

令和 5 年 6 月 22 日現在

機関番号：18001

研究種目：若手研究

研究期間：2019～2022

課題番号：19K15737

研究課題名（和文）黒色Aspergillus属特異的な細胞壁多糖ニゲランの機能と生合成機構の解明

研究課題名（英文）Elucidation of the function and biosynthetic mechanism of the cell wall polysaccharide Nigeran of *Aspergillus luchuensis*

研究代表者

上地 敬子 (Uechi, Keiko)

琉球大学・農学部・助教

研究者番号：70733426

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,200,000円

研究成果の概要（和文）：一部のAspergillus属糸状菌は窒素源飢条件下でニゲランという細胞壁多糖を生産する。しかしニゲラン合成酵素遺伝子は同定されておらず、その機能についてもわかっていなかった。本研究では窒素源を含む/含まない条件下でA. luchuensisを培養し、窒素源飢時に発現量が増加する推定 -1,3-グルカン合成酵素遺伝子 (agsB) と隣接するふたつの遺伝子 (agtC, gnsA) を見出した。遺伝子破壊や過剰発現株の解析を行い、agsBがニゲラン合成酵素遺伝子をコードしていることを明らかにした。また、agtCとgnsAはニゲラン生産量やニゲランの分子量の制御に寄与していることを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究では、糸状菌のニゲラン合成酵素遺伝子をはじめて同定した。本酵素は -1,3-グルカン合成酵素との相同性が高く、酵素化学的な多糖合成メカニズムはほぼ同様だと推定される。-1,3-グルカンは真菌が宿主への病原性を発揮するための重要な構成成分であることから医学的な関心も高い。ニゲランは -1,3-グルカンよりも容易に抽出できることから、ニゲラン合成研究で得た知見は、-1,3-グルカン合成についても応用できることが期待される。また、ニゲランは新規のバイオマスプラスチック素材としての利用も期待できる。

研究成果の概要（英文）：The fungal cell wall is composed mainly of polysaccharides. Under nitrogen-free conditions, some *Aspergillus* spp. produce significant levels of nigeran, a fungal cell wall polysaccharide composed of alternating α -1,3/1,4-glucosidic linkages. The mechanisms regulating the biosynthesis and function of nigeran are unknown. Here, we performed RNA sequencing of *Aspergillus luchuensis* cultured under nitrogen-free or low-nitrogen conditions. A putative α -1,3-glucan synthase gene, whose transcriptional level was upregulated under nitrogen-free conditions, was demonstrated to encode nigeran synthase. Furthermore, two genes encoding an α -glucanotransferase and a hypothetical protein were shown to be involved in controlling the nigeran content and molecular weight.

研究分野：応用微生物

キーワード：ニゲラン -1,3-グルカン 真菌細胞壁 Aspergillus属

1. 研究開始当初の背景

Aspergillus 属の一部の糸状菌は窒素飢餓条件下で、 α -1,3-と α -1,4-グルコシド結合を交互に繰返す構造を持つニゲランという細胞壁多糖を活発に生産する (Dox and Neidig, 1914)。そのため、糸状菌においてニゲランは窒素源飢餓時に糸状菌の生命維持に重要な役割を果たしていると推測されていた。しかしながら、ニゲランの役割や生合成システムについての知見はほとんどなかった。そこで、ニゲラン生産能を持つ黒麹菌 *Aspergillus luchuensis* を供試菌として窒素源含有時/飢餓時における網羅的な遺伝子発現解析を行い、比較した。その結果、窒素飢餓条件下で α -1,3-グルカン合成酵素 (AGS) 候補遺伝子のひとつ、*agsB* の発現量が増加することを見出した。

A. luchuensis は、ゲノム上に *agsB* を含めて5つの AGS 遺伝子を持っており、そのうち *agsA* や *agsE* などいくつかの遺伝子については、モデル糸状菌 *Aspergillus nidulans* や病原性糸状菌 *Aspergillus fumigatus* 等の先行研究から、その機能を推測することが可能であった (Yoshimi et al., 2013; Beauvais et al., 2012)。一方、*A. luchuensis agsB* のオルソログである *Aspergillus niger agsB* については、様々な培養条件下の遺伝子発現解析が行われてきたが、遺伝子発現は確認されず機能未知なままであった (Damveld et al., 2005; Yuan et al., 2008)。ニゲランも α -1,3-グルカンも真菌の細胞壁 α -グルカンであることから合成酵素同士の相溶性が高い可能性は十分あると予想していた。

