

令和 5 年 6 月 12 日現在

機関番号：13102

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2022

課題番号：19H02867

研究課題名(和文)細菌における多様なリグニン由来芳香族化合物の外膜・内膜輸送システムの全容解明

研究課題名(英文)Outer and inner membrane transport systems for lignin-derived aromatic compounds in bacteria

研究代表者

政井 英司 (Eiji, Masai)

長岡技術科学大学・工学研究科・教授

研究者番号：20272867

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,200,000円

研究成果の概要(和文)：リグニン由来芳香族化合物分解菌 *Sphingobium* sp. SYK-6株において、ビフェニル型(5-5型)二量体化合物の外膜輸送がTonB-dependent transporter (TBDT)であるDdvTに担われることを明らかにしていた。本研究では新たにフェニルクマラン型(-5型)二量体化合物の外膜輸送を担うTBDTであるPhcTを同定した。また他のリグニン由来芳香族化合物の外膜輸送にもTBDTが関与することが示唆された。さらにSYK-6株および *Pseudomonas putida* KT2440株においてリグニン由来単量体化合物の内膜輸送に働くトランスポーターを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物の主要な細胞壁成分であるリグニンは複雑な結合を持つ芳香族高分子であり、その莫大な存在量から有効利用が望まれている。現在、リグニンの化学分解で得られる低分子芳香族化合物を細菌の代謝能を利用してポリマー原料に変換する技術の開発が進められている。今後は変換効率の向上が求められ、代謝系の改良に加えて、代謝の入り口であり物質変換の律速段階となり得る基質取り込み能の強化が必要である。リグニン由来芳香族化合物の外膜・内膜輸送システムの全容解明を目的として得られた本研究の成果は、芳香族化合物の取り込みに関する新発見と、リグニン由来芳香族化合物からの高効率な物質生産系の構築に有用な情報を提供する。

研究成果の概要(英文)：In *Sphingobium* sp. strain SYK-6, which degrades a variety of lignin-derived aromatic compounds, it has been shown that DdvT, a TonB-dependent transporter (TBDT), is responsible for the outer membrane transport of a biphenyl-type (5-5-type) dimeric compound. In this study, we newly identified and characterized PhcT as a TBDT involved in the outer membrane transport of a phenylcoumaran-type (-5-type) compound. Results also suggested that other TBDTs in SYK-6 have roles in the outer membrane transport of various lignin-derived aromatic compounds. In addition, transporters involved in the inner membrane transport of lignin-derived monomeric compounds were identified in SYK-6 and *Pseudomonas putida* KT2440.

研究分野：応用微生物学

キーワード：リグニン 芳香族化合物 外膜輸送 内膜輸送 *Sphingobium*属細菌

1. 研究開始当初の背景

植物の主要な細胞壁成分であるリグニンは複雑な結合を持つ芳香族高分子であり、その莫大な存在量から有効利用が望まれている。現在、リグニンの化学分解で得られる低分子芳香族化合物を細菌の代謝能を利用してポリマー原料に変換する技術の開発が進められている (Beckham et al., *Curr Opin Biotechnol*, 2016; Becker & Wittmann, *Biotechnol Adv*, 2019)。今後は変換効率を向上させるために、代謝系の改良に加えて、代謝の入り口であり物質変換の律速段階となり得る基質取り込み能の強化が必要と考えられる。

グラム陰性菌の芳香族化合物の取り込みにおいて、内膜輸送には主に major facilitator superfamily (MFS) 輸送体と ATP-binding cassette (ABC) 輸送体が関与することが明らかにされてきた。しかし、リグニン由来芳香族化合物の内膜輸送体として明確にされているのは、4-hydroxybenzoate (HBA)/protocatechuate (PCA) 輸送体と gallate/PCA 輸送体だけであった (Nichols & Harwood, *J Bacteriol*, 1997; Nogales et al., *Mol Microbiol*, 2011; Pernstich et al., *Protein Expr Purif*, 2014)。一方、外膜輸送体は、受動輸送を行うポーリンと基質特異的チャネル、そして能動輸送体の3つに分類されるが、*Pseudomonas* 属のパニリン酸取り込みに関与する基質特異的チャネルが報告されているだけであった (Tamber et al., *J Bacteriol*, 2006)。リグニン由来芳香族化合物分解細菌 *Sphingobium* sp. SYK-6 株の外膜輸送システムに関する研究から、リグニン由来 5-5 型二量体化合物の外膜輸送が、芳香族化合物代謝への関与の報告がない TonB 依存性輸送体 (TBDT) の DdvT に担われることを明らかにした。TBDT は外膜に局在し、内膜に存在する ExbB-ExbD 複合体からプロトン駆動力に由来するエネルギーを TonB を介して受け取り、Fe³⁺シデロフォアやビタミン B₁₂ 等の能動的外膜輸送を行うことが知られている。SYK-6 株には 74 個の推定 TBDT 遺伝子が存在し、リグニン由来芳香族化合物での培養時に特定の TBDT 遺伝子が誘導されることから、これら化合物の外膜輸送に TBDT が関与すると予想された。一方、SYK-6 株におけるリグニン由来芳香族化合物の内膜輸送に必要なエネルギーは主にプロトン駆動力であることが示唆された。この結果を受け、本株が持つ 67 個の MFS 輸送体遺伝子の破壊株を作製・解析し、5-5 型二量体化合物と PCA の内膜輸送体を同定した (Mori et al., *Appl. Environ. Microbiol.*, 2018; Mori et al., *Appl Microbiol Biotechnol*, 2018)。しかし、その他の様々なリグニン由来芳香族化合物の外膜・内膜輸送がどのような輸送体に担われているかは不明であった。

2. 研究の目的

細菌を用いたリグニン由来芳香族化合物からの高効率な物質生産系を構築するには、代謝系の改良に加えて、基質の取り込み能の強化が有効と考えられる。しかし、グラム陰性菌におけるリグニン由来芳香族化合物の外膜および内膜輸送に関する知見はきわめて少ない。本研究では、多様な TBDT が関与すると推定される芳香族化合物の外膜輸送システムを明らかにするとともに、内膜輸送に関わる輸送体遺伝子の同定を通して、リグニン由来芳香族化合物の取り込みシステムの全容を解明することを目的とした。さらに、同定された外膜輸送体および内膜輸送体遺伝子の高発現が、物質生産の効率向上に寄与するかについても検証した。

3. 研究の方法

(1) 外膜輸送体遺伝子の高発現がリグニン由来芳香族化合物からの物質生産に与える影響

LB で培養したベクターまたは *ddvT* を持つプラスミドを導入した $\Delta ligI$ 株を 1 mM 5,5'-dehydrodivanillate (DDVA) を含む Wx-SEMP (10 mM sucrose, 10 mM glutamate, 0.13 mM methionine, 10 mM proline) 培地に植菌し OD₆₆₀ を経時的に測定した。経時的に HPLC 分析を行い、反応上清の DDVA と 2-pyrone-4,6-dicarboxylic acid (PDC) を定量した。HPLC 分析は ACQUITY ultra performance liquid chromatography (HPLC) system (Waters) を用い、カラムは TSKgel ODS-140HTP column (2.1 by 100 mm; Tosoh) を使用した。同培地で 6 h 培養した菌体を用いて抗 DdvT 抗体を用

いたウェスタンブロット解析を行った。

(2) β -5 型二量体化合物の取り込みに関与する外膜輸送体

SYK-6 株の遺伝子破壊は pAK405 (Kaczmarczyk et al., *Appl Environ Microbiol*, 2012)を用いて行った。生育試験は LB 培養菌体を 1 mM dehydrodiconiferyl alcohol (DCA)を含む Wx 液体培地に植菌し、Epoch 2 microplate reader (BioTek Instruments)を用いて 30°Cで振盪培養し、経時的に OD₆₀₀を測定した。変換能の測定は、LB 培養菌体から休止細胞を調製し、100 μ M の基質と反応させ、経時的に HPLC または chiral-HPLC 分析を行った。chiral-HPLC 分析には Chiralcel OD-RH column (4.6 by 150 mm; DAICEL)を用いた。

