

平成 30 年 6 月 27 日現在

機関番号：24402

研究種目：基盤研究(S)

研究期間：2012～2016

課題番号：24227002

研究課題名(和文) 光合成・光化学系 複合体の原子分解能における酸素発生機構の解明

研究課題名(英文) Studies on the oxygen-evolving reaction mechanism of photosystem II at an atomic resolution

研究代表者

神谷 信夫 (Kamiya, Nobuo)

大阪市立大学・複合先端研究機構・教授

研究者番号：60152865

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 167,400,000円

研究成果の概要(和文)：我々は、光合成で水から酸素を発生させている光化学系II(PSII)の結晶構造を、2011年に1.9 Åの高分解能で報告した。これにより、酸素発生Mnクラスターのもっとも安定な状態とされるKokのS1状態の構造が明らかとなった。しかし、PSIIの酸素発生機構をより深く理解するためには、反応の進行とともに変化するPSIIの構造を知る必要がある。本研究では、4種類の除草剤の複合体、サブユニットの一つを失った変異体、ヨウ素イオンにより失活したPSIIなど多数の結晶構造を明らかにした。またS1状態の前後のS0、S2状態について研究を進め、PSIIの酸素発生機構に関する多くの新たな知見を得た。

研究成果の概要(英文)：We have reported the high-resolution structure of photosystem II (PSII), which is evolving oxygen from water molecules in photosynthesis, at 1.9 Å in 2011. The structure involves the oxygen-evolving Mn-cluster at the most stable Kok's S1 state. In order to understand the oxygen-evolving mechanism of PSII, activated structures of PSII should be resolved. In this study, we determined many structures of PSII crystals; four of complexes with herbicides, one of PsbM-subunit deleted mutant, two of ion-substituted derivatives from chloride to bromide or iodide, and so on. By studying intermediate states, S0 and S2, in the Kok cycle, new knowledge on the oxygen-evolving mechanism of PSII was obtained.

研究分野：構造生物化学、タンパク質結晶学

キーワード：光化学系II 光合成 水分解酸素発生機構 X線結晶構造解析 Mn4Caクラスター Mn原子混合原子価 K  
okサイクル 人工光合成

## 1. 研究開始当初の背景

らん藻や植物細胞のチラコイド膜に埋もれている光化学系 II 複合体(以後 PSII)は、一連の光合成反応の中でも最初に太陽光を吸収し、水を分解して電子とプロトン、酸素分子を発生させている。PSII に数多く含まれている光捕集性クロロフィルは太陽光を吸収し、そのエネルギーを光反応中心 (P680) に移動させて P680 の電荷分離状態をつくりだす。これは電子と正孔が対をなしたものであり、その電子は PSII 内部のプラストキノン (PQ) が結合した QB サイトで PQ をプラストキノール (PQH<sub>2</sub>) に還元する。その後 PQH<sub>2</sub> は後続の酵素に受け渡され、最終的には炭酸同化で必要とされる還元剤 (NADPH) の合成に利用される。一方 P680 に残された正孔は、近くにある酸素発生中心 (Mn<sub>4</sub>Ca クラスタ) を酸化することにより、水から電子を引き抜いて電気的中性状態に戻る。こうして 1 個の電子が水から P680 を介して QB まで移動する。PSII が 2 個の水から 4 個の電子を引き抜いて 1 個の酸素分子を発生させる間に、Mn<sub>4</sub>Ca クラスタは 5 種類の異なる酸化状態 (S<sub>i</sub>; i = 0-4) をとり水分解・酸素発生反応を繰り返す。これは Kok サイクルと呼ばれ、それを 1 周する間に生じる 4 個のプロトンはチラコイド膜内外に濃度勾配をつくりだし、その化学エネルギーを利用して、ATP 合成酵素が炭酸同化で必要とされる ATP を合成する。

PSII は 20 種類もの疎水性・親水性サブユニットが会合した膜タンパク質であり、ダイマー構造で 100 個を超える色素や脂質を取り巻いて、その総分子量は 700 kDa にも及ぶ。その複雑さと膜タンパク質としての不安定性のために PSII の X 線結晶構造解析は困難をきわめ、2001 年以來 10 年にわたり世界中で精力的な研究が行われたにもかかわらず、その解析分解能は 3.8-2.9 Å の範囲にとどまっていた。この分解能では多くのサブユニットや色素の立体構造を確定させるには至らず、特に、Mn<sub>4</sub>Ca クラスタの構造は不確かで、クラスタを取り巻いて酸素発生に関与する水や、その水から生じるプロトンの排出経路を構成する水の構造はまったく不明であった。これらの情報は PSII の酸素発生機構を解明するために不可欠なものであり、PSII の高分解能の結晶構造解析が、光合成研究で最後に残された最大の課題とされてきた所以である。我々は 2009 年前後に PSII の結晶の質を飛躍的に向上させ、SPRING-8 の構造生物学関連ビームラインを駆使して Kok サイクルの S1 状態に対応する結晶構造を 1.9 Å の分解能で解析することに成功した [Umena, Kawakami, Shen, Kamiya, Nature (2011)]。その結果、Mn<sub>4</sub>Ca クラスタは 5 個の金属原子 (Mn1 から Mn4 と 1 個の Ca) が 5 個の酸素原子 (O1 から O5) により結びつけられて「歪んだ椅子」の形をしていることを世界で初めて明らかにした (PDB-ID: 3ARC)。またこの Mn<sub>4</sub>Ca クラスタには酸素発生反応の基質の

候補となる 4 個の水分子 (W1 から W4) が配位していた。この内の 2 個 (W2 と W3) の酸素原子は、Mn<sub>4</sub>Ca クラスタの中で特殊な環境にある酸素原子:O5 の近くに位置しており、これら 3 個の酸素原子の内のいずれか 2 個の間に新しい酸素-酸素結合が形成されると予想され、画期的な新発見として世界的に高い評価を受けた。しかしながら発表当初から、3ARC の Mn<sub>4</sub>Ca クラスタに含まれる Mn 原子は、X 線回折強度を測定した際に結晶に照射された X 線により一部還元されており、それにより Mn<sub>4</sub>Ca クラスタの構造に変化が生じているとの指摘がなされた。また S1 状態は Kok サイクルの中でもっとも安定な休止状態とみなされているものである。従って PSII の酸素発生機構の全容を解明するためには、S1 状態の構造をより完璧なものにするともに、S1 状態以外についても、新たな構造情報を明らかにする必要があった。

## 2. 研究の目的

本研究の申請段階では、Kok サイクルの S1 状態に対する詳細な構造情報と、新たに S0、S2 状態に対する構造情報を得て PSII の酸素発生機構の解明にせまることを目的とし、以下の 5 項目を研究目標として掲げた。(1) 酸素発生に連動する電子移動を停止させる除草剤 4 種類 (Bromacil、Terbutryne、Bromoxynil、DCMU) との複合体、(2) 遺伝子操作により PSII の小分子量サブユニットのひとつ、PsbM を欠失して電子移動速度が低下した変異体 (PsbM-PSII)、(3) 酸素発生機構に関与する塩素イオンを臭素イオンまたはヨウ素イオンと入れ替えた 2 種類の置換体 (I-PSII、Br-PSII) の合計 7 種類の結晶について、それぞれ 1.9 Å と同等の分解能で X 線結晶構造解析を行う。(1) と (2) では電子移動の停止または速度の低下に伴って PQ から逆流した電子が、(3) ではヨウ素イオンの酸化により生じた電子が、Mn<sub>4</sub>Ca クラスタを還元して Kok サイクルの S0 状態を実現している可能性に注目した。(1) では、電子移動速度の低下により変化する蛍光減衰速度と熱蛍光発光温度を合わせて測定し、電子移動の構造・機能の相関も明らかにすることを目指した。本研究ではさらに、(4) X 線の異常分散効果が Mn 原子の価数とともに変化することを利用して、S1 状態にある Mn<sub>4</sub>Ca クラスタの 4 個の Mn 原子の価数をそれぞれ同定する。また、(5) フェムト秒レーザーの多光子吸収を利用して PSII の S2 状態を実現する技術を開発し、その結晶構造を明らかにすることを目指した。なお本研究では、Kok サイクルの S3 状態と S4 状態は対象としていない。

## 3. 研究の方法

本研究は、研究代表者の統括のもと、1 名の研究分担者、のべ 5 名の連携研究者との共同研究として進められてきた。本研究の組織は 2 つの研究グループで構成され、研究代表

者は構造・機能相関研究グループを運営するとともに、主に光化学系 II 複合体 (PSII) の X 線結晶構造解析を担当した。多光子吸収技術開発グループは、レーザー化学、特に多光子吸収を専門とする研究分担者の八ッ橋知幸教授の指導により運営され、フェムト秒レーザーの多光子吸収により、S1 状態にある PSII 結晶を S2 状態に変化させる研究を担当した。

#### 4. 研究成果

本研究の研究期間の前半には、申請段階で掲げた 5 項目と並行して、まず以下の (a) と (b) の 2 項目についても研究を進めた。

(a) では、2011 年に報告した S1 状態の構造 (PDB-ID:3ARC) を見直して、Mn<sub>4</sub>Ca クラスタ内の原子間距離の精度を X 線結晶学の立場から検証した (3ARC の構造を一部修正し、ID:3WU2 として PDB に再登録した)。また愛媛大学の杉浦美羽准教授との共同研究により、PSII-D2 サブユニットの 336 番目のヒスチジン残基が酸化されて化学修飾を受けていることを明らかにした (後述する雑誌論文、Biochemistry 2013)。

低 X 線量かつ高分解能の PSII 結晶構造解析

(b)3ARC/3WU2 の結晶構造は、2009 年前後の段階で質の向上に成功した複数の結晶から、分解能が 1.9 Å に達したただ 1 個の結晶を厳選し、それに対して X 線照射量 0.43 MGy (平均値) で得られた回折強度データに基づいて決定されたものであった。2009-2011 年の段階では結晶間の質のばらつきが大きく (結晶の同型性が保証されていなかった) 多数の結晶から得られた回折強度データを一括にまとめることはできなかった。そこで我々は、従来からの PSII 試料調製法、結晶化法と回折強度測定に先駆けた結晶のクライオ処理法を抜本的に見直し、3ARC/3WU2 の構造を決定した結晶と同等またはそれを上回る回折分解能を示す結晶を多数、高い同型性で調製する技術の開発を進めた。その結果、本研究の研究期間 5 年のほぼ半ばに、ようやく結晶に対する X 線照射量を 3ARC/3WU2 と比べて 1 桁以上小さい 0.03 MGy まで抑えることに成功し、Mn 原子の X 線還元問題を克服することができた。図 1 はそれぞれ 10 個程度の同型結晶を用い、0.03 MGy と 0.12 MGy の X 線照射量で回折強度を測定して得られた構造、PDB-ID:5B5E (1.87 Å 分解能) と 5B66 (1.85 Å 分解能) から、結晶を構成する 2 個のモノマー (A、B) の Mn<sub>4</sub>Ca クラスタ部分を取り出して描かれたもので、X 線照射量が 0.12 MGy を下回ると、Mn 原子の X 線還元に伴う構造変化が見られない、すなわち 5B5E と 5B66 両構造の A モノマー、B モノマーごとに Mn<sub>4</sub>Ca クラスタを重ね合わせると極めて良い一致を示すことが明らかとなった (雑誌論文、JACS 2017)。一方、両構造で独立に、それぞれの 2 個のモノマーの間で Mn<sub>4</sub>Ca クラスタ

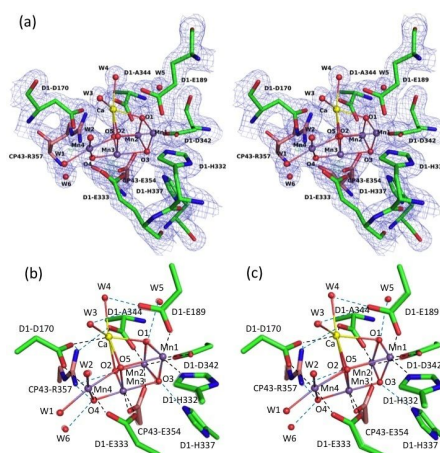


図 1 (a) X 線量 0.03 MGy の構造 5B5E の Mn<sub>4</sub>Ca クラスタのステレオ図 (A モノマー)、(b) A モノマーと (c) B モノマーに対する 2 構造 (5B5E と 5B66) の重ね合わせ。ハイライト 5B5E とフェード 5B66。

を比較すると、それらの構造が明瞭に異なることが見出された。これは極めて興味深いもので、X 線還元問題を克服して詳細な構造解析を行うと、PSII の結晶には、同じ S1 状態で異なる 2 種類の構造、あるいは異なる S 状態の構造 (例えば S1 状態と S0 状態) が同時に現れていることを示唆している。我々はこれまで、暗順応させた PSII は全て単一の S1 状態にあると仮定してきたが、この結果はその見直しを迫るもので、今後 X 線結晶学の立場から明らかにしなければならない根本的な問題を提示している。

#### 4 種類の阻害剤複合体の結晶構造解析

我々は本研究の研究期間の前半に、まだ同型性の高い PSII 結晶を多数用意できるようになる前に、「研究の目的」の (1)、4 種類の阻害剤複合体 (Bromacil-PSII、Terbutryne-PSII、Bromoxynil-PSII、DCMU-PSII) の結晶構造解析を行った。図 2 はこの段階で得られた結果から、各阻害剤が結合した QB サイトの周辺を取り出して示したものである。図中の破線は各阻害剤の周りで見られる水素結合を示しており、その本数は Terbutryne、Bromacil、DCMU、Bromoxynil の順に少なくなっていた。これは QB サイトにおける各阻害剤の安定性に関係していると予想される。水素結合が最も少なく安定性が低いと予想される Bromoxynil は、先行研究から、PSII の光阻害に対して Terbutryne や Bromacil とは異なる特性を示すことが報告されており、上記の安定性が低いこととの関連が注目される。また DCMU では他の 3 種類の阻害剤とは異なり、QB サイトの近くに 2 個目の阻害剤分子が結合していることが判明し、この現象と DCMU の阻害特性の関連にも興味もたれる。

さて、図 2 に示した各複合体の結晶構造は、それぞれ 2.3 MGy (DCMU-PSII は 9.0 MGy) の X 線照射量で得られたものであり、3ARC/3WU2 の 0.43 MGy に比べても極めて大

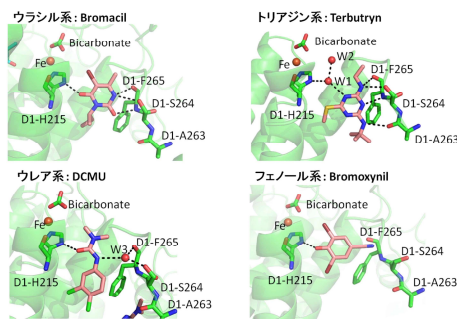


図2 PSII と 4 種類の複合体における QB サイト周りの構造。X 線量 2.3 MGy。

きいたため  $Mn_4Ca$  クラスターの Mn 原子の X 線還元を無視することは困難で、それらの構造を詳細に比較・検討することはできない。そこで我々は、同型性の高い PSII 結晶を多数用意できるようになった後、全ての阻害剤複合体について X 線照射量を 0.042-0.065 MGy の範囲に抑えて X 線回折強度を測定し直し、得られたデータに対して構造解析を完了させ、 $Mn_4Ca$  クラスターを含めて構造を詳細に比較検討した。

#### PsbM 欠失変異体の結晶構造解析

PsbM は、PSII の 4 つの疎水性大サブユニット (D1 : PsbA, D2 : PsbD, CP47 : PsbB, CP43 : PsbC) が会合したコアを取り巻いて、それを安定化している 13 種類の膜貫通疎水性小サブユニットのうちの一つであり、PSII ダイマーでは 2 つのモノマーを関係づける擬似 2 回軸に最も近い位置にある。以前から、遺伝子操作により PsbM を欠失させた変異体 (PsbM-PSII) でも PSII はダイマーとして存在し得ること、ただし QB への電子移動速度が低下して、PsbM-PSII の特性は野生型から変化することが知られていた。3ARC/3WU2 のダイマー構造では PsbM と QB サイトの間は遠く離れており、PsbM の欠失が、どのようにして QB への電子移動速度に影響を与えるか、という点に興味を持たれていた。

図 3 は、「研究の目的」の(2)、PsbM-PSII の結晶構造解析の結果 (X 線照射量 0.4 MGy、分解能 2.2 Å) をもとにして描かれた模式図

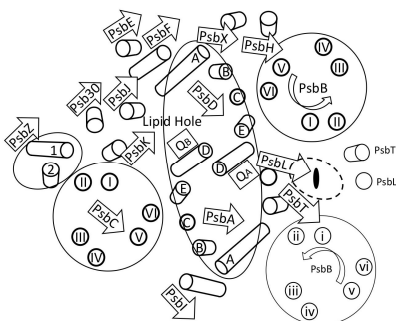


図3 PsbMサブユニットの欠失に伴うPSII疎水性サブユニット内の膜貫通ヘリックス群の動き。PSIIモノマーを構成する各サブユニットについて動きの方向と向きを矢印で示した。

で、PSII のサブユニット群に含まれる膜貫通ヘリックスをチラコイド膜に対して垂直方向から眺めたものである (雑誌論文、Faraday Discussions 2017)。図中、PSII モノマーに含まれる 2 個の PQ (QA と QB) が、それぞれ D2 サブユニット (PsbD) と D1 サブユニット (PsbA) の近くに位置していることが見て取れる。この模式図で PsbM の欠失に伴う各サブユニットの動きを追跡すると、PsbM の欠失により PSII ダイマーの中央に大きな隙間が生じ、PsbL、D1、D2、CP43 サブユニット (PsbC) が一連の動きをしていることがわかる。また PsbT、CP47 が連動して動き、多くの膜貫通小サブユニットがほぼ一定の方向へ移動している。その結果、QB の近くにある Lipid hall (図 3 参照) が広がって QB が不安定化し、結果的に QB への電子移動速度が減少すると考えられる。

$Mn_4Ca$  クラスターのヨウ素イオンによる還元すでに述べたように、暗順応させた PSII は S1 状態にあると考えられている。この試料に 200 K 前後の温度で可視光を照射すると、PSII は S2 状態に進み、ESR により、 $Mn_4Ca$  クラスターを構成する Mn 原子に由来するマルチライン信号が観測される (図 4-A)。この信号は S2 状態と S0 状態でのみ観測されることが知られており、320 mT 付近の信号は PSII 内で長期間安定な D2 サブユニットのチロシンラジカル  $Y_0\cdot$  に由来する。一方、長時間暗順応させた 40 mM ヨウ素置換 PSII (40 mM I-PSII) では同様のマルチライン信号が観測され (図 4-B)、さらに 280 mT 付近のスペクトル形状に変化が見られた。40 mM I-PSII のマルチライン信号は、既に報告されている S0 状態のものに似ており [Boussac et al., Biochemistry (1999)], ヨウ素イオンの酸化に伴って  $Mn_4Ca$  クラスターが還元され S0 状態に近い構造に変化していることが示唆された。またヨウ素イオンの濃度を 120 mM にすると  $Y_0\cdot$  の信号が減衰した (図 4-C) ため、ヨウ素イオンは  $Mn_4Ca$  クラスターばかりでなく  $Y_0\cdot$  の還元にも寄与していると考えられた。

しかしながら、ESR 測定の感度は極めて高く少量の S0 状態からもマルチライン信号が観測される可能性があるため、上記の結果から直ちに、I-PSII の  $Mn_4Ca$  クラスターが全て S0 状態にあると断定することはできない。実際、I-PSII の結晶を多数用意し、低い X 線照射量で Mn 原子の K 吸収端スペクトルを測定したところ、ヨウ素イオンで処理されていない PSII 結晶と比べて 1.5 eV に相当する長波長シフトが観測された。これは吸収端微細構造 (XAFS) に関する先行研究の結果から考えれば、S0 状態を通り越してさらに還元が進んだ S-1 状態に対応するものであった。

「研究の目的」の(3)、I-PSII と Br-PSII の結晶構造については、本研究の研究期間の前半に、それぞれ分解能 2.05 Å (X 線照射量 8.0 MGy)、2.07 Å (33 MGy) で決定された。

Mn<sub>4</sub>Ca クラスタを構成する酸素原子 : 05 の周りで結合距離の伸長が見られ、ヨウ素イオンによる還元反応の結果と考えられた。しかしながらこれらの X 線照射量は 3ARC/3WU2 の 0.43 MGy に比べて非常に大きいため、結合距離の伸長が Mn 原子の X 線還元によることを否定することはできない。そこで我々は、本研究の研究期間の後半に、17 個の同型性の高い I-PSII 結晶を用い、X 線照射量を 0.1 MGy の範囲に抑えて 1.80 Å 分解能の回折強度データを測定した。構造解析を行ったところ、これまで Mn4-05 より Mn1-05 の距離の方が長かった Mn<sub>4</sub>Ca クラスタのトポロジーが、Mn1-05 より Mn4-05 の距離の方が長いものに变化した構造が見出された。これは X 線還元

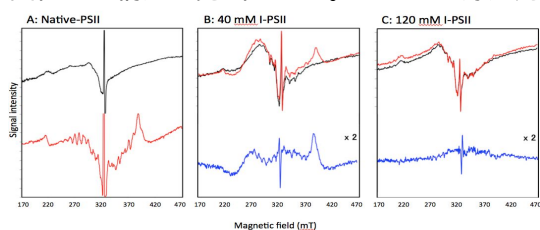


図4 PSII の ESR シグナル。(A) 光照射前(黒)・後(赤)の S1 状態試料。(B) 40 mM I-PSII、(C) 120 mM I-PSII の光照射前(黒)・後(赤)と差スペクトル(青)

によるものではなく、ヨウ素イオンにより還元された結果と考えることができ、初めて、S1 状態より還元された S0 または S-1 状態の高分解能の構造を明らかにすることができた。

#### 異常分散効果による Mn 原子の価数の同定

先行研究から、S1 状態にある PSII の Mn<sub>4</sub>Ca クラスタを構成する 4 個の Mn 原子の内 Mn2 と Mn3 は 4 価、Mn1 と Mn4 は 3 価とされている。しかしながらその根拠となったものは ESR や XAFS の 1 次元的なスペクトル解析であり、これらの手法では特定の 3 次元座標に位置する Mn 原子の価数をユニークに決定することはできない。一方 X 線結晶構造解析ではこれを行うことができる。「研究の目的」の(4)では、Mn の K 吸収端の波長 1.89 Å の X 線を用いた結晶構造解析を低い X 線照射量で行い、Mn 原子の K 吸収端がその価数によりシフトする、すなわち 3 価の Mn 原子を標準とすれば、4 価 Mn の異常分散効果はより小さく、2 価ではより大きくなることを利用して、各座標を占める Mn 原子の価数を決定することを目指した。

この研究項目は Mn 原子の X 線還元に対して極めて敏感なため、本研究の研究期間の後半に同型性の高い結晶を多数利用できるようになって初めて正確な結果が得られるようになった。これまでのところ、同じ直径の円柱状にレーザー加工した 3 個の PSII 結晶から波長 1.89 Å の X 線を用いて分解能 2.50 Å のデータ収集を行い(X 線照射量 0.1 MGy)、高い精度で異常分散効果を見積

もることにより、PSII 結晶の 2 個のモノマーの Mn<sub>4</sub>Ca クラスタについて、異常分散差フーリエ図を得ることができた。図 5 には、その異常分散ピークの高さを A モノマー (Amol、青) と B モノマー (Bmol、赤) に分けて示した。これよりいずれのモノマーでも、確かに Mn2 と Mn3 が高い価数の状態にあることが初めて示された。

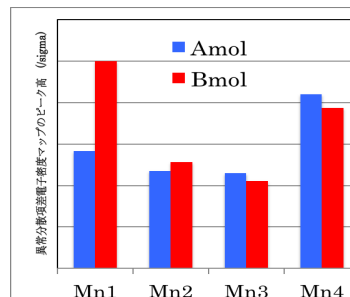


図5 異常分散差フーリエ図に現れた Mn 原子に対するピークの高さ。

#### レーザー多光子励起による S2 状態の実現

「研究の目的」の(5)では、まず PSII 結晶を多光子励起するためのレーザー照射システムを構築し、それを用いて S2 状態の形成を確認することに成功した。PSII 水溶液とクロロフィル溶液についてそれぞれフェムト秒レーザー(波長 1320 nm, パルス幅 30 fs, 繰り返し 5 kHz, ビーム径 1 mm)を室温で照射し、レーザー強度を変化させながらクロロフィルの Qy 帯の励起状態から放出される蛍光強度を測定した。両対数プロットより、PSII 溶液では傾きが 3.5 と見積もられた(クロロフィル溶液では 3.0)。通常の 1 光子吸収スペクトルではクロロフィルは 436 nm(Soret)と 673 nm(Qy)にピークを示すことから、PSII のクロロフィルは 1320 nm レーザーで Soret 帯まで 3 光子、Qy 帯まで 2 光子で励起されるのかもしれない。更に、上述のレーザー照射システムを用い、Mn<sub>4</sub>Ca クラスタの S2 状態が形成できることを ESR 測定で確認した。暗順応させた PSII 水溶液を、150 K の冷却 N<sub>2</sub> ガス気流中でレーザー照射(パワー 100 mW)した後に ESR 測定を行ったところ、S2 状態であることを示すマルチライン信号が確認された。レーザー多光子励起による S2 マルチライン信号の確認は世界初の成果である。

#### 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 4 件)

Kizashi Yamaguchi, Nobuo Kamiya, Keisuke Kawakami, Yoshimasa Fukushima, Yasufumi Umena, Hiroshi Isobe, Takahito Nakajima, ayako tanaka, and mitsuo shoji, Understanding of two

different structures in the dark stable state of oxygen evolving complex of photosystem II by the low-dose XRD method, Chem. Photo. Chem., 査読有, 2, 2018, 257-270.

Ayako Tanaka, Yoshimasa Fukushima, Nobuo Kamiya, Two different structures of the oxygen-evolving complex in the same polypeptide frameworks of photosystem II, JACS, 査読有, 139, 2017, 1718-1721.

S. Uto, K. Kawakami, Y. Umena, M. Iwai, M. Ikeuchi, J.-R. Shen and N. Kamiya, Mutual relationships between structural and functional changes in a PsbM-deletion mutant of photosystem II, Faraday Discuss., 査読有, 198, 2017, 107-120.

Miwa Sugiura, Kazumi Koyama, Yasufumi Umena, Keisuke Kawakami, Jian-Ren Shen, Nobuo Kamiya and Alain Bousset, "Evidence for an Unprecedented Histidine Hydroxyl Modification on D2-His336 in Photosystem II of Thermosynechococcus vulcanus and Thermosynechococcus elongates", Biochemistry, 査読有, 2013, 52, 9426-9431.

[学会発表](計 9件)

神谷信夫, 天然光合成における水分解酸素発生光化学系 II の構造と機能, 日本化学会, 船橋, 3月, 2018.

Nobuo Kamiya, Ayako Tanaka, Shohei Daikou, Keisuke Kawakami, and Masayoshi Fukushima, Flexibility and pH-dependence of oxygen-evolving complex in photosystem II found at extremely low X-ray doses, 2017 International Conference on Artificial Photosynthesis, Kyoto, Japan, March 2-5, 2017.

Keisuke Kawakami, Naoto Inohara, Nobuo Kamiya, Bond distances in the intact Mn<sub>4</sub> CaO<sub>5</sub>-cluster of oxygen-evolving photosystem II at 1.62 Å resolution, 2017 International Conference on Artificial Photosynthesis, Kyoto, Japan, March 2-5, 2017.

神谷信夫, 沈建仁, 放射光 X 線結晶構造解析による光合成・光化学系 II の水分解・酸素発生機構の解明, 日本結晶学会西川賞講演, 11月, 2016.

野地智康, 川上恵典, 神哲郎, 伊藤繁, 神谷信夫, 光合成酸素発生するガラス板, 光合成セミナー, 7月, 2016.

大幸昇平, 田中絢子, 川上恵典, 福島佳優, 神谷信夫, 光化学系 II 複合体の pH

低下に伴った構造変化, 結晶学会, 11月, 2016.

清水恵理依, 武田ゆり, 川上恵典, 神谷信夫, 光合成酸素発生触媒 Mn<sub>4</sub>CaO<sub>5</sub> クラスターの還元および解離構造, 結晶学会, 11月, 2016.

ハッ橋知幸, レーザープラズマフィラメントによる親水性炭素ナノ粒子の生成, 元素ハイブリッド研究会, 大阪, 3月, 2015.

Yasufumi Umena, Keisuke Kawakami, Jian-Ren Shen, Nobuo Kamiya, Crystallographic study for estimation of the valence of four Mn atoms in oxygen-evolving Photosystem II using anomalous absorption techniques, American Crystallographic Association 2015, Philadelphia, USA, July 25-29, 2015.

[産業財産権]

出願状況(計 1件)

名称: 光合成関連蛋白質のX線回折測定用結晶試料の選別方法およびそれに用いる装置

発明者: 梅名 泰史

権利者: 大阪市立大学

種類:

出願日: 2013/10/4

出願番号: 特願コード 2013-209199

国内外の別: 国内

6. 研究組織

(1) 研究代表者

神谷 信夫 (KAMIYA NOBUO)

大阪市立大学・複合先端研究機構・教授

研究者番号: 60152865

(2) 研究分担者

ハッ橋 知幸 (YATSUHASI TOMOYUKI)

大阪市立大学・大学院理学研究科・教授

研究者番号: 70305613

(3) 連携研究者

川上 啓介 (KAWAKAMI KEISUKE)

大阪市立大学・複合先端研究機構・特任准教授, 研究者番号: 40619904

梅名 泰史 (UMENA YASUFUMI)

大阪市立大学・複合先端研究機構・特任准教授, 研究者番号: 10468267

福島 佳優 (FUKUSHIMA YOSHIMASA)

大阪市立大学・複合先端研究機構・特任講師, 研究者番号: 00402438

野地 智康 (NOJI TOMOYASU)

大阪市立大学・複合先端研究機構・特任講師, 研究者番号: 40452205