

令和 6 年 6 月 10 日現在

機関番号：12501

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2020～2023

課題番号：20K07221

研究課題名(和文) 脊索動物の内柱形成機構から紐解く甲状腺進化の分子基盤

研究課題名(英文) Molecular basis of thyroid evolution as revealed by the mechanism of the endostyle development in chordates

研究代表者

小笠原 道生 (Ogasawara, Michio)

千葉大学・大学院理学研究院・准教授

研究者番号：00343088

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：下等脊索動物の内柱は脊椎動物の甲状腺と相同だが、甲状腺機能の起源を内柱のヨード集積機能に求めるシナリオには齟齬がある。本研究では、2種の尾索類(ワカレオタマボヤ、カタユレイボヤ)の甲状腺転写因子(TTF-1/Nkx2-1およびTTF-2/FoxE)の遺伝子機能阻害実験を行い、TTF-1/Nkx2-1依存および非依存の甲状腺関連遺伝子の発現制御機構、TTF-1/Nkx2-1依存の分泌関連遺伝子vWFLの発現制御を明らかにした。その上で、内柱を起点とした適応進化の結果として説明可能な甲状腺進化のシナリオを提唱した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

甲状腺は、我々ヒトを含む脊椎動物において新陳代謝の調節を担っている器官である。本研究で明らかにした「甲状腺転写因子TTF-1/Nkx2-1依存および非依存の遺伝子発現制御機構」と「TTF-1/Nkx2-1による分泌関連遺伝子の発現制御」の知見は、脊索動物門の内柱/甲状腺間で進化的に保守されたシステムの存在を明らかにし、脊椎動物が進化させたシステムを明確に区別するに至ったという意義を持つ。これらの知見は、今後の甲状腺機能の本質的理解や甲状腺機能障害への対応などへの寄与が期待できる。

研究成果の概要(英文)：The thyroid in vertebrates is considered to originate from the endostyle of invertebrate chordates. From the point of view of functional and genetic aspects, several discrepancies are existed between the endostyle and the thyroid gland. In this study, we perturbed a gene expression of thyroid-related transcription factors, TTF-1/Nkx2-1 and TTF-2/FoxE, in two urochordates (larvacean *Oikopleura dioica* and ascidian *Ciona intestinalis*). TTF-1/Nkx2-1 perturbation eliminated the expression of thyroidal and glandular genes, e.g., TTF-2/FoxE, TPO, vWFL, and CiEnds1. On the other hand, TTF-2/FoxE perturbations did not affected the expressions of TTF-1/Nkx2-1 and vWFL, but eliminated the expressions of TPO and CiEnds1. These results provide insights into the evolution of the vertebrate thyroid as well as the urochordate endostyle.

研究分野：進化発生学

キーワード：甲状腺 内柱 脊索動物 進化発生 遺伝子発現 発現制御

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

脊椎動物は咽頭部に甲状腺を形成し、ヨード集積や甲状腺ペルオキシダーゼ (TPO) の活性を持つことが知られている。一方、無脊椎脊椎動物は甲状腺を形成しないが、内柱と呼ばれる器官を咽頭部に形成し、その一部の領域ではヨード集積や TPO 活性がみとめられる。甲状腺と内柱は共に脊椎動物の咽頭の腹側正中から発生する器官であり、TTF-1/Nkx2-1 や TTF-2/FoxE などの発生転写因子をコードする遺伝子の発現を共有している。これらのことから、下等脊椎動物の内柱は甲状腺と進化発生学的に相同な形質であると考えられてきた (図 1)。

しかし、「甲状腺ホルモンは変態ホルモンとして知られているが、内柱は変態後に形成される」、「甲状腺ホルモンが下等脊椎動物の変態誘導に関わっているわけではない」、「甲状腺ホルモン前駆体であるチログロブリン遺伝子は、下等脊椎動物には存在しない」など、甲状腺と内柱の知見間の矛盾も数多く存在し (図 1)、この齟齬を解消できないことが問題となっていた。一方、内柱は水棲の下等脊椎動物が懸濁物摂食を行うための粘液タンパク質分泌器官として機能しているが、顎を用いた摂食を行う脊椎動物は内柱を持たないため、内柱の分泌機能と甲状腺のホルモン合成機能との関連性はほとんど研究されてこなかった。

