

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 2 年 6 月 24 日現在

機関番号：12102

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17H01440

研究課題名(和文)新規光受容タンパク質による鞭毛繊毛機能の光制御

研究課題名(英文) Light-mediated regulation of flagellar and ciliary motility by a novel photoreceptor protein

研究代表者

稲葉 一男 (Inaba, Kazuo)

筑波大学・生命環境系・教授

研究者番号：80221779

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 26,100,000円

研究成果の概要(和文)：真核生物の新規ダイニン結合因子で、青色光を受容するBLUFドメインを含むタンパク質DYBLUPの構造と、鞭毛繊毛運動調節における役割の解明を目的として研究を進めた。その結果、鞭毛や繊毛の内部骨格構造である軸系の中で、DYBLUPがf/11内腕ダイニンのベータ重鎖モータードメインと結合していること、f/11ダイニンをアンカーしているテザー構造とも結合していることを明らかにした。さらに、DYBLUPを欠損するクラミドモナス変異体を用いて行った解析の結果、DYBLUPは強い青色光に対する負の走光性を維持することにより、光源に向かってしまう光馴化を回避する役割を司っていることを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生物の光応答は、代謝や繁殖行動、生態など、幅広い生命活動に重要である。多くの生物において、過剰な青色光は細胞に毒性を示すことが知られている。本研究は、光に反応し鞭毛繊毛運動を制御する新規タンパク質DYBLUPの構造と機能の一端を明らかにした。鞭毛や繊毛は、単細胞生物からヒトまで進化的に高く保存されてきた構造である。本研究の成果は、生態系からヒト疾患まで、鞭毛繊毛が司る多様な生命現象の光制御に重要な知見をもたらすと考えられる。また、光による分子モーターの直接制御という医学、工学分野の応用研究を開拓する新たな道を開ききっかけとなることが期待される。

研究成果の概要(英文)：This research project was aimed to clarify the structure and regulatory function of DYBLUP, which is a novel axonemal protein containing a blue-light using FAD (BLUF) domain and is known to be associated with an axonemal dynein. During three years research periods, our group have shown that DYBLUP is associated with both the motor domain of beta heavy chain of an inner arm dynein f/11 and the tether structure on the A-tubule of a doublet microtubule. Using a Chlamydomonas mutant, we have further shown that DYBLUP plays an essential role in avoidance of the acclimation to strong blue-light by retaining negative phototaxis.

研究分野：分子細胞生物学

キーワード：ダイニン 鞭毛運動 繊毛運動 DYBLUP 光受容タンパク質 クラミドモナス 精子 走光性

1. 研究開始当初の背景

真核生物の鞭毛・繊毛は、細胞に生えている毛状の構造である。精子や原生生物、無脊椎動物の幼生のように、波打ち運動により細胞自身の移動に用いたり、上皮組織の外側に流れを作り、物質などの輸送に重要な役割を果たす。運動の原動力となるのは、分子モーターであるダイニンである。ダイニンは、鞭毛・繊毛の内部骨格成分である軸糸を構成するダブルレット微小管に結合しており、外側にあるものは外腕ダイニン、内側になるものは内腕ダイニンとよばれている。申請者らは、ホヤ精子の内腕ダイニンを精製する過程で、これまで報告されていなかったタンパク質を発見した。青色光を受容するドメインである BLUF (sensors of blue-light using FAD) を有していることから、DYBLUP (Dynein-associated BLUF protein) と命名した。これまで光による鞭毛・繊毛運動の制御については、単細胞緑藻類クラミドモナスで研究が進んでいた。クラミドモナスでは、眼点により光が受容され、それが細胞内カルシウムイオン濃度の変化を起こし、リン酸化シグナルを介して内腕ダイニンの活性変化につながるということがわかっている。しかしながら、光が直接分子モーターであるダイニンの活性を調節する例はまったく知られていなかった。

