

令和 6 年 6 月 5 日現在

機関番号：17201

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2020～2023

課題番号：20H03327

研究課題名(和文) 珪藻のウイルス弱毒化因子は、珪藻個体群の維持システムとして機能するのか？

研究課題名(英文) Does SVLF in diatoms act as a maintenance system for diatom populations?

研究代表者

木村 圭 (Kimura, Kei)

佐賀大学・農学部・准教授

研究者番号：30612676

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、珪藻に感染するDNAウイルスの感染性を弱毒化する因子(サテライトウイルス様因子=SVLF)の実態そして機能について調査する研究である。珪藻*Chaetoceros tenuissimus*に感染するSVLFのゲノムを解析し、SVLFゲノムに殻タンパク質が高度の意保存されていること、非遺伝子領域が可変的であり、ウイルス(HV)との共通配列介して関わりを持っている可能性を見出した。また、SVLFがHVの複製を抑え、ウイルスによる珪藻の死が抑制されることを明らかに、SVLFが新規のサテライトウイルスである可能性を強く示唆する結果を得た。

研究成果の学術的意義や社会的意義

『珪藻』は「海の牧草」とも称され、海洋資源生物として重要である。ウイルスはこの珪藻の減耗要因であるが、天然環境ではウイルスが存在しても珪藻は死滅せず大量に存在する。本研究対象であるSVLFは、ウイルス複製を抑制し、珪藻のウイルス感染死も減少させていると考えられる。つまり、SVLFは、珪藻個体群のウイルス感染による死滅を回避する生態システムとして機能していると考えられ、SVLFの生態学的意義は非常に大きい可能性がある。

研究成果の概要(英文)：This study investigates the genome structure and function of a factor that suppresses the infectivity of DNA viruses infecting diatoms (satellite virus-like factor = SVLF). The genome of SVLF infecting the diatom *Chaetoceros tenuissimus* was analysed and it was found that the capsid protein was highly conserved in the SVLF genome, that the non-genetic region was variable and that it may be involved via a common sequence with the virus (HV). They also found that SVLF suppresses HV replication and virus-induced diatom death, strongly suggesting that SVLF may be a novel satellite virus.

研究分野：藻類ウイルス学

キーワード：珪藻 ウイルス 弱毒化因子 感染生理学 ウイルスゲノム

1. 研究開始当初の背景

『珪藻』は、最大で地球上の基礎生産の 1/4 をも担っていると言われる資源生物であり、海洋生物の多くをこの珪藻が支えていると言える。一見すると、豊富な生産を常に続けている様に見える珪藻も、様々なウイルスの感染圧に晒されながら生息している。20 世紀まで、珪藻は細胞がケイ酸質の硬い殻で覆われていることから、この殻のためにウイルスが感染できず、珪藻に感染するウイルスは存在しないとも考えられてきた。そのような中、2004 年に、世界で初めて珪藻 *Rhizosolenia setigera* に感染するウイルスが有明海から分離された論文が世に出たことで、珪藻もウイルス感染を受けていることが明らかになった。この報告以降、さまざまな珪藻に感染するウイルスが発見され、現在までに約 30 種もの珪藻感染ウイルスが報告されてきた。

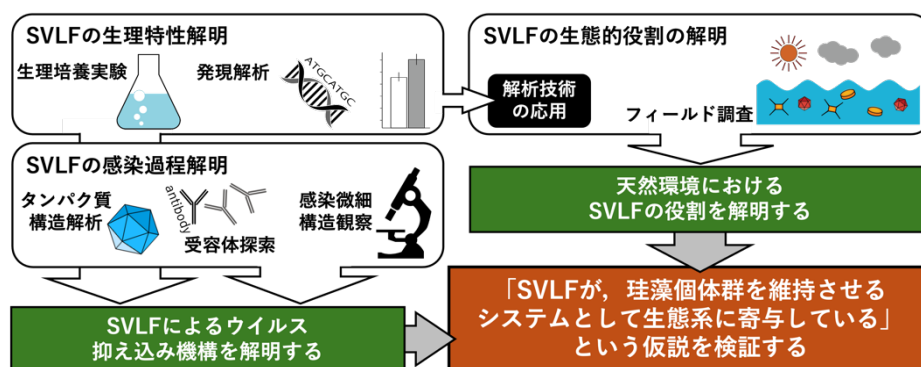
これまでに発見された珪藻に感染するウイルスは、Bacilladnaviridae 科に属する DNA ウィルスと Marnaviridae 科に属する RNA ウィルスに大分される。この中で、DNA ウィルスは 5-7kb ほどの環状一本鎖 DNA (single stranded DNA) をゲノムに持ち、粒径が 25-38 nm のエンベロープを持たない正二十面体のウィルスである。また、DNA ウィルスはゲノム上に 3-4 個の遺伝子領域を持ち、DNA 複製酵素・殻タンパク質をコードする領域を少なくとも一つずつ持っている。こうした珪藻ウィルスに関する形態およびゲノム上の特徴に基づいた、ウィルス分類の研究は盛んに行われており、その他に、珪藻への感染生理に関する研究、珪藻個体群動態との関連についての研究、ウィルスのゲノムや粒子構造に関する研究が、珪藻ウィルス学分野では特に実施されており、これまでに多くの知見が蓄積されてきた。

