α -1,3-Glucan 分解酵素とその応用

矢野成和^{*1}, 立木 隆^{*2}

^{*1}山形大学大学院理工学研究科, ^{*2}立命館大学生命科学部

はじめに

α -1,3-Glucanは不溶性の高分子多糖であり、口腔内に棲息する*Streptococcus*属細菌が生産する菌体外polymer (mutan)として、あるいは真菌類の細胞壁構成多糖として存在する。*Streptococcus*属細菌が生産するmutanは、グルコシルトランスフェラーゼ（グリコシドヒドロラーゼファミリー70型：GH70型）によってスクロースから形成され、歯垢（プラーク）の主要成分になることが広く知られている。一方、真菌細胞壁に含まれる α -1,3-glucanは細胞形態の維持にかかわっている。さらに最新の研究で、いくつかの動・植物に感染する真菌は、宿主に感染する際に積極的に細胞壁表層に α -1,3-glucanを生成し、これを宿主免疫システムからの攻撃を防除するのに利用していることもわかってきた^(1,2)。

上記のような背景から、 α -1,3-glucanを加水分解する酵素（ α -1,3-glucanase; EC 3.2.1.59）に関する研究は、①齲蝕予防の観点で行われたもの、および②細胞壁溶解にかかわる酵素を解析したものに分けられるが、それらは個別に進められてきた。しかしながら、多くの酵素のアミノ酸配列が明らかになるにつれて、両分野で研究されていた α -1,3-glucanaseの中に類似構造を有するものが多数含まれていることがわかってきた。*Streptococcus*属細菌が生産する α -1,3-glucanと真菌細胞壁に含まれる α -1,3-glucanは、側鎖の分枝構造などが異なると考えら

れるが、それらの分解を目的として得られた α -1,3-glucanaseの構造が類似するということは興味深い。しかしながら、 α -1,3-glucanaseに関する研究はほかのグリコシドヒドロラーゼの研究に比べて圧倒的に少なく、mutanあるいは真菌細胞壁 α -1,3-glucanの分解に適した酵素を発見できていないだけかもしれない。たとえば、chitinaseの場合⁽³⁾、GH18型酵素は甲殻類外骨格から得られたキチンの分解に適したものが多く、GH19型酵素は真菌細胞壁に含まれるキチンの分解に適していることがわかっている。 α -1,3-glucanaseについても系統立てて議論することができれば、起源の異なる α -1,3-glucanの分解に適した酵素の特徴的な構造を明らかにできるかもしれない。しかし、今のところ、 α -1,3-glucanase研究は発展途上の状況にあり、今後の進展が求められる。

本稿では、 α -1,3-glucanaseの分類とそれぞれの特徴、特に筆者らが単離した*Bacillus circulans* KA-304の α -1,3-glucanaseの研究成果を中心に解説する⁽⁴⁾。また、今後の応用展開についても述べる。

α -1,3-Glucanaseの分類

Henrissatら⁽⁵⁾のグリコシドヒドロラーゼ（GH）をアミノ酸配列に基づいて分類する方法が一般的に用いられるようになってきている。現在、データベース上では133のファミリーが存在し、CAZy (<http://www.cazy>).

GH71型

*Trichoderma harzianum*由来 α -1,3-glucanase

*Schizosaccharomyces pombe*由来 α -1,3-glucanase

GH87型

Bacillus circulans KA-304の α -1,3-glucanase Agl-KA

Paenibacillus sp. strain KSM-M86の α -1,3-glucanase MuB

図1 ■ α -1,3-Glucanaseのドメイン構造模式図

GH87型酵素のN-末端領域に含まれるドメインの種類や数は、酵素によって異なる場合がある。DS: Discoidin ドメイン, CB6: Carbohydrate binding Module 6型ドメイン, UCD: 機能未知ドメイン。

org/) で公開されている。この GH の分類によると、 α -1,3-glucanase は2種類に大別される。一つは、GH71 型酵素で、*Trichoderma* 属⁽⁶⁾、*Aspergillus* 属⁽⁷⁾、*Penicillium* 属⁽⁶⁾ や *Schizosaccharomyces* 属⁽⁸⁾ などの真菌類にその存在が報告されており、真菌類型酵素と言うことができる。もう一方は、GH87 型酵素であり、*Paenibacillus* 属^(9~12) や *Bacillus* 属⁽⁴⁾ などに由来する細菌型酵素である。以下、それぞれについて概説する。

