

令和元年6月17日現在

機関番号：24402

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16H04841

研究課題名(和文)脊椎動物の陸上進出を促した精子・生殖様式の多様化機構の解明：カジカ魚類の比較から

研究課題名(英文) Evolutionary and ecological studies on sperm and reproductive modes in marine sculpins

研究代表者

安房田 智司 (Awata, Satoshi)

大阪市立大学・大学院理学研究科・准教授

研究者番号：60569002

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,600,000円

研究成果の概要(和文)：海産カジカ科魚類は、科内で交尾種、非交尾種が含まれるだけでなく、卵保護様式も雄保護、雌保護、卵寄託(ホヤやカイメンの体内に産卵)と、繁殖生態が多様化した魚類である。国内外のカジカ37種について、交尾および卵保護様式の進化に伴う精子特性(精子形態や運動性)、交尾器および産卵管の多様化機構を解明することを目的として研究を行った。我々の研究チームは、精子の特性が系統的な近縁性に關係なく、交尾および卵保護様式の進化に伴う精子競争の激化によって平行的に進化したことを世界で初めて示した。また卵寄託カジカの産卵管形態は、種間だけでなく種内でも宿主の種類やサイズに応じて変異することを世界で初めて発見した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究の特徴は、脊椎動物を見渡しても他に例を見ないような交尾種と非交尾種を同じ科内に含むカジカ科魚類を材料としたことで、これまで実証が困難であった、「交尾」と「精子競争」が交尾器や精子をどのように進化させてきたかという大きな疑問を解決できた点にある。これらの成果は、脊椎動物や節足動物の陸上への進出に必要な交尾行動が、動物の配偶子に与えた影響について新規の理解をもたらしたと考えられる。本研究の成果は、生殖生理学、進化学、行動生態学、細胞生物学の分野に新たな展開をもたらすだけでなく、受精という内容上、医学への応用可能性もあり、学術的・社会的な意義は極めて大きい。

研究成果の概要(英文)：Marine sculpins (Cottidae) exhibit diverse reproductive modes and parental behaviors within a family: non-copulatory- and copulatory species with male care, copulatory species with female care and copulatory species with ostracophils. Here, the effects of reproductive modes and the mode of parental care on the evolution of sperm traits (sperm morphology and motility), male genitalia and ovipositor were investigated in 37 sculpin species. (1) We show that sperm traits and male genitalia may have evolved driven by environmental factors independent of the phylogeny in this group. This may be the first report showing the evolution of sperm depending on the copulatory behavior and sperm competition among animals. (2) We also show that ovipositor length and morphology in ostracophilous sculpins could change owing to the host species used (tunicates or sponges) and their size, even among conspecific populations of marine fish with presumably low dispersal ability.

研究分野：行動生態学

キーワード：精子 カジカ科魚類 交尾 精子競争 卵の保護 産卵管 種間比較 種内変異

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

水生動物が陸上に進出するためには「交尾」の進化が不可欠であるが、それに伴い雌雄の生殖器官や卵保護様式の変化が必要となった。脊椎動物の交尾(器)の起源は古代魚であることから (Long et al. 2014 Nature)、魚類は交尾の進化を考える上で非常に重要である。交尾が進化すると、精子の運動環境が体外から体内へ変化するため、精子の進化も起こると考えられる。しかし、精子は化石として残りにくいため、交尾の進化に伴う精子の多様化機構も未解明な点が多い。例えば、様々な動物の精子を比較すると、体内受精種は体外受精種に比べて長い精子を持つようである。しかし、遠縁の動物間の比較では、受精環境以外にも様々な要因が関係するため、未だに「交尾に伴い精子形態や運動性はどのように進化したのか?」といった疑問が未解決である (Pitnick et al. 2009 in Sperm Biology)。

