

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年 5月 11日現在

機関番号：17102

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2009～2011

課題番号：21580096

研究課題名（和文）糸状菌の形態形成・分化を制御する糖転移酵素群の機能同定

研究課題名（英文） Identification of glycosyltransferases that regulate morphology and differentiation of filamentous fungus

研究代表者

後藤 正利 (GOTO MASATOSHI)

九州大学・大学院農学研究院・准教授

研究者番号：90274521

研究成果の概要（和文）：

*Aspergillus nidulans* には O-結合型糖鎖合成に関与する  $\alpha$ -1,2-mannosyltransferase (Mnt) と推定される 3 種の Mnt が存在する。本研究では、*A. nidulans* Mnt (*AnMnt*) の機能同定を目指した。*A. nidulans* 野生株と *mnt* 破壊株の O-結合型糖鎖の構造や合成活性の測定を行った。また、*Anmnt* 遺伝子を出芽酵母の *mnt* 遺伝子 3 重破壊株に導入した相補性試験を行った。これらの結果から、*AnMntA* と *AnMntC* は酵母 MNT とは異なり、O-結合型糖鎖修飾には関与していないこと、*AnMntB* は酵母 Mnt と一部類似した機能を持つことが、明らかになった。一方、*Aspergillus* 属糸状菌に特異的に存在する細胞壁のガラクトマンナン糖鎖合成への Mnt の関与について調べた。その結果、3 種の Mnt はいずれも *Aspergillus* 属糸状菌に独特な細胞壁ガラクトマンナンのマンナン部分の合成に関与していることが示唆された。

研究成果の概要（英文）：

*Aspergillus nidulans* possesses three putative  $\alpha$ -1,2-mannosyltransferases (Mnt) that are involved in protein O-glycosylation. We attempted to identify and characterize three Mnts of *A. nidulans*. The structure of O-glycans and mannosyltransferase activity using wt strain and three *mnt*-disruptants were determined. *A. nidulans mnts* (*Anmnts*) respectively expressed in a triple *mnt* mutant of yeast. The results indicate that *AnMntA* and *AnMntC* are not involved in O-glycosylation unlike to yeast Mnts, and that *AnMntB* functions in part similar to yeast Mnts. We determined whether *AnMnts* catalyze the synthetic reaction of the cell wall component, galactomannan that is present in *Aspergilli*. The results indicate that three *AnMnts* may be involved in synthesis of  $\alpha$ -1,2-mannan polymer in galactomannan.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	2,000,000	600,000	2,600,000
2010年度	1,000,000	300,000	1,300,000
2011年度	800,000	240,000	1,040,000
年度			
年度			
総計	3,800,000	1,140,000	4,940,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：農芸化学・応用微生物学

キーワード：糸状菌、*Aspergillus*、O-結合型糖鎖、糖転移酵素

## 1. 研究開始当初の背景

*Aspergillus* 属糸状菌では、黄麹菌 *A. oryzae*、病原菌 *A. fumigatus*、研究モデル菌 *A. nidulans* のゲノム情報が発表され、その成果を活用した本菌の機能解明や産業、医療での高度利用が期待されている。麹菌はその安全性及び高い酵素生産性の観点から我国で盛んに使用されている重要な微生物であり、外来遺伝子の発現分泌宿主菌としても注目を浴びている。タンパク質の分泌過程には小胞体、ゴルジ体への移行が必要であり、この移行過程でタンパク質は糖鎖修飾される。近年、O-結合型糖鎖修飾がタンパク質の安定化、分泌タンパク質の局在性及び分泌効率に関与すると報告されているが、O-結合型糖鎖修飾に関する知見は麹菌を含め糸状菌においてほとんどない。

