

2021年7月8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
自然科学研究機構 アストロバイオロジーセンター
高知大学

光合成のステート遷移構造決まる

太陽光は全ての生命にとって重要なエネルギー源です。植物は光合成反応を利用して太陽光のエネルギーを獲得しますが、その際の光の利用効率は常に最適化されています。最適化のしくみの一つで、2つの光化学系（光化学系 I と光化学系 II）をバランスよく駆動するしくみが「ステート遷移」です。今回、光化学系 I とこれに光エネルギーを与える集光装置 LHCI、さらに光化学系 II から渡された LHCII の三者が結合した光化学系 I ステート遷移超複合体（PSI-LHCI-LHCII 超複合体）を緑藻の細胞から取り出して、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、2つの巨大光化学系複合体の間で集光アンテナ LHCII をやり取りするステート遷移の詳細が解明されました。本研究は自然科学研究機構 基礎生物学研究所の得津隆太郎助教（現所属京都大学理学研究科）、皆川純教授、生理学研究所の村田和義特任教授、アストロバイオロジーセンターの滝澤謙二特任准教授、高知大学工学部の山崎朋人助教、中国科学院の Mei Li 博士らによる国際共同研究チームによる成果です。研究成果は *Nature Plants*（英国時間 2021 年 7 月 8 日付）に掲載されます。



光化学系 I ステート遷移超複合体の分子模型(*1)

【研究の背景】

太陽光は全ての生命にとって重要なエネルギー源です。植物は光合成反応を利用して太陽光のエネルギーを獲得しますが、その際の光の利用効率は常に最適化されています。その最適化のしくみの一つが「ステート遷移」です。葉緑体のチラコイド膜には光化学系 II と光化学系 I と呼ばれる 2 つの光化学系が直列に並んでおり、この 2 つの光化学系が光エネルギーから電子伝達を生み出します。この 2 つの光化学系はエネルギー順位的に直列に並んでいるため、一連の電子移動を効率よく行うためには、2 つの光化学系をバランスよく駆動する必要があります。バランスが崩れると電子移動が滞り植物にストレスがかかることとなります。太陽光の色や強さは刻一刻と変化しますから、自然界の中ではこのバランスが崩れることはよくあります。そのようなとき、瞬時にバランスを取り戻すしくみがあります。このしくみは、1969 年に村田紀夫・元基礎生物学研究所教授（当時東大助手）により発見され「ステート遷移」として知られてきました。その後、光化学系 II が過度に励起されると集光アンテナ LHCII がリン酸化されて切り離されて光化学系 I に再結合することなどが少しずつわかってきました。

【研究の成果】

研究グループは、緑藻クラミドモナス細胞の LHCII のリン酸化を人工的におこしてステート 2 と呼ばれる状態を作り出し、光化学系 I (PSI) -集光装置 I (LHCI) -集光装置 II (LHCII) からなる超分子複合体（以下超複合体）を獲得しました。そして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。野生株細胞および“ステート 2 固定変異株” (*pph1;pbcp*) より単離された一つ目の超複合体は、片側に 2 層の”LHCI ベルト”を、もう片側に”LHCI ハーフベルト”と 2 つのモバイル LHCII 三量体を結合した構造であり解像度 2.8Å（1 Å は 1mm の一千万分の一）で決定されました（Fig.1）。

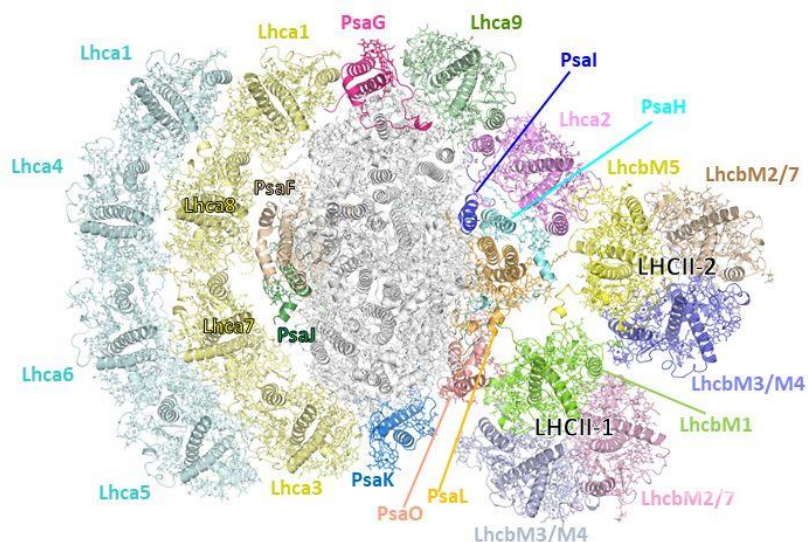


Fig.1. 光化学系 I ステート 2 超複合体 (PSI-LHCI-LHCII) 構造. 葉緑体チラコイド膜鉛直方向ストロマ側から見下ろした全体構造。中央部分（グレイ）が光化学系 I (PSI) であり、その周りを以下の集光アンテナが取り囲む構造である。左側に 2 層の「LHCI ベルト」（黄、シアン）が結合し、右側上部には、Lhca2-Lhca9 の 2 分子からなる「LHCI ハーフベルト」が結合している。さらに、右側中央から下部にかけて、2 つのモバイル LHCII 三量体 (LHCII-1, LHCII-2) が結合している。

