

光合成微生物の環境応答遺伝子システムの解明

●大森 正之¹⁾ ◆池内 昌彦²⁾ ◆田畑 哲之³⁾ ◆小川晃男⁴⁾ ◆佐藤直樹²⁾

1) 埼玉大学理学部 2) 東京大学大学院総合文化研究科 3) かずさDNA研究所 4) 名古屋大学生物分子応答研究センター

〈研究の目的と進め方〉

2000年度

単細胞性シアノバクテリア *Synechocystis* sp. PCC 6803 の全ゲノムが1996年決定され、糸状性窒素固定型 *Anabaena* sp. PCC 7120の全ゲノムは2001年に決定される。これらの酸素発生型光合成微生物のポストゲノム解析として、網羅的な遺伝子機能解析、発現解析、植物との比較解析を進め、光合成生物の包括的な理解を目指す。

2001年度

シアノバクテリアを光合成微生物を代表する生物として捉え、光合成に関連した遺伝子とタンパク質システムの解明を目的とする。具体的には、すでに全ゲノムの決定が終了しており、遺伝子操作の容易な単細胞性の *Synechocystis* sp. PCC 6803を用いて、遺伝子の機能解析、発現解析、タンパク質の構造解析を統合的に進める。また、新たにゲノムが決定された糸状性窒素固定型シアノバクテリア *Anabaena* sp. PCC 7120のゲノム情報を加え、窒素固定や細胞分化との関連を踏まえた新規遺伝子の構造機能解析、発現解析を包括的に進める。

2002年度

シアノバクテリアは酸素発生型の原核光合成生物で、植物の祖先生物であるとともに、真正細菌のユニークな一群の生物である。1996年に全ゲノム情報が決定された単細胞性通性光合成型シアノバクテリア *Synechocystis* sp. PCC 6803と2001年に決定された窒素固定型糸状性シアノバクテリア *Anabaena* sp. PCC 7120の全ゲノム情報に基づいて、シアノバクテリアの遺伝子機能とタンパク質の構造機能を網羅的かつインタラクティブに解析する。さらに、単細胞性絶対光合成型シアノバクテリア *Synechococcus* sp. PCC 6301のゲノム解析と機能解析、原始シアノバクテリア *Gloeobacter violaceus*、好熱性シアノバクテリア *Thermosynechococcus elongatus*、原始紅藻 *Cyanidioschyzon merolae*のゲノムとの比較により共通・固有の遺伝子の解析を行ない、光合成機能を中心とした植物型生命の生命システムを理解する。

2003年度

単細胞性シアノバクテリア *Synechocystis* sp. PCC 6803と窒素固定型糸状性の *Anabaena* sp. PCC 7120を用いて、光合成、光受容、レドクス応答、走光性、窒素固定とヘテロシスト分化などのいくつか重要な減少にかかわる遺伝子の機能解析、発現解析、タンパク質の構造解析、比較ゲノム解析を統合的に進める。

2004年度

単細胞性シアノバクテリア *Synechocystis* sp. PCC 6803と窒素固定型糸状性の *Anabaena* sp. PCC 7120を用いて、遺伝子の機能解析、発現解析、タンパク質の構造解析、比較ゲノム解析を統合的に進める。他のシアノバクテリアのゲノム決定を受けた比較ゲノム解析を *in silico* だけでなく実験的にも進め、統合的な解析を目指す。

〈研究開始時の研究計画〉

2000年度

1. *Synechocystis*の変異体バンクの作製と網羅的な遺伝子破壊株の解析法を確立する。
2. すでに作製している *Synechocystis*の遺伝子破壊株の表現型を解析し、光合成や輸送体の機能を明らかにする。
3. 光合成の順化応答としての走光性にかかわる遺伝子群を同定し、シグナル伝達や光受容機構を明らかにする。
4. *Synechocystis*のORFアレイを利用して、さまざまな環境、ストレス、遺伝子破壊株における遺伝子発現への影響を網羅的に解析する。
5. シグナル伝達にかかわる因子の役割を、生化学的解析により明らかにし、その特異性や応答性を明らかにする。
6. *Anabaena*ゲノムに見いだされた特徴的な光受容体候補遺伝子の破壊株を作製し、機能を明らかにする。
7. シアノバクテリアやシロイヌナズナのゲノムプロジェクトの進行とともに急増しているアノテーション情報を整理してコミュニティに対して貢献を目指す。

2001年度

1. *Synechocystis*の機能解析：トランスポゾンによる遺伝子破壊株バンクを用いて、走光性、輸送系、光化学系の調節などに関わる光合成関連遺伝子システムの全貌を明らかにする。
2. *Synechocystis*の発現解析：マイクロアレイ解析をさらに進めて、環境変化に反応する遺伝子群を同定し、発現制御ネットワークの全容を解明する。
3. *Anabaena*の機能解析：決定されたゲノム情報に基づいて、*Synechocystis*には存在しない固有のDNA領域の欠失変異株を作成し、窒素固定、細胞分化（異型細胞の形成）、多細胞化に関わる遺伝子を同定する。
4. *Anabaena*の発現解析：作成中のアナバナチップを用いて、各種の環境応答条件で発現を解析する。
5. シアノバクテリアのタンパク質の構造機能解析：代表的な遺伝子の機能解析、構造予測などで注目された遺伝子産物を大腸菌やシアノバクテリアを用いて大量発現し、実験的に検証し、各種の解析の統合化を目指す。
6. 比較ゲノム解析の実験的検証：他の計画班と協力して、ゲノム解析が進行している他のシアノバクテリアや *Cyanidioschyzon*（原始紅藻）、シロイヌナズナ（高等植物）などのゲノム情報と比較し、光合成生物に共通する遺伝子の機能解析を *Synechocystis*や *Anabaena*で行なう。

2002年度

1. シアノバクテリアのタンパク質の構造機能解析：遺伝子の機能解析、発現解析、構造予測で注目された遺伝子産物を大腸菌やシアノバクテリアを用いて大量発現し、実験的に検証し、3次元構造解析と構造予測との統合化を目指す。
2. *Synechocystis*の機能解析：トランスポゾンによる遺伝子破壊株バンクを用いて、光化学系などの破壊株の

表現型の解析により、光合成関連遺伝子システムの全貌を明らかにする。

3. *Synechocystis*の発現解析：転写因子の破壊株を網羅的に作成し、マイクロアレイ解析によってその下流にある遺伝子を同定する。呼吸／光合成、光化学系、走光性、輸送系などの調節を引き起こす培養条件における遺伝子の網羅的解析を行ない、転写因子の調節ネットワークとの関係を明らかにする。
4. *Anabaena*の機能解析：決定されたゲノム情報に基づいて、*Synechocystis*には存在しない固有のDNA領域の欠失変異株を作成し、窒素固定、細胞分化、多細胞化に関わる遺伝子を探索する。
5. *Anabaena*の発現解析：すでに作成したアナベナの全ゲノム断片を貼り付けたアナベナアレイを用いて、窒素固定、乾燥などの環境応答条件での遺伝子の発現解析を行なう。
6. 比較ゲノム解析の実験的検証：ゲノム解析が進行している他のシアノバクテリアやCyanidioschyzon (原始紅藻)、ヒメツリガネゴケ (コケ植物) などのゲノム情報と比較し、光合成生物に共通する遺伝子の機能解析を*Synechocystis*や*Anabaena*で行なう。

