

平成 21 年 6 月 2 日現在

研究種目：基盤研究（A）

研究期間：2005～2008

課題番号：17208019

研究課題名（和文） 魚類の性決定機構の分子解明

研究課題名（英文） Molecular mechanism of sex determination in fish

研究代表者

中村 將（NAKAMURA MASARU）

国立大学法人 琉球大学・熱帯生物圏研究センター・教授

研究者番号：10101734

研究成果の概要：

魚類の性決定機構の解明を組織学的、免疫組織学的、細胞学的及び分子生物学的手法を用いて行った。その結果、雌雄異体魚の成熟卵巣を精巣へと転換させることに成功した。性決定に雌性ホルモンと雄性ホルモンのバランスの変化が重要な役割を果たしていることが明らかになった。更に、性決定には脳からの刺激である生殖腺刺激ホルモン及び生殖腺内ではそのシグナルを受け取る生殖腺刺激ホルモン受容体が重要であることを明らかにした。

交付額

（金額単位：円）

|        | 直接経費       | 間接経費       | 合計         |
|--------|------------|------------|------------|
| 2005年度 | 12,800,000 | 3,840,000  | 16,640,000 |
| 2006年度 | 7,700,000  | 2,310,000  | 10,010,000 |
| 2007年度 | 7,400,000  | 2,220,000  | 9,620,000  |
| 2008年度 | 8,100,000  | 2,430,000  | 10,530,000 |
| 年度     |            |            |            |
| 総計     | 36,000,000 | 10,800,000 | 46,800,000 |

研究分野：魚類生殖生理学

科研費の分科・細目：水産学・水産学一般

キーワード：性分化・性転換・性決定・雌性ホルモン・雄性ホルモン・アロマトーゼ・ステロイド代謝酵素・生殖細胞

## 1. 研究開始当初の背景

魚類の性転換の研究過程で、雌性先熟魚のベラの卵巣断片の生体外培養で精子を持つ精巣組織へと完全に転換させることに全ての生物を通してはじめて成功した。このことは、試験管内で「性」を自由にコントロールすることが可能になったことを意味している。この方法とは別な方法として、雌性ホルモンの合成を阻害するアロマトーゼ・インヒビターの処理により雌雄異体魚のティラピア雌の成熟した卵巣を成熟した精巣へと完全に性転換させることに成功した。このことは、性分化後でも性転換を誘導することが十分に可能であることを意味し、

今までの考えられていた絶対に不可能とする性決定の常識を完全に覆した。この事実は、少なくとも、卵巣中の生殖細胞、体細胞は成熟後でも両性能を失わないことを示している。魚類を用いた多様な実験系を用いて脊椎動物全体の性決定機構を解明することが可能であると考えられる。

## 2. 研究の目的

今までの基礎研究を踏まえて、多様な魚類を用いた実験系を用いて魚類性決定に関する機構を解明することを目標とする。魚類性決定のメカニズムを解明することより21世紀の水産増養殖学の根幹となる魚類の性、生殖に関する学問体系を確立することを目的

とした。

### 3. 研究の方法

魚類の性決定機構を解明するために雌雄異体魚として、ティラピア、コイとゴマアイゴ、雄性先熟魚としてクマノミ、雌性先熟魚としてミツボシキュウセン、カンモンハタとヤイトハタ、両方向性転換魚としてオキナワベニハゼを材料として組織学的、免疫組織学的、細胞学的及び分子生物学的手法により研究を進めた。

