

第21回農学部賞 受賞者

- ・ 乙藤 英奈
生物資源生産科学コース 農学分野
- ・ 比嘉 ななみ
生物資源生産科学コース 生物生産環境工学分野
- ・ 寶珠山 花歩
応用生物科学コース 食糧化学工学分野
- ・ 古島 波音
動物生産科学コース アニマルサイエンス分野
- ・ 浅沼 里利香
動物生産科学コース 水産科学分野

第21回生物資源環境科学府賞 受賞者

- 相馬 純 (博士後期課程)
資源生物学専攻 昆虫学
「Morphology, taxonomy, and molecular phylogeny of the lace bug (Hemiptera: Heteroptera: Tingidae) from eastern Asia, with special reference to the Japanese extant species
(日本産現生種を中心とした東アジア産グンバイムシ科(カメムシ目:カメムシ亜目)の形態学的, 分類学的ならびに分子系統学的研究)」
- 高井 優生 (博士後期課程)
資源生物学専攻 水産生物環境学
「A study on the vector effect of microplastics for Java medaka (*Oryzias javanicus*) and Japanese medaka (*Oryzias latipes*)」
- AHMED MOHAMED OTHMAN KHAMIS (博士後期課程)
環境農学専攻 森林圏環境資源科学
「Utilization of halophytes as a potential source of pharmaceutical candidates
(医薬品候補の潜在的供給源としての野生塩生植物の利用)」

- 咸 兌勳 （博士後期課程）
生命機能科学専攻 食品分析学
「Study on the analytical approach of anthocyanins on intestinal absorption by MALDI-MS imaging technique (MALDI-MS イメージング法を用いたアントシアニン類の腸管吸収動態解明のための分析化学的研究)」

- 福永 嵩大 （博士後期課程）
生命機能科学専攻 発酵化学
「Studies on the Biosynthetic Pathway of Galactose-containing Oligosaccharides in Fission Yeasts (分裂酵母におけるガラクトース含有糖鎖の生合成機構の解明に関する研究)」

氏 名 : 相馬 純

論文題名 : Morphology, taxonomy, and molecular phylogeny of the lace bug (Hemiptera: Heteroptera: Tingidae) from eastern Asia, with special reference to the Japanese extant species
(日本産現生種を中心とした東アジア産グンバイムシ科 (カメムシ目: カメムシ亜目) の形態学的, 分類学的ならびに分子系統学的研究)

区 分 : 甲

論 文 内 容 の 要 旨

グンバイムシ科 (カメムシ目: カメムシ亜目) は, 農業害虫や緑化樹害虫を含む小型の植食性昆虫の一群である. 大半の種は寄主特異性が高く分布域が狭いので, 植食性昆虫の多様化プロセスを議論する目的に適した材料である. 東アジア産グンバイムシ科は現生種の高い多様性と化石種の特異な形態が知られている. しかしながら, 当該地域では本科の種多様性は十分に解明されていない. したがって, 東アジア産に重点を置いた研究はグンバイムシ科の進化史の解明に重要な位置を占めると思われる. 本研究では, 日本産現生種を中心に東アジア産本科の形態学的, 分類学的ならびに分子系統学的研究を行い, 以下の新知見を得た.

検視標本は, 日本全国での野外調査で得られたものと国内外の主要な研究機関の所蔵個体を用いた. 種の同定は, 原則としてタイプ標本の実物や画像と形態を比較するとともに, ミトコンドリア COI 遺伝子の比較も行った. 形態比較は, 体長, 口吻, 前胸背板, 前翅, 雄生殖節, 把握器などの形質に注目し, 実体顕微鏡, デジタルマイクロスコープを用いて行った. 同定ならびに系統解析を行うために, 179 OTUs の配列を決定, 37 OTUs の配列を GenBank より取得し, 合計 216 OTUs のデータを用いた. ツツジグンバイ属を中心としたグンバイムシ科の分子系統解析は, COI, COII, 16S (ミトコンドリア), 28S (核) の 4 領域を用いた.

