

令和 2 年 7 月 4 日現在

機関番号：32619

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K07370

研究課題名(和文)植物の新規Ca<sup>2+</sup>透過性機械受容チャネルの電気生理学的性質と立体構造の解明研究課題名(英文) Study on the electrophysiological characteristics and structure of the novel Ca<sup>2+</sup> permeable mechanosensitive channels of plants

研究代表者

吉村 建二郎 (Yoshimura, Kenjiro)

芝浦工業大学・システム理工学部・教授

研究者番号：10230806

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：植物が力や変形という機械刺激を感じる分子センサーの候補として、シロイヌナズナのMCA1とMCA2がある。これらは、機械刺激を感じてイオン透過孔を開閉させる機械受容チャネルであると予測されていたが、実験による直接的証拠がなかった。本研究では、精製したMCA1とMCA2をカルシウムイオンが透過することを示し、イオンチャネルであることを明らかにした。さらに、細胞膜を模した脂質二重層への張力刺激により、そこに組み込んだ精製MCA2が活性化され、イオン透過孔が開くことを電気生理学的に示した。これは、脂質二重層の張力のみで開く機械受容チャネルが植物にあることを示す初めての発見である。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物の茎が上に伸び、根が下に伸びるのは、植物が重力を感じるからである。このように生物が力を感じる感覚を機械受容という。触覚などの動物の機械受容の分子機構は近年急速に解明されてきたが、植物の機械受容の分子機構はよく分かっていない。機械受容を担う代表的センサー分子は、機械受容チャネルである。機械受容チャネルは、細胞膜で発生する力や変形を感じてイオン透過孔が開き、細胞を電気的に興奮させる分子である。本研究では、シロイヌナズナを用いて、細胞膜にかかる力によって開く植物の機械受容チャネルを初めて同定した。

研究成果の概要(英文)：Arabidopsis MCA1 and MCA2 are candidates for molecular sensors that sense mechanical stimuli such as force and deformation. They were predicted to be mechanosensitive channels, which open and close ion-permeable pores in response to mechanical stimuli, but there was no direct experimental evidence. This study shows that purified MCA1 and MCA2 are permeable to calcium ions, indicating that they are ion channels. In addition, when purified MCA2 was reconstituted into lipid bilayer mimicking cell membrane and mechanical stimulus was applied to the lipid bilayer, MCA2 was activated, leading to the opening of the ion permeation pore. This is the first report that plants have mechanosensitive channels activated solely by the tension of the lipid bilayer.

研究分野：細胞生物学

キーワード：機械受容チャネル カルシウム シロイヌナズナ リポソーム 電気生理学 パッチクランプ 試験管内タンパク質合成 膜伸展

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、研究者個人に帰属されます。

## 1. 研究開始当初の背景

機械受容チャネルは、細胞に伸展、圧縮、ずり応力などの機械的刺激が加えられたときに開口し、イオンを透過させる膜タンパク質である。その代表的なものとして、原核生物では MscS と MscL があり、低浸透圧ショック時に、細胞内からイオン等を細胞外に放出し細胞破裂を防ぐ [Yoshimura and Sokabe, 2010]。一方、動物では、TRP チャネルが、聴覚、痛覚、平衡感覚、血圧調節などさまざまな生理現象に関与している [Eijkelkamp *et al.*, 2013]。植物は重力に対して屈性を示したり、接触刺激で茎の太さや長さが変わるなど、機械刺激は植物の発生と形態形成に大きな影響を及ぼすが、これらの反応に関与する機械受容チャネルは同定されていない。

このような状況の中で、本研究グループの一人、飯田は 2007 年に植物における新規の機械受容チャネル候補としてシロイヌナズナの MCA1 および MCA2 を発見した [Nakagawa *et al.*, 2007] (図 1)。MCA1 と MCA2 は、互いにアミノ酸配列が 73% 同一のパラログの関係にあり、(1) 膜伸展の原因の一つである低浸透圧刺激によって細胞内に  $Ca^{2+}$  を取込むこと、(2) チャイニーズハムスター卵巣(CHO)細胞に発現させて細胞膜を伸展させると細胞内  $Ca^{2+}$  濃度を上昇させること、および(3) アフリカツメガエル卵細胞に発現させたとき、膜伸展に呼応して陽イオンを透過させることが明らかにされ、確かに MCA1 と MCA2 が機械受容チャネルであることが示唆されている [Kurusu *et al.*, 2013]。MCA1 と MCA2 は、これまでに構造解明のなされているイオンチャネルと異なり、タンパク質あたり 1 つの膜貫通ドメインしかもたず、四量体を形成する [Kamano *et al.*, 2015]。また、MCA1 と MCA2 は、陸上植物のゲノムには広く分布しファミリーを形成している一方、一次構造と二次構造上、既知のチャネルには類を見ないイオンチャネルであり、新しいタイプの機械受容チャネルとして注目されている。しかし、機械受容チャネルとしての電気生理学的特徴と立体構造は分かっていない。特に、脂質二重層の張力によって開くのか、細胞骨格からの力で開くのかは、動作原理を考える上で重要な問題である。研究代表者は、バクテリアの機械受容チャネルの分子機構を研究してきたが、そこで培ったノウハウを使えば MCA1 と MCA2 の作動機構が一気に明らかになると考えた。

