

令和 4 年 6 月 7 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19H03302

研究課題名(和文)湖沼深水層に卓越する微生物の世界

研究課題名(英文)Microbial loop, dominant food chain in lake hypolimnion

研究代表者

中野 伸一 (Nakano, Shin-ichi)

京都大学・生態学研究センター・教授

研究者番号：50270723

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、湖沼深水層における微生物ループの動態解明を通じて、湖沼深水層における生態学の学術基盤を構築することを目的とした。主に植物プランクトンの沈降により深水層へと供給された有機物は、CL500-11細菌などの深水層で優占する細菌群集により高分子溶存態有機物へと変換されることが示唆された。深水層の細菌群集は、現場に存在する溶存態有機物に局所適応した分解能力を有していなかった。本研究では琵琶湖深水層について、世界的に質・量ともに類を見ない規模のゲノムカタログを得ただけでなく、琵琶湖に特化した細菌遺伝子発現カタログも作成した。一方、細菌の死滅過程については、さらなる課題が見つかった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

従来、湖沼の生態学的プロセスに関する研究は、そのほとんどが太陽光が透過する光合成が活発な表水層において行われてきた。一方、湖沼の最下層で底泥を含まない深水層は、太陽光が届かず、水温も低く、生物の現存量・生産が低いために、多くの研究者の注目を受けることが無かった。深水層の生態系は、細菌や原生生物などの微生物が優占するシステムであると考えられ、本研究は深水層の生態学的プロセスの全容を解明する端緒となる。また、気候変動により湖沼深水層の貧酸素化が懸念される現在、本研究は地球環境問題に対しても重要な情報を提供する。

研究成果の概要(英文)：The aim of the present study was to establish a research foundation of ecology in the lake hypolimnion, through the elucidation of ecological processes in the hypolimnion microbial loop. We clarified that the hypolimnion bacterial assemblages (HBA), dominated by CL500-11 bacterium, convert the organic carbon supplied by sinking of phytoplankton into high molecular weight dissolved organic carbon (DOC), though it was suggested that the decomposition of DOC in the hypolimnion by HBA was not efficient. We successfully prepared the HBA genome catalog superior in quantity and quality to previous ones, and the catalog of bacterial gene expression in Lake Biwa. Further studies are necessary to collect more information about the loss processes of HBA.

研究分野：陸水生態学

キーワード：琵琶湖 深水層 微生物ループ CL500-11細菌 溶存態有機物 準易分解性溶存有機物 キネトプラスチド鞭毛虫

1. 研究開始当初の背景

湖沼の植物プランクトンは、光合成の中間代謝物や自己の分解物として溶存態有機物(DOC)を排出する。DOCは細菌の餌資源となり、DOCにより生産された細菌バイオマスは原生動物の餌資源となる。このように、DOCから細菌を経て原生動物へとつながる食物連鎖は、微生物ループと呼ばれている。

従来、微生物ループは光合成による有機物生産を起点としていることから、その研究のほとんどは太陽光が透過する光合成が活発な表水層において行われてきた。一方、湖沼の最下層で底泥を含まない深水層は、太陽光が届かず、水温も低く、生物の現存量・生産が低いために、多くの研究者の注目を受けることが無かった。深水層の生態系は、これらの特性を持つため大型生物は少なく、細菌や原生動物などの微生物が優占するシステムであると考えられる。近年、研究代表者のグループは、琵琶湖の深水層に特有の微生物から成る微生物ループについて一連の新しいかつユニークな発見を報告してきた。特に注目すべきは、夏季から秋季の琵琶湖深水層の細菌群集中でクロロフレクサス門に属するCL500-11細菌の一種のみが圧倒的に優占することの発見である。これは、細胞密度で最大25.9%、バイオマス換算ではこの2倍以上の%となる。湖沼の深水層は湖水全体の大部分を占めるので、深水層の物質循環が湖沼生態系全体に占める割合は極めて大きく、CL500-11細菌は深水層のみならず湖水全体の物質循環において大きな役割を担っている可能性が高い。さらに我々は、この知見を琵琶湖だけでなく大水深を持つ多くの日本湖沼および7つのヨーロッパ湖沼でもこの細菌の優占が起こっていることを突き止めた。このことから、琵琶湖で起こっている現象は世界的に普遍性があると考えられ、世界各地の関連研究者が注目している。

