

令和 5 年 6 月 9 日現在

機関番号：12608

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2020～2022

課題番号：20H03307

研究課題名（和文）新規鋤鼻受容体ancV1Rから探るフェロモン受容機構とその進化的起源

研究課題名（英文）The origin and mechanism of pheromone reception elucidated by novel vomeronasal receptor ancV1R

研究代表者

二階堂 雅人（Nikaido, Masato）

東京工業大学・生命理工学院・准教授

研究者番号：70432010

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 12,600,000円

研究成果の概要（和文）：地球上の生物にとって子孫を残すための生殖システムは多様性維持の中核をなす。そして、脊椎動物がもつフェロモン（鋤鼻）感覚は、生殖システムの中心的役割を果たす。我々は、シーラカンス全ゲノム計画を進める中で、古代魚から陸生哺乳類を含む、ほぼ全ての脊椎動物が共有するフェロモン受容体遺伝子「ancV1R」を新規に発見した。本研究ではこの発見を基軸として、遺伝子改変マウスを利用したancV1Rの機能解析、ゲノム情報学を駆使したより網羅的なV1R探索、古代魚におけるancV1Rの発現局在解析を実施し、脊椎動物におけるフェロモン感覚の機能とその進化的起源を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は哺乳類のフェロモン受容体V1R遺伝子群の中でも特に、ほぼ全ての脊椎動物が共有し、全ての鋤鼻神経細胞に発現する「ancV1R」について進化学的な解析をおこなった。その結果、ancV1Rが哺乳類の生殖行動に重要な働きをもつこと、そしてフェロモン受容に特化した鋤鼻器官の起源は肉鱗類の共通祖先まで遡ることを明らかにした。これは生物多様性の創出・維持の中心ともいえるフェロモン受容の機能と起源を理解する上で極めて重要な知見を与えたと言える。また将来的には、このancV1Rのリガンドを用いた家畜動物の繁殖管理といった産業応用についても十分に期待され、その社会的意義も大きいと考えられる。

研究成果の概要（英文）：For organisms on Earth, the reproductive system is central for generating offspring and maintaining biodiversity. The vertebrate pheromone (vomeronasal) sensing plays a pivotal role in this reproductive system. In our previous study on coelacanth genome, we discovered a novel pheromone receptor gene “ancV1R”, shared by almost all vertebrates from ancient fish to terrestrial mammals. In this study, we explored the function and evolutionary origin of the pheromone (vomeronasal) sensing system in vertebrates 1. by elucidating the function of ancV1R using knockout mice, 2. by investigating the expression of ancV1R in the olfactory organ of ancient fish, and by conducting a more comprehensive search for V1R using genome informatics.

研究分野：進化生物学

キーワード：ancV1R 脊椎動物 哺乳類 鋤鼻器官

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

この地球上の生物がもつ生殖システムは、多様性維持の中核をなす。そして、脊椎動物がもつフェロモン(鋤鼻)感覚は、この生殖システムの中心的役割を果たす。哺乳類では鋤鼻器官に発現するV1R受容体がフェロモンを受容・識別することが示されている。そのV1R受容体は多重遺伝子族によってコードされ、遺伝子のレパートリーが種間において多様であり、これが種間で異なる多様なフェロモンの識別、ひいては種分化を可能にしていると考えられている。フェロモン受容体V1Rの機能や進化の解明は、脊椎動物の生殖システムを理解する上では極めて重要であると考えられるが、それらが多重遺伝子族を形成していることから、ゲノム配列が決定されていない非モデル生物における網羅的な遺伝子の単離や比較は困難を極めていた。しかし、近年における高速シーケンサー技術とゲノム情報学の発達により、多くの生物種の全ゲノム配列が公開され、徐々にV1R遺伝子の大規模な種間比較が現実的なものとなってきた。特に脊椎動物全般のV1R受容体遺伝子群の全貌を明らかにすることは、哺乳類フェロモン受容体の進化的起源や機能を理解する上で極めて重要である。

### 2. 研究の目的

我々は、自らが主導したシーラカンス全ゲノム計画の一環で実施した、脊椎動物ゲノム中におけるV1R遺伝子群の網羅的な比較解析によって、古代魚シーラカンスから哺乳類といった広範な脊椎動物に共通して存在するV1R遺伝子を発見した。このV1Rは、アノテーションすらされていない新規遺伝子であったため、我々はこれをancV1R(ancient:古い祖先に由来)と名付けた。ancV1Rは、鋤鼻器官全体に発現し、各神経細胞において既知V1Rのいずれかと共発現していることが明らかとなり、これまでのフェロモン受容体発現における定説「1細胞-1受容体ルール」を覆すこととなった。その後も多くの脊椎動物種について全ゲノム配列が解読され、V1R遺伝子群のさらなる網羅解析が現実的なものとなってきている。そこで本研究においては、あらたに発見したancV1Rを基軸として、遺伝子改変マウスの解析や、さらに包括的なゲノム情報学的な解析を駆使することで、脊椎動物におけるフェロモン受容システム(機能と起源)の理解を深めることを目的とした。具体的には、①遺伝子欠損マウスを用いたancV1Rの機能解析、②ancV1Rの偽遺伝子化と鋤鼻器官の退化、③古代魚ポリプテルスの嗅覚器官における鋤鼻器官領域の探索、の研究テーマについて研究を実施した。

### 3. 研究の方法

上記①から③の実験方法は以下の通りである。①CRISPR/Cas9システムを利用したancV1R欠損マウスを作成した。野生マウスや欠損マウスの行動についてはビデオカメラにより撮影した動画を用いて解析した。鋤鼻神経の活動については、鋤鼻器官の凍結切片における*in situ* hybridizationによるc-fos遺伝子の発現を指標として検出した。ゲノムデータベースに登録された哺乳類ゲノムデータに対して、マウスancV1Rの配列をクエリーに用いた相同性検索を実施した後、ancV1Rが偽遺伝子であるか否かの判定もおこなった。これらの一連の作業は我々の研究室が独自に開発したパイプライン「FATE」を用いた。実験に用いたポリプテルスおよびハイギョは熱帯魚販売業者から購入した。解剖によって摘出した嗅覚器官の凍結切片におけるancV1Rの発現は、凍結切片上における蛍光*in situ* hybridizationによって検出した。なお、組織切片は蛍光顕微鏡(Zeiss, Axioscope5)によって観察した。

#### 4. 研究成果

##### ① 遺伝子欠損マウスを用いた ancV1R の機能解析

新規に発見された ancV1R は、すべての鋤鼻神経細胞で一様に発現しており、これは 1 神経細胞に 1 種類の遺伝子のみが発現する既知の V1R の発現様式とは大きく異なっている。そのため ancV1R は個々のフェロモンの受容・識別というよりはむしろ、全てのフェロモン受容に関わる基盤的な機能を持つと予想される。我々は ancV1R 欠損メスマウスを作出することに成功し、その表現型解析を通じて ancV1R の機能解明を目指した。まず、ancV1R 欠損メスマウスをオスマウス(野生型)と接触させた際の行動観察の結果、本来なら観察されるはずの交尾に関連する一連の行動が ancV1R 欠損メスマウスでは減少し、むしろオスを拒否する行動が顕著に増加することが明らかとなった。そして、神経細胞応答のマーカーとして用いられる c-fos を指標とした解析によると、オスと接触後の ancV1R 欠損メスマウスにおいて、活性化する鋤鼻神経細胞の数が野生型と比較して顕著に減少していることも明らかとなった。これは ancV1R を介した異性のフェロモン受容に異常をきたしていることを強く示唆する結果となった (Kondo *et al.* 未発表)。

##### ② ancV1R の偽遺伝子化と鋤鼻器官の退化

ancV1R が鋤鼻器官の機能に不可欠であることを示すデータをさらに集める目的で、鋤鼻器官の解剖学レベルでの欠損と ancV1R の偽遺伝子化の相関性を調べた。ゲノム情報が公開されている全 261 種(論文発表当時)に渡る哺乳類について ancV1R を単離した上で、偽遺伝子化を引き起こす DNA 変異の有無と、遺伝子に働く負の自然選択圧の緩みを検証した。その結果、鋤鼻器官が退化したことが分かっているクジラ、上位の霊長類、一部のコウモリ類については、どの種においても偽遺伝子化につながる DNA 変異と負の自然選択圧の緩みが検出された。つまり、ancV1R の偽遺伝子化と、鋤鼻器官を介したフェロモン感覚の退化との間に強い相関性があることが示された。さらに、哺乳類全体について網羅的な進化解析をおこなったところ、水棲哺乳類ではマナティ、カワウソウ亜科(カワウソウ・ラッコ)、アザラシ科、陸棲哺乳類ではヨザル、フォッサ、ハーテピースト亜科において、ancV1R を破壊する DNA 変異と自然選択圧の緩みの両方が検出された。これらの種については鋤鼻器官に関する解剖学的な記載はないが、今回の結果はこれらの種においても鋤鼻器官やフェロモン感覚が退化している可能性を DNA レベルで提示した。マナティやカワウソウ亜科、アザラシ科はクジラと同様に水棲適応を遂げているため、これに伴ってフェロモン感覚の退化が起きたと予想できる。この成果は 2020 年に国際誌 *Genome Biology and Evolution* にて発表した。

##### ③ 古代魚ポリプテルスの嗅覚器官における鋤鼻器官領域の探索

哺乳類などの陸上動物の嗅覚器官は、匂いを受容する嗅上皮とフェロモンを受容する鋤鼻器官に分化しているが、水中に生息する魚類の嗅覚器官ではそのような分化は見られず、匂いとフェロモンの両方をまとめて受容している。そのため、水中に生息する祖先的な魚類の陸上化に伴って鋤鼻器官が進化したと考えられてきた。しかし、近年の解剖学的な研究によって、陸上化を遂げる前のハイギョの嗅覚器官においても原始的な鋤鼻組織の存在が明らかにされたことに加えて、哺乳類の鋤鼻器官全体に発現する ancV1R が古代魚ポリプテルスのゲノム中にも存在することを考慮すると、鋤鼻器官の起源が硬骨魚網の共通祖先にまで遡る可能性がある。特にポリプテルスの嗅上皮には、その機能は不明ではあるものの解剖学的に区画化された 2 つの領域(主嗅上皮 MOO、副嗅上皮 AOO)が存在することが古くから知られており、これが萌

芽的な鋤鼻器官分化の痕跡ではないかとも予想されていた。

そこで、我々は *ancVIR* の発現パターンを指標として、現生でもっとも祖先的な硬骨魚類ポリプテルスの嗅上皮に、鋤鼻器官もしくはその起源となる構造が存在するか否かを検証した。具体的には、ポリプテルス嗅上皮の凍結切片に対する *ancVIR* の *in situ* ハイブリダイゼーションにより、その発現パターンを調べた。その結果、*ancVIR* は MOO、AOO のどちらの嗅上皮においても嗅板深層でまばらに発現しており、哺乳類において観察されたような局所的に発現する領域は観察されなかった。そのため、ポリプテルスには鋤鼻器官にあたる領域は存在しない可能性が大きい事が示唆された。また、ハイギョの嗅上皮における *ancVIR* の発現も同様に調べたところ、解剖学的に鋤鼻器官の起源と予想された領域に、その局所的な発現が確認された。上記の解析結果から、脊椎動物の進化において、硬骨魚類の共通祖先が条鰭類 (ray-finned fish) と肉鰭類 (lobe-finned fish) に分岐した後、肉鰭類の系統において鋤鼻器官が獲得されたと予想された。この成果は 2022 年に国際誌 *Zoological Letters* にて発表した。

