

令和 6 年 5 月 16 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2021～2023

課題番号：21H02278

研究課題名(和文) 二倍性配偶子形成メカニズムの解明とその育種展開

研究課題名(英文) Mechanism of diploid gamete formation and its application for genetic breeding

研究代表者

藤本 貴史 (Fujimoto, Takafumi)

北海道大学・水産科学研究院・准教授

研究者番号：10400003

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,800,000円

研究成果の概要(和文)：二倍性配偶子を形成するクローンドジョウの起源と考えられる2系統のドジョウについて遺伝解析を行った。系統間では塩基配列の違いに加え、染色体の一部の配列が逆向きになるなどの構造的な違いが明らかとなり、これらが二倍性配偶子形成の一因であると考えられた。また、生殖細胞の核サイズの計測から、二倍性配偶子形成における生殖細胞のゲノムの倍加は減数分裂前の卵原細胞の時期に生じることが推測された。

雄で不妊性を示すドジョウ系統間雑種二倍体からゲノムを倍加した雑種四倍体では遺伝的にほぼ均一な二倍性精子が作られ、容易に不妊三倍体が誘起できることが示された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

クローンドジョウの起源とされる遺伝的に異なる2系統のゲノム解析から、系統間では塩基配列多型とともに逆位などの染色体構造変異が推察された。この構造変異は減数分裂における相同染色体の対合異常の大きな要因になると考えられる。また、初期生殖細胞の発達における核の形態変化に基づいた分類と、本研究で樹立した生殖細胞を可視化した遺伝子組換えドジョウを利用することで、ゲノム倍加が生じる生殖細胞の識別が可能となる。さらに、魚類における不妊二倍体の四倍体化による二倍性配偶子形成は、不妊雑種の複二倍体化による新規配偶子生産の可能性を示し、新たな育種素材の開発に寄与する。

研究成果の概要(英文)：Genetic analysis was carried out on two strains of dojo loach that are thought to be the origin of clonal dojo loach forming diploid clonal gametes. Whole genome and cytogenetic analyses revealed not only sequence diversity between genomes of the two strains, but also differences in chromosome structure, such as inversion. These genetic differences were considered to be related with diploid gamete formation. The measurement of nuclear sizes of germ cells during gonadal development revealed significant differences of nuclear size at oogonia between wild-type and clonal dojo loach. It suggests that genome doubling occurs at oogonia in clonal dojo loach.

In dojo loach, inter-group tetraploid hybrids were induced by inhibition of the first mitotic division after inter-group fertilization. The tetraploid hybrid males formed fertile diploid sperm, while inter-group diploid hybrid males showed sterility. The diploid sperm readily contributed to produce sterile triploids.

研究分野：魚類育種遺伝学

キーワード：非還元配偶子形成 クローン 雑種 ゲノム倍加 倍数体

1. 研究開始当初の背景

魚類では交雑により様々な雑種が作出されてきた。雑種の生存性や生殖特性は、親種の遺伝的な距離が大きく影響する。妊性を示す雑種では、親種の組合せに依存して、通常の半数性の配偶子形成だけでなく、二倍性配偶子形成などの特殊な配偶子形成が生じることがコイ科雑種、メダカ属雑種、サケ科雑種で報告されている (藤本・荒井, 2012)。この二倍性配偶子形成は、一部の野生集団でクローン生殖を行うドジョウ (クローンドジョウ) でも知られる (Morishima et al., 2002)。このクローンドジョウは分子系統学解析と細胞遺伝学的解析の結果、遺伝的に異なる集団 (以後、A 系統と B 系統とし、それぞれのゲノムを A あるいは B と表記。クローンドジョウのゲノムは “AB”) の交雑に起源する (Yamada et al., 2015; Kuroda et al., 2018)。また、人為的に誘起したドジョウ系統間雑種においても雌では二倍性卵が形成されたことから、系統間のゲノムの違いが二倍性配偶子形成の要因であることが示唆された。すなわち、通常の減数分裂による半数性配偶子形成や不妊化が起こらず二倍性配偶子が形成されるためには、生殖細胞におけるゲノムの組合せが鍵となることが考えられる。

クローンドジョウ (Itono et al., 2007) やメダカ × ハイナンメダカ雑種 (Shimizu et al., 1997) では、減数分裂前核内分裂が二倍性配偶子形成の細胞学的な機構として報告されている (図 1)。