2. 研究の目的

本研究は、湖沼の深水層では細菌や原生動物などの微生物により構成される微生物ループ(微生物の食物連鎖)が卓越することから、細菌による溶存有機物の利用、原生動物の摂食およびウイルスの感染による細菌の死滅までを検討し、湖沼深水層における微生物ループの動態を明らかにする。群集・ゲノム解析による細菌と原生動物の多様性と生理生態学的特性の解明、最先端測定機器による有機物化学分析による細菌餌資源の検討、海外研究者との共同による最先端技術を用いる細菌の死滅過程の定性・定量的解析を行う。これらにより、湖沼深水層の微生物ループを基軸とした「Hypolimnion ecology (湖沼深水層生態学)」を提唱し、これまで未解明な秘境生態系とも言える湖沼深水層における生態学の学術基盤を構築する。

3. 研究の方法

(1) 中規模限外ろ過システムを用いた湖水DOCの分子量分画

ろ過試験1：琵琶湖南湖の試水60Lを採取し、0.2 μ m PESカートリッジフィルター(アドバンテック東洋)でろ過したろ過水を、Synder製MKスパイラル膜(PES製30kDa)を装着した中規模限外ろ過システムにて限外ろ過を行った。次に、上の保持画分を、同上の素材平膜を装着した小規模限外ろ過システムにて限外ろ過を行った。小規模限外ろ過で得られた保持画分は、さらに超純水を加えて脱塩濃縮を行った。

ろ過試験2：琵琶湖南湖の試水40Lを採取し、0.1 μ m PTFEカートリッジフィルター(アドバンテック東洋)でろ過したろ過水を、Synder製NFXスパイラル膜(親水性ポリアミド ナノ膜150~300Da)を装着した中規模限外ろ過システムにて限外ろ過を行った。また、同操作を東レ製CMS-REスパイラル膜(親水性ポリアミド 逆浸透膜)に替えて行った。

(2) 細菌によるDOCの分解

琵琶湖深水層湖水中での天然の有機物動態を明らかにするため、琵琶湖北湖の定点において、毎月、水深5mと60mから試水を採取した。

琵琶湖深水層湖水中の有機物分解プロセスと細菌群集組成の変動メカニズムを明らかにするため、琵琶湖深水層湖水を用いた有機物長期分解実験を行った。深水層湖水(水深60m)を採取し、プランクトンネット濾過した湖水を用いた条件Aと条件B、さらにGF/Cフィルターで懸濁態有機物の大部分を除去した湖水を用いた条件C、3種類の条件での実験を実施した。条件Aと条件Cは9日、条件Bは20日にて培養した。試料水を250mLポリカーボネート製ボトルに分注して密栓した後、暗所の恒温室で振盪(60rpm)し、300日間にわたって有機物の生分解実験を行った。

DOCは、全有機炭素計(島津製作所TOC-L)を用いて測定した。三次元蛍光測定装置(堀場製作所Aqualog)を用いて、濾過試料中のDOCの三次元蛍光スペクトルを測定した。サイズ排除クロマトグラフ-全有機炭素計(SEC-TOC:島津製作所と国立環境研究所により開発された特注品)を用いて、DOC分子サイズ分布(DOC濃度、特定波長の吸光・蛍光)を測定した。DOCは、分子量10万Da程度のピークを高分子DOC、分子量1000Da前後のピークを低分子DOCとして、それぞれの濃度・蛍光・吸光を計算した。

