

平成 30 年 6 月 15 日現在

機関番号：15401

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2014～2017

課題番号：26291080

研究課題名(和文)ヘビからカエルへの遺伝子水平伝播：起源系統と発生地域の解明および媒介生物の特定

研究課題名(英文)Horizontal Gene Transfer from snakes to frogs: investigations of the phylogenetic and geographic origins and vector organisms

研究代表者

倉林 敦 (Kurabayashi, Atsushi)

広島大学・両生類研究センター・助教

研究者番号：00327701

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,100,000円

研究成果の概要(和文)：我々は、ヘビからカエルに水平伝播した奇妙なLINE転移因子(以降TE-X)を発見した。本研究ではこの水平伝播現象について、(1)水平伝播発生地域の解明、(2)水平伝播の系統学的起源、(3)ベクター生物の特定、を目的とした。世界各地からカエル類29科161種194サンプル、ヘビ類17科125種139サンプル、寄生虫類166サンプルを収集し、各サンプルのTE-XをPCRと次世代シーケンサーを用いて解析した。その結果、TE-Xの水平伝播は、世界各地で複数回生じており、特にマダガスカルでは様々な寄生虫に仲介されて、現在進行形で脊椎動物間TE-X水平伝播が生じている可能性が高いことを明らかにした。

研究成果の概要(英文)：We had discovered a unique LINE retrotransposon (hereinafter TE-X) that horizontally transferred from snake to frog. In this study, we aimed to elucidate the geographic areas and phylogenetic origins of the horizontal transfer (HT) events and identify the vector organisms intermediate the HT. We collected 194, 139, and 166 specimens from 29 anuran families, 17 snake families, and parasite and blood-sucking invertebrate taxa of five animal phyla, respectively. We PCR amplified the TE-X from these specimens and analyzed them using PCR and next generation sequencer. Finally we performed molecular phylogenetic analyses of the resultant TE-X sequences. As the results, we revealed the following matters. The TE-X HTs have occurred many times in various parts of the world and the transfer would be mediated by various parasites and blood sacking animals. Remarkably, our data seem to show that the TE-X HT is continuing among many vertebrate taxa in Madagascar.

研究分野：分子遺伝学・系統分類学

キーワード：遺伝子水平伝播 生物系統地理 爬虫両棲類 寄生虫 ベクター生物 マダガスカル 次世代シーケン
ス 分子系統解析

1. 研究開始当初の背景

生物の遺伝情報は DNA の複製と生殖を通じて、親から子へ伝えられる（垂直伝播）。しかし、親とは全く別の生物から外来遺伝子がゲノムに導入されることがある。これを遺伝子の水平伝播という。水平伝播は細菌などでは一般的な現象であるが、多細胞動物においては稀な現象と考えられてきた。

我々は、両生類系統分類研究の過程でマダガスカルガエル科の次世代シーケンシング (NGS) 解析によって得られたゲノムデータから、興味深い転移因子を発見した。(これは既知の転移因子であるが、論文出版前であるため、本報告書では TE-X と仮称する。) TE-X は、これまでに、主に爬虫類と哺乳類ゲノムから報告されていた、およそ 3.2kbp の大きさの LINE レトロポゾンで、逆転写酵素と DNA 切断酵素をコードしている。マダガスカルガエル科の TE-X は、ヘビ類の TE-X と酷似しており、最大で 94.4% の塩基配列相同性を持っていた (アメリカマムシとの約 2 kbp の部分配列比較)。また、爬虫類では TE-X は「垂直」伝播しており、爬虫類内ではおよそ 70 - 95% の塩基配列多様性があることが知られていた (Walsh ら 2013 など)。一方、全ゲノムが解読されているネッタイツメガエル (ピパ科・ムカシガエル亜目) やヒマラヤガエル (ヌマガエル科・カエル亜目) には TE-X は存在しないことがわかっていました。これらの点から、TE-X の水平伝播は、一般のイメージとは逆に「捕食者ヘビから被捕食者カエル」という方向で生じたことが明確であった。また、この方向性から、本水平伝播は寄生虫などのベクター (媒介) 生物によって生じた可能性が極めて高いと予想されていた。

