

# 変動する光に対する植物葉内のCO<sub>2</sub>挙動

東京大学大学院  
農学生命科学研究科附属生態調和農学機構

迫田 和馬  
矢守 航

## はじめに

世界人口は2050年には95億人に達すると予想され、それに伴う食料需要の急増を満たすためには、現在より作物生産量を60%増加させる必要があると試算されている (Godfray *et al.* 2010)。この課題を解決するため、育種改良による作物の多収化を目指す研究が長らく行われてきた (Long *et al.* 2006)。植物の葉で行われる光合成は、大気から体内に取り込んだCO<sub>2</sub>分子を光エネルギーによって糖やデンプンへと変換する生理のプロセスであり、植物の物質生産量を決定する主要因の1つに位置づけられている (Zhu *et al.* 2010; Yamori *et al.* 2016)。これまで、シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh) やタバコ (*Nicotiana*

*tabacum* L.) などのモデル植物、イネ (*Oryza sativa* L.) やダイズ (*Glycine max* (L.) Merr) などの主要作物を対象に、分子育種による光合成の改良が試みられてきた。そして、物質生産量や収量の増加に結び付いた結果も報告されるなど、光合成の改良が多収化育種における重要なターゲットであることが実証されている (Kromdijk *et al.* 2016; Adachi *et al.* 2019; López-Calcano *et al.* 2019; South *et al.* 2019; Yoon *et al.* 2020; Zhang *et al.* 2021)。

圃場など実験室外で栽培される作物は、複雑に変動する環境にตอบสนองしながら生長する。作物の群落内における光の強度は、雲や風、自己・相互遮光などによって1秒未満～数分の時間スケールで変動している (図-1) (Tanaka *et al.* 2019)。弱光から強光への急な変化に対し、光合成速度は緩やかな曲

線を描きながら増加し、定常状態へと到達する (図-2) (Percy 1990)。「光合成誘導」と呼ばれるこの現象は、誘導が起こらないと仮定した場合と比較して、1日の積算光合成量を20%以上損失させ得ると試算されている (Taylor and Long 2017; Tanaka *et al.* 2019)。重要なことに、モデル植物であるシロイヌナズナにおいて光合成誘導を迅速化することで、変動光条件下での積算光合成量とバイオマスが増加することを示した研究例もある (Papanatsiou *et al.* 2019; Kimura *et al.* 2020; Sakoda *et al.* 2020)。一方、強光から弱光へと変化した場合、光合成速度は急激に減少した後、緩やかに増加しながら定常状態に達する (図-2)。タバコでは、強光後の弱光条件における光合成速度の増加を迅速化することで、圃場環境においてバイオマ

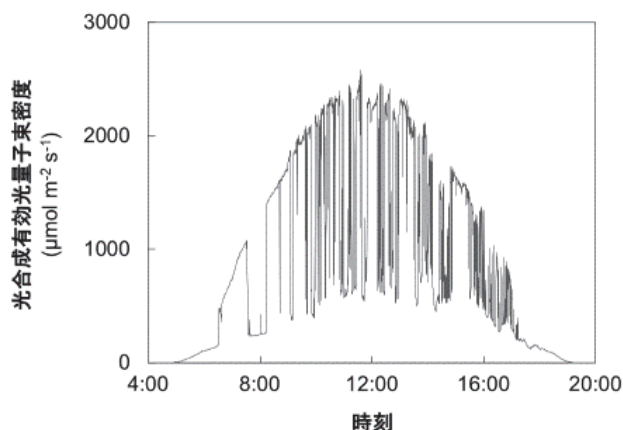


図-1 ダイズ群落上部における光強度の日変化

京都大学大学院農学研究科附属京都農場にて栽培したダイズの群落上部において、2020年8月1日4:00~20:00間の光合成有効光子束密度 (PPFD) を10秒間隔で測定した。PPFDは、弱光と強光の間で頻繁に変動し、日中には2500μmol photons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>もの強度まで到達することがわかる。

