

令和 4 年 6 月 1 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2018～2021

課題番号：18H03981

研究課題名(和文) RNA・タンパク質複合体による細胞内翻訳制御の分子機構の解明

研究課題名(英文) Elucidation of molecular mechanism of translational control by RNA-protein complexes in living cells

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) 33,900,000円

研究成果の概要(和文)：翻訳制御に関する研究を行い、以下の成果を得た。(1) 蛍光標識したpre-miRNAを培養細胞にインジェクションし、miRNAの動態を蛍光相関分光法と1分子イメージング法で解析した。1分子のmiRNAが細胞骨格に沿って運動する様子が観察された。(2) SecM、mRNA、リボソームからなる翻訳アレスト複合体をカバーガラスと磁気ビーズに結合させ、負荷を加えた。その結果、負荷依存的に翻訳アレストが解除されることを明らかにした。(3) ストレス顆粒内のmRNAを蛍光標識して超解像顕微鏡観察した。ストレス顆粒内にはmRNAが高密度で存在している領域と低密度で存在している領域があることを発見した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

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り、その制御機構を分子レベルで理解する必要がある。本研究は、新たな遺伝子発現制御機構として注目されているRISCの形成機構、ストレス顆粒の形成と維持機構、翻訳アレストの分子機構について新たな知見を得ることに成功しており学術的な意義がある。

研究成果の概要(英文)：The following results were obtained from studies on translational regulation. (1) Fluorescently labeled pre-miRNA was injected into cultured cells, and miRNA dynamics were analyzed by fluorescence correlation spectroscopy and single molecule imaging. Single miRNA molecules were observed to move along the cytoskeleton. (2) Translation arrest complexes consisting of SecM, mRNA, and ribosomes were bound to cover glass and magnetic beads. When a force was applied by bringing a magnet close to the beads, the translation arrest was released in a load-dependent manner. (3) mRNAs in stress granules were fluorescently labeled and observed by super-resolution microscopy. We found that there were regions of high-density and low-density mRNA in the stress granules.

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 磁気ピンセット 新生鎖 ストレス応答

## 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り、その制御機構を分子レベルで理解する必要がある。しかし、新たな遺伝子発現制御機構として注目されている RISC の形成、ストレス顆粒の形成、翻訳アレストについては謎が多い。本研究では、申請者が得意とする 1 分子イメージング・1 分子操作技術を駆使してその分子機構を解明しようとした。

細胞内 mRNA の 1 分子蛍光イメージングを行っている研究グループは複数あるが、MS2-GFP を数十個結合させるなどタグが極めて大きい。そのため miRNA のような低分子に 1 個の蛍光分子を結合させてイメージングを行う必要があった。翻訳アレストの研究に関しては、Bustamante らが外力の印加により SecM の翻訳アレストを解除したと報告した<sup>1</sup>。しかし、彼らはアレスト配列がリボソームから解離したことを示したのみであり、外力を加えることにより翻訳アレストが解除され翻訳が再開されることを確実に示す測定が望まれていた。ストレス顆粒 (stress granule; 以下 SG) の形成機構に関しては、生細胞を用いて SG の生成過程を超解像蛍光顕微鏡観察する必要があった。

## 2. 研究の目的

本研究では、新たな遺伝子発現制御機構として注目されている以下の 3 つの翻訳発現制御について、翻訳制御の分子機構を明らかにする。

### (1) miRNA による遺伝子発現制御

miRNA は 20~25 塩基の non-coding RNA の一種であり、特定の mRNA に結合して翻訳を抑制することが知られている。しかし、細胞内における miRNA の動態は不明である。本研究では、生細胞内における miRNA の蛍光イメージング法を確立し、その細胞内動態を明らかにすることを目的とした。

### (2) 翻訳アレストによる遺伝子発現制御

翻訳アレストは、新生ペプチド鎖が翻訳を一時的に停止させる現象である。その代表的な例が SecM における翻訳アレストである。SecM は C 末端付近に、アレスト配列と呼ばれる翻訳アレストを誘起する配列を持つ。磁気ピンセットを用いて 1 分子の新生鎖を引っ張ることにより翻訳アレスト解除の分子機構を明らかにする。

