

令和 5 年 6 月 13 日現在

機関番号：22604

研究種目：挑戦的研究（萌芽）

研究期間：2019～2022

課題番号：19K22290

研究課題名（和文）細胞機能の自由なデザインを実現する革新的細胞の創出

研究課題名（英文）Creation of innovative cells for free design of cellular functions

研究代表者

得平 茂樹（Ehira, Shigeki）

東京都立大学・理学研究科・教授

研究者番号：90548132

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 5,000,000円

研究成果の概要（和文）：本研究では、多細胞性シアノバクテリア *Anabaena* sp. PCC 7120 が形成する分化細胞の機能をゲノムレベルで改変し、外部から導入した代謝経路や人工的にデザインした遺伝子システムのみが機能する人工細胞分化システムの構築を目指した。本研究の目的を達成するには、まず分化細胞での遺伝子発現を厳密かつ自在に操作する技術の開発が不可欠であった。そこで、分化細胞での遺伝子発現制御に関わる転写因子の機能解析を進めるなど、分化細胞特異的に遺伝子発現を制御する技術の開発を行なった。また、遺伝子発現を任意のタイミングで on/off できるようにするため、リボスイッチによる遺伝子発現制御系を確立した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

様々な微生物に遺伝子改変を加えることで、新たな機能を付与した微生物を作り出し、その応用利用を目指す研究が進められている。しかし、それらの研究では機能を付与することに重点が置かれ、宿主細胞に元々存在していた機能をいかに抑制するかについては、研究が遅れていた。本研究は既存の機能を抑制する技術を開発する研究であり、これまでのあらゆる研究との融合が可能であり、微生物の応用利用研究を新たなステージへと押し上げる可能性が期待できる。

研究成果の概要（英文）：The aim of this study is to construct an artificial cell differentiation system in which only externally introduced metabolic pathways or artificially designed gene systems function by modifying the function of differentiated cells formed in the multicellular cyanobacterium *Anabaena* sp. PCC 7120. To achieve the goal of this study, it was essential to develop a technology to rigorously and freely manipulate gene expression in differentiated cells. Therefore, we developed a technology to control gene expression specifically in differentiated cells by analyzing the functions of transcription factors involved in the regulation of gene expression in differentiated cells. In addition, we established a riboswitch-based gene expression control system that allows gene expression to be turned on and off at any desired timing.

研究分野：微生物分子生理学

キーワード：細胞分化 細胞機能デザイン

1. 研究開始当初の背景

近年、遺伝子工学や合成生物学的技術の急速な発展により、ゲノム DNA 全体の人工合成や実在の生物を超える機能を発揮しうる遺伝子システムをデザインすることが可能となっている。しかし、デザインした遺伝子システムを細胞に導入しても、宿主細胞に元々存在する機能との競合により予想通りに機能しないことがほとんどである。このような問題を解決するため、本研究では多細胞性シアノバクテリア *Anabaena* sp. PCC 7120(以下、アナベナ)が形成する分化細胞の機能をゲノムレベルで改変する技術を開発し、新たに導入した遺伝子システムのみが働く人工分化細胞を創り出す。

2. 研究の目的

本研究では、細胞機能を自由にデザインして、思いのままの機能を発揮させることができる細胞を創り出すことを目的とする。外部から導入した代謝経路や人工的にデザインした遺伝子システムのみを発現させることで、特定の機能のみをもつ新たな分化細胞を創り出す。

アナベナは、光合成を行う数百の栄養細胞が一列につながった多細胞性シアノバクテリアである。窒素源が枯渇すると、およそ 10 細胞に 1 個の割合でヘテロシスト(異形細胞)と呼ばれる分化細胞を形成する(図 1)。ヘテロシストは窒素固定のみを行う細胞であり、その機能は栄養細胞の光合成により支えられている。アナベナでは栄養細胞が生存や増殖等の機能を全て担い、ヘテロシストは窒素源の枯渇という特定の条件においてのみ必要とされる。本研究では、栄養細胞とヘテロシストの間での細胞種ごとの機能分担という性質を利用することで、細胞の生存に影響を与えることなく、自由に細胞の機能をデザインすることが可能な細胞を創り出す。