### 4. 研究成果

(1) ティラピアの卵黄蓄積開始前の卵巣をもつ雌個体(体長 40 mm)を用いて、アロマターゼ阻害剤(AI)による性転換精巢分化を誘起した。その結果、雌から雄に性転換した個体は雄の特徴である体色が雄の二次性徴を示し、縄張りを作り正常な雌との交配を行った。生まれた子供は全て雌個体であった。このことから、AIは卵巣から精巢への機能的な性転換を引き起こすことが明らかになった。性行動も雄型に代わることから脳の性分化の転換も引き起こすことが明らかになった。精巢分化開始領域の同定をDMRT1の発現を指標として調べた。形態学的に精巢領域が分化する前に、卵巣全体で、DMRT1陽性細胞の局在を調べた結果、最初に生殖腺の中へ後端部の卵巣薄板において、DMRT1陽性細胞の出現がみられた。また、この時期の同領域では、生殖原細胞の存在が、対照群と比べて明瞭に認められた。これらの結果は、卵巣が成熟期に達する以前に既に性転換精巢分化開始領域が特定の部位に限定されていることを強く示唆する。更に、卵巣構成細胞がどのように精巢構成細胞へリクルートされるのかについて、各生殖腺構成細胞に特異的に発現する遺伝子(DMRT1、Foxl2等)を指標として解析した。この性転換過程では、まず、Foxl2の発現低下とともに卵黄蓄積前の卵母細胞の退化が起こる。その後、卵巣薄板の体細胞、ろ胞のtheca細胞および、卵原細胞を取り囲む体細胞でDMRT1の発現誘導が起こった。精巢への分化転換過程を時系列で解析した結果、これらのDMRT1陽性細胞が精巢実質部の構築に参加するが、退化ろ胞の顆粒膜細胞はFoxl2、DMRT1陰性であり、かつ精巢実質部への構築には参加しないことが明らかとなった。

(2) 雌雄異体魚のコイ全雌群を用いて性分化後の性的可塑性について調べた。孵化後12ヶ月からAIを継続的に経口投与したところ、投与開始8週目で精母細胞を含む包囊、ならびに精巢特有のlobule様構造の形成が確認されるようになった。16週目には一部の個体で生殖腺の一部に精子が確認され、18週目には生殖腺全域で精子が確認される個体も出現した。このことから、ティラピアと同様にコイにおいても性分化後の雌生殖腺

に性的可塑性が保持されていることが明らかとなった。更に、性的可塑性について研究を行った。孵化後1年の未成熟魚による先の報告を受けて、孵化後2年の卵黄形成初期から中期にある個体に対するAIの投与実験を行い、卵巣縁辺部に部分的な精巢組織の誘導を確認した。さらにこれらの部分的精巢化は卵巣縁辺部に散在する未分化な生殖細胞を含む組織に由来し、この領域に存在する体細胞が性的可塑性を保持していることが「性分化後性転換」の主因であると推察しうる結果を得た。先の未成熟魚による実験ではこのような性的可塑性を保持した組織が生殖腺内に広く分布しており、このことが生殖腺全体の精巢化誘導に結びついたものと考えられる。コイでは孵化後の飼育条件によって個体の成長に著しい差が生じ、それは精巢形成にも大きな影響を及ぼすことが判明した。また、精巢特有の小葉構造の出現とともに潜在的卵巣化能(性的可塑性)が失われることがわかった。

(3) 雄性先熟魚クマノミの生殖腺は始め卵巣が分化し、その後、卵巣中に精巢組織が分化して両性生殖腺を持つようになる。生まれつきに精巢を持つ一時雄は認められなかった。全ての雄は両生生殖腺の精巢部分が成熟することに由来することが明らかになった。雄から雌の性転換は両生生殖腺の成熟した精巢部位が消失し、未熟な卵巣が成熟することによるものであることを明らかにした。この特徴ある性分化とステロイドホルモンとの関係について調べた。ステロイドホルモン合成酵素であるコレステロール側鎖切断酵素、P450<sub>scc</sub>; 11 $\beta$ -水酸化酵素(P450<sub>c11</sub>)に対する免疫陽性反応は、性分化前後の生殖腺に見られた。また、P450<sub>c11</sub>の反応は卵巣内に精巢組織が分化する時期に強くなった。以上の結果は性分化に性ホルモンが重要な役割を果たしていることが明らかになった。アロマターゼ阻害剤(AI)、雌性タモキシフェン(TF)を性分化期に投与して影響を調べた。対照群の生殖腺は、卵巣組織よりなり、精巢が全く見られなかったが、AI、TF処理群の生殖腺は、卵巣組織中に精子形成が進行する精巢組織が見られた。このことから、雌性ホルモンは卵巣分化に直接働いている可能性が少ないが、卵巣中に精巢が分化する機構には雌性ホルモンの低下が必要であるものと考えられた。更に、両生生殖腺を持つ雄へ雌性ホルモン投与は精巢組織の消失を引き起こした。成熟した雌へのAI投与により雌性ホルモン合成を阻害すると卵巣組織が未発達となり活発な精子形成を行う精巢組織が出現して雄へと逆方向の性転換を引き起こすことが明らかになった。

