

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 5 月 28 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23310056

研究課題名(和文) 環境ファージ配列の大量解析による有毒アオコ防除技術の確立に向けた基盤研究

研究課題名(英文) Cyanophage metagenomic study towards control of toxic cyanobacterial blooms.

研究代表者

吉田 天士 (Yoshida, Takashi)

京都大学・(連合)農学研究科(研究院)・准教授

研究者番号：80305490

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,500,000円、(間接経費) 4,350,000円

研究成果の概要(和文)：ファージを利用した水圏生態系維持技術開発のため、環境におけるアオコ構成種マイクロキスティス ファージ感染系の多様性の解明を試みた。その結果、マイクロキスティス群集はファージ感受性の異なる複数タイプから構成され極めて多様なファージに感染を受けていること、その出現頻度は変動するもののその多様性は維持されること、また出現頻度が高まった集団では耐性獲得進化が起こるとともに、ファージも耐性克服により多様化すると推察された。

研究成果の概要(英文)：The goal of this study is construction of a platform towards the practical application of phages for water management thorough understanding relationships between toxic cyanobacteria, Microcystis and its infectious cyanophages. The main results can be summarized as follows; A Microcystis bloom consists of multiple genotypes each of which has been continuously attacked by diverse communities of phages. The genotypic composition of Microcystis fluctuates over time but the genotypic diversity has been maintained. Increased contact frequency of a Microcystis-phage population promoted genetic diversification.

研究分野：複合新領域

科研費の分科・細目：環境学・環境技術・環境材料

キーワード：アオコ マイクロキスティス ファージ CRISPR メタゲノム

### 1. 研究開始当初の背景

ラン藻の異常増殖により湖沼等で発生するアオコは、しばしば水源の毒化を引き起こし、動物被害や人体への健康被害の原因となる自然現象である。アオコを構成するラン藻の中でも、*Microcystis aeruginosa* (以下、ミクロキスティス)はきわめて重要な生物種として位置付けられてきた。これは、ミクロキスティスが発癌促進作用を持つ肝臓毒ミクロシスチンの産生能を持ち、世界に広く分布することによる。したがって、ミクロキスティス等有毒ラン藻の発生予察ならびに防除技術の開発は、安全な水資源の確保という観点から、世界に共通する課題となっている。

これまで取り組んできた基礎研究の中で、ミクロキスティスに感染するシアノファージ(Ma-LMMO1)を世界で初めて分離に成功した。一方、微生物には様々なファージ耐性機構が存在することが明らかとなってきた。CRISPR (Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats) とは、原核生物のゲノム上に近年見出された繰り返し配列であり、CRISPR にファージ遺伝子の配列の一部 (スペーサー) が取り込まれることでそのファージに対する耐性が獲得される。すなわち、スペーサーは宿主ゲノム上の「ファージ感染履歴」と考えられている。すでに、複数のミクロキスティスゲノム上の 600 余りのスペーサーを解析し、個々のミクロキスティス細胞は全く異なるファージ感染を経ており、ミクロキスティスが Ma-LMMO1 タイプを含む多くのファージとのせめぎ合いの中で進化してきたもの推察された (図 1)。本種感染性ファージの多様性を明らかにすることにより、ファージを用いて生態系を乱すことなく標的有毒ラン藻を選択的に駆除できる手法の確立が切り開かれるものと期待されている。

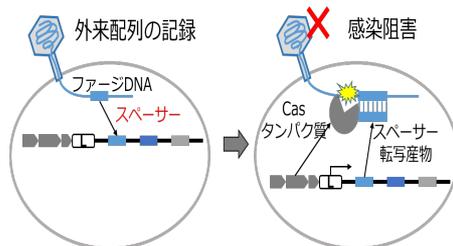


図 1 CRISPR とは

リーダー (L) の直下流に新たに侵入したファージの配列の一部 (30~50bp) をスペーサーとして獲得し、スペーサー配列と一致する DNA を切断して感染を阻害。スペーサーの並びは株ごとの感染履歴となる。

### 2. 研究の目的

世界に先駆けて分離した有毒ラン藻ミクロキスティス感染性シアノファージ Ma-LMMO1 の遺伝子情報を活用し、(1) アオコ環境におけるファージの遺伝的多様性ならびにミクロキスティスゲノムのウイルス

