

2019年11月26日

自然科学研究機構 基礎生物学研究所
自然科学研究機構 生理学研究所

光化学系 II-集光装置超複合体の立体構造を決定 ～分子量166万の巨大集光マシンの全貌が明らかに～

植物や藻類は、太陽光エネルギーを集めて電気化学エネルギーに変換して利用することで二酸化炭素を固定し炭水化物を合成します（光合成反応）。その中心となるのは、光化学系 I、光化学系 II と呼ばれる二種の膜タンパク質色素超複合体です。光化学系 II は光エネルギーを電気化学エネルギーに変換しますが、その際に水を酸化して酸素を発生することでも知られています。このように炭水化物や酸素の生産に必要な酵素ですから、人間を含めた地球上の生物にとって光化学系 II は大変重要です。今回、研究グループは、光化学系 II とこれに光エネルギーを与える集光装置の全体（超複合体）を緑藻から取り出して、その立体構造をクライオ電子顕微鏡にて決定しました。これにより、巨大集光マシンによって集められた光エネルギーの流れが解明されました。本研究は基礎生物学研究所/総合研究大学院大学の渡邊頭正大学院生と皆川純教授、生理学研究所の村田和義准教授、中国科学院の柳振峰教授らを中心とした国際共同研究チームによる成果です。研究成果は *Nature Plants* (2019年11月26日付) に掲載されます。



光化学系 II-集光装置超複合体の分子模型(*1)

【研究の背景】

植物細胞の中には葉緑体という細胞内小器官（オルガネラ）があります。葉緑体の中にはチラコイドと呼ばれる生体膜でできた袋構造があり、その表面にはたくさんの膜タンパク質複合体がありエネルギー関連の生理反応を行っています。光化学系 I、光化学系 II と呼ばれる二種の膜タンパク質色素超複合体はそのような複合体の仲間であり、太陽光エネルギーを集めて電気化学エネルギーに変換する光合成反応の根幹部分を担っています。光化学系 II は光エネルギーを電気化学エネルギーに変換しますが、その際に水が酸化されて酸素が発生することでも知られています。糖を生産する光合成反応の起点となること、そしてわれわれが呼吸する酸素を生産すること、この 2 点で光化学系 II は極めて重要な酵素です。光化学系 II は周囲をクロロフィル等の多数の色素を結合した集光装置（light-harvesting complex）で取り囲まれており、それらの集光装置は光化学系 II のために効率よく光エネルギーを集めるという役割を持っています。しかしその集光反応やエネルギー変換反応の詳細を理解するためには、関係するクロロフィル等の色素の位置や配向、周囲のタンパク質アミノ酸残基の情報等が必要で、光化学系 II とその集光装置の構造研究はこれまで盛んに行われてきました。

今世紀に入り、光化学系 II と集光装置それぞれ個別の立体構造は X 線結晶構造解析によって原子レベルまで解明が進みました。しかし、光エネルギーがどのように集められ、そしてそれがどのように光化学系 II に届けられるのかその全体のエネルギーの流れを理解するためには、集光装置と光化学系 II が統合された構造（超複合体の構造）を解き明かす必要があります。この超複合体は分子量が 100 万を超える巨大な複合体となるため、結晶を作製することが困難で研究はなかなか進みませんでした。この状況にブレークスルーを起こしたのがノーベル化学賞（2017 年）を受賞したクライオ電子顕微鏡法です。結晶化を経ずともクライオ電子顕微鏡画像の単粒子解析を行うことで超高解像度の立体構造を明らかにすることが可能になりました。中国科学院の柳振峰教授らはこのクライオ電子顕微鏡法をホウレンソウに応用し、陸上植物型光化学系 II-集光装置超複合体の立体構造を世界に先駆けて超高解像度で解明しています。

