

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年 6月 5日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2009～2011

課題番号：21370070

研究課題名（和文）

ロドプシン群の構造と機能分化

研究課題名（英文）

Structural and functional divergence of rhodopsin super-family

研究代表者

神山 勉 (Tsutomu Kouyama)

名古屋大学・理学研究科・教授

研究者番号：30170210

研究成果の概要（和文）：

(1) 膜融合法によるロドプシン群蛋白質の結晶化

- ① 好アルカリ性好塩菌の光駆動塩素イオンポンプであるハロロドプシンの結晶を作製し、その立体構造を2.0 Åの分解能で求めた。
- ② 高熱性好塩菌の光駆動プロトンポンプであるデルタロドプシンの結晶を作製し、その立体構造を2.7Åの分解能で求めた。

(2) 光駆動プロトンポンプの構造機能解析：

- ① バクテリオロドプシンのM中間体の構造のpH依存性を調べ、プロトン放出基の実体を明らかにした。
- ② バクテリオロドプシンのL93A変異体を用いて、O中間体の形成に伴う構造変化を2.3 Åの分解能で明らかにした。

(3) 光駆動塩素イオンポンプの構造機能解析：

- ① ハロロドプシンの塩素イオン非結合状態の構造を求め、塩素イオンが陰イオン結合部位から排出される様子を明らかにした。
- ② 弱酸性陰イオン（アザイド）の結合したハロロドプシンのM中間体の構造を求め、Fヘリックスが光反応に伴い大きく変形することを明らかにした。
- ③ ハロロドプシンのヘリックスBとCをつなぐループの一部を欠失した変異体では、光反応は膜電位に依存せず、塩素イオンの取りこみが素早くなることを見出した。

(4) 無脊椎動物系ロドプシンの構造機能解析：

- ① イカロドプシンのバソ中間体およびイソ中間体の構造を求め、反応初期過程の様子を明らかにした。
- ③ タコロドプシンの光反応に伴う高次構造の変化の様子をX線小角散乱法を用いて明らかにした。

研究成果の概要（英文）：

(1) Crystallization of retinal proteins by the membrane fusion method:

- ① The chloride ion pump from *Natoronomonas pharaonis*, pharaonis halorhodopsin (pHR), was crystallized, and its structure was determined at 2.0 Å resolution.
- ② Deltarhodopsin (dR3), a light-driven proton pump found in the cell membrane of *Haloterrigena thermotolerans*, was crystallized, and its structure was determined at 2.7 Å resolution.

(2) Structural analyses of the photoreaction intermediates of bacteriorhodopsin:

- ① The structure of the M intermediate was determined at various pH levels. It was shown that the formation of M intermediate at neutral pH is accompanied by a complete destruction of the paired structure of two glutamates in the proton release channel, while this destruction is incomplete at a weakly acidic pH.

- ② Using the Leu93-to-Ala mutant (BR\_L93A) of bacteriorhodopsin, the structure of the O intermediate was determined at 2.3 Å resolution.
- (3) Structural analyses of the light-driven chloride ion pump (pHR):
- ① The crystal structures of the O-like blue form and the yellow anion-depleted form of pHR were determined at 1.8 – 2.0 Å resolutions. The result allowed us to elucidate the mechanism by which the chloride ion is removed from the active site near the protonated Schiff base of retinal.
- ② The crystal structure of an M-like intermediate of the pHR-azide complex was determined at 2.3 Å resolution. It is shown that the cytoplasmic half of helix F undergoes a large structural change during the proton pumping cycle.
- ③ A mutant of pHR (pHR\_ΔBC) in which a long loop between transmembrane helices B and C was partially deleted was expressed in *E. coli*. It was shown that the photocycle of pHR\_ΔBC is not influenced by the membrane potential, while the uptake process of chloride ion is much faster than observed in the wild-type pHR.
- (4) Structural analyses of squid rhodopsin
- ① The primary photochemical reaction intermediate (Baso) of squid rhodopsin was determined at 2.7 Å resolution.
- ② Light-induced structural changes in octopus rhodopsin (oRh) were investigated by small-angle X-ray scattering method.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	6,500,000	1,950,000	8,450,000
2010年度	4,100,000	1,230,000	5,330,000
2011年度	4,100,000	1,230,000	5,330,000
総計	14,700,000	4,410,000	19,110,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生物科学・生物物理学

