

令和 4 年 6 月 23 日現在

機関番号：34316

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19H03309

研究課題名(和文)疫学パラメータの個体間差異が感染症拡大と生態系全体へ及ぼす影響の解明

研究課題名(英文) Impacts of inter-individual heterogeneity of epidemic parameters on disease spread and ecosystems

研究代表者

三木 健 (Miki, Takeshi)

龍谷大学・先端理工学部・教授

研究者番号：00815508

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,440,000円

研究成果の概要(和文)：植物プランクトンとツボカビの相互作用について個体間差異について、培養実験・タイムラプス撮影と数理モデリングを組み合わせ以下3つを明らかにした。1) 宿主細胞当たりの多重寄生数の個体間差異は宿主細胞とツボカビ遊走子との非ランダムな相互作用(すなわち局所的な密度依存性相互作用)から生じる。2) 宿主細胞上の既存の寄生がさらなる寄生を促進し、宿主細胞あたりの新規遊走子生産数が寄生数に応じて増加する。3) これらの個体間差異が、平衡状態における寄生率の双安定性を生じさせ、過渡的状态における急激な感染流行拡大を引き起こす。

研究成果の学術的意義や社会的意義

動物や人間に関する感染症においては、スーパースプレッダーの存在など宿主の個体間差異が流行拡大のカギである。しかし、細菌に感染するウイルスや植物プランクトンに寄生するツボカビなど、生態系内での影響が大きい「生態系内感染症」については、個体群内の平均的特性を用いた研究しか進められていなかった。本研究で明らかとなった個体群差異の存在とその機構は、生態系内での感染症・寄生者の役割の理解の深化に貢献する。特に流行拡大の初期において検出可能なレベルまで感染率が上がるまでの期間が個体間差異の存在によって非常に長くなるという発見は、有用藻類の野外培養における感染症リスク管理の面でも意義が大きい。

研究成果の概要(英文)：We demonstrated three features of individual-level heterogeneity in phytoplankton-fungal (chytrid) interactions through combining incubation experiments, timelapse observation, and mathematical modeling. 1. Individual-level heterogeneity of the number of infections per host cell emerges from non-random interactions (i.e., local density-dependent interactions) between host cells and chytrid zoospores. 2. The existing infections on each host cell enhances subsequent infections, and the total number of newly-produced fungal zoospores increased with the number of infections. 3. The non-random interactions between host cells and chytrid zoospores make the population dynamics bistable at equilibria and results in the long-term latent period and sudden increases in infections under transient conditions.

研究分野：生態学

キーワード：ツボカビ 生態系内感染症 理論疫学 数理モデル

1. 研究開始当初の背景

1990年代以降、食物網研究では陸域・水域を問わず宿主・寄生者間の相互作用の理解が進み、寄生者が宿主群集の種多様性・食物網内の個体群動態・食物網全体の安定性に大きな影響を与え得ることがわかってきた。一方、寄生者が物質循環に与える影響については、特に水域での研究が盛んである。中でもウイルスや寄生性菌類は、生態系全体に影響を及ぼし得る「生態系内感染症」と呼ぶことができる。生態系内感染症の駆動機構については、従来の研究には欠けている視点がある。一般疫学分野では、感受性や感染力等の疫学パラメータには、宿主集団中の個体間で大きな差があることが良く知られている。そしてこのような個体間差異が、感染症の集団中への拡大の可否と拡大速度に大きな影響を及ぼすのである。一方、生態系内感染症の研究では、感受性や感染力について、個体群内の平均値しか評価されてこなかった。これが原因で、個体群内の平均値を用いた数理モデルによる個体群動態や物質流量に関する従来の予測が不正確で、寄生者の影響を過小評価している危険性がある。このように、疫学分野では自明とも言える個体間差異の重要性が認識されていないことが、生態系内感染症研究分野の課題の一つである。

生態系内感染症について、宿主の個体間差異の研究が進まない大きな理由は、感染率等の疫学パラメータを個体レベルで観測することが困難なためである。たとえば微生物食物網での主要な相互作用の一つである細菌・ウイルス間相互作用においては、宿主と寄生者のサイズがそれぞれ1 mm、数十 nm 程度と非常に小型なために肉眼はおろか光学顕微鏡電顕も難しい。さらに寄生開始後はウイルスの遺伝情報のみが宿主個体(細胞)に進入するため、寄生の進行度のモニタリングにも高度な技術を要する。本研究では、この問題を打破可能なモデル系として、植物プランクトンを宿主とするツボカビ門の寄生性菌類(以下、ツボカビと呼ぶ)に着目した。この系では、宿主と寄生者の両者が光学顕微鏡で観察可能なサイズ(それぞれ数十 μm、5mm 程度)であることから、多重寄生の様子(感染されやすさの指標になる)や宿主細胞から放出される遊走子の数(感染させやすさの指標となる)など、寄生過程の可視化が可能である。

