

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成26年3月31日現在

機関番号：14301
 研究種目：若手研究（S）
 研究期間：2009～2013
 課題番号：21671004
 研究課題名（和文） ゲノムワイドな遺伝子ネットワーク解析による脊索動物の発生と進化のシステムの理解
 研究課題名（英文） A systems-level understanding of gene networks for the development and evolution of the chordate body plan
 研究代表者 佐藤 ゆたか（SATO, Yutaka）
 京都大学・大学院理学研究科・准教授
 研究者番号：40314174
 交付決定額（研究期間全体）：（直接経費）80,200,000円、（間接経費）24,060,000円

研究成果の概要（和文）：カタユレイボヤは脊椎動物とともに脊索動物門を構成する動物である。本研究では、ゲノムの情報に基づく手法によって、卵内に蓄えられた母性因子は5つの異なる遺伝子ネットワークの初期状態を作り出すことを明らかにし、そこから始まる胚発生の遺伝子ネットワークを時間的・空間的に調節する機構を解析した。脊椎動物の頭部ブラコードの誕生に関わった可能性のある遺伝子回路の発見し、動物の背腹軸決定に使われるシグナル分子 *Admp* に特異的なアンタゴニスト *Pinhead* の同定した。*Admp-Pinhead* の遺伝子ペアが進化の上でゲノム上で隣接する位置に保存されてきた背景にある新奇転写抑制機構を明らかにした。

研究成果の概要（英文）：The ascidian, *Ciona intestinalis*, belongs to the same phylum, Chordata, as vertebrates. We demonstrated that maternal information in eggs of the ascidian establishes five distinct initial states for gene networks. We analyzed the embryonic gene networks, which start from these five initial states. We found that a genetic circuit that could have been involved in emergence of vertebrate anterior placodes. We also identified *Pinhead* as a novel antagonist specific for *Admp* signaling molecule, which is used for establishment of the dorsoventral axis in animal embryos. *Admp* gene abuts on *Pinhead* gene in genomes from insects to vertebrates. We uncovered that this conserved genomic configuration is due to a novel DNA-loop mediated mechanism for transcriptional repression.

研究分野：複合新領域

科研費の分科・細目：ゲノム科学・基礎ゲノム科学

キーワード：ホヤ、ゲノム、遺伝子ネットワーク、転写調節、BMPシグナリング、*Pinhead*

1. 研究開始当初の背景

動物の卵は、受精後に、卵内に蓄えられた母性遺伝情報をもとに遺伝子発現が起こり、発生が進行する。発生の進行にともなって、異なる系譜の細胞では異なる種類の遺伝子が発現し、個々の細胞が特殊化されていく。この細胞系譜特異的な遺伝子発現の調節は、主として配列特異的に結合する転写調節因子によって担われている。転写調節因子はそれ自身の発現が別の転写調節因子によって調節されており、ネットワークを作っている。動物の胚は多細胞であり、個々の細胞で機能するネットワークはシグナル分子を介した

細胞間相互作用によってお互いに干渉する。

遺伝子ネットワークが明らかになるに連れ、遺伝子の差次的発現は、ネットワークの機能として、論理的に説明されてきている。しかし、時間的な進行がどのように調節され、動物胚という三次元構造をもつ空間を利用して、細胞間のネットワークが協調していくのか、厳密に検証されている例は少ない。

遺伝子ネットワークは、それ自体が進化の産物であり、また、新しい形質をつくりだす源である。遺伝子ネットワークの性質を理解することによって、進化の上で遺伝子ネットワークにどのような変化が起こってきたの

かを理解することにつながると期待される。

本研究の研究材料として用いるホヤは、脊椎動物と同じ脊索動物門に属しながら、ゲノムサイズが小さく、ゲノムワイドな解析が比較的容易である。また、胚を構成する細胞の数が少なく、細胞単位で遺伝子の挙動を追跡できる。実際に、ゲノムにコードされるすべての調節遺伝子の胚発生における発現パターンは細胞の単位で記載し、網羅的な遺伝子ノックダウンを進めてきた。その点で、ホヤはもっともよく発生の遺伝子ネットワークが理解されている動物の1つとなっている。

