

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 24 年 5 月 25 日現在

機関番号：10101
 研究種目：基盤研究(A)
 研究期間：2008～2011
 課題番号：20255002
 研究課題名（和文）北方森林生態系における窒素ミッシングリングの完全解明と窒素動態の評価
 研究課題名（英文）Complete understanding of the nitrogen missing link in boreal forest ecosystems and evaluation of nitrogen provision and loss
 研究代表者
 橋床 泰之 (Hashidoko Yasuyuki)
 北海道大学・大学院農学研究院・教授
 研究者番号：40281795

研究成果の概要（和文）：

寒冷地の森林帯では窒素供給源が不明である。この「窒素ミッシングリンク」と呼ばれる「謎」を解明するため、東シベリア・永久凍土帯のグイマツ林床と北欧森林限界帯のスプールス林あるいはカンバ林で現地調査をおこない、土壌が持つ窒素固定能を探った。現地土壌微生物群集は土壌環境を反映した条件下で強いアセチレン還元を示した。16S rDNA を標的とした DGGE 菌相解析では、*Clostridium* 属細菌および *Dugnella* 属細菌(γ -Proteobacteria 綱)の活動が示唆され、植生によって主要な機能性菌相が大きく異なった。森林限界付近の森林土壌ではアセチレン還元力が小さく、逆に森林のない亜北極ツンドラ土壌で高いことが分かった。森林限界に近い北方林では、生態系全体の物質循環スケールが土壌単生窒素固定細菌による特徴的アセチレン還元能を制御し、ヒースや菌根菌を系全体でのより協働的な窒素固定と樹木への効率的窒素供給が行われていることが強く示唆された。

研究成果の概要（英文）：

Nitrogen imbalance of the boreal forest ecosystem has long been a mystery, called “missing link of nitrogen in boreal forest”. We challenged to this mystery, to practically understand the effects of climate change on forest biomass productivity in several types of boreal forests. Precise investigation of optimal culture conditions including compositions of the medium were obviously close to the reported conditions of the forest bed soil in summer seasons. The 16S rRNA gene-targeting DGGE analysis combined with gellan gum medium revealed the presence of *Dugnella* (class γ -Proteobacteria) and *Clostridium* (phylum Firmicutes) in the A-horizon of the subarctic tundra soil, and also showed the aboveground vegetation affect on bacterial activity in soil. Thus, it was strongly suggested that scale of the elemental circulation in the boreal forests near the forest limit highly regulates acetylene reducing activity of free-living nitrogen-fixing bacteria. Also it was speculated that the low acetylene reduction in the forest bed soil would be highly regulated as corroborative events together with ericoid mycorrhizal and/or ectomycorrhizal fungi, leading to effective nitrogen supply to the forest ecosystem.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	11,400,000	3,420,000	14,820,000
2009年度	10,000,000	3,000,000	13,000,000
2010年度	7,900,000	2,370,000	10,270,000
2011年度	5,800,000	1,740,000	7,540,000
年度			
総計	35,100,000	10,530,000	45,630,000

研究分野：環境

科研費の分科・細目：環境動態解析

キーワード：北方森林，高緯度森林限界，窒素ミッシングリンク，Spodosol，低温耐性土壤細菌，フェザーモス，コンソーシアム形成，カンバ林，シアノバクテリア共生，VBNC

1. 研究開始当初の背景

当時，北方森林では気象変動による水循環の変化や気温上昇によってドラスティックな森林限界線の北上とともに，それに伴うツンドラ土壤に蓄積されている有機物の分解が加速し，CO₂放出のほうへ炭素収支が傾くことが懸念されていた。タイプの異なる北方林について林床土壤や林床に優占分布するカバープラントに由来する有機堆積物から得られる微生物群集が窒素固定によって供給した窒素が土壤微生物群集の有機物分解総量を高めるといったシナリオの検証のためには，土壤環境に即した物理化学的条件下でこれらの微生物群集がもつ窒素固定能を正當に評価し，真の窒素供給微生物の活動を考慮する必要がある。北方林のバイオマス維持に不可欠な窒素の動態を特定することは，森林の成立・維持要因を探るためには非常に重要な作業である。しかしながらこれまでの報告によれば，北方林の物質循環のなかで，窒素だけはその収支が合わず，かなりの窒素についてはその供給源が不明とされている。これは「北方林の窒素供給ミッシングリンク」としてよく知られている。我々は，上述した森林の動態が有機物分解を加速するか否かを検証するため，このミッシングリンクの謎に挑もうと考えた。この際，それらの窒素供給ポテンシャルを湿地林の代表的窒素固定細菌であるフランキアならびに活性の高い単生窒素固定細菌標準菌株（*Klebsiella pneumoniae*等）と比較し，その窒素固定ポテンシャル強度を把握しようとした。また，それら窒素固定細菌の生育と機能性発現に必要な環境条件を明らかにすることで，現地の各種バルク土壤から分離した微生物の門属種構成（細菌相）と窒素固定能の関連性を見いだそうとした。これらの解析に挑むためには，信頼性が高い窒素固定能評価系の構築が必要と考えた。すなわち，湿地林やタイガにおける単なる窒素固定微生物ハンティングではなく，その森林成立条件と成立過程を示す土壤化学的性質やDNAからみる微生物多様性データを収集し，実験室レベルでの活性亢進要因との比較から主要な環境応答反応を解析する試みによって「窒素供給ミッシングリンク」の謎を解明しようとした。この試みによって，北方林が土壤中の物質循環にどのように関わるかが明らかにできると考え，本研究を開始した。

