

令和 5 年 5 月 16 日現在

機関番号：82706

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2020～2022

課題番号：20H00208

研究課題名(和文)生物アーカイブ試料を用いた人新世の解析：琵琶湖におけるケーススタディ

研究課題名(英文)Analysis of Anthropocene with biological archives: A case study in Lake Biwa

研究代表者

大河内 直彦(Ohkouchi, Naohiko)

国立研究開発法人海洋研究開発機構・海洋機能利用部門・部門長

研究者番号：00281832

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 33,700,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、生物中に含まれるアミノ酸の窒素同位体比の分析法について、2つの新しい方法論を確立し、琵琶湖でかつて採取されホルマリン固定により長期保存されている各種魚類に適用した。フェニルアラニンとメチオニンの窒素同位体比の差は、過去の研究によって水界資源100%と考えられた値(～-5%)よりも明らかに大きな値を示し、各アミノ酸への15Nの分配が生物種によって異なることが原因と考えられた。また本研究では、アミノ酸の窒素同位体比を用いて琵琶湖の各種魚類の栄養段階を推定し、これまでの生態学的観察を裏付ける結果を得た。タンパク質を構成する16種類のアミノ酸の炭素同位体比の測定法についても確立した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、20世紀半ば以降の琵琶湖を例に、複雑な食物連鎖とその人類活動による影響の解明を目的としている。人類活動を重要なgeological forceとみなす人新世の理解に、特にホルマリン固定された生物アーカイブ試料というこれまでほとんど利用されてこなかった材料に着目する点に学術的意義がある。世界中に存在する生物アーカイブがもし利用可能であることが明らかになれば、巨大なアーカイブの潜在的可能性を大きく広げることになり、富栄養化がローカルな生態系に及ぼす影響という人類が直面する社会問題の原因解明に大きなインパクトを与えるだろう。

研究成果の概要(英文)：In this study, two new methodologies for analyzing nitrogen isotope ratios of amino acids in living organisms were established and applied to various fish species formerly collected in Lake Biwa and preserved for a long time by formalin fixation. The difference in nitrogen isotope ratios of phenylalanine and methionine was clearly larger than the value (～-5%) considered to be 100% of the aquatic resources by previous studies, and was considered to be caused by the different distribution of 15N to each amino acid in each species. In this study, we also estimated the trophic levels of various fish species in Lake Biwa using nitrogen isotope ratios of amino acids, and obtained results that corroborate previous ecological observations. We also established a method for measuring carbon isotope ratios of the 16 amino acids that make up proteins.

研究分野：生物地球化学

キーワード：富栄養化 琵琶湖 アミノ酸 窒素同位体比

1. 研究開始当初の背景

地球表層に降り注ぐ太陽エネルギーは、食物連鎖を通じて生物界を流れていく。この食物連鎖は、自然界における物質循環を強く規定しており、それゆえその詳細な解明は地球表層の環境科学にとって重要である。申請者らは近年、アミノ酸の窒素同位体比 ($\delta^{15}\text{N}$ 値) を用いた栄養段階の正確な推定法 (誤差は約 0.1) を提案した (Chikaraishi et al., 2009; Ohkouchi et al., 2017; Ohkouchi, 2023)。グルタミン酸とフェニルアラニンの窒素同位体比の差が、生物の栄養段階 (植物を 1、植食者を 2 とする数値) の一次関数になることを見出し、定式化した (図 1)。本方法は広く受け入れられ、生物の食性研究や地球生物学的な研究が、現在この方法を用いて世界的に展開されている。さらに、ホルマリン固定された生物試料にこの方法論が適用可能であることを明らかにし (Ogawa et al., 2013)、世界中に保存・保管されているホルマリン固定の生物アーカイブ試料が、食物網研究とその時間変遷の解析に応用可能であることを示した。その一方で、陸域と水域では栄養段階の推定式が異なるため、両者をまたぐ生態系ではこの方法が適用できないという欠点があった。しかし近年、本基盤 A 研究の申請者らによって、この欠点がメチオンとフェニルアラニンの窒素安定同位体比の差や炭素同位体比を用いることによって解決できることが提唱された (Ishikawa et al., 2018)。

本研究は、琵琶湖で得られた生物アーカイブ試料について、上記のアミノ酸の窒素同位体比法を適用してその生態系解析を行うことを主眼に置いたものである。特に、メチオンとフェニルアラニンの窒素安定同位体比の差を用い新しい方法論を最適化すること、アミノ酸の炭素同位体比の測定法を確立し、その食物網研究の意味を追求すること、そのうえで琵琶湖の生物アーカイブ試料に展開

