

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 13 日現在

機関番号：12501

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2014～2016

課題番号：26440131

研究課題名(和文)シロイヌナズナのみオシンの網羅的機能解析

研究課題名(英文)Comprehensive analysis of Arabidopsis myosin XIs

研究代表者

伊藤 光二 (Kohji, Ito)

千葉大学・大学院融合科学研究科・教授

研究者番号：50302526

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：シロイヌナズナには13種類のみオシンXIが発現し、原形質流動、小胞、オルガネラの輸送、構造維持、張力発生などをおして細胞、植物体の成長に重要な役割をはたしている。しかし、タンパク質レベルのデータが不足しているため、どのみオシンXIが、どの機能に、どのような機構で関わっているのかほとんどわかっていない。そこでタンパク質機能を中心とする解析をおこなった。運動速度、活性は花粉特異的に発現しているものは非常に高く、高速運動への寄与が示唆され、ユビキタスに発現しているものはその速度から原形質流動速度への寄与が示唆され。またXI-1など核膜に存在するものは速度、活性は非常に小さく張力への寄与が示唆された。

研究成果の概要(英文)：Arabidopsis possesses 13 genes coding myosin XIs, which operate in the intracellular transport systems, such as cytoplasmic streaming, vesicular trafficking, organelles trafficking, and tension maintenance. Because fundamental data for molecular properties are lacking, physiological functions of each myosin XIs are poorly understood. Therefore we have taken a comprehensive analysis of molecular properties of 13 Arabidopsis myosin XIs. Pollen-specific myosin XIs showed high actin-activated ATPase and high velocities. Ubiquitously expressed myosin XIs showed similar velocity as that of cytoplasmic streaming. Nuclear membrane specific myosin XI (myosin XI-1) showed very low actin-activated ATPase and low velocity. These results demonstrated that angiosperm increased numbers of myosin XIs and gave specific functions on myosin XIs during the evolution to sustain highly complicated biological system.

研究分野：植物生理学

キーワード：ミオシン アクチン 原形質流動 分子モーター シロイヌナズナ

1. 研究開始当初の背景

ミオシンは ATP の加水分解で生じた化学エネルギーを、アクチン繊維にそった運動という力学エネルギーに変換する代表的なモーター蛋白質である。ミオシンはすべての真核生物に存在し、35 のクラスからなる巨大なファミリーを形成している。個体レベルで運動が活発な動物では多くのクラス、多くの種類のミオシンが存在する。例えば、ヒトには 13 のクラス、39 種類のミオシン遺伝子がある。一方、個体レベルの動きが少ない植物では、動物と比べるとミオシンのクラス数は少ない。植物にはミオシン XI およびミオシン VIII の 2 つのクラスのミオシンしかない。なお、ミオシン XI とミオシン VIII はどちらも植物特有のミオシンである。被子植物はミオシンのクラス数は少ないが、種類は多い。例えばシロイヌナズナにはミオシン XI が 13 種類、ミオシン VIII が 4 種類存在する。藻類の先行研究から、ミオシン XI の生理的機能は原形質流動とされてきた。被子植物シロイヌナズナにはミオシン XI が 13 種類存在するが、この 13 種類のミオシン XI の役割は藻類同様の原形質流動だけであろうか？それとも他の生理的機能があるのだろうか？これについての明確な解答は得られていない。その主な理由は、これまでシロイヌナズナでおこなわれてきた研究手法が遺伝子ノックアウト（遺伝子破壊）に依存してきたが、ミオシンについては機能の重複（redundancy）があるため、13 種類のミオシン XI について、どの遺伝子をノックアウトしても顕著な表現型があらわれないからである。