(4) 雌性先熟のカンモンハタは性転換過程で卵巣が精巢へと完全に置き換わる。

この過程で性ホルモンの変化を調べたところ雌で雌性ホルモンが高かったが、性転換に伴い低くなった。また雄性ホルモンはこれとは逆に雌から雄になるに伴い上昇した。雄性ホルモンを雌に投与すると雄へと性転換することを明らかにした。雌に雌性ホルモンの合成を阻害するAI処理を行うと雌から雄への性転換を引き起こすことが明らかとなった。これらのことから雌性ホルモン産生から雄性ホルモン産生の性転換（性決定）に重要であると考えた。雄性ホルモンの産生に必要な酵素の11 $\beta$ -水酸化酵素（P450c11）の抗体を用いて雄性ホルモン産生の場合調べた。その結果、卵巣の血管周辺にP450c11陽性細胞の集塊があることを明らかにした。この細胞は性転換に伴い細胞の核が肥大することからこの細胞で作られる雄性ホルモンが性転換に働いていることを明らかにした。性決定の脳の役割を明らかにするために脳下垂体からの生殖腺刺激ホルモン二種（FSHとLH）の役割について調べた。雄と雌の下垂体中のLHa, bのmRNAの発現量は高かったが、雌のFSHbは雄と比べて著しく発現量は低かった。更に、FSHbとLHbとを染め分けられる二種の抗体を用いて雄と雌の下垂体の免疫染色を行ったところ、雌の下垂体はFSHbに対する陽性反応は著しく弱かったのに対して、LHbに対する陽性反応は著しく強かった。一方、雄ではFSHbとLHbに対する陽性反応は著しく強かった。このことから、FSHが性転換に関係していることが示唆された。雌には乳類のFSHとLHを注射して性転換を引き起こすかを調べた。その結果、LH処理では卵巣へ影響は見られなかったが、FSH投与個体では精巣への転換を引き起こした。このことから、脳下垂体からFSHが性転換に関係していることを明らかにした。性決定に脳からの情報が重要であることを示した。

(5) オキナワベニハゼは一番からだの大きい個体が雄でそれよりも小型の数尾の雌よりなるハレムを作っている。このハレムより雄を取り除くと一番大きな雌が5日以内に雄へと性転換しハレムを支配する。この中に取り除いた雄を再び戻すと性転換した雄は再び雌へと10日以内に性転換する。このように性はハレムの社会により決まる。オキナワベニハゼの生殖腺はどの個体も卵巣と精巣を同時に持ち、雄の時には精巣は発達させ卵巣を退宿させる。雌の時には卵巣を成熟させ精巣を退宿させる。この急激に代わる性決定に2種の生殖腺刺激ホルモンの受容体（GTHr）がどのように関わっているのかを調べた。その結果、雄から雌へと

性転換する際に精巣部分のGTHrの発現が性転換開始12時間で劇的に減少し、代わって卵巣のGTHrが急激に上昇する。一方、雌から雄へと性転換する場合には全く逆のことが起こっていることが明らかになった。カンモンハタとオキナワベニハゼの研究から視覚からの情報が脳に伝わり脳下垂体を経由して生殖腺に情報が伝わり性決定がなされることが明らかとなった。性決定に脳が重要な働きをしていることを明らかにした。

