

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 4 月 30 日現在

機関番号：15301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2014

課題番号：23370033

研究課題名(和文)不完全変態昆虫概日時計の光同調機構の解析

研究課題名(英文)Analysis of photic entrainment mechanisms of hemimetabolous insects

研究代表者

富岡 憲治 (Tomioka, Kenji)

岡山大学・自然科学研究科・教授

研究者番号：30136163

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,100,000円

研究成果の概要(和文)：不完全変態昆虫の光同調機構を明らかにするため、コオロギ複眼で発現するオプシン類の光同調における機能を解析し、以下の結果を得た。複眼には紫外光、青色光、緑色光をそれぞれ受容するオプシン類、opsin-UV, opsin-Blue, opsin-LWが特定の部域で発現する。これらのうち、光同調に関与するのはopsin-LWであり、そのRNAiによる発現抑制で光同調が強く阻害された。複眼ではクリプトクロムも発現するが、これらは光同調には関与しない。光によるリセットは、転写レベルで調節され、特に時計遺伝子Clockとcycleがそれぞれ位相後退と前進時に重要な役割を担うことを示唆する結果を得た。

研究成果の概要(英文)：We have investigated the mechanism for photic entrainment of the circadian clock using crickets that have the circadian photoreceptor in the compound eye. Molecular cloning and in situ hybridization revealed that three opsins, i.e., opsin-UV, opsin-Blue and opsin-LW, are expressed at specific regions of the compound eye. A daily mRNA expression rhythm was detected in opsin-Blue and opsin-LW. Behavioral assay revealed that opsin-LW plays an important role in the photic entrainment because its RNAi substantially disrupted the synchronization of the locomotor rhythm to light cycles as well as light-evoked phase shifts of the rhythm. Cryptochromes are also expressed in the compound eye but have no clear role in the photic entrainment. Results of molecular analysis showed that the light resetting of the clock is regulated at the transcriptional level and Clock and cycle may play a role in a phase delay and an advance shift, respectively.

研究分野：時間生物学

キーワード：概日リズム 光同調 複眼 視物質 遺伝子 RNA干渉

1. 研究開始当初の背景

概日リズムは動物の生理機能を昼夜のサイクルに調和させ、動物体内の時間的秩序の構築に必須の役割を担う。背後にある概日時計の振動機構は基本的には、*period (per)*、*timeless (tim)*の周期的発現が根幹を成す。これらの遺伝子は、転写因子 CLOCK (CLK) と CYCLE (CYC) のヘテロ二量体によりその転写が明期の終わりから夜の始めにかけて活性化される。産物タンパク質は夜間に増加し、複合体を形成して核に入り、CLK-CYC に抑制をかけることで約 24 時間の振動が生ずると考えられている。しかし、コオロギやシミでは、*tim* の代わりにハエには無い哺乳類型の *cryptochrome (cry2)* がリズム形成に関わることで、転写活性化領域が CLK ではなく CYC にある点などがハエと異なりむしろ哺乳類に類似している。

概日時計が昼夜サイクルへ同調するための主要な同調因子は光であるが、この光同調系はハエと不完全変態昆虫では異なっている。ハエでは脳内時計細胞で発現する光受容分子クリプトクロム (CRY) が主要な受容分子であり、光依存的な *tim* タンパク質の分解が光同調の主たる機構と考えられている。一方、コオロギを始めとする不完全変態昆虫では、視神経の切断で活動リズムの光同調が完全に阻害されることから、明らかに複眼が唯一の光受容器である。従って、オプシン類が唯一の時計の光受容分子であると考えられるが、光同調の分子レベルでの解析はまったく行われてこなかった。そこで、本研究ではコオロギやシミで、有効な RNA 干渉を利用して、オプシン系による光同調機構を解析すること、ならびに最も原始的な昆虫の 1 種であるシミを用いて CRY とオプシンの光同調系への関与を検討することで、主として CRY を利用する昆虫と主としてオプシンを利用する昆虫の起源を探索することを着想するに到った。

2. 研究の目的

上記の背景を下に、本研究ではコオロギ類を用いて、オプシン系による概日時計の光リセット機構を明らかにすること、概日時計の同調に関わるオプシン類の機能分化を明らかにすること、また最も原始的な昆虫の一種シミの光同調系が CRY とオプシンのどちらを主として用いるかを解明することにより、昆虫の概日時計の光同調機構とその多様化の理解を深めることを目的とした。