3. 研究の方法

(1) MazF によるゲノムレベルでの機能抑制：本研究で核となるのは、バクテリアのトキシン(毒)タンパク質である MazF を利用した細胞機能の抑制技術である。MazF は mRNA 中に存在する ACA という塩基の並びを見つけ出し、その配列部分で mRNA を分解する。ACA 配列はほとんど全ての mRNA に存在しているため、ある細胞で MazF が発現すると、ほとんどの mRNA が分解され、その細胞は機能を失い死んでしまう。本研究では、ヘテロシストにおいてこの毒タンパク質を敢えて発現させることで、ヘテロシストが元々もっていた機能を抑制する(図 2 [1])。

(2) ヘテロシストにおける新規機能の発現と強化：(1) で機能を失ったヘテロシストの中で、人工的にデザインした遺伝子群のみを発現させることで、新たな機能をもった分化細胞を創り出す(図 2 [2])。発現させる遺伝子群は MazF による分解を受けないように、ACA 配列を全て他の配列に置き換える。また、新たな機能の発現を強化するために、宿主細胞の転写・翻訳系遺伝子にも手を加え、MazF が発現した細胞でも転写・翻訳を維持させる。

(3) ヘテロシストにおける遺伝子発現を人為的に制御する遺伝子ツールの開発：本研究を遂行する上で、ヘテロシストでの遺伝子発現を厳密かつ自在に操作する技術の開発が不可欠である。ヘテロシスト特異的な遺伝子発現制御機構を解明すると共に、リボスイッチなどの発現制御ツールを

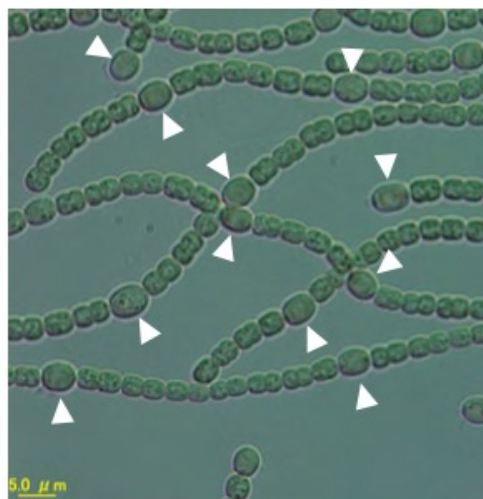


図 1 *Anabaena* sp. PCC 7120

栄養細胞とは形の異なる細胞がヘテロシストと呼ばれる分化細胞である(△)。ヘテロシストは窒素固定のためだけに存在する細胞である。そのため、ヘテロシストの機能を改変しても多細胞体の増殖や生存にはほとんど影響がない。

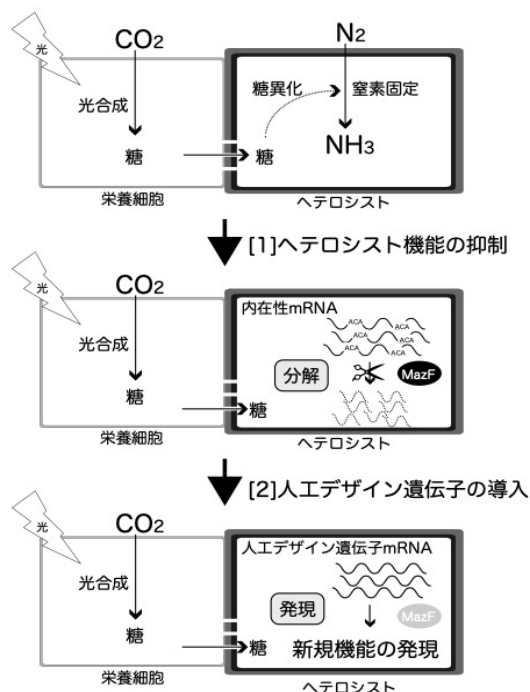


図 2 MazF を利用したゲノムレベルでの細胞機能の新規デザイン技術

ヘテロシストは栄養細胞が光合成で作った糖を使って、その機能に必要なエネルギーを得ている。糖が供給され続ける限り、ヘテロシストはどのような機能でも発現し続けることができる。

