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*

野瀬 昭博・仲間 操

(琉球大学農学部)

平成元年 11 月 9 日受理

要 旨 : 8 品種の *Saccharum officinarum* と 1 品種の *S. sinense* のサトウキビを用いて、葉身の窒素含量が光合成能力に及ぼす影響を、最上位の完全展開葉について検討した。サトウキビを窒素濃度の異なった水耕液で育て 4 回の調査を行った。各調査を葉身窒素区 I~IV と類別し窒素栄養の影響を検討した。個葉の光-光合成関係、並びに個葉光合成に関連する葉内要因として、光条件が $2000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の時の光合成速度 (P_{2000}) と水蒸気交換係数 (D_{2000})、光条件が $240 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の時の光合成速度 (P_{240}) と水蒸気交換係数 (D_{240})、葉身の全窒素含量 (N)、可溶性タンパク含量 (SOLP)、クロロフィル含量 (CHL)、フラクション 1 タンパク含量 (F1P)、ホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼ (PEPC) 活性を取り上げた。上記の測定項目の中で、 P_{240} 、N、F1P で品種間に統計的に有意な差が認められた。葉身窒素区と、品種と葉身窒素区の交互作用については、取り上げた光合成要因の全てについて統計的に有意な差が認められた。品種と葉身窒素区を込みにしてサトウキビの光合成要因間の関係を見ると、 P_{2000} は D_{2000} と最も高い相関を示し ($r=0.747$, $P<0.01$)、CHL、SOLP、PEPC とはそれぞれ 0.657 ($P<0.01$)、 0.648 ($P<0.001$)、 0.556 ($P<0.001$) と統計的に有意な相関を示した。 P_{240} は、CHL、SOLP、N と 0.667 ($P<0.001$)、 0.646 ($P<0.001$)、 0.574 ($P<0.001$) という有意な相関を示した。SOLP に占める F1P の割合は、窒素基準区 (I 区) より窒素含量の少ない II 区で大きくなった。また、サトウキビの光合成における窒素利用効率は、 $2.5\sim 3.7 \text{ mgCO}_2/\text{mgN}/\text{h}$ であった。

キーワード : サトウキビ, C_4 光合成, 窒素利用効率, 葉身窒素含量。

Effects of Leaf Nitrogen Content on Leaf Photosynthetic Characteristics of Sugar Cane (*Saccharum* spp.) : Akihiro NOSE and Misao NAKAMA (College of Agriculture, University of the Ryukyus, Nishihara-cho, Okinawa, 903-01, Japan)

Abstract : Using eight varieties of *Saccharum officinarum* and one variety of *S. sinense*, effects of leaf nitrogen content on leaf photosynthetic characteristics were examined on the uppermost full expanded leaf. Four experimental blocks (nitrogen treatment, NT) were established under hydroponics using four nitrogen contents in culture solution. Factors of leaf photosynthesis characteristics investigated in this experiment were as follows ; photosynthetic rate and water vapor exchange coefficient under $2000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ and $240 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ of photosynthetically active radiation (P_{2000} , D_{2000} , P_{240} , and D_{240} , respectively), the contents of total nitrogen (N), soluble protein (SOLP), chlorophyll (CHL), and fraction 1 protein (F1P), and phosphoenolpyruvate carboxylase activity (PEPC). Significant differences among varieties were obtained in P_{240} , N, and F1P. All of leaf photosynthetic characteristics and related internal factors examined in this experiment showed significant difference of variance analysis in the nitrogen treatments (NT) and the interaction of NT and variety. On the statistical analysis with whole data in this experiment, P_{2000} showed highest relationship ($r=0.747$, $P<0.01$) to D_{2000} . Correlation coefficients between P_{2000} , and CHL, SOLP, and PEPC were 0.657 , 0.648 , and 0.556 with significant level at 1%, respectively.

The ratio of F1P to SOLP was higher in the low leaf nitrogen content (block II) than in block I. The nitrogen use efficiency in photosynthesis of sugarcane was low as in a range of 2.5 to $3.7 \text{ mgCO}_2/\text{mgN}/\text{h}$.

Key words : C_4 photosynthesis, Leaf nitrogen content, Nitrogen use efficiency, Sugar cane.

