

令和 2 年 6 月 4 日現在

機関番号：17401

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K07914

研究課題名(和文) スサビノリと付着細菌の植物ホルモン合成機構の解析

研究課題名(英文) Studies on production of indole acetic acid by epiphytic bacteria isolated from a red alga *Pyropia yezoensis*

研究代表者

瀧尾 進 (TAKIO, SUSUMU)

熊本大学・くまもと水循環・減災研究教育センター・教授

研究者番号：60188109

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：スサビノリ培養株には多様な細菌が付着しているが、形態形成誘導菌以外の機能については不明であった。本研究では、スサビノリ付着細菌のインドール酢酸(IAA)合成について調べ、次の特徴が明らかになった。スサビノリ葉状体から分離された付着菌 *Neptunomonas* sp. BPy-1 と八代海の高草アマモから分離した類縁菌 *Neptunomonas* sp. BZm-1 は、どちらも貧栄養条件下で細胞増殖が抑制された状態でも IAA を合成した。これは貧栄養な海水中の植物付着細菌の特徴と考えられる。BPy-1 の全ゲノム配列を決定し、IAA 合成遺伝子を検索した結果、従来とは異なる特徴をもつことが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

スサビノリ培養株には多様な細菌が付着した状態で維持され研究に使われている。これは完全に無菌化すると異形化することが一因であるが、形態形成誘導以外の付着菌の機能は不明であった。スサビノリから分離された *Neptunomonas* sp. BPy-1 はスサビノリの成長を促進し、植物ホルモンの一種であるインドール酢酸(IAA)を合成した。本研究はスサビノリ付着細菌を単離培養し、IAA 合成の制御様式や IAA 合成遺伝子について調べたところ、従来とは異なる特徴をもつことが明らかになった。これらの研究成果はノリ養殖における安定生産や品質改善技術への応用が期待される。

研究成果の概要(英文)： *Neptunomonas* sp. BPy-1 is an epiphytic bacterium isolated from in vitro culture of the red alga *Pyropia yezoensis*. A related bacterium *Neptunomonas* sp. BZm-1 was isolated from leaves of a seagrass *Zostera marina* in Yatsushiro Sea. Both clones produced indole acetic acid (IAA) and promoted the growth of *P. yezoensis*. Bacterial IAA production was strictly dependent on tryptophan but less affected by carbon and nitrogen sources. Whole genome sequences were available for five *Neptunomonas* species. All of them lack two key genes in bacterial IAA biosynthetic pathway, instead some homologous genes with unrelated origin are present. To examine whether this property is present in BPy-1, whole genome sequences of BPy-1 was analyzed. The same composition of IAA biosynthetic genes was present in BPy-1.

研究分野：植物生理学

キーワード：紅藻スサビノリ 海草アマモ 付着細菌 インドール酢酸

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

## 1. 研究開始当初の背景

スサビノリ葉状体は無菌化すると、正常な形態形成が阻害されるため細菌が付着した状態で研究が行われている。スサビノリの形態形成誘導細菌は分離されているが、その他の付着細菌の機能については不明であった。スサビノリ葉状体の培養トラブル原因菌として分離された *Neptunomonas* sp. BPy-1 (NBRC 108560) は薬剤処理した葉状体の生長低下を部分的に回復した。その作用機構を調べるために、BPy-1 のインドール酢酸 (IAA) 合成能について研究が進められていた。

## 2. 研究の目的

*Neptunomonas* 属は比較的新しく同定された細菌であり、IAA 合成については研究例がなかった。本研究では、スサビノリ付着細菌の IAA 合成の特徴を明らかにするため、次の実験を行った。

