

平成30年5月31日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15H04358

研究課題名(和文) RNA・タンパク質複合体による翻訳調節機構の解明

研究課題名(英文) Elucidation of translational regulatory mechanism by RNA-protein complex

研究代表者

船津 高志 (Funatsu, Takashi)

東京大学・大学院薬学系研究科(薬学部)・教授

研究者番号：00190124

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,400,000円

研究成果の概要(和文)：1. 蛍光標識したmiRNA前駆体を細胞内にマイクロインジェクションし、内在性の生合成経路によりRISCに取り込ませた。ゴルジ体を中心にアクチンフィラメント上を動くmiRNAを1分子イメージングできた。
2. Cy5標識アンチセンスプローブを用いてストレス下の細胞内mRNAの局在を超解像イメージングした。ストレス顆粒(SG)内でmRNAは均一に存在するのではなく、直径約100 nmの高密度領域を形成していた。
3. SecMのリボソーム外の領域を部分的に欠損させた変異体の翻訳アレストの寿命を測定した。57-73と57-98番目のアミノ酸が翻訳アレストの安定化に寄与していた。

研究成果の概要(英文)：1. Fluorescently labeled miRNA precursors were microinjected into a cell. They were matured by endogenous biosynthetic pathway and they were incorporated into RISC. Single-molecule imaging technique revealed that miRNAs move on actin filaments.
2. Localization of mRNAs labeled with Cy5-linear antisense DNA probe was investigated under the stress conditions. Super-resolution microscopy revealed that mRNAs are not uniformly present in the stress granule (SG) but are accumulated to form high density regions with a diameter of about 100 nm.
3. The lifetimes of translational arrest of SecM mutants, whose amino acids outside ribosome were partially truncated, were investigated. Amino acid residues 57-73 and 57-98 contributed to the stabilization of translational arrest.

研究分野：生物物理学

キーワード：1分子計測(SMD) ナノバイオ 蛋白質

1. 研究開始当初の背景

DNA に蓄えられた遺伝情報は一時的に mRNA にコピーされ、リボソームによってタンパク質に翻訳される。翻訳の制御は、生命活動の根幹に関わる重要なプロセスである。最近、RNA とタンパク質の複合体である RISC やストレス顆粒 (SG) が翻訳の制御を担っていることが報告されたが、まだ不明な点が多い。さらに、最近、新たな遺伝子発現制御機構として、「翻訳アレスト」と呼ばれる現象に関心が寄せられている。翻訳アレストは、新生ポリペプチド鎖が翻訳を一時的に停止させる現象である。本研究では (1) miRNA による遺伝子発現の制御、(2) SG による遺伝子発現の制御、(3) 翻訳アレストによる遺伝子発現の制御の3つの課題に焦点を絞り、これらの遺伝子発現の制御機構を解明することを目的とする。

1-1. miRNA による遺伝子発現の制御

miRNA は 20~25 塩基程度の non-coding RNA の一種である。miRNA の元になる DNA 配列は、miRNA の配列とほぼ相補的な逆向きな配列を含んでおり、RNA に転写されると pri-miRNA と呼ばれるヘアピンループ構造をとる。Pri-miRNA は核内でその一部が Drosha によって切断されて pre-miRNA となり Exportin-5 によって核外に輸送される。Pre-miRNA は Dicer によって切断されて miRNA/miRNA* duplex と呼ばれる中間体となり、一方の鎖のみが RNA-induced silencing complex (RISC) に取り込まれる。これが一部の mRNA の 3'側非翻訳領域の相補的な配列に結合し、翻訳を抑制することが知られている (Bartel et al., 2009)。この翻訳抑制は、生物の発生のタイミングや分化、形態形成、細胞増殖、アポトーシスなどにおいて重要な役割を果たしている。また、この制御が破綻するとガンなどの疾患が引き起こされる例が報告されている。miRNA はヒトの場合 2,000 種類以上存在し、遺伝子の 1/3 以上がその調節を受けていると予測されている。しかし、RISC の形成機構の詳細は明らかになっておらず、RISC の形成過程のダイナミクスを 1 分子レベルで高感度に計測する技術が求められている。