近年、高等動物でも水平伝播の証拠が増加し、水平伝播遺伝子が動物の進化に関与した例も報告されている (Sasakura ら 2005, Horie ら 2011 など)。また 2013 年には、LINE の中でも TE-X を含む RTE というグループが、多細胞生物間で複数回水平伝播したことが報告された (爬虫類からカモノハシ目やウシ目の祖先など; Walsh ら 2013)。しかし、これらの例を含め、高等動物での水平伝播イベントの発生年代は、古いか、特定が難しいことが多い (Kondo ら 2002, Peace ら 2008, Sormacheva ら 2012 など例外もある)。これに伴い、イベントが起きた地域や、水平伝播を媒介したベクター生物の解明は困難である。一方で、水平伝播の発生年代が比較的最近で、さらに複数の系統・地域で同様のイベントが生じていた場合、「寄生/感染が可能で、分布が重複する」という基準でベクターの絞込みが可能となる。従って、これらの条件に合致した特徴を持つ「ヘビ-カエル TE-X 水平伝播系」は、高等動物水平伝播の進化的起源やメカニズムを解明する上で、絶好の研究対象であると考えられた。

以上の点を踏まえて、本研究では、主に、以下に記述する①～③の点を明らかにする研究を行った。

2. 研究の目的

① 水平伝播発生地域の解明：研究当初、ヘビ型の TE-X はマダガスカルガエル科のみで見つけていたが、その後、PCR 増幅やドットプロット解析によって、様々な地域のカエルのゲノムにヘビ型の TE-X が分布することが示唆されていた。本研究では、より多くのヘビ・カエルサンプルを世界他地域から収集し、それらを解析することで、TE-X の水平伝播が世界のどの地域で生じたのかを明確にするとともに、地域ごとに水平伝播頻度に差があるかなど、この現象の地理学的特異性を明らかにすることを目的とした。

② 水平伝播の系統・地理上の起源の解明：研究開始時点では、世界のどの地域で、何回、どのヘビ系統からどのカエル系統へ水平伝播が生じたのか、という点はまったく不明であった。そこで、多数のヘビ・カエル類から TE-X の配列を取得し、これら水平伝播の起源についての疑問を解決することを目的とした。さらに、水平伝播が生じた (地質的) 年代の解明についても、本研究の目的とした。

③ ベクター生物の特定：上述のように、TE-X の水平伝播は、捕食者から被捕食者へという奇妙な方向性を持った現象であるため、この水平伝播は寄生虫などによって仲介されたことが予想された。そこで、カエル・ヘビ、その他爬虫類の体表・体内に存在する寄生虫や吸血性無脊椎動物について TE-X の有無を調査し、その塩基配列を爬虫類・両生類のものと比較し、脊椎動物分類群間の遺伝子水平伝播を仲介したベクター生物を明らかにすることを研究に目的とした。

3. 研究の方法

材料：本研究では、世界各地から収集されたカエル類 29 科 161 種 194 サンプル、ヘビ類 17 科 125 種 139 サンプル、その他爬虫類 6 サンプルを材料に用いた。さらに、5 つの動物門に属する寄生虫・吸血性無脊椎動物 166 サンプルを材料とした。

方法： サンプルからの全 DNA 抽出：冷凍または 70 または 100% エタノール中で保存された各サンプルについて、DNA Easy Blood & Tissue Kit (QIAGEN) または DNA すいすい-F (株式会社リーゾ) を用い、手順書に従って全 DNA を抽出した。このとき、サイズの小さい体内寄生虫サンプルでは全組織を用いて抽出を行ったが、節足動物の場合は、消化管に残っている可能性がある宿主組織の混入を避けるため、可能な限り脚の筋組織を用いた。

PCR による TE-X の検出：上記で得た全 DNA を鋳型に、Long and Accurate PCR 法により、TE-X の部分配列を増幅した。この PCR

