

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 25 年 6 月 13 日現在

機関番号：12614

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2010～2012

課題番号：22380109

研究課題名（和文） 魚類の性分化過程と生殖機能の遺伝的・環境的制御メカニズムの解明

研究課題名（英文） Mechanisms of genetic and environmental control of gonadal sex differentiation and reproductive function in fish

研究代表者

ストルスマン C. A. (STRÜSSMANN C. A.)

東京海洋大学・海洋科学技術研究科・教授

研究者番号：10231052

研究成果の概要（和文）：メダカとトウゴロウイワシ類をモデルとして、「水温に対する性分化・生殖機能関連遺伝子の発現動態とその調節」、「生殖腺における高温起因のアポトーシス誘発機構」、「環境的性決定機構におけるストレス応答のメカニズム」および「生殖腺の温度感受性と性分化機構における中枢神経系の役割」について解析し、魚類の性分化過程と生殖機能の遺伝的・環境的制御における水温の分子生物学・生化学・生理学的作用機序の解明に資した。

研究成果の概要（英文）：This study examined how water temperature modulates the expression dynamics of several genes related to gonadal sex differentiation and reproductive function of fish, the process and effects of heat-induced gonadal apoptosis, the process and effects of environment-induced stress on gonadal sex determination, and the roles of the central nervous system in temperature-dependent gonadal sex determination using medaka and atheriniform fishes as models. This study provides novel and crucial insights on the molecular, biochemical, and physiological pathways of action of water temperature on the processes of gonadal sex differentiation and reproductive function of fish.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	4,400,000	1,320,000	5,720,000
2011年度	3,700,000	1,110,000	4,810,000
2012年度	3,400,000	1,020,000	4,420,000
総計	11,500,000	3,450,000	14,950,000

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：環境、温度、魚類、遺伝、生殖、性分化、性決定、ストレス

1. 研究開始当初の背景

動物種の存続あるいは資源維持には「性」が欠かせない。その「性」は最終的に繁殖を可能にするだけでなく、配偶子形成における染色体組み替えと有性生殖を通じて遺伝的多様性を生み出す原動力である。しかし、発生初期から成体に到るまで、「性」が健全に発達して機能することは脳・脳下垂体・生殖腺軸における複雑で精密な分子生物学・生化学的なプロセスを伴う。魚類は変温動物で

あるうえに、その性の発生過程と機能は哺乳類などの高等脊椎動物に比べて未発達なため外部の環境要因の影響を受けやすく、生殖障害が生じやすいとされている。魚類の繁殖に及ぼす水温の影響の具体的な例として、思春期発動年齢や産卵期間のずれなどがよく知られているが、近年、異常水温による性決定機構のかく乱、とりわけ個体が本来の性と異なる性を持ついわゆる「性転換個体」（Hattori et al. 2007）の存在や高水温によ

って生殖細胞が退行変性して生殖能力の低下を引き起こすこと (Ito et al. 2008) が報告されている。地球温暖化が進む中、魚類におけるそれらの異変の普遍性と作用機序の解明はもとより、異常水温がもたらす有用魚類資源の再生産機構ならびに生態系・生物多様性への影響予測が急務である。一方、水産養殖の効率的生産の立場から経済価値の高い性のみあるいは繁殖能力を持たない個体が大変有用とされており、性分化過程の解明および性統御技術の確立が望まれている。

