

機関番号：12501

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2012～2013

課題番号：24658002

研究課題名(和文)世界最速ミオシン導入による植物成長促進システムの開発

研究課題名(英文)Development of a system of enhanced plant growth by gene transfection of the fastest myosin.

研究代表者

伊藤 光二(Ito, Kohji)

千葉大学・理学(系)研究科(研究院)・准教授

研究者番号：50302526

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円、(間接経費) 960,000円

研究成果の概要(和文)：植物の細胞内では原形質流動と呼ばれる活発な細胞内輸送がみられる。原形質流動は細胞内をミオシンXIが動くことによる流体力学的効果によって生じ、細胞内における栄養物、代謝物の拡散促進を担っていると考えられている。本研究は、細胞内のミオシン速度を変えることによって原形質流動速度を変える試みを行った。世界最速ミオシンである車軸藻ミオシンをシロイヌナズナに機能できる形で遺伝子導入したところ、原形質流動速度は増加し、植物体の大型化がみられた。原形質流動はすべての植物に共通な機構なので世界最速ミオシンにより原形質流動促進する本システムは普遍的な植物成長システムとなりうる。

研究成果の概要(英文)：Cytoplasmic streaming is active transport widely occurred in plant cells. Although it has been revealed that cytoplasmic streaming is generated by organelle-associated myosin-XI sliding along actin cables, the fundamental function in plants remains unknown. We generated high-speed chimeric myosin XI by replacing the motor domain of Arabidopsis thaliana myosin XI-2 with that of Chara corallina myosin. Surprisingly, the plant size of the transgenic Arabidopsis high speed chimeric myosin XI-2 was higher than that of the wild-type plant. This size change correlated with acceleration of cytoplasmic streaming. These results strongly suggest that cytoplasmic streaming is a key determinant of plant size. Furthermore, because cytoplasmic streaming is a common system for intracellular transport in plants, our system could have applications in artificial size control in plants.

研究分野：農学

科研費の分科・細目：育種学

キーワード：シロイヌナズナ 車軸藻 原形質流動 ミオシン

### 1. 研究開始当初の背景

物質の移動が単純拡散のみによりますと、移動に要する時間は距離の2乗に比例する。標準的な溶質の水溶液中の拡散係数  $5 \times 10^{-10} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$  を用いると動物細胞をはじめとする径が  $10 \mu\text{m}$  ぐらいの小さい細胞内において溶質が細胞の端まで移動する時間は0.2秒ぐらいである。一方、植物では細胞の大きさが大きく、根や胚軸の細胞は大きさが1mmに達する細胞があり、これらの細胞においては単純拡散だけでは溶質の交換には10分以上かかる。そこで、植物細胞においては原形質流動とよばれる能動的な細胞内運動によって栄養物や代謝物、無機物の拡散を促進させている。原形質流動はモータータンパク質であるミオシン XI がオルガネラに結合した状態でアクチン骨格上を運動することによる流体力学的効果によって引き起こされていると考えられている。高等植物ではミオシン XI が十数種類存在する(シロイヌナズナでは13種類、イネでは12種類)。このうち少なくとも数種類は原形質流動に関与していると考えられているが、最近、原形質流動に関与すると考えられている3種類のミオシン XI を多重遺伝子破壊すると原形質流動速度の減少とともに、細胞の大きさの減少や開花時期の遅れとともに植物の成長が阻害されることが示された(Peremyslov et al., 2010, Plant Cell)。この結果は原形質流動速度は植物の細胞成長、植物の成長を制御する重要な因子であることを示唆している。