(3) 細菌による DOC 資化性の検討

EcoPlate 実験：夏季から秋季の琵琶湖の表層水と深層水の細菌群集の持つ有機炭素基質利用パターンを比較するため、合計 31 種類の炭素基質の利用可能性を調べることができる Biolog EcoPlate 培養実験法を用いた。培養条件は温度 20°C、培養期間 2 週間とし、24 時間毎にマイクロプレートリーダーで吸光度を定量化した。有機炭素基質利用性の評価においては、利用できる基質の組み合わせの違い (= 有機炭素基質利用性) と利用できる基質の種類数 (= 生態系多機能性) の二つの視点で多変量解析を進めた。

MT2 プレート実験：EcoPlate 培養実験の結果の更なる検証のため、MT2 マイクロプレートを用いた培養実験を行った。この実験においては、琵琶湖表層水(水深 0m)と深層水(水深 50m)から採水し、0.22 マイクロメートルメッシュのステリベクスフィルターを用いて細菌サイズ画分を除去した濾過水(それぞれの深度での溶存有機物を含む画分)と無濾過水(それぞれの深度での細菌群集を含む画分)を 8:1 の割合(40mL + 5mL)で混合することによって、表層有機物 + 表層細菌、表層有機物 + 深層細菌、深層有機物 + 表層細菌、深層有機物 + 深層細菌の 4 つの組み合わせを作成し、それぞれの組み合わせで有機物の利用性を MT2 マイクロプレートの発色レベルによって評価した。

生態系モデリング：成層期から循環期への移行時のような非定常状態について注目した数理モデリングを実行した。具体的には、鉛直次元の反応-拡散-移流モデルの枠組みを用いて琵琶湖を対象として作成した。モデルでは、一次生産の季節変動パターン、鉛直混合パターンについて

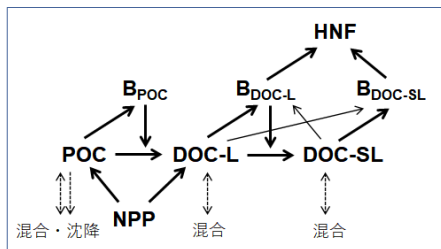


図 1：モデルの概略図。略語については、右記参照のこと。

(4) DOC 分解に寄与する細菌群集の特定

琵琶湖沖において表層水及び深層水の採水を毎月行い、微生物サンプルを船上にてろ過により速やかに採集、-80°Cにて冷凍保存した。ろ紙上に捕捉された微生物サンプルから DNA と RNA を同時かつ高効率に抽出する手法を確立し、細菌群集の DNA と RNA サンプルを得た。

得られた DNA サンプルのショットガンメタゲノム解析により、琵琶湖沖の細菌群集のゲノム情報の構築を行った。特筆すべきは、広く用いられているショートリードシーケンサーを用いた解析に加え、近年注目を集めるロングリードシーケンサー(ナノポアシーケンサー)を用いたメタゲノム解析を行った点である。

(5) 細菌生産速度と原生生物による細菌摂食速度の測定

細菌生産速度は、¹⁵N-dA の取り込み量を用いて評価した。約 40 mL の湖水サンプルに、最終濃度が 50 nM となるよう ¹⁵N-dA を添加し、現場水温、暗所で 6 時間程度培養した。その後、99.5% エタノールをそれぞれのチューブに 10 mL 添加し、細菌の ¹⁵N-dA の取り込みを停止させた。エタノール添加後の細菌細胞を孔径 0.2 μm の PTFE フィルター上に捕集し、Extrap Soil DNA Kit Plus Ver.2 (株式会社バイオダイナミクス研究所)を用いて DNA 抽出した。抽出した DNA は Nuclease P1、ホスホジエステラーゼ I、アルカリホスファターゼを用いて加水分解し、得られた ¹⁵N-dA を LC-MS を用いて定量した。

