麹菌（糸状菌）の菌糸先端成長のしくみ

麹菌などの糸状菌の先端細胞には核が多数存在し、活発な代謝を行うとともに先端部からの酵素分泌と先端成長を行っている。また、このように多核体ゆえに糸状菌は酵母に比べて数十倍という速度で伸長しなければならないという。最近明らかになってきた菌糸先端成長のしくみについて、麹菌の近縁の糸状菌での最新の成果について解説していただいた。

堀 尾 哲 也

麹菌等の糸状菌は、発酵・醸造食品の生産に多用され、日本酒の醸造に用いられる麹菌 (*Aspergillus oryzae*) を始めとして多種多様な菌種が様々な食品の製造に用いられている。糸状菌は、菌糸先端のみを成長点とする極性成長により、その特徴的な細胞形態（菌糸）を形成する。菌糸の先端は非常に速く成長し、正常な成長には数多くの分子が協調して機能する必要がある。近年の各研究者による熱心な研究と技術的な革新、特に全ゲノム情報の解読が多くの菌種で完了したこと、遺伝子改変技術や生細胞観察技術に多くの革新的な進歩があったこと等により、糸状菌の先端成長機構に対する分子的理解が急速に進んでいる。菌糸の成長端は、糸状菌の成長のほぼ全てを規定するばかりでなく、物質代謝や分泌のホットスポットでもある。先端成長機構の解明は、醸造現場における糸状菌の成長制御法の開発や、より利用目的に叶う菌株の分子育種に向けて不可欠の知見を供給すると考えられる。

1. はじめに

糸状菌の生活環は、球状の無性孢子（分生子・分生孢子）から始まる。分生子は、外界の養分、湿度、温度等が生育に適した条件になると膨潤しやがて一端から出芽し菌糸成長を始める。一旦菌糸が形成されると成長は菌糸の先端に限定され、ほぼ直線的な菌糸の成長が継続する。この間、細胞内では核の分裂が繰り返され、その結果として菌糸内には多数の細胞核が同じ細胞質中に存在することになる。多核体の形成と速い先端成長は、糸状菌の成長を特徴づける最大のもので

ある。菌糸の成長速度は、速いものでは毎分 $10\mu\text{m}$ にも達し、これらの菌種ではコロニーが見る見るうちに大きくなって行くのが観察される¹⁾。細胞の隔壁は、菌種によっては全く形成されないものもあるが、多くの種では菌糸が充分成長した後に成長点から遙か後方で先端に複数の核を残す形で形成される²⁾。菌糸の分岐は、長く伸びた菌糸の途中に新たな成長先端が形成されることにより起こる。分枝先端もやはり速く直線的に成長し、結果として菌糸同士が交差して編み込まれた様なメッシュ状のコロニーが形成される。本稿では、コウジカビ属の一種である *Aspergillus nidulans* を用いた最近の研究を中心に糸状菌の高速成長を支える分子メカニズムについて、これまで明らかになって来た事を紹介する。

2. 先端成長を支える分子マシーナリー

先端成長には様々なファクターが関与する³⁾。まず、特定の場所のみで成長がおこるためには、その部分が他の部位とは異なることが認識されなければならない。現在の考え方では、成長端に局在することにより成長すべき場所を示す分子群が存在し、それらの分子が成長端に局在することによって成長が同じ場所で継続されるということになっている⁴⁾。菌糸が成長するためには、成長点で新規の細胞膜と細胞壁が付け加えられなければならない。新規細胞膜の付加と細胞壁材料の細胞質外への放出は、成長点でのエクソサイトーシスによって行われている。糸状菌では成長点が細胞の一点に限定されているため、細胞質内で合成された分子

Machinery and Control of Tip Growth of Filamentous Fungi.

