

平成22年5月17日現在

研究種目：特定領域研究

研究期間：2005～2009

課題番号：17080006

研究課題名（和文） 複製フォーク複合体の構築、維持、変換の研究

研究課題名（英文） Studies on assembly, maintenance, and reorganization of replication fork complexes

研究代表者

釣本 敏樹 (TSURIMOTO TOSHIKI)

九州大学・理学研究院・教授

研究者番号：30163885

研究成果の概要（和文）： DNA複製にともなって染色体構造の基盤が構築される。その中心的役割を持つ複製フォーク複合体の構築原理、機能動態の解明をヒト細胞および古細菌（アーキア）を材料にして行った。その結果、ヒト細胞の複製クランプ PCNA、そのローダー因子 RFC、およびそれらのパラログ複合体の相互作用因子を同定し、複製と染色体恒常性維持機構との共役機構について新しい知見を得た。またアーキアの特性を活用し、アーキア由来の複製関連因子の生化学的、構造生物学的研究を行い、複製フォークの進行時と異常時の修復の分子集合を明らかにした。

研究成果の概要（英文）： The core structure of chromosomes is organized during DNA replication. We have studied assembly and dynamics of the replication fork complex of human and archaeal cells. We identified novel proteins from human cells, interacting with replication clamp PCNA, loader complex RFC and their paralogs. These results will provide new insights on coupling between DNA replication and maintenance of genome integrity. We also studied structures and functions of archaeal replication proteins, and demonstrated molecular assemblies of the replication fork during progression and upon DNA damage response.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2005年度	25,600,000	0	25,600,000
2006年度	28,800,000	0	28,800,000
2007年度	27,200,000	0	27,200,000
2008年度	27,200,000	0	27,200,000
2009年度	27,200,000	0	27,200,000
総計	136,000,000	0	136,000,000

専門分野：分子生物学、生化学

領域名称：517 染色体サイクルの制御ネットワーク

研究項目：A02 染色体の恒常性維持と変動

キーワード：複製フォーク、複製装置、DNA損傷、染色体、クランプ、ATPase

1. 研究開始当初の背景

複製フォーク複合体の構成因子について、その中心となる PCNA をはじめとして、多く

のものが複製のチェックポイント応答、DNA修復、組換え、染色体接着等に直接関与することが明らかになってきた。この観点から、

染色体の複製のみならず、染色体の恒常性維持からその分配に至るまでの多くの反応が、形成された複製フォーク複合体を起点として進行することが予想された。そこで染色体の動態についての新たな機能的共役を見出すこと、また、より細胞内の機能状態に近い複製フォーク複合体像の理解に結びつく研究の重要性が高まっていた。

2. 研究の目的

複製フォーク複合体は形成後も高い柔軟性をもって、たえず直面する DNA 傷害、染色体構造に対応して多様な動態を取る。この複合体の柔軟な変換は、複製開始制御、チェックポイント応答、DNA 修復、組換え、染色体分配系の確立と直結し、複製と染色体サイクル反応過程での染色体構造の恒常性を維持する過程との共役点としてとらえられる。本研究では複製フォークの多様な動態の分子機構を明らかにすることを目的にして、共通した複製装置の基本特性を持ちながらも研究手法の異なるヒト細胞と古細菌を材料とする研究を平行して進める。これをもとにして多面的に複製因子 PCNA とそのローダー複合体、DNA ポリメラーゼを中心として形成される機能的複製フォーク複合体の再構築を行い、その構築原理を解明する。

3. 研究の方法

A) 複製と染色体接着の係因子の機能解析

ヒト PCNA ローダーの特異性を決める因子および Ctf18/PCNA 系の特異的 DNA ポリメラーゼの活性の精製を行い、精製の進んだ標品に含まれるタンパク質を質量分析で同定する。同定された Ctf18/PCNA 系の特異性因子、特異的 DNA ポリメラーゼの組換えタンパク質を発現、精製し、その相互作用因子の検索、細胞内挙動の解析を行い、複製因子と染色体接着因子の機能関係を明らかにする。