### (3) ストレス顆粒による遺伝子発現制御

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 1 つとして SG の形成による翻訳停止が重要である。SG は mRNA、RNA 結合タンパク質、40S リボソームなどから構成される直径 100~200 nm の構造体であるが、その形成と維持機構は明らかでない。本研究では蛍光標識アンチセンスプローブによる内在性 mRNA 蛍光標識法と超解像蛍光イメージング技術を組み合わせることにより SG 内 mRNA の局在と運動をナノメートルスケールで明らかにする。

## 3. 研究の方法

### (1) miRNA による遺伝子発現制御

様々な種類の蛍光標識 miRNA 前駆体を培養細胞にマイクロインジェクションし、成熟 miRNA とする割合を比較することにより最適な前駆体を決定した。これを用いて蛍光相関分光法 (FCS) により miRNA 生合成経路を観測した。さらに、1 分子蛍光イメージング法により細胞内 miRNA の直接観察を行った。

### (2) 翻訳アレストによる遺伝子発現制御

HaloTag を付加した SecM の下流に LacZ を連結したコンストラクト (Halo-SecM<sub>1-170</sub>-LacZ) を作製した。この mRNA を合成し、アレスト配列の下流と完全相補的な digoxigenin 標識 DNA ハンドルとハイブリダイズさせた。アレスト複合体の HaloTag を、Streptavidin を介してガラス基板上に固定し、mRNA は DNA ハンドルを介して Anti-digoxigenin 磁気ビーズに結合させた。磁石を用いて磁気ビーズに負荷を加え、磁気ビーズの回折パターンから 3 次元の位置を測定した。磁場の強度を変化させ、翻訳アレスト寿命の負荷依存性を測定した。

### (3) ストレス顆粒による遺伝子発現制御

Sodium arsenite を培地に加えることにより培養細胞 Cos7 にストレス負荷を加え、SG を生成させた。SG 内で mRNA の局在を明らかにするため、Cy5 標識アンチセンス DNA により COS7 細胞内の poly(A)<sup>+</sup> mRNA を蛍光標識し、超解像イメージングした。また、SG 内で mRNA 1 分子の運動を解析するために、GAPDH mRNA を 2MeSiR 標識アンチセンス DNA で蛍光標識し<sup>2</sup>、個々の分子の運動を解析した。

## 4. 研究成果

### (1) miRNA による遺伝子発現制御

まず、生細胞内の miRNA を 1 分子レベルで可視化する方法を開発した。蛍光標識した一本鎖 miRNA、二本鎖 miRNA/miRNA\*、ループ構造を有する pre-miRNA を培養細胞にインジェクションし、局在を追跡した。一本鎖 miRNA については細胞内に導入した直後から核内への移行が多くなっており、時間が経つと細胞全体の蛍光が大きく減った。二本鎖 miRNA/miRNA\*については、一本鎖

miRNA ほど顕著ではないが、細胞内に導入した直後から核内への移行がガイド鎖・パッセンジャー鎖ともに見られた。時間が経つと両鎖ともに細胞全体の蛍光は減った。ループ構造を有する pre-miRNA については、細胞内に導入した直後はガイド鎖・パッセンジャー鎖ともに核内への移行はなく細胞質内だけに存在していた。また、時間が経過してもガイド鎖は安定して残ることが確認された(図1)。pre-miRNA は細胞内での残存率が最も高く、内在性の生合成過程により効率よく RISC に取り込まれていると考えられ、細胞内動態を調べる前駆体としては最も適していた。次に、FCS を用いて拡散定数を解析し、RISC への取り込みを定量した。導入した pre-miRNA は 60 分後には導入した量のうち 20 % が内在性の RISC に取り込まれ、10 % がガイド鎖単独で拡散しており、30 % が pre-miRNA のまま単独で拡散しており、40 % が分解・排出されることが明らかになった(図2)。最後に、Cy5 標識 miR-21 pre-miRNA を COS7 細胞内に導入して 1 分子蛍光イメージングを行った(図3)。導入してから時間が長くなるに従って(特に 20 分後以降)、miRNA が細胞骨格上を運動する様子が観察された。