交尾以外にも、精子の形態や運動性に影響する要因として、「精子競争」が挙げられる。多くの動物で、雌は複数の雄と交尾を行うため、雌の体内で複数の雄の精子が受精を巡って競争(=精子競争 Parker 1970 Biol. Rev.) することになる。激しい精子競争下では、優れた精子を持った個体しか子を残すことができないため、理論的には、遊泳速度の速い精子が受精に有利とされる (Parker et al. 1996 Proc. R. Soc. B)。しかし、これらの関係を明瞭に示した研究は少なく、魚類では精子競争レベルが近縁種間で大きく異なるシクリッドの種間比較研究のみである (Fitzpatrick et al. 2009 PNAS)。このように、交尾や精子競争に伴い、精子は進化したと考えられるが、これらの進化要因に伴って精子がどのように進化したのかについては不明である。

環北太平洋を中心に 300 種以上に種分化を遂げたカジカ科魚類は、同じ科の中に交尾種と非交尾種が出現する脊椎動物全体を見渡しても珍しいグループである。卵保護様式も他の動物以上に多様化しており、雄保護、雌保護、卵寄託(雌がホヤやカイメンに卵を産みつけ、保護はしない)が近縁種の中で見られ、卵保護様式の違いは精子競争レベルの違いを生み出しているようである。さらに、交尾や卵保護様式は生息域の異なる海域で独立に進化したという仮説が提唱されている (Yabe 1985; Knope 2013 Mol. Phylo. Evol.)。もし、この仮説が正しいとすれば、それぞれの海域で、交尾、交尾器、精子、卵保護行動が平行的に進化していると考えられる。

2. 研究の目的

そこで本研究では、このようなユニークな繁殖生態を持つ海産カジカ科魚類を用いて、脊椎動物の陸上への進出を促進した交尾および卵保護様式の進化に伴う精子、交尾器と産卵管の多様化機構を解明することを目的として研究を行った。特に次の3つについて研究を行った。

(1) 交尾をするかしないかによって生じる受精環境の違いと、卵の保護様式の違いから生じる精子競争レベルの違いに着目し、精子の特性(形態と運動性)との関連性を明らかにする。さらに、精子の特性、受精様式や卵保護様式の結果と分子系統樹を用いて系統種間比較解析(PGLS)を行い、精子の平行進化を明らかにする。

(2) 精子の全長や運動性は繁殖様式ごとに明瞭な違いが見られたため、電子顕微鏡を用いてより詳細な構造の観察を行い、交尾種と非交尾種の精子の微細構造の違いを明らかにする。

(3) カジカ科魚類には、ホヤやカイメンの体内を産卵場所として利用する卵寄託種が知られる。交尾・卵寄託種と思われる種について、産卵場所選択と雌親の産卵管の長さについて調査を行い、産卵管の種間・種内変異と産卵場所との関係を明らかにする。

3. 研究の方法

(1) 精子の進化 カジカ科魚類の繁殖期に国内6地点(佐渡島、函館、羅臼、南三陸町、伊豆、大洗)、海外2地点(カナダ・バンクーバー島、アメリカ・モンレー湾)で、それぞれの種の繁殖期にスキューバや釣りなどで成熟魚を採集した。採集した個体から精巣を取り出し、精子の形態(全長、鞭毛長、頭部長、頭部幅、中片長、中片幅)と精子の遊泳速度を計測した。精子の運動環境を調べるために、海水または卵巣内と同じ等張液で精子の運動性の測定を行った。

カジカ科魚類の交尾、精子、卵保護行動の進化プロセスを明らかにするため、国内外で採集したカジカ科魚類の遺伝子配列を決定し、系統関係の推定を行った。

生態情報、精子、卵保護行動の全てのデータがそろったカジカ科魚類のデータと分子系統樹の解析結果を用いて、交尾と卵保護様式の進化に伴う精子の平行進化を調べた。

(2) 電子顕微鏡による精子の微細構造の観察 精子計測を行ったカジカ科魚類のうち、国内で採集できる種については、精子の固定標本を作成し、走査型電子顕微鏡(SEM)と透過型電子顕微鏡(TEM)を用いて精子の細部構造(中片や頭部)の観察を行った。

(3) 卵寄託種の産卵場所と産卵管 海産のカジカ科魚類には、ホヤやカイメンの体内を産卵場所として利用する卵寄託種が知られる。産卵管の種間・種内変異と産卵場所との関係を明らかにするため、交尾・卵寄託種と思われる種について、産卵場所選択と雌親の産卵管長を野外調査とDNA分析により調べた。野外調査は、国内3地点(佐渡島、函館、伊豆)とアメリカ・モンレー湾で行った。

