

令和 2 年 6 月 2 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16H05020

研究課題名(和文) IgY欠損鶏を用いた新規アプローチによる鳥類の母子免疫機構の解明

研究課題名(英文) Study on maternal antibody transfer in avian species utilizing IgY-deficient chickens

研究代表者

村井 篤嗣 (Murai, Atsushi)

名古屋大学・生命農学研究科・准教授

研究者番号：10313975

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)：IgYは、母ドリの血中から卵黄に取り込まれ、次世代ヒナの免疫能の強化に必須である。このIgYの取り込みは受容体との結合により行われるが、同定例はない。IgY欠損鶏と通常鶏の卵母細胞での遺伝子発現量を網羅的に比較解析することで、このIgY受容体を発掘しようとした。IgY欠損鶏で対照鶏よりも遺伝子発現レベルが上昇した遺伝子の中から、LRP2LとFcRYの2つの受容体候補遺伝子を選抜した。組換えタンパク質で発現させたこれら受容体のうち、LRP2LはIgYと結合しないが、FcRYはIgYと結合した。本研究より、鳥類の母子免疫では卵胞で発現するFcRYが血中IgYの卵黄輸送に関与する可能性が示された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

母体の免疫成分が新生仔に継承される現象は母子免疫と呼ばれ、鳥類では、母ドリの血中抗体IgYが大量に卵黄へ取り込まれる。この現象は100年以上前から知られているが、その分子機構は今日まで解明されていない。本研究で候補受容体として選抜されたFcRY受容体は卵黄のIgY量を決定する鍵因子であり、この受容体の発現レベルと受容体機能の優劣を選抜指標とすれば、高卵黄IgY形質を持つニワトリ系統を開発することが出来る。このニワトリ系統はIgYの増産を可能とし、さらに、ヒナの免疫能が増強されることから、卵を利用した新しい産業の創出に繋がるのが期待できる。

研究成果の概要(英文)：Blood IgY is incorporated into egg yolks of laying birds. The maternal IgY is essential for enhancing immunity of the new-born chicks. Uptake of blood IgY into egg yolks relies on the receptor present in the ovarian follicle, but there is no report to identify the receptor. In the present study, we tried to find out candidate receptor by comparing gene expression levels in oocytes of IgY-deficient or normal chickens. Two receptor candidate genes, LRP2L and FcRY, were selected from the genes in which the gene expression level was increased in IgY-deficient chickens compared to the control chicken. Synthesized recombinant FcRY bound to IgY, whereas recombinant LRP2L did not bind to IgY. The present study showed that FcRY expressed in ovarian follicles is involved in IgY transport into egg yolks in avian maternal immunity.

研究分野：動物栄養生理学

キーワード：ニワトリ ウズラ 家禽 卵黄抗体 IgY IgY欠損鶏 受容体 母子免疫

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

(1) 抗原認識能を持つ IgY 抗体は、母ドリの血中から卵黄に取り込まれ、次世代ヒナの免疫能の強化に必須である。この IgY の取り込みは卵胞に存在する「IgY 受容体」との結合により行われるが、同定例はない。

我々は、優れた抗原特異性を持つ抗体を母ドリから卵へ、卵から次世代ヒナへと高効率で伝播させることを目指して、鳥類の母子免疫機構の解明に取り組んできた。これまでに、IgY の卵黄への取り込みには抗体 Fc 領域が必須であること、組換え型 IgY-Fc とその変異体を活用して卵黄への高効率輸送に必要な Fc 領域内のアミノ酸配列を明らかにした(Murai et al., 2013)。一方、IgY 受容体の同定には、卵黄への IgY 取り込み能に特徴を持ったモデル動物の確立が必要不可欠であると考え研究を進めてきた。

(2) 我々は、鳥類固有の免疫器官であるファブリキウス嚢を外科的に除去した「IgY 欠損鶏」では卵黄への IgY 取り込み能が亢進することを見出した。IgY 欠損鶏の血中 IgY 濃度は極めて低レベルであり、卵黄内の IgY が枯渇する。一方、IgY 欠損鶏の卵黄への IgY 取り込み量は通常鶏の約 3 倍に増加し、より多くの IgY を卵黄に蓄積させようとする代償的な取り込み誘導が生じている可能性が考えられた。IgY 取り込み能が亢進した動物モデルを獲得できたことで、網羅的な遺伝子発現量比較解析により IgY 欠損鶏の卵胞で正常鶏に比べて発現の高い遺伝子を抽出し、その中から卵黄への IgY 取り込みを担う「IgY 受容体」の候補遺伝子を選抜することができるかと着想した。

