

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 10 日現在

機関番号：14303

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2013

課題番号：23570004

研究課題名(和文) ショウジョウバエの細胞分裂に伴うオルガネラ動態とメンブレントラフィックによる制御

研究課題名(英文) Dynamics of organelles and its regulation by membrane trafficking in *Drosophila* male meiotic division

研究代表者

井上 喜博 (Inoue, Yoshihiro)

京都工芸繊維大学・昆虫バイオメディカル教育研究センター・准教授

研究者番号：90201938

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,200,000円、(間接経費) 1,260,000円

研究成果の概要(和文)：ショウジョウバエの雄減数分裂細胞は、サイズが大きく、分裂後期以降の解析にも適している。この細胞内で波長の異なる蛍光タグで細胞内の構造を標識し、それらの動態を同時観察できるようにした。また、メンブレントラフィックの関連遺伝子1030個を選び、精母細胞においてノックダウンさせ影響を調べた。その結果、小胞輸送に必要なCOPI、COPIIが細胞質分裂に必要なことがわかった。前者は細胞質分裂の開始に必須なタンパクや脂質を分裂溝に集積させるのに、後者は収縮環を細胞膜に固定するのに必要なことがわかった。一方、幼虫期神経芽細胞の分裂にはこれらは必要ではなかった。膜系構造が発達した精母細胞に特異的と考えられる。

研究成果の概要(英文)：Drosophila primary spermatocytes undergoing meiotic division I have advantages that one can easily observe intracellular structures and can examine regulatory mechanism of later stages of cell divisions. We established multi-color imaging system that makes us possible to perform a time-lapse observation of cell organelles as a progression of meiotic divisions. We carried out depletion experiments of 1030 genes that are possibly involved in membrane trafficking. Consequently, we identified COPI and COPII components required for intracellular vesicle transport as essential factors of cytokinesis in male meiosis. The COPI is required for initiation of cytokinesis by mediating transport of cleavage furrow proteins or lipids toward cleavage sites. On the other hand, the COPII is indispensable for a progression of cytokinesis through maintenance of connection between contractile ring and plasma membrane. However, larval neuroblasts neither need both coatamer complexes.

研究分野：発生遺伝学、細胞遺伝学

科研費の分科・細目：基礎生物学・遺伝・ゲノム動態

キーワード：ショウジョウバエ 減数分裂 オルガネラ 細胞周期

### 1. 研究開始当初の背景

ショウジョウバエを用いた細胞分裂の研究から、哺乳類にも保存されている多数の重要遺伝子が同定されてきた。これらの遺伝子の同定には、ショウジョウバエ幼虫の神経芽細胞や雄減数分裂細胞の分裂が異常になる多数の突然変異体が単離され、それらの原因遺伝子が同定された。とくに後者は細胞のサイズが大きく、分裂装置も詳細に観察できる。チェックポイントも厳密でないので、微小管構造が異常な変異体細胞でも分裂後期以降の観察ができる。ところが細胞分裂を制御する遺伝子はショウジョウバエ発生の全過程において必須である。したがってそれらが欠損した突然変異体は通常、発生初期で致死となってしまう。減数分裂における表現型を調べることができない。減数分裂細胞での表現型を調べるにはハイポモルフ変異が必要となる。減数分裂細胞において遺伝子ノックダウンに成功した例は研究開始当初は殆どなかった。一方、培養細胞を用いた研究もなされており、siRNAによる遺伝子の網羅的同定の試みもある。ところがショウジョウバエの培養細胞は小さいので観察は容易でない。そこで、本研究では雄減数分裂細胞の長所を生かしたライブ観察系を確立し、細胞内動態に重要なメンブレントラフィック因子が細胞分裂に果たす役割を明らかにすることを試みた。従来、精巣からとりだした精母細胞は、減数分裂を開始しても殆ど中期Iで停止してしまい、連続観察はできなかったが、本研究に着手する直前に、生体外の培養条件下 (ex vivo) で減数第1分裂の開始から終了までの連続観察に成功した (Kitazawa et al., 2014)。また、精巣内の精母細胞には、培養細胞のように細胞外から siRNA を作用させることはできない。体細胞では、異所的な遺伝子発現誘導システム (Gal4/UAS) を用いてノックダウンが可能であるが、減数分裂前の精母細胞では極めて効率が悪い。これも研究開始後の早い時期に効率の良い遺伝子ノックダウン系を構築することができた。そこで以上2点の成功をふまえ、これをさらに発展させる新たな研究計画を実施した。

