

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 5 月 29 日現在

機関番号：24403

研究種目：新学術領域研究（研究領域提案型）

研究期間：2010～2014

課題番号：22120005

研究課題名（和文）植物環境感覚に関わる分子の構造と機能

研究課題名（英文）Molecular structure and function of molecules involved in environmental sensing of plants.

研究代表者

徳富 哲（TOKUTOMI, SATORU）

大阪府立大学・理学（系）研究科（研究院）・教授

研究者番号：90142009

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 83,200,000 円

研究成果の概要（和文）：植物にとり重要な環境要因の一つである光情報を感知するために、植物はフォトトロピンなどの複数の青色光受容体および赤色光受容体フィトクロムをもつ。これらの光受容体に関する研究を行い以下の結果を得た。1) フォトトロピンは光で活性制御されるセリン/スレオニン・キナーゼである。シロイヌナズナおよびクラミドモナスの各種試料の構造解析やアミノ酸置換の効果などの研究から、光によるキナーゼ活性制御分子機構に関する有用な知見を得た。2) シロイヌナズナフィトクロム B の N-末端側光センサーモジュールの遺伝子発現調製系を確立し、その分子構造、シグナル伝達因子である PIF3 との相互作用に関する有用な情報を得た。

研究成果の概要（英文）：Light is one of the important environmental signals for plant. Plant has multiple blue light receptors e.g. phototropin, cryptochrome, etc. and a red light receptor, phytochrome, to perceive light signals. We have studied the structures and functions of these photoreceptors and obtained the following results. 1) Phototropin is a blue light-regulated Ser/Thr kinase. Using Arabidopsis and Chlamydomonas phototropin with various constructs, we performed structural and amino acid substitution studies and got useful information concerning the molecular mechanism of light regulation of the kinase. 2) Phytochrome is a red / far-red light reversible photoreceptor. We established the preparation system for the photoactive N-terminal Sensory Module and its variants of Arabidopsis phytochrome B. Useful information concerning their molecular structures and new information regarding the interaction between the phytochrome B and PIF3, a signal transduction component, were obtained.

研究分野：光生物学

キーワード：植物光受容体 フィトクロム フォトトロピン 分子構造 光受容反応 シグナル伝達

1. 研究開始当初の背景

(1) 固着生活をおくる植物は、光、温度、水分など様々な環境要因の変化に対し適切に応答して、発芽・成長し、光合成を効率よく行い、開花・結実して子孫を残さなければならない。そのために、これらの環境刺激情報を感知し、生理機能や形態を柔軟に変化させている。このような「植物の環境感覚」の仕組みは、動物とは大きく異なる。新学術領域研究「植物の環境感覚」はそのメカニズムを様々なオルガネラで構成された植物細胞という特定の「場」における反応と捉え、刺激受容の分子機構から細胞応答に至る過程を明らかにすべく、新しい視点から総合的に研究することを目的として立ち上げられた。

(2) 報告者はこの「植物環境感覚」の研究に、そのバックグラウンドである生物物理学的手法を用いて、環境感覚刺激入力分子機構の研究を担当するとして参加した。

2. 研究の目的

(1) 光合成を行う植物にとって光は、環境情報の中でも特に重要な役割を果たす。報告者らは、これまでの研究実績を基に、環境刺激の中でもこの光刺激に注目して、その光受容・シグナル伝達機構の研究を行うことを目的とした。

(2) 光環境情報を受容するために植物は進化の過程で、主に赤色光領域の光を受容するフィトクロムや、フォトトロピンを始めとするLOV光受容体やクリプトクロムなどの複数の青色光受容体などを獲得した。当研究班では、これらの光環境感覚に関与する分子に注目し、中でも光シグナルの入力を担う光受容体分子の構造と機能の研究を行うことを目的とした。