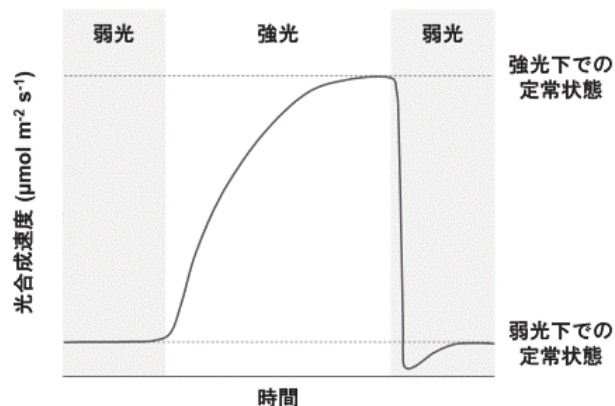


図-2 変動光に対する光合成の応答

変動光環境でみられる光合成誘導反応を模式的に表した。弱光から強光への変化に対し、光合成速度は緩やかに増加しながら定常状態に達する。また、その後続く弱光への変化に対し、光合成速度は急激な減少をみせた後、緩やかに増加しながら定常状態に達する。

スが増加することが報告されている (Kromdijk *et al.* 2016)。これらの知見は、変動光に対する光合成の応答が、作物の多収化に向けた次なるターゲットとなる可能性を示している。

近年、変動光に対する光合成応答は多くの研究者の注目を集め、遺伝的・生理的な制御メカニズムや種間・種内に存在する自然変異など、様々な側面からその実態が明らかとなりつつある。本稿では、変動光に対する光合成の応答を制御するメカニズムについて、主に CO<sub>2</sub> 拡散の観点から概説したい。

## 変動光環境において光合成を律速する要因は？

光合成の改良を目指すうえで、光合成を律速する要因の理解は重要な研究課題となってきた。C3 光合成の生化学モデル (Farquhar *et al.* 1980; Sharkey 1985) によると、定常状態にある光合成は、葉緑体ストロマにおける CO<sub>2</sub> 濃度に応じて、リブローズ-1,5-ビスリン酸 (RuBP) のカルボキシル化速度または再生速度、トリオースリン酸の輸送速度のいずれかに律速される。各反応に律速される場合の光合成速度は次式によって表される。

(式 1; カルボキシル化速度が律速する場合)

$$A_c = \frac{V_{cmax}(C_c - \Gamma^*)}{C_c + K_c(1 + O/K_o)} - R_d$$

(式 2; RuBP再生速度が律速する場合)

$$A_j = \frac{J(C_c - \Gamma^*)}{4C_c + 8\Gamma^*} - R_d$$

(式 3; トリオースリン酸の輸送速度が律速する場合)

$$A_p = 3TPU - R_d$$

ここで、V<sub>cmax</sub> は最大カルボキシル化反応速度、J は最大電子伝達速度、TPU はトリオースリン酸の輸送速度、C<sub>c</sub> と O は葉緑体ストロマにおける CO<sub>2</sub> と O<sub>2</sub> 濃度、R<sub>d</sub> は光照射下における呼吸速度、Γ\* は R<sub>d</sub> を無視した場合の CO<sub>2</sub> 補償点、K<sub>c</sub> と K<sub>o</sub> は Rubisco の CO<sub>2</sub> と O<sub>2</sub> に対するミカエリス・メンテン定数をそれぞれ表す。

