

令和 2 年 6 月 2 日現在

機関番号：23401

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16K07828

研究課題名(和文) 海洋堆積物における嫌気性原生生物の生理・生態

研究課題名(英文) Ecology and physiology of anaerobic protists in marine sediments

研究代表者

近藤 竜二 (Kondo, Ryuji)

福井県立大学・海洋生物資源学部・教授

研究者番号：30244528

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：海水湖である日向湖(福井県)の底泥中の鞭毛虫の現存量と群集組成を調べた。密度勾配遠心によって底泥から鞭毛虫を回収し、鞭毛虫を計数したところ、水柱の数～数百倍の現存量で、嫌気的な環境でも高密度で鞭毛虫が存在することが明らかとなった。また、底泥から抽出したDNAを鋳型として18S rDNAのV4-V5領域をPCR増幅し、NGSにより原生生物の群集組成を調べた結果、多くの未同定の配列やどの分類群にも当てはまらないものも含めた多様な原生生物が存在することが明らかとなった。以上の結果、嫌気的な底泥でも、極めて多様な鞭毛虫が高い現存量で存在し、微生物食物網で重要な役割を担っていることが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

水圏の嫌気的な底泥中の微生物の現存量や多様性については、原核微生物については多くの研究がなされてきたが、真核微生物に関する研究は殆どなかった。硫化水素が多量に蓄積するような嫌気的な環境でも、高い現存量で鞭毛虫が存在し、その多様性が極めて高いことが、本研究で明らかとなった。嫌気的な底泥では、発酵細菌や硫酸還元菌などの嫌気性細菌がその役割を分担しながら有機物分解を担っているとされてきたが、細菌摂食を行う多様な原生生物が多量に存在することが明らかになったことは、嫌気環境での有機物の分解過程や物質循環過程を再考する機会を与え、その学術的意義は大きいと考えられる。

研究成果の概要(英文)：Abundance and community composition of benthic heterotrophic nanoflagellates (HNF) were investigated in the surface layer of anoxic bottom sediment in the saline Lake Hiruga, Fukui, Japan. HNF cells were recovered from the sediment samples by Percoll density gradient centrifugation and were counted by epifluorescence microscopy. The HNF abundance in the anoxic sediment was 10- to 100-fold higher than that in oxic water column of the lake. Sequences of the V4-V5 hypervariable region of 18S rRNA genes were analysed using high throughput sequencing (HTS). Application of an HTS technique indicated immense protist diversity and potentially novel phyla in anoxic sediments of the lake. Our comprehensive analyses of HNF abundance and diversity provide a blueprint for the further understanding of ecological roles of HNF in anoxic sediment microbial food web.

研究分野：微生物生態学

キーワード：嫌気 底泥 鞭毛虫 原生生物 現存量 多様性

## 様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

水圏のプランクトン食物網において、微生物ループは重要な物質循環系である。微生物ループとは、植物プランクトンが光合成中間代謝物や自己分解物として排出する溶存態有機物を細菌が栄養基質として利用し、細菌を原生生物が摂食し、さらに原生生物が動物プランクトンに捕食されることによって従来の生食連鎖につながる系である(中野 2000)。海洋では植物プランクトンによる一次生産の最大で 50%がこの微生物ループに流れており(Azam et al. 1983)、これまで“捨てられた”と考えられてきたエネルギーが再び生食食物連鎖に戻る系であり、水圏における重要な物質循環系として認識されるようになった。水圏環境では、原生生物の中でも従属栄養性微小鞭毛虫(Heterotrophic nanoflagellate、以下 HNF とする)が主要な細菌捕食者であり、HNF による細菌捕食が主要な細菌の減耗要因となっている(Sanders et al. 1989)だけでなく、HNF が栄養塩の再生にも大きく寄与している(深見 1999; 深見・宇野 1995)。これらのことから、HNF は細菌捕食者、動物プランクトンの餌資源、さらには栄養塩の回帰者として生態学的に重要な役割を担っている。

