

令和 6 年 5 月 20 日現在

機関番号：33905

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2020～2023

課題番号：20K06621

研究課題名(和文) ホヤの受精機構に関する研究

研究課題名(英文) Studies on the mechanisms of ascidian fertilization

研究代表者

澤田 均 (Sawada, Hitoshi)

金城学院大学・生活環境学部・教授

研究者番号：60158946

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：尾索動物ホヤを用いて、精子の卵黄膜通過機構と、雌雄同体のホヤが自家受精を防ぐ自家不稔機構について研究した。マボヤとカタユウレイボヤでは精子プロテアソームが精子の卵黄膜通過に重要な役割を果たすことを示しているが、カタユウレイボヤでは、アスタシン様金属プロテアーゼ(tast)も重要な機能を果たすことを報告している。今回、マボヤの受精においてもtastが重要な役割を果たすことを明らかにした。一方、自家不稔機構に関しては、精子因子s-Themisと卵黄膜因子v-Themisの3ペアが関わることを遺伝学的解析で示しているが、今回s-Themisが精子で発現していることを生化学的解析により確認した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

我が国では夫婦4.4組に1組が不妊症で、その約半数は男性側に原因があると言われている。男性不妊症への対応として、ICSI(卵細胞質内精子注入法)等の人工授精法がとられているが、受精の分子機構に関する研究は進んでいない。私は受精実験の容易なホヤを用いて、精子プロテアソームが受精時にライシンとして機能することを初めて報告し、その後哺乳類でも同様であることが報告された。またホヤの自家不稔性に関わる精子タンパク質のホモログが哺乳類精子にも存在し、個体間多型があるという。これらの知見は、男性不妊症の一因がライシン系の異常や男女間の遺伝的近縁関係に関わる可能性を示唆しており、興味深い基礎研究といえる。

研究成果の概要(英文)：Molecular mechanisms of sperm penetration through the vitelline coat (VC) and of self-sterility were investigated using hermaphroditic ascidians (Urochordate). We previously reported that sperm proteasome plays a key role in sperm penetration of the VC in ascidians, *Halocynthia roretzi* and *Ciona intestinalis*. In addition, we also showed that sperm astacin-like metalloproteases (tasts) play key roles in sperm penetration of the VC in *C. intestinalis*. Here, we showed that tasts also play key roles in fertilization of *H. roretzi*. On the other hand, we previously reported that three pairs of sperm s-Themis and VC v-Themis are responsible for self-sterility in *C. intestinalis* by genetic analysis. Here, we showed that s-Themis proteins are expressed in the sperm surface by biochemical analysis.

研究分野：生化学

キーワード：受精 自家不稔性 自家不和合性 精子 ライシン ホヤ

## 1. 研究開始当初の背景

受精は、精子と卵の細胞間認識により開始され、同種異個体の細胞が融合し、核相が倍化する現象で、生物が種を維持する上で極めて重要な生命現象である。しかし、その分子機構に関しては不明な点が多い。本研究では、受精実験が容易で配偶子の大量入手が可能なホヤ(海洋脊索動物)を材料として取り上げ、その受精機構の研究を行った。

一般に、卵は糖タンパク質性の卵外被(卵黄膜)で覆われており、受精するためには、精子は卵黄膜に精子通過孔を開ける必要がある(図1)。申請者は、その卵黄膜溶解物質(ライシン)の実体解明を目指して研究を行ってきた。そして、精子プロテアソームがライシンとして細胞外で重要な役割を果たすことを明らかにしている(図1)(文献1、2)。しかし、プロテアソーム以外の酵素の受精における機能は不明な点が多い。マボヤではアクロシンとスペルモシンという2つの酵素がライシン系に関わることを報告しているが(文献2)それらの基質や詳細な役割は不明である。