B) ヒトローダー複合体、DNA ポリメラーゼ複合体、ヘリカーゼ複合体結合因子の網羅的検索と結合因子の機能解析

タグ付加したローダー、DNA ポリメラーゼ、MCM ヘリカーゼ各複合体をヒト細胞で発現させ、機能型複合体を単離する。これら複合体の生化学的活性の解析を行うとともに、質量分析、immunoblotting により相互作用因子を網羅的に同定する。これにより複製フォーク複合体の核となる構成単位の機能実体、複製フォークの機能制御のネットワークの全容を明らかにする。

C) PCNA のユビキチン化およびチェックポイントクランプ 9-1-1 のリン酸化による機能変換の解析

試験管内 PCNA クランプのユビキチン化、Rad9-Hus1-Rad1 クランプのリン酸化系を作成し、それら修飾特異的な機能特性、結合因

子との結合性の違いを解析し、DNA 損傷応答時のクランプ分子の役割を解明する。

D) 古細菌の PCNA および組換え修復関連タンパク質の機能関係ネットワークの解析

古細菌の複製と修復の共役系を明らかにするため、PCNA および Hjc、Hjm、Hef などの組換え修復関連タンパク質と相互作用するタンパク質の網羅的検索を行う。また PCNA、Hjc、Hjm、Hef および同定された相互作用因子を用いて複製フォークの超分子複合体を再構築し、複製と組換え修復タンパク質の機能的関係およびの複製フォーク複合体の構造生物学的解析を行う。

4. 研究成果

ヒト（釣本）および古細菌（アーキア：石野）を材料にして、機能的複製フォーク複合体の構築原理、機能動態の解明を進めた。

（代表者：釣本）

ヒト細胞の染色体サイクルにおける複製フォーク複合体の集合と柔軟な機能変換のしくみの理解を目的にして、複製クランプ PCNA、そのローダー因子 RFC、およびそれらのパラログの機能解析を行い、複製とチェックポイント応答、DNA 修復、染色体分配などの染色体恒常性維持機構との共役機構の解明を進めた。

まずヒト細胞から染色体接着ローダー Ctf18-RFC に特異的に促進される DNA ポリメラーゼの検索を行ない、損傷乗り越え合成に関与する pol η を見出した。さらに pol η が、RFC および Ctf18-RFC と直接相互作用し活性制御を受けることを明らかにした。このことにより、複製フォークにおいてローダー複合体は単なるクランプ装着因子ではなく関係する DNA ポリメラーゼの切換え機能を持つという新しい概念を導いた (JBC, 282, 20906)。

さらに RFC、Ctf18、Rad17 結合タンパク質を網羅的に解析し、ヒト Ctf18-RFC と DNA ポリメラーゼ ϵ の特異的相互作用を見出し、その結合領域を明らかにした。またこれらローダーと MCM、RPA の複製フォーク構成因子の結合について、組換えタンパク質を使った結合実験で確認し、ローダーとこれら因子間の直接の相互作用を明らかにした。以上より、真核生物の複数のローダーは複数の因子と相互作用し、複製フォークと関連反応の機能共役の上で、主要な制御因子としての役割を持つことが示された。

また複製フォークと共役する反応として、チェックポイント応答系に着目し、チェックポイントクランプ 9-1-1 について解析した。まずその結合因子の解析から、構成因子 Rad9 の C 末領域のリン酸化をカゼインキナーゼ II (CK2) が行うことを見出した。さらに CK2 によるリン酸化が 9-1-1 と TopBP1 の結合に必須で、そのリン酸化部位が DNA 損傷応答

に重要であることを明らかにした。以上より、9-1-1 クランプの特定のリン酸化が、複製とチェックポイント応答の共役に重要であることが示された (Genes Cells, in press)。

(分担者：石野)