従属栄養鞭毛虫による細菌摂食速度は、約 200 mL の湖水サンプルに、蛍光色素でラベルした細菌 (FLB) を全菌数の 10~20% 程度となるように添加した。その後、現場水温で一定時間(表層水：30 分、深層水：60 分)培養し、グルタルアルデヒド(最終濃度：2%)で固定した。固定したサンプルを孔径 0.8 μm のポリカーボネートフィルターに捕集し、DAPI 染色法と組み合わせで蛍光顕微鏡により観察した。HNF を 200 細胞以上観察し、HNF 細胞内に見られる FLB 数および培養時間、FLB 濃度から琵琶湖水中の HNF による細菌の摂食速度を求めた。

4. 研究成果

(1) 中規模限外ろ過システムを用いた湖水 DOC の分子量分画

ろ過試験 1：琵琶湖水中の DOC には、サイズ排除クロマトグラフィーで 10 万 Da 以上の分子量である有機物群が確認されており、30kDa のろ過によりそれら有機物群の大量濃縮を行うことができる。本研究の開発によって、最終 4,000 倍を超える濃縮係数での有機物を回収できたことは、今後の高分子 DOC の化学成分分析や生化学機能の評価に向けて、有効な手段となりうる。

ろ過試験 2：琵琶湖水中の DOC の主体は、サイズ排除クロマトグラフィーによって分子量が数百~数千 Da であることが確認されている。限外ろ過膜は通常 1,000Da 以上であることから、

それ以下の低分子 DOC の大量濃縮には、これまで逆浸透膜を利用することが一般的であった。本研究の開発では、ナノ濾過膜でも DOC を十分に濃縮し、塩の除去も可能なことが示されたことにより、低分子 DOC の化学成分分析や生化学機能の評価に向けても、有効な手段を提示することができた。

(2) 細菌による DOC の分解

条件 A (9 °C)、条件 B (20 °C)、条件 C (GF/C 濾過, 9 °C) とともに、日数経過に伴う高分子 DOC 濃度の減少が見られた (図 2)。条件 A における高分子 DOC 濃度減少は、同時期の天然の琵琶湖深水層湖水よりも速かった (図 2)。条件 A と条件 C は、DOC 濃度減少はほぼ同程度だった。

室内実験による有機物分解と天然の琵琶湖深水層湖水で大きく異なる点は、外部からの有機物供給の有無である。ボトルに閉じ込めた前者は有機物供給が無い系であり、後者は表水層からの沈降粒子等による有機物供給がある系である。つまり、天然の琵琶湖深水層湖水で一定以上の高分子 DOC 濃度が保たれている原因として、深水層現場に供給された有機物 (沈降粒子等) からの高分子 DOC の新たな生産が重要であると考えられる。

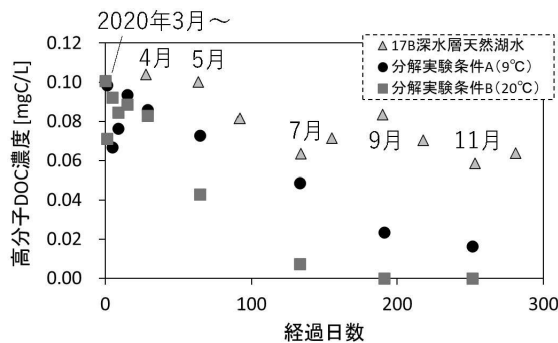


図 2 : 琵琶湖の溶存有機物分解実験の結果

本研究では、深水層における高分子 DOC 生産プロセスの重要性を定量的に見積もる新たな手法を考案した。すなわち、琵琶湖における高分子 DOC と低分子 DOC の生分解速度を、分子サイズ別 DOC 濃度、分子サイズ別タンパク様蛍光強度、水温から算出するための換算式を作成し、当該換算式から算出した生分解速度と天然における湖水中 DOC 濃度の変動とを組み合わせ、湖水中の易分解性 DOC の生産フラックスと総分解フラックス (= 生産フラックス + 正味分解フラックス) の変動を、高分子と低分子それぞれについて算出する。本手法によると、成層期の琵琶湖深水層における高分子 DOC の総