また、雄のクローンドジョウを用いた研究によって、減数分裂前のゲノム倍加は初期の精原細胞において生じていることが明らかとなり、生殖細胞が体細胞分裂を行っている段階で既にゲノム構成をチェックされていることが示唆された (Yoshikawa et al., 2009)。さらに、クローン系統同士の交配によってゲノム (AB) を倍加したクローン四倍体 (AABB) は、四倍性のクローン配偶子 (AABB) を作らず、通常の減数分裂によりクローン系統の二倍体と同じ二倍性配偶子を産出する (Morishima et al., 2012) (図 1)。つまり、ゲノム倍加現象は生殖細胞のゲノム構成に依存し、クローン個体の生殖細胞において常にゲノム倍加に関わる遺伝子が発現しているわけではなく、対合する染色体が存在しない場合に限り特異的にゲノム倍加機構が働くことが示唆された。

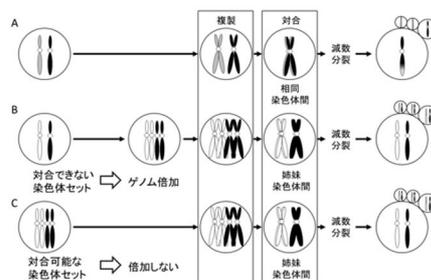


図 1. 通常の配偶子形成 (A) と減数分裂前核内分裂による二倍性配偶子形成 (B)、クローンドジョウ四倍体ではゲノム倍加は生じず、通常の減数分裂と同様に還元分裂により配偶子形成を行う (C)。

二倍性配偶子は人工授精に用いることにより、異質三倍体などの新品種合成が可能となり、新規の育種素材として非常に有用である。さらに、形成される二倍性配偶子は遺伝的に均一になる場合がある。ドジョウのクローン系統 (AB) の二倍性配偶子形成では減数分裂前核内分裂によりゲノム倍加し、その後の減数分裂過程では姉妹染色体間 (AA あるいは BB) で対合する。染色体の乗換が生じても遺伝的に同一な染色体要素の交換となるため、最終的に産出される配偶子は親のゲノム (AB) と同じになる (図 1)。配偶子のクローンは雑種でも観察されており、ブラウントラウトとアトランティックサーモンの雑種では、遺伝的に不活化した精子と二倍性卵の受精により生じた雌性発生の子孫はクローンであった (Galbreath et al., 1997)。また、メダカ属雑種では、子孫は親の雑種と同じ核型を示していたことから、クローンであることが示唆されている。この二倍性配偶子の特性は、遺伝的に均一な優れた個体を大量に作出する養殖産業にとって非常に有用であると考えられる。

二倍性配偶子形成は一部の魚種や限られた組合せの雑種のみで生じる。しかし再現性があることから、生物が潜在的に有する分子経路を経て形成されていると考えられる。これまでの詳細な組織学的観察や細胞遺伝学的な解析により、ゲノム倍加の可視的な現象は明らかとなったが、ゲノム倍加現象の根本的なメカニズムは未解明である。

2. 研究の目的

ゲノム倍加の主要因は、雑種の異質なゲノム構成、すなわち異種のゲノムの組み合わせである。生殖細胞における異質なゲノム構成がトリガーとなりゲノム倍加を引き起こし、異質四倍体 (複二倍体) の生殖細胞が形成される。そこで本研究では、水産養殖や育種において有用な二倍性配偶子の人為的な誘導技術の開発に向けて、クローンドジョウと雑種の二倍性配偶子形成を引き起こすゲノム倍加機構の解明と、その実証研究を行うことを目的とした。そのためクローンドジョウのゲノム倍加の原因である (1) ゲノム倍加を生じる系統間のゲノムの違い、(2) ゲノム倍加の分子機構解明、(3) 雑種由来の二倍性配偶子の育種応用に向けた実証研究を行い、新たな育種素材としての二倍性配偶子の有用性を検討した。

3. 研究の方法

(1) ゲノム倍加を生じる系統間のゲノムの違い

ゲノム解析においては、B 系統では倍加半数体を、A 系統では第二極体放出阻止型雌性発生二倍体を用いた。ゲノム解析では、Oxford Nanopore Technologies 社のロングリードシーケンス

法および Illumina 社のショートリードシーケンス法を組み合わせ実施した。また、ゲノム構造解析には、Bionano Genomics 社のオプティカルゲノムマッピング技術を利用した。これらデータを用いて、まずロングリードデータから概ねのコンティグ配列を構築し、ショートリードデータを用いて補完した。さらに、オプティカルゲノムマッピングデータを用いて高品質なコンティグ配列を構築した。そして最後に、公開されている近縁系統のドジョウゲノム配列情報に基づいてスカフォールディングを行った。そして、系統間のシンテニーを比較することにより、系統間のゲノム構造変異を解析した。

