

令和 2 年 5 月 18 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16H04966

研究課題名(和文) サケ科魚類の新しい成長・ストレス診断法の開発と海面養殖への応用

研究課題名(英文) Development of diagnostic tools for growth and stress for salmon aquaculture

研究代表者

清水 宗敬 (Shimizu, Munetaka)

北海道大学・水産科学研究院・准教授

研究者番号：90431337

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,200,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、サケ科魚類においてインスリン様成長因子(IGF)とその結合蛋白(IGFBP)による成長の調節メカニズムを解析し、それらを成長指標として増養殖業に応用することを目的とした。まず、組換えサケIGFBP-1aと-1bを作製し、IGF-I活性を阻害することを示した。続いて、組換え蛋白を用いて抗血清を作製し、IGFBP-1aの免疫測定系を確立した。血中IGFBP-1a量は個体の成長率と負の相関を示し、成長停滞・ストレスの新しい指標となることを示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究成果の学術的意義は、インスリン様成長因子結合蛋白(IGFBP)の組換え蛋白を作製する方法とその機能を解析する実験系を確立した点である。これにより、これまで行われていなかったIGFBPによる魚類の成長調節メカニズムの解析を可能となった。社会的意義として、血中IGFBPの測定系を確立し、2種類のIGFBPが、増養殖業の現場において飼育魚の成長停滞もしくはストレスの指標として有用であることを示した点が挙げられる。

研究成果の概要(英文)：This project aimed to understand the mechanism of growth by insulin-like growth factor (IGF)-I and its binding proteins (IGFBPs) and utilize them as growth indices in aquaculture. We produced recombinant salmon IGFBP-1a and -1b, two major circulating forms, and showed they had an inhibitory action on IGF-I. We next established an immunoassay for IGFBP-1a using recombinant proteins as antigen and assay components, and revealed that serum IGFBP-1a is negatively correlated with individual growth rate. Our result suggests that IGFBP-1a is useful as an inverse index of growth in salmon.

研究分野：魚類生理学

キーワード：成長 ホルモン サケ科魚類 海面養殖 指標

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

近年、サケ科魚類の養殖生産量は世界規模で急激に増大している。我が国においても、各地域でサクラマス、ニジマス、ギンザケなどの海面養殖が行われている。しかし、飼育魚は水温、塩分、飼育密度などのストレスに常にさらされている。そのため、飼育魚の成長やストレスの度合いをリアルタイムでモニタリングし、飼育環境を最適化して生産性を高めることが望まれる。

### 2. 研究の目的

本研究では、動物の成長に関与するインスリン様成長因子 (IGF) とその結合蛋白 (IGFBP) に着目し、サケ科魚類における成長の調節メカニズムを解析する。そして、IGF と IGFBP を正および負の成長指標として確立し、それらを組み合わせた新しい成長・ストレス診断法を開発する。さらに、本手法を国内各地とノルウェーのサケ科魚類の海面養殖に適用し、飼育魚の成長状況を診断し、改善を図る。

### 3. 研究の方法

#### (1) 融合パートナーを持たない組換え IGFBP の作製と機能解析

サクラマスの IGFBP-1a と-1b の成熟蛋白部分 cDNA を発現ベクター (pET32a) に組み込み、大腸菌 (Rosetta-Gami B) を形質転換させた。そして、誘導剤 IPTG にて、チオレドキシン (Trx) と His タグが付加された組換えサケ (rs) IGFBP (Trx.His.rsIGFBP) を発現誘導した。組換え蛋白を抽出してニッケルカラムにて分離後、酵素 (Enterokinase K) で融合パートナーを切断し、逆相 HPLC にて精製した。組換え IGFBP の検出は標識ヒト IGF-I を用いたリガンドブロッキングにより行った。

rsIGFBP の機能解析を脳下垂体細胞培養系により行った。まず、サクラマス 1 年魚から脳下垂体を摘出し、細断後コラゲナーゼにより細胞を分離した。そして Serum Replacement を含む培養液 RPMI にて 1~3 日間培養し、IGF-I と IGFBP を添加して、24 時間後に細胞と培養液を回収した。IGF-I と IGFBP 添加による GH 合成・分泌調節作用を、抗 GH 血清を用いたイムノブロッキングとリアルタイム定量 PCR (qPCR) により調べた。

