

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 5 年 5 月 19 日現在

機関番号：14501

研究種目：挑戦的研究（萌芽）

研究期間：2019～2022

課題番号：19K22462

研究課題名（和文）産卵回遊の分子生態メカニズム：嗅覚記憶仮説の検証

研究課題名（英文）Molecular mechanisms of fish spawning migration: testing the olfactory imprinting hypothesis

研究代表者

奥田 昇（Okuda, Noboru）

神戸大学・内海域環境教育研究センター・教授

研究者番号：30380281

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 4,900,000円

研究成果の概要（和文）：沖合回遊性の琵琶湖固有種ニゴロブナは出生水田に産卵回遊する。この母田回帰メカニズムとして嗅覚記憶仮説を実験的に検証するために、水田生育稚魚を成長・成熟させ、様々な匂い物質に曝露したところ、出生水田や同種・同胞個体の匂いを選好した。匂いの提示順序で選好性が変化することから、複数の環境情報を手がかりに階層的にナビゲーションすることが示唆された。続いて、出生期の嗅覚刷り込みと産卵回遊上期の嗅覚想起に關与する遺伝子を探索するために、ニゴロブナおよび非回遊性近縁種ギンブナの稚魚・成魚の脳・嗅覚神経系組織の遺伝子発現パターンを比較した結果、ニゴロブナで嗅覚受容体や嗅覚神経系の発生に關与する遺伝子が高発現した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

サケ科魚類は大海から母川回帰するために、嗅覚記憶に基づいて複数の環境情報を手がかりに出生地まで階層的にナビゲーションすることが知られている。本研究は、サケ科魚類とは独立に進化したコイ科魚類が類似の産卵回帰メカニズムを有することを実証した。また、同科のモデル生物であるゼブラフィッシュや回遊性サケ科魚類で報告される嗅覚記憶に關連した遺伝子がニゴロブナの嗅覚・脳神経組織でも高発現することを明らかにした。さらに、耳石ストロンチウム安定同位体分析を用いて、地域集団の母田回帰率を調べる手法を確立した。一連の研究成果は、絶滅が危惧される本魚の保全活動を促進し、活動が回帰率に及ぼす効果を検証するのに役立つ。

研究成果の概要（英文）：We demonstrated that *Carassius buergeri grandoculis*, which is a migratory crucian carp endemic to Lake Biwa, can perform spawning migration to the natal rice paddy. We conducted laboratory experiments to test if olfactory memory functions as mechanisms for its homing behavior, using experimental fishes which were reared in a rice paddy for 3 weeks and then grown into adults in the outdoor pond with lake water for 3 years to simulate its migratory life. The fish preferred to odors of natal rice paddy, conspecifics and compatriots, and their preferences were affected by the order of odor exposure, supporting the hierarchical navigation hypothesis. RNAseq revealed that many genes, e.g., those encoding olfactory receptors and related to the development of olfactory neurons, olfactory learning, and kin imprinting and recognition, were upregulated in olfactory nerve system and telencephalon of juveniles and spawning adults in the migratory species compared to non-migratory sister species.

研究分野：生態科学

キーワード：産卵回遊 母田回帰 嗅覚記憶 階層的ナビゲーション仮説 耳石 ストロンチウム安定同位体 RNAseq  
q ニゴロブナ

## 様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

回遊(渡り)は多様な分類群で進化した普遍的な行動形質である。回遊生物の中には、繁殖のために出生地へ回帰(帰巢)する習性を示す種がいる。この産卵回遊の生理学的機構は幾つかの生物種で報告されているものの、異なる分類群に通底する回帰習性の行動・分子生態学的基盤はよく分かっていない。

