

# 研 究 報 告 書

## 「非定常光環境におけるイネ光合成の遺伝的制御の包括的解明」

研究タイプ： 通常型

研究期間： 2016 年 10 月～2020 年 3 月

研 究 者： 田中 佑

### 1. 研究のねらい

植物の葉における光合成は、地球の炭素循環や植物の物質生産の基本となる生命現象である。これまで定常条件における葉の光合成能力については多くの研究がなされてきた。しかしフィールド環境において生育する植物は、常に変動する環境にさらされている。特に光合成の直接のエネルギー源となる光強度は、日周変化だけでなく雲による遮蔽や植物の葉自体による相互被陰のため、秒単位で大きく変動している。このような変動光条件下で光合成は大きく影響を受けていると考えられるが、実際にフィールドで生育する植物がどのような光合成応答を示しているのかについては、不明な点が多く残されている。

本研究では特に、光強度が急激に増加した場合の光合成の立ち上がり(光合成誘導反応)に着目した。この際、光合成速度はすぐには応答せず、ある程度の遅れをもって次第に上昇していくことが知られている。変動光条件下では光合成誘導反応が繰り返し起こっていると考えられることから、誘導反応に伴う光合成の立ち上がりの遅れによって、積算光合成量には損失が生じていると想定される。したがって、光合成誘導反応を速めることができれば、変動光条件下での物質生産性を向上させられる可能性がある。

本研究では主要作物であるイネを対象に、普及品種のコシヒカリ、多収品種のタカナリと両者の交雑から得られた系統群、および世界のイネコアコレクションを用いて光合成誘導反応の評価を行うことで、光合成誘導反応に関与する染色体領域の特定をめざした。光合成誘導反応には気孔の応答や  $\text{CO}_2$  固定にかかわる酵素 Rubisco など複数の要因が関与していると考えられる。これらのうち、光合成誘導反応を左右している主要な生理的要因を解析した。さらに光合成誘導反応を改変することで、変動光条件下での積算光合成量に及ぼす向上効果をシミュレーションモデルにより定量化した。

以上を通し、変動光に対する光合成誘導反応を育種的に改変する可能性と、それによる作物の光合成最適化、および物質生産性の新たな向上戦略を提示することを本研究の目的とした。

### 2. 研究成果

#### (1)概要

暗処理後の植物体に突然の強光照射を行い光合成の動態を観察することにより、多収イネ品種タカナリは、コシヒカリと比較して光合成誘導反応が速いことが確認された。タカナリの速い光合成誘導反応は、主には高い気孔コンダクタンスによりもたらされていたが、電子伝達や葉内の  $\text{CO}_2$  固定活性も無視できない影響を与えていた。両品種の交雑から得られた染色体断片部分置換系統群(CSSLs)を用いた解析から、12 番染色体の長腕にタカナリ由来で光合成誘導反応を速める QTL が見出された。同 QTL を有することで、光合成誘導反応が大幅

に促進されることが複数年次で確認された。

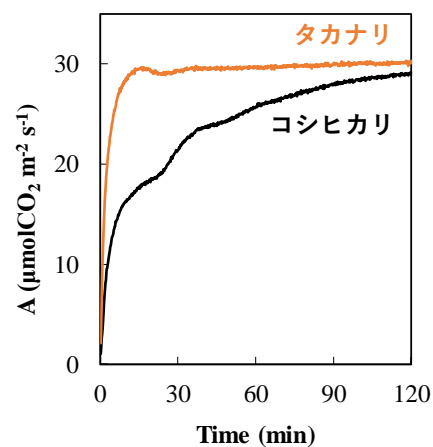
イネの遺伝的変異を最大限網羅した品種セット、世界のイネコアコレクションには光合成誘導反応に大きな変異が存在しており、タカナリよりも優れた光合成誘導反応を示す系統が複数存在していた。見出された遺伝的変異は、弱光条件下での光合成速度や気孔コンダクタンスと強く相関していた一方で、最大光合成能とは相関がなかった。光合成誘導反応には、イネの生態型により偏りがみられ、温帯ジャポニカ系統はコシヒカリを含め誘導反応が遅い傾向がみられた。

光合成誘導反応を組み込んだ光合成シミュレーションモデルを構築した。圃場において実際に観察された光強度を入力としたところ、光合成の立ち上がりの遅れによって、潜在的な炭素固定量の最大 30%程度を損失していると予想された。さらに、光合成誘導反応の自然変異を育種的に利用できたと仮定すると、この損失は大幅に低減し、フィールド環境におけるより効率的な物質生産が可能になると予測された。次に圃場におけるより複雑な光強度の変動を再現し、12 時間にわたる光合成動態を観察したところ、タカナリはコシヒカリと比較し午前中から光合成速度が高いものの、午後はその差が縮小あるいは逆転することが明らかとなった。本研究で見出した QTL は、午前中の光合成速度を向上させる効果のあることが明らかとなった。

