

令和 3 年 5 月 18 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2020

課題番号：17H03866

研究課題名(和文) チョウザメの性分化および卵成熟/排卵の分子機構に関する研究

研究課題名(英文) Studies on molecular mechanisms of sex differentiation, oocyte maturation and ovulation in sturgeons

研究代表者

足立 伸次 (Adachi, Shinji)

北海道大学・水産科学研究院・特任教授

研究者番号：40231930

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,700,000円

研究成果の概要(和文)：チョウザメの性分化および卵成熟/排卵に関わる因子を、次世代シーケンサー(NGS)を用いて網羅的に解析することで、それらの機能、特異性および動態などの膨大な情報を短期間で集積し、チョウザメの生殖現象の分子機構解明を推進した。また、各ステージに特徴的な多数の分子マーカーを探索し、それらを利用して、早期性判別、安定的良質卵生産技術およびすべての結果を結集した全雌生産技術開発を進めた。その結果、ついにホルモンを用いないチョウザメの全雌生産の実現が目前に迫った。

研究成果の学術的意義や社会的意義

チョウザメの性分化と卵形成の分子機構の解明が進むことで、全雌生産、早期性判別、早期成熟および安定的良質卵生産技術が改善される。効率的チョウザメ養殖と安定的キャビア生産技術の確立は大きな産業振興に繋がる。また、チョウザメ養殖の拡大により、絶滅が危惧されている多くのチョウザメ類の資源保護にも貢献できる。

研究成果の概要(英文)：Factors involved in sex differentiation and oocyte maturation / ovulation were analyzed using the Next Generation Sequencer (NGS) to promote the elucidation of molecular mechanisms of reproductive phenomena in sturgeon. Based on the analysis of a large number of molecular markers in each stage, we advanced establishment of techniques for early sexing, high quality egg production and all-female production. From the results of the present study, it will be possible to produce all-female sturgeon without hormone treatments in near future.

研究分野：魚類繁殖生理学

キーワード：チョウザメ 性分化 性統御 卵成熟 排卵 卵質

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

北海道沿岸で希に捕獲されるチョウザメの養殖産業化はきわめて有望である。我々は過去 20 数年間、捕獲された天然チョウザメの収集を行ない (Omoto et al., 2004)、2013 年までに、生きた状態で入手できたダウリアチョウザメ (カルーガ) 3 尾、ミカドチョウザメ (標準和名はチョウザメ; 国内絶滅種) 2 尾およびカラム (カルーガとアムールチョウザメの雑種) 1 尾をはじめとして、10 種 27 雑種、総数約 6000 尾を北海道大学北方生物圏フィールド科学センター七飯淡水実験所で飼育していた。さらに、2007 年にはカルーガ、2008 年にはミカドチョウザメ (足立, 2008)、2009 年にはカラム、2010 年にはロシアチョウザメの国内初の人工繁殖および各種雑種の作出に成功し、チョウザメ養殖産業化のための基礎を築いた。しかし、カルーガおよびミカドチョウザメの大量繁殖には至っておらず、親魚不足が問題となっていた。ところが、2015 年は異常ともいえる天然チョウザメの大量捕獲 (北海道沿岸だけで 1 年間で 3 種 1 雑種、計 82 尾) が記録され、30 尾以上追加飼育することができ、合計、カルーガ 11 尾、カラム 2 尾が七飯淡水実験所で、カルーガ 30 尾以上が北海道内の関係他機関で飼育されていた。

チョウザメ養殖では、キャビアを産する雌のみを生産できない、外観から雌雄判別は難しい、良質卵を得られることが少ないことなどが課題である。従って、早期性判別、安定的良質卵生産および全雌生産などの生殖統御技術を確認することはチョウザメの養殖産業化のためには必須である。生殖統御技術開発を行なう上で基盤となるチョウザメの性分化および卵成熟/排卵の分子機構はほとんど未知であったが、我々が推進した研究により、本研究開始前の 5 年間で飛躍的に進展した。

