

令和 2 年 6 月 15 日現在

機関番号：14301

研究種目：新学術領域研究(研究領域提案型)

研究期間：2015～2019

課題番号：15H05930

研究課題名(和文)細胞内温度センシングとエネルギー代謝制御機構の解明

研究課題名(英文)Regulatory mechanism of intracellular temperature sensing and energy metabolism

研究代表者

梅田 眞郷(UMEDA, Masato)

京都大学・工学研究科・教授

研究者番号：10185069

交付決定額(研究期間全体):(直接経費) 82,100,000円

研究成果の概要(和文):様々な動物細胞が環境温の変動にตอบสนองしてエネルギー代謝機構を代償的に変化させることが知られている。しかし、個々の細胞が如何にして細胞内の温度を感知し、ミトコンドリアのエネルギー代謝レベルを変化させているのか依然不明であった。本研究では、細胞内温度変化にตอบสนองして発現変動する分子群の中で、細胞内のエネルギー代謝制御に関わる分子の検索を行い、その発現制御ならびに細胞内エネルギー代謝の制御機構の解明を目指した。その結果、脂肪酸不飽和化酵素がミトコンドリアF1F0-ATPaseの複合体形成を制御することにより環境温の変動に対し細胞自律的にエネルギー代謝を補償することを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

現在、地球温暖化に伴う生物種の大量絶滅、生息域の変化、感染症の拡大への対処が焦眉の課題として問われている。従来、環境温の変化が生命活動に及ぼすかについての学術領域は、主に生態学や動物行動学をはじめとするマクロ生物学を軸として進められている。一方、現代の分子生物学の発展により生命活動を分子レベルで理解する基礎が築かれてきているが、生命活動に及ぼす温度の影響を分子レベルで体系的に理解する試みは未だわずかである。本研究では、細胞にも、動物と同様に、環境温の変動に応じて自律的に細胞内温度を制御する仕組みが存在すること、さらにその分子機構の一端を明らかにした点にその学術的意義がある。

研究成果の概要(英文):The temperature inside single cells directly influences a broad range of biological processes and cellular functions. However, it remains unclear whether cells autonomously regulate their intracellular temperature against changes in the extracellular temperature. We measured the temperature intracellularly using two mechanistically independent intracellular thermometers. We found that the intracellular temperature is increased by about 3.0 in a manner dependent on 9-fatty acid desaturase DESAT1. The DESAT1-mediated increase of intracellular temperature was caused by the enhancement of F1Fo-ATPase-dependent mitochondrial respiration in the inner mitochondrial membrane. Cold exposure of S2 cells caused the enhanced production of unsaturated fatty acid-containing phospholipids in a DESAT1-dependent manner followed by the activation of mitochondrial respiration that is coupled with mitochondrial thermogenesis.

研究分野：生化学

キーワード：生理学 酵素 脂質 発現制御 昆虫

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

温度は生体分子の存在状態や反応性を支配する重要な物理化学的パラメータであり、様々な細胞機能に影響を与える。従って、細胞外の温度変化に対して細胞内の温度を細胞自律的に維持する機構は、細胞機能の恒常性の維持に必須であると考えられる。しかしながら、従来より細胞内の微小空間での熱伝導の速さから、細胞内温度を制御する仕組みは存在しないと想定されており、仮に存在したとしても細胞が如何にして細胞内外の温度変化を感知し制御しているのか、その実体は全く不明であった。

近年、1 細胞内における温度計測の実現により、1 細胞内の温度が細胞機能の活性と関連して変動することが明らかとされてきた。特に、細胞内のエネルギー代謝において中心的な役割を果たすミトコンドリアは、細胞内の温度に強く影響を与える細胞内小器官として報告されている。ミトコンドリアの熱産生は、褐色脂肪細胞における機構を中心として、温度変化に適応する上で重要な機構であると捉えられてきた。しかしながら、ミトコンドリアにおける普遍的かつ細胞自律的な熱産生の制御機構、及びその機構に關与するタンパク質分子に関する知見は限られていた。

2. 研究の目的

培養温度の変動に応じて発現が変化する遺伝子群を検索する過程で、申請者らは、 $\Delta 9$ 脂肪酸不飽和化酵素 DESAT1 がミトコンドリアのエネルギー代謝制御さらには個体の体温調節行動にも深く関わることを見出した。脂肪酸不飽和化酵素は、環境温の変動に敏感に応答してその発現が変化し、脂質分子の脂肪酸鎖に二重結合を挿入することにより細胞膜の流動性や物性を一定に保つ恒流動性応答において中心的な役割を担う分子である。そこで本研究では、 $\Delta 9$ -脂肪酸不飽和化酵素の発現制御機構及び $\Delta 9$ -脂肪酸不飽和化酵素による細胞内温度の制御機構を明らかにすべく研究に着手した。

3. 研究の方法

材料として、唯一の脂肪酸不飽和化酵素 DESAT1 を有するショウジョウバエ培養細胞 S2 を使用した。細胞内温度の測定は、蛍光性ポリマー温度センサー-FPT (fluorescent polymeric thermometer)(Hayashi et al. *PLoS ONE* 2015)およびが影響を与えていると考え、細胞内小器官局在型の蛍光性タンパク質温度センサー-tsGFP (Kiyonaka et al. *Nat methods* 2013)を用いて行った。

4. 研究成果

1. $\Delta 9$ -脂肪酸不飽和化酵素 DESAT1 の発現制御機構

DESAT1 は、生体膜の物性を制御することにより温度変化への適応に貢献する。しかし、細胞が如何にして温度変化や生体膜の物性の変化を感知して DESAT1 の発現を制御するのか、詳細な分子機構は明らかではない。ショウジョウバエ S2 細胞を用いた解析より、DESAT1 は細胞内の不飽和脂肪酸の含量の変化に応答したタンパク質分解制御を受けることが示された。さらに、DESAT1 の N 末端領域の 2 番目と 3 番目の連続するプロリン残基が、DESAT1 タンパク質の分解制御に必須であることを明らかに

した (図 1A)。また、細胞内の主要なタンパク質分解経路の阻害剤や RNA 干渉実験により、Ca²⁺ 要求性プロテアーゼであるカルパインが連続する 2 つのプロリン残基に依存した DESAT1 のタンパク質分解機構に関わることが明らかとなった(図 1B)。これらの結果から、細胞内の不飽和脂肪酸の含量の変化に応答し DESAT1 の発現制御機構に必須な N 末端の連続するプロリン残基を "di-proline motif" と命名した。

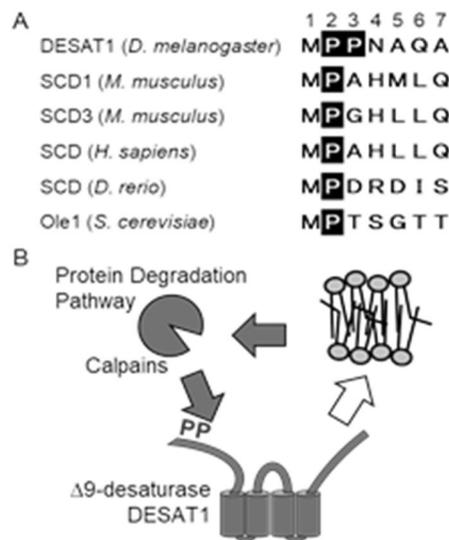


図 1. DESAT1 の発現制御に関わる N 末端領域アミノ酸配列と発現制御機構モデル

2. DESAT1 を介する細胞内温度制御機構

まず、蛍光性ポリマー温度センサー-FPT (Hayashi et al. *PLoS ONE*, 2015)により細胞内温度の解析を行ったところ、*Desat1* 遺伝子の破壊及び DESAT1 酵素活性の特異的阻害剤により定常時の細胞内温度が約 3.0°C 低下することを見出した。また、細胞内小器官での発熱に DESAT1 が影響を与えていると考え、細胞内小器官局在型の蛍光性タンパク質温度センサー-tsGFP (Kiyonaka et al. *Nat methods* 2013)により細胞内局所の温度を解析したところ、DESAT1 の阻害によりミトコンドリアの温度が顕著に低下することを明らかにした。そこで、DESAT1 によるミトコンドリアのエネルギー代謝機能の制御機構に関して解析を行った。まず、DESAT1 の阻害により ATP 合成と共役したミトコンドリア呼吸鎖の活性及びミトコンドリア膜電位が低下することを見出した。また、これらの原因として、DESAT1 の阻害がミトコンドリア F1F0-ATPase の複合体形成異常や活性の低下を引き起こすことが明らかとなった (図 2)。以上の知見より、DESAT1 を介して F1F0-ATPase の活性を制御することにより細胞内温度を高く維持する機構が存在することが示された。

