

令和 2 年 6 月 26 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17H03786

研究課題名(和文) 外膜を有するグラム陽性偏性嫌気性細菌の細胞表層構造と生理に関わる遺伝子群の解析

研究課題名(英文) Analyses of genes involving to cell-surface structure and physics of Gram positive obligate anaerobic bacteria having outer membrane

研究代表者

金子 淳 (Kaneko, Jun)

東北大学・農学研究科・准教授

研究者番号：30221188

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,600,000円

研究成果の概要(和文)：Selenomonas ruminantium subsp. lactilyticaは外膜を有する偏性嫌気性のグラム陽性ルーメン細菌である。本研究では、ゲノム情報を元にプラズマローゲンを豊富に含有する細胞膜、ポリアミン結合型ペプチドグリカンと外膜主要タンパク質Mep45が関わる新奇外膜保持機構、嫌気条件で乳酸を資化できる機構に関わる遺伝子群を解析した。大腸菌や枯草菌でゲノムから予測した候補遺伝子を発現させてその機能を解析する手法とRNA-seq解析により、さらなる研究に有益なポストゲノム情報を得ることができた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ルーメン細菌S. ruminantiumの嫌氣的乳酸資化能力は、ルーメンアシドーシスの対抗因子として家畜の健康維持に重要な性質である。RNA-seqの結果は本菌のゲノムを情報から構築した嫌氣的乳酸資化時のエネルギー生産系のモデルを説明する事ができ、本菌のルーメン内でのnicheな生態の解明に迫る基盤となり、ルーメン微生物生態研究に貢献できると確信する。一方、ゲノム情報から絞り込んだ候補遺伝子大腸菌や枯草菌に導入してその機能を解析するアプローチや、形質転換系の確立は難航している。RNA-seqでは今後の研究に大いに活用候補遺伝子や関連遺伝子の発現情報も得られており、ブレイクスルーが期待される。

研究成果の概要(英文)：Selenomonas ruminantium subsp. Lactilytica is Gram-positive strict anaerobic bacterium that possess outer membrane. In this study, genes involved in plasmalogen metabolism, novel outer membrane anchoring system consisting of polyamine-linked peptidoglycan and major outer membrane protein (Mep45), and anaerobic lactate assimilation were analyzed using genomic information. Two approaches, in vivo analyses of predicted genes of S. ruminantium in the recombinant E coli and B. subtilis cells, and RNA-seq analysis, provided useful post-genomic information for the further study.

研究分野：応用微生物学

キーワード：Selenomonas ruminantium polyamide porin transformation RNA-seq

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

偏性嫌気性のグラム陽性ルーメン細菌である *Selenomonas ruminantium* subsp. *lactilytica* TAM6421 株は 1960 年代にヒツジルーメンから単離された。当研究グループでは本菌が LPS を含む外膜を有すること、細胞膜に豊富にプラズマローゲン(Pls)を含むこと、ポリアミンの共有結合したペプチドグリカンに結合していることを発見して以来、本菌の生化学的解析を進めてきた。

近年では以下の成果を挙げている。

プラズマローゲン(Pls)はグリセロール骨格の sn1 位に尾部がビニルエーテル結合したリン脂質であり、動物の脳神経細胞や心筋細胞等では抗酸化能に寄与するとされているが、植物や菌類には存在せず、その生理的機能の詳細は不明である。我々はエタノールアミン型 Pls がアミロイド産生に関わる膜酵素 セクレターゼ活性を用量依存的に抑制することを発見し、脳細胞の Pls 減少と AD の発症との相関機構の一端を分子レベルで解明した。さらに本菌の細胞膜のエタノールアミン型 Pls 含量は乳酸培養時には全脂質の 50% にも達し、その膜脂質を用いて同様のセクレターゼ活性の抑制効果を確認した。これは細菌由来の Pls の、ヒトの膜酵素の活性調節への応答の可能性を示すとともに、嫌気性細菌でも Pls が膜タンパク質の活性調節に関わっている可能性を示唆している。

