

令和 5 年 6 月 9 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19H02674

研究課題名(和文) 光合成水分解反応におけるエネルギー論：分光電気化学計測による実験的解明

研究課題名(英文) Energetics of the water oxidation reaction in photosynthesis: Elucidation by spectroelectrochemistry

研究代表者

加藤 祐樹 (Kato, Yuki)

名古屋大学・理学研究科・講師

研究者番号：10376634

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 10,200,000円

研究成果の概要(和文)：本研究課題では、光合成反応のうち最大の謎とされている水分解・酸素発生反応におけるエネルギー論(エナジェティクス)の解明を目的に、水分解の反応部位であるマンガンクラスターや関連する電子伝達分子の酸化還元電位 E_m の実測に取り組んだ。フーリエ変換赤外(FTIR)分光電気化学計測法を活用することにより、 E_m を実測し光化学系II内における水分解および電子伝達機構における物理化学的な知見を新たに得て、反応機構の実態を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究課題の成果によって、光合成における水分解及び電子伝達反応のエネルギー論が明らかにされ、反応機構に関して多くの知見が得られた。天然の光合成の反応メカニズムは、人工光合成の実用化の上で有用な手本となるものであり、エネルギー問題・環境問題の解決につながる研究となりうるものである。本研究課題で得られた知見は、人工光合成の実用化に対して物理化学的側面から有用な情報となりうるものであり、学術的意義のみならず、社会的にも意義があるものと考えられる。

研究成果の概要(英文)：In this research project, redox potentials of the Mn cluster and cofactors on the electron transfer chain in photosystem II were investigated to elucidate the energetics of the water oxidation and oxygen evolving reactions. By applying fourier transform infrared (FTIR) spectroscopy combined with electrochemistry, redox potentials of the relating cofactors were directly measured, and then on the basis of the obtained potential values, the factors affecting the energetics of the electron transfer in PSII was revealed. Furthermore, the mechanism of the electron transfer was also clarified.

研究分野：生物物理化学

キーワード：光合成 赤外分光 酸化還元電位 電子伝達反応 水分解反応

1. 研究開始当初の背景

光合成における水分解・酸素発生反応は、光化学系 II 蛋白質複合体に結合したマンガクラスターとよばれる機能分子が担う。マンガクラスターは 4 つのマンガニオンと 1 つのカルシウムイオンから構成され、近年 X 線結晶構造解析により、高い分解能で構造が明らかにされている。光化学系 II が捕集する光エネルギーにより一次電子供与体 P680 が光励起され、生じる P680^{*}の酸化力により、マンガクラスターは駆動する。1 光子の照射ごとにマンガンの酸化やプロトン放出が起き、5 つの(S₀~S₄と呼ばれる)中間状態を経て、2 分子の水が酸化され 1 分子の酸素が生じる(S 状態サイクル)。報告された構造は暗所で安定な S₁状態と考えられ、今後さらに、各 S 状態の構造や基質水分子の位置決定などを通じて、動作機構の解明が進むと期待される。しかし、依然として光合成の水分解には反応機構だけでなく多くの謎が残されており、その一つが反応のエネルギー論(エナジエティクス)である。

物理化学的な観点からすると、マンガクラスターの酸化還元電位 E_m や各 S 状態遷移に伴う自由エネルギー変化など、水分解反応におけるエネルギー論は全くの推測に留まる。特にマンガクラスターの E_m は未だ誰も実測できていないからである。一連の電子伝達系は各機能分子の E_m と自由エネルギー差 ΔG ($\Delta E_m \times$ 素電荷)を基に描像できるが、光化学系 II においては、マンガクラスターを含め P680 や酸化還元活性のあるチロシン残基 Y_Z など高い電位領域にある E_m は実測できていない。光励起した P680^{*}から電子を受け取るフェオフィチン(Pheo)や後続の第一キノ Q_A など実測可能な E_m を基に、速度論的な解析から見積もられた ΔG を当てはめて推測されてきたのである。

