

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年 5月29日現在

機関番号：24506

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2010～2012

課題番号：22570122

研究課題名（和文）ミトコンドリア呼吸鎖複合体 I の反応機構の解明

研究課題名（英文）Elucidation of the reaction mechanisms for mitochondrial respiratory complex I

研究代表者

伊藤 - 新澤 恭子 (Itoh-Shinzawa Kyoko)

兵庫県立大学・大学院生命理学研究科・助教

研究者番号：70206316

研究成果の概要（和文）：ミトコンドリア呼吸鎖の最上流部に位置する最も巨大で複雑な複合体 I の反応機構を解明するには構造情報が不可欠であるため、ウシ心筋から高純度で安定な標品を精製する方法を詳細に検討した。脂質膜中で安定化される性質を生かし 2 次元及びそれらを重層させた 3 次元結晶作成をおこなった。また、ラマン分光法を用いて活性中心であるフラビン周辺の構造情報を得てこれとバクテリア由来酵素の構造を比較により本酵素の活性酸素産生を抑える仕組みを示した。

研究成果の概要（英文）：For elucidation of the mechanisms of huge Complex I, located at the entrance of the mitochondrial respiratory chains, determination of the atomic structure of the whole Complex I is essential. We have established the method for purification of intact Complex I from bovine heart and surveyed the 2-D and 3-D crystallization conditions to provide the crystals of the enzyme complex. The resonance Raman spectra of FMN in purified enzyme were determined, suggest the existence of a mechanism for prevention of spontaneous production of reactive oxygen species.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	1,800,000	540,000	2,340,000
2011年度	900,000	270,000	1,170,000
2012年度	900,000	270,000	1,170,000
総計	3,600,000	1,080,000	4,680,000

研究分野：生物系

科研費の分科・細目：生物科学・構造生物化学

キーワード：X線結晶解析

1. 研究開始当初の背景

呼吸鎖の中で最も巨大で複雑な複合体 I については、Sazanov L. A. らのグループが *Thermus thermophilus* の複合体 I の親水部の

みの構造を 3.1 Å 分解能の酸化型だけでなく NADH による還元型の構造を報告した。しかし、分解能が不十分であるだけでなく、何より基

質であるユビキノンの結合部位やプロトンポンプを行なう疎水部が全く含まれないことから、本酵素の立体構造が明らかにされたとは言い難かった。

また、高純度の安定な標品が得られていないため分光学的な研究はほとんどなされておらず、還元型酵素のEPRによる解析がなされているだけであった。

2. 研究の目的

複合体 I はミトコンドリア呼吸鎖の最上流部に位置し、NADH からユビキノン (Q10) へと電子を伝達するとともにプロトンを能動輸送する分子量 1000kDa の巨大な複合体である。反応機構を解明するためには本酵素の疎水部を含む全立体構造及び活性中心付近の詳細な構造を明らかにする必要がある。本研究では、ウシ由来酵素の全立体構造解明のために、本酵素が巨大で電子顕微鏡で観察可能である利点、及び脂質膜中で構造が長期間安定に保持される性質を利用し 2 次元結晶化条件の検索を行いながら 3 次元結晶化を行う。得られた結晶から Spring8 において回折データの収集を行い、X 線結晶構造解析を進めるとともに振動分光学的手法（ラマン、赤外）を用いて活性中心周辺の詳細な立体構造を解明し、反応機構を明らかにすることを旨とする。

3. 研究の方法

ウシ心筋ミトコンドリアから複合体 I を精製し、その酵素が安定に保たれているかを特異的阻害剤であるピエリシジン A に対する感受性を調べた。得られた酵素を脂質膜へ再構成し配列する条件を電子顕微鏡による観察を行いながら検索した。また酵素配列が認められる条件で、できるだけその脂質膜が重層する条件を探し、3 次元結晶化を試みた。精製法の検討によって得られたヘムタンパ

ク質の混入のない高純度で安定な標品を、高度に改良された方法を用いて、酸化型、還元型酵素の共鳴ラマンスペクトルの測定を行った。

4. 研究成果

複合体 I はミトコンドリア呼吸鎖の最上流部に位置し、NADH からユビキノン (Q10) へと電子を伝達すると共にプロトンを能動輸送する。このように生理的に重要である一方ミトコンドリア中での主な活性酸素の発生源となっており医学的にも興味が持たれている。