#### (2) IGFBP-1a 測定系の確立

上記で作製した rsIGFBP-1a を家兎に免疫して特異抗血清を作製した。また、rsIGFBP-1a をビオチン標識した。これらを用いて、IGFBP-1a の時間分解蛍光免疫測定系 (TR-FIA) を確立した。

また、ユーロピウム (Eu) 標識した IGF-I を用いて、IGF-I 結合能を持つ IGFBP-1a のみを定量する機能的リガンド免疫測定系 (LIFA) を確立した。

サクラマス 1 年魚を個体標識し、給餌群、絶食群および再給餌群に分けて 6 週間淡水中で飼育した。再給餌群は 4 週間の絶食の後、2 週間給餌した。血中 IGF-I、IGFBP-1a および IGFBP-1b 量を免疫測定系にて測定し、個体の成長率との関係を解析した。

#### (3) IGF-I と IGFBP を用いた成長・ストレス診断

ノルウェー・ユニ研究所と共同で、ニジマスの飼育実験を行った。ニジマスを淡水中で異なる光周期と水温の組み合わせで飼育し、個体標識した後に海水に移行して成長をモニタリングした。血中 IGF-I と IGFBP-1b 量を TR-FIA にて測定した。

サクラマス 0 年魚を異なる 2 つの光周期条件下で飼育した。すなわち、自然日長を模した SNP (simulated natural photoperiod) 群と光周期を促進した AP (advanced photoperiod) 群を設け、海水適応能の発達を刺激できるか否かを検討した。また、実験魚を 70% 人工海水に移行して血中イオン濃度から海水適応能を評価すると共に、血中 IGFBP-1b 量を TR-FIA で測定し塩分ストレスを評価した。

### 4. 研究成果

#### (1) 融合パートナーを持たない組換え IGFBP の作製と機能解析

大腸菌発現系を用いて、rsIGFBP-1a と-1b を作製した。これまでの研究で融合組換え IGFBP (Trx.His.rsIGFBP) の発現には成功していたが、融合パートナーからの切断が課題として残されていた。本研究では、切断酵素 Enterokinase K の反応条件を検討して融合パートナーを切断し、本来の IGFBP に近い組換え蛋白を調製することが可能となった (図 1)。さらに、逆相 HPLC を用いて精製することで、魚類で初めて融合パートナーを持たない組換え IGFBP の作製された。

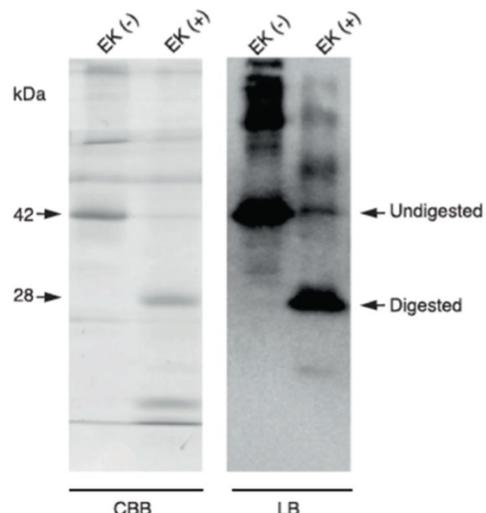


図 1. 組換え IGFBP-1a の酵素による融合パートナーの切断。

次に、サクラマス脳下垂体細胞培養系を用いて rsIGFBP-1a と-1b の IGF-I 活性調節能を調べた。IGF-I 単独添加では、GH 分泌量は増加した（図 2）。一方、IGFBP-1a を共添加したところ、GH 分泌量の増加が抑えられた。このことから、本実験条件下において IGFBP-1a は IGF-I 活性を阻害することが示された。