動物ミオシンも機能の重複があり遺伝子ノックアウトなどの遺伝学的手法では顕著な表現型は出ない。しかし、近年、多くのクラス、種類の動物ミオシンの生理的機能がわかってきた。その機能解明にはミオシンのタンパク質レベルでの解析が大きく寄与した。生化学的手法により精製したミオシンを用いてタンパク質レベルで研究することにより、さまざまなクラス、種類のミオシンの運動特性が明らかになり、また結合するタンパク質も明らかになった。それらのデータと細胞局在のデータとあわせることによりミオシンの細胞内での機能、役割が明らかになったのである。一方、被子植物のミオシン XI についてはタンパク質レベルのデータが不足している。シロイヌナズナの 13 種類のミオシン XI の運動特性はほとんどわかっていない。そのため、13 種類のミオシン XI がすべて同じ運動特性をもっているのか、それとも運動特性はまったく違うのか、についても未知である。ミオシンは尾部ドメインにタンパク質が結合することにより、その機能を発現するが、シロイヌナズナの 13 種類のミオシン XI については、結合するタンパク質についてもほとんどわかっていない。

2. 研究の目的

シロイヌナズナにはクラス XI ミオシンが 13 遺伝子発現している。これらのミオシンは細胞内で原形質流動、小胞、オルガネラの輸送、構造維持、張力発生などをとおして細胞成長、個体成長に重要な機能をはたしていると考えられている。しかし、どのミオシンが、どの機能に、どのような機構で関わっているのか、その分子機構についてはほとんどわかっていない。その大きな要因はシロイヌナズナミオシンのタンパク質レベルの解析データが圧倒的に不足していることによる。そこでシロイヌナズナの 13 種類のミオシン XI を分子生物学的手法により網羅的に発現、精製し、13 種類すべてのミオシン XI の運動機構、調節機構をタンパク質レベルで明らかにする。さらにシロイヌナズナのミオシン XI の尾部に結合するタンパク質を質量分析により網羅的に探索、同定する。以上のアプローチによりシロイヌナズナ細胞内でミオシンが引き起こしている生理的機能の解明を目指す。

3. 研究の方法

植物細胞は蛋白質分解酵素が多く含まれている液胞が大部分を占め、細胞質の容量はごくわずかである。そのため、タンパク質解析に十分な量と質のシロイヌナズナの 13 種類のミオシン XI (図 1) を生化学的な方法でシロイヌナズナの細胞から直接に精製することは困難である。そこで、分子生物学的手法を用いた発現コンストラクトを作製し、昆虫細胞の系で発現させ、精製した。発現コンストラクト

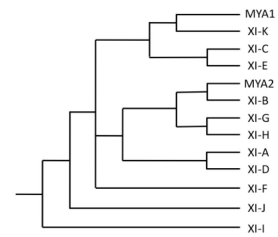


図1. シロイヌナズナの13種類のミオシンの系統図

はそれぞれのミオシン XI について全長、HMM、IQ、モータードメイン(MD)、尾部ドメインの5種を作成した(図2)。それぞれのコンストラクトには精製に使うアフィニティータグとして、His-tag, Flag-tag, SBP-tag をつけた。また、尾部ドメイン以外のコンストラクト

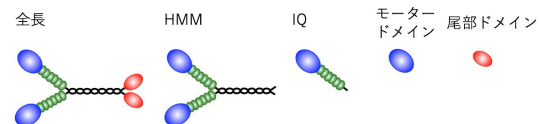


図2. 本研究で使用した発現系ミオシンコンストラクトの模式図

クトについては *in vitro* 運動アッセイのための myc-tag をつけた。そしてそれらを昆虫細胞株 High Five で発現させた。また、全長、HMM、IQ コンストラクトではカルモジュリンがミオシン XI の軽鎖として機能することを期待して、シロイヌナズナのカルモジュリンをミオシン XI と共発現させた。カルモジュリンが軽鎖として機能したミオシン XI については、全長、HMM、IQ コンストラクトを含む全コンストラクトを研究に使用した。カルモジュリンが軽鎖として機能しなかったミオシン XI については、MD、尾部ドメイン

