

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 6 年 6 月 17 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2019～2023

課題番号：19H00948

研究課題名(和文)総合的病害虫管理(IPM)による海産白点病防除技術の開発に関する研究

研究課題名(英文)Studies on development of control measures of *Cryptocaryon irritans* infections based on integrated pest management

研究代表者

良永 知義 (Yoshinaga, Tomoyoshi)

東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・特任教授

研究者番号：20345185

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 34,750,000円

研究成果の概要(和文)：海産魚の白点虫症に関して以下の4つの観点から研究を進めた(I. 海産白点虫の生態学的特性に基づく発生予測技術の検討、II. 化学療法剤の探索と有効性・安全性の検討、III. 寄生関連タンパク分解酵素を抗原としたワクチンの検討、IV. 新たなin vitro培養法の開発)。Iについては、シストからの感染幼虫の放出の概日リズムの詳細が明らかになった。IIについては、イオノフォア抗生物質の経口投与ならびにタンパク質分解酵素の遺伝子を用いたDNAワクチンが、治療・予防にある程度の効果があることが明らかとなった。IVについては、アポトーシス細胞を利用した培養法開発を試みたが、従来法以上の成果は得られなかった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

海産白点虫症は海産魚の陸上養殖や与える光周期によって、感染幼虫の放出時間を変化させることによって、のコントロールによって被害を抑える手法の開発に資するものである。また、イオノフォア抗生物質による治療法やタンパク分解酵素を抗原としてDNAワクチン開発の試みは、今後の本病にの予防・治療の開発・確立に資するものである。

研究成果の概要(英文)： Research on the white spot disease of marine fishes caused by the parasitic ciliate, *Cryptocaryon irritans*, was conducted from the following four perspectives (I. Investigation of techniques for predicting outbreaks based on the ecological characteristics of the ciliate, II. Exploration of chemotherapeutic agents and investigation of their efficacy and safety, III. Investigation of vaccines using parasite-associated proteolytic enzymes as antigens and IV. Development of new in vitro culture methods)

For I, the details of the circadian rhythm of the release of infected larvae from cysts were clarified. For II and III, oral administration of ionophore antibiotics and DNA vaccines using genes of proteolytic enzymes were found to be effective for treatment and prophylaxis to some extent. For IV, an attempt was made to develop a culture method using apoptotic cells, but no better results were obtained than with the conventional method.

研究分野：魚病学

キーワード：海産白点虫 *Cryptocaryon irritans* ワクチン 化学療法 生態 概日リズム

1. 研究開始当初の背景

繊毛虫 *Cryptocaryon irritans* (海産白点虫) の寄生による海産白点病は海面網生簀、陸上水槽を中心に様々な種類の海産養殖魚に大量死をもたらす産業被害も大きい。しかし、食用魚に有効な防除法は確立していない。一般に寄生虫や害虫を単一の方法で完全に防除することは困難であり、様々な手法を組み合わせることで経済的に許容できる範囲に被害を抑える統合的病害虫管理 (IPM: Integrated Pest Management) が有効とされている。そこで、これまでの研究代表者の本病に関する研究蓄積・成果をもとに、IPM による本病の防除法の開発にむけた研究を行った。

研究は、以下の4つの課題によって構成される。I. 白点虫の生態学的特性に基づく発生予測技術の開発、II. 有効かつ安全な薬剤療法の開発、III. 有効な抗原の探索と免疫法選択によるワクチン開発、IV. 新たな *in vitro* 培養法の開発。

I については、海産白点虫病の発生は年によって大きく異なっており、その発生には環境因子が大きくかかわっていると推察される。これまでに、海産白点虫のシストや感染期幼虫の発達・動態に関する実験室内での実験により、水底の溶存酸素濃度、水中の温度躍層が発生、光条件が発生に関わると示唆されている。しかし、これらを検証するためには、養殖場周辺の感染期幼虫の密度や動態を詳細に把握する必要があるが、既報の qPCR 法による定量法は海水中のプランクトンなどの夾雑物の影響の評価が不十分である。