2. 研究の目的

- (1) ゲノムにコードされるすべての調節遺伝子を対象にして、遺伝子ネットワークがどのようにして、動物の発生をコントロールして細胞の違いを作り出していくかを、初期状態確立から組織の特殊化まで明らかにする。
- (2) 動物胚の遺伝子ネットワークにたいする空間的(胚などの形)・時間的(細胞分裂のタイミングなど)制約との関連性を理解する。
- (3) 以上の理解を通じて、遺伝子ネットワークが進化の上でどのように変化しうるのか、それによってどのような新しい形質の獲得につながってきたのかの理解につなげる。

3. 研究の方法

バイアスをかけずに遺伝子ネットワークを評価するために、現象から原因遺伝子を探るのではなく、ゲノムにコードされる遺伝子を可能な限り網羅的に調べる方法を取った。転写調節因子やシグナル分子を中心とした遺伝子ネットワークの解析を最初の解析対象として、可能な限りその範囲を拡げるという方法をとった。ゲノム情報を整備しつつ、ゲノムにコードされる遺伝子の同定、その網羅的な発現パターン解析、発現している遺伝子についての網羅的機能解析をおこない、いくつかの遺伝子についてはさらに詳細な解析をおこなった。

4. 研究成果

(1) 動物胚でクロマチン免疫沈降をハイスループットにおこなう方法を確立させた。既知の遺伝子ネットワークの中から15個の転写調節因子をえらんで、実際にクロマチン免疫沈降実験をおこない、そのプロファイルを明らかにした。その結果から既知のノックダウン実験に基づく遺伝子ネットワークで観察されている調節関係はほぼ例外なく直接の転写調節因子の結合によるものであることが明らかとなった。

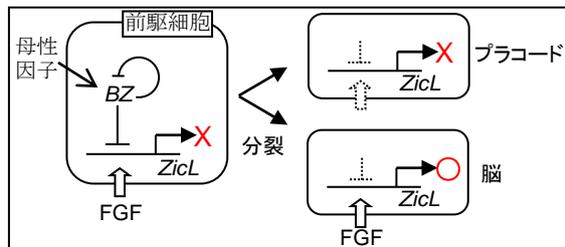
この結果を受けて、当初の予定を変更して、さらにクロマチン免疫沈降実験を進めることをやめ、すべての調節が直接の結合によるものであることを仮定して、次の解析に移る

こととした。

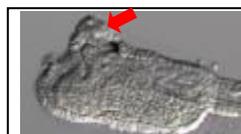
(2) 遺伝子ネットワークと調節遺伝子の網羅的発現プロファイルを、空間的発現パターン及び時間的発現パターンの両面から、論理的に精査し、以下の問題について調べた。

① 脳の運命決定回路の時間的な調節機構

ホヤ幼生の脳と前方ブラコード(付着突起)は同一の系譜の細胞から生じる。脳ではFGFシグナルによって*ZicL*転写因子の発現が誘導され、運命が決定される。細胞系譜の上では、脳と前方ブラコードの運命は、原腸胚期におこる細胞分裂の結果として分離する。この分裂後、脳に運命づけられる細胞のみがFGFを発現している細胞に隣接しているため、そこで*ZicL*が発現する。しかし、同じFGFシグナルの活性化は32細胞期から原腸胚期直前まで胚のほぼ全領域で起こっている。つまり*ZicL*の発現が32細胞期に誘導されずに、脳とブラコードの発生運命が分岐する細胞分裂後にのみ誘導されるという時間的な調節がおこなわれているはずである。実際に我々はこの調節がBlimp様転写調節因子(BZ)によっておこなわれていることを見出した。BZは脳と前方ブラコードの共通の前駆細胞において、*ZicL*の発現を抑制している。BZは自身の転写も抑制し、一定時間後にBZの転写が停止するため、*ZicL*に対する抑制も解除される。この解除のタイミングが脳とブラコードの発生運命が分岐する細胞分裂に一致しており、遺伝子ネットワークはBZの自己抑制回路によって時間を調節し、適切な時間に*ZicL*を発現させている。