窒素栄養と光合成との関係については多くの研究がなされてきた。Brown^{3,4)} は光合成と乾物生産でみた窒素利用効率 (NUE) が C_3 植物に比べ C_4 植物で高いことを明らかにし、高い NUE が C_4 光合成の進化と関連していることを示唆した。その後、 C_3 、 C_4 植物の窒素利用効率について、いくつかの

研究がなされ、NUE の種間差は葉面積展開能力¹⁹⁾ や光呼吸¹⁾ の有無を通して現れ、 C_4 光合成で高いことが明らかになりつつある。

C_4 光合成の制御に関する研究においては、Usuda ら^{18,19)} がトウモロコシや数種の C_4 植物を用いて葉身の光合成速度がピルビン酸リン酸ジキナーゼ (PPDK) とリブローズ二リン酸カルボキシラーゼ (RUBISCO) によって制御されていることを示した¹⁸⁾。しかし、Sugiyama ら¹⁶⁾ は、トウモロ

* 大要は第 176 回講演会 (昭和 58 年 10 月) で発表された。本研究の一部は文部省科学研究費「エネルギー特別研究」によっておこなった。

コシにおいて PPDK 以上にホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼ (PEPC) 含量が生長量と高い相関を示すことを明らかにしている。つまり、 C_4 植物では個葉の光合成において PPDK や RUBISCO が重要な役割を果しているものと考えられるが、生長や収量と関連して光合成を解析すると、光合成を制御している主要な要因は個葉レベルとは異なるようである。個葉の光合成の律速部位は大別して気孔部と葉肉部に分けられる。 C_4 光合成の制御機構の研究は、主に葉肉部に関しておこなわれ、気孔と葉肉部を総合的に解析した例は少ない^{2,4,8,11,12)}。

南西諸島の主幹作物であるサトウキビは C_4 光合成経路を有する代表的な作物である。サトウキビにおいて、原料茎重は窒素栄養の施与によって増大するが、糖収量は高窒素条件下で低下する⁷⁾。つまり、高糖・多収の栽培技術を確立するうえで窒素栄養のコントロールは極めて重要である。しかし、窒素栄養がサトウキビの光合成に及ぼす影響については、今まで研究されていない。

また、島袋・工藤¹⁵⁾ は葉身重や葉身長など葉身の8種類の形態的特性から、143品種のサトウキビを解析し、温帯型、亜熱帯型、熱帯型という3種類の生態型を明らかにしている。このように葉身形質に関し育成地による分類ができることは、光合成特性についても同様な類別が成立する可能性を示唆するものである。

以上のような観点から、本実験においては、島袋・工藤の用いたサトウキビの中から沖縄地域での栽培歴を持つ9品種のサトウキビについてその光合成と葉身の窒素含量の関係を調査し、生態型、制御機構、窒素利用効率について検討を加えた。特に、本研究においては、葉身の窒素含量を低下させたときの光合成の動態について解析した。

材料と方法

供試したサトウキビの品種は、温帯型の Ni 1, RK 65-37, 読谷山, 亜熱帯型の NCo 310, NCo 376, F 160, F 161, 熱帯型の POJ 2725, H 44-3098 である¹⁵⁾。読谷山は *Saccharum sinense* に属し、他は総て *Saccharum officinarum* に属する。

一節苗を殺菌剤 (ベンレート T, 1000 倍液) で1時間浸漬消毒し、砂床に置床した。その後 35°C の恒温器内で約1カ月間育成し、生育程度の揃ったものを10個体選出し、1981年10月2日より

Hoagland & Snyder 水耕液⁶⁾ を用い、ガラス室内で栽培した。まず、Hoagland & Snyder 水耕液の標準液で2カ月間育成した (30日目に1回だけ水耕液を交換)。その後、水耕液の窒素成分を除き58日間育てた (処理 A)。その後、水耕液中の窒素 (N) を標準量の10分の1量 (0.024 g/l) に増し、35日間育てた (処理 B)。更に、水耕液の窒素量を標準量 (0.24 g/l) に増し、35日間育成した (処理 C)。水耕液の pH は自作した自動 pH 調節装置によって 6.5~7.0 に調節した。水耕液の水は水道水を用いた。

調査は、処理 A の 21~26 日目 (N: II 区) と 50~58 日目 (N: IV 区)、処理 B の 30~35 日目 (N: III 区)、処理 C の 31~35 日 (N: I 区) に行った。各調査での葉齢と葉身 N 含量を第1表に示した。調査区の名称は、葉身の窒素含量の高い順に I から IV 区と名づけた (葉身窒素区 I~IV)。サトウキビの形質は稲等種子繁殖作物に比べ個体差が大きく、サトウキビ葉身の光合成速度は上位3~4葉では殆ど同様の値を示す⁹⁾。このようなことから、本研究においては、葉身の窒素含量を変えるように培養液中の窒素濃度を変更しながら、同じ個体を用いて調査を行った。また、実験を行った12月下旬から4月上旬は、沖縄地域の冬季にあたり日射量や温度の変化の小さい時期である¹⁰⁾。

