

## 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、葉緑体細胞膜、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

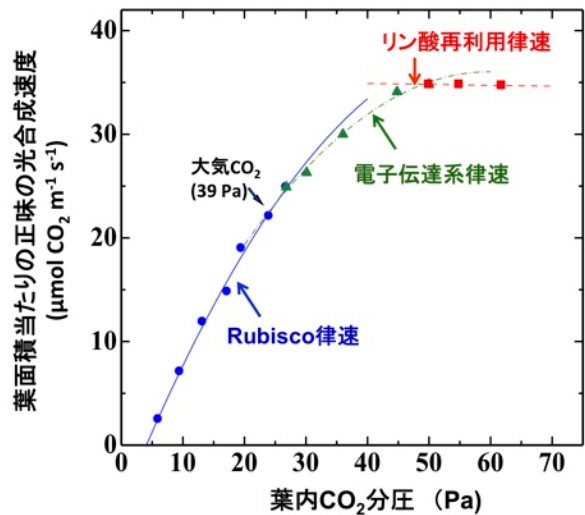


図1 葉内のCO<sub>2</sub>分圧の変化に対する光合成速度の応答のモデル

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

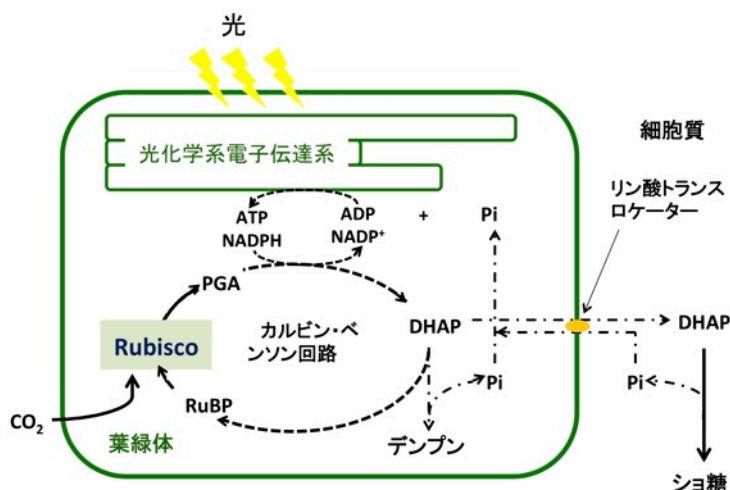


図2 C<sub>3</sub>光合成の律速因子間の概略図

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

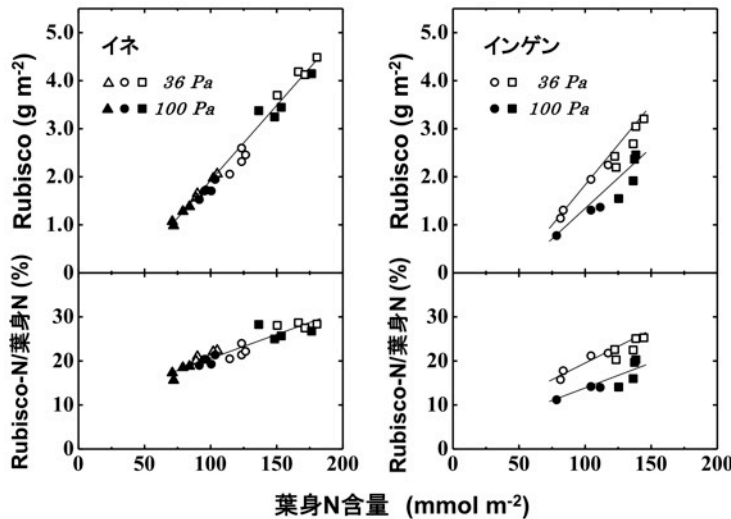


図3 36 Pa CO<sub>2</sub>と100 Pa CO<sub>2</sub>分圧下で生育したイネとインゲンの個葉の葉のRubisco量と窒素含量あたりのRubisco量の窒素割合と葉身全窒素含量の関係<sup>16)</sup>

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。

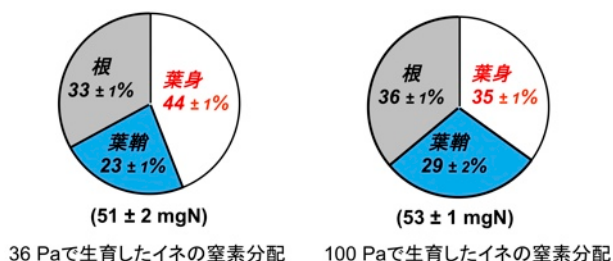


図4 36 Pa CO<sub>2</sub> と100 Pa CO<sub>2</sub>分圧下で70日間栽培されたイネの個体レベルでの器官別の体内窒素分配比<sup>16)</sup>  
イネは水耕栽培法により、70日間栽培された。カッコ内はその期間の総窒素吸収量 (個体あたり)。

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。人類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., Rodermeier, 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