

令和 3 年 6 月 3 日現在

機関番号：13801

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18K06212

研究課題名(和文) 栄養源飢餓後のオートファジーに必要な核小体・rDNAの核内再配置の解析

研究課題名(英文) Analysis of nucleolar dynamics required for autophagy after nutrient starvation

研究代表者

丑丸 敬史 (Ushimaru, Takashi)

静岡大学・理学部・教授

研究者番号：50262788

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：栄養源飢餓およびTORC不活性化により、ヌクレオファジーで分解される核小体タンパク質がNVJ近傍に近寄る一方、分解されないrDNA領域は凝縮しつつ逆にNVJから遠ざかったため、通常は核小体内に内包されるrDNAが核小体タンパク質から分離することを見出した。このrDNAの凝縮、核小体の再配置、飢餓後の生存率に必要な因子としてコンデンシンとHmo1、Cdc14、トポイソメラーゼ、核膜にrDNAを繋ぎ止めるCLIPとcohibin、ミクロヌクレオファジー因子Nvj1、Vac8を同定した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、オートファジーによる分解されるターゲットが分解されやすいようにどのように振る舞うのか、核内のDNA染色体という分解してはいけない部位をどのように分解から逃避させているのかという、これまでにはない観点でオートファジーを解析し、それに必要な因子を同定した。ヒトの認知症等の神経細胞死を防止するために神経細胞の核内浄化は極めて重要であるが、本研究はその分子基盤に対して貴重なヒントを提示した。

研究成果の概要(英文)：We found that nutrient starvation and TORC inactivation caused nucleophagy-degraded nucleolar proteins to move closer to the NVJ, while non-degraded rDNA regions condensed and moved away from the NVJ, causing rDNA, which is normally encapsulated in the nucleolus, to separate from nucleolar proteins. We identified condensin and Hmo1, Cdc14, topoisomerase, CLIP and cohibin, which bind rDNA to the nuclear membrane, and the micronucleophagy factors Nvj1 and Vac8, as factors required for rDNA condensation, nucleolar rearrangement, and survival after starvation.

研究分野：細胞生物学

キーワード：オートファジー ヌクレオファジー TORC1 ラパマイシン 栄養源飢餓 核小体 rDNA

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

(1) 栄養源飢餓は大規模にオートファジー(自食作用)を誘導し、細胞内の様々なものがリソソーム(液胞)に運ばれ分解される。核の一部である「核小体」もオートファジーにより分解されるが(ヌクレオファジー)、DNA(染色体)は分解されない。核質部分からループアウトしたrDNAも核小体の構成中心であるにもかかわらずヌクレオファジー分解を受けない。しかし、この機構は不明である。研究代表者のグループは、核小体が優先的にヌクレオファジーで分解される仕組みと、rDNAがヌクレオファジーから逃れる仕組みの解明を目指して研究を開始した。

(2) 出芽酵母のヌクレオファジーは、マイクロ型(マイクロヌクレオファジー)とマクロ型(マクロヌクレオファジー)に大別される。マイクロヌクレオファジーは液胞と核が接触するNVJ部位を介して、液胞が核の一部を直接飲み込み千切るようにして液胞内に取り込み分解する。

### 2. 研究の目的

本研究は、栄養源飢餓時のヌクレオファジーに適したrDNAと核小体の再配置を保證する仕組みの全体像を解明することを目的とする。本研究は、これまで知られていなかった染色体動態現象を解明するだけでなく、未開拓分野である核小体動態を明らかにすることを旨とした挑戦的研究でもある。

### 3. 研究の方法

(1) コンデンシン、Rpd3 HDAC、Topo II、Cdc14の変異酵母株を用いて、rDNAと核小体タンパク質の再配置、核小体タンパク質の分解、rDNAの分解、を調べることでrDNAが分解されてしまうような変異株を単離し、その仕組みを同定する。

(2) これらの変異株、およびCLIP-cohibin欠損株の飢餓後のrDNAの核膜繫留をクロマチン免疫沈殿法(ChIP)で調べ、飢餓後のrDNAの核膜からの分離の有無を検証する。

(3) もし(2)で飢餓後に核膜からrDNAの分離が確認されれば、強制的に核膜的にrDNAを括り付けるような変異株(例えば、rDNA結合タンパク質のFob1と核内膜タンパク質Mps3との融合タンパク質発現株)においてrDNAが分解されるようになるか調べる。このことで、飢餓後のrDNAの核膜からの分離の重要性を評価する。

