

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 5 月 29 日現在

機関番号：14401

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2014～2016

課題番号：26251037

研究課題名(和文) 減数分裂の相同染色体組換えに必要な分子・構造基盤とメカニズムの研究

研究課題名(英文) Molecular basis for meiotic recombination of homologous chromosomes

研究代表者

平岡 泰 (HIRAOKA, Yasushi)

大阪大学・生命機能研究科・教授

研究者番号：10359078

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 31,200,000円

研究成果の概要(和文)：減数分裂クロマチンのイメージング解析：超解像蛍光顕微鏡法を用いて、減数分裂コヒーレンス依存的に作られるクロマチン構造が相同染色体対合に必要なことを明らかにした。また減数分裂期DNA複製のクロマチン脱凝集にヒストンH4のアセチル化が必要であることを明らかにした。さらにヒストン修飾の生細胞イメージングに成功した。

減数分裂制御の機能解析：核膜孔複合体タンパク質Nup132が減数第一分裂に重要な役割があることを明らかにした。また2つのAPC/C活性化因子が減数分裂特有な分裂を制御することを発見した。さらに核膜タンパク質LEM2がセントロメアヘテロクロマチンを栄養依存的に増強することを明らかにした。

研究成果の概要(英文)：Imaging of meiotic chromatin: Using super-resolution microscopy, we found that meiotic cohesion-based chromatin structures are necessary for homologous chromosome pairing. We also found that chromatin decompaction occurs during meiotic DNA replication and that the decompaction requires acetylation of histone H4. In addition, we developed a new method to visualize histone modification in living cells.

Regulatory mechanisms of meiosis: We found that a component of the nuclear pore complex, Nup132, plays an important role in progression of meiosis, and that two APC/C activators regulate progression of meiosis. We also revealed that a nuclear membrane protein Lem2 augments centromeric heterochromatin in a nutrition-dependent manner.

研究分野：分子細胞生物学

キーワード：細胞

### 1. 研究開始当初の背景

減数分裂は、有性生殖を行う真核生物にとってゲノムを子孫に継承するための普遍的で重要なプロセスである。とりわけ、相同染色体の対合・組換えと還元分配は減数分裂を特徴づける重要なプロセスであり、この分子メカニズムの解明は、ヒトの卵子や精子の形成過程を理解するために重要である。この過程は、ヒトでは、卵巣や精巣など体内で、長い時間をかけて起こるために、その分子メカニズムを解明するのは困難である。分裂酵母では、培地から窒素源を枯渇させるだけで減数分裂を誘導でき、かつ8時間ほどで全過程が完了することや、遺伝子操作が容易であることから、分子レベルでの解析に適している。これまで、染色体の核内配置の意義と分子メカニズムが研究され理解が進んできたが、相同染色体の対合・組換えの分子メカニズムは不明な点が多く残されていた。

### 2. 研究の目的

本研究課題は、分裂酵母の生細胞蛍光イメージングと分子遺伝学の手法を併用して、減数分裂期の相同染色体の組換えに必要な分子および構造基盤と、そのメカニズムを明らかにすることを目的とする。特に、相同染色体組換えに伴って形成される減数分裂期特有のクロマチン構造の分子基盤と形成メカニズムを明らかにするものである。

### 3. 研究の方法

(1) 減数分裂に特有に形成されるクロマチン構造のイメージング解析：分裂酵母の変異株のクロマチン構造を、3D-SIM 超解像蛍光イメージング法などのイメージング法を用いて解析する。野生型のそれと比較することで、相同染色体組換えに必要な減数分裂特有のクロマチン構造を明らかにする。(2) 減数分裂に特有に形成されるクロマチン構造の構成成分の同定と機能解析：減数分裂期クロマチンの構成タンパク質に GFP を融合したタンパク質を発現させ、抗 GFP 抗体により共沈降するタンパク質群を、質量分析法を用いて網羅的に解析し、候補となるタンパク質を同定した。候補遺伝子については、遺伝子の改変体や破壊体でのクロマチン構造を解析し、減数分裂期のクロマチン構造形成に関与する因子を明らかにする。(3) ヒストン修飾の生細胞イメージング：ヒストンの修飾状態とその変化を、生きた細胞でイメージングする技術を開発し、減数分裂におけるヒストン修飾とクロマチン構造・機能との関連を明らかにする。

