

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 16 日現在

機関番号：82107

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25292152

研究課題名(和文) 気象環境の変化がイネの水分動態と生育に及ぼす影響とアクアポリンの役割

研究課題名(英文) Influence of meteorological conditions on water status and growth of rice crop and the role of aquaporins

研究代表者

桑形 恒男 (Kuwagata, Tsuneo)

国立研究開発法人 農業環境技術研究所・その他部局等・上席研究員

研究者番号：90195602

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,300,000円

研究成果の概要(和文)：気象環境に依存した蒸散要求量の変化がイネの水分動態と生育に及ぼす影響と、それらの影響に対するアクアポリン(=水チャネル、主として生体膜の水輸送を担うたんぱく質)の役割について、野外ならびに人工気象室におけるイネ生育データを用いて調べた。蒸散要求量の変化はイネの成長や水利用に影響を与え、それらの過程に複数のアクアポリン遺伝子の活性の変化が関与している可能性が示された。これらの結果にもとづいて、アクアポリンによる通水機能の変化が考慮できるイネの吸水-蒸散・光合成モデルを構築し、野外実測データに基づくパラメータの調整と、モデルの再現性について確認した。

研究成果の概要(英文)：We experimentally investigated how transpirational demand influences water status and growth of rice crop, and also considered the possible role of aquaporin genes in these processes. The experiments were made both in fields and a controlled-environment growth chamber. The experimental results indicated that growth and water use of the crops were strongly influenced by the change in the transpirational demand. We also found that the expression levels of several kinds of aquaporin genes in both the roots and leaves increased with the transpirational demand, suggesting that these aquaporin genes possibly regulate the water uptake ability and the water status of the rice crops. On the basis of the experimental results, we have constructed process-based model for water uptake, transpiration and photosynthesis of the rice crop. This model can take into account change in the ability of water uptake of plant which depends on the activities of aquaporin genes.

研究分野：農業気象学、生物環境物理学

キーワード：アクアポリン イネ 蒸散 植物水分生理 農業生産環境 農林水産物

1. 研究開始当初の背景

気象環境の変化は作物の水分動態を変化させ、生育や収量に大きな影響を与える。低湿度や高温、強風などにより作物に対する大気からの蒸散要求量が增大すると、水ストレスのリスクは高くなるが、蒸散要求量の増加がイネの水分動態や生育に及ぼす影響には、まだ不明な点が多い。

近年の分子生物学の進展によって、根からの吸水や作物体内の水輸送が細胞の膜にある特殊な水透過孔(水チャネル=アクアポリン)の働きによって制御されていることが発見され、作物の水分動態を研究する上でのブレークスルーとなった。蒸散要求量の変化に対するアクアポリンの応答はこれまで不明であったが、最近、研究代表者と連携研究者によって、湿度低下等による蒸散要求量の増大が、根や地上部に発現する特定のアクアポリンの発現を増加させていることが明らかとなった。

2. 研究の目的

本研究では、気象環境に依存した蒸散要求量の変化がイネの水分動態と生育に及ぼす影響と、それらの影響に対するアクアポリンの役割の解明を目指す。またそれらの過程を定量的に再現するための吸水-蒸散・光合成モデルを構築する。得られた成果は、品種や栽培管理を含む包括的なイネの生育・収量・品質モデルに組み入れられ、気候変動下や将来の温暖化条件における作物の安定生産技術の開発のための基礎的な知見となる。

3. 研究の方法

(1) 蒸散要求量の変化がイネの水分動態と生育に与える影響の解明

人工気象室における複数の異なる湿度環境で生育したイネ(水耕ならび土耕のポット栽培)を対象として、栄養生長期におけるイネの水分動態(蒸散量、水分状態など)と生育(乾物重、地上部/地下部の分配比など)の推移を調べ、それらの特徴を整理した。本研究で実施する実験結果に加えて、これまでの自らの研究で得られている成果(Kuwagata et al. 2012 *Plant and Cell Physiol.*, 53, 1418-1431 など)についても活用した。