利用して、ヘテロシストでの遺伝子発現を任意のタイミングで on/off できる発現制御系を構築する。

4. 研究成果

(1) MazF によるゲノムレベルでの機能抑制

ACA 配列を除去した *gfpP* 遺伝子の翻訳効率が元の *gfp* 遺伝子と変わらないことを調べるため、培養した KMmR+g と KMmR+gP にアラビノースを 0.001~1%の範囲で添加して GFP の発現を誘導し、GFP 蛍光強度を測定した。どちらの株においても、GFP 蛍光強度はアラビノース濃度が増加するのにもなって増加し、また各濃度での蛍光強度に大きな違いは見られなかった。したがって、*gfpP* と *gfp* の翻訳効率に差がないことが示された。

GFP の発現に対する MazF 発現の影響を調べるため、アラビノースと同時に aTc を添加し、MazF の発現も誘導した (図 2)。まず、KM+g と KMmR+g を比較すると、KM+g では誘導後すぐに GFP 蛍光が上昇するのに対し、KMmR+g では誘導後

60 分までは GFP 蛍光が増加しなかった。この結果は MazF により、*gfp* からのタンパク質合成が抑制されたことを示唆している。しかし、60 分以降では GFP 蛍光は増加していき、120 分における蛍光強度は KM+g と KMmR+g とで大きな違いが見られなくなった。したがって、60 分以降では何らかの原因により MazF の働きが抑制されてしまっていると考えられる。また、MazF による GFP 蛍光の抑制は、aTc 濃度に依存していなかった。MazF の発現量の違いが GFP の発現抑制に対して影響していないと考えられ、aTc 非存在下で起こるごく低レベルでの MazF 発現により GFP の合成が抑制されたことが示唆された。

次に KMmR+g と KMmR+gP とを比較すると、KMmR+gP では 60 分で GFP 蛍光が増加しており、ACA 配列を除去したことで MazF による翻訳の抑制効果が軽減されることが示された。また、KMmR+gP では、aTc 濃度が 1 $\mu\text{g}/\text{ml}$ のときにはより低濃度の aTc の場合と比べて、顕著に GFP 蛍光強度が上昇していた。よって、MazF 発現が高くなると *gfpP* がより翻訳されやすくなることが示された。MazF により内在性の mRNA が分解されることで、*gfpP* mRNA に結合するリボソーム量が増加し、タンパク質合成量が増加したと考えられる。