ところで、養殖漁場の底泥、成層期の沿岸海域の底層など、嫌気的な環境は我々の身近に普遍的に存在する。嫌気環境での細菌の生態や機能については、硫酸還元細菌による硫化水素の生成や有機物の最終分解(Kondo 1992; Kondo & Butani 2007; Kondo et al. 2004)、光合成・化学合成細菌による還元型硫黄化合物の酸化(Mori et al. 2010)などが、我々の研究によって明らかにされてきた。一方、嫌気環境の微生物ループに関しては、顕微鏡観察によって嫌気性と考えられる HNF の存在は古くから知られているものの(Fenchel & Finlay 1995)、その生態に関する知見は殆どない。申請者は、嫌気培養瓶を用いた *in situ* 蛍光ビーズトレーサー法を開発した。この方法を用いて、底層に硫化水素が多量に蓄積する水月湖を対象に、HNF の現存量と細菌捕食活性を測定したところ、嫌気的な環境でも細菌捕食性の HNF が存在し、好気環境の HNF と同等の細菌捕食活性を潜在的に有することを世界で初めて明らかにした(Okamura et al. 2012)。さらに、嫌気性細菌を培養する技術を応用して、新属新種の嫌気性 HNF の分離・培養に成功した。(Okamura & Kondo 2015)。

### 2. 研究の目的

上記の背景のもと、海産魚類の養殖が行われている海水湖である日向湖(福井県)をフィールドとし、その底泥中の原生生物の分布と群集組成を明らかにする。さらに、原生生物を分離・培養し、その 18S rRNA 遺伝子を標的としたプローブを作成し、現場環境における原生生物の動態解析を行い、嫌気環境の微生物食物網における真核微生物の構造と機能を解明することを目的とする。

### 3. 研究の方法

#### (1) 底泥からの鞭毛虫の回収

4%グルタルアルデヒド溶液に、採取した泥試料を等量添加して固定した。この固定試料を Milli-Q 水で 10 倍、30 倍、40 倍に希釈し、予め超遠心分離(39,843×g、4°C、30 分)で密度勾配を作成した 50% Percoll 溶液の上から静かに希釈試料 2 mL を添加した。4,387×g、4°C で 15 分間遠心分離し、上澄みを抜き取って超純水で全量が 15mL になるように希釈した。このうち 3mL を孔径 0.8 μm の黒いポリカーボネートフィルター(Advantec)にろ過捕集し、超純水 2mL で 2 回洗浄してからプリムリン(250μg/mL) 1mL を加え、5 分間染色した。染色後、落射蛍光顕微鏡(Olympus BX51)を用いて UV 励起光下で全鞭毛虫数を計数した(Starink et al. 1994)。本研究では、鞭毛を持っていてなおかつ緑色励起光下で明瞭な赤色の自家蛍光を示さないものを HNF として計数した。

固定した泥試料に既知量の *Suigetsumonas clinomigrationis* NIES-3647 を加えて上記と同じ方法で鞭毛虫を計数し、回収率を算出した。

#### (2) 底泥中の鞭毛虫の動態

日向湖の湖心(35°36.211'N、135°53.349'E)で 2019 年 1 月から 12 月まで、月 1 回の間隔でサンプリングを行った。堆積物を K-K 式柱状採泥器で採泥し、研究室に持ち帰り堆積物表層(0~3 cm)を採取した。泥試料の一部を(1)の方法で HNF を計数した。また、HNF 計数用の希釈試料の一部を、DAPI による細菌計数に用いた。

#### (3) 底泥中の原生生物の多様性

日向湖の底泥表層 0-5 cm を採取し、FastDNA Spin Kit for Soil を用いて DNA を抽出した。18S rRNA 遺伝子の可変領域(V4-V5)を PCR で増幅し、MiSeq Reagent kit v3 for 2×300 bp 用いて塩基配列を決定した。クオリティーチェックを行い不要な配列を除いたのちに、原生生物の群集組成を解析した。なお、日向湖との比較のために汽水湖である水月湖と淡水の琵琶湖の底泥中の原生生物の群集組成も調べて比較した。

