

低窒素環境で栽培したイネ品種の光合成特性と光阻害に関する研究
熊谷悦史（農研機構東北農業研究センター）

今後予想される人口増加に対応するために、さらなるイネ収量の向上が求められている。水田への窒素肥料の投入は増収にとって不可欠であるが、化学肥料の多投入による周辺水系の汚染が問題となっている。持続的な食糧生産を図るためには、窒素施肥の最適化と環境への窒素負荷の軽減が求められている。本研究は、イネ品種における光合成および物質生産特性の低窒素環境への反応を明らかにして、低窒素適応型イネ品種に求められる生理形質を提示することを主な目的として行なったものである。研究業績の内容は以下に要約される。

1. 収量性における低窒素反応の品種間差

インド型と日本型の在来および改良品種を含むイネ6品種について、標準窒素と低窒素条件で栽培したときの子実収量とその関連形質を調査した。6品種いずれにおいても窒素施肥量の低下によって収量や関連形質が低下したが、その中で「アケノホシ」は低窒素条件でシンク容量（穎花数×千粒重）と出穂以降の乾物生産速度が高く、優れた低窒素環境適応性を有することを明らかにした（業績6）。

2. 光合成および光化学系II電子伝達特性の低窒素反応と光阻害耐性の品種間差

標準および低窒素条件で上記イネ6品種を栽培し、光合成ガス交換とクロロフィル蛍光の同時測定により、登熟期の老化に伴う止葉の光合成能力の低下過程を調査した。低窒素条件での老化に伴う止葉の光合成速度、光化学系II（PSII）の最大量子収率および電子伝達速度の低下程度が小さい品種は、低窒素条件での収量維持に優れることを認めた。この光合成速度やPSII電子伝達速度の維持には、葉面積当たりのクロロフィル含量とRubisco含量、およびクロロフィル含量当たりのRubisco含量の維持が関与していることを見出した（業績3）。

また、研究を進める中で、イネ止葉のSPAD値と光合成速度、PSIIの最大量子収率、クロロフィル含量およびRubisco含量の間に正の相関関係があることを見出し、SPAD値の測定によって止葉の光合成能力の推定が可能であることを明らかにした（業績2）。

低窒素環境適応性が高い品種「アケノホシ」と低い品種「白紅屋」を標準窒素条件、およびそれより窒素施肥量を段階的に低下させた3条件で栽培し、出穂期における止葉の光合成能力の変化を調査した。「アケノホシ」は、「白紅屋」と比較して窒素施肥量の段階的低下に伴う光合成速度、PSII最大量子収率および有効量子収率の低下が小さく、低窒素条件で葉内窒素含量やRubisco含量を高く維持することを明らかにした（業績1）。

窒素施肥量の低下に伴うRubisco含量の低下程度は、クロロフィル含量のそれと比較して大きく、低窒素条件では光エネルギーの吸収・利用のバランスが崩れ、PSIIの光阻害（酸化ストレス）が生じやすくなる可能性がある。そこで「アケノホシ」と「白紅屋」を標準および低窒素条件で栽培し、出穂期の止葉の炭酸固定系、光呼吸系およびオルタナティブ系への電子伝達速度と、強光を照射したときの光阻害に対する感受性を比較した。低窒素条件では、両品種における炭酸固定系への電子伝達速度は減少したが、光呼吸系やオルタナティブ系への電子伝達速度は増加し、強光照射後の光阻害感受性（PSII最大量子率の低下程度）が増大した。このとき、炭酸固定系の電子伝達速度や光阻害耐性は「白紅屋」より「アケノホシ」が高かった。しかし、光呼吸系やオルタナティブ系への電子伝達速度には両品種で違いは見られなかった。一方、両品種における葉内の過酸化水素（ H_2O_2 ）含量や酸化ストレスマーカーであるマロンジアルデヒド含量は低窒素条件で増加したが、その増加程度は「アケノホシ」より「白紅屋」で顕著であった。低窒素条件で、主要なオルタナティブ系であるWater-Waterサイクルを担う酵素のうち、スーパーオキシドラジカルを H_2O_2 に変換するスーパーオキシドジスムターゼの活性は両品種において増加したが、 H_2O_2 を水へと無毒化するアスコルビン酸ペルオキシダーゼの活性は、「アケノホシ」では変化がなく、「白紅屋」では低下した。以上より、低窒素条件で光阻害を回避するためには、 H_2O_2 消去能の強化が重要であることが明らかとなった（業績5）。さらに、屋外で正午頃の強光に曝された植物でも、低窒素条件での光阻害感受性や光合成速度の低下程度に両品種間で違いがあることを見出した（業績4）。

3. 止葉の向背軸両側における光合成および光阻害耐性の比較と低窒素環境適応性

これまでのイネの光合成研究では、葉の向軸側から光照射したときの光合成速度を評価してきた。しかし、イネの葉は直立する傾向があり、葉の角度は品種や窒素施肥量によって変化することから、圃場でのイネ葉における向軸側と背軸側の光環境は様ではない。したがって、葉の向背軸両側の光合成反応を明らかにすることは、野外におけるイネの光合成特性の実態を理解する上で重要である。従来、イネ葉の光合成特性は向軸側と背軸側で差はない（対称性を示す）と考えられてきたが、その詳細については不明である。そこで、光合成の対称性とその低窒素環境適応性への関与を明らかにするために、「アケノホシ」と「白紅屋」を標準および低窒素条件で栽培し、出穂期における止葉の向軸側と背軸側の光合成速度、光阻害感受性および葉肉構造を調査した。「白紅屋」と比較して「アケノホシ」の止葉は直立傾向を示し、低窒素条件でより直立化した。標準窒素条件では、両品種において向軸側から光照射したときの光合成速度は、背軸側から光照射したときよりも高くなった。さらに、強光を照射したときの光阻害感受性は向軸側より背軸側で高くなった。低窒素条件で栽培したときには、「白紅屋」と比較して「アケノホシ」では向背軸両側の光合成速度と光阻害耐性が高く、かつ葉の両側におけるこれら機能特性の違いが小さくなり、細胞間隙などの葉構造も変化した。これらの反応は、葉の直立化に伴う順化反応であると推察した。このように、基本的にはイネ葉の光合成は向軸側と背軸側で非対称的な特性を示すが、その対称性の程度は品種や窒素施肥量によって変化することを見出した。低窒素条件で見られた「アケノホシ」の止葉の向背軸両側における高い光合成能と光阻害耐性、並びに直立化に伴う葉面両側の機能特性の均一化は、個葉レベルで日中の光阻害を回避し、光合成量を最大化する上で重要な特性であることを明らかにした（業績7）。

以上のように本研究は、低窒素環境におけるイネ品種の生理反応を主に光合成ガス交換特性とクロロフィル蛍光特性の測定から解析し、低窒素適応型イネ品種の持つべき生理的特性を明らかにしたものである。また、本研究は低窒素環境に栽培されたイネにおける光阻害発生の実態を解明した点でも作物生産生理学上価値ある成果といえ、日本作物学会奨励賞に十分値する業績と評価される。

研究業績

1. Kumagai, E., Araki, T. and Kubota, F. 2007. Effects of nitrogen supply restriction on gas exchange and photosystem 2 function in flag

leaves of a traditional low-yield cultivar and a recently improved high-yield cultivar of rice (*Oryza sativa* L.). *Photosynthetica* 45: 489-495.

2. Kumagai, E., Araki, T. and Kubota, F. 2009. Correlation of chlorophyll meter readings with gas exchange and chlorophyll fluorescence in flag leaves of rice (*Oryza sativa* L.) plants. *Plant Prod. Sci.* 12: 50-53.
3. Kumagai, E., Araki, T. and Kubota, F. 2009. Characteristics of gas exchange and chlorophyll fluorescence during senescence of flag leaf in different rice (*Oryza sativa* L.) cultivars grown under nitrogen-deficient condition. *Plant Prod. Sci.* 12: 285-292.
4. Kumagai, E., Araki, T. and Ueno, O. 2009. Effect of nitrogen-deficiency on midday photoinhibition in flag leaves of different rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. *Photosynthetica* 47: 241-246.
5. Kumagai, E., Araki, T. and Ueno, O. 2010. Comparison of susceptibility to photoinhibition and energy partitioning of absorbed light in photosystem II in flag leaves of two rice (*Oryza sativa* L.) cultivars that differ in their responses to nitrogen-deficiency. *Plant Prod. Sci.* 13: 11-20.
6. Kumagai, E., Araki, T., Kubota, F. and Ueno, O. 2012. Effects of nitrogen deficiency on dry matter and grain productions of six rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. *J. Fac. Agric. Kyushu Univ.* 57: 35-39.
7. Kumagai, E., Hamaoka, N., Araki, T. and Ueno, O. 2014. Dorsioventral asymmetry of photosynthesis and photoinhibition in flag leaves of two rice cultivars that differ in nitrogen response and leaf angle. *Physiol. Plant.* 151: 533-543.