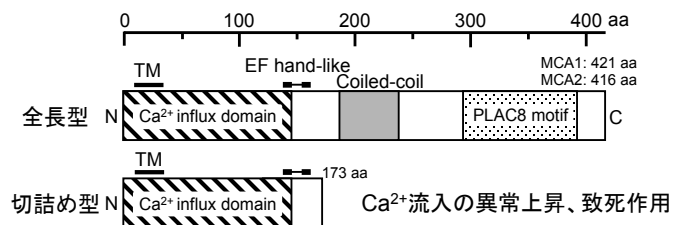


図1 MCA1とMCA2に共通の基本構造と切り詰め型の性質  
MCA1とMCA2はパラログの関係にあり、アミノ酸配列は互いに73% 同一である。図に示した構造上の特徴と致死作用は両チャネル間で共通である。TM, 膜貫通セグメント。

## 2. 研究の目的

本研究の目的は、MCA1 と MCA2 が機械受容チャネルであることを、電気生理学的に決定し、その機械受容チャネルとしての特徴を明らかにすることである。特に、MCA1 と MCA2 が細胞膜の伸展を直接感知する機械刺激センサーの本体なのか、それとも別の機械刺激センサーのシグナルを受けて細胞内に  $Ca^{2+}$  を流入させるイオンチャネルなのかを調べる。この区別の重要性は以下の背景にある。すなわち、これまで明らかにされている機械刺激センサーとして機能する機械受容チャネルには、上述の原核生物の MscS と MscL のほか哺乳類の TRAAK、TREK、Piezo1 があるだけであり、植物では未だ明らかにされていない。本研究により、MCA1 と MCA2 が膜伸展を直接感知するセンサーとしてはたらく機械受容チャネルであることを示すことができれば、単に植物のイオンチャネル研究に新たな知見を加えるだけに止まらず、広く全生物のイオンチャネル体系に新しい概念をもたらすことができる。

## 3. 研究の方法

本研究では、MCA1 と MCA2 の機械受容とイオン透過孔開閉の分子機序を解明するために、精製した MCA1 と MCA2 をリポソームに再構成し、パッチクランプによる電気生理学的解析を行うことを最終目標にする。

(1) 切詰め型 MCA1 と切詰め型 MCA2 の大量発現と精製の手法を確立する。

最終的には、精製した全長 MCA1 と MCA2 の機能解析が目標であるが、全長 MCA1 と MCA2 は、発現させ精製することが困難であることが分かっている。一方、これまでの我々自身の研究から、酵母に発現させた時に、MCA1(1-173)と MCA2(1-173)は完全長タンパク質よりも  $Ca^{2+}$  取込み活性が高く [Nakano *et al.*, 2011]、しかも精製し易いことが分かっている。したがって、切詰め型 [以下 MCA1(1-173)と MCA2(1-173)] をまず最初に解析することにした。

MCA1(1-173)と MCA2(1-173)を発現させると、細胞の増殖に影響するので、細胞を使わないで、無細胞発現系を利用することにした。

具体的には、発現ベクターに組み込んだ MCA1(1-173)-6H または MCA2(1-173)-6H からの転写産物を Liposome の存在下に ProteoLiposome Expression Kit (CellFree Science 社) を使って翻訳を行う。ここで、6H は His 残基が直列に 6 個つながったタグであり、Ni-NTA カラムに結合する。合成した MCA2(1-173)-6H または MCA2(1-173)-6H を界面活性剤 n-dodecyl  $\beta$ -D-maltoside (DDM) で可溶化させた後、Ni-NTA カラムに吸着させ、50 mM イミダゾール液で洗浄後、300 mM イミダゾール液で溶出させる。その後、自然落下型脱塩カラム PD-10 によりイミダゾールを除き、適切な緩衝液に置き換える。

