

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 26 年 6 月 1 日現在

機関番号：12601

研究種目：特別推進研究

研究期間：2008～2013

課題番号：20001009

研究課題名（和文）

膜交通における選別輸送の分子機構の解明と植物の高次機能への展開

研究課題名（英文）

Molecular Mechanisms of Protein Sorting in Membrane Traffic and Roles in Higher Plants

研究代表者

中野 明彦（NAKANO, Akihiko）

東京大学・大学院理学系研究科・教授

研究者番号：90142140

研究成果の概要（和文）：

細胞内膜交通の問題に生化学、遺伝学と最新のライブイメージング技術を駆使して取り組み、小胞に濃縮した積荷タンパク質を安全かつ確実に受け取る仕組みなど、選別輸送の新たな機構を解明することができた。また酵母から高等植物への展開から、進化の過程で植物が獲得した新たな膜交通機構を明らかにし、従来の動物細胞の研究だけからでは十分に理解できなかったゴルジ体層板形成、ポストゴルジ交通などの複雑な事象を整理する手がかりを得た。

研究成果の概要（英文）：

Problems of intracellular membrane traffic have been addressed by biochemical, genetic and cutting-edge live imaging approaches. Novel mechanisms of protein sorting, such as the safe and efficient delivery of cargo proteins in vesicles to the next compartment, have been elucidated. Extension of studies from yeast to higher plants has unveiled another new set of mechanisms that plants have evolved, and has given us clues to understand complex phenomena in Golgi stack assembly and post-Golgi traffic, which were confused in previous studies.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2008 年度	104,600,000	31,380,000	135,980,000
2009 年度	95,300,000	28,590,000	123,890,000
2010 年度	86,300,000	25,890,000	112,190,000
2011 年度	86,300,000	25,890,000	112,190,000
2012 年度	86,300,000	25,890,000	112,190,000
総計	458,800,000	137,640,000	596,440,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生物科学、細胞生物学

キーワード：膜交通・選別輸送・ライブイメージング・出芽酵母・シロイヌナズナ

1. 研究開始当初の背景

タンパク質の細胞内交通の中でもとくに重要なものの1つが、オルガネラ間を小さな膜小胞等を介してダイナミックに結ぶ膜交通である。膜交通は、小胞輸送とも呼ばれ、緻密に組み立てられた複雑な分子装置群が、小胞の出芽、繫留・融合などを通じてタンパク質の選別輸送を行う過程である。この選別

過程は、交通を整理するためのきわめて重要な鍵であり、数多くの研究者による精力的な研究が進められてきた。小胞形成の際の選別レセプターの同定や、小胞融合の特異性を厳重に決める何重もの安全機構の理解など、着実に進展が続いた。しかし、一見無秩序にも見える小胞の激しい動きの中で、どのようにして一方向性の輸送が実現され、また、特異

性を決めるべき膜レセプターが、どのようにして自分自身の局在を決めるのかなど、まだまだ謎も多く残されていた。

2. 研究の目的

本研究では、遺伝学的に変異株を単離することによって分子装置の役者を見つけ、生化学的な試験管内再構成によってその機能を解析するという、オーソドックスな分子細胞生物学の研究に加えて、生きた細胞の中で起こっている現象をそのままに「見る」方法論を推進する。そこで得た知見から再び遺伝学と生化学のアプローチに戻り、分子レベルにおける徹底的な理解を目指す。モデル系としての出芽酵母を材料とした研究に加え、高等植物の示すさまざまな形態形成や環境応答反応において、重要な役割を果たす膜交通の役割を理解する。これまでに開発した超高感度高速共焦点レーザー顕微鏡をさらに改良、高性能化し、これを駆使して、未解決のまま残されてきた多くの謎を一気に解決していく。また、輸送反応の試験管内完全再構成や人工膜1分子観察などの *in vitro* のアプローチと、さまざまな変異株の利用などの *in vivo* アプローチを縦横に進めていく。さらに、高等植物において、細胞内の膜交通が組織レベル、さらには個体レベルでの高次機能で果たす役割を理解するために、シロイヌナズナやタバコを材料に多面的なアプローチを行う。

