

令和元年5月28日現在

機関番号：12601

研究種目：新学術領域研究(研究領域提案型)

研究期間：2014～2018

課題番号：26113004

研究課題名(和文) ncRNAの細胞内局在に基づいたネオタクソノミの確立

研究課題名(英文) Establishment of RNA neo-taxonomy based on ncRNA cellular localizations

研究代表者

塩見 美喜子(Siomi, Mikiko)

東京大学・大学院理学系研究科(理学部)・教授

研究者番号：20322745

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 152,100,000円

研究成果の概要(和文)：塩見グループは、継代可能なショウジョウバエ卵巢由来体細胞OSCを用いて(1) piRNA前駆体の選択性機構、(2) piRNA合成の場合Yb body形成機構、(3) Piwi-piRNA複合体の核移行機構の作用機序を明らかにすることを目的として研究を進めた。各テーマに関して研究成果を論文として発表することができた。大野グループは、哺乳動物細胞で多量に発現するlncRNAの核内保持機構の作用機序を明らかにする研究を進めた。lncRNAの代表例であるNeat1 RNAの核内保持機構に関して研究を進め仮説を証明するに至った。現在、その成果を論文にまとめるべく論文投稿準備中である。

研究成果の学術的意義や社会的意義

piRNAはトランスポゾンの抑制を介して生殖ゲノムの品質を管理する。piRNAの機能異常はトランスポゾンの脱抑制やゲノム損傷を引き起こし、卵・精子形成の異常や不稔を導く。よってpiRNA機構は有性生殖を伴う生物にとって不可欠な分子機構であり、この仕組みを理解することは学術的、社会的観点から非常に意義高い。これまで生体内で起こる様々な現象はタンパク質をコードする遺伝子の機能によって担われていると考えられていたが、それでは説明がつかないことが多々ありlncRNA研究の重要性が浮上した。lncRNAの機能を正確に知る上でlncRNA核内保持機構の作用機序解明は非常に意義高いと言える。

研究成果の概要(英文)：The Siomi group has investigated to elucidate the molecular mechanisms of (1) piRNA precursor selection, (2) Yb body formation, and (3) nuclear localization of the Piwi-piRNA complex. For this, the Siomi group has used cultured ovarian somatic cells in which the Piwi-piRNA complex is fully functional in transposon silencing. The Siomi group published several papers in this 5-year project. The Ohno group has investigated to understand the mechanism underlying the nuclear retention of nuclearly located lncRNAs, particularly of Neat1 RNA, and came to the point to propose the model for the event. Currently, the Ohno group is preparing the manuscript.

研究分野：機能生物学

キーワード：ncRNA 細胞内局在

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19（共通）

1. 研究開始当初の背景

真核生物のゲノムからは多種多様なRNA種が転写され、独自の生合成経路に沿って成熟化し、それぞれの機能を果たすために的確な細胞内部位に局在する。piRNAは、トランスポゾンの利己的転移を抑制することによって生殖ゲノムの品質をまもるncRNAである。piRNAはPIWIタンパク質と作動装置RISCを形成し、標的の発現を抑制するが、他の小分子RNAとは異なり、生殖細胞系列特異的であることやDicer非依存的に生合成されるといった特徴をもつ。piRNAの作動原理の解明は、生殖系疾患の創薬へ結びつく可能性を秘めており、幹細胞科学への貢献も期待されるため、国内外で精力的に研究されつつある。塩見は、ここ10年余りRNAサイレンシング研究領域の第一線に位置し、特にpiRNA研究によってこの競争の激しい研究領域を牽引してきた。この間、長いこと機能が不明であったショウジョウバエ母性因子Armi、Tud、Zucや生殖幹細胞因子YbがpiRNA生合成因子であること、またYbが中核となって形成される細胞内構造体Yb bodyが、piRNA生合成やpiRISC形成の場であることなどを明らかにしてきた。piRNAは、piRNAクラスタから転写されるncRNAや特定のmRNA（3' UTR）を前駆体とし、独自のプロセッシング経路を経て成熟化する。これらのpiRNA前駆体はYb bodyやNuageといった核近傍構造体に局在するが、その選択的局在の仕組みは未だ不明である。そこで本研究では、piRNA前駆体をYb bodyやNuageへ選択的に導くための作動エレメント及びそれに結合するタンパク質によって制御される細胞内局在決定機構を明らかにし、piRNA生合成機構の全容解明を目指す。大野はこれまでに、同じRNA Pol IIによって転写されるmRNAとU snRNAが、なぜ異なる経路で核外に輸送されるのかという長年の問題に取り組み、RNA結合タンパク質hnRNP CがRNAの長さを測ることにより両RNAを識別し異なる輸送経路に振り分けることを明らかにした。ncRNAもmRNAやU snRNAと同様にPol IIによって転写される。これらのncRNAは、mRNAと同様に長大で、5' キャッピング・スプライシング・3' ポリア付加を経て産生されるにもかかわらず、その多くは核外輸送を受けずに核内に留まる。そこで本研究はmRNAとncRNAの核内における仕分け・振り分け機構の理解を目指す。