- (1) 八代海に生育する海草アマモの葉から単離した BPy-1 類縁菌 (*Neptunomonas* sp. BZm-1) とスサビノリ付着菌 BPy-1 をそれぞれ単独培養し、IAA 合成の誘導条件を調べた。
- (2) *Neptunomonas* 属細菌の公開ゲノム情報から IAA 合成系遺伝子の特徴を調べた。
- (3) BPy-1 のゲノム解析を行い、IAA 合成遺伝子と他の *Neptunomonas* 細菌と比較した。
- (4) *Neptunomonas* とは遠縁な付着細菌の IAA 合成能について調べるために、スサビノリ葉状体と糸状体からそれぞれ新たに細菌を分離し、それらの IAA 合成能を調べた。
- (5) 細菌と海生植物との相互作用解析のためにアマモ無菌植物の作出を試みた。

## 3. 研究の方法

- (1) IAA 合成において付着細菌に見られる共通する特性を探るため新たに付着細菌を分離した。
  - 八代海の花葉アマモ葉から分離: *Neptunomonas* sp. BZm-1 (NBRC 110912)
  - スサビノリ葉状体 TU-1 株から分離: *Maribacter* sp. BPy-M1 (NBRC 1118333)
  - スサビノリ糸状体 TU-1 株から分離: *Marinobacter* sp. BPy-S1
- (2) *Neptunomonas japonica*, *Neptunomonas concharum*, *Neptunomonas acidovorans* は国立研究開発法人理化学研究所バイオリソース研究センター(理研 BRC)より分与された。
- (3) *Neptunomonas* sp. BPy-1 のゲノム DNA の調製と塩基配列解析は北海道システムサイエンス社に委託した。
- (4) 付着細菌による葉状体の成長促進効果の検定法
  - スサビノリ葉状体を 0.05%~0.1% 多酵素洗浄剤 (3M ヘルスケア社) で処理した後、5 mm 長に切断し、新鮮培地に移し  $OD_{600} = 0.03 \sim 0.1$  になるように BPy-1 を添加し、2 週間培養後の葉状体伸長の効果を調べるにより付 BPy-1 によるスサビノリの成長促進効果を判定した。アマモから単離した *Neptunomonas* sp. BZm-1 も BPy-1 と同様の成長促進効果をもつことが観察された。しかし、BZm-1 が本来の宿主であるアマモに対して成長促進作用を持つのかについては検証できていなかった。そこで、無菌アマモ培養株の分離を試みた。

### 無菌アマモ培養株の分離

本研究の期間内には IAA 合成に関する実験は行えなかったが、付着細菌と植物との相互作用解析の実験に利用するために、フラスコ内で無菌的に長期間継代培養でき、植物体の一部は培養に伴いクローン株が産生する培養系の確立を目指した。

## 4. 研究成果

### (1) *Neptunomonas* sp. BPy-1 類縁菌の分離

16S rRNA 配列による *Neptunomonas* 属細菌の分子系統樹では、スサビノリ付着菌 BPy-1 やア

マモ付着菌 BZm-1 は渦鞭毛藻内生菌の *N. phycophila* やモエギイガイのプロバイオティクス菌として分離された 0536 株と同じグループに含まれ、このグループは海生生物と親和性の強い細菌群と推定された (図 1)。

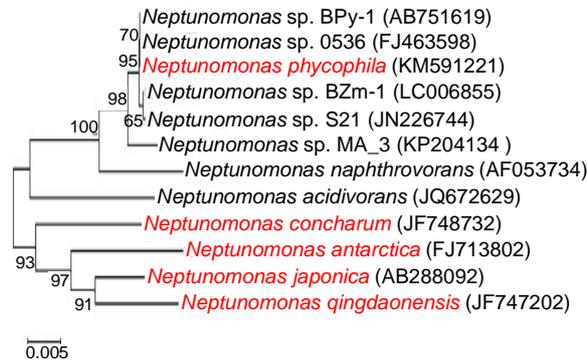
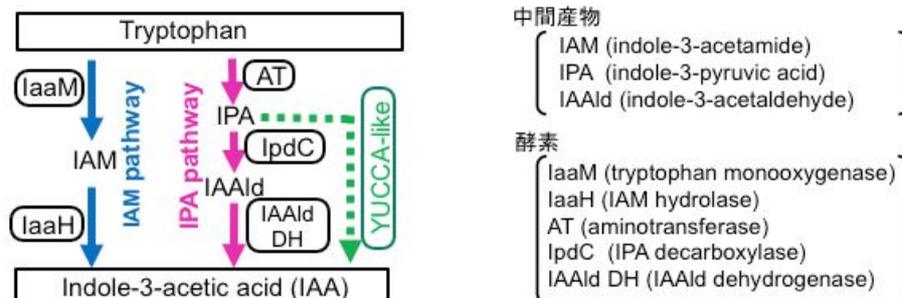