3. 研究の方法

出芽酵母 *Saccharomyces cerevisiae* と高等植物シロイヌナズナおよびタバコを主な実験材料に用い、生化学、遺伝学、そしてライブイメージングを主な方法論として研究を行った。組織としては、東京大学理学系研究科（中野、植村、上田：可視化、植物のエンドサイトーシスとポストゴルジ交通）と総合文化研究科（佐藤：再構成と1分子解析）、そして理化学研究所基幹研究所（中野、安部、平田、齊藤、黒川、富永：可視化と再構成、植物の液胞と細胞骨格）の3つのグループが、相互に密接な共同研究体制を保ちながら研究を進めた。とくに、理研に設置し開発を続ける超高感度高速共焦点レーザー顕微鏡を

有効利用するため、東大のメンバーは、理研の客員研究員として登録し、自由に実験を行うことができる体制とした。

4. 研究成果

(1) 膜交通可視化による選別分子機構の解明

① ゴルジ体槽成熟の分子機構

槽成熟証明の過程で、世界中の誰も成功していないのが積荷タンパク質の輸送過程の動的追跡であった。酵母の細胞膜タンパク質をマーカーに、熱ショックプロモーターによる誘導系と *sec31 ts* 変異ブロックを利用し、温度シフトによって積荷タンパク質の可視化に成功した。小胞体出口、ゴルジ体シス槽、メディアル槽、トランス槽を次々に移行していく様子を捕えた（投稿準備中）。

② COPII 小胞からゴルジ槽形成の分子機構

酵母の小胞体出口部位（ERES : COPII 小胞出芽部位）を COPII コートタンパク質で可視化した。ERES は、小胞体のシート状の部分では活発に動き回るが、シートの辺縁部あるいは細管が凹に屈曲している部分で安定化することを見出した。また、COPII のアセンブリーに必須な Sar1 GTPase は、そのネック部分に濃縮していた。細管をほとんど形成できないレティキュロン欠変異株では、ERES はしばしば集積し、その直下にゴルジ体のシスおよびトランスマーカーが局在した。高圧急速凍結法による免疫電顕でも微細に観察した（Okamoto *et al. J. Cell Sci.* 2012）。

ERES とシスゴルジ槽がしばしば近傍に存在するので、そのダイナミクスを3Dで詳細に解析したところ、シス槽がERESにアプローチし、しばしば接触して再び離れる「ハグ&キス」の動きを繰り返すことが明らかになった。上記の積荷の可視化技術を利用し、この過程でゴルジ体シス槽が確かに積荷を受け取っていることを証明した。この実験結果から、従来考えられていたようにCOPII小胞が細胞内を漂って標的となるゴルジ体のシス槽へと運ばれるのではなく、シス槽が小胞体に接触して積荷タンパク質を受け取ることで積荷の輸送が行われるということを示した（図1）。このメカニズムは輸送過程を正確かつ安全に行うためにきわめて重

