

令和 3 年 6 月 1 日現在

機関番号：12501

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2020

課題番号：17K07436

研究課題名(和文)シロイヌナズナにおけるアクチン輸送ネットワークの構築機構の解明

研究課題名(英文)A study of the organization of actin filaments in Arabidopsis cells

研究代表者

伊藤 光二 (Ito, Kohji)

千葉大学・大学院理学研究院・教授

研究者番号：50302526

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)：シロイヌナズナにおいて8種のアクチンアイソフォームが、13種のみオシンXIアイソフォームと4種のみオシンVIIIアイソフォームと相互作用することにより高度に制御されたアクチン輸送ネットワークを構築している。in vitroの系を主として用いて、シロイヌナズナにおけるアクチンネットワーク構築機構の解明を目的として研究を進めた結果、それぞれのみオシンアイソフォームは異なるアクチンアイソフォームに対して、異なる触媒効率、運動速度を示した。このことは8種のアクチンアイソフォームはそれぞれのみオシンに関して異なる機能を有しており、それにより複雑なアクチン輸送ネットワークを構築している可能性を示唆する。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物細胞ではアクチン繊維と呼ばれる「レール」の上を、みオシンと呼ばれる「列車」が「貨物」をひきつれて動くことにより物質輸送が行われている。輸送機構の詳細が解明できれば植物の増産に寄与できる。植物細胞内でのレールや列車の種類が多いことが知られているが、その理由はよくわかっていなかった。本研究により列車はそれぞれのレールを好むことにより様々な物質を輸送していることが示唆された。

研究成果の概要(英文)：In Arabidopsis thaliana, eight actin isoforms interact with 13 myosin XI isoforms and four myosin VIII isoforms to form a highly regulated actin transport network. The results in this research showed that each myosin isoform showed different catalytic efficiencies and different velocities when using different actin isoforms. This suggests that the eight actin isoforms have different functions with respect to each myosin.

研究分野：植物生理学

キーワード：みオシン アクチン 分子モーター 原形質流動 シロイヌナズナ 植物細胞

1. 研究開始当初の背景

アクチン繊維はすべての真核生物に普遍的に存在する細胞骨格である。動物細胞においてアクチン繊維は筋収縮、細胞質分裂等の力発生を主な機能としており、微小管が細胞内輸送レールとしての機能を主に担っている。一方、植物細胞ではアクチン繊維が細胞内輸送レールとしての機能を主に担っている。極性が揃った原形質流動レールの上で植物のミオシン XI は小胞体に結合しながら単一方向（プラス端方向）に運動する。これにより原形質流動とよばれる一定方向の流れが生じる。植物細胞におけるアクチン繊維の機能として「原形質流動レール」がよく知られているが植物細胞内のアクチン繊維のもう1つの重要な機能として、様々な物質を特定の出発地点から特定の目的地に運ぶ「専用輸送レール」がある。この2つの機能をシロイヌナズナでは8種類のアクチンアイソフォームと13種類のミオシン XI アイソフォーム、4種類のミオシン VIII アイソフォームが行っている。しかし、これらのアクチン、ミオシンが「原形質流動レール」および「専用輸送レール」をどのような機構で作っているかわかっていない。

2. 研究の目的

(1) 「原形質流動レール」の形成機構の解明

植物細胞において原形質流動のレールの役目を果たしているアクチン繊維は極性を揃えて配向しているため、一定方向の原形質流動が生じている。しかし、どのような機構で原形質流動レールのアクチン繊維が極性を揃えて配向するかはわかっていない。最近のシロイヌナズナを用いた遺伝学研究から、ミオシン XI はアクチン繊維との動的な相互作用により自律的に極性を揃えて配向するとう仮説が有力となっている。この仮説を検証するために、*in vitro* の系で原形質流動を行っている細胞内空間に模した細胞質空間制約を施し、自律的な極性配向モデルを検証し、原形質流動レール形成機構に必要な因子を明らかにする (図1)。

