

葉の老化がF1雑種水稻(汕優63号)の個葉光合成能力に及ぼす影響

平尾, 健二
九州大学農学部栽培学講座

窪田, 文武
九州大学農学部栽培学講座

齋藤, 和幸
九州大学農学部栽培学講座

小賦, あずさ
九州大学農学部栽培学講座

他

<https://doi.org/10.15017/23588>

出版情報：九州大学農学部学藝雑誌. 51 (3/4), pp.131-136, 1997-03. 九州大学農学部
バージョン：
権利関係：



葉の老化が F_1 雑種水稻 (汕優63号) の 個葉光合成能力に及ぼす影響

平 尾 健 二・窪 田 文 武・齋 藤 和 幸
小 賦 あずさ・縣 和 一

九州大学農学部栽培学講座

(1996年11月29日受付, 1996年12月17日受理)

Effect of Leaf Aging on the Photosynthetic Capacity of F_1 Hybrid Rice, Shanyou 63

Kenji HIRAO, Fumitake KUBOTA, Kazuyuki SAITOU,
Azusa OBU and Waichi AGATA

Laboratory of Practical Botany, Faculty of Agriculture,
Kyushu University Fukuoka 812-81

緒 言

雑種第一代 (F_1) に現れるヘテロシス (雑種強勢) を利用し, 作物品種の生産性を改良する技術が進んでいる。特に中国においては水稻の F_1 品種の利用が 1970年代に開始され, 国内自給率の向上を実現してきた。

これまで著者らは, F_1 雑種水稻の優れた生産性が主に葉面積生産と個葉の光合成能力の向上によることを明らかにしてきた (平尾ら, 1995, Hirao *et al.*, 1995)。これらの研究では, 全個葉の代表値として最上位葉の光合成速度の測定を行ったが, 個体の最上位葉として活動が維持される期間は短く, 新葉の出現にともない順次葉位が下がり, 老化する。このため, 下位に位置する老化葉が個体を構成する葉の大部分を占めることになり, 個葉光合成能力を個体レベルで評価するには最上位葉のみならず下位葉の能力についても併せて検討する必要がある。

個葉光合成速度 (CER) は葉内の可溶性タンパク質含量 (SPC) の影響を受ける (和田, 1988; 平尾ら, 1993)。また, 老化葉の可溶性タンパク質は分解され上位葉へ転流し, 再利用される (Friedrich and Huffaker, 1980; Mae *et al.*, 1983; Yamashita and Fujino, 1987; 前, 1990)。そのため, 上位葉の光合成能力決定に下位葉の可溶性タンパク質の動態が

強く影響するものと考えられる。

本報では, F_1 雑種の葉位にともなう SPC の動態と光合成速度との関係を日本稲との比較において解析し, F_1 雑種の個葉光合成能力における優位性について明らかにしたので報告する。

材料および方法

1993年に九州大学貝塚園場のビニールハウス内でロックウールによる水耕栽培を行った。材料には F_1 雑種として中国産 F_1 品種である汕優63号を用い, 日本晴を対照にした。水耕液として水稻用の木村氏液 B (馬場・高橋, 1957) を使用した。自作のポット (直径7.5 cm, 高さ7.5 cm の円筒型) の中に大きさ, 7.5 cm × 7.5 cm × 6.0 cm のロックウール資材 (エスプランいちご用, 新日鐵化学製) を装着し, 植物体の固定に用いた。5月4日に1ポット当たり1粒づつ, ポット中央に播種した。出芽後数日間は遮光下で生育させ, 10日後に大型水槽 (容量約500L) 上に設置した (5月20日)。生育期間中, 水耕液の pH を HCl および NaOH を用いて 5.45~5.55 の範囲に調整した。水耕液の濃度は高濃度障害を防ぐため, 移植後10日間は基準濃度の 1/2 倍に設定した。第10葉期を過ぎた頃に, 水耕液中の窒素濃度のみを標準区の 1/10 倍に調整した処理区 (低 N 処理区) を設け, 窒素処理開始日とした。処理開始時, 処理後 7 日目および 14 日目の 3 回, 最上位葉