BZの遺伝子ノックダウンをおこなうと、*ZicL*が前駆細胞に発現してしまい、その結果、前方ブラコードになるはずの細胞もすべて脳へと分化してしまう。動物の進化の上で脳は古い構造であり、前方ブラコードは脊椎動物へいたる進化の過程で獲得されてきたと考えられている。これらのことは、BZの抑制遺伝子回路は、進化の過程で後から付加されたものであり、この回路の付加が進化の上での前方ブラコードの獲得に重要な役割を果たしたことを示唆している。

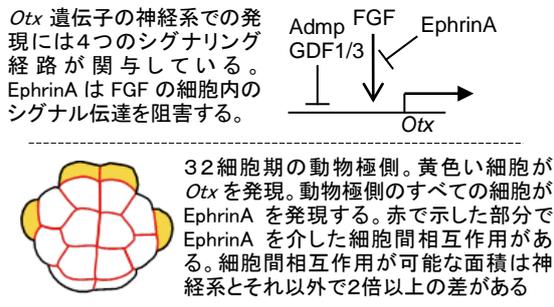


BZ機能阻害胚では分裂前に*ZicL*が発現する結果、本来ブラコードになる細胞もすべて脳になり、大きな脳が形成される

②神経誘導の空間的な調節機構について

ホヤの神経系の発生は 32 細胞期胚の動物極側 2 対の細胞で *Otx* 遺伝子が発現することで始まる。この *Otx* 遺伝子の発現は FGF シグナルによって誘導される。しかし FGF は植物極側全体で発現しており、胚の 3 次元構造の中で考えると、神経系の運命決定は計算上 1.2 倍程度の違いで生じることになる。

網羅的発現解析から、この時期のホヤ胚には FGF の他に 4 つのシグナリングリガンドが発現していることがわかってきた。単独および複数の組み合わせで遺伝子ノックダウンをおこない、FGF, *Admp*, GDF1/3, EphrinA の 4 つの遺伝子が *Otx* の発現に関与していることを明らかにした。FGF は潜在的にすべての予定外胚葉細胞に対して *Otx* の発現を誘導しており、GDF1/3-like, *Admp*, EphrinA が負に調節していることがわかった。*Admp*, GDF1/3 は、*Otx* のエンハンサーを通じて、微弱な活性化シグナルに反応しないようにしている。一方、EphrinA は、接触型のシグナル伝達をおこなうという特徴を活かして、外胚葉細胞に外胚葉細胞に囲まれた内部の細胞そうではない外側の細胞の 2 つを作り出し、後者が *Otx* を発現する。つまり、分泌性のシグナルの勾配ではなく、接触型のシグナルによる細胞間の接触面積の違いが神経系を生み出す主たる要因であった。

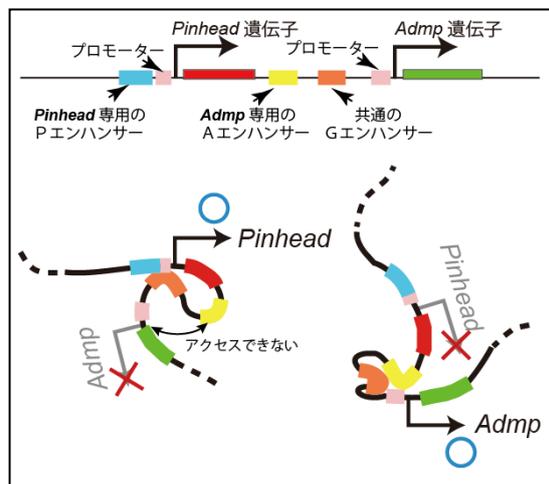


③ホヤ尾芽胚の表皮は少なくとも 6 個の性質の異なる領域に分かれている。BMP の 1 種である *Admp* はホヤの表皮の側方から背側の領域にかけて発現・分泌され、腹側の領域に運搬されて、腹側の領域を誘導する。腹側では *Admp* の誘導を受けて BMP2/4 が発現する。本研究で、*Pinhead* と呼ばれる分泌性の *Admp* に特異的に結合する新奇アンタゴニスト分子が BMP2/4 と同時に発現することが明らかにした。*Pinhead* は BMP2/4 には結合できないという特異性をもっているため、*Admp* によって起動された腹側の発生プログラムは BMP2/4 による BMP シグナルによって維持され続ける一方で、*Admp* が背側から供給され続けても腹側の領域を一定の大きさに保つことができる機構を明らかにした。