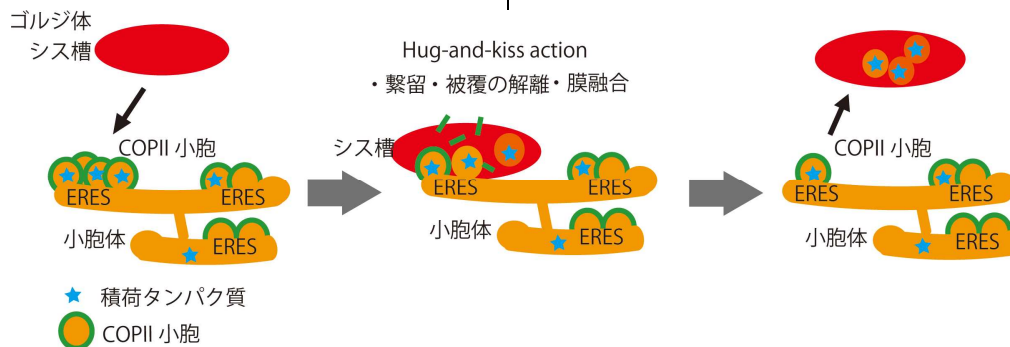


図1 新たに解明された小胞体-ゴルジ体間のタンパク質輸送のメカニズム

要である。この輸送機構の発見は、再び教科書を大きく書き換えることになるだろう (Kurokawa *et al. Nat. Commun.* 2014)。

植物では、タバコ培養細胞 BY-2 株を用い、層板構造の形成のメカニズムを追及した。Arf GTPase の活性化因子の特異的阻害剤である BFA は、ゴルジ層板の崩壊とゴルジタンパク質の小胞体への吸収を引き起こすことが知られている。ところが、その過程を詳細に調べると、一部のシスゴルジタンパク質は小胞体に完全には吸収されず、ERES 近傍の未知のドット状構造に局在することがわかった。BFA を除くとゴルジ層板が再生するが、そのときこのドット状構造が足場となり、シス→メディアル→トランスの順に形成が進むことを明らかにした (Ito *et al. Mol. Biol. Cell* 2012)。

小胞体-ゴルジ体間輸送には p24 ファミリーと呼ばれる一群の膜タンパク質が重要な役割を果たしていることが知られている。酵母ではこれまで 8 つのメンバーが知られていたが、さらに新たに 9 番目のメンバーを発見した。Rrt6 と名づけられたこの p24 は、培地中の炭素源の変化に応じて誘導され、Erv25 と置き変わることが示された。これら全 9 種の p24 タンパク質を対象に変異解析と相互作用解析を行い、これらが四量体を作ってはたらくこと、主な四量体は 6 種類であることを明らかにした。今後、それぞれの複合体が専門に運ぶ積荷タンパク質の同定が期待される (Hirata *et al. J. Biol. Chem.* 2013)。

③ ポストゴルジネットワーク

酵母のゴルジ体からトランスゴルジ網 (TGN)、分泌小胞体への輸送の過程を詳細に解析した。酵母の Rab1 である Ypt1、Rab5 である Ypt51/52/53p、Rab6 である Ypt6、Rab11 である Ypt31/32p、TGN SNARE の Tlg2p、アダプター複合体 AP-1、AP-3、クラスリンを可視化し、そのダイナミクスの解析を行った。とくにゴルジ体に局在する Rab GTPase に着目して挙動を調べた結果、エンドソームからゴルジ体へのタンパク質輸送を担う Ypt6 は、ゴルジ体が成熟するにつれて膜上から消失すること、またその挙動の制御には、Ypt6 を不活性化させるタンパク質 Gyp6 がトランス槽に存在する Ypt32 と結合しトランス槽の膜上に局在する必要があることが明らかになった。これらの結果は、Rab GAP カスケードにより一連の Rab GTPase 転換機構が行われることを意味する。Rab GAP カスケードが正常に働かない変異株の解析から、Rab GAP カスケードがゴルジ体の機能、および成熟に参与していることも明らかにした (Suda *et al. Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2013)。

④ 共焦点レーザー顕微鏡の改良開発

イメージンテンシファイアの冷却により、熱ノイズを抑え、増倍率の向上に成功し

た。また、精密なシャッターシステムを持つ固体レーザーシステムを製作した。多層コーティングにより、非常にシャープな波長特性をもつダイクロイックミラーとバンドパスフィルターを設計し、試作した。これにより、4-5 種類の蛍光タンパク質を完全同時に観察できる多色共焦点システムが完成した。システムを Super-resolution confocal live imaging microscopy (SCLIM) と命名した (Kurokawa *et al. Methods Cell Biol.* 2013)。

⑤ FRET イメージングによる活性と分子間相互作用の可視化

Ypt31/32p と Sec2p の相互作用および Sec4p と Sec2p の相互作用を 2 分子 FRET で可視化した。Ypt31/32p が Sec4p/Sec2p 複合体の娘細胞先端への集積化に関与していることを明らかにした (投稿準備中)。Sec4p については、活性化状態を示す 1 分子 FRET プロブの製作にも成功した。このプロブを用い、細胞分裂隔壁形成の際に、細胞質分裂の進行にもなって Sec4p の活性の高い部分が、分裂面からセプチンリングの方へ移動することを明らかにした (投稿改訂中)。

