

令和 3 年 6 月 5 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18H02122

研究課題名(和文) 希少放線菌における運動性胞子の形成・休眠・覚醒・運動制御に関する研究

研究課題名(英文) Studies on the motile spore of the rare actinomycete *Actinoplanes missouriensis* to reveal the mechanisms of sporulation, dormancy, awakening and motion control

研究代表者

大西 康夫 (Ohnishi, Yasuo)

東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・教授

研究者番号：90292789

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,300,000円

研究成果の概要(和文)：希少放線菌アクチノプラネス・ミズーリエンシスは、寒天培地上、菌糸状に生育したのち、数百個の胞子を内包した孢子嚢を形成する。孢子嚢が水に浸されると休眠していた胞子が覚醒し、孢子嚢の開裂が引き起こされる。水中に放出された胞子は、べん毛を用いて高速で運動する遊走子となる。本研究では、本菌のこのような複雑な形態分化の分子基盤を解明することで、微生物細胞の巧妙な生存戦略を明らかにすることを目的とした。運動性胞子の形成・休眠・覚醒・運動制御に関して多方面から解析した結果、本菌の複雑な形態分化を支える遺伝子発現制御機構についての多くの知見が得られた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生命の最小単位は細胞であるが、微生物は細胞を「個体」として生きることを選んだ生き物である。一見、単純に見える微生物でも巧妙な生存戦略を進化の中で獲得している。本研究では、ユニークな生活環を有する希少放線菌を研究材料にして、「細胞の休眠と覚醒はいかにして制御されているのか？また、細胞分化はどのようにして引き起こされるのか？」という根源的な謎に挑戦し、その本質に迫る遺伝子発現制御機構をいくつも明らかにした。

研究成果の概要(英文)：The rare actinomycete *Actinoplanes missouriensis* grows filamentous on agar media and produces a number of terminal sporangia, each containing hundreds of spores. When the sporangium is immersed in water, the sleeping spores awaken and induce sporangium dehiscence to release the spores into the water. The spores become zoospores that can swim fast in water. The aim of this research project is to reveal the ingenious survival strategies of microbial cells by elucidating the molecular basis of the complex morphological differentiation of this bacterium. The multifaceted analyses of the regulation of formation, dormancy, awakening, and motility of motile spores have provided many insights into the regulatory mechanisms of gene expression that underlie the complex morphological differentiation.

研究分野：応用微生物学

キーワード：放線菌 希少放線菌 形態分化 遺伝子発現制御 孢子嚢 べん毛 胞子 休眠

様式 C-19、F-19-1、Z-19（共通）

1. 研究開始当初の背景

生命の最小単位は細胞である。多細胞生物では、細胞はさまざまに分化して組織・器官が形成され一個体がかたち作られている。単細胞生物はその名の通り細胞そのものが「個体」であるが、この細胞も周辺環境の変化に応じて、多かれ少なかれ、その形態を分化させることが知られている。では、細胞レベルの形態分化はどのようにして引き起こされ、また、どのようにして制御されているのであろうか？生命情報のすべてはDNAに書き込まれているが、そのプログラムが細胞の置かれた環境に応じてどのように起動するかはよくわかっていない。細胞の形態分化の仕組みを明らかにすることは、根源的な生命現象の謎の1つを解き明かすことにほかならず、古くから多くの研究がなされてきた。