申請者は、このような状況も踏まえ、光合成電子伝達におけるエネルギー論を明らかにすべく、分光電気化学法を駆使して光化学系 I・II 機能分子の E_m の高精度計測に取り組んできた。可視紫外吸収分光法や蛍光分光法を用いた電気化学計測により Pheo や Q_A の E_m 計測を行った。さらに最近では、赤外分光法を電気化学計測に適用することにより、これまで全く報告例がなかった第二キノ Q_B の E_m 計測に初めて成功し(*Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 2016)、光化学系 II 電子受容側におけるエネルギー論の全容を明らかにしつつある。こうした計測手法は電子供与側にも有効だと考えられ、さらに計測技術を発展させることにより、水分解・酸素発生反応におけるエネルギー論(エナジエティクス)の解明に取り組むことができる状況にあった。

2. 研究の目的

本研究課題では、光合成反応のうち最大の謎とされている水分解・酸素発生反応におけるエネルギー論(エナジエティクス)の解明を目的に、水分解の反応部位であるマンガクラスターや関連する電子伝達分子の酸化還元電位 E_m の実測に取り組んだ。フーリエ変換赤外(FTIR)分光法を用いた分光電気化学計測技術を駆使して、天然の水分解反応部位の作動電位を物理化学的に解析した。その結果得られた E_m の実測値を基に、水分解反応におけるエネルギー論を明らかにすることが本研究の最終的な目的である。

3. 研究の方法

PSII 蛋白質複合体は、好熱性シアノバクテリアの細胞、あるいはホウレンソウを材料として、遠心分離・クロマトグラフィーなどにより分画・精製して得られものを実験試料として用いた。これらの PSII サンプルを、電子メディエーターや支持電解質を加えた pH 6.5 の緩衝溶液に懸濁して試料溶液とした。この溶液を、厚さ 6 μm の金メッシュ電極を用いた薄層電解セルに封入して、ポテンショスタットを用いて電位を制御しながら光誘起 FTIR 差スペクトル測定を行った。

4. 研究成果

PSII 蛋白質複合体を用いた FTIR 分光電気化学計測により、以下の成果が得られた。また、これらの研究を通じて、マンガクラスターの E_m について新たな知見を得た。

(1) マングクラスターの状態と Q_A の E_m 相関

PSII では、光誘起電荷分離・電子移動反応により、水分解触媒サイトである Mn クラスターから第一キノ電子受容体 Q_A と第二キノ Q_B へ電子が順次伝達される。これまで、 $E_m(Q_A^-/Q_A)$ の値は通常 -100 mV vs. SHE であるのに対し、Mn クラスターが損傷すると、150 mV ほどプラスにシフトすることが見出されている。一方、Mn クラスターが損傷した場合に Q_B の E_m はほとんどシフトしないことを最近我々は明らかにした。したがって、この $E_m(Q_A^-/Q_A)$ のシフトによって、 Q_A から Q_B への電子伝達の抑制が想定されるが、これまではこの抑制が水分解を担う Mn クラスターが損傷した際の防御機構として働くと考えられてきた。しかし、過去の $E_m(Q_A^-/Q_A)$ 計測では、 Q_A の酸化還元状態を間接的に蛍光法で観測されており、この手法では Q_A の酸化還元状態のみを必ずしも反映しているとはいえず、 Q_A の E_m が正確に得られていない可能性がある。そこで、FTIR 分光電気化学計測により Q_A の E_m を再評価したところ、未処理の PSII における

$E_m(Q_A^-/Q_A)$ は-128 mV と決定された一方で、Mn 除去した PSII では-138 mV と決定され、従来の結果とは異なり、Mn 除去をしても $E_m(Q_A^-/Q_A)$ はほとんど変化しないことが示された(図 1)。そこで、FTIR 法の測定条件では従来みられてきた $E_m(Q_A^-/Q_A)$ のシフトが起きていないことも考えられるため、同条件で蛍光法を用いた分光電気化学測定を行った。その結果、蛍光強度をネルンストプロットにより解析すると(図 1)、未処理の場合では FTIR の結果と同様であるのに対し、Mn 除去した場合には E_m を+8 mV とする電位依存性が観測され、従来の結果をおおよそ再現することが確認された。

以上の結果から、従来の蛍光法による $E_m(Q_A^-/Q_A)$ 計測は、未処理の PSII に対しては問題がないと考えられるが、Mn 除去した PSII に対して行くと、 $E_m(Q_A^-/Q_A)$ がシフトしたような結果を導いてしまう問題があることが明らかとなった。したがって、PSII において Mn クラスターの状態に $E_m(Q_A^-/Q_A)$ が変動することはなく、それゆえ $E_m(Q_A^-/Q_A)$ のシフトによる防御機構は存在しないことを明らかにした(Kato et al., *Biochim. Biophys. Acta*, 2019)。

(2) PSII における構造的損傷が Q_A の E_m に及ぼす影響

上記(1)の結果を基に、PSII における Mn クラスター損傷以外の構造的損傷が $E_m(Q_A^-/Q_A)$ に及ぼす影響を調べた。具体的には、(i) $Q_A \cdot Q_B$ 間に存在する非ヘム鉄の配位子である炭酸水素イオンをギ酸イオンに置換する、(ii) 電子伝達阻害剤として知られる DCMU あるいはプロモキシニルを Q_B サイトに結合させる、という 2 つのストロマ側における損傷と、(iii) Mn クラスター近傍に存在する表在性タンパク質(PsbP, PsbQ および PsbO)を除去する、というルーメン側の損傷による影響を調べた。

図 2 に FTIR 分光電気化学測定の一例として、炭酸水素イオン - ギ酸イオン置換が $E_m(Q_A^-/Q_A)$ に及ぼす影響を調べた結果を示す。1478 および 1719 cm^{-1} のピーク強度(図 2A, B)をネルンストプロットにより解析して $E_m(Q_A^-/Q_A)$ を決定した(図 2C)。未処理の PSII では $E_m(Q_A^-/Q_A)$ は -161 ± 2 mV であるのに対して、ギ酸イオン置換により -108 ± 1 mV と 53 mV プラス側にシフトすることが示され、過去に蛍光法で得られた結果とほぼよく一致した。

次に DCMU あるいはプロモキシニルの Q_B サイトへの結合が $E_m(Q_A^-/Q_A)$ に及ぼす影響を調べると、25~28 mV の差異が生じることが見出された。この電子伝達阻害剤の影響についても、過去に蛍光法で調べられて 100 mV ほどの差異があるとされていたが、本結果はその 1/3 以下であった。そこで、 E_m 測定だけでなく、 Q_A^- の逆電子移動の反応速度を FTIR 差スペクトルの時間変化から解析して $E_m(Q_A^-/Q_A)$ の差異を検証すると、30 mV 程度と本研究の E_m 測定を支持する結果が得られた。

表在性タンパク質を除去した影響については、PsbP と PsbQ の 2 つを除去すると $E_m(Q_A^-/Q_A)$ は 14 mV 程度、PsbO まで除去すると 20 mV 程度マイナス側にシフトすることが分かった。表在性タンパク質の役割としては、PSII の形成過程において、反応中心タンパク質に Mn クラスターが構築されたのちに、表在性タンパク質が結合して Mn クラスターを安定化していることが知られる。本結果より、表在性タンパク質はこうしたルーメン側における役割だけでなく、結合することにより $E_m(Q_A^-/Q_A)$ をプラス側にシフトさせて、ストロマ側の電子伝達反応を制御する役割があるものと考えられる(Kato and Noguchi, *Biochemistry*, 2021)。

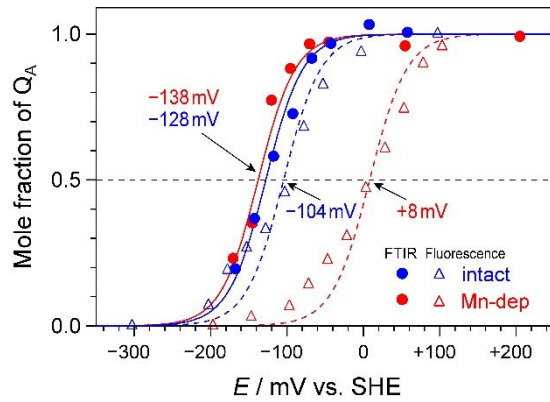


図 1. Nernst plots of the redox reactions of Q_A in intact (blue) and Mn-depleted (red) PSII based on FTIR (●) and fluorescence (Δ) data.

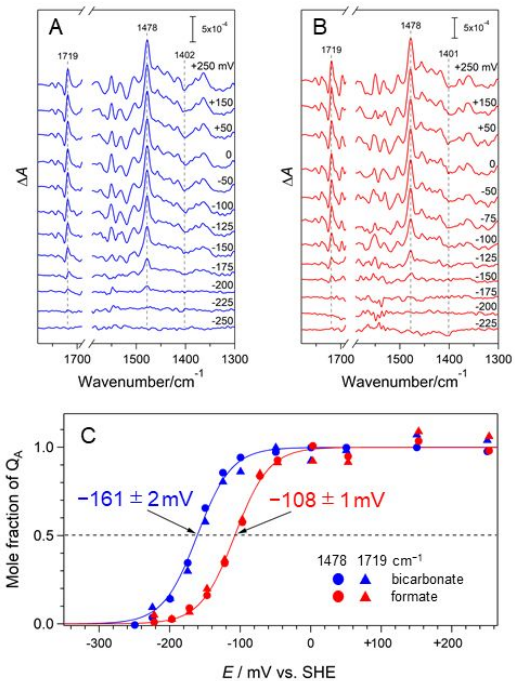


図 2. 未処理の PSII(A)とギ酸イオン置換した PSII(B)の様々な電位における光誘起 FTIR 差スペクトル、およびネルンストプロット(C).

(3) PSII における非ヘム鉄の E_m の pH 依存性

PSII 内では光エネルギーを用いて Mn クラスタにおいて水が酸化され、引き抜かれた電子が 2 つのプラストキノン分子 Q_A 及び Q_B に伝達される。この Q_A 、 Q_B の間には非ヘム鉄が存在し、その酸化還元電位(E_m)は pH 7.0 において +400 mV(vs. SHE)であり、およそ -60 mV/pH の pH 依存性を示すことが知られている。しかし、この E_m の pH 依存性の要因は明らかになっていない。そこで、非ヘム鉄の E_m の pH 依存性の発現機構を解明するため、全反射フーリエ変換赤外(ATR-FTIR)分光電気化学法を用いて広範な pH 領域で非ヘム鉄の E_m を測定し、 Fe^{2+}/Fe^{3+} FTIR 差スペクトルの pH 依存性を解析することによって、反応に関わるアミノ酸残基の pK_a を調べた。

PSII 膜標品を用いて、pH 5.0~7.5 の範囲において様々な電位で非ヘム鉄の Fe^{2+}/Fe^{3+} FTIR 差スペクトルを測定し非ヘム鉄の E_m を決定した(図 3 赤点)。その結果、測定した pH 領域において E_m は直線的に変化し、その傾きは -58 mV/pH であった(図 3 点線)。また、差スペクトルの pH 依存性を詳細に調べると、His の CN 伸縮振動領域と、カルボキシ基の COO⁻ 対称及び逆対称伸縮振動並びに COOH の C=O 伸縮振動領域のバンドが大きく pH に依存することが観測された。カルボキシ基のバンドはブロードになっていたことから、複数のカルボキシ基が pH の低下に伴ってプロトン化しているものと考えられる。非ヘム鉄の周辺には Glu のクラスターがあり、カルボキシ基に起因するバンドは、この Glu のクラスターに由来すると考えられる。差スペクトルの pH 依存性の解析により、His は非ヘム鉄が三価の状態で $pK_a = 5.7$ 、Glu は非ヘム鉄が二価の状態 $pK_a = 5.5$ であると算出された。このことから、pH が高い領域では Glu、pH が低い領域では His が非ヘム鉄の反応に関係していると考えられる。上記 2 つの pK_a の値を用いると E_m の pH 依存性は図 2 黒線のようになったことから、この 2 つの近い pK_a をもつ His と Glu が非ヘム鉄の E_m が示す pH 依存性の要因であると結論された(Kato et al., *Biochemistry*, 2020, 2021)。

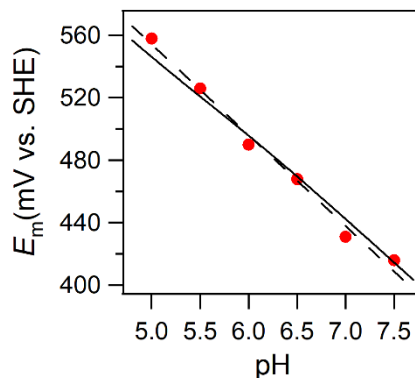


図3. 非ヘム鉄の E_m のpH依存性：点線は最小二乗近似による直線、実線は2つの pK_a の値を用いて計算された E_m の理論曲線。

(4) PSII 微結晶におけるマンガンクラスターによる水分解反応の赤外分光解析

光合成において水分解・酸素発生反応は、PSII のマンガンクラスターにおける光駆動サイクル(S 状態サイクル)によって進行する。この水分解反応の機構を解明する上で構造情報は重要な基盤となるが、近年では PSII 微結晶を用いた連続フェムト秒結晶構造解析により、暗中で最も安定な S_1 状態だけでなく高次中間状態の構造が調べられている。その際に、PSII 微結晶において溶液試料と同様に水分解反応が駆動するのか、また結晶中の構造は溶液中の構造と同じなのか、新たな課題となっている。そこで、本研究では、PSII 微結晶に対して FTIR 測定を行い、水分解反応の解析を行った。

PSII の微結晶および溶液試料に閃光を照射して得られた ATR-FTIR 差スペクトルを図 4 に示す。溶液試料で得られた 1 閃光照射ごとの差スペクトルは、それぞれ S_1 、 S_2 、 S_2 、 S_3 、 S_3 、 S_0 、 S_0 、 S_1 遷移に伴うマンガンクラスター周辺の構造変化を示している。それに対して、PSII 微結晶では第 2 閃光以降の差スペクトルの大きさは小さくなっているものの、ほぼ同形状の差スペクトルが得られた。したがって、PSII 微結晶において各中間状態の構造は溶液試料の場合と同様であることが示された。また、溶液試料のスペクトルを用いて PSII 微結晶のスペクトルを解析し、遷移効率を調べたところ、溶液試料ではいずれの遷移も 0.9 程度の効率であるのに対して、微結晶試料中における S_1 、 S_2 および S_0 、 S_1 遷移では 0.8 を超えた比較的高い効率を維持していることが分かった。しかし、結晶試料中の S_2 、 S_3 、 S_3 、 S_0 遷移における効率はそれぞれ 0.65、0.58 と低下していることが分かった。効率が低下した遷移では水分子が挿入することが知られていることから、PSII 微結晶中では水分子の移動が制約されていると考えられる。

顕微赤外分光測定の際には、顕微鏡ステージを動かして測定する PSII 微結晶一つを選定し、ナイフエッジアパーチャーにより測定領域を決定したのち、

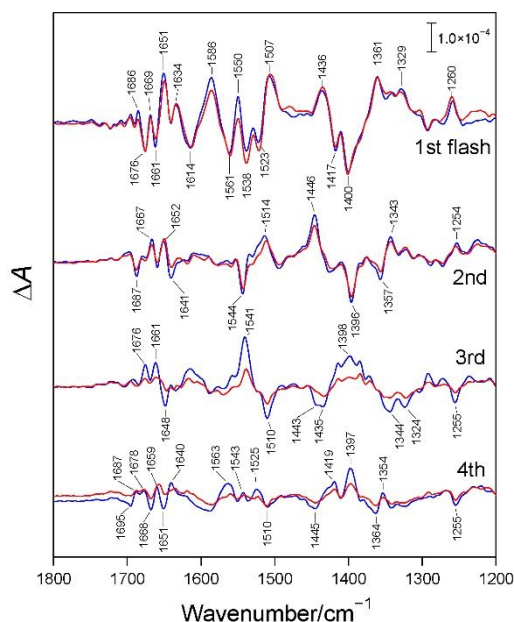


図 4. ATR 法により PSII 微結晶(赤)と溶液試料(青)を用いて測定した光誘起 FTIR 差スペクトル

閃光照射による FTIR 差スペクトルを測定した。図 5 に測定に用いた PSII 微結晶の画像一例を示すが、この手法では測定領域を赤外光が透過する際の吸収スペクトルを測定することにより結晶内部の反応を調べることができる。単一 PSII 微結晶を用いて FTIR 差スペクトル測定を行ったところ、SN はやや低いものの、4 周期振動を示す FTIR 差スペクトルが観測された。したがって、ATR 法では測定領域が PSII 微結晶の表面付近に限られるが、顕微赤外分光測定の結果から、PSII 結晶内部においても、水分解反応は比較的高い遷移効率で進んでおり、各中間状態の構造は溶液試料の場合と同様であるものと考えられる(Kato et al., *J. Phys. Chem. B*, 2020)。

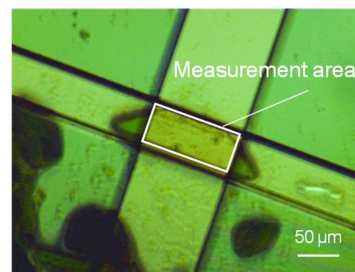


図 5. 顕微赤外分光測定に用いた単一 PSII 微結晶の写真

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 8件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Y. Kato, T. Noguchi	4. 巻 152
2. 論文標題 Redox properties and regulatory mechanism of the iron-quinone electron acceptor in photosystem II as revealed by FTIR spectroelectrochemistry	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Photosynth. Res.	6. 最初と最後の頁 135-151
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11120-021-00894-4	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 Y. Kato, T. Noguchi	4. 巻 60
2. 論文標題 Effects of Stromal and Luminal Side Perturbations on the Redox Potential of the Primary Quinone Electron Acceptor QA in Photosystem II	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Biochemistry	6. 最初と最後の頁 3697 ~ 3706
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1021/acs.biochem.1c00624	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 T. Tokano, Y. Kato, S. Sugiyama, T. Uchihashi, T. Noguchi	4. 巻 124
2. 論文標題 Structural Dynamics of a Protein Domain Relevant to the Water-Oxidizing Complex in Photosystem II as Visualized by High-Speed Atomic Force Microscopy	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 J. Phys. Chem. B	6. 最初と最後の頁 5847 ~ 5857
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1021/acs.jpcc.0c03892	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 M. Kimura, Y. Kato, T. Noguchi	4. 巻 59
2. 論文標題 Protonation State of a Key Histidine Ligand in the Iron-Quinone Complex of Photosystem II as Revealed by Light-Induced ATR-FTIR Spectroscopy	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Biochemistry	6. 最初と最後の頁 4336 ~ 4343
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1021/acs.biochem.0c00810	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 Y. Kato, H. Watanabe, T. Noguchi	4. 巻 60
2. 論文標題 ATR-FTIR Spectroelectrochemical Study on the Mechanism of the pH Dependence of the Redox Potential of the Non-Heme Iron in Photosystem II	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Biochemistry	6. 最初と最後の頁 2170 ~ 2178
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1021/acs.biochem.1c00341	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 Y. Kato, A. Ohira, R. Nagao, T. Noguchi	4. 巻 1860
2. 論文標題 Does the water-oxidizing Mn ₄ CaO ₅ cluster regulate the redox potential of the primary quinone electron acceptor QA in photosystem II? A study by Fourier transform infrared spectroelectrochemistry	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Biochim. Biophys. Acta	6. 最初と最後の頁 148082
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbabi.2019.148082	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 Y. Kato, S. Haniu, Y. Nakajima, F. Akita, J.-R. Shen, and T. Noguchi	4. 巻 124
2. 論文標題 FTIR Microspectroscopic analysis of the water oxidation reaction in a single photosystem II microcrystal	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 J. Phys. Chem. B	6. 最初と最後の頁 121-127
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1021/acs.jpcc.9b10154	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 K. Kawahara, N. Inoue-Kashino, K. Namie, Y. Kato, T. Tomo, Y. Shibata, Y. Kashino, and T. Noguchi	4. 巻 9
2. 論文標題 A gold nanoparticle conjugate with photosystem I and photosystem II for development of a biohybrid water-splitting photocatalyst	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Biomed. Spectrosc. Imaging	6. 最初と最後の頁 73 ~ 81
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3233/BSI-200200	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

〔学会発表〕 計20件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 加藤祐樹, 野口 巧
2. 発表標題 光化学系IIにおいて第一キノンQAの酸化還元電位はストロマおよびルーメン側の構造的摂動により変動する
3. 学会等名 第29回光合成セミナー
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 加藤祐樹, 野口 巧
2. 発表標題 光合成光化学系IIにおけるストロマおよびルーメン側の構造的摂動が第一キノンQAの酸化還元電位に及ぼす影響
3. 学会等名 第48回生体分子科学討論会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 加藤祐樹, 野口 巧
2. 発表標題 光化学系IIにおける構造的摂動が第一キノン電子受容体QAの酸化還元電位に及ぼす影響：FTIR分光電気化学法による解析
3. 学会等名 2022年電気化学秋季大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 加藤祐樹, 野口 巧
2. 発表標題 光化学系IIにおけるストロマおよびルーメン側における摂動が第一キノン電子受容体QAの酸化還元電位に及ぼす影響
3. 学会等名 第60回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 加藤祐樹, 岩銅壮平, 政本彩帆, 三野広幸, 野口巧
2. 発表標題 光化学系IIにおけるチロシンDの酸化還元電位の評価
3. 学会等名 第64回日本植物生理学会年会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 加藤祐樹, 岩銅壮平, 政本彩帆, 三野広幸, 野口巧
2. 発表標題 分光電気化学法による光化学系IIチロシンDの酸化還元電位の評価
3. 学会等名 令和4年度生物物理中部支部講演会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Yuki Kato, Hiroki Watanabe, Takumi Noguchi
2. 発表標題 FTIR spectroelectrochemical study on the mechanism of the pH dependence of the redox potential of the non-heme iron in photosystem II
3. 学会等名 第58回生物物理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 伊藤帆奈美、加藤祐樹、野口巧
2. 発表標題 Time-resolved infrared detection of electron transfer between quinone electron acceptors QA and QB in photosystem II
3. 学会等名 第58回生物物理学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 戸叶貴也、加藤祐樹、杉山翔吾、野口巧、内橋貴之
2. 発表標題 高速原子間力顕微鏡を用いた光化学系IIの動態観察
3. 学会等名 日本生体エネルギー研究会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 加藤祐樹、野口巧
2. 発表標題 Effects of herbicide and formate on the redox potential of the primary quinone QA in photosystem II
3. 学会等名 日本植物生理学会第76回年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 加藤祐樹、野口 巧
2. 発表標題 光化学系IIにおける除草剤およびギ酸イオンが第一キノンQAの酸化還元電位に及ぼす影響
3. 学会等名 第11回日本光合成学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 加藤祐樹、秋田総理、中島芳樹、埴生悟史、菅倫寛、梅名泰史、沈建仁、野口巧
2. 発表標題 光化学系II 微結晶における水分解反応の赤外分光解析
3. 学会等名 第47回生体分子科学討論会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 伊藤帆奈美、加藤祐樹、野口巧
2. 発表標題 光化学系 II における第二キノン電子受容体QBへの2段階プロトン移動の時間分解赤外分光検出
3. 学会等名 第59回日本生物物理学会年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 加藤祐樹, 野口巧
2. 発表標題 光化学系 II におけるストロマおよびルーメン側における摂動が第一キノンQAの酸化還元電位に及ぼす影響
3. 学会等名 生物物理中部支部講演会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 加藤祐樹, 埴生悟史, 中島芳樹, 秋田総理, 沈 建仁, 野口 巧
2. 発表標題 顕微赤外分光法による光化学系IIの単一微結晶における水分解反応の解析
3. 学会等名 第10回日本光合成学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yuki Kato, Fusamichi Akita, Yoshiki Nakajima, Satoshi Haniu, Michihiro Suga, Yasufumi Umena, Jian-Ren Shen, Takumi Noguchi
2. 発表標題 FTIR study on the water oxidation reaction in photosystem II microcrystals
3. 学会等名 10th International Conference Photosynthesis and Hydrogen Energy Research for Sustainability -2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yuki Kato, Satoshi Haniu, Yoshiki Nakajima, Fusamichi Akita, Jian-Ren Shen, Takumi Noguchi
2. 発表標題 Infrared microspectroscopic study on the water oxidation in a single photosystem II microcrystal
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 Takaya Tokano, Yuki Kato, Syogo Sugiyama, Takumi Noguchi, Takayuki Uchihashi
2. 発表標題 Dynamics of photosystem II protein complexes as observed by high speed atomic force microscopy
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 Yuki Kato, Satoshi Haniu, Yoshiki Nakajima, Fusamichi Akita, Jian-Ren Shen, Takumi Noguchi
2. 発表標題 FTIR microspectroscopic study on the water oxidation in a single photosystem II microcrystal
3. 学会等名 3rd International Solar Fuels Conference (ISF-3) International Conference on Artificial Photosynthesis-2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 加藤祐樹, 埴生悟史, 中島芳樹, 秋田総理, 沈 建仁, 野口 巧
2. 発表標題 顕微赤外分光法を用いた光合成光化学系IIの単一微結晶における水分解反応の解析
3. 学会等名 日本物理学会第75回年次大会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

名古屋大学大学院理学研究科 光生体エネルギー研究室ホームページ
<https://www.bio.phys.nagoya-u.ac.jp/>

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
--	---------------------------	-----------------------	----

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
---------	---------