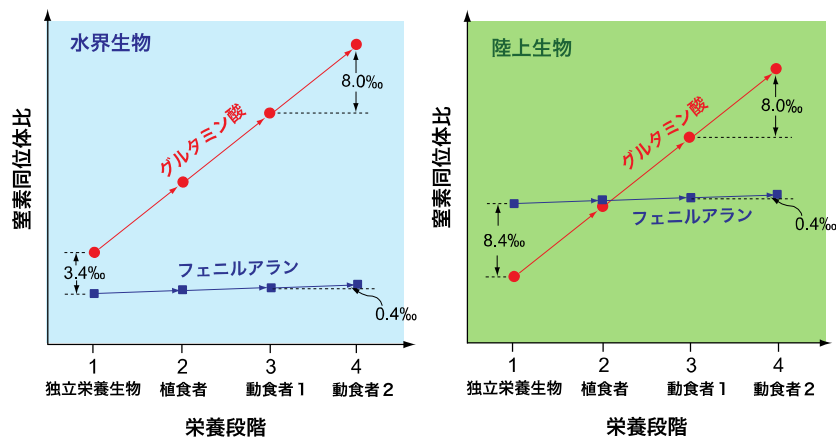


図 1. 個別アミノ酸 (グルタミン酸とフェニルアラニン) の窒素同位体比と栄養段階の関係を表した図。両アミノ酸の同位体比の差は栄養段階の一次関数になる。しかし、水界生物と陸上生物では異なる関数になるため、両者が混じる生態系では栄養段階を正確に推定することができない。

し、その詳細な生態系情報を得ることである。特に に関する研究は、水陸の境界付近、つまり湖沼や海洋沿岸域に生息する生物が、どの程度陸上で固定されたエネルギーに依存しているのか？ 人類活動の余剰産物である有機物が地域的な物質循環や生態系にどれほどの影響を及ぼしているのか？ という古典的な問いに対して精度の良い答えを与えるだけでなく、「人新世 (Anthropocene)」における人類活動の影響を科学的に記述可能とする。精度の高い情報は、多様かつ複雑に絡み合った環境問題の緩和策を練るうえで重要な基礎データにもなる。

2. 研究の目的

冒頭に述べたように、地球表層環境のエネルギーや物質循環において、食物連鎖はきわめて重要な役割を担っている。より広い視点に立てば、人類の食糧問題にも直結するテーマである。本研究は、20 世紀半ば以降の琵琶湖を例に、複雑な食物連鎖とその人類活動による影響の解明を目的としている。本研究では、申請者らの 10 年以上に及ぶ研究成果の積み重ねをもとに独自に編み出した方法論を用いるという点に独自性がある。また人類活動を重要な geological force とみなす人新世の理解に、生物アーカイブ試料というこれまであまり利用されてこなかった材料に着目する点に創造性がある。

3. 研究の方法

本研究で用いた試料は、京都大学生態学研究センターの所員によって琵琶湖の各所 (木津沖、八幡沖、追分沖) で採取され、ホルマリン固定された後、長年エタノール中で保存されてきた魚類試料である。試料の選別やサンプリングに関しては、分担者である木庭啓介教授 (京大生態学研究センター)、高津文人室長 (国立環境研究所) が研究代表者 (大河内直彦) と協議のうえ行