誘導過程にある光合成も上記いずれかの反応により律速されると考えられるが、これは誘導前に植物が順応した光条件に大きく影響を受ける。植物が比較的長時間の暗黒や弱光条件に順応している場合、その後の強光条件下での光合成誘導は、カルボキシル化反応を触媒する酵素 Rubisco の活性化に律速されることが示唆されている (Yamori *et al.* 2012)。一方、短時間の暗黒や弱光条件に順応している場合、その後の光合成誘導はカルビン・ベンソンサイクルで働く酵素、特に FBPase と SBPase に律速されることが示唆されている (Kaiser *et al.* 2015)。これは、強光後の弱光条件における FBPase と SBPase の不活性化が、Rubisco の不活性化よりも速いことに起因している。そして、これらの生化学的プロセスは、誘導過程の比較的初期段階において光合成を律速すると考えられる。

生化学的プロセスに加えて、CO<sub>2</sub> の拡散プロセスもまた光合成を律速す

る要因となる。陸上植物が光合成を行う際、CO<sub>2</sub> は大気から葉面境界層や気孔、葉内細胞間隙、葉肉細胞の細胞壁と細胞膜、葉緑体包膜を介して葉緑体ストロマへと拡散する (Evans *et al.* 2009)。各段階における抵抗の逆数として拡散のしやすさ (コンダクタンス) は定義され、特に、気孔を介した大気～葉内細胞間隙におけるコンダクタンス (気孔コンダクタンス) と葉内細胞間隙～葉緑体ストロマにおけるコンダクタンス (葉肉コンダクタンス) は、光合成を律速する主要因となる。様々な植物種において、定常状態にある光合成速度は、気孔コンダクタンスおよび葉肉コンダクタンスと強い相関を示すことが報告されている。最近の著者らの報告も含めて、これら 2 つのコンダクタンスは、順応した光条件に関わらず誘導過程にある光合成を律速し得ることが明らかとなってきた (Yamori *et al.* 2020; Sakoda *et al.* 2021a)。以降では、気孔コンダクタンスと葉肉コンダクタンスに着目し、変動光条件における光合成に与える律速性を議論する。

## 変動光に対する気孔コンダクタンスと葉肉コンダクタンスの応答

暗黒や弱光条件から強光への急な変化に対して、気孔コンダクタンスは緩やかな曲線を描きながら増加する (図-3)。このとき、気孔コンダクタンスの応答は CO<sub>2</sub> 固定に関わる生化学的プロセスの応答よりも遅い場合が多く、誘導過程を通して光合成を