キーワード：結晶構造解析、ロドプシン、プロトンポンプ、ハロロドプシン、視物質、古細菌

## 1. 研究開始当初の背景

研究代表者らは、ロドプシン群タンパク質の静的な構造を求めるとともに、「4次元」構造解析に挑戦してきた。具体的には、光照射により惹起されるタンパク質の構造変化、pH変化に対する応答、あるいは、生物進化の過程におけるタンパク質の構造変化について調べてきた。バクテリオロドプシンなど光駆動プロトンポンプについての一連の研究成果を基に、プロトン輸送は水分子輸送とカップルして起こる、とする「プロトン/水分子・対輸送体説」を提唱した。さらに、アーキロドプシンとの構造比較から、タンパク質内の空隙の形態変化に着目することも「タンパク質の働く仕組み」を理解するには不可欠であるとの認識に至った。これらの構造解析から導き出された概念（空隙の形態変化→水分子の移動→機能発現）の普遍性を調べるため、光駆動イオンポンプおよび光情報レセプターとして働くロドプシン群の構造解析に取り組み、塩素イオンポンプであるファラオニス・ハロロドプシン (pHR) については、2.5 Å分

解能の立体構造を求め、プロトン輸送体との構造類似性を根拠にして「pHR=塩酸/プロトン・対輸送体」という仮説を導いた。視物質イカ・ロドプシンについても2.5 Å分解能の構造決定を行い、レチナール結合部位とGタンパク質結合部位とを結ぶ膜貫通ヘリックス間の空隙に水分子クラスターが存在することを明らかにし、ロドプシン群の機能発現（イオン輸送、情報変換・信号伝達）におけるタンパク質内の水分子の役割の重要性を示した。

## 2. 研究の目的

ロドプシン群タンパク質の反応は光で制御できるので、反応状態の構造を詳細に調べることができる。我々のこれまでの「4次元」構造解析から、ロドプシン群の反応スキームのエッセンスは、例えばバクテリオロドプシンを「水分子のポンプ」と見なすように、「タンパク質内の水分子の再配置」にある、と考える。この考えの裏付け実験を積み重ねることにより、多くのタンパク質の反応（水分子の移動を伴わない反

応は少ない)を新しい見地から捉えることができる。本研究では、ロドプシン群の4次元構造解析を行い、「レチナルの異性化→空隙の形態変化→水の移動→機能発現(プロトン移動、イオン輸送、情報伝達)」という反応スキームを検証する。

### 3. 研究の方法

ロドプシン群のタンパク質は、始状態で全トランス型レチナルを含むもの(タイプI)と11-シス型レチナルを含むもの(タイプII)とに大別される。前者の代表例として、バクテリオロドプシン(光駆動プロトン輸送体)、ハロロドプシン(塩素イオン輸送体)、センサーロドプシン(光センサー)が挙げられる。これらのタンパク質は構造が互いに似ていて、また、光反応機構に大きな違いはない(いずれも熱緩和で始状態に戻る)。実際、1個ないし数個のアミノ酸残基を置換することにより、異なる機能を持つもの(プロトン輸送体⇔塩素イオン輸送体など)に変換することができる。一方、タイプIIの代表例であるウシ・ロドプシンでは、光活性化状態でレチナルがタンパク質から外れる。このことから、タイプIとタイプIIとの共通点を見つけるのは難しい、と考えられがちである。しかし、ヒトの感光性神経節細胞に発現されるメラノプシンや我々が構造決定したイカロドプシンは、構造学的にタイプIIに分類されるものの、これらの光反応の様子はむしろセンサーロドプシンの反応と似ている。実際、メラノプシンの光活性化状態のOFF機構がアレチンとの相互作用により促進されることが示唆されている。本研究では、タイプIのロドプシン群および無脊椎動物系ロドプシンの反応状態の構造を詳しく調べ、ロドプシン群に共通した反応機構ないし反応スキームを描くことができるかについて検証する。

### 4. 研究成果

#### (1) ロドプシン群蛋白質の結晶化

「膜融合法」とは、膜小胞を融合して平面状の膜構造を積み重ねる方法である。天然の脂質を除去することなく結晶化を行うため、タンパク質-脂質間相互作用についての情報をもたらし、生理的条件下での高次構造が保存されるゆえに広いpH範囲で安定な結晶が得られる、などの利点がある。本研究課題では、膜融合法の有効性を実証するため、アルカリ性好塩菌の塩素イオンポンプ(ファラオニス・ハロロドプシン、pHR)、耐熱性好塩菌由来の古細菌型ロドプシン(デルタロドプシンdR3)およびタコロドプシンの結晶化を試み、pHRおよびdRについては良質の結晶を得、それぞれ、2.0Åおよび2.7Åの分解能

で構造を決定した(図1、2)。

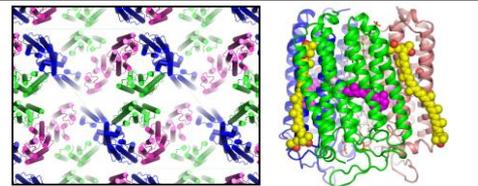


図1. pHRの結晶構造と三量体構造

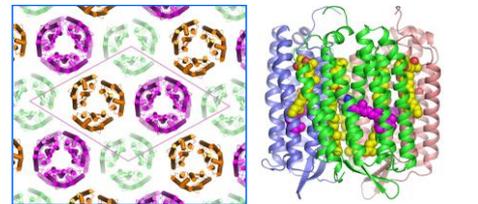


図2. dR3の結晶構造と三量体構造

#### (2) バクテリオロドプシンの構造機能解析

① バクテリオロドプシン(bR)は広いpH範囲において高いプロトン輸送活性を示すが、プロトンの細胞外への放出と細胞質側からのプロトンの取り込みのタイミングがpH 5.8で逆転する。この現象を構造学的な観点から論ずるため、野生株のbRのM中間体の構造のpH依存性を調べ、プロトン放出チャネルにある2つのグルタミン酸(Glu194とGlu204)のペア構造が中性pHではM形成時に破壊されるのに対して、弱酸性pHではペア構造の破壊が不完全であることを明らかにした。

② Lue93→Ala変異体を用いてBRのO中間体の構造を求めた。

#### (3) ハロロドプシンの構造機能解析

① 陰イオン非結合状態(O中間体)への転移に伴う構造変化(図2)がBRで観測された光誘起構造と類似していることを示した。

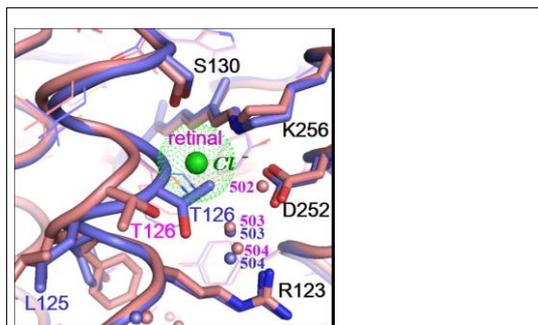


図2. pHRの塩素イオン結合状態と非結合状態

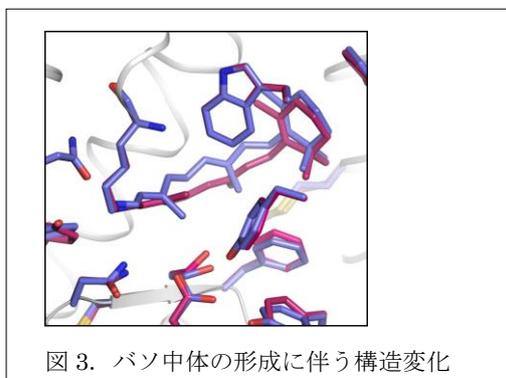
② アザイド結合状態での光誘起構造変化の結果(Fヘリックスが大きく変形、未発表)とも併せて、pHRの光反応サイクルでもプロトン移動が起こっている可能性、つまり、「pHRはHCl/プロトン・対輸送体である。」という作業仮説を導いた。