現在地球上の光合成生産の約半分は陸上、残りの半分は水中（海、湖等）で行われていますが、太古の地球上には水中植物（藻類）しか棲息しておらず、それが数億年前に陸上化し、その子孫が現在の陸上植物にあたりとされています。このため、藻類は一般に原始的な光合成の仕組みを備えていると考えられています。これまでの研究から、基本的なしくみは同じものの藻類の方が一般に大きな集光装置を備えていることがわかっています。水中の方が光の強さが弱く大きな集光能力が必要とされているからかもしれません。研究グループは、これまで緑藻を用いて藻類の光合成集光反応におけるさまざまなメカニズムを研究してきました（たとえば 2016 年 9 月 9 日の基礎生物学研究所プレスリリース「青色光受容体が光合成にブレーキをかけることを発見～青い光が光合成装置を守る～」）、今回はこれらの反応が起こる「光化学系 II-集光装置超複合体」の立体構造の詳細をクライオ電子顕微鏡法により明らかにしました。

【研究の成果】

研究グループは、緑藻クラミドモナスから光化学系 II-集光装置超複合体（以下超複合体）を二種類

獲得し、数千に及ぶクライオ電子顕微鏡画像を取得した上でコンピュータ画像処理（単粒子解析）により立体構造を解明しました。一つ目の超複合体は光化学系 II 二量体（通称 Core 粒子、 C_2 ）の両側に三量体集光装置 S-LHCII が1つずつ結合した分子量127万の構造であり（ C_2S_2 構造）、解像度 2.7Å で決定しました（1 Å は 1mm の一千万分の一）。二つ目の超複合体は C_2 の両側に三量体集光装置 S-LHCII、M-LHCII、L-LHCII がそれぞれ1つずつ結合している分子量166万の構造であり（ $C_2S_2M_2L_2$ 構造、Fig.1）、解像度 3.4Å で決定しました。これまでに報告された陸上植物の超複合体は C_2S_2 構造と $C_2S_2M_2$ 構造でしたが、緑藻にはさらに大きな $C_2S_2M_2L_2$ 構造が存在することが明らかとなりました。 $C_2S_2M_2L_2$ 構造には 370 分子という多数のクロロフィルが結合し集光のために働いています。