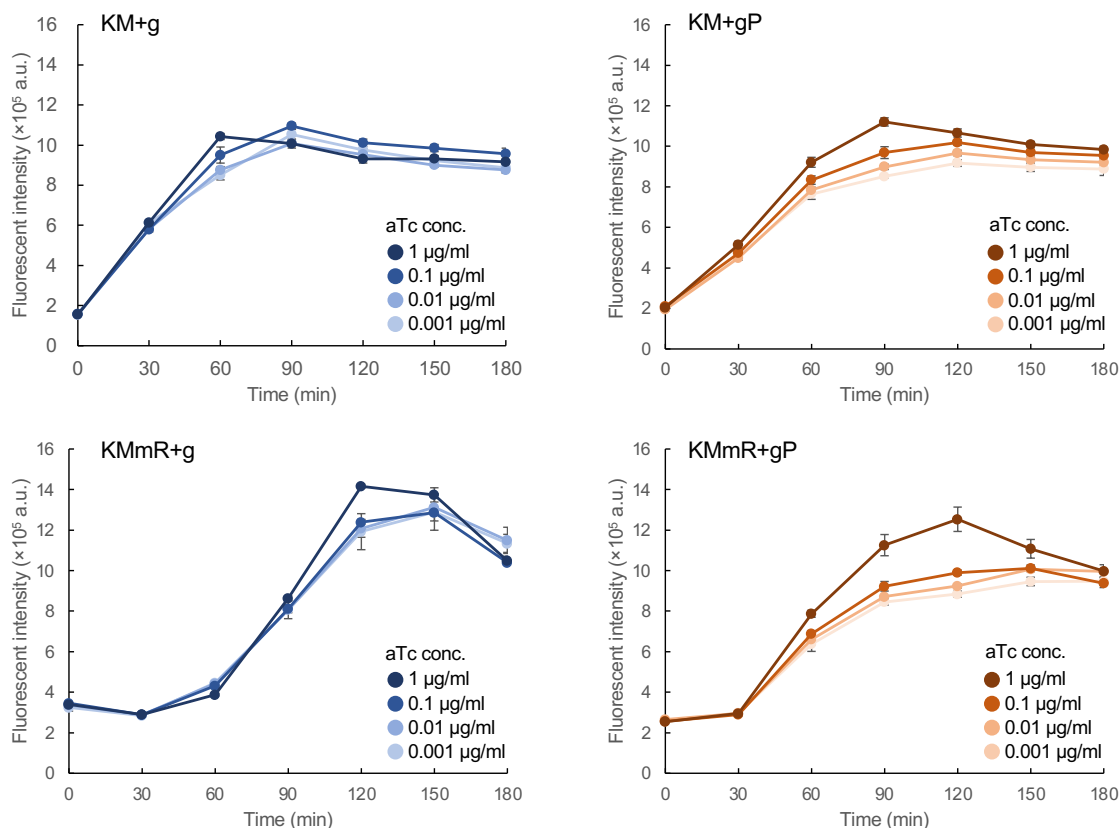


図2 GFP発現に対するMazFの影響

各株の培養液に0 minに0.1%アラビノースとそれぞれの濃度のaTcを添加し、GFPからの蛍光の強度を測定した。蛍光強度は600 nmにおける濁度で標準化した。KMmRはaTcによりMazFが発現する株、KMはMazFが発現しない株、gPはACA配列を除去した*gfp*が発現する株、gはACA配列を含む*gfp*が発現する株。

本研究により、MazF を発現させることでタンパク質合成が抑制されることが示された。しかし、その抑制効果は 60 分以降に解消されてしまっていた。MazF の mRNA にも ACA 配列が 8 カ所存在するため、*mazF* mRNA も分解されてしまい、MazF の発現が低下してしまった可能性が考えられる。導入する *mazF* から ACA 配列を除くことで、抑制効果を持続させることができるのではないかと考えられる。また、aTc を添加していない条件でも、MazF によるタンパ

ク質合成の抑制効果が見られたことから、MazF の発現レベルが非常に低くても十分に機能していると考えられる。さらに、MazF 存在下では *gfpP* からのタンパク質合成の方が *gfp* からよりも早く起こることが示され、ACA 配列を除去することで MazF による翻訳抑制効果が低減することが示された。また、MazF の発現量を増加させると、*gfpP* からのタンパク質合成が他のタンパク質より優先されることも示された。以上の結果から、MazF 発現細胞内では、ACA 配列を除去した遺伝子からのタンパク質合成が優先的に起こることが示唆された。しかし、MazF 影響は低レベルの発現でも大きいことから、本実験の成果をシアノバクテリアに適用していくためには、シアノバクテリアにおける厳密な遺伝子発現制御系を開発する必要がある。

(2) ヘテロシストにおける新規機能の発現と強化

上記(1)の成果から、研究項目 (2) を進めるには、より厳密に制御可能な遺伝子発現制御ツールの開発が不可欠であることが明らかとなった。そこで、新たに項目 (3) としてその開発を進めることにした。

(3) ヘテロシストにおける遺伝子発現を人為的に制御する遺伝子ツールの開発

ヘテロシスト特異的な遺伝子発現制御システムの構築を目指し、ヘテロシストにおける遺伝子発現制御の分子機構の解明に取り組んだ (図 3)。必須遺伝子であるために研究が進んでいなかった *devH* 遺伝子の機能を解析するため、プロモーターを改変することで *devH* 遺伝子のノックダウン株を作製した。

devH ノックダウン株を用いた解析の結果、CRP 型の転写制御因子である DevH がヘテロシスト分化後期の遺伝子発現制御において中心的な役割を果たしていることを明らかにした。ヘテロシストにおいて窒素固定を行うためには、ヘテロシストにおいてのみ発現する多くの遺伝子の発現が DevH の働きにより誘導されることが必須であった。また、DevH は自分自身の発現を制御していることも示唆され、DevH の活性制御の分子機構の解明が次の課題である。