2. 研究の目的

本研究は，北方針葉樹林ならびに北方湿地林の窒素供給源を明らかにし，北方林生態系のバイオマス産生維持に必要な窒素循環システムの全容解明を目的とする。特に土壤中の菌相解析とアセチレン還元活性の相関，植生と土壤微生物群集の窒素固定能との関連，細菌と植物リター中に含まれる二次代謝産物と窒素固定亢進あるいは抑制との関連，ヒースのエリコイド菌根菌や樹木の外生菌根菌と窒素固定細菌との関連，林床土壤中の真正細菌と古細菌との関係から，森林限界線での森林成立因子の特定を試みる。さらに，無機窒素代謝のうち特に窒素固定と脱窒に着目し，北方寒冷地での主たる窒素循環系の全容を解明する。すなわち，北方林の再生を含めた生態系維持管理のために必要な所見を得，北方林の評価と再生・利用ならびに温暖化指標としての森林限界植生について，提言をまとめる。

3. 研究の方法

この窒素供給要因を完全に理解するため，タイプの異なる北方林生態系を研究サイトとして選定し，それらを比較した。東シベリアのサイト（永久凍土タイガ林，乾燥地）については，主要な窒素供給源を明らかにすると同時に，その成立に連動するコケモモのリターや根の抽出物の土壤微生物に対する影響を試験した。フィンランドでは，森林限界線のサイトとしてラップランド・キルピスジャルビのBiological Research Stationを基点とし，その周囲の研究調査エリアでサンプル採取をおこなった。

ここでは緯度が上がるに従ってトウヒ・アカマツ林からヨーロッパダケカンバとの針広混交林へと遷移し，ヨーロッパダケカンバ純林を経て，ヒメカンバやガンコウランといった低木層のみからなる亜北極ツンドラへの移行が見られる。この森林限界線の内側（カンバ林），外側（ツンドラ域），さらには森林限界直下のカンバ林（隣接するヨーロッパダケカンバ疎林とヒメカンバ群落）についてトランセクトを設定し，各サイトの各層の土壤を採取し，その窒素固定ポテンシャルと培養による菌相解析，DGGEを用いた菌相の比較をおこなった。さらにスウェーデンのアルビツヤウル近郊のヨーロッパアカマツ実験林で林床にフェザーモスが生育した林床土壤についても各層からの採取を試みた。

また，スウェーデン北部山岳地帯のAbiskoにあるAbsko Scientific Research Stationで

は、山岳の標高差によって成立する森林限界について調査した。森林限界線以下では主にヨーロッパダケカンバ林の林床にヒースが優先する通常の植生とイネ科植物を代表とする非ヒースのスポットに区分され、圧倒的なヒースに対し、メドゥと呼ばれる後者では土壤水分が高く、この違いが植生の差異を生んでいた。これらの二地点、さらには標高の高いツンドラでもヒース植生とスゲ科植物が優占するメドゥで各層の土壤を採取した。

日本では苫小牧市のつた森公園にある人工カラマツ林、人工トドマツ林、ミズナラ林の3種類でそれぞれの階層の土壤を得た。この土壤は樽前火山からの火山礫がC層を成し、O、A、Bの各層が比較的鮮明に認められた土壤である。これらを先の永久凍土林や森林限界線付近で得た土壤と窒素固定ポテンシャルとそれらの有機物への応答を見た。また、それぞれの調査値では、生物が活動するための因子を探る目的で、土壤ガスの採取と測定、共生生物、特に外生菌根菌の役割と多様性についての解析、生物、特にコケ類の生産性と炭素収支解析を行った。それぞれ研究分担目的のために調査地で採取したものは、現地で分析するか、あるいは許可を得て国内へ持ち込んでそれぞれ解析を試みた。