3. 研究の方法

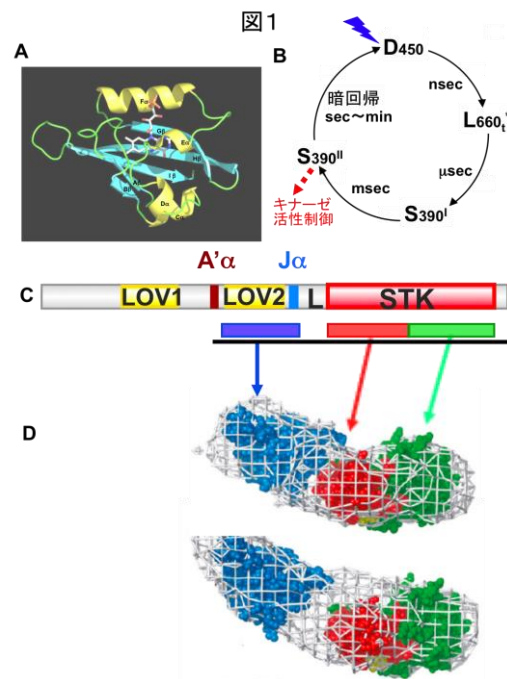
(1) フォトトロピン (phot) については初めに、大腸菌遺伝子発現系を用いた全長あるいは部分ポリペプチドの調製系の確立を行った。後述のように phot は光により活性制御されるセリン/スレオニンキナーゼであるので、このキナーゼ活性制御分子機構の解析系の確立を目指した。これら試料の分光学的性質、RI 標識 ATP を用いたキナーゼ活性解析、X線小角散乱による分子構造解析などを行った。さらにこれらに対するアミノ酸置換効果を調べた。研究にはシロイヌナズナの2種類のイソ型である phot1 と phot2 およびクラミドモナスの phot を用いた。

(2) フィトクロム (phy) については、大腸菌は発色団であるフィトクロモビルンあるいはそのアナログ物質であるフィコシアノビルン生合成系の遺伝子をもたないので、これらとの共発現による調製系の確立を目指した。実験にはシロイヌナズナの5種類の phyのうち、明条件下でみられる赤-遠赤色可逆的な「低光量反応」の光受容体として機能する phyB の N-末端領域 1-651 (phyB-651) を

用い、その分光学的な性質を測定し結晶化を試みるとともに、重要なシグナル伝達因子である PIF (Phytochrome-Interacting Factor) 3 との相互作用形式などの解析を行った。

4. 研究成果

(1) phot に関する研究 phot 分子は図1Cに示すように、N-末端側に LOV (light Oxygen Voltage-sensing) とよばれる光受容ドメインを二つ (LOV1 と LOV2) をもち、C-末端側はセリン/スレオニン・キナーゼ (STK) となっている。phot は青色光で活性制御されるタンパク質リン酸化酵素として機能する。この制御は STK とリンカー (L) で繋がる LOV2 が主に担っている。LOV (図1A) は α/β フォールドよりなっており発色団として一分子のフラビンモノヌクレオチド (FMN) を非共有的に結合している。光励起にともない基底状態 (D450) の FMN は近傍に保存されたシステインと一過的な共有結合を形成する (図1Bの S390^I)。これがタンパク質部分の構造変化を引き起こしてキナーゼの活性化が引き起こされる (S390^{II})。その後 LOV の種類に依存して、秒から分の時間オーダーで D450 へ暗回帰するサイクリックな光反応を示す。キナーゼ活性を光制御可能な最小単位である LOV2-L-STK (図1C 黒下線部分) の純品試料調製系を確立し、これにより得た研究成果のうちの主要なものを以下に記載する。

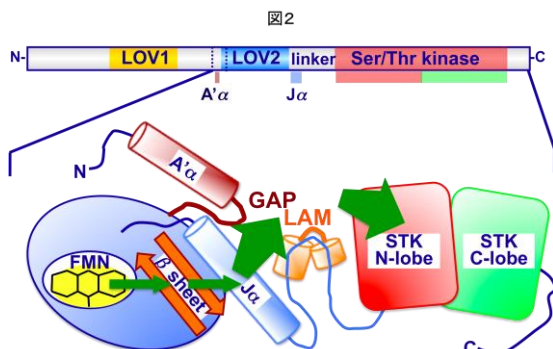


①慶応大学中迫班と共同で、X線小角散乱による構造解析を行なった。シロイヌナズナ phot2 の ab initio 分子モデル解析の結果を図1Dに示す。STKはN-末端ローブ(赤)とC-末端ローブ(緑)よりなるが、LOV2はこれらとタンデムに位置し、光反応にともないLOV2がN-末端ローブに対して相対的に約13Åずれるような変化をしめす。先行研究でLOV2がSTKの阻害ドメインとして働き、光反

