

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年 6月 5日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2009～2011

課題番号：21580225

研究課題名（和文） 最も原始的異体類ボウズガレイの変態過程に左右非対称性発生の起源を探る

研究課題名（英文） Origin of right-left sidedness could be revealed in the metamorphic process of the most primitive flatfish Indian halibut *Psettodes erumei* distributed in Asian tropical waters

研究代表者

田中 克 (TANAKA MASARU)

京都大学・フィールド科学教育研究センター・名誉教授

研究者番号：20155170

研究成果の概要（和文）：異体類の中で最も原始的と考えられているボウズガレイに変態機構を解き明かすカギがあるとの考えのもとに、マレーシアサバ大学ボルネオ海洋研究所を拠点に、人工授精や仔稚魚飼育の基礎となる本種の産卵・成熟ならびに稚魚や未成魚の分布を調べた。生殖腺の形態学的ならびに組織学的観察より、本種の雄は体長 29.5cm 未満、雌はそれ以上と雌雄により成長に顕著な差が見られ、コタキナバル湾周辺では周年産卵を行っていることが確認された。稚魚や未成魚は浅海域や水深 30m 以深の沖合域には生息せず、水深 10～20m 前後の水深帯に成育場があると推定された。比較対象種としたヒラメとホンガレイにおける発生学的解析より、個体発生初期過程におけるノダル回路の重要性と変態開始期における左右性決定遺伝子 *pitx2* の再発現が眼位決定の鍵を握ることが明らかにされた。

研究成果の概要（英文）：It was hypothesized that the most primitive flatfish, Indian halibut *Psettodes erumei* which has been known as having flexible eye sidedness, may have a key to resolve metamorphic mechanism characterized by asymmetrical eye sidedness. In order to collect basic biological information on maturation and spawning as well as juvenile habitat sampling of Indian halibut was conducted around Kota Kinabalu Bay, in northwestern Borneo Island, Malaysia during the period of 2009 through 2011. Morphological and histological observations revealed that male is restricted less than 29.5cm, but female is over 29.5cm in body length. There was no evidence on seasonality of spawning, suggesting this species would spawn all around year. Field surveys on the distribution of the juveniles suggested the present species may have its nursery ground around 10 to 20m depth area. Molecular biological analyses for two species of flounder of which eye sidedness are fixed demonstrated nodal pathway takes an important role; particularly reappearance of *pitx2* at the early phase of metamorphosis definitely regulate eye sidedness in flatfish.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	1,800,000	540,000	2,340,000
2010年度	1,100,000	330,000	1,430,000
2011年度	900,000	270,000	1,170,000
年度			
年度			
総計	3,800,000	1,140,000	4,940,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：水産学・水産学一般

キーワード：ボウズガレイ, 異体類, 変態, 左右性, 成熟, 親魚養成, 人工授精, 稚魚成育場

1. 研究開始当初の背景

動物界には様々な左右性が存在し、その意義や形成機構は生物学の“ホットな話題”として大きな関心もたれてきた。海洋生物の中で極めて顕著で代表的な左右性は、ヒラメ・カレイ類（異体類）の体の構造、とりわけ眼位の左右非相称性であると言える。わが国では、ヒラメ・マコガレイ・マガレイ・ホシガレイをはじめ多くの異体類は漁業上、重要な魚種として、多様な研究が行われてきた。特に、ヒラメは沿岸漁業、養殖漁業ならびに栽培漁業の最重要種として、1970年代後半から種苗生産技術の開発に関する試験研究が、1980年代に入ると栽培漁業（とりわけ種苗放流）に関する技術開発と基礎研究が多面的に展開された。

これらの試験研究を通じて、ヒラメの個体発生に関する多くの基礎的知見が集積されるとともに、水温と光周期を制御することにより周年を通じて人工授精や自然産卵が可能となり、飼育実験に基づく仔稚魚期の応用的研究が進展した。これらの試験研究の結果、ヒラメは海産魚では格好のモデルの実験魚となり、基礎的な生理学的・分子生物学的研究が世界に先駆けて進展する基盤が築かれた。1980年代後半から1990年代前半には、異体類の変態に関わる内分泌学的研究が展開され、変態を制御する甲状腺ホルモンならびにコルチゾルの作業機序の概要が解明された。

