

令和 4 年 6 月 20 日現在

機関番号：14603

研究種目：若手研究

研究期間：2019～2021

課題番号：19K16129

研究課題名(和文) 新規な網羅的定量解析系を用いた酵母の活性窒素種シグナルの総合的理解

研究課題名(英文) Understanding of reactive nitrogen species-dependent signal transduction in yeast by comprehensive and quantitative analysis methods

研究代表者

那須野 亮 (Nasuno, Ryo)

奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・助教

研究者番号：90708116

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、RNS依存的翻訳後修飾の網羅的定量解析系の開発を試みたが、従来法よりも革新的な手法の確立には至らなかった。しかし、従来法を用いた解析から、NOストレス条件下において、酵母のピルビン酸脱炭酸酵素Pdc1がニトロ化修飾を、フルクトース-1,6-二リン酸アルドラーゼFba1がS-グルタチオン化修飾を受けることを見出した。さらに、生化学的解析等から、Pdc1のニトロ化はNOストレス条件下における発酵力抑制の原因であることを見出した。また、S-グルタチオン化によるFba1の活性抑制が、解糖系抑制・ペントースリン酸回路亢進とNADPH量の増加を介して、NOストレス耐性に寄与することを見出した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究では、RNSストレス環境下で酵母のPdc1がニトロ化され、発酵力が抑制されることを見出した。発酵生産過程では、安価な炭素源である廃糖蜜が含有する亜硝酸塩がRNSを発生すること、発酵が阻害されることが知られている。本研究の成果は、発酵生産過程における発酵力阻害の分子機構を明らかにしたものであり、発酵産業への応用が期待できる。一方、Fba1のS-グルタチオン化が、代謝フローの改変を介してRNSストレス耐性に寄与する機構は、これまでに報告が無い。また、活性中心以外のCys残基のS-グルタチオン化が酵素活性を抑制する現象も、全く新たな知見であり、RNS依存的翻訳後修飾の更なる理解に資する。

研究成果の概要(英文)：My proteomic and biochemical analyses identified pyruvate decarboxylase Pdc1 as a nitrated protein. Nitration at Tyr157 and Tyr344 decreased the enzymatic activity of Pdc1. Further analyses showed that reactive nitrogen species (RNS) suppress the fermentation efficiency through the inhibition of Pdc1 by its nitration at Tyr157 and Try344. I also demonstrated that fructose-1,6-bisphosphate aldolase Fba1 was S-glutathionylated at Cys112, which inhibits the enzymatic activity of Fba1, in response to RNS. My metabolite quantification suggested that S-glutathionylation of Fba1 increased the intracellular NADPH, via the metabolic shift from glycolysis to pentose phosphate pathway. Furthermore, My cell viability assay showed that S-glutathionylation of Fba1 contributed to RNS tolerance in yeast. These results suggest that yeast protects cells from RNS stress by the increased NADPH via the metabolic shift induced by S-glutathionylation of Fba1.

研究分野：応用微生物学

キーワード：翻訳後修飾 一酸化窒素 酵母 代謝 ニトロ化 グルタチオン化

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

(1) 活性窒素種 (RNS) は、タンパク質翻訳後修飾 (PTMs) により生理機能を発揮する。

一酸化窒素 (NO) をはじめとする RNS は反応性が高く、タンパク質、核酸、脂質など様々な生体分子と反応し、種々の生命現象に関与することが知られている。NO は、哺乳類では血圧調節や神経伝達、免疫応答などに、植物では生育や形態形成、細菌においては抗生物質耐性や酸化ストレス応答などに関与することが報告されている。NO は、可溶性グアニル酸シクラーゼ (sGC) のヘムに結合してこれを活性化し、sGC により合成された cGMP がセカンドメッセンジャーとして、種々の細胞機能を制御する。一方、NO はタンパク質システイン残基を S-ニトロソ化 (SNO 化) 修飾し、また NO と活性酸素種の反応生成物であるパーオキシナイトライトは、タンパク質チロシン残基をニトロ化 (PTN 化) する。これらの翻訳後修飾は、タンパク質の機能を制御することが知られており、近年盛んに研究されている。

