

論文内容の要旨

申請者氏名 宗景 ゆり

光は光合成に必須であるが、それが過剰になると活性酸素の生成を招き、光障害を引き起こす。そこで植物は、過剰な光エネルギーを熱散逸させて光合成効率を調節している。この熱散逸は、チラコイド膜ルーメンの酸性化によって誘導され、変動する光環境に対する短期的適応として機能する。私は高等植物におけるルーメン pH 調節による熱散逸誘導の制御と、それをさらに高次で制御している電子伝達調節の分子機構を明らかにしようと考えた。

熱散逸誘導能を欠くシロイヌナズナ変異株 *pgr1*、*pgr5* は、クロロフィル蛍光イメージングにより単離された。*pgr1* では、シトクロム *b₆f* 複合体の Rieske サブユニットにアミノ酸置換が生じており、複合体の電子伝達およびプロトン輸送効率が低下していた。*pgr1* は熱散逸能力を欠くが、光独立栄養条件下で野生株と変わらない成長速度を示し、熱散逸誘導と ATP 合成が要求するルーメン pH に明確な境界が存在することがわかった。そこで、*in vitro* での 9-aminoacridin 蛍光および *in vivo* での xanthophyll cycle 活性測定により、ルーメンの pH を調べた。その結果、ルーメンの pH は適量光下では 6.0 付近であるが、強光下では 6.0 以下まで下がり熱散逸が誘導されることが示唆された。また、シトクロム *b₆f* 複合体がこのような厳密な pH 調節に関わっており、光化学系 (PS) II の光エネルギー転換効率を調節していることが明らかになった。

一方 *pgr5* は、新規のチラコイド膜タンパク質に異常があり、PSI cyclic 電子伝達活性が失われていた。この電子伝達は、PSI の電子受容体からプラストキノンに電子を戻し、シトクロム *b₆f* を再び通過させることで、チラコイド膜内外の pH 形成に貢献する。PGR5 が関与する PSI cyclic 電子伝達は呼吸鎖様複合体 NDH に依存する経路ではなく、主経路として働くと考えられる FQR 経路であった。FQR に依存する電子伝達は約 50 年前に発見されているものの、分子の実体や生理機能についてはほとんど明らかされていなかった。FQR 依存の PSI cyclic 電子伝達は、強光下や低 CO₂ 環境下で NADP⁺ が欠乏したときに主に機能し、熱散逸誘導に必要な pH 形成を行っていることが明らかになった。また、この様な条件下において PSI の電子受容体として機能することで PSI を光障害から守っていることが示された。また、定常期の光合成においても、pH を形成することで NADPH/ATP 合成比を調節していることが示唆された。

論文審査結果の要旨

申請者氏名 宗景 ゆり

チラコイド膜を介したプロトン勾配は、ATP合成と光化学系IIにおける過剰エネルギーの熱散逸に機能することが分かっている。この ΔpH 形成効率は、教科書的に記述される直線的な光合成電子では固定されており、変動する光環境に対応するには、 ΔpH 形成になんらかの補正が必要であると考えられる。光化学系Iから酸素への電子伝達や光化学系I循環的電子伝達は、この ΔpH の補正に機能するという考えがあったが、それを直接示した例はなく、その生理機能の重要性には疑問が持たれていた。申請者は、シロイヌナズナを用いた分子遺伝学の導入により、この渾沌とした生理学の重要な問題に明確な解答を与えた。

シロイヌナズナ変異株*pgr1*は、 ΔpH 形成装置であるcytochrome *b6f*複合体の活性が、ルーメンの酸性化時に特異的に影響を受ける変異株である。*pgr1*は、ATP合成は影響を受けないが、光化学系IIにおける過剰エネルギーの熱散逸誘導能をすべて欠く。*pgr1*のルーメンのpHの測定により、ATP合成と光化学系IIにおける過剰エネルギーの熱散逸誘導には、pH6.0付近に明瞭な境界があることを明らかにした。

さらに*pgr5*を用いた解析により、光化学系I循環的電子伝達が、光化学系IIにおける過剰エネルギーの熱散逸誘導に必須であることを明らかにした。またPGR5は、発見以来50年あまり分子の実体が未知であった光化学系I循環的電子伝達のFQR活性に関わるものであった。本論文により、光化学系I循環的電子伝達の ΔpH 形成補正に関する生理機能が始めて明確になり、その分子の実体の一端が明らかになった。

光化学系I循環的電子伝達にはPGR5の関わるFQRの経路に加え、呼吸鎖関連複合体NDHに触媒される経路がある。本論文は、*pgr5*とNDH活性を欠く変異株*crr2*の二重変異体の解析から、光化学系I循環的電子伝達が暗反応の要求するATP/NADPH合成比を満たすのに必須であることを明らかにした。このことは、長く信じられてきた、光合成電子伝達が直線的電子伝達で完結するという常識を覆すものである。

以上のように本論文は、光合成明反応という基本的な代謝の概念を塗り替えるものであり、学術上極めて重要である。よって審査員一同は、本論文が博士（バイオサイエンス）の学位論文として価値あるものと認めた。