

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 5 月 28 日現在

機関番号：14301  
研究種目：基盤研究(A)  
研究期間：2008～2012  
課題番号：20248023  
研究課題名(和文) 深海熱水生態系に基づく脱石油型次世代エネルギーと新素材の生産に関する研究  
研究課題名(英文) Study on next-generation technology for production of oil independent energy and new materials based on deep-sea hydrothermal environments.  
研究代表者  
左子 芳彦 (SAKO YOSHIHIKO)  
京都大学・農学研究科・教授  
研究者番号：60153970

研究成果の概要(和文)：本研究の目的は、海洋性(超)好熱菌のスーパー触媒機能を用いた石油資源に依存しない再生可能な水素エネルギーの生産・開発基盤を構築することである。主要な成果は次のとおりである。新規超好熱菌ヒドロゲナーゼの性状を解明し、その固定化酵素による水素生産に成功した。また、一酸化炭素を資化する新規好熱菌株を発見し、一酸化炭素から二酸化炭素とその逆反応を担う一酸化炭素デヒドロゲナーゼの発現系を構築した。

研究成果の概要(英文)：The ultimate goal of this study is construction of a platform towards next-generation technology for production of oil independent energy and new materials based on deep-sea hydrothermal environments. Main results of this study are as follows: We characterized novel hydrogenases from hyperthermophilic microorganisms and succeeded in hydrogen production using their immobilized enzymes. We also isolated a novel hyperthermophilic microorganism that could utilize carbon monoxide for its growth and developed expression system for its carbon monoxide dehydrogenase that catalyze reversible reaction of carbon monoxide and carbon dioxide.

## 交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
20年度	14,400,000	4,320,000	18,720,000
21年度	7,700,000	2,310,000	10,010,000
22年度	5,300,000	1,590,000	6,890,000
23年度	4,900,000	1,470,000	6,370,000
24年度	4,100,000	1,230,000	5,330,000
総計	36,400,000	10,920,000	47,320,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：水産学・水産化学

キーワード：深海熱水環境、新エネルギー、水素、CO<sub>2</sub>固定、好熱菌、ヒドロゲナーゼ、CO<sub>2</sub>デヒドロゲナーゼ

## 1. 研究開始当初の背景

石油は人類にとって最も重要なエネルギーであり、プラスチック等素材の原料としても盛んに利用されてきた。近年、石油の枯渇

問題や地球温暖化をはじめとする環境問題が深刻化し、人類は石油産業社会の変革を迫られている。地球温暖化の主たる原因は、人間活動に伴うCO<sub>2</sub>を主とした温室効果ガスの

排出によるという統一見解が IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) より報告された。このように石油資源の枯渇のみならず、地球温暖化の面からも人間の持続的発展が脅かされている。

地球上の生態系のエネルギーや物質循環の源はほとんど全てが太陽光エネルギーに依存するが、近年の深海探査により、太陽光に全く依存しない独自の深海熱水生態系の存在が明らかになってきた。これらの生態系は、無脊椎動物や甲殻類を含む高密度で特異な生物群集を維持している。これまでの分子生態学的研究で、沖縄トラフをはじめ世界中の深海熱水孔で  $\epsilon$ -Proteobacteria が普遍的に優占し、こうした生態系の重要な一次生産者であると推測されていた。本系統群はこれまで分離できなかったが、申請者らはほぼ全てのグループの種を分離することに成功した。その結果、 $\epsilon$ -Proteobacteria は、水素、チオ硫酸、元素状硫黄、硝酸、酸素など様々な無機物の組み合わせを用いて増殖する化学合成独立栄養細菌であり、現場の水素、硫黄、窒素化合物のフラックスに重要な役割を果たしていることが解明された。また熱水孔に極めて多い嫌気性の超好熱性従属栄養古細菌 (*Pyrococcus* 等) は、最終電子受容体として  $H^+$  を用いて水素生産し ATP 合成を行なう。すなわち深海熱水生態系では、地球化学的あるいは上述の水素呼吸によって生じた  $H_2$  を用いて (超) 好熱性水素細菌やメタン生成菌が一次生産を行なっている (図 1)。