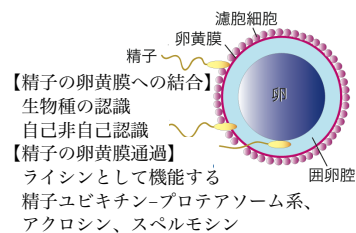
また、ホヤは雌雄同体で、精子と卵をほぼ同時に海中に放出するが、カタユレイボヤ等では、卵黄膜上で自己と非自己の細胞認識機構が働き、自家受精を防いでいる。獲得免疫系を持たないホヤが、どのようにして自己と非自己の細胞を識別するのだろうか?それは動物学における永年の謎とされてきた。申請者は、その候補分子(卵側の v-Themis と精子側の s-Themis)を遺伝学的解析で同定し、Science 誌に発表した(文献3)。最近の研究では、強く連鎖する3つの遺伝子ペア(*s/v-Themis-A*, *s/v-Themis-B*, *s/v-Themis-B2*)が自己非自己認識に関わり、精子が、この3遺伝子ペアとも同一ハプロタイプの場合に自己卵と認識し、精子内に  $Ca^{2+}$  流入を促し、精子を卵黄膜から離脱させるか精子の運動を停止させることで、受精を阻止することがわかってきた(図2)(文献4、5)。しかし、v-Themis タンパク質の卵黄膜上での発現は確認されているが、s-Themis タンパク質の精子上での発現は未だに確認されていない。また s-Themis と v-Themis 間のアレル特異的タンパク質間相互作用も不明である。

## 2. 研究の目的

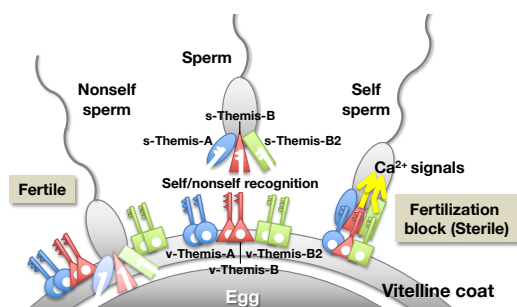
本研究では、受精現象の中でも、特に卵黄膜に精子通過孔を開ける卵黄膜ライシンに関する研究と、雌雄同体のホヤが自家受精を防ぐ自家不和合性機構の研究に焦点を絞った。

(1) 卵黄膜ライシンについて: 精子プロテアソームがライシンとして機能していることをホヤで最初に発見したが、その後哺乳類や鳥類やウニやでも同様の現象が報告されている。本研究では、精子ユビキチンプロテアソーム系(UPS)が受精時に細胞外で機能することに対する検証を行う目的で、(i)ユビキチン活性化酵素(E1)の阻害剤(PYR-41)による受精阻害効果の検討、(ii) E1 のクローニングと局在性解析、(iii)脱ユビキチン化酵素(DUB)阻害剤(PR-619)の受精阻害効果の検討、(iv) E1、プロテアソーム、DUB の受精時における作用タイミングについて、主にマボヤを用いて検討した。(v)さらに、カタユレイボヤでは、プロテアソームに加えて、アスタシン様金属プロテアーゼ(tast)がライシン系で機能することがわかってきたので(文献6)、tast がマボヤでも同様に精巣で発現し受精に関与するか否かについて検討し、tast の生理的基質についても検討を行った。

(2) 自家不和合性について: (i)カタユレイボヤでは、s/v-Themis の3つのアレルペアが合致すると自己と認識されて、精子内に海水から  $Ca^{2+}$  が流入し、精子が卵黄膜から離脱するか精子運動性を停止する。そこで、低  $Ca^{2+}$  海水中で自己精子を卵に媒精すると自家受精できるかについて検討した。(ii)同様の実験をマボヤでも行い、自家不和合性機構がマボヤとカタユレイボヤで類似しているか否かを検討した。(iii)ついで、s-Themis と v-Themis のアレル特異的相互作用を解析することを目的として、大腸菌や昆虫細胞や哺乳類細胞で遺伝子発現させ、タンパク質の高発現条件の検討を行った。(iv) s-Themis の精子における存在を LC/MS を用いて解析した。