には LA-Taq ポリメラーゼ (Takara) と、既に作成済みであった TE-X 特異的増幅プライマーを用いた。増幅される部分領域の長さは、プライマーの組み合わせによって 1.8~3.2 kb であった。ここで、予想される PCR 断片が増幅されたサンプルを TE-X 陽性サンプルとした。増幅された TE-X と思われる DNA 断片をアガロースゲル電気泳動と、ゲルからの DNA 断片抽出を組み合わせ、次項の NGS 解析サンプルとして生成した。最終的に各 TE-X 陽性各サンプルあたり、サイズに応じて 120~200 ng の PCR 断片を生成した。

NGS による TE-X 配列解析：上記で増幅された TE-X の部分領域の塩基配列を決定した。TE-X は転移因子であり、ヘビやカエルのゲノムの中で数十から数十万コピーまで増加している。このため、PCR 産物は、単純サンガー法による直接塩基配列決定はできない。サブクローニングの場合は各サンプルにつき多くのクローンをシークエンスしないと、そのサンプルのゲノムを代表する TE-X のコンセンサス配列の推定精度が下がってしまう。さらに、次世代シークエンサーを用いた超並列シークエンスを採用した場合でも、ショートリードシークエンスでは、結果として得られる TE-X 配列が複数の異なる TE-X 座位に由来するキメラな配列となってしまう。そこで、本研究では、リードあたり 10 kbp 以上のロングリードが可能である PacBio RSII 次世代シークエンサーを用いて TE-X 増副産物の塩基配列を決定した。この際、コスト削減のために、Multiplex-Amplicon 法を適用し、1 Cell の中で、24~48 のサンプル由来の PCR 産物を同時にシークエンスした。サンプル分類のための標識配列は、Pacific BioScience 社から公表されている 48 Multiplex 用サンプルタグ配列を用いた。なお、PacBio RSII シークエンス用の Amplicon ライブラリ作成とシークエンス Run は、トミーデジタル、マクロジェン・ジャパンの 2 社、および、大阪大学医学部 CoMIT ならびに Duke 大学 (米) Center for Genomic & Computational Biology (DUGCB) に依頼した。

NGS 出力のフィルタリングによる 3 次解析用リード選抜：PacBio RS II によるシークエンスで得られたリード (PCR 産物 1 分子に由来する一続きの塩基配列) について、以下の基準で選別を行った。

- 両端に正しくプライマーがあること
- リード長が予想される長さであること
- リードクオリティが 99 % 以上である
- ハナダカクサリヘビ (*Vipera ammodytes*) の TE-X と 70 % 以上の相同性を持つこと

以降の解析は、上記 4 つの条件を満たしたリード数が 50 以上あるヘビ・カエル・寄生虫分類群のみを用いた。なお、これらの条件をみたしたサンプルは、ヘビ 112・カエル 76・寄生虫など 72 であった。

コンタミネーションが疑われる標本の除外：寄生虫・吸血性動物サンプルの 18S rRNA、COI の配列決定時の波形データに、複数サンプルのピーク (各座位に複数の塩基のピークが現れる) が見られるものは宿主 DNA が混入している可能性が高いとみなし、以降の解析からは除外した。この手順で、当初の PCR 解析における TE-X 陽性サンプルから、宿主 DNA コンタミネーションが明らかとなったサンプルを除くと、日本産 5 サンプル、マダガスカル産 23 サンプルの寄生・吸血性動物 (線形動物・環形動物・節足動物) が TE-X をもつ結果となった。

系統解析： の過程で残った TE-X リードから、各サンプルにつき TE-X のコンセンサス配列を得た。これらコンセンサス配列と、DNA データベースから利用可能な既知の爬虫類・哺乳類 TE-X 配列を用いて近隣結合法・最尤法・ベイズ法による系統樹構築を行った。

4. 研究成果

① 水平伝播発生地域：本研究で、世界各地域から収集した 29 科 161 種のカエルについて TE-X 特異的プライマーを用いて PCR を行なったところ、およそ 30% に当たる 50 種から TE-X と予想される DNA 断片が増幅された。世界のどの地域からも TE-X 陽性のカエル種は見出されたが、その頻度は地域ごとに大きく異なっていた (表 1)。最も低い地域は南アメリカ地域で 3.7% であった。一方、マダガスカルは極端に高く、検査したカエル種のうち 86.7% が TE-X 陽性であった。

