

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 3 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25252038

研究課題名(和文) 一酸化炭素の次世代活用に関する分子微生物学的研究

研究課題名(英文) Molecular biological study on next-generation utilization of carbon monoxide

研究代表者

左子 芳彦 (Sako, Yoshihiko)

京都大学・(連合)農学研究科(研究院)・教授

研究者番号：60153970

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 36,800,000円

研究成果の概要(和文)：本研究の目的は、一酸化炭素(CO)を消費して増殖する好熱菌の特異的な性質を総合的に理解し、本菌による持続的低炭素社会を実現する新たな技術の基盤を創生することである。主要な成果は次のとおりである。CO資化性好熱菌の新規株の獲得に成功し、ゲノム解読、転写解析を通じて多様なCO代謝機構を明らかにした。また、多様なCO資化性菌が国内の熱水環境に偏在することを示し、当該環境の微生物叢を高解像度で明らかにした。

研究成果の概要(英文)：The aim of this study is to understand the genetic, physiological and ecological basis of thermophilic carboxydrotrophs that can grow on carbon monoxide for construction of a modern sustainable low carbon technology. Main results of this study are as follows. We successfully isolated novel thermophilic carboxydrotrophs from hydrothermal environments and revealed diverse CO metabolism through de novo genomic and transcriptional analysis. In addition, we demonstrated that various carboxydrotrophs widely distributed domestic hydrothermal environments and unveiled the microbial community structures of those environments in detail.

研究分野：海洋微生物学

キーワード：一酸化炭素資化性菌 水素生産 COデヒドロゲナーゼ CO代謝 次世代エネルギー CO2固定 ゲノム解
析 メタゲノム解析

1. 研究開始当初の背景

一酸化炭素(CO)は強い還元力を有し、多くの微生物の増殖を阻害する有毒ガスである。環境において、COは火山ガスといった地質学的に限定された要因のみならず、硫酸還元菌やメタン生成菌などの微生物代謝の副産物、有機物の分解によってごく普遍的に供給される。このCOを資化し、水素を生産する微生物の一群(CO資化性好熱菌)が1991年にロシアのグループにより初めて分離され、以来11株(2016年5月現在では、20株)が記載されている。これらは陸上温泉や深海熱水孔といった、火山性熱水環境由来の好熱菌である。本菌はCOデヒドロゲナーゼ(Carbon monoxide dehydrogenase; CODH)とヒドロゲナーゼを共役させることで、COを消費し、水素を生成するという特異な代謝を実現する。これは本菌が環境において阻害物質を除去し、水素エネルギーを供給することを意味し、実際に本菌との共培養で高い増殖能を示す微生物が見いだされている。本菌はある環境系における代謝活性を促進する‘潤滑油’として機能する重要な微生物であると推察されている(図1)。従って、本菌の環境潤滑油としての機能が明確になれば、COが律速となりうるメタン発酵といった様々なリアクターの改善法が提供される。しかしながら、水素生成CO資化性菌の生態学的知見は未だ皆無に等しい。

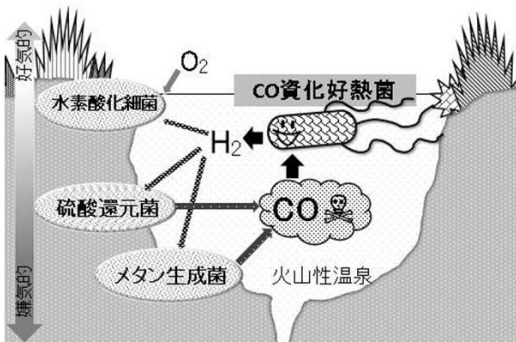


図1. 熱水環境におけるCO資化性菌の役割
COが硫酸還元菌やメタン生成菌などの微生物代謝副産物、有機物の分解によってごく普遍的に供給される。CO資化性好熱菌はCOを消費し、生産した水素をメタン生成菌や水素酸化菌へエネルギーとして供給する。

水素は次世代エネルギーとして期待され、現在バイオマスや化石燃料を白金等のレアメタル触媒下、約1000度でガス化して得られる合成ガス(syngas; COおよび水素を含む粗ガス)から生産されるが、COにより白金が劣化する欠点を有する。そこでCO資化性好熱菌はCOを除去し高効率に水素を生成する微生物触媒となりうる。