(2) 切詰め型 MCA1 と切詰め型 MCA2 のイオン透過能をリポソームで測定する

精製した MCA1(1-173) と MCA2(1-173) は、脱水・再水和法により、リポソームに再構成した。その時、リポソームの中にカルシウムイオン感受性蛍光指示薬である fluo3 を封じ込めた。最初はカルシウムイオンを含まない溶液にリポソームを懸濁し、そこにカルシウムイオンを含む溶液を加えたときの細胞内のカルシウムイオン濃度の変化を fluo3 の蛍光強度を測定することにより計測した。生細胞ではカルシウム流入が起こらなくなる変異体である 21 番目の残基のアスパラギン酸がアスパラギンに置換される D21N 変異が入った変異体でも同様に測定し、チャンネルレベルで異常があるかを検討した。

(3) 切詰め型 MCA2 の電気生理学的性質を明らかにする。

精製した MCA2(1-173) を脱水・再水和法により、リポソームに再構成した。リポソームの塊を実験液に入れ、プリスターを形成させ、プリスターの膜をガラスピペットで吸い付け、その膜パッチをプリスターから切り離した。ガラスピペット先端にある膜パッチに対して、電圧や陰圧をかけることにより、膜パッチにあるイオンチャンネルの電位依存性と機械刺激依存性を調べた。

#### 4. 研究成果

(1) 切詰め型 MCA1 と切詰め型 MCA2 の大量発現と精製の手法を確立する。

発現ベクターに組み込んだ MCA1(1-173)-6H または MCA2(1-173)-6H からの転写産物を Liposome 存在下で ProteoLiposome Expression Kit により翻訳させ、それぞれのタンパク質を得る方法を確立した。合成した MCA1(1-173)-6H または MCA2(1-173)-6H の SDS-PAGE 解析の結果、MCA1(1-173)-6H に比べ MCA2(1-173)-6H の方がより多く合成されることが明らかになった。また、この理由のほか、MCA2(1-173)-6H の方が MCA1(1-173)-6H よりも酵母発現系で活性が高かったという理由から、以後はまず MCA2(1-173)-6H の精製と活性測定を行うこととした。合成した MCA2(1-173)-6H を界面活性剤 n-dodecyl  $\beta$ -D-maltoside (DDM) で可溶化させた後、Ni-NTA カラムに吸着させ、50 mM イミダゾール液で洗浄後、300 mM イミダゾール液で溶出させた。その後、自然落下型脱塩カラム PD-10 によりイミダゾールを除き、適切な緩衝液に置換した。この精製標品は SDS-PAGE 上で不純物が検出できないほど精製度が高かった。

(2) 切詰め型 MCA1 と切詰め型 MCA2 のイオン透過能をリポソームで測定する

リポソームにカルシウムイオン感受性蛍光色素である fluo3 を封じ込め、外液のカルシウムイオンを EGTA により低く保ったところ、弱い蛍光しか測定されなかった。外液の CaCl<sub>2</sub> 濃度を 0.5 mM から 2.5 mM に上げたところ、MCA1(1-173)-6H または MCA2(1-173)-6H を組み込んだリポソームの蛍光強度は濃度に応じて上昇したが、組み込んでいないリポソームの蛍光強度はあまり上昇しなかった (図 2)。この結果より MCA1(1-173)-6H と MCA2(1-173)-6H はカルシウムイオン透過性のイオンチャンネルであることが明らかになった。

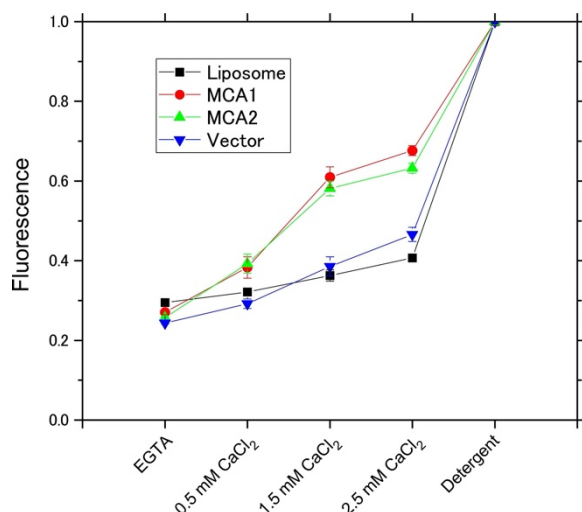


図 2 MCA1(1-173)-6H と MCA2(1-173)-6H のカルシウムイオン透過性。Fluo3 を封じ込めたリポソームを EGTA を含む溶液に懸濁し、横軸で示した CaCl<sub>2</sub> 濃度になるように CaCl<sub>2</sub> を加えた。最後に界面活性剤を加え、そのときの蛍光強度で蛍光強度を規格化した。

