

# 光合成研究

第23巻 第1号 (通巻66号) 2013年4月

NEWS LETTER Vol. 23 NO. 1 April 2013

THE JAPANESE SOCIETY OF PHOTOSYNTHESIS RESEARCH

ご挨拶

田中 歩 (北大) 1

第4回日本光合成学会 (年会、公開シンポジウム) 開催のお知らせ

田中 歩 (北大) 鹿内 利治 (京大) 佐藤 直樹 (東大) 2

研究紹介 葉肉コンダクタンス低下へのABAの関与

溝上 祐介 (東大) 小嶋 美紀子 (理研) 榎原 均 (理研)  
野口 航 (東大) 寺島 一郎 (東大) 4

解説特集 「植物とCO<sub>2</sub>」

8

序文

寺島 一郎 (東大) 9

解説 高CO<sub>2</sub>環境とC3光合成の炭素と窒素の利用

牧野 周 (東北大) 10

解説 つくばみらいFACE実験によるイネの高CO<sub>2</sub>応答の検証

長谷川 利拓 (農環研) 酒井 英光 (農環研) 常田 岳志 (農環研)  
中村 浩史 (太陽計器) 臼井 靖浩 (農環研) 林 健太郎 (農環研)  
吉本 真由美 (農環研) 福岡 峰彦 (農環研) 18

解説 高CO<sub>2</sub>環境に適したRubiscoの導入によるイネの光合成能力の改良

深山 浩 (神戸大) 24

集会案内 第21回 光合成の色素系と反応中心に関するセミナー 開催予告

33

集会案内 第18回 国際窒素固定会議 開催予告

34

集会案内 International Meeting "Photosynthesis Research for Sustainability 2013"のお知らせ

35

集会案内 若手の会活動報告 ～第八回セミナー開催告知・サイエンスアゴラ賞授賞式報告～

36

事務局からのお知らせ

37

日本光合成学会会員入会申込書

38

日本光合成学会会則

39

幹事会名簿

41

編集後記

42

記事募集

42

賛助法人会員広告

## ご挨拶

日本光合成学会会長

田中 歩（北海道大学 低温科学研究所）

2013年より2年間、日本光合成学会の会長を務めることになりました。

日本光合成学会の前身である日本光合成研究会は日米エネルギー協力協定を契機に、1979年に誕生しました。今の院生や若いポストドクが生まれる以前のお話です。その後、多くの方々の努力によって、光合成研究会は組織的にも整い、シンポジウムやワークショップを開催し、会報を発行し、光合成事典を出版するなど、光合成研究者の交流や発表の場を提供する中心的な組織として、その役割を果たしてきました。このような活動を基盤とし、前会長の池内さんが光合成研究会の代表をされている時に、日本光合成学会が設立されました。このように光合成学会は学会としてはまだ若いですが、組織としては30年を超える歴史を持っています。

光合成は物理学や化学の成果を積極的に取り入れながら大きな発展をしてきました。もちろん、分子生物学や遺伝学的手法が近年の光合成研究を大きく進展させたのは言うまでもありません。その結果、構造から機能までこれほど詳細に研究されている例は他にはあまりありません。一方で、他の植物科学の分野とのかかわりについては、研究においても、研究者の交流に関しても、比較的希薄だったと思います。しかし、光合成研究と植物科学の発展は、植物の様々な生理現象に光合成が深く関わっていることを明らかにしてきました。また、生態系や地球環境の予測や解析にも光合成を組み込むことが必要になっています。現在、エネルギーや食糧が人類の重要な課題になってきましたが、これらの分野においても光合成研究に大きな期待が寄せられています。生理学、生態学、化学、物理学はもとより、さらに広い分野での発展が光合成研究に期待される時代ともいえます。光合成学会がそのような活動に少しでも役立つような組織でありたいと思います。

最近、光合成学会の年会で多くの院生やポストドクの姿を見かけます。また、多くの若いPIの方が活躍されています。このような若い研究者にとっても魅力的な学会でありたいと思います。

これからの2年間、事務局長の鹿内さんを始め多くの方と協力しながら、光合成学会の発展のため頑張りたいと思います。

## 集会案内

第4回日本光合成学会および公開シンポジウム

### 「30年後の光合成研究」

2013年5月31日(金)～6月1日(土)

名古屋大学 野依記念学術交流館 (2Fカンファレンスホール)

本年の第4回日本光合成学会および公開シンポジウムは、名古屋大学において開催します。概略は以下の通りです。また、一般講演（口頭発表）およびポスター発表を予定しておりますので、若い学生の方々のご参加を、先生方は是非おすすめください。

日時： 2013年5月31日（金）13時 ～ 6月1日（土）15時30分（予定）

場所： 名古屋大学 野依記念学術交流館（2Fカンファレンスホール）

<http://www.nagoya-u.ac.jp/global-info/access-map/higashiyama/>

参加費： 一般2000円、学生500円

公開シンポジウム

### 「30年後の光合成研究」

オーガナイザー 田中 歩（北海道大学 低温科学研究所）

鹿内 利治（京都大学 大学院理学研究科）

佐藤 直樹（東京大学 大学院総合文化研究科）

光合成は長い研究の歴史を持ち、多くの研究者の興味を引いてきました。物理学や化学の成果を取り入れながら、20世紀の半ばまでに光合成の重要な概念が提唱されましたが、その後も目覚ましい発展を遂げています。その結果、現在では、光合成は最も詳細に解明された生命現象の一つになりました。しかし、その謎はつきることがなく、今も多くの研究者を魅了する研究対象です。一方で、近年、地球環境や食糧・エネルギー生産などの応用面において、社会から光合成研究に多くの期待が寄せられています。このような点を背景に、長い研究の歴史を持つ光化学系から、イメージングや屋外でのトランスクリプトームなどの新しい方法、光合成の改変と物質生産、そして人工光合成に至るまで、光合成研究が今後取り組む代表的な分野において、その可能性を議論するシンポジウムを開催することにしました。今回は特に、30年後と言う遠い将来について、それぞれの研究分野や世代から展望することで、現在をよりよく理解したいと思います。実りある活発な議論を期待しています。

#### 5月31日の講演予定者

岩井 優和（理化学研究所・ライブセル分子イメージング研究チーム、JST・さきがけ）

「"too famous but too unknown"を打破するために必要なことは何か？」

石北 央（京都大学・生命科学系キャリアパス形成ユニット）

「基礎的な分子化学で光合成を語れるようになる日」

永野 惇 (京都大学・生態学研究センター、JST・さきがけ)

「予測とデザインをはじめよう。 野外におけるトランスクリプトームのモデリングから」

民秋 均 (立命館大学・大学院生命科学研究科)

「人工光合成への期待」

#### 6月1日の講演予定者

成川 礼 (東京大学・大学院総合文化研究科、JST・さきがけ)

「光合成生物の生き様の理解とそれに基づく合目的な改変・制御の展望」

牧野 周 (東北大学・大学院農学研究科)

「作物の光合成能力の改善は可能か？ これからの挑戦」

佐藤 文彦 (京都大学・大学院生命科学研究科)

「フラスコの中から光合成研究の未来をみる」

高橋 裕一郎 (岡山大学・大学院自然科学研究科)

「過去30年間の光化学系複合体の研究から30年後の研究展開を読む」

これらのシンポジウム講演に加え、5月31日にはポスター紹介、6月1日には一般口頭発表の時間を設ける予定です。優秀発表賞（ポスター賞と口頭発表賞）を選出しますので、皆様ふるって研究成果をご発表下さい。

参加ご希望の方は、電子メール（[nenkai@photosyn.jp](mailto:nenkai@photosyn.jp)）でご登録をお願いします。シンポジウムは公開で誰でも参加できますが、一般講演（口頭発表）およびポスター発表は会員に限らせていただきます（非会員で発表を希望される方はご入会ください。シンポジウム当日ご入会いただくことも可能です）。なお、口頭発表の演題数が決まっていますので、口頭発表で申し込まれてもオーガナイザーから変更をお願いするかもしれません。Web上（<http://photosyn.jp>）でも詳細をお知らせします。

#### 電子メールでの登録内容（申し込み締切 平成25年5月10日）

氏名：

所属：

連絡先（住所、電話/FAX、E-mail）：

懇親会参加希望（一般 3000円、学生 2000円）： 有 無

発表希望： 有 無

発表形式： 一般講演（口頭発表） ポスター発表

タイトル：

発表者氏名・所属：

要旨（300字以内）：

問い合わせ先：日原由香子（埼玉大学） [hihara@molbiol.saitama-u.ac.jp](mailto:hihara@molbiol.saitama-u.ac.jp)

研究紹介

葉肉コンダクタンス低下へのABAの関与<sup>§</sup>

<sup>1</sup>東京大学 大学院理学系研究科 生物科学専攻

<sup>2</sup>独立行政法人 理化学研究所 植物科学研究センター

溝上 祐介<sup>1,\*</sup> 小嶋 美紀子<sup>2</sup> 榊原 均<sup>2</sup> 野口 航<sup>1</sup> 寺島 一郎<sup>1</sup>

光合成の基質であるCO<sub>2</sub>は、大気中から葉緑体内ストロマまで拡散する。このCO<sub>2</sub>拡散経路には直列する二つの拡散抵抗が存在する。実際には、拡散抵抗の逆数、気孔コンダクタンス (g<sub>s</sub>)、葉肉コンダクタンス (g<sub>m</sub>) が、CO<sub>2</sub>の拡散しやすさをあらわす指標として用いられている。葉肉コンダクタンス (g<sub>m</sub>) は、g<sub>s</sub>とともに乾燥ストレス時に低下するという報告が多い。そこで、*Nicotiana plumbaginifolia*のABA合成経路変異体 (*aba1*) を用いて、乾燥ストレス時に生産される植物ホルモン、アブシジン酸 (ABA) がg<sub>m</sub>低下に関与をするかを検証した。*aba1*では、土壤乾燥時にもg<sub>s</sub>やg<sub>m</sub>が低下しなかった。また、この変異体の葉に葉柄を介してABAを与えると、g<sub>s</sub>とg<sub>m</sub>がともに低下した。これらの結果は、g<sub>m</sub>の低下にもABAが関与していることを示している。

1. はじめに

C3植物では、光合成の基質であるCO<sub>2</sub>は、大気中から葉緑体内ストロマまで拡散し、Rubiscoによって固定される。この拡散経路には二つの大きな抵抗が存在する。気孔抵抗と葉肉抵抗である (図1)。それぞれの逆数は、気孔コンダクタンス(g<sub>s</sub>)、葉肉コンダクタンス (g<sub>m</sub>) とよばれ、CO<sub>2</sub>の通りやすさを表す指標として用いられている。光合成速度を決めているのは、葉緑体内のCO<sub>2</sub>濃度 (C<sub>c</sub>) であり、大気中のCO<sub>2</sub>濃度 (C<sub>a</sub>) よりもかなり低い。

乾燥ストレス時に気孔は閉鎖し、蒸散による水の損失を防ぐ。気孔が閉鎖するので、g<sub>s</sub>は低下する。これにともないg<sub>m</sub>も低下する。しかし、その意義やメカニズムは分かっていない<sup>1)</sup>。そこで、本研究では、乾燥ストレス時に多く生産され、気孔を閉鎖させることが知られている植物ホルモンのアブシジン酸 (ABA) に注目し、タバコのABA合成経路変異体を用いて、g<sub>m</sub>の低下へのABAの関与を検証した。

2. 乾燥ストレスによるg<sub>m</sub>の低下

ポット栽培した*Nicotiana plumbaginifolia*の野生型 (WT) とABA合成経路変異体 (*aba1*) への灌水を停止することで、土壤乾燥ストレスをかけた。土壤含水率 (SWC) を乾燥ストレスの指標とし、土壤含水率が100%のときと40 ± 4%のときに、光合成速度 (A)、g<sub>s</sub>、g<sub>m</sub>を測定した。Aとg<sub>s</sub>の測定には、ガス交換法を用いて、g<sub>m</sub>の測定には現在もっとも信頼性が高いとされる、炭素安定同位体/ガス交換同時測定法を用いた。また、近年指摘された<sup>2)</sup>、光呼吸によるg<sub>m</sub>測定への

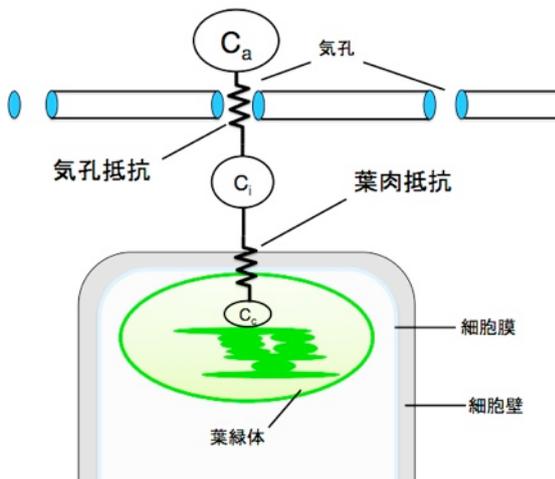


図1 葉内のCO<sub>2</sub>拡散経路

C<sub>a</sub>: 大気中のCO<sub>2</sub>濃度、C<sub>i</sub>: 細胞間隙のCO<sub>2</sub>濃度、C<sub>c</sub>: 葉緑体の中のCO<sub>2</sub>濃度

<sup>§</sup> 第3回日本光合成学会シンポジウム ポスター発表賞受賞論文

\* 連絡先 E-mail: y-mzkm@biol.s.u-tokyo.ac.jp

アーティファクトを避けるために、空気中のO<sub>2</sub>濃度を1%程度に抑えて測定した。野生型では、乾燥ストレス時にA、g<sub>s</sub>、g<sub>m</sub>が低下した。一方で、*aba1*では乾燥ストレス時でも、A、g<sub>s</sub>、g<sub>m</sub>の低下はみられなかった(図2)。WTのSWCが100%から40% ± 4%に低下するにともない、C<sub>c</sub>は212 μmol mol<sup>-1</sup> airから155 μmol mol<sup>-1</sup> air程度まで低下した。一方で、*aba1*のC<sub>c</sub>は220 μmol mol<sup>-1</sup> airから215 μmol mol<sup>-1</sup> airとほとんど変化しなかった。測定後に葉を速やかにサンプリングし、各種の植物ホルモンを分析した結果、ABA含量にのみ、顕著な変化がみられた。SWCが100%から40 ± 4%に低下したとき、ABA含量は、WTでは10倍程度増加したが、*aba1*ではほとんど変化しなかった(図3)。乾燥ストレス時にABAが生産され、ABAにตอบสนองして、g<sub>s</sub>だけでなくg<sub>m</sub>も低下することが強く示唆された。

### 3. ABA濃度依存性

次に、ABAがg<sub>m</sub>の低下に関わっていることを確認するために、ABA溶液(10 μM、1 μM)を外部から与える実験を行った。より生理的条件に近づけるために人工木部液<sup>3)</sup>にABAを溶かし、水切りした葉柄から与えた。ABA溶液添加の2時間後にA、g<sub>s</sub>、g<sub>m</sub>を測定した結果、WT、*aba1*ともにABA添加後にA、g<sub>s</sub>、g<sub>m</sub>が顕著に低下した(図4)。g<sub>m</sub>の低下はABA濃度に依存した。C<sub>c</sub>は1 μM、10 μMのABAを与えたとき、WTではそれぞれ123 μmol mol<sup>-1</sup> air、92 μmol mol<sup>-1</sup> air、*aba1*では132 μmol mol<sup>-1</sup> air、109 μmol mol<sup>-1</sup> airまで低下した。土壌乾燥ストレスときと比較すると、1 μMのABA溶液を添加した時の方が、C<sub>c</sub>の低下は著しかった。実際の植物体内では、ABAはより低い濃度で作用していると考えられる。これらの結果は、乾燥

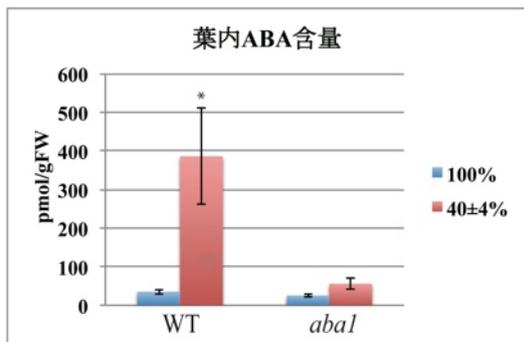


図3 乾燥ストレス時の葉内ABA含量

土壌含水率 (SWC) が100% (青)、40 ± 4% (赤) のとき、野生型 (WT) と変異体 (*aba1*) のABA含量を生重量あたりで示した。エラーバーは、平均値 ± 標準誤差 (n = 5) を示す。\*はP < 0.05の有意差を示す。

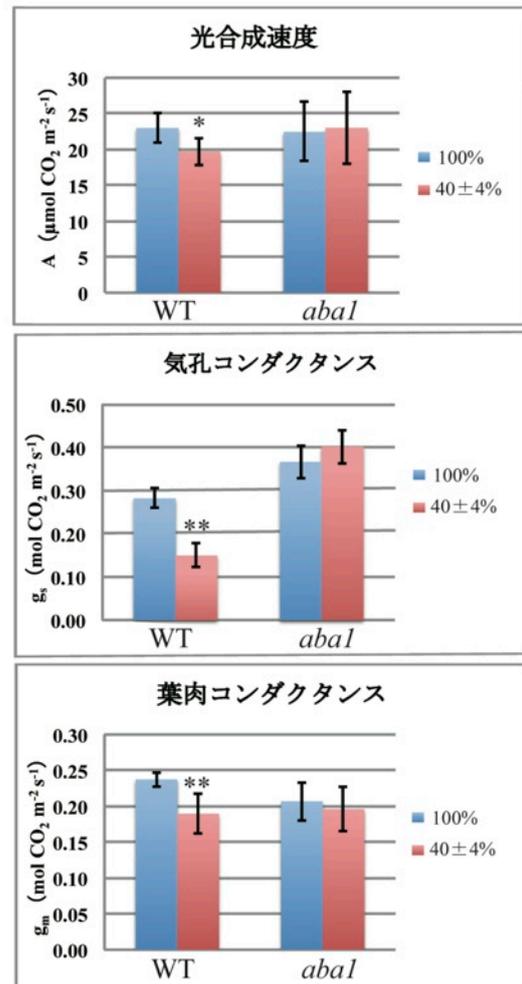


図2 乾燥ストレス時の光合成速度 (A)、気孔コンダクタンス (g<sub>s</sub>)、葉肉コンダクタンス (g<sub>m</sub>) の変化。土壌含水率 (SWC) が100% (青)、40 ± 4% (赤) のとき、390 μmol mol<sup>-1</sup> air CO<sub>2</sub>、1% O<sub>2</sub>、光強度800 μmol photon m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>、葉温25°Cで測定を行った。エラーバーは、平均値 ± 標準偏差 (n = 5 ~ 8) を示す。\*はP < 0.05の有意差、\*\*はP < 0.01の有意差を示す。

ストレス時のg<sub>m</sub>の低下にABAが関与することをさらに強く支持する。一方、乾燥ストレス時には木部液のpHが上昇し、気孔のABAへの応答性が変化するという報告もある<sup>3)</sup>。本研究では、pH5.8の人工木部液を用いた。g<sub>m</sub>のABAへの応答性についても、pHの変化を考慮に入れて、さらに慎重に議論する必要がある。

### 4. おわりに

これまで、さまざまな環境変化にg<sub>s</sub>とg<sub>m</sub>が同じように応答するという報告が多い。そこで、気孔閉鎖によ

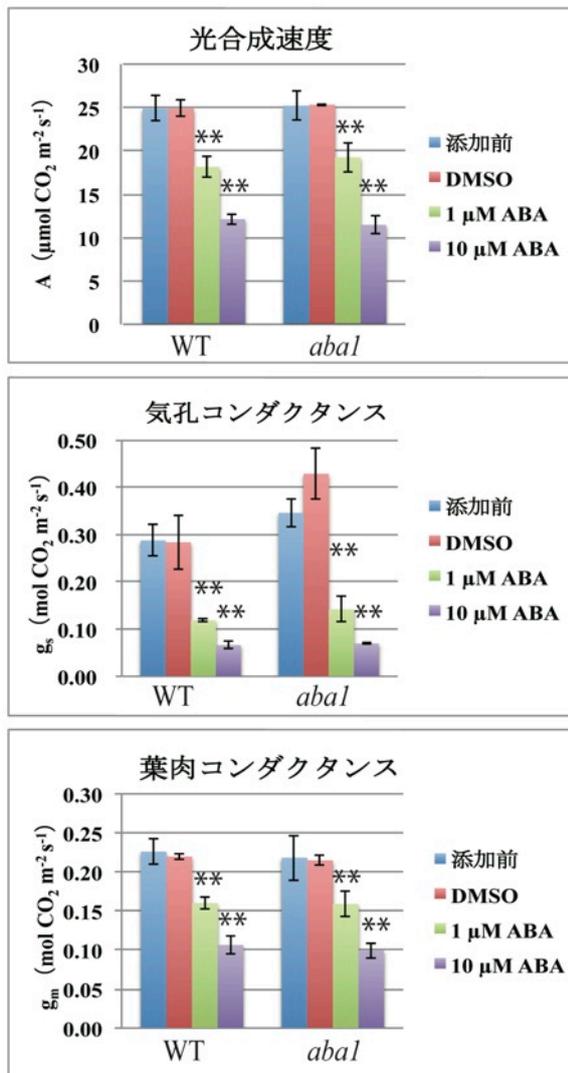


図4 ABAを添加した前後の光合成速度 (A)、気孔コンダクタンス ( $g_s$ )、葉肉コンダクタンス ( $g_m$ ) の変化  
ABA添加前 (青)、10  $\mu\text{M}$  DMSO添加後 (赤)、1  $\mu\text{M}$  ABA添加後 (緑)、10  $\mu\text{M}$  ABA添加後 (紫) に、390  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  air  $\text{CO}_2$ 、1%  $\text{O}_2$ 、光強度800  $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、葉温25°Cで測定を行った。エラーバーは、平均値  $\pm$  標準偏差 ( $n=3$ ) を示す。\*\*は  $P < 0.01$  の有意差を示す。