一方、COはメタンやメタノールといったC1有機化合物を合成するための重要な前駆物質でもある。現在、石油・コークスからの生成法に代わる持続可能なCO生産をめざし、二酸化炭素(CO₂)の還元によるCO生産手法

の開発が模索されている。そこで、CO₂ + 2e⁻ + 2H⁺ → CO + H₂Oの可逆反応を行なうCODHが新規触媒として注目されている。CO資化性好熱菌は複数の異なるCODHを同時に有することから本酵素研究のモデル生物と認識されている。しかしながら、CODHは5-7個と多くの[4Fe-4S]クラスターを含有し、その活性中心はニッケルを含む複雑な[Ni-4Fe-4S]を構成する金属クラスターである。そのため、CODHは未だ全貌が明らかとなっていない複雑なタンパク質成熟過程を有し、その大量発現系の構築は極めて困難な状況にある。

このような背景のもと、申請者は鹿児島県鰻温泉より水素生成CO資化性好熱菌*Carboxydotherrmus pertinax* Ug1株(以下、Ug1株)の分離に成功した。また申請者は、本株が有する少なくとも4つのCODHのうちCODH-IIの大量発現系を構築することに成功した。さらに、光触媒系として有望視されながら、発現系が未確立であったがCODH-Iについて、活性中心へのニッケル挿入に関わる上記成熟タンパク質の1つであるCooCの共発現により活性が向上する可能性を見出した。加えて、CODH-II遺伝子を標的とした定量的リアルタイムPCR法により温泉試料中CODH-II遺伝子のコピー数を調査した。その結果、鰻温泉堆積物からは全菌数(10⁹ cells/g sediment)に対して10%に相当する10⁸コピー/gのCODH遺伝子が検出され、本調査地点では本好熱菌を軸とした微生物叢による新規なエネルギー・炭素サイクルが存在する可能性を示した。

さらに、鹿児島県トカラ列島に位置し水深460mの鬼界カルデラの海洋コアから海洋性の新属新種である水素生成型CO資化性好熱菌を見出した。本菌は鉄やマンガン、硫酸化物など多様な電子受容体を用いて水素を生成し、増殖可能な塩濃度は0.8-13%の広範囲に渡るなど特異な生理学的性質を有していた。

以上のように、水素生成CO資化性好熱菌とそのCO代謝の研究プラットフォームを整えた状況にあった。

2. 研究の目的

本課題研究では(1)CO資化微生物の全ゲノム解読を行い、水素生産の向上を目指す分子生理学的研究を進める。また、(2)本菌が生息する高温環境の微生物菌叢をメタゲノム/メタトランスクリプトーム解析して、メタン菌をはじめとする微生物代謝で生じるCOから、本菌によって生産される水素を利用する天然に備わる未利用代謝サイクルを理解し、メタン発酵といったリアクターの性能向上への可能性を探る。さらに、(3)本菌が有するCO₂CO酸化還元可逆反応を触媒する成熟酵素であるCODHの活性化機構を含む生化学的性状を明らかにし、CO₂からCOを生成する人工触媒開発の基盤を構築する。

このように本菌が有する特異な性質を総

合的に理解し、二酸化炭素削減技術としての可能性を探り、持続的低炭素社会の基盤を創生することを目的とした。

3. 研究の方法

(1) CO 資化性好熱菌のゲノム解析とオーミックス解析

申請者らが分離した CO 資化性好熱菌 (*Carboxydothemus pertinax* Ug1 株、*Calderihabitans maritimus* KKC1 株) および比較ゲノムのために購入した *C. islandicus* について、次世代シーケンサー MiSeq (illumina) を用いてゲノム配列を決定し、得られたリードを Velvet によるゲノムアセンブリーに供してドラフトゲノムを構築した。得られたドラフトゲノムの注釈付けを行い、本菌の代謝経路ならびに CO 代謝系遺伝子群を同定した。

気相を 100%CO または 100%N₂ で置換した培地を用意して Ug1 株を培養し、それぞれ対数増殖期に達した培養から全 RNA を抽出した。全 RNA の逆転写反応により合成した cDNA を次世代シーケンサー MiSeq によるシーケンシングに供し (RNA-Seq) CO の有無における転写動態 (トランスクリプトーム) を解析した。