### (3) MCA2(1-173)-6H の電気生理学的性質を明らかにする。

#### (3-1) 電位依存性

収量が多く得られた MCA2(1-173)-6H を用いて、そのイオンチャネルとしての電気生理学的性質を調べた。MCA2(1-173)-6H を組み込んだ脂質二重層に+180 mV の電圧を与えたところ、図 3 で示すようなチャネルの開閉が測定された。チャネルの開口は+80 mV 以上で観察され、その開確率は電位と共に大きくなった (図 4)。したがって、MCA2(1-173)-6H は電位依存的にイオン透過孔が開くイオンチャネルであることが分かった。

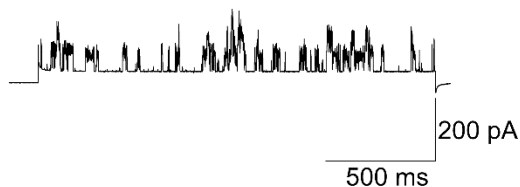


図 3 MCA2(1-173)-6H の電位依存的な開口。ピペットの電位を+180 mV に保持したところ、約 100 pA の振幅のチャネル電流が測定された。

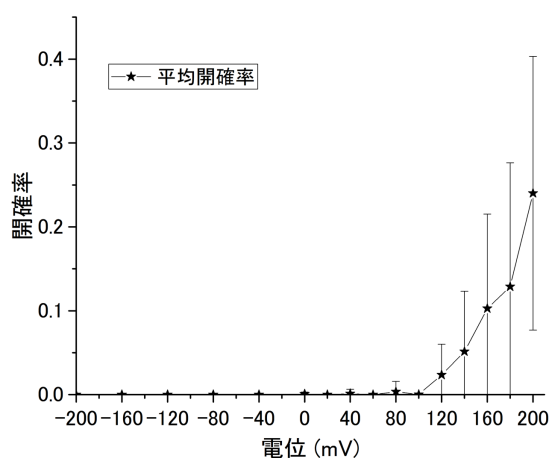


図 4 MCA2(1-173)-6H の開口の電位依存性。ピペットの電位を-200mV から+200mV に保持したときのチャネルの開確率を示した。

#### (3-2) 機械刺激依存性

脂質二重層に組み込んだ MCA2(1-173)-6H に機械刺激を与えるために、ガラスピペットに陰圧を与えることにより、パッチ膜に機械刺激を与えた。圧力が加わり、膜が凸に変形すると膜に張力が発生することが知られている。

パッチ膜に徐々に圧力を与えたところ、チャネルの開口が頻繁になった (図 5)。圧力をゆるめると、チャネルが開く頻度は元のレベルに戻った。圧力に依存してチャネルの開く頻度が上がるということは、MCA2(1-173)-6H が機械受容チャネルであることを直接的に示す結果である。また、脂質二重層に組み込んだ状態で機械刺激感受性があるということは、脂質二重層の張力のみで開く機械受容チャネルであり、細胞骨格などの付属物はいらぬことを示している。

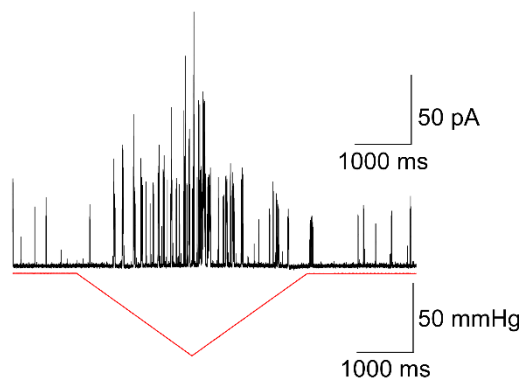


図 5 MCA2(1-173)-6H に機械刺激を与えた時に発生する電流。ピペットに電位を与えながら、パッチ膜に陰圧(赤トレース)を与えた。上のトレースはチャネル電流である。

