

令和元年6月6日現在

機関番号：11501

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K07459

研究課題名(和文) 陸生動物の体内受精に関わる精子運動の適応的進化の分子基盤

研究課題名(英文) Molecular basis for the adaptive evolution of the regulation of sperm motility in correlation with the internal fertilization of terrestrial animals

研究代表者

渡邊 明彦 (WATANABE, Akihiko)

山形大学・理学部・教授

研究者番号：30250913

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は陸上環境に適応した両生類とショウジョウバエを用い、体内受精の進化に関わる精子運動調節の環境適応の共通した分子基盤を解明する。様々な生殖様式を行う両生類種の精子の運動調節を、RNAseqと薬理学的手法を用いて比較解析し、また、両生類精子の運動調節に関わる信号伝達分子について、ショウジョウバエ相同分子のRNAiシステムを解析した結果、精子運動調節には共通してCa<sup>2+</sup>透過性チャネル-アデニル酸シクラーゼ-PKA細胞内信号伝達系が関わり、それぞれのレベルにおける関与分子の選択と組み合わせが環境への適応と部分的に関連することが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

動物の精子の形態と運動は種によって極めて多様であり、種固有の生殖様式に適応して受精の成立に貢献している。本研究は体内受精に関連して、精子の運動調節機構が外部環境に適応的に改変されるメカニズムを世界に先駆けて解明しようとするものであり、進化学、および生殖生物学において重要な意義をもつ。また、現代社会では生殖医療や生殖工学が日常的に利用されており、本研究の成果は本来の環境と異なる環境下で精子に起こる変化を予測するために有用と考えられる。

研究成果の概要(英文)：Purpose of this study is to understand the molecular basis on the adaptive modification of the regulation of sperm motility to an environment in correlation to the internal fertilization. In the study, we performed RNAseq and pharmacological experiments against Ca<sup>2+</sup> permeable channels and adenylyl cyclases in 5 amphibian species with different reproductive modes. The results showed sperm were commonly regulated motility through specific combinations of Ca<sup>2+</sup> permeable channels and adenylyl cyclases except for *Xenopus* species, in which sperm motility was not affected by any blockers/inhibitors used. In addition, 52 RNAi lines of *Drosophila melanogaster* were surveyed to estimate the involvement of the intracellular mediators for amphibian sperm motility in *D. melanogaster* one. We finally found 5 lines with abnormality in reproduction. This suggest the possible sharing of the machinery for the regulation of sperm motility and its adaptive modification between amphibians and *Drosophila*.

研究分野：進化生物学

キーワード：体内受精 精子運動 カルシウムチャネル タンパク質リン酸化 細胞内信号伝達 精子貯蔵 機能進化

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

水中から陸上への動物の進出には、体内受精様式の確立とその進化が大きく貢献し、体内受精は節足動物と脊椎動物を始め、現存の陸生動物種で広く行われている。私たちはこれまでに、体外受精からの体内受精の確立に精子運動の体内環境への適応が重要な役割を担ったことを、両生類を用いて明らかにした。一方、体内受精様式に共通した特徴である雌の精子貯蔵は、精子競争等の生殖戦略において中心的な役割を担う。精子貯蔵は、研究が困難であるため、脊椎動物ではその理解が限られているが、昆虫綱では貯蔵器官の形態多様性と生殖戦略との関連性と、例えばショウジョウバエの精子が示すスイッチバック遊泳のような、雌の貯蔵器官の形態に対応した精子運動の高度な適応が存在することが示唆されている。これらの事実は体内受精様式の確立とそのさらなる進化が、新口動物と旧口動物に共通して体内環境に対する精子運動の適応性に依存してきたことを示している。

