

平成 26 年 5 月 31 日現在

機関番号：17102

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23380204

研究課題名(和文) シアル酸のプロトタイプである分裂酵母ピルビン酸化ガラクトースの生合成及び機能解明

研究課題名(英文) Biosynthetic pathway and physiological role of pyruvylated galactose-containing oligosaccharides in fission yeast.

研究代表者

竹川 薫 (Takegawa, Kaoru)

九州大学・(連合)農学研究科(研究院)・教授

研究者番号：50197282

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円、(間接経費) 4,020,000円

研究成果の概要(和文)：分裂酵母の糖タンパク質糖鎖には多量のガラクトース(Gal)残基が存在する。またGalの末端にはピルビン酸が付加していることが知られているが、その付加機構や役割については不明であった。本研究において、分裂酵母のGal鎖付加に関与する1,2-Gal転移酵素の他に新たに1,3-Gal転移酵素を同定した。さらに分裂酵母の細胞間認識に重要な凝集素遺伝子gsf2を同定し、本遺伝子産物が分裂酵母の非性的凝集に必須であることを明らかにした。また分裂酵母Gal鎖へのピルビン酸の付加に重要なPvg1について解析を行い、大腸菌で生産した組換えPvg1が実際にGalへのピルビン酸転移活性を持つことを証明した。

研究成果の概要(英文)：In the fission yeast *Schizosaccharomyces pombe*, galactose residues are transferred to N- and O-linked oligosaccharides of glycoproteins by galactosyltransferases in the lumen of the Golgi apparatus. Cell surface glycoproteins play a key role in flocculation and filamentous invasive growth in yeasts. We identified fission yeast *gsf2+*, encoding a flocculin that binds to galactose residues located on cell surface glycoconjugates. Flocculation and invasive growth of *S. pombe* is tightly controlled by *gsf2+* expression. MADS-box transcription factor *Mbx2* regulates nonsexual flocculation by inducing *gsf2+* expression. *S. pombe* appears to have a unique galactose-specific recognition system in which *Gsf2p/flocculin* play an essential role in mediating cell-cell interactions. Furthermore, we characterized a putative *S. pombe* pyruvyltransferase, *Pvg1p*, and the recombinant *Pvg1p* transferred pyruvyl residues from phosphoenolpyruvate specifically to beta-linked galactose.

研究分野：農学

科研費の分科・細目：境界農学・応用分子細胞生物学

キーワード：分裂酵母 糖鎖 ガラクトース ピルビン酸 糖タンパク質

31. 研究開始当初の背景

分裂酵母 *Schizosaccharomyces pombe* はヒト由来の遺伝子が出芽酵母よりも発現しやすいために、高等動物の細胞周期研究や転写翻訳機構研究などに広く用いられてきた。分裂酵母の細胞壁構成成分としてガラクトピラノースが存在することは古くから知られていたが、機能については全く不明であった。また出芽酵母の酸性糖鎖はマンノースリン酸由来であるが、分裂酵母にはリン酸化マンノースは存在せず、ガラクトースにピルビン酸が付加することが Trimble らにより報告された。申請者はまず、分裂酵母のガラクトース鎖がどのような機能を果たしているかを明らかにするため、ガラクトース欠損変異株の取得を試みた。その結果、*gms1* 変異株というガラクトースを完全に欠失した変異株の取得に初めて成功した (BBRC, 232, 121-125, 1997)。分裂酵母 *gms1* 遺伝子はゴルジ体にガラクトース転移酵素の基質である UDP-ガラクトースを供給する新奇糖ヌクレオチド輸送体をコードしており、本遺伝子の欠損により細胞形態の異常や細胞表面糖鎖の厚みが減少することを見いだした。分裂酵母のガラクトース欠損 *gms1* 株は細胞形態異常や胞子形成欠損など、様々な表現型を示したが生育には必須ではないことがわかった (Yeast, 18, 903-914, 2001)。我々はさらに細胞が構成的に凝集する変異株 (*gsf1*) を取得し、その凝集はガラクトースで阻害されることから、分裂酵母の非性的凝集はガラクトースを介して行われていることを明らかにした (J. Bacteriol. 181, 1356-1359, 1999)。このように分裂酵母は細胞間のコミュニケーションにガラクトースを利用していることがわかり、分裂酵母が他の酵母の糖鎖成分には存在しないガラクトースを持つ優位性を明らかにすることができた。