II については、海産白点虫は宿主組織内に侵入しているため、経口薬剤が不可欠である。魚の粘液分泌を亢進させることで感染幼虫の侵入を低減する抗白点病薬として塩化リゾチーム製剤が市販されているが、その効果は十分でなく、新たな薬剤の開発が望まれている。研究代表者のグループは、細胞膜のイオン透過性に作用するイオノフォア抗生物質であるサリノマイシンに高い殺白点虫効果があることを見出した。製品化を目指して本薬剤の魚体への安全性と効果を企業と共同研究を行ったが、マダイに対しては効果も安全性とも高かったものの、長期の予防投薬が必要という結果が得られた。また、プリ類に対しては毒性が高いという結果も得られ、薬剤開発を断念した。

III については、海産白点虫に感染耐過した宿主は、海産白点虫の体表・繊毛表面に多く含まれている抗原タンパクに対する抗体を産生することが知られている。この抗体は虫体の表面に付着することにより虫体の動きをとめることから、非動化抗体と呼称され、当該の抗原タンパクは不動化抗原と呼称されている。

しかし、不動化抗原の血清型は極めて変異性が高く、不動化抗原を抗原としたワクチンは同一の株に対しては防御作用を持つが、実用的なワクチン抗原としては適していないと考えられている。一方、特定の血清型が海産白点虫集団の多くを占めているのであれば、ヒトや陸上動物のワクチン同様、多くの変異型の不動化抗原に対する多価ワクチンを作製することにより実用に耐えるワクチンの開発が可能も見出すことができる。しかし、海産白点虫の非動化抗原の変異性については十分な検討がされていない。

IV については、海産白点虫を継続的に得るためには、ほとんどの寄生虫と同様に、宿主への感染実験を繰り返して感染を維持することが不可欠であり、これに必要な労力が大きく、研究遂行の上、大きな壁となっている。これまでに、寄生期虫体をアガロースゲルを重層した *in vitro* 系 (2層培養) で成長させ、成長させた虫体を海水中に移してシスト化させ感染幼虫を得ることに成功している。しかし、虫体をゲルの下から取り出す収率が悪いいため、培養を繰り返すことができず、虫体は感染実験によって得ざるを得ない。一方、寄生期虫体は2層培養においてアポトーシスを生じた魚類細胞を摂取していることを見出している。

2. 研究の目的

I については、そこで、養殖現場で使用できる感染幼虫の定量法の開発を目指した。さらに、既報の手法を改良するとともに、夾雑物の影響の評価を行った。加えて、シスト期のなかの光を受容する発育段階、必要な光強度などの光に対する反応の詳細の解明ならびに光受容に関わる遺伝子の探索を目指した。II については、二価陽イオンに対するイオノフォア抗生物質を含むイオノフォア抗生物質の経口投与による海産白点虫とスクーチ力繊毛虫病に対する治療法の開発を目指した。III については、不動化抗原の多様性の把握を最初の目的とした。さらに、虫体のタンパク分解酵素をターゲットして組み換えタンパクワクチンならびに DNA ワクチンの開発を目指した。IV については、二層培養法を代わる新しい海産白点

虫 *in vitro* 培養法の開発をめざした。

3. 研究の方法

(1) 白点虫の生態学的特性に基づく発生予測技術の開発

感染幼虫の定量法の開発：先行研究で設計されたプライマーならびに新たに設計した TaqMan probe を用いて、5.8 S リボソーム遺伝子をターゲットとしたリアルタイム PCR 法を開発し、魚類寄生性繊毛虫 *Miamiensis avidus* や珪藻 *Chaetoceras* を混入させた場合の有効性を検討した。

シストの光反応性の検討：シストに任意の光周期を与えながら、シストから放出されるセロントを経時的に回収する装置を作製した。この装置を用いて、光周期条件、ならびに光強度を変えて、放出された感染幼虫数を定量した。加えて、明期ならびに暗期に発現する遺伝子を RNAsec によって解析した。

