

# イネの光合成速度の向上に資する自然変異遺伝子の同定

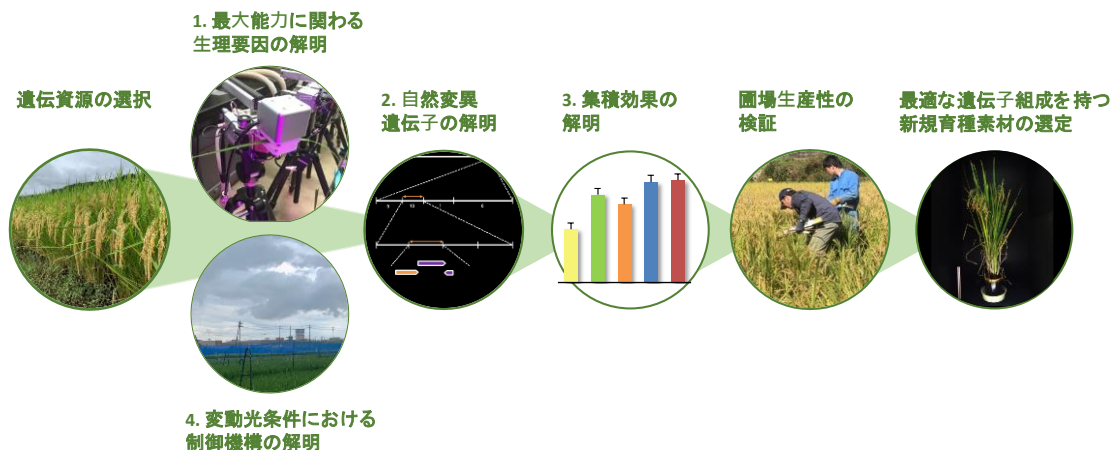
安達 俊輔（東京農工大学 農学研究院）

[adachi@go.tuat.ac.jp](mailto:adachi@go.tuat.ac.jp)

作物の光合成の改良を目指す取り組みは、人為的な遺伝子導入によるものが一般的であり、遺伝資源を活用した交配育種による方法はほとんど検討されてこなかった。本研究では、イネ交雑システムを用いた大規模な遺伝解析実験を実施して光合成速度の自然変異に関わる多数の遺伝要因を明らかにするとともに、遺伝子集積が光合成速度の飛躍的向上に資することを見出した。自然変異遺伝子を活用した作物光合成改良のための育種プログラムの実現が今後期待される。

## はじめに

作物の生産性を一層向上させるためには、太陽エネルギーのバイオマス変換効率の向上を実現することが必要である。なかでも葉の光合成速度の改良は中心的課題であるが、未だ技術的に確立していない。光合成速度を遺伝的に高める手法は、形質転換等による人為的な遺伝子導入と遺伝資源を活用した交配育種の二種類がある。前者の試みはこれまで盛んに行われ、光合成速度と成長速度を同時に促進させた成果が複数報告されている。一方、作物品種間の光合成速度には多様性があることが 1950 年代から知られてきたにも関わらず、これを活用した光合成改良研究はほとんど行われてこなかった。遺伝資源を活用した交配育種は人為的な遺伝子導入とともに作物の光合成速度を確実に改良させうる方法であると考え、イネ光合成速度の品種間差をもたらす生理的・遺伝的要因の解明を目指して研究を行った。



