

様 式 C - 1 9、F - 1 9、Z - 1 9 ( 共通 )

## 科学研究費助成事業

## 研究成果報告書



平成 2 7 年 6 月 4 日現在

機関番号 : 1 2 1 0 2

研究種目 : 基盤研究(C)

研究期間 : 2012 ~ 2014

課題番号 : 2 4 5 7 0 2 0 7

研究課題名 ( 和文 ) 閉鎖型核分裂をする細胞の分裂シグナルと二形成に伴う分裂パターンの制御

研究課題名 ( 英文 ) Study on the cytokinetic signal in closed-mitosis organisms and control of cell-division pattern in dimorphism

研究代表者

中野 賢太郎 ( NAKANO, Kentaro )

筑波大学・生命環境系・准教授

研究者番号 : 5 0 3 0 2 8 1 5

交付決定額 ( 研究期間全体 ) : ( 直接経費 ) 4,300,000 円

研究成果の概要 ( 和文 ) : 核ゲノムの伝承に必要な分子基盤は、何重ものバックアップ機構を備えている。細胞体を等分配する分裂シグナルの実体は、動物細胞ではよく解明されているが、閉鎖型の核分裂をする生物では不明である。そこで、分裂様式が異なる異種の分裂酵母を比較し、分裂シグナルの冗長性と種特異性の実体の解明を目指した。さらに、二形成では細胞質分裂パターンが切り替わるため、この制御機構にも着目し、研究を進めた。本研究の結果、ゲノム組成が近縁な分裂酵母であっても、分裂シグナルのレパートリーは類似しているが、どの経路に依存しているか、その度合いはかなり違うことが判明した。また、二形成時の分裂に関与する可能性がある因子も同定した。

研究成果の概要 ( 英文 ) : In animal cells, the contractile ring (CR) is formed beneath the plasma membrane in a foredivision site after nuclear division, and the CR constricts to pinch the cell into two. However, cytokinetic signal has not been uncovered in the closed mitosis organisms including yeasts and protozoa. The fission yeast *Schizosaccharomyces pombe* is an ideal organism for studying the molecular mechanism of cytokinesis. In this organism, CR is found in a dividing site as well as in animal cells, but its assembly is completed prior to the onset of nuclear division. In this project, we investigated a role of proteins responsible for the cytokinetic signal in *S. pombe* and its related species. As a result, we found that the major regulatory protein for CR assembly in *S. pombe* plays only an auxiliary role in the other species. Thus, fission yeasts probably have multiple cytokinetic-signalling systems, and the dependencies on each system may be different between the species.

研究分野 : 分子細胞生物学

キーワード : アクチン ミオシン 細胞分裂 分裂酵母

## 1. 研究開始当初の背景

生物の設計図をのせた核ゲノムは、細胞分裂ごとに安定かつ正確に、子孫の細胞へと伝承される。これは生物に課された宿命であり、その中心にある紡錘体形成や染色体の等分配、細胞質分裂などの細胞現象を支える分子基盤においては、何重に絡み合ったバックアップ機構を備わっていることが最近の研究から分かりつつある。この細胞分裂における細胞システムの冗長性については、発達した紡錘体をもつ動物細胞では理解が進んでいる。この場合、染色体の等分配後に、ミッドゾーン微小管や星状体微小管から、細胞質分裂を行うための分子装置である収縮環の形成位置が決まるため（これを分裂シグナルという）、動物細胞は安定して時空間的に適切に分裂できる。

一方、真核生物の大部分を占める真菌や原生生物は、分裂核内に紡錘体様構造が形成され、染色体分配が起こる閉鎖型の核分裂をする。核分裂後に、細胞は適切な位置で分裂するが、紡錘体構造と細胞表層とは核膜により区切られているため、動物細胞と同様な分裂シグナルを想定し難い。

