

令和元年6月3日現在

機関番号：12605

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16H04175

研究課題名(和文) 新奇酵素、鉄硫黄フラボプロテイン・シトクロム脱水素酵素の分子機構の解明

研究課題名(英文) Elucidation of molecular mechanism of novel iron-sulfur flavoprotein cytochrome dehydrogenase

研究代表者

早出 広司 (Sode, Koji)

東京農工大学・工学(系)研究科(研究院)・客員教授

研究者番号：10187883

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,600,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、触媒サブユニット、小サブユニットおよび電子伝達サブユニットから構成される新奇酵素、鉄硫黄フラボプロテイン・シトクロム脱水素酵素の分子機構を解明することを目的とした。その結果、触媒サブユニットと小サブユニットとの複合体の構造が明らかとなるとともに、3Fe4S型の鉄硫黄クラスターが触媒サブユニットの表面に存在し、FADの最初の電子受容体であることを明らかにした。さらに、電子伝達サブユニット内ではヘム3、ヘム2、ヘム1、外部電子受容体という電子の授受とヘム3、ヘム2、電極への直接電子移動という二種類の電子伝達機構が存在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

本研究の成果により、新しいタンパク質ファミリー、鉄硫黄フラボプロテイン・シトクロム脱水素酵素という新しいカテゴリが提唱できた。これまでにフラボプロテイン・シトクロム脱水素酵素複合体の構造は一つも解明されておらず、さらに、鉄硫黄クラスターが酵素タンパク質へのFADの共有結合形成に重要な役割を担っていること、ならびに分子内・間の電子伝達機構を解明できたことは今後の、鉄硫黄フラボプロテイン・シトクロム脱水素酵素複合体を応用した直接電子移動型のバイオエレクトロニクス研究の発展に貢献し、医療計測機器開発などの技術分野において加速的な進展が期待される。

研究成果の概要(英文)：This study focused on the elucidation of molecular mechanism of novel iron-sulfur flavoprotein dehydrogenase complex, which is composed of an FAD catalytic subunit, a small subunit and a 3-haem containing electron transfer subunit. The X-ray structure of Burkholderia cepacia derived FAD glucose dehydrogenase complex catalytic subunit complexed with the small subunit was determined. Together with biochemical and electrochemical analyses, following facts were elucidated. A 3Fe-4S iron-sulfur cluster exists at the surface of the catalytic subunit and serves the intra- and inter-molecular electron transfer from FAD to electron transfer subunit. In the electron transfer subunit, the haem 3 accepts electron from the iron-sulfur cluster, and then transfer to haem 2, which transfer electron to electrode, thereby realizes the direct electron transfer to electrode. Alternatively, haem 2 transfers electron to haem 1, which transfers electron to external soluble electron acceptor.

研究分野：生命分子工学

キーワード：直接電子移動 電子伝達 バイオエレクトロニクス バイオセンサ フラビン酵素 鉄硫黄クラスター シトクロム

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

酵素を分子認識素子として用いる計測技術、いわゆるバイオセンサや酵素を用いて発電する酵素燃料電池の研究開発をはじめとするバイオエレクトロニクス分野において、これまで様々な酸化還元酵素が用いられてきた。これらの研究では、酵素の酸化還元中心がタンパク質の分子内深くに位置することから、電極との直接の電子移動は極めて困難であった。その一方で電子伝達サブユニットを有している脱水素酵素が直接電子移動能を有することが見出されてきた。特に、フラビンアデニンジヌクレオチド(FAD)を補酵素とする触媒サブユニットとシトクロム *c* 電子伝達サブユニットから構成され、グルコース、フルクトース他、多様な糖類を基質とするフラボプロテイン・シトクロム脱水素酵素複合体が報告されてきた。この性質に基づき、我が国のみならず、各国のバイオエレクトロニクス分野の代表的な研究者によって直接電子移動型の酵素センサや酵素燃料電池などの研究が精力的に推進されている。しかし、このような応用研究が先導する一方で、フラボプロテイン・シトクロム脱水素酵素複合体の個々のサブユニットおよび複合体タンパク質としての構造、それぞれのサブユニットの詳細な機能、さらにはサブユニット間および電極を含めた外部電子受容体への電子移動機構は依然として解明されていない。