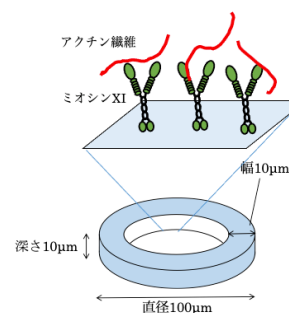


図1. 細胞質領域を模した *in vitro* チャンバー

(2) 「専用輸送レール」の検証

シロイヌナズナにおいては ACT1、ACT2、ACT3、ACT4、ACT7、ACT8、ACT11、ACT12 の8つのアクチンアイソフォームが存在する。遺伝学的な研究から、それぞれのアイソフォームは異なる役割を持っていることが示唆されている。例えば、栄養成長時に高発現している ACT7 と ACT2 をそれぞれノックダウンすると、前者は主根が短くなり、後者は根毛が短くなる。生殖成長時に高発現している ACT1 を栄養成長時に高発現させた変異体は矮性を示し、細胞内のアクチンフィラメントは異常に束化した構造となる。この変異体に生殖成長時に特異的に発現しているプロフィリンまたは ADF を共発現させると表現型が抑制される。この結果はシロイヌナズナの各アクチンアイソフォームは特異的なアクチン結合タンパク質 (ABP) をもち、特異的 ABP との相互作用により機能を発揮することを示唆している。シロイヌナズナのアクチンアイソフォーム間で ABP に対する反応特性が異なっていることは、最近、プロフィリンを用いた生化学実験によって明らかになった。しかし、アクチン繊維上を運動することによりオルガネラや小胞の輸送において主要な役割を果たしているミオシンと各アクチンアイソフォームとの関係性に関する知見はほとんどない。一方、アクチン、ミオシンの研究が進んでいる動物細胞においてはミオシンアイソフォームのアクチン繊維に対する選択的結合性が報告されている。例えば、ミオシン I は移動する細胞の先端に局在し、ミオシン II は後端に局在する。また、動物の非筋細胞では β 、 γ アクチンの2つのアイソフォームがあるがその細胞内局在は違う。これらのことを考えあわせると、植物細胞において、それぞれのアクチンアイソフォームは、それぞれのミオシンアイソフォームに対して親和性の違いを持っており、これにより、それぞれのミオシン尾部に特異的に結合する輸送小胞、オルガネラの専用レールとして機能しているモデル (図2) が考えられる。このモデルを検証するために、アクチンアイソフォームごとにミオシン XI の触媒効率や運動速度の特異性の有無を検証することを目的とした。

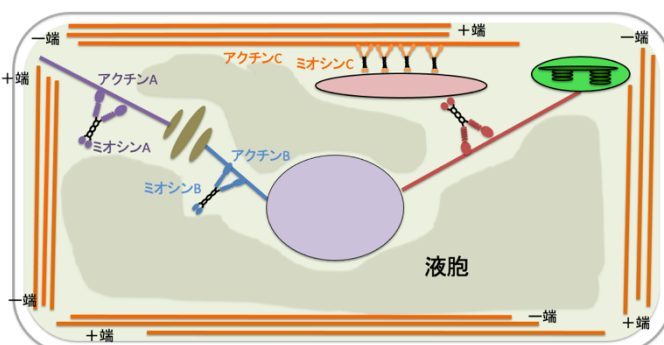


図2. 植物 (シロイヌナズナ) 細胞内では多くのアクチンアイソフォームおよびミオシンアイソフォームが存在する。それぞれのアクチンアイソフォームにはミオシンアイソフォームの親和性に差があり専用レールとして機能している可能性がある。

3. 研究の方法

(1) 「原形質流動レールの形成機構の解明」と(2) 「専用輸送レールの検証」のどちらも生化学的に精製したシロイヌナズナのミオシンアイソフォームとアクチンアイソフォームを用いるが、

植物から精製する方法では、それぞれのミオシンアイソフォームおよび、それぞれのアクチンアイソフォームを実験に必要な純度と量を得ることは現実的に不可能である。そこで、昆虫培養細胞を用いた系でシロイヌナズナのアクチンアイソフォームとミオシンアイソフォームを発現させ、Ni-NTA および Flag-tag により精製した。昆虫培養細胞の内在性のアクチンの共重合によるコンタミを防ぐため、アクチンの精製は連携研究員の早稲田大学の早稲田教授が開発したアクトチモシン法を用いた。(1)のアッセイ系で使用する植物細胞の細胞質領域を模倣する様々な形状の基板は連携研究員の北陸先端大学平塚准教授が作製した。アッセイは蛍光顕微鏡下で行った。(2)のアッセイ系としてシロイヌナズナの3種のミオシンアイソフォームと4種のアクチンアイソフォームとの間でのアクチン活性化 ATP 分解活性により触媒効率求め、さらに蛍光顕微鏡下での *in vitro* 運動アッセイで運動速度を測定した。

