

令和 4 年 6 月 16 日現在

機関番号：12401

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2021

課題番号：18K06177

研究課題名(和文)ゼブラフィッシュを用いたHox遺伝子クラスターのゲノム機能解析

研究課題名(英文)Functional analysis of Hox gene clusters using zebrafish

研究代表者

川村 哲規(KAWAMURA, AKINORI)

埼玉大学・理工学研究科・准教授

研究者番号：10466691

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)：Hox遺伝子群は複数のHox遺伝子が一列に並んだHoxクラスターを形成し、動物の形作りの基盤的な役割を担う。脊椎動物の進化過程で生じた全ゲノム重複により、Hoxクラスターはマウスやヒトでは4つ、ゼブラフィッシュでは7つに分岐した。これまでマウスを用いた研究が主流で、Hox遺伝子の機能が示されたが、マウスでの知見が脊椎動物間で保存されているのかは不明であった。本研究では、ゼブラフィッシュのHoxクラスターを欠失させた変異体を作製し、機能比較を行った結果、ゼブラフィッシュとマウス間において相違が多く見出され、脊椎動物のHoxクラスターは分岐後、異なる機能分担化、新機能を獲得したことが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

動物の発生を司るHox遺伝子クラスターは、動物の体づくりの基盤となる役割を担う遺伝子群であるため、進化的にも機能が強く保存されていると考えられてきた。本研究において、マウスと進化的に離れたゼブラフィッシュと比較した結果、共通な機能が一部見られるものの、多くの機能的な相違点が明らかとなった。本研究から、分岐したHoxクラスターに生じた機能変化が、脊椎動物の様々な形態形成に寄与した可能性が示唆された。

研究成果の概要(英文)：Hox clusters, in which multiple Hox genes are arranged, and play a fundamental role in the development of animal body. Due to whole genome duplication that occurred during vertebrate evolution, Hox clusters diverged into four in mouse and human, and into seven in zebrafish. Until now, most of functional studies have been performed in mice, which have revealed the functions of the Hox genes, however it remained unclear whether the functional roles revealed in mice are conserved among vertebrates. In this study, we generated seven zebrafish Hox cluster mutants and compared their functions. Our results revealed many functional differences of Hox genes between zebrafish and mice, suggesting that the vertebrate Hox cluster has acquired different sub/neofunctionalization after the quadruplication of Hox clusters.

研究分野：発生生物学、ゲノム生物学

キーワード：Hox 脊椎動物 CRISPR-Cas9 変異体 全ゲノム重複 CTスキャン解析

1. 研究開始当初の背景

Hox 遺伝子群は、動物のからだの体軸に沿った様々な形づくりの基盤となる重要な役割を担う。*Hox* 遺伝子群は、特定の染色体に複数の *Hox* 遺伝子が一列に並んだ *Hox* クラスターを形成していることが一つの大きな特徴である (図 1)。*Hox* 遺伝子群の重要性を端的に示す例として、ショウジョウバエの *Hox* 遺伝子であるホメオティック遺伝子群の変異体が挙げられる。ホメオティック遺伝子のひとつに突然変異が生じると、ショウジョウバエの触覚が別の脚に置き換わってしまうなど異常が生じる。*Hox* 遺伝子群の機能的な重要性は、脊椎動物のマウスにおいても示され、さまざまな動物の形態形成を司る基盤的な役割を担っていると考えられる。ヒトを始めとする脊椎動物では、進化の初期段階 (約 5 億年前) に生じた 2 回の全ゲノム重複により、単一であった *Hox* クラスターは 4 つへ分岐した (図 1)。その後、一部の *Hox* 遺伝子は失われたものの、マウスやヒトでは 4 つの *Hox* クラスター (*HoxA*, *HoxB*, *HoxC*, *HoxD*) がそれぞれ別の染色体に存在し、合計 39 個の *Hox* 遺伝子が保持されている。一方、真骨魚類では 3 度目の全ゲノム重複が生じ、さらに *Hox* クラスターが倍加した。本研究で用いる小型熱帯魚のゼブラフィッシュでは、*hoxdb* クラスターはその後の進化の過程で消失したが、7 つの *Hox* クラスターが存在し (*hoxaa*, *hoxab*, *hoxba*, *hoxbb*, *hoxca*, *hoxcb*, *hoxda*) 合計 48 個の *Hox* 遺伝子が存在する。脊椎動物 *Hox* 遺伝子の機能について、マウス ES 細胞を用いた遺伝子ターゲティングの開発者であるマリオ・カベッキ博士が、技術開発後、*Hox* 遺伝子を研究対象としたため、遺伝子ターゲティングの黎明期である 1990 年代から、39 個あるマウスの *Hox* 遺伝子のほぼ全てについて、機能を欠失したノックアウトマウスが作製され、表現型解析が行われてきた。また、ユニークなものとして、マウスに存在する 4 つの *Hox* クラスターを欠失した変異体も作製され、詳細な解析結果が報告されている。しかしながら、これまでにマウスで得られた知見が、脊椎動物間で保存されたものかについては、カエルや魚などを用いて一部の *Hox* 遺伝子について研究が実施されていたが、*Hox* 遺伝子全般については不明のままであった。