Tetsuya HORIO (*Institute of Health Biosciences, University of Tokushima Graduate School*)

が成長に利用されるためには、それらの分子を細長い細胞質中をかなり長い距離に渡って輸送しなければならない。さらに、先端の成長に従って核やミトコンドリアを始めとする細胞内小器官も前方に移動する必要がある。

速くて安定した先端成長を維持するためには、上記の諸機能が継続的に協調して最適条件を維持する様に調節される必要がある。糸状菌の先端成長に関与する分子群は、互いの位置関係を維持したまま先端の伸長に従って一塊となって前進して行くと考えられる。このような分子マシーナリーの形成と維持には、細胞骨格分子群が積極的な役割を果たしている⁵⁾。細胞骨格とは、真核細胞内に存在する繊維状のタンパク質重合体である。細胞骨格は、細胞の形態の形成や運動に決定的な役割を果たす。細胞骨格には、繊維径の大きな微小管とより細い繊維であるアクチン線維とがある（第1図）。高等生物の細胞には、これらの繊維の中間の太さである中間系フィラメントが存在するが、真菌細胞にはこのクラスの細胞骨格繊維は存在しない。微小管は、 α -と β -チューブリン二量体が重合して形成される中空の管状構造体である。細胞内で微小管は、ほとんどの場合、微小管形成中心から形成される。微小管は、核分裂時に紡錘体を形成し染色体分配に必須な役割を果たす他、多くの細胞運動の原動力を供給する。アクチン線維は、球状のアクチン分子が縦方向に重合したものが二本絡み合った二重螺旋構造を持つ細胞骨

格線維である。アクチン線維は、細胞の成長端と隔壁形成部位に局在し、一部の菌種では細胞質中にメッシュ状のネットワークを形成する¹⁾。これらの細胞骨格分子は、成長に必要な分子の輸送、成長に伴って細胞膜・細胞壁を外側に押し出す力の供給、成長に関与する分子の空間的配置の規定を行っていると考えられる。

3. 細胞壁の合成

真菌は細胞壁を持つので、細胞が大きくなるには細胞壁を追加する必要がある、糸状菌の場合その場所は細胞先端に限定される。真菌の細胞壁は、タンパク質、脂質、多糖類、無機塩類等多様な分子から構成されている。これらの中で細胞壁の構造を支える主な構成成分は多糖類である。細胞壁多糖類の構成は生物種によって異なるが、コウジカビ属では、N-アセチルグルコサミンの β (1 $\rightarrow$ 4) 結合産物であるキチンと、グルコースの β (1 $\rightarrow$ 3) 結合産物である β -1,3-グルカンが主要構成成分となっている。糸状菌の形態は、これらの分子の結合と分解のバランスによって保たれている。キチン合成酵素は、その構造から class I~VI に分類されている。これらのうち成長端の形態形成に必要とされるのは、class III の酵素 (*chsB*) と class V, VI の酵素である (*csmA*, *csmB*)。これらの酵素遺伝子を欠損させた変異株では、菌糸の形状の異常や浸透圧への超感受性が観察される^{6,7)}。面白い事に、後ろ二者の酵素の N-末にはアクチン線維上を滑走する

第1図 糸状菌 *A. nidulans* 細胞内の微小管 (左) とアクチン (右)

タンパク質であるミオシンのモータードメインに相同性をもつドメインが存在する。*csmA*, *csmB* 遺伝子産物にはモーター活性は見られないが、これらの分子とアクチンとの相互作用が正常な先端成長に必須である事が知られている⁸⁾。これらの分子は、細胞壁合成と細胞骨格を結びつけるものとして興味深い。

