

令和 2 年 6 月 15 日現在

機関番号：12614

研究種目：国際共同研究加速基金（国際共同研究強化）

研究期間：2016～2019

課題番号：15KK0277

研究課題名（和文）地球温暖化が沿岸性魚類の性決定へ与える影響評価（国際共同研究強化）

研究課題名（英文）Assessment of the impact of global warming on sex determination in coastal marine fish(Fostering Joint International Research)

研究代表者

山本 洋嗣 (Yamamoto, Yoji)

東京海洋大学・学術研究院・助教

研究者番号：10447592

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 10,800,000円

渡航期間： 6ヶ月

研究成果の概要（和文）：魚類性決定において、水温がどのように遺伝的性を上書きするのか、その分子機構を明らかにすることを目的とした。通常の雌(XY)と低水温により性転換を誘起した雌(XY)由来の生殖腺を用いてRNA-seqを行い、両区で有意に差がある99遺伝子を単離した。IPA解析を行った結果、両者に有意な差があると認められたパスウェイは、calcium-signaling、protein kinase A signaling、opioid signalingであり、estrogenとTGF- $\beta$ 1がこれらの上流制御因子であることが示唆された。これら因子は低水温による遺伝的雄の雌への性転換機構に関与していると考えられる。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本課題により、低水温により魚類の遺伝的雄(XY)を雌(卵巣)に性転換させるには、estrogenおよびTGF- $\beta$ 1シグナル系が深く関わっていることが明らかとなった。本成果は、魚類のみならず、爬虫類等の他の脊椎動物における温度依存型性決定機構の全容解明、とりわけ低水温が誘起する遺伝的雄の性転換機構の解明に寄与すると期待される。また、魚類を含む脊椎動物の性決定機構の進化を解読するうえでも重要な分子基盤になると期待される。

研究成果の概要（英文）：To reveal the mechanism of low water temperature-induced female sex reversal in fish, transcriptomic analysis was performed using gonadal mRNAs from normal (XX) and low temperature-induced sex reversed (XY) females. Ninety-nine genes (e.g., egfl6, capn1, calm1) were differentially expressed between the two groups during the sex determining period. Ingenuity Pathway Analysis (IPA) to predict biological pathways that underwent changes based on observed gonadal gene expression revealed that the top-three differential canonical pathways were calcium, protein kinase A, and opioid signaling. Upstream regulator analysis, which predicts regulators that caused observed gene expression, revealed several interesting factors such as beta-estradiol, estrogen receptor 1, and transforming growth factor beta 1. The fact that estrogen and TGF-beta signaling were highlighted by IPA suggests that these pathways may play a key role in feminizing effects of cooler temperatures on XY-genotype fish.

研究分野：繁殖生態学

キーワード：地球温暖化 気候変動 指標生物 温度依存型性決定機構 遺伝型性決定機構 性転換 トウゴロウイワシ

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。

1. 研究開始当初の背景

魚類の性は、受精時の性染色体の組み合わせという遺伝的要因により先天的に決定されるのが一般的である。しかし近年、多くの魚種において、性決定時期の胚・仔稚魚が異常水温に晒された場合、遺伝的に決まっていた性が打ち消され、性染色体と表現型性の一致しない性転換個体(例:XX 精巢、XY 卵巢)が頻出する現象が報告されている。地球温暖化・気候変動に伴う異常水温が世界規模で懸念されている昨今、性決定時期の仔稚魚が適応範囲を超えた水温に晒された場合、その生物集団において著しい「雌雄比の偏り」が生じることが危惧される。この現象は、その集団における再生産効率の低下を引き起こし、最終的には当該種の絶滅、さらには周辺生態系の崩壊にもつながる。これらを防ぐためには、環境要因(水温)が遺伝的性を上書きするメカニズムを理解し、野生環境下において異常水温が魚類の性に与える影響評価系を確立することが不可欠であるが、これらは未だ達成されていない。