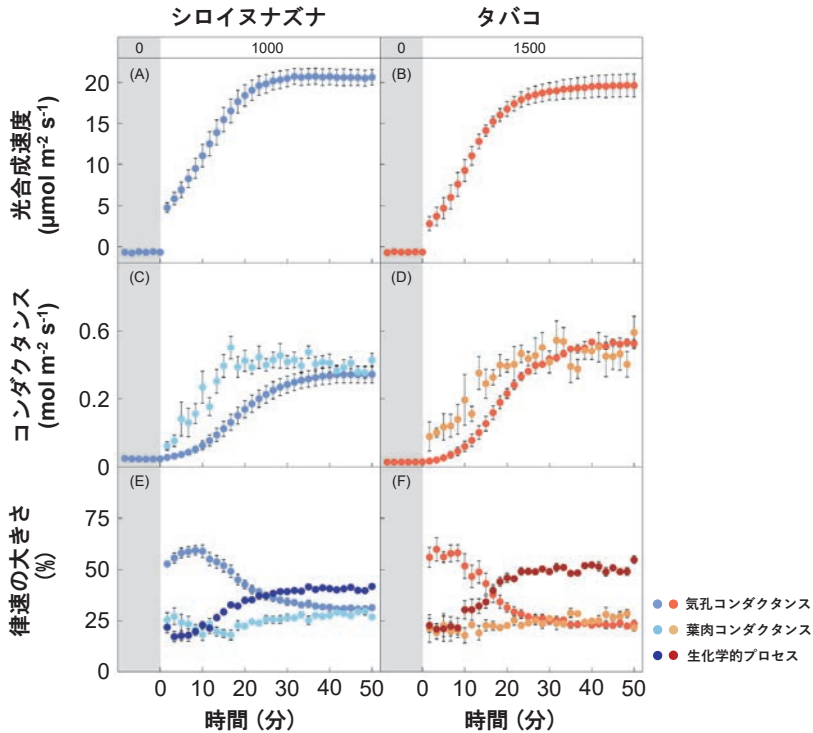


図-3 変動光環境における気孔コンダクタンスと葉肉コンダクタンスの応答および光合成への律速性

暗黒条件に順応した (A, C, E) シロイヌナズナと (B, D, F) タバコの成熟葉に強光を照射した際の、(A, B) 光合成速度および (C, D) 気孔コンダクタンスと葉肉コンダクタンスの推移を示した ( $n = 3-8$ )。また、(E, F) 気孔コンダクタンス、葉肉コンダクタンスおよびカルボキシレーション反応が光合成に与える律速の大きさを比較した。C3 光合成の生化学的モデルに基づき、光合成速度をカルボキシレーション反応と葉緑体ストロマの  $\text{CO}_2$  濃度により説明される関数として表し、偏微分により光合成速度の変化量に対する各変数の寄与の大きさとして律速を算出した。誘導過程にある光合成は気孔コンダクタンスに強く律速される一方で、葉肉コンダクタンスによる律速程度は比較的小さいことがわかる。各プロット上の縦棒は標準誤差を示し、図内の灰色部と白色部は光合成有効光子束密度が 0 および 1000 または 1500  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  であることを示す。(引用文献 Sakoda *et al.* 2021a より改変)

律速し得る (Kaiser *et al.* 2015)。実際、変動光条件では気孔コンダクタンスが光合成を律速することが多数の植物種で報告されている。そして、誘導時の気孔コンダクタンスの初期値が低いほど、また生化学的プロセスの活性化程度が高いほど、気孔コンダクタンスによる光合成への律速程度は大きくなる (Soleh *et al.* 2017; Sakoda *et al.* 2020)。一方、技術的な制約から、変動光に対する葉肉コンダクタンスの応答と光合成への律速性に関する知見は非常に乏しい (Sakoda *et al.* 2021a)。近年、可変半導体レーザー分光装置 (Tunable diode laser absorption spectroscopy; TDLAS) を用いた炭素同位体分別測定手法とガス交換測定

を組み合わせることで、高い時間分解能かつ連続的な葉肉コンダクタンスの測定が可能となった。Sakoda *et al.* (2021a) は TDLAS を導入することで、シロイヌナズナとタバコにおける光合成誘導時の葉肉コンダクタンスの応答を世界で初めて明らかにした。気孔コンダクタンスと同様に、葉肉コンダクタンスは暗黒条件から強光への変化に対して誘導反応を示し、葉肉コンダクタンスがより速い誘導速度を示すことがわかった (図-3)。

それでは、気孔コンダクタンスと葉肉コンダクタンスのどちらが変動光環境における光合成を律速する要因となるのか？ C3 光合成の生化学モデルおよび数理モデルに基づく解析の結

果、誘導過程にある光合成に対する葉肉コンダクタンスの律速程度は比較的小さく、気孔コンダクタンスの律速程度が大きいことが示唆された (図-3) (Sakoda *et al.* 2021a)。加えて、葉肉コンダクタンスは弱光から強光への変化に対して誘導反応を示さないことが明らかとなった。以上のことから、野外のように弱光と強光の間で変動する光条件の下では、気孔コンダクタンスが光合成を律速する可能性が高いことが推察される。

## 変動光に対する気孔コンダクタンスの応答を制御するメカニズム

気孔コンダクタンスは、主に気孔の形態的な特性や開閉状態により決定される。以下では気孔特性に焦点を当てて、変動光に対する気孔コンダクタンスの応答を制御するメカニズムについて考察する。