巨大膜たんぱく質であるミトコンドリア複合体 I の構造解明を目指し、構造解明に至るまでで最も大きなハードルである、精製結晶化を行った。L 字型という特有の形を持つ本酵素は界面活性剤で可溶化された状態では不安定であったが、脂質膜へ再構成を行うと安定化されることが分かった。しかし、活性測定だけでは確認不可能な結晶性を下げていると思われる不活性な酵素が存在することが分かった。この不活性酵素の除去を硫酸アンモニウム分画の代わりにショ糖密度勾配遠心を行って可能にしたことにより、2 μm 四方以上面積を持つ高い結晶性を示す 2 次元結晶が得られ、その再現性が格段に高まった。しかし、2 次元結晶から電子線回折データを収集するには頻度がまだ不十分であった。2 次元結晶を重層させた 3 次元結晶化を試みたところ偏光顕微鏡下で偏光を示す 3 次元結晶様の塊は観察されたが単結晶の可能性を示す X 線回折は得られなかった。

得られた高純度標品に対して高度に改良された方法を用いて、酸化型、還元型酵素の共鳴ラマンスペクトルの測定を行った。同時に水溶液中の FMN の共鳴ラマンスペクトルの測定も行い、これらの共鳴ラマンスペクトルから FMN 由来のラマンバンドを帰属し、複合体

I に結合した FMN と水溶液中の FMN のラマンスペクトルの比較から、複合体 I における FMN とタンパク部分との相互作用について考察した。その比較から、(1) FMN の 1631 cm⁻¹ のラマンバンドの高波数シフトと 1252 cm⁻¹ のラマンバンドの強度増大、(2) FMN の 1258 cm⁻¹ と 1161 cm⁻¹ のラマンバンドの低波数シフトの 2 つの変化が検出された。これらの結果から、複合体 I の FMN は高い誘電環境に囲まれていることが分かった。この高い誘電環境が、疎水性分子である O₂ の C(4a) 部位への到達を妨げていると考えられる。このようにして複合体 I の FMN は活性酸素種生成を伴わない電子伝達反応を実現していると考えられる。

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 15 件)

- ① Hikita M, Shinzawa-Itoh K, Moriyama M, Ogura T, Kihira K, Yoshikawa S, Resonance Raman spectral properties of FMN of bovine heart NADH:ubiquinone oxidoreductase suggesting a mechanism for the prevention of spontaneous production of reactive oxygen species., *Biochemistry.*, 査読有, 2013 Jan 8;52(1):98-104., doi: 10.1021/bi3011972.
- ② Yoshikawa S, Muramoto K, Shinzawa-Itoh K, Reaction mechanism of mammalian mitochondrial cytochrome c oxidase., *Adv Exp Med Biol.*, 査読有, 2012;748:215-236., doi:10.1007/978-1-4614-3573-0_9. Review.
- ③ Ohnishi T, Ohnishi ST, Shinzawa-Itoh K, Yoshikawa S, Weber RT., EPR detection of two protein-associated ubiquinone components (SQ(Nf) and SQ(Ns)) in the membrane in situ and in proteoliposomes of isolated bovine heart complex I., *Biochim Biophys Acta.* 2012 Oct;1817(10):1803-1809., doi:10.1016/j.bbabi.2012.03.032.
- ④ Yu MA, Egawa T, Shinzawa-Itoh K, Yoshikawa S, Guallar V, Yeh SR, Rousseau DL, Gerfen GJ., Two tyrosyl radicals stabilize high oxidation states in cytochrome C oxidase for efficient energy conservation and proton translocation., *J Am Chem Soc.* 2012 Mar 14;134(10):4753-47561. doi: 10.1021/ja210535w.
- ⑤ Yoshikawa S, Muramoto K, Shinzawa-Itoh K, Mochizuki M., Structural studies on bovine heart cytochrome c oxidase., *Biochim Biophys Acta.*, 査読有, 2012 Apr;1817(4):579-589. doi: 10.1016/j.bbabi.2011.12.012.
- ⑥ Suga M., Yano N., Muramoto K., Shinzawa-Itoh K., Maeda T., Yamashita E., Tsukihara T. and Yoshikawa S., Distinguishing between Cl⁻ and O₂(2⁻) as the bridging element between Fe³⁺ and Cu²⁺ in resting-oxidized cytochrome c oxidase., *Acta. Crystallogr. D. Biol. Crystallogr.*, 査読有, 2011;67:742-744. doi: 10.1107/S0907444911022803
- ⑦ Sakamoto K., Kamiya M., Imai M., Shinzawa-Itoh K., Uchida T., Kawano K., Yoshikawa S. and Ishimori K. NMR basis for interprotein electron transfer gating between cytochrome c and cytochrome c oxidase., *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.*, 査読有, 2011;108:12271-12276. doi: 10.1073/pnas.1108320108
- ⑧ Yu MA, Egawa T., Shinzawa-Itoh K., Yoshikawa S., Yeh SR., Rousseau DL. and Gerfen GJ., Radical formation in cytochrome c oxidase., *Biochim. Biophys. Acta.*, 査読有, 2011;1807:1295-1304. doi: 10.1016/j.bbabi.2011.06.012
- ⑨ Yoshikawa S., Muramoto K. and Shinzawa-Itoh K., The O(2) reduction and proton pumping gate mechanism of bovine heart cytochrome c oxidase., *Biochim. Biophys. Acta.*, 査読有, 2011;1807:1279-1286. doi: 10.1016/j.bbabi.2011.06.008
- ⑩ Yoshikawa S., Muramoto K. and Shinzawa-Itoh K., Proton-pumping mechanism of cytochrome c oxidase., *Annu. Rev. Biophys.*, 査読有, 2011;40:205-223. doi: 10.1146/annurev-biophys-042910-155341
- ⑪ Ohnishi ST, Shinzawa-Itoh K, Ohta K, Yoshikawa S, Ohnishi T., New insights into the superoxide generation sites in bovine heart NADH-ubiquinone oxidoreductase (Complex I): the