(2) 蒸散要求量の変化が通水機能に与える影響と関連アクアポリンの特定

蒸散要求量の変化が、イネの通水機能に与える影響について調べる。また野外ならびに人工気象室内で生育したイネを用いて、根に発現した全アクアポリン分子種を対象に、遺伝子発現量の蒸散要求量による変化を調べる。これら解析の結果に基づき、イネの通水機能を支配しているアクアポリンの分子種を特定する。

イネには33種類のアクアポリン遺伝子が存在し、*PIP*(細胞型アクアポリン)、*TIP*(液胞型アクアポリン)、*NIP*(nodulin26-like

intrinsic protein)ならびに *SIP*(small basic intrinsic protein)の4つのサブファミリーからなる(Sakurai et al. 2005, *Plant and Cell Physiol.*, 46, 1568-1577)。本研究では、これら全ての分子種を解析の対象とした。

(3) 蒸散要求量の変化が気孔開度と光合成に与える影響と関連アクアポリンの特定

水田長期フラックス観測サイトのデータを用いて、蒸散要求量の変化が気孔開度と光合成に与える影響について調べた。また地上部(葉身)に発現したイネの全アクアポリン分子種を対象に、遺伝子発現量の蒸散要求量による変化を調べ、蒸散要求量による気孔開度と光合成の変化を支配している、葉内のアクアポリンの分子種の候補の特定を試みた。

(4) アクアポリンによる通水機能の変化を考慮したイネの吸水-蒸散・光合成モデルの構築

植物の吸水-蒸散・光合成モデルに関わる文献を調査した。これに(1)~(3)で得られた各プロセスの結果を参考にして、イネの吸水-蒸散・光合成モデルを構築した。水田長期フラックス観測サイトのデータを用いて、パラメータの調整とモデルの再現性の確認を行った。

4. 研究成果

(1) 蒸散要求量の変化がイネの水分動態と生育に与える影響の解明

湿度の低下(蒸散要求量の増加)はイネの単位葉面積当たりの蒸散量を増加させたが、蒸散ポテンシャル(気孔が最も開いた状態における蒸散量)に対する実蒸散量の比率は低下した。植物体の重量含水率は、湿度低下により減少する傾向が見られ、根温度が低い条件で特に顕著であった。

栄養成長期のイネの全乾物重は、低湿度環境でやや減少する傾向にあり、乾物の地上部と地下部への分配比は、水耕ならびに土耕栽培とも湿度低下による有意な変化は見られなかった。根域温度の低下は栄養成長期の全乾物重に減少をもたらし、低湿度環境における減少が特に顕著であった。

湿度低下(蒸散要求量の増加)が、栄養成長期のイネ(土耕栽培)の水分動態と生育に与える影響の程度は、ジャポニカ品種(こしひかり)とインディカ品種(タカナリ)で顕著な違いは見られなかった。

(2) 蒸散要求量の変化が通水機能に与える影響と関連アクアポリンの特定

人工気象室における水耕栽培イネについては、蒸散要求量の増加が根の浸透的な通水性を高めることが確認された。植物体全体の通水機能に関して、根域温度の変化が通水機能に影響を与えることは確認できたが、蒸散要求量の増大が植物体全体の通水機能を増

加させる証拠までは得られなかった。

野外で生育した水耕栽培イネ(あきたこまち、播種後 16 日)を対象に、根に発現する 18 種類アクアポリンの朝 8 時における遺伝子発現量(mRNA 量)と気象条件との関係について調べた。この実験ではイネを毎日播種することで、31 日間の様々な気象条件のデータを得ることができた。根に特異性の高いアクアポリン(*OsPIP1;3*, *OsPIP2;4*, *OsPIP2;5* など)の発現量は、当日早朝の蒸散要求量(ポテンシャル蒸発量 E_p)と高い正の相関を持ち、これら分子種が根の通水機能を制御している候補と見なされた。このうち *OsPIP2;5* については、根の吸水部位に局在して発現していることも確認された。逆に *OsPIP2;6* や *OsTIP2;2*, *OsNIP3;1* などのアクアポリンの発現量は早朝の E_p と負の相関を持ち、上記の分子種とは別の役割を果たしているものと推定された。これらアクアポリンの蒸散要求量に対する応答は、人工気象室で得られた結果とも一致し、さらにアクアポリンの遺伝子発現とタンパク量の日周変化をもたらず要因となっていることが推察された。

