

機関番号：14603

研究種目：若手研究（B）

研究期間：2009～2010

課題番号：21770174

研究課題名（和文）

階層縦断的な蛋白質ネットワーク解析技術の構築

研究課題名（英文）

Analysis of hierarchical structure of proteins network

研究代表者

上久保 裕生 (KAMIKUBO HIRONARI)

奈良先端科学技術大学院大学・物質創成科学研究科・准教授

研究者番号：20311128

研究成果の概要（和文）：

シグナル伝達や小胞輸送においては、機能・構造の基本単位となるドメインが、複数連なった蛋白質（マルチドメイン蛋白質）が主要な役割を果たしている。本研究では、マルチドメイン蛋白質が介在する複数蛋白質で構成される蛋白質ネットワークに注目し、階層縦断的に、これらの事象の相互依存関係明らかにすることによって、蛋白質集団の振る舞いを分子論的に理解することを目指した。本研究を通じ、クラスリン被覆小胞輸送、光情報伝達に深く関与するマルチドメイン蛋白質のドメイン配置構造、並びに、各ドメインに対する刺激が誘導するドメイン再配置を明らかにした。さらに、これらの蛋白質について蛋白質集団の振る舞いとドメイン再配置の関連性を示した。

研究成果の概要（英文）：

Concerning signal transduction and intracellular vesicular traffic, multi-domain proteins comprised of several functional domains act a central role in the biological functions. In this work, to elucidate the molecular mechanism of the hierarchical regulation involving multi-domain proteins, domain rearrangement of multi-domain proteins initiated by stimulating each domain, and intermolecular and intermolecular regulation associated with the domain rearrangement were examined by using x-ray scattering and dynamic light scattering. In the results, the multi-domain proteins of GGA involved in vesicular traffic and Ppr in a two component regulatory system exhibit intermolecular dissociation and association of their domains during their function expression, and the domain rearrangements are expected to regulate molecular events of protein ensembles involving the multi-domain proteins.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	2,000,000	600,000	2,600,000
2010年度	1,500,000	450,000	1,950,000
年度			
年度			
年度			
総計	3,500,000	1,050,000	4,550,000

研究分野：生物物理学

科研費の分科・細目：生物科学・生物物理学

キーワード：

X線溶液散乱・クラスリン被覆小胞輸送・マルチドメイン蛋白質・ドメイン再配置

1. 研究開始当初の背景

シグナル伝達や小胞輸送においては、機能・構造の基本単位となるドメインが、複数連なった蛋白質(マルチドメイン蛋白質)が主要な役割を果たしている。我々は、クラスリン被覆小胞輸送に関与するアダプター蛋白質(GGA)の溶液中の動態について、X線溶液散乱法を用い研究を行ってきた。GGAは、マルチドメイン蛋白質であり、ドメイン毎に複数の相互作用蛋白質が存在することが知られている。これまでに、あるドメインへの相互作用蛋白質(Arf)の結合が、GGA蛋白質のドメイン配置構造変化を誘導し、その変化によって、他の相互作用蛋白質の結合能が調節されている可能性を示してきた。

これらの研究を通じて、マルチドメイン蛋白質が関与する系においては、信号の入力に応じて、基本要素であるドメイン内で構造変化が生じ、その後、誘導されるマルチドメイン蛋白質のドメイン再配置によって、他の蛋白質との相互依存関係に変化が生じ、その変化が再びドメインレベルにフィードバックされることで、新たな出力が生み出されているとの考えに至った。つまり、マルチドメイン蛋白質を含む蛋白質集団が織りなす生命活動を理解するためには、「ドメイン内の変化」、「ドメイン配置の変化」、「蛋白質群の解離会合過程」を階層縦断的に理解し関連づけることが本質的であると考えられる。

2. 研究の目的

本研究では、これまでの研究を発展させ、特に、情報伝達や輸送系に見られる、マルチドメイン蛋白質が介在する複数蛋白質で構成される蛋白質ネットワークに注目し、階層縦断的に、これらの事象の相互依存関係明らかにすることによって、蛋白質集団の振る舞いを分子論的に理解することを目指す。

これらの事象は、通常、X線結晶構造解析やNMR等の従来手法が不得手とするものである。特に、マルチドメイン蛋白質は分子量が大きい上、各ドメインの間に構造を持たない領域が存在するため、X線結晶構造解析やNMRを用いた解析は不可能である。また、蛋白質群の離合集散については、これらのドメインや蛋白質は互いに弱い相互作用によって関連づけられ、安定な複合体構造をとらない場合が多く、複合体の単一分散を前提とする、既存の構造解析手法では取り扱いが困難である。そこで、本研究では、動的散乱測定やX線溶液散乱測定法を活用し、複数のドメインからなるマルチドメイン蛋白質の構造や、その動態、さらには、弱い相互作用で関連づけられたマルチドメイン蛋白質を介した蛋白質群の離合集散過程を明らかにすることを通じて、情報伝達や輸送に関わる蛋白質ネットワーク機構を解明する。

3. 研究の方法

本研究では、情報伝達系に関与するマルチドメイン蛋白質として、*Rhodospirillum centenum*由来の光センサー型ヒスチジキナーゼ(Ppr)、クラスリン被覆小胞輸送系に関与するマルチドメイン蛋白質として、アダプター蛋白質GGA(Golgi-localizing, gamma-adaptin ear domain homology, ARF-binding protein)を選び、これらの蛋白質で生じる、外部刺激に対するドメイン再配置変化と分子内・分子間相互作用の調整機構を、動的散乱、X線溶液散乱測定によって解析した。

①全長GGAの発現と精製

GGAは、N末端から順にVHS/GAT/GAEの3つのドメインからなるマルチドメイン蛋白質である。本研究に先立って、ヒト由来のGGA蛋白質を用い、VHSとの相互作用分子結合時に生じるドメイン再配置変化を解析してきた。しかし、先の研究では、全長GGAの精製の困難さから、VHS/GATのみを含む断片を用い研究を行っており、N末端2ドメインで生じるドメイン再配置がC末端ドメイン(GAE)に及ぼす効果について検証することができなかった。さらに、GAT-GAE間には、長いリンカー領域が存在し、この領域に、VHSドメインと分子内相互作用する部位が存在することが知られており、全長での解析が必要不可欠であると判断した。申請期間中に、*Drosophila*由来のGGA(Dro-GGA)が発見され、ヒト由来GGAと同様のドメイン構造を有することが報告された。そこで、本研究では、全長GGAにおける、ドメイン再配置の検証、分子間/分子内相互作用の調節機構を明らかにすることを目的として、全長Dro-GGAの大量培養、精製条件の検討を行った。GST融合蛋白質として発現し、GSTカラムを用いて精製後、PreScission Proteaseを用いた限定分解の結果、1Lあたり、数mgの収量で全長GGAを精製することに成功した。

②Dro-GGAのVHS認識配列の同定

ヒト由来GGAのVHSドメインは、マンノース6リン酸受容体(M6PR)のC末端に存在するAcidic Cluster Di-Leucineモチーフ(ACLL配列)に対し結合性を示す。先の研究では、M6PR由来のACLL配列を含むペプチドを用い、VHSへの結合、それに伴うドメイン再配置を測定した。Dro-GGA由来のVHSは、*Drosophila*における、M6PR相同蛋白質(Lerp)と相互作用することが知られており、Lerp由来のACLL配列を含むペプチド断片を作製した。これに加え、GAT-GAE間のリンカー領域からACLL配列に類する配列を含むペプチドも作製した。

③ACLLペプチド結合に伴うドメイン再配置、および、分子会合の調節機構の解析

②で用意した、ペプチドの結合能の評価、並びに、結合時のドメイン再配置を明らかにするために、動的散乱測定、X線溶液散乱

測定を行った。

④Pprの発色団再構成

Pprは、2つの光センサードメイン（クマル酸を発色団に有するPYPと開環テトラピロールを発色団とするBph）とヒスチジンキナーゼドメインからなるマルチドメイン蛋白質である。我々は、すでにPYPの発色団を再構成に関与する酵素群を共発現することで、PYPのみ発色団を再構成したHolo-Apo体の精製に成功していた。本研究では、2つの光センサードメイン間の調整機構を明らかにすることを目的として、精製したHolo-Apo体にビリベルジンを試験管内で再構成し、2つのセンサードメインに発色団を有するHolo-Holo体を調製することに成功した。

⑤Holo-Holo体とHolo-Apo体の光反応解析

2つのセンサードメイン間の光化学反応の関連性を明らかにするために、④で調製した、Holo-Holo体およびHolo-Apo体の光反応を測定し比較した。この結果、Bphドメインに発色団を導入することによって、PYPドメインの光反応が変化することが見いだされた。

⑥Holo-Holo体・Holo-Apo体の溶液構造比較

⑤で明らかになった、2つの光センサードメインの光反応の調節機構を明らかにするために、Holo-Holo体およびHolo-Apo体のドメイン配置構造をX線溶液散乱によって解析した。

4. 研究成果

①Lerp由来ACLLペプチド添加に伴うDro-GGAの溶液構造変化

Lerp由来ACLLペプチド非存在下、および存在下で、Dro-GGAのX線溶液散乱曲線を測定した。この結果、全長Dro-GGAは、ペプチド非存在下で2量体を形成し、VHSおよびGATが互いに結合した構造を有していることが明らかとなった。この結果は、ヒト由来GGA3のVHS/GAT断片で得られた結果に一致した。さらに、ACLLペプチドを添加したところ、単量体への解離が観測された。さらに、形状予測解析を行った結果、VHSにACLLが結合することによって、VHSとGATが解離することが明らかとなった。この結果から、VHSとLerpとの結合によって、GATで生じる標的蛋白質の結合が調整を受けていることが示唆された。現在のところ、2量体形成部位の同定まで至っていないが、VHSがACLLペプチドと結合することによって、単量体を形成することから、ヒト由来GGAと同様に、VHSが2量体形成部位であることを予測している。

②Dro-GGAの自己会合形成・解離の発見

X線溶液散乱に先立って、動的散乱測定を行ったところ、室温条件下で、時間依存的に凝集体が形成することが明らかとなった。この凝集体は、水に可溶であり、さらに、Lerp由来のACLLペプチドの添加によって、元の状態に戻ることが明らかとなった。ヒト由来

GGAでは、GAT-GAE間にVHSの相互作用部位（ACLLモチーフ）が存在し、VHSとM6PRの結合阻害（自己阻害）に関与していることが示唆されている。Dro-GGAについては、現在まで、このような報告はなされていないが、やはりGAT-GAE間にACLL様のモチーフが存在することから、この領域がVHSドメインに対して自己阻害していることが推測された。そこで、Lerpペプチド存在下、GAT-GAE間ACLLペプチド存在下で、凝集体形成過程を追跡したところ、これらのペプチド存在下では、会合体の形成が阻害されることが明らかとなった。この結果から、GAT-GAE間の領域とVHSが分子間で結合することによって、ポリマー化することが示唆された。GGAは、クラスリン被覆を形成し、膜上に輸送蛋白質を集積する働きを担っている。本研究で発見されたポリマー化は、積み荷蛋白質の集積に関与していると推測している。

②Pprのドメイン再配置による光反応制御

Holo-Holo体とHolo-Apo体の光反応を比較した結果、クマル酸を有する光センサードメインの光反応我、両者で異なることが明らかとなった。この事実は、Holo-Holo体とHolo-Apo体で、2つのセンサードメイン間の相互作用が異なっていることを示唆している。そこで、Holo-Holo体とHolo-Apo体の2つのセンサードメインの相対配置の違いを明らかにするために、X線溶液散乱測定を行った。その結果、両者ともに、2量体を形成しているものの、その溶液構造は大きく異なっていることが明らかとなった。形状予測からは、Holo-Holo体、Holo-Apo体ともに、ヒスチジンキナーゼドメインが2量体形成に関与し、2つのセンサードメインを1組として、これらのドメインが左右対称に配置していることが推測された。Holo-Holo体とHolo-Apo体の比較から、特に、2つのセンサードメインの相対配置の違いが見られ、Bphにビリベルジンが結合することによって、両ドメインが密に接触した配置をとっていることが示唆された。この結果から、両ドメインともに発色団を有することによって、センサードメイン間に何らかの相互作用が生じ、この結果、互いの光反応が調節されていることが明らかとなった。

以上の研究から、クラスリン被覆小胞輸送、光情報伝達に深く関与するマルチドメイン蛋白質のドメイン配置構造が明らかになると同時に、各ドメインに対する刺激がドメイン再配置を誘導し、他のドメインの機能を制御していることが明らかとなった。今後、相互作用蛋白質群存在下で、我々が考案してきた滴定X線溶液散乱測定を行うことによって、ドメイン再配置変化を介して、生理機能（蛋白質集団の振る舞い）をどのように制御しているのか解析していく。

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 8 件) すべて査読あり

1. Shiba R., Umeyama M., Tsukasa S., Kamikubo H., Yamazaki Y., Yamaguchi M., Iwakura M., and Kataoka M. "Systematic alanine insertion reveals the essential regions that encode structure formation and activity of dihydrofolate reductase" *BIOPHYSICS* 7, 1-10 (2011)
2. Tanaka A., Kamikubo H., Kataoka M., Hasegawa Y., and Kawai T. "Size-controlled aggregation of cube-shaped EuS nanocrystals with magneto-optic properties in solution." *Langmuir*, 27, 104-108 (2011)
3. 上久保裕生、山口繁生、片岡幹雄 フォトアクティブイエロープロテインの中性子結晶構造解析、*RADIOISOTOPES*、59、289-297 (2010)
4. Hirota S., Hattori Y., Nagao S., Taketa M., Komori H., Kamikubo H., Wang Z., Takahashi I., Negi S., Sugiura Y., Kataoka M., and Higuchi Y. "Cytochrome c polymerization by successive domain swapping at the C-terminal helix." *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 107, 12854-12859. (2010)
5. Tanaka A., Kamikubo H., Doi Y., Hinatsu Y., Kataoka M., Kawai T. and Hasegawa Y. "Self-assembling Formation and Enhanced Magnetic Properties of Three-dimensional Super-lattice Structures Composed of Cube- and Sphere-shaped EuS nanocrystals" *Chemistry of Materials* 22, 1776-1781. (2010)
6. Kato S., Kamikubo H., Hirano S., Yamazaki Y., and Kataoka M. "Non-local interaction responsible for the tertiary structural formation of Staphylococcal nuclease." *Biophys. J.* 98, 678-786. (2010)
7. Nakagawa H., Kamikubo H., and Kataoka M. "Effect of conformational states on protein dynamical transition." *Biochim Biophys Acta.* 1804, 27-33. (2009)
8. Tanaka A., Hasegawa Y., Kamikubo H., Kataoka M., and Kawai T. "Self-aggregation of magnetic semiconductor EuS nanocrystals." *THIN SOLID FILMS* 518, 870-872. (2009)

[学会発表] (計 46 件)

The 4th International Symposium "Molecular

Science of Fluctuations toward Biological Functions"

Otsu, Japan, 2010年11月30日-12月1日

1. H. Kamikubo (他 2 名) Fluctuation controls enzymatic activity of Staphylococcal nuclease. 12月1日
 2. R. Shiba, H. Kamikubo, M. Umeyama, S. Tsukasa, M. Yamaguchi, Y. Yamazaki, M. Iwakura, M. Kataoka., Classification of the functional element of dihydrofolate reductase by the systematic alanine insertion 12月1日
 3. Y. Kishi, T. Muto, M. Yamaguchi, I. Iijima, Y. Yamazaki, H. Kamikubo, T. Hoshika, M. Kataoka., FRET analysis of structural changes in staphylococcal nuclease 12月1日
 4. Z. Wang, Y. Hattori, S. Nagao, M. Takeda, H. Komori, H. Kamikubo, I. Takahashi, S. Negi, Y. Sugiura, M. Kataoka, Y. Higuchi, S. Hirota., Cytochrome c polymerization by successive domain swapping at the C-terminal helix 12月1日
 5. M. Yamaguchi, Y. Yamazaki, H. Kamikubo, M. Kataoka., Measurements of loop formation in the denatured state of staphylococcal nuclease 11月30日
 6. H. Sawada, H. Kamikubo, Y. Yamazaki, M. Kataoka., The investigation of the relationship between non-local interaction and the effect of single alanine insertion in staphylococcal nuclease 11月30日
- 日本生物物理学会年会, 仙台**
2010年9月20-22日
7. S. Hirota, Y. Hattori, S. Nagao, M. Takeda, H. Komori, H. Kamikubo (他 6 名) Cytochrome c polymerization by successive domain swapping at the C-terminal helix 9月22日
 8. D. Hamada, H. Kamikubo (他 2 名) Intrinsically less-ordered bacterial effectors: A case of EspB from enterohaemorrhagic Escherichia coli 9月22日
 9. Y. Ogawa, H. Kamikubo, (他 4 名) Property of a structural element of SNase-like domain in human p100 9月22日
 10. H. Sawada, H. Kamikubo, Y. Yamazaki, M. Yamaguchi, M. Kataoka., The investigation of the relationship between non-local interaction and the effect of single alanine insertion in staphylococcal nuclease 9月22日
 11. Y. Kishi, M. Yamaguchi, I. Iijima, Y. Yamazaki, H. Kamikubo (他 2 名) FRET

- analysis of structural changes in Staphylococcal nuclease 9月22日
12. C. Ahn, H. Kamikubo, H. Yoshioka, Y. Yamazaki, M. Yamaguchi, M. Kataoka., The role of each residue in the flexible lambda loop of Staphylococcal nuclease on the catalytic activity 9月22日
 13. J. Miura, H. Kamikubo, Y. Yamazaki, M. Yamaguchi, M. Kataoka., Solution structure of the light sensor histidine kinase of Ppr comprised of the PYP and Bph domains 9月21日
 14. M. Naruse, H. Kamikubo (他6名) Solution structural analysis of Drosophila GGA 9月21日
 15. M. Hayashi, Y. Yamazaki, H. Kamikubo, M. Kataoka., Analysis of solution state of the interaction protein of Rc-PYP 9月21日
 16. R. Shiba, H. Kamikubo (他6名) Classification of the functional element of dihydrofolate reductase (DHFR) by the systemic alanine insertion 9月21日
 17. H. Kamikubo, A. Kogasaka, C. Komeda, Y. Yamazaki, M. Yamaguchi, M. Kataoka., Synthesis of an artificial enzyme by implanting the functional elements of SNase 9月21日
 18. M. Yamaguchi, Y. Yamazaki, H. Kamikubo, M. Kataoka., Urea denaturation of staphylococcal nuclease monitored by tryptophan-cysteine distance 9月20日
 19. Y. Yamazaki, H. Kamikubo, M. Kataoka., Substitution effects of basic residues in the photoactive yellow protein of Rhodospirillum rubrum 9月20日
- 日本光生物学協会年会**
大阪, 2010年8月10-11日
20. 山崎洋一, 上久保裕生, 片岡幹雄
Photoactive Yellow Proteinにおける発色団の機能変調 8月10日
- The 4th Shanghai International Conference on Biophysics and Molecular Biology, Shanghai-Jiashan, China, 2010年8月8-11日**
21. H. Sawada, H. Kamikubo, Y. Yamazaki, M. Kataoka., The effect of alanine insertion mutation for folding process 8月9日
 22. R. Shiba, H. Kamikubo (他6名) Extraction of the regions encoded foldability and/or functionability from dihydrofolate reductase by the

systematic alanine insertion 8月9日

日本蛋白質科学会年会

札幌, 2010年6月18日

23. 萩原義久, 井上直和, 浜田大三, 上久保裕生, 平田邦生, 片岡幹雄, 山本雅貴, 伊川正人, 岡部勝, 精子由来蛋白質IZUMO, その構造と受精膜融合での役割
24. 芝るみ, 上久保裕生, 梅山美香, 政さやか, 山口真理子, 山崎洋一, 巖倉正寛, 片岡幹雄, 網羅的アラニン挿入変異解析法を用いたジヒドロ葉酸還元酵素の機能発現及び構造形成領域の抽出

生命物質構造解析研究会

東海村, 2010年3月25日

25. 上久保裕生, 中性子結晶構造解析による蛋白質分子内プロトン移動機構の解明
分子研研究会「拡がるロドプシンの仲間から“何がわかるか” “何をもたらすか”」

岡崎, 2010年3月23-24日

26. 上久保裕生, 分子内プロトン移動: Photoactive Yellow Proteinの水素結合構造から何がわかるのか 3月24日

The 3rd International Symposium on "Molecular Science of Fluctuations toward Biological Functions"

名古屋大学, 名古屋, 2009年12月20-21日

27. R. Shiba, H. Kamikubo, M. Umeyama, S. Tsukasa, Y. Yamazaki, M. Yamaguchi, M. Iwakura, M. Kataoka, Extraction of the regions encoded foldability and/or functionability from dihydrofolate reductase by the systematic alanine insertion 12月21日
28. M. Yamaguchi, Y. Yamazaki, H. Kamikubo, M. Kataoka, Local structure characterization of staphylococcal nuclease by lifetime measurement of tryptophan triplet state 12月21日
29. M. Onitsuka, H. Kamikubo, Y. Yamazaki, M. Kataoka, The properties required for the binding before folding mechanism of the intrinsically disordered mutants of staphylococcal nuclease 12月20日
30. H. Sawada, S. M. Budamagunta, H. Kamikubo, Y. Yamazaki, M. Yamaguchi, C. J. Voss, M. Kataoka, Structural characterization of the intrinsically disordered mutants of staphylococcal nuclease by electron paramagnetic resonance spectroscopy 12月20日
31. Y. Ogawa, H. Kamikubo (他4名) Extraction of the structural element of SNase-like domain in human p100 by alanine insertion analysis 12月20日

日本中性子科学会年会

東海村, 2009年12月9-10日

32. 上久保裕生、中性子結晶構造解析による蛋白質中の低障壁水素結合の発見 12月9日

The 1st NCTU-NAIST Workshop on "Molecular/Nano Science" Taiwan, 2009年11月11-13日

33. S. Yamaguchi, H. Kamikubo, M. Kataoka, Low barrier hydrogen bond in photoactive yellow protein and its role in photoreaction 11月11日
34. H. Sawada, M. S. Budamagunta, H. Kamikubo, Y. Yamazaki, M. Yamaguchi, J. C. Voss, M. Kataoka, Structural characterization of the intrinsically disordered mutants of staphylococcal nuclease by electron paramagnetic resonance spectroscopy 11月11日

日本生物物理学会年会

徳島, 2009年10月30日-11月1日

35. H. Yoshioka, S. Yamaguchi, H. Kamikubo, Y. Yamazaki, M. Yamaguchi, M. Kataoka, Crystallographic study of the alanine insertion mutants of Staphylococcal nuclease 11月1日
36. A. Kogasaka, H. Kamikubo, M. Onitsuka, Y. Yamazaki, M. Yamaguchi, M. Kataoka, Attempt to create an artificial functional protein by exchange of functional elements 11月1日
37. K. Saito, H. Kamikubo, Y. Yamazaki, M. Yamaguchi, M. Kataoka, Direct structural modulation of the structure element of SNase by using the azobenzene linkage 11月1日
38. M. Onitsuka, H. Kamikubo, Y. Yamazaki, M. Kataoka, α -value analysis of induced folding: The role of the ligand binding in induced folding of disordered staphylococcal nuclease mutant 11月1日
39. H. Sawada, S. M. Budamagunta, H. Kamikubo, Y. Yamazaki, M. Yamaguchi, C. J. Voss, M. Kataoka, Structural characterization of the intrinsically disordered mutants of staphylococcal nuclease by electron paramagnetic resonance spectroscopy 11月1日
40. R. Shiba, H. Kamikubo, M. Umeyama, S. Tsukasa, Y. Yamazaki, M. Yamaguchi, M. Iwakura, M. Kataoka, Extraction of the regions encoded foldability and/or functionability from dihydrofolate reductase by the systematic alanine insertion 11月1日
41. Y. Ogawa, H. Kamikubo (他4名) Extraction of the structural element

of SNase-like domain in human p100 by alanine insertion analysis 11月1日

42. Y. Yamazaki, N. Ota, H. Kamikubo, M. Kataoka, Interaction mechanism of the photoactive yellow protein of the Rhodobacter capsulatus 10月31日
43. Y. Hamaguchi, Y. Yamazaki, H. Kamikubo, M. Kataoka, The low-temperature spectroscopy of Rc-PYP 10月31日
44. K. Matsumoto, Y. Yamazaki, H. Kamikubo, M. Kataoka, Analysis of the different properties in two PYPs by use of chimera proteins 10月31日
45. S. Yamaguchi, H. Kamikubo (他4名) Low-barrier hydrogen bond in photoactive yellow protein 10月31日
46. H. Kubo, Y. Yamazaki, H. Kamikubo, M. Kataoka, Light dependent enzyme activity control by use of interaction of the Rc-PYP 10月30日

生体分子科学討論会

北海道大学, 札幌, 2009年6月19-20日

47. 片岡幹雄、上久保裕生、山口繁生、イェロープロテインの低障壁水素結合の形成とその役割 6月19日

〔図書〕(計2件)

1. 上久保裕生、共立出版「入門 構造生物学」編集：加藤龍一 2章3節分担 p.34-45 (2010)
2. M. Kataoka and H. Kamikubo, Springer "Structure of the photointermediate of photoactive yellow protein and the propagation mechanism of structural change." in "Water and Biomolecules" (eds. by K. Kuwajima, Y. Goto, F. Hirata, M. Kataoka and M. Terazima) p.137-147(2009)

〔産業財産権〕

○出願状況 (計0件)

○取得状況 (計0件)

〔その他〕

ホームページ等

<http://mswebs.naist.jp/LABs/kataoka/index.html>

<https://sites.google.com/site/kmkbhp/home>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

上久保 裕生 (KAMIKUBO HIRONARI)

奈良先端科学技術大学院大学・物質創成科学研究所・准教授

研究者番号：20311128