

令和 3 年 6 月 4 日現在

機関番号：22604

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2017～2020

課題番号：17H03079

研究課題名（和文）微量RNAの動的な転写後修飾の解析法

研究課題名（英文）A method for analyzing dynamics of post-transcriptional modifications of small amounts of RNA

研究代表者

田岡 万悟（Taoka, Masato）

東京都立大学・理学研究科・准教授

研究者番号：60271160

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,670,000円

研究成果の概要（和文）：本研究では、微量RNAの精製方法および、その転写後修飾（PTM）を含む一次構造をそのPTM種に関わらず同時に決定する方法とその高感度化を行った。また、微量RNAに含まれるPTMの部位ごとの変動を高スループットに定量する解析法を開発した。また、この方法を利用して細胞内に存在する低分子量RNAに新規なPTM部位を発見し、それらのうちの複数の修飾率が細胞株によって異なっていることを示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

RNAは様々な転写後修飾（PTM）を持っており、生体に重要なことが示されている。ところが、微量RNAのPTMやその動態を複数種のPTMに横断的に解析する方法は存在せず、研究が進んでいなかった。本研究はこれらの停滞を取り除く役割を持っていると考えている。

研究成果の概要（英文）：In this study, we developed a method for purification of trace RNAs and a method for determination of their primary structures including post-transcriptional modifications (PTMs) regardless of their PTM species with high sensitivity. We also developed a high-throughput analytical method for quantifying the site-specific variation of PTM stoichiometry in femto-mol amount of RNAs. Using this method, we discovered novel PTM sites in low-molecular-weight RNAs in cells, and showed that the modification rates of several of them differ among cell lines.

研究分野：生体物質分析化学

キーワード：RNA 転写後修飾 質量分析

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、研究者個人に帰属します。

様式 C-19、F-19-1、Z-19（共通）

## 1. 研究開始当初の背景

生体内で働く RNA は、メチル化やジヒドロ化、擬ウリジン化を含む異性化など、様々な転写後修飾（Post Transcriptional Modification, PTM）を受けている。PTM は、ヒトでは遺伝病の原因として（Suzuki T, Wiley Interdiscip Rev RNA. 2011）、mRNA の翻訳調節因子として（Dominissini D, Nature. 2016）、また、RNA ウイルスではその増殖に関わる因子として注目されており（Kennedy EM, Cell Host Microbe. 2016）、精力的に研究されている。

一般に RNA の PTM 解析には逆転写を介した間接的な方法が利用されている（Meyer KD, Cell. 2012; Delatte B, Science. 2016）。ところが、高感度でスループットは高いものの、フォールスネガティブが多いことが報告されている。従って、例えばリボソーム RNA のように細胞に多量に含まれ、解析が容易な RNA であっても PTM の 2 割は検出できない（Carlile TM, Nature. 2014）。残基の修飾率（PTM 率）も真の値と乖離しており（Taoka M, Nucleic Acids Res. 2018）、複数の PTM を同時に解析するマルチ解析もできない。最近の知見では、複数種の PTM が RNA 上で多様な働きをしていることが明らかになっており、そのクロストークに注目が集まっているが、mRNA などの微量 RNA のマルチ PTM 解析法が存在しないために研究が進まない。

申請者は液体クロマトグラフィー（LC）-質量分析（MS）を基盤とするマルチ PTM 解析法を開発した（Nakayama H, Anal Chem. 2015; Taoka M, Nucleic Acids Res. 2009）。このシステムで、RNase MRP やスプライセオソームなどの RNA-タンパク質複合体を構成する RNA 成分の同定や PTM を決定し、さらに微量な miRNA の同定を行った（Nakayama H, Anal Chem. 2015; Saito Y, PLoS One. 2014; Taoka M, PLoS One. 2014; Ishikawa H, Nucleic Acids Res. 2014; Taoka M, Anal Chem. 2010）。また、安定同位体を利用したリボソーム RNA の PTM 率の測定方法（SILNAS 法）を開発し、リボソーム RNA の全 PTM の同定と定量を行った（Taoka M, Nucleic Acids Res. 2016; Taoka M, Nucleic Acids Res. 2015）。加えて、生体から調製した RNA 成分を自動的に解析する全自動多次元 LC-MS システムの開発（投稿準備中）や MS による擬ウリジンの解析法の開発（Yamauchi Y, Nucleic Acids Res. 2016）、RNA 同定のための検索エンジン Ariadne の開発と高性能化を行って、マルチ PTM 解析法の周辺技術も開発している（Nakayama H, Anal Chem. 2015; Nakayama H, Mass Spectrom. Rev. 2011; Nakayama H, Nucleic Acids Res. 2009）。さまざまな開発を行って生体由来の試料を解析して成果を上げたが snRNA や snoRNA、mRNA など微量 RNA の解析は難しかった。