この結果は、ヘビからカエルへの水平伝播は、世界他地域で複数回生じたものだが、派生頻度は地域ごとに異なり、特にマダガスカルで高いことを示すものであった。

② 水平伝播の系統・地理上の起源の解明：本研究の結果、分類群間でも TE-X 陽性種の頻度に差があることがわかった。具体的には、ヒキガエル科やヒメアマガエル科の中のパプアヒメアマガエル亜科では、TE-X 陽性種が多く見られた。なお、分子系統解析の結果、これらのカエルグループの TE-X はそれぞれ単系統になることがわかった。このため、ヒキガエル科とパプアヒメアマガエル亜科については、共通祖先の系統で、水平伝播によって TE-X が獲得されており、その後垂直伝播によって、現生の種に至まで TE-X が維持されてきたと考えられる。特に、ヒキガエル類の TE-X は、TE-X 系統樹の基部に位置しており、有袋類の TE-X と姉妹群となっていた。このことは、ヒキガエル類の共通祖先で生じた TE-X の水平伝播は、本科のカエル類や有袋類の共通祖先が存在した比較的古い時代 (1.5 億~7 千万年程度) に生じたことを示唆した。なお、従来、有袋類の TE-X は、有鱗類由来であると考えられていたが、我々の結果は、有鱗類から一度ヒキガエル類に伝播し

た TE-X が、さらに有袋類に伝播した、という複雑な伝播経路が存在した可能性を新たに与えるものである。

マダガスカルにおいては、本島に分布する無尾類 4 科 (マダガスカルガエル科・ヒメアマガエル科・クサガエル科・アフリカアカガエル科) 全てに TE-X 陽性種が存在した。これらの科は全てアカガエル上科に属するが、系統的には離れたグループで (最後の共通祖先は 1 億年以上前に存在したと思われる) 直近の祖先を共有した単系統群ではない。また、マダガスカルガエル科の構成種における TE-X 陽性率は極めて高かったが、系統解析の結果、本科の TE-X は、属内では単系統に傾向があるが、属間では単系統にならず、むしろ、他のマダガスカルの爬虫類と単系統となった。この結果は、マダガスカルガエル科では、多数のカエル系統が、それぞれ異なる有隣類タクサから、独立して TE-X を受け取ったことを示している。また、その年代は、各属の共通祖先の出現年代からより最近の期間であることが示唆される。この年代は、およそ 2 千~1 千万年以降と推定されるため (Kurabayashi et al. 2008) マダガスカルではかなり最近に、爬虫類から両生類の水平伝播が頻繁に生じたことが明らかとなった。

今回検査したヘビ類では、約 90 % の種で TE-X の増幅を確認することができた。系統解析の結果、ヘビ類 TE-X の系統関係は、一般に支持されているヘビ自体の系統関係と大筋で一致していた。このため、ヘビ類ではかつてから示唆されていたように、TE-X が垂直伝播していることが本研究でも改めて示された。しかし、例外も見られた。まず、メクラヘビ類の多くからは TE-X が増幅されず、増幅された場合でもメクラヘビ類の TE-X は単系統にならず、むしろ全く異なる科のヘビの TE-X と単系統になった。この観察については、1) メクラヘビ類の共通祖先で、機能的な TE-X が消失し、その子孫のゲノムでは、TE-X の化石化が速やかに進行した。2) その後、異なるメクラヘビ系統で、別科のヘビから独立に水平伝播によって TE-X が再獲得された、という仮説によって説明が可能である。この仮説を支持する観察として、マダガスカルニシキヘビの TE-X がある。原始的なヘビであるニシキヘビ科タクサの TE-X は、系統樹の基部に近い位置で単系統群を形成している。しかし、マダガスカルに分布する 2 属のニシキヘビ類の TE-X は、アレチヘビ科に属するマダガスカルクチキヘビ亜科の別属種の TE-X とそれぞれクレードを形成する。この結果は、TE-X はヘビからカエルだけでなく、ヘビからヘビにも水平伝播することを示している。同時に、少なくともニシキヘビ科のヘビは、もともと起源の古いニシキヘビ科型の TE-X を持っていたが、マダガスカルのニシキヘビ種は、同所的に分布する別科のヘビから最近に TE-X を受け取り、その

