

令和 6 年 6 月 20 日現在

機関番号：12614

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2019～2023

課題番号：19H03048

研究課題名（和文）遺伝的性決定と環境依存的性決定の共存機構の解明

研究課題名（英文）Elucidation of the interplay between genetic and environment-dependent mechanisms of sex determination in atheriniform fishes, a group in which these two mechanisms functionally coexist

研究代表者

山本 洋嗣 (Yamamoto, Yoji)

東京海洋大学・学術研究院・准教授

研究者番号：10447592

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,200,000円

研究成果の概要（和文）：本課題では遺伝的性決定と温度依存的性決定の両特徴を併せ持つトウゴロウイワシ類を用い、その共存機構の解明に取り組んだ。遺伝的雄(XY)のY染色体上に存在する雄性決定因子amhyを機能破壊した結果、雌性分化の鍵となるcyp19a1aの発現が上昇し、一部の個体が雌に性転換した。また、温度依存的性決定におけるストレス系雄性経路を司るコルチゾールと11-KTにより、amhy、amha、cyp19a1aの遺伝子発現が調節されていることが示唆された。遺伝的/温度依存的性決定が明確に共存する種では、主要な性分化関連遺伝子と各種ホルモンが連携しながら絶妙なバランスで性を誘導していることが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本課題では、これまで未解明であった、魚類の性決定・性分化過程における「遺伝的要因」と「環境要因」の共存機構の解明に迫った。本成果は、気候変動や地球温暖化、海洋酸性化など人為的環境ストレスによる水圏環境の急激な変化が地球規模での問題となっている昨今において、生物の繁殖の根幹をなす性決定への「環境要因」の作用機序解明にも繋がり、雌雄異体魚における性決定機構の解明のみならず、恒久的な魚類資源の利用と生物多様性の保全に寄与すると期待される。

研究成果の概要（英文）：This project aims to elucidate the interplay between genetic and temperature-dependent mechanisms of sex determination in atheriniform fishes, a group in which these two mechanisms functionally coexist. Functional disruption of amhy, a male sex-determining factor on the Y chromosome, using CRISPER-Cas9 technology in genetic males (XY) resulted in increased expression of cyp19a1a, a key factor for female sex differentiation, and some individuals developed into females. The results of reporter gene assays of key sex determination/differentiation genes suggest that gene expression of amhy, amha and cyp19a1a are regulated by cortisol and 11-KT, which are associated with stress-related masculinization during temperature-dependent sex determination. Our results provide new insights on how genetic sex determinants, key genes for male and female sex differentiation, and various stress- and sex-related hormones interplay in a delicate balance to induce the formation of each sex.

研究分野：魚類繁殖生理学

キーワード：環境依存型性決定機構 遺伝型性決定機構 環境ストレス トウゴロウイワシ TSD

様式 C - 19、F - 19 - 1 (共通)

1. 研究開始当初の背景

多くの脊椎動物は受精時の性染色体の組み合わせによって性が決まる「遺伝的性決定機構」を保持している。魚類においても、多くの雌雄異体魚の性は、受精時の性染色体の組み合わせによって決定される。しかし魚類の中には、水温等の環境要因に依存して決定する「環境依存型性決定機構」を保持する種が存在する。性比が常に1:1と安定な「遺伝的性決定」と、環境によって性比が変動する「環境依存的性決定」という対照的なこれら二つの機構は、従来共在しないと考えられていた。しかし近年では、多くの雌雄異体魚でその共在が示され、性は先天的な「遺伝的要因」と後天的な「環境要因」のバランスによって決定されると考えられている。気候変動や地球温暖化、海洋酸性化など人為的環境ストレスによる水圏環境の急激な変化が地球規模での問題となっている昨今、繁殖の根幹をなす性決定への「環境要因」の作用機序解明は、恒久的な水産資源の利用と生物多様性の保全に不可欠である。しかし、性に影響を与える環境要因の種類や、その環境要因に対する感受性の強度は種によって異なり、「遺伝的要因」と「環境要因」が魚類の性決定・性分化過程において、どの様に両機構が共在しているのかはほとんど解明されていない。