光合成と蒸散の測定は、完全展開後2~5日目の最上位葉について、着生状態で通気式同化箱法により行った。CO₂ は赤外線 CO₂ 分析計 (島津 URA-3B) で、湿度は静電容量式湿度計 (千野 HMP-14A) で測定した。測定条件は、葉温 29±0.7°C、風速 0.66±0.16 m/s、光強度 1964, 990, 495, 238, 0 μmol/m²/s、相対湿度 20~50% であった。

ホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼ

Table 1. Leaf nitrogen block (LNB) and nitrogen conditions of sugarcane leaves.

LNB	Measuring period	Plant age	N/DW (%)	N/LA (mg/dm ²)
I	Apl. 7~11	18.5±1.9	2.78±0.22	15.87±1.89
II	Dec. 27~30	11.3±1.3	2.57±0.16	12.20±1.44
III	Mar. 2~7	15.1±1.2	2.40±0.30	11.53±1.89
IV	Jan. 21~29	13.5±1.1	1.75±0.22	10.24±1.11

N/DW and N/LA indicate nitrogen content per leaf dry weight and leaf area, respectively. LNB shows in order of leaf nitrogen content. Plant age is expressed in number of leaves on stalk.

(PEPC) 活性などの葉内の光合成要因は光合成を測定した葉について調査した。クロロフィル含量 (CHL) は Arnon 法¹⁴⁾ で定量した。PEPC, フラクション1タンパク (F1P), 可溶性タンパク (SOLP) の抽出は以下の通りに行った。12 ml の抽出用緩衝液 (50 mM Tris-HCl pH 7.9, 10 mM $MgCl_2$, 0.2 mM EDTA, 5 mM DTT, 約 100 mg のポリアミド) と石英砂 (2 g) を用い、氷冷した乳鉢中で約 1 g の葉身を磨碎し、その後 10,000 rpm, 4°C で 30 分と 10 分間の 2 回遠心分離し、上澄み液を抽出液とした。一部を PEPC, F1P, SOLP の定量に用いた。

PEPC の活性⁵⁾ は、反応液 (100 mM Tris-HCl pH 7.8, 10 mM $MgCl_2$, 5 mM DTT, 1 mM $NaHCO_3$, 0.1 mM NADH, 4 mM PEP) 中で、340 nm の NADH 吸光度の減少速度を分光光度計 (島津 UV-180) で測定した。F1P の定量¹⁵⁾ は、抽出液を 7% アクリルアミドゲルを用いたディスク電気泳動法 ($\phi=7$ mm, $l=50$ mm) で分離 (1 mA/本) し、アミドブラックで染色, 7% 酢酸で脱色し、リブローズ二リン酸カルボキシラーゼ (RUBISCO, Sigma C.C. R 8000) と同じ Rf 値を示すバンドを切り出した。切り出したゲルをホルムアミド原液中で 50 時間抽出し、665 nm の吸光度により定量した。可溶性タンパクは Lowry 法で定量した¹⁷⁾。

全窒素含量は光合成を測定した葉身の一部を 70°C で熱風乾燥した後にセミマイクロケルダール法で定

量した。

結 果

第 1 図に各葉身窒素区での各品種の光-光合成曲線をしめした。葉身の窒素含量の最も高かった I 区において、何れの品種も C₄ 光合成特有の光不飽和型の光-光合成曲線を示していた。葉身の窒素含量が減少すると、各品種の光-光合成曲線は光飽和を示すようになった。II 区においては、光-光合成曲線は殆ど直線に近い直角双曲線となった。これは後述するように、葉身窒素含量の低下に伴う光合成速度の低下の仕方が強光下に比べ弱光下で大きかったために生じたものと推察される (第 2 図)。品種に着目すると、F161 がいづれの葉身窒素区でも高い光合成速度を示し、読谷山は低い光合成速度を示していた。