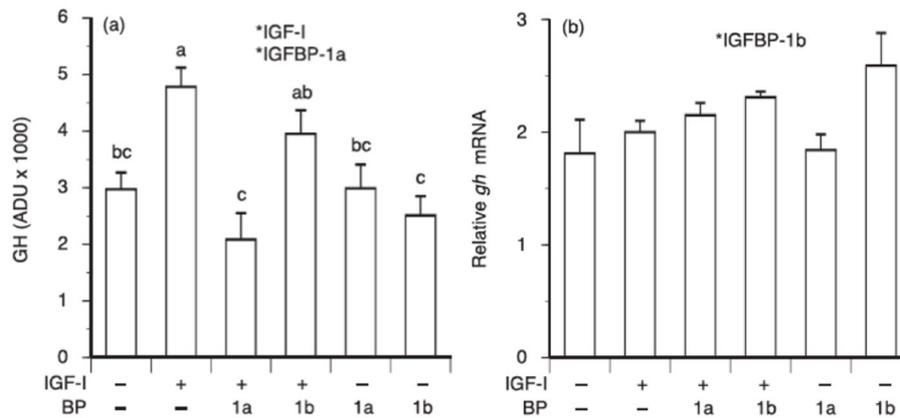


図 2. 脳下垂体培養系の GH 合成・分泌に及ぼす IGF-I と IGFBP-1 の効果。

## (2) IGFBP 測定系の確立

作製した rsIGFBP-1a を抗原、標識およびスタンダードに用いることで TR-FIA を確立した（図 3）。しかし予備実験において、血中 IGFBP-1a 量は期待されたような反応を示さなかった。そこで、免疫交差性を示した血中 IGFBP-1a (Total IGFBP-1a) の一部は分解されて IGF-I 結合能を失っていると仮定した。次に、抗 IGFBP-1a でトラップした抗原のうち標識 IGF-I 結合能を持つもの (Intact IGFBP-1a) だけを検出・定量する LIFA を開発した（図 3）。これにより Total IGFBP-1a と Intact IGFBP-1a の測り分けが可能となった。

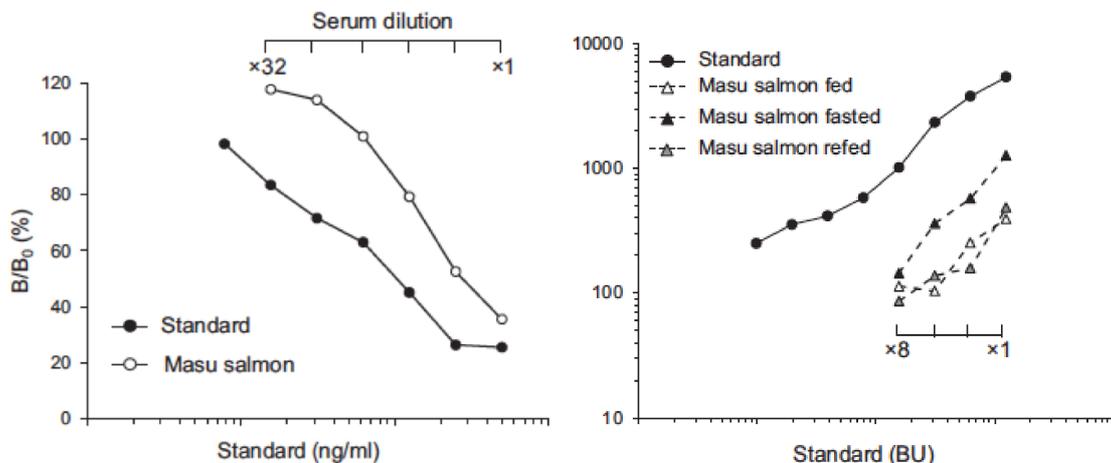


図 3. IGFBP-1a の TR-FIA (左) と LIFA (右) の標準曲線と血清の希釈系列曲線。

個体標識したサクラマスにおいて、血中 Total IGFBP-1a と Intact IGFBP-1a 量はそれぞれ成長率に対して負の相関を示したが、Intact IGFBP-1a の方が決定係数が高かった（図 4）。このことから Intact IGFBP-1a が負の成長指標として有用であると考えられた。

