

令和 2 年 6 月 19 日現在

機関番号：82636

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17H03636

研究課題名(和文)テトラヒメナの二核性を利用した核機能分化における核膜孔複合体機能の解明

研究課題名(英文)The function of the nuclear pore complex during the nuclear differentiation in Tetrahymena

研究代表者

原口 徳子(Haraguchi, Tokuko)

国立研究開発法人情報通信研究機構・未来ICT研究所フロンティア創造総合研究室・主任研究員

研究者番号：20359079

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：繊毛虫テトラヒメナには、ひとつの細胞内に、大核・小核という構造と機能の異なる2種類の核が存在する。この「二核性」生物の特徴を活かして、核機能分化に関する核膜孔複合体の役割を解明するものである。本研究により、大小核の機能分化に関する大小核特異的な核膜孔複合体構成タンパク質を同定した。ひとつの受精核が機能の異なる大小核に分化していく過程を解析し、核機能分化における核膜孔複合体の役割を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ゾウリムシやテトラヒメナなどの繊毛虫は、ひとつの細胞内に機能の異なる2種類の核(大核と小核)をもち、生命現象に応じて使い分けている。本研究により、これまで全く謎であった二核性生物の構築と維持に、核膜孔複合体あるいはその構成タンパク質が関与することが明らかになった。また、核機能分化には、フェニルアラニル-グリシン(FG)リピートをもつ核膜孔構成タンパク質が重要であることが明らかとなった。

研究成果の概要(英文)：In the ciliate Tetrahymena, there are two types of nuclei with different structures and functions, a macronucleus and a micronucleus, in one cell. By utilizing the characteristics of this "binuclear" organism, the role of the nuclear pore complex involved in nuclear functional differentiation has been investigated. In this study, we identified the nucleus-specific nuclear pore complex proteins that are involved in differentiating the macronucleus and micronucleus. We analyzed the dynamic process of nuclear differentiation during sexual reproduction using fluorescence imaging and clarified the role of the nuclear pore complex in nuclear functional differentiation.

研究分野：分子細胞生物学

キーワード：細胞・組織 生体分子 蛋白質 発生・分化 細胞核 核膜孔複合体

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

## 1. 研究開始当初の背景

### 核膜孔複合体と核機能分化との関係

核膜孔複合体は、核-細胞質間の輸送を担う構造であり、生物種に寄らず約30種類のタンパク質(ヌクレオポリン)から成ると考えられている。核の機能は、この孔を介した物質輸送によって制御される。従って、核膜孔複合体を構成するタンパク質(ヌクレオポリン)は、核輸送を介して核機能分化を制御することが可能である。しかし、核膜孔複合体を構成するヌクレオポリンが核機能分化にどのような役割をもっているかについては全く分かっていなかった。我々は、核膜孔を構成するNup98がヒストンH1の核輸送を制御することによって核機能分化に関与しうることを、核分化の過程で大規模な核膜孔の再編成が起こることを、テトラヒメナを用いて示した(Iwamoto et al, *Curr Biol*, 2009; Iwamoto et al, *J Cell Sci*, 2015)。最近になって、核膜ルーメン内に存在するヌクレオポリンNup210(gp210とも呼ばれる)が筋繊維細胞への分化や胚性幹細胞(embryonic stem: ES)細胞の神経前駆体細胞への分化に必要であることや、核内側に存在するNup153がES細胞の未分化性を制御することが報告されているが、そのメカニズムは明らかになっていない。

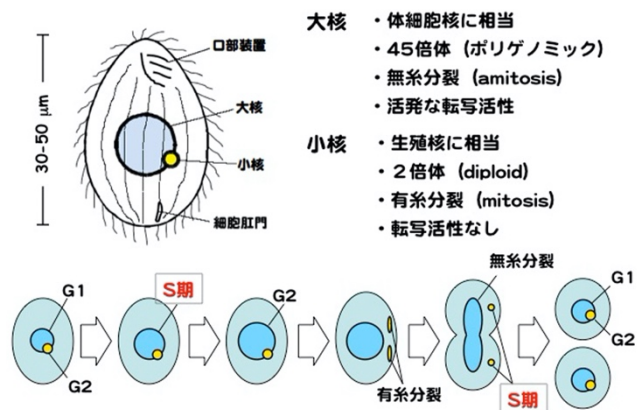
### テトラヒメナを核機能分化研究に用いる有用性

繊毛虫テトラヒメナ(単細胞生物)は、ひとつの細胞内に機能と構造が異なる2種類の核(大核と小核)が存在し、生命現象に応じてこの二核を使い分ける。大核は、転写活性の高い短いDNAが多コピー存在し、増殖に必要な全ての転写をまかなっている。一方、小核は、