1. GH71 真菌型酵素

真菌類の α -1,3-glucanase は、その生理的な役割から考えると2つに分けることができる。それらの代表として、*Trichoderma* 属⁽⁶⁾ と *Schizosaccharomyces* 属⁽⁷⁾ に由来する酵素について説明する。

Trichoderma 属の中には、ほかの真菌の菌糸に絡みついて寄生するものがあり、その際に宿主細胞壁を分解するために加水分解酵素を分泌する。有名な酵素種は

chitinase や β -glucanase であり、 α -1,3-glucanase もその一つとして挙げられる。真菌細胞壁分解のために生成される α -1,3-glucanase は、N-末端領域に GH71 型に見られる触媒ドメインを有しており、C-末端には α -1,3-glucan 結合ドメインが存在している (図1)。一方、分裂酵母である *Schizosaccharomyces pombe* の α -1,3-glucanase は、細胞分裂の際に生成され、自身の細胞壁を分解する役割を担っている。*S. pombe* の α -1,3-glucanase は、 α -1,3-glucan 結合ドメインをもたず触媒ドメインのみで構成されている。

Trichoderma の α -1,3-glucanase が α -1,3-glucan を加水分解したときの主生成物はグルコースであるが、*S. pombe* の α -1,3-glucanase は、5糖 (ニゲロペンタオース) が主たる生成物である各種オリゴ糖を遊離する⁽¹³⁾。このように反応生成物が異なるのは、*Trichoderma* の α -1,3-glucanase はプロセッシブに反応が進行して α -1,3-glucan の非還元末端からグルコースの切断が連続して

起こるのに対して、*S. pombe*の α -1,3-glucanaseはプロセッサに反応が進行しないからだと考えられている。上記のような*Trichoderma*と*S. pombe*の α -1,3-glucanaseのドメイン構造や反応生成物の違いは、*Trichoderma*酵素が栄養源獲得のための酵素であり、*S. pombe*酵素は細胞分裂するためのものであることに由来する、と考えれば理解しやすい。

2. GH87細菌型酵素

細菌由来の α -1,3-glucanaseについては、菌垢除去の観点で研究されたものが多いが、筆者らは真菌細胞壁溶解酵素を研究する中で*Bacillus circulans* KA-304の α -1,3-glucanase (Agl-KA)を見いだした。Agl-KAのクローニングと、菌垢除去の観点で研究された α -1,3-glucanaseのクローニングは同時期に行われたが、どちらもGH87に分類された。現在、GH87型に分類される酵素は、データベースに100種類以上が登録されているが、実際に単離されて機能が解析されたものは、わずか十数種類である。機能解析された酵素のほとんどはマルチドメイン構造を有しており、C-末端に触媒ドメインが配置されている(図1)。N-末端領域には α -1,3-glucanの結合にかかわるドメインなどが含まれているが、その役割は非常に複雑であるので、次節で詳しく述べる。

筆者らは、GH87型酵素は、いくつかのグループに細分化できると考えている。それは、今までに機能解析されたGH87型酵素のアミノ酸配列を比較すると、明らか

に相同性の低い酵素が存在するからである。筆者らは、*Paenibacillus glycanilyticus* FH11の培養上清から2種類の α -1,3-glucanase (Agl-FH1とAgl-FH2)を単離した⁽⁹⁾。Agl-FH2は、既知GH87型酵素である*B. circulans* KA-304のAgl-KAと約76%、*Paenibacillus* sp. KSM-M126の α -1,3-glucanase⁽¹²⁾と約80%の高い相同性を示した。一方、Agl-FH1は、N-末端領域だけに注目すると、Agl-FH2のN-末端領域と67%、*B. circulans* KA-304のAgl-KAのN-末端領域と約65%、*Paenibacillus* sp. KSM-M126の酵素のN-末端領域と約54%の相同性を有していたが、触媒ドメインの相同性は、それぞれ約22、24、26%と非常に低いものであった。Agl-FH1と最も高い相同性を示した酵素は*Paenibacillus* sp. JDR-2のAPHP domain containing protein (97%)であった。しかし、このAPHP domain containing proteinは、GH87型酵素としてデータベースに登録されているが、ゲノム解析の過程で見つかったもので機能解析は全く行われていない。

