

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 17 日現在

機関番号：64303

研究種目：基盤研究(B) (海外学術調査)

研究期間：2012～2015

課題番号：24405007

研究課題名(和文) 亜熱帯湖沼のメタン栄養食物網と炭素リサイクル機能の評価

研究課題名(英文) Methanotrophic food webs and carbon recycling in a subtropical lake

研究代表者

奥田 昇 (OKUDA, Noboru)

総合地球環境学研究所・研究部・准教授

研究者番号：30380281

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,200,000円

研究成果の概要(和文)：湖沼は、高い温室効果をもつメタンの主要な自然放出源である。湖底で生成されるメタンを好気・嫌氣的に同化するメタン酸化細菌を起点としたメタン栄養食物網は、メタン由来炭素を湖沼生態系の炭素循環に組み込み、メタンの大気放出を抑制する「炭素リサイクルシステム」とみなすことができる。本研究は、亜熱帯に位置する台湾・翡翠水庫のメタン・プロファイルおよびメタン酸化細菌叢の時空間動態が一回循環湖と部分循環湖の双方の特徴を併せ持つこと、そして、湖沼の栄養フローにおけるメタン栄養食物網の相対的重要性に影響する湖沼物理メカニズムとして台風による温度成層の攪乱と深水層のメタン貯留の消失が重要であることを明らかにした。

研究成果の概要(英文)：Recent studies suggest that freshwaters are the primary source of atmospheric methane emitted from natural ecosystems. Methane oxidizing bacteria (MOB) which assimilate dissolved methane aerobically or anaerobically have great impacts on methane cycling in freshwater ecosystems. Methanotrophic food webs (MFWs), in which methane-derived carbon is trophically transferred through the MOB and embedded within a food web, serve as a carbon recycling unit in lake ecosystems. In a deep subtropical Fei-Tsui Reservoir which is located in Taipei, methane profiles and MOB community composition showed characteristics intermediate between subtropical monomictic and tropical meromictic lakes. Our four-year monitoring revealed that typhoon-induced disturbance of thermal stratification and the subsequent decrease in profundal methane storage due to methane oxidation can be the primary limno-physical mechanism to affect the relative contribution of MFWs to the overall trophic carbon flows.

研究分野：生態学

 キーワード：メタン酸化細菌
 ル 脂肪酸分析
 メタン栄養食物網
 炭素リサイクル
 嫌氣的メタン酸化
 NC10
 安定同位体混合モデル
 反応-拡散-移流モデル

1. 研究開始当初の背景

地球温暖化を背景として、CO₂の25倍の温室効果をもつメタンガスの収支予測と削減技術の開発が強化されつつある。最新の報告によると、湖沼や湿地から放出されるメタンガスの総量は海洋全体の放出量をも凌ぎ、陸上生態系の炭素シンク(温室効果ガス換算)の約1/4に相当すると試算される。湖沼・湿地生態系の炭素循環メカニズムを理解し、メタン放出量を抑制する生態系管理にフィードバックすることは温暖化防止に有効な手段となりうる。

メタン酸化細菌(MOB)は、湖底に堆積した有機物の還元的分解により生成した溶存メタンを有機炭素に変換する機能をもつ。MOB由来の懸濁態有機炭素が動物プランクトンに取り込まれ、魚類などの高次生産に栄養転換される経路を「メタン栄養食物網」とよぶ。メタン栄養食物網は、溶存メタンをバイオマスに変換し、湖沼からのメタン放出量を抑制する「天然の炭素リサイクルシステム」とみなすことができる。

MOBの群集組成や生態系機能、および、メタン栄養食物網は、寒帯・温帯の湖沼で盛んに研究されているものの、熱帯・亜熱帯湖沼における知見は十分でない。そこで、申請者らは、亜熱帯に位置する台湾・翡翠水庫を調査地として、湖内のメタン動態、MOB叢およびメタン代謝活性、メタン栄養食物網を定性・定量的に評価することを着想するに至った。

2. 研究の目的

本研究は、湖沼生態系から放出される溶存メタンを好氣的・嫌氣的に同化するメタン酸化細菌(MOB)に着目し、既存知見の乏しい亜熱帯湖沼におけるMOB叢の季節的・鉛直的分布を分子微生物学的手法により明らかにするとともに、生物地球化学的手法を駆使して、メタン代謝機能のホットスポットの特定、および、メタン栄養食物網の制御メカニズムを解明することを目的とした。