機械刺激依存性について、定量的解析を行った。図 5 に示したように直線的に圧力を増加させ、その後に減少させたときに、各圧力でのチャネルの開確率を 10mmHg 刻みで定量した。その結果、0 から 30mmHg では開確率はほぼ一定であるが、30 から 70mmHg の範囲で圧力に応じて開確率が上昇することが分かった。低い圧力では電位依存的に開いているが、圧力が高くなると機械刺激依存的にチャネルが開くと考えられる。

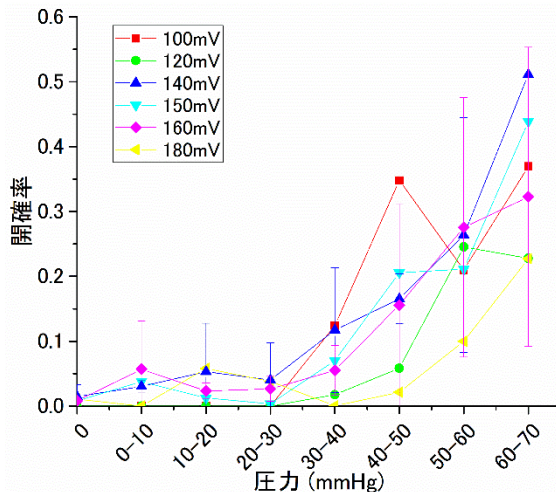


図 6 MCA1(1-173)-6H の開口の機械刺激依存性。6種類の電位で、図5に示したようなランプ状に上昇・下降する圧力をパッチ膜に与えた。その時の横軸で示した圧力の範囲でのチャンネルの開口頻度(縦軸)を測定した。

### (3-3) 機械受容チャンネル阻害剤の効果

機械受容チャンネルの阻害剤であるガドリニウムとクモ毒素 GsMT4 の MCA2(1-173)-6H にチャンネル開閉に対する効果を調べた。いずれの阻害剤でも、機械刺激依存的な開確率の上昇は抑制されたが、電位依存的な開確率の上昇は抑制されなかった。ガドリニウムは脂質二重層の物理的な性質を変化させ、GsMT4 は脂質二重層と膜タンパク質との相互作用を変化させるとされている。したがってこの結果は、MCA2(1-173)-6H が脂質二重層の張力を受容し開口することを支持している。

### (4) 考察とまとめ

本研究により当初の研究目的はほぼ達せられたと言える。すなわち、本研究の主要な目的は、MCA1 と MCA2 が膜の伸展を直接感知して開口する機械受容チャンネルであること（言い換えれば、機械刺激センサーと  $\text{Ca}^{2+}$  透過能を兼ね備えたチャンネルであること）を電気生理学的に決定することであった。上述のように、本研究の以前は、MCA1 と MCA2 が膜伸展を感知できる機械刺激センサーの本体なのか、それとも別の機械刺激センサーのシグナルを受けて細胞内に  $\text{Ca}^{2+}$  を流入させるイオンチャンネルなのかが不明だったが、本研究により少なくとも MCA2 は前者のタイプの機械受容チャンネルであることが明らかになった。このことは、植物のイオンチャンネルとして初めての解明であり、イオンチャンネルの研究分野においても機能的にも構造的にも新しいタイプのイオンチャンネルの同定だと位置付けられる。今後は MCA1 についても同様な解析が必要である。なお、当初の研究目的の一つであった MCA1 と MCA2 の立体構造の研究は、それらタンパク質の精製が困難であることが判明したので、今後の課題として残った。ただ、上述のように、切り詰め型 MCA2 の電気生理学的研究が予定通り進んだので、当該分野への寄与という観点からは十分な成果を挙げたと言える。

本研究結果から派生する興味深い疑問の一つとして、MCA1 と MCA2 はどのようにして植物界に出現したのかということが挙げられる。前述のように、MCA1 と MCA2 は植物に固有の機械受容チャンネルであり、そのオルソログは原核生物、菌界、動物界には存在しない。本研究の分子レベル・電気生理学レベルの研究と相まって、分子系統学的研究が今後展開されると期待される。

