

令和 4 年 5 月 25 日現在

機関番号：14401

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2018～2021

課題番号：18K06153

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分子の特異な電子移動反応の解明

研究課題名（英文）Analysis of the electron transfer reaction involved in quinones in the homodimeric photosynthetic reaction center

研究代表者

大岡 宏造（Oh-oka, Hirozo）

大阪大学・理学研究科・准教授

研究者番号：30201966

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,400,000円

研究成果の概要（和文）：ヘリオバクテリア反応中心の高分解能X線結晶構造解析が終了し、キノン分子の存在する構造を明らかにした。現在、論文発表に向けて準備中である。また高純度に精製されたhRC標品を準備し、フェムト秒ポンプ・プローブ分光法を用いることで光誘起により生じるhRC内の励起エネルギー移動および初期電荷分離形成過程をサブピコ秒からナノ秒の時間領域で詳細に追跡した。その結果、hRCの光エネルギー変換の初期過程に関する構造的基盤を明らかにした。グローバル解析により、時定数20 psで観測される初期電荷分離状態形成に伴い、波長816 nmにおいて減衰する新規な成分（red-BChls）を見いだした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

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不安定であるために標品調製が難しく、長らく構造解析に基づく機能解析には至らなかった。本研究では、ヘリオバクテリア反応中心の構造解析を、キノンを保持したまま解明できたことは非常に意義深い。またフェムト秒ポンプ・プローブ分光法を用い、ヘリオバクテリア反応中心の励起エネルギー移動から初期電荷分離形成過程までを追跡し、最長波長成分（red-BChls）を見いだした。始原型反応中心であるhRCの光エネルギー変換機構を理解する上で大変意義のある成果であり、今後、詳細な構造機能相関の解明に大いに貢献するものと期待される。

研究成果の概要（英文）：The 3D structure of heliobacterial reaction center has successfully been determined at a high resolution, which has clearly demonstrated the existence of a quinone molecule within it. The research paper is now preparing for a publication. On the other hand, the kinetics of excitation energy transfer and charge separation process in the photosynthetic reaction center of *Heliobacterium modesticaldum* were investigated with femtosecond transient absorption spectroscopy at room temperature. A global fit analysis revealed that the 20 ps component of the bleaching QY band at 816 nm would derive from the excited red-BChl gs or might be due to the exciton coupling between P800 and a monomeric accessory BChl g.

研究分野：生物物理

キーワード：光合成 反応中心 ヘリオバクテリア 緑色イオウ細菌 エネルギー移動 電子移動 X線結晶構造解析
—分子分光

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、研究者個人に帰属します。

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

(1) 光合成反応中心の構造解析について

光合成反応中心は末端電子受容体の種類により、PS II タイプと PS I タイプに分類される。植物やシアノバクテリアではこれら両タイプ(それぞれ PS II および PS I に相当する)が連結した反応経路を構成するが、非酸素発生型の光合成細菌はどちらか一方のみをもつ。紅色細菌は PS II タイプのみ、ヘリオバクテリアや緑色イオウ細菌は PS I タイプのみである。興味深いことに、植物やシアノバクテリアの PS II、PS I、および紅色細菌の反応中心タンパクはヘテロダイマー型、ヘリオバクテリアや緑色イオウ細菌はホモダイマー型である。ヘテロダイマー型では一方の反応経路が優先的に使われている。これまで両タイプには共通の分子基盤(スペシャルペア P、一次電子受容体 A₀、二次電子受容体 A₁)が存在すると考えられていた。しかしながら 2017 年 9 月に報告されたヘリオバクテリア反応中心の立体構造には二次電子受容体(A₁)が存在しなかったため、反応経路の違いが注目されている。

(2) 研究の進展状況について

我々のグループが独自に進めている X 線結晶構造解析では、キノン分子が片方(L側)(左/右の呼び方を便宜上 L/R としている)の電子移動経路のみに存在していた(未発表)。すでにこの標品中にはメナキノン-9 (MQ-9) 分子が約 1 個存在することを質量分析で確認し、電子スピン共鳴法 (ESR) を用いてキノン由来の分極信号 (P⁺A₁ の電荷分離状態) も検出されることを報告していた。これらのデータは、ホモダイマー型からヘテロダイマー型へ進化してきた光合成反応中心の成立過程、および共通の分子基盤であるはずの電子移動経路に大きな疑問を投げかけている。

