

令和 4 年 6 月 8 日現在

機関番号：14603

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18H02405

研究課題名(和文) タンパク質膜透過チャネル複合体の構造基盤とそのしくみ

研究課題名(英文) Structural basis and mechanism of Sec holo translocon complex

研究代表者

塚崎 智也 (Tsukazaki, Tomoya)

奈良先端科学技術大学院大学・先端科学技術研究科・教授

研究者番号：80436716

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,300,000円

研究成果の概要(和文)：生物の本質を明らかにするためには、生物に基本のメカニズムを分子レベルで解明する必要がある。タンパク質の膜透過はすべての生物が持っている仕組みであり、モデル生物大腸菌などでは膜タンパク質SecYEG複合体を中心とした超分子複合体がタンパク質の膜透過に関わっている。本研究では、その超分子複合体の構造と機能を解明するため、X線結晶構造解析を進めるとともにクライオ電子顕微鏡、原子間力顕微鏡などを用いて測定を行なった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究では、必須の生命現象を分子レベル、原子レベルで明らかとしようとしている。有機化合物である分子がいかに生命活動を行っていくのかについては、いまだほとんど解明されていない状況である。学術的にこれらを明らかとしていくためには一つ一つの生命現象を解き明かす必要があり、本研究を達成することで、タンパク質の膜透過という一つの生命現象の詳細な理解につながる。そのため、本研究は学術的に極めて意義深いものである。

研究成果の概要(英文)：To unveil the essential biological processes of living organisms, it is crucial to elucidate these molecular mechanisms. Protein translocation across the membrane is a fundamental mechanism in all living cells. In a model organism, Escherichia coli, a supramolecular protein complex including the membrane protein complex SecYEG is involved in the protein translocation. In this study, we tried to elucidate the structure and function of the supramolecular protein complex by X-ray crystallography, cryo-electron microscopy, and atomic force microscopy.

研究分野：構造生命科学

キーワード：タンパク質の膜透過 構造生物学

1. 研究開始当初の背景

生物が生きていくためには、細胞質でリボソームによって合成されたタンパク質が然るべき場所へと輸送される必要がある。その際、生体膜を超えて輸送されたり、生体膜に組込まれたりする場合がある。このタンパク質の膜透過と膜組込み過程は、すべての生物に保存された基本的な細胞内機構の一つであり、これまで数多くの研究が進められてきた。タンパク質の分泌 (Secretion) に関わるタンパク質として名付けられた Sec タンパク質は、1999 年ノーベル賞の「タンパク質の輸送シグナルの発見」や 2013 年ノーベル賞の「小胞輸送」などに関連する。

実際、細胞質で新規に合成されたタンパク質の約 30%は、膜を越えて輸送されたり、膜へと組込まれたりする。これらの輸送されるタンパク質は、通常 N 末端に付加されたシグナル配列の情報を基に膜へと運ばれる。図 1

