

令和 2 年 5 月 28 日現在

機関番号：16301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K07367

研究課題名(和文) 光化学系IIの一次電子供与体P680の酸化還元電位の制御機構の解明

研究課題名(英文) Molecular Mechanisms of Regulation of P680 Redox Potential in Photosystem II

研究代表者

杉浦 美羽 (Sugiura, Miwa)

愛媛大学・プロテオサイエンスセンター・准教授

研究者番号：80312255

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：光合成によるエネルギー変換と水の酸化反応は非常に効率的であり、この反応で生産された糖と酸素を利用して我々は生存している。この最初の反応は、クロロフィルによる光励起と電荷分離であり、非常に重要で基本的な反応であるにもかかわらず、その分子機構には不明な点が多い。本研究では、最初に光励起される分子を特定し、続いて電荷分離された後に正電荷が別の分子に移動することを見出し、光合成の基本的な反応の一つを分子レベルで明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

シアノバクテリアや植物が行う光合成は地球上の生命を維持する非常に重要な反応である。そして好氣的生物の生存を支えるほど高い効率で反応を行う光合成の分子反応機構を理解することは、サステナブルエネルギー開発の強力な参考になるため、解明が急務である。しかし、光合成の反応の特に重要で基本的な部分については未だ不明な点が多い。本研究では、光合成の初発の反応である、太陽光によって光合成タンパク質に結合したクロロフィル分子の励起、電荷分離という、太陽光発電に通じる部分の分子機構について明らかにした。本研究成果は学術的に重要であるだけでなく、次世代エネルギー開発の基盤となることが期待でき、社会的意義は大きい。

研究成果の概要(英文)：The chlorophyll, ChlD1, which is located between the PD1PD2 chlorophyll pair and the PheoD1 is the longest wavelength chlorophyll in the heart of Photosystem II. Its central Mg<sup>2+</sup> is liganded to a water molecule that is H-bonded to D1/T179. In this study, site-directed mutants were made in the thermophilic cyanobacterium, and characterized by a range of biophysical techniques. TL indicate that i) radiative recombination occurs via the repopulation of \*ChlD1 itself; ii) non-radiative charge recombination reactions appeared to be faster in the T179H-PSII; and iii) the properties of PD1PD2 were unaffected by this mutation, and consequently iv) the immediate precursor state of the radiative excited state is the ChlD1+PheoD1 - radical pair. Chlorophyll bleaching due to high light correlated with the amount of 1O<sub>2</sub> generated. The ChlD1 itself is the chlorophyll that is first damaged by 1O<sub>2</sub>. Thus, ChlD1 appears to be one of the primary damage site in recombination-mediated photoinhibition.

研究分野：生物物理学

キーワード：光合成電子伝達 光化学系II P680 電荷分離 光励起 クロロフィル 光阻害

## 1. 研究開始当初の背景

植物やシアノバクテリアのチラコイド膜に存在する光化学系 II 複合体は、光合成電子伝達鎖の初発反応を担う膜タンパク質で、水-キノン酸化還元酵素としての機能を持つ。これは、光エネルギーを用いて水の酸化によって電子を引き抜き、コファクター間を電子移動し、最終的にプラストキノンを還元する。光化学系 II は生体分子の中で、唯一、水を酸化する酵素である。水の酸化反応は、光化学系 II に結合した  $Mn_4CaO_5$  クラスタによって触媒されるが、0.8 V もある水を Mn クラスタ単体では水の酸化に必要な酸化力が足りないため、 $P_{680}$  の強い酸化力を利用する。 $P_{680}$  は光化学系 II の一次電子供与体として機能するクロロフィル分子の総称で、光励起され、励起一重項状態から電荷分離反応を起こす機能を担い、生体分子の中で最も高い 1.2 V の酸化還元電位を持つ特徴がある。つまり、 $P_{680}$  は光化学反応と水の酸化反応の両方に重要な役割を持つ、光合成機能の鍵となる分子である。

2011 年に梅名らが *Nature* に報告した光化学系 II の X 線結晶構造 (分解能 1.9 Å)<sup>[1]</sup> により、 $P_{680}$  クロロフィルの結合部位や周辺構造が明らかになったが、 $P_{680}$  の具体的な分子機構には未だ不明な点が多い。特に、「酸化還元電位の制御機構」や「反応中心クロロフィル  $P_{D1}$  と  $P_{D2}$  の近傍に位置するアクセサリクロロフィル  $Chl_{D1}$  と  $Chl_{D2}$  の  $P_{680}$  としての役割」など、最も基本的な問題の解決が課題であった。