外来 TE-X が、内在していたニシキヘビ型 TE-X を駆逐したという、興味深いゲノム進化現象が生じたことを示している。

今回の系統解析の結果、爬虫類から両生類への水平伝播が少なくとも 14 回は生じたことが示唆された。このうちの 1 つは、東南アジアに分布するミズヘビ科タクソンから、同じく主に東南アジアに分布するコノハガエル類に伝播が生じたものであった。このことは、マダガスカルのニシキヘビと荒地ヘビと同様に、TE-X の水平伝播が同所的に分布する動物間で発生することを示す結果であった。本研究から予想される残りの水平伝播のうちの約半数 (7 回) は、マダガスカルの爬虫類・両生類間で生じたものである。しかも、これらの水平伝播現象は、全てアレチヘビ科の TE-X クレードの中のみで生じているため、このヘビ科の共通祖先の出現後に生じた最近 (2 千万年以降) のイベントであることがわかった。

我々の研究結果から、爬虫類・両生類間の TE-X 水平伝播は、1) 世界他地域で何度も生じた現象であり、2) 発生年代も 1 億年以上前から最近までと時代をあまり選ばずに生じ、3) 特に最近の水平伝播は、マダガスカルで高頻度に生じている、ということが明らかになった。

③ ベクター生物の探索: 上述のように、TE-X の水平伝播は、寄生虫や節足動物などのベクター生物によって仲介されたことが予想された。そこで、日本とマダガスカルのカエル・ヘビ、その他爬虫類の体表・体内に存在する寄生虫や吸血性無脊椎動物を採取し、TE-X の有無を調査した。

収集した 166 の無脊椎動物サンプルについて、宿主 DNA の混入を、核・ミトコンドリア遺伝子を用いて、検査した。その結果、日本産 92 サンプルのうち 59 標本、マダガスカル産 74 サンプルのうち 55 標本については、宿主 DNA が混入していないと判断できた。

これらの標本について TE-X の増幅を行なったところ、合計 28 標本 (線形動物 20、環形動物 1、節足動物 7) から TE-X の増幅が見られた。これら 28 の標本のうち、日本産は 5、マダガスカル産は 23 サンプルであり、TE-X 陽性サンプルの割合は日本で 8.5% (5/59)、マダガスカルで 42% (23/55) となった。この結果は、マダガスカルでは、日本より高頻度で寄生・吸血性動物への TE-X の水平伝播が生じていることを示していた。さらに、これらの寄生虫類が、脊椎動物間の TE-X 水平伝播を仲介しているとするれば、この TE-X 陽性寄生虫類の存在比率の多さが、マダガスカルにおいて脊椎動物間 TE-X 水平伝播が高い頻度で発生している原因の一つとの説明が可能となる。

爬虫類・両生類と、寄生虫類の TE-X を全て合わせて分子系統解析を行なった。その結

果得られた系統樹から、非常に重要な知見がいくつか得られた。

まず、マダガスカルガエル科 *Mantidactylus* 属のカエルから単離した 2 個体の線虫の TE-X は、クサガエル科 *Heterixalus* 属のカエルのクレードに含まれた。この結果は、かつて *Heterixalus* 属のカエルに寄生し、そこで TE-X を受け取ったセンチウが、その TE-X を保持したまま *Mantidactylus* 属のカエルに宿主を変更したことを示唆する。この発見は、この線虫が科を跨いだ両生類に寄生しうることを示すのみならず、異なる生物間で TE-X を運搬する寄生虫が実際に存在することを明確に示す証拠である。

次に、日本の南西諸島で採集されたリュウキュウカジカガエルから単離した線虫の TE-X は、ナミヘビ科のクレードに含まれ、統計的信頼性は高くないものの、最も相同性の高い TE-X を持つ種は日本に生息するアオダイショウ *Elaphe climacophora* となった。この系統樹上での位置関係から、かつてアオダイショウの祖先から TE-X を受け取った線虫が、リュウキュウカジカガエルに寄生した可能性が示された。リュウキュウカジカガエル自身は TE-X 陰性であることから、このカエル種では線虫を介したヘビ型 TE-X の伝播は起きていない。しかし、この結果は、ヘビからカエルへの水平伝播を寄生虫が仲介したことを強く支持する情報であることは間違いない。