2. 研究の目的

本研究では、生態系内感染症のモデルとなる植物プランクトンとツボカビの相互作用系に注目し、疫学パラメータの個体間差異を定量化・モデル化して、感染症の拡大や宿主個体群密度の抑制に個体間差異が与える影響を解明することを目的とする。具体的には、顕微鏡観察によって個体間差異の定量化を行ない、その結果を用いた数理モデルの構築を経て、個体群差異の影響評価を行なうものである。

3. 研究の方法

[1] 顕微鏡観察による個体間差異の定量化

[1.1] 多重寄生についての種間比較

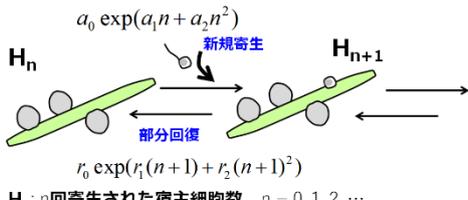
植物プランクトンのツボカビ寄生過程を観察するのに最適なモデル種選定のため、珪藻2種(*Ulnaria sp.*, *Fragilaria crotonensis*)・緑藻3種(*Staurastrum sp.*, *Microglena coccifera*, *Gonatozygon Brebissonii*)とそれぞれの宿主に対応したツボカビを2週間培養し、ルゴール溶液で固定後に光学顕微鏡で観察する。宿主細胞当たりのツボカビ寄生数を計数し、Poisson 分布への当てはめと標準化森下指標(standardized Morisita index)によって寄生数のランダムさと集中度についての統計解析を行った。

[1.2] タイムラプス撮影による寄生過程のモニタリングと個体間差異定量化

[1.1]の結果に基づき、*Ulnaria sp.*の系をツボカビ寄生の全過程をモニタリングするシステムとした。このモニタリングには、倒立顕微鏡(オリンパス製 倒立型リサーチ顕微鏡 IX83)による30分毎のタイムラプス撮影環境を構築した。宿主細胞間の相互作用の影響を排除するため、96マイクロウェルプレートの各ウェルに1宿主細胞だけが入るように接種を行った。シングルセルピックアップの自動化には高額の機器が必要なため、平均的に1細胞が接種される密度へと前培養液を希釈して接種した。1ウェル当たりの細胞数はポワソン分布に従うため、結果的に1細胞が入った>30ウェルのみにツボカビをさらに添加し、寄生が可能な初期条件を作った。また顕微鏡上での長時間の培養によって培養液が蒸発してしまう問題については、各ウェルの周囲に外堀があるタイプの96ウェルマイクロプレートを用いて外堀に蒸留水を注入し、湿度を保つことで解決した。その結果168時間の連続撮影が可能となる培養実験が可能となった。

[2] 個体間差異を考慮した寄生過程の数理モデルの構築

[1.1]および[1.2]の培養実験においてもっとも際立った個体間差異である、個体(=宿主細胞)当たりの寄生数=「多重寄生数」について、その実験結果を説明することを目的に数理モデルを構築した。数理モデルにおいては、時刻 t において n ($=0,1,2,\dots$)回寄生された状態の宿主細胞数を $H_n(t)$ 、ツボカビ遊走子数を $F(t)$ として、新たに寄生が生じることと既存寄生が完遂せず部分的に回復が起きることの二つのイベントによって、 $H_n(t)$ の分布が時間的に変動する過程をモデル化した。具体的には、新規寄生が起きる速度は、既存の寄生数 n に依存する $a_0 \exp(a_1 n + a_2 n^2)$ という関数で定式化した。同様に、寄生が部分回復する速度も既存の寄生数 n に依存する $r_0 \exp(r_1 n + r_2 n^2)$ という関数で定式化した(図1はモデルの模式図)。



