

氏名・(本籍)	みず おち つよ み 水 落 勁 美 (宮城県)
学位の種類	農 学 博 士
学位記番号	農 博 第 2 4 号
学位授与年月日	昭和39年3月25日
学位授与の要件	学位規則第5条第1項該当
研究科専門課程	東北大学大学院農学研究科 (博士課程)農芸化学専攻
学位論文題目	葉身の発育生理学的研究 — イネ葉緑体の発育を中心として —
論文審査委員	教授(主査) 藤 原 彰 夫 教授 志 村 憲 助 教授 輪 田 潔

論 文 内 容 要 旨

葉は「植物の機能的生活の中心」である。葉の構成成分、機能あるいは外的条件に対する反応性は時間とともに変化していくので、栄養条件などが作物に与える効果を統一的に理解するためには、その発育過程の解析が必要になる。また生態学的研究の示すところによると、今後更に植物による物質生産を高めるためには葉の純同化率を高めることが主要な課題になつてゐる。これらの問題と関連して、葉の発育にともなう諸変化の規則性をいくつかの物質群と細胞構造の水準で把握し、その生理学的意味を解析していくのがこの研究の主な目的である。

第 1 章 葉身の発育にともなう物質集積の特殊性

従来葉の化学分析は多くなされているが、発育過程の解析を目的としたものは少なく、しかも葉の発育過程のどこが他の器官とは区別される特殊な面であるかが全くあいまいなまゝになつている。

正常に土耕栽培したイネの第 7 葉身の先端 1.2 cm (全長の約 $\frac{1}{2}$) と第 6 葉鞘を主な材料とし、両器官の伸長、成熟および老化にともなう主要構成成分の変化様式を比較した。第 7 葉身と第 6 葉鞘は同時に伸長生長をはじめ、平行的に老化していくので、気候条件の変動にあまりわずらわされずに比較することができる。

(1) 両器官で共通した変化を示すものには新鮮重当りのカリウム濃度および細胞壁物質含量がある。

(2) 最も対照的な変化を示すのは窒素である。葉鞘における新鮮重当りの N 濃度は根や茎の場合と同様に伸長にともない急低下し、その後もあまり高まらないが、葉身では若い時期に高濃度であるだけでなく、それが成熟する過程でますます高まり最初の濃度の 2 倍に達する。この葉身の成熟にともなう N 濃度の高まりはかなりひどい窒素欠乏条件下においても観察される。葉鞘における対乾物 N 含有率は時間とともに低下の一途をたどる。これに対し葉身における N 含有率は最初低下するが、成熟過程の半ばから上昇し成熟期にピークを示したのち老化にともない再び低下していく。つまり葉身では発育にともなう N 代謝から C 代謝への漸進的移行が一時的に逆転する。

(3) 葉身における 1 日当りの蓄積量を経時的に追跡すると、双頭曲線をえがく物質群と単頭曲線をえがく物質群のあることがわかつた。双頭曲線の最初のピークは単頭曲線のピークと同様、急激な容積の増加をともなう伸長生長期にある。第 2 のピークは容積増加の停止後、葉身がある程度葉鞘の外に出て直接光を受けはじめた時期に現われる。特に興味深いのは N の集積速度曲線である。この第 2 ピークは葉身に独自のもので、葉鞘には認められない (図 1)、そして暗所では葉身においても発現しない。

(2) において認められた葉身に特異的な現象は結局この葉身独自の N 集積過程の存在に基因していると考えられる。

(4) 暗所黄化葉に光を照射することにより、任意の時期に N 集積の第 2 ピークを発現さ

せることができる。

(5) 第2ピークの期間中に集積されたNは葉肉組織におけるNの増し分によつて説明される。

以上の結果から、葉身の発育過程には特殊な原形質の形成とそれにもなる窒素集積の段階があること、そしてこの特殊性は葉緑体の発育と光条件にかたく結びついていることが推論されよう。葉鞘が緑化するにもかかわらず明確なN集積の第2ピークを示さないのは、それに含まれる葉緑体の数が少なくまた発達も不完全なためと考えられる。