2003年度

1. バイオインフォマティクス解析：シアノバクテリアを中心とした全生物のゲノム情報との比較から総合的なデータベースを確立する。
2. *Synechocystis*の機能解析：トランスポゾンによる遺伝子破壊株バンクを用いて、光合成関連遺伝子システムの全貌を明らかにする。
3. *Synechocystis*の発現解析：マイクロアレイ解析をさらに進めて、環境変化に応答する遺伝子群を同定し、発現制御ネットワークの全容を解明する。
4. *Anabaena*の機能解析：*Synechocystis*には存在しない固有のDNA領域の欠失変異株を作成し、窒素固定、細胞分化 (異型細胞の形成)、多細胞化に関わる遺伝子を同定する。
5. *Anabaena*の発現解析：アナベナチップ (セグメントアレイ) を用いて、各種の環境応答条件で発現を解析する。アナベナチップを解析するためのコンピュータソフトを開発する (北里大との共同研究)。進行中のオリゴDNAアレイ作製を進め、セグメントアレイと比較して解析する。
6. タンパク質の構造機能解析：代表的な遺伝子の機能解析、構造予測などで注目された遺伝子産物を大量発現し、実験的に検証するとともに、タンパク質の構造解析を進める。
7. 比較ゲノム解析の実験的検証：他のシアノバクテリアのゲノム情報と比較し、光合成生物に共通する遺伝子の機能解析を*Synechocystis*や*Anabaena*で行なう。

2004年度

1. バイオインフォマティクス解析：光合成生物に固有な遺伝子などの見直しを行ない、本研究で明らかになった遺伝子群を既知のものと比較検討したデータベースを構築する。シアノバクテリアに特徴的な遺伝子群 (PAS、GAF、ハイブリッド型2成分系) のカタログをつくり、詳しい *in silico* 解析をする。
2. *Synechocystis*の機能解析：環境応答に関わる因子の破壊株を作製し、そのマイクロアレイ解析と表現型の解析などから、新たな環境応答ネットワークの候補を洗い出す。
3. *Synechocystis*のネットワーク解析：これまでに洗い出された環境応答のセンサー、シグナル伝達、転写因

子の候補を生化学的に検証し、直接的な相互作用と間接的な相互作用を区別する。これらの解析によって、細胞運動や光合成装置の環境応答、とくに光やレドクス、化学物質に対する感知応答システムのクロストークも含めたネットワーク全容の解明をめざす。

4. *Anabaena*の発現機能解析：窒素固定条件や乾燥条件、光刺激などで誘導される遺伝子群に絞り、環境応答・細胞分化などに関わる遺伝子の同定を目指す。すでに作製した*Anabaena*オリゴアレイをもちいた解析から見いだされた新規遺伝子の欠失変異株を網羅的に作成し、そのマイクロアレイ解析と表現型の解析を行い、その機能を推定する。異型細胞が分化する窒素固定条件下における遺伝子発現の階層的な制御に関してマイクロアレイを用いて解析を行う。
5. タンパク質の構造機能解析：シアノバクテリアのゲノム情報から予測される固有の遺伝子を大腸菌もしくはシアノバクテリアを用いて発現させ、その機能やタンパク質の3次構造を明らかにする。

<研究期間の成果>

2000年度

1. *Synechocystis*の変異株バンクを用いた解析：総括班のサポートの下で、服部(理研)との共同で、約20000個のトランスポゾンタグを挿入したクローンを作成し、そのシーケンスを進めており、すでに全3000個の遺伝子のうち約1100個の破壊DNAを同定した。このDNAを用いて、新規遺伝子のスクリーニングを進めている。
2. これまでに作成した約450個の遺伝子破壊株 (HP: CyanoMutantで公開中) を用いた解析より、鉄イオンの輸送体とその発現にかかわる遺伝子群を同定した (図1)。遺伝子の多重破壊株の解析より、slr0513, slr1295, slr0327, slr1878がABC型の3価の鉄イオン輸送体のサブユニットをコードすることを明らかにした (文献1, 10, 11)。なお、鉄イオン濃縮は、海洋における光合成生物の生態的律速因子として、非常に重要である。
3. 2の遺伝子破壊株を用いて、形質転換にかかわる新規遺伝子comA、形質転換とtwitching運動にかかわる、型様線毛サブユニットの新規遺伝子pilA1, pilB1, pilT1、線毛形成因子pilM, pilN, pilO, pilQ, pilD、走光性の光受容体pisJ1, pisA、走光性の調節にかかわる遺伝子pisG, pisH, pilI, pilJ2, pilL、運動性を調節するシグナル伝達因子spkA, spkB、運動性を調節する転写因子lexA, sycrplなど多数 (図2) を同定した (文献2, 5, 17, 30, 32, 47, 54, 57)。植物と共通の光受容体の同定やこれまで全く不明だったシアノバクテリアの走光性や滑走運動にかかわる遺伝子の同定に有力な手段を提供している。
4. 発現制御ネットワーク解析：*Synechocystis*のアレイを用いて、強光、低炭酸ガス、富栄養、乾燥などの環境条件で発現する遺伝子を解析し、多数の新規遺伝子を見いだした (文献4, 15, 36)。また、*Anabaena*の遺伝子解析のために、約2400個のシーケンスクローンを選抜し、マイクロアレイを作成し、解析条件を検討している。
5. プロテオーム解析：シアノバクテリアは真核型タンパク質キナーゼ遺伝子やタンパク質ホスファターゼ遺伝子を多数もっているが、そのシグナル伝達系やリン酸化タンパク質の検出を試みた。また、真核生物型プロテインキナーゼ遺伝子をすべて大腸菌で発現させ、多くでプロテインキナーゼ活性を確認し (SpkA, SpkB, SpkC, SpkD, SpkF)、SpkAの生理的基質を推定した (文献6, 19, 38)。今後、真核生物型タンパク質リン酸化・脱

リン酸化によるシグナル伝達経路にかかわる全遺伝子産物の同定を進めている。

6. *Anabaena*の機能解析：植物と共通の光受容体フィトクロム様の遺伝子11個をすべてクローニングし、その破壊株を作成した。その表現型の解析を進めている。
7. 植物の光合成系における調節機構との比較：田畑（かずさDNA研）らとの共同で、光合成生物のゲノム比較、再解析のためのシンポジウムを企画した。*Anabaena* sp. PCC 7120のゲノム解析と比較ゲノム解析を進めている。