サトウキビのように光合成が光飽和を示さない植物において、人為的処理が光合成に及ぼす影響を、光-光合成曲線から判断するのは難しい。個葉の光-光合成曲線は最大光合成速度 (P_{max}) と弱光域での曲線の立ち上がりによって決定される。つまり、強光域と弱光域での光合成を比較することによって、ある要因が個葉の光合成に及ぼす影響は明らかになるものと考えられる。本実験で用いた最も高い光量 ($1964 \pm 149 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) 下と低い光量 ($238 \pm 56 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) 下での光合成速度、 P_{2000} と P_{240} について、葉身の窒素含量の影響を検討した (第 2 図)。得られた P_{2000} についての分散分析の結

Fig. 1. Effects of leaf nitrogen content on photosynthetic light response curves of sugarcane varieties. Alphabetic letters and numerals in the figure indicate variety name; N, Ni 1; Y, Yomitanzan; R, RK65-37; 310, NCo310; 376, NCo376; 160, F160; 161, F161; H, H44-3098; P, POJ2725. As for I to IV see LNB in Table 1.

Fig. 2. Photosynthetic rate under high light condition (P_{2000} , $1964 \pm 149 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ of photosynthetically active radiation, PAR) and low light condition (P_{240} , $238 \pm 56 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ of PAR) for each leaf nitrogen block. Marks in the figure indicate varieties; $\triangle$, Ni 1; $\bullet$, Yomitanzan; $\blacktriangle$, RK65-37; $\circ$, NCo310; $\blacklozenge$, NCo376; ∇ , F160; $\blacktriangledown$, F161; $\square$, H44-3098; $\blacksquare$, POJ2725. Vertical bar-N, and Vertical bar-V in the figure show the student's l.s.d. at 5% level among the leaf nitrogen blocks and the varieties, respectively.

果は (第2表), 品種間に有意差は認められず, 葉身窒素区と品種と葉身窒素区の交互作用に 1% 水準の有意差が認められた. 品種間に有意な差が認められなかったことから, 品種を込みにした平均値 (図には示していない) で比較すると, P_{2000} は, 葉身の窒素含量が低下するにつれて漸減した. 葉身窒素区と品種の交互作用に有意性が認められたことから, 品種ごとに窒素含量の影響を比較すると, F161 は I, II, III 区で高い P_{2000} を示し, IV 区では NCo 310 と NCo 376 が高い P_{2000} を示していた.

P_{240} の分散分析の結果では, 品種, 葉身窒素区, 及び両要因の交互作用の何れにも有意な差が認められた. いずれの品種も I 区から II 区へかけて P_{240} の低下が大きく, II 区から IV 区へかけての P_{240} の低下は小さかった. 品種について比較すると, NCo 376 はいずれの葉身窒素区においても高い P_{240} を示した. また, 読谷山の P_{240} はいずれの葉身窒素区においても小さかった. 更に, P_{240} の品種

Table 2. Results of variance analysis for effects of leaf nitrogen content on photosynthetic characteristics of uppermost full expanded leaves.

	F values		
	Variety	Treatment	Interaction
P_{2000}	1.842 ^{n.s.}	22.556**	3.372**
P_{240}	5.826**	49.113**	2.980**
D_{2000}	1.847 ^{n.s.}	7.254**	2.093**
D_{240}	1.960 ^{n.s.}	14.602**	1.924**
N	6.745**	41.667**	1.426**
SOLP	1.596 ^{n.s.}	38.770**	1.507**
CHL	1.671 ^{n.s.}	76.762**	4.211**
PEPC	1.584 ^{n.s.}	23.312**	4.307**
F1P	4.135**	8.002**	2.691**

P_{2000} , $\text{mgCO}_2/\text{dm}^2/\text{h}$, photosynthetic rate under $1964 \pm 149 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ of photosynthetically active radiation (PAR); D_{2000} , cm/s , water vapour exchange coefficient under $1964 \pm 149 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ of PAR; P_{240} , photosynthetic rate under $238 \pm 56 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ of PAR; D_{240} , cm/s , water vapour exchange coefficient under $238 \pm 56 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ of PAR; N, mg/dm^2 , nitrogen content; SOLP, mg/dm^2 , soluble protein; PEPC, $\text{mgCO}_2/\text{dm}^2/\text{h}$, phosphoenolpyruvate carboxylase activity; CHL, mg/dm^2 , chlorophyll content; F1P, mg/dm^2 , fraction 1 protein. ** and ^{n.s.} indicate statistical significance at 1% and non, respectively.

Fig. 3. Water vapor exchange coefficient under high light condition (D_{2000}) and low light condition (D_{240}).

Marks in the figure and light condition are the same as in Fig. 2.