(2) 酵母における RNS の生理機能やその分子機構には、不明な点が多い。

酵母 *Saccharomyces cerevisiae* は、高等真核生物や病原性真菌の優れたモデル生物であり、発酵産業における重要な微生物でもある。近年申請者らは、酵母が高温や過酸化水素に応答して生成する NO が、細胞の高温耐性や細胞死を引き起こすことを明らかにしたが、酵母における NO や RNS を介した生命機能の制御に関しては、いまだ不明な点が多い。また、酵母ゲノム上には sGC のオルソログが保存されていないため、RNS による分子機能の制御機構は、主に SNO 化や PTN 化を介したタンパク質の修飾を介して行われると予想される。

(3) RNS 依存的な PTMs のハイスループットな網羅的・定量的解析系は未確立である。

SNO 化タンパク質は、SNO 化部位をビオチン基に置換するビオチンスイッチ (BS) 法による検出方法が確立されている。一方、PTN 化タンパク質は、抗ニトロチロシン抗体を用いたウェスタンブロットにより検出が可能である。一方、酵母において、これらの PTMs を解析した例はほとんどない。また、PTMs をハイスループットに網羅的・定量的に解析する手法も確立されていない。

2. 研究の目的

本研究では、酵母における SNO 化タンパク質、PTN 化タンパク質をハイスループット、かつ網羅的に定量解析する方法を確立する。さらに、これを用いて、環境ストレスに応答した酵母の RNS 依存的シグナル伝達経路を総合的に理解することを目指す。

3. 研究の方法

LC-MS/MS によるプロテオーム解析と、従来の RNS 依存的 PTMs の解析手法を組み合わせ、網羅的定量解析系の構築を試みた。RNS 依存的翻訳後修飾タンパク質として同定した候補タンパク質は、生化学的な解析により PTMs を確認した。同定したタンパク質を、大腸菌を用いた組換えタンパク質として調製し、翻訳後修飾がタンパク質機能に及ぼす影響を解析した。代謝物の測定と細胞の RNS ストレスに対する耐性を評価することで、RNS 依存的 PTMs の生理機能と分子機構を解析した。

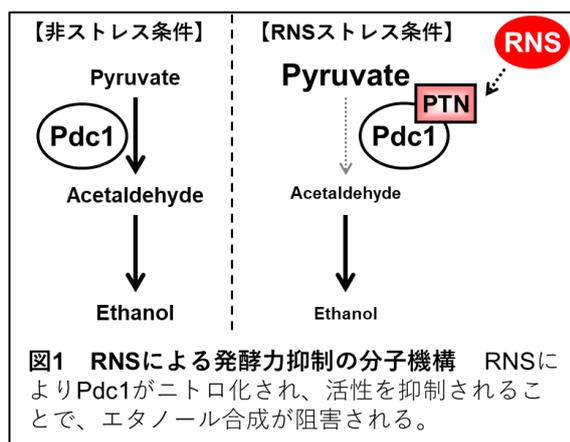
4. 研究成果

(1) 新規な網羅的定量解析系の開発

BS 法と SILAC 法による定量プロテオーム解析を組み合わせ、SNO 化タンパク質を網羅的・定量的に解析する手法の開発を試みたが、従来法よりも優れた手法の確立には至らなかった。

(2) PTN 化修飾を介した RNS による発酵力制御の分子機構の解明

RNS ストレス処理した酵母のプロテオーム解析から、ピルビン酸脱炭酸酵素 (PDC) Pdc1 が PTN 化修飾を受けることを見出し、修飾チロシン残基を同定した。アンバーコドン変異による人工アミノ酸取り込み系 (Biochemistry, 53:1916, 2014) を用いて部位特異的 PTN 化 Pdc1 を調製し、酵素活性を測定したところ、Tyr157 および Tyr344 の PTN 化が Pdc1 の酵素活性を阻害することを明らかにした。また、酵母粗酵素液中の PDC 活性を測定したところ、細胞の RNS 処理によって PDC 活性が低下した。さらに、細胞内ピルビン酸含量は、RNS 処理により著しく増加した。一方、酵母培養上清中のエタノール含量を測定したところ、RNS 処理によりエタノール生産量は有意