2. 研究の目的

本研究では、遺伝的な性決定因子と環境要因がどのようにせめぎ合い、性が決定されていくのかを分子レベルで明らかにすることを最終目的とし、「遺伝的性決定」と「環境依存的性決定」の2つの性決定機構の特徴を完全に併せ持つトウゴロウイワシ目魚類ペヘレイをモデルに用い、主として「性決定遺伝子(因子)の機能破壊が遺伝型および環境依存型性決定へ与える影響」、「性関連遺伝子の発現制御機構の解明」、「遺伝的 vs 環境依存的性決定機構におけるBPG軸の発現遺伝子の網羅的解析」の3項目に取り組んだ。本種はXX/XY型の性決定システムを持ち、「遺伝的性決定」を司ると考えられるY chromosome-linked anti-Müllerian hormone (*amhy*) がすでに単離されている。加えて、魚類の中でも最も性の温度感受性が強いことで知られ、仔稚魚を29で飼育すれば性染色体に関わらず全ての個体が雄に、17以下で飼育すると全ての個体が雌に性分化する温度依存型性決定も保持するため、本課題に適したモデル生物である。

3. 研究の方法

3-1. 遺伝的性決定因子の機能破壊が環境依存型性決定へ与える影響

ペヘレイは、性染色体の組み合わせにより性が決まる遺伝的性決定機構を持つが、仔稚魚期の経験水温によって性が決まる温度依存的性決定機構も併せ持つ。本種のY染色体上には雄性決定因子である *amhy* が存在するが、本遺伝子は常染色体上に存在する *amh* (*amha*) の重複と転座により生じたと考えられている。本種では、両遺伝子ともに雄性決定に深く関与すると考えられているが、XY個体では *amhy* は性決定初期のみ一過的に発現し、*amha* は性決定中期以降に発現が上昇することから、両者の雄性決定における役割は異なる可能性がある。そこで本研究ではまず、ゲノム編集技術を用いてXY個体の *amhy* および *amha* を単独あるいは同時に機能破壊し、性的中立水温下における表現型および他の性関連遺伝子 (*cyp19a1a* および *hsd11b2*) 発現への影響を調査することで、本種の遺伝型性決定機構における *amhy* および *amha* の役割を検証した。さらに、本種の温度依存型性決定機構における *amha* の機能を明らかにするため、全XX集団を用いて、*amha* の遺伝子機能破壊を行い、*amha* 欠損個体の環境応答性(高温処理により雄に性転換するのか)を調査した。

3-2. 性関連遺伝子の発現制御機構の解明

先行研究により、ペヘレイの高水温によるオス化は、ストレスホルモンであるコルチゾールの増加と、それに伴う雄性ホルモン 11-KT の生合成により引き起こされることが明らかとなってい

るが、両ホルモンの標的となる遺伝子やその詳細な作用機序は未解明である。そこで、*amhy*、*amha*、*cyp19a1a* の3つの主要な性分化関連遺伝子に着目し、コルチゾールと11-KTの両ホルモンが、これら遺伝子の発現機構に与える影響を調査した。3遺伝子の転写調節領域を単離し、コルチゾール、11-KTの認識配列(GRE/ARE)の有無を調査した。次に各領域を含む発現コンストラクトを作成し、HEK293細胞を用いたレポーターアッセイにより両ホルモンによる各遺伝子の発現制御能を評価した。さらに、雄化を誘導しない性的中立水温にてペヘレイ仔魚をコルチゾール非存在下/存在下で2週間飼育し、各遺伝子発現に与える影響を調査した。