2. 研究の目的

本研究では、世界中の様々な水圏環境に広く分布し、性の水温感受性が高いトウゴロウイワシ目魚類に着目し、環境要因(水温)が受精時に決定した遺伝的性をどのようにして上書きするのか、その分子機構解明に取り組んだ。また、地球温暖化が魚類の性へ与える影響のグローバルな評価系樹立に向け、本目魚類を指標種として利用するための性特異的な遺伝子情報基盤の整備を目指した。

3. 研究の方法

我々は近年、その高い性の温度依存性から温度依存型性決定機構のみを保持すると考えられてきた南米原産トウゴロウイワシ目魚類であるペヘレイ *O. bonariensis* において、遺伝的性決定の要となる性決定遺伝子の有力候補 *amhy* 遺伝子を発見し、中立的な水温では、遺伝的性に従って性が分化することを発見した。すなわち、本種は温度依存の性決定と遺伝的性決定の両機構を自然環境(水温)によって選択的に発動することが証明された唯一の脊椎動物であり、未だ不明な両機構の関わりを体系的に理解することができる優れたモデル生物といえる。

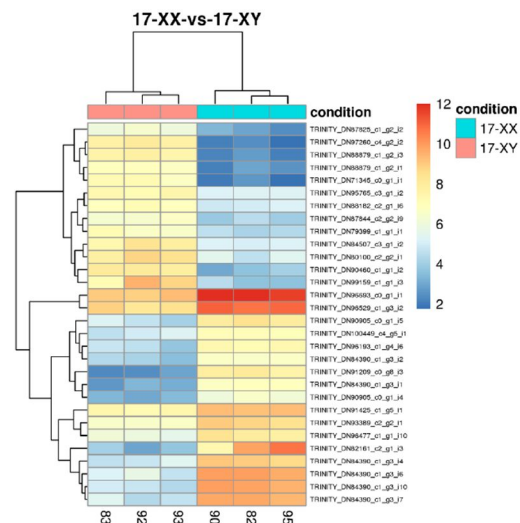
課題1では、このペヘレイをモデルに用い、米国海洋大気局の Luckenback 博士の協力のもと、本種の水温に起因した生殖腺性差構築の制御機構の全容解明に向けた生殖腺のトランスクリプトーム/Pathway 解析に取り組んだ。まず、XX-雌およびXY-雄の交配により得られた孵化直後の稚魚(すなわち遺伝型性はXX:XY=1:1)を全雄作出(29)および全雌作出(17)の各水温区にて性分化が完了するまで飼育した。性が水温刺激に敏感な孵化後5週目に、それぞれの水温区のXX、XYの各個体から生殖腺のみを摘出した。その後 Illumina HiSeq による RNA-seq を行い、各区の発現遺伝子を網羅的に比較解析した。さらに、どのような生物学的経路が活性化・不活性化され、水温という外部環境シグナルが性決定・性分化シグナルへ変換され、雌雄への性転換が引き起こされるのかを明らかにするため、とりわけ未解明な点が多い「低温が誘起する雌への性転換(XY-卵巢)メカニズム」に着目し、全雌作出水温区のXX-雌(通常雌)とXY-雌(性転換雌)由来の遺伝子発現データセットを用いて、パスウェイ解析(Ingenuity Pathway Analysis: IPA)を行った。

一方、課題2では、魚類性決定遺伝子の単離に実績があるフランス国立農学研究所の Yann Guiguen 博士、米国フロリダ大学の Nancy Denslow 博士と共同で、地球温暖化が魚類の性へ与える影響のグローバルな評価系樹立に向け、アジアおよび北米に生息する複数種のトウゴロウイワシ目魚類(*Hypoatherina tsurugae*, *H. valenciennei*, *Iso flosmaris*, *Menidia beryllina*)の性特異的な遺伝子情報基盤の整備に取り組んだ。

4. 研究成果

課題1：環境要因(水温)の遺伝的性上書き機構の解明

それぞれの水温区における飼育試験の結果、全雌作出水温である17区では全ての個体が雌に分化したにもかかわらず、XXとXY間で有意に発現量の異なる99遺伝子(例：*egf16*, *capn1*, *calm1*, *ncald*など)を単離することができた(右図)。一方、全雄作出水温である29区では遺伝型性に関わらず全ての個体が雄に分化し、XXとXY間で有意に発現量の異なる363遺伝子(*fga*, *psmb8*, *scamp1*など)を単離することができた。これらの遺伝子のほとんどは、これまで本種で解析されておらず、性決定・性分化におけるその特異的な機能は不明である。しかし、これら遺伝子群は環境要因が遺伝型性を上書きする際に生殖腺内で発動する未知の性決定/性分化経路に関与している可能性が高く、今後



Bi-Clustering Heat Map. The top 30 genes sorted by lowest p-values.