significance of protein-associated ubiquinone and the dynamic shifting of generation sites between semiflavin and semiquinone radicals., *Biochim Biophys Acta.*, 査読有, 2010;1767:1901-1909.

- ⑫ Muramoto K, Ohta K, Shinzawa-Itoh K, Kanda K, Taniguchi M, Nabekura H, Yamashita E, Tsukihara T, Yoshikawa S., Bovine cytochrome c oxidase structures enable O₂ reduction with minimization of reactive oxygens and provide a proton-pumping gate., *Proc Natl Acad Sci U S A*, 査読有, 2010;170:7740-7745
- ⑬ Sakaguchi M, Shinzawa-Itoh K, Yoshikawa S, Ogura T., A resonance Raman band assignable to the O-O stretching mode in the resting oxidized state of bovine heart cytochrome c oxidase., *J Bioenerg Biomembr*, 査読有, 2010;42:241-243
- ⑭ Ohta K, Muramoto K, Shinzawa-Itoh K, Yamashita E, Yoshikawa S, Tsukihara T., X-ray structure of the NO-bound Cu(B) in bovine cytochrome c oxidase., *Acta Crystallogr Sect F Struct Biol Cryst Commun*, 査読有, 2010;66:251-253
- ⑮ Shinzawa-Itoh K, Seiyama J, Terada H, Nakatsubo R, Naoki K, Nakashima Y, Yoshikawa S., Bovine heart NADH-ubiquinone oxidoreductase contains one molecule of ubiquinone with ten isoprene units as one of the cofactors., *Biochemistry*, 査読有, 2010;49:487-492

[学会発表] (計 38 件)

