

令和 5 年 5 月 28 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2022

課題番号：19H03024

研究課題名(和文) サケ科魚類の成長調節メカニズムの理解に基づいた養殖魚診断法の実用化

研究課題名(英文) Diagnosing growth and stress status of cultured salmonids through understanding the growth mechanism

研究代表者

清水 宗敬 (Shimizu, Munetaka)

北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・教授

研究者番号：90431337

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 10,930,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、サケ科魚類のインスリン様成長因子結合タンパク(IGFBP)の機能・反応に着目して、養殖魚の成長・ストレスの診断法を開発することを目的とした。まず、サクラマス4種のIGFBP-1サブタイプ全ての組換えタンパクを作製し、それらのIGF-1活性阻害作用を比較した。また、血中IGF-1の主要運搬役とされるIGFBP-2bの組換えタンパクも作製し、それを用いて時間分解蛍光免疫測定系を確立した。ニジマスを用いた飼育実験から、IGFBP-2bはIGF-1と共に正の成長指標として有用であることを提唱した。さらに、ニジマスIGFBP-2bのゲノム編集を行って、今後の機能解析に有用な実験魚を作出した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究成果の学術的意義は、まず、サケ科魚類に特有の全ゲノム重複により生じた4種のIGFBP-1サブタイプ全てに対して組換えタンパクを作製して機能解析を行った点である。そして、ゲノム編集によりIGFBP-2bノックアウトニジマス作出の道筋を付けたことで、今後の研究の発展が期待されるのも学術的に意義がある。また、組換えタンパクを活用してIGFBP-2bに対する測定系を確立し、本タイプの血中量測定により養殖魚の成長を評価できる可能性を示した点が社会的意義として挙げられる。

研究成果の概要(英文)：This project aimed to understand the mechanism of growth regulation by insulin-like growth factor (IGF) and its binding proteins (IGFBPs) in salmonids and develop diagnosis tools to evaluate their growth and stress. We produced recombinant proteins for four IGFBP-1 subtypes and compared their IGF-1-inhibitory activity. Recombinant IGFBP-2b, a major carrier of circulating IGF-1, was also produced and used to establish a time-resolved fluoroimmunoassay. Using ligand blotting and immunoassay, we revealed that in rainbow trout circulating IGF-1 and IGFBP-2b could be used as growth indices. On the other hand, IGFBP-1a and -1b were rarely detected in trout serum, suggesting that domestication might reduce the sensitivity of these growth-inhibitory IGFBP subtypes. Gene editing of IGFBP-2b in rainbow trout resulted in its knock-out/-down. Their offspring will be useful to unravel function of IGFBP-2b and compensatory response by other IGFBPs.

研究分野：魚類生理学

キーワード：成長 ホルモン サケ科魚類 海面養殖 指標

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

現在、世界的な人口増加の中で、養殖業の重要性が増大している。その中で、サケ科魚類の海面養殖は、規模的にも技術的にも世界の養殖生産を牽引している。しかし生産の増大に伴い、サケ科魚類の海面養殖は最適とは言えない飼育環境下で行われていることが多い。このような課題解決のため、優良種苗の選抜・作出、新飼料の開発、陸上閉鎖循環施設の開発などが行われ、効果・影響は飼育実験により評価されている。しかし、メカニズムは不明である場合が多く、他の飼育環境や他魚種への応用が難しい。将来的に様々なサケ科魚類の海面養殖を国内外で発展させていくには、成長調節のメカニズムを理解し、それに基づいて飼育魚の成長・ストレス度合いを迅速かつ正確に診断して、種苗特性、餌の効果、養殖場の環境などを評価していくことが重要である。