③ pHRのB-Cループ部分の一部(phRにだけ存在しているアミノ酸)を欠失した変異

体 (phR $\Delta$ BC) では、光反応は膜電位に依存せず、塩素イオンの取りこみが素早くなることを明らかにした。

(4) 無脊椎動物系ロドプシンの構造解析：

① イカ・ロドプシンのバソ中間体の構造を求め、レチナル光異性化の量子収率に及ぼす構造的要因を明らかにした(図3)。



② タコのマイクロビライ(MV)のX線小角散乱(SAXS)を測定し、タコロドプシンの光反応(メタロドプシンの生成)に伴う高次構造の変化の様子を明らかにした。

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25件)

(1) J. Zhang, Y. Yamazaki, M. Hikake, M. Murakami, K. Ihara, and T. Kouyama: “Crystal structure of the O intermediate of the Leu93 $\rightarrow$ Ala mutant of bacteriorhodopsin”, *PROTEINS: Structure, Function, and Bioinformatics* (印刷中) 審査あり

(2) S. R. Aoki, T. Takeda, T. Omata, K. Ihara, Y. Fujita: “A MarR-type transcriptional regulator ChIR activates expression of tetrapyrrole biosynthesis genes in response to low-oxygen conditions in cyanobacteria”, *J Biol Chem.* (印刷中) 審査あり

(3) H. Minegishi, M. Kamekura, T. Kitajima-Ihara, K. Nakasone, A. Echigo, V. Shimane, R. Usami, T. Itoh, K. Ihara: “Gene orders in the upstream of 16S rRNA genes divide genera of the family Halobacteriaceae into two groups”, *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 62, 188-95 (2012) 審査あり、8ページ

(4) S. Watanabe and T. Iwasa: “Intracellular distribution of iron in the cell of magnetotactic bacteria inhibited the biosynthesis of magnetic nano-particles by limiting the iron source”,

*Advanced Materials Research*, 476-478, 1020-1026 (2012) 審査あり、7ページ

(5) S. Kanada, Y. Takeguchi, M. Murakami, K. Ihara, T. Kouyama: Crystal structures of an O-like blue form and an anion-free yellow form of pharaonis halorhodopsin. *J Mol Biol.* 413, 162-76. (2011) 審査あり、16ページ

(6) M. Murakami, and T. Kouyama: “Crystallographic analysis of the primary photochemical reaction of squid rhodopsin”, *J. Mol. Biol.* 413, 615-627 (2011). 審査あり、13ページ

(7) Y. Sudo, K. Ihara, S. Kobayashi, D. Suzuki, H. Irieda, T. Kikukawa, H. Kandori, M. Homma: “A microbial rhodopsin with a unique retinal composition shows both sensory rhodopsin II and bacteriorhodopsin-like properties”, *J. Biol Chem.* 286, 5967-76. (2011) 審査あり、10ページ

(8) Y. Nakao, T. Kikukawa, K. Shimono, J. Tamogami, N. Kimitsuki, T. Nara, M. Unno, K. Ihara, N. Kamo: “Photochemistry of a putative new class of sensory rhodopsin (SRIII) coded by xop2 of *Haloarcula marismortui*”, *J. Photochem Photobiol.* 102, 45-54. (2011) 審査あり、10ページ

(9) H. Sugimoto, T. Takahashi, K. Sawada, G. Mandula and T. Iwasa: “Olfactory specific Cp-Lip protein is localized at the olfactory cilia in the Japanese common newt”, *Jpn. J. Taste Smell Res.*, 18, 501-504 (2011) 審査あり、4ページ

(10) T. Kouyama, M. Murakami: “Structural divergence and functional versatility of the rhodopsin superfamily”, *Photochem Photobiol Sci.* 9,1458-65 (2010) 審査あり、8ページ