Pinhead は、ゲノム上で *Admp* に隣接してコードされている。*Pinhead* 遺伝子と *Admp* 遺伝

子の間には共通のエンハンサーが存在し、そのエンハンサーは、BMP シグナルによって *Pinhead* 遺伝子が発現するようになると *Pinhead* 遺伝子のプロモーターと相互作用することを Chromosome Conformation Capture 法によって明らかにした。この相互作用が起こると、DNA のループができるが、このループの中に *Admp* の発現に必要なエンハンサーが存在する。DNA ループの形成によって、このエンハンサーの機能が阻害され、*Pinhead* が転写されている時は、*Admp* の転写が起こらないことを見出した。

ゲノム上のこの 2 つの遺伝子の並びは昆虫から脊椎動物まで保存されている。この転写抑制の機構のために *Pinhead* と *Admp* の遺伝子の並びは進化の上で高度に保存されてきたのだと考えられ、実際にメダカでも同じ抑制機構が存在していた。



(3) ホヤ胚の遺伝子ネットワークは 16 細胞期に胚性のゲノムからの転写が起こって始まる。この最初の遺伝子発現は母性因子によって引き起こされる。この時期に転写が開始する転写調節遺伝子は 10 個のみであり、その発現パターンは 6 種類ある。

①受精卵から 32 細胞期胚までの各発生段階の全胚と、8~32 細胞期胚の単離割球について遺伝子発現プロファイル解析をおこなった。その結果、16 細胞期までに母性因子によって確立される胚性ゲノムから発現する遺伝子の発現パターンは、既知の 6 種類を含めた 9 種類が存在していた。その遺伝子発現パターンをもとに細胞を分類すると、左右 8 対の細胞は 5 つの異なる細胞に分類でき、母性因子は 5 つの異なる初期状態を作り出していることが明らかとなった。

細胞単位の遺伝子プロファイリングからは、割球特異的に発現する遺伝子が同定された。遺伝子ネットワークに調節される非調節遺伝子の中から、胚の形や細胞周期に影響を与え、細胞間相互作用に間接的に関わる因子

の網羅的にスクリーニングを試みた。研究機関終了までに機能を明らかにできなかった候補遺伝子もあるが、成果の一部は上述の *BZ* 遺伝子の発見につながった。

②母性因子による初期状態の確立がどのような機構で起こるか、解析をおこなった。過去の研究で、GATA、 β -catenin、Zic 様転写因子である *Machol* の3つの因子が、重要な母性因子として同定されていた。遺伝子ノックダウンや過剰発現実験とレポーター遺伝子を使った実験を組み合わせると解析をおこなったところ、従来考えられていたように、3つの因子がそれぞれ動物極側、植物極側、後方で遺伝子発現を活性化するという単純なモデルでは、前項目で示した9つの遺伝子発現パターンは説明がつかないことがわかった。解析を進め、これらの3つの因子はTCF転写因子とタンパク質のレベルで相互作用し、それぞれの領域で相互排他的に働く仕組みがあることがわかった。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 15 件)