1-2. SG による遺伝子発現の制御

細胞は外界からのストレス刺激に対して、損傷を防御し生存を図るストレス適応機構を有している。その機構の一つとして SG の形成が重要であることが最近になって見出された (Ansonson and Kedersha, 2008)。SG は、低酸素、熱ショック、ウイルス感染、砒素などのストレス刺激に反応して形成される直径 100~200 nm の細胞質内構造体であり、mRNA、RNA 結合タンパク質、40S リボソームなどから構成されている。SG が形成されると一部の mRNA が SG 内に取り込まれ、翻訳が一時的に停止する。そして、細胞がストレスから回復すると SG は消失し、翻訳が再開される。SG の作用機構を明らか

にするため、SG の生成と消失のダイナミクスを計測する技術が求められている。また、超解像光学顕微鏡を用いて SG の微細構造を明らかにする必要がある。

1-3. 翻訳アレストによる遺伝子発現の制御

翻訳アレストは、新生ポリペプチド鎖が翻訳を一時的に停止させる現象である。この現象は、原核細胞から真核細胞まで普遍的に存在している。翻訳アレストの機構について最も研究が進んでいるのが、大腸菌の分泌タンパク質 SecM の翻訳アレストである。SecM は、その C 末端に翻訳アレストを誘起する配列 (アレスト配列; FSTPVWISQAQGIRAGP) を有している。アレスト配列が翻訳されると、リボソームトンネル内で C 末端配列の構造変化が誘起され、その翻訳が停止する。その結果、同一オペロンの下流遺伝子 *secA* (Sec 膜透過装置の 1 つ) の発現が誘導される。SecM が翻訳アレストされるためにはアレスト配列が必要十分であると考えられていたが、SecM のリボソーム外領域も安定性に寄与することが示唆されている (Yang et al., 2015)。リボソームと相互作用する領域を明らかにすることが望まれている。

2. 研究の目的

DNA に蓄えられた遺伝情報は一時的に mRNA にコピーされ、リボソームによってタンパク質に翻訳される。翻訳の制御は、生命活動の根幹に関わる重要なプロセスである。本研究では (1) miRNA による遺伝子発現の制御、(2) SG による遺伝子発現の制御、(3) 翻訳アレストによる遺伝子発現の制御の3つの課題に焦点を絞り、これらの遺伝子発現の制御機構を 1 分子イメージング、1 分子操作技術、さらには細胞内局所加熱技術と細胞内温度計測技術などの独自に開発した技術を駆使して解明することを目的とする。

3. 研究の方法

3-1 miRNA のイメージングと機能評価

蛍光標識した miRNA 前駆体を合成し、細胞内にマイクロインジェクションにより導入し、内在性の生合成過程を通して成熟させた (図 1)。

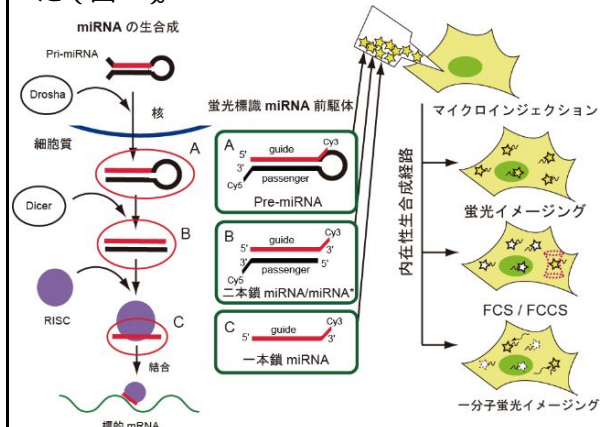


図1 miRNA の蛍光標識

3-2 SG による遺伝子発現の制御

Cy5 標識線形アンチセンス DNA プローブにより COS7 細胞内の poly(A)⁺ mRNA を蛍光標識し、SGs を形成させた後に固定した試料を用いて、超解像イメージングによる観察を行った。また、生細胞内の mRNA の運動を 1 分子イメージングするため、2MeSiR で蛍光標識したアンチセンス DNA プローブを用いて mRNA を可視化した。

3-3 翻訳アレストによる遺伝子発現の制御

翻訳アレストの安定化に寄与する領域を同定するため、二次構造予測をもとに、翻訳途上鎖のリボソーム外の領域を部分的に欠損させた変異体(1-37, 38-56, 57-73, 74-98, 99-132) を作製した。これらの変異体の N 末端に TC タグを付与したコンストラクトを *in vitro* 合成し、その産物を経時的に解析することにより翻訳アレストの寿命を測定した。

