

令和 5 年 6 月 19 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2022

課題番号：18H01323

研究課題名(和文) 貝殻らせん成長メカニズムの解明：進化発生古生物学創成に向けて

研究課題名(英文) Mechanisms of shell spiral growth: a primer for Paleo-Evo-Devo

研究代表者

遠藤 一佳 (Endo, Kazuyoshi)

東京大学・大学院理学系研究科(理学部)・教授

研究者番号：80251411

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)：軟体動物の巻貝類において、CRISPR/Cas9によるゲノム編集を行うための基礎的技術を開発するとともに、貝殻のらせん成長を制御する遺伝的メカニズムに関する研究を行った。その結果、クサイロアオガイにおいてCRISPR/Cas9によるlophotrochin遺伝子のノックアウトに成功した。また、ヨーロッパモノアラガイの外套膜において左右で発現量に有意の違いがあり、貝殻の左右性に関連している可能性のある貝殻基質タンパク質遺伝子を複数同定した。さらに、ヨーロッパモノアラガイを含む淡水生巻貝において、シグナル伝達因子Wntが貝殻成長における貝殻の捩れの制御に関連した働きを持つことを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

CRISPR/Cas9によるゲノム編集は、胚への遺伝子導入が一般に困難な軟体動物ではまだ研究例が少なく、その基礎的方法論を確立した学術的意義は大きい。今後貝殻形成だけでなく、軟体動物のさまざまな遺伝子産物の機能解析に応用が可能であり、水産有用種の多い軟体動物においては、その社会的意義も大きい。軟体動物の貝殻形成メカニズムについては、まだ数多くの謎が残されている。本研究により、それらの遺伝的側面を解明する重要な手がかりが得られた。今後それらの手がかりを辿って深掘りすることで、貝殻の成長と進化に関する理解が進むだけでなく、進化発生の遺伝的基盤と化石とを融合した新たな分野の開拓が進むだろう。

研究成果の概要(英文)：In this project, we developed basic know-hows to perform genome editing using CRISPR/Cas9 in the limpet *Nipponacmea fuscoviridis*, and we also carried out experiments to unveil the genetic mechanisms underlying the shell spiral growth in molluscs. As a result, we successfully knocked out the *lophotrochin* gene which is known to be expressed in an early larval stage in the limpet. We also identified several shell matrix protein genes which are unevenly expressed between the right and left sides of the mantle, and could be related to the lateral asymmetry of the shell growth in the pond snail *Lymnaea stagnalis*. We further discovered that the signal transduction factor Wnt is responsible for the twisted growth of the shell during the spiral shell growth in *L. stagnalis*.