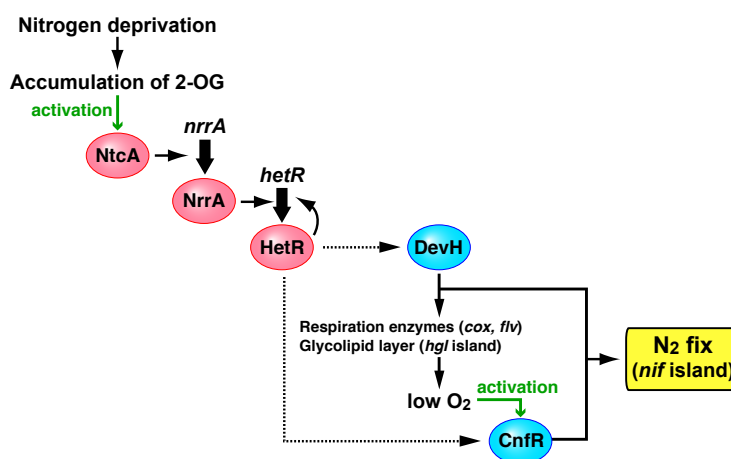


図 3 ヘテロシスト分化における転写制御モデル

NtcA, NrrA および HetR によりヘテロシストへと分化する細胞が決定し、その細胞において DevH と CnfR が働くことで、ヘテロシスト分化が完了する。

上述のように、ヘテロシストにおける遺伝子発現制御機構が明らかとなり、その制御系を利用してヘテロシスト特異的に遺伝子発現を on/off することが可能となった。次に、任意のタイミングで発現を on/off できるようにするため、リボスイッチによる遺伝子発現系の構築に取り組んだ。リボスイッチとしては、テオフィリンにより翻訳を制御することができるテオフィリンリボスイッチ (TRS) を用いた。我々が最近見つけ出したシアノバクテリアの生育に必須の遺伝子のリボソーム結合サイトを含む領域を TRS と置き換えた株を作製した。この株をテオフィリンを含む培地で培養すると、野生株と同様に増殖した。しかし、培地からテオフィリンを除去すると、1日後には全く増殖が見られなくなった。したがって、TRS を利用することで、ある特定の遺伝子の発現をテオフィリンの有無で on/off することが示された。TRS とヘテロシストだけで機能するプロモーターとを組み合わせることで、ヘテロシストでの遺伝子発現を任意のタイミングで on/off することが可能な遺伝子発現制御系を構築することができる。

