

学位論文審査結果の要旨

学位申請者 氏名	大谷 結							
審査委員	主査	鹿児島大学	教授	境 雅夫				
	副査	鹿児島大学	准教授	岡本 繁久				
	副査	佐賀大学	教授	鈴木 章弘				
	副査	鹿児島大学	准教授	吉田 理一郎				
	副査	鹿児島大学	准教授	清水 圭一				
審査協力者								
題 目	シロイヌナズナの bHLH 転写因子・BES1/BZR1 ホモログに関する分子生物学的研究。 (Molecular biological studies of the bHLH transcription factors, BES1/BZR1 homolog 1-4 in <i>Arabidopsis</i> and their involvement in brassinosteroid signaling)							
植物ホルモンは植物の生育に不可欠な低分子化合物であり、植物の一生の様々な局面でシグナル分子として働き、発生成長や恒常性維持、環境応答において重要な役割を果たす。また、植物ホルモンとそれらの阻害剤は、農薬の一分類【植物成長調整剤】として利用され、国内外の農業に大きく貢献してきた。ブ拉斯ノステロイド (BR) は、唯一ステロイド骨格を持つ植物ホルモンで、種々の作物に対して成長促進と収量増加をもたらす。また、多くの植物に対して生物学的ストレス・非生物学的ストレスを問わず耐性（抵抗性）を付与する。これらの性質からBRは、植物成長調整剤としての利用が大きく期待されてきた。しかしながら、大規模農業を実施している中国、ロシアなど数か国を除いてBRが農業現場で使用された実績はない。そこで、申請者は、農業有用特性を持つBRを植物成長調整剤として有効に利用するためには、また、BR関連遺伝子を作物育種の標的遺伝子として利用するためには、BRの作用機序の全容解明が不可欠と考えた。								
ここ30年にわたる研究を通して、BR生合成やBRシグナル伝達の概観が徐々に解き明かされてきた。しかし、不明な点も多い。BRシグナル伝達に関しては、原形質膜上にあるBRI1受容体によるBRの認知を出発点として、細胞内で生じたシグナルがリン酸化リレーを介して核へと届き、その結果、BR応答性遺伝子の発現が調節される。BRシグナル伝達経路の下流で重要な役割を果たすのはbHLH型の転写因子、BES1とBZR1である。これらは数千もの遺伝子の発現								

を調節することでBRの多彩な生理機能を担保すると考えられている。モデル植物・シロイヌナズナのゲノム上で*BES1*と*BZR1*は、*BEH1-4*のホモログ遺伝子と共に6メンバーからなる小さな遺伝子ファミリーを形成する。*BES1*と*BZR1*については、精力的な研究を通してBRに依存した翻訳後修飾、パートナー因子や生理機能などに関する多くの知見が得られてきた。対照的に*BEH1-4*ホモログに関する研究はほとんど行われておらず、僅かな知見があるのみである。そこで、申請者は*BEH1-4*に着目して分子水準の特徴づけや機能解明を目的とした研究を行い、以下の知見を得た。

まず詳細な発現解析を通して*BES1*と*BZR1*を含む6ファミリー遺伝子の発現が、発生段階毎或いは器官毎に重複する一方で、発現パターンが互いに大きく異なることを明らかにした。さらに組織化学的解析により*BEH4*が植物体のほぼ全領域で発現するのに対して、*BEH2*は各器官の一部領域で発現することを見出した。これまで互いによく似た構造を持つ6転写因子はBR作用に対して冗長的に働くと考えられてきたが、申請者が得た結果は、冗長的機能に加えて、発現様式を変えることでそれぞれの因子が独自の機能を發揮することを示唆する。恒常に発現する*BEH4*は、エネルギー代謝や細胞機能維持などの基本機能(House-Keeping Function)を担うと考えられたが、葉の表皮では孔辺細胞で特異的に発現しており、基本機能に加えて気孔発生や気孔開閉などに関わる特定機能も有すると考えられた。一方、*BEH2*の発現はBRにより強い下方制御を受け、またBR合成阻害剤により上方制御を受けた。すなわち*BEH2*の発現はBR内生量に依存して精妙に制御されていると考えられた。さらにBRによる*BEH2*発現の下方制御は、正規のBRシグナル伝達経路の主要因子であるBIN2キナーゼと*BES1*及び*BZR1*転写因子を介することも分かった。また、*BES1*と*BZR1*とは異なり、*BEH2*タンパク質はBR内生量依存的な核-細胞質輸送制御を受けず、核に常在することが明らかとなった。RNA-seqを用いた網羅的遺伝子発現解析は、*BEH2*の過剰発現が千以上の遺伝子の発現を調節すること、それらの遺伝子はBR依存的なものとBR非依存的なものに分類されることを明らかにした。上述の結果は、*BEH2*がBRシグナル伝達経路で働き、BR依存的な遺伝子発現を担うと同時に、BRとは独立な発現制御を行うことを示唆する。RNA-Seqのデータを用いたGO解析は、*BEH2*により発現変動を受ける遺伝子の多くがストレス応答や光合成に関わることを示唆した。

以上のように、申請者は、BRシグナル伝達に関わると考えられながら、これまで手付かずの状態にあった*BEH1-4*に光を当て、上述のような多くの新知見を得た。したがって、申請者の研究は、BRシグナル伝達に関するこれまでの理解を大きく進めたと認められる。加えて、*BEH2*がストレス応答や光合成関連の遺伝子の発現を制御するという知見は、BRの持つ農業有用特性、生体防御や収量増加の分子メカニズムの解明の端緒を与えたもので、これに関する研究の発展は、今後の農業に大きく貢献すると期待される。よって本研究は、博士(農学)の学位論文として十分価値あるものと判定した。