4. アクチン

アクチンは、全ての真核細胞のあらゆる成長過程に必須である。糸状菌は、アクチン阻害剤存在下では成長できない。細胞内におけるアクチンの機能としては、様々なものが考えられる。まず、アクチン線維上を滑走するミオシンとの共役による細胞内物質輸送である。同じ様に極性成長する植物の花粉管や根毛細胞の細胞質には、発達したアクチン線維のメッシュワークがあり、アクチン上の物質輸送が主要な役割を果たしている事が分っているものもある。コウジカビ属ではアクチンの分布は、ほぼ成長端近傍と隔壁形成部位に限られる(第1図右)ため、アクチン上の運動活性が、長い菌糸内での物質輸送に主要な役割を果たしていると考えられない。コウジカビ属のアクチンの役割はその局在場所における機能に限定されると推定できる。隔壁形成部位へのアクチンの局在は、隔壁形成が起こる直前から見られ、隔壁形成の終了とともにその局在は消失する。速く成長する成熟した菌糸の成長端近傍では、多数のパッチ状のアクチンクランプ(アクチン線維が絡み合っただけの毛玉状になったもの)が、成長端から数 μm 後方に蓄積しているのが観察される^{9,10)}。これらのアクチンクランプは、先端から一定の距離を保ったまま成長とともに前方へ移動する。それぞれのクランプは、細胞膜の内側に沿って局在し、非常に活発に運動している¹¹⁾。最近の観察により、これらの成長端近傍のアクチンクランプのクラスターの他に、成長端の最先端の位置にごく少量のアクチン(クランプ)が存在する事が分った。また、アクチン観察(蛍光抗体染色, GFPによるラベリング)では分らなかったが、アクチン結合タンパク質であるトロポミオシンにGFPを結合させたものをを用いた観察により、数本のアクチン線維が、成長先端のアクチン局在領域から後方のアクチンクラスター領域近辺まで伸びていることが明らかになった^{10,12)}。細胞先端の小さいアクチンドットの位置は、新規の細胞膜が埋め込まれる部位に当

たり、この部位に局在するアクチンはエクソサイトーシスによる細胞膜の追加に関与していると考えられる。*A. nidulans*ではミオシンの一つMYOAが、細胞先端に局在し、極性成長と分泌に必須であることが知られている¹³⁾ので、アクチン-ミオシン相互作用がエクソサイトーシスに関与していると考えられる。

膜小胞の細胞膜への融合は、SNARE(soluble NSF attachment receptor)と呼ばれる一群のタンパク質の相互作用によって進行すると考えられている¹⁴⁾。小胞体に局在するSNARE[vesicular SNARE(v-SNARE)]は成長端近傍に強く局在し、この部位で小胞体-細胞膜の融合が盛んに起こっていることを示している。SNARE複合体とアクチンの共局在は、多くの生物種で報告されており、SNAREによる膜融合過程にはアクチンの機能が必要とされているらしい。細胞先端やや内側に分布する多数のアクチンクランプは、位置的にエクソサイトーシスに関与しているとは考えられない。GFPラベルしたv-SNAREの分布がこのアクチンクランプ領域より先端側に限られること、アクチン阻害剤(サイトカラシンA, ラトランキュリンB)処理により細胞膜に存在するv-SNAREがアクチンクランプ領域を超えて拡散すること等から、この領域のアクチンクランプはエンドサイトーシスによるSNAREタンパク質の回収(と再利用)を行っていると考えられる。アクチンに依存したエンドサイトーシスによるSNAREの回収機構は、酵母等でも盛んに研究されており¹⁵⁾、同様な機構が糸状菌にも存在すると考えられる。

5. 微小管

糸状菌細胞内で微小管は、間期のあいだは細胞質中に細胞の長さ方向に配向した発達したネットワークを形成する。分裂期に入ると細胞質微小管は崩壊し、核内にスピンドルが形成される。真菌類では一般に分裂期でも核膜の崩壊は起こらないので、核分裂は核膜内で進行し、娘核の分離が終了するとスピンドルは消失し細胞質微小管が再構成される。微小管は核分裂には必須で、微小管重合を阻害することによって糸状菌は核分裂を阻害され増殖を停止する。しかし間期微小管系の機能については、どの程度重要であるかについては考え方が分かれていた。コウジカビ属 *A. nidulans*では、微小管阻害剤存在下で培養した分生子は、核分

裂は阻害されるが出芽して初期段階の菌糸を形成することから、出芽には微小管が必須ではないことが以前から分っていた¹⁶⁾ (出芽直後の菌糸と成熟した菌糸との成長様式の違いについては後半で詳述する)。GFP-チューブリンを発現する速く成長する成熟した菌糸に抗微小管剤 (ベノミル: ポストハーベスト農薬) を作用させ顕微鏡下で観察した所、抗微小管剤添加後に微小管は消失しその暫く後に先端の成長速度は著しく低下した¹⁷⁾。この観察から、*A. nidulans* の成熟した菌糸の速い成長には微小管が必要であることが分った。