分裂酵母のガラクトース転移酵素に関しては、横尾らが *gma12* や *gms3* 遺伝子の機能解析を行っていたが (Yoko-o et al. Eur. J. Biochem. 257, 630-637, 1998)、分裂酵母ゲノム中には他にも複数のガラクトース転移酵素遺伝子が存在しており、さらに 1,3-ガラクトース転移酵素遺伝子については、全く明らかにされていなかった。また分裂酵母のガラクトースには、酸性基としてピルビン酸が付加されることは Trimble らに報告されていたが、ピルビン酸転移酵素の諸性質についても全く明らかにされていなかった。さらに出芽酵母の凝集素 FL01 と同性的の高い遺伝子が分裂酵母ゲノム中に見いだせなかったことから、分裂酵母の細胞間認識に重要である、細胞表面に局在するガラクトース認識レクチン様遺伝子の同定も全く行われていなかった。

2. 研究の目的

本研究では、ガラクトピラノースを細胞壁や糖タ

ンパク質の構成成分として持つ最も下等な真核微生物である分裂酵母のガラクトース含有糖鎖の機能、特にガラクトースに付加しているピルビン酸の生合成及び機能を明らかにすることである。申請者はこれまでに分裂酵母のガラクトースが完全に欠損する変異株の取得に初めて成功し、ガラクトースが細胞の性的及び非性的凝集課程などの細胞間認識機構に必須であることを明らかにした。分裂酵母は糖鎖中の唯一の酸性残基としてピルビン酸が付加されるが、これまでピルビン酸化ガラクトースの機能については全く不明であった。申請者のこれまでの結果から、分裂酵母のピルビン酸化ガラクトースは高等動物のシアル酸-ガラクトースと類似した機能を持っていることが示唆された。そこでシアル酸のプロトタイプとしてのピルビン酸化ガラクトースの機能を解明することを目指した。さらにピルビン酸化糖鎖の糖鎖工学への応用についても検討を行った。

3. 研究の方法

本申請研究では、分裂酵母野生株に ARC039 株 (*h-ura4-C190T leu1-32*) および ARC001 株 (*h-leu1-32*) を用いた。分裂酵母の培養には栄養培地として YES 培地、最小培地として MM 培地を用いた。分裂酵母の形質添加は簡易形質転換法 (Morita and Takegawa, Yeast, 21, 613-617, 2004) で行った。分裂酵母遺伝子の破壊は *ura4* カセットマーカを用いて相同組換えにより行った。

4. 研究成果

a. 分裂酵母の新規 1,3-ガラクトース転移酵素の同定と諸性質の解析

分裂酵母の糖鎖には出芽酵母とは異なり、マンノースの他に多量のガラクトースが存在する。糖鎖構造の解析から分裂酵母のガラクトース残基は糖鎖の非還元末端に 1,2-および 1,3-結合していることが報告されていた。分裂酵母ゲノムには推定 1,2-ガラクトース転移酵素の遺伝子が 7 つ存在することがわかった。そこでこの 7 つ全ての遺伝子を破壊した 7 重破壊株を作製したところ、細胞壁には、まだ少量のガラクトース鎖が付加していることを見出した。そこで分裂酵母の全ゲノムから推定糖転移酵素の検索を行ったところ、3 遺伝子の推定糖転移酵素が存在することがわかった。そこで 1,2-ガラクトース転移酵素の 7 重破壊株にこれらの遺伝子をさらに破壊した 10 重破壊株を作製したところ、細胞表面糖鎖のガラクトースが完全に欠損していることが明らかになった。また各遺伝子を大腸菌で発現させた組換え酵素は糖鎖に 1,3-結合でガラクトースを付加する活性を有していることを確認した。以上の結果から、本研究で同定した分裂酵母の推定糖転移

素群(*otg1-3+*)は新規な 1,3-ガラクトース転移酵素をコードしていることを明らかにした(Ohashi et al. J. Biol. Chem. 287, 38866-38875, 2012))。

b. 分裂酵母の非性的凝集素 Gsf2 タンパク質の同定

我々は液体培養を行うと構成的に細胞が凝集する分裂酵母の非性的凝集変異株を単離した(Tanaka et al. J. Bacteriol, 181, 1356-1359, 1999)。しかし、分裂酵母のゲノムプロジェクトは終了しているにも関わらず、分裂酵母における非性的凝集素は未同定であった。

