

大阪科学・大学記者クラブ 御中  
(同時資料提供先：文部科学記者会、科学記者会)

2024年1月9日  
大阪公立大学

光合成にかかわる脂質の機能解明が大きく前進！

## モヤシが葉緑体をつくるためのカギは 「酸性リン脂質」

### <本研究のポイント>

- ◇暗所で発芽した被子植物（モヤシ）が子葉細胞内に作る、葉緑体<sup>\*1</sup>に発達する前の細胞小器官（エチオプラスト）について、膜を作る脂質に着目。
- ◇ホスファチジルグリセロール（PG）という酸性リン脂質が、エチオプラストがもつ特殊な膜構造の形成や色素の合成に不可欠であることを明らかに。
- ◇スルホキノボシルジアシルグリセロール（SQDG）がPGの役割を一部補うことを確認。

### <概要>

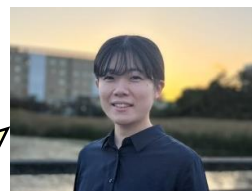
光合成には葉緑体が必要であることはよく知られていますが、暗所で発芽した被子植物（モヤシ）には葉緑体がありません。しかし、実はモヤシは光を浴びる前から葉緑体を作る準備をしているのです。

モヤシの先端には黄白色の小さな葉（子葉）があり、その子葉の細胞内にエチオプラストと呼ばれる器官、さらにその内部にはプロラメラボディと呼ばれる構造体があります。プロラメラボディにはクロロフィル<sup>\*2</sup>になる前の物質（クロロフィル中間体）が蓄えられており、モヤシに光が当たると、直ちにクロロフィルに変えられます。それに伴い、プロラメラボディはチラコイド膜<sup>\*3</sup>に、エチオプラストは葉緑体になって、光合成が可能となるのです。

この変化や関連物質について、さまざまな研究が行われてきました。これまでに、プロラメラボディを作る膜脂質<sup>\*4</sup>のうち、ガラクト脂質（MGDG、DGDG）の重要性は示されましたが、残りの2つの脂質、PGとSQDGの役割は不明でした。

大阪公立大学大学院理学研究科の吉原 晶子大学院生（日本学術振興会特別研究員 DC1）、小林 康一准教授、日本女子大学理学部の小林 啓子研究員（日本学術振興会特別研究員 RPD）、永田 典子教授、弘前大学農学生命科学部の藤井 祥助教、東京大学大学院総合文化研究科の和田 元教授の共同研究グループは、シロイヌナズナ<sup>\*5</sup>の変異体を用いた解析から、PGがプロラメラボディの格子構造の形成やクロロフィル中間体の合成に必要であること、またSQDGがPGの役割を一部補うことを解明しました。本研究により、プロラメラボディを構成する4種類の脂質の重要性が判明し、中でもPGがエチオプラストの発達に特別な役割を担うことが明らかになりました。この発見は、植物が効率的に葉緑体を形成し光合成を開始する仕組みを理解する上で重要な知見となります。本研究成果は2023年11月14日、「Plant Physiology」に掲載されました。

普段スーパーや食卓でよく目にする「もやし」ですが、もやしの先端の黄色い葉には、実は、植物の巧妙な生存戦略の大きな謎が隠されています。シロイヌナズナのもやしは緑豆もやしなどに比べて小さいため解析するのが大変でしたが、脂質の重要性を明らかにすることができて大変嬉しいです。今後さらに研究を進め、光合成における脂質の役割について明らかにしたいです。



吉原 晶子大学院生

## <掲載誌情報>

雑誌名： Plant Physiology (IF = 8.005)

論文名： Anionic lipids facilitate membrane development and protochlorophyllide biosynthesis in etioplasts

著者： Akiko Yoshihara, Keiko Kobayashi, Noriko Nagata, Sho Fujii, Hajime Wada and Koichi Kobayashi

掲載 URL： <https://academic.oup.com/plphys/advance-article/doi/10.1093/plphys/kiad604/7420153>