3. 研究の方法

コオロギとシミを材料とし、直翅目コオロギと無翅目シミを用いて、オプシン遺伝子類 cDNA 全長をクローニングにより取得した。既に断片が得られているコオロギでは、in situ hybridization と real-time PCR により、これらの遺伝子の発現部位と発現の日周経過を明らかにした上で、2 本鎖 RNA 投与による

各オプシン遺伝子の RNA 干渉 (RNAi) の効果を mRNA レベルで検討した。次いで各オプシン RNAi 個体の ERG を指標として各オプシン分子の波長特性を明らかにした。各オプシン遺伝子 RNAi 個体の活動リズムの明暗周期への同調性を解析し、行動レベルで各オプシンの光同調機構における役割を検討した。続いて、光パルスによる時計遺伝子転写誘導の時刻依存性を解析し、それへのオプシン遺伝子 RNAi による発現抑制の影響を解析し、各オプシンの時計同調機構での役割を分子レベルで解析した。シミで、同様の方法でオプシン系と CRY の光同調への役割を検討した。

4. 研究成果

(1) フタホシオロギのオプシン類とその概日時計光同調における機能

複眼で発現するオプシン類

本研究ではまず、複眼で発現するオプシン類の同定から着手した。幼虫頭部より抽出した RNA を用いて、RT-PCR により 3 種のオプシン遺伝子 cDNA 断片を得た。それぞれについて 5'RACE, 3'RACE を行い、ほぼ全長 cDNA を得た。ホモロジー検索によりそれらを *opsin-UV (opUV)*, *opsin-Blue (opB)*, *opsin-Long Wavelength (opLW)* と同定した。それぞれの cDNA は 377aa, 279aa, 377aa からなる 7 回膜貫通型のオプシントタンパク質をコードすることが明らかとなった。

オプシン遺伝子の発現領域

各オプシン遺伝子の dig ラベルした cRNA を作成し、これをプローブとして in situ hybridization を行い、複眼内での各オプシン類の発現領域を検討した。その結果、*opLW* は複眼背縁部を除く領域で強く発現する、*opUV* は複眼腹側部の一部を除き、複眼背縁部も含めて各個眼の基部に位置するごく少数の視細胞で発現する、*opB* は複眼背縁部に強く発現するほか、腹側部の *opUV* を欠く個眼で *opUV* と置換して発現することなどが明らかとなった。

RNA 干渉の有効性の検討

各オプシン遺伝子の 2 本鎖 RNA を作成し、コオロギ成虫複眼へ投与することで、投与した遺伝子 mRNA の発現レベルを検討した。その結果、各遺伝子 2 本鎖 RNA はその遺伝子特異的に mRNA 発現を強く抑制することが分かった。

オプシン類の受容波長の推定

ERG の振幅を指標として、各オプシントタンパク質の応答する波長を検討した。正常個体では、400nm 以下の UV 領域、480-500nm 付近の青色光、および 540nm 付近の緑色光領域にピークを持つことが分かったが、この ERG の波長特性は、オプシン遺伝子の発現に依存し、複眼の部位により異なっていた。

各オプシン遺伝子 2 本鎖 RNA 処理を行ったところ、*opLW* RNAi では長波長側 (540nm 付近) の ERG ピークが、*opB* RNAi では 480 - 500 nm のピークが、また *opUV* RNAi では

400nmより短波長側のピークが減少することがわかった。これらの結果から、*opLW* が緑色光を、*opB* は青色光を、*opUV* は紫外光を主として受容することが明らかとなった。

光同調における機能の解析

光同調における各オプシンの機能を探るため、各オプシン遺伝子 2 本鎖 RNA を投与した個体の、活動リズムの明暗周期への同調を解析した。あらかじめ明暗周期に同調させたうえで、明暗周期を 6 時間前進あるいは後退させ、その後の活動リズムの再同調過程を解析した。詳細な解析の結果、*opLW* RNAi では完全に同調が阻害される個体が生じ、同調した場合でも同調過程は緩やかで、対照グループよりも有意に長い移行期を示した。一方、*opUV*、*opB* の RNAi では、後退時には対照群とほぼ同様の同調過程を示したが、前進時にはやや早く同調することが分かった。従って、光同調に主要な役割を演ずるのは *opLW* であること、*opUV*、*opB* はやや阻害的な効果を持つ可能性が示唆された。