(2) 有効かつ安全な薬剤療法の開発

イオノフォア抗生物質の魚類細胞ならびに魚体への毒性検討：5 種のイオノフォア抗生物質の魚類培養細胞の一つである FHM 細胞に対する毒性を細胞数測定キット CCK8 を用いて検討した。さらに、魚類培養細胞への毒性が低いイオノフォア抗生物質について、カンパチ、マダイ、ヒラメへの毒性を経口投与によって調べた。

海産白点虫に対するイオノフォア抗生物質の *in vitro* での殺虫効果と *in vivo* での治療効果：2 層培地を用いて薬物の殺虫効果を *in vitro* で評価した。*in vivo* としては、マダイ稚魚を海産白点虫の感染幼虫で攻撃したのち、サリノマイシン、ラサロシド、モネンシンが 0、25、50 mg/kg BW/day となるよう調整した飼料を 2 日間経口投与し、魚体内で成長してから魚体を離脱して虫体計数した。さらに、同様に感染させたマダイを循環水槽内で上記の飼料で 25°C で 2 週間飼育し、魚の生存日数を薬剤無添加区と比較した。

スクーチカ繊毛虫症へのイオノフォア抗生物質経口投の治療効果：各種イオノフォアを添加した液体培地にスクーチカ繊毛虫 (*Miamiensis avidus*) を接種し、薬剤の殺虫効果、増殖抑制効果を *in vitro* で検討した。比較的魚毒性が低く、かつ *in vitro* で殺虫効果・増殖抑制効果を示したサリノマイシンナトリウム、ラサロシドナトリウム、モネンシンナトリウムを対象に、ヒラメをスクーチカ繊毛虫の懸濁液に浸漬して攻撃したのち、前述の 3 剤が 0、10、25 mg/kg BW/day になるように調整した飼料を経口投与しつつ、循環水槽内に 2 週間飼育し、生存日数を薬剤無添加区と比較した。

(3) 有効な抗原の探索と免疫法選択によるワクチン開発

各地から採取した海産白点虫の不働化抗原の比較：同一県内の養殖場から得た 4 種の白点虫株をクローニングしたのち、血清型ならびに虫体のサイズを比較するとともに、病原性の強さを感染実験によって比較した。

虫体のタンパク分解酵素の組み換えタンパク質を抗原としたワクチンの有効性の検討：虫体に含まれるタンパク分解酵素 4 種の遺伝子を組み込んだ細菌によって産生させた組み換えタンパクを腹腔内接種してトラフグを免疫したのち、海産白点虫の感染幼虫で攻撃し、ワクチンとしての有効性を検討した。

システインプロテアーゼの遺伝子による DNA ワクチンの有効性の検討：組み換えタンパクのワクチンとしての有効性が確認されたシステインプロテアーゼをターゲットとして、プロテアーゼのアミノ酸の部分配列ならびに完全配列をコードした DNA ワクチンを試作しヒラメに接種したのち、海産白点虫の感染幼虫で攻撃し、ワクチンとしての有効性を検討した。

(4) 新たな *in vitro* 培養法の開発

魚類培養細胞に効率よくアポトーシスを引き起こす条件を検討し、アポトーシス細胞を得た。得られたアポトーシス細胞を各種培地に懸濁し、海産白点虫の感染幼虫を加えることにより、有効な培養法を探索した。

4. 研究成果

(1) 白点虫の生態学的特性に基づく発生予測技術の開発

感染幼虫の定量法の開発：新たに設計した qPCR 法と Sterivex filter cartridges を組み合わせることで、海水 1L からの検出も可能となり、高い検出感度で定量することが可能となった。他の魚類寄生性繊毛虫 *Miamiensis avidus* や珪藻 *Chaetoceras* を混入した植物プランクトンを混入させた場合、多くの場合、定量性は損なわれることがなかった。しかし、複数回の実証実験を行った結果、定量した濃度が添加した感染幼虫の密度と 10 倍以上異なる場合も散見された。そのため、この手法は、夾雑物のほぼ存在していない実験室内での定量やシスト内の虫体遺伝子量の動態把握のためには使用できるが、養殖現場で使用できるまでの精度には至らなかった。今後、さらに検討が必要である。

シストの光反応性の検討：シストから放出されるセロントを経時的に回収する装置により、正確かつ省労力で光反応性の検討が可能となった。この装置を用いて、光周期条件、ならびに光強度を変えて、放出された感染幼虫数を定量した。その結果、光を照射された海水中では、感染幼虫の放出における概日リズムは光への反応性は示さず、宿主を離れて1, 2, 3日目のどの時期であれ、シストに与えた光周期に反応して、暗期に感染幼虫が放出された(図1)。また、1 lx という極めて弱い光でも光周期への反応が見られた。このことは、シストそのものが光を受容することによって概日リズムが形成されること、どの発達段階のシストであっても12時間光を照射すだけで概日リズムが形成させえること、水深20-40m というような養殖場の水底においてもシストは光周期に反応して感染幼虫を放出することを示している。また、陸上水槽養殖において、光周期によって感染幼虫が放出される時間帯をコントロールし、その期間に流入水量を増大させて水槽内の感染幼虫を減少させるためには、暗黒に近い環境を与える必要があることも示唆された。

シストに光を与えて、明期ならびに暗期に発現する遺伝子をRNA-seqによって解析したところ、明期あるいは暗期に特異的に発現する遺伝子群が見出されg-takita。海産白点虫の光反応性の解明に資するデータを蓄積することができた。

(2) 有効かつ安全な薬剤療法の開発

イオノフォア抗生物質の魚類細胞ならびに魚体への毒性検討：培養細胞に対して、バリノマイシンおよびカルシマイシンは0.117 ppm以上で毒性を示した。イオノマイシンおよびラサロシドナトリウムの毒性は比較的低く、サリノマイシンナトリウムおよびモネンシンナトリウムは0.938 ppm以下では毒性を示さなかった。

サリノマイシンナトリウムとラサロシドナトリウム、モネンシンナトリウムの経口投与のカンパチ、マダイ、ヒラメへの影響について調べ、ヒラメへの影響を前述の2剤に加え、モネンシンナトリウムについても調べた。その結果、いずれの薬剤も、カンパチに対しては強い毒性を示した。一方、マダイに対する毒性は低いものの、サリノマイシンナトリウムとラサロシドナトリウムでは50 mg/kg BW/day以上で、モネンシンナトリウムは100 mg/kg BW/dayで毒性が示された。ヒラメに対しては、いずれの薬物でも25 mg/kg BW/day以上で薬物に起因すると思われる死亡が認められた。

海産白点虫に対するイオノフォア抗生物質の*in vitro*での殺虫効果と*in vivo*での治療効果：*in vitro*では、サリノマイシンナトリウム、カルシマイシン、モネンシンナトリウム、ラサロシドナトリウムには明らかな殺虫効果が認められた。

マダイにおける海産白点虫病に対するイオノフォア抗生物質経口投与の効果は、サリノマイシンナトリウム、ラサロシドナトリウム、モネンシンナトリウムは25 mg/kg BW/dayで、それぞれの虫体数がいずれも対照区に対し有意に29.6~39.5%低下した。さらに、同様に感染させたマダイを2週間飼育した結果、試薬の投与量が多いほど魚の生存日数は長くなった(図2)。以上より、サリノマイシン、ラサロシド、モネンシンの経口投与はいずれもマダイの海産白点虫病に対して一定の治療効果が示された。しかし、魚毒性を示す投与量との差が小さく、実用化については慎重に進める必要がある。