耐性遺伝子領域に存在する無数のファージ由来配列をメタゲノミックアプローチにより解析する。さらに、(2) 本ファージ-宿主系に見出した変異型ミクロキスティスにおけるファージ耐性獲得機構を解明し、(3) 新規シアノファージの探索・分離して性状を明らかとすることで、環境における「ファージ・宿主感染系」の多様性を明らかとし、両者のせめぎ合いの過程を把握することを課題と設定した。これにより、安全・安心な水資源および陸水生物資源の確保を究極的な目的とした、ファージを利用した新しい水環境保全技術・水圏生態系維持技術開発のための基盤を構築する。

### 3. 研究の方法

(1) ウイルス耐性遺伝子領域の解析に基づくミクロキスティスとファージのせめぎ合いの解明

ファージ防御領域 CRISPR の解析に基づくミクロキスティス多様性解析

2010 年および 2011 年の夏季に京都市広沢池より分離し保存していた計 94 株のミクロキスティスに対し、CRISPR 前半配列の解析、ならびに種内多様性の指標である 16S-23S rRNA 内部介在配列 (ITS) に基づく系統解析を行った。

自然環境中におけるミクロキスティス感染性シアノファージの遺伝的多様性解析

2006 年から 2011 年までのアオコ発生時期 (7~9 月) に月 1-4 回、計 19 回にわたり採取した表層水を用いた。試水を孔径 0.2 μm ポアメンブレンフィルターでろ過し、DNA を抽出した。抽出された DNA を鋳型として、Ma-LMMO1 タイプシアノファージ尾部遺伝子 (*g91*) を標的とした PCR 法を行った。得られた PCR 産物をクローニングしたのち、一地点当たり約 30 クローンシーケンスした。得られた配列を、MEGA5 を用いてアライメントを行い、遺伝子解析ソフト EstimateS ver. 1.2.0 を用いて Shannon 指数および Chao1 指数を算出した。TCS ver. 1.21 を用いて最節約ネットワークを構築した。

また、ファージの遺伝的多様性の地域性に基づく差異を明らかにするため、広沢池および島根県宍道湖から採取した試水に由来するファージ DNA を鋳型として、Ma-LMMO1 の光捕集色素分解酵素、機能未知タンパク質および RNA リガーゼをコードする 3 つの遺伝子を含む領域を標的とした PCR を行い、増幅産物の塩基配列を決定した。得た配列を用いて両地域および各遺伝子における多様性を上記と同様に調査した。

アオコ発生水域からのウイルスメタゲノム解析

京都府広沢池に由来する試水を孔径 0.2 μm ポアメンブレンフィルターでろ過してウイルス画分を得た。続いてホロファイバーによ

って分子量 100,000 による限外ろ過濃縮したのち、CsCl 密度勾配遠心法によりウイルスを精製した。精製ウイルスから抽出したウイルスゲノムをパイロシーケンス法に供し、ウイルスメタゲノムを得た。得られた配列に対し、本種 CRISPR 領域から抽出したスペーサー配列をクエリとして blast 検索を行ってミクロキスティスと相互作用するファージの遺伝子の探索を行った。

#### (2) ファージ耐性獲得機構の解明

ファージ耐性株にはミクロキスティス NIES298 株の Ma-LMM01 低感受性サブクローンから確立した 2 株 (N3-35 株および N3-36 株) を用いた。感受性株および耐性株において恒常的に発現しているタンパク質の差異を調べるために、細胞から全タンパク質を抽出し SDS-PAGE および二次元電気泳動によるバンドパターンを比較した。

#### (3) 新規ファージの分離

国立環境研究所で分離可能なミクロキスティス株に当研究室にて分離した 94 株のミクロキスティスのうち無菌化された株を宿主として用いた。孔径 0.2 $\mu$ m ポアサイズのフィルターで濾過したのち、ろ液 (ファージ画分) を宿主培養に対して接種し増殖抑制の有無を追跡した。また、ファージ画分と宿主を混合したのち、アガロース培地に混釈した。培養ののち得られるプラークを探索した。

### 4. 研究成果

(1) ウイルス耐性遺伝子領域の解析に基づくミクロキスティスとファージのせめぎ合いの解明

ファージ防御領域 CRISPR の解析に基づくミクロキスティス多様性解析

試験に供した本種 94 株の株のうち 52 株から CRISPR に由来する PCR 産物が得られた。一方、本種個体群の 40% が CRISPR を脱落させていることを示唆した。CRISPR を保有する 5 2 株はスペーサー組成が異なる 22 タイプ (CRISPR タイプ) に分類された。52 株のうち 33 株は、同日・同所で採取され、異なる 16 CRISPR タイプに分かれた。また、7 つの CRISPR タイプにおいて、新たなスペーサーの付加による CRISPR の多様化が認められた。特に CRISPR の多様化は、群集内で優占していた ITS 系統タイプで最も顕著であり、ゲノム構造が比較的保たれている一方で、最近獲得されたと思われる 5~6 つのスペーサー配列は、CRISPR タイプ間で完全に異なっていた。さらに、一つの CRISPR タイプは、アオコ発生時期の異なるいずれの時点からも分離された。以上の結果は、一つのアオコを形成するミクロキスティス群集はファージ感受性の異なる複数タイプから構成され、その多様性は維持されるとともに、それぞれのタイプにおいてファージと相互作用し耐性獲得進化が起こることが示され

た。一方、CRISPR を保有しない株もあり、CRISPR はファージ耐性を付与する一方、宿主ゲノム領域を大きく占めることから本種に対し増殖阻害等を通じトレードオフとなるのかもしれない。

本研究成果は、天然環境でのファージと本種のせめぎ合いを初めて示唆するもので、国際誌 (雑誌論文 参照) に掲載された。

自然環境中におけるミクロキスティス感染性シアノファージの遺伝的多様性解析

先行研究によりファージ感染は日周性を示し、ファージ遺伝子は日中に転写・複製され、夜間に娘ファージが環境水中に放出することを示してきた。各感染サイクルでの *g91* 配列を追跡したところその遺伝的多様性が極めて高いことを示した (雑誌論文 参照)。これは宿主耐性を回避したことによるファージの急速な多様化であると仮定し、計 810 クローンの *g91* 塩基配列 (554 bp) を決定した。それらは、100% 塩基配列相同性で 419 遺伝子タイプに分類された。多様性解析の結果、調査期間を通してファージの高い多様性が維持されていることが示された。また、419 遺伝子タイプは最節約ネットワークにより大きく 3 つのグループ I-III に分けられた。これらはさらに、24 配列以上を含む主要タイプ、7 18 配列を含む準主要タイプ、1 配列しか含まない希少タイプに分けられた。ほぼすべての希少タイプは主要および準主要タイプの 1-2 塩基異なる変異体であった。主要・準主要タイプは調査期間を通して共存し、その組成は経時的に変動した。希少タイプは、それぞれの由来となる主要あるいは準主要タイプが存在したときのみ確認された。研究成果と合わせて考察すると、ミクロキスティスの保有する CRISPR-Cas システムシステム下では、ファージは点変異によって、その防御機構を回避することが可能である。したがって、希少タイプの出現パターンは、ファージ-宿主間で急速な軍拡競争型共進化が起きていることを示唆している。以上より、ファージの遺伝的多様性は、頻度依存選択が働くことによって維持され、宿主との軍拡競争型共進化により創出されると強く示唆するもので国際誌 (雑誌論文 参照) に掲載された。

上記の結果より、ファージと宿主の競合的進化が進むことでファージは地域ごとで大きく異なる進化をたどると推察された。そこで 2 つの地域から合計 104 クローンの Ma-LMM01 の部分配列を決定した。塩基の相同性が 100% で 1 つの遺伝子タイプとした場合、81 遺伝子タイプに分かれた。この結果から環境中のファージの遺伝的多様性が極めて高いことが明らかとなった。一方、遺伝的多様性は遺伝子によって異なり、RNA リガーゼをコードする遺伝子において最も高かった。ファージの RNA リガーゼは宿主のファージ耐性機構克服に関与しており、宿主のファージ耐

性機構がファージの多様化を促進する可能性が見出された。最節約ネットワークを構築した結果、両地域の遺伝子タイプは互いに異なるグループを形成した。以上の結果から、本種感染性ファージは現場の宿主と相互作用し、遺伝子を多様化させることで地域性を有することが推察された。本成果は国際誌（雑誌論文 参照）に掲載された。

#### アオコ発生水域からのウイルスメタゲノム解析

得られたリードから重複する配列を除去し、平均長が 600bp を超える約 6 万のユニーク配列を得た。本メタゲノムの約 150 配列はミクロキスティスに含まれる約 1000 個のスペーサー配列を含んでいた。このうち 18 配列はそれぞれ複数のスペーサー相同配列を有しミクロキスティス感染性ウイルスに由来することが強く示唆された。本手法はミクロキスティスウイルスにとどまらず未同定環境ウイルス配列を同定するための強力なツールとなる。（データ未公表）