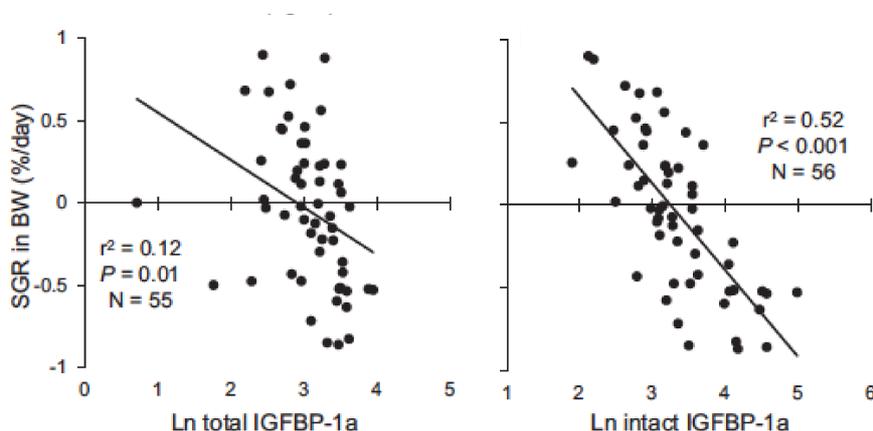


図 4. 血中 Total IGFBP-1a (左) と Intact IGFBP-1a (右) 量と成長率 (SGR) の関係。

### (3) IGF-I と IGFBP を用いた成長・ストレスの診断

様々な光周期と水温で淡水飼育したニジマスにおいて、処理群間では有意差は見られなかった(図5)。一方、海水移行後では血中 IGF-I と IGFBP-1b は共に淡水中の処理に関わらずそれぞれ減少と増加した。これらのことから、ニジマスが海水移行後に成長が停滞していたことが示唆された。

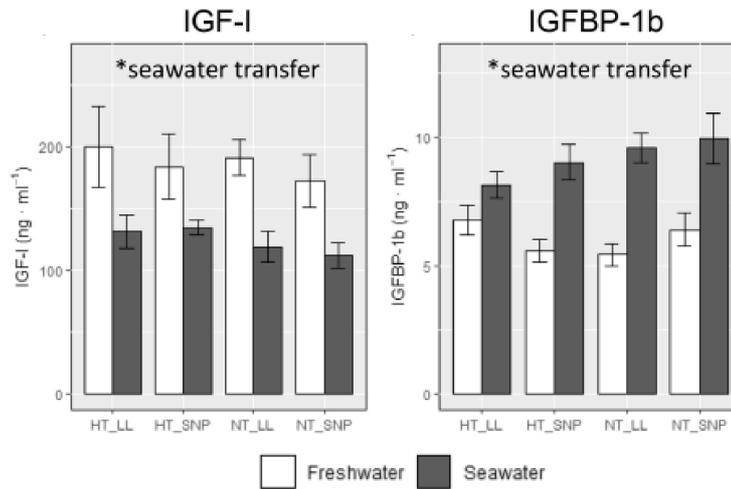


図5. 海水移行前後のニジマス血中 IGF-I と IGFBP-1b 量。

サクラマスに光周期操作を施したところ、光周期促進 (AP) 群において、本来の時期よりも5ヶ月早く海水適応能の発達が見られた。この結果から、光周期操作によりサクラマス海面養殖用種苗の生産時期を制御できることが考えられた。また、実験魚を人工海水に移行して、塩分ストレスの度合いを血中 IGFBP-1b 量により評価した(図6)。結果、SNPとAPの両群において血中 IGFBP-1b は上昇した。一方、両群では7月を除いて差はなかった。このことから、血中 IGFBP-1b は海水適応能の差を直接反映するというより、海水移行に伴うストレスを高感度に検出していると考えられた。