単細胞生物は多細胞生物と比べて単純で扱いやすいため、形態分化研究の材料として有用である。細胞性粘菌に見られる子実体形成や、酵母やバクテリアに見られる孢子形成は、単細胞生物の形態分化の代表例であり、多くの研究が行われてきた。また、休眠細胞である孢子からの発芽も形態分化の一例と考えることができるが、枯草菌孢子の発芽に関しては、覚醒に必要なシグナル分子や発芽の分子機構が研究されてきた。また、*Streptomyces* 属放線菌は菌糸状に生育し、空中に向かって伸長した特殊な菌糸（気中菌糸）を分化させ孢子を形成するという、細菌としては複雑な形態分化を示すことから、形態分化に必要な遺伝子群やその発現制御機構などが世界中で精力的に研究されてきた。一方、希少放線菌と呼ばれる一群の放線菌の中には、一般的な *Streptomyces* 属放線菌よりもさらに複雑な形態分化能を有するものが存在する。例えば、希少放線菌 *Actinoplanes missouriensis* は、寒天培地上で菌糸状に生育したのち、基底菌糸から上空に向かって伸びた短い孢子囊柄の先に孢子囊を多数形成する。1つの孢子囊には数百個の孢子が内包されており、細胞は孢子として休眠するが、孢子囊が水に浸されると孢子が覚醒し、孢子囊の開裂が引き起こされて、孢子が水中に放出される。この孢子は直ちに、べん毛を用いて高速で運動する遊走子となり、走化性を発揮しながら遊走を続ける。好ましい環境に辿り着くと、遊走子べん毛の回転が停止することで遊走子は運動を停止し、発芽して再び菌糸状の生育が始まる。このように、*A. missouriensis* は、その生活環の一部においてのみ、運動性を発揮するわけであるが、この遊走子（運動性孢子とも呼ばれる）はもともと孢子囊の中で休眠していた孢子であり、覚醒したあとすぐに運動性が発揮できるように、べん毛をもった状態で休眠している。孢子囊はこのような孢子を多数内包した多細胞器官であり、原核生物では極めて珍しい構造体であると言える。

Streptomyces 属放線菌について長年研究を行ってきた研究代表者は、約15前から希少放線菌 *A. missouriensis* の研究を開始し、最先端・次世代研究開発支援プログラム「放線菌の潜在能力の発掘・活用による有用物質の微生物生産に向けた基盤研究（2010年度～2013年度）」の1つの柱として、*A. missouriensis* 研究を本格的にスタートさせた。さらに、科研費基盤(A)「希少放線菌の複雑な形態分化を支える分子基盤の解明（2014年度～2016年度）」において、*A. missouriensis* の形態分化に関する分子遺伝学的研究を大きく発展させてきた。これらの研究成果に基づき、*A. missouriensis* の形態分化研究を、特にその制御機構に焦点を当て深化させるべく本研究に取り組んだ。

2. 研究の目的

「単純」から「複雑」が進化の方向であるとした場合、*A. missouriensis* は最も進化したバク

テリアの1つであると言える。本研究では、本菌の運動性胞子の形成・休眠・覚醒・運動制御に着目し、主として環境に応答した遺伝子発現制御機構および細胞内シグナル伝達機構の解明に取り組むことで、微生物細胞の巧妙な生存戦略を明らかにすることを目的とした。さらに、生活環の各ステージにおいて *A. missouriensis* が見せるユニークな細胞機能から、生命一般に通じる新たな概念を提唱することを目指した。すなわち、一連の研究により、「細胞の休眠と覚醒とは何か？環境に応答した細胞分化はどのようにして引き起こされるのか？」という問いの答えに迫りたいと考えた。

3. 研究の方法

3つの小課題を設定して、本研究に取り組んだ。研究開始時での研究計画の概略は以下の通りであった。

(1) 胞子嚢・胞子形成に関わる遺伝子群の発現制御機構の解明

BldD-Am は基底菌糸において不適切な時期での胞子嚢形成を抑制する転写抑制因子であり、形態分化の開始・進行に必要なと思われる数十の遺伝子の転写を抑制している (Mouri et al., *J. Bacteriol.*, 199, e00840-16, 2017)。また、SsgB-Am は *Streptomyces* 属放線菌で胞子隔壁の形成に必須な低分子量酸性タンパク質のオルソログであり、正常な胞子嚢形成に必須であるとともに、胞子嚢の形成時期の決定にも関与している (Ohnishi, GIM2016, 18th Oct, 2016, Wuhan, China)。一方、経時的 mRNA-Seq 解析により、胞子嚢形成期に 100 倍以上高発現する 136 遺伝子を同定するとともに、それらの多くが特定のシグマ因子 (FliA) によって転写されていることが示唆されていた。そこで、BldD の標的遺伝子や胞子嚢形成時期に強く発現する遺伝子、3つのシグマ FliA ホモログ遺伝子などの遺伝子破壊を行い、その表現型を解析することで、胞子嚢・胞子形成に関わる遺伝子群の発現制御ネットワークのさらなる解明と新たに見出される重要遺伝子の機能解析を行う。

