

令和 4 年 6 月 6 日現在

機関番号：15401

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19K06788

研究課題名(和文) 主要な性決定遺伝子3種類をつなぐ複合型性染色体の性決定と進化

研究課題名(英文) Sex determination in multiple-sex chromosome system including three major sex-determining genes and its evolutionary mechanism

研究代表者

三浦 郁夫 (Miura, Ikuo)

広島大学・両生類研究センター・准教授

研究者番号：10173973

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、台湾に生息するスインホーハナサキガエルにおいて3本の染色体の転座による複合型性染色体の進化、そして、日本に生息する近縁種のコガタハナサキガエルにおいて性染色体のターンオーバー、XY型からZW型への性決定機構の変換、そして性染色体の異形化が生じたことを明らかにした。脊椎動物ではほとんど前例がないほどの短期間に生じたダイナミックな性染色体進化の全貌が明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

性、すなわち有性生殖は、生物個体の遺伝的多様性を生み出し、生物の進化に貢献する重要な生殖様式である。また、人類を含む真核生物の起源において誕生した独特な仕組みの一つである。性やジェンダーに関する問題は近年社会問題化しており、現代の人間社会において重要な課題である。本研究は、ヒトや哺乳類の研究では知ることができない性の多様性やその進化機構に関する疑問を解決するためのヒントを与えてくれる。この意味では重要な生物学的基礎研究である。

研究成果の概要(英文)：We identified a multiple sex chromosome system which was created by translocations among male three chromosomes in Taiwanese frog *Odorrana swinhoana*. And, in the closely related species *Odorrana utsunomiyaorum* inhabiting Japan (Iriomote and Ishigaki Islands), we identified turnover of sex chromosomes, transition of heterogametic sex from XY to ZW, and evolution from homomorphy to heteromorphy. This is a highly rapid and dynamic sex chromosome evolution that has never been found in vertebrates.

研究分野：進化遺伝学

キーワード：性染色体 性決定 XY ZW ターンオーバー

1. 研究開始当初の背景

真核生物が有性生殖を獲得して以来、2つの性を確実に決定し、適正な性比を維持することは種の存続にとって必要不可欠となっている。性決定は、温度などの環境因子が性を決める“環境による性決定”と遺伝子が決める“遺伝的性決定”の2つに分けられる。

遺伝的性決定を行う哺乳類と鳥類には、性決定遺伝子の固定化という特徴がある。これら動物群は分岐の初期に性染色体が異形化した結果、相同染色体間で乗り換えが抑制され、各性染色体(XとY、あるいはZとW)上の遺伝子が性的に特殊化している。そのため、性染色体の取り換えが困難になったと予想される。これを、性決定遺伝子(性染色体)が固定(トラップ)された、と表現する。一方、魚類から爬虫類では、性染色体が未だ同形にとどまっている種が多く、性決定遺伝子(性染色体)が別の遺伝子に頻繁に変更される。これをターンオーバーと呼ぶ。すなわち、性染色体のターンオーバーは性染色体の異形化によって終結する。

脊椎動物全体では、これまで十数種で性決定遺伝子が同定され、それらは結局5種類の遺伝子に集約されている。その中でも主要の3つの遺伝子、すなわち、胎盤類と有袋類のSRY(=SOX3)、鳥類などのDMRT1、そして魚類やカモノハシのAMH(TGF-族)の3つが頻繁に繰り返し使われている。両生類、特にカエル類では性連鎖解析によって、これまで6種類の性染色体が同定されており、脊椎動物の主要3つの性決定遺伝子も含まれる。カエルではこの6種類の性染色体の間で、性染色体のターンオーバーが種によってあるいは地域集団によって頻繁に生じていることがわかってきた。

このような背景の中、申請者らは、台湾に生息するスインホーハナサキガエルにおいて、オス特異的に生じた染色体の相互転座が、カエル類の6種類の性染色体候補のうち2種類の染色体間で生じていることを見つけた。一方の第1染色体にはトリに代表される性決定遺伝子のDMRT1と魚類・カモノハシのAMHが座しており、他方の第7染色体には真獣類と有袋類のSRYへと進化したSOX3が存在する。それゆえ、相互転座という染色体の再配列によって、ヒトとトリ(さらにはカモノハシ)の性決定遺伝子を併せ持つ性染色体がこのカエルに出現したことになる。さらに、まだ転座が生じていない元祖型集団の存在も確認した。