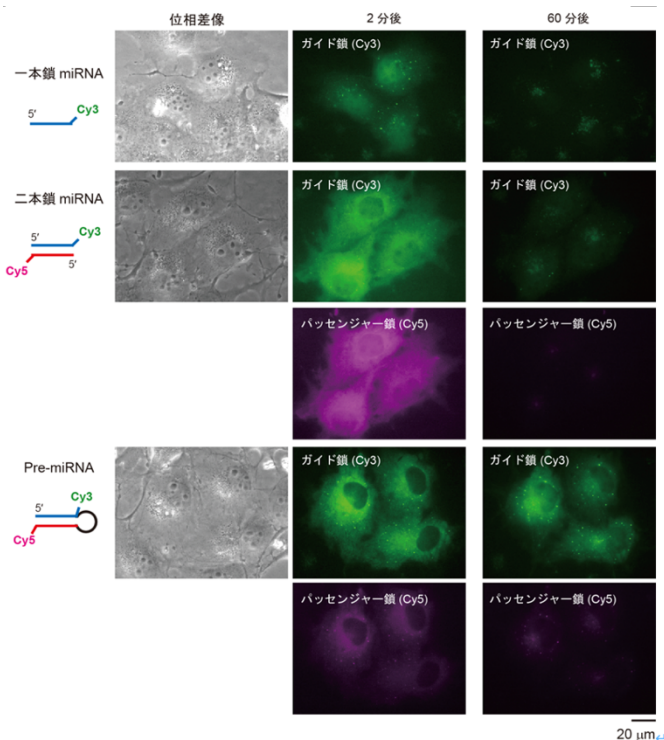


図1 let-7a-1 miRNA 前駆体導入 COS7 細胞の位相差像と蛍光像

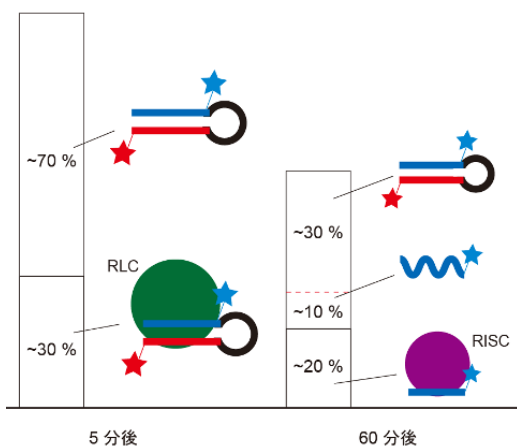


図2 生細胞内 let-7a-1 miRNA の RISC への取り込み  
FCS による拡散の解析から、導入 5 分後には pre-miRNA の 30%程度は複合体を形成していると考えられる。60 分後においても導入した pre-miRNA の 20% は RISC に取り込まれていると考えられる。

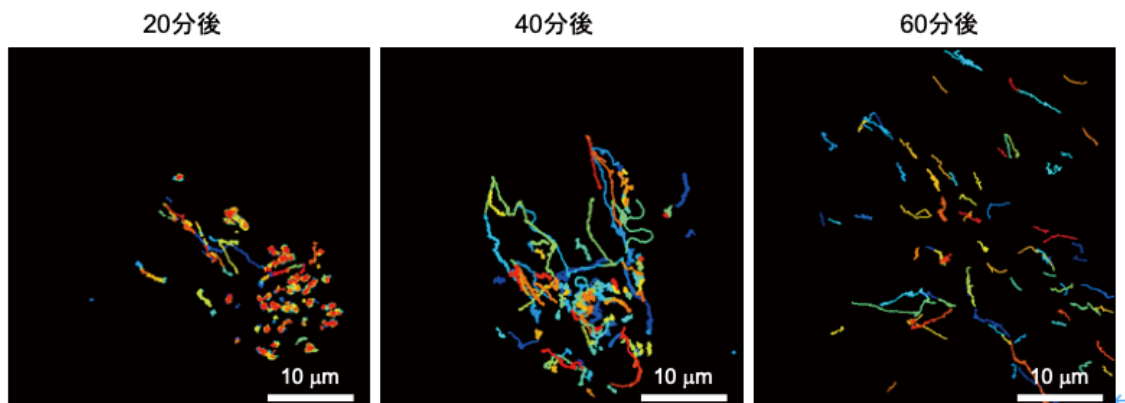


図3 細胞骨格上を動く miRNA

導入 20 分、40 分、60 分後における 1 分子イメージングで得られた miRNA の軌跡。20 分後は miR-21 pre-miRNA、40 分後、60 分後は let-7a-1 pre-miRNA の像。導入後、時間が経つに従って細胞骨格上を動く輝点が多くなった。