2001年度

1. *Synechocystis*の発現解析プロジェクト：*Synechocystis* sp. PCC6803を用いて、脱水・乾燥ストレスで発現調節を受ける遺伝子の探索を行った。DNAマイクロアレイを用いて解析したところ、34℃、1時間の乾燥で、全ORFの約5%のORFに発現量の変化が認められた。他のORFを含めて、乾燥、塩および浸透圧の3つのストレスと遺伝子発現との関連性を調べ、遺伝子間の発現制御のつながりを解析した。マンガンは光化学系2で必須の金属であり、マンガン濃度で調節される特定の輸送体により輸送されていることを示した(文献18, 25)。
2. *Anabaena*マイクロアレイプロジェクト：ゲノムシーケンスに用いた約3 k bpのDNA断片を約2500スポットしたセグメントDNAマイクロアレイを作成した。アレイの作成はかずさDNA研究所の田畑研究室と九州大学の久原研究室の全面的な協力のもとに行われた。このアレイを用いて、温度および窒素栄養条件の変化に応答した遺伝子の発現の検出に有効であることを示した(文献51)。
3. シアノバクテリアタンパク質の構造機能解析プロジェクト：フラビン色素タンパク質、アデニル酸シクラーゼ、ホスホジエステラーゼ、プロテインキナーゼ等を発現精製し、その生化学的解析を行った(文献3, 7, 16, 27, 31, 60)。
4. バイオインフォマティクスプロジェクト：ゲノム情報をもとに、いくつかの解析プログラムをWebサイトを利用して目的タンパク質の構造予測を行い、得られた構造情報からさらに機能予測を行った(名大・郷研究室、北里大・梅山研究室、遺伝研・西川研究室との共同研究、文献17)。特に信号伝達に関与するタンパク質を構成するGAF、PAS領域について詳細に検討した結果、これらの領域は*Anabaena*に特徴的に多く含まれることが明らかになった(図3、文献12)。

2002年度

1. *Synechocystis*の機能解析：環境応答に関わる2成分制御系のセンサー、レギュレーター、セリン/トレオニンキナーゼ、転写因子、シグマ因子(*sigA*, *sigF*)などについて遺伝子破壊株を作製し、表現形の解析、マイクロアレイ解析、ゲルモビリティシフト解析をおこなった。その結果、細胞の運動に関与する線毛の遺伝子群(*pilA10*, *pilA11*, *pilA12*, *slr2018*, *pilD*)の同定に成功した。さらに、他のバクテリアのべん毛運動の調節因子に相同性を示す遺伝子から構成される遺伝子クラスター(*patA*)や、走光性に関わる光受容体とシグナル伝達因子をコードする遺伝子クラスター(*pixA*, *nixB*, *nixC*)の存在も明らかにした。光センサーと推定されるフラビン結合タンパク質の結晶解析を進めている。無機炭素輸送系の遺伝子を多数同定した(図7、文献14, 28, 39, 41)。
2. *Anabaena*の機能解析：既に作製されたアナバネセグ

メントDNAマイクロアレイを用いて環境ストレスに応答する遺伝子発現の制御について解析した。窒素飢餓条件では、窒素固定に関連する遺伝子の発現が見られ、それらの遺伝子は互いに染色体上で近接して存在していること(遺伝子アイランドの形成)が明らかとなった(図4左、文献51)。さらにヘテロシストへと細胞を分化させる一連の遺伝子もこの条件下で発現した。乾燥ストレスに対しては、数多くの遺伝子の発現が調節され、このストレスが複合的な影響をラン藻の細胞に与えている事が示された。特にトレハロースの合成、分解に関わる酵素をコードする遺伝子の発現が乾燥初期に大幅に促進された。一方、光合成に関する遺伝子群の発現は抑制を受けた。窒素固定関係の遺伝子の発現は大きな変化を見せなかった(文献44)。*Anabaena*の光センサーとしては、遠赤色光の受容体として*AphC*の同定に成功した。野生株は遠赤色光照射により細胞内cAMP濃度を上昇させるが、この遺伝子の破壊株ではcAMPレベルは変化しなかった。*AphC*は遠赤色光のシグナルをアデニル酸シクラーゼに伝達することが示された(文献26, 48, 54)。

3. 比較ゲノム解析として、好熱性シアノバクテリア *Thermosynechococcus elongatus* BP-1のゲノムを決定した(文献21)。

2003年度

1. バイオインフォマティクス解析：シアノバクテリアの環境応答に関わるPAS、GAFスーパーファミリーの解析をおこない、その特徴を明らかにした(文献46)。
2. *Synechocystis*の発現・機能解析：活性酸素ストレスと光効果の波長依存性を中心にさまざまな条件での遺伝子発現を野生株、転写因子破壊株、光受容体破壊株のDNAマイクロアレイ解析によって明らかにした。候補遺伝子の破壊株の解析とタンパク質の解析により、新たな活性酸素センサー3個(*prxR*, *surfR*, *bcpR*)、光受容体1個(*pixA*)を明らかにした(文献45, 62)。また、未同定の転写因子の解析から、6個の因子の標的を推定した。赤色光で発現誘導される*cpcG2*の機能解析により、光合成のアンテナ色素複合体の新規調節系とアンテナ超複合体の構造形成におけるその*CpcG2*タンパク質の役割を明らかにした(文献65, 66)。酸性での遺伝子誘導を明らかにした(文献67)。
3. *Anabaena*の発現・機能解析：糸状性窒素固定ラン藻の*Anabaena* sp. PCC7120のセグメントDNAマイクロアレイを用いて、塩ストレス、窒素ストレス、低温ストレス、乾燥ストレスおよび遠赤色光などの環境変動受容体およびその信号伝達系の解析を行った。塩ストレスにおいては、NaClの添加によって細胞内cAMPレベルは上昇することが判明した。このcAMPの上昇は、二成分制御系のドメインを複数もつアデニル酸シクラーゼである*CyaC*を介して行われることを明らかにした。また、NaCl誘導性cAMPシグナリングによって発現が誘導される遺伝子を推定し、NaClによって特異的に誘導されるプロモーターの存在を確認した(文献63)。低温応答遺伝子については、これらの遺伝子の温度依存的な発現が、5'非翻訳領域による転写産物の安定化により調節されていることを明らかにした(文献58, 59)。乾燥ストレス実験においては、乾燥によりまずトレハロース代謝系の遺伝子の発現が促進され、その後蔗糖代謝の遺伝子の発現が上昇することを明らかにした。
4. タンパク質の構造機能解析：これまでに走光性の光受容体と同定したフラビン結合型青色光受容体を大腸

菌で発現させ、結晶化し、その立体構造をほぼ明らかにした。現在解析中の新規フラビンタンパク質の発現系を検討し、ドメインを分割して発現精製できることを示した。

5. 比較ゲノム解析の実験的検証：原始的なシアノバクテリア *Gloeobacter violaceus* PCC 7421の全ゲノムを決定し、系統的位置と遺伝子組成の特徴を明らかにした(文献71)。遺伝子のゲノム比較のためのクラスタリング方式を決定し、光合成とハウスキープ遺伝子で異なるクラスタリングを示すことを見いだした。板谷(三菱生命研)と共同して、*Synechocystis*のゲノムDNAを枯草菌に大量導入する実験系を確立した(文献37)。