我々は本研究の開始までに、脊椎動物に最も近縁かつ重複していないゲノムを持つ尾索類ホヤを中心に、内柱で甲状腺関連遺伝子 (*Nkx2-1*, *FoxE*, *Pax2/5/8*) が顕著に発現することを見出し、内柱と甲状腺の進化的関連性を理解するための研究環境を整えてきた。さらに、内柱における粘液タンパク質 *vWFL* やペルオキシダーゼ TPO 遺伝子の発現解析 (図 1) に加えて、消化管全体の各領域 (咽頭、食道、胃、腸) における機能分子 (粘液タンパク質、ペルオキシダーゼ、消化酵素など) の遺伝子発現知見を集積してきた。その過程において、「脊椎動物の消化管における機能形態の進化は従属栄養生物としての動物の食性適応」であり、「内柱/甲状腺の機能形態の進化も食性適応の視点で理解できる可能性がある (図 1)」ことに気づき、本研究を立案した。

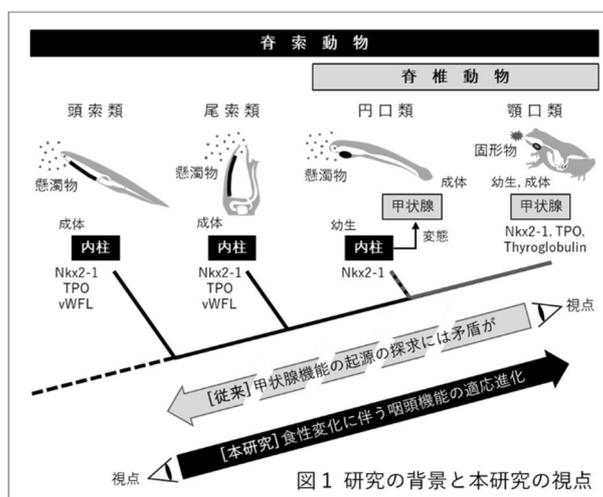


図 1 研究の背景と本研究の視点

### 2. 研究の目的

本研究の大きな目的は、脊椎動物の甲状腺の起源と進化を理解しようとする 100 年以上にもわたる取り組みにもかかわらず、甲状腺と内柱で明らかにされてきた知見が矛盾することによって、「内柱から甲状腺への進化的理解が進まない現状を解決するカギを見つけること」である。そのためには、すでに知見が充実している脊椎動物の甲状腺の研究からの視点ではなく、知見が不足あるいは偏っている下等脊椎動物の内柱の研究を充実させ、「内柱からの視点で内柱/甲状腺の進化の理解 (図 1)」を進めていく。

具体的には、下等脊椎動物が共有する内柱の二大機能形態領域である「懸濁物摂食のための粘液タンパク質分泌領域」と「ヨード集積/ペルオキシダーゼ活性を示す甲状腺相同領域」の分子基盤および形成機構を明らかにするとともに、異なる内柱形態をもつ動物間で比較することによって、それらの共通性 (共有祖先形質) と多様性 (適応進化形質) を順次見極めていくことを目標としている。その上で、形態進化・系統進化・ゲノム進化・分子進化の文脈のみならず、食性変化における咽頭機能の適応進化を文脈に加味しながら、「脊椎動物の進化過程における内柱から甲状腺への分子基盤進化として矛盾がない甲状腺進化シナリオを提唱すること」を最終的な目的としている。

### 3. 研究の方法

当初の研究目的および研究計画を念頭に、研究進捗や関連領域の動向を考慮し、柔軟かつ発展的に計画を調整しながら、以下の方法で研究を進めた。

#### (1) オタマボヤの内柱形成機構の解析と内柱/甲状腺で共有される分子的背景の考察

尾索類の中でも祖先的な動物群として位置づけられるオタマボヤに着目し、ワカレオタマボヤの内柱関連遺伝子群および甲状腺関連遺伝子群を RT-PCR 法を用いて単離・同定するとともに、

