

## 解説

作物の光合成能力の改善は可能か？ これからの挑戦<sup>‡</sup>

東北大学 大学院農学研究科 応用生物科学専攻  
牧野 周<sup>\*</sup>

人類の食糧の半分を占めるイネとコムギを題材に、人類は、どのような戦略でそれらの食糧増産を実現したのか、そして、その延長上にどのような戦略が考えられ、その方向性はどのようなものなのかを述べた。ポイントは、いかに窒素施肥をおさえて、高い光合成能を維持あるいは実現し、穀粒数を確保、稔実させるかである。前者（ソース）に関しては、様々な自然生態系に適応した種の多様性を理解し、有用な遺伝子資源を光合成の生理学から見出し、主要作物に導入するかであろう。後者（シンク）に関しては、すでに、現在展開されている穂の形成に関する分子遺伝学によって見出される有用遺伝子導入を積み重ね、どのようにシンク拡大を計るかであろう。そして、両者（ソース能向上とシンク拡大）を組み合わせることで、画期的な第2の緑の革命は可能となる。

## 1. はじめに

図1に、重量ベースで換算された人類の食糧の由来について示した<sup>1)</sup>。人類は84%までの食糧を植物に依存している。しかも、2種の作物、イネとコムギにその半分以上、全食糧に対しても44%を依存している。家畜の飼料分も考慮すると、人類の食糧は、たった2種の植物におおよそ半分量を依存していることになる。この地球上には約30万から40万種の植物が存在することを考えれば、恐るべき数字である。

人類がこのイネとコムギを栽培化したのは、1万年以上前と推定されているが、おおよそ50年前に、この2種の作物が、大きく増産される口火となる画期的な品種改良が行われた。緑の革命と呼ばれた短稈育種である。亜熱帯の水生植物であるイネと寒冷地の畑作物であるコムギで、まったく同じ方向での革命的な育種がなされたのは興味深い。短稈育種は、コムギで先行して行われ、その業績によって、国際トウモロコシ・コムギ研究所に勤務していたノーマンボーロック（デュボンの植物育種研究者）が1970年にノーベル平和賞を受賞した。しかしながら、その栄光の陰で1935年岩手農業試験場において稲塚権次郎氏が育種した半矮性コムギ農林10号が、ボーロックらのコムギの短稈化に使われたことは、ボーロックのノーベル賞受賞後まで、まったく知られていなかった。

短稈種は、耐倒伏性を持つことから、多量の窒素

施肥を可能として、多肥に依存した増収を成功させた。多量の窒素施肥は、葉の窒素含量を増加させ、その窒素含量の増加によって光合成能力を増大にさせる効果があり、同時にシンク面では、穂数増加や粒数増加効果もあるため、イネやコムギの増産に直接結びつくものであった。しかし、窒素の多量施肥は、肥料コストの増大のみならず、地下水の汚染や生態系への影響など、多くの問題を生むことになった。今後、緑の革命の成功を踏まえた上で、第2に緑の革命を起すとするならば、窒素施肥に依存しない、作物改良がどこまで可能かという課題に尽きる

