

令和 5 年 4 月 13 日現在

機関番号：14401
 研究種目：基盤研究(S)
 研究期間：2017～2021
 課題番号：17H06167
 研究課題名(和文)染色体分配に必須なセントロメアの形成機構の解明

研究課題名(英文)Molecular mechanisms for centromere formation

研究代表者

深川 竜郎 (Fukagawa, Tatsuo)

大阪大学・大学院生命機能研究科・教授

研究者番号：60321600

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 157,100,000円

研究成果の概要(和文)：生物が生命を維持するためには染色体が安定に保持・増殖される必要であり、代表者は特に染色体維持機構の一つである「染色体の分配」に注目して研究を行ってきた。染色体の分配には、紡錘体微小管が捉える染色体上のセントロメア領域が重要であり、本研究では、セントロメアの形成機構の解明を通じて、染色体分配機構の理解を目指した。セントロメアタンパク質の結合ネットワークの解明、セントロメアが形成されるゲノム基盤の理解、セントロメアタンパク質の構造基盤の解明の3項目で目標を達成し、セントロメアの形成機構の理解が進んだ。

研究成果の学術的意義や社会的意義

染色体の分配不全は、がんをはじめとする多くの疾患の原因となる。特に染色体の不安定化は、がんの指標としても近年注目を受けている。この観点から、本研究は、染色体が不安定化しないための機構の解明を目指している。本研究では、基礎生物学的観点から染色体分配機構の理解を進め、多くの研究成果を挙げたが、本知見は、将来的にはがんの治療薬、診断薬などの開発につながる基礎研究と位置付けられる。

研究成果の概要(英文)：Chromosomes must be stably maintained and propagated through continuous cell divisions for organisms to sustain life. Fukagawa has focused his research particularly on "chromosome segregation," one of the chromosome maintenance mechanisms. The centromere regions on chromosomes captured by spindle microtubules during mitosis are important for chromosome segregation, and this study aimed to understand the chromosome segregation mechanism by elucidating the mechanism of centromere formation. We achieved our goals in three topics: elucidation of the centromere protein binding network, understanding of the genome basis of centromeric region, and elucidation of the structural basis of centromere proteins. Then, we believe that our understanding on centromere formation is progressed.

研究分野：分子細胞生物学

キーワード：セントロメア 動原体 染色体 染色体分配 細胞分裂 エピジェネティクス タンパク質 クライオミ

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

生物が生命を維持するためには、ゲノム情報を包括する構造体である染色体が安定に保持・増殖される必要がある。染色体の分配過程に異常が生じると、染色体構造や染色体数が変化して(染色体不安定化)、細胞に対する悪影響が生じる。したがって、染色体の分配が正確に遂行されるために必要な分子機構を解明することは、遺伝学における本質的かつ重要な課題の一つである。また、染色体不安定化を引き起こす染色体分配の機能異常は、がんの悪性を推し進める原動力であり、染色体分配の分子機構の解明は発がん機構の理解にも多に貢献すると考えられている。

真核生物における染色体分配は、細胞分裂期に両極から伸びてきた紡錘体微小管が染色体の特殊領域を捉えることによって遂行される。この特殊領域は、セントロメアと呼ばれ、セントロメアと紡錘体微小管の適切な結合が、正確な染色体分配に必須である。研究代表者の深川は、本研究開始以前から、染色体分配機構を理解することを目的として、セントロメア領域に形成される動原体構造の構築機構の解明やセントロメア領域のゲノム解析研究を精力的に行っており (Okada et al. *Nature Cell Biol.*, 2006; Hori et al. *Cell*, 2008; Gascoigne et al. *Cell*, 2011; Nishino et al. *Cell*, 2012 ; Hori et al. *J. Cell Biol.* 2013; Nishino et al. *EMBO J.*, 2013; Shang et al. *Dev. Cell*, 2013; Hori et al. *Dev. Cell*, 2014; Samejima et al. *J. Cell Biol.*, 2015; Shang et al. *Nature Commun.*, 2016)、国内外から一定の評価を受けてきた。特に、世界に先駆けて、新規セントロメア構成因子の同定を行い、その機能解析を通じて、セントロメア/動原体の構築機構の解明に貢献してきた (Fukagawa and Earnshaw *Dev. Cell*, 2014)。本研究では、これまでに深川自身が推進してきたセントロメアに関する基礎研究をベースに、さらにそれを発展させて、セントロメアの分子基盤及びそれが形成される分子制御の解明を目指した。(1) 細胞周期に依存したセントロメア構成タンパク質ネットワークの理解、(2) セントロメアが形成されるゲノム基盤の理解、(3) 電子顕微鏡を活用したセントロメアタンパク質複合体の構造基盤の理解 の3計画の研究を平行して進め、セントロメアの形成機構の解明を目標とした。

2. 研究の目的

(1) 細胞周期に依存したセントロメア構成タンパク質ネットワークの理解

セントロメア上に形成される動原体構造は、細胞分裂期に必須であるが、分裂期に効率よく機能するために間期の時期から動原体の "プレ" 構造が形成される。具体的には、動原体を構成するタンパク質のうち、CCAN 複合体と呼ばれる 16 種類のタンパク質が、間期の時期にすでにセントロメアクロマチンと相互作用している (Fukagawa and Nagpal, *Chromosoma*, 2016)。M 期になると CCAN 複合体上で多様なタンパク質複合体が集合して微小管と結合できる "完全な" 動原体構造が確立すると考えられている。動原体の "プレ" 構造となる CCAN 複合体とクロマチンとの複合体は、動原体形成の土台であるために、構造そのものは安定であると思われていた。ところが、深川らの研究では、CCAN 複合体の内部での結合様式や CCAN 複合体とクロマチンとの結合様式が、細胞周期の進行に伴いダイナミックに変化することを見出している (Nagpal et al. *Mol. Biol. Cell*, 2015)。そこで、本項目では、これまでに、深川研究室で樹立してきた各種細胞株や知識をベースに、このダイナミックな構造変化を制御している分子機構を知ることが目的とする。