図 1 16S rRNA 配列による *Neptunomonas* 属細菌の分子系統樹 (Matsuda et al. 2018)

*Neptunomonas* sp. BPy-1 は薬剤処理した葉状体の成長を促進することを報告している (Handayani et al. 2014)。本研究では、八代海の家草アマモの葉から分離した BPy-1 類縁菌 (*Neptunomonas* sp. BZm-1) も、薬剤処理したスサビノリ葉状体に対して同様の効果をもつことがわかった。葉状体は人工海水中で継代維持されているが、人工海水には炭素源が含まれておらず、付着細菌は葉状体から炭素源を供給を受けながら葉状体に付着していると考えられた。そこで、付着細菌における IAA 合成機構を明らかにするために、貧栄養な人工海水を基本培地とし、各種栄養条件に対する IAA 合成の応答を調べた。BPy-1 と BZm-1 はそれぞれ単独では人工海水中では増殖できないが、培養液にブドウ糖を加えると増殖できた。しかし、ブドウ糖の有無にかかわらず培養液中には IAA は検出されなかった。一方、培養液にブドウ糖と共にトリプトファンを添加すると細菌の増殖に伴い培養液中に IAA が蓄積した。また、ブドウ糖を含まない人工海水に細菌を高密度に懸濁すると、細菌は増殖できないが、培養液にトリプトファンを添加すると培地中に IAA が蓄積された。これらの結果から、両細菌は貧栄養状態でもトリプトファンが供給されると IAA を分泌する能力をもつことがわかった。この特性は貧栄養な天然海水中に生育する植物の付着細菌の特性を反映していると推定された。

## (2) *Neptunomonas* 細菌の IAA 合成系遺伝子

種子植物の IAA 合成経路は TAA-YUCCA 経路が主要経路であるが、細菌には複数の IAA 生合成経路が存在し、それらは種間や環境条件により変化することが知られている。参考図 1 は細菌の IAA 合成経路のうちの主要な 2 経路の模式図である。TAA-YUCCA 経路は細菌には無いと考えられていたが、最近 YUCCA 相同遺伝子が細菌にも報告されていることから、参考図 1 にはその経路も追加した。