### 2. 研究の目的

植物の細胞は動物の細胞に比べて大きいので、栄養物や無機物を単純拡散のみで細胞内にいきわたらせるは時間がかかる。そこで植物細胞では、モータータンパク質のミオシン XI が小胞体を主とするオルガネラに結合した状態でアクチン骨格上を運動することによる流体力学的効果によって細胞質の中で原形質流動というより大きな流れが起きている。原形質流動はミオシン XI の運動によって引き起こされている。高等植物には十数種のミオシン XI 遺伝子が存在するが、このうちの3種類以上を多重遺伝子破壊すると原形質流動速度の減少とともに植物の成長が阻害されるということが知られている。このことはでは原形質流動が植物の成長にとって重要な因子であり、さらにまた、原形質流動の速度が成長制御に関わっていることを示唆している。そこで、植物細胞内にあるミオシンよりも速度が速いミオシン XI を植物細胞内で機能できる形で入れたら原形質流動速度が増加して、植物成長が促進されるのではないかと予想される。本研究では、

この予想仮説のもとに世界最速のミオシンである淡水産の藻類である車軸藻のミオシン XI を速い運動速度をたもったまま、高等植物の細胞内で機能できる形に分子生物学的手法により改変する。ついで、これを、植物体に遺伝子導入し、植物体の原形質流動速度、植物成長の速度がどのように変化するか検証する。遺伝子導入する植物として最初にモデル植物であるシロイヌナズナでおこない、次にイネでおこなう。

### 3. 研究の方法

ミオシン XI の構造は N 末からモーター領域、軽鎖結合領域、コイルドコイル領域、球状尾部領域となっている(図1)。

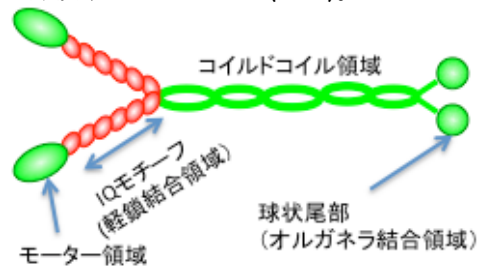


図1. XI型ミオシンの分子模式図

モーター領域でミオシンはアクチン繊維と結合し、ATPの加水分解エネルギーを運動エネルギーに変換してアクチン繊維上を動く。軽鎖結合領域にはカルモジュリンを主体とする6個の軽鎖が結合する。コイルドコイル領域によりミオシン XI は二量体を形成する。尾部結合領域では細胞内の種々のオルガネラと結合する。車軸藻ミオシン XI を高等植物において発現させても機能させることはできない。なぜなら、ミオシン XI の尾部は種特異的に細胞内のオルガネラと結合するので、車軸藻ミオシン XI の尾部は高等植物細胞内でオルガネラと結合することができないからである。また、ミオシン XI は軽鎖結合領域(IQモチーフ)を6個持っており、細胞内で6個の軽鎖と結合するが、この軽鎖の結合はミオシン XI が機能するために重要である。車軸藻ミオシン XI をそのまま高等植物細胞に入れても、車軸藻ミオシン XI の軽鎖結合領域が高等植物細胞内で高等植物の軽鎖と結合できる可能性は低い。一方、ミオシン XI の運動速度は主にモーター領域で決まることがわかっている。そこで、車軸藻ミオシンを高等植物内で機能できるように、モーター領域が車軸藻ミオシンで、軽鎖結合領域および、尾部結合領域が高等植物ミオシン XI である車軸藻ミオシンキメラ XI を遺伝子工学的に作製することにした(図2)。車軸藻ミオシンキメラ XI において、車軸藻ミオシンとキメラを形成する高等植物のミオシンとして、最初にモデル植物シロイヌナズナの

XI-2 を選んだ。シロイヌナズナには 13 種類  
 のミオシン XI 遺伝子が存在するが、このな  
 かで XI-2 を選んだ理由は、このミオシンはシ  
 ロイヌナズナにおいて原形質流動を引き起  
 こしている主要なミオシンの 1 つだからで  
 ある。キメラミオシンをつくるときはつなぎ  
 目が問題となるが、モーター領域と軽鎖結合  
 領域との境界ははっきりしていない。

