

令和 5 年 6 月 2 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2020～2022

課題番号：20K06715

研究課題名(和文) 脊索動物の精子運動調節機構の比較生理化学的解析

研究課題名(英文) Study on the molecular mechanisms of sperm motility in chordates

研究代表者

吉田 学 (Yoshida, Manabu)

東京大学・大学院理学系研究科(理学部)・准教授

研究者番号：60301785

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)：本研究では、脊索動物精子の運動を制御するCa²⁺シグナル系の解析を行った。まず、ホヤの細胞膜型Ca²⁺-ATPase (PMCA)は、精巣特異的なスプライスバリエントが存在した。精子誘引物質はPMCAの種特異的な細胞外配列を認識し、細胞内の精巣特異的な配列が精子の活性化と走化性に関与していると思われる。また、RNAseq解析によりクサフグの遺伝子発現プロファイルの解析を行った。結果、62個のCa²⁺シグナル系遺伝子が精子形成期後期に発現上昇することがわかった。これには多くのグルタミン酸受容体、電位依存性Ca²⁺チャンネル、PMCA、Na⁺-K⁺/Ca²⁺交換体などが含まれていた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

精子運動調節の分子機構は哺乳類を中心に解析がすすめられ、精子特異的Ca²⁺チャンネルCatsperが唯一のCa²⁺チャンネルとして働くことが知られている。しかしCatsperは脊椎動物でも無顎類、真骨魚類、両生類、鳥類で欠失している。本研究は真骨魚類をもちいた初めての精子運動調節におけるCa²⁺シグナル系の解析であり、精子運動調節の普遍性と進化の理解に大きく寄与すると自負する。また、将来的な男性不妊治療や繁殖技術の改良にむけたシーズとなることが期待される。

研究成果の概要(英文)：In this study, we analyzed the Ca²⁺-signaling system that regulates chordate sperm motility.

First, we found a testis-specific splice variant in the ascidian plasma membrane Ca²⁺-ATPase (PMCA). Sperm attractants recognize species-specific extracellular sequences of PMCA, and intracellular testis-specific sequences may be involved in sperm activation and chemotaxis. We also analyzed the gene expression profile of the pufferfish by RNAseq analysis. The results showed that 62 Ca²⁺-signaling genes were upregulated in the late stage of spermatogenesis. These included many glutamate receptors, voltage-gated Ca²⁺ channels, PMCA, and Na⁺-K⁺/Ca²⁺ exchangers.

研究分野：生殖生物学・細胞生理化学

キーワード：受精 精子 鞭毛運動

1. 研究開始当初の背景

精子は雄体内では運動しておらず、放精後に運動を開始する。さらに、卵への走化性や、卵周辺部での超活性化等、刻々と運動状態を変化させながら受精に至る。この精子運動は、卵由来物質の雌側因子や、精漿といった雄側因子によって制御されており、特に卵に対する精子の走化性は、ホヤやクラゲなど体外受精を行う動物では原則的に種特異的な現象であることが知られ⁽¹⁾、精子が同種の卵を見出し、受精を確実にするシステムとして働いている。申請者等はこれまでにホヤにおける精子走化性の研究を行い、誘引物質として SAAF とよぶステロイド誘導体を同定し⁽²⁾、SAAF は細胞膜型 Ca^{2+} -ATPase (PMCA) に作用して精子鞭毛内 Ca^{2+} 濃度を調節し、鞭毛運動を制御していることを明らかとしている^(3, 4) (図 1)。他の動物の精子運動調節機構においても精子内の Ca^{2+} シグナル系が関わることが知られている^(5, 6)。

近年は Ca^{2+} シグナル系に関わる分子が次々と同定され、精子特異的 Ca^{2+} チャンネル (CatSper)、精子特異的 K^{+} チャンネル (Slo3)、精子型 $\text{Na}^{+}/\text{H}^{+}$ 交換体 (sNHE)、電位依存性 H^{+} チャンネル (Hv) といった分子がこのシグナル系を担うことがわかってきた⁽⁷⁾ (図 1)。特に哺乳類では、数多くある Ca^{2+} チャンネルの中で CatSper が唯一精子において機能するチャンネルであることが解り⁽⁷⁾、棘皮動物であるウニにおいても精子走化性に関与することが示唆されていることから⁽⁸⁾、CatSper は精子内 Ca^{2+} 調節の全てを担う最重要分子とされている。その一方で、CatSper は進化的にあまり保存されておらず、脊索動物の中でも両生類や真骨魚類等には存在しない⁽⁹⁾。