### 4. 研究成果

(1) 減数分裂に特有に形成されるクロマチン構造のイメージング解析  
超解像蛍光顕微鏡法 3D-SIM (3-Dimensional Structured Illumination Microscopy) を用いて、

分裂酵母のクロマチン構造を高い分解能でイメージングする方法を確立した (Matsuda et al., Nat. Commun., 2015)。この方法を用いて分裂酵母のクロマチン構造を解析し、テロメア付近にある高度に凝縮したヘテロクロマチン (ノブと命名) が、クロマチン領域の境界として働くこと (Matsuda et al., Nat. Commun., 2015)、このノブ構造はシュゴシンによって形成されており、複製や転写の制御に働くこと (Tashiro et al, Nat. Commun., 2015) を明らかにした。また、減数分裂期に特有に見られる凝集したクロマチン構造の形成に減数分裂期特有のコヒーシン (Rec8) が関与すること (Ding et al., Chromosoma, 2016)、このコヒーシン依存的に作られるクロマチン構造が相同染色体形成に重要な働きをすることを明らかにした (Ding et al., Curr. Genet., 2016) (図 1)。

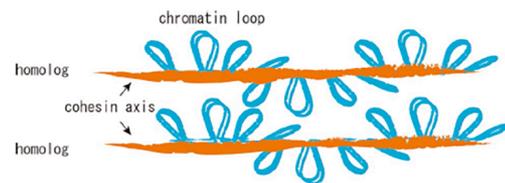


図 1. コヒーシン依存的に作られる減数分裂期のクロマチン構造

また、減数分裂期のテロメアクラスターの障害や DNA 複製の障害が、減数分裂期前期の進行に影響することを明らかにした (Chikashige et al., Cell Struct. Funct., 2014; Ruan et al., Genes Cells, 2015)。また、減数分裂期 DNA 複製時のクロマチン脱凝集 (decompaction) にヒストン H4 のアセチル化が必要であることを明らかにした (Ruan et al., Sci Rep, 2015)。これらの解析から、減数分裂期に特有に形成されるクロマチン構造を明らかにした (Matsuda et al., Yeast, 2017)。

(2) 減数分裂に特有に形成されるクロマチン構造の構成成分の同定と機能解析

プロテオミクスの手法を用いて同定された候補タンパク質について、遺伝子破壊や変異体の作製を行い、減数分裂期クロマチン構造に対する影響を調べた。その結果、核膜孔複

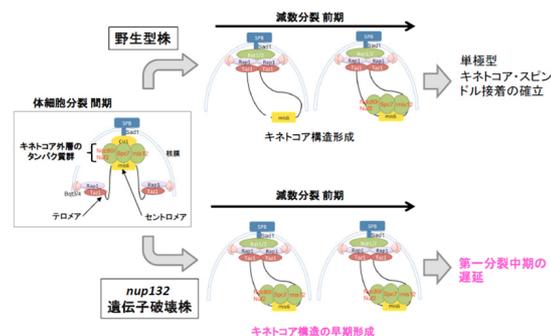


図 2. Nup132 依存的に作られる減数第一分裂期特有のキネトコア構造

合体の構成タンパク質のひとつである Nup132 の機能を解析し、減数第一分裂期のキネトコア構造形成に重要な役割があることを明らかにした (Yang et al., J. Cell Biol., 2015) (図 2)。

また、核膜タンパク質である LEM2 の機能を解析し、LEM2 がセントロメア領域のヘテロクロマチンを栄養依存的に増強する働きがあることを明らかにした (Tange et al, Genes Cells, 2016; Yang et al., J. Biochem., 2017)。さらに、APC/C 活性化因子である 2 つのタンパク質 (Slp1 と Fzr1) が減数分裂特有な分裂 (2 つの分裂が DNA 複製を伴わずに連続的に起こること) を制御することを発見した (Chikashige et al., FEBS Lett., 2017)。

