

作物の光合成の生理的制御機構の解明および評価手法の開発

田中 佑 (京都大学大学院農学研究科)

tanaka.yu.2s@kyoto-u.ac.jp

本研究では、重要作物であるダイズとイネを対象に、物質生産の基礎となる葉の光合成の遺伝的多様性に着目し、その生理的制御機構の解明と、迅速かつ高精度な新規評価手法の開発を行った。これにより、作物の物質生産過程の理解が深まり、安定多収化実現への基盤となることが期待される。

はじめに

世界的な食糧需要の増大に対応し、土地利用型作物の安定多収化を実現するためには、太陽エネルギーあたりの物質生産性、すなわち日射変換効率の向上が不可欠であるとされる。日射変換効率は葉の光合成能力（個葉光合成能）に大きく影響を受けるとされるが、これらを生理的・遺伝的に向上させるための具体的な戦略については、いまだ統一的な理解が得られていない。その背景として、野外における作物の個葉光合成能力評価には多大な労力が必要であり、その生理的メカニズムや遺伝的多様性に関する情報が不足していることが挙げられる。特に、作物をとりまく圃場環境に対する個葉光合成の応答については不明な点が多く残されている。そこで本研究では、重要作物であるダイズとイネの種内に存在する遺伝的多様性に着目し、個葉光合成とその環境応答の生理的・遺伝的メカニズムを解明するとともに、迅速かつ高精度な形質評価手法の開発を並行して行った。

1. ダイズの個葉光合成能の生理的・遺伝的制御の解明

北米において近年育種されたダイズ多収品種、および日本の主力栽培品種などを用いた解析により、ダイズの個葉光合成能には大きな品種間差が存在していることが明らかとなった。個葉光合成は一般に、気孔などを介したガス拡散過程と、葉内のカルビン回路を中心とする炭酸固定過程に大別される。日米のダイズ品種群の比較においては、気孔の形態的特性がガス拡散過程に重要であった。すなわち、米国産多収品種では面積あたりの気孔数（気孔密度）が高い傾向にあり、そのような品種では個葉光合成能が高い傾向にあることが示された（図1）。

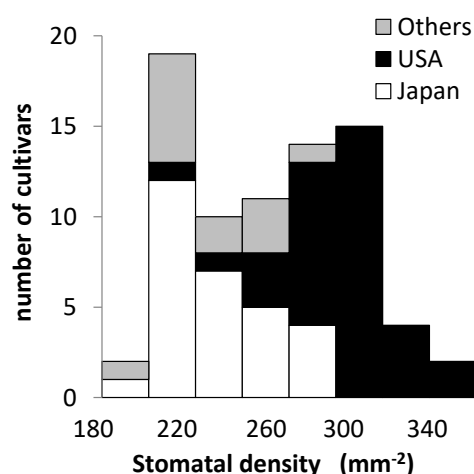


図1. ダイズにおける気孔密度の品種間差とその分布

一方、アジアの在来系統の中にも北米産の多収品種と同等の極めて高い光合成能を示す系統が存在していた。高い個葉光合成能をもたらす要因として、カルビン回路における光合成

酵素 Rubisco の含量や活性²⁾が重要であることを明らかとした。さらに、光合成速度を制御する染色体領域を複数特定した³⁾。このように、ダイズの個葉光合成能の品種間差をもたらす生理的・遺伝的要因は多様である。本研究では、これらの有用形質を示す遺伝資源を探索し、その遺伝的要因を解明したうえで適切に組み合わせることで、ダイズの個葉光合成能には遺伝的改良の余地が大きく残されていることを示した。

2. 光合成速度の迅速評価手法の開発

前項でも示されたように、大規模な集団を対象に個葉光合成能を網羅的に調査することは、光合成の遺伝的多様性とその生理的メカニズムを解明するうえで有効な戦略である。しかし個葉光合成能の測定には、通常 1 サンプルあたり数分程度の時間が必要であり、測定効率の低さが研究進展の障壁となっていた。現在主流となっている光合成測定手法は開放系と呼ばれており、測定葉を含むリーフチャンバーに空気を循環させ、その前後での CO₂ 濃度の差から光合成速度を計算する。これに対し本研究では、リーフチャンバー内に直接 CO₂ 濃度センサーを設置し、測定装置内の CO₂ 濃度の瞬間的な変化から、対象葉の光合成速度を迅速に算出する閉鎖型システムを独自に考案した⁴⁾ (図 2)。本手法に基づいて、企業との共同プロジェクトにより開発した新型の光合成測定装置 MIC-100 は、従来型装置と同等の測定精度を維持しつつ、測定効率を最大約 7 倍にまで引き上げることができた⁵⁾。MIC-100 を用いて、日本のダイズの遺伝的多様性を網羅したダイズコアコレクション約 80 品種を対象に個葉光合成能の網羅的測定を行い、高光合成遺伝資源の探索および遺伝解析が迅速化されることを実証した⁶⁾。MIC-100 は販売開始から 4 年あまりで既に国内外の大学や研究機関、企業を中心に 40 台以上が導入、利用されている。