その遺伝子発現パターンの解析をホールマウント *in situ* ハイブリダイゼーション法を用いて行った。甲状腺関連転写因子をコードする *TTF-1/Nkx2-1* と *TTF-2/FoxE* が内柱原基や成体内柱で顕著に発現していることを確認した後、DNAi によるノックダウン法を用いて、*TTF-1/Nkx2-1* と *TTF-2/FoxE* の機能阻害による解析を行った。ノックダウン個体における内柱形成や遺伝子発現制御への影響は、内柱の形態形成異常、内柱細胞の繊毛分化の観察（アセチル化チューブリンの抗体染色）、甲状腺関連遺伝子（*TTF-1/Nkx2-1*, *TTF-2/FoxE*, *TPO*, *Duox*）や内柱関連遺伝子（*vWFL*）の発現解析（ホールマウント *in situ* ハイブリダイゼーション）によって評価した。これらの結果をもとに、ワカレオタマボヤ内柱における遺伝子発現制御関係を明らかにするとともに、脊椎動物の甲状腺で知られている遺伝子発現制御関係と比較することで、尾索類ホヤと脊椎動物で共有される内柱/甲状腺の分子的背景の考察を行った。

#### (2)カタユレイボヤの内柱形成機構の解析と内柱/甲状腺形成機構の共通性・多様性の考察

尾索類の中でも研究知見が豊富な種であるカタユレイボヤに着目し、甲状腺関連転写因子 *TTF-1/Nkx2-1* と *TTF-2/FoxE* の機能阻害を、TALEN によるノックアウト法を用いて行った。ノックアウト個体における内柱形成や遺伝子発現制御への影響は、内柱の形態形成異常、内柱の繊毛分化の観察（アセチル化チューブリンの抗体染色）、甲状腺関連遺伝子（*TTF-1/Nkx2-1*, *TTF-2/FoxE*, *TPO*, *Duox*）や内柱関連遺伝子（*vWFL*）の発現解析（ホールマウント *in situ* ハイブリダイゼーション）によって評価した。これらの結果をもとに、カタユレイボヤ内柱における遺伝子発現制御関係を明らかにするとともに、ワカレオタマボヤ内柱や脊椎動物の甲状腺で知られている遺伝子発現制御関係と比較し、尾索類ホヤと脊椎動物の内柱/甲状腺がもつ分子的背景の共通性と多様性の考察を行った。

#### (3)カタユレイボヤにおける甲状腺関連遺伝子群の発現多様性の解析

ホヤの甲状腺関連遺伝子：*TTF-1/Nkx2-1*, *TTF-2/FoxE*, *TPO*, *Pax2/5/8* は、内柱で顕著に発現するとともに、内柱原基や成体内柱以外の組織や細胞でも発現することがわかりつつある。そこで、これらの遺伝子の時間的・空間的発現の多様性を *in situ* ハイブリダイゼーション法を用いて解析した。その上で、遺伝子を発現する細胞の特徴や機能から、ホヤの甲状腺関連遺伝子が担っている基盤的な機能の理解を試みた。

#### (4) 原索動物の内柱における粘液分泌関連遺伝子群の分子進化と発現進化の解析

内柱の基盤的な機能である懸濁物摂食のための粘液タンパク質分泌と関連する遺伝子については、尾索類ワカレオタマボヤの *vWFL* とカタユレイボヤの *vWFL1*, *vWFL2* 以外の知見は、ほとんどない。そこで、尾索類ホヤ綱内の異なる目（腸性目と壁性目）内の各2種から *vWFL* 関連遺伝子をそれぞれ同定し、*in situ* ハイブリダイゼーション法を用いた比較発現解析を行った。さらに、頭索類ナメジウオでも研究を展開し、*vWFL* 関連遺伝子の同定と、*in situ* ハイブリダイゼーション法による比較発現解析を行った。

#### (5)カタユレイボヤ消化管における機能形態領域の分子的背景の解析

甲状腺関連転写因子 *TTF-1/Nkx2-1* は、内柱/甲状腺での顕著な発現と基盤的な遺伝子発現制御機構を共有するが、カタユレイボヤの *TTF-1/Nkx2-1* は、消化管の発生とともに胃でも発現することがわかりつつある。そこで、カタユレイボヤ消化管の機能形態領域とその分子的背景の基盤的な知見を得るため、消化管の基本的な機能である消化・吸収・免疫に関係する各種遺伝子群の発現パターンのプロファイリングを行った。