琵琶湖の固有魚の多くは、断層活動によって創出された深い湖盆に河川性種が進出し、沖合環境に適応進化した。その中の一種ニゴロブナは、浅水域で底生生活するギンブナから分化し、沖合で回遊生活を営む。滋賀県の郷土料理「鮒ずし」の材料として古くから親しまれる水産有用種であるが、その漁獲量は1980年代に減少し、以降、低水準で推移する。個体群減少の一因として、開発による産卵場所の消失が指摘されている(藤岡 2013)。湖岸域の水田は主要な産卵場であったが、湖水を揚水する逆水灌漑の普及により湖から水田への産卵遡上が物理的に阻害されたため、産卵場として十分に機能していない。このような背景の下、滋賀県は、水田への魚類の産卵遡上を促す「魚のゆりかご水田」事業を2006年より開始した。さらに、水産資源増殖の一環として、滋賀県水産試験場が、耳石を化学標識したニゴロブナ種苗を水田に放流したところ、数年後に成熟した標識魚が水田に産卵遡上することを明らかにした(片岡ほか未発表)。この調査結果は、本種が母田回帰習性を有することを示唆するが、標識魚が水田から琵琶湖沖合まで分散・回遊した直接証拠はなく、野生魚の回帰習性は明らかとなっていない。

### 2. 本研究の目的

本研究は、ニゴロブナ野生集団の母田回帰習性に焦点を当てながら、1) 硬組織である耳石に含まれるストロンチウム(Sr)の安定同位体を天然トレーサーとして、個体の回遊履歴を推定する手法を確立すること、2) 母田回帰の至近メカニズムとして、嗅覚記憶仮説を実験的に検証すること、3) 本種と非回遊性近縁種の脳・嗅覚神経系組織で発現する遺伝子を網羅的に解析・比較することにより、母田回帰の分子生態学的基盤を明らかにすることを目的とする。

### 3. 研究の方法

#### (1) 耳石ストロンチウム同位体を用いた母田回帰の推定

硬組織である魚類耳石は代謝回転しないため、個体成長に伴い、その生息地の地球化学的環境情報を時々刻々と輪紋に刻み込むタイムレコーダーの役割を果たす。陸水のストロンチウム安定同位体比( $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ )は集水域の地質特性を反映して、高い空間異質性を示す。 $10^{-6}$ の解像度をもつこの分析技術を用いることにより、琵琶湖に流入する河川の集水域を判別することが可能である(Nakano et al. 2005)。

まずは、滋賀県水産試験場が標識放流後、再捕獲した母田回帰魚を用いて、耳石ストロンチウム同位体に基づく出生地推定法の有効性を検証した。滋賀県安土町常楽寺(図1)の水田に標識放流され、2-4年後に母田回帰した種苗成魚17個体から礫石を摘出し、扁平面の長軸方向に対して垂直に切断後、耳石核(孵化から仔稚魚に形成される耳石の中心部)が表出するように薄切片試料を作製した。耳石核微小コア(幅100 $\mu\text{m}$ 、深さ80 $\mu\text{m}$ )をマイクロドリルで掘削し、硝酸溶解後、イオン交換樹脂にてSrを抽出し、表面電離型質量分析装置を用いてSr安定同位体分析に供試した。さらに、種苗放流水田の用排水路から試水を採集し、同様の手順でSr抽出後、安定同位体分析に供試した。耳石核は仔稚魚期に形成されるため、水田で生育した仔稚魚の耳石核とその生息環境水の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ は一致すると期待される。

続いて、2015-2021年に琵琶湖辺10地点(図1)の水田・水路・内湖においてフナ属野生集団の稚魚73個体とその生息環境水を採集した。稚魚期のフナ属は外部形態で種同定が困難なため、本サブテーマにおける解析では全てフナ属とみなした(ただし、サブテーマ3で採集した稚魚は、種特異的なSNPに基づいて、ニゴロブナとギンブナを種判別した)。これらの採集個体から礫石を摘出し、耳石を丸ごと硝酸で溶解した後、環境水試料とともにSrを抽出して、安定同位体分析に供試した。

最後に、2つの集落(須原・北船木;図1)で営まれる「魚のゆりかご水田」に産卵回遊した成魚10個体から礫石を摘出し、耳石薄切片試料を作製後、耳石核から縁辺部まで形成される複数の輪紋に沿って微小コア掘削を行い、Sr安定同位体比の時系列解析を試みた。

#### (2) 母田回帰の至近メカニズムの実験的検証

大海を回遊後、母川回帰するサケ科魚類では、地磁気・嗅覚・視覚など空間階層性のある複数の環境情報を手がかりとして、出生地まで回帰することが報告されている。これを階層的ナビゲ