出芽酵母のO-結合型糖鎖は直鎖で最大5残基からなるマンノース鎖からなる。一方、*Aspergillus* 属糸状菌では酵母とは異なりO-結合型糖鎖は1~3残基からなるマンノース鎖が主成分で、分岐したマンノース鎖や少量のグルコース、ガラクトースを構成糖として含む。また、*A. fumigatus* や *A. niger* においてはO-結合型糖鎖の非還元末端に特異なβ-ガラクトフラノースが付加した糖タンパク質が存在しており、同糖鎖によるこれらの菌の感染性及び免疫原性への関与が示唆されている。

O-結合型糖鎖合成の初発反応を触媒する protein: O-D-mannosyltransferase (PMT) は系統的に3つの subfamily に分類される。出芽酵母では7つの PMT 遺伝子が見出されており、それらのうち3重の変異により細胞死に至ることが明らかにされている。筆者らは、*Aspergillus* 属糸状菌には各 Pmt subfamily に属する3種の Pmt が存在し、*pmtA*、*pmtB*、*pmtC* 遺伝子破壊株の表現型が互いに異なっているため、3種の Pmt は各々独自の標的タンパク質に対する基質特異性を持っていることを明らかにした。酵母菌にはない菌糸伸長、分生子形成などの形態分化を行なう糸状菌において、各 Pmt は標的タンパク質をマンノシル化し、その機能を制御することで、糸状菌の菌糸形態や分化を制御していることを見出した。

真菌類では Ser/Thr へ結合したマンノース構造は共通に認められるが、マンノースにさらに結合している糖の組成及び結合様式は多様で、各真菌によって異なる。そこで、*Aspergillus* 属糸状菌のO-結合型糖鎖合成系及びその生理的意味を明らかにするためには Ser/Thr-O-Man へさらに糖を転移する反応を触媒する糖転移酵素の同定と機能解析が必要である。

## 2. 研究の目的

先に、*A. nidulans* のゲノム情報から3種の *mnt* (*mntA*、*mntB*、*mntC*) を見出し、それらの遺伝子破壊株を構築した。*mntA* 及び *mntC* 破壊株は共に極めて生育が遅く、通常の培養条件下では、もはや糸状の細胞ではなく、丸く肥大した異常細胞となり、分生子形成も失われていた。出芽酵母の *mnt* 破壊株は、その野生株と表現型に大きな相違がないことから、*Aspergillus* 属糸状菌 Mnt は、酵母 Mnt とは異なる独自の機能を有しており、糸状菌の生育に重要な役割をもつと推察される。*Aspergillus* 属糸状菌のO-結合型糖鎖はわずか3残基以下の極めて単純な構造であるが、この糖鎖の一部の有無が糸状菌の菌糸形態や分化に影響を及ぼすことは興味深い。本研究では、*A. nidulans* のO-結合型糖鎖伸長に関与すると推定される糖転移酵素 (MntA, MntB, MntC) を同定し、その機能を明らかにすることを目的とした。

## 3. 研究の方法

### (1) 使用菌株及び使用培地

本研究において用いた *A. nidulans* 及び *Saccharomyces cerevisiae* 菌株は表1に示した。*A. nidulans mntA* 及び *mntC* 破壊株 ( $\Delta mntA$  及び  $\Delta mntC$ ) は低浸透圧感受性を示すため、最少無機塩 MM 培地に浸透圧調整剤として1.2 M ソルビトールを添加して使用した。