我々は出芽酵母 *FL08* 遺伝子を分裂酵母において発現させることによって分裂酵母の非性的凝集が誘導されることを見出した。*FL08* は出芽酵母において凝集素 *FL01* や *FL011* の発現を誘導する転写活性化因子をコードしている。そこで、分裂酵母の凝集素遺伝子を同定する目的で、分裂酵母 *FL08* 発現株のマイクロアレイ解析を行った。その結果、*FL08* 発現株では 1 つの機能未知遺伝子の発現が増加しており、この遺伝子を *gsf2* と命名した(Matsuzawa et al. Mol. Microbiol. 82, 1531-1544, 2011)。Gsf2p タンパク質はその N 末端に分泌シグナル、C 末端に推定 GPI アンカーサイト、78 アミノ酸残基又は 44 アミノ酸残基から成る 8 回のリピート配列、そして 16 カ所の推定 N 結合型糖鎖付加サイトを有しており、全体の 43.9% がセリン又はスレオニンにより構成されている。Gsf2p は出芽酵母凝集素 Flo1p、Flo11p または Flo5p とはアミノ酸配列は似ていないが、GPI アンカーサイトを有する点やセリン/スレオニンに富んだリピート配列を有するなどの特徴は出芽酵母凝集素と類似していた。Gsf2p と出芽酵母 Flo タンパク質とのアミノ酸の相同性は極めて低く、BLAST 検索などにより遺伝子を同定することは不可能であり、出芽酵母 *FL08* 遺伝子を過剰発現した分裂酵母株のマイクロアレイ解析により初めて分裂酵母凝集素遺伝子の同定が可能となった。

c. 分裂酵母凝集素の発現を調節する因子の同定

分裂酵母の細胞凝集はガラクトース特異的凝集素 Gsf2 によって引き起こされる。我々は MADS-box type 転写因子である Mbx2 の欠損株において侵入性菌糸状増殖が消失すること、また本転写因子を過剰発現させることによって細胞凝集が誘導されることを見出した。Mbx2 過剰発現株では Gsf2 の発現が誘導されており、Gsf2 欠損株では Mbx2 を過剰発現させても細胞凝集は誘導されないことが明らかになった。

また我々は分裂酵母において推定新規転写因子 Gsf1 が細胞凝集を抑制していることを見出した。Gsf1 は Zn²⁺-C6 型ジンクフィンガーモチーフを有

しており、また核内に局在することから、転写因子であると予想された。興味深いことに、*gsf1* 破壊株は非常に強い細胞凝集性を示し、この細胞凝集はガラクトースの添加によって阻害されることが明らかになった。*gsf1* 破壊株では *gsf2*⁺ 遺伝子や *mbx2*⁺ 遺伝子をコードする遺伝子の発現が上昇しており、*gsf1* 破壊株の *gsf2*⁺ 遺伝子または *mbx2*⁺ 遺伝子を破壊すると *gsf1* 欠損株の細胞凝集はほとんど消失した。

d. 分裂酵母の Pvg1 タンパク質がピルビン酸転移酵素であることの証明

これまでアミノ酸配列解析から、Pvg1 タンパク質がバクテリアのピルビン酸転移酵素と弱い相同性を持つために、本タンパク質が分裂酵母のガラクトースにピルビン酸を転移することが予想されていたが、証明はされていなかった。そこで我々は本酵素を大腸菌で生産させて酵素活性を測定したところ、Pvg1 タンパク質がホスホエノールピルビン酸(PEP)を基質としてガラクトースへピルビン酸を転移する活性を有していることを明らかにした(Yoritsune et al, FEBS Lett. 587, 917-921, 2013)。

本酵素の基質特異性を調べたところ、ラクトース(Gal 1,4Glc)のガラクトースへはピルビン酸を付加できたが、ヒト複合型糖鎖の基本骨格である Galβ1,4GlcNAc へは転移することが出来なかった。この結果は本酵素が非還元末端のガラクトースだけでなく、隣の糖も認識しており GlcNAc の 2 位の N-アセチル基がピルビン酸転移に重要であることを示唆するものである。

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 12 件)

