

令和 5 年 6 月 26 日現在

機関番号：32660

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2020～2022

課題番号：20H03246

研究課題名（和文）網羅的ショウジョウバエ変異体リソースによる高次ゲノム機能解析

研究課題名（英文）A chromosome-scale collection of CRISPR mutants in Drosophila

研究代表者

近藤 周（Kondo, Shu）

東京理科大学・先進工学部生命システム工学科・准教授

研究者番号：90408401

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,500,000円

研究成果の概要（和文）：ゲノム中の全遺伝子の機能を明らかにすることは、現代生物学における大目標の一つである。遺伝子機能を知る上で最も有用な手掛かりとなるのは、機能欠損変異体の表現型である。従って、全ての遺伝子について変異体を作成し、その表現型を記載することが、ゲノムを完全理解するための必要不可欠である。本研究では、ショウジョウバエ全14,000遺伝子のうち、約2,500について機能欠損型変異体（ノックアウト変異体）を作成した。その内、生存に必須な遺伝子は25%程度であった。非必須遺伝子の変異体の中には、代謝や行動といった高次機能の異常を示すものが多くあり、今後の詳細な解析のための基盤となる情報を得ることができた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究で作成したgRNA系統及びノックアウト系統は、国立遺伝学研究所ショウジョウバエ・ストックセンターより順次公開している（<https://shigen.nig.ac.jp/fly/nigfly/>）。系統は国内外の研究者が実費のみで購入することが可能であり、既に多くの研究者に活用されている。本研究で作成したノックアウトコレクションは、ショウジョウバエ研究全体を大きく推進する重要なリソースとして、今後長く利用されていくことが期待される。

研究成果の概要（英文）：Determining the function of all genes in a genome is one of the major goals of modern biology. Arguably the most informative clue to gene function is the phenotype of loss-of-function mutants. Therefore, it is essential to create mutants for all genes and describe their phenotypes in order to fully understand the genome. In this study, we generated loss-of-function mutants for approximately 2,500 of the 14,000 genes in the Drosophila genome. Of these, only about 25% of the genes were essential for development and survival. Among viable mutants, we found a few that showed abnormalities in higher-order functions such as metabolism and behavior, providing the basis for further detailed analysis.

研究分野：遺伝学

キーワード：ゲノム編集

## 1. 研究開始当初の背景

ゲノム中の全遺伝子の機能を明らかにすることは、現代生物学における大目標の一つである。遺伝子機能を知る上で最も有用な手掛かりとなるのは、機能欠損変異体の表現型である。従って、全ての遺伝子について変異体を作成し、その表現型を記載することが、ゲノムを完全理解するための必要不可欠である。モデル生物ショウジョウバエにおいては、ランダム変異導入とスクリーニングによる「順遺伝学」により、特定の表現型を示す変異体が網羅的に作成されてきた。しかしながらこの方法では、表現型の予測がつかなければ特定の遺伝子の変異体を得ることができず、現状では全体の15%程度の遺伝子にしか変異体は存在しない。特にゲノムの70%を占める非致死遺伝子の変異体は皆無に近い。その中には、行動・免疫・代謝など重要な高次機能に関わる遺伝子が多く存在すると予想される。従って今後は、狙った遺伝子を破壊して表現型を調べる「逆遺伝学」が、体系的な機能ゲノム解析においては必須であり、全遺伝子のノックアウト解析はショウジョウバエを含むモデル生物のゲノム研究における重要な課題であった。

## 2. 研究の目的

本研究の最終的な目標は、ショウジョウバエ全14,000遺伝子のノックアウトを作製し、その表現型解析によって様々な生命現象を支配する遺伝子経路を解析するものである。これまで大規模なノックアウト・ハエ作成は困難であったが、我々が独自に開発したゲノム編集技術「トランスジェニック Cas9 法」により大幅な効率化が達成され、全遺伝子のノックアウト作成に目処が立った。本研究期間内では、この方法を用いて第2染色体の全5,500遺伝子をノックアウトすることを目指した。得られた変異体の表現型を網羅的に解析することにより、個々の生命現象を支配するゲノム・システムの理解を目指す。5,500遺伝子は全ゲノムの約40%に相当することから、システム全体像を推定するのに十分なデータが得られると予想された。