第2章 葉緑体の化学的組成の変化

イネ葉身の発育にもなる葉緑体の量と質の変化を化学組成の面から調査し、それが色素含量の変化および葉身に独自の窒素集積過程とどのように関連しているかを明らかにしようと試みた。

(1) 水に比較的難溶性の「葉緑体蛋白」の量は葉身のクロロフィル含量とは密接な相関を示さず、大まかにいえば全蛋白含量と平行的である。しかし詳細にみると「葉緑体蛋白」の全蛋白に対する割合は葉身の発育過程において28—45%の範囲で規則的に変動する。すなわちそれはクロロフィル合成にくらべて蛋白増加が非常に少ない緑化の初期に高まり、N集積がさかんになる時期に低下し、老衰初期の蛋白減少とともに再び高まる。このように葉身独自の窒素集積の大部分は水溶性蛋白の新生に寄与しており、「葉緑体蛋白」の増分はその30%を占めるにすぎない。

(2) 葉の緑化は「葉緑体蛋白」の増加よりも後者当りのクロロフィル含量の著るしい増加とより深く結びついている。またこの過程は葉緑体からの糖不溶性燐(Ine-P)の放出と一定の量的関係をもつて進行するようである(図2)。クロロフィル1分子の合成にもない2—3原子のIne-Pが減少する。もし後者のほとんどすべてがRNAの分解からなりたつているとすれば、1光合成単位の新生にたいし、リボソーム10分のRNAが消費されるという勘定になる。このことは葉緑体の内部構成の分化や生長において葉緑体内の核酸が重要な役割を演じていることを暗示している。

(3) クロロフィル $1 \mu g$ の増加にたいする「葉緑体蛋白 N」の増分は、緑化の初期には約 $250 \mu g$ であるが、後半には約 $750 \mu g$ に増加する。おそらく緑化の初期にはクロロフィル以外のラメラ構成要素が葉緑体内に蓄積されているのであろう。

(4) 「暗所黄化葉緑体」の蛋白当り Ine-P 含量は、葉身が完全に展開している場合にも著るしく高く、幼若葉から分離した葉緑体と同じ程度である。したがって葉緑体の Ine-P 含量の変化は葉の齢とは無関係であり、葉緑体自体の發育状態あるいは緑化過程と結びついていると考えられる。葉鞘内にある若い葉身を切りとつて 6-10 時間光を照射し、緑化を進行させた場合にも図 2 の曲線にそつた葉緑体の質的变化がおこるが、暗所においた対照区では何の変化も認められなかつた。これは葉緑体からの Ine-P の放出が光を必要とする反応によつて規制されていることを示している。

葉身に独自の N 集積の特徴はそれが葉肉組織の充実に関与し、光を必要とし、多量の磷の転流 (図 1) をともなうことであつた。一方葉緑体の圧倒的多数は葉肉組織に存在し、この実験で示されたように、葉緑体蛋白の増大は光によつて規制され、かつ葉緑体からの多量の Ine-P の放出をとまなつている。これらの密接な対応関係から葉身独自の N 集積過程は葉身独自の細胞構造である葉緑体を舞台として進行するという作業仮説を導くことができるのである。

第 3 章 イネ葉緑体の形態的变化

葉緑体の發育にもなう蛋白およびクロロフィルの増加は葉緑体の増殖、肥大生長あるいは内部構造の分化とどのように関連しているのだろうか。

(1) 葉鞘に包まれている若い葉身の最下端の部分すなわち伸長成長域には、直径 $1.5 \sim 2.5 \mu$ の変形性にとむ球状構造とその構造の分裂中の状態と思われるまゆ状の顆粒が多数観察される。伸長生長域より 1 cm 上の發育のすゝんだ部分ではまゆ状構造がみとめられなくなり、顆粒はやゝ肥大しているがまだほとんど色素をもつていない。顆粒が緑になるにつれ、その形が球から紡錘型にかわる。緑化があるていどすゝむとグラナが生ずる。葉身が葉鞘の外にでて展開し緑化が一層すゝむとともにグラナの数が増加し、葉緑体が著るしく肥大する。

(2)葉身の伸長をおえた部域が緑化成熟する間に葉緑体の数は変化しなかつた(表1)したがって葉身の色素や「葉緑体蛋白」含量の増加はすべて個々の葉緑体におけるそれらの増加に基づいている。