【図1】マボヤの受精の模式図



【図2】カタユレイボヤの自家不和合性機構

第2染色体には *s/v-Themis-A* の遺伝子が、また第7染色体には *s/v-Themis-B* と *s/v-Themis-B2* の遺伝子が座位する。3者とも、*v-Themis* 遺伝子は *s-Themis* 遺伝子の第1イントロンに入れ子状に存在し強く連鎖している。*v-Themis* はいずれも卵黄膜上に局在し、*s-Themis* は精子細胞膜上に局在し、*v-Themis* と相互認識すると考えられる。この *s/v-Themis* はいずれも個体間でアミノ酸配列上の多型に富み、アロ認識分子としての必要条件を満たしている。3遺伝子ペアで自己と識別されると、精子内に  $Ca^{2+}$  流入が起こり、精子が卵膜から離脱して、自家受精できなくなると考えられる。

### 3. 研究の方法

実験材料であるカタユレイボヤは、NBRP から提供していただき、実験室の水槽で 17°C の人工海水中で、恒明条件下で飼育した。受精実験の際には、輸卵管と輸精管からそれぞれ卵と精子を採取し、既報に従い受精実験を行った。48穴プレートに最終液量が 500  $\mu$ L になるように、3 倍系列希釈した阻害剤、卵、希釈精子を加え、精子添加後 1-2 時間後に卵割率を測定し、受精率を推定した。

マボヤを用いた実験は主に、東北大学大学院生命科学研究所附属浅虫海洋生物学教育研究センターで行った。配偶子の採集は既報に従って行い、13°C で受精実験を行った。受精時の作用タイミングの検討では、媒精後 0 秒、30 秒、45 秒、60 秒、2 分、3 分後に阻害剤を加えて 13°C で培養し、1 時間後の卵黄膜上昇を指標として、受精阻害が見られなくなるタイミングを調べた。

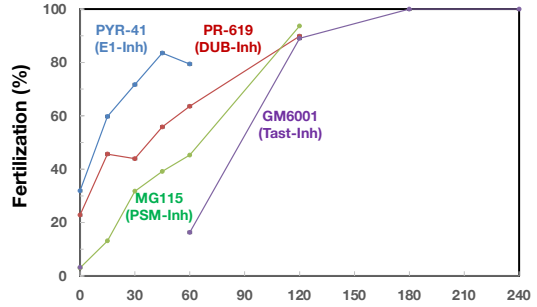
### 4. 研究成果

#### (1) 卵黄膜ライシンについて: (i) E1 阻害剤の

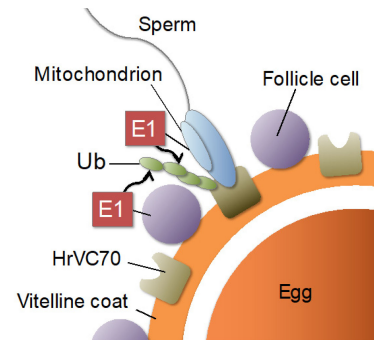
PYR-41 はマボヤの受精を低濃度で阻害することから、マボヤの受精時に Ub 化が関与することが考えられる。しかも、作用タイミングの解析から、精子添加後 45 秒前後で機能が終えることが示唆された。これは、受精の初期段階で E1 が細胞外で機能することを強く示唆している (図 3)。(ii) E1 の cDNA クローニングを行ったところ、マボヤには 2 つ (UBA1, UBA6) 存在することが示された。いずれも Ub 化反応を触媒するが UBA6 は Ub に加えて FAT10 (Ubiquitin D) 化の活性化も触媒する。ただし、FAT10 は脊椎動物には存在するが、それより下等動物では (ウニでの発現報告があるものの) 不明点が多い。マウスでは胚発生、免疫、神経機能に関わると報告されているが、マボヤゲノムデータベースでは確認されなかった。従ってマボヤの UBA6 は Ub 化のみを行っている