表1. 使用した菌株とプラスミド

<i>A. nidulans</i> strains		Genotype
A26	<i>biA1</i>	
A89	<i>biA1, argB2</i>	
AKUB89	<i>biA1, argB2, akuB::aurA</i>	
$\Delta mntA$	<i>biA1, argB2, akuB::aurA, mntA::argB</i>	
$\Delta mntB$	<i>biA1, argB2, akuB::aurA, mntB::ptrA</i>	
$\Delta mntC$	<i>biA1, argB2, akuB::aurA, mntC::ptrA</i>	
GlaA	<i>biA1, argB2, akuB::aurA, pyrG::gpdA(P)-glaA</i>	
$\Delta mntAGlaA$	<i>biA1, argB2, akuB::aurA, mntA::argB, pyrG::gpdA(P)-glaA</i>	
$\Delta mntBGlaA$	<i>biA1, argB2, akuB::aurA, mntB::ptrA, pyrG::gpdA(P)-glaA</i>	
$\Delta mntCGlaA$	<i>biA1, argB2, akuB::aurA, mntC::ptrA, pyrG::gpdA(P)-glaA</i>	
<i>S. cerevisiae</i> strains & plasmids		Genotype
W303-1A	<i>MATa, leu2-3,112 trp1-1 can1-100 ura3-1 ade2-1 his3-11,15</i>	
SSY18	<i>MATa, leu2-3,112 his3-11 ade2-1 ura3-1 trp1-1 can1-100 kre2::hisG ktr1::hisG ktr3::hisG</i>	
YE352-GAPII	2 $\mu$ , <i>URA3, TDH3(P) and TDH3(T)</i>	
YE352- <i>mntA</i>	2 $\mu$ , <i>URA3, TDH3(P)-AnmntA-FLAGtag-TDH3(T)</i>	
YE352- <i>mntB</i>	2 $\mu$ , <i>URA3, TDH3(P)-AnmntB-FLAGtag-TDH3(T)</i>	
YE352- <i>mntC</i>	2 $\mu$ , <i>URA3, TDH3(P)-AnmntC-FLAGtag-TDH3(T)</i>	
YE351	2 $\mu$ , <i>LEU2</i>	
YE351-CTS1	2 $\mu$ , <i>LEU2, ScCTS1-6XHStag</i>	

(2) *A. nidulans* 膜タンパク質画分の mannosyltransferase 活性測定

*A. nidulans* 野生株を MM 培地で 30°C、24 時間培養し、 $\Delta$ mntA 及び  $\Delta$ mntC 株を MM 培地 (+ 1.2 M ソルビトール) で 42°C、36 時間培養した。得られた菌体を抽出 buffer (50 mM PIPES、25% スクロース、5 mM MgCl<sub>2</sub>、2 mM EDTA、Protease inhibitors (Roche)) で洗浄後、メタルコーンを加えた。マルチビーズジョッカー (安井機械) を用いて、2,500 rpm、1 分間破碎した。菌体と同容量のガラスビーズと抽出 buffer を加えて、氷冷しながら 2,500 rpm、30 秒間で 3 度処理した。4°C、8,000 xg、15 分間遠心して上澄を回収した。その上澄を 4°C、100,000 xg、1 時間超遠心した。得られたペレットを可溶化 buffer (50 mM PIPES、30% グリセロール、1.0% Triton X-100、Protease inhibitors) 200  $\mu$ l で 4°C、1 時間溶解させた。再度、100,000 xg、1 時間超遠心し、得られた上澄を膜タンパク質画分とした。活性測定用 buffer (100 mM PIPES、pH7.2、10 mM MnCl<sub>2</sub>、1.0% Triton X-100) に膜タンパク質画分 (15  $\mu$ g)、4-methylumbelliferyl- $\alpha$ -mannopyranoside (4-MU-Man) (25 mM)、GDP-mannose (1.0 mM) となるよう加え、37°C で 16 時間反応させた。反応産物は TSK-GEL ODS-80Ts カラムを備えた HPLC で分離、検出した。