## 4. 研究成果

### (1)オタマボヤの内柱形成機構の解析と内柱/甲状腺で共有される分子的背景の考察

オタマボヤは尾索類の中でも祖先的であり、他の尾索類の内柱に比べてシンプルな構造を持つことから、ワカレオタマボヤ（*Oikopleura dioica*）に着目した解析を行った。内柱関連遺伝子および甲状腺関連遺伝子群を RT-PCR 法を用いて単離・同定し、遺伝子発現パターンをホールマウント *in situ* ハイブリダイゼーション法を用いて解析した（図2 i）。その結果、内柱関連遺伝子 *vWFL* は分化した内柱で特異的に発現し、甲状腺転写因子をコードする *TTF-1/Nkx2-1* と *TTF-2/FoxE* は、内柱原基や成体内柱で顕著に発現していることがわかった。そこで、DNAi によるノックダウン法を用いて *TTF-1/Nkx2-1* と *TTF-2/FoxE* の機能阻害を行い、内柱関連遺伝子および甲状腺関連遺伝子群の発現へ

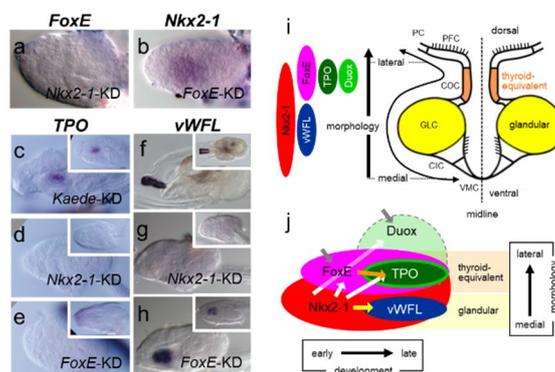


図2 オタマボヤの内柱形成における遺伝子発現制御

の影響をホルマウント *in situ* ハイブリダイゼーション法によって評価した(図2 a-h)。その結果、TTF-1/Nkx2-1は他の甲状腺関連遺伝子(TTF-2/FoxE, TPO, Duox)および内柱関連遺伝子vWFLの発現を低下させたことから、これらの遺伝子発現を制御していることがわかった。一方、TTF-2/FoxEは甲状腺関連遺伝子(TPO, Duox)の発現を低下させたものの、TTF-1/Nkx2-1やvWFLの発現には影響を与えず、これらの遺伝子発現を制御していないことが示唆された。TTF-1/Nkx2-1およびTTF-2/FoxEの機能阻害個体では、共にアセチル化チューブリンの抗体染色によって内柱の繊毛分化が観察され、これらの転写因子は繊毛を持つ内柱細胞の分化には関与していないことが示唆された。これらの結果をもとに、ワカレオタマボヤ内柱における遺伝子発現制御関係をモデル化し(図2 j)脊椎動物の甲状腺での遺伝子発現制御関係と比較することによって、尾索類ホヤと脊椎動物では「TTF-1/Nkx2-1によるTTF-2/FoxE, TPOの発現制御」、「TTF-2/FoxEによるTPOの発現制御」が共有されていることを明らかにできた(Onuma et al. 2021, Developmental Biology)。

## (2)カタユウレイボヤの内柱形成機構の解析と内柱/甲状腺形成機構の共通性・多様性の考察

カタユウレイボヤ(*Ciona intestinalis*)は、尾索類の中でもゲノム情報や遺伝子阻害実験手法が充実しており、内柱関連遺伝子群の知見も豊富である。本研究ではまず、幼生頭部の内柱原基から初期幼若体にかけての内柱関連遺伝子群および甲状腺関連遺伝子群の遺伝子発現パターンを、ホルマウント *in situ* ハイブリダイゼーションによって詳しく評価した(図3 a)。次に、TALENによるノックアウト法を用いてTTF-1/Nkx2-1とTTF-2/FoxEの機能阻害を行い、内柱関連遺伝子および甲状腺関連遺伝子群の発現への影響をホルマウント *in situ* ハイブリダイゼーションによって評価した。

