

学 位 論 文 題 名

作物の生産性と炭素・窒素化合物の
再構成における呼吸の役割

学位論文内容の要旨

マメ科作物の乾物生産能はイネ科作物や根菜類に比較して低い。従来、マメ科作物にみられる低い乾物生産能は、第1に根粒の着生によること、第2に収穫部位にタンパク質や脂肪を多量に蓄積するためであると考えられてきた。本研究は、作物体内の構成成分が再構成される過程が種によって異なることに着目し、作物の生産性ならびに炭素化合物と窒素化合物の再構成過程における呼吸の役割を明らかにすることを目的として実施した。得られた結果の概要は次の通りである。

1. 作物の生育に伴う炭素・窒素化合物の挙動

1) 発芽時における種子から新規合成部位への炭素化合物（デンプン、糖、細胞壁構成成分、脂肪）と窒素化合物（タンパク質、遊離アミノ酸）の再構成過程で、活発な分解と合成が認められた。各種構成成分は種子で一度分解し、スクロースあるいは遊離アミノ酸として転流し、新規合成部位で各種構成成分に再構成された。

2) 登熟期における茎葉から収穫部位への炭素化合物と窒素化合物の再構成過程においても、発芽時と同様に活発な分解と合成が認められた。収穫期における窒素化合物の再構成の割合は、イネ科作物に比較してマメ科作物で高かった。

3) 発芽後の再構成過程に対する窒素、リン、カリウム欠乏条件や窒素過剰条件の影響は小さかった。このことから、再構成過程は作物種に特有かつ安定した機構であり、作物の生産性を制御する重要な要因であると推定された。

4) タンパク態のアミノ酸組成は作物種、生育ステージ、栄養状態に関らずほぼ一定であった。このことはタンパク質全体のアミノ酸組成を一定にする機構が存在することを示唆する。

5) 転流形態のアミノ酸組成は種によって異なるが、炭素／窒素比の小さいアミドあるいはそれに対応したアミノ酸が主体であり、タンパク態のアミノ酸組成とは大幅に異なった。したがって、タンパク質が分解し、転流する際にタンパク質を構成する各アミノ酸はそのまま転流せず、主にアスパラギン、グルタミン、アスパラギン酸、グルタミン酸に代謝されて転流され、転流先においてさまざまなアミノ酸に生合成された後にタンパク質に再合成され、この過程で大幅な炭素と窒素の組み換えが進行していると考えられた。特にマメ科作物では転流形態のアミノ酸、アミドの炭素／窒

素比が低いため、タンパク質の構成アミノ酸がこれらの化合物に転換する際に脱炭酸に伴う呼吸が上昇すると予想された。そこで、各種作物の呼吸と生産性の関係を検討した。

2. 乾物生産と呼吸の関係の作物間比較

1) 維持呼吸の関与が小さいと考えられる生長中の収穫部位の呼吸はほぼ生長呼吸に対応していると考え、その粗成分組成から生化学的な生合成経路に基づくエネルギー要求量を算出した。このように求めた呼吸量と実測呼吸量を比較した結果、特にマメ科作物において実測呼吸量が少なかった。

2) 栄養生長期、収穫期のいずれにおいても、植物体全体の生長効率（乾物生産量 / (乾物生産量 + 呼吸量)）はダイズでイネより低かった。さらに栄養生長期に、培地の窒素供給量を変化させることによってイネとダイズの体内構成成分をほぼ同一にしても、生長効率はダイズでイネより低かった。ダイズの呼吸量は構成成分組成から算出した生化学的な生合成経路に基づく呼吸量より多かった。これは生長呼吸では説明できず、また体内のタンパク質含有率の変動による影響をほとんど受けなかったことから、維持呼吸によっても説明されなかった。また、根粒菌が着生しないダイズの生長効率もイネよりも低かったことから、ダイズの茎葉の低い生長効率が根粒菌へのエネルギー供給によるとの考え方は出来なかった。

3. 呼吸の機能的役割の評価

1) 呼吸基質を初期光合成産物と貯蔵物質に分けて、両者の使われ方をイネとダイズで評価したところ、生育を通してダイズで初期光合成産物呼吸、貯蔵物質呼吸ともに多かった。茎葉に $^{14}\text{CO}_2$ を同化させ、その後の放出パターンと体内の構成成分への ^{14}C の組込みを調べた結果、ダイズでは特にタンパク質画分が貯蔵物質呼吸に強く関与した。また、同化直後の窒素代謝系への同化炭素の分配はイネと比較してダイズで高かった。 ^{14}C の呼吸による放出パターンを調べた結果、光呼吸も明所下の暗呼吸能もともにダイズで高かった。