4. 研究成果

4-1 miRNA のイメージングと機能評価

蛍光標識した miRNA 前駆体を細胞内にマイクロインジェクションし、一定時間後に蛍光像を取得した(図 2 A)。蛍光像から成熟した miRNA の割合を定量したところ、ループ構造を持つ pre-miRNA 導入時にガイド鎖の残存率が高かった(図 2B)。これらが、内在性の生合成経路により効率よく RISC に取り込まれたことが示唆された。

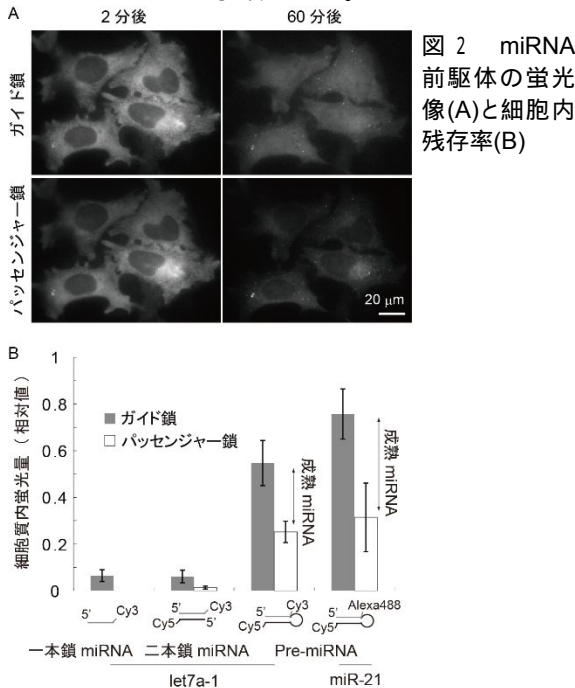


図 2 miRNA 前駆体の蛍光像(A)と細胞内残存率(B)

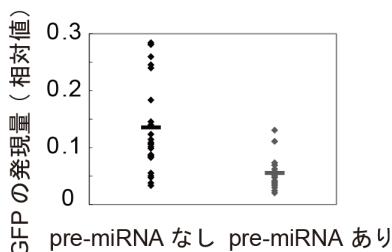


図 3 miRNA の翻訳抑制能

次に、導入した蛍光標識 miRNA の標的 mRNA への結合と翻訳抑制効果を確認した。miRNA 標的配列を含む緑色蛍光タンパク質 (GFP) をコードする遺伝子を一過性に発現させて GFP のイメージングを行ったところ、pre-miRNA の導入により GFP の発現が低下することが分かった。生細胞内の miRNA を 1 分子イメージングした結果、ゴルジ体を中心にアクチンフィラメント上を動く miRNA が観察された。

4-2 SG による遺伝子発現の制御

Cy5 標識線形アンチセンスプローブを用いた超解像イメージングにより、化学固定した COS7 細胞内の polyA⁺ mRNA の局在をナノメートルスケールで可視化した。その結果、SG 内で mRNA は均一に存在するのではなく、直径約 100 nm の高密度領域を形成して分布していることが明らかになった(図 4)。

従来の顕微鏡法 超解像画像

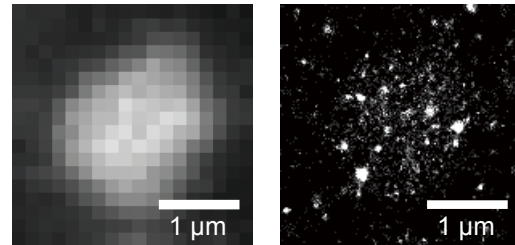


図 4 SGs 内 mRNA の超解像観察

SG 内 mRNA 高密度領域の個数とサイズについて解析を行ったところ、高密度領域個数と SGs の大きさの間には正の相関が見られたが、高密度領域サイズと SGs の大きさの間には相関がなく、常に一定のサイズを持つことがわかった。以上の結果は、SG 内 mRNA 高密度領域は特定の大きさをもつ構造的単位として機能することを示唆している。