#### (4) 嫌気性鞭毛虫の単離

底泥を、硫酸還元菌用培地である DSMZ195 を一部改変(電子供与体の代わりに Heat-Inactivated Horse Serum と Bact Tryptone を添加したもの)に添加して 20°C、暗所で培養し、これを継代する

ことによって原生生物の集積培養を行い、段階希釈法により原生生物株を単離した。

#### (5) 嫌気性鞭毛虫の 18S rDNA の解析と遺伝子プローブの作成

単離した原生生物を培養し、DNA および RNA を抽出した。真核生物の 18S rRNA 遺伝子 (18S rDNA) のほぼ全長を増幅する PCR プライマーを用いて、PCR およびワンステップ逆転写 PCR によって 18S rDNA を増幅した。PCR 産物をベクターに組み込みクローニングを行った後に塩基配列を決定した。

単離株の 18S rDNA の塩基配列を、既存の配列と比較して単離株に特異的な一組の PCR プライマーを作成した。様々な湖底泥から単離し、研究室で培養している嫌気性原生生物株から抽出した DNA を用いて、このプライマーの特異性を PCR によって確認した。

### 4. 研究成果

#### (1) 底泥からの鞭毛虫の回収

鞭毛虫の回収実験には日向湖のほか水月湖の底泥も用いた。底泥堆積物を、泥の最終濃度で 10 倍、30 倍、40 倍になるよう希釈して密度勾配遠心法を行ったところ、30 倍に希釈した堆積物からの鞭毛虫の回収量が最も高く、なおかつ変動係数 (CV) も小さかったために (図 1)、泥の希釈率を 30 倍に決定した。この方法で、堆積物に既知量の *S. clinomigrationis* を添加して、鞭毛虫の回収率を算出したところ水月湖では 91.3%、日向湖では 88.9%であり、概ね現場の HNF を回収できることが示された (表 1)。

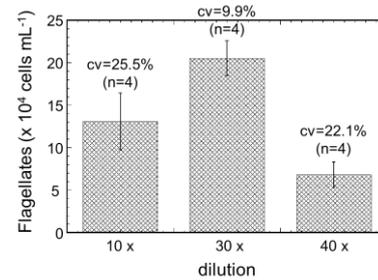


図 1 希釈倍率ごとの鞭毛虫の回収量

#### (2) 底泥中の鞭毛虫の動態

日向湖底泥中の鞭毛虫数の季節変動を 図 2 に、細菌数の季節変動を 図 3 に示した。全鞭毛虫数は 4 月頃から徐々に増加し、夏季に最大になった。その後 11 月まで徐々に減少した。一方、細菌数は 6 月に最大になったが、7 月に大きく減少し 10 月まで減少した状態が続いた。11 月頃には再び増加した。日向湖では、年間を通して底泥に 4 mgS g dry wt<sup>-1</sup> 以上硫化物が蓄積されており、季節を問わず底泥は嫌気状態であると考えられるが、1 月から 3 月頃まで循環期で、水柱は全層にわたり酸化環境となっている (Kondo et al. 2018)。4 月頃から水温躍層が形成し始め、5 月頃の底層は無酸素になる。この無酸素になる時期と HNF が増加する時期が同じであった。

表 1 底泥堆積物からの鞭毛虫の回収率

	Flagellates found (cells mL <sup>-1</sup> )	Flagellates added (cells mL <sup>-1</sup> )	Flagellates recovered (cells mL <sup>-1</sup> )	recovery (%)
L. Suigetsu	2.05 ± 0.21 × 10 <sup>5</sup>	2.03 × 10 <sup>5</sup>	3.91 ± 0.28 × 10 <sup>5</sup>	91.3
L. Hiruga	6.74 ± 0.76 × 10 <sup>4</sup>	6.74 × 10 <sup>4</sup>	1.27 ± 0.74 × 10 <sup>4</sup>	88.9