一方、ヒラメでの試験研究をモデルに、1990年代に入ると、マコガレイ・マガレイ・イシガレイ・ヌマガレイ・ホシガレイ・ババガレイ等多くの魚種で初期発生に関する研究が進展した。それらの研究を通じて、異体類に共通して、飼育条件下では変態に連動した体の左右不相称性に関わる様々な形態異常、すなわち眼位の異常（逆位、両眼移動）、色素異常（白化（背面色素欠損）、黒化（腹面有色）、両面有色）、形態異常（顎骨、鱗など）等が発現することが明らかになった。これらの異常は、種苗の質に深くかかわる問題として水産学的に大きな関心が払われ、餌の質、飼育環境、遺伝的背景等、その防除技術の開発につながる試験研究が進められている。

これらの試験研究の蓄積ならびに近年における分子生物学的な分析技術の発展と基礎知見の充実は、異体類における変態の分子機構の解明という新たな研究の展開に結びつくことになる。2000年代に入り、脊椎動物の体構造の左右性に関する分子生物学的研究が進展する中で、魚類においてもゼブラフィッシュやメダカなどにおける研究が進み、異体類における変態機構が分子生物学的に解明される基盤が整った。特に、本研究の

メンバーである鈴木 徹（東北大学農学研究科）の研究グループは、異体類の変態の中では眼の移動が最も基幹的なイベントと位置づけ、内臓と脳の非対称性の制御に関わるノダル経路に注目した。ノダル経路を構成する分泌型シグナル因子 *nodal* と *lefty*、転写調節因子 *pitx2* の発現を詳しく調べ、異体類の変態の分子機構を解明する道を開いた。

一方、眼位や体色に見られる左右非対称性の研究は、変態に関連して発現する様々な形態異常に注目した実験的研究も進められた。本研究のメンバーである有瀧真人と田川正朋はヒラメやホシガレイ等をモデルに形態異常の発現機構を分析し、仔魚期の水温の影響ならびに水温その他の環境因子によってもたらされる成長と発育の遅速が形態異常に深くかかわる可能性を明らかにした。

異体類は世界中に700種前後存在する。これらの多くの種では眼が移動する方向は、ヒラメでは右眼が移動、ホシガレイでは左眼が移動するなど、遺伝的に固定している。現存する異体類の中で最も原始的とされるボウズガレイは、例外的に眼位の左右性は固定されておらず、右個体と左個体が半々とされている。本種は、東南アジアからオーストラリア北部の熱帯域に生息するが、天然仔稚魚が稚魚ネットで採捕された例は極めて限られている。また、これまでに人工授精や自然産卵により受精卵を入手し、仔稚魚を飼育して変態過程を観察した例はない。したがって、ボウズガレイをモデルに眼位の左右性の決定機構を形態学的ならびに分子生物学的に解明しようとする研究は皆無である。

2. 研究の目的

異体類は世界的に重要な漁業対象種を多く含み、漁業資源としても食料資源としても極めて重要なグループである。同時に、個体発生の初期に左右どちらかの眼が移動して体の反対側に移動するという極めて顕著な変態を行う点で、生物学的にも大変興味深いグループである。わが国では、増養殖漁業のモデル的グループとして、多くの試験研究が行われてきた。とりわけヒラメをモデル魚種に世界に先駆けた変態機構の解明が進んでいる。異体類の変態機構の全体像が解明される上で、これまでの眼位が遺伝的に固定した種で得られた知見を、遺伝的に未固定な種と比較することによって、眼位決定機構の本質に迫れると考えられる。

世界の異体類の中には、わずかながら左右両方の眼位を有する種が知られている。その代表的な種は大西洋西部に生息するヨーロッパ・フラウンダー (*Platichthys flesus*) であり、それを祖先種とする北太平洋の西部（日本側）と東部（カリフォルニア側）に生

息するヌマガレイである。ヌマガレイも比較研究の対象候補と考えられるが、日本側とカリフォルニア側では左右性に違いがみられる等、ある程度固定化が進んでいるものと考えられる。一方、東南アジアからオーストラリア北部に生息するボウズガレイ *Psettodes erumei* はこれまでの予備的調査では左右比はほぼ半々であり、また、本種は700種前後の異体類の中で最も原始的な種とされていることより、最も好適な比較対象種と考えられた。