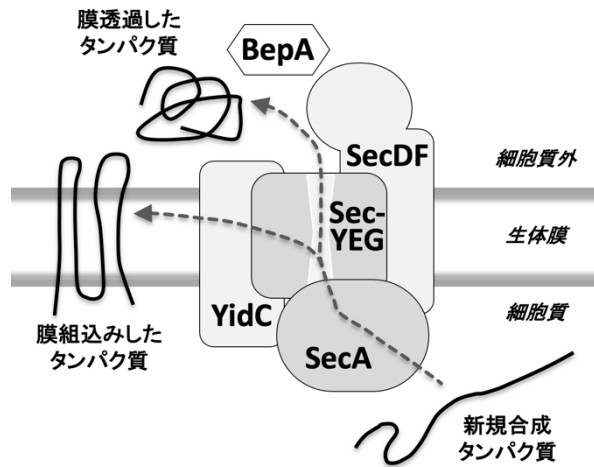


図1 Secトランスロコンマシーナリー複合体によるタンパク質の膜透過・膜組込み

に示すように大腸菌などの真正細菌においては、タンパク質の通り道 (チャネル) となるのは Sec トランスロコン (SecY, SecE, SecG からなる膜タンパク質複合体: SecYEG) である。しかし、SecYEG は単独では機能しない。タンパク質を輸送させるためのエネルギーが必要である。細胞質側の SecA ATPase またはリボソームは新規合成タンパク質を Sec トランスロコン内に押し込み、タンパク質輸送を達成させる (Li, Park *et al.*, *Nature* 2016)。SecDF はプロトン駆動型のモータータンパク質であり、細胞質外に大きなドメインを持つ。SecDF は細胞質外側でタンパク質を引き抜く動作を繰り返すことでタンパク質の膜透過に貢献する (Tsukazaki *et al.*, *Nature* 2011)。こうして膜透過したタンパク質のいくつかは、シャペロン/プロテアーゼ BepA の介助を受け成熟体になるものもある。また、膜タンパク質が膜へと組み込まれる時には、膜シャペロンとして YidC も共同して機能する (Nagamori *et al.*, *JCB* 2004; Kumazaki *et al.*, *Nature* 2014)。これらの反応は膜の透過障壁を維持したままで、巨大な分子であるタンパク質を輸送させる。

これらの例のように、新規に合成されたタンパク質はアンフォールドの構造を保ったまま Sec トランスロコンマシーナリーを介して膜透過または膜組込みされ、フォールディングすることで成熟体となる。このダイナミックなタンパク質膜透過・膜組込みの分子メカニズムの解明は当該分野の最重要課題であり、Sec タンパク質複合体などの構造情報が必要である。

2. 研究の目的

本研究の代表研究者は Sec タンパク質群の構造機能解析に 15 年以上の年月を費やし、多くの試行錯誤のうえタンパク質膜透過に関わる全てのコンポーネントの構造決定を達成してきた (図 2)。さらに詳細に、タンパク質の膜透過・膜組込みのダイナミックな分子メカニズムを解明するために、今後は、Sec・YidC からなる超分子複合体の立体構造を決定し、構造情報を基にした遺伝学的・生化学的解析を進める必要がある。並行して、より深い理解のため各因子のこれまでに報告のないコンフォメーション状態の異なる構造 (別状態の構造) の決定を行う必要がある。

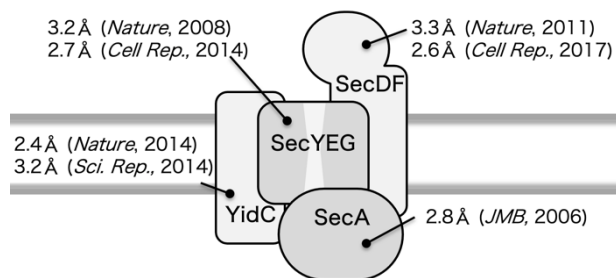


図2 代表研究者の構造解析のまとめ

3. 研究の方法

本研究では Sec トランスロコンを経由したタンパク質の膜透過・膜組込みのダイナミックな分子メカニズムを解明するため、Sec・YidC からなる複合体の立体構造を決定し、構造情報を基にした遺伝学的・生化学的解析を行うため研究を進めた。並行して、より深い理解のため各因子の高分解能構造やこれまでに報告のないコンフォメーション状態の異なる構造や基質タンパク質との複合体の構造など別状態の構造決定を行うための実験を進めた。それぞれの構造解析では、各種タンパク質の結晶を得て X 線結晶構造解析による構造決定を目指した。