一方、細菌数と HNF 数の変動は一致せず、両者には有意な相関関係が認められなかった (p>0.05)。一般的に、原生生物数は細菌などの餌生物の増減によるボトムアップと繊毛虫などの捕食者によるトップダウンの影響があるが、嫌気層では原生生物を捕食する生物がいないためボトムアップ効果のみが働いていると考えられる。しかし、細菌数と HNF 数に相関関係が見られないため、嫌気性 HNF の現存量を支配する要因はボトムアップではなく、他の環境要因が影響しているものと考えられる。

後述するが、日向湖の底泥から単離した新奇原生生物の動態を、遺伝子プローブを用いて計数

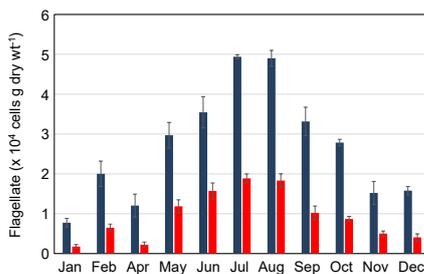


図 3 日向湖底泥中の鞭毛虫数の変化。青は全鞭毛虫数、赤は新奇鞭毛虫数、バーは標準誤差 (n=3) を示す。

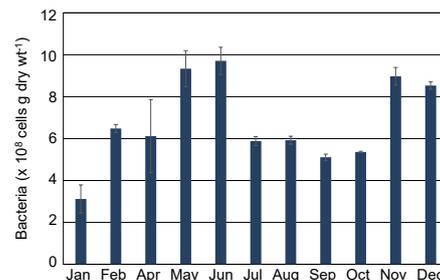


図 4 日向湖底泥中の全菌数の変化。バーは標準誤差 (n=3) を示す。

しようと試みたが検出・計数ができなかった。しかし、単離した株は特徴的な形態をしており、蛍光顕微鏡下でも他の原生生物と容易に識別することができる。この形態的特徴を利用して、日向湖底泥中の新奇原生生物の現存量の動態を調べたところ、図 3 の赤カラムで示したように全 HNF 数と同じような動態を示し、両者には有意な相関関係が認められた ( $p < 0.01$ )。この結果と次節の群集構造の結果から、嫌気的な底泥中の原生生物群集は、環境の変動によってある特定の原生生物が増減して変化するのではなく、群集の組成を変化させずに現存量だけが変動していると示唆される。

### (3) 底泥中の原生生物の多様性

各湖から採取時期の異なる 2 試料を採取した。PCR 産物を Illumina 社の MiSeq によって塩基配列を決定した。QC およびキメラチェックを行った後、動物や光合成(微)生物、カビなどの塩基配列を除いたところ、各試料から約 10 万~40 万配列が得られた。近縁配列をまとめ、最小共通祖先 (LCA) 法を用いて代表配列の分子系統学的位置を推定した。湖間の群集組成は統計的に有意差が認められた一方、湖内の季節間には違いがみられなかった (図 5)。このヒートマップを詳しく見ると、Ciliophora、Apicomplexa、Dinoflagellata、Perkinsea、Ochrophyta、未知の Stramenopiles、Cercozoa が全ての湖から検出された。一方、OTU レベルで見ると、湖で共通している原生生物は 23 しかなく、その内 13 の OUT (Apicomplexa、Dinoflagellata、Perkinsea、Bicoecia、Pirsonia clade、marine stramenopiles) が主要なものであった (図 7)。

以上のように、嫌気的な底泥中にも極めて多様な原生生物が存在することが本研究で明らかとなった。また、未同定の配列の他、図には示していないが、既存のどの分類群にも当てはまらないものも多くみられ、未知の原生生物の存在も示唆された。