4. 研究成果

(1) 精子の進化解析 37種 138 個体 3234 個の精子形態を比較した結果 (図 1)、同じ雄保護型同士では、交尾型と非交尾型の鞭毛長に違いはなく、雌保護型や卵寄託型は雄保護型よりも長い鞭毛を持っていた。一方、頭部長は、非交尾型よりも交尾型のほうが長かった。また、雌保護型や卵寄託型の精子は雄保護型の精子よりさらに頭部や中片が長かった。

37 種 156 個体 5170 個の精子の遊泳速度を比較した結果 (図 1)、雄保護種の場合、交尾型と非交尾型のどちらも遊泳速度が遅く、一方で、卵寄託型は遊泳速度が有意に速かった。精子の運動する環境は交尾型と非交尾型で異なり、

交尾型では等張液中のみ精子が運動したが、非交尾型の精子は海水中のみ運動性を有した。これらの精子特性の結果は日本の種でも北米の種でも同じ傾向であった。また、37 種の遺伝子から作成した分子系統樹を用いて、系統種間比較解析 (PGLS) を行った結果、系統に関係なく、海産カジカ科魚類の精子特性は交尾行動と精子競争に関連して進化したことが明らかとなった。

カジカ科魚類は交尾と保護様式が極めて特化したグループであるが、今回の結果から交尾の進化に伴い、頭部長の伸長が起こったと考えられる。一方、非交尾型と交尾型で精子の鞭毛長と遊泳速度には大きな違いがなかったが、精子競争レベルが強いと考えられるメス保護型や卵寄託型は長く速い精子を有していた。これまで交尾行動と精子の長さには強い関係があると考えられていたが、本研究はこの結果を覆すもので、交尾行動ではなく、精子競争レベルの激化が鞭毛長や遊泳速度を増加させるように進化させたことが明らかとなった。本研究から、海産カジカ科魚類の精子の形態や運動性は、系統に関係なく、交尾行動や精子競争に関して平行進化したことが初めて示された。

モンレー湾での調査によって、トクビレ科 (交尾型) やアイナメ科 (非交尾型) など、外群に含まれる種の精子データも収集することができた。カジカ科魚類でなくても、精子形態や運動性はこれまでの予測と完全に一致し、交尾行動や精子競争は精子の進化の原動力であることを強く支持した。

(2) 交尾型と非交尾型カジカの精子の微細構造の違い 非交尾型のヒメフタスジカジカ (*Icelinus pietschi*) と交尾型のアナハゼ (*Pseudobleennius percoides*) の精子の SEM の結果を図 2 に示す。非交尾・雄保護型のカジカの精子は共通して頭部の丸い精子を、交尾・卵寄託型の精子の頭部は細長く、また鞭毛も長いことが明らかになった。光学顕微鏡では確認が難しかった鞭毛末端 (End piece) の境目 (図 2A,B, 矢印 1) やアナハゼにおける中片と尾部の境目 (図 2D, 矢印 3) が明瞭に観察され、交尾・卵寄託型の中片は非常に長いことが分かった。また、ヒメフタスジカジカの頭部において、一部が隆起していることが観察された (図 2C, 矢印 2)。

TEM の画像の結果から、非交尾型であるヒメフタスジカジカの精子の鞭毛には Lateral ribbon があつたのに対し、交尾型のアナハゼにはなかった。他の種でも同じ傾向が見られており、卵巣腔液中で精子が運動するための抵抗を減らすためだと考えられる。今後は、実際に人工的に粘性のある溶液を作成し、精子の運動性がどのように変化するかを調べる必要がある。