## (2) 翻訳アレストによる遺伝子発現制御

翻訳アレスト複合体を磁気ビーズとカバーガラス表面に固定した(図4)。磁石を近づけて負荷を加えたところ、磁気ビーズが3次元的に動く様子が観察された(図5)。コントロール実験として翻訳因子を除くと、負荷を加えてもリボソームの動きは観測されなかった。また、溶液中に抗生物質 puromycin を添加するとビーズが基板から離れる様子が観察された。これは、翻訳アレスト解除後に速やかに puromycin が取り込まれ、新生ポリペプチド鎖が放出されたためと考えられる。このように、翻訳アレスト複合体に負荷を加えることによりアレストを解除し、下流遺伝子の翻訳を観察することに成功した。

次に、負荷を変えて翻訳アレスト解除の様子を調べた。基板上に固定した Halo-SecM<sub>1-170</sub>-LacZ の翻訳アレスト複合体に、磁気ピンセットを用いて1、2、3 pNの負荷を加え、翻訳アレストが解除されるまでの時間(アレスト寿命)を測定した。測定を始めて30 min以内に翻訳が再開したもの(図6A; 青色)、翻訳が再開せずにビーズが基板から離れたもの(図6A; オレンジ色)、翻訳が再開しなかったもの(図6A; 灰色)、それぞれの割合を算出した。翻訳が再開せずにビーズが基板から離れたものは、リボソームの破断(30S, 50S サブユニットの解離)が起こっていると考えられる。翻訳アレストが解除されたものに着目し、翻訳アレスト解除までの時間を求め、ヒストグラムを作成した。これを指数関数でフィッティングすることによりアレスト寿命を算出した(図6B)。1、2、3 pNと負荷を大きくするに従って、アレスト寿命は短くなった(8.9 min、7.2 min、6.7 min)。この結果から、負荷に依存して翻訳アレストが解除されることが確かめられた。

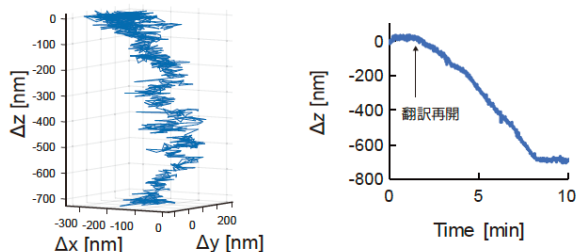


図5 ビーズの変位から翻訳を検出する

(A) Halo-SecM<sub>1-170</sub>-LacZ の翻訳アレスト複合体をガラス基板に固定し、磁性ビーズを結合させ、1.75 pNの負荷を印加した。磁性ビーズの変位を3次元で解析し(左)、z軸方向の変位の時間変化をプロットした(右)。