ドジョウの A 系統と B 系統のゲノムを染色体レベルで比較するために、Fluorescent *in situ* hybridization (FISH) では 18S rRNA および 5S rRNA 反復配列とともに、ショートリードのデータから単離された新規反復配列から作製したプローブを用いた。また、A 系統と B 系統間の染色体構造を比較するため、2 系統由来 DNA を用いて、系統間雑種の染色体標本に対して Genomic *in situ* hybridization (GISH) を行い系統間ゲノムの変異について染色体レベルで調査した。

(2) ゲノム倍加の分子機構の解明

クローン系統のメスにおいて生殖細胞のゲノム倍加時期が不明であったため、野生型とクローン系統において、孵化胚以降の初期生殖腺形成過程における生殖細胞の発達段階を、抗 VASA 抗体を用いた免疫染色と共焦点レーザー顕微鏡により経時的に観察した。そして、初期生殖幹細胞から減数分裂に至るまでの生殖細胞の形態を核と Vasa タンパク質の分布様式に基づいた分類を行うとともに、生殖細胞の核サイズを野生型とクローンの間で比較することによってクローン系統の卵巣における特異的なゲノム倍加発生時期の特定を試みた。

クローンドジョウの生殖幹細胞の単離やセルソータによるゲノム倍加前の細胞集団を可能とするためのツールとして、生殖細胞に特異的な *piwi11* 遺伝子のプロモーター(ゼブラフィッシュ由来の配列を使用)と EGFP 遺伝子からなるコンストラクト(*piwi*-EGFP)を導入した生殖細胞を可視化した遺伝子組換え(TG)クローンドジョウの作出を行ない、生殖細胞における導入遺伝子の発現動態を観察した。また、TG クローンドジョウの生殖腺構成細胞のセルソータによる分取に向けて、抗 Vasa 抗体を用いた免疫染色を施し、DAPI による核染色した細胞をフローサイトメーターによる分画の可否を検討した。

(3) 雑種由来の二倍性配偶子の育種応用に向けた実証研究

人為的に誘起した雑種における二倍性配偶子形成能力の検討を目的として、サケ科雑種、ドジョウ属雑種、メダカ属雑種を誘起し、それぞれの妊性と配偶子の倍数性について調査した。ドジョウ属雑種では系統間雑種二倍体と卵割阻止による系統間雑種四倍体を作成して妊性と配偶子の倍数性の調査に供した。

4. 研究成果

(1) ゲノム倍加を生じる系統間のゲノムの違い

ドジョウ B 系統の倍加半数体の遺伝子型について 56 座のマイクロサテライトマーカーで検証した結果、増幅が見られた全 44 座でホモ接合であったことから完全同型接合であることを確認した。また、A 系統では緋色の形質をヘテロで持つ個体の卵を用いて第二極体放出阻止型雌性発生を誘起した結果、野生型個体と緋色の個体に 1:1 に分離したことから雌性発生を確認した。これらの個体を用いて、各系統のドラフトゲノムを構築し、それらのクオリティーをさらに高めるために、オプティカルゲノムマッピングを行なった。これらのドラフトゲノムを用いて、先行して中国の研究グループが発表した近縁系統のドジョウゲノム情報をリファレンスにスカフォールディングを行い、疑似染色体レベルまでの配列を構築した。各系統のそれらの配列をリファレンスとなるデータベースに登録されているドジョウゲノムに対してシンテニー解析に供した結果、本研究で得られた B 系統ではリファレンスゲノムに対して大きな逆位は認められなかったのに対し、A 系統ではいくつかの染色体で逆位と推察される結果が得られた。