しかし、これまでのところ、ボウズガレイに関する生物学的知見は、外部形態や天然海域での数尾の仔魚の採集例など極めて断片的であり、とりわけ、本種の仔稚魚飼育を可能にする親魚養成にとって不可欠な成熟や産卵に関する知見は不明であり、本研究で集積すべき第一の基本課題とした。また、本種は異体類の中では特異的に大きな両顎を持つことより、成魚や未成魚は魚食性であることが予想される。これまでの多くの魚種における親魚養成の試行より、魚食性の強い種では飼育環境に馴化させることが極めて難しいことが知られている。本種の親魚養成においても、馴化の可能性の高い稚魚の採捕が求められるが、本種の稚魚の成育場に関する知見は皆無であるため、自然界における稚魚の分布域を明らかにすることを第二の研究課題とした。

一方、異体類の変態機構の解明は2000年代に入り、それまでの形態学的、生理学的ならびに内分泌学的の研究に加え、分子生物学的研究が進展し始め、本種の親魚育成に関する基礎的知見の収集と共に、眼位の左右性が遺伝的に固定されている種を用いて、その決定機構に関する研究、とりわけ左右性決定に関わる遺伝子の個体発生初期過程における動態や、それらと内分泌系の関連についての研究を進め、ボウズガレイでの実験系の確立に関する研究を、ヒラメとホシガレイをモデル魚種に定めて進めることを第三の研究課題とした。

以上のように、本研究は生物界でも際立った左右性のモデルである異体類の体構造、とりわけ眼位の左右性を決定する機構を、系統発生が“再演”される個体発生初期過程に焦点を絞り、最も原始的な異体類ボウズガレイをモデルに解明しようとするものである。

3. 研究の方法

(1)ボウズガレイの成熟産卵に関する研究

本種の主な分布域は東南アジアからオーストラリア北部の熱帯域であり、必要十分な試料を周年にわたって入手するためには、現地において本研究を支えてくれるカウンターパートが求められた。本研究の代表者田中克は研究開始までの数年間に東南アジア各

地における本種の分布に関する予備調査や情報収集を行い、現地に長期間滞在して魚市場あるいは漁業者から試料の継続的入手が可能であり、また、生きた個体が入手できた場合には、それらを飼育する施設と魚類飼育のノウハウを有する等の条件を備えたカウンターパート（研究者ならび研究施設）を探した。その結果、マレーシアサバ州の州都コタキナバル（ボルネオ島北西部）にあるマレーシアサバ大学ボルネオ海洋研究所が最適と考え、当所の養殖部門を拠点に研究を展開することとした。

コタキナバルはボルネオ島マレーシアでは最大の都市であり、コタキナバル魚市場には周辺各地から多様な魚介類と共にボウズガレイが毎日水揚げされ、それらを購入することが可能である。研究代表者田中 克は2007年8月にマレーシアサバ大学ボルネオ海洋研究所の客員教授に迎え入れられ、2009年11月より2010年10月まで週に1ないし2回の頻度でコタキナバル魚市場において様々の大きさの個体をランダムに選び、購入した。これらの個体の形態を測定するとともに、生殖腺を取り出してその重量を測定し、それらを10%ホルマリン液に固定保存した。一定数の生殖腺がたまと、それらをブアン液に再固定した後、定法により厚さ7 μ mのパラフィン切片を作成して、ヘマトキシリンとエオシンで染色後、顕微鏡下で観察して雌雄の判定と成熟段階を同定した。

(2)ボウズガレイ稚魚ならびに未成魚の分布に関する研究

ヒラメ稚魚の採集に用いている桁網（網口幅1m、高さ30cm、網目1mm）を用いて、コタキナバル湾周辺を中心にサバ州北部の沿岸浅海域において、人力（二人）による曳網（5分曳き）を行い、ボウズガレイ稚魚の採集を試みた。また、コタキナバル湾においては、地元漁師の漁船をチャーターして、水深別の曳網を試みた。加えて底引き漁船を用船して水深30m以深の沖合域においても稚魚や未成魚の採集を試みた。得られた試料を10%海水ホルマリン液で固定保存し、後日実験室において仔稚魚を選別して、ボウズガレイ仔稚魚の分布に関する基礎的知見の入手と親魚養成魚の入手を試みた。