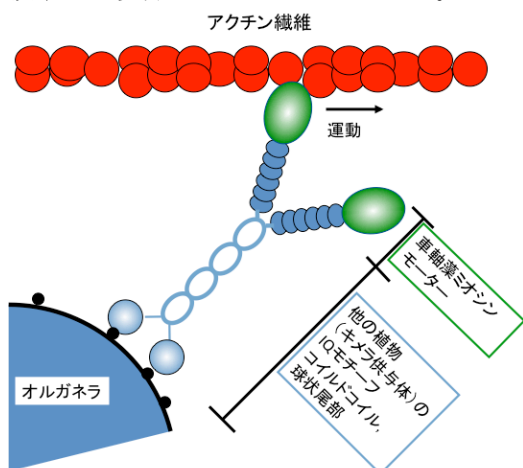


図2. 車軸藻ミオシンキメラ

そこで、モーター活性を損なわないように、  
 シロイヌナズナミオシン XI-2 の軽鎖のカル  
 モジュリンが結合できる位置として試行錯  
 誤した結果、車軸藻ミオシンは N 末の 1-742  
 番目とし、そこからシロイヌナズナミオシン  
 XI-2 の N 末から 735-1505 番目のアミノ酸  
 までとした。

野生型シロイヌナズナミオシン XI-2 お  
 よび車軸藻ミオシンキメラ XI-2 を分子生物  
 学的手法によって作製し、昆虫細胞で発現精  
 製した。ミオシン XI-2 の N 末には Flag  
 epitope をつけ、Flag 抗体アフィニティーカ  
 ラムによって精製した。精製純度は 95% 以上  
 であった。次に、*in vitro* 運動アッセイ系に  
 よりミオシン XI-2 の運動速度を測定した。  
 ミオシン XI-2 の C 末には c-myc epitope を  
 つけ、c-myc 抗体を介してミオシン XI-2 を  
 ガラス基板上に固定した。そこにローダミン  
 ファロイジンを結合させたトリ骨格筋アク  
 チン繊維を流し込んだ。軽鎖として、シロイ  
 ヌナズナのカルモジュリンを使用した。ATP  
 は生理的濃度とほぼ等しい 3 mM を使用し  
 た。また、KCl を 150 mM とし、生理的イオ  
 ン強度に近くした。さらに、生理的な遊離カ  
 ルシウムイオン濃度はほぼ 0 なのでカルシウ  
 ムイオンをキレートするために 1 mM EGTA  
 を加えた。pH は生理的条件と同じ pH 7.4 と  
 した。温度は生理的条件と同 25°C とした。以  
 上、反応条件は 25 mM HEPES-KOH pH7.4, 150  
 mM KCl, 4 mM MgCl<sub>2</sub>, 1mM EGTA, 3 mM  
 ATP, 10 mM DTT at 25°C である。

車軸藻ミオシンキメラ XI-2 をシロイヌ  
 ナズナの植物体にアグロバクテリウム法に

よって遺伝子導入した。野生型のシロイヌナ  
 ズナに遺伝子導入したときには天然のシロ  
 イヌナズナミオシン XI-2 が働いているので、  
 導入した車軸藻ミオシンキメラ XI-2 が天然  
 のシロイヌナズナミオシン XI-2 と働きが拮  
 抗する可能性が大きい。そこで、シロイヌナ  
 ズナミオシン XI-2 遺伝子が欠失したシロイ  
 ヌナズナ *xi-2* 株に遺伝子導入することにし  
 た。また、細胞内で正常に機能するためには、  
 発現量や発現時期も重要である。そこで、車  
 軸藻ミオシンキメラ XI-2 を天然のシロイヌ  
 ナズナミオシン XI-2 遺伝子プロモーター下  
 流につけて、天然のシロイヌナズナミオシン  
 XI-2 遺伝子のプロモーター制御下で発現さ  
 せた。コントロールとして、シロイヌナズナ  
*xi-2* 株に天然のシロイヌナズナミオシン  
 XI-2 遺伝子プロモーター下流に野生型シロ  
 イヌナズナミオシン XI-2 遺伝子をつけ、天  
 然のプロモーター制限下で野生型シロイヌ  
 ナズナミオシン XI-2 を発現させた。