2. 研究の目的

真核生物ゲノムから産生される多くのncRNAは、mRNAと同様にPol IIによって転写される。しかし、mRNAが細胞質へと輸送され翻訳の基質となるのに対し、ncRNAの多くは核に局在して機能する。また核外輸送される一部のncRNAは、細胞質において特異的な構造体に局在する。こうしたRNAの的確な細胞内局在化は、個々のncRNAの機能を果たすために不可欠であるが、ncRNA特有の細胞内局在を規定する機構は全く分かっていない。本研究では、ncRNAの細胞内局在の決定機構に注目し、その特異性を担うncRNA上の目印を作動エレメントとして捉え、これを指標にしてncRNAを分類、ncRNAネオタクソノミの確立に資することを目的とする。塩見は、piRNA前駆体の細胞質における局在に着目した研究を行う。生殖細胞においてトランスポゾンの抑制に関与するpiRNAは、Yb bodyやNuageなどの核近傍構造体に局在して成熟型piRNAとなり、PIWIタンパク質と作動装置を形成することにより機能を発揮するが、その選択的局在化機構は不明である。そこで、piRNA前駆体のYb body/Nuageへの局在に必須な作動エレメントを同定し、ncRNAの細胞質における局在化機構を解明する。大野は、これまで独自にすすめてきたmRNAとU snRNAの特異的核外輸送経路に関する研究を発展させ、mRNAと核内繫留ncRNAとの間の仕分け・振り分けが、どのような機構でなされるかを解析する。本研究を通して、mRNAと同様にPol IIにより合成される様々なncRNAが、核内あるいは細胞質においてどのように峻別され、局在化し、それぞれの作動装置の形成に至るのかを明らかにすると共に、これにもとづいた新たなタクソンを確立する。

3. 研究の方法

塩見は、piRNAクラスタである *flamenco* 遺伝子座由来のpiRNA前駆体について、作動エレメントと考えられる共通のRNA配列を既に同定していた。さらに、核近傍の細胞質に存在する構造体である Yb body において、その形成の中核となる Yb タンパク質がこのエレメントに結合することを、抗 Yb 抗体を用いたクロスリンク免疫沈降法と次世代シーケンサーによる解析によって見出していた。塩見は、先行研究において、Yb の発現を RNAi によって低下させると piRNA 発現が著しく低下することを報告したが、上記の結果は *flamenco* 以外の piRNA クラスタ 遺伝子や mRNA の UTR に由来する piRNA 前駆体にも、同様の作動エレメントが存在し Yb と相互作用している可能性を強く示唆している。また、クロスリンク免疫沈降法で得られた RNA 配列を用いて、*flamenco* 以外の piRNA 遺伝子座に対してマッピングを行った結果、作動エレメントとして機能すると期待される複数の候補配列 (YbBR) を見出している。本研究では、YbBR を欠失した piRNA 前駆体や、YbBR を新たに piRNA の下流に挿入したトランスジーンを用い、piRNA の生成量や PIWI との結合への影響を解析することにより、YbBR のコアとなる配列候補を絞り込む。また、YbBR には特定の構造的特徴が見られるため、この構造を不安定化する YbBR 変異体を作成し、Yb との結合や piRNA の生合成への影響を解析する。さらには、Yb body の構成因子を網羅的に同定し、piRNA と YbBR との相互作用に与える影響を調べる。大野は、ncRNA の細胞内局在に関与する可能性のある因子のカタログ作りのため、hnRNP タンパク質、CBC、スプライシング因子、ポリ A 付加因子、mRNA 品質保証関連因子 (核内エキソソーム)、RNA 核外輸送因子など、一般的な mRNA の生合成過程で RNA に核内で結合する代表的なタンパク質因子群を、タグ付き融合タンパク質として安定発現する培養細胞株を樹立する。また、代表的な核内 ncRNA である Neat1、Malat1、Gomafu RNA の 3' 末端形成シグナル領域の配列を GFP の下流に連結したレポーター遺伝子の RNA 転写産物の局在を解析することにより、3' 末端形成が RNA の細胞内局在へ与える影響を解析する。