間のバラツキは低窒素区で大きくなっていた。

以上は葉身の窒素含量が低下したときの光合成速度について検討した。次に、光合成を支える要因について葉身の窒素含量の影響を検討してみたい。光合成の律速要因は気孔部分と葉肉部分に大別される。まず、気孔抵抗を水蒸気交換係数で表し、葉身の窒素含量の影響を強光下 (D_{2000})、と弱光下 (D_{240}) で比較した (第3図)。 D_{2000} については、品種間に統計的有意差は認められず、葉身窒素区と要因の交互作用に有意差が認められた (第2表)。全体的にみて、 D_{2000} は葉身の窒素含量が低下するにつれて漸減した。 D_{2000} の窒素反応を品種別に見ると POJ 2725, NCo 310, NCo 376 は他の品種と異なる反応を示していた。

D_{240} についての分散分析では、品種間には統計的有意差が認められず、葉身窒素区及び交互作用に有意な差が認められた (第2表)。各窒素区での平均値 (図中表示なし) でみたときに、葉身の窒素含量が漸減すると D_{240} は漸減した。品種についてみると F 160 が I 区と II 区で小さい D_{240} を示し、III 区と IV 区では読谷山が小さい D_{240} を示した。

次に、葉肉部の要因についてみてみたい (第4図, 第2表)。まず、窒素含量は、品種、葉身窒素区、及び交互作用の全てに有意差が認められた。品種に着目すると NCo 310 はいずれの葉身窒素区でも高い含量を示し、読谷山は最も低い値を示した。次に可溶性タンパク質含量 (SOLP) についてみると分散分析の結果は、葉身窒素区と交互作用に有意な差が認められ、品種については有意な差がなかった。各葉身窒素区での可溶性タンパク質含量の平均値 (図中表示なし) を見ると、I 区から II 区へかけて葉身の窒素含量が低下するとき可溶性タンパク質含量の低下が大きかった。品種に着目すると、いずれの葉身窒素区においても読谷山で低い含量を示した。F 161 は IV 区以外で高い SOLP を示した。クロロフィル含量 (CHL) は葉身窒素区と交互作用で有意差が認められた。クロロフィル含量はいずれの品種においても I 区から II 区へかけて低下が著しかった。更に、I 区では品種間の変異が他の区に比べて大きかった。

次にサトウキビの2種類のカルボキシラーゼについて葉身の窒素含量の影響を比較してみた (第5図, 第2表)。ホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼ (PEPC) 活性については、葉身窒素区と交互作用について有意差が認められた。Ni 1 と

RK 65-37 以外の品種では I 区から II 区の間で活性の減少が大きかった。I 区と II 区で活性の品種による変異が大きく、低窒素区ではいずれの品種も同様な値を示していた。次に、リブソース二リン酸カルボキシラーゼ (RUBISCO) に相当するフラクション1タンパク (F1P) 含量についてみると、分散分析の結果は品種、葉身窒素区、交互作用のいずれにも有意差が認められた。特に NCo 376 と F 160 以外の品種では、I 区に比べ葉身の窒素含量が低い II 区で F1P 含量が高くなっていた。品種についてみると、NCo 376 がいずれの区においても高い F1P 含量を示し、読谷山は低い含量を示した。

以上は葉身の光合成及びその関連要因を葉身窒素含量から整理したものである。以下には、葉身の光合成要因の相互関係を品種及び葉身窒素区を込みにした状態で整理検討してみた。第3表に強光域での光合成速度 (P_{2000}) と水蒸気交換係数 (D_{2000}) を中心に光合成要因との相関関係を示した。 P_{2000} は水

Fig. 4. Contents of total nitrogen, soluble protein, and chlorophyll of the uppermost full expanded leaf for each leaf nitrogen block. Marks in the figure are the same as in Fig. 2.

蒸気交換係数と最も高い相関を示し、次にクロロフィル含量と可溶性タンパク質含量で相関が高かった。2種類のカルボキシラーゼとは共に有意な正の相関を示すものの、PEPC との相関が高かった。P₂₀₀₀と最も高い相関を示した D₂₀₀₀について葉内要因との関係を見ると、全窒素と最も高い相関を示し、その他の要因とは有意な相関を示すものの、その程度は小さかった。次に、全窒素は可溶性タンパク質とクロロフィル含量との間に高い相関を示した。更に、可溶性タンパク質はクロロフィル含量と高い相関を示し、2種類のカルボキシラーゼではPEPC と高い相関を示した。