また、本菌の外膜はプロテオバクテリアと異なる機構により保持されている。我々は本菌のペプチドグリカンに細菌では珍しい炭素数 5 のポリアミンであるカダペリン(Cad)が結合していることに注目し、Cad の生合成に関わるリジンデカルボキラーゼとその調節機構に解析してきた。Cad の産生に関わる lysine/ornithine decarboxylase(LDC/ODC) は対数期には L10 リボゾームタンパク質を antizyme として ATP 依存的に分解されることを見出した。さらに porin 様の透過性を示す C-末端推定 バレルドメインを持つ主要外膜タンパク質 Mep45 の N-末端 surface layer homology(SLH)ドメインと Cad が共有結合したペプチドグリカン層との相互作用が担っていることを発見した。

本菌は乳酸を炭素源として嫌気的に資化することによりグルコース資化時と同等に生育することができる。細胞側面の湾曲部に特徴的な鞭毛を形成して盛んに運動するが、グルコース資化時には鞭毛を形成しない。さらに、*S. ruminantium* は分子系統学では 16S rRNA により低 GC グラム陽性菌である *Firmicutes* 門に分類されるが、LPS を含む外膜を保有することから 2010 年に新たに設けられた *Negativicutes* 綱に属する。

これら *S. ruminantium* の特異な性質の真正細菌の分類に及ぼすインパクト、および反芻動物の健康に関わる常在菌としての重要性から、製品評価技術基盤機構と共同で本菌のゲノムを解読した。その結果リボゾーム RNA 遺伝子 (*rm*) クラスターや PlsX-Y 型の膜リン脂質合成系などグラム陽性型の特徴を持つ遺伝子群と、外膜 LPS 生合成に関わる遺伝子クラスターなどグラム陰性型の特徴を持つ遺伝子群がゲノム上に共存する構造を明らかにした。これによりグラム陽性、陰性菌とは異なる第 3 のグループとも言える *Negativicutes* 綱の系統発生や生理に関わる新しい洞察を提供した。さらに、本菌の特殊な生理に関わるい遺伝子群を詳細に解析しうる基盤を確立した。

2. 研究の目的

ゲノムが決定されたことにより *S. ruminantium* の特異な諸性質の発現に関わる遺伝子群を探索することが可能となった。そこで本研究では、推定した遺伝子群が実際に機能しているか確認するポストゲノム解析を行うことを目的とした。そしてこれまで明らかにしてきた様々な生理機能とそれに関わる遺伝子群をゲノムワイドに解析し、真正細菌第 3 のグループである *Negativicutes* 綱の本質に迫る知見を得ることを目標にした。

具体的には、(1) プラズマローゲンのビニルエーテル結合の形成機構、(2) ペプチドグリカンへのポリアミン結合の機構、(3) 嫌気的に乳酸を資化する際の生理・代謝調節機構に注目した。ゲノム情報から機能を推定した *S. ruminantium* の遺伝子群の働きを大腸菌あるいは枯草菌で再現する手法に加え、これまで実績の無い本菌における遺伝子組換え系を初めて確立し、遺伝子破壊ライブラリの構築を目指す。さらに遺伝子の発現解析手法として、真核生物で実績がある RNA-seq 解析を poly(A)テールを持たない原核生物の mRNA にも適用できる手法が開発されたことから、本菌にそれを適用した。

3. 研究の方法

(1) プラズマローゲンの生合成機構の詳細の解明。

本菌は遺伝子操作系が開発されておらず、遺伝子破壊の影響を解析するアプローチを取ることができない。そこでグラム陽性菌であり、遺伝子操作手法が確立している枯草菌に機能を解析したい遺伝子(群)を導入し、形質変化を解析するアプローチをとった。

枯草菌 ISW 1214 株を宿主として *S. ruminantium* の *plsX* 遺伝子をプラスミドで、*plsY* 遺伝子を染色体の *amyE* 遺伝子への相同組み換えで導入した。さらに枯草菌本来の *plsX* 遺伝子および

plsY 遺伝子はオペロンを組んでいるが、他の遺伝子の発現に影響しないように考慮して設計し、相同組み換えで欠失させた。

形質転換株は SP 培地または LB 培地を用い、37 °C で震とう、あるいは静置培養した。遠心集菌後、Bligh-Dyer 法で全膜脂質を抽出した。シリカゲルカラムを用いて中性脂質画分とリン脂質画分とを分画し、それぞれを二次元シリカゲル TLC 分析に供した。一次元目で展開した脂質に塩酸ヒドラジン試薬を噴霧してビニルエーテル結合を切断し、生じたヒドラゾン誘導体を二次元目で展開して検出した。

また、PlsX-Y 仮説で Pls 合成の鍵酵素と考えられる細胞質タンパク質 PlsX の立体構造解明に向け、大腸菌で pET ベクター系による大量生産系を構築した。PCR でタグの長さや位置を改変し、精製法を検討した。

(2) 外膜保持機構に必須な因子の解析

ゲノム情報より推測したポリアミン結合型ペプチドグリカンの形成に関わる鍵酵素の遺伝子(群)候補を、*S. ruminantium* と同じペプチドグリカンペンタペプチドのアミノ酸構成を持つ大腸菌に導入した。ペプチドグリカンへの結合は ¹⁴C ラベルしたプトレシンを基質として用い、パーパークロマトグラフィーで原点への放射能の取り込みで判定した。一方外膜側因子 Mep45 およびそのホモログ遺伝子の発現解析は、実験(4)の RNA-seq データを用いて解析した。

(3) 遺伝子操作系の確立

S. ruminantium の網羅的遺伝子破壊株ライブラリを構築するための基盤技術として、遺伝子導入系を確立し、遺伝子操作系の開発を試みた。ゲノム情報から複数の制限修飾系の存在が示唆されていた。それら影響を排除する目的で、それぞれの修飾に関わる遺伝子を発現する大腸菌を構築し、それをホストとすることで制限系の回避を試みた。導入するプラスミドとして、本菌が有する Rep 型の小型クリプティックプラスミドから構築した大腸菌とのシャトルプラスミド、および市販のグラム陽性菌と大腸菌のシャトルプラスミドを用いた。

(4) 遺伝子発現の網羅的解析

嫌気条件下での乳酸資化(糖新生)時およびグルコース資化(乳酸発酵)時の生理の違いを明らかにするため、RNA-seq を行なった。TYL(乳酸資化)培地および TYG(グルコース資化)培地で *S. ruminantium* を嫌氣的に培養し、対数増殖期(0.D.660 = 0.7)の菌体より Total RNA を調製した。DNase 処理後、電気泳動により品質チェックを行い、RNA-seq 解析を株式会社マクロジェン・ジャパンに委託した。我々が決定したゲノム配列に対して各遺伝子をマッピングし、それぞれの遺伝子の発現量は RPKM (Reads Per Kilobase of exon model per million mapped reads) として算出された。TYG 培養と TYL 培養の二者間で発現が有意に異なる遺伝子 DEG (Differentially Expressed Gene) の比較は、各サンプルから HTseq version 0.10.0 で与えられたデータを edgeR による統計分析を経て算出された Fold change (FC) をもとに行なった。FC 値はサンプル間の遺伝子発現の倍率変化の指標であり、グルコース資化時に発現増加が見られた場合は正の値として、乳酸資化時に発現増加が見られた場合は負の値として示した。ここでは $|FC| > 2$ 、 $p\text{-value} < 0.05$ の遺伝子を DEG と定義した。

4. 研究成果

(1) プラズマローゲンの生合成機構の詳細の解明。

本菌はグラム陽性菌だが外膜を有する *Negativicutes* 綱に属し、リン脂質生合成系がグラム陰性型なのか、陽性型なのか不明であった。ゲノムの解析によって本菌がグラム陽性菌型のリン脂質生合成系である PlsX-PlsY を持つことが判明した。グラム陽性菌では、細胞質 PlsX がアシル-ACP と無機リン酸からアシルリン酸を生成し、PlsY がグリセリン-3-リン酸の sn1 位に導入する。一方、動物細胞でのプラズマローゲン生合成では、完成したリン脂質の sn1 位をエーテルに変換した後にデサチュラーゼで不飽和化してビニルエーテルを形成するとされている。しかし本菌はゲノム上にアシル基の不飽和化に関与すると考えられるデサチュラーゼ遺伝子を一切持っていない。さらにトレーサー実験から本菌ではビニルエーテル結合を形成したのちに頭部修飾されることを見出していた。以上のことから、本菌におけるプラズマローゲン(Pls)の1位のビニルエーテル結合形成には PlsX と PlsY が関与するアシル基の導入時に起きると考え、*plsX* をプラスミドで、膜酵素 *plsY* を染色体に相同組換えで導入した枯草菌を用いた評価系、*plsX* を多コピー、膜酵素 *plsY* を低コピーの発現プラスミドで導入した大腸菌を用いた評価系をそれぞれ構築し、それらを静置培養した菌体の脂質画分の TLC 分析でビニルエーテル結合に由来するヒドラゾン誘導体のスポットを確認した。さらに大腸菌の評価系では PlsX の推定活性中心近傍のニカ所のシステインをアラニン及びセリンに置換した変異体でそれぞれヒドラゾン誘導体のスポット強度の減少を観察し、導入した *S. ruminantium* の PlsX のアミノ酸配列がスポッ

トを与える物質の形成に関わることが示唆された。枯草菌の系でも同様な結果が得られた。しかしいずれもスポット強度も微弱であり、それぞれの菌の中で *S. ruminantium* で PlsX、PlsY が十分に機能していないことが考えられた。

そこで枯草菌の評価系を基盤として導入した *S. ruminantium* の PlsX、PlsY が発現していることを確認するため、それぞれのペプチド抗体を構築した。抗 PlsX ペプチド抗体は *S. ruminantium* の PlsX と反応し、枯草菌の PlsX とクロスしなかった。これを用い枯草菌の系における *S. ruminantium* の PlsX の発現が確認された。一方、PlsY の細胞質ドメイン二箇所を選んで2種類の抗 PlsY ペプチド抗体を作成したが、いずれも *S. ruminantium* の PlsY と反応せず、枯草菌の評価系でも発現を確認できなかった。

枯草菌の評価系には本来の *plsX-plsY* 遺伝子に加え、IPTG で誘導される *S. ruminantium* の *plsX*、およびキシロースで誘導される *S. ruminantium* の *plsY* 遺伝子が導入されている。そこで、枯草菌本来の *plsX* および *plsY* を欠損させることでこれらの影響を排し、*S. ruminantium* の酵素が枯草菌内で正常に機能するかを確認するとともに、ヒドラゾン誘導体のスポット強度への影響を検討した。得られた枯草菌の *plsX-plsY* を破壊した評価系の株は IPTG およびキシロースを添加した培地でのみ生育が可能であったことから、導入した *S. ruminantium* の *plsX* と *plsY* が発現し、リン脂質の生合成が正常に行われていることが示唆された。しかし本評価系でも、全脂質中のビニルエーテル結合に由来するヒドラゾンのスポットは増強しなかったことから、枯草菌細胞内では導入した *S. ruminantium* の PlsX と PlsY がビニルエーテル形成をするためにはさらに別の因子が必要であることが推察された。

この過程で膜リン脂質画分の回収率を上げるため精製用のシリカゲルカラムを小型のものに切り替えたところ、ビニルエーテル結合に由来するヒドラゾン誘導体のスポットを与える物質はリン脂質画分ではなく、中性脂質画分に存在することがわかった。また、質量分析の結果、中性脂質画分に抽出される物質から得られたヒドラゾン誘導体は、これまでリン脂質画分で得られていたものと同様の分子量を持つことが確認された。以上の結果から、枯草菌の評価系ではプラズマローゲンは生じておらず、脂肪アルデヒドが中性脂質画分になんらかの物質とビニルエーテル結合していると考えられた。この物質について、合成過程の中間体であるホズファチジン酸型の、プラズマローゲン前駆体の可能性を考え、ディットマー試薬によるリンの検出を試みた。中性脂質画分の二次元 TLC 分析において、二次元目でヒドラゾンのスポットを与える位置に該当する一次元目の展開位置にはリン酸が検出できなかった。該当する位置の中性脂質の同定を試みたが現在までのところ、不純物が多く同定できていない。

可溶性タンパク質である PlsX は、pTrc 系プラスミドを用い大腸菌で大量に発現した。そこで精製を有利にするため pET ベクター系を用いて N-末端、あるいは C-末端に His6 タグを付加した高発現系を構築した。しかし発現した His6-tag 融合 PlsX は、その付加位置に関わらず可溶性画分からの精製ではアフィニティカラムへの吸着が非常に悪く、機能しなかった。そこでタグの改良を試みた。PlsX の大腸菌発現系ではタグの位置や His の繰り返しなどの条件を検討し、N-末端に (His)₉ タグを付加しバッチ法で精製する方法を確立した。