第1図 イネ遺伝資源を活用して光合成能力を増強させる新規育種素材の開発フロー。

## 1. イネの葉の光合成速度の差異に関わる生理要因の解明

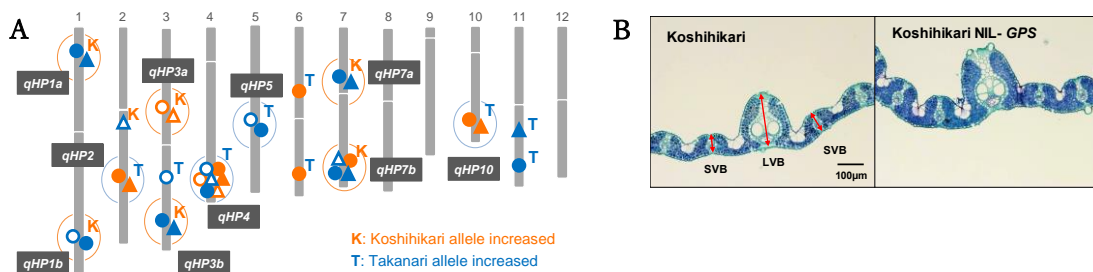
実験対象として、多収インド型品種タカナリと日本型品種コシヒカリを選んだ。タカナリは韓国の密陽系統を親に持ち日本で育成されたインド型品種で、日本の最多収品種の一つである。またタカナリは世界のイネのなかで最も高い葉の光合成速度を示すことが知られていたが、その要因は明らかにされていなかった。コシヒカリとタカナリの光合成速度の差は穂揃期に最大に達し、

これが植物体の成長促進に大きく貢献するので、筆者らは穂揃期の光合成速度に注目して解析を進めた。

なぜタカナリは高い光合成速度を有するのか。第一の理由は、葉に窒素を高濃度に蓄積することによって、Rubisco やクロロフィルなどの光合成関連タンパク含量が上昇することにあつた<sup>2,3)</sup>。また葉の窒素含量が高い要因は、根からの窒素吸収量が多いことと<sup>2)</sup>、上部の葉への窒素分配率が大きい(東北大学の成果)ことであつた。第二の理由は、タカナリは葉の水ポテンシャルを高く維持することで高い気孔伝導度を発揮することが挙げられた<sup>2)</sup>。このことにはコシヒカリの約2倍のサイズに発達した大きな根系による高い吸水能力が関係することが明らかとなつた<sup>2)</sup>。

## 2. イネの葉の光合成速度に関わる自然変異遺伝子の解明

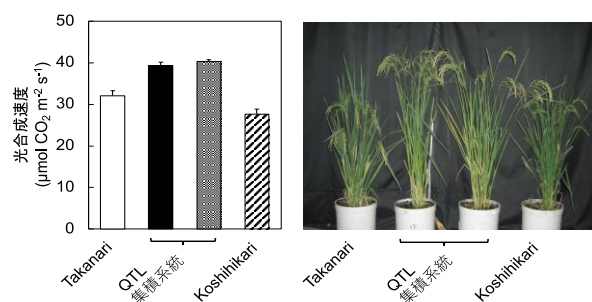
両品種の光合成速度の差異に関わる原因遺伝子の同定を試みた。実験材料として、タカナリ/コシヒカリの交雑後代系統である、戻し交雑自殖系統や染色体断片置換系統などを用いた。形質評価指標には葉の光合成速度(=CO<sub>2</sub>同化速度)を用いるのが最適と考えて、光合成測定装置 LI-6400(LI-COR社)複数台を水田に持ち込み、測定を連日実施した。このような圃場実験を4年間に渡って実施したことで、最終的に光合成速度に関わる量的形質遺伝子座(QTL)をゲノム網羅的に同定し、うち9領域は複数年次にわたって安定的に検出されるQTLであることを突き止めた<sup>3)</sup>。さらにマップベースクローニングによって光合成速度の自然変異に関わる2つの遺伝子の特定に成功した<sup>4,5,6)</sup>。*Green for Photosynthesis (GPS)* は葉の形態に関わる *Nal1* をコードしており、葉の細胞数を増すことによって光合成速度を高めること<sup>5)</sup>、*Carbon Assimilation Rate 8 (CAR8)* は感光性に関わる *DTH8* をコードしており、葉の窒素含量と気孔伝導度を増すことによって光合成速度を高めることを明らかにした<sup>6)</sup>。



第2図 タカナリ/コシヒカリ交雑自殖系統を用いた光合成速度に関わるゲノム網羅的QTL解析 (A), *qHP4*の原因遺伝子である *GPS*は、コシヒカリの葉肉細胞数を増加させて光合成速度を高める (B)。

## 3. イネの葉の光合成速度に関わる自然変異遺伝子の集積効果の解明

見出した遺伝領域の集積によってさらなる光合成速度の強化を試みた。DNAマーカー選抜によって育成したコシヒカリを遺伝背景とする *GPS* と *CAR8* の集積系統は、コシヒカリに比べて約30%高い光合成速度を示した<sup>7)</sup>。さらに光合成速度に関与するコシヒカリのゲノム領域をタカナリに最大5箇所導入することで、タカナリに比較して約25%、コシヒカリに比べて約50%高く、C<sub>4</sub>植物のトウモロコシに匹敵する高い光合成