2. 研究の目的

(1) 卵黄への IgY 輸送を担う受容体の発現量が亢進していると考えられる IgY 欠損鶏と通常鶏の胚盤(卵母細胞の核と細胞質を含む)における遺伝子発現量をマイクロアレイ解析により網羅的に比較解析することで、卵黄への IgY 輸送を担う IgY 受容体を発掘しようとした。

(2) 第 1 に、卵黄への IgY 輸送を担う受容体候補遺伝子として LRP ファミリーに属する LRP2L (low-density lipoprotein receptor-related protein 2-like) に注目した。この LRP2L は NCBI のゲノム情報データベースに登録された機能未知のタンパク質であった。しかし、LRP ファミリーはリポタンパク質など様々な物質をリガンドに持つマルチリガンド受容体であることから、LRP2L が IgY の受容体として働く可能性が考えられた。そこで、LRP2L の構造、発現特性および IgY 受容体機能を解析した。

(3) 第 2 に、卵黄への IgY 輸送を担う受容体候補遺伝子として FcRY に注目した。FcRY は胚発生時に卵黄嚢膜で発現し、卵黄に蓄積された IgY を胚の循環血液中に輸送する IgY 受容体である。FcRY は母ドリの体内でも発現することから卵黄への IgY 輸送に FcRY が関与する可能性が考えられた。そこで FcRY の発現特性ならびに卵黄輸送能の異なる 3 種類の IgY-Fc 変異体 (G365A、WT、Y363A) との結合活性を解析した。

3. 研究の方法

(1) 単冠白色レグホーン由来の実用採卵鶏 (*Gallus domesticus*) (ジュリアライト®) の 18 日胚の発生卵にファブリキウス嚢除去手術を行った (Van Alten et al., 1968)。8 週齢と 25 週齢時点の血清中 IgY 濃度のスクリーニングにより IgY 欠損鶏を選抜した。これらの中で連産しているものを実験に用いた。また、ファブリキウス嚢除去手術を行わなかったニワトリで連産している個体を対照鶏(群)として使用した。性成熟後の鶏は、環境温度 23±1、照明条件 16 L/8 D で単飼し、飼料及び水は自由摂取させた。

連産している IgY 欠損鶏と対照鶏それぞれ 3 羽から胚盤を採取しプールした。採取した胚盤は RNAlater® (Life technologies™) に一晩浸した後 -80 で凍結保存した。IgY 欠損群と対照群の胚盤から抽出した総 RNA に含まれる mRNA の発現量を網羅的に比較するためにマイクロアレイ解析 (GeneChip® Chicken Genome Array; Affymetrix) を行った。GeneChip® 3' IVT PLUS Reagent Kit でビオチン標識ターゲットを調整し、続いてハイブリダイゼーション/スキャンを行った。GeneChip Expression Analysis Data Analysis Fundamentals の解析プロトコルによりスキャン画像解析と数値化を行った。総合比較解析により以下の遺伝子を検索しリストを作成した。

(2) 雌採卵鶏の卵胞組織から胚盤を採取した。胚盤の総 RNA を抽出し、5'/3' RACE 法で転写産物の塩基配列を明らかにするとともに、翻訳領域の構造を各種ソフトウェアで解析した。次にニワトリの各種組織サンプル(胚盤、顆粒膜細胞層、卵胞膜細胞層(theca 層)、白色卵胞、卵管、脾臓、小腸、大腸、肝臓、腎臓、肺、脂肪組織)から総 RNA を抽出し、逆転写 PCR 法により LRP2L の遺伝子発現分布を調査した。LRP2L の 406~653 番目のペプチド断片を大腸菌発現システムで作出し、この断片をウサギに免疫し、ポリクローナル抗 LRP2L 抗体を作出した。この抗体を用いて、ニワトリの卵胞組織を免疫染色した。

LRP2L と IgY との結合能を調査するために、哺乳類培養細胞を用いて、分泌型 LRP2L (翻訳開始点から 31-2,120 アミノ酸残基を含む) を作出した。ジゴキシゲニン標識した IgY と分

