

令和 6 年 6 月 5 日現在

機関番号：34315

研究種目：挑戦的研究（萌芽）

研究期間：2022～2023

課題番号：22K19163

研究課題名（和文）セレンタンパク質の革新的生産プラットフォームの開発

研究課題名（英文）Development of a platform for selenoprotein production

研究代表者

三原 久明（Mihara, Hisaaki）

立命館大学・生命科学部・教授

研究者番号：30324693

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 5,000,000円

研究成果の概要（和文）：本研究では、アーキアを宿主としたヒトセレンタンパク質の高発現系の基盤を構築することを目的として、*Methanothermococcus okinawensis*の培養条件、プラスミド導入条件、遺伝子破壊条件の確立を行った。その結果、相同組換えによる*M. okinawensis*の形質転換系の構築に成功した。また、アーキアにおけるセレンタンパク質生合成について知見を得るために、セレンタンパク質生合成因子の転写解析を実施した結果、メタン生成アーキアにおいて、セレンタンパク質生合成関連遺伝子は恒常的に発現していることが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

セレノシステイン残基を有するセレンタンパク質にはヒトの抗酸化活性や糖尿病に関わるものなどがあり、医学・薬学的に重要である。さらに、セレンタンパク質は哺乳類から細菌、アーキアに至るまで様々な生物に多種類見いだされている。セレンタンパク質を大量に生産することが可能となれば、産業利用が加速されると期待されるが、これまで効率の良いセレンタンパク質生産系は確立されていない。本研究では、アーキアを宿主とした新たなセレンタンパク質の生産系の基盤を構築する成果を得た。

研究成果の概要（英文）：In this study, we aimed to establish a basis for a high-expression system of human selenoproteins using archaea as the host. We focused on optimizing the culture conditions of *Methanothermococcus okinawensis*, conditions for plasmid introduction, and gene disruption protocols. As a result, we successfully developed a transformation system for *M. okinawensis* through homologous recombination. Furthermore, to gain insights into selenoprotein biosynthesis in archaea, we conducted transcriptional analysis of selenoprotein biosynthesis factors. The results suggested that the genes related to selenoprotein biosynthesis are constitutively expressed in methanogenic archaea.

研究分野：応用微生物学

キーワード：セレンタンパク質

1. 研究開始当初の背景

セレン (Se) は、生体内においては主に第 21 番目のタンパク質構成アミノ酸として知られるセレノシステイン残基 (Sec) の形で存在する。Sec は、特殊なタンパク質 (セレンタンパク質) の活性中心に組み込まれ、抗酸化作用などの重要な生理的役割を担う [1]。通常、Sec は UGA コドン (ストップコドン) によってコードされる。セレンタンパク質の mRNA には、Sec をポリペプチド鎖に挿入するための特殊な二次構造である Sec 挿入配列 (SECIS) が存在するが、この SECIS に特異的な翻訳伸長因子 SelB が結合することにより、Sec の挿入が起こる [2]。化学的には、Sec はシステイン (Cys) に類似しているが、セレノール (-SeH) とチオール (-SH) の pK_a の違いから、通常の生理条件下では Cys よりも高い求核性を示す。ヒトには 25 種類のセレンタンパク質遺伝子が存在し、これにはチオレドキシ還元酵素などが含まれる。一方、細菌やアーキアには、ギ酸脱水素酵素など、哺乳類とは異なる約 30 種類のセレンタンパク質遺伝子が報告されている。セレンタンパク質の生合成には、生物ドメインによって異なる特殊な翻訳装置が必要とされる。そのため、真核生物由来のセレンタンパク質遺伝子の原核生物を宿主とした異種発現系は確立されておらず、セレンタンパク質の精製酵素の獲得は未だ困難な状況にある。セレンが高い抗酸化作用を示すことから、欧米や中国では、がん治療や予防、抗老化などに関する Se およびセレンタンパク質の研究が活発である。これまでに、Se 欠乏やセレンタンパク質の欠損の影響を解析するために、ノックダウン細胞やノックアウトマウスを用いた研究が行われてきた。近年では、高い抗酸化力を持つセレンタンパク質を医薬品として応用する研究が注目され、真核生物由来のセレンタンパク質の高発現系の構築や精製が求められている。特に、グルタチオンペルオキシダーゼやセレノプロテイン P などの哺乳類のセレンタンパク質が医薬学的に注目されているが、未だ成功に至っていない。