(2) 外膜保持機構に必須な因子の解析

ペプチドグリカン前駆体である Lipid 中間体 II の D-Glu のカルボキシ基にポリアミンを転移する酵素、Lipid intermediate: diamine transferase (Ldt) は、活性に ATP を要求する。そこで、ゲノム情報から ATP-grasp ドメインを持つタンパク質をコードする遺伝子を選別し、既知の遺伝子を除き新規遺伝子に絞って *S. ruminantium* と同じペンタペプチド構成のペプチドグリカンを持つ大腸菌での発現系を構築した。それらの株で Ldt 活性を確認したところ、*orf2750* を発現させた大腸菌で微弱ながらポリアミン転移活性が検出された。本研究ではそれを基盤として *orf2750* とオペロンを組む *orf2751*、*orf2749* 各遺伝子の発現産物の大腸菌での Ldt 活性再現を検討した。各遺伝子を導入した大腸菌の膜系の混合物、あるいはオペロンとして発現させた膜系を用いて Ldt 活性への影響を検討したが、いずれも有意な Ldt 活性増強は観察されなかった。コントロールの *S. ruminantium* の膜系を用いても十分なシグナル強度が得られず、反応系の再検討を進めている。一方、RNA-seq のデータより、Ldt の候補として抽出した ATP-grasp ドメインを持つ各タンパク質をコードする遺伝子の発現を確認したところ、グルコース資化時と乳酸資化時でいずれの場合も発現が確認されたのは *orf2750* を含むオペロンのみであった。ポリアミン合成酵素の阻害剤によるペプチドグリカンへのポリアミン結合の低下は炭素源を問わず外膜の遊離を起こし、菌の生育に悪影響を及ぼすことを見出している。*orf2750* が炭素源によらず発現していることは、その産物が Ldt として働き本菌の正常な生育を支えているという仮定と矛盾しない。

一方、外膜タンパク質 Mep45 は、N-末端の S-layer homologous (SLH) ドメインでポリアミン結合型ペプチドグリカンと相互作用することで外膜を係留している。また、その C-末端は バレルを形成し、乳酸や糖などの水溶性低分子の外膜透過に関わる拡散チャネル (porin) として

機能している。ゲノム情報から、Mep45 と同様の N-末端の SLH メインを有する推定外膜 バレルトンパク質のホモログが 6 個見出され、それらの遺伝子産物が外膜係留に加え、様々な生育環境下での物質透過に関与している可能性が考えられた。そこで外膜タンパク質 Mep45 とそのホモログ遺伝子の多様性の意義を考察する基盤となる情報を得るため、グルコース資化時と乳酸資化時でのそれらの発現を RNA-seq データを用いて比較した。その結果、グルコース資化時、乳酸資化時共に Mep45 の発現量が他のホモログと比較して顕著に高く、主要外膜タンパク質であることが裏付けられた。一方、6 つのホモログのうち 2 つはグルコース資化時に、もう 1 つは乳酸資化時に、それぞれ発現が有意に高くなることが明らかとなり、これらは生育条件のよって取り込みが異なる物質の外膜輸送に関与している可能性が示唆された。残る 3 つのホモログは両培養条件では発現量が著しく低く、別条件での発現の検討が必要である。

(3) 遺伝子操作系の確立

S. ruminantium への遺伝子導入には electroporation を用いることとし、偏性嫌気性菌である本菌がコンピテント操作に耐えうるかを検討した、その結果、菌体の洗浄などの遠心操作などを通常の空気中で行なって作成したコンピテントセルを用い、水を用いてパルスをかけた後、嫌気ボックス内でシングルコロニーを形成する条件を確立した。

一方、形質転換の条件検討にあたり、*S. ruminantium* の推定 rep 型 *ori* を持つ小型のクリブティックプラスミド pSRC9 を大腸菌のクローニングベクターに組み込んだシャトルプラスミドを構築した。このプラスミドはグラム陽性菌である枯草菌に導入し、維持されることを確認した。

このシャトルプラスミド、および市販のグラム陽性細菌-大腸菌のシャトルベクターである pHT HY300PLK を用い、electroporation による形質転換を試みたが、形質転換体は得られなかった。また、*S. ruminantium* の染色体に組み込まれるように設計した PCR 産物を用いて electroporation を試みたが、形質転換体は得られなかった。