また *OsNIP3;1* を除く 17 種類のアクアポリンの発現量は、前日 9 時から当日 8 時までの時間帯の根域温度 T_r と高い正の相関を持ち、根の通水機能の根温度依存性への寄与が示唆された。興味深いことに、相関が最も高くなる T_r の時間帯と T_r に対する応答性の強さは、アクアポリンの種類によって異なっていた。

アクアポリンは、当日朝の E_p と過去 24 時間の T_r に対する応答性の違いで、おおむね 4 つのグループに分類できた。さらに E_p と T_r (アクアポリン毎に相関が最大となる時刻を選択)の 2 変数を用いた回帰式を用いて、朝 8 時における各アクアポリンの発現量の日々変動の 4~7 割程度が説明できることが確認された(ただし *OsNIP3;1* は除く)。

(3) 蒸散要求量の変化が気孔開度と光合成に与える影響と関連アクアポリンの特定

国内の水田長期フラックス観測サイトで得られたデータを整理し、蒸散要求量が群落レベルの光合成速度と気孔開度に与える影響を調べた。群落スケールにおいても、光合成速度と気孔コンダクタンス(気孔開度)は比例関係となることが、これまでの研究分担者らの研究でわかっていたが、日内~日々の時間スケールにおいて、その比例関係の傾きが急変する可能性があることが確認された。外部環境(蒸散要求量など)の急変にともなう植物体内の水バランスの変化が、このような現象の原因になっているものと推定された。

また、同じ晴天日でも早朝に曇天条件となっている日には、日中の群落レベルでの気孔コンダクタンスが低く抑えられる可能性があることが、一部のデータから示唆された。根に特異的に発現するアクアポリンの遺伝子発現量が早朝の蒸散要求量と正の相関を

持つことと整合性のある結果であるが(4.2)を参照)必ずしも明瞭な関係が見られない日も存在し、現在十分に考慮できていない要因が関与している可能性が示唆された。

(2)の解析に使用した野外の水耕栽培イネ(あきたこまち、播種後 16 日)のデータを用いて、地上部(葉身)の朝 8 時におけるアクアポリン発現量の環境応答性について調べた。葉身では 16 種類のアクアポリンが発現し、4 つの分子種(*OsPIP2;2*, *OsPIP2;7*, *OsTIP1;1*, *OsTIP1;2*)で、当日早朝のポテンシャル蒸発量 E_p と高い正の応答性を持つことが示された。一方、人工気象室の水耕栽培イネに関しては、湿度の低下(蒸散要求量の増加)によって、*OsPIP2;2* と *OsTIP1;1* を含む 11 種類のアクアポリン(ただし *SIP* と *NIP* は解析対象から除外)で、発現量の増加が確認された。

蒸散要求量の増加によって、葉内では多くのアクアポリンの発現が誘導されることが明らかとなった。ただし両者の解析において、蒸散要求量に対して正の応答性を示すアクアポリンの種類は一致せず、蒸散要求量による気孔開度や光合成の変化を支配しているアクアポリン分子種の候補を絞り込むところまでは到達しなかった。

(4) アクアポリンによる通水機能の変化を考慮したイネの吸水-蒸散・光合成モデルの構築

アクアポリンによる通水機能の変化を考慮したイネの吸水-蒸散・光合成モデルの基本構造を検討するために、国内外の過去の関連文献について調査した。蒸散量に大きな影響を与える気孔コンダクタンスは、Ball-Berry-Leuning タイプのモデル(Leuning 1995, *Plant, Cell and Environ.*, 18, 339-355)で表現されることが多い。吸水-蒸散プロセスに関しては、吸水量を植物体の通水コンダクタンスと、地上部の水分状態との関係で表現する方法が最も一般的であり、イネの場合は吸水量 = 蒸散量という過程が近似的に成立することが確認された。