恒暗条件下で自由継続している状態で光パルス照射すると、主観的夜前半では時計の位相後退が、主観的夜後半では位相前進が惹起される。この光惹起の位相変位は *opLW* RNAi で阻害されることが示された。この事実も、*opLW* が概日時計の光同調のための主要な光受容分子をコードすることを示唆している。

この仮説は、2 重 RNAi の結果によっても示唆された。すなわち、*opLW* と *opUV*、*opB* を組み合わせて処理すると、光同調が阻害される傾向にあったが、*opUV* と *opB* の 2 重 RNAi ではほぼ完全に対照群と同じ時間経過で光同調することが分かった。

クリプトクロム遺伝子の光同調への関与の検討

ハエで重要な役割を演ずるクリプトクロムについても、機能を検討した。クローニングにより cDNA 断片を得た。まず、複眼での発現を PCR により調べたところ、*cry* 遺伝子は複眼でも発現することが分かった。次いで作成した 2 本鎖 RNA をコオロギ腹部に投与し、その活動リズムの光同調性を検討した。コオロギには光受容型の *cry1* と非光受容型（哺乳類型）の *cry2* の 2 種の *cry* がある。いずれの RNAi でも光同調はほぼ正常個体と同様であった。従って、*cry* が時計の光同調に関わる可能性は極めて低いと考えられた。

(2) 時計の光同調の分子機構

オプシン遺伝子の日周発現

定量的 PCR により *opUV*、*opB*、*opLW* の複眼内での日周発現レベルを検討した。*opUV* には有意な周期性は観察されなかったが、*opB* と *opLW* は共に暗期中ほどに低下し、暗期後半にピークとなる日周リズムをもつことが分かった。

時計分子機構の解析

時計のリセット機構を探るためには、時計

振動機構を解明する必要がある。そこで、未解明の時計遺伝子 *Clk* と *cyc* の解析を進めた。これらの発現リズムを解析し、*Clk* には周期性が無く *cyc* に周期性があることが明らかとなった。*Clk* の RNAi では活動リズムは完全に消失するが、*cyc* のロックダウンでは周期が延長するが無周期とはならないこと、またこの時 *Clk* も周期的発現を示すことなどを明らかにした。この他、*cyc* の発現制御に関係する *E75*、*HR3* の cDNA 断片、*Clk* の発現制御に関連する *vri* (*vri*) と *Pdp1* の cDNA 断片を取得し、その RNAi の効果を予備的に検討した。*E75*、*HR3* の RNAi では、活動リズムへの顕著な影響は見られなかったが、*cyc* をはじめとする既知の時計遺伝子の発現レベルや発現リズムの位相に変化が生じた。*vri* RNAi 個体では、*Clk* の発現が暗期に明瞭なピークを示すようになり、*cyc* の発現レベルが増加するとともに、*per*、*tim* の mRNA 発現リズムの振幅が増強する効果が見られた。

光照射の時計遺伝子発現への影響

光リセットの機構を暗黒下で自由継続させたコオロギ 1 齢および 3 齢幼虫に主観的夜の前半と後半に一度だけ光照射を行い、*per*、*tim*、*Clk*、*cry2* などの時計関連遺伝子の光による発現量変化の時刻依存性を qPCR により解析した。主観的夜の前半および後半での光照射により、*per*、*tim*、*cry2* の発現リズムがそれぞれ後退、前進するが、変位の時間経過は遺伝子により異なることがわかった。

光照射時の時計遺伝子発現

光パルス照射後、1 時間間隔で各種時計遺伝子について時計組織視葉内での mRNA 発現量の変化を、定量的リアルタイム PCR により詳細に検討したところ、主観的夜前半の光パルス照射後には *Clk* の転写が上昇し、その後 *per*、*tim* の上昇が生ずることが分かった。この時、*Clk* に先行して *Clk* の転写活性化を担う *Pdp1* が上昇することも明らかとなった。一方、主観的夜の後半では、*cyc* の急激な低下が生ずることが分かった。従って、リセット時の光応答には *Clk* および *cyc* が重要な役割を演ずることが示唆された。

オプシン RNAi の時計遺伝子光応答への影響

光同調に主要な役割を演ずる *opLW* を RNAi によりロックダウンした場合、上述の *Clk*、*cyc* の応答は抑制され、光照射群と暗黒に置かれた対照群に有意差は見られなかった。これらの結果から、光による時計の同調の初期反応に *Clk*、*cyc* の転写レベルでの制御が関与すること、また、これらの光応答には *opLW* が関与することが示唆された。

(3) タンボコオロギでのオプシン類の役割

複眼オプシン類

タンボコオロギの頭部から得た RNA 用いて、オプシン遺伝子をクローニングにより 3 種取得した。それらは、フタホシコオロギと

同様に *opUV*, *opB*, *opLW* であった。In situ hybridization による発現部位の解析結果も、ほぼ同様に *opLW* が複眼背縁部を除くほぼ全域で、*opUV* が腹側部の一部を除く全域で、*opB* が背縁部に強く発現し、腹側部で *opUV* と置換して発現していた。従ってこの発現パターンはコオロギ類に共通していると考えられた。

RNAi による光同調機構の解析

opUV, *opB*, *opLW* をそれぞれ RNAi により発現抑制した個体での、概日活動リズムの光同調を検討したところ、*opB* RNAi では同調時の位相が約 3 時間前進するが、明暗周期の位相前進・後退に伴う同調過程そのものはほぼ正常であること、*opUV* RNAi では前進時の同調が促進されること、*opLW* では前進後退ともにやや阻害されることが分かった。これらの結果は、概ねフタホシコオロギの結果と類似していた。

暗期後半での光パルスの時計遺伝子発現への影響

タンポコオロギ長日反応の光誘導相に誘導効果の高い緑色光または青色光パルス照射後に、頭部から抽出した mRNA を用いて、時計遺伝子の発現レベル、発現リズムの位相を検討したところ、*per* の発現レベルが暗期に上昇しやや位相が前進すること、*tim* は暗期後半の発現量が増加し位相がやや後退することが分かった。これらの結果から、オプシンによる位相設定が時計遺伝子により異なる可能性が示唆された。

(4) シミの時計と光同調機構

シミ時計振動機構

シミの時計機構でも *tim* に加えて *cyc* が周期的に発現する。この機構に関わる転写制御機構を解析し、*HR3* と *E75* がそれぞれ転写促進と位相制御に関与することを新たに明らかにした。この過程で *HR3* の RNAi により *Clk* が周期的発現を開始することが明らかとなった。この事実は、シミの時計機構にはコオロギ同様に、哺乳類型の *cyc* が振動する系とショウジョウバエ型の *Clk* が振動する系の両方が含まれることを示唆している。

HR3, *E75* の RNAi では、いずれの場合にも明暗周期下での活動が不明瞭となること、また時計振動に関わる *tim*, *cyc* の mRNA 発現リズムの位相が明暗周期下で変位することなどから、これらの遺伝子、あるいは *cyc* が明暗周期への同調に関与する可能性が示唆された。

シミ オプシンとクリプトクロム

シミのオプシン遺伝子とクリプトクロム遺伝子をデジェネレート PCR によりクローニングを何度も試みたが、得られたオプシンは *opLW*、クリプトクロムは *cry2* のみであった。*opLW* の RNAi では活動リズムの光同調は全く阻害されなかった。従って、他のオプシンまたは *cry1* が関与する可能性があるが、これ以上の検討は今後の研究を待たねばな

らない。

(5) 昆虫体内時計の光同調機構の考察

これまで昆虫体内時計の光同調機構については、ハエのクリプトクロムの光依存的 TIM タンパク質の分解を中心に解析が進められてきた。本研究では外部光受容系により同調する不完全変態昆虫、コオロギで、解析を進め、複眼で発現するオプシンの中でも特に緑色光を受容する *opLW* が同調に主要な役割を演ずることを明らかにした。光照射後の mRNA レベルの解析では、位相後退時には *Clk* の転写の活性化が、位相前進時には *cyc* の転写抑制が関与していることが示唆された。

光受容系の系統進化に関しては、シミを用いた解析を進めた。*Cry1* のホモログを得ることはできなかったため、*cry1* を持つ可能性を排除できないが、現時点では外部光受容系を利用している可能性が高い。*opLW* の RNAi では活動リズムの光同調に影響がなかったことから、別のオプシンが関与する可能性がある。この点で、昆虫により利用するオプシンに違いがある可能性がある。一方、シミでは *cyc* の転写に関与する *HR3*, *E75* で光同調が阻害されること、分子振動の位相変位が生ずることから、分子レベルの同調機構ではコオロギと共通する機構を含む可能性が高い。

今後は、光受容系から、神経路を介した情報伝達、さらに時計細胞の振動リセット系に至る経路を解明することが課題である。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 16 件)

Hassaneen E., Sallam A. E.-D., Abo-Ghaila A., Moriyama Y., Tomioka K. (2011)

Pigment-dispersing factor affects circadian molecular oscillations in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Entomological Science*, 14 (3), 278-282.

Doi:10.1111/j.1479-8298.2011.00445.x

Kamae Y., Tomioka K. (2012) *timeless* is

an essential component of the circadian clock in a primitive insect, the firebrat *Thermobia domestica*. *Journal of Biological Rhythms*, 27:126-134. DOI : 10.1177/0748730411435997

Moriyama Y., Kamae Y., Uryu O.,

Tomioka K. (2012) *Gb'Clock* is expressed in the optic lobe and required for the circadian clock in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Journal of Biological Rhythms*, 27: 467 - 477.

DOI:10.1177/0748730412462207

Tomioka K., Uryu O, Kamae Y, Umezaki Y, Yoshii T (2012) Peripheral circadian rhythms and their regulatory mechanism in insects and some other arthropods: a review. *Journal of Comparative Physiology B:*

182:729-740. DOI: 10.1007/s00360-012-0651-1

Uryu O., Kamae Y., Tomioka K., Yoshii T. (2013) Long-term effect of systemic RNA interference on circadian clock genes in hemimetabolous insects. *Journal of Insect Physiology*, 59, 494–499. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2013.02.009

Tamaki S, Takemoto S, Uryu O, Kamae Y, Tomioka K. (2013) Opsins are involved in nymphal photoperiodic responses in the cricket *Modicogryllus siamensis*. *Physiological Entomology*, 38:163-172. DOI: 10.1111/phen.12015

Uryu O, Karpova SG, Tomioka K. (2013) The clock gene *cycle* plays an important role in the circadian clock of the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Journal of Insect Physiology*, 59:697-704. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2013.04.011

Uryu O, Tomioka K. (2014) Post-embryonic development of the circadian oscillations within and outside the optic lobe in the cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Zoological Science*, 31, 237-243. DOI: 10.2108/zs130230

Tomioka K. (2014) Chronobiology of crickets: a review. *Zoological Science*, 31:624-632. doi:10.2108/zs140024

Kamae Y, Uryu O, Miki T, Tomioka K. (2014) The nuclear receptor genes *HR3* and *E75* are required for the circadian rhythm in a primitive insect. *PLoS One*, 9(12): e114899. doi:10.1371/journal.pone.0114899.

Komada S, Kamae Y, Koyanagi M, Tatewaki K, Hassaneen E, Saifullah ASM, Yoshii T, Terakita A and Tomioka K. (2015) Green-sensitive opsin is the photoreceptor for photic entrainment of an insect circadian clock. *Zoological Letters*, 1:11, doi:10.1186/s40851-015-0011-6.

Tomioka K., Matsumoto A (2015) Circadian molecular clockworks in non-model insects. *Current Opinion in Insect Science*, 7: 58-64. doi:10.1016/j.cois.2014.12.006

[学会発表] (計 50 件)

Tomioka K. (2011) Molecular dissection of cricket's clock systems. XI Latin American Symposium on Chronobiology, Cholula, Mexico, May 4-5.

Kamae Y., Tomioka K. (2011) Functional analysis of the clock genes in the bristle tail, *Thermobia domestica*. International Congress of Comparative Physiology and Biochemistry 2011, May 31- June 5, Nagoya, Japan.

富岡憲治(2011)昆虫概日時計光同調におけるオプシン類の意外な機能、日本動物学会第 82 回大会、旭川市、平成 23 年 9 月 21 日

玉木沙織、竹本早希、鎌江優一、富岡憲治 (2011) タンボコオロギ幼虫発育の光周反応における opsin の関与の検討、日本動物学会第 82 回大会、旭川市、平成 23 年 9 月 21 日

Tomioka K., Tamaki S., Takemoto S. (2012) Possible involvement of cryptochrome and opsins in photoperiodic regulation of nymphal development in the cricket *Modicogryllus siamensis*. XXIV International Congress of Entomology, Daegu, Korea, 2012, August 19~24.

Uryu O., Tomioka K. (2012) Molecular characterization and functional analysis of the clock gene *cycle* in the cricket *Gryllus bimaculatus*. SRBR 2012, Sandestin Golf and Beach Resort, Destin, Florida, May 19–23.

駒田さやか、立脇皓介、小柳光正、寺北明久、富岡憲治 (2012) フタホシコオロギ概日活動リズムの光同調におけるオプシン類の役割、日本動物学会中国四国支部大会、島根大学、松江市、平成 24 年 5 月 13 日

鎌江優一、富岡憲治(2012)マダラシミ時計遺伝子 *rev-erb* の発現リズムと RNA 干渉による機能解析、日本動物学会第 83 回大会、大阪大学、大阪市、平成 24 年 9 月 13 日

富岡憲治(2012)概日時計の光同調機構: その多様性と共通性、第 19 回日本時間生物学会学術大会、北海道大学、札幌、平成 24 年 9 月 16 日

駒田さやか、立脇皓介、Saifullah ASM, 小柳光正、寺北明久、富岡憲治(2012)フタホシコオロギ概日時計の光同調機構におけるオプシン類の役割、第 19 回日本時間生物学会学術大会、北海道大学、札幌、平成 24 年 9 月 16 日

Tomioka K., Uryu, O, Komada, S, Moriyama, Y, and Yoshii, T (2013) Molecular dissection of the circadian clock in the cricket, *Gryllus bimaculatus*. 11th International Congress of Orthopterozoology, Kunming, Yunnan, China, August 11~15, 2013.

富岡憲治 (2013) 昆虫の概日時計機構に関する神経生物学的研究 . 平成 25 年度日本動物学会賞受賞者講演, 日本動物学会第 84 回大会, 岡山市, 9 月 27 日, 2013 年

駒田さやか、小柳光正、寺北明久、富岡

憲治 (2013) フタホシコオロギ複眼オプションによる概日時計の光同調、日本動物学会第 84 回大会、9 月 28 日 2013 年

Tomioka, K., Komada, S. (2014) The opsin-LW plays an important role in light entrainment of the circadian clock in the cricket, *Gryllus bimaculatus*. International Symposium on RNAi and Genome Editing Methods, Tokushima, March 14~16, 2014.

Tomioka, K., Komada, S., Yoshiga, W., Tamaki, S. (2014) Role of opsins in circadian and photoperiodic systems in crickets. The 30th Anniversary Meeting of Sapporo Symposium on Biological Rhythm, Sapporo, July 25~27, 2014.

Tomioka, K. (2014) Molecular approach to the circadian clock that controls locomotor rhythms in the cricket *Gryllus bimaculatus*. ICN Workshop, Ethology, neuroscience and genetics in crickets: How can they meet? Sapporo, July 27, 2014.

富岡憲治 (2014) 昆虫の概日時計機構の比較生理学的研究 . 平成 26 年度日本比較生理生化学会賞受賞者講演 , 日本比較生理生化学会第 36 回大会 , 札幌市 , 7 月 28 日 , 2014 年

Kamae, Y., Uryu, O., Miki, T., and Tomioka, K. (2014) The nuclear receptor genes HR3 and E75 play an important role in the circadian rhythm generation in the firebrat, *Thermobia domestica*. International Congress of Neuroethology 2014, Sapporo, July 29-August 1.

〔図書〕(計 4 件)

富岡憲治、松本顕 (2012) Part III 無脊椎動物の概日リズム 10 章 生理機構、時間生物学、海老原史樹史、吉村崇編、化学同人、pp. 133-144.

伊藤千紘、富岡憲治 (2015) いつ動く、動物の動きを見てみよう - コオロギの活動リズム測定 : 連続写真撮影によるリズムの観察、日本比較生理生化学会編、研究者が教える動物実験、第 2 巻印刷中

富岡憲治 (2015) 生物時計、末光隆志他編、動物の事典、朝倉書店、印刷中 .

Tomioka, K., Komada, S., Yoshiga, W., Ueda, H., Miki, T. (2015) The photoperiodic time-measurement system in the cricket, *Modicogryllus siamensis*. In K. Honma and S. Honma eds.: "Circadian Clocks", Hokkaido University Press, in press

〔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 :
出願年月日 :
取得年月日 :
国内外の別 :

〔その他〕

ホームページ等
時間生物学研究室ホームページ
http://www.biol.okayama-u.ac.jp/tomioka1/tomioka_lab.html

6 . 研究組織

(1) 研究代表者

富岡憲治 (TOMIOKA KENJI)
岡山大学大学院自然科学研究科・教授
研究者番号 : 30136163

(2) 研究分担者

()

研究者番号 :

(3) 連携研究者

()

研究者番号 :