更なる機能解析を行う必要がある。また、全雌作出水温区の XX-雌（通常雌）と XY-雌（性転換雌）由来の遺伝子発現データセットを用いて行った IPA 解析の結果、両区ともに同じ表現型を示すにもかかわらず差異があると認められた有意なパスウェイは、calcium-signaling、protein kinase A signaling、opioid signaling、synaptogenesis signaling、endocannabinoid neuronal synapse pathway であることが明らかとなった。さらに、これら遺伝子発現の差異を引き起こす上流制御因子を予測したところ、beta-estradiol および ESR1 (estrogen receptor 1) と、TGFB1 (transforming growth factor beta 1) が有意な上流制御因子であることが明らかとなった。これらのことから、低温により遺伝的雄 (XY) を雌 (卵巣) に性転換させるためには、通常の遺伝的雌 (XX) の雌性分化時と比較して、estrogen および TGF-シグナル系がより強く関わっていることが示唆された。Y 染色体上に存在する *amhy* 遺伝子が司る遺伝的雄 (XY) の性を上書きするためには、通常の雌 (XX) よりも強い雌誘導因子として estrogen シグナルが必要であるという発見は、先行研究で得られていた知見を裏付けるという点で非常に興味深い。また、細胞の増殖・分化、アポトーシス制御などに重要な TGF-シグナル系の「環境による性の上書き保存メカニズム」への関与は、全くの新知見であり、これを基軸に更なる研究を行うことで、魚類のみならず、爬虫類等の他の脊椎動物における温度依存型性決定機構の全容解明、とりわけ未だ未解明な低温が誘起する遺伝的雄の雌性転換機構の解明が進むと期待される。また、脊椎動物の性決定機構の進化を解読するうえでも重要な分子基盤になると期待される。

## 課題 2：トウゴロウイワシ目魚類の性特異的遺伝子情報基盤の整備

アジアおよび北米に生息するトウゴロウイワシ目魚類 4 種 (*H. tsurugae*, *H. valenciennei*, *I. flosmaris*, *M. beryllina*) を捕獲 (あるいは譲渡により入手) し、雌雄各 30 尾から抽出したゲノム DNA を用いて性特異的な遺伝子情報基盤を整備することができた。計画当初では、それぞれの種における遺伝的性判別マーカーの単離までを行う予定であったが、使用予定であったトウゴロウイワシ目魚類のリファレンスゲノムに質的な問題があることが判明したため、急遽再構築することになった。現在、フランス国立農学研究所の Yann Guiguen 博士の協力のもと、リファレンスゲノムの新規構築と pool-sex sequencing 法によるそれぞれのトウゴロウイワシ目魚類における遺伝的性判別マーカーの探索を行っており、今後も本課題で形成された協力体制を維持し、新規プロジェクトとして国際共同研究を推進していくことで合意している。対象種から遺伝的性判別マーカーが単離されれば、水温計だけでは測り得ない地球温暖化の生態系への影響を、これらトウゴロウイワシ類を用いて評価することが可能となる。特定の動物種を、地球温暖化による異常水温が生態系、とりわけ魚類の性に与える影響を調査するうえでのバイオアセスメントツールとして利用するという具体的な試みは、水圏生物では皆無であり、本課題は水圏生態系の環境アセスメントのモデル研究となりうる。本評価系により、北米に生息するトウゴロウイワシ目魚類の性転換率と環境水温の継続的なモニタリングがなされれば、将来的に危惧されている地球温暖化、気候変動に伴う水温変動が、アジアや北米沿岸部の生態系や重要海産生物資源の再生産能力に与える悪影響を事前に予測・監視するうえでの指標として利用可能であると期待される。