る  $g_m$  への影響が議論されてきた。気孔の閉鎖が  $g_m$  の低下へ影響している可能性は、二つ考えられる。一つ目は、気孔の閉鎖により光呼吸の影響が増大することである。本研究では、1%  $\text{O}_2$  下で測定したことにより影響を抑えられている。二つ目は、気孔の閉鎖により、 $C_i$  が低下することである。低い  $C_i$  条件では  $g_m$  の増加が報告されており、結果は一致しないために、ここでは考えにくい。

これまで、ABAが  $g_m$  へ与える影響の詳細な研究はなかったため、その作用機構は不明である。現在までに、plasma membrane intrinsic protein (PIP) アクア

ポリンの一種である  $\text{CO}_2$  透過性アクアポリン (cooporin)、carbonic anhydrase (CA)、細胞壁の厚さ、葉緑体が細胞間隙に面している面積 ( $S_c$ ) などが  $g_m$  を変化させる要因として報告されてきた<sup>4-6)</sup>。 *N. plumbaginifolia* の葉では、 $g_m$  は1時間以内でABAに应答する (Mizokami et al., unpublished data)。  $g_s$  と  $g_m$  のどちらの应答が早い、本研究では明らかにできなかったが、 $\text{CO}_2$  濃度変化に対する应答では、 $g_m$  の方が早いという報告もある<sup>7)</sup>。このような  $g_m$  の早い应答には cooporin と CA の関与が考えられる (図5)。特に、cooporin は乾燥ストレス時のリン酸化、脱リン酸化による活性制御、また ABA 添加による mRNA 量の変化が報告されており、比較的早い应答が考えられる。しかし、図5に示すように cooporin は PIP1 と PIP2 に分けられており、どちらが  $\text{CO}_2$  を通すかについては、現在も議論が続いている。また、CA の触媒作用は、pH に依存するため、早い应答性をもつと考えられるが、 $g_m$  と関連した研究はほとんどない。今後、ABA がどのように、これらの  $g_m$  変化要因に関わっているのかを明らかにする。

### 謝辞

本研究を行うにあたり、*N. plumbaginifolia aba1* の種子を分与して下さった、理化学研究所瀬尾光範ユニットリーダー、作製者である INRA の Elena Marin 博士に感謝いたします。また、本研究は文部科学省最先端研究基盤事業「植物科学最先端研究拠点ネットワーク」の支援を受けて、行われました。

Received March 15, 2013, Accepted March 28, 2013,  
Published April 30, 2013

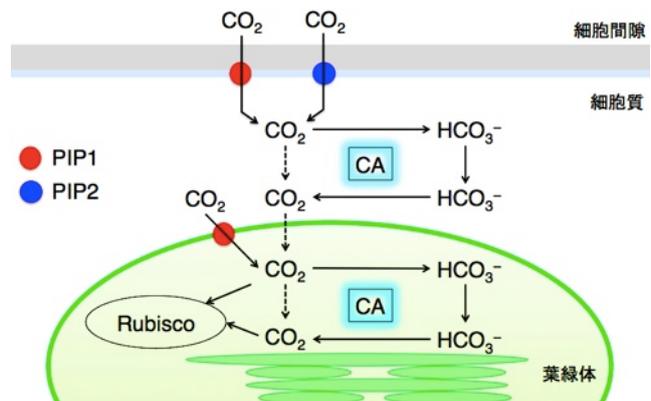


図5 葉肉組織における cooporin (PIP1, PIP2) と carbonic anhydrase (CA) の  $\text{CO}_2$  拡散への寄与に関する作業仮説

### 参考文献

1. Flexas, J., Ribas-Carbo, M., Diaz-Espejo, A., Galmes, J., and Medrano, H. (2008) Mesophyll conductance to CO<sub>2</sub>: current knowledge and future prospects. *Plant Cell Environ.* 31, 602-621.
2. Tholen, D., Ethier, G., Genty, B., Pepin, S., and Zhu, X.-G. (2012) Variable mesophyll conductance revisited: theoretical background and experimental implications. *Plant Cell Environ.* 35, 2087-2103.
3. Wilkinson, S., and Davies, W. J. (1997) Xylem sap pH increase: A drought signal received at the apoplastic face of guard cell that involves the suppression of saturable abscisic acid uptake by the epidermal symplast. *Plant Physiol.* 113, 359-573.
4. Terashima, I., Hanba, Y. T., Tholen, D., and Niinemets, U. (2011) Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. *Plant Physiol.* 155, 108-116.
5. Price, D., von Caemmerer S., Evans J. R., Yu J. W., Lloyd, J., Oja, V., Kell, P., Harrison, K., Gallagher, A., and Badger M. (1994) Specific reduction of chloroplast carbonic anhydrase activity by antisense RNA in transgenic tobacco plants has a minor effect on photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation. *Planta.* 193, 331-340.
6. Flexas, J., Ribas-Carbo, M., Hanson, D. T., Bota, J., Otto, B., Cifre, J., McDowell, N., Medrano, H., and Kaldenhoff, R. (2006) Tobacco aquaporin NtAQP1 is involved in mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> *in vivo*. *Plant J.* 48, 427-439.
7. Tazoe, Y., von Caemmerer S., Estavillo, G. M., and Evans, J. R. (2011) Using tunable diode laser spectroscopy to measure carbon isotope discrimination and mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> diffusion dynamically at different CO<sub>2</sub> concentrations. *Plant Cell Environ.* 34, 580-591.

## Possible involvement of abscisic acid in regulation of mesophyll conductance

Yusuke Mizokami<sup>1,\*</sup>, Mikiko Kojima<sup>2</sup>, Hitoshi Sakakibara<sup>2</sup>,  
Ko Noguchi<sup>1</sup>, Ichiro Terashima<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Department of Biological Sciences, Graduate School of Science, The University of Tokyo

<sup>2</sup>Plant Productivity Systems Research Group, RIKEN Plant Science Center

解説特集

「植物とCO<sub>2</sub>」

Editor

寺島 一郎

(東京大学 大学院理学系研究科)

序文

寺島 一郎

(東京大学 大学院理学系研究科)

P. 9

高CO<sub>2</sub>環境とC<sub>3</sub>光合成の炭素と窒素の利用

牧野 周

(東北大学 大学院農学研究科 応用生命科学専攻)

P. 10 ~ 17

つくばみらいFACE実験によるイネの高CO<sub>2</sub>応答の検証

長谷川 利拡<sup>1</sup> 酒井 英光<sup>1</sup> 常田 岳志<sup>1</sup> 中村 浩史<sup>2</sup>  
白井 靖浩<sup>1</sup> 林 健太郎<sup>1</sup> 吉本 真由美<sup>1</sup> 福岡 峰彦<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> (独) 農業環境技術研究所, <sup>2</sup>太陽計器 (株) )

P. 18 ~ 23

高CO<sub>2</sub>環境に適したRubiscoの導入によるイネの光合成能力の改良

深山 浩

(神戸大学 大学院農学研究科)

P. 24 ~ 32

序文<sup>‡</sup>

東京大学 大学院理学系研究科

寺島 一郎\*

南極の氷床コアの分析により、過去40万年におよぶ大気CO<sub>2</sub>濃度の変化が明らかにされている。この間には氷河期と間氷期とが繰り返り、CO<sub>2</sub>濃度も氷河期には180 ppm程度、間氷期には280 ppm程度を繰り返してきた。現在は間氷期にあり、産業革命以前までの1万年間のCO<sub>2</sub>濃度はおよそ280 ppmで安定していた。ところが、産業革命以降、石炭や石油などの化石燃料の燃焼消費と、森林破壊にともなう焼き払いによって、大気中のCO<sub>2</sub>の濃度は急激に上昇しており、現在では400 ppmに到達しようとしている。

CO<sub>2</sub>は光合成の基質である。基質濃度が増えるのだから、光合成速度は上昇し成長速度も上昇するようにも思われる。しかし、植物を現在の2倍の大気CO<sub>2</sub>濃度下で栽培しても、成長は期待されるほど増加せず、光合成速度に至っては、通常CO<sub>2</sub>濃度で栽培した葉よりも低くなることさえある。植物がこのような応答を示すのは、植物が、何百世代にわたって一定だった280 ppmのCO<sub>2</sub>濃度に適応しており、この濃度にふさわしい光合成生産システムを持っているためであろう。一方、植物は現在のCO<sub>2</sub>レベルよりも高いCO<sub>2</sub>濃度を経験したこともある。シダ植物や裸子植物には、そのような高CO<sub>2</sub>濃度だった地質時代に適応していた痕跡があるかもしれない。いずれにせよ、地質時代のCO<sub>2</sub>濃度の変化は緩やかで、変異体が自然選択されるというプロセスで時代時代のCO<sub>2</sub>濃度への適応が十分可能だっただろう。しかし、現在のCO<sub>2</sub>濃度の上昇速度は極めて速く、植物が高CO<sub>2</sub>濃度に適応することは期待できない。人口増加にともなう食糧・燃料用バイオマスの増産や、CO<sub>2</sub>固定による大気CO<sub>2</sub>濃度上昇の緩和のためには、高CO<sub>2</sub>濃度下で効率よい光合成を行い成長する植物を創出しなければならない。このためには、まず、植物のCO<sub>2</sub>濃度への適応の全貌を明らかにする必要がある。

本特集は、このような意識で、「植物とCO<sub>2</sub>」と題して行った2012年6月2日光合成学会のシンポジウムを誌上再録したものである。東北大学大学院農学研究科の牧野周氏には、overviewを兼ねて、高CO<sub>2</sub>環境とC3植物の光合成について解説いただいた。講演内容は、ルビスコ量の制御からイネ多収品種の可能性にいたる広汎なもので、続く2講演のイントロダクションともなった。農業環境技術研究所の長谷川利拓氏は、岩手県雫石町および茨城県つくばみらい市で行われてきたイネFACE (Free air CO<sub>2</sub> enrichment) 実験のデータを紹介していただいた。高CO<sub>2</sub>条件下の増産の鍵がシンク活性であることが、明確なデータで示された。神戸大学大学院農学研究科の深山浩氏は、イネのルビスコを高CO<sub>2</sub>濃度に適したものに改変する戦略を議論し、イネのルビスコ小サブユニットをC4植物の小サブユニットと置き換えるということにより $k_{cat}$ を高めることに成功したことを報告された。深山氏の総説には、最新のルビスコの分子生物学の解説も含まれている。

種々の大型予算が整備されたこともあって、植物のCO<sub>2</sub>応答をテーマとする研究者が増えている。ここに掲載する総説は、基礎的な知見をバイアスなく紹介した大変優れたものである。是非ご一読願いたい。

<sup>‡</sup> 解説特集「植物とCO<sub>2</sub>」

\* 連絡先 E-mail: itera@biol.s.u-tokyo.ac.jp

## 高CO<sub>2</sub>環境とC3光合成の炭素と窒素の利用<sup>‡</sup>

東北大学 大学院農学研究科 応用生命科学専攻  
牧野 周\*

CO<sub>2</sub>の濃度上昇は、C3植物の光合成速度とバイオマス生産を増加させる。しかし、長期間の高CO<sub>2</sub>は、光合成の促進効果を減少させる。この現象は、光合成のダウンレギュレーションと呼ばれ、しばしば、植物体内に蓄積する炭水化物との関連に関心がもたれている。他方、多くの場合、高CO<sub>2</sub>での生育はRubisco量の減少を伴う。ただし、それは、高CO<sub>2</sub>環境での光合成低下の要因ではない。高CO<sub>2</sub>環境では窒素の欠乏も助長され、その葉の窒素含量の減少によって、Rubisco量の減少も説明されるものであった。しかしながら、葉における窒素の減少は、葉で特異的に見られる現象で、根などの他の器官の窒素分配は逆に増加していた。このことは、高CO<sub>2</sub>環境では、植物が個体レベルで窒素分配を調節することによって光合成を調節していることを意味していた。最後に、イネの高CO<sub>2</sub>環境での増収効果について考察した。

### 1. はじめに

産業革命以後人類の活動激化に伴い大気中のCO<sub>2</sub>濃度が急激に上昇している。この60万年ぐらいは、180から280 ppm (μl/l)の幅で変動していた大気CO<sub>2</sub>濃度が、産業革命後急激に増加し、2013年には400 ppmを越えようとしている。今世紀半の大気CO<sub>2</sub>濃度は、今後も現在のような人間活動を続けるならば700 ppmを越えると予想されている。国際的なコンセンサスでは470 ppm以下に抑えることを目標としているとされているが、現状ではきわめて達成困難な数値目標である。

CO<sub>2</sub>の濃度上昇は、短期的（秒から時間の単位）には植物の光合成速度を増加させる。特に、CO<sub>2</sub>濃縮機構を持たないC3植物でその効果は大きい。しかし、長期的（週から月の単位）には、初期の促進効果は失われ、抑制的に働く場合が多い。その現象を一般に高いCO<sub>2</sub>による光合成のダウンレギュレーションもしくは馴化と呼んでいる。しかしながら、その時の植物の応答は様ではない。基本的に同じシステムで成り立っているC3植物の光合成の装置が長期間異なるCO<sub>2</sub>環境にさらされると、どうしてさまざまな応答を示すのか？ここでは、CO<sub>2</sub>の濃度変化の影響が大きい高CO<sub>2</sub>環境への光合成の応答について、特に植物の炭素と窒素の利用戦略から述べてみたい。

### 2. CO<sub>2</sub>濃度変化に対する光合成の短期的な応答 炭酸ガスの葉内拡散とRubiscoのキネティックス

CO<sub>2</sub>ガスは、気孔を通して葉内に拡散し、細胞間隙、葉肉細胞の細胞壁、細胞膜、細胞質、葉緑体胞膜、そして葉緑体ストロマの順に拡散する。葉の内部へのCO<sub>2</sub>の取込みの度合いは、気孔の開閉の程度によって調節されている。CO<sub>2</sub>固定が行われる葉緑体ストロマでのCO<sub>2</sub>濃度がもっとも低くなるので、CO<sub>2</sub>の分圧差に応じて、外気からストロマに取り込まれることになる。一般に、植物は葉の内部のCO<sub>2</sub>分圧が下がると気孔を積極的に開き、逆にCO<sub>2</sub>分圧が上がると気孔を閉じる方向にある。光合成活性が高い葉では、とくに細胞間隙の空間に面した葉肉細胞の原形質膜に葉緑体が効率よくびっしり付着していることが観察されている<sup>1)</sup>。

ストロマまで拡散したCO<sub>2</sub>は、酵素Rubiscoによって固定される。このRubiscoは光合成のCO<sub>2</sub>固定のみならずO<sub>2</sub>をも基質として、光呼吸の最初の代謝産物であるホスホグリコール酸の生成反応も触媒する。この二つの反応は、Rubiscoの同一部位で互いに拮抗的に触媒され、二つの反応の活性比は、触媒部位でのCO<sub>2</sub>とO<sub>2</sub>の分圧比で決まる。さらに、両反応のK<sub>m</sub>値は、高等植物の場合、それぞれ現在の大気CO<sub>2</sub>分圧とO<sub>2</sub>分圧に近く、そのため、大気CO<sub>2</sub>の分圧変化は、

<sup>‡</sup> 解説特集「植物とCO<sub>2</sub>」

\* 連絡先 E-mail: amanemakino@m.tohoku.ac.jp

Rubiscoが触媒する二つの反応の速度に大きな影響を及ぼす。つまり、葉緑体のCO<sub>2</sub>分圧が下がるとCO<sub>2</sub>固定反応は抑制され、光呼吸側の反応速度が増加する。逆にCO<sub>2</sub>分圧が上がるとCO<sub>2</sub>固定反応が促進され、O<sub>2</sub>の取込み反応は阻害される。それらの結果として低CO<sub>2</sub>環境では光合成は抑えられ、高CO<sub>2</sub>環境では光合成は促進される。この時、Rubiscoは単純にCO<sub>2</sub>分圧とO<sub>2</sub>分圧のバランスのみで、カルボキシラーゼ反応とオキシゲナーゼ反応を触媒しているため、植物自身は光合成と光呼吸の分配比を調節していない。ちなみに、現在の大気分圧条件下での両反応の活性比は3:1から4:1である。そして、現在の大気CO<sub>2</sub>分圧からCO<sub>2</sub>分圧が低下した時の光合成の速度低下は、単純にこのRubiscoのキネティクスから見積られる値に等しくなる。一方、現在のCO<sub>2</sub>分圧からCO<sub>2</sub>が上昇した時の光合成速度の増加割合は、このRubiscoのキネティクスから見積られる上昇分より小さい。このことは、高CO<sub>2</sub>環境下では、酵素Rubisco以外の光合成の律速因子が関与することを意味している。

### CO<sub>2</sub>分圧変化と光合成の律速因子

CO<sub>2</sub>分圧変化に対する光合成CO<sub>2</sub>固定速度の応答は、オーストラリアのFarquharらのグループ<sup>2)</sup>によって理論的にモデル化され、後にSharkey<sup>3)</sup>によって一部改

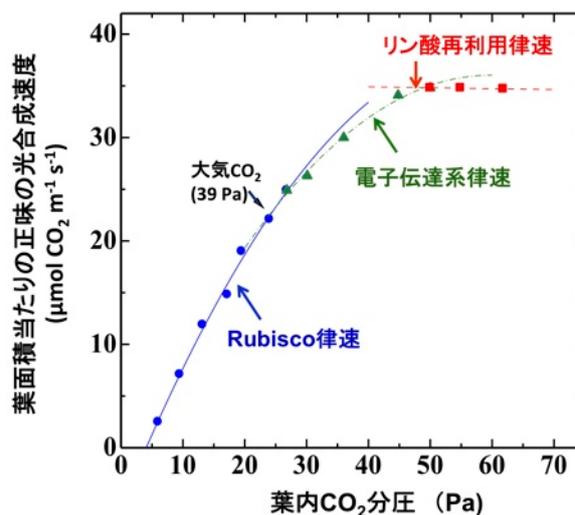


図1 葉内のCO<sub>2</sub>分圧の変化に対する光合成速度の応答のモデル

正味の光合成速度のCO<sub>2</sub>応答。測定条件は、光飽和、葉温25°C (文献16のイネの測定データから)。(●) Rubisco活性に律速されるCO<sub>2</sub>応答、(▲) 電子伝達活性により律速されるリブロースビスリン酸(RuBP)の再生産速度のCO<sub>2</sub>応答、および(■) デンプン・ショ糖合成に伴うリン酸の再利用に律速されるRuBPの再生産速度のCO<sub>2</sub>応答。

変された(図1)。彼らの理論によれば、光が十分照射されている時の光合成は、低CO<sub>2</sub>分圧下の条件では、葉内のCO<sub>2</sub>拡散の伝導度と酵素RubiscoのCO<sub>2</sub>固定能力によって律速されるが、大気CO<sub>2</sub>分圧を越えるような高CO<sub>2</sub>分圧下では光化学系電子伝達活性により律速される、とある。この高いCO<sub>2</sub>分圧下では、光合成速度そのものは電子伝達活性に律速されるので、CO<sub>2</sub>の受容体であるリブロースビスリン酸(RuBP)の再生産速度はCO<sub>2</sub>分圧が上昇してもほぼ一定となる。しかし、一定速度で供給されるRuBPをRubiscoがCO<sub>2</sub>分圧の増加分だけカルボキシラーゼ側に反応を触媒するので、CO<sub>2</sub>分圧が上がると、その分だけ光合成速度は増加する。そして、さらに、CO<sub>2</sub>分圧が上昇すると光合成速度は、葉緑体内のデンプン合成や細胞質でのショ糖合成に伴う無機リン

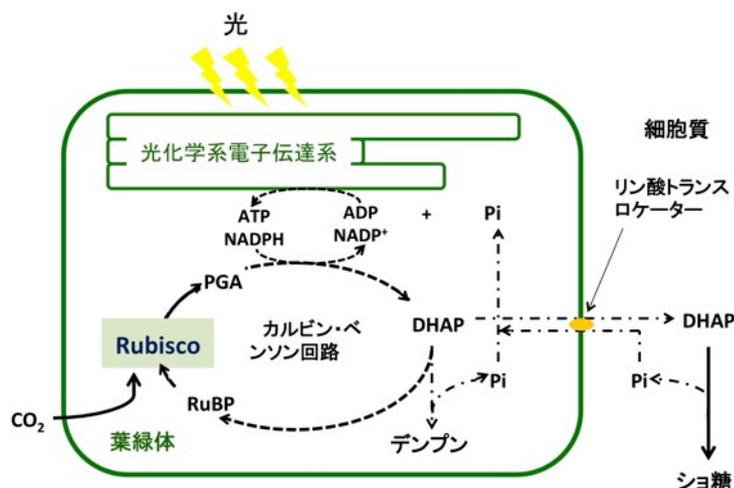


図2 C<sub>3</sub>光合成の律速因子間の概略図

CO<sub>2</sub>はRubiscoにより固定される。CO<sub>2</sub>の受容体はRuBP、初期産物はホスホグリセリン酸(PGA)である。RuBPの再生産速度は、電子伝達により生産されるATPのカルビン回路への供給速度によって決定されている。そのATP生産のためのリン酸源は光合成最終生産物であるデンプンとショ糖合成の際に脱リン酸されるものに由来する(リン酸の再利用)。ショ糖合成の経路において、ジヒドロキシアセトンリン酸(DHAP)とリン酸(Pi)は、葉緑体膜上のリン酸トランスロケーターを経て、同モル比で交換される。→はRubisco活性によって律速される反応を、- - →は電子伝達活性によって律速される反応を、- · - →はリン酸再利用活性によって律速される反応を示す。