## 3. 研究の方法

### (1) 大規模ノックアウト変異体の作成

第2染色体の全遺伝子に対して、タンパク質コード領域内を1カ所切断するようなgRNAを発現するトランスジェニック系統(U6-gRNA系統)を作成した。U6-gRNA系統は生殖細胞特異的nos-Cas9系統と交配し、その孫であるF2世代の8個体からそれぞれ変異候補系統を樹立した。候補系統のゲノムDNAをPCR・シーケンス解析し、標的遺伝子内にフレームシフト変異を持つものを選別した。変異を誘導する染色体はセントロメア近傍にFRT配列を持ち、得られた変異体は直ちにモザイク解析が可能である。

### (2) 変異体の基本表現型データベースの構築

得られた第2染色体遺伝子の変異体について、以下の基本的な表現型を解析した。

- 致死性：ホモ接合体が成虫バエまで発生するかどうか調べた。成虫になる以前に致死となる場合は、致死となる発生段階を、胚発生期・幼虫期・蛹期に区分して記録した。
- 妊性：ホモ接合体が不妊になるかどうか、雌雄それぞれについて調べた。
- モザイク解析による細胞レベルでの表現型：複眼特異的FLPや胸部特異的FLP発現系統と変異体系統を交配し、複眼/胸部組織内にモザイク状にホモ接合体細胞を形成させた。ホモ接合体細胞集団(色素の有無で識別可能)を観察することにより、変異細胞が致死になるか、細胞分化に異常を生じるかを調べた。

### (3) 非致死遺伝子のシステムゲノム解析

これまでの研究から、ショウジョウバエ全遺伝子の70%程度は、研究室内での生存や生殖に必須のない非致死遺伝子であることがわかっている。これらの遺伝子は自然界においては様々なストレスに対応して恒常性を保つ役割を持っていたり、行動などの個体レベルの高次機能に関わっていたりすると予想される。本研究では、そのうちの「A. 代謝」と「B. 痛覚」について、以下の方法で第2染色体遺伝子の機能を網羅的に解析した。

#### A. 飢餓状態に適応するための遺伝子の探索

通常の飼育培地からよりもタンパク質・炭水化物・脂質の量が1/10に減らされた貧栄養培地で個々の変異体を飼育し、貧栄養状態のみで致死になる変異体をスクリーニングした。

#### B. 高温忌避行動に関わる遺伝子の探索

自然界には極端な温度・有害物質・機械刺激などの不快因子が無数に存在し、動物の生命維持にはこれらの因子の影響を回避することが必須である。ハエは高温を痛覚として感知し、安全な場所に避難する能力を持つ。本研究では、高温を回避することができない変異体をスクリーニングし、高温の感知から回避行動までのプロセスに関わる遺伝子群を探索した。

#### 4. 研究成果

実験は、第2染色体を右腕(2L)と左腕(2R)に分割して行った。まず、2Lに存在する約2,500のタンパク質コード遺伝子のうち、2,356遺伝子についてgRNA発現システムを作成し、ノックアウト作成を試みた。その内の69%に相当する1,625遺伝子について、フレームシフトを伴うindel変異の誘導に成功し、ノックアウト系統として樹立した(図1)。ノックアウトが得られなかった原因は、indelが全く得られなかったケース、indelは得られたがフレームシフトを伴わなかったケースの2つが大半を占めた。これらの遺伝子については、2つ目のgRNA配列を設計して再実験を行い、現在までに1,863個の遺伝子についてノックアウト系統の樹立に成功した。2Rに関しては、現時点で約2,000遺伝子のgRNA発現システムと、約500遺伝子のノックアウトシステムを樹立した。2Rに存在する遺伝子のノックアウト作成は、今後も引き続き実験を継続する。