(11) M. Murakami, T. Kouyama: “Structure of squid rhodopsin”, *Spring-8 Research Frontiers*, 2008, 30-31 (2010) 審査なし、2ページ

(12) T. Kouyama, S. Kanada, Y. Takeguchi, A. Narusawa, M. Murakami, K. Ihara: “Crystal structure of the light-driven chloride pump halorhodopsin from *Natronomonas pharaonis*”, *J Mol Biol.* 396, 564-79. (2010) 審査あり、16ページ

(13) J. Yagasaki, D. Suzuki, K. Ihara, K. Inoue, T. Kikukawa, M. Sakai, M. Fujii, M. Homma, H. Kandori, Y. Sudo: “Spectroscopic studies of a sensory rhodopsin I homologue from the archaeon *Haloarcula vallismortis*”, *Biochemistry.* 49,

1183-90. (2010) 審査あり、8 ページ

(14) H. Sugimoto, T. Takahashi, K. Sawada, G. Mandula and T. Iwasa: “Tissue distribution of two lipocalin proteins with different odorant binding properties in the olfactory epithelium of the Japanese common newt”, refereed, *Jpn. J. Taste Smell Res.*, 17, 421-424, (2010) 審査あり、4 ページ

(15) T. Takahashi, K. Sawada and T. Iwasa: “Characterization of ligand binding property of the olfactory specific lipocalin, Cp-Lip 1”, refereed, *Jpn. J. Taste Smell Res.*, 17, 417-420 (2010) 審査あり、4 ページ

(16) 村上緑: 「無脊椎動物のロドプシン研究」、*生物物理* 50, 274-275 (2010) 審査あり、4 ページ

(17) 神山勉: 「光駆動イオンポンプの作動原理」、*生物物理*, 50, 222-227 (2010) 審査あり、6 ページ

(18) M. Yamamoto, N. Hayakawa, M. Murakami, and T. Kouyama: “Crystal structures of different substates of bacteriorhodopsin's M Intermediate at various pH levels”, *J. Mol. Biol.* 393, 559-573 (2009) 審査あり、15 ページ

(19) S. Kurosawa, R. Murakami, K. Onai, M. Morishita, D. Hasegawa, R. Iwase, T. Uzumaki, F. Hayashi, T. Kitajima-Ihara, S. Sakata, M. Murakami, T. Kouyama, M. Ishiura: “Functionally important structural elements of the cyanobacterial clock-related protein Pex”, *Genes Cells* 14, 1-16 (2009) 審査あり、16 ページ

(20) R.I. Mancinelli, R. Landheim, C. Sanchez-Porro, M. Dornmayr-Pfaffenhuemer, C. Gruber, A. Legat, A. Ventosa, C. Radax, K. Ihara, M.R. White, H. Stan-Lotter: “Halorubrum chaoviator sp. nov., a haloarchaeon isolated from sea salt in Baja California, Mexico, Western Australia and Naxos, Greece”, *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 59, 1908-13 (2009) 審査あり、6 ページ

(21) M. Takashima, K. Sawada and T. Iwasa: “Gene cloning and localization of G-proteins in the olfactory and vomeronasal epithelium of the Japanese newt, *Cynops pyrrhogaster*”, refereed, *Jpn. J. Taste Smell Res.*, 16, 533-536 (2009) 審査あり、4 ページ

(22) Y. Noumi, T. Takahashi, K. Sawada, T. Iwasa, and T. Nakamura: “Modification of the newt electro-olfactograms by lipocalin” refereed, *Jpn. J. Taste Smell Res.*, 16, 545-548 (2009) 審査あり、4 ページ

(23) S. Watanabe, S. Akutagawa, K. Sawada, T. Iwasa and Y. Shimoyama: “A ferromagnetic

resonance study of iron complexes as biologically synthesized in magnetic bacteria”, refereed, *Mater. Trans.*, 50, 2187-2191 (2009) 審査あり、5 ページ