(4) Ebp2、Rrs1、Mps3を介して核小体が核膜に繫留されている可能性を検証するため、これら遺伝子の変異が上記①~③の指標へ及ぼす影響を調べる。

(5) 複数の核小体タンパク質に関してヌクレオファジー分解と液液相分離との相関を調べ、「液液相分離モデル」による核小体の移動と分解の説明を試みる。

### 4. 研究成果

(1) CLIP-cohibinシステムは酵母のTORC1不活性化後のヌクレオファジーを促進する

本研究は、核小体タンパク質は、ヌクレオファジーが起こる核液胞接合部(NVJ)の近位部に移動し、rDNAはNVJの遠位部に移動することを明らかにした。その結果、rDNAは核小体タンパク質から解離した。核小体タンパク質とrDNAの再配置と、核小体タンパク質の効果的なヌクレオファジーによる分解には、rDNAを核内膜に固定するCLIPとcohibinが必要だった。しかし、CLIPやcohibinを欠損させた細胞では、rDNAは依然としてヌクレオファジー分解から逃れていた。さらに、rDNAと核小体タンパク質の再配置にはヌクレオファジーが必要であった。今回の研究により、核小体タンパク質のヌクレオファジーによる分解には、rDNAと核小体タンパク質の分離が重要であることが明らかになった(文献1; Mostofa et al. 2018 J Cell Biol)(図1)。

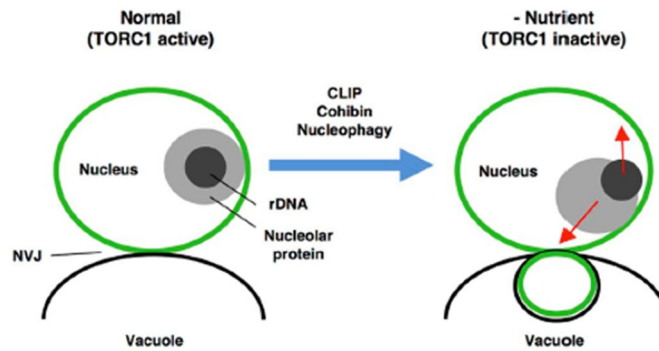


図1 栄養源飢餓後の核小体動態にCLIP-cohibinが関与する

## (2) 核小体タンパク質からの rDNA の分離を促進する rDNA の凝縮

本研究では、TORC1 の不活性化によって生じる rDNA の凝縮が rDNA と核小体タンパク質の再配置を促進することを明らかにした。また、TORC1 の不活性化による rDNA 縮合に関するコンデンシン、Rpd3-Sin3 ヒストン脱アセチル化酵素 (HDAC)、高移動度グルーブタンパク質 1 (Hmo1) の欠損は、rDNA の再配置とヌクレオファジーによる分解を損なうが、これらの変異体では rDNA は依然としてヌクレオファジーによる分解を免れていた。研究代表者のグループは、TORC1 不活性化後の rDNA 凝縮が、rDNA と核小体タンパク質の再配置の原動力になるというモデルを提案した (文献 2; Mostofa et al. 2019 Cell Rep)。

## (3) Cdc14 プロテインホスファターゼとトポイソメラーゼ II が核小体動態を仲介する

本研究では、有糸分裂時の rDNA 凝縮に関する Cdc14 プロテインホスファターゼとトポイソメラーゼ II (Topo II) が、TORC1 不活性化後の rDNA 凝縮を促進することを明らかにした。cdc14-1 および top2-4 変異体では、ラパマイシン処理後の rDNA 凝縮が損なわれた。また、これらの変異体では、rDNA や核小胞体タンパク質の再配置や核小胞体タンパク質の核酸分解が阻害されていた。さらに、Cdc14 と Topo II は、長時間の栄養不足の状態でも静止した細胞の生存にも必要であった。本研究により、これらの因子が飢餓応答に重要であることが明らかになった (文献 3; Shamsul et al. 2020 Cell Signal)。

## < 引用文献 >

1. Md. Golam Mostofa, Muhammad Arifur Rahman, Naoki Koike, Akter MST Yeasmin, Nafisa Islam, Talukdar Muhammad Waliullah, Shun Hosoyamada, Mitsugu Shimobayashi, Takehiko Kobayashi, Michael N. Hall and Takashi Ushimaru\* (2018) CLIP and cohibin separate rDNA from nucleolar proteins destined for degradation by nucleophagy. **J. Cell Biol.** 217 (8): 2675-2690.
2. Md. Golam Mostofa, Shamsul Morshed, Ritsu Shibata, Yuri Takeichi, Muhammad Arifur Rahman, Shun Hosoyamada, Takehiko Kobayashi, and Takashi Ushimaru\* (2019) rDNA condensation promotes rDNA separation from nucleolar proteins degraded for nucleophagy after TORC1 inactivation. **Cell Rep.** 28(13):3423-3434.e2.
3. Md. Golam Mostofa, Shamsul Morshed, Satoru Mase, Shun Hosoyamada, Takehiko Kobayashi, and Takashi Ushimaru\* (2020) Cdc14 protein phosphatase and topoisomerase II mediate rDNA dynamics and nucleophagic degradation of nucleolar proteins after TORC1 inactivation. **Cell Signal.** 79:109884.