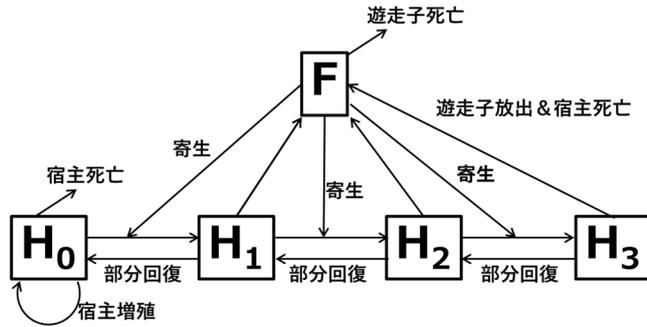
H_n : n 回寄生された宿主細胞数 $n = 0, 1, 2, \dots$
 図1. 数理モデルの模式図

多重寄生動態を表す微分方程式モデルは以下のとおりである。

$$\frac{dH_n}{dt} = a_0 e^{a_1(n-1) + a_2(n-1)^2} H_{n-1} F - a_0 e^{a_1 n + a_2 n^2} H_n F + (n+1) r_0 e^{r_1(n+1) + r_2(n+1)^2} H_{n+1} - n r_0 e^{r_1 n + r_2 n^2} H_n$$

[3] 個体群動態モデルの構築

ツボカビの寄生過程についての定量化実験 ([1]) および多重寄生過程についての数理モデリング ([2]) の結果を基に、非ランダムな多重寄生過程と、宿主植物プランクトン・寄生者ツボカビの個体群動態をカップリングさせた数理モデルを構築した。*Ulnaria* を用いた培養実験における最大寄生回数は6であったが、個体間差異の本質的影響を明らかにするために、最大寄生回数を3とするシンプルな数理モデルを準備することとした (左図)。



4. 研究成果

[1] 顕微鏡観察による個体間差異の定量化

[1.1] 多重寄生についての種間比較

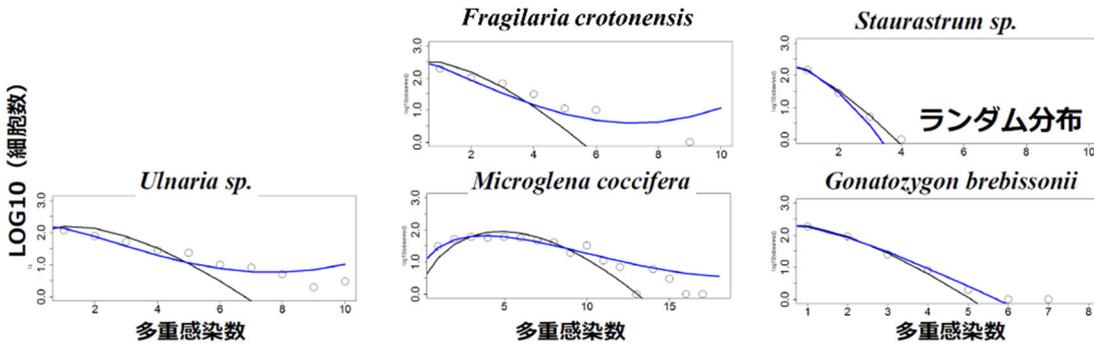


図2. 宿主植物プランクトン種ごとの多重寄生 (感染) の頻度分布の結果。○が計数結果、黒線がランダムな分布を仮定したPoisson分布の当てはめ、青線は後述する数理モデルの当てはめ

ツボカビの寄生パターンについては、Poisson分布の当てはめとカイ二乗検定により、*Staurastrum sp.*の系のみがランダムな分布を示し、他の4つのシステムはすべてカイ二乗検定により有意にランダム分布からずれていた ($P < 0.001$)。さらにこれら4つのシステムでは、標準化森下指標の値がすべて0.5を超えており、集中分布を示していることが判明した。すなわち、*Staurastrum sp.*の系を除き、多重寄生数が宿主個体間で異なるという個体間差異は、宿主とツボカビの遊走子がランダムに出会うことによって生じた可能性が非常に低いことを示している。このように非ランダムなパターンが生じる機構としては以下の二つの仮説が想定できる。[仮説1]寄生されやすさの異なる部分集団から宿主個体群が構成されている。[仮説2]既存の寄生が更なる寄生を引き起こすような局所的な密度依存的相互作用がある。仮説1については、培養実験では遺伝的に均一な単離株を用いているため可能性は高くないが、各細胞の生理状態の違いなどによって生じる可能性があるため、一概には排除できない。したがって、仮説1と2のどちらかもしくは両方が成り立っているかどうかはタイムラプス撮影による全寄生過程のモニタリングが必要となる。この種間比較実験の結果から、全寄生過程のモニタリングに対しては、群体をつくらず、また宿主細胞の形が矩形でツボカビの球形孢子嚢と区別のつきやすい*Ulnaria*の系を採用することとした。他方、数理的な機構としては、仮説1の下ではPoisson分布からのずれを生じさせることは統計学的事実として既知であるため、仮説2に基づいて数理モデルを開発した。

