

様式 C-19

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年 5月28日現在

機関番号：14401

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2009～2011

課題番号：21570168

研究課題名（和文）ホモダイマー型光合成反応中心に存在するキノンの物理化学的性質と機能の解析

研究課題名（英文）Analysis of physicochemical properties and functions of quinone molecule in the homodimeric photosynthetic reaction center

研究代表者

大岡 宏造 (OH-OKA HIROZO)

大阪大学・大学院理学研究科・准教授

研究者番号：30201966

研究成果の概要（和文）：

ホモダイマー型の緑色硫黄細菌反応中心を、人工的にヘテロダイマー型へ改変するための分子基盤を確立した。変異体 “*StrepA-Δ recA::(HisAB-P)*” を作製し、Ni-NTA カラムと Strep-tactin カラムに連続して通す tandem クロマトグラフィーを行うことにより、*Strep-PscA/His-PscA* 型反応中心を分取することができた。一方、遺伝子操作による解析を簡便化するために、広宿主域プラスミドをもちいた外来遺伝子発現系の構築にも成功した。今後、プラスミドを用いた外来遺伝子発現系が非常に有効なツールとなることが期待される。

研究成果の概要（英文）：

The novel molecular biological system, which artificially alter the homodimeric structure of the photosynthetic reaction center (RC) to the heterodimeric one, has been constructed in the green sulfur bacterium, *Chlorobaculum tepidum*. By the tandem chromatographic procedures using Ni-NTA and Strep-tactin resins, the Strep-PscA/His-PscA-type RC could be obtained successfully. The method for the transformation system with a broad-host-range plasmid has also been developed to simplify genetic analyses, and will be a useful tool in the near future.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	1,600,000	480,000	2,080,000
2010年度	1,100,000	330,000	1,430,000
2011年度	1,100,000	330,000	1,430,000
年度			
年度			
総計	3,800,000	1,140,000	4,940,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生物科学・生物物理学

キーワード：光合成、反応中心、電子移動、形質転換、緑色硫黄細菌

1. 研究開始当初の背景

反応中心内のエネルギー移動および電子移動反応の機構は、これまで様々な物理化学的・分光学的手法を用いて解析されている。特に近年のタンパク質 X 線結晶構造解析は、反応中心の精緻な超分子構造を原子レベルで明らかにすることに成功し、一見複雑に見

える構造と機能の相関性には基本的な構築原理が存在することを示唆している。複合体を構成するドメイン構造やフォールディングモチーフばかりでなく、電子移動経路上の各成分の配置・配向性が、両タイプにおいて極めてよく似ていることが報告されている。一方、緑色イオウ細菌、ヘリオバクテリアの

反応中心は酸素に対して非常に不安定であるために標品調製が難しく、研究が大きく立ち遅れている。標品を安定的に取り扱うことができる申請者は申請者を含めて、国内外のごく限られたグループである。研究資金調達の困難さから、世界的に見ても中長期的に研究を遂行できる環境にいる研究者も少ない。

今まで紅色細菌の反応中心、植物型の光化学系 II および I 反応中心の詳細な立体構造が報告してきた。これら反応中心コアタンパクはすべてヘテロダイマーであり、2 方向の電子移動経路のうち一方のみが優先的に使われている。スペシャルペア (P) から放出された電子の移動方向を制御する機構については実験・理論の両面から議論されてきたが、ヘテロダイマーであるがゆえに様々な因子が複雑に絡み合い、統一的理解は得られない。キノン結合領域周辺の電荷が 2 方向の電子移動の比率を制御するとの報告もある。

一方、緑色イオウ細菌、ヘリオバクテリアの Fe-S タイプ反応中心はホモダイマー型であり、2 方向の電子移動経路は等価であることが期待されている。優れたモデル実験系であるにも関わらず、標品調製の困難さから研究材料として有効に生かされていない。そこで申請者は、ホモダイマー型反応中心の片側のみに部位特異的変異導入による摂動を加えるならば、2 方向の電子移動を制御する因子を特定する実験系が確立するのではないかと着想するに至った。

2. 研究の目的

緑色イオウ細菌およびヘリオバクテリアの持つホモダイマー型反応中心は未だに構造解析には至らず、分子構築や電子移動機構には多くの謎が残されている。申請者は最近、電子移動経路上での存在が強く示唆されてきた二次電子受容体であるキノン (Q) を分光学的に検出することに成功した。本研究の目的は、光合成反応中心の構造機能相関に基づき、ホモダイマー型反応中心のキノンの物理化学的性質を詳しく調べるとともに、2 方向の電子移動の制御機構にキノンがどのように関与しているかを明らかにすることにある。

3. 研究の方法

本研究は互いに関連しながらも 2 つの独立した研究手法を柱としているのが特徴である。まず一つめ (Project A) は、好熱性のヘリオバクテリア (*Hbt. modesticaldum*) の反応中心に見いだされた二次電子受容体・キノン (Q) の分光学的解析を推し進めていく。二つめ (Project B) は、分子遺伝学的手法を用い、好熱性の緑色イオウ細菌 (*Chl. tepidum*) に第 2 のコアタンパク (A') を発現させ、反応中心をヘテロダイマー化 (A/A') するための実験系を確立する。その上で、A' 上のキノン結合領域に部位特異的変異導入によるさまざまな摂動を加え、2 方向の電子移動がどのような比率で制御されるかを検討する。最後に両者の研究成果を統合的に解釈し、2 方向の電子移動におけるキノンの役割について考察する。

<Project A> 二次電子受容体・キノン (Q) の物理化学的性質および立体構造の解析

(1) 電子伝達成分間の配向性と距離の算出

ヘリオバクテリアから調製した膜標品を OHP シート上に塗布して乾燥させることにより、膜を OHP シート面に対して配向させる。このように調製した標品を用いて、パルス ESR による分光法 (スピニエコー) により、ラジカル間の配向性や距離を算出する。

(2) 反応中心の結晶化

市販の結晶化キットを用いて予備的に結晶化条件の検討したところ、沈殿剤として 2-propanol を用いる条件で針状クラスター型の微結晶集団 (短径、長径とも約 30 μm の針状集団) が得られた。良質な結晶を目指し、沈殿剤の条件 (2-propanol の最適濃度と適切な塩濃度) を詳しく探っていく。

(3) キノン (Q) 置換実験

光化学系 I 反応中心では、水飽和エーテルによりキノンを特異的に抽出後、人工キノンに置換することが可能である。様々な人工キノンへの入れ替えにより電子移動速度が変化するならば、キノン結合部位周辺の環境を探ることが可能となる。

<Project B> 反応中心のヘテロダイマー化 (A/A') と部位特異的変異導入

(1) 第 2 のコアタンパク遺伝子 (*pscA'*) を安定に保持する系の開発

相同組み換えに必須な *recA* 遺伝子の破壊 (*recA* 株) を兼ね、精製用タグを付加した第 2 のコアタンパク遺伝子 (*pscA mutant: pscA'*) と薬剤マーカー (*Gmr*) を挿入する。

(2) ヘテロダイマー反応中心標品の調製

His-tag を付加した第 2 のコアタンパク (His-PscA') の発現を確認し、Ni-NTA カラムによる精製を試みる。PscA/ His-PscA' 型と His-PscA'/ His-PscA' 型を区別して分取する。もとのコアタンパク遺伝子 (*pscA*) に Strept-tag を付加することにより、ヘテロダイマー反応中心 Strept-PscA/ His-PscA' の分取を行う。

(3) 二次電子受容体・キノン (Q) の結合領域の改変による電子移動解析

緑色イオウ細菌およびヘリオバクテリアの反応中心においてキノンが結合すると推測されている領域はきわめて親水性である。光化学系 I 反応中心ではキノン結合部位は疎水性であり、キノンはトリプトファン残基と $\pi-\pi$ 相互作用により強く結

合しているが、前2者との反応中心ではアルギニン残基に置換している。*pscA'* 遺伝子上に部位特異的変異導入による摂動を加える。

4. 研究成果

Project A については様々な事情で研究が進展しなかつたが、Project B は以下に記載するように、ある程度の目標を達成した。

(1) His-tag 反応中心の大量調製

精製用タグ (His-tag) を付加した *pscA'* 遺伝子と薬剤マーカー (*Gmr*) を相同組み換えに必須な *recA* 遺伝子領域に挿入し、*recA* 株を作成した。これにより、ヘテロダイマー化のために導入した第2の *pscA'* 遺伝子が、相同組み換え機構によって修復されることを防ぐことができる。次に Ni-NTA カラムによるアフィニティー精製を行ったところ、His-tag を付加した第2のコアタンパク (His-PscA') の発現を確認することができた。閃光照射による過渡吸収変化測定および ESR 測定から、安定な電荷分離に必要とされる電子伝達成分がすべて揃った反応中心標品であることが分かった。今回開発したアフィニティー精製は、従来の調製法よりも極めて簡便な方法であり、生化学的・分光学的解析のみならず、今後、結晶化を目指す上で、標品を大量に調製することが可能になった。

またマススペクトルによる解析から、アフィニティー精製により得られた His-tag 反応中心の標品中には His-PscA/His-PscA' 型の標品が含まれていることを確認し、人工的ヘテロダイマー創出の足がかりを確立することに成功した。

(2) プラスマミドによる形質転換系の確立

遺伝子操作による解析を簡便化するために、広宿主域プラスマミドをもちいた外来遺伝子発現系の構築を試みた。大腸菌との接合実験により、RSF1010 由来の広宿主域プラスマミドが安定に保持されることがわかった。さらに、このプラスマミドに RC コアタンパク質遺伝子のプロモーター配列を組み込むことで発現プラスマミドを構築し、外来遺伝子として His タグ付き RC コアタンパク質の発現を試みたところ、良好な発現が確認できた。また、シトクロム c (*cycA*) 遺伝子欠損株および *soxB* 遺伝子欠損株に、それぞれ両遺伝子を載せたプラスマミドを導入したところ、欠損株の形質（成長の遅延や硫黄代謝異常）を完全に相補する株が得られた。これらの結果は、今後、プラスマミドを用いた外来遺伝子発現系が非常に有効なツールとなることが期待される。

(3) ヘテロダイマー型反応中心の創出

人工的ヘテロダイマー創出の足がかりをえるために、non-PscA/His-PscA 型反応中心を単離する方法を開発することに成功した。具体的には、authentic な *pscA* 遺伝子の 5'

末端に Strep-tag を付加したあと、His-tag を付加した *pscA* 遺伝子を *recA* 遺伝子領域に挿入した変異体 “*StrepA-Δ recA::(HisAB-P)*” を作製した。変異体をフレンチプレスにより破碎後、膜画分を回収し、界面活性剤により可溶化した試料を Ni-NTA カラムと Strep-tactin カラムに連続して通す tandem クロマトグラフィーを行った。Ni-NTA カラムから溶出した反応中心画分のバッファーを置換した後、Strep-tactin カラムに通すことにより、Strep-PscA/His-PscA 型反応中心を分取することができた。しかしながら Strep-tactin との親和性が極端に低いようで、ウエスタンブロッティングの結果からは大半が吸着していないことが判明した。そこで通常のプロトコールよりも低い塩濃度のバッファーを試みることにより回収率の改善がみられた。今後は溶出条件を検討することによって回収率を向上させるとともに、*pscA* 遺伝子の改変に取り組む予定である。

(4) 反応中心の結晶化

Ni-NTA カラムによるアフィニティー精製により調製した緑色イオウ細菌反応中心標品の結晶化にも取り組み始めた。本研究計画の終了時点においては、結晶は得られていない。ヘリオバクテリア反応中心で得られた微結晶は、X 線回折像実験では分解能が低く、構造解析には至っていない。

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 1 件）

1. S. Masuda, J. Harada, M. Yokono, Y. Yuzawa, M. Shimojima, K. Murofushi, H. Tanaka, H. Masuda, M. Murakawa, T. Haraguchi, M. Kondo, M. Nishimura, H. Yuasa, M. Noguchi, H. Oh-oka, A. Tanaka, H. Tamiaki and H. Ohta (2011) A novel monogalactosyldiacylglycerol synthase found in green sulfur bacteria reveals new roles for galactolipids in photosynthesis. *Plant Cell* 23: 2644-2658 (査読有)
2. C. Azai, K. Kim, T. Kondo, J. Harada, S. Itoh and H. Oh-oka (2011) A heterogeneous tag-attachment to the homodimeric type 1 photosynthetic reaction center core protein in the green sulfur bacterium *Chlorobaculum tepidum*. *Biochim. Biophys. Acta* 1807: 803-812 (査読有)
3. 浅井智広、大岡宏造 (2011) 「絶対嫌気性の光合成細菌 *Chlorobaculum tepidum* における外来遺伝子発現系」、光合成研究 21(3) pp. 95-101 (査読有)
4. J. Wen, J. Harada, K. Buyle, K. Yuan, H. Tamiaki, H. Oh-oka, R. A. Loomi and R. E. Blankenship (2010) Characterization of an

- FMO protein variant of *Chlorobaculum tepidum* carrying bacteriochlorophyll a esterified by geranylgeraniol. Biochemistry 49: 5455-5463 (査読有)
5. Y. Hirano, M. Higuchi, C. Azai, H. Oh-oka, K. Miki and Z.-Y. Wang (2010) Crystal structure of the electron carrier domain of the reaction center cytochrome c_z subunit from green photosynthetic bacterium *Chlorobium tepidum*. J. Mol. Biol. 397: 1175-1187 (査読有)
 6. S. Ohashi, T. Iemura, N. Okada, S. Itoh, H. Furukawa, M. Okuda, M. Ohnishi-Kameyama, T. Ogawa, H. Miyashita, T. Watanabe, S. Itoh, H. Oh-oka, K. Inoue and M. Kobayashi (2010) An overview on chlorophylls and quinones in the photosystem I-type reaction centers. Photosynth. Res. 104: 305-319 (査読有)
 7. C. Azai, Y. Tsukatani, S. Itoh and H. Oh-oka (2010) C-type cytochromes in the photosynthetic electron transfer pathways in green sulfur bacteria and heliobacteria. Photosynth. Res. 104: 189-199 (査読有)
 8. 塚谷祐介、浅井智広、大岡宏造 (2010) 「緑色硫黄細菌の非循環型の光合成電子伝達系」、光合成研究 20(2) pp. 100-108 (査読有)
 9. 原田二朗、大岡宏造、民秋均 (2010) 「巨大アンテナ系クロロソームを構成するバクテリオクロロフィル分子：その生合成の解明と今後の展開」、光合成研究 20(2) pp.93-99 (査読有)
 10. M. Higuchi, Y. Hirano, Y. Kimura, H. Oh-oka, K. Miki and Z.-Y. Wang (2009) Overexpression, characterization and crystallization of the functional domain of cytochrome c_z from *Chlorobium tepidum*. Photosynth. Res. 102: 74-84 (査読有)
 11. C. Azai, Y. Tsukatani, J. Harada and H. Oh-oka (2009) Sulfur oxidation in mutants of the photosynthetic green sulfur bacterium *Chlorobium tepidum* devoid of cytochrome c-554 and SoxB. Photosynth. Res. 100: 57-65 (査読有)
- [学会発表] (計 3 件)
1. 浅井智広、大岡宏造：「人工ヘテロダイマー光合成反応中心複合体の作製と精製」、日本植物生理学会 2011 年度年会、2012 年 3 月 16-18 日、京都産業大学
 2. C. Azai, T. Kondo, K. Kim, J. Harada, S. Itoh and H. Oh-oka "The molecular biological method for construction of artificial heterodimeric photosynthetic reaction centers in green sulfur bacteria", 5th Asia Oceania Conference on Photobiology, 30 July -1 August 2011, Nra, Japan
 3. 浅井智広、大岡宏造：「緑色硫黄細菌 *Chlorobaculum tepidum* のプラスミドによる外来遺伝子発現系」、第 19 回光合成の色素系と反応中心に関するセミナー、2011 年 7 月 9-10 日、大阪大学
 4. 浅井智広、大岡宏造：「絶対嫌気性の光合成細菌 *Chlorobaculum tepidum* の外来遺伝子発現系」、第 2 回日本光合成学会公開シンポジウム、2011 年 6 月 3-4 日、京都大学
 5. 浅井智広、大岡宏造：「広宿主域プラスミドをもちいた緑色硫黄細菌の外来遺伝子発現系の構築」、日本植物生理学会 2010 年度年会、2011 年 3 月 20-22 日、東北大
 6. 原田二朗、溝口正、宮郷正平、古園英一、浅井智広、民秋均、大岡宏造：「ゲラニルゲラニル還元酵素 (GGR) は環構造によって還元過程を変化させるのか?」、第 83 回日本生化学会大会、2010 年 12 月 7-10 日、神戸ポートアイランド
 7. C. Azai, T. Kondo, K. Kim, J. Harada, S. Itoh, and H. Oh-oka "The His-tagged reaction center complex of the green sulfur bacterium *Chlorobaculum tepidum*", 15th International Congress of Photosynthesis, 22-27 August, 2010, Beijing, China
 8. T. Kondo, M. Matsuoka, C. Azai, H. Mino, H. Oh-oka, S. Itoh "Temperature dependence of the charge recombination between P800⁺ and A₁⁻ in type I reaction center of *Heliobacterium modesticaldum*", 15th International Congress of Photosynthesis, 22-27 August, 2010, Beijing, China
 9. J. Harada, S. Miyago, T. Mizoguchi, H. Tamiaki, and H. Oh-oka "Reduction manner of geranylgeranyl group in the green sulfur bacterium *Chlorobaculum tepidum*", 15th International Congress of Photosynthesis, 22-27 August, 2010, Beijing, China
 10. 浅井智広、Kwang Kim、近藤徹、原田二朗、伊藤繁、大岡宏造：「His タグ付加によるホモダイマー型光合成反応中心のアブイニティ精製と部位特異的変異導入への試み」、第 16 回日本光生物学協会年会、2010 年 8 月 10-11 日、大阪大学・銀杏会館
 11. 浅井智広、Kwang Kim、近藤徹、原田二朗、伊藤繁、大岡宏造：「人工的ヘテロダイマー化を可能にするホモダイマー型光合成反応中心への部位特異的変異導入法」、第 18 回光合成の色素系と反応中心に関するセミナー、2010 年 7 月 10-11 日、京都大学
 12. 原田二朗、宮郷正平、溝口正、古園英一、

- 浅井智広、民秋均、大岡宏造：「緑色硫黄細菌 *Chlorobaculum tepidum* におけるゲラニルゲラニル基の還元反応」、第 18 回光合成の色素系と反応中心に関するセミナー、2010 年 7 月 10-11 日、京都大学
13. 原田香織、後藤修、明川心咲、近藤政晴、嶋田敬三、永島賢治、他 7 名：「光合成タンパク質/色素複合体の配向を制御した透明電極上への組織化」、第 18 回光合成の色素系と反応中心に関するセミナー、2010 年 7 月 10-11 日、京都大学
14. 増田真二、原田二朗、横野牧生、下嶋美恵、室伏和博、田中宏憲、他 9 名：「緑色硫黄光合成細菌から新規に単離した MGDG 合成酵素はシロイスナズナ MGDG 合成酵素の変異を部分的に相補する」、第 18 回光合成の色素系と反応中心に関するセミナー、2010 年 7 月 10-11 日、京都大学
15. J. Harada, S. Takahashi, K. Wada, K. Fukuyama, H. Oh-oka, and H. Tamiaki "C-20 methyltransferase BchU in the Bacteriochlorophyll c biosynthesis", Sixth International Conference on Porphyrins and Phthalocyanines, 4-9 July 2010, New Mexico, USA
16. 浅井智広、Kwang Kim、近藤徹、原田二朗、伊藤繁、大岡宏造：「コアタンパク質の偽二倍体化によるホモダイマー型光合成反応中心のヘテロダイマー化」、第 1 回日本光合成学会公開シンポジウム、2010 年 6 月 4-5 日、東京大学
17. 原田二朗、宮郷正平、溝口正、古園英一、浅井智広、民秋均、大岡宏造：「外来のゲラニルゲラニル還元酵素(GGR)を発現させた緑色硫黄細菌 *Chlorobaculum tepidum* の表現型」、第 1 回日本光合成学会公開シンポジウム、2010 年 6 月 4-5 日、東京大学
18. 原田二朗、溝口正、宮郷正平、古園英一、浅井智広、民秋均、大岡宏造：「光合成細菌のゲラニルゲラニル還元酵素(GGR)は環構造によって還元様式が異なる」、第 51 回日本植物生理学会 2009 年度年会、2010 年 3 月 18-21 日、熊本大学
19. 高橋俊介、原田二朗、国枝道雄、大岡宏造、民秋均：「*In vitro* におけるクロロフィル色素の C-20 位メチル基転移酵素 BchU の基質特異性の解析」、第 51 回日本植物生理学会 2009 年度年会、2010 年 3 月 18-21 日、熊本大学
20. 増田真二、原田二朗、横野牧生、下嶋美恵、室伏和博、湯澤優一、村川雅人、近藤真紀、西村幹夫、大岡宏造、田中歩、民秋均、太田啓之：「緑色硫黄光合成細菌から新規に単離した MGDG 合成酵素はシロイスナズナ MGDG 合成酵素の変異を部分的に相補する」、第 51 回日本植物生理学会 2009 年度年会、2010 年 3 月 18-21 日、熊本大学
21. 浅井智広、近藤徹、原田二朗、伊藤繁、大岡宏造：「ホモダイマー型光合成反応中心のアフィニティ精製と分光学的性質」、日本生物物理学会第 47 回年会、2009 年 10 月 30-11 月 1 日、徳島文理大学・徳島キャンパス
22. S. Masuda, J. Harada, Yokono, M. Shimojima, K. Murofushi, Y. Yuzawa, M. Murakawa, H. Oh-oka, A. Tanaka, H. Tamiaki, and H. Ohta "Identification of a novel monogalactosyldiacylglycerol synthase from the photosynthetic green sulfur bacterium *Chlorobium tepidum*", 3rd Asian Symposium on Plant Lipids, 27 - 29 November 2009, Yokohama, Japan
23. J. Harada, A.M. Colli, J. Wen, S. Takahashi, H. Oh-oka, H. Tamiaki and R.E. Blankenship : "Measurements of energy transfer in chlorosomes containing different amounts of bacteriochlorophylls c and d, purified from mutants of the green sulfur bacterium *Chlorobaculum tepidum*"、第 82 回日本生化学会大会、2009 年 10 月 21-24 日、神戸国際会議場
24. 平野優、樋口誠、浅井智宏、大岡宏造、三木邦夫、大友征宇：「緑色光合成細菌 *Chlorobium tepidum* 由来反応中心構成サブユニット cytochrome c_2 の電子運搬ドメインの結晶構造」、第 82 回日本生化学会大会、2009 年 10 月 21-24 日、神戸国際会議場
25. 原田二朗、A. M. Collin, J. Wen, 高橋俊介、大岡宏造、R. E. Blankenship、民秋均：「バクテリオクロロフィル c と d を異なる比率でもつ数種のクロロゾームの精製と分光学的解析」、第 24 回生体機能関連化学シンポジウム・第 12 回バイオテクノロジー部会シンポジウム 2009 年 9 月 13-15 日、九州大学
26. 高橋俊介、原田二朗、大岡宏造、民秋均：「クロロフィル色素の C-20 位メチル基転移酵素 BchU の至適条件の検討と基質特異性の解析」、第 24 回生体機能関連化学シンポジウム・第 12 回バイオテクノロジー部会シンポジウム 2009 年 9 月 13-15 日、九州大学
27. 伊藤繁、近藤徹、宮本良、福島佳優、三野広幸、浅井智広、松岡昌弘、塙谷祐介、大岡宏造：「最単純光合成系ヘリオバクテリア対称型反応中心でのキノンと鉄硫黄センター F_x の基本構造と進化」、第 15 回日本光生物学協会年会、2009 年 8 月 19-20 日、自然科学研究機構岡崎コンファレンスセンター

28. J. Harada, S. Miyago, T. Mizoguchi, H. Tamiaki and H. Oh-oka "Analysis of biosynthetic pathway of Chl *a* esterified with Δ2,6-phytadienol in *Chlorobium tepidum* by constructing disruption mutants of *CT1232* and *CT2256* genes", 13th International Symposium on Phototrophic Prokaryotes, 9-14 August 2009, Montreal, Canada
29. C. Azai, Y. Tsukatani, J. Harada, R. Miyamoto, T. Kondo, H. Murakami, S. Itoh and H. Oh-oka "The role of cytochrome *c-554* in the electron transfer pathways in the green sulfur bacterium *Chlorobaculum tepidum*", 13th International Symposium on Phototrophic Prokaryotes, 9-14 August 2009, Montreal, Canada
30. 浅井智広、原田二朗、近藤徹、伊藤繁、大岡宏造：「ホモダイマー型光合成反応中心へのタグ配列の付加とアフィニティ精製」、第 17 回光合成の色素系と反応中心に関するセミナー、2009 年 7 月 11-12 日、京都大学
31. 近藤徹、松岡昌弘、浅井智広、吉岡哲記、三野広幸、大岡宏造、伊藤繁：「対称型光合成反応中心タンパク質複合体内で機能する電子伝達体の配位構造」、第 17 回光合成の色素系と反応中心に関するセミナー、2009 年 7 月 11-12 日、京都大学
32. 原田二朗、A. M. Collin, J. Wen, 高橋俊介、大岡宏造、民秋均、R. E. Blankenship : 「緑色硫黄細菌 *Chlorobaculum tepidum* におけるバクテリオクロロフィル *c* と *d* を異なる比率でもつ数種の変異体から単離したクロロゾームの解析」、第 17 回光合成の色素系と反応中心に関するセミナー、2009 年 7 月 11-12 日、京都大学
33. 大友征宇、平野優、樋口誠、大岡宏造、三木邦夫：「緑色光合成細菌由来のチトクロム *cz* の構造的、分光学的特徴について」、第 17 回光合成の色素系と反応中心に関するセミナー、2009 年 7 月 11-12 日、京都大学
34. J. Harada, A.M. Collin, J. Wen, S. Takahashi, H. Oh-oka, R.E. Blankenship and H. Tamiaki "Isolation and characterization of various chlorosomes from *bchU* mutants of the green sulfur bacteria *Chlorobaculum tepidum* showing different compositions of bacteriochlorophylls *c* and *d*", The 18th ISPPCC Satellite Symposium on Photochemistry and Photobiology of Supramolecular Systems and Coordination Compounds, 9-11 July 2009, Ritsumeikan University, Kusatsu, Japan
35. S. Takahashi, J. Harada, H. Oh-oka and H. Tamiaki "In vitro substrate recognition of *BchU*, C-20 methyltransferase: substituent effect of synthetic chlorophylls", The 18th ISPPCC Satellite Symposium on Photochemistry and Photobiology of Supramolecular Systems and Coordination Compounds, 9-11 July 2009, Ritsumeikan University, Kusatsu, Japan
36. S. Itoh and H. Oh-oka "Function of type-1 homodimeric reaction center of heliobacteria and green sulfur bacteria", Gordon Research Conferences 2009-Photosynthesis, 28 June-3 July 2009, Bryant University, Smithfield, RI, USA
37. 浅井智広、原田二朗、近藤徹、伊藤繁、大岡宏造：「緑色硫黄細菌 *Chlorobium tepidum* の形質転換系を利用したホモダイマー型光合成反応中心のアフィニティ精製」、第 9 回日本光合成研究会シンポジウム、2009 年 5 月 29-30 日、東京大学
38. 原田二朗、A.M. Collin, J. Wen, 高橋俊介、大岡宏造、民秋均、R.E. Blankenship : 「緑色硫黄細菌 *Chlorobium tepidum* における数種の *bchU* 遺伝子変異体から単離したクロロゾームの分光学的解析」、第 9 回日本光合成研究会シンポジウム、2009 年 5 月 29-30 日、東京大学
- 〔図書〕(計 3 件)
1. 原田二朗、浅井智広、大岡宏造 (2009) 光合成研究法「3-2-b: 光合成細菌の光合成膜」、低温科学（北海道大学低温科学研究所）、第 67 卷、pp. 205-208 (678 ページ)
 2. 大岡宏造 (2009) 光合成研究法「3-3-f: 光化学系 I 反応中心の鉄-硫黄クラスター」、低温科学（北海道大学低温科学研究所）、第 67 卷、pp. 245-247 (678 ページ)
 3. 大友征宇、小林正幸、大岡宏造 (2009) 光合成研究法「3-4-d: 光合成細菌の反応中心・アンテナ複合体」、低温科学（北海道大学低温科学研究所）、第 67 卷、pp. 289-294 (678 ページ)
- 〔その他〕
- ホームページ等
<http://www.bio.sci.osaka-u.ac.jp/~ohoka/index.html>
- ## 6. 研究組織
- (1) 研究代表者
大岡 宏造 (OH-OKA HIROZO)
大阪大学・大学院理学研究科・准教授
研究者番号 : 30201966
- (2) 研究分担者
なし
- (3) 連携研究者
なし