

令和 3 年 5 月 27 日現在

機関番号：17201

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18K05394

研究課題名(和文) 白麹菌のクエン酸高生産性をもたらす細胞膜クエン酸輸送体の同定と機能解明

研究課題名(英文) Identification and functional analysis of the genes responsible for hyperproduction of citric acid from white koji fungus *Aspergillus kawachii*

研究代表者

後藤 正利 (Goto, Masatoshi)

佐賀大学・農学部・教授

研究者番号：90274521

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：白麹菌の特徴であるクエン酸高生産能を規定する最大の遺伝的要因が、細胞膜上のクエン酸輸送体 CexA であることを明らかにした。また、cexA 遺伝子を高発現されると黄麹菌をクエン酸高生産化させることが可能であることを明らかにした。さらに白麹菌による有機酸の生産にCexA欠損によって、クエン酸生産の代わりに、目的有機酸の生産量が向上すること、つまり輸送体の利用により物質生産を制御できることを見出した。白麹菌のクエン酸以外の有機酸輸送体と推定される2つの遺伝子を新たに見出した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

黒麹菌、その白色変異株白麹菌、それらの近縁菌の黒カビ(*A. niger*)は、クエン酸を大量に生産する。その特徴を生かして黒麹菌、白麹菌が泡盛、焼酎の製造に、黒カビはクエン酸の工業生産に利用されているが、なぜこれらのカビがクエン酸を高生産するのかは永年わからなかった。本研究でクエン酸高生産をもたらす遺伝子が同定されたことの学術的、社会的意義は大きく、経験に頼っていたクエン酸生産技術をより効率的に制御可能となる。

研究成果の概要(英文)：The white koji fungus, *Aspergillus kawachii* characteristically exhibits hyperproduction of citric acid. In this study, we clarify the genetic incidence of the hyperproduction of citric acid in this fungus is largely due to the presence of a citric acid exporter, CexA. Heterologous expression of the AkcexA in the yellow koji fungus, *A. oryzae* led the fungus to produce a large amount of citric acid to the level comparable to *A. kawachii*. Lacking in AkcexA allows the recombinant strain of *A. kawachii* that had acquired the capability of the synthesis of itaconic acid to enhance the production of itaconic acid. We found the two genes putatively involved in the transport of organic acids other than citric acid.

研究分野：応用微生物学

キーワード：白麹菌 *Aspergillus luchuensis* クエン酸高生産 有機酸生産 有機酸輸送体タンパク質

## 様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

麹菌はその安全性と優れた酵素生産性を示すことから、酒類、醤油、味噌など我が国の伝統的発酵食品製造に使用されている。温暖な地域で製造される焼酎には、糖質分解酵素を高生産することに加え、製造時のもろみの pH を低く保ち雑菌の増殖を防ぐためにクエン酸を高生産する焼酎麹菌、黒麹菌 *Aspergillus luchuensis* あるいはそのアルビノである白麹菌 *A. luchuensis* mut. *kawachii* (*A. kawachii*) が用いられる。一方、クエン酸は黄麹菌 *A. oryzae* ではほとんどつくられないが、焼酎麹菌に極めて近縁な黒カビ *A. niger* においても大量に生産され、世界中で年間およそ 1400 万トンほど製造されている。これまでに、黒カビ *A. niger* におけるクエン酸高生産のための液体培養条件が知られている<sup>①</sup>。しかし、これらのアスペルギルス属糸状菌がどのような遺伝子の発現や代謝経路の制御によってクエン酸を大量に生産するのか、そして類似の遺伝的背景を持つ黄麹菌などの菌では、なぜクエン酸が高生産されないのかの遺伝的要因や分子機構はほとんどわかっていなかった。近年、代謝工学的な数理モデル実験によってクエン酸の高生産条件が予想され、クエン酸高生産の律速段階の一つが、ミトコンドリアからのクエン酸の輸送にあることが示唆された。ミトコンドリアの有機酸輸送体として出芽酵母 *Saccharomyces cerevisiae* のクエン酸-リンゴ酸交換輸送体 Ctp1 とリンゴ酸-オキソグルタル酸交換輸送体 Yhm2 が知られていた。それらの白麹菌のホモログである CtpA と YhmA について CtpA はクエン酸とリンゴ酸を、YhmA はクエン酸とオキソグルタル酸、リンゴ酸を、それぞれ交換輸送することが示唆された。ctpA と yhmA の白麹菌二重破壊株は、合成致死を示し、それぞれの単独破壊株では、クエン酸生産量が有意に減少したが、劇的な低下は認められなかった<sup>②</sup>。本研究では、特にクエン酸生合成系の最終段階である細胞質からの細胞外へのクエン酸の排出に関与する細胞膜輸送体タンパク質をコードする遺伝子の同定を目的として、研究を開始した。同じ時期に、*A. niger* の 2 つの研究グループから細胞膜のクエン酸輸送体として CexA (Citrate exporter protein A) が報告された<sup>③, ④</sup>。CexA は、既知のクエン酸輸送体とほとんど相同性が認められない。Odoni らはいち早くその成果をプレプリント (査読前論文) として bioRxiv で公開したため、その情報をもとに白麹菌においてクエン酸輸送体 CexA の解析をはじめた。