#### 4. 研究成果

車軸藻ミオシンキメラ XI-2 および野生  
 型シロイヌナズナミオシン XI-2 によるロー  
 ダミンファロイジンアクチンの運動速度を  
*in vitro* 運動アッセイ系によって測定した。  
 野生型シロイヌナズナミオシン XI-2 の軽鎖  
 結合領域に結合する軽鎖はカルモジュリン  
 であることがわかっているのでシロイヌナ  
 ズナカルモジュリン (AtCaM3) を *in vitro* 運動  
 アッセイにおいて加えた。25°C の条件下にお  
 いて、野生型シロイヌナズナミオシン XI-2  
 はローダミンファロイジンアクチンを 7.2 ±  
 0.5 μm/s の運動速度で動かした。車軸藻ミオ  
 シンキメラ XI-2 も円滑にローダミンファロ  
 イジンアクチンを動かした。このところは車軸  
 藻ミオシンキメラ XI-2 の軽鎖結合領域にシ  
 ロイヌナズナカルモジュリンが正常に結合  
 していることを意味している。車軸藻ミオシ  
 ンキメラ XI-2 の運動速度は 16.0 ± 0.9 μm/s  
 であった。つまり、車軸藻ミオシンキメラ  
 XI-2 は軽鎖としてシロイヌナズナカルモジ  
 ュリンを結合してモーターが正常に機能し、  
 さらに野生型シロイヌナズナミオシン XI-2  
 の約 2 倍の速度をもつことがわかった。

次に、これらのミオシンを蛍光タンパク  
 質 GFP と融合したものをシロイヌナズナ培  
 養細胞に一過性に発現させた。車軸藻ミオシ  
 ンキメラ XI-2 は野生型シロイヌナズナミオ  
 シン XI-2 と同様の膜状オルガネラに局在し  
 ていたが、その速度は高速化していた。この  
 結果は、車軸藻ミオシンキメラ XI-2 の尾部  
 はシロイヌナズナ細胞内でシロイヌナズナ  
 ミオシン XI-2 が結合するものと同じオルガ  
 ネラに結合し、高速で運動することを示して  
 いる。

シロイヌナズナミオシン XI-2 遺伝子が

欠失したシロイヌナズナ *xi-2* 株に GFP-車軸藻ミオシンキメラ XI-2 を野生型プロモーター存在下で発現させ、原形質流動速度が野生型シロイヌナズナと比べてどのように変化したか調べた。コントロールとしてシロイヌナズナ *xi-2* 株に GFP-シロイヌナズナ XI-2 遺伝子導入した株を用いた。シロイヌナズナ第1本葉の葉柄表皮細胞の原形質流動速度を測定した結果、野生型シロイヌナズナミオシン XI-2 をシロイヌナズナ *xi-2* 株に導入したものは野生型シロイヌナズナの原形質流動速度と同じであったが、車軸藻ミオシンキメラ XI-2 をシロイヌナズナ *xi-2* 株に導入したものの原形質流動速度は野生型シロイヌナズナと比べて約 1.7 倍上昇していた。このことは車軸藻ミオシンキメラ XI-2 の発現によって原形質流動速度が上昇したことを示している。この速度の上昇は、*in vitro* 運動アッセイ系における野生型シロイヌナズナ XI-2 に対して車軸藻ミオシンキメラ XI-2 の運動速度が約 2 倍になった結果とよく一致している。すなわち、ミオシン XI-2 の運動速度の上昇がそのまま原形質流動速度の上昇につながったことを示している。

次に、車軸藻ミオシンキメラ XI-2 発現による植物体の大きさの変化を調べた。コントロールとしてシロイヌナズナ *xi-2* 株に野生型シロイヌナズナ XI-2 を遺伝子導入したものは野生型とほぼ同じ大きさであった。一方、シロイヌナズナ *xi-2* 株に車軸藻ミオシンキメラ XI-2 を遺伝子導入したものは顕著な植物体の大型化がみられた (図 3)。