Agl-FH1、Agl-FH2と機能解析が行われたGH87型酵素を中心に、それらの触媒ドメイン配列について系統解析を行ったところ(図2)、GH87型酵素が少なくとも3つのグループに分類されることがわかった。グループ1には、今までに報告されている α -1,3-glucanaseのほとんどが属しており、グループ2にはAgl-FH1、グループ3には土壌から分離された*Paenibacillus*属細菌の酵素2種が属している。

図2 ■ GH87型 α -1,3-glucanase触媒ドメインの系統樹

α -1,3-Glucanase触媒ドメインのアミノ酸配列をもとにClustal Wプログラムを用いて系統樹を作成した。文献4を改変して転載。

(A) α -1,3-glucan 加水分解活性

ドメイン欠失数の増加
活性の低下

(B) α -1,3-glucan 結合活性

図3 ■ *B. circulans* KA-304由来 Agl-KA, および欠失変異酵素の α -1,3-glucan加水分解活性 (A) と α -1,3-glucan結合活性 (B)

(A) 加水分解反応は30°Cで行った。還元糖の定量は、ジニトロサリチル酸法を用いた。反応液組成は以下のとおりである。反応液組成： α -1,3-glucan 1%, リン酸緩衝液 (pH 6.5) 50 mM, 酵素0.15 nmol/mL. (B) α -1,3-glucanに対する酵素結合量は、添加酵素量から反応後のろ液に残存した酵素量を差し引いて求めた。反応は4°Cで1時間行い、Lowry法を用いてタンパク質量を測定した。反応液組成を以下に示す。反応液組成： α -1,3-glucan 1%, リン酸緩衝液 (pH 6.5) 50 mM, 酵素2 nmol/mL. 文献9を改変して転載。

現在、グループ1に属する Agl-KA と Agl-FH2, およびグループ2に属する Agl-FH1 の基質特異性や反応至適条件、さらには真菌細胞壁溶解活性について比較しているが、3つの酵素の間に大きな差は見つかっていない。しかし、*P. glycanilyticus* FH11 の Agl-FH1 と Agl-FH2 のように、1菌種が2種類の類似酵素を有していることは、重要な意味があるように思える。Agl-FH1 と Agl-FH2 については、酵素誘導条件なども検討しており、それぞれの役割や機能も解析している。今後、それぞれのグループがもつ特徴を明らかにする必要がある。

GH87細菌型 α -1,3-glucanaseのドメイン構造と機能

先に述べたがGH87型酵素の多くはマルチドメイン構造をもっている。GH71真菌型酵素が、触媒ドメインだけ、あるいは触媒ドメインと基質結合ドメインしか有していないのとは大きく異なる。GH87型酵素がもつドメインのいくつかは、基質の加水分解や基質の結合に重要な役割を担っていることが明らかになってきた。このことを、*B. circulans* KA-304由来の α -1,3-glucanase (Agl-KA) のドメイン機能解析を行った結果を例にして説明

する⁽⁴⁾。

Agl-KAはN-末端から、DiscoidinドメインI (DS1)、Carbohydrate binding Module 6型ドメイン (CB6)、DiscoidinドメインII (DS2)、機能未知ドメイン (UCD)、そしてC-末端の触媒ドメインから構成されている。Discoidin (DS) ドメインは、*Paenibacillus fukuiensis* IK-5由来のキトサナーゼにも含まれており⁽¹⁴⁾、キトサン結合能をもつことが確認されている。また、CB6ドメインは、 β -1,3-glucanase^(15, 16)、xylanase⁽¹⁷⁾やcellulase⁽¹⁸⁾の基質結合ドメインとして知られている。既知のDSドメインCB6ドメインの α -1,3-glucan結合能は評価されていないが、Agl-KAのこれらドメインのいずれかが α -1,3-glucan結合にかかわるドメインである可能性が考えられた。これを証明するために、N-末端からドメインを欠失させた変異酵素を複数作製し、 α -1,3-glucan加水分解活性と α -1,3-glucanに対する結合活性を調べた。図3Aに示すように、N-末端からDS1、CB6とDS2ドメインの欠失数が増えるにつれて、基質の加水分解によって生じる遊離還元糖量が減少した。次いで、欠失酵素の α -1,3-glucan結合活性を測定したところ (図3B)、野生型 Agl-KA は基質に対して32%結合する