応にともないこの障害が解消してキナーゼが活性化することが示されており、この活性化に LOV2 の C-末端下流の L 領域に存在する J と呼ばれる α ヘリックス (図 1 C) のアンフォールドが重要な役割を果たすことが知られており、分子モデルで観測された結果は、キナーゼの光活性化にともなう分子構造変化を反映すると考えられる。クラミドモナス全長試料では LOV2-L-STK の N-末端側に LOV1 がタンデムに結合し、光反応にともない LOV2 に対する位置を変化させることがわかった。

②シロイヌナズナ phot1 と phot2 は光屈性などの生理反応に対する光感受性が異なり、phot1 の方が高感度光受容体として働く。phot1 と phot2 の LOV2-L-STK のキナーゼ光活性化の光強度依存性を比較した結果、キナーゼ活性化に関わる S390 の寿命が長いほど、キナーゼ活性化の光感受性が高く、両者間に相関があり、これにより phot1 依存と phot2 依存の生理反応の光感受性の差異を部分的に説明できた。両者の相関はさらにアミノ酸置換を行い人工的に S390 の寿命を変えた実験により再確認された。

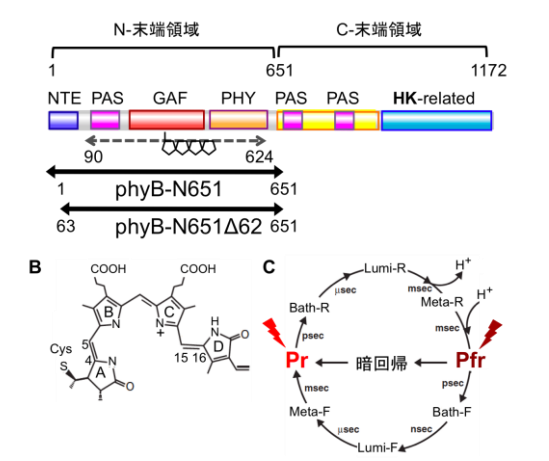
③アミノ酸置換などの実験から得られたシロイヌナズナ LOV2-L-STK のキナーゼ光活性化に関わる分子内シグナル伝達過程を模式的に図 2 に表す。



FMN の光反応の影響は LOV2 の β シート (図 1 A) を経て $J\alpha$ ヘリックスのアンフォールドを引き起こすことが既に分かっている。これに加えてキナーゼの活性化には LOV2 とその N-末端領域に存在するもう一つ $A'\alpha$ ヘリックスの間の GAP も重要な役割を果たすことが分かった。これ以外にも $J\alpha$ と STK の間の linker 部分の中央付近に存在する小さなヘリックス-ループ-ヘリックス構造をもつと考えられる領域 Light-Activation-Module (LAM) がキナーゼ活性化に重要な役割を果たすことも分かった。 $A'\alpha$ ヘリックスの重要性については京大の長谷班との共同研究でクラミドモナス phot について、インドのグループとの共同研究によりトマト phot1 についても確かめられた。

(2)phyB-N651 に関する研究 phyB 分子のドメイン構造を図 3 A に示す。N-末端領域は光受容とシグナル伝達にかかわりセンサーモジュールとよばれ、N-末端伸長領域 (NTE)、PAS、GAF、PHY ドメインよりなる。GAF の保存されたシステインには発色団としてテト

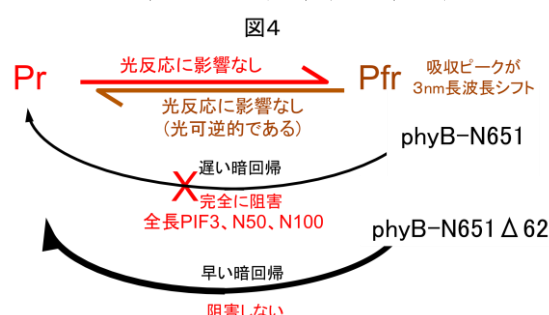
ラピロールの一つであるフィトクロモビルン (PΦB、図 3 B) が共有結合している。C-末端側領域は二つの PAS とヒスチジンキナーゼ関連 (HKR、キナーゼ活性はもたない) ドメインをもち、二量体形成や光依存核移行に関わっている。赤色光照射により赤色光吸収型 PrB は遠赤色吸収型 Pfr に光変換するが、その過程で PΦB の光異性化とプロトン移動反応がおきる (図 3 C)。これらがタンパク質部分の構造を変化させ、核移行と PIF3 などの相互作用を引き起こす。Pr は Pfr へ光変換されるがその経路は Pr から Pfr への光変換経路と異なる。また Pfr は Pr へ暗回帰により熱的に緩和する。phyB-N651 を用いた研究の主な成果を以下に記載する。



①動的散乱で単分散の試料が得られたので、Pr の結晶化を試みたが成功に至っていない。また Pfr の分子構造を模倣すると考えられる Y276H アミノ酸置換体に関しても、同様な試料が得られたので結晶化を試みたがこれに関しても未だ結晶化に成功していない。

②そこで PIF3 と Pfr との共結晶化を目指して、九州大学松下班と共同で PIF3 全長および N-末端に存在する phyB 結合領域 APB を含む N-末端 50 (PIF3-N50) および 100 (PIF3-N100) 試料を調製し、phyB-N651 の分光学的な性質への効果を調べた。その結果全長 PIF3 は Pfr 特異的に結合し、光変換反応には影響を与えなかったが暗回帰を完全に阻害することが分かった。

一方生理学的に重要な役割を果たすことが



知られている NTE の一部 N-末端 62 アミノ酸を欠いた phyB-N651 Δ 62 は phyB-N651 より早い暗回帰を示し、総ての PIF3 および APB ポリペプチドはこれに結合せず、暗回帰も阻害

しなかった(図4)この結果 PIF3 は APB 領域で phyB-N651 の NTE と結合して暗回帰を阻害することが分かった。

③phyB-N651 を結合したアフィニティーカラムを作製し、シロイヌナズナ緑化組織抽出液中の結合タンパク質を探索した結果、複数の Pfr 特異的なタンパク質が見つかった。N-末端アミノ酸配列解析から、これらが葉緑体のある代謝系に關与する複数の酵素の複合体であることが分かった。この発見は新規であり今後の研究の発展が望める。

④イネ phy で phyC の Pr 吸収極大波長が phyA や phyB に比べて 10nm 以上短波長シフトしていることから、このシフトが双子葉植物のシロイヌナズナにも見られるかを調べたところ同様な結果が得られた。この結果から phyC が phyA や phyB に比べて他の植物の日陰の差をより正確に感知する能力をもつことが示唆された。

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 23 件)

1. Kashojiya, S., Okajima, K., Shimada, T. and Tokutomi, S. Essential Role of the A' α /A β Gap in the N-Terminal Upstream of LOV2 for the Blue Light Signaling from LOV2 to Kinase in Arabidopsis Phototropin1, a Plant Blue Light Receptor. PLOS ONE. 査読有、10 卷、2015、doi:10.1371/journal.pone.0124284
2. Kuroi, K., Okajima, K., Ikeuchi, M., Tokutomi, S., Kamiyama, T. and Terazima, M. Pressure-sensitive Reaction Yield of the TePixD Blue-light Sensor Protein J. Phys. Chem. 査読有、119 卷、2015、2897-2907 doi:10.1021/jp511946u
3. Yoshitake, Y., Yokoo, T., Saito, H., Tsukiyama, T., Quan, Xu., Zikihara, K., Katsura, H., Tokutomi, S., Aboshi, T., Mori, N., Inoue, H., Nishida, H., Kohchi, T., Teraishi, M., Okumoto, Y. and Tanisaka, T. The effects of phytochrome-mediated light signals on the developmental acquisition of photoperiod sensitivity in rice. Sci. Rep. 査読有、5 卷、2014、doi:10.1038/srep07709
4. Kuroi, K., Okajima, K., Ikeuchi, M., Tokutomi, S. and Terazima, M. Transient conformational fluctuation of TePixD during a reaction. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 査読有、111 卷、2014、14764-14769 doi:10.1073/pnas.1413222111.
5. Sharma, S., Kharshing, E., Srinivas, A., Zikihara, K., Tokutomi, S., Nagatani, A., Fukayama, F., Bodanapu, R., Behera, R. K., Sreelakshmi Y. and Sharma, R. A Dominant Mutation in LOV2 Domain Vicinity Impairs Phototropin1 Signaling in Tomato. Plant Physiol. 査読有、164 卷、2014、2030-2044 doi:10.1104/pp.113.232306.
6. Okajima, K., Aihara, Y., Takayama, Y., Nakajima, M., Kashojiya, S., Hikima, T., Oroguchi, T., Kobayashi, A., Sekiguchi, Y., Yamamoto, M., Suzuki, T., Nagatani, A., Nakasako, M., Tokutomi, S. Light-induced Conformational Changes of LOV1 (Light Oxygen Voltage-sensing Domain 1) and LOV2 Relative to the Kinase Domain and Regulation of Kinase Activity in Chlamydomonas Phototropin. J. Biol. Chem. 査読有、289 卷、2014、413-422 doi:10.1074/jbc.M113.515403.
7. Takaeda, K., Nakasone, Y., Zikihara, K., Tokutomi, S. and Terazima, M. Dynamics of the Amino-Terminal and Carboxyl-Terminal Helices of Arabidopsis Phototropin 1 LOV2 Studied by the Transient Grating. J. Phys. Chem. 査読有、49 卷、2013、15606-15613 doi:10.1021/jp406109j.
8. Kuroi, K., Tanaka, K., Okajima, K., Ikeuchi, M., Tokutomi, S. and Terazima, M. Anomalous diffusion of TePixD and identification of the photoreaction product. Photochem. Photobiol. Sci. 査読有、12 卷、2013、1180-1186 doi:10.1039/c3pp25434h.
9. Nakasone, Y., Zikihara, K., Tokutomi, S. and Terazima, M. Photochemistry of Arabidopsis phototropin 1 LOV1: transient tetramerization. Photochem. Photobiol. Sci. 査読有、12 卷、2013、1171-1179 doi:10.1039/c3pp50047k.
10. Shimazaki, K. and Tokutomi, S. Diverse Responses to Blue Light via LOV Photoreceptors Plant Cell Physiol. 査読有、54 卷、2013、1-4 doi:10.1093/pcp/pcs172
11. Hisatomi, O., Takeuchi, K., Zikihara, K., Ookubo, Y., Nakatani, Y., Takahashi, F., Tokutomi, S. and Kataoka, H. Blue Light-Induced Conformational Changes in a Light-Regulated Transcription Factor, Aureochrome-1. Plant Cell Physiol. 査読有、54 卷、2013、93-106 doi:10.1093/pcp/pcs160.
12. Okajima, K., Kashojiya, S., Tokutomi, S. Photosensitivity of kinase activation by blue light involves the lifetime of a cysteinyl-flavin adduct in intermediate, S390, in the photoreaction.

- on cycle of the LOV2 domain in phototropin, a plant blue light receptor. *J. Biol. Chem.* 査読有、287 巻、2012、40972-40981 doi:10.1074/jbc.M112.406512.
13. Demarsy, E., Schepens, I., Okajima, K., Hersch, M., Bergmann, S., Christie, J., Shimazaki, K., Tokutomi, S. and Fankhauser, C. Phytochrome Kinase Substrate 4 is phosphorylated by the phototropin 1 photoreceptor. *EMBO J.* 査読有、31 巻、2012、3457-3467 doi: 10.1038/emboj.2012.186.
 14. Tanaka, K., Nakasone, Y., Okajima, K., Ikeuchi, M., Tokutomi, S. and Terazima, M. Time-Resolved Tracking of Interprotein Signal Transduction: *Synechocystis* PixD-PixE complex as a Sensor of Light Intensity. *J. Amer. Chem. Soc.* 査読有、134 巻、2012、8336-8339 doi: 10.1021/ja301540r.
 15. Aihara, Y., Yamamoto, T., Okajima, K., Yamamoto, K., Suzuki, T., Tokutomi, S., Tanaka, K. and Nagatani, A. Mutations in N-terminal flanking region of blue light-sensing light-oxygen and voltage 2 (LOV2) domain disrupt its repressive activity on kinase domain in the *Chlamydomonas* phototropin. *J. Biol. Chem.* 査読有、287 巻、2012、9901-9909 doi: 10.1074/jbc.M111.324723
 16. Okajima, K., Matsuoka, D. and Tokutomi, S. LOV2-linker-kinase phosphorylates LOV1-containing N-terminal polypeptide substrate via photoreaction of LOV2 in *Arabidopsis* phototropin1. *FEBS Lett.* 査読有、585 巻、2011、3391-3395 doi: 10.1016/j.febslet.2011.10.003
 17. Tanaka, K., Nakasone, Y., Okajima, K., Ikeuchi, M., Tokutomi, S. and Terazima, M. Light-Induced Conformational Change and Transient Dissociation Reaction of the BLUF Photoreceptor *Synechocystis* PixD (Slr1694) *J. Mol. Biol.* 査読有、409 巻、2011、773-785 doi: 10.1016/j.jmb.2011.04.032
 18. Takayama, Y., Nakasako, M., Okajima, K., Iwata, A., Kashojiya, S., Matsui, Y. and Tokutomi, S. Light-Induced movement of the LOV2 domain in an Asp720Asn mutant LOV2-Kinase fragment of *Arabidopsis* phototropin 2. *Biochemistry.* 査読有、50 巻、2011、1174-1183 doi: 10.1021/bi101689b
 19. Tanaka, K., Nakasone, Y., Okajima, K., Ikeuchi, M., Tokutomi, S. and Terazima, M. A way to sense light intensity: Multiple-excitation of the BLUF photoreceptor TePixD suppresses conformational change. *FEBS Lett.* 査読有、585 巻、2011、786-790 doi: 10.1016/j.febslet.2011.02.003
 20. Toyooka, T., Tanaka, K., Okajima, K., Ikeuchi, M., Tokutomi, S. and Terazima, M. Macromolecular Binding Effects on Reactions of TePixD (Tl10078). *Photochem Photobiol.* 査読有、87 巻、2011、584-589 doi: 10.1111/j.1751-1097.2010.00849.x
 21. Iwata, T., Tokutomi, S. and Kandori, H. Light-induced structural changes of the LOV2 domains in various phototropins revealed by FTIR spectroscopy. *BIOPHYSICS.* 査読有、7 巻、2011、89-98 doi:10.2142/biophysics.7.89
 22. Nakasone, Y., Zikiyama, K., Tokutomi, S. and Terazima, M. Kinetics of conformational changes of the PKF1-LOV domain upon photoexcitation. *Biophys. J.* 査読有、99 巻、2010、3831-3839. doi:10.1016/j.bpj.2010.10.005.
 23. Kawaguchi, Y., Nakasone, Y., Zikiyama, K., Tokutomi, S. and Terazima, M. When is the helix conformation restored after the reverse reaction of Phototropin? *J. Amer. Chem. Soc.* 査読有、132 巻、2010、8838-8839 doi:10.1021/ja1020519.
- [学会発表] (計 91 件その内 20 件を記載)
1. Tokutomi, S. 「Molecular basis for the photoregulation of kinase in *Arabidopsis* phototropin」 The 2nd International Symposium on Plant Environmental Sensing、2015 年 3 月 13 日～3 月 15 日 AIST Tokyo Waterfront (東京都江東区) 招待講演
 2. 徳富 哲、「植物青色光受容体フォトトロピンのキナーゼ活性光制御」大阪大学蛋白質研究所セミナー、2015 年 3 月 10 日～3 月 11 日、大阪大学蛋白質研究所 (大阪府吹田市) 招待講演
 3. 徳富 哲、吉原静恵「カラフルな植物光受容体、赤、青、UV-B を見る」第 52 回生物物理学会年会、2014 年 9 月 25 日～9 月 27 日、札幌コンベンションセンター (北海道札幌市) 招待講演
 4. Okajima, K. 他 3 名 「Molecular basis for photoactivation of phototropin kinase.」 16th international Congress on Photobiology、2014 年 9 月 8 日～9 月 12 日 (Córdoba) Argentina 招待講演
 5. Tokutomi, S. 他 2 名 「Regulation of Ser/Thr Kinase by Light」 BIT's 4th Annual World Congress of Molecular & Cell Biology、2014 年 4 月 25 日～4 月 28 日 (Dalian) China 招待講演
 6. Kashojiya, S. 他 2 名 「Structural Bas

- is of Phototropin Kinase Activation] The 6th Asia & Oceania Conference on Photobiology, 2013年11月10日～11月13日(Sydney) Australia 招待講演
7. 徳富 哲、岡島公司「カラフルな植物光環境感覚タンパク質」第51回日本生物物理学会年会、2013年10月28日～10月30日、国立京都国際会館(京都市) 招待講演
 8. Okajima, K. 「Light regulation mechanisms of full length phototropin from Chlamydomonas」International Symposium on Plant Photobiology, 2013年6月3日～6月6日(Edinburgh) UK
 9. 直原一徳、他5名「シアノバクテリア由来のフィトクロム様光受容体「PixJ1」における短波長シフトした光反応の分子基盤」第50回生物物理学会年会、2012年9月22日～9月24日、名古屋大学(愛知県名古屋市)
 10. 徳富 哲、西川周一「植物の環境感覚をささえる多様な蛋白質機能」第12回日本蛋白質科学会年会、2012年6月20日～6月22日、名古屋国際会議場(愛知県名古屋市) 招待講演
 11. 岡島公司、「植物の青色光受容体キナーゼ(フォトトロピン)のシグナリング機構」第12回日本蛋白質科学会年会、2012年6月20日～6月22日、名古屋国際会議場(愛知県名古屋市) 招待講演
 12. Okajima, K. 他2名、「Photocycle in LOV2 is involved in the light sensitivity of kinase activity in phototropin」The 1st International Symposium on Plant Environmental Sensing, 2012年3月19日～3月21日、東大寺総合文化センター(奈良県奈良市)招待講演
 13. 徳富 哲、「植物青色光受容体フォトトロピンのキナーゼ活性光制御機構」第84回日本生化学会大会、2011年9月21日～24日、国立京都国際会館(京都市) 招待講演
 14. Zikihara, K. 他5名「Comparison of molecular properties between two functionally distinct Cryptochrome-DASH proteins.」第5回アジア・オセアニア光生物学会議、2011年7月30日～8月1日、奈良県新公会堂(奈良県奈良市)
 15. Okajima, K., Tokutomi S. 「Light regulation of phototropin kinase.」第5回アジア・オセアニア光生物学会議、2011年7月30日～8月1日、奈良県新公会堂(奈良県奈良市) 招待講演
 16. Okajima, K. 他2名「Replacement of Arg near FMN in LOV2 with Lys lead to shortening of the life time of S390 state in Arabidopsis phototropin」第48回日本生物物理学会、2010年9月20日～9月22日、東北大学(宮城県仙台市)
 17. Yoshihara, S. 他2名「Molecular basis for the blue/green photoconversion of cyanobacteriochrome SyPixJ1 revealed by UV-VIS absorption and circular dichroism」第48回日本生物物理学会、2010年9月20日～9月22日、東北大学(宮城県仙台市)
 18. Zikihara, K. 他2名「Molecular dynamics study on the mechanical difference in the LOV2-kinase domain interaction between phot1 and phot2」第48回日本生物物理学会、2010年9月20日～9月22日、東北大学(宮城県仙台市)
 19. 直原一徳、他3名「シロイヌナズナFKF1タンパク LOVドメインにおいて低温光反応で検出されるアニオンラジカルのEPR測定」第16回日本光生物学協会年会、2010年8月10日～8月11日、大阪大学(大阪府吹田市)
 20. 吉原静恵、他2名「青色光・緑色光によって可逆的光変換するシアノバクテリアオクロムの紫外/可視吸収スペクトル、円二色性スペクトル解析」第16回日本光生物学協会年会、2010年8月10日～8月11日、大阪大学(大阪府吹田市)
- [図書] (計 1件)
1. 徳富 哲 他、光化学協会 光化学の事典編集委員会 朝倉書店、「光化学の事典」、2014、436頁(336-337)
- [その他]
ホームページ等
<http://www.b.s.osakafu-u.ac.jp/~toxa/home.html>
6. 研究組織
- (1) 研究代表者
徳富 哲 (TOKUTOMI SATORU)
大阪府立大学理学系研究科・教授
研究者番号：90142009
 - (2) 研究分担者
吉原 静恵 (YOSHIHARA SHIZUE)
大阪府立大学理学系研究科・助教
研究者番号：20382236
 - (3) 連携研究者
岡島 公司 (OKAJIMA KOJI)
大阪府立大学理学系研究科・特認助教
研究者番号：20438425
直原 一徳 (ZIKIHARA KAZUNORI)
大阪府立大学理学系研究科・客員研究員
(大阪大学大学院医学系研究科・特任研究員)
研究者番号：90458000
桂 ひとみ (KATSURA HITOMI)
大阪府立大学理学系研究科・博士研究員
研究者番号：50621124