魚類の性決定機構に及ぼす水温の影響 (温度依存型性決定機構) の報告はトウゴロウイワシ科のメニディア属が最初である (Conover 1981)。その後、他属のトウゴロウイワシ類や異体類、ティラピア、アメリカナマズなど生活史と分類を問わず様々な種で報告がなされている (Strüssmann and Patiño 1995, 1998; Devlin and Nagahama 2002; Strüssmann and Nakamura 2002)。最近では、本来性決定の遺伝的支配が強いとされているメダカ (Matsuda et al. 2002; Nanda et al. 2002) においても、発生初期の高温曝露により遺伝的雌が雄へ性転換することが判明した (Sato et al. 2005; Hattori et al. 2007)。一方、Strüssmann et al. (1998) によってそれまで哺乳動物の雄 (精巣) でしか報告がなかった高温起因の生殖細胞退行変性と消失がトウゴロウイワシ類の両性で確認され、それ以来、ブラックバスやアメリカナマズ、ティラピア、メダカなどの数多くの魚種で同様の報告がなされている (Strüssmann and Patiño 1998; Byerly et al. 2005)。研究代表者は魚類の性分化における環境 (温度) 依存性の普遍性についていち早く着目し (Strüssmann and Patiño 1998)、さらにこれまでの一連の研究からその発生メカニズムについていくつもの新知見を見出した。特に、下記の図にまとめたように、魚類の性分化の温度依存性には複数の性関連遺伝子やアポトーシス (プログラム細胞死)、中枢神経系からの伝達、ステロイドホルモン、そして、最近ではストレスホルモンの一種であるコルチゾールが関与していることを示した (Hattori et al. 2009)。

2. 研究の目的

以上、多くの魚種で性分化過程と生殖機能の温度依存性が確認されているが、水温がどのようにこれらのプロセスを左右するのか、すなわち水温とその分子・細胞学的機構との関わりの詳細は明らかではない (Strüssmann and Nakamura 2002)。特に、①温度に対する性分化・生殖機能関連遺伝子の発現動態とその調節ならびに②生殖腺における高温起因のアポトーシス誘発機構、さらに③環境的性決定機構におけるストレス

応答のメカニズムおよび④生殖腺の温度感受性および性分化機構における中枢神経系の役割について未解明な部分が多い。本プロジェクトでは、それらの課題に取り組んで、魚類の性分化過程と生殖機能の遺伝的・環境的制御メカニズムの解明に寄与する。

3. 研究の方法

本プロジェクトでは、魚類の性分化過程と生殖機能の遺伝的・環境的制御における水温の分子生物学・生化学・生理学的作用機序を解明するために、①温度に対する性分化・生殖機能関連遺伝子の発現動態とその調節ならびに②生殖腺における高温起因のアポトーシス誘発機構、さらに③環境的性決定機構におけるストレス応答のメカニズムおよび④生殖腺の温度感受性および性分化機構における中枢神経系の役割について、下記の「研究成果」で示す内容で研究を実施した。本研究では、メダカとトウゴロウイワシ類の近縁 3 種 (ペヘレイ、パタゴニアペヘレイ、ベスカドブランコ) をモデル魚種とした。これは、それぞれの近縁種の中で異なる性決定様式および遺伝型・温度依存型性決定機構の強度の存在が先行研究で確認されているため、比較解析が有利に進められるからである。また、日本メダカおよびパタゴニアペヘレイは、既に性の遺伝的マーカーを受け継ぐ系統が確立されているため、初期発生段階における遺伝子発現の性差の解析が他のモデル魚種に比べて効果的に行なえる。

4. 研究成果

本研究では、魚類の性分化過程と生殖機能の遺伝的・環境的制御の分子生物学・生化学・生理学的背景の解明を目標としている。

2010年度では、温度に対する性分化・生殖機能関連遺伝子の発現動態とその調節については、まず、温度依存型性決定を示すペヘレイ *Odontesthes bonariensis* における生殖腺刺激ホルモン(FSH・LH)の受容体遺伝子のクローニングと構造解析および雌誘発温度、性的中立温度と雄誘発温度での性分化における発現量を測定し、精巣分化には低レベルの *Fsh* と *Lhβ* サブユニット遺伝子の発現と高レベルの *Lh* 受容体遺伝子の発現が関与していると判明した。また、本種の *cyp11a1* と *cyp11b1* 遺伝子のクローニングと構造解析および性分化時期における発現量を測定し、精巣分化(*dmrt1*, *amh*, *sox9*, *nr5a1*, *sf-1*)と卵巣分化(*cyp19a1a*)関連のマーカー遺伝子の発現量と照らし合わせた結果、雄誘発温度では *cyp11b1* の発現が高く、精巣分化に重要な役割を担うことが示唆された。さらに、遺伝型・温度依存型性決定および高温感受性関連遺伝子の探索について、異なる水温でのペヘレイ仔魚の DNA マイクロアレイ解析を行っ