(A) α -1,3-glucan結合活性

(B) *S. commune* 細胞壁結合活性

ドメイン数: 1

2

3

図4 ■ GFP融合タンパク質の α -1,3-glucan結合活性 (A) と *S. commune* 細胞壁結合活性 (B)

(A) α -1,3-Glucanに対する酵素結合量は、添加したGFP融合タンパク質量から反応後の濾液に残存したタンパク質量を差し引いて求めた。GFP融合タンパク質量は蛍光光度計を用いて測定した。反応液組成は、図3Bと同じである。(B) *S. commune* 菌糸とGFP融合タンパク質を混合し、4°Cで1時間反応させた。50mMリン酸緩衝液 (pH 6.5) で洗菌後、蛍光顕微鏡で観察した。反応液組成：*S. commune* 菌糸0.1g/mL、リン酸緩衝液 (pH 6.5) 50mM、GFP融合タンパク質3nmol/mL。文献9を改変して転載。

が、DS1ドメイン欠失させることで結合率が23%まで低下した。DS1とCB6の2ドメインを欠失させると結合能はほとんど失われた。不溶性多糖の分解酵素の多くで、基質結合ドメインの欠失による加水分解活性と基質結合活性の低下が報告されており、Agl-KAの場合でも同様のことが考えられる。また、Agl-KAでは、DS1、CB6、DS2の欠失数が増えるにつれて、加水分解活性と基質結合活性が段階的に低下したことは、DS1、CB6、DS2のそれぞれが α -1,3-glucanに対する結合能をもつことを示唆している。

Agl-KAのDS1、CB6、およびDS2が、新規の α -1,3-glucan結合ドメインであることを明らかにするために、各ドメインに緑色蛍光タンパク質 (GFP) を融合させて基質結合活性を調べた。その結果、DS1、CB6、DS2は、それぞれが単独でも α -1,3-glucanに結合できること、また、2つ以上が存在すると結合力が増加することがわかった (図4A)。

ここまでの結合活性の検討には酵素合成した不溶性の α -1,3-glucanを基質として用いているが、図4Bでは、担子菌 *Schizophyllum commune* の生菌体に対するGFP融合タンパク質の結合活性を調べた。DS1、CB6、あるいはDS2は単独ではほとんど細胞壁には結合しなかったが、2つのドメインが並んで存在する融合タンパク質 (DS1CB6-GFPとCB6DS2-GFP) は、ある程度細胞壁に結合するようになった。しかし、それらの結合力は弱く、3ドメインが揃う (DS1CB6DS2-GFP) と結合は強固になった。細胞壁において、 α -1,3-glucanは単独で存在するのではなく、キチンや β -グルカンと混在しているので、 α -1,3-glucan結合ドメインを複数もつことによって、Agl-KAは細胞壁に結合できるものと考えられる。

GH87型 α -1,3-glucanaseの生産菌は、生体構成成分として α -1,3-glucanをもたないことから、自然環境中に存在する α -1,3-glucanを分解・資化するために α -1,3-glucanaseを生成していると考えられることができる。しか

しながら、自然環境中では α -1,3-glucanは、ほかの物質と混在していることが多いので、GH87型酵素は基質に結合しやすいマルチドメイン構造に進化したのかもしれない。

α -1,3-Glucanaseの利用

はじめにも述べたように、 α -1,3-glucanは口腔内に棲息する*Streptococcus*属細菌が生産する菌体外polymerとして、あるいは真菌類の細胞壁構成多糖として存在している。 α -1,3-Glucanaseの利用法を考える場合、まず歯垢除去を目的とした歯磨剤などのオーラルケア商品への添加利用が考えられる。歯垢除去酵素としてdextranaseが有名であるが、それに代わるものとして α -1,3-glucanaseによるバイオフィルム除去試験などが、GH71型酵素とGH87型酵素に関係なく検討されている。一方、近年では、 α -1,3-glucanaseの、真菌細胞壁溶解酵素としての期待も高まってきている。次節に、 α -1,3-glucanaseの真菌細胞壁溶解酵素としての利用をめざした研究結果を紹介する。また、 α -1,3-glucanaseを利用する場合の課題点もいくつか述べたい。