一方で、本研究に先だって、珪藻 *Chaetoceros tenuissimus* に感染する大量の DNA ウィルスの分離を行ってきた。この研究では、2010~2014 年までの約 5 年間にわたって、広島湾の定点で海水を採取し、この海水から、*C. tenuissimus* に感染する 274 株の DNA ウィルスを分離した。分離した全ての DNA ウィルス株について、特性を調査したところ、本来は珪藻を死滅させるほど強力なウィルスの株として分離したにも関わらず、再度珪藻に接種すると、珪藻が死滅しないウィルス株が見つかった。この特徴あるウィルス株を調査するため、回収したウィルス粒子画分のゲノム解析を行った結果、通常の DNA ウィルスゲノムで見られる 5,000 塩基超のゲノムの他、1,000 塩基超の環状 DNA ゲノムが存在することが明らかになった。また、この DNA ゲノムにはサテライトウィルスの殻様の遺伝子がコードされていることも明らかになった。

これらの背景から、新たに発見された特徴的なウィルス株には、DNA ウィルスと共存し、その感染を抑えるサテライトウィルス様因子 (SVLF) が存在すると考えられた。またこの SVLF は、強毒 DNA ウィルス (ヘルパーウィルス=HV と称する) 感染力を抑制することから、天然環境において、SVLF が珪藻個体群内に混在することで『強毒ウィルスの蔓延の抑制』が起こる可能性が考えられた。さらには、その結果として『珪藻個体群の生残』という、ウィルス感染による珪藻個体群の死滅を回避するシステムとして、SVLF が機能している可能性も考えられた。これらの背景から、本研究では、この SVLF に注目し、その実態を解明する研究に取り組んだ。

2. 研究の目的

上記の背景から、本研究では、「珪藻 DNA ウィルスで発見された DNA をゲノムに持つ弱毒化因子 (SVLF) は、新規のサテライトウィルスであり、この因子は強毒ウィルス



による死滅を抑制するだけでなく、珪藻個体群を維持させるシステムとして生態系にも寄与している」と仮説を立て、「SVLF はサテライトウィルスなのか?」「SVLF と DNA ウィルスが共存することによってどのような変化が起こるのか?」「自然環境下における SVLF の役割はなにか?」といった学術的問いについての研究を実施することとした。

この目的に対して、本研究申請時では、

課題 1 : SVLF の性状と本因子による珪藻の生理特性変化の理解

課題 2 : SVLF が影響を与える過程の理解

課題 3 : フィールド調査による、SVLF の生態的役割の理解

という課題を設定し、これらの結果を統合することで、上記仮説を立証することを計画した。

3. 研究の方法

本研究の当初計画では、

- ◆ SVLFL の性状と本因子による珪藻の生理特性変化の理解
 - ・ SVLFL のデータベース作成
 - ・ SVLFL による珪藻の生理学的変化の解析
- ◆ SVLFL が影響を与える過程の理解
 - ・ HV と SVLFL の構造解析と抗体作成
 - ・ HV、SVLFL に対する受容体の探索
 - ・ 珪藻細胞内における HV、SVLFL の作用動態の解明
- ◆ 珪藻ウイルスの SVLFL の生態的役割の理解