酸の供給と葉緑体内でのその無機リン酸の再利用速度によって律速される。その無機リン酸の供給が、光合成全体の速度の律速要因となるので、この反応ではCO<sub>2</sub>やO<sub>2</sub>分圧には依存せず、結果として光合成は見かけ上CO<sub>2</sub>飽和の状態になると解釈されている。これらの光合成の各律速段階の関係を図2にまとめた。モデルにおける光合成のCO<sub>2</sub>に対する応答については、その後、数多くの検証実験が行われ、今日まで概ね矛盾のない結果が得られている。すなわち、低CO<sub>2</sub>分圧下の光合成速度は、Rubiscoの酵素反応としての能力によって律速され、そして、高CO<sub>2</sub>分圧下の光合成速度は、電子伝達活性、さらに高いCO<sub>2</sub>分圧下ではリン酸の再利用速度に律速され、Rubiscoの能力には律速されないことを意味する。そのため、現在のCO<sub>2</sub>分圧からCO<sub>2</sub>が上昇した時の光合成速度の増加割合は、Rubiscoのキネティクスから見積もられる上昇より小さいことになる。

低CO<sub>2</sub>分圧で、光が十分供給されている条件で、RubiscoのCO<sub>2</sub>固定反応が光合成の律速となっている時は、葉内の全量のRubiscoがほぼ100%活性化状態にあることは古くから知られている。しかし、高CO<sub>2</sub>分圧下では、Rubiscoが部分的な不活性化を起こす種と、依然、高CO<sub>2</sub>条件でも100%近いRubiscoが活性化状態を維持する種があることが報告された。部分的な不活性化を起こす種（インゲン、シロザ、トマトなど）では、先に述べたように高CO<sub>2</sub>分圧下では光合成の律速が電子伝達活性あるいは無機リン酸の供給速度に移ることにより、それらの能力に対し過剰となったRubiscoの能力アンバランスを解消するため、Rubisco活性が抑制される現象であると解釈された<sup>4)</sup>。しかし、その機構についてはわかっていない。高CO<sub>2</sub>分圧下では、ATP/ADP比が多少下がるので、Rubisco activaseの制御がRubiscoの活性を下げるとの解釈もあるが、ダイズ、タバコ、イネなどでは高CO<sub>2</sub>領域においても、80%以上のRubisco酵素は依然活性化状態にあることが報告された<sup>5)</sup>。しかし、このことは、それらの種では高CO<sub>2</sub>分圧条件においてもRubiscoによる光合成の律速性が強いことを意味するものではない。たとえば、イネの場合、Rubiscoのキネティクスから100 Paの高CO<sub>2</sub>分圧下で働き得るポテンシャルのRubisco活性を算出すると、その値は実測される光合成速度より常に1.5倍から2倍ほど大きい<sup>6)</sup>。このことは、高CO<sub>2</sub>分圧下のRubisco酵素の光合成に対する実

効割合が50%から70%ぐらいであることを意味し、その割合はインゲンなどの場合と変わらない。すなわち、高CO<sub>2</sub>環境下では、たとえRubiscoが高い活性化状態を維持している種でも、光合成全体のバランスから考えると明らかに過剰となっており、いわゆる、Rubisco余りの光合成になっていると結論される<sup>7)</sup>。

### 3. 長期間のCO<sub>2</sub>の環境変化と個葉光合成

植物が高CO<sub>2</sub>環境下で生育すると、バイオマス量は一般に増加する。しかし、高CO<sub>2</sub>下で促進される光合成の初期段階の応答は、日時の経過とともにその程度は減少し、ポテンシャルとしての光合成能力は低下する（光合成のダウンレギュレーションもしくは馴化）。このことは、植物が長期間高CO<sub>2</sub>環境にさらされると、光合成器官あるいはそれに関与する因子に、短期的な応答現象とは異なる変化が生じていることを示している。それは個体としての成長速度を上回る光合成が高CO<sub>2</sub>環境下で一時的に行われるため、光合成器官やそのまわりに光合成産物が蓄積し、それらが何らかのメカニズムによって光合成速度を減少させると議論されている。しかし、その一方で、長期間高CO<sub>2</sub>環境にさらされても一切光合成抑制を示さない植物も存在し、応答は必ずしも普遍化できない。ここでは、それらの議論を整理し、高CO<sub>2</sub>環境に対して、植物が示す多様な応答について考える。

#### 糖とデンプンの蓄積

高CO<sub>2</sub>環境下で生育した植物では、光合成産物である糖やデンプンなどの炭水化物が蓄積する。それゆえに、炭水化物の蓄積が高CO<sub>2</sub>下による光合成速度の促進を抑える要因であるとの考えが多くの研究者によって提唱された。糖の蓄積と光合成の制御に関しては、かつてはショ糖合成のフィードバック阻害が注目された<sup>8)</sup>。葉内に多量のショ糖が蓄積すると、ショ糖合成のフィードバック阻害が生じ、無機リン酸の再利用速度が低下し、それによって光合成が一時的に抑制されると言う考え方である（図1と2参照）。しかし、ショ糖合成のフィードバック阻害は、デンプン合成を促進し、その際のデンプン合成は光合成を抑制することなく進む<sup>9)</sup>。そのため、現在では無機リン酸の再利用の過程は長期高CO<sub>2</sub>処理による光合成抑制に関与する因子ではないと理解されている。

一方、多くの報告において、高CO<sub>2</sub>環境下では

Rubiscoタンパク量の減少が認められている。ヘキソースやショ糖などの糖蓄積とRubiscoの小サブユニットの遺伝子*RBCS*をはじめ、いくつかの光合成関連遺伝子の発現との関係が注目された。実際、いくつかの植物において、高CO<sub>2</sub>下で、それらのmRNAの発現量が減少していることも観察された<sup>10)</sup>。しかしながら、高CO<sub>2</sub>環境下で蓄積する糖と光合成タンパク質の減少やそれらのmRNA量の減少との間には、必ずしも定量的な相関関係が認められていない。そんな中、ヘキソキナーゼによるヘキソースのリン酸化が、光合成関連遺伝子の発現のセンサーとなって働いていることを指摘された<sup>11)</sup>。この報告を受けて、ショ糖分解によるヘキソースのリン酸化代謝が鍵となる光合成遺伝子発現を制御するモデルも提案された<sup>12)</sup>。しかしながら、このモデルも現在の段階では、まだ高CO<sub>2</sub>による光合成抑制を説明するものとはなっていない。光合成関連の遺伝子の多くが、葉の緑化を伴う展開過程で強く発現し、同時に光合成タンパク質が生成されているのに対して、糖の蓄積や糖代謝が活発になる時期はその時期に遅れて、葉はすでに完全展開し、光合成タンパク質がすでに十分合成された後になることが、糖代謝と光合成関連遺伝子発現との因果関係が単純ではないことを物語っている<sup>13)</sup>。

一方、デンプンの蓄積と光合成速度の低下との間には明確な相関関係が見られることが多い。しかし、その因果関係も解明されていない。原因としては、高CO<sub>2</sub>下で蓄積した巨大なデンプン粒が、葉緑体の膜構造を物理的に破壊している様子が観察されたり、グラナチラコイド膜の数を大きく減少させることも報告されている<sup>14)</sup>。また、葉緑体内でのCO<sub>2</sub>拡散を妨害する可能性も指摘されている<sup>15)</sup>。植物には光合成産物としてデンプンを優先的に蓄積する種と可溶性糖を優先的に蓄積する種が存在し、高CO<sub>2</sub>環境下では、後者に属する種でも、デンプンを蓄積する割合が高いことが見出されている<sup>16)</sup>。そして、デンプンを優先的に蓄積する種、たとえば、インゲン、ワタ、ダイズ、シロイヌナズナなどでは、高CO<sub>2</sub>下で比較的大きな光合成抑制が見られ、可溶性糖を優先的に蓄積するイネやコムギ等では、高CO<sub>2</sub>における光合成抑制は比較的小さいようでもある。両者の間には、蓄積するデンプン量の絶対値に大きな差があるので、その違いが理由のひとつかも知れない<sup>16)</sup>。

### Rubisco量の減少と葉の窒素含量の減少

多くの報告が、高CO<sub>2</sub>環境下において存在量が過剰となるRubisco量の減少や部分的な不活性化を指摘している。しかし、このRubisco量の減少や不活性化は、高CO<sub>2</sub>下における光合成ダウンレギュレーションの原因ではない。Rubiscoは高CO<sub>2</sub>下の光合成の律速因子ではなく、理論的には、高CO<sub>2</sub>下でのRubisco量の減少や不活性化は光合成低下にむすびつかないからである。事実、Rubisco量を特異的に減少させた*RBCS*アンチセンス植物では、高CO<sub>2</sub>では野生型と同等の生育を示している<sup>17)</sup>。したがって、もし、高CO<sub>2</sub>での光合成ダウンレギュレーションであるならば、高CO<sub>2</sub>下の光合成の律速因子である電子伝達活性やリン酸の再生産活性が減少するはずである。しかし、多くの報告からは、むしろ、逆の傾向を見出せる。つまり、高CO<sub>2</sub>におけるRubiscoの量や活性の減少は、クロロフィル量や電子伝達活性、または、葉の全窒素含量に対しても認められる場合が多い。すなわち、高CO<sub>2</sub>によるRubisco量の減少は、選択的なものであるということが出来る。しかし、重要な点は、Rubisco量の減少が認められる場合は常に葉の全窒素含量も減少しているという点である<sup>16)</sup>。

一般に、葉の窒素の供給量が減少すると、Rubisco量は他の光合成系タンパク質と比較しても特に大きく減少する。この現象は、C<sub>3</sub>植物にかなり普遍的に見られている。したがって、高CO<sub>2</sub>によるRubisco量の減少は、高CO<sub>2</sub>によるものなのか、高CO<sub>2</sub>により葉へ供給される窒素量が減少し、それに伴う2次的な結果であるのかを明かにしなければならない。Nakanoら<sup>5)</sup>は、イネを材料に、異なる窒素栄養条件下で、普通大気CO<sub>2</sub> (36 Pa) と高CO<sub>2</sub> (100 Pa) で栽培し、Rubisco量と葉の窒素含量との関係について調べた(図3:左パネル)。結果は、高CO<sub>2</sub>ではRubiscoの絶対量は確かに減少していたが、生育CO<sub>2</sub>分圧の違いに関係なく、葉の全窒素含量に占めるRubisco量の窒素割合は一定であった。すなわち、このことは、高CO<sub>2</sub>処理で認められたRubisco量の減少は、生育したCO<sub>2</sub>分圧の違いにかかわらず単純に葉身窒素含量の減少で説明ができることを意味している。同様の結果は、イギリスのTheobaldらのグループ<sup>18)</sup>によって、コムギにおいても認められた。そして、これらのイネとコムギの報告では、高CO<sub>2</sub>による光合成速度の減少も葉の窒素含量の減少で定量的に説明がつくことが明らか

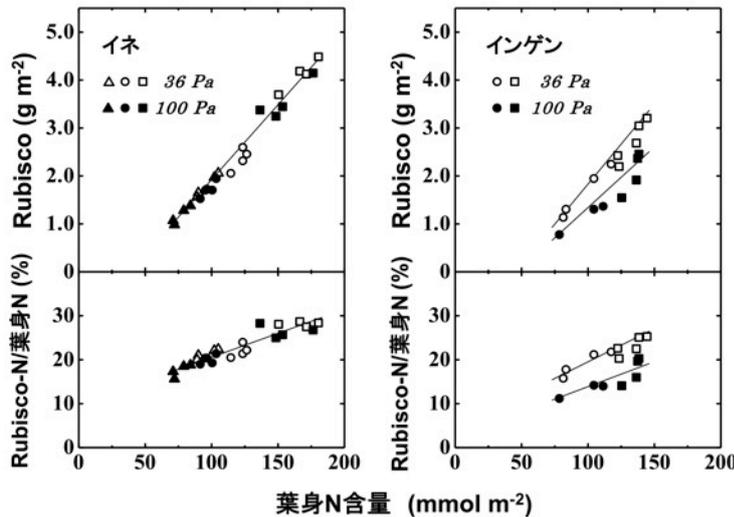


図3 36 Pa CO<sub>2</sub>と100 Pa CO<sub>2</sub>分圧下で生育したイネとインゲンの個葉の葉のRubisco量と窒素含量あたりのRubisco量の窒素割合と葉身全窒素含量の関係<sup>16)</sup>

イネは水耕栽培法により、異なる窒素濃度条件下、0.5 mM N (△、▲)、2.0 mM N (○、●) および8.0 mM N (□、■)で栽培され、インゲンは同じ環境条件で4.0 mM N (○、●) および8.0 mM N (□、■)で栽培された。それぞれの植物の最上位完全展開葉について調べた。

にされた。このように、イネやコムギなどでは、高CO<sub>2</sub>による光合成のダウンレギュレーションは、特定の酵素やタンパク質の減少や活性抑制といった生化学的な調節によるものではなく、単純に葉への窒素供給量の減少によるものであることが示された<sup>5,22)</sup>。

しかしながら、一方で、これらの現象は必ずしも普遍化できるものではなかった。Nakanoら<sup>19)</sup>は、インゲンを材料にイネの場合とまったく同じ実験を行ったところ、インゲンの場合は葉の窒素含量の減少に対して高CO<sub>2</sub>ではRubiscoの選択的な減少が認められた(図3:右パネル)。似た結果は、カナダのSageら<sup>4)</sup>によって、シロザやキャベツなどでも見出されている。これらの種ではいずれも高CO<sub>2</sub>条件下でRubiscoが部分的に不活性化することも認められている。しかし、その不活性化状態が長期間の高CO<sub>2</sub>処理によりRubisco量が減少しても回復しないことから、Sageら<sup>4)</sup>は高CO<sub>2</sub>環境下でのRubisco量の大きな減少は、植物が高CO<sub>2</sub>環境に積極的に馴化し、過剰に存在するRubiscoを選択的に減少させた応答ではないことを指摘した。

以上のように、個葉レベルで見出される植物の高CO<sub>2</sub>環境への応答は、CO<sub>2</sub>に対する直接的な応答というよりは、むしろ、蓄積する炭水化物あるいは減少する葉への窒素分配量による2次的な応答と考えるべ

きものであろう。そして、それらの応答は、植物の成長の戦略と密接に関係し、結果として、個葉レベルでは普遍化できないさまざまな応答として現れているのである。最後に、高CO<sub>2</sub>環境下におけるこの光合成器官の多様な応答を、植物の個体としての炭素と窒素の利用に結び付けて考察する。

#### 4. 高CO<sub>2</sub>環境下における個体の炭素と窒素の利用

高CO<sub>2</sub>による光合成のダウンレギュレーションは、個体の成長を上回る光合成産物が生産される時に生ずる現象であることはすでに述べた。しかし、たとえそのような条件でも、光合成器官とは別に光合成産物の貯蔵する器官を有しているような植物では、光合成のダウンレギュレーションが現れにくいケースがあることが報告された。ジャガイモ<sup>4)</sup>やハツカダイコン<sup>20)</sup>などの植物ではデンプン蓄積型の植物であるにもかかわらず、光合成のダウンレギュレーションは観察されなかった。これらの種においては、高CO<sub>2</sub>下では地下茎が著しく発達し、それが光合成の大きなシンクとなっているとされている。結果として、葉には炭水化物が溜まらず、光合成は抑制されないことが示された<sup>20)</sup>。また、イネやコムギなどでは、葉鞘が大きな光合成産物の蓄積器官となり、高CO<sub>2</sub>環境では、葉鞘に多くのデンプンを蓄積した。そして、光合成器官である葉における光合成産物の蓄積は比較的小さかった<sup>21,22)</sup>。そのため、葉の光合成のダウンレギュレーションも比較的小さいことが考えられる。それに対して、インゲン、コットン、ダイズなどでは、光合成器官である葉、しかもその葉緑体に多くのデンプンを蓄積してしまうので、結果として、大きな光合成の低下に差を生じている可能性が考えられる<sup>16)</sup>。

もうひとつ個体レベルでの応答で重要な点は、高CO<sub>2</sub>下では、多くの植物において、葉の窒素含量が減少するという点である。この現象は、バイオマスの増加に伴い体内窒素含量が相対的に希釈されることによるものではない。イネの例では、高CO<sub>2</sub>処理によりバイオマスは増加しても、葉面積は逆に減少する場合もあり、さらに、個体レベルで評価すると葉身

への窒素分配量は低下しているかわりに葉鞘や根への窒素分配量が逆に増加していることが認められた(図4)<sup>16,17,23)</sup>。これらのことは、イネは高CO<sub>2</sub>環境下では明らかに個体レベルでの植物の形と窒素分配を変えることにより、個体としての光合成の調節を行っていることを示唆する。

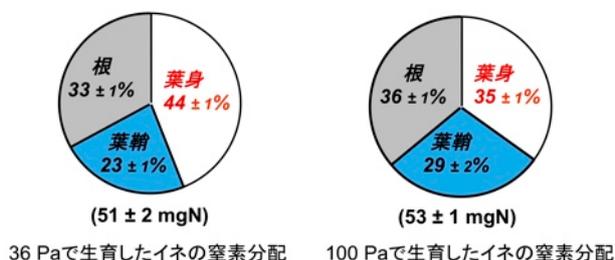


図4 36 Pa CO<sub>2</sub> と100 Pa CO<sub>2</sub>分圧下で70日間栽培されたイネの個体レベルでの器官別の体内窒素分配比<sup>16)</sup>  
イネは水耕栽培法により、70日間栽培された。カッコ内はその期間の総窒素吸収量(個体あたり)。

しかし、実は、これらの応答はイネにしぼってみても必ずしも一様ではない。生育ステージの違いにより異なる応答が見られる。幼植物段階での高CO<sub>2</sub>処理では、窒素の吸収が促進され、葉面積の減少や葉の窒素含量の低下は観察されず、分けつ数(茎数)は増加し、光合成のダウンレギュレーションは観測されない<sup>23)</sup>。イネに限らず、幼植物段階では、高CO<sub>2</sub>が光合成に促進的に働くことが、ダイズ、ワタ、トマトなどでも報告されている<sup>24,25)</sup>。

また、高CO<sub>2</sub>は葉の老化速度にも影響する。高CO<sub>2</sub>で植物のエイジングが先行し、葉の老化が促進されることが普遍的に報告されている<sup>26)</sup>。タバコでは見かけ上の光合成のダウンレギュレーションは、単純に葉の老化促進の結果であるとも報告された<sup>27)</sup>。しかしながら、糖やデンプンの蓄積が、生育CO<sub>2</sub>分圧とは関係なく、葉の老化を促進させる要因であることも明らかになっている<sup>28,29)</sup>。そして、逆にヘキソキナーゼ欠損シロイヌナズナの変異体では、葉の老化がCO<sub>2</sub>分圧に関係なく遅れる現象も確認された<sup>30)</sup>。これらの結果は、高CO<sub>2</sub>下で観察される光合成の応答は、実は、高CO<sub>2</sub>とは関係なく、植物の炭水化物の利用の結果、見られる現象であることを物語っている。

## 5. おわりに

植物は、積極的に高CO<sub>2</sub>環境に応答し、効率よく光合成を行う姿を見せていない。それは、逆に、高CO<sub>2</sub>環境が植物にとってストレス条件ではないことを示唆しているのかも知れない。生育CO<sub>2</sub>分圧を変えた選抜実験において、低CO<sub>2</sub>分圧は植物の形質発現に対して選択圧として働いたのに対して、高CO<sub>2</sub>分圧は選択圧になり得なかった報告もなされた<sup>31)</sup>。この結果は、植物には、高CO<sub>2</sub>環境に積極的に順化する必然性がなかったことを意味するものなのかも知れない。人間の活動激化がなければ、植物の世代をはるかに越えて、大気CO<sub>2</sub>濃度は安定していたはずなので、潜在能力としてCO<sub>2</sub>の濃度変化に対応するプログラムを持っていないのかも知れない。植物体内にCO<sub>2</sub>濃度を直接感知するセンサーは存在しないとされている。ここで述べてきたように、個葉レベルで認められるさまざまな応答は、植物の炭素と窒素の利用戦略と光合成器官の発達から解析することが鍵になりそうである。

長期間の高CO<sub>2</sub>環境が植物の光合成のダウンレギュレーションを引き起こすことがよく問題視される。しかしながら、何度も繰り返して述べるが、高CO<sub>2</sub>が植物にとってストレスを与える環境ではないので、決して光合成を抑制させる因子が直接働いている訳ではない。あくまで、個体成長の結果で現れてくる現象である。この20年近く、世界中の優秀な研究者によって、野外の開放系高CO<sub>2</sub>処理(FACE, free air CO<sub>2</sub> enrichment)実験がいろいろな植物を対象に行われてきた。いずれの結果も、高CO<sub>2</sub>は、植物のバイオマスを増産させ、作物ならば10から30%程度の増収が共通して観察されている<sup>32)</sup>。日本では、東北農業センターと農業環境研究所のグループが、イネを中心に岩手県雫石町とつくばみらい市でRice-FACE実験を行なっている。その結果も、10から20%の増収が認められ、特にシンク能が大きいとされる多収品種ほど、増収効果が大きいことがわかった<sup>33)</sup>。この点は非常に興味深い。近代品種の超多収性は、モミ数の増加やモミの大粒化などのシンク能改善で実現されてきたので、光合成に対して促進効果のある高CO<sub>2</sub>処理は、さらなる収量アップに効果的であったと考察される<sup>34)</sup>。今後は、高CO<sub>2</sub>環境を想定した新しい育種ターゲットを考えなくてはならないのかも知れない。

