様　式　Ｃ－１９、Ｆ－１９－１、Ｚ－１９　（共通）

科学研究費助成事業　　研究成果報告書

平成　２９　年　　６　月　１６　日現在

機関番号：　１２１０２
研究種目：　挑戦的萌芽研究
研究期間：　2015～2016
課題番号：　１５Ｋ１４５６６

研究課題名（和文）新規光感受性タンパク質を介した鞭毛繊毛運動の光制御

研究課題名（英文）Light-induced regulation of flagellar and ciliary motility by a novel photoreceptor protein

研究代表者

稲葉　一男（INABA, Kazuo）

筑波大学・生命環境系・教授

研究者番号：８０２２１７７９

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費）　　3,000,000円

研究成果の概要（和文）：本研究では、ダイニン結合BLUFタンパク質であるDYBLUPの分子特性を明らかにすることを目的とし、以下のことを明らかにした。（１）ホヤ精子鞭毛の内腕ダイニンf/I1がすでにクラミドモナス鞭毛のf/I1の形態と酷似していること、（２）ホヤDYBLUPがf/I1のモーター領域に直接結合していること、（３）クラミドモナス鞭毛においても、DYBLUPオルソログが鞭毛に存在すること、（４）DYBLUPはクラミドモナスのMOT7遺伝子がコードするタンパク質であること、（５）DYBLUP/MOT7変異体では正の走行性が有意に抑制され光驚愕反応における運動方向変換の効率が落ちることが明らかになった。

研究成果の概要（英文）：This research project was carried out to clarify the molecular nature and mechanism of a novel dynein photoreceptor DYBLUP. The 2 years project showed (1) the molecule of f/I1 dynein form ascidian sperm is similar to that from Chlamydomonas flagella, (2) ascidian DYBLUP is bound to the motor region of f/I1, (3) the protein product of a gene (MOT7) orthologous to DYBLUP is also present in Chlamydomonas flagella, (5) a Chlamydomonas mutant lacking DYBLUP/MOT7 shows suppressed positive phototaxis and the turn movement in photoshock reaction.

研究分野：　分子細胞生物学

キーワード：　DYBLUP　ダイニン　BLUP　光応答　鞭毛　繊毛　精子　クラミドモナス

１．研究開始当初の背景

微小管に依存した細胞運動に関与する分子モーターのうち、軸糸ダイニンは鞭毛・繊毛の運動装置である「軸糸」（図１）に存在し、波打ち運動を司る。軸糸ダイニンには外腕ダイニンと内腕ダイニンが存在し、それぞれ鞭毛繊毛波の振動数の上昇と屈曲波形形成に関与していることが知られている。申請者らは最近、ホヤ精子鞭毛から分子モーターである内腕ダイニン f/I1 のサブユニット構成を解析したところ、新規のタンパク質を同定し DYBLUP と命名した。DYBLUP（Dynein subunit BLUF protein）は、これまで機能が未知であった分子量 32,000 のタンパク質で、大腸菌やミドリムシにおける光応答に重要な役割を果たす BLUF（Blue-light using FAD）ドメインを有する（図２）。BLUF ドメインは緑藻類やウニ・ホヤの DYBLUP ホモログに存在するため、光に依存した鞭毛運動制御に関与している可能性が浮かび上がった。