という構成で研究を実施することを計画してきた。一方で、実験開始以降、SVLFL を含む DNA ウイルス株の性状（共存する DNA ウイルスの感染性）が不安定であり、SVLFL、HV 抗体や、SVLFL マーカー、感染マーカーの作成が予定以上に難航したことから、後半の課題実施が計画以上に遅れることになると予想されたこと、また SVLFL 性状解析中に数多くの SVLFL 保有 DNA ウイルス株を発見したことから、これらの性状を解析する「複数タイプの SVLFL 間の比較解析」を新たに設定し、重点的に解析を行った。またウイルス構造解析については、ウイルス構造解析において非常に有効な手段となっているクライオ電子顕微鏡解析を本研究に導入するための計画変更を行った。

◆ SVLFL のゲノムおよび構造の性状解析

・ 保有する 274 株の DNA ウイルス株に対して、SVLFL ゲノム上の遺伝子領域を対象とする PCR を実施し、株内に SVLFL を保有する DNA ウイルス株を探索した。発見した SVLFL 保有 DNA ウイルス株について、SVLFL の配列をサンガーシーケンスで決定し、SVLFL ゲノムのシーケンスデータベースを作成した。作成した SVLFL のシーケンスデータベースを用い、各 SVLFL ゲノムを比較解析した。

・ 構造解析、抗体作成のため、HV、SVLFL の殻タンパク質の人工合成を試みた。SS12-43V 株の HV ゲノム、SVLFL ゲノム上の殻タンパク質遺伝子配列を大腸菌のコドンユーセージに合わせて最適化し、遺伝子を全合成した。合成した遺伝子を発現用ベクターに組み込み、発現用大腸菌に導入した。作成した SS12-43V-HV 殻タンパク質はウサギに投与して HV 抗血清を、作成した SS12-43V-SVLFL 殻タンパク質はラットに投与して HV 抗血清を得た。なお、X 線構造解析については後述のとおり実施しなかった。

・ SVLFL 構造解析を X 線構造解析ではなく、クライオ電子顕微鏡観察によって実施するように計画を変更し、その解析に必要な国際共同研究を開始した（後述）。この解析に先立って、SVLFL ゲノムのサテライトウイルス様殻タンパク質遺伝子について、Alpha Fold 2 を用いたタンパク質構造予測を実施した。

◆ SVLFL による HV 感染特性、珪藻の動態への影響の解析

・ SVLFL を保有する代表的な DNA ウイルス株 (SS12-43V 株) を珪藻細胞に接種し、珪藻細胞数、HV 量、SVLFL 量の経時変化を追跡した。従来、ウイルス量推定には珪藻がウイルスによって死滅することを利用した限界希釈法を用いてきたが、SVLFL は感染抑制を起こすためこの方法は使用できない。そこで、接種後の珪藻 HV 量、SVLFL 量の測定には、両者の特異的定量 PCR 法を開発し、DNA のコピー数を用いてそれぞれの量を推定した。

・ 上記課題で実施した、SVLFL 量推定に用いた特異的定量 PCR 系を現場海水サンプルに最適化した。2010 年から 2014 年に広島で調査された海水、海底泥サンプルを濾過し、ウイルス画分を作成し、現場試料に対する SVLFL 量の推定を実施する準備を整えた。

4. 研究成果

◆ SVLFL のゲノムおよび構造の性状解析

保有する珪藻 *C. tenuissimus* に感染する全 DNA ウイルス株 274 株に対して、特異的 PCR による SVLFL の検出を行ったところ、30 株から SVLFL が検出された。珪藻 *C. tenuissimus* に感染する DNA ウイルスは、そのゲノム配列の違いから 3 種 (type-I、-II、-III) に大別される。これらを考慮して、書く type ごとに SVLFL が検出された数を仕分けした結果、Cten DNAV type-I 27 株中に 0 株、Cten DNAV type-II 176 株中に 19 株、Cten DNAV type-III 71 株中に 11 株から、SVLFL が検出された。この検出された SVLFL 全 30 株について、Cten DNAV type-II (HV-II) に共存する SVLFL (SVLFL-II) から 11 株、Cten DNAV type-III (HV-III) に共存する SVLFL (SVLFL-III) から 9 株について DNA 配列を決定した。

SVLFL ゲノムは、約 1、200 塩基の全長中に 1 つの遺伝子を有しており、約 700 塩基の遺伝子領域と約 500 塩基の非遺伝子領域から成る。そこで、SVLFL ゲノムの配列について、遺伝子領域と非遺伝子領域に分けて解析を行った。まず遺伝子領域については、配列を読んだ全ての SVLFL