4. 研究成果

当初の計画に沿って、主にショウジョウバエ卵巣内体細胞株 OSC を用いて解析を進めた。まずは piRNA 生合成に関わる既存因子に対する抗体を作成し生化学的解析を進め、それらの Yb body 構成機構におけるヒエラルキーを明らかにした。また、Piwi-piRNA 複合体の核移行機構に関する研究を進め、Importin alpha が Piwi-piRNA 複合体の核移行に重要であることを見出すに至った。piRNA に結合していない Piwi は NLS を持つものの内部に隠されており、Importin alpha が結合できない状態にあること、この仕組みによって piRISC になった Piwi のみが選択的に核に移行されることを明らかにした。SF1 RNA helicase タンパク質 Armitage の解析を進め、Armitage は Yb が結合した piRNA 前駆体には安定的に結合するが、それ以外の RNA には、一旦は結合するものの ATP 加水分解によって得られるエネルギーを利用することによって速やかに解離することを明らかにした。また、Armitage は RNA 解きほぐし能を利用することによって piRNA 前駆体の構造をリラックスさせ piRNA 生合成を促すこともわかった。マウス Neat1_1 RNA 中に、この RNA の核内保持に必須である約 800 塩基長の領域を同定し、この領域に mRNA 前駆体のスプライシング因子が結合することを明らかにした。スプライシング阻害剤である FR901464 処理により、NEAT1_1 RNA の核内保持活性は解除され、同時にパラスペックルが消失した。このことから、NEAT1 RNA はスプライシングを受けないにもかかわらず、その核内保持は mRNA 前駆体の核内保持と共通の機構で行われており、その核内保持がパラスペックル形成に重要であることが強く示唆された。これらの成果は論文として発表した。現在、執筆中の論文に関しては今後投稿し、その成果を公表する予定である。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 16 件)