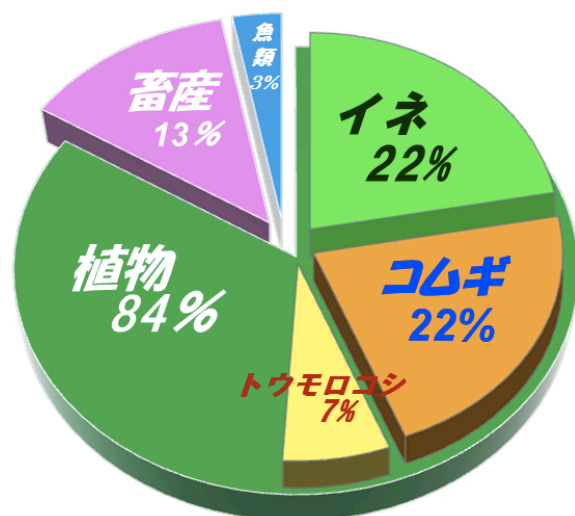


図1 人類の食糧生産割合(重量ベース)<sup>1)</sup>

<sup>‡</sup> 解説特集「30年後の光合成研究」

<sup>\*</sup> 連絡先 E-mail: makino@biochem.tohoku.ac.jp

と言える。ここでは、イネを中心にその方向性について議論したい。

## 2. イネの生産性は吸収窒素量で決まる

穀類作物の収量は、単位栽培土地面積あたりの穀粒数と一粒あたりの穀粒重と登熟（稔実）歩合の積で決まる。イネの場合、一粒あたりの穀粒重（粒重）は、栽培環境によらず遺伝的に固定されていて<sup>2)</sup>、登熟歩合も正常に生育する限り、70~90%の範囲で落ち着くので、増収のターゲットは、いかに土地面積あたりの穀粒数（粒数）を増やすかと言う問題になる<sup>2,3)</sup>。一方、コムギの場合は、生育環境条件の違いによって、穀粒重と穀粒数がともに影響を受け<sup>4,5)</sup>、さらに両者の間には負の相関関係が存在する<sup>4)</sup>ので、増収のターゲットはイネより複雑となる。

和田と松島（1962）は、増収のターゲットを単位栽培土地面積あたりの粒数に絞り、異なる産地における異なる品種のデータを集め、イネの粒数がどのような要因によって決定されているかを調べた<sup>6)</sup>。その結果、粒数は、産地、品種、栽培年にかかわらず、出穂期までに吸収した窒素量で決まることを見出した。このことは、増収を狙うには、単純に出穂期までに、いかにイネを倒伏させないで、多くの窒素を吸収させるか、が課題であることを意味した。まさに、短稈育種がその問題をクリアし、さらにそれぞれの短稈品種に合わせた肥料施肥設計が、増収を実現させる鍵となった。

現在の日本のおコメの平均玄米収量は1000 m<sup>2</sup> (10 a)あたり530 kgぐらいである。多収の目標値を仮に900 kgと置き、玄米一粒重を平均値22 mg、登熟歩合を80%とすると、900 kgの玄米収量を実現するためには、単位土地面積m<sup>2</sup>あたり、51100粒の粒数が必要と計算される。この51100粒/m<sup>2</sup>を和田と松島のデータに基づき計算すると、出穂期までにイネに1000 m<sup>2</sup>あたり22 kgの窒素を吸収させる必要があることがわかる。現在の稲作では、基肥と追肥を合わせても10 kg以上の窒素の施肥をすることは稀なので、土壌由来の窒素供給を考慮しても、非常に困難な数値であ

ることがわかる。したがって、これを実現するためには、同じ窒素を吸収してもさらに粒数が増やすようなイネを作出することが求められる。一部の多収インディカタイプのイネでは、窒素吸収量当たりの粒数が多いものが選抜されてきていることも指摘されており<sup>3)</sup>、芦刈ら（2005）によって、粒数を決定する遺伝子 *Gn1*などが同定されている<sup>7)</sup>。インディカ由来の*Gn1*形質がジャポニカタイプのコシヒカリの一穂粒数を40%増加させたことも報告されており、これらの有用形質の主要栽培品種への導入は、この問題をブレークスルーする可能性があることを示している。しかしながら、これらの粒数増加が、必ず登熟歩合の低下する2次枝梗と3次枝梗の粒数の増加<sup>3)</sup>である点が限界点となるかも知れない。