$P_{680}$  が光励起され、電子を  $Pheo_{D1}$  に渡すと  $P_{680}^+$  となる。この状態では、 $P_{D1}^+$  と  $P_{D2}^+$  の正電荷が 8 対 2 の比で分布することが報告されている<sup>[2]</sup>。私達は、この分布の偏りは  $P_{D1}$  と  $P_{D2}$  クロロフィルの Mg リガンドの性質によって制御されていると考え、配位子である His 残基を配位できない別のアミノ酸に置換した複数の組換え体を作製して調べた。その結果、野生型と比べて 15~30 mV 程度の電位が変化し、正電荷分布の 7 対 3 程度の変化しか認められず、 $P_{D1}^+$  と  $P_{D2}^+$  の分布と  $P_{680}$  の電位制御には、別の構造環境が働いていると結論づけた<sup>[3, 4]</sup>。

光化学系 II に結合する殆どのクロロフィル分子の Mg には、 $P_{D1}$  や  $P_{D2}$  と同様に His の N が配位している。しかし、図 1 に示すように、 $Chl_{D1}$  および  $Chl_{D2}$  のリガンドは両方も水分子の O で、更に、 $Chl_{D1}$  は水分子を介して Thr と水素結合を作っている。一方、 $Chl_{D2}$  には水が配位しているものの、水素結合できない Ile が配置している。どちらもクロロフィルリガンドを取り巻く環境としては珍しい構造で、これらの構造環境が  $P_{680}$  の酸化還元電位や電荷分離の鍵となるのではないかと考え、本研究に取り組んだ。

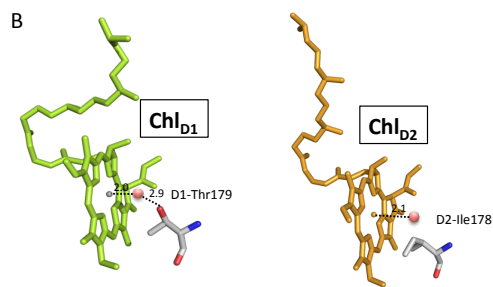


図 1 アクセサリクロロフィル  $Chl_{D1}$  と  $Chl_{D2}$  のリガンド周辺の構造の比較。これらのリガンドは水分子で、特徴的な構造をとっている。点線は水素結合の可能性、数字は距離を示す。

## 2. 研究の目的

本研究では、未だ明らかにされていない一次電子供与体  $P_{680}$  の具体的な分子機構にのうち、特に  $Chl_{D1}$  と  $Chl_{D2}$  に着目して明らかにし、光合成反応の要である光化学系 II 複合体による水の酸化反応を含めた生体エネルギー変換反応を分子レベルで理解するための基盤となる研究を行うことを最終目的とした。そのために、光合成生物の遺伝子組換えによって  $Chl_{D1}$ 、 $Chl_{D2}$  のリガンド周辺の構造を変えた光化学系 II を作製し、 $P_{680}$  の酸化還元電位の変化、 $P_{D1}^+$ : $P_{D2}^+$  の正電荷分布比、電荷分離効率、 $P_{680}^+$  の電子受容速度、励起エネルギー移動などについて、様々な分光学的解析によって調べることにし、特に、アクセサリクロロフィルの  $P_{680}$  における役割を中心とした  $P_{680}$  の構造と反応機構の関係を調べた。

## 3. 研究の方法

### 3-1. $Chl_{D1}$ および $Chl_{D2}$ の $Mg^{2+}$ リガンド構造を変えた変異光化学系 II の作製

光化学系 II 複合体は 1000 分子以上のコファクターを結合した 40 タンパク質サブユニットから構成される超複合体であり、精製したタンパク質試料を下記の分光測定実験に用いて有意な実験データを得るためには熱安定性の高い試料を用いることが不可欠である。また、 $Chl_{D1}$  が結合する D1 タンパク質、および、 $Chl_{D2}$  が結合する D2 タンパク質の遺伝子は、植物では葉緑体ゲノムにコードされており、単細胞の光合成生物はプラスミドベクター系を持たず、直接ゲノムにコードされている。本研究では、これまで我々が遺伝子組換え系を開発してきた非常に熱安定性の高いタンパク質を得ることのできる好熱性シアノバクテリアのゲノム DNA の組換え系<sup>[1, 5, 6]</sup> を使って変異体を作製し、大量培養した組換え細胞から変異光化学系 II を精製し、以下の解析に用いた。