(2) セントロメアが形成されるゲノム基盤の理解

多くの真核生物では、セントロメアは、ゲノム上の一箇所にのみ形成される。二箇所以上の場所にセントロメアが形成されると染色体が不安定化する。従って、「セントロメア領域がどのように、一箇所に規定されるのか」についての分子機構を解明することは、きわめて重要である。出芽酵母では、セントロメア領域は DNA 配列によって規定される。すなわち、セントロメアに特異的な DNA 配列が存在する。しかしながら、ほとんどの真核生物では、セントロメア領域は、配列によって規定されていない。ただし、一度構築されたセントロメア領域の位置情報は、次世代の細胞にも受け継がれるので、セントロメア領域は何らかのエピジェネティックな分子機構で規定されていると考えられる。では、「どのようなエピジェネティックな分子機構でセントロメア領域が規定されているのであろうか?」 セントロメアに特異的なヒストンである CENP-A が、セントロメアを規定するエピジェネティックマーカーの一つになっていると予想されるが (Fukagawa and Earnshaw *Dev. Cell*, 2014)、セントロメアの形成に至るまでには、さらに複雑なエピジェネティック制御が存在すると考えられる。深川研究室では、反復配列を含まないネオセントロメアの配列を活用して、セントロメアに特異的なヒストン修飾を同定してきた (Hori et al. *Dev. Cell*, 2014; Shang et al. *Nature Commun.*, 2016)。本研究では、セントロメアが形成されるために必要なゲノム基盤を理解するために、さらなるセントロメアに特異的なエピジェネティック情報の特定を目指し、それらがどのようにセントロメア形成に関与しているのかを明らかにすることを目的とする。さらに、これまでに同定したエピジェネティック情報に関しても、さらなる解析を進め、どのような情報が、セントロメアの形成に必要なかを明らかにする。

(3) 電子顕微鏡を活用したセントロメアタンパク質複合体の構造基盤の理解

これまで、深川らはセントロメア構成タンパク質を試験管内で発現・精製し、サブ複合体の再構成に成功してきた。そこで、本項目では、それらのサブ複合体を対象に、クライオ電子顕微鏡を適用して、各サブ複合体の構造を決定することを目的とする。高解像度での構造が明らかにした上で、複合体形成に重要と思われるアミノ酸に対する変異をゲノムへ導入する。変異が導入された細胞の表現型を解析し、動原体構築における、各複合体の意義を *in vivo* で詳細に解明する。

これに加えて、我々は、CENP-Aを含むセントロメア特異的なヌクレオソーム構造の再構成系を確立している。CENP-CやCENP-L/NなどCCANタンパク質は、CENP-Aヌクレオソームと結合するので、CENP-Aヌクレオソーム-CCANの構造解析についてクライオ電子顕微鏡を活用して行う。

3. 研究の方法

(1) 細胞周期に依存したセントロメア構成タンパク質ネットワークの理解

(1)-1 細胞周期に依存したCCANタンパク質の局在変換機構の解明

深川らは、これまで細胞周期を通じて恒常的にセントロメア領域に存在するCCANタンパク質群の同定と機能解析を精力的に行ってきた (Okada et al. *Nature Cell Biol.*, 2006; Hori et al. *Cell*, 2008; Nishino et al. *Cell*, 2012)。この研究過程において、細胞周期の間期とM期で、CENP-CとCENP-HIKM(LN)の相互依存性が変化することを見出した (Nagpal et al. *Mol. Biol. Cell*, 2015)。すなわち、間期核では、CENP-Cのセントロメアの局在性は、CENP-HIKM(LN)複合体に依存するのに対して、M期では、CENP-HIKM(LN)複合体に依存せず、CENP-Aと直接結合していた。この結合様式の変化は、機能的な動原体構造が構築されるためには必須と考えられる。そこで、各種ノックアウト細胞を対象としたタンパク質局在解析によって、どのような分子機構で、CENP-Cを含むCCANタンパク質内の相互作用ネットワークが変化しているかを解明する。

(1)-2 異なるパスウェイで確立する動原体構築機構の解明

上記(1)-1は、セントロメアのクロマチン形成に関する研究であるが、機能的な動原体の形成には、CCANタンパク質に微小管結合タンパク質複合体であるNdc80複合体が集合することが不可欠である (Fukagawa and Earnshaw *Dev. Cell*, 2014)。我々は、Ndc80複合体がCENP-Tに直接、あるいはCENP-Cに結合し、Mis12複合体を介して間接的に結合することを見出している (Nishino et al. *EMBO J.*, 2013)。また、予備的な実験では、Mis12複合体との結合に必要な領域を欠失したCENP-Cの変異体(delta 1-73)を野生型のCENP-Cと置き換えた細胞 (CENP-C delta 1-73細胞)では、動原体構築がおこるのに対して、CENP-TのNdc80複合体結合領域を欠失した変異体(delta 1-90)と野生型のCENP-Tと置き換えた細胞 (CENP-T delta 1-90細胞)では、機能的な動原体が構築できないことを見出している。本研究では、異なるパスウェイで確立する動原体構築機構について、これらの変異体細胞を用いて解析する。

(2) セントロメアが形成されるゲノム基盤の理解

一般にセントロメアのゲノム領域は、高度な反復配列が存在し、ゲノム解析が困難であった。深川らは、反復配列を持たないネオセントロメアを作成する実験系 (Shang et al. *Dev. Cell*, 2013)を用いてセントロメアに特異的なヒストン修飾を探索した。その結果、セントロメアのクロマチン内において、ヒストンH4の20番目のリジンがメチル化 (H4K20me1)、5番目と8番目のリジンがアセチル化 (H4K5/K8ac)されていることを見出した (Hori et al. *Dev. Cell*, 2014; Shang et al., *Nature Commun.*, 2016)。さらに、これらが、機能的なセントロメア構築に必須であることも示した。本研究では、これらのエピジェネティック情報が細胞周期の進行に伴い、どのように変化し、セントロメアの形成にどのように関わっているのかを解析する。また、深川らは、これまで既存のヒストン修飾に対する抗体を用いたChIP-seq解析によって、幾つかのセントロメアに特異的なヒストン修飾を同定してきた。本研究では、新しいヒストン修飾の探索やセントロメアクロマチンの実体をゲノム科学手法を用いて解析する。

(3) 電子顕微鏡を活用したセントロメアタンパク質複合体の構造基盤の理解

これまでの研究から、深川らは、セントロメア構成タンパク質を試験管内で発現・精製し、サブ複合体の再構成に成功している。セントロメアタンパク質群の構造を原子レベルで理解するために、クライオ電子顕微鏡を活用して各サブ複合体の構造を決定する。特にCCAN複合体のサブ複合体に注目して解析を進める。

これに加えて、CENP-Aヌクレオソーム-CCANタンパク質の構造解析についてクライオ電子顕微鏡を活用して行う。CENP-Aヌクレオソームの再構成には成功している-CCANタンパク質としては、CENP-CやCENP-L/Nが対象となる。