## 謝辞

本原稿の執筆の機会と内容に貴重なコメントをくださいました寺島一郎氏に感謝申し上げます。

Received March 4, 2013, Accepted March 9, 2013,  
Published April 30, 2013

## 参考文献

1. Terashima, I., Ishibashi, M., Ono, K., and Hikosaka, K. (1995) Three resistances to CO<sub>2</sub> diffusion: leaf-surface water, intercellular spaces and mesophyll cells, in *Photosynthesis from Light to Biosphere*, (Mathis, P. Ed.) pp. 537-547, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
2. Farquhar, G. D., von Caemmerer, S., and Berry, J. A. (1980) A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta* 149, 78-90.
3. Sharkey, T. D. (1985) Photosynthesis in intact leaves of C<sub>3</sub> plants: physics, physiology and rate limitations. *Bot. Rev.* 51, 53-105.
4. Sage, R. F., Sharkey, T. D., and Seemann, J. R. (1989) Acclimation of photosynthesis to elevated CO<sub>2</sub> in five C<sub>3</sub> species. *Plant Physiol.* 89, 590-596.
5. Nakano, H., Makino, A., and Mae, T. (1997) The effect of elevated partial pressures of CO<sub>2</sub> on the relationship between photosynthetic capacity and N content in rice leaves. *Plant Physiol.* 115, 191-198.
6. Makino, A., Shimada, T., Takumi, S., Kaneko, K., Matsuoka, M., Shimamoto, K., Nakano, H., Miyao-Tokutomi, M., Mae, T., and Yamamoto, N. (1997) Does decrease in ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase by antisense *RbcS* lead to a higher N-use efficiency of photosynthesis under conditions of saturating CO<sub>2</sub>, and light in rice plants? *Plant Physiol.* 114, 483-491.
7. Makino, A. (2003) Rubisco and nitrogen relationships in rice: Leaf photosynthesis and plant growth. *Soil Sci. Plant Nutr.* 49, 319-327.
8. Stitt, M., and Quick, W. P. (1989) Photosynthetic carbon partitioning: its regulation and possibilities for manipulation. *Physiol. Plant.* 77, 633-641.
9. Neuhanus, H. E., Kruckberg, A. L., Feil, R., and Stitt, M. (1989) Decreased-activity mutants of phosphoglucose-isomerase in the cytosol and chloroplast of *Clarkia xantiana*. *Planta* 178, 110-122.
10. Van Oosten, J. J., and Besford, R. T. (1996) Acclimation of photosynthesis to elevated CO<sub>2</sub> through feedback regulation of gene expression: Climate of opinion. *Photosynthesis Res.* 48, 353-365.
11. Jang, J.-C., Leon, P., Zhou, L., and Sheen, J. (1997) Hexokinase as a sugar sensor in higher plants. *Plant Cell* 9, 5-19.
12. Moore, B. D., Cheng, S. H., Sims, D., and Seeman, J. R. (1999) The biochemical and molecular basis for photosynthetic acclimation to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *Plant Cell Environ.* 22, 567-582.
13. Seneweera, S., Makino, A., Hirotsu, N., Norton, R., and Suzuki, Y. (2011) New insight into photosynthetic acclimation to elevated CO<sub>2</sub>: The role of leaf nitrogen and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase content in rice leaves. *Environ. Exp. Bot.* 71, 128-136.
14. Teng, M. N., Wang, J., Chen, T., Wu, X., Wang, Y., and Lin, J. (2006) Elevated CO<sub>2</sub> induces physiological, biochemical and structural changes in leaves of *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol.* 172, 92-103.
15. Nakano, H., Muramatsu, S., Makino, A., and Mae, T. (2000) Relationship between the suppression of photosynthesis and starch accumulation in the pod-removed bean. *Aust J. Plant Physiol.* 27, 167-173.
16. Makino, A., and Mae, T. (1999) Photosynthesis and plant growth at elevated levels of CO<sub>2</sub>. *Plant Cell Physiol.* 40, 999-1006.
17. Makino, A., Harada, M., Kaneko, K., Mae, T., Shimada, T., and Yamamoto, N. (2000) Whole-plant growth and N allocation in transgenic rice plants with decreased content of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase under different CO<sub>2</sub> partial pressures. *Aust. J. Plant Physiol.* 27, 1-12.
18. Theobald, J. C., Mitchell, R. A. C., Parry, M. A. J., and Lawlor, D. W. (1998) Estimating the excess investment in ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in leaves of spring wheat grown under elevated CO<sub>2</sub>. *Plant Physiol.* 118, 945-955.
19. Nakano, H., Makino, A., and Mae, T. (1998) The responses of Rubisco protein to long-term exposure to elevated CO<sub>2</sub> in rice and bean leaves. in *Photosynthesis: Mechanisms and Effects*, Vol. 5 (Garab, G. Ed.) pp. 3391-3394, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
20. Usuda, H., and Shimogawara, K. (1998) The effects of increased atmospheric carbon dioxide on growth, carbohydrates, and photosynthesis in radish, *Raphanus sativus*. *Plant Cell Physiol.* 39, 1-10.
21. Nakano, H., Makino, A., and Mae, T. (1995) Effects of panicle removal on the photosynthetic characteristics of the flag leaf of rice plants during the ripening stage. *Plant Cell Physiol.* 36, 653-659.
22. Makino, A., Sato, T., Nakano, H., and Mae, T. (1997) Leaf photosynthesis, plant growth and nitrogen allocation in rice under different irradiances. *Planta* 203, 390-398.
23. Makino, A., Harada, M., Sato, T., Nakano, H., and Mae, T. (1997) Growth and N allocation in rice plants under CO<sub>2</sub> enrichment. *Plant Physiol.* 115, 199-203.
24. Mauney, J. R., Fry, K. E., and Guinn, G. (1978) Relationship of photosynthetic rate to growth and fruiting of cotton, soybean, sorghum, and sunflower. *Crop Sci.* 18, 259-263.
25. Ho, L. C. (1977) Effects of CO<sub>2</sub> enrichment on the rates of photosynthesis and translocation of tomato leaves. *Ann. Appl. Biol.* 87, 191-200.

26. Ludewig, F., and Sonnewald, U. (2000) High CO<sub>2</sub>-mediated down-regulation of photosynthetic gene transcripts is caused by accelerated leaf senescence rather than sugar accumulation. *FEBS Lett.* 479, 19-24.
27. Miller, A., Tsai, C.-H., Hemphill, D., Endres, M., Rodermeil, S., and Spalding, M. (1997) Elevated CO<sub>2</sub> effects during leaf ontogeny (A new perspective on acclimation). *Plant Physiol.* 115, 1195-1200.
28. Parrot, D., Yang, L., Shama L., and Fisher, A. M. (2005) Senescence is accelerated, and several proteases are induced by carbon "feast" conditions in barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves. *Planta* 222, 989-1000.
29. Araya, T., Noguchi, K., and Terashima, I. (2006) Effects of carbohydrate accumulation on photosynthesis differ between sink and source leaves of *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Cell Physiol.* 47, 644-652.
30. Moore, B., Zhou, L., Rolland, F., Hall, Q., Cheng, W. H., Liu, Y. X., Hwang, I., Jones, T., and Sheen, J. (2003) Role of the Arabidopsis glucose sensor HXK1 in nutrient, light, and hormonal signaling. *Science* 300, 332-336.
31. Leakey, A. D. B., and Lau, J. A. (2012) Evolutionary context for understanding and manipulating plant responses to past, present and future atmospheric [CO<sub>2</sub>]. *Phil. Trans. R. Soc. B* 367, 613-629.
32. Long, S. P., Ainsworth, E. A., Leakey, A. D. B., Nosberger, J., and Ort, D.R. (2006) Food for thought: Lower-than-expected crop yield stimulation with rising CO<sub>2</sub> concentrations. *Science* 312, 1918-1921.
33. Hasegawa, T., Sakai, H., Tokida, T., Nakamura, H., Zhu, C., Usui, Y., Yoshimoto, M., Fukuoka, M., Wakatsuki, H., Katayanagi, N., Matsunami, T., Kaneta, Y., Sato, T., Takakai, F., Sameshima, R., Okada, M., Mae, T., and Makino, A. (2013) Rice cultivar responses to elevated CO<sub>2</sub> at two free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) sites in Japan. *Func. Plant Biol.* 40, 148-159.
34. Makino, A. (2011) Photosynthesis, grain yield and N utilization in rice and wheat. *Plant Physiol.* 155, 125-129.

### Carbon- and Nitrogen-Use of C3 photosynthesis under Conditions of Elevated [CO<sub>2</sub>]

Amane Makino\*

Graduate School of Agricultural Science, Tohoku University

つくばみらいFACE実験によるイネの高CO<sub>2</sub>応答の検証<sup>‡</sup>

1 (独) 農業環境技術研究所

<sup>2</sup>太陽計器 (株)長谷川 利拡<sup>1,\*</sup> 酒井 英光<sup>1</sup> 常田 岳志<sup>1</sup> 中村 浩史<sup>2</sup>  
白井 靖浩<sup>1</sup> 林 健太郎<sup>1</sup> 吉本 真由美<sup>1</sup> 福岡 峰彦<sup>1</sup>

今後予測される大気CO<sub>2</sub>濃度上昇が水稻生産に及ぼす影響を実際の水田で調べ、対応策を検討するための研究拠点として、茨城県に「つくばみらいFACE実験施設」を2009年に設置した。本解説では、岩手県雫石町で実施したイネFACE実験とつくばみらいFACEの結果から、高CO<sub>2</sub>によるイネの増収効果の変動要因を紹介した。雫石とつくばみらいで共通に用いた「あきたこまち」の収量は、FACE処理によって平均で13%増加したが、増収効果は冷害年を除くと、生育期間の平均気温が高くなるほど低下した。高CO<sub>2</sub>濃度による増収効果は、品種によっても異なり、つくばみらいFACEでは、増収率に3%から36%まで大きな違いがあった。ここで得られた結果は、温暖化影響の将来予測に反映させるとともに、高温・高CO<sub>2</sub>濃度環境に適合した新品種の開発に活用する。

## 1. はじめに

大気中のCO<sub>2</sub>濃度は、産業革命頃の約280 ppm から100 ppm 以上も上昇した。特に、1960年以降の増加は著しく、過去50年間に75 ppm 上昇し、数年後には400 ppm 台に到達することが確実視されている (<http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/global.html>)。さらに、今後、CO<sub>2</sub>排出削減に向けた取り組みがなされたとしても、大気CO<sub>2</sub>濃度は上昇を続け、今世紀半ばに470~570 ppm、今世紀末には540~970 ppm にも到達すると予測されている<sup>1)</sup>。

CO<sub>2</sub>濃度の上昇は、温暖化や水資源循環の変化といった地球規模での環境変動の原因になると同時に、それ自体が作物の光合成、水利用に影響する。また、今後予想される温度上昇や降水量・パターンの変化が作物に及ぼす影響も高CO<sub>2</sub>濃度（以下、高CO<sub>2</sub>）環境下で現れる。さらに、作物を含む植物の高CO<sub>2</sub>応答は、生態系の炭素循環にも大きく影響するため、気候変動と植生との相互作用においても中心的な役割を担う。

植物の高CO<sub>2</sub>応答については、主に温室や人工気象室などの閉鎖系で研究されてきたが、地球規模の気候変化に対する食料生産や炭素循環の応答を明らかにするためには、できる限り実際の圃場に近い条件で

明らかにする必要性が高まった。このような背景から、屋外で囲いのない条件で大気CO<sub>2</sub>濃度を高める開放系大気CO<sub>2</sub>増加 (Free air CO<sub>2</sub> enrichment、FACE) 実験が、1989年にアメリカ合衆国のアリゾナ州で畑作を対象として始まり、その後、様々な植物種に適用されるようになった（世界各地のFACEサイトについては、<http://www.niaes.affrc.go.jp/outline/face/globalface.html>を参照）。また、近年は、別々に実施された実験結果をまとめるメタ解析などの手法が応用されるようになり、「平均的な」高CO<sub>2</sub>応答の理解は、大きく進展した。

アジアの基幹作物であるイネを対象としたFACE実験は、1998年に岩手県雫石町（北緯39°）で純CO<sub>2</sub>ガスを放出するシステムとして開始したものが世界で最初である<sup>2)</sup>。その後、2001年には、雫石で開発したFACEシステムが中国江蘇省（北緯31°）に導入され、イネのCO<sub>2</sub>応答に関する知見が蓄積されてきた。しかし、気候変動の影響を予測し、温暖化に対応するための技術や、温暖化を緩和する技術を開発するためには、作物や農地の物質循環が気候変動に対してどのように応答するかを理解し、その影響が品種や栽培管理によってどの程度変動するかを明らかにすることが重要である。このような背景から、寒冷地のイネ

<sup>‡</sup> 解説特集「植物とCO<sub>2</sub>」

\* 連絡先 E-mail: thase@affrc.go.jp

単作地帯で実施してきた雫石FACEは2008年の実験を最後に終了し、2009年12月には、より温暖な地域で学際的な研究を展開するために、茨城県に「つくばみらいFACE実験施設」を新設した。本論文では、まずこれまでのFACE実験における収量応答を振り返った後、つくばみらいFACEで得られた最近の結果について紹介する。

## 2. これまでのFACE実験における増収効果

FACE実験システムは、八角形から円形に近い試験区（リングと呼ばれる）内のCO<sub>2</sub>濃度を外気より高めるものである。リングサイズは試験地によって様々であるが、通常リングの直径が8 m以上で、圃場単位で反復を設けたものが大規模FACEと呼ばれる。2012年現在、作物を対象とした大規模FACEは世界に6か所あり、いずれも今世紀半ばを想定した550 ~ 600 ppmのCO<sub>2</sub>濃度条件の影響を研究している<sup>3)</sup>。制御方法については、いくつかの方法が提案されてきた<sup>4,5)</sup>が、現在の作物FACEは、リング周辺に設置した放出チューブのうち風上側から純CO<sub>2</sub>を放出するものが主流で、リング中央のCO<sub>2</sub>濃度を設定濃度に保つよう自動制御する。

各地で実施されたFACE実験の結果は、メタ解析<sup>6)</sup>や総説において取り上げられている<sup>5)</sup>。CO<sub>2</sub>の濃度を外気よりも約200 ppm 高めると、C<sub>3</sub>植物の光合成は、30~40%程度促進され<sup>7)</sup>、乾物重、ひいては収量が増加することが報告されている。イネの場合、雫石、中国FACEの結果から、高CO<sub>2</sub>による増収は14%程度で、収量構成要素では主に穂数の増加が増収に大きく貢献していた<sup>8)</sup>。欧米で実施されたコムギ、オオムギ、ダイズ、テンサイなどのC<sub>3</sub>光合成回路を持つ主要作物を対象としたFACE実験でも、ほぼ10~20%程度の増収率が報告されている<sup>9-11)</sup>。C<sub>4</sub>光合成回路を持つトウモロコシやソルガムでは、土壌水分が十分にある場合にはFACEによる増収はほとんど認められなかった<sup>9,12)</sup>。また、C<sub>3</sub>植物でも、バレイショやワタのように、30%を超えるような大きな増収効果が認められるものがあるなど、高CO<sub>2</sub>応答には大きな種間差があることも知られている<sup>9)</sup>。

FACE実験の結果は、しばしば温室や人工気象室などの閉鎖系におけるCO<sub>2</sub>応答と比較され、FACEによる増収率は、閉鎖系における増収率よりも、小さい傾向にあることが指摘されている<sup>13,14)</sup>。しかし、

FACE実験ではCO<sub>2</sub>濃度の変動が自然条件のものよりも大きく、それによって高CO<sub>2</sub>の影響を過小評価しているとの指摘もある<sup>15)</sup>。このように、今のところ、将来の環境を模倣する完璧な実験系は存在しない。閉鎖系実験では、多くの品種の同時比較や、群落や生態系応答の調査は難しいが、CO<sub>2</sub>濃度、温度条件などを、高い精度で制御することができる。FACE実験は、環境制御精度では閉鎖系に劣る上に、気温の制御が難しいなどの問題はあるが、閉鎖系では扱えないような多数の品種の検定や群落応答、生態系応答を取り扱うことが可能である。今できることは、それぞれの実験系の利点をうまく活用して、定量性の高い予測や適応技術の開発につなげることである。また、異なる実験系の比較に加えて、気候条件の異なる地点、年次のFACE実験の結果の相違を詳細に解析することも、有効な手法と考えられる。新たに設置したつくばみらいFACEは、イネFACE実験の地点間比較においても、重要な貢献が期待される。

## 3. つくばみらいFACE実験拠点の概要

つくばみらいFACE実験拠点は、水田を対象としたFACE実験としては、1998年に開始した雫石FACE、2001年に開始した中国江蘇省FACEに続く3地点目の水田FACEとして、2009年12月に設置された。緯度としては、雫石FACE、中国FACEの中間に位置し、双方との比較が可能である。同地は小貝川の流域で、周辺には30 ha 以上の比較的均質な沖積土壌の水田が広がる<sup>16)</sup>。図1に示すように、0.5 ha 前後の水田（長辺100 m）4筆を借り上げ、それぞれに高CO<sub>2</sub>処理区と外気CO<sub>2</sub>区を設けた。各処理区（リング）の大きさは、多くの品種や栽培条件を検定できるよう、雫石町の直径12 m、面積120 m<sup>2</sup>対して、直径17 m、約240 m<sup>2</sup>に倍増した。実験は2010年の栽培シーズンから開始し、現在も継続中である。CO<sub>2</sub>制御方法は雫石と同様であるが、雫石FACEと同等あるいはそれ以上の制御精度を得ることができた<sup>17)</sup>。試験区内には、雫石FACE実験で用いた品種に加え、来歴や形態特性の異なる品種、水地温を約2°C高める水地温上昇区、窒素施肥水準の区などを設けて、CO<sub>2</sub>と各種要因の組み合わせがイネの成長、収量、品質などに及ぼす影響を研究している。

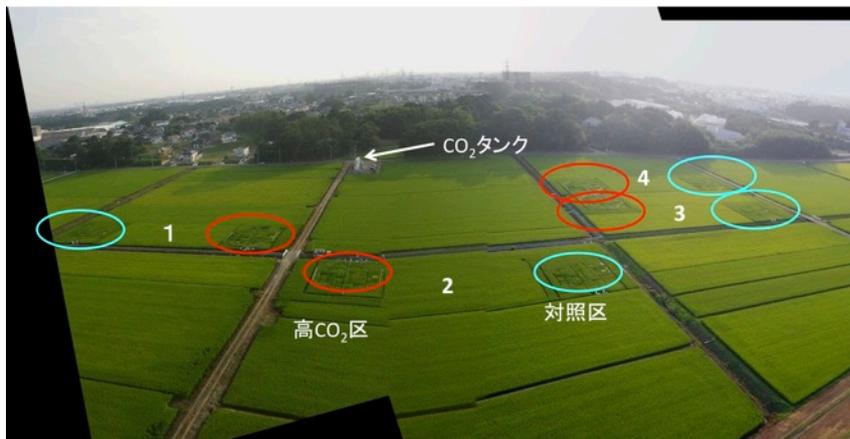


図1 つくばみらいFACE実験拠点4筆の水田において、それぞれ高CO<sub>2</sub>区(赤丸)と対照区(青丸)を配置。

#### 4. 雫石とつくばみらいにおける高CO<sub>2</sub>による増収効果

雫石における7年とつくばみらいにおける2年に共通に用いた品種「あきたこまち」の高CO<sub>2</sub>による増収効果を比較した<sup>16)</sup>。生育期間中の平均気温は、雫石で18.4~21.4°Cであったのに対し、つくばみらい市は24.2~25.2°Cで、幅広い温度条件で増収効果を比較できた。同一品種の高CO<sub>2</sub>応答を、複数のFACE地点で比較したのは、他の植物種を含めても例がない。対照区と高CO<sub>2</sub>区での平均収量はそれぞれ578 g m<sup>-2</sup>と654 g m<sup>-2</sup>で、13%の増収が認められた<sup>18)</sup>。

しかし、高CO<sub>2</sub>による収量への影響は、毎年の温度条件で異なり、最低気温を記録した冷害年次(雫石2003年、生育期間中の平均気温18.4°C)には認められず、その他の年次では、増収はするものの、その程度は高温になるとともに低下する傾向が認められた

(図2左)。高CO<sub>2</sub>による増収率を、地上部全重と収穫指数(全重に占める収量の重量割合)から解析すると、地上部全重の増加率と温度には有意な関係が見られず(図2中)、収穫指数は低温、高温条件でマイナスとなる傾向が認められた(図2右)。高CO<sub>2</sub>による光合成の促進は、高温条件で高まるものと考えられている<sup>19)</sup>。しかしながら、生育期間を通じた乾物生産においては、高CO<sub>2</sub>による影響は、高温条件で高まる傾向は認められなかった。一方、金ら<sup>18)</sup>、Matsui et al.<sup>20)</sup>は、チャンバー実験から、高温による不稔が高CO<sub>2</sub>条件で悪化し、収穫指数も低下することを報告した。最も高温であったつくばみらい2010年において、あきたこまちの出穂・開花期頃の最高気温は、不稔発生の閾値とされる34~35°C<sup>21)</sup>であった。これまでの報告どおり、高CO<sub>2</sub>によって気孔コンダクタンスは低下し、その結果群落温度はFACE区の方が