参考図 1 細菌の二つの IAA 合成経路

BPy-1・BZm-1 以外の *Neptunomonas* では IAA 合成は不明だったので、全ゲノムが解析されている 5 種の *Neptunomonas* 細菌 (図 1 に朱記) の IAA 合成酵素遺伝子について調べ、その結果を表 1 にまとめた。5 種に共通の特徴は、IPA 経路における IpdC 遺伝子の欠失と、IAM 経路における IaaM 遺伝子と IaaH 遺伝子の欠失であった (*N. concharum* だけは IaaH 遺伝子が検出された)。しかし、IAM 経路の 2 つの酵素遺伝子と緩い相同性をもつ IaaM-like 遺伝子と IaaH-like 遺伝子は 5 種の細菌に保存されていた。これらの相同遺伝子が機能をもつのであれば *Neptunomonas* 属細菌の多くは IAA 合成能もち、その合成機構は従来の経路とは異なる可能性が示唆された。5 種の *Neptunomonas* 細菌のうち、*N. phycophila*、*N. antarctica*、*N. qingdaonensis* には YUCCA-like 遺伝子が存在したので、IPA 経路も機能する可能性が考えられた。一方、YUCCA-like 遺伝子を持たない *N. concharum* と *N. japonica* は IPA 経路が欠落しているため、IaaM-like 遺伝子が IAA 合成に寄与するならばこの 2 種は IAA 合成能をもつと推定された。そこで、これら 2 種の細菌を入手し、BPy-1 と同様の条件で IAA 合成能を調べたところ、*N. concharum* は富栄養条件では BPy-1 よりも高い IAA 合成能を示し、貧栄養条件では BPy-1 と同程度の合成能を示したことから、IaaM-like 遺伝子は IAA 合成に機能する可能性が支持された。なお、*N. japonica* は分与株の成長が不安定であり解析を行っていない。上記の問題を解決するには、*N. japonica* を含め未解析の菌株の IAA 合成活性を調べる必要がある。

表 1 *Neptunomonas* ゲノム情報から推定される IAA 合成酵素

|             |            | <i>N. phycophila</i> | <i>N. concharum</i> | <i>N. antarctica</i> | <i>N. japonica</i> | <i>N. qingdaonensis</i> |
|-------------|------------|----------------------|---------------------|----------------------|--------------------|-------------------------|
| IAM pathway | IaaM       | -                    | -                   | -                    | -                  | -                       |
|             | IaaH       | -                    | +                   | -                    | -                  | -                       |
|             | IaaM-like  | +                    | +                   | +                    | +                  | +                       |
|             | IaaH-like  | +                    | +                   | +                    | +                  | +                       |
| IPA pathway | AT-like    | +                    | +                   | +                    | +                  | +                       |
|             | IpdC       | -                    | -                   | -                    | -                  | -                       |
|             | IAAld DH   | +                    | +                   | +                    | +                  | +                       |
|             | YUCCA-like | +                    | -                   | +                    | -                  | +                       |

(3) *Neptunomonas* sp. BPy-1 のゲノム解析

BPy-1 ゲノム配列を決定し、IAA 合成酵素の相同性検索を行なった結果、BPy-1 ゲノムには IPA 経路の IpdC 遺伝子や IAM 経路の IaaM/IaaH 遺伝子が見られず、IaaH-like 遺伝子が存在する点では他の *Neptunomonas* 属細菌と類似していたが、IaaM-like 遺伝子が見られない点では他の細菌とは異なっていた (表 2)。なお、細菌の IAA 合成経路は 4 経路以上が報告されているが、表 1 や表 2 の解析では報告例の多い IPA 経路と IAM 経路の酵素遺伝子についての結果のみを記載した。なお、それ以外の IAA 合成経路の候補遺伝子についても検索したが、いずれもヒットしなかったため省いている。BPy-1 についても同様にその他の経路の IAA 合成酵素遺伝子はヒットしなかった。

表 2 BPy-1 の IAA 合成酵素遺伝子

|             |            | BPy-1 | <i>N. phycophila</i><br><i>N. antarctica</i><br><i>N. qingdaonensis</i> | <i>N. concharum</i> | <i>N. japonica</i> |
|-------------|------------|-------|---|---------------------|--------------------|
| IAM pathway | IaaM       | -     | -   | -                   | -                  |
|             | IaaH       | -     | -   | +                   | -                  |
|             | IaaM-like  | -     | +   | +                   | +                  |
|             | IaaH-like  | +     | +   | +                   | +                  |
| IPA pathway | AT-like    | +     | +   | +                   | +                  |
|             | IpdC       | -     | -   | -                   | -                  |
|             | IAAld DH   | +     | +   | +                   | +                  |
|             | YUCCA-like | +     | +   | -                   | -                  |