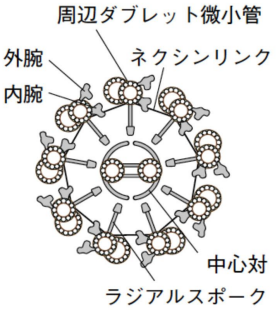


図1. 鞭毛･繊毛の運動装置である軸糸の断面図。

２．研究の目的

本研究では、DYBLUP の分子特性を明らかにし、ダイニンの分子モーターが直接光によって制御されうるのかを検証する。そのため２年の研究期間内に、（１）DYBLUP の分光学的特性、（２）単離ダイニンのモーター活性に対する青色光の効果、（３）鞭毛繊毛運動に対する青色光の効果を明らかにする。DYBLUP はダイニンの分子構造を研究してきた申請者らがはじめて同定したものである。鞭毛繊毛の運動が光で変化することはクラミドモナスで知られている。例えば、光に向かって移動する現象（正の走光性）や、強い光を与えた時に鞭毛波が非対称から対称となり後進運動を行う現象（光驚愕）は良く知られている。これは、細胞体の眼点が光を受容することにより、細胞内カルシウムや cAMP などのセカンドメッセンジャーが上昇し、それによりカルシウム結合ダイニンサブユニットやダイニンサブユニットのリン酸化・脱リン酸化が起こり、最終的にモーター活性が変化する。本研究では、このような従来知られている分子モーターの制御機構とは全く異なる機構、すなわち「光受容器を介さない鞭毛繊毛の直接光応答」の存在を提唱するものである。動物による視覚、植物の光合成は良く知られているが、光が分子モーターを直接制御する考えは新奇であり、もちろん報告はこれまでない。本研究の大きな特色である。DYBLUP に関する基礎研究により、分子モーター（ナノマシン）の光制御の可能性、光による精子運動の人為的制御や海産生物の増殖技術向上、生態制御など多くの応用面への可能性とイノベーションが期待される。

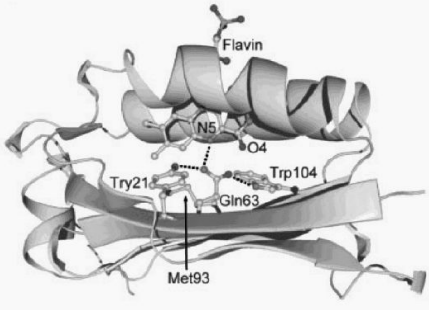


図2. BLUFドメインの構造。６３番目のグルタミンを介して青色光受容団であるFADと結合している。

３．研究の方法

本研究では、DYBLUP の分子特性を明らかにし、ダイニンの分子モーターが直接光によって制御されうるのかを検証する。そのため２年の研究期間内に、（１）DYBLUP の基本的特性の解析、（２）単離内腕ダイニン f/I1 のモーター活性に対する青色光の効果、（３）鞭毛繊毛運動に対する青色光の効果を明らかにする。（１）では、ホヤ f/I1 ダイニンの DYBLUP の分子特性、特に FAD との結合とそれに伴う吸収特性の変化などの分子特性を明らかにする。（２）では、ホヤ f/I1 ダイニンの分子形態や DYBLUP の分子内局在を解析した上で、多波長 LED 照明装置を用いて f/I1 ダイニンの ATPase 活性、微小管滑り運動活性、軸糸屈曲運動における青色光の効果を調べる。（３）では、ホヤ精子、ウニ胚、クシクラゲを用いて、鞭毛繊毛運動に対する青色光の効果を広く解析する。

４．研究成果

本研究期間中に、ホヤ精子及びクラミドモナス鞭毛に存在する DYBLUP を対象とし、以下の研究成果が得られた。

（１）ホヤ精子鞭毛の内腕ダイニン f/I1 を単離して、その分子形態をネガティブ染色法により観察したところ、すでにクラミドモナス鞭毛から単離されている f/I1 の形態と酷似していることがわかり、生物種を通して保存されていることがわかった。また、DYBLUP に対する抗体を用いた免疫電子顕微鏡法（ネガティブ染色法）により、f/I1 ダイニンのどこに結合しているのかを調べた。その結果、DYBLUP は f/I1 ダイニンの頭部つまりモーター部分に結合していることが明らかになり、光によるダイニンモーターの直接調節が示唆された（図３）。

（２）ホヤ DYBLUP に対する抗体を用いた免

疫沈降法により、DYBLUP の f/I1 への直接結合が示された。また、二価性架橋試薬により、f/I1 ダイニンにおける DYBLUP の結合部位を特定したところ、DYBLUP はダイニンの AAA ドメインを含むモーター部分に結合していることがわかった。これは上記の免疫電子顕微鏡の結果を支持する。