今後、上記の結果を組み合わせることで、ヘテロシストでのみ MazF の発現を誘導し、ACA 配列を含まない mRNA から合成されたタンパク質のみが機能する細胞を創りだすことができることを期待できる。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計13件（うち査読付論文 10件／うち国際共著 0件／うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Nagao Ryo, Kato Koji, Hamaguchi Tasuku, Ueno Yoshifumi, Tsuboshita Naoki, Shimizu Shota, Furutani Miyu, Ehira Shigeki, Nakajima Yoshiki, Kawakami Keisuke, Suzuki Takehiro, Dohmae Naoshi, Akimoto Seiji, Yonekura Koji, Shen Jian-Ren	4. 巻 14
2. 論文標題 Structure of a monomeric photosystem I core associated with iron-stress-induced-A proteins from Anabaena sp. PCC 7120	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 920
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-023-36504-1	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 Kimura Satoshi, Sato Miho, Fan Xingyan, Ohmori Masayuki, Ehira Shigeki	4. 巻 24
2. 論文標題 The two component response regulator OrrA confers dehydration tolerance by regulating avaN expression in the cyanobacterium Anabaena sp. strain PCC 7120	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Environmental Microbiology	6. 最初と最後の頁 5165 ~ 5173
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1462-2920.16162	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 Nagao Ryo, Yokono Makio, Ueno Yoshifumi, Nakajima Yoshiki, Suzuki Takehiro, Kato Ka-Ho, Tsuboshita Naoki, Dohmae Naoshi, Shen Jian-Ren, Ehira Shigeki, Akimoto Seiji	4. 巻 1863
2. 論文標題 Excitation-energy transfer in heterocysts isolated from the cyanobacterium Anabaena sp. PCC 7120 as studied by time-resolved fluorescence spectroscopy	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics	6. 最初と最後の頁 148509 ~ 148509
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbabi.2021.148509	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 得平 茂樹	4. 巻 99
2. 論文標題 多細胞性シアノバクテリアによる物質生産	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 生物工学会誌	6. 最初と最後の頁 421 ~ 424
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.34565/seibutsukogaku.99.8_421	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 Nagao Ryo, Yokono Makio, Ueno Yoshifumi, Suzuki Takehiro, Kato Koji, Kato Ka-Ho, Tsuboshita Naoki, Jiang Tian-Yi, Dohmae Naoshi, Shen Jian-Ren, Ehira Shigeki, Akimoto Seiji	4. 巻 1862
2. 論文標題 Molecular organizations and function of iron-stress-induced-A protein family in <i>Anabaena</i> sp. PCC 7120	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics	6. 最初と最後の頁 148327 ~ 148327
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbabi.2020.148327	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 Kurio Yohei, Koike Yosuke, Kanesaki Yu, Watanabe Satoru, Ehira Shigeki	4. 巻 114
2. 論文標題 The CRP family transcriptional regulator DevH regulates expression of heterocyst specific genes at the later stage of differentiation in the cyanobacterium <i>Anabaena</i> sp. strain PCC 7120	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Molecular Microbiology	6. 最初と最後の頁 553 ~ 562
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/mmi.14558	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 Koike Ryoji, Kato Yuichi, Ehira Shigeki	4. 巻 66
2. 論文標題 Identification of a gene regulated by HetR, a master regulator of heterocyst differentiation, in the non-heterocyst-forming filamentous cyanobacterium <i>Arthrospira platensis</i> NIES-39	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The Journal of General and Applied Microbiology	6. 最初と最後の頁 93 ~ 98
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2323/jgam.2019.10.002	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 Higo Akiyoshi, Ehira Shigeki	4. 巻 8
2. 論文標題 Spatiotemporal Gene Repression System in the Heterocyst-Forming Multicellular Cyanobacterium <i>Anabaena</i> sp. PCC 7120	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 ACS Synthetic Biology	6. 最初と最後の頁 641 ~ 646
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1021/acssynbio.8b00496	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 得平茂樹	4. 巻 78
2. 論文標題 多細胞性シアノバクテリアを利用した"好氣的"嫌気発酵	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 バイオサイエンスとインダストリー	6. 最初と最後の頁 26-27
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 得平茂樹	4. 巻 33
2. 論文標題 酸素発生型光合成により駆動する嫌気発酵プロセス	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 IFO Research Communication	6. 最初と最後の頁 47-56
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 Higo Akiyoshi, Nishiyama Eri, Nakamura Kota, Hihara Yukako, Ehira Shigeki	4. 巻 201
2. 論文標題 cyAbrB Transcriptional Regulators as Safety Devices To Inhibit Heterocyst Differentiation in Anabaena sp. Strain PCC 7120	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Bacteriology	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) 10.1128/JB.00244-19	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20件 (うち招待講演 2件 / うち国際学会 3件)