BPy-1 を加えた 6 株の *Neptunomonas* 細菌の IAA 合成酵素遺伝子の構成は 4 種のパターンに分類できた。6 株の細菌のうち IAA 合成能が検証されたのは BPy-1 と *N. concharum* だけであり、遺伝子検索も相同性検索のみの段階のため遺伝子構成と IAA 合成機構について考察はできないが、まずは残りの菌株の IAA 合成活性を解析する必要がある。また、6 株のうち 4 株に YUCCA-like 遺伝子が存在したが、これは予想外に高い出現頻度であり、

異なる分類群の細菌についても比較する必要がある。

#### (4) 新たに分離した付着細菌の IAA 合成能

スサビノリ葉状体付着菌 *Marinobacter* sp. BPy-M1 と糸状体付着菌 *Maribacter* sp. BPy-S1 をマリンプロス 培地で前培養し、遠心洗浄後、5 mM トリプトファンを含む人工海水に細菌濃度  $OD_{600}=0.18$  に懸濁すると、細菌は増殖しないが培地中の IAA 濃度は時間経過に伴い増大し、3 日後には  $10\sim 15\mu\text{M}$  に達した。同様の実験で BPy-1 や BZm-1 は  $15\mu\text{M}$  IAA を示した。葉状体から分離した BPy-1 と BPy-M1 はどちらも プロテオバクテリアに分類されるが、糸状体付着菌の BPy-S1 はフラボバクテリアに含まれ、BPy-1 とは類縁性が低い細菌でも、貧栄養条件下で細胞増殖の停止した状態では、トリプトファンに依存した IAA 合成を示したことから、この IAA 合成特性は付着菌の特徴と考えられる。なお、BPy-1 や BZm-1 はマリンプロス 培地でもトリプトファン添加により IAA を合成するが、BPy-M1 では IAA 合成が抑制され、BPy-S1 では IAA 合成が強くなる傾向が見られ、細菌種により異なる応答を示した。これらの細菌が貧栄養状態では同じ IAA 合成反応を示すことから、今後も様々な細菌の IAA 合成を比較する上で貧栄養状態での解析が重要であると考えられた。

#### (5) 無菌アマモ培養株の分離

被子植物のアマモに対する付着細菌の効果を検証するために、無菌アマモ培養株の分離を行った。成熟種子は東洋建設(株)より分与され、 $1^{\circ}\text{C}$  の人工海水中で貯蔵された種子を滅菌水に移し暗所  $15^{\circ}\text{C}$  で貯蔵後に、種皮を除去し、種子胚を次亜塩素酸ナトリウム液で処理することにより無菌化した。実生や幼植物の段階では 5 倍希釈のスサビノリ培養液(人工海水に微量元素を付加)中で静置培養を続けた。その後植物体の成長に伴い培養液組成を従来のスサビノリ培地に近づけ、培養液容量が 500ml に達した後は同じ条件で継代培養を続けた。無菌処理した実生 270 株のうち、約 6 割が第 2 葉の形成前に枯死した。培養開始後 6 ヶ月で 35 株が得られ、その後は各種の分析のため培養株は減少したが、12 ヶ月後には培養株が 10 株に減少し、ここからは継代維持を続けている。培養開始 3 ヶ月後から、培養液の一部を採取し、共在菌の有無を調べたが、6 ヶ月後に維持されていた 35 株のうち 4 株は共在菌が含まれていたが、いずれも培養株は正常に成長していた。35 株のうち、分枝が形成されたのは 2 株だけだったが、最初に分枝形成がみられたのは共在菌をもつ #205 株であった。その後、無菌株から一株だけが分枝を形成した。形成された分枝は親株から分離されても正常に成長を続けた。

#205 に含まれる共在菌は 1 種だけであり、16S rRNA 配列や生化学テストの結果から、単離菌は *Acinetobacter* sp. と推定された。アマモは表在菌の他に内生菌も報告されているが、本研究では内生菌については調べていない。現在保持している 10 株のうち 8 株は無菌株と認識しているが、これらの培養株を用いて付着菌との共培養実験を始める前に、内生菌の有無について調べる必要がある。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 2件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 0件）

|   |                           |
|---|---------------------------|
| 1. 著者名<br>Hashida Yoshikazu, Takechi Katsuaki, Abiru Tomomi, Yabe Noriyuki, Nagase Hiroaki, Hattori Koro, Takio Susumu, Sato Yoshikatsu, Hasebe Mitsuyasu, Tsukaya Hirokazu, Takano Hiroyoshi | 4. 巻<br>101               |
| 2. 論文標題<br>Two ANGUSTIFOLIA genes regulate gametophore and sporophyte development in <i>Physcomitrella patens</i>   | 5. 発行年<br>2019年           |
| 3. 雑誌名<br>The Plant Journal   | 6. 最初と最後の頁<br>1318 ~ 1330 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子)<br>10.1111/tpj.14592   | 査読の有無<br>有                |
| オープンアクセス<br>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<br>-                 |

|   |                        |
|---|------------------------|
| 1. 著者名<br>Matsuda, R., Handayani, M.L., Sasaki, H., Takechi, K., Takano, H., Takio, S.  | 4. 巻<br>200            |
| 2. 論文標題<br>Production of indoleacetic acid by strains of the epiphytic bacteria <i>Neptunomonas</i> spp. isolated from the red alga <i>Pyropia yezoensis</i> and the seagrass <i>Zostera marina</i> . | 5. 発行年<br>2018年        |
| 3. 雑誌名<br>Archives of Microbiology  | 6. 最初と最後の頁<br>255, 265 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子)<br>10.1007/s00203-017-1439-1   | 査読の有無<br>有             |
| オープンアクセス<br>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<br>該当する           |

〔学会発表〕 計12件（うち招待講演 1件/うち国際学会 4件）

|  |
|--|
| 1. 発表者名<br>永瀬 寛朗, 橋田 芳和, 武智 克彰, 矢部 智幸, 瀧尾 進, 佐藤 良勝, 長谷部 光泰, 塚谷 裕一, 高野 博嘉 |
| 2. 発表標題<br>ANGUSTIFOLIAはヒメツリガネゴケの配偶体と孢子体の両世代で細胞伸長を制御する                   |
| 3. 学会等名<br>第60回日本植物生理学会年会  |
| 4. 発表年<br>2019年  |

|   |
|---|
| 1. 発表者名<br>Matsuda, R., Inamori, K., Abe, S., Takechi, K., Takano, H., Takio, S.  |
| 2. 発表標題<br>Superoxide generation in seeds of the seagrass <i>Zostera marina</i>   |
| 3. 学会等名<br>2019 International Conference on Climate Change, Disaster Management and Environmental Sustainability (国際学会) |
| 4. 発表年<br>2019年   |

|         |   |
|---------|---|
| 1. 発表者名 | Ryuya Matsuda, Shun Abe, Koki Inamori, Katsuhisa Amakura, Katsuaki Takechi, Hiroyoshi Takano, Susumu Takio                                      |
| 2. 発表標題 | Production of indoleacetic acid by a strain of epiphytic bacterium <i>Maribacter</i> sp. isolated from the red alga <i>Pyropiella yezoensis</i> |
| 3. 学会等名 | 2019 International Conference on Climate Change, Disaster Management and Environmental Sustainability (国際学会)                                    |
| 4. 発表年  | 2019年   |

|         |  |
|---------|--|
| 1. 発表者名 | Aydin, E., Takechi, K., Takano, H., Gurel, A., Takio, S.                               |
| 2. 発表標題 | Isolation of aseptic culture of the seagrass <i>Zostera marina</i> using stored seeds. |
| 3. 学会等名 | International Marine Biotechnology Conference 2019 (国際学会)                              |
| 4. 発表年  | 2019年  |