2004年度

1. *Anabaena*のオリゴDNAマイクロアレイを作製した。これによって従来型のセグメントDNAマイクロアレイの結果が正しいことと、より詳しく発現を解析できることが判明した(図4)。
2. 光で発現調節されるCpcG2タンパク質が光合成のエネルギー分配において新規の経路のレギュレーターであることを示した。新規フラビン結合型青色光受容体PixDの結晶解析(2.0Å分解能)に成功した。立体構造に基づいて、部位特異変異株を多数作製し、光反応の特性を解析して、その特異な光反応に特定の水素結合ネットワークがかかわっていることを示した(図8, 文献64)。酵母2ハイブリッドスクリーニングによりPixDと相互作用するタンパク質SyPixEを見だし、その相互作用が光照射で解離されることを酵母の系とプルダウンで示した(文献61, 62, 68)。
3. 好熱性シアノバクテリアの形質転換法を確立した(文献42, 50)。光化学系2の遺伝子の網羅的な破壊株を作製し解析した。新規チトクロムc550をコードするpsbVを見だし、系2の活性に必要であること(文献9)、psbX破壊株では系2の活性の一部が損なわれた(文献8)。psbTc破壊株ではPSII-Mの結合が失われ(文献43)、psbH破壊株ではPSII-Xの結合が失われた(文献70)。
4. 転写因子の結合配列を詳しく解析し、cAMPによる調節機構を明らかにした(文献49, 52)。
5. 新規光受容体PixJ1をシアノバクテリアより単離し、青吸収型と緑吸収型の相互変換を示す新しい光受容体であることを示した(文献56, 57)。
6. cAMPによる遺伝子発現制御機構のほぼ全貌を明らかにした(図9、文献47, 52, 54, 60, 63)。

<国内外での成果の位置づけ>

2000年度

Synechocystis, *Anabaena*ともに世界に先駆けて研究プロジェクトが推進されており、この分野の世界的な牽引的役割をつとめている。これまでは、アメリカが中心で展開してきたが、2000年の日米セミナーでは日本側の積極的な提示が強く印象づけた。

2001年度

網羅的遺伝子破壊とマイクロアレイ解析の方法論が確立し、順調に成果が出ており、世界的にもこの分野でのゲノムプロジェクトとポストゲノムプロジェクトの気運が高まってきている。

2002年度

現在シアノバクテリアのゲノム解析は12種にわたってほぼ全ゲノムシーケンスが決定されつつあり、そのうちの5種類については日本で行われた。我々はシネコキスティスとアナベナの遺伝子マイクロアレイを作成し、遺伝子

発現の調整機構を解明しようとしている。これら一連の研究は世界的にも我々日本の研究グループが先行している。これからも研究者相互に連携を強め、一層の研究の展開をはかる必要があると思われる。

2003年度

ポストゲノム解析として、複数種の横断的解析、発現・機能・構造解析・比較ゲノム解析を並行して進めており、独自の地位を確立している。海外では、*Anabaena*近縁種のゲノム解析などで力を注いでいるが、進んでいない。

2004年度

*Synechocystis*のポストゲノム解析とくにセンサーやシグナル伝達において、新境地を開いてきたことは国際会議でも高く評価された。窒素固定やヘテロシスト分化など高度な細胞分化を示す*Anabaena*ではアレイ解析で独壇場となっており、次々と新しい遺伝子の同定が高く評価されている。

<達成できなかったこと、予想外の困難、その理由>

2000年度

*Anabaena*遺伝子破壊システムの整備が不十分だった。親株として、シーケンスを進めているはずの株を標準として用いることにした。

2001年度

*Anabaena*ノックアウトプロジェクト：すでにいくつかの遺伝子の破壊は行われているが、網羅的遺伝子破壊の戦略は未だ定まっておらず、プロジェクトが軌道に乗ったとは言えない状態である。

*Anabaena*マイクロアレイプロジェクト：当初自分たちでスポットしたアレイはスポットの並びが一樣でなく、十分な性能が出なかった。2回目に九州大の久原研にお願いしたところ非常に優秀なアレイができあがった。アレイの作製にはかなり熟練した技術が必要であることを痛感した。

2002年度

研究は大皆順調に進んでいると思われる。しかしながら突然変異体の作成は形質転換の難しさなどにより必ずしも目的の数値を達成できたとは言えず、今後も少しずつ増やしていく努力が必要であろう。バイオインフォマティクスの情報処理に関しては新たなツール開発などが今後必要になってくると考えられる。

2003年度

*Anabaena*アレイは、セグメントアレイ、オリゴアレイともに技術的な問題があり、十分な解析に供することができなかったため、解析が遅れた。次年度の重要課題である。

2004年度

多くの遺伝子の機能解析として、遺伝子産物の網羅的な生化学解析、構造解析を進めたが、方法論の整備がやや不十分であった。

<今後の課題>

2000年度

*Anabaena*のマイクロアレイを作製し、さまざまな環境条件、ストレス条件などでの解析を行う。当面は、シーケンス決定に用いたDNAクローンをを用いて、自前で作製する方針である。

2001年度

1. *Synechocystis*のノックアウトプロジェクト、マイクロアレイプロジェクトをさらに押し進め遺伝子ネットワークの全貌を解明する。

2. バイオインフォマティクスプロジェクトを進展させ、既存のさまざまなデータベースを組み合わせて目的横断型のユニークなデータベースを構築し、ゲノミクスの完成を目指す。
3. このような目的を達成するためには、研究者相互の密接な協力関係の構築が必須となる。そのためには具体的な研究テーマの設定と横断的な研究計画が是非必要である。現在新しく作られたマイクロアレイを何カ所かの研究室で有機的に利用し、無駄の無いデータの集積を計画している。
4. 比較ゲノム解析として、好熱性シアノバクテリア *Thermosynechococcus elongatus* BP-1のゲノムの決定を目指す。

2002年度

これまでに得られたゲノム情報をもとに未だ完成していない生物種を越えたゲノム比較から生命システムとしての二成分制御系の実体の解明を行っていかねばならない。また大腸菌、枯草菌、シアノバクテリアを中心とする微生物ゲノム情報データベースの整備を行なっていくことが必要であろう。このために、祖先型シアノバクテリア *Gloeobacter violaceus* PCC 7421のゲノム解析を進める予定である。

2003年度

1. プロジェクトの締めくくりとしては、環境応答のシグナル伝達のネットワークを網羅的にあきらかにすることが重要な課題である。
2. 比較ゲノム解析とこれまでの発現・機能解析を結びつけるシアノバクテリア種内、種間の総合ネットワークの構築が最終課題である。

2004年度

シアノバクテリアの研究の展開には、特定の種 (*Synechocystis* や *Anabaena* など) だけでなく、多様なゲノムと生活環をもっているその他のシアノバクテリアの種のゲノム解析が必要であることが痛感された。データベースの維持拡充、アレイ解析や遺伝子機能解析などにも、シアノバクテリアの多様性を生かす展開が必要である。タンパク質の機能、構造解析を進めることで、遺伝子の機能解析が大きく進むことが示された。2成分制御系や光センサーなどの遺伝子の機能推定をより直接的な制御、活性調節と間接的なものを識別することで、具体的な細胞内シグナル伝達ネットワークの解明につながるといえる。これを効率的に進めていくことが、今後の課題であろう。

