

令和 6 年 5 月 8 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2021～2023

課題番号：21H02171

研究課題名(和文) 高CO<sub>2</sub>・高温環境下の変動光に対する植物の光合成応答力の強化

研究課題名(英文) How do plants adjust their photosynthesis in response to fluctuating light environments in future climate

研究代表者

矢守 航 (Yamori, Wataru)

東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・准教授

研究者番号：90638363

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：これまで、大気CO<sub>2</sub>濃度の上昇に対する光合成応答や、作物生産性向上を目指した光合成能力の改良は、光強度一定の定常光環境を想定して研究されてきたが、野外環境では、光は常に激しく変動している。そこで、本申請課題では、現在と近未来に予想される環境において、光合成の向上に寄与する諸反応の分子機作の解明を目指した。本研究成果によって、1)ヒメツリガネゴケ由来Flavodiiron protein (Flv) 遺伝子導入による電子伝達系の改変、2) Rubisco活性化因子であるRubisco activaseの改変、3) 気孔密度の増加と気孔開閉の迅速化によって、変動光に対する光合成能力が向上することを示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

バイオマス増大に向けての育種戦略を示すため、現在と近未来の環境において、光合成の包括的理解から光合成装置全体の最適化を目指す計画は革新的である。本申請課題は野外環境における光合成機能の強化に向けた基盤技術の確立に寄与し、植物にとって必須な“光”に対する植物の適応性を高める意義は大きいと言える。

研究成果の概要(英文)：Photosynthetic responses to increases in atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and improvements in photosynthetic capacity to enhance crop productivity have been studied under the steady-state light environment with constant light intensity, but in the natural environments, light fluctuates drastically because of altering sun positions, cloud cover, leaf angle, and shadows due to canopy cover. Therefore, this project aims to elucidate the molecular mechanisms of various reactions that contribute to the enhancement of photosynthesis in the present and near-future expected environments. We have revealed that 1) modifications of electron-transfer system by introducing the Flavodiiron protein (Flv) gene, 2) modifications of Rubisco activase, an activator of Rubisco, and 3) modifications of stomatal response in response to variable light, has improved the photosynthesis under fluctuating light conditions.

研究分野：作物生理学

キーワード：光合成 環境応答 気孔 電子伝達 Rubisco

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

## 1. 研究開始当初の背景

産業革命以降、化石燃料消費と森林破壊により  $\text{CO}_2$  濃度が上昇し続け、その温室効果により気温も上昇している。大気  $\text{CO}_2$  濃度上昇や温暖化が食料生産や炭素循環に及ぼす影響を解明するため、気候変化に対する植物の応答を明らかにする必要がある。これまで、大気中  $\text{CO}_2$  濃度の上昇に対する光合成応答や、作物生産性向上を目指した光合成能力の改良は、光強度一定の定常光環境を想定して研究されてきた。また、近未来の高  $\text{CO}_2$  環境下における光合成の予測にも定常光のデータが用いられている。しかし、野外環境では、雲や植物体自身の遮蔽によって光は激しく変動している。光強度の減少により低下した光合成速度は、その後、光強度が急激に増加しても瞬時には上がらず、緩やかに上昇する（光合成誘導反応）。光合成誘導反応が迅速化できれば、一日の積算光合成量は **20%**以上増加すると試算され（**Taylor & Long 2017**）野外における植物成長向上の鍵となっている（**Tanaka et al. 2017**）。野外における植物成長を理解し、環境変化に強い作物を作出する上で、光合成誘導反応の実態とそのメカニズムを明らかにすることは極めて重要である。

## 2. 研究の目的

長年、変動光に対する光合成応答メカニズムについては不明な点が多かったが、申請者らの研究によって、光合成系の諸反応の変動光応答を精査することで、そのメカニズムの全体像が明らかになってきた。これまでの研究成果をまとめると、光合成誘導反応には大きく **3**つの要因が関与している（**Yamori 2016, Yamori & Shikanai 2016**）。葉緑体チラコイド膜の電子伝達によって光エネルギーを化学エネルギー（**ATP** と **NADPH**）に変換する過程、 $\text{CO}_2$  固定の鍵酵素である **Rubisco** の活性化状態、そして、大気中の  $\text{CO}_2$  を葉内に取り込む「玄関」となる気孔の開度である。これら **3**つの要因が調和して初めて高い光合成活性と植物成長が期待できるため、光合成能力を向上させるには、光合成の変動光に対する応答機構を統合的に理解した上で戦略を考える必要がある。一方、近未来に予想される高  $\text{CO}_2$ ・高温環境下で頑健に成長する植物の作出は、人類が克服すべき最も重要な課題の一つであるが、高  $\text{CO}_2$  や高温条件が光合成誘導反応に及ぼす複合的な効果についてはほとんど分かっておらず、将来の作物生産予測における不確実な要因となっている。そこで、本申請課題では、現在の環境のみならず、近未来の高  $\text{CO}_2$ ・高温環境における光合成誘導反応の遺伝的制御機構を網羅的に解明することで光合成能力改善に有用な分子機構を洗い出し、現在と近未来に予想される野外環境における光合成能力の強化に挑む。

