

平成22年 6月25日現在

研究種目：特定領域研究  
 研究期間：2004～2008  
 課題番号：16085204  
 研究課題名（和文）植物の環境適応能において、細胞内低分子環境の維持に働く液胞ネットワーク系の解析  
 研究課題名（英文）Role of vacuolar network for ion homeostasis in plant cells under environmental adaptation.  
 研究代表者  
 三村 徹郎 (MIMURA TETSURO)  
 神戸大学・大学院理学研究科・教授  
 研究者番号：20174120

研究成果の概要（和文）：植物細胞の生理機能を支える細胞内低分子環境のうち、無機イオンとしての $H^+$ 、リン酸、 $Na^+$ 、 $Ca^{2+}$ 、 $Zn$ などに注目し、外部環境の変化に対して、イオン濃度がどのように制御されているかを、特に液胞および液胞小胞系の機能との関連で解析した。その結果、1. 高塩環境下における液胞への塩蓄積機構と液胞構造のダイナミックな変化、2. イノシトールリン酸の代謝と液胞への蓄積機構、3.  $Ca^{2+}$ ホメオスタシスの分子機構、4. 亜鉛集積と液胞ダイナミズム、5. 液胞膜 $H^+$ 輸送ピロホスファターゼの機能の詳細を明らかにすることに成功した。

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2004年度	21,200,000円	0円	21,200,000円
2005年度	21,200,000円	0円	21,200,000円
2006年度	25,500,000円	0円	25,500,000円
2007年度	23,500,000円	0円	23,500,000円
2008年度	23,500,000円	0円	23,500,000円
総計	114,900,000円	0円	114,900,000円

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：植物分子生物・生理学

キーワード：液胞、生体膜輸送系、 $H^+$ ポンプ、イオンホメオスタシス、耐塩性、シロイヌナズナ、亜鉛イオン、小胞輸送

## 1. 研究開始当初の背景

細胞内低分子環境は、無機イオンや代謝物質の濃度・分布として、細胞内で生じるあらゆる生理機能の基盤的要素である。植物は、オルガネラや細胞の機能や形態を様々に分化させることで、外部環境の変化に柔軟に適応しているが、この環境適応能の理解において、細胞内低分子環境が外部環境の変化に応じてどのように維持されているかを知ることが基本的に重要である。細胞内低分子環境の維持には、オルガネラの膜輸送系やオルガ

ネラ内空間が重要な役割を果たしているが、実際の分子機構の詳細はその多くが不明であった。

## 2. 研究の目的

本研究では、この細胞内環境の維持に働くオルガネラの内、特に液胞および液胞小胞に注目し、塩ストレス・栄養塩ストレスなどの環境変化に対して、液胞・液胞小胞系における低分子輸送機構がどのように分化し、どのように制御されているかを明らかにしてい

くことで、植物細胞の環境適応能を支える細胞質低分子環境制御の分子機構の全体像を描き出すことを目指した。

### 3. 研究の方法

実験材料として、主にモデル植物として知られるシロイヌナズナの植物体と培養細胞を用いた。また、実験に応じてニチニチソウ培養細胞やダイコンなども使用した。

シロイヌナズナは、ゲノム構造が明らかになっており、通常分子生物学的解析に使用した。シロイヌナズナやニチニチソウ培養細胞からインタクト液胞を単離する技術を確認している。この単離液胞を用いて、物質輸送や集積機構の解析を進めた。

イオン輸送系に関与する遺伝子を単離するとともに、タンパク質の細胞内分布をGFP融合タンパク質や蛍光抗体を用いた顕微鏡観察を行った。またオルガネラ膜のプロテオーム解析を行った。