これら文献による調査結果と、これまでに得られている実験結果などに基いてモデルの基本構造を決定し、さらに(1)~(3)で得られた結果を参考にして、イネの吸水-蒸散・光合成モデルを構築した。気孔コンダクタンスのモデリングにおいては、従来の Ball-Berry モデルの湿度応答の部分を葉身の水ポテンシャルに応答する形に置き換えたスキームを採用した。実測データに基づいてパラメータの調整を行い、野外における個葉測定値の再現性を確認した。

(5) まとめと今後の展望

湛水状態であっても、湿度の低下(蒸散要求量の増加)がイネの全乾物重の減少や、植物体の重量含水率の低下をもたらず可能性

が示された。その一方で、乾物の地上部と地下部への分配比は、湿度の低下の影響を顕著に受けていなかった。

日々の気象条件に応答して、根のアクアポリンの発現量が大きく変動していることが明らかとなった。根におけるアクアポリンの発現量の蒸散要求量に対する依存性から、イネの通水機能を支配しているアクアポリンの分子種の候補が特定された。蒸散要求量の変化が植物体全体の通水機能に与える影響については、今後の課題として残された。

野外のイネ群落における日中の気孔コンダクタンスが、早朝の蒸散要求量の影響を受けている可能性が一部のデータから示された。これは根に特異的に発現するアクアポリンの遺伝子発現量が早朝の蒸散要求量と正の相関を持つことと整合性のある結果であるが、さらなる検討が必要である。また根で発現しているアクアポリンと同様に、地上部(葉身)における複数のアクアポリンの発現量が、早朝の蒸散要求量と正の相関を持っていることが示された。今後はこれらのアクアポリンの中から、蒸散要求量による気孔開度や光合成の変化を支配している分子種の候補を絞り込む。

アクアポリンによる通水機能の変化を考慮したイネの吸水・蒸散・光合成モデルのひな形が構築された。今後も、蒸散要求量とCO₂濃度が群落レベルの気孔コンダクタンスと光合成に及ぼす影響の解析を継続し、通水性をアクアポリン発現と関連づけたモデルに発展させる予定である。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計4件)

Murai-Hatano M.[#], Kuwagata T.[#], Hayashi H., Ishikawa-Sakurai J., Moriyama M., and Okada M. (2015) Rice Plants Sense Daily Weather and Regulate Aquaporin Gene Expressions in the Roots -Close correlation with potential evaporation-, J. Agric. Meteorol., 71(2), 124-135. DOI:10.2480/agrmet.D-14-00052 (査読有)[#]contributed equally

Fukui S., Ishigooka Y., Kuwagata T., and Hasegawa T. (2015) A methodology for estimating phenological parameters of rice cultivars utilizing data from common variety trials, J. Agric. Meteorol., 71(2), 77-89. DOI:10.2480/agrmet.-14-00042 (査読有)

Sawano S., Hasegawa T., Ishigooka Y., Kuwagata T., Shindo J., and Tao F. (2015) Effects of nitrogen input and climate trends on provincial rice yields in China between 1961 and 2003: quantitative evaluation using a crop model,

Paddy and Water Environment, 13, 529-543. doi:10.1007/s10333-014-0470-y(査読有)
Ono, K., Maruyama A., Kuwagata, T., Mano, M., Takimoto, T., Hayashi, K., Hasegawa, T., and Miyata, A. (2013) Canopy-scale relationships between stomatal conductance and photosynthesis in irrigated rice, Global Change Biology, 19, 2209-2220. DOI:10.1111/gcb.12188 (査読有)

[学会発表](計15件)

桑形恒男, Environmental response of aquaporin gene expressions in the rice roots under natural weather conditions -response to the root-zone temperature, 第57回日本植物生理学会年会, 2016年3月19日, 岩手大学.

桑形恒男, 野外環境におけるイネの根のアクアポリン発現量の気象応答性の解析, 日本農業気象学会2016年全国大会, 2016年3月15日, 岡山大学.

Ono K., Apparent diurnal variation in the photosynthesis - conductance relationship observed over a rice canopy, International Symposium on Agricultural Meteorology 2016, 2016年3月15日, 岡山大学.