- ① Ishizu H, Kinoshita T, Hirakata S, Komatsuzaki C and Siomi MC. Distinct and collaborative functions of Yb and Armitage in transposon-targeting piRNA biogenesis. *Cell Rep.* 27: 1822-1835. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2019.04.029> 査読有
- ② Iezaki T, Horie T, Fukasawa K, Kitabatake M, Nakamura Y, Park G, Onishi Y, Ozaki K, Kanayama T, Hiraiwa M, Kitaguchi Y, Kaneda K, Manabe T, Ishigaki Y, Ohno M and Hinoi E. Translational control of Sox9 RNA by mTORC1 contributes to skeletogenesis. *Stem Cell Rep.* 11: 228-241. 2018. DOI: [10.1016/j.stemcr.2018.05.020](https://doi.org/10.1016/j.stemcr.2018.05.020) 査読有
- ③ Tomioka M, Shimobayashi M, Kitabatake M, Ohno M, Kozutsumi Y, Oka S and Takematsu H. Ribosomal protein uS7/Rps5 serine-223 in protein kinase-mediated phosphorylation and ribosomal small subunit maturation. *Scientific Rep.* 8: 2018. DOI: [10.1038/s41598-018-19652-z](https://doi.org/10.1038/s41598-018-19652-z) 査読有
- ④ Sakakibara K and Siomi MC. The PIWI-interacting RNA molecular pathway: Insights from cultured silkworm germline cells. *BioEssays* 40. 2018. DOI: [10.1002/bies.201700068](https://doi.org/10.1002/bies.201700068) 査読有
- ⑤ Lucas BA, Lavi E, Shiue L, Cho H, Katzman S, Miyoshi K, Siomi MC, Carmel L, Ares M, Maquat LE. Evidence for convergent evolution of SINE-directed Staufen-mediated mRNA decay. *PNAS.* 115: 968-973. 2018. DOI: [10.1073/pnas.1715531115](https://doi.org/10.1073/pnas.1715531115) 査読有
- ⑥ Yamashiro H and Siomi MC. PIWI-Interacting RNA in *Drosophila*: Biogenesis, Transposon Regulation, and Beyond. *Chem. Rev.* 2017. DOI: [10.1021/acs.chemrev.7b00393](https://doi.org/10.1021/acs.chemrev.7b00393) 査読有
- ⑦ Wang DO, Ninomiya K, Mori C, Koyama A, Haan M, Kitabatake M, Hagiwara M, Chida K, Takahashi S-I, Ohno M and Kataoka N. Transport granules bound with nuclear cap binding protein and exon junction complex are associated with microtubules and spatially separated from eIF4E granules and P bodies in human neuronal processes. *Front. Mol. Biosci.* 4: 2017. DOI: [10.3389/fmolb.2017.00093](https://doi.org/10.3389/fmolb.2017.00093) 査読有
- ⑧ Ninomiya K, Ohno M and Kataoka N. Dendritic transport element of human arc mRNA confers RNA degradation activity in a translation-dependent manner. *Genes Cells* 21: 1263-1269. 2016. DOI: [10.1111/gtc.12439](https://doi.org/10.1111/gtc.12439) 査読有
- ⑨ Shibata N, Kashima M, Ishiko T, Nishimura O, Rouhana L, Misaki K, Yonemura S, Saito K, Siomi H, Siomi MC, Agata K. Inheritance of a nuclear PIWI from pluripotent stem cells by somatic descendants ensures differentiation by silencing transposons in planarian. *Dev. Cell* 37: 226-237. 2016. DOI: [10.1016/j.devcel.2016.05.011](https://doi.org/10.1016/j.devcel.2016.05.011) 査読有
- ⑩ Matsumoto N, Nishimasu H, Sakakibara K, Nishida KM, Hirano T, Ishitani R, Siomi H, Siomi MC and Nureki O. Crystal structure of silkworm PIWI-clade Argonaute Siwi bound to piRNA. *Cell* 167: 484-497. 2016. DOI: [10.1016/j.cell.2016.08.041](https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.08.041) 査読有
- ⑪ Takeiwa T, Taniguchi I and Ohno M. Exportin-5 mediates nuclear export of SRP RNA in vertebrates. *Genes Cells* 20: 281-291. 2015. DOI: [10.1111/gtc.12218](https://doi.org/10.1111/gtc.12218) 査読有
- ⑫ Ishizu H, Iwasaki YW, Hirakata S, Ozaki H, Iwasaki W, Siomi H and Siomi MC. Somatic primary piRNA biogenesis driven by *cis*-acting RNA elements and *trans*-acting Yb. *Cell Reports* 12: 429-440. 2015. DOI: [10.1016/j.celrep.2015.06.035](https://doi.org/10.1016/j.celrep.2015.06.035) 査読有
- ⑬ Sakata T, Fujii K, Ohno M and Kitabatake M. Crt10 directs the cullin-E3 ligase Rtt101 to nonfunctional 25S rRNA decay. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 457: 90-94. 2015. DOI: [10.1016/j.bbrc.2015.03.041](https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2015.03.041) 査読有
- ⑭ Masaki S, Yoshimoto R, Kaida D, Hata A, Satoh T, Ohno M and Kataoka N. Identification of the specific interactors of the human lariat RNA debranching enzyme 1 protein. *Int. J. Mol. Sci.* 16: 3705-3721. 2015. DOI: [10.3390/ijms16023705](https://doi.org/10.3390/ijms16023705) 査読有
- ⑮ Murota Y, Ishizu H, Nakagawa S, Iwasaki WY, Shibata S, Kamatani MK, Saito K, Okano H, Siomi H and Siomi MC. Yb integrates piRNA intermediates and processing factors into perinuclear bodies to enhance piRISC assembly. *Cell Rep.* 8: 103-113. 2014. DOI: [10.1016/j.celrep.2014.05.043](https://doi.org/10.1016/j.celrep.2014.05.043) 査読有
- ⑯ Izumi H, McCloskey A, Shinmyozu K and Ohno M. p54nrb/ NonO and PSF promote U snRNA nuclear export by accelerating its export complex assembly. *Nucleic Acids Res.* 42: 3998-4007. 2014. DOI: [10.1093/nar/gkt1365](https://doi.org/10.1093/nar/gkt1365) 査読有