2. 研究の目的

本研究は、ダイニン結合 BLUF タンパク質 (DYBLUP) の構造や軸糸内局在、ダイニンとの相互作用を調べることにより、新規ダイニン調節因子である DYBLUP がいかに光を利用し、鞭毛・繊毛運動を制御するのかを明らかにすることである。具体的には、DYBLUP を有するホヤ等の海産生物の精子やクラゲ類、および緑藻類を用いて、青色光に対する鞭毛・繊毛の応答を調べるとともに、ホヤ精子鞭毛とクラミドモナス鞭毛を用いて、DYBLUP の分子内局在を調べる。さらに、クラミドモナス変異体とノックアウトマウスを用いて、DYBLUP を欠損した際の光応答を解析する。これにより、光により直接鞭毛繊毛運動が制御されるか否か、さらにどのようなメカニズムでダイニンの分子モーター活性が変化するのかを明らかにする。DYBLUP は、光に応答し直接分子モーターを制御する新規の機能を持つタンパク質である可能性があり、光による分子モーター制御への応用等、大きな波及効果が期待される。

3. 研究の方法

本研究では、DYBLUP の構造や、鞭毛繊毛の光応答において果たす役割を解明することを目的として、以下の研究項目を進めた。

- DYBLUP とダイニンモーターの結合様式の解析：ダイニン分子で DYBLUP と結合しているサブユニットを同定するとともに、結合部位の詳細を生化学的、構造生物学的に調べる。
- 光による DYBLUP および DYBLUP-ダイニン複合体の構造変化の解析：DYBLUP へのフラビンヌクレオチドの結合と、それによるダイニンの構造変化を生化学的に解析する。
- DYBLUP の結合部位と軸糸内局在の解析：電子顕微鏡を用いて、ダイニンやその調節複合体と DYBLUP の位置関係を調べる。
- 繊毛運動調節における DYBLUP の機能：DYBLUP を欠損するクラミドモナス変異体、ノックアウトマウスを解析し、鞭毛・繊毛運動の光応答ならびに運動調節における機能を明らかにする。また、ホヤ、クラゲなどの多様な海産生物の繊毛光応答を調べる。

4. 研究成果

1) DYBLUP とダイニンモーターの結合様式：ホヤ精子の内腕 f/11 ダイニンを用いた解析により、DYBLUP が AAA リングを含むモーター部分に結合していることがわかった。ネガティブ染色と抗体を用いた詳細な解析の結果、f/11 ダイニンの 1 重鎖、おそらく AAA1 ドメイン近くに結合していることが明らかとなった。DYBLUP の結晶化も試みたが、不溶性の問題等により、構造解析までは至らなかった。

2) 光による DYBLUP および DYBLUP-ダイニン複合体の構造変化の解析：ホヤから得られたダイニン f/11・DYBLUP からエタノール抽出によって得られた画分を薄層クロマトグラフィーで調べた結果、FAD と FMN の存在が明らかになった。また、クラミドモナス DYBLUP の大腸菌発現タンパク質を用いたゲル濾過解析の結果、FAD との DYBLUP の弱い結合を明らかにした。

3) DYBLUP の結合部位と軸糸内局在の解析：クラミドモナスを用いた解析により、DYBLUP が f/11 ダイニンの 1 重鎖に結合していることが確認された。さらに、テザーと呼ばれるダイニンとダブルレット微小管 (A 小管) をつなぎとめている構造にも DYBLUP が結合していることがわ

かった。つまり、DYBLUP はテザーを介してダイニンモーターを微小管にアンカーしていることが明らかとなった。

4) 繊毛運動調節における DYBLUP の機能：本研究では鞭毛・繊毛の光応答における DYBLUP の機能を明らかにするために、様々な生物の鞭毛・繊毛を用いてその解明の糸口を探った。ホヤやクラゲの精子を用いて、種々の波長の光に対する鞭毛運動の変化を調べたところ、DYBLUP に起因すると思われる波形変化は観察されなかった。また、DYBLUP を欠損したノックアウトマウスを用いた解析も行なったが、精子鞭毛の異常も観察されず、オスも不妊ではなかった。気管繊毛、脳室繊毛に関して、ノックアウトマウスと正常マウスでの明確な違いは見られなかった。

一方、クラミドモナスの DUBLUP 欠損変異体を用いた結果、DYBLUP の有無により、通常の遊泳速度や正の走光性や負の走光性、光驚愕反応には大きな違いは見られなかった。しかしながら、DUBLUP 欠損変異体は強い光による負の走行性を維持することができず、短時間のうちに正の走光性に転じてしまう、光に対する「馴化」の現象を示すことがわかった（図 1）。変異体に DYBLUP を導入したレスキュー株を用いた結果、光馴化の現象は見られなくなった。つまり、DYBLUP は強い青色光に対する負の走光性を維持することにより、光源に向かってしまう光馴化を回避する役割を司っていることが明らかになった。詳細な解析の結果、野生株では光と反対方向に集まり、光方向に遊泳しようとする細胞は瞬時に方向転換して負の走行性を維持するのに対し、DUBLUP 欠損変異体は、その方向転換ができず、まっすぐ光の方向に進んでいくことがわかった（図 2）。テザー構造を欠損した FAP44 株では、明確な正の走光性、負の走光性が見られないことがわかった。