先端成長における微小管の役割には次の三つが考えられる。①成長端への細胞内物質輸送、②成長端へのマーカー分子の運搬と埋込み、③先端成長マシーナリーの構造的な土台、である^{5,18)}。

①の成長端への物質の輸送は、上述の様にアクチン線維が細胞質中に局所的にしか存在しないことから、微小管がその主な役割を担っていると考えられる。*A. nidulans* のゲノム中には、微小管上のモーター分子としてキネシン族タンパク質が 11 種、ダイニンが 1 種コードされている¹⁹⁾。麴菌ゲノムにも同様に 11 種のキネシンと 1 種のダイニンがアサインされている²⁰⁾。キネシンはそのモータードメインの特徴から 14 種類に分類されるが *A. nidulans* のキネシンは、type 3 と呼ばれるキネシン種が 2 コピー存在する以外は全て別のグループに属する。キネシンの遺伝子数は生物種によって異なり、ほ乳類では 40 種以上、高等植物では 60 種程度の大きな遺伝子ファミリーを形成する。他方、菌糸成長を行わない真菌である酵母類では、ゲノム中のキネシン遺伝子数は糸状菌より少なく、一般的な出芽酵母 (*Saccharomyces cerevisiae*) のゲノム中には 6 種のキネシン遺伝子が存在するのみである。酵母に比べて余分に存在する *A. nidulans* のキネシンは、細く伸びた菌糸細胞内の物質輸送に用いられ速い先端成長に貢献している可能性が高い。

A. nidulans のキネシンのそれぞれが、どのような細胞機能を分担しているかは興味深い問題である。これらの内生育に必須なものは BIMC のみであり、残りの 10 種のキネシンについては、どの一つの遺伝子を欠損させても生育可能である (未発表)。*A. nidulans* のキネシンは、それぞれオーバーラップした機能領域を持つと考えられる。他生物を用いた研究によると、type 1 (*A. nidulans* では *kinA*) と

type 3 (2 遺伝子ある) のキネシンが細胞内輸送に重要であるとされている^{21,22)}。*A. nidulans* において *kinA* 破壊株は、野生株に比べ成長速度の遅延が認められた。面白いことに、*kinA* 遺伝子と二つの type 3 キネシン遺伝子のどの二つを破壊しても、*kinA* 単独破壊株以上の表現型は見られなかった (未発表)。蛍光タンパク質標識したキネシンの細胞内観察により、これらのキネシンは核・スピンドルに局在するもの、細胞質中にドット状に点在し時間とともに移動するもの、細胞先端近傍に蓄積するもの、特定の局在を示さないもの、に大まかに分類された。ただし、スピンドルと細胞質に局在するものなどもあり、これらの分類は互いに排他的なものではない。スピンドルに局在するキネシンは BIMC を含めて 4 種あり、これらの分子が核分裂時の染色体運動を司っていると考えられる。

ダイニンは、核の細胞前方への輸送と細胞質中への等間隔配置に必要であることが既に知られており、ダイニンの機能を欠損させると核が細胞の根元近傍に取り残され移動できなくなる²³⁾。微小管には方向性があり、モーター分子は一般にその一方向にしか移動しない。キネシンが一般的に微小管の＋端と呼ばれる方向に動くのに対し、ダイニンは反対の一端方向に移動する。先端成長に必要な分子を運んで来たキネシンは、次の荷を運ぶためにもと来た道を戻らなければならない。この際には、運動性が逆方向であるダイニンが、キネシンの細胞根元方向への運搬を担っていると考えられる²¹⁾ (第 2 図左上)。

②の成長端へのマーカー分子の運搬と埋込みもまた、成長の場所と方向の維持に重要であり、微小管が大きく関与すると考えられる。細胞の成長点の選択と維持の機構については、酵母、出芽酵母と分裂酵母 (*Schizosaccharomyces pombe*)、を材料に盛んに研究が行われており^{24,25)}、これらの生物種を用いた知見からのアナロジーにより糸状菌の成長端維持機構について考察することが可能である^{4,26,27)}。酵母を用いた研究から明らかになった成長点の選定と維持に関与する分子のうち、成長点の選定に必要とされる分子以外は、酵母と糸状菌の間で良く保存されている⁴⁾。従って、糸状菌の成長部位は酵母と異なる方法で選択されているが、成長点を維持する機構については酵母のそれと類似の機構によっている可能性が高そうである。*A. nidulans* を微小管阻害剤存在下で出芽させると、出