#### 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48件)

1. S. Miura, R. Horiguchi, M. Nakamura. Immunohistochemical evidence for 11 $\beta$ -hydroxylase (P45011 $\beta$ ) and androgen production in the gonad during sex differentiation and in adults in the protandrous anemonefish *Amphiprion clarkii*. Zool Sci 25:212-219. 2008. 査読有
2. S. Ijiri, T. Kobayashi (3番目) M. Nakamura (7番目) 他5人 Sexual dimorphic expression of genes in gonads during early differentiation of a Teleost fish, the Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. Biology of reproduction 78:333-341. 2008. 査読有
3. Y. Kojima, R.K. Bhandari, T. Kobayashi, M. Nakamura. Sex change of adult initial-phase male wrasse, *Halichoeres trimaculatus* by estradiol-17 $\beta$  treatment. Gen Comp Endocrinol. 156: 628-632. 2008. 査読有
4. A. Shimizu, T. Kobayashi (7番目) M. Nakamura (8番目) 他5人 Appearance and chronological changes of mummichog *Fundulus heteroclitus* FSH cells and LH cells during ontogeny, sexual differentiation, and gonadal development. Gen Comp Endocrinol, 156: 312-322. 2008. 査読有
5. S. Miura, S. Nakamura, Y. Kobayashi, P. Francisc, M. Nakamura. Differentiation of ambisexual gonads and immunohistochemical localization of P450 cholesterol side-chain cleavage enzyme during gonadal sex differentiation in the protandrous anemonefish, *Amphiprion clarkii*. Comp. Biochem. Physiol., B149: 29-37. 2008. 査読有
6. R. Horiguchi, Y. Kobayashi and M. Nakamura, Molecular cloning and expression of three

- estrogen receptors in the protogynous wrasse, *Halichoeres trimaculatus*. *Cybiurn* 32(2): 88-89. 2008. 査読-有
7. T. Todo, M. Nakamura (8 番目) 他 6 人 *In vitro* induction of gonadal sex change in a protogynous fish, three-spotted wrasse (*Halichoeres trimaculatus*). *Cybiurn* 32(2): 106. 2008. 査読-有
  8. S. Ogawa, M. Akiyoshi, M. Higuchi, M. Nakamura, T. Hirai, 'Post-sex differentiatonal' sex reversal in the female common carp (*Cyprinus carpio*). *Cybiurn* 32(2): 102-103. 2008. 査読-有
  9. S. Miura, M. Nakamura. The role of estrogen in gonadal sex differentiation in protandrous anemonefish *Amphiprion clarkii*. Immunohistochemical localization of P450sc in gonads of male and female phases. *Cybiurn* 32(2): 87. 2008. 査読-有
  10. M. A. Alam, Y. Kobayashi, R. Horiguchi, T. Hirai, M. Nakamura. Molecular cloning and quantitative expression of sexually dimorphic markers *Dmrt1* and *Foxl2* during female-to-male sex change in *Epinephelus merra*. *Gen Comp Endocrinol.* 157: 75-85. 2008. 査読-有
  11. M. A. Alam, M. Nakamura. Determination of sex and gonadal maturity in the honeycomb grouper, *Epinephelus merra*, through biopsy. *Aquacult. Int.* 16:27-32. 2008. 査読-有
  12. A. J. Kaeding, M. Nakamura (7 番目) 他 6 人. Phylogenetic diversity and co-symbiosis in the bioluminescent symbioses of *Photobacterium mandapamensis*. *Appl Environ Microbiol.* 3173-3182. 2008. 査読-有