一般に、魚類の生殖腺の性分化において、雌化 (卵巣形成) にはエストロゲン (雌性ホルモン) 生成が必須であり、雄化 (精巣形成) にはエストロゲンが存在しないことが必要であることが知られている。すなわち、生殖腺の形態的性分化開始以前に遺伝子発現の性分化 (分子的性分化) が雌雄特異的に起こるのであり、それぞれに関わる因子もわかってきた。これまで我々は、オオチョウザメ (ペルーガ) とコチョウザメの交雑種ベステルの性分化過程を組織学的に観察し (Omoto et al., 2001)、外因性エストロゲンとアンドロゲンにより性統御が可能であること (Omoto et al., 2002) を明らかにし、雌性発生魚でも雄が出現することから ZZ/ZW 型性決定を行なうこと (Omoto et al., 2005a) を示唆していた。本研究開始前の 5 年間で、ロシアチョウザメおよびアムールチョウザメを用いて、未分化生殖腺の次世代シーケンサー (NGS) シーケンシングにより発現遺伝子データベース (ESTdb) を構築し、多くのステロイドホルモン合成酵素、核内受容体、*dmrt*、*fox*、*sox*、*TGF-β* ファミリーなど、他魚種で知られているほぼすべての性分化関連遺伝子の部分暫定配列を得た (Hagihara et al., 2014)。それらの多くはチョウザメ類では初の獲得である。チョウザメ生殖腺の形態的性分化は 6-12 ヶ月で始まるが、それに先立つ分子的性分化に関してはこれまで全くわかっていなかった。我々は、他魚種で知られている多数の初期性分化制御遺伝子の生殖腺における発現動態を調べ、形態的未分化生殖腺において *foxl2*、アロマトラーゼ (*cyp19a1a*)、ステロイド 17β 水酸基脱水素酵素 (*hsd17b1*) 遺伝子の発現が高い個体群と、ほとんど発現しない個体群の 2 型に分かれることを明らかにした。このことは、これら 3 遺伝子の発現を指標にして形態的未分化生殖腺を将来の卵巣と精巣に区別可能であることを示している。これら 3 遺伝子と同時期に、将来卵巣特異的あるいは優勢的に発現する性分化関連遺伝子群は多数得ていた。加えて、アムールチョウザメの雌雄各 1 個体の DNA-seq を行ない、雌雄ごとに浅読み全ゲノムデータベースを作成し、RAD-seq による連鎖解析も行なっていたが、性決定遺伝子を含む性特異的 DNA マーカーの特定には至っていなかった。

卵母細胞が卵成長を完了すると、卵成熟 (卵母細胞の最終成熟) 能の獲得の後、卵成熟が始まる。卵母細胞は卵成熟誘起ステロイドホルモン (MIS) の刺激により受精可能な成熟卵となり排卵される。チョウザメの場合、卵成熟および排卵は飼育下では起こらず、ホルモン注射によってのみ誘導可能である。しかし、個体によってはホルモン注射の適期が短く、良質卵を得られないことが多い。そのため、バイオプシーにより卵巣の一部を摘出し、生体外培養で卵成熟能を確認した後、ホルモン注射を行なうことで卵を得ているが、注射のタイミングの見極めは難しく、必ずしも良質卵は得られない。これは、注射のタイミングが遅れたことによる卵母細胞の排卵前過熟も原因のひとつと予想される。これまで、我々の研究により、卵質が悪く、孵化率が低い場合には三倍体が多く出現することもわかってきた (Omoto et al., 2005b)。さらに、卵成熟過程に先立ち、卵成熟能獲得後に、遅れて卵濾胞は MIS の刺激により排卵し得る能力 (排卵能) を獲得することが明らかになった (Ishihara et al., 2014)。しかし、排卵能獲得の分子機構については全く不明であった。

### 2. 研究の目的

そこで本研究では、チョウザメの性分化および卵成熟/排卵に関わる因子を、NGS を用いて網羅的に解析することで、それらの機能、特異性および動態などの膨大な情報を短期間で集積し、チョウザメの生殖現象の分子機構解明を推進する。また、各ステージに特徴的な多数の分子マーカーを探索し、それらを利用して、早期性判別、安定的良質卵生産技術およびすべての結果を結集した全雌生産技術を確認する。

### 3. 研究の方法

これまでに、主にアムールチョウザメの未分化生殖腺および卵巣を用いて、分子的性分化期から

排卵期までの ESTdb を構築し、雌雄あるいはステージ特異的発現遺伝子群を多数獲得している。分子機構解析には継続的に採卵が見込まれるアムールチョウザメを主に用いる。チョウザメは発達段階を細分化した生殖腺サンプルのみを材料にして分子機構解析が可能であるという長所があり、生殖制御する鍵となる因子を特定するうえで他魚種に比べ有利である。