2. 研究の目的

セレンタンパク質は高反応性の Sec を活性中心に持つため高い触媒能を示す。それ故に産業利用への期待から、微生物を宿主とするヒトセレンタンパク質の高発現系構築が試みられてきた。特に、セレノプロテイン P など医薬学上注目されるヒトセレンタンパク質が標的となっているが、未だ成功には至っていない。何故ならば、Sec のポリペプチドへの挿入は終止コドンを用いた特殊な翻訳機構に依存し、ヒトと真正細菌ではそのメカニズムの間に本質的な違いが存在するからである。真正細菌においては、Sec を指定する UGA コドン (通常、翻訳停止を指定)、Sec を特異的に運搬する tRNA (tRNA^{Sec})、Sec 挿入配列 (SECIS) と呼ばれる mRNA 上の特殊な二次構造、SECIS と Sec-tRNA^{Sec} の両者を認識し UGA への Sec 挿入を促す翻訳伸長因子 SelB が必要である。ヒトでも、1~4 の真正細菌の構成要素は共通しているが、主に 2 つの点で決定的な違いがある。第 1 に、ヒト SelB (hSelB) は Sec-tRNA^{Sec} と結合するが、SECIS とは結合しない。その代わりに、SECIS に結合する SBP2 が存在し、hSelB と SBP2 の相互作用を介して UGA への Sec 挿入を促す。第 2 に、真正細菌の SECIS は UGA のすぐ下流に存在するのに対し、ヒト SECIS は UGA からずっと下流に離れた 3'非翻訳領域に位置する。これら違いのため、ヒト由来のセレンタンパク質遺伝子を大腸菌に導入しても、UGA で翻訳停止となってしまう。一方、第 3 のドメインであるアーキアでは、SECIS は 3'非翻訳領域に存在するほか、真核生物の祖先と考えられているアスガルド上門の SECIS はヒト型の高次構造を形成するなど、セレンタンパク質生合成はヒトと基本的に共通することが示唆されている [3]。そのため、アーキアはヒトセレンタンパク質の生産プラットフォームとして好適であると考えられる。しかし、アーキアにおけるセレンタンパク質遺伝子の翻訳機構については未解明な部分が多く残されている。特に、アーキアにおいて、aSelB は SECIS を直接認識できないと考えられており、SBP2 ホモログが存在しないため、Sec 挿入機構は不明である。また、セレンタンパク質生合成系を有するメタン生成アーキアの研究は古くから行われている。しかし、メタン生成に H₂ ガスと CO₂ ガスの供給が必要であるほか、絶対嫌気性で生育の遅いものが多く知られる。例えば、メタン生成アーキアを代表する *Methanococcus maripaludis* の倍化時間は 2 時間である [4]。

そこで本研究では、アーキアを宿主としたヒトセレンタンパク質の高発現系の基盤を構築することを目的に、*Methanothermococcus okinawensis* の培養条件、プラスミド導入条件、遺伝子破壊条件の確立を行った。また、アーキアにおけるセレンタンパク質生合成について知見を得ることを目的として、アーキアにおけるセレンタンパク質翻訳に関わる新奇因子の探索を行うとともに、セレンタンパク質生合成因子の転写解析を実施した。

3. 研究の方法

(1) *M. okinawensis* の培養条件、プラスミド導入条件、遺伝子破壊条件の確立

好熱性メタン生成アーキア *M. okinawensis* IH1、超好熱性メタン生成アーキア *M. jannaschii* JAL-1 は同目の常温菌 *M. maripaludis* と比較して倍化時間がそれぞれ 30 分、26 分と短く [5]、短時間で増殖が可能である。また高温で培養を行うため、溶存酸素濃度が低く、またコンタミネーションのリスクが少ないため、メタン生成菌の中では比較的取り扱いが容易な菌株である。

