

平成21年 5月15日現在

研究種目： 基盤研究 (B)
 研究期間： 2006～2008
 課題番号： 18380189
 研究課題名 (和文) 細菌が持つ環境汚染物質分解酵素遺伝子の水平伝播
 研究課題名 (英文) Horizontal transfer of bacterial genes for degradation of environmental pollutants
 研究代表者
 津田 雅孝 (TSUDA MASATAKA)
 東北大学・大学院生命科学研究科・教授
 研究者番号：90172022

研究成果の概要：

各種汚染物質の分解者である環境細菌は、新規環境汚染物質化合物に対する分解能を極めて短時間で獲得するが、このような汚染環境への適応・進化に、分解酵素遺伝子群を担うプラスミドやゲノミックアイランドなどの可動性遺伝因子の種を超えた水平伝播が関与する。本研究では、これら可動性遺伝因子の水平伝播の分子機構、水平伝播能を制御する生物的要因、そして水平伝播可能な受容菌株宿主域規定要因を明らかにした。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2006年度	7,700,000	2,310,000	10,010,000
2007年度	4,000,000	1,200,000	5,200,000
2008年度	3,200,000	960,000	4,160,000
年度			
年度			
総計	14,900,000	4,470,000	19,370,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：境界農学・境界農学

キーワード：環境浄化、環境細菌、可動性遺伝因子、遺伝子水平伝播、プラスミド、ゲノミックアイランド

1. 研究開始当初の背景

各種汚染物質の分解者として極めて重要な環境細菌は、新規環境汚染物質化合物に対する分解能を極めて短時間で獲得することで、汚染環境に迅速に適応・進化できる。このような現象には、進化的祖先を同一にする分解酵素遺伝子群の種を超えたレベルでの頻繁な水平伝播が関与すると示唆されるが、当該水平伝播は自己接合伝達能を持つ大型のプラスミド(分解プラスミド)やゲノミックアイランドなどの可動性遺伝因子を介して行われている。しかし、分解酵素遺伝子を持つこれら可

動性遺伝因子の他細菌への水平伝播の分子機構、水平伝播能を制御する生物的要因、そして水平伝播可能な受容菌株宿主域規定要因に関する研究は、手が付けられていなかった。

2. 研究の目的

本研究では、ナフタレンや、トルエン、PCB、そして、 γ -HCH の各分解酵素遺伝子群を担うプラスミドやゲノミックアイランドを研究対象にし、以下の研究項目を実施し、その成果をもとに、分解酵素遺伝子を持つこれら可動性遺伝因子の他細菌株への水平伝播の分子機

構、水平伝播能やこれを制御する生物的要因、そして水平伝播可能な受容菌株宿主域規定要因を明らかにすることを目的とした。

(1) 分解プラスミドの接合伝達において、受容菌宿主域を規定するプラスミド並びに受容菌染色体支配の因子同定

(2) 分解プラスミドが宿主細胞内で安定的に維持されるためのプラスミド並びに受容菌染色体支配の因子同定

(3) 分解酵素遺伝子群を担うゲノミックアイランド水平伝播機構の概略の提示

(4) 新規性の高い分解プラスミドの解析

(5) 宿主細菌株の培養を割愛して取得した分解プラスミドの解析

3. 研究の方法

(1) 本研究では、ナフタレン分解プラスミド NAH7、2種のトルエン分解プラスミド pDK1 と pWW53、 β -プロテオバクテリア染色体支配で PCB 分解酵素遺伝子群を担うゲノミックアイランド、そして、 γ -HCH の分解酵素遺伝子群を担うプラスミドで、その複製・維持・接合伝達装置に関して新規性が高い複数プラスミドを、対象とした。

(2) NAH7 以外の可動性遺伝因子の全塩基配列が不明であったことから、これら因子の全塩基配列に関し、一部を除いて、決定・解析した。既知塩基配列との比較には、我々自身が独自に開発した DNA 配列比較ソフトウェア GenomeMatcher を使用した。