そこで、*S. ruminantium* の持つ制限修飾系の修飾遺伝子を発現する大腸菌を構築し、予めプラスミドを修飾し、形質転換を試みた。ゲノムから推定された 3 つの I 型制限酵素の推定 M および S 遺伝子、並びに II 型制限酵素の M 遺伝子を、pACYC177 プラスミドのアンピシリン耐性遺伝子を置換するように導入したプラスミドを構築し、大腸菌に導入した。これらの修飾系遺伝子の大腸菌での発現は、RT-PCR で確認した。これらの宿主に導入し、修飾されたと考えられるプラスミドを用いて *S. ruminantium* への形質転換を試みたが、形質転換体は得られなかった。

(4) 遺伝子発現の網羅的解析

研究計画時には DNA カスタムアレイによる解析を計画していたが、研究期間内に原核生物の RNA-seq の手法が確立し、受託解析が利用可能となった。本菌の持つ特殊な構造や生理機能の中で、特に乳酸資化時の生理に注目し、TYL (乳酸資化) 培地と TYG (グルコース資化) 培地で培養した *S. ruminantium* を用いて RNA-seq を行なった。本菌は市販 RNA 抽出キットの通常のグラム陰性菌のプロトコルでは RNA 分解が抑えられないため、溶菌時の EDTA 濃度を 50 mM まで上げる必要があった。

RNA-seq で、グルコース資化時では解糖系から乳酸発酵を行う遺伝子群、乳酸資化時では糖新生に関与する遺伝子群の発現上昇が確認された。本菌は偏性嫌気性細菌型の不完全な TCA サイクルを有し、乳酸からプロピオン酸を産生する。乳酸資化時にはリンゴ酸から逆行し、succinyl-CoA、さらには propionyl-CoA へと代謝する経路の遺伝子発現も発現上昇が確認された。グルコース資化時、乳酸資化時とも ATP 合成酵素は一定の発現レベルを維持していた。

鞭毛遺伝子群は複数のオペロンとして存在している。グルコース資化時には一部のオペロンに強い発現抑制がみられ、鞭毛形成が遺伝子発現レベルで抑制されていることが確認された。これはグルコース資化時には鞭毛を形成しないという形態観察の結果を支持するものであった。実験 (1) で注目したグラム陽性型のリン脂質 sn1 への脂肪酸導入に関わる *plsX*, *plsY* 遺伝子の発現は実験 (2) で LDt の最有力候補として活性を検討した *orf* とともにグルコース資化時、乳酸資化時とも一定の発現を保っており、本菌の生育に重要であることが確認された。

一方、Mep45 の 2 つのホモログがグルコース資化時に、1 つが乳酸資化時に有意に高い発現を示したが、さらに乳酸資化時には糖やアミノ酸、カルボン酸などエネルギー源となる分基質のみならず、様々な物質透過に関わる内膜の推定トランスポーター遺伝子の発現が上昇する傾向が見られたことから、本菌は乳酸培養時には、なるべく多くの生合成基質を取り入れることで、糖新生による炭素骨格供給の負担を軽減していると考えられる。

実験 (3) で注目した制限修飾系と推定される遺伝子群は全て発現しており、本菌の制限系の強さを裏付けられ、これらの影響を回避することが重要であることが再確認された。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 金子淳	4. 巻 32
2. 論文標題 細菌による機能性プラズマローゲン生産の基盤となる酵素の分子機構の解明.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Institution for Fermentation, OSAKA Reseach Communications	6. 最初と最後の頁 190-191
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 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2件（うち招待講演 0件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 金子淳
2. 発表標題 細菌による機能性プラズマローゲン生産の基盤となる酵素の分子機構の解明
3. 学会等名 第12回発行研究所助成研究報告会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 小西亜希、樋口敬太、菅英一郎、五十嵐貴之、小野寺智子、金子淳
2. 発表標題 Selemonomas ruminantiumの異なる細胞表層構造構築に関わる遺伝子の探索の試み
3. 学会等名 第13回日本ゲノム微生物学会
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
連携研究者	児島 征司 (KOJIMA Seiji) (20745111)	東北大学・学内共同利用施設等・助教 (11301)	

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
連携 研究者	日高 将文 (HIDAKA Masafumi) (00584848)	東北大学・大学院農学研究科・助教 (11301)	