

光化学系タンパク質超複合体のダイナミクス

生命システム科学コース 環境応答統御科学分野

岩井 優和 ・ 皆川 純

太陽光は植物及びすべての生命にとって重要なエネルギー源です。植物は光合成によって光エネルギーを利用しますが、その効率を高めるために光合成機能を常に最適化しています。私たちはこれまで単細胞緑藻クラミドモナス (Fig.1) を研究材料に用いて、光合成機能最適化の際に見られる光化学系タンパク質超複合体の構造変化について研究してきました。ここでは、最新の結果(1)から明らかになってきた、タンパク質超複合体の再編成による新しい環境適応機構について解説します。

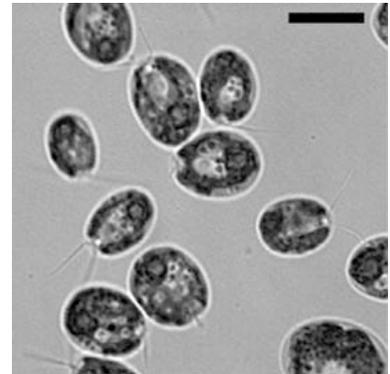


Fig. 1. 単細胞緑藻クラミドモナスの微分干渉顕微鏡図：たった一つの葉緑体はカップ型をしており、細胞内の大部分を占める。2本の鞭毛で泳ぐことができる。スケールバー; 10 μ m.

光合成反応の初期段階で重要なのは、光化学系2 (PSII) と光化学系1 (PSI) が協力して行う電子伝達です (Fig.2)。炭素固定に必要な NADPH と ATP が十分に生産するためには、2つの光化学系に均等にエネルギーを配分し、この電子伝達を効率良く行わなければなりません。PSII と PSI は、光エネルギーを集めるために LHCII と LHCI と呼ばれる集光タンパク質 (群) をそれぞれ結合していますが、エネルギー配分のバランスが崩れると、普段 PSII に結合している LHCII であっても、リン酸化され PSII から離れて PSI に結合すると考えられています。このような光化学系間の LHCII の移動はステート遷移と呼ばれ、これまで多くの研究者がその証拠を押しえようと研究を行ってきました。

今回私たちは、より多くの光エネルギーが PSI に供給される状態 (ステート 1) に細胞を置くことで、PSII に最大限の LHCII を結合させ、そこからショ糖密度勾配超遠心分離、ヒスチジンタグを用いたアフィニティークロマトグラフィ、ゲルろ過クロマトグラフィなどの手法によって、PSII に LHCII が結合した巨大複合体 (PSII メガ複合体、分子量 200 万) を“まるごと”精製することに成功しました。この PSII メガ複合体はステート 1 では多数見られたのですが、光エネルギーが PSII より多く供給される状態 (ステート 2) では、逆に LHCII が全く結合していない PSII コア複合体 (分子量 50 万) が多数見られることがわかりました。これらの結果から、PSI に多くの光エネルギーが集まると (ステート 1)、LHCII は PSII へ光エネルギーを供給するために PSII に結合すること、逆に PSII に多くの光エネルギーが集まると (ステート 2)、LHCII は PSII への光エネルギー供給をやめるために PSII から脱離することが初めて証明されました (Fig.3)。

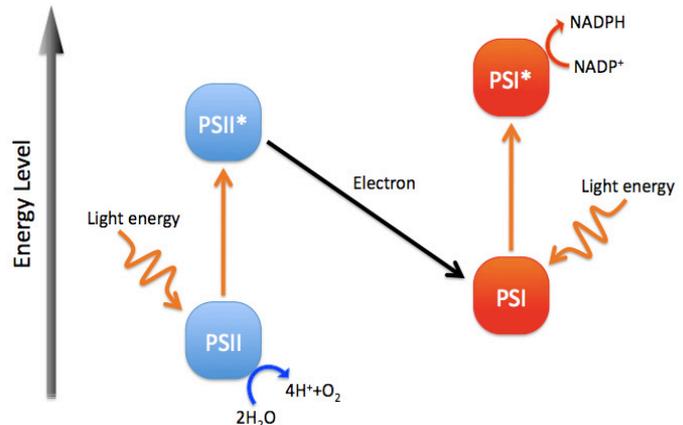


Fig. 2. 光合成電子伝達系 (Z スキーム)：光化学系2 (PSII) は光エネルギーを受け取り、水を分解し酸素と還元力を生産する。その還元力と光エネルギーを使って光化学系1 (PSI) は NADPH を生産する。