代表者らは両生類において精子運動の適応的進化を可能にした分子基盤の解明を目指して、アカハライモリの体内受精時に雌貯蔵精子に作用する運動開始タンパク質、SMIS を単離・同定し、精巢の RNAseq と精子運動の薬理学的手法を用いて精子運動調節の分子機構を明らかにした。この機構は、ほ乳動物や棘皮動物で既に報告されている精子運動調節機構と同様に、Ca<sup>2+</sup>チャンネルと K<sup>+</sup>チャンネルを中心としたイオンチャンネルと cyclic AMP (cAMP) 合成酵素等によって構成されるが、1) 各イオンチャンネルのタイプが異なること、2) cAMP 合成酵素(AC)の一つである AC3 と L 型電位依存性 Ca<sup>2+</sup> チャンネルである Cav1.1/1.2 とのクロストークによる中片前側特異的な運動活性化機構が存在すること等、多くの新規の特徴をもつ。アカハライモリの SMIS による精子運動開始は、体外受精をする両生類種に共通した「淡水中の低浸透圧による精子運動開始」と異なり、体内受精環境に適応した現象であり、その分子機構は低浸透圧によって誘導される精子運動の調節機構と少なくとも一部が異なることが薬理的に示唆されている。したがって、未だ不明の点が多い両生類体外受精種の精子運動調節の分子機構を解明し、SMIS による精子運動調節の分子機構と比較解析することで、体内受精の成立に関わる精子運動調節の分子機構の変化を明らかにできると期待される。

また、受精の分子機構においては予想外のことに、アカハライモリ精子運動調節に関わる Ca<sup>2+</sup>透過性チャンネルと AC のほとんどはキイロショウジョウバエ *Drosophila melanogaster* の精子で発現している。このことは、体内受精に関連し、新口動物と旧口動物に共通した精子運動調節の分子基盤が存在することを示唆し、大変興味深い。しかし、ショウジョウバエを含め、旧口動物の精子運動調節機構に関する知見は極めて限られており、また、ショウジョウバエの比較対象となる体外受精種は昆虫綱には存在しない。分担者の野口は、ショウジョウバエ 70 種の比較観察を行い、雌貯精器官の形態が極めて多様であることを発見し、貯精器官の形態は体内受精における精子競争と関連し、これに適応した特異的な精子運動とその調節機構が存在することを示唆した。

### 2. 研究の目的

本研究は両生類と昆虫綱の動物種を用いて、体内受精の確立とそのさらなる進化を可能にした精子運動調節の改変の分子基盤を解明し、新口動物と旧口動物に共通した改変の存在を検証する。

### 3. 研究の方法

- 1) RT-PCR による精子運動調節の細胞内メディエーター遺伝子の精巢における発現の解析  
完成された精子は転写を行わないため、精子形成が活発な時期(9月)と不活発な時期(4月)の精巢との比較解析により、標的遺伝子が精子に発現している可能性を調べた。それぞれの時期に成熟したアフリカツメガエルの精巢から total RNA を抽出し、1 µg を鋳型とし、oligo-dT プライマーを用いて逆転写をした。アフリカツメガエルの遺伝子情報を元に、T 型電位依存性 Ca<sup>2+</sup>チャンネルの Cav3.2、TRPV4、NMDA 受容体、AC1、3、4-9 に特異的なプライマーを作成し、PCR を行ない、アガロースゲル電気泳動により発現量の比較を行った。精子形成が活発な時期の発現量が増加したものの、精子形成が不活発な時期と同量のを精子で発現している可能性があるものとした。
- 2) ゲノム編集による精子運動調節の細胞内メディエーターの遺伝子ノックアウト  
アフリカツメガエルゲノム情報を用いて、TRPV4 遺伝子の開始コドンを中心としたガイド RNA を作成し、CAS9 タンパク質とともに受精卵に顕微注射した。孵化したオタマジャクシのヒレの一部を採取してゲノム DNA を抽出し、標的領域周辺を PCR によって増幅し、アガロースゲル電気泳動により、変異の有無を検討した。その後、変態するまで隔離して飼育した。
- 3) 精子運動調節メディエーターの薬理的解析  
淡水中で体外受精を行うアフリカツメガエル、ネッタイツメガエル、リュウキュウカジカガエル、及び泡巣を用いて樹上受精を行うシュレーゲルアオガエルを用いた。T 型電位依存性 Ca<sup>2+</sup>チャンネル阻害剤である Ni<sup>2+</sup>、L 型電位依存性 Ca<sup>2+</sup>チャンネル阻害剤であるニフェジピン、NMDA 受容体阻害剤である MK801、TRPV4 阻害剤である RN1747、CNG チャンネル阻害剤であるジルチアゼムを 10 倍に希釈した Steinberg's salt solution (ST) に加え、精子を懸濁して 1 分後、または 5 分後に顕微鏡下で精子を高速度ビデオ撮影し、運動状態を評価した。