(3)グラナの増加は少くとも緑化の初期には葉緑体の肥大生長と無関係である。グラナの新生には光が必要であり、グラナの数は葉緑体のクロロフィル含量と密接な相関を示した。

(4)葉緑体の体積は「葉緑体蛋白」含量が2.1倍に増加する間に3.4倍に増加した。

この実験で定量した「葉緑体蛋白」は主として葉緑体の水に難溶性の部分を表すものであり、色素蛋白を主体とするラメラ部分と難溶性ストローマからなりたつている。この点を考慮すると、葉緑体の体積増加率が「葉緑体蛋白」のそれをはるかに上まわつていることから、葉緑体の肥大成熟する過程において水に難溶性の「葉緑体蛋白」以外に多量の水溶性蛋白が葉緑体内に集積されるという可能性が推察される。すなわち水溶性蛋白を含む全葉緑体蛋白が葉緑体の体積に比例して増加すると考えると、新鮮重1g当りの全葉緑体蛋白の含量は成熟葉においては幼若葉の3.4倍のはずである。そこで幼若葉の全葉緑体蛋白-N含量を3000 μ g(全蛋白-Nの40%)とすれば、成熟葉緑体のそれは10200 μ gであると推定される。この葉緑体蛋白-Nの増分7200 μ gは葉身の全蛋白-Nの増し分7500 μ gにほぼ等しい。このことから、葉身独自の窒素集積はほとんどすべて葉緑体の肥大生長に寄与しており、その約70%は葉緑体の水溶性ストローマ蛋白の合成に関係していると推論される。

第4章 葉身の発育にともなう機能的変化

上述の諸変化が葉身の代謝機能にどのように反映するかを呼吸能力、光合成能力および窒素代謝について観察した。

(1)葉身の「基質飽和呼吸」、 $-qO_2(FW)^{**}$ はわずかしか変化しない。そのため $-qO_2(N)$ は葉身の窒素濃度と対掌的な変化を示す。

(2)葉身が展開し成熟する間に最大光合成能力 $P_{O_2}(FW)^{**}$ と $P_{O_2}(N)$ が顕著

に高まるだけでなく、窒素濃度の上昇にともない $P o_2$ (Chl) もまたかなり増加する。

(3) 正常な条件下で成熟あるいは老化しつつあるイネ葉身の N 濃度と最大光合成能力の間には次の関係式がなりたつ (図 3)。

$$P o_2 (FW) = K (n_t - n_o) = K n_p \dots \dots \dots (A)$$

ここで K は光合成の測定条件・遺伝的因子、栽培条件等によつてきまる定数であり、 n_t は任意の発育段階にある葉身の N 濃度、 n_o は光合成能力のない幼若葉身の N 濃度である。 n_p は葉身独自の窒素集積過程によつてとりこまれた窒素の単位生体重当りの量に相当する。 n_p はクロロフィル以外の光合成速度を支配する原形質的内因すなわち「光合成窒素」とよぶことができよう。また n_o は光合成以外の基礎代謝に關与する窒素であり、 $-q o_2 (FW)$ の変化から類推して、細胞の伸長停止後はあまり変化しないものと考えられる。

式 (A) を一般化すると：

$$P o_2 = k N P = K (N_t - N_o) \dots \dots \dots (B)$$

$P o_2$ はある系の光合成速度。 $N P$ はその系に含まれる「光合成窒素」の量。 N_o は光合成に關与しない窒素の量。式 (B) は光飽和で炭酸ガスの拡散が律速的にならない場合には炭酸ガス飽和下だけでなく、自然大気中での光合成についても適用できるようである。

以上のデータは葉身独自の窒素集積が呼吸蛋白や貯蔵蛋白の生成に關与しているのではなく、もつぱら「光合成窒素」の形成に貢獻していることを示している。

$N P$ はイネの成熟葉身では全窒素の $\frac{2}{3}$ 弱に相当し、葉緑体窒素の大部分を占めていると考えられる。また成熟葉身の $-q o_2 (PN)$ が動物ヤカビなどを含む非光合成組織の $\frac{1}{3}$ 程度であるという特異な現象も、多量の $N P$ の存在によつて明快に説明される。 $N P$ がまだわずかししか集積されてない幼若葉およびそれが N_o に先がけて崩壊転流していつた老衰葉では白色組織に匹敵する $-q o_2 (N)$ を示すのである。K と $N P$ を増大維持し、 N_o を少なくさせることが理想的植物管理の重要な条件であるといえよう。