## (2) 詳細

### 研究テーマ A「コシヒカリ・タカナリの染色体断片置換系統群を用いた time-related mapping」

コシヒカリ、タカナリと両品種の交雑から得られた染色体断片部分置換系統群(CSSLs)を解析したところ、タカナリでは光合成誘導反応が速く(右図;論文業績2)、12 番染色体の長腕にタカナリ由来で光合成誘導反応を速める QTL が3年続けて検出された。変動光条件においてイネの光合成誘導反応に遺伝的差異が存在しており、かつそれに影響する QTL の特定は初の事例であり、研究目的の一つを達成することができた。同 QTL は既存の最大光合成能に関する QTL とは別の領域であり、これを *qRaise1*(R*apid* *I*nduction *R*esponse)と命名した。



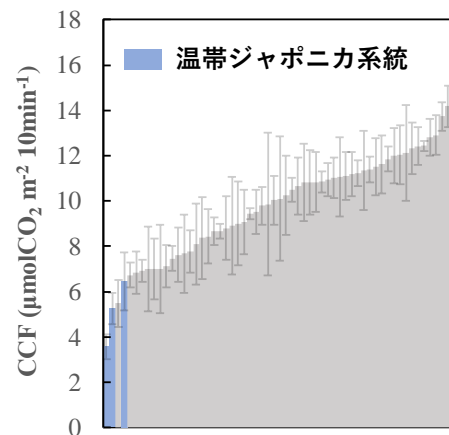
光合成誘導反応の品種間差

当初は、光合成誘導反応は複雑な生理現象であり、関与する遺伝的要因も多数にわたると想定された。しかし実際には、コシヒカリとタカナリの間では *qRaise1* が主働的な QTL であることが明らかとなった。*qRaise1* の効果により、光合成誘導反応時の光合成、気孔コンダクタンス、葉肉コンダクタンス、電子伝達速度がいずれも向上していたことから、*qRaise1* は複数の光合成プロセスに影響する遺伝的要因であることが明らかとなった。従って以下の研究テーマについては、当初の研究方針を維持しつつ、*qRaise1* の作用メカニズム解明と物質生産への影響により重点を置いた。

## 研究テーマ B「親品種および代表的な系統における光合成誘導反応中の遺伝子発現の網羅的解析」

コシヒカリおよびタカナリの光合成誘導反応中の葉のメタボローム解析を行ったところ、カルビン・ベンソン回路の多くの構成要素に品種間差が検出された(論文業績2)。しかし差が検出された構成要素はいずれも相互作用しており、このうちのどのプロセスが品種間差の根本的な原因となっていたのかを特定するには至らなかった。一方、*qRaise1* の原因となる遺伝子を特定するため、*qRaise1* を有する CSSL をコシヒカリに戻し交配し BC<sub>1</sub>F<sub>3</sub> 分離系統群を育成した。同系統群を用いたファインマッピングにより、*qRaise1* の存在領域を 400kb 程度にまで絞り込むことに成功した。

世界のイネコアコレクションはイネの遺伝的変異を最大限網羅するよう設計された品種セットである。コアコレクションの光合成誘導反応には幅広い変異が存在しており(右図)、最大光合成能とは相関がなかった。*qRaise1* が既知の最大光合成能に関する QTL とは別の領域に検出されたことと併せ、光合成誘導反応は最大光合成能とは独立したメカニズムで制御されていると考えられた。加えて、温帯ジャポニカ系統はコシヒカリを含め光合成誘導反応が遅い傾向がみられた。今後さらに系統数を増加させた検証が必要ではあるが、生態型による光合成誘導反応の偏りは、何らかの適応的意義もしくはトレードオフの存在を示唆している。



世界のイネコアコレクションにおける強光照射後 10 分間の積算光合成量の遺伝的変異

## 研究テーマ C「フィールド光環境における光合成速度を関連遺伝子群およびその発現レベルから予測する数理モデルの構築と最適遺伝子型設計」

水田群落において長期間にわたる光条件を取得し、そのうち典型的な変動光を示した条件について以下の解析に用いた。まず、光合成誘導反応の影響を組み込んだ群落光合成モデルを作出した。本モデルに光条件を入力し光合成誘導反応が物質生産に及ぼす影響の定量化を試みたところ、コシヒカリでは潜在的な物質生産量のうち約 33%を損失していると推定された。タカナリの光合成誘導反応をコシヒカリに導入したと仮定すると、損失は 28%程度にとどまり、光合成誘導反応の育種的改良によって物質生産量を 5%程度向上させうると予測された(論文業績1)。

同じ変動光条件を光合成測定装置内で再現することに成功した。コシヒカリ、タカナリについて 12 時間にわたる変動光条件下での光合成動態を測定したところ、タカナリは午前中から昼頃にかけて非常に高い光合成速度を示したが、午後になると品種間差が小さくなり、最終的には差が消失した(論文業績2)。*qRaise1* の導入によって午前中の光合成速度が高まることが確認された。すなわち、光合成誘導反応の改良によって変動光条件下での生育に適したイネを設計可能であることが、理論・実測の両面から確認された。