### 2. 研究の目的

ショウジョウバエの雄減数分裂細胞はサイズが大きく、分裂後期以降の解析にも適しているので細胞分裂の遺伝学的研究に繁用されてきた。一方、分裂期を通して連続観察できないという欠点もある。本研究では、減数分裂にともなう種々の細胞内構造の変化を同時に観察できるマルチカラーイメージング法を確立させる。3種類の蛍光タグ付きの融合タンパクを精母細胞において同時発現させ、染色体、微小管、中心体、核膜、細胞膜、ゴルジ体、小胞体の細胞内構造をマルチカラー標識して視覚化する。それらが減数分裂の過程でダイナミックに変化してゆく様子を3色の蛍光で同時ライブ観察する。さ

らに減数分裂をおこなう精母細胞において、効率よく遺伝子ノックダウンができる実験系を構築する。そして細胞動態に重要なメンブレントラフィックに関わる遺伝子群をノックダウンして、これらが減数分裂に果たす役割を解明する。雄減数分裂においては、ミトコンドリア、ゴルジ体というオルガネラも娘細胞に均等分配されることをみいだしている。これらの運搬に必要なモータータンパク、制御タンパクを同定するため、候補となる遺伝子群 (計16個) を精母細胞においてノックダウンし、オルガネラ分配が阻害されることを示す。雄減数分裂におけるオルガネラの均等分配機構を明らかにする。これらの機構は種間で保存されているので、ヒト無精子症の原因遺伝子の同定につながる新規制御遺伝子の発見も期待できる。

### 3. 研究の方法

(1) ショウジョウバエの遺伝子強制発現誘導システム Gal4/UAS により、精母細胞内で異なる蛍光タグ付きタンパク (ヒストン 2Av、チューブリン、アクチン、核ラミン C、COP、PDI、ミトコンドリア局在配列にそれぞれ GFP、mRFP、CFP タグが付いた融合タンパク) を発現させ、染色体、微小管、細胞膜などをマルチカラー蛍光により可視化する。それらが減数分裂の進行に伴って変化する様子をライブ観察する。

(2) 減数分裂前の精母細胞特異的に2本鎖RNAを発現、または(3) 精母細胞に siRNA を電気穿孔法により導入することにより、同細胞特異的な遺伝子ノックダウン系を確立する。メンブレントラフィック関連遺伝子群を網羅的にノックダウンして減数分裂の異常を明らかにする。上記のようにミトコンドリア、ゴルジ体を蛍光標識して、雄減数分裂におけるオルガネラの伝達を解析する。精巣内から取り出した精母細胞を生体外 (ex vivo) で培養し、その細胞が成長期を経て減数分裂に移行できるか確認する。上記のようにゴルジ体などの細胞内オルガネラを蛍光標識した精母細胞を ex vivo にてしばらく培養する。メンブレントラフィックの阻害剤であるプレフェルジン A、小胞輸送に関わる微小管の重合阻害剤コルセミド、分裂に必須な POLO キナーゼの阻害剤などを ex vivo 培養系に添加し、ゴルジ体や小胞体などの膜系オルガネラの形成、維持あるいは減数分裂における細胞質分裂への影響を調べる。

さらに上記2にあるノックダウンにより細胞質分裂の異常が認められた遺伝子に対して siRNA を合成して、減数分裂精母細胞に電気穿孔法により導入する。メンブレントラフィックに関与する遺伝子の中には、ノックダウンに必要な UAS 系統が作られていない場合もある。これらに対しては siRNA を作用させて簡便にノックダウンをおこない、減数分裂に必要なメンブレントラフィック遺伝子を同定する。

(4)体細胞モデルとして、幼虫期神経芽細胞および、S2 培養細胞でも同様なマルチカラーイメージング観察法を確立させ、細胞分裂によるオルガネラ伝達を観察するとともに、メンブレントラフィックの阻害による細胞分裂への影響を比較検討する。