コンストラクトのみを使用した。

ミオシン XI コンストラクトの運動速度は *in vitro* 運動アッセイで測定し、アクチン活性化 ATPase 活性はマラカイトグリーン法で測定した。さらに特徴的にミオシン XI については、ストップフローによる速度論的解析を行いアクトミオシン反応の各素過程の速度定数(kinetic value)を求め、ミオシンの運動特性、酵素特性の分子的基盤を調べた。また、尾部ドメインを用いて、シロイヌナズナ実生から尾部結合タンパク質を探索し、質量分析によって同定した。また、全反射照明蛍光顕微鏡による1分子イメージングにより、1分子運動を調べた。

4. 研究成果

(1)13種類のみオシン XI の運動速度,ATPase 加水分解活性の測定

通常、同じクラスのみオシンであれば運動速度やアクチン活性化 ATPase 活性などのみオシンの酵素特性は良く似ている。しかし、驚くべきことにシロイヌナズナの 13 種類のみオシン XI については、運動速度とアクチン活性化 ATPase 活性が多様性を示すことがわかった。速度は低速 (0.27 $\mu\text{m/s}$), 中速 (5-7 $\mu\text{m/s}$), 高速 (12-22 $\mu\text{m/s}$) と 3 つのカテゴリーに分かれた。アクチン活性化 ATPase 活性 V_{max} も低活性 (3-5 Pi s^{-1}), 中活性 (30-80 Pi s^{-1}), 高活性 (180-230 Pi s^{-1}) の 3 つのカテゴリーに分かれた。それぞれのみオシン XI が発現している組織を Gus で調べたところ、発現組織と運動速度およびアクチン活性化 ATPase 運動活性 V_{max} との間には相関があった。すなわち、遍在的に多くの組織で発現しているのみオシン XI である XI-1, XI-2, XI-B, XI-K の速度は中速 (5-7 $\mu\text{m/s}$) であった。また、その速度はシロイヌナズナの原形質流動の速度とほぼ同じであった。これらのみオシン XI は遍在的に発現することによって植物細胞に必須の原形質流動を引き起こしいると考えられる。また、これらのアクチン活性化 ATPase 運動活性 V_{max} は中活性 (30-80 Pi s^{-1}) であった。花粉特異的に発現しているのみオシン XI である XI-A, XI-B, XI-C, XI-D, XI-E の速度は高速 (12-22 $\mu\text{m/s}$) であった。その速度から花粉管での高速の小胞輸送とおこなっていると考えられる。また、これらののみオシン XI のアクチン活性化 ATPase 活性 V_{max} は高活性 (180-230 Pi s^{-1}) であった。一方、核膜に多くみられるのみオシン XI-I は低速 (0.27 $\mu\text{m/s}$) であり、低活性 (3-5 Pi s^{-1}) であった。のみオシン XI-I の主な役割は核膜での張力発生と考えられる。

これらの結果によりシロイヌナズナにおいてのみオシン XI はこれまで知られていた原形質流動の他に、高速の小胞輸送、オルガネラの係留、張力発生、構造維持などさまざまな機能をおこなっていることが示唆された。

(2)のみオシン XI-I の酵素特性

のみオシン XI-I はシロイヌナズナの 13 種類のみオシン XI の中で系統樹的に一番外れており (図 1), また上記に示したように運動速度, アクチン活性化 ATPase 運動活性 V_{max} が非常に低かった。すなわち、運動速度は 0.27 $\mu\text{m s}^{-1}$ であり、シロイヌナズナの 13 種類のみオシン XI を含め、これまで測定されたのみオシン XI と比べ 1/100~1/10 の速度であった。アクチン活性化 ATPase 運動活性 V_{max} は $3.7 \pm 0.1 \text{ Pi s}^{-1}$ であり、これまで調べられたのみオシン XI のアクチン活性化 ATPase 活性の V_{max} は 50~500 Pi s^{-1} と比べて 1/100~1/10 の活性であった。そこで、この低い運動速度, アクチン活性化 ATPase 運動活性 V_{max} の原因を探るためにストップフロー装置による速度論的解析をおこなった。