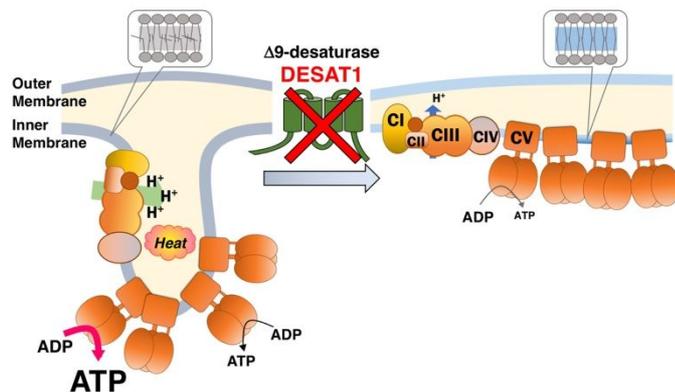


図 2. DESAT1 を介する細胞内温度制御の概念図

3. 温度変動に対するミトコンドリア機能の補償機構

これまでの解析により、DESAT1 がミトコンドリア呼吸の制御を介して細胞内温度に影響を与えていることが明らかとなり、1 細胞内の温度が細胞自律的に維持されることが示唆された。従来、DESAT1 は環境温の変動に対する生体膜の流動性維持に関わると想定されているが、本項目では、「環境温の変動に対する細胞内温度の恒常性

維持に寄与する」との仮説を立て、低温環境に暴露時の DESAT1 を介するミトコンドリア機能の制御について検証を進めた。その結果、細胞を低温に暴露すると、DESAT1 依存的にミトコンドリア膜電位が顕著に上昇することを見出した。さらに、DESAT1 依存的に F1F0-ATPase の複合体形成及び活性亢進が誘導されることが明らかとなった。また、脂肪酸不飽和化酵素は小胞体に局在すると想定されていたが、ミトコンドリアに近接した細胞内小器官 MAM (Mitochondria Associated Membrane) にも多量に存在することが明らかとなった。この結果は、DESAT1 が小胞体とミトコンドリアの近接部位に局在することにより、効率良くミトコンドリアに不飽和脂肪酸を供給し、ミトコンドリア機能に強く影響を与えていることを示唆している。

以上の知見より、低温暴露に対して細胞内温度の低下を抑制する機構が存在し、 $\Delta 9$ -脂肪酸不飽和化酵素 DESAT1 がこの温度補償機構において重要な役割を果たす事が示された (図 3)。

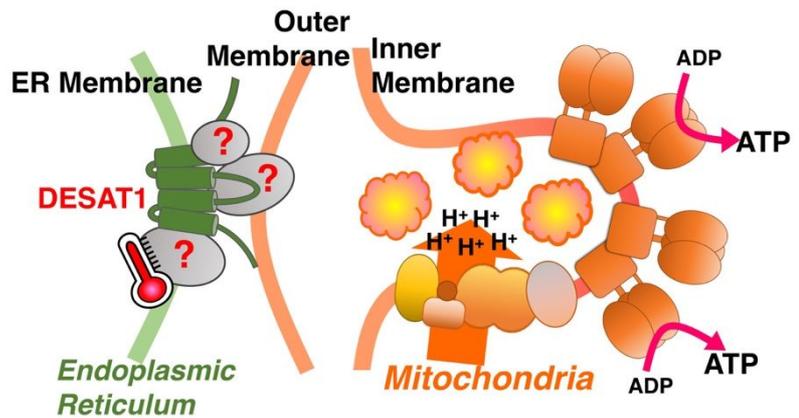


図 3. DESAT1 を介する細胞内温度維持機構の概念図

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計12件（うち査読付論文 10件 / うち国際共著 1件 / うちオープンアクセス 7件）