に低下した。しかし、Pdc1のPTN化修飾 Tyr 残基をフェニルアラニンに置換し、PTN化が起こらない変異株では、RNS処理によるエタノール含量の低下は見られなかった。以上のことから、RNSストレス条件下では、Pdc1がPTN化により抑制され、ピルビン酸からアセトアルデヒドへの変換が阻害されることにより、エタノール発酵が制限されることが明らかになった (図1)。

(2) S-グルタチオン化 (SGT化) 修飾を介した RNS 耐性機構の解明

酵母細胞抽出液を RNS 処理したサンプルをプロテオーム解析に供し、SNO 化候補タンパク質として、複数の解糖系酵素を見出した。一方、細胞を RNS 処理し、同様にプロテオーム解析を行ったが、SNO 化タンパク質は検出されなかった。続いて、BS 法とウェスタンブロットによる解析を行ったところ、抽出液を RNS 処理したサンプルからは明確な SNO 化シグナルが検出されたが、細胞を RNS 処理したサンプルからは SNO 化シグナルは見られなかった。しかし、RNS 処理した細胞からは、明確な SGT 化修飾のシグナルが観測された。そこで、細胞内では RNS により SGT 化が誘導されると仮説を立て、プロテオーム解析で同定した SNO 化候補タンパク質を個別に解析した。その結果、フルクトース-1,6-二リン酸アルドラーゼ Fba1 が RNS により SGT 化されることを見出した。また、アミノ酸置換型 Fba1 発現株の解析から、Cys112 が SGT 化部位であることが明らかになった (図 2A)。さらに、組換え精製 Fba1 をグルタチオンとジアミドを用いて化学的に SGT 化し、酵素活性を測定した結果から、Cys112 の SGT 化により Fba1 の酵素活性が抑制されることを明らかにした (図 2B)。Fba1 の SGT 化は、グルタレドキシシン Grx1 により脱修飾された。細胞内代謝物を解析したところ、Fba1 の基質であるフルクトース-1,6-二リン酸 (FBP)、ペントースリン酸回路 (PPP) の中間体である 6-ホスホグルコン酸 (6PG)、主に PPP で合成される NADPH 量が、RNS 処理により増加することを見出した (図 3)。さらに、Cys112 をセリンに置換した Fba1 を発現する酵母株は、RNS に対して感受性を示した。以上のことから、

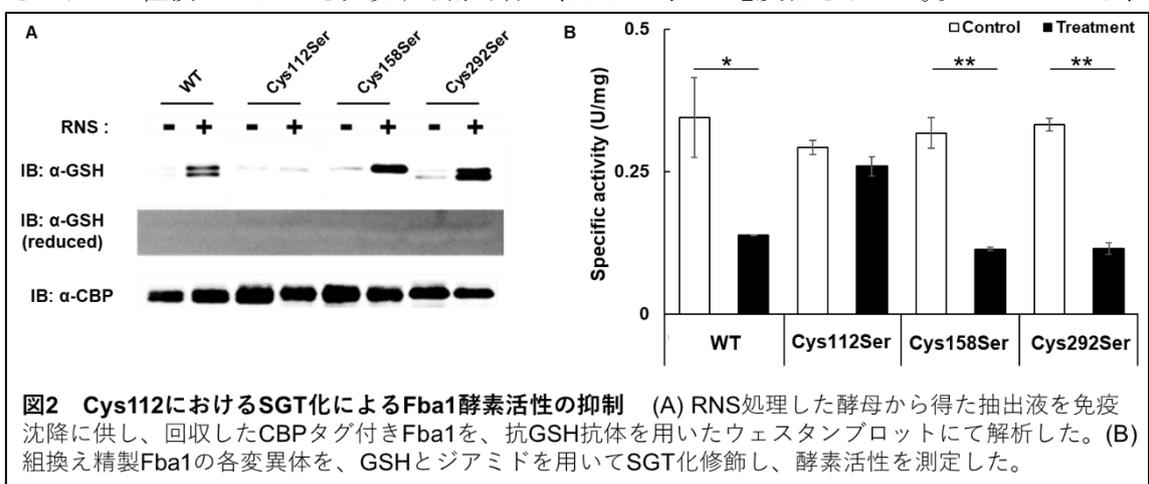


図2 Cys112におけるSGT化によるFba1酵素活性の抑制 (A) RNS処理した酵母から得た抽出液を免疫沈降に供し、回収したCBPタグ付きFba1を、抗GSH抗体を用いたウェスタンブロットにて解析した。(B) 組換え精製Fba1の各変異体を、GSHとジアミドを用いてSGT化修飾し、酵素活性を測定した。

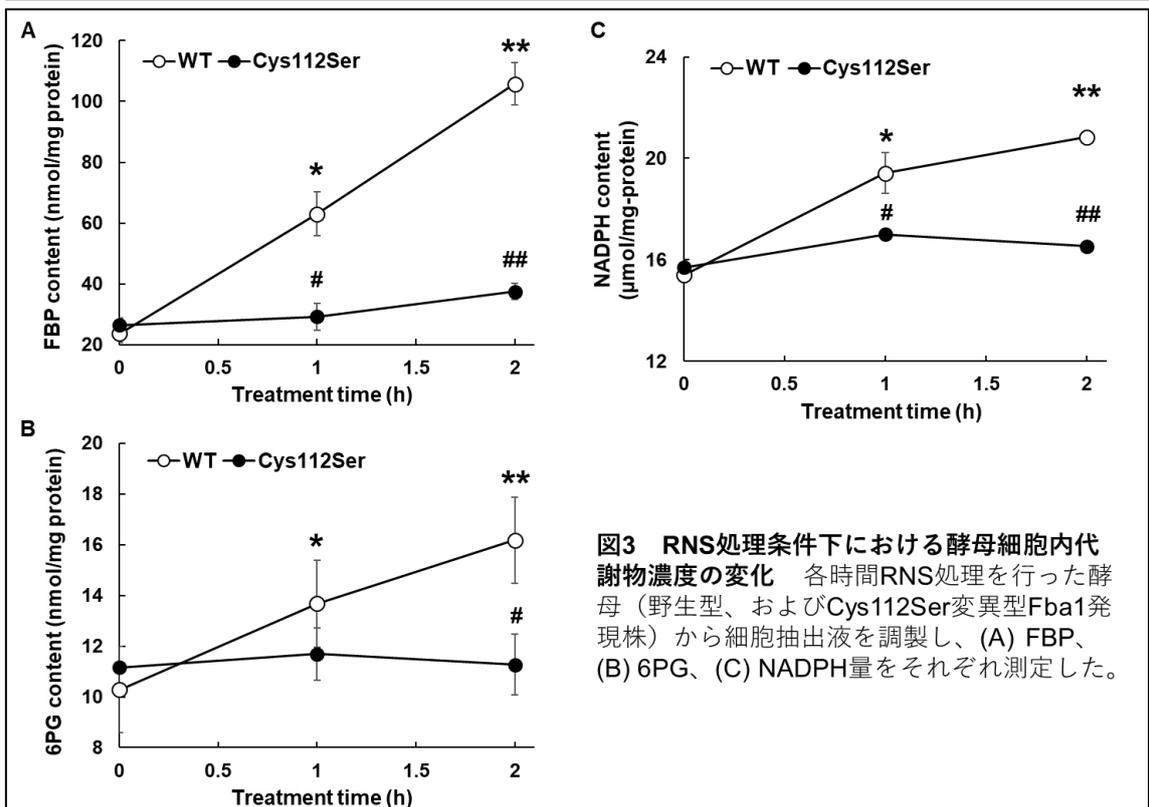


図3 RNS処理条件下における酵母細胞内代謝物濃度の変化 各時間RNS処理を行った酵母 (野生型、およびCys112Ser変異型Fba1発現株) から細胞抽出液を調製し、(A) FBP、(B) 6PG、(C) NADPH量をそれぞれ測定した。

RNS ストレス条件下では、酵母の Fba1 が SGT 化により阻害され、代謝フローが解糖系から PPP へと変化することで NADPH 量が増加し、NADPH 依存的なストレス耐性機構が活性化されることで、RNS ストレス耐性に寄与すると、結論付けた (図 4)。

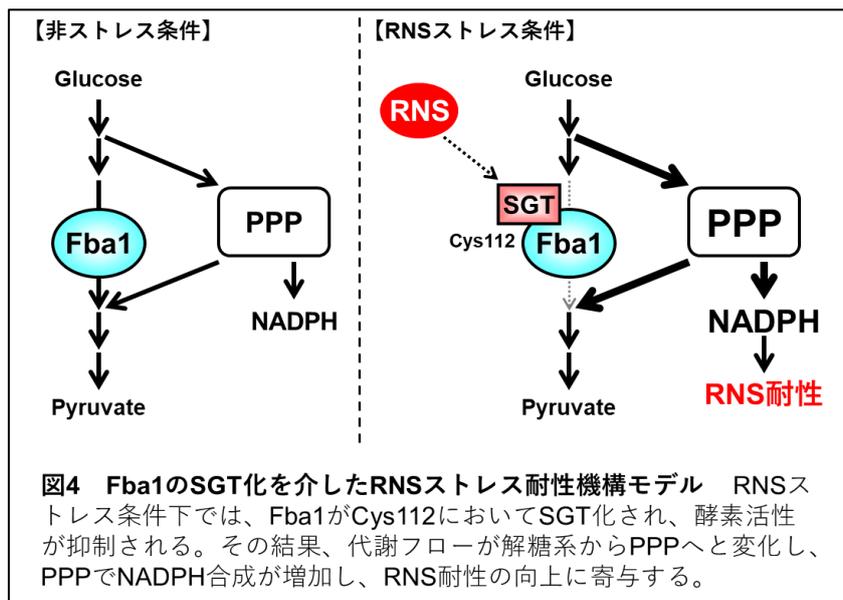


図4 Fba1のSGT化を介したRNSストレス耐性機構モデル RNS ストレス条件下では、Fba1がCys112においてSGT化され、酵素活性が抑制される。その結果、代謝フローが解糖系からPPPへと変化し、PPPでNADPH合成が増加し、RNS耐性の向上に寄与する。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計11件（うち査読付論文 11件／うち国際共著 1件／うちオープンアクセス 7件）

1. 著者名 Yoshikawa Yuki, Nasuno Ryo, Takagi Hiroshi	4. 巻 85
2. 論文標題 NADPH is important for isobutanol tolerance in a minimal medium of <i>Saccharomyces cerevisiae</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry	6. 最初と最後の頁 2084 ~ 2088
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/bbb/zbab115	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 Nasuno Ryo, Yoshioka Natsuko, Yoshikawa Yuki, Takagi Hiroshi	4. 巻 26
2. 論文標題 Cysteine residues in the fourth zinc finger are important for activation of the nitric oxide inducible transcription factor Fzf1 in the yeast <i>Saccharomyces cerevisiae</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Genes to Cells	6. 最初と最後の頁 823 ~ 829
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/gtc.12885	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 Nasuno Ryo, Suzuki Soma, Oiki Sayoko, Hagiwara Daisuke, Takagi Hiroshi	4. 巻 13
2. 論文標題 Identification and Functional Analysis of GTP Cyclohydrolase II in <i>Candida glabrata</i> in Response to Nitrosative Stress	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Microbiology	6. 最初と最後の頁 825121
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fmicb.2022.825121	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 Eknikom Supapid, Nasuno Ryo, Takagi Hiroshi	4. 巻 12
2. 論文標題 Molecular mechanism of ethanol fermentation inhibition via protein tyrosine nitration of pyruvate decarboxylase by reactive nitrogen species in yeast	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 4664
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-022-08568-4	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 Nasuno Ryo, Iwai Nozomi, Takagi Hiroshi	4. 巻 -
2. 論文標題 Development of a microtiter plate-based analysis method of nitric oxide dioxygenase activity	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 The Journal of General and Applied Microbiology	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) 10.2323/jgam.2021.07.001	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 Yoshikawa Yuki, Nasuno Ryo, Takagi Hiroshi	4. 巻 -
2. 論文標題 An NADPH independent mechanism enhances oxidative and nitrosative stress tolerance in yeast cells lacking glucose 6 phosphate dehydrogenase activity	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Yeast	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) 10.1002/yea.3558	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 Nasuno Ryo, Yoshikawa Yuki, Takagi Hiroshi	4. 巻 85
2. 論文標題 The analytical method to identify the nitrogen source for nitric oxide synthesis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry	6. 最初と最後の頁 211 ~ 214
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/bbb/zbaa046	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 Ohashi Masataka, Nasuno Ryo, Isogai Shota, Takagi Hiroshi	4. 巻 62
2. 論文標題 High-level production of ornithine by expression of the feedback inhibition-insensitive N-acetyl glutamate kinase in the sake yeast <i>Saccharomyces cerevisiae</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Metabolic Engineering	6. 最初と最後の頁 1 ~ 9
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ymben.2020.08.005	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 Anam Khairul、Nasuno Ryo、Takagi Hiroshi	4. 巻 10
2. 論文標題 A Novel Mechanism for Nitrosative Stress Tolerance Dependent on GTP Cyclohydrolase II Activity Involved in Riboflavin Synthesis of Yeast	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 6015
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-020-62890-3	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 Nasuno Ryo、Shino Seiya、Yoshikawa Yuki、Yoshioka Natsuko、Sato Yuichi、Kamiya Kohei、Takagi Hiroshi	4. 巻 598
2. 論文標題 Detection system of the intracellular nitric oxide in yeast by HPLC with a fluorescence detector	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Analytical Biochemistry	6. 最初と最後の頁 113707 ~ 113707
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ab.2020.113707	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 Nishimura Akira、Nasuno Ryo、Yoshikawa Yuki、Jung Minkyung、Ida Tomoaki、Matsunaga Tetsuro、Morita Masanobu、Takagi Hiroshi、Motohashi Hozumi、Akaike Takaaki	4. 巻 294
2. 論文標題 Mitochondrial cysteinyl-tRNA synthetase is expressed via alternative transcriptional initiation regulated by energy metabolism in yeast cells	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Biological Chemistry	6. 最初と最後の頁 13781 ~ 13788
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1074/jbc.RA119.009203	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 -

〔学会発表〕 計29件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 2件)

1. 発表者名 那須野 亮
2. 発表標題 酵母Saccharomyces cerevisiaeにおける一酸化窒素依存的な生命現象とその分子機構
3. 学会等名 第74回日本酸化ストレス学会・第21回日本N0学会合同学術集会「日本N0学会若手シンポジウム」(招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 吉川雄樹, 那須野 亮, 吉岡奈津子, 高木博史
2. 発表標題 酵母 <i>Saccharomyces cerevisiae</i> における一酸化窒素応答性転写因子Fzf1の活性化機構の解析
3. 学会等名 第74回日本酸化ストレス学会・第21回日本N0学会合同学術集会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 吉川雄樹, 那須野 亮, 高木 博史
2. 発表標題 酵母におけるペントースリン酸回路とイソブタノール耐性との関連性
3. 学会等名 第67回日本生化学会近畿支部例会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 示野誠也, 那須野 亮, 高木博史
2. 発表標題 酵母 <i>Saccharomyces cerevisiae</i> における翻訳後修飾を介した一酸化窒素の生理的役割の解析
3. 学会等名 第67回日本生化学会近畿支部例会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 鈴木崇真, 那須野 亮, 高木博史
2. 発表標題 日和見感染真菌 <i>Candida glabrata</i> におけるリボフラビン合成酵素GTP cyclohydrolase IIの機能解析
3. 学会等名 日本農芸化学会関西支部例会 (第515回講演会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 鈴木崇真, 那須野亮, 高木博史
2. 発表標題 日和見感染真菌Candida glabrataにおけるGTP cyclohydrolase IIの機能解析
3. 学会等名 酵母遺伝学フォーラム第54回研究報告会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 示野誠也, 那須野 亮, 高木博史
2. 発表標題 酵母における一酸化窒素依存的なS-グルタチオン化による代謝制御機構
3. 学会等名 日本農芸化学会2021年度西日本・中四国・関西支部合同大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 大橋正孝, 那須野 亮, 磯貝章太, 高木博史
2. 発表標題 清酒酵母におけるオルニチン高生産メカニズムの解明
3. 学会等名 第73回日本生物工学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 秋山慎太郎, 那須野亮, 高木博史
2. 発表標題 MAPK内チロシン残基におけるリン酸化修飾とニトロ化修飾の相互作用
3. 学会等名 第38回YEAST WORKSHOP
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 関夏咲, 那須野亮, 高木博史
2. 発表標題 ニトロレダクターゼFrm2およびHbn1の機能解析
3. 学会等名 第38回YEAST WORKSHOP
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 町田佳奈美, 那須野亮, 高木博史
2. 発表標題 ニトロ化タンパク質の探索と機能解析
3. 学会等名 第38回YEAST WORKSHOP
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 示野誠也, 那須野亮, 高木博史
2. 発表標題 酵母 <i>Saccharomyces cerevisiae</i> における解糖系酵素の一酸化窒素依存的なS-グルタチオン化修飾による代謝制御機構
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 鈴木崇真, 那須野亮, 老木紗予子, 萩原大祐, 高木博史
2. 発表標題 日和見感染真菌 <i>Candida glabrata</i> におけるGTP cyclohydrolase IIの機能解析
3. 学会等名 第44回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 鈴木崇真, 那須野亮, 老木紗予子, 萩原大祐, 高木博史
2. 発表標題 日和見感染真菌Candida glabrataにおけるリボフラビン合成初発酵素GTP cyclohydrolase IIの機能解析
3. 学会等名 日本農芸化学会関西支部第518回講演会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Supapid Eknikom, Ryo Nasuno, Hiroshi Takagi