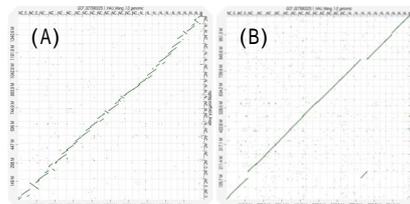


図 2 先行研究のドジョウリファレンスゲノムと、本研究で得られた A 系統(A)、B 系統(B)のシンテニーを比較した結果

シーケンス解析から得られたドジョウの 18S rRNA と 5S rRNA を染色体上にマップした結果、A 系統と B 系統およびクローン系統では染色体上でのシグナルに違いは見られなかった。一方、A 系統と B 系統およびクローン系統の 5S rRNA のコード領域と非転写領域 (NTS) の複数の配列を用いて系統樹を作成した結果、コード領域では系統ごとの明瞭なクレードは形成されなかったのに対し、NTS では系統ごとにまとまったクレードを形成し、クローン系統に由来する配列は両系統のクレードに振り分けられた。また、リードデータより単離した新規反復配列を用いた FISH 解析では、B 系統の最大 M 型染色体にのみシグナルが検出されるプローブの作製に成功した。このプローブは A 系統の最大 M 型染色体では雑種分子を形成せずシグナルは検出されなかったため、人為的に交雑した系統間雑種では B 系統に由来する最大 M 型染色体だけに 1 つのシグナルが検出された。一方、クローン系統においては、2 本の最大 M 型染色体にシグナルが検出された。この結果は、A 系統と B 系統の交雑を起源すると考えられているクローン系統における A 系統に起源する染色体は、現存する A 系統のゲノムとは一部が異なっていることを示唆してい

る。また、2系統間雑種の染色体標本に対してGISHによるドジョウA、B系統間の染色体構造の比較解析では、A系統をプローブDNA、B系統をサブプレッションDNAに用いた結果、A系統由来と推定される染色体全域でプローブ由来の強いシグナルが確認されたため、2系統間では染色体レベルの大きな配列変異が生じていることが細胞遺伝学的に示唆された。

(2) ゲノム倍加の分子機構の解明

クローンドジョウの未発達卵巣をトリプシンやコラゲナーゼ等の消化酵素を用いて細胞を開始した後、メッシュフィルターを通して大型卵母細胞を除去することにより、小型の細胞のみを回収した。これらの細胞を固定後、Vasa抗体を用いて免疫蛍光染色に供した結果、比較的大型の核を有する卵原細胞が確認され、フローサイトメトリーによる分析では、Vasa陽性の細胞がDAPI蛍光強度で3種類に分類できる可能性が示唆された。一方、発達卵巣から細胞の解離処理を行なった場合には、細胞解離処理による多数の卵黄片が発生し、核染色DNA量、前方散乱光、側方散乱光からは明瞭な卵原細胞集団の特定には至らなかった。そのため、細胞解離処理に用いる卵巣の発達段階としては未発達卵巣が適しており、発達卵巣を用いる場合には細胞解離処理方法を改良する必要がある。

生殖細胞の可視化にむけたTGクローンドジョウの作出では、生殖細胞で特異的に発現する遺伝子であるゼブラフィッシュ *piwil1* プロモーター領域とEGFP、および異なる3' UTR (BGHpA, *piwil1* 3' UTR, *nanos3* 3' UTR) から構成されるコンストラクトを作製し、これらを顕微注入することによって遺伝子組換え候補個体の作出を行った。これらの導入個体のうち、全ての種類のコンストラクトを導入した遺伝子組換え個体において生殖細胞にEGFP蛍光を有する個体が得られた。これらのうちで成熟した個体から採卵した結果、EGFP蛍光を有する卵が確認され、発生した個体の生殖細胞においてもEGFP蛍光が観察されたことより、クローンドジョウにおいて複数の生殖細胞可視化系統の樹立に成功した(図3)。また、抗EGFP抗体と抗VASA抗体による免疫染色を行った結果、TG系統間でEGFPの発現が卵母細胞の発達段階によって異なることが明らかとなった。

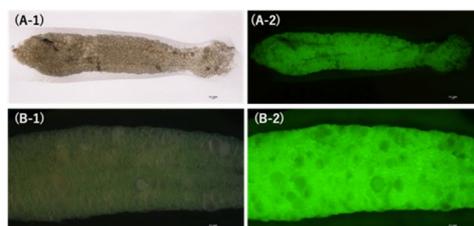


図3 生殖細胞をEGFPにより可視化したクローンドジョウの卵巣。(A)EGFP蛍光が弱い系統の卵巣。(B)EGFP蛍光が強い系統の卵巣。1は明視野観察、2は蛍光観察を示す。