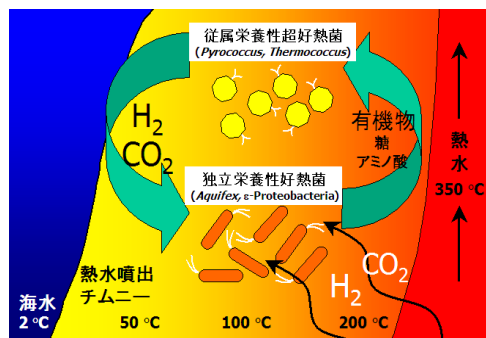


図 1 深海熱水孔における物質

## 2. 研究の目的

これらの微生物機能に着目した申請者は、エネルギー生産触媒として  $H_2ase$  に注目した。水素エネルギー社会実現の最大の課題は①水素酸化-生産触媒金属の有限性 ②水素の高効率な生産 の 2 点である。水素酸化-生産触媒金属として最も優れているのは白金等数種のレアメタルであるが、これらの金属は埋蔵資源で微量かつ有限である。白金の可採掘年数は 195 年とされ、将来全ての自動車に水素燃料電池が搭載されれば米国一国の保有自動車のみで、推定埋蔵量の 2 倍量の白金が必要である。現行の最も効率的な水素生産は高温の水蒸気と化石燃料を白金などの

無機触媒と反応させる改質法である。しかし本法は、埋蔵資源である石油を使用する上に、石油の酸化で発生する一酸化炭素によって白金が劣化するという欠点を持ち、触媒の有限性の点からも水素生産を改質法に依存することは好ましくない。生物由来の水素触媒  $H_2ase$  は再生産可能で水素生産、酸化の両反応 ( $2H^+ + 2e^- \rightleftharpoons H_2$ ) を触媒し、こうした問題を解決可能と期待されている。しかし、 $H_2ase$  はタンパク質であるため変性しやすく、長期間の耐久性を有していなかった。そこで超好熱菌由来の耐熱性で酸素暴露に耐性を有する  $H_2ase$  を探索して精製し、光触媒を用いた固定化酵素系を構築することを目的とした。さらに  $H_2ase$  の研究過程で *Aeropyrum* は一酸化炭素デヒドロゲナーゼ (CODH) も発現していることが明らかになっていた。CODH は  $CO_2$  を直接還元出来る唯一の酵素であり、 $CO_2 + 2e^- + 2H^+ \rightleftharpoons CO + H_2O$  の反応を触媒する。我が国は炭素数 1 の有機化合物より長鎖有機化合物を合成する C1 化学の研究が盛んである。C1 化学反応の初発物質には一酸化炭素 (CO) と  $H_2$  が用いられるが、現在それらとともに石油から生産されている。そこで上述の  $H_2$  生産系ならびに本 CO 生産系を組み合わせることにより真に持続可能な C1 化学工業の成立が期待される。さらに、 $CO_2$  還元は、化学合成独立栄養細菌の反応が応用に期待される。中温性水素細菌の中にはポリ乳酸などのバイオポリマーを生産するものが幾つか見つかっているが、深海熱水孔由来の好熱性独立栄養細菌のそれは耐熱性に優れ、応用への特性が優れているため有用菌の探索を行う。

## 3. 研究の方法

### (1) 深海熱水孔・温泉からの好熱菌分離

本研究で用いられる  $H_2ase$ 、CODH 等は深海熱水孔エネルギー・物質循環に関与する極めて活性の高いものに絞られる。そこで、小笠原や沖縄トラフの深海熱水孔を中心に好熱性水素酸化細菌群の分離を行なう。当研究室では、 $\epsilon$ -Proteobacteria に属する水素酸化細菌を幾つか分離し、その  $H_2ase$  を精製して性状解析を行っているが、比活性や酸素耐性が不十分である。また、本研究で使用する *A. camini* は深海熱水孔外壁より分離された従属栄養性超好熱古細菌であるが、 $H_2ase$  活性の発現量が極めて低いため飛躍的に活性の高い好気性超好熱菌の新規分離も行なう。本活性のスクリーニングには  $H_2ase$  活性染色法にて行なう。

### (2) $H_2ase$ と CODH の性状解析

深海熱水孔由来の微生物分離に基づいて得られた菌群を  $H_2ase$  および CODH 資源とする。本酵素のデバイス応用に当たって注目すべきパラメータは、以下の 3 点に絞られる。それらは ①長期の耐久性を示す耐熱性 ②地上における応用を可能にする耐酸素性

