

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 19 日現在

機関番号：34315

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2014～2016

課題番号：26330335

研究課題名(和文) アミノ酸配列相同性が著しく高いにも拘らず立体構造の異なるタンパク質の構造構築原理

研究課題名(英文) Folding principle of proteins with different 3D structures in spite of high sequence identity

研究代表者

菊地 武司 (Kikuchi, Takeshi)

立命館大学・生命科学部・教授

研究者番号：90195206

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：ヒト血清アルブミンと結合するGAドメインとIgGのFc領域に結合するGBドメインの関連タンパク質の中で特にアミノ酸配列相同性が88%、95%、98%と極めて高いにも拘らず互いに異なる $\alpha$ 構造と $4b+\alpha$ 構造をとるタンパク質を対象とし、残基間平均距離統計に基づく方法を用いて、アミノ酸配列から立体構造に関する情報を抽出を試み、さらに進化解析も行った。まず一般的方法論の確立をめざし、リゾチーム、b-トレフォイルなどのタンパク質に応用し、有効性を確認しGA・GBドメイン関連タンパク質に応用した。その結果、最終構造に重要な残基を特定した。さらにGoモデルシミュレーションも行い、本結果を検証した。

研究成果の概要(英文)：The GA-related proteins which binds to human serum albumin and the GB-related domain, which binds to the constant (Fc) region of IgG were treated in this study. In particular, we treated proteins which share 88%, 95%, and even 98% sequence identity but exhibit different 3D structures, i.e., a 3 bundle structure or a 4 + structure. An analysis based on inter-residue average distance statistics was used to address this problem in addition to an evolutionary analysis. First of all, our general methods were applied to lysozyme, b-trefoil proteins and so on and their effectiveness was confirmed. Then we applied our method to GA・GB-related proteins. As a result, the essential residues to determine the final structures were identified. Our results confirmed by our Go model simulations.

研究分野：生物物理学

 キーワード：アミノ酸配列相同性 タンパク質立体構造 フォールディング部位 残基間平均距離統計 進化的保存  
疎水残基 Goモデル

### 1. 研究開始当初の背景

2つのタンパク質の立体構造の類似性と、対応する2つのアミノ酸配列の相同性ととの関係性は Rost により論じられている (B. Rost, *Protein Eng.*, 12, 85-94, 1999.)。一般に、少なくとも 30%の配列相同性があれば対応する2つのタンパク質の立体構造、少なくともトポロジーは類似していると考えられている。この経験則は広く確認されている。配列相同性が高いにも関わらず立体構造が異なるというタンパク質は長い間知られていなかった。しかしながら、最近前述の経験則から大きく逸脱するタンパク質がデザインし合成されている。これらは *Streptococcus protein G* を基にしている。このタンパク質はヒト血清アルブミン(HAS)と結合する GA ドメインと IgG の Fc 領域に結合する GB ドメインから成る。この2つのドメインは配列相同性も低く当然立体構造は異なる。これらの構造は 3 $\alpha$ -ヘリックス束 (3 $\alpha$ 構造)と 4 $\beta$ -シート +  $\alpha$ -ヘリックス (4 $\beta$ + $\alpha$ 構造)である。図1に GA ドメインと GB ドメインの立体構造を示す。

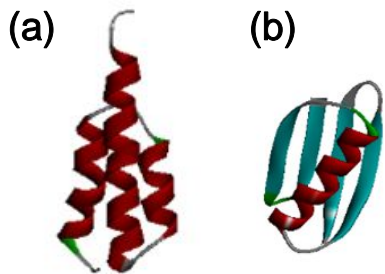


図1： (a) *Streptococcus protein G* の GA ドメインの立体構造 (PDB コード 2FS1)  
(b) *Streptococcus protein G* の GB ドメインの立体構造 (PDB コード 1PGA)