### (3) ヒストン修飾の生細胞イメージング

ヒストンの修飾を生きた細胞でイメージングするために、特異的なモノクローナル抗体の抗原認識部位と GFP を融合させたタンパク質を細胞で発現させる方法を用いた。その結果、ヒストン H4.2 の 20 番目のリジンのメチル化 (H4K20me) を特異的に認識する方法の開発に成功した (Sato et al., J. Mol. Biol., 2016) (図 3)。

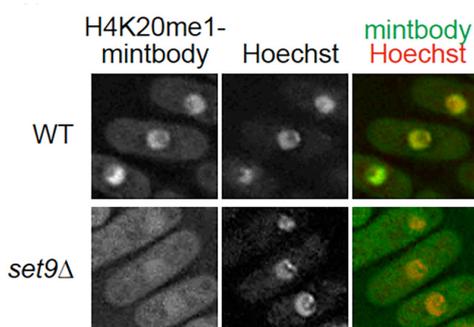


図 3. 分裂酵母ヒストン修飾 (H4K20me) の生細胞イメージング

## 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 45 件)

- ① Chikashige Y, Yamane M, Okamasa K, Osakada H, Tsutsumi C, Nagahama Y, Fukuta N, Haraguchi T, Hiraoka Y. Fission yeast APC/C activators Slp1 and Fzr1 sequentially trigger two consecutive nuclear divisions during meiosis. FEBS letters 591, 1029-1040. (2017). doi: 10.1002/1873-3468.12612. 査読有
- ② Yang H-J, Iwamoto M, Hiraoka Y, Haraguchi T. Function of nuclear membrane proteins in shaping the nuclear envelope integrity during closed mitosis. Journal of Biochemistry 161, 471-477. (2017). doi: 10.1093/jb/mvx020 査読有
- ③ Iwamoto M, Osakada H, Mori C, Fukuda Y, Nagao K, Obuse C, Hiraoka Y, Haraguchi T. Compositionally distinct nuclear pore complexes of functionally distinct dimorphic nuclei in ciliate *Tetrahymena*, Journal of Cell Science 130, 1822-1834. (2017). doi: 10.1242/jcs.199398 査読有
- ④ Yang HJ, Osakada H, Kojidani T, Haraguchi T, Hiraoka Y. Lipid droplet dynamics during *Schizosaccharomyces pombe* sporulation and their role in spore survival. Biology Open 6, 217-222. (2017). doi: 10.1242/bio.022384. 査読有
- ⑤ Koyama M, Nagakura W, Tanaka H, Kujirai T, Chikashige Y, Haraguchi T. Hiraoka Y, Kurumizaka H. In vitro reconstitution and biochemical analyses of the *Schizosaccharomyces pombe* nucleosome. Biochemical and Biophysical Research Communications 482, 896-901. (2017) doi: 10.1016/j.bbrc.2016.11.130 査読有
- ⑥ Matsuda A, Asakawa H, Haraguchi T, Hiraoka Y. Spatial organization of the *Schizosaccharomyces pombe* genome within the nucleus. Yeast 34, 55-66. (2017). doi: 10.1002/yea.3217 査読有
- ⑦ 原口徳子、平岡泰 ライブクレム顕微鏡法。生産と技術、平成 29 年春号 (第 69 巻 2 号), 59-64. (2017). 生産技術振興協会 (査読無)
- ⑧ Hirai Y, Hirano Y, Matsuda A, Hiraoka Y, Honda T, Tomonaga K. Borna Disease Virus Assembles Porous Cage-like Viral Factories in the Nucleus. The Journal of Biological Chemistry 291, 25789-25798. (2016). doi: 10.1074/jbc.M116.746396. 査読有
- ⑨ Sato Y, Kujirai T, Arai R, Asakawa H, Ohtsuki C, Horikoshi N, Yamagata K, Ueda J, Nagase T, Haraguchi T, Hiraoka Y, Kimura A, Kurumizaka H, Kimura H. A genetically encoded probe for live-cell imaging of H4K20 monomethylation. Journal of Molecular Biology 428, 3885-3902. (2016). doi: 10.1016/j.jmb.2016.08.010 査読有
- ⑩ Tsuchiya M, Ogawa H, Koujin T, Kobayashi S, Mori C, Hiraoka Y, Haraguchi T. Depletion of autophagy receptor p62/SQSTM1 enhances the efficiency of gene delivery in mammalian cells. FEBS letters 590, 2671-2680. (2016). doi: 10.1002/1873-3468.12262. 査読有
- ⑪ Gómez-Saldivar G, Fernandez A, Hirano Y, Mauro M, Lai A, Ayuso C, Haraguchi T, Hiraoka Y, Piano F, Askjaer P. Identification of Conserved MEL-28/ELYS Domains with Essential Roles in Nuclear Assembly and Chromosome Segregation. PLoS Genetics 12, e1006131. (2016). doi: 10.1371/journal.pgen.1006131. 査読有
- ⑫ Tange Y, Chikashige Y, Takahata S, Kawakami K, Higashi M, Mori C, Kojidani T,

