

Physiological function of silicon in photosynthesis, transpiration and dry matter production in rice

Sakae Agarie (Faculty of Agriculture, Saga University)

イネ科植物の多くは、ケイ酸を多量に蓄積するケイ酸植物であり、水稻はその代表的植物の一つである。ケイ酸は水稻の安定多収のために必須養分であるため、栄養生理的立場からの研究は多い。しかし、生育の基礎となる光合成、乾物生産に対するケイ酸の生理的機能に対する研究は少ない。本研究は、水稻の乾物生産に対するケイ酸の効果を、光合成・蒸散速度ならびにそれらを左右する要因の生理的解析から検討したものである。

1. 乾物生産に対する効果

世界各地で栽培される生態型を異にした水稻にケイ酸を施与し、乾物生産に対するケイ酸の施用効果の品種間差を調べると共に、効果の要因解析を行った。その結果、生態型に関わらずケイ酸の効果がみられること、その効果には品種間差があり、日本型の品種で効果が大きいこと等が明らかになった (Table 1)。また、生長解析、個体の群落構造、個体全体の光合成速度、及び葉位別の光合成速度等を測定し、乾物生産に対する効果が純同化率の増加に起因すること (Table 2)、さらに純同化率の増加は、葉身の直立による群落内部への透過光量の増大 (Fig 1)、及び葉の老化抑制による個体全体の光合成速度の増加に起因することがわかった (Fig 2)。ケイ酸による老化抑制の効果は、全品種に共通してみられる現象であった (Fig 3)。

Table 1. Effects of silicon on dry weight of each part of plant.

Cultivars	Si	Leaf (g)	Culm (g)	Root (g)	Total (g)	Cultivars	Si	Leaf (g)	Culm (g)	Root (g)	Total (g)
Nipponbare	-	5.1	3.9	1.3	10.1	AF-70	-	6.6	6.5	2.5***	14.6
	+	4.5	4.1	1.3	9.9		+	5.5	5.4	1.6	13.5
Koshihikari	-	3.2	2.5	0.9	6.6	S47-2	-	6.5	4.9	1.9	13.5
	+	3.6	5.3**	1.6	11.1*		+	6.5	5.5	2.6***	13.5
Nishihomare	-	3.2	3.0	1.2	7.5	Chinigura	-	3.0	4.4	1.1	8.5
	+	3.4	5.3	1.6	8.7*		+	3.7	4.7	1.2	9.6
Suweon 258	-	3.1	2.4	1.5	7.0	Kalizira	-	3.9	6.6	1.4	12.0
	+	3.7	3.6	1.7	9.0		+	5.7	8.3**	2.0	15.9
Milyang 28	-	4.8	4.7	2.0	10.7	Nizrshail	-	4.1	4.6	1.1	9.8
	+	4.8	4.5	1.8	11.0		+	6.2	8.4	2.0	16.7

The dry weight was subtracted the weight of SiO₂. *, ** and ***, statistically significant at 5%, 1% and 0.1%, respectively.

Table 2. Effects of silicon on growth parameters in rice cultivars grown under different light conditions.

Cultivars	Si	Unshaded			Shaded		
		PGR	RGR	NAR	PGR	RGR	NAR
Nipponbare	-	1.9	4.0	4.6	1.6	5.6	5.1
	+	4.7	7.6	9.6	2.4	6.5	5.9
Koshihikari	-	4.1	6.3	9.8	1.1	4.0	4.2
	+	5.3	6.7	9.8	3.2	8.1	8.4
Suweon 258	-	3.9	6.9	6.5	1.2	5.0	3.0
	+	5.7	8.3	6.9	2.1	8.0	4.8

Shaded: 60% of light intensity of unshaded light condition. PGR, plant growth rate ($\times 10 \text{ g plant}^{-1} \text{ day}^{-1}$); RGR, relative growth rate ($\times 10^2 \text{ gg}^{-1} \text{ day}^{-1}$); NAR, net assimilation rate ($\text{g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$)

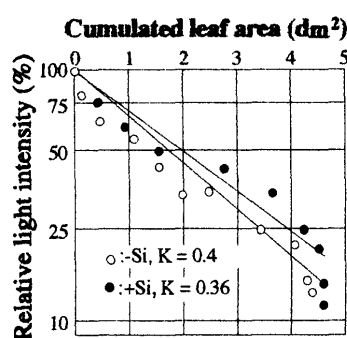


Fig. 1. Relationship between cumulated leaf area and relative light intensity in rice plants grown with Si (●) and without Si (○). K = extinction coefficient.

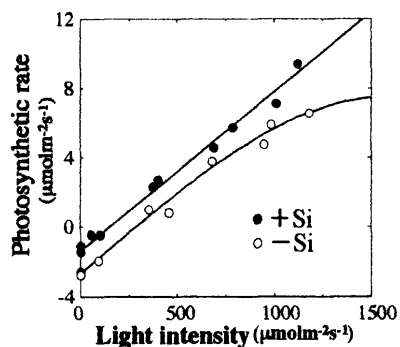


Fig. 2. Light response of photosynthetic rate in whole plant parts above ground in rice plants grown with Si (●) and without Si (○).

2. 光合成・蒸散に対する効果

葉身表皮細胞に沈積したケイ酸体 (シリカボディー) による光の吸収, 散乱, 透過のスペクトル分析を積分球法で行った。その結果, 量子収率にはケイ酸の効果がみられず, 水稻では window theory が成立しないことが明らかとなった (Fig 4; Table 3)。また, 気孔開閉機能に対するケイ酸施用効果を環境要因との関連から検討したところ, 1) ケイ酸施用によって, 光湿度に対する気孔反応が鋭敏となり, 過剰蒸散が抑制され, 水利用効率が顕著に高まること (Fig 5), 2) 青色光に対する気孔反応がケイ酸処理により鋭敏になること等が明らかになった (Fig 6)。さらに, 水ストレスを与えた水稻の蒸散量及び拡散伝導度を圃場レベルで調査し

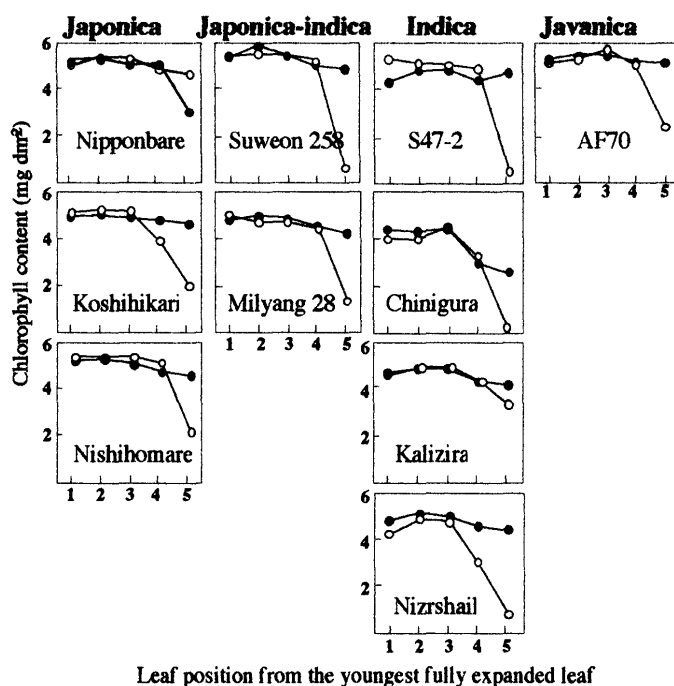


Fig. 3. Comparison of chlorophyll content in each leaves on the main culm between rice plants with Si (●) and without Si (○).

たところ、ケイ酸施用によって拡散伝導度が低下し、蒸散量が抑制されること、この保水能の向上が、水ストレス下での葉身の水ポテンシャルの低下を抑制すること等が明らかになった。これらの結果から、ケイ酸施用は、環境要因の変動に対する気孔開閉を鋭敏かつ適切に行わせ、種々環境下での水分の損失を回避し、水分状態を適切に維持すること、さらにこのような効果が、1. で明らかにした葉身の老化抑制ならびに光合成能力の維持に貢献していると考えられた。

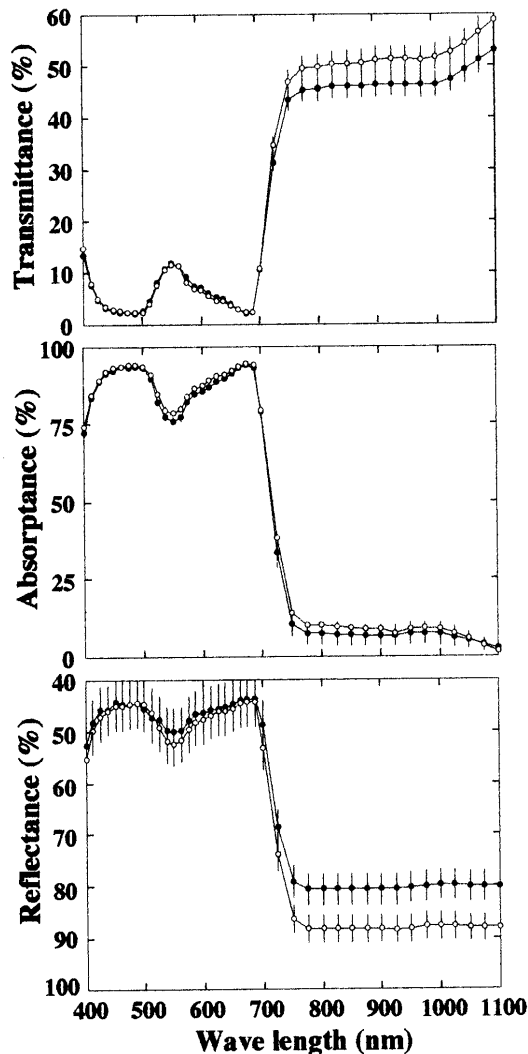


Fig. 4. Optical properties of Si-treated (●) and non-treated (○) rice leaves. Results are expressed as mean values \pm SE for the three individual experiments.

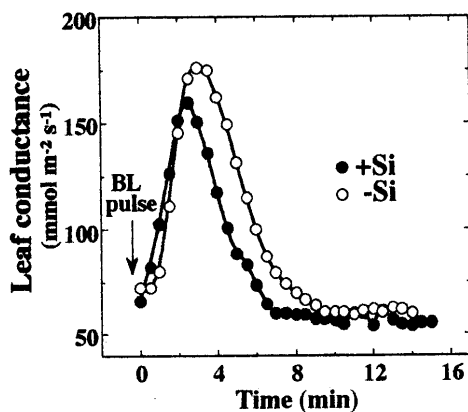


Table 3. Effects of SiO₂ application on the light energy use efficiency and quantum yield of rice leaves.

Applied SiO ₂ (ppm)	Light energy use efficiency ($\mu\text{molCO}_2\mu\text{mol}^{-1}\text{quanta}$)	Quantum yield ($\text{molCO}_2\text{mol}^{-1}\text{quanta}$)
0	0.033	0.080
20	0.024	0.058
40	0.025	0.062
100	0.032	0.078

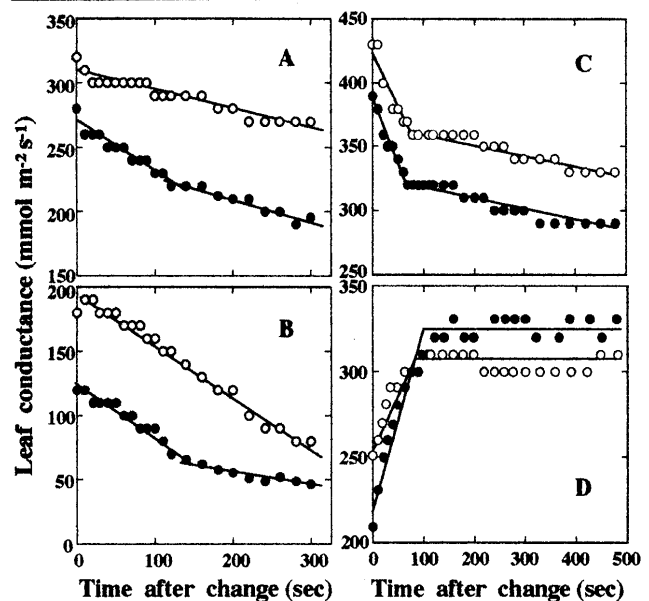


Fig. 5. Changes in leaf conductance in Si-treated (●) and non-treated leaves (○) after changes in intensity of illumination (A, B) and relative humidity (C, D). Intensity of illumination was changed from 540 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ to 307 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ (A) and from 158 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ to darkness (B). Relative humidity was changed from 75.7% to 15.4% (C) and from 15.4% to 75.4% (D).

Fig. 6. Stomatal blue-light response of the leaves of rice plant grown in nutrient solutions with supplemented SiO₂ (100 ppm; ●) or without SiO₂ (○). Red-light irradiation (34 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$) was applied throughout the experiment as background light. Blue light (50 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$) was applied as a short pulse (20 s) 90 min after the onset of the red-light irradiation.

