

学 位 審 査 報 告 書

(ふりがな) 氏 名	よこやま りょう 横山 諒
学位（専攻分野）	博 士 （ 理 学 ）
学 位 記 番 号	理 博 第 号
学 位 授 与 の 日 付	平成 年 月 日
学 位 授 与 の 要 件	学位規則第 4 条第 1 項該当
研 究 科 ・ 専 攻	理学研究科 生物科学専攻
(学位論文題目) Functional Link Between Photoprotection Mechanisms and Thylakoid Structures in Plants（植物における光防御機構と葉緑 体内部構造の機能的関係性）	
論 文 調 査 委 員	(主査) 鹿内 利治 教授 長谷あきら 教授 小山 時隆 准教授

理 学 研 究 科

(続紙 1)

京都大学	博 士 (理 学)	氏名	横山 諒
論文題目	Functional Link Between Photoprotection Mechanisms and Thylakoid Structures in Plants (植物における光防御機構と葉緑体内部構造の機能的関係性)		
(論文内容の要旨)			
光合成の明反応が起こる葉緑体のチラコイド膜は、膜構造の積み重なったグラナ領域とそれをつなぐ単膜から成るストロマラメラ領域により形成される。グラナ領域には、光化学系Ⅱ超複合体が局在し、集光アンテナで捕集した光エネルギーを反応中心に伝達し、水分解反応により電子伝達反応を引き起こす。それに加えて、グラナ領域は、過剰な光エネルギーの光化学系Ⅱ集光アンテナからの熱散逸 (qEメカニズム) 等、様々な重要な生理機能が起こる場となっている。本研究は、シロイヌナズナのパラログであるRIQ1とRIQ2タンパク質をコードする遺伝子の欠損が、穏やかな光過剰が起こった際、そのエネルギーを安全に散逸できない異常を引き起こすことを明らかにした。両遺伝子をそれぞれ欠損する<i>riq1</i>、<i>riq2</i>、さらに二重変異体 (<i>riq</i>変異株体と総称) は、それに加えて、ステート遷移と呼ばれる2つの光化学系間の光化学系Ⅱ集光アンテナの移動が、阻害されていることを明らかにした。また、<i>riq</i>変異体では、光化学系Ⅱに結合する集光アンテナの量が減少していた。 <i>chl-1</i>変異株は、クロロフィル<i>b</i>の合成能を欠き、光化学系Ⅱの集光アンテナの大部分を欠く。<i>chl-1</i>と<i>riq</i>の二重変異株のqEメカニズムの誘導は、<i>chl-1</i>単一変異株のものと同一であった。このことから、RIQが関わるqEメカニズムは、光化学系Ⅱの集光アンテナのダイナミクスに関わることが明らかになった。これらの結果から、RIQ1タンパク質は、光化学系Ⅱ超複合体に含まれる集光アンテナタンパク質のダイナミクスを維持するのに重要であることが明らかになった。 このような<i>riq</i>変異株の表現型と合致して、RIQタンパク質はグラナコアに局在した。RIQ1はRIQ2と独立に存在できるが、<i>riq1</i>変異株では、RIQ2タンパク質の蓄積が大きく減少した。また少なくとも一部のRIQタンパク質は、RIQ1 RIQ2のヘテロマーとして存在していることを明らかにした。 電子顕微鏡観察により、<i>riq</i>変異体は、グラナの重なり度合いが増加していることを明らかにした。このことは、RIQタンパク質が、グラナ構造の最適化とPSII超複合体のダイナミクスの維持に関わる新規な因子であることを示している。 CURT1Aタンパク質は、グラナの周辺部に存在し、膜構造を曲げることで、グラナを形成している。<i>curt1a</i>変異株は、グラナを欠くことが報告されている。<i>riq</i>変異株とは反対のチラコイド膜構造を示すにも関わらず、<i>curt1a</i>変異株は、<i>riq1</i>変異株と良く似たqEメカニズムの異常を示すことを明らかにした。<i>riq</i>変異株との二重変異体を作出したところ、qEの誘導はさらに強く阻害され、RIQとCURT1Aタンパク質が、この生理機能において、独立の働きをしていることが明らかになった。 同様に、<i>riq1</i>変異株と<i>curt1a</i>変異株の二重変異体では、チラコイド膜は、両変異株の異常を併せもった。それに対し、<i>riq2</i>変異株と<i>curt1a</i>変異株の二重変異体では、包膜まで異常が及び、チラコイド膜形成においては、RIQ1とRIQ2の機能が同一ではないことが示唆された。 一連の研究から、RIQタンパク質が、理解の遅れていたグラナ構造と光化学系Ⅱの機能の制御をつなぐ新規の因子であることが明らかになった。			