(2) CO 資化性好熱菌が卓越する環境のメタゲノム解析

鹿児島県指宿市の源泉 (鰻温泉) および静岡県南伊豆町の源泉より、解析に供するための熱水環境試料 (堆積物および間隙水) を採取し、そこから環境 DNA を抽出した。抽出した環境 DNA について、細菌または古細菌の 16S rRNA 遺伝子を標的とした定量的リアルタイム PCR 法により、全菌数を定量した。また環境 DNA を、CO 資化性好熱菌 (*Carboxydothemus* 属細菌) の CODH 遺伝子を標的とした定量的リアルタイム PCR 法 (開発済) に供し、本菌の存在量を調べた。さらに、熱水環境試料をガラスバイアルに封入して CO を添加し、ガスクロマトグラフィーを用いて気相中 CO 濃度を経時的に分析することで、潜在的な CO 消費活性を測定した。

CO 資化性好熱菌が頻繁に検出される鹿児島県指宿市の鰻温泉において、3 回のサンプリング (2014 年春、2015 年春・秋) を実施した。合計で 26 地点において 47 の熱水環境試料 (pH2.20~5.83, 33.8~99.0) を採取し、それぞれから環境 DNA を抽出した。環境 DNA より、ユニバーサルプライマーを用いて細菌および古細菌の 16S rRNA 遺伝子の共通領域 (V3/V4 領域) を PCR 増幅した後、増幅産物を、次世代シーケンサー MiSeq を用いた大量並列シーケンスに供することで網羅的に塩基配列を決定した。得られた配列を分析し、各環境における微生物の種組成と割合 (微生物群集構造) を解析した。

(3) 活性型 CODH 発現系の確立

CODH 遺伝子すべてについて、Ni 挿入に関わる様々な成熟 CooC との共発現を行い、発現させた CODH を常法による CO 酸化活性試験に供した。共発現の際は、共発現用ベクター pcDUET に *cooC* をクローニングし本ベクターによる共発現を行った。また挿入された Ni を定量し、UV 可視スペクトルによって [Fe-S] クラスタ配位様式を解析した。さらに ICP-MS により Fe、Ni を定量、比較した。CODH 遺伝子の C クラスタには活性中心である [Ni-Fe-S] 金属クラスタが配位する。*Carboxydothemus hydrogenoformans* の CODH-II 遺伝子の C クラスタのアミノ酸残基 (Cys²⁹⁵; Fe1 原子を配位する) を Ala または Glu に置換したうえで、上記大量発現系を用いて発現させ、生化学的性状を調べた。

4. 研究成果

(1) 新規 CO 資化性好熱菌のゲノム解析とオーミックス解析

Carboxydothemus 属 2 株 (Ug1 株 (図 2) および *C. islandicus*) のドラフトゲノム解析を行い、既報本属 2 種のゲノム (*C. hydrogenoformans* および *C. ferrireducens*) との比較ゲノム解析を行った。本属 4 種は解糖系や不完全 TCA サイクル、呼吸系、炭酸固定に関する遺伝子を全て共有した。既報の *C. hydrogenoformans* のゲノム上には 5 つの CODH 遺伝子クラスター (CODH-I~V) が見出されているが、そのうち CODH-II~V 遺伝子クラスターについては 4 種で保存されていた。一方、Ug1 株は、CO 酸化と共役した水素生産を担う CODH-I 遺伝子を欠失しており (図 3)、本遺伝子クラスターに依存しない、新規な水素生産経路を有することが示唆された。