(3)ボウズガレイの親魚養成に関する予備的実験

コタキナバル魚市場にボウズガレイを水揚げする漁業者より聞き取り調査を行い、トロール漁での捕獲時に損傷の軽微な生きた個体は市内の海鮮料理屋に下ろされるとの情報を得た。これらのボウズガレイが受精卵を入手する親魚になり得るか（飼育環境に馴化するか、餌付けに成功するか）どうかを確認するため、海鮮料理店より親魚を購入し、ボルネオ海洋研究所において餌付け実験を

行った。

(4) ヒラメやホシガレイをモデルにした眼位決定の分子機構に関する研究

変態過程における顕著な左右性の発現として、眼位と共に有眼側の着色が生じるが、飼育条件下では有眼側の白化や無眼側の黒化が高い頻度で生じる。しかし、有眼側が白で無眼側が黒という眼位と体色の関係が通常と完全に逆になることはなく、どちらの眼が移動するかが、異体類の体の向きを決定する上で最も重要なイベントだと考えられた。そこで、ヒラメやホシガレイを用いて、眼の移動に先立って生じる脳のねじれ（傾き）が生じる機構に焦点を合わせてその仕組みに関する分子機構を調べた。

4. 研究成果

(1) ボウズガレイの成熟産卵に関する研究

2009年11月～2010年10月までの1年間にわたりコタキナバル魚市場において購入した598個体のボウズガレイ（体長15～45cm）について、生殖腺を摘出してその外観的性状ならびに組織切片観察に基づく雌雄の判定を行った。その結果、体長29.5cm以下の個体はほぼ雄であり、一方それより大きい個体は雌であることが判明した。組織切片の詳しい観察より、本種では性転換が生じる可能性は少なく、雌雄による成長速度の違いがこのような雌雄の体長差の背景と考えられた。

生殖腺指数は雄では0.1～1.5前後のものが多く、調べた個体の40%で精子の存在が確認された。これらの値に季節的な差異は見られず、本種の雄ではほぼ周年にわたって精子形成が行われているものと考えられた。これにたして雌の生殖腺指数は0.1～10.0前後と幅が広く、5以上の個体では卵巣内に径1.0mm以上の卵が認められた。さらに、卵径1.4～1.6mmの卵では透明卵となり、排卵過程にあると考えられた。これらの卵の出現にも季節性は見られず、本種は周年産卵しているものと判断されたが、その周期性については今後の課題として残された。人工授精の実際に当たっては、体長30cm以下の生きた個体を水槽内に収容する（あるいは搾出した精子を凍結保存）とともに、体長30cmを超える個体を生きた状態で確保し、生殖腺刺激ホルモンの注射により最終成熟を促して卵を搾出し、水槽内に収容した雄個体より搾出した精子あるいは凍結保存した精子を用いて人工授精を行うことが可能と考えられた。

(2) ボウズガレイ稚魚ならびに未成魚の分布に関する研究

沿岸性の多くの異体類の稚魚期の成育場は浅海域に存在することが知られている。本種の成魚はコタキナバル湾外の水深30m以深域に分布することが底引き網の操業によ

って知られている。本種の稚魚が成魚や未成魚と同じ水深帯に生息するのであれば、商業船の底引き網によって捕獲されると考えられた。そこで、2010年1月、3月、5月に底引き網の商業船を用船し、コタキナバル湾沖（海岸より3マイル以上沖）においてボウズガレイの稚魚や未成魚の採集を試みた。網口10mに開くオッタートロールの1時間30分操業を一日当たり3回行い採捕される大量の底生魚類より異体類を選別し、研究室に持ち帰った。これらのサンプルの中にはボウズガレイの成魚は散見されたが、稚魚や未成魚は皆無であった。

これらの商業船による調査と共に、岸辺の砂浜海岸や海草モ場（水深1m前後）においても、2009年12月より2010年8月まで、月に数回の調査を実施したが、ウシノシタ類ならびにガンゾウビラメ類の稚魚は採集されたものの、ボウズガレイの稚魚は1尾も採集されなかった。また、水深5m前後の水深帯においても小型ボートにより試験的に小型底引き網の操業を試みたが、本種の稚魚は採集されなかった。魚食性の強い本種では、稚魚や未成魚が生息する水深帯は成魚の生息場とは離れていると推定され、水深10～20m前後に成育場が形成されると推定されたが、今後の課題として残された。