(2) 胞子の休眠と覚醒の分子機構の解明

His-Asp リン酸リレー型の応答制御因子 TcrA および His キナーゼ HhkA の遺伝子破壊株では、成熟胞子嚢内で胞子の発芽が起こる。つまり、HhkA-TcrA 系は胞子嚢内で胞子を「熟睡」させる遺伝子の転写を活性化させるか、胞子の発芽を抑制する遺伝子の転写を活性化していると予想される。両者のシグナル伝達機構の生化学的・遺伝学的解析および既に同定している 42 転写単位からなる TcrA 標的遺伝子の遺伝子破壊による機能解析により、胞子の休眠と覚醒の分子機構の一端を明らかにする。一方、正常な胞子嚢は形成されるが胞子嚢の開裂が起こらない遺伝子破壊 (変異) 株をすでに 3 つ取得しており、これらの遺伝子機能の解析を通じて、胞子嚢開裂 (= 胞子の覚醒) の分子機構の一端を明らかにする。また、胞子嚢の開裂の際に見られる胞子嚢外壁の透明化に必要な高分子分解酵素を同定することを目標に、胞子嚢外壁の構成成分を分析する。

(3) 運動性胞子の運動制御機構の解明

これまでに、べん毛回転の「ブレーキ」として機能するタンパク質 FtgA をすでに同定しているが、その機能解析により、発芽に先立つ運動停止の分子機構を解明する。また、このタンパク質は運動性胞子の走化性にも関与していることが示唆されていることから、その機能解析により走化性発揮の分子機構を明らかにする。一方、べん毛アセンブリに必要なチオレドキシ様タンパク質 (AMIS75470) を見出しているが、これまでの生化学的・遺伝学的機能解析をさらに深め、胞子べん毛に特異的なアセンブリシステムを提唱する。

4. 研究成果

(1) 胞子嚢・胞子形成に関わる遺伝子群の発現制御機構の解明

① 3つのシグマ FliA ホモログに関する研究 (Hashiguchi et al, *Mol. Microbiol.*, 2020)

胞子嚢内での胞子成熟に関わる多くの遺伝子の発現に関与することが示唆されていた3つのシグマ因子 FliA ホモログ (FliA1, FliA2, FliA3) およびもう1つの FliA ホモログ (FliA4) について解析を行った。 *fliA1*, *fliA2*, *fliA3* の転写は、胞子嚢形成および開裂時のグローバルな転写活性化因子 TcrA によって直接活性化されることが示された。一方、 *fliA4* は培養を通して、低レベルで転写されていた。遺伝子破壊解析の結果、(i) *fliA2* を欠失させると、遊走子の泳ぐ速度が半分になること、(ii) *fliA1-fliA2* 二重破壊株では胞子嚢内での異常な胞子発芽が起こること、(iii) 野生株および *fliA1*, *fliA2* の単独破壊株、二重破壊株において、 *fliA3* を欠失させても表現型に変化は生じないこと、などが明らかになった。さらに、野生株および遺伝子破壊株での網羅的転写解析や遺伝子相補実験により、FliA1 のレギュロンが FliA2 のレギュロンと重なっていることが示された。また、FliA1 および FliA2 依存性のプロモーターは互によく似ているが、FliA3 依存性のプロモーターはやや異なることもわかった。これらの結果から、 *A. missouriensis* は、胞子嚢の形成、胞子の休眠、胞子嚢開裂という一連のイベントを進行させるため、複数の FliA ファミリーシグマ因子が関与する複雑な転写制御ネットワークを構築していることが明らかになった。

② FliA ホモログの標的遺伝子群の遺伝子破壊による解析

FliA ホモログの標的遺伝子 9 個について遺伝子破壊株を作製し表現型の観察を行った。このうち、3つの遺伝子破壊株で形態分化への関与を示唆する結果が得られたが、その後の解析により、観察された表現型に再現性が見られなかった。