二倍体のゲノムDNAが存在するが転写不活性で、自身の複製以外には使われない。面白いことに、大小核の細胞周期は、同一細胞質内に存在するにも関わらず、異なる時間に進行することから(図1)、核特異的な核輸送を時空間的に制御できる仕組みが存在していることが予想されるが、その仕組みは全く分かっていない。一方、生殖過程に入ると、大核は消失し、小核から大小核が再構築される。減数分裂後、受精し、発生に相当する2回の核分裂を経て、大核と小核に分化していく。この核分化の過程では、元々小核だった核が、同じ細胞質中で、機能の異なる2種類の核に分化していくのである。通常の一核性の真核生物では、細胞自体も分化するため、核構造の違いだけによって核機能分化が起こることを示すのは困難であるが、この生物では、同一細胞質内のごく近傍で大小核の核分化が起こることから、核分化の制御の仕組みを核構造と結びつけて研究することが可能で、ユニークで優れた実験系となる。

## 2. 研究の目的

ひとつの細胞内に機能の異なる2種類の核(大核と小核)を有する繊毛虫テトラヒメナの生物学的な特徴を利用して、核機能分化における核膜孔複合体の役割を解明しようというものである。大核と小核という全く機能の異なる2つの核の違いを決定づける核膜孔複合体構造あるいはヌクレオポリンを特定することによって、核機能分化の分子基盤を明らかにする。さらに、ひとつの受精核が機能の異なる大小核に分化していく過程で、その運命を決める因子を特定することによって、核機能分化の分子メカニズムを解明する。



### 3. 研究の方法

大核と小核の核膜孔複合体を構成するタンパク質の全長あるいは各ドメインにGFPを融合した融合タンパク質をテトラヒメナ細胞 (*Tetrahymena thermophila*) で発現させ、蛍光顕微鏡により、それぞれのタンパク質の局在を解析した。大核あるいは小核に特異的に局在する核膜孔複合体タンパク質については、抗GFP抗体に対する免疫電子顕微鏡法により核膜孔内での局在を決定した。

核分化過程における核膜孔複合体あるいはヌクレオポリンの役割を調べるために、生殖過程におけるGFP融合ヌクレオポリンの挙動を、独自に開発したライブセルイメージング法によって解析した。さらに、核分化に関与する可能性の高いと考えられるタンパク質を選別し、その欠質体あるいは変異体を作成し、細胞分裂および生殖過程での表現型を解析した。

### 4. 研究成果

テトラヒメナのゲノムデータベースと分子構造予測、発現プロファイル、および独自のプロテオミクス解析により、ヌクレオポリンの候補タンパク質を選別した。候補タンパク質のGFP融合タンパク質をテトラヒメナ細胞で発現させ、その細胞内局在を解析し、大小核核膜孔複合体へ局在するものを、ヌクレオポリンとして同定した (Iwamoto et al., *J Cell Sci*, 2017)。その結果を図2に示した。以前に我々が同定した13種類のヌクレオポリン (Iwamoto et al., *Curr Biol*, 2009) に加えて、今回の解析で、新たに15種類を発見した (図2. アスタリスク付き)。そのうち、大核核膜孔あるいは小核核膜孔に特異的に局在するヌクレオポリンとして、Nup214 (MacNup241, MicNup214)、Nup153 (MacNup153, MicNup153)、膜貫通ヌクレオポリン (Pom121, Pom82) を新に発見した。これらの大小核特異的なヌクレオポリンは、特徴的なフェニルアラニルグリシン (FG) リピートを持っていた。この結果は、これらのヌクレオポリンが、核特異的な核輸送に重要な働きをする可能性を示唆する。