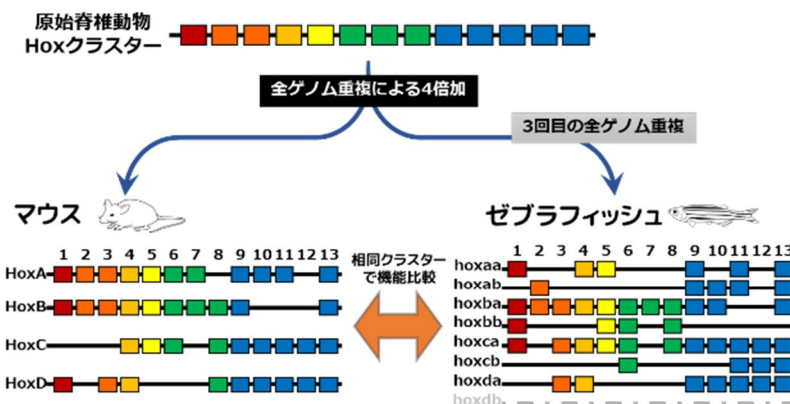


図 1. 脊椎動物の進化における *Hox* クラスターの重複

脊椎動物の進化初期に *Hox* クラスターは 4 つに分岐した。その後、マウスでは 4 つの *Hox* クラスターを維持している。一方、真骨魚類では再度分岐し、ゼブラフィッシュは 7 つの *hox* クラスターをもつ。

2. 研究の目的

Hox 遺伝子の機能が脊椎動物の進化の過程で保存されているかを検証する上で、マウスと進化的に離れている魚類が最適である。しかしながら、小型魚類のモデル動物として用いられているゼブラフィッシュでは、前述したように 7 つの *Hox* クラスターに 48 個の *Hox* 遺伝子が存在する。遺伝子数が多いため、各々の *Hox* 遺伝子を欠失した変異体を作製し、その機能を明らかにし、全体像を比較することは非常に困難である。前述したように、マウスでは 4 つのそれぞれの *Hox* クラスターを欠失したマウスが既に作製されている。そこで、本研究では、脊椎動物の *Hox* クラスターは、*Hox* 遺伝子のみから構成されるという特徴に着目し、ゼブラフィッシュに存在する 7 つの *Hox* クラスター全域を欠失させた変異体を作製することで、マウスとゼブラフィッシュ間で相同な *Hox* クラスター単位での機能比較を試み、脊椎動物の進化の過程で、*Hox* クラスターの機能が保存されているのか、もしくは機能が変化したのかを明らかにすることを目的とした。