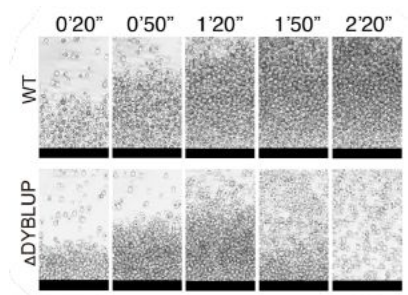


図 2. 細胞レベルの応答。野生型では、強い青色光とは反対方向（太黒線）にクラミドモナスが集まって積み重なる。変異体（ Δ DYBLUP）では、集まったクラミドモナスが光源方向に拡散していく。

このモーターは、DYBLUP とテザーを介して、A 小管にアンカーされることにより、正常な分子モーター機能を維持していると考えられる。DYBLUP とテザーが欠損した FAP44 変異体では、光に対する走性が大きく損なわれる。一方で、DYBLUP 欠損体では、走光性は正常であるが、負の走光性を維持することができない。すなわち、DYBLUP は I 重鎖のアンカリングは、負の走行性を維持し、強い青色光への馴化を抑制することに関与していると考えられる。その機構としては、リン酸化や脱リン酸化に関与するプロテインキナーゼ、ホスファターゼと I 重鎖との厳密な空間配置が関与していることが示唆される（図 3）。

光合成は植物にとって欠かすことができない。また、動物のサーカディアンリズムも、適切な光強度と周期が必要である。強い光は、生じる活性酸素等により生物にとって毒性が高い。生物は光を利用しつつも、こうした光の毒性から回避するメカニズムを有している。光に依存して鞭毛繊毛の分子モーターを直接制御するメカニズムとして、DYBLUP は進化的に保存されてきた可能性がある。

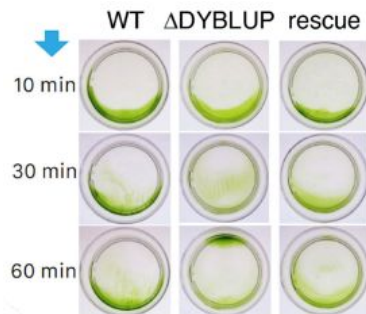


図 1. クラミドモナスの光応答。クラミドモナスをシャーレに入れ、1方向から強い青色光を当てると、野生型 (WT) では、光から避け反対方向に集まる。しかし、DYBLUP を欠損していると (Δ DYBLUP)、時間が経つと光源の方に寄っていく。変異体に DYBLUP を導入した株 (rescue) では、この現象は見られない。

内腕ダイニン f/11 は、中間鎖 IC138 のリン酸化・脱リン酸化を介してモーター活性が調節されていることがわかっている。本研究ではさらに、DUBLUP 欠損変異体を解析した結果、変異体では IC138 が過度にリン酸化されていることが明らかになった。

以上の解析から、DYBLUP は強い青色光を受容したときに、負の走行性を維持し、光の馴化を回避する機構に関与することが明らかになった。f/11 ダイニンの I 重鎖は、微小管の滑り運動の駆動を司るモーターである。

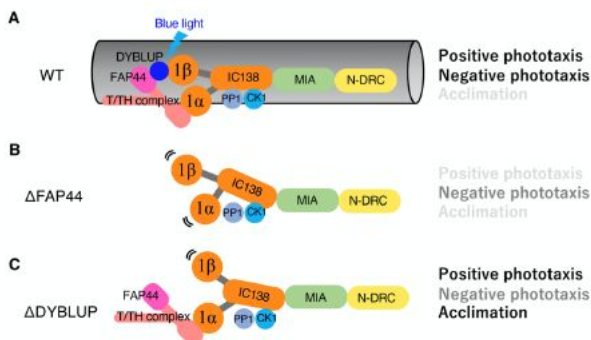


図 3. 光馴化を回避する機構における DYBLUP の役割。野生型では、f/11 ダイニンが、DYBLUP とテザー (T/TH) により、正常に制御され、正と負の走光性機能が保たれている (A)。テザー構造がない場合には、DYBLUP も同時に失われ、正と負の走光性機能、特に正の走光性を示さなくなる (B)。DYBLUP がいない場合には、負の走光性を維持することができなくなり、強い青色光への馴化 (acclimation) が起こってしまう (C)。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計13件（うち査読付論文 13件／うち国際共著 2件／うちオープンアクセス 7件）