## 3. 光合成能力と葉の窒素含量の関係

次に葉の窒素と光合成能力との関係に注目してみよう。葉の窒素含量と光合成速度とは間には高い正の相関関係が認められる。この関係は、葉に分配される窒素の約75%が葉緑体の構成窒素となることで説明される<sup>8)</sup>。特にCO<sub>2</sub>を固定する酵素Rubiscoに葉身全窒素量の約25%が、また、光を捕集するクロロフィルタンパク質複合体に約20%が使われている<sup>9)</sup>。植物は、CO<sub>2</sub>と光を獲得する機能タンパク質のみで約50%もの窒素を使っているのである。したがって、ここでも、大きなターゲットは、これらのタンパク質の機能向上を計るなど、いかに窒素含量当たりの光合成能力を

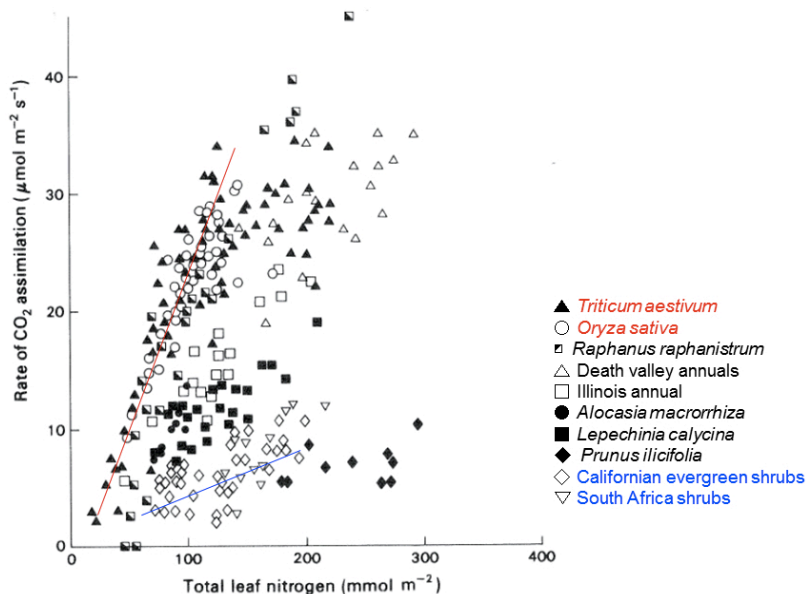


図2 C3植物の光飽和条件での葉面積当たりの光合成速度と葉身窒素含量との関係<sup>10)</sup>

向上させることが可能かと言う問題となる。

オーストラリア国立大学のEvans (1989)は、C3型光合成を行う植物の窒素含量当たりの光合成速度には大きな植物種間差が存在することを報告した(図2)<sup>10)</sup>。さらに、彼は、種に依存して、葉の窒素含量と光合成速度との間に正の相関関係があること、そして、窒素含量当たりの光合成速度は、主要作物のイネやコムギにおいて最も高く、カルフォルニアや南アフリカの半乾燥地帯に自生する低木で最も低く、その差は5倍以上に及ぶことを指摘している。人類、農耕1万年の歴史中で、イネとコムギに人類が食料としてもっとも多くを依存してきたことに、必然性を感じさせる報告でもあった。

彦坂と重野(2009)は、東北大学のキャンパス構内に自生する草本、落葉樹、常緑樹群の葉の窒素含量と光合成速度の関係を調べ、やはり、窒素含量当たりの光合成速度に大きな差があることを見出した<sup>11)</sup>。葉の窒素含量当たりの光合成速度は草本で最も高く、常緑樹で最も低かった。そして、細胞壁画分に分配される窒素量と葉の窒素含量当たりの光合成速度との関係に負の相関関係が存在し、Rubisco量と葉の窒素含量当たりの光合成速度には種に依存しないほぼ同一の正の相関関係を認められることを報告した。彼らの結果は、草本に比べ葉の寿命が長い樹木、とりわけ、常緑樹などでは、葉の細胞の骨格を担う細胞壁などに窒素のコストが余分にかかり、結果として光合成速度が低いと言う結果であること示唆している。また、Evansの結果は、例えばカルフォルニアや南アフリカの半乾燥地帯に自生する植物種では、それらの環境に適応するための窒素のコストがかかり光合成速度が低い、またストレスのない良好な農耕地で栽培されるイネやコムギは、目いっぱい窒素を光合成器官に投資できるので、結果的に高い光合成を發揮できる、したがって、特別に、彼らが優れた光合成機能を有しているのではないことを示唆している。また、このことは、同時に、主要作物への不良環境ストレスへの耐性付与は、光合成能