1. 引田理英、小倉尚志、伊藤・新澤恭子、吉川信也、ミトコンドリア呼吸鎖電子伝達系複合体 I に含まれる FMN の共鳴ラマンスペクトル、日本化学会 第 93 春季年会、2013 年 3 月 23 日、立命館大学びわこ・くさつキャンパス (滋賀県)
2. 矢野直峰、村本和優、伊藤・新澤恭子、山下栄樹、月原富武、吉川信也ウシ心筋チトクロム酸化酵素の高分解能 X 線構造解析と水クラスターの役割、日本生体エネルギー研究会 第 38 回討論会、2012 年 12 月 24 日、岡山大学薬学部 大講義室 (岡山県)
3. 村本和優、安藤友里子、岩本唯、伊藤・新澤恭子、細菌呼吸鎖 cbb3 型酸化還元酵素の精製と活性測定、日本生体エネルギー研究会 第 38 回討論会、2012 年 12 月 24 日、岡山大学薬学部 大講義室 (岡山県)
4. 押田幸歩、Christoph Gerle、伊藤・新澤恭子、吉川信也、電子線結晶構造解析によるウシ心筋チトクロム酸化酵素・チトクロム C 複合体の立体構造解明、日本生体エネルギー研究会 第 38 回討論会、2012 年 12 月 23 日、岡山大学薬学部 大講義室 (岡山県)
5. 久保稔、望月正雄、伊藤・新澤恭子、ポンプ・プローブレーザーと同期したパルスフローシステムの開発とそれを用いたタンパク質の時間分解赤外分光解析、日本生物物理学会、2012 年 9 月 23 日、名古屋大学・東山キャンパス (愛知県)
6. 小倉尚志、石上泉、伊藤・新澤恭子、吉川信也、An Intermediate Conformation of Cytochrome Oxidase in the Ligand-Free State Identified by Time-Resolved Resonance Raman Spectroscopy、日本生物物理学会、2012 年 9 月 23 日、名古屋大学・東山キャンパス (愛知県)
7. 矢野直峰、村本和優、伊藤・新澤恭子、山下栄樹、月原富武、吉川信也、水素原子レベルでの酸化還元に伴う構造変化同定を目的としたウシ心筋チトクロム酸化酵素の X 線結晶構造解析、日本生物物理学会、2012 年 9 月 23 日、名古屋大学・東山キャンパス (愛知県)
8. 村本和優、木登梨佳、佐々木歩惟、藤澤秀徳、伊藤・新澤恭子、山下栄樹、月原富武、吉川信也、ウシ心筋チトクロム酸化酵素反応中間体の高分解能 X 線結晶構造解析、第 12 回日本蛋白質科学会年会、2012 年 6 月 21 日、名古屋国際会議場 (愛知県)
9. 矢野直峰、村本和優、伊藤・新澤恭子、山下栄樹、月原富武、吉川信也、ウシ心筋チトクロム酸化酵素休止酸化型の高分解能 X 線結晶構造解析、第 12 回日本蛋白質科学会年会、2012 年 6 月 21 日、名古屋国際会議場 (愛知県)
10. 畑中美紀、藤田和也、伊藤・新澤恭子、月原富武、吉川信也、氷晶防止剤の導入方法によるウシ心筋チトクロム酸化酵素結晶の分解能の向上、第 12 回日本蛋白質科学会年会、2012 年 6 月 21 日、名古屋国際会議場 (愛知県)
11. 押田幸歩、Christoph Gerle、伊藤・新澤恭子、吉川信也、電子線結晶構造解析によるウシ心筋チトクロム酸化酵素・チトクロム C 複合体の立体構造解明、第 12 回日本蛋白質科学会年会、2012 年 6 月 21 日、名古屋国際会議場 (愛知県)
12. 島田悟、明楽祐依、伊藤・新澤恭子、吉川信也、ウシ心筋 NADH - ユビキノン酸化還元酵素の 2 次元結晶化、第 12 回日本蛋白質科学会年会、2012 年 6 月 20 日、名古屋国際会議場 (愛知県)