2. 研究の目的

申請者が見出したカエルは、性染色体が雌雄同形の祖先集団から、染色体の相互転座によって2本の性染色体を繋げた異形の複合型性染色体を持つ集団へ進化したと推測される。本研究は、性決定遺伝子のターンオーバーの仕組みとその進化的理由を解明することを目的とする。そのために、スインホーハナサキガエルの未だ転座が生じていない元祖集団と本種に最も近縁で日本に生息するコガタハナサキガエルの性染色体を同定し、2種の系統進化過程を解析することによって性染色体の進化機構を明らかにする。

3. 研究の方法

性染色体の同定には、各種分染法を用いた核型分析、DNAプローブを用いたIn situ hybridization(FISH)や減数分裂の観察による染色体の解析を行なった。さらに、1塩基多型(SNP)を利用した性連鎖DNAマーカーの取得(Diversity Arrays Technology: DArT)とそのマッピングを行なった。その際、リフェレンスゲノムとして、ツチガエル、ヨーロッパトノサマガエルおよびネッタイツメガエルのゲノムデータを利用した。種間および地域集団の系統解析には、ミトコンドリアDNAの配列決定や核DNAについてはマイクロサテライトおよびSNP解析を行なった。なお、スインホーハナサキガエルは台湾の5集団、コガタハナサキガエルは石垣島と西表島のそれぞれ3集団から採集して解析に用いた。カエルの捕獲はそれぞれの地域行政から許可を得て実施した。

4. 研究成果

1) スインホーハナサキガエルの6本の性染色体と元祖型第1性染色体

1983年にKuramotoはスインホーハナサキガエルの雄において2本の染色体の転座による複合型性染色体を発見している。しかし、本研究によって、実際には2本ではなく、3本の染色体が相互転座を起こし、よって6本の性染色体を持つことが明らかになった(図1)。転座には13対(2n=26)

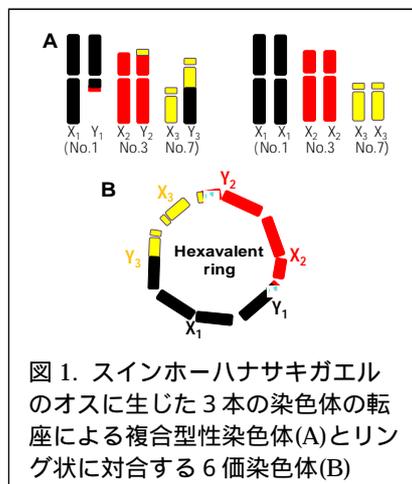


図1. スインホーハナサキガエルのオスに生じた3本の染色体の転座による複合型性染色体(A)とリング状に対合する6価染色体(B)

のうち、第1、第3、第7染色体の3本が関与しており、いずれも将来、性染色体になりうる”潜在的性染色体“のメンバーであることがわかった。しかし、元々の性染色体が3本の内のいずれであるのかが不明であったため、まだ転座を生じていない元祖集団の染色体を調べた。しかし、他の両生類と同様、雌雄で核型に全く違いがなく、性染色体を同定することはできなかった。そこで、1塩基多型解析による性連鎖DNAマーカーを取得した(表1)。両親のゲノムのハプロタイプを解析することによって、本集団はXX-XY型の性決定様式を持つことがわかった。そして、ヨーロッパノサマガエルやネツタイツメガエルのゲノムとBlast検索することにより、性染色体は第1番染色体であることも判明した。

表1 スインホーハナサキガエルとコガタハナサキガエルで取得した性連鎖DNAマーカー

Species	Population		No. of markers heterozygous or present in				Total
			Male SNP	SilicoDArT	Female SNP	SilicoDArT	
<i>Odorrana swinhoana</i>	New taipei (non-translocations)	Initial sex-linked markers	103	9	94	24	229
		False positive	0	0	2	0	
		True sex-linked markers	103	9	92	24	
<i>Odorrana utsunomiyaorum</i>	Taketomi (Inomete Island)	Initial sex-linked markers	5	0	236	15	252
		False positive	2	0	2	0	
		True sex-linked markers	3	0	234	15	
	Ishigaki (Ishigaki Island)	Initial sex-linked markers	3	0	266	20	289
		False positive	0	0	0	0	
		True sex-linked markers	3	0	266	20	

The sex-linked markers of *O. swinhoana* and *O. utsunomiyaorum* were isolated from 1,46,383 (SNP) and 46,161 (SilicoDArT) markers.

