

令和 6 年 6 月 12 日現在

機関番号：15301

研究種目：挑戦的研究（萌芽）

研究期間：2022～2023

課題番号：22K19312

研究課題名（和文）“ステロイドホルモン系”の原始左右相称動物での黎明は、共生藻がもたらしたか？

研究課題名（英文）The steroid hormone system in primitive bilaterians through symbiotic algae

研究代表者

坂本 竜哉（Sakamoto, Tatsuya）

岡山大学・環境生命自然科学学域・教授

研究者番号：10294480

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）：原始的な後口動物、珍無腸動物のナйкаイトウウズムシから、無脊椎動物で初めてグルコ/ミネラルコルチコイド・プロゲステロン・アンドロゲン受容体族を同定した。祖先型と思われる。また、このウズムシの脂質の粗抽出画分にリガンド活性がみられた。新奇の原始リガンドが存在すると思われる。この基のコレステロールを本種も持つが、合成に必要な遺伝子は欠損している。本無腸ウズムシでは栄養の光合成産物と同様、共生藻が供給している可能性がある。関連遺伝子の発現の相関からも、これらを統合制御するために、このグルコルチコイドの誕生となったのかもしれない。進化の過程でのシンギュラリティは他生物がもたらしたと妄想している。

研究成果の学術的意義や社会的意義

明らかにする機能的原点は普遍性に繋がり、本系の分化の研究～内分泌学全体へインパクトがある。リガンドが共生藻由来ならば、生体制御機構の獲得全般へも新概念の提唱となる。飼育・解析が簡便な本ウズムシは新モデルとも期待できる。

研究成果の概要（英文）：From the primitive bilaterian, the acoel, we identified for the first time in invertebrates the glucocorticoid, mineralocorticoid, progesterone, androgen receptor family. These are thought to be ancestral types. Moreover, ligand activity was observed in the crude lipid extract fraction of this worm. It is thought that a novel primitive ligand exists. While this species also possesses cholesterol for steroids, the genes necessary for its synthesis are missing. Therefore, it is possible that symbiotic algae supply the cholesterol, similar to photosynthetic products. Also from the correlation of the related gene expression, the evolution of this glucocorticoid might have arisen to integrate these. I speculate that singularities in the course of evolution have been brought about by other organisms.