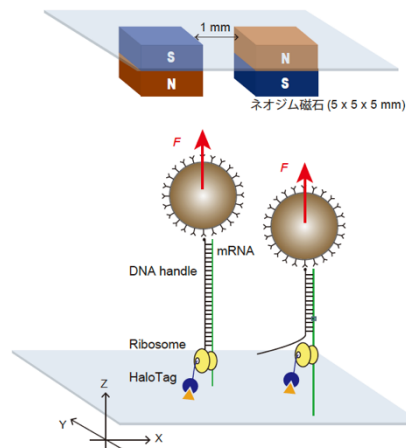


図4 磁気ピンセットを用いた実験系の概要  
磁性ビーズのz軸方向の高さの変化を検出することにより翻訳を観察する。

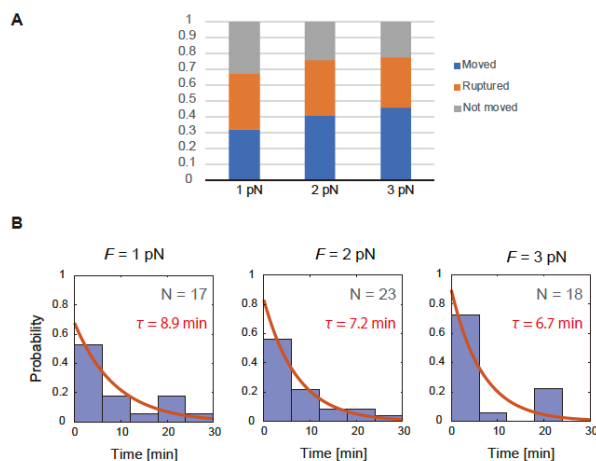


図6 翻訳アレスト解除の負荷依存性

(A) 30 min以内に翻訳が再開したもの(青色)、翻訳が再開せずにビーズが基板から離れたもの(オレンジ色)、翻訳が再開しなかったもの(灰色)の割合。(B) 翻訳が再開したものについて、負荷を印加してから翻訳再開までの時間(アレスト寿命)をヒストグラムにした。指数関数でフィッティングし、アレスト寿命を算出した。

## (3) ストレス顆粒による遺伝子発現制御

超解像蛍光顕微鏡法を用いてストレス顆粒内 poly(A)<sup>+</sup> mRNA の超解像観察を行った。図7Aは従来の蛍光顕微鏡法で観察したストレス顆粒の拡大図である。この領域を超解像観察した結果が図7Bである。従来の蛍光顕微鏡法では空間分解能が制限されているためストレス顆粒全体に mRNA が分布しているように見えるが、超解像蛍光顕微鏡法によりナノメートルスケールで局在観察を行った結果、ストレス顆粒内には mRNA が高密度で存在している領域と低密度で存在している領域があり、ストレス顆粒内では mRNA が密度差を持った不均一な分布を示すことを発見した。高密度領域とストレス顆粒サイズの関係について定量解析を行った(図8)。図8Aに示すように高密度領域の個数はストレス顆粒のサイズが大きくなるに従って増大した。一方、図8Bに示すように高密度領域のサイズはストレス顆粒のサイズに依らず、直径約70 ナノメートルという一定の値を示した。この結果から、大きなサイズのストレス顆粒は一定のサイズ(直径約70 nm)の高密度領域が集合することによって形成されていると考えることができ、mRNA 高密度領域はストレス顆粒内で構造的単位となって存在していることが示唆された。

次に、2MeSiR 標識アンチセンスプローブを用いて GAPDH mRNA を可視化し、1分子の軌跡を得ることに成功した(図9)。図9では取得した軌跡の運動を自由拡散、制限された拡散、静止の3つに分類し示している。各運動様式の割合と得られた運動パラメータについて詳細な解析を行った結果を図10に示す。各運動様式の割合を見るとストレス顆粒内では細胞質と比べて静止



状態の mRNA の割合が約 3 倍に増加していた (図 10A)。制限された拡散について制限領域半径 ( $R_{conf}$ ) および拡散係数 ( $D_{conf}$ ) を計算したところ、ストレス顆粒内では細胞質と比べて  $R_{conf}$ 、 $D_{conf}$  共に 35%程度小さくなっていった (図 10B, C)。以上の結果より、ストレス顆粒内で大部分の GAPDH mRNA の運動は抑制されていることが明らかになった。一方で、ストレス顆粒内で 15%の mRNA は細胞質と同程度の拡散係数で自由に拡散していた (図 10A, D)。このように、ストレス顆粒内では運動が制限された分子と自由に拡散できる分子が共存しており、mRNA が不均一な運動状態を示すことが明らかになった。

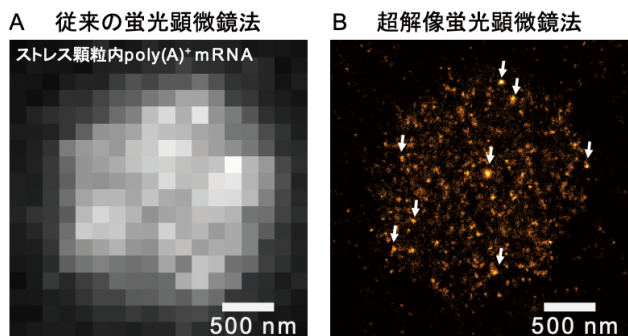


図 7 超解像蛍光顕微鏡法によるストレス顆粒内 mRNA の局在観察

poly(A)<sup>+</sup>mRNA を Cy5 標識アンチセンスプローブにより蛍光標識した後、sodium arsenite でストレス顆粒を形成させ固定した。(A)従来の蛍光顕微鏡法によるストレス顆粒内 poly(A)<sup>+</sup>mRNA の蛍光像、(B) A と同じ領域の超解像蛍光顕微鏡法による観察像。白矢印は mRNA が高密度で存在している領域を示している。