### 2. 研究の目的

本研究では、以下の 3 つの課題解明を目的として研究を実施した。

(1) 白麹菌 *cexA* ホモログ遺伝子同定とクエン酸高生産性解明。クエン酸生合成系の最終段階である細胞質からの細胞外へのクエン酸の排出に関与する細胞膜輸送体タンパク質をコードする遺伝子として、*A. niger cexA* ホモログ遺伝子に焦点を絞り、クエン酸の高生産性との関係性を明らかにすることを目的とした。

(2) 白麹菌 *cexA* を用いた白麹菌の有機酸生産性の改良。(1) で CexA が白麹菌のクエン酸高生産性に大きく寄与することが明らかになったので、白麹菌の *cexA* 欠損によるクエン酸以外の有機酸の生産性の向上を目指した。

(3) 白麹菌の機能未同定有機酸輸送体の同定。近年、微生物における物質生産において代謝経路 (代謝酵素) の改変以外に物質輸送体の改変によって物質生産性が向上する報告がある。産業利用されている *Aspergillus* 属糸状菌においては、細胞膜局在有機酸輸送体に関する知見が乏しい。本研究では、白麹菌の有機酸輸送体についても同定を試みた。

### 3. 研究の方法

(1) 白麹菌 *cexA* ホモログ遺伝子同定とクエン酸高生産性解明。

黒カビ *A. niger* の細胞膜クエン酸輸送体 CexA を白麹菌 *A. kawachii* 及び黄麹菌 *A. oryzae* ゲノム情報から Blast 検索して、白麹菌、黄麹菌のオルソログ遺伝子を見出した。*A. kawachii* S02 株 (*ligD*, *argB::hph*, *sC*) を宿主として、*cexA* 遺伝子の破壊株を構築した。また、*gpdA* や *tef1* プロモーター支配下で *cexA* を強制発現させる高発現株を構築した。黄麹菌 *A. oryzae*  $\Delta$ *ligD* 株 (*sC*, *niaD*, *ligD::sC*) を宿主として、*AkcexA*, *AocexA*, *AocexB* を導入した。麹菌のクエン酸生産においては、前培養は 30°C で最少液体培地 (M) で行い、本培養では、30°C で CAP 液体培地を用いた。

(2) 白麹菌 *cexA* を用いた白麹菌の有機酸生産性の改良。

白麹菌に TetOn 発現コントロール下にある *A. itaconicus cadA1* を導入したイタコン酸生産性を獲得した *A. kawachii cadA1*<sup>+</sup> 株を宿主として、*AkcexA* 遺伝子を *argB* 遺伝子と置換した *AicadA1* $\Delta$ *cexA* 破壊株を構築した ( $\Delta$ *cexA*)。コントロール株として *cadA1*<sup>+</sup> 株に *argB*<sup>+</sup> を導入した株を構築した。TetOn 発現システムの誘導物質としてドキシサイクリンを本培養開始から 48 時間後に添加した。

(3) 白麹菌の麹中でのクエン酸生産誘導時、非誘導時の遺伝子発現情報<sup>⑤</sup>と黄麹菌及び白麹菌の製麹時の RNAseq データを保有している。これらのデータを用いて、白麹菌がクエン酸生産