研究分野：生体制御学

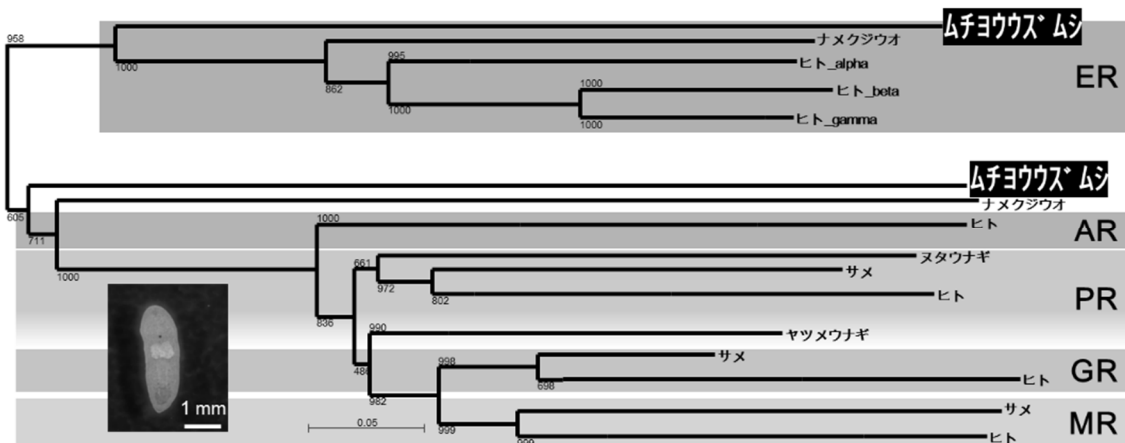
キーワード：進化

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

(1) 副腎皮質ホルモンの本質的な機能は、哺乳類では グルココルチコイド (GR)、ミネラルコルチコイド (MR) とともに KO は致死で解明が困難であった。坂本は、魚類に存在しないとされていたミネラルコルチコイド系の同定 (Takahashi & Sakamoto *Gen Comp Endocrinol* 2013) 等を背景に、初めて系統化した MRKO のメダカで、MR の普遍的な作用、ひいてはこの受容体ファミリーの本来の機能として、視運動の制御を提唱した (Sakamoto *Sci Rep* 2016、*Sci Data* 2017、*J Steroid Biochem Mol Biol* 2018、*Nutrients* 2019 他)。これらは高く評価され、核内受容体分野を先導する V Laudet 教授らから総説を依頼された。アメリカ生理学会のシンポジストにも指名された。さらに、本受容体の進化の権威 ME Baker カルフォルニア大特別教授の訪問も打診された。

(2) さらに申請者らは、原始的な左右相称動物～後口動物の珍無腸動物門で祖先型ステロイド受容体を発見し (Sakamoto 国際魚類生物会議招待講演 2018 等、下図)、ステロイド系の原点の究明をはじめた。包括的キメラコンストラクトを駆使したレポーターアッセイにより、新奇の内因性リガンド活性を検出した。このリガンドの基となるコレステロールを本種も持つが、合成に必要な遺伝子の欠損も予備的にみている。無腸ウズムシでは栄養と同様、共生藻による供給の可能性が高い。また申請者の実験所では 30 年来、光走性 (視運動) 光合成と共生藻との関係も確認している。



ステロイドホルモン受容体の系統樹

ナカイムチョウウズムシ (写真) が属す珍無腸動物より前に分岐した刺胞動物のゲノム等には各受容体は見出せていない。エストロゲン受容体 (ER) 族; ミネラルコルチコイド・グルココルチコイド・プロゲステロン・アンドロゲンの受容体 (MR・GR・PR・AR) 族

以上から、「ステロイドホルモンの誕生に藻類が関り、視運動も制御する」という仮説を立てた。これに、脊椎・無脊椎動物を通じたホルモン機能という国際的にもオリジナルな研究をしてきた坂本が、無脊椎動物の新奇ステロイド同定をリードする永田、遺伝子解析・分子形態学に優れた濱田と挑む。

2. 研究の目的

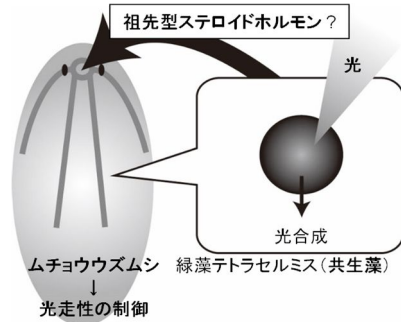
ステロイドホルモンは、転写因子である核内受容体を介し、本能行動や適応障害の制御等も含む多彩な機能を発揮する。後口動物の脊索動物では、その受容体は ER 族と、MR・GR・PR・AR 族の、2 つのステロイド受容体サブファミリーを形成する。後者の分子多様化の原点は MR であると示唆されていた (Bridgham *Science* 2006)。そこで、このグループの機能的原点に迫るため、坂本らは MR ノックアウトの系統化に初めてメダカで成功した。これらから四足動物での命名に反し、視運動の制御が本ファミリー本来の機能と提唱した。一方、進化軸の異なる前口動物の軟体動物など様々な動物でも ER 等が各国で同定されている。未だステロイドホルモン系の起源は謎である。

近年、左右相称動物の起源ないし原始的な後口動物として、珍無腸動物門が新設された (Cannon *Nature* 2016、Jékely *Curr Biol* 2021)。これに属すナカイムチョウウズムシの RNAseq から、MR・GR・PR・AR の共通祖先 (SR) と ER の配列を、申請者らは最近発見した (Sakamoto 国際魚類生物会議招待講演 2018)。これらこそ、報告されているなかでも最も進化的に原始的な動物の各ホルモン受容体であり、祖先型候補である。さらに、既存と大きく異なる新奇の内因性リガンド活性も、レポーターアッセイで検出した。この原料となるコレステロールを本種も持つが、その合成に必要な遺伝子の欠損も予備的にみている。ナカイム '無腸' ウズ