〈研究期間の全成果公表リスト〉

- 1) 論文/プロシーディング (査読付きのものに限る)
1. (0203021746)
Katoh H, Grossman AR, Hagino N & Ogawa T (2000) A gene of *Synechocystis* sp. strain PCC 6803 encoding a novel iron transporter. *J Bacteriol* 182, 6523-4.
2. (0210082021)
Yoshihara S, Suzuki F, Fujita H, Geng XX & Ikeuchi M (2000) Novel putative photoreceptor and regulatory genes Required for the positive phototactic movement of the unicellular motile cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Cell Physiol* 41, 1299-304.
3. (0602091843)
Yoshimura H, Hisabori T, Yanagisawa S & Ohmori M (2000) Identification and characterization of a novel cAMP receptor protein in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *J Biol Chem* 275, 6241-

- 6245.
4. (0202271252)
Hihara Y, Kamei A, Kanehisa M, Kaplan A & Ikeuchi M (2001) DNA microarray analysis of cyanobacterial gene expression during acclimation to high light. *Plant Cell* 13, 793-806.
5. (0202261652)
Ikeuchi M & Tabata S (2001) *Synechocystis* sp. PCC 6803 - a useful tool in the study of the genetics of cyanobacteria. *Photosynth Res* 70, 73-83.
6. (0202271231)
Kamei A, Yuasa T, Orikawa K, Geng XX & Ikeuchi M (2001) A eukaryotic-type protein kinase, SpkA, is required for normal motility of the unicellular cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC 6803. *J Bacteriol* 183, 1505-10.
7. (0202261521)
Kasahara M, Unno T, Yashiro K & Ohmori M (2001) CyaG, a novel cyanobacterial adenylyl cyclase and a possible ancestor of mammalian guanylyl cyclases. *J Biol Chem* 276, 10564-10569.
8. (0202271153)
Katoh H & Ikeuchi M (2001) Targeted disruption of *psbX* and biochemical characterization of photosystem II complex in the thermophilic cyanobacterium *Synechococcus elongatus*. *Plant Cell Physiol* 42, 179-88.
9. (0202271404)
Katoh H, Itoh S, Shen JR & Ikeuchi M (2001) Functional analysis of *psbV* and a novel c-type cytochrome gene *psbV2* of the thermophilic cyanobacterium *Thermosynechococcus elongatus* strain BP-1. *Plant Cell Physiol* 42, 599-607.
10. (0203021740)
Katoh H, Hagino N, Grossman AR & Ogawa T (2001) Genes essential to iron transport in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC 6803. *J Bacteriol* 183, 2779-84.
11. (0203021755)
Katoh H, Hagino N & Ogawa T (2001) Iron-binding activity of FutA1 subunit of an ABC-type iron transporter in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. Strain PCC 6803. *Plant Cell Physiol* 42, 823-7.
12. (0202251742)
Ohmori M, Ikeuchi M, Sato N, Wolk P, Kaneko T, Ogawa T, Kanehisa M, Goto S, Kawashima S, Okamoto S, Yoshimura H, Katoh H, Fujisawa T, Ehira S, Kamei A, Yoshihara S, Narikawa R & Tabat S (2001) Characterization of genes encoding multi-domain proteins in the genome of the filamentous nitrogen-fixing cyanobacterium *Anabaena* sp. strain PCC 7120. *DNA Res* 8, 271-84.
13. (0202271103)
Satoh S, Ikeuchi M, Mimuro M & Tanaka A (2001) Chlorophyll b expressed in cyanobacteria functions as a light-harvesting antenna in photosystem I through flexibility of the proteins. *J Biol Chem* 276, 4293-7.
14. (0203021710)
Shibata M, Ohkawa H, Kaneko T, Fukuzawa H, Tabata S, Kaplan A & Ogawa T (2001) Distinct constitutive and low-CO₂-induced CO₂ uptake systems in cyanobacteria: genes involved and their phylogenetic relationship with

- homologous genes in other organisms. *Proc Natl Acad Sci U S A* 98, 11789-94.
15. (0202271448)
Sonoike K, Hihara Y & Ikeuchi M (2001) Physiological significance of the regulation of photosystem stoichiometry upon high light acclimation of *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Cell Physiol* 42, 379-84.
 16. (0202251756)
Tada T, Sekimoto H & Ohmori M (2001) Biochemical characterization of an adenylate cyclase, *CyaB1*, in the cyanobacterium *Anabaena* sp. strain PCC 7120. *J Plant Res* 114, 387-394.
 17. (0202261631)
Yoshihara S, Geng X, Okamoto S, Yura K, Murata T, Go M, Ohmori M & Ikeuchi M (2001) Mutational analysis of genes involved in pilus structure, motility and transformation competency in the unicellular motile cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Cell Physiol* 42, 63-73.
 18. (0304301816)
Bhattacharyya-Pakrasi M, Pakrasi HB, Ogawa T & Aurora R (2002) Manganese transport and its regulation in bacteria. *Biochem Soc Trans* 30, 768-70.
 19. (0210081930)
Kamei A, Yuasa T, Geng X & Ikeuchi M (2002) Biochemical examination of the potential eukaryotic-type protein kinase genes in the complete genome of the unicellular cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *DNA Res* 9, 71-8.
 20. (0304302049)
Kashino Y, Koike H, Yoshio M, Egashira H, Ikeuchi M, Pakrasi HB & Satoh K (2002) Low-molecular-mass polypeptide components of a photosystem II preparation from the thermophilic cyanobacterium *Thermosynechococcus vulcanus*. *Plant Cell Physiol* 43, 1366-73.
 21. (0304302128)
Nakamura Y, Kaneko T, Sato S, Ikeuchi M, Katoh H, Sasamoto S, Watanabe A, Iriguchi M, Kawashima K, Kimura T, Kishida Y, Kiyokawa C, Kohara M, Matsumoto M, Matsuno A, Nakazaki N, Shimpo S, Sugimoto M, Takeuchi C, Yamada M & Tabata S (2002) Complete genome structure of the thermophilic cyanobacterium *Thermosynechococcus elongatus* BP-1. *DNA Res* 9, 123-30.
 22. (0305011401)
Nishimura R, Ohmori M & Kawaguchi M (2002) The novel symbiotic phenotype of enhanced-nodulating mutant of *Lotus japonicus*: astray mutant is an early nodulating mutant with wider nodulation zone. *Plant Cell Physiol* 43, 853-9.
 23. (0305011434)
Nishimura R, Ohmori M, Fujita H & Kawaguchi M (2002) A *Lotus* basic leucine zipper protein with a RING-finger motif negatively regulates the developmental program of nodulation. *Proc Natl Acad Sci U S A* 99, 15206-10.
 24. (0305011440)
Nishimura R, Hayashi M, Wu GJ, Kouchi H, Imaizumi-Anraku H, Murakami Y, Kawasaki S, Akao S, Ohmori M, Nagasawa M, Harada K & Kawaguchi M (2002) HARI mediates systemic regulation of symbiotic organ development. *Nature* 420, 426-9.
 25. (0304302003)
Ogawa T, Bao DH, Katoh H, Shibata M, Pakrasi HB & Bhattacharyya-Pakrasi M (2002) A two-component signal transduction pathway regulates manganese homeostasis in *Synechocystis* 6803, a photosynthetic organism. *J Biol Chem* 277, 28981-6.
 26. (0305011353)
Ohmori M, Terauchi K, Okamoto S & Watanabe M (2002) Regulation of cAMP-mediated photoregulation by a phytochrome in the cyanobacterium *Anabaena cylindrica*. *Photochem Photobiol* 75, 675-9.
 27. (0305011430)
Okamoto S & Ohmori M (2002) The cyanobacterial PilT protein responsible for cell motility and transformation hydrolyzes ATP. *Plant Cell Physiol* 43, 1127-36.
 28. (0305011720)
Shibata M, Katoh H, Sonoda M, Ohkawa H, Shimoyama M, Fukuzawa H, Kaplan A & Ogawa T (2002) Genes essential to sodium-dependent bicarbonate transport in cyanobacteria: function and phylogenetic analysis. *J Biol Chem* 277, 18658-64.
 29. (0404160154)
Stracke S, Kistner C, Yoshida S, Mulder L, Sato S, Kaneko T, Tabata S, Sandal N, Stougaard J, Szczyglowski K & Parniske M (2002) A plant receptor-like kinase required for both bacterial and fungal symbiosis. *Nature* 417, 959-62.
 30. (0202281802)
Yoshihara S, Geng X & Ikeuchi M (2002) pilG Gene cluster and split pilL genes involved in pilus biogenesis, motility and genetic transformation in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Cell Physiol* 43, 513-21.
 31. (0202271725)
Yoshimura H, Yoshihara S, Okamoto S, Ikeuchi M & Ohmori M (2002) A cAMP receptor protein, SYCRP1, is responsible for the cell motility of *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Cell Physiol* 43, 460-463.
 32. (0202271744)
Yoshimura H, Yanagisawa S, Kanehisa M & Ohmori M (2002) Screening for the target gene of cyanobacterial cAMP receptor protein SYCRP1. *Mol Microbiol* 43, 843-853.
 33. (0404101318)
Ehira S, Ohmori M & Sato N (2003) Genome-wide expression analysis of the responses to nitrogen deprivation in the heterocyst-forming cyanobacterium *Anabaena* sp. strain PCC 7120. *DNA Res* 10, 97-113.
 34. (0404101332)
Ehira S, Hamano T, Hayashida T, Kojima K, Nakamoto H, Hiyama T, Ohmori M, Shivaji S & Sato N (2003) Conserved temperature-dependent expression of RNA-binding proteins in cyanobacteria with different temperature optima. *FEMS Microbiol Lett* 225, 137-42.
 35. (0304301735)
Helman Y, Tchernov D, Reinhold L, Shibata M, Ogawa T, Schwarz R, Ohad I & Kaplan A (2003) Genes encoding A-type flavoproteins are essential for

- photoreduction of O₂ in cyanobacteria. *Curr Biol* 13, 230-5.
36. (0304301732)
Hihara Y, Sonoike K, Kanehisa M & Ikeuchi M (2003) DNA microarray analysis of redox-responsive genes in the genome of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC 6803. *J Bacteriol* 185, 1719-25.
 37. (0404091409)
Itaya M, Fujita K, Ikeuchi M, Koizumi M & Tsuge K (2003) Stable positional cloning of long continuous DNA in the *Bacillus subtilis* genome vector. *J Biochem (Tokyo)* 134, 513-9.
 38. (0304301808)
Kamei A, Yoshihara S, Yuasa T, Geng X & Ikeuchi M (2003) Biochemical and functional characterization of a eukaryotic-type protein kinase, SpkB, in the cyanobacterium, *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Curr Microbiol* 46, 296-301.
 39. (0305011911)
Ogawa T & Kaplan A (2003) Inorganic carbon acquisition systems in cyanobacteria. *Photosynth Res* 77, 105-15.
 40. (0305011454)
Tada T, Ohmori M & Iida H (2003) Molecular dissection of the hydrophobic segments H3 and H4 of the yeast Ca²⁺ channel component Mid1. *J Biol Chem* 278, 9647-54.
 41. (0404160050)
Asayama M, Imamura S, Yoshihara S, Miyazaki A, Yoshida N, Sazuka T, Kaneko T, Ohara O, Tabata S, Osanai T, Tanaka K, Takahashi H & Shirai M (2004) SigC, the group 2 sigma factor of RNA polymerase, contributes to the late-stage gene expression and nitrogen promoter recognition in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC 6803. *Biosci Biotechnol Biochem* 68, 477-87.
 42. (0404091427)
Iwai M, Katoh H, Katayama M & Ikeuchi M (2004) Improved genetic transformation of the thermophilic cyanobacterium, *Thermosynechococcus elongatus* BP-1. *Plant Cell Physiol* 45, 171-5.
 43. (0602092100)
Iwai M, Katoh H, Katayama M & Ikeuchi M (2004) PSII-Tc protein plays an important role in dimerization of photosystem II. *Plant Cell Physiol* 45, 1809-16.
 44. (0404101218)
Katoh H, Asthana RK & Ohmori M (2004) Gene expression in the cyanobacterium *Anabaena* sp. PCC7120 under desiccation. *Microb Ecol* 47, 164-174.
 45. (0404091446)
Kobayashi M, Ishizuka T, Katayama M, Kanehisa M, Bhattacharyya-Pakrasi M, Pakrasi HB & Ikeuchi M (2004) Response to oxidative stress involves a novel peroxiredoxin gene in the unicellular cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Cell Physiol* 45, 290-9.
 46. (0602091850)
Narikawa R, Okamoto S, Ikeuchi M & Ohmori M (2004) Molecular evolution of PAS domain-containing proteins of filamentous cyanobacteria through domain shuffling and domain duplication. *DNA Res* 11, 69-81.
 47. (0602091853)
Ohmori M & Okamoto S (2004) Photoresponsive cAMP signal transduction in cyanobacteria. *Photochem Photobiol Sci* 3, 503-511.
 48. (0602091855)
Okamoto S, Kasahara M, Kamiya A, Nakahira Y & Ohmori M (2004) A phytochrome-like protein AphC triggers the cAMP signaling induced by far-red light in the cyanobacterium *Anabaena* sp. strain PCC7120. *Photochem Photobiol* 80, 429-33.
 49. (0602091857)
Omagari K, Yoshimura H, Takano M, Hao D, Ohmori M, Sarai A & Suyama A (2004) Systematic single base-pair substitution analysis of DNA binding by the cAMP receptor protein in cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *FEBS Lett* 563, 55-8.
 50. (0404160100)
Onai K, Morishita M, Kaneko T, Tabata S & Ishiura M (2004) Natural transformation of the thermophilic cyanobacterium *Thermosynechococcus elongatus* BP-1: a simple and efficient method for gene transfer. *Mol Genet Genomics* 271, 50-9.
 51. (0404091643)
Sato N, Ohmori M, Ikeuchi M, Tashiro K, Wolk CP, Kaneko T, Okada K, Tsuzuki M, Ehira S, Katoh H, Okamoto S, Yoshimura H, Fujisawa T, Kamei A, Yoshihara S, Narikawa R, Hamano T, Tabata S & Kuhara S (2004) Use of segment-based microarray in the analysis of global gene expression in response to various environmental stresses in the cyanobacterium *Anabaena* sp. PCC 7120. *J Gen Appl Microbiol* 50, 1-8.
 52. (0602091859)
Suzuki T, Yoshimura H, Hisabori T & Ohmori M (2004) Two cAMP receptor proteins with different biochemical properties in the filamentous cyanobacterium *Anabaena* sp. PCC 7120. *FEBS Lett* 571, 154-160.
 53. (0602091901)
Tada T, Ohmori M & Iida H (2004) Phe356 in the yeast Ca²⁺ channel component Mid1 is a key residue for viability after exposure to alpha-factor. *Biochem Biophys Res Commun* 313, 752-7.
 54. (0404101122)
Terauchi K & Ohmori M (2004) Blue light stimulates cyanobacterial motility via a cAMP signal transduction system. *Mol Microbiol* 52, 303-309.
 55. (0404160040)
Uchiumi T, Ohwada T, Itakura M, Mitsui H, Nukui N, Dawadi P, Kaneko T, Tabata S, Yokoyama T, Tejima K, Saeki K, Omori H, Hayashi M, Maekawa T, Sriprang R, Murooka Y, Tajima S, Simomura K, Nomura M, Suzuki A, Shimoda Y, Sioya K, Abe M & Minamisawa K (2004) Expression islands clustered on the symbiosis island of the *Mesorhizobium loti* genome. *J Bacteriol* 186, 2439-48.
 56. (0602092114)
oshihara S, Katayama M, Geng X & Ikeuchi M (2004) Cyanobacterial phytochrome-like PixJ1 holoprotein shows novel reversible photoconversion between blue- and green-absorbing forms. *Plant Cell Physiol* 45, 1729-37.
 57. (0602092115)
Yoshihara S & Ikeuchi M (2004) Phototactic motility in