た結果、多数の候補遺伝子を同定し、発現解析では特に *ndrg3*, *pen*-と *hsp90* 遺伝子は性分化との関連性が示唆された。なお、温度依存型性決定を持つペヘレイとは対照的に遺伝的性決定を持つ同族のパタゴニアペヘレイ *O. hatcheri* との交雑種における性分化過程の組織学的プロセスおよび水温の影響を明らかにした。メダカ *Oryzias latipes* については、生殖細胞の高温感受性ならびに突然変異の発生率を左右する Y 型 DNA ポリメラーゼの一種である *Rev1* 遺伝子のクローニングと構造解析し、リアルタイム PCR 法により高温ストレス下個体の生殖腺における本遺伝子の発現が優位に上昇することを見出した。また、メダカの成魚を 1~6 週間 36~38°C 下で高温曝露し、組織学的解析および生殖細胞特有の *Vasa* 遺伝子の発現解析を行った結果、生殖腺は 1 週間より退行変性し、4~6 週間で生殖細胞の数が著しく減少することが判明した。

2011 年では、まず、遺伝的性決定機構および環境依存的性決定機構を併せ持つ南米原産のパタゴニアペヘレイ (*Odontesthes hatcheri*) の性分化関連遺伝子の発現動態について、遺伝的性関連マーカーを受け継ぐ本種の系統 (Ehi-M13) で精査したところ、抗ミュラー管ホルモン (Anti-Müllerian hormone, “*amh*”) 遺伝子のデュプリケート遺伝子は存在することが示唆された。そこで、両 *amh* 遺伝子を詳細に調査し、塩基配列の同定、発生段階における発現動態、生殖腺の性分化過程とタイミングとの関連性や *in situ* ハイブリダイゼーション法による組織上の mRNA の検出、さらに遺伝的性関連マーカーおよび表現型性との関連性などの結果から、デュプリケートの *amh* 遺伝子は通常雄雌両法に存在する *amh* とは異なり、遺伝型雄特有の遺伝子であることが判明した。加えて、FISH 法による染色体核型解析を行った結果、本遺伝子はパタゴニアペヘレイの Y 染色体と思われる染色体の一本のみに存在することから“*amhy*”遺伝子と命名し、本種の雄化決定遺伝子であることが明らかになった。なお、*amhy* は現在発見されている他の雄化決定遺伝子 (*sry*, *dmy*) のような転写因子と異なりホルモンであることから大変注目されている。一方、ペヘレイ (*O. bonariensis*) の繁殖能力に及ぼす高水温の影響を把握するために、下垂体、脳および生殖腺における生殖腺刺激ホルモン (GtH) β サブユニット遺伝子 (FSH- β , LH- β) ならびに糖タンパク質ホルモン α サブユニット遺伝子 (GPH- α) の発現部位を精査し、さらに発現動態に及ぼす高水温の影響を明らかにした。

2012 年では、遺伝的性決定機構および温度依存的性決定機構を併せ持つ南米原産のパタゴニアペヘレイ *Odontesthes hatcheri* には、抗ミュラー管ホルモン (Anti-Müllerian