- Hirano Y, Asakawa H, Murakami Y, Haraguchi T, [Hiraoka Y](#). Inner nuclear membrane protein Lem2 augments heterochromatin formation in response to nutritional conditions. *Genes to Cells* 21, 812-832. (2016). doi: 10.1111/gtc.12385. 査読有
- ⑬ Ding, DQ, Haraguchi T, [Hiraoka Y](#). A cohesin-based structural platform supporting homologous chromosome pairing in meiosis. *Current Genetics* 62, 499-502. (2016). doi: 10.1007/s00294-016-0570-x. 査読有,
- ⑭ Ding DQ, Matsuda A, Okamasa K, Nagahama Y, Haraguchi T, [Hiraoka Y](#). Meiotic cohesin-based chromosome structure is essential for homologous chromosome pairing in *Schizosaccharomyces pombe*. *Chromosoma* 125, 205-214. (2016). doi: 10.1007/s00412-015-0551-8. 査読有
- ⑮ Iwamoto M, [Hiraoka Y](#), Haraguchi T. Uniquely designed nuclear structures of lower eukaryotes. *Current Opinions in Cell Biology* 40, 66-73. (2016). doi: 0.1016/j.ceb.2016.02.019 査読有
- ⑯ Tashiro S, Handa T, Matsuda A, Ban T, Takigawa T, Miyasato K, Ishii K, Kugou K, Ohta K, [Hiraoka Y](#), Masukata H, Kanoh J. Shugoshin forms a specialized chromatin domain at subtelomeres that regulates transcription and replication timing. *Nature Communications* 7, 10393. (2016). doi: 10.1038/ncomms10393 査読有
- ⑰ Suzuki S, Kato H, Suzuki Y, Chikashige Y, [Hiraoka Y](#), Kimura H, Nagao K, Obuse C, Takahata S, Murakami Y. Histone H3K36 trimethylation is essential for multiple silencing mechanisms in fission yeast. *Nucleic Acids Research* 44, 4147-4162. (2016). doi: 10.1093/nar/gkw008 査読有
- ⑱ Asakawa H, Yang HJ, [Hiraoka Y](#), Haraguchi T. Virtual nuclear envelope breakdown and its regulators in fission yeast Meiosis. *Frontiers in Cell and Developmental Biology* 4, 5. (2016). doi: 10.3389/fcell.2016.00005 査読有
- ⑲ Yang HJ, Haraguchi T, [Hiraoka Y](#). A nucleoporin that facilitates meiotic kinetochore reorganization. *Cell Cycle* 15, 307-308. (2016). doi: 10.1080/15384101.2015.1125237 査読有
- ⑳ Chikashige Y, Arakawa S, Leibnitz K, Tsutsumi C, Mori C, Osakada H, Murata M, Haraguchi T, [Hiraoka Y](#). Cellular economy in fission yeast cells continuously cultured with limited nitrogen resources. *Scientific Reports* 5, 15617. (2015). doi: 10.1038/srep15617 査読有
- ㉑ Yang HJ, Asakawa H, Haraguchi T, [Hiraoka Y](#). Nup132 modulates meiotic spindle attachment in fission yeast by regulating kinetochore assembly. *Journal of Cell Biology*. 211, 295-308. (2015) doi: 10.1083/jcb.201501035 査読有
- ㉒ Asakawa H, Yamamoto TG, [Hiraoka Y](#). Fission yeast meets a legend in Kobe: report of the Eighth International Fission Yeast Meeting. *Genes to Cells* 20, 967-971. (2015). doi: 10.1111/gtc.12307 査読有
- ㉓ Tsuchiya M, Isogai S, Taniguchi H, Tochio H, Shirakawa M, Morohashi K, [Hiraoka Y](#), Haraguchi T, Ogawa H. Selective autophagic receptor p62 regulates the abundance of transcriptional coregulator ARIP4 during nutrient starvation. *Scientific Reports*. 査読有, 5, 2015, 14498. doi: 10.1038/srep14498
- ㉔ Iwamoto M, [Hiraoka Y](#), Haraguchi T. The nuclear pore complex acts as a master switch for nuclear and cell differentiation. *Communicative and Integrative Biology* 8, e1056950. (2015). doi: 10.1080/19420889.2015.1056950 査読有
- ㉕ Ruan K, Yamamoto TG, Asakawa H, Chikashige Y, Kimura H, Masukata H, Haraguchi T, [Hiraoka Y](#). Histone H4 acetylation required for chromatin decompaction during DNA replication. *Scientific Reports* 5, 12720. (2015). doi: 10.1038/srep12720 査読有
- ㉖ Matsuda A, Chikashige Y, Ding DQ, Ohtsuki C, Mori C, Asakawa H, Kimura H, Haraguchi T, [Hiraoka Y](#). Highly condensed chromatins are formed adjacent to subtelomeric and decondensed silent chromatin in fission yeast. *Nature Communications* 6, 7753. (2015). doi: 10.1038/ncomms8753 査読有,
- ㉗ Poonperm R, Takata H, Hamano T, Matsuda A, Uchiyama S, [Hiraoka Y](#), Fukui K. Chromosome scaffold is a double-stranded assembly of scaffold proteins. *Scientific Reports* 5, 11916. (2015). doi: 10.1038/srep11916 査読有
- ㉘ Hirano Y, Matsuda A, [Hiraoka Y](#). Recent advancements in structured-illumination microscopy toward live-cell imaging. *Microscopy (Oxf)* 64, 237-249. (2015). doi: 10.1093/jmicro/dfv034 査読有
- ㉙ Asakawa H, Mori C, Ohtsuki C, Iwamoto M, [Hiraoka Y](#), Haraguchi T. Uncleavable Nup98-Nup96 is functional in the fission yeast *Schizosaccharomyces pombe*. *FEBS Open Bio* 5, 508-514. (2015). doi: 10.1016/j.fob.2015.06.004 査読有
- ㉚ Kobayashi S, Koujin T, Kojidani T, Osakada H, Mori C, [Hiraoka Y](#), Haraguchi T. BAF is a cytosolic DNA sensor that leads to exogenous DNA avoiding autophagy. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA.*, 112, 7027-7032. (2015). doi: 10.1073/pnas.1501235112 査読有
- ㉛ Iwamoto M, Koujin T, Osakada H, Mori C, Kojidani T, Matsuda A, Asakawa H, [Hiraoka](#)