3. 研究の方法

ゼブラフィッシュに存在する7つのHoxクラスターについて、各クラスター両端をターゲットとしたgRNAを設計し、CRISPR-Cas9法によりクラスター全域を欠失した変異体を単離することを試みた(図2)。単離したHoxクラスター欠失変異体は、同じ欠失変異を有する魚同士を交配し、各Hoxクラスターを欠失したホモ変異体を作製した。これまでの知見で、Hox遺伝子の関与が示されている後脳領域、胸鰭、下顎骨格、側線などの初期発生について、詳細な表現型を行い、ゼブラフィッシュの各Hoxクラスターの関

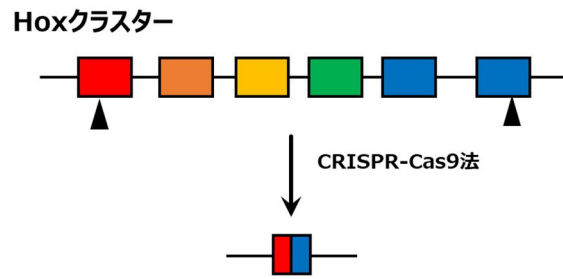


図2. CRISPR-Cas9によるHoxクラスター全域の欠失
CRISPR-Cas9法を用いて、Hoxクラスターの両端をターゲットとするgRNA(矢じり)を受精卵に導入し、Hoxクラスター全域を欠失させた変異体を作製した。

与を検討した。また、成魚まで生存したHoxクラスター欠失ホモ変異体については、国立遺伝研の前野技術専門職員と共同研究によりマイクロCTスキャンを用いて、全身骨格解析および全身の軟組織について、詳細な解析を行った。一方で、全ゲノム重複で分岐したパラログの関係にあるHox遺伝子間(同じ番号)では、機能的重複が想定される。そこで、単離した7つのHoxクラスター欠失変異を重ねた多重欠失変異体を作製し、さらに表現型を解析した。

4. 研究成果

ゼブラフィッシュ Hox クラスター欠失変異体の単離

ゼブラフィッシュに存在する7つのHoxクラスターについて(図1)、CRISPR-Cas9法によりクラスター全域を欠失することを試みた。hoxcbクラスターを除く、6つのHoxクラスターに関しては、クラスター全域を欠失した変異体を単離することに成功した。hoxcbクラスターに関しては、使用したgRNAの切断効率が低く、クラスター全域を欠失した変異体の単離には至らなかったが、代替としてhoxcbクラスターに存在する4つのHox遺伝子(*hoxc6b*, *hoxc11b*, *hoxc12b*, *hoxc13b*)のいずれにもフレームシフト変異を導入した変異体を単離した。最終的には、ゼブラフィッシュの7つのHoxクラスターをそれぞれ機能的に欠損した変異体を全て単離することに成功し、これらの変異体を用いて、発生における各Hoxクラスターが欠失した影響を解析することとした。

胚発生期におけるゼブラフィッシュ Hox クラスター欠失変異体の表現型解析

ゼブラフィッシュ胚発生における各Hoxクラスターの役割を調べるため、同じ変異を有するヘミ(hoxcbのみヘテロ)の成魚同士を交配させ、ホモ胚を解析した。これまでにマウスやゼブラフィッシュの解析において、Hox遺伝子の関与が示されている後脳、下顎骨格、胸鰭、側線について解析を行った(表1)。最も重篤な異常を示した変異体は、hoxbaクラスター欠失変異体であり、いずれも異常を示すことが分かった(表1)。一方、驚いたことに、他のhoxクラスター変異体は、顕著な異常が殆ど観察されなかった。特に、hoxdaクラスターは、ゼブラフィッシュではhoxdbクラスターが存在しないため、唯一のHoxDクラスターである(図1)。マウスでの解析結果から、HoxDクラスターを欠失すると、四肢形成に重篤な異常を示すことが示されているが、ゼブラフィッシュのhoxdaクラスター欠失変異体では、前肢の相同器官である胸鰭の形成においても異常は認められなかった(表1)。また、マウスのHoxAクラスターもHoxDクラスターと同様に、四肢形成に必須であることが知られる。HoxAクラスターと相同な関係にあたるゼブラフィッシュのhoxaa, hoxabクラスター欠失変異体では、胸鰭の形成に軽微な異常が認められ、マウスとゼブラフィッシュ間での機能的相同性が窺えた。また、ホモ変異体が生存するかを確認した結果、hoxabクラスターとhoxbaクラスターを欠失した各変異体におい

表1. 胚発生におけるhoxクラスター欠失変異体の表現型解析

変異体	後脳	胸ひれ	顎	側線	生存可?
hoxaa (6)	正常	軽微異常	正常	正常	生存
hoxab (5)	正常	軽微異常	正常	正常	致死
hoxba (11)	異常	異常	異常	異常	致死
hoxbb (4)	異常	正常	正常	正常	生存
hoxca (11)	正常	正常	正常	正常	生存
hoxcb (4)	正常	正常	正常	正常	生存
hoxda (7)	正常	正常	正常	正常	生存

()内はクラスター内のhox遺伝子数

て、致死であることが分かったが、それ以外の 5 つの *hox* クラスター変異体については、生存率の低下は認められるが、成魚まで成長することを確認した (表 1)。

ゼブラフィッシュ *Hox* クラスター欠失変異体の成魚を用いたマイクロ CT スキャン解析

マウスを用いた遺伝学的解析から、*Hox* 遺伝子は前後軸に沿った各脊椎のアイデンティティの決定に重要な役割を担うことが広く示されている。そのため、成魚まで生存した 5 つの *Hox* クラスター欠失変異体について、全身骨格および全身の軟組織解析をマイクロ CT スキャンにより行った。当初は、古典的な Alizarin red や Alcian Blue 染料を用いて、骨格標本解析を行っていたが、細部の骨格まで詳細な観察ができず、苦慮していたが、国立遺伝学研究所の前野哲輝専門技術職と共同研究として、マイクロ CT スキャン解析を行うことで、詳細な観察が可能となった。マウスの *Hox* 変異体で見出されていた脊椎骨の前方化 (anterior homeotic transformation) に関しては、肋骨が付属する胸椎部分で類似した前方化が、*hoxaa* クラスター、*hoxca* クラスター、*hoxda* クラスターをそれぞれ欠失した変異体で観察された (表 2)。また、ゼブラフィッシュの最前部の脊椎骨はウェーバー器官と呼ばれる浮き袋の振動を骨伝導により内耳へと伝える骨鰾類に属する魚が独自に発達させたユニークな骨格が存在するが、マイクロ CT 解析により、*hoxca* クラスター欠失変異体において、顕著な形態異常が認められた (表 2)。また、脊椎骨の総数に関しても、*hoxca* クラスター欠失変異体で顕著に増加することが観察された。さらに、Lugol 染色により、軟組織染色を行い、内部組織を詳細に解析した結果、通常のゼブラフィッシュ成魚では、前室と後室に分かれた浮き袋が存在するが、*hoxca* クラスター欠失変異体では、浮き袋が一つしか存在しないことが明らかとなった (表 2)。このように、マイクロ CT スキャンを用いた解析により、中軸骨格のパターニングに関与するというマウスとゼブラフィッシュ間で保存された *Hox* クラスターの機能が見出された一方で、魚類が進化の過程で獲得したと考えられるウェーバー器官や浮き袋の発生において、*Hox* 遺伝子が重要な機能を担うことから、*Hox* 遺伝子は、魚類の進化過程で魚類特有の機能を新たに獲得したことが示唆された。

Hox クラスターは、動物の発生において極めて重要な基盤的な役割を担うことから、実験を開始した当初は、「同じ脊椎動物であるゼブラフィッシュとマウスの *Hox* クラスターの機能は類似しているであろう」と想定していた。しかしながら、この予想に反して、ゼブラフィッシュとマウスにおいて機能的な相違が多く見出された。従って、本研究から導き出されることとして、脊椎動物の *Hox* クラスターは約 5 億年前に 4 つに分岐した後、独自の進化の過程で異なる機能分担化、そして新機能を獲得し、機能が多様化したと考えられる。