[学会発表] (計 40 件)

- ① 半場悠, 塩見美喜子. Understanding of common features of *cis*-elements promoting piRNA biogenesis and physiological significance of genic piRNAs in *Drosophila*. 第 20 回武田科学財団生命科学シンポジウム. 2019
- ② 山田紘実, 塩見美喜子. Biological significance of Papi phosphorylation in piRNA biogenesis in silkworm ovarian germ cells. 第 20 回武田科学財団生命科学シンポジウム. 2019

- ③ 榑原和洋, 塩見美喜子. Biochemical analysis of Ago3-dependent piRNA biogenesis and Ago3 phosphorylation. 第20回武田科学財団生命科学シンポジウム. 2019
- ④ 半場悠, 塩見美喜子. piRNA-cis-elementの探索及びgenic piRN 生合成の生理学的意義の解明. 第41回分子生物学会年会. 2018
- ⑤ 藤田あおい, 塩見美喜子. piRNA 生合成経路におけるVretenoとSister of Ybの機能解析. 第20回日本RNA学会年会. 2018
- ⑥ 半場悠, 塩見美喜子. Genic piRNA 生合成: 隠されたシス因子の同定と生理的意義. 第20回日本RNA学会年会. 2018
- ⑦ 竹岩俊彦, 大野睦人. mRNA様 long noncoding RNAの核局在化機構の解析. 第20回日本RNA学会年会. 2018
- ⑧ Kinoshita T and Siomi MC. Functional study of RNA helicase Armitage in *Drosophila* somatic piRNA pathway. The 13th Microsymposium on Small RNA Biology. 2018
- ⑨ Siomi MC. PIWI-Interacting RNA: Its Biogenesis and Functions. Keystone Symposia 2018, 2018
- ⑩ Siomi MC. Molecular mechanism of piRNA biogenesis. EMBO/EMBL Symposium. The Non-Coding Genome 2017. 2017
- ⑪ 芳本 玲, 谷口 一郎, 大野 睦人, 前田 明. 環状RNA (circRNA)の核外輸送機構の解明. 第40回日本分子生物学会年会. 2017
- ⑫ Siomi MC. How does RNA silencing maintain the integrity of germline genome? The 4th Symposium of Max-Planck-The University of Tokyo Center for Integrative Inflammolgy. 2017
- ⑬ Taniguchi I and Ohno M. Identification of RNA helicase used in U snRNA export. 第19回日本RNA学会年会. 2017
- ⑭ Dantsuji S, Taniguchi I and Ohno M. Systematic analysis of hnRNP C domains in sorting RNA polymerase II transcripts. 第19回日本RNA学会年会. 2017
- ⑮ Siomi MC. Molecular mechanism of Piwi-piRNA nuclear localization in ovarian somas. 第43回内藤コンファレンス. 2017
- ⑯ Dantsuji S, Taniguchi I and Ohno M. Systematic analysis of hnRNP C domains in sorting RNA polymerase II transcripts. The 15th International Student Seminar. 2017
- ⑰ Siomi MC. Activation of the ping-pong cycle in *Drosophila* ovarian somatic cells. EMBO Workshop 2016. 2016
- ⑱ Namba Y, Sato K and Siomi MC. Elucidation of molecular function of Maelstrom in the germline piRNA pathway. EMBO Workshop 2016. 2016
- ⑲ Hirakata S, Ishizu H and Siomi MC. Functional analysis of Yb protein, a piRNA biogenesis factor, in *Drosophila* ovarian somatic cells. RNA2016. 2016
- ⑳ Yamamoto H, Sumiyoshi T, Sato K, Siomi H and Siomi MC. Analysis of the nuage-like perinuclear structures induced by CRISPR-mediated deletion of the lethal (3) malignant brain tumor gene in *Drosophila* ovarian somatic cells. RNA2016. 2016
- ㉑ Siomi MC. Biogenesis of PIWI-interacting RNA. Regulatory & Non-Coding RNA 2016, 2016
- ㉒ Kitabatake M, Sakata T and Ohno M. Selective ubiquitination and degradation of defective 60S particles. RNA 2016. 2016
- ㉓ Kitabatake M, Sakata T and Ohno M. A bridge that links an E3 ubiquitin ligase complex and nonfunctional 60S ribosomal particles. RNA2016. 2016
- ㉔ Takeiwa T and Ohno M. Exportin-5 mediates nuclear export of SRP RNA in vertebrates. RNA 2016. 2016
- ㉕ 北畠真, 坂田知子, 大野睦人. 真核生物リボソームの品質管理に関わる新たな因子. 第4回RIBOSOME MEETING. 2016
- Ohno M. Nuclear export versus nuclear retention of RNA. IVR retreat. VR Retreat. 2016
- ㉖ Onishi R and Siomi MC. Analysis of Maelstrom function in piRISC-mediated transcriptional silencing of transposons. Epigenome Dynamics and Regulation in Germ Cells 2016. 2016
- ㉗ Siomi MC. piRNA biogenesis in *Drosophila*. IBS-CNRS Joint RNA Symposium 2016. 2016
- ㉘ Kitabatake M, Sakata T and Ohno M. Quality Control of Eukaryotic Ribosomes. The 18th Tokyo RNA Club - Ribosome and Translational Apparatus. 2016
- ㉙ 細山田舜, 塩見美喜子. CRISPR-Cas9 システムを用いたカイコ piRNA 因子変異培養細胞株の作製. BMB 2015. 2015
- ㉚ 木下達貴, 塩見美喜子. primary piRNA 生合成に必要なRNAヘリカーゼ Armitageの機能解析. BMB2015. 2015
- ㉛ Siomi MC. Piwi-interacting RNA-mediated transposon repression in *Drosophila*. ISNM2015. 2015
- ㉜ Ohno M. A cellular mechanism that sorts RNA transcripts according to their lengths. The 10th International Symposium for the Inter-institutional Network. 2015
- ㉝ Taniguchi I and Ohno M. HIV-1 Rev protein specifies the viral RNA export pathway by suppressing TAP/NXF1 recruitment. East Asia Joint Symposium 2015. 2015

