

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 19 日現在

機関番号：13301

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24770149

研究課題名(和文) 高速原子間力顕微鏡による脚の短いプロセッシブミオシンの運動メカニズムの解明

研究課題名(英文) Study on the motile mechanisms for processive myosins with short legs using high-speed atomic force microscopy

研究代表者

古寺 哲幸 (Kodera, Noriyuki)

金沢大学・バイオAFM先端研究センター・准教授

研究者番号：30584635

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：ミオシン6とミオシン10は、アクチンフィラメント上を移動する2つの脚をもつモータータンパク質である。興味深いことに、脚の長さが短いにもかかわらず、大きな歩幅で運動することが分かっている。しかしながら、それらが運動する最中の構造的な情報は一切得られていないため、その運動メカニズムは未解明であった。本研究では、高速原子間力顕微鏡を用いて、運動中のミオシン6とミオシン10の構造形態を高い時間・時間分解能で直接観察することを行った。その結果、各ミオシンが大きな歩幅と小さな歩幅をとりながら、ふらふらと一方向に進む運動を直接観察することに成功し、各ミオシンの運動メカニズムの理解を深めることができた。

研究成果の概要(英文)：Myosin 6 and 10 are two-headed molecular motors that move along actin filaments. Intriguingly, it is known that these motors move with a large stride than that expended from their leg length. However, their functional mechanisms have not been elucidated yet, due to the lack of structural evidence. Here, we applied high-speed atomic force microscopy to directly observe their structural dynamics at high spatiotemporal resolution. Net wiggly processive movements with large and small strides performed by these myosins were directly visualized. The large stride was made by a lever-arm extension in their tail domain. The direct evidence obtained here should lead to better understanding the functional mechanism of these myosins.

研究分野：生物物理学

キーワード：ミオシン アクチン モータータンパク質 一分子計測・走査 原子間力顕微鏡

1. 研究開始当初の背景

ミオシン6とミオシン10は、細胞内で小胞輸送や特定の構造を保持するためのアンカーとして機能している。構造的には、どちらのミオシンもコイルドコイルによってホモダイマーを形成し、そのコイルドコイルにつながる2本の“脚”(レバーアーム部)と、その先の“足”(モーター部)で構成されている。どちらのミオシンの脚の長さは、胞内で小胞輸送を担うミオシン5のそれと比べて、ミオシン10(図1e)は半分、ミオシン6に至っては3分の1(図1a)しかない。

これらのミオシンは、一分子でアクチンフィラメントから解離することなく長距離移動することができる(プロセッシブ運動できる)ため、蛍光顕微鏡などを用いて国内外に研究が活発に行われてきている。また、ミオシン6は、アクチンのマイナス端に向かって移動する唯一のミオシンであることも精力的に研究されてきている理由となっている。その中でも驚く研究結果は、これらのミオシンが構造的に予想されていた歩幅(約12nm)よりも大きな歩幅(アクチンフィラメントのヘリカルハーフピッチに相当する約36nm)で前進運動することである(Rock *et al.*, *PNAS* (2001); Nishikawa *et al.*, *BBRC* (2002))。すなわち、脚の長さが長いミオシン5と同様の歩幅で運動する。このことは、ミオシンの運動メカニズムを説明するのに広く受け入れられているレバーアーム説と矛盾するため、大きな注目を集めていた。

その後、レバーアーム部の後に続くコイルドコイル領域の一部が運動中に解けることで、剛直なヘリックス(SAHドメイン)を作り、約36nmの歩幅を確保していることを示唆する結果が報告され(図1a, e)(Spudich & Sivaramakrishnan, *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* (2010); Sun *et al.*, *Nat. Struct. Mol. Biol.* (2010))、これらのミオシンの運動もレバーアーム説に従って運動していることが提唱された。しかしながら、その構造形態をとったアクトミオシン複合体の構造的証拠は提出されていなかった。これまでに唯一得られているアクトミオシン6の電子顕微鏡写真では、運動中の条件を撮影したにも関わらず、2つのモーター部を大きく広げた構造は全く確認できず、2つのモーター部が隣り合うアクチンのサブユニット上に寄り添うような形で結合しているもののみしか観察できない(図1dの矢尻記号に注目)。そのため、レバーアーム説とは違う運動モデルも提唱されていた(Nishikawa *et al.*, *BBRC* (2002))。また、ミオシン10に関してはアクチンフィラメントと結合した構造情報は一切得られていなかった。