我々はこれまで主に南米において地球温暖化・気候変動が魚類の性へ与える影響評価技術の開発に取り組んできた。その過程で、アルゼンチンでは、サンマルティン大学、ラプラタ大学の、ブラジルではサンパウロ州農業供給局の研究者と研究ネットワークを既に構築していた。本課題では、これらに加え、米国海洋大気局 NOAA、フロリダ大学、およびフランス国立農業研究所 INRA と共同研究基盤を築くことができ、申請者を中核とした、アジア、南米、北米、欧州を繋ぐ魚類繁殖研究の一大研究ネットワークが構築できた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計9件（うち査読付論文 9件／うち国際共著 8件／うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 D.K. Bej, K. Miyoshi, R.S. Hattori, C.A. Strussmann and Y. Yamamoto	4. 巻 7(8)
2. 論文標題 A duplicated, truncated amh gene is involved in male sex determination in an Old World silverside	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 G3-Genes Genomes Genetics	6. 最初と最後の頁 2489-2495
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1534/g3.117.042697	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 該当する
1. 著者名 R.S. Hattori, S. Tashiro, Y. Zhang, N. Kakuta, M. Yokota, C.A. Strussmann and Y. Yamamoto	4. 巻 8(15)
2. 論文標題 Demonstration of viability and fertility and development of a molecular tool to identify YY supermales in a fish with both genotypic and environmental sex determination.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 7522-7528
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1002/ece3.4148	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 該当する
1. 著者名 Y. Zhang, R.S. Hattori, M. Sarida, E.L. Garcia, C.A. Strussmann and Y. Yamamoto	4. 巻 265
2. 論文標題 Expression profiles of amhy and major sex-related genes during gonadal sex differentiation and their relation with genotypic and temperature-dependent sex determination in pejerrey <i>Odontesthes bonariensis</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 General and Comparative Endocrinology	6. 最初と最後の頁 196-201
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.ygcen.2018.03.013	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 該当する
1. 著者名 M. Sarida, R.S. Hattori, Y. Zhang, Y. Yamamoto and C.A. Strussmann	4. 巻 13(2)
2. 論文標題 Spatiotemporal correlations between amh and cyp19a1a transcript expression and apoptosis during gonadal sex differentiation of pejerrey <i>Odontesthes bonariensis</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Sexual Development	6. 最初と最後の頁 99-108
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1159/000498997	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 該当する

1. 著者名 R.S. Hattori, G.M. Somoza, J.I. Fernandino, D.C. Colautti, K. Miyoshi, Z. Gong, Y. Yamamoto and C.A. Strussmann	4. 巻 10(9)
2. 論文標題 The duplicated Y-specific amhy gene is conserved and linked to maleness in silversides of the genus <i>Odontesthes</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Genes	6. 最初と最後の頁 1-10
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/genes10090679	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 該当する

1. 著者名 D.C. Colautti et al	4. 巻 96(1)
2. 論文標題 Evidence of a landlocked reproducing population of the marine pejerrey <i>Odontesthes argentinensis</i> (Actinopterygii; Atherinopsidae)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Fish Biology	6. 最初と最後の頁 202-216
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jfb.14207	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 該当する

1. 著者名 Y. Yamamoto, R.S. Hattori, R. Patino and C.A. Strussmann	4. 巻 134
2. 論文標題 Environmental regulation of sex determination in fishes: Insights from Atheriniformes	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Current Topics in Developmental Biology	6. 最初と最後の頁 49-69
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/bs.ctdb.2019.02.003	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 該当する