### 2. 研究の目的

本研究は、サケ科魚類の成長に重要なインスリン様成長因子結合タンパク (IGFBP) の組換えタンパクを大量作製して、ゲノム編集による機能解析と免疫測定系確立を行い、メカニズム理解に基づいた成長・ストレスの診断法を開発することを目的とした。具体的には、最近、サケ科魚類において同定された 22 種類の IGFBP のサブタイプのうち、成長に特に重要と考えられる血中分泌型数種について組換えタンパクを作製する。そして、海外の研究者と共同で各サブタイプのゲノム編集によるノックダウンと組換えタンパクの生体投与を行い、機能を考察する。また、組換えタンパクを用いて、各 IGFBP の時間分解蛍光免疫測定系 (TR-FIA) を確立する。これらにより、複数の指標を組み合わせた高感度かつ安定した魚の成長・ストレス診断法を開発する。

### 3. 研究の方法

#### (1) サケ IGFBP-1 サブタイプの組換えタンパクの作製

サケ科魚類には 4 種類の IGFBP-1 サブタイプが存在する。研究代表者らはこれまでに、サクラマス IGFBP-1a2 と -1b1 の組換えタンパクの作製した。本研究では、もう 2 つの IGFBP-1 の組換えタンパクを作製した。まず、蛋白質の折りたたみと溶解性を高めるチオレドキシン (Trx) とヒスチジンタグ (His) を融合パートナーとしたサケ組換え (rs) IGFBP (Trx.His.rsIGFBP) を大腸菌 (Rosetta-gami) にて発現させた。その後、ニッケルカラムを用いて精製し、エンテロキナーゼ (EK) による酵素処理を行って融合パートナーを切断し、rsIGFBP を逆相クロマトグラフィーにより精製した。また、サケ科魚類の血中 IGF-1 の主要な運搬役とされる IGFBP-2b について、Trx.His もしくは His タグを融合パートナーとした組換えタンパクも同様の方法で作製した。

#### (2) 組換え IGFBP の投与・添加実験

作製した rsIGFBP について、サクラマス初代培養脳下垂体細胞を用いた添加実験を行った。まず、サクラマス 1 年魚から脳下垂体を摘出し、細断後コラゲナーゼにより細胞を分離した。そして Serum Replacement を含む培養液 RPMI にて 1~3 日間培養し、IGF-1 と IGFBP を添加して、24 時間後に細胞と培養液を回収した。IGF-1 と IGFBP 添加による GH 合成・分泌調節作用を、抗 GH 血清を用いた TR-FIA により調べた。

#### (3) ゲノム編集による機能消失実験

代表者らは、米国冷水養殖研究所の Cleveland 博士と共同でニジマスの IGFBP-2b1 と -2b2 のゲノム編集によるダブルノックダウン (KD) 個体を作出した。本研究では、IGFBP-2b KD による他の IGFBP や IGF-1 などの補償的反応を調べた。

#### (4) 新しい免疫測定系の確立

融合パートナー付きの組換えニジマス (rt) IGFBP-2b を用いて TR-FIA の確立を行った。すなわち、Trx.His.rtIGFBP-2b をユーロピウム (Eu) で標識するとともに測定スタンダードとして用いた。抗血清はこれまでに研究代表者らが作製した抗精製マスノスケ IGFBP-2b 抗血清を用いて、競合法による確立を行った。

#### (5) 複数の成長指標を用いた養殖魚の成長診断

国内ではサクラマスを対象に、国外ではニジマスを対象に、養殖魚の成長度合いを血中 IGF-1 と IGFBP を指標に用いて診断した。すなわち、養殖魚の成長をプラス (IGF-1 と IGFBP-2b) とマイナス (IGFBP-1a と -1b) の両側面から診断した。

サクラマス幼魚を異なる塩分濃度 (0 (<0.1)、11 もしくは 22 psu) に 10 日間馴致し、その後、5 日間の絶食と 5 日間の再給餌を行って IGFBP の反応を解析した。

ニジマスをを用いた飼育実験では、供試魚を様々な光周期下で飼育して、成長と海水適応能の発達過程を調べた。さらに、給餌量を調節して成長を制御し、海水適応能の発達過程と血中 IGF-1 と IGFBP との関係性を調べた。また、ニジマスを給餌、絶食および再給餌群に分け約 1 ヶ月飼育