1. Matsuzawa T, Morita T, Tanaka N, Tohda H and Takegawa K: Identification of a galactose-specific flocculin essential for nonsexual flocculation and hyphal growth in *Schizosaccharomyces pombe*. Mol Microbiol **82**, 1531-1544 (2011)
2. Mukaiyama H, Kodera M, Tanaka N and Takegawa K: N-glycans are not required for the efficient degradation of the mutant *Saccharomyces cerevisiae* CPY* in *Schizosaccharomyces pombe*. Appl Microbiol Biotechnol **93**, 1609-1618 (2012)
3. Matsuzawa T, Fujita Y, Tohda H and Takegawa K: Snf1-like protein kinase Ssp2 regulates glucose derepression in *Schizosaccharomyces pombe*. Eukaryot Cell **11**, 159-167 (2012)
4. Matsuzawa T, Yoritsune K and Takegawa K: MADS

box transcription factor Mbx2/Pvg4 regulates invasive growth and flocculation by inducing *gsf2* expression in fission yeast. *Eukaryot Cell* **11**, 151-158 (2012)

5. Nakase M, Tani M and Takegawa K: Expression of budding yeast *IPT1* produces mannosyl diinositol phosphorylceramide in fission yeast and inhibits cell growth. *Microbiology* **158**, 1219-1228 (2012)

6. Matsuzawa T, Hara F, Tohda H, Uemura H and Takegawa K: Promotion of glycerol utilization using ethanol and 1-propanol in *Schizosaccharomyces pombe*. *Appl Microbiol Biotechnol* **95**(2), 441-449 (2012)

7. Ohashi T, Fujiyama K and Takegawa K: Identification of novel α 1,3-galactosyltransferase and elimination of α -galactose-containing glycans by disruption of multiple α -galactosyltransferase genes in *Schizosaccharomyces pombe*. *J Biol Chem* **287**(46), 38866-38875 (2012)

8. Matsuzawa T, Ohashi T, Nakase M, Yoritsune K, and Takegawa K: Galactose-specific recognition system in the fission yeast *Schizosaccharomyces pombe*. *Trends Glycosci. Glycotechnol.* **135**, 24-42 (2012)

9. Matsuzawa T, Hara F, Tanaka N, Tohda H and Takegawa K: *ght2* is required for UDP-galactose synthesis from extracellular galactose by *Schizosaccharomyces pombe*. *Appl Microbiol Biotechnol* **97**(11), 4957-4964 (2013)

10. Matsuzawa T, Kageyama Y, Ooishi K, Kawamukai M, and Takegawa K: The zinc finger protein Gsf1 regulates Gsf2-dependent flocculation in fission yeast. *FEMS Yeast Res* **13**(3), 259-266 (2013)

11. Yoritsune K, Matsuzawa T, Ohashi T, and Takegawa K: The fission yeast Pvg1p shows galactose-specific pyruvyltransferase activity. *FEBS Lett* **587**(7), 917-921 (2013)

12. Matsuzawa T, Tohda H, and Takegawa K: Ethanol-inducible gene expression using *gld+* promoter in the fission yeast *Schizosaccharomyces pombe*. *Appl Microbiol Biotechnol* **97**(15), 6835-6843 (2013)

13. Komachi Y, Hatakeyama S, Motomatsu H, Futagami T, Kinzjakina K, Sorbado P, Ekino K, Takegawa K, Goto M, Nomura Y, and Oka T.: *gfsA* encodes a novel galactofuranosyltransferase involved in biosynthesis of galactofuranose antigen of O-glycan in *Aspergillus nidulans* and *A. fumigatus*. *Mol Microbiol* **90**(5), 1054-1073

(2013)

〔学会発表〕(計54件)