研究体制は、研究代表者ならびに3名の研究分担者にはそれぞれカウンターパートというべき、信頼の置ける現地研究協力者がいる。研究代表者である橋床ならびに分担者の波多野は、ヤクーツク近郊の永久凍土林の窒素供給と窒素動態の研究ならびに永久凍土での微生物遷移についての研究を、ロシア科学アカデミー、シベリア寒地圏生物研究所およびロシア凍土研との共同研究で行った。研究連携者の原口ならびに橋床はミズゴケ生態の専門家であるフィンランド・ヨエンス大学との共同研究により湿地林の現地調査を行った。この調査には、湿地環境微生物や窒素循環に関わる微生物の探索を目的として、研究分担者の玉井ならびに研究連携者として追加した堀内（北見工大）および宮本（北大）が参加した。国内では小池が、特に高CO₂反応モデルを念頭に、ハンノキ林とカラマツ林の炭酸同化量を測定し、窒素動態の予測を行った。

4. 研究成果

2008年にロシア国内から日本を含めた外国への土壤の持ち出しが許可されなくなったため、予定していた夏季シベリア土壤サンプリングとそれを用いた微生物相の検討は、カルチャーラップしたバクテリア群集でしか行えなくなった。それでも2009年には、永久凍土上の活動層に関して培養可能な微生物の同定とその窒素固定活性の検出をジェランガム培地で可能にしたという論文を

発表することができた（発表論文1）。特に深度別では、最も有機物に富んだ0層ではなく、最も深いB層（30 cm）に高い活性があることが分かった。これらの窒素固定活性を正当に評価する条件を探索し、ジェランガム培地に加え、最適な糖源として見いだしたmannitolの濃度を極端に下げ（0.05%）、至適pH 5.2下、15°Cで最も高いアセチレン還元を示すことが分かった（発表論文4）。また、マット状になった現地コケモモ根から、乾燥重kg当たりおよそ2gのマニトールを回収することができた。これによって、北方林のもう一つの特徴である外生菌根菌類や腐生性担子菌類の菌糸塊やシロから放出されるマニトールが土壤中の窒素固定を担う単生窒素固定細菌の重要な炭素源であることが示された（発表論文4）。また、森林火災のあと林床に非分解性炭素として土壤中に残留する炭が、シベリアでは樹木新生芽生えの生育を補助する外生菌根菌の足場として有用であることを実験的に示した（発表論文5）。

ロシアでの試料持ち出しが厳しく制限され始めたことから、フィンランドにサイトを代え、ラップランドの森林限界に近い地点での土壤サンプリングを行い、これまで東シベリア・タイガ林の林床土壤と同じ方法で、窒素固定能の検定を試みた。現地ではポドソルが発達し、溶脱の起こったE層よりも下層のB層褐色土壤で比較的高いアセチレン還元が認められた。この傾向は東シベリアのそれと同じであったが、培地に添加する糖に対する反応ではラップランド土壤洗浄液では0.02%という極めて低い糖濃度で活性が極大になる傾向が認められた。

2010年度も夏季シベリアサンプリングによるヤクーツクからの試料持ち帰りが許可されない状況が続いたため、フィンランドラップランドに位置するKilpisjarviの北方森林限界での土壤微生物調査ならびに北部スウェーデン・Arjeplog近郊Reivoで北方林床蘚類（特にfeather mossと呼ばれるハイタチゴケ、イワダレゴケ、ダチョウゴケの3種類）、さらにはポドソル土壤とその下層であるB層の土壤サンプリングを行い、これまで東シベリア・タイガ林の林床土壤と同じ方法で、シアノバクテリアの検索分離と窒素固定能の検定ならびにDGGEによるメタゲノム解析を試みた。ラップランドでは、森林限界を越えたツンドラ地帯のガンコウラン直下の土壤で比較的高いアセチレン還元が認められたが、他の森林限界点付近のカンバ林や針葉樹林の林床土壤では活性はほとんど検出されないか、高くなかった。また、東シベリア土壤細菌群集同様、ラップランド・ツンドラ土壤でも炭素源濃度や培養温度に対しては現地土壤環境に近いもので活性が高くな

