

植物とCO₂

白岩善博*

Y. Shiraiwa: Carbon dioxide and plants

1. 大気はいかにつくられたか？

地球が誕生したと思われる46億年前から現在に至るまでの間、地球環境は大きく変遷し、それに対応して生物もさまざまに進化してきた。その間の生物界における重大な出来事をいくつかあげるとすれば、生命の誕生、原核生物の出現（地球誕生後13～15億年後）、酸素発生型光合成生物（ラン藻類；現在ではCyanobacteriaという用語が一般的）の出現（同約19億年後）、真核生物の出現（同約34億年後）、陸生植物の出現（同約42億年後）および人類の誕生（同約45億9000万年後、今から約1000万年前頃、ただし、現在発見されている最古のヒトの化石は約400万年前のもの）などであろう。この間地球の大気は化学進化時代のCO₂、N₂、およびH₂Oを主成分とし、遊離のO₂を含まない非還元的大気（別に、メタン、アンモニア、H₂Oを主成分とする還元的大気説もあるが遊離のO₂を含まないとする点では一致）から大気全体の21%ものO₂を含む現在の大気へと変化してきた（表1）。原始大気の大部分を占め

表1. 原始大気と現在の大気組成（1，2）

気体の種類	原始大気*	生物の出現の頃	現在の**
	%	%	%
N ₂	9	50	79
O ₂	—	—	21
CO ₂	89	47	0.03
H ₂ S	2	3	—
大気圧 (kg・cm ⁻²)	13.8	2.1	1.0
沈殿CaCO ₃ (×10 ⁷ kg)	0	980	1,500

* 地表の温度が下がって水蒸気が液体の水になったときの原始大気の化学組成

** この他の主な気体：アルゴン (Ar) 1%程度、ネオン(Ne)18ppm ヘリウム(He)5ppm およびオゾン(O₃)2ppm（ただし、高度30kmでは、12ppm）。また、CO₂の正確な濃度は1983年で340ppmである（5）。

* 新潟大学理学部生物学教室（新潟市五十嵐2の町8050）。Department of Biology, Faculty of Science, Niigata University, Niigata 950-21, Japan.

ていたCO₂は水をはじめとする揮発性物質の大部分と共に地球生成の極く初期から含まれていて、海水中における炭酸カルシウムの無機化学的な大量の沈殿によってその濃度を減少させ続けて大気中のCO₂量をも減少させてきたものと考えられている。生命の誕生とその進化のためには大気中のCO₂分圧が1気圧以下になることが必要であるとされているが、今から35億年前にはそれが1気圧以下になって生命が誕生し生存できるようになった（1）。続いて、光合成反応をもつ生物によりCO₂が有機物へと固定され、更には動物による炭酸カルシウム質の殻の生成によってCO₂が減少し、逆に、光合成反応によって大量のO₂が生成されることによって現在の大気が形成された。図1には、生命の誕生から陸生生物の出現までのおよそ30億年間唯一の生命活動の場であった水中の溶存CO₂およびO₂濃度の変遷と光合成生物の進化を示した。陸生生物の出現は、光合成生物

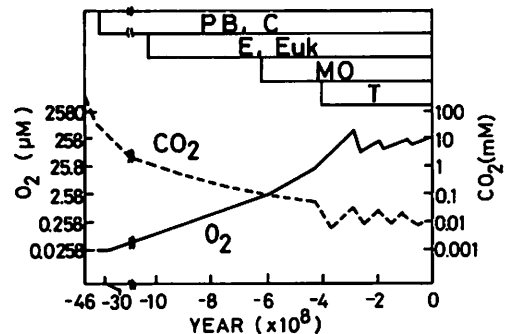
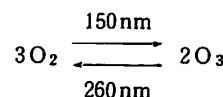


図1. 地球史における光合成生物の進化と水中溶存CO₂およびO₂濃度の変遷（3）

〔CO₂〕および〔O₂〕は25℃において大気と平衡時の水中CO₂濃度を表す。PB, 光合成細菌; C, Cyanobacteria; E, *Euglena* Euk, 真核藻類; MO, 多細胞生物, T, 維管束植物

により生成された大量のO₂が大気中に蓄積されるに至り初めて可能となった。すなわち、太陽光に含まれる大量の紫外線によって



の反応が起こり、生成されたオゾン (O₃) が生命の

活動、遺伝現象の基礎となる核酸(DNA及びRNA)が最も吸収しその障害を受けやすい260 nmの紫外線を地球の大気上空で吸収してしまう。その結果、生命にとって有害な300 nm以下の紫外線は地表には到達せず、陸上で生命の維持が可能となった。この地上での生命維持を保障するオゾン層を地球表面に全て集めたとするとその層の厚さは僅か5 mm位といわれる。この僅かなオゾンによって人間を含む全ての生物はその生命を太陽の紫外線から守られていることは驚くべきことである。したがって、オゾン層が全く無かった地球環境における生命の誕生が、やはり紫外線を吸収する水の中で起ったことはほぼ疑いが無いと思われている。5 mmのオゾン層と同じ働きを水に求めるとすれば10m位の厚さの水の層が必要とされる(4)。