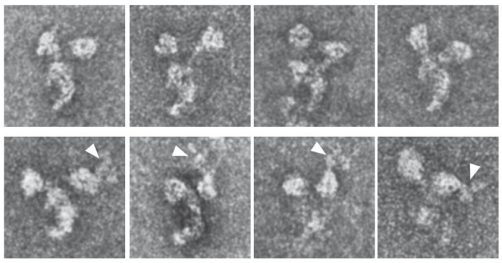


図3. ホヤf/I1ダイニンにおけるDYBLUPの局在。矢尻は抗体分子（IgG）を示す。

（３）クラミドモナス鞭毛における DYBLUP オルソログの存在については、すでにゲノム配列の解析により明らかとなっている。本研究では、クラミドモナス DYBLUP に対する抗体を用いて、ウエスタンブロッティング及び免疫抗体染色法により、DYBLUP が鞭毛に存在することを確かめた。

（４）クラミドモナス DYBLUP 欠損株の検証：米国 Jonikas 博士の研究室が作製した CLiP ライブラリーにおいて、DYBLUP 欠損株の存在が明らかになった。同研究所から入手し解析したところ、DYBLUP はクラミドモナスの *MOT7* 遺伝子がコードするタンパク質であること、変異体の中に DYBLUP/MOT7 の ORF を欠くものがあった。鞭毛における DYBLUP/MOT7 の存在をクラミドモナス DYBLUP/MOT7 に対する抗体を用いて調べたところ、タンパク質が欠損していることを確かめた。

（５）この変異体の光に対する運動性を野生株と比較したところ、変異体では正の走行性が有意に抑制されること、光驚愕反応における運動方向変換の効率が落ちることが観察された。

以上の研究から、DYBLUP が光に反応し分子モーターを直接制御することにより、鞭毛運動を調節していることが明らかになった。

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１１件）

(1) Shiba K, Inaba K. Inverse relationship of Ca2+-dependent flagellar response between animal sperm and prasinophyte algae. ***J Plant Res,*** 査読有, 2017, 130(3):465-473. doi: 10.1007/s10265-017-0931-7.

(2) Matsuzaki M, Mizushima S, Ichikawa Y, Shiba K, Inaba K, Sasanami T. Effects of a Protein Kinase Inhibitor on Sperm Motility in the Japanese Quail. ***The Journal of Poultry Science***, 査読有, 2017, 54(1): 73-79. doi: 10.2141/jpsa.0160079

(3) Konno A, Ikegami K, Konishi Y, Yang HJ, Abe M, Yamazaki M, Sakimura K, Yao I, Shiba K, Inaba K, Setou M. Doublet 7 shortening, doublet 5-preferential poly-Glu reduction, and beating stall of sperm flagella in Ttll9-/- mice. ***J Cell Sci,*** 査読有, 2016, 129(14):2757-66. doi: 10.1242/jcs.185983.

(4) Yaguchi J, Takeda N, Inaba K, Yaguchi S. Cooperative Wnt-Nodal Signals Regulate the Patterning of Anterior Neuroectoderm. ***PLoS Genet,*** 査読有, 2016, 12(4). doi: 10.1371/journal.pgen.1006001.

(5) Kinoshita N, Shiba K, Inaba K, Fu G, Nagasato C, Motomura T. Flagellar waveforms of gametes in the brown alga *Ectocarpus siliculosus*. 査読有, ***Eur J Phyco***, 2016, 51(2):139-148. doi: 10.1080/09670262.2015.1109144.

(6) Inaba K, Mizuno K. Sperm Dysfunction and Ciliopathy. ***Reprod Med Biol***, 査読有, 2016, 15(2):77-94. doi: 10.1007/s12522-015-0225-5

(7) Inaba K. Calcium sensors of ciliary outer arm dynein: functions and phylogenetic considerations for eukaryotic evolution. ***Cilia***, 査読有, 2015: 4:6. doi: 10.1186/s13630-015-0015-z.