1. Matsuzawa T, Morita T, Tanaka N, and Takegawa K: Identification of *gsf2*: gene essential for nonsexual flocculation and hyphal growth in *Schizosaccharomyces pombe*. The 6th international fission yeast meeting (2011) 6.25-31 Boston
2. 頼経健一、大橋貴生、松沢智彦、竹川 薫: 分裂酵母における糖鎖のピルビン酸化を担うピルビン酸転移酵素 Pvg1p の機能解析、第 48 回化学関連支部合同九州大会 (2011) 7.9 北九州
3. 松沢智彦、田中直考、竹川 薫: 分裂酵母のガラクトース特異的新奇凝集素 Gsf2 の同定と機能解析、酵母遺伝学フォーラム第 44 会研究報告会 (2011) 9.5-9.7 福岡
4. 頼経健一、松沢智彦、大橋貴生、竹川 薫: 分裂酵母のガラクトース含有糖鎖のピルビン酸付加に関するピルビン酸転移酵素 Pvg1p の機能解析、酵母遺伝学フォーラム第 44 回研究報告会 (2011) 9.5-9.7 福岡
5. 大橋貴生、藤山和仁、竹川 薫: 分裂酵母におけるヒトハイマンノース型糖鎖の生産、酵母遺伝学フォーラム第 44 回研究報告会 (2011) 9.5-9.7 福岡
6. 松沢智彦、竹川 薫: 分裂酵母におけるグリセロール資化のエタノールによる促進機構の解析、日本農芸化学会西日本・中四国支部合同大会 (2011) 9.16-17 宮崎大学
7. 頼経健一、松沢智彦、大橋貴生、竹川 薫: 分裂酵母ピルビン酸転移酵素 Pvg1p の大腸菌における発現と精製酵素の諸性質の解析、日本農芸化学会西日本・中四国支部合同大会 (2011) 9.16-17 宮崎大学
8. Takegawa, K, Biosynthesis and intracellular trafficking of galactose-containing oligosaccharides in fission yeast. 第 84 回日本生化学大会 (2011) 9.21-24 京都
9. 松沢智彦、竹川 薫: 分裂酵母 Ssp2 キナーゼによる転写抑制因子 Scr1 のリン酸化とグルコース抑制解除 第 84 回日本生化学大会 (2011) 9.21-24 京都
10. 松沢智彦、竹川 薫: 分裂酵母において凝集素 Gsf2 の発現を誘導する新奇転写因子 Mbx2/Pvg4 の機能解析、第 29 回イーストワークショップ (2011) 11.11-12 香川
11. 駒田哲也、大橋貴生、竹川 薫: 分裂酵母の細胞質に局在する推定マンノース転移酵素 Omh6p の機能解析、第 29 回イーストワークショップ (2011) 11.11-12 香川
12. 頼経健一、松沢智彦、竹川 薫: 分裂酵母の酸性糖鎖合成に関する Pvg1p の諸性質の解析、第 29 回イーストワークショップ (2011) 11.11-12 香川