#### (2) ファージ耐性獲得機構の解明

分離したファージ耐性変異株では、ファージ感受性野生株で大量に発現する約 90kDa のタンパク質が、ほぼ消失していた。その N 末端アミノ酸配列を決定し、NIES298 株ドラフトゲノムより本タンパク質をコードする機能未知の全長配列を得た。変異株と比較を行ったが、上流の転写調節領域を含め両者で完全に一致し、変異株においてタンパク質の転写制御における変異が起こっていることを示唆した。また、本遺伝子領域をデータベースに登録されている 10 株の本種ゲノムと比較したところ、株間で大きく異なることを見出し本領域がファージ侵入の標的となり、そのため宿主は変異を蓄積していると推察された。本成果は国際誌に掲載された（雑誌論文 参照）

#### (3) 新規ファージの分離

試験管を用いた液体培養系でのファージによる溶菌現象はいずれの試料を用いた場合においても認められなかった。また、海水試料を用いて本種近縁ラン藻とそのファージの探索を試みたが、明確な溶菌画分は得られなかった。一方、広沢池由来 11-10s15 株を宿主とし、広沢池のファージ画分を用いて新たなファージを分離することに成功した。プレート培養系での本ファージは安定して維持された。電子顕微鏡による観察の結果、Ma-LMM01 タイプとは完全に異なり、非常に 500nm 長い尾部をもつシホウイルスであった（図 2）。本ファージゲノムの部分配列を決定したところ、頭部修飾タンパク質、DNA ヘリカーゼおよび尾部長計測タンパク質の部分配列を含んでいた。いずれの遺伝子のアミノ酸配列も他のファージ種とは系統的に大きく離れており、本ファージは新規なファ-

ージであることが強く示唆された。全ゲノム解読を試みたが、液体培養系で大量のファージ粒子が得られず本研究期間での解読には至らなかった。

#### (4) その他の関連する成果

本種の生理状態がブルームの消滅あるいは発生に至る状況にあるかを評価する技術

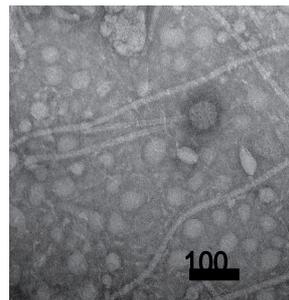


図2 新規ミクロキスティス感染ファージ 京都府広沢池より分離し保存している。CRISPR を保持しない株を宿主とし、他のファージに比べて非常に長い尾部を有する。

基盤として、ブルームの消滅と発生に関わる遺伝子を探索した。ミクロキスティスへのファージ感染時に光合成装置の保護に関与するストレス応答遺伝子、それらストレス応答遺伝子の一部の転写と酸化ストレス応答に関与するオルタナティブ 因子の転写が誘導されることを明らかにした。

また、ゲルシフトアッセイ法を用いて本種分裂遺伝子 *ftsZ* の転写制御因子を探索し、本遺伝子上流域に特異的に結合するタンパク質 BpFz を見出した。本種ラン藻から BpFz の精製に成功し、本因子が細菌に広く保持される LexA であることを明らかにした。

#### 5. 主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕(計 11 件)

- Kuno, S., Sako, Y., Yoshida, T. Diversification of CRISPR within coexisting genotypes in a natural population of the bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. Microbiol. 160, 903-916, 2014. 査読有 10.1099/mic.0.073494-0
- Honda, T., Takahashi, H., Sako, Y. and Yoshida, T. Gene expression of *Microcystis aeruginosa* during infection of cyanomyovirus Ma-LMM01. Fish. Sci., 80, 83-91, 2014. 査読有 10.1007/s12562-013-0685-7
- Nakamura, G., Kimura, S., Sako, Y., Yoshida, T. Genetic diversity of *Microcystis* cyanophages in two different freshwater environments