1. ミャンマー琥珀から 1 新属 2 新種 (*Burmavianaida* gen. nov., *B. anomalocapitata* sp. nov., and *Burmacader bicoloripennis* sp. nov.) の化石分類群を発見した.
2. *Burmacader bicoloripennis* sp. nov. の保存状態の良好な雄交尾器の記載により, 白亜紀のグンバイムシが現生種と同様の交尾器形態をもつことが示された.
3. 日本と台湾から 2 新属 11 新種の現生分類群を記載した.
4. 現生分類群について, 1 族 1 属 1 亜属 2 種の新参異名を提唱した.
5. 東アジア産現生種に対して 6 新結合を提唱した.
6. 日本から 2 属 8 種の現生分類群を新たに記録した.
7. ズグロナガグンバイ *Agramma (Agramma) nexile* (Drake, 1948) の日本からの記録はエゾナガグンバイ *A. (A.) japonicum* (Drake, 1948) の誤同定であることを確認した.
8. 日本列島と周辺でクスノキ科を利用するツツジグンバイ属は地域と環境ごとに異なる種が生息している.
9. ヘクソカズラグンバイ属 *Dulinius* Distant, 1903 とヘクソカズラグンバイ *D. conchatus* Distant, 1903 を近年侵入した外来分類群として台湾から初記録した.
10. タイから *Eritingis* Drake & Ruhoff, 1962 と *E. recentis* (Drake & Poor, 1937) を初記録した.
11. ラオスから 3 属 4 種の現生分類群を初記録した.
12. グンバイムシ科の 2 亜科 4 族 31 属 69 形態種を対象とした, ミトコンドリア COI, COII,

16S 遺伝子と核 28S 遺伝子を使用した系統解析により，以下の知見が得られた：Acalyptaini Blatchley, 1926 は Tingini Laporte, 1832 に含まれる；ツツジグンバイ属は多系統である；ヤナギグンバイ属 *Metasalis* Lee, 1971，オガサワラグンバイ属 *Omoplax* Horváth, 1912，ヒメグンバイ属 *Uhlerites* Drake, 1927 はツツジグンバイ属に近縁である；ツツジグンバイ属のうち，タブグンバイ亜属 *Norba* Horváth, 1912 とツツジグンバイ亜属 *Stephanitis* Stål, 1873 は多系統である；オガサワラグンバイ属，ツツジグンバイ属，ヒメグンバイ属の大半の種は単系統になり，形態種が同定できる；シャクナゲ亜属 *Hymenanthus* (ツツジ科：ツツジ属 *Rhododendron*) に寄生するツツジグンバイ属の 10 種は単系統にならず，形態種が同定できない。

結果的に，東アジア産グンバイムシ科の形態学的，分類学的ならびに分子系統学的研究は一定の進展が行われた。本研究により，従来 29 属 80 種が知られ，60 年前の分類学的再検討で種多様性のほぼ完全な解明が考えられていた日本産本科は，32 属 95 種となった。ツツジグンバイ属の系統関係の部分的な解明は，本属が単系統のクレードと新たな形態形質によって再分類される必要性を明らかにした。また，単系統にならないツツジグンバイ属の 10 形態種は，浸透交雑か近年の急速な種分化が起こっている可能性がある。

A study on the vector effect of microplastics for Java medaka (*Oryzias javanicus*) and Japanese medaka (*Oryzias latipes*)

高井優生

論文内容の要旨

現在、水環境ではマイクロプラスチック (MP) による汚染が進行しており、MPによる生物への影響解明が喫緊の課題となっている。中でもMPの生体影響としてMPが化学物質の取り込みを促進するベクター効果により、生物への影響が加速されることが注目されている。MPのベクター効果については、そのサイズや濃度等が関連することが予想されているが、殆ど未解明である。本研究ではMPのベクター効果による生体への影響を調べ、MPのサイズおよび濃度がそのベクター効果に与える影響を解明することを目的とした。

まず最初に、ジャワメダカ (*Oryzias javanicus*) を試験魚として、アントラセン (ANT) 球状ポリエチレンMP (PE-MP, 粒径200 μm) または破砕PE-MP (平均粒径211 μm) の共曝露試験を行った。その結果、ANT+破砕PE-MP曝露区で薬物代謝酵素であるCYP1A遺伝子の発現量 (肝臓) が有意に増加していた。また、行動試験によりANT+破砕PE-MP曝露区のジャワメダカは遊泳速度が低下していることも明らかになった。これらの結果より、破砕PE-MPに含まれていた微細なPE-MP粒子のベクター効果によりANTの体内取り込みが促進されたためと考察した。次に、ヒメダカ (*Oryzias latipes*) を試験魚として2- μm ポリスチレンMP (PS-MP) と抗不安薬 (ジアゼパム) の曝露試験を行った。その結果、2- μm PS-MPとジアゼパムの共曝露区においてヒメダカの群れ形成行動が抑制されたことから、2- μm PS-MPとの共曝露によってジアゼパムの影響が増強されたことが考えられた。これらの結果より、MPによるベクター効果はサイズの小さいMPほど影響が強くなることが示唆された。