時に特異的に発現変動している遺伝子群、あるいは白麹菌のクエン酸生産時に黄麹菌とは異なる発現を示す白麹菌遺伝子群を Gene Ontology 解析を行い、推定輸送体遺伝子に関連のある GO term を抽出した。GO term の中から、白麹菌のゲノムアノテーションで有機酸輸送体とは関連性がないと推定される遺伝子を排除して、推定有機酸輸送体遺伝子候補を選抜した。同遺伝子の破壊株を構築した。また、クエン酸を生産しない *A. kawachii*  $\Delta cexA$  破壊株 (*ligD*, *argB::hph*, *cexA::argB*, *sC*) を宿主として、推定有機酸輸送体遺伝子を発現させた。

#### 4. 研究成果

##### (1) 白麹菌 *cexA* ホモログ遺伝子同定とクエン酸高生産性解明。

白麹菌と同じ *Aspergillus Nigri* 節に属する *A. niger* の細胞膜クエン酸輸送体を *A. kawachii* ゲノム情報から Blast 検索して、白麹菌のオルソログとして *AkcexA* (AKAW\_07989, 97% identity) を見出した。また、クエン酸を大量には生産しない黄麹菌にも *cexA* オルソログが2つ存在して *AocexA* (A0090009000645, 72.5% identity)、*AocexB* (A0090023000271, 73.3% identity) を見出した。

次に白麹菌の *AkcexA* 遺伝子を破壊して、クエン酸生産誘導液体培地でのクエン酸生産量を調べた。コントロール株では、本培養12時間後から、経時的に培地中のクエン酸量が増加するが、*AkcexA* 破壊株 ( $\Delta cexA$ ) では、クエン酸の生産がコントロールの1%程度しか認められなかった。本研究結果から、白麹菌の *cexA* がクエン酸高生産性に大きく関与することを明らかにした。ついで、クエン酸を培地中に大量には生産しない黄麹菌を宿主として、*AkcexA*, *AocexA*, *AocexB* を *tef1* プロモーターで発現させた。それぞれの *cex* 発現株のクエン酸誘導培地での48時間培養後の、麹菌菌体量あたりのクエン酸生産量を図1に示す。*AkcexA* 破壊株で菌体量あたりのクエン酸量 (CPM) は有意に低下して、*AkcexA* 相補株で CPM は同程度に回復して、*AkcexA* 高発現株では有意にコントロールの2倍以上の CPM を示した。本結果からも、白麹菌のクエン酸高生産性が *cexA* に依存することが明らかになった。一方、図1 B に示すとおり、黄麹菌コントロール株では、CPM 値がほとんど認められないが、*AkcexA* を発現させた黄麹菌は、白麹菌コントロール株と同程度まで CPM 値を獲得した。一方、黄麹菌の *cexA* オルソログ *AocexA*, *AocexB* 高発現株では、ともに有意に CPM 値が上昇した。黄麹菌の *Cex* が白麹菌の *Cex* より機能が低下しているか、*AocexA*, *AocexB* の発現が不十分であるため、黄麹菌がクエン酸を高生産しないことが推察される。白麹菌の *cexA* は、クエン酸を高生産させるのに最も重要な遺伝的な要因であることが明らかになった。

(2) 白麹菌 *cexA* を用いた白麹菌の有機酸生産性の改良。

イタコン酸は、ミトコンドリアの TCA 回路でクエン酸から *cis*-アコニット酸へ変換されたのち、細胞質へ輸送され、細胞質の *cis*-aconitic acid decarboxylase (Cad) によって脱炭酸されることで合成され、最終的に培地中に分泌生産される。先の研究において、白麹菌にて *A. itaconicus cadA* 遺伝子を発現させ、白麹菌でイタコン酸を生産させた。しかしながら、イタコン酸の生産量は低く、基質の前駆体であるクエン酸が培地中に残存するという問題点が明らかになった。そこで、*cexA* 遺伝子を破壊して、クエン酸の菌体外生産量を減少させ、イタコン酸生産にカーボンフローを移行させることを意図して、イタコン酸生産量の向上を試みた。有機酸生産 CAP 液体培地での培養後の細胞外のクエン酸量、*cis*-アコニット酸量、イタコン酸量を測定した結果、 $\Delta cexA$  株においてイタコン酸生産量が、コントロール株に比べ2倍以上増加した(図