(3) キノン分子の機能について

2017 年 7 月の Gordon 会議にて、米国の研究グループが報告したヘリオバクテリア由来の反応中心の立体構造にはキノン分子が存在しなかった。我々の研究グループも同会議に出席したが、解析途中の構造データにはキノン分子が存在することを報告した。米国研究グループの Kevin らはヘリオバクテリア反応中心が QH₂ を生成することを見いだしており、PS II タイプ反応中心の Q_B 部位での QH₂ 生成と似た性質をもつ可能性も示唆している。

2. 研究の目的

本研究では、ホモダイマー型反応中心の分子構築を原子レベルで明らかにするとともに、構造機能相関に基づいてキノン分子が関与する電子移動経路の反応機構を総合的に解明することを目的としている。ヘリオバクテリア反応中心はホモダイマー型であるにも関わらず、非対称な反応経路を持つ可能性もある。光エネルギー変換機構の研究で蓄積してきた生化学的・分光学的データを基礎にして、これまで謎であったホモダイマー型反応中心の分子構築と特異な電子移動反応を明らかにする。

3. 研究の方法

本研究では好熱性ヘリオバクテリア *Hbt. modesticaldum*、および好熱性緑色イオウ細菌 *Cba. tepidum* から調製される安定な反応中心標品を用いる。

(1) ヘリオバクテリア反応中心の高分解能 X 線結晶構造解析

現在、異なる空間群の結晶 (C2 と R32) が得られ、ともに分解能 3.2Å である。異方性があるものの 2.25Å の最高到達回折点を得ることができており、結晶としてのポテンシャルは非常に高い。スクリーニング方法(界面活性剤や添加剤の最適化)や凍結方法などに改良を加え、2.2Å の高分解能を目指していく。米国の研究グループが報告した結晶構造解析(2.2Å 分解能)は空間群 C2 の完全対称であるが、我々が得た結晶の一方は空間群 R32 で非対称であることを強く支持している。実際、キノン分子は片方(R側)のみに存在することが構造データから確認されており、非対称な電子移動経路の意味を原子レベルで理解することを目指す。

(2) 電子供与体 PetJ タンパク質とシトクロム *bcc* 複合体との相互作用解析

ヘリオバクテリア反応中心の電子供与体 PetJ は、シトクロム *bcc* 複合体から電子を受容する。シトクロム *bcc* 複合体のシトクロム *b* サブユニットはシアノバクテリアや植物葉緑体と同じ *b₆* タイプであるが、シトクロム *f* の代わりにヘム *c* を 2 個保持する di-heme 型シトクロム *cc* をもち、その反応特性は進化上興味深い。PetJ タンパク質とシトクロム *cc* との相互作用を NMR 法により解析し、di-heme 型シトクロム *cc* の進化的および生理学的意味について循環的電子伝達鎖の成立過程から考察する。

(3) ヘリオバクテリア反応中心のキノン (A₁) 結合部位周辺の分子環境解析

我々が得た構造データでは、L 側のキノン (A₁) 結合部位近くには Arg554 側鎖があり、グアニジル基がキノンのカルボニル基 C=O と水素結合する可能性がある。一方、R 側の Arg554 側鎖は揺らいでいるために見えない。Kevin ら(米国)は反応中心を人工リポソームに組み込み、定常光照射によるキノン還元(キノール QH₂ の生成)を報告している。PS I 反応中心では A₁ は 1 電子授受反応で F_X に電子を渡すが、PS II タイプの Q_B 部位では 2 電子還元により QH₂ を生成、

遊離することが分かっている (Q_A 部位は 1 電子授受反応)。

フーリエ変換赤外分光法 (FTIR) による Arg 残基の解析

Arg 残基を 15N 置換、あるいは重水素 (D₂O) 化することで、光照射前後のスペクトル変化を FTIR により測定する。Arg554 側鎖のプロトン化 / 脱プロトン化や水素結合の強弱に起因する振動モードの変化を検出し、QH₂ 生成に関与する可能性を検証する。Arg554 側鎖に由来する振動モードが 2 成分に分裂する場合、2 方向 (L 側と R 側) の電子移動経路の非対称性に関する情報も得られる。