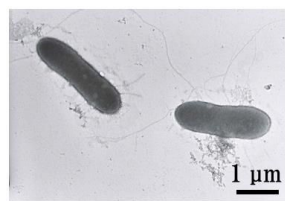


図 2. *C. pertinax* Ug1 株の電子顕微鏡写真

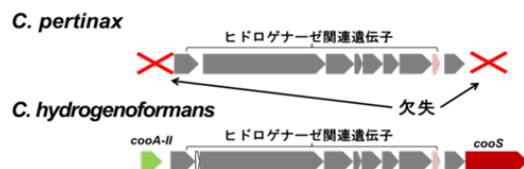


図 3. *C. hydrogenoformans* および *C. pertinax* Ug1 株の CODH-I 遺伝子クラスターの比較

CO 存在下および非存在下で培養した Ug1 株から全 RNA を抽出しトランスクリプトーム解析に供したところ、全遺伝子の約 30% が、CO により上方あるいは下方制御されており (図 4)、水素生成と共役する新たな CODH 遺伝子クラスター (CODH-II) を見出した。さらに、遺伝子クラスター単位で有意に転写制御

を行い、CO 資化と共役する水素生成経路のみならず TCA 回路の還元的利用による炭素固定や呼吸鎖に依存しないエネルギー保存を行うことが示され、本菌が独自に有する CO 資化時に特有な CO 代謝機構を提示した。

本成果で得られた知見は CO 資化性好熱菌を用いた水素生産利用を行う際に本菌の代謝制御を行う上で非常に重要で、新規な CO 依存型水素生成微生物の作出が期待できる。現在、全ての実験及び解析が終了しており、国際学術誌への投稿準備を進めている。

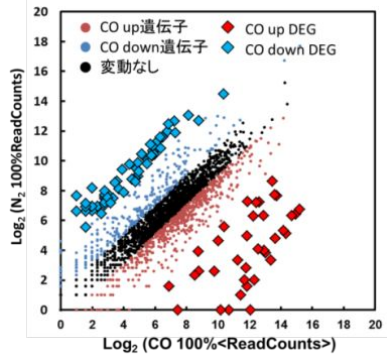


図 4. *C. pertinax* Ug1 株の 100%CO および 100%N₂ 雰囲気下における遺伝子転写量の比較
赤は 100%CO 雰囲気下で転写量が 2 倍以上に上昇した遺伝子、青は 1/2 倍以下に低下した遺伝子を表す。またのシンボルは有意に転写量が変動した遺伝子 (DEG) を示す。

鹿児島県薩摩硫黄島近海の鬼界カルデラ海底コアサンプルより分離に成功した、新属新種の CO 資化性好熱菌 *Calderihabitans maritimus* KKC1 株 (以下、KKC1 株) (図 5) のドラフトゲノム解析を行った。16S rRNA 遺伝子、ハウスキープ遺伝子および全オルソログを用いて系統解析を行ったところ、KKC1 株は CO 資化能を有する酢酸生成好熱菌である *Moorella* 属細菌と最も近縁であり、水素生成型の CO 資化性好熱菌 *Carboxydothemus* 属細菌と姉妹系統群を形成した。KKC1 株は既報の生物中、最も多い 6 つの CODH 遺伝子クラスターを有していた (図 6)。一方、最近縁種の *Moorella* 属細菌は 2 つ CODH 遺伝子クラスターのみ認められた。KKC1 株の有する 6 つの CODH 遺伝子の系統解析を行ったところ、4 つは祖先種より受け継いだものであると考えられた。一方、残りの 2 つは種の系統を反映しないことから、水平伝播によって KKC1 が新たに獲得した CODH であると考えられた。これらはそれぞれ、2-oxoglutarate ferredoxin oxidoreductase (KorDABG) および 4-hydroxy-3-methylbut-2-enyl diphosphate reductase (IspH) と遺伝子群を形成する全く新規な CODH 遺伝子であり、それぞれ還元的 TCA 回路の CO₂ 取り込みおよびテルペン類合成と共役する、新規な CO 代謝機構を担うと推測された。

伊豆温泉堆積物より *Carboxydocella* 属細菌に近縁な CO 資化性好熱菌 *Carboxydocella* sp. JD658 株 (以下、JD658) の分離に成功し、