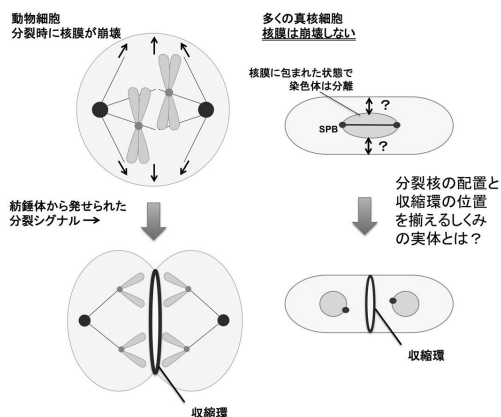


図1 核分裂様式が異なると、細胞質分裂を誘導する分裂シグナルも同じではない？

真核生物の進化系統的な経緯を考慮するなら、オピストコンタのわずかなグループに過ぎない動物細胞の方が、特殊な分裂様式を採用していると考えるべきである。むしろ、真核生物全体では、これとは異なる別の分裂様式をとっている可能性が予想できる。しかし、その実体はほとんど分かっていない。それは、この研究目的に合致した研究材料で、細胞の二分分裂機構がよく解明されているのが分裂酵母 *Schizosaccharomyces pombe* のみだからである。優れた研究材料であっても、他の生物種との比較検討ができなければ、普遍性や多様性について論じるのは不可能に近い。そのため、従来研究されてきた生物種とは異なる分裂様式をとる研究材料を研究に導入することが欠かせない。

## 2. 研究の目的

分裂期に核膜崩壊を伴わないタイプの真核細胞において、その分裂シグナルを同定し、比較検討することが本研究の目的である。そのために、*S. pombe* と分裂様式が異なる別種の分裂酵母や、動物や真菌類とは系統が大きく異なる原生生物について、その細胞質分裂の制御機構を調べる。

さらに、分裂酵母の二形成における菌糸体の形成について研究を進める。二形成とは、環境ストレスなどに応答し、細胞が酵母体と菌糸体の生育様式を切替える現象である（図2）。

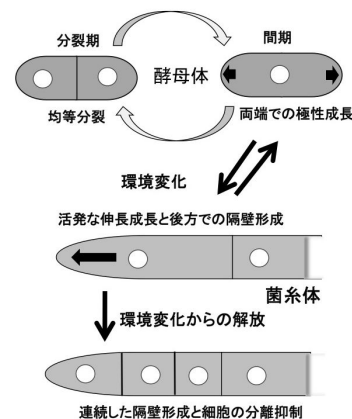


図2 酵母体と菌糸体における細胞質分裂様式の切替え

二形成時には、細胞の先端領域での極性成長様式に変化が生じ、さらに菌糸体を構成する細胞では隔壁形成が起こるものの、細胞体の分離は抑制されている。それに対して、通常の細胞分裂では、核ゲノム分配後に形成された隔壁は部分的に分解し、2つの娘細胞へと分離する。この二形成の切替えでみられる細胞質分裂様式の違いが、どのように制御されているか、その分子機構は全く不明である。もしかしたら、本研究で解析される分裂シグナルを担う遺伝子産物の機能が、この制御機構にもはたらいっている可能性がある。この点も視野に入れ、本研究を進めた。

## 3. 研究の方法

ゲノムが解読された分裂酵母は、合計4種類である。これらのうち、*S. pombe* は核分裂よりも前（つまり metaphase）に、細胞質分裂の原動力を生み出す収縮環（アクチン繊維とミオシン II を主体とする細胞骨格構造）を予定分裂面に形成する。一方、残りの3種のうち、*S. japonicus* については、核分裂開始後（つまり anaphase）にアクチン繊維が細胞の中央部に集積を始め、リング状になるのは核分裂完了よりも少し前であることが既に報告されている。これより、*S. pombe* と *S. japonicus* では分裂シグナルがはたらく時期が異なるはず

である。また最近の研究から、*S. pombe* の分裂シグナルの実体は、細胞核から細胞表面に移行する Mid1p によることが分かってきた。つまり、細胞中央に位置していた核が、分裂面の位置決定に大きな影響を及ぼす。ところが、核分裂後に収縮環形成が開始する *S. japonicus* では、*S. pombe* と同様に Mid1p を介した核の配置が分裂面を規定するかは疑問である。分裂核は分裂方向に伸長しているため、分裂面をコンパクトに規定するには不相当だと思われる。したがって、*S. japonicus* の細胞質分裂にはたらく分裂シグナルの検討を進めることで、Mid1p の働きに隠れている、それとは別の分裂シグナルを理解することができるかもしれない。