(3) SYK-6 株における Ton システムの機能

tonB1、*tonB1-exbB1-exbD1*、*tonB1-exbB1-exbD1-exbD2* の各発現プラスミドを導入した SYK-6 株の LB 培養菌体 (OD₆₀₀ = 0.2-5.0)を 50 mM Tris-HCl buffer (pH 7.5)で懸濁し、100-200 μ M の DDVA (5-5 型二量体化合物)、guaiacylglycerol- β -guaiacyl ether (β -O-4 型)、pinoresinol (β - β 型)、DCA (β -5 型)、1,2-bis(4-hydroxy-3-methoxyphenyl)-1,3-propanediol (β -1 型)、ferulate (FA)、vanillin (VN)、vanillate (VA)、syringaldehyde (SN)、syringate (SA)または PCA と反応させた。反応開始後、経時的に反応液を HPLC で分析した。鉄制限下での生育能評価は、100 μ M 2,2'-bipyridine (DIP)存在下 Wx 培地 (34 μ M FeSO₄を含む)に炭素源として 5 mM VA、PCA または SEMP を含む培地を用いて行った。RT-PCR 解析は、SYK-6 株を Wx-SEMP 培地と 100 μ M DIP を添加した培地で生育させた菌体から調製した全 RNA を用いて行った。プロモーターアッセイは pSEVA225 をベクターに用いて、鉄制限と非制限条件下でのプロモーター活性を LacZ 活性によって評価した。細胞内の鉄濃度の定量には iron assay kit LS (Metallogenics Co., Ltd.)を使用した。

(4) *Pseudomonas putida* KT2440 株におけるリグニン由来芳香族化合物の内膜輸送体

KT2440 株の遺伝子破壊株は、pEMG/pSW-2 system (Martinez-Garcia & de Lorenzo, *Environ Microbiol*, 2011)を用いて作製した。LB で前培養した KT2440 株または遺伝子破壊株を Wx 培地に OD₆₀₀ が 0.2 となるように植菌し、5 mM PCA、HBA、VA、FA または 4-coumarate (CA)を添加した培地で培養した。経時的に分光光度計 (GE ヘルスクエア; Gene Quant 100)にて OD₆₀₀を測定した。LB で培養した KT2440 株または遺伝子破壊株を Wx-5 mM コハク酸に 5 mM PCA、HBA、VA、FA または CA を添加した培地で培養した。得られた菌体を 50 mM Tris-HCl buffer (pH 7.5)で懸濁し休止細胞を調製した。各休止細胞と阻害剤 (100/200 μ M *m*-chlorophenylhydrazone または 100 μ M *N,N'*-dicyclohexylcarbodiimide)の存在または非存在下で各基質 (500-1000 μ M)と反応させた。反応開始後、経時的に各化合物の濃度を HPLC で分析した。pH 9.0 での測定には 50 mM Tris-HCl buffer (pH 9.0)を使用した。LB で培養した *pcaK*、*vanK* または *hcnK* の発現プラスミドを導入した *E. coli* C43 (DE3)株から調製した休止細胞 (OD₆₀₀ = 2.0)を 10 mM glucose を含む 50 mM Tris-HCl buffer (pH 7.5)中で [¹⁴C]基質 (20 μ M PCA, 20 μ M VA, 10 μ M CA)と反応させた。経時的に試料を採取し、液体シンチレーションカウンター (AccuFLEX LSC-7400; Hitachi Aloca Medical, Ltd.)で細胞内に取り込まれた [¹⁴C]基質を定量した。FA (CA)の取り込みについては pSEVA421-B11 を用いたアッセイ系で評価した (Siedler et al., *ACS Synth. Biol.*, 2017)。