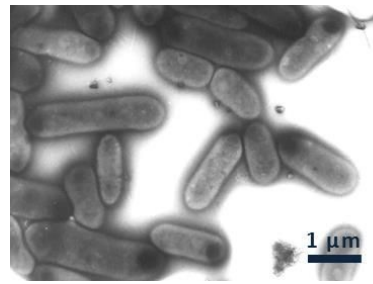


図 5. *C. maritimus* KKC1 株の電子顕微鏡写真

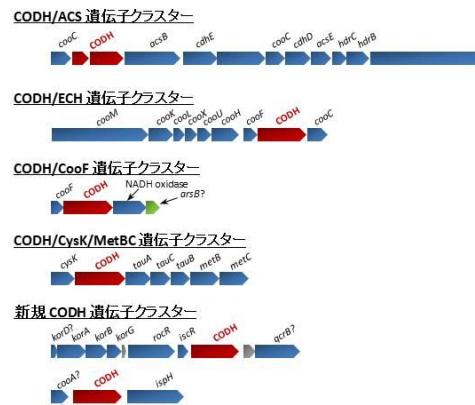


図 6. *C. maritimus* KKC1 株の有する CODH 遺伝子クラスター

本属で初めての詳細なゲノム解析を行った。JD658 は 5 つの CODH 遺伝子を保有することを明らかにした (図 7)。内 1 つは呼吸鎖複合体 I の分子シャペロン遺伝子とクラスターを形成する新規な CODH 遺伝子であり、本 CODH は酸化的リン酸化によるエネルギー保存と共役する新規代謝経路を担うことが推察された。また、同様のゲノム性状を有する *Carboxydocella* 属細菌 (UL-01 株) を、鹿児島県指宿市のカルデラ湖 (鰻池、23.1) より分離することに成功した。

およびの成果により、CODH 遺伝子クラスターおよび CO 代謝機構がそれまで考えられていた以上に多様であることが示唆された。そこで、公開されている 3,767 の微生物ゲノムに対して新規 CODH 遺伝子クラスターの探索を試みた。144 個の微生物ゲノム上に 204 個の CODH 遺伝子クラスターが認められ、その中には、KKC1 株や JD658 株で認められた新規 CODH 遺伝子クラスターは含まれなかった。新たに *Thermodesulfator indicus* のゲノム上においてピルビン酸合成を介した CO₂ 固定と共役すると推察される新規 CODH 遺伝子クラスターを見出した。

(2) CO 資化性好熱菌が卓越する環境のメタゲノム解析

CO 資化性好熱菌 (*Carboxydothemus* 属) の CODH 遺伝子を標的とした定量的リアルタイム PCR 法により、鹿児島県指宿市の泉源 (鰻温泉) および静岡県南伊豆町の多様な泉源より、試料 1 g 当たり 1,000-100,000 コピーの

の CODH 遺伝子を標的とした定量的リアルタイム PCR 法により、鹿児島県指宿市の泉源(鰻温泉)および静岡県南伊豆町の多様な泉源より、試料 1 g 当たり 1,000-100,000 コピーの CODH 遺伝子が検出された。各試料の CO 消費活性とコピー数との間に相関関係が無いことから、*Carboxydothemus* 属細菌以外に CO 消費を担う微生物が存在すると考えられ、火山性熱水環境には多様な CO 資化性好熱菌が普遍的に存在することが示された。

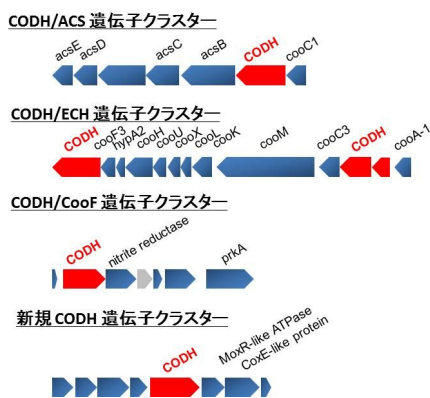


図 7. *Carboxydocella* sp. JD658 株の有する CODH 遺伝子クラスター

本研究では近年登場した次世代シーケンサーによる 16S rRNA 遺伝子の大量並列シーケンスを行い、CO 資化性好熱菌が含まれる微生物群集構造を高解像度で明らかにすることを目的とした。鹿児島県指宿市の鰻温泉において、3 回にわたって採取した試料(2014 年春、2015 年春・秋)を解析したところ、各サンプリングを通じて古細菌(全リードの 50~98%)が卓越する類まれな環境であることが明らかになった(図 8)。種組成は各サンプリングを通じてダイナミックに変遷し、環境の変化に回答した微生物群集構造が形成されると考えられた。特に、*Carboxydothemus* 属を始めとした、CO 資化性好熱菌が多く含まれる Firmicutes 門細菌(0.1~37%)はサンプリングごとに構成比が大きく変化した。さらに、微生物群集構造解析と並行して行った CO100% 雰囲気下での集積培養により、CO 資化能を有する Firmicutes 門細菌の検出にも成功した。Firmicutes 門細菌は孢子形成能を有する細菌が含まれる。したがって、本環境では孢子形成能を有する CO 資化性好熱菌が種ごとに異なる休眠、発芽応答により、環境変化に対応し、割合を変動させながらも一定量存在することが示唆された。