った。

本研究では、以下の3つの方法論を主に用いる。

1) グルタミン酸とフェニルアラニンの窒素同位体比の差：生物の栄養段階（植物を1，植食者を2とする数値）の一次関数になることを応用する（図1）

2) メチオニンとフェニルアラニンの窒素同位体比の差：この数値は陸上資源の混入の一次関数になることが提唱されており、それを確認するとともに応用する。メチオニンはフェニルアラニンと同じく、食物連鎖を通して窒素同位体比がほとんど変化しない「起源アミノ酸」である。しかし同じ起源アミノ酸であるフェニルアラニンとの間に窒素同位体比の差（ $\delta^{15}\text{N}_{\text{Met}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{Phe}}$ ）があり、その大きさは水域生物で約-5‰、陸域生物で約-17‰である（図2）。したがって、水陸両方から餌を得る生物の「メチオニンとフェニルアラニンの窒素同位体比の差（図2の横軸）」は、餌の起源、つまり陸域生物 vs. 水域生物の割合に応じて-17‰~-5‰の値を取ることが予想される。実際、両方の餌資源を利用している6種類の混合食性生物（主に水生昆虫）に予察的に応用した結果、生態学的な摂餌行動の観察を裏付ける結果を得た（図2; Ishikawa et al., 2018）。ただし、メチオニンの窒素同位体比の測定法にはいくつかの問題が残されており、餌の起源問題をさらに追求するためには、メチオニンの窒素同位体比の正確な測定法の確立が不可欠である。そこで本研究では、高速液体クロマトグラフィー（HPLC）などを駆使して、誘導体化されていないメチオニンを単離し、それを元素分析計/同位体質量分析計（EA/IRMS）によって測定する新たな方法論の開発を行う。分担者の石川尚人副主任研究員（JAMSTEC）がHPLCによる単離・精製とガスクロマトグラフィー/燃焼/同位体比質量分析計（GC/C/IRMS）を用いた窒素同位体比測定を担当し、小川奈々子主任研究員（JAMSTEC）が改造型EA/IRMS（Ogawa et al., 2010）を用いた、微量試料（メチオニン）の窒素・炭素同位体比の測定を担当した。

3) アミノ酸の炭素同位体比測定法の改良と応用：上記のアミノ酸の窒素同位体比を用いた栄養段階は、当然のことながら、窒素から見た栄養段階であり、理論的には炭素から見た栄養段階とは必ずしも一致しないはずである。特に、陸域で生産された炭素に富む有機物（例えば、炭化水素を濃集した穀類）を大量に摂取する生物については、このことが食物連鎖を還元うえで重要なポイントになる。1990年代以降、いくつかの研究室で生物試料のアミノ酸炭素同位体比がGC/C/IRMSを用いて測定されてきた。しかし、近年その結果の信憑性が疑われている。誘導体化時における同位体分別の補正が、時に非常に大きな補正を要するだけでなく、多様な有機化合物が混合した実試料では原理的に難しいからである。そこで本研究では、この問題を解決するために、上述のメチオニンと同じくHPLCを用いて個々のアミノ酸を単離・精製し、精製されたアミノ酸をEA/IRMSによって炭素同位体比を測定する方法を開発する。予察的な結果によると、逆相カラムを用いれば炭素同位体比を変化させることなく、各種アミノ酸を単離できることが明らかになっている。ちなみにホルマリン固定試料は、ホルムアルデヒド起源の炭素が付加されるものの、ペプチド結合を加水分解して生じる遊離アミノ酸の炭素同位体比には影響しないことを付記

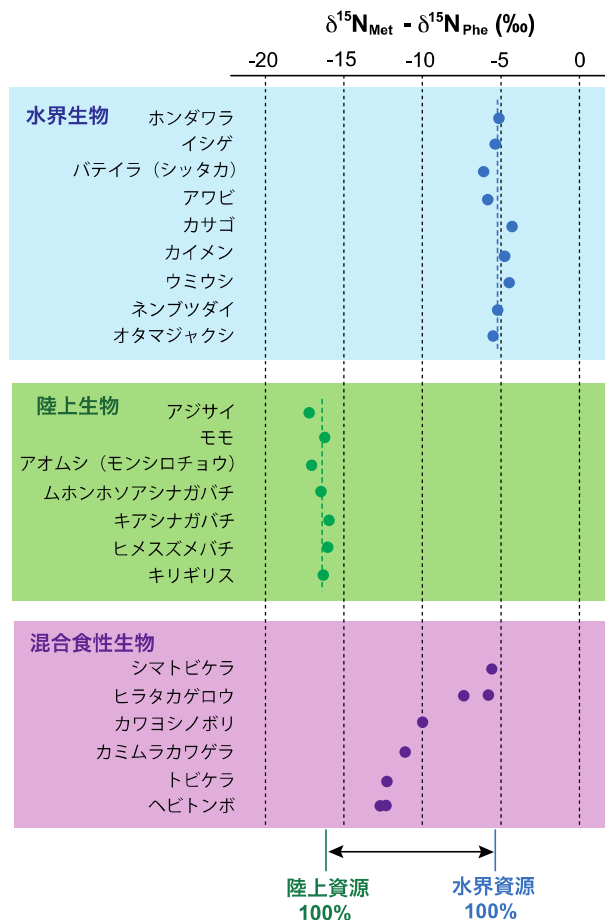


図2. メチオニン (Met) とフェニルアラニン (Phe) の窒素同位体比の差を、各種水界生物、陸上生物、混合食性生物について示した図。混合食性生物の値は、両者の中間的な値を示している。