研究分野：進化生物学

キーワード：進化発生学 バイオミネラリゼーション 形態形成 貝殻形成 貝殻基質タンパク質 軟体動物 プロテオーム らせん成長

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

軟体動物や腕足動物は、顕生代を通じて良好な化石記録を有し、古くから形態に基づく詳細な分類学的な研究が行われてきた。また、最近では現生種のDNAの比較による系統学的研究も進み、頑健な系統樹に基づいた化石形態の進化の理解も進んできた。しかし、そこで描像される古生物進化は、「成体の形態」を時代的に並べたものに留まるものが多い。一方で、形態進化を発生プログラムの変遷史として見ることで進化プロセスの背景にあるメカニズムに迫る進化発生学 (EvoDevo) の研究も進んでいるが、それらの多くはハエやマウスなど化石記録が必ずしも良好ではない分類群を主な対象としている。貝殻成長メカニズムの解明を通じて化石記録と進化発生学を統合し、軟体動物や腕足動物の進化史を見直すべき時が来ている。貝殻のらせん成長の研究は、古くはデカルトが等角らせんを発見した17世紀前半に遡る。その後 Moseley (1838) は貝殻を等角らせんの観点から本格的に議論し、Cook (1914) や Thompson (1917) によるレビューにより、その成果が広く世に広められた。等角らせんは別名「生命のらせん」とも呼ばれ、生物界に普遍的に見られる生命を特徴づける形態である。Raup (1962) は、貝殻らせん成長の研究にコンピュータグラフィクスを導入し、仮想的形態も含めて理論的考察を行う理論形態学が始まった。Raupモデルは、貝殻が等角らせんで巻くことをあらかじめ想定していたため、「いかにして貝殻は等角らせんで巻くか」という「問い」(これは本研究課題の核心をなす学術的な「問い」でもある) に迫ることができなかったが、Okamoto (1988) と Ackerly (1989) により、貝殻の成長を各成長段階で逐次的に記述する方法(動標構モデル)が開発されたことで、貝殻らせん成長のルールやメカニズムを考察するための道具立てが整った。動標構モデルは、貝殻成長を「管」の成長としてとらえ、その管がある一定の成長期間伸びる間にその管が、どれだけ(i)太り、(ii)曲がり、(iii)捩れるかの3つのパラメータによってあらゆる貝殻成長の巻きパターンが記述できることを示した。理論形態的研究が進められることで、貝殻らせん成長のメカニズムを理解するための見通しが見えてきた一方で、それらの理論的パラメータに対応する生物学的実体や遺伝的基盤については、つい最近までまったく謎であった。しかし2008年に、当時研究代表者の研究室のポスドクであった飯島実は、笠型の貝殻をつくるカサガイ類の幼生の貝殻腺での発現が知られていたdpp遺伝子が、同じく巻貝であるが立体らせんに巻いた貝殻をつくるモノアラガイ胚の貝殻腺でも発現していること、しかもそれが貝殻腺の右側に偏って発現していることを見出した(Iijima et al., 2008)。このことを端緒に、本申請の連携研究者である清水は、モノアラガイの胚や成体におけるdpp遺伝子の詳細な発現パターン(貝殻の最大成長点で発現していること)を明らかにし、dpp遺伝子の産物であるDPPタンパク質の働きを阻害する薬剤を用いた機能解析実験を行うことで、上述の通り、DPPが貝殻成長における「巻き」(岡本モデルにおける「曲がる」)を制御していることを示した(図2b)。一方、貝殻形態は、遺伝子の働きだけでなく、水流の強さ等の環境要因によっても変異が生じることが知られる。Piaget (1929) は、モノアラガイを用いて、流れの強い環境で飼育・継代を続けると、何世代か後に、流れを加えない対照群と比較して貝殻の螺高が低く、ずんぐりした形態に変化し、この性質が流れの強い環境での飼育を停止した後も何世代か引き継がれる(遺伝する)という現在では「遺伝的同化」として知られる現象を発見した。この古典的実験に次世代シーケンサーを用いた遺伝子発現の網羅解析やDNAメチル化解析等のアプローチを応用することにより、遺伝的同化や形態可塑性のメカニズムに迫ることができるだけでなく、貝殻形成に関与する遺伝子の同定もできると予想される。研究代表者の研究室では、すでにPiaget (1929) の実験と同条件における飼育実験を開始している。これらの研究により、貝殻らせん成長制御の生物学的からくりの一端がようやく見えてきた。ただし、上述の遺伝子産物の阻害剤を用いた従来の機能解析では、結果の解釈における不確定要素を完全には払拭できない。今後の決め手となるのは、CRISPR/Cas9等を用いた「遺伝子ノックアウト」によるin vivoにおける一つ一

つの遺伝子産物の機能解析である。以上述べたアプローチによる統合的研究を推進し、「巻貝はいかにして巻くか」という「問い」に決着をつけ、古生物学と進化発生学とを融合することは学術的に喫緊の課題である。

2. 研究の目的

本研究の目的は、(1) 遺伝子発現の網羅解析を通じて、軟体動物の貝殻らせん成長に関与する遺伝子をリストアップすること、(2) Piaget (1929) の行った遺伝的同化の実験の検証を通じて、貝殻形成に関与する遺伝子や制御領域の同定を行うと同時に、貝殻形成に影響を及ぼす環境要因を明らかにすること、(3) 軟体動物における遺伝子産物の *in vivo* 機能解析の系を確立し、貝殻形成に関与する遺伝子産物の機能を解明することである。これらの研究を通じて「いかにして貝殻は等角らせんで巻くか」という問いに答える。さらに、顕生代を通じた貝殻形態の進化史を貝殻発生プログラムの変遷史として見直し、異常巻アンモナイトの形態進化や、軟体動物と腕足動物の骨格の相同性など、古生物進化における重要な問題に取り組むことで、進化発生古生物学 (Paleo-Evo-Devo) という新規分野の確立を目指す。

3. 研究の方法

本研究では、上述の目的を達成するために、(1) 分子メカニズム解析と (2) 理論形態モデル構築の2つの研究項目を立て、それらの間のフィードバックを通じて貝殻形成メカニズムの解明と進化史の見直しを行う (図3)。分子メカニズム解析 (研究項目1: 研究代表者の遠藤および連携研究者の清水が担当) では、世代時間が短く飼育が容易で発生遺伝のモデル生物として適している *Lymnaea stagnalis* (タケノコモノアラガイ: 軟体動物腹足類) を材料とした集約的研究をまず行う。その後、そこで得られた結果や、そこで確立した方法論を他の軟体動物