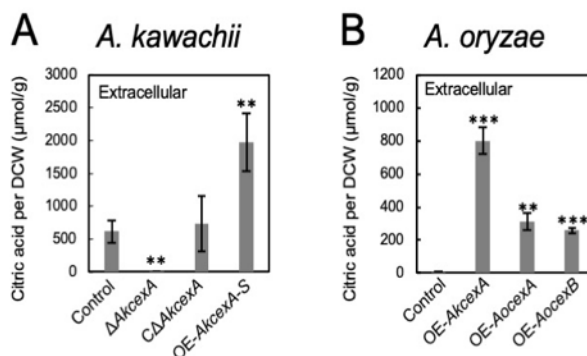


図1. 白麹菌、黄麹菌の *cex* 破壊株と強制発現株の CAP 培地での48時間培養後の乾燥菌体あたりのクエン酸

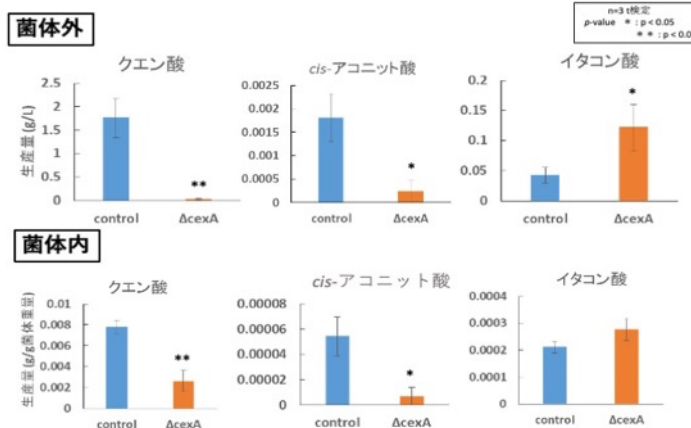


図2. *AicadA* を発現する白麹菌  $\Delta cexA$  株の有機酸

2)。コントロール株では、イタコン酸合成反応の基質である *cis*-アコニット酸、及びその前駆体であるクエン酸の量がともに残存しているのに対し、 $\Delta$ cexA 株では、両有機酸量は著しく低下した。以上の結果から、代謝酵素の活性の制御だけではなく、輸送体の機能を制御することにより、白麹菌の物質生産性を改変できることが明らかになった。

(3) 白麹菌の機能未同定有機酸輸送体の同定。

新たに有機酸輸送体を同定するために、白麹菌、黄麹菌の遺伝子発現データを利用して、推定有機酸輸送体遺伝子を選抜した。白麹菌の遺伝子破壊を行う有機酸輸送体候補遺伝子として、*A. kawachii* クエン酸生産誘導時発現変動遺伝子 (Microarray data) の中から、6 遺伝子 (AKAW\_02663、AKAW\_04116、AKAW\_08079、AKAW\_03290、AKAW\_06471) を選抜した。*A. kawachii* と *A. oryzae* 間での発現相違遺伝子の中から、9 遺伝子 (AKAW\_00218、AKAW\_04620、AKAW\_04808、AKAW\_06559、AKAW\_07762、AKAW\_08256、AKAW\_00261、AKAW\_02172、AKAW\_03692) を選抜した。いずれの遺伝子もゲノムアノテーション上、輸送物質が不明である。選抜した 14 の推定有機酸輸送体遺伝子の白麹菌破壊株を構築した。まず図 3 A に示す 6 種 (AKAW\_03290、AKAW\_03692、AKAW\_04116、AKAW\_04620、AKAW\_08079、AKAW\_08256) の推定有機酸輸送体遺伝子破壊株について、分生子接種後、CAP 液体培地での培養 7 日後の有機酸生産量を調べた (図 3A)。AKAW\_03290 遺伝子破壊株においてクエン酸生産量が有意に低下した。AKAW\_04620、AKAW\_08079 の破壊株において、野生株に比べ有意に  $\alpha$ -ケトグルタル酸とフマル酸の生産量が増加し、AKAW\_08256 破壊株においても同様の傾向にあった。本実験では、実験値の誤差が大きかったため、培養方法を変更した。ついで、8 種の推定有機酸輸送体遺伝子 (AKAW\_00218、AKAW\_00261、AKAW\_02172、AKAW\_02663、AKAW\_04808、AKAW\_06471、AKAW\_06559、AKAW\_07762) の破壊株を M 培地で前培養後、CAP 液体培地での本培養 7 日後の有機酸生産量を調べた (図 3B)。AKAW\_02172 の破壊株がクエン酸、 $\alpha$ -ケトグルタル酸、コハク酸の生産量が野生株と比べて有意に減少した。AKAW\_00218、AKAW\_02663、AKAW\_04808 の破壊株については、クエン酸、コハク酸の生産量が野生株と比べて有意に減少した。AKAW\_02663 破壊株については、逆にフマル酸の生産量が有意に増加した。AKAW\_00261 と AKAW\_06471 の破壊株については、コハク酸の生産量が野生株と比べて有意に減少した。AKAW\_06559 及び AKAW\_07762 破壊株では、いずれもコハク酸生産量の有意な低下とフマル酸の増加が認められた。もっとも顕著な有機酸生産量の変化が認められた