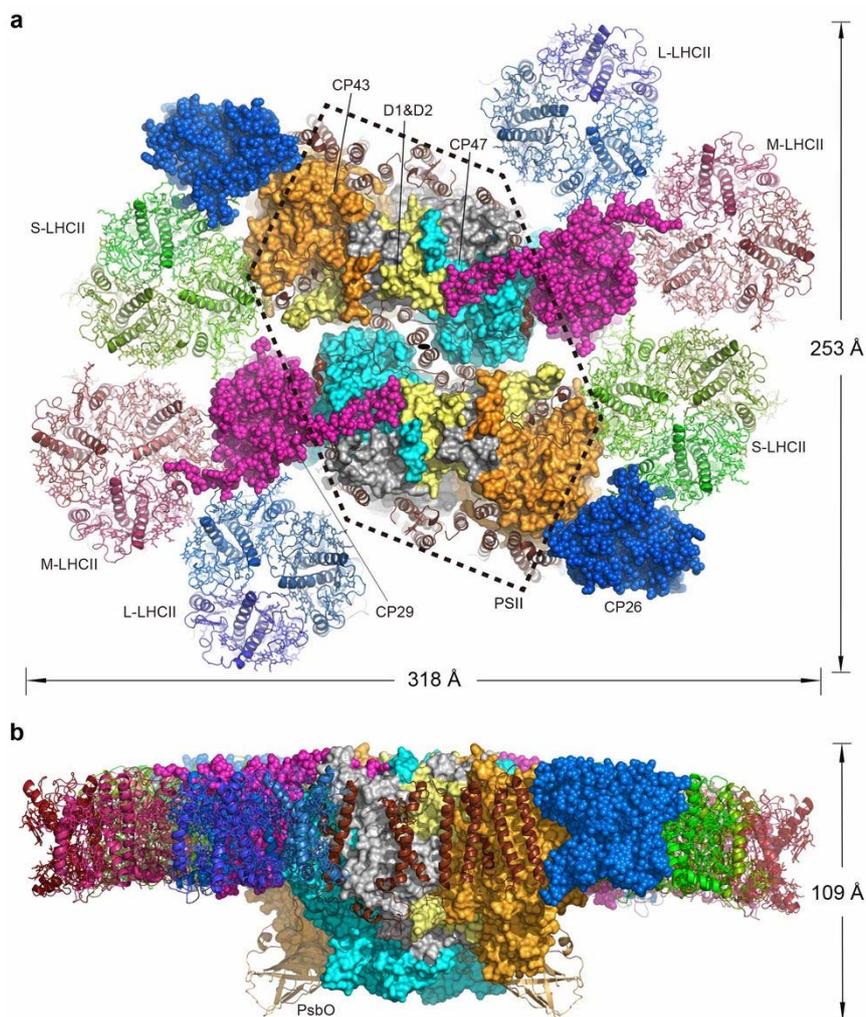


Fig.1. 光化学系 II-集光装置超複合体 $C_2S_2M_2L_2$ 構造. (a) 葉緑体チラコイド膜鉛直方向から見下ろした全景. 破線六角形で囲まれた部分が光化学系 II (PSII) であり、その両側に集光装置群が結合している. S-LHCII, M-LHCII, L-LHCII は三量体集光装置. (b) 葉緑体チラコイド膜平行方向から見た図. 下側の突起部で酸素が発生する.

今回 3Å レベルの解像度で構造が解明されたことから、これまで知られていなかった超複合体の内部構造の詳細も明らかになりました。重要な発見の一つは構造脂質の存在です。脂質は従来生体膜成分としてその存在が知られてきましたが、光化学系 II と集光装置をつなぐ“かすがい”の役割をしている糖脂質があることが新たにわかりました（Fig. 2）。

Fig.3. クロロフィル間共鳴エネルギー移動. 左, 時定数 10 ピコ秒 (1 ピコ秒は一兆分の 1 秒) 以内におきる共鳴エネルギー移動. 主にサブユニット内のクロロフィル間でエネルギー移動が観察される。右, 時定数 100 ピコ秒以内におきる共鳴エネルギー移動. 集光装置内クロロフィルから光化学系 II 中心部クロロフィル (Special Pair) までのエネルギー移動ネットワークが観察される。一つ一つの円はクロロフィル分子を示す。星印は本研究で発見された ChlZ_{D2} を経由するエネルギー移動のバイパスを示す。

【本研究の意義と今後の展開】

本研究はエネルギー問題や環境問題の解決に向けた基盤となる研究です。今回解明された構造は、光合成生物が太陽光エネルギーの成分をいかに効率よく吸収・利用しているのかを理解するために役立ちます。本研究で用いられた緑藻クラミドモナスも人為的に遺伝子改変が可能な微生物ですが、今後太陽光エネルギーの吸収・利用効率を遺伝子改変によって操作する際には、本研究の構造情報は重要な基礎情報になることでしょう。またこれらの構造から得られた知見を利用することで、新しい太陽光エネルギー変換デバイスの創出も期待されます。

*¹分子科学研究所計算科学センター作製

【掲載誌情報】

雑誌名: *Nature Plants* (2019 年 11 月 26 日オンライン出版予定)

論文タイトル: Structural insight into light harvesting for photosystem II in green algae

(緑藻光化学系 II における集光の構造学的知見)

著者: Xin Sheng[†], Akimasa Watanabe[†], Anjie Li, Eunchul Kim, Chihong Song, Kazuyoshi Murata, Danfeng Song, Jun Minagawa* and Zhenfeng Liu*

<https://www.nature.com/articles/s41477-019-0543-4>

【研究グループ】

基礎生物学研究所/総合研究大学院大学の渡邊頭正大学院生、皆川純教授、名古屋大の金恩哲特任助教 (基礎生物学研究所特別訪問研究員)、生理学研究所の宋致弘特任助教、村田和義准教授、中国科学院の柳振峰教授らによる国際共同研究の成果。

【研究サポート】

本研究は科学研究費補助金 新学術領域研究「新光合成：光エネルギー変換システムの再最適化」(課題番号：JP16H06553)、 「生理学研究所共同研究」のサポートを受けて行われました。

【問い合わせ先】

基礎生物学研究所 環境光生物学研究部門

教授 皆川 純 (ミナガワ ジュン)

〒444-8585 愛知県岡崎市明大寺町字西郷中 38

TEL: 0564-55-7515

E-mail: minagawa@nibb.ac.jp

ホームページ: <http://www.nibb.ac.jp/photo/>