4. 研究成果

SecDF はプロトン駆動型のタンパク質膜透過モータータンパク質であると考えられており、膜外領域の構造変化がタンパク質の輸送に関わるとされている。これまでの構造解析にて、F 型、I 型構造とよばれる状態が報告された (Tsukazaki *et al.*, *Nature*, 2011; Furukawa *et al.*, *Cell Rep.*, 2017)。さらに別状態の構造情報を得るべく X 線結晶構造解析を進めた結果、これまでに報告のない構造を決定することができた (Furukawa *et al.*, *Structure*, 2018)。これを、超 F 型構造と名付けた。F 型・I 型では、膜外ドメインに 8 本のベータ構造から形成されるシートが確認されていたが、この領域が超 F 型構造ではベータバレル構造に変化していた (図 3)。この結果から、SecDF の膜外ドメインは、機能を発揮するときに膜外ドメインのシート構造とバレル構造との構造変化を繰り返して機能することが考えられた。膜間通領域に保存されたアスパラギン酸 (D340) とアルギニン (R671) の各アラニン置換体は、バレル構造を取らないことが判明し、この変異体は膜透過を促進しなかった。このことは、バレル構造をとることが SecDF の機能に重要であることを支持するだけでなく、膜間通領域の構造変化と膜外ドメインの構造変化が連動しているということが判明した。SecDF の F 型、I 型、超 F 型の 3 種類の構造と過去の機能解析から想定される SecDF の機能モデルを総説として発表した (Tsukazaki, *FEMS Microbiology Letters* 2018)。

以前の報告で YidC の構造解析において細胞質ループ C2 は、ディスオーダーしており YidC の詳細な理解を妨げていた。そこで、モデル生物大腸菌 YidC をより高分解能での構造解析を達成し、分子動力学計算を組み合わせ、その領域の可動性を検討した (Tanaka *et al.*, *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 2018)。これらの結果は、YidC の構造基盤を提供する。これらの構造解析を含め図 1 に示した膜タンパク質の X 線結晶構造解析が、国内外から報告される状況になってきたため、研究の進展状況を総説としてまとめた (Tsukazaki, *The Protein Journal*, 2019)。また、掲載はブローベル (1999 年 ノーベル生理学・医学賞: シグナル配列の研究) の追悼記念の特別号であった。

BepA は、膜透過した基質タンパク質と相互作用して、シャペロンとして働く。また一部、形成不全となったタンパク質を消化するプロテアーゼ機能もあわせもつ。しかし、BepA がどのように機能発現しているのかが不明であった。BepA の X 線結晶構造解析を達成し、詳細構造を明らかとしたことで、BepA の緻密な制御機構が明らかとなった (図 4) (Shahrizal *et al.*, *J. Mol. Biol.*, 2019)。亜鉛イオンがプロテアーゼの活性中心となるが、その領域は BepA の内部に埋もれていた。一部の構造体 ($\alpha 9$) が、活性中心から遠ざかることで BepA が活性化することが考えられた。生化学的な解析で、この事項を証明した。BepA は、基質と相互作用したまま一定時間経過すると、活性部位と基質が直接相互作用できるようになり、切断されると考えられる。細胞質外には ATP などのエネルギーが存在しないため、BepA は自らの構造体で、基質の相互作用から活性化までの時間差をうみ出し利用するという洗練された機構をもつ (Daimon *et al.*, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2020)。

本研究では、X 線結晶構造解析の静的な構造解析だけではなく、高速原子間力顕微鏡 (高速 AFM) による動的構造解析を進めるための準備も進めた。SecYEG-SecA 複合体と脂質を用いて、ナノディスクというナノ粒子に再構成した。高速 AFM でナノ粒子を観察したところ均一な粒子を確認できた (Haruyama *et al.*, *Structure* 2019)。ここで用いた SecYEG-SecA 複合体は、SecY の C 末端を SecA の N 末端側にリンカーを介して連結したものである。この融合タンパク質のタンパク質輸送活性を確認した。そのため、この融合タンパク質を用いることで安定な最小単位 (1 ユニット) を準備することができる。次に、条件を最適化し、基質存在下で確認したところ、ナノディスクから膜透過中のタンパク質 (ポリペプチド) と思われる紐状の物体を観測することに成功した。さらに解析を進めている。