#### 4. 研究成果

##### (1) 分裂酵母種間の細胞質分裂様式の比較について

まず、ゲノム解読された4種の分裂酵母 (*Schizosaccharomyces pombe*, *S. japonicus*, *S. octosporus*, *S. cryophilus*) について、DNA と F-アクチンを蛍光物質で標識し、分裂期におけるアクチンリングの形成の様子を調べた。これらのうち、*S. pombe* と *S. japonicus* は30年前の先行研究により、アクチンリングの形成時期に違いがあることが報告されている。今回の研究結果でも、このことは確認できた。すなわち、*S. pombe* は metaphase にアクチンリングの形成が起こり、anaphase までには環状のアクチンの局在が細胞中央に構築された。一方、*S. japonicus* では、anaphase が進んでから、細胞中央領域にアクチンのケーブル状の構造が出現しはじめて、やがて anaphase が終了する時期にその環状構造が完成した。これまで報告がなかった *S. octosporus*、及び *S. cryophilus* については、*S. japonicus* と同様に核分裂開始後にアクチンリングが形成されることが認められた。これより、分裂酵母の中で、*S. pombe* が特殊な分裂様式を採ることが示唆された。リボゾーム DNA 配列やゲノム配列の比較からは、これらのうちで *S. japonicus* が最も早く種分岐したことが示唆されている(図3)。そのため、*S. pombe* が共通祖先から種分岐した後に、細胞核依存的な収縮環の位置決定メカニズムを重用する傾向が強まったのだと推察された。これと相関するように、*S. pombe* 以外の他の分裂酵母3種では、分裂期 DNA の DAPI 染色像の見え方が類似していた。

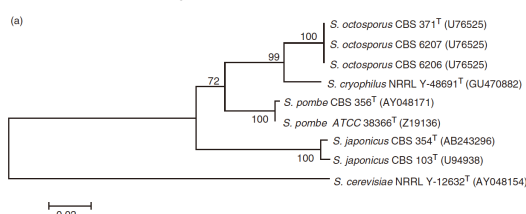


図3 rRNA の配列比較に基づく分裂酵母の類縁関係( Helston et al. (2010) FEMS Yeast Res. Vol. 10, p. 779-786 より引用. DOI:10.1111/j.1567-1364.2010.00657.x )

また、*S. cryophilus* については細胞形態が丸みを帯びており、細胞分裂後の隔壁で連結した細胞が顕著に多いという特徴が観察された。この細胞では、核から細胞表面への分裂シグナルの存在を仮定した場合、円筒型の細胞と比較して、そのシグナルが細胞の赤道面にコンパクトに伝達される効率が下がることが想像できる。同じようなことが、細胞極性に異常があり、球形に近い細胞形状をとる *S. pombe* の変異株の細胞質分裂についても当てはまる。この類いの変異株では、野生株と比べて収縮環が脆弱でよじれているのが目につく。また、細胞質分裂後に細胞の分離が起こりにくく、連結した細胞が高頻度で生じる。これより、*S. pombe* では、円筒形の細胞のつくりの制御と、細胞核から予定分裂面への分裂シグナル(すなわち Mid1p 依存性の)の分子経路が相互に影響して、分子進化したことが伺えた。

##### (2) Mid1p の異種分裂酵母間での機能の比較について

上記の結果に関連し、*S. japonicus* の *mid1+* 遺伝子 (*Sj mid1+*) の細胞機能の解析に着手した。*S. japonicus* は *S. pombe* と同様に遺伝子操作が可能な材料の開発と整備が進んでいることが理由である。

まず、*Sj mid1+* をクローニングし、pREP1 発現ベクターに組み込み、*S. pombe* で発現した。その結果、*S. pombe* の細胞内で、*Sj Mid1p* は原形質膜や液胞膜などの膜上に局在しうることが判明したが、間期特有の細胞核内への集積、及び収縮環前駆体(ノード)や収縮環には、その局在性は認められなかった。*Sj Mid1p* と *Sp Mid1p* のアミノ酸配列のアライメントをみると、核移行シグナルや核排除シグナル、PH ドメインなどはよく保存されていた。そのため、機能ドメインの欠失(あるいは付加)などの理由で、*Sj Mid1p* が *S. pombe* の細胞内で *Sp Mid1p* のような局在性をとれないのではなく、相互作用する蛋白質との結合性の違いや Mid1p 分子自体にかかる制御の違いによるのではないかと推察された。この考えは、*S. japonicus* における *Sj Mid1p* の細胞内局在性を、その GFP 融合型遺伝子を利用して調べたことで裏付けられた。*Sj Mid1p* は *S. japonicus* 細胞内においては、間期の細胞の細胞核にしばしば集積が認められ、また細胞中央領域(予定分裂面)にもドット状に局在した。さらに、分裂細胞では分裂面に環状に局在するのが認められた。これら

の局在様式は、*S. pombe* における *Sp Mid1p* と似ていた。しかし、*Sj Mid1p* の核内局在性の傾向は顕著ではなかった。核内から核外へのタンパク質の排出を阻害する抗生物質レプトマイシンで、*S. japonicus* を処理することで、*Sj Mid1p* の核内への蓄積が少しだけ増加したことから、*Sj Mid1p* の核内への移行活性はあまり高くはないと推察された。

次に、*S. pombe* の *mid1* 遺伝子破壊株の高温感受性の細胞増殖不能を、*Sj Mid1p* の発現により回復できるか調べた。上記の局在性の不一致と符合するように、*Sj Mid1p* の発現によって、*S. pombe* の *mid1* 遺伝子破壊株の高温感受性の細胞増殖不能を回復することはできなかった。以上の実験から、*S. japonicus* と *S. pombe* の *mid1*<sup>+</sup> 遺伝子においては、機能的保存性は低いことが示された。

それでは、*S. japonicus* において *mid1*<sup>+</sup> 遺伝子産物はどのようなはたらきをもつのだろうか？この疑問に答えるべく、目的の遺伝子を薬剤マーカー遺伝子との相同組換えにより破壊した。その結果、*S. japonicus* の *mid1* 遺伝子破壊株は、低温から高温まで野生型株と同様に細胞増殖可能なことがわかった。*Sj mid1* 遺伝子破壊株で特異的に隔壁形成やその後の細胞分離が異常になる様子は取り立てて目立たなかった。そのため、*S. japonicus* は、*Sj Mid1p* の機能に非依存的に細胞質分裂が可能なことがわかった。

### (3) *Sj Mid1p* の細胞内機能について

さらに、*Sj mid1* 遺伝子破壊株の細胞分裂時の収縮環形成について、ライブ観察の実験系を確立し、詳細に調べた。核膜のマーカー *Cut11-GFP* と収縮環のマーカーであるミオシン II の軽鎖 *Rlc1-mCherry* を用いて、野生株と *mid1* 遺伝子破壊株を観察した。その結果、分裂期初期に *Rlc1* が細胞中央表層に局在する細胞の割合が、*mid1* 遺伝子破壊株では野生型よりも少ないのが認められた。また2核の細胞において、*mid1* 遺伝子破壊株では、細胞中央表層の *Rlc1* が不均等な分布を示すのが高頻度でみられた。このことから、*Sj Mid1* はミオシン II の分裂面表層への集積に寄与することが示唆された。

さらに、細胞のアクチン繊維と DNA を蛍光染色した。野生型の *S. japonicus* では、核 DNA の分離開始後からアクチン繊維が細胞中央領域に集積し始め、娘核 DNA が完全に分離するまでに、ほとんどの細胞でアクチンリングが形成された。一方、*mid1* 遺伝子破壊株では、核分裂が進行した細胞において、アクチン繊維が細胞中央領域にみられないことがあった。さらに核分裂終了か、その直後の *mid1* 遺伝子破壊細胞では、野生型細胞と比べ、収縮環のアクチン