[1.2] タイムラプス撮影による寄生過程のモニタリングと個体間差異定量化

培養条件及び撮影条件の最適化により168時間の連続培養・タイムラプス撮影に成功した結果、ツボカビ遊走子が宿主細胞に付着するまでの時間 (すなわち寄生が生じるまでの時間)、孢子嚢へと成長するまでの時間、孢子嚢ごとの遊走子数、孢子嚢から遊走子が放出されるまでの時間の定量化が可能となった。仮説1 (=寄生されやすさの異なる部分集団が培養株中に存在する) が正しいとすると、多重寄生が生じた宿主細胞と一度しか規制が生じなかった宿主細胞では寄生されやすさに何らかの差があるはずである。そこで、寄生されやすさの指標として、第1回目の寄生が生じるまでの時間を二つの群で比較した。その結果、多重寄生が生じなかった宿主細胞において、初寄生までの所要時間の平均値は4.67時間であるのに対し、多重寄生が生じた宿主細胞における、初寄生までの所要時間の平均値は2.10時間であった。しかし、宿主細胞間での値のバラつきは大きく、この平均値に有意差は無かった (t 検定, $df=25$, $P=0.3225$)。したがって仮説1が強く支持されることは無かった。次に仮説2を検証するため、寄生数が進むごとに新たな寄生が生じるまでの所要時間が変化するかど

うかを比較した。その結果、寄生数が 0→1、1→2、2→3、3→4、4→5、5→6 へとそれぞれ増加するのに対する平均所要時間は、2.35, 1.19, 1.21, 0.65, 1.33, 1.08 (h)であった。隣接する寄生数同士で平均時間について t 検定を行ったところ、どのペアに関しても有意差がみられなかったが、別の比較方法では一部で統計的差異が認められた。すなわち、寄生数 0→1 の所要期間が 1→2 よりも長かった細胞数は 15、短かった細胞数は 4、差が無かった細胞数は 5 であり二項検定では有意差がみられた(number of successes = 15, number of trials = 19, p-value = 0.01921)。同様に、寄生数 1→2 への所要時間の方が 2→3 よりも長かった細胞数は、短かった細胞数よりも少なかった。以上のことから、寄生数がある程度少ない時には、既存の寄生は次の寄生を促進している可能性が示唆された。結果として証拠は弱い、仮説 2 は支持されたと言える。

上で述べた解析によって、宿主細胞の「寄生されやすさ」について個体間差異が存在し、かつその差異がランダムに生じたのではなく局所的な密度依存相互作用に基づくことが分かったが、多重寄生そのものが他の宿主細胞への「寄生させやすさ」を表しているかが自明でない。そこで「寄生させやすさ」の個体間差異を評価するために、多重寄生が生じた際の各宿主細胞上での複数のツボカビ同士の関係についても解析を行った。

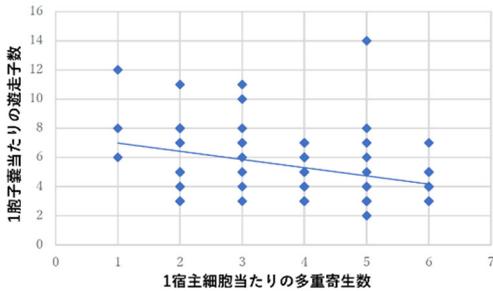


図 3. 宿主細胞上の競争の証拠

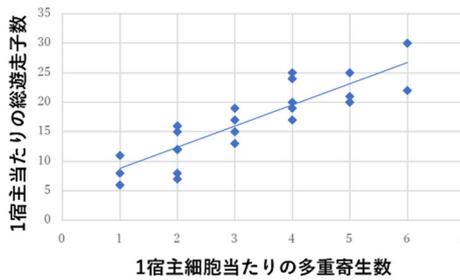


図 4. 多重寄生と寄生されやすさの関係

宿主細胞が持つ栄養素には限りがあるので、多重寄生が進むほど、各寄生者(ツボカビ)が使える栄養素が減少していくような競争的な関係が生じると予想できる。実際に、多重寄生数が多いほど