### 3-2. エレクトロクロミズムシフトによる4つのクロロフィル分子のエネルギーレベルの比較

暗順応させた光化学系 II 試料、および、暗順応後に白色光 (MSG3-1100S-SD, Moritex 社) を照射した試料を 77 K で吸収スペクトルを測定し (クライオスタット: Optistat CF, Oxford 社、UV-可視吸収分光装置: U-3900H, Hitachi 社)、light minus dark 差吸収スペクトルを測定した。それぞれの組換え体におけるエレクトロクロミズムバンドを比較することによって、4つのクロロフィル分子のエネルギーレベルを比較した。

### 3-3. 熱発光温度シフトと強度変化による $P_{680}$ の電位変化の見積もりと反応機構の考察

暗順応させた変異光化学系 II に必要な数の閃光照射した後に熱発光スペクトルを測定し (TL500, PSI)、得られた発光温度と発光強度から変異による  $P_{680}$  の電位変化を見積もった。更に、これらの結果と他の解析結果と合わせ、光励起→電荷分離を含めた反応機構を考察した。

### 3-4. 光阻害時の $P_{680}$ クロロフィルの役割と光化学系 II の分解過程

光化学系 II 試料に強光 ( $\approx 800 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) を照射し、発生する  $^1\text{O}_2$  量、水の酸化速度、および、ペプチド分解への影響を調べた。 $^1\text{O}_2$  量は His をトラップ剤として用いてクラーク型酸素電極 (Hansatec 社) を用いて測定した<sup>[7, 8]</sup>。ペプチド分析は強光照射後の光化学系 II を SDS-PAGE に供した後、CBB 染色、および、抗体染色によって行った。

### 3-5. 水の酸化機能の評価

水の酸化機能を評価するために、単位時間あたりに発生する酸素量を測定した。精製した光化学系 II 試料に人工電子受容体 2, 6-ジクロロベンゾキノンを追加し、連続光照射下で発生する酸素量をクラーク型酸素電極 (Hansatec 社) を用いて測定した。

## 4. 研究成果

### 4-1. $\text{Chl}_{D1}$ および $\text{Chl}_{D2}$ のリガンド組換え体の作製と組換え細胞の性質

$\text{Chl}_{D1}$  については、リガンド水分子と水素結合する D1/Thr179 を他のクロロフィルと同様の構造にするために His に置換して Mg に N 原子が配位できるようにした D1/T179H、 $\text{Chl}_{D2}$  と同じリガンド環境にするために Ile に置換した D1/T179I の *Thermosynechococcus elongatus* 組換え体を作製した。 $\text{Chl}_{D2}$  は  $\text{Chl}_{D1}$  と異なり、クロロフィルの中心金属のリガンドが水分子の O 原子であるが、 $\text{Chl}_{D1}$  と同じリガンド環境にするために Thr に置換した D2/I178T、一般的なクロロフィルと同じ構造にするために His に置換した D2/I178H の組換え体を作製した。*T. elongatus* は細胞あたり約 100 のゲノムコピーを持つため、全てのコピーのゲノムが置換した組換え体を得るまで選抜を繰り返した。*T. elongatus* はアミノ酸配列の異なる D1 遺伝子 (*psbA*) を 3 つ、D2 遺伝子 (*psbD*) を 2 つ持っているため、それぞれ *psbA*<sub>1</sub> と *psbA*<sub>2</sub>、*psbD*<sub>2</sub> 遺伝子を抗生物質耐性カセットに置き換えることによって欠損させた。

得られた 4 つの組換え細胞のうち、D1/T179I および D2/I178T の生育速度は光に対して非常に敏感で、光阻害を受けやすく、また分裂速度が野生型に比べて約 2 倍遅いことが観察された。一方、D1/T179H は強い光で培養しても、野生型よりも光阻害を受けなかった。これらの表現型から、アクセサリクロロフィルは光阻害機構に関わっており、 $\text{Chl}_{D1}$  と  $\text{Chl}_{D2}$  の「非対称な構造」が光阻害防御に寄与している可能性が示唆された。これらを分子レベルでの機構を調べるために、下記に示す 4-4 の実験を行った。