4. 研究成果

(1)原形質流動レールの形成機構の解明

通常の *in vitro* 運動アッセイにおいてはミオシンはガラス基板に貼り付けた抗体やビオチン化 BSA を介して行うが、本実験系では光固化樹脂 Noa61 を基板として用いる。そのため、抗体やビオチン化 BSA の塗布率が低く、実験系の開発に手間取った。当初はビオチン化 BSA を用いたが光固化樹脂 Noa61 には c-myc 抗体の方が効率が良いことがわかった。また、微小リングの溝に空気が溜まったが、これについては最初にエタノール灌流することにより改善した。細胞表面の細胞質領域を模倣した円環状の基板をつくり、そこにシロイヌナズナのミオシン XI の1つであるミオシン XI-2 を c-myc 抗体を介して貼り付け、そこに ATP とともに蛍光アクチン繊維を導入し蛍光顕微鏡で蛍光アクチンの運動を観察、ビデオ録画した。なお、植物細胞では小胞体に結合したミオシン XI がアクチン繊維と相互作用しながら運動しているが、この系ではミオシン XI は基板に固定されているのでアクチン繊維が運動する。原形質流動レールのアクチン繊維は束化している。そこで、高分子メチルセルロースによる浸透圧効果によりアクチン繊維を束化した。束化が進むとともに運動方向は揃い始め、最終的には運動方向は単一方向になった。興味深いことに単一方向になったアクチン繊維の極性は反時計方向の運動が圧倒的に多かった。しかし、実験系が不安定であり、定量化するまではいたっておらず、実験系の確立が今後の課題である。

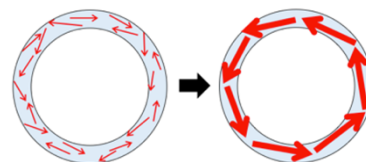


図3. リング内でランダムに動いていたアクチン繊維(左)はメチルセルロース処理によって徐々に束化するとともに極性が揃っていき、1時間後には完全に一方方向の運動になった(右)

(2)専用輸送レールの検証

シロイヌナズナにはミオシン XI が13種類あるがそれらのモータ性質はわかっていない。そこでまず、それらを明らかにした。花粉特異的に発現しているミオシン XI は原形質流動を行うなどユビキタスに発現しているミオシン XI と比べ高速であることがわかり、ミオシン XI の機能分担が明らかになった(図4)(2018, Haraguchi et al. *Plant Cell Physiol*)。また、シロイヌナズナのアクチンアイソフォーム

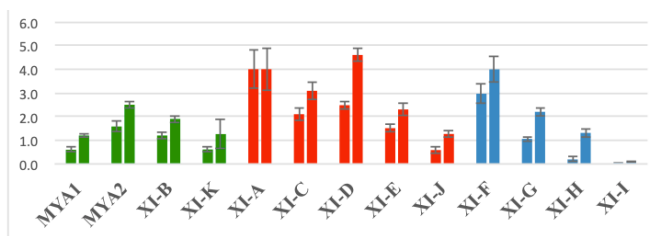


図4 シロイヌナズナミオシンXIモータードメインの運動速度の比較
緑色はユビキタスに存在するミオシン
赤色は花粉特異的に存在するミオシン
青色は他の組織に存在するミオシン

と ACT2 と ACT7 は細胞内の局在が異なっていることがわかった (2018, Kijima et al. *Sci Rep*)。これらの結果は、シロイヌナズナにおいて17種のアクチンアイソフォームおよび8種のアクチンアイソフォームは機能分担していることを示唆する。

次にシロイヌナズナのアクチンアイソフォームがミオシン XI およびアクチン VIII アイソフォームに対して専用レールとして機能するか検証を行った。シロイヌナズナの3つのミオシン, すなわち, ATM1 (クラス VIII ミオシン), MYA2 (クラス XI ミオシン), XI-B (クラス XI ミオシン) について, 酵素活性および運動活性をシロイヌナズナのアクチンアイソフォーム (ACT1, ACT2, ACT7) と骨格筋アクチンを用いて測定し, 酵素活性, 運動活性に差があるか否かを検証した。また, 骨格筋ミオシン