2) コガタハナサキガエルのZZ-ZW型第9番性染色体

次にスインホーハナサキガエルに最も近縁な種は日本の西表島と石垣島に生息するコガタハナサキガエルであることから、本種の性染色体の同定を行うため、まず性連鎖DNAマーカーの取得を行なった。その結果、西表島集団から252個、石垣島から289個の性連鎖マーカーを得ることができたが、そのほとんどが雌ヘテロの遺伝子型を示したことから、本種はZZ-ZW型であること、さらに性染色体が異形化していることが予想された(表1)。そこで、2つの島のカエルについて染色体解析を行なった。雌でのみ第9番染色体が異形であることから第9番線染色体がZZ-ZW型の性染色体であることがわかった(図2a)。そして、W染色体は高度にヘテロクロマチン化が進んでいること、2つの島ではヘテロクロマチンの分布パターンが異なることから(図2b)、それぞれ独自にW染色体の退化が進んでいることがわかった。また、性連鎖マーカーはヨーロッパアカガエルの8番染色体、ネツタイツメガエルの7番染色体のゲノムと相同性を示し、いずれもコガタの9番と相同な染色体であることから核型分析の結果が支持された。

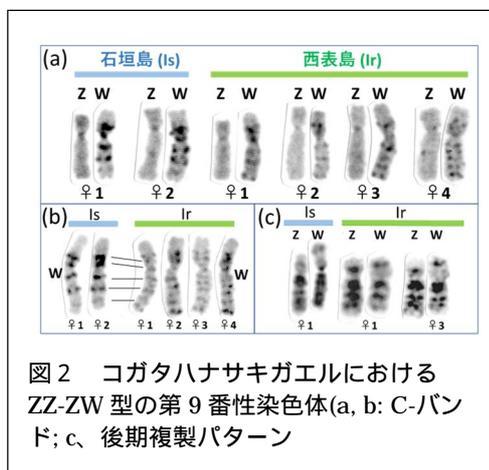


図2 コガタハナサキガエルにおけるZZ-ZW型の第9番性染色体(a, b: Cバンド; c: 後期複製パターン)

3) 2種間と種内の系統進化

ミトコンドリアDNAの配列に基づくと、スインホーは大きく2つのクレードに分かれ、6本の性染色体を持つ北方集団はその1つに属した。しかし、転座を持たない元祖集団は地理的にそのすぐ近くに位置すること、しかも同じクレードに属することから、複合型性染色体の進化の起源は著しく新しいことが推測された。一方、ミトコンドリアと核のSNPとマイクロサテライトの解析により、2つの島のコガタは明確に遺伝的分化を遂げていることがわかり、W染色体の独自の退化を支持する結果となった。

4) 短期間でダイナミックな性染色体の進化

以上の結果に基づき、スインホーハナサキガエルとコガタハナサキガエルにおける性染色体進化の全貌が明らかになった。まず、両種の元祖型の性染色体はXX-XY型で雌雄同形の第1染色体であり、台湾の一部の地域では他の2本の常染色体(ただし、潜在的性染色体)と相互転座を生じた結果、6本の性染色体から成る複合型性染色体が進化した。一方、近縁種のコガタハナサキガエルでは性染色体が第9番染色体へとターンオーバーし、しかも性決定様式がZZ-ZW型へと変換した。さらに、W染色体の異形化が進み、急速なゲノム退化が進んでいた。両種の分岐年代はおよそ300万年と推測されることから、この短い期間に複合型性染色体、性染色体のターンオーバー、ヘテロな性の変換、そして性染色体の異形化が生じたことになる。短い時間の間に極めて高速でダイナミックな性染色体の進化が生じており、脊椎動物ではとても稀な現象であることがわかった。

