

令和 3 年 5 月 18 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2020

課題番号：17K07930

研究課題名(和文) サケの興奮嗅細胞分析と網羅的河川水有機化合物分析による母川刷込ニオイ分子の探索

研究課題名(英文) Analysis of activated olfactory receptor neurons in salmon and non-target analysis of organic compounds for the natal river odorants

研究代表者

工藤 秀明 (Kudo, Hideaki)

北海道大学・水産科学研究院・教授

研究者番号：40289575

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：サケ類の母川回帰には、幼稚魚期の降河時に母川のニオイを記憶する母川刷込が重要である。そのニオイには母川水中のアミノ酸組成が関わることが知られているが、他の有機化合物についての詳細は不明である。本研究では、北海道南部八雲町の遊楽部川水系とそこに回帰・産卵するサケを研究対象とし、水系内の近接する母川と非母川から河川水を採集し、その中に含まれる有機化合物を網羅的に分析・比較することで新規の母川刷込ニオイ候補分子を探索し、母川に対するサケ回帰親魚の行動解析とニオイ刺激で興奮する神経細胞の可視化の手法を確立し、サケ母川刷込におけるニオイの想起に関わる神経回路と新たな刷込ニオイ分子の一部を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

幼稚期に覚えた母川に産卵のために帰ってくるサケ類の母川回帰機構、その中の母川刷込は単に神秘的で未解明である生命現象であると同時に、サケは北日本における重要水産魚種の1つとして人工ふ化放流による増殖事業が行われていることから、その高度化のためには解明が不可欠である。特に、昨今の日本産サケの来遊数低迷は温暖化現象の影響のほかにもふ化放流体制の影響も懸念されており、既知のアミノ酸組成以外の母川水成分や興奮神経検出による刷込時期の特定は、より自然に近い母川刷込状況での放流種苗の育成技術などに応用できるものである。

研究成果の概要(英文)：For anadromous salmonids to return to the natal river, it is important to imprint the natal river to memorize the odor of the natal river when it descends during the juvenile period. It is known that the odor is related to the amino acid composition in the natal river water, but the details of other organic compounds are unknown. In this study, we focused on the Yurappu River system in Yakumo Town, southern Hokkaido, and the salmon that return and spawn there. By comprehensively analyzing and comparing the compounds, we searched for new natal river imprinted odor candidate molecules, established a method for analyzing the behavior of returned adult fish to the natal river and visualizing nerve cells excited by odor stimulation. We clarified some of the neural circuits and new imprinted odor molecules involved in the recall of odors in the natal river imprinting.

研究分野：魚類生理学

キーワード：母川回帰 嗅覚 有機化合物 神経 行動 刷込 最初期遺伝子

1. 研究開始当初の背景

遡河性サケ属魚類 (*Oncorhynchus* spp.: 以下サケ類) の嗅覚刷込には, 降海から回帰までの3~5年間の春季と秋季に変化しない母川水中の遊離アミノ酸組成が重要である (Yamamoto and Ueda 2009)。実際に, 湖沼型ベニザケ (*O. nerka*: 以下, ヒメマス) とサケでは, 母川水中の遊離アミノ酸組成に基づいて調製された人工母川水に対して, 強い嗅覚応答や選択性を示すことや (e.g., Yamamoto et al. 2013, Chen et al. 2017), ヒメマスでは, 遊離アミノ酸の一種である L-プロリンを用いた人工的な刷込形成が可能であること (Yamamoto et al. 2010) が電気生理学および行動学的実験から示されている。一方, アミノ酸以外の有機化合物については, サケ類が低濃度感知できる物質に, アミノ酸の誘導体の他に, ステロイド類やプロスタグランジン類, 胆汁酸といった物質があること (Laberge and Hara 2003), サクラマス (*O. masou*) では, 無機カチオンや胆汁酸がアミノ酸よりも弱いながら嗅覚応答を示すことが電気生理学的に示されている (Shoji et al. 2000)。ギンザケ (*O. kisutch*) とカラフトマス (*O. gorbuscha*) では, 人工香料である β -フェニルエチルアルコールを使った人為的な刷込形成にも成功していることや, 同種他個体由来の物質や水温等の環境因子が母川識別に階層的に関与するという説も提唱されている (Nevitt et al. 1994; Bett et al. 2016)。以上のことから, 母川水中のアミノ酸以外の有機化合物も母川刷込にも関与していると十分考えられが, サケ類の母川刷込に関するアミノ酸以外の情報は限定的である。一方, どのようなニオイ受容細胞が機能し, その情報が脳のどの神経回路で処理されているかの情報は限定的である。特に, 行動学的手法や電気生理学的手法では, 大規模もしくは特殊な実験設備を用意する必要があり, かつ, 野外で採集した個体を実験室に活魚状態で持ち帰り一頭ずつの解析が必要となる。そのため, 大掛かりな設備を必要とせず, 分析の際にサンプル個体の生存を確保することなく, 生存時の神経興奮状態を細胞単位で解析可能な手法の確立は, サケ類のニオイ刺激受容後の情報処理回路を解析する上で重要である。最初期遺伝子は, 神経の興奮等により細胞内での発現が速やかに誘導される遺伝子であり (Herdegen and Leah 1998), そのうちの1つ *c-fos* は魚類を含む多くの研究で神経興奮の指標として用いられている (e.g., Matsuoka et al. 1997, Okuyama et al. 2011) が, サケ類の母川刷込に関わる神経系の解析への応用例はない。

2. 研究の目的

本研究では, サケにおける新規母川刷込関連ニオイ分子 (以下, 刷込分子) を明らかにすることを最終的な目標とし, そのために, 母川に特異的に存在する有機化合物を網羅的有機化合物分析によってスクリーニングを行った。また, 母川に遡上中のサケ雄親魚の母川水のニオイに対する反応を簡便で移動が容易な実験装置を用いて行動学的に評価した。併せて, サケ類の母川刷込に関わるニオイ刺激受容の情報処理に関わる脳領域を解明する最終的な目標に寄与する基礎的知見を得るため, *c-fos* に着目し, ニオイ物質曝露時の神経興奮を分子組織化学的手法も加えて分子生物学的に解析した。

3. 研究の方法

1) 河川水分析

分析を行う河川水は, 母川水として北海道二世郡八雲町遊楽部川水系支流セイヨウベツ川, 非

母川として本流上流域，その他に同水系支流鉛川および本流中流域の4点の河川水を2019年4月21日，同年9月26日に採水した。採水後は本学先端環境実験棟5°C恒温室内で簡易ろ過後，分析まで冷蔵保存した。各河川水1Lをエバポレーターで濃縮後，光学分割ラベル化剤を用いて誘導体化した。各試料を液体クロマトグラフィー質量分析計を用いて網羅的な成分分析をした。分析データをMarker view 1.2.1を用いて主成分分析および母川と設定したセイヨウベツ川に特異的に存在し，春季と秋季に共通して存在するピークを選抜した。選抜されたピークに加えて，母川に多く存在し，春と秋に共通して存在するピークをMSDIAL ver. 4.38 およびMSFINDER ver. 3.46を用いて物質の分子式，構造の同定を行った。

2) 行動実験

供試魚には，遊楽部川の中流域に設置された渡島管内さけます増殖事業協会の捕獲施設で捕獲され供与を受けたサケ雄親魚を用いた。各個体は行動実験後，扁平石を剖出して耳石研磨標本を作製し，その耳石温度標識からセイヨウベツ川にあるふ化施設から放流された個体を同定し，同河川を母川とする個体として行動実験データを選抜して解析した。行動実験は，供与個体を本流上流域の採水点近く河川内に設置した移動式簡易生簀(1540×470×560mm)まで活魚輸送した。生簀内で30分間の馴致後，上流側に設置した給水口から各試験水30Lを10分間流入した。試験水には，母川水としてセイヨウベツ川の河川水，非母川水として生簀周囲の河川水を用いた。試験水流入後のサケ親魚の様子を上部からビデオカメラで撮影した。撮影された10分間の動画から，総移動距離，総移動時間，上流方向への移動時間，反応開始時間，総停止回数，鼻上げ行動の6項目を計測および計数した。

3) 興奮神経細胞の検出

*c-fos*のcDNAクローニングには，サケ幼稚魚の嗅覚中枢(嗅球+終脳)のcDNAを合成して鋳型とした。サケ類の既報の遺伝子情報から設計・合成したサケ*c-fos*部分配列検出用のプライマーを用い，逆転写PCR産物をサブクローニングした。また，サブクローニングで使用したプラスミドを用いて，*in situ* hybridization (ISH)用のジゴキシゲニン標識サケ*c-fos*cRNAプローブを作製した。ニオイ刺激受容時の*c-fos*発現の局在性を明らかにするため，L-セリン曝露後のサケ幼稚魚の終脳を用いてISHを行った。

4. 研究成果

1) 河川水分析

網羅的河川水分析結果，計3,405個のフラグメントイオンピークが検出された。主成分分析の結果，分析した4点の河川水を，春と秋で共通し，採水点別に識別することができた。セイヨウベツ川と本流上流域に含まれる同ピークは計2,729個だった。そのうち，春季と秋季に共通して存在し，母川に特異的に存在する同ピークは203個検出された。本流中流域と支流鉛川で同様のスクリーニングを行うと，計2,927個の同ピークがあり，本流中流域を母川，鉛川を非母川と設定すると，春季と秋季に共通して存在し，母川に特異的に存在する同ピークは218個検出された。分子式と構造式の推定の結果，セイヨウベツ川と本流上流域で，分子式の推定ができた物質は合計10個，その内，構造の推定ができたものは5個であった。中流域と鉛川では，分子式の推定が8個，その内構造が推定できたのは，2個であった。

2) 行動実験

総移動距離,総移動時間,上流方向への移動時間,鼻上げ回数の4項目では2群間に有意差は認められなかった。一方,反応開始時間は非母川水を流した時に比べ母川水を流した時に有意に早く反応を示し,総停止回数では非母川水を流した時に比べ母川水を流した時で有意に高い値を示した。

3) 興奮神経細胞の検出

cDNA クローニングにより,サケの2型 *c-fos1*, *c-fos2* の翻訳領域内の部分配列が明らかになった。これらの部分配列にはベーシックジッパータンパク質群に特有のロイシンジッパードメインが保存されていた。サケ幼稚魚におけるL-セリン曝露後の終脳における *c-fos* 発現の局在性は,曝露後30分,60分において,終脳背側外側背部(Dld),同腹部(Dlv)終脳腹側腹部(Vv)領域の神経細胞群において,対照群の同領域の細胞と比べて強い *c-fos* 発現シグナルが観察された。

河川水分析の結果から,対象にした4点の河川水を分析化学的に識別することができた。河川水中の有機物はバイオフィーム等を起源としていることから(Allan and Castillo 2007),河川水中の有機化合物の組成の違いは,河川内外の環境の違いを反映されていると考えられた。しかし,分析を行った4点は距離が近く周囲の環境も似ていることから,4点の河川水成分の違いは,各点より上流部の環境の違いを反映していると考えられた。本研究で,分子式および構造式の推定ができた物質は検出された物質のうちごく一部であった。海水中で検出同定されている有機化合物のうち,既知化合物の割合は20~30%であることや,下水処理中の二次排水処理水中の約65%が未知物質であることから,本研究でも同様に未知分子が多数あったと考えられた。また,本研究で同定できなかった物質の中にも,未知のステロイド類などサケが感知可能な物質で,母川刷込に関連している物質が含まれると十分考えられた。

行動実験の結果から,反応開始時間,総停止回数の2項目はサケが母川水を嗅ぐことに起因する行動と考えられ,これら2つの行動は本実験手法における母川識別能評価の指標になりうるものと考えられた。本手法では実験が同河川流域内で実験ができることから,Y字水路実験装置のように魚体の入手から実験施設への長距離の移動や多量の流水が必要とせず,移動による魚体へのストレスやコストの削減や,水系内での任意の実験場所を決定することが可能であるといった利点が考えられた。一方で,実験を屋外で行うことから,同種他個体,その他生物,天候や河川環境などの様々な環境要因による影響を受けることを考慮する必要が考えられた。

ニジマス (*O. mykiss*) において,アミノ酸や胆汁酸といった単一の二オイ刺激は,嗅房,嗅神経を介して嗅球の特定の領域に投射され(Hara and Zhang 1996),嗅球は,Vvに接続していること(Folgueira et al. 2004)が明らかにされている。また,タイセイヨウサケ (*Salmo salar*) 幼魚におけるDldとDlvは閉鎖ストレスに対する「慣れ」を示す領域であることが示唆されている(Mes et al. 2018)。ヒメマス親魚の同領域では,母川水刺激に対し特異的な反応を示すことも報告されている(Bandoh et al. 2011)。これらの報告と本研究での *c-fos* 発現を指標とした興奮神経細胞検出結果から,二オイ刺激が嗅房,嗅神経,嗅球を介してVvに伝わり,さらに母川刷込や情報の蓄積において重要であると考えられるDld,Dlvの神経細胞群が同調して働いた可能性がある。

本研究では,サケの母川刷込に関連する新たな刷込分子候補がいくつか挙げられ,高機動性の実験装置を用いた河川内での行動実験の手法の確立が出来た。一方で,選抜された刷込分子候補を用いたサケ親魚を使った実験は実施できておらず,実際にこれらの分子をサケ親魚が感知で

きるか否かは明らかにすることができなかった。今後、本研究で挙げられた刷込分子候補に対しての本実験装置による刷込分子候補を用いたサケ類の行動学的実験や電気生理学的実験による嗅覚応答の確認を行う必要があると考えられた。さらに、ISH により L-セリンに反応するサケにおける終脳領域が明らかになったことは、サケ類の母川刷込に関わるニオイ受容の情報処理に関わる脳領域を明らかにするための端緒になると考えられた。

<引用文献>

- Allan, J. D., and Castillo, M. M., 2007. Stream Ecology, second edition. Dordrecht: Springer. 1-12.
- Bandoh, H., Kida, I., and Ueda, H. 2011. Olfactory responses to natal stream water in sockeye salmon by BOLD fMRI. *PLoS One* **6**: e16051.
- Bett, N. N., Hinch, S. G., Dittman, A. H., and Yun, S. S., 2016. Evidence of olfactory imprinting at an early life stage in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). *Sci. Rep.* **6**: 36393.
- Chen, E. Y., Leonard, J. B. K., and Ueda, H., 2017. The behavioural homing response of adult chum salmon *Oncorhynchus keta* to amino-acid profiles. *J. Fish Biol.* **90**: 1257-1264.
- Folgueira, M., Anadón, R., and Yáñez, J. 2004. An experimental study of the connections of the telencephalon in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). I: Olfactory bulb and ventral area. *J. Comp. Neurol.* **480**: 180-203.
- Hara, T.J., and Zhang, C. 1996. Spatial projections to the olfactory bulb of functionally distinct and randomly distributed primary neurons in salmonid fishes. *Neurosci. Res.*, **26**: 65-74.
- Herdegen, T., and Leah, J.D. 1998. Inducible and constitutive transcription factors in the mammalian nervous system: Control of gene expression by Jun, Fos and Krox, and CREB/ATF proteins. *Brain Res. Rev.* **28**: 370-490.
- Laberge, F., and Hara, T. J., 2003. Behavioural and electrophysiological responses to F-prostaglandins, putative spawning pheromones, in three salmonid fishes. *J. Fish Biol.* **62**: 206-221.
- Matsuoka, I., Fuyuki, K., Shoji, T., and Kurihara, K. 1997. Identification of c-fos related genes and their induction by neural activation in rainbow trout brain. *Biochim Biophys Acta.* **1395**: 220-227.
- Mes, D., von Krogh, K., Gorissen, M., Mayer, I., and Vindas, M.A. 2018. Neurobiology of wild and hatchery-reared Atlantic salmon: How nurture drives neuroplasticity. *Front. Behav. Neurosci.* **12**: 1-12.
- Nevitt, G. A., Dittman, A. H., Quinn, T. P., and Moody, W. J. Jr., 1994. Evidence for a peripheral olfactory memory in imprinted salmon. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* **91**: 4288-4292.
- Okuyama, T., Suehiro, Y., Imada, H., Shimada, A., Naruse, K., Takeda, H., Kubo, T., and Takeuchi, H. 2011. Induction of c-fos transcription in the medaka brain (*Oryzias latipes*) in response to mating stimuli. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* **404**: 453-457.
- Shoji, T., Ueda, H., Ohgami, T., Sakamoto, T., Katsuragi, Y., Yamauchi, K., and Kurihara, K., 2000. Amino acids dissolved in stream water as possible home stream odorants for masu salmon. *Chem. Sens.* **25**: 533-540.
- Yamamoto, Y., and Ueda, H., 2009. Behavioral responses by migratory chum salmon to amino acids in natal stream water. *Zool. Sci.* **26**: 778-782.
- Yamamoto, Y., Hino, H., and Ueda, H., 2010. Olfactory imprinting of amino acids in lacustrine sockeye salmon. *PLoS One* **5**:1-9.
- Yamamoto, Y., Shibata, H., and Ueda, H. 2013. Olfactory homing of chum salmon to stable compositions of amino acids in natal stream water. *Zool. Sci.* **30**: 607-612.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 7件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Okado Jumpei, Koshino Yosuke, Kudo Hideaki, Watanuki Yutaka	4. 巻 222
2. 論文標題 Consumption of juvenile chum salmon by a seabird species during early sea life	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Fisheries Research	6. 最初と最後の頁 105415 ~ 105415
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.fishres.2019.105415	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 Kudo H, Kimura T, Hasegawa Y, Abe T, Ichimura M, Ijiri S	4. 巻 260
2. 論文標題 Involvement of 11-ketotestosterone in hooknose formation in male pink salmon (<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>) jaws.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 General and Comparative Endocrinology	6. 最初と最後の頁 41-50
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ygcen.2018.02.009	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 Kudo H, Eto A, Abe T, Mochida K	4. 巻 4
2. 論文標題 Detection and localization of the thyroid hormone receptor beta mRNA in the immature olfactory receptor neurons of chum salmon.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Heliyon	6. 最初と最後の頁 e00744
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.heliyon.2018.e00744	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 -
1. 著者名 Abe T, Kudo H	4. 巻 227
2. 論文標題 Molecular characterization and gene expression of syntaxin-1 and VAMP2 in the olfactory organ and brain during both seaward and homeward migrations of chum salmon, <i>Oncorhynchus keta</i> .	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Comparative Biochemistry and Physiology Part A	6. 最初と最後の頁 39-50
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cbpa.2018.09.008	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 工藤秀明	4. 巻 19
2. 論文標題 嗅覚刷込を行うサケの嗅神経系とその関連分子	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Aroma Research	6. 最初と最後の頁 3-8
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
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 Kenta Susuki, Masatoshi Ban, Masaki Ichimura, and Hideaki Kudo	4. 巻 278
2. 論文標題 Comparative anatomy of the dorsal hump in mature Pacific salmon	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Morphology	6. 最初と最後の頁 948-959
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/jmor.20687	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 上田周典, 阿部嵩志, 越野陽介, 工藤秀明	4. 巻 84
2. 論文標題 北海道南西部の遊楽部川における産卵後斃死サケの耳石温度標識から推定した自然産卵サケの起源	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Nippon Suisan Gakkaishi	6. 最初と最後の頁 133-135
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2331/suisan.17-00008	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 Takashi Abe, Yui Minowa, Hideaki Kudo	4. 巻 217
2. 論文標題 Molecular characterization and gene expression of synaptosome-associated protein-25 (SNAP-25) in the brain during both seaward and homeward migrations of chum salmon <i>Oncorhynchus keta</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Comparative Biochemistry and Physiology: Part A	6. 最初と最後の頁 17-25
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cbpa.2017.12.006	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15件(うち招待講演 1件/うち国際学会 2件)

1. 発表者名 中野陽太・杉本優・若林佑樹・工藤秀明
2. 発表標題 産卵遡上サケ親魚における母川水反応性の行動学的解析
3. 学会等名 日本味と匂学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 阿部嵩志・工藤秀明
2. 発表標題 サケ脳および嗅覚器官におけるUNC13, UNC18およびシナプトフィジンの遺伝子発現
3. 学会等名 日本味と匂学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Takashi ABE and Hideaki KUDO
2. 発表標題 Molecular characterization and gene expression of pre-synaptic SNARE genes in the olfactory organ and brain of Pacific salmon during seaward and homeward migration
3. 学会等名 48th Naito Conference, Integrated Sensory Sciences Pain, Itch, Smell and Taste (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 阿部嵩志・工藤秀明
2. 発表標題 降河中の放流サケ幼稚魚嗅神経系におけるシナプス開口放出関連分子の遺伝子発現
3. 学会等名 令和2年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 宮下倭麻・越野陽介・中村太郎・橋本龍治・實吉隼人・春日井 潔・藤原 真・工藤秀明
2. 発表標題 北海道東部の非放流河川で採集されたサケ幼稚魚
3. 学会等名 令和2年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 土森勇魚・阿部嵩志・工藤秀明
2. 発表標題 サケ稚魚における不動化法の違いによる嗅房および脳での最初期遺伝子c-fos遺伝子発現の比較
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 漆山明日美・阿部嵩志・渡辺智治・虎尾充・宮腰靖之・上田宏・工藤秀明
2. 発表標題 サケ稚魚脳における海洋生物由来 3脂肪酸強化餌料の短期給餌がシナプトソーム関連タンパク25遺伝子発現に与える影響
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 宮下倭麻・若林佑樹・市村政樹・工藤 秀明
2. 発表標題 サケ科魚類における腋突起の形態学的解析
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 工藤 秀明
2. 発表標題 『サケ』の価値とは何か 大学の観点から ~北海道大学水産学部 海洋生物科学科を例に~
3. 学会等名 第12回サケ学研究会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 阿部嵩志・越野陽介・中村太郎・渡辺智治・宮腰靖之・吉田裕次・工藤秀明
2. 発表標題 カラフトマス母川刷込関連時期におけるシナプス開口放出関連分子の発現
3. 学会等名 平成31年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 越野陽介・春日井 潔・中村太郎・藤原真・宮腰靖之・隼野寛史・中村周・宮下倭麻・工藤秀明・清水宗
2. 発表標題 2018年春季の網走沿岸におけるサケ幼稚魚の摂餌と成長
3. 学会等名 平成31年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 棟方有宗・佐藤大介・高橋光太・横山綾香・鈴木章太郎・長谷川竜也・阿部嵩志・工藤秀明・廣井準也・野知里優希・梅野佑一郎・山本直之・村下幸司・竹井祥郎・Gaute W. Seljestad・Malthe Hvas・Lukas Lorentzen・Angela Etayo・Ross Cairnduff・Endre Lygre・Ana S. Gomes・Lars O. E. Ebbesson・Tom O. Nilsen・清水宗敬
2. 発表標題 サクラマス春・秋スモルトの生理的プロファイルの相違
3. 学会等名 平成31年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 阿部高志・工藤秀明
2. 発表標題 サケ母川刷込関連時期におけるシナプス開口放出関連分子 シンタキシン(STX)-1, 小胞関連膜タンパク(VAMP)2の発現
3. 学会等名 平成29年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Takashi Abe and Hideaki Kudo
2. 発表標題 Molecular characterization and expression of synaptic plasticity-related genes in the olfactory organ and brain of chum and pink salmon during seaward and homeward migration.
3. 学会等名 he Third NPAFC-IYS Workshop on Linkages between Pacific Salmon Production and Environmental Changes. (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 若林佑樹・宮下倭麻・阿部高志・五味伸太郎・高木 力・工藤秀明
2. 発表標題 サケ属魚類における腋突起の機能解剖学的解析
3. 学会等名 令和2年度日本水産学会北海道支部大会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計3件

1. 著者名 北海道大学水産学部練習船教科書編纂委員会編、著者：磯田 豊・今井一郎・今井圭理・今村 央・上野洋路・大木淳之・大西広二・大和田真紀・小熊健治・河合俊郎・工藤 勲・工藤秀明・久万健志・小林直人・清水 晋・高津哲也(他15名)	4. 発行年 2019年
2. 出版社 海文堂出版	5. 総ページ数 242
3. 書名 水産科学海洋環境科学実習 第1章1.2 魚類(サケ・マス) ページ13-24	

1. 著者名 海に魅せられた北大の研究者たち編 第2章分担 工藤秀明	4. 発行年 2018年
2. 出版社 海文堂	5. 総ページ数 127
3. 書名 海をまるごとサイエンス 第2章 叫びたくなるサケの凄技！ 母川刷込の解明を目指す	

1. 著者名 日本魚類学会編 「母川刷込と母川回帰」の章分担 工藤秀明	4. 発行年 2018年
2. 出版社 丸善出版	5. 総ページ数 756
3. 書名 「魚類学の百科事典」 母川刷込と母川回帰	

〔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
---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------