(5) SYK-6 株におけるリグニン由来芳香族化合物の内膜輸送体

LB で培養した SYK-6 株または遺伝子破壊株を Wx-SEMP 培地で培養し、さらに 5 mM VA、SA または FA を添加して培養した菌体から休止菌体を調製した。50 mM Tris-HCl buffer (pH 9.0)に各休止細胞 (OD₆₀₀ = 1.0)を加えた後、各基質 (100 μ M VA、SA、FA)と反応させた。反応開始後、経時的に各化合物の濃度を HPLC で分析した。阻害剤添加実験は上述と同様に行った。LB で培養した *pcaK* 発現プラスミドとベクター-pJB861 をそれぞれ持つ SYK-6 株を 50 mM Tris-HCl buffer (pH 7.5)で懸濁して各休止細胞 (OD₆₀₀ = 3.0)を調製した。ここに 100 μ M VA または SA を添加し、反応を開始した。経時的に各化合物の濃度を HPLC で分析した。RNA seq 解析用の RNA は、SYK-6 株を SEMP で対数増殖期初期まで培養した後、5 mM の VA または SA を添加または非添加条件でさらに 6 時間培養し、illustra RNAspin Mini Isolation Kit (GE Healthcare)で単離した。シーケンズ解析は Novogene 社の受託分析で実施した。

4. 研究成果

(1) 外膜輸送体遺伝子の高発現がリグニン由来芳香族化合物からの物質生産に与える影響

以前の研究で、ポリマー原料化合物 PDC を蓄積する SYK-6 株の PDC hydrolase 遺伝子破壊株 ($\Delta ligI$ 株)において、5-5 型二量体化合物である DDVA の内膜輸送体遺伝子 *ddvK* を高発現させることで DDVA からの PDC 生産速度が向上することが示されている (Mori et al., *Appl. Environ. Microbiol.*, 2018)。そこで、 $\Delta ligI$ 株に DDVA の外膜輸送体をコードする TBDT 遺伝子 *ddvT* をプラスミドで導入し、1 mM DDVA を含む Wx-SEMP 培地で培養し、生育能、DDVA 変換能、PDC 生産能を評価した。その結果、培養 20 h での DDVA 変換量、PDC 生産量および OD₆₆₀ が *ddvT* 非高発現株と比較してそれぞれ約 1.3 倍に向上した。また、培養 6 h における *ddvT* 高発現株での *DdvT* 量をウェスタンブロット解析で調べたところ、非高発現株と比較して約 1.7 倍に上昇していた。以上の結果から *ddvT* の高発現が PDC 生産速度を向上させることが示された。

(2) β -5 型二量体化合物の取り込みに関与する外膜輸送体

β -5 型二量体化合物である DCA の代謝時に転写が約 2-35 倍に誘導される SLG_09260、SLG_09330、SLG_38050 に着目した。これら遺伝子の破壊株の DCA 生育能に野生株との差異は認められなかった。しかし DCA での生育時に、SLG_09330 破壊株と SLG_38050 破壊株は、DCA の B 環側鎖がカルボキシ基に酸化された中間代謝物 DCA-C を野生株より有意に蓄積した。SLG_09330 破壊株の DCA-C 変換能は野生株の約 38%に低下し、SLG_38050 破壊株の DCA-C 変換能は野生株と同等であった。この結果より、SLG_09330 が DCA-C の外膜輸送を主に担うことが示唆され、本遺伝子を *phcT* と命名した。DCA-C には鏡像異性体が存在し、各異性体は立体選択的なオキシダーゼにより変換を受ける。*PhcT* の立体選択性を調べるため、*phcT* 破壊株の DCA-C 鏡像異性体に対する変換能を測定した。その結果、*phcT* 破壊株の(+)-DCA-C と(-)-DCA-C 変換能はそれぞれ野生株の約 50%と 25%に低下したことから、*PhcT* は(-)-DCA-C により高い選択性を持つことが示唆された。DCA-C 外膜輸送に関与する Ton 複合体を明らかにするため、SYK-6 株が持つ 6 つの *tonB* のうち、*tonB2-tonB6* の各破壊株の DCA-C 変換能を測定したところ、野生株との差異はなかった。一方、SYK-6 株において破壊株を得ることができない *tonB1*、*tonB1-exbB1-exbD1/exbD2* をプラスミドで導入した場合、DCA-C 変換能がそれぞれ SYK-6 株の約 1.4 倍と 2.0 倍に向上した。以上から、DCA-C の外膜輸送は、TBDT である *PhcT* と *TonB1-ExbB1-ExbD1/ExbD2* から構成される Ton 複合体に担われると結論された。