### 4-2. 4 分子の $P_{680}$ クロロフィルのエネルギーレベル

単離した光化学系 II 複合体の light minus dark の吸収スペクトルを 77 K で測定したところ、野生型に比べて 4 つの組換え体で  $Q_Y$  バンドのシフトするエレクトロクロミズムシフトが認められた (図 2)。既に作製していた  $P_{D1}/P_{D2}$  の組換え光化学系 II<sup>[3]</sup> についても同様の実験を行ったところ、今回作製した組換え体とは異なるバンドのシフトが認められたので、 $\text{Chl}_{D1}$ 、 $P_{D1}/P_{D2}$ 、 $\text{Chl}_{D2}$  のバンドを帰属することができた。これらの結果から、 $P_{680}$  のクロロフィルレベルは高い方から  $\text{Chl}_{D2} > P_{D1}/P_{D2} > \text{Chl}_{D1}$  で、 $\text{Chl}_{D1}$  が最もエネルギーレベルの低いクロロフィル分子であり、電荷分離直前に励起されるクロロフィルであることが初めて明らかになった。

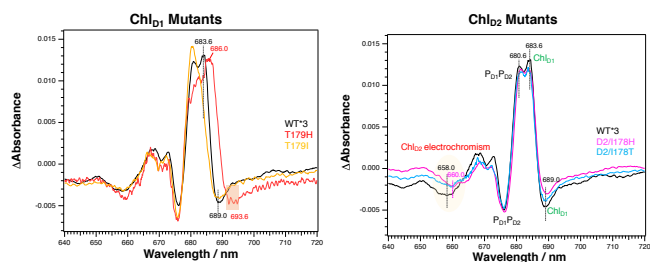


図 2 組換え体光化学系 II の 77 K light minus dark 差吸収スペクトルの  $Q_Y$  バンド周辺。

### 4-3. $P_{680}$ の電位変化

$P_{680}$  クロロフィルの環境構造変化に伴う電位を調べるに先立ち、 $P_{680}$  に電子供与する水の酸化反応速度について調べたところ、組換え体光化学系 II の水の酸化活性は野生型と殆ど同じで、 $Mn_4CaO_5$  クラスタにも変化は認められなかった。水の酸化反応が正常であることが確認できたので、電荷再結合時の熱発光を測定すれば  $P_{680}$  の電位変化を調べることができると分かった。

図 3 は  $S_2Q_A^-$  電荷再結合時の熱発光スペクトルの結果である。野生型では 23°C にバンドが認められたが、 $Chl_{D1}$  変異体の D1/T179I ではわずかにバンド温度が下がり、強度も約半分であったが、D1/T179H では 10°C 以下に非常に弱い強度のバンドが認められた。一方、 $Chl_{D2}$  変異体の D2/I178T では野生型よりわずかに高温にバンドシフトがあったものの強度は殆ど同じであった。D2/I178T ではバンド温度は野生型と変わらなかったものの、強度は 25%程度しかなかった。これらのバンドの温度シフトと強度低下の結果から、 $Chl_{D1}$  および  $Chl_{D2}$  の Mg が、他の一般的なクロロフィルのように His の N 原子と配位すると、 $P_{680}$  の酸化還元電位が変わることが示唆された。特に、 $Chl_{D1}$  については電位が大きく変化したために温度シフトが大きかったと考えられる。一方、水分子の O 原子と水素結合する場合と配位子が無い場合では、酸化還元電位には大きな影響はなく、これらのクロロフィルの非対称性については酸化還元電位制御には関わっておらず、別の役割があると考えられる。

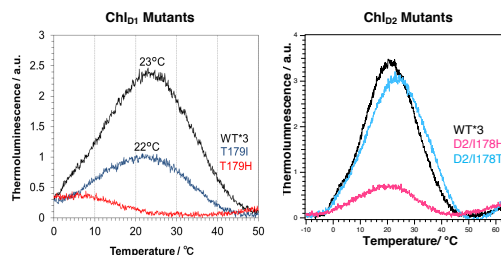


図 3  $S_2Q_A^-$  電荷再結合時の熱発光スペクトル。

### 4-4. 光阻害過程における $P_{680}$ クロロフィルの役割

強光や UV 照射によって光化学系 II が損傷されることは既に分かっており、一つの損傷過程は  $^3P_{680}$  が生成され、これが基底状態に戻る時に  $^3O_2$  にエネルギー転移して  $^1O_2$  を生成するためにタンパク質を分解すると考えられてきた。しかし、 $^3P_{680}$  はどのクロロフィル分子によるものであるのか不明であったため、本研究では 4 つの組換え体光化学系 II に強光照射し、クロロフィルの退色とペプチドを分析した。図 4 は強光照射する前と後の光化学系 II の差吸収スペクトル (室温) である。