力の低下を伴うものであることを意味している。

以上のように、これらのことは、イネやコムギなどの主要作物の窒素含量当たりの光合成能力をさらに向上させることは非常に難しいとも示唆している。なお、C4光合成を行うトウモロコシの葉の窒素含量当たりの光合成速度はイネやコムギより2倍ほど高い<sup>9)</sup>。しかし、C4光合成における光合成器官に対する窒素投資はC3光合成のそれと本質的に異なる<sup>9)</sup>ので、ここでは触れない。あくまで、C4植物の高い光合成速度は、光と温度が十分確保されている時に發揮されるものである。

#### 4. イネのシンク能拡大は光合成能力の向上につながるのか？

シンク能の拡大が葉の光合成を促進する要因の一つであるとの見解をよく耳にする。しかしながら、いわゆるシンクとソースの相互関係を科学的に証明したケースを私は見たことはない。少なからずとも、私たちが行った大粒イネ(秋田63号)の解析の結果からは、シンク拡大による光合成促進の効果を見出すことはなかった。

図3は、私たちが数年間にわたって行ってきた圃場試験での多収解析の結果をまとめたものである<sup>12)</sup>。図3Aに示すように、籾数は品種や栽培年の違いに関わ

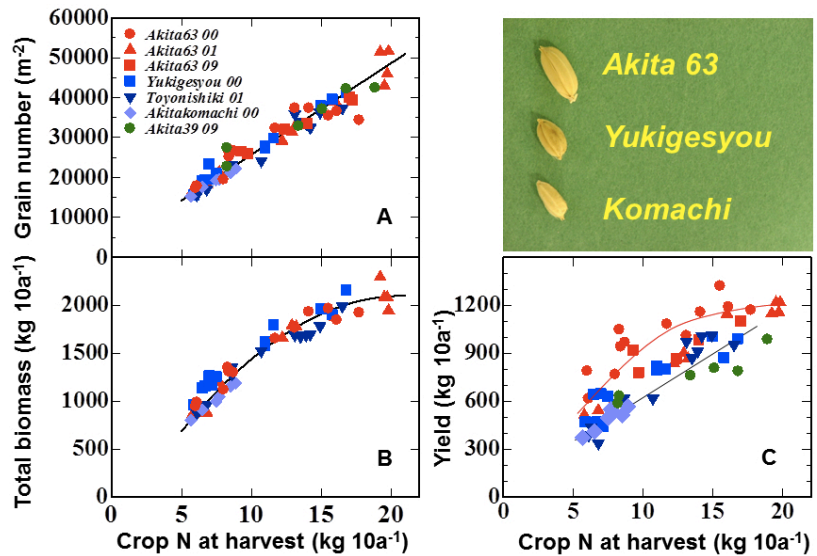


図3 イネの籾数(A)、バイオマス生産量(B)および収量(C)と収穫期の単位土地面積当たりの吸収窒素量<sup>12)</sup>

00は2000年、01は2001年、09は2009年の記録。いずれも秋田農業試験場圃場において行った。収量は、玄米収量ではなく、国際規格である籾収量で表示している。右上図は、秋田63号、雪化粧およびあきたこまちの籾の写真。秋田63号は他の一般品種に比べ35%ほど籾重が重い。