気孔コンダクタンスは、気孔の大きさや形状、密度や葉面上の分布といった形態的な特性に大きく依存する。McAusland *et al.* (2016) は、気孔の形状 (ダンベル型および腎臓型) が異なる植物種を用いた解析を行い、ダンベル型気孔を持つ種は腎臓型気孔を持つ種よりも気孔コンダクタンスの変動光への応答が速い傾向にあることを報告した。また、バンクシア属の植物種では、比較的小さい気孔を持つ種は大きい気孔を持つ種と比較して気孔コンダクタンスの応答が速い傾向にあることが報告されているが (Drake

*et al.* 2013), イネ科の植物種では反対の傾向が報告されている (Zhang *et al.* 2019)。著者らは、遺伝子組換えにより気孔の大きさと密度を改変したシロイヌナズナを用いて解析を行い、気孔コンダクタンスの変動光への応答は、気孔密度に大きく影響を受けることを明らかにしている (Sakoda *et al.* 2020)。一方、この気孔密度が与える影響は、シロイヌナズナを用いた先行研究の間でも結果が一貫しておらず、さらなる検証が必要である (Papanatsiou *et al.* 2016; Violet-Chabrand *et al.* 2017; Sakoda *et al.* 2020)。多くの植物種では、気孔と気孔の間には最低1つの表皮細胞が存在するが、何らかの理由によって複数の気孔が集まる「クラスタリング」という現象が起こる。ペゴニア属の中で、恒常的にクラスタリングが起こる植物種は、クラスタリングが起こらない植物種と比較して気孔コンダクタンスの変動光への応答が遅い傾向にあることが報告されている (Papanatsiou *et al.* 2017)。以上のように、気孔の形態的特性は変動光環境における気孔コンダクタンスの応答に影響を与えており、その程度には大きな種間変異が存在すると考えられる。

土壌や空気中の水分量、光条件、CO<sub>2</sub>濃度などの外環境の変化をシグナルとして、陸上植物における気孔の開閉は巧妙に制御される (Qi and Torii 2018)。このシグナル伝達により制御される気孔開閉は、気孔コンダクタンスの変動光への応答に密接に

関与すると考えられる (Lawson and Blatt 2014)。光照射により誘導される気孔開口では、まずフォトトロピンが青色光を受容すると自己リン酸化され、H<sup>+</sup>-ATPaseを活性化することで孔辺細胞の細胞膜の過分極が誘導される (Inoue *et al.* 2008)。これにより、内向き整流性K<sup>+</sup>チャンネルを介して孔辺細胞内にK<sup>+</sup>が流入し、膨圧上昇によって気孔が開く。一方、S型アニオンチャンネルであるSLOW ANION CHANNEL ASSOCIATED 1 (SLAC1)は孔辺細胞膜に存在し、乾燥ストレス条件下でアブシジン酸 (ABA)などのシグナル伝達因子によって活性化される (Negi *et al.* 2008)。また、SLAC1はSnRK2型キナーゼであるOPEN STOMATA 1 (OST1)のリン酸化によって活性化される。これにより孔辺細胞膜の脱分極が誘導されることで外向き整流性K<sup>+</sup>チャンネルを介して孔辺細胞外にK<sup>+</sup>が流出し、膨圧低下によって気孔が閉じる (Mustilli *et al.* 2002)。

これまで、気孔開閉に関わる諸因子が変動光環境における気孔コンダクタンスの応答において重要な役割を担うことが報告されてきた。細胞膜におけるH<sup>+</sup>-ATPaseの局在に関与するProton ATPase translocation control 1 (PATROL1)をシロイヌナズナにおいて過剰発現することで、変動光に対する気孔コンダクタンスと光合成速度の応答が迅速化することが報告されている (Hashimoto-Sugimoto *et al.* 2013; Kimura *et al.* 2020)。また、青色光によって活性化されるK<sup>+</sup>チャネ