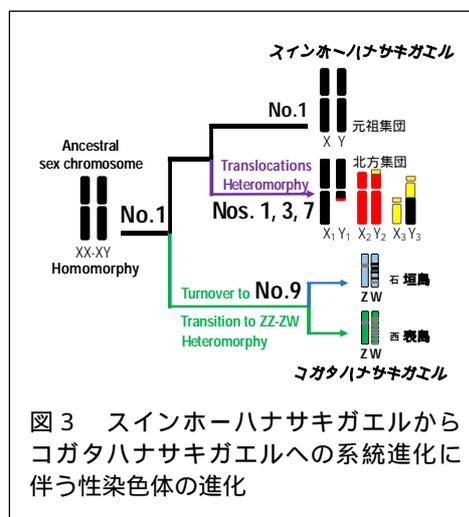


図3 スインホーハナサキガエルからコガタハナサキガエルへの系統進化に伴う性染色体の進化

5) 性決定遺伝子の進化

スインホーハナサキガエルには鳥類や魚類の性決定遺伝子として知られる *Dmrt1*, *Amh*, *Irf9* が存在するが、取得した性連鎖マーカーの多くはこれらとは異なる位置から取得されていた。したがって、本種の性決定遺伝子はこれら既知の性決定遺伝子とは異なる可能性がある。また、第7番性染色体には哺乳類の性決定遺伝子の元祖遺伝子である *Sox 3* が存在するが、今回、第7番性染色体からはわずかな DNA マーカーしか取得できず、性連鎖期間の短さが反映されていた。以上から、本種の性決定遺伝子は鳥や哺乳類とは異なる可能性がある。一方、コガタハナサキガエルの第9番性染色体から取得された性連鎖マーカーはネツタイツメガエルの性決定領域とほぼ同じ位置から数多く取得されたことから、2種の間で同じ性決定遺伝子が独立に獲得されたことが示唆された。

本研究は、脊椎動物ではほとんど前例がないほどの短期間に生じたダイナミックな性染色体進化の全貌が明らかになった。スインホーハナサキガエルの狭い地域集団で生じた複合型性染色体、および2つの島で生じた性染色体のターンオーバーやヘテロな性の変換は、これらの進化的理由を解明するための重要なヒントを提供し、今後の解析のための足掛かりとなる。今後はさらに上記2種の全ゲノム解析を行い、性染色体進化の分子機構の解明に臨む。

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 7件 / うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Katsumi T, FShams F, Yanagi H, Ohnishi T, Toda M, Lin S-M, Mawaribuchi S, Shimizu N, Ezaz T, Miura I	4. 巻 in press
2. 論文標題 Highly rapid and diverse sex chromosome evolution in the frog <i>Odorrana</i> species complex	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Development growth & differentiation	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) なし	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 Miura I, Shams F, Jeffries DL, Katsura Y, Mawaribuchi S, Perrin N, Ito M, Ogata M, Ezaz T	4. 巻 in press
2. 論文標題 Identification of ancestral sex chromosomes in the frog <i>Glandirana rugosa</i> bearing XX-XY and ZZ-ZW sex-determining systems	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Molecular Ecology	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) なし	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 Ogata M, Suzuki K, Yuasa Y, and Miura I	4. 巻 376
2. 論文標題 Sex-chromosome evolution from a heteromorphic to a homomorphic system by inter-population hybridization in a frog	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Philos. Trans. R. Soc. B	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/rstb.2020.0105	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 Senzaki M, Sano S, Takemoto A, Miura I, Ogata M	4. 巻 41
2. 論文標題 Phylogenetic Origins of a Newly Found Japanese Red-bellied Newt Population in Yokohama City and Other Populations in Kanagawa Prefecture.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Current Herpetology	6. 最初と最後の頁 132 137
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.5358/hsj.41.132	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 Miura I, Shams F, Lin S-M, 1, Cioffi MB, Liehr T, Al Rikabi A, Kuwana C, Srikulnath K, Higaki Y, Ezaz E.	4. 巻 10
2. 論文標題 Evolution of a multiple sex-chromosome system by three-sequential translocations among potential sex-chromosomes in the Taiwanese frog <i>Odorrana swinhoana</i> .	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Cells	6. 最初と最後の頁 661
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/cells10030661	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 Miura I, Vershinin V, Vershinina S, Lebedinsky A, Trofimov A, Sitnikov I and Ito M	4. 巻 12
2. 論文標題 Hybridogenesis in the Water Frogs from Western Russian Territory: Intrapopulation Variation in Genome Elimination.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Genes	6. 最初と最後の頁 244
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/genes12020244	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 Katsura Y, Ikemura T, Kajitani R, Toyoda A, Itoh T, Ogata M, Miura I, Wada K, Wada Y, and Satta Y	4. 巻 -
2. 論文標題 Comparative genomics of <i>Glandirana rugosa</i> using unsupervised AI reveals a high CG frequency	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Life Science Alliance	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) 10.26508/lisa.202000905	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 Kuwana C, Fujita H, Tagami M, Matsuo T, and Miura I	4. 巻 -
2. 論文標題 Evolution of sex-chromosome heteromorphy in geographic populations of the Japanese Tago 's brown frog complex.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Cytogenetic and Genome Research	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) なし	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 Deakin JE, Potter S, O'Neill R, Ruiz-Herrera A, Cioffi MB, Eldridge MDB, Fukui K, Marshall Graves JA, Griffin D, Grutzner F, Kratochv, L, Miura I, Rovatsos M, Srikuhnath K, Wapstra E, Ezaz T	4. 巻 10
2. 論文標題 Chromosomics: Bridging the Gap between Genomes and Chromosomes	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Genes	6. 最初と最後の頁 627
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/genes10080627	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 Vershinin V, Sitnikov I, Vershinina S, Trofimov A, Lebedinsky A and Miura I	4. 巻 55
2. 論文標題 Mitochondrial heteroplasmy in marsh frog (<i>Pelophylax ridibundus</i> Pallas, 1777	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Russian Journal of Genetics	6. 最初と最後の頁 1041,1045
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 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20件 (うち招待講演 7件 / うち国際学会 8件)

