

令和 2 年 6 月 15 日現在

機関番号：15301

研究種目：基盤研究(B) (特設分野研究)

研究期間：2016～2019

課題番号：16KT0058

研究課題名(和文) 構造化学的手法による光化学系IIの水分分解反応の機構解明

研究課題名(英文) Crystallographic study of water-splitting reaction in photosystem II

研究代表者

梅名 泰史 (Umena, Yasufumi)

岡山大学・異分野基礎科学研究所・特別契約職員(准教授)

研究者番号：10468267

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,000,000円

研究成果の概要(和文)：酸素発生型光合成生物で働く光化学系II蛋白質(PSII)にはMn₄CaO₅クラスター(Mnクラスター)が反応触媒中心として存在している。本研究では、PSIIによる水分分解・酸素発生の反応を構造化学的に解明するため、水分分解反応中間状態におけるMnクラスターの各Mnの酸化還元および蛋白質構造変化の同時解析による反応機構の解明を目指した。MnのX線吸収端のX線を使った独自の結晶構造解析手法を開発し、PSIIの微小結晶をレーザー光で励起して凍結固定して、4つの反応中間状態を解析した。その結果、4つのMnの価数の変化が起こり、それに伴って蛋白質および水分子の動きを捉えることに成功した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、光合成の光と水によるエネルギー変換の仕組みを理解するため、光化学系II蛋白質(photosystem II; PSII)の触媒中心の4つMn金属原子と蛋白質構造の構造化学的な研究を行った。まず、Mnの電子状態と蛋白質の動きを同時に分析する結晶学的手法を開発した。この手法により、PSIIが水を分解する反応過程におけるMnとPSIIの原子レベルの変化を捉えることができた。もし光合成反応を化学的に理解できれば、太陽電池のような電力ではなく、水からエネルギー源を作り出す人工光合成の手がかりが期待される。

研究成果の概要(英文)：Oxygen-evolving Photosystem II (PSII) protein in photosynthetic organisms has a Mn₄CaO₅ cluster as the reaction center of catalyzing a water-splitting reaction. In this study, the oxidation state in each of four Mn atoms in the cluster was investigated as well as the crystal structure of PSII in the four intermediate states of the reaction. To understand the detailed process of the water-splitting reaction in PSII, we developed a novel crystallographic analysis method using the wavelength of the absorption inflection point of a target metal atom. We prepared a lot of tiny PSII crystal, excited by pulse-laser, and then cryo-fixed. Both redox properties of each Mn atom in the cluster and crystal structure of PSII were simultaneously analyzed. As a result, we observed the redox changes in each Mn atom in the process of water-splitting reaction. Simultaneously with this redox analysis, we also captured the movements of water and proteins in PSII in the process of PSII.

研究分野：構造生物化学

キーワード：光合成 結晶構造解析 マンガン金属錯体 放射光X線 異常分散効果 反応中間体 時間分割構造解析

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。

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

光合成生物による酸素発生は、光化学系 II 蛋白質 (Photosystem II: PSII) による光エネルギーを使った水分解反応に由来している (図 1 A)。この PSII の反応中心には Mn_4CaO_5 (Mn クラスタ) が触媒中心として存在している^[1] (図 1 B)。PSII による水分解反応は、光エネルギーによって安定な S1 から S2, S3, S4, S0 の 4 つの準安定な反応中間状態を経て進行する S サイクルが知られている (図 1 C)^[2]。また、この Mn クラスタは、Mn(III) と Mn(IV) で構成される混合原子価状態で存在し、S サイクルによって価数が増減することが知られている^[3]。

PSII は高等植物や藻類の酸素発生型光合成生物のチラコイド膜に存在し、20 個のサブユニット蛋白質と色素分子や金属イオンなどの様々な補欠因子で構成される分子量 35 万の膜蛋白質複合体である。酸素発生型の光合成反応では、光エネルギーにより水を分解して電子と還元力を作り出し、炭水化物の生合成に利用している。この水分解の副産物である酸素ガスによって、現在の好気的な地球の大气が形成されている。我々人類は、食物や燃料としての炭水化物だけでなく、呼吸するための大气も光合成から恩恵を受けている。

PSII 内部における反応は、結合している色素分子クロロフィルが光を捕集してエネルギーを集約し、光化学反応中心が電荷分離することで始まる。光エネルギーによって発生した電子は、電子受容体を還元することで化学エネルギーに変換されている。電荷分離によって不足した光化学反応中心の電子を補充するため、Mn クラスタが触媒する水分解反応がおこる。

PSII の立体構造は、2001 年に初めて好熱性シアノバクテリア由来の PSII が結晶構造解析された^[4]。その後もいくつかの構造が発表されたが、2011 年に初めて Mn クラスタの分子構造が解明され、さらに、初めて水分子が PSII 内部に数千存在することが示された^[5]。PSII 内部の詳細な構造が解明されたことで、理論化学計算などから反応機構が盛んに議論されるようになった。しかし、以前より X 線分光法 (XAS) や電子スピン共鳴法 (EPR) などの研究から、結晶構造は X 線によって損傷を受けた構造であると指摘されていた^[6]。そのため、極短パルスの強力な X 線源である X 線自由電子レーザー (XFEL) を使った無損傷状態の PSII の立体構造が報告された^[6]。また、XFEL を使ったポンプ・プローブ時間分割結晶構造解析により、各 S 状態の結晶構造が報告されるようになった^{[7][8]}。また、各 S 状態における電子状態は分光法や理論化学的手法から議論されている^{[9][10]}。しかし、これらの構造と電子状態の研究はそれぞれ独立しているため、一義的に対応しているかわからない。PSII の反応機構を理解するには、立体構造と Mn の電子状態を同時に解明することが求められている。

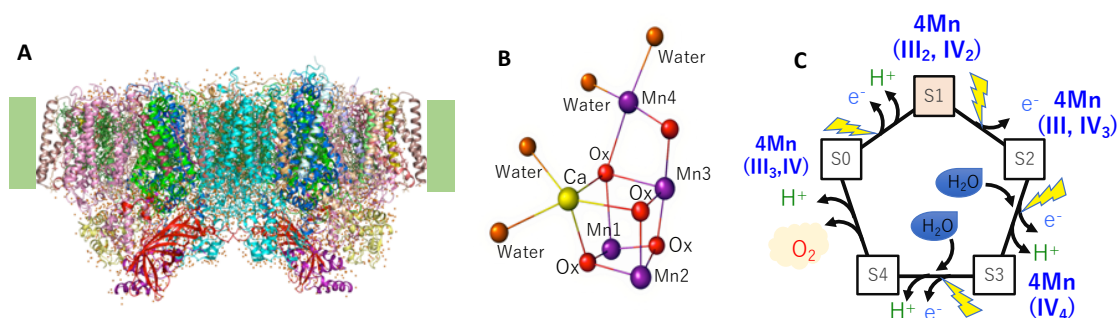


図 1 (A) 光化学系 II 膜蛋白質複合体 (PSII). (B) 水分解反応の活性中心 Mn_4CaO_5 クラスタ (Mn クラスタ). (C) 水分解・酸素発生機構 (S サイクル) と Mn の価数変化

2. 研究の目的

本研究の目的は、光合成の水分解・酸素発生反応を構造化学的に解明することである。無尽蔵に存在する光と水からエネルギーを作り出す天然の光合成を理解できれば、次世代のエネルギー源と期待される人工光合成を実現する手がかりとなる。PSII による水分解反応を多角的に捉えて深く理解するため、反応が遷移する際に起こる PSII の構造変化と各 Mn の酸化還元変化の同時分析を目指した。

本研究では、金属の電子状態と蛋白質の立体構造を同時に理解するために、1) 異常分散効果を利用するユニークな結晶構造解析法を開発した。次に、2) 各 S 状態における Mn クラスタの電子状態と PSII の立体構造の同時時間分割解析を行った。

この手法は、吸収端領域において X 線吸収に由来する異常散乱が、金属の価数に応じてシフトすることから着想した (図 2A)。この手法によって、吸収端波長 X 線の異常分散項差マップから金属の電子状態を分析すると共に、そのデータの結晶構造解析から立体構造を得ることができる。そして、照射によって各 S 状態へ遷移する PSII の立体構造の変化と、Mn クラスタの各 Mn の電子状態の変化について分析した。この同時測定は、先行研究の時間分割結晶構造解析^{[7][8]}には無い特徴である。

3. 研究の方法

本研究では、好熱性シアノバクテリアから PSII 試料を抽出・精製して結晶化試料を調製し、ポリエチレングリコール(PEG)を沈殿剤として結晶化を行った。1) の手法開発には、同型で良

質な単結晶が必要なため、12°Cのオイルバッチ法により調製した。また、2)の反応中間状態の分析では、光励起の効率を高めるため、マイクロチューブを使った20°Cのバッチ法で微小結晶を調製した。その際、結晶核を均一に分散させて結晶形成を促すため、開始後30分間は5分おきに振動を与えた。得られた結晶は、PEGの分子量及び濃度を徐々に変えた母液に置き換える穏やかな脱水処理を行い、結晶性を高めた試料に調整してX線回折強度測定に用いた。

一般に、Mnなどの遷移金属のX線吸収スペクトル分析から、価数に応じてスペクトルが化学シフトすることが知られている。本研究ではこの現象に着目し、PSIIのX線吸収スペクトル測定からMnクラスターに由来するMnのK吸収端(1.8921Å)を特定し、その吸収端波長X線を使った回折強度測定を行った。この回折強度データから結晶構造解析を行い、PSIIの立体構造とマップ計算のための位相情報を解析した。そして、各MnにおけるX線吸収を反映している異常分散項差マップの大きさを算出して比較することで、各Mn間における価数の違いを分析した。しかし、この分析にはX線照射によって生じるラジカル種によってMnが還元される現象が起こることが報告されている^[6]。そのため、15個の結晶に分散させて7kGyの線量で測定した。これはPSIIのX線還元が1%程度まで抑えられた先行研究^[11]の30kGyよりもさらに低い線量であった。

各S状態の分析では、微小結晶を2.5 x 1 mmのメッシュ状の測定具に塗布して測定試料を調製した。各S状態への遷移には、微小結晶を塗布した測定具にNd:YAGパルスレーザー(波長532nm)を照射し、0.5秒後に100Kの低温窒素ガスによって瞬間凍結することで反応中間体を固定した。パルスごとにS2, S3及びS0状態に固定したPSII微小結晶群をそれぞれ45-50個用意した。

回折強度の測定には、高輝度なマイクロビームかつ高速撮影が可能な検出器が設置され、ヘリウムガスによる15Kの極低温ガス気流が利用可能な放射光施設SPring-8のBL41XUのビームラインにて実験を行った。X線ビームは10Hzで走査測定することで線量を0.1MGyに制限し、試料を15Kの極低温に保つことでX線還元を数%に抑えて測定した。1つの測定具から1000枚の回折像を収集することで、各S状態の微小結晶群から45,000-50,000枚の回折像を集めた。

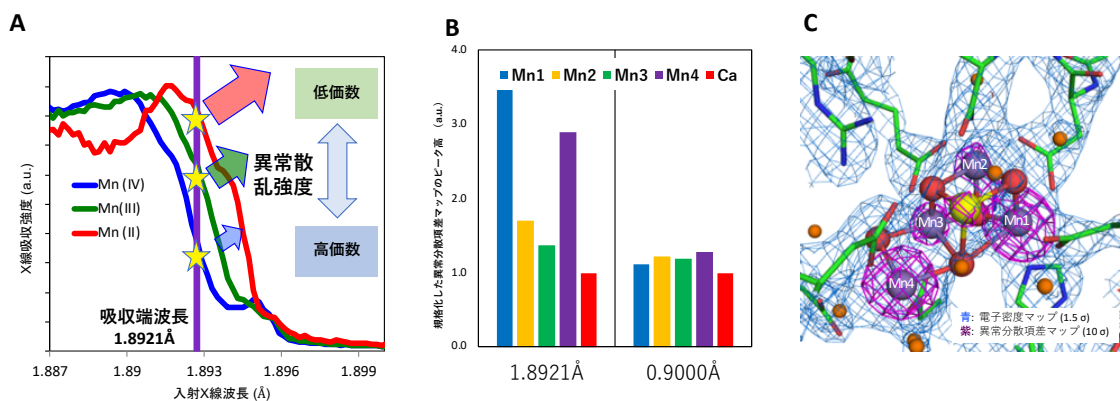


図2 (A) 価数の異なるMnの3つのX線吸収スペクトルと吸収端における異常散乱強度の関係。(B) Mnクラスターの各金属の異常散乱項差マップの波長依存。(C) PSIIの活性中心における構造と電子状態を示す2種類の電子密度マップ

4. 研究成果

本研究では、比較的安定な好熱性シアノバクテリア由来のPSIIを調製できたことで、高品質な結晶を再現良く作製でき、研究を推進することができた。オイルバッチ法で得た結晶は、長軸で1mm程度の大きさの結晶に成長した。また、微小振動を加える特殊なバッチ法により、0.1mm程度の微小結晶群を数百µl調製することができた。1mm程度のPSII結晶からMnのK吸収端(1.8921Å)のX線を使った回折強度測定を行い、15個の結晶から得たデータを統合して、2.5Å分解能で結晶構造解析を行った。異常分散項差マップを計算したところ、先行研究^[11]の構造解析に用いられた波長0.9Åのマップとは違い、4つのMnは2極化することが確認された(図2B)。このことから、Mn1, Mn4はIII価、Mn2, Mn3はIV価であると考えられ、先行研究^{[7][9]}の見解と一致していた。先行研究は、Mnクラスターの総体としてのスペクトル信号からモデルを仮定して解釈しているが、本手法は個々のMnを実験的かつ直接的に解析した点が特徴となる。また、結晶構造解析から蛋白質の構造も同時に得られるため、Mnの電子状態と活性中心の構造の両方の情報から、より構造化学的な議論が可能となった(図2C)。

次に、各S状態におけるMnクラスターの電子状態の変化と構造変化を本手法で解析した。X線走査によって測定した回折イメージの50%程度に処理可能な回折斑点が撮影され、それぞれのS状態を2.8Å分解能で結晶構造解析を行った。各S状態の差分の電子密度マップを解析したところ、1フラッシュ後にMn4近傍の水分子の動きがあり(図3A左)、2フラッシュ後にはアミノ酸残基(E189-D1)やMn4の動き、そして、酸素原子と思われる新しい電子密度マップが出現した(図3A中央)。これらの変化は時間分割測定で示された構造変化と一致していた^{[7][8]}。一方、異常散乱項差マップによる分析では、III価とIV価の変化が起こるMn1とMn4を独立して確認することができた(図3B)。相対比較のため、状態により変化が起こらな

い Ca のマップで Mn のマップを規格化した。1、2フラッシュで Mn のマップが相対的に小さくなり、3フラッシュ目でまた大きくなるため、S サイクルの回復が確認された (図 3C)。1フラッシュ後に Mn4 のマップが先に小さくなったことから、Mn4 が最初に酸化されることがわかった(図 3D)。なお、Mn1 と Mn4 は IV 価と思われる Mn3 まで完全に酸化されないことは、PSII 結晶を使った赤外振動分光による先行研究^[12]から、PSII 結晶ではパッキングのため反応が抑制されたと考えられた。また、1フラッシュ目で Mn4 だけでなく Mn1 もわずかに変化しているが、これは S2 状態には 2 種類の状態が平衡して存在すると示した EPR による先行研究^[13]を支持する結果となった。これらの原因から各 S 状態が混在する結果となっているため、現段階ではまだ水分解反応の正確な解釈は難しいと思われる。しかし、異常分散項差マップの解析では、水分解反応後に相当する 3フラッシュ目で Mn の強度が回復する挙動が観測され、また、差分の電子密度マップの解析から、酸素と思われる新たな電子密度マップが出現したことから、この PSII 結晶で確実に水分解反応が起こったことを示唆する結果となった。

本研究の結果から、分光的手法による Mn の価数変化の先行研究^{[3][13]}と同様な結果が得られ、また一方で、時間分割構造解析と類似の構造変化^{[7][8]}を捉えることに成功した。結晶場では反応サイクルが進みにくいことが考えられるが、触媒金属の電子状態を同時に分析することで、得られた構造変化が単なる揺らぎではなく、反応過程の有意な構造変化であったことを示唆する結果となった。

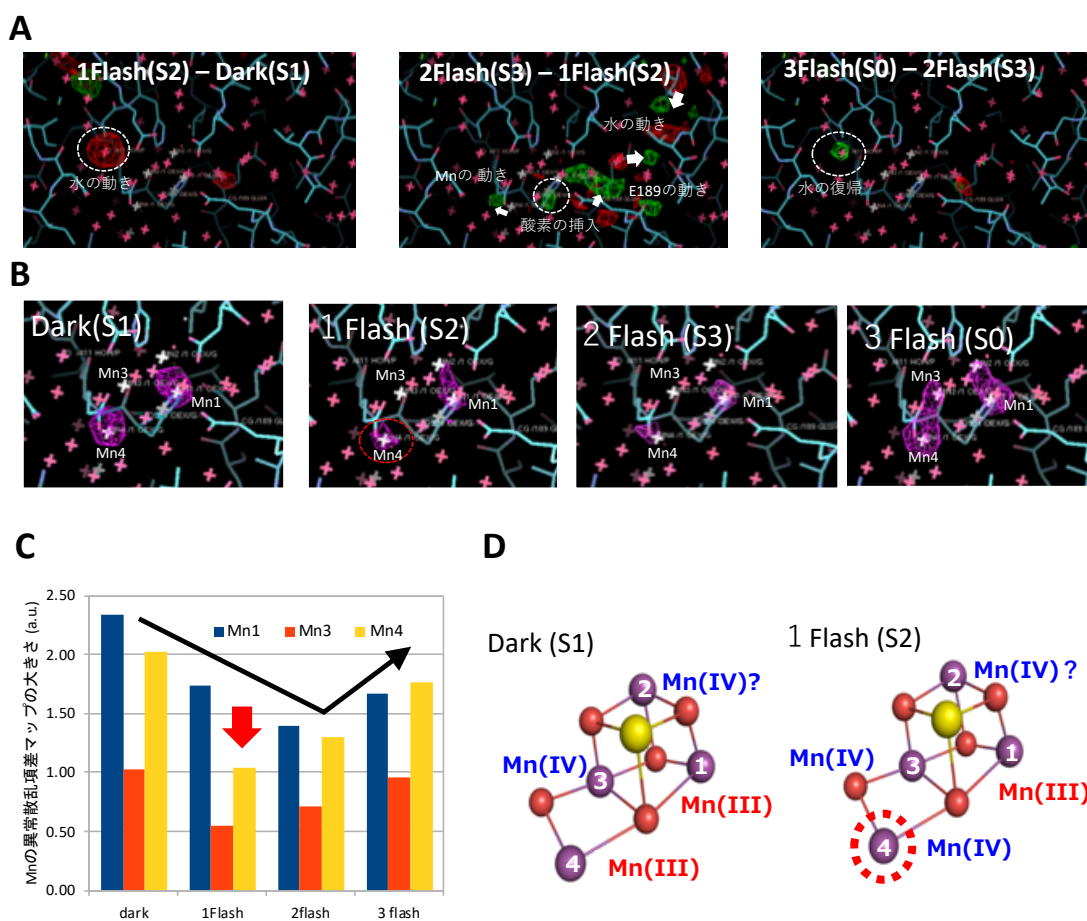


図 3 (A) 各フラッシュ間の差分の電子密度マップ (緑マップ: 前者、赤マップ: 後者)。(B) Ca のマップで規格化された各フラッシュにおける Mn1, Mn3 及び Mn4 の異常散乱項差マップの大きさ。(C) 暗状態の S1 と 1フラッシュ後の S2 における Mn クラスターの各 Mn の価数の分布

<引用文献>

- [1] Y. Umena, K. Kawakami, J.-R. Shen, N. Kamiya, *Nature*, **473**, 55, (2011)
- [2] B. Kok, B. Forbush, M. McGloin, *Photochem. Photobiol.*, **11**, 457, (1970)
- [3] L.V. Kulik, B. Epel, W. Lubitz, J.J. Messinger, *J. Am. Chem. Soc.*, **129**, 13421, (2007)
- [4] A. Zouni, H.T. Witt, J. Kern, P. Fromme, N. Krauss, W. Saenger, *Nature*, **409**, 739, (2001)
- [5] J. Yano, J. Kern, K.D. Irrgang, *et al.*, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **102**, 12047, (2005)
- [6] M. Suga, F. Akita, *et al.*, *Nature*, **517**, 99, (2015)
- [7] M. Suga, F. Akita, M. Sugahara, *et al.* *Nature*, **543**, 131, (2017)
- [8] J. Kern, R. Chatterjee, I.D. Young, *et al.*, *Nature*, **563**, 421, (2018)
- [9] K. Kanda, S. Yamanaka, *et al.*, *Chem. Phys. Lett.*, **506**, 98, (2011)

- [10] G. Glöckner, J. Kern, M. Broser, A. Zouni, *et al.*, *J. Biol. Chem.*, **288**, 22607, (2013)
- [11] A. Tanaka, Y. Fukushima, N. Kamiya, *J. Am. Chem. Soc.*, **139**, 1718, (2017)
- [12] Y. Kato, F. Akita, Y. Nakajima, *et al.*, *J. Phys. Chem. Lett.*, **9**, 2121, (2014)
- [13] N. Cox, M. Retegan, F. Neese, *et al.*, *Science*. **345**, 804, (2014)

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計12件（うち査読付論文 12件／うち国際共著 0件／うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Kato Yuki, Akita Fusamichi, Nakajima Yoshiki, Suga Michihiro, Umena Yasufumi, Shen Jian-Ren, Noguchi Takumi	4. 巻 9
2. 論文標題 Fourier Transform Infrared Analysis of the S-State Cycle of Water Oxidation in the Microcrystals of Photosystem II	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 The Journal of Physical Chemistry Letters	6. 最初と最後の頁 2121 ~ 2126
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi: 10.1021/acs.jpcllett.8b00638	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 Shoji Mitsuo, Isobe Hiroshi, Tanaka Ayako, Fukushima Yoshimasa, Kawakami Keisuke, Umena Yasufumi, Kamiya Nobuo, Nakajima Takahito, Yamaguchi Kizashi	4. 巻 2
2. 論文標題 Understanding Two Different Structures in the Dark Stable State of the Oxygen-Evolving Complex of Photosystem?II: Applicability of the Jahn-Teller Deformation Formula	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 ChemPhotoChem	6. 最初と最後の頁 257 ~ 270
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi: 10.1002/cptc.201700162	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 Uto S., Kawakami K., Umena Y., Iwai M., Ikeuchi M., Shen J.-R., Kamiya N.	4. 巻 198
2. 論文標題 Mutual relationships between structural and functional changes in a PsbM-deletion mutant of photosystem II	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Faraday Discussions	6. 最初と最後の頁 107 ~ 120
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi: 10.1039/c6fd00213g	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 Suga Michihiro, Akita Fusamichi, Sugahara Michihiro, Kubo Minoru, Nakajima Yoshiki, Nakane Takanori, Yamashita Keitaro, Umena Yasufumi, (他29名), Shen Jian-Ren	4. 巻 543
2. 論文標題 Light-induced structural changes and the site of O=O bond formation in PSII caught by XFEL	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Nature	6. 最初と最後の頁 131 ~ 135
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi: 10.1038/nature21400	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 Yoneda Y, Katayama T, Nagasawa Y, Miyasaka H, Umena Y	4. 巻 138
2. 論文標題 Dynamics of Excitation Energy Transfer Between the Subunits of Photosystem II Dimer	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 J Am Chem Soc.	6. 最初と最後の頁 11599-11605
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1021/jacs.6b04316	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 Suga M. et al. (著者38人中8番目)	4. 巻 543
2. 論文標題 Light-induced structural changes and the site of O=O bond formation in PSII caught by XFEL	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Nature	6. 最初と最後の頁 131-135
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/nature21400	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 Suga M, Akita F, Yamashita K, Nakajima Y, Ueno G, Li H, Yamane T, Hirata K, Umena Y, Yonekura S, Yu L-J, Murakami H, Nomura T, Kimura T, Kubo M, Baba S, Kumasaka T, Tono K, Yabashi M, Isobe H, Yamaguchi K, Yamamoto Mi, Ago H, Shen J-R	4. 巻 366
2. 論文標題 An oxyl/oxo mechanism for oxygen-oxygen coupling in PSII revealed by an x-ray free-electron laser	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Science	6. 最初と最後の頁 334 ~ 338
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/science.aax6998	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 Katayama Tetsuo, Nozawa Shunsuke, Umena Yasufumi, Lee SungHee, Togashi Tadashi, Owada Shigeki, Yabashi Makina	4. 巻 6
2. 論文標題 A versatile experimental system for tracking ultrafast chemical reactions with X-ray free-electron lasers	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Structural Dynamics	6. 最初と最後の頁 054302 ~ 054302
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi: 10.1063/1.5111795	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 Motomura Taiki, Zuccarello Lidia, Setif P, Boussac Alain, Umena Yasufumi, Lemaire David, Tripathy Jatindra N., Sugiura Miwa, Hienerwadel Rainer, Shen Jian-Ren, Berthomieu Catherine	4. 巻 1860
2. 論文標題 An alternative plant-like cyanobacterial ferredoxin with unprecedented structural and functional properties	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics	6. 最初と最後の頁 148084 ~ 148084
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi: 10.1016/j.bbabi.2019.148084	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 Yoneda Yusuke, Nagasawa Yutaka, Umena Yasufumi, Miyasaka Hiroshi	4. 巻 10
2. 論文標題 -Carotene Probes the Energy Transfer Pathway in the Photosystem II Core Complex	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Journal of Physical Chemistry Letters	6. 最初と最後の頁 3710 ~ 3714
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi: 10.1021/acs.jpcllett.9b01072	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 Nakajima Yoshiki, Umena Yasufumi, Nagao Ryo, Endo Kaichiro, Kobayashi Koichi, Akita Fusamichi, Suga Michihiro, Wada Hajime, Noguchi Takumi, Shen Jian-Ren	4. 巻 293
2. 論文標題 Thylakoid membrane lipid sulfoquinovosyl-diacylglycerol (SQDG) is required for full functioning of photosystem II in <i>Thermosynechococcus elongatus</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Biological Chemistry	6. 最初と最後の頁 14786 ~ 14797
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi: 10.1074/jbc.RA118.004304	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 Kato Yuki, Akita Fusamichi, Nakajima Yoshiki, Suga Michihiro, Umena Yasufumi, Shen Jian-Ren, Noguchi Takumi	4. 巻 9
2. 論文標題 Fourier Transform Infrared Analysis of the S-State Cycle of Water Oxidation in the Microcrystals of Photosystem II	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 The Journal of Physical Chemistry Letters	6. 最初と最後の頁 2121 ~ 2126
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi: 10.1021/acs.jpcllett.8b00638	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 -

[学会発表] 計12件(うち招待講演 5件/うち国際学会 5件)

1. 発表者名 Yasufumi Umena, Keisuke Kawakami, Nobuo Kamiya, Yoshiaki Kawano, Keitaro Yamashita, Hideo Ago, Masaki Yamamoto, Jian-Ren Shen
2. 発表標題 Crystallographic study on estimation of the valence of each of the four Mn atoms in Photosystem II using anomalous diffraction techniques
3. 学会等名 2019 the American Crystallographic Association 's Annual Meeting (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yasufumi Umena Keisuke Kawakami, Nobuo Kamiya and Jian-Ren Shen
2. 発表標題 Analysis of the individual valences of four Mn atoms in photosystem II crystals using anomalous diffraction technique
3. 学会等名 第56回 日本生物物理学会年会(招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yasufumi Umena, Shouya Tamaru, Jian-Ren Shen
2. 発表標題 Proton transfer inhibition by molecular anion substitutions in Photosystem II
3. 学会等名 24th Congress and General Assembly of the International Union of Crystallography (IUCr2017) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 梅名泰史, 田丸翔也, 沈建仁
2. 発表標題 塩素イオンを分子陰イオンへ置換した PSIIの結晶構造解析による阻害機構の解明
3. 学会等名 第8回日本光合成学会年会
4. 発表年 2017年

1 . 発表者名 Yasufumi Umena
2 . 発表標題 Mn-oxidation states in PSII
3 . 学会等名 Japan-France Joint Workshop on the Structure and Function of Photosystem II (招待講演)
4 . 発表年 2017年

1 . 発表者名 Y. Umena, K. Kawakami, N. Kamiya, J.-R. Shen,
2 . 発表標題 Valences and radiation damage of four Mn atoms in photosystem II crystals revealed by anomalous diffraction analysis
3 . 学会等名 The 17th International Congress on Photosynthesis Research (国際学会)
4 . 発表年 2016年

1 . 発表者名 Y. Nakajima, Y. Umena, K. Endo, H. Wada, J.-R. Shen
2 . 発表標題 Crystal structure analysis of photosystem II complex from an SQDG-deficient mutant of <i>Thermosynechococcus elongatus</i>
3 . 学会等名 The 17th International Congress on Photosynthesis Research (国際学会)
4 . 発表年 2016年

1 . 発表者名 Y. Umena, K. Kawakami, N. Kamiya, J.-R. Shen
2 . 発表標題 Crystallographic studies of the valence of four Mn atoms in photosystem II using anomalous diffraction technique
3 . 学会等名 The 42nd Naito Conference
4 . 発表年 2016年

1. 発表者名 Y. Umena, K. Kawakami, N. Kamiya, J.-R. Shen
2. 発表標題 Estimation of valences and radiation damage of four Mn atoms in photosystem II crystals using anomalous diffraction analysis
3. 学会等名 The 12th International Conference on Biology and Synchrotron Radiation (BSR 2016) (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 梅名泰史・田丸翔也・沈建仁
2. 発表標題 活性阻害剤アジ化物イオンが結合した光化学系 II 蛋白質の X 線結晶構造解析
3. 学会等名 日本結晶学会平成28年度年会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 田丸 翔也, 梅名 泰史, 沈 建仁
2. 発表標題 光化学系IIと阻害剤アジ化物イオンとの共結晶化とX線結晶構造解析
3. 学会等名 第54回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 梅名泰史, 川上恵典, 神谷信夫, 沈建仁
2. 発表標題 光化学系IIタンパク質における混合原子価Mn4Ca05クラスターの結晶構造解析
3. 学会等名 第55回電子スピンスイェンス学会年会(招待講演)
4. 発表年 2016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
研究協力者	久保 稔 (KUBO MINORU) (90392878)	兵庫県立大学・理学研究科・教授 (24506)	
研究協力者	庄司 光男 (SHOUJI MITSUO) (00593550)	筑波大学・数理物質系・助教 (12102)	