した。再給餌群は3週間の絶食の後、10日間の再給餌を行った。個体標識を行って、瞬間成長率を算出し、各パラメータとの関係を解析した。

#### 4. 研究成果

##### (1) サケ IGFBP-1 サブタイプの組換えタンパクの作製

サクラマス IGFBP-1a と-1b の新規サブタイプ (1a1 と 1b2) の cDNA をクローニングした。そして、両者を Trx と His タグを付加した融合組換えタンパクとして大腸菌発現系を用いて発現させた。融合組換えタンパクをニッケルアフィニティークロマトグラフィーにて精製した。さらに融合パートナーを EK により切断し、組換えタンパクを HPLC を用いた逆相クロマトグラフィーを用いて精製した。これらは IGF-1 結合能を有していることが確認された (図 1)。さらに、サクラマスおよびニジマスの組換え IGFBP-2b1 を作製した。サクラマス組換え IGFBP-2b1 は、Trx.His を融合パートナーとして発現させ、その後、酵素切断および精製を行った。ニジマス組換え IGFBP-2b は His タグと共に多量に発現させ、ニッケルカラムにて精製した。

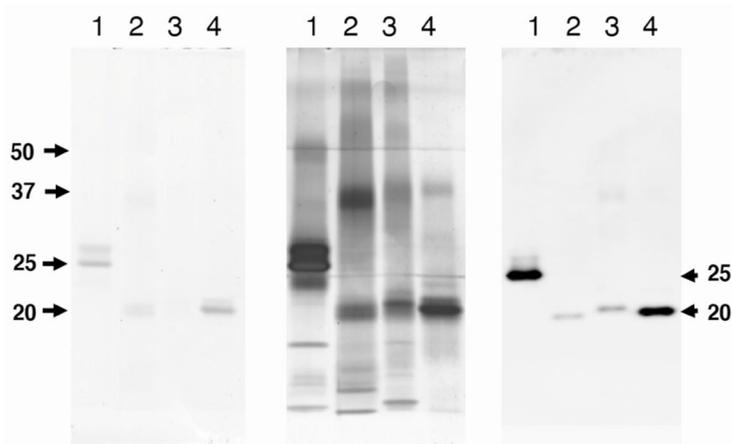


図 1. 4 種の組換えサケ IGFBP-1 サブタイプの作製

##### (2) 組換え IGFBP の投与・添加実験

これまでに作製した他の IGFBP-1 サブタイプと併せて、脳下垂体初代細胞培養系を用いて成長ホルモン (GH) 分泌量を指標に機能解析を行ったところ、サブタイプによって IGF-1 活性阻害作用の強さに違いがあることが明らかになった (図 2)。

また、rsIGFBP-2b を添加した脳下垂体細胞培養実験では、rsIGFBP-2b は IGF-1 が非存在下において GH 分泌を促進することが示唆された。

さらに、His.rtIGFBP-2b1 をニジマス幼魚に生体投与したところ、血中 IGF-1 量は変化しなかったが、投与 2 日後に個体の肥満度と正の相関を示すようになった。現在のところこのメカニズムおよび意義については不明であるが、魚類において初めて IGFBP-2b の生体投与の影響を調べた例となる。