3-3. 遺伝的 vs 環境依存的性決定機構におけるBPG軸の発現遺伝子の網羅的解析

ペヘレイは中立的水温である25℃では「遺伝的性決定」に従い、XY個体は雄へ、XX個体は雌へと性分化する。しかし、全雌水温17℃では低温によりXY個体の全てが雌へ、全雄水温29℃では高温によりXX個体の全てが雄へと性転換する。これら「性転換」個体は「環境依存的性決定」により性が決定されている。環境により性が上書きされた個体と通常の性染色体の性に従った個体ではBPG軸においてどのような違いがあるのかを解明するため、雄誘導水温で飼育したXX雄(偽雄)と通常のXY雄、雌誘導水温で飼育した低温誘起XY雌(偽雌)と通常のXX雌から脳を摘出し、次世代シーケンサーによるRNA-seq解析を行い、「環境要因」が誘起する性決定と「遺伝的要因」が誘起する性決定における生殖腺発現遺伝子の網羅的比較解析を行った。

4. 研究成果

4-1. 性決定遺伝子(因子)の機能破壊が遺伝型および環境依存型性決定へ与える影響

amhy 特異的なgRNAを設計し、XY受精卵を用いて*amhy* 特異的に機能破壊実験を行なった。変異導入率を調査した結果、先の実験と同様にF0世代において高効率な変異導入が確認され、処理個体を性的中立水温である25℃で飼育したところ、その約3割が雌へと性転換した。さらにこれらの個体では、雄性分化に関わる*amha*と11-水酸基脱水素酵素(*hsd11b2*)の生殖腺内mRNA発現量が低下し、雌性分化に関わる芳香化酵素(*cyp19a1a*)の発現量が上昇した。次に、*amhy*と*amha*を同時に機能破壊し、孵化個体を25℃で飼育したところ、処理した全個体が雌へと性転換した。この時、処理個体の*cyp19a1a*は孵化後2週目より上昇し、*amhy*単独破壊より、早期かつ明確な上昇効果が認められた。以上の結果から、非ストレス環境下におけるXY個体では、*amhy*および*amha*の両遺伝子が雄性分化に重要であること、またその主たる役割は、*amhy*が発現している*cyp19a1a*を性決定初期の間に、*amha*は性決定初期から中期以降に抑制することで雄性分化を誘導することである可能性が示唆された。さらに、XX個体を用いて*amha*遺伝子の機能破壊に取り組み、高頻度に変異を導入したF0世代を得た。それらを雄化誘導水温である29℃で飼育したところ、高頻度で*amha*に変異導入されているにも関わらず100%の個体がオスに性転換した。従って29℃ではAMHシグナル系を阻害したとしても、コルチゾール/11KTといったその他の雄化経路により性転換が誘導される可能性が示唆された。

4-2. 性関連遺伝子の発現制御機構の解明

amhy、*amha*、*cyp19a1a*の転写開始点上流域約1kbpには、それぞれ複数のGRE/ARE様配列が存在した。レポーターアッセイの結果、コルチゾールは*amha*と*cyp19a1a*の転写活性を有意に上昇させたが、11-KTは両遺伝子の転写活性を上昇させず、むしろ*cyp19a1a*では対照区より低下させた。さらに、コルチゾール・11-KT共存在下では、11-KTは*cyp19a1a*の転写活性を濃度依存的に低下させた。一方、両ホルモンは*amhy*の転写活性を上昇させず、11-KTは*cyp19a1a*同様に*amhy*の転写活性を低下させた。飼育実験の結果、コルチゾール区(1μM、5μM)では、対照区と比較して*amha*の発現上昇が認められたが、*cyp19a1a*では1μM区でのみ発現上昇が認められた。以上の結果から、ペヘレイでは高水温下においてコルチゾールは*amha*および*cyp19a1a*の発現を上昇させるが、その後分泌される11-KTにより*cyp19a1a*の発現が抑えられ、雄化が促進される可能性が示唆された。