4. 研究成果

(1) 細胞周期に依存したセントロメア構成タンパク質ネットワークの理解

(1)-1 細胞周期に依存したCCANタンパク質の局在変換機構の解明

CCAN タンパク質の一つである CENP-C は、2 量体を形成するために内在性の CENP-C の存在下で、CENP-C ドメインの局在解析を試みると内在性の CENP-C と 2 量体を形成してしまい、正確な評価が困難であった。そこで、内在性の CENP-C をノックアウトしたニワトリ DT40 細胞で CENP-C の各ドメインの局在性を評価した。その結果、ニワトリ CENP-C の C 末端領域 (aa 601-864) は、M 期にのみ特異的にセントロメアに局在することが判明した。一方、CENP-C の中間領域 (aa 166-324) は、他の CCAN に依存して、間期のセントロメア局在に重要なことも明らかにした。次にその C 末端領域中に CENP-C の M 期特異的な局在を制御する配列を探索した結果、651 番目のスレオニンが CDK1 によりリン酸化され、CENP-A と特異的に結合することによって M 期特異的なセントロメア局在をコントロールしていることを明らかにできた (図 1)。また、このスレオニンは、ヒトやマウスの CENP-C でも保存され、ヒト RPE 1 細胞においても CENP-C の M 期特異的な局在を制御していることが明らかになった。さらに、CRISPR/Cas9 を用いて、内在性の CENP-C と 651 番目のスレオニンをアラニンに置換した CENP-C_T651A へ置き換えた DT40 細胞を作成し、このリン酸化の重要性を培養細胞内でも示すことができた。これらの内容は J. Cell Biol. (Watanabe et al. J. Cell Biol., 2019) に発表し、後述の電子顕微鏡解析を含めた論文 (Ariyoshi et al., EMBO J., 2021) でもこの内容を広げて、発表している。

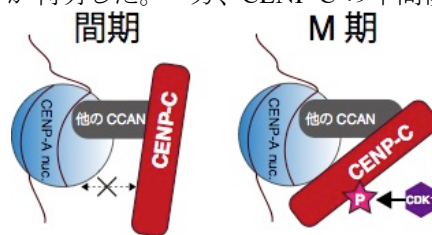
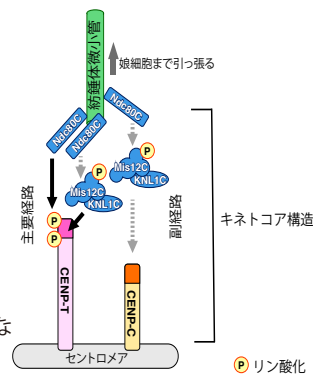


図 1. CENP-C は CDK1 によりリン酸化され、M 期特異的なセントロメア局在が制御される。

(1)-2 異なるパスウェイで確立する動原体構築機構の解明

機能的な動原体の形成には、CCAN タンパク質に微小管結合タンパク質複合体である Ndc80 複合体が集合することが不可欠である (Fukagawa and Earnshaw, Dev. Cell, 2014)。これまで、Ndc80 複合体が CENP-T に直接、あるいは CENP-C と結合した Mis12 複合体を介して間接的に結合することを見出していたが (Nishino et al. EMBO J., 2013; Hori et al. J. Cell Biol., 2013)、本研究において、各種変異体を用いた解析から、Ndc80 複合体は、主に CENP-T 側に局在し、CENP-C 側には少量しか局在しないことが明らかになった (図 2)。さらに、どのようにしてこの偏った Ndc80 複合体の局在がおきるのかを解析した結果、CENP-T N 末端側のリン酸化は、Ndc80 複合体の結合を促進するが、CENP-C 側の Ndc80 複合体結合レセプターである

図 2. セントロメアタンパク質は、複雑なリン酸化制御を受けながら、CENP-T が Ndc80 複合体の主要なレセプターとして機能している。



る Dsn1 (Mis12 複合体の 1 因子) のリン酸化は、Ndc80 複合体の結合を減少させることを明らかにした。さらに、Mis12 複合体自体の CENP-C 側への局在は AuroraB カイネースによるリン酸化で制御されていることも見出した。このような複雑なリン酸化制御によって、CENP-T 経路が主に用いられ、Ndc80 複合体をセントロメアにリクルートするというモデルを提出できた (図 2)。これらの内容は Nature Cell Biol. (Hara et al., Nature Cell Biol., 2018) に発表した。さらに、CENP-C 経路を欠損させ、CENP-T 経路でのみ生育できる変異細胞の解析から、CENP-T には、最低 2 コピーの Ndc80 複合体が結合する必要があることを明らかにした (Takenoshita et al., Nature Commun., 2022)。

(2) 異なるパスウェイで確立する動原体構築機構の解明

セントロメア領域は、DNA 配列によって規定されずにエピジェネティックな分子機構によって規定されていると考えられている。従って、セントロメアが規定される分子基盤を理解することはきわめて重要な研究と言える。セントロメアを規定するエピジェネティックマーカーは、セントロメアに特異的なヒストンである CENP-A と考えられている。CENP-A に加えて、他のエピジェネティックマーカーを探索することは重要であり、本研究計画でも進め、ヒストン H4 の修飾に加えて、DNA の低メチル化がセントロメアゲノムの特徴という結果を得た。さらに、重要なエピジェネティック因子である CENP-A のセントロメア認識機構についても研究を進めた。KNL2 という CENP-A のセントロメアの取り込みに重要な働きを担うタンパク質に CENP-C に似たドメインがあることを見出し、その領域を欠損させたタンパク質を発現させた細胞を用いて解析した結果、KNL2 が CENP-C に似たドメインを介してセントロメア上に存在する古い CENP-A と結合してセントロメアに存在し、新しい CENP-A の取り込みの目印になっていること

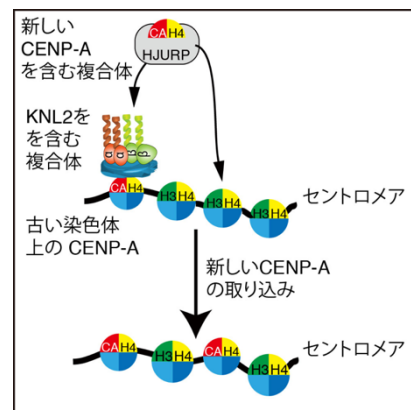


図 3. 新しい CENP-A がセントロメアに取り込まれる仕組み。KNL2 は複合体を形成してセントロメア上の CENP-A と結合してセントロメアに存在している (古い CENP-A)。新しい CENP-A 複合体は、KNL2 を含む複合体を認識して、新たにセントロメアへ取り込まれる。