③ SsgB-Am に関する解析

これまでの実験結果を強化するための実験を行い、論文投稿を行った。さらに追加実験が必要となり、これが完了次第、再投稿する予定である。

④ 胞子嚢形成後期に転写が活性化される遺伝子：グルコサミニダーゼ遺伝子 (Mitsuyama et al, *J. Bacteriol.*, 2019)

胞子嚢形成後期に転写が活性化される遺伝子に関して、10 個以上の遺伝子破壊株を構築して、表現型を観察してきた。そのうちの1つであるグルコサミニダーゼ遺伝子 (*gsmA*) の破壊株では、胞子が 2-20 個繋がった形で胞子嚢から放出されることが示され、 *in vitro* 解析によって GsmA がペプチドグリカンの分解活性を有することが明らかになった。以上の結果より、GsmA は胞子嚢内での胞子鎖の分断に重要な機能をもつグルコサミニダーゼであることが示された。

(2) 胞子の休眠と覚醒の分子機構の解明

① HhkA-TcrA 制御系に関する研究 (Hashiguchi et al, *J. Bacteriol.*, 2020)

胞子嚢内で胞子の休眠に関与する TcrA-HhkA (His-Asp リン酸リレー型の応答制御因子と His キナーゼ) 系について解析を進めた。まず、野生株、 *hhkA* 破壊株および *tcrA* 破壊株の胞子嚢形成時期の mRNA-Seq 解析により、HhkA が制御する遺伝子の大部分は TcrA によって制御される遺伝子であることが確認された。HhkA と TcrA の直接的な相互作用は、バクテリアツーハイブリッドアッセイによって示唆されたが、 *in vitro* あるいは *in vivo* 解析によってそれを証明することはできなかった。しかしながら、リン酸供与体としてアセチルリン酸を用いて TcrA をリン酸化すると、TcrA ボックス配列との親和性が顕著に高まることが示された。これらの結果から、HhkA と TcrA は、 *A. missouriensis* の胞子嚢形成、胞子の休眠、胞子嚢開裂などの形態

形成に関与する遺伝子の転写を制御する二成分制御システムを構成していることを提唱した。

②TcrA の標的遺伝子：IV 型線毛遺伝子クラスター (Kimura et al, *J. Bacteriol.*, 2019, Tezuka et al., *Bio-protocol*, 2019)

A. missouriensis は孢子嚢内に孢子を作って休眠する前に、覚醒したあとすぐに孢子が遊走子となって運動できる準備をほぼすべて完了していることがわかっている。例えば、べん毛は覚醒してから作られるのではなく休眠前に作られているが、べん毛遺伝子クラスターは TcrA によって直接制御されている。同様に、IV 型線毛遺伝子クラスターが TcrA の制御下にあったため、それまでまったく知られていなかった遊走子の IV 型線毛について、詳細な解析を行うことにした。遊走子をグルタルアルデヒドで固定して透過型電子顕微鏡観察することで、比較的容易に IV 型線毛を観察することができた。固定によって線毛の引き込みを防ぐことができるためだと考えられる。さらに、べん毛を作れない *fliC* 遺伝子破壊株を用いることで線毛の観察を容易にし、1 つの遊走子の線毛の数は 6 ± 3 本、長さは $0.62 \pm 0.35 \mu\text{m}$ であることを示した。また、プレピリンをコードする *pilA* の遺伝子破壊株では線毛が形成されないこと、線毛引き込みに関与する ATPase をコードする *pilT* を欠失させると線毛引き込みの頻度が大幅に減少することを明らかにした。さらに、IV 型線毛が遊走子の疎水性固体表面への接着に必要なことがわかった。

③孢子嚢開裂時に転写が活性化される遺伝子：2 つの多糖分解酵素遺伝子

開裂時に転写が活性化される遺伝子群の遺伝子破壊による機能解析より、2 つの多糖分解酵素 GimA、GimB が孢子嚢マトリクス多糖の分解に関与することを明らかにした。