	10-03	10-47	10-52	11-59	11-60	11-74	11-83	11-114	12-14	12-20	12-43	12-46	13-6-24	13-6-27	13-6-35	13-6-57	13-6-59	13-6-69	13-6-72	13-10-1	
10-03		98.49	98.77	95.75	98.77	98.63	96.57	98.90	99.31	98.90	96.84	96.57	95.47	97.12	95.20	97.12	95.75	96.80	96.16	95.99	
10-47			99.73	95.75	99.45	98.49	97.12	98.49	99.18	98.22	97.40	97.12	96.16	97.40	95.89	97.67	96.58	97.16	96.71	96.13	
10-52				95.88	99.73	98.49	97.26	98.77	99.18	98.49	97.53	97.26	96.16	97.53	96.02	97.81	96.71	97.33	96.84	96.27	
11-59					95.88	95.34	94.38	95.61	96.02	95.20	94.53	94.38	93.42	95.08	93.30	94.80	93.84	94.33	93.84	99.45	
11-60						98.49	97.39	98.77	99.18	98.49	97.67	97.39	96.30	97.67	95.88	97.94	96.84	97.51	96.98	96.27	
11-74							96.44	98.63	99.31	98.35	96.71	96.44	95.21	96.99	94.92	96.99	95.62	96.62	95.75	95.71	
11-83								96.30	96.85	96.02	98.90	99.45	96.98	98.90	97.12	99.18	97.39	98.58	97.81	94.74	
11-114									99.31	98.90	96.57	96.30	95.20	96.84	94.92	96.84	95.75	96.62	95.88	95.99	
12-14										99.04	97.12	96.85	95.89	97.40	95.48	97.40	96.30	97.16	96.44	96.40	
12-20											96.30	96.16	94.92	96.57	95.47	96.09	95.61	95.61	95.57	95.57	
12-43												98.90	97.53	99.45	97.26	99.73	97.81	99.29	98.35	94.90	
12-46													96.98	98.90	97.12	99.18	97.39	98.75	97.81	94.74	
13-6-24														97.53	96.84	97.81	97.53	97.53	98.35	93.78	
13-6-27															97.39	99.73	97.81	100.00	98.35	95.17	
13-6-35																97.53	98.08	98.98	97.39	93.66	
13-6-57																	98.08	99.64	98.63	95.17	
13-6-59																		98.04	98.08	94.21	
13-6-69																			97.86	94.50	
13-6-72																				94.21	
13-10-1																					94.21

図2：SVLFゲノム中の非遺伝子領域の配列の相同性比

で93%以上の相同性が確認され、SVLFの遺伝子は非常に保存されていることが明らかになった(図2)。しかしながら、SVLF遺伝子領域のアミノ酸配列に基づいた系統解析を行うと、SVLF-IIと、SVLF-IIIが別クレードに分かれることも同時に明らかになった。

SVLFゲノム上の遺伝子について、HHpredによるドメイン類似性解析を行った結果から、SVLF遺伝子は、タバコネクロシスウイルスのサテライトウイルスの殻タンパク質をコードする領域と類似していることが明らかになった。また、Alpha Fold 2を用いた本遺伝子の構造予測を行い、Dali serverを用いた、類似構造検索を行ったところ、構造的にもサテライトウイルスの殻のタンパク質と類似していることが明らかとなった。これらの結果から、本研究で検出されたSVLFの遺伝子は、サテライトウイルス様の粒子を形成するための殻タンパク質をコードしていることが強く示唆された。なお、サテライトウイルスは、宿主に毒性のあるウイルスに共存する形で感染し、ウイルスの複製系を乗っ取る形で複製するウイルス様因子のことであり、サテライトの定義の一つは、複製酵素をコードする遺伝子は持たず(つまり自己複製できない)、殻タンパク質をコードする遺伝子をゲノム内に持つウイルス様因子(粒子)である。タバコネクロシスウイルスのサテライトウイルスも、ゲノムに複製酵素遺伝子は持たないにも関わらず、殻タンパク質遺伝子を保有している。本研究により、珪藻DNAウイルス株に共存するSVLFも、殻タンパク質遺伝子のみをゲノムに持つため、サテライトウイルスの定義の一つを満たすと考えられる。また、この遺伝子が全てのSVLFで保存されていることから、この遺伝子がSVLFとして機能する上で重要な役割を果たしていることが予想された。