## 3. 研究の方法

本申請課題では、現在の環境のみならず、近未来の高  $\text{CO}_2$ ・高温環境における光合成誘導に関わる遺伝子群を包括的に解明し、かつ、光合成制御機構の統合的理解に基づき、変動する光環境におけるシロイヌナズナとイネの光合成速度を向上させることを目的とする。具体的には、1) ヒメツリガネゴケ由来 **Flavodiiron protein (Flv)** 遺伝子導入による電子伝達系の改変、2) **Rubisco** 活性化因子である **Rubisco activase** の改変、3) 気孔開閉の迅速化によって、変動する光環境において光合成量および植物成長の向上に繋

がるかを評価した。包括的に光合成機能を解析するため、ガス交換解析による炭酸固定速度・気孔コンダクタンス（気孔開度の指標）、クロロフィル蛍光解析と **P700** 吸光解析による電子伝達速度を同時測定した。また、クロロフィル蛍光解析によって、過剰エネルギーの熱放散（**NPQ**）や電子伝達系の還元状態も同時評価した。

#### 4. 研究成果

申請者はこれまでに、現在の大气 **CO<sub>2</sub>** 濃度と気温において、1) 電子伝達反応、2) **Rubisco activase** を介した **Rubisco** 活性化、そして、3) 気孔開閉応答などの光合成誘導反応を制御する分子基盤を解明し、光合成や生産性向上に成功してきた。本申請課題では、これまでに申請者が得た研究成果をもとに、現在と近未来の環境において、変動光環境下での光合成能力を強化することを目的とする。以下に個別の研究成果をまとめる。

##### < 1. 光合成電子伝達の強化による変動環境における光合成能力の改善 >

これまでの我々の研究成果において、モデル実験植物であるイネやシロイヌナズナを用いた実験で、野外でみられるような弱光と強光を繰り返す変動光下では、光化学系 **II** ではなく光化学系 **I** が先に光阻害を受けることを明らかにしてきた (**Yamori et al. 2016, Kono et al. 2017, 2020**)。 **Flavodiiron protein (Flv)** はシアノバクテリアから裸子植物まで保存されており、**Flv** 依存の電子伝達系は過剰エネルギーの消去機能を有すると考えられているが、被子植物では保存されていない。そこで、ヒメツリガネゴケ **Flv** 遺伝子をシロイヌナズナに導入したところ、**WT** に比べて光合成誘導が促進し、また、長期的な変動光ストレスに対する **PSI** 光阻害が軽減し、植物成長が促進することを明らかにした (**Basso et al. 2022**)。

また、数種類の植物に変動光を与えて、損傷を比較したところ、弱光環境下でも生育する耐陰性の強いクワズイモの光化学系 **I** は損傷を受けにくく、しかも、栽培時の光強度が弱いほど光化学系 **I** の「変動光」耐性が強いことを明らかにした (**Terashima et al. 2021**)。

##### < 2. Rubisco 活性化制御の強化による変動環境における光合成能力の改善 >

これまでの我々の研究成果において、**Rubisco** は弱光環境では不活性化し、その後、光が突然あたってすぐに活性が増加しないこと、そして、不活性化した **Rubisco** を再活性化する **Rubisco activase** の量を減少させた形質転換体イネとタバコでは、光合成誘導時間が著しく遅延することを明らかにしてきた (**Yamori et al. 2009, 2012**)。また、**Rubisco**