らず、収穫期までに吸収した窒素量によって決まっている。上で述べた、和田と松島の報告通りの結果である。図3Bは、地上部バイオマス量（乾物量）であるが、これも品種・栽培年に関わらず、吸収した窒素量で決まっている。ただし、籾数が直線相関であるのに対して、地上部バイオマス量は曲線相関となっている。後者の曲線相関は、高窒素条件による土地面積当たりの光の利用制限が生じたためと思われる（葉面積拡大による相互遮蔽発生）。大粒である秋田63号は、他の品種に比べ35%ほど一粒重が重いので、結果として、20から30%増収となった（図3C）。これらの結果から、増収によるシンク拡大は明確に認められているのにもかかわらず、地上部バイオマス生産量には差を与えていないことがわかる。すなわち、イネで見ると限りにおいては、必ずしもシンク拡大が地上部全体のバイオマス増産には繋がらず、シンクの改良が本当に光合成機能向上の戦略になり得るものかどうか疑わしい。

蛇足ではあるが、この図3Cにおいて、秋田63号の収量は同じ窒素を吸収しても収量が20から30%と増収となっている。この結果は、「2. イネの生産性は吸収窒素量で決まる」で述べた、窒素と収量の関係をブレイクスルーした結果であることがわかる。ある意味、第2に緑の革命の実現例でもある。

### 5. おわりに

イネとコムギの事例をいくつか取り上げ、作物の光合成機能改善の方向性を見出すことの困難さを述べてきた。図4にイネとコムギの光合成の温度応答を示した<sup>13)</sup>。同じC3型の光合成を行う両種であるが、光合成速度が最高速となる最適温度は異なっている。夏作物であるイネは、冬作物であるコムギより最適温度は高い。また、Rubiscoのキネティクスを見ても、イネのRubiscoは高温環境向きで、コムギは低温環境向きと解釈できる。イネのRubiscoはLow  $K_m(\text{CO}_2)$ /Low  $V_{\text{cmax}}$ 型で、コムギのRubiscoはHigh  $K_m(\text{CO}_2)$ /High  $V_{\text{cmax}}$ 型である<sup>14)</sup>。高温に適応したイネは、高温で溶解度の低い $\text{CO}_2$ を有効利用するために $\text{CO}_2$ との親和性を高める方向で進化し、冷涼気候に適応したコムギのRubiscoは $\text{CO}_2$ の親和性より、比活性向上に特化した進化をとげたとみられる。また、高温で促進される光呼吸ロスを抑えるため、イネにおいてはミトコンドリアを有効的に葉緑体が覆う形態を取り、光呼吸による放出 $\text{CO}_2$

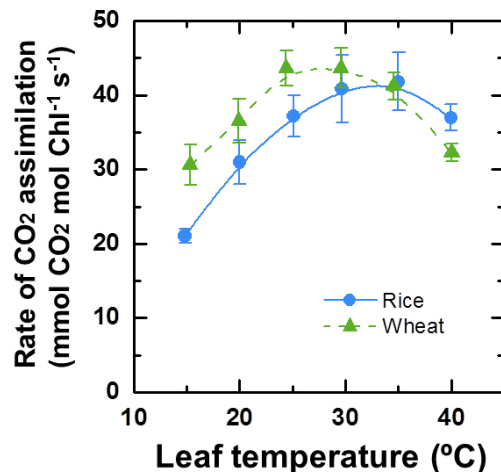


図4 イネとコムギの光飽和条件で測定された光合成速度の温度応答<sup>13)</sup> 単位はクロロフィル含量あたりで表示。

を効率よく回収している様子が観察されている<sup>15)</sup>。コムギでは、そのような形態は観察されていない。このように、イネとコムギの比較においても、自然生態系における種の起源としても特性を見出すことができる。そして、食糧増産のための作物の栽培地拡大は少なくとも光合成の環境不適應を生じている。例えば、イネの栽培地の北上である。亜熱帯起源のイネは、品種改良により、今や北海道や中国東北地方でも主要作物となっている。しかしながら、イネの栽培北上化の成功は、低温耐性付与育種<sup>16)</sup>や短日性の消失<sup>17)</sup>によってもたらされており、光合成不適應は解消されていない。北海道や東北地方のイネの現在の収量限界要因は、春先から初夏にかけて十分なバイオマス生産ができないことにある。北国の春から初夏にかけて、もしイネが、コムギなみに光合成をすることができれば、更なる大きな増収も期待できる。このように、地球上に存在する様々な光合成の遺伝子資源を有効利用し、主要作物に積極的に導入することによって、光合成機能改善の方向性は充分あるものと考えられる。