2. 研究の目的

本研究では新奇酵素、鉄硫黄フラボプロテイン・シトクロム脱水素酵素の分子機構を解明することを目的とする。すなわち、*Burkholderia cepacia* 由来鉄硫黄フラボプロテイン・シトクロムグルコース脱水素酵素を研究対象として、3つのサブユニットおよび複合体の立体構造を解明する。さらに、本酵素の触媒サブユニットにおける鉄硫黄クラスターの存在を明らかにするとともに、還元的半反応と酸化的半反応における鉄硫黄クラスターの役割を明らかにし、触媒サブユニット内での電子移動の機構を解明する。また、FADの酵素への共有結合における鉄硫黄クラスターの役割も解明する。加えて、複合体を形成している状態での小サブユニットの酵素機能における役割を解明する。さらに、触媒サブユニットから電子伝達サブユニットへの分子間の電子伝達機構の解明、電子伝達サブユニットにおける3つのヘムの役割と外部電子受容体への電子伝達機構の解明を本研究期間内に達成することを目標とする。

3. 研究の方法

(1) 構造解析を中心としたアプローチ

触媒サブユニット、 α サブユニットとヒッチハイカープロテインである γ サブユニットとの同時発現により、 $\alpha\gamma$ 複合体が調製できる。既に研究代表者と研究分担者との共同研究の結果、 $\alpha\gamma$ 複合体の結晶化に成功しており、既に 2.6 Å 分解能でデータ収集を開始している。そこで、これまでに得られている $\alpha\gamma$ 複合体の組み換え生産、および作用機構を証明する分解能の向上を目指した同複合体の結晶構造解析を進める。特に、保存されている Cys 残基の位置付け、 α サブユニットにおける FAD 結合部位、 γ サブユニットと α サブユニットの会合面の詳細が見い出せるように結晶構造解析を進める。さらに結晶構造解析に供することができる $\alpha\beta\gamma$ 複合体の結晶化条件を見出す。得られた結晶をもとに、同複合体の結晶構造解析を進める。しかし、この複合体の結晶あるいは結晶構造が得られない場合には、 β サブユニット単独のタンパク質試料を調製し、その構造解析の解析に集中する。得られた構造と、得られている $\alpha\gamma$ 複合体との会合体の構造を予測することで鉄硫黄フラボプロテイン・シトクロムグルコース脱水素酵素 $\alpha\beta\gamma$ 複合体の構造モデルを提唱する。

(2) 酵素機能解析を中心としたアプローチ

フラボプロテイン・シトクロム脱水素酵素複合体の触媒サブユニットの一次構造のアライメントにはシステイン(Cys)が繰り返される領域、Cys リッチ領域が保存されている。そこで本研究においては、 $\alpha\gamma$ 複合体を試料として、ESR 解析によって、鉄硫黄クラスターの存在を確定する。さらに鉄硫黄フラボプロテイン・シトクロム脱水素酵素と予測されるタンパク質の触媒サブユニットに保存されている Cys 残基について α サブユニットを対象として各種変異体を構築し、変異体の ESR 解析を進める。この解析を通して、鉄硫黄フラボプロテイン・シトクロム脱水素酵素の触媒サブユニットにおける鉄硫黄クラスターの存在の普遍性を証明する。また、野生型および α サブユニット・システインリッチ領域変異体を試料として、鉄硫黄クラスターの酵素反応における役割を解明する。さらに 変異酵素における FAD 結合の安定性解析を通して、触媒サブユニットに存在する FAD の共有結合形成に鉄硫黄クラスターがどのような役割を担っているかを明らかにする。一方で、ヒッチハイカープロテインである小サブユニット(γ)の一次構造のアライメントにも特徴的な Cys 残基が保存されている。そこで、 γ サブユニットにおいて、この Cys 残基に関する変異体を構築し、生産される $\alpha\gamma$ 複合体の酵素特性を検討することで γ サブユニットの酵素機能発現における役割を解明する。