- (1) T. Ikeda, T. Matsuoka, Y. Satou. (2013). A time delay gene circuit is required for palp formation in the ascidian embryo. **Development**. 140, 4703-4708. (10.1242/dev.100339) 査読有
- (2) N. Ohta, Y. Satou. (2013). Multiple Signaling Pathways Coordinate to Induce a Threshold Response in a Chordate Embryo. **PLoS Genet**. 9, e1003818. (10.1371/journal.pgen.1003818) 査読有
- (3) T. Matsuoka, T. Ikeda, K. Fujimaki, Y. Satou. (2013). Transcriptome dynamics in early embryos of the ascidian, *Ciona intestinalis*. **Dev. Biol.** 384, 375-385. (10.1016/j.ydbio.2013.10.003) 査読有
- (4) K. Kobayashi, L. Yamada, Y. Satou, N. Satoh. (2013). Differential gene expression in notochord and nerve cord fate segregation in the *Ciona intestinalis* embryo. **Genesis**. 51, 647-659. (10.1002/dvg.22413) 査読有
- (5) K. S. Imai, Y. Daido, T. G. Kusakabe, Y. Satou. (2012). Cis-acting transcriptional repression establishes a sharp boundary in chordate embryos. **Science**. 337, 964-967. (10.1126/science.1222488) 査読有
- (6) F. Sommer, S. Awazu, F. Anton-Erxleben, D. Jiang, A. V. Klimovich, B. V. Klimovich, M. P. Samoilovich, Y. Satou, M. Krüss, C. Gelhaus, Y. Kürn, T. C. Bosch, K. Khalturin. (2012). Blood System Formation in the Urochordate *Ciona intestinalis* Requires the Variable Receptor vCRL1. **Mol Biol Evol**. 29, 3081-3093. (10.1093/molbev/mss120) 査読有
- (7) Y. Satou, T. Shin-i, Y. Kohara, N. Satoh, S. Chiba. (2012). A genomic overview of short genetic variations in a basal chordate, *Ciona intestinalis*. **BMC Genomics**. 13, 208. (10.1186/1471-2164-13-208) 査読有
- (8) R. Vincentelli, A. Cimino, A. Geerlof, A. Kubo, Y. Satou, C. Cambillau. (2011). High-throughput protein expression screening and purification in *Escherichia coli*. **Methods**. 55, 65-72. (10.1016/j.ymeth.2011.08.010) 査読有
- (9) A. Satoh, A. Makenae, A. Hirata, Y. Satou. (2011). Blastema induction in aneurogenic state and *Prrx-1* regulation by MMPs and FGFs in *Ambystoma mexicanum* limb regeneration. **Dev Biol**. 355, 263-274. (10.1016/j.ydbio.2011.04.017) 査読有
- (10) M. Hamada, N. Shimozone, N. Ohta, Y. Satou, T. Horie, T. Kawada, H. Satake, Y. Sasakura, N. Satoh. (2011). Expression of neuropeptide- and hormone-encoding genes in the *Ciona intestinalis* larval brain. **Dev Biol**. 352, 202-214. (10.1016/j.ydbio.2011.01.006) 査読有
- (11) T. Endo, K. Ueno, K. Yonezawa, K. Mineta, K. Hotta, Y. Satou, L. Yamada, M. Ogasawara, H. Takahashi, A. Nakajima, M. Nakachi, M. Nomura, J. Yaguchi, Y. Sasakura, C. Yamasaki, M. Sera, A. C. Yoshizawa, T. Imanishi, H. Taniguchi and K. Inaba. (2011). CIPRO 2.5: *Ciona intestinalis* protein database, a unique integrated repository of large-scale omics data, bioinformatic analyses and curated annotation, with user rating and reviewing functionality. **Nucleic Acids Res**. 39, D807-814. (10.1093/nar/gkq1144) 査読有
- (12) O. Tassy, D. Dauga, F. Daian, D. Sobral, F. Robin, P. Khoueiry, D. Salgado, V. Fox, D. Caillol, R. Schiappa, B. Laporte, A. Rios, G. Luxardi, T. Kusakabe, J. S. Joly, S. Darras, L. Christiaen, M. Contensin, H. Auger, C. Lamy, C. Hudson, U. Rothbacher, M. J. Gilchrist, K. W. Makabe, K. Hotta, S. Fujiwara, N. Satoh, Y. Satou and P. Lemaire. (2010). The

ANISEED database: digital representation, formalization, and elucidation of a chordate developmental program. **Genome Res** 20, 1459-1468.

(10.1101/gr.108175.110) 査読有

(13) A. Kubo, N. Suzuki, X. Yuan, K. Nakai, N. Satoh, K. S. Imai and Y. Satou. (2010). Genomic cis-regulatory networks in the early *Ciona intestinalis* embryo.

Development 137, 1613-1623.

(10.1242/dev.046789) 査読有

(14) J. Matsumoto, K. Dewar, J. Wasserscheid, G. B. Wiley, S. L. Macmill, B. A. Roe, R. W. Zeller, Y. Satou and K. E. Hastings. (2010). High-throughput sequence analysis of *Ciona intestinalis* SL trans-spliced mRNAs: Alternative expression modes and gene function correlates. **Genome Res.** 20, 636-645.