- Y, Haraguchi T.、Biased assembly of the nuclear pore complex is required for somatic and germline nuclear differentiation in *Tetrahymena*. *Journal of Cell Science* 128, 1812-1823. (2015). doi: 10.1242/jcs.167353 査読有
- ③② Ruan K, Yamamoto TG, Asakawa H, Chikashige Y, Masukata H, Haraguchi T, Hiraoka Y. Meiotic nuclear movements in fission yeast are regulated by the transcription factor Mei4 downstream of a Cds1-dependent replication checkpoint pathway. *Genes to Cells* 20, 160-172. (2015). doi: 10.1111/gtc.12207 査読有
- ③③ Ozaki K, Chikashige Y, Hiraoka Y, Matsumoto T. Fission yeast Scp3 potentially maintains microtubule orientation through bundling. *PLoS One* 10, e0120109. (2015). doi: 10.1371/journal.pone.0120109 査読有
- ③④ Okaie Y, Nakano T, Hara T, Obuchi T, Hosoda K, Hiraoka Y, Nishio S. Cooperative target tracking by a mobile bionanosensor network. *IEEE transactions on nanobioscience* 13, 267-177. (2014). doi: 10.1109/TNB.2014.2343237 査読有
- ③⑤ Chikashige Y, Yamane M, Okamasa K, Mori C, Fukuta N, Matsuda A, Haraguchi T, Hiraoka Y. Chromosomes rein back the spindle pole body during horsetail movement in fission yeast meiosis. *Cell Structure and Function* 39, 93-100. (2014) doi: 10.1247/csf.14007 査読有
- ③⑥ Asakawa H, Hiraoka Y, Haraguchi T. A method of correlative light and electron microscopy for yeast cells. *Micron* 61, 53-61. (2014). doi: 10.1016/j.micron.2014.02.007 査読有
- 〔学会発表〕(計 115 件)
- ① 平岡泰、A framework of meiotic chromosomes for homologous pairing.、広島大学クロマチン動態数理研究拠点"5th International Symposium of the Mathematics on Chromatin Live Dynamics"、2017年3月7日-2017年3月9日、東広島芸術文化ホールくらら(広島県・東広島市)
- ② 平岡泰、ヒストン不足が引き起こす染色体の不分離、よこはまNMR研究会 第56回ワークショップ「ヌクレオームとビッグデータ」、2017年3月3日、理化学研究所(神奈川県・横浜市)
- ③ Hiraoka Y.、Chromatin-anchoring nuclear membrane proteins in fission yeast.、FMI シンポジウム、2017年1月20日-2017年1月23日、Basel(Switzerland)
- ④ Hiraoka Y.、A framework of meiotic chromosomes for homologous pairing.、2016 Workshop on the Molecular and Physical Biology of Chromosomes、2016年9月11日-2016年9月16日、Woods Hole (USA)
- ⑤ 平岡泰、遺伝子のすがたを生きのまま見る、一般公開シンポジウム「遺伝子のすがた -カラダの中でおこる不思議-」、2016年8月21日、早稲田大学国際会議場井深大記念ホール(東京都・新宿区)
- ⑥ Hiraoka Y. Roles for inner nuclear membrane proteins Lem2 and Bqt4 in chromosome organization. 4th International Symposium of the Mathematics on Chromatin Live Dynamics、2015年12月07日、広島市国際青年会館(広島県・広島市)
- ⑦ Hiraoka Y. Chromosomes and nuclear structures in fission yeast.、Cold Spring Harbor Laboratory Meeting "Cell Biology of Yeasts"、2015年11月03日-2015年11月07日、Cold Spring Harbor (USA)
- ⑧ Hiraoka Y. Role for the fission yeast Lem2 protein in chromosome segregation and genome stability.、Nuclear Transport Meeting、2015年09月20日、Sant Feliu de Guixols (Spain)
- ⑨ Hiraoka Y, Tange Y, Chikashige Y, Haraguchi T. Chromosome segregation is impaired by loss of LEM-domain nuclear membrane protein Lem2.、8th International Fission Yeast Meeting、2015年06月24日、生田神社会館(兵庫県・神戸市)
- ⑩ 平岡泰. Roles for the inner nuclear membrane in genome stability.、蛋白研セミナー "Nuclear organization and actin-dependent mechanisms in genome stability"、2015年05月18日、大阪大学蛋白質研究所(大阪府・吹田市)
- ⑪ 平岡泰、分裂酵母核内膜タンパク質 Lem2 と Bqt4 のクロマチン形成における役割、第32回染色体ワークショップ・第13回核ダイナミクス研究会、2014年12月16日、安芸グランドホテル(広島県・廿日市市)
- ⑫ 平岡泰、細胞核ダイナミクスの生細胞蛍光イメージング、分子科学研究所研究会「細胞核内反応の分子科学」、2014年09月27日、岡崎コンファレンスセンター(愛知県・岡崎市)
- ⑬ 平岡泰、Live-cell imaging of chromosome dynamics in fission yeast. クロマチン動態数理研究拠点 MINI SYMPOSIUM、2014年09月05日、広島大学(広島県・東広島市)
- ⑭ Hiraoka Y. Inner nuclear membrane proteins affecting chromosome segregation in fission yeast. FASEB Science Research Conference "Yeast Chromosome Structure, Replication and Segregation"、2014年07月16日、Steamboat Springs (USA)
- ⑮ Hiraoka Y. Nuclear Membranes and Heterochromatin in *S. pombe*. Gordon Research Conference "Chromatin Structure & Function"、2014年06月11日、Waltham