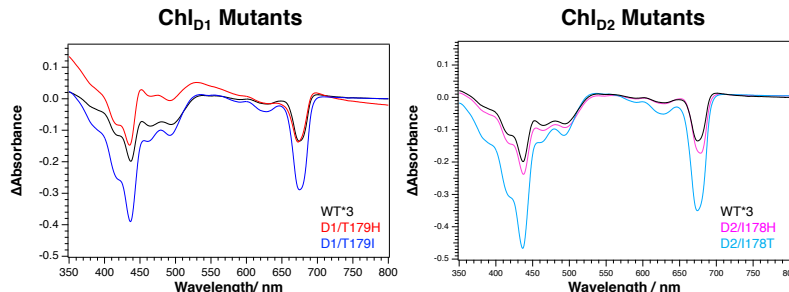


図 4 暗順応した光化学 II と強光照射後の差吸収スペクトル (室温)。

クロロフィルのリガンドを His に換えた D1/T179H および D2/I178H は強光照射によるクロロフィルの退色は殆ど受けなかったが、D1/T179I および D1/I178T では大きく退色した。しかし、表 1 に示すように  $^1O_2$  の生成は D2/I178H で野生型の約 3 倍に増加したのに対し、D1/T179I では野生型と殆ど変わらなかった。これらの結果から、クロロフィルの退色が必ずしも  $^1O_2$  のみによるものではないことが明らかになった。

表 1 強光照射下における  $^1O_2$  発生速度

Strain	$^1O_2$ 発生速度 $\mu\text{mol } ^1O_2 \text{ (mg Chl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$	相対値
WT*3	123	100%
D1/T179I	143	116%
D1/T179H	89	72%
D2/I178T	358	291%
D2/I178H	130	106%

そのため、クロロフィル退色には別の要因があると考え、ラジカル化されたペプチドを調べるために、強光照射後に SDS-PAGE に供し、ラジカルタンパク質を抗原とした抗体を用いて染色した (図 5)。その結果、変異体によってラジカル化されるペプチドが異なるが、特に Chl<sub>D2</sub> の 2 つの変異体ではラジカル化される光化学系 II タンパク質が非常に多いことが分かった。

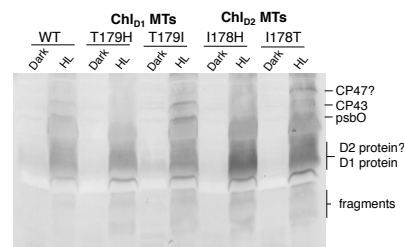


図 5 強光照射前後の光化学系 II タンパク質のラジカル認識抗体による染色。

これらの結果から、Chl<sub>D2</sub> の軸配位子の構造変化によって、1) 強光条件下では P<sub>680</sub> が三重項状態になり、次いで 2) <sup>3</sup>P<sub>680</sub> が基底状態に戻るときに <sup>1</sup>O<sub>2</sub> が生成し、そして 3) ペプチドのラジカル化→分解により、クロロフィルが退色したと考えられる。つまり、Chl<sub>D1</sub> と Chl<sub>D2</sub> のリガンド構造が、一般的なクロロフィル軸配位構造とは異なり、O に配位することによって、<sup>3</sup>P<sub>680</sub> 形成から防御していることが初めて明らかになった

#### 4-5. P<sub>680</sub> の反応機構

以上の結果を総合すると、P<sub>680</sub> の反応機構についてスキーム (図 6) に示したように、光が照射されると Chl<sub>D1</sub> が励起され、続いて Chl<sub>D1</sub> と Pheo<sub>D1</sub> との間で電荷分離が生じ、その後、正電荷は二量体クロロフィル P<sub>D1</sub>/P<sub>D2</sub> に移動する。その後、負電荷が Pheo<sub>D1</sub> から Q<sub>A</sub> に移動する。強光照射下では逆反応が起こり、ある確率で三重項クロロフィル (主に Chl<sub>D2</sub> 分子) に移動し、<sup>1</sup>O<sub>2</sub> が生成されることが考えられる。Chl<sub>D2</sub> は励起や電荷分離には寄与しないが、光阻害時の恐らく副次的電子移動経路における電子受容体であることが考えられ、このクロロフィル分子のリガンドが無いという天然の構造は副次的電子移動での酸化還元電位制御に重要な構造であると考えられる。