13. 平井啓介、岡本紘一、竹川 薫、田淵光昭、田中直孝：分裂酵母の糖鎖修飾及び Bip の漏出に関する Gmn2 タンパク質の機能解析、第 29 回イーストワークショップ (2011) 11.11-12 香川
14. 竹川 薫：酵母の糖鎖認識システム、第 2 回糖鎖科学中部拠点プログラム講演会 (2011) 11.16 名古屋大学
15. 松沢智彦、竹川 薫、分裂酵母におけるエタノールによるグリセロール資化誘導機構の解析、第 18 回日本生物工学会九州支部福岡大会 (2011) 12.10 九州大学
16. 駒田哲也、大橋貴生、竹川 薫、分裂酵母の細胞質に局在する推定糖転移酵素 Omh6p の機能解析、第 18 回日本生物工学会九州支部福岡大会 (2011) 12.10 九州大学
17. 竹川 薫：生体内における糖鎖の多様な役割と微生物、農芸化学会サイエンスカフェ (2012) 2.12 博多駅
18. 竹川 薫：糖鎖構造及び機能解析用ツールとして利用可能なグリコシダーゼの探索と特性解析、かがわ糖質バイオフォーラム第 4 回シンポジウム (2012) 2.14 高松市
19. 松沢智彦、竹川 薫：分裂酵母におけるグリセロール資化関連遺伝子のエタノールによる発現誘導機構の解析、日本農芸化学会 2012 年度大会 (2012) 3.22-25 京都
20. 松沢智彦、竹川 薫：分裂酵母におけるガラクトーストランスポーターの同定、日本生化学会九州支部例会 (2012) 5.26-27 福岡大学
21. 松沢智彦、竹川 薫：分裂酵母新規凝集素の同定と機能解析、日本生化学会生物工学若手研究者の集い (2012) 6.30-7.1 仙台
22. 頼経 健一、松沢 智彦、竹川 薫：分裂酵母における糖鎖のピルビン酸付加に関するホスホエノールピルビン酸トランスポーターの同定、酵母遺伝学フォーラム第 45 回研究報告会 (2012) 9.4-6 京都
23. 松沢智彦、竹川 薫：分裂酵母の非性的凝集を誘導する転写因子 Mbx2 の解析、酵母遺伝学フォーラム第 45 回研究報告会 (2012) 9.4-6 京都
24. 竹川 薫：分裂酵母のガラクトース特異的な細胞間認識システムと物質生産への利用、第 20 回酵母合同シンポジウム (2012) 9.6-7 京都
25. 竹川 薫、松沢智彦、頼経健一：分裂酵母における細胞表面ガラクトース鎖および糖鎖へのピルビン酸化の生理的役割、第 31 回日本糖質学会年会 (2012) 9.17-20 鹿児島
26. 松沢智彦、竹川 薫：分裂酵母の凝集を誘導する転写因子 Mbx2 の機能解析、平成 24 年度日本農芸化学会西日本支部及び日本栄養・食糧学会九州・沖縄支部合同大会 (2012) 9.28-29 鹿児島
27. 頼経健一、松沢智彦、竹川 薫：分裂酵母のゴルジ体に局在する新規ホスホエノールピルビン酸トランスポーターの同定、平成 24 年度日本農芸化学会西日本支部及び日本栄養・食糧学会九州・沖縄支部合同大会 (2012) 9.28-29 鹿児島
28. 桜井雄希、大橋貴生、松沢智彦、竹川 薫：分裂酵母の糖鎖合成欠損変異株の糖鎖構造が生育に及ぼす影響、平成 24 年度日本農芸化学会西日本支部及び日本栄養・食糧学会九州・沖縄支部合同大会 (2012) 9.28-29 鹿児島
29. 吉永 将、頼経健一、竹川 薫：分裂酵母ピルビン酸転移酵素 Pvg1p の活性に重要なアミノ酸の同定、平成 24 年度日本農芸化学会西日本支部及び日本栄養・食糧学会九州・沖縄支部合同大会 (2012) 9.28-29 鹿児島
30. 松沢智彦、竹川 薫：分裂酵母におけるエタノール誘導性プロモーターの機能解析と応用、第 64 回日本生物工学会大会 (2012) 10.24-26 神戸
31. 松沢智彦、竹川 薫：分裂酵母におけるエタノール誘導性遺伝子発現システムの構築、第 30 回 YEAST WORKSHOP (2012) 11.16-17 (翠山荘) 山口市
32. 頼経健一、松沢智彦、竹川 薫：分裂酵母におけるホスホエノールピルビン酸の新規トランスポーターの同定、第 30 回 YEAST WORKSHOP (2012) 11.16-17 (翠山荘) 山口市
33. 桜井雄希、大橋貴生、松沢智彦、竹川 薫：分裂酵母の種々の糖鎖合成欠損変異株の糖鎖構造と生育に及ぼす影響、第 30 回 YEAST WORKSHOP (2012) 11.16-17 (翠山荘) 山口市
34. 吉永 将、頼経健一、竹川 薫：分裂酵母の糖鎖へピルビン酸を転移する Pvg1p の活性に重要なアミノ酸の同定、第 30 回 YEAST WORKSHOP (2012) 11.16-17 (翠山荘) 山口市
35. 松沢智彦、竹川 薫：分裂酵母エタノール誘導性プロモーターを利用した遺伝子発現システムの構築、第 19 回日本生物工学会九州支部大分大会 (2012) 12.1 別府大学
36. 頼経健一、松沢智彦、竹川 薫：分裂酵母における新規ホスホエノールピルビン酸トランスポーターの同定、第 19 回日本生物工学会九州支部大分大会 (2012) 12.1 別府大学
37. 松沢智彦、景山瑶子、川向 誠、竹川 薫：分裂酵母の細胞凝集を抑制する転写因子 Gsf1 の解析、第 85 回日本生化学会大会 (2012) 12.14-16 福岡
38. 竹川 薫：微生物の糖鎖を介した細胞間認識機構の解明、かがわ糖質バイオフォーラム複合糖質・糖鎖研究会 (2013) 1.7 高松市
39. 景山瑶子、伊藤有紀、大石和義、松沢智彦、竹川 薫、川向 誠：分裂酵母の非性的凝集に関わる

gsf1 遺伝子の解析、日本農芸化学会 2013 年度大会 (2013) 3.24-28 仙台

40. 吉永 将、頼経健一、竹川 薫：分裂酵母ピルビン酸転移酵素 Pvg1p の活性に重要なアミノ酸の同定、日本生化学会九州支部例会 (2013) 5.18-19 佐賀大学