一方で、SVLF-II同士のゲノムの非遺伝子領域のDNA配列を比較すると、お互いに82.55~100%という高い相同性を持つことが明らかとなった。SVLF-III同士で同様の比較を行うと、こちらも80.60~99.26%という高い相同性を持つことが明らかとなった。しかしながら、SVLF-IIとSVLF-IIIのゲノム上の非遺伝子領域のDNA配列を比較した結果、両者の配列は比較できないほどに異なっていた。遺伝子領域はSVLF-II、SVLF-III問わず高く保存されていた結果に対して、非遺伝子領域は全く異なる結果となったことから、非遺伝子領域は極めて可変的な領域であることが示唆された。一方で、各SVLF type内では非遺伝子領域が保存されていることから、SVLF非遺伝子領域は、HV typeに応じて変化している可能性が示唆された。

そこで、次にSVLFとHVのゲノム間の比較を行った。HV-IIゲノムと、SVLF-IIゲノムの

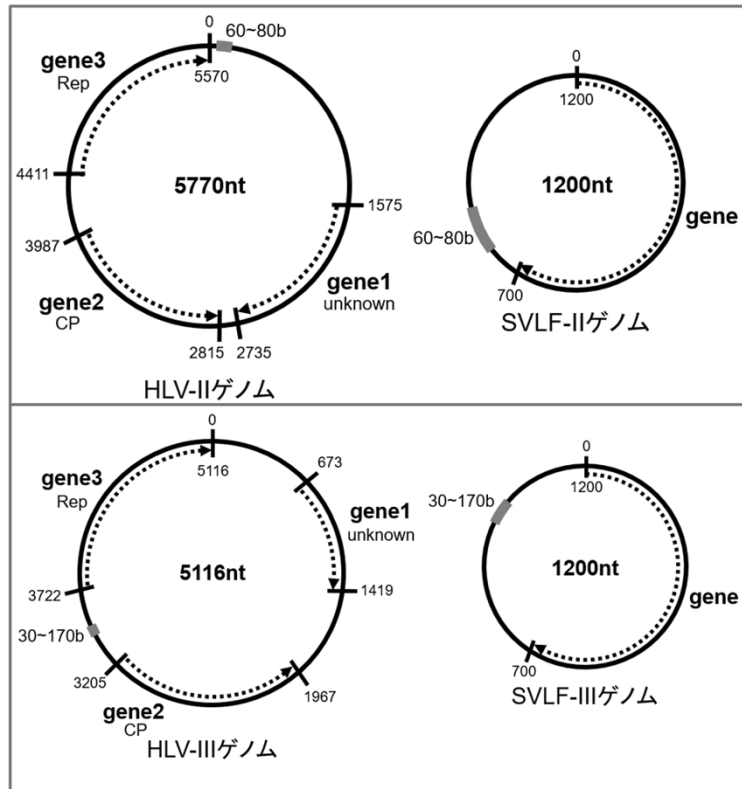


図3：HV(左)とSVLF(右)のゲノム構造。上段はHV-IIおよびSVLF-IIを、下段はHV-IIIおよびSVLF-IIIを示す。点線の矢印は遺伝子領域であり、CPは殻のタンパク質(Capsid Protein)、Repは複製酵素(Replication protein)をコードする領域を示す。グレーのボックスは共通配列部分を示す。

非遺伝子領域の DNA 配列を比較したところ、対象の DNA ウイルス株 11 株中 9 株で、SVLF 非遺伝子領域と HV との間に共通配列を持つことが明らかになった。具体的には HV-II と SVLF-II は、HV の VP3 遺伝子と VP1 遺伝子との間と、SVLF の非遺伝子領域に、60~80 塩基ほどの共通配列が存在した。続いて、HV-III ゲノムと、SVLF-III ゲノムの非遺伝子領域の DNA 配列を比較した結果、対象の 9 株中 6 株において、HV-III の ORF2 と 3 との間と、SVLF の非遺伝子領域に、30 塩基または 170 塩基ほどの共通配列が存在していた (図 3)。サテライトウイルスは、複製に必要な遺伝子をコードしておらず、ウイルスの複製酵素、あるいは宿主の複製酵素を利用して複製をしていると考えられており、ウイルスとサテライトウイルス間の共通配列は、サテライトウイルスがウイルスの複製機構を利用するために必要な配列であると示唆されている。本研究においても、SVLF と HV との間に共通配列が確認されたことから、この配列が SVLF 複製に関与している可能性が示唆された。