上記の結果を踏まえて、微細なMPを用いた曝露実験を行った。ANTおよび粒径 2 μm のPS-MPまたは粒径 10 μm のPS-MPを用いてジャワメダカに共曝露試験を行った。その結果、曝露7日目ではANT+2- μm PS-MP区およびANT+10- μm PS-MP区のANT体内濃度は、ANT単独区の約4.2, 2.1倍と有意に上昇し、2- μm および10- μm PS-MPのベクター効果が推定された。ANTおよびPS-MPの1-コンパートメントモデルを用いて解析した結果、10- μm PS-MPよりも小さな2- μm PS-MPではベクター効果が約13倍大きいことが明らかになった。次に、ジャワメダカを試験魚としてANTおよび2- μm PS-MP (低, 中, 高濃度; 25, 50, 100 $\mu\text{g/L}$) の共曝露試験を行った。その結果、ANT体内濃度は曝露期間全体を通してANT単独区と比べてANT+中濃度PS-MP曝露区およびANT+高濃度PS-MP曝露区で高かった。曝露10日目のANT体内濃度はANT単独区, ANT+低濃度PS-MP区, ANT+中濃度PS-MP区, ANT+高濃度PS-MP曝露区でそれぞれ20.6, 20.5, 30.4, 45.1 $\mu\text{g/g}$ であり、PS-MPの水中濃度が高くなるにつれてPS-MPのベクター効果も大きくなることが明らかになった。

以上の結果より、MPのベクター効果によって化学物質の体内濃度が増加して影響が加速されることが明らかになった。また、本モデルを用いて実環境中のANT濃度 (1.6 ng/L) で予測を行った結果、水中の 2- μm PS-MP濃度が 270 $\mu\text{g/L}$ を超えると、ANT体内濃度が遊泳行動に影響を及ぼす濃度にまで達すると予想された。しかし、現在の環境中で微細MP (<3 μm) の濃度は4.2 $\mu\text{g/L}$ 程度であるので、MPのベクター効果が魚類に与える影響は実環境ではまだ極めて微弱であると予想された。

Name : アハメド モハメド オスマン カミス
(AHMED MOHAMED OTHMAN KHAMIS)
Title : Utilization of halophytes as a potential source of pharmaceutical candidates
(医薬品候補の潜在的供給源としての野生塩生植物の利用)

Thesis Summary

Recently, the scientific interest and particularly the economic significance of halophytes have been highly demanding due to the medicinal and nutraceutical potential of its bioactive compounds. The xero-halophyte herbs, *Bassia indica* and *Agathophora alopecuroides*, are deemed to be among the promising sources of natural compounds that need chemical and biological investigation. Non-communicable diseases (NCDs) greatly burden societies and national governments owing to their high mortality rates. They cover a wide range of health issues, such as neurological disorders, cancer, and dermatological conditions. The objectives of this study were; (i) to perform detailed chemical studies on *B. indica* and *A. alopecuroides*, followed by structural characterization of the metabolites using 1D, 2D NMR, and HR-MS analysis; (ii) to investigate the potential of metabolites for the treatment of Alzheimer's disease (AD), cancer, and skin diseases. In this study, classic and modern chromatography were applied and a total of thirty-six compounds were obtained and several among them had promising therapeutic activity.

First of all, the chemical investigation of *B. indica* afforded 25 compounds. Then, we evaluated the inhibition activity of isolates against acetylcholinesterase enzyme, which is known as a target for AD drugs. 6,7-Dihydroxycoumarin and quercetin showed pronounced anti-acetylcholinesterase activity. Additionally, we obtained seven amide alkaloids from *B. indica* and *A. alopecuroides*, and their inhibition activities on AD targets, such as monoamine oxidase type B (MAO-B), β -secretase, phosphorylated tau-protein, and A β -aggregation, were evaluated. *N-trans*-feruloyl-3-methoxytyramine, *N-trans*-feruloyltyramine, *N-trans*-caffeoyltyramine and 3-(4-hydroxy-3-methoxyphenyl)-*N*-[2-(4-hydroxyphenyl)methoxyethyl]acrylamide showed multi-targeting inhibition activity against MAO-B, β -secretase, phosphorylated tau-protein, and anti-aggregation of A β -peptides. Further in-depth *in silico* and modeling analyses (i.e., docking, absolute binding free energy calculations, and molecular dynamic simulation) were carried out to reveal the binding mode of amide alkaloids inside the enzymes MAO-B and β -secretase. The results indicated that the amide alkaloids might be useful in the development of lead compounds for the prevention of neurodegenerative diseases, especially AD.