(8) Matsuzaki M, Mizushima S, Hiyama G, Hirohashi N, Shiba K, Inaba K, Suzuki T, Dohra H, Ohnishi T, Sato Y, Kohsaka T, Ichikawa Y, Atsumi Y, Yoshimura T, Sasanami T. Lactic acid is a sperm motility inactivation factor in the sperm storage tubules. ***Sci Rep***, 査読有, 2015, 5:17643. doi: 10.1038/srep17643.

(9) Miyata H, Satouh Y, Mashiko D, Muto M, Nozawa K, Shiba K, Fujihara Y, Isotani A, Inaba K, Ikawa M. Sperm calcineurin inhibition prevents mouse fertility with implications for male contraceptive. ***Science***, 査読有, 2015, 350(6259):442-5. doi: 10.1126/science.aad0836.

(10) Inaba K. Japanese marine biological stations: preface to the special issue. ***Reg Stud Mar Sci,*** 査読有, 2015, 2:154–157. doi:10.1016/j.rsma.2015.09.005

(11) Konno A, Shiba K, Cai C, Inaba K. Branchial cilia and sperm flagella recruit distinct axonemal components. ***PLoS One,*** 査読有, 2015, 10(5):e0126005. doi: 10.1371/journal.pone.0126005.

〔学会発表〕（計４１件）

(1) 稲葉一男. 繊毛運動の原理と運動性の評価, 第 122 回日本解剖学会シンポジウム「マルチディシプリナリーな細胞生物学の展開」, 2017. 3.28-30, 長崎大学坂本キャンパス, 長崎県長崎市.

(2) 城倉圭、柴田大輔、山口勝司、柴小菊、重信秀治、稲葉一男. カブトクラゲ櫛板を構成する新規タンパク質の同定, 生体運動研究合同班会議, 2017.1,6-8, 神戸国際会議場, 兵