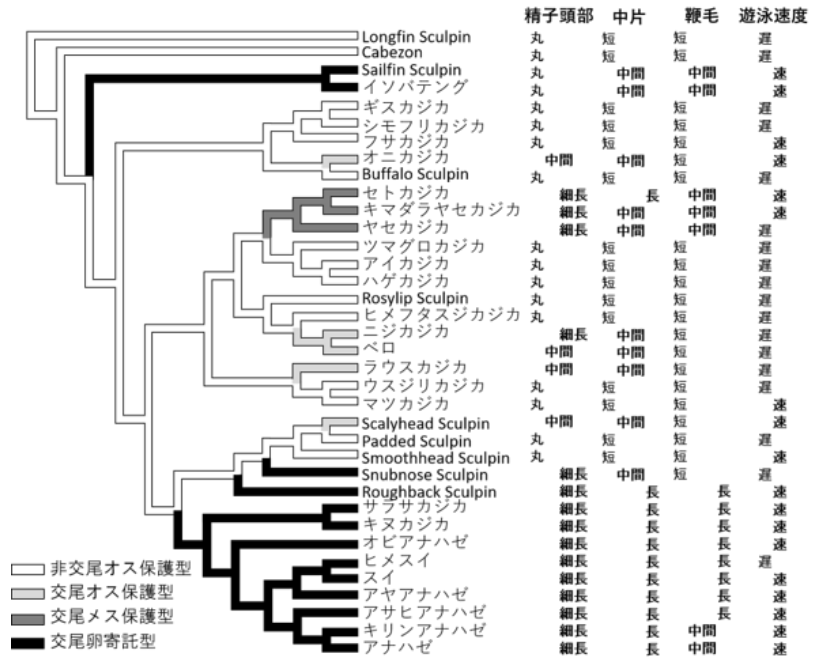


図 1. カジカ類の分子系統樹、繁殖様式と測定した精子特性

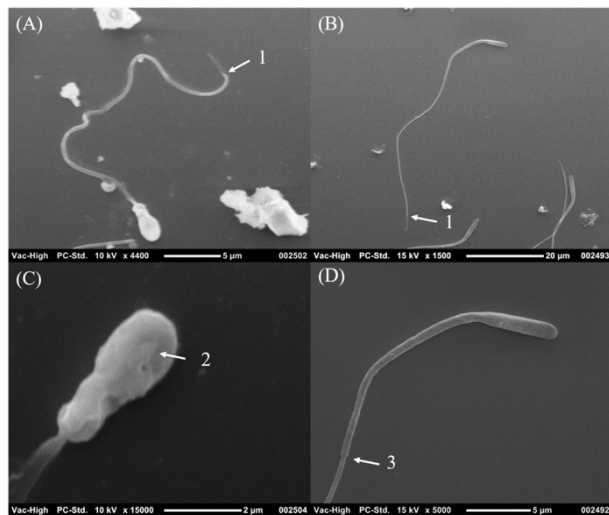


図 2 (A), (C) 非交尾・雄保護型のヒメフタスジカジカと (B), (D) 交尾・卵寄託型のアナハゼの走査型電子顕微鏡 (SEM) 写真。

(3) 卵寄託種の産卵場所と産卵管 海産のカジカ科魚類には、無脊椎動物の体内を産卵場所として利用する卵寄託種が知られる。佐渡島（日本海側）の研究により、卵寄託を行うカジカ科魚類8種、卵寄託カジカの複数種がホヤ類やカイメン類に卵を寄託すること、また、雌のカジカが持つ産卵管の長さは、ホヤを利用する種の方がカイメンを利用する種よりも長く、利用する宿主の種類やサイズに応じて産卵管長が適応進化したことが分かってきた (Awata et al. 2019 Mar. Biol.)。

卵寄託カジカは本州全域に広く生息するため、生息海域によって利用するホヤやカイメンの種類組成やサイズが異なると予測される。しかし、同種内で産卵管形態が海域によって異なるかについての情報は皆無である。

そこで、太平洋側と日本海側の両方に生息する卵寄託カジカ3種の宿主選択と産卵管長について、野外調査とDNA分析により調べた。その結果、伊豆のオビアナハゼはザラカイメンを、佐渡のオビアナハゼはリッテルボヤを利用していることがわかり、産卵管の長さや形態も大きく異なっていた (図3)。さらに、アナハゼとアヤアナハゼは、それぞれリッテルボヤとカイメン類を利用した点で宿主選択の地域差はなかったが、いずれの種も伊豆の方が産卵管長は長く、利用する宿主のサイズの違いとの相関が示唆された (図3)。以上のように、種間だけでなく種内でも宿主の種類やサイズに応じた産卵管形態の変異が示された。こうした例は、他の卵寄託動物でもほとんど知られておらず、海産魚では初めての発見であると考えられる。