第2図 糸状菌の先端成長マシーナリー

芽した菌糸は曲がりくねったものが多くなる。また、成熟した菌糸を微小管阻害剤で処理すると成長は著しく遅延するが、そのまま長時間放置すると約半数の菌糸では先端の成長の再開や分枝の形成が観察される。どちらの場合もその成長速度は遅く不安定であり、形成される菌糸は往々にして曲がりくねっている。つまり微小管は成長方向をある狭い角度範囲内に収めるために必要とされると考えられる。分裂酵母の先端マーカー分子の一つである Tea1p²⁴⁾は微小管の+端に乗って運ばれて細胞膜の成長部位に埋込まれて成長部位をマークする。*A. nidulans*のTeaAを欠損する株では、成長方向の制御がおかしくなり曲がりくねった菌糸が形成されることが最近報告された²⁸⁾。分裂酵母と同様なマーカー分子を用いた成長点維持機構がコウジカビ属にも存在すると考えられる(第2図右上)コウジカビ属の成長点維持機構は、酵母のそれに似ているが、異なる部分もやはり存在する。分裂酵母では、成長の途中で微小管が無くなっても成長方向は維持され、分裂期直前の大きさまで形態的に大きな異常もなく生育する。しかし、*A. nidulans*の場合は、微小管消失後早い段階で成長端

情報は先端から失われるか失活してしまうらしく、成長方向が大きく変化したり、分枝が形成されたりする。TeaAも薬剤処理後30-40分間で先端から消失する²⁸⁾。成長点マーキングの不安定さは、*A. nidulans*の方が、成長速度が圧倒的に速いためかもしれない。成長速度の速い*A. nidulans*の菌糸先端は、高速で伸長するので細胞先端だった細胞膜の位置がすぐに細胞の中程となってしまう。この様な状態になってしまっても成長端マーカー分子がその場に留まると、成長を細胞先端の一点に集中できなくなってしまう。糸状菌は、この混乱を防ぐために先端マーカー分子が不必要な所からは排除され易い様に局在の安定性を低くし、代わりに微小管によって恒常的に成長端に供給される様にしているのかもしれない。

③先端成長マシーナリーの構造的な土台としても、微小管は重要である。速い速度での成長を恒常的にかつ効率よく継続するためには、成長を推進する分子群が常に必要な時に必要な場所に存在しなくてはならない。*A. nidulans*の成長端近傍には常に細胞の長軸方向と平行に走る3~4本の微小管が観察される。先端成長マシーナリーの正常な機能には微小管が必要であ

る(第2図)。成長端近傍のアクチンパッチのクラスターは、細胞先端から一定の距離を維持しながら成長に合わせて前進するが、この距離の維持に微小管は必須である。微小管を破壊することにより、アクチンパッチのクラスターは、細胞先端からの距離を維持することができなくなり、崩壊する¹⁰⁾。それぞれのアクチンパッチは、ランダムに挙動する様になり細胞質内に拡散する。それぞれのアクチンパッチの挙動は、微小管存在下でも非常に動的であり、微小管もまた盛んに重合脱重合を繰り返しているの、これらのパッチが微小管上に固定されることによってクラスターを形成しているとは考えにくい。微小管とアクチンパッチがどのような相互作用によって位置関係を制御しているのかは、今の所よく分かっていない。成熟した菌糸の先端近傍では、分裂期に入っても細胞質微小管が消失せず保持される¹⁷⁾。*A. nidulans* は、間期と分裂期の間で成長速度に差が見られない²⁹⁾。先端特異的な細胞質微小管制御は、分裂期も成長マシーナリーを維持し継続した成長を可能にしていると考えられる。