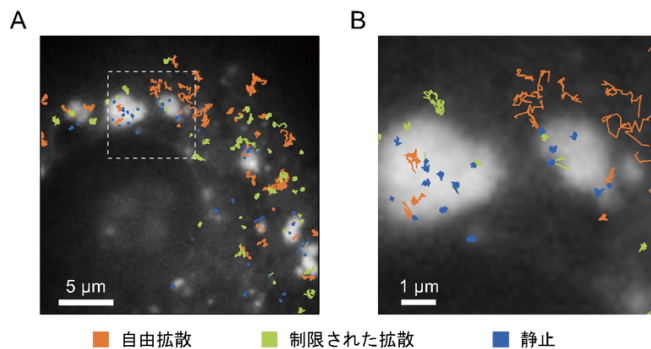


図 9 ストレス顆粒内 GAPDH mRNA の一分子追跡

Sodium arsenite によりストレスを負荷した COS7 細胞内において、GAPDH mRNA を標的とした 2MeSiR 標識アンチセンスプローブによる 1 分子追跡を行った。(A)細胞質の軌跡を示した広域像。自由拡散・制限された拡散・静止を色分けして示した。(B)ストレス顆粒周辺 (A の破線領域) の拡大像。

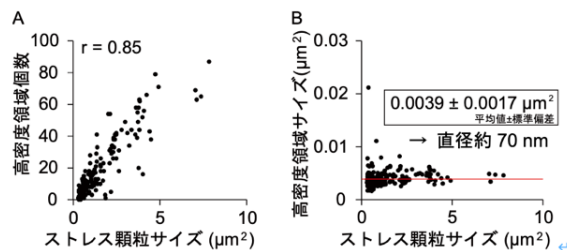
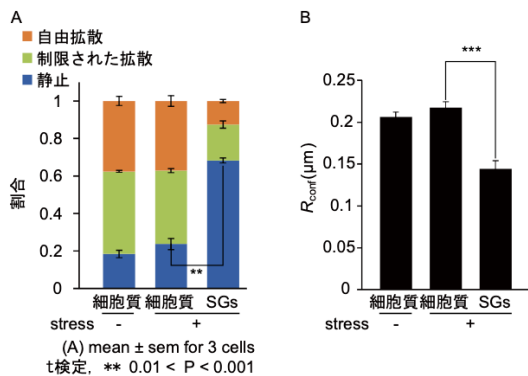
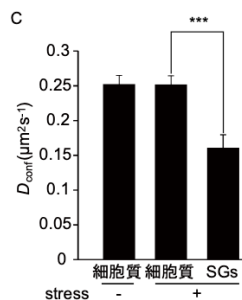
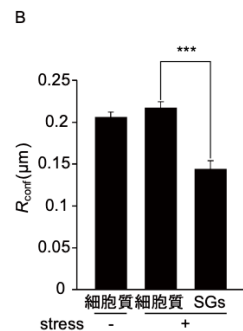


図 8 mRNA 高密度領域とストレス顆粒サイズの関係



(A) mean ± sem for 3 cells  
t検定, \*\* 0.01 < P < 0.001



(B, C, D) mean ± sem for trajectories, n ≥ 65  
t検定, \*\*\* P < 0.001

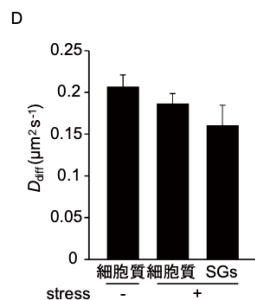


図 10 GAPDH mRNA の 1 分子運動解析

定常状態の細胞質、ストレス負荷時の細胞質およびストレス顆粒内における各運動様式の割合と運動パラメータを求めた。(A)各運動様式の割合。(B)制限された拡散運動における領域半径。(C)制限された拡散運動における拡散係数。(D)自由拡散運動における拡散係数。