hormone; *amh*) 遺伝子の雄特異的な重複遺伝子 (*amhy*) が存在することが判明した。さらにその転写産物が性分化時期に特異的に発現すること、本遺伝子の翻訳阻害により雄性分化が阻害され雌性分化が促進されることを発見し、*amhy* が本種の精巣決定遺伝子であることを実証した。一方、性決定機構が極めて強い温度依存性を示す近縁種のペヘレイ *Odontesthes bonariensis* では、高温が誘起する雄性分化時に、ストレスホルモンであるコルチゾールと雄性ホルモンである 11-ケトテストステロン (11-KT) が上昇することを明らかにした。また、外因性コルチゾールを孵化稚魚に投与したところ、高温刺激なしでも 11-KT の代謝酵素遺伝子である 11- β 水酸基脱水素酵素 (*hsd11b2*) mRNA 量および 11-KT 量が上昇することが明らかとなった。従って、本種では、高温によるコルチゾール量増加により *hsd11b2* mRNA 量の上昇が誘起され、結果として 11-KT 量が増加し雄化が引き起こされると考えられた。さらに、ペヘレイにおいても *amhy* ホモログの単離に成功し、成魚を用いて本遺伝子と表現型性の関連を調査したところ、*amhy* は雄の表現型性と強くリンクしていることが明らかとなった。*amhy* を保持する孵化稚魚を性的に中立な水温で飼育したところ、*amhy* mRNA は性決定/性分化時期の生殖腺において安定的に発現し、これらの個体は 100% 雄へと分化したことから、本遺伝子は性決定機構が極めて強い温度依存性を示すペヘレイにおいても雄性分化に重要な役割を果たしていることが明らかとなった。

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 15 件)

1. L.A. Miranda, T. Chalde, M. Elisio, and C.A. Strüssmann. 2013. Effects of global warming on fish reproductive endocrine axis, with special emphasis in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *General and Comparative Endocrinology*, in press (査読あり).
2. R.S. Hattori, C.A. Strüssmann, J.I. Fernandino, and G.M. Somoza. 2013 Genotypic sex determination in teleosts: insights from the testis-determining *amhy* gene. *General and Comparative Endocrinology*, in press (査読あり).
3. Y. Yamamoto, R.S. Hattori, A. Kitahara, H. Kimura, M. Yamashita, and C.A. Strüssmann. Thermal and endocrine regulation of gonadal apoptosis during sex differentiation in

- pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *Sexual Development*, in press (査読あり).
4. J.I. Fernandino, R.S. Hattori, O.D. Moreno Acosta, C.A. Strüssmann, G.M. Somoza. Environmental stress-induced testis differentiation: androgen as a by-product of cortisol inactivation. *General and Comparative Endocrinology*, in press (査読あり).
 5. R.S. Hattori, Y. Murai, M. Oura, S. Masuda, S.K. Majhi, T. Sakamoto, J.I. Fernandino, G.M. Somoza, M. Yokota, and C.A. Strüssmann. 2012. A Y-linked anti-Müllerian hormone duplication takes over a critical role in sex determination. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 109: 2955-2959. doi: 10.1073/pnas.1018392109 (査読あり).
 6. J.I. Fernandino, R.S. Hattori, A. Kishii, C.A. Strüssmann, and G.M. Somoza. 2012. The cortisol and androgen pathways cross talk in high temperature-induced masculinization: the 11-hydroxysteroid dehydrogenase as a key enzyme. *Endocrinology*, 153:6003–6011. doi: 10.1210/en.2012-1517 (査読あり).
 7. J. Inazawa, R.S. Hattori, M. Oura, M. Yokota and C.A. Strüssmann. 2011. Temperature effects on sex differentiation of the reciprocal hybrids of *Odontesthes bonariensis* and *O. hatcheri* (Atherinopsidae). *Aquaculture Research* 42:746-753. doi: 10.1111/j.1365-2109.2010.02757.x (査読あり).
 8. J.I. Fernandino, J.T. Popesku, B. Paul-Prasanth, H. Xiong, R.S. Hattori, M. Oura, C.A. Strüssmann, G.M. Somoza, M. Matsuda, Y. Nagahama, V.L. Trudeau. 2011. Analysis of sexually dimorphic expression of genes at early gonadogenesis of pejerrey *Odontesthes bonariensis* using a heterologous microarray. *Sexual Development* 5:89-101. doi: 10.1159/000324423 (査読あり).
 9. M. Elisio, F.N. Soria, J.I. Fernandino, C.A. Strüssmann, G.M. Somoza, and L.A. Miranda. 2011. Extrahypophysial expression of gonadotropin subunits in pejerrey *Odontesthes bonariensis* and effects of high water temperatures on their expression. *General and Comparative Endocrinology*, 175:329-336. doi: 10.1016/j.ygcen.2011.11.036 (査読あり).
 10. R.S. Hattori, M. Oura, T. Sakamoto, M. Yokota, S. Watanabe, and C.A. Strüssmann. 2010. Establishment of a strain inheriting a sex-linked SNP marker in Patagonian pejerrey (*Odontesthes hatcheri*), a species with both genotypic and temperature-dependent sex determination. *Animal Genetics* 41:81-84. doi: 10.1111/j.1365-2052.2009.01948.x (査読あり).
 11. E. Koshimizu, C.A. Strüssmann, N. Okamoto, H. Fukuda, and T. Sakamoto. 2010. Construction of a genetic map and development of DNA markers linked to the sex determining locus in the Patagonian pejerrey (*Odontesthes hatcheri*). *Marine Biotechnology* 12:8-13. doi: 10.1007/s10126-009-9194-1 (査読あり).
 12. M. Blasco, J.I. Fernandino, L.G. Guilgur, C.A. Strüssmann, G.M. Somoza, and D. Vizziano-Cantonnet. 2010. Molecular characterization of *cyp11a1* and *cyp11b1* and their gene expression profile in pejerrey during early gonadal development. *Comparative Biochemistry and Physiology A (Molecular and Integrative Physiology)* 156:110-118. doi: 10.1016/j.cbpa.2010.01.006 (査読あり).
 13. T. Shinoda, L.A. Miranda, K. Okuma, R.S. Hattori, J.I. Fernandino, G. Yoshizaki, G.M. Somoza, and C.A. Strüssmann. 2010. Molecular cloning and expression analysis of Fshr and Lhr in relation to Fshb and Lhb subunits during the period of temperature-dependent sex determination in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *Molecular Reproduction and Development* 77:521-532. doi: 10.1002/mrd.21179 (査読あり).
 14. C.A. Strüssmann, D.O. Conover, G.M. Somoza, and L.A. Miranda. 2010. Implications of climate change for the reproductive capacity and survival of Atherinopsid fish species. *Journal of Fish Biology* 77:1818-1834. doi: 10.1111/j.1095-8649.2010.02780.x (査読あり).
 15. G.A. Kopprío, R.H. Freije, C.A. Strüssmann, G. Kattner, M.S. Hoffmeyer, C.A. Popovich, and R.J. Lara. 2010. Vulnerability of silverside (*Odontesthes bonariensis*) populations to climate change in pampean lakes of Argentina. *Journal of Fish Biology* 77:1856-1866. doi: 10.1111/j.1095-8649.2010.02750.x (査読あり).
- [学会発表] (計 24 件)
1. Y. Zhang, M. Sarida, R.S. Hattori, Y. Yamamoto, and C.A. Strüssmann. Genotypic sex determination in pejerrey: evidences

- from the testis-determining gene *amhy*. Annual (Spring) Meeting of the Japanese Society of Fisheries Science, March 26-29, 2013, Tokyo Japan.
2. M. Sarida, Y. Zhang, Y. Yamamoto, R.S. Hattori, and C.A. Strüssmann. Gradient of *amh* gene expression during sex differentiation in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. Annual (Spring) Meeting of the Japanese Society of Fisheries Science, March 26-29, 2013, Tokyo Japan.
 3. Y. Zhang, R.S. Hattori, Y. Yamamoto, and C.A. Strüssmann. Genetic contribution of two *amh* paralogues to gonadal sex determination in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. Joint Japan-China-Korea International Symposium on Marine Environment and Energy, January 19, 2013, Tokyo, Japan.
 4. R.S. Hattori, C.A. Strüssmann, G.M. Somoza, and L.F. Almeida-Toledo. The presence of the sex determining gene *amhy* in South American silversides and its role on gonadal fate. 58th Brazilian Congress of Genetics, September 11-14, 2012, Foz do Iguaçu, Brazil.
 5. C.A. Strüssmann, P.A. Yu, R.S. Hattori, and M. Yokota. Characterization and expression profile of *rev1* gene during heat stress in medaka (*Oryzias latipes*). 58th Brazilian Congress of Genetics, September 11-14, 2012, Foz do Iguaçu, Brazil.
 6. G.A. Coronoa-Herrera, C.C. Martinez-Chavez, R.S. Hattori, C.A. Martinez-Palacios, C.A. Strüssmann, and R. Cardenas-Reygadas. Temperature effects on sex determination of *Chirostoma estor*, a freshwater atherinopsid. 7th International Symposium on Fish Endocrinology, September 1-6, 2012, Buenos Aires, Argentina. Abstracts pp. 228.
 7. L.A. Miranda, M. Elisio, and C.A. Strüssmann. High temperature inhibits *cyp19a1a* expression and estradiol synthesis in pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) ovaries in vitro. 7th International Symposium on Fish Endocrinology, September 1-6, 2012, Buenos Aires, Argentina. Abstracts pp. 199.
 8. J.I. Fernandino, R.S. Hattori, A. Kishii, C.A. Strüssmann, and G.M. Somoza. The cortisol and androgen pathways cross-talk in high temperature induced masculinization: 11B-hydroxysteroid dehydrogenase as a key enzyme. 7th International Symposium on Fish Endocrinology, September 1-6, 2012, Buenos Aires, Argentina. Abstracts pp. 114.
 9. R.S. Hattori, Y. Murai, M. Oura, S. Masuda, S.K. Majhi, T. Sakamoto, J.I. Fernandino, G.M. Somoza, L. Almeida-Toledo, and C.A. Strüssmann. Y chromosome-linked *amhy* gene and sex determination of atherinopsid species. 7th International Symposium on Fish Endocrinology, September 1-6, 2012, Buenos Aires, Argentina. Abstracts pp. 112.
 10. Y. Yamamoto, Y. Zhang, M. Sarida, R.S. Hattori, M. Yokota, and C.A. Strüssmann. Expression profile of two *amh* homologues during gonadal development in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. 7th International Symposium on Fish Endocrinology, September 1-6, 2012, Buenos Aires, Argentina. Abstracts pp. 232.
 11. G.M. Somoza, J.I. Fernandino, R.S. Hattori, and C.A. Strüssmann. Temperature-dependent sex determination and physiology of gonadal sex differentiation in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. III International Congress on Inland Water Aquaculture, July 11-13, 2012, Sangolquí, Ecuador.
 12. G.A. Coronoa-Herrera, C.C. Martinez-Chavez, R.S. Hattori, C.A. Martinez-Palacios, C.A. Strüssmann, and R. Cardenas-Reygadas. Temperature effects on the sex determination of the Patzcuaro pez blanco *Menidia estor* (Jordan, 1880). 3rd Academic Symposium on Biological and Agricultural Sciences, May 29-31, 2012, Morelia, Mexico.
 13. Y. Wang, D.C. Colautti, G.E. Berasain, C.A.M. Velasco, M. Yokota, and C.A. Strüssmann. Effects of environmental factors on the elemental composition of pejerrey *Odontesthes bonariensis* otoliths. 6th World Fisheries Congress, May 7-11, 2012, Edinburgh, Scotland.
 14. C.A. Strüssmann, T. Oikawa, T. Otake, S. Kasuga, Y. Wang, and M. Yokota. Temperature effects on sex ratios of pejerrey *Odontesthes bonariensis*, a fish with temperature-dependent sex determination, in Kasumigaura Lake, Japan. 6th World Fisheries Congress, May 7-11, 2012, Edinburgh, Scotland.
 15. C.A. Strüssmann. Molecular, endocrine, and environmental mechanisms of gonadal sex differentiation in fish and application for sex control. Japan-China International Forum of