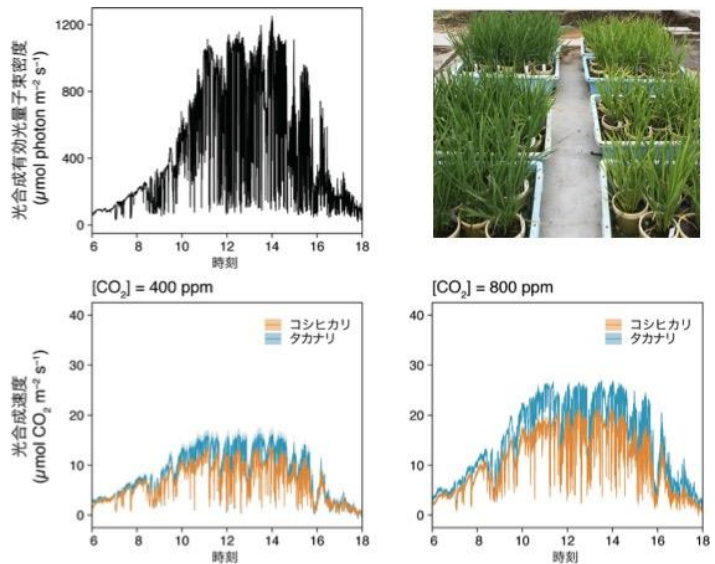


第3図 コシヒカリ由来の複数の染色体領域をタカナリに集積させたQTL集積系統の光合成速度と草姿。

能力を有するイネを育成した<sup>4,8)</sup>。

#### 4. 変動光条件におけるイネ光合成制御機構の解明

上記の光合成評価はすべて飽和光条件における最大能力に注目して行ってきたが、実際の野外環境では日射量が数秒～数分の間隔で大きく変動し、光合成速度はその影響を強く受ける。そこで一日を通じた日射量の変化を光合成測定装置の同化箱内で再現し、コシヒカリとタカナリの光合成変動を比較した。その結果、変動光条件においてタカナリはコシヒカリに比較して一日を通じ一貫して高い光合成速度を発揮し、両品種の差が高CO<sub>2</sub>環境下ではいっそう大きくなること示した<sup>9)</sup>。また弱光から強光に変化させたときの光合成誘導の速さが両品種間で異なることに注目し、光合成誘導中のクロロフィル蛍光解析とメタボローム解析、トランスクリプトーム解析を組み合わせ解析した。そしてタカナリは電子伝達系の活性誘導とカルビン回路の代謝産物増加が大きいこと、気孔開口が素早いことによって迅速な光合成誘導を実現していることを明らかにした<sup>10)</sup>。



第4図 水田圃場の光環境と光合成速度の変動。

#### おわりに

形質転換による人為的な遺伝子導入を行わなくても、自然変異アレルを利用したDNAマーカー選抜によってイネの光合成速度を大幅に改良できることを示した。同様の手法による光合成QTL研究が以前に比べて数多く実施されており、作物の光合成遺伝メカニズムの理解がいっそう進むことが期待される。筆者の最終目標は作物の光合成速度の多様性を包括的に理解することである。現在は、これまで同定したQTLの原因遺伝子とその分子メカニズムの解明に加え、多様なイネ品種パネルを用いたゲノムワイド関連解析や、生育期間全体を通じた光合成ダイナミクスの予測モデル開発、新たな光合成測定装置の開発などに取り組んでいる。これらの取り組みによって作物の光合成速度の多様性の理解をいっそう深め、生産性向上に貢献する育種技術へと発展させていきたい。