分解フラックスは平均で $0.47 \mu\text{gC L}^{-1} \text{d}^{-1}$ と推定され、生産フラックスを考慮しない正味分解フラックス (平均 $0.07 \mu\text{gC L}^{-1} \text{d}^{-1}$: 深水層中高分子 DOC 濃度の春から秋にかけての減少速度のみから計算) の推定値の 7 倍近い値となった。このことは、成層期の琵琶湖深水層において、高分子 DOC が活発に生産と分解を繰り返す「隠れた高分子 DOC 循環」が存在することを示唆する。

さらに、深水層高分子 DOC の生産フラックスの変動は、深水層水柱での溶存酸素消費速度と有意な正相関があり、深水層での微生物代謝が両者を駆動していることが示唆された。さらに、湖表水層の植物プランクトン (植プラ) 組成の変動と比較したところ、大型植プラのブルーム時には、両者 (高分子 DOC の生産フラックスと深水層水柱での溶存酸素消費速度) が同時に低下傾向だった。表水層からの沈降粒子の供給フラックスや質が、深水層の微生物代謝に影響していた可能性が考えられた。

(3) 細菌による DOC 資化性の検討

EcoPlate 実験: 有機炭素基質利用性については、水深間で統計的に有意な差がある一方 (Bray-Curtis dissimilarity, PERMANOVA, $P < 0.05$)、生態系多機能性については水深間では明確な差はみられなかった。

MT2 プレート実験: 表水層由来の有機物に対しては、深水層の細菌群集よりも表水層の細菌群集の方の利用度が高く、局所適応が示唆された。一方、深水層有機物に対しては、表水層細菌群集の方の利用度が高く、局所適応はしていないことを示唆していた。

生態系モデリング: 粒子状有機物 (POC) の沈降による表水層から深水層への輸送される速度・

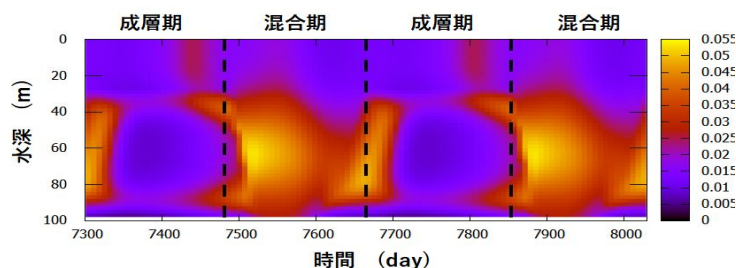


図 3: 細菌群集全体について、Labile DOC および Semi-Labile の総消費量に対する Semi-Labile の消費量の割合を評価した生態系モデリングの結果。この割合が大きいほど、細菌群集による Semi-labile DOC の利用度が高いことを示している。

タイミング、鉛直混合によって DOC が表水層と深水層間で拡散する速度・タイミングと、DOC-L が細菌による消費過程を経て DOC-SL に転換される速度のバランスによって、DOC-L から DOC-SL への転換・蓄積が生じる深度が季節的に変動することが分かった (図 3)。

さらに、成層期の後半では、表水層においても

DOC-SL の消費が進む一方、混合期においては、水深 50 ~ 60m 付近に DOC-SL の消費の（相対的）ピークがあることが分かった（図 3）。

琵琶湖の細菌群集の炭素基質利用特性および多機能性の定量化と、表水層・深水層間でのそれらの違いおよび季節的変動について、BIOLOG EcoPlate 培養実験と BIOLOG MT2 プレート培養実験における解析の結果からは、研究開始時に立てた単純明快な仮説「琵琶湖の深水層には比較的早く分解が困難な有機炭素(DOC-SL)が蓄積しており、細菌群集については深水層群集の方が複雑な有機炭素源の利用特性が高く、また局所的に適応している」は単純には支持されることが示唆された。さらに、統計解析の結果は季節的に異なるパターンを検出しており、またそのパターンは、循環期のパターン・成層期のパターンのように単純に分類できるものではなかった。この結果は、成層期から循環期への移行時のような非正常状態でのダイナミックな細菌群集 - 有機炭素相互作用についての理解が必要なことを示唆している。これらの実験的な結果を踏まえて開発した生態系モデルの挙動からは、依然、細菌群集の鉛直分布の現場観測とモデルの振る舞いにはギャップが存在するが、これらの生態系モデルの振る舞いは、深度ごとの有機炭素利用特性が季節的にダイナミックに変動するという BIOLOG プレートをを用いた一連の培養実験の結果をある程度うまく説明できるものである。