#### 4) RNAseq による精子運動調節メディエーター遺伝子の探索と発現解析

トウホクサンショウウオ精巣から total RNA を抽出し、mRNA ベースのシングルエンドライブラリーを作成した。Illumina HiSeq2500 を用い、150bp のペアエンド解析で RNAseq を行なった。得られた contig 配列を Trinity® を用いて de novo アセンブリし、得られた塩基配列をデータベースとして blast により Cav3.2、NMDAR、TRPV4、AC1-10cDNA を探索した。

#### 5) 精子運動調節メディエーター遺伝子の RNAi 系統の表現型分析

ショウジョウバエの体内受精における精子運動調節機構を明らかにするため、渡邊らによりイモリで明らかにされた遺伝子のオルソログと関連遺伝子、52 遺伝子に着目し、生殖細胞で RNAi を発現し雄妊性への影響を調べた。

#### 6) 貯精器官の形態とその形成過程の解析

交尾後に精子を貯蔵する管状受精嚢の形態的多様性創出のメカニズムと精子運動性との関連性を探るために、ショウジョウバエ亜科の管状受精嚢の形態比較を行い、その形態形成過程について調べた。

### 4. 研究成果

1) アフリカツメガエルは擬似 4 倍体であり、多くの遺伝子において 2 つの遺伝子座 (L と S) が存在する。アフリカツメガエルの精巣から抽出した total RNA を用いて RT-PCR を行い、発現解析をしたところ、Ca<sup>2+</sup>透過性チャネルについて、L タイプの Cav3.2 と、S タイプの NMDA 受容体、L 及び S タイプの TRPV4 が精子に存在する可能性が示唆された。これらのチャネルは全て、アカハライモリの精子運動開始、または活発化に関与することが明らかになっている。また、AC について、細胞膜結合型の S タイプの AC1 と、L タイプの AC7、L 及び S タイプの AC8、S タイプの AC9 が精子に存在する可能性が示唆された。アカハライモリの精子運動調節において主要な役割をもつと考えられる AC3、及び棘皮動物から脊椎動物まで多くの種で精子運動に関わる可溶性 AC である AC10 の発現は認められなかった。アフリカツメガエル精子における発現の可能性が示された AC のうち、AC8 は Ca<sup>2+</sup>によって活性が上昇することが知られており、Ca<sup>2+</sup>チャネルとのクロストークを担うことが推察される。

2) TRPV4 遺伝子の塩基配列中の、種間で保存された領域を標的とした 2 種類のガイド RNA を作成し、アフリカツメガエルの受精卵に注入して得た胚から DNA を抽出し、標的領域を PCR 解析したところ、これらのガイド RNA は高効率で遺伝子欠損を誘発することが示された。しかし、変異誘発個体は全て、変態期に致死となった。TRPV4 遺伝子ノックアウトはマウスでは致死の表現型を示さないが、淡水に強く依存した生活を行うツメガエルは、浸透圧応答性を示す TRPV4 に特異的な依存性をもつことが推察され、TRPV4 欠損精子を得るためにはコンディショナルな遺伝子欠損を誘発する実験系を新たに開発する必要があると考えられる。