図 1 に示した複数因子から構成されるタンパク質複合体の構造解析を進めるためには、安定したサンプルを準備する必要がある。各タンパク質の組み合わせなど、様々な条件を変更して結晶化を進めた。結果、SecYEG 複合体と SecDF の結晶を得ることに成功した。分子置換法にて SecYEG 複合体と SecDF が非対称単位に 1 つずつ含まれていることが判明した。SecYEG と SecDF の間の相互作用はほとんどわかっていない状況であるため、この構造は多くの情報を提供すると期待される。更なる分解能の向上を目指して研究を進めた。

Remote coupled structural change of SecDF

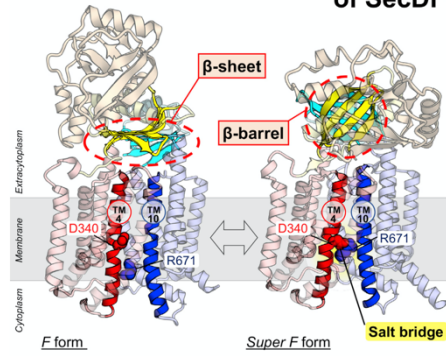


図3 SecDFのフォールディングチェンジ

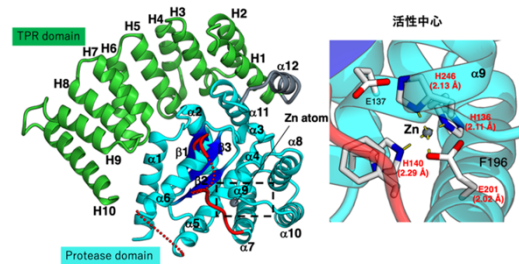


図4 BepAの結晶構造

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計16件（うち査読付論文 15件／うち国際共著 2件／うちオープンアクセス 16件）

1. 著者名 Tanaka Yoshiki, Yoshikaie Kunihiro, Takeuchi Azusa, Ichikawa Muneyoshi, Mori Tomoyuki, Uchino Sayaka, Sugano Yasunori, Hakoshima Toshio, Takagi Hiroshi, Nonaka Gen, Tsukazaki Tomoya	4. 巻 6
2. 論文標題 Crystal structure of a YeeE/YedE family protein engaged in thiosulfate uptake	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Science Advances	6. 最初と最後の頁 eaba7637
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/sciadv.aba7637	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

1. 著者名 Daimon Yasushi, Narita Shin-ichiro, Miyazaki Ryoji, Hizukuri Yohei, Mori Hiroyuki, Tanaka Yoshiki, Tsukazaki Tomoya, Akiyama Yoshinori	4. 巻 117
2. 論文標題 Reversible autoinhibitory regulation of Escherichia coli metalloproteinase BepA for selective -barrel protein degradation	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 27989 ~ 27996
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.2010301117	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 Tanaka Yoshiki, Iwaki Shigehiro, Sasaki Akira, Tsukazaki Tomoya	4. 巻 595
2. 論文標題 Crystal structures of a nicotine MATE transporter provide insight into its mechanism of substrate transport	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 FEBS Letters	6. 最初と最後の頁 1902 ~ 1913
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/1873-3468.14136	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 塚崎 智也	4. 巻 92
2. 論文標題 構造解析からみえてきたタンパク質膜透過駆動モーター膜タンパク質SecDFの仕組み	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 生化学	6. 最初と最後の頁 717 ~ 721
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.14952/SEIKAGAKU.2020.920717	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 Inoue Michio, Sakuta Nanami, Watanabe Satoshi, Zhang Yuxia, Yoshikaie Kunihiro, Tanaka Yoshiki, Ushioda Ryo, Kato Yukinari, Takagi Junichi, Tsukazaki Tomoya, Nagata Kazuhiro, Inaba Kenji	4. 巻 27
2. 論文標題 Structural Basis of Sarco/Endoplasmic Reticulum Ca ²⁺ -ATPase 2b Regulation via Transmembrane Helix Interplay	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Cell Reports	6. 最初と最後の頁 1221 ~ 1230
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.celrep.2019.03.106	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