1. 著者名 Morohoshi A, Miyata H, Shimada K, Nozawa K, Matsumura T, Yanase R, Shiba K, Inaba K, Ikawa M	4. 巻 16
2. 論文標題 Nexin-Dynein regulatory complex component DRC7 but not FBXL13 is required for sperm flagellum formation and male fertility in mice.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 PLoS Genet	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1371/journal.pgen.1008585	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 Miyata M, Robinson RC, Uyeda TQP, Fukumori Y, Fukushima SI, Haruta S, Homma M, Inaba K, Ito M, Kaito C, Kato K, Kenri T, Kinoshita Y, Kojima S, Minamino T, Mori H, Nakamura S, Nakane D, Nakayama K, Nishiyama M, Shibata S, Shimabukuro K, Tamakoshi M, Taoka A, Tashiro Y, Tulum I, Wada H, Wakabayashi KI	4. 巻 25
2. 論文標題 Tree of motility - A proposed history of motility systems in the tree of life	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Genes Cells	6. 最初と最後の頁 6-21
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/gtc.12737	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Jokura K, Shibata D, Yamaguchi K, Shiba K, Makino Y, Shigenobu S, Inaba K	4. 巻 29
2. 論文標題 CTEN064 Is Required for Coordinated Paddling of Ciliary Comb Plate in Ctenophores	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Curr Biol	6. 最初と最後の頁 3510-3516
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.cub.2019.08.059	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Sasaki K, Shiba K, Nakamura A, Kawano N, Satouh Y, Yamaguchi H, Morikawa M, Shibata D, Yanase R, Jokura K, Nomura M, Miyado M, Takada S, Ueno H, Nonaka S, Baba T, Ikawa M, Kikkawa M, Miyado K, Inaba K	4. 巻 2
2. 論文標題 Calaxin is required for cilia-driven determination of vertebrate laterality	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Commun Biol	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s42003-019-0462-y	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 Nakayama T, Nomura M, Takano Y, Tanifuji G, Shiba K, Inaba K, Inagaki Y, Kawata M	4. 巻 116
2. 論文標題 Single-cell genomics unveiled a cryptic cyanobacterial lineage with a worldwide distribution hidden by a dinoflagellate host	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Proc Natl Acad Sci U S A.	6. 最初と最後の頁 15973-15978
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1902538116	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 Kinoshita-Terauchi N, Shiba K, Umezawa T, Matsuda F, Motomura T, Inaba K.	4. 巻 192
2. 論文標題 A brown algal sex pheromone reverses the sign of phototaxis by cAMP/Ca ²⁺ -dependent signaling in the male gametes of <i>Mutimo cylindricus</i> (Cutleriaceae).	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 J Photochem Photobiol B.	6. 最初と最後の頁 113-123
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jphotobiol.2019.01.010	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Nomura M, Atsui K, Hirose K, Shiba K, Yanase R, Nakayama T, Ishida KI, Inaba K.	4. 巻 8
2. 論文標題 Microtubule stabilizer reveals requirement of Ca ²⁺ -dependent conformational changes of microtubules for rapid coiling of haptonema in haptophyte algae.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Biol Open	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/bio.036590	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 Yoshida K, Shiba K, Sakamoto A, Ikenaga J, Matsunaga S, Inaba K, Yoshida M.	4. 巻 8
2. 論文標題 Ca ²⁺ efflux via plasma membrane Ca ²⁺ -ATPase mediates chemotaxis in ascidian sperm.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Sci Rep	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-018-35013-2	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 Kamiya R, Shiba K, Inaba K, Kato-Minoura T.	4. 巻 35
2. 論文標題 Release of sticky glycoproteins from Chlamydomonas flagella during microsphere translocation on the surface membrane.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Zoolog Sci	6. 最初と最後の頁 299-305
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2108/zs180025	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Inaba K, Shiba K	4. 巻 67
2. 論文標題 Microscopic analysis of sperm movement: links to mechanisms and protein components	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Microscopy	6. 最初と最後の頁 144-155
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jmicro/dfy021	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Shiba K, Inaba K.	4. 巻 130
2. 論文標題 Inverse relationship of Ca ²⁺ -dependent flagellar response between animal sperm and prasinophyte algae.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 J Plant Res.	6. 最初と最後の頁 465-473
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-017-0931-7	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Mizuno K, Shiba K, Yaguchi J, Shibata D, Yaguchi S, Pruliere G, Chenevert J, Inaba K.	4. 巻 7
2. 論文標題 Mizuno K, Shiba K, Yaguchi J, Shibata D, Yaguchi S, Pruliere G, Chenevert J, Inaba K.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Sci Rep.	6. 最初と最後の頁 10751
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-017-10822-z	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 該当する