と推測される。抗体を作製して局在性解析を行ったところ、精子ミトコンドリア近傍と卵の濾胞細胞に存在することが示唆されたが (図 4)、今回作製した抗体は受精を阻害する中和活性は示さなかった。(iii) DUB が受精に関与するという報告はないが、Ub 化した基質 (VC70) を分解するためには DUB 活性は必須である。そこで各種 DUB 阻害剤を用いて受精阻害効果を検討した。その結果、100  $\mu$ M では細胞毒性が見られるものもあるが、比較的強い阻害活性が複数で見られた。特に PR-619 は低濃度で受精阻害効果を示した。このことは、マボヤ受精時に DUB が関与することを示唆している。(iv) 次いで、受精時における E1、DUB、プロテアソームの作用時期を検討した。その結果の一例を図 3 に示した。PYR-41 の受精阻害効果は精子添加後でも見られるが、45 秒前後経過すると受精阻害の著しい減弱が見られた。次いで DUB 阻害剤 PR-619 の阻害減弱効果が見られ、プロテアソームの阻害剤 MG115 の阻害減弱効果が見られる。この結果は、我々の作業仮説、すなわち「卵黄膜タンパク質 VC70 が精子 E1 で Ub 化され、次いで、プロテアソームの DUB 活性で脱 Ub 化されてから 26S プロテアソームで分解される」という仮説を支持している。また、後述する金属プロテアーゼは UPS 系の

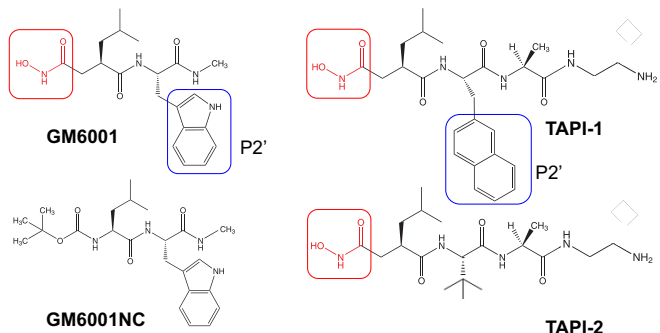
後で機能することがこの実験から示唆された。(v) マボヤの受精における金属プロテアーゼ阻害剤の効果を検討した。その結果、GM6001 や TAPI-1 といった P2' サイトに芳香環を有する阻害剤は受精阻害効果が強いことが示された (図 5)。P2' サイトに芳香環をもたない TAPI-2 は阻害効果が弱く、不活性型 GM6001 誘導体 GM6001NC は全く受精阻害効果を示さなかった。カタユレイボヤのアナロジーで thrombospondin type2 を有する astacin-like metalloprotease (tast) の遺伝子をマボヤゲノムデータ



【図 3】マボヤの受精における各種酵素の作用タイミング  
媒精後に阻害剤 (E1 阻害剤 PYR-41, DUB 阻害剤 PR-619, プロテアソーム阻害剤 MG115, 金属プロテアーゼ阻害剤 GM6001) を加え、受精阻害効果を調べた。その結果、精子添加 45 秒前後まで E1 が機能してユビキチン化がおり、ついで 26S プロテアソームの DUB が Ub 化された卵黄膜タンパク質 (VC70) を脱ユビキチン化してからプロテアソームが分解するという図式を矛盾なく示す結果が得られた。金属プロテアーゼは受精の後期段階で機能することが示された。



【図 4】マボヤの受精における E1 の局在と機能に関する作業仮説



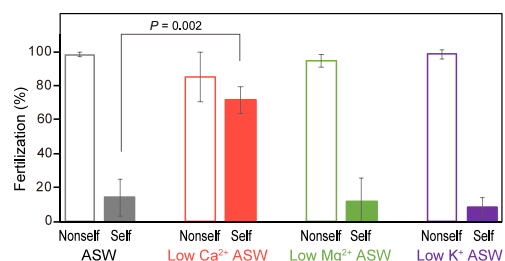
【図 5】金属プロテアーゼ阻害剤の構造  
受精阻害効果が強い GM6001 と TAPI-1 には、いずれも P2' 位 (青枠) に芳香環が存在する点に注目。赤枠は活性部位を示す。GM6001NC は GM6001 の不活性型構造類似体。

