

## 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24年5月23日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2009～2011

課題番号：21380114

研究課題名（和文） 外来ドジョウの起源とその在来種への影響に関する研究

研究課題名（英文） Studies on the origin of exotic loaches and their impact on indigenous species

研究代表者

荒井 克俊 (ARAI KATSUTOSHI)

北海道大学・大学院水産科学研究院・教授

研究者番号：00137902

研究成果の概要（和文）：日本および周辺のドジョウについて、染色体の観察、ゲノムサイズ（DNA量）の推定、さらに、ミトコンドリアおよび核の遺伝マーカーの塩基配列解析を行ったところ、市販のドジョウは中国大陸のものとは一致あるいは類似した。外来種カラドジョウと在来種ドジョウとの人為交雑をおこない、それらの生殖能力を調べたところ、雄はほぼ不妊であるが、雌は成熟卵を形成し、正常な子孫が生じたことから、交雑による遺伝的攪乱の可能性が示された。

研究成果の概要（英文）：Loaches collected in Japan and adjacent area were genetically characterized by chromosome observation, genome size estimation and sequence analyses of mitochondrial and nuclear DNA markers. As a result, Japanese market samples were genetically identical or very similar to those distributed in China. As artificial inter-specific hybrids between indigenous loach and exotic mud loach species exhibit fertility in females, genetic contamination is worried in Japanese wild populations.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	6,200,000	1,860,000	8,060,000
2010年度	3,600,000	1,080,000	4,680,000
2011年度	3,600,000	1,080,000	4,680,000
年度			
年度			
総計	13,400,000	4,020,000	17,420,000

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：倍数体 クローン ミトコンドリア DNA 反復配列 マイクロサテライト 交雑 FISH 生物多様性保全

## 1. 研究開始当初の背景

本邦の「ドジョウ」には *Misgurnus anguillicaudatus* の学名が当てられ、長く  $2n=50$  で両性生殖により繁殖する単一種のみが生息すると考えられてきた。しかし、自然三倍体が野生集団の出現する例（Zhang and Arai 1999）、遺伝的に大きく異なる集団の存在（Khan and Arai 2000）、さらに雌性

発生によりクローン生殖する系統も存在すること（Morishima et al.2002）も明らかにされた。また、ミトコンドリア(mt)DNA 調節領域(CR)の塩基配列解析から、本邦のドジョウは遺伝的に大きく二つのグループに分岐することが分かってきた（Morishima et al.2008a）。以上のように、本邦産ドジョウの集団構造が次第に明らかにされつつあるが、

これらのグループのいずれが、*M. anguillicaudatus*に相当するのかは目下不明である。外来の種としてカラドジョウが知られているが、これに *Paramisgurnus dabryanus* あるいは *Misgurnus mizolepis* の学名が与えられているが、いずれが妥当であるか不明である (藤田 2007)。さらに、食品、釣り餌、観賞魚の餌として輸入されている市販ドジョウの中に倍数体が含まれることが知られており、この中には国内野生集団では確認されていない四倍体もいる (Arai et al. 1991)。中国大陸の長江流域では二倍体、三倍体および四倍体が同所的に分布することから (李ほか 2008)、市販ドジョウの中に大陸産のものが多くあることは推察されるが、その起源は不明である。以上のように、いわゆる「ドジョウ」およびその近縁種に関する遺伝学的分類学的検討は十分ではなく、その実態が不明なまま、利用され、外来ドジョウの在来種への影響に関する議論がなされてきた点に大きな問題があった。

## 2. 研究の目的

本研究では、起源を含む外来ドジョウの実態とその在来種への影響を解明することを目的に、(1) 遺伝学的手法により日本およびその周辺の「ドジョウ」と呼ばれる魚の遺伝的特性と集団構造を明らかにする。(2) 日本在来ドジョウと外来ドジョウを識別する分子マーカーを開発する。(3) 外来ドジョウと在来ドジョウ間で人為交雑実験を実施し、生殖を通じた遺伝的攪乱リスクを評価する。(4) 遺伝学的知見を基盤に分類学的整理を試みる。

## 3. 研究の方法

### (1) 試料の採集

2009年に北海道北部、青森県、石川県より合計370個体を、2009-2010年に中国湖北省、湖南省、黒竜江省より合計173個体を、さらに、2010年に東京の市場における市販品合計451個体を得て実験に供した。このほか、必要に応じて Morishima et al. (2008a) 記載の保存標本を用いた。カラドジョウは市販品を得た。