2. 研究の目的

A. luchuensis agsB がニゲラン合成酵素遺伝子であると示唆される予備的な結果が得られているため、*agsB* がニゲラン合成酵素遺伝子をコードするか検証することを目的とした。また *agsB* に隣接するふたつの遺伝子がニゲラン合成に関連するの、あるいはどのような影響を与えるかを検証することを目的とした。また、ニゲラン合成酵素 *AgsB* が、基質をどのように認識・制御して、 α -1,3-と α -1,4-グルコシド結合が交互に繰返すよう重合させているかわかっていない。そのためニゲラン合成酵素を異種発現させて、酵素化学的にその特性を明らかにすることを目的とした。

3. 研究の方法

A) ニゲラン合成酵素候補遺伝子の発現解析と遺伝子破壊株の作製

RNA-seq 解析で *agsB* と同様に窒素源含有時と比較して窒素源飢餓時に特異的に発現量が増加する *agsB* に隣接する α -グルカノトランスフェラーゼ遺伝子 (*agtC*) と機能未知遺伝子 (*gnsA*) を見出した。*agsB* を含めた3つの遺伝子についてリアルタイム RT-PCR 解析を実施した。なお、内在性コントロール遺伝子として β -アクチン遺伝子を用いた。

A. luchuensis Δ ligD 株を親株としてアグロバクテリウム法を用いて *agsB*, *agtC*, *gnsA* 遺伝子の単独破壊株および *agtC-gnsA* 遺伝子二重破壊株を作製した。作製した各種遺伝子破壊株の細胞壁多糖を熱水抽出、アルカリ抽出と段階的に分画し、構成量を比較した。また各種遺伝子破壊株を細胞壁合成阻害剤を含む CD 培地で培養し、表現型を比較した。

B) ニゲラン合成酵素遺伝子過剰発現株の作製

黄麹菌 *A. oryzae* は本来ニゲラン合成能を持たない。そのため、ニゲラン合成酵素遺伝子 (*agsB*) をエノラーゼプロモーター下に連結したプラスミドを構築し、プロトプラスト-PEG 法を用いて導入した。遺伝子過剰発現株を 2% マルトースを含むポテトデキストロース培地で培養し、得られた菌体から熱水抽出 (121°C, 30 分) によってニゲラン画分を調製し、定量した。また、ニゲラン画分について構成糖分析、酵素処理、NMR 解析を行い、構造を検証した。

C) *A. luchuensis* ニゲラン合成関連酵素遺伝子破壊株のニゲラン分子量の解析

作製した *A. luchuensis* ニゲラン合成関連酵素遺伝子破壊株を窒素源飢餓条件下で培養し、24, 48, 72 時間と所定の時間ごとにサンプリングした菌体からニゲランを抽出した。得られたニゲランを 1 M NaOH で溶解し、最終的に 0.1 M NaOH になるように水を加えて調製した。調製したサンプルをサイズ排除クロマトグラフィーに供し、ニゲランの分子量を解析した。分子量マーカーとして数種のデキストランを用いた。また分子量の計算には CDS-Lite (エルエイソフト社) の GPC 解析用プログラムを用いた。

D) ニゲラン合成酵素の機能ドメインの異種発現

ニゲラン合成酵素は、N 末端側から細胞外アミラーゼ様ドメイン、細胞内グリコーゲン合成酵素様ドメイン、膜貫通領域を持つモジュラー型酵素として機能すると予想されている。ニゲランの構造上の特徴である α -1,3 と α -1,4-グルコシド結合でグルコース残基を重合させているのは細胞内グリコーゲン合成酵素様ドメインであるため、当該領域の遺伝子クローニングを行い、大腸菌と *A. oryzae* を宿主として異種発現を試みた。

4. 研究成果

A) ニゲラン合成酵素候補遺伝子の発現解析と遺伝子破壊株の作製

RNA-seq 解析の結果、窒素源飢餓時に特異的に発現量が増加した 198 個の遺伝子の内、細胞壁多糖合成酵素としてアノテーションされている遺伝子として (推定) α -1,3-グルカン合成酵素遺伝子 (*agsB*, Gene ID: RIB2604_01100220) を見出した。糸状菌の既知の α -1,3-グルカン合成酵素遺伝子は、グリコシルファスチジリノシトール (GPI) -アンカー型の α -グルカノトランスフェラーゼ (あるいは α -アミラーゼ様タンパク質) と細胞内アミラーゼ遺伝子とクラスターを形成している。A. luchuensis *agsB* の隣にも GPI-アンカー型 α -グルカノトランスフェラーゼ遺伝子 (*agtC*, Gene ID: RIB2604_01100210) が保存されていた。一方、細胞内アミラーゼに相当する遺伝子は保存されておらず、代わりに GPI アンカーを持つ機能未知遺伝子 (*gnsA*, Gene ID: RIB2604_01100200) が確認された。糸状菌の α -1,3-グルカン合成酵素遺伝子クラスターと同様に *agsB* と *agtC*, *gnsA* の 3 つの遺伝子がニゲラン合成遺伝子クラスターを形成していると推定した。これらの遺伝子の発現挙動を解析するために RT-PCR 解析を行った (図 1)。その結果、窒素源含有条件下 (0 h) では 3 つの遺伝子はほとんど発現しておらず、窒素源飢餓条件下に移行した後に経時的に転写量が増加することが分かった (β -アクチンに対して 0.5-1.2 倍程度)。培養 72 時間後まで 3 つの遺伝子の転写量は高いレベルで維持されていた。以上の結果から、*agsB*, *agtC* および *gnsA* 遺伝子の発現は窒素源の有無によって厳密に制御されていることが明らかとなった。

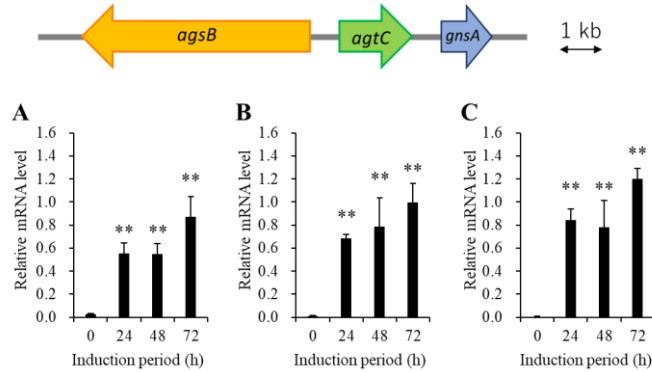


図1. A. luchuensis ニゲラン合成関連酵素候補遺伝子の配置 (上) と窒素源飢餓条件下で培養した菌糸体のRT-PCR解析の結果 (下)。(A) *agsB* 遺伝子、(B) *agtC* 遺伝子、(C) *gnsA* 遺伝子の mRNA 発現量を示した。 β -アクチン遺伝子を内在性コントロールとした。

つぎに A. luchuensis Δ *ligD* 株と作製した Δ *agsB*, Δ *agtC*, Δ *gnsA*, Δ *agtC-gnsA* 株を窒素源飢餓条件下に移行させた後、24, 48, および 72 時間後の菌体からニゲランを抽出し、ニゲラン量を比較した (図 2)。 Δ *agsB* 株はニゲランを全く合成しなかったことから、本遺伝子がニゲラン合成酵素遺伝子をコードしていることが強く示唆された。 Δ *agtC* 株のニゲラン生産量は、A. luchuensis Δ *ligD* 株の約 120%に増加した。本結果と同様にモデル糸状菌 A. nidulans Δ *amyD* (*agtC* のオルソログ遺伝子) 株の α -1,3-グルカン量においても親株の約 130%に増加することが報告されている (He et al., 2014)。そのため *Agt* タンパク質は、細胞壁における α -1,3-グルカンまたはニゲランの蓄積量を制御することが示唆された。一方で、A. luchuensis Δ *gnsA* 株と Δ *agtC-gnsA* 株のニゲラン生産量は、親株の約 65%にまで低下した。*GnsA* タンパク質は *AgtC* と同様に GPI アンカー型タンパク質であるため細胞膜上に局在すると推測されるものの、どのようにニゲラン合成量に影響を与えるかは明らかにすることはできなかった。また Δ *agsB* 株を除く各種遺伝子破壊株から調製したニゲラン画分を $^1\text{H-NMR}$ 解析に供した。その結果、親株のニゲランと同様のスペクトルパターンを示したことから、*agtC* と *gnsA* の両遺伝子を破壊してもニゲランの構造そのものには変化がないと推測された。つまり、ニゲラン合成そのものは *agsB* が単独で担うことが出来ることが示唆された。