#### <引用文献>

- Eijkelkamp N, Quick K, Wood JN (2013) Transient receptor potential channels and mechanosensation. *Annu. Rev. Neurosci.* 36, 519-546.
- Kamano S, Kume S, Iida K, Lei K-J, Nakano M, Nakayama Y, Iida H (2015) Transmembrane topologies of  $\text{Ca}^{2+}$ -permeable mechanosensitive channels MCA1 and MCA2 in *Arabidopsis thaliana*. *J. Biol. Chem.* 290, 30901-30909.
- Kurusu T, Kuchitsu K, Nakano M, Nakayama Y, Iida H (2013) Plant mechanosensing and  $\text{Ca}^{2+}$  transport. *Trends Plant Sci* 18, 227-233.
- Nakagawa et al., (2007) *Arabidopsis* plasma membrane protein crucial for  $\text{Ca}^{2+}$  influx and touch sensing in roots. *Proc Natl Acad Sci USA* 104, 3639-3644.
- Nakano M, Iida K, Nyuunoya H, Iida H (2011) Determination of structural regions important for  $\text{Ca}^{2+}$  uptake activity in *Arabidopsis* MCA1 and MCA2 expressed in yeast. *Plant Cell Physiol* 52, 1915-1930.
- Yoshimura K, Sokabe M (2010) Mechanosensitivity of ion channels based on protein-lipid interactions. *J. R. Soc. Interface* 7, S307-S320.

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計10件（うち査読付論文 9件 / うち国際共著 1件 / うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 Sekiguchi Masaya, Kameda Shigetoshi, Kurosawa Satoshi, Yoshida Megumi, Yoshimura Kenjiro	4. 巻 8
2. 論文標題 Thermotaxis in Chlamydomonas is brought about by membrane excitation and controlled by redox conditions	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Scientific Reports	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) 10.1038/s41598-018-34487-4	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 -
1. 著者名 Mori Kendo, Renhu Na, Naito Maho, Nakamura Aki, Shiba Hayato, Yamamoto Tsuyoshi, Suzaki Takuya, Iida Hidetoshi, Miura Kenji	4. 巻 8
2. 論文標題 Ca <sup>2+</sup> -permeable mechanosensitive channels MCA1 and MCA2 mediate cold-induced cytosolic Ca <sup>2+</sup> increase and cold tolerance in Arabidopsis	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 550
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-017-17483-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 Iida Kazuko, Teng Jinfeng, Cho Toshihiko, Yoshikawa-Kimura Sato, Iida Hidetoshi	4. 巻 292
2. 論文標題 Post-translational processing and membrane translocation of the yeast regulatory Mid1 subunit of the Cch1/VGCC/NALCN cation channel family	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Biological Chemistry	6. 最初と最後の頁 20570 ~ 20582
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1074/jbc.M117.810283	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 A.R. Webb Alex, Kuchitsu Kazuyuki, Kwak June, Pei Zhen-Ming, Iida Hidetoshi	4. 巻 58
2. 論文標題 Sensors Make Sense of Signaling	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Plant and Cell Physiology	6. 最初と最後の頁 1121 ~ 1125
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/pcp/pcx085	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 Kato Takafumi, Kubo Aya, Nagayama Tatsuya, Kume Shinichiro, Tanaka Chikara, Nakayama Yoshitaka, Iida Kazuko, Iida Hidetoshi	4. 巻 12
2. 論文標題 Genetic analysis of the regulation of the voltage-gated calcium channel homolog Cch1 by the subunit homolog Ecm7 and cortical ER protein Scs2 in yeast	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0181436
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0181436	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 Hattori Takayuki, Otomi Yasuhiro, Nakajima Yohei, Soga Kouichi, Wakabayashi Kazuyuki, Iida Hidetoshi, Hoson Takayuki	4. 巻 9
2. 論文標題 MCA1 and MCA2 Are Involved in the Response to Hypergravity in Arabidopsis Hypocotyls	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 590 ~ 590
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants9050590	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 Hosomi Akira, Iida Kazuko, Cho Toshihiko, Iida Hidetoshi, Kaneko Masashi, Suzuki Tadashi	4. 巻 in press
2. 論文標題 The ER-associated protease Ste24 prevents N-terminal signal peptide-independent translocation into the ER in <i>Saccharomyces cerevisiae</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Biological Chemistry	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1074/jbc.RA120.012575	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 Fujii Yasuyuki, Suhara Yoshitomo, Sukikara Yusuke, Teshima Tomohiro, Hirota Yoshihisa, Yoshimura Kenjiro, Osakabe Naomi	4. 巻 24
2. 論文標題 Elucidation of the Interaction between Flavan-3-ols and Bovine Serum Albumin and Its Effect on Their In-Vitro Cytotoxicity	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Molecules	6. 最初と最後の頁 3667 ~ 3667
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/molecules24203667	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 Mamoru Wada, Itaru Kaizuka, and Kenjiro Yoshimura	4. 巻 9
2. 論文標題 Responses to transient receptor potential (TRP) channel agonists in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Biology Open	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 1242/bio.053140	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 Owada Naoto, Yoshida Megumi, Morita Kohei, Yoshimura Kenjiro	4. 巻 166
2. 論文標題 Temperature-sensitive mutants of MscL mechanosensitive channel	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Journal of Biochemistry	6. 最初と最後の頁 281 ~ 288
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jb/mvz035	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29件 (うち招待講演 4件 / うち国際学会 8件)