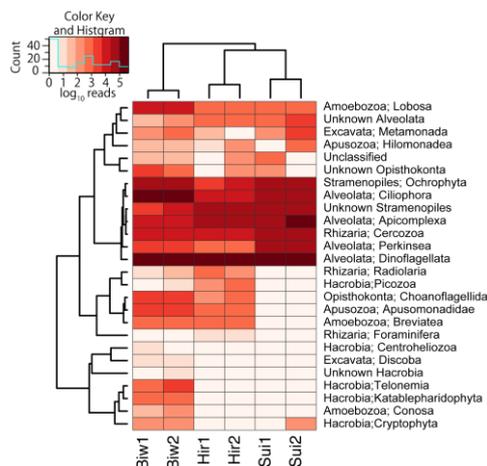


図 5 分類群ごとのリード数比による比較

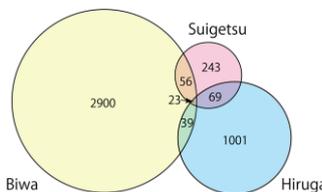


図 6 各湖から得られた OUT 数のヴェン図

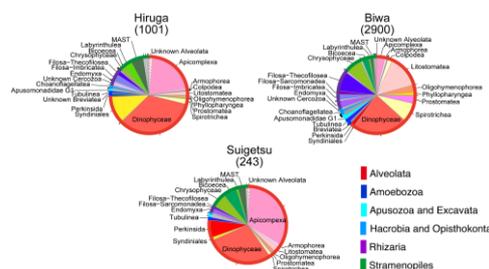


図 7 各湖から得られたユニークな OUT のパイ図

### (4) 嫌気性鞭毛虫の単離

日向湖の底泥を嫌気培地に接種し、20°C、暗所で培養し、1~2 週間ごとに培養液の一部を抜き取って、嫌気培地に植え継いで集積培養を行ったところ、特徴的な形態をした原生生物が集積された。この原生生物を 10 倍ずつ段階的に希釈することによって、単離株を得た。細胞の長さ 20~30  $\mu\text{m}$ 、幅は約 5  $\mu\text{m}$  の紡錘形をしており、前鞭毛を 1 本と 3 本が絡み合うように配置した後鞭毛を有する極めて特徴的な形態をしていた (図 8)。

### (5) 嫌気性鞭毛虫の 18S rDNA の解析と遺伝子プローブの作成

PCR によって 18S rDNA のほぼ全長を増幅して 2127 bp の塩基配列を決定した。逆転写 PCR によって得られた産物の塩基配列も決定したところ、同じ塩基配列であったので偽遺伝子でないことが示された。Blast 検索と系統解析によって、新奇嫌気性鞭毛虫は Heterolobosea に属することが明らかとなった。

18S rDNA の一部 (209 bp) を増幅する新規鞭毛虫に特異的な一組の PCR プライマーを作成し、研究室で培養している嫌気性原



図 8 単離した鞭毛虫の光学顕微鏡写真

生生物を対象としてその特異性を PCR によって調べたところ、新奇鞭毛虫のみで目的とする長さの PCR 産物が得られ、その特異性が確認された (図 9)。新規鞭毛虫を計数するために、このプライマー組を用いた定量 PCR を試みた。その結果、遺伝子のコピー数で  $10^2 \sim 10^8$  で直線性が得られ、この範囲で定量が可能であることが示された (図 10)。

日向湖の底泥から抽出した DNA を用いて定量 PCR によって新奇鞭毛虫の計数を試みたが、全く検出されなかった。本研究の定量 PCR による鞭毛虫の検出感度は、乾燥泥 1 g あたり約  $2 \times 10^4$  copies で、鞭毛虫に 18S rDNA が 1 コピーしかないと仮定すると、 $2 \times 10^4$  cell g<sup>-1</sup> 以上の鞭毛虫が存在しないと検出されないことになる。図 3 に示したように、新奇鞭毛虫数は、 $2 \times 10^4$  cell g<sup>-1</sup> 未満であったので、本研究の定量 PCR 法では検出されなかったと考えられる。DNA の抽出方法や定量 PCR の条件などを検討し、検出感度を高める必要がある。

