

令和 3 年 6 月 6 日現在

機関番号：17102

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18H02280

研究課題名(和文) 魚類リポカリンタンパク質 性分化機構を中心とした機能の解明

研究課題名(英文) Function analysis of TBT-binding protein

研究代表者

大嶋 雄治 (Oshima, Yuji)

九州大学・農学研究院・教授

研究者番号：70176874

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)：本研究ではTBT-bps機能解析のためK0メダカを解析した結果、本メダカは成長に差がないが、コルチゾル曝露で機能的雄への性転換が起こりやすく、TBT-bp2が間接的に性決定に関与していると考えられた。またGFP遺伝子をTBT-bp2に導入したメダカの作製に成功し、その体内動態を観察可能となった。さらにTBT-bp2K0メダカに有害化学物質、魚病細菌、寄生虫を曝露した結果、本メダカは化学物質や白点虫に弱く、TBT-bp2がそれらの解毒もしくは生態防御に関わっていることが示唆された。さらに数種養殖魚でTBT-bp1、2発現とストレスの関係を解析した結果、環境条件で変動することが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究により魚類血中で高濃度に存在するがその役割が未解明であった魚リポカリン=TBT-bpsの機能が解明され、生体防御、解毒、性決定に関与していることがわかった。TBT-bpsは魚類の性分化、代謝、恒常性の維持に極めて重要であり、その変動を調べることで健康管理のバイオマーカーとしての活用が期待される。さらに本プロジェクトで作製したTBT-bp2KI、K0メダカを用いることでよりさらなる機能解析が進むと期待される。

研究成果の概要(英文)：This study was performed to analyze the function of TBT-bps using knock out (KO) medaka, *Oryzias latipes*. First, the growth and sex differentiation were compared in TBT-bp2 KO medaka fish. As results, the no difference was observed in growth of TBT-bp2 medaka. However, this strain female medaka change to functional male by exposure of cortisol. TBT-bp2 might be indirectly related to sex determination. In second, we successfully knock in GFP gene to TBT-bp2, and generate TBT-bp2KI homo medaka. Using this medaka, expression of TBT-bp2 in liver and its circulation in blood stream were detected by GFP luminescence. TBT-bp2KO medaka were exposed to toxic chemical or parasite and their tolerance was observed. The decrease of survival of chemical or parasite were observed. Thus, TBT-bps might be involved in detoxification process and biological defenses. In addition, expression levels of TBT-bp1 and 2 of aquacultured fish were affected by their maintain conditions.

研究分野：水産化学

キーワード：魚 リポカリン 性決定 解毒 生体防御

1. 研究開始当初の背景

リポカリンとは 8 本の逆平行 beta 鎖からなる樽状構造を持ち、細菌から脊椎動物まで広く分布しているタンパク質である。疎水性低分子物質の結合と体内運搬を行うだけでなく膜修復、生殖、感染阻止、細胞分化等まで広範囲の機能を持つとされているが(Flower, 1995)魚類でその機能は殆ど未解明である。

申請者は世界に先駆けて魚類 alpha1 酸性糖タンパク質 = リポカリン類である tributyltin 結合タンパク質(TBT-bp1, 2)を報告し(Shimasaki et al., 2002), 広く魚類で発現(Hashiguchi et al., 2015)して血中に存在し, 異物(TBT)と結合・蓄積・排泄する機能を持つ(Nassef et al., 2011a)と報告した。さらに, TBT や医薬品の曝露により発現量が変動し(Nassef et al., 2011b), 遺伝子組換え体(rTBT-bp1)が鱗の骨芽細胞における TBT の骨代謝阻害を抑制する機能(Satone et al., 2011), フグ毒結合タンパク質(PSTBP)が TBT-bp2 の遺伝子重複に由来すること(Hashiguchi et al., 2015), 組換え体 PSTBP が TTX や TBT と結合性を持つこと(Satone et al., 2017)を発表した。先行研究の結果, TBT-bp2KO ホモメダカでは雌化を起こしている可能性が推定された。加えて, TBT-bp2 はストレスに応答することが解明された。また, ヒラメで TBT-bp2 抗体を用いた免疫染色の結果, 血管, 肝臓, 特に精巣, 卵巣にその存在が確認できた(Nassef et al., 2011b)。本研究では TBT-bps の機能解析により水産学・魚類生理学に有用な興味深い知見を加えることが期待される。

2. 研究の内容

本研究では TBT-bps の機能解明を目指し, 1. TBT-bp2KO メダカの発生, 性分化, 成長, 遺伝子発現, 2. GFP 遺伝子を TBT-bp2 に導入したメダカの作成とその体内動態, 3. TBT-bp2 KO メダカを用いた TBT-bp2 の性分化への関与, 4. TBT-bp2KO メダカにおける有害化学物質, 魚病細菌, 寄生虫曝露の影響, 5. 水産有用魚種におけるストレスと TBT-bp1, 2 発現との関係 を調べた。

3. 研究の方法

3.1. TBT-bp2KO メダカの発生, 性分化, 成長, 遺伝子発現 樹立した TBT-bp2 ホモノックアウトメダカ TBT-bp2KO(-/-)(Kato-Unoki et al., 2020)について, 体長, 体重を野生型(WT)と比較した。また肝臓および鰓について QPCR および mRNA-seq を行い, TBT-bp2 およびその他の遺伝子発現変動を調べた。

3.2. GFP 遺伝子を TBT-bp2 に導入したメダカの作成とその体内動態 TBT-bp2 の体内動態および性分化に及ぼす影響を解析するために, TBT-bp2 ノックイン(GFP-KI) 系統の作出を行った。Cas9 protein, Cas9 活性化用の tracrRNA, 標的配列認識用の crRNA, および GFP 配列の両端に約 44 塩基または 730 塩基の TBT-bp2 遺伝子と相同な配列を付加した一本鎖 DNA を調製し, FLF II 系統メダカの 1 細胞期胚に対し, これらをインジェクションした。尾鰭から抽出した DNA を用い, PCR によってノックイン個体の探索を行った。ノックインが確認された個体の子世代は蛍光顕微鏡で蛍光を確認した。成魚となったメダカについて継代交配を行いホモ系統の確立を行った。

TBT-bp2 の体内動態および性分化に及ぼす影響を解析するために, メダカの beta アクチンプロモーター (5' 上流域-3.7 kbp) の制御下で, TBT-bp2 が GFP との融合遺伝子として発現するトランスジェニック系統 (beta-act/TBTbp2-GFP) を作出した。ヘテロ個体について飼育し, その蛍光から TBT-bp2-GFP の体内動態を観察した。

3.3. TBT-bp2 KO メダカを用いた TBT-bp2 の性分化への関与 通常の XX メダカは, 高温やコルチゾール処理により雄化することが知られている(Hayashi et al., 2010; Kitano et al., 2012)。TBT-bp2 が性転換(メス化)に直接的に関与するかどうかを明らかにするため, TBT-bp2KO XX メダカを用いて, 孵化後 0-5 日目まで, コルチゾールまたは過酸化水素処理を施し, 約 2 ヶ月間通常飼育を行って雄化率を調査した。

3.4. TBT-bp2K0 メダカにおける有害化学物質，魚病細菌，寄生虫曝露の影響 TBT-bp2K0 メダカ成魚（各処理区 15 尾）に TBT を 0, 10, 25, and 40 $\mu\text{g/L}$ の濃度で曝露し 96 時間 LC50 を調べた．また斃死後直ちに魚体を冷凍保存し 後日 TBT 体内濃度を測定した．

また TBT-bp2K0 メダカにおける魚病細菌，寄生虫曝露の影響 TBT-bp2K0 メダカ成魚に魚病細菌 (*E. tarda*, *A. salmonicida*)，白点虫 (*I. multifiliis*) を曝露して，その生存を調べた．また TBT-bp2 K0 メダカの白点虫への耐性を観察するため，白点虫のセロント 330,000 cells/L を野生型メダカ，TBT-bp2 K0 メダカに曝露し，30 日間試験魚の生存を観察した

3.5. 水産有用魚種 についてストレスと TBT-bp1, 2 発現との関係を解明 TBT-bp2 による性転換，感染や個体密度等ストレスへの反応を解明するために，養殖魚のマダイ，マサバ，感染の有無，成長段階が異なる個体の遺伝子発現解析を行った．特徴的な違いあるものについて，肝臓のトランスクリプトーム解析を行い，TBT-bp2 および TBT-bp1 と各種代謝関連遺伝子の発現差と個体の生理状態との関係を明らかにした．

4. 研究成果

4.1 TBT-bp2K0 メダカの発生，性分化，成長，遺伝子発現

ふ化後 3 ヶ月齢の TBT-bp2K0 メダカの体長と体重を WT と比較した結果，有意差はなかった．TBT-bp2K0 メダカで本遺伝子は K0 されているがその成長は良好であり，TBT-bp2 遺伝子機能解析に利用できるかと結論された．

さらに肝臓で発現している遺伝子を網羅的に解析した．増加した特徴的な遺伝子としては alpha-2-macroglobulin-like protein 1 や fatty acid-binding protein があつた．また減少した遺伝子として TBT-bp2 や complement C1q 関連遺伝子を見出した．さらに，減少した遺伝子群について Gene Enrichment 解析を行った結果 biological process の内，中性脂肪酸代謝，アシルグリセロール代謝等が有意であつた．よつて TBT-bp2 は補体反応や脂肪酸の代謝に関与していると考察された．

4.2. GFP 遺伝子を TBT-bp2 に導入したメダカの作成とその体内動態 約 730 塩基の相同配列を持つ一本鎖 DNA を用いたノックインの結果，127 個体の成魚のうち 2 個体で完全な GFP 配列が確認された．さらに，そのうち 1 個体では次世代へと変異が受け継がれ，交配を重ねた結果メダカホモ系統の作出に成功した．本 TBT-bp2-GFP-KI メダカの胚の GFP 蛍光像を Fig. a に示す．さらに TBT-bp2-GFP-KI メダカ蛍光像を (b) に示す．蛍光は主に血管に見られたので TBT-bp2-GFP は肝臓で合成され血流で循環していることが示された．

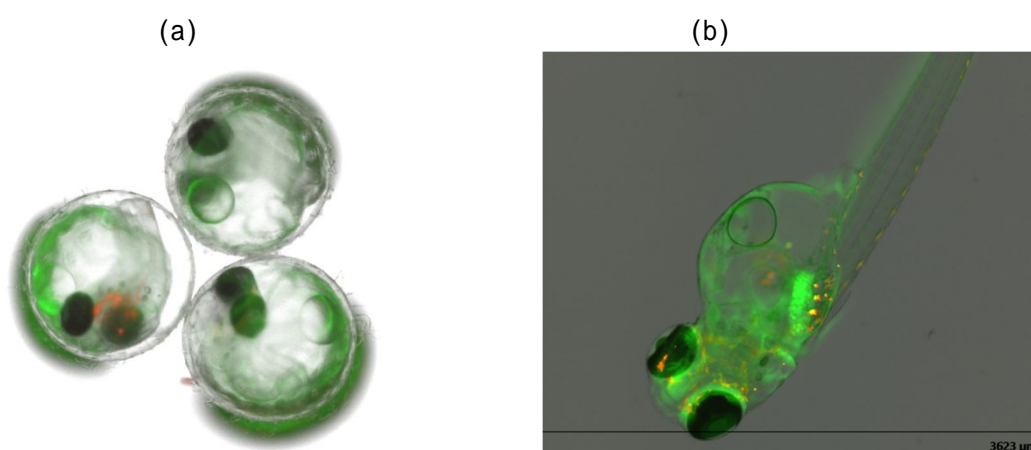


Fig. TBT-bp2-GFP-KI メダカの胚の GFP 蛍光像

(a) TBT-bp2-GFP-KI メダカ胚(授精 10 日後)の蛍光像，(b) ふ化直後 TBT-bp2-GFP-KI メダカの蛍光像，

またメダカの beta アクチンプロモーター 5' 上流域-3.7 kbp)の制御化で TBT-bp2 が GFP との融合遺伝子として発現するトランスジェニック系統 (beta-act/TBTbp2-GFP) を作出

した．メダカで全身に GFP の発現が見られる F0 個体 3 個体を野生型系統と交配し F1 ヘテロ個体を得た．さらに，F1 ヘテロ個体において導入遺伝子が GFP との融合遺伝子として発現していることを確認した．F1 ヘテロ個体をさらに WT と交配し，得られた GFP 陽性の F2 ヘテロ個体 20 匹について，雄性形質である臀鰭乳頭状小突起などの外部形態を指標に表現型の性を判別し，Dmy による遺伝型判定の結果と比較したところ，性転換個体は確認されなかった．

4.3 TBT-bp2 K0 メダカを用いた TBT-bp2 の性分化への関与

環境ストレス（コルチゾル）との関連性を解明するため，TBT-bp2K0 メダカをコルチゾル処理し，コルチゾルにより雄化が誘導されるか解析した．TBT-bp2K0 個体を 5 日間コルチゾルで処理した後，約 2 ヶ月通常飼育を行い，この XX 個体における雄化率を生殖腺の組織学的観察により調査した．その結果，約 33.3%の個体が雄化していることが判明した（対照区(WT)の雄化率は約 19.2%）．したがって，この K0 の XX 個体は，コルチゾルにより雄化しやすい傾向にあることが示唆された．次に，酸化ストレスとの関連性を解明するため，TBT-bp2K0 個体を 5 日間過酸化水素で処理した後，約 2 ヶ月通常飼育を行い，この XX 個体における雄化率を生殖腺の組織学的観察により調査した．その結果，全ての個体が雄化していないことが判明した（対照区(WT)の雄化率は約 27.3%）．したがって，この K0 の XX 個体は，コルチゾルにより雄化しやすいが，過酸化水素では雄化し難いことが示唆された．以上の結果より，TBT-bp2 はコルチゾルと結合して代謝に関与している可能性があり，TBT-bp2K0 メダカではコルチゾル血中濃度が上がって雄化率が高くなったのではないかと考えられる．

4.4 TBT-bp2K0 メダカにおける有害化学物質，魚病細菌，寄生虫曝露の影響

TBT に曝露した K0 メダカの TBT 体内濃度を調べた結果．生存個体で体内濃度に差はないが，死亡個体では K0 メダカ(6.0-12.5 mg/g)が WT メダカに比べて(8.0-14.4 mg/g)有意に低かった．TBT-bp2K0 メダカでは TBT の体内濃度が上昇したため，WT メダカより低い濃度で斃死したと考えられた．(Qiu et al., 2020)

さらに，TBT-bp2K0 メダカ成魚に白点虫のセロント 330,000 cells/L を野生型メダカ，TBT-bp2 K0 メダカそれぞれ 10 尾に曝露し，30 日間試験魚の生存を観察し，飼育水中の白点虫セロントを計数した．その結果，飼育水中の白点虫セロント数は TBT-bp2 K0 メダカを飼育している水槽で有意に増加した．mRNA-Seq の解析結果と合わせると，TBT-bp2 はサイトカイン関連因子の発現量が低下しているために，もしくは肝臓で C1q の発現が低下して白点虫に感染されやすくなっていると考えられる．TBT-bp2 が免疫反応の調節因子として機能している可能性が示唆された．

4.5. 水産有用魚種 についてストレスと TBT-bp1, 2 発現との関係を解明

マダイの肝臓を用いて RNA-seq を行い，Blast 解析から TBT-bp1 および TBT-bp2 に相同な遺伝子を探索した結果，TBT-bp2 に相同な遺伝子の発現は認められず，TBT-bp1 に相同な遺伝子の発現が確認された．マダイ幼魚に対して，エドワジエラ症の原因細菌である *Edwardsiella tarda* を 7 日間曝露した結果，TBT-bp1 の発現量が著しく上昇した．また，雌雄での発現量を比較した結果，メスよりも雄で高い傾向が認められた．興味深いことに，TBT-bp1 の発現が高い個体ではオートファジー関連遺伝子の Hexokinase 2 (HK2)，Unc-51 Like Autophagy Activating Kinase 1 (ULK1) などの遺伝子が低下しており，TBT-bp1 とオートファジー関連遺伝子との関係性が考えられた．加えて，マダイイリドウイルス病の原因ウイルスである Red sea bream iridovirus (RSIV)を用いて感染実験を行った結果，TBT-bp1 の発現上昇は認められなかった．

マサバにおいても雌雄の肝臓を用いて RNA-seq 解析を行い，相同な遺伝子を探索した結果，TBT-bp1 の 2 つのアイソフォーム（TBT-bp1a と TBT-bp1b）の部分配列を取得した．一方，TBT-bp2 に相同な遺伝子の発現は認められなかった．また，雌雄の肝臓における遺伝子発現を比較した結果，TBT-bp1a と TBT-bp1b の両者ともに，メスよりも雄で高く発現していた．また，TBT-bp1a については，成魚より未成熟魚で発現が低い傾向が認められた．

Reference

- Flower, D.R., 1995. Multiple molecular recognition properties of the lipocalin protein family. *J. Mol. Recognit.* 8, 185-195.
- Hashiguchi, Y., Lee, J.M., Shiraishi, M., Komatsu, S., Miki, S., Shimasaki, Y., Mochioka, N., Kusakabe, T., Oshima, Y., 2015. Characterization and evolutionary analysis of tributyltin-binding protein and pufferfish saxitoxin and tetrodotoxin-binding protein genes in toxic and nontoxic pufferfishes. *J. Evol. Biol.* 28, 1103-1118.
- Hayashi, Y., Kobira, H., Yamaguchi, T., Shiraishi, E., Yazawa, T., Hirai, T., Kamei, Y., Kitano, T., 2010. High temperature causes masculinization of genetically female medaka by elevation of cortisol. *Mol. Reprod. Dev.* 77, 679-686.
- Kato-Unoki, Y., Takai, Y., Nagano, Y., Matsunaga, S., Enoki, S., Takamura, T., Kim, S., Kinoshita, M., Kitano, T., Shimasaki, Y., Oshima, Y., 2020. Production of a tributyltin-binding protein 2 knockout mutant strain of Japanese medaka, *Oryzias latipes*. *Mar. Pollut. Bull.* 160, 111601.
- Kitano, T., Hayashi, Y., Shiraishi, E., Kamei, Y., 2012. Estrogen rescues masculinization of genetically female medaka by exposure to cortisol or high temperature. *Mol. Reprod. Dev.* 79, 719-726.
- Nassef, M., Kato-Unoki, Y., Furuta, T., Nakayama, K., Satone, H., Shimasaki, Y., Honjo, T., Oshima, Y., 2011a. Molecular cloning, sequencing, and gene expression analysis of tributyltin-binding protein type 1 in Japanese medaka fish, *Oryzias latipes*. *Zoolog. Sci.* 28, 281-285.
- Nassef, M., Tawaratsumita, T., Oba, Y., Satone, H., Nakayama, K., Shimasaki, Y., Honjo, T., Oshima, Y., 2011b. Induction of tributyltin-binding protein type 2 in Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*, by exposure to tributyltin-d27. *Mar. Pollut. Bull.* 62, 412-414.
- Qiu, X., Takamura, T., Enoki, S., Kato-Unoki, Y., Takai, Y., Nagano, Y., Kinoshita, M., Kitano, T., Shimasaki, Y., Oshima, Y., 2020. Detoxification roles of tributyltin-binding protein type 2 in Japanese medaka (*Oryzias latipes*) exposed to tributyltin. *Mar. Pollut. Bull.* 159, 111445.
- Satone, H., Lee, J.M., Oba, Y., Kusakabe, T., Akahoshi, E., Miki, S., Suzuki, N., Sasayama, Y., Nassef, M., Shimasaki, Y., Kawabata, S.-I., Honjo, T., Oshima, Y., 2011. Tributyltin-binding protein type 1, a lipocalin, prevents inhibition of osteoblastic activity by tributyltin in fish scales.
- Satone, H., Nonaka, S., Lee, J.M., Shimasaki, Y., Kusakabe, T., Kawabata, S.-I., Oshima, Y., 2017. Tetrodotoxin- and tributyltin-binding abilities of recombinant pufferfish saxitoxin and tetrodotoxin binding proteins of *Takifugu rubripes*. *Toxicon* 125, 50-52.
- Shimasaki, Y., Oshima, Y., Yokota, Y., Kitano, T., Nakao, M., Kawabata, S.-I., Imada, N., Honjo, T., 2002. Purification and identification of a tributyltin-binding protein from serum of Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Environ. Toxicol. Chem.* 21, 1229-1235.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 4件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Kato-Unoki, Yoko; Takai, Yuki; Nagano, Yosuke; Matsunaga, Satoshi; Enoki, Shintaro; Takamura, Takumi; Kim, Sangwan; Kinoshita, Masato; Kitano, Takeshi; Shimasaki, Yohei; Oshima, Yuji	4. 巻 160
2. 論文標題 Production of a tributyltin-binding protein 2 knockout mutant strain of Japanese medaka, <i>Oryzias latipes</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Mar. Pollut. Bull.	6. 最初と最後の頁 11601
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.marpolbul.2020.111601	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 Takai, Yuki; Mizoguchi, Naohiro; Kinoshita, Masato; Qiu, Xuchun; Shimasaki, Yohei; Oshima, Yuji	4. 巻 234
2. 論文標題 Establishment of a Japanese medaka (<i>Oryzias latipes</i>) transgenic line expressing Takifugu rubripes pufferfish saxitoxin and tetrodotoxin binding protein 1, and evaluation of tributyltin toxicity via in ovo nanoinjection	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Comp. Biochem. Physiol. C. Toxicol. Pharmacol.	6. 最初と最後の頁 108785-8
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.cbpc.2020.108785	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 Qiu, Xuchun; Takamura, Takumi; Enoki, Shintaro; Kato-Unoki, Yoko; Takai, Yuki; Nagano, Yosuke; Kinoshita, Masato; Kitano, Takeshi; Shimasaki, Yohei; Oshima, Yuji	4. 巻 159
2. 論文標題 Detoxification roles of tributyltin-binding protein type 2 in Japanese medaka (<i>Oryzias latipes</i>) exposed to tributyltin	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Mar. Pollut. Bull.	6. 最初と最後の頁 111445
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.marpolbul.2020.111445	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 Takai, Yuki; Takamura, Takumi; Enoki, Shintaro; Sato, Moeko; Kato-Unoki, Yoko; Qiu, Xuchun; Shimasaki, Yohei; Oshima, Yuji	4. 巻 23
2. 論文標題 Transcriptome analysis of medaka (<i>Oryzias latipes</i>) exposed to tributyltin	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Jap. J. Toxicol. Environ. Health	6. 最初と最後の頁 10-21
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.11403/jset.23.10	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

〔学会発表〕 計6件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 3件）

1. 発表者名 Y. Oshima, T. Takamura, S. Enoki, Y. Kato-Unoki, Y. Nagano, M. Kinoshita, T. Kitano, I. J. Kang, X. Qiu, Y. Shimasaki
2. 発表標題 Toxicity of tributyltin and triclosan in tributyltin-binding protein 2 knocked-out medaka, <i>Oryzias latipes</i> .
3. 学会等名 SETAC North America 40th Annual Meeting (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Y. Oshima, T. Takamura, S. Enoki, Y. Kato-Unoki, Y. Nagano, M. Kinoshita, T. Kitano, I.J. Kang, X. Qiu, Y. Shimasaki.
2. 発表標題 Toxicity of tributyltin and triclosan in tributyltin-binding protein 2 knocked-out medaka, <i>Oryzias latipe</i>
3. 学会等名 9th International Conference on Marine Pollution and Ecotoxicology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 高村 匠・榎 眞太郎・上野 雄・鶴木(加藤)陽子(九大院農)・邱 旭春・島崎洋平・大嶋雄治
2. 発表標題 ノックアウトメダカを用いたトリブチルスズ 結合タンパク質のトリクロサン毒性低減機能解析
3. 学会等名 H31年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yuji Oshima, Takumi Takamura, Shintaro Enoki, Yoko Kato-Unoki, Yosuke Nagano, Masato Kinoshita, Takeshi Kitano, Ik Joon Kang, Xuchun Qiu, Yohei Shimasaki
2. 発表標題 TOXICITY OF TRIBUTYLTIN AND TRICLOSAN IN TRIBUTYLTIN-BINDING PROTEIN 2 KNOCKED-OUT MUTANT STRAIN OF JAPANESE MEDAKA, <i>ORYZIAS LATIPES</i>
3. 学会等名 9th International Conference on Marine Pollution and Ecotoxicology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 高井優生、助田将樹、高村匠、長野陽介、島崎洋平、杣本智軌、大嶋雄治
2. 発表標題 野性型および魚類リボカリンタンパク質 TBT-bp2 遺伝子破壊メダカを用いた白点虫感染実験
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 高井優生、助田将樹、高村匠、高村匠、長野陽介、島崎洋平、杣本智軌、大嶋雄治
2. 発表標題 魚類リボカリンタンパク質 TBT-bp2 遺伝子破壊メダカを用いた白点虫感染機構の解析
3. 学会等名 令和3年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔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
研究分担者	荻野 由紀子 (Ogino Yumiko) (00404343)	九州大学・農学研究院・准教授 (17102)	
研究分担者	鶴木 陽子 (加藤陽子) (Unoki Yoko) (10380560)	九州大学・農学研究院・技術専門職員 (17102)	
研究分担者	太田 耕平 (Ohta Kohei) (10585764)	九州大学・農学研究院・准教授 (17102)	

6. 研究組織（つづき）

	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	北野 健 (Kitano Takeshi) (40336219)	熊本大学・大学院先端科学研究部(理)・教授 (17401)	
研究分担者	島崎 洋平 (Shimasaki Yohei) (40363329)	九州大学・農学研究院・准教授 (17102)	
研究分担者	仙本 智軌 (Somamoto Tomonori) (40403993)	九州大学・農学研究院・准教授 (17102)	

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