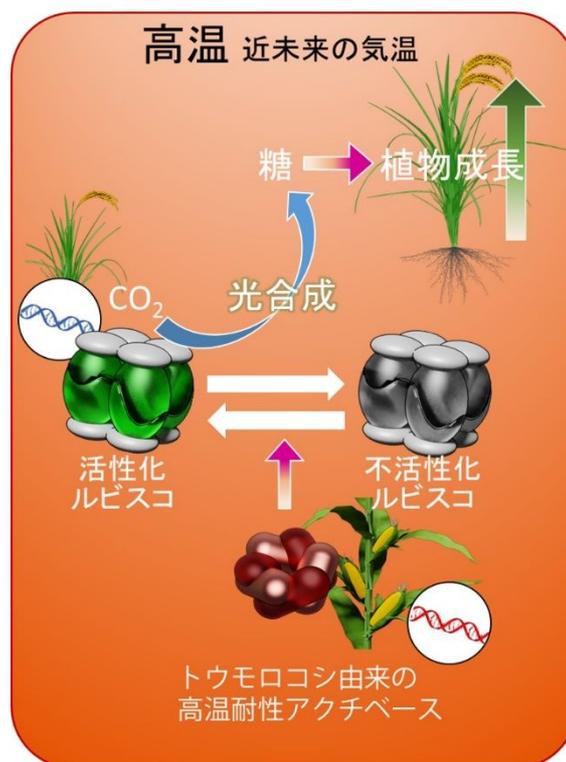


図 1. 熱安定性の高いアクチベースをイネに導入することによって、高温環境における光合成速度と植物成長の促進に成功

**activase** の量を減少させた形質転換体イネとタバコでは、高温環境における **Rubisco** 活性が低下し、その結果、光合成速度が大きく減少することを明らかにしてきた ( **Yamori et al. 2009, 2012** )。そこで、光合成の **CO<sub>2</sub>** 固定酵素であるルビスコと、ルビスコの活性化を促進する酵素であるルビスコアクチベースを増強した二重形質転換体イネを新たに作出したところ、野生型イネと比較して、高温環境における光合成速度を約 **20%**、最終的な植物体重量を約 **26%** 向上させることに成功した ( 図 1, **Suganami et al. 2021, Qu et al. 2021** )。

また、**Rubisco activase** を過剰発現することによって、高 **CO<sub>2</sub>** 濃度環境における光合成誘導が促進され、変動光下における光合成や植物成長を大きく改善することを明らかにした。

### < 3-1. 気孔開度の環境応答の強化による変動環境における光合成能力の改善 >

葉に取り込まれてから葉緑体に運ばれるまでの **CO<sub>2</sub>** 輸送の効率は光合成の制御と密接に関連することが知られているが、変動する光によって輸送効率がどのように変化するのか、その実態は明らかにされてこなかった。我々は、オーストラリア国立大学の **John Evans** 教授との国際共同研究によって、高性能なガス交換測定装置とレーザーガス分析計を組み合わせることにより、変動光環境における葉内の **CO<sub>2</sub>** 輸送の挙動を初めて明らかにした。さらに、光合成の生化学的および数理モデルを用いて光合成の制限要因を解析することによって、変動光環境における光合成は気孔を通して大気から **CO<sub>2</sub>** を取り込む過程に強く制限される可能性を示した ( 図 2, **Sakoda et al. 2021** )。

また、イネやシロイヌナズナにおいて、気孔開口は変動光下における光合成や植物成長を大きく律速することを明らかにした。さらに、変動光環境で気孔開度を強化することによって、変動する光環境における植物の光合成能力の改善に成功した ( **Kimura et al. 2020, Yamori et al. 2020** )。特に、気孔開閉に重要な **H<sup>+</sup>-ATPase** の細胞膜への移動を制御している **Patrol1** は、光環境に応じて俊敏に気孔を開閉する因子である可能性を示した。