ど、成熟した 1 寄生(すなわち成熟胞子嚢)当たりの、新規に生産された遊走子の数が減少することが分かった(図 3: 線形回帰, Adjusted R² = 0.11, P = 0.0015)。また、多重寄生が進むと、競争によって寄生開始から遊走子放出までの期間が長くなる可能性もある。しかしこの点に関しては、多重寄生数と寄生期間の間に有意な線形関係は見られなかった。それでは、多重寄生が進んでも寄生間の競争が激化し、宿主細胞単位でみると多重寄生数に依らず放出される遊走子数には違いが無いのだろうか? 宿主細胞当たりの多重寄生数と総遊走子数の関係には正の回帰関係がみられる(図 4: 線形回帰, Adjusted R² = 0.75, P < 0.0001)。しかし、ここで宿主細胞上での寄生者同士に競争の効果が含まれていることには留意が必要である。すなわち、多重寄生数が 2 倍になっても競争があるため単純に総遊走子数が 2 倍になるような単純な比例関係は成り立っていないことが明らかとなった。

以上、寄生までの所要期間、寄生開始から胞子嚢成熟・遊走子放出までの所要時間、1 胞子嚢当たりの遊走子生産数、宿主細胞当たりの遊走子総生産数について、定量化と個体間差異の存在確認、さらに個体間差異を生み出す機構の理解に向けた統計的解析を行った。以上の結果は、植物プランクトン宿主細胞とツボカビの相互作用においては、一回目の寄生がランダムに生じる一方、その 1 回目の寄生が 2 回目以降の寄生を促進させ、宿主細胞集団中にランダムな相互作用から想定されるよりも多くの多重寄生宿主細胞を生み出すこと、そしてそのような多重寄生宿主細胞は多くの遊走子を放出し、さらなる寄生を促進するスーパースプレッダーとして機能する可能性を示している。

[2] 個体間差異を考慮した寄生過程の数理モデルの構築

$$p_n = p_0 \frac{\lambda^n}{n!} \exp(\alpha_2 n^2 + \alpha_3 n^3)$$

構築した微分方程式 $n(=0,1,2,\dots)$ を連立させその平衡状態を計算し、総宿主個体数で標準化すれば、多重寄生数 n の頻度分布を計算することができる。その結果、Poisson 分布の拡張版である指数重み付け Poisson 分布 (Exponentially-Weighted Poisson Distribution: EWPD) 群に属する、新たな統計分布の導出に至った。

具体的には、左上の式の通りである。ここで、 α_2 , α_3 , λ も下に示した関係式を満たす。

$$\alpha_2 = \frac{1}{2} [(a_1 - r_1) - (a_2 + r_2)],$$

$$\alpha_3 = \frac{1}{2} (a_2 - r_2).$$

$$\lambda = \frac{a_0}{r_0} \exp \left[-\frac{a_1 + r_1}{2} + \frac{a_2 - r_2}{6} \right] F$$

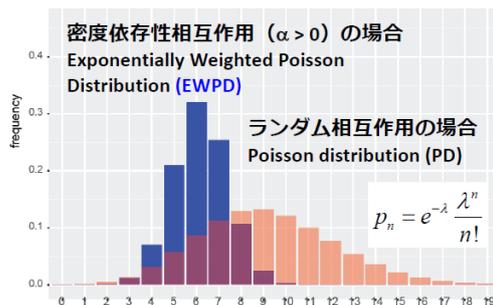


図 5. EWPD と PD のヒストグラム

さらに、新規 EWPD 分布とポワソン分布との違いはヒストグラムを見ればはっきりするだろう (図 5)。

数理モデルによって得られた新たな EWPD を[1.1]の培養実験の結果に当てはめたものが図 2 中の青線である。この図から分かるように、新しい EWPD は実験結果を良く説明していることから、各宿主細胞上の既存の寄生回数に応じて更なる新規寄生や部分的回復が生じるといふ局所密度依存的な相互作用が、植物プランクトン宿主とツボカビ寄生者の間にあることが強く示唆された。