のみオシンによるアクチン運動速度およびアクチン活性化 ATPase 運動活性 V_{max} の律速は [アクチン -のみオシン XI-I -ADP 複合体からの ADP の解離反応] および, [ATP 結合によるアクチン-のみオシン XI-I 複合体の解離反応] の 2 つである。そこでのみオシン XI-I について、この 2 つの速度定数をもとめた。[ATP 結合によるアクチン-のみオシン XI-I 複合体の解離反応] はピレン-アクチンがのみオシンから解離するときに蛍光が上昇する性質をもちいて調べた。様々な ATP 濃度において解離反応を single exponential にフィッティングさせ解離速度を求めた (図 3)。生理的 ATP 濃度 (2~3 mM) のときの解離速度は 400 s^{-1} であった。

このアクチン-のみオシン XI-I 複合体の解離速度は十分速く、のみオシン XI-I の低速度, 低アクチン活性化 ATPase 活性 V_{max} は説明できない。

次に [アクチン -のみオシン XI-I -ADP 複合体からの ADP の解離速度] を mantADP の蛍光がのみオシンからの解離反応によって減少する性質を用いて調べた。解離速度は $17 \pm 0.9 \text{ s}^{-1}$

であった。この値は非常に低く、この値からのみオシン XI-I の非常に低い速度と低いアクチン活性化 ATPase 活性 V_{max} は説明できた。すなわちのみオシン XI-I の低速度, 低活性の分子的理由はアクトのみオシン-ADP からの ADP 解離反応が非常に遅いため、アクチンとの強い結合状態の時間が非常に長くなるためであることがわかった。

次に ATP 存在下において様々な濃度のアク

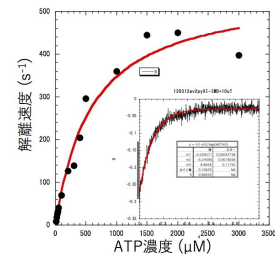


図3. アクチン-のみオシンXI-I の様々なATP濃度における解離速度 (枠内グラフはATPが10 μM のとき)

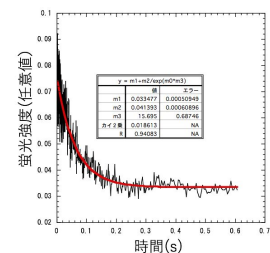


図4. アクチン-のみオシンXI-I -ADP からのADPの解離反応

チン繊維とミオシン XI-I MD との共沈実験をおこなうことにより ATP 存在下でアクチン繊維と結合しているミオシン XI-I-MD の割合を求めた(図 5)。グラフから ATP 存在下でのアクチン - ミオシン

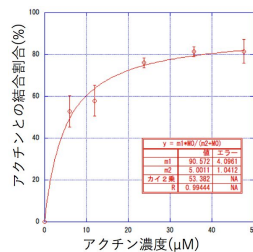


図5. ATP存在下でのミオシンXI-Iとアクチンとの結合割合

XI-I-MD の解離定数をもとめたところ $5.0 \pm 1.1 \mu\text{M}$ であり非常に低いことがわかった。また生理的 ATP 濃度において結合している割合、つまり duty ratio (アクトミオシン ATPase 反応サイクル時間にしめるアクチンと強く結合している時間の割合) を求めたところ $91 \pm 5.0\%$ であった。このことはミオシン XI-I は高 duty ratio ミオシンということの意味している。以上のミオシン XI-I の酵素特性から、ミオシン XI-I は他のミオシン XI のような運動に特化したミオシンではなく、オルガネラ、小胞の係留や張力発生に特化したミオシンであることがわかった。