③高活性 である。これらの3点に焦点を絞ってH<sub>2</sub>ase、CODHのスクリーニングを行なう。本酵素発現の有無に当たっては、ともに活性染色法を用い、得られたバンドの強度を画像解析ソフトBioNumerics® (Applied Math社)で解析することによって簡易的に活性の測定を行なう。比活性の高いものについては、カラムクロマトグラフィーによる簡易精製を経て、90°C程度の高温や大気中に曝露することにより、耐熱性や酸素耐性を調べる。これら簡易耐久性試験を経て、最終的に完全精製、生化学的性状解析そしてN末端アミノ酸配列をもとに遺伝子クローニングを行なう。既に研究途上の超好熱古細菌 *Aeropyrum pernix* や *A. camini* のH<sub>2</sub>ase やCODHは、未だ例の無い耐熱性と耐酸素性を同時に示すことから、本酵素は固定化等に応用可能な性状を有している。*Aeropyrum* 属両酵素の解析は酸素耐性に加えて耐熱性パラメータにも新たな知見を与えることが期待され遺伝子改変のための情報収集を行なう。活性中心微細構造解析には金属およびリガンド解析としてEPR (電子常磁性共鳴) およびFTIR (フーリエ変換赤外分光法)を行う。

### (3) H<sub>2</sub>、CO<sub>2</sub>生産デバイスの構築

本研究にて作成されるデバイスのエネルギー源は、再生可能エネルギーである太陽光を利用する。太陽光をエネルギーとして利用できる無機物質としては太陽電池などが考えられるが、本研究においては光触媒(TiO<sub>2</sub>)を用い、H<sub>2</sub>aseを電気伝導性のポリマーで隔離して固定化し、H<sub>2</sub>ase直接酸化を防ぐ方法を提案する。

酵素固定化法として、交互積層法並びにシリカゲルゾルマトリクス法を試みた(図2)。交互積層法は陽イオン性あるいは陰イオン性ポリマーを担体上に接触させることによって酵素を固定化する。シリカゲルゾルマトリクス法は、ケイ酸を架橋させることによってガラス体のゲルを作成し、ゲル内部に酵素を包埋させる方法である。

精製したH<sub>2</sub>aseを電極に固定化し、サイクリックボルタメトリー(アンペロメトリー試験)による電気化学的解析とGCによる水素生産試験を行った。

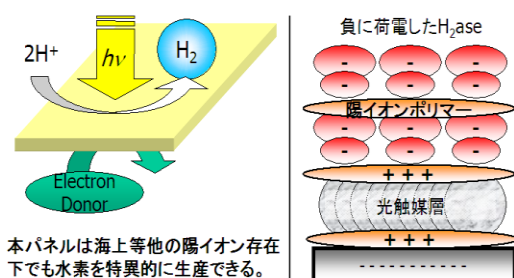


図2 H<sub>2</sub>ase水素生産デバイスモデル

## 4. 研究成果

### (1) 超好熱菌H<sub>2</sub>aseの多様性解析

深海熱水孔由来の超好熱古細菌 *Aeropyrum camini* のゲノム解析を行った。浅海熱水孔由来の同属種 *Aeropyrum pernix* とゲノムを比較したところ各遺伝子の配列とその並びともに高度に保存されていた。両者のゲノムの差異は主にウイルスの関与する遺伝子の有無によるものであり、本属古細菌のゲノム進化にウイルスが深く関与すると考えられた。両者のH<sub>2</sub>aseは、88%の相同性を示し、性状における大きな差異は認められなかった。

次に、海洋性超好熱古細菌 *A. pernix* を90°Cで大量培養し、菌体をフレンチプレスで破碎し、各種クロマトグラフィーを用いて3種類のサブユニットからなる分子量168kDaのH<sub>2</sub>aseを完全に精製した。本酵素の水素生産比活性は0.97 μmolH<sub>2</sub>/min/mg (85°C, pH6.0)であり、4°C大気下での酸素耐性は708時間後も50%の活性を維持し、既報の酵素と比較して極めて酸素耐性が強かった。一方、超好熱古細菌 *A. camini* を好気条件下85°Cにて大量培養し精製した本酵素の水素生産比活性は7.3 μmol H<sub>2</sub>/min/mg (85°C, pH 6.0)で、4°C大気下で酸素耐性を調べた結果336時間後も50%の活性を維持し極めて強い酸素耐性を有していた。