しかしながら、作製したゼブラフィッシュの変異体は *Hox* クラスター全体を機能欠失させたため、具体的にクラスター内のどの *Hox* 遺伝子が違いを生じさせているかについては不明である。現在、興味深い表現型を示したクラスター欠失変異体について、クラスター内の各 *Hox* 遺伝子にフレームシフト変異を導入した変異体を作製し、表現型解析を進めている。また、ゼブラフィッシュは 3 回目の全ゲノム重複を経ているため、マウスやヒトが有している *Hox* クラスターがさらにもう一度、分岐した状態にある。そのため、真骨魚類の進化過程で分岐した *Hox* クラスター間 (例えば、*hoxaa* クラスターと *hoxab* クラスター) では、機能的な類似性が示唆され、双方を同時に欠失させたゼブラフィッシュの二重欠失変異体を作製し、その表現型解析を行っている。また、クラスター欠失変異をさらに重ねた多重変異体 (究極的には、7 つ全てを欠失させる) を作製し、脊椎動物の *Hox* 遺伝子について、未知の機能を明らかにしたいと考えている。今後、これらの解析を通じて、脊椎動物の進化に伴って、*Hox* クラスターの機能がどのように変遷したのか、また脊椎動物の独自に獲得した組織や器官は多くみられるが、その過程に *Hox* 遺伝子がどのように寄与したのかについて明らかにすることを目標として、本研究テーマを継続し、さらに成長させたいと考えている。

表 2. *hox* クラスター欠失変異体成魚のマイクロ CT スキャン解析

変異体	ウェーバー	胸部脊椎	脊椎数	浮き袋
<i>hoxaa</i> (6)	正常	前方化	正常	正常
<i>hoxab</i> (5)	-	-	-	-
<i>hoxba</i> (11)	-	-	-	-
<i>hoxbb</i> (4)	軽微異常	正常	正常	正常
<i>hoxca</i> (11)	異常	前方化	増加	異常
<i>hoxcb</i> (4)	軽微異常	正常	正常	正常
<i>hoxda</i> (7)	正常	前方化	正常	正常