(*Nipponacmaea fuscoviridis*[クサイロアオガイ: 腹足類]、*Pinctada fucata*[アコヤガイ: 二枚貝類]、*Nautilus pompilius*[オウムガイ: 頭足類]や腕足動物 (*Lingula anatina*[ミドリシヤミセンガイ]) 等に敷衍・応用し、これらの生物における比較研究を行う。*L. stagnalis*における研究の到達目標は以下の通りである。(a) 外套膜の左側と右側、前部と後部等の部位ごとのトランスクリプトーム解析や右巻系統、左巻系統のそれぞれの貝殻プロテオーム解析を行い、発現量に差異のある遺伝子やタンパク質をすべて同定するとともに、*dpp*や*wnt*を始めとする主要な形態形成のツールキット遺伝子についてはシステマティックに発現解析、阻害剤等による機能解析を行うことで、貝殻らせん成長への関与が疑われる遺伝子をすべて同定する (一部の遺伝子についてはすでに同定済み)。(b) Piaget (1929) の実験の再現性を検証する。再現された場合には、貝殻形態に変異の見られた個体と対照群の個体との間で外套膜のトランスクリプトームを比較することで、貝殻らせん成長への関与が疑われる遺伝子を同定する。また、(c) CRISPR/Cas9を行うための遺伝子導入の方法論を確立し、ターゲット遺伝子一つ一つのノックアウトを行うことで、(a) (b) で同定された遺伝子産物の *in vivo* での機能解析を行う。本研究では、貝殻らせん成長の大枠を決めている遺伝子についてCRISPR/Cas9による機能解析を行い、貝殻らせん成長の分子メカニズムの全体像を明らかにする。また理論形態モデル構築 (研究項目2: 研究分担者の野下が担当) では、(a) CTスキャンによる変異個体の貝殻形態のデジタル化と岡本モデルへの変換を行い、変異個体に生じた変化を岡本モデルのパラメータの変化として定量的に把握する。また、(b) 研究項目1で得られた結果を用いて、外套膜におけるDppその他関連タンパク質の発現量と発現パターンを貝殻の殻口部における成長ベクトルマップに変換し、それによって生じる貝殻形態を描画するためのモデルを構築する。さらに、(c) このモデルを利用して、貝殻形態から逆に、外套膜における貝殻成長タンパク質の発現量・発現パターンを推定するモデルを構築する。発現パターン→貝殻形態は一義的に決まるが、貝殻形態→発現パ

ターンでは複数の解が得られる場合があることが予想される。その場合には、理論形態学的に可能な解を体系的に精査し、解が取りうる可能な範囲を推定する。さらに、これら2つの研究項目の成果を基に貝殻形成の統合モデルを構築し、軟体動物や腕足動物の化石記録との比較研究を通じて、貝殻らせん成長メカニズムの進化史を解明する。

4. 研究成果

(1) 貝殻形成における表現型可塑性

ヨーロッパモノアラガイ (*Lymnaea stagnalis*) の表現型可塑性による環境への応答に着目し、*L. stagnalis* の一世代における水流への形態の応答を明らかにすることを目的とした飼育実験を行った。定量可能な水流という環境刺激を与える飼育装置を製作し、この中で遺伝的背景を揃えた個体を約六か月間飼育した。二か月ごとに三つの実験区（異なる流速条件で二つ、コントロールとして静水条件で一つ）における個体の計測を行い、殻の長さ、殻の幅、殻口部の長さ、殻口部の面積、足の面積、殻と基質との角度といった形質を測定した。また *L. stagnalis* の成長に伴った各形質の変化をより詳細に調べるため、水流実験とは別に静水で5個体を単独飼育し五か月の間8日ごとに形態を計測した。これらの個体の形態解析に加え、*L. stagnalis* のトランスクリプトームデータにおける DNA メチル化関連酵素 (DNMT1、DNMT2、DNMT3) の有無を調べた。水流実験の結果、水流がある実験区で育った個体は水流がない実験区で育った個体に比べて(1)殻の成長速度の低下、(2)性成熟の開始時期の遅れ、(3)殻の長さに対する足の面積の増加、(4)殻と基質が成す角度の低下が見られた。さらに、水流実験に用いた個体の観察や上述の結果の(3)と(4)を統合して、水流条件下の個体において(5)殻の長さに対する足の体積が増加していることがわかった。一方、殻の長さに対する殻の各部位の計測値に関しては有意差は見られず、殻の形状に変化は見られなかった。*L. stagnalis* において DNA メチル化関連酵素をコードする遺伝子 *Dnmt1* と *Dnmt2* の存在が示され、*L. stagnalis* が DNA メチル化や tRNA のメチル化の機構を持つ可能性が示されたが、*Dnmt3* はトランスクリプトームデータからは見つからなかった。なお、本研究の成果は、Suzuki (2019MS) Phenotypic plasticity of shell morphologies to water currents in the pond snail *Lymnaea stagnalis*. (東京大学修士論文)としてまとめられ、Suzuki et al.として投稿準備中である。