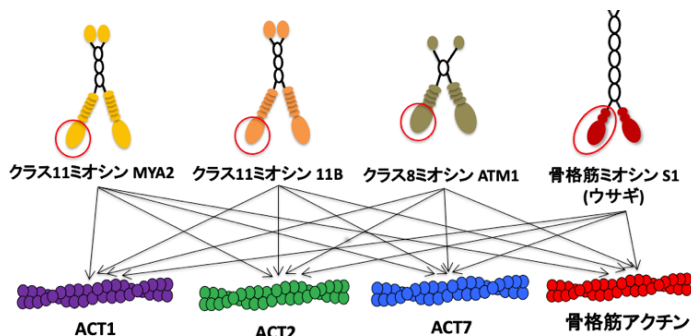


図5 シロイヌナズナのミオシンXIのMYA2, 11B, シロイヌナズナのミオシンVIII ATM1, 及び骨格筋ミオシンII, それぞれに対してシロイヌナズナのアクチンACT1, ACT2, ACT7および骨格筋アクチンに対してアクチン活性化ATP分解活性(触媒活性)およびアクチン運動速度の測定し, 専用レール機能を検証する。

ンの酵素活性および運動活性をシロイヌナズナアクチンアイソフォーム (ACT1, ACT2, ACT7) とニワトリの骨格筋アクチンを用いて測定することにした (図 5)。その結果, アクチン活性化 ATP 加水分解活性に関して, ATM1, MYA2 および XI-B は, 骨格筋アクチン繊維よりも ACT7 アクチン繊維に対して高い活性を示した。ACT7 アクチン繊維を基質として用いた ATM1 の V_{max} 値は, 骨格筋アクチン繊維を使用した場合に比べて 1.3 倍であり, ACT7 アクチン繊維を基質として用いた MYA2 および XI-B MD の触媒効率 (V_{max}/K_m 値)

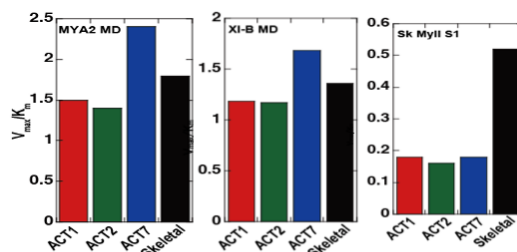


図6. シロイヌナズナミオシンXI, MYA2, XI-Bおよび骨格筋ミオシンIIのシロイヌナズナアクチンACT1, ACT2 ACT7および骨格筋アクチンに対する触媒効率

は, 骨格筋アクチン繊維を使用した場合に比べて 1.4 倍および 1.2 倍であった。一方, ACT2 アクチン繊維を基質として用いた ATM1 MD の V_{max} 値および ACT1 と ACT2 アクチン繊維を用いた MYA2 および XI-B MD の V_{max}/K_m 値は骨格筋アクチン繊維を基質として使用したときより低かった。以上のように, シロイヌナズナのみオシンの酵素活性はシロイヌナズナのアクチンアイソフォームを用いたときは, 骨格筋アクチンを用いたときと異なることがわかった。また, シロイヌナズナのアクチンアイソフォーム間であっても触媒効率には差があり (図 6)、ミオシンの運動速度もアクチンアイソフォームによって異なっていた(2018,Rula et al. *Biochem Biophys Res Commun*)。これらの結果と植物細胞内におけるアクチンアイソフォームの局在の違いから、シロイヌナズナの 8 種のそれぞれのアクチンアイソフォームは、ミオシンに関して異なる機能を有しており、これを通して、シロイヌナズナ細胞内では複雑なアクチン輸送ネットワークを構築している可能性が示唆された。ただ、ゼニゴケのみオシン XI がシロイヌナズナの細胞内で MYA2 の機能を代替できることを示す結果も得られており (2020, Duan et al. *Plant J*)、また、上記の *in vitro* での実験では、植物ミオシンはどのアクチンアイソフォームにおいても「ある程度の酵素活性、運動速度を示す」ことから、植物のみオシンは、どのアクチンアイソフォームであっても「基本的な機能」は発露しうることもあわせて報告する。

<本文中で引用した本研究期間における発表文献>

1 Functional Diversity of Class XI Myosins in Arabidopsis thaliana

Haraguchi T., Ito K.*, Duan Z, Takahashi K., Shibuya Y., Hagino N., Miyatake Y., Nakano A., Nakano A., and Tominaga M*

Plant Cell Physiol 59(11):2268-2277 doi: 10.1093/pcp/pcy147 (2018)

2. Arabidopsis vegetative actin isoforms, AtACT2 and AtACT7, generate distinct filament arrays in living plant cells

Kijima ST, Staiger CJ, Katoh K, Nagasaki A, Ito K., Uyeda TQP*

Sci Rep 8(1):4381. doi: 10.1038/s41598-018-22707-w (2018)

3. Measurement of enzymatic and motile activities of Arabidopsis myosins by using Arabidopsis actins.

Rula S, Suwa T, Kijima ST, Haraguchi T, Wakatsuki S, Sato N, Duan Z, Tominaga

M, Uyeda TQP, and Ito K.*

Biochem Biophys Res Commun. 495(3):2145-2151. doi: 10.1016/j.bbrc.2017.12.071 (2018)

4. Characterization of ancestral myosin XI from Marchantia polymorpha by heterologous expression in Arabidopsis thaliana.