## 分子機構解析研究

### (1) 性分化

チョウザメ生殖腺の形態的性分化は孵化後 6-12 ヶ月で始まるが、それに先立つ分子的性分化に関してはこれまで全くわかっていなかった。我々は、先述のように、形態的未分化生殖腺において *foxl2*, *cyp19a1a*, *hsd17b1* 遺伝子の発現を指標にして形態的未分化生殖腺を将来の卵巣と精巣に区別可能であることを示している。これら 3 遺伝子と同時期に、将来卵巣特異的あるいは優勢的に発現する性分化関連遺伝子群は多数得ているが、性特異的 DNA 配列の発見には至っていない。その原因として、(a) 性決定遺伝子はより早期に、ごく短期間に発現している可能性、(b) SNPs や Indel など僅かな変異により性決定している可能性、(c) プロモーター領域の変異により性決定している可能性が挙げられる。

そこで、(a) より早期に雌特異的に発現する遺伝子の特定、(b) 性分化関連遺伝子の変異解析および SNP マーカーによるゲノム連鎖解析、(c) 性分化関連遺伝子プロモーター領域の変異解析を行ない、性特異的 DNA 配列を探索する。性連鎖 DNA 配列が得られた場合は、複数家系を用いて追加検証を行い、種内に普遍的に性連鎖する配列であるか確認する。その後は産業上重要な種であるダウリアチョウザメ、ミカドチョウザメ、シロチョウザメ、ロシアチョウザメにおいても有効なマーカーであるか検証する。性分化分子機構解析の過程で、当然、対象遺伝子が性特異的 DNA 配列であるかの確認は行ない、アムールチョウザメの性決定遺伝子を突き止める。これらを総合して、チョウザメ生殖腺の性分化分子制御機構の全体像を示す。

### (2) 卵成熟および排卵

チョウザメの場合、卵成熟および排卵は飼育下では起こらず、ホルモン（生殖腺刺激ホルモン放出ホルモン；GnRH を使用する場合が多い）注射によってのみ誘導可能である。そのため、バイオプシーにより卵巣の一部を摘出し、生体外培養で卵成熟能を確認した後、GnRH 注射を行なうことで卵を得ている。しかし、GnRH 注射のタイミングの見極めは難しく、必ずしも良質卵は得られない。これは、注射のタイミングが遅れたことによる卵母細胞の排卵前過熟も原因のひとつと予想される。これまで我々は、生体外培養実験から、卵成熟過程に先立ち、卵母細胞は MIS の刺激により卵成熟し得る能力として卵成熟能を、卵成熟能獲得に遅れて、卵濾胞は MIS の刺激により排卵し得る能力（排卵能）を獲得することを明らかにしている。さらに、排卵能を指標とした簡便な採卵適期判定法を開発した。しかし、排卵能確認には数日の培養が必要で、さらなる簡便法が求められる。そこで、排卵能獲得の分子機構を明らかにするため、コチョウザメを対象に、排卵能獲得前後に発現消長する遺伝子を探索した。その結果、*rasd1*, *nr4a1*, *star* などに加え、コラゲナーゼである *mmp9* およびプロスタグランジン (PG) 合成酵素である *ptgs2* を含む多数の遺伝子が選抜された。これら排卵能関連遺伝子発現を指標とした採卵適期推定法を確立できれば、さらに簡便かつ正確になる。

本研究では、アムールチョウザメの排卵能獲得前後および排卵前過熟に発現消長する遺伝子をさらに探索し、定量 PCR により排卵能関連遺伝子の発現動態を生体内および生体外実験で調べる。特に、卵成熟および排卵前後の濾胞を黄体形成ホルモン (LH) あるいは MIS とともに培養し、LH あるいは MIS により発現誘導される遺伝子も特定する。尚、チョウザメの MIS は未だに同定されていないが、卵成熟誘起活性が高い 17 $\beta$ -ヒドロキシプロゲステロンを MIS として使用する。これまでに、培養実験から LH が排卵能を誘導することを示唆しているが、確定には至っていなかったため、異種細胞系を利用したアムールチョウザメ組換え FSH および LH の作製を試みる。これらを総合して、チョウザメ卵濾胞の卵成熟および排卵の分子制御機構の全体像を示す。

## 生殖統御技術開発研究

### (3) 早期性判別

雌特異的 DNA 配列が発見された場合には、胚の時期から遺伝的性判別が可能となる。卵巣の発達ステージの判定は、バイオプシーにより生殖腺の一部を摘出して判定するが、殺すことなく判定できるのは 1-2 年魚になってからである。従って、鱈採取や採血のみで性判別できることが望ましい。