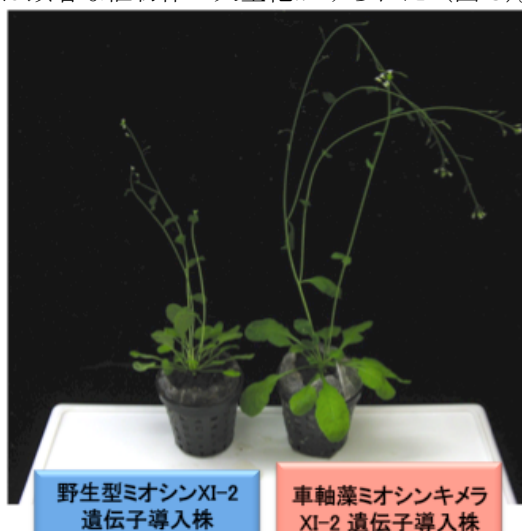


図3. 車軸藻ミオシンキメラを導入した株は組織、個体が巨大化した。

大きさの変化を数値値するために 30 日目の第 1 本葉を葉を比べた結果、葉の面積は約 40% 増加していた。また、葉柄の長さは約 20% 増加していた。一方、シロイヌナズナ *xi-2* 株に野生型ミオシン XI-2 を発現させた

ものは野生型シロイヌナズナと同じだった。また、35 日目の地上部での乾燥重量は紺とロールとして用いた野生型シロイヌナズナおよび、シロイヌナズナ *xi-2* 株に野生型ミオシン XI-2 を発現させたものと比べて 44% 増加していた。また、成長速度も速く、花茎がた抽苔の時期は 2~3 日速くなっていた。しかし、抽苔直後の本葉の数はコントロールの野生型シロイヌナズナおよび、シロイヌナズナ *xi-2* 株に野生型ミオシン XI-2 を発現させたものと同じであった。このことは車軸藻ミオシンキメラ XI-2 によって開花時間の促進がおきているわけではなく、成長の促進が起きていることを示している。他方、根の長さは野生型シロイヌナズナおよび、シロイヌナズナ *xi-2* 株に野生型ミオシン XI-2 を発現させたものと変わらなかった。このことは根における原形質流動においては他のミオシン XI の寄与が大きいことを示している。

車軸藻ミオシンキメラ XI-2 発現によって植物体 (地上部) が大型化していたが、それは、器官の細胞の数が増えた可能性と、細胞の大きさが大きくなった可能性の 2 つが考えられる。それを明らかにするために、第 1 本葉の葉肉細胞および葉柄表皮細胞における細胞面積と細胞の数を調べた。車軸藻ミオシンキメラ XI-2 発現株の葉肉細胞の表面積は 47% 増加していたが、葉あたりの細胞の数は変わらなかった。また、葉柄表皮細胞の長さは 24% 長くなっていた。これらの結果は、車軸藻ミオシンキメラ XI-2 発現による植物体の大型化は、細胞の数が増えたことによるのではなく、細胞の大きさが大きくなったことによることを示している。

次にイネに車軸藻ミオシンキメラを入れたら大型化するかどうかおこなった。イネにおいては 12 種類のみオシン XI 遺伝子が存在するが、個々の役割はほとんどわかっていない。しかし、配列の相同関係がイネの XI-B はシロイヌナズナ XI-2 に近い。そこで、イネ XI-B とキメラ供与体として選び、車軸藻ミオシンキメラ XI-B を作製した。それをアクチンプロモーター発現するイネ発現ベクター pActonos/Hmz に遺伝子導入し、これを日本晴れに遺伝子導入した。第 5 葉、第 6 葉では Tail のものが長くなる傾向が出るのですが、成長段階が進むにつれて差が無くなり、最終的な収量などには差が見えなかった。イネにおいてはシロイヌナズナのように、天然のみオシン XI-B を破壊しておらず、また、プロモーターも天然のものとは違った。イネにおいてもシロイヌナズナと同様にシステムそのものを置き換えることが必要と考えられる。イネはシ