る傾向が認められた。Arjeplog では、成立経年数が大きな森林林床を覆う蘚類に高頻度で窒素固定性藍藻類である *Nostoc* が付着するととの現地研究者らの見解に反し、森林再生から 30 年という比較的若い林分から得たハイタチゴケに極めて高頻度で *Nostoc* の着生が認められた。この蘚類に付着する窒素固定性 *Nostoc* を 10 株以上分離し、蘚類の水抽出物によってホルモゴニア分化が抑制されるとの結果を得た。また、フィンランドのミズゴケ表面や苫小牧の石炭火力発電所のコケにもシアノバクテリアが高頻度で付くことを示す幾つかの証拠を得たので、これを研究対象とすることで、北方林の蘚類-シアノバクテリア共生のモデル系として活用できる。北方森林限界土壌から得た微生物は、混合培養では極低窒素培地で高いアセチレン還元を示したが、分離株ではそれぞれ極低窒素培地で高い増殖能を示すにもかかわらず、アセチレン還元を示さず、これが窒素ミッシングリンクの重要なポイントであることが分かった。

この結果を踏まえて、最終年度にはフィンランド・ラップランド・キルピスジャルビの森林限界に近い地点、また、スウェーデン、スカンジナビア・アビスコの山岳地帯で森林土壌とツンドラ土壌の土壌細菌相の比較を目的としてサンプリングを行った。カンバ森林限界帯での土壌サンプリング、蘚類収集、ならびにリター収集で得た試料を用い、それぞれの微生物群集を炭素濃度が変動した一連の培地あるいはリター抽出物が添加された培地で培養し、アセチレン還元能の検定と並行して DGGE による菌相解析も試みた。フィンランド・ラップランドでは、森林限界線を越えて広がる亜北極ツンドラ帯のうち、土壌水分含有量の高い地点で採取した O 層および A 層でのみ高いアセチレン還元能を見いだした。ツンドラ土壌での窒素固定に寄与する微生物をジェランガムゲル培地による培養法と DGGE 法の組み合わせで解析し、A 層には *Dugnellia* 属細菌と *Clostridium* 属が主要な培養可能細菌として、また *nifH* 標的 DGGE では得られた。 *nifH* バンドの塩基配列から *Azotobacter* 属、 *Geobacter* 属、 *Mesorhizobium* 属、 *Methylosinus* 属細菌などが *nifH* 遺伝子の元来の保持者としてリストアップされた。これに対し O 層では *Clostridium* 属細菌が主要細菌相を成すものの、A 層に比較して菌相が多様性に富み、 *nifH* は *Geobacter* 属および *Mesorhizobium* 属のものが優位であった。これに対し、カンバ森林限界線直下の匍匐性 *Betula nana* と中高木の *B. pubescens* 樹下の林床土壌では、 *B. nana* が圧倒的に低温耐性 Actinobacterium 門細菌 Microbacteriaceae 科と Streptomycetaceae 科の細菌群を従え、一方、 *B. pubescens* ではミズゴケ付着性の種類が見いだされている α -Proteobacteria 門の

Sphingomonaceae 科 *Mucilaginibacter* 属細菌が同定された。これらの植生直下では、主要な機能性菌相は大きく異なることが明らかになった。2種の *Betula* に加え、 *Empetrum nigrum* のリターを収集後、そこに含まれる二次代謝産物が菌相の機能性や優占性にどのような影響を及ぼすか検定し、フェノール類に強い抑制効果を認めた。

亜北極ツンドラや森林限界のメドゥーのような湿った土壌では窒素固定ポテンシャルが高いが、バイオマス生産量の大きな北方林の林床土壌ではアセチレン還元をほとんど検出できない。これらの結果から、北方林の窒素ミッシングリンクは、単生窒素固定細菌を単独あるいは混合系で評価してきたことに起因するのではないかと考えた。森林限界に近いカンバ林のような生態系内では、単生窒素固定細菌単独ではなくエリコイド菌根菌や外生菌根菌を系内に取り込んだ協働的窒素固定と生産者（樹木）への効率的窒素供給が行われている可能性を示した。菌根菌の活動が及びにくいツンドラやメドゥーにおいては、逆に土壌生単生窒素固定細菌が活発に活動していることになる。以上の結果から、森林限界に近い、土壌での有機物分解が限定される北方森林生態系では、生態系全体の物質循環スケールの大きさが単生窒素固定細菌によるアセチレン還元能を負制御していることが強く示唆された。