核のDAPI染色と抗Vasa抗体および抗Acetylated Tubulin (AcTub)抗体によるWhole-mount免疫染色により、野生型とクローン系統のドジョウの生殖腺発達過程における生殖細胞の形態変化と核サイズ変化についてステージングを行った結果、野生型とクローン系統ともに、孵化直後の生殖細胞から減数分裂までの生殖細胞において核の形態とVasaの分布様式およびAcTubの発現に基づいて分類した。その結果、それぞれのステージを発達段階の早い順にG1、G2、G3、G3クラスター、AcTub(-)シスト、AcTub(+)シストの6タイプに分けられ、野生型とクローンで違いは見られなかった。G3タイプは出現時から細胞数が増加し他のタイプが新たに出現しても残存し続けることから卵原細胞への分化初期、AcTubシグナルは初期卵母細胞から発現することからAcTub(-)シストが卵母細胞への分化直前、つまりG3、G3クラスター、AcTub(-)シストの3タイプが卵原細胞の期間であると推定された。また、野生型の生殖腺においてシストタイプが出現する個体としない個体が現れ、生殖腺の分化に二型が生じることが示唆された。そして、生殖細胞の核体積を比較するとG3クラスター、AcTub(-)シスト、AcTub(+)シストタイプにおいて野生型よりクローン系統が有意に大きかった。クローン性転換オスの知見と合わせるとG3タイプはA型精原細胞、G3クラスター、AcTub(-)シストタイプはB型精原細胞に相当すると考えられる。AcTub(+)シストタイプはすでにゲノム倍加が完了した初期卵母細胞と予想されることから、クローン卵巣においてG3クラスタータイプとAcTub(-)シストタイプにおいてクローン特異的なゲノム倍加が生じ、クローンでは雌雄に関わらず生殖原細胞(卵原細胞、精原細胞)の時期に特異的なゲノム倍加が生じることが示唆された。そこで、クローン系統においてゲノム倍加が生じていると想定される生殖腺発達段階において、生殖腺が含まれる領域を腎臓と共に摘出しRNA-seq解析に供した結果、クローン系統と野生型間で発現差がある遺伝子の存在が確認された。

(3) 雑種由来の二倍性配偶子の育種応用に向けた実証研究

サケ科雑種では *Salvelinus* 属のアメマスとオシロコマを正逆交雑に用いた種間雑種において、オスでは運動性がある半数性の精子の形成が確認された。メスでは人為雌性発生を行った結果、全て半数体であったため非還元配偶子は確認されなかった。また、人工受精試験よりこれらの配偶子は受精能を有することが確認された。 *Salmo* 属のブラウントラウトとタイセイヨウサケの交雑魚から卵が得られ、極体放出処理をとまなわれない雌性発生により生存個体を誘起できたことから、先行研究と同様に非還元卵の形成が確認された。

メダカ属雑種ではニホンメダカとルソンメダカの正逆交雑で雑種を作出した。自然交配によって雑種を誘起した結果、親種の組み合わせによって孵化率に大きな違いが認められた。また、雑種のオスでは、交雑の方向性により精巣構成細胞の倍数性構成に違いがあることが明らかとなり、交雑の正逆によって妊性が異なる可能性が示唆された。雑種の雌では自然交配によって三倍体が得られたことから、二倍性卵が形成されたと考えられた。

ドジョウ雑種では、カラドジョウ雌と A 系統および B 系統のドジョウ雄を用いた種間雑種を誘起した結果、雑種の雄では雄親の系統に関係なく不妊性を示すことが確認された。ドジョウの B 系統の雌と A 系統の雄を用いた系統間雑種では、通常の交配によって系統間雑種二倍体を作成し、一部の受精卵に高水温処理を施すことによって系統間雑種四倍体（複二倍体）を作成した。これらの系統間雑種の雄では、二倍体からは頭部サイズが不均一で複数の鞭毛を有する形態的に異常な精子が形成されたのに対し、四倍体からは正常な形態で二倍性の精子が形成された。この二倍性精子は受精能力を有しており、二倍体の雌に由来する卵との受精によって三倍体が生産された。また、この二倍性精子と紫外線照射によって卵核を破壊した卵との受精によって雄性発生を誘起したところ、正常な形態の雄性発生二倍体を得られた。同じ雄親に由来する雄性発生二倍体の遺伝的な特徴を Amplified Fragment Length Polymorphism 法により解析した結果、ほぼ同一のバンドパターンが得られた。すなわち、系統間雑種四倍体は遺伝的にほぼ同一な精子を生産することが明らかとなった。さらに、二倍性精子の受精に由来する三倍体のオスからは正常な精子形成が認められず、不妊であることが示唆された。