## 2. 研究の目的

LC-MS を基盤とした RNA 解析システムの高感度化とハイスループット化を行う。そのため、LC-MS システムの 10 倍以上の高感度化とデータ処理の高速化を目指す。また、質量変化のない擬ウリジンの新規ラベル法を開発することで、必要な試料の微小化をはかる。さらに微量 RNA の回収法を開発して実際の生体試料へ適用し、新規 PTM を同定する。

## 3. 研究の方法

Q-Orbitrap 型の MS を利用し、さらに LC の微小化とインターフェイスの改良を組み合わせ、高感度化を検討した。また、データ解析を高速化するために Ariadne を改良してこれまで手作業で行ってきた PTM 率の計測に対応した。

擬ウリジンの同定には微量 RNA 中のウリジンと区別して LC-MS で解析するための方法を考案した。す

なわち、5 位が重水素 (D) で標識されたウリジンを利用して、擬ウリジンに検出可能な目印を付けた。この方法では擬ウリジン化が起こった場合、D が培養液中の H<sup>+</sup>と交換されて、擬ウリジンの質量がもとの重水素化ウリジンより 1Da 軽くなるため、MS で検出できる。外来性の重水素がウリジンによるラベル化効率を最大化するためにヒト細胞が内在的に持っているウリジン合成経路を CRISPR 法を使って破壊した。

生体内の RNA を精製するための方法としては、オリゴヌクレオチド間の水素結合形成を利用した方法 (Miyachi K, *Nucleic Acids Res.* 2007; Yokogawa T, *Nucleic Acids Res.* 2010) を参考にして~5000 塩基程度の RNA で検討した。この方法と逆相 LC を組み合わせることで snRNA や snoRNA、mRNA を精製した。さらに高感度化したシステムで複数の RNA の PTM 率やその細胞依存的な異同を測定した。

#### 4. 研究成果

申請者らは、まず LC-MS の高感度化とハイスループット化を行った。LC については、保持能力が高いシリカ系 C30 逆相充填剤を固定相、RNA とイオンペアを形成した際に分離能が高いトリメチルアミンを移動相として使用し、試料とするオリゴ RNA 混合物を 100 nL/min 以下の微流速で分離することで最適化した。また、MS への導入のための RNA のイオン化を安定化、効率化するための補助装置をインターフェースとして開発し、LC と Q-Orbitrap ハイブリッド型高性能 MS を連結することで高感度化した。一方、得られたスペクトルからゲノム情報を利用して試料 RNA の塩基配列や転写後修飾の実態を直接、迅速に解析できる検索エンジン Ariadne に同位体含有 RNA の検索やそれらを定量するためのアルゴリズムを組み込んでハイスループットかつ総合的な RNA 解析のための質量分析システムを構築した。

申請者らは、より微量の RNA の擬ウリジン化を精密に解析する目的で、大腸菌を安定同位体ラベルして擬ウリジンを識別する方法 (Popova AM, *J Am Chem Soc.* 2014) に着目し、これを改良することでヒト細胞で RNA 分子中の擬ウリジンを識別する新たな方法を構築した。ヒト細胞内の RNA のウリジン残基を高効率で D 標識ウリジンで代謝ラベルするためにはアミノ酸を原料としたウリジンの de novo 合成を停止する必要がある。そこで、ヒト TK6 細胞のウリジンモノリン酸合成酵素 (UMPS) の第 1 エクソンを CRIPR/Cas9 法によって両アレルともに破壊した細胞株を作成した。この TK6ΔUMPS を利用することで、フェムトモル程度の微量 RNA の擬ウリジンが同定可能となった。また、擬ウリジンが密集している配列でも正確に擬ウリジンを同定することができるようになり、その結果として後述するヒト rRNA や snRNA、snoRNA に存在するすべての擬ウリジンを同定した。この方法は既報の MS3 法 (Yamauchi Y, *Nucleic Acids Res.* 2015) よりも約 10 倍高感度で RNA の擬ウリジンを精密に同定できる利点をもつことから、今後は RNA の生合成過程や成熟型 RNA での擬ウリジン化反応の役割を解き明かすための重要な技術となると考えられた。