(論文審査の結果の要旨)

高等植物のチラコイド膜は、特徴的なグラナ構造をもつが、グラナをもつことの生理的な意義は、良く理解されていなかった。横山氏は、シロイヌナズナのRIQタンパク質の欠損が、グラナ構造の異常とともに、光化学系Ⅱの集光アンテナのダイナミクスに関わるいくつかの現象（qEやステート遷移など）に影響することを見いだした。これまで、チラコイド膜の構造と機能をつなぐ変異株は、わずかにシロイヌナズナの*curt1a*が知られていたのみである。RIQタンパク質は、CURT1Aと比べて、チラコイド膜での局在が異なる。また二重変異体の解析から、qE誘導やチラコイド膜の形成においても異なる機能を有する。したがって、RIQタンパク質は、理解の遅れていたグラナの生理機能を理解することにつながる、重要な新規因子である。

qEの誘導は、植物が自然光など変動する光環境下で正常に生育する為に必須のメカニズムである。モデル生物を用いた分子遺伝学の導入により、近年qE誘導の分子メカニズムの理解は深まった。しかしながら、それは、光化学系Ⅱ超複合体内の分子レベルの反応の理解であり、またサイクリック電子伝達やプロトン駆動力の成分制御など、qEを誘導するチラコイド膜ルーメンの酸性化の調節機構に関する知見であった。しかしながら、さらに高次のチラコイド膜レベルでの違いが、qEやステート遷移など、光化学系Ⅱ集光アンテナの制御にいかに関与するかは、これからの研究課題である。実際、陸上植物の進化の過程でグラナ構造が発達しており、このチラコイド膜構造の変化が、陸上の過酷な光環境に耐えるために必要であったと考えられている。横山氏の研究は、光化学系Ⅱ集光アンテナのダイナミクスとチラコイド膜の構造をつなぐ新しい研究領域を拓くものであり、陸上植物でのチラコイド膜構造の発達（グラナの形成）の生理機能の理解につながる重要なものである。

横山氏は、RIQタンパク質の詳細な解析を行ったのに加え、CURT1Aタンパク質との機能の違いについて、興味深い研究成果を得ている。RIQ1とRIQ2は、パラログの関係にあるが、*riq2 curt1a*の二重変異株は、*riq1 curt1a*二重変異体では見られない、チラコイド膜の構造に重篤な異常を示しており、チラコイド膜形成において、RIQ2がRIQ1と異なる重要な機能をもつことを示している。また*riq2 curt1a*では、包膜に異常な小胞構造が観察され、RIQ2は葉緑体の膜構造全体の維持に関わる機能をもつことが示唆されており、注目されている。

本研究の内容の一部は、植物科学の最有力国際誌の一つである、The Plant Cell誌に掲載されており、国際的にも高い評価を受けている。また横山氏は、2017年にオランダで開かれた国際光合成会議において、口頭発表の演者に選ばれており、そこで本研究成果の一部を発表している。このように、横山氏の行った研究の質は高く、本論文は博士（理学）の学位論文として価値あるものと認める。平成29年1月26日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行った結果、合格と認めた。

要旨公表可能日： 年 月 日以降