AKAW\_02172 破壊株は、野生株や他の破壊株と比べ、唯一菌体量が減少し、グルコース消費量が少なく、解糖系、TCA 回路が十分に機能していないと推察した。AKAW\_02172 の局在解析を行った結果、AKAW\_02172-GFP がミトコンドリアに局在することが推定された (データ示さず)。AKAW\_02172 に対して最新データベースをもとに BLAST で再検索したところ、AKAW\_02172 遺伝子が *A. eucalypticola* CBS122712 の Ubiquinol cytochrome C reductase とアミノ酸配列 identity99% のオルソログであることが明らかになった。このタンパク質は電子伝達系の complex III でプロトンの輸送に参与する。AKAW\_02172 破壊株で

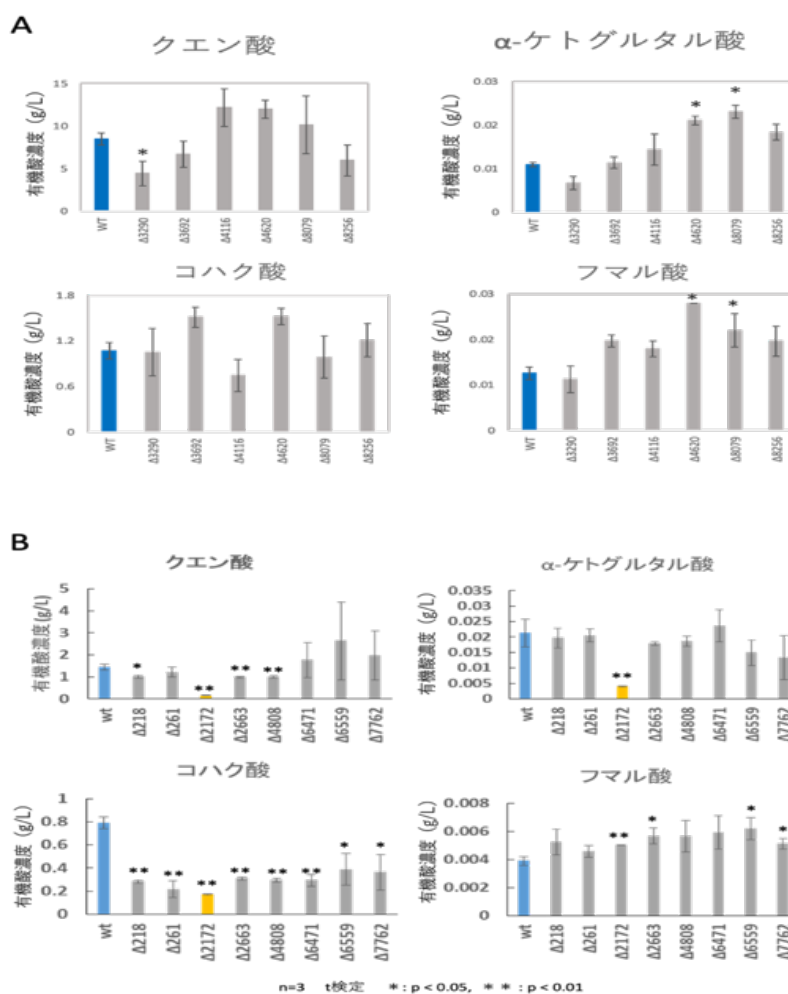


図3. 有機酸輸送体候補遺伝子破壊株の有機酸生産量



は呼吸鎖の欠損によって菌体重量やグルコース消費量の減少やクエン酸などの有機酸量が減少したと矛盾しない。以上より、AKAW\_02172 タンパク質はミトコンドリア内膜に局在する complex III プロトンポンプの一部であることが示唆された。