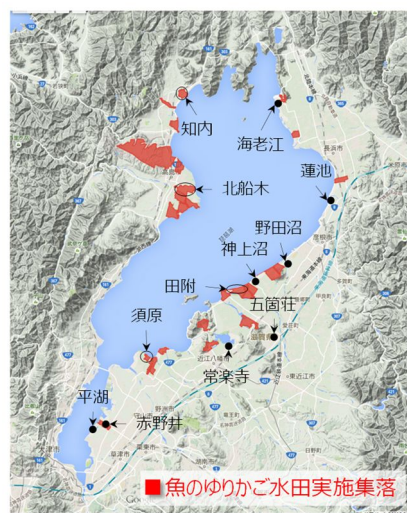


図1 琵琶湖集水域におけるフナ属魚類および生息環境水試料の採集地。赤塗は、「魚のゆりかご水田」実施集落。

ーション仮説とよぶ(Bett and Hinch 2016)。水田で出生・生育したニゴロブナ稚魚は、琵琶湖沖合で2-3年間の回遊生活を経て母田回帰すると考えられることから、本研究では、サケ科魚類の母川回帰の至近メカニズムである嗅覚記憶、すなわち、生育環境水に対する嗅覚記録(匂いの刷り込み)と産卵遡上期の嗅覚想起(刷り込まれた匂いへの誘引)が本種でも作動するか否か実験的に検証することを試みる。本研究では、ニゴロブナが琵琶湖の広大な沖合から出生水田まで回帰するために、複数の手がかりを用いて階層的にナビゲーションするという仮説を提案する(図2)。

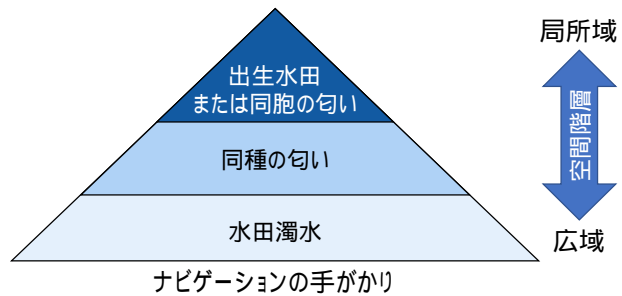


図2 ニゴロブナにおける階層的ナビゲーション仮説。本種は、灌漑期の水田排水を産卵開始の合図として沖合から接岸し、同種個体の匂いを手がかりとして集団産卵に参加する。さらに、出生地で刷り込まれた水田土壌の匂い、または、水田で同棲した同胞個体の匂いを手がかりとして、出生水田に回帰する。

この仮説を検証するために、孵化直後の種苗を魚のゆりかご水田(赤野井; 図1)で約3週間、飼育後、滋賀県水産試験場に移植し、湖水を循環させた野外大型水槽で集団飼育することで沖合回遊生活を再現した。3齢に達した成魚37個体(雄18尾、雌19尾)を行動実験に供試した。二者択一水路に半日間馴致させた個体に対して、両水路から異なる匂い物質を流し、被験個体の行動をビデオカメラで記録後、各水路に滞在する述べ時間を選好性の指標とした。各個体について、以下の5つの手がかりを提示する実験を実施した: 1) 非出生水田水 vs 湖水(対照区)、2) 出生水田水 vs 湖水(対照区)、3) 出生水田水 vs 非出生水田水、4) 同種個体飼育水 vs 異種個体(ゲンゴロウブナ)飼育水、5) 同種同胞個体飼育水 vs 同種異胞個体飼育水。また、階層性のある手がかりの提示順序が匂いに対する選好性に及ぼす影響を評価するために、14個体については、水田の匂いに曝露する実験1)-3)と魚類の匂いに曝露する実験4)-5)の順番を入れ替えて選好性の変化を調べた。