次に、弱光域の P₂₄₀についてみると (第4表)、クロロフィル含量及び可溶性タンパク質含量と高い相関を示し、P₂₀₀₀に比べ水蒸気交換係数との関係が小さかった。D₂₄₀は D₂₀₀₀と同様に可溶性タンパ

ク及びクロロフィル含量と高い相関を示した。

考 察

島袋・工藤¹⁵⁾は、比葉面積 (SLA) や葉面積などの8種類の葉身の形態的特性から143品種のサトウキビを熱帯型、亜熱帯型、温帯型の3種類の生態型に類別した。本実験においては、それらの各グループから、沖縄地域で実際に栽培された9品種を選び、葉身の窒素含量を変えたときの葉身の光合成特性について検討した。品種間に統計的有意差が認められたのは弱光 (240 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) 下での光合成 (P₂₄₀)、葉面積当たり窒素含量、F1P 含量の3形質のみであった (第2表)。しかし、これらの形質における品種間差は、前述した3種類の生態型に従わなかった (第1図、第2図、第4図、第5図)。つまり、本実験で認められた品種間差は育成地などの影響を受けたものではなく、品種固有のものである。

サトウキビにおいて、体内の窒素濃度を高めるような処理は糖収量を低下させる⁷⁾。従って、光合成の窒素利用効率が葉身の窒素含量によってどのように影響を受けるは興味深い。つまり、より効率的な糖収量を得る為には窒素当たりの光合成効率を改善

Table 3. Relationships among photosynthesis and related internal factors in uppermost full expanded leaves under high light condition (1964 $\pm$ 149 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ of PAR).

	D ₂₀₀₀	N	SOLP	PEPC	F1P	CHL
P ₂₀₀₀	0.747*** (99)	0.531*** (101)	0.646*** (99)	0.556*** (99)	0.384*** (97)	0.657** (90)
D ₂₀₀₀		0.576*** (89)	0.350*** (102)	0.378*** (97)	0.167 ^{n.s.} (97)	0.373** (91)
N			0.585*** (99)	0.471 (97)	0.366*** (90)	0.588*** (100)
SOLP				0.552*** (106)	0.210*** (99)	0.795*** (100)
PEPC					0.186 ^{n.s.} (99)	0.659*** (100)
F1P						0.061 ^{n.s.} (101)

*, **, ***, and ^{n.s.} indicate statistical significance at 5%, 1%, 0.1%, and non, respectively. Figures in the parentheses means the number of samples. Abbreviations in the table are the same as in Table 2.

Table 4. Relationships among photosynthesis and related internal factors in uppermost full expanded leaves under low light condition (238 $\pm$ 56 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ of PAR).

	D ₂₄₀	N	SOLP	PEPC	F1P	CHL
P ₂₄₀	0.504*** (95)	0.574*** (98)	0.646*** (97)	0.479*** (100)	-0.043 ^{n.s.} (97)	0.667*** (95)
D ₂₄₀		0.512*** (90)	0.464*** (95)	0.326*** (92)	0.181 ^{n.s.} (95)	0.485*** (92)

, *, and ^{n.s.} indicate statistical significance at 1%, 0.1%, and non, respectively. Figures in the parentheses mean the number of samples. Others in the table are the same as in Table 2.

Fig. 5. Activity of phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPC) and fraction 1 protein content (F1P) of the uppermost full expanded leaf for each leaf nitrogen block. Marks and alphabets in the figure are the same as in Fig. 2.

する必要がある。また、いくつかの例外はあるものの¹⁷⁾、 C_3 植物に比べ、 C_4 植物において光合成の窒素利用効率は高い¹⁰⁾。サトウキビも C_4 植物に属することから、その光合成レベルでの窒素利用効率の程度は興味深い。第 5 表に各葉身窒素区での葉身の単位窒素当たりの光合成速度 (P_{2000}/N) を示した。 P_{2000}/N は葉身窒素区の I 区と II 区で同様な値を示し、II 区から III 区へ葉身窒素含量が低下すると低くなった。つまり、葉面積当たり窒素含量が 12 mg から 11 mg へ低下するとき (第 1 表)、 P_{2000}/N は大きな低下を示した。また、本実験で得られた P_{2000}/N は 2.5~3.7 mgCO₂/mgN/h と、トウモロコシの 12 mgCO₂/mgN/h や水稻の 6 mgCO₂/mgN/h¹³⁾ に比べ著しく小さかった。トウモロコシや水稻の値は、葉身窒素含量が 4~5% という高い植物で得られたものである。つまり、本実験が低い葉身窒素含量下での光合成特性に着目して解析したことが、このような違いの原因になったものと考ええる。