(2) 生化学的再構成と 1 分子観察による選別分子機構の解明

① COPII 小胞形成の完全再構成系

小胞体からの COPII 小胞の形成を調節している Sed4p が、積荷と結合していない Sar1p と特異的に複合体を形成し、Sar1p の GTPase 活性を促進することによって積荷の濃縮を促進していることを見出した (Kodera *et al. Traffic* 2011)。また、Pef1p が COPII サブユニットである Sec13/31p 複合体とカルシウム非存在下において結合することを明らかにした (Yoshibori *et al. PLoS One* 2012)。Sec16p の役割についても新たな知見を得た (Yorimitsu and Sato, *Mol. Biol. Cell* 2012)。

② 人工膜での 1 分子観察

顕微鏡下に形成させた人工脂質平面膜上で COPII 小胞形成反応を再現する実験系を用いて、Sar1p による GTP の加水分解が積荷の濃縮と非積荷の排除に必須であることを証明した (Tabata *et al. EMBO J.* 2009)。またこの系で COPII 因子の挙動を解析したところ、積荷タンパク質の認識が行われる出芽前複合体の形成段階において、この複合体がオリゴマーを形成することを明らかにした (Yorimitsu and Sato, *Mol. Biol. Cell* 2012)。

(3) 高等植物における膜交通の役割

① Rab5 GTPase をツールとした植物エンドサイトーシスの研究

植物の Rab5 GTPase には、酵母や動物までよく保存されたタイプと、陸上植物のみに見られる固有型の 2 種類がある。シロイヌナズナの固有型 Rab5、ARA6 は、欠損しても成育

に目立った異常を示さず、その存在意義は長らく謎に包まれていた。本研究の過程で、同じく陸上植物に固有の R-SNARE、VAMP727 (Ebine *et al.* *Plant Cell* 2008) と併せての解析から、その機能を解明することができた (Ebine *et al.* *Nat. Cell Biol.* 2011)。ARA6 は、多胞化した後期エンドソームから細胞膜へという、植物が進化の過程で獲得した新たな輸送経路を制御していた。この経路はうどん粉病菌の感染の際に重要な役割を果たす (投稿中)。一方、保存型の Rab5 は、花粉管の伸長、胚発生など植物のさまざまな発生段階で必須の機能を果たしている (投稿準備中)。

保存型 Rab5 および植物固有型 ARA6 の双方についてエフェクターの候補分子を同定した。ARA6 のエフェクターとして同定した PUF2 は、2 種の Rab5 共通の活性化因子である VPS9a を結合し、両者の活性制御に関与する重要な役割を果たしていることが明らかになった。保存型 Rab5 と VPS9a の複合体の結晶構造を解き、GTPase 活性化の新しいメカニズムを提案した (Uejima *et al.* *J. Biol. Chem.* 2010; *Acta Cryst. D.* 2013)。

② 植物のポストゴルジ膜交通の解明

ダイナミンおよびクラスリンを用いて、エンドサイトーシスを可視化・追跡することに成功した (Fujimoto *et al.* *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2010; Ito *et al.* *Plant J.* 2012)。Rab5 と Rab11 がエンドサイトーシスの異なるステップを制御していることを示し、その時系列をタバコ個体の一過的発現系で解析した (Choi *et al.* *Plant Cell* 2013)。陸上植物固有の R-SNARE、VAMP727 が、2 種類の Rab5 の使い分けによって後期エンドソームから液胞と細胞膜の 2 方向の輸送経路を制御することを示した (Ebine *et al.* *Plant Cell* 2008; *Nat. Cell Biol.* 2011)。

トランスゴルジ網 (TGN) には、ゴルジ体のトランス側に存在する TGN とゴルジ体とは独立して存在する TGN の 2 種類が存在することを明らかにした。そのダイナミクスを SCLIM で詳細に解析した (Uemura *et al.* *Plant Cell Physiol.* 2014)。また TGN の Qa-SNARE である SYP4 の変異体が、病原菌応答に異常を示すことを明らかにした (Uemura *et al.* *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2012)。液胞経路で機能する 2 つの Qa-SNARE、PEP12 と VAM3 が、相互に機能を代替できることを示し、長年の論争に決着をつけた (Uemura *et al.* *Plant J.* 2010)。Rab11 GTPase 群が、TGN 周辺で役割分担しながら重要な役割を果たしていることを示した (Asaoka *et al.* *Plant J.* 2013; Choi *et al.* *Plant Cell* 2013)。