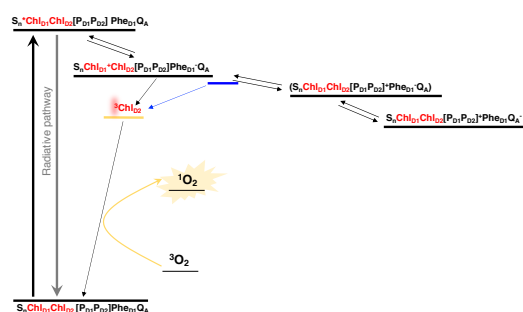


図 6 光化学系 II における P<sub>680</sub> の反応機構。

以上に報告したように、3 年間の本研究では Chl<sub>D1</sub>、Chl<sub>D2</sub>、および P<sub>D1</sub>/P<sub>D2</sub> クロロフィルの変異体を用いて、光合成反応の最も重要な反応であるにもかかわらず、これまで不明であった P<sub>680</sub> の反応機構について、構造と機能変化の観点から明らかにすることができた。今後、今回明らかになった反応速度を調べて行く予定である。なお、この報告書のデータの一部は現在論文執筆中である。

#### <引用文献>

1. Y. Umena, K. Kawakami, J.-R. Shen, and N. Kamiya, *Nature* 473 (2011) 55–60.
2. B.A. Diner, and F. Rappaport, *Annu. Rev. Plant Biol.* 53 (2002) 551–580.
3. M. Sugiura, A. Boussac, T. Noguchi, and F. Rappaport, *Biochim. Biophys. Acta* 1777 (2008) 331–342.
4. M. Sugiura, Y. Osaki, F. Rappaport, and A. Boussac, *Biochim. Biophys. Acta* 1857 (2016) 1943–1948.
5. M. Sugiura, and Y. Inoue, *Plant Cell Physiol.* 40 (1999) 1219–1231.
6. M. Sugiura, F. Rappaport, K. Brettel, T. Noguchi, A.W. Rutherford, and A. Boussac, *Biochemistry* 43 (2004) 13549–13563.
7. A.U. Rehman, K. Cser, L. Sass, and I. Vass, *Biochim. Biophys. Acta* 1827 (2013) 689–698.
8. A. Telfer, S.M. Bishop, D. Phillips, and J. Barber, *J. Biol. Chem.* 269 (1994) 13244–13253.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 7件/うち国際共著 6件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Takegawa, Y., Nakamura, M., Nakamura, S., Noguchi, T., Selles, J., Rutherford, A. W., Boussac, A., and Sugiura, M.	4. 巻 1860
2. 論文標題 New insights on ChlD1 function in Photosystem II from site-directed mutants of D1-T179 in <i>Thermosynechococcus elongatus</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Biochim. Biophys. Acta (Bioenergetics)	6. 最初と最後の頁 297-309
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi.org/10.1016/j.bbabi.2019.01.008	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 該当する
1. 著者名 Sugiura, M., Tibiletti, T., Takachi, I., Hara, Y., Kanawaku, S., Selles, J., and Boussac, A	4. 巻 1859
2. 論文標題 Probing the role of Valine 185 of the D1 protein in the Photosystem II oxygen evolution	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Biochim. Biophys. Acta (Bioenergetics)	6. 最初と最後の頁 1259-1273
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi.org/10.1016/j.bbabi.2018.10.003	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 該当する
1. 著者名 Nakamura M., Boussac, A. and Sugiura, M.	4. 巻 139
2. 論文標題 Consequences of structural modifications in cytochrome b559 on the electron acceptor side of Photosystem II	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Photosynth. Res.	6. 最初と最後の頁 475-486
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11120-018-0521-0	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 該当する
1. 著者名 Kato Masaru, Sato Hisako, Yagi Ichizo, Sugiura Miwa	4. 巻 264
2. 論文標題 Bio-inorganic hybrid photoanodes of photosystem II and ferricyanide-intercalated layered double hydroxide for visible-light-driven water oxidation	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Electrochim. Acta	6. 最初と最後の頁 386 ~ 392
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.electacta.2018.01.133	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 Boussac Alain, Ugur Ilke, Marion Antoine, Sugiura Miwa, Kaila Ville R.I., Rutherford A. William	4. 巻 1859
2. 論文標題 The low spin - high spin equilibrium in the S 2 -state of the water oxidizing enzyme	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics	6. 最初と最後の頁 342 ~ 356
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi.org/10.1016/j.bbabi.2018.02.010	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 該当する