()内はクラスター内の *hox* 遺伝子数

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6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 Yamada, K., Maeno, A., Kikuchi, M., Suzuki, M., Ishizaka, M., Sato, K., Akama, K., Kawabe, Y., Suzuki, K., Kobayashi, D., Hamano, N., Kawamura, A.	4. 巻 148
2. 論文標題 An atlas of zebrafish seven hox cluster mutants provides insights into sub/neofunctionalization of vertebrate Hox clusters.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Development	6. 最初と最後の頁 dev198325
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 Takahashi, K., Ito, Y., Yoshimura, M., Nikaido, M., Yuikawa, T., Kawamura, A., Tsuda, S., Kage, D., Yamasu, K.	4. 巻 472
2. 論文標題 A globin-family protein, Cytooglobin 1, is involved in the development of neural crest-derived tissues and organs in zebrafish.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Developmental biology	6. 最初と最後の頁 1-17
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.ydbio.2020.12.016	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 Ban, H., Yokota, D., Otsuka, S., Kikuchi, M., Kinoshita, H., Fujino, Y., Yabe, T., Ovara, H., Izuka, A., Akama, K., Yamasu, K., Takada, S., Kawamura, A.	4. 巻 146
2. 論文標題 Transcriptional autoregulation of zebrafish tbx6 is required for somite segmentation.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Development	6. 最初と最後の頁 dev177063
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1242/dev.177063.	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 Akama, K., Ebata, K., Maeno, A., Taminato, T., Otsuka, S., Gengyo-Ando, K., Nakai, J., Yamasu, K., Kawamura, A.	4. 巻 236
2. 論文標題 The role of somite patterning in the formation of Weberian apparatus and pleural rib in zebrafish.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Anatomy	6. 最初と最後の頁 622-629
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/joa.13135.	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 Kinoshita H, Ohgane N, Fujino Y, Yabe T, Ovara H, Yokota D, Izuka A, Kage D, Yamasu K, Takada S, Kawamura A.	4. 巻 152
2. 論文標題 Functional roles of the Ripply-mediated suppression of segmentation gene expression at the anterior presomitic mesoderm in zebrafish.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Mechanisms of Development	6. 最初と最後の頁 21-31
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.mod.2018.06.001	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 Fujino Y, Yamada K, Sugaya C, Ooka Y, Ovara H, Ban H, Akama K, Otosaka S, Kinoshita H, Yamasu K, Mishima Y, Kawamura A.	4. 巻 592(20)
2. 論文標題 Deadenylation by the CCR4-NOT complex contributes to the turnover of hairy-related mRNAs in the zebrafish segmentation clock.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 FEBS letters	6. 最初と最後の頁 3388-3398
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/1873-3468.13261	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22件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 川村哲規
2. 発表標題 ゼブラフィッシュ遺伝学によるhoxクラスターの機能解析
3. 学会等名 日本動物学会 第91回大会2020 (オンライン開催) シンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 菊地守道、山田一哉、前野哲輝、荒木 颯、鈴木聖人、石坂瑞樹、小林大貴、川村哲規
2. 発表標題 ゼブラフィッシュ胚発生におけるhoxbaおよびhoxbbクラスターの機能解析
3. 学会等名 日本動物学会 第91回大会2020 (オンライン開催)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 鈴木聖人、山田一哉、前野哲輝、荒木 颯、菊地守道、石坂瑞樹、佐藤こうみ、鈴木賢弥、川村哲規
2. 発表標題 ゼブラフィッシュhoxcaおよびhoxcbクラスターの発生遺伝学的解析
3. 学会等名 日本動物学会 第91回大会2020（オンライン開催）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 菊地守道、山田一哉、前野哲輝、荒木 颯、鈴木聖人、石坂瑞樹、赤間 耀、河部由貴、小林大貴、川村哲規
2. 発表標題 ゼブラフィッシュhoxbaおよびhoxbbクラスター欠失変異体の表現型解析
3. 学会等名 第43回 日本分子生物学会年会（オンライン開催）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 佐藤 こうみ、鈴木賢弥、前野 哲輝、山田 一哉、荒木 颯、川村 哲規
2. 発表標題 ゼブラフィッシュ器官形成におけるhoxcaおよびhoxcbクラスターの機能解析
3. 学会等名 第73回 日本動物学会関東支部会（オンライン開催）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 石坂瑞樹、山田一哉、菊地守道、前野哲輝、荒木 颯、川村哲規
2. 発表標題 ゼブラフィッシュhoxaa, ab, daクラスター三重欠失変異体の解析