#### 4. 研究成果

(1) ショウジョウバエ精巣細胞の ex vivo 培養法とそれを用いた減数分裂前の精母細胞の成長および減数第1、第2分裂のライブ観察法の確立

GFP, mRFP, CFP 蛍光タグを種々の細胞内構造の構成タンパクに付与した融合タンパク質を Gal4 依存的に誘導できる UAS 系統を作製、入手した。これらを bam-Gal4 系統と交配して得た F1 個体の精母細胞において、核、染色体、微小管、アクチン繊維、核膜、小胞体、ミトコンドリアがそれぞれ蛍光標識されることを確認した。これらの精巣から取り出した精母細胞を減数分裂前の細胞成長期から、減数分裂開始、第1分裂、第2分裂終了時までをタイムラプス観察できる実験系を確立させた。さらに精母細胞を14時間以上 ex vivo 培養して、それらの細胞が成長期を経て減数分裂に以降できることを確認した。そして細胞骨格が蛍光標識された精母細胞の培養液に、微小管重合阻害剤コルヒチン、アクチン重合阻害剤サイトカラシン D を加えると、当該細胞骨格が脱重合する様子が観察できた。また、メンブレントラフィック阻害剤プレフェルジン A、Exo1 を添加すると、COPI 小胞の減数分裂期における動態、幕系オルガネラの形成が阻害される様子が観察された。

(2) 精母細胞特異的な遺伝子ノックダウン系の確立

最初に精母細胞に siRNA を直接導入する事を検討した。形質転換ならびに導入遺伝子の発現を確認するために RFP-Tubulin を発現させるプラスミドを電気穿孔法にて導入することを試みた。電圧など種々の条件を検討したが、効率よく遺伝子導入できる条件をみいだすことはできなかった。一方、代わってショウジョウバエの全遺伝子に対する dsRNA を発現できる UAS 系統ライブラリーが作られた (VDRC 系統センター)。これらを bam-Gal4 系統と交配することによって、次世代雄の精母細胞においてショウジョウバエの全遺伝子をノックダウンすることができる。このとき2本鎖 RNA の分解に必要な Dicer を同時に発現させることにより、効率よくノックダウンできるようになった。

(3) 雄減数分裂の細胞質分裂におけるメンブレントラフィックの必要性の証明

メンブレントラフィックの阻害剤であるプレフェルジン A、小胞輸送に関わる微小管の重合阻害剤コルヒチンを細胞に添加すると、ゴルジ体や小胞体構造の形成、維持ある

いは減数分裂における分配が影響を受けた。これらの薬剤処理により減数分裂時の細胞質分裂も阻害されることから、雄減数分裂にメンブレントラフィックが必須な役割をなうことが推測された。

さらにメンブレントラフィックに関わる1,030個の候補遺伝子の dsRNA を Gal4/UAS システムにより、ひとつずつ精母細胞特異的に発現させた。これらの個体から精母細胞を取りだし、減数分裂における細胞質分裂に異常がないか、ライブ解析法にて調べた、ノックダウンすると減数分裂に異常が表れた遺伝子については論文に発表した (Kitazawa et al., 2014)。メンブレントラフィック因子が雄減数分裂における細胞質分裂に必須なことが証明された。

(4) 小胞輸送因子 COPI、COPII の細胞質分裂における役割

さらに COPI のいずれの構成因子のノックダウンによっても、減数分裂における細胞質分裂が阻害されることがわかった。これらの細胞では細胞質分裂に必須なタンパクや脂質が分裂溝に集積されていないことがわかった。これらの細胞内運搬に COPI 小胞が必要なことがわかった。また、小胞体からゴルジ体への小胞輸送を担う COPII 複合体の5種類の構成タンパクをそれぞれノックダウンあるいは、ノックアウトしても減数分裂時の細胞質分裂が阻害された。タイムラプス観察の結果、細胞膜の貫入が途中で停止し、もとにもどるリグレーションが観察された。この結果は COPI のみならず COPII による小胞輸送も細胞質分裂に必須であることを示す。COPII 複合体がショウジョウバエ雄の減数分裂における細胞質分裂に果たす役割について更なる検討をおこなった。COPII 構成因子のノックダウンにより、細胞膜の貫入が途中で停止し、もとにもどるリグレーション表現型が観察された。このとき細胞質を分断するアクトミオシンリングからなる収縮環が細胞膜から遊離している異常が頻度高く観察された。アクトミオシンリングを細胞膜に固定するには PtdIns(4,5)P<sub>2</sub>(PIP<sub>2</sub>)が重要な働きをすることが知られている。そこで PIP<sub>2</sub> 阻害剤である PBP10 の存在下で細胞質分裂を観察したところ、COPII のノックダウンと同じ表現型が観察された。COPII 複合体は細胞分裂面には局在が観察されない。ところがそれを阻害すると細胞質分裂の開始は正常におきるが、進行に影響が表れる。COPII は収縮環を細胞膜に固定するのに必要な PIP<sub>2</sub> の移送に必要なとの作業仮説を立てている。COPII が分裂溝に集積する他のメンブレントラフィック因子を介して、PIP<sub>2</sub> の集積に影響を与えていないか検討している。