3) 1)と 2)の結果を受けて、アフリカツメガエルの精子運動に関わる細胞内信号伝達メディエーターを薬理的に調べた。まず、精子運動を誘起する条件を調べるために、体外受精をする無尾両生類の運動開始要因である浸透圧環境に対する精子の応答を検討した。その結果、精巣から得た多数の精子は、他の両生類種の精子では運動が起こらない ST 中で運動した。そこで、ST を 2 倍に濃縮した溶液を用いたところ、精子運動は全く見られなかった。この溶液に懸濁した精子を、10 倍及び 2 倍希釈した ST に加えたところ、4 割程度の精子に運動が見られ、その半数程度が前進運動に十分な活発な運動を示した。細胞外 Ca<sup>2+</sup>の精子運動への寄与を調べるために、EGTA を用いて遊離 Ca<sup>2+</sup>をキレートした。その結果、2 倍に希釈した ST 中では精子運動の有意な抑制が見られたが、10 倍希釈した ST 中では EGTA による影響は見られなかった。このことから、アフリカツメガエル精子の運動調節機構は浸透圧の違いに応じて細胞外 Ca<sup>2+</sup>に対する依存性が異なることが示唆された。アフリカツメガエルの受精は、どちらの浸透圧環境においても起こることから、本研究でその存在が示唆された、細胞外 Ca<sup>2+</sup>に対する依存性が異なる 2 つの精子運動調節信号伝達系はどちらも機能的に受精に関わりうるものである。次に、細胞外 Ca<sup>2+</sup>に依存性を示した 2 倍希釈 ST の条件下で、アカハライモリの精子運動調節に関わる 5 種類の Ca<sup>2+</sup>透過性チャネルと膜結合型 AC に対する各種阻害剤を用いて精子運動に及ぼす作用を調べたところ、どの阻害剤も全く阻害作用を示さなかった。複数の Ca<sup>2+</sup>透過性チャネルが独立に関与する可能性を検討するために、それぞれの Ca<sup>2+</sup>透過性チャネルに対する 5 種類の阻害剤を同時に作用させたが、阻害作用は見られなかった。次に、アフリカツメガエルと近縁種であるネッタイツメガエルの精子を用いて同様の実験を行なった。ネッタイツメガエルの精子は 10 倍希釈した ST 中で細胞外 Ca<sup>2+</sup>に依存した運動を示したが、用いた全ての阻害剤は阻害作用を示さなかった。アフリカツメガエルと同様に淡水中で体外受精をするリュウキュウカジカガエルの精子を用いて同様の実験を行なった。リュウキュウカジカガエルの精子は ST 中で運動を示さず、10 倍希釈した ST 中で精子は活発な運動を示した。同種の精子は、低浸透圧に感受性をもつ TRPV4 の阻害剤と NMDA タイプグルタミン酸受容体 (NMDA 受容体) の阻害剤によって運動率の有意な低下を示した。また、樹上受精をするシュレーゲルアオガエルの精子においても同様の実験を行なった。同種の精子は、10 倍希釈した ST 中で活発な運動を示し、T 型及び L 型電位依存性 Ca<sup>2+</sup>チャネル、TRPV4、及び NMDA 受容体に対する阻害剤によって運動率の有意な低下を示した。興味深いことに、両生類に広く保存された精子運動開始因子の存在下では、一部のチャネルに対する依存性が変化し、運動開始が L 型電位依存性 Ca<sup>2+</sup>チャネルに対して依存性を示し、運動活発化が NMDA 受容体に対して依存性を示さなくなっ

た。これらの特徴は、受精時に浸透圧環境が変化する可能性がある泡巣中での受精に関連するものと推察される。以上の結果から、アカハライモリの体内受精における精子運動開始と活発化に関わる各種  $Ca^{2+}$ 透過性チャネルは、種によって一部、または全部が両生類精子の運動調節に関わり、淡水中、及び泡巣中の異なる受精環境に対応した受精に貢献していることが示唆され、ツメガエル精子は、運動調節に関して細胞外  $Ca^{2+}$ に対する依存性が異なる2種類の細胞内信号伝達系をもち、どちらも、アカハライモリの精子運動調節に関わる  $Ca^{2+}$ 透過性チャネルとACを介さない、新規のものと推察された。アフリカツメガエルで発見された精子運動調節機構は、両生類精子の運動調節機構の進化を理解するための新たな手がかりと考えられる。この結果を受けて、本研究においてはさらなる標的遺伝子に対するゲノム編集個体の作成は行わないこととした。

4) トウホクサンショウウオ精巣のRNAseqによって得られた塩基配列中に、 $Ca^{2+}$ 透過性チャネルについて、L型電位依存性  $Ca^{2+}$ チャネルであるCav1.3と、NMDA受容体、TRPV1、ACについてAC3とAC8をコードするcDNA配列が検出された。これらのタンパク質が精子に存在するかどうかをRT-PCRによって評価するために必要な、非精子形成期の精巣は野外採集された個体から得ることができなかった。そこで、適当な状態の精巣を得るために、現在繁殖期に採集したオス個体を飼育しており、今後サンプルが採取でき次第検討を行う。

5) 精子形成は正常であるにも関わらず、妊性が顕著に低下した5遺伝子(PKA、Adenylate cyclase 35C、Slowpoke、GlutamateR-1B、Clic)を得た。このうちPKA(CG12069)のRNAi精子をGFP-tubulinでラベルし交尾後に追跡すると、正常な鞭毛運動を示し雌の貯精器官(管状受精囊)に入る(他の4遺伝子のRNAi精子は管状受精囊に入らない)また、正常精子では管状受精囊中で活発な運動性を示すがRNAi精子は運動性を示さないことが判明した。さらにPKA遺伝子の突然変異体も不妊であることが確かめられた。これらの結果から、PKA(CG12069)を交尾後の精子再活性化に関わる遺伝子候補とした。今後、抗体作成と変異体作成などを進め、より詳細な細胞生物学的解析を行う。