<引用文献>

1. Goldman D.H. et al., Mechanical force releases nascent chain-mediated ribosome arrest in vitro and in vivo. *Science*, **348**:457-460, 2015.
2. Uno S. et al., A spontaneously blinking fluorophore based on intramolecular spirocyclization for live-cell super-resolution imaging. *Nat. Chem.*, **6**(8): 681-689, 2014.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

|                                                                                                       |                       |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------|
| 1. 著者名<br>Mikihisa Muta, Ryo Iizuka, Tatsuya Niwa, Yuanfang Guo, Hideki Taguchi, Takashi Funatsu      | 4. 巻<br>477           |
| 2. 論文標題<br>Nascent SecM chain interacts with outer ribosomal surface to stabilize translation arrest. | 5. 発行年<br>2020年       |
| 3. 雑誌名<br>Biochem. J.                                                                                 | 6. 最初と最後の頁<br>557-566 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子）<br>10.1042/BCJ20190723                                                        | 査読の有無<br>有            |
| オープンアクセス<br>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<br>-             |

〔学会発表〕 計18件（うち招待講演 5件/うち国際学会 3件）

|                                              |
|----------------------------------------------|
| 1. 発表者名<br>竇田雅治、岡部弘基、船津高志                    |
| 2. 発表標題<br>細胞内温度分布の追跡が単一細胞内の遅いエネルギー散逸を明らかにする |
| 3. 学会等名<br>量子生命科学会第3回大会                      |
| 4. 発表年<br>2021年                              |

|                                  |
|----------------------------------|
| 1. 発表者名<br>岡部弘基、竇田雅治、船津高志        |
| 2. 発表標題<br>細胞内温度イメージングによる細胞内伝熱工学 |
| 3. 学会等名<br>第73回日本生物工学会大会         |
| 4. 発表年<br>2021年                  |

|                                     |
|-------------------------------------|
| 1. 発表者名<br>村上光、佐藤佑、岡部弘基、船津高志        |
| 2. 発表標題<br>培養細胞を用いた生物種に固有な熱力学的特性の解析 |
| 3. 学会等名<br>第94回日本生化学会大会             |
| 4. 発表年<br>2021年                     |

|                                                                                                       |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1. 発表者名<br>賣田雅治、岡部弘基、船津高志                                                                             |
| 2. 発表標題<br>Tracking Intracellular Temperature Mapping Reveals Slow Energy Dissipation in Single Cells |
| 3. 学会等名<br>日本生物物理学会第59回年会                                                                             |
| 4. 発表年<br>2021年                                                                                       |

|                                                                                   |
|-----------------------------------------------------------------------------------|
| 1. 発表者名<br>楊倬皓、飯塚怜、船津高志                                                           |
| 2. 発表標題<br>Direct observation of force-induced release of SecM translation arrest |
| 3. 学会等名<br>日本生物物理学会第58回年会                                                         |
| 4. 発表年<br>2020年                                                                   |

|                                                                                                                                                            |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1. 発表者名<br>Mikihisa Muta, Kai Saito, Ryo Iizuka, Wataru Kawakubo, Hyun Yoon Dong, Tetsushi Sekiguchi, Shuichi Shoji, Mei Ito, Yuji Hatada, Takashi Funatsu |
| 2. 発表標題<br>Culture-independent method for screening macromolecule-degrading microbes using deformability-based microfluidic microdroplet sorting           |
| 3. 学会等名<br>日本生物物理学会第58回年会                                                                                                                                  |
| 4. 発表年<br>2020年                                                                                                                                            |

|                                                                                                                                                            |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1. 発表者名<br>Mikihisa Muta, Kai Saito, Ryo Iizuka, Wataru Kawakubo, Dong Hyun Yoon, Mei Ito, Yuji Hatada, Tetsushi Sekiguchi, Shuichi Shoji, Takashi Funatsu |
| 2. 発表標題<br>Deformability-based microfluidic microdroplet sorting as a screening method for single agarolytic bacterial cells                               |
| 3. 学会等名<br>The 24th International Conference on Miniaturized Systems for Chemistry and Life Sciences (MicroTAS 2020) (国際学会)                                |
| 4. 発表年<br>2020年                                                                                                                                            |

|                                                                                              |
|----------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1. 発表者名<br>Ko Sugawara, Kohki Okabe, Takashi Funatsu                                         |
| 2. 発表標題<br>Nanoscale dynamics and localization of single endogenous mRNAs in stress granules |
| 3. 学会等名<br>Resonance Bio International Symposium (国際学会)                                      |
| 4. 発表年<br>2019年                                                                              |