(3) 活性型 CODH 発現系の確立

C. hydrogenoformans の CODH-II の C クラスターのアミノ酸を置換した変異型 CODH (C295A および C295E) では [Ni-Fe-S] 金属クラスターが野生型と同様に配位されていることが明らかとなった。加えて、CODH に挿入された Fe に差は認められなかったものの、

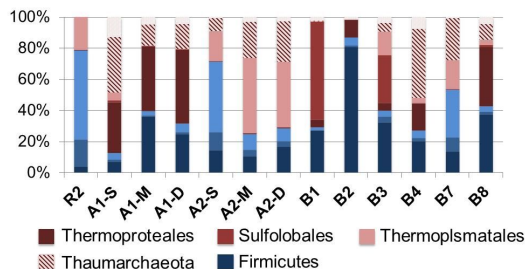


図 8. 鰻温泉の複数地点における菌叢の比較 2014 年春の結果。赤系統は古細菌、青系統は細菌を示す。

変異型 CODH は Ni 含有量が減少しており、CO 酸化活性が著しく低下した。活性中心の金属クラスターへの Ni 挿入に影響を与えるアミノ酸残基の特定に成功し、人工触媒利用に重要な知見を与えた。

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 3 件)

Yoneda Y, Kano S, Yoshida T, Ikeda E, Fukuyama Y, Omae K, Kimura-Sakai S, Daifuku T, Watanabe T and Sako Y. 2015. Detection of anaerobic carbon monoxide-oxidizing thermophiles in hydrothermal environments. FEMS Microbiol. Ecol. 91, 1-9.

DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/femsec/fiv093> 査読有

Inoue, T., Takao, K., Yoshida, T., Wada, K., Daifuku, T., Yoneda, Y., Fukuyama, K. and Sako, Y. 2013. Cystein 295 indirectly affects Ni coordination of carbon monoxide dehydrogenase-II C-cluster. Biochem. Biophys. Res. Commun., 441, 13-17.

DOI: 10.1016/j.bbrc.2013.09.143 査読有

Inoue, T., Takao, K., Fukuyama, Y., Yoshida, T., & Sako, Y. 2014. Over-expression of carbon monoxide dehydrogenase-I with an accessory protein co-expression: a key enzyme for carbon dioxide reduction. Biosci. Biotechnol. Biochem. 78, 582-587.

DOI:10.1080/09168451.2014.890027 査読有

[学会発表](計 16 件)

福山宥斗、大前公保、米田恭子、吉田天土、左子芳彦、オーミック解析を用いた一酸化炭素 (CO) 資化性菌の CO による転写変動解析、平成 28 年度日本水産学会春季大会、東京海洋大学、東京都品川区、2016 年 3 月 26 日-30 日