庫県神戸市.
(3) Kazuo Inaba. Calaxin is essential for ciliary formation in nodal monocilia but not in sperm flagella or epithelial multicilia, ***the 28th CDB Meeting "Cilia and Centrosomes: Current Advances and Future Directions"***, 2016.11.27-29, RIKEN Center for Developmental Biology, Kobe-city, Hyogo-prefecture, Japan.
(4) Keita Sasaki, Akihiro Nakamura, Kogiku Shiba, Natsuko Kawano, Daisuke Shibata, Mami Miyado, Yuhkoh Satouh, Hironori Ueno, Shigenori Nonaka, Masahito Ikawa,Tadashi, Kenji Miyado, Kazuo Inaba. Calaxin is essential for ciliary formation in nodal monocilia but not in sperm flagella or epithelial multicilia, ***the 28th CDB Meeting "Cilia and Centrosomes: Current Advances and Future Directions"***, 2016.11.27-29, RIKEN Center for Developmental Biology, Kobe-city, Hyogo-prefecture, Japan.
(5) Kogiku Shiba, Shoji A Baba, Eiji Fujiwara, Kazuo Inaba. The role of calaxin in the propagation of asymmetric waves in sperm flagella, ***the 28th CDB Meeting "Cilia and Centrosomes: Current Advances and Future Directions"***, 2016.11.27-29, RIKEN Center for Developmental Biology, Kobe-city, Hyogo-prefecture, Japan.
(6) Mami Nomura, Keiko Hirose, Kogiku Shiba, Kazuo Inaba. **ハプトネマの微小管系急速コイリング運動メカニズムを探る**. Unveiling a mechanism for rapid microtubule coiling movement of haptonema, **第**54**回日本生物物理学会年会**, 2016.11.25-27, **つくば国際会議場**, **茨城県つくば市**.
(7) Ritsu Kamiya, Kogiku Shiba, Kazuo Inaba, Takako Kato-Minoura. **鞭毛・繊毛の表面運動：現象の普遍性と膜タンパク質のダイナミクス**. Surface motility in eukaryote cilia/flagella: Generality and membrane protein dynamics, **第** 54 **回日本生物物理学会年会**, 2016.11.25-27, **つくば国際会議場**, **茨城県つくば市**.
(8) Tomoki Shojima, Feng Hou, Yusuke Takahashi, Masahiko Okai, Katsutoshi Mizuno, Kazuo Inaba, Takuya Miyakawa, Masaru Tanokura. **カルシウム依存的な鞭毛運動の制御に関わるタンパク質カラクシンの構造解析** . Structural analysis of calaxin, calcium-dependent flagellar movement regulator, **第** 54 **回日本生物物理学会年会**, 2016.11.25-27, **つくば国際会議場**, **茨城県つくば市**.
(9) Kei Jokura, Daisuke Shibata, Katsushi Yamaguchi, Shuji Shigenobu, Yumiko Makino, Kogiku Shiba, Kazuo Inaba. Identification of a novel protein CTENO64 from comb plates of the ctenophore Bolinopsis mikado **（カブトクラゲの櫛板新規タンパク質** CTENO64 **の同定）**, ***The joint meeting of the 22nd International Congress of Zoology and the 87th Meeting of the Zoological Society of Japan***, 2016.11.14-19, Okinawa Institute of Science and Technology Graduate University and Okinawa Convention Center, Kunigami, Okinawa-prefecture, Japan.
(10) Keita Sasaki, Akihiro Nakamura, Kogiku Shiba, Natsuko Kawano, Daisuke Shibata, Mami Miyado, Yuhkoh Satouh, Hironori Ueno, Shigenori Nonaka, Masahito Ikawa, Tadashi Baba, Kenji Miyado, Kazuo Inaba. Calaxin is critical for the formation of mouse nodal cilia (**カラクシンはマウスノード繊毛の形成に必須である**), ***The joint meeting of the 22nd International Congress of Zoology and the 87th Meeting of the Zoological Society of Japan***, 2016.11.14-19, Okinawa Institute of Science and Technology Graduate University and Okinawa Convention Center, Kunigami, Okinawa-prefecture, Japan.
(11) Peiran Xie, Daisuke Shibata, Kogiku Shiba, Katsushi Yamaguchi, Shuji Shigenobu, Kazuo Inaba. Distinct roles of parasperm in male and female reproductive tracts in the sea snail Strombus luhuanus (**マガキガイ異型精子の雄性雌性生殖巣における異なる役割**), ***The joint meeting of the 22nd International Congress of Zoology and the 87th Meeting of the Zoological Society of Japan***, 2016.11.14-19, Okinawa Institute of Science and Technology Graduate University and Okinawa Convention Center, Kunigami, Okinawa-prefecture, Japan.
(12) **稲葉 一男**. **多機能運動装置ハプトネマが示す新規微小管系屈曲運動のメカニズム**, **日本原生生物学会共催シンポジウム「原生生物の環境センシングと運動」**, **日本微生物生態学会第** 31 **回大会**, 2016.10.23-25, **横須賀市文化会館**, **神奈川県横須賀市**.
(13) **伊藤岳、守田昌哉、柴小菊、稲葉一男、宗原弘幸、山崎彩、古屋康則、武島弘彦、安房田智司**. **カジカ科魚類における精子の形態と運動性の進化：交尾行動と精子競争に注目して**, 2016 **年度日本魚類学会年会**, 2016.9.23-26, **岐阜大学**, **岐阜県岐阜市**.
(14) **稲葉一男**. **カラクシン欠損マウスにおける繊毛運動異常**, **新学術研究領域「シリア・中心体による生体情報フローの制御」第** 5 **回領域班会議**, 2016.7.19-20, **倉敷シーサイドホテル**, **広島県倉敷市**.
(15) Haruhiko Miyata, Yuhkoh Satouh, Daisuke Mashiko, Masanaga Muto, Kaori Nozawa, Kogiku Shiba, Yoshitaka Fujihara, Ayako Isotani, Kazuo Inaba, Masahito Ikawa. Sperm-specific calcineurin is necessary for midpiece flexibility and male fertility. ***49th Annual Meeting of the Society for the Study of Reproduction,*** 2016.7.16-20, Sheraton San Diego Hotel & Marina San Diego, CA, USA.
(16) **稲葉一男**. **超構造複合体「軸糸」の分子構築と運動機構解明のためのアプローチ**. **「生命の機能とかたち」高エネルギー加速器研究機構-筑波大学第１回連携ワークショッ**