低分子化合物の分析には、イオンクロマトグラム、蛍光標識物質、あるいはICP分析装置などを使用した。

### 4. 研究成果

本研究は、細胞内で営まれる生理機能の基盤的要素である細胞内低分子環境の維持に働くオルガネラ、特に液胞および液胞小胞系に注目し、塩や栄養塩のストレスなどの環境変化に対して、液胞・液胞小胞系における低分子輸送機構がどのように分化し、制御されているかを明らかにすることで、植物細胞の環境適応能を支える細胞質低分子環境制御の分子機構の全体像を描き出すことを目的とし、以下の成果を得た。

#### 1. 高塩環境下における液胞への塩蓄積機構

シロイヌナズナ植物体および培養細胞を用いて、高塩処理時に出現する小胞系の動態とイオン輸送に関与する膜タンパク質のオルガネラ膜上での動態を調べ、(1) 塩処理時に中心液胞周囲に $\text{Na}^+$ を蓄積する小胞が出現し、それが中心液胞に融合することで液胞に塩を隔離する新しい塩蓄積機構が存在すること、また、その小胞膜に $\text{Na}^+/\text{H}^+$ 対向輸送体が存在することを見出した。(2) 高塩処理時に液胞膜SNAREタンパク質の一種であるAtVam3の発現量が増え、AtVam3のノックアウト変異体は、地上部での塩蓄積量が減少することを見出した。(3) 単離したintact液胞を、V type- $\text{H}^+$ -ATPase、 $\text{H}^+$ -PPaseの抗体で処理し、それぞれのタンパク質が膜上で偏った分布をすることと、液胞膜にラフト構造が存在することを明らかにした。

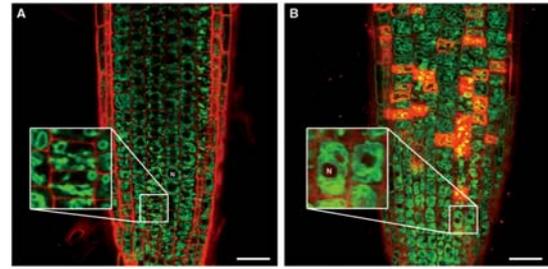


図1：高塩処理によるシロイヌナズナ根細胞における液胞構造の変化（左：コントロール、右：高塩処理時）

#### 2. イノシトールリン酸代謝とイノシトールリン酸化合物の液胞への蓄積機構

ニチニチソウ培養細胞、シロイヌナズナ培養細胞を用いて、イノシトールリン酸が液胞に蓄積する実験系を開発することに成功した。この実験系を用いてイノシトールリン酸の液胞への蓄積が、共存する金属イオンによって変化することを見出した。また、イノシトールリン酸生合成に関与する複数の酵素について細胞内局在をGFP融合タンパク質で確認し、細胞質基質での局在を確認した。このうち、MIPS、IPK2、Ins(1,3,4) $\text{P}_3$ kinaseについて、免疫沈降実験を行い可溶性画分への局在を確認した。

#### 3. カルシウムホメオスタシスの分子機構

カルシウム動態については、多数の $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^+$ 交換輸送体(CAX)アイソフォームの中でもCAX1aが液胞へのカルシウム集積の主要な機能を担っていること、分子毎に発現組織に特徴がみられること、CAX1aにおけるカルシウムイオン識別機構等を明らかにした。膜を貫通せず途中でUターンするモチーフ構造にイオン識別機能があることを、実験データをもとに提案した。研究の過程で新規なカルシウム結合タンパク質PCaP1、PCaP2を見出した。このいずれもN末端に結合したミリストイル基を介して細胞膜に安定して結合し、情報伝達脂質成分であるホスファチジルイノシトールリン酸を結合する能力をもつこと、 $\text{Ca}^{2+}$ ・カルモジュリンを介して情報処理に寄与している可能性を明らかにした。

