

珪藻の光化学系 II-集光性色素タンパク質超分子複合体の立体構造解明 ～集光性色素タンパク質の進化を紐解く糸口に～

◆発表のポイント

- ・クライオ電子顕微鏡^(注1)を用いた単粒子構造解析^(注2)により、褐色を呈する珪藻^(注3)の光化学系 II^(注4)-集光性色素タンパク質^(注5)の立体構造を決定しました。
- ・珪藻の巨大複合体の立体構造は陸上植物と比較して、色素やタンパク質の組成が大きく異なり、多様性を生み出していることがわかりました。
- ・色素の並び方から、水中でエネルギーを効率よく利用する仕組みがわかり、光合成生物が多様な環境に応じて効率よく太陽光エネルギーを利用する仕組みを獲得してきたことが明らかになりました。

岡山大学異分野基礎科学研究所の長尾遼特任講師、加藤公児特任准教授、沈建仁教授、神戸大学大学院理学研究科の秋本誠志准教授らの共同研究グループは、京都大学の伊福健太郎教授らとの共同研究により、クライオ電子顕微鏡を用いて、珪藻の光化学系 II-フコキサンチンクロフィルタンパク質 II^(注6) 超分子複合体 (PSII-FCPII) の立体構造解析に成功しました。PSII-FCPII 構造の空間分解能^(注7)が向上した結果、PSII に結合する全ての FCP 遺伝子を同定し、より正確な色素配置を明らかにしました。この結果から、水中で太陽光エネルギーを効率よく収集・逸散する仕組みや、光合成生物が多様な環境に応じて集光性色素タンパク質を進化させてきたことが明らかになりました。本研究結果は、日本時間 4 月 1 日 (金) (英国時間: 1 日午前 10 時)、英国の科学雑誌「*Nature Communications*」に掲載されました。

◆研究者からひとこと

珪藻 PSII-FCPII の立体構造解析は 2019 年に一度報告しました (Nagao et al., 2019 *Nature Plants*)。この時は FCP や色素分子の同定が不十分でしたので、いつか解明したいという強い思いがありました。今回、それが実現できたのでとても満足しています。



長尾特任講師

■発表内容

<現状>

酸素発生型光合成^(注8)は、太陽の光エネルギーを利用して水と二酸化炭素から炭水化物と酸素を合成する反応です。シアノバクテリア、藻類、陸上植物が酸素発生型光合成を行うことにより、我々ヒトを含む、酸素呼吸をする生物は地球上で生活できています。酸素発生型光合成を行う上で光捕集は欠かせない要素です。光エネルギーを効率的に捕集するために、光合成生物は独自の光捕集システムを構築してきました。陸上植物と異なり、水域に存在する藻類やシアノバクテリアはそれぞれの生存環境に応じて異なる集光性色素タンパク質を持ちます。集光性色素タンパク質の主な役割は、光化学系 I (PSI) および光化学系 II (PSII) に結合して、捕集した光エネルギーを伝達することです。水域に存在する光合成生物は水深によって使える光の質と量が異なり、その光エネルギーを確保するために異なる種が生まれ、多様性が表れたと考えられています。光合成生物にとって、集光性色素タンパク質を変えることは生存戦略の一環となります。集光性色素タンパク質の差異により、結果として見た目の色の違いが生じます。

珪藻は陸上植物とは異なり褐色を呈します。その原因は集光性色素タンパク質であるフコキサンチンクロフィルタンパク質 (FCP) にあります。FCP は太陽光エネルギーの中の青色から緑色の光を吸収することに優れており、これは陸上植物が持つ集光性色素タンパク質の吸収領域である赤色と青紫色と大きく異なります。しかし、FCP がどのように光エネルギーを吸収し、PSII に伝達しているのか、その詳細は不明でした。珪藻の FCP と PSII との間における光エネルギーをやり取りする仕組みの解明は、珪藻の光捕集戦略の解明だけでなく、なぜ光合成生物が色の多様性を持つようになったのかという進化的な疑問を解明するうえでもとても重要です。