## 結論

本研究によって、イネの光合成誘導反応には大きな遺伝的変異が存在しており、育種的に利用可能であることが明らかとなった。特定された QTL はコシヒカリ、タカナリ間の品種間差の大部分を説明する効果の大きな QTL であった。同 QTL の活用によって、フィールドにおける変動光条件下での生育に適したイネの設計が可能であり、物質生産性を 5%程度向上可能であることが強く示唆された。イネの物質生産性向上に向けた新たな戦略を提示することができた。

### 3. 今後の展開

コシヒカリ、タカナリ間の光合成誘導反応の差をもたらしている要因は、今後さらに明瞭になると思われる。それを踏まえ、既存のイネ品種の光合成誘導反応を育種的に改良し、変動光条件において高効率に生育するイネの作出実現を目指す。

世界のイネコアコレクションの中には、タカナリと比較し、さらに光合成誘導反応が速い系統も見出される一方、生態型間での偏りが見出された。すなわち、本研究でとらえた 2 品種間の差異はイネ全体の遺伝的多様性のごく一部であり、光合成誘導反応には未知のメカニズム、およびトレードオフや適応的意義が存在していると考えられる。今後は以上の点に留意しつつ、より幅広い遺伝資源を活用しながら、フィールドの変動光環境下で求められる“理想の光合成”の包括的理解と設計を目指すべきであると考えられる。

### 4. 自己評価

【研究目的の達成状況】 本研究の目的は、(A)光合成誘導反応に関わる QTL の特定、(B)その遺伝学的・生理学的メカニズムの解明、(C)モデルに基づく高効率な光合成を行うイネの設計、の 3 点であった。このうち(A)については、効果の大きな新規 QTL を検出したことで期待通りに達成できた。(B)については、遺伝子発現の網羅的解析には至らなかったが、メタボローム解析やファインマッピング、光合成生理解析によって光合成誘導反応のメカニズムの一部を解明することができた。(C)については、モデルと実測の両面から、同 QTL を導入した効果を定量化したことで達成できたと考えられる。

【研究の進め方】 本研究の遂行にあたり、研究費の大部分は最新型の光合成測定装置の導入に用いられた。これにより、一般に時間と労力を要する光合成測定を、最小限の時間で効率的に行う研究環境を整備することができた。フィールド環境で生育するイネを研究対象としたことで、実験は基本的に夏期のみに制限されたものの、上記のように所期の目的をおよそ達成することができた。

【研究成果の科学技術及び社会・経済への波及効果】 変動光条件における光合成誘導反応について、イネの種内で自然変異を見出したこと、および効果の大きな QTL を特定したことは学術的新規性が高く、植物の光合成生理の理解の進展に貢献すると考えられる。社会的要請に沿ったイネのバイオマス生産性の向上を実現できれば、大きな経済波及効果が期待される。

### 5. 主な研究成果リスト

#### (1)論文(原著論文)発表

1. Shunsuke Adachi, Yu Tanaka, Atsuko Miyagi, Makoto Kashima, Ayumi Tezuka, Yoshihiro Toya, Shunzo Kobayashi, Satoshi Ohkubo, Hiroshi Shimizu, Maki Kawai-Yamada, Rowan F Sage, Atsushi J Nagano, Wataru Yamori  
High-yielding rice Takanari has superior photosynthetic response to a commercial rice Koshihikari under fluctuating light. *Journal of Experimental Botany* (2019) 70: 5287–5297.

(2)特許出願

研究期間累積件数：0 件

(3)その他の成果(主要な学会発表、受賞、著作物、プレスリリース等)

1. 世界のイネコアコレクションにおける変動光応答性の遺伝的変異  
谷吉 和貴, 田中 佑, 白岩 立彦  
第 247 回日本作物学会講演会 (優秀発表賞) (2019) 筑波大学
2. Natural Variations of the Non-Steady State Photosynthesis among Rice and Soybean Varieties  
Tanaka, Y., Kobayashi, S., Tanaka, K., Kondo, R.  
International Symposium on Agricultural Meteorology 2018, Kyushu University, March 16th, 2018
3. 変動光環境におけるイネ個葉の光合成動態とそれに及ぼす光合成誘導反応の影響  
小林 俊造, 田中 佑, 白岩 立彦  
第 244 回日本作物学会講演会 (優秀発表賞) (2017) 岐阜大学
4. Continuous monitoring of the canopy gas exchange of rice and soybean based on the aerodynamic analysis of the plant canopy  
Tanaka, Y., Katayama, H., Kondo, R., Homma, K., Shiraiwa, T.  
The 9th Asian Crop Science Association Conference, Jeju, Korea, June, 2017
5. Natural genetic variation of the photosynthetic induction response to fluctuating light environment.  
Tanaka, Y., Adachi, S., Shiraiwa, T.  
*Current Opinion in Plant Biology* (2019) 49:52–59.