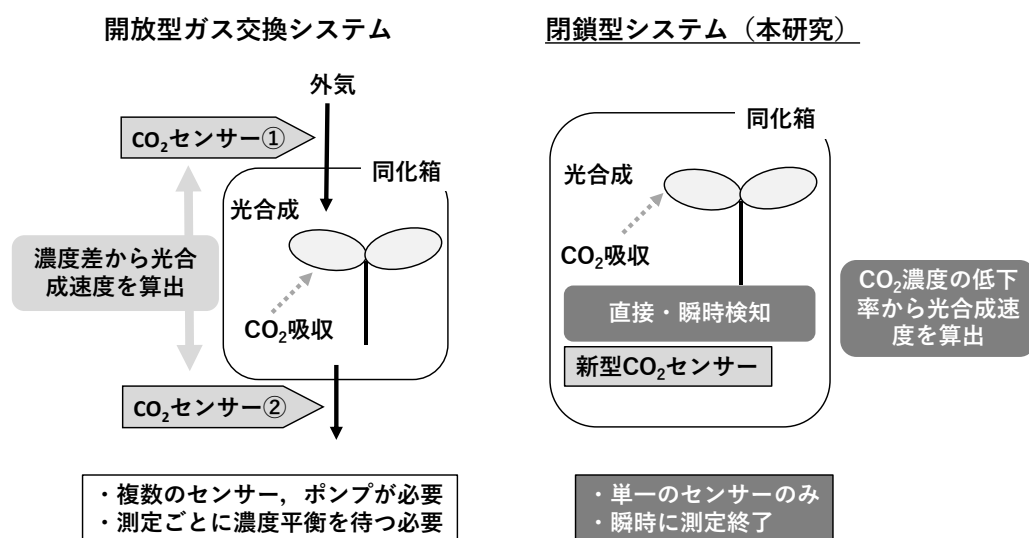


図 2. 開放型（左）および閉鎖型システム（右）による個葉光合成測定の原理

3. 変動光に対する個葉光合成の応答機構の解明

野外環境で生育する作物は、雲あるいは植物体自信の相互遮蔽などによる光強度の急激な変動に常に曝されている。しかし、このような変動光条件での個葉光合成の応答、およびそ

の遺伝的多様性については不明な点が多かった。本研究では、イネ⁷⁾およびダイズ⁸⁾を対象に、暗処理後に突然の強光照射を行い、光合成の応答を計測した。その結果、個葉光合成は強光に即座には応答せず、数分から数十分程度の時間をかけて次第に上昇し定常状態に達することが明らかとなった。そして定常状態に達するのに要する時間には、いずれの種においても極めて大きな遺伝的多様性が存在することを示した。定常状態に達するまでの間、受光した光エネルギーの多くは光合成に利用されず余剰となるため、変動光応答性の改良は作物の物質生産性の向上の鍵の一つであろうと考えられる。加えて、変動光応答の遺伝的多様性は、定常状態における個葉光合成能とは明確な相関がみられなかった。すなわち変動光応答の遅速は、個葉光合成能とは独立した生理・遺伝的メカニズムにより制御されていることが示された。変動光応答性の遺伝的多様性をもたらす生理的要因として、ダイズにおいては葉内のカルビン回路の活性化速度が変動光応答性の遅速に重要であることを明らかとした⁹⁾。現実に観察された光条件に基づいてシミュレーションモデル解析を行ったところ、変動光応答に伴う光エネルギーの利用効率低下に伴い、植物群落全体の光合成量の最大 20%を損失していること、および、このうち 10%程度は本研究で見出された遺伝的多様性の活用により改善しうることが予測された¹⁰⁾。