繊維がしっかりとパックされていないようにみられた。アクチン繊維が分裂面に集積した細胞の割合を数えると、anaphase の *mid1* 遺伝子破壊株では、野生株よりも有為にその割合が低かった。一方、核分裂が完了した telophase では、ほとんどの *mid1* 遺伝子破壊株においてアクチン繊維が分裂面を取り巻くように分布した。これらのアクチン繊維は次第にタイトな環状構造を形成し、やがて隔壁形成を伴って収縮すると見受けられた。この結果は、前述したように、*mid1* 遺伝子破壊株は野生株と同様に隔壁形成し、2分裂できることと矛盾しない。

以上の結果より、*mid1* 遺伝子破壊株では、収縮環の形成過程でミオシン II の予定分裂面への集合や分布、そしてアクチン繊維が環状構造にパッキングされる過程に部分的な支障が起こることを示唆した。この収縮環形成における異常は *Mid1* の機能欠損により独立に生じた可能性もあるが、ミオシン II の予定分裂面表層に支障が生じたことで、間接的にアクチン繊維の集積や環状構造への再編成が遅れた可能性もある。

これまでに *S. pombe* では、*Sp Mid1* は、*Rng2* と共にミオシン II に作用し、それと並行してフォルミン (*Cdc12*) と *PSTPIP* (*Cdc15*) がアクチン重合を促し、その相互作用の結果、収縮環の形成が進行すると考えられている。今回の結果から、*S. japonicus* のミオシン II 軽鎖である *Rlc1* は *Sj Mid1* と共に娘核の分離開始前から、予定分裂面表層に局在することが判明した。そこで、今後、アクチン重合を促す *Cdc12* や *Cdc15* などの *S. japonicus* のホモログの挙動を調べることが大切と思われる。

なお、*mid1* 遺伝子破壊株でも偽菌糸形成時は起こることが確認できた。

### (4) *S. japonicus* の分裂シグナルについて

繰り返しになるが、*S. pombe* では、核分裂開始前の核からその周辺の細胞表層領域に排出された *Mid1* が、分裂期ノードの形成を介して収縮環のポジショニングの制御に重要な役割を果たす。この分子機構は、収縮環形成が G2/M 移行後すぐに起こる *S. pombe* では合理的に思われる。一方、収縮環が核分裂後に形成され始める *S. japonicus* では、これとは別のしくみへの依存度がより高いのかもしれない。すなわち、*S. pombe* と同様の機構に依存した場合、*S. japonicus* の伸長した分裂中の核からでは予定分裂面が幅広く規定されることになり、収縮環のポジショニング制御にはあまり有効的とはいえない。*S. pombe* においては、細胞端に近い領域での収縮環形成を抑制するしくみがあり、このしくみは *Mid1* の収縮環のポジショニング制御と並行して作用する。このシグナル経路には、細胞端に局在する *Teal* タンパク質複合体や *Pom1* キナーゼがはたらいている。もしかしたら、

*S. japonicus* の収縮環のポジショニングの制御には、これらのホモログによる細胞端からの排除機構への依存度が大きいのかもしれないと考えた。

そこで、*S. japonicus* の *pom1*<sup>+</sup> 遺伝子に着目した。この遺伝子破壊株は、すでに国立遺伝学研究所の仁木教授のグループが作成し、細胞周期の進行や偽菌糸形成に及ぼす影響について解析がなされていた。それを譲り受け、細胞質分裂様式について、本研究室で解析を行った。その結果、*pom1* 遺伝子破壊株では、隔壁の形成位置が中央から細胞の端にずれることが多々認められた。そのため、Mid1p とは別に、Pom1p 経路が分裂面を規定するしくみが、*S. japonicus* では前面ではたらいっていることが考えられた。

進化系統的に考えると、Mid1 非依存的に分裂面が決定されるしくみのほうが、真菌類ではありふれているのかもしれない。なぜなら、分裂酵母属には、*mid1*<sup>+</sup> と *mid2*<sup>+</sup> という類似遺伝子が存在するのに対し、出芽酵母や糸状菌ではそのホモログはゲノムに1つしかなく、それは *mid2*<sup>+</sup> と有為に似ているからである。例えば、アカパンカビでは、これらの関連タンパク質 Bud4p は、隔壁形成の目印としてはたらいっているが、Bud4p が細胞表層に現れるのは表層に F-アクチンの構造が現れた後のことである。つまり、Mid2p がプロトタイプの細胞質分裂の制御因子であり、Mid1p は分裂酵母の系統でのみ発生したらしい(図)。

なお、*S. pombe* では、Mid2p はセブチンやエキソシスト複合体と機能関係をもち、隔壁形成面に局在する。それらの機能を失った細胞では、隔壁形成後の細胞の分離が正常に起こらないことが報告されている。

#### (5) *S. japonicus* の Mid2p のはたらきについて

Bud4p/Mid2p は、一部の糸状菌や酵母でセブチン細胞骨格と作用し、細胞の極性伸長と隔壁分離にはたらくことが知られている。そこで、*S. japonicus* のホモログの機能解析を進めた。その結果、この生物の隔壁分離において、Mid2 が重要であることを明らかにした。Mid2 は偽菌糸形成においても重要なはたらきをしていることが期待された。セブチンの局在などとも絡めて解析を試みたが、成果を発表できる段階には至っていない。本研究費の期間外にはなってしまうが、今後も研究を継続し、良い成果をまとめられるように務めたい。

#### (6) 分裂酵母の研究についての補足

今回、Mid1 と相互作用する Rng2 が、どのようなしくみでアクチン繊維とミオシンを分裂面に局在させるか、その分子機構について解析した。その結果、ミオシン II が、その尾部を介して Mid1p の局在する領域に Rng2 の機能依存的に局在するこ

とと、Rng2 が結合したアクチン繊維にミオシン II の頭部のモータードメインが結合しやすくなることを突き止めた。つまり、Rng2 はミオシン II の頭部と尾部に異なるやり方で作用することで、冗長的に収縮環形成を促すと思われる。この研究成果については、学術誌に報告した。

また、Rng2 に類似のカルポニン相同ドメイン構造をもつタンパク質 Npg1 について解析し、これが胞子形成に重要な役割を担っていることを明らかにし、学術誌に報告した。

さらに、隔壁形成と細胞の極性成長にはたらく Rho ファミリー GTPase の機能について、近畿大学のグループと共同で論文発表を行った。

#### (7) 細胞性粘菌の細胞質分裂についての研究

細胞性粘菌は、収縮環を基盤とした細胞質分裂の他に、複数の細胞質分裂を促すしくみがあることが分かっている数少ない生物である。その一つに、細胞表層に係る力のバランスの非対称性により分裂が誘導されるのが知られている。同様な現象は、動物の培養細胞でも調べられている。

今回、上記のしくみを分子レベルで理解する目的で、細胞表層下での力発生に重要なアクチン重合について、それを促す Arp2/3 複合体とそのブレーキとして作用する GmfA について機能解析を展開した。*gmfA* 遺伝子を破壊した細胞性粘菌は、基質に張り付いた状態では問題なく分裂できるが、浮遊培養すると高頻度で細胞質分裂に失敗する細胞の割合が増加するのが認められた。基質から離れた細胞では、GmfA が局所的に Arp2/3 複合体の活性を抑制することで、細胞質分裂時に細胞中央で細胞体を分断するように力を発生する収縮環のはたらきを、より強めている可能性を考えた。この仮説を証明するために、収縮環の機能を薬剤により部分的に弱める実験や、低濃度アガロース中での擬似浮遊化細胞のタイムラプス観察などを行ったが、未だ明瞭な結論を得るには至っていない。今後、浮遊細胞での GmfA やアクチン、ミオシンなどの局在観察をしっかりと行うなど、より適切な実験系による検証が必要である。また、局所的な Arp2/3 複合体の活性を抑制するしくみについては、一部の動物細胞では Rho-GTPase が重要な役割を担うと考えられている。この点についても、動物細胞以外の生物種で、この図式が細胞質分裂時の細胞表層下でのアクチン重合の非対称的制御に当てはまるか、興味深い課題である。