3. 学会等名 第73回 日本動物学会関東支部会（オンライン開催）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Ban H, Yokota D, Ootosaka S, Kikuchi M, Kinoshita H, Fujino Y, Yabe T, Ovara H, Izuka A, Akama K, Yamasu K, Takada S, Kawamura A
2. 発表標題 Transcriptional autoregulation of <i>ftbx6</i> is required for the somite segmentation in zebrafish embryos
3. 学会等名 第25回 小型魚類研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yamada K, Kikuchi M, Maeno A, Araki S, Akama K, Suzuki M, Ishizaka M, Kawamura A
2. 発表標題 Different functional roles of <i>hox</i> clusters in zebrafish development
3. 学会等名 第25回 小型魚類研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 菊地守道、山田一哉、前野哲輝、荒木 颯、鈴木聖人、石坂瑞樹、赤間 耀、川村哲規
2. 発表標題 ゼブラフィッシュ胚発生における <i>hox</i> クラスターの機能解析
3. 学会等名 第72回 日本動物学会関東支部会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 松野由美香、乙坂菜里、鈴木聖人、川村哲規
2. 発表標題 成長に伴うゼブラフィッシュの体節間血管の再配置に関する研究
3. 学会等名 第72回 日本動物学会関東支部会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 鈴木聖人、山田一哉、前野哲輝、菊地守道、荒木 颯、石坂瑞樹、赤間 耀、川村 哲規
2. 発表標題 ゼブラフィッシュ成魚の全身骨格および軟組織形成におけるhoxクラスターの機能解析
3. 学会等名 第72回 日本動物学会関東支部会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 佐藤こうみ、川村哲規
2. 発表標題 Chemical Screeningを用いたゼブラフィッシュ肋骨形成の解析
3. 学会等名 第72回 日本動物学会関東支部会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Ban H, Yokota D, Otosaka S, Kinoshita H, Fujino F, Yabe T, Ovara H, Izuka A, Akama K, Kage D, Yamasu K, Takada S, and Kawamura A
2. 発表標題 Autoregulatory loop of tbx6 enables the Ripply-dependent posterior shift of the expression domains of tbx6 transcription and Tbx6 protein in the zebrafish presomitic mesoderm
3. 学会等名 第70回日本細胞生物学会・第51回日本発生生物学会合同大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 山田一哉、荒木颯、前野哲輝、菊地守道、赤間耀、弥益恭、川村哲規
2. 発表標題 ゼブラフィッシュ体幹部形成におけるhoxクラスターの機能解析
3. 学会等名 第71回日本動物学会関東支部会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 乙坂菜里、江幡奏美、赤間耀、前野哲輝、田港朝仁、弥益恭、川村哲規
2. 発表標題 ゼブラフィッシュ肋骨形成における体節分節性の役割の解析
3. 学会等名 第71回日本動物学会関東支部会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yamada K, Maeno A, Araki S, Kikuchi M, Suzuki M, Ishizaka M, Satoh K, Akama K, Kawabe Y, Suzuki K, Kobayashi D, Kawamura A.
2. 発表標題 An atlas of zebrafish seven hox cluster mutants provides insights into the functional evolution of the vertebrate Hox clusters
3. 学会等名 第26回 小型魚類研究会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Satoh K, Maeno A, Suzuki K, Yamada K, Ishizaka M, Araki S, Adachi U, Furudate H, Kawamura A
2. 発表標題 The position and size of the swim bladder are restricted by the surrounding bones in zebrafish.
3. 学会等名 第27回 小型魚類研究会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Ishizaka M, Yamada K, Maeno A, Kikuchi M, Araki S, Kawamura A.
2. 発表標題 Developmental genetic analysis of hoxaa;hoxab;hoxda clusters in zebrafish
3. 学会等名 第27回 小型魚類研究会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Suzuki K, Maeno A, Satoh K, Kobayashi D, Yamada K, Sugawara T, Ishizu A, Kawamura A.
2. 発表標題 Deciphering the Hox code in the anteriormost vertebrae in zebrafish
3. 学会等名 第27回 小型魚類研究会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 佐藤こうみ、前野哲輝、鈴木賢弥、山田一哉、石坂瑞樹、荒木 颯、安達うらら、古舘宏之、川村哲規
2. 発表標題 ゼブラフィッシュ浮き袋の位置と大きさを制限する周辺骨格の役割
3. 学会等名 第44回 日本分子生物学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 石坂瑞樹、山田一哉、前野哲輝、菊地守道、荒木 颯、川村哲規
2. 発表標題 ゼブラフィッシュhoxaa;hoxab;hodaクラスターの発生遺伝学的解析
3. 学会等名 第44回 日本分子生物学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 鈴木賢弥、前野哲輝、佐藤こうみ、小林大貴、山田一哉、菅原拓海、石津充己、川村哲規
2. 発表標題 ゼブラフィッシュ最前部椎骨を規定するHoxコードの発生遺伝学的解析
3. 学会等名 第74回 日本動物学会関東支部会
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 末光隆志 総編集 (分担執筆)	4. 発行年 2021年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 772
3. 書名 動物の辞典	

〔産業財産権〕

〔その他〕

埼玉大学理学部生体制御学科ホームページ http://seitai.saitama-u.ac.jp/index.html 埼玉大学理学部生体制御学科・発生生物学研究室ホームページ http://devbiol.seitai.saitama-u.ac.jp/

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
研究協力者	前野 哲輝 (MAENO Akiteru)	国立遺伝学研究所・技術専門職員 (63801)	

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