(4)クロロフィル濃度と $F O_2 (FW)$ との間には、無差別的にみると密接な相関がないが、両者の経時の変化には一定の規則性があり、特に成熟中の葉においてはクロロフィル形成が光合成能力の発達とかたく結びついている。葉の老化初期には、クロロフィル及び水に難溶性の「葉緑体蛋白」含量がほとんど低下していないのに、水溶性窒素の減少にともなつて光合成能力が著るしく低下する。このことは光飽和条件下では水溶性ストローマ部分が光合成の制限因子になつていることを示唆している。

(5)若い葉身が直接光に曝されるようになると酸可溶性窒素 (Sol-N) 濃度の急速な低下がおこる。この点も葉身の特性に属する。若い葉に糖をあたえても暗所では Sol-N 濃度の低下はおこらない。この光に依存した Sol-N 濃度の低下あるいは蛋白合成は、Ins-p 含量の高い若い葉緑体の機能の重要な部分であり、葉身独自の窒素集積における主要な起動力の一つになつているのであろう。

結 論

葉身の發育過程の最大の特性は、それが葉緑体の發育を包含している点にある。葉緑体が光の存在下に緑化肥大する間に、白色組織を主体とする他の器官にはみられない、多量の窒素が葉肉組織にとりこまれ、「光合成窒素」が形成される。光飽和条件下における葉身の光合成速度はこの「光合成窒素」の量に支配されている。したがつて葉の純同化率を高めるといふ課題の解決にあつては、「光合成窒素」濃度の増加すなわち葉緑体の發育状態を理想的なものとするのが基本的に重要であると考えられる。