#### <引用文献>

- ① 中野伸一 (2000) 湖沼有機物動態における微生物ループでの原生動物の役割. 日本生態学会誌 50: 41-54
- ② Azam F, Fenchel T, Field JG, Gray JS, Meyer-Reil LA, Thingstad F (1983) The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar Ecol Prog Ser* 10:257-263
- ③ Sanders RW, Porter KG, Bennett SJ, DeBiase AE (1989) Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers, and cladocerans in a freshwater planktonic community. *Limnol Oceanogr* 34:673-687
- ④ 深見公雄 (1999) 従属栄養性鞭毛虫の細菌捕食生態とその生態学的役割. 日本プランクトン学会報 46:50-59
- ⑤ 深見公雄・宇野潔 (1995) 土佐湾の沿岸フロントおよび黒潮フロント海域における細菌ならびに細菌捕食性鞭毛虫の分布と変動. 沿岸海洋研究 33:29-38
- ⑥ Kondo R (1992) Anaerobic mineralization process of organic matter with reference to sulfate reduction in marine sediments (Uranouchi Inlet, Japan). Ph.D. Thesis, Ehime University, Matsuyama, Ehime
- ⑦ Kondo R, Nedwell DB, Purdy KJ, Silva SQ (2004) Detection and enumeration of sulphate-reducing bacteria in estuarine sediments by competitive PCR. *Geomicrobiol J* 21:145-157
- ⑧ Kondo R, Butani J (2007) Comparison of the diversity of sulfate-reducing bacterial communities in the water column and the surface sediments of a Japanese meromictic lake. *Limnology* 8:131-141
- ⑨ Mori et al. 2010, *Microbes Environ* 25:190-196
- ⑩ Fenchel T, Finlay BJ (1995) Ecology and evolution in anoxic worlds. Oxford University Press, New York, NY, USA
- ⑪ Okamura T, Mori Y, Nakano S, Kondo R (2012) Abundance and bacterivory of heterotrophic nanoflagellates in the meromictic Lake Suigetsu, Japan. *Aquat Microb Ecol* 66:149-158
- ⑫ Okamura T, Kondo R (2015) *Suigetsumonas clinomigrationis* gen. et sp. nov., a novel facultative anaerobic nanoflagellate isolated from the meromictic Lake Suigetsu, Japan. *Protist* 166: 409-421
- ⑬ Starink M, Bär-Gilissen MJ, Bak RPM, Cappenberg TE (1994) Quantitative centrifugation to extract benthic protozoa from freshwater sediments. *Appl Environ Microbiol* 60:167-173
- ⑭ Kondo R, Momoki M, Yamamoto M, Kaneda A (2018) Spatiotemporal shift in sulphide concentration in hypolimnetic water column in Lake Hiruga, a saline lake in Japan. *Limnology* 19:277-283

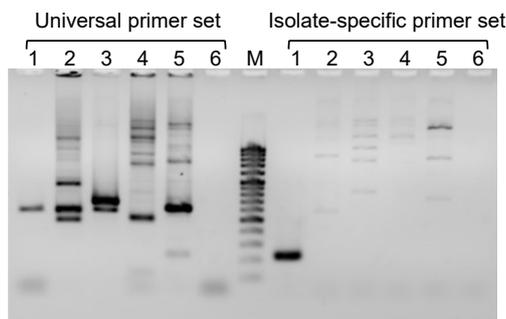


図 9 新奇原生生物に特異的な PCR プライマーの検証。レーン 1: 新奇原生生物、2: *Aduncisulcus* sp., 3: *Velundella trypanoides*, 4: *Trichomonadea* sp., 5: *Pseudoharpagon tertius*, 6: 鋳型 DNA なしのコントロール、M: 100 bp ラダーマーカー。