しておく。

4. 研究成果

本研究では、生物試料中に含まれるメチオニンの窒素同位体比の分析法について、2つの新しい方法論の検証を行った。一つは、HPLCによってフラクション・コレクターを用いて単離した後GC/C/IRMSで測定する方法であり、もう一つは、単離後にジエチルエーテルを用いてメチオニンの結晶を洗浄（精製）し、その窒素同位体比をEA/IRMSで測定する方法である。いずれについても窒素同位体比の測定法としては問題のないことが明らかになった。この結果の詳細は、Ishikawa et al. (2021)として *Limnology and Oceanography, Method* 誌に発表した。

この新しい方法論を用いて測定した琵琶湖でかつて採取された各魚類のメチオニンとフェニルアラニンの窒素同位体比を測定し、その差 ($\delta^{15}\text{N}_{\text{Met}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{Phe}}$) を示したものが図3である。驚くべきことに、琵琶湖でえられた各種魚類のその値は-1‰から+5‰を示し、過去の研究によって水界資源 100%と考えられた値 (~-5‰) よりも明らかに大きな値を示した。この結果は、メチオニンの窒素同位体比の差が、以前の研究によって想定されたものよりも高い値をもつ、あるいは生物や環境によって変動する可能性を示唆している。フェニルアラニン代謝の第一段階が水酸基の付加によるチロシンの生成であり、一方メチオニン代謝の第一段階がメチル基の除去によるホモシステインの生成であることは、あらゆる生物に共通している。したがって、これらのアミノ酸代謝には同位体分別は基本的に伴わないものと考えられる。本研究によって見出された ($\delta^{15}\text{N}_{\text{Met}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{Phe}}$) 値が従来値と異なる現象は、個々のアミノ酸の代謝の問題というよりは、各アミノ酸への ^{15}N の分配という、アミノ酸代謝全体のバランスの問題として捉えられるべきものであろう。

グルタミン酸とフェニルアラニンの窒素同位体比の差 ($\delta^{15}\text{N}_{\text{Glu}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{Phe}}$) から推定された琵琶湖の各種魚類の栄養段階は図4に示したようなものである。雑食として知られるフナとゼゼラの平均的な栄養段階はそれぞれ 2.7 と 2.9 であった。また強力な捕食者として知られるピワコオオナマズは、測定した魚種の中で最も高い栄養段階である 3.8 を示した。浮遊性であり泥を食さないことが知られているハスとイサザの平均栄養段階はいずれも 3.0 以上を示し、底魚として泥を食うことが知られているカジカの平均栄養段階は 3.2 であった。これらの結果は、個々に観察によって得られたこれまでの知見と非常に整合的な結果であり、グルタミン酸とフェニルアラニンの窒素同位体比の差がやはり栄養段階の一次関数になることを追認した。上記2つの成果の一部については、Ohkouchi (2023)として *Proceedings of Japan Academy Ser. B* 誌に総説論文として発表した。