C_4 光合成においても個葉の光合成の律速部位は大別して、気孔部と葉肉部に分けられる。 C_4 植物において、窒素条件を変えたときの光合成の制御特性について、いくつかの研究があるが、いずれも葉身の窒素濃度が低下すると、気孔および葉肉部の抵抗が共に増大することを認めている^{2,4,8,11,12)}。中でも、トウモロコシや *Panicum* 属の C_4 植物では窒素の低下に伴い葉肉部の抵抗が特に増大する^{2,4,11)}。本実験の結果は、強光下の光合成では気孔抵抗が光合成の律速要因として、最も強く働いていることを示し、従来の結果とは異なった。この原因については、水蒸気交換係数の評価を容易にするために、低湿度条件下で測定を行ったことが考えられる。更に、本実験で用いた光条件が従来の研究に比べ高い光条件であったことも、低湿度条件と合まって水蒸気交換係数による制御を強めたものと考ええる。

次に、葉内要因についてみると、 C_4 光合成では PPDK と RUBISCO が光合成速度と密接な関係にあるといわれている^{18,19)}。しかし、Sugiyama ら¹⁶⁾ はトウモロコシで根圏の窒素濃度を変えると、生長量は可溶性タンパク中に占める PEPC の割合と相関することを示している。本実験においては、光合成はクロロフィル含量と高い相関を示すという異なった結果を示した。クロロフィル含量は一般に光化学系との関連が強く、強光域での光合成の律速要因になるとは考えにくい。しかし、クロロフィルがチ

ラコイド膜上に分布することから、クロロフィル含量は葉緑体の充実度と関連しているのかもしれない。とすれば、本実験における強光域での光合成とクロロフィル含量の有意な相関は、一種の疑似相関とも考えられる。しかし、NADP 型の C_4 植物では、維管束鞘内のグラナの発達が悪い。従って、この様なサトウキビにおけるクロロフィルと強光域での光合成速度との関係は、意味のあるものかもしれない。

C_4 光合成といえども CO₂ から炭水化物への最終的な転換は維管束鞘内の RUBISCO つまり、F1P を介して行われる。従って、トウモロコシの光合成が RUBISCO 活性と高い相関をしめす^{18,19)} ことは興味深い。サトウキビの収穫対象物が葉身内で作られる蔗糖そのものであることから、F1P の窒素反応性は糖収量について、光合成の役割を考察するとき特に興味深い。本実験においては、F1P 含量と光合成速度の相関は小さかった (第 3 表、第 4 表)。この原因については、F1P 含量が葉身窒素区の I 区より、低い窒素含量の II 区で高く (第 3 図)、可溶性タンパクに占める F1P 含量も I 区より低窒素含量の II 区で大きくなった (第 5 表) ことが関係しているものと考えられる。つまり、本実験において、光合成速度が F1P 含量と低い相関しか示さなかった原因は、可溶性タンパク中に占める F1P の割合が可溶性タンパク含量の増大と正比例関係ではなかったことによっているものと考ええる。とはいえ前述したように、窒素栄養はサトウキビの糖収量に負の影響を与える。従って、蔗糖合成に係わることが予想される F1P 含量が低窒素条件下で増大するという点は、栽培技術として興味深い。

また、可溶性タンパクに占める F1P 含量が窒素含量の低下にともない増大する現象は、トウモロ

Table 5. Nitrogen use efficiency of photosynthesis (mgCO₂/mgN/h, P_{2000}/N), ratio of photosynthetic rate to phosphoenolpyruvate carboxylase activity ($P_{2000}/PEPC$), and ratio of fraction 1 protein to soluble protein (F1P/SOLP) for each leaf nitrogen block (LNB).