アーキアの特性を活用し、アーキア由来の複製関連因子の生化学的、構造生物学的研究を行い、複製フォークの進行時と異常時の修復の分子機構理解を進めた。

まず複製フォークの構築と再編において中心的な位置にあるアーキア PCNA と DNA リガーゼ、ウラシル DNA グリコシラーゼ、AP エンドヌクレアーゼの結合の解析から、従来の PCNA 結合タンパク質に見られる PIP box (PCNA interaction protein box) の共通性から外れた新たな相互作用様式を発見した (JBC, 281, 28023, JBC, 283, 24185, NAR, 37, 6439)。また、これらの PCNA 結合タンパク質について、PCNA, および DNA を含んだ三者複合体の構造解析を行って、複製時のラギング鎖合成過程、塩基除去修復過程の詳細な分子機構のモデルを提唱した (PNAS, 106, 4647, NAR, 37, 6439)。さらに、アーキアから GINS 複合体を同定し、その機能解析を行った。この GINS は *in vitro* において MCM ヘリカーゼの活性を促進することを示した (JBC, 283, 1601)。

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 3 2 件) すべて査読あり

1. Takeishi Y, Ohashi E, Ogawa K, Masai H, Obuse C, Tsurimoto T. Casein Kinase 2-dependent phosphorylation of human Rad9 mediates the interaction between human Rad9-Hus1-Rad1 complex and TopBP1. *Genes Cells* in press 2010
2. Yoshimura A, Seki M, Kanamori M, Takeishi S, Tsurimoto T, Tada S, Enomoto T. Physical and functional interaction between WRNIP1 and RAD18. *Genes Genet. Syst.* 84: 171-178, 2009
3. Mayanagi K, Kiyonari S, Saito M, Shirai T, Ishino Y, Morikawa K. Mechanism of replication machinery assembly as revealed by the DNA ligase-PCNA-DNA complex architecture. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 106: 4647-4652, 2009
4. Oyama T, Oka H, Mayanagi K, Shirai T, Matoba K, Fujikane R, Ishino Y, Morikawa K. Atomic structures and functional implications of the archaeal RecQ-like helicase Hjn. *BMC Structural Biology* 9: 2-12, 2009
5. Matsukawa H, Yamagami T, Kawarabayasi Y, Miyashita Y, Takahashi M, Ishino Y. A useful strategy to construct DNA polymerases with different properties by using genetic resources from environmental DNA. *Genes Genet. Syst.* 84: 3-13, 2009
6. Kiyonari S, Tahara S, Uchimura M, Shirai T, Ishino S, Ishino Y. Studies on base excision repair (BER) complex in *Pyrococcus furiosus*. *Biochem. Soc. Trans.* 37: 79-82, 2009
7. Nishitani H, Shiomi Y, Iida H, Michishita M, Takami T, Tsurimoto T. CDK inhibitor p21 is degraded by a PCNA coupled Cul4-DDB1-Cdt2 pathway during S phase and after UV irradiation. *J Biol Chem.* 283: 29045-29052, 2008
8. Tomida J, Masuda Y, Hiroaki H, Ishikawa T, Song J, Tsurimoto T, Tateishi S, Shiomi T, Kamei Y, Kim J, Kamiya K, Vaziri C, Ohmori H, Todo T. DNA damage induced ubiquitylation of RFC2 subunit of RFC complex. *J Biol Chem.* 283: 9071-9079, 2008
9. Tsuji Y, Watanabe K, Araki K, Shinohara M, Yamagata Y, Tsurimoto T, Hanaoka F, Yamamura K, Yamaizumi M, Tateishi S. Recognition of forked and single-stranded DNA structures by human RAD18 complexed with RAD6B protein triggers its recruitment to stalled replication forks. *Genes Cells* 13: 343-354, 2008
10. Yoshimochi T, Fujikane R, Kawanami M, Matsunaga F, Ishino Y. The GINS complex from *Pyrococcus furiosus* stimulates the MCM helicase activity. *J Biol Chem.* 283: 1601-1609, 2008
11. Kiyonari S, Uchimura M, Shirai T, Ishino Y. Physical and functional interactions between uracil-DNA glycosylase and proliferating cell nuclear antigen from the euryarchaeon *Pyrococcus furiosus*. *J. Biol. Chem.* 283: 24185-24193, 2008
12. Shiomi Y, Masutani C, Hanaoka F, Kimura H, Tsurimoto T. A second PCNA loader complex, Ctf18-RFC, stimulates DNA polymerase eta activity. *J Biol Chem.* 282: 20906-20914, 2007
13. Masuda Y, Suzuki M, Piao J, Gu Y, Tsurimoto T, Kamiya K. Dynamics of human replication factors in the elongation phase of DNA replication. *Nucleic Acids Res.* 35: 6904-6916, 2007
14. Tori K, Kimizu M, Ishino S, Ishino Y. Both DNA polymerase BI and D from the hyperthermophilic archaeon, *Pyrococcus furiosus* bind to PCNA at the C-terminal PIP box motifs. *J. Bacteriol.* 189: 5652-5657, 2007
15. Kiyonari S, Kamigochi T, Ishino Y. A single amino acid substitution in the DNA-binding domain of *Aeropyrum pernix* DNA ligase impairs its interaction with proliferating cell nuclear antigen. *Extremophiles* 11: 675-684, 2007
16. Nishida H, Tanabe M, Ishino Y, Oyama T, Morikawa K. Crystallization and preliminary crystallographic study of DNA polymerase from *Pyrococcus furiosus*. *Protein Pept Lett.* 14: 403-405, 2007
17. Matsunaga F, Glatigny A, Mucchielli-Giorgi MH, Agier N, Delacroix H, Marisa M, Durosay P, Ishino Y, Aggerbeck L, Forterre P. Genomewide and Biochemical Analyses of DNA-binding activity of Cdc6/Orc1 and Mcm proteins in *Pyrococcus* sp. *Nucleic Acids Res.* 35: 3214-3222, 2007
18. Inamura K, Fukunaga K, Kawarabayasi Y, Ishino Y. Specific interactions of three PCNAs with