さらに、今回の調査において、ヘビからカエルへの TE-X 水平伝播の仲介者として最も可能性が高いと考えられた候補生物は、ダニ類である。特に、マダガスカルガエル科に属する *Blommerisia blommersae* の体表から単離されたツツガムシの 1 種は、マダガスカルクチキヘビ亜科と高い塩基配列相同性を示す TE-X 配列をもつことが明らかとなった。つまり、このツツガムシはヘビ型の TE-X を保持し、その状態でカエルに寄生している。この観察は、ヘビからカエルへの TE-X 水平伝播がツツガムシを介して起こりうることを示す直接的な証拠である。

また、本研究では、ヒトについていたヒルがマダガスカルガエル型（イロメガエル属型）の TE-X を持っていた、という結果も得られた。このことは、1) TE-X の脊椎動物分類群間の移動は、現在進行形で生じていること、2) TE-X の水平伝播が生じうる脊椎動物分類群は、これまでに知られている以上に幅広い可能性、を示唆するものであった。

まとめ：本研究では、ヘビからカエルへの TE-X 水平伝播について、「水平伝播発生地域の解明」、「水平伝播の系統学的起源の解明」、「ベクター生物の特定」を目的として研究を実施した。その結果、上述のように、これらの目的をほぼ達成することができた。さらに、本研究は、(1) TE-X 水平伝播は世界各地で

多様な地質年代に生じていたこと、(2) 脊椎動物以外の多くの寄生性無脊椎動物分類群にも TE-X が伝播しており、これらの寄生虫を介して現在進行形で脊椎動物間水平伝播が生じている可能性が高いこと、(3) 比較的最近に挿入された外来核酸因子がゲノムの 0.5% を占めるまでに増殖しうることなどの点を明らかにした。これらは、一般に考えられている以上に高等動物間での水平伝播は頻繁に生じていること、高等動物のゲノム構造は外来核酸因子の影響で容易に変化しうることを明示しているという点で、これまでの定説を大きく覆す新知見であり、今後、動物学・進化生物学・遺伝学・ゲノム学・環境学などの学問分野においてパラダイムシフトを起こしうる興味深い発見と位置づけられる。

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 6 件)

- (1) Hoso, M. Mechanisms underlying variations in the dentition asymmetry of Asian snail-eating snakes. *Ecological Research Monographs* (In press). 査読あり
- (2) Yamamichi, M. & M. Hoso. Roles of maternal effects in maintaining genetic variation: Maternal storage effect. *Evolution* 71: 449–457 (2017). 査読あり
- (3) Hoso, M. Asymmetry of mandibular dentition is associated with dietary specialization in snail-eating snakes. *PeerJ* 5: e3011, Pp. 10. (doi: 10.7717/peerj.3011) (2017). 査読あり
- (4) Tran, B.T., S.T. Nguyen, T.T. Nguyen, P.V. Luc., E. Mafie, F.H. Rupa, & H. Sato. Endoparasites of Vietnamese lizards recorded in the last 50 years (1966–2015). *Jpn. J. Vet. Parasitol.* 15: 34 – 58 (2016). 査読あり
- (5) Tran, B.T., A. V. Ong, P.V. Luc, & H. Sato. Morphological and molecular genetic diversity of *Strongyluris calotis* (Nematoda: Ascaridida: Heterakidae) in South East and East Asian lizards. *Parasitology Research* 115: 2807–2816 (2016). 査読あり
- (6) Tran, B.T., H. Sato, H. Hasegawa, C.H. Diong & P.V. Luc. Scanning electron microscopy of *Strongyluris calotis* (Nematoda: Ascaridida: Heterakidae) in the large intestine of agamid lizards. *Jpn. J. Vet. Parasitol.* 14: 13 – 20 (2015). 査読あり

〔学会発表〕(計 8 件)