| | |
|---|---------------------------|
| 1. 著者名 Shiomi Akifumi, Nagao Kohjiro, Kasai Hisae, Hara Yuji, Umeda Masato | 4. 巻 84 |
| 2. 論文標題 Changes in the physicochemical properties of fish cell membranes during cellular senescence | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry | 6. 最初と最後の頁 583 ~ 593 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/09168451.2019.1695576 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である) | 国際共著 - |
| 1. 著者名 Matsuo Naoya, Nagao Kohjiro, Suito Takuto, Juni Naoto, Kato Utako, Hara Yuji, Umeda Masato | 4. 巻 60 |
| 2. 論文標題 Different mechanisms for selective transport of fatty acids using a single class of lipoprotein in <i>Drosophila</i> | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 Journal of Lipid Research | 6. 最初と最後の頁 1199 ~ 1211 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1194/jlr.M090779 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である) | 国際共著 - |
| 1. 著者名 Nagao Kohjiro, Murakami Akira, Umeda Masato | 4. 巻 67 |
| 2. 論文標題 Structure and Function of 9-Fatty Acid Desaturase | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 Chemical and Pharmaceutical Bulletin | 6. 最初と最後の頁 327 ~ 332 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1248/cpb.c18-01001 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である) | 国際共著 - |
| 1. 著者名 Tsuchiya Masaki, Hara Yuji, Okuda Masaki, Itoh Karin, Nishioka Ryotaro, Shiomi Akifumi, Nagao Kohjiro, Mori Masayuki, Mori Yasuo, Ikenouchi Junichi, Suzuki Ryo, Tanaka Motomu, Ohwada Tomohiko, Aoki Junken, Kanagawa Motoi, Toda Tatsushi, Nagata Yosuke, Matsuda Ryoichi, Takayama Yasunori, Tominaga Makoto, Umeda Masato | 4. 巻 9 |
| 2. 論文標題 Cell surface flip-flop of phosphatidylserine is critical for PIEZO1-mediated myotube formation | 5. 発行年 2018年 |
| 3. 雑誌名 Nature Communications | 6. 最初と最後の頁 2049 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-018-04436-w | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である) | 国際共著 - |

| | |
|--|-------------------|
| 1. 著者名 Suito Takuto, Nagao, Kohjiro, Umeda Masato | 4. 巻 22 |
| 2. 論文標題 Transport and Metabolism of Carotenoids in <i>Drosophila melanogaster</i> . | 5. 発行年 2018年 |
| 3. 雑誌名 Carotenoid Science | 6. 最初と最後の頁 1~5 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|--|-----------------------|
| 1. 著者名 Suito Takuto, Nagao Kohjiro, Hatano Masataka, Kohashi Kenichi, Tanabe Aiko, Ozaki Hiromichi, Kawamoto Jun, Kurihara Tatsuo, Mioka Tetsuo, Tanaka Kazuma, Hara Yuji, Umeda Masato | 4. 巻 164 |
| 2. 論文標題 Synthesis of omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acid-rich triacylglycerols in an endemic goby, <i>Gymnogobius isaza</i> , from Lake Biwa, Japan | 5. 発行年 2018年 |
| 3. 雑誌名 The Journal of Biochemistry | 6. 最初と最後の頁 127~140 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jb/mvy035 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|---|---------------------|
| 1. 著者名 Shimasaki Kentaro, Watanabe-Takahashi Miho, Umeda Masato, Funamoto Satoru, Saito Yoshiro, Noguchi Noriko, Kumagai Keigo, Hanada Kentaro, Tsukahara Fujiko, Maru Yoshiro, Shibata Norihito, Naito Mikihiro, Nishikawa Kiyotaka | 4. 巻 23 |
| 2. 論文標題 Pleckstrin homology domain of p210 BCR-ABL interacts with cardiolipin to regulate its mitochondrial translocation and subsequent mitophagy | 5. 発行年 2017年 |
| 3. 雑誌名 Genes to Cells | 6. 最初と最後の頁 22~34 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/gtc.12544 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|--|---------------------------|
| 1. 著者名 Murakami Akira, Nagao Kohjiro, Juni Naoto, Hara Yuji, Umeda Masato | 4. 巻 292 |
| 2. 論文標題 An N-terminal di-proline motif is essential for fatty acid-dependent degradation of 9-desaturase in <i>Drosophila</i> | 5. 発行年 2017年 |
| 3. 雑誌名 Journal of Biological Chemistry | 6. 最初と最後の頁 19976~19986 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1074/jbc.M117.801936 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である) | 国際共著 - |

| | |
|---|-----------------------|
| 1. 著者名 水藤拓人・長尾耕治郎・梅田眞郷 | 4. 巻 55 |
| 2. 論文標題 ショウジョウバエを用いた体温調節行動の解析:温度受容体と共生細菌を介した制御 | 5. 発行年 2017年 |
| 3. 雑誌名 化学と生物 | 6. 最初と最後の頁 803-809 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である) | 国際共著 - |