<研究成果の内容>

岡山大学の長尾特任講師、加藤特任准教授、沈教授と神戸大学の秋本准教授の研究グループは、京都大学の伊福教授らと共に、珪藻から PSII-FCPII 超分子複合体を精製し、クライオ電子顕微鏡を用いた単粒子構造解析により、2.5 Å の空間分解能で立体構造を解明しました。FCPII は、2 個の四量体と 3 個の単量体として PSII に結合します。PSII 1 個と FCP 四量体 2 個と FCP 単量体 3 個を 1 セットとし、反対側に同じ組成のタンパク質がもう 1 セット結合し、二量体を形成します (図)。2019 年に我々が報告した PSII-FCPII の立体構造は 3.8 Å の分解能であったため、今回の成果は大幅な改善になります。まず、FCP 四量体について、前回の論文では一つの遺伝子から構成されるホモ四量体であると考えましたが、今回の論文では異なる遺伝子産物から構成されるヘテロ四量体であることが判明しました (図)。また、色素分子に関して、FCP 特有のクロフィルやカロテノイドを同定することができました。これらの成果は空間分解能が向上したことによりです。色素や FCP の配置から、種類の異なる色素間で複雑な光捕集および励起エネルギー伝達^(注9)のネットワークを形成していることが予想されました。そこで、実際に励起エネルギー伝達について時間分解蛍光分光法^(注10)により解析した結果、FCP から PSII への励起エネルギー移動が観測されました。

珪藻がどうして FCP のヘテロ四量体を選択したのか、今はまだわかっていません。珪藻の FCP は 40~50 個程度あるといわれています。環境の変化に応じて、FCP を柔軟に変えている可能性もあります。このように集光性色素タンパク質の機能や構造、さらには環境に対する変化は興味が尽き

ません。今回我々が得た知見は、光合成生物の集光性色素タンパク質の多様性や特殊性、さらにはそれらの進化を紐解くうえで大きなインパクトを与えます。

＜社会的な意義＞

立体造解析によって、集光性色素タンパク質の多様性を明らかにした本研究の知見を人工光合成研究に取り入れることで、高効率光エネルギー伝達システムの構築が進展するものと期待できます。

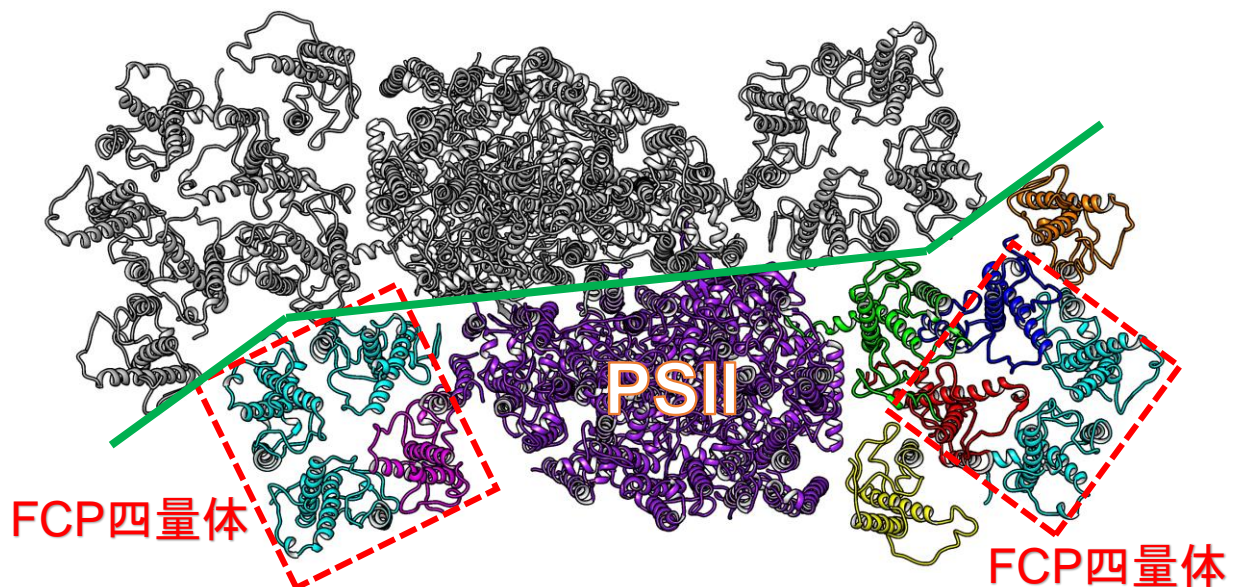


図. 珪藻 PSII-FCPII の立体構造

PSII 1個（紫色）、FCP ヘテロ四量体 2個（赤点線で囲んだ部分）、FCP 単量体 3個（黄色、緑色、橙色）を1セット、灰色の部分がもう1セットとなり二量体を形成する。二量体の境界面は緑色の線を引いている。FCP ヘテロ四量体のうち、それぞれの色は同一の遺伝子を示す。

■論文情報

論文名：“Structural basis for different types of hetero-tetrameric light-harvesting complexes in a diatom PSII-FCPII supercomplex”