Duan Z, Tanaka M, Kanazawa T, Haraguchi T, Takyu A, Era A, Ueda T, Ito K., and Tominaga M*.

Plant J 2020 Oct;104(2):460-473. doi: 10.1111/tpj.14937

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件／うち国際共著 0件／うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 Duan Z, Tanaka M, Kanazawa T, Haraguchi T, Takyu A, Era A, Ueda T, Kohji Ito, and Tominaga M.	4. 巻 104
2. 論文標題 Characterization of ancestral myosin XI from <i>Marchantia polymorpha</i> by heterologous expression in <i>Arabidopsis thaliana</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant J	6. 最初と最後の頁 460-473
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/tbj.14937	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 Duan Z, Ito K, and Tominaga M.	4. 巻 25
2. 論文標題 Heterologous transformation of <i>Camelina sativa</i> with high-speed chimeric myosin XI-2 promotes plant growth and leads to increased seed yield	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Biotechnol	6. 最初と最後の頁 253-259
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.5511/plantbiotechnology.20.0225b	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 Haraguchi T., Ito K., Duan Z, Rula S, Takahashi K., Shibuya Y., Hagino N., Miyatake Y., Nakano A., Nakano A., and Tominaga M	4. 巻 59
2. 論文標題 Functional Diversity of Class XI Myosins in <i>Arabidopsis thaliana</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant Cell Physiol	6. 最初と最後の頁 2268-2277
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/pcp/pcy147	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 Rula S, Suwa T, Kijima ST, Haraguchi T, Wakatsuki S, Sato N, Duan Z, Tominaga M, Uyeda TQP, and Ito K.	4. 巻 495
2. 論文標題 Measurement of enzymatic and motile activities of <i>Arabidopsis</i> myosins by using <i>Arabidopsis</i> actins	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Biochem Biophys Res Commun	6. 最初と最後の頁 2145-2151
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.bbrc.2017.12.071	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 Kijima ST, Staiger CJ, Katoh K, Nagasaki A, Ito K, Uyeda TQP	4. 巻 8
2. 論文標題 Arabidopsis vegetative actin isoforms, AtACT2 and AtACT7, generate distinct filament arrays in living plant cells	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Sci Rep	6. 最初と最後の頁 4381
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-018-22707-w	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 -

[学会発表] 計20件(うち招待講演 2件/うち国際学会 2件)