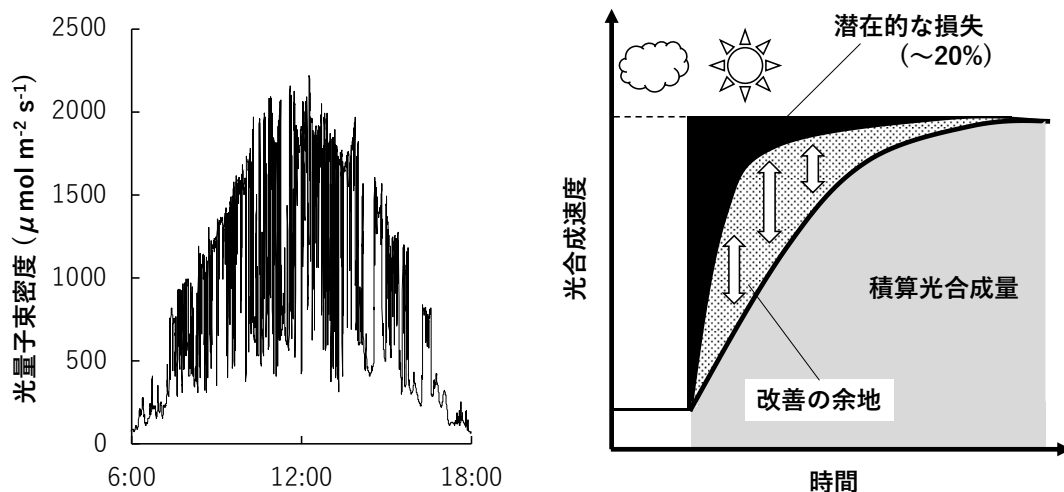


図3. 野外で観察される変動光の例 (左) および突然の強光照射に対する光合成応答の模式図 (右)

おわりに

作物の物質生産性向上を目指すうえで、個葉光合成の改変が極めて重要であることは明らかである。しかし野外圃場の変動性や、遺伝子・環境相互作用の複雑性のため、個葉光合成の生理的プロセスの改変が物質生産性の向上に直結するとは限らない。本研究では、個葉光合成を定常状態、および変動光下で制御する生理的機構の解明と、測定を効率化する手法の開発を通して、その複雑性の一端に迫ることが出来た。現在はイネにおける変動光応答性の多様性をもたらす遺伝的要因や、変動光応答性の遅速の適応的意義についての解析を行っている。今後も、野外圃場に根差した光合成生理研究を推進することで、作物の安定多収技術の基盤を構築することを目指していきたい。

謝辞

本研究は主に、京都大学および米国イリノイ大学アーバナ・シャンペーン校にて行われたものであり、実施にあたっては多くの方々のご指導とご協力を賜りました。特に、京都大学の白岩立彦教授、アーカンソー大学の Larry C. Purcell 教授、イリノイ大学の Stephen P. Long 教授、Randall Nelson 教授にはここに記して深謝いたします。あわせて、ともに研究遂行にあたった数多くの同僚の皆様、学生諸君にも心から感謝申し上げます。末尾となりましたが、今回日本農学進歩賞にご推薦頂きました日本作物学会、ならびに京都大学大学院農学研究科関係者の皆様に感謝申し上げます。

引用文献

- 1) Tanaka, Y., Fujii K., Shiraiwa, T.: Variability of Leaf Morphology and Stomatal Conductance in Soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] Cultivars. *Crop Sci.* 50, 2525-2532 (2010)
- 2) Sakoda, K., Tanaka, Y., Long, SP., Shiraiwa, T.: Genetic and Physiological Diversity in the Leaf Photosynthetic Capacity of Soybean. *Crop Sci.* 56, 2731-2741. (2016)
- 3) Sakoda, K., Kaga, A., Tanaka, Y., Suzuki, S., Fujii, K., Ishimoto, M., Shiraiwa, T.: Two novel quantitative trait loci affecting the variation in leaf photosynthetic capacity among soybeans. *Plant Sci.* 291, 110300. (2020)
- 4) Tanaka, Y., Akiyama, S. Ndir gas sensor, gas analyzer, photosynthesis rate measuring apparatus, and photosynthesis. US Patent. 10,379,039. (2019)
- 5) Tanaka, Y., Taniyoshi, K., Imamura, A., Mukai, R., Sukemura, S., Sakoda, K., Adachi, S.: MIC-100, a new system for high-throughput phenotyping of instantaneous leaf photosynthetic rate in the field. *Functional Plant Biology.* 49, 496-504. (2022)
- 6) Shamim, MJ., Kaga, A., Tanaka, Y., Yamatani, H., Shiraiwa, T.: Analysis of Physiological Variations and Genetic Architecture for Photosynthetic Capacity of Japanese Soybean Germplasm. *Front. in Plant Sci.* 13, 910527. (2022)
- 7) Taniyoshi, K., Tanaka, Y., Shiraiwa, T.: Genetic variation in the photosynthetic induction response in rice (*Oryza sativa*L.). *Plant Prod. Sci.* 23, 513-521. (2020)
- 8) Soleh, MA., Tanaka, Y., Nomoto, Y., Iwahashi, Y., Nakashima, K., Fukuda, Y., Long, SP., Shiraiwa, T.: Factors underlying genotypic differences in the induction of photosynthesis in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. *Plant Cell and Environ.* 39, 685-693. (2016)
- 9) Soleh, MA., Tanaka, Y., Kim, SY., Huber, SC., Sakoda, K., Shiraiwa, T.: Identification of large variation in the photosynthetic induction response among 37 soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] genotypes that is not correlated with steady-state photosynthetic capacity. *Photosynthesis Res.* 131, 305-315. (2017)
- 10) Tanaka, Y., Adachi, S., Yamori, W.: Natural genetic variation of the photosynthetic induction response to fluctuating light environment. *Curr. Opin. Plant Biol.* 49, 52-59. (2019)