#### 4. 亜鉛集積と液胞ダイナミズムの解明

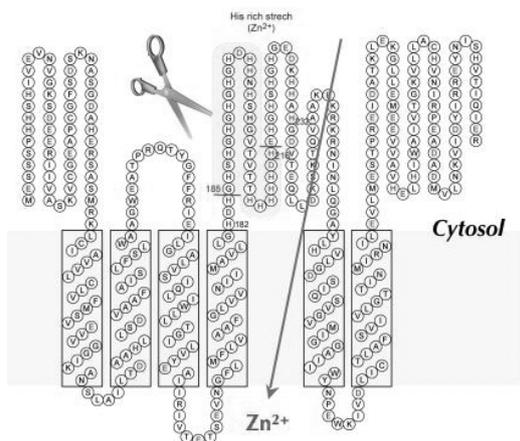
亜鉛輸送体については、シロイヌナズナの液胞の $\text{Zn}^{2+}/\text{H}^+$ 交換輸送体(MTP1)が過剰亜鉛の障害回避と必須元素としての亜鉛の集積貯蔵に大きな役割を担っていることを明らかにした。さらに、MTP1の亜鉛濃度チェック機能を担う分子構造を明らかにし、また、細胞内で亜鉛を集積する小胞を見出した。そして、野生株とMTP1機能欠失株を通して、高濃度亜鉛が他の元素組成にも大きく影響すること

を解明した。これは、金属ホメオスタシスは複数の金属イオンの調節を通して維持されていることを示唆している。クロスホメオスタシスとして極めて受容な発見である。

図2: 液胞膜亜鉛輸送体 AtMTP1 の分子構造

### 5. 液胞膜H<sup>+</sup>輸送ピロホスファターゼの機能解析

液胞膜における金属輸送系をエネルギー的に支える液胞膜H<sup>+</sup>輸送ピロホスファターゼについて、その機能を支える分子構造と生理的役割の重要性を明らかにした。



### 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(原著論文 70 件、英文総説 3 件、和文総説 5 件)

- ①Mano S., Miwa T., Nishikawa S., Mimura, T. and Nishimura M. (2009) Seeing Is Believing: On the Use of Image Databases for Visually Exploring Plant Organelle Dynamics. *Plant Cell Physiol.* 査読有、50: 2000-2014.
- ②Hamaji, K., Nagira, M., Yoshida, K., Ohnishi, M., Oda, Y., Uemura, T., Goh, T., Sato, M.-H., Terao-Morita, M., Tasaka, M., Hasezawa, S., Nakano, A., Hara-Nishimura, I., Maeshima, M., Fukaki, H. and Mimura, T. (2009) Dynamic aspects of ion accumulation by vesicle traffic under salt stress in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol.* 査読有、50: 2023-2033.
- ③Kamiya, T., Tanaka, M., Mitani, N., Ma, J.F., Maeshima, M. and Fujiwara, T. (2009) NIP1;1, an aquaporin homolog, determines the arsenite sensitivity of *Arabidopsis thaliana*. *J. Biol. Chem.* 査読有、284: 2114-2120.
- ④Kim, Y.-Y., Choi, H., Segami, S., Cho, H.-T., Martinoia, E., Maeshima, M. and Lee, Y. (2009) AtHMA1 contributes to detoxification of excess Zn(II) in

*Arabidopsis*. *Plant J.* 58: 737-753.

