

平成 30 年 6 月 13 日現在

機関番号：13801

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K07368

研究課題名(和文) 中等好熱菌に比肩する高温耐性を獲得した常温性シアノバクテリア突然変異株の解析

研究課題名(英文) Analysis of mesophilic cyanobacterium mutant strain that has acquired a high temperature tolerance comparable to moderately thermophilic bacteria

研究代表者

兼崎 友 (Kanesaki, Yu)

静岡大学・グリーン科学技術研究所・特任助教

研究者番号：70380293

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：常温性のシアノバクテリアが突然変異の蓄積によりどこまでの高温耐性を獲得できるのかという命題に挑むため、3年に及ぶ長期間の寒天培地上での高温順化培養により、シアノバクテリア *S. elongatus* PCC 7942の通常生育限界温度である43℃を大きく超えた株群を得ることに成功した。これらの高温耐性突然変異株群について、ゲノム上の突然変異部位を次世代シーケンサーを用いてゲノムワイドに同定し、さらに遺伝子組換えを用いた実験から高温耐性に寄与した変異遺伝子座を概ね明らかにした。この高温耐性突然変異株では、高温下での転写産物プロファイルや細胞形態、生育速度などに大きな違いが見られた。

研究成果の概要(英文)：The cyanobacterium *Synechococcus elongatus* PCC 7942 is the mesophilic photosynthetic organism. We tried long-term adaptive evolution to obtain mutants which are able to proliferate more than a growth limit of high temperature, 43℃. We successfully obtained several mutants which are able to growth more than 45℃ on the BG-11 agar plate. These mutants showed unique transcriptional profile comparing to that of wild-type cells. We identified all spontaneous mutated loci in the genome of the mutant cells by resequence analysis using NGS technology. By verification of the mutations, We found that two genes are associated to the phenotype of cellular thermo-tolerance.

研究分野：微生物学

キーワード：適応進化 シアノバクテリア ゲノム解析 高温ストレス トランスクリプトーム 突然変異

1. 研究開始当初の背景

一般的に、常温性の微生物は 45 を超えると生育できない(引用文献)。至適生育温度が 45 以上、あるいは生育限界温度が 55 以上の微生物は「好熱菌」と呼ばれ、その中でも 50 以下でも生育可能な微生物を「中等度好熱菌」、50 以上でしか生育できない微生物を「高度好熱菌」と呼ぶ。シアノバクテリアは約 27 億年前に地球上に現れたとされる生物であり、その後、進化により好熱性、常温性など多様な種に分岐した。例えば、淡水性の好熱性シアノバクテリアとして知られる *Thermosynechococcus elongatus* BP-1 の至適生育温度は 57 である。一方、同じ淡水性の *Synechococcus elongatus* PCC 7942 は常温性のシアノバクテリアであり、生育上限温度は 43 とされている(Stanier et al., 1971)。45 での高温ストレス処理実験の報告例もあるが(引用文献)、この条件では細胞は分裂異常によりフィラメント状になり、細胞増殖は抑制される。また僅か 20 分間、50 に曝しただけでも細胞の生存率は 50% まで低下する。これまでにシアノバクテリアにおいて、DnaK, GroESL, HtpG, HspA など、高温で発現が誘導されるタンパク質群は数多く発見されているが、遺伝子組換え実験を用いてもなお 45 以上での連続培養に成功した例は存在しない。

このように、同じシアノバクテリアの中でも種による生育温度範囲の境界は明瞭であるが、では一体どれほどの突然変異が積み重なれば、ある生物種の生育温度範囲の壁を超えることができるのか、といった生物学の根本的な疑問に挑むような研究は様々な技術的制約・時間的制約のために、実施するのは極めて困難であった。しかし近年、大腸菌で示された長期間に及ぶ適応進化実験の研究例から、長期間の連続培養により驚くべき表現型の突然変異株が多数生じ得ることが分かってきた(引用文献)。また近年の次世代シーケンシング技術の発展により、マルチコピーゲノムを持つシアノバクテリアであっても、ゲノム上の変異遺伝子座を高精度に同定することが可能となった(引用文献)ことから、微生物分野においてはこのような実験室進化実験が十分に挑戦可能な時代となってきた。