6. 成長と増殖相の転移

糸状菌の成長の大きな特徴の一つは、成長を続ける先端細胞の細胞質には多数の核が存在する多核体であるということである。しかし、菌糸成長のごく初期を考えると、単核の分生子から成長を開始する *A. nidulans* の場合、核分裂を繰り返すまではごく少数の核が存在するに過ぎない。この段階においても、出芽後の成長は細胞先端に限定されるが、その成長の様子は成熟した菌糸の先端成長とはかなり異なる。まず、成長速度が非常に遅い。成熟した菌糸の先端が速く(温度等にもよるが $1\mu\text{m}/\text{min}$ を超える速度)一定の速度で伸び続けるのに対し、出芽間もない菌糸の先端の成長速度は成熟したものの $1/10$ 程度であり、しかもその速度の時間経過による変動が大きい¹⁷⁾。この段階の菌糸先端近傍でもアクチンのパッチは観察されるが、成熟した菌糸の様にクラスターを形成することはなく、菌糸先端に近い所に散在しており、菌糸当たりのパッチの数もかなり少ない。このアクチンパッチの分布は、微小管重合を阻害した時に時折観察される遅く非定常的で方向の定まらない成長をする菌糸の先端に局在するアクチンパッチの分布に類似しており、この段階での先端成長が微小管の存在に依存しないこと

と良く符合する。

出芽直後の細胞内で微小管は、間期のあいだは成熟した菌糸と同様に細胞の長軸方向と平行に分布しているが、分裂期に入ると先端の核近傍を含めて全ての細胞質微小管が消失し核内にスピンドルが形成される。つまり、この成長段階ではまだ、細胞の先端近傍の細胞質微小管を分裂期に入っても特異的に残存させるといふ速い先端成長を支える機構が起動していないと考えられる。*A. nidulans* では、三回目の核分裂の後に菌糸の根元付近に最初の隔壁が形成され、先端細胞には6個程度の核が分配される。この後、菌糸の先端成長は次第に加速し、成長速度のぶれも小さくなって行く。微小管を屋台骨とした菌糸先端成長マシーナリーがどの段階で確立するのか、細胞先端の細胞質微小管が分裂期にも保持される様になるのはどの程度の核数になった時なのか等について、詳しいことは分っていない。この後、先端細胞に含まれる核の数は30-60程度まで増加し³⁰⁾、成熟した菌糸となる。先端細胞の核の数が増加すると細胞の後半部分に隔壁が(場合によっては連続して複数)形成され、過剰な核は先端細胞から分離される。この様なしくみにより、成熟した菌糸の先端細胞の核数はほぼ一定に保たれる。これらの観察から、糸状菌の先端成長速度はその細胞質に含まれる核の数と密接に関係していると考えられる。麹菌(*A. oryzae*)の場合、一般に分生子の段階で複数の核を持つ。この菌の場合、単核の分生子を持つ *A. nidulans* に比べて2-4倍程度の核を増殖の最初の段階から持つことになる。微小管非依存的な遅く不安定な成長様式から微小管依存的な速く安定した成長への相転移が細胞質中の核の数に依存して起こるならば、多核の分生子から成長する麹菌は、より早い段階で後者の成長様式に移行するのかもしれない。

7. 菌糸先端の成長はなぜ速いのか

同じ真菌類である酵母と糸状菌を比べると、細胞周期1サイクル(1つの細胞核が2つに分裂するまで)の時間は、同程度である。この期間に酵母が新しく作り出すものが直径 $10\mu\text{m}$ にも満たない娘細胞1つであるのに対し、糸状菌は同じ時間の間に数十から数百 μm の長さの菌糸を新たに作り出す。糸状菌の菌糸成長の速さの機構は未だ解明途上であるが、糸状菌が速く成長しなくてはならない理由の一つとしては、その

細胞が多核であるということが考えられる。単核の酵母細胞が一細胞周期の間に各一個分の空間を作り出せば足りるのに対し、多核の糸状菌ではその細胞質に存在する核の個数分の空間を確保する必要がある。例えば、先端細胞に核が 30 個存在する場合、その細胞は一細胞周期のあいだに核 30 個分の空間を確保できるだけ伸長しなければならない。糸状菌は酵母の数十倍という速度で伸長しなければならないのは多核体ゆえである。逆に、多核体細胞質中には核の数だけのコピー数の遺伝子が存在するので、単核の細胞に比べて数十倍の mRNA、タンパク質を生産することが可能である。量産したタンパク質を、効率よく先端に輸送し非常に良く組織化された成長マシーナリーを用いて成長に利用することにより、糸状菌の速い先端成長が可能となっている。生存に有利な速い先端成長能を獲得するために多核化という戦略を取ったのか、多核になったために速い成長が可能となったのか、その因果関係についてはまだよく分らない。