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計21件（うち査読付論文 21件 / うち国際共著 2件 / うちオープンアクセス 18件）

1. 著者名 Tasnuva Sharmin, Shamsul Morshed and Takashi Ushimaru	4. 巻 524
2. 論文標題 PP2A promotes ESCRT-0 complex formation on vacuolar membranes and microautophagy induction after TORC1 inactivation	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Biochemical and Biophysical Research Communications	6. 最初と最後の頁 614-620
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbrc.2020.01.129	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 Katsue Daicho, Naoki Koike, Rene Georg Ott, Gunther Daum, and Takashi Ushimaru	4. 巻 68
2. 論文標題 TORC1 ensures membrane trafficking of Tat2 tryptophan permease via a novel transcriptional activator Vhr2 in budding yeast	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Cellular Signalling	6. 最初と最後の頁 109542
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cellsig.2020.109542	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 Shamsul Morshed, Tasnuva Sharmin, Takashi Ushimaru	4. 巻 522
2. 論文標題 TORC1 regulates ESCRT-0 complex formation on the vacuolar membrane and microautophagy induction in yeast	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Biochemical and Biophysical Research Communications	6. 最初と最後の頁 88-94
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbrc.2019.11.064	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 Shamsul Morshed, Takahiro Mochida, Ritsu Shibata, Kisara Ito, Md. Golam Mostofa, Muhammad Arifur Rahman, and Takashi Ushimaru	4. 巻 519
2. 論文標題 Def1 mediates the degradation of excess nucleolar protein Nop1 in budding yeast	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Biochemical and Biophysical Research Communications	6. 最初と最後の頁 302-308
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbrc.2019.09.002	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 Md. Golam Mostofa, Shamsul Morshed, Ritsu Shibata, Yuri Takeichi, Muhammad Arifur Rahman, Shun Hosoyamada, Takehiko Kobayashi, and Takashi Ushimaru	4. 巻 28
2. 論文標題 rDNA condensation promotes rDNA separation from nucleolar proteins degraded for nucleophagy after TORC1 inactivation	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Cell Reports	6. 最初と最後の頁 3423-3434
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.celrep.2019.08.059	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 Sayuri Ueda, Ryota Ozaki, Atsuki Kaneko, Ryoma Akizuki, Haruko Katsuta, Atsuhiko Miura, Akira Matsuura, and Takashi Ushimaru	4. 巻 62
2. 論文標題 TORC1, Tel1/Mec1, and Mpk1 regulate autophagy induction after DNA damage in budding yeast	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Cellular Signalling	6. 最初と最後の頁 109344
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cellsig.2019.109344	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 Kazuki Suda, Atsuki Kaneko, Mitsugu Shimobayashi, Akio Nakashima, Tatsuya Maeda, Michael N Hall, Takashi Ushimaru	4. 巻 511
2. 論文標題 TORC1 regulates autophagy induction in response to proteotoxic stress in yeast and human cells	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Biochemical and Biophysical Research Communications	6. 最初と最後の頁 434-439
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbrc.2019.02.077	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 Miyamoto Ikuko, Ozaki Ryota, Yamaguchi Kazuyuki, Yamamoto Kaori, Kaneko Atsuki, Ushimaru Takashi	4. 巻 510
2. 論文標題 TORC1 regulates the DNA damage checkpoint via checkpoint protein levels	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Biochemical and Biophysical Research Communications	6. 最初と最後の頁 629 ~ 635