(2) 外套膜における貝殻基質タンパク質(SMP)遺伝子発現量の左右性

Lymnaea stagnalis の外套膜を左右に分け、それぞれで SMP 遺伝子の発現量に差があるものをトランスクリプトーム解析と qPCR 解析により分析した。その結果、いずれの手法でも右巻系統で外套膜の右側よりも左側で有意に発現量の大きい SMP 遺伝子が多いこと、すなわち貝殻形成の促進よりも抑制に働いている SMP が多いことが推察された。また、いずれの手法でも共通して左右非対称的に発現している SMP 遺伝子、すなわち貝殻形成で重要な働きを持っていると推定される SMP を4つ同定した。そのうちの3つは外套膜の左側で高発現(2つは新規の、1つは Pif-like の SMP)で、もう1つは外套膜の右側で高発現(EGF ドメインと WAP ドメインをもつ SMP)であった。なお、本研究の成果は、Ishikawa et al. (2020) Functional shell matrix proteins tentatively identified by asymmetric snail shell morphology. Scientific Reports, 10:9768 として出版された。

(3) 成体殻と幼生殻に含まれる貝殻基質タンパク質(SMP)の系統学的比較

二枚貝類のカキ (*Crassostrea gigas*) とアコヤガイ (*Pinctada fucata*) のそれぞれの成体殻と幼生殻に共通して含まれる3種類の SMP の系統学的比較を行った。その結果、軟体動物殻体に普遍的に含まれていることからこれまで古い起源(カンブリア紀)を持つと考えられていた炭酸脱水酵素ドメインを含む SMP(CA-SMPs)が、これら2種の種分化後というかなり最近になってか

ら成体殻と幼生殻でそれぞれ独立に SMP として進化したことを明らかにした。なお、本研究の成果は、Zhao et al. (2020) Phylogenetic comparisons reveal mosaic histories of larval and adult shell matrix protein deployment in pteriomorph bivalves. *Scientific Reports*, 10:22140 として出版された。

(4) Zona pellucida ドメインを含む SMP の構造、機能、進化

軟体動物における Zona pellucida ドメインを含む貝殻基質タンパク質(SMPs: EGFZP と EGFL)の構造、機能、進化の解析を行い、EGFZP が他の SMPs と相互作用できること、及び EGFL がカルサイトの貝殻の進化に関連している可能性が高いことを解明した。なお、本研究の成果は、Shimizu et al. (2022) Evolution of epidermal growth factor (EGF)-like and Zona Pellucida domains containing shell matrix proteins in mollusks. *Molecular Biology and Evolution*, 39(7):msac148 として出版された。

(5) Wnt 促進剤を用いた Wnt 遺伝子の貝殻形成への関与の分析

ヨーロッパモノアラガイ (*Lymnaea stagnalis*) において、貝殻が形成されるトロコフォア期やベリジャー期の胚を Wnt 促進剤や Wnt 阻害剤で処理することで、Wnt が貝殻形成において果たしている役割を考究した。これらの実験の結果、Wnt 促進剤による処理により、処理をしない対照区とは明らかに異なる貝殻形態、すなわち小型で、貝殻が立体にまかず傘型を呈するものや、小型で、貝殻の巻きがきつく圧縮されたような形態を呈する変異個体などが生じることが分かった。生じた変異個体を CT スキャンで撮像し、それを元に貝殻成長モデルにおける貝殻成長パラメータの解析を行うことにより、Wnt が貝殻成長における「よじれ」の制御に関与していることを示唆する結果を得た。また、Wnt 促進剤による貝殻形成への影響について、*L. stagnalis* 以外で、*L. stagnalis* とは異なる概形を示す淡水性巻貝類(ハブタエモノアラガイ *Pseudosuccinea columnella* とサカマキガイ *Physa acuta*) を用いて同様の実験を行った。その結果、これらの2種においても *L. stagnalis* と同様に、成長の停滞と、貝殻が巻かずカサガイ型の形態を呈する奇形が生じることを観察した。なお、本研究の成果は、Ohta (2021MS) Roles of signaling factor Wnt in the shell growth mechanisms in the pond snail *Lymnaea stagnalis*. (東京大学修士論文) としてまとめられ、Ohta et al. として投稿準備中である。