(3) 可動性遺伝因子の水平伝播や宿主細胞内での安定性等の遺伝学的検討は、研究代表者が確立済みであった解析系を用いた。

① プラスミドの接合伝達能検討において、正の遺伝学的選択が容易な薬剤耐性マーカーを付加したプラスミド誘導体を用い、研究室保有の様々な細菌株との接合実験をした。

② 自己伝達能を欠如するプラスミド誘導体の任意細菌細胞内での導入は、菌株毎で導入効率を最適化したエレクトロポレーション法を用いた。

③ 染色体のランダムな突然変異誘発は、トランスポゾン挿入により行った。

(4) 可動性遺伝因子の水平伝播や宿主細胞内での安定性等の分子生物学的検討は、通常の手法を用いたが、以下の2点に本研究の特色がある。

① 定量的 PCR、RT-PCR、定量的 RT-PCR により、特定構造を持つ DNA の検出やオペロン構造の検出、mRNA 量の定量を行った。

② タンパク質間相互作用の検討は、Bacterial Two Hybrid システムを用いた。

4. 研究成果

「研究の目的」に記した各項目における研究成果は以下の通りである。

(1) *Pseudomonas putida* 由来で広宿主域を示すナフタレン分解プラスミド NAH7 の既知接合伝達遺伝子群上流に存在し、機能未知であった3遺伝子に焦点を絞った解析をした。

① 3遺伝子のオペロン構造、各遺伝子産物の細胞局在性、そして、他の接合伝達関連遺伝子産物との相互作用を明らかにした。

② 各遺伝子に突然変異を導入した NAH7 誘導体の *P. putida* 間、大腸菌間、*P. putida* と大腸菌間での接合伝達を検討したところ、3遺伝子は大腸菌から *P. putida* への接合伝達に必須で、本遺伝子群は接合伝達の受容菌宿主域を規定していた。

③ 上記 NAH7 誘導体の大腸菌から *P. putida* への接合伝達を可能にする *P. putida* 染色体支配遺伝子の突然変異を複数同定した。

(2) *P. putida* 由来でトルエン分解酵素遺伝子群を担う自己伝達性プラスミド pDK1 と非伝達性プラスミド pWW53 の構造と接合伝達を検討した。

① 129 kb の pDK1 と 108 kb の pWW53 の全塩基配列を決定した。両者間でのトルエン分解酵素遺伝子群は相同性が高かったが、両者の複製・分配装置は、進化的祖先が同一と明瞭に断言できるほど極めて高い相同性を示した。

② pWW53 の複製・分配装置を持つミニプラスミドは、多くの *Pseudomonas* 属株で安定に保持されたが、*P. putida* KT2440 株では極めて不安定だった。この現象は、KT2440 株特異的にコードされる分配関連タンパク質 ParI がプラスミドの分配を阻害することに起因すると示唆された。

(3) *Acidovorax* 属細菌支配で PCB 分解酵素遺伝子群を含む 62 kb の染色体領域は、多様なプロテオバクテリア細菌株染色体に水平伝播可能なゲノミックアイランドであり、本アイランドの構造と水平伝播の機構を検討した。

① 本アイランドの全塩基配列を決定し、その詳細な全体構造を提示した。

② 広範な受容菌染色体に接合伝達された本アイランドの挿入部位は一定でないことから、本アイランドは接合型トランスポゾン (CTn) であると結論した。ただ、その挿入部位には、ある程度のコンセンサス配列があった。

③ 本 CTn 接合伝達の第一段階は供与菌染色体からの CTn の特異的切り出し・環状化であり、この反応に関与する *int* 遺伝子を同定した。*int* の転写量は環状化 CTn で上昇し、この上昇が環状化 CTn の受容菌染色体への組込みを効率化させると示唆された。

(4) α -プロテオバクテリアで γ -HCH を完全分解可能な *Sphingobium* 属細菌 MM1 株の本物質分解酵素遺伝子の所在を解析した。

① 6つの分解酵素遺伝子群は、他の γ -HCH 分解細菌群のそれらと極めて高い相同性を示すにも関わらず、本菌内在性の3種大型プラスミド上にすべて散在するという新規性に富んだ特色を見出した。

② 上記プラスミドのドラフト塩基配列の解析で、(a)いずれのプラスミドでの複製装置の新規性、そして、(b)1つのプラスミドの接合伝達能、が示唆された。

(5) pLB1 は、*Sphingobium* 属細菌を受容菌とした土壌試料との直接的接合実験系で取得していた。 γ -HCH 分解に関わる一酵素のみをコードする本プラスミドをさらに解析した。

① 66 kb の pLB1 の全塩基配列を決定・解析したところ、プラスミドの基本的性質である複製装置と接合伝達装置に新規性が高かった。

② pLB1 上の 2 kb 断片に複製装置が存在した。

③ pLB1 は他の α -プロテオバクテリア属細菌への自己接合伝達が可能だったが、 β -並びに γ -プロテオバクテリア属細菌への接合伝達は認められなかった。