| | |
|--|-----------------------|
| 1. 著者名 土谷正樹・原雄二・梅田眞郷 | 4. 巻 41 |
| 2. 論文標題 生体膜におけるリン脂質ダイナミクスとその生物機能 | 5. 発行年 2016年 |
| 3. 雑誌名 膜 | 6. 最初と最後の頁 196-201 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし | 査読の有無 無 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|---|-----------------------|
| 1. 著者名 長尾耕治郎・塩見晃史・梅田眞郷 | 4. 巻 63 |
| 2. 論文標題 ショウジョウバエのリン脂質輸送タンパク質 - ユニークな形質膜のリン脂質の組成と分布 | 5. 発行年 2016年 |
| 3. 雑誌名 生体の化学 | 6. 最初と最後の頁 247-251 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし | 査読の有無 無 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|--|---------------------------|
| 1. 著者名 Bhat Hema Balakrishna, et al. | 4. 巻 29 |
| 2. 論文標題 Evaluation of aegerolysins as novel tools to detect and visualize ceramide phosphoethanolamine, a major sphingolipid in invertebrates | 5. 発行年 2015年 |
| 3. 雑誌名 The FASEB Journal | 6. 最初と最後の頁 3920 ~ 3934 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1096/fj.15-272112 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である) | 国際共著 該当する |

〔学会発表〕 計28件（うち招待講演 26件 / うち国際学会 6件）

| |
|--------------------------------|
| 1. 発表者名 梅田真郷 |
| 2. 発表標題 脂質ダイナミズムから生命現象を理解する |
| 3. 学会等名 リポクオリティ領域会議（招待講演） |
| 4. 発表年 2020年 |

| |
|------------------------|
| 1. 発表者名 梅田真郷 |
| 2. 発表標題 生物と温度 |
| 3. 学会等名 和敬論談会（招待講演） |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|-----------------------------|
| 1. 発表者名 梅田真郷 |
| 2. 発表標題 生体膜の分子機構 |
| 3. 学会等名 兵庫医科大学特別講演（招待講演） |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|------------------------------|
| 1. 発表者名 梅田真郷 |
| 2. 発表標題 昆虫から学ぶ骨格筋細胞の膜と代謝 |
| 3. 学会等名 第7回若手骨格筋研究会（招待講演） |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---------------------------------------|
| 1. 発表者名 梅田眞郷、村上光、長尾耕治郎 |
| 2. 発表標題 膜脂質を介する細胞内温度の制御機構 |
| 3. 学会等名 第57回日本生物物理学会年会シンポジウム（招待講演） |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|-----------------------------|
| 1. 発表者名 梅田眞郷 |
| 2. 発表標題 脂質の分子運動から生命現象を探る |
| 3. 学会等名 生化学若い研究者の会（招待講演） |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|-------------------------------------|
| 1. 発表者名 梅田眞郷、村上光、長尾耕治郎 |
| 2. 発表標題 膜脂質を介する細胞内温度制御の分子機構 |
| 3. 学会等名 第71回日本細胞生物学会シンポジウム（招待講演） |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 梅田眞郷、原雄二、長尾耕治郎 |
| 2. 発表標題 脂質変化による冬眠の誘導 |
| 3. 学会等名 理化学研究所BDR人工冬眠に向けての勉強会（招待講演） |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Masato Umeda |
| 2. 発表標題 Organization and deformability of insect cell membrane. |
| 3. 学会等名 The 16th International Membrane Research Forum (招待講演) (国際学会) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|------------------------------------|
| 1. 発表者名 梅田真郷 |
| 2. 発表標題 脂質ダイナミクスの生物機能 |
| 3. 学会等名 第13回スフィンゴセラピー研究会 (招待講演) |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Masato Umeda |
| 2. 発表標題 Phospholipid flippase acts as a molecular switch for ion channel activation. |
| 3. 学会等名 Membrane Lipid Transporter Symposium 2018-Flippases, Floppases and Scramblases (招待講演) (国際学会) |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Masato Umeda |
| 2. 発表標題 Phospholipid flip-flop as a molecular switch for ion channel activation. |
| 3. 学会等名 2nd Japan-Korea Lipid Joint Symposium (招待講演) (国際学会) |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Masato Umeda |
| 2. 発表標題 Phospholipid flip-flop as a molecular switch for ion channel activation. |
| 3. 学会等名 The 23rd International Symposium on Plant Lipids (招待講演) (国際学会) |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 梅田真郷 |
| 2. 発表標題 膜リン脂質のフリップフロップ・スイッチによるイオンチャネルの制御 |
| 3. 学会等名 老化過程における細胞膜のリン脂質非対称性の生理機能と病態に関するセミナー (招待講演) |
| 4. 発表年 2017年 |

| |
|----------------------------------|
| 1. 発表者名 梅田真郷 |
| 2. 発表標題 昆虫から学ぶ |
| 3. 学会等名 新潟薬科大学薬学総合セミナー (招待講演) |
| 4. 発表年 2017年 |

| |
|-----------------------------------|
| 1. 発表者名 梅田真郷 |
| 2. 発表標題 昆虫から学ぶ脂質の機能と代謝 |
| 3. 学会等名 第31回カロテノイド研究談話会 (招待講演) |
| 4. 発表年 2017年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Masato Umeda, Akifumi Shiomi, Kohjiro Nagao |
| 2. 発表標題 Remarkable deformability of insect cell is supported by constitutively active phospholipid scramblase. |
| 3. 学会等名 Molecular & Cellular Biology of Gordon Research Conference (国際学会) |
| 4. 発表年 2017年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Masato Umeda, Takuto Suito, Naoto Juni, Kojiro Nagao |
| 2. 発表標題 Dietary response governing thermoregulatory behavior |
| 3. 学会等名 第39回日本分子生物学会年会 (招待講演) |
| 4. 発表年 2016年 |

| |
|---------------------------------|
| 1. 発表者名 梅田真郷、水藤拓人、従二直人、長尾耕治郎 |
| 2. 発表標題 腸内細菌を介する行動性体温調節の分子機構 |
| 3. 学会等名 第89回日本生化学会大会 (招待講演) |
| 4. 発表年 2016年 |

| |
|-----------------------------------|
| 1. 発表者名 梅田真郷 |
| 2. 発表標題 体温はいかにして決まるのか？ |
| 3. 学会等名 HiHA第7回Workshop (招待講演) |
| 4. 発表年 2016年 |

| |
|---------------------------------|
| 1. 発表者名 梅田真郷 |
| 2. 発表標題 温度センシングとエネルギー代謝 |
| 3. 学会等名 第68回日本細胞生化学会大会（招待講演） |
| 4. 発表年 2016年 |

| |
|-----------------------------------|
| 1. 発表者名 梅田真郷 |
| 2. 発表標題 膜脂質ダイナミクスを介する細胞機能の制御機構 |
| 3. 学会等名 日本膜学会「第38年会」（招待講演） |
| 4. 発表年 2016年 |

| |
|-----------------------------------|
| 1. 発表者名 梅田真郷 |
| 2. 発表標題 膜脂質ダイナミクスを介する細胞機能の制御機構 |
| 3. 学会等名 日本膜学会「第38年会」（招待講演） |
| 4. 発表年 2016年 |

| |
|-------------------------------------|
| 1. 発表者名 梅田真郷 |
| 2. 発表標題 質を介するエネルギー代謝と温度調節行動の制御機構 |
| 3. 学会等名 第93回日本生理学会大会（招待講演） |
| 4. 発表年 2016年 |

| |
|--------------------------------|
| 1. 発表者名 梅田真郷 |
| 2. 発表標題 生体膜脂質と温度感受性システム |
| 3. 学会等名 第36回白金シンポジウム (招待講演) |
| 4. 発表年 2016年 |

| |
|----------------------------------|
| 1. 発表者名 梅田真郷 |
| 2. 発表標題 生体膜におけるリン脂質分子の運動と機能 |
| 3. 学会等名 第53回日本生物物理学会年会 (招待講演) |
| 4. 発表年 2015年 |

| |
|-----------------------------------|
| 1. 発表者名 梅田真郷 |
| 2. 発表標題 呼吸とエネルギー代謝：昆虫の秘密から学ぶ |
| 3. 学会等名 第19回酵素ダイナミクス研究会 (招待講演) |
| 4. 発表年 2015年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Masato Umeda |
| 2. 発表標題 symmetric transbilayer distribution of membrane phospholipids is disrupted by constitutive activation of phospholipid scramblase in insect cells. |
| 3. 学会等名 Lipids, Molecular & Cellular Biology of Gordon Research Conference (国際学会) |
| 4. 発表年 2015年 |

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

| | 氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号) | 所属研究機関・部局・職 (機関番号) | 備考 |
|-------|---|-------------------------------|----|
| 連携研究者 | 原 雄二 (HARA Yuji) (60362456) | 京都大学・工学研究科・准教授 (14301) | |
| 連携研究者 | 長尾 耕治郎 (NAGAO Kohjiro) (40587325) | 京都大学・工学研究科・助教 (14301) | |
| 連携研究者 | 従二 直人 (JUNI Naoto) (90572199) | 京都大学・工学研究科・研究員 (14301) | |