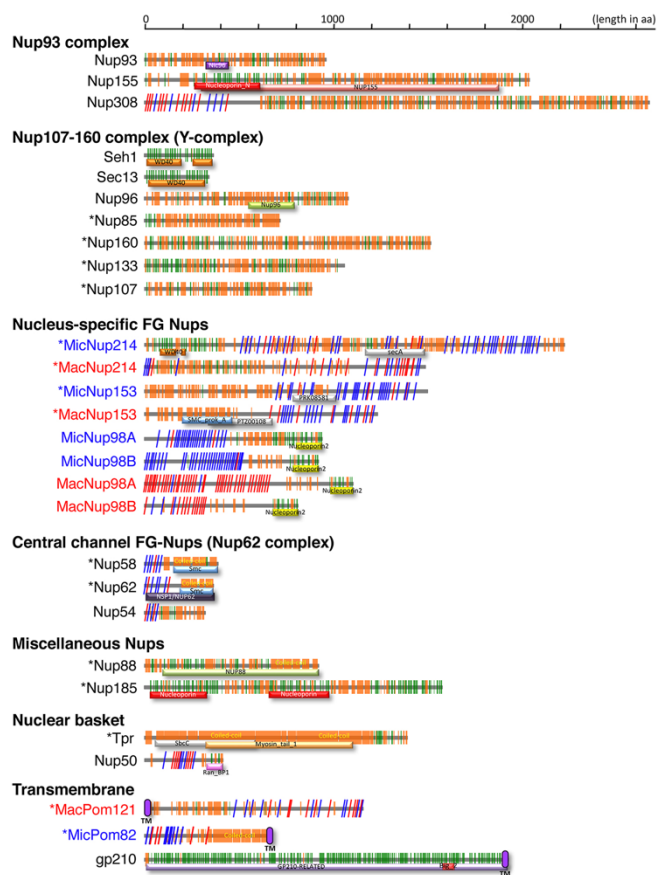


図2. テトラヒメナのヌクレオポリン

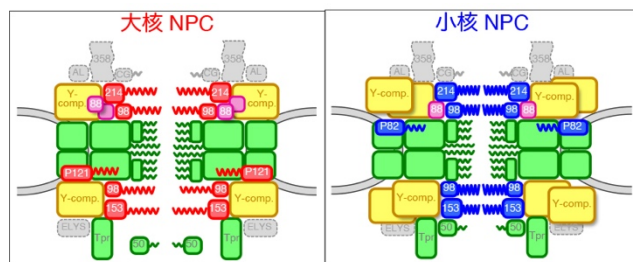


図3. テトラヒメナの大小核の核膜孔構造

膜貫通ヌクレオポリンのPom121は、従来は、後生生物 (metazoan) だけで発見されていたヌクレオポリンである。我々は、今回、テトラヒメナから、ヒトのHsPOM121Cと極めて類似した分子構造をもつ*TtPom121*タンパク質を発見した (図4、左側、模式図)。この発見は、後生生物以外の生物でPom121が保存されていることを示した初めてのものである。テトラヒメナは、後生生物とは、進化的に大きく