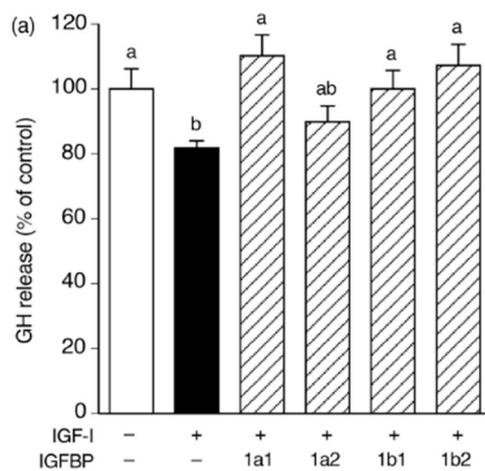


図 2. 4 種 rsIGFBP-1 の IGF-1 阻害作用

##### (3) ゲノム編集による機能消失実験

ニジマスの IGFBP-2b1 と-2b2 のダブル KDF0 魚 (図 3) に対し、絶食・再給餌実験を行った。そして、血中 IGF-1 遊離型と結合型) や他の IGFBP の補償的反応を合わせて解析した。結果、給餌・絶食条件下の IGFBP-2b KD 魚において各パラメータの血中量の変化 (図 4) に加えて、遊離型や結合型 IGF-1 との関係において他の IGFBP による補償的な反応が見られた。

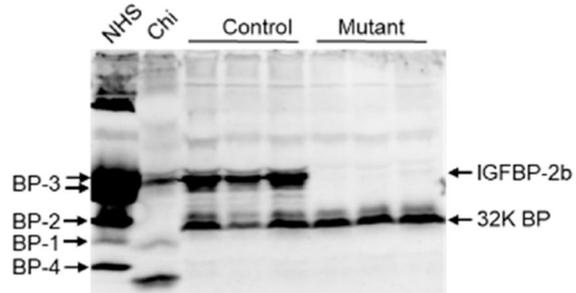


図 3. IGFBP-2b ノックダウンニジマスの作出

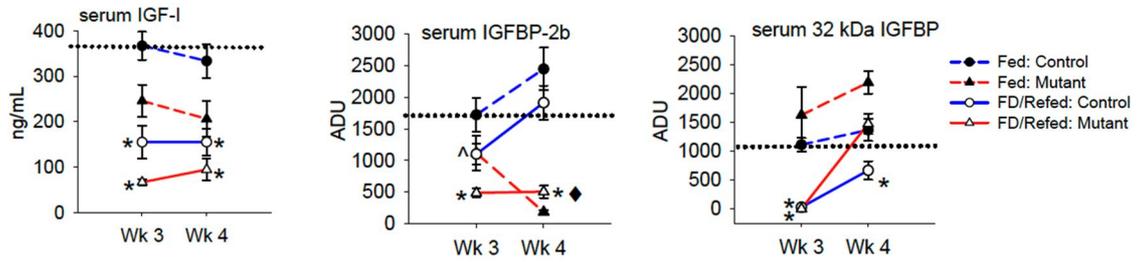


図 4. ゲノム編集魚における絶食・再給餌に対する IGF-1 と IGFBP の反応

(4) 新しい免疫測定系の確立と特性検定

Trx.His.rtlIGFBP-2b1 および His.rtlIGFBP-2b1 を Eu で標識し、TR-FIA に用いた。結果、Eu-Trx.His.rtlIGFBP-2b1 において良好なスタンダードカーブが得られた (図 5)。また、ニジマス血清の希釈系列とスタンダードカーブに平行性が認められ、TR-FIA が確立された。また、マスノスケやシロザケの血清希釈系列でも平行性が認められ、本測定系のサケ科魚類における汎用性が示された。IGFBP-2b に関してはこれまでに放射免疫測定系 (RIA) が研究代表者らによって確立されていたが、放射性物質の使用停止以来、10 年以上測定系は稼働していなかった。本 TR-FIA により再び血中 IGFBP-2b 量の定量が可能となった。

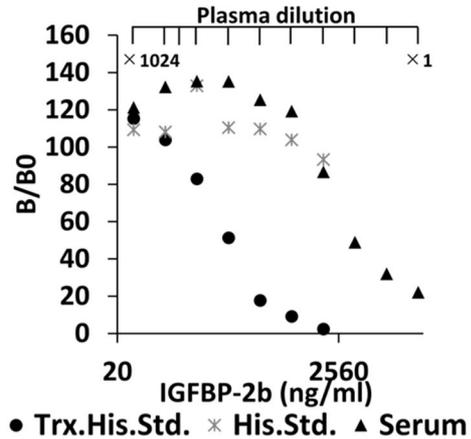


図 5. IGFBP-2b のスタンダードカーブ

(5) 複数の成長指標を用いた養殖魚の成長診断

サクラマス幼魚を異なる塩分濃度に馴致して、成長を IGF-1 と IGFBP を用いて評価した。結果、体液とほぼ等しいとされる 11 psu には成長パラメータの活性化は認められなかった。また、22 psu においては、成長の阻害型とされる IGFBP-1a と 1b の血中量が高くなり、ストレス下にあると考えられた (図 6)。

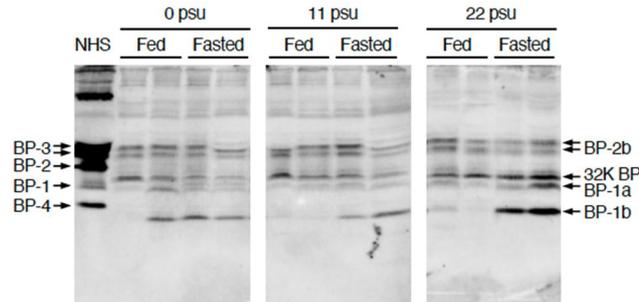


図 6. 異なる塩分下に馴致したサクラマスの血中 IGFBP

ニジマスを経験したところ、魚体サイズ、血中 IGF-1・IGFBP-2b 量および海水適応能の指標である鰹  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPase (NKA) の活性の間に正の相関が見られた。これらの関係をさらに、給餌量により成長を調節した飼育実験で実証した。結果、海中養殖用のニジマス種苗生産には、魚体サイズを一定以上にすることが重要であることが示唆された。

また、別の絶食・再給餌実験において、血清試料中の IGFBP をリガンドプロットで解析したところ、IGFBP-2b が主要なタイプとして検出され、個体の成長率とも正の相関を示した (図 7)。さらに、確立した IGFBP-2b に対する TR-FIA においても、同様の結果が得られ、本タイプは成長指標として有用であると考えられた。一方、通常サケ科魚類の血中に存在し、成長の負の指標としての有用性が期待されている IGFBP-1a と 1b はほとんど検出されなかった。この結果から、餌量が十分な養殖環境下での育種が進んだ本種の系統では、成長抑制型の IGFBP-1 の調節機能が低下していることが示唆された。一方、32kDa の IGFBP は弱いながらも成長率と正の相関が見られたことから、本種の成長調節における役割が注目される。

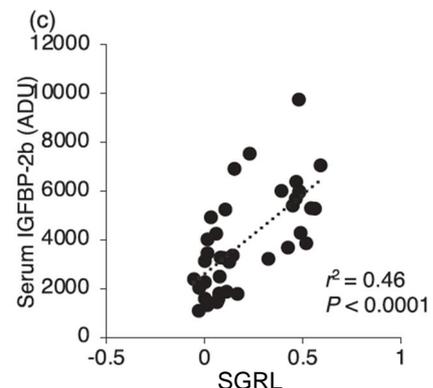


図 7. 血中 IGFBP-2b と成長率との関係

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計11件（うち査読付論文 10件 / うち国際共著 5件 / うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Hayashi, M., Maruoka, S., Oikawa, J., Ugachi, Y., and Shimizu, M.	4. 巻 38
2. 論文標題 Effects of acclimation to diluted seawater on metabolic and growth parameters of underyearling masu salmon ( <i>Oncorhynchus masou</i> )	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Zool. Sci.	6. 最初と最後の頁 513-522
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2108/zs210048	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 Izutsu, A., Tadokoro, D., Habara, S., Ugachi, Y., and Shimizu, M.	4. 巻 320
2. 論文標題 Evaluation of circulating insulin-like growth factor (IGF)-I and IGF-binding proteins as growth indices in rainbow trout ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> )	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Gen. Comp. Endocrinol.	6. 最初と最後の頁 114008
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ygcen.2022.114008	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 Moriyama, S., Miyasaka, K., and Furuta, T.	4. 巻 69
2. 論文標題 Effects of somatic growth and insulin-like growth factor mRNA expression in the liver of salmon by feeding with sugarcane bagasse extract	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Aquaicult. Sci.	6. 最初と最後の頁 195-202
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 Gomes, A.S., Kalanathan, T., Murashita, K., Ronnestad, I., Ishigaki, M., Takahashi, K., Silva, M.S., Wakabayashi, Y., Lai, F., Shimizu, M., Nilsen, T.O., and Martines, E.P.	4. 巻 11
2. 論文標題 Hypothalamic agrp and pomc mRNA responses to gastrointestinal fullness and fasting in Atlantic salmon ( <i>Salmo salar</i> , L.)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Front. Physiol.	6. 最初と最後の頁 61
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fphys.2020.00061	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 該当する

1. 著者名 Suzuki, S., Takahashi, E., Nilsen, T.O., Kaneko, N., Urabe, H., Ugachi, Y., Yamahara, E., and Shimizu, M.	4. 巻 526
2. 論文標題 Physiological changes in off-season smolts induced by photoperiod manipulation in masu salmon ( <i>Oncorhynchus masou</i> )	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Aquaculture	6. 最初と最後の頁 735353
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.aquaculture.2020.735353	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 Hasegawa, R., Miura, T., Kaneko, N., Kizaki, R., Oishi, G., Tanaka, H., Sato, M., Shimizu, M.	4. 巻 299
2. 論文標題 Production of two recombinant insulin-like growth factor binding protein-1 subtypes specific to salmonids	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Gen. Comp. Endocrinol.	6. 最初と最後の頁 113606
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ygcen.2020.113606	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 Cleveland, B.M., Habara, S., Oikawa, J., Radler, L.M., Shimizu, M.	4. 巻 11
2. 論文標題 Compensatory response of the somatotrophic axis from IGFBP-2b gene editing in rainbow trout ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> )	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Genes	6. 最初と最後の頁 1488
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/genes11121488	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 該当する

1. 著者名 Yamaguchi, G., Habara, S., Suzuki, S., Ugachi, Y., Kawai, H., Nakajima, T., Shimizu, M.	4. 巻 251
2. 論文標題 Effects of growth hormone and cortisol administration on plasma insulin-like growth factor binding proteins in juveniles of three subspecies of masu salmon ( <i>Oncorhynchus masou</i> )	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Comp. Biochem. Physiol. A	6. 最初と最後の頁 110821
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cbpa.2020.110821	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 Irachi, S., Hall, D.J., Fleming, M.S., Maugars, G., Bjornsson. B.T., Dufour, S., Uchida, K., McCormick, S.D.	4. 巻 519
2. 論文標題 Photoperiodic regulation of pituitary thyroid-stimulating hormone and brain deiodinase in Atlantic salmon	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Mol. Cell Endocrinol.	6. 最初と最後の頁 111056
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.mce.2020.111056	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 内田勝久	4. 巻 325
2. 論文標題 宮崎県沿岸域における循環型サクラマス養殖体制の確立と地域水産業の活性化	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 一般財団法人みやぎん経済研究所調査月報	6. 最初と最後の頁 2-8
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 Kaneko, N., Nilsen, T.O., Tanaka, H., Hara, A., Shimizu, M.	4. 巻 318
2. 論文標題 Intact rather than total circulating insulin-like growth factor binding protein-1a is a negative indicator of growth in masu salmon	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Am. J. Physiol. Regul. Integ. Comp. Physiol.	6. 最初と最後の頁 R329-R337
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1152/ajpregu.00099.2019	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16件 (うち招待講演 3件 / うち国際学会 3件)

1. 発表者名 Munetaka Shimizu
2. 発表標題 Physiological tools for evaluating growth status of migrating salmon
3. 学会等名 The Third NPAFC Virtual Workshop (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Munetaka Shimizu
2. 発表標題 Assessing growth of salmon in the wild by using hormones and proteins
3. 学会等名 Society for Experimental Biology (SEB) Annual meeting 2021 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 上野 賢、鹿島祥平・濱村由樹・棟方有宗・清水宗敬・宮西 弘・内田勝久
2. 発表標題 宮崎県産ヤマメの秋銀化発動に伴う甲状腺機能ならびに海水適応能の変化
3. 学会等名 令和3年日本水産学会秋季大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 井筒彩歌・田所大二・羽原史織・宇賀地優希・清水宗敬
2. 発表標題 ニジマスにおける生理学的な成長指標の評価
3. 学会等名 令和3年日本水産学会秋季大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 井筒彩歌・田所大二・羽原史織・宇賀地優希・清水宗敬
2. 発表標題 ニジマスのインスリン様成長因子 (IGF) -I と IGF 結合蛋白の絶食・再給餌に対する反応
3. 学会等名 第45回日本比較内分泌学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 羽原史織・及川 仁・井筒彩歌・Beth M. Cleveland・Lisa M. Radler・三浦拓人・山口銀乃介・清水宗敬
2. 発表標題 ニジマス <sup>1</sup> のインスリン様成長因子結合蛋白-2bのゲノム編集の効果と組換え蛋白の作製
3. 学会等名 令和4年度日本水産学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 及川 仁・中村 周・金子信人・虎尾 充・越野陽介・清水宗敬
2. 発表標題 シロザケ稚魚の成長に及ぼす降海前後の摂餌状態と低水温の影響
3. 学会等名 令和3年度日本水産学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 植松康成・松田裕之・棟方有宗・阿部倫久・矢田崇
2. 発表標題 人工水路によるサクラマス好適種苗の選別法の検討
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

1. 発表者名 長谷川竜也・田中英絵・木崎亮佑・佐藤萌絵・清水宗敬
2. 発表標題 サケ科魚類に特有な4つのインスリン様成長因子結合蛋白-1の組換え蛋白作製と精製
3. 学会等名 令和元年度日本水産学会北海道支部大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Beth M. Cleveland, Ginnosuke Yamaguchi, Shiori Habara, Lisa M. Radler, and Munetaka Shimizu
2. 発表標題 Editing the duplicated insulin-like growth factor binding protein-2b gene in rainbow trout ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> ) and the compensatory response of the somatotrophic axis
3. 学会等名 4th International Conference on Integrative Salmonid Biology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 鈴木章太郎・高橋英佑・Tom Ole Nilsen・卜部浩一・宇賀地優希・山羽悦郎・清水宗敬
2. 発表標題 光周期操作によるサクラマス ( <i>Oncorhynchus masou</i> ) のスマルト化の早期誘導とそれに伴う生理学的変化
3. 学会等名 令和2年度日本水産学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 金子信人・Tom Ole Nilsen・田中英絵・原 彰彦・清水宗敬
2. 発表標題 サクラマスにおける血中インスリン様成長因子結合蛋白-1aと成長率との関係
3. 学会等名 令和2年度日本水産学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 長谷川竜也・三浦拓人・木崎亮佑・田中英絵・佐藤萌絵・清水宗敬
2. 発表標題 サケ科魚類に特有なインスリン様成長因子結合蛋白-1の組換え蛋白作製と機能解析
3. 学会等名 令和2年度日本水産学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 宮西 弘・前川龍之介・上林大介・宇賀地優希・清水宗敬・渡邊壯一・金子豊二・内田勝久
2. 発表標題 ヤマメ仔稚魚期の海水経験による成長促進
3. 学会等名 令和2年度日本水産学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 羽原史織・山口銀乃介・Beth M. Cleveland・Risa M. Radler・清水宗敬
2. 発表標題 ニジマスのインスリン様成長因子結合蛋白のゲノム編集と絶食への応答
3. 学会等名 令和2年度日本水産学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 植松康成, 棟方有宗, 松田裕之
2. 発表標題 1尾の雌の発眼卵の湿重量ならびに遊泳層に基づく2段階選別によるサクラマス好適種苗選別方法の検討
3. 学会等名 令和2年度日本水産学会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計15件