#### 謝辞

本研究は主に、東京農工大学ならびに農業生物資源研究所で行われたものであり、研究の実施にあたり多くの方々のご指導とご協力を賜りました。特に東京農工大学の平沢正名誉教授、大川泰一郎教授、農業生物資源研究所の山本敏央博士(現岡山大学教授)、高井俊之博士(現国際農林水産業研究センター主任研究員)、米丸淳一博士には記して深く謝意を表します。また農業生物資源研究所の実験補助員の皆様、東京農工大学に所属し研究をともに遂行いただいた学生の皆様に心より感謝申し上げます。また農学進歩賞にご推薦いただいた日本作物学会、ならびに茨城大学農学部の関係者の皆様に深く感謝申し上げます。

## 引用文献

- 1) Adachi S., Ohkubo S., San NS, Yamamoto T. Genetic determination for source capacity to support breeding of high-yielding rice (*Oryza sativa*). *Molecular Breeding* 40, 20. (2020)
- 2) Taylaran RD., Adachi S., Ookawa T., Usuda H., Hirasawa T. 2011. Hydraulic conductance as well as nitrogen accumulation plays a role in the higher rate of leaf photosynthesis of the most productive variety of rice in Japan. *Journal of Experimental Botany* 62:4067-4077.
- 3) Adachi S., Tsuru Y., Nito N., Murata K., Yamamoto T., Ebitani T., Ookawa T., Hirasawa T. 2011. Identification and characterization of genomic regions on chromosomes 4 and 8 that control the rate of photosynthesis in rice leaves. *Journal of Experimental Botany* 62:1927-1938. 70:5287-5297.
- 4) Adachi S., Yamamoto T., Nakae T., Yamashita M., Uchida M., Karimata R., Ichihara N., Soda K., Ochiai T., Ao R., Otsuka C., Nakano R., Takai T., Ikka T., Kondo K., Ueda T., Ookawa T., Hirasawa T. 2019. Genetic architecture of leaf photosynthesis in rice revealed by different types of reciprocal mapping populations. *Journal of Experimental Botany* 70:5131-5144.
- 5) \*Takai T., \*Adachi S., Taguchi-Shiobara F., Sanoh-Arai Y., Iwasawa N., Yoshinaga S., Hirose S., Taniguchi Y., Yamanouchi U., Wu J., Matsumoto T., Sugimoto K., Kondo K., Ikka T., Ando T., Kono I., Ito S., Shomura A., Ookawa T., Hirasawa T., Yano M., Kondo M., Yamamoto T. 2013. A natural variant of *NALI*, selected in high-yield rice breeding programs, pleiotropically increases photosynthesis rate. *Scientific Reports* 3:2149. \*Co-first.
- 6) Adachi S., Yoshikawa K., Yamanouchi U., Tanabata T., Sun J., Ookawa T., Yamamoto T., Sage RF., Hirasawa T., Yonemaru J. 2017. Fine mapping of *Carbon Assimilation Rate 8*, a quantitative trait locus for flag leaf nitrogen content, stomatal conductance and photosynthesis in rice. *Frontiers in Plant Science* 8:1-11.
- 7) Adachi S., Baptista LZ., Sueyoshi T., Murata K., Yamamoto T., Ebitani T., Ookawa T., Hirasawa T. 2014. Introgression of two chromosome regions for leaf photosynthesis from an *indica* rice into the genetic background of a *japonica* rice. *Journal of Experimental Botany* 65:2049-2056.
- 8) Adachi S., Nakae T., Uchida M., Soda K., Takai T., Oi T., Yamamoto T., Ookawa T., Miyake H., Yano M., Hirasawa T. 2013. The mesophyll anatomy enhancing CO<sub>2</sub> diffusion is a key trait for improving rice photosynthesis. *Journal of Experimental Botany* 64:1061-1072.
- 9) Ohkubo S., Tanaka Y., Yamori W., Adachi S. 2020. Rice cultivar Takanari has higher photosynthetic performance under fluctuating light than Koshihikari, especially under limited nitrogen supply and elevated CO<sub>2</sub>, *Frontiers in Plant Science*, 11:1308.
- 10) Adachi S., Tanaka Y., Miyagi A., Kashima M., Tezuka A., Toya Y., Kobayashi S., Ohkubo S., Shimizu H., Kawai-Yamada M., Sage RF., Nagano AJ., Yamori W. 2019. High-yielding rice Takanari has superior photosynthetic response under fluctuating light to a commercial rice Koshihikari. *Journal of Experimental Botany* 70:5287-5297.