ムシでは栄養と同様コレステロールも、共生する緑藻による供給の可能性が高い(挑戦的研究~2021)。また、共生藻の有無と本ウズムシの緩徐な光走性(視運動 光合成)の関連を当臨海実験所(坂本が所長)で確認している。共生藻由来のステロイドホルモンが視運動を制御している可能性があるが、証明はない(右図)。

以上から、坂本は「後口動物の祖先は藻類を利用して『祖先型ステロイドホルモン系 視運動の制御』を獲得した」という仮説を立てた。実際、前口動物 ER のリガンドは餌など外来ともされている。また後口動物では、脊椎動物より少し前に分岐した群のステロイド受容体は、神経-行動での機能に重要とされている。

そこで本研究では、珍無腸動物ムチョウウズムシにおけるステロイドホルモン系を解明し、その誕生に藻類が関る可能性に迫る。



ステロイドホルモン系を介する共生藻による視運動の制御?
後口動物の祖先では、ステロイドホルモンが共生藻 ミトコンドリア等で合成され、光走性を制御し、光合成を効率よく行っている可能性がある。

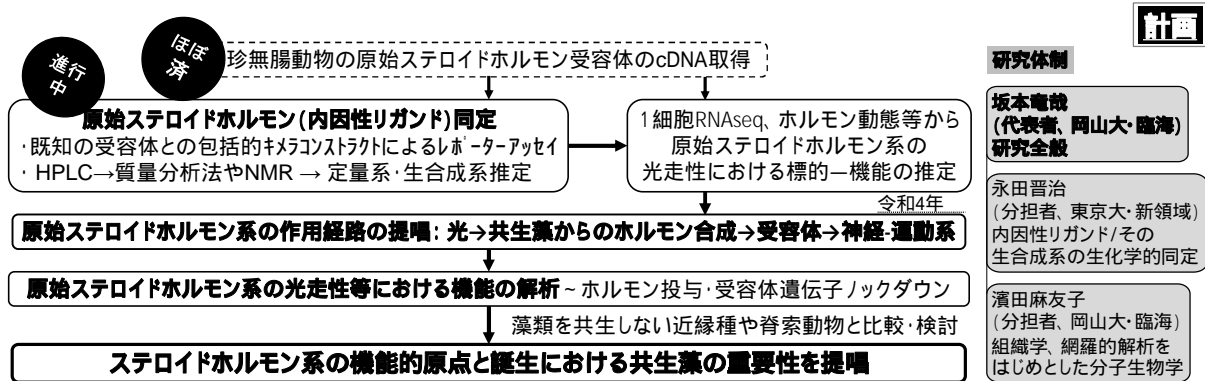
3. 研究の方法

本研究計画は、下図のように行う。ムチョウウズムシの SR と ER の cDNA は同定している。

(1) 各受容体の内因性リガンドを探索する。確立した前述の既知の受容体との包括的キメラコンストラクトによるレポーターアッセイを検定系とし、ムチョウウズムシ抽出液を HPLC 等に付して活性物質を分離する。

(2) 各ステロイドホルモン系の機能を推定するため、受容体の動態を明らかにする。藻類共生/光走性にフォーカスする。

一連の結果から、光 共生藻からのホルモン合成 受容体 神経-運動や代謝系といった作用経路も提唱する。非共生性の近縁種や脊索動物等とも比較し、藻類が関るステロイドホルモンの誕生と、その進化/分化を考察する。



4. 研究成果

(1) 新口動物の中で最も早く分岐したとされる珍無腸動物の一種ナイカイムチョウウズムシで ER と 3-ケトステロイド受容体の祖先型 (SR) の相同遺伝子が発見された。これらは脊椎動物型ステロイドホルモン受容体の祖先型と考えられる。また、このウズムシの脂質の粗抽出画分にリガンド活性がみられた。新奇の原始リガンドが存在すると思われる。この基のコレステロールを本種も持つが、合成に必要な遺伝子は欠損している。本無腸ウズムシでは栄養の光合成産物と同様、共生藻が供給している可能性がある。ER、SR は生殖細胞で発現していることから、性成熟に関与していることも示唆された。