[3] 個体群動態モデルの構築

パラメータについては、可能な限り本研究の実験結果および我々の先行研究の結果に基づく値を用いた。特に放出される遊走子数については図 4 で示した結果から値を引用した。

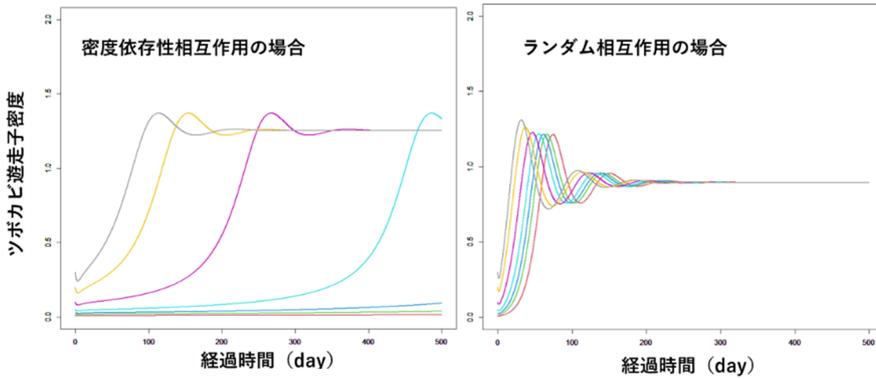


図 6. ツボカビ拡大の初期値依存性

まず、密度非依存の新規寄生率 (=宿主とツボカビ遊走子の遭遇率) が低い時には、宿主とツボカビは安定な平衡状態で共存することが分かった (図 6)。しかし、このとき、ツボカビの新規寄生率が培養実験や多重寄生率に関する数理モデルで示されたように、既存の寄生数に依存した非ランダム (局所的密度依存) 相互作用の時は、初期のツボカビ遊走子密度に依存してツボカビ個体群が平衡点に向かう速度が、大きく異なることが分かった (図 6 左)。特に初期密度が非常に小さいときは、ツボカビの増殖がいつまでも見られないという、双安定性 (bistability) も観察された。一方、ランダムな相互作用の下では、システムの過渡的な挙動は初期値には大きく依存せず、一定の速度でツボカビ個体群は増殖した (図 6 右)。

次に密度非依存の新規寄生率が高い状況では、宿主 (黒細線) とツボカビ (赤太線) は安定的には共存せず、周期的な流行と収束を繰り返すパターンが得られた (図 7)。特筆すべきはこの状況においても、宿主とツボカビの相互作用がランダムか非ランダムかが、この流行・収束パターンに大きな影響を及ぼすことである。ランダムな相互作用の下では、流行と収束を繰り返すとはいえ、流行の振幅は小さく、収束時にもツボカビの密度が極端に減ることはなく、また流行の周期も短かった (図 7 右)。一方、非ランダムな相互作用の下では、流行の振幅が大きく、収束時には一時的にツボカビの密度は極端に減少するがやがて急拡大するパターンを示し、流行の周期も長かった (図 7 左)。

