

平成 27 年 6 月 10 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24380054

研究課題名(和文)食品関連酵素の可動ループ機能の解明

研究課題名(英文)Elucidation of mobile loop functions in food-related enzymes

研究代表者

三上 文三(Mikami, Bunzo)

京都大学・(連合)農学研究科(研究院)・教授

研究者番号：40135611

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,700,000円

研究成果の概要(和文)：タンパク質の機能はループ領域の構造変化によって発揮されることが多い。食糧関連酵素の機能に重要な可動ループの機能を解明するために、 $\beta$ -アミラーゼとアルギン酸リアーゼの基質の取り込みと生成物の放出に重要な可動ループの構造と機能をアミノ酸変異体を利用して解析した。プロテイングルタミナーゼのプロ領域の変異体であるA47QとA47Eの構造解析によって本酵素の活性ポケット内では逆反応が可能であることを明らかにした。トランスグルタミナーゼについてはプロ領域の24残基のペプチドが酵素活性を阻害することを示し、このペプチドと成熟型トランスグルタミナーゼとの複合体のX線結晶構造解析を行った。

研究成果の概要(英文)：The functions of proteins are usually expressed by conformational changes in loop regions. We have investigated the mobile loops in food-related enzymes that are used in food industry. The mobile loops in the active sites of  $\beta$ -amylase and alginate lyase that are important for incorporation of substrate and release of product are analyzed by X-ray crystal analyses of their mutant enzymes. The x-ray analysis of the mutants of pro protein-glutaminase (A47Q, A47E) showed that this enzyme can catalyze the reverse reaction in its catalytic pocket. The 24mer peptide derived from pro-region of transglutaminase inhibited the enzyme. We have determined the structure of the enzyme/peptide complex by x-ray analysis.

研究分野：農芸化学

キーワード：応用構造生物学 タンパク質工学 酵素工学 X線結晶構造解析 酵素反応機構

## 1. 研究開始当初の背景

申請者は最近 15 年間に数多くの食糧関連酵素および食糧タンパク質の立体構造を明らかにしてきた。その結果、これらのタンパク質に存在する可動ループ部分とそのタンパク質の機能に大きく関わっていることが明らかになり、タンパク質中の可動ループ部位の検出、その構造と機能の解明、可動ループの構造変化のメカニズムの解明および新たな可動ループの設計についての研究が必要であることを痛感した。可動ループ部分の理解なくしては新機能を有するタンパク質の設計は不可能であると考えている。各可動ループはそれぞれのタンパク質の中で特有の機能を担い、その構造的形態も様々である。これらの可動ループは X 線結晶構造解析によりその存在が始めて明らかになり、主な構造研究手段は現在のところ X 線結晶構造解析以外にない。X 線結晶構造解析は元来、結晶内の全てのタンパク質分子の時間平均構造を与えるものであり、可動ループの構造変化を探るためには様々な条件での結晶構造解析が必要である。また、結晶中での分子の配置には制限があり、可動部位およびその周辺が隣接分子との相互作用に関わる場合には可動部位の構造変化を見ることは困難であり、可動部位が自由に動くことのできる空間配置を持つ結晶を調製する必要がある。このような理由によりタンパク質の機能の担い手である可動ループに関する研究は立ち遅れている。本研究は結晶構造解析を単に酵素の構造を決定する手段としてではなく、結晶中の酵素反応を直接見る方法、つまり酵素の機能解析法として用いる点で特色がある

## 2. 研究の目的

本研究では食糧関連酵素として アミラーゼ、アルギン酸リアーゼ、プロテイングルタミナーゼおよびトランスグルタミナーゼを取り上げ、3 年間でこれらの酵素の可動ループの構造と機能を徹底的に解明し、それぞれの酵素の可動ループのタンパク質工学を可能にし、これらの酵素の機能解析と新機能酵素の設計に役立てることを目的とする。これらの酵素は実際に食品産業において用いられているか、これから用いられる酵素であり、その機能強化が必要とされていることから、本研究の成果は直ちに応用研究に役立つものである。アミラーゼとアルギン酸リアーゼについては基質の取り込みと生成物の遊離に重要なループの解析を行う。プロテイングルタミナーゼとトランスグルタミナーゼについてはプロ領域に存在する活性阻害ループの改変を利用した触媒反応機構の構造的解析を行う。

