HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	ヒメツリガネゴケの光化学系I-II超複合体の解析［論文内容及び審査の要旨］
Author(s)	古川, 亮
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(生命科学)
Dissertation Number	甲第13955号
Issue Date	2020-03-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/78043
Rights(URL)	https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/
Type	doctoral thesis
File Information	Ryo_FURUKAWA_abstract.pdf, 論文内容の要旨

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

学 位 論 文 内 容 の 要 旨

博士の専攻分野の名称　博士（生命科学）　氏　名　　古川亮

学 位 論 文 題 名

ヒメツリガネゴケの光化学系 I-II 超複合体の解析

生物にとって環境に適応することは非常に重要であり、光合成生物にとって最も重要な環境の一つは光環境である。光合成は光エネルギー（励起エネルギー）を利用した反応であるため、光合成生物にとって光は不可欠であるが、同時に活性酸素を発生させる可能性のある危険なものである。そのため光合成生物は光エネルギーの利用を適切に制御する必要がある。特に強光時には、過剰な励起エネルギーが活性酸素障害を誘発するため、励起エネルギーを安全に熱として放散する機構は非常に重要である。

多くの先行研究から、光合成生物が pH 依存的に励起エネルギーを熱放散する機構を持つことはよく知られている。この反応は数分以内で十分に誘導することができるため、時々刻々とその強度が変化する太陽光下での光合成の制御に重要な役割を担っている。そして、藻類では LHCSR タンパク質、維管束植物では PsbS タンパク質が主にその役割を担うことが明らかになっている。興味深いことに、陸上化を果たした最初期の植物として知られるコケ植物のモデル材料である *Physcomitrella* は LHCSR と PsbS の両方を有している。そして *Physcomitrella* はこの両方の機構を利用できるため、熱放散能が強いことが知られており、この強力な熱放散能は植物の陸上化において重要な役割を果たしたと考えられている。

さらに、緑色植物において熱放散以外に新たな強光適応機構が発見された。それは、2 つの光化学系間で励起エネルギーを共有する、スピルオーバーと呼ばれる機構である。とりわけ陸上植物においては光化学系 I（PSI）と光化学系 II（PSII）が空間的に分かれて存在すると考えられており、その両者の間では励起エネルギーの移動は起こらないと考えられてきた。すなわち、PSI と PSII は電子伝達を介して協調的に働いているのであり、光エネルギーは伝達されないと考えられてきたのである。しかし、近年、モデル植物の *Arabidopsis* において PSI と PSII を含む巨大なタンパク質複合体 PSI-PSII megacomplex が発見され、さらにその megacomplex 内では PSI と PSII 間で光エネルギーが伝達可能であることが明らかになった。現時点ではこの生理的意義は十分には解明されていないが、PSI と PSII 間で励起エネルギーを適切に分配するための機構であり、光合成に伴う光酸化的障害に対する防御機構であると考えられている。

この PSI-PSII megacomplex に関しては未解明な点が多く残されている。その１つは PSI-PSII megacomplex が緑色植物内でどの程度保存されているか、というものである。これまでに、スピルオーバー活性を有する PSI-PSII megacomplex に関する報告は *Arabidopsis* 以外にはなく、その一般性に関しては全く解明されていない。同時に、PSI-PSII megacomplex にどの程度の多様性があるのかという点に関しても、未解明である。

Arabidopsis 以外の PSI-PSII megacomplex を調べるため、本研究では、研究材料として *Physcomitrella* に着目した。*Physcomitrella* は上述したようにコケ植物のモデル材料であり、進化系統的に *Arabidopsis* と遠く離れている。また、*Physcomitrella* の熱放散機構は LHCSR と PsbS の両方を有するものであり、緑藻と維管束植物の中間的な形質を有するユニークなものであると言える。さらに、PSI-LHCI の構造も LHCI の数と配置に関しても、*Arabidopsis* とは異なることが

知られている。このように、*Physcomitrella*はPSI-PSII megacomplexの一般性と多様性を調べる上で適した材料であると考えられる。

そこで、本研究では*Physcomitrella*のPSI-PSII megacomplexを精製し、そのタンパク質組成や光合成特性を調べ、*Arabidopsis*のPSI-PSII megacomplexと比較した。

まず、large-pore clear-native PAGE (lpCN-PAGE)の結果から、*Physcomitrella*は*Arabidopsis*と同様にPSI-PSII megacomplexを形成することが明らかになった。そして、native電気泳動における移動度がほとんど変わらなかったことから、分子量はよく似ていると考えられた。

次に、*Physcomitrella*のPSI-PSII megacomplexのタンパク質組成を2D-SDS-PAGEで調べた結果、*Arabidopsis* と同様にPSI、PSII、およびLHCアンテナが結合していることが明らかになった。PsbSタンパク質もnative電気泳動でPSI-PSII megacomplexと同じ移動度を示したことから、*Arabidopsis* と同様にPSI-PSII megacomplexに結合していることが強く示唆された。さらに、*Arabidopsis*には存在しないLHCSRもPsbSと同様にPSI-PSII megacomplexに結合していることが強く示唆された。なお、このLHCSRはPSII-LHCII supercomplexにも結合していると考えられた。

さらに、*Physcomitrella*のPSI-PSII megacomplexについて、クロロフィル蛍光の時間分解解析を行ったところ、その超複合体内で励起エネルギーの移動が行われていること、すなわちスピルオーバー活性を有することが明らかになった。さらに、強光照射後のPSI-PSII megacomplexは低pHで、LHCSRもしくはPsbSによる熱放散が誘導されていることが強く示唆された。これは、強光照射時に、PSI-PSII megacomplexの形成が光酸化的な障害からの回避に寄与することを示唆する結果である。

これらの結果から、陸上植物はPSI-PSII megacomplexに依存するスピルオーバー活性を幅広く有する可能性が示唆された。また、*Physcomitrella*ではLHCSRとPsbSタンパク質に依存する励起エネルギーの熱放散がPSI-PSII megacomplex内で行われており、それは*Physcomitrella*の強力な熱放散能に貢献しているはずである。そして、本研究で見出した、*Physcomitrella*のLHCSRとPsbSを有するユニークなPSI-PSII megacomplexの発見は、PSI-PSII megacomplexに依存したスピルオーバー活性が陸上植物の進化初期の陸上環境への適応にあたって、貢献した可能性を示唆している。