3. 研究の方法

本研究は、亜熱帯に位置する台湾・翡翠水庫において、以下の4つのサブテーマに沿って研究を実施した。

(1)メタンの時空間変動メカニズムの解明

物理化学環境の季節・鉛直プロファイル

2012年10月より2014年2月まで2週間ごと(冬季鉛直循環期は1週間ごと)に0-90mの6深度(2013年2月以降は、さらに100m)において、水温および溶存酸素(DO)・二酸化炭素(CO₂)・硝酸(NO₃⁻)・メタン(CH₄)の濃度を計測した。また、溶存CH₄・CO₂の炭素安定同位体比を安定同位体質量分析計にて測定した。

メタン生成・酸化活性の測定

2012年12月と2013年7月に湖底表層泥を採集し、還元環境下で0-5日間培養し、メタ

ン生成活性を測定した。生成された溶存CH₄濃度は、ヘッドスペース法によりガスクロ燃焼装置付き安定同位体質量分析計を用いて測定した。実験試料のCH₄・CO₂濃度の経時変化に基づいて、メタン生成活性を推定した。

湖底泥のメタン生成活性測定実験と同時期に6深度の湖水を現場再現環境下で0-24時間培養し、溶存CH₄濃度を上記の方法で測定した。溶存CH₄濃度の減衰率からメタン酸化活性を推定した。

水柱におけるメタン酸化に伴うメタン由来炭素の安定同位体分別係数を決定するために上述の培養実験で夏季・冬季ともに最もメタン酸化活性の高かった70mの湖水に炭素同位体既知のCH₄を添加し、1-12日間の培養実験を実施した。メタン酸化に伴うみかけの動的同位体分別係数はレイリーモデルに従って算出した。

メタンの大気拡散フラックス

Wiesenburg & Guinasso (1979)のモデルに従い、水深0mの溶存CH₄濃度、水温、湖面の大気中CH₄濃度、平均風速などの実測値を用いて、湖沼から大気へのメタン拡散フラックスを推定した。

(2)MOB叢の湖内時空間分布パターンの解明

MOB クローンライブラリーの作製と分子系統解析

MOB叢の季節・鉛直動態を把握するために、2012-2013年の夏季と冬季に表層および深水層の湖水を採集し、試水中のバクテリア16S rRNA遺伝子を標的としたPCR増幅を行い、クローンライブラリーを作製した。ライブラリーから無作為に抽出したクローンの16S rRNAの配列を決定し、MOB由来クローンの分類と分子系統解析を行った。

メタン酸化機能遺伝子に基づく分子系統解析

MOBによるメタン酸化機能の有無および16S rRNAに基づく操作的分類群(OUT)の一致性を確認するために、粒子状メタン・モノオキシダーゼの α -サブユニットをコードする*pmoA*遺伝子を標的としたPCR増幅を行い、クローンライブラリーを作製した。*pmoA*遺伝子クローンの塩基配列をアミノ酸配列に翻訳し、16S rRNAに基づくOUTの分子系統樹と照合した。

CARD-FISHによるメタン酸化細菌の定量

2012年10月より2014年2月まで2週間ごとに0-90mの6深度(2013年2月以降は、さらに100m)から湖水を採集し、既知のMOBの3つの分類群(Type I、Type II、NC10)を特異的に認識するプローブを用いた触媒型レポーター析出-蛍光 *in situ* ハイブリダイゼーション法(CARD-FISH)を行い、蛍光顕微鏡観察下でMOB叢の定量的解析を行った。

(3)メタン栄養食物網の質的・量的評価

安定同位体食物網解析

メタン生成菌の分別的炭素代謝によって

生じる溶存 CH_4 の極めて低い炭素同位体比を MOB によるメタン同化の指標として、炭素・窒素安定同位体を用いたメタン栄養食物網の解析を試みた。

翡翠水庫の動物プランクトンが利用する餌源として、表層の独立栄養藻類生産物と深水層の MOB 由来生産物を想定した。動物プランクトンの炭素・窒素安定同位体分析に加えて、表層の餌源として水深 0-5m の懸濁態有機物 (POM) の炭素・窒素同位体比を測定した。なお、MOB 生産物の同位体比を決定するために深水層の溶存 CH_4 の炭素同位体比および NO_3^- の窒素同位体比を測定し、メタン酸化および窒素同化に伴う既知の分別係数を用いて、理論値を算出した。これらの同位体データを用いて、2 餌源-炭素・窒素安定同位体混合ベイズ推定モデルを構築した。本モデルに基づいて、動物プランクトン生産に対する 2 種の餌源寄与率の季節・年変動を推定した。