- Advanced Research on Biotechnology, November 10-11, 2011, Tokyo, Japan.
16. R.S. Hattori, Y. Murai, M. Oura, S. Masuda, S.K. Majhi, T. Sakamoto, J.I. Fernandino, G.M. Somoza, M. Yokota, and C.A. Strüssmann. A duplicated, Y-linked copy of the anti-Mullerian gene determines testicular formation in Patagonian pejerrey *Odontesthes hatcheri*. 9th International Symposium on Reproductive Physiology of Fish, August 9-14, 2011, Cochin, India.
 17. J. Kaiga, C.A. Strüssmann, R.S. Hattori, M. Oura, and M. Yokota. Some like it hot: temperature selection during the critical period of thermolabile sex determination in pejerrey (*Odontesthes bonariensis*). 9th International Symposium on Reproductive Physiology of Fish, August 9-14, 2011, Cochin, India.
 18. G.A. Coronoa-Herrera, C.C. Martinez-Chavez, R.S. Hattori, C.A. Martinez-Palacios, and C.A. Strüssmann. Temperature effects on the sex determination of the Patzcuaro pez blanco *Menidia estor* (Jordan, 1880). 2nd Academic Symposium on Biological and Agricultural Sciences, May 18-20, 2011, Morelia, Mexico.
 19. J.I. Fernandino, R.S. Hattori, A. Kishii, H. Kamioka, C.A. Strüssmann and G.M. Somoza. Expression of *11β-hsd2* during temperature- dependent masculinisation in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. XII Jornadas Anuales de la Sociedad Argentina de Biología, December 1-3, 2010, Buenos Aires, Argentina.
 20. G.A. Kopprio, R.H. Freije, C.A. Strüssmann, G. Kattner, M.S. Hoffmeyer, C.A. Popovich, and R.J. Lara. Vulnerability of silverside (*Odontesthes bonariensis*) populations to climate change in pampean lakes of Argentina. Fish and Climate Change 2010 - Annual Meeting of the Fisheries Society of the British Isles 2010, July 26-30, 2010, Belfast, North Ireland.
 21. C.A. Strüssmann, D.O. Conover, G.M. Somoza, and L.A. Miranda. Implications of climate change for the reproductive capacity and survival of Atherinopsid fish species. Fish and Climate Change 2010 - Annual Meeting of the Fisheries Society of the British Isles 2010, July 26-30, 2010, Belfast, North Ireland.
 22. A.M.H.B. Tareque, P.G. Yu, R.S. Hattori, M. Yokota, and C.A. Strüssmann. Characterization and expression profile of *Rev1* gene during heat stress in medaka (*Oryzias latipes*). Fish and Climate Change 2010 - Annual Meeting of the Fisheries Society of the British Isles 2010, July 26-30, 2010, Belfast, North Ireland.
 23. J. Kaiga, C.A. Strüssmann, R.S. Hattori, M. Oura and M. Yokota. Some like it hot: temperature selection during the critical period of thermolabile sex determination in pejerrey (*Odontesthes bonariensis*). Fish and Climate Change 2010 - Annual Meeting of the Fisheries Society of the British Isles 2010, July 26-30, 2010, Belfast, North Ireland.
 24. C.A. Strüssmann, T. Oikawa and T. Otake. Use of otolith microchemistry in the field assessment of the effects of water temperature on fish sex determination. Fish and Climate Change 2010 - Annual Meeting of the Fisheries Society of the British Isles 2010, July 26-30, 2010, Belfast, North Ireland.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

ストルスマン C. A. (STRÜSSMANN C.A.)
 東京海洋大学・海洋科学技術研究科・教授
 研究者番号：10231052