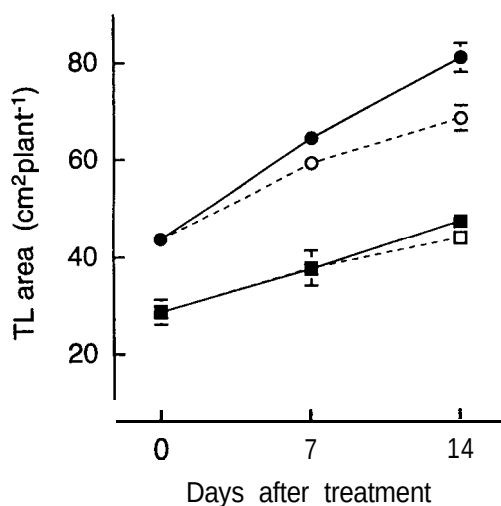


Fig. 1. Time course of the top-expanded leaf (TL) area of the main culm of a plant. ●, Shanyou 63 in control; ○, Shanyou 63 in low N; ■, Nipponbare in control; □, Nipponbare in low N. Low N, the treatment growing in 1/10 concentration of control.

(TL) および処理開始時に最上位葉であった葉 (BL) を対象に葉身面積, CER および SPC を測定した. SPC の測定には Lowry *et al.* (1951) の方法を用いた. また, 処理後14日目の最上位葉については葉内光合成活性 (OER) も測定した. 詳細は以下に示す.

CER: 携帯型光合成・蒸散速度測定装置 (ADC 社製, SPB-H3) を使用し, 1 品種, 1 回に 4~5 枚の葉を対象に測定した. 同化箱内への導入空気の CO₂ 濃度は 364.4 ± 2.4 ppm, 相対湿度は 35.2 ± 0.1 % とした. メタルハライドランプ (OSRAM 社製, 150W, HQI-TS, NDL) を光源に使用し, 光強度は飽和光 ($1600 \mu \text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ 以上) とした.

OER: 液相式クラーク型酸素電極 (Rank brothers 社製) を使用し (Ishii *et al.*, 1977; Nagamine, 1991), 水温は 30 ± 0.1 °C, 光強度は約 $2000 \mu \text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ に設定した. CER 測定後の葉身の一部を採取し, 中肋を含まない葉片を約 1 cm^2 切り取った. さらに緩衝液 (0.5mM 硫酸カルシウムを含む 50mM HEPES-KOH, pH7.2) 中で極薄刃のカッターを用いて16分割し, 脱気した後, 緩衝液を注入し安定させた反応槽内 (容量 3 ml) に入れた. スターラーで攪拌しながら, 基質として炭酸水素ナトリウム (終濃度 31.5mM) を加え, 反応を開始し, 約10分間の測定後,

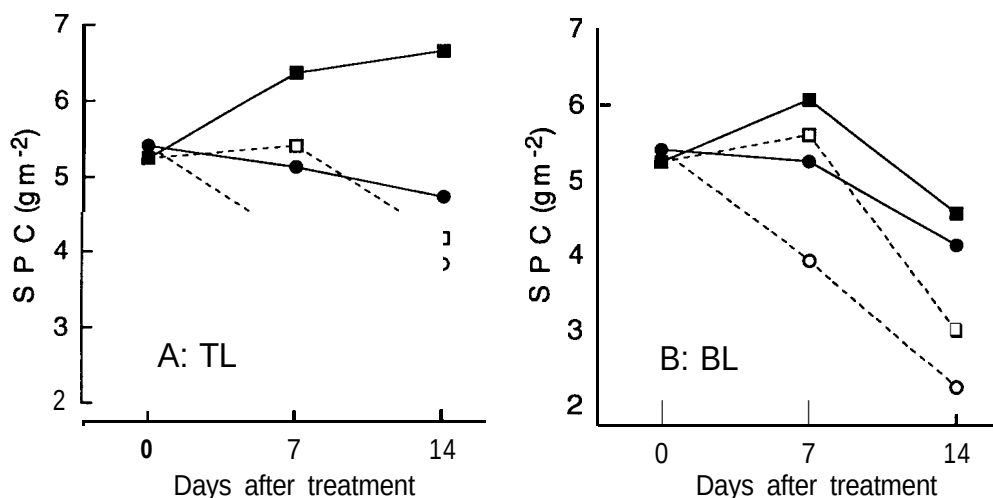


Fig. 2. Time course of soluble protein content (SPC) of TL (A) and BL (B) of the main culm of a plant. TL, the top-expanded leaf; BL, the top-expanded leaf at the beginning of the treatment. The solid and broken lines represent control and low N conditions, respectively. Symbols are the same as Fig. 1.