#### (8) 繊毛虫テトラヒメナの細胞質分裂の制御機構についての研究について

動物や菌類とは系統が大きく異なる繊毛



虫の細胞質分裂について研究を進めた。テトラヒメナは、繊毛虫類で唯一、相同組換えによる遺伝子の機能破壊の実験系が確立したモデル生物である。今回、テトラヒメナのみオシン遺伝子群の機能解析を行った結果、MYO12 遺伝子欠損細胞は、細胞形態が崩れ、異常な位置で分裂溝が形成されることが、高頻度で認められた。この遺伝子産物は、細胞周期を通して、細胞表層に配列した基底小体に接して局在することが判明した。そのため、MYO12 がテトラヒメナの細胞のジオメトリー形成に深く関わっていると推定した。基底小体への局在化は、ミオシンには珍しい RCC1 ドメインを含む尾部領域に依存していることが分かった。アクチン細胞骨格の機能阻害剤を作用させても、細胞形状が崩れることはない。そのため、MYO12 はアクチン細胞骨格とは別に、その尾部領域を介して細胞極性制御にはたらく何らかの因子と相互作用する可能性を考えた。今後、MYO12 の尾部領域に結合する因子を探索することが、問題解決の糸口になると思われる。

また、このテトラヒメナでは、細胞表層の基底小体間の機能分化により、細胞の分裂面が決定される可能性がある。MYO12 は細胞内のほぼ全ての基底小体に局在したため、分裂シグナルの発生には直接に関わっていない可能性が高い。そこで、以前の研究から、細胞中央領域の分裂面に並ぶ基底小体に特異的に局在するのが知られていた CMB1 の機能解析を進めた。そこで、この遺伝子を薬剤マーカー遺伝子との相同組換えにより破壊した株を作成した。その結果、CMB1 遺伝子破壊株は野生株と同様に正常に分裂し、増殖することが判明した。そのため、CMB1 の機能は細胞質分裂に必須ではないことが示された。テトラヒメナでは、CMB1 以外に分裂シグナルを発信する重要な因子が存在するらしい。しかし、その手がかりは今のところ、全く不明である。

## 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 件)

1. Akira Doi, Ayako Kita, Yuki Kanda, Takaya Uno, Keita Asami, Ryosuke Satoh, Kentaro Nakano and Reiko Sugiura. (2015)  
Geranylgeranyltransferase Cwg2-Rho4/Rho5 module is implicated in the Pmk1 MAP kinase-mediated cell wall integrity pathway in fission yeast. *Genes Cells*, vol. 20, 310-323.

DOI: 10.1111/gtc.12222.

2. Masak Takaine, Kazuki Imada, Osamu Numata, Taro Nakamura and Kentaro

Nakano. (2014) The meiosis-specific nuclear passenger protein is required for proper assembly of forespore membrane in fission yeast. *J. Cell Sci.*, vol. 127, 4429-4442.

DOI: 10.1242/jcs.151738.

3. Masak Takaine, Osamu Numata and Kentaro Nakano. (2014) Fission yeast IQGAP maintains F-actin-independent localization of myosin-II in the contractile ring. *Genes Cells*, vol. 19, 161-176.

DOI: 10.1111/gtc.12120.

〔学会発表〕(計 2 件)

1. 安田剛、高稲正勝、沼田治、中野賢太郎「異種の分裂酵母のアクトミオシンリングの形成過程の違いの原因となるタンパク質の機能解析」日本分子生物学会年会、2014 年 11 月 27 日、神奈川県横浜市、パシフィコ横浜
2. 中野賢太郎「酵母の形づくり」酵母細胞研究会定例会、2014 年 12 月 12 日、東京都文京区、東京大学中嶋董一郎記念ホール

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.biol.tsukuba.ac.jp/organelle/nakano.html>

## 6. 研究組織

(1)研究代表者

中野 賢太郎 (NAKANO, Kentaro)

筑波大学・生命環境系・准教授

研究者番号: 5 0 3 0 2 8 1 5