

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 5月 28日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究（S）

研究期間：2007～2011

課題番号：19108003

研究課題名（和文）ゲノム情報を利用した魚類の筋分化制御に関する研究

研究課題名（英文）The genome-wide study on the regulation of muscle differentiation in fish

研究代表者

渡部 終五（WATABE SHUGO）

東京大学・大学院農学生命科学研究科・教授

研究者番号：40111489

研究成果の概要（和文）：本研究では、筋肉の性質を最終的に規定するミオシン重鎖遺伝子（myosin heavy chain gene, *MYH*）に着目し、その発現の多様性が魚類の筋肉の構造や機能に密接に関わることを示すとともに、それらの発現制御に関わる転写ネットワークの一端を明らかにした。これら成果は、筋線維のタイプの決定機構を利用した肉質の改良や、筋成長の分子機構に基づく効率的な育種など、水産業への貢献にもつながることが期待される。

研究成果の概要（英文）：This study focused on myosin heavy chain gene (*MYH*), which defines muscle properties. We showed that diverse expression of *MYHs* is closely related to structures and functions of the muscle in fish, revealing a part of transcriptional network involved in the regulation of *MYH* expression. These findings are expected to contribute to fisheries industry by, for example, the improvement of meat quality and the establishment of fast growth fish strains, based on the molecular mechanisms involved in muscle differentiation and growth.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	25,400,000	7,620,000	33,020,000
2008年度	19,300,000	5,790,000	25,090,000
2009年度	11,600,000	3,480,000	15,080,000
2010年度	11,600,000	3,480,000	15,080,000
2011年度	11,600,000	3,480,000	15,080,000
総計	79,500,000	23,850,000	103,350,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：水産学・水産化学

キーワード：水産学、魚類、ゲノム、発生・分化、筋肉、ミオシン

1. 研究開始当初の背景

筋肉は動物が運動を行うための基本的な器官で、この運動は循環器系を正常に機能させるためにも必須である。筋肉には骨格筋や心筋からなる横紋筋と、内臓や血管に存在する平滑筋があるが、骨格筋はさらに収縮速度の違いから速筋と遅筋に分けられる。いずれの筋肉でもミオシンが主要タンパク質で、アクチンとの相互作用でATPを分解して収縮運動に必要なエネルギーを得る。ミオシン1分子は

2本の重鎖サブユニット（myosin heavy chain, *MYH*）と4本の軽鎖サブユニットからなるが、アクチンおよびATPとの結合部位はいずれも*MYH*に局在し、筋収縮に主体的役割を果たす。筋肉は、上述したような基礎生物学的な重要性に加え、動物性タンパク質源として応用的にも重要な研究対象であり、多くの知見が蓄積されているが、未だ不明な点も多く残されている。例えば、*MYH*遺伝子（*MYH*）は脊椎動物のゲノム中マルチジーンファミリーを形

成し、多くの種類が存在する。全ゲノムデータなどからその全貌が漸く明らかになってきたものの、各MYHの機能の違いや筋肉の構造との関連はほとんど明らかにされていない。

筋肉の成長をみると、哺乳類骨格筋では胚発生から新生児の段階にかけては筋線維数の増大と筋線維個々の容積の増大の両方で筋肉が肥大し、それ以降は筋線維容積の増大によってのみ筋肉は肥大する。一方、魚類では成体でも筋線維容積の増大に加え、筋線維数の増大が続く。ところで、哺乳類やニワトリにつき、筋分化制御因子や細胞増殖因子が筋発生や、成体の筋組織で損傷を受けた場合の修復に重要な役割を果たすことが明らかにされている。魚類でもゼブラフィッシュやコイを主対象とした研究で哺乳類と同等の因子が筋発生に関与していることが示されているが、これら因子の関与の有無も含め、魚類で筋線維数の増大が成体でも停止しない分子機構は全く不明である。また、哺乳類を含めて筋分化には種々の分子が関与することが示されているものの、分子ネットワークの全貌は未だ多くの謎に包まれている。このような問題に対処するためには、一つ一つの分子をつなぎ合わせるのではなく、新たな切り口が必要と考えられる。このような背景の下、われわれは従来から研究を進めている魚類のMYHの機能の違いやMYHの発現変動を指標として筋発生、筋分化の分子機構の解明に迫ることとした。

既にわれわれはコイやメダカを主対象に、温度適応過程や、胚発生、孵化および仔稚魚の段階の試料から種々のMYHを単離している。さらに、ゲノムサイズがヒトの1/8で全ゲノム解析がほぼ完了し、遺伝子解析が容易と考えられる産業的重要種のトラフグを対象に、MYHの網羅的解析を行うとともに、ヒト全ゲノム解析データと比較してシンテニー解析を行った。その結果、ヒトを含めた哺乳類では6個の速筋MYHがゲノム上の1箇所にはクラスターを形成しているのに対して、トラフグ速筋MYHは13個以上あり、少なくとも3つ以上のゲノム上に分散しており、哺乳類のものとは著しく異なることを示した。これは、魚類に特徴的な、先述した成体での筋線維数の増大や温度適応に伴う筋肉の生化学的変化など、哺乳類とは異なる複雑な筋肉の変化と、それに伴うMYHの発現変動を行っていることを反映しているものと思われる。さらに、トラフグMYHの解析モデルに用いることを計画したメダカやゼブラフィッシュでは、脊椎動物の器官形成のモデルとして有用な上、ゲノム情報も利用可能である。したがって、これら魚種間で比較ゲノム解析が容易にできる現状と、われわれの今までのMYHに関する研究蓄積を併せつつ、MYH

を指標とすることで、筋発生、筋分化、筋成長の分子機構の解明につながる先駆的かつ独創的な研究成果が得られることが期待される。

2. 研究の目的

本研究は脊椎動物のモデル生物として研究の基盤整備が進むトラフグ、メダカおよびゼブラフィッシュを主対象に、魚類MYHアイソフォームの発現変動や機能の差異を調べつつ、未だ不明な部分が多く残されている筋発生、分化の分子機構を明らかにするとともに、魚類成体における筋細胞数の増大の分子機構を生かした育種など、応用的側面にも基礎的資料を提供することを目的とする。

3. 研究の方法

トラフグを主対象に、魚類の筋肉につき解剖学的記載を行うとともに、ゲノムデータベースを利用してMYHをクローニングし、MYHの時空間特異的な発現様式と筋肉の構造、機能との関連を明らかにする。さらに、ゼブラフィッシュやメダカのトランスジェニック魚を用いた*in vivo*レポーターアッセイによって、各MYHの発現を制御する転写調節領域をクローン化し、それらと結合する転写制御因子群を同定することで、MYHの時空間特異的な発現を制御する転写ネットワークを明らかにする。

4. 研究成果

(1) ゲノムデータベースを利用したトラフグMYHのクローニングと発現パターンの解析

酸性処理に対する筋原線維ATPaseの感受性の違いから、トラフグ成体と仔魚の筋肉を構成する筋線維のタイプを調べた。その結果、成体速筋には種々の直径の筋線維が含まれており、太い筋線維は酸性処理でATPaseが不活化し、細い筋線維は安定であった(図1)。一方、魚体の表層と背鰭下にある遅筋筋線維は同処理でも安定であった。また、仔魚では、速筋の筋線維は全て酸性処理で不活化された。さらに、NADHジアホラーゼ活性染色の結果、成体の背鰭下の遅筋筋線維は全て染色され、これらは酸化的代謝を行っていることが明らかになった。一方、速筋では全ての筋線維が染色されなかった。以上のように、速筋と遅筋、仔魚と成体では含まれる筋線維のタイプが明らかに異なることが示された。

このような筋線維の違いに関連し、発現するMYHのパターンも変動した(図2)。ゲノムデータベースを利用しつつ成体、仔魚および胚の筋肉からMYHをクローニングしたところ、成体の速筋、遅筋および心筋から7種類のMYHが得られ、その中、MYH_{M86-1}、MYH_{M8248}およびMYH_{M880}はそれぞれ速筋、遅

筋および心筋特異的に、*MYH*_{M2528-1}、*MYH*_{M1034}、*MYH*_{M2126-2} および *MYH*_{M5} は複数の筋肉部位で検出された。胚および仔魚からは 6 種類の *MYH* がクローニングされ、この中、*MYH*_{M86-2}、*MYH*_{M743-2} および *MYH*_{M2126-1} は成体にはみられないタイプであった。*MYH* クローンの出現頻度分析とノーザンブロット解析の結果、発現する *MYH* の構成は、胚から仔魚期、成魚期にかけて大きく変動すること、また、筋肉部位によっても明確に異なることが明らかになった。以上の結果は、トラフグが筋肉部位の違いや環境の変化に応じて複雑な *MYH* の発現制御を行っており、筋肉を適応的に変化させている可能性を示している。

In situ hybridization の結果、速筋と遅筋にそれぞれ特異的な *MYH* の分布様式が明らかになり、成体速筋中、細い筋線維は特異的に *MYH*_{M2528-1} を発現することが明らかになった (図 3A)。さらに当該 *MYH* は胚での筋発生の後、仔魚の成長に伴って筋肉が肥大する時期に、新しい筋線維が作られる背側と腹側の筋節の端で特異的に発現することも明らかになった。これは、特定の *MYH* の発現が、魚類に特徴的な仔魚期以降の筋線維数の増大による筋成長に寄与している可能性を示しており興味深い。また、このような *MYH*_{M2528-1} の発現は魚類特有の筋成長のマーカーとしても利用できることを示唆する。さらに、天然および養殖トラフグで速筋における *MYH*_{M2528-1} の発現量を比較したところ、天然魚の方が有意に多いことが明らかになり (図 3B)、これは運動量の多い天然魚で筋肉の成長が活発であることを示唆している。

魚類の *MYH* ファミリーの構成遺伝子数は哺乳類のそれと比べてはるかに多く、その意義が本研究のトラフグで初めて明らかとなった。なお、*MYH*_{M743-2} は別途コイ胚体からクローニングした *MYH*_{emb1} および *MYH*_{emb2} と同じ胚体速筋型に、*MYH*_{M2126-2} は同 *MYH*_{emb3} と同じ遅筋/心筋型に分類された。

(2) *MYH* の時空間特異的な発現を担う転写調節機構の解析

まず、発生期のトラフグの速筋で発現する主要な *MYH* である *MYH*_{M743-2} につき、翻訳開始点から上流 2kb および緑色蛍光タンパク質 (green fluorescent protein, GFP) 遺伝子の融合遺伝子を用いて *in vivo* レポーターアッセイを行った。その結果、ゼブラフィッシュ胚で速筋特異的に GFP の発現を検出した (図 4A-C)。さらに、欠損変異体を用いた解析から、この領域に含まれる SRF の結合部位が転写活性に大きく影響することを明らかにした (図 4E-H)。また、*MYH*_{M743-2} は鰭や顎の筋肉でも発現し、それらの発現には MyoD 結合部位が関与するが MEF2 結合部位は影響しないことが明らかになった。

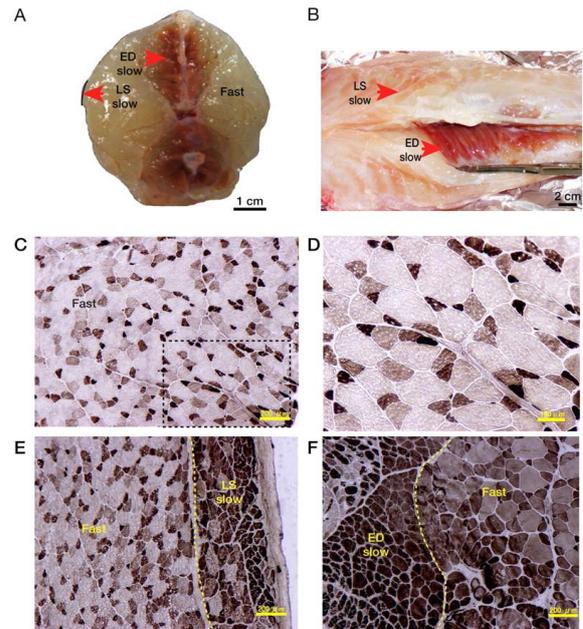


図 1. トラフグ成体の筋肉の構成。A, B トラフグの筋肉。A 体幹部の断面図。B, 体幹部の背面図。LS slow, 表層遅筋; Fast, 速筋; ED slow, 背鰭下遅筋。C-D, 酸性処理後の筋原線維 ATPase 活性染色 (濃く染色されているところが活性領域を表す)。C, 速筋。D, C の点線枠内の拡大図。E, 表層遅筋。F, 背鰭下遅筋。

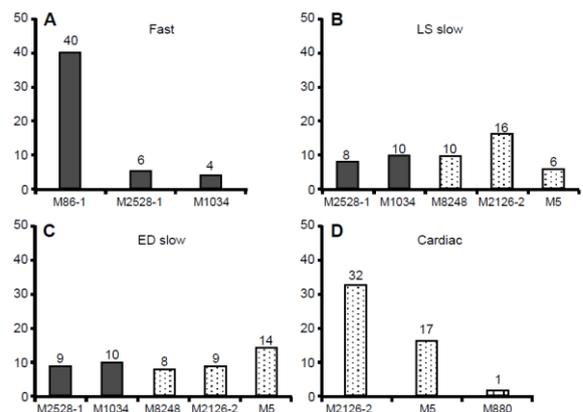


図 2. トラフグ成体における種々の筋肉部位での *MYH* の発現頻度分布。ランダムクローニングによる約 50 クローンの出現頻度を示した。A, 速筋; B, 表層遅筋; C, 背鰭下遅筋; D, 心筋。M86-1 などは *MYH* の種類を表す。速筋型 *MYH*; 遅筋型 *MYH*; 遅筋/心筋型 *MYH*。

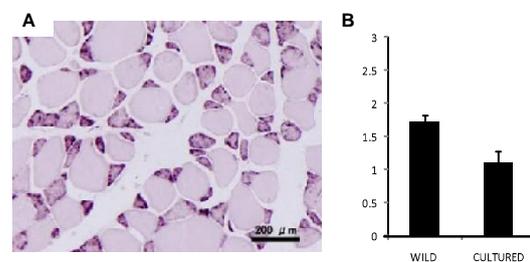


図 3. トラフグ成体における *MYH*_{M2528-1} の発現パターン。A, 速筋における転写産物の分布。B, 天然魚 (wild) と養殖魚 (cultured) の速筋における *MYH*_{M2528-1} の発現量。α アクチン mRNA に対する相対量として mRNA 蓄積量を示した。

一方、遅筋型 *MYH_{M86-2}* および遅筋/心筋型 *MYH_{M5}* につき、それぞれの翻訳開始点の上流 2.6kb および 4.0kb を含むレポーターベクターの導入により、ゼブラフィッシュ胚の表層遅筋および心筋/表層遅筋に特異的な GFP の発現を検出した (図 5)。脊椎動物の遅筋の発生には hedgehog (Hh) シグナルが密接に関わるが、cyclopamine 処理による Hh シグナルの阻害実験により、遅筋特異的な *MYH_{M86-2}* および *MYH_{M5}* の転写活性が Hh シグナルに依存することが示された。ゼブラフィッシュの筋形成では、Hh シグナルによって遅筋特異的遺伝子を発現抑制する転写因子 Sox6 が抑制され、結果的に遅筋への分化が誘導されることが知られる。*MYH_{M86-2}* の上流配列から Sox6 の結合配列を欠損させて *in vivo* レポーターアッセイを行ったところ、GFP が遅筋線維に加えて速筋線維でも発現するようになった。一方、2 か所ある転写因子 NFAT の結合部位を欠損させたところ、GFP の発現は有意に減少した。同様に、*MYH_{M5}* についても、そのプロモーターの活性には速筋での発現を抑制する領域が重要であることが示された。さらに、欠損変異体およびモルフォリノオリゴを用いた Sox6 の機能阻害実験から、上述した抑制には *MYH_{M86-2}* の場合と同様に Sox6 が関与することが考えられた。また、*MYH_{M5}* のゼブラフィッシュオーソログとの比較解析から、両遺伝子上流にある保存領域を同定した。さらに、その欠損変異体の解析から、*MYH_{M5}* の翻訳開始点上流 479bp~606bp の 128bp 中に遅筋/心筋特異的な遺伝子発現を正に制御する cis エレメントが含まれることを示した。*MYH_{M86-2}* および *MYH_{M5}* の解析結果から、遅筋特異的な *MYH* の発現は、Hh シグナル下流の Sox6 による速筋での発現を抑制する経路と、NFAT などにより遅筋での発現を活性化する経路の 2 つの経路により制御されていることが明らかになった。最近になって、*MYH_{M5}* は筋線維のタイプの決定に直接関わる *MYH* として、にわかに注目されている。*MYH_{M5}* の哺乳類の相同遺伝子は *MYH14* (*MYH7B*) であるが、そのイントロン中には小分子 RNA の miR-499 がコードされており、そのターゲットの一つが Sox6 と考えられている。すなわち、*MYH14* は miR-499 を誘導し、miR-499 は *MYH14* の発現を抑制する Sox6 の発現を抑制することから、より一層 *MYH14* の発現が活性化されるという、正のフィードバックが働いていると考えられる。*MYH_{M5}* にもイントロン中に miR-499 がコードされており、*MYH_{M5}* 周辺のゲノム構造を数種魚種間で比較してみたところ、*MYH_{M5}* およびオーソログ周辺の構造にはシンテニーがみられたが、メダカゲノムでは *MYH_{M5}* オーソログが欠損していた。*MYH_{M5}* とそのオーソログ遺伝子の分布や発現パターンが魚種により異なることも示さ

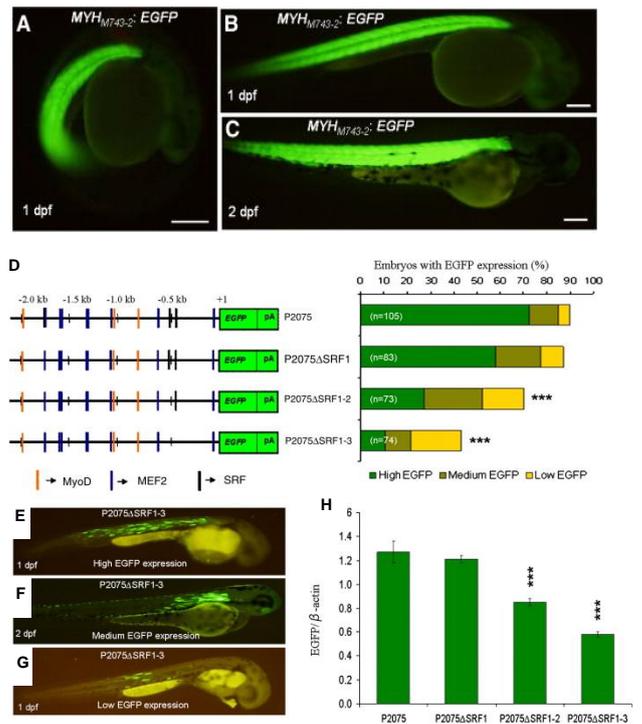


図 4. *MYH_{M743-2}* の発現制御に関わる転写因子の同定. A-C, *MYH_{M743-2}* の転写調節領域下流で EGFP (GFP の一種) を発現するトランスジェニックゼブラフィッシュ. 速筋特異的に GFP が発現する. D, *MYH_{M743-2}* のプロモーター領域にある 3ヶ所の SRF 結合部位を欠損することで、GFP を発現する胚が有意に減少する。また、強く GFP を発現する胚 (E) の割合が大きく減少し、中程度 (F) および弱く GFP を発現する胚 (G) が大部分を占める. H. リアルタイム PCR で定量した GFP 発現量. SRF 結合部位を欠損することで、GFP 発現量が有意に減少する。

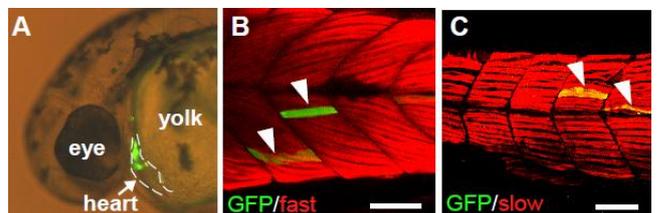


図 5. *MYH_{M5}* レポーターベクターによるゼブラフィッシュ胚での GFP の発現. A, 心筋における GFP の発現. B, C, 体幹部骨格筋での GFP の発現. B は速筋線維を、C は遅筋線維を抗体で赤く染色。

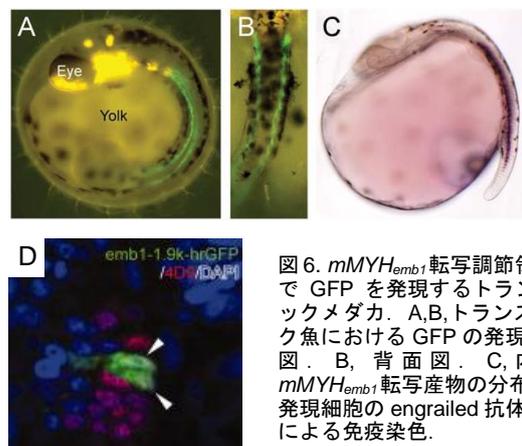


図 6. *mMYH_{emb1}* 転写調節領域の下流で GFP を発現するトランスジェニックメダカ. A, B, トランスジェニック魚における GFP の発現. A, 側面図. B, 背面図. C, 内在性の *mMYH_{emb1}* 転写産物の分布. D, GFP 発現細胞の engrafted 抗体 (4D9, 赤) による免疫染色。

れ、魚類筋形成における *MYH_{M5}* と miR-499 の魚種特異的な機能の違いが示唆された。

また、速筋と遅筋に加え、体幹部で骨格筋型 *MYH* が発現するもう一つの部位である水平筋隔につき、当該部位に特異的なメダカ *mMYH_{emb1}* の *in vivo* プロモーター解析を行った。その結果、*mMYH_{emb1}* の翻訳開始点上流 1.9kb にその特異的な遺伝子発現を制御する転写調節領域が存在し (図 6A-C)、レポーター遺伝子の発現部位は遅筋前駆細胞のマーカーである *engrailed* の発現部位と重なることが示された (図 6D)。さらに、その発現が Hh シグナル依存的であることから、これらが遅筋発生の系譜に属することが明らかになった。また、欠損変異体や点変異体を作成して転写調節領域を絞り込み、トラフグオソログである *MYH_{M2528-2}* の上流配列と同一性を示す 61bp の配列が、*mMYH_{emb1}* の転写活性に大きく影響することを明らかにした。一方、この領域に含まれる既報の転写因子の結合配列に変異を導入しても転写活性は変化せず、未知の *cis* エレメントの存在が考えられた。

特定の筋線維で働く *MYH* の転写調節領域の同定は心筋型 *MYH* の一部を除いて未だない。以上の結果は、少なくとも発生過程で発現する主要な *MYH* は、5' 上流のわずかな領域により制御されることを示しており、これは魚類の示す複雑な *MYH* の発現制御が、小分子 RNA を含む少数の分子のネットワークによって構築されていることを示唆する。

また、*in vivo* レポーターアッセイでは、特定の筋組織を蛍光タンパク質で可視化したトランスジェニック系統を作成したが、これら系統は、生きた個体で特定の筋肉の発生や成長過程を観察でき、今後、筋形成の解析系として有用なツールになると考えられる。とくに、*MYH_{M5}* や *MYH_{M86-2}* プロモーターによって表皮直下の遅筋細胞が、また、*MYH_{emb1}* プロモーターによって水平筋隔の遅筋細胞がそれぞれ特異的に可視化されたことは興味深い。魚類では遅筋は表皮直下に分布しているが、これはもともと深部で発生した遅筋細胞が表層へと移動することにより形成される。これら移動する遅筋細胞は *MYH_{M5}* および *MYH_{M86-2}* プロモーターが働く細胞である。一方、一部の遅筋細胞は移動せずに水平筋隔の深部にとどまる。これらは *engrailed* を発現しており、*MYH_{emb1}* のプロモーターが働く細胞である。遅筋細胞の表層への移動は、魚類の筋形成の最初のステップで、後の速筋の形成にも関わる重要な現象であるが、その分子機構はほとんど解っていない。これらトランスジェニック魚を用いることで、遅筋細胞の移動機構についても新しい知見が得られることが期待される。

(3) まとめ

魚類は脊椎動物で最も多様に進化した生物群である。あらゆる水域に分布し、その多様な生理生態を反映して、筋肉の構造や機能もまた多様である。本研究では、トラフグ、ゼブラフィッシュ、メダカといったモデル魚を対象に、筋肉の性質を最終的に規定する *MYH* に着目し、その発現が筋肉の構造や機能に密接に関わることを示し、それらの発現制御に関わる転写ネットワークの一端を明らかにした。とくに、本研究では速筋線維と遅筋線維の特性を規定する転写ネットワークについて、新しい知見を多く得ることができた。速筋線維と遅筋線維では、筋線維の太さや脂質含量が異なり、その量比は筋肉の食味や食感に大きく影響する。また、本研究では、魚類特有の筋成長に密接に関わる *MYH* も同定された。これら成果は、筋線維のタイプの決定機構を利用した肉質の改良や、筋成長の分子機構に基づく効率的な育種など、水産業への貢献にもつながることが期待される。

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] (総数 26 件全て査読有、中 9 件を記載)

1. Asaduzzaman Md, Kinoshita S, Watabe S. Multiple *cis*-elements in the 5'-flanking region of embryonic/larval fast-type of the myosin heavy chain gene of torafugu, *myh_{m743-2}*, function in the regulation of its expression. *Gene*, 2011, 489, 41-54. 査読有
2. Kinoshita S, Bhuyian SS, Ceyhun SB, Asaduzzaman Md, Asakawa S, Watabe S. Species-specific expression variation of fish *MYH14*, an ancient vertebrate myosin heavy chain gene orthologue. *Fish. Sci.*, 2011, 77, 847-853. 査読有
3. Yasmin L, Kinoshita S, Asaduzzaman Md, Akolkar DB, Ikeda D, Ono Y, Watabe S. A 5'-flanking region of embryonic-type myosin heavy chain gene, *MYH_{M743-2}*, from torafugu (*Takifugu rubripes*) regulates developmental muscle-specific expression. *Comp. Biochem. Physiol. D*. 2011, 6, 76-81. 査読有
4. Ikeda D, Nihei Y, Ono Y, Watabe S. Three embryonic myosin heavy chain genes encoding different motor domain structures from common carp show distinct expression patterns in cranial muscles. *Mar. Genom.*, 2010, 3, 1-9. 査読有
5. Ono Y, Kinoshita S, Ikeda D, Watabe S. Early development of medaka *Oryzias latipes* muscles as revealed by transgenic approaches

- using embryonic and larval types of myosin heavy chain genes. *Dev. Dyn.*, 2010, 239, 1807-1817. 査読有
6. Akolkar DB, Yamaguchi H, Kinoshita S, Yasmin L, Ono Y, Ikeda D, Nakaya M, Erdogan O, Watabe S. Fibre-type-specific expression patterns of myosin heavy chain genes in adult torafugu *Takifugu rubripes* muscles. *J. Exp. Biol.*, 2010, 213, 137-145. 査読有
 7. Liang CS, Ikeda D, Kinoshita S, Shimizu A, Sasaki T, Asakawa S, Shimizu N, Watabe S. Myocyte enhancer factor 2 regulates expression of medaka *Oryzias latipes* fast skeletal myosin heavy chain genes in a temperature-dependent manner. *Gene*, 2008, 407, 42-53. 査読有
 8. Ikeda D, Ono Y, Snell P, Edwards YJK, Elgar G, Watabe S. Divergent evolution of the myosin heavy chain gene family in fish and tetrapods; evidence from comparative genomic analysis. *Physiol. Genom.*, 2007, 32, 1-15. 査読有
 9. Liang CS, Kobiyama A, Shimizu A, Sasaki T, Asakawa S, Shimizu N, Watabe S. Fast skeletal muscle myosin heavy chain gene cluster of medaka *Oryzias latipes* enrolled in temperature adaptation. *Physiol. Genom.*, 2007, 29, 201-214. 査読有
- [学会発表] (総数 55 件, 中 9 件を記載)
1. Watabe S. Temperature plasticity of fish skeletal muscles with a special emphasis on myosin heavy chains. The International Symposium on Muscle Biochemistry, 2011年10月29日, 東京.
 2. Watabe S. Fish muscle growth is closely associated with expression of multiple myosin heavy chain genes. The Company of Biologists Workshops, 2011年6月28日, West Sussex, UK.
 3. Watabe S. Functional analysis of myosin heavy chain genes in embryonic and post-embryonic muscle growth of torafugu *Takifugu rubripes*. 9th International Congress on the Biology of Fish. 2010年7月5-9日, Barcelona, Spain.
 4. Watabe S. Genomic structural and functional analyses of pufferfish. 9th International Marine Biotechnology Conference (IMBC2010), 2010年10月8-12日, 青島, 中国.
 5. Watabe S, Kinoshita S, Akolkar DB, Ikeda D. Comprehensive analysis of torafugu *Takifugu rubripes* myosin heavy chain genes and their expression patterns during muscle differentiation and growth in relation to fish lineage. International symposium of marine genomics, 2009年12月15日, 沖縄.
 6. Watabe S. Comprehensive analysis of myosin heavy chain genes from torafugu *Takifugu*

rubripes and their expression patterns in embryos and adult skeletal muscle fibers. JSPS-NRCT Joint Seminar 2009, 2009年12月14日, Rayong, Thailand.

7. Watabe S. Functional plasticity of fish myosin heavy chain genes and their spatial and temporal expression patterns. International Symposium of Genomics in Aquaculture, 2009年7月5日, Bodø, Norway.
8. Watabe S. Myosin heavy chains responsible for temperature plasticity of fish muscle. Annual Main Meeting 2009 of the Society for Experimental Biology, 2009年6月28日, Glasgow, UK.
9. Kinoshita S, Ono Y, Ikeda D, Watabe S. Fiber Type-specific transcriptional regulation in the expression of fish myosin heavy chain genes. WFC2008 5th World Fisheries Congress, 2008年10月23日, 横浜.

[図書] (総数 8 件, 中 2 件を記載)

1. Abe H, Watabe S, Ochiai Y, Okada S, Yoshikawa N, Kinoshita S, Kaneko G, Matsunaga S. Chemistry of aquatic organisms and their utilization. Introduction for Fisheries and Aquatic Biology (Kurokura H, Ramaiah N, eds), 2011, Terapub, Tokyo, pp.169-232.
2. Johnston IA, Macqueen DJ, Watabe S. Molecular biotechnology of development and growth in fish muscle. Fisheries for Global Welfare and Environment (Tsukamoto K, Kawamura T, Takeuchi T, Beard TD, Kaiser MJ, eds), 2008, Terrapub, Tokyo. pp.241-262.

[その他]

ホームページ等

<http://mbl.fs.a.u-tokyo.ac.jp/index.html>

6. 研究組織

(1)研究代表者

渡部 終五 (WATABE SHUGO)

東京大学・大学院農学生命科学研究科・教授
研究者番号: 40111489

(2)研究分担者

木下 滋晴 (KINOSHITA SHIGEHARU)

東京大学・大学院農学生命科学研究科・助教
研究者番号: 40401179

落合 芳博 (OCHIAI YOSHIHIRO)

東京大学・大学院農学生命科学研究科・准教授

研究者番号: 50160891

(H20-H23: 連携研究者)

金子 豊二 (KANEKO TOYOJI)

東京大学・大学院農学生命科学研究科・教授

研究者番号：70221190
(H20-H23：連携研究者)