### (1) アミラーゼ

アミラーゼはデンプンからマルトースの工業的生産に不可欠な酵素であり、ダイズ、オオムギ、*B. cereus*、*B. flexisus* 由来の酵素の立体構造が申請者らにより明らかにされ

ている[1,2]。本酵素は( / )<sub>8</sub>バレルを基本骨格とする分子量 56,000 のタンパク質であり、アミラーゼファミリーの酵素とは異なる構造を有している。ダイズ酵素の触媒残基は Glu186 (酸触媒) と Glu380 (塩基触媒) であり、サブサイト-1 と +1 の間に位置し、グリコシド結合の加水分解によりデンプンの非還元末端よりマルトースを遊離する。本酵素の活性部位には Gly96 から Asn104 までの 9 残基のフレキシブルループと Asn340 から Glu345 までの 6 残基のインナーループの 2 種類の可動ループが存在し、これらが順に動いて酵素反応が進行すると考えられている。ループの動く範囲はフレキシブルループで約 12Å、インナーループで約 4Å である。これら 2 箇所の可動ループは アミラーゼにおいて高度に保存されている部位であり、本酵素の活性に不可欠である。インナーループ部分の中心残基である Thr342 の変異体の機能解析によって、インナーループの構造変化は基質の切断によって引き起こされ、アポ型ではサブサイト-1 のグルコース残基を固定し、触媒残基の Glu186 を安定化すること、プロダクト型では生成物の遊離を促進するが、サブサイト+1 のグルコース残基との相互作用は維持し、基質の連続的な分解に役立つことが推定されている[1]。一方、フレキシブルループはより大きな構造変化を起こし、閉じた状態で触媒部位を溶媒と遮断し、ループ上の Asp101 と Val199 の側鎖がそれぞれサブサイト-2 と +2 のグルコース残基と相互作用して基質を固定すると考えられている。また、ループが閉じた状態では生成物のマルトースは遊離できず、フレキシブルループの開閉は酵素反応に同期していると推定される。本研究では、これらのループが結晶中で自由に動くことのできるダイズ アミラーゼの三方晶の結晶を用い、結晶中での酵素の挙動を基質濃度と pH を変数として徹底的に調べ、本酵素のループ開閉の機構と触媒機構の全容を明らかにする。

### (2) アルギン酸リアーゼ

アルギン酸リアーゼは海藻および微生物の生産する酸性多糖であり、マンヌロン酸とグルクロン酸から構成されている。申請者らはスフィンゴモナス属細菌由来のマンヌロン酸部位を選択的に切断するアルギン酸リアーゼ A1-III の立体構造を決定し、本酵素が( / )バレルの基本骨格を持つこと、生成物との複合体の構造解析からその触媒残基が Tyr246 であること、本酵素中の約 30 残基から成るリッドループ部分が基質複合体形成時に最大 12 Å 動き、酵素活性に関わることを明らかにした[3]。リッドループはヘリックスの途中から折れ曲がり活性部位を覆う。リッドループの動きは結晶内で、このループが動ける空間群の結晶を用いることで初めて明らかにすることができた。本研究では基質との複合体の超高分解能 X 線結晶構造解析を行い、触媒残基である Tyr246 の荷