増加溶存O₂濃度からOERを算出した。各測定は4反復とした。

結果および考察

はじめに、処理期間中における新葉（最上位葉，TL）1枚の面積をFig. 1. に示した。両品種とも処理後約7日に1葉の割合で合計2葉が展開した。品種間には大きな差がみられ、葉齢が進むほど、汕優63号では葉身1枚当たりの面積が拡大しており、低N処理後展開2葉目では日本晴の約1.7倍であった。処理期間中は最高分げつ期の前に相当し、この結果はF₁品種の

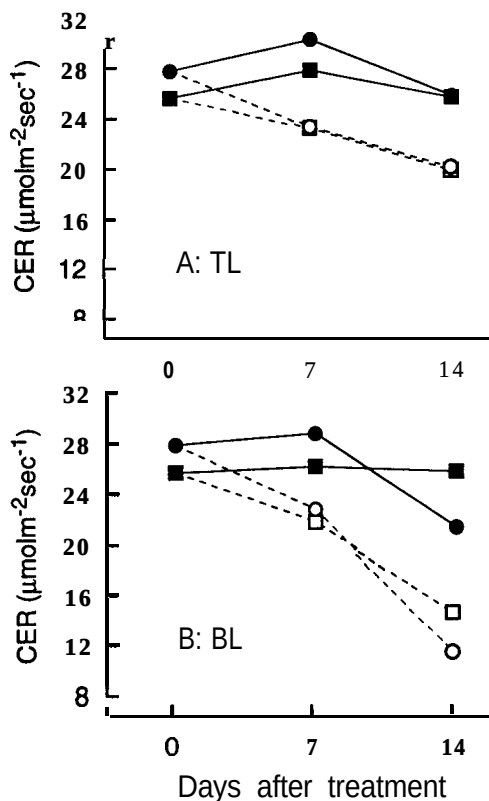


Fig. 3. Time course of CO₂ exchange rate (CER) of TL (A) and BL (B) of the main culm of the plant. TL, the top-expanded leaf; BL, the top-expanded leaf at the beginning of the treatment. The solid and broken lines represent control and low N conditions, respectively. Symbols are the same as Fig. 1.

高い葉面積生産能力を裏付けるものであった。また、低N処理区と対照区との差は汕優63号の方が大きかった。低N処理による葉面積の縮小率は、処理後展開2葉目において、日本晴の7.4%に対し、汕優63号では15.5%であり、汕優63号の葉面積生産は低N処理の影響を強く受けることが明らかとなった。

次に、施肥要素栄養の状態に影響を受けて変動すると考えられるSPCについてFig. 2. に示した。AにはTL、Bには葉位が下がる過程での変動を追跡するために、BLについて示した。TLに注目すると、汕優63号のSPCは対照区、低N処理区の両方において日本晴より常に低く、品種間差があることが明らかとなった。また、処理後7日目にすでに処理区間には差が生じており、処理の影響が葉身面積だけでなく、葉面積当たりの成分含量にも現れることが確認された。一方、BLでは葉位が下がるに従い、両品種ともSPCは低下したが、常に汕優63号の方が日本晴よりも低い水準であった。特に、低N処理区における汕優63号の7日目の低下が著しく、特徴的であった。これは、汕優63号は処理に鋭敏に反応し、葉中のSPCの分解が促進され、葉の老化が進んでいるためであると推察される。

葉の老化過程では葉中のSPCの減少によってCERが低下し、さらに窒素欠乏下では葉の老化が促進されることも知られている（内田ら，1982）。Fig. 3. には両品種の処理後のCERの経時的变化を示した。対照区のTLのCERでは汕優63号が日本晴より高く推移し、SPCでみられた傾向とは逆であった。また、低N処理区では対照区に比較して両品種とも値が低く、経時的に低下したが、品種間の差はなかった（図中A）。一方、BLにおいても、対照区では汕優63号の方が日本晴を上回って推移したが、14日目にはかなり低下した。低N処理区では14日目における低下が著しく、汕優63号で顕著であった（図中B）。

次に、低N処理の影響が十分に現れたと考えられる処理後14日目のTLの各パラメータについてまとめ、両品種間で比較した（Table 1.）。葉身面積については先に示したとおり、汕優63号が日本晴を圧倒的に上回り、統計的にも有意な差であった。それとは対照的に、葉の厚さの指標である比葉重（SLW）やSPCでは汕優63号は低下が著しく、日本晴に対する相対値は71から92%の範囲にあった。そのため、CERは葉面積当たりでみれば品種間では差がなかったが、SPC当たりで換算すると汕優63号が高く、標準区では日本晴の約1.4倍であった（0.1%水準で有意）。CERと同

Table 1. Effects of nitrogen concentration in the solutions on photosynthetic characters of Shanyou 63 and Nipponbare.

Treatments	Cultivars	TL area (cm ²)	SLW (gm ⁻²)	SPC (gm ⁻²)	CER		OER	
					/leaf area ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{sec}^{-1}$)	/SPC ($\mu\text{mol g}^{-1}\text{sec}^{-1}$)	/leaf area ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{sec}^{-1}$)	/SPC ($\mu\text{mol g}^{-1}\text{sec}^{-1}$)
Control	Shanyou 63	80.88*** (172)	35.94 (85)	4.73 (71)	25.7 (100)	5.43*** (141)	11.1 (116)	2.34*** (163)
	Nipponbare	47.11	42.44**	6.65***	25.6	3.84	9.6	1.44
Low N	Shanyou 63	68.34*** (157)	34.03 (80)	3.84 (92)	20.1 (101)	5.23 (110)	7.1 (103)	1.83 (110)
	Nipponbare	43.64	42.44	4.17	19.9	4.77	6.9	1.66

The characters of top-expanded leaves were measured on the 14th day after treatment. TL, the top-expanded leaf; SLW, specific leaf weight; OER, photosynthetic O₂ evolution rate; Low N, the treatment growing in 1/10 N concentration of control. ** and *** indicate statistical significance at 1 % and 0.1% level, respectively. Number between parentheses shows a ratio (%) to Nipponbare.

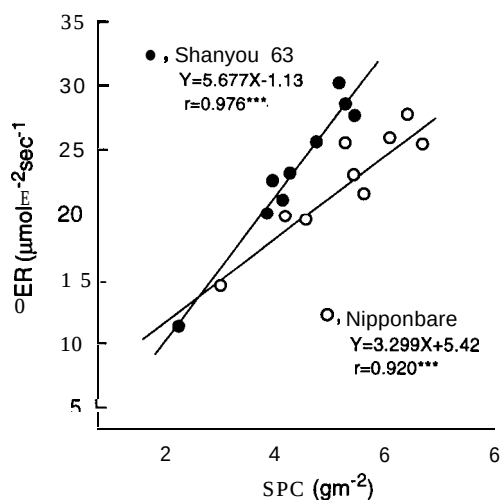


Fig. 4. Relationship between SPC and CER in two cultivars. **, statistical significance at 0.1% level.

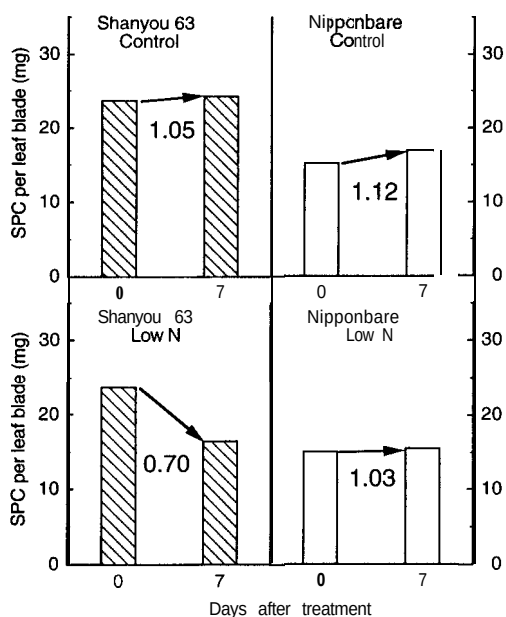


Fig. 5. Change in SPC per leaf blade of BL in Shanyou 63 and Nipponbare under the low and control N conditions. Number indicates the ratio of increase.

時に測定した葉肉内の光合成活性の指標である OER についても同様に汕優63号で高く、SPC 当たりで見ると日本晴との差がさらに大きくなった (0.1%水準で有意)。このことから、汕優63号においては SPC

当たりの光合成効率が向上しており、それは葉肉内の光合成活性が高いことが関与しているものと推察される。

さらに、全測定値を対象に、SPC と CER の関係

を品種ごとに求め、Fig. 4. に示した。両者間には極めて高い正の相関関係があり（両品種とも、 $r=0.9$ 以上）、明らかな品種間差が認められた。回帰直線の傾きは汕優63号の方が大きく、SPC に対する光合成効率は汕優63号が日本晴より高いと判断された。

また、汕優63号の BL において葉位の下降とともに急激に SPC が低下し、葉の老化促進が示唆された（Fig. 2. B）。ここで、改めて1葉身当たりの SPC の変動として捉えてみたい。Fig. 5. には処理後7日間における両品種の BL の1葉身当たりの SPC を算出し、処理区ごとに示した。標準区においては両品種ともわずかであったが、若干の増加が認められた（汕優63号、5%；日本晴、12%）。一方、低 N 処理区では品種間で傾向が異なり、日本晴はほぼ処理開始時の値を維持したが、汕優63号では処理開始時に対して30%低下した。処理開始時の値は汕優63号の方が日本晴よりも高く、汕優63号は葉身当たりの全量としてみれば日本晴よりも多いが、低 N 処理の影響をより強く受け、可溶性タンパク質の分解が促進されているものと考えられる。

葉の窒素分は大部分がタンパク質として存在するが、その量は葉の完全展開後に最大となり、その後枯死までの間に40～60日をかけて減少し、枯死時に葉に残るのはその30%程度である（前、1990）。約70%が老化進行中にアミノ酸として転流し、再利用されると考えられている。葉の可溶性タンパク質の約半分を占め、光合成における CO₂ 固定反応のキー酵素として知られる酵素タンパク質に ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RuBisCO) がある。転流窒素分に占めるその割合は約35%であり、またその分解は、クロロフィルや他の可溶性タンパク質に先行し、転流のために積極的に行われるとも考えられている（Makino *et al.*, 1983）。本研究の結果は老化が促進した下位葉では、汕優63号の SPC の低下が日本晴に比較して早く起きているが、中でも RuBisCO タンパク質の分解が主として起こっている可能性は高い。

また、同時に汕優63号の TL に含まれる SPC の低下は小さく、なお且つ TL の CER が日本晴と同じレベルに維持されていることから（Fig. 2. A, Fig. 3. A）、汕優63号の BL における SPC の減少分は上位葉の活性維持のために、酵素タンパク質合成の材料として転流するものと推察される。以上より、汕優63号の下位葉における SPC の急激な低下は、単に老化の進行が速いということではなく、上位葉の光合成能力維持を実現するための「積極的な老化現象」を示唆する

ものであり、F₁雑種水稻（汕優63号）の個葉光合成に関わる優れた生理特性の一つであるということができよう。

要 約

水稻品種の個葉光合成能力の評価に関する報告には、最上位葉を対象としたものが多い。しかし、一枚の葉が最上位葉として活動する時間は短く、老化が進んだ下位葉の面積が全個葉面積の大部分を占める。このため、個体の生産性を検討する場合、下位葉の光合成能力や、上位葉に対する下位葉の役割が重要となる。本報では、老化促進処理（低 N 濃度水耕栽培）が F₁ 雑種水稻（汕優63号）の最上位葉および下位葉における光合成能力に及ぼす影響を日本晴と比較し明らかにした。結果の概要は以下の通りであった。1）葉内の SPC には品種間差がみられ、常に汕優63号の方が日本晴よりも低かった。低 N 条件下では、両品種とも SPC が低下したが、特に、汕優63号の下位葉での低下が顕著であり、可溶性タンパク質の分解、転流が促進されているものと推察された。2）これに対し、CER には低 N 条件下において最上位葉、下位葉ともに品種間差が認められなかった。そのため、汕優63号の SPC に対する光合成効率は日本晴を上回った。3）以上の結果から、汕優63号では、老化促進処理に対し上位葉の光合成活性が維持される要因として、高い光合成効率とともに下位葉における可溶性タンパク質の分解、転流の促進が関与しているものと考えられた。

文 献

- 馬場 赴・高橋保夫 1957 第7章 水耕法及び砂耕法。戸刈義次ら編集作物試験法。農業技術協会、東京、163-171頁
- Friedrich, J. W. and R. C. Huffaker 1980 Photosynthesis, leaf resistances, and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase degradation in senescing barley leaves. *Plant Physiol.* 65: 1103-1107
- 平尾健二・窪田文武・小賦あずさ・縣 和一・宋 祥甫 1993 水稻 F₁ 雑種の光合成・物質生産特性に関する研究。第6報 窒素濃度低下処理が水耕栽培した汕優63号と日本晴の光合成および光合成関連要因に及ぼす影響。日作紀, 62 (別2): 87-88
- 平尾健二・窪田文武・縣 和一・宋 祥甫 1995 多収性水稻 F₁ 品種、汕優63号の個葉の光合成特性。日作紀, 64: 209-215
- Hirao, K., F. Kubota and W. Agata 1995 Evaluation of the heterosis on leaf pho-

- tosynthesis of remote-cross F₁ rice. *J. Agron. Crop Sci.* 174: 265-270
- Ishii R., T. Yamagishi and Y. Murata 1977 On a method for measuring photosynthesis and respiration of leaf slices with an oxygen electrode. *Japan. J. Crop Sci.* 46: 53-57
- Lowry, O. H., N. J. Rosebrough, A. L. Farr and R. J. Randall 1951 Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. Bio. Chem.* 193: 265-275
- 前 忠彦 1990 葉の老化とタンパク質の分解 -RuBisCO を中心に-. *生化学*, 62: 438-442
- Mae, T., A. Makino and K. Ohira 1983 Changes in the amounts of ribulose biphosphate carboxylase synthesized and degraded during the life span of rice leaf (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Physiol.* 24: 1079-1086
- Makino, A., T. Mae and K. Ohira 1983 Photosynthesis and ribulose-1,5-bis-phosphate carboxylase in rice leaves. Changes in photosynthesis and enzymes involved in carbon assimilation from leaf development through senescence. *Plant Physiol.* 73: 1002-1007
- Nagamine, T. 1991 Genetic analysis of photosynthetic capacity of a single leaf analysed by oxygen polarography in rice, *Oryza sativa* L. *Japan. J. Breed.* 41: 301-307
- 内田直次・和田義春・村田吉男 1982 作物の葉における光合成機能の発達と衰退に関する研究. 第2報 イネ葉の老化過程に及ぼす窒素欠乏の影響. *日作紀*, 51: 577-582
- 和田義春 1988 イネ個葉の光合成特性の老化にともなう変化. *宇都宮大学農学報特輯*, 49: 1-44
- Yamashita, T. and A. Fujino 1987 Change in content of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase during development and senescence of Mulberry (*Morus alba* L.) leaves. *Soil Sci. Plant Nutr.* 33: 431-438

Summary

Top-expanded leaves are used to know the highest capacity of leaf photosynthesis in rice plant, and the plant photosynthetic capacity has been evaluated by the top-expanded leaf photosynthesis in many reports. However, the top leaf position is soon replaced by a new-expanding leaf, and most of the leaves of a plant are composed of aged ones. Hence, the photosynthetic rate and other physiological roles of aged-lower leaves become important points for more precise evaluation of plant photosynthetic capacity. In this study, as an experimental material, F₁ hybrid rice cultivar, Shanyou 63 (SH), was used and grown in solution culture together with Japanese rice cultivar, Nipponbare (NI). Leaf aging was accelerated by growing these cultivars in solution of low nitrogen concentration for two weeks. The effects of the aging treatment on the photosynthesis of top-expanded and aged-lower leaves were compared between SH and NI. The results obtained are as follows: 1) SPC (soluble protein content) in leaves of SH was lower than that of NI. In particular, SPC in aged-lower leaf of SH greatly decreased by the low N treatment, and this fact may suggest that soluble protein in aged-lower leaves was more quickly decomposed in SH. 2) In leaves of the plants grown in the low N solution, no difference was detected in CER (CO₂ exchange rate) between these two cultivars. The photosynthetic efficiency in SPC (CER per unit SPC) was higher in SH than in NI. 3) It may be suggested that soluble protein decomposed in aged-lower leaves of SH is readily exported to a new-expanding leaf, by which the top-expanded leaves of SH are allowed to maintain a relatively high photosynthetic level.