- replication-related proteins in *Aeropyrum pernix*. *Mol. Microbiol.* 64: 308-318, 2007
19. Nishitani H, Sugimoto N, Roukos V, Nakanishi Y, Saijo M, Ouse C, Tsurimoto T, Nakayama K-I, Nakayama K, Fujita M, Lygerou Z, Nishimoto T. Two E3 ubiquitin ligases, SCF-Skp2 and DDB1-Cul4, target human Cdt1 for proteolysis. *EMBO J.* 25: 1126-1136, 2006
 20. Kiyonari S, Takayama K, Nishida H, Ishino Y. Identification of a novel binding motif in *Pyrococcus furiosus* DNA ligase for the functional interaction with proliferating cell nuclear antigen. *J. Biol. Chem.* 281: 28023-28032, 2006
 21. Nishida H, Kiyonari S, Ishino Y, Morikawa K. The closed structure of an archaeal DNA ligase from *Pyrococcus furiosus*. *J. Mol. Biol.* 360: 956-967, 2006
 22. Ishino S, Ishino Y. Comprehensive search for DNA polymerase in the hyperthermophilic archaeon, *Pyrococcus furiosus*. *Nucleosides, Nucleotides, and Nucleic Acids.* 25: 681-691, 2006
 23. Nishida H, Matsumiya S, Tsuchiya D, Ishino Y, Morikawa K. Stoichiometric complex formation by proliferating cell nuclear antigen (PCNA) and its interacting protein: purification and crystallization of the DNA polymerase and PCNA monomer mutant complex from *Pyrococcus furiosus*. *Acta Cryst.* 62: 253-256, 2006
 24. Fujikane R, Shinagawa H, Ishino Y. The archaeal Hjm helicase has *recQ*-like functions, and may be involved in repair of stalled replication fork. *Genes Cells.* 11: 99-110, 2006
 25. Nishino T, Ishino Y, Morikawa K. Structure-specific DNA nucleases: structural basis for 3D-scissors. *Curr. Opin. Struct. Biol.* 16, 1-8, 2006
 26. Tsurimoto T, Shinozaki A, Yano M, Seki M, Enomoto T. Human Werner helicase interacting protein 1 (WRNIP1) functions as a novel modulator for DNA polymerase delta. *Genes Cells.* 10: 13-22, 2005
 27. Nishida H, Tsuchiya D, Ishino Y, Morikawa K. Overproduction, purification and crystallization of an archaeal DNA ligase from *Pyrococcus furiosus*. *Acta Cryst.* 61: 1100-1102, 2005
 28. Miyata T, Suzuki H, Oyama T, Mayanagi K, Ishino Y, Morikawa K. Open clamp structure in the clamp-loading complex visualized by electron microscopic image analysis. *Proc Natl Acad Sci USA.* 102: 13795-13800, 2005
 29. Nishida H, Ishino S, Miyata T, Morikawa K, Ishino Y. Identification of the critical region in Replication factor C from *Pyrococcus furiosus* for the stable complex formation with proliferating cell nuclear antigen and DNA. *Genes Genet. Syst.* 80: 83-93, 2005
 30. Nishino T, Komori K, Ishino Y, Morikawa K. Structural and functional analyses of an archaeal XPF/Rad1/Mus81 nuclease: asymmetric DNA binding and cleavage mechanisms. *Structure* 13: 1183-1192, 2005