### (3) 母田回帰の分子生態学的基盤の解明

母田回帰の至近メカニズムを司る出生期の嗅覚刷り込みと産卵遡上期の嗅覚想起に関する遺伝子を網羅的に探索するために、ニゴロブナおよび非回遊性近縁種ギンブナ野生集団の脳・嗅覚神経組織のトランスクリプトーム解析(RNAseq)を実施した。水田・水路で捕獲した両種の稚魚各8個体、および、水田・水路に産卵遡上した両種の成魚各8個体を採集し、匂い物質を受容する嗅覚受容体が密集する嗅上皮、嗅上皮の嗅細胞で発生した電気信号を脳に伝達する嗅球、魚類の記憶を司る終脳を麻醉下で速やかに摘出した。なお、成魚の嗅球は頭蓋内の脂肪組織に埋没しているため摘出が難しく、試料欠損が頻発したため、解析から除外した。各組織は、RNA laterに浸漬し、分析まで冷凍保存した。RNAを抽出後、RNAライブラリを作成し、次世代シーケンサー(MiSeq, Illumina)を用いて配列解析した。配列データからFASTQファイルを作成後、得られたリードをキンギョのリファレンスゲノムへマッピングし、稚魚と成魚それぞれにおける遺伝子の発現量を種間で比較した。なお、ニゴロブナとギンブナの種判別には、一塩基多型(SNP)マーカーを用いたが、誤判定が疑われる稚魚3個体は遺伝子発現パターンを次元圧縮して比較するt分布型確率的近傍埋め込み法(t-SNE)を用いた解析から除外した。最後に、発現量に種間変異が見られる遺伝子(DEG)についてGO解析を行い、遺伝子機能を推定した。

## 4. 研究成果

### (1) 耳石ストロンチウム同位体を用いた母田回帰の推定

標識・再捕獲した母田回帰魚の内、耳石核試料のストロンチウム含量が同位体分析必要量に満たなかった2検体を除いて、15検体の耳石核 $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ を測定したところ、平均値は0.71103‰となり、極めて小さい個体間変異を示した( $\pm 0.00011\%$ )。一方、水田用排水路の生息環境水の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ は0.71108‰の値を示し、耳石核の安定同位体比にほぼ一致した。

琵琶湖辺で採集された稚魚耳石の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ は生息環境水の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ と高い相関を示した(図3)。さらに、標識再捕獲魚の仔稚魚生育期に形成される耳石核と生息環境水の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ の値は、この回帰直線上に位置した。これらの結果より、産卵遡上親魚の耳石核とその産卵場の環境水の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ に基づいて、産卵回帰の有無を推定する手法の有効性が実証された。

しかし、地質特性の似た集水域間や集水域内の異なる水田間では、耳石核 $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ が類似した値を示すため(図3)、Sr同位体のみに基づいて、ピンポイントで出生水田を特定するのは困難である。また、1か所

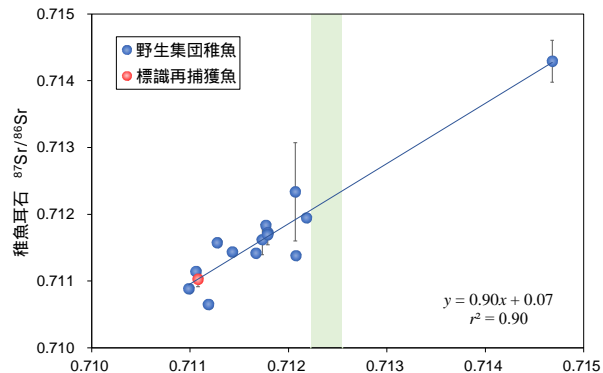


図3 フナ属野生集団稚魚の耳石(青色)および母田回帰した標識・再捕獲成魚の耳石核(赤色)の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ とそれらの生息環境水の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ の関係。緑色帯は琵琶湖・北湖で測定された $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ のレンジを表す。



の水田・用排水路で複数回に亘って環境水の  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  を測定した事例では、同位体比に時間変動が観察された。この変動は、逆水灌漑により湖水が水田に導水されるため、対象集水域の水と混合することによって生じたと考えられる。したがって、産卵魚の遡上した地域の環境水の取りうる  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  の範囲内に遡上魚の耳石核  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  が一致する場合、個々の水田というより集水域レベルで出生地に回帰した蓋然性が高いと結論づけるのが妥当である。

生息環境水に対する稚魚耳石  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  の回帰直線の適合度は極めて高いものの ( $r^2=0.90$ )、その傾き (0.90) は 1 からややずれていた (図 3)。孵化直後の仔魚は、卵黄の栄養に依存して成長するため、その期間に形成される耳石核のストロンチウムは部分的に母親が回遊生活していた琵琶湖に由来する。琵琶湖・北湖の  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  は 0.71223-0.71255 の範囲で変動するため (図 3)、この値より高い集水域で生育した稚魚の耳石核  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  は環境水の値よりやや低くなり、逆に、湖水より低い同位体比を示す集水域で生育した稚魚の耳石核  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  は環境水より高くなると期待される。この母性効果によって、環境水に対する耳石核の同位体比の回帰直線の傾きが 1 より小さくなると考えられる。

耳石の Sr 同位体比が生息環境の Sr 同位体比を反映することを踏まえて、魚のゆりかご水田に産卵遡上した野生魚の耳石  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  を耳石核から成長軸に沿って縁辺部まで時系列で解析することにより、その回遊履歴を推定した (図 4)。須原地区の魚のゆりかご水田に遡上した 8 個体全てにおいて、耳石核の  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  がその水田・用排水路の環境水の値と一致したのに対して、北船木地区のゆりかご水田では、4 個体内、2 個体で耳石核が生息環境の同位体比と一致した。以上より、魚のゆりかご水田で出生したニゴロブナ野生集団においても、母田回帰する個体が高い割合で存在することが示唆された。また、いずれの個体も成長につれて、琵琶湖の Sr 同位体比に収れんすることが観察された (図 4)。ニゴロブナ野生集団では、ほとんどの個体が半年以内に出生地から琵琶湖に移出することが示唆されており (藤岡ほか 2020)、本研究によっても支持された。

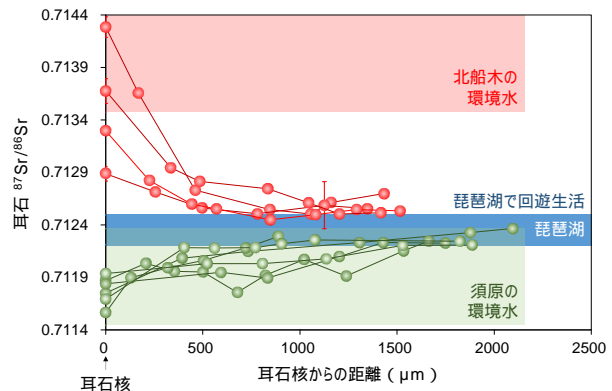


図 4 ニゴロブナ地域集団 (須原: 緑丸。北船木: 赤丸) における耳石  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  の時系列解析。緑色と赤色帯は須原と北船木の田面・用排水路における環境水の  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  の標準偏差を表し、青色帯は湖水の  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  のレンジを表す。逆水灌漑によって、ゆりかご水田に湖水が導入されるため、田面水や用排水路水の  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  には、時間変動性がみられる。

結論として、耳石の Sr 同位体に基づいて母田回帰や回遊履歴を推定する手法の有効性が実証された。今後、解析例数を増やすことによって、地域集団の母田回帰率を比較したり、回帰率の地域変異をもたらす要因を解明したりするなど保全研究への応用が期待される。

## (2) 母田回帰の至近メカニズムの実験的検証

仔稚魚期に魚のゆりかご水田の匂いに刷り込まれたニゴロブナ成魚を用いて、図 2 の階層的ナビゲーション仮説を実験的に検証したところ、雌雄ともに対照区の湖水より出生水田を有意に選好した (図 5a)。しかし、非出生水田に対しても緩やかな選好性がみられることから (図 5b)、単に水田の濁水に反応している可能性も否定できない。そこで、出生水田と非出生水田の匂いを同時に提示したところ、出生水田に強い選好性を示した (図 5c)。以上より、ニゴロブナは出生水田を記憶・識別する能力を有すると結論づけられる。出生後 3 週間という短期間に刷り込まれた水田土壌の匂いを 3 年間という長期に亘って記憶していたという事実は驚くべきである。