(6) クサイロアオガイ (*Nipponacmea fuscoviridis*) における CRISPR/Cas9 系の確立

軟体動物では、卵サイズが小さい、粘性の高い特殊な卵膜を持つ、などの理由から、胚への遺伝子導入が一般に困難であることが知られる。そこで、様々な種の胚へのローダミン色素の顕微注入による予備実験を行った結果、潮間帯に生息するカサガイの 1 種であるクサイロアオガイをターゲットとして選定した。クサイロアオガイで得られている部分的なゲノムデータとトランスクリプトームデータを用いて、発生初期の胚で発現する *lophotrochin* と *engrailed* の2つの遺伝子をターゲットに CRISPR/Cas9 のコンストラクトを作成し、受精卵への顕微注入を行った。処理した胚より DNA を抽出し、PCR/シーケンシングを行うことで、*lophotrochin* 遺伝子においてゲノム編集が起きていることを確認した。一方で、*lophotrochin* の CRISPR/Cas9 実験では、表現型に顕著な影響は見られなかったことから、すでに CRISPR/Cas9 による表現型変異の知られている *calaxin* 遺伝子を新たなノックアウトのターゲットとして実験を開始した。なお、本研究の成果は、Suzuki et al. として投稿準備中である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計12件（うち査読付論文 12件／うち国際共著 7件／うちオープンアクセス 9件）

1. 著者名 Noshita, K., Murata, H., Kirie, S.	4. 巻 72
2. 論文標題 Model-based plant phenomics on morphological traits using morphometric descriptors	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Breeding Science	6. 最初と最後の頁 19-30
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1270/jsbbs.21078	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 Goto, R., Takano, T., Seike, K., Yamashita, M., Paulay, G., S. Rodgers, K. S., Hunter, C. L., Tongkerd, P., Sato, S., Hong, J.-S., and Endo, K.	4. 巻 -
2. 論文標題 Stasis and diversity in living fossils: species delimitation and evolution of lingulid brachiopods	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Molecular Phylogenetics and Evolution	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) 10.1016/j.ympcv.2022.107460	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 Shimizu, K., Noshita, K., Kimoto, K., Sasaki, T.	4. 巻 51
2. 論文標題 Phylogeography and shell morphology of the pelagic snail <i>Limacina helicina</i> in the Okhotsk Sea and western North Pacific.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Marine Biodiversity	6. 最初と最後の頁 22
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s12526-021-01166-z	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 Setiamarga, D. H. H., Hirota, K., Yoshida, M., Takeda, Y., Kito, K., Ishikawa, M., Shimizu, K., Isowa, Y., Ikeo, K., Sasaki, T., and Endo, K.	4. 巻 12
2. 論文標題 Hydrophilic Shell matrix proteins of <i>Nautilus pompilius</i> and the identification of a core set of conchiferan domains.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Genes	6. 最初と最後の頁 1925
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/genes12121925	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 Zhao, R., Takeuchi, T., Koyanagi, R., Villar-Briones, A., Yamada, L., Sawada, H., Ishikawa, A., Shunsuke Iwanaga, S., Nagai, K., Satoh, N., Che, Y., Endo, K.	4. 巻 10
2. 論文標題 Phylogenetic comparisons reveal mosaic histories of larval and adult shell matrix protein deployment in pteriomorph bivalves.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 22140
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-020-79330-x	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 Li, L. and Endo, K.	4. 巻 7
2. 論文標題 Phylogenetic positions of "pico-sized" radiolarians from middle layer waters of the tropical Pacific.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Progress in Earth and Planetary Science	6. 最初と最後の頁 70
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s40645-020-00384-6	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 Ishikawa, A., Shimizu, K., Isowa, Y., Takeuchi, T., Zhao, R., Kito, K., Fujie, M., Satoh, N. and Endo, K.	4. 巻 10
2. 論文標題 Functional shell matrix proteins tentatively identified by asymmetric snail shell morphology.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 9768
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-020-66021-w	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 Shimizu, K., Noshita, K., Kimoto, K., Sasaki, T.	4. 巻 51
2. 論文標題 Phylogeography and shell morphology of the pelagic snail <i>Limacina helicina</i> in the Okhotsk Sea and western North Pacific.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Marine Biodiversity	6. 最初と最後の頁 22
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s12526-021-01166-z	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 Ishikawa, M., Kagi, H., Sasaki, T., Endo, K.	4. 巻 2019
2. 論文標題 Chemical basis of molluscan shell colors revealed with in situ micro-Raman spectroscopy	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Raman Spectroscopy	6. 最初と最後の頁 1-12
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/jrs.5708	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 Keisuke Shimizu, Kazuki Kimura, Yukinobu Isowa, Kenshiro Oshima, Makiko Ishikawa, Hiroyuki Kagi, Keiji Kito, Masahira Hattori, Satoshi Chiba, Kazuyoshi Endo	4. 巻 11
2. 論文標題 Insights into the evolution of shells and love darts of land snails revealed from their matrix proteins.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Genome Biology and Evolution	6. 最初と最後の頁 380-397
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/gbe/evy242	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 Ran Zhao, Takeshi Takeuchi, Yi-Jyun Luo, Akito Ishikawa, Tatsushi Kobayashi, Ryo Koyanagi, Alejandro Villar-Briones, Lixy Yamada, Hitoshi Sawada, Shunsuke Iwanaga, Kiyohito Nagai, Noriyuki Satoh and Kazuyoshi Endo	4. 巻 35
2. 論文標題 Dual gene repertoires for larval and adult shells reveal molecules essential for molluscan shell formation.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Molecular Biology and Evolution	6. 最初と最後の頁 2751-2761
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/molbev/msy172	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 Cusack, M., Chung, P., Zhu, W. and Endo, K.	4. 巻 20
2. 論文標題 Tuning of calcite crystallographic orientation to support brachiopod lophophore.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Advanced Engineering Materials	6. 最初と最後の頁 1800191
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/adem.201800191	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35件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 10件）