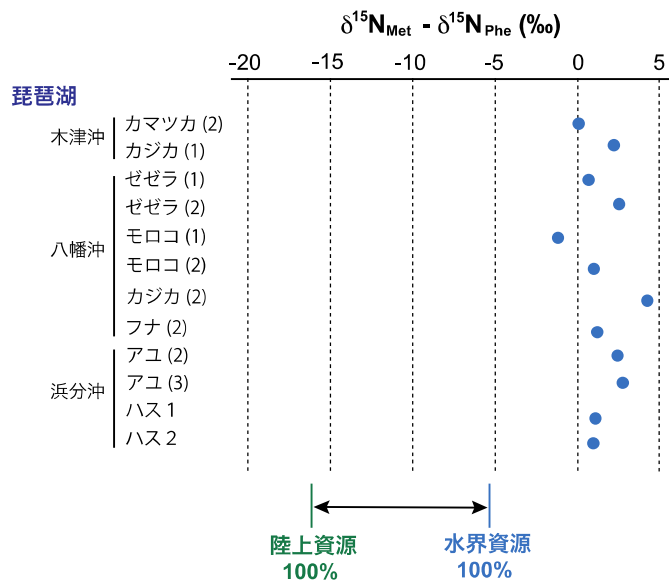


図3. 琵琶湖で得られた各種魚類のメチオニン (Met) とフェニルアラニン (Phe) の窒素同位体比の差。

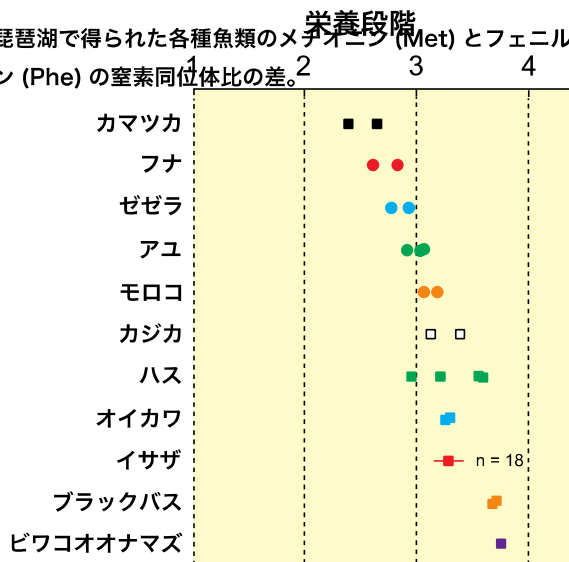


図4. グルタミン酸 (Glu) とフェニルアラニン (Phe) の窒素同位体比の差を用いて、琵琶湖に生息する各種魚類の栄養段階について示した図。

またフェニルアラニンの窒素同位体比を元に、一次生産者 (PP: primary producer) の窒素同位体比を復元した結果は、20 世紀初頭から 1980 年ごろまで徐々に上昇してきたことを示している (図 5)。湖水に硝酸やリン酸が蓄積されはじめたのは 1960 年頃のことであるが、窒素の同位体比の上昇は 20 世紀初頭から見られている。窒素同位体比の上昇は脱窒の増大にともなう現象と考えられているが、もしそれが正しいなら、脱窒の増大は少なくとも 20 世紀初頭から始まっていたことになる。また、一次生産者の窒素同位体比は 1990 年頃以降はむしろ低下してきたように見える。これは、琵琶湖周辺の下水処理施設が充実したことと、周辺住民の環境意識の高まりを受けて水質保全活動が進んだことの結果であろう。

個別アミノ酸の炭素同位体比の測定法については、新しい測定法を確立することに成功した (図 6)。具体的には、誘導体化していないアミノ酸を HPLC に導入し分取した後、EA/IRMS で測定する。特に 2 種類の異なる逆相カラム (CAPCELL PAK C18 MG と Primesep A) は、各アミノ酸を分離可能となるだけでなく、HPLC の前後で炭素同位体比が変化しないことが確認された。この方法を用いればタンパク質を構成する 16 種類のアミノ酸 (グルタミン、アスパラギン、システイン、トリプトファン以外) について炭素同位体比が正確に測定できる。この成果については、いくつかの国際学会で口頭発表するとともに、*Rapid Communications in Mass Spectrometry* 誌に発表した (Sun et al., 2020)。現在、この方法論を琵琶湖の試料に適用すべく、試料を調整中である。

また、アミノ酸の炭素同位体比測定法の確立は、アミノ酸の放射性炭素 (^{14}C) の測定にも応用できると予想されることを追記しておく。アミノ酸の放射性炭素測定は、アミノ酸の起源を知るのに役立つのみならず、人類学の骨試料について、従来より正確な年代測定を可能とするものである。