### (4) 安定的良質卵生産

一般に、排卵後の卵は時間経過に伴い過熟となり卵質悪化するが、チョウザメでは、排卵後の過熟化は比較的遅く、半日程度では孵化率の低下はない。従って、卵質は排卵前の卵母細胞ステージと GnRH 注射のタイミングでほぼ決定すると考えられる。そこで、(2) で得られた分子マーカーを用いて、卵成熟能獲得、排卵能獲得、排卵前（濾胞内）過熟、濾胞内過熟後退行などのステージの厳密な特定と各ステージにおける GnRH 注射による排卵の有無、孵化率を調べ、卵質改善を図る。

### (5) 全雌生産

チョウザメは ZZ/ZW 型性決定をすることが示唆されており、我々は、数種のチョウザメで遺伝的雌 (ZW) の雄化処理（偽雄づくり）はすでに行なっている。そこで、これら偽雄を用いて授精

を行ない、子孫第1世代をさらにアンドロゲン処理することで WW 超雌偽雄の作出を目指す。そこで、これまでに作出した子孫からバイオプシーで生殖腺を摘出し、組織学的判別に加え、(3) で得られた DNA マーカーを用いて ZW 偽雄、WW 超雌および WW 超雌偽雄の存在を確認し、上記すべての結果を総合し、全雌生産技術を確立する。

#### 4. 研究成果

##### 分子機構解析研究

###### (1) 性分化

まず、雌優勢的に発現する 18 遺伝子の暫定配列を元にアムールチョウザメのゲノムを用いて PCR を行なった。その結果、約 4 分の 1 の雌個体を検出できる DNA マーカーを同定することができた。しかし、この同定は偶然の結果であり、今後どの遺伝子を詳細に解析するかについては、絞り込みが困難な状況となった。加えて、これら遺伝子には複数の変異を含む多数のタイプが存在するものも多くみられた。また、雌特異あるいは優勢的に発現する多くの遺伝子の解析結果から、チョウザメにはアフリカツメガエルの *dmw* (*dmrt1* パラログ) のように配列が異なる性決定遺伝子は存在しない可能性が高まった。そこで、性特異的な変異、特に 1 塩基置換 (SNP) に着目して解析を進めた。しかし、チョウザメゲノムが大きすぎるため本研究予算では極めて困難との結論に至った。

また、鳥類で示唆されているように、Z 染色体上の遺伝子 (*dmrt1*) の量 (雄 ZZ は雌 ZW の 2 倍) で性決定する可能性も残されている。従って、将来卵巣だけではなく、将来精巣特異的あるいは優勢的に発現する遺伝子を探索した。その結果、将来雄で優勢的に発現しているコンティグのうち既知の性分化関連遺伝子あるいはその候補と相同性がみられたもの、合計 37 個のコンティグを選抜することができた。これら遺伝子の暫定配列を元にアムールチョウザメのゲノムを用いて PCR を行なったが、性連鎖 DNA マーカーは同定できなかった。

さらに、孵化後 4 - 5 ヶ月将来雌雄未分化生殖腺で雄優勢発現するコンティグから 18 個のコンティグを選抜し、mRNA の相対定量を行なった結果、孵化後 5 ヶ月以降の早期雄優勢定量マーカー候補として *foxA3-1*、*sox17* および *X3* の 3 遺伝子を獲得した。また、性分化関連遺伝子以外にも対象を広げ、雄優勢発現する 235 個のコンティグに対し、プライマーを 217 組設計し、ゲノム PCR を行なった結果、高い確率 (16 個体中 10 個体) で性別 (雌個体識別) 可能な 3 組のプライマーセットが見つかった。これらをさらに精査することで、完全に性別可能なマーカーを獲得できるまでできた。さらに、チョウザメ類において Z 染色体上の遺伝子が ZZ 雄で ZW 雌の 2 倍量コピーされることが性決定に重要であることを示唆した。

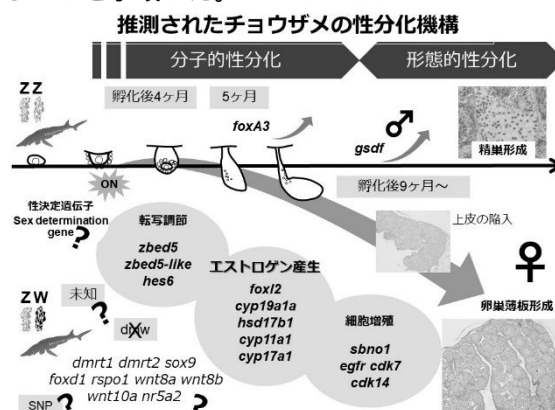
ところが、ごく最近の研究でコチョウザメの雌において性特異的領域がヨーロッパの研究者により発見され、その領域に設計されたプライマー (AllWSex2) を用いることにより、6 種のチョウザメについて遺伝的性別が可能となった。そこで、アムールチョウザメおよびダウリアチョウザメでも AllWSex2 を用いて遺伝的性別が可能かを検証した。その結果、両種とも AllWSex2 を用いた遺伝的性別が可能であることが明らかとなった。しかし、この AllWSex2 プライマーは遺伝子の一部ではない。これまでに雄優勢発現遺伝子について設計された 3 組のプライマーを用いて高い確率で遺伝的性別が可能になっていることから、これら遺伝子と AllWSex2 との位置関係を精査することで、チョウザメ類で性決定に関わる遺伝子の特定につながる可能性が高い。

これらの結果を総合した、チョウザメの性分化機構を右図に示す。

###### (2) 卵成熟および排卵

これまでに、培養実験から LH が排卵能を誘導することを示唆しているが、確定には至っていないため、異種細胞系を利用したアムールチョウザメ組換え LH および濾胞刺激ホルモン (FSH) の作製を試みた。その結果、アムールチョウザメの組換え LH と FSH 発現細胞の作製および組換え LH と FSH の精製に成功した。

アムールチョウザメの卵濾胞を用いて、排卵能関連遺伝子 mRNA 量の経時的変化を調べた。その結果、排卵に至った個体のみで、GnRH (LHRHa) 投与後に *ptgs2* および *ralgds* 遺伝子の mRNA 量が増加し、排卵能獲得の後期に関与すると推察された。すなわち、PG 合成に関わる *ptgs2* 発現能力が準備されることが排卵能獲得過程と思われた。しかし、プロスタグランジン合成関連遺伝子発現を指標とした採卵適期推定法を検討したが、適当な指標が見つからなかった。そこで、卵濾胞の外観的特徴、polarization index (PI)、排卵関連遺伝子 mRNA 量および排卵の有無との関係について調べた。その結果、卵濾胞に輪紋がみられ、PI が 0.1 以下であり、*cyr61* および *plat* の mRNA 量が低値を示す個体にホルモン注射すると排卵誘導の成功に繋がると考えられた。しかし、遺伝子発現のみを指標とした採卵適期推定法は確立できていないため、さらなる指標の



探索が必要である。

また、アムールチョウザメから新たに2タイプの *Lhr* 配列を単離し、少なくとも3タイプあることが判明した。組換え LH を用いたレポーターアッセイを行なった結果、アムールチョウザメ LHR-type3 はアムールチョウザメ LHR-type1、LHR-type2 および FSHR よりも高い受容体活性を示した。

これらの結果を総合した、チョウザメの排卵機構を右図に示す。

### 生殖統御技術開発研究

#### (3) 早期性判別

上述のように、アムールチョウザメおよびダウリアチョウザメでも *AIWSex2* プライマーを用いて早期性判別が可能となった。

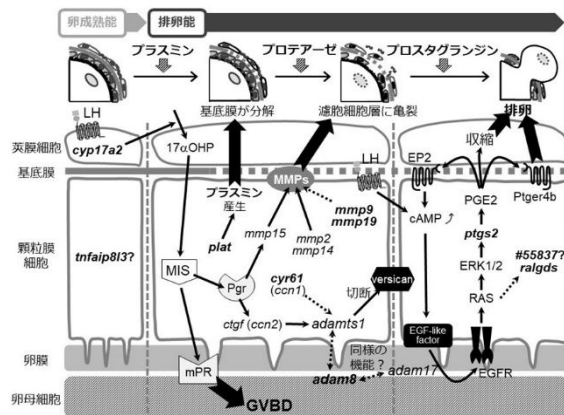
#### (4) 安定的良質卵生産

上述のように、卵濾胞の外観的特徴、PI、排卵関連遺伝子発現を指標とすることで、さらに良質卵生産技術が改善された。その結果、10 数年間失敗を繰り返してきたダウリアチョウザメの大量繁殖に国内で初めて成功した。

#### (5) 全雌生産

我々は、数種のチョウザメで偽雄候補群、それらを雄親とした交配により得られた超雌候補群、さらに、超雌候補群を雄化処理した超雌偽雄候補群を有していたが、偽雄、超雌、超雌偽雄の特定には至っていなかった。しかし、*AIWSex2* プライマーを用いることにより、アムールチョウザメおよび各種雑種の中から偽雄を数個体発見することができた。現在、超雌および超雌偽雄の存在も確認中である。超雌あるいは超雌偽雄の子孫が得られれば、ホルモンを用いない全雌生産が可能となる。本研究成果により、ついにその実現が目前に迫った。