また *M. okinawensis* は、*M. jannaschii* と比べて至適生育温度は低いが、*M. jannaschii* にはみられない、ガスに依存しないギ酸依存型メタン生成も可能である。以上より、本菌はメタン生成アーキアの新たなモデル生物となる可能性を秘めている。そこで、好熱性メタン生成アーキアの遺伝子組換え系を確立することを目指した。形質転換株を単離するために、野生株および抗生物質非添加固体培地を用いた培養条件の検討を行った。メタン生成アーキアは補酵素 F₄₂₀ を有しているため、420 nm の励起光により発する蛍光によりコロニーの観察を行った。*M. okinawensis* の遺伝子組換えに用いる抗生物質を探索するため、両株をストレプトマイシン (SM : 100 mg/mL)、カナマイシン (KM : 100 mg/mL)、ネオマイシン (FRM : 1750 mg/mL)、5-フルオロオロチン酸 (5-FOA : 500 mg/mL)、ロバスタチン (LSV : 10 mg/mL)、シンバスタチン (SVT : 5 mg/mL)、ピューロマイシン (PUR : 10 mg/mL)、クロラムフェニコール (CP : 170 mg/mL)、6-アザウラシル (6-AU : 750 mg/mL)、ハイグロマイシン (HY : 100 mg/mL) を添加した培地で培養し、*M. okinawensis* については 5-FOA も検討した。ゲノム上の DNA を挿入した箇所の上流および下流配列の間に抗生物質耐性遺伝子を含む配列を組込んだ DNA を用いて、目的 DNA 領域の相同組換えによる遺伝子組換え系の構築を行った。ゲノム上の特定の遺伝子領域を、*P_{sla}-hmgA* カセットと置換することで、SVT 耐性を獲得した遺伝子破壊株を獲得する遺伝子破壊系の構築を試みた。遺伝子破壊系の検討において対象とする遺伝子として、他のメタン生成アーキアにおいて破壊できることが確認されており、本菌において必須遺伝子ではないと考えられる F₄₂₀ 依存性亜硫酸還元酵素遺伝子 (*fsr*, metok_0476) を選定した。

(2) アーキアにおけるセレンタンパク質翻訳に関わる新奇因子の探索

翻訳機構に関する解析を行った。Sec は UGA コドンに指定され、その挿入には mRNA 上の Sec 挿入配列 (SECIS) が必須となる。細菌では、Sec 挿入を担う翻訳伸長因子 SelB が SECIS を直接認識し、真核生物では SECIS 結合タンパク質 SBP2 を介して SECIS を認識して Sec を挿入する。アーキアにおいて、SelB は SECIS を直接認識できないと考えられており、SBP2 ホモログが存在しないため、Sec 挿入機構は不明である。アーキアにも SelB の SECIS 認識を介するタンパク質が存在する可能性を考え、その探索を行った。

(3) セレンタンパク質生合成因子の転写解析

メタン生成アーキアの中には、メタン生成に関わるセレンタンパク質酵素の遺伝子群に加えて、Sec が Cys に置換された酵素遺伝子群も保持する生物が存在する。一部の Sec 型/Cys 型酵素遺伝子は亜セレン酸の添加により転写変動することが示唆されているが、他の Sec 型/Cys 型酵素やセレンタンパク質合成を担う遺伝子の発現に亜セレン酸が与える影響は不明である。そこで、メタン生成アーキア *M. maripaludis* JJ 株について、亜セレン酸に対する網羅的転写変動解析を行った。

4. 研究成果

(1) *M. okinawensis* の培養条件、プラスミド導入条件、遺伝子破壊条件の確立

M. okinawensis は FRM、LST、SVT、PUR、CP 添加条件において生育が観察されず、これらの抗生物質に対して感受性を示すことがわかった。*M. okinawensis* について、PUR の濃度検討を行った。その結果、PUR によるセレクションでは終濃度 5 mg/mL で十分に効果が発揮されることがわかった。次に、相同組換えによる破壊の対象遺伝子上流、下流配列、ならびに *P_{sla}-hmgA* カセットをそれぞれ PCR 増幅し、pUC118 に導入したプラスミド pUC- Δ metok_0476 を構築