一方、ホヤでは、哺乳類と同様に CatSper が存在するが⁽⁹⁾、精子走化性には Ca^{2+} の排出に働く細胞膜型 Ca^{2+} -ATPase (PMCA) が精子誘引物質 SAAF の受容に関与し、精子運動の調節に深く関わることで申請者らによって明らかとなった (図 1)⁽⁴⁾。PMCA はもともと Ca^{2+} の排出にかかわるハウスキーピングな膜タンパク質として知られ、シグナル伝達系での役割は考えられていなかった。一方、PMCA はマウスにおいてもサブタイプの一つである PMCA4 が精子運動に深く関わることで報告されており⁽¹⁰⁾、重要性は明らかであるものの、研究はほとんど進んでいない。

このように、精子運動調節は精子内の Ca^{2+} 上昇が引き金となる、極めて保存性の高い細胞応答系であるにもかかわらず、そこに参与している Ca^{2+} シグナル伝達系は脊索動物の中でさえもかなり異なっていることが解ってきた。そこで脊索動物の受精の分子機構の進化と多様性を明らかにするためには、研究が進んでいる哺乳類とホヤ (尾索動物) のあいだを埋める動物群、特に CatSper を持たない魚類等の研究が必要不可欠である。

ところで、真骨魚類における精子運動調節の研究は、1980~90 年代に精力的に行われ、精子運動の誘起は浸透圧の変化で起こる等、基本的知見が得られている⁽¹¹⁾。しかし、分子生物学的な解析はほとんどなされておらず、浸透圧の変化の感知機構や、過分極や Ca^{2+} 応答を担うチャンネルの実態等、未だほとんど解っていないのが現状である。一方で真骨魚類でもゲノム情報は蓄積しつつあり、精子運動調節の分子基盤を探るための準備は万全に整っていると言える。

そこで我々は、「精子機能調節における Ca^{2+} シグナル系の解明」を目指し、特に非常に重要な分子でありながら、多くの動物で欠損している CatSper に着目しつつ、まずは脊索動物における分子機構の進化の解明を目指して本研究を立案した。

2. 研究の目的

本研究は、上記のように精子機能調節における Ca^{2+} シグナル系の解明を最終的な目標とし、具体的には脊索動物において (1) 精子運動を制御する Ca^{2+} シグナル系における CatSper を中心

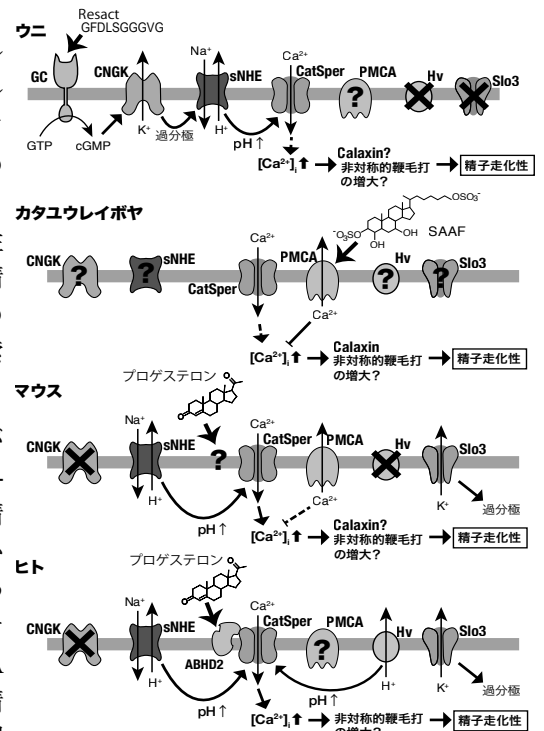


図1：精子走化性に関与する Ca^{2+} シグナル系の比較。各分子の略称は本文を参照。

とした Ca^{2+} チャネル（流入系）と PMCA を中心とした Ca^{2+} ポンプ（排出系）の役割の解析，及び CatSper が関与しない系として（2）真骨魚類精子の運動開始を担う Ca^{2+} シグナル系を司る分子の同定を行い，最終的に受精システム内でこれらの知見を統合し， Ca^{2+} シグナル系の上流，下流も考慮した(3) 脊索動物精子の運動調節機構の解明を目指すことを期間内の目標とした。