また、COPII などのメンブレントラフィック因子が幼虫期の神経芽細胞などの体細胞の細胞質分裂にも影響するか検討した。同細胞特異的に COPII 制御因子である sar1 をノ

ックダウンしたが、倍数化された細胞は観察されなかった。メンブレントラフィック因子と細胞質分裂との関連については、膜系の細胞内構造がとくに発達している精母細胞においてのみみられる現象である可能性が考えられた。

#### (5) 雄減数分裂における細胞質オルガネラの分配

また、ミトコンドリア、ゴルジ体、小胞体を蛍光標識して、雄減数分裂におけるそれらの分配をタイムラプス観察した。精母細胞において RFP-Tubulin と YFP-mitochondria 局在シグナルを同時発現させ、微小管とミトコンドリアを異なる波長の蛍光で標識した。雄減数分裂の過程でミトコンドリアが微小管上を均等分裂される様子が観察された。微小管モーター 8 種類においてミトコンドリア分配への影響を調査した。Dhc64 および Milton をノックダウンしても顕著な影響はみとめられなかった。

ゴルジ体等に局在する COPI 複合体のガンマサブユニットに RFP 蛍光タグを付与した融合タンパクを精巣内の細胞で発現させ、ゴルジ体を蛍光標識した。この個体から精母細胞を取り出し、ex vivo にて減数分裂を観察した。雄減数分裂ではゴルジ体が娘細胞に均等分配されることがわかった。この分配には微小管マイナス端モーターであるダイニンが必要であることがわかった。

#### 5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計 34 件)

主要なもの 17 件をここにあげる。

Kitazawa, D., Matsuo, T., Kaizuka, K., Miyauchi, C., Hayashi, D. and Inoue, Y. H. Orbit/CLASP is required for myosin accumulation at the cleavage furrow in *Drosophila* male meiosis. *PLoS ONE* 査読有 9(5): e93669. 2014. DOI: doi:10.1371/journal.pone.0093669.

Vo, N., Taga, A., Inaba, Y., Hideki, Y., Cotterill, S. and Yamaguchi, M.: *Drosophila* MCM10 is required for DNA replication and differentiation in the compound eye. *PLoS ONE* 査読有 9, e93450. DOI:10.1371/journal.pone.0093450. eCollection 2014. PMID: 24686397

Sahashi, R., Crevel G., Pasko, J., Suyari, O., Nagai, R., Saura, M. M., Yamaguchi, M. and Cotterill, S. DNA polymerase alpha interacts with PrSet7 and mediates H4K20 monomethylation in *Drosophila*. *J. Cell Science* 査読有 in press DOI: in press

Azuma, Y., Tokuda, T., Shimamura M.,

Kyotani, A., Sasayama H., Yoshida, T., Mizuta, I., Mizuno, T., Nakagawa, M., Fujikake, N., Ueyama, M., Nagai, Y. and Yamaguchi, M.

Identification of ter94, *Drosophila* VCP, as a strong modulator of motor neuron degeneration induced by knockdown of Caz, *Drosophila* FUS. *Hum. Mol. Genet.* 査読有 in press, 2014.

Miyauchi, C., Kitazawa, D., Ando, I. and Inoue, Y. H. Orbit/CLASP is required for germline cyst formation through its developmental control of fusomes and ring canals in *Drosophila* males. : An essential gene for male germline cyst formation. *PLoS One* 査読有 8: e58220 2013. DOI:10.1371/journal.pone.0058

Yasuno Y., Inoue Y. H. and M. Yamamoto: Elimination of Y chromosome-bearing spermatids during spermiogenesis in an autosomal sex-ratio mutant of *Drosophila simulans*. *Gene. Genet. Syst.* 査読有 88:113-26. 2013 [https://www.jstage.jst.go.jp/article/ggs/88/2/88\\_113/\\_pdf](https://www.jstage.jst.go.jp/article/ggs/88/2/88_113/_pdf)