|                                    |
|------------------------------------|
| 1. 発表者名<br>金彩銀、岡部弘基、船津高志           |
| 2. 発表標題<br>細胞内でLLSP現象を観察する簡単な方法の開発 |
| 3. 学会等名<br>日本生物物理学会第57回年会          |
| 4. 発表年<br>2019年                    |

|                                                                                                                                                                  |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1. 発表者名<br>Takashi Funatsu                                                                                                                                       |
| 2. 発表標題<br>Culture-Independent Method for Identification of Microbial Enzyme-Encoding Genes by Single-Cell Sequencing Using a Water-in-oil Microdroplet Platform |
| 3. 学会等名<br>Microfluidics & Organ-on-a-Chip Asia 2019 (招待講演) (国際学会)                                                                                               |
| 4. 発表年<br>2019年                                                                                                                                                  |

|                                    |
|------------------------------------|
| 1. 発表者名<br>船津高志                    |
| 2. 発表標題<br>核酸・蛋白質をマイクロ・ナノデバイスで分析する |
| 3. 学会等名<br>第78回分析化学討論会 (招待講演)      |
| 4. 発表年<br>2018年                    |



|                                   |
|-----------------------------------|
| 1. 発表者名<br>船津高志                   |
| 2. 発表標題<br>一分子蛍光イメージング法による生命機能の解明 |
| 3. 学会等名<br>超分子研究会（招待講演）           |
| 4. 発表年<br>2018年                   |

|                                            |
|--------------------------------------------|
| 1. 発表者名<br>船津高志                            |
| 2. 発表標題<br>一分子生理学                          |
| 3. 学会等名<br>第27回日本バイオイメーシング学会学術集会公開講座（招待講演） |
| 4. 発表年<br>2018年                            |

|                                             |
|---------------------------------------------|
| 1. 発表者名<br>岡部弘基、船津高志                        |
| 2. 発表標題<br>細胞内温度のイメージング観察と操作による温度生物学        |
| 3. 学会等名<br>第27回日本バイオイメーシング学会学術集会学術講演会（招待講演） |
| 4. 発表年<br>2018年                             |

|                                                                                                                       |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1. 発表者名<br>Masamichi Imaseki, Ko Sugawara, Kohki Okabe, Takashi Funatsu                                               |
| 2. 発表標題<br>Investigating initiation mechanism of stress granule formation in cells by observing single mRNA molecules |
| 3. 学会等名<br>第56回日本生物物理学会年会                                                                                             |
| 4. 発表年<br>2018年                                                                                                       |

|                                                                                    |
|------------------------------------------------------------------------------------|
| 1. 発表者名<br>Tomoki Shinozawa, Ryo Iizuka, Takashi Funatsu                           |
| 2. 発表標題<br>Analysis of the frameshift depending on TnaC-mediated ribosome stalling |
| 3. 学会等名<br>第56回日本生物物理学会年会                                                          |
| 4. 発表年<br>2018年                                                                    |

|                                                                                                   |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1. 発表者名<br>Beini Shi, Kohki Okabe, Takashi Funatsu                                                |
| 2. 発表標題<br>Intracellular temperature measurement during RNA granule formation for thermal biology |
| 3. 学会等名<br>第56回日本生物物理学会年会                                                                         |
| 4. 発表年<br>2018年                                                                                   |

|                                                                                        |
|----------------------------------------------------------------------------------------|
| 1. 発表者名<br>Mikihisa Muta, Ryo Iizuka, Takashi Funatsu                                  |
| 2. 発表標題<br>Analysis of the stabilization mechanism of SecM-mediated translation arrest |
| 3. 学会等名<br>第56回日本生物物理学会年会                                                              |
| 4. 発表年<br>2018年                                                                        |

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

東京大学大学院薬学系研究科生体分析化学教室ホームページ  
<http://www.f.u-tokyo.ac.jp/~funatsu/>

6. 研究組織

|  |                           |                       |    |
|--|---------------------------|-----------------------|----|
|  | 氏名<br>(ローマ字氏名)<br>(研究者番号) | 所属研究機関・部局・職<br>(機関番号) | 備考 |
|--|---------------------------|-----------------------|----|

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 |
|---------|---------|