

## 論文の内容の要旨

生物・環境工学専攻  
平成 16 年度博士課程進学  
氏名 松田 怜  
指導教員名 蔵田 憲次

論文題目 青色光がイネおよびハウレンソウの光合成特性と成長に及ぼす影響

### 1. はじめに

青色光は、高等植物の光形態形成のみならず、乾物生産にも顕著な影響を及ぼす。しかし、異なる青色光強度下で成育した植物の乾物生産の差をもたらす要因は明確になっていない。人工光利用型の農業施設では、栽培光の青色光強度は光源に依存する。そのため、長期的な青色光照射が光合成などの乾物生産に関わる因子に及ぼす影響を明らかにすることは、限定されたエネルギー下における効率的な植物生産のための、適切な光源や照明法の選択・開発につながるものと考えられる。本論文ではまず、赤色光への低強度の青色光の付加が植物の乾物生産を促進するという現象に着目し、乾物生産促進に関わる要因を明らかにすることを目的とした。

自然光においても、青色光強度は季節や時刻によって異なり、また植物群落の上部と下部との間でも著しい差がある。植物は青色光強度を感知することで、時空間的に変動する周囲の光環境を認識し、その光環境に順応している可能性がある。そこで次に、「青色光が光強度への順化応答に関与する」という仮説を検証し、青色光応答の生理的意義の一端を解明することを試みた。

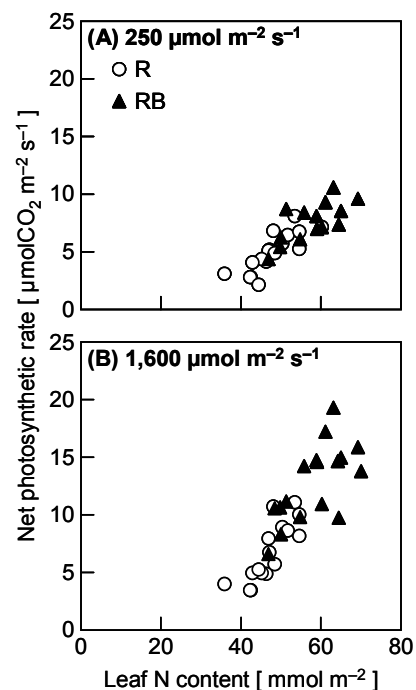
### 2. 赤色光への青色光の付加がイネの乾物生産に及ぼす影響

植物工場や宇宙ステーションにおける作物栽培の光源として、赤色発光ダイオード (LED) の利用が検討されてきた。その中で、赤色 LED の照射光に若干の青色光 (総光合成有効光子束密度 (PPFD) の 1-10%程度) を付加すると、赤色 LED 単独照射に比べて個体乾物重が著

しく増加することが見出された。短期的な青色光照射は気孔の開口を促進するが、長期的な青色光照射による乾物生産の促進は、気孔開口の促進に起因する光合成速度の増加のみで説明できるものではない。そこで、この乾物生産の促進をもたらす要因を、個葉の光合成特性レベルと個体成長レベルにおいて調べた。供試植物にはイネを用いた。LED を栽培光源として、赤色光のみ (R 区) または赤青混合光 (RB 区、赤色光と青色光の光子束密度 (PPFD) 比は 4:1) を照射して約 1 ヶ月間水耕栽培した。

まず個葉の光合成特性を調べた。供試品種にササニシキを用いて、総 PPFD  $240 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  で育成した。最上位完全展開葉の光合成速度を白色光下で測定した。育成環境とほぼ同じ PPFD ( $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) 下の純光合成速度は RB 区の方が R 区より高かった。また飽和光 ( $1,600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) 下の純光合成速度 (光合成能力) も RB 区において高かった。これらの RB 区における光合成速度の増加は、葉身の葉面積あたり N 量の増加に伴っていた (Fig. 1)。葉身に含まれる N の約 80%は葉緑体に局在し、その多くが光合成関連タンパク質などとして機能することが知られている。光合成関連タンパク質として、 $\text{CO}_2$  固定の鍵酵素である ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco)、光合成電子伝達の律速因子の 1 つである cytochrome (Cyt) *f*、集光反応を担う chlorophyll (Chl) および light-harvesting Chl-binding protein of photosystem II (LHCII) の量を調べたところ、それらはいずれも葉身 N 量の増加に伴って RB 区で増加していた。このような葉身 N 量の増加に伴う光合成関連タンパク質量の増加が、RB 区の弱光下および飽和光下における光合成速度の増加をもたらしたものと考えられる。また実際の育成環境の光質下における光合成速度も RB 区の方が高かったと推察される。