2. 研究の目的

そこで研究代表者はシアノバクテリア *S. elongatus* PCC 7942 において、高温順化を繰り返しながらの長期高温培養により「45 の壁」を超える突然変異株を新規単離することを思い立った。BG-11 寒天培地用い上限生育温度での長期培養をおこなった結果、驚くべきことに、培養開始より 2 ヶ月の段階で 45 の壁を超える突然変異株を得ることが出来た。これまでにない高温での連続培養が可能

なこの高温耐性突然変異株がどのような変異を持ち、どのような高温耐性機構を獲得したのかは全く不明であり、また過去の知見からも説明できない。

そこで本研究においては、次世代シーケンス技術を用いたリシーケンス解析の手法により、高温耐性突然変異株群の原因遺伝子座を同定し、その高温耐性機構の解析をおこなうことを目的とする。また、本研究により、常温性のシアノバクテリアが突然変異の蓄積によりどこまでの高温耐性を獲得できるのかという命題に挑戦する。

突然変異株や適応進化株を取得する際には、親株となる細胞の全ゲノムリシーケンス解析は必須であるが、本研究においては、これまでの研究により全ゲノム情報を再解析した、*S. elongatus* PCC 7942 TUA 株を基準に実験をおこなっている。

3. 研究の方法

1) 高温耐性突然変異株のリシーケンス解析

BG-11 寒天培地上での長期間の高温順化培養により自然突然変異株群を取得する。培養開始温度として *S. elongatus* PCC 7942 (TUA 株) の生育限界温度である 43 を起点とし、長期間の高温培養を実施する。生育上限温度の上昇が見られるたびにフリーズストックを作製し、途中段階で生じた変異を次世代シーケンサー Miseq を用いた全ゲノムリシーケンス解析により同定する。変異部位の同定にはこれまでに確立してきた、複数の変異同定プログラムを併用する高精度な変異部位同定法を活用する。

2) 野生株と高温耐性突然変異株の増殖速度の温度依存性を調べ、至適生育温度の上昇が起きたかどうかを比較する。これにより突然変異により獲得した高温耐性が生育条件のトレードオフを引き起こすものであったかどうかを検証する。その他にも株間で生理的な違いが無いかを調べる。

3) *S. elongatus* PCC 7942 は相同組換えが容易である。これを利用し、高温耐性突然変異株で検出された突然変異部位や変異様式、変異遺伝子の機能などを詳細に検討し、親株である TUA 株に同様の変異を個別に人為的に導入する。遺伝子組換えに成功した場合は、寒天培地や液体培地中で高温耐性試験をおこない、どの突然変異が高温耐性に寄与したかを検証する。

4) TUA 株と高温耐性突然変異株の比較トランスクリプトーム解析をおこない、細胞内のゲノムワイドな遺伝子発現プロファイルがどのように影響を受けたのかを調べる。これにより、突然変異が入った遺伝子の機能の解明に必要な情報を蓄積する。

5) TUA 株と高温耐性突然変異株の細胞形態や細胞構造レベルの観察から高温耐性突然変異株に生じた変化を明らかにする。

4. 研究成果

3年に及ぶ長期間の寒天培地上での高温順化培養により、シアノバクテリア *S. elongatus* PCC 7942 の通常の生育限界温度である 43 を超えた株群を得ることに成功した。本研究開始時点において、既に 43 を超えた温度で生育できる突然変異株が得られ始めていたが、長期間の高温順化培養により通常の生育限界温度である 43 を超えた温度(45、48、50)でもプレート上で維持可能な株群が得られた。これは常温性のバクテリアから、自然突然変異の累積のみで中等度好熱菌にも比肩しうる高温適応バクテリアの作出に成功した新奇の事例である。生育温度の明らかな上昇が確認できた段階ごとに冷凍保存株を作製しており、途中段階からの再現実験も考慮した菌株整理をおこなった。一方、BG-11 液体培地での生育試験では、寒天培地での試験よりも 2 程度低い温度までしか生育は確認できなかったことから、培養条件による生育限界温度の差についてさらに調べる必要があることも明らかとなった。