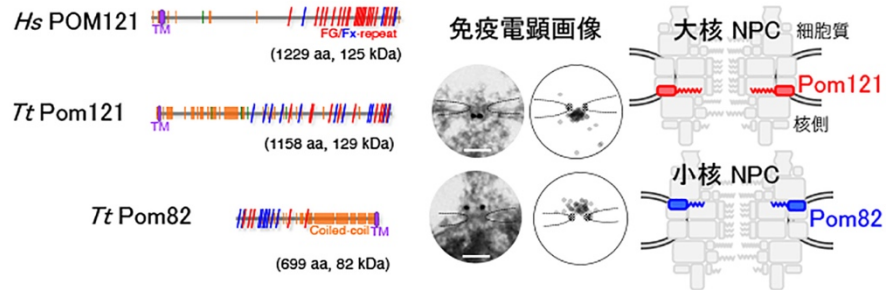


図4. 大核特異的 Pom121 と小核特異的な Pom82 の核膜孔内での位置

離れていることから、この発見の学術的な意義は高い。それに対して、小核特異的な*TtPom82*は、*TtPom121*とは分子構造が大きく異なっていた (図4、左側、模式図)。これらの大小核特異的膜貫通ヌクレオポリンの核膜孔内での位置を免疫電子顕微鏡法で解析したところ、大核特異的な*TtPom121*は核膜孔複合体の核質側だけに位置していた (図4、中央上、免疫電顕画像)。それに対して、小核特異的な*TtPom82*は細胞質だけに位置することが分かった (図4、中央下、免疫電顕画像)。大小核核膜孔で、膜貫通ヌクレオポリンの位置が全く異なることから、これらのヌクレオポリンは、テトラヒメナの核分化に何らかの影響をもつ可能性がある。また、これらのヌクレオポリンはFGリピートを持つため、核特異的な核輸送あるいは核分化に機能する可能性が高い。そのような考えの下、Pom82の遺伝子を破壊した変異体を解析した。その結果、小核の数の異常が高頻度で起こることを発見した。この結果は、Pom82が、小核特異的な機能を持つことを示している。

核膜孔複合体は、核輸送を介して核機能分化を制御すると考えられる。核輸送と核分化との関係を調べるため、テトラヒメナの大核・小核にそれぞれ特異的な核輸送シグナルを検討した。ドメイン解析と点変異体の解析により、大核特異的に局在するヒストンH1タンパク質から、大核特異的な核移行シグナルとして、N末端領域にあるアミノ酸配列 (13-30番; REKKDHKKAPI

KKAIACK) (図5、左) とC末端側のアミノ酸配列 (101-130番; KKAINPGKKAQAQPSTKKEV

KKDNKTAKK) の2種類を同定した (Iwamoto et al., *Genes Cells*, 2018)。また、同様の解析を小核特異的なMLH1タンパク質に対して行い、N末端側 ( $\delta$  タンパク質領域) の90-189番アミノ酸領域と、C末端側 ( $\beta$  タンパク質領域) のアミノ酸配列 (213-231番; KGKKKSKEGKTGAYGKKAN) を同定した (Iwamoto et al., *Genes Cells*, 2018) (図5、右)。ヒストンH1およびMLHタンパク質は、大小核特異的なNup98ホモログによって核移行が制御されることから (Iwamoto et al., *Curr Biol*, 2009)、この知見は、核機能分化の制御メカニズムの理解に貢献するものである。

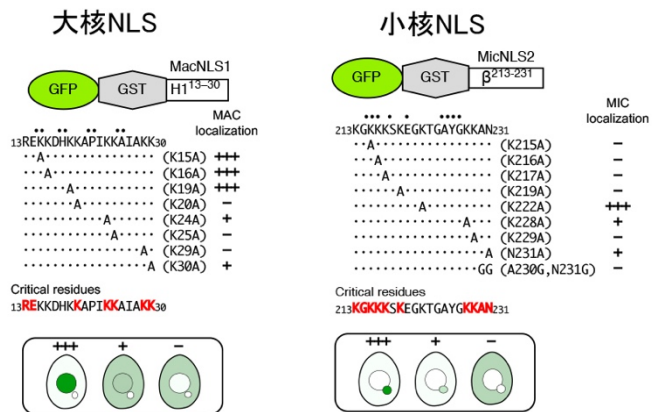


図5. 大核と小核に特異的な核移行シグナルの発見

核分化過程については、独自に開発した、蛍光ライブセルイメージングと蛍光相関電子顕微鏡法（CLEM法）を組み合わせたLive CLEM法を使って、核膜孔複合体や目的タンパク質の動態を検討した。まず、米国シカゴ大のAaron Turkewitz教授のグループと共同で、より簡便で実行性の高いLive CLEM法を開発した（Kaur et al., *Mol Cell Biol*, 2017; Sparvoli et al., *Curr Biol*, 2018）。さらに、蛍光イメージング法の精度を向上させるための方法の開発を行った（Matsuda et al., *Sci Rep*, 2019）。これらの方法を用いて、ヌクレオポリンの動態および核膜孔複合体内での位置を決定することに成功した（Bilir et al., *Genes Cells*, 2019; Asakawa et al., *PLoS Genet*, 2019）。これらの方法を使って、テトラヒメナの核分化過程での核特異的なヌクレオポリンの動態を調べた。