また近年では、運動中のこれらのミオシンを高速・高感度カメラ技術や偏光技術などを用いて蛍光顕微鏡観察すると、大小の歩幅で運動する様子が見られ、単純なハンドオーバーハンド運動では説明できない振る舞いも報告されている。このように盛んに研究されて

きているが、その運動メカニズムに関する統一見解は得られていなかった。より直接的な手法でこれらの脚の短いプロセッシブミオシンの運動を観察することが望まれていた。

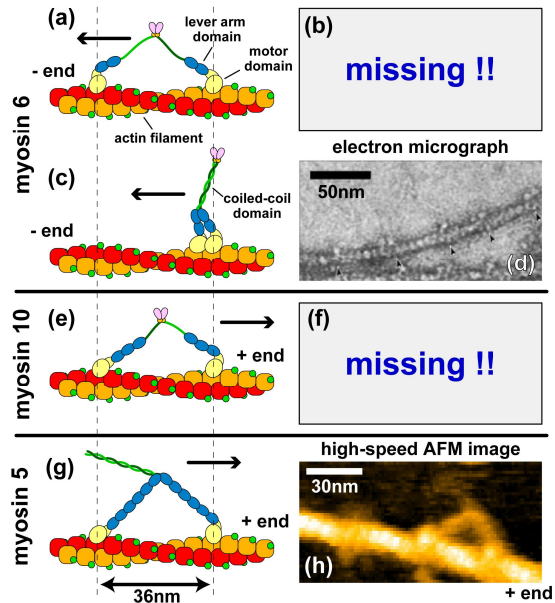


図1: プロセッシブミオシンのモデル構造と構造的証拠

2. 研究の目的

研究代表者は、溶液中で生体分子をナノメートルスケールの解像度で観察できる唯一の顕微鏡である原子間力顕微鏡(Atomic Force Microscope: AFM)の高速化にこれまで取り組み、ビデオレート程度(20 - 50 ms/frame)の時間分解能を持った世界最高性能の高速原子間力顕微鏡(高速AFM)を実現してきた(Ando *et al.*, *PNAS* (2001); Ando *et al.*, *Annu. Rev. Biophys.* (2013))。そこで、本研究課題では、この高速AFMを用いて、運動中のミオシン6とミオシン10の構造形態変化を直接観察することで、その動作メカニズムを解明することを目的とした。

3. 研究の方法

高速AFMは、研究代表者が自ら開発してきた、高速走査技術や高速制御技術が搭載された最新式のものを用いた。ミオシン6とミオシン10の運動観察が効率よく進められるように、必要に応じて機械部品や電気回路を開発・改良を行った。ミオシン6のサンプルは994 aa以降に、ミオシン10のサンプルは939 aa以降に、それぞれ、ロイシンジッパー、もしくは、ミオシン5のコイルドコイルを付加することでダイマー化が担保されたものを用いた。これらのサンプルに関する知見は、これまでに蓄積されており、高速AFMで得られた結果の妥当性を評価する上で重要と考えた。運動アッセイの実験系には、生体適合性の脂質二重膜を用いて、特定の生体分子の活性を保ったまま観察基板に固定する手法を用いた(Uchihashi *et al.*, *Nat. Protocols* (2012))。この実験系は、同じくミオシンスー

パーファミリーに属するミオシン 5 の運動観察において有用性が実証されている (図 1h) (Kodera *et al.*, *Nature* (2010))。