- the unicellular cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Photochem Photobiol Sci* 3, 512-8.
58. (0602091903)
Ehira S, Ohmori M & Sato N (2005) Role of the 5'-UTR in accumulation of the *rbpA1* transcript at low temperature in the cyanobacterium *Anabaena variabilis* M3. *FEMS Microbiol Lett* 251, 91-8.
59. (0602091905)
Ehira S, Ohmori M & Sato N (2005) Identification of Low-temperature-regulated ORFs in the cyanobacterium *Anabaena* sp. strain PCC 7120: distinguishing the effects of low temperature from the effects of photosystem II excitation pressure. *Plant Cell Physiol* 46, 1237-45.
60. (0602091907)
Fujisawa T & Ohmori M (2005) Biochemical properties of a cAMP phosphodiesterase in the cyanobacterium *Anabaena* sp. strain PCC 7120. *Microbes Environ* 20, 92-6.
61. (0602092058)
Fukushima Y, Okajima K, Shibata Y, Ikeuchi M & Itoh S (2005) Primary intermediate in the photocycle of a blue-light sensory BLUF FAD-protein, T110078, of *Thermosynechococcus elongatus* BP-1. *Biochemistry* 44, 5149-58.
62. (0602091908)
Hosoya-Matsuda N, Motohashi K, Yoshimura H, Nozaki A, Inoue K, Ohmori M & Hisabori T (2005) Antioxidative stress system in cyanobacteria. Significance of type II peroxiredoxin and the role of l-Cys peroxiredoxin in *Synechocystis* sp. strain PCC 6803. *J Biol Chem* 280, 840-6.
63. (0602091909)
Imashimizu M, Yoshimura H, Katoh H, Ehira S & Ohmori M (2005) NaCl enhances cellular cAMP and upregulates genes related to heterocyst development in the cyanobacterium, *Anabaena* sp. strain PCC 7120. *FEMS Microbiol Lett* 252, 97-103.
64. (0602092108)
Kita A, Okajima K, Morimoto Y, Ikeuchi M & Miki K (2005) Structure of a cyanobacterial BLUF protein, T110078, containing a novel FAD-binding blue light sensor domain. *J Mol Biol* 349, 1-9.
65. (0602092109)
Kobayashi M, Okada K & Ikeuchi M (2005) A suppressor mutation in the alpha-phycoerythrin gene in the light/glucose-sensitive phenotype of the *psbK*-disruptant of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Cell Physiol* 46, 1561-7.
66. (0602092110)
Kondo K, Geng XX, Katayama M & Ikeuchi M (2005) Distinct roles of CpcG1 and CpcG2 in phycobilisome assembly in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Photosynth Res* 84, 269-73.
67. (0602092111)
Ohta H, Shibata Y, Haseyama Y, Yoshino Y, Suzuki T, Kagasawa T, Kamei A, Ikeuchi M & Enami I (2005) Identification of genes expressed in response to acid stress in *Synechocystis* sp. PCC 6803 using DNA microarrays. *Photosynth Res* 84, 225-30.
68. (0602092113)
Okajima K, Yoshihara S, Fukushima Y, Geng X, Katayama M, Higashi S, Watanabe M, Sato S, Tabata S, Shibata Y, Itoh S & Ikeuchi M (2005) Biochemical and functional characterization of BLUF-type flavin-binding proteins of two species of cyanobacteria. *J Biochem (Tokyo)* 137, 741-50.
69. (0602092116)
Zhang P, Battchikova N, Paakkanen V, Katoh H, Iwai M, Ikeuchi M, Pakrasi HB, Ogawa T & Aro EM (2005) Isolation, subunit composition and interaction of the NDH-1 complexes from *Thermosynechococcus elongatus* BP-1. *Biochem J* 390, 513-20.
70. (0602092105)
Iwai M, Katayama M & Ikeuchi M (2006) Absence of the *psbH* gene product destabilizes the Photosystem II complex and prevents association of the Photosystem II-X protein in the thermophilic cyanobacterium *Thermosynechococcus elongatus* BP-1. *Photosynth Res* 85, 1-10.
71. (0602101214)
Nakamura, Y., Kaneko, T., Sato, S., Mimuro, M., Miyashita, H., Tsuchiya, T., Sasamoto, S., Watanabe, A., Kawashima, K., Kishida, Y., Kiyokawa, C., Kohara, M., Matsumoto, M., Matsuno, A., Nakazaki, N., Shimpo, S., Takeuchi, C., Yamada, M. and Tabata, S. (2003) Complete genome structure of *Gloeobacter violaceus* PCC 7421, a cyanobacterium that lacks thylakoids. *DNA Res* 10: 137-145.
- 2) データベース/ソフトウェア
Synechocystis sp. PCC 6803変異株データベース：
 CyanoMutants
<http://www.kazusa.or.jp/cyano/mutants/>
 DNAマイクロアレイ公開データHP：
<http://www.genome.ad.jp/kegg/expression/>
 シアノバクテリア遺伝子アノテーションデータベース：
<http://orf.genome.jp/cyano/>
- 3) 特許など
 該当なし
- 4) その他顕著なもの
 該当なし