2) 長期間暗所に置いた植物の葉、ならびに生長が停止している自然光下で生育した植物の下位葉に ^{14}C -スクロースと ^{14}C -アミノ酸混液を取り込ませた場合の同化産物の分配は、生育が旺盛な組織におけるそれとほぼ同様であった。

3) 以上の結果から、生長呼吸と維持呼吸はあくまでも概念上のものであり、実際の植物の呼吸では生長呼吸と維持呼吸を分けることが困難であると理解された。

4) 発芽時の呼吸は、新規合成部位の生合成に基づく生長呼吸と比較して著しく多く、種子と新規合成部位の炭素／窒素比が大幅に異なるイネ科作物でマメ科作物より多かった。発芽の際の呼吸のかんりの割合は炭素／窒素比の調節にともなう脱炭酸によるものとみなされ、基質としてタンパク質、デンプンなどが分解されて利用されていると考えられた。種子に ^{14}C 化合物を注入しその利用を調べた結果では、スクロースあるいはアミノ酸混液を注入した場合に呼吸による利用率に違いは認められず、アミノ酸の種類によってはスクロースより多く呼吸されたことから、アミノ酸が呼吸基質として重要な役割を持っていると考えられた。タンパク質が分解、再転流する際に

タンパク質の構成アミノ酸の炭素—窒素の組み換えによって炭素骨格が窒素化合物から遊離されることが推定された。

5) 栄養生長期のイネとダイズの葉に ^{14}C -アミノ酸混液を取り込ませた時、呼吸による放出割合は同化後24時間でイネで10%なのに対し、ダイズでは約40%と高かった。ダイズでは有機酸画分にも多くの ^{14}C が分配されていたことから、 $^{14}\text{CO}_2$ の放出にはTCA回路も関与すると考えられた。マメ科作物では栄養生長期の葉においても植物体内の構成成分の再構成に伴う呼吸は活発に働いており、この呼吸がマメ科作物の生産性を低くする主要因であると判断された。このようにマメ科作物では茎葉からの多量の呼吸による炭素の放出機構に、体内の構成成分の再構成に伴う炭素／窒素比の調節機構が関与している程度が大きく、この調節機構は窒素を濃縮して、転流、貯蔵する機構と密接に関連した。

同じ乾物量を生産するのに必要とされる呼吸量は特にマメ科の作物で多い。これまで、この現象は生合成に伴う生長呼吸および高タンパク質の組成を維持するための維持呼吸が多いためと考えられてきたが、本研究から作物体内の炭素化合物と窒素化合物の再構成過程における炭素の放出によるところが大きいことが明らかになった。この再構成過程における炭素の放出はいずれの作物種にも存在したが、発芽後においては特にマメ科で強く働いており、このことがマメ科の乾物生産性を低下させる主因であると結論される。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 但 野 利 秋
副 査 教 授 本 間 守
副 査 教 授 中世古 公 男

学 位 論 文 題 名

作物の生産性と炭素・窒素化合物の 再構成における呼吸の役割

本論文は、図 6 1、表 3 9、引用文献 3 3 0 を含む総頁数 2 0 9 の和文論文であり、別に参考論文 3 2 編が添えられている。

本研究は、マメ科作物の低生産性の原因を解明することを目的として実施したものである。得られた結果の概要は以下の通りである。

1. 作物の生育に伴う炭素・窒素化合物の挙動

1) 発芽時の種子あるいは登熟期の茎葉から新規合成部位あるいは収穫部位への炭素化合物と窒素化合物の再構成過程で、活発な分解と再合成が認められた。構成成分は種子あるいは茎葉で一度分解し、スクロースおよび遊離アミノ酸として転流し、新規合成部位あるいは収穫部位で各種構成成分に再構成された。