- ⑤Kawachi, M., Mori, H., Kobae, Y., Tomioka, R. and Maeshima, M. (2009) A mutant strain *Arabidopsis* that lacks vacuolar membrane zinc transporter MTP1 revealed the latent tolerance to excessive zinc. *Plant Cell Physiol.* 査読有、50: 1156-1170.
- ⑥Mitsuhashi N., Kondo M., Nakaune S., Ohnishi M., Hayashi M., Hara-Nishimura I., Richardson A., Fukaki H., Nishimura M. and Mimura, T. (2008) Localization of *myo*-inositol-1-phosphate synthase to the endosperm in developing seeds of *Arabidopsis*. *J. Exp. Bot.* 査読有、59: 3069-3076.
- ⑦Uehara T., Okushima Y., Mimura, T., Tasaka M. and Fukaki H. (2008) Domain II mutations in CRANE/IAA18 suppress lateral root formation and affect shoot development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 49: 1025-1083.
- ⑧Hamamoto, S., Marui, J., Matsuoka, K., Higashi, K., Igarashi, K., Nakagawa, T., Mori, Y., Murata, Y., Nakanishi, Y., Maeshima, M., Yabe, I. and Uozumi, N. (2008) Characterization of a tobacco TPK-type K<sup>+</sup> channel as a novel tonoplast K<sup>+</sup> channel using yeast tonoplast. *J. Biol. Chem.* 283, 1911-1920.
- ⑨Kawachi, M., Kobae, Y., Mimura T. and Maeshima, M. (2008) Deletion of a histidine-rich loop of AtMTP1, a vacuolar Zn<sup>2+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter of *Arabidopsis thaliana*, stimulates the transport activity. *J. Biol. Chem.* 査読有、283: 8374-8383.
- ⑩Lee, M., Choi, Y., Burla, B., Kim, Y.-Y., Jeon, B., Maeshima, M., Yoo, J.-Y., Martinoia, M. and Lee, Y. (2008) The ABC transporter AtABCB14 is a malate importer and modulates stomatal response to CO<sub>2</sub>. *Nature Cell Biol.* 査読有、10: 1217-1223.
- ⑪Nagasaki, N., Miyano, M. and Maeshima, M. (2008) Protein chemical properties of plasma membrane associated cation-binding protein AtPCaP1 in *Arabidopsis thaliana*. *J. Biochem.* 査読有、144: 487-497.
- ⑫Ohnishi M., Mimura, T., Tsujimura T., Mitsuhashi M., Washitani-Nemoto S., Maeshima M. and Martinoia E. (2007) Inorganic phosphate uptake in intact vacuoles isolated from suspension cultured cells of *Catharanthus roseus* (L.) G. Don under varying Pi status. *Planta*, 査読有、225: 711-718.