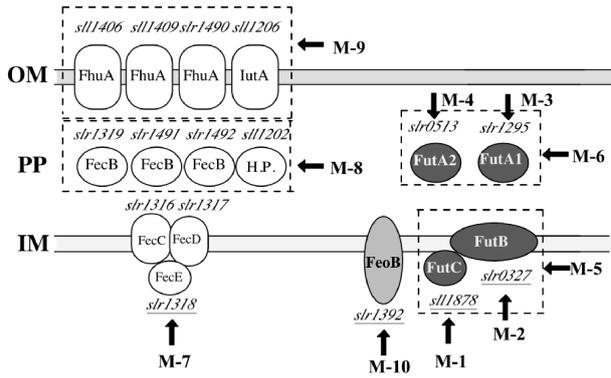


図1. *Synechocystis* sp. PCC 6803のFeイオン輸送系遺伝子の同定
すべての遺伝子の破壊株、点線で囲った遺伝子群の多重破壊株を作製し、機能性遺伝子(カラー)を同定した

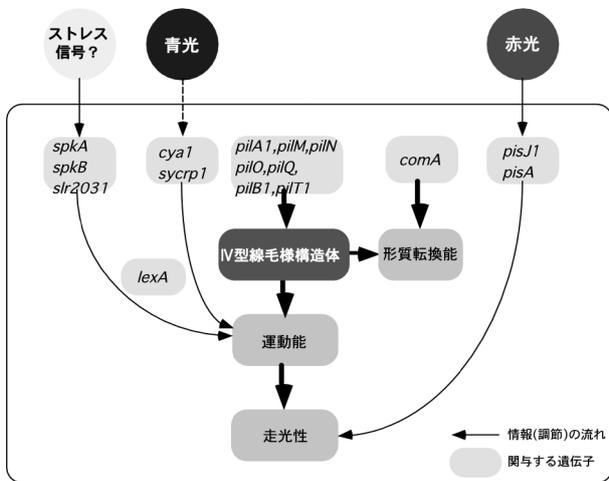


図2. シアノバクテリア *Synechocystis* sp. PCC 6803における
運動能・走光性にかかわる遺伝子の同定

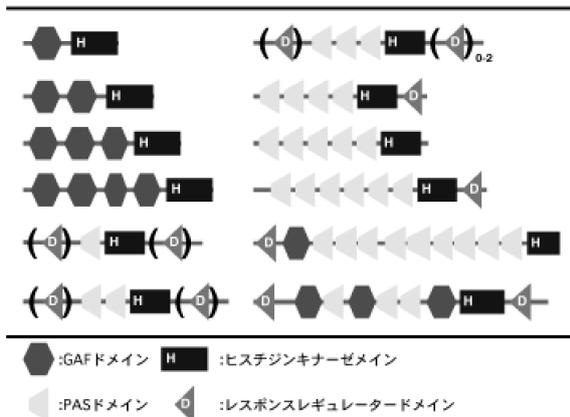


図3. アナバネゲノムにおけるGAFドメイン、PASドメインを含んだ
様々な二成分制御系タンパク質群

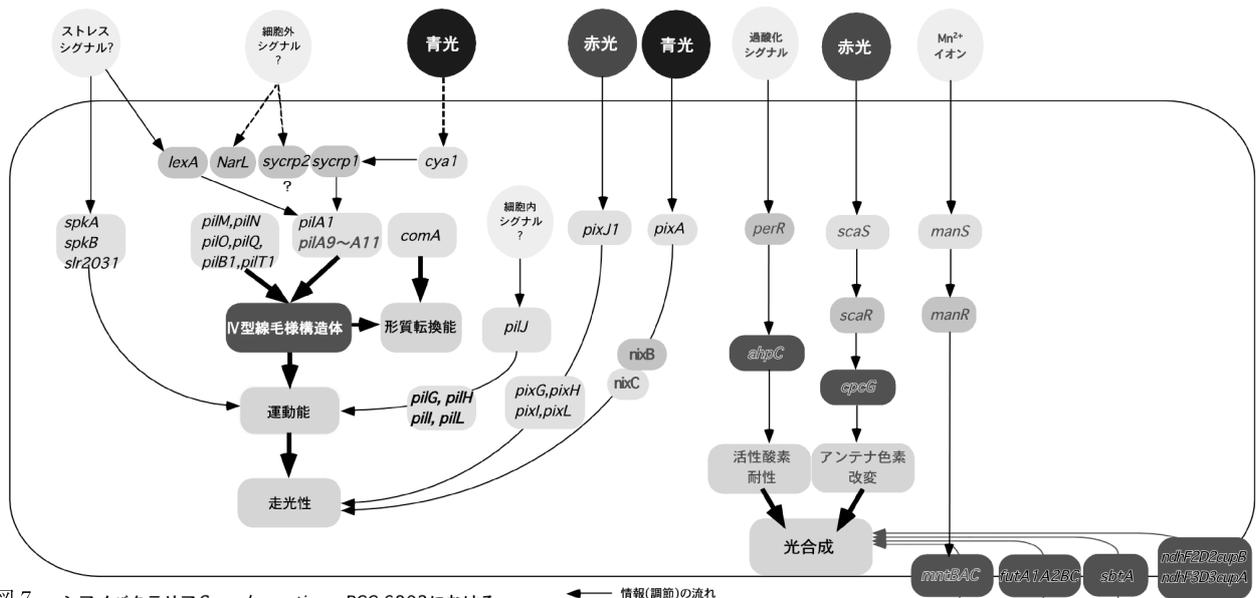


図 7. シアノバクテリア *Synechocystis* sp. PCC 6803 における環境応答にかかわる遺伝子の同定(3年目)
(赤字: 3年目に同定した遺伝子、表現型)

← 情報(調節)の流れ
 ○ 調節遺伝子
 ○ 転写因子
 ● 酵素・装置
 ○ 表現型

図 8. フラビン結合型新規青色光受容体 TePixD の結晶構造

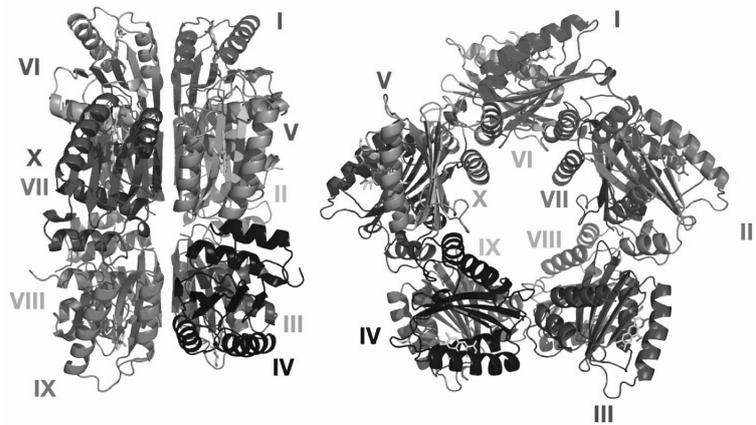


図 9. シアノバクテリアにおける cAMP シグナル伝達経路