脂肪酸食物網解析

生産者が特異的に生合成する脂肪酸が消費者の体組織に蓄積されることを利用して、生食連鎖 (藻類生産) 微生物ループ (従属栄養細菌生産) メタン栄養食物網 (MOB 生産) の相対寄与の評価を試みた。消費者として動物プランクトンを用い、潜在的餌源および環境試料として表層・深水層の POM を分析に供試した。

脂肪酸分析には One-step 法を採用し、脂肪酸の同定は標準物質のリテンションタイムに基づいて行った。MOB 固有の脂肪酸は市販の標準物質に含まれていないため、脂肪酸組成が報告されている Type と Type を単離培養し、それらの脂肪酸を標準物質として利用した。藻類 (緑藻・藍藻、珪藻、渦鞭毛藻) 全細菌、MOB (Type・Type) に固有の脂肪酸マーカーを同定し、2013 年の夏季および冬季に採集した表層・深水層 POM および動物プランクトンの各種脂肪酸含有比を求めた。なお、単離培養の困難な NC10 は標準物質が入手不可のため、解析から除外した。

(4) メタン栄養食物網を制御する湖沼物理メカニズムの解明

メタン栄養食物網動態を制御する湖沼物理メカニズムを解明することを目的として、炭素フラックスと食物網を結合した鉛直一次元・反応-拡散-移流モデルを構築した。モデルの基本枠組みを設計し、翡翠水庫の長期観測および食物網解析に基づいて、溶存 CH_4 の生成・同化に影響する種々の物理・化学環境データ、一次生産・二次生産・細菌生産、沈降粒子束、および、各種現存量データを取得し、翡翠水庫に特異的な基礎パラメータを決定した。このモデル上で、水柱の物理的攪乱によって酸素が供給される混合層の深度を操作し、メタンフラックスおよびメタン栄養食物網の季節変動パターンに及ぼす影響をシミュレーションした。

4. 研究成果

(1) メタンの時空間変動メカニズムの解明

台湾側共同研究者による翡翠水庫の長期観測データを解析したところ、厳冬年には鉛直混合によって深水層の DO ・ NO_3^- 濃度が増加するのに対し、鉛直混合が不完全な暖冬年には、深水層の DO ・ NO_3^- 濃度が枯渇した。翡翠水庫は、亜熱帯の一回循環湖と熱帯の部分循環湖の双方の特徴を有しており、冬季の気象条件に応じて、湖沼循環パターンが相転移を示した。

この湖沼循環パターンの年変動に依存して、溶存 CH_4 濃度および炭素安定同位体比の鉛直プロファイルは厳冬年と暖冬年で大きく変異した (図 1)。厳冬後の夏季成層期における溶存 CH_4 濃度は最深部を除いて低濃度を維持したが、暖冬後には深水層に高濃度のメタン水塊が発達した。深水層の溶存 CH_4 濃度は、 DO あるいは NO_3^- 濃度と反比例の関係を示した。メタン生成菌は NO_3^- の豊富な環境下で脱窒菌に対して競争的に不利なため、メタン生成活性が抑制された。一方、暖冬年に深水層の DO や NO_3^- が枯渇した状態は夏季成層期まで持ち越されるため、強還元化した湖底でメタン生成が活性化され、高濃度のメタンが蓄積したものと推察される。

暖冬後の成層期の深水層において、溶存メタンの炭素同位体比は -70‰ 近くまで低下した。これは、メタン生成菌によって生成されるメタン炭素同位体比に特有の値である。湖底泥では、季節を問わずメタン生成活性が確認されたが、冬季より夏季に増加する傾向を示した。