## 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 1件 / うちオープンアクセス 12件）

1. 著者名 Nakamuta Shoko, Yamamoto Yoshio, Miyazaki Masao, Sakuma Atsuhiko, Nikaïdo Masato, Nakamuta Nobuaki	4. 巻 9
2. 論文標題 Type 1 vomeronasal receptor expression in juvenile and adult lungfish olfactory organ	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Zoological Letters	6. 最初と最後の頁 6
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s40851-023-00202-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 Kimura Yuki, Nakamuta Nobuaki, Nikaïdo Masato	4. 巻 13
2. 論文標題 Plastic loss of motile cilia in the gills of Polypterus in response to high CO2 or terrestrial environments	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 e9964
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ece3.9964	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 Nakamuta Shoko, Yamamoto Yoshio, Miyazaki Masao, Sakuma Atsuhiko, Nikaïdo Masato, Nakamuta Nobuaki	4. 巻 531
2. 論文標題 Type 1 vomeronasal receptors expressed in the olfactory organs of two African lungfish, Protopterus annectens and Protopterus amphibius	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Comparative Neurology	6. 最初と最後の頁 116 ~ 131
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/cne.25416	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 Nikaïdo Masato, Nishihara Hidenori, Okada Norihiro	4. 巻 13
2. 論文標題 SINEs as Credible Signs to Prove Common Ancestry in the Tree of Life: A Brief Review of Pioneering Case Studies in Retroposon Systematics	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Genes	6. 最初と最後の頁 989 ~ 989
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/genes13060989	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 Zhang Zicong, Sakuma Atsuhiko, Kuraku Shigehiro, Nikaido Masato	4. 巻 12
2. 論文標題 Remarkable diversity of vomeronasal type 2 receptor (Olfc) genes of basal ray-finned fish and its evolutionary trajectory in jawed vertebrates	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 6455
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-022-10428-0	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 Vu Trieu-Duc, Iwasaki Yuki, Oshima Kenshiro, Chiu Ming-Tzu, Nikaido Masato, Okada Norihiro	4. 巻 784
2. 論文標題 A unique neurogenomic state emerges after aggressive confrontations in males of the fish <i>Betta splendens</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Gene	6. 最初と最後の頁 145601 ~ 145601
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.gene.2021.145601	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 Vu Trieu-Duc, Iwasaki Yuki, Oshima Kenshiro, Chiu Ming-Tzu, Nikaido Masato, Okada Norihiro	4. 巻 38
2. 論文標題 Data of RNA-seq transcriptomes in the brain associated with aggression in males of the fish <i>Betta splendens</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Data in Brief	6. 最初と最後の頁 107448 ~ 107448
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.dib.2021.107448	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 Vu Trieu-Duc, Oshima Kenshiro, Matsumura Kenya, Iwasaki Yuki, Chiu Ming-Tzu, Nikaido Masato, Okada Norihiro	4. 巻 22
2. 論文標題 Alternative splicing plays key roles in response to stress across different stages of fighting in the fish <i>Betta splendens</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 BMC Genomics	6. 最初と最後の頁 920
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s12864-022-08609-2	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 Sakuma Atsuhiko, Zhang Zicong, Suzuki Eri, Nagasawa Tatsuki, Nikaido Masato	4. 巻 8
2. 論文標題 A transcriptomic reevaluation of the accessory olfactory organ in Bichir ( <i>Polypterus senegalus</i> )	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Zoological Letters	6. 最初と最後の頁 1-13
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s40851-022-00189-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 Zhang Zicong, Nikaido Masato	4. 巻 12
2. 論文標題 Inactivation of ancV1R as a Predictive Signature for the Loss of Vomeronasal System in Mammals	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Genome Biology and Evolution	6. 最初と最後の頁 766 ~ 778
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/gbe/evaa082	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 Nikaido Masato, Kondo Shinji, Zhang Zicong, Wu Jiaqi, Nishihara Hidenori, Niimura Yoshihito, Suzuki Shunta, Touhara Kazushige, Suzuki Yutaka, Noguchi Hideki, Minakuchi Yohei, Toyoda Atsushi, Fujiyama Asao, Sugano Sumio, Yoneda Misako, Kai Chieko	4. 巻 27
2. 論文標題 Comparative genomic analyses illuminate the distinct evolution of megabats within Chiroptera	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 DNA Research	6. 最初と最後の頁 dsaa021
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/dnares/dsaa021	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 Yang Zhou, (11 authors) Nikaido, M., (18 authors) Guojie Zhang	4. 巻 592
2. 論文標題 Platypus and echidna genomes reveal mammalian biology and evolution	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Nature	6. 最初と最後の頁 756 ~ 762
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41586-020-03039-0	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

〔学会発表〕 計39件（うち招待講演 3件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 伊藤隆晃, 長澤竜樹, 二階堂雅人
2. 発表標題 脊椎動物における母性発現の進化に関する研究
3. 学会等名 第3回日本遺伝学会春の分科会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 木村優希, 二階堂雅人
2. 発表標題 ハイギョゲノムから明らかにする水陸両生魚のケラチン遺伝子クラスターの拡大
3. 学会等名 第3回日本遺伝学会春の分科会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 伊藤隆晃, 西浦賀乃子, 木村優希, 中牟田信明, 長澤竜樹, 二階堂雅人
2. 発表標題 魚類の鼻管に関する研究
3. 学会等名 日本動物学会関東支部会第24回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 賈云帆, 相原光人, 長澤竜樹, 伊藤武彦, 二階堂雅人
2. 発表標題 透明ナマズとその近縁種を用いた発現変動遺伝子解析による筋肉透明化遺伝子の探索
3. 学会等名 日本動物学会関東支部会第24回大会
4. 発表年 2023年



1. 発表者名 木村優希, 神田真司, 兵藤晋, 二階堂雅人
2. 発表標題 肺呼吸する古代魚・ポリプテルスの陸上環境における恒常性維持機構
3. 学会等名 日本動物学会関東支部会第24回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 二階堂雅人
2. 発表標題 硬骨魚の鋤鼻受容体V1Rにおいて見出された多様性と共通性
3. 学会等名 第8回 ケモビ研究会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 長澤竜樹, 藤崎花美, 二階堂雅人
2. 発表標題 魚類におけるOMP遺伝子の分子進化
3. 学会等名 第8回 ケモビ研究会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 二階堂雅人
2. 発表標題 ゲノム比較から迫る脊椎動物の原始化学感覚
3. 学会等名 イベリアトゲイモリゲノム解読シンポジウム&第三回イベリアトゲイモリ研究会(招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 廣瀬亜由美, 中村玄, 二階堂雅人, 藤瀬良弘, 加藤秀弘, 岸田拓士
2. 発表標題 ミンククジラにおける嗅覚受容体遺伝子の主嗅覚器での発現
3. 学会等名 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 伊藤隆晃, 西浦賀乃子, 木村優希, 中牟田信明, 長澤竜樹, 二階堂雅人
2. 発表標題 魚類に見られる鼻管の適応的意義と平行進化に関する研究
3. 学会等名 日本進化学会第24回沼津大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 桐ヶ窪寛, 佐久間敦丈, 長澤竜樹, 二階堂雅人
2. 発表標題 魚類の体表における化学感覚の探索
3. 学会等名 日本進化学会第24回沼津大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 西浦賀乃子, 長澤竜樹, 二階堂雅人
2. 発表標題 魚類の鰭における化学感覚受容体遺伝子の発現探索
3. 学会等名 日本進化学会第24回沼津大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 黒瀬成美, 田中亮輔, 小林汐織, 重谷安代, 岡部正隆, 長澤竜樹, 二階堂雅人
2. 発表標題 ハリネズミの針形成に関する進化発生的起源の解明
3. 学会等名 日本進化学会第24回沼津大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 木村優希, 二階堂雅人
2. 発表標題 ハイギョにおけるケラチン遺伝子クラスターの拡大
3. 学会等名 第2回日本遺伝学会春の分科会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 黒瀬成美, 田中亮輔, 小林汐織, 重谷安代, 岡部正隆, 長澤竜樹, 二階堂雅人
2. 発表標題 ハリネズミの針形成に関わる進化発生的研究
3. 学会等名 第2回日本遺伝学会春の分科会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 賈云帆, 相原光人, 長澤竜樹, 二階堂雅人
2. 発表標題 透明魚とその近縁種を用いたDEG解析による筋肉透明化遺伝子の探索
3. 学会等名 第2回日本遺伝学会春の分科会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 賈云帆, 相原光人, 長澤竜樹, 二階堂雅人
2. 発表標題 透明ナマズとその近縁種を用いた系統解析と発現変動遺伝子解析による筋肉透明化遺伝子の探索
3. 学会等名 日本動物学会関東支部第74回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 八ツ本真司, 岸田拓士, 佐久間敦丈, 伊原さよ子, 二階堂雅人, 新村芳人, 東原和成
2. 発表標題 有鱗類の舌に発現する嗅覚受容体のリガンド同定
3. 学会等名 日本味と匂学会第55回福岡大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 佐久間敦丈, Zicong Zhang, 鈴木英里, 二階堂雅人
2. 発表標題 トランスクリプトーム解析から紐解く古代魚ポリプテルスの嗅覚器の機能
3. 学会等名 日本遺伝学会第93回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 木村優希, 中牟田信明, 神田真司, 兵藤晋, 二階堂雅人
2. 発表標題 水陸両生の古代魚・ポリプテルスの陸上飼育に伴う遺伝子発現および形態の変化 - エラの繊毛と浸透圧調節に着目して -
3. 学会等名 日本動物学会第92回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 黒瀬成美, 田中亮輔, 小林汐織, 重谷安代, 岡部正隆, 長澤竜樹, 二階堂雅人
2. 発表標題 ハリネズミの針形成に関わる進化発生的研究
3. 学会等名 日本動物学会第92回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 西浦賀乃子, 長澤竜樹, 二階堂雅人
2. 発表標題 魚類の鱗における化学感覚受容体遺伝子の発現探索
3. 学会等名 日本動物学会第92回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Kimura, Y., Nakamuta, N., Kanda, S., Hyodo, S. and Nikaido, M.
2. 発表標題 Changes in gene expression and morphology of amphibious fish in terrestrial environments
3. 学会等名 The 2nd AsiaEvo Conference (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 木村優希, 中牟田信明, 神田真司, 兵藤晋, 二階堂雅人
2. 発表標題 水陸両生魚・ポリプテルスは陸上環境でどのような変化を示すのか
3. 学会等名 日本進化学会第23回東京大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 二階堂雅人
2. 発表標題 ゲノム比較により明らかとなったオオコウモリの特異な進化
3. 学会等名 令和3年度文部科学省 科学研究費 新学術領域研究「学術研究支援基盤形成」生命科学4プラットフォーム成果シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 芦宣頤，畑島諒，長澤竜樹，二階堂雅人
2. 発表標題 糸鱸類の苦味受容体遺伝子 T2R の機能的多様性
3. 学会等名 日本動物学会関東支部第73回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 佐久間敦丈，二階堂雅人
2. 発表標題 古代魚嗅覚器を用いた鋤鼻器官の起源の探索
3. 学会等名 第7回 ケモビ研究会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 二階堂雅人
2. 発表標題 陸棲・水棲VRの系統的起源
3. 学会等名 第7回 ケモビ研究会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 木村優希、二階堂雅人
2. 発表標題 古代魚におけるケラチン遺伝子クラスターの保存と陸上適応との関連性
3. 学会等名 日本遺伝学会第92回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 藤崎花美、二階堂雅人
2. 発表標題 魚類の全ゲノム重複に伴うOMP遺伝子の進化多様性
3. 学会等名 日本遺伝学会第92回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 西森 みぎ、張 子聡、二階堂雅人
2. 発表標題 条鰭類のフェロモン受容体遺伝子V1Rの進化多様性に関する研究
3. 学会等名 日本遺伝学会第92回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 二階堂雅人
2. 発表標題 ancV1Rの偽遺伝子化から探る鋤鼻器官の退化
3. 学会等名 第22回日本進化学会企画シンポジウム「感覚進化学の異分野協奏」
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 佐久間敦丈、二階堂雅人
2. 発表標題 古代魚における鋤鼻上皮の起源の探索
3. 学会等名 日本進化学会第22回大会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 木村優希、二階堂雅人
2. 発表標題 古代魚において保存されたケラチン遺伝子クラスタと陸上環境適応の関連
3. 学会等名 日本進化学会第22回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 藤崎花美、長澤竜樹、二階堂雅人
2. 発表標題 全ゲノム重複を経験した真骨魚類のOMP遺伝子の分子進化
3. 学会等名 日本進化学会第22回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 西森 みき、張 子聡、二階堂雅人
2. 発表標題 Evolutionary diversity of V1R genes in basal ray-finned fishes
3. 学会等名 日本進化学会第22回大会
4. 発表年 2020年



1. 発表者名 佐久間敦丈、二階堂雅人
2. 発表標題 古代魚嗅覚器を用いた鋤鼻上皮の起源の探索
3. 学会等名 日本動物学会第91回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 木村優希、二階堂雅人
2. 発表標題 水陸両生の古代魚を用いた陸上飼育前後のエラ・腎臓の遺伝子発現の変動
3. 学会等名 日本動物学会第91回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 藤崎花美、長澤竜樹、二階堂雅人
2. 発表標題 魚類の全ゲノム重複に伴うOMP遺伝子の進化多様性
3. 学会等名 日本動物学会第91回大会
4. 発表年 2020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	廣田 順二  (Hirota Junji)  (60405339)	東京工業大学・生命理工学院・教授    (12608)	

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