電状態を明らかにすることを試みる。

### (3) プロテイングルタミナーゼとトランスグルタミナーゼ

プロテイングルタミナーゼ (PG) はタンパク質表面のグルタミン残基をグルタミン酸に変換する酵素であり、食品タンパク質の物性改善への応用が期待されている。申請者らはアミノエンザイムとの共同研究により、その立体構造を始めて解明した。また、本酵素プロ型の構造解析を行い、その構造も明らかにしている。一方、微生物由来のトランスグルタミナーゼ (MTG) はタンパク質間の架橋反応を触媒する分子量5万の酵素で、すり身やハムなどの食品タンパク質の物性改善に幅広く使用されている。トランスグルタミナーゼについても、アミノエンザイムとの共同研究により、プロ型不活性型の酵素とプロ配列が一部残存している中間型の構造解析を行っている。PGとMTGの全体構造は全く異なるが、触媒残基のシステイン周辺の構造には類似性がある。成熟型MTGの立体構造は既に明らかにされているが、基質がタンパク質であるために酵素・基質複合体の構造解析は未だ報告されていない。両者ともに活性部位周辺で可動性ループは検出されていないが、これらの酵素のプロ体においてループの一部 (PG) およびヘリックス (MTG) が活性部位クレフトを覆い、酵素を不活性型にしていることが推定されている。そこで、これらの酵素のプロ体の変異体を系統的に作製し、その変異体の構造解析を行うことによって、これらの酵素の触媒機構を明らかにする。PGについては、阻害ループ上のAla47をGlnに変換したプロ酵素の解析結果をごく最近明らかにしている[4]。MTGについてはプロ領域のペプチドを用い、成熟型酵素との相互作用解析を行う。

## 3. 研究の方法

### (1) アミラーゼのループの解析

**ダイズ** アミラーゼの結晶は現在1.0 Å分解能まで解析できることを明らかにしている。このことは異方性温度因子と水素原子の位置の精密化を行うことにより高精度で構造が精密化できること示している。そこで、フレキシブルループおよびインナーループ上の変異体についてマルトース (生成物) を基質アナログとして用い、マルトース濃度を変化させて回折データを収集し、マルトースとそれぞれのループの位置の占有率と精密化することによってループの状態変化を正確に決定する。同様の実験をループレス酵素、ループ上の基質との相互作用に重要な残基であるAsp101とVal99の変異体とループのヒンジ部分の残基であるGly96、Gly97とIle102の変異体であるG96A、G96S、G96V、G97A、G97S、G97Vについて行い、変異のループの動きに対する影響を詳しく検討した。インナーループについてはT342S、T342AとT342Gの変異体の測定を行った。変異体の作

成および結晶化の実験には京都大学農学研究科の修士1年生(予定)の尾藤浩高と農学部4年生1名が担当した。

### (2) アルギン酸リアーゼ

アルギン酸リアーゼ A1-III の結晶化は比較的容易であるが、リッドループが結晶中で動くことのできる結晶は斜方晶の結晶のみであり、凍結状態では基質が酵素から解離する。従って、まず凍結条件の検討を行い、Y246FおよびH192Aの不活性変異体と基質との複合体の高分解能X線結晶構造解析を完成する。

### (3) プロテイングルタミナーゼ (PG)

PGについてはプロ型の構造解析を進め、その変異体の結晶構造から酵素の反応機構を明らかにすることを試みている。成熟型PGの立体構造は1.1 Å分解能で解析を終了し (PDB: 2ZKQ) プロ型の構造解析も1.5 Å分解能で行っている。成熟体の活性ポケットは狭く、その底には触媒残基と考えられるCys156 (成熟体での番号は42) が配置され、基質タンパク質のGln側鎖がこのポケットに入り込み、Glu側鎖に変換されると考えられている。阻害ループはこのポケットを覆い、Cys156とはプロ体のAla47が3.5 Åの距離で対面している。申請者らはごく最近、このAla残基をGlnに置換したGln47のカルバミド基がCys156のS原子と共有結合を形成することを明らかにした [4]。そこで、このAla47をGlu、Asp、Asn、Leu、Lysに変異した変異体を作成し、各変異体の高分解能X線結晶構造解析を行う。本研究は京都大学農学研究科の修士2年生(予定)の牧由起子と農学部4年生1名が担当した。