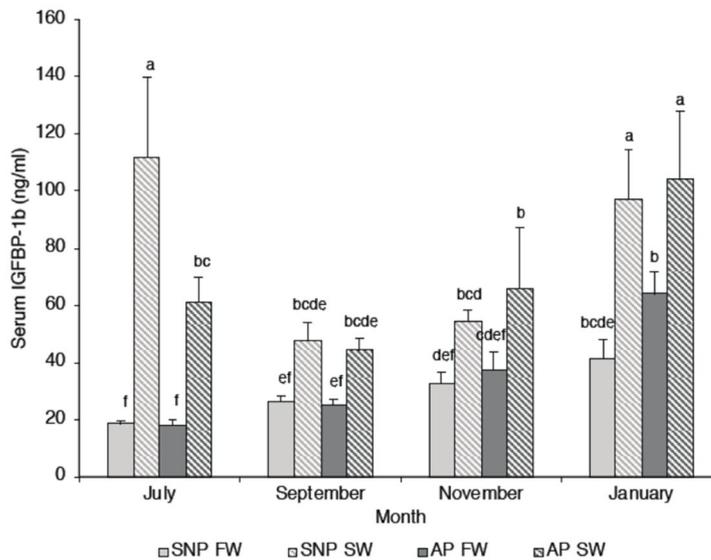


図6. 2つの異なる光周期下で飼育したサクラマスの海水移行後の血中 IGFBP-1b 量

### まとめ

以上、本研究では、融合パートナーを持たない機能的な組換え IGFBP-1 を作製し、それらを用いて機能解析と免疫測定系を確立した。さらに、血中 IGFBP-1a や IGFBP-1b 量が飼育魚の成長停滞やストレスの指標として有用であることを提唱した。これらを正の成長指標である IGF-I と共に用いることで、増養殖現場の飼育環境の高精度・高感度な評価が可能になることが期待される。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 8件/うち国際共著 4件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Cleveland, B.M., Yamaguchi, G., Radler, L.M., and Shimizu, M.	4. 巻 8
2. 論文標題 Editing the duplicated insulin-like growth factor binding protein-2b gene in rainbow trout ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> )	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Scientific Report	6. 最初と最後の頁 16054
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-018-34326-6	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 Inatani, Y., Ineno, T., Sone, S., Matsumoto, N., Uchida, K., and Shimizu, M.	4. 巻 93
2. 論文標題 Assessment of the timing and degree of smolt development in southern populations of masu salmon	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Fish Biology	6. 最初と最後の頁 490-500
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jfb.13647	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 Balseiro, P., Moe, O., Gamlem, I., Shimizu, M., Sveier, H., Nilsen, T.O., Kaneko, N., Ebbesson, L., Pedrosa, C., Tronci, V., Nylund, A., and Handeland, S.O.	4. 巻 93
2. 論文標題 Comparison between Atlantic salmon <i>Salmo salar</i> post-smolts reared in open sea cages and in the Preline raceway semi-closed containment aquaculture system	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Fish Biology	6. 最初と最後の頁 567-579
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jfb.13659	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 Furukawa, F., Irachi, S., Koyama, M., Baba, O., Akimoto, H., Okumura, S.I., Kagawa, H., and Uchida, K.	4. 巻 225
2. 論文標題 Changes in glycogen concentration and gene expression levels of glycogen-metabolizing enzymes in muscle and liver of developing masu salmon	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Comparative Biochemistry and Physiology, Part A	6. 最初と最後の頁 74-82
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cbpa.2018.07.003	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 -

1. 著者名 Herron, C., Cogliati, K.M., Dolan, B.P., Munakata, A., Schreck, C.B.	4. 巻 80
2. 論文標題 Stress up-regulates oxidative burst in juvenile Chinook salmon leukocytes	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Fish and Shellfish Immunology	6. 最初と最後の頁 655-659
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.fsi.2018.06.038	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 Shimizu, M., and Dickhoff, W.W.	4. 巻 252
2. 論文標題 Circulating insulin-like growth factor binding proteins in fish: their identities and physiological regulation	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 General and Comparative Endocrinology	6. 最初と最後の頁 150-161
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ygcen.2017.08.002	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 Tanaka, H., Oishi, G., Nakano, Y., Mizuta, H., Nagano, Y., Hiramatsu, N., Ando, H., and Shimizu, M.	4. 巻 257
2. 論文標題 Production of recombinant salmon insulin-like growth factor binding protein-1 subtypes	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 General and Comparative Endocrinology	6. 最初と最後の頁 184-191
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ygcen.2017.06.015	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 Tanaka, R., Uchida, K., Ishimaru, M., Itoh, M., Matsumoto, N., Taoka, Y., and Hatate, H.	4. 巻 12
2. 論文標題 Effect of seawater reared on the nutritional composition and antioxidant activity of edible muscle in smoltified-landlocked masu salmon ( <i>Oncorhynchus masou masou</i> )	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Food Measurement and Characterization	6. 最初と最後の頁 200-208
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11694-017-9631-1	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22件（うち招待講演 8件 / うち国際学会 9件）