さらに LHCII 脱離のメカニズムを明らかにするため、各 LHCII のリン酸化状態を詳しく調べました。その結果、ステート 1 から 2 へ遷移するにあたり、まず type I に分類される三量体の LHCII 群がリン酸化され、次にマイナー LHCII と呼ばれる単量体の LHCII (CP26, CP29) がリン酸化され、最後に PSII コア複合体内の CP43 と D2 タンパク質がリン酸化されることがわかりました。これまで、ステート遷移の進行には LHCII のリン酸化が必要であることは分かっていたのですが、そのリン酸化が3層のタンパク質群に対して3段階に分けて厳密に調節されていることが、明らかになったのです (Fig.3)。

このように、細胞を状態 2 に誘導することによって、LHCII がはずれて起きる PSII 複合体の再編成について解説しましたが、私たちの [2006 年のサイエンストピックス](#) では、LHCII が結合して起きる PSI 複合体の再編成について解説しています(2)。これらの研究から、状態遷移によって、光化学系超タンパク質複合体がダイナミックに再編成される様子が明らかになってきました。シアノバクテリアに始まり、紅藻、緑藻、高等植物など、多くの光合成生物で状態遷移機能は保存されており、こうした光環境適応能力は植物の進化にとって欠かせないものであったと考えられます。自然環境破壊や地球温暖化が危惧される今、植物の環境適応メカニズムの解明は急務となっていますが、ここで述べたタンパク質超複合体のダイナミクスは新しい環境適応機構として注目を浴びています。現在私たちは、そのダイナミクスを蛍光寿命イメージング (FLIM) を用いて可視化することに挑戦していますが、近い将来、タンパク質超複合体のダイナミクスと光環境適応の関係がさらに解明されるものと期待しています。

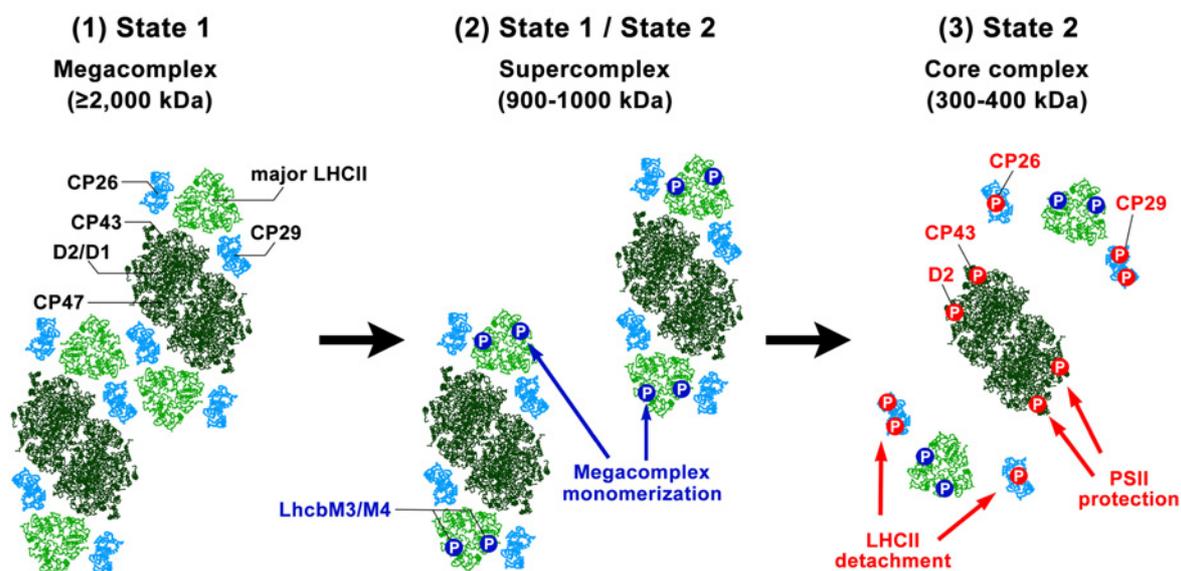


Fig. 3. PSII (D1/D2/CP43/CP47) から脱離する LHCII (major LHCII/CP26/CP29). 1) major LHCII, 2) CP26/CP29, 3) CP43/D2 の順で段階的にリン酸化が起こり、LHCII は脱離していく。その結果、PSII の集光能力は低下する。

参考文献

1. Masakazu Iwai, Yuichiro Takahashi, Jun Minagawa (2008) Molecular remodeling of photosystem II during state transitions in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Cell* 20, 2177–2189.
2. Hiroko Takahashi*, Masakazu Iwai*, Yuichiro Takahashi, Jun Minagawa (2006) Identification of the mobile light-harvesting complex II polypeptides for state transitions in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103, 477–482. (*These authors contributed equally to this work.)