13C キノンへの置換実験

反応中心標品溶液に 13C キノンを加えることで置換し、周辺のアミノ酸残基 (特に Arg554 残基) との相互作用を FTIR により解析する。片側のみ、あるいは両側のポケットに 13C キノンが挿入されるのかを振動モードの分裂状態や強度変化から考察することは可能である。電子移動経路の非対称性に関する情報が得られる。さらに定常光照射によって QH₂ 生成が片側のみ、あるいは両側経路で生じるかを検出することも可能である。13C キノン (MQ-8) は紅色細菌 *Tch. tepidum* の 13C 培地での培養、抽出により入手することは可能である。キノンの置換実験は、すでに紅色細菌や PS I 反応中心において豊富な先行事例がある。ヘリオバクテリア反応中心のキノン結合部位周辺は比較的親水の環境にあり、キノンは容易に置換されると期待している。

(4) 緑色イオウ細菌 *Cba. tepidum* 反応中心の X 線構造解析

ホモダイマー型反応中心の構築原理を本質的に理解するには、緑色イオウ細菌反応中心の反応解析と構造情報は必須である。すでに我々は、緑色イオウ細菌の *recA* 遺伝子領域に第 2 のコアタンパク遺伝子 (*pscA* mutant: *pscA'*) を挿入し、反応中心を人工的にヘテロダイマー化 (*A/A'*) する系を確立している。野生型反応中心の存在が緑色イオウ細菌の光合成的生育を保障し、*pscA'* 遺伝子へ任意の変異を導入できる。*pscA*, *pscA'* に異なる精製用タグ (His-tag と Strept-tag) を付加し、タンデム・アフィニティー精製により His-PscA/Strept-PscA 型 (*A/A'* 型) を分取することもできる。まず本研究では、構造解析に着手するために His-PscA/His-PscA 型反応中心を大量調製する。我々が 2010 年に英国グラスゴー大学・R. Cogdell 教授の下で行った共同研究では、好気条件下で microcrystal が得られた。嫌気条件下での結晶化を再度試みることで、緑色イオウ細菌反応中心の構造解析を押し進める。

(5) ヘリオバクテリア反応中心の分光測定

ヘリオバクテリア反応中心には光合成色素 (54 個の BChl *g*, 4 個の Bchl *g'*, 2 個の OH-Chl *a*, 2 個のカロテノイド) が対称的に配置されているのが特徴である。反応中心の色素間励起エネルギー移動および初期電荷分離形成までの反応過程を 100fs ポンプ・プローブ分光法による超高速分光により追跡し、エネルギー変換過程を解明する。

またこれまでヘリオバクテリア反応中心の 1 分子分光の報告例はない。これは標品調製の困難さに由来するが、極低温下では嫌氣的に扱うことが可能で標品も安定である。含まれる色素も対称的に配置されていて、測定データ取得後のシミュレーション解析には半分の色素数で十分である。この利点を生かし、極低温下での 1 分子分光を試みる。

4. 研究成果

(1) ヘリオバクテリア反応中心の結晶化・構造解析

ヘリオバクテリア反応中心のコアタンパクについては、ようやく空間群 *R*32 結晶 (結晶学的非対称) の高分解能解析 (分解能 2.28 Å) が終了し、キノン分子が片方 (R 側) (左/右を便宜上 L/R とする) の電子移動経路のみに存在することが明らかとなった (未発表)。2 つの構造が最終的に得られ (Form 1 と Form 2)、さらに Form 2 のキノン結合部位周辺には 2 つの conformers (立体構造異性体; molA と molB) が観察された。これらの結果は、現在、論文発表に向けて鋭意努力中である。

ヘリオバクテリア反応中心は電子供与体としてシトクロム *c* (PetJ)、末端電子受容体として F_A/F_B タンパク (PshB) をサブユニットとしてもつ複合体であるが、反応中心の可溶性・精製段階で容易に外れてしまうことが分かっている。そこで PshB および PetJ の大腸菌による大量発現系を構築し、X 線結晶構造解析に取り組んだ。PshB については良質な結晶が得られていないが、PetJ については分解能 1.25 Å の構造解析が終了した。