を見出した (図 3)。この結果は、Dev. Cell (Hori et al. Dev. Cell, 2017) に発表した。KNL2 の関しては、後述の電子顕微鏡解析によっても新知見が得られた (Jiang et al., EMBO J., 2023)。

また、セントロメアがエピジェネティックにセントロメアが規定されることを示唆する結果として、セントロメアの位置が動くこと (Hori et al. J. Cell. Biol., 2017) や、反復配列のないセントロメアでは、セントロメアが遠く離れたヘテロクロマチン領域と遠距離の相互作用することなどを 4C、Hi-C などのゲノム解析手法を用いて明らかにして発表した (Nishimura et al. J. Cell. Biol., 2019)。また、CENP-A シャペロンがどのように CENP-A を認識することも明らかにした (Hori et al., Cell Rep., 2020)。

(3) 電子顕微鏡を活用したセントロメアタンパク質複合体の構造基盤の理解

深川らは、セントロメア構成タンパク質を試験管内で発現・精製し、サブ複合体の再構成に成功している。セントロメアタンパク質群の構造を原子レベルで理解するために、クライオ電子顕微鏡を活用して各サブ複合体の構造を決定した。CENP-HIKM-LN 複合体の構造解析では、高解像度の構造至らなかったものの、後述のように CENP-A を含むヌクレオソームとセントロメアサブ複合体では、複数の高解像度構造が得られ、複数の論文を発表できた。

セントロメア領域のヒストン H3 は、CENP-A と呼ばれる H3 バリエーションが入ったヌクレオソームで作られる。はじめに、CENP-A を含むヌクレオソーム構造の再構成に成功したので、CENP-A ヌクレオソームに、セントロメアタンパク質である、CENP-C、CENP-L/N 複合体、その両者を混合させたものをそれぞれ加え、各種タンパク質を含むヌクレオソームの巨大構造の決定をクライオ電子顕微鏡で行った。CENP-C を含む CENP-A ヌクレオソームの構造を 4.2Å の解像度で決定した (図 4)。

その結果、これまでペプチドを用いて解析された CENP-C の結合領域に加えてさらなる 2 つのドメインが結合に関与することが明らかになった。1 つは CENP-A の RG ループを認識することがわかった。また、もう 1 つのドメインは、(1)-1 の項目で上述した CENP-C のリン酸化と関係しており、リン酸化されること CENP-A との結合を促進させることが明らかになった。また、CENP-L/N は、CENP-C 非存在下では、CENP-A ヌクレオソームとは結合するが、CENP-C 存在下では CENP-L/N が CENP-A ヌクレオソームから除かれて、CENP-C が優先的に CENP-A ヌクレオソームと結合することがわかった。これは、CENP-C も CENP-L/N もいずれも RG ループを認識するが、CENP-C の方が強く結合することを意味している。分野内のこれまでの研究では、CENP-L/N が CENP-A ヌクレオソームに結合すると言われていたが、それを覆す結果となった。本内容は、EMBO J. に発表した (Ariyoshi et al., EMBO J., 2021)。また、この他に CENP-A を 3 つ含むトリヌクレオソーム構造 (Takizawa et al. Structure, 2020) や CENP-A ヌクレオソーム中の H4 がメチル化された場合の構造変化 (Arimura et al., Nature Commun., 2019) も明らかにして、発表した。さらに、CENP-A ヌクレオソームと KNL2 複合体構造の決定にも成功した (Jiang et al., EMBO J., 2023)。

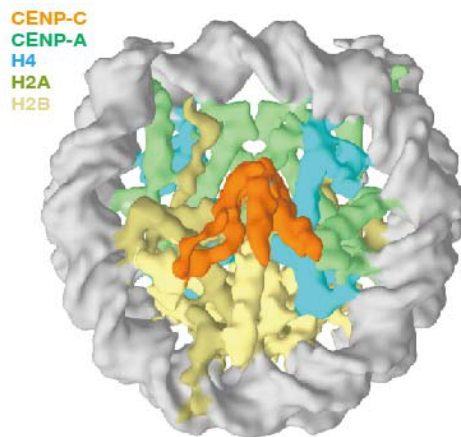


図 4. CENP-A ヌクレオソームと CENP-C との複合体に関する電子顕微鏡による構造

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計36件（うち査読付論文 36件／うち国際共著 13件／うちオープンアクセス 28件）

1. 著者名 Huang Z, Xu Z, Bai H, Huang Y, Kang N, Ding X, Liu J, Luo H, Yang C, Chen W, Guo Q, Xue L, Zhang X, Xu L, Chen M, Fu H, Chen Y, Yue Z, Fukagawa T, Liu S, Chang G, Xu L.	4. 巻 120
2. 論文標題 Evolutionary analysis of a complete chicken genome	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Proc Natl Acad Sci U S A	6. 最初と最後の頁 e2216641120
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1073/pnas.2216641120.	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する
1. 著者名 H, Ariyoshi M, Hori T, Watanabe R, Makino F, Namba K, Fukagawa T	4. 巻 42
2. 論文標題 The cryo-EM structure of the CENP-A nucleosome in complex with ggKNL2.	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 EMBO J	6. 最初と最後の頁 e111965
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.15252/embj.2022111965.	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する
1. 著者名 Fukagawa T, Kakutani T	4. 巻 78
2. 論文標題 Transgenerational epigenetic control of constitutive heterochromatin, transposons, and centromeres	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Curr Opin Genet Dev	6. 最初と最後の頁 102021
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.gde.2023.102021.	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Sridhar S, Fukagawa T	4. 巻 10
2. 論文標題 Kinetochores Employ Diverse Linker Strategies Across Evolution	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Front Cell Dev Biol	6. 最初と最後の頁 862637
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fcell.2022.862637.	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する