これらの研究成果は、地球の温暖化によって森林限界線が北上した場合、どのような炭素・窒素循環の変動が起こるかを予測する上で重要な知見を与えている。

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 12 件)

- 1) D. S. Choi, H. O. Jin, D. J. Chung, K. Sasa, T. Koike. Growth and physiological activity in *Larix kaempferi* seedlings inoculated with ectomycorrhizae affected by soil acidification. *Trees-Structure and Function*, 22, 729-735 (2008). 査読有り
- 2) Shintaro Hara, Yasuyuki Hashidoko*, Roman Desyatkin, Ryusuke Hatano, and Satoshi Tahara. High rate of N_2 -fixation by East Siberian cryophilic soil bacteria determined by measuring acetylene reduction in nitrogen-poor medium solidified with gellan gum. *Applied and Environmental Microbiology*, 75 (9), 2811-2819 (2009).

査読有り

- 3) A. R. Desyatkin, F. Takakai, P. P. Fedorov, R. Hatano. CH₄ emission from different stages of thermokarst formation in Central Yakutia, East Siberia. *Soil Science and Plant Nutrition*, 55, 558-570 (2009). 査読有り
- 4) A. Nishimura, S. Tsuyuzaki, A. Haraguchi. chronosequence approach detecting revegetation patterns after *Sphagnum*-peat mining, northern Japan. *Ecological Research*, 24, 237-246 (2009). 査読有り
- 5) K. Makoto, Y. S. Kim, Y. Tamai, T. Koike. Buried charcoal layer and ectomycorrhizae cooperatively promote the growth of *Larix gmelinii* seedlings. *Plant and Soil*, 327, 143-152 (2010). 査読有り
- 6) 原口昭. ミズゴケ類の光合成速度の環境応答とその生態的意義. *光合成研究*, 20, 22-27 (2010). 査読有り
- 7) Shintaro Hara, Roman V. Desyatkin, Tomoaki Morishita, Ryusuke Hatano, and Yasuyuki Hashidoko. Clear increase of acetylene reduction in soil bacteria of East Siberian Taiga forest bed under appropriate conditions mimicking the natural soil environments. *Soil Science and Plant Nutrition*, 57 (5), 716-724 (2010). 査読有り
- 8) Kobayashi Makoto, Dongsu Choi, Yasuyuki Hashidoko and Takayoshi Koike. The growth of *Larix gmelinii* seedlings as affected by charcoal produced at two different temperatures. *Biology and Fertility of Soils*, 47 (4), 467-472 (2011). 査読有り
- 9) Hisahaya Takeda, Naoki Takahashi, Ryusuke Hatano, and Yasuyuki Hashidoko. Active N₂O emission from bacterial microbiota of Andisol farmland and characterization of some N₂O emitters. *Journal of Basic Microbiology*, online published (2012). 査読有り
- 10) E. Novriyanti, M. Watanabe, M. Kobayashi, T. Takeda, Y. Hashidoko, T. Koike. Photosynthetic nitrogen and

water use efficiency of acacias and eucalypts seedlings as afforestation species. *Photosynthetica*, online published (2012). 査読有り

[学会発表] (計 15 件)

- 1) Takayoshi Koike, Hiroyuki Tobita, Tokihisa Agari, Hajime Utsugi, Akira Uemura, Mitsutoshi Kitao, Kobayashi Makoto and Yasuyuki Hashidoko. "Susceptibility to insect herbivory of alder species native to northern Japan grown at elevated CO₂ with a FACE system" 15th International-Frankia and Actinorhizal Plants Meeting 2008. October 19-23, 2008. Auditorium of Biblioteca Sarmiento, Bariloche, Argentina.
- 2) 小出隆広, Fedorov Pavel, Desyatkin Roman, Maximov Trofim, 橋床泰之, 波多野隆介. 東シベリア・タイガ生態系林床における窒素固定能の定量的評価, 日本土壤肥料学北海道支部会. 平成 20 年 12 月 3 日. 札幌市、北海道農業研究センター.
- 3) 原新太郎, 橋床泰之, Roman V. Desyatkin, 波多野隆介. 改良条件下における東シベリア・タイガ林床土壌細菌叢の窒素固定能の再評価. 日本土壤肥料学会年会. 平成 20 年 9 月 10 日. 名古屋市, 名古屋市立大学.
- 4) 原新太郎, 橋床泰之, Roman V. Desyatkin, 波多野隆介. 東シベリア・タイガ林床土壌細菌はジェランガム培地で潜在的機能性を発揮する. 日本農芸化学会年次大会. 平成 21 年 3 月 29 日. 福岡市, マリンメッセ福岡.
- 5) 小林 真, 廣部 宗, 小池孝良, T. H. DeLuca, S. V. Bruanin, E. V. Malashko, F. V. Valentina, 橋床泰之. ロシア・アムール州の山火事後の森林再生初期過程 - 特に針葉樹実生の更新と土壌養分, 炭量に注目して-. 第 58 回日本森林学会北海道支部会, 2009 年 11 月 11 日, 札幌コンベンションセンター, 札幌.
- 6) T. Koike, H. Tobita, T. Agari, M. Kitao, M. Watanabe, K. Makoto, K. Sasa, Y. Hashidoko. Plant defense characteristics of alder species native to northern Japan grown at elevated CO₂ in FACE. 4th International Conference on "Mechanisms of Growth,

