琉球大学学術リポジトリ

Ci-光合成曲線を用いたサトウキビ葉身の光合成速度に対する支配要因の解析

メタデータ	言語:
	出版者: 琉球大学農学部
	公開日: 2008-02-14
	キーワード (Ja): 光化学系, 光合成速度, サトウキビ, Ci-光合成曲線, 炭素固定系, 窒素分配, 葉緑素含量
	キーワード (En): A, Ci curve, Carboxyation efficiency, Chlorophyll content, CO_2 assimilation rate, Nitrogen distribution, Sugarcane
	作成者: 比屋根, 真一, 川満, 芳信, 村山, 盛一, Hiyane, Shinichi, Kawamitsu, Yoshinobu, Murayama, Seiichi
	メールアドレス:
	所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/3679

Ci-光合成曲線を用いたサトウキビ葉身の光合成速度に対する支配要因の解析

比屋根真一*・川満芳信*・村山盛一*

Shin-ichi HIYANE, Yoshinobu KAWAMITSU and Seiichi MURAYAMA : Analysis on photosynthetic limitation using the "Ci-photosynthesis" curves in Sugarcane

キーワード：光化学系，光合成速度，サトウキビ，Ci-光合成曲線，炭素固定系，窒素分配，葉緑素含量

Key word : A／Ci curve, Carboxyation efficiency, Chlorophyll content, CO_2 assimilation rate, Nitrogen distribution, Sugarcane,

Summary

This paper described that the limiting factors to photosynthesis were analyzed with using A／Ci curves model in *Saccharum* species. We listed up the characters relating photosynthesis such as CO_2 compensation point, carboxylation efficiency, maximum photosynthesis at saturation, leaf conductance, and apparent light energy use efficiency.

There was statistically significant difference between species or varieties in photosynthesis at atmospheric CO_2 concentration (350ppm). The photosynthesis was regulated mainly with a energy transport system and pi limitation caused by photosynthate storage in cell rather than leaf conductance and carboxylation efficiency. In addition, leaf nitrogen seems to affect the photochemical reaction process, and then finally to CO_2 fixation process.

緒　言

前報[5]において，サトウキビ属における光合成速度の種間差異は，統計的にみて有意であった．その変異の主要因としては，気孔部分ではなく非気孔部分の関与が示唆された．非気孔部分を律速段階で分解すると，炭素固定系と光化学系に分けることができる．Farquhar et al.[4]は“Ci-光合成曲線”を用いて，C_3型光合成の律速因子モデルを提唱した．本モデルに従うと，光合成速度は，強光，低CO_2分圧下ではリブロース二リン酸カルボキシラーゼ（RuBisCO）の含量と活性能力，および葉内外のCO_2ガスの拡散程度によって，弱光下では集光機能を含めた光化学系電子伝達によって律速されるという．その後，Sharkey[17]は強光，高CO_2分圧下で特にO_2分圧との差が大きい時は，光合成の最終産物

* 琉球大学農学部生物生産学科

琉球大学農学部学術報告　45：9～15（1998）

であるデンプン，シュクロース合成に伴う無機リン酸の再生速度によって律速されると修正した．C_4型光合成を有するサトウキビに本モデルが適用可能か否かはしばしば議論されるものの，C_4植物の光合成速度もCO_2ガス拡散を含めた炭素固定系の活性，光化学系電子伝達，およびデンプン・シュクロース合成に伴う無機リン酸再生能力の3部分に律速されると考えられる．

"Ci-光合成曲線" を用いた光合成速度の支配要因の解析例としては，以下の報告がある．小麦の場合では，水分ストレス下の光合成速度の低下は，気孔閉鎖に伴うCalvin回路の損傷が主原因で，光化学系および電子伝達系は損傷を受けないと報告[13]されている．また，バンクスマツ（jack pine）の例[14]では，葉身窒素の低下による光合成速度の低下は，気孔閉鎖ではなく非気孔部分である炭素固定系の活性能力の低下が光化学系電子伝達または無機リン酸再生能力化の低下に比べて大きいとされている．この様にC_3植物の報告例は多いが，本モデルを用いてC_4植物の光合成速度の支配要因を解析した報告例[7,8]は多くはない．

本報では，"Ci-光合成曲線" モデルを活用して，現在の大気CO_2濃度下におけるサトウキビ葉身の光合成速度が気孔，炭素固定系，光化学電子伝達系および光合成産物の蓄積に伴う無機リン酸再生能力のどの要因に主として律速されているかを検討した．

実験材料および方法

供試材料は，*Saccharum sinence* および *S.* spp. hybrid を含む2種7品種・系統である（Table 1）．栽培方法，ガス交換の測定条件および測定装置については前報[9]の通りである．測定は，定植後2ヶ月以上経過した植物体を供試し，1995年10月16～24日の間に植物体の最上位完全展開葉の中央部分を同化箱に挟んでおこなった．各品種とも3反復の測定を行った．

"Ci-光合成曲線" は，光強度2000 μmol photon m^{-2} s^{-1}，葉温35±0.1℃，葉面飽差18±3 mbの条件で，CO_2濃度を0 ppmから光合成速度が飽和に達する濃度まで変化させた．CO_2濃度を変更しガス交換が安定するのを確認してデータを記録し，次のステップに移った．各設定濃度に安定するのに約20分を要し，全測定は2時間以内に終了した．炭素固定効率は，"Ci-光合成曲線" の初期勾配部分を直線で回帰して求めた．

また，"光－光合成曲線" を測定し，弱光域の直線部分を回帰し，傾きの勾配をもって見かけの光利用効率とした．測定は，葉温35±0.1℃，葉面飽差18±3 mb，CO_2濃度360±10ppmに設定し，光強度を200 μmol photon m^{-2} s^{-1}から暗黒までの範囲で行った．

"Ci-光合成曲線" を用いた，気孔伝導

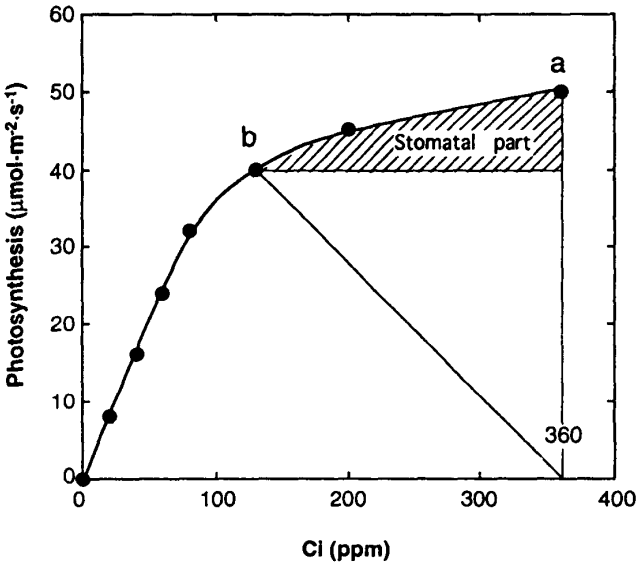

Fig. 1. Method for calculating stomatal limitation to photosynthetic rate (Lgs).

$$Lgs\ (\%) = \frac{a - b}{a} \times 100$$

a: Photosynthetic rate at 360ppm of internal CO_2 concentration.
b: Photosynthetic rate at 360ppm of atomospheric CO_2 concentration. After Farquhar and Sharky (1982).

度，炭素固定系活性，および光化学系電子伝達または無機リン酸再生能力による光合成速度の制限程度は，Farquhar and Sharkey[3] とMartin and Ruiz-Torres[12] のモデルを用いて行った（Fig. 1）．気孔伝導度による光合成速度の制限程度は，(b-a／b) x 100で求めた．ここで，bは炭素固定系と光化学系電子伝達または無機リン酸再生能力の能力は一定で，制限のない無限の気孔伝導度との比較を表す．炭素固定系による光合成速度の制限程度は，(d-a／d) x 100で求めた．ここで，dは気孔伝導度と光化学系電子伝達または無機リン酸再生能力の能力は一定で，制限のない無限の炭素固定系との比較を表す．光化学系電子伝達または無機リン酸再生能力によるガス交換速度の制限程度は，(c-a／c) x 100で求めた．ここで，cは炭素固定系と気孔伝導度の能力は一定で，制限のない無限の光化学系電子伝達または無機リン酸再生能力，気孔伝導度との比較を表す．なお，aは現在の大気CO_2条件下での光合成速度である．

測定後，被測定部分の葉身を用いて，葉緑素含量，窒素含量および比葉面積を測定した．葉緑素含量はエタノール抽出法で，窒素含量はNCアナライザー（NC-80，島津製作所製）で定量した[9]．

実験結果

本研究で測定したガス交換に関する要因の結果をTable 1に示した．大気CO_2条件下（350ppm）における光合成速度，飽和段階の光合成速度および見かけの光利用効率においては，品種間に統計的有意差が認められた．個々の品種で検討すると，大気CO_2条件下における光合成速度，飽和段階の光合成速度においてNiF8が最も高い値を示した．逆に，低い値を示したのは*S. sinense* のTekcherおよびYomitanzanであった．光利用効率は，Tekcher，YomitanzanおよびNiF4が他種と比較して低かった．炭素固定効率においては，Ni9が最も高く他種は0.5前後であった．気孔伝導度は光合成速度と同様NiF8およびIRK67-1で高く，TekcherおよびYomitanzanでは低かった．各ガス交換形質における変異幅を変動係数でみると，全て10～15%の範囲内にあった．CO_2補償点は，数種で高い値が得られたが平均で1ppm以下であった．

Table 1. Variations in photosynthetic parameters in Saccharum species.

Variety	A ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	Amax ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	AQY ($\mu mol \cdot \mu mol^{-1}$)	CE ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1} \cdot mol^{-1}$)	gs ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	CCP (ppm)
Tekcher	33.4±2.1 b	34.7±2.8 b	0.044±0.001 b	0.53±0.07	232.9±30.4	2.2±2.4
Yomitanzan	34.0±2.7 b	35.9±2.2 b	0.046±0.004 b	0.53±0.11	240.7±16.9	12.0±4.1
NCo310	40.5±4.7 a	44.0±5.8 a	0.055±0.001 a	0.51±0.09	286.0±24.5	11.8±7.5
NiF4	37.8±2.3 ab	40.7±3.4 ab	0.045±0.001 b	0.48±0.04	243.8±28.6	0.3±1.5
NiF8	42.0±2.0 a	45.3±1.3 a	0.053±0.003 a	0.49±0.05	292.3±21.4	0.7±0.8
Ni9	40.9±2.5 a	42.9±3.2 a	0.053±0.002 a	0.58±0.10	265.8±25.6	0.9±0.5
IRK67-1	41.2±1.3 a	43.6±1.5 a	0.056±0.002 a	0.50±0.05	280.0±14.9	0.7±0.4
Mean±SD	38.5±4.6	41.0±5.4	0.050±0.005	0.51±0.08	263.1±34.6	3.6±5.7
CV	12.0	13.1	10.6	15.1	13.1	157

Note: A, photosynthesis; Amax, CO_2 saturated photosynthesis; AQY, apparent quantum yield; CE, carboxylation efficiency; gs, stomatal conductance; CCP, CO_2 compensation point. The means with same letter are not significantly different at $P<0.05$ with Duncan's multiple range test.

Table 2. Limitations of stomatal, carboxylaion effciency (Lgs, Lce) and electron transport or photophosphorylation (LAmax) to photosynthsis in Saccharum species.

Variety	Lgs, Lce (%)	LAmax (%)
Tekcher	3.70±2.9	19.9±3.4
Yomitanza	5.35±4.3	17.9±1.3
NCo310	7.78±1.6	15.0±3.0
NiF4	7.12±2.2	9.6±6.0
NiF8	7.34±4.1	13.0±1.6
Ni9	4.67±3.4	11.4±7.1
IRK67-1	5.45±2.1	12.2±6.3
Mean±SD	6.60±3.8	15.3±7.1

大気 CO_2下における気孔伝導度，炭素固定系活性，光化学系電子伝達，無機リン酸再生能力による光合成速度の制限程度は，"Ci-光合成曲線" を用いたモデル式を用いて解析した (Fig. 1, Table. 2).

なお，気孔伝導度および炭素固定系活性による光合成速度の制限程度は，現在の大気CO_2濃度において飽和に達している C_4植物においては同じ結果となるため，同じ箇所に載せた．平均値で比較すると，光化学系電子伝達および光合成産物蓄積に伴う無機リン酸の再生能力による制限程度が，気孔伝導度および炭素固定系活性によるそれに比べ高かった．前者においては，光合成速度の低い Tekcher および Yomitanzan で高く，後者においては NCo310, NiF4 および NiF8 において高く，逆に Tekcher は低い値を示した．

大気 CO_2条件下における光合成速度と各種関連要因との相関関係を検討したところ，炭素固定効率，CO_2補償点を除く形質との間に有意な関係が認められた (Table 3).

Table 3. Correlation coefficients among photosynthesis and its related parameters in Saccharum species.

	gs	Pmax	CE	P0	AQY	CHL	SLA	N
Pn	0.847***	0.961***	0.306	-0.368	0.757***	0.722***	-0.575**	0.589**
gs		0.873***	0.207	-0.090	0.780***	0.724***	-0.459*	0.571**
Pmax			0.190	-0.305	0.717***	0.713***	-0.604**	0.645**
CE				-0.094	0.094	0.161	0.020	0.025
P0					0.024	-0.134	0.225	-0.039
AQY						0.764***	-0.549**	0.527*
CHL							-0.653***	0.596**
SLA								-0.829***

Note:gs, leaf conductance; Pmax, maximum photosynthetic rate; CE, carboxylation efficiency; P0, photophosphorelation efficiency; AQY, apparent quantum yield; CHL, chlorphyll content; SLA, specific leaf area; N, total nitrogen content.
*, **, *** were significant at 5, 1, and 0.1% levels, respectively.

考　察

前報[5]において，サトウキビ属の光合成速度には統計的な有意差は認められるものの，各品種・系統別に検討した場合，統計的な有意差は消失した．その原因として，全測定に1ヶ月以上も要したため，葉齢が不安定になり光合成速度がばらついたと考えられる．本報では，ばらつきを抑えるため測定を短期間に行った．その結果，大気CO_2条件および飽和段階の光合成速度と光利用効率において統計的に有意差が認められ，既報[14, 15, 16]の結果と一致した（Table 1）．しかし，変動係数は13～15%の範囲にあり，既報[14]に比べると変異幅程度は低く，本報で測定した光合成速度の変異は低いと言える．

また，光合成速度に対する気孔の制限程度は約5%で，光合成速度における変異の主要因はこの気孔部分ではなく非気孔部分が大きく関わっていることを前報[5]において明らかにした．非気孔部分としては，CO_2ガス拡散を含めた炭素固定系活性，光化学系電子伝達および光合成産物の蓄積に伴う無機リン酸の再生能力が考えられる．そこで，"Ci-光合成曲線" モデルを用いて現在の大気CO_2濃度における光合成速度の支配要因を解析したところ，光化学系電子伝達および光合成産物蓄積に伴う無機リン酸の再生能力が大きく律速していることが明かとなった（Table 2）．特に，*S. sinense* の Tekcher と Yomitanzan は，光化学系電子伝達および光合成産物蓄積に伴う無機リン酸の再生能力による光合成制限程度が高いことから，それら要因の能力の低さが光合成能力を律速していると考えられる．

既報[13～16]において，大気CO_2条件下における光合成速度と葉緑素含量との間に高い相関関係が報告されている．葉緑素は光エネルギーから高エネルギー中間体の ATP と還元物質である NADPH を合成するタンパク体であり，その含量は光化学系の能力を表す指標といえる．本報において，光化学系電子伝達による光合成制限程度が高く（Table 2），大気CO_2条件下における光合成速度と光化学系電子伝達によって支配されていると考えられる飽和段階の光合成速度，光利用効率および葉緑素含量との間に正の相関関係が認められたことから（Table 3），大気CO_2条件下における光合成速度は光化学系能力と密接な関連性をもつものと考えられる．この点に関して，Krall and Edwards[10, 11]がC_4植物において，光合成速度とPS活性能力の密接な関係を示唆しているように，サトウキビにおける両者の関係が推察される．

本報では，大気CO_2条件下における光合成速度，光利用効率と葉身窒素含量および比葉面積との間に高い有意な相関関係が認められた（Table 3）．このことは，葉身窒素が光化学系の内容を充実させ，その結果，高い光合成速度と比葉面積で表される厚い葉となって現れたものと推察される．このことは，既報[5, 13～16]で述べているように，葉緑素含量と窒素含量および大気CO_2条件下での光合成速度との相関関係，葉の厚さと光合成速度の相関関係[6]からも明確であり，葉身内における窒素分配の重要性が窺える．Evans[2]は，異なる窒素レベルで育成後，葉身内の窒素分配について検討したところ，RuBisCO（ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase／oxygenese）を含む可溶性蛋白への窒素の分配は高窒素葉と比べて低いものの，電子伝達系や光リン酸化反応に代表されるチラコイド部分への分配については，葉身窒素レベルの高低に関係なく変化はないと述べている．また，Sugiyama et al.[18]はトウモロコシの葉肉細胞部分に局在する酵素 PEPCase, PPDK は窒素供給量に対し敏感に応答し，しかも他の酵素蛋白質に先駆けて選択的に変動することを明らかにしている．NADP-ME 型に属するサトウキビは，維管束鞘細胞内葉緑体のグラナ構造は未発達で PS 活性能力は低い特徴を持つ[1]．従って，以上の報告等を参考にすると，サトウキビ葉身内では窒素の選択的分配が存在しており，窒素栄養に対し光化学系および葉肉細胞内における炭素固定系の蛋白および酵素等が敏感に反応し発達した結果，高い光合成速度，または光合成速度と光利用効率の密接な関係として現れたと推察される．

しかし，Nose et al.[14, 15, 16]は維管束鞘細胞内の NADP-ME 活性とフラクション1蛋白量（RuBisCO 含量）の重要性を指摘しており，本報とは矛盾する点もある．その理由としては，材料が野生種である事[15, 16]，窒素の異なる状態で光合成特性を検討した事[14]が考えられる．すなわち，南西諸島に自生す

るサトウキビ野生種は窒素栄養の乏しい状態で生育し，葉が細いため葉肉細胞が十分に発達せず維管束鞘細胞内のNADP-ME活性およびフラクション１蛋白量と光合成速度との関係が高い相関関係で示されたと考えられる．栽培品種を用いて窒素状態を変えた場合も，少ない窒素条件を有効に利用するため維管束鞘細胞内の各酵素へ選択的分配が生じたため両者間に密接な関係が認められるとも推察される．

サトウキビの場合，大気CO_2濃度における光合成速度の支配要因は，“Ci-光合成曲線” モデルに従うと光化学系のみならず光合成最終産物であるデンプン，シュクロースの合成に伴う無機リン酸の再生能力にも影響されると推察される（Table 2）．最終的に茎の糖の生産量が重要なサトウキビにおいて，葉の光合成産物の蓄積に伴う無機リン酸再生能力による光合成制限程度は，光合成支配要因の解析を行う上でも興味深い．光合成速度と葉身のシュクロース含量との負の相関関係[13]は，光合成産物の蓄積に対する無機リン酸再生能力の重要性を裏付ける．

要　旨

サトウキビ７品種・系統を用いて，“Ci-光合成曲線” によるサトウキビ葉身の光合成速度の支配要因を解析した．“Ci-光合成曲線” から，CO_2補償点，炭素固定効率（初期勾配），大気 CO_2条件の光合成速度と気孔伝導度，飽和段階（800ppm以上）の光合成速度，および “光ー光合成曲線” の初期勾配から光利用効率を求め，それぞれの相関関係を検討した．

品種・系統間で比較した場合，大気 CO_2下の光合成速度，飽和段階の光合成速度および光利用効率に統計的な有意差が認められた．大気 CO_2下における光合成速度に対し各種モデル式を用いて解析したところ，光化学系電子伝達および光合成産物蓄積に伴う無機リン酸の再生能力が気孔伝導度および炭素固定系活性に比べて制限程度は高かった．これより，大気 CO_2下では，前者の要因が光合成速度を著しく律速していると考えられた．大気 CO_2下の光合成速度と各関連要因との相関行列から，光利用効率，葉緑素含量および窒素含量との間に正の相関関係が認められ，葉身窒素が光化学系に影響を与えていることが示唆された．

引用文献

1. Edwards, G. E. and S. C. Huber 1981. The C_4 pathway. In the biochemistry of plants. M. D. Hatch and N. K. Boardman eds. Vol. 8 : 237-281. Academic Press, New York.
2. Evans, J. R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves. Oecologia 78:9-19.
3. Farquhar, G. D. and T. D. Sharkey 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. Ann. Rev. Plant Physiol. 33:317-45.
4. Farquhar, G. D., S. von Caemmerer and J. A. Berry 1980. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 plants. Planta 149:78-90.
5. 比屋根真一，川満芳信 1995. サトウキビ属内における光合成能力の変異 -気孔部分からの解析-. 熱帯農業 39（別2）:29-30.
6. Irvine, J. E. 1967. Photosynthesis in sugar cane varieties under field conditions. Crop Sci. 7:297-300.
7. King, D. R. and R. B. Hutmacher 1986. Photosynthetic rate control in sorghum: Stomatal and non stomatal factors. Crop Sci. 26:112-117.
8. Kasele, I. N., J. F. Shanahan and D. C. Nielsen 1995. Impact of growth retardants on corn leaf morphology and gas exchange traits. Crop Sci. 35:190-194.
9. 川満芳信，比屋根真一，野瀬昭博 1994. サトウキビ葉身の光合成速度および気孔伝導度に及ぼす各

種環境要因の影響. 琉大農学報 41:127-137.

10. Krall, J. P. and G. E. Edwards 1990. Quantum yields of photosystem II electron transport and carbon dioxide fixation in C_4 plants. Aust. J. Plant Physiol. 17:579-588.
11. Krall, J. P. and G. E. Edwards 1991. Environmental effects on the relationship between the quantum yields of carbon assimilation and in vivo PS II electron transport in maize. Aust. J. Plant Physiol. 18:267-278.
12. Martin, B. and N. A. Ruiz-torres 1992. Effects of water-deficiet stress on photosynthesis, its components and component limitation, and on water use efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.) . Plant Physiol. 100:733-739.
13. 野瀬昭博 1988. C_4植物（サトウキビ）におけるソースとシンクとの相互作用による物質生産の制御. グリーンエナジー計画成果シリーズ系（物質固定）No.16. 光合成産物等の変換，転流と蓄積の制御機構，農林水産技術会議事務局，101-131.
14. 野瀬昭博，仲間　操 1990. 葉身の窒素含量がサトウキビ個葉の光合成特性に及ぼす影響. 日作紀. 59:641-648.
15. Nose, A., R. Higashi and M. Nakama 1992. Photosynthesis of feral sugarcane (*Saccharum spontaneum*) collected in the South-West Islands in Japan. Proc. ISSCT. 21:157-170.
16. Nose, A., M. Uehara.,Y. Kawamitsu., N. Kobamoto and M. Nakama 1994. Variations in leaf gas exchange traits of Saccharum including feral sugarcane, *Saccharum spontaneum* L. Jpn. J. Crop Sci. 63 (3) : 489-495.
17. Sharkey, T. D. 1985. Photosynthesis in intact leaves of C_3 plants: physics, physiology and rate limitations. Bot. Rev. 51:53-105.
18. Sugiyama, T., M. Mizuno and H. Hayashi 1984. Partitioning of nitrogen among ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase／oxygenese, phosphoenolpyruvate carboxylase, and pyruvate orthophosphate dikinase as related to biomass productivity in maize seedlings. Plant Physiol. 75:665-669.
19. Tan, W. and G. D. Hogan 1995. Limitations to net photosynthesis as affected by nitrogen status in jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) seedlings. J. Exp. Bot. 46:407-413.