Alexander ら (P. A. Alexander, Y. He, Y. Chen, J. Orban, P. N. Bryan, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104, 11963-11968, 2007. P. A. Alexander, Y. He, Y. Chen, J. Orban, P. N. Bryan, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106, 21149-21154, 2009) は 88%、95% 配列相同性を持つ異なる構造、3 $\alpha$ -構造と 4 $\beta$ + $\alpha$ 構造を持つタンパク質の作成に成功した。彼らによればフォールディングにおいてヘリックス束の形成と、N末端・C末端の残基による $\beta$ -シート形成が競合する。Heらはさらに進んで、98%の配列相同性を持ちながら異なる立体構造を持つタンパク質対をデザインし、合成した (Y. He, Y. Chen, P. A. Alexander, P. N. Bryan, J. Orban, *Structure*, 20, 283-291, 2012)。

アミノ酸配列情報のみから、これらの配列が 3 $\alpha$ 構造と 4 $\beta$ + $\alpha$ 構造のどちらの構造をとるのかを推定することは困難であると思われる。Kouza と Hansmann は全原子 Go モデル

を用いることにより、98%配列相同性を持つタンパク質のフォールディングシミュレーションを行い、GA ドメインの L45 と GB ドメインの Y45 が異なる構造が形成される要因であるとした (M. Kouza, U. H. E. Hansmann, *J. Phys. Chem. B*, 116, 6645-6653, 2012) しかし 45 番目の残基が Tyr でありながら 3 $\alpha$ 構造をもつタンパク質が存在するのである (PDB コード 2LHG)。従って、我々はまだそのようなタンパク質の立体構造を支配する原理を手にはしていない。

### 2. 研究の目的

本研究では、いくつかの GA・GB ドメインに対し、構造形成の原理を探ることを目的とするものである。2つの異なる構造を取る要因について検討を試みる。この問題に対し本研究では残基間平均距離統計に基づく方法を用いてアミノ酸配列から立体構造に関する情報を抽出することを試みる。さらに進化解析も行う。まず基本的な方法論の完成させ、その上で GA ドメイン、GB ドメイン関連タンパク質へ適用する。さらに Go モデルによるフォールディングシミュレーションを行い、今回のアミノ酸配列解析の結果を検証する。

### 3. 研究の方法

(1) アミノ酸配列検索と疎水残基の保存性  
配列検索には、BLAST 検索を用いる。対象とするデータベースは、Swiss-Prot、UniprotKB を用いる。GA ドメイン、GB ドメイン関連タンパク質に対しては PDB を検索対象とする。本研究では、疎水残基として Ala, Met, Trp, Leu, Phe, Val, Ile, Tyr を取り上げる。

(2) 残基間平均距離統計に基づくコンタクトマップ

本方法は Kikuchi らの文献のものに従う (T. Kikuchi, G. Némethy, H. A. Scheraga, *J Protein Chem* 7, 427-471, 1988)。この方法は残基間平均距離に基づく予測コンタクトマップ (Average Distance Map (ADM)) を作成するものである。このマップ上のプロット密度の高さは  $\eta$  値と呼ばれる量で与えられる。特に ADM 上において  $\eta$  値の高いマップ対角線近傍の領域をコンパクト領域として予測される。つまり ADM 法によりタンパク質のコンパクトな領域はアミノ酸配列から予測可能である。

(3) ランダム構造のコンタクト形成のシミュレーション

局所的なアミノ酸のコンタクト形成傾向を探るために、単純な  $C\alpha$ 原子が 3.8Å の仮想結合でつながった  $C\alpha$ ビーズモデルを用いたシミュレーションを行う。アミノ酸の詳細構造は無視する。 $C\alpha$ 原子間に働くポテンシャルは、残基間平均距離とその標準偏差を再現する調和関数と仮定する。 $\epsilon_{ij}^M(r_{ij})$  をレンジ M

における残基  $i$  と  $j$  間に働くポテンシャルとすると次式で与えられる。

$$\varepsilon_{ij}^M(r_{ij}) = kT \frac{(r_{ij} - \bar{r}_{AB}^M)^2}{\sigma_{AB}^M} + kT \ln Z + \frac{1}{2} \ln 2\pi\sigma_{AB}^M \quad (1)$$