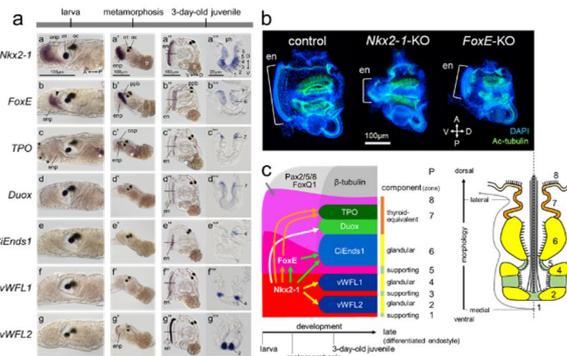


図3 カタユウレイボヤの内柱形成における遺伝子発現制御

その結果、TTF-1/Nkx2-1は他の甲状腺関連遺伝子(TTF-2/FoxE, TPO, Duox)および内柱関連遺伝子(CiEnds1, vWFL1, vWFL2)の発現を低下させたことから、これらの遺伝子発現を制御していることがわかった。TTF-2/FoxEは甲状腺関連遺伝子(TPO, Duox)および内柱関連遺伝子(CiEnds1)の発現を低下させたものの、TTF-1/Nkx2-1やvWFL1, vWFL2の発現には影響を与えなかった。TTF-1/Nkx2-1およびTTF-2/FoxEの機能阻害個体は、共に支持領域におけるPax2/5/8a, Pax2/5/8b, FoxQ1, *-tubulin*の発現には影響を与えず、アセチル化チューブリンの抗体染色では内柱細胞における繊毛分化が観察された(図3 b)。したがって、TTF-1/Nkx2-1およびTTF-2/FoxEは、繊毛を持つ内柱細胞の分化には関与していないことが示唆された。これらの結果をもとに、カタユウレイボヤ内柱における遺伝子発現制御関係をモデル化し(図3 c)脊椎動物の甲状腺で知られている遺伝子発現制御関係と比較した。その結果、先のオタマボヤ研究で明らかにした尾索類ホヤと脊椎動物における「TTF-1/Nkx2-1によるTTF-2/FoxEとTPOの発現制御」と「TTF-2/FoxEによるTPOの発現制御」の共有を追認することができた。そこで、これらの尾索類における知見をもとに、(1)尾索類の内柱と脊椎動物と甲状腺はTTF-1/Nkx2-1を起点とするTTF-2/FoxE, TPO, Duoxの発現制御を共有し、(2)尾索類のTTF-1/Nkx2-1は内柱の分泌領域と甲状腺相同領域の発生を担うものの支持領域の成立や分化には関与せず、(3)甲状腺転写因子群(TTF-1/Nkx2-1, TTF-2/FoxE, Pax8)の同一細胞内での発現や甲状腺分化マーカー遺伝子群(TPO, Duox, Thyroglobulin他)の発現制御は脊椎動物の進化において獲得された、というシナリオを提唱した(Yamagishi et al. 2022, Cell and Tissue Research)。

## (3)カタユウレイボヤにおける甲状腺関連遺伝子群の発現多様性の解析

カタユウレイボヤの幼生~初期幼若体を用い、甲状腺関連遺伝子群の詳細なホルマウント *in situ* ハイブリダイゼーション解析を行った結果、TPOの顕著な発現が内柱以外にも存在することがわかった。このTPO発現細胞は、幼生頭部から変態期にかけての入水孔周辺と、変態期から初期幼若体にかけての胃の周辺に点在し、間充織細胞の一部であると考えられた(図3 a)。つまり、カタユウレイボヤTPOは、甲状腺関連の内柱で特異的に機能しているというわけではなく、他の細胞での異なる機能にも関与している可能性が示唆された。一方、TTF-1/Nkx2-1も、カタユウレイボヤ成体の器官・組織の公開RNA-seqデータを入手して発現量(TPM値)解析を行うと、内柱だけではなく胃にも転写産物が存在することがわかった(図4)。



図4 カタユウレイボヤの成体組織・器官におけるTTF-1/Nkx2-1の発現

ホルマウント *in situ* ハイブリダイゼーションを用いた遺伝子発現解析では、幼生~幼若体の胃ではTTF-1/Nkx2-1の発現は検出されないが、微小成体および成体では胃上皮の一部で顕著

な発現が観察された。つまり、カタユレイボヤの甲状腺転写因子 *TTF-1/Nkx2-1* は、甲状腺関連の内柱だけではなく、他の消化管領域でも機能している可能性を示唆するに至った。

#### (4) 原索動物の内柱における粘液分泌関連遺伝子群の分子進化と発現進化の解析

内柱から甲状腺への機能形態進化の理解を進めるためには、内柱の基盤的機能である粘液分泌機能の分子的背景とその発現進化の理解が鍵となる。そこで、尾索類ホヤの腸性目(カタユレイボヤ、ユウレイボヤ)と壁性目(マボヤ、エボヤ)さらに頭索類ヒガシナメクジウオの *vWFL* 関連遺伝子群 (*vWFL1*, *vWFL2*, *vWFL3*) のオーソログをそれぞれ同定し、*in situ*ハイブリダイゼーション法を用いた比較発現解析を行った。その結果、(1)ホヤ綱の中でも目間で *vWFL* 遺伝子群のホモログ数と発現パターンは多様化しているが腹側の2対の分泌領域のいずれかで顕著に発現すること、(2)*vWFL3*として報告されていたモデルも *vWFL1*, *vWFL2*と同様の構造を持ち、ホヤ内柱のゾーン1に含まれる細胞群で発現すること、(3)ナメクジウオではホヤとは異なり *vWFL3*が内柱の分泌領域ゾーン2,4に含まれる細胞群で発現していること、などが明らかになった。つまり、原索動物の *vWFL* 遺伝子群は、内柱の粘液分泌領域での発現を共有するものの、発現する細胞群はオーソログ間で異なり、発現パターンは種によって適応的に進化しているという知見を得るに至った。

#### (5) カタユレイボヤ消化管における機能形態領域の分子的背景の解析

甲状腺転写因子をコードする *TTF-1/Nkx2-1* は、消化管の発生が進むにつれて、内柱が形成される咽頭腹側上皮だけではなく、胃上皮の一部でも発現することがわかりつつある。そこで、カタユレイボヤ消化管の機能形態領域とその分子的背景の基盤的知見を得るため、消化管の基本的な機能である消化・吸収・免疫に関係する遺伝子群の発現パターンのプロファイリングを行った(図5)。その結果、吸収・飲作用・食作用に与する多くの遺伝子は、胃とその後方といった複数の消化管領域で発現しており、膵臓系の消化酵素遺伝子群も胃より後方の消化管領域で一過的に発現することがわかった