1. 著者名 Tsukazaki Tomoya	4. 巻 38
2. 論文標題 Structural Basis of the Sec Translocon and YidC Revealed Through X-ray Crystallography	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Protein Journal	6. 最初と最後の頁 249 ~ 261
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10930-019-09830-x	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 Tanaka Yoshiki, Tsukazaki Tomoya	4. 巻 20
2. 論文標題 A snapshot of membrane protein insertion	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 EMBO reports	6. 最初と最後の頁 e49034
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.15252/embr.201949034	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 Sasaki Masaru, Nishikawa Hanako, Suzuki Sonomi, Moser Michael, Huber Maria, Sawasato Katsuhiro, Matsubayashi Hideaki T., Kumazaki Kaoru, Tsukazaki Tomoya, Kuruma Yutetsu, Nureki Osamu, Ueda Takuya, Nishiyama Ken-ichi	4. 巻 294
2. 論文標題 The bacterial protein YidC accelerates MPlase-dependent integration of membrane proteins	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Biological Chemistry	6. 最初と最後の頁 18898 ~ 18908
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1074/jbc.RA119.011248	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 Takamitsu Haruyama, Tomoya Tsukazaki	4. 巻 62
2. 論文標題 Real-time observation of membrane protein-embedded nanodiscs by high-speed atomic force microscopy	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 野口研究所時報	6. 最初と最後の頁 42 ~ 49
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 オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Tsukazaki Tomoya	4. 巻 -
2. 論文標題 Structural Basis of the Sec Translocon and YidC Revealed Through X-ray Crystallography	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Protein Journal	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10930-019-09830-x	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 Shahrizal Mohammad, Daimon Yasushi, Tanaka Yoshiki, Hayashi Yugo, Nakayama Shintaro, Iwaki Shigehiro, Narita Shin-ichiro, Kamikubo Hironari, Akiyama Yoshinori, Tsukazaki Tomoya	4. 巻 431
2. 論文標題 Structural Basis for the Function of the α -Barrel Assembly-Enhancing Protease BepA	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Molecular Biology	6. 最初と最後の頁 625 ~ 635
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jmb.2018.11.024	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 Haruyama Takamitsu, Sugano Yasunori, Kodera Noriyuki, Uchihashi Takayuki, Ando Toshio, Tanaka Yoshiki, Konno Hiroki, Tsukazaki Tomoya	4. 巻 27
2. 論文標題 Single-Unit Imaging of Membrane Protein-Embedded Nanodiscs from Two Oriented Sides by High-Speed Atomic Force Microscopy	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Structure	6. 最初と最後の頁 152 ~ 160
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.str.2018.09.005	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 Tanaka Yoshiki, Izumioka Akiya, Abdul Hamid Aisyah, Fujii Akira, Haruyama Takamitsu, Furukawa Arata, Tsukazaki Tomoya	4. 巻 505
2. 論文標題 2.8-A crystal structure of Escherichia coli YidC revealing all core regions, including flexible C2 loop	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Biochemical and Biophysical Research Communications	6. 最初と最後の頁 141 ~ 145
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbrc.2018.09.043	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 Tsukazaki Tomoya	4. 巻 365
2. 論文標題 Structure-based working model of SecDF, a proton-driven bacterial protein translocation factor	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 FEMS Microbiology Letters	6. 最初と最後の頁 fny112
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/femsle/fny112	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 Furukawa Arata, Nakayama Shintaro, Yoshikaie Kunihito, Tanaka Yoshiki, Tsukazaki Tomoya	4. 巻 26
2. 論文標題 Remote Coupled Drastic α -Barrel to β -Sheet Transition of the Protein Translocation Motor	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Structure	6. 最初と最後の頁 485 ~ 489
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.str.2018.01.002	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 塚崎智也	4. 巻 58
2. 論文標題 タンパク質膜透過装置の構造生物学	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 生物物理	6. 最初と最後の頁 78 ~ 82
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 -

〔学会発表〕 計13件（うち招待講演 4件 / うち国際学会 5件）

1. 発表者名 板家成良, 長池航, 春山隆充, 市川宗蔵, 菅野泰功, 宮崎 亮次, 内橋貴之, 塚崎智也
2. 発表標題 高速AFMによるタンパク質膜透過装置Sec複合体の動的構造解析
3. 学会等名 第17回21世紀大腸菌研究会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 長池航, 板家成良, 春山隆充, 塚崎智也, 内橋貴之
2. 発表標題 高速原子間顕微鏡によるタンパク質膜輸送装置Secの動態観察
3. 学会等名 令和2年度 生物物理学会中部支部
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 長池航, 板家成良, 春山 隆充, 塚崎智也, 内橋貴之
2. 発表標題 高速原子間顕微鏡による膜輸送装置Secの動態観察
3. 学会等名 日本生体エネルギー研究会第46回討論会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 長池 航, 春山 隆充, 塚崎智也, 内橋 貴之
2. 発表標題 Observation of Substrate Binding Sec Translocon and Structural Change of SecA with HS-AFM
3. 学会等名 The 58th Annual Meeting of the BSJ (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 塚崎智也
2. 発表標題 タンパク質の膜透過に関わるプロトン駆動型モーターSecDFの構造生命科学
3. 学会等名 第95回日本細菌学会総会（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 田中良樹, 吉海江国仁, 内野清香, 塚崎智也
2. 発表標題 硫黄トランスポーターの結晶構造解析
3. 学会等名 第16回21世紀大腸菌研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 塚崎智也
2. 発表標題 タンパク質膜透過チャンネルSecトランスロコンを経由するタンパク質輸送のメカニズム
3. 学会等名 岩手大学放射光利用セミナー（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 竹内梓, 田中良樹, 吉海江 国仁, 内野清香, 高木博史, 塚崎智也
2. 発表標題 新奇硫黄系トランスポーターの構造と機能
3. 学会等名 第42回日本分子生物学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 塚崎智也
2. 発表標題 Single-Unit Imaging of Membrane Protein-Embedded Nanodiscs by High-Speed Atomic Force Microscopy
3. 学会等名 EMBO Workshop: CURRENT ADVANCES IN PROTEIN TRANSLOCATION ACROSS MEMBRANES (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 塚崎智也
2. 発表標題 Working model of SecDF inferred from structural studies
3. 学会等名 Joint Symposium ~ The 10th symposium on International Collaborative Laboratories ~ BioTechnology Institute, U. Minnesota & Grad School BioScience, NAIST (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 塚崎智也
2. 発表標題 Drastic conformational changes of SecDF
3. 学会等名 BACTERIAL PROTEIN EXPORT 2018 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 塚崎智也
2. 発表標題 High-speed AFM imaging of membrane protein embedded in Nanodisc
3. 学会等名 第56回日本生物物理学会年会 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 塚崎智也
2. 発表標題 結晶構造解析から明らかとなってきたタンパク質膜透過モーター SecDF の劇的な構造変化
3. 学会等名 第18回日本蛋白質科学会年会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 監修 津本浩平・浜窪隆雄	4. 発行年 2020年
2. 出版社 エヌ・ティー・エス	5. 総ページ数 538(307-315)
3. 書名 膜タンパク質工学ハンドブック	

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>奈良先端大 構造生命科学 研究業績 https://bsw3.naist.jp/tsukazaki/publication.html 構造生命科学研究室に在籍されていた古川新さんが、井上研究奨励賞を受賞 https://bsw3.naist.jp/research/index.php?id=1777</p>
--

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

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------

ロシア連邦	Ajinomoto-Genetika Research Institute			
-------	--	--	--	--