個体の乾物生産は、個葉の光合成速度に加えて、個体レベルでどれだけ葉面を広く展開するかという点にも大きく影響を受ける。また、イネは光合成器官である葉身への N 分配を変えることにより、育成環境下における個体の光合成効率を調節すると報告されている。そこで次に個体の成長解析と葉身への N 分配を調べた。供試品種にササニシキと日本晴を用いて、総 PPFD  $380 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  で育成した。播種後 56 日目の個体乾物重と総葉面積は、いずれの品種でも R 区に比べて RB 区で増加した (Table 1)。播種後 35 日目と 56 日目の測定値を用いて成長解析を行ったところ、相対成長速度 (RGR) は両品種ともに RB 区で増加した (Table 1)。この RGR の増加は、日本晴では有意差はないものの、純同化速度 (NAR) の増加が寄与していた (Table 1)。また RB 区では全葉身で平均した葉面積あたり N 量が多く、最上位完全展開葉を含む上位 3 葉の葉位別の葉身 N 量、Rubisco



**Fig. 1** Net photosynthetic rates versus leaf N content per unit leaf area in rice leaves. Plants were grown hydroponically under R (open circle) or RB (closed triangle) at a N concentration of 0.5, 2.0 or 8.0  $\text{mmol L}^{-1}$ . Measurements were made at a PPFD of 250 (A) or 1,600 (B)  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , an atmospheric  $\text{CO}_2$  partial pressure of 36 Pa, a leaf temperature of  $27^\circ\text{C}$ , and a leaf-to-air vapor pressure deficit of  $1.1 \pm 0.1 \text{ kPa}$ . Light for measurements was provided from a white halogen lamp.

**Table 1** Whole-plant dry weight (DW) and total leaf area (LA) of rice plants at 56 d after germination, and RGR, NAR and LAR between 35 d and 56 d after germination. Plants were grown hydroponically under R or RB from 21 d after germination.

Cultivar	Treatment	DW <sup>z</sup> [mg]	LA <sup>z</sup> [cm <sup>2</sup> ]	RGR <sup>z</sup> [mg g <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> ]	NAR <sup>z</sup> [g m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> ]	LAR <sup>z</sup> [cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> ]
Sasanishiki	R	199 ± 6.9	49.3 ± 2.47	58.6 ± 0.72	2.57 ± 0.016	228 ± 2.6
	RB	239 ± 13.5 *	65.3 ± 3.01 *	71.3 ± 0.88 *	2.75 ± 0.038 *	259 ± 3.2 *
Nipponbare	R	206 ± 6.2	51.1 ± 2.18	63.6 ± 2.64	2.67 ± 0.175	239 ± 5.8
	RB	274 ± 22.4 *	68.8 ± 4.78 *	73.4 ± 1.83 *	3.06 ± 0.139	240 ± 5.4

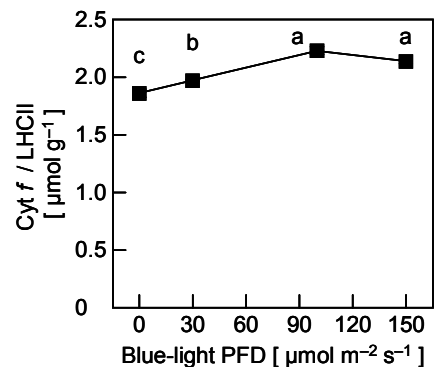
<sup>z</sup> Means ± standard errors of the means ( $n = 4$ ). Within each cultivar, means in each column with an asterisk (\*) are significantly different by  $t$  test ( $P < 0.05$ ).

量, Chl 量は, いずれの葉位でも RB 区で増加していた. このことから, RB 区における葉身の光合成速度の増加は個体全体で起こったものと考えられる. ササニシキでは RB 区での葉面積比 (LAR) の増加も RGR の向上に寄与していたが, 日本晴ではそのような応答は認められなかった (Table 1). 播種後 56 日目の個体あたりの N 集積量は両品種ともに RB 区の方が R 区より多く, そのうち葉身に分配される N の割合も RB 区の方が高かった. このような葉身への N 分配率の増加も乾物生産向上に貢献したものと見える.

以上より, 赤色光に青色光を付加して長期間照射したイネでは, 赤色光単独照射に比べて, 葉身 N 量の増加に伴って個葉の光合成速度が増加することがわかった. また, 青色光の付加による乾物生産促進には NAR の増加が大きく貢献していた. ササニシキでは葉面の拡大も乾物生産促進に寄与していた. 個葉光合成と個体成長の結果を併せて考えると, 青色光の付加による乾物生産促進の要因が NAR であったことから, 個葉の光合成速度の増加が乾物生産促進に貢献したといえる.

### 3. ホウレンソウの光順化応答における青色光の作用

青色光照射下で育成した植物は, 赤色光照射に比べて Chl  $a/b$  比が高く, 葉が厚いなど, 強光に順化した植物で観察されるいくつかの特徴を示すことが知られている. このことから, 青色光が強光や弱光に対する光順化応答を誘導するという仮説が提唱されている. ここで光順化応答とは, 育成環境の光強度下において光エネルギーを効率よく光合成や成長に利用するために植物が示す応答のことを指す. 既往の研究では, 植物が照射光に含まれる青色光の有無を感知するのか, あるいは青色光の強度を感知するのかは不明であった. そこで, 低青色光強度下で育成した植物の特徴と弱光に順化した植物の特徴との類似性を評価基準として, 光順化における青色光の作用を検討した. 解析は, 個葉レベルの応答と個体レベルの応答について行った. 供試植物には予備実験で光順化応答が明瞭に観察されたホウレンソウ (品種: メガトン) を用いた. LED を用いて, 青色光/赤色光 PFD を 0/300, 30/270,



**Fig. 2** The relationship of the ratio of Cyt  $f$  content to LHCII content in spinach leaves as a function of blue-light PFD during growth. Vertical bars represent standard errors of the means ( $n = 3$ ). Means with different letters are significantly different by Tukey's HSD test ( $P < 0.05$ ).

100/200, 150/150  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  とした照射下で約 1 ヶ月間水耕栽培した。

まず個葉レベルの光順化応答を調べた。一般に弱光順化葉では、強光順化葉に比べて、飽和光下での光合成速度が低く葉面積あたり N 量が少ない。これは主に葉が薄いことに起因する。光質処理したハウレンソウ葉では、成育時の青色光強度の低下に伴う光合成速度と葉面積あたり N 量の減少が認められた。しかし、葉

の厚さの指標である葉面積あたり乾物重には青色光強度の影響はほとんど認められなかった。また一般に弱光順化葉では、相対的に集光反応に関わるタンパク質の量が多く、光合成電子伝達に関わるタンパク質の量が少ないことも認められる。そこで光質処理区間で、電子伝達タンパク質と集光タンパク質の相対的な量の指標として Cyt *f*/LHCII 比を比較した。Cyt *f*/LHCII 比は青色光強度が 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  より低くなるにつれて次第に低下し、弱光順化葉の Cyt *f*/LHCII 比に近づく傾向が認められた (Fig. 2)。

次に個体レベルの光順化応答を調べた。一般に弱光植物においては、強光植物に比べて、LAR の増加、葉への N 分配率の増加、葉の炭水化物プールサイズの減少といった特徴が観察される。しかし、LAR と葉への N 分配率は成育時の青色光強度に影響を受けなかった (Table 2)。さらに、葉の乾物重あたり非体構成炭水化物量は、青色光強度の低下とともに増加する傾向にあった (Table 2)。このように、個体レベルの光順化応答においては、低青色光強度下で成育した植物と弱光植物との間に類似性は認められなかった。

以上より、ハウレンソウにおいて、低強度の青色光が光順化の際の集光反応に関わるタンパク質量と電子伝達に関わるタンパク質量の調節に関与する可能性が示唆された。しかし葉の厚さや個体レベルの性質の光順化に関しては、本研究で調べた限り、青色光の関与を示すデータは得られなかった。

#### 4. まとめ

赤色光への青色光の付加により、イネ葉身の N 量が増加し、それによって光合成速度が増加した。またイネの品種によっては、個体乾物重に対する葉面積の比率も増加した。これらの応答が、青色光の付加による乾物生産促進に関わる要因であった。

またハウレンソウ葉の Cyt *f*/LHCII 比が、成育時の青色光強度が低いほど低下し、弱光に順化した葉の Cyt *f*/LHCII 比に近づく傾向にあった。個体レベルの光順化応答への青色光の関与は観察されなかった。ハウレンソウの弱光順化において、青色光は葉緑体タンパク質量を調節し、葉緑体の性質を改変させる作用を示す可能性が示唆された。

**Table 2** Leaf area ratio (LAR), the ratio of leaf N to whole-plant N (LN / PN) and leaf total non-structural carbohydrate content per unit dry weight (TNC) of spinach plants at 32 d after germination. Plants were grown hydroponically under different blue-light PFDs from 7 d after germination.

Blue-light PFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]	LAR <sup>z</sup> [ $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ]	LN / PN <sup>z</sup> [ % ]	TNC <sup>zy</sup> [ $\text{mmolC g}^{-1}$ ]
0	324 ± 7.2 a	78.0 ± 0.98 a	3.22 ± 0.014 a
30	301 ± 11.3 a	79.3 ± 0.29 a	2.58 ± 0.537 ab
100	323 ± 13.2 a	79.7 ± 1.02 a	1.17 ± 0.279 b
150	306 ± 5.7 a	80.4 ± 0.48 a	1.41 ± 0.071 b

<sup>z</sup> Means ± standard errors of the means ( $n = 3$ ). Means in each column with different letters are significantly different by Tukey's HSD test ( $P < 0.05$ ).

<sup>y</sup> The sum of glucose, fructose, sucrose and starch. Plants were harvested at the end of the photoperiod.