1. 著者名 E.L. Garcia-Cruz, Y. Yamamoto, R.S. Hattori, L.M. de Vasconcelos, M. Yokota and C.A. Strussmann	4. 巻 245
2. 論文標題 Crowding stress during the period of sex determination causes masculinization in pejerrey <i>Odontesthes bonariensis</i> , a fish with temperature-dependent sex determination	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology	6. 最初と最後の頁 110701 ~ 110701
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cbpa.2020.110701	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 K. Miyoshi, R.S. Hattori, C.A. Strussmann, M. Yokota and Y. Yamamoto	4. 巻 in press
2. 論文標題 Phenotypic/genotypic sex mismatches and temperature dependent sex determination in a wild population of an Old World atherinid, the cobaltcap silverside <i>Hypoatherina tsurugae</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Molecular Ecology	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) 10.1111/mec.15490	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 該当する

〔学会発表〕 計16件 (うち招待講演 3件 / うち国際学会 15件)

1. 発表者名 Y. Yamamoto, Y. Zhang, M. Sarida, R.S. Hattori and C.A. Strussmann
2. 発表標題 Genotypic and temperature-dependent sex determination in pejerrey
3. 学会等名 18th International Congress of Comparative Endocrinology, Alberta, Canada. (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 M. Elisio, Y. Zhang, L.A. Miranda, Y. Yamamoto and C.A. Strussmann
2. 発表標題 Potential application of an in vitro gonadal culture assay to determine fish reproductive response to environmental temperature
3. 学会等名 7th Annual Meeting of the American Society of Ichthyologists and Herpetologists. Austin, Texas, USA. (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 K. Miyoshi, D. Bej, R.S. Hattori, C.A. Strussmann and Y. Yamamoto
2. 発表標題 Application of otolith analysis to study the possibility of temperature-dependent sex determination in wild cobaltcap silverside
3. 学会等名 The JSFS 85th Anniversary-Commemorative International Symposium "Fisheries Science for Future Generations", Tokyo, Japan. (国際学会)
4. 発表年 2017年

1 . 発表者名 M. Sarida, Y. Zhang, R.S. Hattori, Y. Yamamoto and C.A. Strussmann
2 . 発表標題 Spatiotemporal distribution of gonadal apoptosis, amh and cyp19a1a gene expression during gonadal sex determination/histological differentiation in pejerrey
3 . 学会等名 The JSFS 85th Anniversary-Commemorative International Symposium “ Fisheries Science for Future Generations ” , Tokyo, Japan. ( 国際学会 )
4 . 発表年 2017年

1 . 発表者名 Y. Yamamoto, K. Miyoshi, D. Bej, R.S. Hattori and C.A. Strussmann
2 . 発表標題 Temperature-dependent sex determination in wild cobaltcap silverside <i>Hypoatherina tsurugae</i> , an atherinid fish from the Northwest Pacific Ocean
3 . 学会等名 8th International Symposium on Vertebrate Sex Determination, Hawaii, USA. ( 国際学会 )
4 . 発表年 2018年

1 . 発表者名 K. Miyoshi, R.S. Hattori, C.A. Strussmann and Y. Yamamoto
2 . 発表標題 Application of otolith analysis to study the occurrence of temperature-dependent sex determination in wild cobaltcap silverside
3 . 学会等名 6th International Otolith Symposium, Keelung, Taiwan. ( 国際学会 )
4 . 発表年 2018年

1 . 発表者名 Y. Yamamoto, K. Miyoshi, D. Bej, R.S. Hattori and C.A. Strussmann
2 . 発表標題 Coexistence of genotypic and temperature-dependent sex determination in cobaltcap silverside
3 . 学会等名 11th International Symposium on Reproductive Physiology of Fish. Manaus, Brazil. ( 国際学会 )
4 . 発表年 2018年

1 . 発表者名 K. Miyoshi, R.S. Hattori, C.A. Strussmann and Y. Yamamoto
2 . 発表標題 A pilot study on the use of otolith analysis to examine the occurrence of TSD in wild cobaltcap silverside
3 . 学会等名 11th International Symposium on Reproductive Physiology of Fish. Manaus, Brazil. (国際学会)
4 . 発表年 2018年