- ③④北畠真, 坂田知子, 藤井耕太郎, 大野睦人. 真核生物 60S リボソームの品質管理とストレス応答経路との関わり. 第3回 RIBOSOME MEETING. 2015
- ③⑤Siomi MC. Biogenesis of PIWI-interacting RNAs in *Drosophila* germline. ComBio 2014. 2014
- ③⑥Siomi MC. Biogenesis of PIWI-interacting RNA. JAJRNA Meeting 2014. 2014
- ③⑦Yashiro R, Ogai A and Siomi MC. Regulatory mechanisms of nuclear localization of Piwi-piRNA complex in ovarian somatic cells. JAJRNA Meeting 2014. 2014
- ③⑧谷口一郎, 馬淵直人, 大野睦人. HIV-1 の Rev タンパク質は TAP/NXF1 のリクルートを抑制することによりウイルス RNA の核外輸送経路を規定する. 第16回日本 RNA 学会. 2014
- ③⑨竹岩俊彦, 大野睦人. Exportin-5 が SRP RNA の核外輸送に果たす役割. 第16回日本 RNA 学会. 2014
- ④⑩鈴木完, 谷口一郎, 大野睦人. ショウジョウバエにおける RNA polymerase II 転写産物の仕分け機構の解析. 第16回日本 RNA 学会. 2014

〔図書〕(計 3件)

- ①榊原 和洋, 塩見 美喜子. ノンコーディング RNA. 化学同人 372: 72-81. 2016
- ②竹岩俊彦, 谷口一郎, 大野睦人. ノンコーディング RNA. 化学同人 372: 223-232. 2016
- ③谷口一郎, 大野睦人. 適正 RNA 核外輸送複合体形成の保証機構. 生化学 87: 68-74. 2015

〔産業財産権〕

- 出願状況 (計 0件)
- 取得状況 (計 0件)

〔その他〕

ホームページ等

東京大学 塩見研究室 ホームページ

<http://www-siomilab.biochem.s.u-tokyo.ac.jp/index.html>

京都大学 大野研究室 ホームページ

https://www.infront.kyoto-u.ac.jp/ex_ivr/Lab/ohnolab.html

6. 研究組織

(1) 研究分担者

研究分担者氏名: 大野 睦人

ローマ字氏名: Ohno Mutsuhito

所属研究機関名: 京都大学

部局名: ウイルス研究所 遺伝子動態調節研究部門 情報高分子化学研究分野

職名: 教授

研究者番号: 80201979

(2) 研究協力者

なし

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。