(6) 本研究で得られた成果全般については、すでに国内外で高い評価を得ている。とりわけ、分解プラスミドの受容菌宿主域を規定するプラスミド並びに受容菌染色体由来の因子の同定に関する国際学会での発表は、学術的に極めて重要で、かつ、独創的であると賞賛された。今後は、両レプリコン由来の因子の分子生物学的な解析を詳細に推進するとともに、これら因子の組み合わせが NAH7 と *P. putida* 染色体遺伝子の組み合わせに留まらず、各種可動性遺伝因子と様々な細菌染色体遺伝子との関係にまで普遍化できるかの検証を実施する予定である。また、本研究の成果には、まだ学術雑誌に未発表のものも含まれており、これらに関しては、可能な限りの早期に発表していく予定である。

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 28 件) (全て査読有り)

① 大坪嘉行, 永田裕二, 津田雅孝: 環境細菌ゲノムの構造と可塑性・難分解性化合物分解の総合職と専門職の場合-. 化学と生物 47: 35-42 (2009)

② Shimoda, Y., H. Mitsui, H. Kamimatsuse, K. Minamisawa, E. Nishiyama, Y. Ohtsubo, Y. Nagata, M. Tsuda, S. Shinpo, A. Watanabe, M. Kohara, M. Yamada, Y. Nakamura, S. Tabata,

and S. Sato: Construction of signature-tagged mutant library in *Mesorhizobium loti* as a powerful tool for functional genomics. DNA Res. 15: 297-308. (2008)

③ 津田雅孝, 西山依里, 宮腰昌利, 湯原悟志, 永田裕二, 大坪嘉行: 多重染色体性の *Burkholderia multivorans* のゲノム構造と土壌でのゲノム情報発現. 土と微生物 62: 93-97 (2008)

④ Roberts, A. P., M. Chandler, P. Courvalin, G. Guédon, P. Mullany, T. Pembroke, J. I. Rood, C. J. Smith, A. O. Summers, M. Tsuda, and D. E. Berg: Revised nomenclature for transposable genetic elements. Plasmid 60: 167-173. (2008)

⑤ Miyazaki, R., Y. Ohtsubo, Y. Nagata, and M. Tsuda: Characterization of the *traD* operon of naphthalene-catabolic plasmid NAH7: a host-range modifier in conjugative transfer. J. Bacteriol. 190: 6281-6289. (2008)

⑥ Ohtsubo, Y., W. Ikeda-Ohtsubo, Y. Nagata, and M. Tsuda: GenomeMatcher: a graphical user interface for DNA sequence comparison. BMC Bioinformatics 9: 376. (2008)

⑦ Fuchu, G., Y. Ohtsubo, M. Ito, R. Miyazaki, A. Ono, Y. Nagata, and M. Tsuda: Insertion sequence-based cassette PCR: cultivation-independent isolation of γ -hexachlorocyclohexane-degrading genes from soil DNA. Appl. Microbiol. Biotechnol. 79: 627-632. (2008)

⑧ Yuhara, S., H. Komatsu, H. Goto, Y. Ohtsubo, Y. Nagata, and M. Tsuda: Pleiotropic roles of iron-responsive transcriptional regulator Fur in *Burkholderia multivorans*. Microbiology 154: 1763-1774. (2008)

⑨ 津田雅孝, 西山依里, 宮腰昌利, 永田裕二, 大坪嘉行: 土壌生態系での環境細菌ゲノム情報発現. 極限環境微生物学会誌 6: 59-62. (2007)

⑩ 津田雅孝, 小野玲, 宮崎亮, 府中玄樹, 永田裕二: 機能発現に基づく環境汚染物質分解酵素遺伝子の生態系からの直接的取得と解析. J. Environ. Biotechnol. 7: 75-78. (2007)

⑪ Ito, M., Z. Prokop, M. Klvana, Y. Ohtsubo, M. Tsuda, J. Damborsky, and Y. Nagata: Degradation of β -hexachlorocyclohexane by haloalkane dehalogenase LinB from γ -hexachlorocyclohexane-utilizing bacterium *Sphingobium* sp. MII205. Arch. Microbiol. 188: 313-325. (2007)

⑫ Nagata, Y., R. Endo, M. Ito, Y. Ohtsubo, and M. Tsuda: Aerobic degradation of lindane (γ -hexachlorocyclohexane) in bacteria and its biochemical and molecular basis. Appl. Microbiol. Biotechnol. 74: 741-752. (2007)

⑬ 津田雅孝, 西山依里, 永田裕二, 大坪嘉行:

- 自然環境で実際に機能する微生物遺伝子の遺伝学的手法による検索と解析, 化学と生物 45: 557-563 (2007)
- ⑭ Endo, R., Y. Ohtsubo, M. Tsuda, and Y. Nagata: Identification and characterization of genes encoding a putative ABC-type transporter essential for the utilization of γ -hexachlorocyclohexane in *Sphingobium japonicum* UT26. J. Bacteriol. 189: 3712-3720. (2007)
- ⑮ Yano, H., C. E. Garruto, M. Sota, Y. Ohtsubo, Y. Nagata, G. J. Zylstra, P. A. Williams, and M. Tsuda: Complete sequence determination combined with analysis of transposition/site-specific recombination events to explain genetic organization of IncP-7 TOL plasmid pWW53 and related mobile genetic elements. J. Mol. Biol. 369: 11-26. (2007)
- ⑯ Sato, Y., R. Natsume, M. Tsuda, J. Damborsky, Y. Nagata, and T. Senda: Crystallization and preliminary crystallographic analysis of a haloalkane dehalogenase DbjA from *Bradyrhizobium japonicum* USDA110. Acta Cryst. F63: 294-296. (2007)
- ⑰ Sota, M., M. Tsuda, H. Yano, L. J. Forney, and E. M. Top: Region-specific insertion of transposons in combination with selection for high plasmid transferability and stability accounts for the structural similarity of IncP-1 plasmids. J. Bacteriol. 189: 3091-3098. (2007)
- ⑱ Pavlova, M., M. Klvana, A. Jesenska, Z. Prokop, H. Konecna, T. Sato, M. Tsuda, Y. Nagata, and J. Damborsky: The identification of catalytic pentad in the haloalkane dehalogenase DhmA from *Mycobacterium avium* N85: reaction mechanism and molecular evolution. J. Struct. Biol. 157: 384-392. (2007)
- ⑲ Ono, A., R. Miyazaki, M. Sota, Y. Ohtsubo, Y. Nagata, and M. Tsuda: Isolation and characterization of naphthalene-catabolic genes and plasmids from oil-contaminated soil by using two cultivation-independent approaches. Appl. Microbiol. Biotechnol. 74: 501-510. (2007)
- ⑳ Ito, N., M. Itakura, S. Eda, K. Saeki, H. Oomori, T. Yokoyama, T. Kaneko, S. Tabata, T. Oowada, S. Tajima, T. Uchiumi, E. Masai, M. Tsuda, H. Mitsui, and K. Minamisawa: Global gene expression in *Bradyrhizobium japonicum* cultured with vanillin, vanillate, 4-hydroxybenzoate, and protocatechuate. Microbes Environ. 21: 240-250. (2006)
- 21 永田裕二, 津田雅孝: ハロアルカンテハロゲナーゼの構造と機能. J. Environ. Biotechnol. 6: 87-92. (2006)
- 22 Miyazaki, R. Y. Sato, M. Ito, Y. Ohtsubo, Y. Nagata, and M. Tsuda: Complete nucleotide sequence of an exogenously isolated plasmid pLB1 involved in the degradation of γ -hexachlorocyclohexane. Appl. Environ. Microbiol. 72: 6923-6933. (2006)
- 23 小野玲, 宮崎亮, 永田裕二, 津田雅孝: 環境汚染物質を分解する酵素遺伝子の土壌からの直接的取得と解析. バイオインダストリー 23: 44-49. (2006)
- 24 Genka, H., T. Baba, M. Tsuda, S. Kanaya, H. Mori, T. Yoshida, M. Tsujimoto-Noguchi, K. Tsuchiya, and H. Sawada: Comparative analysis of *argK-tox* clusters and their flanking regions in phaseolotoxin-producing *Pseudomonas syringae* pathovars. J. Mol. Evol. 63: 401-414. (2006)
- 25 Ohtsubo, Y., H. Goto, Y. Nagata, T. Kudo, and M. Tsuda: Identification of a response regulator gene for catabolite control from a PCB-degrading β -proteobacteria, *Acidovorax* sp. KKS102. Mol. Microbiol. 60: 1563-1575. (2006)
- 26 Sota, M., H. Yano, A. Ono, R. Miyazaki, H. Ishii, H. Genka, E. M. Top, and M. Tsuda: Genomic and functional analysis of the IncP-9 naphthalene-catabolic plasmid NAH7 and its transposon Tn4655 suggests catabolic gene spread by a tyrosine recombinase. J. Bacteriol. 188: 4057-4067. (2006)
- 27 Shintani, M., H. Yano, H. Habe, T. Omori, H. Yamane, M. Tsuda, and H. Nojiri: Characterization of the replication, maintenance, and transfer features of the IncP-7 plasmid pCAR1 that carries carbazole/dioxin degradative genes. Appl. Environ. Microbiol. 72: 3206-3216. (2006)
- 28 Endo, R., Y. Ohtsubo, M. Tsuda, and Y. Nagata: Growth inhibition by metabolites of γ -hexachlorocyclohexane in *Sphingobium japonicum* UT26. Biosci. Biotechnol. Biochem. 70: 1029-1032. (2006)
- [学会発表] (計 38 件)
- ① Nagata, Y., Y. Ohtsubo, and M. Tsuda: Adaptation and evolution of bacteria in natural environments. Memorial Symposium of the 24th International Prize for Biology -Ecology for the Changing World. December 10-11, 2008. Sendai.
- ② Nagata, Y., Y. Ohtsubo, and M. Tsuda: Molecular genetic approaches for elucidating adaptive strategies of bacteria in soil. ISSM satellite symposium "Environmental genomics". November 15, 2008. Tokyo.
- ③ Miyakoshi, M., H. Nojiri, Y. Ohtsubo, Y. Nagata, and M. Tsuda: Reconstruction of transcription networks by the conjugative transfer of IncP plasmids. International Plasmid

- Biology Conference 2008. August 30-September 5, 2008. Gdansk, Poland
- ④ Tabata, M, R. Endo, Y. Ohtsubo, Y. Nagata, and M. Tsuda: Characterization of plasmids from gamma-hexachlorocyclohexane-degrading bacterium *Sphingomonas* sp. MM-1. International Plasmid Biology Conference 2008. August 30- September 5, 2008. Gdansk, Poland.
- ⑤ Miyazaki, R., Y. Ohtsubo, Y. Nagata, and M. Tsuda: Characterization of the *traD* operon in IncP-9 plasmid NAH7: a host-range modifier in conjugative transfer. International Plasmid Biology Conference 2008. August 30-September 5, 2008. Gdansk, Poland.
- ⑥ 大坪嘉行, 西山衣里, 宮腰昌利, 永田裕二, 津田雅孝: 分子遺伝学的手法による細菌の土壌環境適応戦略の解明. 2008 年度日本生物工学会大会シンポジウム. 2008 年 8 月 27-29 日. 仙台
- ⑦ 津田雅孝: 多重染色体性の *Burkholderia multivorans* のゲノム構造と土壌でのゲノム情報発現. 第 59 回日本土壌微生物学会 2008 年度大会シンポジウム. 2008 年 6 月 13-14 日. 静岡..
- ⑧ 津田雅孝, A. P. Roberts, M. Chandler, P. Courvalin, G. Guedon, P. Mullany, T. Pembroke, J. I. Rood, C. J. Smith, A. O. Summers, and D. E. Berg: 原核生物由来の可動性遺伝因子の命名法. 第 3 回日本ゲノム微生物学会総会. 2008 年 3 月 5-7 日. 東京.
- ⑨ 津田雅孝, 小野玲, 宮崎亮, 府中玄樹, 永田裕二: 機能発現に基づく環境汚染物質分解酵素遺伝子の生態系からの直接的取得と解析. 第 59 回日本生物工学会大会シンポジウム. 2007 年 9 月 25-27 日. 東広島.
- ⑩ 永田裕二, 小野玲, 宮崎亮, 府中玄樹, 大坪嘉行, 津田雅孝: 培養非依存的手法による土壌環境からの環境汚染物質分解酵素遺伝子の取得. 日本微生物生態学会第 23 回大会シンポジウム. 2007 年 9 月 15-18 日. 松山.
- ⑪ 津田雅孝: 環境での微生物ゲノム情報発現. 2007 年度日本農芸化学会中四国・西日本支部合同大会シンポジウム. 2007 年 9 月 14-15 日. 山口.
- ⑫ Miyazaki, R., Y. Ohtsubo, Y. Nagata, and M. Tsuda: Characterization of the *traD* gene cluster involved in the conjugative transfer of naphthalene-catabolic plasmid NAH7. ASM Conference on Pseudomonas 2007. August 26-30, 2007. Seattle, Washington, USA.
- ⑬ Ono, A., Y. Ohtsubo, Y. Nagata, and M. Tsuda: Functional screening of genes for aromatic ring-hydroxylating oxygenases from soil metagenomic libraries. Metagenomics 2007. July 11-13, 2007. San Diego, California, USA.
- ⑭ Prokop, Z., Y. Sato, T. Mozga, P. Jerabek, R. Natsume, J. Florian, M. Tsuda, Y. Nagata, T. Senda, and J. Damborsky: Haloalkane dehalogenases possess two different structural bases for their enantioselectivity. BIOTRANS 2007 - 8th International Symposium on Biocatalysis and Biotransformations. July 8-13, 2007. Oviedo, Spain
- ⑮ 津田雅孝, 西山依里, 宮腰昌利, 永田裕二, 大坪嘉行: 生態系での細菌ゲノム情報発現-遺伝学的手法を用いた発現遺伝子群の探索-. 極限環境微生物学会第 8 回シンポジウム. 2007 年 7 月 3 日. 横浜.
- ⑯ Yano, H., C. Garruto, M. Sota, Y. Ohtsubo, Y. Nagata, P. A. Williams, G. J. Zylsra, and M. Tsuda: Genetic organization of IncP-7 TOL plasmid pWW53 and the movement of its residing transposons. Plasmid Biology 2006. September 23-27, 2006. South Lake Tahoe, California, USA.
- ⑰ Miyazaki, R., Y. Sato, M. Ito, Y. Ohtsubo, Y. Nagata, and M. Tsuda: Exogenous isolation of a plasmid involved in the degradation of γ -hexachlorocyclohexane from its contaminated soil. Plasmid Biology 2006. September 23-27, 2006. South Lake Tahoe, California, USA.
- ⑱ Sota, M., E. M. Top, and M. Tsuda: Genomic and functional analysis of catabolic plasmids and transposons. Plasmid Biology 2006. September 23-27, 2006. South Lake Tahoe, California, USA.
- ⑲ Nagata, Y., M. Ito, R. Miyazaki, G. Fuchu, Y. Ohtsubo, and M. Tsuda: Direct isolation of genes and a plasmid for the degradation of γ -hexachlorocyclohexane from contaminated soil. International Symposium on Environmental Biotechnology. July 9-13, 2006. Leipzig, Germany.
- ⑳ Endo, R., Y. Ohtsubo, M. Tsuda, and Y. Nagata: Novel ABC-type transporter genes essential for the γ -hexachlorocyclohexane utilization in *Sphingobium japonicum* UT26. International Symposium on Environmental Biotechnology. July 9-13, 2006. Leipzig, Germany.
- 21 Ohtsubo, Y., S. Atobe, Y. Nagata, and M. Tsuda: Conjugal transfer of PCB/biphenyl degradation genes in *Acidovorax* sp. KKS102. International Symposium on Environmental Biotechnology. July 9-13, 2006. Leipzig, Germany.

[図書] (計 4 件) (全て査読有り)

- ① 津田雅孝: メタゲノム. 「微生物の事典」 (渡邊信, 西村和子, 内山裕夫, 奥田徹, 加

来久敏, 広木幹也編) pp. 661-663. 朝倉書店.
(2008)

- ② Sota, M., H. Yano, and M. Tsuda: Bacterial class II catabolic transposons. *In*: K. Yoshiki and M. Aoki (eds), "DNA Transposable Elements Research" pp. 23-67. Nova Science Publishers, Inc., New York, U.S.A. (2008)
- ③ 永田裕二, 津田雅孝: 難培養性細菌も研究対象とするメタゲノム解析. 「バイオフィルム

[その他]

DNA 配列比較ソフトウェア GenomeMatcher
の開発と公開
(<http://www.ige.tohoku.ac.jp/joho/gmProject/gmhomeJP.html>)

6. 研究組織

(1)研究代表者

津田 雅孝 (TSUDA MASATAKA)
東北大学・大学院生命科学研究科・教授
研究者番号：9 0 1 7 2 0 2 2

(2)研究分担者

永田 裕二 (NAGATA YUJI)
東北大学・大学院生命科学研究科・准教授
研究者番号：3 0 2 3 7 5 3 1
大坪 嘉行 (OHTSUBO YOSHIYUKI)
東北大学・大学院生命科学研究科・助教
研究者番号：4 0 3 4 2 7 6 1