4 . 研究成果

上記の運動アッセイの実験系を用いて、ATP 存在下で運動中のミオシン 6 とミオシン 10 の構造形態変化を直接観察したところ、どちらのミオシンも大小のステップサイズで、前進運動、ならびに、まれな後進運動を起こしながら、正味にはそれぞれ、アクチンフィラメントのマイナス端方向、プラス端方向へ進むことが直接観察された。そのときの運動様は、ハンドオーバーハンド様とインチワーム様が混在していた。この結果は、近年報告された蛍光顕微鏡法の結果と矛盾しない (Nishikawa *et al.*, *Cell* (2010); Sun *et al.*, *Nat. Struct. Mol. Biol.* (2010))。また、2つのモーター部を大きく広げた構造形態をとることで大きなステップ運動をすることが直接的に可視化された (図 2a, b)。ミオシン 10 のこのときの構造形態を詳細に解析すると、各脚の中ほどから2つの脚が結合する付近の高さは (モーター部とは反対側の部分)、軽鎖結合部位の高さ (約 3 nm) では説明できない、高さが 1.5 nm 程度の高さを持っていた。この高さは、ヘリックスの高さ (1.1 nm) と近いので、本研究で初めて、これまで提唱されていた SAH ドメインを直接可視化できたと言える。一方、ミオシン 6 のその部位に対応する部分の高さは SAH に対応する 1.1 nm よりも高く観察されることがあることから、SHA ドメインというよりは、何らかの構造物があることが示唆される。このことは、Unfold したプロキシマルテール部位 (図 2 では青色で描かれている部位) に第 3 のカルモジュリンが結合しているという最近の報告と矛盾しない (Mukherjea *et al.*, *Cell Reports* (2014))。これに関して、ミオシン 6 が運動中に2つのモーター部を大きく広げた構造をとっているときに、ミオシン 6 の脚のどの部分が広がっているのかが世界で論争中であり、2つのモデルが提唱されている。1つ目のモデルは、コイルドコイル部が裂けるとするモデルで (Spink *et al.*, *Nat. Struct. Mol. Biol.* (2008))、 図 2a ではそのような構造形態をとっているように見える。また、2つ目のモデルは、レバーアームの直下が延びるとするモデルで (Mukherjea *et al.*, *Mol Cell* (2009))、 図 2b においてはそのような構造形態が観察されている。つまり、まだ空間分解能が十分ではないが、高速 AFM による直接観察からは、どちらのモデルも成立していることがサポートされる。

また、運動中に2つのモーター部を大きく広げた構造をとっているときに、前方のモーター部が後ろ向きに傾いている状態から、前方に傾く様子がいくらかの頻度で観察された。この現象は、2つのモーター部を大きく広げた構造をとっている時間が長いほどよ

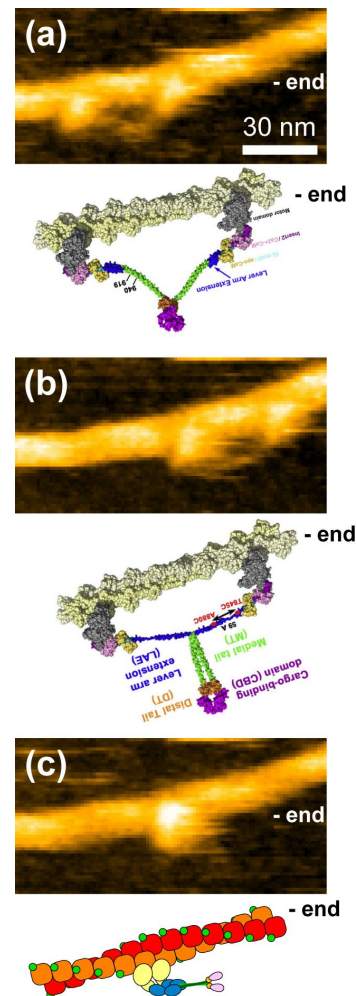


図 2: 高速 AFM で観察されたミオシン 6 の運動中の代表的な構造形態

く観察される傾向があった。ミオシン全般の ATPase 反応を鑑みると、この現象は、リン酸放出、もしくは ADP 放出の化学状態と関連した構造変化であることが考えられる。ミオシン 6 の運動において、この現象の出現頻度について論争になっている (Sun *et al.*, *PNAS* (2010))。ここでの AFM 観察の結果は、Sunらの観察結果を支持する直接証拠となっているといえる。一方、ミオシン 10 においては、この現象の存在は考慮されていないので (Sun *et al.*, *Nat. Struct. Mol. Biol.* (2010))、本研究での AFM 観察の直接的な構造証拠は、ミオシン 10 の運動様式を理解するうえで重要な成果といえる。また、この現象は、1 μ M 程度の低濃度 ATP で運動中のミオシン 5 では観察されなかった現象であるため、SAH ドメインのような、通常のレバーアーム部よりも柔らかい部位が挿入されているミオシンに特異的な運動現象なのかもしれない。SAH ドメインを含むミオシンとして、ミオシン 7 があるが、同様の運動を行っていることが示唆される。