The second part of the study was aimed to assess the anti-tumor and anti-inflammatory properties of the isolated compounds from *B. indica*. The methanol extract and the isolated triterpene saponins displayed promising anti-inflammatory activity. *N-trans*-feruloyltyramine exhibited significant cytotoxicity against OVK-18 with $IC_{50} = 1.74 \mu\text{g/mL}$, while 6,7-dihydroxycoumarin exhibited a potent inhibition against MCF-7 cells with $IC_{50} = 1.47 \mu\text{g/mL}$. Moreover, two compounds exhibited remarkable cytotoxicity against HCT116, and six compounds exerted potent cytotoxicity against HepG2.

The third part of the study was conducted to gain a detailed view of the protective effect of *A. alopecuroides* in aged and diseased skin. This part of study reports on the isolation and structure elucidation of 3 previously undescribed compounds (glucosylceramide, flavonol triglycoside, and triterpene oleanane saponin), along with 8 known ones from *A. alopecuroides*. Ceramide synthase-3 (CerS3) plays a crucial role

in epidermal hydration and restoration of the skin barrier function; therefore, the influence of *A. alopecuroides* extract and its isolates on the mRNA expression levels of CerS3 in human keratinocyte cells (HaCaT) was evaluated. Among the isolates, isorhamnetin-3-*O*-glucoside, β -sitosterol-3-*O*-glucoside, β -sitosterol, and solysaponin A significantly enhanced the expression levels of CerS3.

In conclusion, the potential utilization of the biomass resources, *B. indica* and *A. alopecuroides*, for the treatment of NCDs were evaluated. Herein, seven novel compounds, including two flavonoids, two amide alkaloids, two oleanane saponins, and one glucosylceramide, were encountered and characterized for the first time. Our study revealed a new scaffold of amide alkaloids for AD treatment, as well as the future development of AD therapies. Furthermore, we provided scientific validation for the anti-inflammatory and anti-tumor activities of *B. indica*. The study results indicated that *A. alopecuroides* is a promising source of candidate compounds with capacity to stimulate epidermal ceramide synthesis and recover aged dry skin in atopic dermatitis and psoriasis. Finally, the chemical and biological properties reported here will be an important first step toward future drug discovery and cosmeceutical applications.

Name : Tae-Hun Hahm

Title : Study on the analytical approach of anthocyanins on intestinal absorption by MALDI-MS imaging technique

(MALDI-MS イメージング法を用いたアントシアニン類の腸管吸収動態解明のための分析化学的研究)

Thesis Summary

Most studies on the physiological effects of food compounds such as anthocyanins have focused on evaluating the bioactivity and their mechanisms *in vitro* and *in vivo*. However, there are few reports on food compounds' bioavailability such as intestinal absorption, blood circulation, and tissue-accumulation in target organs. One of the factors would be considered as the lack of an analytical assay capable of accurate evaluation of their bioavailability. Thus, the present study aimed to clarify the bioavailability such as intestinal absorption, metabolism, and tissue accumulation of food compounds like anthocyanins using *in situ* MALDI-MS imaging technique. The aim of the present study was then to establish a novel MALDI-MS imaging system to visually and quantitatively assess the tissue accumulation of food compounds.

Firstly, *in situ* MALDI-MS imaging method that can visualize intestinal absorption/metabolism dynamics of food compounds was used to evaluate the absorption process of anthocyanins, including an acylated cyanidin (cyanidin-3-(2"-xylose-6"-feruloyl-glucose-galactoside, Cy3XFGG), in rat intestinal tissue. As a result, Cy3XFGG was clearly visualized in rat jejunum tissue sections with 60-min of transport. The present results also exhibited that the MS image and intensity of Cy3XFGG in the jejunum tissue sections were diminished by inhibition of organic anion-transporting polypeptide (OATP) 2B1. This indicates that Cy3XFGG can be absorbed into the intestinal membrane via the OATP 2B1 in its intact form. Moreover, in this study, conjugated Cy3XFGG (glucuronidated, sulfated, methylated, and their combination forms) was not detected in the Cy3XFGG-transported intestine tissue sections, while Cy as a degraded form of Cy3XFGG was slightly visualized in Cy3XFGG-transported tissue sections. Thus, it was demonstrated for the first time that acylated anthocyanins can be incorporated and transported across the intestinal tissue in their intact form with relatively strong resistance against phase I/II metabolism.

Secondly, this study focused on establishing a novel quantification approach for MALDI-MS imaging by applying MS ionizable fluorescent compounds for nondestructive fluorescent monitoring of the sprayed matrix amount, and additives to improve the homogeneity of the matrix crystal. Ferulic acid (FCA), a representative absorbable metabolite of acylated anthocyanins as visualized MALDI-MS, possessing various physiological benefits such as anticancer activities was applied to the quantitative MALDI-MS imaging technique. As a result, among fluorescent reagents (R6G, 7-methoxycoumarin-3-carboxylic acid, naphthalene, and 6-carboxyfluorescein) used in this study, R6G was added to 1,5-DAN solution as MS ionizable fluorescent reagent to compensate matrix spray amount and normalize MS intensity. Furthermore, *O*-DNB was used as a matrix additive to form uniform matrix crystals on tissue sections. At the spraying condition

using R6G in 1,5-DAN solution containing *O*-DNB, reproducibility (RSD = 3.1%) and linearity (0.5–75 pmol/mm², R² = 0.9972) of relative MS intensity of FCA were significantly improved compared to those of conventional cycle-number-fixed spraying (40 cycles, RSD = 31.1%, R² = 0.9349). Then, tissue-accumulated FCA was visually determined to be 3.5, 3.0, and 0.2 μmol/g tissue in rat kidneys at 15, 30, and 60 min after the oral administration (50 mg/kg), respectively. A linear correlation was observed between quantified accumulation levels by the present MALDI-MS imaging and those by LC-MS (R² = 0.9906, n = 3). Therefore, successful quantitative capability of MALDI-MS imaging of tissue-accumulated food compounds was achieved via the formation of fluorescence-assisted reproducible matrix crystals by R6G (the MS normalizing standard) in the 1,5-DAN solution containing *O*-DNB.

In conclusion, the present study has demonstrated that an intact form of acylated anthocyanin can be absorbed into the intestine via OATP 2B1 by *in situ* MALDI-MS imaging, and the MALDI-MS imaging system with fluorescence-assisted spraying method was established as visible and quantitative evaluation technique for the bioavailability of food compounds, such as intestinal absorption, metabolism, and tissue-accumulation. In the future, it is highly expected that the present qMALDI-MS imaging system will be a powerful analytical method to evaluate the bioavailability of functional compounds in the development of functional foods

氏 名 : 福永嵩大

論文題名 : Studies on the Biosynthetic Pathway of Galactose-containing Oligosaccharides in Fission Yeasts
(分裂酵母におけるガラクトース含有糖鎖の生合成機構の解明に関する研究)

区 分 : 甲

論 文 内 容 の 要 旨

分裂酵母の細胞表層ガラクトース(Gal)含有糖鎖は、凝集素タンパク質 Gsf2 との相互作用を介して非性的な凝集を引き起こす。さらに糖鎖末端の Gal に付加するピルビン酸の負電荷により、凝集は抑制される。そのため、分裂酵母は糖鎖中の Gal およびピルビン酸化(Pv)Gal を同種細胞間のコミュニケーションに活用していると考えられる。糖鎖中の Gal は α -1,2、 α 1,3、 β 1,3-結合の 3 つの結合様式で存在し、ゴルジ体内腔に局在する Gal 転移酵素によって付加されるが、詳細な機能については未解明な部分が多くあった。そこで、本研究では糖鎖への Gal 付加を担う Gal 転移酵素の機能および基質特異性の解析を行い、分裂酵母の Gal 含有糖鎖生合成機構の解明を試みた。

1) 分裂酵母の α ガラクトース転移酵素 10 種の基質特異性解析

分裂酵母糖鎖中の α 1,2-および α 1,3-結合の Gal を付加する推定 α ガラクトース転移酵素(GalT)は、分裂酵母ゲノム上に計 10 遺伝子が存在する。当研究室で取得された GalT の 10 重遺伝子破壊株 (Δ 10GalT)に各 GalT 遺伝子を単独で導入した株を作成し、それらの株の糖鎖構造を比較解析することにより各 GalT の基質特異性の解明を目指した。その結果、Gma12、Gmh1、Gmh2、Gmh3、Gmh6、Otg2、Otg3 が単独で Gal 転移活性を示すことが明らかになった。また Gma12 と Gmh6 は O-結合型糖鎖へ、また Gmh1-3 は N-結合型糖鎖へ Gal を付加することがわかった。さらに Otg2、Otg3 は O-結合型糖鎖のマンノース 2 糖に主に活性を示した。しかし α 1,3-GalT の Otg2、Otg3 と高い相同性を持つ Otg1 は、GalT 活性を示さなかった。そこで、Otg1 と α 1,2-GalT(Gma12、Gmh1、Gmh2、Gmh3、Gmh6)を同時に導入した株を作成し、それらの株の糖鎖構造を比較した。その結果、Otg1 は Gmh6 と共発現することによって、Gal 転移活性を示した。以上の結果から、分裂酵母における Gal 鎖には、各糖転移酵素の基質特異性に基づく一定の合成経路が存在することが明らかになった(図 1)。

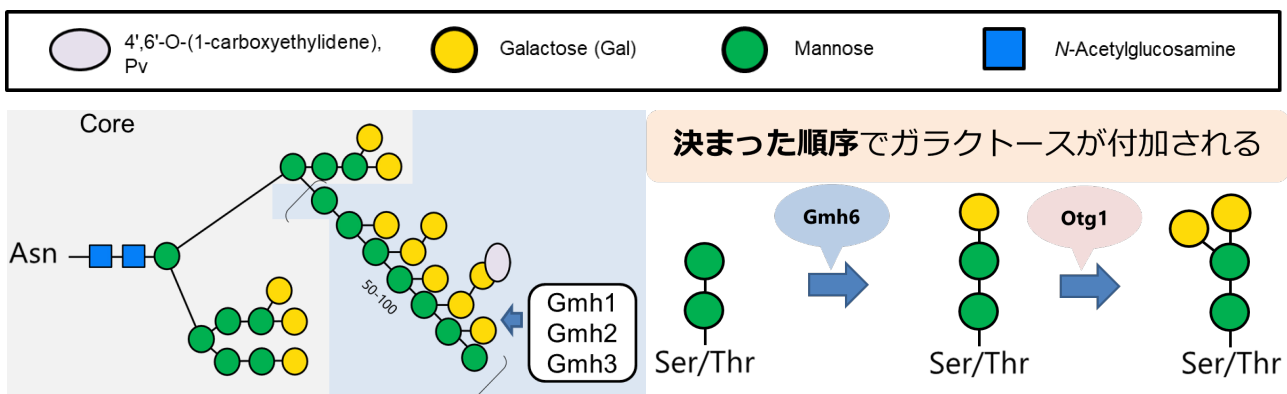


図 1. 分裂酵母における α Gal 転移反応と GalT の基質特異性

2) β 1,3 ガラクトース転移反応の分子メカニズムの解明

β 1,3-結合の Gal 残基は N-結合型糖鎖のみに存在する。また、非性的な凝集反応の抑制に重要なピルビン酸が付加されるのは β 1,3-結合の Gal のみであり、野生株において全ての β 1,3-Gal がピルビン酸の付加を受ける。以上のことから、 β 1,3-結合の Gal は糖鎖のピルビン酸化に重要な分子である。これまで、 β 1,3-結合の Gal 転移反応の分子メカニズムは不明であり、糖転移酵素も未同定であった。先行研究によって分裂酵母の糖鎖中に β 1,3-Gal が付加されない変異株が取得され、 β 1,3-Gal 転移反応に関与する機能未知タンパク質 Pvg2、3、5 が同定された。そこで、PANTHER や CAZy などのデータベースを用いて各タンパク質のドメインを検索したところ、3 つのタンパク質は全て一回膜貫通ドメインを有する典型的なII型膜貫通タンパク質であり、ゴルジ体に局在することが明らかになった。さらに、Pvg3 のみが糖転移酵素に保存されている GT31 ドメインを有していることがわかった。そこで、Pvg3 が Gal 転移酵素であると予想し、活性に重要と考えられるアミノ酸の点変異体(D212、D282)を作製して *pvg3 Δ* に対する機能相補試験を行った結果、これらの変異体は正常にゴルジ体に局在したが、細胞表面のピルビン酸を欠失していた。以上の結果から、Pvg3 が β 1,3-Gal 転移酵素であり、D212 および D282 残基が活性に重要であることがわかった。さらに Pvg2、Pvg5 が Pvg3 のゴルジ局在に関与するかを調べた。その結果、*pvg2 Δ* 、*pvg5 Δ* 株でも Pvg3 はゴルジ体に正常に局在したことから、Pvg2、Pvg5 はゴルジ体内腔で Pvg3 の機能を補助することが予想された。そこで Yeast Two-hybrid 法を用いて Pvg2、Pvg3、Pvg5 各タンパク質の相互作用を調べた結果、Pvg3 と Pvg2 は Pvg5 とのタンパク質相互作用が観察されたため、Pvg5 を中心とした Pvg3-Pvg5-Pvg2 ヘテロ複合体の形成が示唆された。さらに β -結合 Gal ヘピルビン酸付加を担う Pvg1/ピルビン酸転移酵素と Pvg5 が相互作用することが明らかになった(図 2)。以上の結果から、ピルビン酸化 Gal の生合成が Pvg5 を中心としたヘテロ複合体の形成を介して連続的に起こることが示唆された。

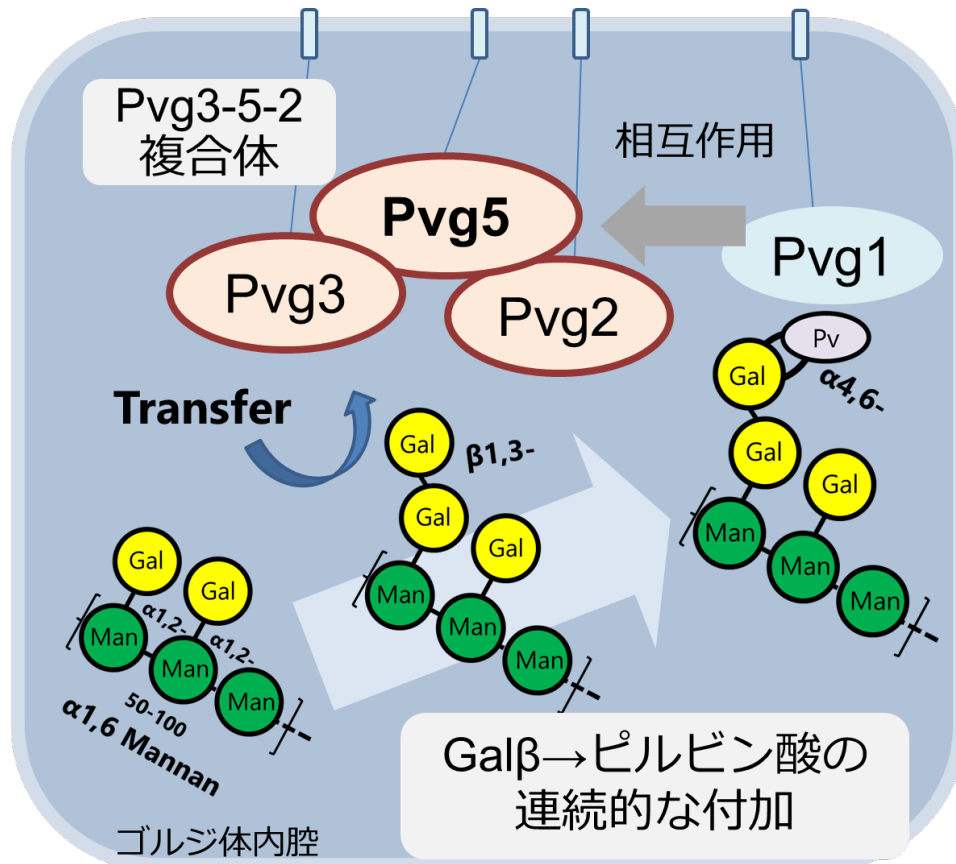


図 2.Pvg5 を中心とした複合体の形成とピルビン酸化 Gal の生合成