ここで  $r_{ij}$  は残基  $i$  と  $j$  の間の  $C\alpha$  原子間距離、 $A, B$  は残基の種類を表す。 $\bar{r}_{AB}^M$  は残基  $A, B$  のレンジ  $M$  における平均距離、 $\sigma_{AB}^M$  はその標準偏差である。 $Z$  は分配関数である。

シミュレーションは完全にランダムな状態でスタートし、メトロポリスモンテカルロ法を用いて結合角と二面角を変化させることにより行う。繰り返しは 60000 回である。

#### (4) コンタクト頻度の計算

与えられたアミノ酸配列中の残基  $\mu$  と  $\nu$  のコンタクト頻度  $g(\mu, \nu)$  は以下の手順で計算される。ここでは 2 つの残基の  $C\alpha$  原子がシミュレーション中  $10\text{\AA}$  以下の距離で接近したときの頻度を計算した。以下の式で定義される  $q(\mu, \nu)$  をコンタクト頻度の指標とする。

$$q(\mu, \nu) = \frac{g(\mu, \nu) - \left( \frac{\sum_{|i-j|=m} g(i, j)}{\sum_{|i-j|=m} 1} \right)}{D(m)} \quad (2)$$

ここで  $D(m)$  は  $|i-j|=m$  のときの  $g(i, j)$  の標準偏差。いわゆる  $Z$  値である。

$F(\mu) = \sum_{\nu} q(\mu, \nu)$  はある残基が他の残基とコンタクトを形成する頻度の指標を与える。この  $F(\mu)$  を  $F$  値と呼ぶ。

#### (5) 実際の立体構造における残基間コンタクトの定義

タンパク質の天然構造において 2 つの残基にそれぞれ含まれる重原子間の距離が  $5\text{\AA}$  以下の時この 2 つの残基はコンタクト（あるいはパッキング）していると定義される。

#### (6) Go モデルシミュレーション

いわゆる Go モデルは立体構造既知タンパク質に対しフォールディングの解析に用いられる。Go モデルでは天然構造に基づいてコンタクトしている残基間のみ引力ポテンシャルを考慮したシミュレーションに基づいて、フォールディング経路を解析する方法である。本研究では Sugita と Kikuchi の方法による Go モデルシミュレーションを行う (M. Sugita, T. Kikuchi, Proteins, 81, 1434-1445, 2013.)。

## 4. 研究成果

### (1) 方法論の確立

本研究を含む研究全体における仮定は、以下のように記される。タンパク質におけるフォールディングは、ADM における予測領域がフォールディング初期におけるコンパクト領域と予測される。他方、 $F$  値ピーク近傍の進化的保存疎水残基がフォールディング初期における凝集領域と予測される。そのような解析の成功例として、 $c$  型リゾチームを取り上げる (発表論文 1)。

図 2 に  $c$  型リゾチームである卵白リゾチームの立体構造を示す。

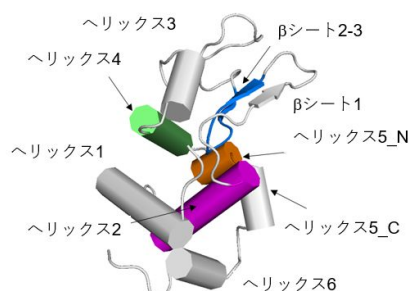


図 2 : 卵白リゾチームの立体構造

ADM より  $c$  型リゾチームである、卵白リゾチームのコンパクト領域が予測され、その傾向は図 3 に示す通り天然状態の NMR H/D プロテクションファクターのデータ (S. E. Radford, M. Buck, D. K. Topping, C. M. Dobson, P. A. Evans, Proteins, 14, 238-248, 1992) とよく一致する。