1. 著者名 Yamamoto R, Obbineni JM, Alford LM, Ide T, Owa M, Hwang J, Kon T, Inaba K, James N, King SM, Ishikawa T, Sale WS, Dutcher SK.	4. 巻 13
2. 論文標題 Chlamydomonas DYY1C1/PF23 is essential for axonemal assembly and proper morphology of inner dynein arms.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 PLoS Genet.	6. 最初と最後の頁 e1006996
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pgen.1006996.	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 該当する

[学会発表] 計19件 (うち招待講演 2件 / うち国際学会 8件)

1. 発表者名 Ryuji Yanase, Mami Nomura, Kogiku Shiba, Kazuo Inaba
2. 発表標題 Microtubule dynamics in the haptonema of haptophyte algae
3. 学会等名 VIII European Congress of Protistology & ISOP Joint meeting (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 城倉 圭, 柴 小菊, 稲葉 一男
2. 発表標題 カプトクラゲ櫛板を構成するCTENO189の同定
3. 学会等名 日本動物学会第90回大阪大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 山本 遼介, 中桐 侑平, 久富 理, 今井 洋, 宋 致, 村田 和義, 若林 憲一, 石川 尚, 稲葉 一男, 昆 隆英
2. 発表標題 Structural/functional analyses on MOT7, a novel light chain of ciliary dynein f/11
3. 学会等名 第57回日本物理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 岩本 裕之, 城倉 圭, 稲葉 一男
2. 発表標題 Synchrotron radiation X-ray diffraction reveals the highly ordered structure of axonemes in the comb plate of ctenophores
3. 学会等名 第57回日本物理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 山口 さやか, 柴 小菊, 稲葉 一男
2. 発表標題 cAMPとカルシウムイオンによる微小管滑り運動の協調的制御
3. 学会等名 日本動物学会第90回大阪大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kogiku Shiba, Taichi Sakano, Toshiaki Furuta, Eiji Fujiwara, Shoji A Baba, Kazuo Inaba
2. 発表標題 cAMP modulates Ca ²⁺ -mediated regulation of sperm flagellar waveform
3. 学会等名 XIII International Symposium on Spermatology (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Keita Sasaki, Kogiku Shiba, Akihiro Nakamura, Natsuko Kawano, Yuhkoh Satouh, Daisuke Shibata, Mami Miyado, Shuji Takada, Hironori Ueno, Shigenori Nonaka, Masahito Ikawa, Tadashi Baba, Kenji Miyado, Kazuo Inaba
2. 発表標題 Calaxin is essential for ciliary formation in nodal monocilia but not in sperm flagella or epithelial multicilia
3. 学会等名 XIII International Symposium on Spermatology (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kogiku Shiba, Taichi Sakano, Toshiaki Furuta, Eiji Fujiwara, Shoji A. Baba, Kazuo Inaba
2. 発表標題 cAMP modulates Ca ²⁺ -mediated regulation of sperm flagellar waveform
3. 学会等名 第56回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Shibata, Katsushi Yamaguchi, Shuji Shigenobu, Kogiku Shiba, Kazuo Inaba
2. 発表標題 Identification of a novel protein CTEN064 in giant compound cilia in the ctenophore and its role in the coordinated ciliary movement
3. 学会等名 第56回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Hiroyuki Iwamoto, Kei Jokura, Kazuo Inaba
2. 発表標題 The comb plate of ctenophore is a nearly perfect giant single protein crystal that moves
3. 学会等名 第56回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yuji Mizotani, Mayu Suzuki, Hidenori Watanabe, Kogiku Shiba, Kazuo Inaba, Kohji Hotta, Kotaro Oka, Etsu Tashiro, Masaya Imoto