生体内の RNA を精製するための方法として 30 塩基程度の合成 DNA に相補的な RNA を水素結合形成によって精製する方法を検討した。RNA 混合物を含んだ 20%のアセトニトリルを含む高塩濃度の緩衝液中で 70℃で、樹脂に結合した合成 DNA と水素結合形成させて、洗浄したのちに 85℃の水で目的の RNA を溶出した。また、従来法として Hauenschild らの方法 (Hauenschild R, *Nucleic Acids Res.* 2015) を部分的に改変して RNA の精製を行った。いずれの方法も RNA の精製は 10-50%の回収率を示した。

これらの方法を統合して U1-6 低分子量核 (sn) および核小体 (sno) RNA および 7SL RNA に

存在する PTM を解析した (表 1. 細胞内存在量は約  $2-10 \times 10^5$  分子/細胞)。まず、擬ウリジンについて、ヒトの snRNA に関するこれまでの研究では、U1 snRNA に 2 個、U2 snRNA に 14 個、U4 snRNA に 3 個、U5 snRNA に 4 個、U6 snRNA に 4 個の合計 27 個の擬ウリジンが確認されている (Yamauchi Y, Nucleic Acids Res. 2016)。D 標識ウリジン法を用いた今回の解析では、これまでの報告で同定されていた snRNA のすべての擬ウリジンを同定した。また、その化学量論は、約 1% から 100% の範囲で決定された。U4 snRNA の 59 位にある 4 つ目の擬ウリジンに加えて、ヒトの U3 snoRNA では 8、12、36、49 位に 4 つの擬ウリジン、U8 snoRNA では 21、108 位に 2 つの擬ウリジン、7SL RNA では 211 位に 1 つの擬ウリジンを確認した。申請者らの知る限り、ヒトの U3 snoRNA、U8 snoRNA、7SL RNA の擬ウリジル化部位を記載した初めての報告であり、U4 snRNA では 4 つ目の擬ウリジル化部位である。擬ウリジンの他にこれらの低分子量 RNA には 36 のメチル化部位が報告されている (Yamauchi Y, Nucleic Acids Res. 2016; Reddy R, Nucleic Acids Res. 1988)。申請者らが開発したこの方法によってそれらの PTM はすべて確認されたが、その一方で新規に発見されたメチル化はなかった。

表 1. ヒト TK6 細胞の small RNA の転写後修飾

RNA	5' end	Internal modifications <sup>a</sup>	3' end	Chain Length	Copies/cell (in thousands) <sup>c</sup>
U1 snRNA	m3Gppp	Am1, Um2, $\Psi$ 5(100), $\Psi$ 6(100), Am70	OH	164	1000
U2 snRNA	m3Gppp	Am1, Um2, $\Psi$ 6(100), $\Psi$ 7(100), Gm11, Gm12, $\Psi$ 15(84), Gm19, Gm25, m <sup>6</sup> Am30 <sup>b</sup> , $\Psi$ 34(96), $\Psi$ 37(100), $\Psi$ 39(100), Cm40, $\Psi$ 41(100), $\Psi$ 43(100), $\Psi$ 44(100), Um47, $\Psi$ 54(100), $\Psi$ 58(100), $\Psi$ 60(68), Cm61, $\Psi$ 89(100), $\Psi$ 91(72)	OH	188	500
U4 snRNA	m3Gppp	Am1, Gm2, $\Psi$ 4(>89), Cm8, <u><math>\Psi</math>59(3)</u> , Am65, $\Psi$ 72(100), $\Psi$ 79(100)	OH	144	200
U5 snRNA	m3Gppp	Am1, Um2, $\Psi$ 11(23), Gm37, Um41, $\Psi$ 43(100), Cm45, $\Psi$ 46(100), $\Psi$ 53(91)	OH	117	200
U6 snRNA	mppp	$\Psi$ 9(34), $\Psi$ 31(100), $\Psi$ 40(80), m <sup>6</sup> A43 <sup>b</sup> , Am47, Am53, Gm54, Cm60, Cm62, Cm63, Am70, m <sup>2</sup> G72 <sup>b</sup> , Cm77, $\Psi$ 86(100)	>p	107	200
U3 snoRNA	m3Gppp	Am1, Am2, <u><math>\Psi</math>8(93)</u> , <u><math>\Psi</math>12(96)</u> , <u><math>\Psi</math>36(&lt;1)</u> , <u><math>\Psi</math>49(4)</u>	OH	217	200
U8 snoRNA	m3Gppp	Am1, Um2, <u><math>\Psi</math>21(16)</u> , <u><math>\Psi</math>108(15)</u>	OH	136	25
7SL RNA	ppp	<u><math>\Psi</math>211(9)</u>	OH	299	500
MRP RNA	-	-	-	277	-

a. Pseudouridine newly identified by this study is underlined. The stoichiometry of pseudouridylation (%) is given in parentheses.

b. The residues were determined according to the method previously described<sup>55</sup> (data not shown)

c. According to the reference<sup>38</sup>.