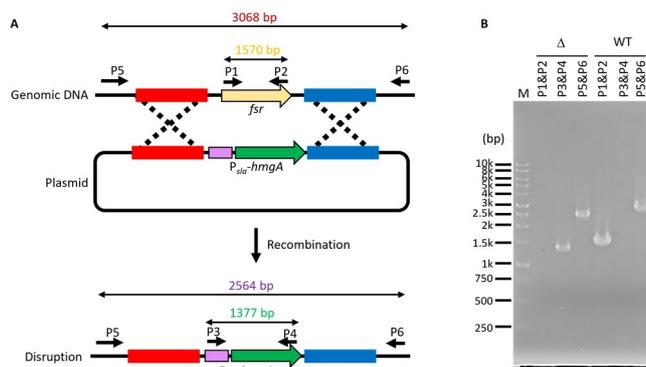


図 1. 相同組換えの概念図と欠損確認の PCR 結果

した (図 1)。構築した pUC- Δ metok_0476 について、エレクトロポレーションによる導入を試みたところ、SVT 添加培地において生育が観察された。単一コロニーを得るために SVT 添加固体培地に植菌し、コロニーが得られた。得られたコロニーについて、PCR 解析を行ったところ、目的の *fsr* 遺伝子位置に *P_{sla}-hmgA* カセットが挿入されていることを確認できた (図 1)。さらに、得られた PCR 断片に対するシーケンス解析により、意図しない変異が導入されていないことを確認できた。以上より、相同組換えによる *M. okinawensis* の形質転換に成功した。さらに、亜硫酸添加培地での培養を検討したところ、欠損株では増殖が観察されず、欠損による遺伝子機能の *in vivo* 解析が可能であることを確認できた。また、エレクトロポレーション、コールドショック法、ヒートショック法、PEG 法、リボソーム法など、様々な方法によって形質転換が可能であることが明らかになった。エレクトロポレーションの条件検討の結果から、プラスミ

ド量、回復培養時間、相同領域の長さが形質転換効率に影響を与えていることが示され、特に相同領域の長さが長くなるにつれて形質転換効率が上昇した。

(2) アーキアにおけるセレンタンパク質翻訳に関わる新奇因子の探索

Protein Data Bank に登録されている SelB の結晶構造の比較を行った。バクテリアの SelB の C 末側領域には、winged-helix 構造が存在し、SECIS と直接相互作用し、結合に関与する [6]。一方、真核生物の SelB ホモログである eEFSec の C 末側領域には、SBP2 認識に関わる β -barrel 構造が存在する [7]。アーキアの SelB の C 末側領域には、真核生物と同様に β -barrel 構造が存在していた [8]。そこで、アーキアにも SelB および SECIS と結合する新規タンパク質 aSBP (archaeal SECIS Binding Protein) が存在すると予想し、His-tag を利用したプルダウンアッセイによる aSBP の取得を検討した。

好熱性メタン生成アーキア *M. okinawensis* 由来 SelB (MoSelB) の His タグ付加タンパク質を調製し、*M. okinawensis* の細胞抽出液と混合し、Ni-NTA レジンを用いて pulldown を行うことで、MoSelB と相互作用するタンパク質が存在するかを検討することで、aSBP 候補タンパク質を探索した。各条件におけるクロマトグラムを比較したところ、両画分ではピークパターンが異なっていた。これらの画分について、12% SDS-PAGE に供し、銀染色によりタンパク質を検出した。*M. okinawensis* 細胞抽出液のみのゲルに着目すると、細胞抽出液由来のいくつかのバンドが検出された。MoSelB のみのゲルに着目すると、MoSelB のバンドの他に、MoSelB と同じ溶出パターンを示し、MoSelB の分解産物と思われるバンドも検出された。次に、*M. okinawensis* 細胞抽出液と MoSelB との混合液のゲルに着目すると、およそ 30 kDa の位置に、他の 2 つのゲルにはない特異的なバンドが検出された。またこれらのバンドは、MoSelB の溶出パターンと一致していた。以上より、分子量約 30 kDa のタンパク質が細胞内で MoSelB と相互作用している可能性が示唆された。

(3) セレンタンパク質合成因子の転写解析

メタン生成アーキア *M. maripaludis* JJ 株のゲノム上には、メタン生成経路に関わるセレンタンパク質に加えて、セレノシステイン (Sec) がシステイン (Cys) に置換された Cys 型酵素遺伝子群も存在している。一部の Sec/Cys 型酵素遺伝子群は、亜セレン酸の添加条件において、転写制御因子 HrsM により、転写変動することが知られている。しかし、他のメタン生成経路構成遺伝子や、セレンタンパク質の合成を担う遺伝子、その他の機能未知セレンタンパク質や、セレンタンパク質以外のセレン含有生体分子の合成に関与する遺伝子などが環境中の亜セレン酸に応答するかは不明である。そこで、*M. maripaludis* JJ 株の生育や、遺伝子発現に亜セレン酸が与える影響を検討した。亜セレン酸添加 (10 μ M)・非添加 (0 μ M) 培地を用いて、*M. maripaludis* JJ 株の生育に対する亜セレン酸の影響を検討した (Fig.10)。亜セレン酸非添加条件における最終到達濁度 (OD₆₆₀)、倍化時間はそれぞれ 0.21、55 min であったのに対し、亜セレン酸添加条件では、0.22、58 min であり、両条件における本菌の最終到達濁度や比増殖速度に大きな差は見られなかった。以上より、亜セレン酸の添加による増殖への影響は見られなかった (図 2)。