ロイヌナズナと比べてライフサイクルが長く一連のシステム実験をやるのに時間がかかるので以上の方式を選んだが、次はシロイヌナズナでの成功例にならってシステム全体を変換する方式をとろうと計画している。

車軸藻類はすべての陸上植物の祖先と考えられている。車軸藻は重力の影響の小さい水中で大きく成長するためにミオシン XI の運動速度を速くして、原形質流動速度を速くして、栄養物や代謝物の拡散速度を速くしたと考えられる。他方、陸上に植物した車軸藻の子孫は重力に影響を大きく受けて、また風や雨の影響も受けた。そのため細胞を大きくする戦術では強度を保つことができず、細胞壁で囲まれた硬い小さい細胞を層状に積み重ねる戦術をとったと考えられる。このためミオシン XI の速度も遅くなったと考えられる。本研究のアプローチ、すなわち人為的に高等植物のミオシン XI の速度を速くすることにより原形質流動速度を速くし、細胞の大きさを大きくするのは、いわば進化の逆戻りとも言える。この進化の逆戻りの細胞の大型化によって、植物は陸上でも大型化することがわかった。しかし、この細胞の大型化は雨、風が少ない実験室の環境では有利だが、野生の環境で世代を重ねるときには不利だったので世代を重ねるうちに小型化した可能性が考えられる。しかし、植物プラントなどで環境をコントロールできる現代においては、本研究のアプローチは食糧資源やバイオマス資源の増産にとって非常に有益である。また、原形質流動は細胞内物質輸送をおこなうため藻類から高等植物まで広義の植物にとっての基本的な機構である。また、ミオシン XI のモーター領域、軽鎖結合領域、コイルドコイル領域、尾部領域という基本的な構造は種にまたがった高度に保存されている。そのため、いろんな種の植物において車軸藻ミオシンキメラ XI が作製可能である。そして、作製した車軸藻ミオシンキメラ XI を、キメラ供与体ミオシン XI の遺伝子を破壊した植物に天然のプロモーター存在下で発現させれば原形質流動速度が速くなり、植物体の大型化が可能となる。車軸藻ミオシンキメラ XI を使った植物増産システムは汎用性の高い新規の手法として食糧やバイオマスエネルギーの増産に利用できると考えられる。

5. 主な発表論文等  
(研究代表者には下線)

[雑誌論文] (計 4 件)

- ① Haraguchi T, Tominaga M, Matsumoto R, Sato K, Nakano A, Yamamoto K, and Ito K. Molecular Characterization and Subcellular Localization of Arabidopsis class VIII myosin, ATM1. *J Biol Chem* 289, 12343–12355 (2014) doi: 10.1074/jbc.M113.521716. (査読有)
- ② Tominaga M, Kimura A, Yokota E, Haraguchi T, Shimmen T, Yamamoto K, Nakano A, Ito K. Cytoplasmic Streaming Velocity as a Plant Size Determinant. *Dev Cell* 27, 345–352, (2013) doi: 10.1016/j.devcel.2013.10.005. (査読有)
- ③ Haraguchi T, Honda K, Wanikawa Y, Shoji N, Yamamoto K, Ito K. Function of the head-tail junction in the activity of myosin II. *Biochem Biophys Res Commun* 440(4):490-494. (2013) doi:10.1016/j.bbrc.2013.09.038 (査読有)
- ④ Umeki N, Nakajima J, Noguchi TQ, Tokuraku K, Nagasaki A, Ito K, Hirose K, Uyeda TQ. Rapid nucleotide exchange renders Asp-11 mutant actins resistant to depolymerizing activity of cofilin, leading to dominant toxicity in vivo. *J Biol Chem* 288(3):1739-1749. (2013) doi: 10.1074/jbc.M112.404657. (査読有)

[学会発表] (計 12 件)