後で機能することがこの実験から示唆された。(v) マボヤの受精における金属プロテアーゼ阻害剤の効果を検討した。その結果、GM6001 や TAPI-1 といった P2' サイトに芳香環を有する阻害剤は受精阻害効果が強いことが示された (図 5)。P2' サイトに芳香環をもたない TAPI-2 は阻害効果が弱く、不活性型 GM6001 誘導体 GM6001NC は全く受精阻害効果を示さなかった。カタユレイボヤのアナロジーで thrombospondin type2 を有する astacin-like metalloprotease (tast) の遺伝子をマボヤゲノムデータ



スから検索したところ、8 個の遺伝子モデルを検出することができた。これらのうち、7 個は精巢で発現していることが RT-PCR で確認された。さらにこの 7 個のうち、N 末端付近に膜貫通ドメインを有する遺伝子モデルが 4 個存在することも確認された。単離した卵黄膜を精子抽出液とインキュベートした後、SDS-PAGE を行うと、分子量 120k 付近に卵黄膜由来のバンドが出現するが GM6001 で処理するとこのバンドの出現が抑制される。このタンパク質を同定する目的で LC/MS 解析を行ったところ、vitellogenin であることが判明した。このタンパク質は卵母細胞でも発現されることや卵成熟過程で卵黄膜に移行することも確認している(文献 7)。またこれは精子トリプシン様酵素(プロアクロシンやスペルモシン)と相互作用することも確認している(文献 8)。精子が精子トリプシン様酵素を介して卵黄膜上の vitellogenin と相互作用し、後期段階で精子 tast によって分解される可能性が考えられる。

(2) 自家不和合性について:(i)カタユレイボヤでは、*v-Themis* 遺伝子が *s-Themis* 遺伝子の第1イントロン内に、入れ子状態で逆向きにコードされおり、複対立遺伝子対(multi-allelic gene pair)を形成している。そのタンパク質は自己のアレルペアを認識すると考えられる。実際には3つのアレルペア(*s-Themis-A* と *v-Themis-A*, *s-Themis-B* と *v-Themis-B*, *s-Themis-B2* と *v-Themis-B2*)が存在するので、その全てでアレルがマッチングした場合には、自己と識別されることが遺伝学的解析で明らかとなっている。この場合、海水から精子内に  $Ca^{2+}$  が流入し、精子が卵黄膜から離脱するか、運動を停止する。そこで次の疑問として、「精子内への  $Ca^{2+}$  流入が自己認識シグナルとなるならば、海水の  $Ca^{2+}$  濃度を低下させて、 $Ca^{2+}$  流入シグナルを作動させなければ、自家受精は可能になるのか？」という点が挙げられる。 $Ca^{2+}$  は受精に不可欠なので、 $Ca^{2+}$  欠如海水では自家受精できないが、人工海水を  $Ca^{2+}$  欠如海水で 10 倍希釈した低  $Ca^{2+}$  海水では、自家受精が可能になることが明らかとなった(図 6)(文献 9)。この現象は低  $Mg^{2+}$  海水や低  $K^{+}$  海水では観察されず、 $Ca^{2+}$  特異的現象である。(ii)この現象はマボヤでは観察されず、低  $Ca^{2+}$  海水中で自己精子を卵に添加しても受精しない。マボヤにも *s/v-Themis* のホモログ遺伝子が存在するが、これらは自家不和合性には機能していないか、あるいはカタユレイボヤにおける自家不和合性機構とは異なる機構で機能している可能性が考えられる。(iii)次いで、*s-Themis* と *v-Themis* のアレル特異的相互作用解析を目的として、さまざまなコンストラクトを作製し、大腸菌、昆虫細胞、哺乳類細胞での発現を試みてきたが、コントロール遺伝子の発現は高いものの、*s/v-Themis* の発現効率は非常に低いことがわかった。哺乳類細胞での発現が低い理由の一つとして、ホヤと哺乳類での codon usage の相違が考えられたので、哺乳類の codon usage に合わせて DNA を化学合成し、その発現を試みた。しかし、それでも高い発現は確認されなかった。このことは、配列自体に発現を抑制するシグナルが入っている可能性を暗示しており、今後の課題である。(iv)今まで、*v-Themis* の卵黄膜上での発現に関しては、特異的抗体を用いた免疫染色や LC/MS を用いた生化学的解析で確認されている。しかし、*s-Themis* に関しては精子タンパク質の SDS-PAGE とゲル切り出し後の LC/MS 解析で全く検出されてこなかった。今回、SDS-PAGE 後のウエスタンブロット解析で初めて *s-Themis* タンパク質を同定することに成功した。今まで検出されなかった理由として考えられるのは、SDS サンプルバッファーで抽出後熱変性させていたため膜タンパク質が可溶化されにくかった点が挙げられる。今回、SDS 抽出後熱変性させずに SDS-PAGE を行うことにより、検出が可能となった。また、LC/MS 解析においても *s-Themis* を検出することができた。現在、AlphaFold2を用いた *v-Themis* の構造予測を行っており、少なくとも複数のドメインから構成されることや、三量体の構造予測にも成功している。今後は *s-Themis* と *v-Themis* とのアレル特異的相互作用の構造予測が望まれる。