LNB	P_{2000}/N	$P_{2000}/PEPC$	F1P/SOLP
I	3.44±0.70	0.404±0.118	0.198±0.076
II	3.70±0.90	0.564±0.206	0.421±0.071
III	2.38±0.52	0.614±0.181	0.320±0.052
IV	2.52±0.72	0.748±0.410	0.351±0.103

コシ¹⁶⁾と水稻¹⁷⁾でも認められている(但し、水稻については著者の再計算で判明)。したがって、窒素栄養とF1P含量の特異的な関係は、イネ科植物に広く認められる現象なのかもしれない。

謝辞: 本研究の遂行にあたり屋宜宣博君(現、沖縄銀行)の協力を頂いた。宮里清松博士(琉球大学名誉教授)・村山盛一博士からは研究の遂行に当たり便宜を計っていただいた。論文をまとめるにあたり、川満芳信博士(琉球大学農学部)からは有益な示唆を頂いた。記して感謝の念を表したい。

引用文献

- 秋田重誠 1980. 作物の光合成, 光呼吸の種間差 第1報 光合成, 光呼吸および生育の酸素濃度に対する反応の種間差. 農技研報 D 31: 1—58.
- Bolton, J.K. and R.H. Brown 1980. Photosynthesis of grass species differing in carbon dioxide fixation pathways. V. Response of *Panicum maximum*, *Panicum milioides*, and tall fescue (*Festuca arundinacea*) to nitrogen nutrition. Plant Physiol. 66: 97—100.
- Brown, R.H. 1978. A difference in N use efficiency in C₃ and C₄ plants and its implications in adaptation and evolution. Crop Sci. 18: 93—98.
- Brown, R.H. and J.R. Willson 1983. Nitrogen response of *Panicum* species differing in CO₂ fixation pathways. II. CO₂ exchange characteristics. Crop Sci. 23: 1154—1159.
- Edwards, G.E., R. Kanai and C.C. Black 1975. Phosphoenolpyruvate carboxylase in leaves of certain plants which fix CO₂ by the C₄-dicarboxylic acid of photosynthesis. Biochem. Biophys. Res. Comm. 45: 278—285.
- Hewitt, E.J. and J.A. Smith 1975. 植物の無機栄養 (Plant mineral nutrition). 鈴木米三・高橋栄一 訳. 1979. 理工学社, 東京. 28—33.
- 宮里清松 1986. 窒素, 「サトウキビとその栽培」日本分蜜糖工業会, 那覇, 259—260.
- Nevens, D.J. and R.S. Loomis 1970. Nitrogen nutrition and photosynthesis in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). Crop Sci. 10: 21—25.
- 野瀬昭博 1988. C₄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. グリーンエネルギー計画成果シリーズ II 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.
- ・仲間 操・宮里清松・村山盛一 1989. 密植が夏植えサトウキビの乾物生産特性に及ぼす影響. 日作紀 58: 279—289.
- Ryle, G.J.A. and J.D. Hesketh 1969. Carbon dioxide uptake in nitrogen deficient plants. Crop Sci. 9: 451—454.
- Sage, R. and R.W. Pearcy 1987. The nitrogen use efficiency of C₃ and C₄ plants. II. Leaf nitrogen effects on the gas exchange characteristics of *Chenopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.). Plant Physiol. 84: 959—963.
- Schmitt, M.R. and G.E. Edwards 1981. Photosynthetic capacity and nitrogen use efficiency of maize, wheat, and rice: A comparison between C₃ and C₄ photosynthesis. J. Exp. Bot. 32: 459—466.
- Sesták, Z. 1971. Determination of chlorophyll a, b and their total amount in acetone extract. In Plant Photosynthetic Production; Manual of methods. (Eds.) Sesták, Z., J. Catský and P.G. Jarvis. Dr. W. Junk N.V. Publishers, The Hague, 683—686.
- 島袋正樹・工藤政明 1979. 葉身形質からみたサトウキビ品種の分類. 沖農試報告 4: 1—7.
- Sugiyama, T., M. Mizuno and M. Hayashi 1984. Partitioning of nitrogen among ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, phosphoenolpyruvate carboxylase, and pyruvate orthophosphate dikinase as related to biomass productivity in maize seedling. Plant Physiol. 75: 665—669.
- 内田直次・伊藤亮一・村田吉男 1980. 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1報 イネ葉の発達過程における変化. 日作紀 49: 127—133.
- Usuda, H., M.S.B. Ku and G.E. Edwards 1984. Activation of NADP-malate dehydrogenase, pyruvate Pi dikinase, and fructose 1, 6-bisphosphatase in relation to photosynthetic rate in maize. Plant Physiol. 76: 238—243.
- Usuda, H. 1984. Variations in the photosynthesis rate and activity of photosynthetic enzymes in maize leaf tissue of different ages. Plant Cell Physiol. 25: 1297—1301.
- Willson, J.R. and R.H. Brown 1983. Nitrogen response of *Panicum* species differing in CO₂ fixation pathways. I. Growth analysis and carbohydrate accumulation. Crop Sci. 23: 1148—1153.