### (2) 倍数性の判定

標本のごく一部組織を切り出し、核の単離処理を行なった後に、50  $\mu$ m のメッシュで濾過し、DAPI を含む溶液で染色後、常法に従ってフローサイトメーター (Partec Ploidy Analyzer) により、細胞核あたりの DNA 量を分析した。

### (3) 染色体標本作製と FISH・分染色

魚体にコルヒチン接種後、鰓、腎臓、生殖

腺等の組織あるいは胚から 0.075MKCL による低張処理、カルノア液による固定を経て、清浄なスライドガラス上に細胞懸濁液を滴下し、空気乾燥法により作成した。作成した標本は、ギムザ液による染色あるいは、各種の分染 (Ag-NOR, CMA3/DA/DAPI) あるいは rDNA プローブによる FISH (Fluorescence *in situ* hybridization) に供した。

### (4) 染色体操作および人為交配

hCG 注射により人為的な排卵・排精を促し、常法による人工受精に供した。雌性発生の誘起には、精子に紫外線 UV 照射による遺伝的不活性化とその受精を用いた。

### (5) DNA マーカーの開発と分析

mtDNA-CR の塩基配列解析配列解析は Morishima et al. (2008) に従い、PCR 産物をオートシーケンサー ABI PRISM3130x1 で行った。核遺伝子の解析もそれに準拠したが、ダブルピークが生じた場合はクローニングをさらに配列を決定した。

マイクロサテライト DNA マーカー解析は Morishima et al (2008b) に従って、ABI PRISM3130x1 を用いて行い、GeneMapper ソフトウェアを用いて、マーカー型を解析した。

反復配列マーカーは特異プライマーによる PCR 増幅の後、電気泳動により分析した。手法によっては、増幅産物の制限酵素消化の後、電気泳動解析を行った。特異的なマーカー開発は、ミニサテライトあるいはマイクロサテライト DNA のコア配列をプライマーとした PCR により様々な断片を得ること、また、制限酵素により得られる特徴的な DNA 断片を解析することで行った。

## 4. 研究成果

### (1) ドジョウの遺伝的特性と集団構造

#### ① 二倍体および四倍体ドジョウの分子細胞遺伝学的比較

中国の長江流域には二倍体と自然倍数体が同所的に分布することから、両者の細胞遺伝学的な関係解明のため、二倍体 (2n=50) と四倍体 (4n=100) について、直接、染色体標本作成し、ギムザ染色後、観察に供するとともに、銀染色 (Ag-NOR)、クロモマイシン A3 (CMA3) 染色等を施したところ、二倍体では2本の、四倍体では4本の最大の中中部着糸型染色体の短腕端部に核小体形成域 (NOR) が観察できた。そして、これら NOR は、ヒト 5.8S+28S rDNA プローブを用いた FISH (Fluorescence *in situ* hybridization) 法によりシグナルが得られた部位と一致した。以上の結果より、中国産ドジョウでは四倍体は二倍体のちょうど二倍の染色体構成をもつことが明らかになり、四倍体の同質四

倍性が示唆された。

#### ②二倍体および四倍体ドジョウの減数分裂

四倍体ドジョウにおける相同染色体あるいは同祖（部分相同）染色体の対合状態を明らかにするため、雌では十分成長した卵母細胞から、卵核胞のみを取り出し、固定後、染色体標本を作成し、雄では精巢から直接法により染色体標本を作成した。減数分裂時の対合を観察したところ、二倍体は25本の二価染色体からなる減数分裂像を示したのに対して、自然四倍体では多くが0-5本の主に環状の四価染色体と40-48の二価染色体を含む分裂像を示した。四価および二価染色体の共存から、自然四倍体は相同なゲノムの重複により生じた同質四倍体であるが、現在、再度二倍体に向けて染色体の再構成が進んでいる途上と推察された。従って、中国の四倍体は二倍体に起源すると考えられた。

#### ③自然倍数体の生殖能力

中国産四倍体ドジョウ ( $4n=100$ ) について得られた卵に、紫外線照射UV精子をかけて、人為的な雌性発生誘起を行ったところ、子孫は半数体症候群を示さず、生存性の個体（染色体数  $2n=50$ ）が生じた。これらのrDNAシグナルは2つであった。従って、四倍体ドジョウは、相同染色体を4セット持つ同質四倍体であることが実験的に示唆された。