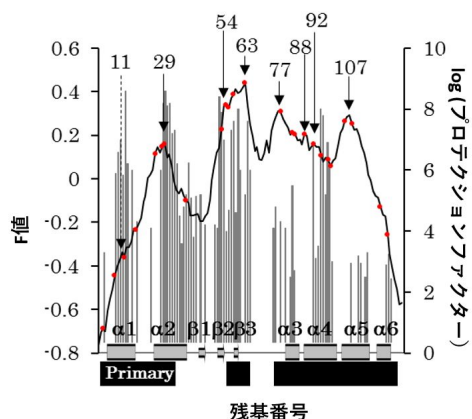


図 3 : 卵白リゾチームの  $F$  値、NMR H/D プロテクションファクターのデータ。図下部の黒いバーは ADM 予測領域を示す。

特に N 末端の ADM 予測領域は高い  $\ln$  値を示すが、H/D プロテクションが高い領域によく対応する。また  $F$  値ピークが H/D プロテクションファクターのピークとよく一致する。さらに保存疎水残基が疎水パッキングを形成していることも確認された (発表論文 1)。

同様のことはヘモグロビンのフォールディング機構についても確認できる (発表論文 2)。

(2) GA 及び GB ドメイン問題への応用  
扱うタンパク質

本研究では前述のとおり、ヒト血清アルブミン結合 GA ドメインと *Streptococcus cell surface protein G* の IgG 結合 GB ドメイン由来のタンパク質を扱う。これらのオリジナル GA ドメイン (PDB コード: 2FS1) と GB ドメイン (PDB コード: 1PGA) はそれぞれ 3 $\alpha$ 束構造と 4 $\beta$ + $\alpha$ 構造をとる。それぞれ互いにどの程度相同性があるかで GA88, GA95, GB88, GB95 と名付ける。PDB はそれぞれ 2JWS, 2KDL, 2KDM, 2JWU である。アミノ酸配列を図 4 に示す。

	10	20	30	40	50
	AAAAAAAAAAAAAAAA	AAAAAAAA	AAAAAAAAAAAA	AAAAAAAAAAAA	
GA (2FS1)	MEAVDANSLAQAKEAAIKELKQYIGDYIKLNNAKTVEGVSLKNEILKALPTE				
GA30	MEAVDANSLAQAKEAAIKELKQYIGDYIKLNNAKTVEGVSLKNEILKALPTE				
GA88 (2JWS)	TTYKLILNLKQAKEAAIKELVDAGIAEKYIKLIANAKTVEGVWTLKDEILTFVTVE				
GA95 (2KDL)	TTYKLILNLKQAKEAAIKELVDAGIAEKYIKLIANAKTVEGVWTLKDEILTFVTVE				
GA98-1 (2LHC)	TTYKLILNLKQAKEAAIKELVDAGIAEKYIKLIANAKTVEGVWTLKDEILTFVTVE				
GA98-2 (2LHG)	TTYKLILNLKQAKEAAIKELVDAGIAEKYIKLIANAKTVEGVWTLKDEILTFVTVE				
GB98-2 (2LHE)	TTYKLILNLKQAKEAAIKELVDAGIAEKYIKLIANAKTVEGVWTLKDEILTFVTVE				
GB98-1 (2LHD)	TTYKLILNLKQAKEAAIKELVDAGIAEKYIKLIANAKTVEGVWTLKDEILTFVTVE				
GB95 (2KDM)	TTYKLILNLKQAKEAAIKELVDAGIAEKYIKLIANAKTVEGVWTLKDEILTFVTVE				
GB88 (2JWU)	TTYKLILNLKQAKEAAIKELVDAGIAEKYIKLIANAKTVEGVWTLKDEILTFVTVE				
GB30	MTYKLLINGKTLKGETTTEAVDAATAEKYFKLIYANDKTVGEWYDDATKTFVTVE				
GB (1PGA)	MTYKLLINGKTLKGETTTEAVDAATAEKYFKLIYANDKTVGEWYDDATKTFVTVE				
	BBBBBBB	BBBBBBB	AAAAAAAAAAAA	BBBBB	BBBBBB

図 4 : GA・GB ドメイン関連タンパク質のアミノ酸配列を示す。AAAA、BBBB はそれぞれ 2FS1 と 1PGA における $\alpha$ -ヘリックスと $\beta$ -ストランドの位置を示す。