(3) ボウズガレイの親魚養成に関する予備的試験

コタキナバル市の海鮮料理店に持ち込まれた生きたボウズガレイ2尾（体長25cmならびに33cm）を購入し、サバ大学ボルネオ海洋研究所のハッチェリーにおいて0.5トン円形水槽（流水式）に収容した。飼育開始数日後から様々な餌（配合飼料、サバやアジ類などの魚の切り身、イカ類の切り身など）を投与したが一切摂餌しなかった。天然海域で採捕された本種の胃内からは多くの小型魚類が出てくることより、天然魚の餌となっていると推定される生きた魚（テラピアなど）を投与したが、やはり摂餌することはなかった。本種の成魚を飼育環境下に馴化させ、餌つけすることは極めて難しいことが判明した。

(4) ヒラメやホシガレイをモデルにした眼位決定の分子機構に関する研究

ヒラメやカレイではなぜそれぞれ種に固有の片方の眼だけが反対側の顔面に向かって移動するかは、これまで未解明であったが、前脳が左に傾くとヒラメのように右眼が移動し、右に傾くとカレイのように左眼が移動することが明らかにされた。この移動の機構は、ヒラメとホシガレイで生じる眼位の左右逆転現象やその起こりやすさの種による違いに注目することにより、解明が進んだ。間脳上部左側の *pitx2* の発現は、胚発生後には一度ほぼオフ状態になるが、変態開始期に左

手網核で再活性化する。ヒラメとホシガレイを比較すると、眼位が強く固定されたヒラメの仔魚では *pitx2* の発現は 100% 生じるが、逆位個体が高い比率で生じるホシガレイでは再発現率は 50% 以下と低い値であった。これらの事実は、変態開始期に起こる *pitx2* の再発現が脳の非対称性を一方向に調節することにより、眼位を固定すると結論付けられた。

眼の位置の逆位が生じるメカニズムは以下のように推定される。眼位が固定されているヒラメのような種でも左右どちらかの非対称を作るポテンシャルを維持しており、*pitx2* 再発現に異常が生じると、眼位がボウズガレイの状態に先祖返りして、眼位がランダムになって逆位が発生する。したがって、異体類の非対称性は左右ランダム状態で誕生後に、*pitx2* の変態開始期における再発現を利用することにより、眼位制御システムが形成されたと推定される。今後、このような推定をボウズガレイの変態期における *pitx2* の発現動態を調べることにより検証できるであろう。

本研究を開始する初期に想定した異体類で最も原始的な種ボウズガレイを卵から変態完了まで飼育することにより諸変化を総合的に把握し、異体類の変態機構を解明するには至らなかった。しかし、本種の人工授精を可能にする基礎的知見が明らかになり、近い将来ボウズガレイの“原始的な”変態機構の解明が可能になると期待される。

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 11 件)

① Itoh K, Washio Y, Fujinami Y, Shimizu D, Uji S, Yokoi H, Suzuki T, Continuous illumination through larval development suppresses dopamine synthesis in the suprachiasmatic nucleus, causing activation of α -MSH synthesis in the pituitary and abnormal metamorphic skin pigmentation in flounder. *General and Comparative Endocrinology*, 査読有, 176, 2012, 215-221, DOI: 10.1016/j.ygcen.2012.01.017

② Kobayashi Y, Mizusawa K, Chiba H, Tagawa M, Takahashi A, Further evidence on acetylation-induced inhibition of the pigment-dispersing activity of alpha-melanocyte-stimulating hormone. *General and Comparative Endocrinology*, 査読有, 176, 2012, 9-12, DOI: 10.1016/j.ygcen.2011.12.001

③ Aritaki M, Tagawa M, Pseudoalbinism

and ambicoloration in hatchery-reared pleuronectids as malformations of asymmetrical formation. *Fisheries Science*, 査読有, 78, 2012, 327-335, DOI:10.1007/s12562-011-0441-9

④ 鈴木 徹, 平成 22 年度水産学進歩賞 内臓の左右非対称性を制御するノダル経路によるヒラメ・カレイ類の眼位制御機構. 査読有, 77, 2011, 364-367.