(3) O-結合型糖鎖の構造解析

*A. nidulans* を集菌し、超純水で洗浄し、凍結乾燥した。乾燥菌体を、Hydraclub C-206 (J-オイルミルズ) を用いて気相式ヒドラジン分解を行った。O-結合型糖鎖を優先的に切り出すため、65°C で 6 時間反応させた。反応後、乾燥試料を 200  $\mu$ l の飽和 NaHCO<sub>3</sub> に溶解し、8  $\mu$ l の無水酢酸を加え、氷中で 5 分間反応させた。再び同様の操作を行い、30 分間反応させた。試料を Dowex 5Wx2 (和光純薬工業) 処理し、凍結乾燥した。得られた試料をピリジルアミノ (PA) 化反応させた。PA 化糖鎖の HPLC 分析には、TSK-GEL NH2p-50 4E (AsahiPak) あるいは TSK-GEL ODS-80Ts (東ソー) のカラム用い、蛍光検出を行った。逆相 HPLC によって検出された PA 化 O-結合型オリゴ糖鎖を分取した。分取した試料に終濃度が 4 M になるように塩酸を加え、100°C で 4 時間加熱し、PA 化糖鎖を酸加水分解した。反応後、過剰の塩酸を除去した。得られた PA 化還元末端側糖残基を、TSK-GEL Sugar AXI (東ソー) カラムを備えた HPLC 装置にて分離し、単糖解析を行った。

(4) グルコアミラーゼ遺伝子 (*glaA*) の *mnt* 破壊株での発現

*A. awamori* グルコアミラーゼ I をコードする遺伝子 *glaA* を *gpdA* プロモーター下流に連結して、*A. nidulans* 野生株の *pyrG* 遺伝子座に導入した *GlaA* 株を構築した。*GlaA* 株を宿主として各 *mnt* 遺伝子を破壊した。構築した *glaA* 発現株の培養上清を濃縮して、SDS-PAGE に供与した。抗-*GlaA* 抗体を用いたイムノブロット法によって *GlaA* を検出した。

(5) *Anmnt* 遺伝子の酵母菌での発現

酵母発現ベクター内の *TDH3* プロモーター下流に、Flag タグ付きの *A. nidulans mnt* (*Anmnt*) cDNA を連結したプラスミドを構築した。*S. cerevisiae* SSY18 ( $\alpha$ -1,2-mannosyltransferase 3 重破壊株) にプラスミドを導入し、*Anmnt* 遺伝子をそれぞれ発現させた。一方、*Anmnt* 発現酵母菌にさらに酵母の内在性キチナーゼ (CTS1)-Histag 発現プラスミドを導入した。

(6) 細胞壁ガラクトマンナン の検出

*A. nidulans* の野生株及び各 *mnt* 破壊株から細胞壁糖鎖 (ガラクトマンナン) が付加した糖タンパク質を (1) の方法で抽出し、 $\beta$ -1,5-ガラクトフラノースを認識する抗体 (Bio-Rad) を用いたイムノブロットを行った。

#### 4. 研究成果

(1) *A. nidulans* 全菌体の O-結合型糖鎖の構造解析

Mnt は O-結合型糖鎖の合成に関与することが推測されている。そこで、*mnt* 遺伝子破壊が O-結合型糖鎖構造にどのように影響を与えるのかを調べるため、*A. nidulans* 全菌体の O-結合型糖鎖構造を調べた。TSK-GEL NH2p-50 を用いたサイズ分画 HPLC にて分析した結果、PA 化 2 糖付近に検出されるピークとして a、b の二つのピークが検出された (図 1 左)。a ピークの画分を分取し、さらに TSK-GEL ODS-80Ts による逆相 HPLC によって分析した。その結果、主なピークとして a-4 のピークが検出された。また、微量ではあるが  $\alpha$ -1,2 mannobiose と  $\alpha$ -1,3 mannobiose を含むことが明らかとなった (図 1 右)。さらに、a-4 ピーク中の糖鎖を還元末端分析すると、還元末端はマンノースであることが分かった。b 画分では、 $\Delta$ mntA 及び  $\Delta$ mntC 株において野生株と比較してピークの減少が見られた (図 1)。MntA 及び MntC はこの b のピークの画分を構成する物質の生合成に関与することが示唆された。しかし、