今回 3Å 以下の高解像度で構造が解明されたことから、光化学系 II との間で受け渡されるとされるモバイル LHCII 三量体の全サブユニットが同定されました。Fig.2a では右下に示されている LHCII-1 では、LhcbM1 サブユニット（緑）が PSI（グレイ）と接しており、他に LhcbM2/7 と LhcbM3/4 サブユニットが同定されました。また、その上に示されている LHCII-2 では、LhcbM5 サブユニット（黄）が PSI と接しており、他に LhcbM2/7 と LhcbM3/4 サブユニットが同定されました (Fig.2a)。さらに、LhcbM1 の N 末端部分の 27 番目のスレオニン残基 (Fig.2b) と LhcbM5 の N 末端部分の 33 番目のスレオニン残基 (Fig.2c) がリン酸化修飾を受けており、アルギニンなどプラス電荷を帯びるアミノ酸残基で構成される PSI 側の結合部位と安定に相互作用していることもわかりました。これまでの機能解析の結果から、ステート遷移においてモバイル LHCII 三量体の N 末端部分のリン酸化が重要であることはわかっていましたが、今回それが細部に至るまで立証されたこととなります。

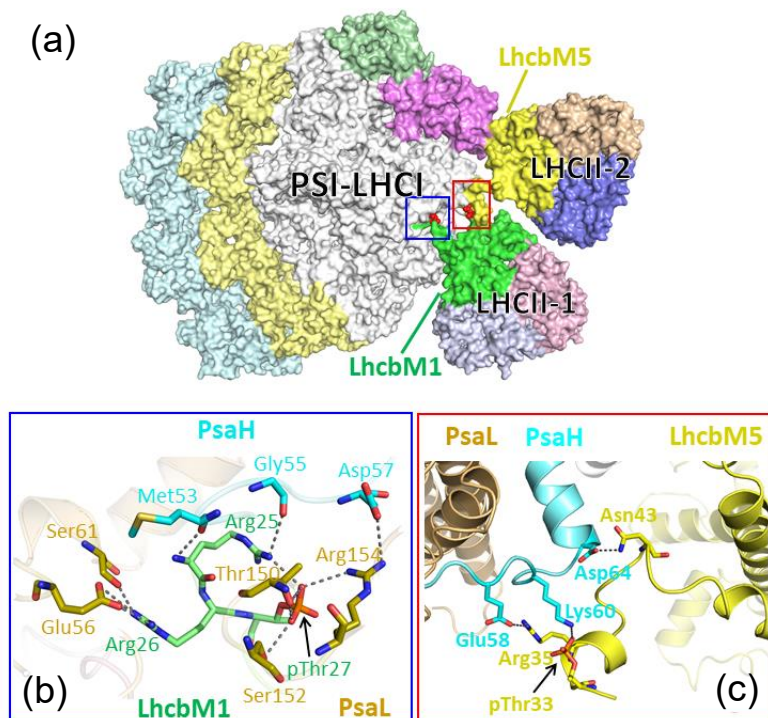


Fig.2. モバイル LHCII 三量体結合面の詳細。(a) 光化学系 I ステート 2 超複合体の全体像（膜鉛直方向、ストロマ側から）。LHCII-1 は LhcbM1 サブユニットのリン酸化された 27 番目のスレオニン残基 (b) を LHCII-2 は LhcbM5 サブユニットのリン酸化された 33 番目のスレオニン残基 (c) を PSI 側サブユニットのアルギニン残基等と相互作用させて、ひっかけるように“ゆるく”結合している。

さらに研究グループは、遺伝学的研究を展開しやすいクラミドモナスの利点をいかし、接着面サブユニットを欠失した変異株を用いてその役割に迫りました。LhcbM5 の欠失株では PSI-LHCI-LHCII 超複合体は全くみられなかったことから、LhcbM5 サブユニットはこのステート遷移超複合体形成に必須であることがわかりましたが、もう一つの接着面サブユニット LhcbM1 の欠失株では PSI-LHCI-LHCII 超複合体が見つかりました。リン酸化スレオニンによる安定化構造はないものの 2 つのモバイル LHCII 三量体は結合しており、野生株の LhcbM1 の位置には LhcbM3 が収まっていた。つまり LhcbM1 はステート遷移に必須ではないものの、光化学系 I ステート 2 超複合体の安定化に役立っていることがわかります。また、各サブユニットの位置、各クロロフィルの