これらの高温耐性変異株群について、ゲノム上の突然変異部位を、次世代シーケンサー MiSeq を用いてゲノムワイドに同定した。その結果、50 耐性株 (HT50) ではゲノム上に 3 つの変異部位を生じていることが明らかになった。それらは、DNA ヘリカーゼ様タンパク質、FUR ファミリー転写因子、RNA 結合タンパク質、をコードする遺伝子への変異であった。BWA, MAQ, BeakDancer, CLC Genomics workbench, velvet, MUMmer などのプログラムを併用して解析をおこなったが、これら以外の遺伝子座への変異は見つからなかったことから、極めて少数の変異により、このような前例の無い高温耐性の獲得も可能であることが明らかになった。またこれらの変異遺伝子座が高温耐性に関わるという報告は無かった。このことは、本実験のような長期にわたる適応進化実験系により未知の環境ストレス耐性機構を発見できる可能性を示している。

原因遺伝子の絞り込みについて、2 つの遺伝子は挿入欠失型の変異により遺伝子が破壊されていると推測された。そのため相同組換えを利用して、親株である TUA 株に薬剤カセットと共に同様の変異を導入することができた。これらの株について、寒天培地、液体培地で TUA 株との生育比較をおこなったところ、遺伝子破壊株では高温ショックに対し TUA 株よりも耐性を示した。

転写産物レベルでの違いも調べるため、親株である TUA 株と HT50 株を 43 で培養し、次世代シーケンサーを用いたトランスクリプトーム解析をおこなった。NGS 解析用汎用ソフトウェアである CLC genomics workbench を用いてリードの quality check、trimming、

mapping などを実施した。その結果、TUA 株と HT50 株では遺伝子発現パターンが大きく異なっていることが明らかとなった(図 1)。このことから高温耐性突然変異により、細胞内の遺伝子発現パターンが変動したことが細胞の高温耐性の向上につながったことが示唆された。トランスクリプトーム解析の結果は再現性も良好であったが、他の温度での測定・比較を追加する必要がある。

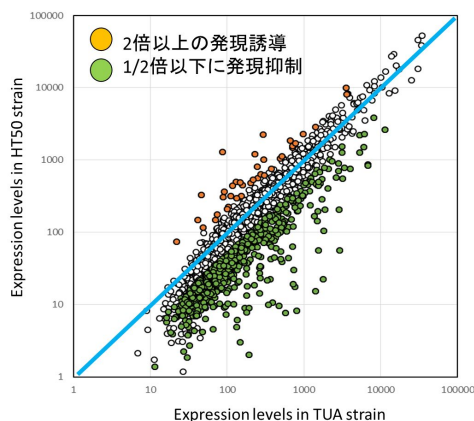


図 1. 転写産物レベルでの TUA 株と高温耐性突然変異株 (HT50 株) の比較結果

顕微鏡を用いて TUA 株と高温耐性突然変異株の細胞形態を調べたところ、高温では TUA 株は細胞分裂以上による細胞伸長を示したが、HT50 株などではその傾向が緩和されていた。また電子顕微鏡観察の結果からも同様の結果が確認できた。このことから、高温耐性突然変異株は高温条件下でも、ストレスを感じていない可能性が示唆された。これについては引き続き検証をおこなう。

これら以外に、関連した好熱性シアノバクテリアの新規ゲノム解析や *S. elongatus* PCC 7942 の高温誘導性遺伝子の発現制御機構に関する研究もおこない、高温耐性の獲得や高温適応に関わる情報の収集に努めた。当初は、ゲノム全体の構造や GC 含量などに変化が生じるレベルの大規模な数の変異が蓄積しないと高温耐性の獲得には至らない可能性もあると予想していたが、実際には非常に少数の突然変異でも既知の生育上限温度を超えることが可能であることが明らかになった。

また本研究で整備した長期高温培養系での試験は引き続き継続中で、試験的なリシーケンス解析の結果からは、さらに突然変異の蓄積が観測されている。これらについての解析は、今後の課題であるが、バクテリアの生育限界温度の変動が思った以上に短期間に起こることが確認できたことから、今後ますます実験室進化実験やそれを利用した応用研究が盛んにおこなわれていくことが予想される。

<引用文献>

- Bergey DH. Thermophilic Bacteria. *J Bacteriol.* 1919, 4: 301-306.
- Nakamoto H, Tanaka N, Ishikawa N. A novel heat shock protein plays an important role in thermal stress management in cyanobacteria. *J Biol Chem.* 2001, 276: 25088-25095.
- Barrick JE, Lenski RE. Genome dynamics during experimental evolution. *Nat Rev Genet.* 2013, 14: 827-839.
- Kishimoto T, Iijima L, Tatsumi M, Ono N, Oyake A, Hashimoto T, Matsuo M, Okubo M, Suzuki S, Mori K, Kashiwagi A, Furusawa C, Ying BW, Yomo T. Transition from positive to neutral in mutation fixation along with continuing rising fitness in thermal adaptive evolution. *PLoS Genet.* 2010, 6: e1001164.
- Kanesaki Y, Shiwa Y, Tajima N, Suzuki M, Watanabe S, Sato N, Ikeuchi M, Yoshikawa H. Identification of substrain-specific mutations by massively parallel whole-genome resequencing of *Synechocystis* sp. PCC 6803. *DNA Res.* 2012,19: 67-79.

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 18件)

- Inoue-Sakamoto K, Nazifi E, Tsuji C, Asano T, Nishiuchi T, Matsugo S, Ishihara K, Kanesaki Y, Yoshikawa H, Sakamoto T. Characterization of mycosporine-like amino acids in the cyanobacterium *Nostoc verrucosum*. *J Gen Appl Microbiol.* (査読有), 2018, 印刷中
DOI: 10.2323/jgam.2017.12.003.
- Shimmori Y, Kanesaki Y, Nozawa M, Yoshikawa H, Ehira S. Transcriptional Activation of Glycogen Catabolism and the Oxidative Pentose Phosphate Pathway by NrrA Facilitates Cell Survival Under Nitrogen Starvation in the Cyanobacterium *Synechococcus* sp. Strain PCC 7002. *Plant Cell Physiol.* (査読有), 2018, 59: 1225-1233.
DOI: 10.1093/pcp/pcy059.
- Kanesaki Y, Hirose M, Hirose Y, Fujisawa T, Nakamura Y, Watanabe S, Matsunaga S, Uchida H, Murakami A. Draft Genome Sequence of the Nitrogen-Fixing and Hormogonia-Inducing Cyanobacterium *Nostoc cycadae* Strain WK-1, Isolated from the Coralloid Roots of *Cycas revoluta*. *Genome Announc.* (査読有), 2018, 6: e00021-18.
DOI: 10.1128/genomeA.00021-18.

- Tajima N, Kanesaki Y, Sato S, Yoshikawa H, Maruyama F, Kurokawa K, Ohta H, Nishizawa T, Asayama M, Sato N. Complete genome sequence of the nonheterocystous cyanobacterium *Pseudanabaena* sp. ABRG5-3. *Genome Announc.* (査読有), 2018, 6: e01608-17.
DOI:10.1099/mic.0.000577.
- Hirokawa Y, Kanesaki Y, Arai S, Saruta F, Hayashihara K, Murakami A, Shimizu K, Honda H, Yoshikawa H, Hanai T. Mutations responsible for alcohol tolerance in the mutant of *Synechococcus elongatus* PCC 7942 (SY1043) obtained by single-cell screening system. *J Biosci Bioeng.* (査読有), 2018, 125: 572-577.
DOI: 10.1016/j.jbiosc.2017.11.012.
- Watanabe S, Noda A, Ohbayashi R, Uchioke K, Kurihara A, Nakatake S, Morioka S, Kanesaki Y, Chibazakura T, Yoshikawa H. ParA-like protein influences the distribution of multi-copy chromosomes in cyanobacterium *Synechococcus elongatus* PCC 7942. *Microbiology.* (査読有),2018, 164: 45-56.
DOI: 10.1099/mic.0.000577.
- Hirooka S, Hirose Y, Kanesaki Y, Higuchi S, Fujiwara T, Onuma R, Era A, Ohbayashi R, Uzuka A, Nozaki H, Yoshikawa H, Miyagishima SY. Acidophilic green algal genome provides insights into adaptation to an acidic environment. *Proc Natl Acad Sci U S A.* (査読有), 2017, 114: E8304-E8313.
DOI: 10.1073/pnas.1707072114.
- Kobayashi I, Watanabe S, Kanesaki Y, Shimada T, Yoshikawa H, Tanaka K. Conserved two-component Hik34-Rrel module directly activates heat-stress inducible transcription of major chaperone and other genes in *Synechococcus elongates* PCC 7942. *Molecular Microbiol.* (査読有), 2017, 104: 260-277.
DOI: 10.1111/mmi.13624.
- Fujisawa T, Narikawa R, Maeda S, Watanabe S, Kanesaki Y, Kobayashi K, Nomata J, Hanaoka M, Watanabe M, Ehirs S, Suzuki E, Awai K, Nakamura Y. CyanoBase: A large-scale update on its 20th anniversary. *Nucleic Acids Res.* (査読有), 2017, 45: 551-554.
DOI: 10.1093/nar/gkw1131.
- Ohbayashi R, Yamamoto J, Watanabe S, Kanesaki Y, Chibazakura T, Miyagishima SY, Yoshikawa H. Variety of DNA replication activity among cyanobacteria correlates with distinct respiration activity in the dark. *Plant Cell Physiol.* (査読有), 2017, 28: 279-286
DOI: 10.1093/pcp/pcw186.

Hirose Y, Fujisawa T, Ohtsubo Y, Misawa N, Wakazuki S, Shimura Y, Nakamura Y, Kawachi M, Yoshikawa H, Eki T, Kanesaki Y. Complete genome sequence of Cyanobacterium *Leptolyngbya* sp. NIES-3755. *Genome Announc.* (査読有) 2016, 4: e00090-16.

DOI: 10.1128.genomeA.00090-16.

Hirose Y, Fujisawa T, Ohtsubo Y, Katayama M, Misawa N, Wakazuki S, Shimura Y, Nakamura Y, Kawachi M, Yoshikawa H, Eki T, Kanesaki Y. Complete genome sequence of cyanobacterium *Fischerella* sp. NIES-3754, providing thermoresistant optogenetic tools. *J Biotechnol.* (査読有) 2016, 220: 45-46

DOI: 10.1016/j.jbiotec.2016.01.011.

Hirose Y, Fujisawa T, Ohtsubo Y, Katayama M, Misawa N, Wakazuki S, Shimura Y, Nakamura Y, Kawachi M, Yoshikawa H, Eki T, Kanesaki Y. Complete genome sequence of cyanobacterium *Nostoc* sp. NIES-3756, a potentially useful strain for phytochrome-based bioengineering. *J Biotechnol.* (査読有) 2016, 218: 51-52.