Omae, K., Yoneda, Y., Fukuyama, Y.,

Daifuku, T., Yoshida, T., Sako, Y. Genomic adaptation of the thermophilic hydrogenogenic carboxydrotrophic bacterium from marine sediment, *Calderihabitans maritimus* KKC1, driven by carbon monoxide dehydrogenases. 2015 日本微生物生態学会第30回、土浦亀城プラザ、茨城県土浦市、2015年10月18日-20日
Fukuyama, Y., Omae, K., Yoneda, Y., Takao, K., Honda, T., Yoshida, T., Sako, Y. RNA-Seq provides insights into the novel carbon monoxide metabolism in *Carboxydothemus pertinax*. 2015 日本微生物生態学会第30回、土浦亀城プラザ、茨城県土浦市、2015年10月18日-20日
見世健太、池田栄太郎、大前公保、福山宥斗、吉田天土、左子芳彦、次世代シーケンサーを用いた高温強酸温泉における微生物群集構造解析、平成27年度日本水産学会春季大会、東京海洋大学、東京都品川区、2015年3月27日-31日
大前公保、米田恭子、福山宥斗、吉田天土、左子芳彦、水素生成型一酸化炭素資化性菌 *Calderihabitans maritimus* KKC1 と酢酸生成菌 *Moorella* spp. の比較ゲノム解析、平成27年度日本水産学会春季大会、東京海洋大学、東京都品川区、2015年3月27日-31日
福山宥斗、大前公保、本田貴史、池田栄太郎、吉田天土、左子芳彦、網羅的転写解析による一酸化炭素 (CO) 資化性菌のCO代謝機構の解明、平成27年度日本水産学会春季大会、東京海洋大学、東京都品川区、2015年3月27日-31日
大前公保、米田恭子、福山宥斗、吉田天土、左子芳彦、水素生成型一酸化炭素資化性好熱細菌 *Calderihabitans maritimus* KKC1 のゲノム解析、第9回日本ゲノム微生物学会年会、神戸大学、兵庫県神戸市、2015年3月6日-8日
福山宥斗、大前公保、池田栄太郎、吉田天土、左子芳彦、好熱菌 *Carboxydothemus pertinax* の一酸化炭素と共役する新規水素生成機構の探索、平成26年度日本水産学会近畿支部例会、京都大学、京都府京都市、2014年11月22日
池田栄太郎、米田恭子、吉田天土、福山宥斗、左子芳彦、熱水環境中の一酸化炭素資化性好熱菌の分子生態学的研究、環境微生物系学会合同大会、アクトシティ浜松、静岡県浜松市、2014年10月21日-24日
大前公保、吉田天土、米田恭子、福山宥斗、左子芳彦、海洋性水素生成型一酸化炭素資化性好熱細菌 *Calderihabitans maritimus* KKC1 のゲノム解析、2014年度日本水産学会秋季大会、九州大学、福

岡山福岡市、2014年9月20日-21日
高尾郷介、井上喬裕、吉田天土、左子芳彦、CO資化性菌のCODH活性中心におけるNi配位様式に関する研究、平成25年度日本水産学会秋季大会、三重大学、三重県津市、2013年9月19日-22日
米田恭子、吉田天土、安田尚登、今田千秋、左子芳彦、海底コア由来の新規海洋性一酸化炭素資化性好熱菌の分離と性状解析、平成25年度日本水産学会秋季大会、三重大学、三重県津市、2013年9月19日-22日
高尾郷介、吉田天土、米田恭子、大福高史、福山宥斗、左子芳彦、一酸化炭素資化性好熱菌 *Carboxydothemus* 属のゲノム解析、微生物科学研究の多様性と新展開シンポジウム、京都大学、京都府京都市、2013年11月8日
米田恭子、吉田天土、川市智史、大福高史、北村崇行、井上喬裕、鹿野早苗、高部圭司、安田尚登、今田千秋、左子芳彦、一酸化炭素を資化する好熱菌の分離と性状解析、微生物科学研究の多様性と新展開シンポジウム、京都大学、京都府京都市、2013年11月8日
鹿野早苗、米田恭子、吉田天土、北村崇行、大福高史、井上喬裕、福山宥斗、高尾郷介、左子芳彦、熱水環境中の一酸化炭素資化性好熱 *Carboxydothemus* の分子生態学的研究、第29回微生物生態学会大会、鹿児島大学、鹿児島県鹿児島市、2013年11月23日-25日
福山宥斗、米田恭子、高尾郷介、大福高史、井上喬裕、吉田天土、左子芳彦、一酸化炭素資化性好熱菌 *Carboxydothemus pertinax* のCO代謝、第29回微生物生態学会大会、鹿児島大学、鹿児島県鹿児島市、2013年11月23日-25日

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.microbiology.marine.kais.kyoto-u.ac.jp/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

左子 芳彦 (SAKO YOSHIHIKO)
京都大学・農学研究科・教授
研究者番号：60153970

(2) 研究分担者

吉田 天土 (YOSHIDA TAKASHI)
京都大学・農学研究科・准教授
研究者番号：80305490