また、どちらのミオシンもミオシン 5 で観察されたように (Kodera *et al.*, *Nature* (2010))、運動中に2つの足でアクチンフィラメント

に結合しているときに、前足が解離し、再結合する様子が頻りに観察された。この振舞いは、低濃度 ATP 存在下 ATP 非存在下でも見られたため、自発的な振舞いであることが示唆され、近年の池崎らの報告とも矛盾しない (Ikezaki *et al.*, *PLoS One* (2013))。この運動に伴って、2つのモーター部が隣り合うような構造形態になることが多くみられ、インチワーム様の運動の構造基盤となっていることの証拠を初めて得たといえる。

また、過去の電子顕微鏡観察でも観察されていたような、2つのモーター部が隣り合うアクチンのサブユニット上に寄り添うような形で結合する様子もどちらのミオシンでも可視化された (図2c)。この構造形態でアクチンフィラメント上に滞在している時間はミオシン6で特に長かった。この結果は、過去のミオシン6の電子顕微鏡観察とも矛盾しない。この構造形態は、細胞内の特定の構造を保持するためのアンカーとしても働くミオシン6やミオシン10の機能を説明するものであると考える。

以上、高速 AFM によって、動作中の脚の短いプロセッシングミオシンであるミオシン6とミオシン10を直接観察することによって、これまでの手法で示唆されていた運動に対する直接証拠を提出できただけではなく、これまでの手法の時間空間分解能では未発見だった運動を新たに見つけることができた。それゆえ、それぞれのミオシンに関する運動メカニズムをより詳細に明らかにすることができたといえる。現在、それぞれのミオシンについての観察結果に関する論文を準備中である。本研究において、2つの脚を持つミオシンの運動において、2つの脚のレバーアームの運動が主要な役割を果たすことが直接的に明らかになった。では、単頭でプロセッシングに運動するとされるミオシン9はどのように運動しているのだろうか？ミオシン9の運動様式や運動の方向性を巡っては、未だ混沌としている状況なので (Inoue *et al.*, *Nat. Cell Biol.* (2003); O'Connell *et al.*, *Nat. Cell Biol.* (2003))、高速による AFM による直接観察によって、この状況を打破し、ミオシン9の運動メカニズムを理解できるかもしれない。延いては、ミオシンモーター全般に関する理解を深めることができるかもしれない。

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 14 件)

1. Davies, T., Kodera, N., Kaminski Schierle, G. S., Rees, E., Erdelyi, M., Kaminski, C. F., Ando, T., & Mishima M. CYK4 Promotes Antiparallel Microtubule Bundling by Optimizing MKLP1 Neck Conformation. *PLoS biology* **13**, e1002121 (2015). (査読有)

有)