3. 研究の方法

(1) 精子運動調節に関わる Ca^{2+} シグナル系の解析：カタユウレイボヤ *Ciona intestinalis* を用いて，哺乳類で必須である CatSper を中心とした Ca^{2+} 流入系，及びホヤの精子誘引物質の受容に関わる PMCA を中心とした Ca^{2+} 排出系が，精子運動調節における Ca^{2+} 調節にどのように関わるかを検討した。ゲノム編集により Ca^{2+} シグナリング系に関わる遺伝子の遺伝子改変ホヤを作出し，その精子を用いて精子運動制御に関わる機能を解析することを試みた。また，精巣特異的発現プロモータの探索もおこなった。

(2) 硬骨魚類精子の運動開始を担う Ca^{2+} シグナル系の同定：CatSper の存在しない真骨魚類でも，精子運動の開始には Ca^{2+} シグナル系が関与する。そこで，哺乳類及びホヤでの知見や手法を魚類精子に適応し，真骨魚類精子の運動開始に関与する分子の同定を目指した。実験材料としては，知見が豊富であり，三崎臨海実験所で得ることが容易なクサフグ *Takifugu alboplumbeus* を用いた。まず精子運動活性化に関与する分子について，特に Ca^{2+} チャネル及び浸透圧感知分子の同定を，Piezo や Trp 等浸透圧応答の機能が報告されている分子に対する市販の阻害剤を用い，精子運動開始に関する効果を検討した。また，クサフグの精子形成過程と精子で発現するタンパク質の遺伝子発現プロファイルの詳細がわかっていなかったため，1月から5月にかけてクサフグ精巣をサンプリングし，精子の形成過程と RNAseq による遺伝子発現プロファイルの網羅的解析を行った。

(3) 脊索動物精子の運動調節における Ca^{2+} シグナル系の調節機構：精子走化性の種特異性の解明を目指し，既に精子誘引物質の構造が判明しているスジキレボヤ *Ascidia sydneiensis*，およびナツメボヤ *A. ahodori*，ザラボヤ *A. zara*，ユウレイボヤ *Ciona savignyi*，*Phallusia mammilata*，*P. philippinensis*，の5種の PMCA のクローニングを行い，塩基配列を同定した。さらに，SAAF を認識すると予想される部分を推測した。

4. 研究成果

(1) 精子運動調節に関わる Ca^{2+} シグナル系の解析：

哺乳類で必須である CatSper を中心とした Ca^{2+} 流入系が，カタユウレイボヤの精子走化性にも関わるかどうかを検討した。まず，カタユウレイボヤにおける CatSper 遺伝子の詳細な発現プロファイルをリアルタイム PCR にて詳細に調べた。その結果，精子以外でも鰓や筋肉で発現していることを明らかとした。

一方，SAAF 受容体として機能すると思われる PMCA のより詳細な機能を調べるため，カタユウレイボヤ *Ciona*

intestinalis を用いて，ゲノム編集により PMCA 遺伝子の遺伝子改変ホヤの作出を行ったが，最終的に性成熟まで育てることが叶わず，精子を採取可能な成熟個体を得ることができなかった。また，PMCA と SAAF の相互作用および立体構造解析を行うことを想定し，PMCA の大規模組換えタンパク質発現系の再構築を目指し，これまで確立した昆虫細胞での発現に加え，哺乳

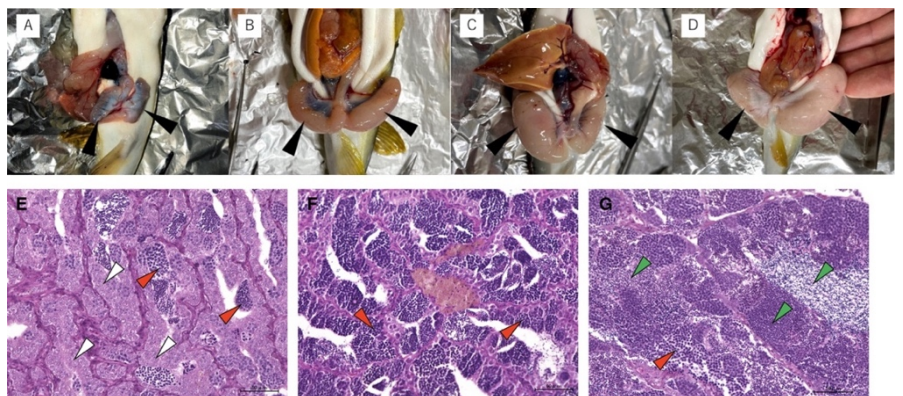


図 2：クサフグ精巣の成熟過程。A～D：精巣の外見。サンプリング日時：2021/3/3 (A) 2021/3/31 (B) 2021/4/8 (C) 2021/4/30 (D)。E～G：精巣のパラフィン包埋切片（ヘマトキシリン-エオシン染色）。サンプリング：3/3 (E, 精子形成期初期)，4/8 (F, 精子形成期中期)，4/30 (G, 精子形成期後期)。黒矢尻：精巣，白矢尻：精原細胞，赤矢尻：精母細胞，緑矢尻：精細胞・精子。

乳類細胞での発現系構築を試みた。しかし、立体構造解析に十分なタンパク質発現系の確立は出来なかった。

(2) 硬骨魚類精子の運動開始を担う Ca²⁺シグナル系の同定:

クサフグ *Takifugu alboplumbeus* を用い、まず精子運動に対する各種阻害剤を試み、関与する分子の推測を試みた。TGN-020やTCAQP1.1等、Aquaporin サブタイプの阻害剤を中心に精子運動に影響を与える阻害剤の探索を試みたが、予想に反して試みた薬剤で精子運動開始を阻害するものはなかった。

次に、精巣を各種成熟段階でサンプリングし、精子の形成過程と RNAseq による遺伝子発現プロファイルの網羅的解析を行った。まずクサフグ精巣の成熟過程について調査した。神奈川県三崎周辺では、クサフグの繁殖期は5月半ばから7月上旬である。そこで、精巣生育段階と考えられる1月から5月にかけてサンプリングを行い、精巣のパラフィン包埋切片を作成してヘマトキシリン-エオシン染色により観察を行った。結果、1月下旬から3月初旬にかけて得られた個体の精巣は小さく、減数分裂もほとんど行われておらず精原細胞中心に構成されているが、3月下旬から4月上旬には減数分裂が盛んに行われており精母細胞が主となり、四月末にはほぼ精子形成が完了していることがわかった(図2)。この結果より、3月上旬の精巣を精子形成期初期、4月上旬を精子形成期中期、4月末以降を精子形成期後期と定義した。

精子形成期初期にカテゴライズされた雄4個体及び精子形成期後期にカテゴライズされた雄4個体から RNA を抽出し、RNA-seq 解析をおこなった。次世代シーケンサー(NGS)によるシーケンスデータをトラフグゲノムデータをリファレンスとしたマッピング及び発現量定量化を行った結果、すべてのサンプルにおいて良好なマッピング率を示し、54412の遺伝子(トランスクリプトバリエーション含む)がマッピングされた。これらのデータをもとに発現変動遺伝子(DEGs)の解析に用いたところ、8887個のDEGsが検出された。このうち2671個は精子形成期初期で、6216個は精子形成期後期で発現上昇していた。ダイニン重鎖など精子でタンパク質として機能する遺伝子の mRNA は精子形成期後期で発現上昇している傾向にあり、後期に発現上昇している遺伝子群に特に着目した。クサフグの精子運動開始に関与する可能性があるイオン輸送体を探索するため、検出されたDEGsからCa²⁺の輸送に関する遺伝子群を抜粋したところ、126個のDEGsが同定され、そのうち62遺伝子が精子形成期後期で発現上昇、一方で64遺伝子が発現減少していた。発現上昇が確認された遺伝子群には多くのグルタミン酸受容体関連遺伝子、電位依存性Ca²⁺チャンネルのサブユニットの他、細胞膜型Ca²⁺-ATPase (PMCA)、Na⁺-K⁺/Ca²⁺交換体などが含まれていた(図3)。現在引き続きデータ解析を進めている。

(3) 脊索動物精子の運動調節における Ca²⁺シグナル系の調節機構:

精子走化性の種特異性の解明を目指し、スジキレボヤ *Ascidia sydneiensis*、ナツメボヤ *A. ahodori*、ザラボヤ *A. zara*、ユウレイボヤ *Ciona savignyi*、*Phallusia mammilata*、*P. philippinensis*、の5種の

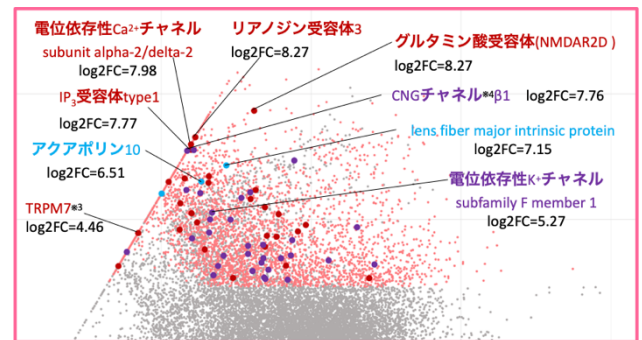


図3: 精子形成期後期vs精子形成期初期のMAプロット。精子形成期後期に発現上昇が確認された、おもだったCa²⁺シグナル系関連遺伝子を示す。TRPM7: transient receptor potential cation channel subfamily M member 7. CNGチャンネル: cyclic-nucleotide-gated cation channel.

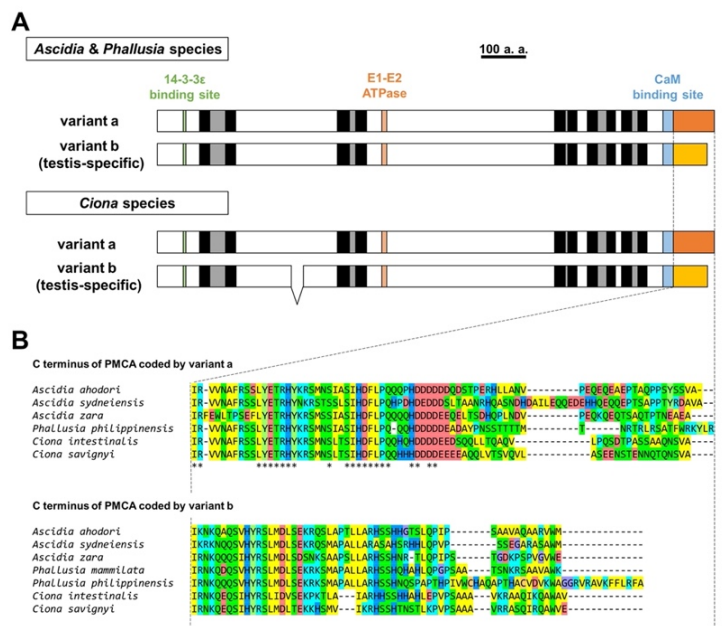


図4 A: Atp2b バリエーションのダイアグラム。白枠は細胞内領域、灰色枠は細胞外領域、黒枠は膜貫通ドメインを示す。Variant b が精子特異的。(B) 各ホヤ Atp2b から翻訳された PMCA C 末端の推定アミノ酸配列。星印はホヤ種間で保存されているアミノ酸を示す。色は各アミノ酸の構造と機能に応じて示す。