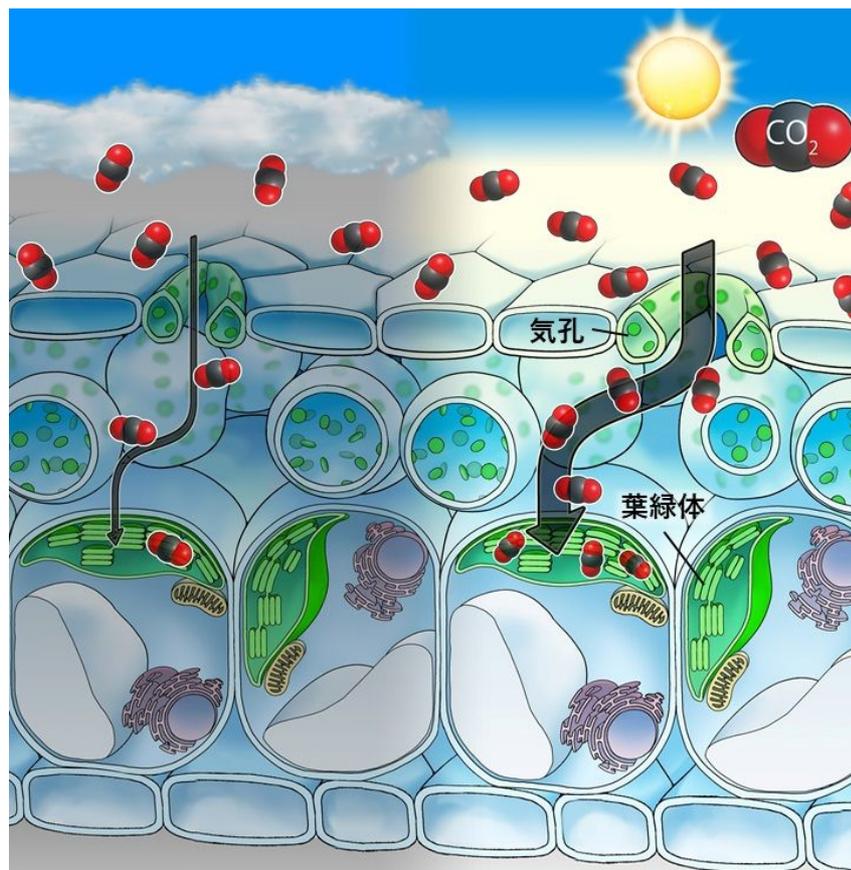


図 2. 光合成における **CO<sub>2</sub>** 輸送のプロセス

### < 3-2. 変動光環境で優れた光合成能力を示すトマト野生種の発見 >

アンデス山地を中心に自生する野生種トマトは、多様な自然環境（気温・降雨量・標高等）に適応しているため、人間にとって有用な形質を持っている可能性がある。そこで、野生種トマト 8 種と栽培種トマト 2 種を用いて、各トマトの光合成特性を比較したところ、栽培種トマトと比較して高い光合成能力をもつ野生種トマトを発見した。光合成に必要な  $\text{CO}_2$  は気孔を介して葉内に取り込まれますが、光合成能力の高い野生種トマトは小さい気孔を多くもつことを明らかにした。また、優れた光合成能力をもつ野生種トマトの生息地を解析したところ、平均気温が高く、降水量が多い環境に自生していることを明らかにした（図 3. Yoshiyama et al. 2023）。今後は、野生種トマトがもつ優れた光合成能力を栽培種トマトに導入することによって、さらに高い生産性を示すトマト品種の開発が期待される。

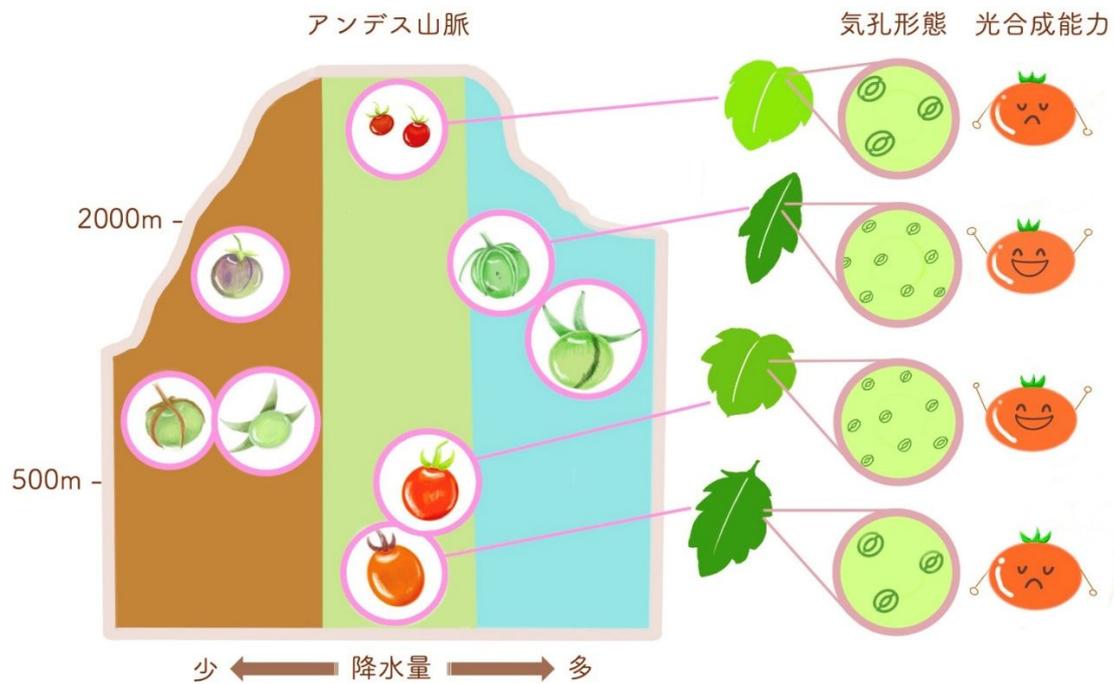


図 3. アンデス原産の野生種トマトから高い光合成能力を持つトマトを発見

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 8件/うち国際共著 3件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Qu Yuchen, Mueller-Cajar Oliver, Yamori Wataru	4. 巻 74
2. 論文標題 Improving plant heat tolerance through modification of Rubisco activase in C3 plants to secure crop yield and food security in a future warming world	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Botany	6. 最初と最後の頁 591 ~ 599
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jxb/erac340	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Yoshiyama Yugo, Wakabayashi Yu, Mercer Kristin L, Kawabata Saneyuki, Kobayashi Takayuki, Tabuchi Toshihito, Yamori Wataru	4. 巻 -
2. 論文標題 Natural genetic variation in dynamic photosynthesis is correlated with stomatal anatomical traits in diverse tomato species across geographical habitats	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Botany	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jxb/erae082	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Sakoda Kazuma, Adachi Shunsuke, Yamori Wataru, Tanaka Yu	4. 巻 73
2. 論文標題 Towards improved dynamic photosynthesis in C3 crops by utilizing natural genetic variation	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Botany	6. 最初と最後の頁 3109 ~ 3121
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/jxb/erac100	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Suganami Mao, Suzuki Yuji, Tazoe Youshi, Yamori Wataru, Makino Amane	4. 巻 185
2. 論文標題 Co-overproducing Rubisco and Rubisco activase enhances photosynthesis in the optimal temperature range in rice	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 108-119
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plphys/kiaa026	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Qu Yuchen, Sakoda Kazuma, Fukayama Hiroshi, Kondo Eri, Suzuki Yuji, Makino Amane, Terashima Ichiro, Yamori Wataru	4. 巻 44
2. 論文標題 Overexpression of both Rubisco and Rubisco activase rescues rice photosynthesis and biomass under heat stress	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant, Cell & Environment	6. 最初と最後の頁 2308 ~ 2320
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/pce.14051	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Sakoda Kazuma, Taniyoshi Kazuki, Yamori Wataru, Tanaka Yu	4. 巻 174
2. 論文標題 Drought stress reduces crop carbon gain due to delayed photosynthetic induction under fluctuating light conditions	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Physiologia Plantarum	6. 最初と最後の頁 e13603
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/pp1.13603	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Sakoda Kazuma, Yamori Wataru, Groszmann Michael, Evans John R	4. 巻 185
2. 論文標題 Stomatal, mesophyll conductance, and biochemical limitations to photosynthesis during induction	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 146 ~ 160
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plphys/kiia011	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Basso Leonardo, Sakoda Kazuma, Kobayashi Ryouhei, Yamori Wataru, Shikanai Toshiharu	4. 巻 189
2. 論文標題 Flavodiiron proteins enhance the rate of CO2 assimilation in Arabidopsis under fluctuating light intensity	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Physiology	6. 最初と最後の頁 375 ~ 387
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/plphys/kiac064	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計0件

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

地球温暖化に適応した生産性の高いイネを作り出すことに成功  
[https://www.a.u-tokyo.ac.jp/topics/topics\\_20210428-1.html](https://www.a.u-tokyo.ac.jp/topics/topics_20210428-1.html)

世界初、変動する光に対する植物葉内のCO2輸送の挙動を捉えた!  
[https://www.a.u-tokyo.ac.jp/topics/topics\\_20201130-1.html](https://www.a.u-tokyo.ac.jp/topics/topics_20201130-1.html)

培養液を3 加温するだけでレタスの収穫量アップ!  
[https://www.a.u-tokyo.ac.jp/topics/topics\\_20240416-1.html](https://www.a.u-tokyo.ac.jp/topics/topics_20240416-1.html)

アンデス原産の野生種トマトから高い光合成能力を持つトマトを発見  
[https://www.a.u-tokyo.ac.jp/topics/topics\\_20240412-1.html](https://www.a.u-tokyo.ac.jp/topics/topics_20240412-1.html)

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
シンガポール	Nanyang Technological University			
オーストラリア	The Australian National University			
米国	Ohio State University			