これまで、ホヤに産卵するために非常に長い「ホヤ用の産卵管」を持つ種と短めの「カイメン用の産卵管」を持つ種に分けられることが明らかとなった。そこで、系統の異なる北米のカジカ科魚類やカジカ科魚類ではない種であってもホヤやカイメンに産卵することが知られている種を対象に、産卵場所と産卵管形態を調査した。まず、アメリカ・モンレー湾でホヤへの産卵が示唆されている *Orthonopias triacis* の産卵管を調べた結果、予想通り、ホヤ用の産卵管を有していた。また、北海道でカイメンへの産卵が報告されているトクビレ科のイソバテングとヤギウオの産卵管を調べた結果、大型種にも関わらず短い「カイメン用の産卵管」を持っていた。本研究結果より、系統的な近縁性に関係なく、利用する卵寄託場所の無脊椎動物の種類や大きさが産卵管の長さとは強く関係しており、卵寄託行動や産卵管は様々な系統で独立して平行進化したことが示された。

本研究で得られた一連の成果は、国内外の学会で発表した。また、投稿論文としても発表を行った。プレスリリースやHPでの成果の公開も行った。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 (計12件)

- ① Awata, S., Sasaki, H., Goto, T., Koya, Y., Takeshima, H., Yamazaki, A., Munehara, H. (2019) Host selection and ovipositor length in eight sympatric species of sculpins that deposit their eggs into tunicates or sponges. *Marine Biology* 166: 59. <https://doi.org/10.1007/s00227-019-3506-4> 査読有
- ② Ito, T., Awata, S. (2019) Optimal methods to fix fish sperm for optical microscopic observation: comparisons among different fixative solutions using sperms of copulatory and non-copulatory marine fishes. *Ichthyological Research* 66: 307–315. <https://doi.org/10.1007/s10228-018-0672-1> 査読有
- ③ Yamasaki, A., Nishimiya, Y., Tsuda, S., Togashi, K., Munehara, H. (2018) Gene expression of antifreeze protein in relation to historical distributions of *Myoxocephalus* fish species. *Marine Biology* 165: 181. <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3440-x> 査読有
- ④ Inaba, K., Shiba, K. (2018) Microscopic analysis of sperm movement: links to mechanisms and protein components. *Microscopy* 67: 144–155. <https://doi.org/10.1093/jmicro/dfy021> 査読有
- ⑤ Kamiya, R., Shiba, K., Inaba, K., Kato-Minoura, T. (2018) Release of sticky glycoproteins from *Chlamydomonas* flagella during microsphere translocation on the surface membrane. *Zoological Science* 35: 299–305. <https://doi.org/10.2108/zs180025> 査読有
- ⑥ Ugwu, S.I., Shiba, K., Inaba, K., Morita, M. (2018) A unique seminal plasma protein, zona pellucida 3-like protein, has Ca²⁺-dependent sperm agglutination activity. *Zoological Science* 35:



図3 日本海側と太平洋側の両方に生息する卵寄託カジカ3種の宿主選択と産卵管の長さを調べた結果、宿主の種類やサイズに応じて、同種であっても産卵管の形態が異なることが初めて示された。

- 161–171. <https://doi.org/10.2108/zs170150> 査読有
- ⑦ Yoshida, K., Shiba, K., Nakamoto, A., Ikenaga, J., Matsunaga, S., Inaba, K., Yoshida, M. (2018) Ca²⁺ efflux via plasma membrane Ca²⁺-ATPase mediates chemotaxis in ascidian sperm. *Scientific Reports* 8: 16622. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35013-2> 査読有
- ⑧ 安房田智司 (2018) ホヤ・カイメンと卵寄託魚の相互作用が生み出す形質の進化：宿主選択と産卵管について. *海鞘* 27: 1–11. 査読無
- ⑨ 百田和幸, 宗原弘幸 (2017) トクビレ科ヤギウオ *Pallasina barbata* (Steindacher, 1876)の繁殖生態と形態発育. *北大水産科学彙報* 67: 7–12. 査読有
- ⑩ Takeshima, H., Muto, N., Sakai, Y., Ishiguro, N., Iguchi, K., Ishikawa, S., Nishida, M. (2017) *Conservation Genetics Resources* 9: 479–490. <https://doi.org/10.1007/s12686-017-0699-z>
- ⑪ 安房田智司 (2017) 佐渡島沿岸のカジカ科魚類：分類と生態について，調査研究報告書，佐渡の自然史 5: 9–20. 査読有
- ⑫ 百田和幸, 宗原弘幸 (2017) 北海道函館市臼尻から SCUBA 潜水によって採集された 北限記録 6 種を含む初記録 9 種の魚類. *北大水産紀要* 130: 465–473. <https://doi.org/10.1007/s10265-017-0931-7> 査読無