(3) ミオシン XI の尾部結合タンパク質の単離、同定

シロイヌナズナの 13 種のミオシン XI のなかでミオシン XI-K が中心的な役割をはたすことがわかっている。そこで、シロイヌナズナ実生の破碎液と精製したミオシン XI-K 尾部ドメインを用いた共役沈降を行い、得られたサンプルを質量分析にかけることで積み荷の探索・同定を行った。質量分析の結果、細胞質タンパク質分画との共沈を行ったサンプルから、トランスゴルジ網で細胞板発達に必要な小胞輸送に関与すると考えられている低分子量 G タンパク質の RabA2a と核内輸送に関与するタンパク質である Importin 1,2 (IMPA1,2) が検出された。RabA2a および Importin 1,2 を大腸菌で発現、精製し、これらとミオシン XI-K の尾部ドメインとのプルダウンアッセイによって解離定数 K_d を求めた。RabA2a は GTP 結合状態で活性化され、GDP 結合状態で不活性化される。そこで GTP S をよび、GDP 存在下での K_d を求めたところ、GTP S 存在下では $7 \mu\text{M}$ 、GDP 存在下では $35 \mu\text{M}$ であった。また、ミオシン XI-K 尾部と Importin 2 との K_d は $3 \mu\text{M}$ であった。これらのことは、活性化状態の RabA2a および Importin 2 はミオシン XI-K の尾部ドメインと比較的高い親和性ももって結合することがわかった。さらにシロイヌナズナ培養細胞 Alex において RabA2a, Importin 1, Importin 2 はミオシン XI-K 尾部と共同在することが共焦点蛍光顕微鏡を使用した観察からわかった。以上のように、ミオシン XI-K の新規の結合タンパク質として RabA2a, Importin 1, Importin 2 が同定された。

(4) 全反射照明蛍光顕微鏡による 1 分子イメージング

シロイヌナズナの 13 種類のミオシン XI はミオシン XI-I 以外はすべてノンプロセッシブモーターであった。全反射照明蛍光顕微鏡による 1 分子イメージングおよび光ピンセットを用いた 1 分子ナノ計測においては、ノンプロセッシブなモーター特性の解析は限定的となる。そのため、ノンプロセッシブモーター複数個を集団化しプロセッシブな特性を持たせるための技術開発を行った。定量的に集団化を制御するために、DNA オリガミ技術を用いて長さ 400nm、太さ 6nm のロッド形状を作成し、これを足場としてモーター分子複数個を連結する手法を新たに開発した。ミオシン XI の集団化のための予備実験として、同じくノンプロセッシブモーターとして知られている骨格筋ミオシン II を 9 個から 36 個まで段階的に集団化させることに成功した。また、1 分子イメージングにより、9 個以上が集団化したミオシン II がプロセッシブに運動するのが確認できた。今後は本手法をミオシン XI に適用し、実際のオルガネラ輸送で想定される複数のミオシンが共同的に力発生している状況でのモーター特性の解析につなげていく。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 6 件)

T. Haraguchi, M. Tominaga, A. Nakano, K. Yamamoto, K. Ito
Myosin XI-I is Mechanically and Enzymatically Unique Among Class XI Myosins in *Arabidopsis*
Plant Cell Physiol 57(8):1732-1743.
DOI:10.1093/pcp/pcw097 (2016) 査読有

M. Iwaki, S.F. Wickham, K. Ikezaki, T. Yanagida, W.M. Shih
A programmable DNA origami nanospring that reveals force-induced adjacent binding of myosin VI heads
Nature Communications, 7, 2016, 13715
doi:10.1038/ncomms13715 査読有

K. Fujita, M. Iwaki, T. Yanagida
Transcriptional bursting is intrinsically caused by interplay between RNA polymerases on DNA"
Nature Communications, 7, 2016, 13788
doi:10.1038/ncomms13788, 査読有

K. Amano, M. Iwaki, K. Hashimoto, K. Fukami, N. Nishi, O. Takahashi, T. Sakka
Number density distribution of small particles around a large particles: Structural analysis of a colloidal suspension
Langmuir, 32, 2016, 11063-11070
DOI: 10.1021/acs.langmuir.6b02628, 査読有

M. Tominaga and K. Ito
The molecular mechanism and physiological role

of cytoplasmic streaming
Curr Opin Plant Biol 27, 104–110 (2015)
DOI:10.1016/j.pbi.2015.06.017. 査読有