ルであるBLUE LIGHT-INDUCED K<sup>+</sup> CHANNEL 1 (BLINK1)をシロイヌナズナの孔辺細胞特異的に過剰発現することで、気孔コンダクタンスや光合成速度の応答が迅速化することが示されている (Papanatsiou *et al.* 2019)。シロイヌナズナやイネにおいてSLAC1またはOST1をノックアウトした場合、誘導時の気孔コンダクタンスの初期値が大幅に高くなり、光合成速度の応答が迅速化することも報告されている (Kimura *et al.* 2020; Yamori *et al.* 2020)。これらに加え、Shimadzu *et al.* (2019)は、シロイヌナズナにおいてアブシジン酸トランスポーターをノックアウトすることで変動光に対する気孔コンダクタンスの応答が迅速化することを報告しており、葉内のアブシジン酸レベルがこの応答に関与している可能性も示唆されている。

以上のように、変動光環境における気孔コンダクタンスの応答に関与する要因は明らかになりつつある一方、葉肉コンダクタンスの応答に関与する要因は明らかとなっていない。細胞膜を介したCO<sub>2</sub>拡散の経路となるアクアポリンや、CO<sub>2</sub>と重炭酸イオン間の反応を触媒するカーボニックアンヒドラーゼの関与が予想されるものの、それを実験的に示した例はいまだなく、今後の解明が望まれる。

## おわりに

野外環境では、光強度だけでなく温度、湿度、風速といった様々な環境要

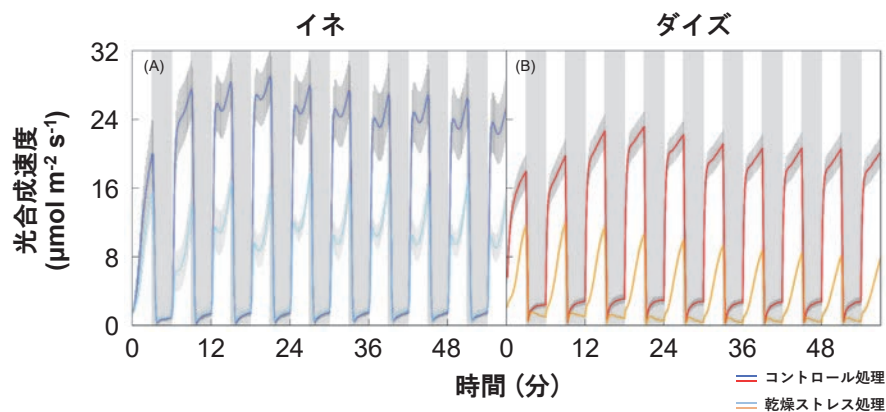


図-4 乾燥ストレスを受けたイネとダイズにおける変動光に対する光合成速度の応答  
 好適な水分条件処理（濃色）あるいは乾燥ストレス処理（薄色）を施した (A) イネと (B) ダイズの成熟葉に3分間の弱光と強光を繰り返し照射した際の光合成速度の推移を示した ( $n = 4-5$ )。両作物において、乾燥ストレスを受けた場合には光合成誘導が鈍化し、積算の  $\text{CO}_2$  固定量が大きく減少することがわかる。各プロット上の縦棒は標準誤差を示し、図内の灰色部と白色部は光合成有効光量子束密度が 50 および 1500  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  であることを示す。(引用文献 Sakoda *et al.* 2021b より改変)

因が同時に変動し、光合成に作用している (Yamori 2016)。加えて、乾燥や塩害など、作物栽培上問題となる諸ストレスもまた、変動光に対する光合成の応答に影響を与える。作物を用いた最近の先行研究により、乾燥ストレス (Sakoda *et al.* 2021b) や塩ストレス (Zhang *et al.* 2018, 2020) が変動光に対する光合成の応答に与える影響が検証されている。これらのストレス条件下では、主に気孔コンダクタンスの低下によって変動光に対する光合成の応答が鈍化し、積算の  $\text{CO}_2$  固定量が大幅に減少する (図-4)。このことは、不良環境下において、変動光に対する光合成の応答が作物の生産性を大きく制限する要因となる可能性を示している。今後は、様々な環境要因が複合的に変動する環境において光合成がどうふるまうのか、そしてどの要因が光合成を律速するのかを明らかにすることが重要な課題となるだろう。