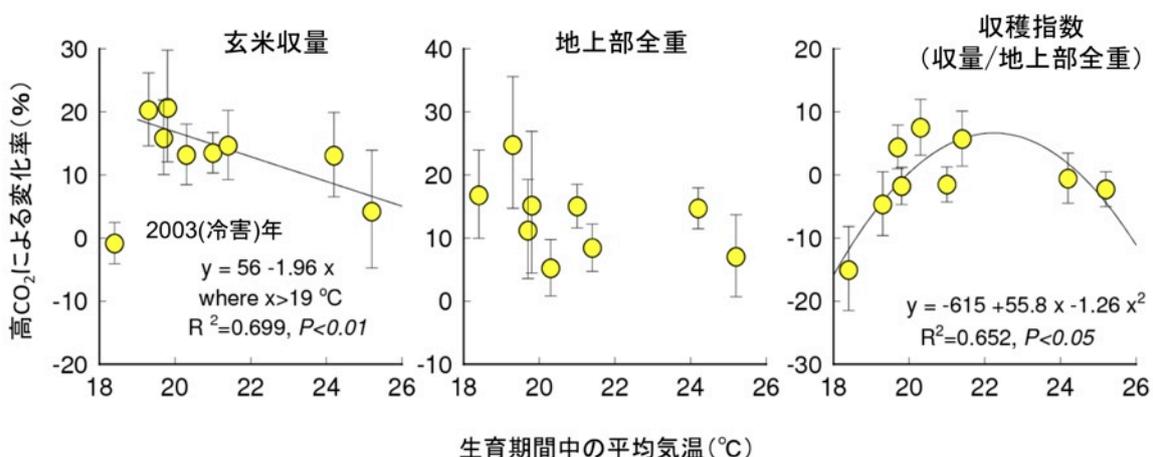


図2 FACE実験を実施した9年(雫石7年、つくばみらい2年)の生育期間中の平均気温と、共通品種として用いた「あきたこまち」の玄米収量(左)、地上部全重(中)、収穫指数(収量/地上部全重)(右)との関係

Haegawa et al.<sup>16)</sup>から。縦棒は平均値の標準誤差。1998-2000年のデータはKim et al.<sup>23)</sup>、2003および2004年のデータはShimono et al.<sup>24)</sup>から。

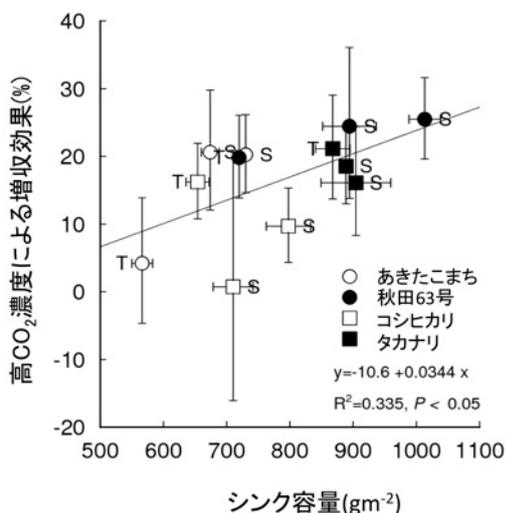


図3 高CO<sub>2</sub>による玄米収量の変化率と品種のシンク容量の関係

雫石（2007、2008年）、つくばみらい（2010年）の結果。Hasegawa et al.<sup>16)</sup>から。縦棒は平均値の標準誤差。ただし、シンク容量は水田面積当たりの粒数と成熟時の玄米1粒重の積で、全粒が登熟した場合の潜在収量を示す。ここで示したシンク容量は、各品種、各年次の高CO<sub>2</sub>区と対照区の平均値。シンボル脇のアルファベットは試験地を示す（S—雫石、T—つくばみらい）。

高まった。実際、2010年のあきたこまち稔実率は、FACE区において対照区よりも低い傾向にあり、そのことが収穫指数の応答にも影響したものと考えられる。異なる温度条件下での高CO<sub>2</sub>による増収効果については、さらなる検証が必要であるが、9年間のあきたこまちの応答からすると、温暖化した場合には、高CO<sub>2</sub>濃度による増収効果が期待どおりに発揮されず、予測よりも低くなる可能性が示唆された。

### 5. FACEによる増収効果の品種間差異

あきたこまちに加え、形態特性の異なる3品種を2地点のFACE実験で比較した（試験年、2007、2008、2010年）。高CO<sub>2</sub>による増収率は品種間でも有意に異なった。また、いずれの地点でも、粒（もみ）数の多い「タカナリ」と、粒の大きい「秋田63号」で増収率が高い傾向にあった。これらの特性は、品種の潜在的な収量を示すシンク容量（すべての粒が完全に充実した場合に想定される収量で、全粒数と1粒重の積で表される）を高める性質である。実際、シンク容量が大きい品種の場合に、高CO<sub>2</sub>による増収率も高いことが示された（図3）。

つくばみらいでのFACE実験では、さらに多くの品種を用いて高CO<sub>2</sub>の影響を調査した。その結果、高CO<sub>2</sub>濃度による各品種の増収率には、3～36%の広い範囲で変動することがわかった。高CO<sub>2</sub>応答の品種間差異について、収量構成要素による重回帰分析を行ったところ、穂数、一穂粒数など、シンク容量に関する構成要素が重要であったが、それらに加えて、登熟の良否が関わる登熟歩合の向上も、増収効果を高めた重要な要素であることがわかった（図4）。これらは、高CO<sub>2</sub>による増収効果を遺伝的に高める際に重要な知見である。一方、乾物生産の高CO<sub>2</sub>応答における品種間差異は、収量ほどは大きくなかったことから、ここで認められた品種間差異は、主に大きなシンクを確保し、そこに十分な光合成産物を供給することで得られたものと考えられる。乾物生産の高CO<sub>2</sub>応答を向上させて増収を図るためには、ソース機能の遺伝的変異に関する研究も重要になるものと考えられる。

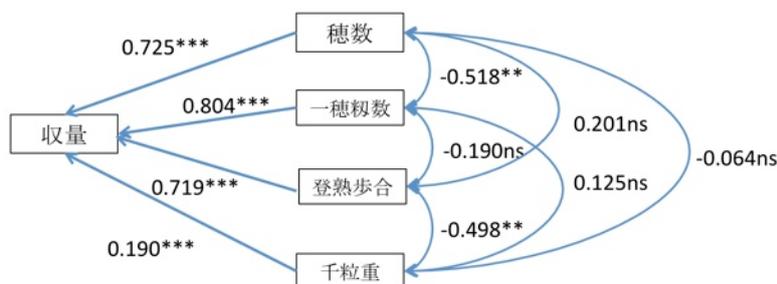


図4 つくばみらいFACEにおける8品種の高CO<sub>2</sub>による増収効果の品種間差異に及ぼした収量構成要素の影響<sup>16)</sup>

片矢印に添えられた数値は各収量構成要素が高CO<sub>2</sub>による収量増加に及ぼした影響の標準化重回帰係数。収量構成要素間の両矢印に添えられた数値は相関係数。\*\*\* および\*\* は、それぞれ回帰係数あるいは相関係数が、0.1、1% の水準で有意であることを、nsは有意でないことを示す。

### 6. 今後の展望

FAO（国際連合食糧農業機関）の報告では、増加し続ける世界の人口を養うため、2050年までに主要作物の生産量を、現在よりも70%程度増加させることが必要とされる<sup>22)</sup>。農地面積の拡大には制約もあることから、これを気候変動条件下で達成するためには、気候変動が作物生産に及ぼす影響のメカニズムを理解し、新たな品種や栽培技術の開発が不可欠である。FACE実験は、そのための

実証的研究手法として重要な役割を果たすことが期待されるが、現在、農作物を対象としたFACE実験は、世界で6か所のみ（特にイネでは2か所のみ）で、日本で実施した2地点のFACE実験の結果は、世界的にも貴重なデータと考えられる。今後、さらに世界のFACE研究者の連携を深めて、地点や作物種を超えた横断的解析を進め、収量予測モデルの予測精度の向上、高CO<sub>2</sub>環境に適応した品種の開発に役立てたい。

FACEでは、作物のCO<sub>2</sub>応答とともに、土壌-作物系の物質循環に及ぼす気候変動の影響も重要な研究対象である。気候変動下での炭素動態は、農業の気候変動緩和効果を知る上で最も重要な要素であるが、炭素の循環速度は窒素動態が密接な関連を持つ。本稿では十分に紹介できなかったが、つくばみらいにおいては、炭素に加えて窒素の動態にも着目した研究を展開している。さらに、これらの変化をつかさどる土壌中の微生物の変化を対象とした研究にも着手している。高CO<sub>2</sub>は、直接的には光合成・蒸散という気孔を介したガス交換に影響するが、その影響は食料生産や物質循環にかかわる様々なプロセスに波及する。つくばみらいFACEでは、作物学、農業気象学、大気環境科学、土壌学、微生物学などの学際的な研究チームで、気候変動に対する農耕地の応答の仕組みを解明し、気候変動への適応・緩和技術を検証する試みを継続する予定である。

Received March 18 2013, Accepted March 25, 2013,  
Published April 30, 2013

## 参考文献

1. Fisher, B., Nakicenovic, N., Alfsen, K., Corfee Morlot, J., De la Chesnaye, F., Hourcade, J.-C., Jiang, K., Kainuma, M., LaRovere, E., Matysek, A., Rana, A., Riahi, K., Richels, R., Rose, S., Van Vuuren, D., and Warren, R. (2007) Issues related to mitigation in the long term context. in *Climate Change 2007: Mitigation. Contribution of Working Group III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Metz, B., Davidson, O. R., Bosch, P. R., Dave, R., and Meyer, L. A. Eds.) pp. 169-250, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
2. 小林和彦 (2001) FACE (開放系大気CO<sub>2</sub>増加) 実験. 日作紀 70, 1-16
3. Meehl, G. A., Stocker, T. F., Collins, W. D., Friedlingstein, P., Gaye, A. T., Gregory, J. M., Kitoh, A., Knutti, R., Murphy, J. M., Noda, A., Raper, S. C. B., Watterson, I. G., A.J., W., and Zhao, Z.-C. (2007) Global Climate Projections. in *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K. B., Tignor, M., and Miller, H. L., Eds.), pp. 747-845, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
4. Ainsworth, E. A., Beier, C., Calfapietra, C., Ceulemans, R., Durand-Tardif, M., Farquhar, G. D., Godbold, D. L., Hendrey, G. R., Hickler, T., Kaduk, J., Karnosky, D. F., Kimball, B. A., Körner, C., Koornneef, M., Lafarge, T., Leakey, A. D. B., Lewin, K. F., Long, S. P., Manderscheid, R., McNeil, D. L., Mies, T. a, Miglietta, F., Morgan, J. a, Nagy, J., Norby, R. J., Norton, R. M., Percy, K. E., Rogers, A., Soussana, J.-F., Stitt, M., Weigel, H.-J., and White, J. W. (2008) Next generation of elevated [CO<sub>2</sub>] experiments with crops: a critical investment for feeding the future world. *Plant Cell Environ.* 31, 1317-1324.
5. Leakey, A. D. B., Ainsworth, E. a, Bernacchi, C. J., Rogers, A., Long, S. P., and Ort, D. R. (2009) Elevated CO<sub>2</sub> effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. *J. Exp. Bot.* 60, 2859-2876.
6. Long, S. P., Ainsworth, E. a, Rogers, A., and Ort, D. R. (2004) Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *Ann. Rev. Plant Biol.* 55, 591-628.
7. Ainsworth, E. A., and Rogers, A. (2007) The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO<sub>2</sub>]: mechanisms and environmental interactions. *Plant Cell Environ.* 30, 258-270.
8. Hasegawa, T., Shimono, H., Yang, L., Kim, H. Y., Kobayashi, T., Sakai, H., Yoshimoto, M., Loefflering, M., Ishiguro, K., Wang, Y., Zhu, J., Kobayashi, K., and Okada, M. (2007) Response of rice to increasing CO<sub>2</sub> and temperature : recent findings from large-scale free-air CO<sub>2</sub> enrichment ( FACE ) experiments. in *Science, Technology, and Trade for Peace and Prosperity* (Aggarwal, P. K., Ladha, J. K., Singh, R. K., Devalumar, C., and Hardy, B. Eds.) pp. 439-447, Macmillan India, Ltd., Los Banos, Philippines and New Delhi, India.
9. Kimball, B., Kobayashi, K., and Bindi, M. (2002) Responses of agricultural crops to free-air CO<sub>2</sub> enrichment. *Adv. Agron.* 77, 293-368.
10. Morgan, P. B., Bollero, G. A., Nelson, R. L., Dohleman, F. G., and Long, S. P. (2005) Smaller than predicted increase in aboveground net primary production and yield of field-grown soybean under fully open-air [CO<sub>2</sub>] elevation. *Global Change Biol.* 11, 1856-1865.
11. Weigel, H. -J., and Manderscheid, R. (2012) Crop growth responses to free air CO<sub>2</sub> enrichment and

- nitrogen fertilization: Rotating barley, ryegrass, sugar beet and wheat. *Eur. J. Agron.* 43, 97-107.
12. Leakey, A. D. B., Uribelarrea, M., Ainsworth, E. A., Naidu, S. L., Rogers, A., Ort, D. R., and Long, S. P. (2006) Photosynthesis, productivity, and yield of maize are not affected by open-air elevation of CO<sub>2</sub> concentration in the absence of drought. *Plant Physiol.* 140, 779-790.
  13. Long, S. P., Ainsworth, E. A., Leakey, A. D. B., Nosberger, J., and Ort, D. R. (2006) Food for thought: lower than expected crop yield stimulation with rising CO<sub>2</sub> concentrations. *Science* 312, 1918-1921.
  14. Ainsworth, E. A. (2008) Rice production in a changing climate: a meta-analysis of responses to elevated carbon dioxide and elevated ozone concentration. *Global Change Biol.* 14, 1642-1650.
  15. Bunce, J. A. (2012) Responses of cotton and wheat photosynthesis and growth to cyclic variation in carbon dioxide concentration. *Photosynthetica* 50, 395-400.
  16. Hasegawa, T., Sakai, H., Tokida, T., Nakamura, H., Zhu, C., Usui, Y., Yoshimoto, M., Fukuoka, M., Wakatsuki, H., Katayanagi, N., Matsunami, T., Kaneta, Y., Sato, T., Takakai, F., Sameshima, R., Okada, M., Mae, T., and Makino, A. (2013) Rice cultivar responses to elevated CO<sub>2</sub> at two free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) sites in Japan. *Function. Plant Biol.* 40, 148-159.
  17. Nakamura, H., Tokida, T., Yoshimoto, M., Sakai, H., Fukuoka, M., and Hasegawa, T. (2012) Performance of the enlarged Rice-FACE system using pure CO<sub>2</sub> installed in Tsukuba, Japan. *J. Agric. Meteorol.* 68, 15-23.
  18. 金漢龍, 堀江武, 中川博視, 和田晋征 (1996) 高温・高CO<sub>2</sub>濃度環境が水稻の生育・収量に及ぼす影響 第2報 収量および収量構成要素について. 日作紀 65, 644-651.
  19. Long, S. P. (1991) Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations: Has its importance been underestimated? *Plant Cell Environ.* 14, 729-739.
  20. Matsui, T., Namuco, O. S., Ziska, L. H., and Horie, T. (1997) Effects of high temperature and CO<sub>2</sub> concentration on spikelet sterility in indica rice. *Field Crops Res.* 51, 213-219.
  21. Satake, T., and Yoshida, S. (1978) High temperature-induced sterility in indica rices at flowering. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 47, 6-17.
  22. Bruinsma, J. (2009) The resource outlook to 2050. By how much do land, water use and crop yields need to increase by 2050? in *Technical papers from the Expert Meeting on "How to Feed the World in 2050"* pp. 1-33, Rome, 12-13 October 2009.
  23. Kim, H. Y., Lieffering, M., Kobayashi, K., Okada, M., Mitchell, M. W., and Gumpertz, M. (2003) Effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment and nitrogen supply on the yield of temperate paddy rice crops. *Field Crops Res.* 83, 261-270
  24. Shimono, H., Okada, M., Yamakawa, Y., Nakamura, H., Kobayashi, K., and Hasegawa, T. (2008) Rice yield enhancement by elevated CO<sub>2</sub> is reduced in cool weather. *Global Change Biol.* 14, 276-284.

## Testing the Response of Rice to Elevated [CO<sub>2</sub>] at the Tsukuba FACE Facility

Toshihiro Hasegawa<sup>1,\*</sup>, Hidemitsu Sakai<sup>1</sup>, Takeshi Tokida<sup>1</sup>, Hirofumi Nakamura<sup>2</sup>  
 Kentaro Hayashi<sup>1</sup>, Yasuhiro Usui<sup>1</sup>, Mayumi Yoshimoto<sup>1</sup>, Minehiko Fukuoka<sup>1</sup>

<sup>1</sup>National Institute for Agro-Environmental Sciences

<sup>2</sup>Taiyokeiki Co. Ltd.

## 高CO<sub>2</sub>環境に適したRubiscoの導入によるイネの光合成能力の改良<sup>‡</sup>

神戸大学 大学院農学研究科  
深山 浩\*

C<sub>3</sub>植物における光合成速度はCO<sub>2</sub>固定反応を触媒するRubiscoによって主に律速されていると考えられる。Rubiscoは光呼吸の原因となるオキシゲナーゼ反応も触媒するという欠点を持つことから、C<sub>3</sub>植物のRubiscoは触媒速度よりもCO<sub>2</sub>に対する特異性を高めることを優先して進化してきた。そのために触媒速度が低く、C<sub>3</sub>植物は多量の窒素をこの1つの酵素に投資し窒素利用効率を低下させている。しかし現在大気CO<sub>2</sub>濃度は上昇しており、将来的な高CO<sub>2</sub>環境下では光呼吸はおのずと抑制されると予想される。よって、今後はCO<sub>2</sub>に対する特異性よりも触媒速度の高いRubiscoを持つ方が有利な状況となる。本稿では、我々が進めているC<sub>4</sub>植物ソルガムの高活性型RubiscoをC<sub>3</sub>植物のイネに導入する試みを紹介するとともに、最近のRubiscoエンジニアリングに関する研究の現状について解説する。

### 1. はじめに

三大作物の一つであるイネは、主食として世界で最も消費されている作物であるとともに、単子葉植物におけるモデル植物でもある。イネの生産を世界的に見ると、現在においても供給が需要を上回っておらず、今後イネを主食とするアジア、アフリカでの人口増加が予想されることから、さらに需要は増加すると考えられる。作物の飛躍的な増産を達成するには、これまでに目立った成功例のない葉面積ベースでの光合成能力の改良のようなブレークスルーが不可欠である。しかしながら、光合成能力は様々な要因によって決まる量的形質であり、どこを改変すれば良いのかが不明確であった。そこで、現在の地球上で起こっているCO<sub>2</sub>濃度の上昇を考えると、ターゲットを絞り込むことが可能である。

イネ、ムギ類、ダイズなど主要な作物の多くは、その光合成様式からC<sub>3</sub>植物に分類される。リブローズ-1,5-ビスリン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ (Rubisco) は光合成におけるCO<sub>2</sub>固定反応を触媒する酵素であり、触媒速度が著しく低いこと、CO<sub>2</sub>だけでなくO<sub>2</sub>との反応も触媒して光呼吸を引き起こすことから、C<sub>3</sub>植物における光合成の主な律速要因となっている<sup>1,2)</sup>。そのためC<sub>3</sub>植物では多量の窒素(緑葉の全窒素の15-35%)をRubiscoに投資している<sup>3,4)</sup>。

しかしRubiscoが常に光合成を律速するわけではなく、光合成の律速因子はCO<sub>2</sub>濃度によって変化する。C<sub>3</sub>植物の光合成速度のモデルから<sup>5)</sup>、低CO<sub>2</sub>から現在の大気条件ではRubiscoが主に光合成を律速するが、CO<sub>2</sub>濃度が高まるにつれてRubiscoではなく、代わりにRubiscoの基質であるリブローズ-1,5-ビスリン酸 (RuBP) の再生速度が光合成を律速ようになる。よって、将来的に訪れる高CO<sub>2</sub>環境における光合成能力を改良するには、RuBP再生能力を強化してRubisco含量を減少させることが有効と考えられる。しかし、RuBP再生能力はカルビンサイクルのRuBP再生系に働く酵素群や電子伝達系によって決まる複雑な過程であり、特定のターゲットを決めて遺伝子工学的に改変することは難しいと思われる。これまでにカルビンサイクルを構成する酵素であるセドヘプテロース-1,7-ビスリン酸ホスファターゼやフルクトース-1,6-ビスリン酸アルドラーゼを高発現させることによりRuBP再生能力を強化し、タバコの光合成能力を高めた例はあるが<sup>6,7)</sup>、他の植物種において同様の効果があるかは不明である。一方Rubisco含量の減少に関しては、アンチセンス法でRubisco含量を減少させたイネで高CO<sub>2</sub>条件における窒素当たりの光合成速度が増加することが報告されている<sup>8)</sup>。この場合、減少したRubisco分の窒素が他の光合成関連酵素に分配さ