③ 液胞形成と分化が植物の高次機能で果たす役割の研究

連続した液胞膜上のドメイン様構造 bulb について、構造と機能に関する研究を行った。

花茎の重力屈性に異常を示すシロイヌナズナ変異体 *zig* と *sgr2* では bulb の形成が著しく低下していることを見出し、bulb 形成のメカニズムを提案した (Saito *et al.* *Plant J.* 2011)。また、液胞形成に関わる Rab7 GTPase とその制御因子に関する研究も進めた (Ebine *et al.* *Curr. Biol.* in press)。

④ 細胞内膜交通の細胞骨格による制御

シロイヌナズナミオシン VIII、XI 全メンバーの全長クローンを得て正しい配列を決定した。培養細胞での一過的発現系による局在や運動性、シロイヌナズナ個体での組織特異的発現、細胞内局在を調べた。テール部分に特異的に結合するアダプター候補分子を得た。生物界最速のモーターとして知られるシャジクモミオシンのモータードメインとシロイヌナズナミオシン XI のキメラを作製し、その発現が植物個体の大型化をもたらすことを明らかにした (Tominaga *et al.* *Dev. Cell* 2013)。またアクチンを可視化する新しいプローブを開発し、植物細胞や個体で詳細なライブ観察を行った (Era *et al.* *Plant Cell Physiol.* 2009; *J. Plant Res.* 2013)。

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 77 件)

- ① K. Ebine, T. Inoue, J. Ito, E. Ito, T. Uemura, T. Goh, H. Abe, K. Sato, A. Nakano, and T. Ueda. Plant vacuolar trafficking occurs through distinctly regulated pathways. *Curr. Biol.* in press.
- ② K. Kurokawa, M. Okamoto, and A. Nakano (2014). Contact of *cis*-Golgi with ER exit sites executes cargo capture and delivery from the ER. *Nat. Commun.* 5:3653. doi: 10.1038/ncomms4653.
- ③ T. Uemura, Y. Suda, T. Ueda, and A. Nakano (2014). Dynamic behavior of the *trans*-Golgi network in root tissues of Arabidopsis revealed by super-resolution live imaging. *Plant Cell Physiol.* 55:694-670. doi: 10.1093/pcp/pcu010.
- ④ R. Hirata, C. Nihei, and A. Nakano (2013). Isoform-selective oligomer formation of *Saccharomyces cerevisiae* p24 family proteins. *J. Biol. Chem.* 288:37057-37070. doi: 10.1074/jbc.M113.518340.
- ⑤ Y. Suda, K. Kurokawa, R. Hirata, and A. Nakano (2013). Rab GAP cascade regulates dynamics of Ypt6 during the Golgi maturation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 110:18976-18981. doi: 10.1073/pnas.1308627110.
- ⑥ M. Tominaga, A. Kimura, E. Yokota, T. Hamaguchi, T. Shimmen, K. Yamamoto, A. Nakano, and K. Ito (2013). Cytoplasmic