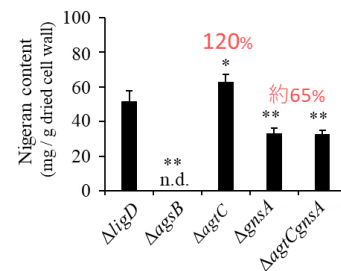


図2. A. luchuensis ニゲラン合成関連酵素候補遺伝子破壊株のニゲラン生産量。

A. luchuensis Δ *ligD* 株と各種遺伝子破壊株を窒素源含有培地で培養後、窒素源を含まない培地で 3 日間培養した菌糸体の細胞壁多糖の量を検証した。 Δ *agtC* 株は、上述の通りニゲラン量が増加したのに対して、主に α -1,3-グルカンを含むアルカリ可溶性画分は減少した。一方でキチンや β -1,3-グルカンを多く含むアルカリ不溶性画分は増加した。アルカリ不溶性画分に含まれるキチンと β -1,3-グルカンの構成比は Δ *ligD* 株と比較して変化はなかった。 Δ *agsB* 株と Δ *gnsA* 株はニゲラン量が減少した一方で、アルカリ不溶性画分が増加した。以上の結果から、窒素源飢餓時にニゲランは細胞壁の補償成分のひとつとして機能していると予想された。そのため作製した各種遺伝子破壊株をカルコフルオールホワイト、コンゴールレッド、ミカファンギンを含む CD 培地で培養した。しかしながら親株と各種遺伝子破壊株の表現型は変化せず、ニゲラン合成の有無が菌糸の生育や糸状菌の生存にどのような影響を与えるかは不明なままである。

B) ニゲラン合成酵素遺伝子過剰発現株の作製

ニゲラン生産能を持たない A. oryzae に麹菌高発現ベクター pNEN142 と *agsB* を連結したプラスミドをプロトプラスト-PEG 法によって導入した。*agsB* 過剰発現株を培養して得た菌体を熱水抽出に供し、ニゲラン画分を得た (図 3 上)。ニゲラン画分を酸加水分解後、構成糖分析に供した結果、グルコースのみを検出した。またニゲランを特異的に加水分解するマイコデキストラナーゼ処理を行った結果、還元糖の生成を確認した。さらに抽出したニゲランを $^{13}\text{C-NMR}$ 解析に供

した結果、ポジティブコントロールである *A. luchuensis* $\Delta ligD$ 株から調製したニゲランのスペクトルと完全に一致した (図3下)。 *A. oryzae* は *agtC* や *gnsA* に相当する遺伝子を持っていないことから、 *agtC* や *gnsA* はニゲラン合成に必須ではなく、 *agsB* 単独でニゲランを合成することが出来ることが明らかとなった。そのため、 *agsB* を Nigera synthase A (*nisA*) と命名し、報告した。

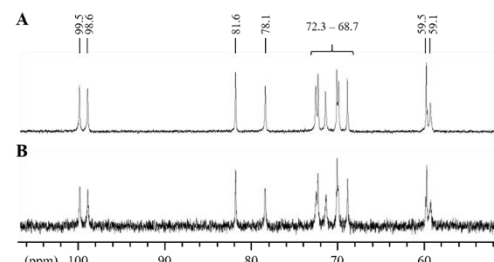
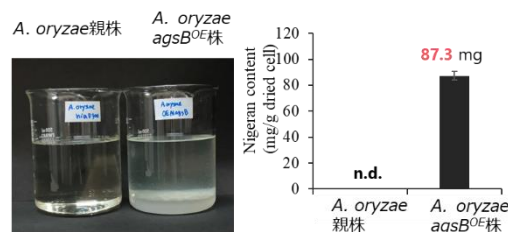


図3. *A. oryzae* ニゲラン合成酵素遺伝子導入株を用いたニゲラン生産試験(上)とニゲランの ^{13}C -NMR解析。Aは *A. luchuensis*, Bは *A. oryzae agsB OE (nisA OE)* 株から調製したニゲランのスペクトル。

C) *A. luchuensis* ニゲラン合成関連酵素遺伝子破壊株のニゲラン分子量の解析

AgtC は N 末端シグナルペプチド配列、 α -グルカノトランスフェラーゼドメイン、およびタンパク質を細胞膜に局在化させる C 末端 GPI アンカー配列を持っているため、 *AgtC* の欠失はニゲランの分子量に影響を与えるであろうと予測した。そこで、 *A. luchuensis* $\Delta ligD$ 株および遺伝子破壊株 ($\Delta agtC$, $\Delta gnsA$, $\Delta agtC-gnsA$) から調製したニゲランの分子量をサイズ排除クロマトグラフィーで分析した (図4)。ピークトップの分子量 (M_p)、平均分子量 (M_w)、数平均分子量 (M_n)、およびポリマーの分子量分布の広さ (M_w/M_n) を算出した。 *A. luchuensis* を窒素源を含まない培地に移して 24 時間で抽出したすべてのニゲランの溶出パターンは類似していた。ニゲラン (ピーク 1: P1) のピークトップの溶出時間は約 9.0 分で検出され、 M_p は約 650,000、重合度は 4,012 と算出された。 *A. luchuensis* $\Delta ligD$ 株では培養時間が 24 時間から 48 時間および 72 時間に増加するにつれて、新しいピーク (ピーク 2: P2) が現れ、経時的に P2 のピーク面積が増加した (図4A)。その M_p (約 10.5 分) および重合度は、それぞれ 45,000 および 277 と算出された (表1)。 *A. luchuensis* $\Delta ligD$ 株のニゲランの M_w/M_n 値は、窒素源飢餓条件下での誘導時間が増加するにつれて 6.2 から 10.7 まで徐々に増加した。 $\Delta gnsA$ 株 (*AgtC* は機能する) から調製したニゲランも $\Delta ligD$ 株と同様に、時間の経過に伴って低分子量ニゲラン (P2) のピーク面積が増加した (図4C)。対照的に、 $\Delta gnsA$ 株由来の高分子量ニゲランのピークトップは、24 時間誘導の約 9.0 分から 48 時間および 72 時間の培養後はに約 8.4 分 (ピーク 1': P1') にシフトした。 M_p と重合度はそれぞれ 1,620,000 と 10,000 と算出された結果、 $\Delta gnsA$ 株のニゲランの M_w/M_n 値は $\Delta ligD$ 株や他の遺伝子破壊株よりも高い値となった。 $\Delta agtC$ 株 (*GnsA* は機能する) および $\Delta agtC-gnsA$ 株から調製したニゲランの分子量分布は、ニゲラン誘導期間中に有意な変化はなかった (図4B, D)。P2 は $\Delta ligD$ 株と *AgtC* が機能する $\Delta gnsA$ 株でのみ観察されたことから、 *AgtC* がニゲランの分子量低下に寄与していると推測された。これらの結果は、 *AgtC* がニゲランの分子量に影響を与え、高分子化および低分子化させる酵素として機能することを示唆した。ニゲランの高分子化については $\Delta ligD$ 株で観察できないことから、 *GnsA* 単独ではニゲランの分子量にほとんど影響を与えないが、 *GnsA* が *AgtC* の糖転移反応を阻害することが示唆された。

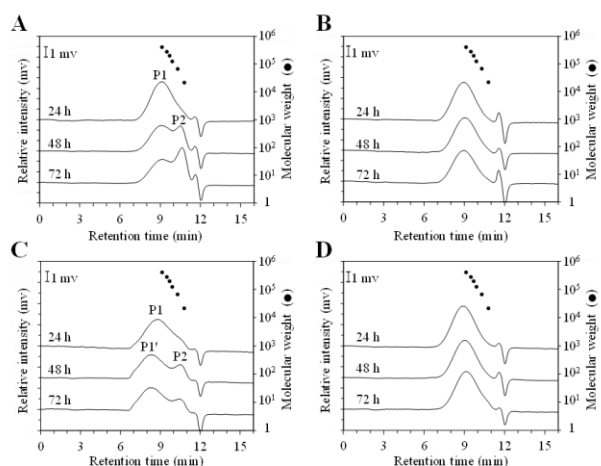


図4. ニゲラン合成関連酵素遺伝子破壊株が生産するニゲランの分子量解析。(A) *A. luchuensis* $\Delta ligD$ 株、(B) $\Delta agtC$ 株、(C) $\Delta gnsA$ 株、(D) $\Delta agtC-gnsA$ 株。各種 *A. luchuensis* 株を窒素源飢餓培地に移して、24、48、72 時間後のニゲランの分子量を解析した。

表1. *A. luchuensis* から抽出したニゲランの分子量の経時的な変化。

Strain	Time	$M_w (10^3)$	$M_n (10^3)$	M_w/M_n
$\Delta ligD$	24 h	1,479	240	6.2
	48 h	1,016	95	10.7
	72 h	2,003	346	5.8
$\Delta agtC$	24 h	1,992	405	5.6
	72 h	2,003	346	5.8
	72 h	2,003	346	5.8
$\Delta gnsA$	24 h	3,263	317	10.3
	72 h	4,816	288	16.7
	72 h	4,816	288	16.7
$\Delta agtC-gnsA$	24 h	2,284	354	6.5
	72 h	1,516	249	6.1
	72 h	1,516	249	6.1

窒素飢餓条件下に移した後、各時間におけるニゲランの平均分子量 (M_w)、数平均分子量 (M_n)、および分子量分布の広さ (M_w/M_n) を算出した。

D) ニゲラン合成酵素の機能ドメインの異種発現

ニゲラン合成酵素 *NisA* の細胞内グリコーゲン合成酵素様ドメインをコードする領域の cDNA を作製し、大腸菌用発現ベクター pET22b などに連結して大腸菌を形質転換したが、目的タンパク質は活性発現しなかった。pNEN142 に同領域の PCR 産物を連結して、上述のようにプロトプ

ラスト-PEG 法による組換えタンパク質の発現を試みたが大腸菌発現系と同様に組換えタンパク質を得ることはできなかった。

まとめ

本研究では、*A. luchuensis* のニゲラン合成酵素遺伝子 (*nisA*) を同定した。さらに α -グルカノトランスフェラーゼ遺伝子 (*agtC*) と機能未知遺伝子 (*gnsA*) が *nisA* とニゲラン合成酵素遺伝子クラスターを形成し、ニゲランの生産量や分子量制御に関連することを明らかにした。

Blast 解析の結果、*nisA* のオルソログ遺伝子は、*Aspergillus* 属においては Section *Nigri* に分類されるものが持つことが明らかとなった。これはこれまで *A. niger* や *A. japonicus*, *A. aquileatus* 等のニゲラン生産の報告例と一致している。上述の通り糸状菌の NisA と AGS の相同性は高く、系統樹を作製した結果、両酵素遺伝子は共通の祖先遺伝子から進化してきたと推測した (図 5)。そのため、ニゲラン合成研究で得られる知見は、 α -1,3-グルカン合成研究の発展にも寄与することが期待される。今後も NisA はもちろん、AgtC や GnsA の研究を通して、糸状菌におけるニゲランの生理学的な役割を明らかにすることを目指したい。