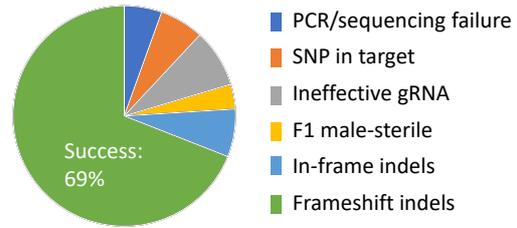


図1 CRISPRの変異誘導効率

作成したノックアウト系統のうち、2Lの遺伝子について表現型の解析を行った。ホモ接合体で親バエまで発生することができない致死遺伝子は、約25%を占めた。また、親まで発生するが、不妊になるものは、オス不妊が全体の5%、メス不妊が全体の2.5%であった。先行研究において致死との報告がある遺伝子167個のうち、157個(94%)は今回新たに作成した変異体も致死であった。このことから、CRISPRで作成したフレームシフトを伴うindelは強い機能欠損を引き起こし、偽陰性の割合は極めて低いことがわかった。なお、先行研究と今回の結果の齟齬については、先行研究に致死性の検証が不十分と思われるケースが多かった。同様に、本来致死にならないはずの遺伝子が致死になるケースを評価したところ、作成した全変異体の4%程度存在し、オフターゲットの必須遺伝子に変異が生じていると推定された。このことから、偽陽性の頻度は無視できないレベルであり表現型の解釈にはレスキュー実験などの検証実験が欠かせないといえる。

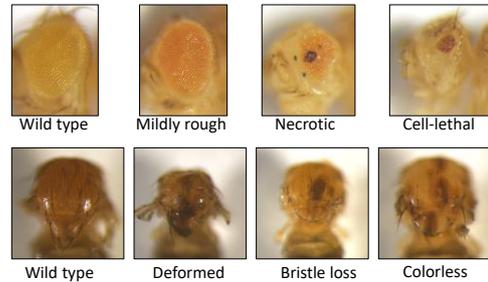


図2 致死遺伝子のモザイク解析

個体致死となる400の遺伝子については、モザイク解析により、細胞レベルでの表現型の解析を行った。複眼および胸部にてホモ接合体細胞のクローンを誘導し表現型を観察した。8%の遺伝子は細胞致死となり、27%の遺伝子では様々な形態異常が観察された(図2)。残りの65%の遺伝子については何も異常は観察されなかった。過去に報告のある発生異常変異体は、今回のノックアウト解析からも同じ結果が得られたが、新規の発生異常遺伝子はほとんどなかった。このことから、過去に行われたショウジョウバエの発生に関わる一連の遺伝学研究は、網羅的に鍵となる遺伝子を同定することに成功していたことが裏付けられた。

さらに、ホモ接合体で致死とならない1,200の変異体について高次機能の異常を検討した。貧栄養培地で致死になる変異体のスクリーニングからは、1つの遺伝子が発見された。この遺伝子はリパーゼの一つをコードしており、栄養状態依存的に働く可能性が示唆された。高温忌避行動に異常が出る変異体のスクリーニングからは、10個の遺伝子が発見された(図3)。これらの遺伝子の多くは神経で特異的に発現している機能未知遺伝子で、今後の詳細な機能解析により新たな知見が得られるものと期待される。

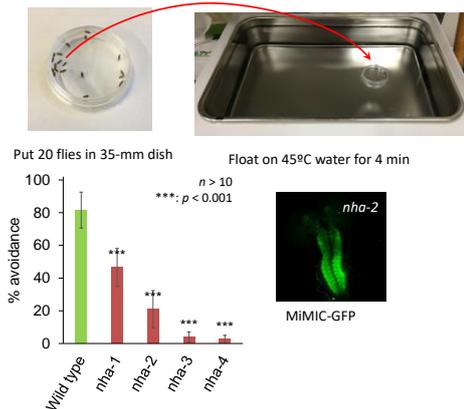


図3 高温忌避行動の異常を示す変異体

本研究で作成したgRNA系統及びノックアウト系統は、国立遺伝学研究所ショウジョウバエ・ストックセンターより順次公開している(<https://shigen.nig.ac.jp/fly/nigfly/>)。系統は国内外の研究者が実費のみで購入することが可能であり、既に多くの研究者に活用されている。本研究で作成したノックアウトコレクションは、ショウジョウバエ研究全体を大きく推進する重要なリソースとして、今後長く利用されていくことが期待される。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計28件（うち査読付論文 28件 / うち国際共著 17件 / うちオープンアクセス 15件）