1. 発表者名 磯和幸延、紀藤圭治、大島健志朗、服部正平、川島武士、藤江学、佐藤矩行、澤田均、中野裕昭、遠藤一佳
2. 発表標題 腕足動物Coptothyris grayiの殻体タンパク質
3. 学会等名 日本動物学会関東支部第74回大会（オンライン）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 石川牧子、重田康成、遠藤一佳、鍵裕之
2. 発表標題 ラマン分光法を用いたアンモナイトの色素起源物質の同定
3. 学会等名 日本古生物学会2021年年会，岡山理科大学（オンライン）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 清水啓介、岩本しほり、竹内猛、遠藤一佳、鈴木道生
2. 発表標題 二枚貝におけるEGF-likeタンパク質の機能と進化
3. 学会等名 第21回マリンバイオテクノロジー学会、オンライン
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 清水啓介、根岸瑠美、胡桃坂仁志、鈴木信雄、遠藤一佳、鈴木道生
2. 発表標題 軟体動物腹足類における幼殻基質タンパク質の進化
3. 学会等名 第16回バイオミネラリゼーションワークショップ，オンライン
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 清水啓介、竹内猛、遠藤一佳、鈴木道生
2. 発表標題 遺伝子重複による貝殻基質タンパク質EGF-likeの進化
3. 学会等名 日本進化学会第23回大会、オンライン
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Shimizu K, Takeuchi T, Endo K, Suzuki M
2. 発表標題 Evolution of EGF-like domain-containing shell matrix proteins by gene duplication
3. 学会等名 The 16th International Symposium on Biomineralization, online. (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 太田成昭・野下浩司・木元克典・清水啓介・石川彰人・遠藤一佳
2. 発表標題 貝殻成長におけるシグナル伝達因子 Wnt の役割
3. 学会等名 日本古生物学会第171回例会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Nao Masuda, Akito Ishikawa, Yohey Suzuki, Kazuyoshi Endo
2. 発表標題 Microbial protein synthetic activities in deep underground granites revealed by meta-proteomic analysis
3. 学会等名 日本地球惑星科学連合2021年大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Nao Masuda, Akito Ishikawa, Yohey Suzuki, Kazuyoshi Endo
2. 発表標題 Microbial ecology in deep subsurface granites: Insights from groundwater meta-proteomics
3. 学会等名 Goldschmidt-2021 (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 野下 浩司
2. 発表標題 kaigara : 貝殻理論形態学Pythonパッケージ .
3. 学会等名 日本古生物学会第170回例会 (オンライン)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 野下 浩司
2. 発表標題 “異常巻き”を含む貝殻巻きパタンの定量的解析・モデル化 .
3. 学会等名 2020年度日本数理生物学会年会 (オンライン)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 太田成昭、清水啓介、石川彰人、遠藤一佳
2. 発表標題 シグナル伝達因子による巻貝の貝殻成長メカニズムの解明
3. 学会等名 第15回バイオミネラリゼーションワークショップ (オンライン)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 清水啓介、岩本しほり、竹内猛、遠藤一佳、鈴木道生
2. 発表標題 貝殻基質タンパク質EGF-likeの機能と進化シナリオ
3. 学会等名 第15回バイオミネラルリゼーションワークショップ(オンライン)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Kazuyoshi ENDO and Keisuke Shimizu
2. 発表標題 Genetic bases of skeletal formation in fossiliferous lophotrochozoans
3. 学会等名 The 1st Asian Palaeontological Congress, China Hall for Science and Technology, Beijing(招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Keisuke Shimizu and Kazuyoshi ENDO
2. 発表標題 Possible gene co-option in the larval shell development of molluscs and brachiopods