<引用文献>

- 藤本貴史, 荒井克俊. 水産生物における染色体操作による育種. 水産育種 41, 2012, 111-123
- Galbreath PF, Adams KJ, Wheeler PA, Thorgaard GH. Clonal Atlantic salmon × brown trout hybrids produced by gynogenesis. *J Fish Biol* 50, 1997, 1025-1033.
- Itono M, Okabayashi N, Morishima K, Fujimoto T, Yoshikawa H, Yamaha E, Arai K. Cytological mechanisms of gynogenesis and sperm incorporation in unreduced diploid eggs of the clonal loach, *Misgurnus anguillicaudatus* (Teleostei: Cobitidae). *J Exp Zool* 307A, 2007, 35-50
- Kuroda M, Fujimoto T, Murakami M, Yamaha E, Arai K. Clonal reproduction assured by sister chromosome pairing in dojo loach, a teleost fish. *Chromo Res* 26, 2018, 243-253
- Morishima K, Horie S, Yamaha E, Arai K. A cryptic clonal line of the loach *Misgurnus anguillicaudatus* (Teleostei: Cobitidae) evidenced by induced gynogenesis, interspecific hybridization, microsatellite genotyping and multilocus DNA fingerprinting. *Zool Sci* 19, 2002, 565-575
- Morishima K, Yoshikawa H, Arai K. Diploid clone produces unreduced diploid gametes but tetraploid clone generates reduced diploid gametes in the *Misgurnus* loach. *Biol Reprod* 86, 2012, 1-8
- Shimizu Y, Shibata N, Yamashita M. Spermiogenesis without preceding meiosis in the hybrid medaka between *Oryzias latipes* and *O. curvinotus*. *J Exp Zool* 279, 1997, 102-112
- Yamada A, Kodo Y, Murakami M, Kuroda M, Aoki T, Fujimoto T, Arai K. Hybrid origin of gynogenetic clones and the introgression of their mitochondrial genome into sexual diploids through meiotic hybridogenesis in the loach *Misgurnus anguillicaudatus*. *J Exp Zool* 323A, 2015, 593-606
- Yoshikawa H, Morishima K, Fujimoto T, Saito T, Kobayashi T, Yamaha E, Arai K. Chromosome doubling in early spermatogonia produces diploid spermatozoa in a natural clonal fish. *Biol Reprod* 80, 2009, 973-979

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1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 Shibata Kiko, Kuroda Masamichi, Yamaha Etsuro, Arai Katsutoshi, Fujimoto Takafumi	4. 巻 162
2. 論文標題 Nucleotide Sequence and Chromosome Mapping of 5S Ribosomal DNA from the Dojo Loach, <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Cytogenetic and Genome Research	6. 最初と最後の頁 570 ~ 578
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1159/000529150	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6件（うち招待講演 0件／うち国際学会 1件）

1. 発表者名 柴田季子、黒田真道、小亀友也、黒田充樹、川村祥史、中村風歌、西村俊哉、藤本貴史
2. 発表標題 北海道に生息するドジョウ <i>Misgurnus anguillicaudatus</i> の集団遺伝学的解析
3. 学会等名 公益社団法人日本動物学会 第93回早稲田大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Fujimoto T., Kawamura Y., Nishimura T., Arai K
2. 発表標題 Tetraploidization recovers fertility in sterile inter-group hybrid males of dojo loach
3. 学会等名 8th International Workshop on the Biology of Fish Gametes, Gdansk, Poland (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 柴田季子・黒田真道・西村俊哉・山羽悦郎・荒井克俊・藤本貴史
2. 発表標題 クローンドジョウとその起源系統における細胞遺伝学的差異
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 柴田季子・西村俊哉・藤本貴史
2. 発表標題 ドジョウ系統間雑種における非還元配偶子形成の遺伝性
3. 学会等名 令和5年度日本水産学会（東京海洋大学）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 藤本貴史・柴田季子・川村祥史・西村俊哉・荒井克俊
2. 発表標題 ドジョウ系統間雑種四倍体の産する精子の遺伝的特性
3. 学会等名 令和5年度日本水産学会（東京海洋大学）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 川村祥史・西村俊哉・藤本貴史
2. 発表標題 クローンドジョウの非還元卵形成におけるゲノム倍加ステージの特定
3. 学会等名 令和5年度日本水産学会（東京海洋大学）
4. 発表年 2023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	西村 俊哉	北海道大学・水産科学研究院・助教	
	(Nishimura Toshiya)		
	(10758056)	(10101)	

6. 研究組織（つづき）

	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	田中 啓介 (Tanaka Keisuke) (60747294)	東京情報大学・総合情報学部・准教授 (32515)	
研究分担者	黒田 真道 (Kuroda Masamichi) (70880764)	東京農業大学・生物産業学部・助教 (32658)	

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