6)(1)キイロショウジョウバエを用い、蛹期の管状受精囊の形態形成メカニズムを検討したところ、①蛹化30時間後までに管状受精囊となる細胞が分裂し細胞数を増やし、その後、細胞が再配列を起こして管状に伸長すること、②伸長終了後、キチン管や筋層ができ分化が進むことが判明した。(2)管状受精囊の種間の長さ多様性は、蛹化後、早い段階の細胞分裂の差と、一次伸長後に起こる二次的細胞形態変化によって決まっていることが示唆された。(3)*Drosophila* 亜属の螺旋型管状受精囊では螺旋3~4ピッチ毎にhelix inversionが起きていた。これは螺旋形成が粘性の高い体内物質の抵抗の中で起こることが原因だと考えられる。(4)*Sophophora* 属では管状受精囊は腹膜に覆われているが、それ以外の種では管伸長終了後に腹膜が外れ、二次的形態変化が生じることがわかった。*Sophophora* 属の*D. saltans*/*D. willistoni* 種群では腹膜内で折りたたまれた管状受精囊が大幅に伸長し、束ごと螺旋を巻く運動を示す。このとき束の両端では逆向きの螺旋を巻く。今後、(3)と(4)についてどの様な力が細胞に働き、管構造の変形が起きるのか、継続して解析を進める。

以上を総合して、体内受精に関連した精子運動調節の改変の分子基盤と、新口動物と旧口動物に共通した改変の存在に関して以下の4項目の知見が新規に得られた。

1. ショウジョウバエと両生類に共通して精子運動調節には  $Ca^{2+}$ 透過性チャネルを介する  $Ca^{2+}$ 流入とアデニル酸シクラーゼによるcAMP合成が関与する。これらの信号伝達メディエーターは精子運動調節において前口動物と後口動物に共通するものと考えられる。

2. NMDAタイプグルタミン酸受容体はニワトリ精子において存在が示唆されており、最近アカハライモリ精子の運動と先体反応に重要な役割を担うことが明らかになった。同チャネルはシュレーゲルアオガエルの精子運動への関与が示唆されたが、淡水中で体外受精をするアフリカツメガエルとリュウキュウカジカガエルでは示唆されなかったことから、NMDA受容体が樹上受精や体内受精の環境に対する精子運動調節の適応に関連して機能する可能性がある。一方、グルタミン酸受容体がショウジョウバエの妊性に関与することは、精子運動に関与する可能性を示すもので、精子運動調節において前口動物と後口動物に共通性を考える上で興味深い。今後、ショウジョウバエ精子運動におけるグルタミン酸受容体の役割を解析する必要がある。

3. PKAはショウジョウバエ精子において、貯精器官に移入した精子の受精時での再活性化という体内受精特有の精子運動に特異的に関わる。PKAはアカハライモリでは精子運動への関与が認められないが、自発的な先体反応のメディエーターである。精子運動調節と先体反応の間の信号伝達メディエーターの同様な互換性は、両生類においては、T型電位依存性  $Ca^{2+}$ チャネルの一つであるCav3.2に見られ、アカハライモリ精子の運動開始とヒキガエルの精子の先体反応にそれぞれ特異的に関わる。cAMPの下流で活性化されるPKAを含め、 $Ca^{2+}$ 透過性チャネルやアデニル酸シクラーゼ等の細胞内信号伝達メディエーターは精子運動と先体反応の双方で互換的に利用されることによって様々な種類のものが単一種の精子で発現し、受精環境の変化に対応した新規の組み合わせによる細胞内信号伝達系の構築を可能にしていることが予測される。

4. ショウジョウバエ精子の体内受精に特異的な精子運動は貯精器官の多様な形態に適応したものと考えられるが、本研究で多様な形態を生じる発生機構の一端が明らかになった。両生類では精子運動とその調節の改変を促す環境要因についての知見は得られているが、精子の運動は卵ジェリー層を構成する繊維構造の蓄積によって生じる微細な間隙や粘性の特徴に適応して