2. 発表標題 Chemical genetics reveal the role of 14-3-3 epsilon a in Ciona notochord tubulogenesis
3. 学会等名 International Tunicate Meeting (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Kinoshita, N., Shiba, K., Inaba, K., Umezawa, T., Motomura, T.
2. 発表標題 Effect of sex pheromone on the sign of phototaxis in brown algal male gametes
3. 学会等名 11th International Phycological Congress (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 佐野 マリコ, 柴 小菊, 稲葉 一男
2. 発表標題 カルボニックアンヒドラーゼを介したカレイ類精子運動のCO2 阻害効果：種間比較解析
3. 学会等名 日本動物学会第88回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 柴 小菊, 坂野 太一, 古田 寿昭, 藤原 英史, 馬場 昭次, 稲葉 一男
2. 発表標題 カルシウムイオンを介した精子鞭毛波形制御におけるcAMP の調整作用
3. 学会等名 日本動物学会第88回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 野村 真未, 阿閉 耕平, 広瀬 恵子, 柴 小菊, 稲葉 一男
2. 発表標題 Microtubule dynamics for rapid coiling movement of haptoneма in the haptophyte algae. ハプト藻に存在するハプトネマの急速コイリング運動における微小管ダイナミクス
3. 学会等名 “メカニカルコミュニケーションが生み出す生体運動の多様性”, 第55回日本生物物理学会年会 (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 城倉圭, 柴田大輔, 山口勝司, 柴小菊, 重信秀治, 稲葉一男
2. 発表標題 カプトクラゲ櫛板を構成する新規タンパク質の同定
3. 学会等名 第8回繊毛研究会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Kazuo Inaba
2. 発表標題 Light-responsive regulation of ciliary motility by a novel subunit of axonemal dynein with a photoreceptor protein
3. 学会等名 International Workshop Dynein 2017 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Kogiku Shiba, Taichi Sakano, Toshiaki Furuta, Eiji Fujiwara, Shoji A Baba, Kazuo Inaba
2. 発表標題 cAMP modulates Ca ²⁺ -mediated regulation of sperm flagellar waveform
3. 学会等名 International Workshop Dynein 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Kei Jokura, Daisuke Shibata, Katsushi Yamaguchi, Shuji Shigenobu, Yumiko Makino, Kogiku Shiba, Kazuo Inaba
2. 発表標題 CTEN064 is a SMC-domain containing protein that connects multiple axonemes in the comb plates of ctenophore
3. 学会等名 International Workshop Dynein 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Kazuo Inaba (Editor, K Hirose)	4. 発行年 2019年
2. 出版社 CRC Press	5. 総ページ数 375-410
3. 書名 Handbook of Dynein	

〔産業財産権〕

〔その他〕

筑波大学下田臨海実験センター稲葉研究室 http://www.shimoda.tsukuba.ac.jp/~inaba/
--

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
研究分担者	竹田 扇 (Takeda Sen) (20272429)	山梨大学・大学院総合研究部・教授 (13501)	
研究分担者	昆 隆英 (Kon Takahide) (30332620)	大阪大学・理学研究科・教授 (14401)	
研究分担者	若林 憲一 (Wakabayashi Ken-ichi) (80420248)	東京工業大学・科学技術創成研究院・准教授 (12608)	

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	広瀬 恵子 (Hirose Keiko) (90357872)	国立研究開発法人産業技術総合研究所・生命工学領域・主任 研究員 (82626)	
連携 研究者	木越 英夫 (Kigoshi Hideo) (90169839)	筑波大学・数理物質系・教授 (12102)	
連携 研究者	北 将樹 (Kita Masaki) (30335012)	筑波大学・数理物質系・准教授 (12102)	
連携 研究者	柴 小菊 (Shiba Kogiku) (70533561)	筑波大学・生命環境系・助教 (12102)	
連携 研究者	山本 遼介 (Yamamoto Ryosuke) (10743114)	大阪大学・理学研究科・助教 (14401)	
連携 研究者	久富 理 (Osamu Kutomi) (60773728)	山梨大学・大学院総合研究部・助教 (13501)	