【図6】カタユレイボヤの自家不和合性に及ぼす陽イオンの影響。各陽イオンを含まない人工海水と通常の人工海水を9:1の比率で混合して Low  $Ca^{2+}$  ASW、Low  $Mg^{2+}$  ASW、Low  $K^{+}$  ASW を調製し、非自己と自己の精子を媒精した。その結果、 $Ca^{2+}$  が低濃度の場合においてのみ、自家不和合性が抑制され、自家受精率が上昇することが判明した。

<引用文献> (\*印: 責任著者)

1. \*Sawada, H., Sakai, N., Abe, Y., Tanaka, E., Takahashi, Y., Fujino, J., Kodama, E., Takizawa, S., and Yokosawa, H. (2002). Extracellular ubiquitination and proteasome-mediated degradation of the ascidian sperm receptor. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 99(3), 1223-1228.
2. \*Sawada, H. (2002). Ascidian sperm lysin system. *Zool. Sci.* 19(2), 139-151.
3. \*Harada, Y., Takagaki, Y., Sunagawa, M., Saito, T., Yamada, L., Taniguchi, H., Shoguchi, E., and \*Sawada, H. (2008). Mechanism of self-sterility in a hermaphroditic chordate. *Science* 320(5875), 548-550.
4. Saito, T., Shiba, T., Inaba, K., \*Yamada, L., and \*Sawada, H. (2012). Self-incompatibility response induced by calcium increase in sperm of the ascidian *Ciona intestinalis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 109(11), 4158-4162.
5. \*Sawada, H., Yamamoto, K., Yamaguchi, A., Yamada, L., Higuchi, A., Nukaya, H., Fukuoka, M.,

- Sakuma, T., Yamamoto, S., Sasakura, Y., and Shirae-Kurabayashi, M. (2020). Three multi-allelic gene pairs are responsible for self-sterility in the ascidian *Ciona intestinalis*. **Sci. Rep.** 10(1):2514.
6. \*Nakazawa, S., Shirae-Kurabayashi, M., and \*Sawada, H. (2019). The role of metalloproteases in fertilisation in the ascidian *Ciona robusta*. **Sci. Rep.** 9(1), 1009.
  7. Akasaka, M., Kato, K.H., Kitajima, K., and \*Sawada, H. (2013). Identification of novel isoforms of vitellogenin expressed in ascidian eggs. **J. Exp. Zool. (Part B, Mol. Dev. Evol.)**, 320(2), 118-128.
  8. \*Sawada, H., and \*Saito, T. (2022). Mechanisms of sperm-egg interactions: What ascidian fertilization research has taught us. **Cells** 11(13), 2096.
  9. Hashimoto, S., Kinjo, K., \*Saito, T., and \*Sawada, H. (2022). Removal of the block to self-fertilization by low-calcium artificial seawater in the ascidian *Ciona intestinalis*. **Zygote** 30(5), 738-742.

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 Hitoshi Sawada, Shukumi Inoue, Takako Saito, Kei Otsuka, Maki Shirae-Kurabayashi	4. 巻 24
2. 論文標題 Involvement in fertilization and expression of gamete ubiquitin-activating enzymes UBA1 and UBA6 in the ascidian <i>Halocynthia roretzi</i>	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 10662
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/ijms241310662	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 Hitoshi Sawada, Takako Saito	4. 巻 11
2. 論文標題 Mechanisms of sperm-egg interactions: What ascidian fertilization research has taught us.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Cells	6. 最初と最後の頁 2096
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/cells11132096	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 Saito, T. and Sawada, H.	4. 巻 9
2. 論文標題 Fertilization of ascidians: Gamete interaction, self/nonself recognition, and sperm penetration of egg coat.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Front. Cell Dev. Biology	6. 最初と最後の頁 827214
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fcell.2021.827214.	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 Hashimoto, S. Kinjo, K., Saito, T., and Sawada, H.	4. 巻 -
2. 論文標題 Removal of the block to self-fertilization by low-calcium artificial seawater in the ascidian <i>Ciona intestinalis</i> .	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Zygote	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） 10.1017/S0967199422000144	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 Ran Zhao, Takeshi Takeuchi, Ryo Koyanagi, Alejandro Villar-Briones, Lixy Yamada, Hitoshi Sawada, Akito Ishikawa, Shunsuke Iwanaga, Kiyohito Nagai, Yuqi Che, Noriyuki Satoh, Kazuyoshi Endo	4. 巻 10(1)
2. 論文標題 Phylogenetic comparisons reveal mosaic histories of larval and adult shell matrix protein deployment in pteriomorph bivalves	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 22140
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-020-79330-x.	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 Osamu Kutomi, Ryosuke Yamamoto,...Hitoshi Sawada(32人中26番目),...Kazuo Inaba	4. 巻 7(9)
2. 論文標題 A dynein-associated photoreceptor protein prevents ciliary acclimation to blue light	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Science Advances	6. 最初と最後の頁 eabf3621
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/sciadv.abf3621	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

〔学会発表〕 計7件 (うち招待講演 2件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 花崎可奈、橋井則貴、金城敬太、澤田 均、齋藤貴子
2. 発表標題 カタコウレイボヤ精子における自他認識分子：s-Themis-A/Bの検出と相互作用分子の同定
3. 学会等名 日本動物学会第94回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 澤田 均
2. 発表標題 ホヤにおける卵膜ライシンに関する総括と新展開について
3. 学会等名 ホヤ研究会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Hitoshi Sawada
2. 発表標題 Sperm astacin-like metalloproteases are involved in sperm penetration through the vitelline coat during ascidian fertilization.
3. 学会等名 11th International Tunicate Meeting (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 金城敬太、笹浪知宏、澤田 均、齋藤貴子
2. 発表標題 カタコウレイボヤの自家不和合性に及ぼす細胞外カルシウムイオン濃度と精子濃度の影響
3. 学会等名 日本動物学会第93回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 澤田 均
2. 発表標題 ホヤの受精における自己非自己細胞認識とライシン系について
3. 学会等名 日本動物学会第92回大会 第39回ホヤの生物学談話会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 澤田 均
2. 発表標題 ホヤの自家不和合機構と精子プロテアーゼの役割
3. 学会等名 ホヤ研究会
4. 発表年 2020年



1. 発表者名 澤田 均
2. 発表標題 ホヤの受精研究から学んだこと
3. 学会等名 第7回生殖若手の会（招待講演）
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計1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
研究分担者	齋藤 貴子 (Saito Takako)  (10778038)	静岡大学・農学部・助教  (13801)	

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