続いて、同種と近縁異種 (ゲンゴロウブナ) の飼育水を同時に提示すると、同種の匂いに対して有意な選好性を示した (図 5d)。さらに、魚のゆりかご水田で出生した同胞個体と同種異胞個体の飼育水を同時に提示すると、同胞個体を選好する傾向がみられた (図 5e)。同種や同胞に対

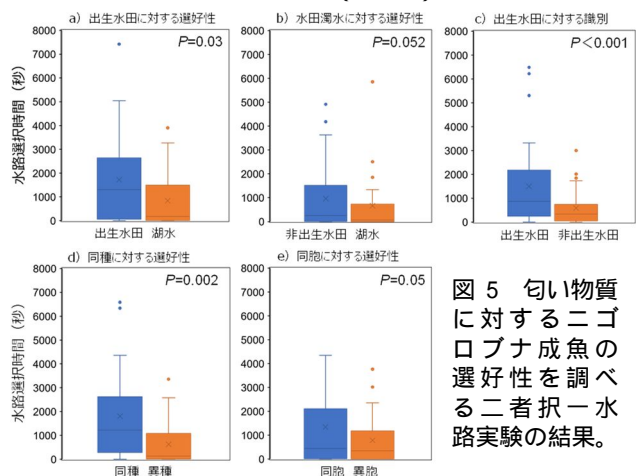


図 5 匂い物質に対するニゴロブナ成魚の選好性を調べる二者択一水路実験の結果。

する選好性は、雌より雄の方が強かった。ニゴロブナは、集団産卵をおこなうため、同種の匂いは産卵に参加するための重要な手がかりとなりうる。また、同胞の匂いが出生水田土壌に残留するのであれば、その匂いは母田回帰の重要な手がかりとなりうる。ニゴロブナと同じコイ科に属するモデル生物のゼブラフィッシュは、血縁認識能力をもち、仔稚魚期に刷り込まれた血縁の匂いを記憶することが報告されている (Gerlach et al. 2008)。また、その血縁認識に関与する手がかりが、主要組織適合性複合体 (MHC) であることも実証されている (Hinz et al. 2013)。本研究により、母

田回帰の至近要因を特定することはできなかったが、同胞個体が生産する匂い物質として MHC が水田土壌に残留するのであれば、母田回帰の普遍的な手がかりとなりうる。

本研究では、非出生水田と湖水を提示する実験を同種や同胞個体の匂いを提示する実験の後に実施すると、非出生水田への選好性が有意に低下した。図 2 の作業仮説で予測したように、琵琶湖の沖合を回遊するニゴロブナは、灌漑期の水田排水によって接岸回遊が誘発される(水野ほか 2010)。琵琶湖への水田排水流出は、水田が湛水されて産卵可能な場所が創出される手がかりとなりうるため、階層的ナビゲーションの第一段階と位置づけられる。続いて、集団産卵に参加するために、同種個体の匂いに誘引されると考えられる。最後に、出生水田の匂いを手がかりに母田回帰するために、水田の何らかの匂いを手がかりとして用い、その候補として水田土壌に残留する同胞個体固有の匂いが手がかりとなりうるかと推察された。同種・同胞個体の匂いを感知する状況は、湖辺の水路へ進入した後に生じるため、事後的に非出生水田の匂い刺激を提示しても選好性が惹起されないのかもしれない。一連の実験結果は、階層的ナビゲーション仮説を支持し、本種が複数の環境情報を手がかりとして、出生・生育地で刷り込まれた匂いを手がかりに母田まで回帰できることが実験的に実証された。

### (3) 母田回帰の分子生態学的基盤の解明

母田回帰の分子生態学的基盤を解明するために、刷り込み時の稚魚の嗅上皮・嗅球・終脳で発現する遺伝子、および、嗅覚想起時の成魚の嗅上皮・終脳で発現する遺伝子を網羅的に探索する RNAseq を実施した。母田回帰習性に関連した遺伝子を絞り込むために、ニゴロブナの姉妹種であり、回遊習性をもたないギンブナの稚魚および成魚における遺伝子発現パターンと比較した(図 6)。成魚と稚魚それぞれの嗅覚・脳神経系組織において遺伝子発現パターンの種間変異が観察された。とりわけ、ニゴロブナ稚魚の嗅球・終脳における遺伝子発現パターンは、ギンブナ稚魚のみならず、両種の成魚の嗅球・終脳とも顕著に異なる遺伝子発現パターンを示した。ギンブナに対してニゴロブナの稚魚および成魚の嗅覚・脳神経系で発現量が有意に増加または減少する遺伝子の数は数千に達した(表 1)。