1. 発表者名 Shimizu, M., Kizaki, R., Beckman, B.R., and Dickhoff, W.W.
2. 発表標題 Insulin-like growth factor binding protein-2b in salmon: its identity, utility as growth index and possible role in growth
3. 学会等名 Aquaculture 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 清水宗敬
2. 発表標題 サケマスの成長指標としてのインスリン様成長因子結合蛋白
3. 学会等名 サケマスの生理・生態学研究の最前線（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 長谷川竜也・田中英絵・木崎亮佑・佐藤萌絵・清水宗敬
2. 発表標題 サクラマスの組換えインスリン様成長因子結合蛋白-1の作製
3. 学会等名 第12回サケ学研究会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 森山俊介
2. 発表標題 サケ科魚類の成長や海水適応能を促す飼料の開発
3. 学会等名 サケマスの生理・生態学研究の最前線（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 棟方有宗
2. 発表標題 太平洋サケの銀化変態期可変性の機構を探る
3. 学会等名 サケマスの生理・生態学研究の最前線（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 棟方有宗
2. 発表標題 太平洋サケのストレス応答と回遊行動の分化
3. 学会等名 第43回日本比較内分泌学会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Munakata, A.
2. 発表標題 Mechanisms and roles of body color changes during smoltification in Pacific salmon
3. 学会等名 8th Intercongress Symposium of the Asia and Oceania Society for Comparative Endocrinology（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 内田勝久
2. 発表標題 日本最南限におけるサクラマスの養殖の現状と課題、将来展望
3. 学会等名 サケマスの生理・生態学研究の最前線（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 内田勝久
2. 発表標題 みやざきサクラマス生産を通じた地域との連携
3. 学会等名 国内サーモン養殖による地域振興に向けた課題と展望 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Ueno, K., Moriyama, S., Miyanishi, H., Kagawa, H., and Uchida, K.
2. 発表標題 Effects of oral administration of salmon growth hormone on somatic growth of masu salmon ( <i>Oncorhynchus masou</i> ) fry
3. 学会等名 8th Annual Seminar between University of Miyazaki and Pukyong National University (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 上野賢・上林大介・宮西弘・香川浩彦・内田勝久
2. 発表標題 海面養殖に適した宮崎県産ヤマメ種苗の選抜育種の試み
3. 学会等名 平成30年度日本水産学会秋季大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Ueno, K., Miyanishi, H., Kagawa, H., and Uchida, K.
2. 発表標題 Endocrine aspects of landlocked masu salmon in freshwater and seawater aquaculture conditions: their smoltification, seawater adaptation, growth and reproduction
3. 学会等名 8th Intercongress Symposium of the Asia and Oceania Society for Comparative Endocrinology (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 清水宗敬
2. 発表標題 サケ幼稚魚のリアルタイム成長評価のための技術開発
3. 学会等名 平成30年度日本水産学会春季大会シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Shimizu, M.
2. 発表標題 Unraveling the roles of circulating insulin-like growth factor binding proteins in fish growth
3. 学会等名 International Symposium on Fisheries Sciences for Future Generations (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Inatani, Y., Ineno, T., Sone, S., Matsumoto, N., Uchida, K., and Shimizu, M.
2. 発表標題 Assessment of the timing of "smoltification" in masu salmon in Miyazaki, south Japan
3. 学会等名 10th International Symposium on Salmon Smoltification (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 森山俊介・清水恵子
2. 発表標題 稚魚の生理状態の評価
3. 学会等名 平成30年日本水産学会春季大会シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 森山俊介
2. 発表標題 サケ稚魚の初期生活史におけるインスリン様成長因子の機能
3. 学会等名 平成29年度岩手県サケマス増殖協会点さけ増殖技術検討会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 伊良知正太郎・竹田 萌・宮西 弘・香川浩彦・内田勝久
2. 発表標題 陸封型ヤマメの銀化変態に伴う下垂体 - 甲状腺機能の発現動態
3. 学会等名 日本動物学会第88回富山大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Uchida, K., and Ueno, K.
2. 発表標題 Effects of salmon Gh-added diet on growth and SW adaptability of FW-reared masu salmon ( <i>Oncorhynchus masou</i> )
3. 学会等名 2nd Joint Symposium on Aquaculture Science between University of Miyazaki, Japan and National Institute of Fisheries Science, Korea 2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Munetaka Shimizu, Hanae Tanaka, Gakuto Oishi, Yusuke Nakano, and Hiroko Mizuta
2. 発表標題 Production of recombinant salmon insulin-like growth factor binding protein-1 subtypes
3. 学会等名 8th International Symposium on Fish Endocrinology (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 金子信人・虎尾 充・藤原 真・越野陽介・宮腰靖之・清水宗敬
2. 発表標題 血中インスリン様成長因子結合蛋白-1bを用いたシロザケ稚魚の成長評価
3. 学会等名 平成29年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 田中英絵・中野裕介・水田紘子・平松尚志・清水宗敬
2. 発表標題 サクラマスインスリン様成長因子結合蛋白-1の機能的組換え蛋白の作製
3. 学会等名 平成29年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計12件