保存疎水残基

最終的に得られたに GA ドメイン関連タンパク質と GB ドメイン関連タンパク質の保存疎水残基を表 1 に示す。探索対象データベースは PDB であり、2FS1、1PGA をクエリー配列としている。

表 1 : GA ドメインおよび GB ドメイン関連タンパク質における進化的保存疎水残基 (残基番号は 2FS1 と 1PGA に対応)

GA - ドメイン関連タンパク質(3 $\alpha$ )	9-Leu, 12-Ala, 16-Ala, 20-Leu, 23-Y(#), 29-Tyr, 32-Leu(#), 33-Ile, 36-Ala, 39-Val, 42-Val, 45-Leu(#), 49-Ile
GB - ドメイン関連タンパク質(4 $\beta$ + $\alpha$ )	3-Tyr, 5-Leu(#), 20-Ala(#), 21-Val(#), 23-Ala, 26-Ala, 30-Phe(#), 34-Ala(#), 43-Trp, 45-Tyr, 52-Phe(+), 54-Val

# は疎水残基として保存しているもの。サインのないものは完全な保存残基

F 値解析の結果と保存疎水残基

2JWS(GA88), 2JWU(GB88)の F 値のプロファイルを図 5 (a)、2KDL(GA95), 2KDM(GB95)の F 値のプロファイルを図 5 (b)に示す。

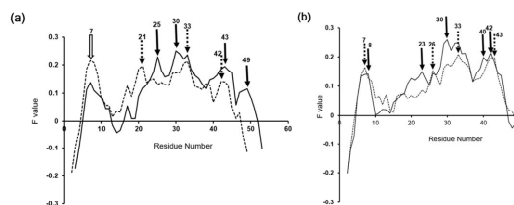


図 5 : (a) 2JWS(GA88) (実線), 2JWU(GB88)(破線)の F 値のプロファイル。2JWS の F 値ピークを実線の実線の矢印、2JWU の F 値ピークを破線の矢印、共通のピークを白抜きの矢印で表す。(b) 2KDL(GA95) (実線), 2KDM(GB95)(破線)の F 値のプロファイル。2JWS の F 値ピークを実線の実線の矢印、2JWU の F 値ピークを破線の矢印、共通のピークを白抜きの矢印で表す。

5 でみられる F 値ピーク近傍の保存疎水残基の差異が GA ドメイン関連タンパク質と GB ドメイン関連タンパク質のフォールディング機構の違いを反映し、そのことが異なる 3D 構造を形成することを示唆している。

保存疎水残基による疎水パッキングの比較

表 2 にこれらのタンパク質の F 値ピーク近傍の保存疎水残基が形成するパッキングを示したものである。

表 2 : F 値ピーク近傍の保存疎水残基とそれらが形成する天然構造におけるパッキングそれぞれのタンパク質の上段が保存疎水残基、下段がパッキングの様子。"9-L: 42-V"は 9-L と 42-V が疎水パッキングを形成していることを示す。

GA88(2JWS)	9-L, 23-A, 29-Y, 32-L, 33-I, 42-V, 45-L, 49-I 9-L: 42-V, 29-Y: 45-L, 29-Y: 49-I, 32-L: 45-L, 33-I: 42-V, 33-I: 45-L
GA95(2KDL)	9-L, 23-A, 29-Y, 32-L, 33-I, 39-V, 42-L 9-L: 42-V, 9-L: 39-V, 29-Y: 45-L, 32-L: 45-L, 33-I: 42-V, 33-I: 45-L
GB88(2JWU)	5-L, 20-A, 23-A, 30-F, 34-A, 43-W, 45-Y 5-L: 30-F, 5-L: 34-Y, 23-A: 45-Y, 34-A: 43-W
GB95(2KDM)	5-L, 23-A, 30-F, 34-A, 43-W, 45-Y 5-L: 30-F, 5-L: 34-A, 30-F: 43-W, 34-A: 43-W