doi: 10.1371/journal.pbio.1002121

2. Ngo, K. X., Kodera, N., Katayama, E., Ando, T. & Uyeda, T. Q. Cofilin-induced unidirectional cooperative conformational changes in actin filaments revealed by high-speed atomic force microscopy. *eLife* **4**, e04806 (2015). (査読有)
doi:10.7554/eLife.04806
3. Kodera, N., Uchida, K., Ando, T. & Aizawa, S. Two-Ball Structure of the Flagellar Hook-Length Control Protein FliK as Revealed by High-Speed Atomic Force Microscopy. *J Mol Biol* **427**, 406-414 (2015). (査読有)
doi:10.1016/j.jmb.2014.11.007
4. Preiner, J., Kodera, N., Tang, J., Ebner, A., Bramshuber, M., Blaas, D., Gelbmann, N., Gruber, H.J., Ando, T., & Hinterdorfer, P. IgGs are made for walking on bacterial and viral surfaces. *Nature communications* **5**, 4394 (2014). (査読有)
doi:10.1038/ncomms5394 (2014).
5. Kodera, N. & Ando, T. The path to visualization of walking myosin V by high-speed atomic force microscopy. *Biophys Rev* **6**, 237-260 (2014). (査読有)
doi:10.1007/s12551-014-0141-7
6. Ishino, S., Yamagami, T., Kitamura, M., Kodera, N., Mori, T., Sugiyama, S., Ando, T., Goda, N., Tenno, T., Hiroaki, H., & Ishino, Y. Multiple interactions of the intrinsically disordered region between the helicase and nuclease domains of the archaeal Hef protein. *The Journal of biological chemistry* **289**, 21627-21639 (2014). (査読有)
doi:10.1074/jbc.M114.554998
7. 古寺哲幸, 内橋貴之, 安藤敏夫. 高速原子間力顕微鏡による生体分子のナノ動態撮影. *日本物理学会誌* **69**, 456-464 (2014). (査読無)
<http://ci.nii.ac.jp/naid/110009830628>
8. Hashimoto, M., Kodera, N., Tsunaka, Y., Oda, M., Tanimoto, M., Ando, T., Morikawa, K., & Tate, S.-i. Phosphorylation-Coupled Intramolecular Dynamics of Unstructured Regions in Chromatin Remodeler FACT. *Biophysical Journal* **104**, 2222-2234 (2013). (査読有)
doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.bpj.2013.04.007
9. Ando, T., Uchihashi, T. & Kodera, N. High-Speed AFM and Applications to Biomolecular Systems. *Annual Review of Biophysics* **42**, 393-414 (2013). (査読有)
doi:10.1146/annurev-biophys-083012-130324
10. 内橋貴之, 古寺哲幸. リアルタイム原子間力顕微鏡の開発とたんぱく質の機能動

- 態イメージング. *光学* **42**, 89-94 (2013). (査読有)
http://osj-jsap.jp/publication/kogaku_42_2.html
11. Uchihashi, T., **Kodera, N.** & Ando, T. Guide to video recording of structure dynamics and dynamic processes of proteins by high-speed atomic force microscopy. *Nature Protocols* **7**, 1193-1206, (2012). (査読有)
 doi:10.1038/nprot.2012.047.
 12. Nojima, T., Konno, H., **Kodera, N.**, Seio, K., Taguchi, H., & Yoshida, M. Nano-scale alignment of proteins on a flexible DNA backbone. *PLoS One* **7**, e52534 (2012). (査読有)
 doi:10.1371/journal.pone.0052534
 13. Ando, T., Uchihashi, T. & **Kodera, N.** High-Speed Atomic Force Microscopy. *Jpn. J. Appl. Phys.* **51**, 08ka02 (2012). (査読有)
 doi:10.1143/Jjap.51.08ka02
 14. Ando, T. & **Kodera, N.** Visualization of mobility by atomic force microscopy. *Methods Mol. Biol.* **896**, 57-69 (2012). (査読有)
 doi:10.1007/978-1-4614-3704-8_4
- [学会発表](計 24 件)(主要なもの)
 (国際会議招待講演)
1. **Kodera, N.** High-speed atomic force microscopy for video imaging of functioning biological molecules. 2nd International Conference and Exhibition on Materials Science & Engineering Las Vegas, USA (2013 年 10 月 7 日 ~ 10 月 9 日). [国際会議招待講演]
 2. **Kodera, N.**, Dora, S. & Ando, T. Intrinsically disordered proteins studied by high-speed atomic force microscopy. XV. Annual Linz Winter Workshop Linz, Austria (2013 年 2 月 15 日 ~ 2 月 18 日). [国際会議招待講演]
 3. **Kodera, N.**, Dora, S. & Ando, T. Imaging study on intrinsically disordered proteins by high-speed atomic force microscopy. 3rd Kanazawa Bio-AFM Workshop Kanazawa, Japan (2012 年 11 月 5 日 ~ 11 月 8 日). [国際会議招待講演]
 (国内会議招待講演)
 4. **古寺哲幸.** 液中ナノメートル世界をビデオ撮影できる高速原子間力顕微鏡. 大阪市立大学大学院理学研究科/理学部 生物学学科 Seminar series 大阪市立大学 (2015 年 2 月 13 日). [国内会議招待講演]
 5. **古寺哲幸.** 内橋貴之, 安藤敏夫. 高速 AFM の開発とバイオへの応用. 日本学術振興会「先端ナノデバイス・材料テクノロジー第 151 委員会」平成 26 年度第 5 回研究会「先端ナノ計測技術と材料」早稲田大学研究開発センター (2014 年 11 月 14 日). [国内会議招待講演]
 6. **古寺哲幸.** 内橋貴之, 安藤敏夫. 新規高速 AFM 走査モードで解明するミオシン V の化学-力学エネルギー変換機構. 第 14 回日本蛋白質科学会年会 ワークピア横浜/横浜産貿ホール マリネリア (2014 年 6 月 25 日 ~ 6 月 27 日). [国内会議招待講演]
 7. **古寺哲幸.** 内橋貴之, 安藤敏夫. Walking mechanism of myosin V revealed by high-speed AFM. 231st IMEG seminars & Minisymposium: ATP/GTP 駆動分子マシナリーの高速 AFM イメージングと分子機構解明の進展 熊本大学発生病学研究所 (2014 年 2 月 20 日 ~ 2 月 21 日). [国内会議招待講演]
 8. **Kodera, N.**, Uchihashi, T., Yagi, K. & Ando, T. Chemomechanical coupling mechanism of myosin V revealed by high-speed AFM. 第 51 回日本生物物理学会年会 国立京都国際会館 (2013 年 10 月 28 日 ~ 10 月 30 日). [国内会議招待講演]
 9. **古寺哲幸.** 機能中のタンパク質をリアルタイム撮影できる高速原子間力顕微鏡. 第 22 回日本バイオイメージング学会学術集会 東京大学薬学部講堂 (2013 年 9 月 14 日 ~ 9 月 16 日). [国内会議招待講演]
 10. **古寺哲幸.** 高速原子間力顕微鏡による生体分子のナノ動態撮影. 第 68 回日本物理学会年次大会 広島大学・東広島キャンパス (2013 年 3 月 26 ~ 29 日). [国内会議招待講演]
 11. **古寺哲幸.** 田原悠平, 笠井大司, 宮田真人, 相沢慎一, 安藤敏夫. 高速原子間力顕微鏡 (高速 AFM) で捉えた運動マシナリー. 第 85 回日本生化学会大会 福岡国際会議場, 福岡 (2012 年 12 月 14 ~ 16 日). [国内会議招待講演]
 12. **古寺哲幸.** 内橋貴之, 安藤敏夫. 高速原子間力顕微鏡による生体分子のライブイメージング. 生理研研究会「電子顕微鏡機能イメージングの医学・生物学への応用」岡崎コンファレンスセンター, 岡崎 (2012 年 10 月 24 ~ 25 日). [国内会議招待講演]
 13. **古寺哲幸.** 高速 AFM によるミオシン V の運動機構に関する研究. ナノプローブテクノロジー第 167 委員会 第 68 回研究会 旅館清山コンベンションホール, 福島県 (2012 年 10 月 18 ~ 19 日). [国内会議招待講演 (受賞講演)]
 14. **古寺哲幸.** 高速スキャン AFM. 平成 24 年度 新学術領域研究 キックオフミーティング 運動超分子マシナリーが織りなす調和と多様性 名古屋大学 (2012 年 9 月 24 日). [国内会議招待講演]
 15. **古寺哲幸.** 内橋貴之, 安藤敏夫. Direct observation of structural dynamics of biological molecules by high-speed atomic force microscopy. 第 50 回日本生物物理学会年会 名古屋大学 (2012 年 9 月 22 ~ 24

- 日). [国内会議招待講演]
16. **古寺哲幸**, 内橋貴之, 安藤敏夫. 高速原子間力顕微鏡による生体分子の構造ダイナミクスの観察. 高分子学会 バイオ・高分子研究会 三谷温泉・松風園, 愛知県 (2012年9月21~22日). [国内会議招待講演]
 - (一般学会発表)
 17. **古寺哲幸**, 内橋貴之, 安藤敏夫. ATP非存在下で機械的刺激に誘起されて起こるミオシンVの一方方向性運動. 2015年生体運動合同班会議 学習院大学 (2015年1月7日~1月9日). [一般発表・口頭]
 18. Sano, S., **Kodera, N.**, Safer, D., Sweeney, L. & Ando, T. Direct observation of functioning myosin VI by high-speed AFM. 第52回日本生物物理学会年会 札幌コンベンションセンター (2014年9月25日~9月27日). [一般発表・ポスター]
 19. Ngo, K., **Kodera, N.**, Katayama, E., Nagasaki, A., Ando, T., & Uyeda, T. Cofilin-induced unidirectional cooperative conformational changes of actin filaments visualized by high speed atomic force microscopy. 第52回日本生物物理学会年会 札幌コンベンションセンター (2014年9月25日~9月27日). [一般発表・ポスター]
 20. **Kodera, N.**, Uchihashi, T. & Ando, T. ATP-less walking of myosin V on actin filaments. 第52回日本生物物理学会年会 札幌コンベンションセンター (2014年9月25日~9月27日). [一般発表・ポスター]
 21. **Kodera, N.**, Uchihashi, T. & Ando, T. ATP-less movement of myosin V. Gordon Research Conferences, Muscle & Molecular Motors, Resolving the Molecular Mechanisms of Contractile Biology Mount Snow Resort, West Dover, VT (2014年7月6日~7月11日). [一般発表・ポスター]
 22. Ngo, K., **Kodera, N.**, Nagasaki, A., Ando, T. & Uyeda, T. Video imaging of cofilin-induced actin filament severing by high-speed AFM. the Biophysical Society 58th Annual Meeting San Francisco, CA (2014年2月15日~2月19日). [一般発表・ポスター]
 23. Sakiyama, Y., **Kodera, N.**, Sato, O., Ikebe, M. & Ando, T. Walking mechanism of myosin X revealed by high-speed AFM. 第51回日本生物物理学会年会 国立京都国際会館 (2013年10月28日~10月30日). [一般発表・ポスター]
 24. Sakiyama, Y., **Kodera, N.**, Sato, O., Mitsuo, I. & Ando, T. Direct observation of walking behavior of myosin X by high-speed atomic force microscopy. 第50回日本生物物理学会年会 名古屋大学・東山キャンパス, 名古屋 (2012年9月22日~9月24日). [一

一般発表・ポスター]

[図書](計4件)

1. Uchihashi, T., **Kodera, N.** & Ando, T. in Atomic Force Microscopy in Nanobiology (ed Kunio Takeyasu) Ch. 8, page: 143-176 (437) (Pan Stanford Publishing, 2014).
2. Uchihashi, T., **Kodera, N.** & Ando, T. in Single-molecule Studies of Proteins Vol. 2 Biophysics for the Life Sciences (ed Andres F. Oberhauser) Ch. 5, page: 119-147 (Springer New York, 2013).
3. Ando, T. et al. in Atomic Force Microscopy in Liquid (eds A.M. Baró & R.G. Reifenger) Chapter 7, 189-210 (Wiley-VCH, 2012).
4. Ando, T. & **Kodera, N.** in Intrinsically Disordered Protein Analysis Vol. 896 Methods in Molecular Biology (eds VN. Uversky & AK. Dunker) page: 57-69 (Humana Press, 2012).

[産業財産権]

出願状況(計0件)
該当なし

取得状況(計0件)
該当なし

[その他]

ホームページ等

1. 金沢大学生物物理学研究室
<http://www.s.kanazawa-u.ac.jp/phys/biophys/index.htm>
2. 金沢大学理工研究域バイオ AFM 先端研究センター
http://www.se.kanazawa-u.ac.jp/bioafm_center/index.htm
3. 金沢大学研究者情報
<http://ridb.kanazawa-u.ac.jp/public/detail.php?id=3403&page=1&search=1&keyword=Kodera&andor=AND&tgt1=1&tgt2=&tgt3=&tgt4=>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

古寺 哲幸 (KODERA NORIYUKI)
金沢大学・理工研究域・バイオ AFM 先端研究センター・准教授
研究者番号: 30584635

(2) 研究分担者

該当なし

(3) 連携研究者

該当なし