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2019年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 5
3. 書名 サクラマス その生涯と生活史戦略(10) サクラマスの利活用(章分担)	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2018年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 4
3. 書名 サクラマス その生涯と生活史戦略(9) サクラマスの資源減少(章分担)	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2018年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 4
3. 書名 サクラマス その生涯と生活史戦略(8) サクラマス群の成魚の河川内における生態(章分担)	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2018年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 5
3. 書名 サクラマス その生涯と生活史戦略(7) サクラマス群の稚魚の河川内における生態(章分担)	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2018年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 4
3. 書名 サクラマス その生涯と生活史戦略(6) 遡上回遊・産卵行動の生理的調節機構(章分担)	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2018年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 4
3. 書名 サクラマス その生涯と生活史戦略(5) 降河回遊行動の生理的調節機構(章分担)	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2018年
2. 出版社 北隆館	5. 総ページ数 62-63
3. 書名 アグリバイオ 2 (4) (章分担: サクラマス の回遊多型と種苗生産)	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2018年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 82-85
3. 書名 海洋と生物 40 (1) (章分担: サクラマス その生涯と生活史戦略 (4))	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2017年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 617-620
3. 書名 海洋と生物 39 (6) (章分担: サクラマス その生涯と生活史戦略 (3))	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2017年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 479-482
3. 書名 海洋と生物 39 (5) (章分担: サクラマス その生涯と生活史戦略 (2))	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2017年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 376-379
3. 書名 海洋と生物 39 (4) (章分担：サクラマス その生涯と生活史戦略(1))	

1. 著者名 内田勝久	4. 発行年 2018年
2. 出版社 湊分社	5. 総ページ数 30-34
3. 書名 月刊アクアネット 237号 (章分担：日本最南限でのサクラマス海面養殖の取り組み・五ヶ瀬産の銀化ヤマメを海で育む)	

〔産業財産権〕

〔その他〕

Munetaka Shimizu, Ph.D. <a href="https://www.fishendocrinology.com">https://www.fishendocrinology.com</a>
--

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	棟方 有宗  (Munakata Arimune)  (10361213)	宮城教育大学・教育学部・准教授   (11302)	

## 6. 研究組織（つづき）

	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	森山 俊介  (Shunsuke Moriyama)  (50222352)	北里大学・海洋生命科学部・教授   (32607)	
研究 分担者	内田 勝久  (Katsuhisa Uchida)  (50360508)	宮崎大学・農学部・教授   (17601)	
研究 協力者	ニルセン トム  (Nilsen Tom)	ノルウェー・ユニ研究所・環境部門・主任研究員	