反応中心と PshB および PetJ サブユニットとの共結晶化が成功しなかったため、クライオ電子顕微鏡による複合体解析に向けたデータ収集を行った。電子顕微鏡画像を解析したところ、PetJ サブユニットとの会合体比率が極端に低いことが判明し、構造解析は成功しなかった。今後は観察条件を改良し、再度、クライオ電子顕微鏡による解析を行う予定である。

(2) 電子供与体 PetJ タンパク質とシトクロム *bcc* 複合体との相互作用解析

上記で述べたように PetJ の X 線結晶構造解析に成功したため、シトクロム *cc* との相互作用を NMR 法により解析していくことにした。シトクロム *cc* についても我々のグループで構造解析済みである。まず 15N ラベルした PetJ を調製後、PetJ を単独で測定したとき、酸化型、還元型で大きくシグナルが変化することが判明した。そこで 13C/15N ラベルした PetJ を調製後、立体構造上のアミノ酸帰属に必要な全データを取得することにした。現在、構造変化する領域の帰属を進めており、シトクロム *cc* との相互作用については次年度以降に解析予定である。

(3) ヘリオバクテリア反応中心のキノン (A₁) 結合部位周辺の分子環境解析

膜標品を用いて光誘起 FTIR 差スペクトルを測定したところ、 1420cm^{-1} 付近にキノール (QH_2) に由来する可能性のある信号の蓄積を検出した。 QH_2 由来の信号であるかどうかは、その再現性ととも に ^{13}C キノン置換によるシフトを確認する必要がある。また同様に膜標品を用いて $1200\text{-}1000\text{cm}^{-1}$ 付近に大きく変化する信号が観測されており、光照射によるキノン結合部位周辺の構造変化が検出されていると考えられた。このことに関しては、反応中心標品を準備し、光誘起 FTIR 差スペクトルを測定することにより確認する必要がある。また信号の帰属のためにはアミノ酸側鎖の選択的同位体置換 ($^{13}\text{C}[\text{Tyr}], ^{15}\text{N}[\text{Arg}]$) や重水 (D_2O) 置換、 ^{13}C キノンへの置換も必要に応じて行い、水素結合の強弱や解離性プロトンに起因する振動モードの変化を検出することで構造変化情報を抽出していく必要がある。当初はキノン (A_1) 結合部位周辺の分子環境を詳細に解析していく予定であったが、2020 年初頭からの新型コロナウイルス感染症拡大の影響もあり、期待していた研究の進展が得られなかった。次年度以降に再度、研究の立案から検討し直す予定である。

(4) 緑色イオウ細菌 *Cba. tepidum* 反応中心の X 線結晶構造解析

緑色イオウ細菌反応中心の結晶化を目指した標品調製

これまでコアタンパクに His タグを付加した反応中心複合体を可溶化後、Ni 樹脂によるアフィニティ精製を行っていた。しかしながらアフィニティ精製の途中で複合体を構成するサブユニット (FMO タンパク、PscB タンパク、PscD タンパクなど) が解離 (脱離) しやすいたことが問題であった。そこで結晶化用には均一な標品を調製する必要があり、これまでの精製方法の改良を行った。その結果、明所下の操作では構成サブユニットが脱離しやすいが、dim-light 下で精製することより、ほぼ脱離を防ぐことができた。またフラッシュ照射実験で活性を評価したところ、dim-light 下での精製標品では $\text{P800}^+\text{F}_\text{A}/\text{F}_\text{B}^-$ の電荷再結合に由来する半減期 100ms の減衰成分が約 3 倍に増大していた。高い活性を保持した標品を調製することに成功した。

また結晶化による X 線構造解析を目指していたところ、2020 年に中国のグループがクライオ電子顕微鏡による複合体解析を報告した。我々のグループにおいてもクライオ電子顕微鏡による解析を結晶化と共に進めていたが、中国のグループでは報告されていない電子供与体 PscC タンパク質 (シトクロム c_z) が観察されている。今後もデータ収集と精密化を進め、相違点を明確にして論文化の予定である。

緑色イオウ細菌反応中心の PscB タンパク ($\text{F}_\text{A}/\text{F}_\text{B}$ タンパク) の大量発現系構築と精製

pscB 遺伝子を大腸菌発現用の pET ベクターに組み込み、ISC 遺伝子群 (鉄硫黄クラスター形成に関与) との共発現系を構築した。アセトン処理によりクラスターを保持した PscB タンパクを水溶性画分に回収できたが、凝集しやすいたために最終精製標品を得ることができなかった。

(5) ヘリオバクテリア反応中心の分光測定

超高速分光による過渡吸収変化の測定

ヘリオバクテリア反応中心のサンプルに 10 mM ジチオナイトを加え、室温において初期電荷分離状態 ($\text{P800}^+\text{A}_0^-$) の形成過程までを調べた。 810 nm 励起後、4 つのスペクトル成分間 (B776, B787, B800, B312) でのエネルギー移動が 0.2 ps 以内で平衡化に達し、色素間の強い励起子相互作用の存在が示された。さらに DADS 解析からは、 20 ps で減衰する 816 nm のブリーチが観測され、電荷分離形成 ($\text{P800}^+\text{A}_0^-$) のトラッピング時間を示していると解釈された。最近の理論的解析に基づき、 816 nm のブリーチは P800 と Accessory BChl g との励起子カップリング、あるいは red-BChl gs に由来することが示唆された。

② 極低温下での 1 分子分光

ヘリオバクテリア反応中心には一次電子受容体 A_0 として、 $8^{\text{OH}}\text{-Chl } a$ が 2 分子存在する。極低温下 (6 K) において $\text{Chl } a\text{-A}_0$ の蛍光励起スペクトルを測定したところ、室温では 670 nm のシングルピークを示していたが、2 つのピークに分裂することが分かった。ヘリオバクテリア反応中心は完全対称 (C_2 対称) のホモダイマー型である。このことは、極低温下では分子の揺らぎが抑えられ、分子 1 個のレベルで観察すると heterogeneity を示すことを意味する。さらに photobleach による $\text{Chl } a\text{-A}_0$ の蛍光励起スペクトル変化から、両サブユニットに存在する色素間では互いにエネルギーのやり取りを行っていることも示唆された。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3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 Kojima Risa, Yamamoto Hayata, Azai Chihiro, Uragami Chiasa, Hashimoto Hideki, Kosumi Daisuke, Oh-oka Hirozo	4. 巻 401
2. 論文標題 Energy transfer and primary charge separation upon selective femtosecond excitation at 810 nm in the reaction center complex from <i>Heliobacterium modesticaldum</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Photochemistry and Photobiology A: Chemistry	6. 最初と最後の頁 112758 ~ 112758
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jphotochem.2020.112758	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 Oh-oka Hirozo, Harada Jiro, Azai Chihiro.	4. 巻 1
2. 論文標題 Green Bacteria: Energy Transfer and Electron Transport	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Reference Module in Life Sciences	6. 最初と最後の頁 1-19
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/B978-0-12-819460-7.00031-1	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 Kondo Toru, Mutoh Risa, Tabe Hiroaki, Kurisu Genji, Oh-Oka Hirozo, Fujiyoshi Satoru, Matsushita Michio	4. 巻 11
2. 論文標題 Cryogenic Single-Molecule Spectroscopy of the Primary Electron Acceptor in the Photosynthetic Reaction Center	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The Journal of Physical Chemistry Letters	6. 最初と最後の頁 3980 ~ 3986
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1021/acs.jpcllett.0c00891	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23件（うち招待講演 1件/うち国際学会 6件）

1. 発表者名 岸本拓、長岡孝浩、浅井智広、武藤梨沙、田中秀明、宮ノ入洋平、栗栖源嗣、大岡宏造
2. 発表標題 緑色硫黄細菌におけるRieske/cytb複合体の嫌氣的精製とc型シトクロムとの相互作用解析
3. 学会等名 第62回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2021年