Competition and Stress Defense in Plants”, March 1-3, 2010, Center of Life and Food Sciences Weihenstephan, Germany.

- 7) 原 新太郎, 橋床泰之, R. V. Desyatokin, 波多野隆介. 東シベリア永久凍土上の活動層から分離した土壌窒素固定細菌の特性. 日本土壌肥料学会大会, 2009年9月18日, 京都大学, 京都.
- 8) S. Hara, T. Tahvanainen, Y. Hashidoko. Investigation of nitrogen-fixing potential in soil bacterial microbiota from Lapland boreal forest limit. 19th WCSS (The World Congress of Soil Science), August 2, 2010, Brisbane International Convention Centre, Australia.
- 9) 原新太郎, 橋床泰之. 低炭素培地を用いた北方針葉樹林林床土壌微生物のアセチレン還元評価. 日本土壌肥料学会大会, 2010年9月7日, 北海道大農学部, 札幌.
- 10) 小出隆広, 橋床泰之, Alexey R. Desyatkin, 小林 真, 原新太郎, Trofim C. Maximov, 波多野隆介. 東シベリアタイガ生態系林床における窒素および亜酸化窒素ガス動態に土壌水分率が与える影響, 日本土壌肥料学会 2010年度北海道支部会, 2010年11月29日, 北農研センター, 札幌.
- 11) 磯田玲華, 原新太郎, Teemu Tahvanainen, 橋床泰之. ジェランガムソフトゲル培養法によるフィンランド・ツンドラ帯土壌のアセチレン還元能検出とその土壌、培養物両者についての細菌叢解析. 日本土壌肥料学会 2011年大会, 平成 23年9月7日, つくば国際会議場, つくば市.
- 12) 原新太郎, 橋床泰之. 寒天粉末に含まれるフランカルボン酸誘導体は土壌細菌の活動を制限する. 日本土壌肥料学会 2011年大会, 平成 23年9月7日, つくば国際会議場, つくば市.
- 13) S. Hara, T. Tahvanainen, Y. Hashidoko. Soil bacteria contributing to nitrogen cycle in Finnish Lapland forest limit under different vegetation. 5th BioMicroWorld 2011, September 14-16, Torremolinos Conference Centre, Malaga, Spain.

[図書] (計1件)

- 1) 原口 昭 (編著), 橋床泰之, 上田直子, 河野知謙 (著), 「生態学入門 生態系を理解する」, 生物研究社, Pp. 1-138 (2010).

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

○取得状況 (計 0 件)

[その他]

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

橋床 泰之 (HASHIDOKO YASUYUKI)
北海道大学・大学院農学研究院・教授
研究者番号: 40281795

(2) 研究分担者

原口 昭 (HARAGUCHI AKIRA)
北九州市立大学・国際環境工学部・教授
研究者番号: 50271630

(3) 研究分担者

小池 孝良 (KOIKE TAKAYOSHI)
北海道大学・農学研究院・教授
研究者番号: 10270919

(4) 研究分担者

波多野 隆介 (HATANO RYUSUKE)
北海道大学・農学研究院・教授
研究者番号: 40156344

(5) 研究分担者

玉井 裕 (TAMAI YUTAKA)
北海道大学・農学研究院・准教授
研究者番号: 50281796

(6) 連携研究者

堀内 淳一 (HORIUCHI JUNICHI)
北見工業大学・工学部・教授
研究者番号: 30301980

(7) 連携研究者

宮本 敏澄 (MIYAMOTO TOSHIKAZUMI)
北海道大学・農学研究院・講師
研究者番号: 00343012