## <研究の背景>

光の下で発芽した被子植物は、緑色の子葉を展開して、光合成を行います。このとき、子葉の細胞内には、光合成を担う細胞小器官である葉緑体が発達します。葉緑体には、光合成の光化学反応の場であるチラコイド膜が発達し、そこに緑色の色素であるクロロフィルが光合成タンパク質とともに蓄積します。葉の緑色は、このクロロフィルの色に由来します。

一方、土の中などの光が届かない場所で発芽した被子植物は、胚軸を長く伸ばし、黄色の子葉をつけたモヤシとなります。モヤシの子葉の細胞内には葉緑体は無く、代わりにエチオプラストと呼ばれる葉緑体になる前の段階の細胞小器官が作られます。ただし、エチオプラストにはクロロフィルが無く、光合成を行う能力もありません。なぜ、モヤシの子葉の細胞内には葉緑体ではなく、エチオプラストが作られるのでしょうか。

エチオプラストの内部には、チラコイド膜の代わりに、プロラメラボディと呼ばれるジャングルジムのような格子状の膜構造が作られます。プロラメラボディには、クロロフィル合成の途中段階の色素（クロロフィル中間体）が特定の酵素と結合して蓄積しています。暗所で育ったモヤシの子葉に光が当たると、この酵素の働きなどによりクロロフィル中間体はクロロフィルへと即座に変換されます。その後、光合成タンパク質の蓄積に伴いプロラメラボディはチラコイド膜になり、エチオプラストは葉緑体へと姿を変えます（図1）。このように被子植物は、光合成を行うことができない暗闇のうちから、エチオプラストの内部にクロロフィルやチラコイド膜の材料を準備しておき、光が当たったときに速やかに葉緑体を作れるようにしているのです。

エチオプラストのプロラメラボディは、光が当たったときに即座にチラコイド膜を作り光合成を開始するために必要であると考えられますが、この奇妙な膜構造がどのように作られ、機能するのかについてはよく分かっていません。そこで本研究グループは、プロラメラボディの足場を構成する膜脂質に着目しました。

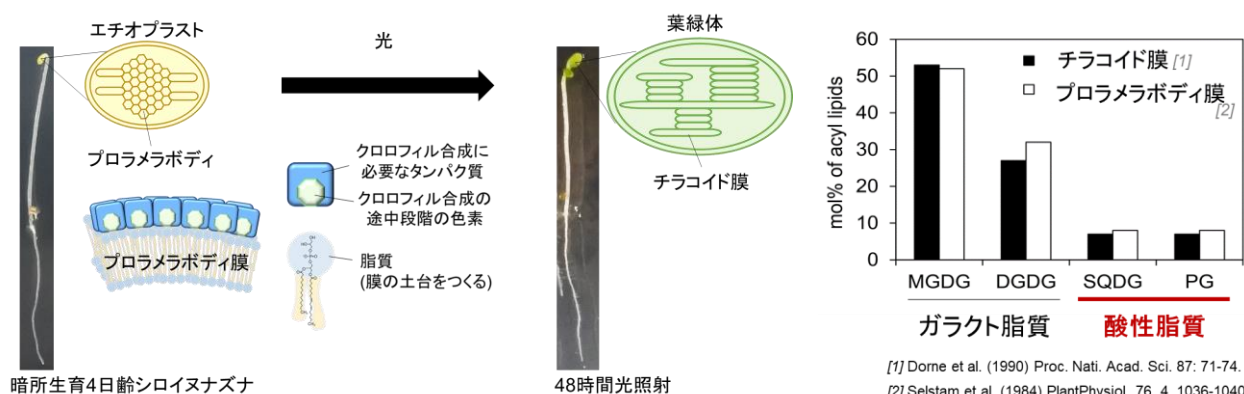


図1 エチオプラストに発達するプロラメラボディの構造（左）と膜脂質組成（右）

プロラメラボディとチラコイド膜の構造は大きく異なるが、膜の脂質組成はよく似ており、全体の約2割を酸性脂質（負電荷をもつ脂質）であるSQDGとPGが占める。SQDGは硫黄を含む糖脂質。PGはリン脂質。MGDG;モノガラクトシルジアシルグリセロール、DGDG;ジガラクトシルジアシルグリセロール、SQDG;スルホキノボシルジアシルグリセロール、PG;ホスファチジルグリセロール。

