HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	Study on relationship between evolution of photosystems and evolution of chlorophyllide a oxygenase in green plants [an abstract of dissertation and a summary of dissertation review]
Author(s)	功刀, 基
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(生命科学)
Dissertation Number	甲第11839号
Issue Date	2015-03-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/59027
Rights(URL)	https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/2.1/jp/
Type	doctoral thesis
File Information	Motoshi_Kunugi_review.pdf, 審査の要旨

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

学 位 論 文 審 査 の 要 旨

博士の専攻分野の名称　博士（生命科学）　　氏　名　　功刀　基

審査担当者　主　査　教　授　田　中　　歩
副　査　教　授　加　藤　敦　之
副　査　准教授　綿　引　雅　昭

学 位 論 文 題 名

Study on relationship between evolution of photosystems and evolution of chlorophyllide *a* oxygenase in green plants
（緑色植物における光化学系の進化とクロロフィル *b* 合成酵素の進化の関係に関する研究）

博士学位論文審査等の結果について（報告）

光合成生物は光エネルギーを効率よく集めて光合成を行うため、クロロフィル（Chl）、カロテノイド、フィコビリンなどの光合成色素を用いて光化学系を構築している。なかでもChlは集光だけでなく、電荷分離反応をも担う、最も重要な光合成色素である。Chl分子はこれまでに9種類（Chl *a*, *b*, *c1*, *c2*, *c3*, *d*, *f*, divinyl-chlorophyll *a*, *b*）報告されているが、陸上植物が利用するのは、Chl *a* と Chl *b* のみである。Chl *a* は光合成生物が共通して持っているが、Chl *b* は一部のシアノバクテリアと緑藻類・陸上植物が属する緑色植物でのみ用いられている。

一方、緑色植物は Streptophyta（ストレプト植物）と Chlorophyta（緑藻植物）の 2 つのグループに大別される。さらに Streptophyta は淡水性緑藻と陸上植物を含み、Chlorophyta は海水性緑藻と淡水性緑藻を含む。緑藻の共通祖先が Streptophyta と Chlorophyta の 2 つのグループに分岐したこと、さらに、Streptophyta に属する一部の淡水性緑藻が陸上化し、陸上植物が誕生したことは地球の生命進化を考える上で、極めて重要なイベントである。しかしながら、分岐した 2 つのグループの違い、本論文は光化学系の構造、とりわけ Chl *b* の利用様式に着目することで、上述の諸問題に対し、今まで知られていなかった、新たな進化的適応を明らかにしたものである。

Chl *b* は Chl *a* 酸化酵素（CAO）によって合成されるが、この酵素は Chl *b* を有する既知の光合成生物全てで例外なく保存されており、Chl *b* 合成に必須であると考えられている。まず、著者はChlorophytaに属する緑藻 *Micromonas* が特殊な構造のCAOを有していることに着目し、その解析を行った。具体的には、*Micromonas* の CAO は触媒ドメインが分割されて 2 つの遺伝子にコードされているが、その 2 つの遺伝子を同時に、Chl *b* を持たないシロイヌナズナ植物

（*Chl-I*）に導入することで、Chl *b* が正常に合成されることを見出した。一方、*Micromonas* の光化学系を調べることで *Micromonas* は Chl *b* を光化学系のインナーアンテナに顕著に有していることが明らかになった。しかも興味深いことに、この特殊な光化学系は *Micromonas* の 2 つの遺伝子を同時にシロイヌナズナ植物に導入することで、シロイヌナズナにおいても再現することができた。この結果は、CAO の構造と光化学系の構造に密接な関係があることを示唆する結果である。

次に、淡水や陸上とは異なり、深海で利用可能な太陽光のスペクトルは青色～緑色が優先的である。吸収スペクトルから、Chl *b* はその領域の集光を効率的に行うことができる。一方、緑藻の進化の初期において、Chlorophyta は深海で進化し、Streptophyta は淡水で進化したと考えられている。そこで著者は、*Micromonas* の光化学系は例外的なものではなく、進化の初期に分岐した Chlorophyta は *Micromonas* 同様の光化学系を持つのではないかと考え、実際に実験を行った。具体的には、Streptophyta に属する 3 種の高等植物や緑藻と Chlorophyta に属する 9 種の緑藻を用いて、各々の光化学系の解析を行った。その結果、Streptophyta に属する緑藻は Chl *b* を周辺アンテナのみに組み込んでいたが、Chlorophyta に属する海産性緑藻は Chl *b* を周辺アンテナとインナーアンテナの両方に持っていた。この実験結果は、Streptophyta と Chlorophyta の分岐に際して、Chl *b* の利用様式の違いが大きな役割を担ったことを示す、重要な知見である。先行研究から、インナーアンテナに Chl *b* を組み込むことは、海中での集光の効率が良くなる一方、強光下では酸化的な障害を受けやすいと考えられる。そのため、Streptophyta がインナーアンテナに Chl *b* を持たないことは淡水環境への適応のみならず、陸上環境への適応にも大きく貢献したと推測された。

さらに、著者は、それら緑藻全ての CAO をクローニングし、アミノ酸配列を比較することで、CAO の触媒ドメインは（*Micromonas* を除けば）極めて類似しているものの、制御ドメインは大きく変化していることを明らかにした。この制御ドメインの構造は光化学系における Chl *b* の利用様式と良く一致しており、CAO の構造と光化学系の構造に密接な関係があることが明らかになった。

以上のように、著者は、Streptophyta と Chlorophyta に属する 12 種類の光合成生物を比較解析することで、その分岐に伴って光化学系における Chl *b* の利用様式が大きく異なっていること、その利用様式の違いに CAO の構造変化が密接に関与していることを明らかにした。これらの知見は、光合成研究のみならず、植物の進化に大いに貢献するものである。

よって著者は北海道大学博士（生命科学）の学位を授与される資格あるものと認める。