葉緑体はその緑化成熟の過程において、形態、組成および機能のすべての面で量的だけでなく顕著な質的变化をとげる。

※注

$$-q O_2 (FW) = \mu \ell O_2 / hr / g \text{ 生体重}$$

$$-q O_2 (N) = \mu \ell O_2 / hr / mg N$$

$$-q_{O_2}(PN) = \mu \ell O_2 / hr / mg \text{ 蛋白 } N$$

$$P_{O_2}(FW) = \mu \ell O_2 / hr / g \text{ 生体重}$$

$$P_{O_2}(N) = \mu \ell O_2 / hr / mg \text{ } N$$

$$P_{O_2}(Chl) = \mu \ell O_2 / hr / mg \text{ クロロフィル}$$

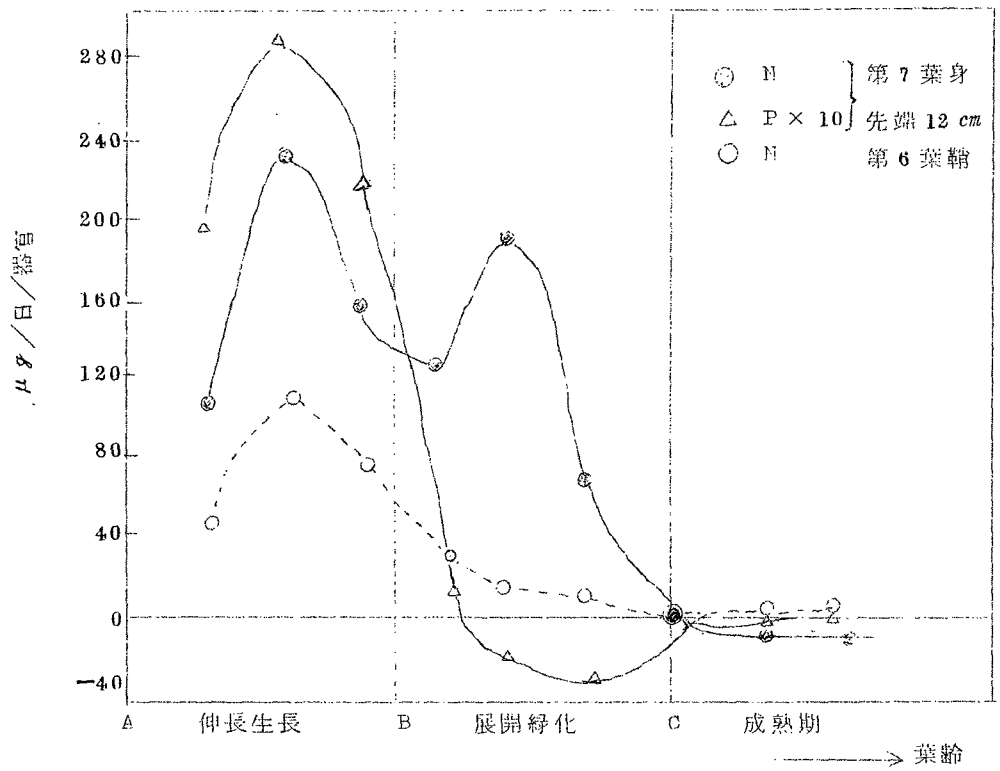


図1 葉身と葉鞘の成熟にともなうNおよびPの集積速度の変化

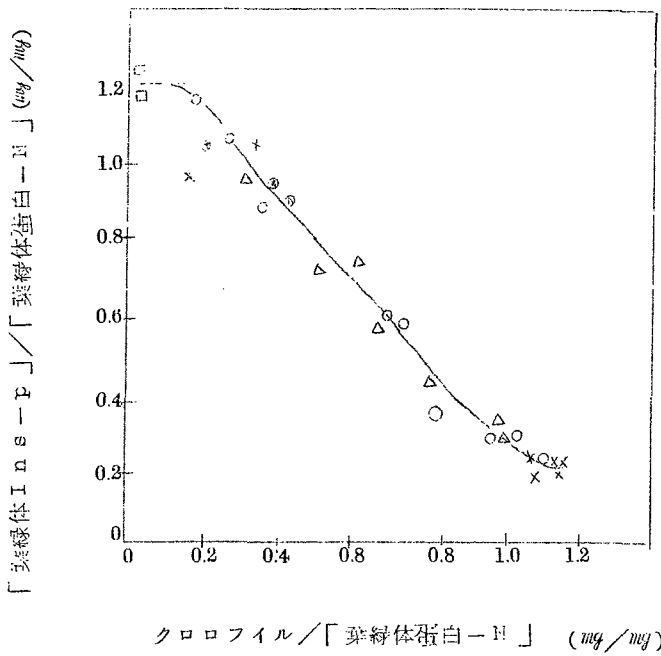


図 2

葉緑体の発育に
ともなり質的变化

第 1 表 葉緑体の数、大きさ、クロロフィル含量及びグラナ数の変化

供 試 葉	新鮮葉 1 枚 当り葉緑 体の数 10^9	葉緑体の直径		1 個の葉緑体当り	
		長 軸 μ	短 軸 μ	クロロフィル含 量 $10^{-6} \mu g$	グラナの数
幼 若 葉	2.2 ± 0.4	4.3 ± 1.2	2.3 ± 0.6	0.47 ± 0.07	7.5 ± 5.2
成 熟 葉	2.2 ± 0.3	6.3 ± 0.8	3.5 ± 0.4	2.5 ± 0.3	43.1 ± 5.3
幼 若 葉	2.2 ± 0.2	3.7 ± 0.8	2.4 ± 0.7	0.44 ± 0.04	7.7 ± 4.2
成 熟 葉	2.5 ± 0.5	6.3 ± 0.5	3.4 ± 0.6	2.1 ± 0.2	43.4 ± 11.6
N 欠 乏 成 熟 葉	2.3 ± 0.2	4.8 ± 0.7	2.5 ± 0.7	0.94 ± 0.06	23.7 ± 7.5
黄色カメノオ成熟葉	3.4 ± 0.1	5.0 ± 1.0	3.3 ± 0.5	0.24 ± 0.01	24.5 ± 5.8