(USA)

[図書] (計 15 件)

- ① Ding DQ, Hiraoka Y. (分担執筆) Cold Spring Harbor Laboratory Press, Fission Yeast: A Laboratory Manual, 2016, 487, 236-241.
- ② Asakawa H, Ding DQ, Haraguchi T, Hiraoka Y. (分担執筆) Cold Spring Harbor Laboratory Press, Fission Yeast: A Laboratory Manual, 2016, 487, 230-235
- ③ 平野泰弘、松田厚志、平岡泰 (分担執筆) 実践編 3 3D-SIM による細胞内構造の超解像イメージング -アーティファクトの少ない SIM 画像の取得- 「初めてでもできる! 超解像イメージング」、2016, 146-155, (岡田康志 編) 羊土社
- ④ 松田厚志、平野泰弘、平岡泰 (分担執筆) 実践編 3 原理・応用編 3 構造化照明顕微鏡法 SIM -縞照明のつくるモアレが可能にする超解像観察- 「初めてでもできる! 超解像イメージング」、2016, 219-226, (岡田康志 編) 羊土社
- ⑤ 原口徳子・木村宏・平岡泰 (編著) 新・生細胞蛍光イメージング, 共立出版, 2015, 全 352 ページ
- ⑥ 平岡泰 (分担執筆) 蛍光顕微鏡の基礎 「新・生細胞蛍光イメージング」、2015, 1-8, (平岡泰 他 編) 共立出版
- ⑦ 平岡泰 (分担執筆) 3次元イメージング 「新・生細胞蛍光イメージング」、2015, 27-33, (平岡泰 他 編) 共立出版
- ⑧ 原口徳子、平岡泰 (分担執筆): マルチカラータイムラプス蛍光顕微鏡 「新・生細胞蛍光イメージング」、2015, 34-42, 平岡泰 他 編, 共立出版
- ⑨ 原口徳子、平岡泰 (分担執筆) スペクトルイメージング 「新・生細胞蛍光イメージング」、2015, 43-48, (平岡泰 他 編) 共立出版
- ⑩ 木村宏、金城政孝、原口徳子、平岡泰 (分担執筆) 蛍光色素・蛍光タンパク質 「新・生細胞蛍光イメージング」、2015, 101-113, (平岡泰 他 編) 共立出版,
- ⑪ 平岡泰 (分担執筆) 蛍光イメージング、蛍光顕微鏡概説 「発光の事典」、2015, 525-530, (木下修一 他 編) 朝倉書店
- ⑫ 平岡泰 (分担執筆) 蛍光イメージング、イメージングの対象 「発光の事典」、2015, 606-611, (木下修一 他 編) 朝倉書店

[産業財産権]

○出願状況 (計 1 件)

名称: 核酸導入促進剤

発明者: 小川英知、原口徳子 (NICT)

土屋恵、平岡泰 (大阪大学)

権利者: 国立研究開発法人 情報通信研究機構・国立大学法人大阪大学

種類: 特許権

番号: 特願 2016-006937

出願年月日: 平成 28 年 1 月 18 日

国内外の別: 国内

[その他]

ホームページ等

<http://www.fbs.osaka-u.ac.jp/labs/hiraoka/index.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

平岡 泰 (HIRAOKA, Yasushi)

大阪大学・生命機能研究科・教授

研究者番号: 10359078

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

浅川 東彦 (ASAKAWA, Haruhiko)

大阪大学・生命機能研究科・准教授

研究者番号: 70399533

(4) 研究協力者

近重 裕次 (CHIKASHIGE, Yuji)

国立研究開発法人情報通信研究機構・未来

ICT 研究所・主任研究員

研究者番号: 60359081

小布施 力史 (OBUSE, Chikashi)

北海道大学・先端生命科学研究院・教授

研究者番号: 00273855