ヒト TK6 細胞での U3 snoRNA の 8 位、12 位、36 位、49 位の擬ウリジンの化学量論は、それぞれ 94%、98%、1%、4%であった。これらの部位のうち、36 位と 49 位の擬ウリジル化の化学量論は、使用したヒト細胞株の種類によって異なるが、8 位と 12 位の擬ウリジル化は、解析したすべての細胞株で 85%以上の擬ウリジル化が見られた (補足図 S12)。この理由は明らかではないが、擬ウリジン 36 と 49 は、その後の 18S rRNA のプロセッシングのために pre-rRNA と相互作用する部位の近くに位置していること (Kent T, RNA. 2009) がわかった。これらの擬ウリジル化は 18SrRNA のプロセッシング調節に関係していることが期待できる。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計11件（うち査読付論文 4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 Nakayama H, Yamauchi Y, Nobe Y, Sato K, Takahashi N, Shalev-Benami M, Isobe T, Taoka M.	4. 巻 91
2. 論文標題 Method for Direct Mass-Spectrometry-Based Identification of Monomethylated RNA Nucleoside Positional Isomers and Its Application to the Analysis of Leishmania rRNA.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Anal Chem.	6. 最初と最後の頁 15634-15643
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1021/acs.analchem.9b03735	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 田岡万悟、手塚真由、延優子、磯辺俊明	4. 巻 38
2. 論文標題 LC-MSを基盤とするRNAの構造解析システム 転写後修飾の総合的理解に向けて	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 実験医学増刊 イメージング時代の構造生命科学	6. 最初と最後の頁 732-741
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
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 Zhang Zhikuan, Ohto Umeharu, Shibata Takuma, Taoka Masato, Yamauchi Yoshio, Sato Ryota, Shukla Nikunj M., David Sunil A., Isobe Toshiaki, Miyake Kensuke, Shimizu Toshiyuki	4. 巻 25
2. 論文標題 Structural Analyses of Toll-like Receptor 7 Reveal Detailed RNA Sequence Specificity and Recognition Mechanism of Agonistic Ligands	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Cell Reports	6. 最初と最後の頁 3371 ~ 3381.e5
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.celrep.2018.11.081	査読の有無 無
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 Taoka Masato, Nobe Yuko, Yamaki Yuka, Sato Ko, Ishikawa Hideaki, Izumikawa Keiichi, Yamauchi Yoshio, Hirota Kouji, Nakayama Hiroshi, Takahashi Nobuhiro, Isobe Toshiaki	4. 巻 46
2. 論文標題 Landscape of the complete RNA chemical modifications in the human 80S ribosome	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Nucleic Acids Research	6. 最初と最後の頁 9289 ~ 9298
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/nar/gky811	査読の有無 無
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 Izumikawa Keiichi, Nobe Yuko, Ishikawa Hideaki, Yamauchi Yoshio, Taoka Masato, Sato Ko, Nakayama Hiroshi, Simpson Richard J, Isobe Toshiaki, Takahashi Nobuhiro	4. 巻 47
2. 論文標題 TDP-43 regulates site-specific 2'-O-methylation of U1 and U2 snRNAs via controlling the Cajal body localization of a subset of C/D scaRNAs	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nucleic Acids Research	6. 最初と最後の頁 2487 ~ 2505
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/nar/gkz086	査読の有無 無
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 Ishikawa Hideaki, Nobe Yuko, Izumikawa Keiichi, Taoka Masato, Yamauchi Yoshio, Nakayama Hiroshi, Simpson Richard J, Isobe Toshiaki, Takahash Nobuhiro	4. 巻 15
2. 論文標題 Truncated forms of U2 snRNA (U2-tfs) are shunted toward a novel uridylylation pathway that differs from the degradation pathway for U1-tfs	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 RNA Biology	6. 最初と最後の頁 261 ~ 268
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/15476286.2017.1408766	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 Shalev-Benami Moran, Zhang Yan, Rozenberg Haim, Nobe Yuko, Taoka Masato, Matzov Donna, Zimmerman Ella, Bashan Anat, Isobe Toshiaki, Jaffe Charles L., Yonath Ada, Skiniotis Georgios	4. 巻 8
2. 論文標題 Atomic resolution snapshot of Leishmania ribosome inhibition by the aminoglycoside paromomycin	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 1589
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-017-01664-4	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 Izumikawa Keiichi, Nobe Yuko, Yoshikawa Harunori, Ishikawa Hideaki, Miura Yutaka, Nakayama Hiroshi, Nonaka Takashi, Hasegawa Masato, Egawa Naohiro, Inoue Haruhisa, Nishikawa Kouki, Yamano Koji, Simpson Richard J., Taoka Masato, Yamauchi Yoshio, Isobe Toshiaki, Takahashi Nobuhiro	4. 巻 7
2. 論文標題 TDP-43 stabilises the processing intermediates of mitochondrial transcripts	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 7709
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-017-06953-y	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 Yamaki Yuka, Nobe Yuko, Koike Masami, Yamauchi Yoshio, Hirota Kouji, Takahashi Nobuhiro, Nakayama Hiroshi, Isobe Toshiaki, Taoka Masato	4. 巻 92
2. 論文標題 Direct Determination of Pseudouridine in RNA by Mass Spectrometry Coupled with Stable Isotope Labeling	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Analytical Chemistry	6. 最初と最後の頁 11349 ~ 11356
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1021/acs.analchem.0c02122	査読の有無 無
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 Matzov Donna, Taoka Masato, Nobe Yuko, Yamauchi Yoshio, Halfon Yehuda, Asis Nofar, Zimermann Ella, Rozenberg Haim, Bashan Anat, Bhushan Shashi, Isobe Toshiaki, Gray Michael W, Yonath Ada, Shalev-Benami Moran	4. 巻 48
2. 論文標題 Cryo-EM structure of the highly atypical cytoplasmic ribosome of <i>Euglena gracilis</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nucleic Acids Research	6. 最初と最後の頁 11750 ~ 11761
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/nar/gkaa893	査読の有無 無
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 Sas-Chen Aldema, Thomas Justin M., Matzov Donna, Taoka Masato, et al.	4. 巻 583
2. 論文標題 Dynamic RNA acetylation revealed by quantitative cross-evolutionary mapping	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature	6. 最初と最後の頁 638 ~ 643
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41586-020-2418-2	査読の有無 無
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 -