1. 著者名 Munetaka Shimizu	4. 発行年 2021年
2. 出版社 Elsevier	5. 総ページ数 4
3. 書名 Handbook of Hormones, 2nd edition (章分担) : 28B. Insulin-like growth factor-1	

1. 著者名 Munetaka Shimizu	4. 発行年 2021年
2. 出版社 Elsevier	5. 総ページ数 4
3. 書名 Handbook of Hormones, 2nd edition (章分担) : 28C. Insulin-like growth factor-2	

1. 著者名 Munetaka Shimizu	4. 発行年 2021年
2. 出版社 Elsevier	5. 総ページ数 4
3. 書名 Handbook of Hormones, 2nd edition (章分担) : 28D. Insulin-like growth factor binding proteins	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2020年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 4
3. 書名 海洋と生物 (章分担) : サクラマス その生涯と生活史戦略 (17) ドローンによる空からの行動追跡	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2020年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 4
3. 書名 海洋と生物 (章分担) : サクラマス その生涯と生活史戦略 (18) 切欠き魚道の試行	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2020年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 4
3. 書名 海洋と生物（章分担）：サクラマス その生涯と生活史戦略（19） サクラマス研究のアウトリーチ（初等教育）	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2020年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 4
3. 書名 海洋と生物（章分担）：サクラマス その生涯と生活史戦略（20） サクラマス研究のアウトリーチ（国際研究・教育交流）	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2020年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 4
3. 書名 海洋と生物（章分担）：サクラマス その生涯と生活史戦略（21） サクラマスの生活史戦略	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2019年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 4
3. 書名 海洋と生物（章分担）：サクラマス その生涯と生活史戦略（11） サクラマスの保全	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2019年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 4
3. 書名 海洋と生物 (章分担) : サクラマス その生涯と生活史戦略 (12) サクラマスと生態系の関係	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2019年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 4
3. 書名 海洋と生物 (章分担) : サクラマス その生涯と生活史戦略 (13) サクラマスの秋スマルト	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2019年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 4
3. 書名 海洋と生物 (章分担) : サクラマス その生涯と生活史戦略 (14) サクラマス群の回遊行動の進化 (前編)	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2019年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 4
3. 書名 海洋と生物 (章分担) : サクラマス その生涯と生活史戦略 (15) サクラマス群の回遊行動の進化 (後編)	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2019年
2. 出版社 生物研究社	5. 総ページ数 4
3. 書名 海洋と生物(章分担): サクラマス その生涯と生活史戦略 (16) 太平洋サケの回遊行動の進化(前編)	

1. 著者名 棟方有宗	4. 発行年 2020年
2. 出版社 湊文社	5. 総ページ数 4
3. 書名 アクアネット(章分担): サケ科魚類の資源管理と放流	

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>研究代表者研究室ホームページ  <a href="https://www.fishendocrinology.com">https://www.fishendocrinology.com</a></p>
--

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	棟方 有宗  (Munakata Arimune)  (10361213)	宮城教育大学・教育学部・准教授    (11302)	

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	森山 俊介  (Moriyama Shunsuke)  (50222352)	北里大学・海洋生命科学部・教授   (32607)	
研究分担者	内田 勝久  (Uchida Katsuhisa)  (50360508)	宮崎大学・農学部・教授   (17601)	

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			
米国	冷水養殖研究所			
ノルウェー	ベルゲン大学	ユニ研究所		