位置と配向が決定されたことで、クロロフィル間の励起エネルギー移動効率の計算が行われました。2つのモバイル LHCII 三量体は LHCII ハーフベルトと一体化し、互いの中でエネルギーを素早くやりとりする一つのアンテナベルトとして機能していることもわかりました。

本国際共同研究グループの中の Mei Li 博士のグループは、2018年に陸上植物であるトウモロコシの PSI ステート 2 超複合体の構造を決定しています。その構造と今回の緑藻の PSI ステート 2 超複合体の構造を比較すると共通点と相違点が浮かび上がります。陸上植物の PSI には 1 層の LHCI ベルトしかなく、LHCI ハーフベルトもありません。そのためか、ステート遷移でも 1 分子のモバイル LHCII 三量体しか結合しません。一方緑藻は 2 層の LHCI ベルトを持っています。さらに LHCI ハーフベルトを結合しており、ステート遷移では、まずモバイル LHCII-2 が安定化され、さらにモバイル LHCII-1 が結合して全体として一つのアンテナベルトを構成していることがわかりました (Fig. 3)。

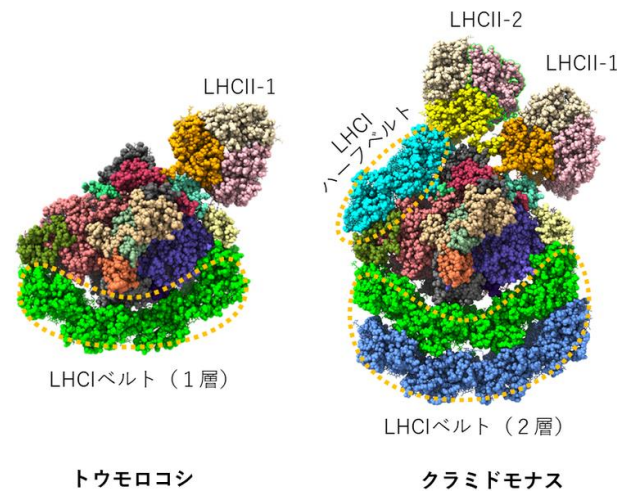


Fig.3. 陸上植物と緑藻の PSI ステート 2 超複合体の集光アンテナの比較。 中心に位置する PSI にて光化学反応 (光エネルギーが電気化学エネルギーに変換される) が行われるが、そこに光エネルギーを供給する集光アンテナの構造が陸上植物と緑藻では異なる。通常時はモバイル LHCII-1 や LHCII-2 は結合しておらず、PSI と PSII の励起バランスを補正する必要が生じたステート 2 の時のみ、これらのモバイル LHCII 三量体は結合する。

【本研究の意義と今後の展開】

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。モバイル LHCII の各サブユニットが同定された意義は大きく、今後はそのサブユニットが PSII-LHCII 超複合体のどこからはずれてやってきたのか (あるいは別のところからやってきたのか) 研究が加速されるでしょう。今までの研究の霧が晴れたような状態になることが予想されます。また、藻類と陸上植物で光の利用方法の違いの詳細を検討する上で重要な基礎情報になることでしょう。これらの構造から得られた知見を利用することで、サブユニット組み換えによるタンパク質機能調節への応用も期待できます。

【掲載誌情報】

雑誌名: *Nature Plants* (英国時間 2021年7月8日付でオンライン出版)

論文タイトル: Structural basis of LhcbM5-mediated state transitions in green algae

(LhcbM5によって仲介される緑藻ステート遷移の構造学的知見)

著者: Xiaowei Pan†, Ryutaro Tokutsu†, Anjie Li†, Kenji Takizawa, Chihong Song, Kazuyoshi Murata, Tomohito Yamasaki, Zhenfeng Liu*, Jun Minagawa*, Mei Li*

Nature Plants

<https://www.nature.com/articles/s41477-021-00960-8>

DOI:10.1038/s41477-021-00960-8

【報道解禁日時】

日本時間 2021年7月9日(金) 午前0時

【研究グループ】

自然科学研究機構 基礎生物学研究所／生理学研究所／アストロバイオロジーセンター、高知大学 理工学部、中国科学院生物物理学研究所による国際共同研究の成果です。

【研究サポート】

本研究は科学研究費補助金 若手研究 (A)、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」、基礎生物学研究所生物機能分析室、生理学研究所共同研究他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/>

【報道担当】

基礎生物学研究所 広報室

TEL: 0564-55-7628

FAX: 0564-55-7597

E-mail: press@nibb.ac.jp