1. 著者名 Takenoshita Yusuke, Hara Masatoshi, Fukagawa Tatsuo	4. 巻 13
2. 論文標題 Recruitment of two Ndc80 complexes via the CENP-T pathway is sufficient for kinetochore functions	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 851
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-022-28403-8	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Haraguchi Tokuko, Koujin Takako, Shindo Tomoko, Bilir Sukriye, Osakada Hiroko, Nishimura Kohei, Hirano Yasuhiro, Asakawa Haruhiko, Mori Chie, Kobayashi Shouhei, Okada Yasushi, Chikashige Yuji, Fukagawa Tatsuo, Shibata Shinsuke, Hiraoka Yasushi	4. 巻 5
2. 論文標題 Transfected plasmid DNA is incorporated into the nucleus via nuclear envelope reformation at telophase	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Communications Biology	6. 最初と最後の頁 78
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s42003-022-03021-8	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Watanabe Reito, Hirano Yasuhiro, Hara Masatoshi, Hiraoka Yasushi, Fukagawa Tatsuo	4. 巻 30
2. 論文標題 Mobility of kinetochore proteins measured by FRAP analysis in living cells	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Chromosome Research	6. 最初と最後の頁 43 ~ 57
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10577-021-09678-x	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Nishimura Kohei, Fukagawa Tatsuo	4. 巻 2377
2. 論文標題 A Simple Method that Combines CRISPR and AID to Quickly Generate Conditional Knockouts for Essential Genes in Various Vertebrate Cell Lines	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Methods Mol Biol.	6. 最初と最後の頁 109 ~ 122
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-1-0716-1720-5_6	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Ariyoshi Mariko, Makino Fumiaki, Watanabe Reito, Nakagawa Reiko, Kato Takayuki, Namba Keiichi, Arimura Yasuhiro, Fujita Risa, Kurumizaka Hitoshi, Okumura Eiichi, Hara Masatoshi, Fukagawa Tatsuo	4. 巻 40
2. 論文標題 Cryo EM structure of the CENP A nucleosome in complex with phosphorylated CENP C	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The EMBO Journal	6. 最初と最後の頁 e105671
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.15252/embj.2020105671	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Uchida Kazuhiko S.K., Jo Minji, Nagasaka Kota, Takahashi Motoko, Shindo Norihisa, Shibata Katsushi, Tanaka Kozo, Masumoto Hiroshi, Fukagawa Tatsuo, Hirota Toru	4. 巻 31
2. 論文標題 Kinetochores stretching-mediated rapid silencing of the spindle-assembly checkpoint required for failsafe chromosome segregation	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 1581 ~ 1591.e3
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2021.01.062	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Watanabe Reito, Hara Masatoshi, Fukagawa Tatsuo, Ariyoshi Mariko	4. 巻 11
2. 論文標題 CENP-C Phosphorylation by CDK1 in vitro	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 BIO-PROTOCOL	6. 最初と最後の頁 e3879
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.21769/BioProtoc.3879	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Nishimura Kohei, Fukagawa Tatsuo	4. 巻 11
2. 論文標題 A Simple Method to Generate Super-sensitive AID (ssAID)-based Conditional Knockouts using CRISPR-based Gene Knockout in Various Vertebrate Cell Lines	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 BIO-PROTOCOL	6. 最初と最後の頁 e4092
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.21769/BioProtoc.4092	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Chen Qinfu, Zhang Miao, Pan Xuan, Yuan Xueying, Zhou Linli, Yan Lu, Zeng Ling-Hui, Xu Junfen, Yang Bing, Zhang Long, Huang Jun, Lu Weiguo, Fukagawa Tatsuo, Wang Fangwei, Yan Haiyan	4. 巻 36
2. 論文標題 Bub1 and CENP-U redundantly recruit Plk1 to stabilize kinetochore-microtubule attachments and ensure accurate chromosome segregation	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Cell Reports	6. 最初と最後の頁 109740 ~ 109740
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.celrep.2021.109740	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Sridhar Shreyas, Hori Tetsuya, Nakagawa Reiko, Fukagawa Tatsuo, Sanyal Kaustuv	4. 巻 12
2. 論文標題 Bridgin connects the outer kinetochore to centromeric chromatin	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 146
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-020-20161-9	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Hori Tetsuya, Fukagawa Tatsuo	4. 巻 389
2. 論文標題 Artificial generation of centromeres and kinetochores to understand their structure and function	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Experimental Cell Research	6. 最初と最後の頁 111898 ~ 111898
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.yexcr.2020.111898	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Hara Masatoshi, Fukagawa Tatsuo	4. 巻 77
2. 論文標題 Dynamics of kinetochore structure and its regulations during mitotic progression	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Cellular and Molecular Life Sciences	6. 最初と最後の頁 2981 ~ 2995
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00018-020-03472-4	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Saito Megumi, Kagawa Naoko, Okumura Kazuhiro, Munakata Haruka, Isogai Eriko, Fukagawa Tatsuo, Wakabayashi Yuichi	4. 巻 111
2. 論文標題 CENP 50 is required for papilloma development in the two stage skin carcinogenesis model	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Cancer Science	6. 最初と最後の頁 2850 ~ 2860
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/cas.14533	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Martins Nuno M. C., Cisneros-Soberanis Fernanda, Pesenti Elisa, Kochanova Natalia Y., Shang Wei-Hao, Hori Tetsuya, Nagase Takahiro, Kimura Hiroshi, Larionov Vladimir, Masumoto Hiroshi, Fukagawa Tatsuo, Earnshaw William C.	4. 巻 133
2. 論文標題 H3K9me3 maintenance on a Human Artificial Chromosome is required for segregation but not centromere epigenetic memory	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Cell Science	6. 最初と最後の頁 jcs242610
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/jcs.242610	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Nishimura Kohei, Yamada Ryotaro, Hagihara Shinya, Iwasaki Rie, Uchida Naoyuki, Kamura Takumi, Takahashi Koji, Torii Keiko U, Fukagawa Tatsuo	4. 巻 48
2. 論文標題 A super-sensitive auxin-inducible degron system with an engineered auxin-TIR1 pair	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nucleic Acids Research	6. 最初と最後の頁 e108 ~ e108
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/nar/gkaa748	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Hori Tetsuya, Cao Jinghui, Nishimura Kohei, Ariyoshi Mariko, Arimura Yasuhiro, Kurumizaka Hitoshi, Fukagawa Tatsuo	4. 巻 33