  13. F. Sakai, T. Kobayashi, M. Matsuda and Y. Nagahama. Stability in aromatase immunoreactivity of steroid-producing cells during early Development of XX gonads of the Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*: An organ culture Study. *Zool. Sci.*, 25(3): 344-348. 2008. 査読-有
  14. T. Kobayashi, H. Kajiura-Kobayashi, G. Guan and Y. Nagahama. Sexual dimorphic expression of *DMRT1* and *Sox9* during gonadal differentiation and hormone-induced sex reversal in the teleost fish Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Dev. Dyn.*, 237(1): 297-306. 2008. 査読有
  15. Y. Matsuoka, T. Kobayashi, K. Kihara and Y. Nagahama. Molecular Cloning of *Plk1* and *Nek2* and their Expression in Mature Gonads of the Teleost Fish Nile Tilapia (*Oreochromis Niloticus*). *Mol. Reprod. Develop.* 75(6): 989-1001. 2008. 査読-有
  16. I. Swapna, T. Kobayashi, (5 番目) 他 6 人. Seabream GnRH immunoreactivity in brain and pituitary of XX and XY Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* during early development. *J. Exp. Zool., Part A*, 309(7): 419-426. 2008. 査読-有
  17. Y. Oshima, Y. Uno, Y. Matsuda, T. Kobayashi and M. Nakamura. Molecular cloning and gene expression of *Foxl2* in the frog *Rana rugosa*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 159(2-3): 170-177. 2008. 査読-有
  18. M. Kinoshita, T. Kobayashi, (5 番目) 他 6 人. Transgenic medaka enables easy detection of oocytes in live fish. *Mol. Reprod. Develop.* 76(2): 202-207 2008 査読-有
  19. 中村將 沖縄の魚の性転換、日本病態生理学会雑誌、16 : 25-28. 2007. 査読-有
  20. Alam M. A. and M. Nakamura, Efferent duct differentiation during female-to-male sex change in honeycomb grouper *Epinephelus merra*. *J Fish Biol* 71, 1-11. (2007) 査読-有
  21. M. Nakamura, M. A. Alam, Y. Kobayashi, R. K. Bhandari,. Role of sex hormones in sex change of grouper. *Journal of Marine Science and Technology, Special Issue*, 23-27. 2007. 査読-有
  22. J. K. Alison, M. Nakamura (7 番目) 他 6 人 Phylogenetic diversity and co-symbiosis in the Bioluminescent Symbioses of *Photobacterium mandapamensis* Appl. Environ. Microbiol. : 10.1128 /AEM. 02212-06. 2007. 査読-有
  23. D. S. Wang, T. Kobayashi, L. Y. Zhou, B. Paul-Prasanth, S. Ijiri, F. Sakai, K. Okubo, K. I. Morohashi and Y. Nagahama. *Foxl2* up-regulates aromatase gene transcription female-specifically by binding to the promoter as well as interacting with Ad4BP/SF-1. *Mol. Endocrinol.* 21(3): 712-725. 2007. 査読-有
  24. M. Matsuda, T. Kobayashi, (5 番目) 他 8 人. *DMY* induces male development in XX medaka fish. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104(10): 3865-3870. 2007. 査読-有
  25. L. Y. Zhou, T. Kobayashi (3 番目) 他 6 人. A novel type of p450c17 lacking the lyase activity is responsible for c21-steroid biosynthesis in the fish ovary and head kidney. *Endocrinology*, 148(9) : 4282-4291. 2007. 査読-有
  26. K. B. Ramji, M. Nakamura, T. Kobayashi, and