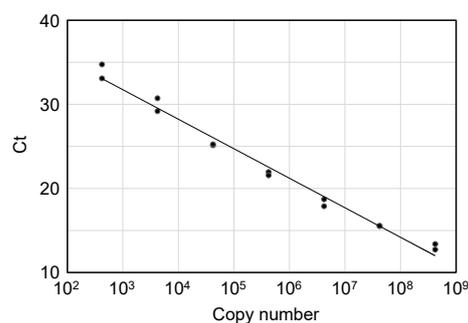


図 10 定量 PCR の検漏線

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Kataoka Takafumi, Kondo Ryuji	4. 巻 224
2. 論文標題 Protistan community composition in anoxic sediments from three salinity-disparate Japanese lakes	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Estuarine, Coastal and Shelf Science	6. 最初と最後の頁 34 ~ 42
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi.org/10.1016/j.ecss.2019.04.046	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 -
1. 著者名 Kataoka Takafumi, Kondo Ryuji	4. 巻 25
2. 論文標題 Data on taxonomic annotation and diversity of 18S rRNA gene amplicon libraries derived from high throughput sequencing	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Data in Brief	6. 最初と最後の頁 104213 ~ 104213
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi.org/10.1016/j.dib.2019.104213	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 Kataoka Takafumi, Kondo Ryuji	4. 巻 224
2. 論文標題 Protistan community composition in anoxic sediments from three salinity-disparate Japanese lakes	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Estuarine, Coastal and Shelf Science	6. 最初と最後の頁 34 ~ 42
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.04.046	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 -
1. 著者名 Kataoka Takafumi, Kondo Ryuji	4. 巻 25
2. 論文標題 Data on taxonomic annotation and diversity of 18S rRNA gene amplicon libraries derived from high throughput sequencing	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Data in Brief	6. 最初と最後の頁 104213 ~ 104213
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://doi.org/10.1016/j.dib.2019.104213	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 R. Kondo, M. Momoki, M. Yamamoto, A. Kaneda	4. 巻 印刷中
2. 論文標題 Spatiotemporal shift in sulphide concentration in hypolimnic water column in Lake Hiruga, a saline lake in Japan	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Limnology	6. 最初と最後の頁 印刷中
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi.org/10.1007/s10201-018-0541-7	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 3件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 近藤竜二、片岡剛文
2. 発表標題 水圏の嫌気環境における従属栄養性原生生物 - 現存量、多様性、生理・生態 -
3. 学会等名 日本微生物生態学会第33回大会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 近藤竜二、片岡剛文
2. 発表標題 水圏の嫌気環境における従属栄養性原生生物 - 現存量、多様性、生理・生態 -
3. 学会等名 日本微生物生態学会第33回大会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 近藤竜二、片岡剛文、中野伸一
2. 発表標題 水圏堆積物中の嫌気性鞭毛虫 - 現存量・多様性・培養 -
3. 学会等名 平成30年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 片岡剛文、田仲あいら、前川鈴香、中野伸一、近藤竜二
2. 発表標題 嫌気的な湖底堆積物中の原生生物の群集組成
3. 学会等名 環境微生物系学会合同大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 片岡剛文、近藤竜二
2. 発表標題 大量塩基配列解析を用いた湖沼堆積物中の真核微生物群集の解析
3. 学会等名 日本珪藻学会第37回研究集会（福井）（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 88. 前川鈴香、田仲あいら、近藤竜二、片岡剛文、高尾祥丈、中野伸一
2. 発表標題 湖沼の嫌気堆積物中の従属栄養性微小鞭毛虫の現存量
3. 学会等名 平成28年度日本水産学会中部支部大会
4. 発表年 2016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	高尾 祥丈  (Takao Yoshi take)  (00511304)	福井県立大学・海洋生物資源学部・准教授   (23401)	