#### 引用文献

Adachi, S. *et al.* 2019. Genetic architecture of leaf photosynthesis in rice revealed by different types of reciprocal mapping populations. *J. Exp. Bot.* 70, 5131–5144.  
 Drake, P.L. *et al.* 2013. Smaller, faster

stomata: Scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance. *J. Exp. Bot.* 64, 495–505.  
 Evans, J.R. *et al.* 2009. Resistances along the  $\text{CO}_2$  diffusion pathway inside leaves. *J. Exp. Bot.* 60, 2235–2248.  
 Farquhar, G.D. *et al.* 1980. A biochemical model of photosynthetic  $\text{CO}_2$  assimilation in leaves of C3 species. *Planta.* 149, 78–90.  
 Godfray, H.C.J. *et al.* 2010. The future of the global food system. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 365, 2769–2777.  
 Hashimoto-Sugimoto, M. *et al.* 2013. A Munc13-like protein in Arabidopsis mediates  $\text{H}^+$ -ATPase translocation that is essential for stomatal responses. *Nat. Commun.* 4, 1–7.  
 Inoue, S. *et al.* 2008. Blue light-induced autophosphorylation of phototropin is a primary step for signaling. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 5626–5631.  
 Kaiser, E. *et al.* 2015. Dynamic photosynthesis in different environmental conditions. *J. Exp. Bot.* 66, 2415–2426.  
 Kimura, H. *et al.* 2020. Improved stomatal opening enhances photosynthetic rate and biomass production in fluctuating light. *J. Exp. Bot.* 71, 2339–2350.  
 Kromdijk, J. *et al.* 2016. Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection. *Science* 354, 857–861.  
 Lawson, T. and M.R. Blatt 2014. Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use

efficiency. *Plant Physiol.* 164, 1556–1570.

Long, S.P. *et al.* 2006. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? *Plant Cell Environ.* 29, 315–330.  
 López-Calcano, P.E. *et al.* 2019. Overexpressing the H-protein of the glycine cleavage system increases biomass yield in glasshouse and field-grown transgenic tobacco plants. *Plant Biotechnol. J.* 17, 141–151.  
 McAusland, L. *et al.* 2016. Effects of kinetics of light-induced stomatal responses on photosynthesis and water-use efficiency. *New Phytol.* 211, 1209–1220.  
 Mustilli, A.C. *et al.* 2002. Arabidopsis OST1 protein kinase mediates the regulation of stomatal aperture by abscisic acid and acts upstream of reactive oxygen species production. *Plant Cell* 14, 3089–3099.  
 Negi, J. *et al.* 2008.  $\text{CO}_2$  regulator SLAC1 and its homologues are essential for anion homeostasis in plant cells. *Nature* 452, 483–486.  
 Papanatsiou, M. *et al.* 2016. Stomatal spacing safeguards stomatal dynamics by facilitating guard cell ion transport independent of the epidermal solute reservoir. *Plant Physiol.* 172, 254–263.  
 Papanatsiou, M. *et al.* 2017. Stomatal clustering in *Begonia* associates with the kinetics of leaf gaseous exchange and influences water use efficiency. *J. Exp. Bot.* 68, 2309–2315.  
 Papanatsiou, M. *et al.* 2019. Optogenetic manipulation of stomatal kinetics improves carbon assimilation, water use, and growth. *Science* 363, 1456–1459.  
 Pearcy, R.M. 1990. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 41, 421–453.  
 Qi, X. and K.U. Torii 2018. Hormonal and

- environmental signals guiding stomatal development. *BMC Biol.* 16, 1–11.
- Sakoda, K. *et al.* 2020. Higher stomatal density improves photosynthetic induction and biomass production in arabidopsis under fluctuating light. *Front. Plant Sci.* 11, 1–11.
- Sakoda, K. *et al.* 2021a. Stomatal, mesophyll conductance, and biochemical limitations to photosynthesis during induction. *Plant Physiol.* 185, 146–160.
- Sakoda, K. *et al.* 2021b. Drought stress reduces crop carbon gain due to delayed photosynthetic induction under fluctuating light conditions. *Physiol. Plant.* in press.
- Sharkey, T.D. 1985. Photosynthesis in intact leaves of C3 plants: Physics, physiology and rate limitations. *Bot. Rev.* 51, 53–105.
- Shimadzu, S. *et al.* 2019. Whole irradiated plant leaves showed faster photosynthetic induction than individually irradiated leaves via improved stomatal opening. *Front. Plant Sci.* 10, 1–10.
- Soleh, M.A. *et al.* 2017. 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. *Photosynth. Res.* 131, 305–315.
- South, P.F. *et al.* 2019. Synthetic glycolate metabolism pathways stimulate crop growth and productivity in the field. *Science* 363, eaat9077.
- Tanaka, Y. *et al.* 2019. Natural genetic variation of the photosynthetic induction response to fluctuating light environment. *Curr. Opin. Plant Biol.* 49, 52–59.
- Taylor, S.H. and S.P. Long 2017. Slow induction of photosynthesis on shade to sun transitions in wheat may cost at least 21% of productivity. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 372, 20160543.
- Vialet-Chabrand, S. *et al.* 2017. Importance of fluctuations in light on plant photosynthetic acclimation. *Plant Physiol.* 173, 2163–2179.
- Yamori, W. 2016. Photosynthetic response to fluctuating environments and photoprotective strategies under abiotic stress. *J. Plant Res.* 129, 379–395.
- Yamori, W. *et al.* 2012. Rubisco activase is a key regulator of non-steady-state photosynthesis at any leaf temperature and, to a lesser extent, of steady-state photosynthesis at high temperature. *Plant J.* 71, 871–880.
- Yamori, W. *et al.* 2016. Enhanced leaf photosynthesis as a target to increase grain yield: Insights from transgenic rice lines with variable Rieske FeS protein content in the Cytochrome *b<sub>6</sub>/f* complex. *Plant, Cell Environ.* 39, 80–87.
- Yamori, W. *et al.* 2020. Increased stomatal conductance induces rapid changes to photosynthetic rate in response to naturally fluctuating light conditions in rice. *Plant. Cell Environ.* 43, 1230–1240.
- Yoon, D.K. *et al.* 2020. Transgenic rice overproducing Rubisco exhibits increased yields with improved nitrogen-use efficiency in an experimental paddy field. *Nat. Food*, 1, 134–139.
- Zhang, Y. *et al.* 2018. Short-term salt stress strongly affects dynamic photosynthesis, but not steady-state photosynthesis, in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Environ. Exp. Bot.* 149, 109–119.
- Zhang, Q. *et al.* 2019. Increase rate of light-induced stomatal conductance is related to stomatal size in the genus *Oryza*. *J. Exp. Bot.* 70, 5259–5269.
- Zhang, Y. *et al.* 2020. Salt stress and fluctuating light have separate effects on photosynthetic acclimation, but interactively affect biomass. *Plant Cell Environ.* 43, 2192–2206.
- Zhang, M. *et al.* 2021. Plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase overexpression increases rice yield via simultaneous enhancement of nutrient uptake and photosynthesis. *Nat. Commun.* 12, 735.
- Zhu, X.-G. *et al.* 2010. Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Annu. Rev. Plant Biol.* 61, 235–261.