1. 真菌細胞壁溶解酵素としての可能性

初期の真菌細胞壁溶解にかかわる α -1,3-glucanaseの研究は、寄生性*Trichoderma*属真菌のGH71型酵素が誘導生産される条件の検討や、担子菌プロトプラスト生成に必須な*B. circulans* KA-304由来Agl-KAの解析が行われている程度であった。近年には、動・植物に対する病原真菌の中に、細胞壁表層を α -1,3-glucanで覆うことによって、宿主の免疫系を回避するものが存在することがわかってきた。Fujikawaらは⁽²⁾、イネいもち病菌*Magnaporthe grisea*が宿主に感染する際に α -1,3-glucanを生産すること、また α -1,3-glucan生産能を失った*M. grisea*はイネに感染できなくなることを報告した。これらの結果は、植物は、病原真菌が感染した際に病原菌の細胞壁構成多糖を分解するchitinaseや β -1,3-glucanaseなどを生産できるが、 α -1,3-glucanaseを生産できないために感染が拡大するというを示唆している。Fujikawaらは⁽¹⁹⁾、さらに、イネに*B. circulans* KA-304のAgl-KA遺伝子を導入することで、各種病原真菌に対する抵抗性が増すことも証明した。

動・植物の病原真菌に対する抗真菌剤の開発が行われているが、耐性菌の出現という問題がつきまとう。このような背景から、抗真菌剤とは異なる作用機構による酵素を用いた防除技術の開発も行われているが、細胞壁溶

解活性をもつ α -1,3-glucanaseがこの候補として期待されている。

2. 産業利用に向けた課題

歯垢除去酵素や真菌細胞壁溶解酵素として、また、そのほかの用途に α -1,3-glucanaseを使用するためには、酵素の安定性や使用条件に適した反応性など、検討すべきことが多い。しかし、最も解決しなければならない課題は、産業利用に耐えうる量の酵素を生産することである。遺伝子組換え技術が発達し、大腸菌やさまざまな微生物の宿主発現系を用いた酵素の生産は容易になったが、遺伝子組換え技術を用いて調製した α -1,3-glucanaseの使用が好まれないこともあって、 α -1,3-glucanase生産菌の培養を経て酵素を調製することが必要になることが多い。どちらのGH型酵素であっても、その多くは誘導生産されるので誘導炭素源が必要になるが、 α -1,3-glucanは、celluloseやstarchのように安価に市販されているわけではない。今までの α -1,3-glucanaseに関する報告では、自ら調製した α -1,3-glucanを誘導炭素源に使用していることが多い。酵素を産業利用するためには、安価に入手できる誘導炭素源を見つけるか、あるいは構成的に α -1,3-glucanaseを生産する株を分離もしくは育種することが必要である。特に、GH87型酵素を生産する*Paenibacillus*属細菌の生育は遅く、酵素生産性も低いため、高生産に向けた改善が必須である。このような問題の解決に向けた取り組みは少しずつではあるが行われており、Pleszczyńskaらは、安価な誘導炭素源の候補として担子菌*Laetiporus sulphureus*の子実体を提案している⁽²⁰⁾。

おわりに

α -1,3-Glucanaseに関する研究は、基質である α -1,3-glucanの入手が困難であったことから積極的に行われてこなかった。各種微生物の α -1,3-glucanase生成における制御機構や、 α -1,3-glucanaseの反応機構のような基礎的な知見も十分ではなかった。ところが、2005年頃から報告数が増加してきている。これは、研究法が確立しつつあるということだけではなく、 α -1,3-glucanaseが産業利用できるという期待があるためと考えられる。また、微生物ゲノム解析の過程で α -1,3-glucanase遺伝子が確認されることもあり、本酵素に関する情報量が急速に増えている。これらを活用することによって近い将来、 α -1,3-glucanaseがわれわれの生活で普通に利用される酵素になることを期待している。

謝辞：共同研究者である立命館大学生命科学部若山 守教授とスヨータワサナ氏に、心より感謝申し上げます。また、本研究の一部は、日本学術振興会科学研究費補助費若手研究Bの補助を受けて行った。ここに謝意を表します。