水柱の溶存メタン炭素同位体比は表層ほど高い値を示し、平均して -40‰ 前後で推移した。しかし、 -70m から -90m の深度では時

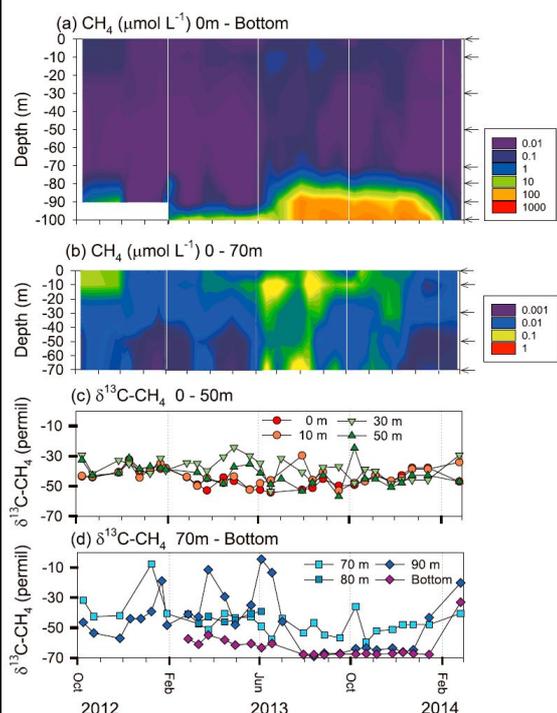


図 1 メタン濃度・炭素安定同位体比の鉛直プロファイルの時系列変化

として-10‰以上の高い炭素同位体比が観察された。水柱のメタン酸化活性は、夏季・冬季ともに水深70mで最大値を示した。水深70mの湖水に炭素同位体比既知のCH₄を添加する培養実験をおこなったところ、炭素同位体比が速やかに上昇し、その同位体分別係数は-9.27と推定された。水深70mから90mで観察される非常に高い値を示すメタン炭素同位体比は、MOBのメタン酸化活性によって亜酸化層のメタンが供給律速になったためと考えられる。

湖面から大気へのメタン拡散フラックスは周年を通じて正の値(大気放出)を示したが、その値は浅い亜熱帯湖沼で報告されている文献値に比べて1-2桁ほど低かった。水深が深く冬季の鉛直混合によって厚い酸化層が形成される翡翠水庫では、還元的な深水層においてのみ高濃度のメタン水塊が発達する。しかし、その大部分はMOBによって水柱で消費され、湖内の炭素循環に組み込まれるものと推察された。ただし、深水層で発達したメタン水塊が冬季鉛直混合時の移流によって、どの程度までメタン酸化を受けずに大気に拡散するかを推定するには、今後、冬季の鉛直混合イベント直後にピンポイントで観測を実施する必要がある。

一方、成層発達期のメタン大気拡散フラックスは小さいものの、その値が亜表層(水深10m)で増大する傾向を示した。リンの枯渇する湖沼や海洋では、空中窒素固定シアノバクテリアによるリン獲得手段としてメチルホスホン酸分解がおこなわれ、その副産物としてメタンが生成することがいくつかの研究で報告されている。リン律速の翡翠水庫では、夏季表層でシアノバクテリアのブルームが発生することが知られている。メタンの大気拡散フラックスを理解するには、表層における酸化メタン生成プロセスの詳細な研究が不可欠である。

(2) MOB 叢の湖内時空間分布パターンの解明

翡翠水庫の湖水試料からDNAを抽出し、PCR増幅とクローニングを経て塩基配列の決定を行ったところ、寒帯・温帯湖沼で優占するType IのMOBと熱帯湖沼から報告されているType IIのMOBが存在することが明らかとなった(図2)。分子系統解析の結果、Type Iは8つの系統群に分類されたのに対し、Type IIは1つの系統群で構成された。湖内における両グループの共存は、冬季に全循環する亜熱帯湖沼と周年部分循環する熱帯湖沼の特徴を併せもつ本湖沼のMOB叢の独自性を物語る。

さらに、DO濃度が低く、溶存CH₄濃度が高い深水層では、季節を問わず、NC10がMOB叢中で優占した。深水層におけるNC10の存在は、*pmoA*遺伝子クローンのアミノ酸配列解析の結果からも裏付けられた。