2. 論文標題 Essentiality of CENP-A Depends on Its Binding Mode to HJURP	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Cell Reports	6. 最初と最後の頁 108388 ~ 108388
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.celrep.2020.108388	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Yoshimasa Takizawa, Cheng-Han Ho, Hiroaki Tachiwana, Hideyuki Matsunami, Wataru Kobayashi, Midori Suzuki, Yasuhiro Arimura, Tetsuya Hori, Tatsuo Fukagawa, Melanie D. Ohi, Matthias Wolf, Hitoshi Kurumizaka	4. 巻 28
2. 論文標題 Cryo-EM Structures of Centromeric Tri-nucleosomes Containing a Central CENP-A Nucleosome.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Structure	6. 最初と最後の頁 44 ~ 53
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.str.2019.10.016.	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Masatoshi Hara, Tatsuo Fukagawa	4. 巻 18
2. 論文標題 Where is the right path heading from the centromere to spindle microtubules?	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Cell Cycle	6. 最初と最後の頁 1199-1211
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/15384101.2019.1617008.	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Reito Watanabe, Masatoshi Hara, Ei-ichi Okumura, Solene Herve, Daniele Fachinetti, Mariko Ariyoshi, Tatsuo Fukagawa	4. 巻 218
2. 論文標題 CDK1-mediated CENP-C phosphorylation modulates CENP-A binding and mitotic kinetochore localization.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Cell Biology	6. 最初と最後の頁 4042-4062
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1083/jcb.201907006.	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Nishimura K, Komiya M, Hori T, Itoh T, Fukagawa T	4. 巻 218
2. 論文標題 3D genomic architecture reveals that neocentromeres associate with heterochromatin regions.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 J Cell Biol.	6. 最初と最後の頁 134-149
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1083/jcb.201805003	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Arimura Y, Tachiwana H, Takagi H, Hori T, Kimura H, Fukagawa T, Kurumizaka H	4. 巻 10
2. 論文標題 The CENP-A centromere targeting domain facilitates H4K20 monomethylation in the nucleosome by structural polymorphism.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nature Commun.	6. 最初と最後の頁 576
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-019-08314-x	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Eykelboom JK, Gierlinski M, Yue Z, Hegarat N, Pollard H, Fukagawa T, Hochegger H, Tanaka TU	4. 巻 218
2. 論文標題 Live imaging of marked chromosome regions reveals their dynamic resolution and compaction in mitosis.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 J Cell Biol	6. 最初と最後の頁 1531-1552
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1083/jcb.201807125	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Hara M, Fukagawa T	4. 巻 21
2. 論文標題 Centromere maintenance during DNA replication	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Nature Cell Biol	6. 最初と最後の頁 669-671
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41556-019-0335-0.	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Mills WE, Spence JM, Fukagawa T, Farr CJ	4. 巻 19
2. 論文標題 Site-Specific Cleavage by Topoisomerase 2: A Mark of the Core Centromere.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Int J Mol Sci.	6. 最初と最後の頁 E534
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/ijms19020534	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Hara M, Fukagawa T.	4. 巻 52
2. 論文標題 Kinetochores assembly and disassembly during mitotic entry and exit.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Curr Opin Cell Biol.	6. 最初と最後の頁 73-81
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ceb.2018.02.005	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Hara M, Ariyoshi M, Okumura EI, Hori T, Fukagawa T	4. 巻 20
2. 論文標題 Multiple phosphorylations control recruitment of the KMN network onto kinetochores.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Nature Cell Biol.	6. 最初と最後の頁 1378-1388
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41556-018-0230-0	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Vargiu Giulia, Makarov Alexandr A., Allan James, Fukagawa Tatsuo, Booth Daniel G., Earnshaw William C.	4. 巻 114
2. 論文標題 Stepwise unfolding supports a subunit model for vertebrate kinetochores	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Proc Natl Acad Sci U S A.	6. 最初と最後の頁 3133 ~ 3138
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.1614145114	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Nishimura Kohei, Fukagawa Tatsuo	4. 巻 25
2. 論文標題 An efficient method to generate conditional knockout cell lines for essential genes by combination of auxin-inducible degron tag and CRISPR/Cas9	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Chromosome Res.	6. 最初と最後の頁 253 ~ 260
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10577-017-9559-7	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Fukagawa Tatsuo	4. 巻 16
2. 論文標題 Critical histone post-translational modifications for centromere function and propagation	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Cell Cycle	6. 最初と最後の頁 1259 ~ 1265
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/15384101.2017.1325044	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Hori Tetsuya, Shang Wei-Hao, Hara Masatoshi, Ariyoshi Mariko, Arimura Yasuhiro, Fujita Risa, Kurumizaka Hitoshi, Fukagawa Tatsuo	4. 巻 42
2. 論文標題 Association of M18BP1/KNL2 with CENP-A Nucleosome Is Essential for Centromere Formation in Non-mammalian Vertebrates	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Dev Cell	6. 最初と最後の頁 181 ~ 189.e3
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.devcel.2017.06.019	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Okumura Kazuhiro, Kagawa Naoko, Saito Megumi, Yoshizawa Yasuhiro, Munakata Haruka, Isogai Eriko, Fukagawa Tatsuo, Wakabayashi Yuichi	4. 巻 108
2. 論文標題 CENP-R acts bilaterally as a tumor suppressor and as an oncogene in the two-stage skin carcinogenesis model	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Cancer Sci.	6. 最初と最後の頁 2142 ~ 2148
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/cas.13348	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Hara Masatoshi, Fukagawa Tatsuo	4. 巻 56
2. 論文標題 Critical Foundation of the Kinetochores: The Constitutive Centromere-Associated Network (CCAN)	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Prog Mol Subcell Biol.	6. 最初と最後の頁 29 ~ 57
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-3-319-58592-5_2	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計67件（うち招待講演 26件 / うち国際学会 12件）