泌型 LRP2L との相互作用をリガンドプロット法で解析した。また、分泌型 LRP2L と IgY との相互作用をビオチンタグ転移性光架橋性クロスリンカー (**Sulfo-Succinimidyl**-2-[6-(**Biotinamido**) -2- (p-azidobenzamido) hexanoamido] **Ethyl**-1,3-**Dithiopropionate**; Sulfo-SBED)を利用したウェスタンプロット法で解析した。

(3) 細胞外領域のほぼ全長をコードし、膜貫通領域を欠損させた分泌型 FcRY (36-1396 番目のアミノ酸残基を含む) の発現ベクターを構築した。これを哺乳類培養細胞に遺伝子導入し、培養液から FcRY を精製した。この分泌型 FcRY をウサギに免疫して FcRY の特異抗体を得た。採卵鶏の卵胞、卵管、肺、腎臓、空腸、脾臓、肝臓、大動脈、頸部血管を採取し、パラフィンブロックに包埋した。作出した特異抗体を用いて、FcRY の発現局在を免疫組織染色で調査した。

Sulfo-SBED クロスリンカーを用いたプルダウン法により、分泌型 FcRY と IgY との結合活性を調査した。pH6.0 と pH7.4 の異なる pH 下で、両タンパク質を共培養し、その後、IgY に標識されたクロスリンカーから FcRY に移動したビオチン量を結合活性の指標とした。さらに、IgY-Fc との結合活性を調査した。3 種類の異なる卵黄輸送能を持つ IgY-Fc 変異体 (野生型: 通常卵黄輸送能、Y363A 変異体: 低卵黄輸送能、G365A 変異体: 高卵黄輸送能) と FcRY との結合活性を調査した。

4. 研究成果

(1) 対照群と比較して IgY 欠損群で胚盤において発現量が 2 倍以上に上昇した遺伝子は 19 (表 1) 見つかった。受容体としての機能が知られている遺伝子は 3.03 倍に上昇した PROCR, 2.30 倍上昇した ADRA2C, 2.14 倍上昇した NR2C1 の 3 つであった。PROCR は血液凝固因子の一つであるプロテイン C に特異的な受容体である。ADRA2C はカテコールアミン類によって活性化される G タンパク共役型の受容体である。NR2C1 はほぼすべての組織に発現する核内受容体であり、転写制御に関与する。したがって、これらの受容体の既知の機能からは、IgY と結合する可能性は極めて低いと考えられた。

表 1. IgY 欠損鶏の胚盤で通常鶏よりも 2 倍以上発現が上昇した 19 個の遺伝子ならびにエンドサイトーシス機能を持った受容体と IgY 受容体の遺伝子

遺伝子シンボル	遺伝子名	増加倍率	Ent rez Gene
<i>ELN</i>	elastin (supravalvular aortic stenosis, Williams-Beuren syndrome)	3.03	396441
<i>PROCR</i>	protein C receptor, endothelial	3.03	424867
<i>CEP63</i>	centrosomal protein 63	2.83	424873
LOC423138	inner centromere protein-like	2.64	423138
<i>KLHL7</i>	kelch like family member 7 (Drosophila)	2.46	420612
<i>BROX</i>	BRO1 domain and CAAX motif containing	2.46	421334
<i>ALDH1A3</i>	aldehyde dehydrogenase 1 family member A3	2.46	395389
<i>ADRA2C</i>	adrenoceptor alpha 2C	2.30	428799
<i>FAM129A (NIBAN1)</i>	family with sequence similarity 129, member A	2.14	424451
<i>BMP6</i>	bone morphogenetic protein 6	2.14	420868
<i>LARP4B</i>	La ribonucleoprotein domain family member 4B	2.14	420457
LOC771537	uncharacterized LOC771537	2.14	771537
<i>FGF13</i>	fibroblast growth factor 13	2.14	414831
<i>PAK6</i>	p21 (RAC1) activated kinase 6	2.14	428837
<i>NR2C1</i>	nuclear receptor subfamily 2 group C member 1	2.14	373913
<i>C6orf57 (SDHAF4)</i>	chromosome 3 open reading frame, human C6orf57	2	421870
<i>RAD51</i>	RAD51 recombinase (<i>Saccharomyces cerevisiae</i>)	2	396086
<i>UGCG</i>	UDP-glucose ceramide glucosyltransferase	2	427335
<i>ZYX</i>	zyxin	2	418300
エンドサイトーシス機能を持った受容体と IgY 受容体			
<i>VLDLR (LR8)</i>	very low density lipoprotein receptor	1	396154
<i>LRP2L (LOC430303)</i>	low density lipoprotein receptor-related protein 2-like	1.32	430303
<i>FcRY (PLA2R1)</i>	phospholipase A2 receptor 1, 180 kDa	1.52	404304
<i>IGSF1 (ggFcR)</i>	immunoglobulin superfamily member 1	1.07	419114