〔学会発表〕 計7件 (うち招待講演 2件 / うち国際学会 3件)

1. 発表者名 中山洋、小池仁美、延優子、田岡万悟
2. 発表標題 ナノフロー液体クロマトグラフィー タンデム質量分析プラットフォームによる長鎖修飾RNAの解析
3. 学会等名 日本核酸医薬学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 手塚 真由、八巻 優佳、延 優子、田岡 万悟
2. 発表標題 LC-MSによる安定同位体標識を用いたtRNAの転写後修飾の定量
3. 学会等名 分子生物学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hiroshi Nakayama; Yoshio Yamauchi; Yuko Nobe; Masami Koike; Nobuhiro Takahashi; Moran Shalev-Benami; Toshiaki Isobe; Masato Taoka
2. 発表標題 Mass spectrometry-based identification of mono-methylated RNA nucleoside positional isomers: Application for structural analysis of RNA modifications in the Leishmania ribosome
3. 学会等名 67th ASMS Conference on Mass Spectrometry and Allied Topics (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yuka Yamaki; Yuko Nobe; Hiroshi Nakayama; Yoshio Yamauchi; Keiichi Izumikawa; Nobuhiro Takahashi; Toshiaki Isobe; Masato Taoka
2. 発表標題 LC-MS based determination of pseudouridine at a single nucleotide resolution in mammalian small nuclear and nucleolar RNAs
3. 学会等名 66th ASMS Conference on Mass Spectrometry and Allied Topics (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Hiroshi Nakayama; Masami Koike; Masato Taoka; Nobuhiro Takahashi; Toshiaki Isobe
2. 発表標題 A software tool for characterizing modified oligonucleotides using highly-accurate tandem mass spectrometry data
3. 学会等名 66th ASMS Conference on Mass Spectrometry and Allied Topics (国際学会)
4. 発表年 2018年



1. 発表者名 田岡万悟
2. 発表標題 リボヌクレオプロテオミクス解析：質量分析を基礎とした網羅的なRNA転写後修飾解析法の開発
3. 学会等名 日本プロテオーム科学会2017年大会（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 田岡万悟
2. 発表標題 質量分析を基礎としたRNA転写後修飾解析法の開発
3. 学会等名 第12回GSコロキウム（防衛大学校グローバルセキュリティセンター主催）（招待講演）
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計0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	泉 友則  (Izumi Tomonori)  (00261694)	山口大学・大学院医学系研究科・准教授   (15501)	
研究分担者	中山 洋  (Nakayama Hiroshi)  (80321793)	国立研究開発法人理化学研究所・環境資源科学研究センター・専任研究員   (82401)	

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