41. 桜井雄希、竹川 薫：分裂酵母の糖鎖合成欠損株の生育向上に寄与する遺伝子の探索、日本生化学会九州支部例会 (2013) 5.18-19 佐賀大学

42. 竹川 薫：分裂酵母ピルビン酸転移酵素 Pvg1p の構造と糖鎖工学への応用、平成 25 年度比較グライコム研究会 (2013) 6.8 名古屋大学

43. Kaoru Takegawa: Galactose-specific recognition system in fission yeast. (2013) The 3rd Austria/Japan Seminar on Comparative and Developmental Glycobiology. 7.1-7.3 理化学研究所 (埼玉県和光市)

44. Sho Yoshinaga, Ken-ichi Yoritsune, Kaoru Takegawa: Identification of amino acid residues essential for the activity of fission yeast puruvyltransferase Pvg1p. (2013) The 3rd Austria/Japan Seminar on Comparative and Developmental Glycobiology. 7.1-7.3 理化学研究所 (埼玉県和光市)

45. Yuki Sakurai, Kaoru Takegawa: Isolation of multicopy suppressors of the temperature-sensitive phenotype of the *och1* mutation in *Schizosaccharomyces pombe*. (2013) The 3rd Austria/Japan Seminar on Comparative and Developmental Glycobiology. 7.1-7.3 理化学研究所 (埼玉県和光市)

46. 吉永 将、頼経健一、兼清美帆、角田佳充、竹川 薫：分裂酵母ピルビン酸転移酵素 Pvg1p の触媒活性に関与するアミノ酸の同定、第 50 回化学関連支部合同九州大会 (2013) 7.6 北九州市

47. 桜井雄希、竹川 薫：過剰発現により分裂酵母の糖鎖合成欠損株の生育が回復する遺伝子の取得と解析、第 50 回化学関連支部合同九州大会 (2013) 7.6 北九州市

48. 竹川 薫、頼経健一、兼清美帆、大橋貴生、吉永 将、角田佳充：ガラクトース特異的なピルビン酸転移活性を持つ分裂酵母 Pvg1p の諸性質の解析、第 32 回日本糖質学会年会 (2013) 8.5-7 大阪

49. 吉永 将、頼経健一、竹川 薫：分裂酵母のピルビン酸転移酵素を利用したピルビン酸含有複合型糖鎖の合成、日本農芸化学会関西・中四国・西日本支部および日本ビタミン学会近畿・中国四国・九州沖縄地区合同大会 (2013) 9.5-6 県立広島大学

50. 桜井雄希、竹川 薫：分裂酵母の糖鎖合成欠損株の生育低下を相補する *pwp1+* 遺伝子の機能解析、

第 46 回酵母遺伝学フォーラム研究報告会 (2013) 9.8-10 東北学院大学土樋キャンパス

51. 桜井雄希、竹川 薫：過剰発現により分裂酵母糖鎖合成欠損株の生育を回復させる *pwp1+* 遺伝子の機能解析、第 31 回 Yeast Workshop (2013) 11.1-2 鹿児島大学

52. 吉永 将、頼経健一、兼清美帆、角田佳充、竹川 薫：分裂酵母由来ピルビン酸転移酵素 Pvg1p の基質特異性の改変、第 31 回 Yeast Workshop (2013) 11.1-2 鹿児島大学

53. 竹川 薫：分裂酵母のゴルジ体における糖鎖へのピルビン酸付加機構の解析、第二回オルガネラホメオスタシス研究センター研究発表会 (2014) 2.17 九州大学理学部

54. 竹川 薫：酵母と糸状菌の細胞表面ガラクトース鎖の生合成と生理的役割、未来創成微生物学寄附講座開設 5 周年シンポジウム (2014) 4.10 九州大学

〔図書〕(計 1 件)

1. Takegawa K, Matsuzawa T: Insights into metabolism and the galactose recognition system from microarray analysis in the fission yeast *Schizosaccharomyces pombe*. Microbial Production. From Genome Design to Cell Engineering. P109-118 Springer (2014)

5. 研究組織

(1) 研究代表者

竹川 薫 (九州大学大学院農学研究院)

研究者番号：50197282