プロラメラボディとチラコイド膜を比較すると、構造は大きく異なりますが、脂質組成はよく似ています。どちらも、その約 8 割をガラクト脂質という糖脂質が占めます。それに加え、ホスファチジルグリセロール (PG) というリン脂質と、スルホキノボシルジアシルグリセロール (SQDG) という硫黄糖脂質が、それぞれ 1 割程度含まれます (図 1)。PG と SQDG はともに、極性頭部に負電荷をもつ酸性脂質に分類されます。これまでに本研究グループは、主要脂質であるガラクト脂質がプロラメラボディの形成やクロロフィル中間体の合成に重要であることを明らかにしてきました (参考情報のリンク 1、2)。一方、PG と SQDG はガラクト脂質と比べエチオプラストの膜に占める割合が低く、その重要性については不明のままでした。そこで、これらの酸性脂質がエチオプラストの発達や機能にどのように関わるのかを、PG や SQDG の合成が異常になったシロイヌナズナの変異体を用いて調べました。

### <研究の内容>

暗所でシロイヌナズナの変異体を育て、エチオプラストの微細構造を電子顕微鏡で観察したところ、PG 合成が低下した変異体 (*pgp1-1*) では、プロラメラボディの格子構造が緩むことを発見しました (図 2)。一方で、SQDG を完全に欠損した変異体 (*sqd1*) では、プロラメラボディの構造に目立った変化はみられませんでした。また、*sqd1* と *pgp1-1* を掛け合わせた二重変異体 (*sqd1 pgp1-1*) では、エチオプラスト内部の膜構造がほとんど発達しませんでした。また、*pgp1-1* や *sqd1 pgp1-1* のモヤシでは、クロロフィル中間体の蓄積量が著しく減少していました。そこで、この色素の合成過程を調べたところ、*pgp1-1* や *sqd1 pgp1-1* では、合成経路の特定の段階がうまく進まないことがわかりました。これらの結果から、PG がプロラメラボディの構築やクロロフィル中間体の合成に重要であることが明らかとなり、SQDG には PG の機能を補う役割があることが示されました。

本研究グループはこれまでに、プロラメラボディの土台を作るガラクト脂質が大きく減少すると、プロラメラボディの形態やクロロフィル中間体の合成量に影響がでることを明らかにしています。一方、今回解析した *pgp1-1* 変異体では、PG の減少量はわずかでした。このことは、局所的な PG の減少がエチオプラストの発達や機能に多大な影響を与えたことを意味しており、PG が、主要膜成分であるガラクト脂質とは異なる、非常に特殊な役割を担っていることを示唆しています。

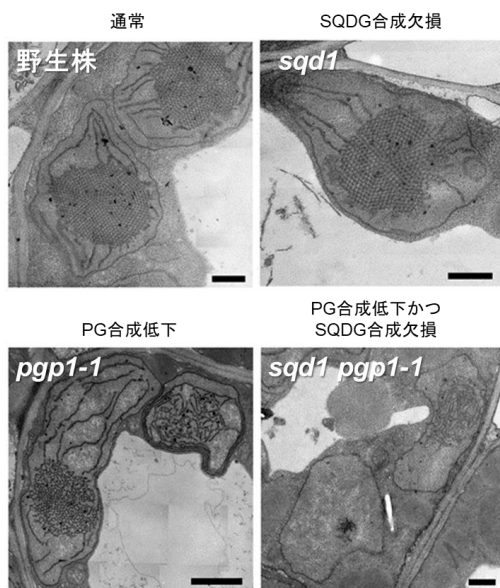


図2 エチオプラストの電子顕微鏡像

暗所で生育した被子植物(野生株)には、規則的な膜構造のプロラメラボディが形成される。SQDG 合成を完全に欠損した変異体 (*sqd1*) では、プロラメラボディの構造に目立った影響はみられなかった一方で、PG 合成が低下した変異体 (*pgp1-1*) では、プロラメラボディが緩み不規則な構造を示した。さらに、PG 合成の低下に SQDG 合成欠損が加わった二重変異体 (*sqd1 pgp1-1*) では、エチオプラスト内部の膜構造の発達自体が強く抑制された。スケールバーはすべて 500 nm を示す。