1. 著者名 Nagata Rina, Akai Nanami, Kondo Shu, Saito Kuniaki, Ohsawa Shizue, Igaki Tatsushi	4. 巻 32
2. 論文標題 Yorkie drives supercompetition by non-autonomous induction of autophagy via bantam microRNA in <i>Drosophila</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 1064 ~ 1076.e4
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2022.01.016	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 Joseph Brian, Scala Chaz, Kondo Shu, Lai Eric C	4. 巻 5
2. 論文標題 Molecular and genetic dissection of recursive splicing	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Life Science Alliance	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) 10.26508/lsa.202101063	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 Yoshinari Yuto, Kosakamoto Hina, Kamiyama Takumi, Hoshino Ryo, Matsuoka Rena, Kondo Shu, Tanimoto Hiromu, Nakamura Akira, Obata Fumiaki, Niwa Ryusuke	4. 巻 12
2. 論文標題 The sugar-responsive enteroendocrine neuropeptide F regulates lipid metabolism through glucagon-like and insulin-like hormones in <i>Drosophila melanogaster</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Nature Communications	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) 10.1038/s41467-021-25146-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 -
1. 著者名 Pojer Jonathan M., Manning Samuel A., Kroeger Benjamin, Kondo Shu, Harvey Kieran F.	4. 巻 24
2. 論文標題 The Hippo pathway uses different machinery to control cell fate and organ size	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 iScience	6. 最初と最後の頁 102830 ~ 102830
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.isci.2021.102830	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 Bu Shufeng, Yong Wei Lin, Lim Bryan Jian Wei, Kondo Shu, Yu Fengwei	4. 巻 22
2. 論文標題 A systematic analysis of microtubule destabilizing factors during dendrite pruning in <i>Drosophila</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 EMBO reports	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) 10.15252/embr.202152679	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

1. 著者名 Pojer Jonathan M., Saiful Hilmi Abdul Jabbar, Kondo Shu, Harvey Kieran F.	4. 巻 17
2. 論文標題 Crumbs and the apical spectrin cytoskeleton regulate R8 cell fate in the <i>Drosophila</i> eye	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 PLOS Genetics	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) 10.1371/journal.pgen.1009146	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 Mizuno Yosuke, Imura Eisuke, Kurogi Yoshitomo, Shimada Niwa Yuko, Kondo Shu, Tanimoto Hiromu, Hucklesfeld Sebastian, Pankratz Michael J., Niwa Ryusuke	4. 巻 63
2. 論文標題 A population of neurons that produce hugin and express the diuretic hormone 44 receptor gene projects to the corpora allata in <i>Drosophila melanogaster</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Development, Growth & Differentiation	6. 最初と最後の頁 249 ~ 261
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/dgd.12733	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

1. 著者名 Petrignani Bianca, Rommelaere Samuel, Hakim Mishnaevski Ketty, Masson Florent, Ramond Elodie, Hilu Dadia Reut, Poidevin Mickael, Kondo Shu, Kurant Estee, Lemaitre Bruno	4. 巻 22
2. 論文標題 A secreted factor NimrodB4 promotes the elimination of apoptotic corpses by phagocytes in <i>Drosophila</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 EMBO reports	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) 10.15252/embr.202052262	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

1. 著者名 Ramond Elodie, Petrignani Bianca, Dudzic Jan Paul, Boquete Jean Philippe, Poidevin Mickael, Kondo Shu, Lemaitre Bruno	4. 巻 287
2. 論文標題 The adipokine NimrodB5 regulates peripheral hematopoiesis in <i>Drosophila</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The FEBS Journal	6. 最初と最後の頁 3399 ~ 3426
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/febs.15237	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

1. 著者名 Zirin Jonathan et al.	4. 巻 214
2. 論文標題 Large-Scale Transgenic <i>Drosophila</i> Resource Collections for Loss- and Gain-of-Function Studies	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Genetics	6. 最初と最後の頁 755 ~ 767
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1534/genetics.119.302964	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

1. 著者名 Li Xiaoxue, Rommelaere Samuel, Kondo Shu, Lemaitre Bruno	4. 巻 52
2. 論文標題 Renal Purge of Hemolymphatic Lipids Prevents the Accumulation of ROS-Induced Inflammatory Oxidized Lipids and Protects <i>Drosophila</i> from Tissue Damage	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Immunity	6. 最初と最後の頁 374 ~ 387.e6
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.immuni.2020.01.008	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 Vissers Joseph H. A., Dent Lucas G., House Colin M., Kondo Shu, Harvey Kieran F.	4. 巻 215
2. 論文標題 Pits and CtBP Control Tissue Growth in <i>Drosophila melanogaster</i> with the Hippo Pathway Transcription Repressor Tgi	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Genetics	6. 最初と最後の頁 117 ~ 128
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1534/genetics.120.303147	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

1. 著者名 Imura Eisuke, Shimada-Niwa Yuko, Nishimura Takashi, Huckesfeld Sebastian, Schlegel Philipp, Ohhara Yuya, Kondo Shu, Tanimoto Hiromu, Cardona Albert, Pankratz Michael J., Niwa Ryusuke	4. 巻 30
2. 論文標題 The Corazonin-PTTH Neuronal Axis Controls Systemic Body Growth by Regulating Basal Ecdysteroid Biosynthesis in <i>Drosophila melanogaster</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 2156 ~ 2165
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2020.03.050	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 Sun Huan, Nishioka Tomoki, Hiramatsu Shun, Kondo Shu, Amano Mutsuki, Kaibuchi Kozo, Ichinose Toshiharu, Tanimoto Hiromu	4. 巻 40
2. 論文標題 Dopamine Receptor Dop1R2 Stabilizes Appetitive Olfactory Memory through the Raf/MAPK Pathway in <i>Drosophila</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The Journal of Neuroscience	6. 最初と最後の頁 2935 ~ 2942
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1523/JNEUROSCI.1572-19.2020	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 Kannangara Jade R., Henstridge Michelle A., Parsons Linda M., Kondo Shu, Mirth Christen K., Warr Coral G.	4. 巻 216
2. 論文標題 A New Role for Neuropeptide F Signaling in Controlling Developmental Timing and Body Size in <i>Drosophila melanogaster</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Genetics	6. 最初と最後の頁 135 ~ 144
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1534/genetics.120.303475	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

1. 著者名 Pop Sinziana, Chen Chin-Lin, Sproston Connor J, Kondo Shu, Ramdya Pavan, Williams Darren W	4. 巻 9
2. 論文標題 Extensive and diverse patterns of cell death sculpt neural networks in insects	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 eLife	6. 最初と最後の頁 e59566
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7554/eLife.59566	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 Yoshinari Yuto, Ameku Tomotsune, Kondo Shu, Tanimoto Hiromu, Kuraiishi Takayuki, Shimada-Niwa Yuko, Niwa Ryusuke	4. 巻 9
2. 論文標題 Neuronal octopamine signaling regulates mating-induced germline stem cell increase in female <i>Drosophila melanogaster</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 eLife	6. 最初と最後の頁 e57101
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7554/eLife.57101	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 Rives-Quinto Noemi, Komori Hideyuki, Ostgaard Cyrina M, Janssens Derek H, Kondo Shu, Dai Qi, Moore Adrian W, Lee Cheng-Yu	4. 巻 9
2. 論文標題 Sequential activation of transcriptional repressors promotes progenitor commitment by silencing stem cell identity genes	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 eLife	6. 最初と最後の頁 e56187
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7554/eLife.56187	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 Zhang Chen, Daubnerova Ivana, Jang Yong-Hoon, Kondo Shu, Zitnan Dusan, Kim Young-Joon	4. 巻 118
2. 論文標題 The neuropeptide allatostatin C from clock-associated DN1p neurons generates the circadian rhythm for oogenesis	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 e2016878118
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.2016878118	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

1. 著者名 Kanno Mai, Hiramatsu Shun, Kondo Shu, Tanimoto Hiromu, Ichinose Toshiharu	4. 巻 11
2. 論文標題 Voluntary intake of psychoactive substances is regulated by the dopamine receptor Dop1R1 in <i>Drosophila</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 3432
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-021-82813-0	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 Sadanandappa Madhumala K., Sathyanarayana Shivaprasad H., Kondo Shu, Bosco Giovanni	4. 巻 17
2. 論文標題 Neuropeptide F signaling regulates parasitoid-specific germline development and egg-laying in <i>Drosophila</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 PLOS Genetics	6. 最初と最後の頁 e1009456
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pgen.1009456	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 Kitatani Yasuko, Tezuka Akane, Hasegawa Eri, Yanagi Satoyoshi, Togashi Kazuya, Tsuji Masato, Kondo Shu, Parrish Jay Z., Emoto Kazuo	4. 巻 16
2. 論文標題 <i>Drosophila</i> miR-87 promotes dendrite regeneration by targeting the transcriptional repressor Tramtrack69	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 PLOS Genetics	6. 最初と最後の頁 e1008942
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pgen.1008942	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 Nobuhiro Yamagata, Yasuhito Imanishi, Hongyang Wu, Shu Kondo, Hiroko Sano, Hiromu Tanimoto	4. 巻 16
2. 論文標題 Nutrient responding peptide hormone CCHamide-2 consolidates appetitive memory	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Front Behav Neurosci	6. 最初と最後の頁 986064
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fnbeh.2022.986064	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 Chikara Takeuchi, Moe Yokoshi, Shu Kondo, Aoi Shibuya, Kuniaki Saito, Takashi Fukaya, Haruhiko Siomi, Yuka W Iwasaki	4. 巻 50
2. 論文標題 Mod(mdg4) variants repress telomeric retrotransposon HeT-A by blocking subtelomeric enhancers	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Nucleic Acids Res	6. 最初と最後の頁 11580-11599
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/nar/gkac1034	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 Komori Yuma, Takayama Koichi, Okamoto Naoki, Kamiya Masaki, Koizumi Wataru, Ihara Makoto, Misawa Daitaro, Kamiya Kotaro, Yoshinari Yuto, Seike Kazuki, Kondo Shu, Tanimoto Hiromu, Niwa Ryusuke, Sattelle David B., Matsuda Kazuhiko	4. 巻 19
2. 論文標題 Functional impact of subunit composition and compensation on <i>Drosophila melanogaster</i> nicotinic receptors-targets of neonicotinoids	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 PLOS Genetics	6. 最初と最後の頁 e1010522
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pgen.1010522	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 Thoma Vladimirov, Sakai Shuhei, Nagata Koki, Ishii Yuu, Maruyama Shinichiro, Abe Ayako, Kondo Shu, Kawata Masakado, Hamada Shun, Deguchi Ryusaku, Tanimoto Hiromu	4. 巻 120
2. 論文標題 On the origin of appetite: GLWamide in jellyfish represents an ancestral satiety neuropeptide	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 e2221493120
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.2221493120	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 Kurogi Yoshitomo, Imura Eisuke, Mizuno Yosuke, Hoshino Ryo, Nouzova Marcela, Matsuyama Shigeru, Mizoguchi Akira, Kondo Shu, Tanimoto Hiromu, Noriega Fernando G., Niwa Ryusuke	4. 巻 150
2. 論文標題 Female reproductive dormancy in <i>Drosophila</i> is regulated by DH31-producing neurons projecting into the corpus allatum	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Development	6. 最初と最後の頁 dev201186
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/dev.201186	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 Oikawa Izumi, Kondo Shu, Hashimoto Kao, Yoshida Akiho, Hamajima Megumi, Tanimoto Hiromu, Furukubo-Tokunaga Katsuo, Honjo Ken	4. 巻 12
2. 論文標題 A descending inhibitory mechanism of nociception mediated by an evolutionarily conserved neuropeptide system in <i>Drosophila</i>	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 eLife	6. 最初と最後の頁 RP85760
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7554/eLife.85760	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1件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 Shu Kondo
2. 発表標題 Lessons learned and resources available from the NIG-Japan systematic large-scale in vivo CRISPR knockout project
3. 学会等名 64th Annual Drosophila Research Conference (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023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
---------	---------