3. 学会等名 The 1st Asian Palaeontological Congress, China Hall for Science and Technology, Beijing(国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Shimizu K, Kimura K, Isowa Y, Oshima K, Ishikawa M, Kagi H, Kito K, Hattori M, Chiba S, Endo K.
2. 発表標題 Molecular Evolution of the Matrix Proteins of Shell and Dart in Terrestrial Snail Euhadra quaesita
3. 学会等名 Biomim XV, Munich, Germany. (9-13 September 2019)(国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 鈴木七海,石川彰人,遠藤一佳
2. 発表標題 淡水性巻貝ヨーロッパモノアラガイにおける貝殻形態の水流に対する表現型可塑性
3. 学会等名 日本動物学会第90回大阪大会, 大阪市立大学, 2019/9
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 鈴木七海,石川彰人,遠藤一佳
2. 発表標題 淡水性巻貝ヨーロッパモノアラガイにおける貝殻形態の水流に対する表現型可塑性
3. 学会等名 第19回東京大学生命科学シンポジウム, 東京大学, 2019/4
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 鈴木七海,石川彰人,遠藤一佳
2. 発表標題 淡水性巻貝ヨーロッパモノアラガイにおける貝殻形態の水流に対する表現型可塑性
3. 学会等名 日本進化学会第21回大会, 北海道大学, 2019/8
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yukinobu Isowa, Keiji Kito, Hitoshi Sawada and Kazuyoshi Endo
2. 発表標題 Immunological detection and LC-MS/MS analysis of the Shell Matrix Protein ICP-1 in Brachiopods
3. 学会等名 15th International Symposium on Biomineralization, Munich, Germany (9-13 September 2019) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 石川彰人, 清水啓介, 磯和幸延, 竹内猛, 藤江学, 浅見崇比呂, 佐藤矩行, 遠藤一佳
2. 発表標題 軟体動物Lymnaea stagnalisにおける右巻・左巻間比較貝殻プロテオーム解析
3. 学会等名 日本進化学会第21回大会, 北海道札幌市, 2019年8月
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 石川彰人, 清水啓介, 磯和幸延, 竹内猛, 藤江学, 浅見崇比呂, 佐藤矩行, 遠藤一佳
2. 発表標題 軟体動物Lymnaea stagnalisにおける右巻・左巻間比較貝殻プロテオーム解析
3. 学会等名 日本動物学会 第90回 大阪大会, 大阪府大阪市, 2019年9月
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 石川彰人, 清水啓介, 磯和幸延, 竹内猛, 藤江学, 浅見崇比呂, 佐藤矩行, 遠藤一佳
2. 発表標題 軟体動物Lymnaea stagnalisにおける右巻・左巻間比較貝殻プロテオーム解析
3. 学会等名 第14回バイオミネラリゼーションワークショップ, 千葉県柏市, 2019年11月
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 石川彰人, 清水啓介, 磯和幸延, 竹内猛, 藤江学, 浅見崇比呂, 佐藤矩行, 遠藤一佳
2. 発表標題 軟体動物Lymnaea stagnalisにおける右巻・左巻間比較貝殻プロテオーム解析
3. 学会等名 第42回日本分子生物学会年会, 福岡県福岡市, 2019年12月
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kazuyoshi Endo, Neda Motchurova-Dekova, Nanami Suzuki, Yu Maekawa, Hideko Takayanagi and Masato Hirose
2. 発表標題 A new locality of a living platidiid in northern Japan observed by a remotely operated vehicle
3. 学会等名 8TH INTERNATIONAL BRACHIOPOD CONGRESS, UNIVERSITY OF MILAN, MILAN, ITALY, 11-14 SEPTEMBER (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kazuyoshi Endo, Manabu Fukui, Noriyuki Suzuki, Yasumitsu Ogra, Takafumi Hirata, Tsuyoshi Komiya, Naohiko Ohkouchi, Takeshi Kawashima, Eiichi Tajika
2. 発表標題 Metabolic Time Machine: an emerging field of geogenomics.