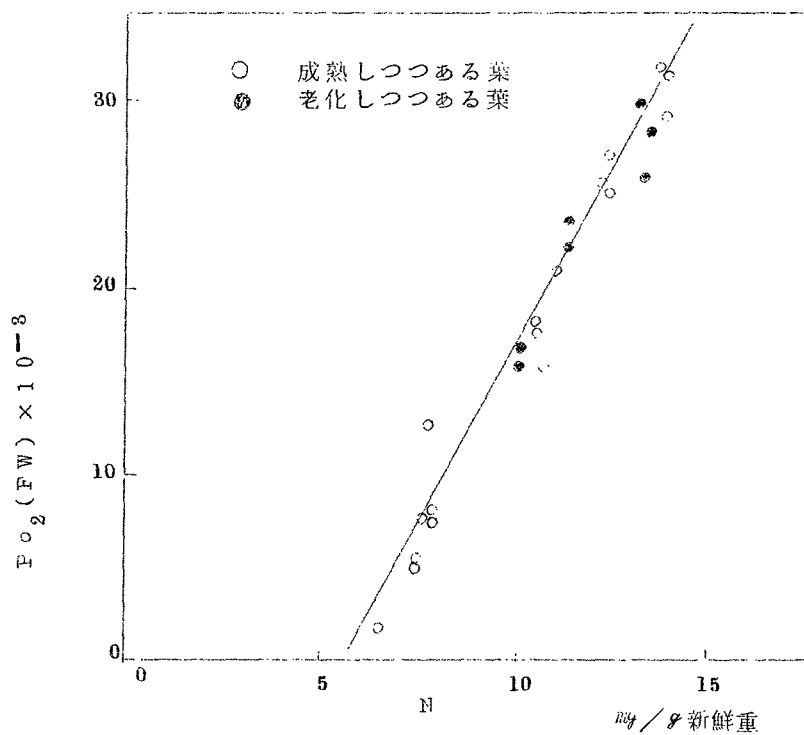


図 3 第 7 葉身の窒素濃度と光合成能力の関係

審 査 結 果 の 要 旨

水落勤美の提出した「葉身の發育生理学的研究」と題する論文の内容はイネ葉緑体の發育を中心とした業績である。著者は葉は植物の機能的な生活の中心であるという見地に立つて高等植物の生理を統一的に理解する為には葉の構成成分、機能、或いは外的条件に対する反応性を葉緑体の發育課程に関連して経時的に解析を行なっている。

まず、水稻の第7葉身及びこれと同時に伸長する第6葉鞘の伸長、成熟及び老化に伴う主要構成成分の変化様式を比較して、葉を構成する成分によつて集積のパターンに差の有ることを発見した。葉鞘における物質集積のパターンと葉身における細胞壁物質或いはカリウム等のそれは非常によく似ている。しかし、葉身における窒素の集積形式は全く異なり、葉身の葉鞘よりの抽出、即ち曝光と共に著しい蛋白態窒素の増加が見られる。これは葉身の發育過程において、特殊な原形質の形成が起り、又このことが葉緑体の發育に関連することも明らかにされた。

水に比較的難溶性の「葉緑体蛋白」の量ははじめは葉の全蛋白含量に比例するが葉の緑化、即ち、クロロフィル含量の増加と共に葉緑体から酸不溶磷の放出が行なわれる。このことはクロロフィル1分子の合成に伴つて2~3原子の酸不溶磷の減少或いは、リボソーム1個分の消費に対して1光合成單位の新生を意味するものである。葉鞘に包まれた若い葉の最下端の伸長成長域では小球状及びその分裂中と思われるまゆ状顆粒が有り、それより1cm上部になると顆粒は肥大し緑化と共に紡錘状となる。この肥大が前に述べた葉緑体蛋白の増加に一致している。そして葉身の呼吸能力、光合成能力及び窒素代謝を測定することによつて葉の發育に伴う機能的変化を追跡して葉身独自の窒素集積が呼吸蛋白や貯蔵蛋白の生成に関与しているのではなく、もつばら、「光合成窒素」の形成に貢献している事実を解明し得た。

上述した様に著者は、水稻の葉身の發育生理、ことに葉緑体のそれについて多くの新知見を得ており、農学博士の学位を受ける資格ありと認められた次第である。