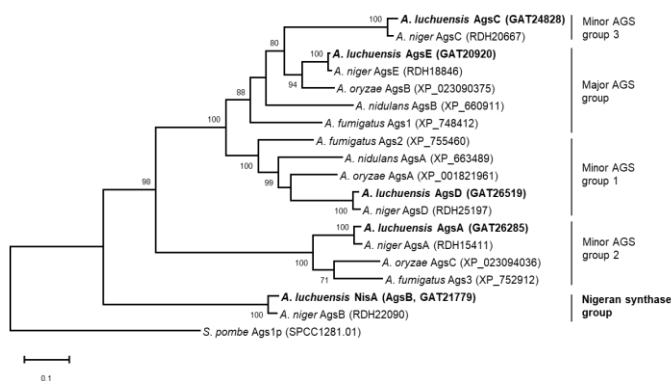


図5. *Aspergillus* 属 AGS の系統樹解析。外群として *Schizosaccharomyces pombe* Ags1p を用いた。*A. luchuensis* NisA (AgsB) グループは早い段階に分岐したと推測された。

〈引用文献〉

1. Dox AW, Neidig RE. 1914. The soluble polysaccharide of lower fungi. I. Mycodextran, a new polysaccharide in *Penicillium expansum*. J Biol Chem, 18:167–175. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)88353-3](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)88353-3).
2. Yoshimi *et al.*, 2013. Functional analysis of the α -1,3-glucan synthase genes *agsA* and *agsB* in *Aspergillus nidulans*: *agsB* is the major α -1,3-glucan synthase in this fungus. PLoS One 8:e54893. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054893>.
3. Beauvais *et al.*, 2013. Deletion of the α -(1,3)-glucan synthase genes induces a restructuring of the conidial cell wall responsible for the avirulence of *Aspergillus fumigatus*. PLoS Pathog 9:e1003716. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1003716>.
4. Damveld *et al.*, 2005. Expression of *agsA*, one of five 1,3- α -D-glucan synthase-encoding genes in *Aspergillus niger*, is induced in response to cell wall stress. Fungal Genet Biol 42:165–177. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2004.11.006>.
5. Yuan *et al.*, 2008. *Aspergillus niger* genome-wide analysis reveals a large number of novel α -glucan acting enzymes with unexpected expression profiles. Mol Genet Genomics 279:545–561. <https://doi.org/10.1007/s00438-008-0332-7>.
6. He *et al.*, 2014. Characterization of *Aspergillus nidulans* α -glucan synthesis: roles for two synthases and two amylases. Mol Microbiol 91:579–595. <https://doi.org/10.1111/mmi.12480>.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 2件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Uechi Keiko, Yaguchi Hajime, Tokashiki Jikian, Taira Toki, Mizutani Osamu	4. 巻 87
2. 論文標題 Identification of Genes Involved in the Synthesis of the Fungal Cell Wall Component Nigeran and Regulation of Its Polymerization in <i>Aspergillus luchuensis</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Applied and Environmental Microbiology	6. 最初と最後の頁 e0114421
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1128/AEM.01144-21	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 Togo Azusa, Uechi Keiko, Mizutani Osamu, Kimura Satoshi, Iwata Tadahisa	4. 巻 214
2. 論文標題 Synthesis and characterization of -1,3-alt- -1,4-glucan (nigeran) ester derivatives	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Polymer	6. 最初と最後の頁 123343 ~ 123343
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.polymer.2020.123343	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 平田風子、山内夢乃、稲福隆之、上地敬子、平良東紀
2. 発表標題 Paenibacillus sp. A13由来マイコデキストラナーゼの酵素化学的諸性質の比較と触媒残基の特定
3. 学会等名 日本生物工学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 平田風子、山内夢乃、稲福隆之、上地敬子、平良東紀
2. 発表標題 Paenibacillus sp. A13由来マイコデキストラナーゼの酵素化学的諸性質の比較
3. 学会等名 日本農芸化学会西日本支部大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 上地敬子、渡嘉敷直杏、平良東紀、水谷治
2. 発表標題 黒麹菌 <i>Aspergillus luchuensis</i> のニゲラン合成酵素遺伝子群の同定と機能解析
3. 学会等名 日本農芸化学会2021年度大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 上地敬子
2. 発表標題 黒麹菌 <i>Aspergillus luchuensis</i> が生産する 細胞壁多糖ニゲランの合成関連遺伝子の解析
3. 学会等名 糸状菌コンファレンス
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

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