プ, 2016.7.12, 筑波大学医学医療学系健康医化学イノベーション棟, 茨城県つくば市.
(17) Osamu Kutomi, Keiko Hirose, Katsutoshi Mizuno, Kogiku Shiba, Lixy Yamada, Hitoshi Sawada, Daisuke Shibata, Ryosuke Yamamoto, Kazuo Inaba. A novel subunit of axonemal dynein contains a photoreceptor protein domain, ***17th International Conference on the Cell and Molecular Biology of Chlamydomonas,*** 2016.6.26-7.1, Kyoto International Conference Center, Kyoto-city, Kyoto-prefecture, Japan.
(18) Akinori Koitabashi, Masako Nakajima, Noriko Ueki, Kogiku Shiba, Takashi Yamano, Hiro Iguchi, Haruka Arakawa, Yuri Fukuda, Hideya Fukuzawa, Kazuo Inaba, Toru Hisabori, Ken-ichi Wakabayashi. Isolation of a non-phototactic Chlamydomonas mutant that shows alternate flagellar beatings, ***17th International Conference on the Cell and Molecular Biology of Chlamydomonas,*** 2016.6.26-7.1, Kyoto International Conference Center, Kyoto-city, Kyoto-prefecture, Japan.
(19) 稲葉一男. 多機能運動装置ハプトネマが示す新規微小管系屈曲運動のメカニズム, 新学術領域研究「運動超分子が織りなす調和と多様性」第４回領域全体会議, 2016.6.8-10, 長崎大学医学部良順会館, 長崎県長崎市.
(20) 稲葉一男、阿閉耕平、柴小菊、野村真未、広瀬恵子. ハプトネマの構造と構成タンパク質の解析, 新学術領域研究「運動超分子が織りなす調和と多様性」第４回領域全体会議, 2016.6.8-10, 長崎大学医学部良順会館, 長崎県長崎市.
(21) 宮田治彦、佐藤裕公、増子大輔、武藤真長、野澤香織、柴小菊、藤原祥高、磯谷綾子、稲葉一男、伊川正人. 精子カルシニューリンは尾部中片部の屈曲能とオスの生殖能に必須である. 第 63 回日本実験動物学会総会, 2016.5.18-20, ミューザ川崎シンフォニーホール, 神奈川県川崎市.
(22) Haruhiko Miyata, Yuhkoh Satouh, Daisuke Mashiko, Masanaga Muto, Kaori Nozawa, Kogiku Shiba, Yoshitaka Fujihara, Ayako Isotani, Kazuo Inaba, Masahito Ikawa. Sperm calcineurin is necessary for midpiece flexibility and male fertility, ***Biophysical Society 60th Annual Meeting***, 2016.2.27-3.2, Los Angeles Convention Center, Los Angeles, CA, USA.
(23) Haruhiko Miyata, Yuhkoh Satouh, Daisuke Mashiko, Masanaga Muto, Kaori Nozawa, Kogiku Shiba, Yoshitaka Fujihara, Ayako Isotani, Kazuo Inaba, Masahito Ikawa. Sperm-specific calcineurin is necessary for midpiece flexibility and male fertility, 国際シンポジウム "生殖細胞のエピゲノムダイナミクスとその制御", 2016.2.17-19, 京都大学百周年時計台記念館, 京都府京都市.