糸状菌の菌糸の形態は、先端成長マシーナリー分子間の機能のバランスによって決定される。成長端の分子機構の解明によって将来的には、マシーナリー構成分子の機能を調節することにより、成長形態・コロニーの形状を目的に合わせて調節できる様になるかもしれない。細胞の成長端は、分泌のホットスポットでもあるので、成長端を操作することにより、目的の分子を大量に分泌させることも可能になるかもしれない。

<徳島大学大学院ヘルスバイオサイエンス研究部>

参考文献

- 1) Heath I. B. International Review of Cytology, **123**, 95 (1990).
- 2) Clutterbuck A. J. J Gen Microbiol **60**, 133 (1970).
- 3) Heath I. B. Hyphal growth, organelle movement. Springer, Berlin, 43 (1994).
- 4) Harris S. D., Momany M. Fungal Genet Biol **41**, 391 (2004).
- 5) Horio T. J. Plant Res. **120**, 53, (2007).
- 6) 本山高幸, 堀内裕之, 高木正道, 化学と生物, **31**, 807 (1993).
- 7) 一宮維幸, 堀内裕之, 化学と生物, **39**, 255 (2001).
- 8) Takeshita N., Yamashita S., Ohta A., Horiuchi H. Mol. Microbiol. **59**, 1380 (2006).
- 9) Torralba S., Raudaskoski M., Pedregosa A. M., Laborda F. Microbiology **144**, 45 (1998).
- 10) Taheri-Talesh N., Horio T., Araujo-Bazán L., Dou X., Espeso E. A., Peñalva M. A., Osmani S. A., Oakley B. R. Mol. Biol. Cell **19**, 1439 (2008).
- 11) Araujo-Bažn L., Peñalva M. A., Espeso E. A. Mol. Microbiol. **67**, 891 (2008).
- 12) Pearson C. L., Xu K., Sharpless, K. E., Harris S. D. Mol. Biol. Cell **15**, 3658 (2004).
- 13) McGoldrick C. A., Gruver C., May G. S. J. Cell Biol. **128**, 577 (1995).
- 14) Jahn R., Scheller R. H. Nat. Rev. Mol. Cell Biol. **7**, 631 (2006).
- 15) Pelham H. R. Exp. Cell Res. **274**, 1 (1999).
- 16) Oakley B. R., Morris N. R. Cell **19**, 255 (1980).
- 17) Horio T., Oakley B. R. Mol. Biol. Cell **16**, 918 (2005).
- 18) 堀尾哲也, 化学と生物, **45**, 604 (2007).
- 19) Galagan J. E. et al., Nature **438**, 1105 (2005).
- 20) Machida M. et al, Nature **438**, 1157 (2005).
- 21) Steinberg G. Eukaryot. Cell **6**, 351 (2007).
- 22) Schuchardt I., Assmann D., Thines E., Schuberth C., Steinberg G. Mol. Biol. Cell **16**, 5191 (2005).
- 23) Xiang X., Fischer R. Fungal Genet Biol. **41**, 411 (2004).
- 24) Chang F., Peter M. Nat. Cell Biol. **5**, 294 (2003).
- 25) Chant J. Annu. Rev. Cell Dev. Biol. **15**, 365 (1999).
- 26) Momany M. Curr. Opin. Microbiol. **5**, 580 (2002).
- 27) Harris S. D., Read N. D., Roberson R. W., Shaw B., Seiler S., Plamann M., Momany M. Eukaryot. Cell **4**, 225 (2005).
- 28) Takeshita N., Higashitsuji Y., Konzack S. Fischer R. Mol. Biol. Cell, **19**, 339 (2008).
- 29) Riquelme M., Fischer R., Bartnicki-Garcia S. Protoplasma **222**, 211 (2003).
- 30) Clutterbuck A. J. J. Gen. Microbiol. **55**, 291 (1969).