続いて、発現量に有意な種間変異のみられる遺伝子( DEG )について GO 解析をおこない、それらの機能を推定した。ギンブナに比べてニゴロブナの稚魚で有意に発現量が増加する遺伝子として、ミトコンドリアの代謝関連遺伝子が数多く検出された。また、ニゴロブナ稚魚では、嗅覚受容体遺伝子、嗅覚神経の嗅球への経路探索に関与する遺伝子、サケにおいて嗅覚刷り込みに関連する遺伝子、ゼブラフィッシュにおいて血縁認識に関連する遺伝子などの発現量が増加した。他方、ニゴロブナ成魚では、嗅覚受容体や神経系のシグナル伝達・受容に関与する遺伝子、ゼブラフィッシュにおいて嗅覚学習に関連する遺伝子などの発現量が増加した。

本解析結果は、あくまでも種間変異を反映したものであり、嗅覚記憶に関連する遺伝子を特定できたわけではないが、同じコイ科のモデル生物であるゼブラフィッシュで報告されている嗅覚学習や血縁認識の能力はニゴロブナの匂い選択実験の結果と整合する。また、サケ科魚類の母田回帰への関与が示唆される遺伝子の発現量が系統的に全く異なるニゴロブナでも増加する点は進化的に興味深い。野生集団の母田回帰や行動実験における匂い選好性には個体間変異がみられることから、今後、制御環境下で様々な匂い物質に対する個体の応答と脳・嗅覚神経系の遺伝子発現の関係を解析し、嗅覚記憶に関連する遺伝子の候補を絞り込むことが課題となる。

### < 引用文献 >

Bett & Hinch (2016) Biological Reviews 91:728-759; Gerlach et al. (2008) Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences 275:2165-2170; Hinz et al. (2013) Scientific Reports 3:2800; Nakano et al. (2005) Science of the Total Environment 345:1-12; 水野ほか(2010) 魚類学雑誌 57:135-142; 藤岡(2013) 魚類学雑誌 60:57-63; 藤岡ほか (2020) 滋賀県水産試験場研報 56:1-10

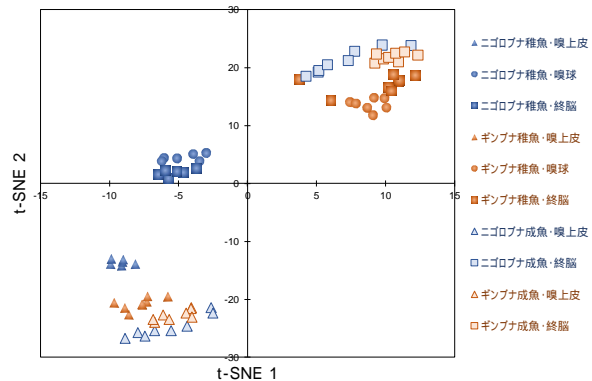


図 6 t-SNE を用いたニゴロブナとギンブナの稚魚および成魚の嗅覚・脳神経組織における遺伝子発現パターンの次元圧縮比較。

表 1 ギンブナに対してニゴロブナの稚魚および成魚の嗅覚・脳神経系組織で発現量が有意に増加または減少する遺伝子の数。

組織	成魚		稚魚	
	増加	減少	増加	減少
嗅上皮	1,418	2,482	2,070	2,070
嗅球	-	-	944	1,529
終脳	1,077	1,997	1,122	1,365