Kuwagata T., Influence of daily weather conditions on aquaporin expressions in the rice roots, International Symposium on Agricultural Meteorology 2015, 2015年3月18日, 文部科学省研究交流センター(つくば).

Sawano S., Evaluating the effect of nitrogen fertilizer management on future rice yields under changing climate in East Asia, International Symposium on Agricultural Meteorology 2015, 2015年3月18日, 文部科学省研究交流センター(つくば).

Maruyama A., Dew fall simulation in a rice canopy using multi-layer micro-meteorological model, International Symposium on Agricultural Meteorology 2015, 2015年3月17日, 文部科学省研究交流センター(つくば).

福井眞, 植物の水輸送を担うタンパク質・アクアポリンの発現動態の気象条件依存性, 日本気象学会2014年度秋季大会, 2014年10月23日, 福岡国際会議場.

Ono K., Canopy-scale water-use efficiency of irrigated rice under different climates and management practices, AsiaFlux Workshop 2014, 2014年8月20~22日, International Rice Research Institute (フィリピン).

村井(羽田野)麻理, 天候による蒸散要求の変動がイネのアクアポリン発現の日周変化に及ぼす影響, 第55回日本植物生理学会年会, 2014年3月20日, 富山大学.

Kuwagata T., Environmental response of aquaporin expressions in the rice roots under natural weather conditions, 第55回日本植物生理学会年会, 2014年3月19日, 富山大学.

Kuwagata T., Response of aquaporin expressions in the rice roots to micro-meteorological environments, International Symposium on Agricultural Meteorology 2014, 2014年3月17日, 北海道大学.

Watanabe T., Modeling studies of the micrometeorological processes that intimately interact with plant, International Symposium on Agricultural Meteorology 2014, 2014年3月17日, 北海道大学.

Maruyama A., Seasonal variation of stomatal conductance at canopy-scale in relation to crop phenology, International Joint Conference of 11th Asia-Flux International Workshop, 2013年8月21~24日, ソウル大学(韓国).

Ono K., Canopy-scale relationships among leaf nitrogen content, photosynthesis, and stomatal conductance in irrigated rice, International Joint Conference of 11th AsiaFlux International Workshop, 2013年8月21~24日, ソウル大学(韓国).

村井(羽田野)麻理, イネはその日の気象条件を感知して根のアクアポリン発現量を調節している, 第58回低温生物工学会セミナー・年会, 2013年6月23日, 関西大学(大阪).

〔図書〕(計1件)

桑形恒男, 陸域生態系のエネルギー収支, 植物学の百科事典, 日本植物学会編, 丸善出版, 2016, 196-197.

〔産業財産権〕

出願状況(計0件)

取得状況(計0件)

〔その他〕

なし。

6. 研究組織

(1) 研究代表者

桑形 恒男 (KUWAGATA, Tsuneo)
国立研究開発法人農業環境技術研究所
大気環境研究領域・上席研究員
研究者番号: 90195602

(2) 研究分担者

小野 圭介 (ONO, Keisuke)
国立研究開発法人農業環境技術研究所
大気環境研究領域・主任研究員
研究者番号: 20549555

(3) 連携研究者

近藤 始彦 (KONDO, Motohiko)
名古屋大学・大学院生命農学研究科・生物
圏資源学専攻・教授
研究者番号: 00355538

村井 麻理 (MURAI, Mari)
国立研究開発法人農業・食品産業技術総合
研究機構・東北農業研究センター・主任研
究員
研究者番号: 00343971

石川 淳子 (ISHIKAWA, Junko)
国立研究開発法人農業・食品産業技術総合
研究機構・作物研究所・主任研究員
研究者番号: 40343959

福井 眞 (FUKUI, Shin)
早稲田大学・人間科学学術院・助教
研究者番号: 90754573

(平成27年度より) 連携研究者)

(4) 研究協力者

長谷川 利拡 (HASEGAWA, Toshihiro)
国立研究開発法人農業環境技術研究所
大気環境研究領域・上席研究員