1. 発表者名 Miura I and Ogata M
2. 発表標題 Evolutionary history of sex chromosomes in the frog <i>Glandirana rugosa</i> : Two times turnover and four times recycling
3. 学会等名 23rd International Chromosome Conference (ICC) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Miura I
2. 発表標題 Frog and Biology: Sex, Evolution and DNA music” Special seminar Animal Genomics & Genome project
3. 学会等名 lessons learned from global partnerships (Kasetsart University, Thailand) (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 三浦郁夫、尾形光昭
2. 発表標題 性染色体の動的進化：ターンオーバーとリサイクル
3. 学会等名 第23回進化学会シンポジウム”動物の性決定システムの進化“（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 三浦郁夫、林思民、大西拓、戸田守、桂有加子、回淵修治、Foyez Sham、Tariq Ezaz
2. 発表標題 6本の性染色体をもつカエルの祖先型性染色体の同定と近縁種間で生じたターンオーバーの発見
3. 学会等名 第73回一般財団法人染色体学会年会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 須田皓介、三浦郁夫、鈴木貴、林舜、廣田直哉、田村啓、高松信彦、Vershinin Vladimir、伊藤道彦
2. 発表標題 異種交配における片親ゲノム特異的排除(雑種生成)の分子機構の解明に向けて：トランスポゾンvs piRNAs
3. 学会等名 分子生物学会第44回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 回淵修治、三浦郁夫
2. 発表標題 ツチガエルにおけるX、Y、ZおよびW染色体連鎖遺伝子群の分子進化
3. 学会等名 分子生物学会第44回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 三浦郁夫、林思民、大西拓、戸田守、桂有加子、回淵修治、Foyez Sham、Tariq Ezaz
2. 発表標題 6本の性染色体をもつカエルの祖先型性染色体の同定と近縁種間で生じたターンオーバーの発見
3. 学会等名 第73回一般財団法人染色体学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 須田皓介、三浦郁夫、鈴木貴大、林舜、廣田直哉、田村啓、高松信彦、Vershinin Vladimir、伊藤道彦
2. 発表標題 異種交配における片親ゲノム特異的排除(雑種生成)の分子機構の解明に向けて: トランスポゾンvs piRNAs
3. 学会等名 分子生物学会第44回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Miura I and Ogata M
2. 発表標題 Optimistic destiny of sex chromosome evolution in frogs
3. 学会等名 7th Asian-Pacific Chromosome Colloquium (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Kuwana C, Fujita H, Tagami M, Matsuo T, Sriklunath K, Miura I
2. 発表標題 Sex chromosome evolution in Japanese tago's brown frog species complex
3. 学会等名 7th Asian-Pacific Chromosome Colloquium (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Goto S, Shimizu N, Tsubota H, Ikeda S, Taguchi Y, Minami S and Miura I
2. 発表標題 Evolutionary genetic study on giant salamander, the geographic populations newly found in Hiroshima Prefecture, Japan.
3. 学会等名 7th Asian-Pacific Chromosome Colloquium (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 三浦郁夫、桑名知碧、林思民、Srikulnath Kornorn
2. 発表標題 6本の性染色体をもつカエル
3. 学会等名 日本進化学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 三浦郁夫、Vershinin Vradimir, Vershinina Svetlana, Ledivenski Andrei
2. 発表標題 ロシアウラル地方におけるヨーロッパトノサマガエルのゲノム排除機構と集団構造
3. 学会等名 日本爬虫両棲類学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 桑名知碧、藤田宏之、田上正隆、Srikulnath Kornorn, 三浦 郁夫
2. 発表標題 タゴガエルとナガレタゴガエルの性染色体の進化に関する研究(Rana tagoi, Rana sakuraii)
3. 学会等名 一般財団法人染色体学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 桑名知碧, 藤田宏之, 田上正隆, Sriklunath Kornsoorn, 三浦 郁夫
2. 発表標題 タゴガエル種複合体における性染色体の進化
3. 学会等名 日本爬虫両棲類学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 後藤理史、清水則雄、坪田博美、池田誠慈、田口勇輝、三浦郁夫
2. 発表標題 広島県で発見されてオオサンショウウオの新しい地域集団に関する進化遺伝学的研究
3. 学会等名 日本爬虫両棲類学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Miura I, Ogata M, Lin S-M
2. 発表標題 Sex chromosome recycling and turnover in frogs
3. 学会等名 The workshop: Paradigm shift in sex chromosome evolution (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Miura I
2. 発表標題 The nature of hybridogenesis in the edible frog <i>Pelophylax esculentus</i> from Ural district, Russia
3. 学会等名 International Russian Japanese symposium (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Miura I, Kuwana C, Lin SM, and Srikulnath K
2. 発表標題 Six sex chromosomes in a Taiwanese frog
3. 学会等名 9th world congress of herpetology (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Kuwana C, Hiroyuki Fujita H, Tagami M, Sriklunath K, and Miura I
2. 発表標題 Sex chromosome evolution in Japanese tago brown frog species complex
3. 学会等名 9th world congress of herpetology (国際学会)
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 尾形光昭、三浦郁夫	4. 発行年 2019年
2. 出版社 市民科学出版	5. 総ページ数 175
3. 書名 両生類に魅せられて "ツチガエルで起きている地域集団および種間のせめぎ合い"	

1. 著者名 ニホンアマガエルの色の变化	4. 発行年 2021年
2. 出版社 緑書房	5. 総ページ数 151
3. 書名 はっけん！ニホンアマガエル "	

〔産業財産権〕

〔その他〕

【研究成果】6本の性染色体をもつカエルを発見
<https://www.hiroshima-u.ac.jp/news/63680>
生物はなぜ、どのように進化していくのか
<https://home.hiroshima-u.ac.jp/amphibia/miura/first.html>
ヒトや鳥とは異なるカエルの世界 性染色体の謎に迫る(サイエンスポータル)
https://scienceportal.jst.go.jp/gateway/clip/20211004_g01/index.html

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
---------------------------	-----------------------	----

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			
台湾	台湾国立師範大学			
タイ	カセサート大学			
オーストラリア	キャンベラ大学			