DOI: 10.1016/j.jbiotec.2015.12.002.

Ohbayashi R, Watanabe S, Ehira S, Kanesaki Y, Chibazakura T, Yoshikawa H. Diversification of DnaA dependency for DNA replication in cyanobacterial evolution. *ISME J.* (査読有) 2015, 10: 1113-1121,

DOI: 10.1038/ismej.2015.194.

Wang L, Yamano T, Takane S, Niikawa Y, Toyokawa C, Ozawa SI, Tokutsu R, Takahashi Y, Minagawa J, Kanesaki Y, Yoshikawa H, Fukuzawa H. Chloroplast-mediated regulation of CO₂-concentrating mechanism by Ca²⁺-binding protein CAS in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proc Natl Acad Sci U S A.* (査読有), 2016, 113: 12586-12591.

DOI: 10.1073/pnas.1606519113.

Watanabe S, Ohbayashi R, Kanesaki Y, Saito N, Chibazakura T, Soga T, Yoshikawa H. Intensive DNA replication and metabolism during the lag phase in Cyanobacteria. *PLoS One.* (査読有), 10, 2016, e0136800.

DOI: 10.1371/journal.pone.0136800.

Nishijima Y, Kanesaki Y, Yoshikawa H, Ogawa T, Sonoike K, Nishiyama Y, Hihara Y. Analysis of spontaneous suppressor mutants from the photomixotrophically grown *pmgA*-disrupted mutant in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Photosynth Res.* (査読有), 2015 126: 465-475.

DOI: 10.1007/s11120-015-0143-8.

Kanesaki Y, Imamura S, Matsuzaki M, Tanaka K. Identification of centromere

regions in chromosomes of a unicellular red alga, *Cyanidioschyzon merolae*. *FEBS Lett.* (査読有), 2015, 589: 1219-1224.

DOI: 10.1016/j.febslet.2015.04.009.

〔学会発表〕(計 22件)

美田和也、細村匡太郎、渡辺智、兼崎友、板谷光泰、朝井計、吉川博文 シアノバチルスにおけるシアノバクテリア遺伝子大規模発現の試み 日本農芸化学会、2018年

櫻本友則、兼崎友、佐藤繭子、渡邊麻衣、渡邊智、豊岡公德、池内昌彦、成川礼 クロロフィル d をもつシアノバクテリア *Acaryochloris marina* の橙色光への順化・適応機構の解析 第12回日本ゲノム微生物学会、2018年

広瀬侑、米川千夏、藤沢貴智、志村遥平、兼崎友、渡邊麻衣、中村保一、河地正伸、池内昌彦、浴俊彦 網羅ゲノムシーケンシスによるシアノバクテリアの補色応答の多様性の解析 第12回日本ゲノム微生物学会、2018年

山崎修平、大林龍胆、松根かおり、兼崎友、渡辺智 シアノバクテリア *Synechocystis* sp. PCC 6803 における複製開始機構の解析 第12回日本ゲノム微生物学会、2018年

青柳智大、栗原亜美、大林龍胆、兼崎友、渡辺智 シアノバクテリア *Synechocystis* sp. PCC 6803 における RecA タンパク質の機能解析 第12回日本ゲノム微生物学会、2018年

中原凌波、石川晴菜、板垣文子、甲賀栄貴、兼崎友、吉川博文、内山純爾、太田尚孝 *Synechocystis* sp. PCC 6803 の sll10914 欠損株は酸性ストレスに感受性を示す 第12回日本ゲノム微生物学会、2018年

加藤浩、広瀬侑、兼崎友、藤原貴智、中村保一、吉川博文 陸棲シアノバクテリアであるイシクラゲ(*Nostoc commune*)のゲノム解析 第12回日本ゲノム微生物学会、2018年

兼崎友 有用微生物のゲノム解析実績と予想される今後の展開 東京農業大学生物資源ゲノム解析センターシンポジウム「生命科学と情報科学の融合による農学研究の拠点形成」(招待講演) 2018年

大林龍胆、兼崎友、渡辺智、吉川博文、宮城島進也 マルチコピーゲノムの複製制御機構からゲノムの存在意義を考える 藍藻の分子生物学 2017、2017年

新森友香、兼崎友、吉川博文、得平茂樹 非窒素固定型シアノバクテリアの窒素飢餓応答における糖異化の役割 藍藻の分子生物学 2017、2017年

櫻本友則、兼崎友、佐藤繭子、伏見圭司、池内昌彦、豊岡公德、渡辺智、成川礼 遠赤色光吸収クロロフィル d を持つシアノバクテリア *Acaryochloris marina* の光質感知・順化・適応機構の解析 日本植物学会第81回大会、2017年

菅原卓也、鎮西真理子、川又透、田島直

幸、兼崎友、中平洋一、吉川博文、佐藤直樹、朝山宗彦 新奇糸状性シアノバクテリアの SigB 相同性因子の特徴付けと発現解析 第 69 回日本生物工学会大会、2017 年

兼崎友、桶山智恵美、宮澤和己、渡辺智 長期高温培養によるシアノバクテリア新規高温適応株の取得、第五回 NGS 現場の会、2017 年。

兼崎友、桶山智恵美、宮澤和己、渡辺智、吉川博文 シアノバクテリアにおける高温適応進化実験の試み、環境微生物系学会合同大会、2017 年

兼崎友、横山智恵美、小澤敬吾、宮澤和己、渡辺智、吉川博文、シアノバクテリアにおける新規高温耐性株の取得とリシーケンス解析、日本農芸化学会、2017 年

兼崎友、重金属耐性を示す単細胞紅藻シアニジウムのオミクス解析、東京工業大学シンポジウム「光合成とバイオマス」、2017 年

大林龍胆、中町愛、兼崎友、渡辺智、吉川博文、宮城島進也、シアノバクテリアにおける複数コピーゲノムの DNA 複製制御機構、第 11 回日本ゲノム微生物学会 2017 年

志村遥平、藤澤貴智、広瀬侑、兼崎友、河地正伸 アオコ原因シアノバクテリア *Planktothrix agardhii* NIES-204 株の完全ゲノム解読、第 11 回日本ゲノム微生物学会 2017 年

前田海成、広瀬侑、藤澤貴智、兼崎友、吉川博文、池内昌彦 繰り返し配列を介したゲノムシャッフリングによる好熱性シアノバクテリアのゲノム構造の進化、第 11 回日本ゲノム微生物学会 2017 年

Kanesaki Y, Ohbayashi R, Watanabe S, Yoshikawa H. Identification of the associated genes for substrain-specific phenotypes of a cyanobacterium, *Synechococcus elongates* PCC 7942. International Symposium on Photosynthetic Prokaryotes (国際会議)、2015 年

① Ohbayashi R, Watanabe S, Ehira S, Kanesaki Y, Chibazakura T, Yoshikawa H. Variety of dependency on DnaA protein for DNA replication among cyanobacteria. International Symposium on Phototrophic Prokaryotes (国際会議)、2015 年

② Watanabe S, Ohbayashi R, Kanesaki Y, Chibazakura T, Yoshikawa H. Cell division-uncoupled DNA replication and metabolism in cyanobacteria *Synechococcus elongatus* PCC 7942. International Symposium on Phototrophic Prokaryotes (国際会議)、2015 年

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

なし

取得状況(計 0 件)

なし

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.nodai-genome.org/>

http://www.green.shizuoka.ac.jp/lab_intro.html

6. 研究組織

(1) 研究代表者

兼崎 友 (KANESAKI, Yu)

静岡大学・グリーン科学技術研究所・

特任助教

研究者番号：70380293

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし