

令和 3 年 6 月 21 日現在

機関番号：82502

研究種目：若手研究

研究期間：2019～2020

課題番号：19K15407

研究課題名(和文)人工脂質膜内ドメインの膜タンパク質会合体形成への寄与解明

研究課題名(英文)Elucidation of the contribution of domains in artificial lipid membranes to the formation of membrane protein aggregates

研究代表者

茂木 俊憲 (Motegi, Toshinori)

国立研究開発法人量子科学技術研究開発機構・高崎量子応用研究所 先端機能材料研究部・主任研究員(任常)

研究者番号：00780602

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：マイカ上に作製した人工脂質膜内の負荷電脂質(PG)ドメインから、膜タンパク質バクテリオロドプシンが排斥され、周囲中性脂質(PC)領域にて結晶形成した。膜タンパク質が結晶形成する生体膜内にはPGが多いことから、膜タンパク質と脂質間の相互作用が結晶形成に寄与することが分かった。C12-PC(DLPC)またはC18-PC(DPPC)人工膜内で膜タンパク質が結晶化することが分かった。DLPC内での結晶構造が元の構造と異なることから、脂質-膜タンパク質間の疎水部ミスマッチに起因するタンパク質構造変化が示唆された。また、ドメインによる排斥効果を評価するため、蛍光標識タンパク質の一分子拡散解析を行った。

研究成果の学術的意義や社会的意義

膜タンパク質結晶形成は膜タンパク質を標的とした創薬の観点から重要である。また、人工脂質膜内にて二次元結晶を形成することで、機能発現や薬剤等との他分子間反応に伴う膜タンパク質構造変化の評価が可能になるが、その報告例は少ない。本課題では、固体基板上で物性制御された平面人工脂質膜内での一分子拡散計測および原子間力顕微鏡観察からタンパク質の結晶形成・機能発現に脂質の分子間力、電荷および膜流動性が寄与することを示した。結晶化が難しい柔軟な膜外領域を持つGタンパク質共役受容体等の膜タンパク質へと対象を拡張し、化合物や薬剤に応答する膜タンパク質の動的構造変化を検出可能な基盤創出を目指すことができる。

研究成果の概要(英文)：We found that the membrane protein bacteriorhodopsin is excluded from the negatively charged lipid (PG) domain in artificial lipid membranes and forms crystals in the surrounding neutral lipid (PC) domain.

Next, we found that membrane proteins crystallized in C12-PC (DLPC) or C18-PC (DPPC) artificial membranes. The membrane proteins did not form hexagonal crystals in DLPC, suggesting the occurrence of the conformational changes of the membrane proteins due to a hydrophobic mismatch between lipid and membrane protein. In addition, single molecule diffusion analysis of fluorescence dye labeled membrane proteins was performed to evaluate the exclusion effect by the domain.

研究分野：界面物理化学

キーワード：脂質二重膜 原子間力顕微鏡 膜タンパク質 一分子観察 ドメイン 荷電脂質

1. 研究開始当初の背景

細胞膜の構成成分である脂質膜は両親媒性の脂質分子が疎水部を内側に、親水部を外側に向け、脂質同士の分子間力により横方向に並んだ二重膜構造をとる。また、細胞膜に埋め込まれた膜タンパク質は細胞内外の情報や物質の交換など生命活動に重要な機能を担う。市販薬剤の50%が膜タンパク質に作用するため、創薬につながる新たな膜タンパク質の発見を目指して、膜タンパク質の立体構造およびその機能解明が進められている。一方で、多くの膜タンパク質はドメインと呼ばれる周囲と異なる形状、親水性頭部の電荷、疎水性尾部の長さを示す脂質分子が集合した、数10 nm～数 μm サイズの局所的な領域に分配される。

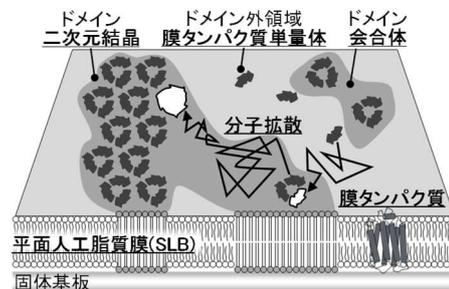
膜タンパク質機能発現に必須な会合体形成挙動を分子レベルで理解するためには、生体内と同様の構造および機能を維持したままの膜タンパク質を組み込んだ人工脂質膜研究が求められている。これまでは膜タンパク質同士の分子間相互作用が注目され、ドメインと膜タンパク質間の相互作用は注目されてこなかった。不均一なドメインを有する脂質膜内において、膜タンパク質がどこで、どのように、どんな会合体を形成するのか、そのメカニズムと機能構造を理解することが不可欠である。そのためには、研究代表者が取り組んできた室温での平衡状態においてドメインおよび膜タンパク質会合体の直接観察に加え、膜タンパク質会合体形成過程のダイナミクス観察が必要であると考えた。本研究結果から脂質と膜タンパク質間の相互作用に関する知見とともに、Gタンパク質共役受容体(GPCR)のような自己会合だけでなく他分子と会合する複雑な会合体形成挙動を制御可能になると期待される。

2. 研究の目的

膜タンパク質の機能発現に重要な脂質膜内での会合体形成については膜タンパク質同士の相互作用に着目した研究が多く、周囲の脂質分子や脂質膜ドメインとの関連を調べた報告は少ない。ドメインは直径数 nm～数100 nm程度の大きさであり、回折限界から通常の顕微鏡観察が困難である。また、多くの膜タンパク質は柔軟かつ複雑な構造を持つために、人工脂質膜系への再構成によって容易に変性する。さらに、脂質膜や膜タンパク質の物理的計測は水溶液中で行う必要があるが、ベシクルなどの従来の人工膜系では分子レベルでの計測が困難である。

そこで本研究では、表面化学的な観察が可能であり、長時間安定なドメインを形成可能な基板支持脂質二重膜(SLB)を用いて研究を行った。また、構造機能相関がよく理解されている高度好塩菌由来の膜タンパク質バクテリオロドプシンを用いることで、その機能であるプロトンポンプ能を光吸収から間接的に見積もることができる。脂質物性や環境応答の違いによって形成するドメインがどのように膜タンパク質の会合体形成挙動へ影響するのか、表面イメージングによる膜構造の直接観察と光学顕微鏡による膜タンパク質ダイナミクス計測に基づいて明らかにすることを目的とした(図1)。本研究の知見に基づき、生体膜内における膜タンパク質の会合体形成機構を解明し、創薬研究に役立つ結晶形成技術の開発へと繋げることができると期待した。

また、研究代表者らは本研究を遂行するために必要かつ有用な要素技術である、ドメインを有する人工膜の作製技術、さらに原子間力顕微鏡(AFM)計測と一分子拡散計測(SPT)による膜構造および分子ダイナミクスの観察手法を有していた。



- ①ドメイン内外での膜タンパク質会合体・結晶の直接計測
- ②ドメイン内外での会合体生成・消滅ダイナミクスの計測

図1. 研究概要. ドメインを有する基板上人工脂質膜(SLB)内での膜タンパク質会合体形成機構を明らかにする。

3. 研究の方法

(1)膜タンパク質再構成脂質ベシクルおよび SLB の作製: 本研究では、膜タンパク質会合体ならびに結晶を人工膜内で観察するために、既存の膜タンパク質再構成人工膜作製方法の一部を改良する必要があった。ガラスバイアル内にて乾燥した脂質フィルムを作成した後、リン酸または Tris バッファーを添加した後に攪拌して多層ベシクルを得た。その後、フィルター処理により、直径100 nm程度の微小単層脂質膜ベシクル(SUV)懸濁液を得た。続いて、界面活性剤 Triton X-100 を培養・精製した膜タンパク質に加え、25 $^{\circ}\text{C}$ 、12時間、暗中で振盪し、膜タンパク質水溶液を調製した。脂質と膜タンパク質の混合比が100:1になるように、膜タンパク質水溶液に脂質懸濁液を加え、25 $^{\circ}\text{C}$ 、暗中で振盪した。混合溶液をバイアル瓶へ移し、Bio-beadsを28 $^{\circ}\text{C}$ で攪拌しながら3回に分けて導入した。その後、シリンジを用いて溶液のみを回収した。上記の作製方法で得られた膜タンパク質再構成ベシクルは界面活性剤を含んでおり、SLB形成が進行しないことが分かった。そこで、70,000 g、4 $^{\circ}\text{C}$ で10分間遠心を行い、バッファー交換を複数回行った。必要に応じてフィルター処理を行うことで粒子径を揃え、膜タンパク質再構成脂質ベシクル懸濁液を得た。この懸濁液にマイカ基板を浸漬することで基板表面にSLBを作製した。

(2)膜タンパク質蛍光色素修飾: 膜タンパク質ダイナミクスを光学顕微鏡によって計測するためには、高い量子収率かつ光褪色に強い蛍光色素を膜タンパク質に修飾する必要があった。膜タンパク質の吸収波長とは異なる吸収波長をもつ ATTO 488 NHS ester を用いて修飾を行った。用いたバッファの組成は、リン酸バッファ(100 mM, pH = 7.0)、solution A (10 mM PBS, 3 mM KCl, 140 mM NaCl, pH = 7.4)、solution C (10 mM PBS, 3 mM KCl, 140 mM NaCl, pH = 8.3)である。ATTOは無水 DMSO に 1 mg/ml で溶解させてから使用した。20 mM Triton-X100/リン酸バッファ、20 μ M 膜タンパク質/リン酸バッファを 1 ml 調整した。Amicon Ultra-0.5 mL(10 K)遠心式フィルターに入れ、12,000 g, 5 min, 4°Cで遠心を行った。その後 solution C で懸濁した。この操作を 2 回繰り返した。ATTO 溶液を 57 μ l 加えてピペティングにより混合させた。室温にて 1 時間以上静置してインキュベーションを行った。その後同様の条件で遠心を行い、solution A で懸濁を行った。この操作は溶出液の UV-vis 測定で色素由来の吸収ピークが見られなくなるまで、6~8 回繰り返した。最後の遠心後、solution A で懸濁して回収した。ATTO 蛍光修飾膜タンパク質懸濁液の UV-vis 測定結果から、膜タンパク質由来および ATTO488 由来の極大吸収が 568 nm と 496 nm 付近にそれぞれ見られたことから、蛍光修飾に成功したことがわかった(図 2, 点線)。また蛍光修飾した膜タンパク質を 40 μ mol 使用した脂質ベシクル懸濁液でも、同様のピークが確認できた(図 2, 実線)。

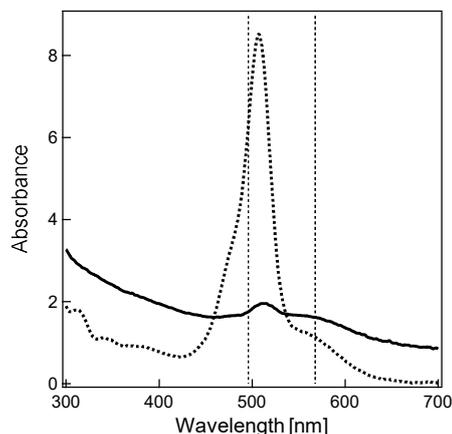


図 2. UV-vis 測定結果. (点線)ATTO 修飾膜タンパク質懸濁液, (実線)膜タンパク質再構成脂質ベシクル懸濁液の結果。

(3)顕微鏡観察: SLB の流動性および均一性は、蛍光顕微鏡による流動性計測および AM(amplitude modulation)-AFM による計測によって確認した。観察は Tris バッファ(pH 7.0 HCl)中で行い、PG 系では測定室温度を 20°Cに設定した。また、疎水部鎖長の異なる DLPC/DPPC 系では室温にて観察を行った。AM-AFM 観察と同様の条件にて、マイカ基板上の SLB を超解像 FM(frequency modulation)-AFM により観察した。解析は Gwyddion を用いて行った。一分子拡散追跡においては、色素修飾した膜タンパク質を未修飾膜タンパク質に対して 1%程度導入し、蛍光顕微鏡によりビデオレート観察した。解析は imageJ および IGOR マクロによる平均二乗変位 (MSD)解析を行った。

4. 研究成果

(1)DMPG/DMPC 混合系: まず、DMPC および DMPG の混合脂質二重膜(DMPC/DMPG-SLB)におけるドメイン形成の有無を調べるため AFM 観察を行った。脂質混合比をそれぞれ DMPC : DMPG = 4:1, 1:1, 1:4 とした SUV 懸濁液を使用し、それぞれ SLB を形成した。試料温度をそれぞれの脂質がゲル相を形成する 20 °Cまで低下させ、AFM 計測を行った結果を示す(図 3)。

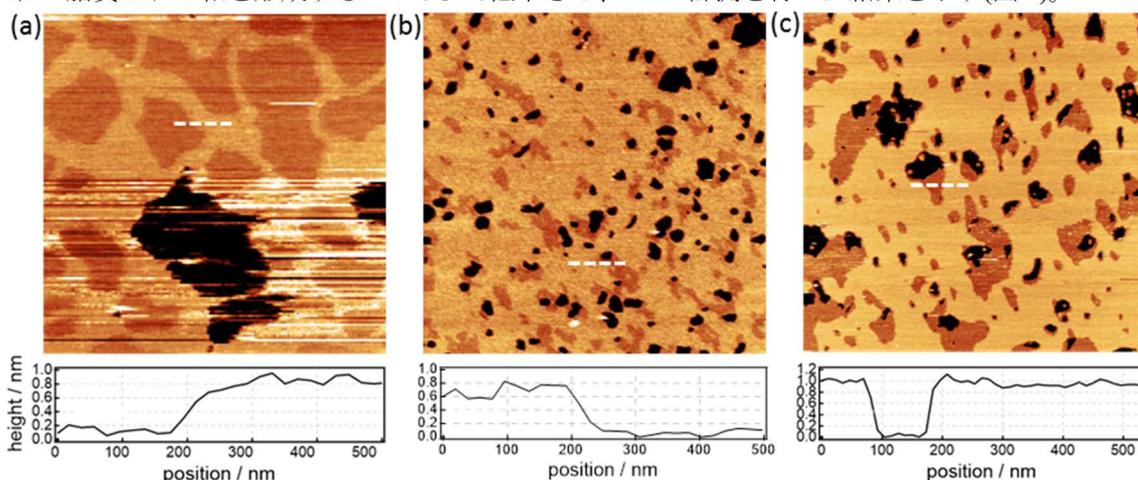


図 3. DMPC/DMPG-SLB の AM-AFM 像(上段)および図中点線での断面プロファイル(下段). 混合比はそれぞれ(a) 4:1, (b)1:1, (c)1:4.スケールバー: 500 nm.

それぞれの像において、もっとも低い黒色領域はマイカ基板である。基板から膜表面までの高さは約 5 nm であり、膜表面には~0.5 nm ほど周囲と高さの異なる、DMPC と DMPG の相分離に由来するドメインが観察された。アニオン性の PG 膜表面近傍では溶液中のカチオンの存在確率が高くなることが知られており、先行研究では溶液中の K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} 等のカチオンが PG 脂質同士を架橋することで、PG 同士が集合し、ドメインが形成されると考えられている。また、画像解析から、基板が露出した欠陥を除き、膜表面全体に対して高いドメインが占める面積比を脂質

混合比ごとに算出した。DMPG 混合比の増加に伴い、高い領域の面積比率が増加したことから、高い領域が DMPG-rich ドメインであることが支持された。

次に、膜タンパク質再構成 DMPC/DMPG-SLB の AFM 測定を行った。DMPC: DMPG = 4:1 の場合、平坦な膜表面構造が観察された(図 4a)。また、DMPC: DMPG = 1:1 および 1:4 においては、高さ 1.0~1.4 nm の構造物が観察された(図 4b,c)。これらの構造物は、一様な方向に伸長していることがわかった。これまでに SLB および天然紫膜の AFM 測定結果から、その膜構造や二次元結晶構造が下部基板の種類によって異なることが報告されている。本研究で用いたマイカは六方晶構造を示すが、その結晶構造が分子配列に与える影響は不明である。今後、基板種類によって脂質膜構造や分子結晶構造を制御することが期待される。一方で、これらの高さのある構造がドメインまたは膜タンパク質のどちらに由来するものであるか、判断することは困難であった。そこで、膜タンパク質再構成 SLB を対象に、超解像 FM-AFM 測定を行った。

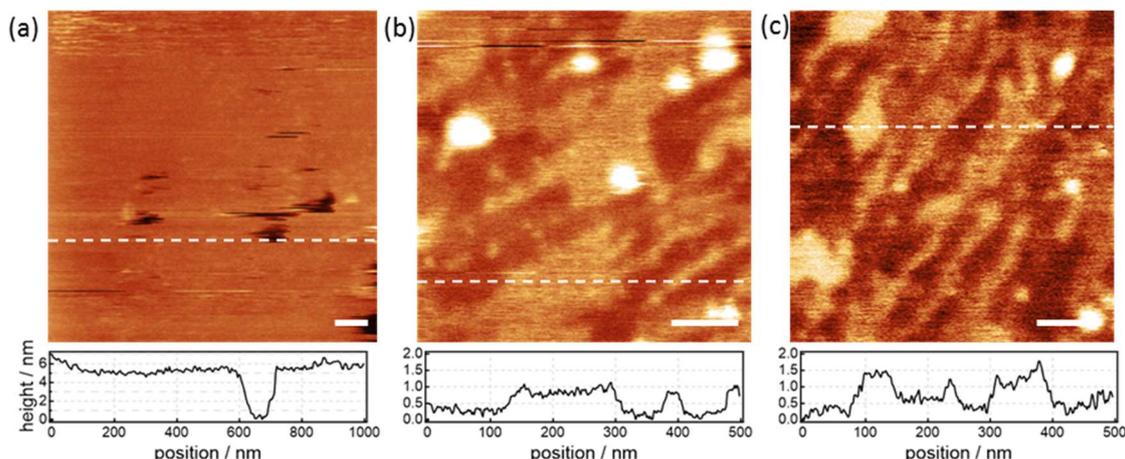


図 4. 膜タンパク質再構成 DMPC/DMPG-SLB 表面の AM-AFM 形状像(上段)および点線領域の断面プロファイル(下段). (a) DMPC:DMPG = 4:1, (b)1:1, (c)1:4. スケールバー : 100 nm.

FM-AFM 計測の結果、SLB 内に形成したドメインと膜タンパク質結晶を区別して観察することに成功した。膜タンパク質結晶は高さの低い DMPC ドメイン内で形成されていることがわかった。単成分の脂質からなる SLB の FM-AFM 計測結果から、DMPG と膜タンパク質の親和性は低いと考えられる。したがって DMPG-rich 領域から膜タンパク質が排斥され、周囲の親和性の高い DMPC-rich ドメイン内へと分配され、局所的に濃度が増加した結果、結晶化したと考えられる(図 5)。

膜タンパク質と脂質との親和性を生む要因について、以下の 2 つの観点から考察を行った。1 つ目は疎水部のマッチング効果である。膜タンパク質と脂質との疎水部の長さが異なる場合、膜タンパク質または脂質のどちらかの疎水性部分が水に露出し不安定化する。本研究で用いた膜タンパク質の疎水部長さは 3.0~3.1 nm と報告されている。また脂質疎水部の長さとの関係では、ゲル相 DMPC(3.0 nm) ≦ 膜タンパク質 < ゲル相 DMPG(3.2 nm)となる。膜タンパク質よりも周囲脂質の疎水部長い場合、短い場合に比べてより不安定化することが、シミュレーションと実験から提案されている。本系においても、疎水部のより長い DMPG との mismatch がより大きく不安定化に寄与するため、DMPC に比べて DMPG との親和性が低くなったと考えられる。疎水部の長さが異なる場合の自由エネルギー変化量について、脂質二重膜にペプチドを挿入した系での計算結果が報告されており、疎水部が 0.5 nm 異なる事で、 ΔG は約 10 kJ/mol となる。2 つ目は、静電的相互作用である。DMPG の頭部は負電荷を持ち、膜タンパク質の膜外領域は細胞外側と細胞内側の両方とも負電荷を帯びている。したがって、DMPG と膜タンパク質は静電的に反発することが予想され、その結果 DMPG との親和性が低くなったと考えられる。上記の 2 つの分子間相互作用が協同的に働いた結果、膜タンパク質は DMPG ドメインから排斥され、DMPC ドメインへの局在化および結晶形成が発現したと考えられる。



図 5. 予想される PC/PG-SLB 内での膜タンパク質局在および結晶形成機構。

(2)DPPC/DLPC 混合系： 続いて、疎水性炭化水素鎖長さの異なる DLPC, DPPC からなる混合脂質系において行った結果を示す。膜タンパク質を再構成した DLPC:DPPC = 1:1-SLB の FM-AFM 測定から、ドメインおよび膜タンパク質結晶が観察された(図 6a)。観察は室温付近で行った。観察視野内において、最も低い領域である DLPC ドメインを基準として、~0.7 nm 高い DPPC ドメイン、~1.0 nm 高い DPPC ドメインが観察された。また、膜タンパク質結晶の膜外領域高さは~0.5 nm だった。膜タンパク質結晶部分の AFM 像および二次元フーリエ変換像から、膜タンパク質はヘキサゴナル格子を形成している事が分かった(図 6b,c)。また、膜タンパク質結晶は DLPC 領域に局在していた。単成分の脂質からなる DLPC SLB および DPPC SLB 系での FM-AFM 観察結果より、どちらの系でも膜タンパク質結晶が観察されたことから、膜タンパク質は DLPC と DPPC

のどちらとも親和性が低いこともわかった。したがって、DPPC/DLPC 混合系の結果から、膜タンパク質は DPPC との親和性の方がより低く、DPPC ドメインからの排斥が起こり、DLPC 側に局在していると考えられる。この親和性の違いを生む要因として、positive・negative ミスマッチおよび脂質膜ゲル相と液晶相における流動性の違いが考えられる。膜タンパク質と DLPC はタンパク質疎水部がより長い positive

ミスマッチ、DPPC とはタンパク質疎水部がより短い negative ミスマッチである。positive ミスマッチでは、脂質の疎水炭化水素鎖部が伸長する一方で、negative ミスマッチでは疎水炭化水素鎖部が収縮する。シミュレーションおよび実験による先行研究から、収縮状態の方が自由エネルギー的に不利であり、negative ミスマッチの方が不安定であると考えられている。膜タンパク質と DLPC および DPPC の疎水部長さを比べた場合、疎水部長さの差は絶対値として膜タンパク質-DPPC 間で小さくなるが、negative ミスマッチによる不安定化への寄与が大きかったと言える。また、本研究で用いた膜タンパク質は液晶相に比べてゲル相との親和性が低いと報告されている。そのため、DPPC ゲル相と親和性が低くなったと考えられる。

(3)単一分子拡散追跡(SPT)：分子ダイナミクスを観察することにより、脂質膜内のドメインの有無やドメイン境界で生じるエネルギー損失について議論を行うことができる。膜タンパク質を再構成した DLPC-SLB においては、一分子由来の輝点をいくつか観察することができた。またそれぞれの輝点から分子拡散軌跡を得た(図 7a)。これらの軌跡から、時間間隔 τ ごとに平均二乗変位 ($\langle r^2 \rangle$) を求めた。各軌跡の $\langle r^2 \rangle$ を τ に対してプロットし、さらにアンサンブル平均化により平均 MSD プロットを作成した(図 7b, 薄緑実線および緑実線)。平均 MSD プロットは 2-5 点目で直線性を示すことがわかった。その傾きから分子の拡散指標である拡散係数(D)を算出したところ、 $D = 1.2 \mu\text{m}^2/\text{s}$ が得られた。DLPC-SLB 内で色素修飾脂質の拡散係数は $2.2 \mu\text{m}^2/\text{s}$ と報告されており、それよりも膜タンパク質の D は小さかった。粒子拡散のモデル式である

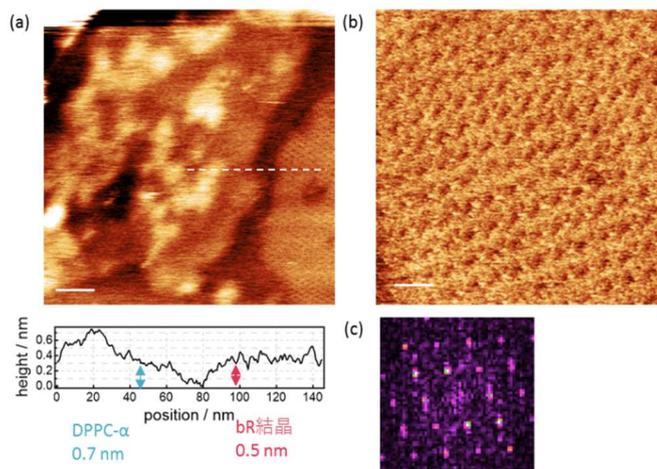


図 6. (a) 膜タンパク質再構成 DLPC/DPPC-SLB の FM-AFM 結果. スケールバー：40 nm. (b) 膜タンパク質結晶構造の観察像. スケールバー：10 nm.

ストークス-アインシュタインの式は次のように示され、 D は粒子半径 r に反比例する。

$$D = \frac{k_B T}{6\pi\eta r} \quad \text{式(1)}$$

膜タンパク質サイズは脂質のおよそ 10~20 倍程度であることから、予想される拡散係数は $10^{-1} \mu\text{m}^2/\text{s}$ 程度であり、今回得られた拡散係数よりも小さい。拡散係数の変化に関してより詳細な解析をするためにも、今後はより多くの輝点観察を行うことで信頼性向上を目指す。

本研究課題では、脂質膜ドメインと膜タンパク質間に働く相互作用力を理解し、さらに膜タンパク質の局在性、会合体形成、結晶化に至るまでのメカニズムを解明することを目指した。表面ナノ構造計測の結果、結晶化に関わる膜構造因子として脂質頭部電荷ならびに疎水性炭化水素鎖長さが重要であることが分かった。また、膜タンパク質の蛍光色素修飾条件を最適化し、SLB 内単一膜タンパク質の拡散運動観察(SPT)を行うことで、ドメインと膜タンパク質間に働く相互作用力の定量評価を目指した。一方で、得られた実験結果を他のタンパク質系へと適応するために祖視化シミュレーションを行う予定であったが、特にタンパク質のモデル作成方法を検討する必要があり、人工膜内ドメインおよび膜タンパク質のシミュレーションに基づく構造再現ならびにエネルギー的議論には至らなかった。現在は散逸分子動力学法を用いているが、他のシミュレーション方法も検討しながら本研究成果の一般化を目指した検討を継続して行う。ドメインが膜タンパク質会合体形成に与える影響の解明が進むことで、膜タンパク質の機能発現機構を明らかにする研究にも貢献することができる。さらに、膜タンパク質会合体を標的にした新たな薬剤開発や医療分野に大きく貢献できると考える。また、本研究ではこれまでにない高濃度で膜タンパク質を人工膜に組み込み、結晶化することを見出した。今後は脂質膜外では構造決定が困難な膜タンパク質を研究対象として、新たな膜タンパク質結晶作製基盤としての応用が期待される。

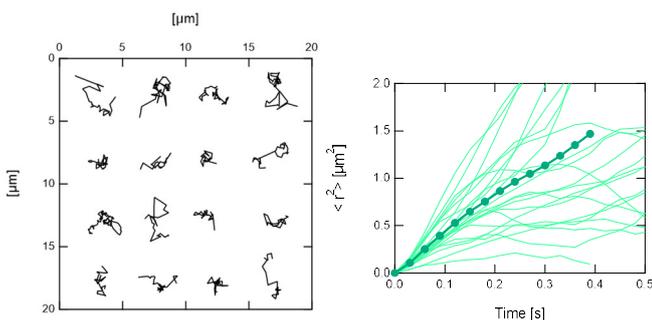


図 7. (a) DLPC-SLB 内での色素標識膜タンパク質の分子拡散軌跡, および(b) MSD プロット.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Motegi Toshinori, Hoshino Hiroyuki, Sakamoto Kota, Hayashi Fumio	4. 巻 58
2. 論文標題 Construction of tethered bilayer lipid membrane with oriented membrane proteins on surface modified mica substrate	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Japanese Journal of Applied Physics	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) 10.7567/1347-4065/ab1b6b	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 Fukushima Tomohiro, Miyauchi Akira, Oyamada Nobuaki, Minamimoto Hiro, Motegi Toshinori, Murakoshi Kei	4. 巻 14
2. 論文標題 Visualization of molecular trapping at plasmonic metal nanostructure by surface-enhanced Raman scattering imaging	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Nanophotonics	6. 最初と最後の頁 1~11
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1117/1.JNP.14.026001	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 Zhao Yue, Yoshimura Kimio, Motegi Toshinori, Hiroki Akihiro, Radulescu Aurel, Maekawa Yasunari	4. 巻 54
2. 論文標題 Three-Component Domains in the Fully Hydrated Nafion Membrane Characterized by Partial Scattering Function Analysis	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Macromolecules	6. 最初と最後の頁 4128~4135
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1021/acs.macromol.1c00587	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 該当する
1. 著者名 Motegi Toshinori, Takiguchi Kingo, Tanaka-Takiguchi Yohko, Itoh Toshiki, Tero Ryugo	4. 巻 11
2. 論文標題 Physical Properties and Reactivity of Microdomains in Phosphatidylinositol-Containing Supported Lipid Bilayer	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Membranes	6. 最初と最後の頁 339~339
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/membranes11050339	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5件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 茂木俊憲, 田丸翠允, 岡田優里, 住友 弘二
2. 発表標題 単一巨大単層ベシクル内膜タンパク質機能と膜力学物性との関連
3. 学会等名 2019 年日本表面真空学会学術講演会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 K. Shimizu, S. Matsui, H. Asakawa, T. Motegi
2. 発表標題 Elucidation of contribution to membrane protein localization by charged lipid bilayer domain
3. 学会等名 S-Membrane International Conference 2019 (SMIC 2019) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 清水万葉, 松井彩香, 浅川雅, 茂木俊憲
2. 発表標題 人工脂質膜内ドメインによる膜タンパク質局在性への寄与解明
3. 学会等名 第80 回応用物理学会秋季学術講演会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 茂木俊憲, 田丸翠允, 岡田優里, 住友弘二
2. 発表標題 単一巨大単層ベシクル内膜タンパク質機能と膜力学物性との関連
3. 学会等名 第80 回応用物理学会秋季学術講演会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 清水万葉, 波多野尋花, 浅川雅, 茂木俊憲
2. 発表標題 脂質二重膜ドメインへの膜タンパク質分配における疎水性マッチングの寄与解明
3. 学会等名 第67回応用物理学会春季学術講演会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

所属グループホームページ https://www.qst.go.jp/site/functional-polymer-research-j/researchmap https://researchmap.jp/tmotegi/
--

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
---------	---------