1. 発表者名 Sekiguchi, M., Kurosawa, S., Kameda, S., Yoshida, M., and Yoshimura, K.
2. 発表標題 Thermotaxis In <i>Chlamydomonas</i> and Control by Redox Conditions.
3. 学会等名 18th International Conference on the Cell and Molecular Biology of <i>Chlamydomonas</i> (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Sekiguchi, M., Kurosawa, S., Yoshida, M., and Yoshimura, K.
2. 発表標題 Temperature dependent accumulation in <i>Chlamydomonas</i> .
3. 学会等名 第70回日本細胞生物学会大会
4. 発表年 2018年



1. 発表者名 Anzai, K. Yoshida, A., Yoshida, M., Wakabayashi, K. and Yoshimura, K.
2. 発表標題 Roles of TRP11 in mechanoresponses in Chlamydomonas.
3. 学会等名 日本生物物理学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 飯田秀利、飯田和子、池邊大輝、吉村建二郎
2. 発表標題 シロイヌナズナの精製Ca <sup>2+</sup> 透過性機械受容チャネルタンパク質のイオン透過性
3. 学会等名 第59回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 本岡香奈、大西美輪、飯田和子、角浜憲明、鈴木祥弘、石崎公庸、深城英弘、飯田秀利、三村徹郎
2. 発表標題 セントポーリアの温度降下感受性に関わる分子機構の解析
3. 学会等名 第59回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Iida, H., Hayashi, T., Oishi, K., Kimura, M., and Iida, K.
2. 発表標題 Molecular interaction between two core subunits of a yeast calcium channel related to mammalian VGCCs and NALCNs.
3. 学会等名 3rd European Ca <sup>2+</sup> Channel Conference (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 三浦謙治, 飯田秀利
2. 発表標題 植物における低温ストレス応答とカルシウムチャンネルMCAの関わり
3. 学会等名 低温生物工学会第63回セミナー「生物の低温センシングと反応 カルシウムシグナルの普遍的役割」(招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 本岡香奈、大西美輪、飯田和子、角浜憲明、鈴木祥弘、石崎公庸、深城英弘、飯田秀利、三村徹郎
2. 発表標題 セントポーリアの温度降下感受性に関わる分子機構の解析
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 岡本 崇、高谷 彰吾、飯田秀利、本瀬宏康、高橋卓
2. 発表標題 シロイヌナズナ主根への機械的刺激に対する応答を変化させる因子
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 吉田晃子、吉田愛美、吉村建二郎
2. 発表標題 クラミドモナスのTRPチャンネル変異体における重力走性
3. 学会等名 日本細胞生物学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 丹野明日翔、中島昌子、植木紀子、新垣陽子、吉村建二郎、野崎久義、久堀 徹、若林憲一
2. 発表標題 ボルボックス目緑藻テトラバエナの光行動能の検定
3. 学会等名 日本植物学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 貝塚 格、吉田愛美、吉村建二郎
2. 発表標題 クラミドモナスを利用したTRPチャンネルアゴニストのバイオアッセイ系の開発
3. 学会等名 日本薬学会関東支部大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 クラミドモナスの重力走性へのTRP チャンネルと酸化還元平衡の関与
2. 発表標題 吉田愛美、吉田晃子、吉村建二郎
3. 学会等名 生命科学系学会合同年次大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Yoshida, A., Yoshida, M. Yoshimura, K.
2. 発表標題 Roles of TRP channels in the response to gravity in Chlamydomonas
3. 学会等名 3rd International Symposium on Mechanobiology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Yoshida, M. Yoshimura, K.
2. 発表標題 Mechanoreponse in beating cilia and flagella.
3. 学会等名 3rd International Symposium on Mechanobiology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 飯田秀利、飯田和子、池邊大輝、吉村建二郎
2. 発表標題 シロイヌナズナの精製Ca <sup>2+</sup> 透過性機械受容チャネルタンパク質のイオン透過性
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 本岡香奈、大西美輪、飯田和子、角浜憲明、鈴木祥弘、石崎公庸、深城英弘、飯田秀利、三村徹郎
2. 発表標題 セントポーリアの温度降下感受性に関わる分子機構の解析
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yoshida, A., Yoshida, M., Kameda, S., Anzai, K., Isu, A., Wakabayashi, K. and Yoshimura, K.
2. 発表標題 Behavioral response to gravity in <i>Chlamydomonas reinhardtii</i> .