- streaming velocity as a plant size determinant. *Dev. Cell* **27**:345-352. doi: 10.1016/j.devcel.2013.10.005.
- ⑦ K. Kurokawa, M. Ishii, Y. Suda, A. Ichihara, and A. Nakano (2013). Live cell visualization of Golgi membrane dynamics by super-resolution confocal live imaging microscopy. *Methods Cell Biol.* **118**:235-242. doi: 10.1016/B978-0-12-417164-0.00014-8.
- ⑧ S. Choi, T. Tamaki, K. Ebine, T. Uemura, T. Ueda, and A. Nakano (2013). Distinct RABA members act in multiple steps of subcellular trafficking of the FLAGELLIN SENSING 2 receptor. *Plant Cell* **25**:1174-1187. doi: 10.1105/tpc.112.108803.
- ⑨ R. Asaoka, T. Uemura, J. Ito, M. Fujimoto, E. Ito, T. Ueda, and A. Nakano (2013). Arabidopsis RABA1 GTPases are involved in transport between the *trans*-Golgi network and the plasma membrane, and are required for salinity stress tolerance. *Plant J.* **73**:240-249. doi: 10.1111/tpj.12023.
- ⑩ Y. Ito, T. Uemura, K. Shoda, M. Fujimoto, T. Ueda, and A. Nakano (2012). *cis*-Golgi proteins accumulate near the ER exit sites and act as the scaffold for Golgi regeneration after brefeldin A treatment in tobacco BY-2 cells. *Mol. Biol. Cell* **23**:3203-3214. doi: 10.1091/mbc.E12-01-0034.
- ⑪ T. Yorimitsu and K. Sato (2012). Insight into structural and regulatory roles of Sec16 in COPII vesicle formation at ER exit sites. *Mol. Biol. Cell* **23**:2930-2942. doi: 10.1091/mbc.E12-05-0356.
- ⑫ M. Okamoto, K. Kurokawa, K. Matsuura-Tokita, C. Saito, R. Hirata, and A. Nakano (2012). High-curvature domains of the endoplasmic reticulum (ER) are important for the organization of ER exit sites in *Saccharomyces cerevisiae*. *J. Cell Sci.* **125**:3412-3420. doi: 10.1242/jcs.100065.
- ⑬ T. Uemura, H. Kim, C. Saito, K. Ebine, T. Ueda, P. Schulze-Lefert, and A. Nakano (2012). Qa-SNAREs localized to the *trans*-Golgi network regulate multiple transport pathways and extracellular disease resistance in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **109**:1784-1789. doi: 10.1073/pnas.1115146109.
- ⑭ C. Saito, T. Uemura, C. Awai, M. Tominaga, K. Ebine, J. Ito, T. Ueda, H. Abe, M. T. Morita, M. Tasaka, and A. Nakano (2011). The occurrence of bulbs, a complex configuration of the vacuolar membrane, is affected by mutations vacuolar SNARE and phospholipase in Arabidopsis. *Plant J.* **68**:64-73. doi: 10.1111/j.1365-3113X.2011.04665.x.
- ⑮ K. Ebine, M. Fujimoto, Y. Okatani, T. Nishiyama, T. Goh, E. Ito, T. Dainobu, A. Nishitani, T. Uemura, M. H. Sato, H. Thordal-Christensen, N. Tsutsumi, A. Nakano, and T. Ueda (2011). A membrane trafficking pathway regulated by the plant-specific RAB GTPase ARA6. *Nat. Cell Biol.* **13**:853-859. doi: 10.1038/ncb2270.
- ⑯ C. Kodera, T. Yorimitsu, A. Nakano, and K. Sato (2011). Sed4p stimulates Sar1p GTP hydrolysis and promotes limited coat disassembly. *Traffic* **12**:591-599. doi: 10.1111/j.1600-0854.2011.01173.x.
- ⑰ S. Naramoto, J. Kleine-Vehn, S. Robert, M. Fujimoto, T. Dainobu, T. Paciorek, T. Ueda, A. Nakano, M. C. E. Van Montagua, H. Fukuda, and J. Friml (2010). ADP-ribosylation factor machinery mediates endocytosis in plant cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **107**:21890-21895. doi: 10.1073/pnas.1016260107.
- ⑱ M. Fujimoto, S. Arimura, T. Ueda, H. Takanashi, Y. Hayashi, A. Nakano, and N. Tsutsumi (2010). Arabidopsis dynamin-related proteins DRP2B and DRP1A participate together in clathrin-coated vesicle formation during endocytosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **107**:6094-6099. doi: 10.1073/pnas.0913562107.
- ⑲ K. V. Tabata, K. Sato, T. Ide, T. Nishizaka, A. Nakano, and H. Noji (2009). Visualization of cargo concentration by COPII minimal machinery in a planar lipid membrane. *EMBO J.* **28**:3279-3289. doi: 10.1038/emboj.2009.269. (以上すべて査読あり) [ほか 58 件]
- [学会発表] (計 284 件)
- ① T. Uemura and A. Nakano. Plant TGNs: dynamics and physiological functions. Golgi Apparatus Symposium. Bad Ischl, Austria, September 19 (2013).
- ② A. Nakano and K. Kurokawa. Live imaging of cargo delivery from the ER to the Golgi apparatus. Golgi Apparatus Symposium. Bad Ischl, Austria, September 17 (2013).
- ③ A. Nakano. Understanding mechanisms of membrane traffic by live imaging. International Workshop on Plant Membrane Biology XVI. Kurashiki, Japan, March 26 (2013).
- ④ A. Nakano. Super-resolution confocal live imaging microscopy (SCLIM) – a cutting-edge approach to understanding mechanisms of membrane traffic. 2nd POSTECH International Symposium on Bioimaging. Pohang, Korea, November 1 (2012).
- ⑤ A. Nakano. Regulation of membrane trafficking by a variety of GTPases. 10th International Congress on Plant Molecular Biology. Jeju. Korea, October 24 (2012).
- ⑥ T. Ueda. Diversification of post-Golgi

trafficking pathways among land plants. XVIII International Botanical Congress. Melbourne, Australia, July 23 (2011)..

- ⑦ A. Nakano, K. Kurokawa and M. Okamoto. High-resolution live imaging of cargo delivery from the ER exit site to the Golgi apparatus. Gordon Research Conference on Molecular Membrane Biology. Andover, NH, USA, July 12 (2011).
- ⑧ A. Nakano. ER structure regulates the organization of COPII assembly sites and thus the biogenesis of the Golgi apparatus. Special Symposium "Biochemistry of Membrane Traffic: Secretory and Endocytic Pathways," The American Society for Biochemistry and Molecular Biology. Tahoe City, CA, USA, October 28 (2010).
- ⑨ A. Nakano. Mechanistic insights into the membrane trafficking through and around the Golgi apparatus. Swiss Yeast Conference. Fribourg, Switzerland, September 7 (2010).
- ⑩ A. Nakano. Mechanistic insights into the membrane trafficking through and around the Golgi apparatus. Conference on Evolutionary Perspectives on Mechanisms of Cellular Organization, Kavli Institute for Theoretical Physics, Univ. of California. Santa Barbara, CA, USA, January 20 (2010).
- ⑪ A. Nakano. Golgi and post-Golgi traffic as revealed by uniquely evolved plant systems. Gordon Research Conference on Molecular Membrane Biology. Andover, NH, USA, July 8 (2009).

(以上すべて招待講演) [ほか273件]

[図書] (計3件)

- ① T. Ueda, M. H. Sato, and T. Uemura (2012). The role of Rab GTPases and SNARE proteins in plant endocytosis and post-Golgi trafficking. *In* Endocytosis in Plants, pp. 201-216, Ed. J. Samaj, Springer, Berlin, Germany.

[ほか2件]

[産業財産権]

○出願状況 (計2件)

名称: 成長増強植物及びその作出方法

発明者: 富永基樹、伊藤光二

権利者: 独立行政法人理化学研究所

種類: 特許

番号: 13/344574

出願年月日: 2012/1/5

国内外の別: 外国

[ほか1件]

○取得状況 (計0件)

[その他]

ホームページ等

<http://www.biol.s.u-tokyo.ac.jp/users/hasseipl/HP/index.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

中野 明彦 (NAKANO, Akihiko)

東京大学・大学院理学系研究科・教授
研究者番号: 90142140

(2) 研究分担者

植村 知博 (UEMURA, Tomohiro)

東京大学・大学院理学系研究科・助教
研究者番号: 90415092

佐藤 健 (SATO, Ken)

東京大学・大学院総合文化研究科・
准教授
研究者番号: 00303602

安部 弘 (ABE, Hiroshi)

独立行政法人理化学研究所・応用研究
開発室生物照射チーム・先任技師
研究者番号: 90201897

平田 龍吾 (HIRATA, Ryogo)

独立行政法人理化学研究所・吉田化学
遺伝学研究室・先任研究員
研究者番号: 60260197

齊藤 知恵子 (SAITO, Chieko)

東京大学・大学院理学系研究科・
特任准教授
研究者番号: 10321762

黒川 量雄 (KUROKAWA, Kazuo)

独立行政法人理化学研究所・ライブセル
分子イメージング研究チーム・
専任研究員
研究者番号: 40333504

富永 基樹 (TOMINAGA, Motoki)

独立行政法人理化学研究所・ライブセル
分子イメージング研究チーム・
専任研究員
研究者番号: 50419892

(3) 連携研究者

上田 貴志 (UEDA, Takashi)

東京大学・大学院理学系研究科・准教授
研究者番号: 10311333