 31. Fujikane R, Komori K, Shinagawa H, Ishino Y. Identification of a novel helicase activity unwinding branched DNAs from the hyperthermophilic archaeon, *Pyrococcus furiosus*. *J. Biol. Chem.* 280: 12351-12358, 2005
 32. Nishino T, Komori K, Tsuchiya D, Ishino Y, Morikawa K. Crystal structure and functional implications of *Pyrococcus furiosus* Hef helicase domain involved in branched DNA processing. *Structure* 13: 143-153, 2005
- [学会発表] (計 30 件)
1. Tsurimoto T, et al Multiple interaction networks of replication proteins in human cells. 第32回日本分子生物学会 2009年12月9日 横浜市
 2. Ohashi E, Tsurimoto T, et al Roles of the Rad9 phosphorylation by CK2 in vivo 第32回日本分子生物学会 2009年11月12日 横浜市
 3. Takeishi Y, Tsurimoto T, et al Roles of the Rad9 phosphorylation by CK2 in vivo 第32回日本分子生物学会 2009年12月10日 横浜市
 4. Taniguchi R, Tsurimoto T, et al Functional Significance of specific interaction between loader complexes and MCM in human cells 第32回日本分子生物学会 2009年12月11日 横浜市
 5. Tsurimoto T, et al INTERACTION OF LOADER COMPLEXES WITH MULTIPLE REPLICATION PROTEINS IN HUMAN CELLS Cold Spring Harbor Laboratory Meeting on "Eukaryotic DNA Replication & Genome Maintenance" 2009年9月3日 米国 NY Cold Spring Harbor
 6. Ohashi, E, Tsurimoto T, et al THE PHOSPHORYLATION OF RAD9 AT SER-341 AND SER-387 BY CK2 PROMOTES THE INTERACTION BETWEEN 9-1-1 AND TOPBP1. Cold Spring Harbor Laboratory Meeting on Eukaryotic DNA Replication & Genome Maintenance 2009年9月5日 米国 NY Cold Spring Harbor
 7. Ishino Y. Stability of the ring structure and its effect on the in vitro DNA strand synthesis. Thermophiles 2009年8月16日 Beijing, China
 8. Kiyonari, S, Ishino Y, et al Studies on interactions of PCNA-PCNA binding proteins in Archaea: Detection of the base excision repair (BER) complex in *Pyrococcus furiosus* Gordon Research Conference, Archaea: Ecology, Metabolism & Molecular Biology, 2009年7月26日 Waterville Valley Resort, NH, USA.
 9. Murakami T, Tsurimoto T. Analyses on interaction between loader complexes and replication proteins in human cells The 6th 3R Symposium Oct. 29, 2008 Tsumagoi, Sizuoka,
 10. 谷口莉菜, 釣本敏樹 クランプローダー複合体とMCMサブ複合体の相互作用の解析 日本分子生物学会、生化学学会合同年会 2008/12/9 兵庫県神戸市
 11. 村上武司, 釣本敏樹 クランプローダーとDNAポリメラーゼ間の相互作用の解析 日本分子生物学会、生化学学会合同年会 2008/12/9 兵庫県神戸市
 12. 廣川雅人, 釣本敏樹 ユビキチン化PCNAによるDNA polymeraseの活性促進 日本分子生物学会、生化学学会合同年会 2008/12/9 兵庫県神戸市
 13. Ishino Y. Contribution of the proteins from hyperthermophilic archaea to structural and functional analyses of DNA replication/repair