3. 学会等名 5th International Volvox Conference (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 吉田晃子、吉田愛美、田重賢、安齋幸祐、井須敦子、若林憲一、吉村建二郎
2. 発表標題 クラミドモナスの重力と浮力に対する反応とTRPチャネル
3. 学会等名 第13回クラミドモナス研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yoshimura, K., Anishkin, A., Maramba, J., Moller, E., Sukharev, S.
2. 発表標題 Electrostatic interactions provide structural constraints for the resting conformation of the bacterial mechanosensitive channel MscS
3. 学会等名 Molecular Biophysics of Membranes (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 本岡香奈、大西美輪、飯田和子、角浜憲明、鈴木祥弘、石崎公庸、深城英弘、飯田秀利、三村徹郎
2. 発表標題 セントポーリアの温度降下感受性に関わる分子機構の解析
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 岡本 崇、高谷 彰吾、飯田秀利、本瀬宏康、高橋卓
2. 発表標題 シロイヌナズナ主根への機械的刺激に対する応答を変化させる因子
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Furuichi, T., Nakano, M., Matsunami, S., Kato, A., Nakazawa, E., Nagano, Y., Fujita, H., Iida, H., and Tatsumi H.
2. 発表標題 Molecular mechanisms of plant growth and developments in the ISS, a closed environment under microgravity.
3. 学会等名 The 40th Annual Meeting of the International Society for Gravitational Physiology and Space Life Science and Medicine
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Iida, H., Hayashi, T., Oishi, K., Kimura, M., and Iida, K.
2. 発表標題 Identification of extracellular residues that anchor the interaction between the pore-forming subunit Cch1 and the essential regulatory subunit Mid1 of a yeast Ca <sup>2+</sup> channel.
3. 学会等名 The 29th International Conference on Yeast Genetics and Molecular Biology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 飯田和子、飯田秀利
2. 発表標題 N末端シグナルペプチドを欠失した膜タンパク質のERへのトランスロケーション機構
3. 学会等名 第52回酵母遺伝学フォーラム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 飯田秀利、飯田和子、吉村建二郎
2. 発表標題 In vitroで合成・精製したシロイヌナズCa <sup>2+</sup> 透過性機械受容チャネルのイオン透過性
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 岩野 恵、末次憲之、西浜竜一、石田咲子、木村 緑、飯田和子、飯田秀利、永井健治、河内孝之
2. 発表標題 苔類ゼニゴケMCA1 オルソログの成長・生殖過程における機能解析
3. 学会等名 日本植物学会第83回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 飯田秀利、飯田和子、吉村建二郎
2. 発表標題 植物に固有の機械受容チャネルの構造と機械刺激受容機構
3. 学会等名 第42回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Iida, H.
2. 発表標題 Plant mechanosensitive channels MCA1 and MCA2: their structure, function, and roles.
3. 学会等名 Department of Biology, Norwegian University of Science and Technology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計3件

1. 著者名 Toyota, M., Furuichi, T., and Iida, H.	4. 発行年 2018年
2. 出版社 Springer Press	5. 総ページ数 441
3. 書名 Plant Biomechanics / Molecular Mechanisms of Mechanosensing and Mechanotransduction.	

1. 著者名 吉村建二郎	4. 発行年 2020年
2. 出版社 羊土社	5. 総ページ数 220
3. 書名 疾患に挑むメカノバイオロジー	

1. 著者名 Shingyoji, C. and Yoshimura, K.	4. 発行年 2020年
2. 出版社 Springer Nature Singapore	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>力を感じ、運動を制御する  <a href="http://www.sic.shibaura-it.ac.jp/~kenjiroy/">http://www.sic.shibaura-it.ac.jp/~kenjiroy/</a></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	飯田 秀利  (Iida Hidetoshi)  (70124435)	東京学芸大学・教育学部・名誉教授    (12604)	