- Y. Nagahama. Suppression of steroidogenic enzyme expression during androgen-induced sex reversal in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). Gen Comp Endocrinol. 145:20-24. 2006. 査読-有
27. M. Nakamura, Y. Kobayashi, S. Miura, M. A. Alam, K. B. Ramji, . Sex change in coral reef fish. Fish Physiol Biochem. 31:117-122. 2006. 査読-有
28. M. A. Alam, R. K. Bhandari, Y. Kobayashi, S. Nakamura, K. Soyano and M. Nakamura. Changes in androgen-producing cell size and circulation 11-ketotestosterone level during female-male sex change of honeycomb grouper *epinephelus merra*. 73:206-214. 2006. 査読-有
29. M. A. Alam, R. K. Bhandari, Y. Kobayashi, K. Soyano, M. Nakamura. Induction of sex change within two full moons during breeding season and spawning in grouper. Aquaculture. 255:532-535. 2006. 査読-有
30. T. Komatsu, R. K. Bhandari, Y. Kobayashi, S. Nakamura, M. Nakamura. GnRHa-accelerated spermatogenesis in the testes of underyearling golden rabbitfish, *Siganus guttatus* (Bloch). Aquaculture 257:558-565. 2006. 査読-有
31. T. Komatsu, S. Nakamura and M. Nakamura. A sex cord-like structure and some remarkable features in early gonadal sex differentiation in the marine teleost, *Siganus guttatus* (Bloch). J Fish Biol. 68:236-250. 2006. 査読-有
32. Ramji, K. B., Alam. M. A., K. Soyano and M. Nakamura. Induction of female-to-male sex change in the Honeycomb grouper (*Epinephelus merra*) by 11-ketotestosterone treatments. Zoological Science. 23:65-69. 2006. 査読-有
33. B. Paul-Prasanth, M. Matsuda, E-L. Lau, A. Suzuki, F. Sakai, T. Kobayashi, and Y. Nagahama. Knock-down of *DMY* initiates female pathway in the genetic male medaka, *Oryzias latipes*. Biochem. Biophys. Res. Commun. 351 (4): 815-819. 2006 査読-有
34. 中村将・小林靖尚・三浦さおり。サンゴ礁魚類の性分化、性転換機構の形態学的、生理学的研究 Morphological and physiological studies on sex differentiation and sex change in coral reef fish. 水産総合研究センター研究報告別冊4号別刷 2006年3月31日発行 査読-有
35. Y. Kobayashi, T. Sunobe, T. Kobayashi, Y. Nagahama, M. Nakamura. Promoter analysis of two aromatase genes in the serial-sex changing gobiid fish, *Trimma Okinawae*. Fish Physiol Biochem. 31:123-127. 2005. 査読-有
36. H. Chiba, S. Ijiri, M. Iwata, M. Nakamura, S. Adachi and K. Yamauchi. Changes in serum steroid hormones during ovarian development in the captive common Japanese Conger *Conger myriaster* (Brevoort) Aquaculture Science 53(2):189-198. 2005 査読-有
37. T. Sunobe, M. Nakamura, Y. Kobayashi, T. Kobayashi and Y. Nagahama. Aromatase immunoreactivity and the role of enzymes in steroid pathways for inducing sex change in the hermaphrodite gobiid fish *Trimma Okinawae*. Comp. Biochem. Physiol. Part A 141:54-59. 2005. 査読-有
38. M. A. Alam, H. Komuro, R. K. Bhandari, S. Nakamura, K. Soyano, M. Nakamura. Immunohistochemical evidence possibly identifying the site of androgen production in the ovary of the protogynous grouper *Epinephelus merra*. Cell Tissue Res 320: 323-329 2005. 査読-有
39. T. Sunobe, M. Nakamura, Y. Kobayashi, T. Kobayashi and Y. Nagahama. Gonadal structure and P450scc and  $\beta$  3-HSD-like immunoreactivity in the gobiid fish *Trimma okinawae* during bidirectional sex change. Ichthyol Res. 52: 27-32. 2005. 査読-有
40. Kobayashi Y, Sunobe T, Kobayashi T, Nagahama Y and M Nakamura, Gonadal structure of the serial-sex changing fish *Trimma okinawae*. Dev Growth Differ. 47:7-13. 2005. 査読-有
41. R. K. Bhandari, M. A. Alam, M. Higa, K. Soyano and M. Nakamura. Evidence that estrogen regulates the sex change of honeycomb grouper (*Epinephelus merra*), a protogynous hermaphrodite fish. J Exp Zool. 303A: 497-503. 2005. 査読-有
42. Y. Kobayashi, T. Sunobe, T. Kobayashi, M. Nakamura, N. Suzuki and Y. Nagahama. Molecular cloning and expression of *AdBP/SF-1* in the serial sex changing gobiid fish *Trimma okinawae*. BBRC 332: 1073-1080. 2005. 査読-有
43. H. Kajiura-Kobayashi, T. Kobayashi, and Y. Nagahama. Cloning of cDNAs and the differential expression of A-type cyclins and Dmcl durinspermatogenesis in the Japanese eel, a teleost fish. Dev. Dyn. 232(4): 1115-1123. 2005 査読-有
44. X. Chang, T. Kobayashi, (2番目) 他4人. Two types of aromatase with different

- encoding genes, tissue distribution and developmental Gen. Comp. Endocrinol. 141(2): 101-115. 2005 査読-有
45. L. Y. Zhou, T. Kobayashi, (6 番目) 他 6 人. Cloning, expression and characterization of three types of 17 $\beta$ -hydroxysteroid dehydrogenases from the Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. J. Mol. Endocrinol, 35 (1): 103-116. 2005 査読-有
  46. D. S. Wang, T. Kobayashi (6 番目) 他 6 人. Molecular cloning, gene expression and characterization of the third estrogen receptor of the Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. Fish Physiol. Biochem. 31(2, 3): 255-266. 2005 査読-有
  47. C. C. Sudhakumari, T. Kobayashi, (3 番目) 他 5 人. Ontogenic expression patterns of several nuclear receptors and cytochrome P450 aromatases in Brain and gonads of the Nile tilapia *Oreochromis niloticus* suggests their involvement in sex differentiation. Fish Physiol. Biochem. 31(2, 3): 129-135. 2005 査読-有
  48. F. Sakai, T. Kobayashi, (7 番目) 他 7 人. Immunocytochemical localization of gonadotropins during the development of XX and XY Nile tilapia. Fish Physiol. Biochem. 31(2, 3): 177-181. 2005 査読-有

[学会発表] (計 62 件)

1. 中村將、サンゴ礁に生息する魚類の性転換. 国際シンポジウム・海生動物の繁殖 (2009 年 2 月 21 日) 沖縄
2. 長濱嘉孝, 中村將、魚類の性決定・性分化とステロイドホルモン. 日本動物学会第 79 大会. 2008 年 9 月 5 日～7 日. 福岡大学
3. 中村將、サンゴ礁魚類の性転換 生殖生物学の歴史と展望 基礎生物学研究所研究会 2008 年 3 月 24 日 岡崎コンファレンスセンター
4. 中村將、沖縄の魚の性転換 第 17 回日本病態生理学会大会 2007 年 1 月 27～28 日 那覇市 沖縄
5. 部会) 2007 年 3 月 27～31 日 東京海洋大学
6. M. Nakamura. Endocrine Mechanism of Sex change in grouper. Korea-Japan, Japan-Korea Joint Meeting on Reproductive Biology of Aquatic Animals. Jeju, Jeju Special Self-Governing Province, November 20-21, 2006 Korea.
7. M. Nakamura. Sex change of grouper. International Conference of Ecophysiology in Marine Organisms. 「海洋生物生理生態」 2006 年 10 月 3～4 日 国立台湾海洋大学
8. 中村將、魚類の性転換 第 7 6 回大会日本

動物学会 2005 年 10 月 6～8 日 つくば国際会議場

9. M. Nakamura. Sex change in fish Marine Bio-Manipulation Frontier for Food Production The 4<sup>th</sup> International Symposium (Joint International Symposia of the 21<sup>st</sup> COE programs of Hokkaido University, Kinki University, Ehime University and University of the Ryukyus) “Reproductive, Genetic and Disease Management in Aquaculture and Ocean Ranching” 8-11 October 2005 Hakodate Kokusai Hotel
10. M. Nakamura. Sex change in fish Marine Bio-Manipulation Frontier for Food Production The 4<sup>th</sup> International Symposium (Joint International Symposia of the 21<sup>st</sup> COE Proceedings of Hokkaido University, Kinki University, Ehime University and University of the Ryukyus) “Reproductive, Genetic and Disease Management in Aquaculture and Ocean Ranching” 8-11 October 2005 Hakodate Kokusai Hotel

[図書] (計 3 件)

1. 平井俊朗, 恒星社厚生閣、魚類の性分化と内分泌かく乱物質. 「環境ホルモン-水産生物に対する影響実態と作用機構」2006. p20
2. 小林靖尚, 東海大学出版会サンゴ礁魚類の性の多様性-雌から雄へ、雄から雌へ-「美ら島の自然史 サンゴ礁島嶼系の生物多様性」2006. p16
3. 征矢野 清, 恒星社厚生閣, 「月周産卵魚カンモンハタの産卵関連行動. 「テレメトリー-水生動物の行動と漁具の運動解析」2006. p9

6. 研究組織

(1) 研究代表者

中村 將 (NAKAMURA MASARU)

琉球大学・熱帯生物圏研究センター・教授

研究者番号: 10101734

(2) 研究分担者

小林 亨 (KOBAYASHI TOHRU)

愛媛大学・南予水産研究センター・准教授

研究者番号: 30221972

平井 俊朗 (HIRAI TOSHIKI)

帝京科学大学・理工学部・講師

研究者番号: 30238331

(3) 連携研究者