SVLF ゲノムの遺伝子領域はウイルス粒子の殻を形成し、SVLF で保存されていることから、この殻タンパク質は SVLF として重要な機能を担っていると考えられた。一方で、SVLF は、それぞれの HV (SVLF-II であれば HV-II、SVLF-III であれば HV-III) に対応した共通配列をゲノム DNA 上に有しているものの、SVLF-II と SVLF-III 間では全く異なっていた。このことから、SVLF の非遺伝子領域は、関連する HV に応じて変化する領域であり、また HV と機能的関連を持つための共通配列を有しているのではないかと考えられた。一方で、SVLF のゲノム構造の機能についてはあくまでも予想であるため、将来的には上記の可能性について検証する研究が必要である。

◆ SVLF による HV 感染特性、珪藻の動態への影響の解析

SVLF 含有株である SS12-43V 株を珪藻に接種し、その後の珪藻細胞数、HV 量、SVLF 量を調査した。珪藻の細胞数は、SS12-43V 株接種区、ウイルスを接種していない control 区ともに緩やかに増加したが、6 日目以降は SS12-43V 株接種区のみで細胞数が緩やかに減少した。SS12-43V 株接種区の HV ゲノム量は、ウイルス接種後 10 日目まで緩やかに増加し続け、最終的に初期濃度の約 100 倍まで増加した。一方で、SS12-43V 株接種区の SVLF 量は、6 日目までに初期濃度の約 10、000 倍まで増加し、7 日目以降は定常状態となった (図 4)。

SS12-43V 株は、本来、接種後に宿主珪藻細胞数を急激に減少させるウイルス株として単離されており、他の多くの DNA ウイルス株もこれと同様に接種後に珪藻細胞を急激に死滅させる。これに対して、本研究の感染試験では、珪藻細胞数の急減は観察されず、HV の急激な増加も観察されなかった。本実験に用いた SS12-43V 株は、HV-III と SVLF-III が共存するウイルス株であり、SVLF の存在が、珪藻細胞数の急減を抑制していたと推察された。

また、多くの珪藻 DNA ウイルス株において、ウイルス接種後には、ウイルス量の急激な増加も観察されている。しかしながら、本培養試験では、HV の急激な増加は観察されなかった。それに対して、SVLF ゲノム量は HV ゲノム量よりも 100 倍程度高い値を維持して HV 以上に早く増加していた。これまでのサテライトウイルス複製の報告では、HV のポリメラーゼを利用してサテライトウイルス複製が行われており、SVLF は HV 複製を抑えるとも考えられている。本研究の結果は、まさに SS12-43V 株中の SVLF が、HV 複製を抑制し、その上で HV ポリメラーゼを活用して SVLF 自身が複製された結果を示しているのではないかと考えられた。また、HV 複製が抑制された結果、HV の効果が抑制され、珪藻細胞数の減少が緩やかになったのではないかと考えられた。タバコの例でも、タバコネクロシスウイルスと共に、サテライトウイルスが存在する場合は、ウイルス感染によるタバコの壊死が抑制されることが報告されている。そのため、本研究の結果を総合的に考察すると、珪藻 SVLF は新規のサテライトウイルスである可能性が高いと結論づけられた。