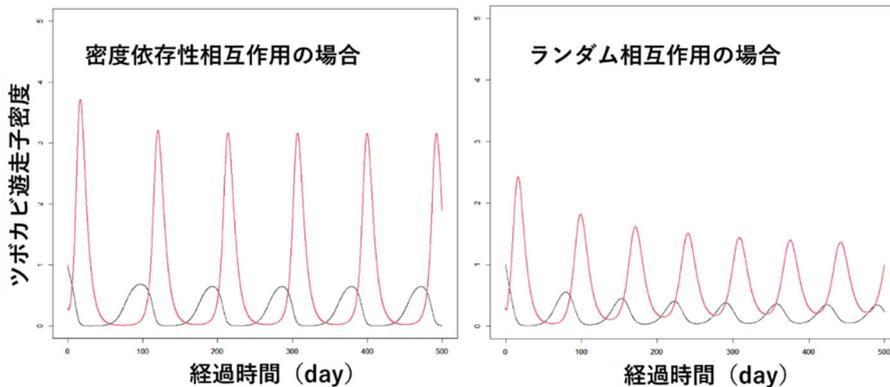


図 7. ツボカビ流行の振幅の違い

このように、多重寄生過程に関する非ランダム (局所密度依存) 相互作用は、流行が始まるまでの待ち時間に大きな影響を及ぼす (図 6) と共に流行の大きさや収束パターンにも大きな影響を及ぼすことが分かった。非ランダムな相互作用が自然環境においても実現しているとする、流行は急拡大を示すため、流行初期の前兆現象をとらえる重要性が、ランダムな相互作用の場合よりも高いことが示唆される。実際に、この研究課題実施期間中に行った、琵琶湖における予備的な観測の結果からは、複数の植物プランクトン種において標準化森下指標が 0.5 以上となり、寄生は集中分布を示すことが示唆された。よって[1]で行った培養実験を元に構築されたモデルは、実験室内での結果に留まらず、野外環境の実態を反映していると考えられるだろう。本研究課題では、培養実験と顕微鏡観察によってツボカビ寄生における非ランダムな個体間差異を定量化することに成功し、この個体間差異が生じる機構についての数理モデルの開発と、個体群差異が存在する場合の個体群動態についての数理モデルの開発を行った。これにより、ツボカビ感染症のような生態系内感染症が食物網や生態系の中で果たしている役割の理解の深化に貢献したと言える。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 3件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Kinuyo Yoneya, Takeshi Miki, Silke Van den Wyngaert, Hans-Peter Grossart, Maiko Kagami	4. 巻 87
2. 論文標題 Non-random patterns of chytrid infections on phytoplankton host cells: mathematical and chemical ecology approaches.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Aquatic Microbial Ecology	6. 最初と最後の頁 1-15
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3354/ame01966	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Kagami, M., Seto, K., Nozaki, D., Nakamura, T., Wakana, H., & Wurzbacher, C.	4. 巻 66
2. 論文標題 Single dominant diatom can host diverse parasitic fungi with different degree of host specificity	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Limnology and Oceanography	6. 最初と最後の頁 667-677
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/lno.11631	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Virginia Sanchez Barranco, Marcel TJ Van der Meer, Maiko Kagami, Silke Van den Wyngaert, Dedmer B Van de Waal, Ellen Van Donk, Alena S Gsel	4. 巻 194
2. 論文標題 Trophic position, elemental ratios and nitrogen transfer in a planktonic host-parasite-consumer food chain including a fungal parasite.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Oecologia	6. 最初と最後の頁 541-554
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00442-020-04721-w	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Kensuke Seto, Toshihiro Matsuzawa, Hitoshi Kuno, Maiko Kagami	4. 巻 171
2. 論文標題 Morphology, ultrastructure, and molecular phylogeny of <i>Aphelidium collabens</i> sp. nov. (Aphelidia), a parasitoid of a green alga <i>Coccomyxa</i> sp.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Protist	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.protis.2020.125728	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計6件（うち招待講演 2件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 Takeshi Miki
2. 発表標題 Major modelling approaches that are useful to environmental microbiology: their applicability and limitations.
3. 学会等名 チリ微生物学会シンポジウム (Congreso SoMiCh 2020) (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Takeshi MIKI, Po-Ju KE
2. 発表標題 Macroscale vertical power-law distribution of bacteria in dark oceans can emerge from microscale bacteria-particle interactions.
3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 鏡味麻衣子
2. 発表標題 みんなのジュニア生態学講座 「見えると楽しい！目に見えない水中の微生物」
3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Takeshi Miki, Maiko Kagami
2. 発表標題 Ecological models for quantifying the impacts of algal-fungal interactions on aquatic ecosystems
3. 学会等名 日本生態学会第67回全国大会（2020年3月、名古屋）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 三木健・関淳一郎
2. 発表標題 水域生態系における感染症拡大要因 “スーパー・スプレッダー” 特定に向けた微生物感染パラメータの定量化
3. 学会等名 第31回 龍谷大学新春技術講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Takeshi MIKI, Kinuyo YONEYA, Kazuaki MATSUI, Maiko KAGAMI
2. 発表標題 Mathematical model for aggregated multiple infections of fungal parasites on phytoplankton host cells
3. 学会等名 日本生態学会第69回全国大会
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Takeshi Miki	4. 発行年 2020年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 213
3. 書名 Mathematical modeling on microbes and their roles in community and ecosystem: how to handle microbial diversity in modeling? (In "Diversity of functional traits and interactions (Akihiko Mougi ed)")	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	鏡味 麻衣子 (Kagami Maiko) (20449250)	横浜国立大学・大学院環境情報研究院・教授 (12701)	

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分 担 者	松井 一彰 (Matsui Kazuaki) (40435532)	近畿大学・理工学部・教授 (34419)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関