深海熱水孔から分離された微好気性好熱水素細菌 *Hydrogenimonas thermophila* を水素：二酸化炭素：酸素(78:20:2)混合ガス中にて55°Cで培養し、ビーズビーターで細胞を破碎し膜面分からH<sub>2</sub>aseを可溶化し精製した。本酵素の水素生産比活性は900 μmolH<sub>2</sub>/min/mg (80°C, pH6.0)と極めて高く、酸素暴露57時間後も50%の高活性を有した。精製酵素をエドマン分解法にて内部アミノ酸配列を決定した。本配列をもとに本酵素遺伝子(*hyp*)群をPCR法にて調べた結果、H<sub>2</sub>ase遺伝子は酸素耐性が強いε-Proteobacteriaの[NiFe]-H<sub>2</sub>aseと高い相同性を示し、オペロン構造を有していた。

### (2) 耐熱・耐酸素性を有する固定化H<sub>2</sub>aseの水素生産試験

上記3種で最大の耐酸素性を示した *A. camini* の精製したH<sub>2</sub>aseを交互積層法(LBL法)並びにシリカゾルゲルマトリクス法(SG法)にてGlassy Carbon上に固定化し、水素生産試験を行った。その結果、LBL固定化法において168時間にわたって水素生産が観察され、SG法より高い活性と持続時間が得られた。

### (3) 熱水環境からCODH活性を有する菌の分離と性状解析及び本酵素発現系の確立

鹿児島県指宿市の鰻温泉から、気相100%CO<sub>2</sub>、55°Cの培養条件下で増殖可能な桿菌を分離し



た。本株の至適増殖温度は、62~64°Cで鞭毛を有し16S rDNA塩基配列の解析結果から *Carboxydothemus hydrogenoformans*, *C. siderophilus*, *C. ferrifeducens*と95~96%の相同性を示した。本株はCOを消費してH<sub>2</sub>を生産し、対数増殖時にCODH活性が認められたことから、*Carboxydothemus*属の新種 *Carboxydothemus pertinax*として国際原核生物分類命名委員会が認定するInt J Syst Evol Microbiol誌に記載された(図2)。分離した水素生成資化性好熱菌Ug1株について、COデヒドロゲナーゼ(CODH)遺伝子を解析した。5つのCODHを有する最近縁種*Carboxydothemus hydrogenoformans*と異なり、本菌は水素生産に関与すると予測されるCODHIを欠き、4つを有していた。このように、本菌による水素生成はCODHIとは異なる系路が関与していることを示した。



図3. CO資化性好熱菌Ug1株の電子顕微鏡写真

#### (4) CODHの大量発現系の構築

*C. hydrogenoformans*Z-2901株由来CODHIIコード遺伝子 $cooSII$ 全長をpET28-aベクターに挿入し、大腸菌による発現系を確立した。組換えCODHは、CO酸化活性ならびにCO<sub>2</sub>還元活性を保持していた。また光触媒系として有望視されるCODHIは発現系が未確立であったが、活性中心へのニッケル挿入に関わる上記成熟タンパク質の1つであるCooCの共発現により活性が向上する可能性を見出した。

*Carboxydothemus*属において5つ存在するCOデヒドロゲナーゼ(CODHI~V)のうち、機能未知であるCODH Vの性状を組換え体を用いて解析した。CODH Vでは活性中心に配位するアミノ酸残基の1つ(Glu295)が、他のCODH(Cys295)と異なっていた。CODH VはCODH IIと比べCO酸化活性が低く、NH<sub>2</sub>OHに対して高い酸化活性を示した。CODH Vに[Fe-S]クラスターに特異的な吸光が認められたものの、その波形はCODHIIと異なっていたことから、異なる金属配位を有すると考えられた。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計9件)