1 . 発表者名 H. Kishimoto, T. Nagaoka, C. Azai, R. Mutoh, H. Tanaka, Y. Miyanoiri, G. Kurisu and H. Oh-oka
2 . 発表標題 Studies on interaction between Rieske/cytb complex and c-type cytochromes in strictly anaerobic photosynthetic green sulfur bacteria
3 . 学会等名 第58回日本生物物理学会年会
4 . 発表年 2020年

1 . 発表者名 R. Kojima, H. Yamamoto, C. Azai, C. Uragami, H. Hashimoto, D. Kosumi, H. Oh-oka
2 . 発表標題 Studies on excitation energy transfer and primary charge separation in the reaction center complex from <i>Heliobacterium modesticaldum</i>
3 . 学会等名 第58回日本生物物理学会年会
4 . 発表年 2020年

1 . 発表者名 R. Kojima, C. Azai, S. Ando, T. Nakaniwa, H. Tanaka, G. Kurisu, C. Uragami, H. Hashimoto, D. Kosumi, H. Oh-oka
2 . 発表標題 Time-resolved spectroscopy of electron transfer processes upon selective excitation in the reaction center complex from <i>Heliobacterium modesticaldum</i>
3 . 学会等名 International Conference on Artificial Photosynthesis 2019 (国際学会)
4 . 発表年 2019年

1 . 発表者名 T. Nakaniwa, R. Mutoh, K. Fushimi, T. Kondo, C. Azai, S. Itoh, T. Mizoguchi, H. Tamiaki, H. Tanaka, H. Oh-oka, G. Kurisu
2 . 発表標題 Structural Analysis of the homodimeric photosynthetic reaction center with bound quinone from <i>Heliobacterium modesticaldum</i>
3 . 学会等名 International Symposium on Diffraction Structural Biology 2019 (国際学会)
4 . 発表年 2019年

1 . 発表者名 T. Nakaniwa, R. Mutoh, K. Fushimi, T. Kondo, C. Azai, S. Itoh, T. Mizoguchi, H. Tamiaki, H. Tanaka, H. Oh-oka, G. Kurisu
2 . 発表標題 Structural Analysis of the homodimeric photosynthetic reaction center from <i>Heliobacterium modesticaldum</i>
3 . 学会等名 1st Japan-US Binational Seminar 2019 (国際学会)
4 . 発表年 2019年

1 . 発表者名 H. Kishimoto, T. Yamamoto, R. Mutoh, H. Tanaka, G. Kurisu, H. Oh-oka
2 . 発表標題 Structure-function relationships among the soluble domain of the Rieske protein and cytochromes in green sulfur bacteria
3 . 学会等名 1st Japan-US Binational Seminar 2019 (国際学会)
4 . 発表年 2019年

1 . 発表者名 H. Kishimoto, T. Nagaoka, C. Azai, R. Mutoh, H. Tanaka, Y. Miyanoiri, G. Kurisu and H. Oh-oka
2 . 発表標題 Isolation of the Rieske/cytochrome b complex from green sulfur bacteria and interaction of the Rieske protein with cytochrome c-556
3 . 学会等名 第57回日本生物物理学会年会
4 . 発表年 2019年

1 . 発表者名 K. Wada, C. Azai, T. Nakaniwa, G. Kurisu and H. Oh-oka
2 . 発表標題 Improved preparation of the reaction center complex from the green sulfur bacterium <i>Chlorobaculum tepidum</i>
3 . 学会等名 第57回日本生物物理学会年会
4 . 発表年 2019年

1. 発表者名 小島理沙、山元颯太、浅井智広、小澄大輔、大岡宏造
2. 発表標題 Heliobacterium modesticaldum光合成反応中心への選択励起における励起エネルギー移動および電子移動反応
3. 学会等名 第30回光物性研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 岸本拓、長岡孝浩、浅井智広、武藤梨沙、田中秀明、宮ノ入洋平、栗栖源嗣、大岡宏造
2. 発表標題 緑色硫黄細菌におけるRieske/cytb複合体の精製検討とcyt c-556との相互作用部位の同定
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 小島理沙、山元颯太、浅井智広、小澄大輔、大岡宏造
2. 発表標題 Heliobacterium modesticaldumの反応中心におけるエネルギーおよび電子移動機構の時間分解分光測定
3. 学会等名 第61回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 小島理沙、岸利華子、木村行宏、大岡宏造
2. 発表標題 ヘリオバクテリア膜の光駆動キノン還元反応をFTIR分光法により検出する試み
3. 学会等名 第9回日本光合成学会年会および公開シンポジウム
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 岸本拓、浅井智広、武藤梨沙、田中秀明、栗栖源嗣、大岡宏造
2. 発表標題 緑色硫黄細菌のRieske/cyt b型シトクロム複合体の可溶化・精製の試み
3. 学会等名 第9回日本光合成学会年会および公開シンポジウム
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 安藤俊介、仲庭哲津子、小島理沙、伏見こころ、田中秀明、大岡宏造、栗栖源嗣
2. 発表標題 ヘリオバクテリア由来タイプ1光合成反応中心の構造機能解析
3. 学会等名 第18回日本蛋白質科学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 H. Kishimoto, C. Azai, R. Mutoh, H. Tanaka, G. Kurisu and H. Oh-oka
2. 発表標題 Solubilization and purification of the Rieske/cytochrome b complex in green sulfur bacteria
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 T. Kondo, C. Azai, S. Itoh and H. Oh-oka
2. 発表標題 The orientation of menaquinone in the heliobacterial reaction center analyzed with the EPR spectroscopy
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 T. Nakaniwa, R. Mutoh, K. Fushimi, A. Yasuda, T. Mizoguchi, H. Tamiaki, C. Azai, H. Tanaka, S. Itoh, H. Oh-oka and G. Kurisu
2. 発表標題 X-ray structure of the type-I reaction center from <i>Heliobacterium modesticaldum</i> at 3.2 angstrom
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 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 多孔質ガラス板にcyt c6/光化学系 I/白金ナノ粒子複合体を固定化した光誘起水素発生実験
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 伏見こころ, 仲庭哲津子, 武藤梨沙, 安田亜矢, 溝口正, 民秋均, 浅井智広, 田中秀明, 伊藤繁, 大岡宏造, 栗栖源嗣
2. 発表標題 ヘリオバクテリアが持つタイプ1型光合成反応中心のX線結晶構造解析
3. 学会等名 日本結晶学会2018年度年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 H. Oh-oka, T. Kondo, C. Azai, T. Nakaniwa, H. Tanaka, G. Kurisu and S. Itoh
2. 発表標題 Menaquinone (MQ) in the reaction center of <i>Heliobacterium modesticaldum</i> studied by ESP-EPR signal of P800+MQ-: its implication in the 3D structure
3. 学会等名 16th International Symposium on Phototrophic Prokaryotes (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 H. Oh-oka, T. Kondo, C. Azai, S. Itoh, T. Nakaniwa, H. Tanaka, G. Kurisu
2. 発表標題 The electron acceptor menaquinone (MQ) in heliobacterial type-1 reaction center: the detection of the ESP-EPR signal of P800+MQ ⁻ state and its interpretation in the 3D structure
3. 学会等名 2018 International Symposium of Innovative Research and Graduate Education in Biomedical Sciences (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 岸本拓、浅井智広、武藤梨沙、田中秀明、宮ノ入洋平、栗栖源嗣、大岡宏造
2. 発表標題 緑色硫黄細菌のRieske/cytb複合体とc型シトクロムの相互作用解析
3. 学会等名 第60回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 岸本拓、大岡宏造 (分担執筆)	4. 発行年 2020年
2. 出版社 株式会社エヌ・ティー・エス	5. 総ページ数 -
3. 書名 膜タンパク質工学ハンドブック 第3編 第7章「光合成電子伝達鎖における膜結合型シトクロム」	

1. 著者名 岸本拓、大岡宏造 (分担執筆)	4. 発行年 2019年
2. 出版社 株式会社エヌ・ティー・エス	5. 総ページ数 -
3. 書名 膜タンパク質工学ハンドブック「光合成電子伝達鎖における膜結合型シトクロムc」	

〔産業財産権〕

〔その他〕

光合成反応の分子機構

<http://www.bio.sci.osaka-u.ac.jp/~ohoka/index.html>

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 分 担 者	熊崎 茂一 (Kumazaki Shigeichi) (40293401)	京都大学・理学研究科・准教授 (14301)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------