(2) ER、SR の生殖への関与を調べるため、性成熟を誘導した際の変化を調べた。ムチョウウズムシは雌雄同体であり、冬期の水温低下に伴い卵巣や貯精嚢が発達する。低温の 14 度で飼育すると、2 週で貯精嚢、3 週で卵巣がみられるようになり、4 週で貯精嚢の発達が 70% 以上、卵巣の発達が 30% 以上の個体でみられた。高温の 25 度では生殖巣の発達は見られなかった。生殖細胞マーカーである nanos の発現は低温の 2~4 週で有意に増加した。ER、SR の発現は、低温において 2 週で増加傾向にあり、4 週で有意に増加した。

この時の代謝関連遺伝子の発現変化も解析した。本種は、必要な栄養を体内の共生藻の光合成産物に依存している。共生藻からの主な供給物であるグルタミンやコレステロールを分解する glutaminase と hormone-sensitive lipase は、低温での 2~4 週で有意に増加した。以上の結果から、低温による性成熟に伴って、ERR、SR2 の発現や、栄養代謝が促進されることが示された。

(3) 本研究から、低温では共生藻から供給される栄養代謝が活性化することにより、生殖細胞で ER、SR が誘導され、性成熟が進行すると考えられる。この代謝活性化は、低温によって共生藻の光合成効率が変化したことで、ムチョウウズムシに供給される栄養量が変わったことを反映している可能性もある。以上より、祖先的新口動物のステロイドホルモン受容体は、環境による代謝の変化を受けて性成熟を誘導すると考えられ、これこそが脊椎動物型ステロイドホルモン受容体の基盤的機能かもしれない。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計17件（うち査読付論文 17件 / うち国際共著 6件 / うちオープンアクセス 17件）

| | |
|---|---------------------------|
| 1. 著者名 Ogino Yukiko, Sakamoto Tatsuya, Miyagawa Shinichi, Sato Tomomi, Yamada Gen, Baker Michael E., Iguchi Taisen | 4. 巻 14 |
| 2. 論文標題 Evolutionary differentiation of androgen receptor is responsible for sexual characteristic development in a teleost fish | 5. 発行年 2023年 |
| 3. 雑誌名 Nature Communications | 6. 最初と最後の頁 - |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-023-37026-6 | 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 Katayama Yukitoshi, Tsukada Takehiro, Hyodo Susumu, Sakamoto Hirota, Sakamoto Tatsuya | 4. 巻 17 |
| 2. 論文標題 Behavioural osmoregulation during land invasion in fish: Prandial drinking and wetting of the dry skin | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 PLOS ONE | 6. 最初と最後の頁 - |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0277968 | 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 - |
| 1. 著者名 Ikeda Risa, Sakagami Tosuke, Hamada Mayuko, Sakamoto Tatsuya, Hatabu Toshimitsu, Saito Noboru, Ando Motonori | 4. 巻 70 |
| 2. 論文標題 De novo transcriptome analysis of the centrophelid <i>Raphidocystis contractilis</i> to identify genes involved in microtubule based motility | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 Journal of Eukaryotic Microbiology | 6. 最初と最後の頁 - |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jeu.12955 | 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 - |
| 1. 著者名 Nishimura Osamu, Sakamoto Tatsuya, Semba Yasuko, Yamauchi Shinya, Yamada Kazuyuki, Nishida Kiyonori, Kiyatake Itsuki, Sato Keiichi, Hyodo Susumu, Kadota Mitsutaka, Uno Yoshinobu, Kuraku Shigehiro | 4. 巻 11 |
| 2. 論文標題 Squalomix: shark and ray genome analysis consortium and its data sharing platform | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 F1000Research | 6. 最初と最後の頁 1077 ~ 1077 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.12688/f1000research.123591.1 | 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 Katayama Yukitoshi, Miura Ayane, Sakamoto Tatsuya, Takanami Keiko, Sakamoto Hiroataka | 4. 巻 289 |
| 2. 論文標題 Footedness for scratching itchy eyes in rodents | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences | 6. 最初と最後の頁 - |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rspb.2022.1126 | 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 - |