- apparatus. (Keynote lecture) Extremophiles Sept. 2008 Cape Town, South Africa
14. Matsukawa, H. Ishino Y. et al Structure-function relationships of archaeal family B DNA polymerases for primer extension ability. 3R Symposium 2008. 10. 27-30. Tsumagoi, Shizuoka, Japan
 15. Akita, M. Ishino Y. et al Conformational changes induced by nucleotide binding in Cdc6/Orc1 from *Pyrococcus furiosus* 3R Symposium 2008/10/27-30. Tsumagoi, Shizuoka, Japan
 16. 石野園子 石野良純 超好熱性アーキア *Pyrococcus furiosus* 由来 PCNA の機能解析から PCNA 工学へ 第31 回日本分子生物学会年会 2008 年12月9日 神戸ポートアイランド
 17. 竹村貴恵 石野良純 超好熱性アーキアの *Pyrococcus* コックスにおける DNA 複製起点開裂機構 第31 回日本分子生物学会年会・第81 回日本生化学会大会 2008 年12月9-12 日 神戸ポートアイランド
 18. 足立章紀 石野良純 超好熱性アーキア *Pyrococcus furiosus* の複製前複合体形成機構 第31 回日本分子生物学会年会・第81 回日本生化学会大会 2008 年12月9-12 日 神戸ポートアイランド
 19. 秋田真季 石野良純 アーキア複製開始因子 Cdc6/Orc1 の複製起点における構造変化とその機能 第31 回日本分子生物学会年会・第81 回日本生化学会大会 2008 年12月9-12 日 神戸ポートアイランド
 20. 松永藤彦 石野良純 アーキアにおける DNA 複製開始起点 *oriC* の構造と複製起点認識タンパク質 Cdc6/Orc1 による *oriC* 認識の分子機構 第31 回日本分子生物学会年会・第81 回日本生化学会大会 2008 年12月9-12 日 神戸ポートアイランド
 21. 村上武司 釣本敏樹 クランプローダーと DNA 複製因子の相互作用の解析 日本分子生物学・生化学会合同年会 2007/12/11 - 15 神奈川県横浜市
 22. 廣川雅人 釣本敏樹 ユビキチン化 PCNA による DNA polymerase の活性化阻害 日本分子生物学・生化学会合同年会 2007/12/11 - 15 神奈川県横浜市
 23. Tsurimoto, T. Functional interaction of clamp loader complexes with DNA polymerase etc. Eukaryotic DNA Replication & Genome Maintenance 2008 Sep 5 - 9 Cold Spring Harbor Lab. NY, USA
 24. Ishino Y. Anatomy of replisome from the hyperthermophilic archaea-structure and functions of the complexes as replisome components Thermophiles September 24-27 2007 Bergen, Norway
 25. Ishino Y. Variation of PCNA-interacting Site in the Archaeal DNA Replication/Repair Proteins Gordon Research Conference, August 19-24, 2007 NH, USA