2) 再構成過程に対する窒素、リン、カリウム欠乏条件や窒素過剰条件の影響は小さく、再構成過程は安定した機構であった。

3) タンパク態アミノ酸組成は作物種、生育ステージ、栄養状態に関らずほぼ一定であった。このことは全タンパク質の組成を一定にする機構が存在することを示す。

4) 転流形態のアミノ酸組成は炭素／窒素比の小さいアミドあるいはそれに対応した

アミノ酸が主体であり、タンパク態のアミノ酸組成とは大幅に異なった。したがって、タンパク質が分解し、転流する際にタンパク質を構成する各アミノ酸は転流形態に代謝された後転流され、転流先でさまざまなアミノ酸に再合成された後にタンパク質となる。この過程で炭素と窒素の組み換えが行われると考えられた。マメ科作物では転流形態のアミノ酸、アミドの炭素／窒素比が特に低く、タンパク質の構成アミノ酸がこれらの化合物に転換する際に脱炭酸に伴う呼吸が上昇すると予想された。

2. 乾物生産と呼吸の関係の作物間比較

1) 維持呼吸の関与が小さい収穫部位の呼吸が生長呼吸に対応すると考え、その構成成分組成から生化学的な生合成経路に基づくエネルギー要求量を算出した。このように求めた呼吸量に比べて、マメ科の各作物においては実測呼吸量が少なかった。

2) 植物体全体の生長効率 (乾物生産量 / (乾物生産量 + 呼吸量)) はダイズでイネより低く、培地の窒素供給量を変化させて両作物の体内構成成分をほぼ同一にしても、生長効率はダイズでイネより低かった。また、根粒菌が着生しないダイズの生長効率もイネよりも低かったことから、ダイズの茎葉の低い生長効率が根粒菌へのエネルギー供給によるものと考え方は出来なかった。ダイズ全植物体の呼吸量は構成成分組成から算出した生化学的な生合成経路に基づく呼吸量より多かった。この現象は生長呼吸では説明できず、また体内のタンパク質含有率の変動による影響をほとんど受けなかったことから、維持呼吸によっても説明されなかった。

3. 呼吸の機能的役割の評価

1) 呼吸基質を初期光合成産物と貯蔵物質に分けて、両者の使われ方をイネとダイズで評価したところ、ダイズで初期光合成産物呼吸、貯蔵物質呼吸のいずれもが多かった。

$^{14}\text{CO}_2$ を同化させ、その後の $^{14}\text{CO}_2$ の放出パターンと体内の構成成分への ^{14}C の組込みを調べた結果、ダイズでは特にタンパク質画分が貯蔵物質呼吸に強く関与した。また、維持

的な状態の植物の葉に ^{14}C スクロースあるいはアミノ酸混液を取り込ませた時の ^{14}C の各種構成成分に対する分配割合は、生育が旺盛な組織のそれとほぼ同様であった。これらの結果は生長呼吸と維持呼吸はあくまでも概念上のものであり、実際の植物の呼吸では生長呼吸と維持呼吸を区別することが困難であることを示す。

2)発芽時のトウモロコシとダイズの種子および栄養生長期のイネとダイズの葉に ^{14}C 化合物を注入しその利用を調べた結果、アミノ酸の種類によってはスクロースより多く呼吸され、アミノ酸が呼吸基質として重要な役割を持っていた。タンパク質が分解、再転流する際にタンパク質の構成アミノ酸の炭素—窒素の組み換えによって炭素骨格が窒素化合物から遊離されと考えられた。さらに栄養生長期の葉に ^{14}C アミノ酸混液を取り込ませた場合でも、呼吸による CO_2 放出率はダイズでイネより高かった。葉においても植物体内の構成成分の再構成に伴う呼吸は活発に働いており、この呼吸がマメ科作物の生産性を低くする主要因であると判断された。

以上の結果からマメ科作物では茎葉からの呼吸による多量の CO_2 の放出機構に、体内の構成成分の再構成に伴う炭素／窒素比の調節機構が関与している程度が大きく、この調節機構は窒素化合物を濃縮して、転流、貯蔵する機構と密接に関連し、このことがマメ科の乾物生産性を低下させる主因であると結論した。

以上のように、本研究はこれまで不明であったマメ科作物の低生産性の主因は、茎葉から呼吸によって多量の CO_2 を放出することにある、この放出機構は窒素含有率の高い子実生産に向けた窒素化合物の濃縮機構と密接に関連していることを明らかにした。この知見は学術的に高く評価されると同時に、マメ科作物の生産性向上のための基本方針を示すものである。よって審査員一同は信濃卓郎が博士（農学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと認めた。