| | |
|---|-----------------|
| 1. 著者名 Aburatani Naotaka, Takagi Wataru, Wong Marty Kwok-Shing, Kuraku Shigehiro, Tanegashima Chiharu, Kadota Mitsutaka, Saito Kazuhiro, Godo Waichiro, Sakamoto Tatsuya, Hyodo Susumu | 4. 巻 13 |
| 2. 論文標題 Molecular and morphological investigations on the renal mechanisms enabling euryhalinity of red stingray <i>Hemirhamphys intermedius</i> | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 Frontiers in Physiology | 6. 最初と最後の頁 - |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fphys.2022.953665 | 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 - |

| | |
|---|-------------------------------|
| 1. 著者名 Kashimoto Rena, Furukawa Saya, Yamamoto Sakiya, Kamei Yasuhiro, Sakamoto Joe, Nonaka Shigenori, Watanabe Tomonobu M., Sakamoto Tatsuya, Sakamoto Hiroataka, Satoh Akira | 4. 巻 25 |
| 2. 論文標題 Lattice-patterned collagen fibers and their dynamics in axolotl skin regeneration | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 iScience | 6. 最初と最後の頁 104524 ~ 104524 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.isci.2022.104524 | 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 - |

| | |
|---|---------------------------|
| 1. 著者名 Takanami Keiko, Oti Takumi, Kobayashi Yasuhisa, Hasegawa Koki, Ito Takashi, Tsutsui Naoaki, Ueda Yasumasa, Carstens Earl, Sakamoto Tatsuya, Sakamoto Hiroataka | 4. 巻 530 |
| 2. 論文標題 Characterization of the expression of gastrin releasing peptide and its receptor in the trigeminal and spinal somatosensory systems of Japanese macaque monkeys: Insight into humans | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 Journal of Comparative Neurology | 6. 最初と最後の頁 2804 ~ 2819 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/cne.25376 | 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 Kobayashi Aoshi, Hamada Mayuko, Yoshida Masa-aki, Kobayashi Yasuhisa, Tsutsui Naoaki, Sekiguchi Toshio, Matsukawa Yuta, Maejima Sho, Gingell Joseph J., Sekiguchi Shoko, Hamamoto Ayumu, Hay Debbie L., Morris John F., Sakamoto Tatsuya, Sakamoto Hiroataka | 4. 巻 8 |
| 2. 論文標題 Vasopressin-oxytocin?type signaling is ancient and has a conserved water homeostasis role in euryhaline marine planarians | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 Science Advances | 6. 最初と最後の頁 - |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/sciadv.abk0331 | 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 Kawashima Takeshi, Yoshida Masa-aki, Miyazawa Hideyuki, Nakano Hiroaki, Nakano Natumi, Sakamoto Tatsuya, Hamada Mayuko | 4. 巻 39 |
| 2. 論文標題 Observing Phylum-Level Metazoan Diversity by Environmental DNA Analysis at the Ushimado Area in the Seto Inland Sea | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 Zoological Science | 6. 最初と最後の頁 - |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2108/zs210073 | 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 - |

| | |
|---|-------------------------------|
| 1. 著者名 Takanami Keiko, Morishita Makoto, Sakamoto Tatsuya, Sakamoto Hiroataka | 4. 巻 - |
| 2. 論文標題 Chronic corticosterone exposure evokes itch hypersensitivity and sexual dysfunction in male rats: relationship between the two distinct gastrin-releasing peptide systems in the spinal cord | 5. 発行年 2023年 |
| 3. 雑誌名 General and Comparative Endocrinology | 6. 最初と最後の頁 114289 ~ 114289 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ygcen.2023.114289 | 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 - |

| | |
|---|-----------------|
| 1. 著者名 Formaggioni Alessandro, Cavalli Gianmarco, Hamada Mayuko, Sakamoto Tatsuya, Plazzi Federico, Passamonti Marco | 4. 巻 16 |
| 2. 論文標題 The Evolution and Characterization of the RNA Interference Pathways in Lophotrochozoa | 5. 発行年 2024年 |
| 3. 雑誌名 Genome Biology and Evolution | 6. 最初と最後の頁 - |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/gbe/evae098 | 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 Sakagami Tosuke, Watanabe Kaho, Hamada Mayuko, Sakamoto Tatsuya, Hatabu Toshimitsu, Ando Motonori | 4. 巻 395 |
| 2. 論文標題 Structure of putative epidermal sensory receptors in an acoel flatworm, <i>Praesagittifera naikaiensis</i> | 5. 発行年 2024年 |
| 3. 雑誌名 Cell and Tissue Research | 6. 最初と最後の頁 299 ~ 311 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00441-024-03865-y | 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 - |