中国産四倍体ドジョウ雄から得た精子は活発な運動を接水後示した。四倍体と二倍体間で精子活性に差はなかったが、前者の頭部は大きかった。また、四倍体の産する卵のサイズは二倍体、三倍体に比べ大きかった。

二倍体、三倍体、四倍体の配偶子を用いた実験交配群子孫の分析結果から、四倍体雌雄は妊性をもつ二倍性の配偶子を形成するが、三倍体雄は異数性 ( $1.5n$ ) の精子を形成し、これら精子を用いた交配の子孫の生存性は低かった。一方、三倍体雌は主に半数体卵を産し、交配により正常二倍体魚が生じる。

#### ④中国産ドジョウの集団構造

本邦産ドジョウは mtDNA-CR の塩基配列分析から、A と B のグループに大別され、B はさらに B-1 と B-2 に大きく分けられる (Morishima et al. 2008)。これらのうち、B-2 を持つ個体が中国大陸長江流域に多く出現した。また、中国産ドジョウでは、二倍体、三倍体、四倍体個体間で mtDNA-CR 塩基配列を共有する例が多く見られたことから、四倍体、三倍体は二倍体に起源することが推測された。

#### ⑤日本産ドジョウの集団構造

北海道北部、青森、岩手、宮城、山形、新潟、埼玉、愛知、三重、島根、石川より得た

ドジョウ（保存標本を含む）について核遺伝子である RAG1 と IRBP2 について塩基配列分析を行った結果、日本産ドジョウは二つの大きなクラスター A と B に大別された (RAG1 では B はさらに B-1 と B-2 のサブクラスターに分かれる)。このクラスター A と B を持つ個体は、一部を除き、mtDNA-CR 領域から A および B グループと分けられ、核とミトコンドリアのマーカーによるグループ分けはほぼ一致していた。このことは日本産ドジョウには大きく分岐したグループがあることを示した。

シーケンスの際にダブルピークを持つ試料については、再度、クローニングをして配列を決めたところ、二種類の配列 (アレル) が得られた。北海道女満別および石川県七尾市能登島から得た、予めマイクロサテライト分析により雌性発生クローンと判定された二倍体およびそれから派生する三倍体は、A および B グループに属する二つのアレルについてヘテロ接合であった。これら以外の標本はほとんどの場合、A あるいは B グループのアレルのみをホモあるいはヘテロ接合で持っていた。以上の結果は、自然クローンが遺伝的に分岐した二つのグループ A と B の交雑に由来することを強く示唆する。

#### ⑥市販外来ドジョウの倍数性と起源

日本国内の市場において入手した台湾産養殖品とされる標本について、まず、倍数性判定をしたところ、二倍体レンジにあるもののほか、三倍体 (12%)、四倍体 (7%) が比較的高い率で生じ、低率 (1%) で五倍体、六倍体、七倍体レンジと考えられる個体が生じた。しかしながら、多くは正倍数体 (euploid) ではなく、過剰な DNA 量 (染色体) をもつ高倍数体 (hyperploidy) があることを確認した。これらの雄について生殖能力を調べたところ、高三倍体雄は活性のある精子を示さなかったが、高四倍体雄は受精能力のある精子を産した。高四倍体雄の精子は高二倍性であり、通常の交配から作出した高三倍体は生存したが、人為雌性発生より生じた高二倍体胚は異常であった。これらの多くは  $2n=54$  を示した。mtDNA-CR の塩基配列解析から多くの標本は中国長江流域の標本と共通あるいは類似する配列をもつことが判明したが、既報に見られない配列をもつものも多くいたことから、これらは台湾産の可能性がある。

#### (2) 外来ドジョウ識別マーカーの開発

##### ①MASA33.6d配列

ミニサテライトおよびマイクロサテライト DNA のコア配列のうち 33.6d をプライマーとして PCR を行うことにより、ゲノム中に僅か数分子しか存在しない 444bp の特徴的な DNA 配列が得られた。そこで、*Misgurnus* 属、

*Cobitis* 属のドジョウより得た標本を解析したところ、この配列は *M. anguillicaudatus* で優位に出現したが、特定の mtDNA-CR (グループ A のクローン以外) を示す標本では検出されなかった。

#### ②MASA OAT18.2 配列

ミニサテライトおよびマイクロサテライト DNA のコア配列のうち OAT18.2 をプライマーとして PCR を行うことにより、220bp の特徴的な DNA 配列が得られた。これは *Misgurnus* 属にほぼ共通する配列と考えられた。