### (4) トランスグルタミナーゼ (MTG)

MTGの中間型およびプロ型の構造解析の結果から、プロ領域のヘリックス構造をとっている部分が活性部位のクレフトにはまり込込むことによってプロ体が不活性になることが示されている。中間型はプロ領域の阻害ヘリックスが非共有結合状態で残存しており、成熟体よりも熱や酸化に対して安定な性質を持つ。中間型は成熟型と同程度の活性を有しているため、この阻害ヘリックスは基質存在下では解離すると考えられている。触媒残基と考えられるCys140と阻害ヘリックスとの距離は約6 Åあり、PGのように基質アナログとして作用してはいない。そこで、触媒残基のCys140に最も近い阻害ヘリックス上のAsn60をより大きな残基に系統的に変異してその成熟酵素との相互作用を解析し、それぞれの変異体のX線結晶構造解析を行う。本研究は京都大学農学研究科の修士2年生(予定)の森光平が担当した。

## 4. 研究成果

### (1) アミラーゼのループの解析

#### インナーループの機能解析

フレキシブルループに対してインナーループはより低濃度のマルトース濃度に依存して構造変化し、その構造変化はマルトース

のサブサイト+1 と+2 への結合に一致してる。インナーloop上の中心残基である Thr342 の変異体 (T342A, T342S, T342V) では、それぞれ野生型の 0.06%, 0.27%, 7.7%の活性を示す。高濃度マルトース存在下の結晶構造からそれぞれの変異体に応じて構造が固定されていることが明らかにされた。これらの変異体のフレキシブルloopの構造変化は野生型と同様であるがインナーloopの構造は T342V ではプロダクト型に固定されているが、T342S ではアポ型をとり、T342A では両方の構造をとる (図 1)。これらの結果は Thr342

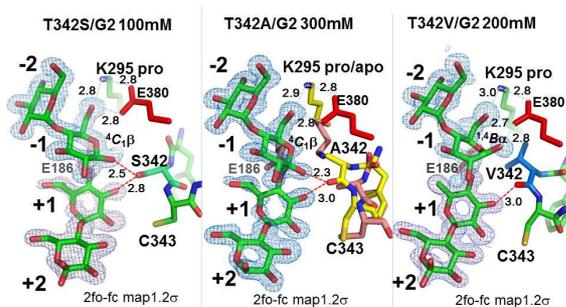


図 1 . T342 変異体とマルトース複合体の構造 インナーloopは T342S ではアポ型の、T342V ではプロダクト型の構造をとり T342A では両方の構造をとる。

の場合だけインナーloopの正しい構造変化が生じることを示唆し、Thr342 の C が無ければプロダクト型になれず、O が無ければアポ型に戻れないことを示している。変異体の酵素活性の低下からインナーloopの構造変化は本酵素の活性発現に非常に重要であり、両方の構造をとる T342A の活性低下が著しいことは、基質の加水分解においてアポ型からプロダクト型への構造変化が順次生じる必要があることを示唆している。

マルトースの環構造変化の pH 依存性

ダイズ -アミラーゼのマルトース複合体では pH を変化させるとマルトースの結合がサブサイト -2~-1、+1~+2 から -2~-1、+2~+3 へ変化することが示されている。この時、-1 サイトに結合したグルコース残基はポート型からイス型へ変化することが知られている。そこで異なる pH で生成したマルトース複合体の高分解能構造解析を行ったが、pH 変化に対応するマルトースの結合サイトと環構造の変化について、再現性のある結果は得られなかった。このことは凍結による pH の変化が大きく、凍結結晶を用いた実験では pH 変化を調べるのが困難であることを示唆した。そこで現在、キャピラリー封入結晶を用いた非凍結での実験によりデータの収集を行っている。

## ( 2 ) アルギン酸リアーゼ

アルギン酸リアーゼの触媒残基の変異体 (H192A と Y246F) 結晶に 4 糖のポリマンヌロン酸をソーキングして作成した複合体の回折データの収集をキャピラリー法で

SPring-8 (BL38B1) で行い、本酵素の基質複合体の構造を明らかにした。その結果、本酵素の活性部位上部に存在する 32 残基から成るリッドloopの構造変化を捉えることができた。リッドloopは基質との結合と触媒残基である Tyr246 の活性化に關与していることを明らかにした。