〔学会発表〕 (計 18 件)

- ① 安房田智司, 五十嵐直, 瓜生知史, 古屋康則, 宗原弘幸 (2019 年 3 月) 海産の卵寄託魚では宿主の種類やサイズの違いが産卵管形態の種内変異を生み出す, 第 66 回日本生態学会大会, 神戸国際会議場
- ② 伊藤岳, 守田昌哉, 稲葉一男, 柴小菊, 本間光雄, 安房田智司 (2019 年 3 月) 交尾に伴う精子の進化は海産魚類でどの程度共通しているか? 近縁種同士の比較から, 第 66 回日本生態学会大会, 神戸国際会議場
- ③ 安房田智司 (2018 年 10 月) 魚類の多様な繁殖生態とその進化—アラスカの海からアフリカの湖まで—, NPO 自然大学校・講座部マイスター, 大阪市中央区 NS21 ビル 8F (招待講演)
- ④ 安房田智司 (2018 年 10 月) 魚類行動生態学, そのおもしろさと次世代研究, 2018 年度日本魚類学会年会設立 50 周年記念シンポジウム「日本の魚類学—その歴史と次世代への展望」, 代々木国立オリンピック記念青少年総合センター (招待講演)
- ⑤ 伊藤岳, 木下泉, 東島昌太郎, 田原大輔, 後藤晃, Sideleva Valentina, 安房田智司 (2018 年 10 月) 体外受精から体内受精へ: バイカルカジカ類における精子の進化, 2018 年度日本魚類学会年会, 代々木国立オリンピック記念青少年総合センター (学生優秀発表賞受賞)
- ⑥ Awata, S., Igarashi, N., Uryu, T., Koya, Y., Munehara, H. (2018 年 8 月) Host species utilization generates intraspecific variations in ovipositor morphology of marine fishes that oviposit into tunicates or sponges. ISBE 2018, Minneapolis
- ⑦ Ito, T., Morita, M., Shiba, K., Inaba, K., Munehara, H., Yamazaki, A., Koya, Y., Takeshima, H., Awata, S. (2018 年 8 月) Copulatory behavior and sperm competition drive the evolution of sperm characteristics in sculpins. ISBE 2018, Minneapolis
- ⑧ 伊藤岳, 守田昌哉, 柴小菊, 稲葉一男, 宗原弘幸, 山崎彩, 古屋康則, 武島弘彦, 安房田智司 (2018 年 3 月) 多様な繁殖様式を持つカジカ科魚類における交尾行動と精子競争に関係した精子の平行進化, 第 65 回日本生態学会, 札幌コンベンションセンター (優秀ポスター発表賞受賞)
- ⑨ 安房田智司 (2018 年 3 月) 卵寄託魚とホヤの相互作用が生み出す形質の進化：宿主選択と産卵管について, 第 6 回生殖若手の会, 筑波大学下田臨海実験センター (招待講演)
- ⑩ 安房田智司 (2017 年 9 月) ホヤと卵寄託魚の相互作用が生み出す形質の進化：宿主選択と産卵管について, 日本動物学会第 88 回富山大会関連集会「第 36 回ホヤの生物学談話会」, 富山県民会館 (招待講演)
- ⑪ 安房田智司 (2017 年 9 月) アナハゼ類の卵寄託: その特異な産卵行動と産卵管の進化, 2017 年度日本魚類学会年会シンポジウム「北日本底生魚類相を彩る環北太平洋要素種群の適応と進化」, 北海道大学函館キャンパス (招待講演)
- ⑫ 伊藤岳, 安房田智司 (2017 年 9 月) 交尾行動と精子競争が駆動するカジカ類の精子の進化, 2017 年度日本魚類学会年会シンポジウム「北日本底生魚類相を彩る環北太平洋要素種群の適応と進化」, 北海道大学函館キャンパス (招待講演)
- ⑬ 富樫孝司, 山崎彩, 安房田智司, 古屋康則, 阿部拓三, 鶴岡理, 武島弘彦, アレックスマルケビッチ, 宗原弘幸 (2017 年 9 月) カジカ上科魚類の分子系統, 2017 年度日本魚類学会年会シンポジウム「北日本底生魚類相を彩る環北太平洋要素種群の適応と進化」, 北海道大学函館キャンパス (招待講演)
- ⑭ 安房田智司 (2016 年 11 月) ホヤやカイメンに卵を預ける魚たち, 行動生物学サイエンスカフェ 2016「—行動生物学への誘い—」, 新潟大学駅南キャンパスときめいと (招待講演)
- ⑮ 安房田智司, 佐々木晴香, 後藤智仁, 古屋康則, 武島弘彦, 山崎彩, 宗原弘幸 (2016 年 9 月) 同所的に生息する卵寄託カジカ 9 種の宿主選択と産卵管の進化, 第 49 回日本魚類学会年会, 岐阜大学
- ⑯ 五十嵐直, 瓜生知史, 古屋康則, 宗原弘幸, 安房田智司 (2016 年 9 月) ホヤやカイメンに