13. Masahide Hikita, Satoru Shimada, Kyoko Shinzawa-Itoh, Takashi Ogura, Shinya Yoshikawa, 共鳴ラマン分光法によるウシ心筋 NADH - ユビキノン酸化還元酵素の FMN と Fe-S クラスターの構造解析, 日本生物物理学会, 2011 年 9 月 18 日, 兵庫県立大学・姫路書写キャンパス (兵庫県)
14. Takeshi Nishiguchi, Izumi Iahigami, Satoru Nakashima, Kyoko Shinzawa-Itoh, Shinya Yoshikawa, Takashi Ogura, CN⁻光解離に伴うチトクロム C 酸化酵素の構造ダイナミクスの共鳴ラマン分光法による追跡, 日本生物物理学会, 2011 年 9 月 17 日, 兵庫県立大学・姫路書写キャンパス (兵庫県)
15. Izumi Ishigami, Takeshin Nishigaki, Satoru Nakashima, Kyoko Shinzawa-Itoh, Shinya Yoshikawa, チトクロム c 酸化酵素のタンパク質構造ダイナミクスと反応機構: 共鳴ラマン分光法, 日本生物物理学会, 2011 年 9 月 17 日, 兵庫県立大学・姫路書写キャンパス (兵庫県)
16. Yuriko Ando, Hideo Shimada, Kyoko Shinzawa-Itoh, Robert Gennis, Shinya Yoshikawa, Kazumasa Muramoto, cbb3 がチトクロム酸化酵素の発現条件と精製, 日本生物物理学会, 2011 年 9 月 17 日, 兵庫県立大学・姫路書写キャンパス (兵庫県)
17. Takashi Nomura, Sachiko Yanagisawa, Kyoko Shinzawa-Itoh, Shinya Yoshikawa, Takashi Ogura, リン脂質小胞に再構成したチトクロム c 酸化酵素の共鳴ラマン分光法による研究, 日本生物物理学会, 2011 年 9 月 17 日, 兵庫県立大学・姫路書写キャンパス (兵庫県)
18. Miki Hatanaka, Tomonori Misaki, Takashi Sugimura, Kyoko Shinzawa-Itoh, Kazumasa Muramoto, Eiki Yamashita, Tomitake Tukahara, Shinya Yoshikawa, 界面活性剤によるウシ心筋チトクロム酸化酵素の結晶化条件の検討, 日本生物物理学会, 2011 年 9 月 16 日, 兵庫県立大学・姫路書写キャンパス (兵庫県)
19. Masao Mochizuki, Ayumi Shiba, Kazumasa Muramoto, Kyoko Shinzawa-Itoh, Shinya Yoshikawa, 完全酸化型ウシ心筋チトクロム酸化酵素の吸収スペクトルへの結晶化、及び凍結防止処理の影響, 日本生物物理学会, 2011 年 9 月 16 日, 兵庫県立大学・姫路書写キャンパス (兵庫県)
20. Hidenori Fujisawa, Kyoko Shinzawa - Itoh, Tomitake Tukahara, Shinya Yoshikawa, ウシ心筋チトクロム酸化酵素の R 型 O 型中間体の X 線構造解析, 日本生物物理学会, 2011 年 9 月 16 日, 兵庫県立大学・姫路書写キャンパス (兵庫県)
21. Rika Kito, Kyoko Shinzawa - Itoh, Tomitake Tukahara, Shinya Yoshikawa, ウシ心筋チトクロム酸化酵素の P 型中間体の X 線構造解析, 日本生物物理学会, 2011 年 9 月 16 日, 兵庫県立大学・姫路書写キャンパス (兵庫県)
22. Ai Sasaki, Kyoko Shinzawa - Itoh, Tomitake Tukahara, Shinya Yoshikawa, ウシ心筋チトクロム酸化酵素の F 型中間体の X 線構造解析, 日本生物物理学会, 2011 年 9 月 16 日, 兵庫県立大学・姫路書写キャンパス (兵庫県)
23. Naomine Yano, Kyoko Shinzawa - Itoh, Tomitake Tukahara, Shinya Yoshikawa, k 休止酸化型チトクロム酸化酵素の 1.4 Å 分解能 X 線構造解析, 日本生物物理学会, 2011 年 9 月 16 日, 兵庫県立大学・姫路書写キャンパス (兵庫県)
24. Satoru Shimada, Masahide Hikita, Kyoko Shinzawa-Itoh, Christoph Gerle, Kazutoshi Tani, Yoshinori Fujiyoshi, Atuo Miyazawa, Shinya Yoshikawa, ウシ心筋 NADH-ユビキノン酸化還元酵素の完全性が二次元結晶の質に及ぼす影響, 日本生物物理学会, 2010 年 9 月 22 日, 東北大学・川内北キャンパス (宮城県)
25. Satoko Amano, Satoru Shimada, Masahide Hikita, Kyoko Shinzawa-Itoh, Christoph Gerle, Yoshinori Fujiyoshi, Atuo Miyazawa, Shinya Yoshikawa, 界面活性剤がウシ心筋複合体 I の 2 次元結晶へ及ぼす影響, 日本生物物理学会, 2010 年 9 月 22 日, 東北大学・川内北キャンパス (宮城県)
26. Ai Sasaki, Kazumasa Muramoto, Kyoko Shinzawa-Itoh, Tomitake Tukahara, Shinya Yoshikawa, ウシ心筋チトクロム酸化酵素 F 型中間体の X 線結晶構造解析, 日本生物物理学会, 2010 年 9 月 22 日, 東北大学・川内北キャンパス (宮城県)
27. Masao Mochizuki, Kazumasa Muramoto, Kyoko Shinzawa-Itoh, Shinya Yoshikawa, シアン化合物結合混合原子価型ウシ心筋チトクロム酸化酵素の結晶の調製, 日本生物物理学会, 2010 年 9 月 22 日, 東北大学・川内北キャンパス (宮城県)
28. Kaoru Mieda, Minoru Kubo, Kyoko Shinzawa-Itoh, Takashi Ogura, Shinya Yoshikawa, FoF1 - ATP 合成酵素の非共鳴ラマン研究: 基質結合による Fo 部位の構造変化の検出, 日本生物物理学会, 2010 年 9 月 21 日, 東北大学・川内北キャンパス (宮城県)