M. Iwaki, A. Iwane, K. Ikezaki, T. Yanagida,
Local heat activation of single myosins based on
optical trapping of gold nanoparticles
Nano Letters, 15, 2015, 2456-2461
DOI: 10.1021/nl5049059 査読有

〔学会発表〕(計 21 件)

大町優史, 藤田恵介, 池崎圭吾, 柳田敏雄,
岩城光宏

Designing of a programmable myosin motor
assembly and nanometer-precision
single-molecule imaging
第 54 回日本生物物理学会年会 2016 年 11
月 24 日 つくば国際会議場

三神渚, 筒井千晶, 原口武士, 富永基樹,
野村有子, 中神弘史, 伊藤光二
シロイヌナズナミオシン XI-K の尾部結合タ
ンパク質の同定
日本植物学会第 80 回大会, 沖縄コンベンシ
ョンセンター, 2016 年 9 月 16 日

原口武士, 木下佳菜, 玉那覇正典, 坂山
英俊, 西山智明, 富永基樹, 伊藤光二
速度変型ミオシン XI 導入による単子葉
植物ブラキポディウムの成長促進
日本植物学会第 80 回大会, 沖縄コンベンシ
ョンセンター, 2016 年 9 月 16 日

下佳菜, 原口武士, 玉那覇正典, 富永基
樹, 伊藤光二
単子葉植物 *Brachypodium distachyon* のミオ
シン XI の機能解析
日本植物学会第 80 回大会, 沖縄コンベンシ
ョンセンター, 2016 年 9 月 16 日

玉那覇正典, 原口武士, 木下佳菜, 坂山
英俊, 西山智明, 富永基樹, 伊藤光二
生物界最速ミオシンである *Chara braunii*
(シャジクモ) のミオシン XI の機能解析
日本植物学会第 80 回大会, 沖縄コンベンシ
ョンセンター, 2016 年 9 月 16 日

薩如拉, 諏訪貴大, 貴嶋紗久, 原口武士,
富永基樹, 上田太郎, 伊藤光二
シロイヌナズナアクチンとシロイヌナズナ
ミオシンとの間の反応特異性
日本植物学会第 80 回大会, 沖縄コンベンシ
ョンセンター, 2016 年 9 月 16 日

富永基樹, 段中瑞, 澁谷優乃, 萩野奈々
子, 伊藤光二, 中野明彦

シロイヌナズナミオシン XI の組織特異的発
現と細胞内局在
日本植物学会第 80 回大会, 沖縄コンベンシ
ョンセンター, 2016 年 9 月 16 日

富永基樹, 段中瑞, 澁谷優乃, 萩野奈々
子, 伊藤光二, 中野明彦
シロイヌナズナミオシン XI の組織特異的発
現と細胞内局在
日本植物学会第 80 回大会, 沖縄コンベンシ
ョンセンター, 2016 年 9 月 16 日

宮武ゆう子, 段中瑞, 中野明彦, 高木慎
吾, 伊藤光二, 富永基樹
低速のシロイヌナズナミオシン XI-I の機能
解析
日本植物学会第 80 回大会, 沖縄コンベンシ
ョンセンター, 2016 年 9 月 16 日

M. Iwaki, "Force-induced adjacent binding of
myosin VI heads revealed with a programmable
DNA origami nanospring" Gordon Research
Conferences, Muscle & Molecular Motors, 2016
年 6 月 8 日, West Dover, U.S.A

Zhongrui Duan, Nanako Hagino, Takeshi
Haraguchi, Hirokazu Tsukaya, Akihiko Nakano,
Kohji Ito, and Motoki Tominaga
Plant development is regulated spatially and
temporally by cytoplasmic streaming using
different myosin XI members, 岩手大学 上田
キャンパス, 2016 年 3 月 19 日

Nanako Hagino, Zhongrui Duan, Takeshi
Haraguchi, Hirokazu Tsukaya, Akihiko Nakano,
Kohji Ito, and Motoki Tominaga
Comparative analysis of tissue-specific
expression in different myosin XI members
岩手大学 上田キャンパス, 2016 年 3 月 18 日.