我々は、ゲノムデータベースと分子構造予測、GFP融合タンパク質の局在から、新規の核膜（孔）タンパク質2種類を同定した（Iwamoto et al., *Gene: X*, 2019）。オピストコンタ類（酵母からヒトまでを含むスーパーグループ）と植物以外の種から核膜タンパク質が同定されたのは、初めてである。そのうちのひとつは、大核と小核の核膜に局在し、LEMドメインと類似したドメインを有することからLem2と名付けた。また、もうひとつは、LEMドメインと類似したドメインを有し、小核の核膜孔複合体に局在することからMicLem2と名付けた。免疫電子顕微鏡で観察すると、Lem2は大小核の核膜の内膜と外膜の両者に局在していた。それに対し、MicLem2は、小核の核膜および核膜孔複合体に限局して局在していた。核分化過程における

（図6A、模式図）、これらのタンパク質の動態を蛍光イメージ

ング法で解析したところ、Lem2は、面白いことに、選択されなかった受精前核（図6B、Pronuclear exchange）と大核分化核（図6B、MAC development II）に多く局在することが分かった。これらの核は分解される予定の核であることから、Lem2は、核分解の目印として働いていると示唆された。また、MicLem2は、選択された受精前核（図6C、Pronuclear exchange）に多く局在したことから、分解を防ぐ働きがあることが示唆された。これらの結果から、核分化過程における核膜タンパク質あるいは核膜孔複合体タンパク質の機能の一端が明らかとなった。

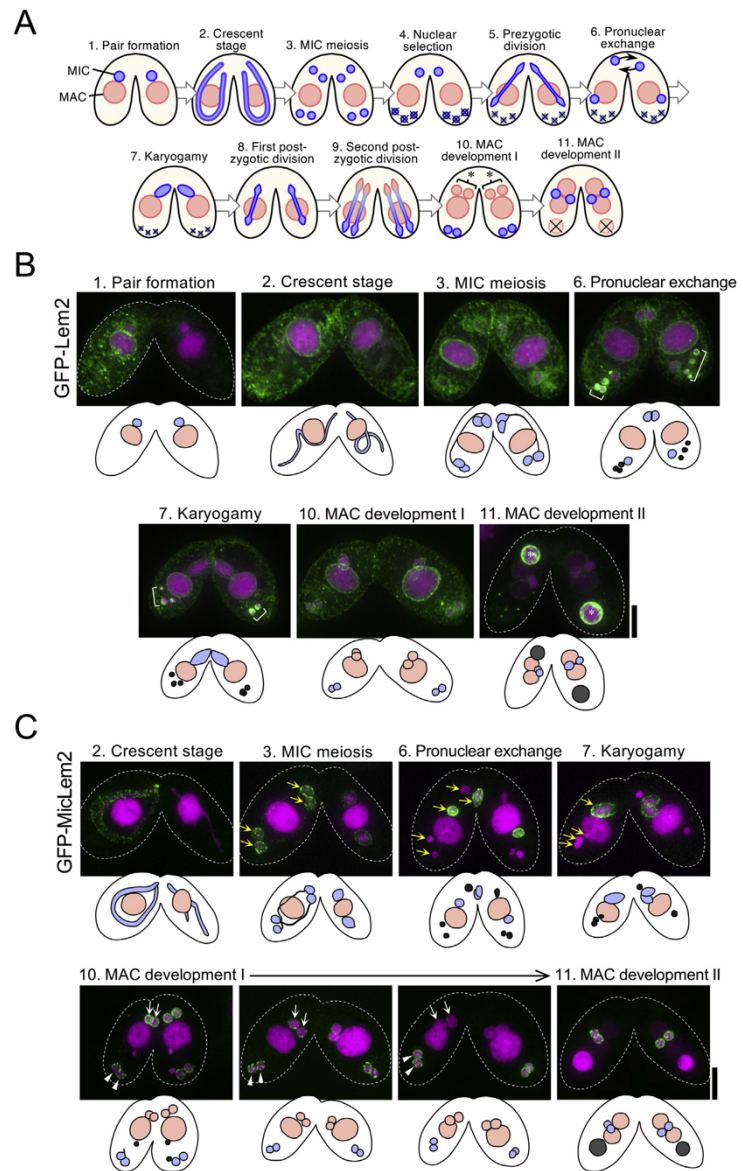


図6. 核特異的タンパク質の核分化過程でのダイナミクス

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計17件（うち査読付論文 15件 / うち国際共著 3件 / うちオープンアクセス 10件）

1. 著者名 Kaur H, Sparvoli D, Osakada H, Iwamoto M, Haraguchi T, Turkewitz AP	4. 巻 28
2. 論文標題 An endosomal syntaxin and the AP-3 complex are required for formation and maturation of candidate lysosome-related secretory organelles (mucocysts) in <i>Tetrahymena thermophila</i> .	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Molecular Biology of the Cell	6. 最初と最後の頁 1551 ~ 1564
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1091/mbc.E17-01-0018	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 Iwamoto Masaaki, Osakada Hiroko, Mori Chie, Fukuda Yasuhiro, Nagao Koji, Obuse Chikashi, Hiraoka Yasushi, Haraguchi Tokuko	4. 巻 130
2. 論文標題 Compositionally distinct nuclear pore complexes of functionally distinct dimorphic nuclei in the ciliate <i>Tetrahymena</i>	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Cell Science	6. 最初と最後の頁 1822 ~ 1834
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/jcs.199398	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 Yang Hui-Ju, Iwamoto Masaaki, Hiraoka Yasushi, Haraguchi Tokuko	4. 巻 161
2. 論文標題 Function of nuclear membrane proteins in shaping the nuclear envelope integrity during closed mitosis	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Biochemistry	6. 最初と最後の頁 471 ~ 477
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jb/mvx020	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 Iwamoto Masaaki, Hiraoka Yasushi, Haraguchi Tokuko	4. 巻 11
2. 論文標題 Newly found <i>Tetrahymena</i> nucleoporins, Nup214, Nup153 and Pom121/Pom82, differentiate nuclear pore complexes of functionally distinct nuclei	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Communicative and Integrative Biology	6. 最初と最後の頁 1 ~ 4
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="http://dx.doi.org/10.1080/19420889.2017.1384890">http://dx.doi.org/10.1080/19420889.2017.1384890</a>	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 Hirano Yasuhiro, Kinugasa Yasuha, Asakawa Haruhiko, Chikashige Yuji, Obuse Chikashi, Haraguchi Tokuko, Hiraoka Yasushi	4. 巻 23
2. 論文標題 Lem2 is retained at the nuclear envelope through its interaction with Bqt4 in fission yeast	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Genes to Cells	6. 最初と最後の頁 122 ~ 135
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/gtc.12557	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 Asakawa Haruhiko, Hiraoka Yasushi, Haraguchi Tokuko	4. 巻 1721
2. 論文標題 Estimation of GFP-Nucleoporin Amount Based on Fluorescence Microscopy	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Methods in Molecular Biology	6. 最初と最後の頁 105 ~ 115
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-1-4939-7546-4_10	査読の有無 無
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 Sparvoli Daniela, Richardson Elisabeth, Osakada Hiroko, Lan Xun, Iwamoto Masaaki, Bowman Grant R., Kontur Cassandra, Bourland William A., Lynn Denis H., Pritchard Jonathan K., Haraguchi Tokuko, Dacks Joel B., Turkewitz Aaron P.	4. 巻 28
2. 論文標題 Remodeling the Specificity of an Endosomal CORVET Tether Underlies Formation of Regulated Secretory Vesicles in the Ciliate Tetrahymena thermophila	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 697 ~ 710
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2018.01.047	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 岩本政明、原口徳子	4. 巻 65
2. 論文標題 繊毛虫テトラヒメナの二種類の核を分ける核膜孔複合体の構造と動態	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 藻類 (Japanese Journal of Phycology)	6. 最初と最後の頁 108 ~ 109
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
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 Matsuda Atsushi、Schermelleh Lothar、Hirano Yasuhiro、Haraguchi Tokuko、Hiraoka Yasushi	4. 巻 8
2. 論文標題 Accurate and fiducial-marker-free correction for three-dimensional chromatic shift in biological fluorescence microscopy	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 1-14
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-018-25922-7	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 該当する