卵寄託を行う海産カジカでは宿主の違いが産卵管形態の種内変異を生み出す，第 48 回日本魚類学会年会，岐阜大学 (学生ポスター優秀賞受賞)

- ⑬ 伊藤岳，守田昌哉，柴小菊，稲葉一男，宗原弘幸，山崎彩，古屋康則，武島弘彦，安房田智司 (2016 年 9 月) カジカ科魚類における精子の形態と運動性の進化：交尾行動と精子競争に注目して，第 48 回日本魚類学会年会，岐阜大学
- ⑭ 安房田智司 (2016 年 6 月) 生物多様性の島、佐渡の海洋生物－最新の研究成果－，水中環境研修会，佐渡水産会館 (招待講演)

〔図書〕 (計 1 件)

- ① 安房田智司 (分担執筆) (2018 年 10 月) 協同繁殖，「魚類学の百科事典」，丸善出版，756pp. ISBN: 978-4621303177

〔その他〕

(1) ホームページ

大阪市立大学理学部生物学科 HP: http://www.sci.osaka-cu.ac.jp/biol/bio_list.html

大阪市立大学動物機能生態学研究室 HP: <http://www.sci.osaka-cu.ac.jp/biol/asoci/>

大阪市立大学研究者総覧 HP:

https://research-soran17.osaka-cu.ac.jp/html/100000521_ja.html

大阪市立大学プレスリリース: <https://www.osaka-cu.ac.jp/ja/news/2019/190418>

新潟大学佐渡自然共生科学センター臨海実験所写真館:

<https://www.sc.niigata-u.ac.jp/sc/sadomarine/pictures.html>

6. 研究組織

(1) 研究分担者

研究分担者氏名：宗原 弘幸

ローマ字氏名：(MUNEHARA, hiroyuki)

所属研究機関名：北海道大学

部局名：北方生物圏フィールド科学センター

職名：准教授

研究者番号 (8 桁)：80212249

研究分担者氏名：古屋 康則

ローマ字氏名：(KOYA, yasunori)

所属研究機関名：岐阜大学

部局名：教育学部

職名：教授

研究者番号 (8 桁)：30273113

研究分担者氏名：武島 弘彦

ローマ字氏名：(TAKESHIMA, hirohiko)

所属研究機関名：総合地球環境学研究所

部局名：研究部

職名：外来研究員

研究者番号 (8 桁)：50573086

研究分担者氏名：柴 小菊

ローマ字氏名：(SHIBA, kogiku)

所属研究機関名：筑波大学

部局名：生命環境系

職名：助教

研究者番号 (8 桁)：70533561