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Kakioka Ryo, Sutra Nobu, Kobayashi Hirozumi, Ansai Satoshi, Masengi Kawilarang W. A., Nagano Atsushi J., Okuda Noboru, Tanaka Rieko, Sato Masahiro, Yamahira Kazunori	4. 巻 34
2. 論文標題 Resource partitioning is not coupled with assortative mating in sympatrically divergent ricefish in a Wallacean ancient lake	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Evolutionary Biology	6. 最初と最後の頁 1133 ~ 1143
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jeb.13874	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 上原佳敏	4. 巻 7月10日号夕刊
2. 論文標題 現場と実験室から自然を診る：安定同位体分析を用いて	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 京都新聞	6. 最初と最後の頁 3
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 -

〔学会発表〕 計4件（うち招待講演 0件/うち国際学会 1件）

1. 発表者名 Yoshitoshi Uehara, Noboru Okuda
2. 発表標題 Fish nursery paddy field project
3. 学会等名 Japan-Korea Rural Planning Seminar (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 北田順也・長野健生・光田和季・大久保伸也・大植伸之・磯田能年・奥田昇
2. 発表標題 琵琶湖固有種ニゴロブナによる母田回帰メカニズム「嗅覚記憶」の実験的検証
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 奥田昇・北田順也・三品達平・長野健生・光田和季・大久保卓也・磯田能年・上原佳敏・小北智之・橋口康之・永野惇
2. 発表標題 産卵回避の分子生態メカニズム：嗅覚記憶仮説の検証
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 北田順也・上原佳敏・申基澈・小北智之・磯田能年・奥田昇
2. 発表標題 耳石ストロンチウム安定同位体を用いた琵琶湖のフナ属による母田回帰行動の解明
3. 学会等名 日本地球惑星科学連合
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 脇田 健一、谷内 茂雄、奥田 昇	4. 発行年 2020年
2. 出版社 京都大学学術出版会	5. 総ページ数 470
3. 書名 流域ガバナンス	

1. 著者名 奥田 昇	4. 発行年 2021年
2. 出版社 かもがわ出版	5. 総ページ数 230
3. 書名 地域と流域の超学際研究をゼロから始める. In: 230230 (近藤・大西編)	

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>総合地球環境学研究所 栄養循環プロジェクト(e-rec)  <a href="https://www.facebook.com/chikyu.erec/">https://www.facebook.com/chikyu.erec/</a>          栄養循環プロジェクト  <a href="https://www.chikyu.ac.jp/e-rec/">https://www.chikyu.ac.jp/e-rec/</a>          総合地球環境学研究所 栄養循環プロジェクト(e-rec)  <a href="https://www.facebook.com/chikyu.erec/">https://www.facebook.com/chikyu.erec/</a>          栄養循環プロジェクト  <a href="https://www.chikyu.ac.jp/e-rec/">https://www.chikyu.ac.jp/e-rec/</a>          ゆりかご水田チーム in 栄養循環プロジェクト  <a href="https://www.chikyu.ac.jp/e-rec/chosa.html#yurikago">https://www.chikyu.ac.jp/e-rec/chosa.html#yurikago</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	上原 佳敏  (Uehara Yoshitoshi)  (10759442)	総合地球環境学研究所・研究部・研究員   (64303)	
研究分担者	小北 智之  (Kokita Tomoyuki)  (60372835)	福井県立大学・海洋生物資源学部・准教授   (23401)	
研究分担者	大久保 卓也  (Okubo Takuya)  (60280814)	滋賀県立大学・環境科学部・教授   (24201)	

	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
研究協力者	磯田 能年  (Isoda Takane)	滋賀県水産試験場・主査	
研究協力者	北田 順也  (Kitada Jun-ya)	神戸大学・理学研究科・大学院生	



## 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
研究協力者	三品 達平  (Mishina Tappei)	理化学研究所・生命機能科学研究センター・研究員	
研究協力者	光田 和季  (Mitsuda Kazuki)	滋賀県立大学・環境科学部・学部生	
研究協力者	長野 健生  (Nagano Kenki)	滋賀県立大学・環境科学部・学部生	
研究協力者	橋口 康之  (Hashiguchi Yasuyuki)	大阪医科薬科大学・医学部・講師	
研究協力者	永野 惇  (Nagano Atsushi)	龍谷大学・農学部・教授	
研究協力者	申 基澈  (Shin Ki-Cheol)	総合地球環境学研究所・研究基盤国際センター・准教授	

## 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