(3) SYK-6 株における Ton システムの機能

tonB1 オペロン遺伝子 (*tonB1-exbB1-exbD1-exbD2*)のリグニン由来芳香族化合物の取り込みへの関与を調査するために、*tonB1*、*tonB1-exbB1-exbD1*、*tonB1-exbB1-exbD1-exbD2* の各発現プラスミドを SYK-6 株に導入し、これら遺伝子の高発現株を得た。各高発現株休止細胞の 100 μ M の 5-5、 β -O-4、 β - β 、 β -5、 β -1 型の二量体化合物、FA、VA、SA、PCA および 200 μ M の VN、SN に対する変換能を調べた。その結果、上記の発現プラスミドのいずれかの導入により 5-5、 β -O-4、 β - β 、 β -5 型の二量体化合物、FA、VA、SA、PCA の変換能が向上した。以上の結果から、これらのリグニン由来芳香族化合物の外膜輸送に TBDT が関与することが示唆された。

tonB2 およびその直下流に位置する TBDT 遺伝子の *fiuA* は、鉄制限条件下においてオペロンとして転写され、SYK-6 株の外膜における鉄獲得に中心的な役割を持つことが示された。また、*fiuA* 以外に少なくとも 3 つの TBDT 遺伝子 (SLG_04340, SLG_04380, SLG_10860)が鉄の獲得に関与することが示唆された。内膜では、Fe(II)輸送体の *feoB* (SLG_36840)が鉄の獲得に関与することが示された。同定された鉄獲得に関与する多くの遺伝子の転写は、ferric uptake regulator (*Fur*) をコードする *fur1* (SLG_29410)によって鉄濃度に応答した制御を受けることが強く示唆された。さらに SYK-6 株は、リグニン由来芳香族化合物の中間代謝物である PCA を siderophore として利用し鉄を獲得するシステムも有することが示唆された。

(4) *P. putida* KT2440 株におけるリグニン由来芳香族化合物の内膜輸送体

P. putida KT2440 株は、PCA、HBA、VA、FA、CA を含むリグニン由来芳香族化合物を単一炭素源として生育できるグラム陰性菌であり、リグニン由来芳香族化合物からの物質生産の宿主として多用されている。そのため本株のリグニン由来芳香族化合物代謝系の詳細な情報が必要であるが、これら化合物の細胞内への取り込みについてはほとんど知見が得られていなかった。