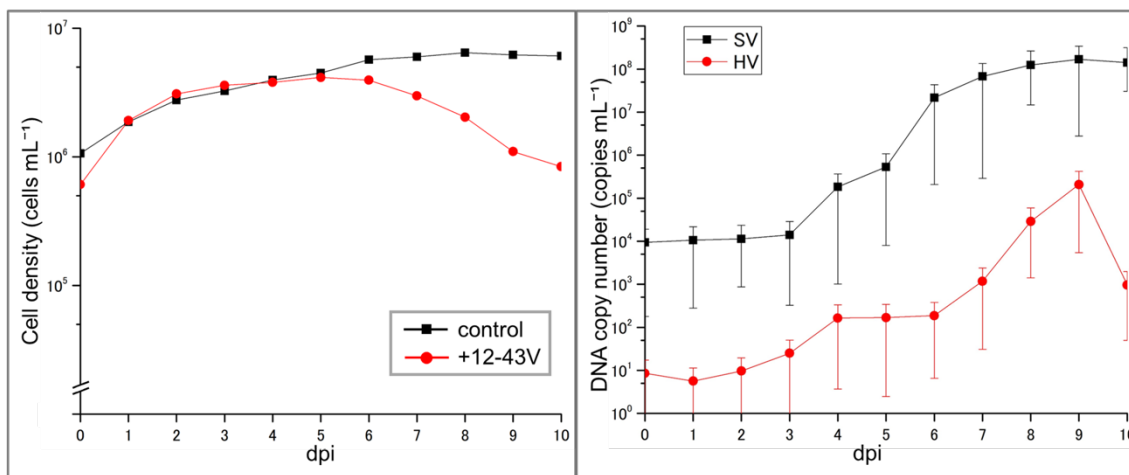


図 4：珪藻に SS12-43V 株を接種した感染実験、(左図)珪藻細胞数の推移、(右図)HV 量、SVLF 量の推移

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 0件／うち国際共著 0件／うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Yoshida K, Ota H, Iwanaga T, Yoshitake A, Mine T, Omura M, Kimura K	4. 巻 703
2. 論文標題 Species-specific monitoring of Skeletonema blooms in the coastal waters of Ariake Sound, Japan	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Marine Ecology Progress Series	6. 最初と最後の頁 31～46
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3354/meps14200	査読の有無 無
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9件（うち招待講演 1件／うち国際学会 0件）

1. 発表者名 中島菜々子、吉田和広、外丸裕司、木村 圭
2. 発表標題 珪藻Chaetoceros tenuissimus感染DNAウイルスに付随するDNA因子の探索と多様性の解明
3. 学会等名 2022年日本プランクトン学会・日本ベントス学会合同大会
4. 発表年 2022年～2023年

1. 発表者名 中島菜々子、吉田和広、外丸裕司、木村 圭
2. 発表標題 珪藻Chaetoceros tenuissimus感染DNAウイルスに付随するDNA因子の性状解析
3. 学会等名 日本藻類学会第47回大会
4. 発表年 2022年～2023年

1. 発表者名 中島菜々子・吉田和広・外丸裕司・木村圭
2. 発表標題 珪藻Chaetoceros tenuissimusに関連するサテライトウイルス様DNA因子の探索
3. 学会等名 日本藻類学会第46回大会
4. 発表年 2021年～2022年

1. 発表者名 水戸誠也・吉田和広・木村圭
2. 発表標題 Chaetoceros属珪藻に対するRNAウイルスの感染特性
3. 学会等名 日本藻類学会第45回大会
4. 発表年 2020年～2021年

1. 発表者名 水戸誠也・吉田和広・外丸裕司・木村圭
2. 発表標題 珪藻RNAウイルスの感染成否に関する因子の解明
3. 学会等名 日本藻類学会第47回大会
4. 発表年 2022年～2023年

1. 発表者名 水戸誠也・吉田和広・外丸裕司・木村圭
2. 発表標題 珪藻RNAウイルスの感染特異性はウイルス吸着過程に依存するのか？
3. 学会等名 2022年度日本プランクトン学会・日本ベントス学会合同大会
4. 発表年 2022年～2023年

1. 発表者名 前田伊央莉・吉田和広・外丸裕司・木村圭
2. 発表標題 珪藻に感染するDNAウイルスの感染特性から評価と感染機構の理解
3. 学会等名 日本藻類学会第48回大会
4. 発表年 2023年～2024年

1. 発表者名 中島菜々子・吉田和広・外丸裕司・木村圭
2. 発表標題 珪藻に感染するDNAウイルスに付随するサテライトウイルス様DNA因子の感染挙動の理解
3. 学会等名 日本藻類学会第48 回大会
4. 発表年 2023年～2024年

1. 発表者名 木村圭
2. 発表標題 珪藻とウイルスの共存現象を裏打ちする第三者的共生因子の存在
3. 学会等名 日本共生生物学会第7回大会（招待講演）
4. 発表年 2023年～2024年

〔図書〕 計0件

〔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	長里 千香子 (Nagasato Chikako) (00374710)	北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・教授 (10101)	
研究 分担者	和田 啓 (Wada Kei) (80379304)	宮崎大学・医学部・准教授 (17601)	

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		
スウェーデン	Department of Cell and Molecular Biology	Uppsala University	