(10.1101/gr.100271.109) 査読有

(15) A. Kubo, K. S. Imai and Y. Satou. (2009). Gene-regulatory networks in the *Ciona* embryos. **Brief Funct Genomic Proteomic** 8, 250-255.

(10.1093/bfgp/elp018) 査読有

[学会発表] (計 31 件)

(1) 佐藤ゆたか、ホヤの背腹の境界をつくるための DNA ループによる転写調節、日本遺伝学会 85 回大会、2013 年 9 月 19 日、横浜市・慶応義塾大学日吉キャンパス

(2) 佐藤ゆたか 他、A genomewide survey identified a novel BMP antagonist Pinhead, and a novel cis-regulatory transcriptional repression mechanism、日本生化学会第 86 回大会、2013 年 9 月 12 日、横浜市・パシフィコ横浜

(3) 池田達郎 他、Identification of novel zinc finger genes suppressing precocious specification of the brain fate in brain/palp precursor cells in the *Ciona intestinalis* embryo、7th Tunicate Meeting、2013 年 7 月 23 日、イタリア・Università degli Studi Parthenope

(4) 佐藤ゆたか 他、Identification and transcriptional regulation of a gene encoding a novel BMP-antagonist Pinhead、2013 年 7 月 23 日、イタリア・Università degli Studi Parthenope

(5) 今井薫 他、Cis-acting transcriptional repression establishes a sharp boundary in chordate embryos、17th International Congress of Developmental Biology、2013 年 6 月 16 日、メキシコ・Cancun Convention Center

(6) 今井薫 他、Cis-acting transcriptional repression establishes a sharp boundary

in chordate embryos、日本発生物学会第 46 回大会、2013 年 5 月 30 日、松江市・くにびきメッセ

(7) 太田尚志 他、Four signaling pathways cooperatively specify neural fate in ascidian embryos、日本発生物学会第 46 回大会、2013 年 5 月 30 日、松江市・くにびきメッセ

(8) 池田達郎 他、Identification of novel zinc finger genes suppressing precocious specification of the brain fate in brain/palp precursor cells in the *Ciona intestinalis* embryo、日本発生物学会第 46 回大会、2013 年 5 月 29 日、松江市・くにびきメッセ

(9) 今井薫 他、Cis-acting transcriptional repression establishes a sharp boundary in chordate embryos、Asia-Pacific Developmental Biology Conference、2012 年 10 月 6 日、台湾・Taipei Innovation City Convention Center

(10) 松岡 (中谷) 輝美 他、Expression profiles of individual blastomeres in the early *Ciona intestinalis* embryo、第 45 回日本発生物学会日本細胞生物学会合同大会、2012 年 5 月 31 日、兵庫県・神戸商工会議所

(11) 今井薫 他、Pinhead functions as a negative regulator of ADMP in *Ciona intestinalis*、第 45 回日本発生物学会日本細胞生物学会合同大会、2012 年 5 月 31 日、兵庫県・神戸商工会議所

(12) 佐藤ゆたか、A genome-wide approach for understanding of development of the *Ciona* embryos、International Symposium "Genetic Regulation of Development" Commemorative of 27th International Prize for Biology, 2011 Celebrating Dr. Eric H. Davidson、2011 年 11 月 30 日、京都・京都ガーデンパレスホテル

(13) 今井薫 他、An evolutionary conserved bi-gene cluster of Pinhead and ADMP specifies the dorsal-ventral axis of the ascidian embryo、International Symposium "Genetic Regulation of Development" Commemorative of 27th International Prize for Biology, 2011 Celebrating Dr. Eric H. Davidson、2011 年 11 月 30 日、京都・京都ガーデンパレスホテル

(14) 久保純 他、A novel zinc finger protein Ci-ZF105 regulates *Ciona*'s notochord formation、International Symposium "Genetic Regulation of Development" Commemorative of 27th International Prize for Biology, 2011 Celebrating Dr. Eric H. Davidson、2011 年 11 月 30 日、京

- 都・京都ガーデンパレスホテル
- (15) 松岡 (中谷) 輝美 他、The gene expression profile of individual blastomeres in the early *Ciona intestinalis* embryo、International Symposium "Genetic Regulation of Development" Commemorative of 27th International Prize for Biology, 2011 Celebrating Dr. Eric H. Davidson、2011年11月30日、京都・京都ガーデンパレスホテル
- (16) 太田尚志 他、A systematic analysis of intercellular interactions in the early *Ciona intestinalis* embryo、International Symposium "Genetic Regulation of Development" Commemorative of 27th International Prize for Biology, 2011 Celebrating Dr. Eric H. Davidson、2011年11月30日、京都・京都ガーデンパレスホテル
- (17) 今井薫 他、Pinhead functions as a negative regulator of ADMP in *Ciona intestinalis*、2nd Joint Meeting of the British and French Societies for Developmental Biology、2011年9月5日、フランス・Saint-Jean d'Angély campus
- (18) 今井薫 他、ユウレイボヤにおいて BMP シグナリングを阻害する新規分泌蛋白 pin の機能解析、日本動物学会第 82 回大会、2011年9月21日、旭川市・大雪アリーナ
- (19) 太田尚志 他、A systematic analysis of intercellular interactions in the early *Ciona intestinalis* embryo、6th International Tunicate Meeting、2011年7月4日、カナダ・McGill University
- (20) 佐藤ゆたか、A comprehensive approach for understanding gene regulatory mechanisms in the very early *Ciona* embryo、6th International Tunicate Meeting、2011年7月4日、カナダ・McGill University
- (21) 佐藤ゆたか、A genome-wide approach for understanding developmental mechanisms of the early ascidian embryo、日本発生生物学会第 4 4 回大会、2011年5月21日、宜野湾市・沖縄コンベンションセンター
- (22) 佐藤ゆたか、Expectations from the community I -Transcriptional studies、1st Tunicate Information System Meeting、2010年11月11日、フランス・Hôtel Le Royal
- (23) 佐藤ゆたか、Current status of the Ghost Database、1st Tunicate Information System Meeting、2010年11月11日、フランス・Hôtel Le Royal
- (24) 久保純 他、カタユウレイボヤ中胚葉発生における遺伝子制御ネットワークの解析、日本動物学会第 8 1 回大会、東京・東京大学教養学部
- (25) 久保純 他、Gene regulatory networks in the *Ciona* mesodermal tissues、日本発生生物学会第 4 3 回大会、2010年6月22日、京都・京都国際会館
- (26) 松岡(中谷)輝美 他、A gene expression atlas of the early *Ciona* embryo in the single-cell resolution、日本発生生物学会第 4 3 回大会、2010年6月20日、京都・京都国際会館
- (27) 鈴木宣裕 他、Analysis of maternal regulation of zygotic gene networks in the *Ciona intestinalis* embryo、第 3 2 回日本分子生物学会年会、2009年12月9日、横浜市・パシフィコ横浜
- (28) 佐藤ゆたか、Ghost database、The 5th International Tunicate meeting、2009年6月24日、那覇市・沖縄産業支援センター
- (29) 久保純 他、ChIP-chip analysis reveals gene regulatory networks in specification of chordate embryos、2009年6月22日、那覇市・沖縄産業支援センター
- (30) 今井薫 他、Gene regulatory networks underlying the compartmentalization of the *Ciona* central nervous system、2009年6月22日、那覇市・沖縄産業支援センター
- (31) 久保純 他、ChIP-chip analysis reveals gene regulatory networks in specification of chordate embryos、日本発生生物学会第 4 2 回大会、2009年5月30日、新潟市・新潟大学
- [その他]
ホームページ
<http://ghost.zool.kyoto-u.ac.jp/bunshi/introduction.html>
- 新聞報道
平成 2 4 年 8 月 2 4 日 日本経済新聞
平成 2 4 年 8 月 2 4 日 京都新聞
平成 2 4 年 8 月 2 4 日 日刊工業新聞
平成 2 5 年 1 0 月 2 6 日 京都新聞
平成 2 5 年 1 1 月 2 2 日 日刊工業新聞
6. 研究組織
(1) 研究代表者
佐藤 ゆたか (SATOU, Yutaka)
京都大学・大学院理学研究科・准教授
研究者番号：4 0 3 1 4 1 7 4