白麹菌が生産するほとんどの有機酸はクエン酸であり、他の有機酸は微量のため、他の有機酸の値の誤差を小さくすることは困難である。また、遺伝子破壊によってクエン酸以外の有機酸生産量に変化が生じて、実験の誤差の範囲内にある場合には、当該遺伝子の影響を判断することができない。そこで、クエン酸をほとんど生産しない *cexA* 株を宿主として、推定有機酸輸送体を過剰発現させ、有機酸生産量の変化を観察することで、推定有機酸輸送体遺伝子がどの有機酸の輸送に関与しているかを明らかにすることを旨とした。

遺伝子破壊を行った 14 種の遺伝子のうち、有機酸生産量が変化した 6 種の遺伝子

(AKAW\_02663、AKAW\_03290、AKAW\_03692、AKAW\_04116、AKAW\_04808、AKAW\_08256) を過剰発現させる遺伝子とした。6 種の推定有機酸輸送体遺伝子過剰発現株 (OE 株) の 7 日間 CAP 液体培地での本培養後の菌体重量とグルコース残量は野生株と 6 種の過剰発現株で違いは認められなかった。この結果から、6 種の推定有機酸輸送体遺伝子過剰発現株は野生株と同様に中心代謝経路が機能していることが示唆された。

同様に培養後の有機酸量について調べた。AKAW\_03290、AKAW\_03692、AKAW\_04116 の過剰発現株ではコハク酸の生産量が、野生株に比べ有意に増加した。AKAW\_02663 過剰発現株においては、 $\alpha$ -ケトグルタル酸とコハク酸の生産量が、野生株に比べ増加傾向を示し、フマル酸生産量が有意に減少した。AKAW\_02663 は MFS トランスポーターで基質の電気化学ポテンシャルに従って輸送を行う輸送体と予測されている。本結果からコハク酸とフマル酸の対向輸送に直接関係している可能性が示唆された。また、AKAW\_02663 の破壊株 (*cexA* 野生型の宿主) は、過剰発現株と反対の結果、つまり野生株に比べ、コハク酸生産量が減少し、フマル酸生産量が増加しており、このコハク酸-フマル酸の輸送体としての可能性を支持した。AKAW\_04808 過剰発現株においては、 $\alpha$ -ケトグルタル酸の生産量が、野生株に比べ有意に減少した。AKAW\_04808 は、Ankyrin repeat protein と推定されており、チャンネルに結合して、その活性の調節に関与する。AKAW\_04808 の過剰発現によって、 $\alpha$ -ケトグルタル酸生産量が減少したが、 $\alpha$ -ケトグルタル酸はアルギニン合成やグルタミン酸代謝に利用されるため、AKAW\_04808 はこれらのアミノ酸合成経路中の物質の輸送に関係している可能性も排除できない。