Eguchi, K., Yoshioka, Y., Yoshida, H., Morishita, K., Miyata, S., Hiai, H. and Yamaguchi, M. The *Drosophila* DOCK family protein Sponge is involved in differentiation of R7 photoreceptor cells. *Exp. Cell Res.* 査読有 315, 2179-2195, 2013. DOI:

Yasuno, Y., Inoue, Y. H. and Yamamoto, M. Distribution and morphological changes of the Golgi apparatus during *Drosophila* spermatogenesis. *Dev.Growth.Differ.* 55: 635-647, 2013. DOI: doi: 10.1111/dgd.12070.

Kitazawa, D., Yamaguchi, M., Mori, H. Inoue, Y. H. COPI-mediated membrane trafficking is required for cytokinesis in *Drosophila* male meiotic divisions. *J. Cell Sci.* 査読有 , 125, 3649-3660. 2012. DOI: 10.1242/jcs.103317.

Valadez-Graham, V., Yoshioka, Y., Velazquez, O., Kawamori, A. Vazquez, M., Neumann, A., Yamaguchi, M. and Zurita, M.: XNP/dATR<sub>X</sub> interacts with DREF in the chromatin to regulate gene expression. *Nucleic Acids Res.* 査読有 40, 1460-1474. 2012. DOI: 10.1093/nar/gkr865.

Herz, H.-M., Mohan, M., Garrett, A.-S., Miller, C., Casto, D., Zhang, Y., Seidel, C.,

Haug, J. S., Florens, L., Washburn, M. P., Yamaguchi, M., Shiekhatar, R. and Shilatifard, A.

Polycomb repressive complex 2-dependent and independent functions of Jarid2 in transcriptional regulation in *Drosophila*. *Mol. Cell. Biol.* 査読有 32: 1683-1693, 2012. DOI: 10.1128/MCB.06503-11.

Bras, S., Martin-Lannere, S., Gobert, V., Auge, B., Breig, O., Sanial, M., Yamaguchi, M., Haenlin, M., Plessis, A. and Waltzer, L.: MLF is a conserved regulator of RUNX transcription factor activity involved in hematopoiesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 査読有 109: 4986-4991, 2012. DOI: 10.1073/pnas.1117317109.

Ushijima Y., Inoue, Y. H., Konishi, T., Kitazawa, D., Yoshida, H., Shimaji, K., Kimura, H. and Yamaguchi, M.: Roles of histone H3K9 methyltransferases during *Drosophila* spermatogenesis. *Chromosome Res.* 査読有 20 : 319-331 2012. DOI:10.1007/s10577-012-9276-1

Sasayama, H., Shimamura, M., Tokuda, T., Azuma, Y., Yoshida, T., Mizuno, T., Nakagawa, M., Fujikake, N., Nagai, Y. and Yamaguchi, M. Knockdown of the *Drosophila* Fused in Sarcoma (FUS) homologue causes deficient locomotive behavior and shortening of motoneuron terminal branches. *PLoS One* 査読有 7: e39483, 2012. DOI: 10.1371/journal.pone.0039483.

Herz, H.-M., Mohan, M., Garrett, A.-S., Miller, C., Casto, D., Zhang, Y., Seidel, C., Haug, J. S., Florens, L., Washburn, M. P., Yamaguchi, M., Shiekhatar, R. and Shilatifard, A.  
Polycomb repressive complex 2-dependent and independent functions of Jarid2 in transcriptional regulation in *Drosophila*. *Mol. Cell. Biol.* 査読有 32: 1683-1693. 2012. DOI:10.1128/MCB.06503-11

Bras, S., Martin-Lannere, S., Gobert, V., Auge, B., Breig, O., Sanial, M., Yamaguchi, M., Haenlin, M., Plessis, A. and Waltzer, L.: MLF is a conserved regulator of RUNX transcription factor activity involved in hematopoiesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 査読有 109, 4986-4991. 2012. DOI 10.1073/pnas.1117317109.

N. T. T. Anh, M. Nishitani, S. Harada, M. Yamaguchi, and K. Kamei. Essential role of Duox in stabilization of *Drosophila* wing. *J. Biol. Chem.* 査読有 286: 33244~33251. 2011. DOI: 10.1074/jbc.M111.263178.