Arch. Microbiol. Arch. Microbiol., 196, 401-409, 2014. 査読有 10.1007/s00203-014-0980-4  
Yoshida, T., Kamiji, R., Nakamura, G., Kaneko, T., and Sako, Y. Membrane-like protein involved in phage adsorption associated with phage-sensitivity in the bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. Harmful Algae 34, 69-75, 2014. 査読有 10.1016/j.hal.2014.03.001  
吉田天土. ウイルスによる微生物多様性の維持と創生. 日本微生物生態学会誌 28, p.55-62, 2013. 査読無し <http://157.7.197.143/ja/g2.pdf>  
Kimura, S., Sako, Y. and Yoshida, T. Rapid *Microcystis* Cyanophage Gene Diversification Revealed by Long- and Short-Term Genetic Analyses of the Tail Sheath Gene in a Natural Pond. Appl. Environ. Microbiol. 79, 2789-2795, 2013. 査読有 10.1128/AEM.03751-12  
Yoshida-Takashima, Y., Yoshida, M., Ogata, H., Nagasaki, K., Hiroishi, S. and Yoshida, T. Cyanophage infection in the bloom-forming cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* in surface freshwater. Microbes Environ. 27, 350-355, 2012. 査読有 10.1264/j sme2.ME12037  
Kimura, S., Yoshida, T., Hosoda, N., Honda, T., Kuno, S., Kamiji, R., Hashimoto, R. and Sako, Y. Diurnal infection patterns and impact of *Microcystis* cyanophage in a Japanese pond. Appl. Environ. Microbiol. 78, 5805-5811, 2012. 査読有 10.1128/AEM.00571-12  
Kuno, S., Yoshida, T., Kaneko, T. and Sako, Y. Intricate interactions between the bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* and foreign genetic elements revealed by diversified CRISPR signatures. Appl. Environ. Microbiol. 78, 5353-5360, 2012. 査読有 10.1128/AEM.00571-12  
Honda, T., Yoshida, T., Hiroishi, S. and Sako, Y. A protein binding to an upstream sequence of *ftsZ* involved in coordination of DNA replication and cell division in *Microcystis aeruginosa*. Fish. Sci 78, 375-379, 2012. 査読有 10.1007/s12562-011-0442-8  
Yoshida, T., Claverie, J.-M. and Ogata, H. Mimivirus reveals Mre11/Rad50 fusion proteins with a sporadic distribution in eukaryotes, bacteria,

viruses and plasmids. Virology J. 8, 427, 2011. 査読有 10.1186/1743-422X-8-427

[学会発表](計20件)

吉田天土. アオコとウィルスのせめぎ合い. 日本陸水学会 第76回大会「公開シンポジウム アオコ研究最前線の多様性」島根大学, 島根県松江市, 2011年9月24日.

Kimura, S., Yoshida, T., Hosoda, N., Honda, T., Kuno, S., Kamiji, R., Hashimoto, R. and Sako, Y. Diurnal pattern of *Microcystis* cyanophage infection in a Japanese pond. THE 6th AQUATIC VIRUS WORKSHOP (AVW6) Royal Netherlands Institute for Sea Research, Texel, The Netherland, 2011年11月1日.

吉田天土. アオコとファージのせめぎ合い ~CRISPRの解析から見たもの~. 藻類談話会, 京都大学, 京都府京都市, 2011年11月19日.

吉田天土. ファージゲノムに学ぶラン藻の分子生物学. ラン藻の分子生物学2011, かずさアカデミアホール, 千葉県木更津市 2011年12月3日.

上地里佳枝・吉田天土・細田直彦・本田貴史・木村成子・久野草太郎・金子貴一・左子芳彦. 有毒ラン藻 *Microcystis aeruginosa* におけるシアノファージ耐性変異株の性状解析. 平成24年度日本水産学会春季大会, 東京海洋大学, 東京都品川区, 2012年3月28日.

Kimura, S., Yoshida, T., Hosoda, N., Honda, T., Kuno, S., Kamiji, R., Hashimoto, R. and Sako, Y. Genetic diversity of *Microcystis* cyanophage revealed by sequences of phage tail sheath gene. 2012 ASLO aquatic science meeting, 滋賀県大津市, 2012年06月08日~06月13日.

Kimura, S., Yoshida, T., Hosoda, N., Honda, T., Kuno, S., Kamiji, R., Hashimoto, R. and Sako, Y. Infection pattern of *Microcystis* cyanophage in a eutrophic pond. 14<sup>th</sup> International Symposium on Microbial Ecology. Copenhagen, Denmark. 2012年8月19日24日.

中村銀士, 吉田天土, 木村成子, 左子芳彦. *Microcystis aeruginosa* 感染性ファージ Ma-LMM01 と近縁ファージの遺伝的多様性, 平成24年度日本水産学会秋季大会, 独立行政法人水産大学校, 山口県下関市, 2012年09月14日~09月17日.