## ( 3 ) プロテイングルタミナーゼ (PG)

本酵素の反応機構を理解して、より高機能な酵素の設計を行うためには本酵素と基質との複合体の構造解析が不可欠である。しかし、PG の基質はタンパク質であり、複合体結晶の調製が困難であることが予想された。申請者らは成熟型とプロ型の PG の構造を決定し、プロ型酵素で、基質であるタンパク質と同様の構造をとっているプロ領域のloop上の Ala47 の変異体 A47Q の構造を二種類 (A47Q-1 と A47Q-2) 決定して、A47Q-1 の結晶では Gln47 の側鎖は活性ポケットに入り込み、ミカエリス複合体型の酵素-基質複合体を形成していた。一方、A47Q-2 では Gln47 の側鎖はポケットの底に位置する触媒残基の Cys156 と S-アシル共有結合中間体を形成することを明らかにしている。PG の活性部位はトランスグルタミナーゼやシステインプロテアーゼと同様に Cys、His、Asp のトライアッドが保存され、その触媒反応にも共通性が認められている。PG の場合、タンパク質の Gln 側鎖を基質として認識し、S-アシル中間体を水分子が攻撃して生成物として Glu 側鎖を生じる。A47Q から A47Q-1 と A47Q-2 の生成条件について種々の結晶化を行って検討した結果、結晶化試薬にアンモニア塩を含む場合は A47Q-1 (ミカエリス複合体型) の構造をとり、アンモニア塩を含まない場合は A47Q-2 (S-アシル共有結合中間体) の構造をとることが明らかになった。更に、A47E の結晶構造を検討した結果、A47Q の場合と同様に、結晶化試薬にアンモニア塩を含む場合は A47Q-1 (ミカエリス複合体型) と同様の構造をとり、アンモニア塩を含まない場合は A47Q-2 (S-アシル共有結合中間体) と同様の構造をとることが判明した。以上の結果は A47Q でも A47E でもアンモニア塩を含む場合は、A47Q のミカエリス複合体型の構造が得られ、アンモニア塩を含まない場合は S-アシル共有結合中間体の構造が得られることを示し、本酵素の活性部位では A47Q と A47E が平衡状態で存在していることを示唆している。つまり、活性部位の構造を見る限り、本酵素反応の逆反応を進行させることは容易であると考えられる。本酵素の逆反応が遅いのは、活性ポケットの入口の残基が、反応の方向をコントロールしている可能性が大きいと考えられる。今後、活性ポケットの入口に存在して基質タンパク質との相互作用に關係すると考えられる、Asp54、Ser195、Ser289 の各残基の変異体の作製と機能解析および結晶構造解析を進めていく予定である。

#### (4) トランスグルタミナーゼ (MTG)

MTGの中間型およびプロ型の構造解析の結果から明らかにされた、活性部位のクレフトにはまり込込むプロ領域のヘリックス領域の配列を含む24残基のペプチドを合成し、このペプチドと成熟型MTGとの相互作用について調べた。その結果、このペプチドは成熟型MTGの酵素活性を阻害し、その阻害形式は拮抗型であることが推定された。また、このペプチドのCDスペクトルを測定した結果、ランダム構造に近いと推定され、MTGとの相互作用によってプロ領域と同様のヘリックス構造をとり、MTGの活性部位に結合すると推定された。このことを証明するためにペプチドと成熟型MTGとの混合物を結晶化し、2.4分解能で構造の精密化を行った。その結果、本酵素の非対称単位には2分子のMTGが存在し、それぞれにペプチドが結合し、その構造はプロ型のプロ領域のヘリックス領域とほぼ一致することが明らかになった。このことは、本ペプチドを利用してMTGと基質タンパク質との複合体を形成し、その構造を明らかにすることが出来ることを示唆している。そこで、現在、触媒残基のCys110に最も近いペプチド上のAsn23をGlnに置換したペプチドを用いて複合体の形成とその構造解析を試みている。