KT2440 株による各基質の変換はプロトンフォア存在下で阻害されたことから、プロトン駆動力を利用する輸送体の関与が示唆され、本株が多数有する MFS 輸送体の関与を予想した。これらの中には、芳香族酸の取り込みへの関与が知られている aromatic acid/H⁺ symporter (AAHS) family に属する 5 個の遺伝子が存在した。各 AAHS 遺伝子破壊株の各基質での生育能を調べた結果、PCA/HBA と FA/CA での生育能が、それぞれ PP_1376 破壊株 ($\Delta pcaK$ 株)と PP_3349 破壊株 ($\Delta hcnK$ 株)で顕著に低下した。一方、VA での生育能の低下はいずれの破壊株でも見られなかった。各破壊株の基質変換能を pH 7.5 の条件で調べた結果、 $\Delta pcaK$ 株の PCA と HBA 変換能は野生株と比較してそれぞれ約 20%と 8%に低下し、 $\Delta hcnK$ 株の FA と CA の変換能は約 43%と 23%に低下した。また、PP_3740 破壊株 ($\Delta vanK$ 株)において VA 変換能が約 70%にまで低下することが示された。一方、pH 7.0 より各基質がイオン化される pH 9.0 では、 $\Delta pcaK$ 株の PCA と HBA 変換能は野生株と比較してそれぞれ約 17%と 2%に低下し、 $\Delta hcnK$ 株の FA と CA の変換能はそれぞれ約 8%、 $\Delta vanK$ 株の VA 変換能は約 17%に低下した。以上の結果から、PCA/HBA、FA/CA、VA の取り込みにそれぞれ *pcaK*、*hcnK*、*vanK* が主要な役割を持つことが明らかとなった。*pcaK*、*vanK*、*hcnK* を発現させた大腸菌において ¹⁴C 標識した PCA、VA、CA の取り込み活性を評価した。その結果、PcaK は PCA に対して顕著な取り込み能を示し、VA に対し僅かな活性を有していた。VanK は VA と PCA に対して顕著な取り込み能を示し、HcnK は CA に対する取り込み能を有していた。またバイオセンサーを用いたアッセイから HcnK が FA に対する取り込み能も持つことが示された。