NC10は、メタン酸化の電子受容体として酸素(O₂)ではなく、NO₂の酸素分子を用いるこ

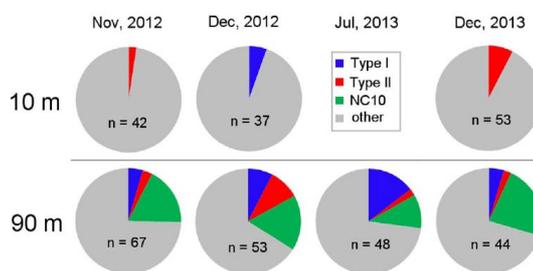


図2 細菌16S rRNAクローンライブラリーに占めるMOB3群の割合

とが報告されている嫌気性メタン酸化細菌である。本分類群は、還元的な排水溝や湖沼堆積物試料から出現が報告されているが、本研究グループは、世界で初めて湖沼水柱での生息を確認した。

興味深いことに、翡翠水庫の水柱に生息するNC10は琵琶湖の堆積物中に出現するNC10と極めて近縁であり、両者の系統地理的類縁性が示唆された。冬季に全循環する琵琶湖に対して、翡翠水庫は冬季の鉛直混合が不完全であるため、深水層が還元化しやすいという特徴をもつ。部分循環する本湖の物理特性が還元的メタン酸化をおこなうNC10の湖沼水柱での生息を可能にしたものと推察される。

さらに、CARD-FISH法を用いて、MOB叢の湖内時空間変異を解析した(図3)。Type Iは夏季から秋季の成層期にかけて深水層の亜酸化層に特異的に出現するのに対して、Type IIは、細菌密度が低いものの、季節を通じて表層から深水層まで幅広く分布した。温帯湖や寒帯湖で報告されているように、本湖のType Iは溶存CH₄濃度とDO濃度がともに高い亜酸化層でメタン酸化をおこなうと推察される。今回の野外調査から、Type IIが高水温を好むのか酸化的環境を好むのか判別できなかったが、Type IIの生息する酸化層の溶存CH₄は極低濃度である。しかし、成層期の表層には0.1 μmol/l程度のメタンピークが観察されたことから(図2)、これらを基質として利用する可能性が示唆された。

NC10は、冬季の鉛直混合期を除いて周年、還元的な深水層に出現し、優占することが観察された。しかし、その出現深度ピークは、夏季から秋季の成層期にかけて最深部

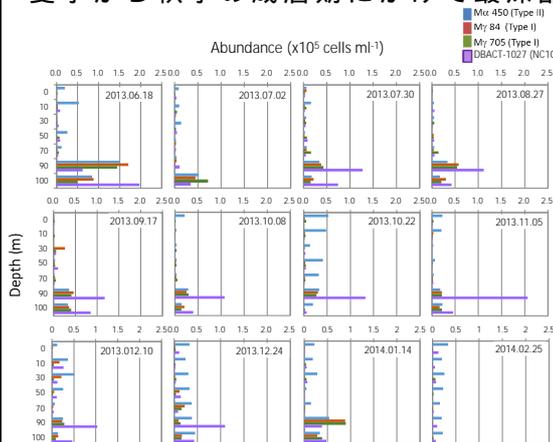


図3 CARD-FISH法に基づくMOB3群の季節・鉛直プロファイル

(100m) から上方 (90m) に移動するのが観察された。この時期、成層の発達に伴って最深部が強還元化するため、溶存 CH_4 濃度は増加するが、 NO_3^- は枯渇した。 NO_2^- の酸素分子を電子受容体と利用する NC10 が NO_3^- 濃度にリニアに反応している可能性が示唆された。

結論として、一回循環湖と部分循環湖の中間的な湖沼物理特性をもつ翡翠水庫では、温帯湖に優占する Type I と熱帯湖に優占する Type II が共存し、さらに、NC10 という還元環境に特異的に出現するグループも観察された。本湖における MOB 叢の時空間動態を決定するメカニズムを解明するには、今後、環境要因を人為的に操作した培養実験が必要である。

(3) メタン栄養食物網の質的・量的評価

安定同位体食物網解析

安定同位体混合モデルによるメタン栄養食物網解析の結果、動物プランクトン生産に対する MOB 由来炭素の寄与率は最大で 14% に達し、鉛直混合が起こる冬季に増加する傾向を示した (図 4)。冬季の MOB 寄与率には明瞭な年変異が見られたが、この年変異は冬季の深水層への酸素供給というより、夏季の深水層の貧酸素化によってよく説明された。MOB はメタン酸化にメタンと酸素の両方を必要とするが、深水層に貯蔵されるメタン量は夏季の還元環境の強さに左右される。冬季鉛直混合に伴う深水層への酸素供給はメタン栄養食物網を発達させる十分条件に過ぎず、基質としてのメタンの総量はその律速因子となりうることを示唆した。

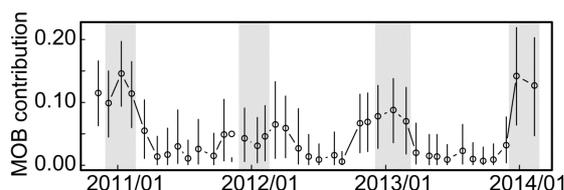


図 4 安定同位体混合モデルに基づく動物プランクトン生産に対する MOB の寄与率の時間変動

脂肪酸食物網解析

2013年の夏季および冬季に採集した POM および動物プランクトンの脂肪酸を分析し、POM に占める藻類や細菌の割合および動物プランクトン生産への寄与率を推定した。解析の結果、POM に含まれる MOB 由来脂肪酸の割合は夏冬ともに表層より無光の深水層で相対的に増加した (図 5)。また、動物プランクトンの餌源として MOB の寄与率は冬季に増加傾向を示した。動物プランクトンは、藻類による表層生産の低下する冬季に細菌が卓越する底層生産に食性をシフトすることが示唆された。本結果は、安定同位体混合モデルに基づく食物網解析の結果と整合した。

(4) メタン栄養食物網を制御する湖沼物理メカニズムの解明

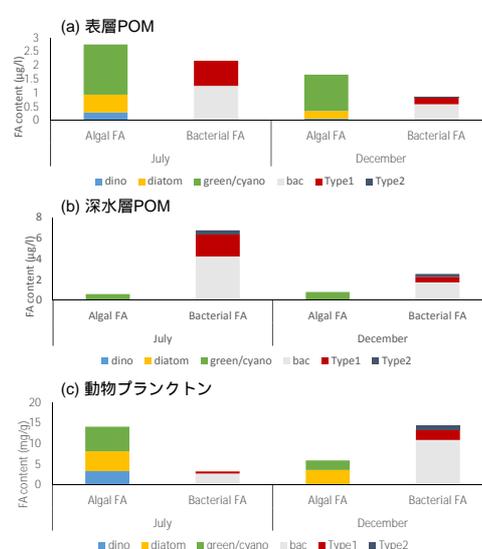


図 5 7月と12月の表層 POM (a)、深水層 POM (b)、動物プランクトン (c) における各種脂肪酸マーカールの含有率

シミュレーション・モデルによる解析の結果、栄養食物網の季節的発達過程は同位体混合モデルによる推定結果と質的によく整合した。夏季成層が強化されると、冬季の動物プランクトン生産への MOB 寄与率が増加するという解析結果も実証データとよく一致した。一方、実証データに反して、シミュレーション・モデルでは、冬季の深水層への酸素供給もメタン栄養食物網の発達を促すことが示された。これは、寒帯や温帯の湖沼で一般的に知られているパターンと一致する。

モンスーン・アジアの亜熱帯・熱帯域では、夏季から秋季にかけて、台風が頻発する。台風の規模と頻度は年変動を示し、夏季成層を破壊する主要な物理攪乱因子となり得る。亜熱帯湖のメタン栄養食物網の発達は、台風や冬季鉛直混合など湖沼物理プロセスの影響を強く受けると結論される。

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 15 件)

Kojima, H., R. Tokizawa, K. Kogure, Y. Kobayashi, M. Itoh, N. Okuda, F.-K. Shiah, M. Fukui, Community structure of planktonic methane-oxidizing bacteria in a subtropical reservoir characterized by dominance of phylotype closely related to nitrite reducer, Scientific Reports, vol.4, 2014, pp.5728, DOI: 10.1038/srep05728
 Kobayashi, Y., Y. Hodoki, K. Ohbayashi, N. Okuda, S. Nakano, Changes in bacterial community structure associated with phytoplankton succession in outdoor experimental ponds, Plankton and Benthos Research, vol.10, 2015, pp.34-44

Itoh, M., Y. Kobayashi, T.-Y. Chen, T. Tokida, M. Fukui, H. Kojima, T. Miki, I. Tayasu, F.-K. Shiah, N. Okuda, (2016) Effect of interannual variation in winter vertical mixing on CH₄ dynamics in a subtropical reservoir, Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, vol.120, 2016, pp.1246-1261, DOI 10.1002/2015JG002972