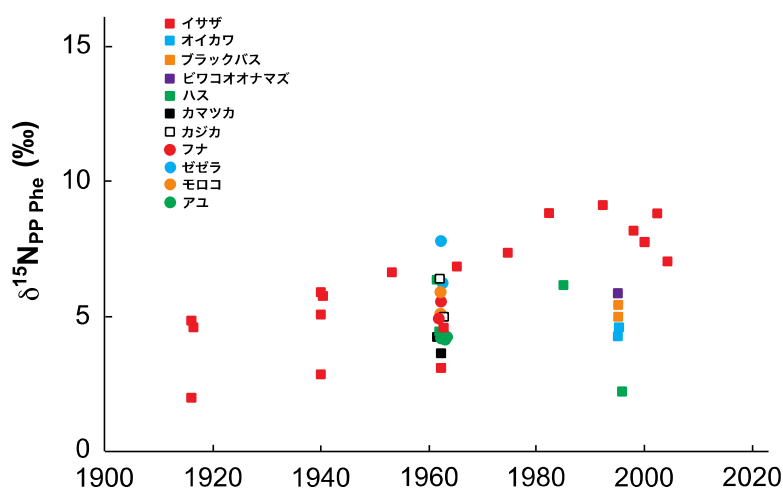


図 5. 20 世紀をととした琵琶湖における一次生産者 (PP: primary producer) の窒素同位体比の推定値。20 世紀初期以降琵琶湖において採取され、アーカイブされてきた各種魚類のフェニルアラニン (Phe) の窒素同位体比を用いて推定した。

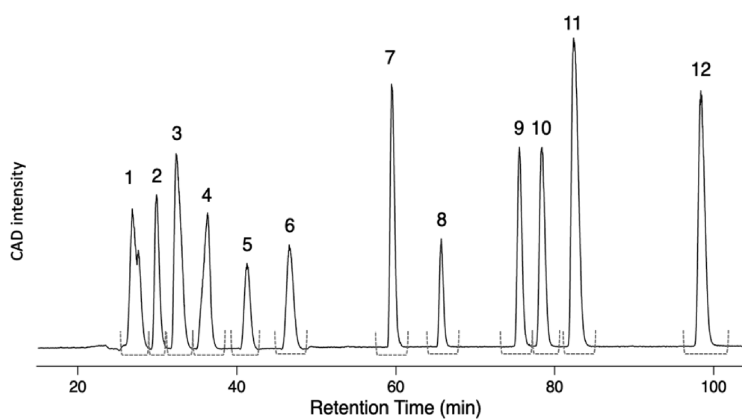


図 6. 個別アミノ酸の炭素同位体比を測定するために最適化された条件下における HPLC のクロマトグラム。個々のピークは以下の通り。

1. Ser+Gly; 2. Asp; 3. Thr+Ala+His; 4. Glu; 5. Arg; 6. Pro;
7. Val; 8. Met; 9. Tyr; 10. Ile; 11. Leu; 12. Phe.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 8件/うち国際共著 6件/うちオープンアクセス 8件）

1. 著者名 Nomaki, H., Rastelli, E., Alves, A., Suga, H., Kitahashi, T., Tsuchiya, M., Ogawa, N. O., Matsui, Y., Seike, K., Miyamoto, N., Corinaldesi, C., Manea, E., Ohkouchi, N., Danovaro, R., Nunoura, T., and Amaro, T.	4. 巻 195
2. 論文標題 Abyssal fauna, benthic microbes and organic matter quality across a range of trophic conditions in the Pacific Ocean.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Progress in Oceanography	6. 最初と最後の頁 102591
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.pocean.2021.102591	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 Ishikawa, N. F., Ogawa, N. O., Chikaraishi, Y., Yamaguchi, M., Fujikura, K., Miyairi, Y., Yokoyama, Y., Nagata, T., and Ohkouchi, N.	4. 巻 8
2. 論文標題 Influence of ocean currents on the diets of demersal fish communities in the western North Pacific revealed by their muscle carbon and nitrogen isotopic compositions.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Marine Science	6. 最初と最後の頁 465
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fmars.2021.641282	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 -
1. 著者名 Takano, Y., Oba, Y., Furota, S., Naraoka, H., Ogawa, N. O., Blattmann, T., and Ohkouchi, N.	4. 巻 463
2. 論文標題 Analytical development of seamless procedures on cation-exchange chromatography and ion-pair chromatography with high-precision mass spectrometry for short-chain peptides.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 International Journal of Mass Spectrometry	6. 最初と最後の頁 116529
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ijms.2021.116529	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 -
1. 著者名 Xing, D., Choi, B., Takizawa, Y., Fan, R., Sugaya, S., Tsuchiya, M., Ohkouchi, N., and Chikaraishi, Y.	4. 巻 652
2. 論文標題 Trophic hierarchy of coastal marine fish communities viewed via compound-specific isotopic analysis of amino acids.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Marine Ecology Progress Series	6. 最初と最後の頁 137-142
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3354/meps13475	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 Takizawa, Y., Takano, Y., Choi, B., Dharampal, P. S., Steffan, S. A., Ogawa, N. O., Ohkouchi, N., Wada, E., and Chikaraishi, Y.	4. 巻 7
2. 論文標題 New insights into isotopic fractionation for central metabolism and biosynthesis in organisms: based on $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ of amino acids from four consumer-diet combinations.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Progress in Earth and Planetary Science	6. 最初と最後の頁 1-13
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s40645-020-00364-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 Sun, Y., Ogawa, N. O., Kawahata, H., Ishikawa, N., Takano, Y., and Ohkouchi, N.	4. 巻 34
2. 論文標題 A method for carbon isotopic measurement of underivatized individual amino acids by multidimensional high-performance liquid chromatography and elemental analyzer/isotope ratio mass spectrometry.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Rapid Communications in Mass Spectrometry	6. 最初と最後の頁 e8885
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/rcm.8885	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 Ishikawa, N. F., Finlay, J. C., Uno, H., Ogawa, N. O., Ohkouchi, N., Tayasu, I., and Power, M. E.	4. 巻 65
2. 論文標題 Combined use of radiocarbon and stable carbon isotopes for the source mixing model in a stream food web.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Limnology and Oceanography Letters	6. 最初と最後の頁 2688-2696
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/lno.11541	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 Matsubayashi, J., Osada, Y., Tadokoro, K., Abe, Y., Yamaguchi, A., Shirai, K., Honda, K., Yoshikawa, C., Ogawa, N. O., Ohkouchi, N., Nagata, T., Naito, Y. I., Miyamoto, H., Nishio, S., and Tayasu, I.	4. 巻 23
2. 論文標題 Tracking long-distance ocean migration of marine fishes using compound-specific stable isotope analysis of amino acids.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Ecology Letters	6. 最初と最後の頁 881-890
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.10.1111/ele.13496	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