| | |
|--|-----------------------|
| 1. 著者名 Ikenaga Takanori, Kobayashi Aoshi, Takeuchi Akihisa, Uesugi Kentaro, Maezawa Takanobu, Shibata Norito, Sakamoto Tatsuya, Sakamoto Hirotaka | 4. 巻 41 |
| 2. 論文標題 Volume X-Ray Micro-Computed Tomography Analysis of the Early Cephalized Central Nervous System in a Marine Flatworm, <i>Stylochoplana pusilla</i> | 5. 発行年 2024年 |
| 3. 雑誌名 Zoological Science | 6. 最初と最後の頁 281-289 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2108/zs230082 | 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 - |

| | |
|--|-----------------|
| 1. 著者名 Mori Shunsuke, Kobayashi Aoshi, Sakamoto Hirotaka, Hamada Mayuko, Sakamoto Tatsuya, Nakamura Ryo | 4. 巻 21 |
| 2. 論文標題 Model systems for discovering evolutionary singularity of bilaterian physiological regulation: lessons from studies on simple/primitive flatworms | 5. 発行年 2024年 |
| 3. 雑誌名 Biophysics and Physicobiology | 6. 最初と最後の頁 - |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2142/biophysico.bppb-v21.s012 | 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 - |

| | |
|---|-------------------------|
| 1. 著者名 El-Desoky Marwa Said, Jogatani Tetsuya, Yamane Fumihiro, Izumikawa Kouichi, Kakinuma Makoto, Sakamoto Tatsuya, Tsutsui Naoaki | 4. 巻 89 |
| 2. 論文標題 Identification of an additional vitellogenin gene showing hepatopancreas-specific expression in the kuruma prawn <i>Marsupenaeus japonicus</i> | 5. 発行年 2023年 |
| 3. 雑誌名 Fisheries Science | 6. 最初と最後の頁 613 ~ 623 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s12562-023-01705-6 | 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 Otsuki Kanoko, Hamada Mayuko, Koizumi Noriyuki, Sakamoto Tatsuya, Nakata Kazuyoshi | 4. 巻 19 |
| 2. 論文標題 Quantitative PCR method to detect an extremely endangered bitterling fish (<i>Rhodeus atremius suigensis</i>) using environmental DNA | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 Landscape and Ecological Engineering | 6. 最初と最後の頁 79 ~ 86 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11355-022-00531-9 | 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 - |

〔学会発表〕 計3件 (うち招待講演 3件 / うち国際学会 2件)

| |
|---|
| 1. 発表者名 坂本竜哉 |
| 2. 発表標題 UMI, FROM NOW ON |
| 3. 学会等名 ERATO深津共生進化機構プロジェクト全体会議 (招待講演) |
| 4. 発表年 2024年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Sakamoto Tatsuya |
| 2. 発表標題 Ushimado Marine Institute Okayama University |
| 3. 学会等名 I-MaC program @Roscoff (招待講演) (国際学会) |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Takanami Keiko |
| 2. 発表標題 Itch and its Molecular/Functional Evolution |
| 3. 学会等名 CECE&ISFE 2022 (招待講演) (国際学会) |
| 4. 発表年 2022年 |

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔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 | 永田 晋治 (Nagata Shinji) (40345179) | 東京大学・大学院新領域創成科学研究科・教授 (12601) | |
| 研究分担者 | 濱田 麻友子 (Hamada Mayuko) (40378584) | 岡山大学・環境生命自然科学学域・准教授 (15301) | |
| 研究分担者 | 坂本 浩隆 (Sakamoto Hirotaka) (20363971) | 岡山大学・環境生命自然科学学域・教授 (15301) | |

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 | | | |
|----------|--------------|---------------------------------------|--|--|
| フランス | ソルボンヌ大/ロスコフ研 | | | |
| 米国 | マサチューセッツ大 | Conte Anadromous Fish Research Center | | |
| イタリア | ポローニャ大 | | | |
| その他の国・地域 | 台湾中央研究院 | | | |