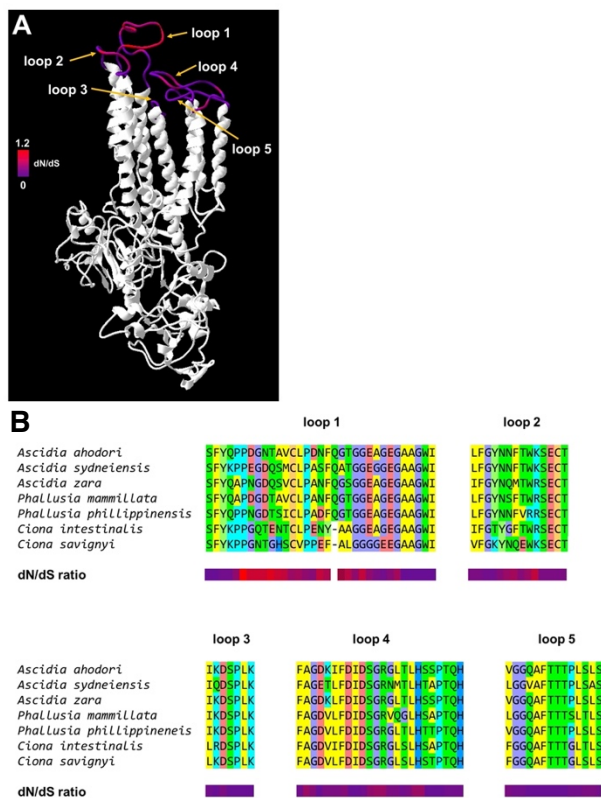


図 5: A: SWISS-MODEL で構築したカタユウレイボヤ PMCA の 3D 構造モデル。PMCA の 5 つの細胞外ループについては dN/dS 値を示す。B: 各ホヤ PMCA の 5 つの細胞外ループのアミノ酸配列のアラインメント。下部のカラースケールは dN/dS 値を示し、A と対応する。

PMCA の配列を同定し、配列を比較した。その結果、ホヤでは調べた全ての種に精巢特異的なスプライズバリエーションが存在し、ホヤ特異的な配列が 3' 末端付近に検出されることが明らかとなった (図 4) (12)。さらに dN/dS 解析の結果、ホヤ PMCA の細胞外ループ 1, 2, 4 がポジティブセレクションを受け、種特異的に分化していることがわかった (図 5) (12)。これらのことから、精子誘引物質 SAAF は PMCA の細胞外ループ 1, 2, 4 の種特異的構造を認識し、さらに精巢特異的な C 末端領域がホヤ精子の活性化と走化性に関与していると考えられる。

一方、カタユウレイボヤでは、放卵放精が精子走化性の引き金になっていることがわかっており、その仕組みを調べたところ、ホヤ体内では卵は pH6 という低い pH で保存されており、放卵時に卵周囲の pH が上昇することで、精子誘引物質の放出が開始することが明らかとなった。一方で、精子側も放精時に pH の上昇がおき、その pH 上昇が精子運動を活性化するが、精子の走化性応答には pH は影響ないことがわかった (図 6) (13)。

引用文献: (1) Miller RL, in *Biology of Fertilization*, Metz CB&Monroy A, Eds. (Academic Press, New York, 1985), vol. 2, pp. 275-337. (2) Yoshida M *et al.*, *Proceedings of National Academy Sciences USA* **99**, 14831 (2002). (3) Shiba K *et al.*, *Proceedings of National Academy Sciences USA* **105**, 19312 (2008). (4) Yoshida K *et al.*, *Sci Rep* **8**, 16622 (2018). (5) Kaupp UB&Strunker T, *Trends in cell biology* **27**, 101 (2017). (6) Yoshida M&Yoshida K, *Mol. Hum. Reprod.* **17**, 457 (2011). (7) Lishko PV&Mannowetz N, *Curr Opin Physiol* **2**, 109 (2018). (8) Seifert R *et al.*, *The EMBO Journal* **34**, 379 (2015). (9) Cai X&Clapham DE, *PLoS One* **3**, e3569 (2008). (10) Schuh K *et al.*, *J. Biol. Chem.* **279**, 28220 (2004). (11) Morisawa M, *Zool. Sci.* **11**, 647 (1994). (12) Ikenaga J *et al.*, *J Exp Zool B Mol Dev Evol* **338**, 430 (2022). (13) Sensui N *et al.*, *Int J Mol Sci* **24**, 2666 (2023).