以上、AKAW\_02663 及び AKAW\_04808 は有機酸の輸送体本体か有機酸の輸送体活性を調節するタンパク質であることが示唆された。

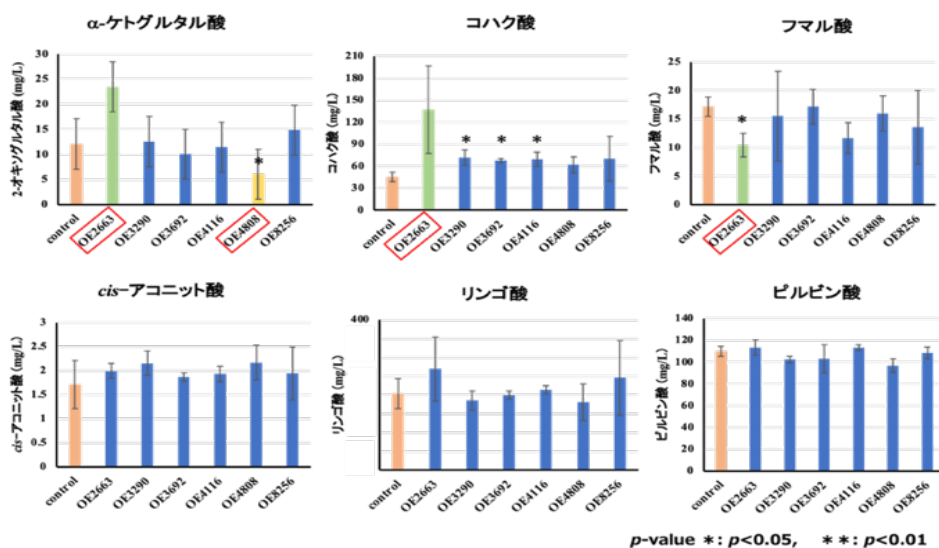


図4. 推定有機酸輸送体遺伝子過剰発現株 (OE 株) の有機酸生産量

#### <引用文献>

- ① 村上英也編：麹学，日本醸造協会（1985）
- ② Kadooka C, *et al.* Mitochondrial Citrate Transporters CtpA and YhmA Are Required for Extracellular Citric Acid Accumulation and Contribute to Cytosolic Acetyl Coenzyme A Generation in *Aspergillus luchuensis* mut. *kawachii*. *Appl. Environ. Microbiol.* 85, 2019, pii: e03136-18..
- ③ Steiger M.G, *et al.* Engineering of the citrate exporter protein enables high citric acid production in *Aspergillus niger*. *Metab. Eng.* 52, 224-231, 2019
- ④ Odoni D.I, *et al.* *Aspergillus niger* citrate exporter revealed by comparison of two alternative citrate producing conditions. *FEMS Microbiol. Lett.* 366, 2019, fnz071.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件／うち国際共著 0件／うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Kadooka C, Nakamura E, Mori K, Okutsu K, Yoshizaki Y, Takamine K, Goto M, Tamaki H, Futagami T.	4. 巻 86
2. 論文標題 LaeA Controls Citric Acid Production through Regulation of the Citrate Exporter-Encoding <i>cexA</i> Gene in <i>Aspergillus luchuensis</i> mut. <i>kawachii</i> .	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Applied and Environmental Microbiology	6. 最初と最後の頁 e01950-19
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1128/AEM.01950-19	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 Nakamura E, Kadooka C, Okutsu K, Yoshizaki Y, Takamine K, Goto M, Tamaki H, Futagami T.	4. 巻 131
2. 論文標題 Citrate exporter enhances both extracellular and intracellular citric acid accumulation in the koji fungi <i>Aspergillus luchuensis</i> mut. <i>kawachii</i> and <i>Aspergillus oryzae</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Bioscience and Bioengineering	6. 最初と最後の頁 68-76
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.jbiosc.2020.09.002	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 Kadooka C, Izumitsu K, Onoue M, Okutsu K, Yoshizaki Y, Takamine K, Goto M, Tamaki H, Futagami T.	4. 巻 85
2. 論文標題 Mitochondrial Citrate Transporters CtpA and YhmA Are Required for Extracellular Citric Acid Accumulation and Contribute to Cytosolic Acetyl Coenzyme A Generation in <i>Aspergillus luchuensis</i> mut. <i>kawachii</i> .	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Applied and Environmental Microbiology	6. 最初と最後の頁 e03136-18
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1128/AEM.03136-18.	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4件（うち招待講演 0件／うち国際学会 0件）

1. 発表者名 野中咲希, 二神泰基, 小林元太, 後藤正利
2. 発表標題 白麹菌の有機酸輸送体を利用したイタコン酸生産能増強
3. 学会等名 日本農芸化学会 2019 年度 西日本・中四国支部合同沖縄大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 中村恵理, 門岡千尋, 奥津果優, 吉崎由美子, 高峯和則, 後藤正利, 玉置尚徳, 二神泰基
2. 発表標題 麹菌における推定クエン酸輸送体 CexA の解析
3. 学会等名 日本農芸化学会 2019 年度 西日本・中四国支部合同沖縄大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 中村恵理, 門岡千尋, 奥津果優, 吉崎由美子, 高峯和則, 後藤正利, 玉置尚徳, 二神泰基
2. 発表標題 白麹菌 <i>Aspergillus luchuensis</i> mut. <i>kawachii</i> の推定クエン酸輸送体CitTの機能解析
3. 学会等名 第18回糸状菌分子生物学コンファレンス長岡
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 野中咲希, 久保真紀, 二神泰基, 高下秀春, 小林元太, 後藤正利
2. 発表標題 <i>Aspergillus itaconicus</i> の <i>cad</i> 遺伝子の同定と白麹菌のイタコン酸生産能の獲得
3. 学会等名 第18回糸状菌分子生物学コンファレンス長岡
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 後藤正利	4. 発行年 2021年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 2
3. 書名 醸造の事典	

〔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
研究 分 担 者	小林 元太  (Kobayashi Genta)  (40291512)	佐賀大学・農学部・教授    (17201)	
研究 分 担 者	二神 泰基  (Futagami Taiki)  (60512027)	鹿児島大学・農水産獣医学域農学系・准教授    (17701)	

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