亜セレン酸添加 (10 μ M)・非添加 (0 μ M) 培地で培養した *M. maripaludis* JJ 株の RNA を抽出・精製した。RNA-seq 解析により得られた RNA-seq リードをマッピングし、それぞれの条件で培養したサンプル間のリードカウントを比較した。亜セレン酸添加・非添加条件で培養したサンプル間の Pearson の相関係数はそれぞれ 0.985、0.973 であり、これらの biological replicates が高い再現性を示すことを確認した。そこで、得られたリードカウントを用いて、正規化および遺伝子発現変動解析を行った。亜セレン酸非添加条件と比べ、添加条件において、発現上昇した DEG が 19 遺伝子、発現減少した DEG が 52 遺伝子存在していた。亜セレン酸添加により発現変動した遺伝子を COG カテゴリ

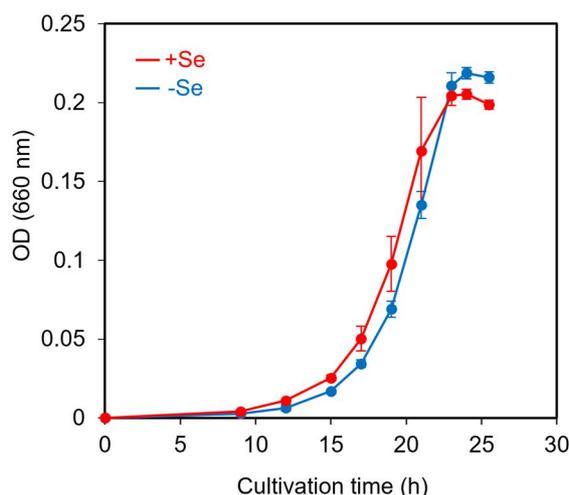


図 2. 亜セレン酸が *M. maripaludis* JJ 株の生育に与える影響
+Se (赤): 亜セレン酸添加条件 (10 μ M)、-Se (青): 亜セレン酸非添加条件。経時的に OD₆₆₀ を測定した。全て n = 3 で実験を行った。黒矢印は、RNA を抽出したタイミングを示す。エラーバーは標準偏差を示す。

た DEG が 52 遺伝子存在していた。亜セレン酸添加により発現変動した遺伝子を COG カテゴリ

りに基づいて分類したところ、エネルギー獲得に関与する遺伝子群の変動が多く見られた。本菌株のセレンタンパク質の多くは、唯一のエネルギー獲得手段であるメタン生成経路を構成するため、エネルギー獲得に関与する遺伝子群の発現にセレンが影響を与えた可能性が示唆された。また亜セレン酸添加条件において、無機イオンの輸送に関わる遺伝子群の発現変動も多くみられた。

セレンは有用である一方、毒性も示すことから、無機イオン輸送関連遺伝子群の発現を変動することで、細胞内に取り込まれるセレン量を調節している可能性も考えられた。また、21 個の DEG、26 個の発現変動が見られなかった遺伝子、および 2 個の house-keeping 遺伝子 (*mcr*, *16S rRNA*) について、RT-qPCR 解析を行った。RNA-seq 解析で見られた発現変動と、RT-qPCR 解析で観察された発現変動との Pearson の相関係数はそれぞれ 0.987 であり、高い相関性が見られた。

亜セレン酸添加条件では Sec 型酵素遺伝子群の RNA 量が増加したのに対し、Cys 型酵素遺伝子群では減少しており、本菌が亜セレン酸に応答して、これらの発現を制御することが示唆された。一方、SelB などのセレンタンパク質合成関連遺伝子の RNA 量には大きな違いは見られなかった。以上より、セレンタンパク質合成関連遺伝子を亜セレン酸の有無に拘らず恒常的に発現させることで、セレンが供給され次第、速やかなセレンタンパク質合成を可能としていると予想された。以上より、メタン生成アーキアにおいて、セレンタンパク質合成関連遺伝子は恒常的に発現しており、亜セレン酸を感知して、速やかにセレンタンパク質合成を行っており、その Sec 挿入には SelB による SECIS 認識を介する何らかのタンパク質が存在する可能性が示唆された。