#### ③ManDra 配列

制限酵素 *DraI* 処理により得た、ゲノム中の 0.1% を占める縦列反復配列となる 137bp の特徴的な DNA 配列が得られた。そこで、*Misgurnus* 属、*Cobitis* 属のドジョウより得た標本を解析したところ、この配列は *M. anguillicaudatus* に優位に出現し、欧州ドジョウ *M. fossilis* など他の *Misgurnus* 属には見られなかった。

#### ④ManBGL 配列と RAG1-RFLP によるグループおよびクローン識別

制限酵素 *BglII* による特徴的なサテライトバンド (反復配列領域) ManBGL を増幅すると、ドジョウ類の標本では、mtDNA-CR 分析から A グループとされた個体は 400bp、B (B-1, B-2) グループとされた個体は 460bp の増幅断片を示す。

一方、RAG1 遺伝子の塩基配列 (443bp) からグループを識別する制限酵素 *PvuII* を探した。

RAG1 では PCR と RFLP 分析から、A と B-2 グループのドジョウでは一つの断片 (443bp) のみが、B-1 では二つの断片 (147bp, 296bp) が出現し、両者の雑種と考えられるクローンでは三種類の断片 (147, 296, 443bp) がみられる。A と B は ManBGL で区別可能であるので、上記の手法を組み合わせることで、自然クローンを集団中で認識可能である。

#### (3) 外来ドジョウ由来交雑種の遺伝的攪乱へのリスク

外来種とされるカラドジョウ雄 (市販品起源不明) とドジョウ雌 (北海道岩見沢市産) の人為交配に由来する F1 雑種雄の生殖能力については既に Fujimoto et al. (2008) が、ほとんどの場合、正常で運動性のある精子は産生されないことを示しているが、F1 雌については不明であった。そこで、F1 雌について、得られた卵とドジョウ精子との戻し交配 (BC) 子孫および UV 精子による雌性発生子孫を作成し、その倍数性、発生成績を検討した。その結果、多数の 1n 卵と少数の 2n 卵を産む個体と、比較的多数の 1n の卵に加えて、

小数の 2n、3n、4n および異数体 (1.7-2.6n) の卵を産む個体が得られた。BC 子孫は多く正常な外見をもつ二倍体であった。マイクロサテライト DNA マーカーを用いて分析したところ、両親種由来のアレルはランダムにメンデル比に従い分離した。以上の結果は、ドジョウ雌×カラドジョウ雄の交雑種については、雌は妊性をもち、カラドジョウ由来遺伝子が在来種内に浸透する可能性があることを示した。

#### (4) 遺伝的知見を基盤とする分類学的再整理

遺伝学的な分析と並行して、形態学的な観察に耐える液浸標本作製を行った。mtDNA-CR の RFLP から大まかに 2 区分した北海道産ドジョウ 282 個体を対象に詳細な形態学的比較を行い、分類学的解明を試みた。遺伝的に区分された 2 型 (道南型 vs. 女満別型) は従来用いられてきた分類形質では区分できなかった。しかし、モデル選択により雌では 25 形質で、雄では 27 形質で、2 型間に軽微な形態的差異を確認した。これらの差異が認められた複数の形態形質を用いて判別式を求めたところ、雌雄ともに約 90% の判別の中率を得た。また、2 型が同所的に生息しない地点間で判別式を求めたところ、雌雄ともに 100% の判別の中率を得た。さらに、女満別型のうち女満別周辺から得られた雄では、胸鰭第 2 鰭条基部の骨質盤の形状が他地域とは異なることが明らかになった。これらのことから北海道産ドジョウ 2 型は別種である可能性が高い判断された。また、胸鰭鰭条基部の骨質盤の形状などから判断して、道南型が *M. anguillicaudatus* であり、女満別周辺のドジョウは別の固有種であることが示唆された。

#### (5) その他

##### ①ドジョウの倍数性と精子の妊性

クローン二倍体の産する非還元性二倍体精子の運動能力が四倍体の産する還元性二倍体精子と比べて低い原因として、ATP 含量とミトコンドリアの量との関係が示唆された。

##### ②ドジョウのゲノム構成と配偶子形成

自然クローン二倍体为非還元性の二倍性卵 (人為性転換させた場合は二倍性精子) を減数分裂前核内分裂の機構により産生するのに対し、遺伝的にはゲノム量以外は同一のクローン四倍体は通常に減数分裂をおこなない、還元性の二倍体配偶子を産生することが判明した。