3. 水ストレスに対する耐性強化

ケイ酸施用によって、塩、高・低温、乾燥等の環境ストレスに対する耐性が向上することが報告されている。強いストレスは組織に損傷を与え、老化を促進させることから、1. で明らかにした葉身の老化抑制効果は、ケイ酸によるストレス耐性の向上効果である可能性も考えられる。そこで、ストレス耐性の一指標である細胞膜強度（細胞膜安定性）に及ぼすケイ酸の影響を、乾燥ストレスを与えた葉身の電解質の漏出から評価した。その結果、葉身のケイ酸含量の増加に伴って漏出度が低下し、ケイ酸施用によって乾燥に対する細胞膜の強度が増大することが明らかになった (Fig 7)。

4. 老化抑制効果

ケイ酸施用による老化抑制効果及び光合成能力の維持効果と関連して、老化に対するケイ酸の直接的な作用を検討するため、葉身の老化を人為的に誘導し、老化の進行に及ぼすケイ酸の影響を調査した。その結果、ストレスが少ない条件下で栽培した場合でも、ケイ酸欠乏葉身で老化の進行が早く、ケイ酸には老化に対する直接的な作用があることが示唆された (Fig 8)。さらに、体内にケイ酸を重合し蓄積している個体においても、短期間（3日間）のケイ酸欠乏処理で老化の進行が促進されたことから、水稻の健全な成育には、ケイ酸の継続的な供給が必要と考えられた (Fig 9)。

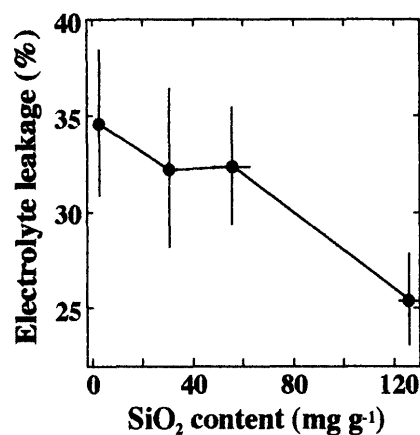


Fig. 7. Electrolyte leakage from leaves with different levels of SiO₂. Leakage (El) was measured after treatment with 30% solutions of PEG for 24h.

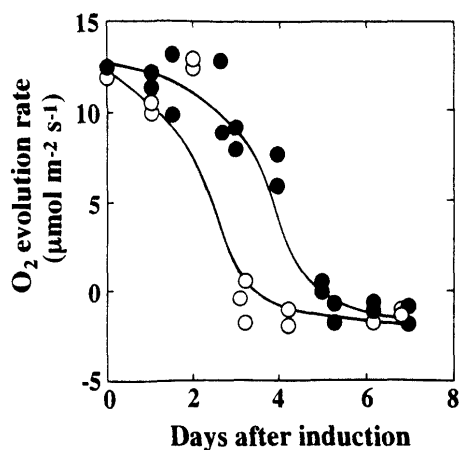


Fig. 8. Changes over time in photosynthetic O₂ evolution rate (OER) in leaves of plants grown with 100 ppm SiO₂ (●) and without SiO₂ (○) during the dark-induced senescence.

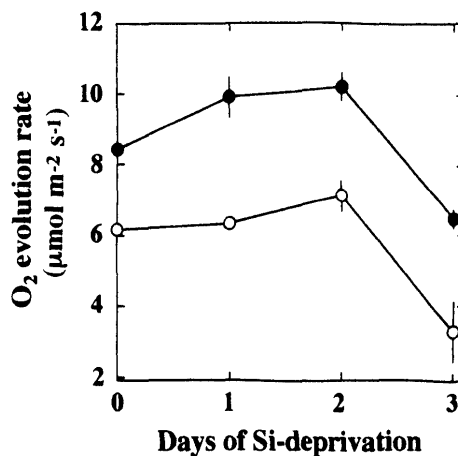


Fig. 9. Effects of short-term deprivation of silicon on the OER in leaves of plants grown with 100 ppm SiO₂. Plants grown with Si for 40 days were cultured without Si for 1 to 3 days just before the start of senescence induction. ● and ○, second leaves and fourth leaves from the uppermost fully expanded leaves on the main culms, respectively.

以上の結果から、水稻の乾物生産に対するケイ酸の効果が、気孔開閉調節機能によるストレス回避能力、及び細胞膜安定性に代表されるストレス耐性を通じた葉身の老化抑制ならびに光合成能力維持にあることが明らかとなった。