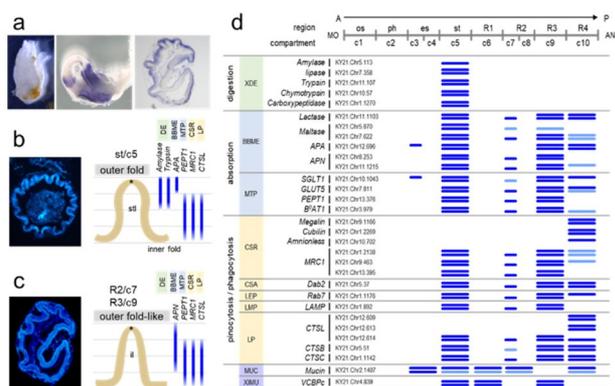


図5 カタユレイボヤ消化管における機能形態領域と遺伝子発現

(Iguchi et al. 2023, Cell and Tissue Research) つまり、カタユレイボヤの消化管は前後・背腹に沿った類似反復的な遺伝子発現特性を持ち、咽頭を含めた消化管の機能形態領域の分子基盤が可塑的・反復的に使用されている可能性を示唆するに至った。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5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 Yamagishi Masayuki、Huang Taoruo、Hozumi Akiko、Onuma Takeshi A.、Sasakura Yasunori、Ogasawara Michio	4. 巻 390
2. 論文標題 Differentiation of endostyle cells by Nkx2-1 and FoxE in the ascidian <i>Ciona intestinalis</i> type A: insights into shared gene regulation in glandular- and thyroid-equivalent elements of the chordate endostyle	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Cell and Tissue Research	6. 最初と最後の頁 189 ~ 205
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s00441-022-03679-w	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 Onuma Takeshi A.、Nakanishi Rina、Sasakura Yasunori、Ogasawara Michio	4. 巻 477
2. 論文標題 Nkx2-1 and FoxE regionalize glandular (mucus-producing) and thyroid-equivalent traits in the endostyle of the chordate <i>Oikopleura dioica</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Developmental Biology	6. 最初と最後の頁 219 ~ 231
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.ydbio.2021.05.021	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 Iguchi Rin、Nakayama Satoshi、Sasakura Yasunori、Sekiguchi Toshio、Ogasawara Michio	4. 巻 394
2. 論文標題 Repetitive and zonal expression profiles of absorption-related genes in the gastrointestinal tract of ascidian <i>Ciona intestinalis</i> type A	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Cell and Tissue Research	6. 最初と最後の頁 343 ~ 360
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s00441-023-03828-9	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 Iguchi Rin、Usui Kanae、Nakayama Satoshi、Sasakura Yasunori、Sekiguchi Toshio、Ogasawara Michio	4. 巻 394
2. 論文標題 Multi-regional expression of pancreas-related digestive enzyme genes in the intestinal chamber of the ascidian <i>Ciona intestinalis</i> type A	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Cell and Tissue Research	6. 最初と最後の頁 423 ~ 430
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s00441-023-03839-6	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 Hiroki、Hisata Kanako、Iguchi Rin、Kikuchi Sakura、Ogasawara Michio、Sato Noriyuki	4. 巻 508
2. 論文標題 scRNA-seq analysis of cells comprising the amphioxus notochord	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Developmental Biology	6. 最初と最後の頁 24 ~ 37
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ydbio.2024.01.003	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13件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 井口凜, 関口俊男, 笹倉靖徳, 小笠原道生
2. 発表標題 カタコウレイボヤ消化管における飲作用/食作用関連遺伝子群の領域的発現
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 伊東みずき, 笹倉靖徳, 濱田麻友子, 小笠原道生
2. 発表標題 カタコウレイボヤの変態期におけるTP0および変態関連遺伝子群の発現
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 小沼健, 中西梨奈, 笹倉靖徳, 小笠原道生
2. 発表標題 オタマボヤ内柱における分泌関連および甲状腺関連形質の領域化
3. 学会等名 日本動物学会 第92回米子大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山岸雅幸, 小沼健, 笹倉靖徳, 小笠原道生
2. 発表標題 カタコウレイボヤ幼若体における内柱の領域化と細胞分化
3. 学会等名 日本動物学会 第92回米子大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 板山紘典, 山岸雅幸, 小沼健, 笹倉靖徳, 小笠原道生
2. 発表標題 原索動物の内柱におけるvWF様遺伝子群の収斂的発現
3. 学会等名 日本動物学会 第92回米子大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山岸雅幸, 小笠原道生
2. 発表標題 カタコウレイボヤの咽頭・消化管形成期におけるPax2/5/8a, Pax2/5/8bの発現動態
3. 学会等名 動物学会関東支部第73回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 板山紘典, 小笠原道生
2. 発表標題 ホヤ内柱におけるvWFL遺伝子群の分子進化と発現進化
3. 学会等名 動物学会関東支部第73回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 井口凜, 関口俊男, 笹倉靖徳, 小笠原道生
2. 発表標題 カタコウレイボヤ消化管における飲作用/食作用関連遺伝子群の領域的発現
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 伊東みずき, 笹倉靖徳, 濱田麻友子, 小笠原道生
2. 発表標題 カタコウレイボヤの変態期におけるTP0および変態関連遺伝子群の発現
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 井口凜, 関口俊男, 松原伸, 笹倉靖徳, 小笠原道生
2. 発表標題 カタコウレイボヤ消化管における膵臓関連遺伝子の多面的発現と機能形態領域の冗長性
3. 学会等名 日本動物学会 第94回山形大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 井口凜, 深瀬瑠南, 小笠原道生
2. 発表標題 ホヤ成体の遺伝子発現プロファイリングからみる下等脊索動物の消化管の進化
3. 学会等名 日本動物学会 第94回山形大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 藤田恵杜, 清本正人, 小笠原道生
2. 発表標題 下等脊索動物における甲状腺ペルオキシターゼTPO の発現とその機能
3. 学会等名 日本動物学会関東支部 第74回大会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 湖城かのん, 深瀬瑠南, 小笠原道生
2. 発表標題 尾索類ホヤにおける内柱/甲状腺関連転写因子Nkx2-1 の胃腸管での発現
3. 学会等名 日本動物学会関東支部 第74回大会
4. 発表年 2024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
---------------------------	-----------------------	----

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