いることがいくつかの種で示唆されている。このことは、精子運動が微細な空間の形状に対して適応的に改変されることが前口動物と後口動物との間で普遍的である可能性を示すもので、その検証のために今後、両生類においても多様な運動を示す種間でジェリー層の微細構造の特徴を詳細に比較解析する必要がある。

## 5 . 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 4 件)

- 1 D. Endo, S. Kon, T. Sato, F. Toyama, Y. Katsura, Y. Nakauchi, E. Takayama-Watanabe, A. Watanabe. NMDA-type glutamate receptors mediate the acrosome reaction and motility initiation in newt sperm. *Mol. Reprod. Dev.* 査読有 印刷中 2019 年
- 2 S. Kon, T. Sato, D. Endo, T. Takahashi, A. Takaku, Y. Nakauchi, F. Toyama, V. B. Meyer-Rochow, E. Takayama-Watanabe, A. Watanabe. Sperm storage influences the potential for spontaneous acrosome reaction of the sperm in the newt *Cynops pyrrhogaster*. *Mol. Reprod. Dev.* 査読有 84:1314-1322 2017 年 DOI: 10.1002/mrd.22932
- 3 T. Sato, M. Yokoe, D. Endo, M. Morita, F. Toyama, Y. Kawamura, Y. Nakauchi, E. Takayama-Watanabe, A. Watanabe. Sperm motility initiating substance may be insufficient to induce forward motility of *Cynops ensicauda* sperm. *Mol. Reprod. Dev.* 査読有 84:686-692 2017 年 DOI: 10.1002/mrd.22849
- 4 M. Yokoe, E. Takayama-Watanabe, Y. Saito, M. Kutsuzawa, K. Fujita, H. Ochi, Y. Nakauchi, A. Watanabe. 2016. A novel cysteine knot protein for enhancing sperm motility that might facilitate the evolution of internal fertilization in amphibians. *PLOS ONE* 査読有 11: e0160445. 2016 年 DOI: 10.1371/journal.pone.0160445

〔学会発表〕(計 25 件)

- 1 Akihiko Watanabe, Eriko Takayama-Watanabe Adaptive modifications of the regulation of sperm motility in the diversification of reproductive modes of amphibian XIIIth International symposium on spermatology (国際学会) 2018 年
- 2 西尾潤、水戸慎也、高山 渡辺絵理子、渡邊明彦 アカハライモリ新規 SMIS 遺伝子の同定と輸卵管における発現 日本動物学会平成 30 年度東北支部大会 2018 年
- 3 Akihiko Watanabe, Eriko Takayama-Watanabe Blockage of Ca<sup>2+</sup>-permeable channels involves the maintenance of sperm quality for fertilization in the newt, *Cynops pyrrhogaster* Cell and Developmental Biology Meeting (国際学会) 2018 年
- 4 高山 渡辺絵理子、佐藤多恵、中内祐二、渡邊明彦 ゲノム編集技術を用いた、アカハライモリ精子運動開始因子 SMIS の解析 日本動物学会第 89 回大会 2018 年
- 5 水戸慎也、西尾潤、高山 渡辺絵理子、外山史、渡邊明彦 アカハライモリ輸卵管で発現する新規 SMIS 遺伝子の同定 日本動物学会第 89 回大会 2018 年
- 6 Tatsuhiko Noguchi Differences in developmental process causing morphological diversity of seminal receptacles among Drosophilidae species. Cell and Developmental Biology Meeting 2018 (国際学会) 2018 年
- 7 渡邊明彦、渡辺絵理子、野口立彦 陸生動物の体内受精に関わる精子運動の適応的進化の分子基盤 第 3 回次世代両 生類研究会 基礎生物学研究所 (招待講演) 2017 年
- 8 高山 渡辺絵理子、水戸慎也、川村勇樹、渡邊明彦 アカハライモリ卵ジェリー層における精子運動開始因子 SMIS の局在形成 日本動物学会第 88 回大会 2017 年
- 9 遠藤大介、近紳之介、渡辺絵理子、渡邊明彦 NMDA チャネルはアカハライモリ精子の先体反応と運動に関与する 日本動物学会第 88 回大会 2017 年
- 10 近 紳之介、佐藤多恵、中内祐二、高山 渡辺絵理子、渡邊明彦 イモリ精子の自発的先体反応能は精子貯蔵に関連して高まる 日本動物学会第 88 回大会 2017 年
- 11 Akihiko Watanabe, Shinnosuke Kon, Eriko Takayama-Watanabe Differences of intracellular signaling for autonomous acrosome reaction from that for the acrosome reaction at fertilization. WCRB2017 (国際学会) 2017 年
- 12 Daisuke Endo, Tae Sato, Misato Yokoe, Masaya Morita, Fubito Toyama, Yuuki Kawamura, Yuni Nakauchi, Eriko Takayama-Watanabe, Akihiko Watanabe Sperm motility substance may be insufficient no induce forward motility of *Cynops ensicauda* sperm. WCRB2017 (国際学会) 2017 年
- 13 Akihiko Watanabe, Eriko Takayama-Watanabe, Yuni Nakauchi Significance of Cav3.2 and TRPV4 in the adaptation of intracellular signaling for motility regulation to various reproductive environments in amphibian sperm 50th JSDB meeting (国際学会) 2017 年
- 14 遠藤大介、近紳之介、Viktor B Meyer-Rochow、渡辺絵理子、渡邊明彦 オスによる貯精がアカハライモリ精子の自発的先体反応能に及ぼす影響 日本動物学会平成 29 年度東北支部会 2017 年
- 15 佐藤多恵、渡辺絵理子、渡邊明彦 精子 卵相互作用に関わる Ca<sup>2+</sup>透過性チャネルの選択的な利用 日本動物学会平成 29 年度東北支部会 2017 年