### ③受精環境と発生

受精卵を低温に曝すことにより、雄性発生が起こる場合があることが判明し、遺伝的な変異出現の一因の可能性が示唆された。また、この手法を用いての遺伝資源復活の可能性が示唆された。

### ④倍数体等変異体の生殖細胞保存

倍数体から得た精子および生殖細胞の凍結保存による遺伝資源保存と人為雄性発生と生殖系列キメラを介した遺伝資源復活の可能性が示唆され、ドジョウ在来種の多様性保全と復活に向けた予備的な結果が得られた。

### (6)引用論文

- Arai et al. (1991) Nippon Suisan Gakkaishi 57: 2167-2172.  
Fujimoto et al. (2008) J Appl Ichthyol 24: 430-437.  
藤田 (2007) 魚雑 54: 243-244.  
Khan and Arai (2000) Fish Sci 66: 211-222.  
Morishima et al. (2002) Zool Sci 19: 565-575.  
Morishima et al. (2008a) Genetica 132: 159-171.  
Morishima et al. (2008b) Genetica 132: 227-241.  
Zhang and Arai (1999) Ichthyol Res 46: 153-161.

### 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 7 件)

- ① Ya-Juan Li, Zhuo Yu, Ming-Zhao Zhang, Cong Qian, Syuiti Abe, Katsutoshi Arai. Induction of viable gynogenetic progeny using eggs and UV irradiated sperm from the Chinese tetraploid loach, *Misgurnus anguillicaudatus*. Aquaculture International, 2012年5月20日受理, 印刷中, 査読有.
- ② Kagayaki Morishima, Hiroyuki Yoshikawa, Katsutoshi Arai. Diploid clone produces unreduced diploid gametes but tetraploid clone generates reduced diploid gametes in the *Misgurnus* loach. Biology of Reproduction 86 巻 33, 1-7 頁 (2012), 査読有, DOI: 10.1095/biolreprod.111.093302
- ③ Kagayaki Morishima, Takafumi Fujimoto, Mami Sato, Ayako Kawae, Yan Zhao, Etsuro Yamaha, Katsutoshi Arai. Cold-shock

eliminates female nucleus in fertilized eggs to induce androgenesis in the loach (*Misgurnus anguillicaudatus*), a teleost fish. BMC Biotechnology 11 巻 116 頁 (2011) 査読有, DOI: 10.1186/1472-6750-11-116

④ George S Yasui, Takafumi Fujimoto, Suzu Sakao, Etsuro Yamaha, Katsutoshi Arai. Production of loach (*Misgurnus anguillicaudatus*) germ-line chimera using transplantation of primordial germ cells isolated from cryopreserved blastomeres. Journal of Animal Science 89 巻 2080-2388 頁 (2011) 査読有, DOI: 10.2527/jas.2011-4329

⑤ Ya-Juan Li, Zhuo Yu, Ming-Zhao Zhang, Cong Qian, Syuiti Abe, Katsutoshi Arai. The origin of natural tetraploid loach *Misgurnus anguillicaudatus* (Teleostei: Cobitidae) inferred from meiotic chromosome configurations. Genetica 139 巻 805-800 頁 (2011) 査読有, DOI: 10.1007/s10709-011-9585-x

⑥ Ya-Juan Li, Yi Tian, Ming-Zhao Zhang, Ping-Ping Tian, Zhuo Yu, Syuiti Abe, Katsutoshi Arai. Chromosome banding and FISH with rDNA probe in the diploid and tetraploid loach *Misgurnus anguillicaudatus*. Ichthyological Research 57 巻 358-366 頁 (2010) 査読有, DOI: 10.1007/s10228-010-0168-0

⑦ George S Yasui, Takafumi Fujimoto, Katsutoshi Arai. Restoration of the loach *Misgurnus anguillicaudatus* from cryopreserved diploid sperm and induced androgenesis. Aquaculture 308 巻 S140-S144 頁 (2010) 査読有, DOI: 10.1016/j.aquaculture.2010.05.041

[学会発表] (計 14 件)

- ① 趙岩・戸田昌邦・麻生真実・山田綾・荒井克俊 (発表者). 市販外来ドジョウの倍数性変異と DNA マーカーから見た起源. 平成 24 年度日本水産学会春季大会 平成 24 年 3 月 27 日 東京海洋大学 (東京都)
- ② 山田綾 (発表者)・神門幸大・村上賢・荒井克俊. 核 DNA から見たクロードジョウの識別法. 平成 23 年度日本水産学会北海道支部大会. 平成 23 年 11 月 16 日 北海道大学 (函館市)