1. 発表者名 曹 静暉、堀 哲也、深川 竜郎
2. 発表標題 CENP-1に依存するCENP-Aのセントロメアへの導入に関する解析
3. 学会等名 第45回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 平野 泰弘、鈴木 應志、平岡 泰、深川 竜郎
2. 発表標題 エクспанジョン顕微鏡により明らかとなったセントロメア-キネトコア構造
3. 学会等名 第45回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 平野 泰弘、佐藤 つきの、三浦 彩音、樺山 一哉、深瀬 浩一、深川 竜郎、原口 徳子、平岡 泰
2. 発表標題 分裂酵母核膜タンパク質Bqt4の新規脂質結合領域の役割
3. 学会等名 第45回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 平野 泰弘、大野 祐介、木原 章雄、深川 竜郎、原口 徳子、平岡 泰
2. 発表標題 分裂酵母セラミド合成酵素ホモログTlc4は小胞体-ゴルジ体間の移行を介して核膜恒常性を維持する
3. 学会等名 第45回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 原 昌稔、有吉 真理子、佐野 智基、野澤 竜介、新海 創也、大浪 修一、Jansen Isabelle、広田 亨、深川 竜郎
2. 発表標題 CENP-Cの自己多量体化はセントロメアクロマチンおよびキネトコアの形成に必須である
3. 学会等名 第45回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Honghui Jiang、Mariko Ariyoshi、Reito Watanabe、Fumiaki Makino、Keiichi Namba、Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 The cryo-EM structure of the CENP-A nucleosome in complex with ggKNL2
3. 学会等名 第45回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 竹之下 豊祐、有吉 真理子、原 昌稔、深川 竜郎
2. 発表標題 The molecular mechanism of the CENP-T-Mis12C interaction
3. 学会等名 第45回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 堀 哲也、曹 静暉、深川 竜郎
2. 発表標題 高等動物におけるCCANに依存したCENP-A導入の仕組み
3. 学会等名 第45回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Shreyas Sridhar、Reiko Nakagawa、Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 Towards understanding the molecular mechanism of CENP-T complex recruitment and maintenance at the kinetochore
3. 学会等名 第45回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Miao Jiahang、Hara Masatoshi、Heather R. Keys、Su Kuan-Chung、Iain M. Cheeseman、Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 The CRISPR screening identifies genes which are genetically related to CENP-C
3. 学会等名 第45回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Kong Weixia、Masatoshi Hara、Yasuhiro Hirano、Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 The role of the N-terminal conserved region of human CENP-C during mitotic progression
3. 学会等名 第45回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 徳永 夕莉香、奥村 和弘、磯貝 恵理子、原 昌稔、深川 竜郎、若林 雄一
2. 発表標題 Cenp-c ex2-4はDMBA/TPA多段階皮膚発がんモデルにおいて腫瘍形成を促進する
3. 学会等名 第45回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 堀哲也、曹静暉、深川竜郎
2. 発表標題 動原体タンパク質に依存したセントロメアの位置情報の書き込みメカニズム
3. 学会等名 日本遺伝学会第95回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 Assembly of CCAN to Establish a Functional Kinetochore in Vertebrate Cells
3. 学会等名 Gordon Research Conference on Centromere Biology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 Structural dynamics of the kinetochore during the cell cycle progression
3. 学会等名 EMBO Workshop on Dynamic Kinetochore (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 Dynamic assembly of the kinetochore
3. 学会等名 Chromosome Stability2022 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Masatoshi Hara, Masakazu Hashimoto, Mami Nakagawa, Hiroshi Sasaki, Toshihiko Fujimori, Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 Kinetochore dynamics in the early embryonic development
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Yudai Fukui, Masatoshi Hara, Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 Analysis of interaction between kinetochore protein subcomplexes
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山口夏実、有吉真理子、深川竜郎
2. 発表標題 Structural basis of kinetochore protein networks regulated by the cell cycle-dependent phosphorylation
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Honghui Jiang, Mariko Ariyoshi, Fumiaki Makino, Reito Watanabe, Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 The cryo-EM structure of the CENP-A nucleosome in complex with KNL2
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Jiahang Miao, Masatoshi Hara, Heather R. Keys, Kuan-Chung Su, Iain M. Cheeseman, Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 The CRISPR screening reveals genes which are genetically related to CENP-C
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Jinghui Cao, Tetsuya Hori, Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 Analysis for the CENP-I dependent CENP-A incorporation pathway
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 竹之下 豊祐、原 昌稔、深川 竜郎
2. 発表標題 正確な染色体分配を保障するKMNネットワークの分子解剖
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 Molecular Dissection of the KMN network on the CENP-T pathway.
3. 学会等名 CellBio2021 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 堀哲也、曹静暉、深川竜郎
2. 発表標題 セントロメアのクロマチン構造とエピジェネティックス
3. 学会等名 日本遺伝学会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 西村浩平、山田遼太郎、萩原伸也、岩崎理恵、打田直行、高橋宏二、嘉村巧、鳥居啓子、深川竜郎
2. 発表標題 改良型オーキシンと受容体を用いた高感度タンパク質分解法
3. 学会等名 日本遺伝学会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 Dynamics on kinetochore assembly during cell cycle progression
3. 学会等名 GRC on centromere Biology（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 深川竜郎
2. 発表標題 セントロメアおよび動原体の分子基盤の解明
3. 学会等名 第92回日本遺伝学会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 有吉真理子、深川竜郎
2. 発表標題 CENP-Aヌクレオソーム-CENP-Cタンパク質複合体の立体構造からみえてきた染色体分配を支えるキネトコア複合体の動的制御
3. 学会等名 第93回日本生化学会大会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 深川竜郎
2. 発表標題 染色体不安定およびゲノム再編成を防ぐ正確な動原体構造
3. 学会等名 第43回日本分子生物学会年会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 原 昌稔、有吉 真理子、深川 竜郎
2. 発表標題 CENP-C creates a compact chromatin configuration within centromeres
3. 学会等名 第43回日本分子生物学会年会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 原昌稔、深川竜郎
2. 発表標題 キネトコアタンパク質結合ネットワークにおけるCENP-Cの役割
3. 学会等名 第37回染色体ワークショップ
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 渡邊 勸人、深川 竜郎
2. 発表標題 CCAN-セントロメア結合の細胞周期依存的な制御とその役割
3. 学会等名 第37回染色体ワークショップ
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Masatoshi Hara, Reito Watanabe, Mariko Ariyoshi, and Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 CDK1 Regulates CENP-A-CENP-C Interaction In Vertebrate Kinetochore.
3. 学会等名 ASCB/EMBO 2019 Meeting (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Tetsuya Hori, Jinghui Cao, Yasuhiro Arimura, Kohei Nishimura, Mariko Ariyoshi, Hitoshi Kurumizaka, and Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 Essentiality of CENP-A Depends on Its Binding Mode to HJURP.