Received November 29, 2013, Accepted November 29, 2013, Published December 31, 2013

### 参考文献

1. Evans, L.T. (1998) *Feeding the Ten Billion. Plants and Population Growth*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
2. Yoshida, S. (1981) Physiological analysis of rice yield. in *Fundamentals of Rice Crop Science*, (Yoshida, S. Ed.) pp. 231-251, International Rice Research Institute, Los Banos, Philippines.

3. Yoshida, H., Horie, T. and Shiraiwa, T. (2006) A model explaining genotypic and environmental variation of rice spikelet number per unit area measured by cross-localational experiments in Asia. *Field Crops Res.* 97, 337-343.
4. Fisher, R.A., Aguilar, I. and Laing, D.R. (1977) Post-anthesis sink size in a high-yielding dwarf wheat: yield response to grain number. *Aust. J. Agric. Res.* 28, 165-175.
5. Jamieson, P.D., Martin, R.J. and Francis, G.S. (1995) Drought influences on grain yield of barley, wheat and maize. *NZ J. Crop Hort. Sci.* 23, 55-66.
6. Wada, G. and Matsushima, S. (1962) Analyses of yield-determining process and the application to yield-prediction and culture improvement of lowland rice. Mechanisms of determining the number of spikelets. *Proc. Crop Sci. Soc. Jpn.* 31, 23-25.
7. Ashikari, M., Sakakibara, H., Lin, S., Yamamoto, T., Takashi, T., Nishimura, A., Angeles, E.R., Qian, Q., Kitano, H. and Matsuoka, M. (2005) Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science* 309, 741-745.
8. Makino, A. and Osmond, B. (1991) Effects of nitrogen nutrition on nitrogen partitioning between chloroplasts and mitochondria in pea and wheat. *Plant Physiol.* 96, 355-362.
9. 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.
10. Evans, J.R. (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78, 9-19.
11. Hikosaka, K. and Shigeno, A. (2009) The role of Rubisco and cell walls in the interspecific variation in photosynthetic capacity. *Oecologia* 160, 443-451.
12. Makino, A. (2011) Photosynthesis, grain yield, and nitrogen utilization in rice and wheat. *Plant Physiol.* 155, 125-129.
13. Nagai, T. and Makino, A. (2009) Differences between rice and wheat in temperature responses of photosynthesis and plant growth. *Plant Cell Physiol.* 50, 744-755.
14. Makino, A., Mae, T. and Ohira, K. (1988) Differences between wheat and rice in the enzymic properties of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the relationship to photosynthetic gas exchange. *Planta* 174, 30-38.
15. Sage, T.L. and Sage, R.F. (2009) The functional anatomy of rice leaves: Implications for refixation of photorespiratory CO<sub>2</sub> and efforts to engineer C4 photosynthesis into rice. *Plant Cell Physiol.* 50, 756-772.
16. Nishiyama, I. (1993) Type of damage due to cool weather and the relevant research. In *Science of the Rice Plant, Vol 2. Physiology*, pp. 769-776 (Matsuo, T., Ishii, R., Ishihara, K. and Hirata, H. Eds), Nobunkyo, Tokyo, Japan.
17. Izawa, T. (2007) Adaptation of flowering-time by natural and artificial selection in Arabidopsis and rice. *J. Exp. Bot.* 58: 3091-3097.

## Photosynthesis Improvement in Crops is Feasible?

Amane Makino\*

Graduate School of Agricultural Science, Tohoku University