逆相 HPLC、還元末端分析により b 画分をより詳細に分析した結果、物質の同定には至らなかったものの、マンノースが付加されている可能性が無いことが示された。(データ示さず)。すなわち MntA 及び MntC は O-結合型糖鎖の糖転移酵素ではない可能性が示唆された。しかし、*mntA* 及び *mntC* 破壊株は、野生株と比べ、著しく形態及び生育が異なっている。b 画分量の減少が、これらの要因によって全菌体中の糖鎖構造が間接的に変化することに起因する可能性も排除できない。一方、a 画分を分析した結果から、*A. nidulans* の全菌体由来の O-結合型糖鎖には微量ながら  $\alpha$ -1,2 mannoiose と  $\alpha$ -1,3 mannoiose を含むことが明らかとなった。mannoiose が存在するという事は、当然それらを付加する酵素も存在することを示している。

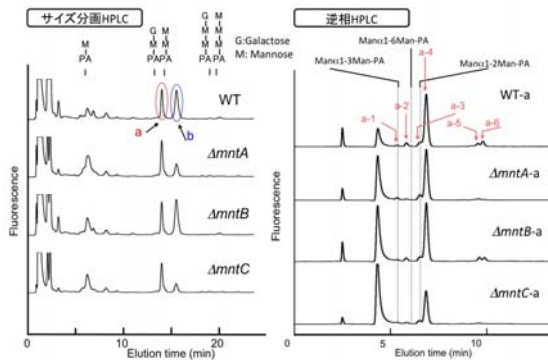


図1. *A. nidulans* 野生株及び  $\Delta mnt$  株の O-結合型糖鎖の構造解析

### (2) *A. nidulans* の膜画分の mannosyl-transferase 活性測定

*A. nidulans* の野生株 WT と *mnt* 破壊株の膜画分の *in vitro* マンノース転移活性を測定し、Mnt の機能同定を試みた。GDP-mannose を糖供与体、4-MU-mannopyranoside を糖受容体として反応を行い、HPLC にて分析した。その結果、転移産物と思われるピーク ① と ② が検出された (図2)。野生株と破壊株のピーク面積比を調べたところ、 $\Delta mntA$  及び  $\Delta mntC$  株のマンノース転移活性は、野生株のそれと比較して相違は認められなかった。

また、野生株 WT での反応停止液を  $\alpha$ -mannosidase (Jack bean) で消化すると、ほぼ完全にピークが消失した。同様に  $\alpha$ -1,2-mannosidase で消化すると、① のピークのみ減少が見られた。(図2) 従って、① のピークが  $\alpha$ -1,2 結合した mannoiose であり、② のピークが  $\alpha$ -1,3 結合あるいは  $\alpha$ -1,6 結合した mannoiose であることが明らかとなった。本実験では、*mntA* 及び *mntC* の遺伝子破壊によりマンノース転移活性が

減少または消失すると予想した。しかしながら、結果として  $\Delta mntA$ 、 $\Delta mntC$  株共に野生株とほぼ同様のマンノース転移活性を示した。このことから、MntA 及び MntC が基質 4-MU-Man に対し、マンノース転移に関与していない可能性が示唆された。しかし、より詳細な解析には、糖受容体基質をマンノシルセリンオリゴマーに変更してのマンノース転移酵素活性測定が必要であると考えられる。