3. 学会等名 ASCB/EMBO 2019 Meeting (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 Kinetochore Dynamics During Progression of Cell Cycle.
3. 学会等名 第42回日本分子生物学会年会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 堀哲也、曹静暉、有村泰宏、西村浩平、有吉真理子、豊田敦、三須定彦、池尾一穂、胡桃坂仁志、深川竜郎
2. 発表標題 Essentiality of CENP-A depends on its binding mode to HJURP.
3. 学会等名 第42回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 有吉真理子、佐野智基、原昌稔、深川竜郎
2. 発表標題 Structural and functional analysis of a C-terminal region of a centromeric protein, CENP-C.
3. 学会等名 第42回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 曹静暉、有村泰宏、有吉真理子、胡桃坂仁志、堀哲也、深川竜郎
2. 発表標題 Interaction mode between CENP-A and HJURP in vitro.
3. 学会等名 第42回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 竹之下憂祐、原昌稔、深川竜郎
2. 発表標題 染色体分配におけるKMNネットワークの役割
3. 学会等名 第42回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 渡邊勸人、原昌稔、有吉真理子、深川竜郎
2. 発表標題 細胞周期の進行に伴うCENP - Cのセントロメアクロマチンへの結合機構の変化とその意義
3. 学会等名 第91回日本遺伝学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 西村浩平、堀哲也、豊田敦、古宮正隆、伊藤武彦、深川竜郎
2. 発表標題 脊椎動物細胞におけるセントロメアの3次元構造解析
3. 学会等名 第91回日本遺伝学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 原 昌稔、深川竜郎
2. 発表標題 細胞周期進行にともなうセントロメアタンパク質結合ネットワークの変換
3. 学会等名 第92回日本生化学会大会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 深川竜郎
2. 発表標題 染色体分配を司るセントロメア・キネトコアのダイナミクス
3. 学会等名 第38回分子病理研究会淡路シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 深川竜郎
2. 発表標題 動的なキネトコア構造の実体
3. 学会等名 第19回日本蛋白質科学会年会・第71回日本細胞生物学会大会合同年次大会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 深川竜郎
2. 発表標題 Dynamics on kinetochore assembly
3. 学会等名 染色体研究の最前線2019（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 原 昌稔、有吉真理子、奥村英一、堀 哲也、深川竜郎
2. 発表標題 M期進行におけるキネトコアタンパク質結合ネットワークの変換
3. 学会等名 第36回染色体ワークショップ
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐野智基、有吉真理子、深川竜郎
2. 発表標題 セントロメアタンパク質CENP-C の二量体形成領域の構造機能解析
3. 学会等名 第36回染色体ワークショップ
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 牧野文信、有吉真理子、佐野智基、原 昌稔、有村泰宏、胡桃坂仁志、堀 哲也、深川竜郎
2. 発表標題 C による CENP-A ヌクレオソーム認識の分子基盤研究
3. 学会等名 第36回染色体ワークショップ
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 西村浩平、堀哲也、古宮正隆、伊藤武彦、深川竜郎
2. 発表標題 4C解析による核内セントロメア構造分子基盤とその役割の解明
3. 学会等名 第36回染色体ワークショップ
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 渡邊励人、原 昌稔、有吉真理子、深川竜郎
2. 発表標題 M期におけるセントロメアタンパク質CENP-CのCENP-Aとの結合はCDK1によるCENP-Cのリン酸化を必要とする
3. 学会等名 第36回染色体ワークショップ
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 Epigenetic regulation on centromere specification and kinetochore assembly
3. 学会等名 第70回日本細胞生物学会（日本発生物学会合同大会）（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 深川竜郎
2. 発表標題 ゲノム解析から明らかになるセントロメア構造の実体
3. 学会等名 新学術領域研究「学術研究支援基盤形成」 生命科学4プラットフォーム 説明会・成果シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 Centromere Dynamics During Mitotic progression
3. 学会等名 Gordon Research Conference on Centromere Biology（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 渡邊励人、原昌穂、有吉真理子、深川竜郎
2. 発表標題 CENP-C のセントロメア結合における分子メカニズム
3. 学会等名 日本遺伝学会第90回大会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 深川竜郎
2. 発表標題 Molecular assembly of vertebrate kinetochores.
3. 学会等名 国立遺伝学研究所 研究集会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 堀 哲也, 曹 静暉, 西村 浩平, 有村 泰宏, 有吉 眞理子, 豊田 敦, 三須 定彦, 池尾 一穂, 胡桃坂 仁志, 深川 竜郎
2. 発表標題 セントロメア機能を制御するエピジェネティックメカニズム
3. 学会等名 第41回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 西村 浩平, 堀 哲也, 古宮 正隆, 伊藤 武彦, 深川 竜郎
2. 発表標題 ネオセントロメアから迫るセントロメア領域における染色体構造の解析
3. 学会等名 第41回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Mariko Ariyoshi, Fumiaki Makino, Tomoki Sano, Reito Watanabe, Yasuhiro Arimura, Masatoshi Hara, Hitoshi Kurumizaka, Tetsuya Hori, Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 Molecular dissection of CENP-A nucleosome recognition by CENP-C
3. 学会等名 第41回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Masatoshi Hara, Mariko Ariyoshi, Tetsuya Hori, Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 Dynamics of CCAN-KMN interaction in vertebrate kinetochore during mitotic progression
3. 学会等名 第41回日本分子生物学会年会 (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 Dynamics on kinetochore assembly
3. 学会等名 Chromosome Stability 2018 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Tetsuya Hori and Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 Epigenetic regulation for kinetochore assembly in vertebrate cells
3. 学会等名 EMBO workshop on kinetochore dynamics (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Kohei Nishimura, Tetsuya Hori, Masataka Komiya, Takehiko Ito and Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 3D genome organization in centromeres
3. 学会等名 EMBO workshop on kinetochore dynamics (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 原 昌稔、堀 哲也、深川竜郎
2. 発表標題 キネトコアタンパク質の結合ネットワークの再考
3. 学会等名 日本細胞生物学会 (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 渡邊 勲人, 原 昌稔, 深川 竜郎
2. 発表標題 セントロメアタンパク質の細胞周期依存的なキネトコア内配置変化の分子機構とその役割
3. 学会等名 日本遺伝学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 深川 竜郎
2. 発表標題 セントロメア形成に関する遺伝学・エピ遺伝学
3. 学会等名 ConBIO2017 (日本分子生物学会) (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Masatoshi Hara, Tetsuya Hori, Tatsuo Fukagawa
2. 発表標題 Dynamically switching protein interaction networks during M-phase progression in vertebrate kinetochores
3. 学会等名 ASCB annual meeting (国際学会)
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>染色体の担い手「動原体」は細胞周期で異なるタンパク質と結合していた https://www.fbs.osaka-u.ac.jp/ja/research_results/papers/detail/1058 染色体分配の「担い手」動原体の働き、ゲノム編集を駆使し解明 https://resou.osaka-u.ac.jp/ja/research/2022/20220214_1 染色体分配の「担い手」を原子レベルで構造決定 https://resou.osaka-u.ac.jp/ja/research/2021/20210119_1 深川研究室 http://www.fbs.osaka-u.ac.jp/labs/fukagawa/index_j.html 細胞分裂時に染色体の分配を制御する鍵となるしくみを解明 http://www.fbs.osaka-u.ac.jp/jpn/events/achievement/fukagawa-20191101/ 定説を覆す！染色体の分配のしくみに、鍵となる新たな分子の働きを発見 https://resou.osaka-u.ac.jp/ja/research/2018/20181113_1 世界初！細胞核内におけるセントロメア領域の立体的配置を解明 https://resou.osaka-u.ac.jp/ja/research/2018/20181105_1 染色体の分配装置が形成される仕組みを解明 http://www.fbs.osaka-u.ac.jp/jpn/events/achievement/hori-fukagawa-20170725/</p>

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
英国	エジンバラ大学	ダンディー大学		
米国	MIT	ハーバード大学	スタンフォード大学	
インド	JNCASR			
フランス	キュリー研究所	CNRS		