VLDLR は卵母細胞で発現するリポタンパク質受容体であり、卵黄への脂肪の取り込みを担っているが、IgY 欠損による遺伝子発現の増加は見られなかった。LRP2L はエンドサイトーシスシグナルを有する一回膜貫通型の機能未知のタンパク質である。この遺伝子の発現量は IgY 欠損群でわずかに上昇傾向が観察された。また、既知の IgY 受容体である FcRY (He and

Bjorkman, 2009) の遺伝子発現量も IgY 欠損群で上昇傾向が見られた。FcRY は、胚盤での発現レベルは高値でないものの、卵母細胞を取り囲む卵胞組織には大量に発現することが知られている。そこで、LRP2L と FcRY に着目し、機能解析を進めることにした。

(2) RACE 法で判明した LRP2L の転写領域は NCBI のデータベースに登録された推定配列よりも短く、全長で 2,217 アミノ酸残基に翻訳されることが判明した。各種ソフトウェアでアミノ酸配列からタンパク質の構造を解析した結果、LRP2L はエンドサイトーシスシグナルを有する一回膜貫通型タンパク質で 3 つの領域に LDL 受容体クラス A ドメインを持つと考えられた。逆転写 PCR 法により白色卵胞と黄色卵胞の胚盤で LRP2L の強い発現が確認され、脾臓でも中程度の発現が確認された (図 1)。リアルタイム PCR 法により LRP2L は卵胞の組織内でも特に胚盤で強く発現することが判明した。免疫染色の結果、白色卵胞、黄色卵胞ともに LRP2L は卵母細胞膜上に強い発現が観察された (図 2)。

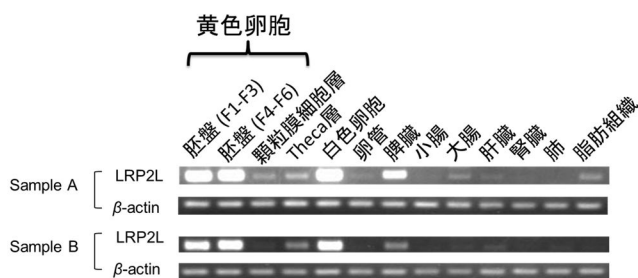


図 1. LRP2L の遺伝子発現分布 (逆転写 PCR)

胚盤のサンプルには雌ニワトリ 2 個体の F1-F3 黄色卵胞および F4-F6 黄色卵胞から得た胚盤をプールし、逆転写 PCR の鋳型に用いた。その他の組織には別の 2 個体から各組織を採取し、上記と同様にして鋳型に用いた。

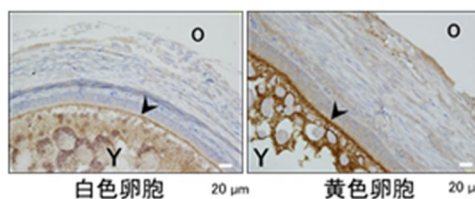
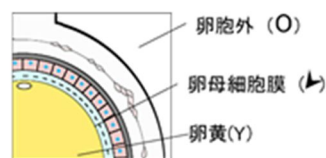


図 2. 卵胞組織における LRP2L の免疫染色

白色卵胞および黄色卵胞をパラフィン包埋し、20 μm に薄切した。脱パラフィン後、1 次抗体に抗 LRP2L 抗体、2 次抗体にウサギ IgG-HRP を用いて免疫染色した。DAB 反応後、ヘマトキシリンで対比染色を行った。