<sup>‡</sup> 解説特集「植物とCO<sub>2</sub>」

\* 連絡先 E-mail: fukayama@people.kobe-u.ac.jp

れ、RuBP再生能力が高まったために窒素利用効率が改善されたと考えられる。この戦略は比較的簡単であるが理に適っており、多くの植物種に適用可能と思われる。さらにCO<sub>2</sub>濃度が高い条件でRubiscoを働かせるC<sub>4</sub>植物を考えると、C<sub>4</sub>植物は多くの種において触媒速度の高いRubiscoを持ち、Rubiscoに投資する窒素を減少させて窒素利用効率を高めている<sup>9,10)</sup>。これと同じこと、つまりイネのようなC<sub>3</sub>植物に高活性型Rubiscoを導入するとともにRubisco含量を減少させれば、将来的な高CO<sub>2</sub>環境で有利に光合成を行う植物を作出できると考えられる。

本稿では、最近我々が進めているC<sub>4</sub>植物ソルガムの高活性型Rubiscoをイネに導入する試みについて紹介する。またそれに関連して、Rubiscoの酵素特性の種間差、Rubiscoの生合成と活性化、酵素特性の決定におけるRubisco小サブユニット (RbcS) の重要性、植物Rubiscoの触媒能力の改良に関する研究例について解説する。

## 2. Rubiscoの酵素特性の種間差とイネの光合成改良に適したRubiscoの探索

生物界に存在するRubiscoはアミノ酸配列、サブユニット構造、触媒機能により大きく4種類 (Form I - IV) に分類することができる<sup>11)</sup>。Form I のRubiscoは8個の大サブユニット (RbcL) と8個のRbcSから構成されるヘテロ16量体 (L<sub>8</sub>S<sub>8</sub>) であり、プロテオバクテリア、シアノバクテリア、真核藻類、高等植物に広く分布している。それに対して、異なる種のプロテオバクテリア、渦鞭毛藻類はRbcSを持たずRbcLの2量体を基本単位として構成されるForm II のRubiscoを持つ。この他に、*Pyrococcus horikoshii*や*Archaeoglobus fulgidus*などの古細菌に存在するForm III のRubiscoも2個のRbcLで構成されるホモ2量体で機能するものが多いが、Form II のRubisco とのアミノ酸配列の相同性は低い<sup>12)</sup>。Form III のRubiscoでは、*Thermococcus kodakaraensis*のように5つの2量体RbcLで構成されるホモ10量体のRubiscoを持つ種も存在する<sup>13)</sup>。さらに古細菌、真正細菌においてRubisco活性を持たないRubisco-like Protein (Form IV) が同定されている<sup>14)</sup>。酵素特性に関してはForm II のRubiscoは触媒速度が高くCO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>特異性 ( $V_cK_o/V_oK_c$ ;  $V_c$ はカルボキシラーゼ反応の最大速度、 $V_o$ はオキシゲナーゼ反応の最大速度、 $K_c$ はカルボキシラーゼ反応のミカエリス定数、 $K_o$ は

オキシゲナーゼ反応のミカエリス定数。この値が高いほどCO<sub>2</sub>に対する触媒反応の特異性が高い) が低い、Form III のRubiscoはCO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>特異性が低い、Form I のRubiscoはCO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>特異性が高いものが多いといった特徴がある<sup>11)</sup>。しかしForm I のRubisco の中でもRubiscoの酵素特性の種間差はそれなりに大きく、CO<sub>2</sub>濃縮回路を持つシアノバクテリア、クラミドモナスなどの藻類は、触媒速度が高くCO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>特異性が低いRubiscoを持っている。一方、*Galdieria sulphuraria*や*Griffithsia monilis*などの紅藻類はCO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>特異性が非常に高いRubiscoを有している<sup>15)</sup>。

Form I のRubiscoについては高等植物内に限定してもRubiscoの酵素特性に種間差がある。C<sub>3</sub>植物においては固定した炭素の約30%が光呼吸によって失われると見積もられている。そのため、C<sub>3</sub>植物のRubiscoは光呼吸を抑制するためにCO<sub>2</sub>に対する反応の特異性を高めるように進化してきたと考えられる。一方、CO<sub>2</sub>濃縮回路を持つC<sub>4</sub>植物、RubiscoのCO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>特異性と液相中の[CO<sub>2</sub>]/[O<sub>2</sub>]が高くなる低温に適應したC<sub>3</sub>植物は、触媒速度の高いRubiscoを持つことが知られている<sup>16,17)</sup>。これらの植物が持つ高活性型RubiscoはC<sub>3</sub>植物の光合成の改良に有効と考えられる。一方、Rubiscoにおける触媒速度とCO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>特異性との間にはトレードオフの関係があることが示唆されている<sup>18)</sup>。つまり、CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>特異性が高いRubiscoは触媒速度が低く、逆に触媒速度の高いRubiscoはCO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>特異性が低いことが予想される。しかしながら、現在大気CO<sub>2</sub>濃度は上昇し続けており光呼吸はおのずと抑制されることから、将来的な高CO<sub>2</sub>環境においては触媒速度の高い高活性型Rubiscoを持つ方が光合成を有利に行えると考えられる。ただし、当然ながら高活性型であるとともにCO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>特異性も高いに越したことはなく、例外として紅藻*Griffithsia monilis*は、そのような理想に近いRubiscoを持つことが報告されている<sup>15)</sup>。

イネの光合成能力の改良を考えた場合、イネ科には多くのC<sub>4</sub>植物や寒冷地に適應した種が含まれている。後で述べるように、Rubiscoが生合成され触媒作用を示すまでには宿主内の様々なタンパク質との相互作用が必要であることから、できる限り遺伝的に近縁のイネ科植物の中から有用なRubiscoを探索することが戦略的に望ましいと考えられる。そこで我々はイネ科のC<sub>4</sub>植物、耐寒性牧草類、高山植物についてRubiscoの酵素特性を解析した<sup>19)</sup>。図1に示すとおり、

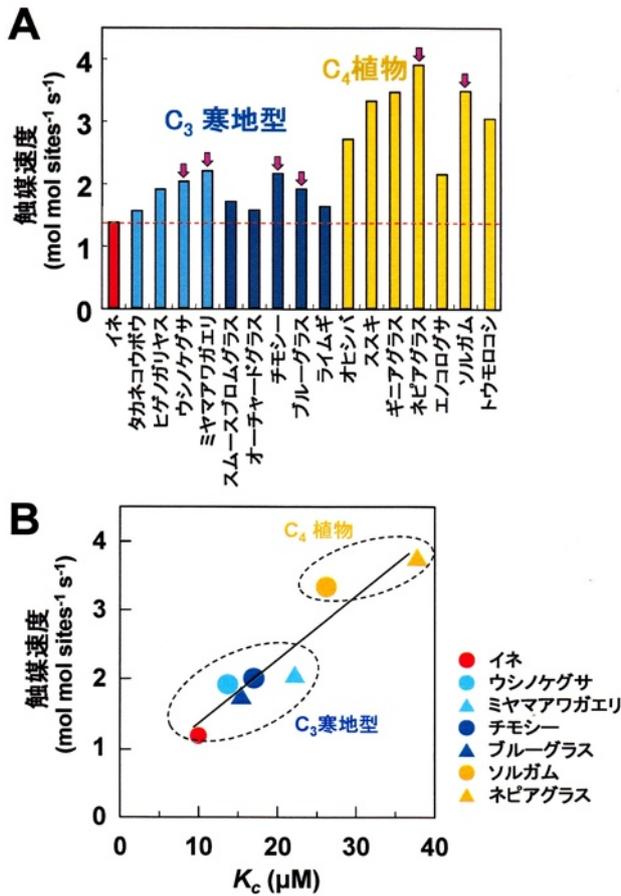


図1 イネ科植物におけるRubiscoの触媒速度  
(A) イネ科の高山植物（水色）、耐寒性牧草類（青）、C<sub>4</sub>植物（黄）におけるRubiscoの触媒速度。矢印はそれぞれのグループで触媒速度の高かった2種を示し、それらについてK<sub>c</sub>の測定を行った。(B) Rubisco触媒速度とK<sub>c</sub>との関係。文献18に記載のデータを用いてグラフを作成または改変した。

解析したすべての植物がイネよりも高いRubiscoの触媒速度を示した。次に、触媒速度が特に高かった植物種についてRubiscoのCO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>特異性を決める上で重要なK<sub>c</sub>を解析した。それらの植物種のRubiscoはイネのRubiscoに比べて有意に高いK<sub>c</sub>を示し、触媒速度とK<sub>c</sub>には非常に高い正の相関が認められた（図1B）。この関係を見ると、Rubiscoの触媒速度とCO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>特異性の間にあるとされるトレードオフの関係は、触媒速度とK<sub>c</sub>の間の高い相関に起因するものと考えられた。解析した植物の中で、C<sub>4</sub>植物のソルガム、寒冷地牧草のチモシー、高山植物のウシノケグサのRubiscoは高い触媒速度の割にK<sub>c</sub>が低い傾向を示したことから、イネの改良に有効であると考えられた。イネにソルガムまたはウシノケグサのRubiscoを発現させた場合の光合成速度のシミュレーションを行ったとこ

ろ、高CO<sub>2</sub>条件（葉緑体内CO<sub>2</sub>濃度: 50 Pa）における光合成速度（Rubiscoが律速すると仮定した場合）は、ソルガムRubiscoの導入により40%、ウシノケグサRubiscoにより21%増加することが予想された<sup>19)</sup>。ソルガムRubiscoの触媒速度はイネの2.5倍であり、ウシノケグサの1.5倍よりも顕著に高かったことから光合成速度の大きな促進効果につながるものと考えられた。

### 3. Rubiscoが生合成され活性化されるまでの過程は複雑

植物が持つForm IのRubiscoは、合成され活性を持つL<sub>8</sub>S<sub>8</sub>のサブユニット構造を取るまでの過程が非常に複雑であり、様々なタンパク質との相互作用や修飾を受ける必要がある（図2）。そのためForm IのRbcLを大腸菌などの再構成系の宿主や遠縁の植物内で正しくフォールディングさせて、L<sub>8</sub>S<sub>8</sub>の機能的なRubiscoを形成させることは困難であり、研究を進める上での障壁となっている。Rubiscoが生合成される過程において、まず葉緑体内でRbcLより転写され生じたmRNAの5'非翻訳領域に、MRL1というペントリコペプチドリピータンパク質が特異的に結合しmRNAを安定化させる<sup>20)</sup>。また、RbcL mRNAの翻訳はRbcSと会合していないRbcLがmRNAに結合することによりフィードバック阻害的な調節を受ける<sup>21)</sup>。この現象によってRbcSとRbcLの量が協調的に調節されていると考えられている。そして翻訳後のRbcLは様々なN末端プロセッシングを受ける<sup>22)</sup>。まず最初にホルミル化されたN末端のMet1がペプチド脱ホルミル酵素によって脱ホルミル化される。その後Met1とSer2が除かれて、N末端になったPro3がN-アセチルトランスフェラーゼによりアセチル化される。その他には、おそらくRbcLが2量体になった後にLys14がRbcLメチルトランスフェラーゼによりトリメチル化される。ただし、このトリメチル化が起こるかは種によって異なる。翻訳後にN末端修飾されたRbcLはHsp70シャペロンシステム（DnaK/DnaJ/GrpE）と相互作用してRbcLの異常なフォールディングを防ぐ<sup>11)</sup>。Rubiscoの生合成に特異的に働くBSD2 (bundle sheath defective2) は、このHsp70シャペロンシステムに必要なタンパク質であると予想されるが、作用点は解明されていない<sup>23)</sup>。そして部分的に折りたたまれたRbcLは、シャペロニン60/21複合体の中でさらに高度に折りたたまれて最終

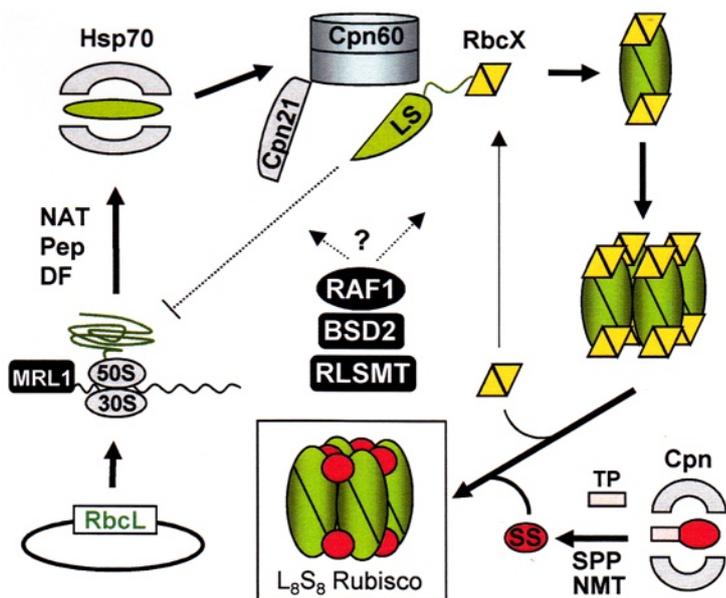


図2 植物におけるRubiscoの生合成

LS: Rubisco大サブユニット、SS: Rubisco小サブユニット、Hsp: Heat shock protein、NAT: N-アセチルトランスフェラーゼ、Pep: Met1、Ser2 ペプチダーゼ、DF: 脱ホルミル酵素、MRL1: ペンタトリコペプチドリピータンパク質、50S/30S: 葉緑体型リボソーム、Cpn: シャペロニン、RAF1: Rubisco accumulation factor1、BSD2: bundle sheath defective2、RLSMT: RbcLメチルトランスフェラーゼ、RbcX: Rubisco特異的分子シャペロン、NMT: N-メチルトランスフェラーゼ、SPP: シグナルペプチドペプチダーゼ、TP: RbcS葉緑体トランジットペプチド。

的なRbcLの構造を取る<sup>11)</sup>。Rubisco特異的な分子シャペロンRbcXは、RbcLのC末端と結合してシャペロニン60/21複合体へのRbcLの再結合を防ぎ、RbcL<sub>2</sub>のダイマーを安定化させることにより(L<sub>2</sub>)<sub>4</sub>のコア形成を進める<sup>24)</sup>。その後、葉緑体移行シグナル配列が切断されN末端がメチル化されたRbcSとRbcXが置き換わり、L<sub>8</sub>S<sub>8</sub>構造のRubiscoが完成する。しかしRubiscoが触媒作用を示すには、さらにRubiscoに結合する様々な阻害物質をRubiscoから解離させる分子シャペロン様タンパク質Rubisco activaseの働きが必要である<sup>25)</sup>。このRubisco activaseとRubiscoの相互作用には種による特異性があることがわかっている<sup>26)</sup>。Rubiscoの生合成に関しては未だに不明な点も多く、近年になってもRAF1 (Rubisco accumulation factor1) といったRubiscoの生合成に特異的かつ必須の新規タンパク質が同定されている<sup>27)</sup>。また、Rubiscoの活性化に関してもカルボキシアラビニール-1-リン酸ホスファターゼがRubiscoに結合する様々な阻害剤を分解することが最近になって明らかとなった<sup>28)</sup>。Rubiscoが生合成され触媒作用を示すまでには、我々が想像している以上に複雑な要素が未だに隠されている可能性があることから、異種のRubiscoを発現させる際には、できる限り近縁の種が持つ遺伝子を用いた方が無難であると考えられる。

#### 4. Rubiscoの酵素特性とRbcS

RbcSを持つForm IのRubiscoの種間における酵素特性の違いがRbcLとRbcSのどちらの性質によって決

まっているのか?という問題は長年議論されてきた。Form IIとForm IIIのRubiscoはRbcSを含まないことから考えても触媒作用にRbcLが重要であることは明らかであり、当然ながら触媒作用に重要なアミノ酸残基はRbcLに存在している<sup>12)</sup>。一方、進化的に見るとForm IのRubiscoはRbcSを獲得することによってCO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>特異性を高めることができたと考えられる<sup>29)</sup>。また、種間におけるアミノ酸配列の比較では、RbcLには変異が少なくRbcSには比較的変異が多い<sup>12)</sup>。これらのことから考えると、RbcSが酵素特性の種間差を決める上で重要である可能性が考えられる。両者の酵素特性におよぼす効果を比較する目的で、1980年代にコムギやタバコを用いた属間交雑の実験が行われている。RbcSは核ゲノムにコードされているが、RbcLは葉緑体ゲノムにコードされているため、その性質は母性遺伝をする。コムギの属間交雑実験では、Rubiscoの触媒速度がおおよそ母性遺伝することが示された<sup>30)</sup>。また、RbcSの効果を検証したタバコの属間交雑実験では、RbcSの違いにより酵素特性のパラメータは変化しなかった<sup>31)</sup>。近年のC<sub>4</sub>植物フラベリアの触媒速度の高いRubiscoのRbcLをタバコ葉緑体に相同組換えした実験では、形質転換タバコにおけるRubiscoの酵素特性がC<sub>4</sub>植物フラベリアのものと同様となった<sup>32)</sup>。これらの報告はRubiscoの酵素特性の決定においてRbcLが重要であることを示唆している。しかしながら、これらの実験においてはRbcSの効果については評価が不十分であった。属間交雑実験では比較する対象の酵素特性の差が小さかったた

表1 植物におけるRubiscoエンジニアリング

宿主	導入したRubisco	酵素特性	特徴	文献
タバコ	ワシ藻 (L)	ND	発現なし	39
タバコ	ヒマワリ (L)	変化なし	Rubisco低発現、生育不良	39, 40
タバコ	トマト (L)	変化なし	Rubisco発現、生育、光合成が少し低下	41
タバコ	フラベリア C <sub>4</sub> (L)	高活性	Rubisco発現、生育、光合成が少し低下	32
タバコ	紅藻 <i>Galdieria</i> (L:S)	ND	発現するが不溶性	
タバコ	紅藻 <i>Phaeodactylum</i> (L:S)	ND	発現するが不溶性	15
タバコ	<i>R. Rubrum</i> (Form II)	<i>R. Rubrum</i>	Form IIのL <sub>2</sub> が発現。生育不良、低光合成	36
タバコ	<i>M. burtonii</i> (Form III)	<i>M. burtonii</i>	Form IIIのL <sub>10</sub> が発現。生育に高CO <sub>2</sub> が必要	37
シロイヌナズナ	エンドウ (S)	変化なし	エンドウRbcS発現低い。活性化率低下	42
イネ	ソルガム C <sub>4</sub> (S)	高活性	Rubisco高発現。光合成変化なし	35

ND: 測定不可

めにRbcSの効果が明確に出なかった可能性が考えられる。一方、植物以外の宿主を用いてRbcSの効果を検証した研究がある。シアノバクテリアのRbcLは大腸菌内で正しく折りたたまれ、RbcSと機能的な活性のあるサブユニット構造を取ることができる。大腸菌内で高等植物のRbcSとシアノバクテリアのRbcLのハイブリッドRubiscoを形成させたところ、そのハイブリッドRubiscoはシアノバクテリアRubiscoに比べて低いK<sub>c</sub>を示した<sup>33)</sup>。また、クラミドモナスにおいて作出した植物由来のRbcSとクラミドモナスRbcLのハイブリッドRubiscoは、クラミドモナス野生型Rubiscoに比べて高いCO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>特異性を示した<sup>34)</sup>。これらの報告におけるハイブリッドRubiscoでは触媒速度が低下するなど、酵素特性に不具合を生じている可能性も考えられたため確定的とはいえないが、RbcLだけでなくRbcSも酵素特性の種間差の決定に関係していることを示唆した。後ほど詳しく述べるが、近年我々はRbcSの重要性を示す明確な証拠をソルガム高活性型RubiscoのRbcSを高発現する形質転換イネで得た<sup>35)</sup>。形質転換イネにおけるRubiscoは部分的にソルガムRbcSが組み込まれたイネRbcLとのハイブリッドとなり、ソルガムRbcSの発現が高い系統ではRubiscoの触媒速度がイネ野生型Rubiscoに対して約50%増加した。ソルガムRubiscoの触媒速度はイネの約2.5倍であるので、酵素特性の違いを部分的にしか説明できないが、少なくともRbcSがRubiscoの酵素特性に大きく関わっていることは確かであるといえる。以上のことからRbcLだけではなくRbcSもRubisco酵素特性の重要な決定因子であるという結論となり、酵素特性の改良を考えた場合にRbcLとRbcSの両方がターゲットとなり得ると考えられる。

### 5. 植物におけるRubiscoエンジニアリング

Rubiscoの酵素特性の改良を目指して多くの研究が行われてきた。ここでは主に植物を実験材料に用いて行われたRubiscoエンジニアリングについて紹介する(表1)。RbcLを形質転換する場合、RbcLは葉緑体ゲノムにコードされていることから、高等植物の中で葉緑体形質転換法が確立されているタバコを用いた研究が多い。タバコのRbcSを残したまま葉緑体形質転換により様々な種のRbcLの導入が行われてきた。タバコ葉緑体はForm II、Form IIIのRubiscoを発現させることができるが<sup>36,37)</sup>、生合成が複雑なForm Iに関しては特異性があり、シアノバクテリアやイネ、コムギ、トウモロコシといった単子葉植物のRbcLを正常に発現させることができない<sup>38,39)</sup>。また、紅藻のCO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>特異性が非常に高いRubiscoについても導入が試みられたが、正常にタンパク質を発現させることができなかった<sup>15)</sup>。しかし双子葉植物のRbcLについては、比較的遠縁の種のRbcLであっても活性のある機能的なRubiscoが形成される。ヒマワリのRbcLを導入した例では、タバコRbcSと正常な活性のあるハイブリッドRubiscoが形成された<sup>40)</sup>。ヒマワリとタバコのRubiscoの酵素特性には差が少ないためハイブリッドRubiscoの酵素特性は変化しなかったが、Rubisco量の低下により光合成や生育が阻害された<sup>40)</sup>。一方、タバコと同じナス科に属するトマトのRbcLを導入した場合は、大気条件で生育するのに十分な発現量が得られた<sup>41)</sup>。よって、遠縁の種のRbcLを導入すると発現量が低くなるが、近縁の種の遺伝子を用いればその問題は克服できると考えられる。しかし、遠縁であれば必ず不具合を生じるというわけではないようで、ヒマワリと同じキク科のフラベリアのRbcLを導入した場合