- ① 速度変型キメラミオシン XI の発現により明らかになってきた原形質流動の機能と制御  
富永基樹, 伊藤光二, 原口武士, 横田悦雄, 新免輝男, 山本啓一, 中野明彦  
第55回日本植物生理学会年会  
富山大学 2013年3月18日
- ② シロイヌナズナの原形質流動に重要な役割を果たしているミオシン XI-K の酵素活性と調節機構について  
原口 武士、富永 基樹、勝俣 幸平、中野明彦、山本 啓一、伊藤 光二  
日本植物学会第77回大会  
北海道大学 2013年9月15日
- ③ 植物サイズ制御における原形質流動の機能およびミオシン XI メンバーの役割分担  
富永 基樹、伊藤 光二、原口 武士、横田悦雄、新免 輝男、山本啓一、中野 明彦、  
日本植物学会第77回大会  
北海道大学 2013年9月15日
- ④ シロイヌナズナミオシン XI のダイマー形成について  
勝俣 幸平、原口 武士、富永 基樹、中野 明彦、山本 啓一、伊藤 光二

日本植物学会第77回大会  
北海道大学 2013年9月14日

⑤シロイヌナズナクラスVIII ミオシンの  
ATM2 とVIII B の酵素活性  
大矢 里美、富永 基樹、観音堂 由佳、松本 梨  
絵、原口 武士、中野 明彦、山本 啓一、伊藤  
光二

日本植物学会第77回大会  
北海道大学 2013年9月14日

⑥シロイヌナズナのクラスVIII ミオシンに  
属するATM1・VIII A の酵素活性、二量体形成  
能について  
徳原 美緒、富永 基樹、松本 梨絵、観音堂 由  
佳、原口 武士、中野 明彦、山本 啓一、伊藤  
光二

日本植物学会第77回大会  
北海道大学 2013年9月15日

⑦シロイヌナズナミオシンXI-I は、アクチン  
への親和性が高く、アクチン滑り速度は低い  
ユニークなミオシンである。  
原口 武士、富永 基樹、中野明彦、山本啓一、  
伊藤 光二

日本植物学会第76回大会  
兵庫県立大学 2012年9月15日

⑧シロイヌナズナで発現している17種類のミ  
オシンの網羅的酵素解析  
伊藤 光二、原口 武士、松本 梨江、中野 明  
彦、山本啓一、富永 基樹

日本植物学会第76回大会  
兵庫県立大学 2012年9月15日

⑨ミオシンXI の1 分子解析  
森川 高光、岩城 光宏、伊藤 光二、木村  
篤、富永基樹、池崎 圭吾、小森 智貴、藤田  
恵介、中野明彦、山本 啓一、柳田 敏雄

日本植物学会第76回大会  
兵庫県立大学 2012年9月15日

⑩分子レベルから眺める原形質流動  
富永 基樹、伊藤 光二、小嶋 寛明、横田 悦  
雄、山本 啓一、新免 輝男、大岩 和弘、中野  
明彦

日本植物学会第76回大会  
兵庫県立大学 2012年9月15日

⑪速度改変型キメラミオシンXI による原形  
質流動速度変化がシロイヌナズナに及ぼす影  
響  
富永 基樹、木村 篤司、山本 啓一、中野 明  
彦、伊藤光二

日本植物学会第76回大会  
兵庫県立大学 2012年9月16日

⑫シロイヌナズナミオシン XI-A とXI-Cの活  
性測定について  
宮内 健太、佐藤 暁、富永 基樹、中野 明彦、  
原口 武士、山本 啓一、伊藤 光二

日本植物学会第76回大会  
兵庫県立大学 2012年9月16日

〔図書〕(計0件)

〔産業財産権〕  
○出願状況(計0件)

名称：  
発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
出願年月日：  
国内外の別：

○取得状況(計0件)

名称：  
発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
取得年月日：  
国内外の別：

〔その他〕  
ホームページ  
<http://life.s.chiba-u.jp/ito/>

6. 研究組織  
(1) 研究代表者  
伊藤 光二 (ITO, Kohji)  
千葉大学 大学院理学研究科 准教授  
研究者番号：50302526