1. 著者名 Iwamoto Masaaki、Mori Chie、Osakada Hiroko、Koujin Takako、Hiraoka Yasushi、Haraguchi Tokuko	4. 巻 23
2. 論文標題 Nuclear localization signal targeting to macronucleus and micronucleus in binucleated ciliate <i>Tetrahymena thermophila</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Genes to Cells	6. 最初と最後の頁 568 ~ 579
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/gtc.12602	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 Bilir Sukriye、Kojidani Tomoko、Mori Chie、Osakada Hiroko、Kobayashi Shouhei、Koujin Takako、Hiraoka Yasushi、Haraguchi Tokuko	4. 巻 24
2. 論文標題 Roles of Nup133, Nup153 and membrane fenestrations in assembly of the nuclear pore complex at the end of mitosis	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Genes to Cells	6. 最初と最後の頁 338 ~ 353
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/gtc.12677	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 Iwamoto Masaaki、Fukuda Yasuhiro、Osakada Hiroko、Mori Chie、Hiraoka Yasushi、Haraguchi Tokuko	4. 巻 1
2. 論文標題 Identification of the evolutionarily conserved nuclear envelope proteins Lem2 and MicLem2 in <i>Tetrahymena thermophila</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Gene: X	6. 最初と最後の頁 100006 ~ 100006
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.gene.2019.100006	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 Asakawa Haruhiko, Kojidani Tomoko, Yang Hui-Ju, Ohtsuki Chizuru, Osakada Hiroko, Matsuda Atsushi, Iwamoto Masaaki, Chikashige Yuji, Nagao Koji, Obuse Chikashi, Hiraoka Yasushi, Haraguchi Tokuko	4. 巻 15
2. 論文標題 Asymmetrical localization of Nup107-160 subcomplex components within the nuclear pore complex in fission yeast	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 PLOS Genetics	6. 最初と最後の頁 1008061 ~ 1008061
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pgen.1008061	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 Osemwenkhae Osaretin P., Sakuno Takeshi, Hirano Yasuhiro, Asakawa Haruhiko, Hayashi Takanaka Yoko, Haraguchi Tokuko, Hiraoka Yasushi	4. 巻 -
2. 論文標題 Human Ebp1 rescues the synthetic lethal growth of fission yeast cells lacking Cdb4 and Nup184	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Genes to Cells	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/gtc.12757	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28件 (うち招待講演 5件 / うち国際学会 8件)

1. 発表者名 岩本政明, 小坂田裕子, 森知栄, 平岡泰, 原口徳子
2. 発表標題 テトラヒメナの核膜孔複合体を分ける膜貫通型ヌクレオポリンPom121/Pom82
3. 学会等名 第50回 日本原生生物学会大会・1回 日本共生生物学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 岩本政明, 小坂田裕子, 森知栄, 福田康弘, 長尾恒治, 小布施力史, 平岡泰, 原口徳子
2. 発表標題 二核性生物テトラヒメナの大小核核膜孔複合体の違い
3. 学会等名 第40回日本分子生物学会年会、2017年度 生命科学系学会合同年次大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 岩本政明、小坂田裕子、森知栄、平岡泰、原口徳子
2. 発表標題 テトラヒメナの核膜孔特異的なヌクレオポリンPom82の役割
3. 学会等名 第35回染色体ワークショップ・第16回核ダイナミクス研究会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Tokuko Haraguchi, Takako Koujin, Hiroko Osakada, Tomoko, Kojidani, Shouhei Kobayashi, Hiroshi Masumoto, Yasushi Hiraoka
2. 発表標題 Roles of the nuclear envelope on formation and maintenance of the micronucleus in cancer cells
3. 学会等名 第76回日本癌学会学術総会（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Haruhiko Asakawa, Tomoko Kojidani, Yang Hui-Ju, Hiroko Osakada, Nagao K, Chikashi Obuse, Yasushi Hiraoka, Tokuko Haraguchi.
2. 発表標題 Organization of The Nuclear Pore Core Complex Revealed by Immoelectron Microscopy in The Fission Yeast Schizosaccharomyces pombe,
3. 学会等名 9th International Fission Yeast Meeting (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Sukriye Bilir, Shouhei Kobayashi, Takako Koujin, Mori Chie, Osakada Hiroko, Tomoko Kojidani, Yasushi Hiraoka, Tokuko Haraguchi
2. 発表標題 NPC formation on the nucleoporin-beads incorporated into living cells
3. 学会等名 第40回日本分子生物学会年会、2017年度 生命科学系学会合同年次大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Sukriye Bilir, Shouhei Kobayashi, Takako Koujin, Chie Mori, Hiroko Osakada, Tomoko Kojidani, Yasushi Hiraoka, Tokuko Haraguchi
2. 発表標題 NPC formation on the nucleoporin-beads incorporated into living cells
3. 学会等名 第69回日本細胞生物学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 岩本政明、福田康弘、小坂田裕子、森知栄、平岡泰、原口徳子
2. 発表標題 繊毛虫テトラヒメナがもつ二種類の Man1/Lem2様核膜タンパク質
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 Sukriye Bilir, Shouhei Kobayashi, Takako Koujin, Chie Mori, Hiroko Osakada, Tomoko Kojidani, Yasushi Hiraoka, Tokuko Haraguchi
2. 発表標題 A role of Nup133 and Nup153 on the post-mitotic nuclear pore complex formation
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 Haruhiko Asakawa, Tomoko Kojidani, Masaaki Iwamoto, Atsushi Matsuda, Yasushi Hiraoka, Tokuko Haraguchi
2. 発表標題 Asymmetrical localization of components of the Nup107-160 subcomplex within the nuclear pore complex in fission yeast
3. 学会等名 Life at the edge: The nuclear envelope in nucleocytoplasmic transport and genome organization (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 岩本政明、小坂田裕子、森知栄、糀谷知子、平岡泰、原口徳子
2. 発表標題 テトラヒメナの大き核と小核の核膜孔複合体ではNup107-160部分複合体の配置が異なる
3. 学会等名 42回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 平野泰弘、衣笠泰葉、原口徳子、平岡泰
2. 発表標題 Lem2による核膜形態維持機能とゲノム安定化における役割
3. 学会等名 第11回光塾
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 岩本政明、小坂田裕子、森知栄、平岡泰、原口徳子
2. 発表標題 テトラヒメナの受精後第二分裂における核膜孔複合体タンパク質の不等分配
3. 学会等名 第52回日本原生生物学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Sukriye Bilir, Hiroko Osakada, Chie Mori, Shouhei Kobayashi, Yasushi Hiraoka, Tokuko Haraguchi
2. 発表標題 Roles of Nup133, Nup153, and membrane fenestrations in assembly of the nuclear pore complex at the end of mitosis
3. 学会等名 第71回日本細胞生物学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Tokuko Haraguchi, Takako Koujin, Hiroko Osakada, Tomoko Kojidani, Schouhei Kobayashi, Hiroshi Masumoto, Yasushi Hiraoka
2. 発表標題 The fate of the micronucleus generated by failure of chromosome segregation and roles of the nuclear envelope on their fate
3. 学会等名 第62回放射線影響学会(招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Asakawa H, Kojidani T, Yang H-J, Ohtsuki C, Osakada H, Matsuda A, Iwamoto M, Chikashige Y, Nagao K, Obuse C, Hiraoka Y, Haraguchi T.
2. 発表標題 Asymmetrical localization of Nup 107-160 subcomplex components within the nuclear pore complex in fission yeast.
3. 学会等名 EMBO, The International Fission Yeast Meeting 2019(国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Tokuko Haraguchi, Yuka Suzuki, Sukriye Bilir, Yasushi Hiraoka, Kazuo Yamagata
2. 発表標題 Nuclear formation around artificial beads in living mouse embryos
3. 学会等名 International Symposium for Female Researchers in Chromatin Biology(招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Tokuko Haraguchi
2. 発表標題 Dynamic behavior of exogenous circular DNA introduced into the cells by transfection
3. 学会等名 Circular DNA in normal development and disease(招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

国立研究開発法人情報通信研究機構 未来ICT研究所 生物情報グループ  
<http://www2.nict.go.jp/frontier/seibutsu/CellMagic/index.html>

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
研究協力者	岩本 政明  (Iwamoto Masaaki)  (80450683)	国立研究開発法人情報通信研究機構・未来ICT研究所フロンティア創造総合研究室・主任研究員    (82636)	