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbrc.2019.02.010	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 Nagai Masayoshi、Shibata Atsuko、Ushimaru Takashi	4. 巻 506
2. 論文標題 Cdh1 degradation is mediated by APC/C-Cdh1 and SCF <sup>Cdc4</sup> in budding yeast	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Biochemical and Biophysical Research Communications	6. 最初と最後の頁 932 ~ 938
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbrc.2018.10.179	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 Yamamoto Kaori、Makino Nishiho、Nagai Masayoshi、Araki Hiroyuki、Ushimaru Takashi	4. 巻 506
2. 論文標題 CDK phosphorylation regulates Mcm3 degradation in budding yeast	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Biochemical and Biophysical Research Communications	6. 最初と最後の頁 680 ~ 684
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbrc.2018.10.149	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 Yamamoto Kaori、Makino Nishiho、Nagai Masayoshi、Honma Yoshimi、Araki Hiroyuki、Ushimaru Takashi	4. 巻 505
2. 論文標題 TORC1 signaling regulates DNA replication via DNA replication protein levels	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Biochemical and Biophysical Research Communications	6. 最初と最後の頁 1128 ~ 1133
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbrc.2018.10.018	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 Rahman Muhammad Arifur、Terasawa Mashu、Mostofa Md. Golam、Ushimaru Takashi	4. 巻 504
2. 論文標題 The TORC1-Nem1/Spo7-Pah1/lipin axis regulates microautophagy induction in budding yeast	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Biochemical and Biophysical Research Communications	6. 最初と最後の頁 505 ~ 512
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbrc.2018.09.011	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 Mostofa Md. Golam, Rahman Muhammad Arifur, Koike Naoki, Yeasmin Akter MST, Islam Nafisa, Waliullah Talukdar Muhammad, Hosoyamada Shun, Shimobayashi Mitsugu, Kobayashi Takehiko, Hall Michael N., Ushimaru Takashi	4. 巻 217
2. 論文標題 CLIP and cohibin separate rDNA from nucleolar proteins destined for degradation by nucleophagy	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 The Journal of Cell Biology	6. 最初と最後の頁 2675 ~ 2690
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1083/jcb.201706164	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 Kondo Akihiro, Mostofa Md. Golam, Miyake Katsuya, Terasawa Mashu, Nafisa Islam, Yeasmin Akter M.S.T., Waliullah Talukdar Muhammad, Kanki Tomotake, Ushimaru Takashi	4. 巻 430
2. 論文標題 Cdc14 Phosphatase Promotes TORC1-Regulated Autophagy in Yeast	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Molecular Biology	6. 最初と最後の頁 1671 ~ 1684
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jmb.2018.04.007	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 Rahman Muhammad Arifur, Mostofa Md. Golam, Ushimaru Takashi	4. 巻 285
2. 論文標題 The Nem1/Spo7-Pah1/lipin axis is required for autophagy induction after TORC1 inactivation	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 The FEBS Journal	6. 最初と最後の頁 1840 ~ 1860
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/febs.14448	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 Koike Naoki, Hatano Yuuki, Ushimaru Takashi	4. 巻 64
2. 論文標題 Heat shock transcriptional factor mediates mitochondrial unfolded protein response	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Current Genetics	6. 最初と最後の頁 907 ~ 917
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00294-018-0809-9	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 -