文献

- 1) C. I. Marion, C. A. Reppley, J. T. Engle & W. E. Goldman: *Mol. Microbiol.*, **62**, 970 (2006).
- 2) T. Fujikawa, Y. Kuga, S. Yano, A. Yoshimi, T. Tachiki, K. Abe & M. Nishimura: *Mol. Microbiol.*, **73**, 553 (2009).
- 3) T. Fukamizo: *Curr. Protein Pept. Sci.*, **1**, 105 (2000).
- 4) W. Suyotha, S. Yano, K. Takagi, N. Rattanakit-Chandet, T. Tachiki & M. Wakayama: *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, **77**, 639 (2013).
- 5) B. Henrissat & A. Bairoch: *Biochem. J.*, **316**, 695 (1996).
- 6) C. C. Fuglsang, R. M. Berka, J. A. Wahleithner, S. Kaupinen, J. R. Shuster, G. Rasmussen, T. Halkier, H. Dalboge & B. Henrissat: *J. Biol. Chem.*, **275**, 2009 (2000).
- 7) H. Wei, M. Scherer, A. Singh, R. Liese & R. Fischer: *Fungal Genet. Biol.*, **34**, 217 (2001).
- 8) N. Dekker, D. Speijer, C. H. Grün, M. van den Berg, A. de Haan & F. Hochstenbach: *Mol. Biol. Cell*, **15**, 3903 (2004).
- 9) W. Suyotha, S. Yano, T. Itoh, H. Fujimoto, T. Hibi, T. Tachiki & M. Wakayama: *J. Biosci. Bioeng.*, **118**, 378 (2014).
- 10) M. Pleszczyńska, A. Boguszevska, M. Tchórzewski, A. Wiater & J. Szczodrak: *Protein Expr. Purif.*, **86**, 68 (2012).
- 11) I. Shimotsuura, H. Kigawa, M. Ohdera, H. K. Kuramitsu & S. Nakashima: *Appl. Environ. Microbiol.*, **74**, 2759 (2008).
- 12) Y. Hakamada, N. Sumitomo, A. Ogawa, T. Kawano, K. Saeki, K. Ozaki, S. Ito & T. Kobayashi: *Biochimie*, **90**, 525 (2008).
- 13) C. H. Grün, N. Dekker, A. A. Nieuwland, F. M. Klis, J. P. Kamerling, J. F. Vliegthart & F. Hochstenbach: *FEBS Lett.*, **580**, 3780 (2006).
- 14) H. Kimoto, M. Akamatsu, Y. Fujii, H. Tatsumi, H. Kusaoke & A. Taketo: *J. Mol. Microbiol. Biotechnol.*, **18**, 14 (2010).
- 15) A. L. Van Bueren, C. Morland, H. J. Gilbert & A. B. Boraston: *J. Biol. Chem.*, **280**, 530 (2005).
- 16) T. Y. Hong, C. W. Cheng, J. W. Huang & M. Meng: *Microbiology*, **148**, 1151 (2002).
- 17) A. C. Fernandes, C. M. G. A. Fontes, H. J. Gilbert, G. P. Hazlewood, T. H. Fernandes & L. M. A. Ferreira: *Biochem. J.*, **342**, 105 (1999).
- 18) C. M. Fontes, J. H. Clarke, G. P. Hazlewood, T. H. Fernandes, H. J. Gilbert & L. M. Ferreira: *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, **49**, 552 (1998).
- 19) T. Fujikawa, A. Sakaguchi, Y. Nishizawa, Y. Kouzai, E. Minami, S. Yano, H. Koga, T. Meshi & M. Nishimura: *PLoS Pathog.*, **8**, e1002882 (2012).
- 20) M. Pleszczyńska, A. Wiater & J. Szczodrak: *Biotechnol. Lett.*, **32**, 1699 (2010).

プロフィール

矢野 成和 (Shigekazu YANO)

＜略歴＞2005年立命館大学大学院理工学研究科博士後期課程修了／同年同大学理工学部2号助手／2007年同大学理工学部助教／2008年同大学生命科学部助教／2012年山形大学大学院理工学研究科助教＜研究テーマと抱負＞真菌細胞壁溶解酵素種の解析、不溶性多糖の酵素合成＜趣味＞電車での旅

立木 隆 (Takashi TACHI)

＜略歴＞1969年京都大学大学院農学研究科農芸化学博士課程前期課程修了／同年同大学農学部助手／1988年立命館大学理工学部教授／2008年同大学生命科学部教授／2014年同大学生命科学部名誉教授＜研究テーマと抱負＞微生物ならびに微生物酵素の機能解析と応用＜趣味＞読書（通俗時代小説）、農作業の真似ごと

Copyright © 2015 公益社団法人日本農芸化学会