

ダイズおよびイネにおける個葉光合成速度とその変動光応答の自然変異に関する研究
田中佑 (京都大学大学院農学研究科)

作物の物質生産性向上を目指すうえで、その基本的な構成要素である個葉光合成を決定する生理的メカニズムを解明したうえで、物質生産における位置づけを明確にすることが不可欠である。本業績は、ダイズおよびイネにおいて光飽和光合成速度の自然変異をもたらす生理的要因について新たな知見を与えた。さらに圃場環境で観察される変動光条件下での個葉光合成の動態にも顕著な自然変異があることを見出し、個葉光合成の面から作物の物質生産性向上を目指すための戦略を提示したものである。得られた成果は以下のように要約される。

1. ダイズの光飽和光合成速度の遺伝的変異をもたらす要因の解明

米国ダイズ品種 Stressland と日本品種タチナガハおよびその交雑後代 (F3) 18 系統を対象として個葉光合成とその関連形質の変異を解析した。子実肥大期間における上位葉の光飽和光合成速度 (Asat) は Stressland がタチナガハよりも 20% 近く高かった。両品種の交雑後代系統の Asat には 22 から 34 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ までの変異があった。この遺伝的変異は、比葉重 (LMA)、葉身窒素含量 (LNC) よりも気孔コンダクタンス (gs) の変異と強い正の相関を示した。さらに無限伸育型系統で Asat, gs および気孔密度 (Ns) が高い傾向にあったことから、茎の伸育型が個葉のガス交換活性に影響している可能性が示された (業績 1)。次に、茎の伸育型を決定する Dt1 座の遺伝子型を異にし、品種 Clark, Harosoy, Elf および Williams の遺伝的背景を有する準同質遺伝子系統群 (NIL) 4 組合せを供試し、子実肥大初期における個葉の gs および形態形質を調査した。全ての組合せにおいて gs および Ns が無限伸育型 (Dt1 型) において高いことが明らかとなった。Dt1 型では葉脈密度も有意に高かった。一方、孔辺細胞長 (Lg) は有限伸育型 (dt1 型) で大きく、表皮細胞数に対する気孔分化頻度 (Stomatal Index, SI) には品種間および伸育型間で有意差はなかった。以上より、Dt1 座もしくはそのごく近傍に存在する遺伝的要因の作用により、個葉表皮の構造が全体的に細密となり、それにより無限伸育型において gs が高くなりやすいことが示された (業績 2)。有限伸育型を主とした計 70 以上のダイズ品種群の、子実肥大初期における個葉の形態形質を調査した。2 カ年を通じ Ns には 148 から 334 個 mm^{-2} までの変異があった。Ns は面積あたり表皮細胞数と密接な正相関を示し、表皮細胞数に対する気孔分化頻度 (Stomatal Index, SI) の品種間差は小さかった。Lg にも変異が存在し、Ns と負の相関を示した。しかし両者の関係性にはばらつきが観察され、Lg と独立的に Ns を改変する余地はあるものと推察された。これらの形態形質は SI を除いて年次間で有意に相関し、その遺伝的変異は環境による変動に対し安定的であると考えられた。気孔におけるガス拡散理論に基づき、形態によって決まる gs の理論的ポテンシャル (gp) を Ns と Lg から導いた。米国品種では、Ns および gp が日本品種と比べて高いことが明らかとなった。さらに gp は圃場で実測した gs と密接な相関を示した。多くの米国品種にみられる高い乾物生産性には、このような個葉の構造による高い gp が要因の一つとして寄与していると考えられた (業績 3, 4)。Ns が個葉光合成に及ぼす効果を実証するため、モデル植物シロイヌナズナを対象に、Ns を正に制御する遺伝子 STOMAGEN の過剰発現体 (ST-OX) を用いた。ST-OX の Ns は 1065 個 mm^{-2} であり、野生型 (WT) と比較し 3 倍以上に達していた。これに対し gs は 72%, Asat は 30% 向上した。一方、光合成 - 葉内 CO_2 応答曲線 (A-Ci 曲線) から算出した最大カルボキシル化速度 (Vcmax) には、ST-OX と WT 間で有意差が無かった。以上より、ST-OX の Asat の向上は Ns の増大によりもたらされており、Ns の人為的改変により光合成能の遺伝的向上が可能であることが示された (業績 5)。しかし ST-OX の乾物重は WT と比較し増加しなかった。Ns の制御技術を作物において実用化するためには、蒸散量の増大に見合う根系の形成や水利用効率の改善などにより、過剰な蒸散によるストレスを回避する必要があると考えられた。

2. 直立穂イネにおける高光合成能とそれをもたらす生理・形態的要因

近年、主に中国において育成された一群の直立穂イネ品種については、多収事例が複数報告されている。しかしその生理的背景としての個葉光合成能については報告がなかった。そこで藩農 265 (直立穂品種) と日本晴、タカナリを異なる土壤窒素条件下で栽培し、光合成能の解析を行った。少施肥区、多施肥区において藩農 265 の Asat はそれぞれ 33.0, 33.8 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ に達し、いずれの条件でもタカナリ、日本晴と比較し高い値を示した。藩農 265 では A-Ci 曲線の初期勾配 (A/Ci) と LNC が大きかった。一方、gs には明確な品種間差がみられなかった。葉身切片の形態を観察したところ、藩農 265 は葉面積当たりの葉肉細胞数が他品種と比べ多い傾向があった。以上のように、藩農 265 は多収と高光合成能で知られるタカナリと比較し同等以上の光合成能を示し、それは充実した葉肉組織と優れた葉肉活性によりもたらされていることが示された (業績 6)。一方で葉面積指数 (LAI) はこれらの品種と比較し藩農 265 で小さかったため、イネにおける物質生産性のさらなる向上には、優れた Asat と葉面積展開の両立が課題であると考えられた。

3. 変動光環境における光合成動態の自然変異

作物が生育する圃場環境では、雲や植物体の相互遮蔽により、葉の受ける光強度は時空間的に大きく変動している。しかし、このような変動光条件下における作物の光合成の動態については不明な点が多かった。そこでダイズ日本品種タチナガハと米国品種 UA-4805 を対象とし、暗処理後の葉に突然の強光 ($2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 照射を行った際の光合成速度の応答 (光合成誘導反応) を調査した。その結果、光合成誘導反応の時定数はタチナガハで 4.4 min, UA-4805 で 2.7 min であり、明確な品種間差があった (業績 7)。光合成誘導反応をもたらす生理的要因について詳細に調査するため、Dynamic A-Ci 解析を考案した。同解析は、6 段階の CO_2 濃度での光合成誘導反応測定を行い、強光照射後時間の関数として得られた A と Ci のデータセットを再構成することで、各時刻における Vcmax の算出を可能とするものである。Dynamic A-Ci 解析により、UA-4805 では誘導反応中の Vcmax の上昇がタチナガハと比較して早い。気孔による制限には明確な差が無いことが明らかとなった。以上より、ダイズにおける光合成誘導反応の自然変異は主に Vcmax で表されるカルボキシル化の活性化程度に帰着されることが示唆された (業績 8)。イネにおいても、光合成誘導反応には明確な遺伝的差異が見いだされ、イネ品種タカナリは、コシヒカリと比較し光合成誘導反応が早かった。ダイズと異なり、イネにおいては誘導反応中の gs が高く推移することがより重要であることが明らかとなった。今後は、このような変動光条件下での光合成動態が作物の生産性に及ぼす影響の定量化と、関与する生理・遺伝的要因のさらなる解明を行う必要があると考えられる。

本業績は、ダイズおよびイネにおける個葉光合成能の自然変異を解析し、さらに研究対象を圃場でみられる変動光条件に拡張した。特に変動光に対する光合成誘導反応に大きな種内変異が存在することを明らかとし、作物学の光合成研究に新たな視座と戦略を提示した。今後さらなる発展が期待されることから、日本作物学会研究奨励賞に充分値する業績であると評価される。

研究業績

1. Tanaka Y., Shiraiwa T., Nakajima A., Sato J., and Nakazaki T. (2008) Leaf gas exchange activity in soybean as related to leaf traits and stem growth habit. *Crops Science*, 48, 1925-1932.
2. Tanaka Y. and Shiraiwa T. (2009) Stem growth habit affects leaf morphology and gas exchange traits in soybean. *Annals of Botany*, 104, 1293-1299.
3. Tanaka Y., Fujii T. and Shiraiwa T. (2010) Variability of leaf morphology and stomatal conductance in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] Cultivars. *Crop Science*, 50, 2525-2532.
4. Tanaka Y., Kumagai E., Tazoe Y., Adachi S. and Homma K. Leaf photosynthesis and its genetic improvement from the perspective of energy flow and CO₂ diffusion. *Plant Production Science*, 17, 111-123.
5. Tanaka Y., Sugano SS., Shimada T. and Nishimura IH. (2013) Enhancement of leaf photosynthetic capacity through increased stomatal density in Arabidopsis. *New Phytologist*, 198, 757-764.
6. Urairi C., Tanaka Y., Hirooka Y., Homma K., Xu Z. and Shiraiwa T. (2016) Response of the leaf photosynthetic rate to available nitrogen in erect panicle-type rice (*Oryza sativa* L.) cultivar, Shennong265. *Plant Production Science*, 19, 420-426.
7. Soleh MA., Tanaka Y., Nomoto Y., Iwahashi Y., Nakashima K., Fukuda Y., Long SP. and Shiraiwa T. (2016) Factors underlying genotypic differences in the induction of photosynthesis in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] *Plant, Cell and Environment* 39, 685-693.
8. Soleh MA., Tanaka Y., Kim SY., Huber SC., Sakoda K. and Shiraiwa T. (2017) Identification of large variation in the photosynthetic induction response among 37 soybean [*Glycine max* (L.)] genotypes that is not correlated with steady-state photosynthetic capacity. *Photosynthesis Research*, 131, 305-315.