(24) M. Yuguchi, T. Iwasa and T. Momono: “Antibacterial activities and effects on the human skin cell by electrolytically coloured anodic oxide coating aluminum”, refereed, *Bokin Bobai*, 37, 9-14 (2009) 審査あり、6 ページ

(25) 渡辺真吾、山中正春、酒井 彰、澤田 研、岩佐達郎: 「ラマン分光法による磁性細菌のマグネタイト合成過程の研究」、*日本金属学会誌*, 73, 334-339 (2009) 審査あり、7 ページ

[学会発表] (計 32 件)

(1) 村上緑: 「X 線結晶構造から観る無脊椎動物ロドプシンの光反応過程」、生命情報科学研究セミナー、東京、2012 年 03 月 22 日

(2) 村上緑: 「イカロドプシンルミ中間体の結晶構造解析」、蛋白研セミナー、大阪、2012 年 3 月 6 日-3 月 7 日

(3) 村上緑、神山勉: 「イカロドプシンルミ中間体の構造解析」、生物物理学会中部支部講演会、名古屋、2012 年 3 月 19 日

(4) 中西太市、金田創運、井原邦夫、村上緑、神山勉: 「ハロロドプシンの光誘起構造」、生物物理学会中部支部講演会、名古屋、2012 年 3 月 19 日

(5) 水野克秀、張進、中村洋子、村上緑、神山勉: 「タコロドプシンの結晶化」、生物物理学会中部支部講演会、名古屋、2012 年 3 月 19 日

(6) 林駿甫、神山勉: 「クライオ原子間力顕微鏡による生体超分子の観察」、生物物理学会中部支部講演会、名古屋、2012 年 3 月 19 日

(7) J. Zhang, K. Mizuno, Y. Murata, K. Ihara, M. Murakami, T. Kouyama: “Crystal structure of deltarhodopsin from *Haloterrigena thermotolerans*”, 生物物理学会中部支部講演会、名古屋、2012 年 3 月 19 日

(8) 村上緑、神山勉: 「イカロドプシンルミ中間体の結晶構造解析」、日本結晶学会年、札幌、2011 年 11 月 24 日-11 月 25 日

(9) 村上緑、神山勉: 「イカロドプシンルミ中間体の X 線結晶構造解析」、生物物理学会、姫路、2011 年 9 月 16 日-9 月 18 日

(10) 中西太市、金田創運、村上緑、井原邦夫、神山勉: 「ファラオニシス・ハロロドプシンのアザイド結合型紫状態の M 中間体の結晶構造」、生物物理学会、姫路、2011 年 9 月 16 日-9 月 19 日

(11) 張進、山崎芳和、樋掛正則、村上緑、井原邦夫、神山勉: 「バクテリオロドプシン

の 0 中間体の結晶構造」、生物物理学会、姫路、2011 年 9 月 16 日-9 月 20 日

(12) J. Zhang, S. Kanada, M. Tsuda, T. Iwasa, T. Gotoh, M. Murakami, T. Kouyama: "Crystallization of octopus rhodopsin", 分子研研究会、岡崎、2010 年 3 月 23-24 日

(13) 金田創運、井原邦夫、神山勉: 「Natronomonas pharaonis 由来光駆動塩素イオンポンプ halorhodopsin 光反応中間体の X 線結晶構造解析」、分子研研究会、岡崎、2010 年 3 月 23-24 日

(14) 村上緑、神山勉: 「イカロドプシン光異性化反応の X 線結晶解析」、2009 年度日本生物物理学会中部支部講演会、岡崎、2010 年 3 月 29-30 日

(15) 神山勉: 「古細菌の光駆動イオンポンプ: 反応中間体の構造解析からなにが分かるか」、分子研研究会、岡崎、2010 年 3 月 23-24 日

(16) 村上緑: 「イカロドプシンの光化学反応: バソ中間体の構造解析から何がわかるか」、分子研研究会、岡崎、2010 年 3 月 23-24 日

(17) J. Zhang, S. Kanada, M. Tsuda, T. Iwasa, T. Gotoh, M. Murakami, T. Kouyama: "Crystallization of octopus rhodopsin", Fifty Years of Biophysics Research at Nagoya University, Nagoya, 2010 March 12-14