(24) 柴小菊, 馬場昭次, 藤原英史, 稲葉一男. 鞭毛非対称波の伝播におけるカラクシンの役割, 生体運動研究合同班会議, 2016.1,8-10, キャンパスプラザ京都, 京都府京都市.
(25) 久冨理, 水野克俊, 広瀬恵子, 柴田大輔, 山田力志, 澤田均, 柴小菊, 稲葉一男. カタユウレイボヤ精子鞭毛における内腕ダイニンのキャラクタリゼーション, 第 6 回繊毛研究会, 2015.11.13-14, 基礎生物学研究所, 愛知県岡崎市.
(26) Kazuo Inaba. Marine Biology Research at Shimoda Marine Research Center -From Molecule to Ecosystem, 招待講演, 2015.10.19, フランスビルフランシュ臨海実験所 (Villefranche-sur-mer Developmental Biology Laboratory, France), Villefranche-sur-mer, France.
(27) 佐野 マリコ, 柴 小菊, 稲葉 一男. 炭酸脱水酵素/CO2 を介したカレイ類系統特異的な精子運動阻害, 日本動物学会第 86 回大会, 2015.9.17-19, 新潟コンベンションセンター朱鷺メッセ, 新潟県新潟市.
(28) 稲葉 一男, 柴 小菊, 柴田 大輔, Wenjie Zuo, 城倉 圭, 牧野 由美子, 山口 勝司, 重信 秀治. RNAseq データを用いたプロテオミクスによる海産無脊椎動物繊毛の多様性機構に関する研究, 日本動物学会第 86 回大会, 2015.9.17-19, 新潟コンベンションセンター朱鷺メッセ, 新潟県新潟市.
(29) 菊池 絢子, 柴 小菊, 中野 賢太郎, 小澤 哲夫, 稲葉 一男, 沼田 治. 紅茶高分子ポリフェノール MAF によるムラサキウニ精子の運動活性化, 日本動物学会第 86 回大会, 2015.9.17-19, 新潟コンベンションセンター朱鷺メッセ, 新潟県新潟市.
(30) 松崎 芽衣, 柴 小菊, 稲葉 一男, 道羅 英夫, 笹浪 知宏. 低酸素状態は乳酸産生および精子の運動停止に関与する, 日本動物学会第 86 回大会, 2015.9.17-19, 新潟コンベンションセンター朱鷺メッセ, 新潟県新潟市.
(31) Osamu Kutomi, Katsutoshi Mizuno, Keiko Hirose, Lixy Yamada, Hitoshi Sawada, Kogiku Shiba, Kazuo Inaba. カタユウレイボヤ精子鞭毛における内腕ダイニンのキャラクタリゼーション Characterization of inner arm dyneins from sperm flagella in Ciona intestinalis, 第 53 回日本生物物理学会年会, 2015.9.13-15, 金沢大学角間キャンパス, 石川県金沢市.
(32) Kazuo Inaba. Calcium sensors of ciliary outer arm dynein and eukaryotic evolution, 日本植物学会第 79 回大会シンポジウム, "Fusion" in Fertilization: Interdisciplinary Collaboration among Plant and Animal Scientists, 受精における「融合」：動植物の垣根を越えて, 2015.9.7, 新潟朱鷺メッセ, 新潟県新潟市.
(33) 稲葉一男. 繊毛外腕ダイニンによるカルシウム依存的屈曲制御と生体調節, 新学術研究領域「シリア・中心体による生体情報フローの制御」第 3 回領域会議, 2015.8.27-28, 倉敷シーサイドホテル, 岡山県倉敷市.
(34) 稲葉 一男. 海の生き物のミクロな動き, 知の拠点第 47 回知の拠点セミナー, 2015.8.21, 京都大学東京オフィス, 東京都千代田区.

(35) Haruhiko Miyata, Yuhkoh Satouh, Daisuke Mashiko, Masanaga Muto, Kaori Nozawa, Kogiku Shiba, Yoshitaka Fujihara, Ayako Isotani, Kazuo Inaba, Masahito Ikawa（ポスター発表）Inhibition of sperm-specific calcineurin for male contraception, ***Gordon Research Conference: Fertilization and the Activation of Development,*** 2015.7.19-24, Holderness, NH, USA

(36) Kogiku Shiba, Kazuo Inaba. The role of soluble adenylyl cyclase in the regulation of flagellar motility in Ciona sperm, ***The 8th International Tunicate Meeting,*** 2015.7.13-17, Aomori City Cultural Hall, Aomori-city, Aomori-prefecture, Japan.

(37) Kazuo Inaba, Osamu Kutomi, Katsutoshi Mizuno, Kogiku Shiba, Keiko Hirose. Two novel subunits of axonemal dyneins from Ciona intestinalis, as potentially key regulators for ciliary motility, The 8th International Tunicate Meeting, 2015.7.13-17, Aomori City Cultural Hall, Aomori-city, Aomori-prefecture, Japan.

(38) 稲葉 一男. 多機能運動装置ハプトネマが示す新規微小管系屈曲運動のメカニズム, 新学術領域「運動超分子マシナリーが織りなす調和と多様性」第３回領域全体会議, 2015.6.10-12,金沢商工会議所会館, 石川県金沢市.

(39) 阿閉 耕平, 稲葉 一男. 多機能運動装置ハプトネマが示す新規微小管系屈曲運動のメカニズム, 新学術領域「運動超分子マシナリーが織りなす調和と多様性」第３回領域全体会議, 2015.6.10-12,金沢商工会議所会館, 石川県金沢市.

(40) 城倉圭, 稲葉 一男. カブトクラゲ櫛板の分子構築に関する研究, 第 29 回海洋生物活性談話会, 2015.5.9-10, 筑波大学下田臨海実験センター, 静岡県下田市.

(41) 稲葉一男. 鞭毛・繊毛の構造・運動・多様性と生物進化, 第 29 回海洋生物活性談話会, 2015.5.9-10, 筑波大学下田臨海実験センター, 静岡県下田市.

〔図書〕（計３件）

(1) Cosson J, Prokopchuk G, Inaba K. The flagellar mechanics of spermatozoa and its regulation. ***In: Flagellar Mechanics and Sperm Guidance*** (Cosson J, Ed), Bentham Science Publishers, 2015, pp.3-134.
doi: 10.2174/9781681081281115010 1

(2) Yoshida M, Inaba K. Sperm chemotaxis in urochordates. ***In: Flagellar Mechanics and Sperm Guidance*** (Cosson J, Ed), Bentham Science Publishers, 2015, pp.183-207.
doi: 10.2174/9781681081281115010 1

(3) Inaba K, Kutomi O, Shiba K, Cosson J. Sperm guidance: comparison with motility regulation in bikont species. ***In: Flagellar Mechanics and Sperm Guidance*** (Cosson J, Ed), Bentham Science Publishers, 2015, pp.349-389.
doi: 10.2174/9781681081281115010 1

〔その他〕
ホームページ等
http://www.shimoda.tsukuba.ac.jp/ronbun.html
http://www.shimoda.tsukuba.ac.jp/~inaba/publish.html
http://www.shimoda.tsukuba.ac.jp/~jambio/kenkyu.html

６．研究組織

(1)研究代表者
稲葉　一男（INABA, Kazuo）
筑波大学・生命環境系・教授
研究者番号：80221779

(2)研究分担者
なし

(3)連携研究者
柴　小菊（SHIBA, Kogiku）
筑波大学・生命環境系・助教
研究者番号：70533561

広瀬　恵子（HIROSE, Keiko）
国立研究開発法人産業総合研究所・バイオメディカル研究部門・主任研究員
研究者番号：90357872

(4)研究協力者
久冨　理（KUTOMI Osamu）.
城倉　圭（JOKURA Kei）.