④孢子嚢内での孢子の休眠に関するシグマ因子-アンチシグマ因子制御系の発見と機能解析

孢子嚢開裂異常変異株の解析より、孢子嚢内での孢子の休眠に関するシグマ因子-アンチシグマ因子制御系の存在を明らかにした。また、mRNA-Seq 解析によりシグマ因子の標的遺伝子群を同定した。さらに、シグマ因子-アンチシグマ因子制御系の制御下にある二成分制御系を同定し、これが孢子の休眠維持に重要な機能を有していることを明らかにした。

⑤孢子嚢壁 (膜) の構成成分の解析

精製した孢子嚢壁 (膜) の種々の分析より、孢子嚢壁 (膜) は脂質とタンパク質からなることを明らかにした。リポドーム解析により、孢子嚢外壁はトリアシルグリセロールを含むことが示された。孢子嚢壁 (膜) に含まれるタンパク質についても遺伝子破壊により機能解析を行った。

⑥孢子嚢形成と孢子嚢開裂に重要な機能をもつプロテアーゼ複合体の発見と解析

開裂時に転写が活性化される遺伝子の解析をきっかけにした研究から、孢子嚢形成と孢子嚢開裂に Clp プロテアーゼ複合体が重要な機能をもつことを明らかにした。プロテアーゼサブユニットの 4 つのパラログのうち、孢子嚢開裂に関わる 1 つを特定した。

(3) 運動性孢子の運動制御機構の解明

①べん毛回転のブレーキタンパク質 FtgA の機能解析

FtgA が走化性にも関与していることを示唆する結果が得られたが、走化性アッセイに問題があり、さまざまな走化性アッセイ法を検討した結果、有効と思える方法 1 つを開発した。一方、FtgA がべん毛基部と相互作用することがバクテリアツーハイブリッドシステムにより示唆された。FtgA と相互作用するタンパク質をサプレッサー変異株の取得により探求する系を構築した。

②べん毛装置のアセンブリに関与するタンパク質の機能解析

AMIS_1780 が TrxA と同様の機能を有することを明らかにした。TrxA および AMIS_1780 に関して、遊走子が泳げないそれぞれの変異株から、遊走能が復帰したサプレッサー変異株を取得し、両者の機能に関与すると考えられる 2 つの遺伝子を同定した。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 Hashiguchi Yuichiro, Tezuka Takeaki, Ohnishi Yasuo	4. 巻 113
2. 論文標題 Involvement of three FliA family sigma factors in the sporangium formation, spore dormancy and sporangium dehiscence in <i>Actinoplanes missouriensis</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Molecular Microbiology	6. 最初と最後の頁 1170 ~ 1188
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/mmi.14485	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 Hashiguchi Yuichiro, Tezuka Takeaki, Mouri Yoshihiro, Konishi Kenji, Fujita Azusa, Hirata Aiko, Ohnishi Yasuo	4. 巻 202
2. 論文標題 Regulation of sporangium formation, spore dormancy, and sporangium dehiscence by a hybrid sensor histidine kinase in <i>Actinoplanes missouriensis</i> : relationship with the global transcriptional regulator TcrA	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Bacteriology	6. 最初と最後の頁 e00228-20
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1128/JB.00228-20	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 Kimura Tomohiro, Tezuka Takeaki, Nakane Daisuke, Nishizaka Takayuki, Aizawa Shin-Ichi, Ohnishi Yasuo	4. 巻 201
2. 論文標題 Characterization of zoospore type IV pili in <i>Actinoplanes missouriensis</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Bacteriology	6. 最初と最後の頁 e00746-18
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1128/JB.00746-18	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 -
1. 著者名 Mitsuyama Kyota, Tezuka Takeaki, Ohnishi Yasuo	4. 巻 201
2. 論文標題 Identification and characterization of a cell wall hydrolase for sporangiospore maturation in <i>Actinoplanes missouriensis</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Bacteriology	6. 最初と最後の頁 e00519-19
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1128/JB.00519-19	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 Tezuka Takeaki, Nakane Daisuke, Kimura Tomohiro, Ohnishi Yasuo	4. 巻 9
2. 論文標題 Preparation of Actinoplanes missouriensis zoospores and assay for their adherence to solid surfaces	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 BIO-PROTOCOL	6. 最初と最後の頁 e3458
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.21769/BioProtoc.3458	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33件 (うち招待講演 5件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 大西 康夫
2. 発表標題 放線菌の形態分化制御と二次代謝産物合成に関する研究
3. 学会等名 日本放線菌学会 大村賞受賞講演 (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 大西 康夫
2. 発表標題 放線菌の形態分化制御と二次代謝産物合成に関する研究
3. 学会等名 2020年度 学校法人北里研究所 第30回学会賞受賞者特別講演会 (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 手塚 武揚、光山 京太、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌Actinoplanes missouriensisの孢子囊で休眠と覚醒を司るシグマ - アンチシグマ因子制御系の解析
3. 学会等名 第15回 (2021年) ゲノム微生物学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 譚 鏘文、手塚 武揚、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 <i>Actinoplanes missouriensis</i> における孢子成熟に関わる細胞壁分解酵素遺伝子asmAの機能解析
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 手塚 武揚、光山 京太、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 <i>Actinoplanes missouriensis</i> の孢子嚢において休眠と覚醒を制御するシグマ - アンチシグマ因子制御系の機能解析
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 矢田 佳子、木村 知宏、手塚 武揚、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 <i>Actinoplanes missouriensis</i> 遊走子の運動停止に必要なタンパク質FtgAとべん毛構成装置タンパク質との相互作用解析
3. 学会等名 2019年度グラム陽性菌ゲノム機能会議
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 鈴木 遼太、手塚 武揚、勝山 陽平、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 <i>Actinoplanes missouriensis</i> の孢子嚢膜に局在する蛍光物質に関する研究
3. 学会等名 2019年度グラム陽性菌ゲノム機能会議
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 前田 聡史、手塚 武揚、平田 愛子、和泉 自泰、馬場 健史、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 <i>Actinoplanes missouriensis</i> の胞子囊膜構成成分の同定と機能解析
3. 学会等名 2019年度グラム陽性菌ゲノム機能会議
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 光山 京太、手塚 武揚、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 <i>Actinoplanes missouriensis</i> の胞子囊開裂に関するシグマファクターの同定と機能解析
3. 学会等名 2019年度グラム陽性菌ゲノム機能会議
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 矢田 佳子、木村 知宏、手塚 武揚、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 <i>Actinoplanes missouriensis</i> 遊走子の運動停止に必要なタンパク質FtgA とべん毛構成装置タンパク質との相互作用解析
3. 学会等名 2019年度（第34回）日本放線菌学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 鈴木 遼太、手塚 武揚、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 <i>Actinoplanes missouriensis</i> の胞子囊の形成と開裂に関するClpプロテアーゼに関する研究
3. 学会等名 2019年度（第34回）日本放線菌学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 前田 聡史, 手塚 武揚, 平田 愛子, 和泉 自泰, 馬場 健史, 大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 <i>Actinoplanes missouriensis</i> の孢子囊膜構成成分の同定と機能解析
3. 学会等名 2019年度 (第34回) 日本放線菌学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 光山 京太, 手塚 武揚, 大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 <i>Actinoplanes missouriensis</i> の孢子囊開裂に関わるシグマ - アンチシグマファクター制御システムの同定と機能解析
3. 学会等名 2019年度 (第34回) 日本放線菌学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 手塚 武揚, 漆間 功真, 大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 <i>Actinoplanes missouriensis</i> の孢子囊形成・開裂を制御するFliAレギュロンの機能解析
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 鈴木 遼太, 手塚 武揚, 大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 <i>Actinoplanes missouriensis</i> の孢子囊開裂を制御するClpプロテアーゼに関する研究
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 前田 聡史、手塚 武揚、和泉 自泰、高橋 政友、馬場 健史、大西 康夫
2. 発表標題 Actinoplanes missouriensisの胞子嚢膜を構成する脂質のリピドーム解析
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 光山 京太、手塚 武揚、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌Actinoplanes missouriensisの胞子嚢開裂を制御するシグマ - アンチシグマファクター系の同定と機能解析
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 大西 康夫
2. 発表標題 放線菌研究の醍醐味 ～形態分化制御と二次代謝生合成酵素～
3. 学会等名 東京大学微生物科学イノベーション連携機構発足記念シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 前田 聡史、手塚 武揚、水池 彩、福田 良一、浜田 盛之、田村 朋彦、堀内 裕之、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌Actinoplanes missouriensis の胞子嚢壁の構成成分の同定と胞子嚢壁構成タンパク質の機能解析
3. 学会等名 2018年度グラム陽性菌ゲノム機能会議
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 小山 達樹、安久都 卓哉、手塚 武揚、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 <i>Actinoplanes missouriensis</i> の孢子嚢形成に関わる二成分制御系AsfK-AsfRとFtsZ の解析
3. 学会等名 2018年度グラム陽性菌ゲノム機能会議
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 光山 京太、手塚 武揚、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 <i>Actinoplanes missouriensis</i> の孢子鎖成熟に関与するグルコサミニダーゼの同定と機能解析
3. 学会等名 2018年度グラム陽性菌ゲノム機能会議
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 手塚 武揚、新田 峻平、毛利 佳弘、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 <i>Actinoplanes missouriensis</i> が形成する孢子嚢の開裂に関わる転写制御因子AmBldC の機能解析
3. 学会等名 2018年度グラム陽性菌ゲノム機能会議
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 前田 聡史、手塚 武揚、水池 彩、福田 良一、浜田 盛之、田村 朋彦、堀内 裕之、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 <i>Actinoplanes missouriensis</i> の孢子嚢壁の構成成分の同定と孢子嚢壁構成タンパク質の機能解析
3. 学会等名 日本放線菌学会2018年度大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 光山 京太、手塚 武揚、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌Actinoplanes missouriensisの孢子嚢開裂に関わるグリコシダーゼ
3. 学会等名 日本放線菌学会2018年度大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 橋口 優一郎、手塚 武揚、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌Actinoplanes missouriensisの孢子嚢形成・開裂期に働く 因子FliA1, FliA2, FliA3の機能解析
3. 学会等名 日本放線菌学会2018年度大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 大西 康夫
2. 発表標題 放線菌の形態分化と二次代謝の分子機構
3. 学会等名 日本醸造学会2018年度大会（特別講演）（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 大西 康夫
2. 発表標題 基礎・応用を両輪とした放線菌研究を目指して
3. 学会等名 筑波大学微生物サステナビリティ研究センター 発足記念シンポジウム（基調講演）（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 手塚 武揚、小山 達樹、安久都 卓哉、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 <i>Actinoplanes missouriensis</i> の孢子嚢形成を制御する二成分制御系の機能解析
3. 学会等名 第13回(2019年)ゲノム微生物学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 手塚 武揚、姜 博、石田 翼、曾和 義幸、大西 康夫
2. 発表標題 全反射照明蛍光顕微鏡による希少放線菌遊走子べん毛の回転運動の観察
3. 学会等名 2018年度べん毛研究交流会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 鈴木 遼太、手塚 武揚、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 <i>Actinoplanes missouriensis</i> においてClpプロテアーゼのATPaseサブユニットは孢子嚢の形成と開裂に關与する
3. 学会等名 日本農芸化学会2019年度大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 光山 京太、手塚 武揚、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 <i>Actinoplanes missouriensis</i> の孢子鎖成熟に關与するグルコサミニダーゼの同定と機能解析
3. 学会等名 日本農芸化学会2019年度大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 橋口 優一朗、手塚 武揚、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌Actinoplanes missouriensisにおける胞子嚢形成を制御する FliAファミリーのシグマ因子群の機能解析
3. 学会等名 日本農芸化学会2019年度大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 前田 聡史、手塚 武揚、大西 康夫
2. 発表標題 希少放線菌 Actinoplanes missouriensis の胞子嚢膜構成タンパク質の同定と機能解析
3. 学会等名 日本農芸化学会2019年度大会
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
連携研究者	手塚 武揚 (Tezuka Takeaki) (80646414)	東京大学・大学院農学生命科学研究科・助教 (12601)	

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
---------	---------