29. Shinya Yoshikawa, Kyoko Shinzawa-Itoh, Tomitake Tukahara, ウシ心筋チトクロム c 酸化酵素 O 型中間体の X 線構造解析, 日本生物物理学会, 2010 年 9 月 21 日, 東北大学・川内北キャンパス (宮城県)
30. Rika Kito, Kazumasa Muramoto, Kyoko Shinzawa-Itoh, Tomitake Tukahara, Shinya Yoshikawa, ウシ心筋チトクロム c 酸化酵素 P 型中間体の X 線構造解析, 日本生物物理学会, 2010 年 9 月 21 日, 東北大学・川内北キャンパス (宮城県)
31. Kazumasa Muramoto, Kazuhiro Ohta, Kyoko Shinzawa-Itoh, Tomitake Tukahara, Shinya Yoshikawa, ウシ心筋チトクロム酸化酵素のヘム・銅部位における光依存的な CO と NO の結合構造, 日本生物物理学会, 2010 年 9 月 21 日, 東北大学・川内北キャンパス (宮城県)
32. Hidenori Fujisawa, Kazumasa Muramoto, Kyoko Shinzawa-Itoh, Kazunori Maeda, Masao Mochizuki, Kazuhiro Ohta, Eiki Yamashita, Tomitake Tukahara, Shinya Yoshikawa, Redox dependent structural change of cytochrome c oxidase at 1.4 Å resolution, 日本生物物理学会, 2010 年 9 月 21 日, 東北大学・川内北キャンパス (宮城県)
33. Izumi Ishigami, Kyoko Shinzawa-Itoh, Shinya Yoshikawa, Takashi Ogura, チトクロム c 酸化酵素の CO 光解離後の構造緩和:ヘム側鎖のラマンバンドの帰属, 日本生物物理学会, 2010 年 9 月 20 日, 東北大学・川内北キャンパス (宮城県)
34. Miyuki Sakaguchi, Kyoko Shinzawa-Itoh, Shinya Yoshikawa, Takashi Ogura, 共鳴ラマン分光法によるチトクロム c 酸化酵素のヘム間相互作用の検出, 日本生物物理学会, 2010 年 9 月 20 日, 東北大学・川内北キャンパス (宮城県)
35. Tomitake Tukahara, Michihiro Suga, Kazumasa Muramoto, Eiki Yamashita, Kyoko Shinzawa-Itoh, Shinya Yoshikawa, ウシ心筋チトクロム酸化酵素の酸化還元中心への塩素イオン結合の可能性の X 線構造解析による検討, 日本生物物理学会, 2010 年 9 月 20 日, 東北大学・川内北キャンパス (宮城県)
36. Naomine Yano, Kyoko Shinzawa - Itoh, Tomitake Tukahara, Shinya Yoshikawa, 水素原子レベルでのプロトン輸送機構解明を目的としたチトクロム酸化酵素の高分解能 X 線結晶構造解析, 日本生物物理学会, 2010 年 9 月 20 日, 東北大学・川内北キャンパス (宮城県)

[その他]

ホームページ等

<http://www.sci.u-hyogo.ac.jp/life/GCOE/>

japanese/pico_intro/yoshikawa/index.htm

6. 研究組織

(1) 研究代表者

伊藤 - 新澤 恭子 (Itho-Shinzawa Kyoko)
兵庫県立大学・大学院生命理学研究科・助教

研究者番号 : 70206316

(2) 研究分担者

()

研究者番号 :

(3) 連携研究者

()

研究者番号 :