1. 発表者名 伊藤 光二、原口 武士、吉村 孝平、伊美 拓真
2. 発表標題 アクチン繊維のキラリティ配向の植物ミオシンによる自律的形成
3. 学会等名 第43回日本分子生物学会年会(招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 吉村 考平、伊美 拓真、原口 武士 玉那覇 正典、伊藤 光二
2. 発表標題 CbM4の持つ時計回りの運動活性の解析
3. 学会等名 第58回 日本生物物理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 伊美 拓真、吉村 考平、原口 武士、伊藤 光二
2. 発表標題 植物ミオシンにおけるアクチン上での非対称運動の網羅的解析
3. 学会等名 日本植物学会第84回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 玉那覇正典, 原口武士, 富永基樹, 及川彰, Amit Rai, 山崎真巳, 斉藤和季, 伊藤光二
2. 発表標題 高速型ミオシン導入による単子葉植物ブラキポディウムのバイオマス増産
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 高橋 宏夢, 栗山 裕良史, 玉那覇 正典, 原口 武士, 木村 仁美, 富永 基樹, 伊藤 光二
2. 発表標題 高速型ミオシン導入による単子葉植物ブラキポディウムのバイオマス増産 (1)
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 栗山 裕良史, 高橋 宏夢, 玉那覇 正典, 原口 武士, 富永 基樹, 及川 彰, Amit Rai, 山崎 真巳, 斉藤 和季, 伊藤 光二
2. 発表標題 高速型ミオシン導入による単子葉植物ブラキポディウムのバイオマス増産 (2)
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 伊藤光二, 原口武士, 吉村考平, 鯉江信慶, 富永基樹, 平塚祐一
2. 発表標題 アクチンとミオシンによる自発的な極性形成
3. 学会等名 第41回日本分子生物学会年会 (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kohei Yoshimura, Nobuyoshi Koie, Takeshi Haraguchi, Motoki Tominaga, Yuichi Hiratsuka, Kohji Ito
2. 発表標題 Self-organization of actin filaments of the same polarity by myosin
3. 学会等名 日本生物物理学会第56回年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kohei Yoshimura, Nobuyoshi Koie, Yuichi Hiratsuka, Kohji Ito
2. 発表標題 Self-organization of actin filaments of the same polarity by myosin
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 吉村考平, 鯉江信慶, 原口武士, 富永基樹, 平塚祐一, 伊藤光二
2. 発表標題 アクトミオシン系を用いたin vitroにおける原形質流動装置の構築
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 藤澤 祐希, 貴嶋紗久, 原口武士, 富永基樹, 上田太郎, 伊藤光二
2. 発表標題 シロイヌナズナにおいて13種のミオシンXIは8種のアシロイヌナズナにおいて13種のミオシンXIは8種のアクチンと同様の親和性で結合するか？
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 段中瑞, 矢嶋祐紀, 中野明彦, 伊藤光二, 富永基樹
2. 発表標題 植物細胞の先端成長におけるシロイヌナズナミオシンXI-Bの機能解析
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 大島 舜, 段 中瑞 , 原口 武士, 中野 明彦 , 伊藤 光二 , 富永 基樹
2. 発表標題 速度変化によるミオシンXIメンバーの機能解析
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 久保田一輝, 段 中瑞, 中野 明彦, 伊藤 光二, 富永 基樹
2. 発表標題 中心柱組織に発現するシロイヌナズナミオシンXI-Fの機能解析
3. 学会等名 日本植物学会第82回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Misato Tanaka, Duan Zhongrui, Akihiko Nakano, Takashi Ueda, Takehiko Kanazawa, Koji Ito, Motoki Tominaga
2. 発表標題 Cytoplasmic streaming; a primitive function of myosin XI conserved in land plants
3. 学会等名 Plant Biology 2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kohji Ito
2. 発表標題 Self-organization of actin filaments of the same polarity by myosin
3. 学会等名 International Symposium Harmonized supramolecular motility machinery and its diversity (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 田中 美聡, 段 中瑞, 安藤 愛奈, 岡崎 賢吾, 中野 明彦, 上田 貴志, 金澤 建彦, 伊藤 光二, 富永 基樹
2. 発表標題 ゼニゴケミオシンXIのシロイヌナズナ培養細胞における発現と解析
3. 学会等名 日本植物学会第81回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 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
2. 発表標題 高速化ミオシンXI導入による単子葉植物ブラキポディウムの表現型解析
3. 学会等名 日本植物学会第81回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 天海 淳, 原口 武士, 富永 基樹, 伊藤 光二
2. 発表標題 単子葉植物ブラキポディウムのミオシン11の機能解析およびキメラミオシン導入による機能改変
3. 学会等名 日本植物学会第81回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 登藤 都, 原口 武士, 遠藤 真咲, 持田 恵一, 伊藤 光二
2. 発表標題 単子葉植物ブラキポディウムミオシン11 の機能解析およびCRISPR/Cas9 による遺伝子ノックアウト
3. 学会等名 日本植物学会第81回大会
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 Takeshi Haraguchi, Zhongrui Duan, Masanori Tamanaha, Kohji Ito, and Motoki Tominaga	4. 発行年 2019年
2. 出版社 Springer, Cham	5. 総ページ数 13
3. 書名 The Cytoskeleton. Plant Cell Monographs, vol 24	

1. 著者名 Iwaki M., Ito K., Fujita K.	4. 発行年 2018年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 15
3. 書名 "Single molecule analysis of actomyosin in the presence of osmolyte" in "The role of water in ATP hydrolysis energy transduction by protein machinery."	

〔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
連携 研究者	上田 太郎	早稲田大学・理工学術院・教授	細胞内アクチンアイソフォーム観察
	(Uyeda Taro)		
	(90356551)	(32689)	

6. 研究組織（つづき）

	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
連携研究者	平塚 祐一 (Hiratsuka Yuichi) (10431818)	北陸先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・准教授 (13302)	植物細胞細胞質を模倣した基板の作製

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