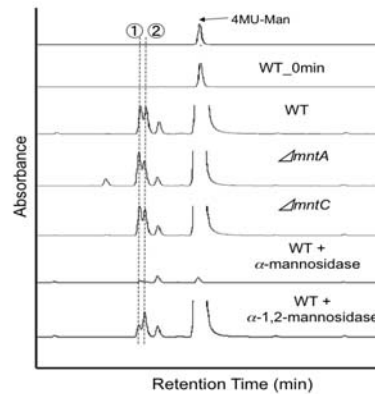


図2. 糖転移酵素活性測定

### (3) *mnt* 遺伝子破壊による細胞外分泌酵素 GlaA への O-結合型糖鎖付加への影響

細胞外に分泌されるタンパク質の多くは、糖鎖修飾されている。なかでも、Glucoamylase (GlaA) は ST rich な領域を持ち O-結合型糖鎖が豊富に付加されている。そこで、*A. awamori* の *glaA* を *A. nidulans* 野生株及び *mnt* 破壊株で分泌させ、GlaA の O-結合型糖鎖構造を比較した。その結果、マーカータンパク質 80 kDa と 100 kDa の間に GlaA と推定されるスミアなバンドが検出された。(データ示さず)野生株と各 *mnt* 遺伝子破壊株との間に GlaA の分子量の違いは観察されなかった。以上より、*A. nidulans* において MntA、MntB、および MntC が GlaA の糖鎖修飾に関与しない可能性が示唆された。

### (4) 酵母 *mnt* 3重欠損株での *Anmmt* 遺伝子の相補性

*S. cerevisiae* では、O-結合型糖鎖の 2 残基目、3 残基目への  $\alpha$ -1,2 結合でのマンノースの付加反応に 3 つの  $\alpha$ -1,2-mannosyl-transferase (KRE2, KTR1, KTR3) が関与している。*A. nidulans* の 3 種の Mnt は、酵母 KRE2 や KTR1 に相同性が最も高い配列としてゲノム情報から見いだされた。そこで *S. cerevisiae* S5Y18 (*kre2*, *ktr1*, *ktr3* の 3 重破壊株) で *Anmmt* を発現させ、酵母の表現

型を相補できるか否かを調べた。まず、Flag タグを用いたイムノブロット解析により、各 *Anmmt* が酵母菌 SSY18 株で発現していることを確認した。酵母 SSY18 株は野生株に比べ、温度感受性である。*AnmmtB* を発現した SSY18 株では、温度感受性が回復した。一方、*AnmmtA* と *AnmmtC* を SSY18 で発現させた株では、回復しなかった。従って、*AnmmtB* が酵母の  $\alpha$ -1,2-mannosyltransferase の機能を相補することが示された。

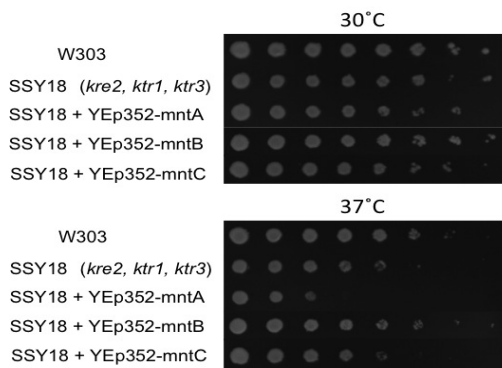


図3. 酵母 $\alpha$ -1,2-mannosyltransferase破壊株での *A. nidulans mnt* 発現による相補性実験

酵母のエンドキチナーゼ (CTS1) は N-結合型糖鎖をもたず、高度に O-結合型糖鎖付加されていることが知られている。図 3 の SDS-PAGE において、野生株 (lane 1) では CTS1 は高分子量域のバンドとして観察される。一方、酵母の 3 種の  $\alpha$ -1,2-mannosyltransferase 破壊酵母菌 SSY18 では、より移動度の早い位置にバンドが観察される。(lane 2) 各 *Anmmt* 発現酵母菌では、SSY18 株と同様の移動度のバンドが検出されたため、CTS1 の O-結合型糖鎖付加は回復していないことが明らかになった。以上の結果から、AnMntB は酵母の  $\alpha$ -1,2-mannosyltransferase に一部類似した機能を持つが、すべての AnMnt は O-結合型糖鎖の 2 残基目、3 残基目のマンノース付加反応を触媒する機能はないものと推察した。