「FCP ヘテロ四量体を含む珪藻 PSII-FCPII 超複合体の構造基盤」

掲載紙：*Nature Communications*

著者：Ryo Nagao¹, Koji Kato¹, Minoru Kumazawa², Kentaro Ifuku³, Makio Yokono⁴, Takehiro Suzuki⁵, Naoshi Dohmae⁵, Fusamichi Akita¹, Seiji Akimoto⁶, Naoyuki Miyazaki⁷, and Jian-Ren Shen¹

URL/DOI：<https://www.nature.com/articles/s41467-022-29294-5>

所属一覧：

¹岡山大学・異分野基礎科学研究所

²京都大学大学院・生命科学研究科

³京都大学大学院・農学研究科

⁴北海道大学・低温科学研究所

⁵理化学研究所・環境資源科学研究センター

⁶神戸大学大学院・理学研究科

⁷筑波大学・生存ダイナミクス研究センター

■研究資金

本研究は、日本学術振興会「基盤研究」（課題番号：JP20K06528、JP20H02914、JP20H031160、JP20H03194）、日本学術振興会「萌芽研究」（課題番号：JP21K19085）、日本学術振興会「新学術領域研究（研究領域提案型）」（課題番号：JP16H06553、JP17H06433）の支援を受け実施しました。

■補足・用語説明

注1：クライオ電子顕微鏡

タンパク質などの生体分子を水溶液中の生理的な環境に近い状態で、電子顕微鏡で観察するために開発された手法です。まず、試料を含む溶液を液体エタン（約 -170°C ）に落下させて急速凍結し、アモルファス（非晶質、ガラス状）な薄い氷に包埋します。これを液体窒素（ -196°C ）条件下で、電子顕微鏡観察します。電子顕微鏡内の真空中では試料は凍結状態を保持でき、また、冷却することにより電子線の照射による損傷を減らすことができます。

注2：単粒子構造解析

電子顕微鏡で撮影した多数の生体分子の像から、その立体構造を決定する構造解析手法のことをいいます。2017年のノーベル化学賞の受賞者の一人、Joachim Frankらにより単粒子解析法の基礎がつけられました。

注3：珪藻

植物プランクトンの一種であり、単細胞の真核光合成藻類です。細胞が珪酸質の硬い殻に覆われているのが特徴です。

注4：光化学系II（PSII）

光エネルギーを化学エネルギーへ変換する膜タンパク質複合体です。PSIIは20種類程度のサブユニットから構成されます。補欠因子として、金属錯体、色素分子（クロロフィルやカロテノイド）が結合します。クロロフィルとカロテノイドはそれぞれで特有の光エネルギー吸収帯を持ち、光捕集に重要な役割を担います。

注5：集光性色素タンパク質

光エネルギーを捕集し、PSIIへ伝達するためのタンパク質です。集光性色素タンパク質に結合する色素分子（クロロフィルやカロテノイド）は生物種毎に異なります。見た目の色の違いの要因と

なります。

注 6：フコキサンチンクロロフィルタンパク質 (FCP)

珪藻と褐藻に特有の集光性色素タンパク質です。クロロフィル *c* およびフコキサンチンと呼ばれる色素を結合します。これらは陸上植物には存在しない色素分子であり、珪藻が褐色を呈する要因です。

注 7：空間分解能

どのくらい細かくものを「見る」ことができるかの指標です。数値が小さい程、空間分解能が高く、物質をより精細に観測できる。原子の大きさは、1 オングストローム (Å、1 Å は 100 億分の 1 メートル) 程度で、個々の原子の視覚化には 1 Å 程度の空間分解能が必要となります。

注 8：酸素発生型光合成

光合成は光エネルギーを利用して水と二酸化炭素から炭水化物と酸素を合成する反応です。光化学系 I、シトクロム *b₆f*、光化学系 II、ATP 合成酵素と呼ばれるそれぞれの膜タンパク質複合体が酸素発生型光合成を駆動します。

注 9：励起エネルギー伝達

クロロフィルやカロテノイドといった光合成色素分子が光のエネルギーを受け取り、もとのエネルギーの低い状態からエネルギーの高い状態に移った後、そのエネルギーを色素分子間で伝達することです。

注 10：時間分解蛍光分光法

パルスレーザーを色素に照射した後、色素から発せられる蛍光の変化をフェムト秒 (1 フェムト秒は 1000 兆分の 1 秒) からピコ秒 (1 ピコ秒は 1 兆分の 1 秒) の時間分解能で追跡する方法です。光エネルギーを吸収した直後の色素分子の挙動だけではなく、分子が置かれた環境に関するさまざまな物理化学的情報を解析するための非常に有用な分光法です。この手法により、集光性色素タンパク質の色素分子の役割を明らかにします。