(5) SYK-6 株におけるリグニン由来芳香族化合物の内膜輸送体

SYK-6 株においては、AAHS family に属する *PcaK* が VA、SA、PCA、HBA の内膜輸送に関与することが示されていた (Mori et al., *Appl Microbiol Biotechnol*, 2018)。しかし、 $\Delta pcaK$ 株には VA および SA 変換能が残存していることから、他の輸送体の関与が示唆されていた。本研究では、VA、SA 及び FA の輸送に関与する輸送体遺伝子を明らかにするために、pH 9.0 の条件で、 $\Delta pcaK$ 株を含む SYK-6 株の輸送体遺伝子破壊株の解析を行った。pH 9.0 において、 $\Delta pcaK$ 株の VA、SA、FA 変換速度が野生株の 30%、14%、41%に低下したことから、*PcaK* が VA と SA に加えて FA の取り込みにも関与することが示された。また、阻害剤を用いた実験から、他の MFS 輸送体と ATP-binding cassette (ABC)輸送体の関与が示唆され、FA の輸送には主に ABC 輸送体が働くことが示唆された。そこで残る 15 個の AAHS 遺伝子と ABC 輸送体を構成する 13 個の substrate-binding protein (SBP)遺伝子の破壊株について VA、SA、FA 変換能を測定したが、野生株との差異は認められなかった。RNA-seq 解析の結果に基づき、VA、SA 培養時の全 67 個の MFS 輸送体遺伝子の転写量を比較したところ、*pcaK* は上位 2 番、1 番と高い転写量を示し、これら基質の取り込みに主要な役割を担うことが示唆された。他の AAHS 遺伝子の転写量は *pcaK* の 1.6%-32%と低く、SYK-6 株の VA と SA 輸送には複数の輸送体が関与しており、単独の輸送体遺伝子の破壊ではその影響が見えなかったと推察された。*pcaK* の発現プラスミドを SYK-6 株に導入した結果、VA と SA の変換速度がそれぞれ約 1.3 倍に向上したことから、*pcaK* 発現の強化はこれら化合物からの有価物生産の効率向上に有用と考えられた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Masaya Fujita, Shodai Yano, Koki Shibata, Mizuki Kondo, Shojiro Hishiyama, Naofumi Kamimura, Eiji Masai	4. 巻 11
2. 論文標題 Functional roles of multiple Ton complex genes in a Sphingobium degrader of lignin-derived aromatic compounds	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 22444
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-021-01756-8	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 Wada Ayumu, Prates Erica T., Hirano Ryo, Werner Allison Z., Kamimura Naofumi, Jacobson Daniel A., Beckham Gregg T, Masai Eiji	4. 巻 64
2. 論文標題 Characterization of aromatic acid/proton symporters in Pseudomonas putida KT2440 toward efficient microbial conversion of lignin-related aromatics	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Metabolic Engineering	6. 最初と最後の頁 167 ~ 179
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.ymben.2021.01.013	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 該当する
1. 著者名 Fujita Masaya, Sakumoto Taichi, Tanatani Kenta, Yu HongYang, Mori Kosuke, Kamimura Naofumi, Masai Eiji	4. 巻 10
2. 論文標題 Iron acquisition system of Sphingobium sp. strain SYK-6, a degrader of lignin-derived aromatic compounds	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 12177
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-020-68984-2	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 Masaya Fujita, Kosuke Mori, Hirofumi Hara, Shojiro Hishiyama, Naofumi Kamimura, Eiji Masai	4. 巻 2
2. 論文標題 A TonB-dependent receptor constitutes the outer membrane transport system for a lignin-derived aromatic compound	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Communications Biology	6. 最初と最後の頁 432 (2019)
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s42003-019-0676-z	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8件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 平野 瞭、上村直史、政井英司
2. 発表標題 Sphingobium属細菌におけるリグニン由来芳香族化合物の内膜輸送システムの解明
3. 学会等名 第66回リグニン討論会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 柴田昂輝、藤田雅也、上村直史、菱山正二郎、政井英司
2. 発表標題 Sphingobium sp. SYK-6株に見いだされた立体選択的なリグニン由来芳香族化合物の外膜輸送システム
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 Ayumu Wada, Kosuke Mori, Naofumi Kamimura, Eiji Masai
2. 発表標題 The inner membrane transporter system for lignin-derived aromatic compounds in Pseudomonas putida
3. 学会等名 1st International Lignin Symposium
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Masaya Fujita, Taichi Sakamoto, Kenta Tanatani, Naofumi Kamimura, Eiji Masai
2. 発表標題 Iron acquisition pathways essential for the catabolism of lignin-derived aromatics in Sphingobium sp. SYK-6
3. 学会等名 1st International Lignin Symposium
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 柴田昂輝、藤田雅也、上村直史、菱山正二郎、政井英司
2. 発表標題 Sphingobium属におけるリグニン由来芳香族化合物の外膜輸送システム
3. 学会等名 環境バイオテクノロジー学会2019年度大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 和田歩、上村直史、政井英司
2. 発表標題 Pseudomonas putida のリグニン由来芳香族化合物トランスポーターの解明
3. 学会等名 環境バイオテクノロジー学会2019年度大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 藤田雅也、柴田昂輝、田辺幹雄、千田俊哉、上村直史、政井 英司
2. 発表標題 Sphingobium sp. SYK-6株の外膜におけるフェニルクマラン型化合物取り込みシステムの解明
3. 学会等名 第67回リグニン討論会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 藤田雅也、柴田昂輝、菱山正二郎、田辺幹雄、千田俊哉、上村直史、政井 英司
2. 発表標題 Sphingomonad科細菌の細胞外膜における植物由来芳香族化合物取り込みメカニズムの解明
3. 学会等名 第96回日本細菌学会総会
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

長岡技術科学大学・微生物代謝工学研究室
http://bio.nagaokaut.ac.jp/~masai-1/

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	菱山 正二郎 (Hishiyama Shojiro) (00353821)	国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・主任研究員等 (82105)	
研究分担者	桑原 敬司 (Kuwahara Takashi) (50525574)	長岡技術科学大学・工学研究科・准教授 (13102)	
研究分担者	城所 俊一 (Kidokoro Shun-ichi) (80195320)	長岡技術科学大学・工学研究科・教授 (13102)	

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		
米国	National Renewable Energy Laboratory	Oak Ridge National Laboratory	