#### <今後の展開>

本研究により、PG と SQDG という酸性の膜脂質が、プロラメラボディの規則的な膜構造の形成やクロロフィル中間体の合成に必要であることが明らかとなりました。この結果、これまでのガラクト脂質の研究と合わせ、プロラメラボディを構成する 4 種類の膜脂質すべての重要性を明らかにすることができました。本発見は、植物がどのように効率的に葉緑体を形成し光合成を開始するかという仕組みを解明する上で極めて重要な知見となります。特に、少量合成される PG が局所的に特別な機能をもつ可能性が見出されたことから、今後、その機能を詳細に調べることで、膜脂質が持つ新たな役割の発見につながることを期待されます。

#### <資金情報>

本研究は、独立行政法人日本学術振興会の科学研究費補助金の研究助成 18H03941, 20K06691, 22H05076 を受けて行われました。

#### <用語解説>

##### ※1 葉緑体

藻類や植物の細胞内に含まれる細胞小器官で、光合成反応を担う。二重の包膜に加え、内部にチラコイド膜をもつ。チラコイド膜にはクロロフィルが蓄積するため、葉緑体は細胞内で緑色の粒として観察される。

##### ※2 クロロフィル

葉緑素とも呼ばれる植物の緑色色素で、光合成に必要な光エネルギーを吸収する機能をもつ。光化学系 I や光化学系 II の反応中心に存在し、光エネルギーを電子エネルギーに変換するほか、光捕集アンテナ複合体内で光エネルギーを捕捉する役割を担う。

##### ※3 チラコイド膜

葉緑体の内部にみられる扁平な袋状の膜構造で (図 1 参照)、光合成の初期反応の場である。膜脂質が作る脂質二重層 (※4) に、クロロフィルやタンパク質が蓄積している。光合成の光化学反応や電子伝達反応に加え、ATP 合成反応もチラコイド膜を介して行われる。

##### ※4 膜脂質

生体膜の基本構造を作る疎水性の分子で、グリセロールを骨格としたグリセロ脂質が主である。動物細胞や酵母ではリンを結合したリン脂質が生体膜の主成分となるが、植物細胞では糖脂質の割合が多く、そのほとんどは葉緑体に存在する。脂質分子が極性頭部を外側に、疎水性尾部を内側にして並ぶことで、脂質二重層を形成する (図 1 参照。極性頭部を丸で、疎水性尾部を 2 本の線で表している)。葉緑体のチラコイド膜やエチオプラストのプロラメラボディも、膜脂質による脂質二重層により形成される。

##### ※5 シロイヌナズナ

被子植物であるアブラナ科シロイヌナズナ属の 1 年草。学名は *Arabidopsis thaliana*。モデル実験生物として植物で初めてゲノム解読が行われ、多くの変異系統やデータベースが世界各国の研究機関で維持・管理されている。

<参考情報>

リンク 1 東京大学大学院 総合文化研究科 トピックス【研究発表】『モヤシは将来の光合成に備え、まず糖脂質を作る ～長年闇に包まれていた脂質の役割が明るみに～』

(<http://www.c.u-tokyo.ac.jp/info/news/topics/files/20170727pressrelease.pdf>)

リンク 2 大阪府立大学 プレスリリース「モヤシは糖脂質で精巧な『ジャングルジム』を細胞内小器官の内部に作る～暗闇で作られる微細な膜構造体の謎に迫る～」

(<https://www.osakafu-u.ac.jp/omu-content/uploads/sites/1162/pr20180803.pdf>)

**【研究内容に関する問い合わせ先】**

大阪公立大学 国際基幹教育機構  
准教授 小林 康一（こばやし こういち）  
Tel : 072-254-9749  
E-mail : [kkobayashi@omu.ac.jp](mailto:kkobayashi@omu.ac.jp)

**【報道に関する問い合わせ先】**

大阪公立大学 広報課  
担当：上嶋 健太  
TEL : 06-6605-3411  
E-mail : [koho-list@ml.omu.ac.jp](mailto:koho-list@ml.omu.ac.jp)