2. 発表標題 Impact of tyrosine nitration on pyruvate decarboxylase activity and ethanol production
3. 学会等名 The 15th International Congress on Yeasts (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Seiya Shino, Ryo Nasuno, Hiroshi Takagi
2. 発表標題 Clarification of metabolic regulation model with nitric oxide via translational modifications
3. 学会等名 The 15th International Congress on Yeasts (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 那須野 亮, 鈴木 崇真, 高木博史
2. 発表標題 酵母Saccharomyces cerevisiaeに見出したリボフラビン合成経路依存的なアセトアルデヒド耐性機構の解析
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 吉川雄樹, 那須野 亮, 高木博史
2. 発表標題 Saccharomyces cerevisiaeにおける新規な一酸化窒素耐性機構の解析
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 示野誠也, 那須野 亮, 高木博史
2. 発表標題 酵母Saccharomyces cerevisiaeにおける一酸化窒素依存的な翻訳後修飾を介した代謝制御
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 鈴木 崇真, 那須野 亮, 高木博史
2. 発表標題 リボフラビン合成酵素GTP cyclohydrolase IIがCandida glabrataの病原性に及ぼす影響
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 那須野 亮, 高木博史
2. 発表標題 タンパク質チロシン残基ニトロ化修飾の消去酵素 denitrase の探索と解析
3. 学会等名 日本農芸化学会2021年度大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 示野誠也, 那須野 亮, 高木博史
2. 発表標題 酵母 <i>Saccharomyces cerevisiae</i> における翻訳後修飾を介した一酸化窒素の生理的役割の解明
3. 学会等名 日本農芸化学会2021年度大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 吉川雄樹, 那須野 亮, 高木博史
2. 発表標題 酵母におけるペントースリン酸回路とイソブタノール耐性との関連性
3. 学会等名 日本農芸化学会2021年度大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 示野誠也, 那須野 亮, 高木博史
2. 発表標題 酵母におけるタンパク質のS - グルタチオン化修飾の生理機能の解析
3. 学会等名 第73回日本酸化ストレス学会・第20回日本N0学会合同学術集会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 吉川雄樹, 那須野 亮, 高木博史
2. 発表標題 酵母の過酸化水素および一酸化窒素に対する防御機構と細胞内NADPHとの関連性の解析
3. 学会等名 第73回日本酸化ストレス学会・第20回日本N0学会合同学術集会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 吉川雄樹, 那須野 亮, 高木博史
2. 発表標題 NADPH量が制限された酵母細胞内における過酸化水素および一酸化窒素ストレス耐性機構
3. 学会等名 第93回日本生化学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 吉岡奈津子, 那須野 亮, 高木博史
2. 発表標題 酵母 <i>Saccharomyces cerevisiae</i> における転写因子Fzf1による細胞内NOレベルの調節機構
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 那須野 亮, Anam Khairul, 高木博史
2. 発表標題 酵母におけるリボフラビン合成系酵素依存的な新しい一酸化窒素耐性機構
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 吉川雄樹, 那須野 亮, 高木博史
2. 発表標題 酵母に見出した一酸化窒素合成に必要な補酵素の解析
3. 学会等名 日本農芸化学会2020年度大会
4. 発表年 2020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
---------	---------