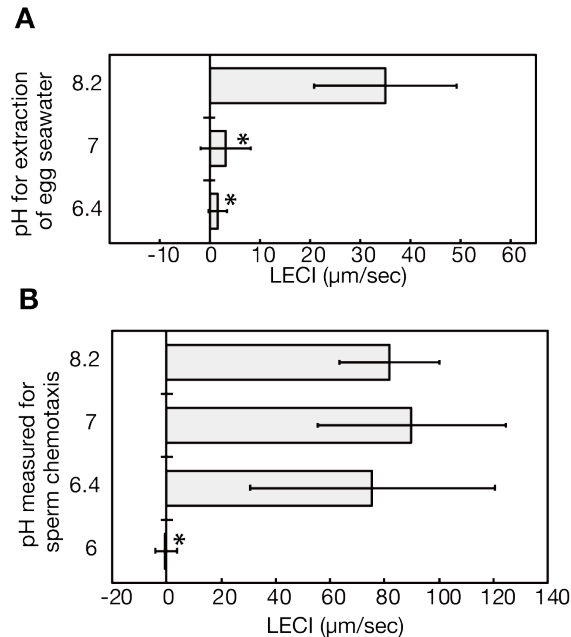


図 6:カタユウレイボヤの精子走化性に及ぼす pH の影響。A: 卵の精子誘引能に及ぼす pH の影響。異なる pH で調製した卵海水を詰めたガラス針の近傍での精子の走化性指数 (LECI) を算出した。B: 精子走化性に対する pH の影響。カタユウレイボヤ精子誘引物質である SAAF を含むガラス針の近傍での精子の挙動を各 pH 条件で調べた。低 pH 条件下では卵に対する精子走化性は見られないが、精子走化性自体は低 pH では阻害されない。星印は、統計的に有意な点を示す ($p < 0.05$, Dunnett の検定)。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 7件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Ikenaga Jumpei, Kajihara Hiroshi, Yoshida Manabu	4. 巻 38
2. 論文標題 Kulikovia alborostrata and Kulikovia fulva comb. nov. (Nemertea: Heteronemertea) are Sister Species with Prezygotic Isolating Barriers	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Zoological Science	6. 最初と最後の頁 193-202
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.2108/zs200112	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 Kholodnyy Vitaliy, Dzyuba Borys, Rodina Marek, Bloomfield-GadIha Hermes, Yoshida Manabu, Cosson Jacky, Boryshpolets Sergii	4. 巻 22
2. 論文標題 Does the Rainbow Trout Ovarian Fluid Promote the Spermatozoon on Its Way to the Egg?	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 9519
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/ijms22179519	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 Morohoshi Kazunori, Yamazaki Takeo, Kito Keiji, Sato Ban, Kang Woojin, Hibino Taku, Yoshida Manabu, Yoshida Kaoru, Iwamoto Teruaki, Yamada Mitsutoshi, Miyado Kenji, Kawano Natsuko	4. 巻 148
2. 論文標題 Identification of an antibacterial polypeptide in mouse seminal vesicle secretions	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Reproductive Immunology	6. 最初と最後の頁 103436
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.jri.2021.103436	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 Perez Luz, Asturiano Juan F., Yoshida Manabu, Gallego Victor	4. 巻 554
2. 論文標題 Ionic control of sperm motility and trials for the improvement of pufferfish (Takifugu alboplumbeus) sperm extenders	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Aquaculture	6. 最初と最後の頁 738146
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.aquaculture.2022.738146	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 Sakaguchi Daiki, Miyado Kenji, Iwamoto Teruaki, Okada Hiroshi, Yoshida Kaoru, Kang Woojin, Suzuki Miki, Yoshida Manabu, Kawano Natsuko	4. 巻 21
2. 論文標題 Human Semenogelin 1 Promotes Sperm Survival in the Mouse Female Reproductive Tract	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 3961 ~ 3961
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms21113961	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 Ikenaga Jumpei, Aratake Satoe, Yoshida Kaoru, Yoshida Manabu	4. 巻 338
2. 論文標題 A novel role for ATP2B in ascidians: Ascidian specific mutations in ATP2B contribute to sperm chemotaxis	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution	6. 最初と最後の頁 430 ~ 437
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/jez.b.23133	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 Sensui Noburu, Itoh Yosinori, Okura Nobuhiko, Shiba Kogiku, Baba Shoji A., Inaba Kazuo, Yoshida Manabu	4. 巻 24
2. 論文標題 Spawning-Induced pH Increase Activates Sperm Attraction and Fertilization Abilities in Eggs of the Ascidian, <i>Phallusia philippinensis</i> and <i>Ciona intestinalis</i>	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 2666 ~ 2666
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms24032666	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17件 (うち招待講演 3件 / うち国際学会 4件)