- ① Nishimura, H. and Sako, Y. Purification and characterization of the oxygen-thermostable hydrogenase from the aerobic hyperthermophilic archaeon *Aeropyrum camini*. *J. Biosci. Bioeng.* 108;299-303(2009) 査読有, DOI:10.1016/j.jbiosc.2009.04.017
- ② Nishimura, H., Sato, N., Nomura, Y., Iwata, E. and Sako, Y. Purification and characterization of carbon monoxide dehydrogenase from the aerobic hyper- thermophilic archaeon *Aeropyrum pernix*. *Fish. Sci.* 76. 999-1006. (2010) 査読有, DOI: 10.1007/s12562-010-0277-8
- ③ Nishimura, H., Kitano, Y., Inoue, T., Nomura, K. and Sako, Y. Purification and characterization of membrane associated hydrogenase from the deep-sea epsilon proteobacterium *Hydrogenimonas thermo-phila*. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 74(8), 1624-1630 (2010). 査読有, DOI:10.1271/bbb.100231
- ④ Nishimura, H., N. Sato, Y. Nomura, E. Iwata, Y. Sako. 2011. Genetic diversity and expression of carbon monoxide dehydrogenase from *Aeropyrum pernix*. *Fish. Sci.* 77: 135-141. (2011). 査読有, DOI: 10.1007/s12562-010-0296-5
- ⑤ Inoue, T., Yoshida, T., Wada, K., Daifuku, T., Fukuyama, K., Sako, Y. A simple, large-scale overexpression method of deriving carbon monoxide dehydrogenase II from thermophilic bacterium *Carboxydothemus hydrogenoformans*. *Biosci Biotechnol Biochem.*, 75: 1392-1394, (2011). 査読有, DOI: 10.1271/bbb.110159
- ⑥ *Carboxydothemus pertinax* sp. nov., a thermophilic, hydrogenogenic, Fe(III)-reducing, sulfur-reducing carboxydrotrophic bacterium from an acidic hot spring. Yoneda, Y., Yoshida, T., Kawaichi, S., Daifuku, T., Takabe, T. and Sako, Y. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 62, 1692-1697, (2012). 査読有, DOI:10.1099/ijs.0.031583-0
- ⑦ Yoneda, Y., Yoshida, T., Daifuku, T., Kitamura, T., Inoue, T., Kano, S. and Sako, Y. Quantitative Detection of Carboxydrotrophic Bacteria *Carboxydothemus* in a hot aquatic environment. *Fundam. Appl. Limnol.* 182, 161-170 (2013). 査読有, DOI: 10.1127/1863-9135/2013/0374

- ⑧ Kawaichi, S., Ito, N., Kamikawa, R., Sugawara, T., Yoshida, T. and Sako, Y. *Ardenticatena maritima* gen. nov., sp. nov., a ferric iron- and nitrate-reducing bacterium of the phylum *Chloroflexi* isolated from an iron-rich coastal hydrothermal field, and description of *Ardenticatena* classis nov. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. (2013). 査読有, DOI: 10.1099/ijs.0.046532-0
- ⑨ Yoneda, Y., Yoshida, T., Yasuda, H., Imada, C., and Sako, Y. A novel thermophilic, hydrogenogenic, and carboxydrotrophic bacterium *Calderohabitans maritimus* gen. nov., sp. nov. from a marine sediment core of an undersea caldera. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. Accepted on 16 Apr-2013. 査読有, DOI: 10.1099/ijs.0.050468-0

[学会発表] (計 22 件)