1. 著者名 Morshed Shamsul, Tasnin Most Naoshia, Ushimaru Takashi	4. 巻 21
2. 論文標題 ESCRT machinery plays a role in microautophagy in yeast	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 BMC Molecular and Cell Biology	6. 最初と最後の頁 70
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbrc.2020.05.122	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 Morshed Shamsul, Shibata Tsukasa, Naito Kayoko, Miyasato Kazumi, Takeichi Yuri, Takuma Tsuneyuki, Tasnin Most Naoshia, Ushimaru Takashi	4. 巻 529
2. 論文標題 TORC1 regulates G1/S transition and cell proliferation via the E2F homologs MBF and SBF in yeast	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Biochemical and Biophysical Research Communications	6. 最初と最後の頁 846 ~ 853
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cellsig.2020.109884	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 Mostofa Md. Golam, Morshed Shamsul, Mase Satoru, Hosoyamada Shun, Kobayashi Takehiko, Ushimaru Takashi	4. 巻 79
2. 論文標題 Cdc14 protein phosphatase and topoisomerase II mediate rDNA dynamics and nucleophagic degradation of nucleolar proteins after TORC1 inactivation	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Cellular Signalling	6. 最初と最後の頁 109884
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbrc.2021.02.141	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 Tasnin Most Naoshia, Takuma Tsuneyuki, Sharmin Tasnuva, Morshed Shamsul, Ushimaru Takashi	4. 巻 550
2. 論文標題 The vacuole controls nucleolar dynamics and micronucleophagy via the NVJ	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Biochemical and Biophysical Research Communications	6. 最初と最後の頁 158 ~ 165
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbrc.2021.02.141	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 Sharmin Tasnuva, Takuma Tsuneyuki, Morshed Shamsul, Ushimaru Takashi	4. 巻 552
2. 論文標題 Sorting nexin Mdm1/SNX14 regulates nucleolar dynamics at the NVJ after TORC1 inactivation	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Biochemical and Biophysical Research Communications	6. 最初と最後の頁 1~8
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbrc.2021.03.033.	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19件 (うち招待講演 5件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 丑丸 敬史、秋月 亮磨
2. 発表標題 TORC1のタンパク質毒性ストレス応答
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 久保田満聖、Talukdar Muhammad Waliullah、丑丸敬史
2. 発表標題 出芽酵母でのリポファジー分解の実態の解析
3. 学会等名 酵母遺伝学フォーラム第52回研究報告会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Shamsul Morshed, Md. Golam Mostofa, Mashu Terasawa, Tasnuva Sharmin and Takashi Ushimaru
2. 発表標題 AGC-family kinase Sch9 involved in the ESCRT-dependent microautophagy
3. 学会等名 酵母遺伝学フォーラム第52回研究報告会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Tasnuva Sharmin, Shamsul Morshed and Takashi Ushimaru
2. 発表標題 PP2A protein phosphatase regulates microautophagy
3. 学会等名 酵母遺伝学フォーラム第52回研究報告会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 秋月亮磨、金子敦稀、丑丸敬史
2. 発表標題 タンパク質毒性ストレスによるTORC1局在移動の機構解析
3. 学会等名 酵母遺伝学フォーラム第52回研究報告会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 勝田晴子、尾崎稜太、丑丸敬史
2. 発表標題 DNAダメージストレスは出芽酵母TORC1の液胞膜上局在を変化させる
3. 学会等名 酵母遺伝学フォーラム第52回研究報告会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小池直暉、大長克江、丑丸敬史
2. 発表標題 TORC1下流因子Yob1によるトリプトファン輸送体Tat2の制御機構の解析
3. 学会等名 酵母遺伝学フォーラム第52回研究報告会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 武市有利、丑丸敬史
2. 発表標題 出芽酵母のG1期におけるTORC1不活性化に誘導されるrDNA凝縮の分析
3. 学会等名 酵母遺伝学フォーラム第52回研究報告会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 丑丸敬史、Md. Golam Mostofa、Shamsul Morshed、芝田律
2. 発表標題 出芽酵母における栄養源飢餓に応答したrDNAの局在移動に関する解析
3. 学会等名 酵母遺伝学フォーラム第52回研究報告会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 伊藤綺更、芝田 律、丑丸敬史
2. 発表標題 出芽酵母における異常な核小体タンパク質の分解様式の解析
3. 学会等名 酵母遺伝学フォーラム第52回研究報告会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 丑丸 敬史
2. 発表標題 出芽酵母から見えてくるオートファジーの姿
3. 学会等名 第20回静岡ライフサイエンスシンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 丑丸 敬史、尾崎 稜太、上田 紗百里、金子 敦稀
2. 発表標題 DNAダメージストレスによる TORC1制御
3. 学会等名 日本分子生物学会第41回大会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Muhammad Arifur Rahman, Md. Golam Mostofa, Takashi Ushimaru
2. 発表標題 The Nem1/Spo7-Pah1/lipin axis is required for both macroautophagy and microautophagy induction after TORC1 inactivation
3. 学会等名 第70回日本細胞生物学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Md. Golam Mostofa, Muhammad Arifur Rahman, Takashi Ushimaru
2. 発表標題 rDNA condensation is required for nucleophagy after TORC1 inactivation in budding yeast
3. 学会等名 第70回日本細胞生物学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Md. Golam Mostofa, Arifur Muhammad Rahman, *Takashi Ushimaru
2. 発表標題 The CLIP-cohibin system promotes nucleophagy after TORC1 inactivation in yeast
3. 学会等名 第70回日本細胞生物学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 丑丸 敬史
2. 発表標題 液胞による染色体動態制御とヌクレオファジー誘導
3. 学会等名 第198回酵母細胞研究会例会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 丑丸 敬史, Golam Mostofa, Shamsul Morshed
2. 発表標題 ミクロヌクレオファジーによる選択的核内物質の分解
3. 学会等名 第72回日本細胞生物学会大会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 丑丸敬史、Most Naoshia Tasnin
2. 発表標題 ヌクレオファジーにおけるnucleus-vacuole junction (NVJ)の機能の解析
3. 学会等名 第43回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 武市有莉、宅間恒行、西川雄路、丑丸敬史
2. 発表標題 Hmo1はG1期細胞におけるTORC1不活性化により誘導されるrDNA凝縮を促進する
3. 学会等名 第43回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

丑丸研究室  
<https://wpp.shizuoka.ac.jp/ushimaru-lab/>  
<https://wpp.shizuoka.ac.jp/ushimaru-lab/研究業績/>

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
---------	---------