1 . 発表者名 E.L. Garcia Cruz, Y. Yamamoto, R.S. Hattori and C.A. Strussmann
2 . 発表標題 Effects of environmental factors other than temperature on the sex determination of pejerrey <i>Odontesthes bonariensis</i> , a species with marked temperature-dependent sex determination
3 . 学会等名 11th International Symposium on Reproductive Physiology of Fish. Manaus, Brazil. (国際学会)
4 . 発表年 2018年

1 . 発表者名 三好花歩、服部ヒカルド修平、山本洋嗣、ストルスマン カルロス
2 . 発表標題 トウゴロウイワシの性決定機構
3 . 学会等名 平成30年度日本水産学会秋季大会 シンポジウム 魚類の性決定・性分化・性転換 これまでとこれから；広島（招待講演）
4 . 発表年 2018年

1 . 発表者名 H. Yokochi, H. Okajima, N. Kakuta, Y. Yamamoto, C.A. Strussmann, L.A. Miranda, D.C. Colautti and G.E. Berasain
2 . 発表標題 Application of otolith analysis for elucidation of life-history and demographic parameters in pejerrey
3 . 学会等名 Annual Meeting of the Biological Society of Argentina, Buenos Aires, Argentina. (国際学会)
4 . 発表年 2018年



1 . 発表者名 H. Okajima, H. Yokochi, N. Kakuta, Y. Yamamoto, C.A. Strussmann, L.A. Miranda, D.C. Colautti and G.E. Berasain
2 . 発表標題 Otolith-based evaluation of the effects of water temperature on the sex determination of pejerrey in Lake Chascomus
3 . 学会等名 Annual Meeting of the Biological Society of Argentina, Buenos Aires, Argentina. ( 国際学会 )
4 . 発表年 2018年

1 . 発表者名 K. Miyoshi, R.S. Hattori, C.A. Strussmann and Y. Yamamoto
2 . 発表標題 Development of an early-warning species for the effects of climate change on fish reproduction
3 . 学会等名 Korean Federation of Fisheries Science and Technology Societies International Conference, Busan, Korea. ( 招待講演 ) ( 国際学会 )
4 . 発表年 2019年

1 . 発表者名 Y. Yamamoto, Y. Zhang, M. Sarida, R.S. Hattori and C.A. Strussmann
2 . 発表標題 Genotypic and temperature-dependent sex determination in pejerrey <i>Odontesthes bonariensis</i>
3 . 学会等名 VI Simposio Argentino de Ictiologia, Bariloche, Argentina. ( 国際学会 )
4 . 発表年 2019年

1 . 発表者名 S. Hayakawa, Y. Yamamoto, R.S. Hattori and C.A. Strussmann
2 . 発表標題 Analysis of the masculinizing strength of single and double copies of the testis-determining factor amhy in pejerrey <i>Odontesthes bonariensis</i>
3 . 学会等名 VI Simposio Argentino de Ictiologia, Bariloche, Argentina. ( 国際学会 )
4 . 発表年 2019年

1. 発表者名 H. Yokochi, H. Okajima, N. Kakuta, Y. Yamamoto, C.A. Strussmann, L.A. Miranda, D.C. Colautti and G.E. Berasain
2. 発表標題 Otolith-based approach to study the effects of water temperature on the sex determination of pejerrey <i>Odontesthes bonariensis</i> in Lake Chascomus
3. 学会等名 VI Simposio Argentino de Ictiologia, Bariloche, Argentina. (国際学会)
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 J.A. Luckenbach and Y. Yamamoto	4. 発行年 2018年
2. 出版社 ELSEVIER	5. 総ページ数 8
3. 書名 Genetic & environmental sex determination in cold-blooded vertebrates: Fish, amphibians, and reptiles	

〔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
主たる渡航先の主たる海外共同研究者	ラッケンバック アダム  (Luckenbach J.A.)	米国海洋大気局・NOAA NWFSC・Program manager	
主たる渡航先の主たる海外共同研究者	ギゲン ヤン  (Guiguen Yann)	フランス国立農学研究所・INRA・Senior Researcher	
その他の研究協力者	デンスロウ ナンシー  (Denslow Nancy)	フロリダ大学・Center for Environmental & Human Toxicology・Professor	