〔学会発表〕 計6件（うち招待講演 2件 / うち国際学会 5件）

1. 発表者名 Yuchen Sun, Naoto F. Ishikawa, Thomas M. Blattmann, Nanako O. Ogawa, Hodaka Kawahata, Yoshinori Takano, Naohiko Ohkouchi
2. 発表標題 Development and applications of a liquid chromatography method for the compound- and enantiomer-specific stable carbon isotope analysis of amino acids in environmental samples
3. 学会等名 Ocean Science Meeting 2021 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 原田洋太, 伊藤進一, 小川奈々子, 吉川千里, 石川尚人, 大河内直彦
2. 発表標題 水晶体の同位体分析による魚類の回遊経路復元手法の開発
3. 学会等名 JpGU 2021 (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Chisato Yoshikawa, Masahito Shigemitsu, Akitomo Yamamoto, Akira Oka, Naohiko Ohkouchi
2. 発表標題 Nitrogen isotope mapping in the North Pacific using a marine nitrogen isotope model
3. 学会等名 JpGU 2021 (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Nanako O. Ogawa, Toshihiro Yoshimura, Takeru Kochi, Junichiro Kuroda, Yoshinori Takano, Naohiko Ohkouch
2. 発表標題 Sub-microgram sulfur isotope analysis for the biological, geological, and extraterrestrial samples by sensitivity-improved EA/IRMS
3. 学会等名 JpGU 2021 (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Yuchen Sun, Naoto F. Ishikawa, Nanako O.Ogawa, Hodaka Kawahata, Yoshinori Takano, Naohiko Ohkouchi
2. 発表標題 High-precision compound-specific carbon isotopic analysis of underivatized amino acids using a multidimensional-HPLC and nano-EA/IRMS
3. 学会等名 Eauropean Geoscience Union 2020 (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 大河内直彦
2. 発表標題 同位体で解く生態系
3. 学会等名 西アジア考古学会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>海洋研究開発機構 生物地球化学センター 大河内直彦 https://www.jamstec.go.jp/biogeochem/member/ohkouchi/index.html</p>

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	高津 文人 (Kohzu Ayato) (30514327)	国立研究開発法人国立環境研究所・地域環境保全領域・室長 (82101)	

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	小川 奈々子 (Ogawa Nanako) (80359174)	国立研究開発法人海洋研究開発機構・海洋機能利用部門(生物地球化学センター)・グループリーダー (82706)	
研究分担者	石川 尚人 (Ishikawa Naoto) (80609389)	国立研究開発法人海洋研究開発機構・海洋機能利用部門(生物地球化学センター)・副主任研究員 (82706)	
研究分担者	木庭 啓介 (Koba Keisuke) (90311745)	京都大学・生態学研究センター・教授 (14301)	

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