スクーチカ繊毛虫症へのイオノフォア抗生物質経口投与の治療効果：*in vitro*では、サリノマイシンナトリウム、ラサロシドナトリウム、モネンシンナトリウムに殺虫効果が示された。また、*in vitro*試験では、いずれの薬剤の経口投与において死亡の遅延効果が認められた。この成果は、特許出願した。しかし、遅延効果を示す濃度と死亡を引き起こす濃度の差が小さく、海産白点虫同様に実用化については慎重に進める必要がある。

(3) 有効な抗原の探索と免疫法選択によるワクチン開発

各地から採取した海産白点虫の不活化抗原の比較：同一県内の養殖場から得た海産白点虫4株は虫体サイズおよび病原性が異なると同時に、不活化抗原の血清型も異なっていた。さらに詳細な検討が必要であるが、不活化抗原を利用したワクチン開発を極めて困難と判断された。

虫体のタンパク分解酵素の組み換えタンパク質を抗原としたワクチンの有効性の検討：虫体に含まれるタンパク分解酵素4種の組み換えタンパクのトラフグへの接種によるワクチン有効性試験において、いずれの組換えタンパク質を接種した魚においても、組換えタンパク質に対する血中抗体価は上昇し、対照区と比較して感染虫体数も減少した。特に、そのうちの1種のシステインプロテアーゼを接種した群については、感染虫体数が有意に減少した。さらに、組換えタンパク質接種魚の血中抗体は不活化抗原の異なる株の虫体に対しても結合性を示したため、異なる株の虫体に対しても有効な感染防御抗原になりえることが示唆された。以上より、組み換えタンパク質のワクチンとしての有効性が示された。しか

し、減少の幅は小さく、実用に耐えるレベルには達しなかった。

システインプロテアーゼの遺伝子による DNA ワクチンの有効性：システインプロテアーゼをターゲットとした DNA ワクチンの有効性試験では、寄生虫体数を有意に低下させた。このことから、システインプロテアーゼは白点虫に対する DNA ワクチン抗原として有望であることが示された(図3)。しかし、依然として、実用に耐えるレベルの効果に達しおらず、ワクチン開発についてはさらに詳細な検討が必要である。