次に、高密度領域が生細胞内でどのような挙動を示すかを調べるために、生きた細胞内で利用可能な明滅型色素 HMSiR を用いて、生細胞内超解像イメージングを行った。観察の結果、SGs 内 mRNA 高密度領域は生細胞内で安定して存在するのではなく、時間によって大きく局在が変化するダイナミックな構造であることを発見した。mRNA が小さな集合体を単位として SGs への結合・解離を行うことで、SGs 全体の動的な形成・離散が実現されていると考えられる。

4-3 翻訳アレストによる遺伝子発現の制御

翻訳途上の SecM のリボソーム外の領域を部分的に欠損させた変異体(Δ1-37, Δ38-56, Δ57-73, Δ74-98, Δ99-132) の N 末端に TC タグを付与したコンストラクトを *in vitro* 合成し、翻訳アレストの寿命を測定した(図 5)。シグナル配列を欠損させた Δ1-37 変異体の翻訳アレストは最も安定であり、全長の SecM に比べアレスト時間が大幅に延長された。一方、Δ38-56 及び Δ99-132 変異体は全長の SecM と同程度のアレスト寿命を示した

のに対し、 $\Delta 57-73$, $\Delta 74-98$ および $\Delta 57-98$ 変異体のそれは大幅に短縮された (図 5)。この結果から、57-73 残基目 (SecM57-73) および 57-98 残基目 (SecM74-98) が翻訳アレストの安定化に大きく寄与していると考えられた。

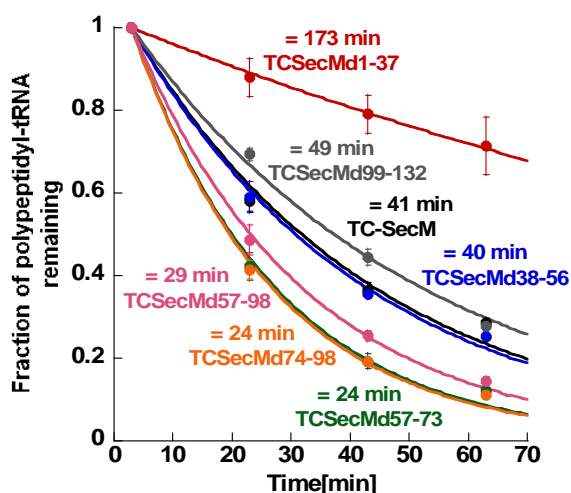


図5 各種翻訳アレスト複合体の残存量

次に、アラニンスキャニングを行い、翻訳アレストの安定化に寄与する残基の同定を試みた。その結果、 α -ヘリックス上で正電荷のクラスターを形成すると予想される His-84, Arg-87, Arg-91 のアラニン置換体において、顕著にアレスト寿命が短縮されることが見出された。また、Arg-70 および Arg-71 のアラニン置換体においても、アレスト寿命が大幅に短縮した。これらの残基は、負に帯電したリボソーム表面と静電的に相互作用すると考えられる。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 5 件)

藤井聡一郎、中村和貴、飯塚怜、船津高志「マイクロ・ナノデバイスを用いた生体分子の機能解析と有用遺伝子の探索・回収」*Molecular Electronics and Bioelectronics* Vol. 28, No.3, p165-168 (2017)、査読無

坂本明彦、船津高志「全反射蛍光顕微鏡による細胞膜受容体 MPL 二量体の 1 分子イメージング」*生体の科学* vol. 68, No.5, p386-387 (2017)、査読無

Kazuki Nakamura, Ryo Iizuka, Shinro Nishi, Takao Yoshida, Yuji Hatada, Yoshihiro Takaki, Ayaka Iguchi, Dong Hyun Yoon, Tetsushi Sekiguchi, Shuichi Shoji, Takashi Funatsu “Culture-independent method for identification of microbial enzyme-encoding genes by activity-based single-cell sequencing using a water-in-oil microdroplet platform” *Sci. Rep.* 6: 22259 (2016). doi: 10.1038/srep22259、査読有

Akihiko Sakamoto, Takashi Tsukamoto, Yuji Furutani, Yuki Sudo, Kazuyuki Shimada,

Akihiro Tomita, Hitoshi Kiyoi, Takashi Kato, Takashi Funatsu “Live-cell single-molecule imaging of the cytokine receptor MPL for analysis of dynamic dimerization. *J. Mol. Cell Biol.* 8(6): 553-555 (2016). doi: 10.1093/jmcb/mjw027、査読有

Ryo Iizuka, Takashi Funatsu “Chaperonin GroEL uses asymmetric and symmetric reaction cycles in response to the concentration of non-native substrate proteins” *Biophys. Physicobiol.* 13: 63-69 (2016). Doi: 10.2142/biophysico.13.063 (Review)、査読有

〔学会発表〕(計 38 件)

岡部弘基、時ペイニ、船津高志「細胞内微小空間における温度の計測と操作から解明する温度シグナリング」2017年12月6日～12月9日、2017年生命科学系学会合同年次大会 (ConBio2017) 神戸ポートアイランド、神戸市、兵庫県

高田涼子、岡部弘基、菅原皓、船津高志「1 蛍光分子の明滅計測による細胞内微小環境のマルチモーダルイメージング」2017年12月6日～12月9日、2017年生命科学系学会合同年次大会 (ConBio2017) 神戸ポートアイランド、神戸市、兵庫県

Yu Bi, Kohki Okabe, Takashi Funatsu “Investigating molecular mechanism of intracellular temperature dependent cell functions” 第 55 回日本生物物理学会年会、2017年9月19日～21日、熊本大学黒髪北地区、熊本市、熊本県

Ryo Iizuka, Shoichi Tsuchiya, Taro Ueno, Takanori Ichiki, Takashi Funatsu “Development of an automated microarray system for rapid microRNA profiling” 第 55 回日本生物物理学会年会、2017年9月19日～21日、熊本大学黒髪北地区、熊本市、熊本県

Shunsuke Takeda, Kohki Okabe, Takashi Funatsu “Investigating contribution of transcription to temperature in nucleus” 第 55 回日本生物物理学会年会、2017年9月19日～21日、熊本大学黒髪北地区、熊本市、熊本県

Kai Saito, Ryo Iizuka, Eiji Shigihara, Wataru Kawakubo, Dong Hyun Yoon, Tetsuji Sekiguchi, Shuichi Shoji, Yuji Hatada, Takashi Funatsu “Microdroplet-based screening method for microbes producing polymer-degrading enzymes” 第 55 回日本生物物理学会年会、2017年9月19日～21日、熊本大学黒髪北地区、熊本市、熊本県

Soichiro Fujii, Ryo Iizuka, Masamichi Yamamoto, Makoto Tsunoda, Takashi Tani, Takashi Funatsu “Single-molecule analysis of actin polymerization

mechanism using linear zero-mode waveguides” 第 55 回日本生物物理学学会年会、2017 年 9 月 19 日～21 日、熊本大学黒髪北地区、熊本市、熊本県

Takaaki Honda, Kohki Okabe, Takashi Funatsu “Development of a method of local heating a single cell using gold nanoparticles” 第 55 回日本生物物理学学会年会、2017 年 9 月 19 日～21 日、熊本大学黒髪北地区、熊本市、熊本県

Beini Shi, Kohki Okabe, Takashi Funatsu “Intracellular temperature measurement during RNA granule formation” 第 55 回日本生物物理学学会年会、2017 年 9 月 19 日～21 日、熊本大学黒髪北地区、熊本市、熊本県

Tomoki Shinozawa, Ryo Iizuka, Zhuohao Yang, Takashi Funatsu “Action of release factors on the stalled ribosome during translation of TnaC” 第 55 回日本生物物理学学会年会、2017 年 9 月 19 日～21 日、熊本大学黒髪北地区、熊本市、熊本県

Shunsuke Yamashiro, Ryo Iizuka, Takashi Funatsu “Photo-control of the ribosome movement along mRNA using a reversible photo-crosslinking probe” 第 55 回日本生物物理学学会年会、2017 年 9 月 19 日～21 日、熊本大学黒髪北地区、熊本市、熊本県

Takashi Yanagi, Kohki Okabe, Takashi Funatsu “Investigating the contribution of microtubules on intracellular temperature variation” 第 55 回日本生物物理学学会年会、2017 年 9 月 19 日～21 日、熊本大学黒髪北地区、熊本市、熊本県

Beini Shi, Kohki kabe, Takashi Funatsu “Intercellular temperature measurement during RNA granule formation” 第 26 回日本バイオイメージング学会学術集会、2017 年 9 月 16 日～17 日、東京薬科大学、八王子市、東京都

Soichiro Fujii, Ryo Iizuka, Masamichi Yamamoto, Makoto Tsunoda, Takashi Tanii, Takashi Funatsu “Single-molecule analysis of actin polymerization using linear zero-mode waveguides” 第 26 回日本バイオイメージング学会学術集会、2017 年 9 月 16 日～17 日、東京薬科大学、八王子市、東京都

飯塚怜、中村和貴、西真郎、吉田尊雄、秦田勇二、高木善弘、井口彩香、尹棟鉉、関口哲志、庄子習一、船津高志「環境中の微生物を培養することなく「見える化」して酵素遺伝子を取得する」第 26 回日本バイオイメージング学会学術集会、2017 年 9 月 16 日～17 日、東京薬科大学、八王子市、東京都

高田涼子、岡部弘基、菅原皓、船津高志「蛍光分子の明滅計測による細胞内微小環境のマルチモーダルイメージング」第 30 回バイオメディカル分析科学シンポジウム (BMAS2017)、2017 年 8 月 28 日～29 日、東京大学大学院薬学系研究科、文京区、東京都

飯塚怜、土屋章一、上野太郎、一木隆範、船津高志「簡便かつ迅速にマイクロ RNA のプロファイリングを実現する」第 30 回バイオメディカル分析科学シンポジウム (BMAS2017)、2017 年 8 月 28 日～29 日、東京大学大学院薬学系研究科、文京区、東京都
船津高志「マイクロ・ナノデバイスを用いた生体分子の機能解析と有用遺伝子の探索・回収」新分野開拓研究会「有機・バイオエレクトロニクスにおける先端計測技術の進展」2017 年 8 月 24 日、明治大学駿河台キャンパス、千代田区、東京 (招待講演)

Shi Beini, Kouki Okabe, Takashi Funatsu “Intracellular local termogemnesis initiates stress granule formation” The joint 19th International Union of Pure and Applied Biophysics (IUPAB) and 11th European Biophysical Societies' Association (EBSA) Congress, July 16-20, 2017, Edinburg International Conference Centre, Edinburg, United Kingdom

Kohki Okabe, Masahiro Takinoue, Kazuhito V. Tabata, Takashi Funatsu “Intracellular local temperature as a novel variable in cell biology” The joint 19th International Union of Pure and Applied Biophysics (IUPAB) and 11th European Biophysical Societies' Association (EBSA) Congress, July 16-20, 2017, Edinburg International Conference Centre, Edinburg, United Kingdom

② Kazuki Nakamura, Ryo Iizuka, Shinro Nishi, Takao Yoshida, Yuji Hatada, Yoshihiro Takaki, Ayaka Iguchi, Dong H. Yoon, Tetsushi Sekiguchi, Shuichi Shoji, Takashi Funatsu. “Culture-Independent Method for Identification of Microbial Enzyme-Encoding Genes by Single-Cell Sequencing Using a Water-in-oil Microdroplet Platform” Single-Cell Biophysics: Measurement, Modulation, and Modeling. June 17-20, 2017, National Taiwan University, Taipei, Taiwan

② Takashi Funatsu, Mikihisu Muta, Ryo Iizuka “Identification of residues in SecM important for stabilizing translation arrest” International Symposium on Protein Quality Control, June 4, 2017, Todaiji Culture Center, Nara, Japan

③ Takaaki Honda, Kohki Okabe, Takashi Funatsu. “Development of a method of heating a single cell using gold nanoparticles” Joint Symposium on Bioimaging between Singapore and Japan, May 20-21, 2017, National University of Singapore, Singapore

④ Soichiro Fujii, Ryo Iizuka, Masamichi Yamamoto, Makoto Tsunoda, Takashi Tanii, Takashi Funatsu. “Single-molecule

observation of actin polymerization using linear zero-mode waveguides” Joint Symposium on Bioimaging between Singapore and Japan, May 20-21, 2017, National University of Singapore, Singapore

②⑤ Masamichi Imaseki, Ko Sugawara, Kohki Okabe, Takashi Funatsu “Investigating initiation mechanism of stress granule formation by tracking single mRNA particles” 第54回日本生物物理学会年会、2016年11月25日~27日、つくば国際会議場、つくば市、茨城県

②⑥ Ko Sugawara, Kohki Okabe, Takashi Funatsu “Nanoscale fluorescence imaging endogenous mRNAs in stress granules” 第54回日本生物物理学会年会、2016年11月25日~27日、つくば国際会議場、つくば市、茨城県

②⑦ Beini Shi, Kohki Okabe, Takashi Funatsu “Intercellular local thermogenesis initiates stress granule formation” 第54回日本生物物理学会年会、2016年11月25日~27日、つくば国際会議場、つくば市、茨城県

②⑧ Shunsuke Yamashiro, Ryo Iizuka, Takashi Funatsu “Photo-control of the ribosome movement along mRNA using a reversible phot-cross-linking probe” 第54回日本生物物理学会年会、2016年11月25日~27日、つくば国際会議場、つくば市、茨城県

②⑨ Ko Sugawara, Kohki Okabe, Takashi Funatsu “Nanoscale investigation of mRNA localization and dynamics in stress granule” 情報計算化学生物学会(CBI学会)2016年大会 2016年10月25日-27日、タワーホール船堀、江戸川区、東京都

③⑩ Takashi Funatsu, Kohki Okabe “Development of fluorescent thermometers for mapping intercellular temperature” The 12th IUPAC International Conference on Novel Materials and their Synthesis (NMS-XII), October 14-19, 2016, Huna Agricultural University, Changsha, China (Keynote lecture)

③⑪ 楊 倬皓、飯塚 怜、船津高志「1分子力学測定による SecM 翻訳アレスト解除機構の解析」第4回 Ribosome Meeting、2016年9月17-19日、大阪医科大学、高槻市、大阪府

③⑫ 船津高志「3つの生命現象を見えるようにする挑戦：細胞温度、アクチン重合、ストレス顆粒」レーザ顕微鏡研究会 第42回講演会(SLM-42)2016年7月7日、理化学研究所和光キャンパス、和光市、埼玉県(招待講演)

③⑬ Takashi Funatsu “Single-molecule fluorescence imaging by zero-mode waveguides” Energy, Material & Nanotechnology Meeting On Light Matter Interactions, May 10-13, 2016, Peninsula Excelsior Hotel, Singapore (invited)

③⑭ Beini Shi, Kohki Okabe, Takashi Funatsu.

“The mechanism of stress granule formation induced by intracellular local thermogenesis” The 60th Annual Meeting of the Biophysical Society, February 27-March 2, 2016, Los Angeles Convention center, Los Angeles, California, USA

③⑮ Ko Sugawara, Kohki Okabe, Takashi Funatsu. “Live-cell single-molecule imaging of endogenous mRNA in stress granules” The 60th Annual Meeting of the Biophysical Society, February 27-March 2, 2016, Los Angeles Convention center, Los Angeles, California, USA

③⑯ 楊倬皓、飯塚 怜、郭遠芳、山城 竣介、船津高志「SecMによる翻訳停止の分子メカニズム」第38回日本分子生物学会年会、第88回日本生化学会大会合同大会、2015年12月1日~4日、神戸ポートアイランド、神戸市、兵庫県(招待講演)

③⑰ Shunsuke Takeda, Kohki Okabe, Takashi Funatsu “Design and evaluation of potent antisense probes for imaging individual endogenous mRNA in live cells” 第53回日本生物物理学会年会、2015年9月13日~15日、金沢大学 角間キャンパス 自然科学本館、金沢市、石川県

③⑱ Zhuohao Yang, Ryo Iizuka, Yuanfang Guo, Takashi Funatsu “Study on the molecular mechanism of translation arrest by SecM” 第53回日本生物物理学会年会、2015年9月13日~15日、金沢大学 角間キャンパス 自然科学本館、金沢市、石川県

〔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

<http://www.f.u-tokyo.ac.jp/~funatsu/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

船津 高志 (FUNATSU, Takashi)

東京大学・大学院薬学系研究科・教授
研究者番号：00190124

(2) 連携研究者

岡部 弘基 (OKABE, Kohki)

東京大学・大学院薬学系研究科・助教
研究者番号：20455398

飯塚 怜 (IIZUKA, Ryo)

東京大学・大学院薬学系研究科・助教
研究者番号：90541954