他 17 件の関連論文を公表した。

〔学会発表〕(計 63 件)  
主要なもの 13 件をここにあげる。  
Inoue, Y. H. Developmental control of *Drosophila* spermatogenesis by Clasp/Orbit International symposium of IBRC in KIT(招待講演) 2014 年 03 月 19 日 Kyoto

Hinami, Y. and Inoue, Y. H. Targeted induction of ER stress in Insulin-Producing Cells results in diabetes-like phenotype, inhibition of cell growth and dwarfism in *Drosophila*. 第 36 回日本分子生物学会年会 2013 年 12 月 03 日~2013 年 12 月 06 日 神戸、国際会議場

Okazaki, R. and Inoue, Y. H. 7SKsnRNP components such as LARP7 and 7SKsnRNP are dispensable for viability and fertility in *Drosophila* 第 36 回日本分子生物学会年会 2013 年 12 月 03 日 神戸、国際会議場

Ozeki, T. and Inoue, Y. H. A role of mxc gene in larval lymph gland in *Drosophila* hematopoiesis 第 36 回日本分子生物学会年会 2013 年 12 月 03 日 神戸、国際会議場

Hirai, J. and Inoue, Y. H. Accumulation of ROS promotes muscle senescence in *Drosophila* adults and also influences muscle development. 第 36 回日本分子生物学会年会 2013 年 12 月 03 日 神戸市

Nakahara, Y. and Inoue, Y. H. Sir2 can induce 4EBP and Catalase gene expression through Foxo activation in *Drosophila*. 第 36 回日本分子生物学会年会 2013 年 12 月 03 日~2013 年 12 月 06 日 神戸、国際会議場

Awane, R. and Inoue, Y. H. Identification of target genes of MXC protein, a tumor suppressor gene product, and its transcriptional regulation in *Drosophila*. 第 36 回日本分子生物学会年会 2013 年 12 月 03 日~2013 年 12 月 06 日 神戸、国際会議場

Matsuo, T. and Inoue, Y. H. Proper mitochondria dynamics of mitochondria is required for meiotic cell cycle progression in *Drosophila* spermatogenesis. 第 36 回日本分子生物学会年会 2013 年 12 月 03 日~2013 年 12 月 06 日 神戸、国際会議場

Kaizuka, K. and Inoue, Y. H. COPII components are required for later stage of cytokinesis in *Drosophila* meiotic divisions 第 36 回日本分子生物学会年会 2013年12月03日~2013年12月06日 神戸、国際会議場

Hayashi, D. and Inoue, Y. H. Nuclear envelope proteins, Lamins and nuclear pore complex are required for cytokinesis in *Drosophila* male meiosis.EMBO Work Shop 2013 *Drosophila* Cell division cycle(招待講演) 2013年09月12日 Darlington,

Asano, Y. and Inoue, Y. H. Orbit/CLASP is an essential factor for elongation that mature centrioles in *Drosophila* primary spermatocytes 第 65 回日本細胞生物学会大会 2013年06月19日~2013年06月21日名古屋、ウニク愛知

貝塚加奈、井上喜博 被覆小胞 COPII はシヨウジウバエ雄減数分裂における細胞質分裂に必要である 第 65 回日本細胞生物学会大会 2013年06月19日~2013年06月21日名古屋、ウニク愛知

Kitazawa, D. and Inoue, Y. H. COPI-mediated membrane trafficking is required for cytokinesis in *Drosophila* male meiotic divisions 第 65 回日本細胞生物学会大会 2013年06月19日~2013年06月21日 名古屋、ウニク愛知

他 5 0 件の関連発表をした。

〔産業財産権〕

出願状況(計 1 件)

名称：抗老化物質のスクリーニング方法

発明者：井上喜博

権利者：京都工芸繊維大学

種類：

番号：特願 2014-063045

出願年月日：2014年3月26日

国内外の別：国内

取得状況(計 0 件)

〔その他〕

ホームページ等

<https://sites.google.com/site/ibmrcdrosophila/>

6. 研究組織

(1)研究代表者

井上 喜博 (INOUE, Yoshihiro)

京都工芸繊維大学・昆虫バイオメディカル  
教育研究センター・准教授  
研究者番号：90201938

(2)研究分担者

山口 政光 (YAMAGUCHI, Masamitsu)

京都工芸繊維大学・工芸科学研究科・教授

研究者番号：00182460