については比較的高い発現量が得られている<sup>32)</sup>。この研究ではアミノ酸配列の異なるC<sub>3</sub>型、C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中間型、C<sub>4</sub>型のフラベリアのRbcLを導入しており、Rubiscoの発現量はC<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>中間型において最も少なく非形質転換フラベリアの約50%、C<sub>3</sub>型で最も多く75%であった。この3種におけるアミノ酸配列の違いはわずかに3個であるが、転写量に差異がないことから転写後の段階でRubiscoの蓄積量に違いが生じるようである。また重要なことは、C<sub>4</sub>型フラベリアのRbcLを導入した形質転換タバコのRubiscoは、触媒速度がタバコに比べて約40%増加したことである。この戦略は有効であるが、葉緑体形質転換が可能な限られた植物種にしか適用できない。我々もイネにおいてソルガムRbcLの葉緑体形質転換を試みているが、今のところ成功していない。

RbcSに関する研究例は少なく、イネにソルガムRbcSを導入した我々の研究の他に、シロイヌナズナにエンドウのRbcSを導入した研究がある<sup>42)</sup>。この場合、形質転換体におけるエンドウRbcSの発現量が少ないこと、エンドウRbcSが部分的に組み込まれたシロイヌナズナRubiscoでは活性化率の低下が起こることを報告している。RbcSについても遠縁の種であれば、Rubiscoの発現や機能に問題を生じる可能性があると考えられる。

植物以外を宿主とした研究としては、大腸菌や光合成細菌を用いて遺伝子シャッフリングなどによりRbcLにランダム変異を導入してRubiscoの酵素特性を改良する試みが行われてきた。これらの方法では、Rubiscoの触媒速度やRuBPに対するK<sub>m</sub>値にプラスの効果をおよぼす新たなアミノ酸残基の同定につながった<sup>43-45)</sup>。ただし、期待されたほどの大きなRubisco酵素特性の改良には至っていないのが現状である。

## 6. ソルガムRbcSを高発現する形質転換イネ

これまでに述べてきたように、ソルガムの高活性型Rubiscoが将来的な高CO<sub>2</sub>環境におけるイネの光合成の改良に有効であると考えられたため、イネへの導入を試みた。今のところソルガムRbcLの葉緑体形質転換には成功していないが、通常のアグロバクテリウム法によりソルガムRbcSを高発現する形質転換イネの作出に成功した<sup>35)</sup>。形質転換イネにおけるソルガムRbcSの発現レベルは非常に高く、最大で全RbcSの約80%に達していた。形質転換イネで発現するRubisco

はblue native - PAGEにおける移動度が非形質転換イネのRubiscoと同等であったことから、正常なL<sub>8</sub>S<sub>8</sub>構造のRubiscoを形成していると考えられた。ただし、RbcSに関してはイネとソルガムのキメラとなっていると予想される。先にも述べたとおり、このソルガムRbcSが組み込まれたRubiscoは有意に高い触媒速度を示した。少し詳しく述べると、ソルガムRbcSの発現量が高い系統では触媒速度とK<sub>c</sub>が30-50%増加し、CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>特異性が若干低下する傾向があった。このような酵素特性はソルガムとイネの中間的な値であることから、RbcSの形質転換のみである程度はRubiscoを高CO<sub>2</sub>に適した高活性型に改変できることが明らかとなった。このように形質転換イネRubiscoの酵素特性は高活性型になり、さらにRubisco含量が増加したことから、Rubiscoの触媒ポテンシャルは大きく増加したと考えられる。しかし、形質転換イネの光合成速度はRubiscoによって律速される低CO<sub>2</sub>条件、RuBP再生系により律速される高CO<sub>2</sub>条件のいずれにおいても非形質転換イネと同程度であり、違いは認められなかった。低CO<sub>2</sub>条件における光合成速度が促進されなかったのは、形質転換イネRubiscoにおけるK<sub>c</sub>の増加やCO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>特異性の低下が光合成速度に対して負の効果をもたらしたことが一つの要因と考えられる。一方もとよりRubiscoが律速しない高CO<sub>2</sub>条件では、Rubiscoの触媒速度を増加させても光合成に変化がないのは当然と考えられる。高CO<sub>2</sub>条件では非形質転換イネにおいてもRubiscoの能力は過剰であり、アンチセンス形質転換イネを用いた解析から、非形質転換イネの65%程度のRubisco含量が最適であると見積もられている<sup>8)</sup>。高活性型となったソルガムRbcS形質転換イネのRubiscoでは、さらに50%以下にまでRubisco含量を減少させることが可能となる。形質転換イネのRubiscoを適切に減少させることができれば、その分の窒素は他の光合成関連タンパク質に分配されると予想されることから、高CO<sub>2</sub>条件での光合成能力のポテンシャルを高めることができるはずである。

したがって次に、ソルガムRbcS高発現イネにおいてRubiscoをRNAi法によりノックダウンすることを試みた。イネは5つのRbcS (*OsRbcS1-5*) を持ち、そのうちの*OsRbcS1*は葉身でほとんど発現していない。そして残りの4遺伝子 (*OsRbcS2-5*) の塩基配列は非常に相関性が高い。一方、*OsRbcS2-5*とソルガムRbcSの塩基配列はコード領域の3'側が比較的異なっている。そこ

で、できる限りイネ*RbcS*のみをノックダウンするように、イネで最も発現が高い*OsRbcS3*の3'側コード領域をRNAiのトリガーとしてソルガム*RbcS*高発現イネ*RbcS*ノックダウン2重形質転換イネを作出した。この戦略はうまく機能し、*Rubisco*含量が減少しイネ*RbcS*の発現がほとんど認められない2重形質転換イネが得られた(図3)。また、ソルガム*RbcS*高発現イネ(SS10系統)の後代からコサプレッションにより*Rubisco*量が減少した系統も得ることができた(図3)。不思議なことに、このコサプレッション系統においてもイネ*RbcS*が特異的にノックダウンされていた。現在、これらの系統を用いて光合成特性、高CO<sub>2</sub>条件での生育特性など生理解析を進めている。

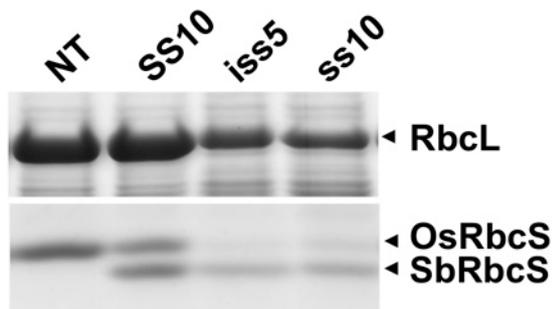


図3 ソルガム*RbcS*高発現イネ*RbcS*ノックダウン形質転換イネにおける*RbcL*と*RbcS*の発現解析

非形質転換イネ(NT)、ソルガム*RbcS*高発現イネ(SS10)、ソルガム*RbcS*高発現イネ*RbcS*ノックダウン2重形質転換イネ(iss5)、ソルガム*RbcS*高発現イネ*RbcS*コサプレッションイネ(ss10)の葉身より可溶性タンパク質を抽出しSDS-PAGE解析を行った。泳動後のタンパク質をCBB染色した。イネ*RbcS*(*OsRbcS*)に比べてソルガム*RbcS*(*SbRbcS*)はSDS-PAGEにおける移動度が大きい。

## 7. おわりに

我々は、高CO<sub>2</sub>環境下での光合成能力を改良することを目的に、高CO<sub>2</sub>環境に適応したC<sub>4</sub>植物の高活性型*Rubisco*をイネで発現させることを試みた。そして、高活性型*Rubisco*の*RbcS*を導入するだけで、ある程度高活性型の酵素特性を持たせることが可能であることがわかった。*RbcS*のみでも有効ということは、葉緑体形質転換に必要な*RbcL*とは異なり、イネ以外の多くのC<sub>3</sub>植物においても適用可能と思われる。コムギ、ジャガイモ、ダイズのような主要作物や多くの野菜類はC<sub>3</sub>植物であることから農学的な意義は大きいと考えられる。イネは単子葉植物であるが、双子葉植物の中ではC<sub>4</sub>植物のアマランサスが非常に高活性

の*Rubisco*を持つことがわかっており<sup>16)</sup>、その*RbcS*を同じく双子葉植物のタバコやシロイヌナズナに導入することも興味深い。また、我々はイネを用いた研究で寒地型の植物が持つ高活性の*Rubisco*の*RbcS*の導入など、C<sub>4</sub>植物の*Rubisco*とは異なるタイプの高活性型*Rubisco*の*RbcS*の効果を検証し、イネの光合成の改良に最適な*RbcS*の探索も進めている。

将来的な実用化に向けた問題点として、我々は手法的に遺伝子組換えを用いていることから、屋外における栽培実験が現状では困難であることが挙げられる。したがって、FACE実験についても当然できないことから、高CO<sub>2</sub>環境における効果を圃場レベルで詳細に検証することは難しい。遺伝子組換え作物に対する国民の理解を得ることも重要であり、世界が*Rubisco*律速から解放されるような高CO<sub>2</sub>環境になるまでに、解決しなければならない問題は多い。

## 謝辞

今回紹介させていただいたソルガムの高活性型*Rubisco*をイネに導入する研究は、神戸大学大学院農学研究科において行われたものであり、担当して下さった学生の皆さんに感謝申し上げます。また、イネの葉緑体形質転換に関しては農業生物資源研究所の市川裕章博士、田部井豊博士のご協力を頂きました。

Received March 13 2013, Accepted March 19, 2013,  
Published April 30, 2013

## 参考文献

1. Parry, M. A. J., Andralojc, P. J., Mitchell, R. A. C., Madgwick, P. J., and Keys, A. J. (2003) Manipulation of *Rubisco*: the amount, activity, function and regulation, *J. Exp. Bot.* 54, 1321-1333.
2. von Caemmerer, S., and Quick, W. P. (2000) *Rubisco*: physiology in vivo, in *Photosynthesis: Physiology and Metabolism* (Leegood, R. C., Sharkey, T. D., and von Caemmerer, S., Eds.) pp 85-113, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
3. Evans, J. R. (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants, *Oecologia* 78, 9-19.
4. Makino, A., Sakashita, H., Hidema, J., Mae, T., Ojima, K., and Osmond, C. B. (1992) Distinctive responses of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and carbonic anhydrase in wheat leaves to nitrogen nutrition and their possible relationships to CO<sub>2</sub>-transfer resistance, *Plant Physiol.* 100, 1737-1743.

5. von Caemmerer, S., and Farquhar, G. D. (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves, *Planta* 153, 376-387.
6. Lefebvre, S., Lawson, T., Zakhleniuk, O. V., Lloyd, J. C., and Raines, C. A. (2005) Increased sedoheptulose-1,7-bisphosphatase activity in transgenic tobacco plants stimulates photosynthesis and growth from an early stage in development, *Plant Physiol.* 138, 451-60.
7. Uematsu, K., Suzuki, N., Iwamae, T., Inui, M., and Yukawa, H. (2012) Increased fructose 1,6-bisphosphate aldolase in plastids enhances growth and photosynthesis of tobacco plants, *J. Exp. Bot.* 63, 3001-3009.
8. Makino, A., Shimada, T., Takumi, S., Kaneko, K., Matsuoka, M., Shimamoto, K., Nakano, H., Miyao-Tokutomi, M., Mae, T., and Yamamoto, N. (1997) Does decrease in ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase by antisense *RbcS* lead to a higher N-use efficiency of photosynthesis under conditions of saturating CO<sub>2</sub> and light in rice plants? *Plant Physiol.* 114, 483-491.
9. Ghannoum, O., Evans, J. R., Chow, W. S., Andrews, T. J., Conroy, J.P., and von Caemmerer, S. (2005) Faster Rubisco is the key to superior nitrogen-use efficiency in NADP-malic enzyme relative to NAD-malic enzyme C<sub>4</sub> grasses, *Plant Physiol.* 137, 638-650.
10. Makino, A., Sakuma, H., Sudo, E., and Mae, T. (2003) Differences between maize and rice in N-use efficiency for photosynthesis and protein allocation, *Plant Cell Physiol.* 44, 952-956.
11. Whitney, S. M., Houtz, R. L., and Alonso, H. (2011) Advancing our understanding and capacity to engineer nature's CO<sub>2</sub>-sequestering enzyme, Rubisco, *Plant Physiol.* 155, 27-35.
12. Andersson, I., and Backlund, A. (2008) Structure and function of Rubisco, *Plant Physiol. Biochem.* 46, 275-291.
13. Kitano, K., and Maeda, N., Fukui, T., Atomi, H., Imanaka, T., and Miki, K. (2001) Crystal structure of a novel-type archaeal rubisco with pentagonal symmetry, *Structure* 9, 473-481.
14. Ashida, H., Saito, Y., Kojima, C., Kobayashi, K., Ogasawara, N., and Yokota, A. (2003) A functional link between RuBisCO-like protein of *Bacillus* and photosynthetic RuBisCO, *Science* 302, 286-290.
15. Whitney, S. M., Baldet, P., Hudson, G. S., and Andrews, T. J. (2001) Form I Rubiscos from non-green algae are expressed abundantly but not assembled in tobacco chloroplasts, *Plant J.* 26, 535-547.
16. Seemann, J. R., Badger, M. R., and Berry, J. A. (1984) Variations in the specific activity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase between species utilizing differing photosynthetic pathways, *Plant Physiol.* 74, 791-794.
17. Sage, R. F. (2002) Variation in the  $k_{cat}$  of Rubisco in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants and some implications for photosynthetic performance at high and low temperature, *J. Exp. Bot.* 53, 609-620.
18. Tcherkez, G. G., Farquhar, G. D., and Andrews, T. J. (2006) Despite slow catalysis and confused substrate specificity, all ribulose bisphosphate carboxylases may be nearly perfectly optimized, *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 103, 7246-7251.
19. Ishikawa, C., Hatanaka, T., Misoo, S., and Fukayama, H. (2009) Screening of high  $k_{cat}$  Rubisco among Poaceae for improvement of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in rice, *Plant Prod. Sci.* 12, 345-350.
20. Johnson, X., Wostrikoff, K., Finazzi, G., Kuras, R., Schwarz, C., Bujaldon, S., Nickelsen, J., Stern, D. B., Wollman, F. A., and Vallon, O. (2010) MRL1, a conserved pentatricopeptide repeat protein, is required for stabilization of *rbcL* mRNA in *Chlamydomonas* and *Arabidopsis*, *Plant Cell* 22, 234-248.
21. Wostrikoff, K., and Stern, D. (2007) Rubisco large-subunit translation is autoregulated in response to its assembly state in tobacco chloroplasts, *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 104, 6466-6471.
22. Houtz, R. L., Magnani, R., Nayak, N. R., and Dirk, L. M. (2008) Co- and post-translational modifications in Rubisco: unanswered questions, *J. Exp. Bot.* 59, 1635-1645.
23. Nishimura, K., Ogawa, T., Ashida, H., and Yokota, A. (2008) Molecular mechanisms of RuBisCO biosynthesis in higher plants, *Plant Biotechnol.* 25, 285-290.
24. Liu, C., Young, A. L., Starling-Windhof, A., Bracher, A., Saschenbrecker, S., Rao, B. V., Rao, K. V., Berninghausen, O., Mielke, T., Hartl, F. U., Beckmann, R., and Hayer-Hartl, M. (2010) Coupled chaperone action in folding and assembly of hexadecameric Rubisco. *Nature* 463, 197-202.
25. Portis, A. R. Jr., Li, C., Wang, D., and Salvucci, M. E. (2008) Regulation of Rubisco activase and its interaction with Rubisco, *J. Exp. Bot.* 59, 1597-1604.
26. Wang, Z. Y., Snyder, G. W., Esau, B. D., Portis, A. R., and Ogren, W. L. (1992) Species-dependent variation in the interaction of substrate-bound ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (rubisco) and rubisco activase, *Plant Physiol.* 100, 1858-1862.
27. Feiz, L., Williams-Carrier, R., Wostrikoff, K., Belcher, S., Barkan, A., and Stern, D. B. (2012) Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase accumulation factor1 is required for holoenzyme assembly in maize, *Plant Cell* 24, 3435-3446.
28. Andralojc, P. J., Madgwick, P. J., Tao, Y., Keys, A., Ward, J. L., Beale, M. H., Loveland, J. E., Jackson, P. J., Willis, A. C., Gutteridge, S., and Parry, M. A. (2012) 2-Carboxy-D-arabinitol 1-phosphate (CA1P) phosphatase: evidence for a wider role in plant Rubisco regulation, *Biochem. J.* 442, 733-742.
29. Spreitzer, R. J. (2003) Role of the small subunit in ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, *Arch. Biochem. Biophys.* 414, 141-149.

30. Evans, J. R., and Austin, R. B. (1986) The specific activity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in relation to genotype, *Planta* 167, 344-350.
31. Li, L. R., Sisson, V. A., and Kung, S. D. (1983) Relationship between the kinetic properties and the small subunit composition of *Nicotiana* ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase, *Plant Physiol.* 71, 404-408.
32. Whitney, S. M., Sharwood, R. E., Orr, D., White, S. J., Alonso, H., and Galmés, J. (2011) Isoleucine 309 acts as a C<sub>4</sub> catalytic switch that increases ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (rubisco) carboxylation rate in *Flaveria*, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 108, 14688-14693.
33. Wang, Y. L., Zhou, J. H., Wang, Y. F., Bao, J. S., and Chen, H. B. (2001) Properties of hybrid enzymes between *Synechococcus* large subunits and higher plant small subunits of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in *Escherichia coli*, *Arch. Biochem. Biophys.* 396, 35-42.
34. Genkov, T., Meyer, M., Griffiths, H., and Spreitzer, R. J. (2010) Functional hybrid rubisco enzymes with plant small subunits and algal large subunits: engineered *rbcS* cDNA for expression in *chlamydomonas*, *J. Biol. Chem.* 285, 19833-19841.
35. Ishikawa, C., Hatanaka, T., Misoo, S., Miyake, C., and Fukayama, H. (2011) Functional incorporation of sorghum small subunit increases the catalytic turnover rate of Rubisco in transgenic rice, *Plant Physiol.* 156, 1603-1611.
36. Whitney, S. M., and Andrews, T. J. (2001) Plastome-encoded bacterial ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RubisCO) supports photosynthesis and growth in tobacco, *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 98, 14738-14743.
37. Alonso, H., Blayney, M. J., Beck, J. L., and Whitney, S. M. (2009) Substrate-induced assembly of *Methanococcoides burtonii* D-ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase dimers into decamers, *J. Biol. Chem.* 284, 33876-33882.
38. Parry, M. A., Andralojc, P. J., Scales, J. C., Salvucci, M. E., Carmo-Silva, A. E., Alonso, H., and Whitney, S. M. (2013) Rubisco activity and regulation as targets for crop improvement, *J. Exp. Bot.* 64, 717-730.
39. Kanevski, I., Maliga, P., Rhoades, D. F., and Gutteridge, S. (1999) Plastome engineering of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in tobacco to form a sunflower large subunit and tobacco small subunit hybrid, *Plant Physiol.* 119, 133-142.
40. Sharwood, R. E., von Caemmerer, S., Maliga, P., and Whitney, S. M. (2008) The catalytic properties of hybrid Rubisco comprising tobacco small and sunflower large subunits mirror the kinetically equivalent source Rubiscos and can support tobacco growth, *Plant Physiol.* 146, 83-96.
41. Zhang, X. H., Webb, J., Huang, Y. H., Lin, L., Tang, R. S., and Liu, A. (2011) Hybrid Rubisco of tomato large subunits and tobacco small subunits is functional in tobacco plants, *Plant Sci.* 180, 480-488.
42. Getzoff, T. P., Zhu, G., Bohnert, H. J., and Jensen, R. G. (1998) Chimeric *Arabidopsis thaliana* ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase containing a pea small subunit protein is compromised in carbamylation, *Plant Physiol.* 116, 695-702.
43. Parikh, M. R., Greene, D. N., Woods, K. K., and Matsumura, I. (2006) Directed evolution of RuBisCO hypermorphs through genetic selection in engineered *E.coli*, *Protein Eng. Des. Sel.* 19, 113-119.
44. Greene, D. N., Whitney, S. M., and Matsumura, I. (2007) Artificially evolved *Synechococcus* PCC6301 Rubisco variants exhibit improvements in folding and catalytic efficiency, *Biochem. J.* 404, 517-524.
45. Smith, S. A., and Tabita, F. R. (2003) Positive and negative selection of mutant forms of prokaryotic (cyanobacterial) ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, *J. Mol. Biol.* 331, 557-569.