1. 著者名 Motomura Taiki, Suga Michihiro, Hienerwadel Rainer, Nakagawa Akiko, Lai Thanh-Lan, Nitschke Wolfgang, Kuma Takahiro, Sugiura Miwa, Boussac Alain, Shen Jian-Ren	4. 巻 292
2. 論文標題 Crystal structure and redox properties of a novel cyanobacterial heme protein with a His/Cys heme axial ligation and a Per-Arnt-Sim (PAS)-like domain	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Biological Chemistry	6. 最初と最後の頁 9599 ~ 9612
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1074/jbc.M116.746263	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 該当する

1. 著者名 Kabir, A. M. R., Ito, M., Uenishi, K., Anan, S., Konagaya, A., Sada, K., Sugiura, M., and Kakugo, A.	4. 巻 46
2. 論文標題 An ATP generation system for in vitro motility assay	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Chem. Lett	6. 最初と最後の頁 178-180
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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 該当する

〔学会発表〕 計13件 (うち招待講演 6件 / うち国際学会 4件)

1. 発表者名 Miwa Sugiura
2. 発表標題 New Insights on ChlD1 Function in Photosystem from Site-Directed Mutants
3. 学会等名 10th OCARINA International Symposium (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Miwa Sugiura
2. 発表標題 Molecular Mechanisms of Efficient Electron Transfer and Water Oxidation in Photosystem II
3. 学会等名 1st Evolutionary Materials Workshop in Seoul National University (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Miwa Sugiura
2. 発表標題 Role of accessory chlorophyll ChlD1 as P680 in Photosystem II
3. 学会等名 1st Asia-Oceania International Congress on Photosynthesis (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 中村誠、Alain Boussac、杉浦美羽
2. 発表標題 光化学系IIを構成するCytb559のヘム周辺構造の変化がアクセプター側へ及ぼす影響
3. 学会等名 第9回日本光合成学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 高智五輝、原侑也、Alain Boussac、杉浦美羽
2. 発表標題 光化学系IIの水の酸化反応におけるD1/V185の役割について
3. 学会等名 第56回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2018年



1. 発表者名 高智五輝, 原侑也, Alain Boussac, 杉浦美羽
2. 発表標題 光化学系IIの水の酸化反応におけるD1-V185の役割の解明
3. 学会等名 第9回日本光合成学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Miwa Sugiura
2. 発表標題 New insights in PSII functions from the study of donor side and acceptor side mutants.
3. 学会等名 France-Japan Joint Workshop on the Structure and Function of Photosystem II (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 杉浦 美羽
2. 発表標題 光化学系IIにおけるP680アクセサリークロロフィル軸配位子の構造変化がもたらす機能への影響
3. 学会等名 第1回新学術領域「革新的光-物質変換」公開シンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Makoto Nakamura, Alain Boussac, Miwa Sugiura
2. 発表標題 Redox property changes of cytochrome b559 of site-directed mutants in Photosystem II complex
3. 学会等名 8th International Conference "Photosynthesis and Hydrogen Energy Research for Sustainability
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 中村誠、Alain Boussac、杉浦美羽
2. 発表標題 光化学系IIにおけるCyb559ヘム周辺アミノ酸の部位特異的変異によるレドックス変化
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 高智五輝、杉浦美羽
2. 発表標題 部分構造の異なるD1タンパク質で構成されたThermosynechococcus elongatus光化学系IIへの除草剤結合の比較
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 光化学系IIにおけるP680アクセサリークロロフィル軸配位子の構造変化がもたらす機能への影響
2. 発表標題 竹川裕紀、Alain Boussac、杉浦美羽
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 Yuki Takegawa, Alain Boussac, Miwa Sugiur
2. 発表標題 Effects of the ligand modification of the ChlD1 on the Photosystem II photochemistry
3. 学会等名 France-Japan Joint Workshop on the Structure and Function of Photosystem II (招待講演)
4. 発表年 2017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
--	---------------------------	-----------------------	----