1. 発表者名 吉田 学
2. 発表標題 精子走化性運動を司る細胞内カルシウムの調節機構
3. 学会等名 日本動物学会第92回米子大会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 池永潤平、吉田学
2. 発表標題 ヒモムシの受精における種認証システムに関わる分子の探索
3. 学会等名 日本動物学会第92回米子大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 瀧 涼平、吉田 薫、野澤 亮、黒川大輔、幸塚久典、宇田川澄生、河野菜摘子、吉田 学
2. 発表標題 クサブグにおける精巢の比較トランスクリプトーム解析による精子運動開始関連遺伝子の網羅的な探索
3. 学会等名 日本動物学会関東支部第74回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Asturiano, J.F., Yoshida, M., Perez, L., and Gallego, V.
2. 発表標題 Development of a protocol for the cryopreservation of pufferfish (Takifugu alboplumbeus) sperm
3. 学会等名 CRY02021 (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 吉田 学、吉田 薫
2. 発表標題 カタコウレイボヤにおけるステロイドの利用と進化的考察
3. 学会等名 第93回日本生化学会 (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 池永潤平、荒武里衣、吉田薫、吉田学
2. 発表標題 マメボヤ目ホヤ類のPMCA配列比較による精子走化性における機能推定
3. 学会等名 第43回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 吉田 学
2. 発表標題 特別講演1 精子はどのように卵にたどりつくか？ 受精時に見られる精子の誘導と受精能制御のメカニズム
3. 学会等名 日本アンドロロジー学会 第39回学術大会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Gallego, V., Perez, L., Yoshida, M., and Asturiano, J.F.
2. 発表標題 Cryopreservation of pufferfish sperm on large scale volumes: effect on kinetic parameters and fertilization & hatching rates
3. 学会等名 VIII Iberian Congress of Ichthyology (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Perez, L., Gallego, V., Yoshida, M., and Asturiano, J.F.
2. 発表標題 Sperm motility in pufferfish (Takifugu alboplumbeus): effect of pH and ions
3. 学会等名 VIII Iberian Congress of Ichthyology (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Asturiano, J.F., Gallego, V., Yoshida, M., and Perez, L.
2. 発表標題 Improvement of pufferfish (Takifugu alboplumbeus) sperm extenders
3. 学会等名 VIII Iberian Congress of Ichthyology (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 志村 潤、吉田 学、吉田 薫、宮戸健二、河野菜摘子
2. 発表標題 マウス精囊タンパク質SVS2が精子生存へおよぼす影響
3. 学会等名 日本アンドロロジー学会 第41回学術大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 瀧 涼平、黒川 大輔、吉田 薫、野澤 亮、河野 菜摘子、吉田 学
2. 発表標題 クサフグにおける精子運動開始を制御する分子の探索
3. 学会等名 日本動物学会第93回早稲田大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 丸山 正、吉田 学、豊福 高志、多米 晃裕、山口 正視
2. 発表標題 Akashiwo sanguinea(渦鞭毛藻)における縦鞭毛の折りたたみ運動
3. 学会等名 日本動物学会第93回早稲田大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 吉田 学
2. 発表標題 精子運動制御のメカニズム
3. 学会等名 「ジオラマ環境で覚醒する原生知能を定式化する細胞行動力学」 研究交流会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 吉田 薫、池永潤平、吉田 学
2. 発表標題 ホヤにおける精子走化性の種特異性を生み出す分子基盤
3. 学会等名 第34回海洋生物活性談話会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小林 勇介、吉田 学、吉田 薫
2. 発表標題 精子走化性に関する細胞膜型カルシウムイオンポンプの機能解明
3. 学会等名 第45回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 瀧 涼平、河野菜摘子、吉田 薫、野澤 亮、吉田 学
2. 発表標題 クサフグ(<i>Taki fugu alboplumbeus</i>)の精子の運動開始における膜電位の関与
3. 学会等名 日本動物学会 第75回関東支部大会
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 Yoshida M. and Astriano J. eds.	4. 発行年 2020年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 379
3. 書名 Reproduction in Aquatic Animals: From Basic Biology to Aquaculture Technology	

1. 著者名 Inaba K. and Hall-Spencer J. eds.	4. 発行年 2020年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 367
3. 書名 Japanese Marine Life - A practical training guide in marine biology	

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>東京大学大学院理学系研究科附属臨海実験所吉田グループ https://www.facebook.com/MMBS.YoshidaLab</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 分担 者	吉田 薫 (Yoshida Kaoru) (70398973)	桐蔭横浜大学・医用工学部・教授 (32717)	

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			
スペイン	Universitat Politecnica de Valencia			
チェコ	University of South Bohemia			