③山田綾 (発表者)・神門幸大・村上賢・荒井克俊. RAG 1 遺伝子から見た自然クロームドジョウの雑種起源. 平成 23 年度日本水産学会秋季大会 平成 23 年 9 月 30 日 長崎大学 (長崎市)

④Yan Zhao (発表者), Martin Psenicka, Takafumi Fujimoto, Taiju Saito, George S Yasui, Etsuro Yamaha, Katsutoshi Arai. Motility, morphology, mitochondria and ATP content of diploid spermatozoa from sex reversed clonal diploid and neo-tetraploid loach, *Misgurnus anguillicaudatus*. 3<sup>rd</sup> International Workshop on the Biology of Fish Gametes. 平成 23 年 9 月 8 日 ブダペスト (ハンガリー).

⑤Ya-Juan Li, Ming-Zhao Zhang, Cong Qian, Min Gao, Katsutoshi Arai (発表者). Fertility and ploidy of gametes of diploid, triploid and tetraploid loaches, *Misgurnus anguillicaudatus*, in China. 3<sup>rd</sup> International Workshop on the Biology of Fish Gametes. 平成 23 年 9 月 7 日 ブダペスト (ハンガリー).

⑥Ya-Juan Li, Zhuo Yu, Ming-Zhao Zhang, Cong Qian, Syuiti Abe, Katsutoshi Arai (発表者). Induction of viable gynogenetic progeny using eggs and UV irradiated sperm of Chinese tetraploid loach, *Misgurnus anguillicaudatus*. International Workshop, Diversification in Inland Finfish Aquaculture. 平成 23 年 5 月 17 日 ピーセク (チェコ).

⑦光山成美・横山幸奈・藤本貴史・荒井克俊 (発表者). ドジョウ雌×カラドジョウ雄 F1 雑種の妊性と配偶子の倍数性. 平成 23 年度日本水産学会春季大会 平成 23 年 3 月 29 日 東京海洋大学 (東京都)

⑧神門幸大・堀口裕生・山田綾・藤本貴史・荒井克俊・村上賢. ドジョウ特異的な DNA マーカーの探索 Part 2. 平成 23 年度日本水産学会春季大会 平成 23 年 3 月 29 日 東京海洋大学 (東京都)

⑨Katsutoshi Arai (発表者) Genetic and cytogenetic characteristics of natural tetraploid loach *Misgurnus anguillicaudatus* in China. The International Meeting on the Genetics of Polyploids. 平成 22 年 11 月 11 日 University of Lisbon, Lisbon, Portugal.

⑩李雅娟・張明昭・周賀・荒井克俊 (発表者) 中国産二倍体、三倍体および四倍体ドジョウ由来子孫の発生能力と染色体構成. 平成 22 年度日本水産学会秋季大会 平成 22 年 9 月 24 日 京都大学 (京都市)

⑪神門幸大・堀口裕生・山田綾・藤本貴史・荒井克俊・村上賢. ドジョウ特異的な DNA マーカーの探索. 平成 22 年度日本水産学会秋季大会 平成 22 年 9 月 23 日 京都大学 (京都市)

⑫李雅娟・于卓・銭聰・荒井克俊 (発表者). 人為雌性発生子孫の発生能力と核型から推定した中国産自然四倍体ドジョウのゲノム構成. 平成 22 年度日本水産学会秋季大会 平成 22 年 9 月 22 日 京都大学 (京都市)

⑬李雅娟・張明昭・魏傑・阿部周一・荒井克俊 (発表者). 中国産自然四倍体ドジョウ染色体の FISH と分染. 平成 22 年度日本水産学会春季大会 平成 22 年 3 月 29 日 日本大学 (藤沢市)

⑭李雅娟・于卓・荒井克俊 (発表者). 中国産四倍体ドジョウの減数分裂における染色体の挙動. 平成 22 年度日本水産学会春季大会 平成 22 年 3 月 27 日 日本大学 (藤沢市)

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

荒井 克俊 (ARAI KATSUTOSHI)  
北海道大学・大学院水産科学研究院・教授  
研究者番号：00137902

### (2) 研究分担者

村上 賢 (MURAKAMI MASARU)  
麻布大学・獣医学部・教授  
研究者番号：80271360

矢部 衛 (YABE MAMORU)  
北海道大学・大学院水産科学研究院・教授  
研究者番号：80174572