#### <引用文献>

- Y.N. Kang, A. Tanabe, M. Adachi, S. Utsumi, B. Mikami: Structural analysis of threonine 342 mutants of soybean beta-amylase: role of a conformational change of the inner loop in the catalytic mechanism. *Biochemistry*, **44**, 5106-5116 (2005).
- Y.N. Kang, M. Adachi, S. Utsumi, B. Mikami: The roles of Glu186 and Glu380 in the catalytic reaction of soybean beta-amylase. *J. Mol. Biol.*, **339**, 1129-1140 (2004).
- K. Murata, S. Kawai, B. Mikami, W. Hashimoto: Superchannel of bacteria: biological significance and new horizons. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, **72**, 265-77 (2008).
- R. Hashizume, Y. Maki, K. Mizutani, N. Takahashi, H. Matsubara, A. Sugita, K. Sato, S. Yamaguchi, B. Mikami: Crystal structures of protein-glutaminase and its pro forms converted into enzyme-substrate complex. *J. Biol. Chem.*, **286**, 38691-38702 (2011).

#### 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 10件)

Maruyama N., Goshi T., Sugiyama S.,

Niiyama M., Adachi H., Takano K., Murakami S., Inoue T., Mori Y., Matsumura H., Mikami B. Preliminary X-ray analysis of the binding domain of the soybean vacuolar sorting receptor complexed with a sorting determinant of a seed storage protein. *Acta Crystallogr. Sect. F Struct. Biol. Cryst. Commun.*, 査読有 **71**, 132-135 (2015).

Takase R., Mikami B., Kawai S., Murata K., Hashimoto W. Structure-based conversion of the coenzyme requirement of a short-chain dehydrogenase/reductase involved in bacterial alginate metabolism. *J. Biol. Chem.*, 査読有 **269**, 33198-33214 (2014).

Masuda T., Zhao G., Mikami B. Crystal structure of class III chitinase from pomegranate provides the insight into its metal storage capacity. *Biosci Biotechnol Biochem.*, 査読有 **79**, 45-50 (2014).

Masuda T., Mikami B., Tani F. Atomic structure of recombinant thaumatin II reveals flexible conformations in two residues critical for sweetness and three consecutive glycine residues. *Biochimie*, 査読有 **106**, 33-38 (2014).

Masuda T., Momoji K., Hirata T., Mikami B. The crystal structure of a crustacean prophenoloxidase provides a clue to understanding the functionality of the type 3 copper proteins. *FEBS J.*, 査読有 **281**, 2659-2673 (2014).

Kobayashi J., Yoshikane Y., Yagi T., Baba S., Mizutani K., Takahashi N., Mikami B. Structure of 4-pyridoxolactonase from *Mesorhizobium loti*. *Acta Crystallogr. Sect. F Struct. Biol. Commun.*, 査読有 **70**, 424-432 (2014).

Hashimoto W., Maruyama Y., Nakamichi Y., Mikami B., Murata K. Crystal structure of Pedobacter heparinus heparin lyase Hep III with the active site in a deep cleft. *Biochemistry*, 査読有 **53**, 777-786 (2014).

Prak K., Mikami B., Itoh T., Fukuda T., Maruyama N., Utsumi S. Purification, crystallization and preliminary crystallographic analysis of soybean mature glycinin A1bB2. *Acta Crystallogr. Sect. F Struct. Biol. Cryst. Commun.*, 査読有 **69**, 937-942 (2013).

Mizutani K., Tsuchiya S., Toyoda M., Nanbu Y., Tominaga K., Yuasa K., Takahashi N., Tsuji A., Mikami B. Structure of  $\alpha$ -1,4-mannanase from the

common sea hare *Aplysia kurodai* at 1.05 Å resolution. *Acta Crystallogr. Sect. F Struct. Biol. Cryst. Commun.*, 査読有 68, 1164-1169 (2012).

Mikami B., Ban M., Suzuki S., Yoon H.J., Miyake O., Yamasaki M., Ogura K., Maruyama Y., Hashimoto W., Murata K. Induced-fit motion of a lid loop involved in catalysis in alginate lyase A1-III. *Acta Crystallogr. Sect. D Biol. Crystallogr.*, 査読有 68, 1207-1216 (2012).

〔学会発表〕(計 13 件)

三上文三 他 4 名、アミラーゼ/マルトース複合体結晶構造の pH 変化、2015 年度農芸化学会大会、2015 年 3 月 28 日、岡山大学津島キャンパス

永吉 恵美 他 4 名、麹菌 *Aspergillus oryzae* 由来グルコアミラーゼの X 線構造解析、2015 年度農芸化学会大会、2015 年 3 月 28 日、岡山大学津島キャンパス

榊田 哲哉 他 15 名、甘味タンパク質ソーマチンの連続フェムト秒結晶構造解析、2015 年度農芸化学会大会、2015 年 3 月 28 日、岡山大学津島キャンパス

中道 優介 他 4 名、連鎖球菌による哺乳類細胞外マトリクス(グリコサミノグリカン)の分解:不飽和グルクロニルヒドロラーゼの反応機構、2015 年度農芸化学会大会、2015 年 3 月 28 日、岡山大学津島キャンパス

三上文三 他 5 名、X 線結晶構造解析によるダイズ -アミラーゼの反応機構の解明、2014 年度農芸化学会大会、2014 年 3 月 28 日、明治大学生田キャンパス

増田 太郎 他 3 名、新規フェノールオキシダーゼの立体構造が示唆するタイプ 3 銅蛋白質の機能分化について、2014 年度農芸化学会大会、2014 年 3 月 28 日、明治大学生田キャンパス

橋本 渉 他 5 名、新規フェノールオキシダーゼの立体構造が示唆するタイプ 3 銅蛋白質の機能分化について、2014 年度農芸化学会大会、2014 年 3 月 29 日、明治大学生田キャンパス

尾藤浩高 他 5 名、*Geobacillus* 属由来の糖転移酵素のオリゴ糖複合体の結晶構造、日本農芸化学会関西支部第 483 回講演会、2014 年 2 月 1 日、京都大学楽友会館

三上文三 他 5 名、X 線結晶構造解析によるダイズ -アミラーゼの反応機構の解明、2014 年度農芸化学会大会、2014 年 3 月 28 日、明治大学生田キャンパス

三上文三、結晶構造から探る食品関連酵素の機能、アグリバイオシンポジウム 2013 (招待講演) 2013 年 11 月 30 日、近畿大学農学部

森光平 他 7 名、微生物由来トランスグル

タミナーゼの活性部位とプロ領域ペプチドとの相互作用、日本農芸化学会関西支部第 479 回講演会、2013 年 5 月 25 日、京都府立大学

丸山 如江 他 4 名、細菌由来アルギン酸 ABC トランスポーターの立体構造と基質輸送、2013 年度農芸化学会大会、2013 年 3 月 25 日、東北大学 川内北キャンパス

増田 太郎他 4 名、N-末端ドメインが関与する植物型フェリチンの鉄放出機構、2013 年度農芸化学会大会、2013 年 3 月 27 日、東北大学 川内北キャンパス

〔図書〕(計 1 件)

三上文三 和訳、レーニンジャーの生化学 [第 6 版] 生化学と分子生物学の基本原則 (川寄敏祐 監修 中山和久 編集)、第 4 章 タンパク質の三次元構造 2015 年、163-223 廣川書店

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0 件)

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
出願年月日:  
国内外の別:

取得状況 (計 0 件)

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
出願年月日:  
取得年月日:  
国内外の別:

〔その他〕

ホームページ等  
<http://www.structure.kais.kyoto-u.ac.jp/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

三上 文三 (MIKAMI BUNZO)  
京都大学・大学院農学研究科・教授  
研究者番号: 40135611

(2) 研究分担者

( )  
研究者番号:

(3) 連携研究者

( )  
研究者番号: