

令和 2 年 6 月 18 日現在

機関番号：24402

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17H03645

研究課題名(和文) 光合成・光化学系II複合体に含まれる酸素発生錯体の混合原子価状態の解明

研究課題名(英文) Mixed-valence state of oxygen-evolving complex in photosynthetic photosystem II

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・名誉教授

研究者番号：60152865

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：光合成の初発過程を担う光化学II(PSII)は、その酸素発生錯合体(Mn4Caクラスター)で水を分解して酸素を発生させている。本研究では、Mn原子の異常分散効果を利用した結晶構造解析を行い、Mn4Caクラスターに含まれるMn1からMn4までのMn原子の価数分布を決定した。その結果、PSIIの結晶の非対称単位には、Mn1の価数がIII価とII価と異なる2種類のMn4Caクラスターが共存していることが判明した。KokサイクルモデルのS1状態とS0状態に対応した価数分布をもとに、水分解・酸素発生反応の全体にわたる酸化還元電位の変化を推定してPSIIの新しい反応機構を提案した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

光合成は、二酸化炭素と水から、地球上のほとんど全ての生物が生きるための糧となる炭水化物と酸素を提供している。光化学II(PSII)は、光合成の初発過程を担い、また光合成反応の半分にあたる水分解・酸素発生反応を触媒している酵素である。その反応機構の解明には、光合成の本質に迫る学術的な意義と共に、現在の我々にとって喫緊の課題となっている環境問題や将来の食料問題を解決するための基礎知識となる点で大きな社会的な意義も持っている。

研究成果の概要(英文)：Photosystem II (PSII) progresses the first reaction of photosynthesis, in which the oxygen-evolving complex (Mn4Ca cluster) splits two water molecules and produces one molecular oxygen. By crystal structure analyses of PSII utilizing anomalous dispersion effect of Mn atoms, valence distributions of the four Mn atoms denoted from Mn1 to Mn4 in the Mn4Ca clusters were established. The results showed that Mn1 altered its valence number as III and II for two PSII monomers in a crystallographic asymmetric unit. Based on the new knowledge obtained for the S1 and S0 states of the Kok cycle model, changes in redox potential were presumed for the hole oxygen-evolving reaction, and a reaction mechanism of PSII was newly proposed.

研究分野：構造生物化学

キーワード：光化学系II 光合成 水分解酸素発生 金属クラスター 混合原子価状態 SPring-8

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

現在の地球の豊かな生物界は、地球にさんさんと降り注ぐ太陽光によって支えられている。らん藻や植物は一連の光合成反応により水と二酸化炭素から炭水化物をつくりだし(炭酸同化)、同時に酸素分子を大気中に放出している。光化学系 II 複合体(以後 PSII)は、地球にほぼ無蔵に存在する水を基質として、光合成反応に必要な還元剤を生成するための電子と、チラコイド膜内外のプロトン濃度勾配を作り出して ATP 合成酵素を駆動させている。ヒトを含めて現在の好気的な地球に生息する生物のほとんどは、光合成により生み出された炭水化物を栄養として取り込み、また大気から酸素を取り込んで炭水化物を燃焼させ、その際に発生するエネルギーにより生きている。二酸化炭素と水から炭水化物を合成し、酸素を放出している光合成は、人類の生存を保証している最も基本的な化学反応であり、既に 200 年以上にもわたって研究が続けられ、その作用機序について多くの知見が蓄積されている。

光合成の初発過程として PSII が行う水分解・酸素発生反応については、それを触媒する酸素発生錯合体(Mn_4Ca クラスタ)の存在が確認され、クラスタを構成する 4 個の Mn 原子は III 価と IV 価の混合原子価状態にあるとされている。 Mn_4Ca クラスタの全体の酸化数は、Kok サイクルモデルに従って、S0 状態から S3 状態まで(いずれも安定な反応中間体)1 段階ずつ上昇する。その後、反応のクライマックスとなる S4 状態(過渡的な遷移状態で最高酸化数を持つ)を経て、最低酸化数の S0 状態に還元される間に 2 個の水分子が 1 個の酸素分子に酸化されるものとして理解されてきた。しかしながら、 Mn_4Ca クラスタで進行する反応の機構を化学の立場から明らかにすることはできていない。そのため、PSII の高分解能の結晶構造解析には、光合成研究における最後に残された最大の課題と位置づけられるほどに高い期待がかけられてきた。

我々は 2011 年に、暗順応させた S1 状態にあるとされた PSII の結晶構造を 1.9 Å の分解能で報告した(1)。これにより、 Mn_4Ca クラスタは図 1 のように、5 個の金属原子(紫色の Mn1 から Mn4 と黄色の Ca)が 5 個の酸素原子(赤色の 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が判明した。またこのクラスタには水分解・酸素発生反応の基質の候補となる 4 個の水分子(橙色の W1 から W4)が配位していた。この構造は画期的な新発見として世界的に高い評価を受けた。その高い評価は、本論文で初めて明らかにされた Mn_4Ca クラスタの化学組成と基質の水分子を含む構造情報が、PSII や Mn_4Ca クラスタに関連する研究に必要不可欠であることを反映している。

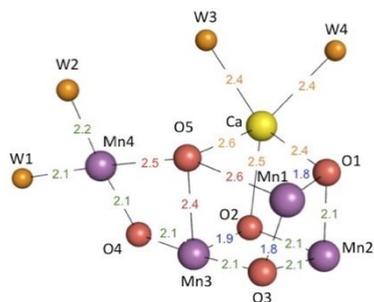


図 1 Mn_4Ca クラスタの構造。図中の数字は 単位の結合距離。

上記の構造解析に用いた回折強度データは、唯一個の結晶を用いて 0.43 MGy の平均ドースで測定された。このドースでは、先行研究(2)から、 Mn_4Ca クラスタを構成する Mn 原子の 12 % が Mn(II)まで還元されていると報告されていた。我々はその後、結晶化と結晶の脱水処理の条件を検討して、同型性の高い PSII の結晶を多数調製できるようにした。こうして得られた多数の結晶を用いることにより低ドースを実現した結晶構造解析を行った(3)。その結果、(i) Mn_4Ca クラスタの X 線還元に伴う構造変化には 0.12 MGy 前後に閾値があり、これを下回るドースであれば、1.9 Å 程度の分解能では構造変化が見出せないこと、また、(ii) PSII 結晶の非対称単位を構成するホモダイマーでは、2 個のモノマーで Mn_4Ca クラスタの構造が明らかに異なることが判明した。

従来の研究から、暗順応させた PSII の Mn_4Ca クラスタは最も安定な S1 状態にあるとされていた。ここで、PSII 結晶の非対称単位にある 2 個の Mn_4Ca クラスタでそれぞれ 4 個の Mn 原子の価数分布が同じであれば、対応する Mn-オキシ酸素の結合距離は同じであり、結果的に Mn_4Ca クラスタの構造は同じとなるはずである。逆に、2 個の Mn_4Ca クラスタの構造に違いがあることから、以下の二つの可能性が考えられる。(a) 2 個の Mn_4Ca クラスタは同じ S1 状態にあるが、Mn 原子の価数分布が異なる。(b) 2 個の Mn_4Ca クラスタは異なる S 状態にある。(a) では Mn_4Ca クラスタの S1 状態は、構造と価数分布の異なる 2 つの状態を含むこととなり、(b) では結晶中の 2 個のモノマーに 2 つの異なる S 状態が現れることになる。

Mn_4Ca クラスタの S 状態は 4 個の Mn 原子の価数によって決まる。それぞれの S 状態で、各 Mn 原子の価数は Mn_4Ca クラスタの構造と反応性に直接的に関係しており、PSII の水分解・酸素発生機構を考える上で最も基本的なものである。しかしこれまでのところ、Mn 原子の K-吸収端プロファイルから、Kok サイクルが進行すると吸収端プロファイルが高エネルギー側にシフトすることが観測されていただけであった。これから 4 個の Mn 原子の平均価数が増加する

ことはわかって、 Mn_4Ca クラスタ内にある4個のMn原子のそれぞれについて独立に、一義的に価数が決定されたことはなかった。本研究では、Mn原子の異常分散効果を利用した結晶構造解析を行い、PSIIの結晶では、上記の(b)のようにS1状態とS0状態の Mn_4Ca クラスタが共存していることが明らかになった。

2. 研究の目的

PSIIの水分分解・酸素発生反応を考える際、もっとも基本的な疑問のひとつは、 Mn_4Ca クラスタを構成する主要な金属原子が、FeやNi、Coなどではなく唯一Mnである理由は何か、という点である。46億年に及ぶ地球史の上では、光合成は現在から20~30億年前に開始されたとされている。またその後の長い期間には多数回の劇的な生物進化が記録されている。地球におけるFeの存在量はMnより多く、Feは多様な酸化状態をとることができ、触媒として機能する能力も高いことから、PSIIとは本質的に異なるFe型の水分分解・酸素発生酵素が出現しても不思議ではない。しかしながら、現在の生物界に確認できるものはMn型のPSIIのみである。本研究ではMn原子のK-吸収端プロファイルが価数の増大に敏感なことを利用して、暗順応状態(S1状態にあると想定されていた)の結晶を対象に、Mn原子の価数を実験的に決定することを目標とした。これにより、 Mn_4Ca クラスタのMn原子の価数分布から、PSIIで進行する水分分解・酸素発生反応の機構を議論することを目指した。

3. 研究の方法

本研究は(1) Mn原子の価数が異なる標準試料のK-吸収端プロファイルの測定、(2) 低ドースにおける回折強度測定、(3) 結晶構造解析と異常分散差フーリエ図の計算、(4) Mn原子の価数分布の同定、(5) 水分分解・酸素発生反応の機構の考察、の順に進めた。

4. 研究成果

(1) 標準試料のK-吸収端プロファイル

まず、SPring-8ビームラインの波長校正には10 mMの $MnCl_2$ 水溶液を用いた(図2の青線)。吸収端の1つの波長で回折強度データを測定するために、毎回50個程度の同型結晶を準備して実験に臨んだ。その内、20個程度は低ドースで結晶のK-吸収端プロファイルを測定するために利用され、マシンタイムのたびに結晶のS状態が変化していないことを確認した(赤丸)。また別に、NaClの粉末で希釈したII価のMnO(黄線)、III価の Mn_2O_3 (緑線)、IV価の MnO_2 (紫線)の粉末(希釈率はそれぞれ1%)を標準試料として吸収端プロファイルを測定した。その結果、PSII結晶の吸収端は、 Mn_2O_3 のそれとほぼ一致した。

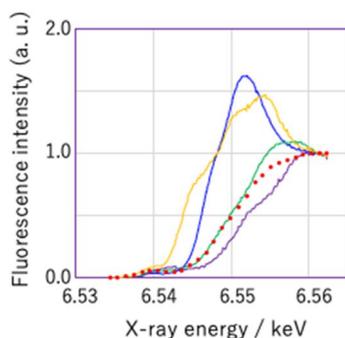


図2 標準試料とPSII結晶のK-吸収端プロファイル。

(2) 低ドースにおける回折強度測定

本研究では、Mn原子のK-吸収端の波長として1.8971、1.8938、1.8928、1.8917、1.8896の5種類を選んでそれぞれ独立に回折強度測定を行った。測定は5回のマシンタイムに分けて行われた。各回に準備したPSIIの同型結晶の内、K-吸収端プロファイルを測定した後の残りの20個程度を用いて、0.006~0.015 MGyの低ドースで各波長の回折強度データを収集した。これにより、Mn原子のX線還元は無視できるほど小さく、インタクトに近い価数情報が得られると期待した。また同じ結晶群から毎回リモートデータを測定した(リモートの波長として1.80を選定、ドース0.018~0.045 MGy)。このデータ収集の主な目的は、以下に述べるように吸収端波長データのスケールングにある。

(3) 結晶構造解析と異常分散差フーリエ図の計算

結晶構造解析は、K-吸収端で測定した5データセットと、各セットと同じ結晶群から1.80のリモート波長で測定した5データセットの合計10セットに対して、それぞれ独立に行った。構造精密化の手順は先の報告(3)と基本的に同じである。分解能はいずれも1.95~2.20の範囲にあったが、波長1.8938(リモート波長1.80)の構造解析のみは2.49(2.33)まで劣化したため、この吸収端データからは、 Mn_4Ca クラスタの5個のオキソ酸素を同定することはできなかった。この分解能の劣化は、直径20 μm のハンブトン製ナイロンループの代わ

りに自作のカプトンピックアップ（厚さ 50 μm ）が使用され、X線吸収に異方性が強く現れたためであり、結晶の同型性が他と異なっている訳ではない。

構造精密化の最終モデルから反射の位相を求め、図3にフリーデル対の構造振幅の差を係数としたフリーデル差フーリエ図を示した。この際、K-吸収端で測定した各データセットを、対応するリモートデータに対してスケールした。スケール因子の変動幅は1%程度（最大でも1.6%）と小さく無視できるものであった。

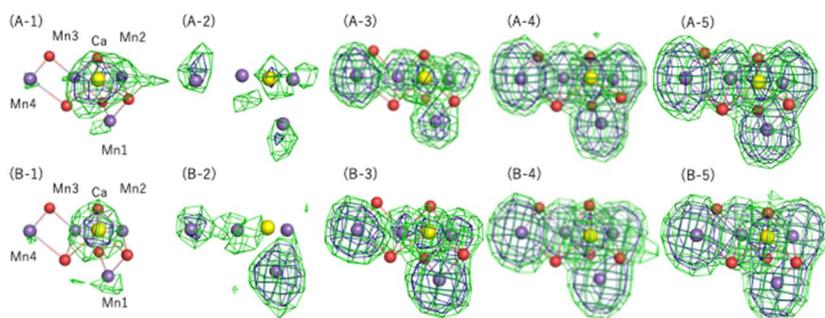


図3 K-吸収端5波長のフリーデル差フーリエ図。括弧内のAとBは非対称単位中の2個のモノマーを区別している。1から5までの番号は、それぞれ、1.8971、1.8938、1.8928、1.8917、1.8896の測定波長に対応する。電子密度のレベルは緑が3.5~4.0、紫が5.0~10.0の範囲で適宜選択した。

一般に差フーリエ図の計算では、差の電子密度が小さいために、様々な実験誤差による影響を受けやすく、計算に用いる位相にも高い信頼度が要求される。本研究では吸収端とリモートの波長における回折強度データを同じ結晶群から収集しており、同型の狂いが位相に及ぼす誤差を小さく抑えることができた。また、各波長間で異常分散効果を比較するためには、各波長のデータ収集に用いた結晶群の間でも高い同型性が確保されていなければならない。そこで、位相計算の元となる結晶構造を比較したところ、各データセットから精密化された構造は0.1 前後の精度で一致しており、今回用いられた全ての試料結晶は同型性の高いものであったと判断された。

こうして得られたフリーデル差フーリエ図（図3）と同型差フーリエ図は、極めて明瞭なものであった。図3では、波長が短くなる（対応するエネルギー値が大きくなる）につれて4個のMn原子に対応するピークが高くなっており、異常分散効果の虚部（ f'' ）の情報を反映している。またCaには、短波長（高エネルギー）側のMnよりは低いが、やはり明らかなピークを確認することができた。その高さはMn原子のK-吸収端の範囲ではほとんど変化しておらず、これも、Caの異常分散効果の挙動をよく再現している。一方、吸収端波長とリモート波長の構造振幅の差を係数とする同型差フーリエ図では、吸収端の両端でピークが低く、吸収端エッジの中心にあたる波長1.8928で最も高くなっていることが確認され、異常分散効果の実部（ f' ）の挙動と一致した。また、Caにピークは全く現れておらず、これもCaの f' の挙動をよく反映していた。

(4) Mn原子の価数分布の同定

Mn_4Ca クラスターの4個のMn原子の価数は、図4に示したように、4種類の標準試料のK-吸収端プロファイルに、波長1.8971（エネルギー6.5353 keV）、1.8938（6.5469 keV）、1.8928（6.5500 keV）、1.8917（6.5541 keV）、1.8896（6.5612 keV）のフリーデル差フーリエ図から得られたピーク高さをプロットして同定した。また図4のプロットをA、B2個のモノマーに含まれる合計8個のMn原子について平均すると、図2に示したPSII結晶のK-吸収端プロファイルと同様に、 Mn_2O_3 の吸収端とよく一致することを確認した。

まずMn2とMn3のプロットは、結晶の非対称単位を構成するA、Bモノマー共に、IV価の MnO_2 の吸収端プロファイルとよく一致しており、いずれもIV価と同定された。またMn4でも2個のモノマー間に違いは見られないが、プロットはIII価の Mn_2O_3 のプロファイル（緑線）と並行して変化しており、2個のモノマーともIII価と同定された。標準試料のプロファイルと比べてプロットが低エネルギー側にシフトしている点には、Mn4に配位している2個の水分子（W1とW2）が関係している。今回用いた3種類の粉末標準試料はいずれも6個のオキソ酸素を第一配位圏に持っている。K-吸収端のエネルギーは、1s軌道から空のp軌道（LUMO）への遷移によって決まり、その低エネルギー側へのシフトはLUMOのエネルギーレベルの下降に対応する。LUMOのエネルギーレベルが下がると、HOMOのエネルギーレベルは逆に上昇し酸化還元電位を減少させる。すなわちK-吸収端のエネルギーと、酸化還元電位は並行して変化する関係にある。ところで、図4のプロットと吸収端プロファイルがほぼ完全に一致したMn2とMn3では、6個の配位子のうちそれぞれ3個と4個はマイナス2の電荷を持つオキソ酸素であり、残りの3個と2個はアミノ酸側鎖のカルボキシル基の酸素（マイナス1の電荷を持つ）である。この様子は6個の

配位子が全てオキソ酸素である MnO_2 に近く、その K-吸収端プロファイルが Mn2 と Mn3 のプロットと一致していることとよく整合している。ここで Mn4 について考えると、6 個の配位子のうち 2 個は水分子である。これは HOMO のエネルギーレベルを上昇させて、酸化還元電位と K-吸収端のエネルギーを低下させることとなり、Mn4 のプロットが III 価の Mn_2O_3 より低エネルギー側へシフトしているのは、この 2 個の水分子の配位に原因があると考えられる。

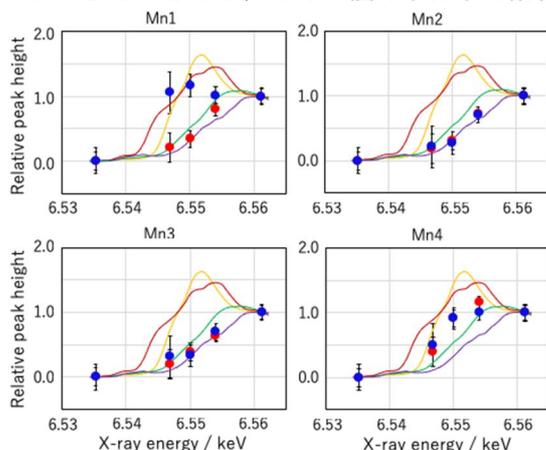


図4 Mn_4Ca クラスタを構成する 4 個の Mn 原子に対する価数の同定。図 2 と同じ標準試料の吸収端プロファイルに、フリーデル差フーリエ図から得られたそれぞれのピーク高さを吸収端の両端で 0 と 1 に規格化してプロットした。赤丸と青丸は、それぞれ結晶の非対称単位を占める A モノマーと B モノマーに対応する。

最後に Mn1 については、興味深いことに、A モノマーの赤丸と B-モノマーの青丸は、他と異なり明確な違いを見せた。図 4 に示したように、A モノマーのプロットは III 価の Mn_2O_3 より高エネルギー側で IV 価の MnO_2 との中間にあり、B モノマーでは大きく低エネルギー側へシフトして、II 価の Mn(黄線)と $MnCl_2$ 水溶液の吸収端プロファイルに近い。 Mn_4Ca クラスタの中で Mn1 はユニークで、2 個のオキソ酸素と 2 個のカルボキシル基の酸素、1 個のヒスチジン残基の窒素を配位したピラミッド型 5 配位構造を取っている。そのプロットを、全て酸素原子を配位した 8 面体型 6 配位構造の Mn_2O_3 や MnO_2 と直接比較するのは無理がある。しかしながら、Mn1 に配位している O1、O3、D1 サブユニットの Glu189 の結合距離は他の Mn 原子に配位した酸素原子の結合距離より短い傾向にあり、より強い相互作用によって安定化されている。その結果、酸化還元電位は上昇し、K-吸収端のエネルギーも上昇することとなり、Mn1 の赤丸のプロットと整合している。このことから、A モノマーの Mn1 は III 価と同定することができる。一方 B モノマーの Mn1 は明らかに II 価である。以上の結果、4 個の Mn 原子の価数分布は、A モノマーでは Mn1 から Mn4 まで、III、IV、IV、III 価、B モノマーでは II、IV、IV、III 価となり、A モノマーの Mn_4Ca クラスタは S1 状態、B モノマーでは S0 状態にあると結論された。

(5) 水分解・酸素発生の反応機構

本研究によって得られた結果は、 Mn_4Ca クラスタ内にある 4 個の Mn 原子について独立に、初めて価数が同定された点で画期的であるばかりでなく、配位原子に酸素と窒素が混在する Mn1 のユニークな特性により、一つの結晶中に S1 状態と S0 状態が共存していることを見出した点でも極めて意義深い。この両状態における各 Mn 原子の酸化還元電位をもとに、後続する安定な反応中間体の S2 状態と S3 状態、過渡的な遷移状態の S4 状態の酸化還元電位を推定すれば、Kok サイクルの全体にわたって PSII の水分解・酸素発生反応を議論することができる。

最後に、PSII の Mn 型の酸素発生錯合体が長い進化の歴史を生き延びた秘密について考えれば、 Mn_4Ca クラスタの特異な立体構造(図 1)と、それによって実現された各 Mn 原子の酸化還元電位の配置(図 4)にあると結論づけられると思われる。しかしながら酸化還元電位は、pH の影響を強く受け容易に変化するため、今後は PSII の水分解・酸素発生反応の pH 依存性に対するタンパク質結晶学の研究が欠かせないであろう。

引用文献

- (1) Y. Umena et al., Nature 473, 55-60 (2011)
- (2) J. Yano et al., JACS 2005, 12047-12052 (2005)
- (3) A. Tanaka et al., JACS 139, 1718-1721 (2017)

5. 主な発表論文等

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

1. 著者名 Taniguchi Aki, Koeda Shuhei, Noji Tomoyasu, Kawakami Keisuke, Sumito Natsumi, Dewa Takehisa, Itoh Shigeru, Kamiya Nobuo, Mizuno Toshihisa	4. 巻 32
2. 論文標題 Synthesis and characterization of chemically-reactive solubilization surfactants for membrane proteins and preparation of membrane protein hydrogel microfibers	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Colloid and Interface Science Communications	6. 最初と最後の頁 100199 ~ 100199
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） https://doi.org/10.1016/j.colcom.2019.100199	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 Nakamura Atsushi, Kang Jiyoung, Terada Ryu-ichiro, Kino Hiori, Umena Yasufumi, Kawakami Keisuke, Shen Jian-Ren, Kamiya Nobuo, Tateno Masaru	4. 巻 88
2. 論文標題 Novel Mechanism of Cl-Dependent Proton Dislocation in Photosystem II (PSII): Hybrid Ab initio Quantum Mechanics/Molecular Mechanics Molecular Dynamics Simulation	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of the Physical Society of Japan	6. 最初と最後の頁 084802 ~ 084802
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） https://doi.org/10.7566/JPSJ.88.084802	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 Takekuma Yuya, Nagakawa Haruki, Noji Tomoyasu, Kawakami Keisuke, Furukawa Rei, Nango Mamoru, Kamiya Nobuo, Nagata Morio	4. 巻 2
2. 論文標題 Enhancement of Photocurrent by Integration of an Artificial Light-Harvesting Antenna with a Photosystem I Photovoltaic Device	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 ACS Applied Energy Materials	6. 最初と最後の頁 3986 ~ 3990
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1021/acsaem.9b00349	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, Yamanaka Shusuke, Umena Yasufumi, Kawakami Keisuke, Kamiya Nobuo, Yamaguchi Kizashi	4. 巻 78
2. 論文標題 Theoretical Elucidation of Geometrical Structures of the CaMn4O5 Cluster in Oxygen Evolving Complex of Photosystem II Scope and Applicability of Estimation Formulae of Structural Deformations via the Mixed-Valence and Jahn-Teller Effects	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Adv. Q. Chem.	6. 最初と最後の頁 307 ~ 451
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） https://doi.org/10.1016/bs.aiq.2018.05.003	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27件(うち招待講演 6件/うち国際学会 8件)

1. 発表者名 Keisuke Kawakami, Tasuku Hamaguchi, Yuhei Tahara, Zyunko Shiomi, Daisuke Kosumi, Nobuo Kamiya, Makoto Miyata, Koji Yonekura
2. 発表標題 STRUCTURAL STUDY OF PHYCOCYANIN COMPLEX IN PHYCOBILISOME INVOLVED IN EXCITATION ENERGY TRANSFER DYNAMICS
3. 学会等名 International Conference on Artificial Photosynthesis-2019 ICARP2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Nobuo Kamiya, Keisuke Kawakami, and Ayako Tanaka
2. 発表標題 VALENCE FLEXIBILITY OF MANGANESE ATOMS IN THE OXYGEN-EVOLVING COMPLEX OF PHOTOSYSTEM II
3. 学会等名 International Conference on Artificial Photosynthesis-2019 ICARP2019 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Daisuke Kosumi, Yuma Hirota, Hiroki Serikawa, Keisuke Kawakami, and Nobuo Kamiya
2. 発表標題 EXCITATION ENERGY TRANSFER DYNAMICS OF CYANOBACTERIAL PHOTOSYNTHETIC ANTENNA PHYCOBILISOME
3. 学会等名 International Conference on Artificial Photosynthesis-2019 ICARP2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Keisuke Kawakami, Tasuku Hamaguchi, Yuhei O Tahara, Junko Shiomi, Daisuke Kosumi, Nobuo Kamiya, Makoto Miyata, Koji Yonekura
2. 発表標題 STRUCTURAL STUDY OF PHYCOCYANIN COMPLEX IN PHYCOBILISOME BY CRYO-ELECTRON MICROSCOPY
3. 学会等名 International Conference on Solar Fuel ISF3-young (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yuma Hirota, Hiroki Serikawa, Keisuke Kawakami, and Nobuo Kamiya, Daisuke Kosumi
2. 発表標題 ENERGY TRANSPORT IN THE PHYCOBILISOME-PHOTOSYSTEM SUPERCOMPLEX FROM THERMOPHILIC CYANOBACTERIA
3. 学会等名 International Conference on Solar Fuel ISF3-young (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Daisuke Kosumi, Hayata Yamamoto, Shuhei Yoshino, Masato Ueno, Keisuke Kawakami, and Nobuo Kamiya
2. 発表標題 ROLES OF RED-CHLOROPHYLLS IN LIGHT-HARVESTING OF CYANOBACTERIAL PSI, AS REVEALED BY ULTRAFAST SPECTROSCOPY
3. 学会等名 International Conference on Solar Fuel ISF3-young (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Nobuo, Kamiya; Keisuke, Kawakami; Ayako, Tanaka
2. 発表標題 Mixed-Valence State of the Oxygen-Evolving Complex in Photosystem II, Determined by Utilization of X-ray Anomalous Dispersion Effect
3. 学会等名 International Symposium on Diffraction Structural Biology ISDSB2019 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 嶋本太郎、川上恵典、神谷信夫、水野稔久
2. 発表標題 界面活性剤フリーな膜蛋白質利用手法の検討
3. 学会等名 CSJ化学フェスタ2019
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 嶋本 太郎, 川上 恵典, 出羽 毅久, 神谷 信夫, 伊藤 繁, 水野 稔久
2. 発表標題 アクリルアミド系高分子修飾PG-surfactantの膜蛋白質可溶化挙動の評価
3. 学会等名 高分子学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 川上恵典, 田原悠平, 浜口祐, 小澄大輔, 神谷信夫, 米倉功治, 宮田真人
2. 発表標題 光合成超複合体における光エネルギー移動機構の解明に向けた取組み
3. 学会等名 光合成学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 神谷信夫
2. 発表標題 光合成で働く光化学系II・酸素発生クラスターの構造とMn原子の価数
3. 学会等名 触媒学会(招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 川上恵典, 廣田悠真, 田原愁平, 塩見潤子, 眞岡孝至, 瀧尾進, 宮田真人, 神谷信夫, 小澄大輔
2. 発表標題 藻類由来光合成超複合体における光エネルギー移動機構の解明に向けて
3. 学会等名 カロテノイド研究談話会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 平野誠人、野地智康、川上恵典、神哲郎、近藤政晴、大岡宏造、神谷信夫
2. 発表標題 多孔質ガラス板内部における光化学系Iから水素発生助触媒である白金ナノ粒子への光誘起電子移動反応
3. 学会等名 生物物理学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 嶋本太郎、野地智康、川上恵典、出羽毅久、神谷信夫、伊藤繁、水野稔久
2. 発表標題 膜蛋白質をナノ繊維内部に固定化した不織布の作製と評価
3. 学会等名 高分子学会討論会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 廣田悠真、藤本将吾、川上恵典、神谷信夫、小澄大輔
2. 発表標題 ピコ秒時間分解蛍光分光を用いた光合成超複合体のエネルギー伝達過程の解明
3. 学会等名 分子科学討論会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 廣田悠真、藤本将吾、川上恵典、神谷信夫、小澄大輔
2. 発表標題 フィコピリソーム・光化学系II超複合体における光捕集及びエネルギー散逸過程の解明
3. 学会等名 光化学討論会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 芳野修平、川上恵典、神谷信夫、小澄大輔
2. 発表標題 シアノバクテリア由来PSIにおける励起状態ダイナミクスの励起エネルギー依存性
3. 学会等名 光合成セミナー
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 廣田悠真、川上恵典、神谷信夫、瀧尾進、小澄大輔
2. 発表標題 シアノバクテリア及び紅藻類由来チラコイド膜における分光光学特性の比較
3. 学会等名 光合成セミナー
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 廣田悠真、藤本将吾、川上恵典、神谷信夫、小澄大輔
2. 発表標題 シアノバクテリア光合成におけるたんぱく質間相互作用の解明を目指した生化学及び分光学的アプローチ
3. 学会等名 光合成セミナー
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 嶋本太郎、谷口明希、野地智康、川上恵典、出羽毅久、神谷信夫、伊藤繁、水野稔久
2. 発表標題 化学反応性膜蛋白質可溶化試薬を用いた膜蛋白質の可溶化とその後のゲル化による膜蛋白質内包ゲルファイバーの作製と評価
3. 学会等名 高分子学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 平野誠人, 野地智康, 川上恵典, 神哲郎, 近藤政晴, 大岡宏造, 神谷信夫
2. 発表標題 cyt c6/光化学系I/白金ナノ粒子複合体による光誘起水素発生
3. 学会等名 ナノ学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 野地智康, 池田有佑, 川上恵典, 神哲郎, 神谷信夫
2. 発表標題 光化学系IIとガラスナノ空間を利用した高効率キノン光還元系の構築
3. 学会等名 ナノ学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Keisuke Kawakami, , Naoto Inohara, Nobuo Kamiya
2. 発表標題 Bond distances in the intact Mn4CaO5-cluster of oxygen-evolving photosystem II based on coordinate error
3. 学会等名 Japan-France Joint Workshop on the Structure and Function of Photosystem II (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 神谷信夫
2. 発表標題 光合成から人工光合成へ -電気(電子)と化合物のはなし-
3. 学会等名 大分スーパーサイエンスコンソーシアム「科学講演会」(招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 田淵大輝, 川上恵典, 神谷信夫
2. 発表標題 光化学系IIの中性子結晶構造解析に向けて
3. 学会等名 結晶学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 神谷信夫
2. 発表標題 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
3. 学会等名 化学会中長期企画(招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Hiroyuki Tabuchi, Keisuke Kawakami, Fumiko Kimura, Tsunehisa Kimura, Nobuo Kamiya
2. 発表標題 Attempt to prepare magnetically oriented microcrystal array of photosystem II for neutron diffraction
3. 学会等名 植物生理学会
4. 発表年 2018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
--	---------------------------	-----------------------	----