- 16 Tatsuhiko Noguchi Morphological diversity of seminal receptacles of species among genus *Drosophila*. 第 50 回日本発生学会 2017 年
- 17 Tatsuhiko Noguchi Morphological diversity of seminal receptacles of species among genus *Drosophila* ショウジョウバエ多様性研究会 2017 年
- 18 野口立彦 ショウジョウバエ種の管状受精嚢の多様性をもたらす形態形成過程の差違 第 40 回日本分子生物学会年会 2017 年
- 19 Eriko Takayama-Watanabe, Misato Yokoe, Masaya Morita, Akihiko Watanabe. Structure, localization, and function of the sperm motility-initiating substance of the sword-tailed newt, *Cynops ensicauda*. 87th meeting of the Zoological Society of Japan (国際学会) 2016 年
- 20 Tae Stoh, Tomoe Takahashi, Eriko Takayama-Watanabe, Akihiko Watanabe Multiple calcium-permeable channels differently mediate the regulation of sperm motility triggered by SMIS in the red-bellied newt, *Cynops pyrrhogaster*. 87th meeting of the Zoological Society of Japan (国際学会) 2016 年
- 21 Akihiko Watanabe, Eriko Takayama-Watanabe, Yuni Nakauchi Sperm motility-initiating substance that might facilitate the evolution of internal fertilization in amphibians. 87th meeting of the Zoological Society of Japan (国際学会) 2016 年
- 22 佐藤多恵、渡辺絵理子、中内裕二、渡邊明彦 精子運動調節機構は外部環境に適応して選択的に改変される 第 47 回精子研究会 (招待講演) 2016 年
- 23 佐藤多恵、渡邊明彦、渡辺絵理子 アカ ハライモリ精子の運動調節における T 型 Ca<sup>2+</sup>チャネルと TRP チャネルの役割 日本動物学会平成 28 年度東北支部大会 2016 年
- 24 Tatsuhiko Noguchi Morphological diversity of seminal receptacles of species among genus *Drosophila*. The 22nd International Congress of Zoology (国際学会) 2016 年
- 25 Tatsuhiko Noguchi Development and Morphological diversity of seminal receptacle in genus *Drosophila*. 第 39 回日本分子生物学会 2016 年
- 〔図書〕(計 0 件)
- 〔産業財産権〕
- 出願状況(計 0 件)
- 取得状況(計 0 件)
- 〔その他〕
- ホームページ等

## 6. 研究組織

### (1)研究分担者

研究分担者氏名：渡辺絵理子

ローマ字氏名：WATANABE Eriko

所属研究機関名：山形大学

部局名：学士課程基盤教育機構

職名：准教授

研究者番号(8桁): 20337405

### (2)研究分担者

研究分担者氏名：野口立彦

ローマ字氏名：NOGUCHI Tatsuhiko

所属研究機関名：防衛医科大学校

部局名：医学教育部医学科進学課程及び専門課程

職名：助教

研究者番号(8桁): 30443005

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。