## Introduction of Rubisco with High Catalytic Turnover Rate into Rice toward the Improvement of Photosynthesis under Elevated CO<sub>2</sub>

Hiroshi Fukayama\*

Laboratory of Crop Science, Graduate School of Agricultural Science, Kobe University

## 集会案内

### 第21回 光合成の色素系と反応中心に関するセミナー開催予告

期日： 2013（平成25）年7月6日（土）午後2時から7月7日（日）午後4時まで

場所： 名古屋工業大学 (<http://www.nitech.ac.jp/access/index.html>)

開催の目的： 光合成の光反応系に関して、物理学、化学、生物学を融合した討論を行う。また、光合成生物、光化学反応系の進化に関する事項についても討論する。

協賛： 日本光合成学会

内容：

1. 講演会

「顕微分光の基礎・発展と葉緑体・シアノバクテリアへの応用」

熊崎 茂一（京都大学大学院 理学研究科化学専攻）

「未定」

皆川 純（自然科学研究機構 基礎生物学研究所 環境光生物学部門）

2. ポスター発表（図1枚を使い、3分間以内で要旨の説明を行う）

3. 口頭発表（討論を含めて一人15分を予定）

申込：

発表申し込み締め切り 平成25年6月24日（月）

参加申し込み締め切り 平成25年6月28日（金）

参加費：（7月6日の懇親会費、7月7日の昼食代を含む）

一般 5,000円（予定）

学生 3,000円（予定）

世話人： 秋本誠志（神戸大学） 大岡宏造（大阪大学） 大友征宇（茨城大学）

出羽毅久（名古屋工業大学） 永島賢治（神奈川大学）

問い合わせ先： 出羽毅久(e-mail: [takedewa@nitech.ac.jp](mailto:takedewa@nitech.ac.jp), tel/fax: 052-735-5144)

プログラムおよび今後の案内は下記ホームページにて、更新情報を随時、掲載いたします。

[http://www.bio.sci.osaka-u.ac.jp/~ohoka/photosyn\\_seminar\\_2013/top.html](http://www.bio.sci.osaka-u.ac.jp/~ohoka/photosyn_seminar_2013/top.html)

その他： このセミナーでは、光合成生物の進化も含めた光反応系の基礎から応用までを幅広く議論し、異分野の学生・研究者が楽しく交流できる場を提供していきたいと考えています。また新しい研究テーマや方向性のヒントが得られることも期待しています。今後の運営・内容等に関してご意見等がありましたら、遠慮無く世話人代表までメールをいただければ幸いです。

## 集会案内

### 第18回 国際窒素固定会議 (18th International Congress on Nitrogen Fixation) 開催予告

開催日：2013年10月14日（月）から18日（金）

開催場所：宮崎市ワールドコンベンションセンター

第18回国際窒素固定会議（18th International Congress on Nitrogen Fixation）は、窒素固定分野に関連する全世界の研究者が一堂に会する国際会議で、隔年で開催されております。第18回は本邦初となり、宮崎市ワールドコンベンションセンターで開催されます。

セッションは以下の通りですが、窒素固定に限らず、植物と微生物との共生科学やそのバイオリソース・ゲノム解析について、また生物界の窒素循環など幅広い分野について、発表と議論を行います。

- ① ニトロゲナーゼの化学・生化学・テクノロジー
- ② 生物的窒素固定の生理と制御（シアノバクテリアを含む）
- ③ 窒素サイクル（脱窒、培養困難な窒素固定生物、動物共生）
- ④ バイオリソースとゲノム科学
- ⑤ 植物と微生物のシグナリング
- ⑥ マメ科植物と根粒菌の共生窒素固定
- ⑦ 非マメ科植物と窒素固定細菌の共生（フランキア、エンドファイト）
- ⑧ 植物養分吸収と微生物共生（窒素、リン酸、モリブデン、菌根菌）
- ⑨ 生態学と応用

18thICNFへの多くの皆様のご参加を、心よりお待ちしております。

詳しくは、webページをご覧ください。

<http://icnf18.brc.miyazaki-u.ac.jp/index.html>

南澤 究

第18回国際窒素固定会議組織委員会委員長  
東北大学大学院生命科学研究所・教授

## 集会案内

### International Meeting “Photosynthesis Research for Sustainability 2013”のお知らせ

開催日：2013年6月5日（水）から9日（日）

開催場所：Crescent Beach Hotel, Baku, Azerbaijan

2011年にアゼルバイジャンのBakuで開催された前回の会議に引き続き、本年も同地で6月5-9日に上記会議が開催されます。できるだけ多くの方々にご参加、ご発表いただき、活発なディスカッションができますようお願い申し上げます。

討論のセクションは

1. Structure, Function and Biogenesis of the Photosynthetic Apparatus
2. Photosystem II and Water Oxidation Mechanism
3. Energy Transfer and Trapping in Photosystems
4. Carbon Fixation (C3 and C4) and Photorespiration
5. Biotechnological Aspects of Photosynthesis to Maximize Agricultural and Biomass Productivity and Utilization
6. Artificial Photosynthesis for Hydrogen and Carbon-based Solar Fuels
7. Regulation of Photosynthesis and Environmental Stress
8. Systems Biology of Photosynthesis: Integration of Genomic, Proteomic, Metabolomic and Bioinformatic Studies
9. Emerging Techniques for Studying Photosynthesis

要旨は5月10日がび切りです。

Biochimica et Biophysica Acta (BBA), Plant Physiology and Biochemistry (PPB), International Journal of Hydrogen Energy (IJHE、予定) にSpecial issueが掲載予定です。

詳しくはウェブサイトをご覧ください。

<http://photosynthesis2013.cellreg.org/>

梶 達也  
東京理科大学

## 集案案内

## 若手の会活動報告

## ～第八回セミナー開催告知、サイエンスアゴラ賞授賞式報告～

5月31～6月1日に名古屋大学にて光合成学会シンポジウムが開催されますが、6月1日のシンポジウム終了後に、若手の会第八回セミナーもあわせて開催予定です。今回は光合成微生物のメタボロームや光合成反応ダイナミクスに関するセミナーを企画しています。様々な分野の最先端研究について勉強することで、個別の研究へのフィードバックと新たな研究分野の開拓の場となることを期待しています。現在までに決定している内容を掲載しますので、是非ご参加くださいますよう、よろしくお願い致します。また、<http://sites.google.com/site/photosynwakate/>にて、最新情報を掲載予定ですので、そちらもご参照下さい。

日時： 2013年6月1日 シンポジウム終了後～20時  
 場所： 名古屋大学（場所の詳細は検討中）  
 参加費： お茶代として300円程度を予定

## 予定講演内容（敬称略）：

「シアノバクテリアのシステムバイオロジー解析とバイオリファイナリーへの応用」  
 蓮沼 誠久（神戸大学 自然科学系先端融合研究環）

「レーザー分光で探る光合成」  
 柴田 譲（東北大学 大学院理学研究科 化学専攻）

問い合わせ：成川 礼（tel: 03-5454-4375, mail: narikawa@bio.c.u-tokyo.ac.jp）

また、前回の会報にて、サイエンスアゴラ2012に出展し、サイエンスアゴラ賞を受賞した旨を報告しましたが、その後、授賞式に成川が代表して出席し、日本科学未来館館長である毛利衛さんから表彰状を頂きました。今後のアウトリーチ活動への良い刺激となりました。



サイエンスアゴラ賞授賞式の様子と表彰状

## 事務局からのお知らせ

### ★入会案内

本会へ入会を希望される方は、会費（個人会員年会費：¥1,500、賛助法人会員年会費：¥50,000）を郵便振替（加入者名：日本光合成学会、口座番号：00140-3-730290）あるいは銀行振込（ゆうちょ銀行、019店(ゼロイチキユウと入力)、当座、0730290 名前：ニホンコウゴウセイガクカイ）にて送金の上、次ページの申し込み用紙、または電子メールにて、氏名、所属、住所、電話番号、ファックス番号、電子メールアドレス、入会希望年を事務局までお知らせください。

### ★会員名簿管理方法の変更と会費納入のお願い

学会の運営は、皆様に納めていただいております年会費によりまかなわれております。昨年度、会費滞納者を名簿から削除するの願いをしました。当該年度の会費が未納の場合、光合成研究が送られてくる封筒に、会費未納が印字されています。ご都合のつくときに、会費を納入下さい。1年間会費を滞納された場合、次年度よりお名前が会員名簿から削除され、光合成研究は届かなくなります。再入会される場合は、未納の分もあわせてお支払いいただきます。2011年1月に名簿の変更を行いましたので、複数年度の会費滞納者はおられなくなりました。会費納入状況などにつきましては、ご遠慮なく事務局（shikanai@pmg.bot.kyoto-u.ac.jp）までお問い合わせください。会員の皆様のご理解とご協力をお願い申し上げます。

## 日本光合成学会会員入会申込書

平成 年 月 日

日本光合成学会御中

私は日本光合成学会の趣旨に賛同し、平成 年より会員として入会を申し込みます。

内に会員名簿上での公開承諾項目に○印をつけてください

氏名（漢字）（必須）

氏名（ひらがな）

氏名（ローマ字）

所属

住所1

〒

住所2（自宅の方または会誌送付先が所属と異なる場合にのみ記入）

〒

TEL1

TEL2（必要な方のみ記入）

FAX

E-mail

個人会員年会費 1,500円（会誌、研究会、ワークショップなどの案内を含む）

賛助法人会員年会費 50,000円（上記と会誌への広告料を含む）

（振込予定日：平成 年 月 日）（会員資格は1月1日～12月31日を単位とします）

\*複数年分の会費を先払いで振り込むことも可能です。その場合、通信欄に（何年度～何年度分）とお書き下さい。

### 連絡先

〒060-0819 札幌市北区北19条西8丁目

北海道大学 低温科学研究所

生物適応機構学（田中歩）研究室内

日本光合成学会

TEL:011-706-5493 / FAX:011-706-5493

ホームページ: <http://photosyn.jp>

郵便振替口座 加入者名：日本光合成学会 口座番号：00140-3-730290

銀行振込の場合 ゆうちょ銀行、019店(ゼロイチキュウと入力)、当座、0730290

名前：ニホンコウゴウセイガッカイ

## 日本光合成学会会則

### 第1条 名称

本会は日本光合成学会（The Japanese Society of Photosynthesis Research）と称する。

### 第2条 目的

本会は光合成の基礎および応用分野の研究発展を促進し、研究者相互の交流を深めることを目的とする。

### 第3条 事業

本会は前条の目的を達成するために、シンポジウム開催などの事業を行う。

### 第4条 会員

#### 1. 定義

本会の目的に賛同する個人は、登録手続を経て会員になることができる。また、団体、機関は、賛助会員になることができる。

#### 2. 権利

会員および賛助会員は、本会の通信および刊行物の配布を受けること、本会の主催する行事に参加することができる。会員は、会長を選挙すること、役員に選出されることことができる。

#### 3. 会費

会員および賛助会員は本会の定めた年会費を納めなければならない。

### 第5条 組織および運営

#### 1. 役員

本会の運営のため、役員として会長1名、事務局長1名、会計監査1名、常任幹事若干名をおく。役員任期は2年とする。会長、常任幹事は連続して二期を越えて再任されない。事務局長は五期を越えて再任されない。会計監査は再任されない。

#### 2. 幹事

幹事数名をおく。幹事任期は4年とする。幹事の再任は妨げない。

#### 3. 常任幹事会

常任幹事会は会長と常任幹事から構成され、会長がこれを招集し議長となる。常任幹事会は本会の運営に係わる事項を審議し、これを幹事会に提案する。事務局長と会計監査は、オブザーバーとして常任幹事会に出席することができる。

#### 4. 幹事会

幹事会は役員と幹事から構成され、会長がこれを招集し議長となる。幹事会は、常任幹事会が提案した本会の運営に係わる事項等を審議し、これを決定する。

#### 5. 事務局

事務局をおき、事務局長がこれを運営する。事務局は、本会の会計事務および名簿管理を行う。

#### 6. 役員および幹事の選出

会長は会員の直接選挙により会員から選出される。事務局長、会計監査、常任幹事は会長が幹事の中から指名し、委嘱する。幹事は常任幹事会によって推薦され、幹事会で決定される。会員は幹事を常任幹事会に推薦することができる。

## 第6条 総会

1. 総会は会長が招集し、出席会員をもって構成する。議長は出席会員から選出される。
2. 幹事会は総会において次の事項を報告する。
  - 1) 前回の総会以後に幹事会で議決した事項
  - 2) 前年度の事業経過
  - 3) 当年度および来年度の事業計画
3. 幹事会は総会において次の事項を報告あるいは提案し、承認を受ける。
  - 1) 会計に係わる事項
  - 2) 会則の変更
  - 3) その他の重要事項

## 第7条 会計

本会の会計年度は1月1日から12月31日までとする。当該年度の経理状況は、総会に報告され、その承認を受ける。経理は、会計監査によって監査される。本会の経費は、会費および寄付金による。

## 付則

- 第1 年会費は個人会員1,500円、賛助会員一口50,000円とする。
- 第2 本会則は、平成14年6月1日から施行する。
- 第3 本会則施行後第一期の会長、事務局長、常任幹事にはそれぞれ、第5条に定める規定にかかわらず、平成14年5月31日現在の会長、事務局担当幹事、幹事が再任する。本会則施行後第一期の役員および幹事の任期は、平成14年12月31日までとする。
- 第4 本会則の改正を平成21年6月1日から施行する。

## 日本光合成学会の運営に関する申し合わせ

1. 幹事会：  
幹事は光合成及びその関連分野の研究を行うグループの主催者である等、日本の光合成研究の発展に顕著な貢献をしている研究者とする。任期は4年とするが、原則として再任されるものとする。
2. 事務局：  
事務局長の任期は2年とするが、本会の運営を円滑に行うため、約5期（10年）を目途に再任されることが望ましい。
3. 次期会長：  
会長の引き継ぎを円滑に行うため、次期会長の選挙は任期の1年前に行う。
4. 常任幹事会：  
常任幹事会の運営を円滑におこなうため、次期会長は常任幹事となる。

## 幹事会名簿

秋本誠志*	神戸大学大学院理学研究科	高市真一	日本医科大学生物学教室
池内昌彦	東京大学大学院総合文化研究科	高橋裕一郎	岡山大学大学院自然科学研究科
池上 勇	帝京大学	田中 歩	北海道大学低温科学研究所
泉井 桂	近畿大学生物理工学部生物工学科	田中 寛*	東京工業大学資源化学研究所
伊藤 繁	名古屋大学	民秋 均*	立命館大学総合理工学院
井上和仁	神奈川大学理学部	都筑幹夫	東京薬科大学生命科学部
白田秀明	帝京大学医学部	出羽毅久*	名古屋工業大学大学院工学研究科
榎並 勲	東京理科大学	寺島一郎	東京大学大学院理学系研究科
遠藤 剛*	京都大学大学院生命科学研究科	徳富(宮尾)光恵	農業生物資源研究所
大岡宏造	大阪大学大学院理学研究科		光合成研究チーム
大杉 立	東京大学大学院農学生命科学研究科	輓 達也	東京理科大学理学部
太田啓之	東京工業大学	仲本 準*	埼玉大学大学院理工学研究科
	バイオ研究基盤支援総合センター	永島賢治*	神奈川大学
大友征宇*	茨城大学理学部	南後 守	大阪市立大学大学院理学研究科
大政謙次	東京大学大学院農学生命科学研究科	西田生郎	埼玉大学大学院理工学研究科
小川健一	岡山県農林水産総合センター	西山佳孝	埼玉大学大学院理工学研究科
	生物科学研究所	野口 巧	名古屋大学理学研究科
小野高明	茨城大学工学部生体分子機能工学科	長谷俊治	大阪大学蛋白質研究所
小俣達男	名古屋大学大学院生命農学研究科	林 秀則	愛媛大学
垣谷俊昭	名古屋大学		無細胞生命科学工学研究センター
菓子野康浩*	兵庫県立大学理工学部	原登志彦	北海道大学低温科学研究所
金井龍二	埼玉大学	彦坂幸毅	東北大学大学院生命科学研究科
神谷信夫*	大阪市立大学大学院理学研究科	久堀 徹	東京工業大学資源化学研究所
熊崎茂一*	京都大学大学院理学研究科	日原由香子*	埼玉大学大学院理工学研究科
栗栖源嗣*	大阪大学蛋白質研究所	檜山哲夫	埼玉大学
小池裕幸	中央大学理工学部	福澤秀哉	京都大学大学院生命科学研究科
小林正美	筑波大学大学院数理工学物質科学研究科	藤田祐一	名古屋大学大学院生命農学研究科
坂本 亘	岡山大学資源生物科学研究所	前 忠彦	東北大学
櫻井英博	早稲田大学	牧野 周	東北大学大学院農学研究科
佐藤和彦	兵庫県立大学	増田真二*	東京工業大学
佐藤公行	岡山大学		バイオ研究基盤支援総合センター
佐藤直樹	東京大学大学院総合文化研究科	増田 建	東京大学大学院総合文化研究科
佐藤文彦	京都大学大学院生命科学研究科	松浦克美	首都大学東京都市教養学部
鹿内利治	京都大学大学院理学研究科	松田祐介*	関西学院大学理工学部
重岡 成	近畿大学農学部	真野純一*	山口大学農学部
篠崎一雄*	理化学研究所植物科学研究センター	皆川 純	基礎生物学研究所
島崎研一郎	九州大学大学院理学研究院	宮下英明*	京都大学大学院地球環境学堂
嶋田敬三	首都大学東京	宮地重遠	海洋バイオテクノロジー研究所
白岩義博*	筑波大学生物科学系	村田紀夫	基礎生物学研究所
沈 建仁	岡山大学大学院自然科学研究科	山谷知行	東北大学大学院農学研究科
杉浦昌弘	名古屋市立大学	横田明穂	奈良先端科学技術大学院大学
	大学院システム自然科学研究科		バイオサイエンス研究科
杉田 護	名古屋大学遺伝子実験施設	和田 元	東京大学大学院総合文化研究科
杉山達夫	名古屋大学		
鈴木祥弘	神奈川大学理学部		
園池公毅	早稲田大学教育学部		

\*平成23年より新幹事

## 編集後記

前任者の増田 建先生から引き継ぎ、今号から編集を担当することになりました。田中 歩 新会長の  
下で会誌をより充実した内容にしていきたいと思っております。今号は前年のシンポジウム「植物と  
CO<sub>2</sub>」で講演された内容を特集いたしました。大気CO<sub>2</sub>濃度の変化というのは、光強度や温度などの  
他の環境要因の変化と比較すると、私たちヒトはその変化を実感することは難しいです。しかし私が  
まだ大学院生の頃、光合成速度の測定を350 ppmv CO<sub>2</sub>下で測定していたことを思い出しますと、昨今  
の400 ppmvという濃度は植物には急激な変化です。CO<sub>2</sub>に対する光合成の応答機構の解明やCO<sub>2</sub>上昇  
に応じた光合成系の改変は、まさに待ったなしの事案だと思います。ところで、今号から各記事に要  
旨を書いていただきました。いかがだったでしょうか？他にも本会誌に対するご意見やご要望がござ  
いましたら、knoguchi@biol.s.u-tokyo.ac.jpまで是非お知らせください。

＜東京大学 野口 航＞

## 記事募集

日本光合成学会では、会誌に掲載する記事を会員の皆様より募集しています。募集する記事の  
項目は以下の通りです。

- トピックス：光合成及び関連分野での纏まりのよいトピックス的な記事。
- 解説：光合成に関連するテーマでの解説記事。
- 研究紹介：最近の研究結果の紹介。特に、若手、博士研究員の方々からの投稿を期待していま  
す。
- 集会案内：研究会、セミナー等の案内。
- 求人：博士研究員、専門技術員等の募集記事。
- 新刊図書：光合成関係、または会員が執筆・編集した新刊図書の紹介。書評も歓迎いたしま  
す。

記事の掲載を希望される方は、会誌編集長、野口 (knoguchi@biol.s.u-tokyo.ac.jp) まで御連絡く  
ださい。

## 「光合成研究」編集委員会

編集長 野口 航 (東京大学)  
編集委員 西山 佳孝 (埼玉大学)  
編集委員 園池 公毅 (早稲田大学)  
編集委員 田中 亮一 (北海道大学)

---

## 日本光合成学会 2013-2014年役員

会長	田中 歩 (北海道大学)	
事務局長	鹿内 利治 (京都大学)	
常任幹事	池内 昌彦 (東京大学)	前会長
常任幹事	野口 航 (東京大学)	編集長
常任幹事	西山 佳孝 (埼玉大学)	編集委員
常任幹事	園池 公毅 (早稲田大学)	編集委員
常任幹事	久堀 徹 (東京工業大学)	渉外
常任幹事	太田 啓之 (東京工業大学)	渉外
常任幹事	皆川 純 (基礎生物学研究所)	光生物協会
常任幹事	日原 由香子 (埼玉大学)	年会 2013年
常任幹事	熊崎 茂一 (京都大学)	年会 2014年
会計監査	大岡 宏造 (大阪大学)	
編集委員	田中 亮一 (北海道大学)	
ホームページ	高林 厚史 (北海道大学)	

---

光合成研究 第23巻 第1号 (通巻66号) 2013年4月30日発行

## 日本光合成学会

〒060-0819 札幌市北区北19条西8丁目

北海道大学低温科学研究所

生物適応研究室内

TEL & FAX : 011-706-5493

e-mail : jspr@photosyn.jp

ホームページ : <http://photosyn.jp/>

郵便振替口座 加入者名 : 日本光合成学会 口座番号 : 00140-3-730290

銀行振込の場合 ゆうちょ銀行、019店(ゼロイチキュウと入力)、当座、0730290

名前 : ニホンコウゴウセイガツカイ

---