(3) 電気学的特性解析を中心としたアプローチ

フラボプロテイン・シトクロムグルコース脱水素酵素複合体の $\alpha\gamma$ 複合体の野生型および Cys リッチ領域における変異体を酵素試料として用いて、分光電気化学的手法により分子内の FAD および鉄硫黄クラスターの酸化還元電位を求め、分子内電子移動の理解に資する。鉄硫黄フラ

ボプロテイン・シトクロム脱水素酵素と予測される酵素の電子伝達サブユニットのヘム結合に関与する残基は保存されている。そこでそれらの残基に対して変異を導入した変異 β サブユニットを調製し、ヘムの含量ならびに酸化還元スペクトルを指標にヘム結合サイトを確定する。野生型および変異が導入された β サブユニットを有する $\alpha\beta\gamma$ 複合体を用い、酵素反応速度の解析、ESR 解析等に基づき、触媒サブユニットと電子伝達サブユニットとの間の電子伝達にかかわっているヘムを同定し、この二つのサブユニット間の電子伝達機構、酸化還元特性の検討、ESR 解析等を通して、触媒サブユニットから電子伝達サブユニットへの電子伝達機構を解明する。最後に野生型および β サブユニット変異型を含む鉄硫黄フラボプロテイン・シトクロムグルコース脱水素酵素複合体の直接電子移動反応を解析することで、電極との直接電子移動に関与しているヘムを明らかにする。この成果に基づき、新奇酵素、鉄硫黄フラボプロテイン・シトクロム脱水素酵素の直接電子移動機構を提唱する。

4. 研究成果

(1) 鉄硫黄フラボプロテイン・シトクロム脱水素酵素の提唱
B.cepacia 由来フラボプロテイン・シトクロムグルコース脱水素酵素複合体の触媒サブユニット、 α サブユニットのアミノ酸配列には他の FAD 酸化還元酵素には見られない、特徴的なシステイン(Cys)残基が繰り返される領域、Cys リッチ領域が見出されていた。また、この Cys リッチ領域はシトクロムサブユニットを有する脱水素酵素複合体にだけに保存されている特徴であった。そこで、 α サブユニットと小サブユニット、 γ サブユニットとの複合体を調製し、その ESR スペクトル解析を行った。その結果、 $3Fe_4S$ 型の鉄硫黄クラスターに特徴的であるスペクトルが観察された。さらにそのスペクトルはグルコースを加えて還元的半反応を進めたところ、還元型のスペクトルが観察されたことから、鉄硫黄クラスターとの複合体における FAD の最初の電子受容体であることが明らかとなった。さらに、 α サブユニットとヒッチハイカープロテインである γ サブユニットとの同時発現により $\alpha\gamma$ 複合体を調製し、その結晶化に成功した。この結晶を用いて X 線構造解析を行った(図 1)。その結果、 α サブユニットは 15 本のヘリックスと 7 本の β シートから構成されていた。全体構造としてはピラノース-2-酸化酵素およびコレステロール酸化酵素およびセロピオース脱水素酵素の触媒ドメインと構造が類似していた。もっとも特徴的な違いであったのは α サブユニットの表面に $3Fe_4S$ 型の鉄硫黄クラスターの存在が確認されたことである。 α サブユニット中のアミノ酸配列上で確認されていた Cys リッチ領域における 4 つの Cys 残基(Cys212, Cys213, Cys218, Cys222)のうち、Cys212, Cys218, Cys222 の三つの残基が鉄硫黄クラスターの形成に関与していた。また、これらの Cys 残基のうち、Cys213 は γ サブユニットの Cys152 とジスルフィド結合を形成していた。さらに α サブユニットと γ サブユニットは疎水性相互作用と 2 つの水素結合ネットワークによって結合していることが明らかとなった。また、FAD は α サブユニットの His105 との間で共有結合を形成していることも明らかとなった。FAD から鉄硫黄クラスターまでの距離は約 11.70 Å であり、十分に電子移動が起こる距離に存在していた。本結晶構造については現在、論文を投稿中であるが、その構造は既に PDB に PDB ID 6A2U として登録されている。一方で電子伝達サブユニットである β サブユニットを含んだ $\alpha\beta\gamma$ 複合体、および β サブユニットについても組み換え生産により調製し、その試料を結晶化することには成功したが、X 線構造解析において十分な構造解析が行えるだけの X 線回折パターンを得ることができなかった。おそらく β サブユニット中の N 末端配列側の構造が本来、膜に結合して構造を形成する比較的自由度の高い構造を有していることが原因であると予測された。

以上の結果より、本酵素複合体には $3Fe_4S$ 型の鉄硫黄クラスターが含まれ、これが FAD からの最初の電子受容体であることが明らかとなり、本研究により、大きな目的であった「鉄硫黄フラボプロテイン・シトクロム脱水素酵素」という新しい酵素タンパク質ファミリーの存在を提唱できた。

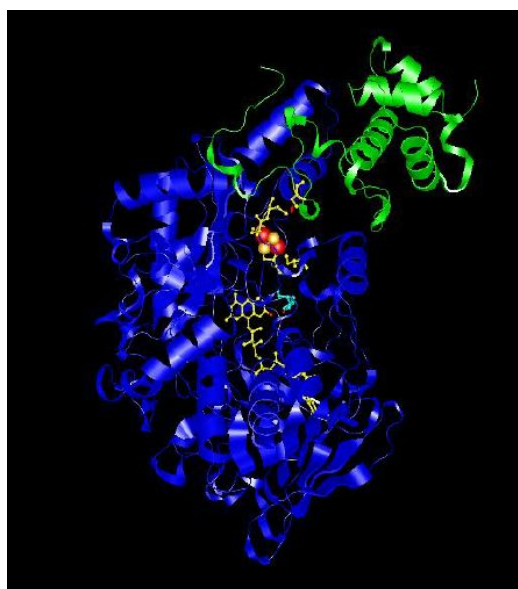


図 1 触媒サブユニットと小サブユニット酵素複合体の立体構造

(2) 小サブユニット、 γ サブユニットの酵素機能発現における役割
小サブユニット、 γ サブユニットはヒッチハイカープロテインとしての機能を有することが、我々の過去の研究から明らかになっており、これは本酵素に限らず、その一次構造に特徴的に観察されるシグナル配列が保存されていることから、多くのフラボプロテイン・シトクロムグ

ルコース脱水素酵素複合体の小サブユニットにおいて共通している。一方で、 γ サブユニットの酵素機能発現における役割については不明であった。結晶構造解析で明らかになったように、 α サブユニットと γ サブユニットはジスルフィド結合でつながっていることが明らかとなった。そこで、ジスルフィド結合を形成している α サブユニットおよび γ サブユニットそれぞれ、あるいは両方の Cys 残基を Ser に置換した変異酵素複合体を構築し、その酵素特性を検討した。その結果、いずれの変異酵素においても常温における $\alpha\gamma$ 酵素複合体としての触媒活性はほとんど野生型と変化せず、同残基ならびにジスルフィド結合の形成が触媒機能を担っていないことが明らかとなった。一方、この $\alpha\gamma$ 複合体は極めて安定性が高く、60°Cにおいても十分な活性を有し、温度上昇とともにその酵素活性の増加が観察される。しかし、Cys 残基に変異を導入した変異体酵素複合体では、いずれも常温以上ではすぐに失活してしまった。したがって γ サブユニットとジスルフィド結合を形成することで同複合体が安定化されていることが確認できた。 γ サブユニットの位置が鉄硫黄クラスタの直近に存在することから、このジスルフィド結合の形成によって、 γ サブユニットが鉄硫黄クラスタの安定化に重要な役割を担っていることが予測された。

(3) 電子伝達サブユニット、 β サブユニットにおける分子内、分子間伝達機構の解明
 電子伝達サブユニット、 β サブユニットには三か所のヘム c と予測される配列が存在する。そこで、これらの三つのヘムの分子内、分子間の電子伝達機構へのかかわりを明らかにした。 β サブユニットの3つのヘムについて、そのタンパク質一次構造上、N 末端よりヘム 1、ヘム 2、ヘム 3 と名付け、それぞれの第六配位子を Met \rightarrow His にそれぞれ置換した β サブユニットを構築し、それぞれの変異 β サブユニットを有する FADGDH 複合体の電子受容体への電子伝達能力、直接電子移動能力を検討した。その結果、ヘム 1 は本来の本酵素の外部電子受容体への電子伝達を担うヘムであることが示唆された。また、ヘム 3 は触媒サブユニットの 3Fe4S 型鉄硫黄クラスタからの電子を受け取る役割を担っていることが示唆された。さらにヘム 2 が電極との直接電子移動において主たる電子伝達にかかわっていることが示唆された。また、種々の電子受容体を用いることにより電気化学分光計測を行い、それぞれのヘム c の酸化還元電位を推察することに成功した。以上の事実から、電子伝達サブユニットには触媒サブユニットの 3Fe4S 型鉄硫黄クラスタからヘム 3 に電子が渡され、それがヘム 2 に渡され、電極が近傍に存在する場合にはヘム 2 から直接電子移動が起こる。また、溶液中ではヘム 2 からさらにヘム 1 に電子が渡され、ヘム 1 が外部電子受容体に電子を渡す役割を担っていることが明らかになった (図 2)。

一方、(1) で記したように、本研究期間内に $\alpha\beta\gamma$ 複合体、および β サブユニット単体の構造を解明するに至らなかった。一方で、 β サブユニット単体のタンパク質試料調製中に、 β サブユニットが精製過程において断片化されていることが確認された。この断片化、さらに試料の大きさからおそらく、N 末から 3 番目のヘムが結合しているドメイン (ヘム 3) が切断されていることが予測された。このヘムは触媒サブユニットから電子を受け取る役割を担っていると予測されており、触媒サブユニットと複合体を形成するためには不可欠のドメインであると予想した。一方で、全長の β サブユニットと相同性を有するタンパク質は現在 PDB には見出すことができないが、ヘム 3 領域については 30% 程度の相同性を有するタンパク質が見いだされた。これらの構造をもとに、ヘム 3 の構造を予測し、ヘムのリガンドを含む構造を抽出することで、ヘム 3 だけから構成される truncated β サブユニットをデザインした。この truncated β サブユニットを含む $\gamma\alpha$ サブユニットとの複合体を組み換え生産したところ、 $\gamma\alpha$ サブユニットが truncated β サブユニットと会合体を形成し、触媒サブユニットからヘム 3 への電子伝達が確認され、正常な還元的半反応ならびに外部電子受容体を用いた酸化半反応が観察された。さらに同複合体が直接電子移動反応を示すことも見いだされた。以上のことから、ヘム 3 は触媒サブユニットから電子を受け取るヘムであることが明らかとなり、さらに同ドメインが会合体をつくるために必要な構造を含んでいることが明らかとなった。おそらくヘム 2 およびヘム 1 の領域は触媒サブユニットと直接相互作用しておらず、かつ疎水性が高いことから、水溶液中では一定の構造を形成していないことが結晶化を困難としている原因であると推察された。

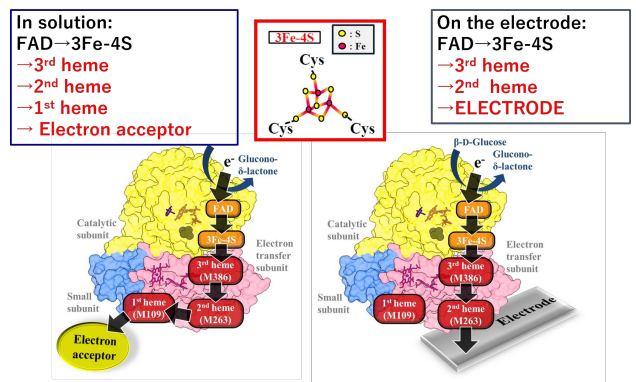


図 2 鉄硫黄フラボプロテイン・シトクロムグルコース脱水素酵素における外部電子受容体に対する二つの電子伝達経路

(4) まとめと展望

本研究では、新奇酵素、鉄硫黄フラボプロテイン・シトクロム脱水素酵素の分子機構を解明することを目的とした。その結果、

3Fe4S 型鉄硫黄クラスターが触媒サブユニットに存在する。

3Fe4S 型の鉄硫黄クラスターは触媒サブユニットの表面に存在し、FAD の最初の電子受容体であるとともに、電子伝達サブユニットへの電子伝達の役割を担っている。

触媒サブユニットは GMC 酸化還元酵素と類似した構造を有している。

触媒サブユニットの FAD は共有結合型である。

触媒サブユニットとヒッチハイカープロテインである小サブユニットはジスルフィド結合によって結合しており、ジスルフィド結合が鉄硫黄クラスタの安定化に寄与していると推察された。

電子伝達サブユニットの三つのヘムのうち、N 末端に存在するヘム 1 は外部電子受容体への電子伝達を担うヘムである。

電子伝達サブユニットのヘム 2 は完全長の電子伝達サブユニットを含む鉄硫黄フラボプロテイン・シトクロム脱水素酵素複合体の電極との直接電子移動を担うヘムである。

電子伝達サブユニットのヘム 3 は触媒サブユニットの 3Fe4S 型鉄硫黄クラスターからの電子を受け取る役割を担っている。

電子伝達サブユニット内ではヘム 3 ⇒ヘム 2 ⇒ヘム 1 ⇒外部電子受容体と、ヘム 3 ⇒ヘム 2 ⇒電極への直接電子移動という二種類の電子伝達機構が存在する。

ヘム 3 を含むドメイン単独でも触媒サブユニットとの複合体を形成することができ、さらに直接電子移動も可能である。

本研究では $\alpha\beta\gamma$ 複合体、および β サブユニット単独の構造を解明するに至らなかったが、ヘム 3 単独での安定な複合体が構築できることが明らかになったことから、この複合体の結晶構造解析を通して、今後の新しい直接電子伝達型の酵素のデザインが可能となると期待される。

5 . 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 4 件)

1. Junko Okuda-Shimazaki, Noya Loew, Nana Hirose, Katsuhiko Kojima, Kazushige Mori, Wakako Tsugawa, Koji Sode, “Construction and characterization of FAD glucose dehydrogenase complex harboring truncated electron transfer subunit”, *Electrochimica acta*, 2018, 277, 276-286, Available online 12 April 2018, DOI: 10.1016/j.electacta.2018.04.060 査読有
2. Yuki Yamashita, Inyoung Lee, Noya Loew, Koji Sode, “Direct electron transfer (DET) mechanism of FAD dependent dehydrogenase complexes ~from the elucidation of intra- and inter-molecular electron transfer pathway to the construction of engineered DET enzyme complexes~”, *Current Opinion in Electrochemistry*, 2018, 12 :92–100, doi.org/10.1016/j.coelec.2018.07.013 査読有
3. Yuki Yamashita, Nanoha Suzuki, Nana Hirose, Katsuhiko Kojima, Wakako Tsugawa, Koji Sode, “Mutagenesis study of the cytochrome c subunit responsible for the direct electron transfer-type catalytic activity of FAD-dependent glucose dehydrogenase”, *International Journal of Molecular Science*, 2018, 19, 931; doi:10.3390/ijms19040931 査読有
4. Masaki Shiota, Tomohiko Yamazaki, Keiichi Yoshimatsu, Katsuhiko Kojima, Wakako Tsugawa, Stefano Ferri, Koji Sode, “An Fe-S cluster in the conserved Cys-rich region in the catalytic subunit of FAD-dependent dehydrogenase complexes.”, *Bioelectrochemistry*. 2016 2016 Dec;112:178-83, Feb 2. doi: 10.1016/j.bioelechem.2016.01.010. Epub 2016 Feb 2. 査読有

[学会発表] (計 10 件)

1. Koji Sode, Hiromi Yoshida, Junko Okuda-Shimazaki, Noya Loew, Katsuhiko Kojima, Kazushige Mori, Wakako Tsugawa, “Understanding and Exploiting Direct Electron Transfer Type Glucose Dehydrogenase Complex Dedicating for Innovative Biosensing Technologies”, 28th Anniversary World Congress on Biosensors (招待講演) (国際学会) (2018)
2. 吉田裕美, 小嶋勝博, 神鳥成弘, 早出広司, *Burkholderia cepacia* 由来 FAD グルコース脱水素酵素の X 線結晶構造解析, 蛋白質科学会, (2018)
3. Hiromi Yoshida, Katsuhiko Kojima, Shigehiro Kamitori, Koji Sode, “X-ray structure of the direct electron transfer type FAD-dependent glucose dehydrogenase from *Burkholderia cepacia*”, *Enzymes, biocatalysis and chemical biology ; EMBO Workshop* (国際学会) (2018)
4. 小嶋勝博, 奥田・島崎順子, 森一茂, 穴田昌崇, 浅野竜太郎, 津川若子, 早出広司, “部分切断型電子伝達サブユニットを有する FAD グルコース脱水素酵素複合体の組換え生産”, 日本化学会第 98 春季大会 (2018)
5. Wakako Tsugawa, Nana Hirose, Katsuhiko Kojima, Masaki Shiota, Koji Sode, Nanoha Suzuki, Yuki Yamashita-Tsukada, “Analyses of the electron transfer pathway of direct electron transfer

- type iron sulfur flavo cytochrome type glucose dehydrogenase complex ~enzyme for continuous glucose monitoring~” BES-2017 (XXIV International Symposium on Bioelectrochemistry and Bioenergetics) (国際学会) (2017)
6. Koji Sode, Katsuhiko Kojima, Kazushige Mori, Junko Okuda-Shimazaki, Wakako Tsugawa, “Engineering of Redox Potential of Direct Electron Transfer Type Glucose Dehydrogenase”, 68th Annual Meeting of the International Society of Electrochemistry (国際学会) (2017)
 7. 津川 若子, 奥田 順子, 森 一茂, 小嶋 勝博, 浅野 竜太郎, 早出 広司, “電子伝達サブユニットの改良と FAD グルコース脱水素酵素複合体の直接電子移動能の改変”, 2017 年電気化学会秋季大会 (2017)
 8. 鈴木 南羽, 塚田(山下) 有紀, 廣瀬 奈々, 塩田 将起, 小嶋 勝博, 津川若子, 早出 広司, “鉄硫黄フラボシトクロム型グルコース脱水素酵素複合体の分子間・分子内電子伝達経路の検討”, 電気化学会第 84 回大会 (2017)
 9. Koji Sode, “Development of the Next Generation Sensors for Self Monitoring of Blood Glucose and Continuous Glucose Monitoring Based on Direct Electron Transfer”, The 67th Annual Meeting of the International Society of Electrochemistry (招待講演)(国際学会) (2016)
 10. Nanoha Suzuki, Yuki Yamashita, Nana Hirose, Masaki Shiota, Katsuhiko Kojima, Wakako Tsugawa, Koji Sode, “Investigation of intra- or inter- electron transfer pathway of multiheme electron transfer subunit of iron sulfur flavo cytochrome type glucose dehydrogenase complex”, PRiME2016 (国際学会) (2016)

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

○出願状況(計 0 件)

〔その他〕

ホームページ等 該当なし

6 . 研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名：津川 若子

ローマ字氏名：Tsugawa Wakako

所属研究機関名：東京農工大学

部局名：大学院工学研究院

職名：准教授

研究者番号(8桁)：80376871

(2)研究分担者

研究分担者氏名：吉田 裕美

ローマ字氏名：Yoshida Hiromi

所属研究機関名：香川大学

部局名：総合生命科学研究センター

職名：准教授

研究者番号(8桁)：10313305

(3)研究分担者

研究分担者氏名：山崎 智彦

ローマ字氏名：Yamazaki Tomohiko

所属研究機関名：国立研究開発法人 物質・材料研究機構

部局名：機能性材料研究拠点

職名：主幹研究員

研究者番号(8桁)：50419264

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。