CBB 染色とウェスタンブロットング解析の結果、卵母細胞膜中の内因性 LRP2L とほぼ同一の分子サイズで分泌型 LRP2L のバンドが検出された (図 3)。リガンドブロットング法による結合解析の結果、IgY と分泌型 LRP2L との相互作用は検出されなかった (データ省略)。Sulfo-SBED クロスリンカーを用いた IgY と受容体との相互作用解析でも、分泌型 LRP2L と IgY との相互作用は検出されなかった (データ省略)。

以上から LRP2L の構造上の特徴や発現分布など潜在的な卵母細胞膜で働く受容体としての知見を得たが、LRP2L が IgY 受容体として働く可能性は極めて低いと考えられた。一方、新規の LDL 受容体ファミリーである LRP2L の真のリガンドはいまだ不明であり、さらなる調査が必要であろう。

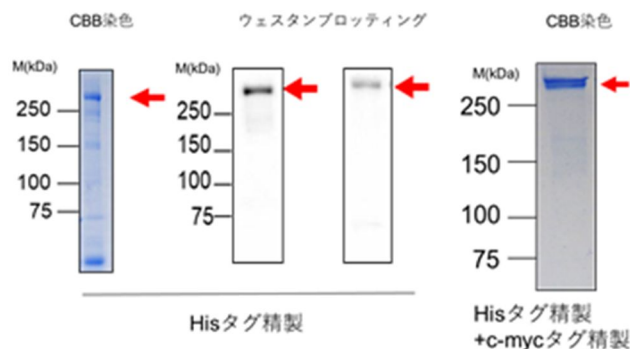


図 3. 分泌型 LRP2L 作出

作出した分泌型 LRP2L を His Spin Trap affinity column (GE Healthcare) で精製した。SDS-PAGE で分離後 CBB 染色法で分子サイズと夾雑物の混入を確認し、ウェスタンブロットング法で分子サイズを確認した (A)。分泌型 LRP2L をさらに c-myc タグで精製した後、CBB 染色法で夾雑物の混入を確認した (B)。

(3) 免疫染色によって、FcRY の卵胞や各組織におけるタンパク質レベルでの FcRY の組織内発現局在を調査した。免疫染色では、抗 FcRY ウサギ抗体を用いて産卵ニワトリの黄色卵胞における発現部位を調査した。卵胞では卵胞膜内層の基底膜付近で FcRY タンパク質が局在していた (図 4)。卵胞膜内層の基底膜付近では網状に発達した毛細血管が卵黄前駆物質を漏出していることから、FcRY が毛細血管の内皮で発現する可能性が示された。また、肝臓や脾臓の類洞内皮や、脾臓、胸腺、空腸のリンパ球にも FcRY が局在していることが明らかとなった (データ省略)。これらの類洞内皮およびリンパ球での発現は、血中 IgY 濃度の恒常性維持に関わる可能性が考えられた。

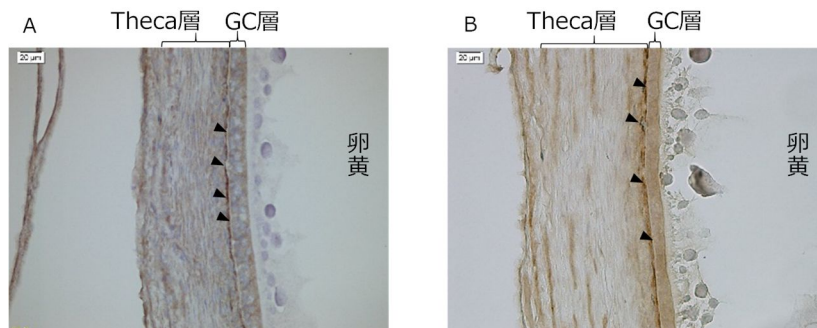


図4. 卵胞組織における FcRY の免疫染色

白色卵胞（右）および黄色卵胞（左）をパラフィン包埋し、2 μm に薄切した。脱パラフィン後、1 次抗体に抗 FcRY 抗体、2 次抗体にウサギ IgG-HRP を用いて免疫染色した。DAB 反応後、ヘマトキシリンで対比染色を行った。