ここで、同じ 2 次構造中に存在する 2 つの残基の疎水パッキングは考慮していない。

この結果から GA88 においては 8 個の保存疎水残基中 7 個がパッキングに参与しているがわかる。GA95 では 7 個中 5 個、GB88 では、7 個中 6 個、GB95 では 6 個中 5 個がパッキングに参与している。(表 2) いくつかのパッキングはすでに Alexander らによって指摘されている (P. A. Alexander, Y. Chen, J. Urban, P. N. Bryan, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106, 21149–21154, 2009) 表 2 によれば GB ドメイン関連タンパク質の方が GA ドメイン関連タンパク質に比べパッキングしている残基対の数が少ない。このことは GB ドメイン関連タンパク質においては疎水パッキングが GA ドメイン関連タンパク質に比べ、優位ではないことを示唆している。GB ドメイン関連タンパク質においては中央ヘリックスの 30-F と 34-A とその周りの残基の疎水パッキングが重要であるように思われる。

#### Go モデルシミュレーションの結果との比較

図 6 (a)-(d) に GA88, GA95, GB88, GB95 に対し、行ったそれぞれのタンパク質のフォールディング遷移状態における残基間コンタクトの形成頻度 (%) をコンタクトマップの形で表現したものである。

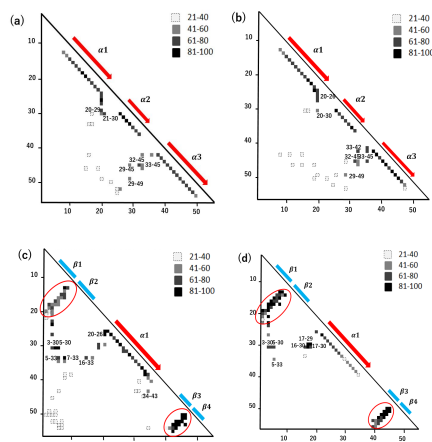


図 6 : (a) GA88, (b) GA95, (c) GB88, (d) GB95 におけるフォールディング遷移状態における残基間コンタクトの形成頻度 (%) のコンタクトマップ表示。より濃い黒がより高い頻度を示す。各図右上にその度合いを示す。高い頻度で生ずる疎水コンタクト対は残基番号で示されている。赤い楕円で囲まれた部分はβ-ヘアピンを示す。

この結果から、GA88 においては、F 値ピーク近傍残基である、32-L と 45-L, 29-Y と 45-L, 33-I と 45-L, 29-Y と 49-I がフォールディング遷移状態においてコンタクトを形成していることがわかる。また GA95 においては 33-I と 42-V, 32-L と 45-L, 33-I と 45-L が

コンタクトを形成する。すなわち GA - ドメイン関連タンパク質においては残基 30 より C 末端側の残基が疎水パッキングを生ずることが示される。

GB88 においては、フォールディング遷移状態において主たる保存疎水残基によるコンタクトは 5-L と 30-F, 5-L と 33-Y, 34-A と 43-W により形成される。30-F と 33-Y は GB88 におけるパッキングコアとみなせる。同様に GB95 では 5-L と 30-F, 5-L と 33-Y は GB95 におけるパッキングの中心と考えられる。

現在にいたるまで、GA ドメイン関連タンパク質と GB ドメイン関連タンパク質にてアミノ酸配列の相同性が極めて高いにも拘らず異なる 3D 構造をとる要因は解明されていない。本研究の結果からは、GA ドメイン関連タンパク質と GB ドメイン関連タンパク質にてアミノ酸配列の相同性が極めて高いにも拘らず異なる 3D 構造をとる要因は、パッキングを形成する保存疎水残基をスイッチさせることであると考えられる。そして 3α 構造形成の場合は、C 末端側の保存疎水残基の疎水凝縮がドライビングフォースであるように見え、4β+α 構造形成の場合は、中央ヘリックスに存在する 30-F と 33-Y とその周辺残基とのパッキングがドライビングフォースであるように見える。今後の問題は、アミノ酸配列からどちらの構造をとるかの予測が可能かどうか、の判断をすることである。

#### 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 3 件)

Takuto Nakashima, Michirou Kabata, and Takeshi Kikuchi

Properties of Amino Acid Sequences of Lysozyme-Like Superfamily Proteins Relating to Their Folding Mechanisms.

*Journal of Proteomics & Bioinformatics*, 査読有、10(4), 94-107, 2017.

doi: 10.4172/jpb.1000429

Masanari Matsuoka, Aoi Fujita, Yosuke Kawai and Takeshi Kikuchi

Similar Structures to the E-to-H Helix Unit in the Globin-Like Fold are Found in Other Helical Folds

*Biomolecules*, 査読有、4(1), 268-288, 2014.

doi:10.3390/biom4010268

〔学会発表〕(計 15 件)

Takeshi Kikuchi

Decoding Protein Sequence to Extract Information of Folding Nuclei

Protein & Peptide Conference

(PepCon-2017)

March 24, 2017 held at Hilton Fukuoka Sea Hawk (Hakata, Fukuoka)

Takeshi Kikuchi

Sequence analysis on the information of folding nuclei in proteins with interesting 3D properties

Takeshi Kikuchi

Frontier of Structural Biology 2016

August 22, 2016 held at New Orleans (USA)

中島拓飛、加畑通朗、菊地武司

Lysozyme superfamily におけるフォールディング機構保存性の、残基間距離の統計情報を用いた予測

第 16 回日本蛋白質科学会年会、2016年6月7日、福岡国際会議場(福岡県博多市)

桐岡拓也、菊地武司

$\beta$ -Trefoil タンパクのフォールディングに重要な残基に関する残基間平均距離統計に基づく解析

第 16 回日本蛋白質科学会年会、2016年6月8日、福岡国際会議場(福岡県博多市)

桐岡拓也、菊地武司

$\beta$ -Trefoil タンパクのフォールディングに重要な残基に関する残基間平均距離統計に基づく解析

第 54 回日本生物物理学会年会、2016年11月25日 つくば国際会議場(茨城県つくば市)

中島拓飛、加畑通朗、菊地武司

Folding region predictions by amino acid analysis of lysozyme superfamily proteins

第 54 回日本生物物理学会年会、2016年11月25日 つくば国際会議場(茨城県つくば市)

中島 拓飛、菊地 武司

残基間平均距離統計に基づく lysozyme スーパーファミリーのフォールディングユニットの頑健性についての解析

第 15 回日本蛋白質科学会年会、2015年6月26日、あわぎんホール(徳島県徳島市)

桐岡拓也、菊地武司

-Trefoil タンパクのフォールディングコアの残基間平均距離統計に基づく予測

第 15 回日本蛋白質科学会年会、2015年6月26日、あわぎんホール(徳島県徳島市)

大西晃平、松岡雅成、杉田昌岳、菊地武司

高い配列相同性を持ちながら異なる立体構造を持つタンパク質のアミノ酸配列と立体構造に基づく解析

第 53 回日本生物物理学会年会、2015年9月14日 金沢大学(石川県金沢市)

中島拓飛、加畑通朗、菊地武司

リゾチームスーパーファミリータンパク質のフォールディングユニットの頑健性、タンパク質機能とフォールディング機構との関係

第 53 回日本生物物理学会年会、2015年9月14日 金沢大学(石川県金沢市)

桐岡拓也、金丸憲大、菊地武司

-Trefoil タンパクのフォールディングコアの残基間平均距離統計に基づく予測

第 53 回日本生物物理学会年会、2015年9月15日 金沢大学(石川県金沢市)

松岡雅成、藤田葵、河合洋介、菊地武司

クラスフォールドに認められるグロビン様フォールドのEHヘリックスユニットの類似構造

第 14 回日本蛋白質科学会年会、2014年6月26日 ワークピア横浜(神奈川県横浜市)

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

菊地 武司 (KIKUCHI Takeshi)

立命館大学・生命科学部・教授

研究者番号：90195206