4-3. 遺伝的 vs 環境依存的性決定機構における BPG 軸の発現遺伝子の網羅的解析

高温条件下の XX-性転換雄において有意に発現上昇している遺伝子のうち、ストレス反応を司る複数の *crh* ファミリー遺伝子およびその受容体が高水温誘起性の XX-雄性転換個体にて通常の XY-雄個体より高発現し、雄性転換の鍵となる可能性が示唆された。またこれら遺伝子発現はストレスホルモンであるコルチゾールの上昇とほぼ同調し、内分泌学的観点からも矛盾のないものであった。また、性転換している XX 個体では脳内において *amha* が早期に高発現し、生殖腺の発現に先行する可能性が本種で初めて示された。また脳内発現遺伝子の網羅的比較解析の結果、雌化誘導水温である 17 および雄化誘導水温である 29 で仔稚魚を飼育し、前者からは XX-雌と XY-性転換雌の間で発現量に差がある遺伝子、後者からは XY-雄と XX-性転換雄の間で発現量に差がある遺伝子を単離した。その結果、BPG 軸において XY-性転換雌で有意に発現上昇する 16 遺伝子、XX-性転換雄で有意に発現上昇する 17 遺伝子を得た。これら遺伝子を含むトランスクリプトーム情報を用いたパスウェイおよびネットワーク解析の結果、正常に性分化した個体では代謝・エネルギー生産などの成長に関する遺伝子に差が見られたが、一方で水温により性転換している個体では免疫・アポトーシス・遺伝子発現制御などの変化を促進する遺伝子に差が見られた。これら遺伝子は今後その機能を継続して解析していく予定である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計10件（うち査読付論文 10件 / うち国際共著 6件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Sarida Munti, Hattori Ricardo S., Zhang Yan, Yamamoto Yoji, Strussmann Carlos A.	4. 巻 13
2. 論文標題 Spatiotemporal correlations between amh and cyp19a1a transcript expression and apoptosis during gonadal sex differentiation of pejerrey <i>Odontesthes bonariensis</i> .	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Sexual Development	6. 最初と最後の頁 99 ~ 108
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1159/000498997	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 Hattori Ricardo S., Somoza Gustavo M., Fernandino Juan I., Colautti Dario C., Miyoshi Kaho, Gong Zhuang, Yamamoto Yoji, Strussmann Carlos A.	4. 巻 10
2. 論文標題 The Duplicated Y-specific amhy Gene Is Conserved and Linked to Maleness in Silversides of the Genus <i>Odontesthes</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Genes	6. 最初と最後の頁 679 ~ 679
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/genes10090679	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 Colautti Dario C., et al.	4. 巻 96
2. 論文標題 Evidence of a landlocked reproducing population of the marine pejerrey <i>Odontesthes argentinensis</i> (Actinopterygii; Atherinopsidae)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Fish Biology	6. 最初と最後の頁 202 ~ 216
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jfb.14207	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 Garcia-Cruz Estefany L., Yamamoto Yoji, Hattori Ricardo S., de Vasconcelos Larissa Monteiro, Yokota Masashi, Strussmann Carlos A.	4. 巻 245
2. 論文標題 Crowding stress during the period of sex determination causes masculinization in pejerrey <i>Odontesthes bonariensis</i> , a fish with temperature-dependent sex determination	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology	6. 最初と最後の頁 110701 ~ 110701
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cbpa.2020.110701	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 Miyoshi Kaho, Hattori Ricardo S., Strussmann Carlos A., Yokota Masashi, Yamamoto Yoji	4. 巻 29
2. 論文標題 Phenotypic/genotypic sex mismatches and temperature dependent sex determination in a wild population of an Old World atherinid, the cobaltcap silverside <i>Hypoatherina tsurugae</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Molecular Ecology	6. 最初と最後の頁 2349 ~ 2358
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/mec.15490	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 Strussmann Carlos A., Yamamoto Yoji, Hattori Ricardo S., Fernandino Juan I., Somoza Gustavo M.	4. 巻 15
2. 論文標題 Where the Ends Meet: An Overview of Sex Determination in Atheriniform Fishes	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Sexual Development	6. 最初と最後の頁 80 ~ 92
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1159/000515191	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 del Fresno Pamela S., Garcia de Souza Javier R., Colautti Dario C., Yamamoto Yoji, Yokota Masashi, Strussmann Carlos A., Miranda Leandro A.	4. 巻 102
2. 論文標題 Sex reversal of pejerrey <i>Odontesthes bonariensis</i> , a species with temperature-dependent sex determination, in a seminatural environment	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Fish Biology	6. 最初と最後の頁 75 ~ 82
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jfb.15241	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 Torres-Martinez Aaron, Hattori Ricardo Shohei, Fernandino Juan Ignacio, Somoza Gustavo Manuel, Hung Song Dong, Masuda Yuki, Yamamoto Yoji, Strussmann Carlos Augusto	4. 巻 582
2. 論文標題 Temperature- and genotype-dependent stress response and activation of the hypothalamus-pituitary-interrenal axis during temperature-induced sex reversal in pejerrey <i>Odontesthes bonariensis</i> , a species with genotypic and environmental sex determination	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Molecular and Cellular Endocrinology	6. 最初と最後の頁 112114 ~ 112114
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.mce.2023.112114	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 Kitano Jun, Ansai Satoshi, Takehana Yusuke, Yamamoto Yoji	4. 巻 12
2. 論文標題 Diversity and Convergence of Sex-Determination Mechanisms in Teleost Fish	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Annual Review of Animal Biosciences	6. 最初と最後の頁 233 ~ 259
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1146/annurev-animal-021122-113935	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 Lema Sean C., Luckenbach J. Adam, Yamamoto Yoji, Housh Madeline J.	4. 巻 379
2. 論文標題 Fish reproduction in a warming world: vulnerable points in hormone regulation from sex determination to spawning	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences	6. 最初と最後の頁 1 ~ 11
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rstb.2022.0516	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14件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 9件)

1. 発表者名 K. Miyoshi, R.S. Hattori, C.A. Strussmann and Y. Yamamoto
2. 発表標題 Development of an early-warning species for the effects of climate change on fish reproduction
3. 学会等名 International Conference of the Korean Federation of Fisheries Science and Technology Societies (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 S. Hayakawa, Y. Yamamoto, R.S. Hattori and C.A. Strussmann
2. 発表標題 Analysis of the masculinizing strength of single and double copies of the testis-determining factor amhy in pejerrey <i>Odontesthes bonariensis</i>
3. 学会等名 VI Argentine Symposium of Ichthyology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 H. Yokochi, H. Okajima, N. Kakuta, Y. Yamamoto, C.A. Strussmann, L.A. Miranda, D.C. Colautti, and G.E. Berasain
2. 発表標題 Otolith-based approach to study the effects of water temperature on the sex determination of pejerrey <i>Odontesthes bonariensis</i> in Lake Chascomus
3. 学会等名 VI Argentine Symposium of Ichthyology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Y. Yamamoto, Y. Zhang, M. Sarida, R.S. Hattori, and C.A. Strussmann
2. 発表標題 Genotypic and temperature-dependent sex determination in pejerrey <i>Odontesthes bonariensis</i>
3. 学会等名 VI Argentine Symposium of Ichthyology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 松本浩杜・三好花歩・横田賢史・C.A. Strussmann・山本洋嗣
2. 発表標題 野生環境下におけるギンイソイワシ仔稚魚の成長と性分化
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 佐々木文彦・小林 葵・稲葉晃誠・松本浩杜・三好花歩・横田賢史・C.A. Strussmann・山本洋嗣
2. 発表標題 東京湾のギンイソイワシ野生集団における性決定機構の温度依存性
3. 学会等名 令和4年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名	A. Torres-Martinez, D.H. Song, R.S. Hattori, G.M. Somoza, J.I. Fernandino, Y. Yamamoto, and C.A. Strussmann
2. 発表標題	Genotype-dependent activation of CRH-family genes during heat-induced masculinization in pejerrey <i>Odontesthes bonariensis</i>
3. 学会等名	9th International Symposium on Fish Endocrinology (国際学会)
4. 発表年	2022年

1. 発表者名	稲葉晃誠・佐々木丈彦・小林葵・三好花歩・横田賢史・C.A. Strussmann・山本洋嗣
2. 発表標題	光周期がギンイソイワシ性決定機構に与える影響
3. 学会等名	令和5年度日本水産学会春季大会
4. 発表年	2023年

1. 発表者名	Y. Yamamoto, K. Inaba, T. Sasaki, A. Kobayashi, K. Miyoshi, M. Yokota, and C.A. Strussmann
2. 発表標題	Multi-year field survey on the effects of environmental factors on the sex determination in the cobaltcap silverside <i>Hypoatherina tsurugae</i>
3. 学会等名	12th International Symposium on Reproductive Physiology of Fish (国際学会)
4. 発表年	2023年

1. 発表者名	Y. Kato, K. Inaba, T. Sasaki, A. Kobayashi, M. Yokota, C.A. Strussmann, and Y. Yamamoto
2. 発表標題	Development of a molecular method to identify YY supermales of cobaltcap silverside, a fish with both genetic- and temperature-dependent sex determination
3. 学会等名	12th International Symposium on Reproductive Physiology of Fish (国際学会)
4. 発表年	2023年

1. 発表者名 L.M. de Vasconcelos, R.S. Hattori, J.I. Fernandino, Y. Yamamoto, and C.A. Strussmann
2. 発表標題 amhy knockout induces ovarian development in XY gonads of pejerrey <i>Odontesthes bonariensis</i>
3. 学会等名 KOFFST International Conference (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 J. Shiota, Y. Yamamoto, C.A. Strussmann, L.A. Miranda, D.C. Colautti, and G.E. Berasain
2. 発表標題 Multi-year survey of genotypic and phenotypic sex ratios and frequencies of genotype/phenotype mismatches in pejerrey <i>Odontesthes bonariensis</i> from Lake Chascomus
3. 学会等名 Annual Meeting of Bioscience Societies of Argentina (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 塚田瑞己・山本洋嗣・C.A. Strussmann
2. 発表標題 ペヘレイにおけるコルチゾールおよび11-KTの性分化関連遺伝子の発現制御
3. 学会等名 令和6年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 稲葉晃誠・佐々木丈彦・佐藤凌介・今井馨日・三好花歩・横田賢史・C.A. Strussmann・山本洋嗣
2. 発表標題 東京湾のギンイソイワシ野生集団における性決定機構の環境依存性と繁殖特性
3. 学会等名 令和6年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2024年

〔図書〕 計4件

1. 著者名 Y. Yamamoto, R.S. Hattori, R. Patino, and C.A. Strussmann	4. 発行年 2019年
2. 出版社 Elsevier, Academic Press	5. 総ページ数 24
3. 書名 Environmental regulation of sex determination in fishes: insights from Atheriniformes. In: B. Capel (ed). Current Topics in Developmental Biology, Sex Determination	

1. 著者名 山本洋嗣・三好花歩・服部ヒカルド修平・C.A. Strussmann	4. 発行年 2021年
2. 出版社 恒星社厚生閣	5. 総ページ数 23
3. 書名 第4章 トウゴロウイワシ目魚類の性決定機構. In: 菊池 潔・井尻成保・北野 健(編). 魚類の性決定・性分化・性転換	

1. 著者名 Y. Yamamoto, J.A. Luckenbach	4. 発行年 2024年
2. 出版社 Elsevier, Academic Press	5. 総ページ数 15
3. 書名 Sex determination and gonadal sex differentiation. In: Alderman, S.L., Gillis, T.E. (eds). Encyclopedia of Fish Physiology, vol. 1	

1. 著者名 J.A. Luckenbach, Y. Yamamoto, I. Miura, and A. Georges	4. 発行年 2024年
2. 出版社 Elsevier, Academic Press	5. 総ページ数 15
3. 書名 Genetic and environmental sex determination in cold-blooded vertebrates: fishes, amphibians, and reptiles. In: Dobrinski, I., Skinner, M.K. (eds). Encyclopedia of Reproduction, vol. 6	

〔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	Strussmann C.A. (Strussmann Carlos) (10231052)	東京海洋大学・学術研究院・教授 (12614)	

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