推測されたチョウザメの排卵機構



## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Seishi Hagihara, Noriko Azuma <sup>1</sup> , Kiichi Suyama <sup>1</sup> , Seiji Katakura, Shigeo Ijiri, Shinji Adachi	4. 巻 41
2. 論文標題 First report of the occurrence of a female Amur sturgeon <i>Acipenser schrenckii</i> in advanced stages of oogenesis, off the coast of Mombetsu, Hokkaido, Japan.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Coastal Marine Science	6. 最初と最後の頁 7-10
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 Okada Hatsumi, Hagihara Seishi, Yamashita Katsumasa, Ijiri Shigeo, Adachi Shinji	4. 巻 479
2. 論文標題 Expression pattern of <i>foxl2</i> and <i>dmrt1</i> in gonad of Amur sturgeon <i>Acipenser schrenckii</i> in relation to sex differentiation	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Aquaculture	6. 最初と最後の頁 712-720
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.aquaculture.2017.07.020	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 Seishi Hagihara, Noriko Azuma <sup>1</sup> , Kiichi Suyama <sup>1</sup> , Seiji Katakura, Shigeo Ijiri, Shinji Adachi	4. 巻 41
2. 論文標題 First report of the occurrence of a female Amur sturgeon <i>Acipenser schrenckii</i> in advanced stages of oogenesis, off the coast of Mombetsu, Hokkaido, Japan.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Coastal Marine Science	6. 最初と最後の頁 7-10
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 Havelka Milos, Zhou He, Hagihara Seishi, Ichimura Masaki, Fujimoto Takafumi, Yamaha Etsuro, Adachi Shinji, Arai Katsutoshi	4. 巻 83
2. 論文標題 Spontaneous polyploidization in critically endangered <i>Acipenser mikadoi</i>	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Fisheries Science	6. 最初と最後の頁 587-595
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s12562-017-1083-3	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 -

〔学会発表〕 計9件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 駿河谷諒平・井尻成保・足立伸次
2. 発表標題 アムールチョウザメ卵濾胞における排卵能獲得時の遺伝子発現動態
3. 学会等名 日本水産学会秋季大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 駿河谷諒平・井尻成保・足立伸次
2. 発表標題 アムールチョウザメ ( <i>Acipenser schrenckii</i> ) 卵濾胞における排卵能獲得の分子機構解析
3. 学会等名 日本比較内分泌学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 井尻成保
2. 発表標題 チョウザメ類の交雑による不妊化
3. 学会等名 日本水産学会秋季大会シンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 駿河谷諒平・井尻成保・足立伸次
2. 発表標題 アムールチョウザメ卵濾胞の外観と排卵の関係
3. 学会等名 日本水産学会北海道支部大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 金城圭吾・大友貴之・井尻成保・足立伸次
2. 発表標題 チョウザメ科純粋種と種間雑種における孵化率および仔稚魚の生残率の比較
3. 学会等名 日本水産学会北海道支部大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 北川健、井尻成保、足立伸次
2. 発表標題 Searching for male-dominantly expressed genes in undifferentiated gonad of Amur sturgeon
3. 学会等名 The 34th International Symposium on the Okhotsk Sea & Polar Oceans
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 大友 貴之, 相澤 洋輔, 高柳 耀, 向井 和樹, 井尻 成保, 足立 伸次
2. 発表標題 Ovarian development in hybrid sturgeons
3. 学会等名 34th International Symposium on the Okhotsk Sea & Polar Oceans
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 長谷川祐也・井尻成保・足立伸次
2. 発表標題 チョウザメ類におけるMISの探索
3. 学会等名 平成31年度水産学会春季大会
4. 発表年 2019年



1. 発表者名 駿河谷諒平・井尻成保・足立伸次
2. 発表標題 アムールチョウザメ卵濾胞における排卵能関連遺伝子の発現動態
3. 学会等名 平成31年度水産学会春季大会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 井尻成保	4. 発行年 2018年
2. 出版社 海文堂出版株式会社	5. 総ページ数 127
3. 書名 海をまるごとサイエンス	

〔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	井尻 成保  (IJIRI SHIGEHO)  (90425421)	北海道大学・水産科学研究院・准教授   (10101)	

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