FcRY と卵黄輸送能の異なる 3 種類の IgY-Fc 変異体 (G365A、WT、Y363A) との結合試験を行った。クロスリンカーの Sulfo-SBED を利用して IgY と FcRY との結合試験を実施した結果、既報通り FcRY は pH6.0 で IgY と結合し pH7.4 で IgY と解離した (図 5 上)。この手法を用いて卵黄への輸送能が異なる IgY-Fc 変異体と FcRY との結合試験を行った。はじめに、FcRY と Sulfo-SBED 架橋 IgY-Fc 変異体との結合能を検証した。続いて、FcRY と Sulfo-SBED 架橋 IgY の結合に対する過剰量の未標識 IgY-Fc 変異体 (WT、Y363A、G365A) による結合阻害能を検証した。その結果、FcRY への結合能は Y363A が最も低いこと、また G365A と WT の結合能は同等かあるいは G365A の方が高いことが明らかとなった (図 5 右)。この結果は、血中に投与した IgY-Fc 変異体の卵黄への輸送能が G365A>WT>Y363A であった (Takimoto et al., 2013) ことと変化の方向性が一致した。よって、IgY の血液から卵黄への輸送には FcRY が関与する可能性が示唆された。

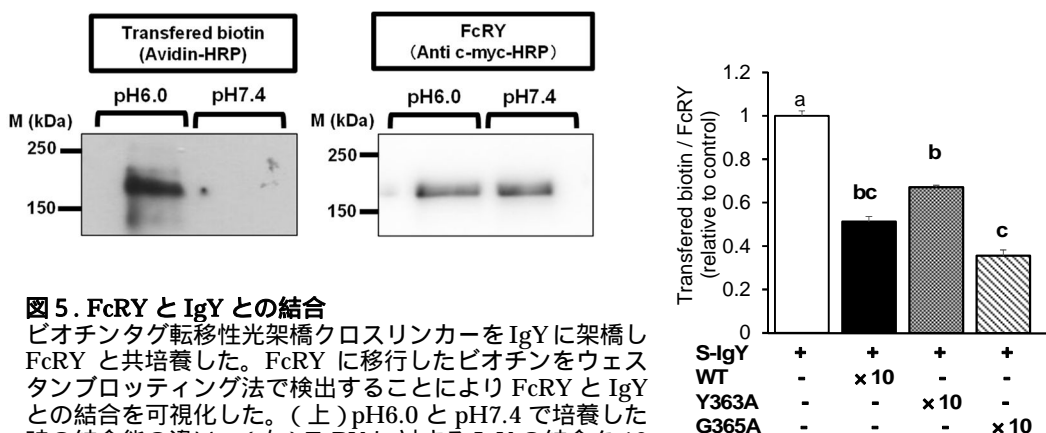


図5. FcRY と IgY との結合

ビオチンタグ転移性光架橋クロスリンカーを IgY に架橋し FcRY と共培養した。FcRY に移行したビオチンをウェスタンブロットング法で検出することにより FcRY と IgY との結合を可視化した。(上) pH6.0 と pH7.4 で培養した時の結合能の違い。(右) FcRY に対する IgY の結合を 10 倍量の IgY-Fc 変異体で競合させた時の阻害活性の違い。

本研究によって、鳥類の母子免疫では卵胞膜内層に発現する FcRY が血中 IgY の卵黄への輸送に関与する可能性が示唆された。今後、さらなる FcRY 発現の組織学的解析や培養細胞を用いた FcRY の機能試験、FcRY を欠損する母ドリ個体の作出により、FcRY が卵黄への IgY 輸送を担う真の受容体であることを証明する必要がある。

<引用文献>

He, Y. and Bjorkman, P. J. (2011) Structure of FcRY, an avian immunoglobulin receptor related to mammalian mannose receptors, and its complex with IgY. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 108: 12431-12436.

Murai, A., Murota, R., Doi, K., Yoshida, T., Aoyama, H., Koybayashi, M. and Horio, F. (2013). Avian IgY is selectively incorporated into the egg yolks of oocytes by discriminating Fc amino acid residues located on the Cu3/Cu4 interface. *Dev. Comp. Immunol.*, 39: 378-387.

Takimoto, T., Doi, K., Kobayashi, M., Horio, F. and Murai, A. (2013) Amino acid substitution in the Cu3 domain causes either elevation or reduction of IgY uptake into egg yolks of quail. *Vet. Immunol. Immunopathol.*, 153: 289-297.

Van Alten, P. J., Cain, W. A., Good, R. A. and Cooper, M. D. (1968) Gamma globulin production and antibody synthesis in chickens bursectomized as embryos. *Nature*, 217: 358-360.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Murai Atsushi, Kakiuchi Misako, Hamano Takahito, Kobayashi Misato, Tsudzuki Masaoki, Nakano Mikiharu, Matsuda Yoichi, Horio Fumihiko	4. 巻 175
2. 論文標題 An ELISA for quantifying quail IgY and characterizing maternal IgY transfer to egg yolk in several quail strains	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Veterinary Immunology and Immunopathology	6. 最初と最後の頁 16～23
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.vetimm.2016.04.013	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 Murai Atsushi, Kitahara Kazuki, Okumura Shouta, Kobayashi Misato, Horio Fumihiko	4. 巻 87
2. 論文標題 Oral antibiotics enhance antibody responses to keyhole limpet hemocyanin in orally but not muscularly immunized chickens	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Animal Science Journal	6. 最初と最後の頁 257～265
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） doi: 10.1111/asj.12424	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 Murai Atsushi, Kitahara Kazuki, Terada Haruka, Ueno Ayako, Ohmori Yasushige, Kobayashi Misato, Horio Fumihiko	4. 巻 97
2. 論文標題 Ingestion of paddy rice increases intestinal mucin secretion and goblet cell number and prevents dextran sodium sulfate-induced intestinal barrier defect in chickens	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Poultry Science	6. 最初と最後の頁 3577-3586
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3382/ps/pey202	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 Murai Atsushi, Hamano Takahito, Kakiuchi Misako, Kobayashi Misato, Horio Fumihiko	4. 巻 99
2. 論文標題 Evaluation of a receptor gene responsible for maternal blood IgY transfer into egg yolks using bursectomized IgY-depleted chickens.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Poultry Science	6. 最初と最後の頁 1914-1920
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.psj.2019.11.045	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 -

〔学会発表〕 計7件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 村井篤嗣・池田光貴・松波華菜子・佐々木諒・小林美里・堀尾文彦
2. 発表標題 卵黄抗体の輸送機構の解明：FcRY受容体の発現局在と結合特性
3. 学会等名 日本畜産学会第126回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 村井篤嗣・池田光貴・小林美里・堀尾文彦
2. 発表標題 ニワトリにおけるFcRY受容体の発現局在とIgY-Fc変異体に対する結合活性
3. 学会等名 日本家禽学会2018年秋季大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Murai, A
2. 発表標題 Maternal antibody transfer into eggs and new-born chicks in chicken and quail
3. 学会等名 International Symposium on Animal Production and Conservation for Sustainable Development (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 辰巳郁也・松波華菜子・小林美里・堀尾文彦・村井篤嗣
2. 発表標題 母ドリ卵黄へのIgY抗体の輸送に受容体は関与するのか FcRY受容体による制御
3. 学会等名 日本畜産学会第125回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Murai, A., Hamano, T., Takimoto, T., Kakiuchi, M., Kobayashi, M. and Horio, F.
2. 発表標題 Molecular basis of maternal blood IgY transfer into avian egg yolks
3. 学会等名 The 17th Asian-Australasian Association of Animal Production Societies Animal Science Congress (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 垣内美紗子・濱野貴仁・小林美里・堀尾文彦・村井篤嗣
2. 発表標題 IgY欠損鶏を活用した卵黄へのIgY輸送を担う受容体の探索
3. 学会等名 平成28年度東海畜産学会秋季大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 村井篤嗣・垣内美紗子・小林美里・堀尾文彦
2. 発表標題 FcRY受容体のIgY-Fc変異体に対する結合活性と卵黄IgY輸送への関与
3. 学会等名 日本家禽学会2017年度春季大会
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 Murai, A.	4. 発行年 2018年
2. 出版社 The United Graduate School of Agricultural Science, Gifu University). Gifu University	5. 総ページ数 2
3. 書名 Proceedings of International Symposium on Animal Production and Conservation for Sustainable Development 2018	

1. 著者名 村井篤嗣	4. 発行年 2017年
2. 出版社 畜産技術協会	5. 総ページ数 11
3. 書名 畜産技術：IgY抗体の卵黄への輸送機構の解明とその知見の応用	

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>名古屋大学大学院 生命農学研究科 動物栄養科学研究室ホムページ https://www.agr.nagoya-u.ac.jp/~anutr/</p>

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	吉村 崇 (Yoshimura Takashi)		
研究協力者	堀尾 文彦 (Horio Fumihiko)		