- ① 福山宥斗「超好熱古細菌 *Aeropyrum pernix* 由来 HMGR の性状解析」平成 25 年度日本水産学会春季大会、東京海洋大学品川キャンパス、2013 年 3 月 26 日
- ② 大福高史「獲得免疫機構 CRISPR とゲノム解析に基づく超好熱古細菌 *Aeropyrum*-ウイルス相互作用の解析」平成 25 年度日本水産学会春季大会、東京海洋大学品川キャンパス、2013 年 3 月 26 日
- ③ 北村崇行「超好熱古細菌 *Aeropyrum* 属の宿主-ウイルス相互作用の遺伝的解析」日本水産学会近畿支部後期例会、大阪市立大学文化交流センター、2012 年 12 月 1 日
- ④ 吉田由唯「超好熱古細菌 *Aeropyrum pernix* K1 由来 PCK の性状解析」平成 24 年度日本水産学会秋季大会、独立行政法人水産大学校、2012 年 9 月 15 日
- ⑤ Yoneda Y “A Novel Carboxydrotrophic Thermophilic Bacterium isolated from a Marine Sediment Core” The 9th Asia-Pacific Marine Biotechnology Conference, 13S2-2、高知市文化プラザかるぼーと、2012 年 7 月 14 日
- ⑥ Inoue T “Mutagenic analysis of *Carboxydothemus hydrogenoformans* CODH-II” The 9th Asia-Pacific Marine Biotechnology Conference, 13S2-3、高知市文化プラザかるぼーと、2012 年 7 月 14 日
- ⑦ Takao K. “Heterologous over-expression of carbon monoxide dehydrogenase-I from *Carboxydothemus hydrogenoformans* .” The 9th Asia-Pacific Marine Biotechnology Conference、高知市文化プラザかるぼーと、2012 年 7 月 14 日
- ⑧ 米田恭子「熱水環境における一酸化炭素資化性好熱菌の定量的検出」第 27 回日本微生物生態学会大会、京都大学農学研究科 2011 年 10 月 8 日
- ⑨ 井上喬裕「CO 資化性好熱菌由来 CO デヒドロゲナーゼの性状とその変異解析」第 84 回日本生化学会、京都国際会館 2011 年 9 月 24 日
- ⑩ Yasuko Yoneda “Isolation and characterization of a new thermophilic carboxydrotroph from an acidic hot spring” 第 26 回日本微生物生態学会大会、茨城、2010 年 11 月 24 日
- ⑪ 伊藤典弘「海岸熱水環境からの新奇鉄還元微生物の分離に関する研究」平成 22 年度日本水産学会秋季大会、京都、2010 年 9 月 23 日
- ⑫ 大福高史「好熱性一酸化炭素資化性細菌 *Carboxydothemus* sp. Ug1 株における CODH 遺伝子の同定」平成 22 年度日本水産学会秋季大会、京都、2010 年 9 月 23 日
- ⑬ 井上喬裕「好熱菌 *Carboxydothemus hydrogenoformans* 由来 CODH II の CO<sub>2</sub> 還元活性」平成 22 年度日本水産学会春季大会、神奈川、2010 年 3 月 26 日
- ⑭ 野村敬吾「好熱性水素細菌 *Hydrogenimonas thermophila* ヒドロゲナーゼの酸素耐性に関する研究」第 13 回マリンバイオテクノロジー学会大会、広島、2010 年 5 月 30 日
- ⑮ 大福高史「好熱性一酸化炭素資化性細菌 *Carboxydothemus* sp. Ug1 株由来 CODH 遺伝子塩基配列」第 13 回マリンバイオテクノロジー学会大会、広島、2010 年 5 月 30 日
- ⑯ 米田恭子「熱水環境からの新規好酸好熱古細菌の分離」第 12 回マリンバイオテクノロジー学会、東京、2009 年 5 月 30 日
- ⑰ 米田恭子、西村宏、吉田天士、左子芳彦：「熱水環境からの一酸化炭素資化性微生物の探索」日本水産学会平成 21 年度秋季大会、岩手、2009 年 9 月 30 日
- ⑱ 佐藤希美「超好熱古細菌 *Aeropyrum pernix* TB5 株由来一酸化炭素デヒドロゲナーゼの遺伝子解析」日本水産学会平成 21 年度春季大会、東京、2009 年 3 月 28 日
- ⑲ 吉田天士「鹿児島県若尊カルデラの海底コアに優占するキチン資化細菌」日本微生物生態学会第 24 回大会、北海道、2008 年 11 月 26 日
- ⑳ 北野佑樹「*Hydrogenimonas thermophila* ヒドロゲナーゼ遺伝子群構造に関する研究」日本微生物生態学会第 24 回大会、北海道、2008 年 11 月 26 日
- ㉑ 西村宏「海洋性超好熱菌 *Aeropyrum* ヒドロゲナーゼの固定化による水素生産能の耐久性向上」第 11 回マリンバイオテクノロジー学会、京都、2008 年 5 月 24 日

日

- ② 岩田恵里「海洋性超好熱菌 *Aeropyrum*-  
ヒドロゲナーゼを用いた光水素生産系の  
開発」第11回マリンバイオテクノロジー  
学会、京都大学総合人間学部、2008年5  
月24日

〔図書〕(計1件)

西村 宏、左子芳彦 : 水素生産酵素  
p.897-901 (2010) 「酵素利用技術大系」株  
式会社 エヌ・ティー・エス 東京

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.microbiology.marine.kais.kyoto-u.ac.jp/index.html>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

左子 芳彦 (SAKO YOSHIHIKO)  
京都大学・農学研究科・教授  
研究者番号 : 60153970

### (2) 研究分担者

吉田 天士 (YOSHIDA TAKASHI)  
京都大学・農学研究科・准教授  
研究者番号 : 80305490

### (3) 連携研究者

中川 聡 (NAKAGAWA SATOSHI)  
北海道大学・水産科学研究科・准教授  
研究者番号 : 70435832