(4) 新たな *in vitro* 培養法の開発

魚類培養細胞に紫外線を定量的に照射することにより効率よくアポトーシスを引き起こす条件を見出した。得られたアポトーシス細胞を餌とした培養法を探索しが、虫体はアポトーシス細胞をほとんど摂餌せず、新たな *in vitro* 培養用の開発には至らなかった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件／うち国際共著 0件／うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Yuho Watanabe, Kosuke Zenke, Naoki Itoh, TomoyoshiYoshinaga	4. 巻 540
2. 論文標題 Functional analysis of the proteases overexpressed during the invasive and parasitic stages of Cryptocaryon irritans and their potential as vaccine antigens	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Aquaculture	6. 最初と最後の頁 736657
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.aquaculture.2021.736657	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 Yuho Watanabe, Yuzo Takada, Maho Kotake, Kosuke Zenke, Naoki Itoh, Tomoyoshi Yoshinaga	4. 巻 548
2. 論文標題 Evaluation of the protective effects of DNA vaccines encoding an infection-related cysteine protease from Cryptocaryon irritans, the pathogenic organism of cryptocaryoniasis	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Aquaculture	6. 最初と最後の頁 737641
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.aquaculture.2021.737641	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 Yuho Watanabe, Tomoyoshi Yoshinaga	4. 巻 57
2. 論文標題 Vaccine Development against Cryptocaryoniasis: A Review	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Fish Pathology	6. 最初と最後の頁 1-10
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3147/jsfp.57.1	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 Watanabe,Y, How K, Zenke K, Itoh N, Yoshinaga T.	4. 巻 7
2. 論文標題 Stable an quantitative small-scale laboratory propagation on Cryptocaryon irritans	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Method X	6. 最初と最後の頁 101000
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.mex.2020.101000	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 Watanabe Y, How K, Zenke K, Itoh N, Yoshinaga T.	4. 巻 55
2. 論文標題 Control of the daily rhythms by photoperiods in protomont detachment and theront excystment of the parasitic ciliate <i>Cryptocaryon irritans</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Fish Pathology	6. 最初と最後の頁 38-41
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 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 Kotake Maho, Watanabe Yuho, Itoh Naoki, Yoshinaga Tomoyoshi	4. 巻 98
2. 論文標題 Effect of light exposure on circadian rhythm in theront excystment in <i>Cryptocaryon irritans</i>	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Parasitology International	6. 最初と最後の頁 102812 ~ 102812
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.parint.2023.102812	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9件 (うち招待講演 4件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 渡邊勇歩・麻田正仁・井ノ口繭・小竹真帆・伊藤直樹・良永知義
2. 発表標題 テトラヒメナを用いた偽海産白点虫の作製に向けた研究
3. 学会等名 令和5年度日本魚病学会春季大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 渡邊勇歩・How Kah Hui・善家孝介・今城雅之・白樫正・伊藤直樹・良永知義
2. 発表標題 海産白点虫プロテアーゼの感染防御抗原としての有効性
3. 学会等名 令和3年度日本魚病学会春季大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 小竹真帆・伊藤直樹・良永知義
2. 発表標題 海産白点虫のセロント放出における光照射と概日リズム
3. 学会等名 令和3年度日本魚病学会秋季大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 小竹真帆・渡邊勇歩・伊藤直樹・良永知義
2. 発表標題 海産白点虫の日周性形成に関わる光強度と光受容体の探索
3. 学会等名 令和5年度日本魚病学会春季大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Maho Kotake ・ Yuho Watanabe ・ Naoki Itoh, ・ Tomoyoshi Yoshinaga
2. 発表標題 Effect of light exposure on the circadian pattern in theront excystment of Cryptocaryon irritans
3. 学会等名 21st International Conference on Diseases of Fish and Shellfish (招待講演)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Maho Kotake ・ Yuho Watanabe ・ Naoki Itoh ・ Tomoyoshi Yoshinaga
2. 発表標題 Effect of light exposure on the circadian pattern in theront excystment of Cryptocaryon irritans
3. 学会等名 Sixth FRDC Australasian Scientific Conference on Aquatic Animal Health & Biosecurity Conference (招待講演)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 松岡大海, 小竹真帆, 本領智記, 白樫 正, 良永知義, 伊藤直樹, 渡邊勇歩
2. 発表標題 和歌山県で分離した海産白点虫 3 株の遺伝子配列と性質の比較
3. 学会等名 令和6年度日本魚病学会春季大会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 Yuho Watanabe, ・Masahito Asada ・Mayu Inokuchi, ・Maho Kotake ・Tomoyoshi Yoshinaga
2. 発表標題 Target protein expression on Tetrahymena cell-surface using the signal peptide and GPI-anchor sequences of a immobilization antigen of Cryptocaryon irritans
3. 学会等名 21st International Conference on Diseases of Fish and Shellfish (招待講演)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Yuho Watanabe, ・Maho Kotake ・Naoki Itoh ・Tomoyoshi Yoshinaga
2. 発表標題 Studies on the development of vaccines targeting proteases of Cryptocaryon irritans, the parasitic ciliate of marine fishes
3. 学会等名 15th International Congress of Parasitology (招待講演)
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔出願〕 計1件

産業財産権の名称 海産魚スクーチ力症予防治療剤	発明者 良永知義・虞 晶晶	権利者 同左
産業財産権の種類、番号 特許、2023-141012	出願年 2023年	国内・外国の別 国内

〔取得〕 計0件

〔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	渡邊 勇歩 (Watanabe Yuho) (40895893)	東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・助教 (12601)	
研究分担者	白樫 正 (Shirakashi Sho) (70565936)	近畿大学・水産研究所・准教授 (34419)	
研究分担者	伊藤 直樹 (Itoh Naoki) (30502736)	東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・准教授 (12601)	

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