(18) S. Kanada, K. Ihara, T. Kouyama: "Crystallographic studies of the light-driven chloride pump halorhodopsin from Natronomonas pharaonis", Fifty Years of Biophysics Research at Nagoya University, Nagoya, 2010 March 12-14

(19) T. Kouyama, "X-ray crystallographic analyses of photoreaction intermediates of archaeal light-driven ion pumps", Fifty Years of Biophysics Research at Nagoya University, Nagoya, 2010 March 12-14

(20) M. Murakami, "X-ray analysis of the primary photochemical reaction of squid rhodopsin", Fifty Years of Biophysics Research at Nagoya University, Nagoya, 2010 March 12-14

(21) 金田創運、竹口優、村上緑、井原邦夫、神山勉: 「Natronomonas pharaonis 由来光駆動塩素イオンポンプハロロドプシンの結晶構造解析」、生物物理学会、徳島、2009 年 10 月 30 日-11 月 1 日

(22) 張進、金田創運、津田基之、岩佐達郎、村上緑、神山勉: 「タコロドプシンの結晶化」、生物物理学会、徳島、2009 年 10 月 30 日-11 月 1 日

(23) 山崎芳和、樋掛雅則、村上緑、井原邦

夫、神山勉、"バクテリオロドプシンミュータント L93A の長寿命化した光反応中間体の結晶学的研究"、生物物理学会、徳島、2009 年 10 月 30 日-11 月 1 日

(24) 神山勉、山本昌孝、早川直紀、村上緑: 「バクテリオロドプシンの M 中間体の結晶構造の pH 依存性」、生物物理学会、徳島、2009 年 10 月 30 日-11 月 1 日

(25) 村上緑、神山勉: 「イカロドプシンバソ中間体の X 線結晶構造解析」、生物物理学会、徳島、2009 年 10 月 30 日-11 月 1 日

(26) 金田創運、竹口優、村上緑、井原邦夫、神山勉: 「Natronomonas pharaonis 由来光駆動塩素イオンポンプハロロドプシンの結晶構造解析」、生物物理学会、徳島、2009 年 10 月 30 日-11 月 1 日

(27) 張進、金田創運、津田基之、岩佐達郎、村上緑、神山勉: 「タコロドプシンの結晶化」、生物物理学会、徳島、2009 年 10 月 30 日-11 月 1 日

(28) 山崎芳和、樋掛雅則、村上緑、井原邦夫、神山勉: 「バクテリオロドプシンミュータント L93A の長寿命化した光反応中間体の結晶学的研究」、日本生物物理学会、徳島、2009 年 10 月 30 日-11 月 1 日

(29) 神山勉、山本昌孝、早川直紀、村上緑: 「バクテリオロドプシンの M 中間体の結晶構造の pH 依存性」、日本生物物理学会、徳島、2009 年 10 月 30 日-11 月 1 日

(30) 村上緑、神山勉: 「イカロドプシンバソ中間体の X 線結晶構造解析」、日本生物物理学会、徳島、2009 年 10 月 30 日-11 月 1 日

(31) 神山勉: 「光で動く生体ポンプの構造機能解析」、生物物質科学フォーラム、東京、2009 年 7 月 24 日

(32) 神山勉: 「古細菌型ロドプシンおよび無脊椎動物系ロドプシンの高次構造」、日本学術振興会回折構造生物第 169 委員会、東京、2009 年 5 月 13 日

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

神山勉 (Tsutomu Kouyama)  
名古屋大学・理学研究科・教授  
研究者番号: 30170210

### (2) 研究分担者

村上緑 (Midori Murakami)  
名古屋大学・理学研究科・助教  
研究者番号: 20324387  
井原邦夫 (Kunio Ihara)  
名古屋大学・遺伝子実験施設・准教授  
研究者番号: 90223297  
岩佐達郎 (Tatsuo Iwasa)  
室蘭工業大学・工学部・教授  
研究者番号: 00133926