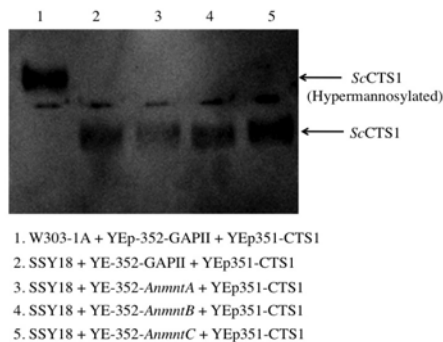


図4. *Anmmt*発現酵母菌でのキチナーゼへのマンノース付加

### (5) *A. nidulans* 細胞壁ガラクトマンナンの検出

*Aspergillus* 属糸状菌には酵母菌類には見られないガラクトマンナンが細胞壁に含まれる。(図 5) ガラクトマンナン中の  $\beta$ -1,5-結合で連なったガラクトフラナンは  $\alpha$ -1,2-結合したマンナン主鎖の非還元末端から 3 残基目で分岐状に  $\beta$ -1,6-結合で付加している。野生株由来の抽出タンパク質からは、イムノブロットで抗  $\beta$ -1,5-ガラクトフラノース (GalF) 抗体と反応する強いシグナルを得たが、*mntA* 及び *mntC* 破壊株ではシグナルは完全に消失し、*mntB* 破壊株ではシグナル強度が著しく減少した。ガラクトフラナン部分の合成機構の詳細は未だ明らかにされていないが、最近 Mnt 以外の糖転移酵素が関与することが報告されている。ガラクトフラナン合成酵素と Mnt は全く別の遺伝子にコードされている。

以上の結果から、3 種の *mnt* はいずれも *Aspergillus* 属糸状菌に独特な細胞壁のガラクトマンナンの  $\alpha$ -1,2-結合したマンナンの合成に関与していることが示唆された。このことは、先の実験結果とも矛盾しない。*ArMnt* は *A. nidulans* に存在する短鎖の O-結合型糖鎖合成には作用しない。*S. cerevisiae* の O-結合型糖鎖合成に関与する MNTs とは *ArMntA* 及び *ArMntC* は異なった性質をもつ。*AnmmtA* 及び *AnmmtC* 破壊により、形態学的な細胞壁異常が生じる。*AnmmtB* 破壊株はほとんど細胞壁異常を示さないが、この要因は *AnmmtB* 破壊株では、量は減少しているが *ArMntA/ArMnt* によって正常なガラクトマンナンが合成されていることによるものであると推察される。また、protein O-mannosyltransferase の様に、AnMntA と AnMntC が複合体を形成して機能していることも、今回の実験結果から示唆された。すなわち、*AnmmtA* あるいは *AnmmtC* 遺伝子の単独破壊で、全くガラクトマンナンが検出されなくなるためである。*AnmmtA* 及び *AnmmtC* 破壊株が同様の表現型を示すこととも矛盾しない。

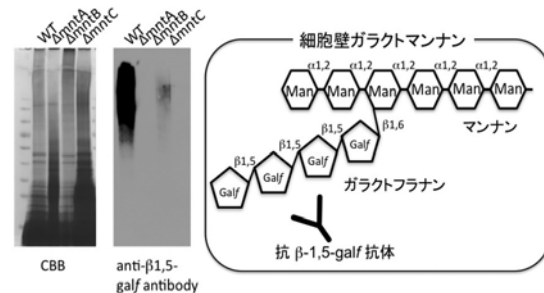


図5. 抗  $\beta$ -1,5-galF 抗体を用いた *A. nidulans* 全タンパク質中のガラクトマンナンタンパク質の検出

今後、比較的重合度の高い  $\alpha$ -1,2-結合したマンナンポリマーを糖受容体基質として糖転移酵素活性を測定することで、*Amnt*の真の基質が明らかにされると期待される。