Yuno Shibuya, Zhongrui Duan, Takeshi
Haraguchi, Akihiko Nakano, Kohji Ito, and
Motoki Tominaga
Myosin XI-F specifically expressed in sink tissues
and responsible for cytoplasmic streaming
岩手大学 上田キャンパス, 2016 年 3 月 18 日

岩城光宏, ウィッカム シェリー, 池崎
圭吾, 柳田敏雄, シー ウィリアム
Force-induced gear-change mechanism of
myosin VI revealed with a programmable DNA
origami spring, 第 53 回日本生物物理学会年
会, 金沢大学, 2015 年 9 月 13 日

田久晶子, 恵良厚子, 上田貴志, 富永基樹,
伊藤光二
ゼニゴケミオシンの機能解析
日本植物学会第 79 回大会, 新潟コンベンシ
ョンセンター, 2015 年 9 月 8 日

鯉江信慶, 平塚祐一, 伊藤光二
ミオシンとアクチンを用いた人工原形質流動
の構築
日本植物学会第 79 回大会, 新潟コンベンシ
ョンセンター, 2015 年 9 月 7 日

勝俣幸平, 富永基樹, 原口武士, 筒井千
晶, 中野明彦, 伊藤光二
シロイヌナズナミオシン MYA1、MYA2 の結合
タンパク質の探索
日本植物学会第78回大会, 明治大学 生田キ
ャンパス, 2014年9月14日

筒井千晶, 富永基樹, 原口武士, 勝俣幸平,
中野明彦, 伊藤光二
シロイヌナズナミオシン11Kの尾部結合タン
パク質の探索
日本植物学会第78回大会, 明治大学 生田キ
ャンパス, 2014年9月13日

諏訪貴大, 大矢里美, 貴嶋紗久, 富永基樹,
大木高志, 中野明彦, 石渡信一, 上田太郎, 伊藤
光二
シロイヌナズナアクチンの諸性質: ミオシン
との相互作用を中心に
日本植物学会第78回大会, 明治大学 生田キ
ャンパス, 2014年9月14日

脇坂達哉, 富永基樹, 原口武士, 中野明彦,
伊藤光二
シロイヌナズナ低分子量Gタンパク質Rabとミ
オシンとの相互作用
日本植物学会第78回大会, 明治大学 生田キ
ャンパス, 2014年9月14日

⑭ 薩如拉, 富永基樹, 中野明彦, 山本啓一,
伊藤光二
シロイヌナズナミオシン MYA2 モータードメ
インのアクチン結合部位の同定
日本植物学会第78回大会, 明治大学 生田キ
ャンパス, 2014年9月14日

〔図書〕(計 3 件)

岩城光宏, 大成社, 「自動車技術 (超の世界)」, 2017, 96-97

M. Iwaki, World Scientific, *Engineering of chemical complexity II*, World Scientific Lecture notes in Complex systems, 2014, 57-72

岩城光宏, ナップ, 「筋機能改善の理学療法とそのメカニズム, 第 3 版」, 2014, 247-264

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0 件)

取得状況 (計 1 件)

名称: ポリヌクレオチドを用いたコイル及びその製造方法

発明者: 岩城光宏
権利者: 同上
種類: 特許
番号: 平成 25 年 3 月 4 日
出願年月日: 平成 28 年 11 月 18 日
国内外の別: 国内

〔その他〕

ホームページ等

<http://life.s.chiba-u.jp/ito/>

<http://www.qbic.riken.jp/cdo/iwaki-subg/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

伊藤 光二 (ITO, Kohji)

千葉大学・大学院融合化学研究科・教授

研究者番号: 50302526

(2) 研究分担者

岩城 光宏 (IWAKI, Mitsuhiro)

国立研究開発法人 理化学研究所・生命シス
テム研究センター・上級研究員

研究者番号: 30432503