- (1) Kambayashi, C., R. Kakehashi, Y. Sato, T. Yanagida, H. Sato, N. Furuno, A. Rakotoarison, M. Vences & A. Kurabayashi. “Investigation of Potential Vectors that Mediated the Horizontal Gene Transfer from Snakes to Frogs”. Amphibian development, regeneration, evolution and beyond (Hiroshima, Japan, March, 2018).
- (2) 倉林 敦, 佐藤祐輔, 神林千晶, 掛橋竜祐, 水野英明, 大島一彦, 熊澤慶伯, Zoltán T. Nagy, 森 哲, Allen Allison, Stephen C. Donnellan, 太田英利, 細将貴, 古野伸明, 佐藤宏, Miguel Vences 「ヘビからカエルへの遺伝子水平伝播：発見の経緯と地理的特異性」第3回大会次世代両生類研究会(岡崎市, 2017年8月) [招待講演]
- (3) Kambayashi, C., R. Kakehashi, Y. Sato, T. Yanagida, H. Sato & A. Kurabayashi. “Investigation of Potential Vectors that Mediated the Horizontal Gene Transfer from Snakes to Frogs”. The 8th International Conference on Global Resource Conservation (Malang, Indonesia, July 2017). [Best Poster Award 受賞]
- (4) Kurabayashi, A. “Gene horizontal transfer from predator to prey: its phylogeny, frequency and locality”. The 8th International Conference on Global Resource Conservation (Malang, Indonesia, July 2017). [招待講演]
- (5) Kurabayashi, A. “A unique gene horizontal transfer from snake to frog frequently occurred in Madagascar”. CPIS International Symposium on Biodiversity in Madagascar: Advancement of Ancient DNA Studies for Exploring Biodiversity in Lost Ecological Systems (Kanagawa, Japan, February 2017). [招待講演]
- (6) Sato, Y., H. Mizuno, K. Ohshima, Y. Kumazawa, Z.T. Nagy, A. Mori, A. Allison, S.C. Donnellan, H. Ota, H. Masaki, N. Furuno, M. Vences, & A. Kurabayashi. “A unique gene horizontal transfer from predator to prey occurred between distinct vertebrate classes”. The 22nd International Congress of Zoology (Okinawa, Japan, November 2016).
- (7) Kurabayashi, A., H. Mizuno, K. Ohshima, & M. Vences. “Horizontal gene transfer from snakes to frogs”. The 1st Symposium on South East Asia Herpetology and Envenomation (Malang, Indonesia, August 2015).
- (8) 倉林敦・住田正幸・大島一彦・Miguel

Vences 「ヘビからカエルへの遺伝子水平伝播：発見の経緯と発生頻度の地理的相違」日本爬虫両棲類学会第53回大会(2014年11月・神戸・兵庫)

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

○出願状況(計 0 件)

○取得状況(計 0 件)

〔その他〕

ホームページ:

<http://www.nagahama-i-bio.ac.jp/research/> 教員の紹介(倉林-敦) /

6. 研究組織

(1) 研究代表者

倉林 敦 (KURABAYASHI, Atsushi)
広島大学・両生類研究センター・助教
研究者番号: 00327701

(2) 研究分担者

大島 一彦 (OHSIMA, Kazuhiko)
長浜バイオ大学・バイオサイエンス学部
准教授
研究者番号: 60282852

佐藤 宏 (SATO, Hiroshi)
山口大学・獣医学部・教授
研究者番号: 90211945

(2016年度から。2015年度は連携研究者)

長谷川英男 (HASEGAWA, Hideo)
大分大学・医学部・教授
研究者番号: 00126442
(2015年度のみ)

細 将貴 (HOSO, Masaki)
京都大学・白眉センター・特定助教
研究者番号: 80557695

松田 洋一 (MATSUDA, Yoichi)
名古屋大学・生命農学研究科・教授
研究者番号: 70165835

森 哲 (MORI, Akira)
京都大学・理学研究科・准教授
研究者番号: 80271005

(3) 連携研究者

太田 英利 (OTA, Hidetoshi)
兵庫県立大学・自然・環境科学研究所・教授
研究者番号: 70165835

(4) 研究協力者

国内 4、海外 5 人 (具体表記は省略)