#### 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4件)

- ① Goto, M., Harada, Y., Oka, T., Matsumoto, S., Takegawa, K., Furukawa, K. Protein O-mannosyltransferase B and C support hyphal development and differentiation in *Aspergillus nidulans*. *Eukaryotic Cell*, 査読有、2009、8巻、1465-1474. DOI: 10.1128/EC.00371-08
- ② 後藤正利、岩下和裕、麹菌のポストゲノム研究の展開:糸状菌に特異な機能未知遺伝子を探る、日本生物工学会誌、査読無、89巻、2011、310-312.  
<http://ci.nii.ac.jp/naid/110008673615>
- ③ Futagami, T., Nakao, S., Kido, Y., Oka, T., Kajiwar, Y., Takashita, H., Omori, T., Furukawa, K., Goto, M. Putative stress sensors WscA and WscB are involved in hypo-osmotic and acidic pH stress in *Aspergillus nidulans*. *Eukaryotic Cell*, 査読有、2011、10巻、1504-1515. DOI: 10.1128/EC.05080-11
- ④ Futagami, T., Goto, M. Putative cell wall integrity sensor proteins in *Aspergillus nidulans*. *Communicative & Integrative Biology*, 査読有、2012、5巻2号、1-3.  
<http://www.landesbioscience.com/journals/cib/article/18993/>

[学会発表] (計8件)

- ① 井上大輔、大橋貴生、二神泰基、大森俊郎、竹川薫、後藤正利、*Aspergillus nidulans*における mannosyltransferase 遺伝子群の機能解析、日本農芸化学会関西・中四国・西日本支部 2009 年度合同大会、2009. 10. 31、沖縄
- ② 後藤正利、麹菌の形態形成・分化を制御するタンパク質の糖鎖修飾、第47回化学関連支部合同九州大会シンポジウム、2010. 7. 10、北九州国際会議場
- ③ T. Futagami, Y. Kajiwar, H. Takashita, T. Omori, M. Goto、Functional analysis

of glycosylated Wsc proteins involved in cell wall integrity、International Mycological Congress: The Biology of Fungi、2010. 8. 1-8. 6、Edinburgh

- ④ 井上大輔、大橋貴生、二神泰基、高下秀春、大森俊郎、竹川薫、後藤正利、*Aspergillus nidulans*におけるマンノース転移酵素遺伝子群の機能解析、日本農芸化学会西日本支部大会、2010. 9. 18、崇城大学
- ⑤ 後藤正利、岩下和裕、麹菌のポストゲノム研究の展開:糸状菌に特異な機能未知遺伝子を探る、日本生物工学会第62回大会シンポジウム、2010. 10. 27、宮崎
- ⑥ 井上大輔、大橋貴生、二神泰基、高下秀春、大森俊郎、竹川薫、後藤正利、*Aspergillus nidulans*におけるマンノシルトランスフェラーゼ遺伝子群の機能解析、日本生物工学会九州支部大会、2010. 12. 4、琉球大
- ⑦ 上原拓磨、瀬戸和史、二神泰基、大森俊郎、竹川薫、後藤正利、*Aspergillus nidulans*における *KRE9* ホモログ遺伝子の機能解析、日本農芸化学会西日本支部・中四国支部合同大会、2011. 9. 17、宮崎大学
- ⑧ M. Goto, K. Seto, T. Futagami, Y. Kajiwar, H. Takashita, T. Omori, and K. Takegawa、Quest for the genes encoding O-glycosylated proteins that are responsible for the maintenance of cell morphology in *Aspergillus nidulans*、IUMS2011 Sapporo、2011. 9. 6-10、Sapporo convention center

#### 6. 研究組織

##### (1) 研究代表者

後藤 正利 (GOTO MASATOSHI)  
九州大学・大学院農学研究院・准教授  
研究者番号: 90274521

##### (2) 研究分担者

竹川 薫 (TAKEGAWA KAORU)  
九州大学・大学院農学研究院・教授  
研究者番号: 50197282

二神 泰基 (FUTAGAMI TAIKI)  
九州大学・大学院農学研究院・助教  
研究者番号: 60512027