(4) DOC 分解に寄与する細菌群集の特定

得られた DNA シーケンスリードの過半が 575 ゲノムのいずれかに由来することが示され、この 575 ゲノムは琵琶湖沖の細菌多様性を網羅した情報であることが示された。五大湖・バイカル湖・タンガニイカ湖等の他の大型淡水湖からショートリードメタゲノムによって報告されている細菌ゲノム情報と比較しても、質・量ともに類を見ない規模の「淡水産細菌ゲノムカタログ」が、琵琶湖において得られた。

さらに 2 つの方向から詳細解析を行った。一つ目は、これらのゲノムに DNA シーケンスリードをマッピングすることによる、ゲノムの微小多様性の検出である。具体的には、ショートリードを用いた塩基多型の検出と、ロングリードを用いた構造多型の検出を行った。その結果、各ゲノム 1 Mbp あたり 100-101,708(平均 25,766) bp の塩基多型、構造多型についてはゲノム当たり 0-305(平均 33.5)カ所の挿入、0-467(平均 38.3)カ所の欠失が検出された。さらに、時系列サンプルの解析から、個体数が著しく減少し遺伝的ボトルネックがかかることがゲノムの多様化を著しく制限する要因であることを明らかにした。また多型の大多数が遺伝子コード領域と重複しており、その遺伝子機能の解析から、ウイルス感染に対する防御がゲノム多様化をもたらす主要因の一つであることが示唆された。本研究結果は、環境中の微生物群集を対象にゲノムの微小多様性の実態を塩基・構造多型の両側面から網羅的に解明した初の成果である。

二つ目のアプローチは、同時に採集した RNA サンプルのシーケンスに基づくメタトランスクリプトーム解析である。得られた RNA サンプルより、rRNA を除去したうえで、mRNA をシーケンスすることで、24 サンプルそれぞれについてサンプル当たり約 10Gb のトランスクリプトームリードを得た。これを上述のメタゲノム解析で得られた 575 の高品質ゲノムにマッピングすることで、琵琶湖沖の微生物生態系において、「いつ、どこで、誰の、どの遺伝子が、どれくらい発現しているのか」という情報を網羅した「琵琶湖微生物遺伝子発現カタログ」を作成した。

(5) 細菌生産速度と原生生物による細菌摂食速度の測定

表層では細菌数および細菌生産量は夏季に最も高かった（細菌数： $0.56 \sim 2.4 \times 10^9$ cells L⁻¹、細菌生産量： $0.24 \sim 2.4 \times 10^8$ cells L⁻¹ d⁻¹）。摂食速度も夏季に高く（ $0.15 \sim 1.8 \times 10^8$ bacts L⁻¹ d⁻¹）、細菌生産量に占める割合は、71 ~ 90%であった。これらのことから、湖内で水温の上昇と共に増殖した細菌のほとんどが HNF によって水中から除去されていることが示唆された。一方深水層では、細菌生産量は 0.14×10^8 cells L⁻¹ d⁻¹、摂食速度が $0.028 \sim 0.061 \times 10^8$ bacts L⁻¹ d⁻¹であり、摂食速度が細菌生産量に占める割合は、24 ~ 28%であった。このことから、深水層での細菌の消失に対して HNF の寄与はそれほど高くなく、その他の要因（ウイルス感染など）が関与している可能性が見いだされた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Cai, J., Y. Hodoki, M. Ushio, S. Nakano	4. 巻 10
2. 論文標題 Influence of potential grazers on picocyanobacterial abundance in Lake Biwa revealed with empirical dynamic modeling	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Inland Waters	6. 最初と最後の頁 386-396
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1080/20442041.2020.1711682	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 Cai, J., Y. Hodoki, S. Nakano	4. 巻 22
2. 論文標題 Phylogenetic diversity of the picocyanobacterial community from a novel winter bloom in Lake Biwa	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Limnology	6. 最初と最後の頁 161-167
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10201-020-00649-5	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 Cai, J., Y. Hodoki, M. Ushio, S. Nakano	4. 巻 10
2. 論文標題 Influence of potential grazers on picocyanobacterial abundance in Lake Biwa revealed with empirical dynamic modeling	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Inland Waters	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1080/20442041.2020.1711682	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 Okazaki Y, Nishimura Y, Ogata H, Yoshida T, Nakano S.	4. 巻 21
2. 論文標題 Genome-resolved viral and cellular metagenomes revealed potential key virus-host interactions in a deep freshwater lake.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Environmental Microbiology	6. 最初と最後の頁 4740-4754
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/1462-2920.14816	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 Mukherjee I, Hodoki Y, Okazaki Y, Fujinaga S, Ohbayashi K, Nakano S.	4. 巻 10
2. 論文標題 Widespread dominance of kinetoplastids and unexpected presence of diplomonads in deep freshwater lakes.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Frontiers in Microbiology	6. 最初と最後の頁 2375
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fmicb.2019.02375	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 Soumya, D., J. Cai, Y. Hodoki, Y. Goda, T. Akatsuka, S. Nakano	4. 巻 in press
2. 論文標題 Seasonal changes in the cell size and density of the diatom <i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton in Lake Biwa.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Biologia	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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 1件 / うち国際学会 2件)

1. 発表者名 Yamaguchi, Y. T., McCarthy M. D., Yoshimizu C., Tayasu I., Koba K., and Hayakawa K.
2. 発表標題 Distribution of "minor" amino acids enantiomers in dissolved organic matter in marine vs. inland waters
3. 学会等名 Goldschmidt2020 (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 山口保彦
2. 発表標題 細菌由来の準易分解性溶存有機窒素が水圏の栄養塩供給経路となる可能性について
3. 学会等名 2020年度日本地球化学会第67回年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Takeshi Miki
2. 発表標題 Major modelling approaches that are useful to environmental microbiology: their applicability and limitations
3. 学会等名 チリ微生物学会シンポジウム (Congreso SoMiCh 2020) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Takeshi MIKI, Po-Ju KE
2. 発表標題 Macroscale vertical power-law distribution of bacteria in dark oceans can emerge from microscale bacteria-particle interactions
3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 岡崎友輔, 藤永承平, 田中敦, 高津文人, 大八木英夫, 中野伸一
2. 発表標題 大水深湖に生息する細菌の系統地理的パターンの解明
3. 学会等名 日本陸水学会第84回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 岡崎友輔, 西村陽介, 吉田天士, 緒方博之, 中野伸一
2. 発表標題 メタゲノム解析による湖水中のファージの多様性と生態の解明
3. 学会等名 日本微生物生態学会第33 回大会
4. 発表年 2019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	三木 健 (Miki Takeshi) (00815508)	龍谷大学・先端理工学部・教授 (34316)	
研究分担者	山口 保彦 (Yamaguchi Yasuhiko) (50726221)	滋賀県琵琶湖環境科学研究センター・総合解析部門・研究員 (84201)	
研究分担者	早川 和秀 (Hayakawa Kazuhide) (80291178)	滋賀県琵琶湖環境科学研究センター・総合解析部門・部門長 (84201)	

	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
研究協力者	岡崎 友輔 (Okazaki Yusuke) (40823745)	化学研究所・助教 (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		
チェコ	チェコ科学アカデミー・水生生物研究所		