⑤ Yamada T, Donai H, Okauchi M, Tagawa M, Araki K, Induction of ambicoloration by exogenous cortisol during metamorphosis of spotted halibut *Verasper variegatus*. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B*, 査読有, 160, 2011, 174-180, DOI: 10.1016/j.cbpb.2011.08.004

⑥ Wu X, Washio Y, Aritaki M, Fujinami Y, Shimizu D, Hashimoto H, Iwasaki T, Uji S, Suzuki T, Staging of initial pepsinogen and chitinase expression and complete gastric gland development within the larval stomach of Japanese flounder, spotted halibut, seven-band grouper and great amberjack. *Aquaculture*, 査読有, 314, 2011, 165-172, DOI: 10.1016/j.aquaculture.2011.02.002

⑦ Wada T, Chiyokubo T, Aritaki M, First description and collection records of juvenile slime flounder *Microstomus achne* from the eastern and western coastal waters off Honshu Island, Japan. *Fisheries Science*, 査読有, 76, 2010, 943-949, DOI: 10.1007/s12562-010-0291-x

⑧ Ito K, Watanabe K, Wu X, Suzuki T, Three members of the iodothyronine deiodinase family, *dio1*, *dio2* and *dio3*, are expressed in spatially and temporally specific patterns during metamorphosis of the flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Zoological Science*, 査読有, 27, 2010, 574-580, DOI: http://dx.doi.org/10.2108/zsj.27.574

⑨ Uji S, Kurokawa T, Suzuki T, Muscle development in the Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*, with special reference to some of the larval-specific muscles. *Journal of Morphology*, 査読有, 271, 2010, 777-792, DOI: 10.1002/jmor.10833

⑩ Nakamura M, Seikai T, Aritaki M, Masuda R, Tanaka M, Tagawa M, Dual appearance of xanthophores, and ontogenetic changes in other pigment cells during early development of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*. *Fisheries Science*, 査読有, 76, 2010, 243-250, DOI: 10.1007/s12562-009-0209-7

⑪ Suzuki T, Washio Y, Aritaki M, Fujinami Y, Shimizu D, Uji S, Hashimoto H, Metamorphic *pitx2* expression in the left habenula correlated with lateralization of eye-sidedness in flounder. *Development, Growth & Differentiation*, 査読有, 51, 2009, 797-808, DOI: 10.1111/j.1440-169X.2009.01139.x

〔学会発表〕(計5件)

- ① 越後はるな, 藤浪祐一郎, 田川正朋. ヒラメの無眼側体表は傷修復によって有眼側の特徴を獲得する. 平成23年度日本水産学会秋季大会, 平成23年9月29日, 長崎大学.
- ② 近藤大地, 藤浪祐一郎, 宇治 督, 橋本寿史, 横井勇人, 鈴木 徹. ヒラメでは間脳上部と腸の左特異的 *pitx2* 発現が変態期に起こる器官形成のために仔魚発生を通じて維持される. 第44回日本発生生物学会大会, 平成23年5月20日, 沖縄コンベンションセンター.
- ③ 鷺尾洋平, 藤浪祐一郎, 清水大輔, 宇治 督, 横井勇人, 鈴木 徹. 異体類の成体型色素胞前駆細胞の左右非対称な出現パターン. 平成24年度日本水産学会春季大会, 平成24年3月27日, 東京海洋大学.
- ④ 鈴木 徹, 鷺尾洋平, 有瀧真人, 田中 克. 原始的異体類ボウズガレイ *Psettodes erumei* とコケビラメ *Brachypleura novaezeelandiae* の左右非対称性の解析. 平成22年度日本水産学会秋季大会, 平成22年9月24日, 京都大学.
- ⑤ 鈴木 徹, 横井勇人, 宇治 督, 橋本寿史, 田中 克. 左ヒラメと右カレイを振り分ける発生システムについての解析. 第16回小型魚類研究会, 平成22年9月9日, 浦和市民会館.

〔図書〕(計1件)

鈴木 徹, 朝倉書院, 見て分かる農学シリーズ4 バイオテクノロジー概論. 第5章 水産におけるバイオテクノロジー, 2012, 15p.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

田中 克 (TANAKA MASARU)
京都大学・フィールド科学教育研究センター・名誉教授
研究者番号: 20155170

(2) 研究分担者

鈴木 徹 (SUZUKI TORU)
東北大学・農学研究科・教授
研究者番号: 70344330

田川 正朋 (TAGAWA MASATOMO)

京都大学・フィールド科学教育研究センター・准教授
研究者番号: 20226947

有瀧 真人 (ARITAKI MASATO)
(独) 水産総合研究センター・西海区水産研究所 (有明海・八代海漁業環境研究センター)・センター長
研究者番号: 00426298

(3) 連携研究者 ()

研究者番号: