

平成22年5月14日現在

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2007～2009

課題番号：19380108

研究課題名（和文） 異体類の左右非対称性形成の分子制御機構の解明

研究課題名（英文） Molecular control mechanism of left-right asymmetry of flounders

研究代表者

鈴木 徹 (SUZUKI TOHRU)

東北大学・大学院農学研究科・教授

研究者番号：70344330

研究成果の概要（和文）：異体類は、変態期に片方の眼が体の反対側に移動し、眼のある側に色素を形成することにより、体の左右非対称性を形成する。また左ヒラメと右カレイと言われるように、ヒラメとカレイ類では非対称性が左右逆である。本課題では、異体類の非対称性を制御する発生システムを研究し、以下の結果を得た。前脳が捻れを発生することにより顔面が非対称に変形し、それに伴って眼が移動する。内臓の左右非対称性を制御するノダル経路の最終的な左右決定実行遺伝子 (*pitx2*) が、間脳上部左側で発現し非対称性を制御する。発現に異常が起こると、どちらの眼が移動するかランダムとなり、一部稚魚で正常と眼位が逆転する。左ヒラメと右カレイに分かれるのは、胚発生で視交叉の順がヒラメとカレイで左右逆に固定されていることが原因だと考えられる。

研究成果の概要（英文）：Flounder larvae transform from symmetric to asymmetry shape by moving one eye at metamorphosis. Final shape is divided to sinistral species (e.g. *Paralichthys olivaceus*) and dextral species (e.g. *Varasper veriegatus*). We have elucidated the developmental control system of eye-sidedness of flounders. Eye migration proceeds in coordination with dynamic asymmetric formation of forebrain and cranium. Final L-R determinant gene, *pitx2*, of the Nodal pathway, known to control the laterality of internal organs, is expressed in the left side of dorsal diencephalon in flounders to lateralize the eye-sidedness. When *pitx2* expression is suppressed, which eye migrates is randomized, resulting in reversal of eye-sidedness in part of larvae. The mechanism that divides flounders to sinistral and dextral species has close relation with the fact that the laterality of the optic chiasma is fixed in opposite direction between two species.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	6,800,000	2,040,000	8,840,000
2008年度	3,700,000	1,110,000	4,810,000
2009年度	4,000,000	1,200,000	5,200,000
年度			
年度			
総計	14,500,000	4,350,000	18,850,000

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：異体類、ヒラメ、左右非対称性、Nodal経路、*pitx2*、脳、変態、色素前駆細胞

1. 研究開始当初の背景

(1) 異体類（ヒラメ・カレイ類）は両眼が体の片側に配置し、さらに眼の配置する体側（有眼側）が褐色、眼の配置しない体側（無眼側）が白色を呈することにより、体全体が左右非対称性を示す。これほど極端に外見的な左右非対称性を示す動物は、異体類以外にない。また左ヒラメと右カレイと言われるように、ヒラメの仲間では眼が体の左側にあるのに対し、カレイの仲間では右側にあり、ヒラメとカレイ類では体の非対称性が左右逆である。異体類の非対称性は一般にもよく知られた現象であるが、その発生機構は謎のまま残されていた。

(2) 異体類でも仔魚は外見的に左右対称で、特に他の魚種と変わった様子は見られない。変態期（仔魚から稚魚への移行期）になると、片方の眼が移動し始め反対顔面に到達して眼の配置（眼位）が左右非対称になり、次に有眼側が褐色に着色して体全体が左右非対称性になることが知られていた。

(3) 異体類の増養殖の種苗生産では、眼の配置が左右逆になる眼位異常（右ヒラメ・左カレイ）、あるいは無眼側が着色する黒化、有眼側に色素が形成されない白化などの左右性に関する発生異常が多発する。特にホシガレイなどカレイ類では、眼位異常の発生率が30%程度と極めて高く、その発生機構の解明と防除策の確立が望まれている。

(4) ヒトを含め全ての脊椎動物の心臓と腸は左右非対称である。これらの非対称性が胚発生で各器官原基の左側に発現するノダル経路（シグナル因子の *nodal* と *lefty*、左右決定実行因子として働く転写因子 *pitx2* で構成されるシグナル伝達系）で制御されていることが明らかにされていた。

(5) ゼブラフィッシュでは、心臓や腸だけでなく、間脳上部（松果体・副松果体、左右一対の手綱核）の非対称性がノダル経路で制御されていることが証明されていた。すなわち胚期にノダル経路が間脳上部左側でも発現し、発現した左半分が副松果体と左手綱核を形成し、発現しない右半分の細胞が松果体と右手綱核を形成する。この時、ノダル経路により手綱核に機能的左右差が発生する。

(6) ノダル経路の胚左側への入力、体節期に尾端に一過的に出現するクッパー胞の繊毛運動により制御されていることがゼブラフィッシュで明らかにされていた。クッパー胞に異常が発生すると、ノダル経路の発現が胚の左、右、あるいは両側とランダムとなり、それに伴って内臓や間脳上部の非対称性が左右ランダムになる。

(7) 雌性発生によるヒラメのクローン家系の作出事業において、20%の高率（正常では1%未満）に眼位逆位を発生する系統が作出されていた。本研究に着手する以前に、私達は、このクローン家系では胚ノダル経路がランダム化していることを発見し、ノダル経路が異体類の眼位制御にも関与していることを報告していた。ただし内臓と眼の逆位は独立に発生したことから、内臓と眼の非対称性はリンクしていないと考えられ、ノダル経路がどのようにして異体類の非対称性形成に関わるのかは不明のまま残されていた。

(8) 異体類の色素形成に関しては、胚型色素胞（大型で胚期に発生する）と成体型色素胞（小型で変態期に発生する）の2種類が存在し、成体型色素胞が有眼側だけに分化することで体色に左右差が生じることが分かっていた。成体型色素胞は、仔魚期には無色透明な幹細胞あるいは前駆細胞として体のどこかに分布すると推定されていたが、分布場所は不明であった。

(9) 種苗生産では飼餌料成分や長日飼育により有眼側の白化が起こる。特にブラジル産のアルテミアを給餌すると100%の稚魚に有眼側の白化が発生することが分かっていた。しかし色素形成異常が発生するメカニズム自体は不明のまま課題として残されていた。

2. 研究の目的

(1) 異体類の左右非対称性形成は、生物学的に非常に興味深い現象であると同時に、種苗生産の効率化を図るうえでも重要な現象である。我が国では、古くからヒラメの種苗生産が行われ、カレイ類でもホシガレイやマツカワなどが現在水産増養殖の重要対象種となっている。このように多様な異体類サンプルが入手可能な国は日本だけであり、異体類研究は日本発の発生研究として注目される。本研究では、異体類の非対称性形成のメカニズムを世界に先駆けて解明することを第一の目的とした。

(2) 内臓と間脳上部の非対称性を制御するノダル経路が、異体類の眼位の制御にも関与していることを報告していたので、本研究では、眼位制御におけるノダル経路の役割を解明することを重点課題とした。

(3) 体色の左右非対称性の発生機構の解明、色素異常の防除策の開発のためには、変態期に有眼側に出現する成体型色素胞の分化機構を理解する必要がある。色素研究については、成体型色素胞の前駆細胞が仔魚の何処に分布しているのかを解明することを第一の目的とした。

(4) 種苗生産で起こる色素異常は日照条件（長日飼育）が一因であると考えられているが、因果関係は不明である。長日飼育が色素異常を発生するメカニズムを解明するために、光が成体型色の分化と色素関連ホルモンの脳内分泌系に及ぼす影響を検討した。

3. 研究の方法

(1) ヒラメとホシガレイを受精卵から左右非対称性形成が完了する変態後期まで飼育し、その間定期的に固定し、眼位異常と色素異常の発生率、およびノダル経路と色素関連遺伝子の発現解析に供した。常法通りの飼育条件のほか、一部の実験ではブラジル産アルテミアの給餌、24時間照明飼育を行った。

(2) 遺伝子発現の解析には、主に whole mount in situ ハイブリダイゼーション (WISH) 法を用い、詳細な細胞レベルでの発現は切片 in situ ハイブリダイゼーション (SISH) により観察した。

(3) 脳内で細胞分裂中の神経前駆細胞は、増殖細胞核抗原 (PCNA) に対する特異抗体を用いた免疫組織化学により検出した。

(4) 色素分化の細胞トレース実験では、成体型色素前駆細胞と思われる細胞を赤色蛍光色素 (DiI) で標識し、処理した仔魚を水槽内で飼育し、蛍光観察により DiI 標識細胞が成体型色素胞に分化するか追跡した。

4. 研究成果

(1) ノダル経路の発現と内臓、眼の非対称性形成とのタイミングを比較した結果、ノダル経路の左特異的発現は孵化前に一過的に発生し、内臓の非対称性形成はその直後から始まった。一方、眼の移動は胚ノダル経路の発現から2週間以上遅れて始まるのが分かった。また眼位異常を高率 (30%) に発生したホシガレイ種苗ロットでも、胚期のノダル経路は 100% の個体で正常に内臓と間脳上部左側に発現していることが分かった。この結果は、ノダル経路が正常に胚左側に発現しても、変態期に形成される眼の非対称性は逆転しうることを示す。これらの結果から、異体類の非対称性は胚期ノダル経路で直接決定されているのではないと分かった。

(2) 従来の WISH 法では、胚の遺伝子発現は可視化できるが、プローブの浸透性の問題から孵化以降の仔魚の発現解析は無理だと考えられていた。実験条件を検討した結果、変態期仔魚でも良好に深部の遺伝子発現を検出できるプロトコルを作ることができた。この方法で変態期仔魚におけるノダル経路の発現を解析したところ、シグナル因子の *nodal* と *lefty* は胚発生以降発現しないが、左右決定実行因子 *pitx2* が間脳上部で再発現することを発見した (図 1A)。SISH 法で脳内における *pitx2* の発現部位を調べたところ、

左右一対の手綱核のうち左手綱核の内側部で *pitx2* が発現することが分かった (図 1B)。さらに感度を上げた WISH 法により、ヒラメでは胚発生後も *pitx2* 発現が手綱核で微弱に維持され、それが変態前期に強発現することが分かった。これらの結果から、胚期に *pitx2* を発現した細胞が発現のポテンシャルを維持し、変態前期に再発現するものと推定された。従来、ノダル経路の発現は胚期に一度起こるだけだと考えられており、私達の発見は左右非対称性形成におけるノダル経路の新しい役割を示唆するものである。

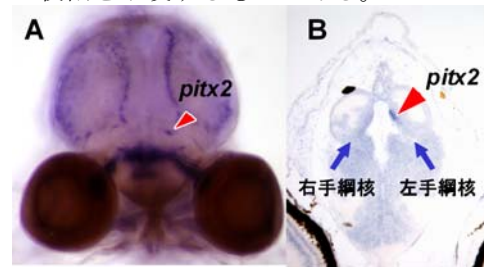


図 1. ヒラメ変態初期仔魚の間脳上部で起こる *pitx2* の左特異的再発現。A: 顔面を正面から見た WISH サンプル。B: 脳の SISH

(3) ヒラメとホシガレイ仔魚における非対称性形成を解析した結果、変態前期に眼球移動と関連した非対称性形成として、最初に終脳から間脳の捻れが始まり、まもなく左右の眼上棒状軟骨 (尾骨と耳胞軟骨を連絡する棒状の軟骨で、左右それぞれの眼球背側に形成される) のうちヒラメでは右棒状軟骨、ホシガレイでは左棒状軟骨が消失し始めることが分かった (図 2)。この時期の仔魚を止水に静置すると、まだ眼の移動が始まっていないのにも関わらず、将来の有眼側を上にして水槽の底に横臥したことから、前脳が非対称性形成を始めるのに伴って、眼球移動が始まる前に既に行動の非対称性が発生していることが分かった。軟骨の消失に続いて、消失軟骨と同側の眼が移動し始めた。このように異体類の眼球移動は、脳と頭蓋骨の非対称性形成に伴って進行する極めてダイナミックな頭部左右非対称性形成の一部であることが分かった。*pitx2* の再発現は、これらの非対称性形成に先立って起こることから、変態前期に再発現する *pitx2* が異体類に固有な体の左右非対称性形成に関わっている可能性が推定された。

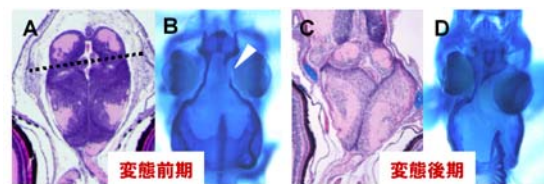


図 2. ヒラメの間脳、眼上棒状軟骨の非対称性形成と右眼球移動。A, C: 間脳の組織切片。B, D: 頭部の軟骨染色。矢頭が消失し始めた右眼上棒状軟骨。

(4) 変態前期に再発現する *pitx2* が眼位制御

に実際に関わっているかどうかを調べるために、眼位異常がほとんど発生しないヒラメと高率に発生するホシガレイとの間で、*pitx2*の再発現率と眼位異常発生率を比較した。ヒラメでは、100%の仔魚で*pitx2*の再発現が起こり、全個体が正常眼位に発生したのに対し、ホシガレイでは再発現が起こる仔魚は40%と低率で、眼位逆位が20%、左右相称（眼球移動が起こらない／両眼球が移動する）が合わせて20%発生した。このように*pitx2*が再発現しないと眼位異常が発生することから、ノダル経路のうち最終的な左右決定因子である*pitx2*が変態期に間脳上部で再発現し、眼位制御に機能することが示唆された（図3）。

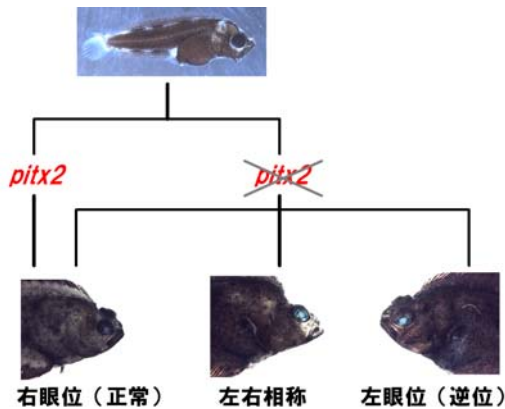


図3. *pitx2*再発現と眼位との関係（ホシガレイ）。*pitx2*再発現が起こると右眼位になり、再発現が起こらないと方向が定まらず、右眼位、左右相称、左眼位が発生する。

(5) 胚期と変態期に起こる*pitx2*発現の関係を調べるために、胚ノダル経路の入力を阻害することが知られているウアバインで胚を短時間処理し、胚*pitx2*発現率、内臓の左右性異常、変態期*pitx2*再発現率および眼位異常の発生率を調べた。ウアバイン処理により、*pitx2*発現が起こらない胚が出現し、心臓の捻転方向の異常が発生した。処理した個体を変態まで飼育したところ、変態前期に*pitx2*再発現が起こらない個体が高率に出現し、さらに変態後には眼位逆位が発生した。これらの結果から、胚期に*pitx2*を発現した細胞が、変態前期に*pitx2*を再発現し、前脳の非対称性形成から眼位決定を制御することが裏付けられた。

(6) 左手綱核で再発現した*pitx2*がどのように眼位を制御するかという問題に迫るために、*pitx2*再発現後に起こる脳の非対称性形成の様子を調べた。ヒラメ、ホシガレイの手綱核とも変態前期には形態的には左右対称であるが、変態後には右手綱核が容量で約30%左手綱核よりも大きく成長していることが分かった。手綱核は脊椎動物共通に、機能的にも形態的にも左右非対称であることが知られている。ゼブラフィッシュの研究により、手綱核の機能的非対称性は胚間脳上部で発現するノダル経路で制御されることが明

らかにされているが、機能的非対称性の発生機構は不明であった。私達の結果から、少なくとも異体類では手綱核の形態的非対称性は、変態期に発生することが分かった。興味深いことに、眼位正常と逆位個体で手綱核の容量を比較すると、眼位逆位個体では左手綱核が大きく、正常に対して左右差が逆転していることが分かった。これらの結果から、変態前期に手綱核の形態的非対称性が発生し、その左右差は左手綱核で再発現する*pitx2*により制御されていると考えら得る。さらにこの*pitx2*を介した手綱核の一定方向の非対称性制御形成が、異体類に固有な前脳の非対称性の左右方向を制御し、眼位のコントローラーとして機能することが推定された。

(7) 変態期に起こる*pitx2*再発現の誘導調節機構を調べることを目的として、ヒラメとホシガレイを含む7種類の異体類について

*pitx2*の左特異的発現調節エレメント（LSE）の塩基配列を解読した。調べた全ての異体類のLSEには、Nodal応答配列の直近に核受容体応答コア配列（AGGTCA）が存在し、それを含む23塩基の配列はグルココルチコイド受容体（GR）と9-cisレチノイン酸受容体（RXR）の2量体の結合配列であることが分かった。ゲルシフトアッセイにより、この配列にGRとRXRが実際に結合することが確認された。これらの結果ら、変態を調節するホルモンのうちGRとRXRが変態期*pitx2*再発現に関与している可能性が示唆された。

(8) ボウズガレイは現存の異体類で最も原始的な種で、その眼位は個体により右と左に半々に分かれる。また最近、異体類の祖先の化石が発見され、右眼位と左眼位の個体が混在したことが報告された。従って、異体類の眼の非対称性は最初左右ランダムに発生し、その後非対称性を一方向に制御する発生システムが進化したものと解釈できる（図4）。

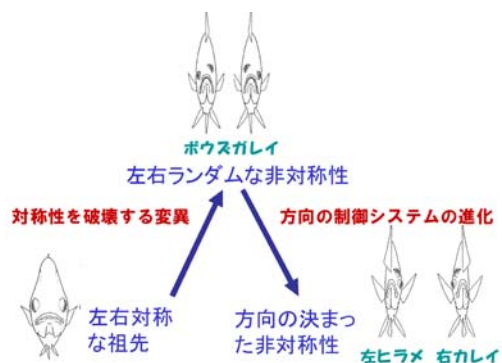


図4. 異体類の左右非対称性の進化。

これまでの私達の結果から、左手綱核で再発現する*pitx2*が非対称性制御の発生システムで中心的な役割を果たすことが示されたが、眼の配置にランダムな非対称性をもたらした最初の進化（即ち脳に非対称性をもたらした進化）はノダル経路とは無関係だと考え

られる。また *pitx2* の再発現はヒラメでもカレイでも間脳上部の左側で起こることで共通していることから、左ヒラメと右カレイを振り分けるシステムもノダル経路とは別に存在することが予想された。

(9) 次に異体類の前脳の非対称性が何故発生するのか、と言う問題を検討した。脳に非対称性が発生する時には神経前駆細胞の増殖領域が左右非対称となると予想し、変態期仔魚の脳内の細胞増殖域を観察した。魚類の視交叉は完全交叉であるため、魚類一般に視交叉に接する間脳下部にはもともと視交叉の捻れに伴うわずかな非対称性が存在することが分かった。異体類では、この捻れを拡大するようにして間脳全体から終脳にかけて捻れを発生することが明らかになった。しかもヒラメ類では右眼由来の視神経束が左眼由来の視神経束の前を通るように固定され、カレイ類では交叉の順が逆に固定されているため、ヒラメ

とカレイでは胚発生で既に脳の非対称性が左右逆にセットされていることが分かった(図5)。おそらく *pitx2* による方向の制御機構が働くと、視交叉のトポロジーに従ってヒラメの前脳は左、カレイの前脳は右方向に捻れを起こし、それぞれ右眼、左眼が移動すると考えられる。

(10) 成体型色素胞の前駆細胞をISH法で可視化することを目的として、ゼブラフィッシュで胚型色素前駆細胞のマーカースとして使われている遺伝子からヒラメ成体型色素前駆細胞を可視化する遺伝子をスクリーニングした。その結果、GTP-cyclohydroxylase 1 (*gch1*) が成体型色素前駆細胞のマーカージンとして有効であることが分かった。*gch1* 陽性細胞は、変態前期に仔魚の背鰭基部に一過的に出現した(図6A-B)。仔魚の鰭基部の細胞をDiIで標識してその後の挙動を追跡したところ、DiIで標識された細胞が有眼側の皮膚で成体型色素胞に分化していることが観察された(図6C-D)。従って、成体型色素胞は仔魚期には背鰭基部に幹細胞の状態維持されており、変態前期に色素前駆細胞に分化して、体表に分散し、変態後に黒色素胞に成熟すると考えられた。ただし前駆細胞は左右の皮膚に移動するため、最終的に黒色素胞を左右非対称に成熟させるメカニズムは今後の課題として残された。

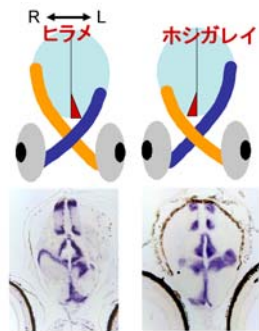


図5. 左ヒラメと右カレイの差異。視神経交叉(上)と細胞増殖領域(下、青の部分)の非対称性が左右逆に発生する。

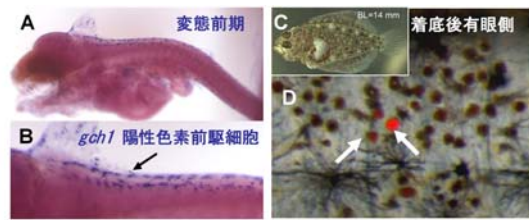


図6. ヒラメ仔魚における成体型色素胞前駆細胞の分布。A, B: *gch1* のWISHにより変態初期仔魚の背鰭基部に検出された成体型色素前駆細胞。C: 変態後稚魚。D: 変態初期仔魚の背鰭基部細胞をDiIで標識すると、変態後に成体型色素胞が標識されて検出される。

(11) ブラジル産アルテミアを投与すると *gch21* 性細胞が出現しないことから、幹細胞から色素前駆細胞への分化が抑制され、白化が発生することが分かった。一方、24時間照明で発生する白化の場合、色素前駆細胞の分化は正常であったことから、細胞の分散か色素胞への成熟が抑制されるものと予想された。光と色素発生を結びつける脳内分泌について手がかりを得るために、ドーパミン合成系のチロシン水酸化酵素 (TH) とメラニン刺激ホルモン前駆体 (POMC) の脳内発現を解析した。24時間照明により視索前野の TH 発現が上昇し、下垂体での POMC 発現が抑制される傾向が観察され、光と色素胞発生の間には TH- POMC 系が介在している可能性が伺われた。今後は、TH- POMC 経路を中心にして色素発生に関連した脳内分泌のメカニズムを解析する計画である。

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伊藤香絵、渡辺耕平、ウ・ショーミン、鈴木徹、Three members of 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、2010、印刷中
- ②伊藤淑恵、松田陽平、鈴木徹、Effects of 3,4-dichloroaniline on expression of *ahr2* and *cyp1a1* in zebrafish adults and embryos, Comparative Biochemistry and Physiology, Part C. Toxicology & Pharmacology、査読有、152巻、2010、189-194
- ③宇治督、黒川忠英、鈴木徹、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巻、2010、777-792
- ④鈴木徹、鷲尾洋平、有瀧真人、藤浪祐一郎

- 、清水大輔、宇治督、橋本寿史、*Metamorphic pitx2 expression in the left habenula correlated with lateralization of eye-sidedness in flounder*、*Development, Growth & Differentiation*、査読有、51巻、2009、731-741
- ⑤渡辺耕平、鷺尾洋平、藤浪祐一郎、有瀧真人、宇治督、鈴木徹、*Adult-type pigment cells, which color the ocular side of flounders at metamorphosis, localize as precursor cells at the proximal parts of the dorsal and anal fins in early larvae*、*Development, Growth & Differentiation*、査読有、50巻、2008、731-741
- ⑥黒川忠英、村下幸司、鈴木徹、宇治督、*Genomic characterization and tissue distribution of leptin receptor overlapping transcript genes in the pufferfish, Takifugu rubripes. General and Comparative Endocrinology*、査読有、158巻、2008、108-114
- ⑦芳賀聡、宇治督、鈴木徹、*Evaluation of the effects of retinoids and carotenoids on egg quality using a microinjection system*、*Aquaculture*、査読有、282巻、2008、111-116
- ⑧宇治督、黒川忠英、鈴木徹、*トラフグ RALDH2のクローニングー魚類ビタミンAの胚発生での役割解明に向けてー*、水産総合研究センター研究報告、査読無し、第24号、2008、41-46
- ⑨橋本寿史、宇治督、黒川忠英、鷺尾洋平、鈴木徹、*Flounder and fugu have a single lefty gene that covers the functions of lefty1 and lefty2 of zebrafish during L-R patterning*、*Gene*、査読有、387巻、2007、126-132
- ⑩橋本寿史、有瀧真人、魚住香、宇治督、黒川忠英、鈴木徹、*Embryogenesis and expression profile of charon and Nodal-pathway genes in sinistral (Paralichthys olivaceus) and dextral (Verasper variegatus) flounders*、*Zoological Science*、査読有、24巻、2007、137-146
- ⑪鈴木徹、有瀧真人、宇治督、橋本寿史、*左ヒラメに右カレイの謎に迫る：ヒラメ・カレイの左右非対称性形成のメカニズムの解明に向けて*、*化学と生物*、査読無し、Vol.45、No.7、2007、511-515

[学会発表] (計27件)

- ①鈴木徹、ウ・ショーミン、有瀧真人、藤浪祐一郎、清水大輔、宇治督、橋本寿史、*ヒラメとカレイに内在する左右逆な脳の非対称性*、平成22年度日本水産学会春季大会、2010年3月27日、藤沢市
- ②鈴木徹、有瀧真人、清水大輔、宇治督、橋本寿史、*ホシガレイにおける眼位の逆*

位と相称の発生プロセス

平成22年度日本水産学会春季大会、2010年3月27日、藤沢市

- ③鈴木徹、鷺尾洋平、宇治督、橋本寿史、*ヒラメ・カレイの眼球移動を生み出す脳の非対称性形成の発生機序とその方向付けにおけるpitx2の役割*、第32回日本分子生物学会年会、2009年12月10日、パシフィコ横浜
- ④鈴木徹、ヒラメ・カレイ類の左右非対称性の発生システムと制御機構、東京大学海洋研究所 共同利用シンポジウム、2009年11月9日、東京大学海洋研究所
- ⑤伊藤香絵、清水大輔、宇治督、鈴木徹、*全日照明による異体類の白化現象についての解析*、平成21年度日本水産学会秋季大会、2009年10月2日、岩手県盛岡市
- ⑥鷺尾洋平、有瀧真人、藤浪祐一郎、橋本寿史、鈴木徹、*L-R asymmetry formation of cephalic nerve tissues during eye migration in flounder larvae*、第42回日本発生生物学会大会、2009年5月28日、新潟市

[図書] (計1件)

- ①鈴木徹、橋本寿史、有瀧真人、宇治督、東海大学出版、*泳ぐDNA* (6章：ヒラメ・カレイの左右非対称を生み出す発生システム)、2007、111-132

[その他]

- ①新聞報道：2010年1月18日 読売新聞夕刊「ヒラメ・カレイ、目の偏りは脳のねじれから」
- ②Yahoo Topics：2010年1月18-19日「左ヒラメ右カレイ仕組み解明」

6. 研究組織

(1) 研究代表者

鈴木 徹 (SUZUKI TOHRU)

東北大学・大学院農学研究科・教授

研究者番号：70344330

(2) 研究分担者

橋本 寿史 (HASHIMOTO HISASHI)

名古屋大学・生物機能開発研究センター・

助教

研究者番号：30359757

宇治 督 (UJI SUSUMU)

独立行政法人水産総合研究センター・養殖

研究所・研究員

研究者番号：40372049

有瀧 真人 (ARITAKI MASATO)

独立行政法人水産総合研究センター・宮古

栽培漁業部・場長

研究者番号：00426298