Ho, P.-C., N. Okuda, T. Miki, M. Itoh, F.-K. Shiah, C.-W. Chang, S. S.-Y. Hsiao, S.-J. Kao, M. Fujibayashi & C.-H. Hsieh (Initially accepted) Summer profundal hypoxia determines the coupling of methanotrophic production and the pelagic food web in a subtropical reservoir, Freshwater Biology

[学会発表](計 22 件)

Okuda, N., I. Tayasu, S. Nakano, M. Ito, M. Fukui, H. Kojima, K. Kogure, M. Fujibayashi, C. Maruo, P.-C. Ho, C.-W. Chang, L. Zhang, W.-H. Teng, T. Miki, C.-H. Hsieh, Y. Kobayashi, C.-C. Chang, F.-K. Shiah, Methanotrophic food webs as a carbon recycling system in lakes under climate changes, The 6th EAFES International Congress, 11th April, 2014, Haikou

Okuda, N. Organization of Symposium Session "Methanotrophic food webs as a carbon recycling system" The 62nd ESJ Annual Meeting, 21st March, 2015, Kagoshima

Itoh, M., Y. Kobayashi, T.-Y. Chen, T. Tokida, M. Fukui, H. Kojima, T. Miki, I. Tayasu, F.-K. Shiah, N. Okuda, CH₄ dynamics in a subtropical reservoir under climate changes, The 62nd ESJ Annual Meeting, 21st March, 2015, Kagoshima

Ho, P.-C., N. Okuda, M. Itoh, T. Miki, F.-K. Shiah, C.-W. Chang & C.-H. Hsieh, Summer hypoxia determines the coupling of methanotrophic and pelagic foodweb, The 62nd ESJ Annual Meeting, 21st March, 2015, Kagoshima

Okuda, N., Methanotrophic food webs as a carbon recycling system in lakes under climate changes, The 1st Philippine Symposium on Freshwater Biodiversity and Ecosystems, 7-10th June, 2016, University of Santo Tomas, Manila

[図書](計 5 件)

Okuda, N., K. Watanabe, K. Fukumori, S. Nakano, T. Nakazawa, Biodiversity in

aquatic systems and environments: Lake Biwa, Springer Japan, 2013, 91, ISBN 978-4-431-54150-9

仲澤 剛史、奥田 昇、生物標本を利用した湖沼生態系の復元、In:湖沼近過去調査法(占部編) 共立出版、2014、193-214、ISBN 978-4-320-05735-7

熊谷道夫・浜端悦治・奥田昇 (2015) 「琵琶湖は呼吸する」海鳴社、東京、pp180, ISBN 978-4-87525-321-1

6. 研究組織

(1) 研究代表者

奥田 昇 (OKUDA, Noboru)
総合地球環境学研究所・研究部・准教授
研究者番号: 30380281

(2) 研究分担者

小島 久弥 (KOJIMA, Hisaya)
北海道大学・低温科学研究所・助教
研究者番号: 70400009

(3) 連携研究者

福井 学 (FUKUI, Manabu)
北海道大学・低温科学研究所・教授
研究者番号: 60305414

(4) 連携研究者

陀安 一郎 (TAYASU, Ichiro)
総合地球環境学研究所・研究部・教授
研究者番号: 80353449

(5) 連携研究者

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

(6) 研究協力者

伊藤 雅之 (ITOH, Masayuki)
京都大学・東南アジア研究所・助教

(7) 研究協力者

小林 由紀 (KOBAYASHI, Yuki)
山口大学・大学院医学系研究科・講師

(8) 研究協力者

藤林 恵 (FUJIBAYASHI, Megumu)
秋田県立大学・生物資源科学部・助教

(9) 研究協力者

夏 復國 (SHIAH, Fuh-Kwo)
中央研究院・環境変遷研究中心・研究員

(10) 研究協力者

謝 志豪 (HSIEH, Chih-hao)
國立台灣大學・海洋研究所・副教授

(11) 研究協力者

三木 健 (MIKI, Takeshi)
國立台灣大學・海洋研究所・副教授

(12) 研究協力者

何 珮綺 (HO, Pei-Chi)
中央研究院・環境変遷研究中心・大学院生

(13) 研究協力者

張 俊偉 (CHANG, Chun-Wei)
中央研究院・環境変遷研究中心・大学院生