引用文献

1. Rayman MP (2012) Selenium and human health, *Lancet*. **379**, 1256-68.
2. Stock T & Rother M (2009) Selenoproteins in Archaea and Gram-positive bacteria, *Biochim Biophys Acta*. **1790**, 1520-32.
3. Mariotti M, Lobanov AV, Manta B, Santessmasses D, Bofill A, Guigo R, Gabaldon T & Gladyshev VN (2016) Lokiarchaeota marks the transition between the archaeal and eukaryotic selenocysteine encoding systems, *Mol Biol Evol*. **33**, 2441-53.
4. Jones WJ, Paynter MJB & Gupta R (1983) Characterization of *Methanococcus maripaludis* sp. nov, a new methanogen isolated from salt-marsh sediment, *Arch Microbiol*. **135**, 91-97.
5. Takai K, Inoue A & Horikoshi K (2002) *Methanothermococcus okinawensis* sp. nov., a thermophilic, methane-producing archaeon isolated from a Western Pacific deep-sea hydrothermal vent system, *Int J Syst Evol Microbiol*. **52**, 1089-1095.
6. Selmer M & Su XD (2002) Crystal structure of an mRNA-binding fragment of *Moorella thermoacetica* elongation factor SelB, *EMBO J*. **21**, 4145-53.
7. Dobosz-Bartoszek M, Pinkerton MH, Otwinowski Z, Chakravarthy S, Soll D, Copeland PR & Simonovic M (2016) Crystal structures of the human elongation factor eEFSec suggest a non-canonical mechanism for selenocysteine incorporation, *Nat Commun*. **7**, 12941.
8. Leibundgut M, Frick C, Thanbichler M, Bock A & Ban N (2005) Selenocysteine tRNA-specific elongation factor SelB is a structural chimaera of elongation and initiation factors, *EMBO J*. **24**, 11-22.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 青野陸、井上真男、三原久明	4. 巻 59
2. 論文標題 必須微量元素セレンの微生物による多彩な代謝	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 ファルマシア	6. 最初と最後の頁 185 ~ 189
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.14894/faruawpsj.59.3_185	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 -

1. 著者名 越智杏奈、井上真男、青野陸、三原久明	4. 巻 93
2. 論文標題 生態系においてセレン循環を駆動する微生物	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 金属	6. 最初と最後の頁 162 ~ 168
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
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 -

〔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 青野陸、小野田幹久、井上真男、越智杏奈、三原久明
2. 発表標題 メタン生成アーキアにおけるセレンタンパク質の転写はセレンによって制御される
3. 学会等名 日本農芸化学会2024年度大会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 小野田幹久、青野陸、井上真男、越智杏奈、三原久明
2. 発表標題 メタン生成経路構成遺伝子の発現に対する亜セレン酸の影響
3. 学会等名 第7回日本セレン研究会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 小野田幹久, 青野陸, 井上真男, 越智杏奈, 三原久明
2. 発表標題 メタン生成アーキアにおけるセレンタンパク質合成系遺伝子の発現に対する亜セレン酸の影響
3. 学会等名 第34回日本微量元素学会学術集会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 田中颯太, 青野陸, 井上真男, 越智杏奈, 三原久明
2. 発表標題 好熱性メタン生成アーキア <i>Methanothermococcus okinawensis</i> の遺伝子組換え系の構築
3. 学会等名 極限環境生物学会2023年度(第24回)年会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 小野田幹久, 青野陸, 井上真男, 三原久明
2. 発表標題 アーキアにおけるセレンタンパク質合成に關与する未知因子の探索
3. 学会等名 第68回日本生化学会近畿支部例会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小野田幹久, 青野陸, 井上真男, 三原久明
2. 発表標題 <i>Methanothermococcus okinawensis</i> 由来SeIbと相互作用するタンパク質の探索
3. 学会等名 第95回日本生化学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 梅蓮弥, 雨坂心人, 原瑞穂, 高野和文, 三原久明, 斎藤芳郎, 田中俊一
2. 発表標題 ヒトセレノプロテインPの異種発現系の構築とその構造物性解析
3. 学会等名 第22回日本蛋白質科学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 梅蓮弥, 雨坂心人, 原瑞穂, 高野和文, 三原久明, 斎藤芳郎, 田中俊一
2. 発表標題 ヒトセレノプロテイン Pの異種発現系の構築とその構造物性解析
3. 学会等名 第95回日本生化学会大会
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

立命館大学 研究者学術情報データベース https://research-db.ritsumeai.ac.jp/rithp/k03/resid/S000676
--

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	青野 陸 (Aono Riku) (80777938)	立命館大学・生命科学部・助教 (34315)	

6. 研究組織（つづき）

	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	井上 真男 (Inoue Masao) (90906976)	立命館大学・立命館グローバル・イノベーション研究機構・助教 (34315)	

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