1. 発表者名 岩本大我, 得平茂樹
2. 発表標題 シアノバクテリアを用いた大気からの合成繊維原料カダベリンの生産
3. 学会等名 日本農芸化学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 城取良樹、厚沢季美江、Egi Apdila Tritya、金子康子、粟井光一郎、得平茂樹
2. 発表標題 Functional analysis of an essential gene in cyanobacteria that is conserved among oxygen-evolving photosynthetic organisms
3. 学会等名 日本植物生理学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 菊地望海、得平茂樹
2. 発表標題 シアノバクテリアAnabaena sp. strain PCC 7120の乾燥耐性に必須の機能未知遺伝子anaKaの機能解析
3. 学会等名 日本ゲノム微生物学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 岩本大我、得平茂樹
2. 発表標題 シアノバクテリアを用いた大気からの合成繊維原料カダベリンの生産
3. 学会等名 日本ゲノム微生物学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 千村明日美、高鳥直土、得平茂樹
2. 発表標題 多細胞性シアノバクテリアにおいて均質な細胞集団の中から分化する細胞が選出される仕組みの解析
3. 学会等名 日本微生物生態学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 城取良樹、厚沢季美江、Egi Apdila Tritya、金子康子、粟井光一郎、得平茂樹
2. 発表標題 Functional analysis of an essential gene in cyanobacteria that is conserved among oxygen-evolving photosynthetic organisms
3. 学会等名 第63回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 林悠介、得平茂樹、蘆田弘樹
2. 発表標題 シアノバクテリアNostoc sp. PCC7120におけるRuBisCO activase-like proteinの機能の解析
3. 学会等名 日本農芸化学会2022年度大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 加藤優一、得平茂樹
2. 発表標題 シアノバクテリアにおいて糸状体を構成する各細胞のサイズを不均一にする仕組み
3. 学会等名 第16回日本ゲノム微生物学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 原田真生、松岡聡、得平茂樹
2. 発表標題 シアノバクテリアAnabaena sp. strain PCC7120におけるヘテロシスト多糖層形成制御機構の解明
3. 学会等名 第16回日本ゲノム微生物学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 千村明日美、高鳥直土、得平茂樹
2. 発表標題 多細胞性シアノバクテリアにおいて栄養細胞集団の中から分化する細胞が選出される仕組みの解析
3. 学会等名 第16回日本ゲノム微生物学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Hida, S., Kimura, S., Sato, M., Fan, X., Kimijima, A., Ohmori, M., and Ehira, S.
2. 発表標題 OrrA, a principal regulator of dehydration stress response, is required for akinete formation in the multicellular cyanobacterium <i>Anabaena variabilis</i> ATCC 29413
3. 学会等名 The 8th German-Japanese Binational Seminar (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Shirotori, Y., Atsuzawa, K., Tritya E.A., Kaneko, Y., Awai, K., and Ehira, S.
2. 発表標題 Functional analysis of an essential gene in cyanobacteria that is conserved among oxygen-evolving photosynthetic organisms
3. 学会等名 The 8th German-Japanese Binational Seminar (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 1. 菱田温子, 肥後明佳, 松谷峰之介, 荷村(松根)かおり, 渡辺智, 得平茂樹, 日原由香子
2. 発表標題 CRISPRiを用いたシアノバクテリア <i>Synechocystis</i> sp. PCC 6803 の cyAbrB1 転写因子の機能解析
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 得平茂樹, 肥後明佳
2. 発表標題 酸素発生型光合成で駆動する嫌気発酵プロセス
3. 学会等名 日本農芸化学会2020年度大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 小池玲示, 加藤優一, 得平茂樹
2. 発表標題 シアノバクテリアはなぜ多細胞体を形成するのか
3. 学会等名 第14回日本ゲノム微生物学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 得平茂樹
2. 発表標題 多様な分化細胞を生み出す分子機構
3. 学会等名 ラン藻の分子生物学2019 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Fukushima, S., Nagai, T., Ehira, S.
2. 発表標題 Live cell imaging sheds light on the maintenance mechanism of pattern of cyanobacterial cell differentiation
3. 学会等名 第57回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 新森友香, 園池公毅, 得平茂樹
2. 発表標題 シアノバクテリアの窒素飢餓からの回復におけるATP合成機構
3. 学会等名 第10回日本光合成学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 鬼沢あゆみ, 植竹淳, 小杉真貴子, 高市真一, 黒岩恵, 坂本敏夫, 小池裕幸, 得平茂樹, 竹内望
2. 発表標題 グリーンランド南西部の氷河に生息するシアノバクテリアにおける低温・光適応戦略の解明
3. 学会等名 第10回日本光合成学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kurio Yohei, Koike Yosuke, Kanesaki Yu, Ehira Shigeki
2. 発表標題 Regulation of nitrogenase expression in the heterocystous cyanobacterium Anabaena sp. strain PCC 7120
3. 学会等名 5th Asian Conference on Plant-Microbe Symbiosis and Nitrogen Fixation (国際学会)
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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