- ⑬Ide, Y., Tomioka, R., Ouchi, Y., Kamiya, T. and Maeshima, M. (2007) Transcriptional induction of two genes for CcAPs, novel cytosolic proteins, in *Arabidopsis thaliana* in the dark. **Plant Cell Physiol.** 査読有、48: 54-65.
- ⑭Kim, D., Bovet, L., Maeshima, M., Martinoia, E. and Lee, Y. (2007) The ABC transporter AtPDR8 is a cadmium extrusion pump conferring heavy metal resistance. **Plant J.** 査読有、50: 207-218.
- ⑮Hirono, M., Nakanishi, Y. and Maeshima, M. (2007) Essential amino acid residues in the central transmembrane domains for energy coupling of the H<sup>+</sup>-pyrophosphatase of *Streptomyces coelicolor* A3(2) determined by random and site-directed mutagenesis. **Biochim. Biophys. Acta - Bioenerg.** 査読有、1767: 930-939.
- ⑯Kobae, Y., Mizutani, M., Segami, S. and Maeshima, M. (2006) Immunochemical analysis of aquaporin isoforms in *Arabidopsis* suspension cultured cells. **Biosci. Biotechnol. Biochem.** 査読有、70: 980-987.
- ⑰Kobae, Y., Yoshioka, H., Sekino, T., Nakagawa, T., Martinoia, E. and Maeshima, M. (2006) Disruption of AtPDR8, a plasma membrane ABC transporter of *Arabidopsis*, exhibits hypersensitive cell death by pathogen infection. **Plant Cell Physiol.** 査読有、47: 309-318.
- ⑱Mizutani, M., Watanabe, S., Nakagawa, T. and Maeshima, M. (2006) Aquaporin NIP2;1 is localized to the ER membrane and shows root-specific accumulation in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Cell Physiol.** 査読有、47: 1420-1426.
- ⑲Suzuki, M., Hashioka, A., Mimura, T. and Ashihara H. (2005) Salt stress and glycolytic regulation in suspension-cultured cells of the mangrove tree, *Bruguiera sexangula*. **Physiol. Plant.** 査読有、123: 246-253
- ⑳Mitsuhashi, N., Ohnishi, M., Sekiguchi, Y., Kwon, Y.-U., Chang, Y.-T., Chung, S.-K., Inoue, Y., Reid, R.J., Yagisawa, H. and Mimura, T. (2005) Phytic acid synthesis and vacuolar accumulation in suspension-cultured cells of *Catharanthus roseus* induced by high concentration of Pi and cations. **Plant Physiol.** 査読有、138: 1607-1614
- 21) Sekiguchi, Y., Mitsuhashi, N., Kokaji, T., Miyakoda, H. and Mimura, T. (2005) Development of a comprehensive analytical method for phosphate metabolites in plants by ion chromatography coupled with tandem mass spectrometry. **J. Chromato. A,** 査読有、1085: 131-136
- 22) Kubo, M., Udagawa, M., Nishikubo, N., Horiguchi, G., Yamaguchi, M., Ito, J., Mimura, T., Fukuda, H. and Demura, T. (2005) Transcription switches for protoxylem and metaxylem vessel formation. **Genes Dev.** 査読有、19: 1855-1860
- 23) Mimura, H., Nakanishi, Y., and Maeshima, M. (2005) Oligomerization of the H<sup>+</sup>-pyrophosphatase and its structural and functional consequences. **Biochim. Biophys. Acta - Bioenerg.** 査読有、1708: 393-403.
- 24) Mimura, H., Nakanishi, Y. and Maeshima, M. (2005) Disulfide bond formation in the H<sup>+</sup>-pyrophosphatase of *Streptomyces coelicolor* and its implication in redox control and structure. **FEBS Lett.** 査読有、579: 3625-3631.
- 25) Sakurai, J., Ishikawa, F., Yamaguchi, T., Uemura, M. and Maeshima, M. (2005) Identification of 33 rice aquaporin genes and analysis of their expression and function. **Plant Cell Physiol.** 査読有、46: 1568-1577.
- 26) Kamiya, T., Akahori, T. and Maeshima, M. (2005) Expression profile of rice cation/H<sup>+</sup> exchanger family and heterologous expression in yeast. **Plant Cell Physiol.** 査読有、46: 1735-1740.
- 27) Ishikawa, F., Suga, S., Uemura, T., Sato, M.H. and Maeshima, M. (2005) Three SIP aquaporins of *Arabidopsis* are localized in the ER membrane and expressed in a tissue- and cell-specific manner. **FEBS Lett.** 査読有、579: 5814-5820.
- 28) Sekiguchi, Y., Mitsuhashi, N., Inoue, Y., Yagisawa, H. and Mimura, T. (2004) Analysis of sugar phosphates in plants by ion chromatography with pulsed amperometric detection combined with a titanium oxide column. **J. Chromato. A** 査読有、1039: 71-76.
- 29) Shimaoka, T., Ohnishi, M., Sazuka, T., Mitsuhashi, N., Hara-Nishimura, I., Shimazaki, K., Maeshima, M., Yokota, A., Tomizawa, K. and Mimura, T. (2004) Isolation of intact vacuoles and proteomic analysis of tonoplast from suspension-cultured cells of

- Arabidopsis thaliana*. **Plant Cell Physiol.** 査読有、45: 672-683.
- 30) Ohtomo, R., Sekiguchi, Y., Mimura, T., Saito, M. and Ezawa, T. (2004) Quantification of polyphosphate: different sensitivities to short-chain polyphosphate using enzymatic and colorimetric methods as revealed by ion chromatography. **Anal. Biochem.** 328: 139-146.
- 31) Hayes, J., Zhu, Y., Mimura, T. and Reid, R. (2004) An assessment of the usefulness of solution culture in screening for phosphorus efficiency in wheat. **Plant and Soil** 261: 91-97
- 32) Kataoka, T., Watanabe-Takahashi, A., Hayashi, N., Ohnishi, M., Mimura, T., Buchner, P., Hawkesford, M. J., Yamaya, T. and Takahashi, H. (2004) Vacuolar sulfate transporters are essential determinants controlling internal distribution of sulfate in *Arabidopsis*. **Plant Cell** 査読有、16: 2693-2704.
- 33) Kamiya, T. and Maeshima, M. (2004) Residues in internal repeats of the rice cation/H<sup>+</sup> exchanger are involved in the transport and selection of cations. **J. Biol. Chem.** 査読有、279: 812-819.
- 34) Fukuda, A., Chiba, K., Maeda, M., Nakamura, A., Maeshima, M. and Tanaka, Y. (2004) Effect of salt and osmotic stresses on the expression of genes for the vacuolar H<sup>+</sup>-pyrophosphatase, H<sup>+</sup>-ATPase subunit A and Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter from barley. **J. Exp. Bot.** 査読有、55: 585-594.
- 35) Suga, S. and Maeshima, M. (2004) Water channel activity of radish plasma membrane aquaporins heterologously expressed in yeast and their modification by site-directed mutagenesis. **Plant Cell Physiol.** 査読有、45: 823-830.
- 36) Mimura, H., Nakanishi, Y., Hirono, M. and Maeshima, M. (2004) Membrane topology of the H<sup>+</sup>-pyrophosphatase of *Streptomyces coelicolor* determined by cysteine-scanning mutagenesis. **J. Biol. Chem.** 査読有、279: 35106-35112.
- 37) Kobae, Y., Uemura, T., Sato, M. H., Ohnishi, M., Mimura, T. and Maeshima, M. (2004) Zinc transporter of *Arabidopsis thaliana* AtMTP1 is localized to vacuolar membranes and implicated in zinc homeostasis. **Plant Cell Physiol.** 査読有、45: 1749-1758.

英文総説

- 37) Mimura T., Ohnishi M., Shimaoka T., Tomizawa K. (2008) Proteome analysis of vacuolar membrane. In "Plant Genetic Engineering vol 9: Plant membrane and vacuolar transporters", Ed. by Jaiwal PK. 査読有、pp. 301-343, CABInternational
- 38) Maeshima, M., and Ishikawa, F. (2008) ER membrane aquaporins in plants. **Pflügers Archiv, - Eur. J. Physiol.** 査読有、456: 709-716.
- 39) Martinoia, E., Maeshima, M. and Neuhaus, E. (2007) Vacuolar transporters and their essential role in plant metabolism. **J. Exp. Bot.** 査読有、58: 83-102.

他39件

[学会発表] (招待講演 22 件、一般発表 187 件)

以下は招待講演の一部を示す。

- ① 三村徹郎：植物液胞のポストゲノム解析、第4回メタボロームシンポジウム、横浜、2009年11月18-19日
- ② Maeshima M.: Structure-function relationship and physiological meanings of H<sup>+</sup>-pyrophosphatase. The XII Meeting of the SBFV (The Brazilian Society of Plant Physiology), Fortaleza, Brazil, September 7-12, 2009.
- ③ Mimura T.: Post genome analysis of vacuolar function and control of plant metabolism. 5th International Conference on Plant Metabolomics, Yokohama, July 15-18, 2008.
- ④ Maeshima M.: Structure-function relationship of AtMTP1, a vacuolar Zn<sup>2+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter and defense mode against zinc stress in *atmtp1* mutant plant. The GRL Symposium on Phytoremediation. Pohang University of Science and Technology, Pohang, June 12-14, 2008.
- ⑤ Maeshima M.: Aquaporins localized to ER membrane in *Arabidopsis thaliana*. The 5th International Conference of Aquaporin. July 13-16, Nara, Japan, 2007.
- ⑥ Maeshima M.: On a long journey to understand a simple enzyme, vacuolar H<sup>+</sup>-pyrophosphatase, with a companion. The 1st GRL Conference: Plants for Environment. Pohang University of Science and Technology, Korea, May 22-23, 2007.
- ⑦ Maeshima M.: Functional structure of H<sup>+</sup>-pump pyrophosphatase that uses a low cost substrate. International Symposium on Membrane Transport as a Universal

Biological Mechanism. Kyoto, January 13-14, 2007.

- ⑧ Mimura T., Maeshima M.: Involvement of Vacuolar Network in Plant Ion homeostasis. Dynamic Organelles in Plants, Okazaki, Jun. 14-17, 2006.
- ⑨ 前島 正義: 植物病理応答に関わるABCトランスポーターPDR8の発見:細胞死との関連. 第3回重点共同利用研究ワークショップ「植物の自己防御と細胞死」, 基礎生物学研究所, 2006年3月27-28日
- ⑩ Maeshima M.: Accumulation of mineral nutrients and proton circuit in plant vacuoles. Plant Winter Conference 2006. POSTECH, Pohang University of Science and Technology, Pohang, Korea, Feb. 5-6, 2006.
- ⑪ Mimura T.: Inositol hexakisphosphate synthesis in plant suspension-cultured cells and measurement of inositol phosphate isomers with anion chromatography. Inositol Phosphates in the Soil-Plant-Animal System. at Sun Valley, Idaho, USA, the 21<sup>st</sup> - the 24<sup>th</sup> August 2005.
- ⑫ Maeshima M.: Proton circuit and accumulation of mineral nutrients in plant vacuoles. The Symposium on Molecular and Cellular Biology of Plant Storage Function: From Gene to Food. Nov. 28-29, 2005, Nagoya University.
- ⑬ Maeshima M.: (1) Teaching of Plant Physiology in Japan. (2) Water Channel Aquaporin. (3) Dynamics in structure and function of plant vacuolar transport systems. The 2005 Cross-strait Symposium on Teaching of Plant Physiology and Molecular Biology, at Wuhan University, Wuhan, P R China, Oct 14-19, 2005.
- ⑭ Maeshima M.: Tertiary structure and functional regulation of H<sup>+</sup>-pyrophosphatase. The International Symposium on the Biological Membrane Transport 2005. Awaji, Japan, August 8-10, 2005.

他195件

[図書] (計6件)

- ① 三村徹郎 (2009) 「基礎生物学シリーズ7 植物生理学」、(三村徹郎、鶴見誠二編)、化学同人
- ② 前島正義 (2005) 第3章 膜輸送, 「植物の生化学・分子生物学」(監修, 杉山達夫; 監訳 岡田清孝, 内藤哲, 中村研三, 長谷俊治, 福田裕穂, 前島正義), 学会出版センター, pp. 101-142.

他4件

[産業財産権]  
○出願状況 (計0件)

○取得状況 (計1件)  
名称: 高等植物の糖リン酸の網羅的分析法  
発明者: 三村徹郎、関口陽子、斉藤和季  
権利者: 三村徹郎、関口陽子、斉藤和季、独立行政法人科学技術振興機構  
種類:  
公開番号: 特開2008-122404 (P2008-122404A)  
公開日: 2008年5月29日  
国内外の別: 国内

[その他]  
ホームページ等  
研究代表者 三村徹郎  
<http://www.research.kobe-u.ac.jp/fsci-mimura/>  
研究分担者 前島正義  
[http://celld.agr.nagoya-u.ac.jp/Cell\\_Dynamics\\_HP\\_J.html](http://celld.agr.nagoya-u.ac.jp/Cell_Dynamics_HP_J.html)  
研究分担者 深城英弘  
<http://www.research.kobe-u.ac.jp/fsci-fukaki/>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

三村 徹郎 (MIMURA TETSURO)  
神戸大学・大学院理学研究科・教授  
研究者番号: 20174120

### (2) 研究分担者

前島 正義 (MAESHIMA MASAYOSHI)  
名古屋大学・大学院生命農学研究科・教授  
研究者番号: 80181577

深城 英弘 (FUKAKI HIDEHIRO)  
神戸大学・大学院理学研究科・准教授  
研究者番号: 80324979