3. 学会等名 5th International Palaeontological Congress, Sorbonne University, Paris, France, 9-13 July (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 竹内猛, Zhao Ran, Luo Yi-Jyun, 石川彰人, 小林立至, 小柳亮, Villar-Briones Alejandro, 山田力志, 澤田均, 岩永俊介, 永井清仁, 佐藤 矩行, 遠藤一佳
2. 発表標題 二枚貝の幼生・成体殻の比較プロテオミクスから探る貝殻形成の進化
3. 学会等名 第13回バイオミネラルリゼーションワークショップ, 東京大学大気海洋研究所, 11月9日
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Takeuchi T, Zhao R, Luo Y-J, Ishikawa A, Kobayashi T, Koyanagi R, Villar-Briones A, Yamada L, Sawada H, Iwanaga S, Nagai K, Satoh N, Endo K
2. 発表標題 Dual gene repertoires for larval and adult shells reveal molecules essential for molluscan shell formation.
3. 学会等名 日本地球惑星科学連合大会, 幕張メッセ, 5月20-24日
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yukinobu Isowa, Keiji Kito, Kazuyoshi Endo
2. 発表標題 An Immunological Study of the Shell Matrix Protein ICP-1 in Brachiopods
3. 学会等名 8TH INTERNATIONAL BRACHIOPOD CONGRESS, UNIVERSITY OF MILAN, MILAN, ITALY, 11-14 SEPTEMBER (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 磯和幸延, 澤田均, 紀藤圭治, 遠藤一佳
2. 発表標題 腕足動物における殻体タンパク質ICP-1の免疫学的研究
3. 学会等名 第13回バイオミネラルリゼーションワークショップ, 東京大学大気海洋研究所, 11月9日
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 鈴木七海, 石川彰人, 遠藤一佳
2. 発表標題 淡水性巻貝ヨーロッパモノアラガイにおける貝殻形態の水流に対する表現型可塑性
3. 学会等名 日本動物学会関東支部第71回大会, 中央大学, 3月9日
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 石川彰人, 清水啓介, 磯和幸延, 竹内猛, 紀藤圭治, 藤江学, 佐藤矩行, 遠藤一佳
2. 発表標題 軟体動物 <i>Lymnaea stagnalis</i> の貝殻プロテオーム解析: 機能的に重要なタンパク質同定への新たなアプローチ
3. 学会等名 日本進化学会第20回大会, 東京大学駒場キャンパス, 8月23-24日
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 石川彰人, 清水啓介, 磯和幸延, 竹内猛, 紀藤圭治, 藤江学, 佐藤矩行, 遠藤一佳
2. 発表標題 軟体動物Lymnaea stagnalisの貝殻プロテオーム解析: 機能的に重要なタンパク質同定への新たなアプローチ
3. 学会等名 第13回バイオミネラルリゼーションワークショップ, 東京大学大気海洋研究所, 11月9日
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 石川彰人, 清水啓介, 磯和幸延, 竹内猛, 紀藤圭治, 藤江学, 佐藤矩行, 遠藤一佳
2. 発表標題 軟体動物Lymnaea stagnalisの貝殻プロテオーム解析: 機能的に重要なタンパク質同定への新たなアプローチ
3. 学会等名 日本動物学会関東支部大会第71回大会, 中央大学, 3月9日
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 A. Ishikawa, K. Shimizu, Y. Isowa, T. Takeuchi, K. Kitou, M. Fujie, N. Satoh, K. Endo
2. 発表標題 A combined proteomic and transcriptomic analysis of shell matrix proteins in the pond snail Lymnaea stagnalis
3. 学会等名 5th International Palaeontological Congress, Sorbonne University, Paris, France, 9-13 July (国際学会)
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Hirose, M. and Endo, K.	4. 発行年 2021年
2. 出版社 CRC Press, Taylor & Francis Group	5. 総ページ数 627
3. 書名 Invertebrate Zoology: a tree of life approach	

〔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	野下 浩司 (Noshita Koji) (10758494)	九州大学・理学研究院・助教 (17102)	

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