 26. 秋田真季 石野良純 超好熱性アーキア *Pyrococcus furiosus* Cdc6/Orc1 の生化学的解析 第30 回日本分子生物学会年会、第80 回日本生化学会大会 2007. 12. 11-15 神奈川県横浜市
 27. 松永藤彦 石野良純 超好熱古細菌 *Pyrococcus* コックスにおけるクロマチン構成蛋白質のプロテオーム解析 第30 回日本分子生物学会年会、第80 回日本生化学会大会 2007. 12. 11-15 神奈川県横浜市
 28. 今村 馨 石野良純 超好熱性アーキア *Pyrococcus furiosus* の RecJ 様エキソヌクレアーゼの機能解析 第30 回日本分子生物学会年会、第80 回日本生化学会大会 2007. 12. 11-15 神奈川県横浜市
 29. 山上 健 石野良純 温泉土壌メタゲノム情報を利用した Taq ポリメラーゼの創製 第30 回日本分子生物学会年会、第80 回日本生化学会大会 2007. 12. 11-15 神奈川県横浜市
 30. 春日屋達哉、釣本敏樹 DNA 損傷応答における Casein Kinase 2 による 9-1-1 複合体のリン酸化の解析, 日本分子生物学会 2006 フォーラム, 2006. 12.
- [図書] (計 9 件)
1. 塩見泰史、西谷秀男、釣本敏樹 CDK インヒビター、p21 の分解による細胞周期の制御生体の科学 (特集「ユビキチン化による生体機能の調節」) 60 巻 pp527-532 2009 (医学書院)
 2. 塩見泰史、釣本敏樹 真核生物の染色体複製における多重クランプ・クランプローダー系の役割 生化学 81 巻、pp10-13、2009
 3. 釣本敏樹 複製フォーク制御と DNA 損傷/複製ストレス応答機構: 概論 蛋白質核酸酵素 増刊号「染色体サイクル」(正井久雄、升方久夫、釣本敏樹、仁木宏典、篠原章編集)、54 巻、pp370-373、2009 (共立出版)
 4. 釣本敏樹 クランプとクランプローダーによる複製フォーク機能制御 蛋白質核酸酵素 増刊号「染色体サイクル」(正井久雄、升方久夫、釣本敏樹、仁木宏典、篠原章編集)、54 巻、pp374-379、2009 (共立出版)
 5. 石野園子、石野良純 アーキアの DNA トランスアクション〜その共通性と多様性 蛋白質核酸酵素 54 巻、pp141-147、2009 (共立出版)
 6. 釣本敏樹 多様な DNA ポリメラーゼによる複製制御 細胞工学 特集「細胞増殖とゲノム安定性維持のかきめ、DNA 複製のメカニズム解明に迫る、正井久雄編」 pp1003-1007、2008 (秀隣社)
 7. 石野良純 DNA 複製フォーク進行停止とその修復の分子機構〜古細菌からヒト遺伝病まで〜 *RADIOISOTOPES*, 57 巻 pp67-470、2008
 8. 釣本敏樹 複製フォークの舵取り役、クランプとクランプローダータンパク質 実験医学 25 巻-5 (増刊「染色体サイクル」) pp56-62、2007 (羊土社)
 9. 釣本敏樹 複製フォーク複合体 細胞周期イラストマップ 中山敬一編 pp63-69、2005 (羊土社)
- [その他]
ホームページ等
<http://seibutsu.biology.kyushu-u.ac.jp/~chromosome>
6. 研究組織
 - (1) 研究代表者
釣本 敏樹 (TSURIMOTO TOSHIKI)
九州大学・理学研究院・教授
研究者番号: 3 0 1 6 3 8 8 5
 - (2) 研究分担者
石野 良純 (ISHINO YOSHIZUMI)
九州大学・農学研究院・教授
研究者番号: 3 0 3 4 6 8 3 7