高橋春菜, 吉田天土, 本田貴史, 古川亮, 左子芳彦. *Microcystis aeruginosa* 感染性シアノファージ Ma-LMM01 の感染課

程における遺伝子の発現動態解析. 平成 24 年度日本水産学会秋季大会, 独立行政法人水産大学校, 山口県下関市, 2012 年 09 月 14 日~09 月 17 日.  
古川亮, 吉田天土, 本田貴史, 高橋春菜, 左子芳彦. *Microcystis aeruginosa* 感染性シアノファージ Ma-LMM01 の感染後期における転写制御因子の探索. 平成 24 年度日本水産学会秋季大会, 独立行政法人水産大学校, 山口県下関市, 2012 年 09 月 14 日~09 月 17 日.  
木村成子, 吉田天土, 左子芳彦. 環境中における *Microcystis* 感染性シアノファージの遺伝的多様性とその経時的変動. 日本陸水学会第 77 回大会, 名古屋大学東山キャンパス, 愛知県名古屋市, 2012 年 9 月 14 日~17 日.  
久野草太郎, 吉田天土, 左子芳彦. ファージ防御領域に基づく有毒ラン藻 *Microcystis aeruginosa* の多様性解析. 平成 25 年度日本水産学会春季大会, 東京都品川区, 2013 年 03 月 26 日~3 月 30 日.  
中村銀士, 吉田天土, 木村成子, 左子芳彦. 有毒ラン藻 *Microcystis aeruginosa* の CRISPR スペースに基づくシアノファージ遺伝子配列の探索. 平成 25 年度日本水産学会春季大会, 東京海洋大学品川キャンパス, 東京都品川区, 2013 年 03 月 26 日~3 月 30 日.  
本田貴史, 高橋春菜, 左子芳彦, 吉田天土. シアノファージ Ma-LMM01 感染時の *Microcystis aeruginosa* の転写解析. 平成 25 年度日本水産学会秋季大会, 三重大学, 三重県津市, 2013 年 9 月 19 日~22 日.  
増田真帆, 橋本怜弥, 左子芳彦, 吉田天土. ラン藻におけるファージ感染履歴配列の解析. 平成 25 年度日本水産学会秋季大会, 三重大学, 三重県津市 2013 年 9 月 19 日~22 日.  
中村銀士, 吉田天土, 木村成子, 左子芳彦. 2 つの異なる地域における有毒ラン藻感染性ファージの遺伝的多様性. 第 2 回微生物科学研究の多様性と新展開シンポジウム, 京都大学, 京都府京都市, 2013 年 11 月 8 日.  
本田貴史, 高橋春菜, 左子芳彦, 吉田天土. シアノファージ Ma-LMM01 感染過程における *Microcystis* 遺伝子の転写動態解析. 第 2 回微生物科学研究の多様性と新展開シンポジウム, 京都大学, 京都府京都市, 2013 年 11 月 8 日.  
増田真帆, 橋本怜弥, 左子芳彦, 吉田天土. ラン藻が有するファージ感染履歴配列の解析. 第 2 回微生物科学研究の多様性と新展開シンポジウム, 京都大学, 京都府京都市, 2013 年 11 月 8 日.  
Yoshida, T., Kimura, S., Nakamura, G. and Sako, Y. Coevolution between the

bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* and its phages. 7<sup>th</sup> Aquatic virus workshop. St. Petersburg, FL, USA. 2013 年 11 月 3 日~8 日.  
中村銀士, 吉田天土, 木村成子, 左子芳彦. *Microcystis aeruginosa* 感染性ファージの遺伝的多様性. 第 29 回日本微生物生態学会大会, 鹿児島大学, 鹿児島県鹿児島市, 2013 年 11 月 23 日~25 日.

〔その他〕  
ホームページ等  
<http://www.microbiology.marine.kais.kyoto-u.ac.jp/>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

吉田 天土 (YOSHIDA, Takashi)  
京都大学・農学研究科・准教授  
研究者番号: 80305490

### (2) 研究分担者

左子 芳彦 (SAKO, Yoshihiko)  
京都大学・農学研究科・教授  
研究者番号: 60153970

金子 貴一 (KANEKO, Takakazu)  
京都産業大学・総合生命科学部・教授  
研究者番号: 80370922