|         |   |
|---------|---|
| 1. 発表者名 | Matsuda, R., Abe, S., Inamori, K., Amakura, K., Takechi, K., Takano, H., Takio, S.  |
| 2. 発表標題 | Production of indoleacetic acid by a strain of epiphytic bacterium <i>Maribacter</i> sp. isolated from the red alga <i>Pyropiella yezoensis</i> . |
| 3. 学会等名 | International Marine Biotechnology Conference 2019 (国際学会)   |
| 4. 発表年  | 2019年   |

|         |   |
|---------|---|
| 1. 発表者名 | 加治佐 一郎, 林 暁飛, 鄂 一嵐, 工藤 裕美, 瀧尾 進, 武智 克彰, 高野 博嘉 |
| 2. 発表標題 | 葉緑体分裂に關与するMurEと葉緑体分化に關与するMurE の相同性と変異領域       |
| 3. 学会等名 | 日本植物学会第83回大会                                  |
| 4. 発表年  | 2019年   |

|   |
|---|
| 1. 発表者名<br>Aydin, E., Takechi, K., Takano, H., Takio, S.                      |
| 2. 発表標題<br>Superoxide generation in seeds of seagrass <i>Zostera marina</i> . |
| 3. 学会等名<br>第20回日本マリンバイオテクノロジー学会   |
| 4. 発表年<br>2018年   |

|   |
|---|
| 1. 発表者名<br>廣田悠真, 川上恵典, 神谷信夫, 瀧尾進, 小澄大輔      |
| 2. 発表標題<br>シアノバクテリア及び紅藻類由来チラコイド膜における分光特性の比較 |
| 3. 学会等名<br>2018年光合成セミナー                     |
| 4. 発表年<br>2018年                             |

|  |
|--|
| 1. 発表者名<br>川上恵典, 廣田悠真, 田原愁平, 塩見潤子, 眞岡孝至, 瀧尾進, 宮田真人, 神谷信夫, 小澄大輔 |
| 2. 発表標題<br>藻類由来光合成超複合体における光エネルギー移動機構の解明に向けて                    |
| 3. 学会等名<br>カロチノイド研究談話会   |
| 4. 発表年<br>2018年  |

|  |
|--|
| 1. 発表者名<br>加治佐一朗, 林曉飛, 鄂一嵐, 工藤裕美, 池田孝介, 瀧尾進, 武智克彰, 高野 博嘉 |
| 2. 発表標題<br>緑色植物に保存された, 葉緑体の分化や分裂に関するMurEの機能相補解析          |
| 3. 学会等名<br>日本植物学会第82回大会                                  |
| 4. 発表年<br>2018年  |

|   |
|---|
| 1. 発表者名<br>永瀬寛朗, 橋田芳和, 武智克彰, 矢部智幸, 瀧尾進, 佐藤良勝, 長谷部光泰, 塚谷裕一, 高野博嘉 |
| 2. 発表標題<br>ANGUSTIFOLIAはヒメツリガネゴケの配偶体と孢子体の両世代で細胞伸長を制御する          |
| 3. 学会等名<br>第60回日本植物生理学会年会                                       |
| 4. 発表年<br>2018年   |

|  |
|--|
| 1. 発表者名<br>瀧尾 進, 東遥香, 武智克彰, 高野博嘉       |
| 2. 発表標題<br>紅藻スサビノリの栄養欠乏によるフィコピリソーム分解   |
| 3. 学会等名<br>第19回日本マリンバイオテクノロジー学会 (招待講演) |
| 4. 発表年<br>2017年                        |

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

| 氏名<br>(ローマ字氏名)<br>(研究者番号) | 所属研究機関・部局・職<br>(機関番号) | 備考 |
|---------------------------|-----------------------|----|
|---------------------------|-----------------------|----|