したがって、地球上に生存してきた生物は、これらCO₂やO₂濃度の変動に対処し、その性質を進化させてきた。本文では特にCO₂濃度に対する植物の反応に焦点を合わせて述べて行きたい。

2. 現在の大気中のCO₂濃度は年々増えつづけている

以上述べてきたCO₂およびO₂濃度の変遷は地球自身とそこに生息する人間以外の生物を主役として演じられてきたが、現在、人間活動がそれに対し大きな影響を及ぼすようになった。図2は、大気中のCO₂濃度の変遷を示している。大気中のCO₂濃度の増大は気温の上昇をもたらす点で、人間活動が地球の気候に与える大きな影響のうちの一つである。およそ250～300ppmと見積られている産業革命以前の大気中のCO₂濃度は、石炭や石油などの化石燃料の使用および森林破壊の結果着実に増加し、1958年には315 ppm、そして1980年には336 ppmにまで

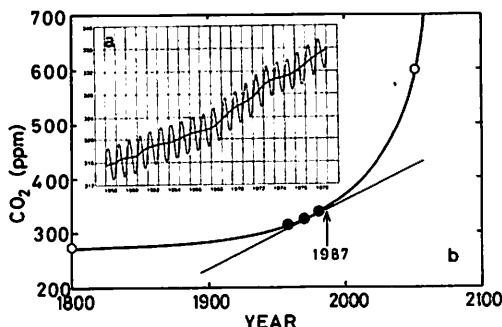


図2. 大気中CO₂濃度の変遷(5, 6)

a, ハワイ島マウナロア山頂付近で測定されたCO₂濃度、変化の多い細線が実測地で、太線は変化傾向を示している。b, 長期的な変化傾向。

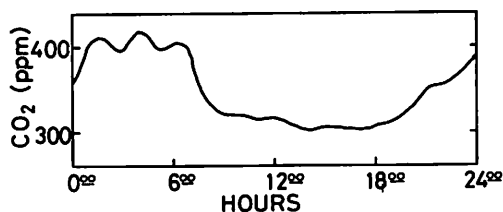


図3. 大気中CO₂濃度の日変化

新潟大学付近で赤外線CO₂分析器を用いて測定した(1986年7月30日, 快晴, 気温30℃位)。

達した。大気中のCO₂の約半分が海水中に溶け込むと考えられているので、実際に放出されたCO₂量は測定されたものの2倍である。海洋と大気間の分配率と化石燃料消費の予測によれば、大気中のCO₂濃度は21世紀の前半で現在の約2倍に達するものと試算されている(図2 b)。例えば、300ppmから600ppmへCO₂濃度が増大すると、全地球の平均気温は2.5℃の上昇がおり、これが高緯度地方では5℃もの昇温がもたらされると思われる。局地的気温の変動はともかくとして、全地球の平均気温が2.5℃も上昇することは、第4氷期(1万8千年前)と現在の気候との差に相当する位大きい。その結果、極地方での氷の融解に伴う10m程度の海水面の上昇、高緯度地方の多雨化と亜熱帯地方の少雨化などが起こるものと推測されている(5)。図3は、新潟大学理学部周辺(日本海から1 km位の砂丘上に位置する)の大気中CO₂濃度の日変化を示している。夜間400 ppm位のCO₂濃度は光合成が盛んに行われる日中には300 ppmに低下し、夜間再び増加する。同様の結果は温室内で測定しても得られたが、日中のCO₂濃度は300 ppm以下にまで達した。日中の光合成によるCO₂固定は非常に大きく、それが大気中CO₂濃度の上昇を抑える役目は非常に大きい。特に森林は地球大気へのO₂の供給と同時にCO₂の吸収に大きな役割を果たしているが、一旦それが破壊された場合、微生物の活動によって逆にO₂吸収およびCO₂放出源として作用することに留意しなければならない。

3. CO₂濃度変動に対する生物の反応

(1) 生物の進化における適応の基本的方向

前述のように、光合成生物の誕生以後、人間の急速な化石燃料の使用以前まで、大気中のCO₂濃度は減少し続け、O₂濃度は増加し続けてきた。生物を取り巻く環境は自らの活動の結果として、高CO₂および低O₂条件(Cyanobacteriaが誕生した頃のCO₂/O₂比は45000/1)から現在の低CO₂および高O₂

条件($\text{CO}_2/\text{O}_2 = 1/600$)へと変動してきた。維管束植物は CO_2 濃度が約0.3%, O_2 濃度が約2%になった頃に出現したが、それら植物の CO_2 および O_2 に対する反応の性質がその出現時の環境に対応した特徴を示す可能性が示唆される(3)。いずれにしても、現存する植物はその程度に大きな差はあるものの、その出現時とは全く逆の CO_2 と O_2 環境にさらされながら生命を維持していることになる。しかしながら、光合成生物の基本反応は光の存在下において H_2O を分解して得られた還元物質と高エネルギー物質を用いて CO_2 を固定し、有機物を生産することにより生命活動のエネルギーを得、同時に O_2 を放出することに変わりはない(光合成細菌では H_2O のかわりに H_2S を用い、 O_2 のかわりにイオウ(S)を放出する)。したがって、その生存のための必要条件は0.03%しか存在しない僅かな CO_2 を有効に利用する性質と21%もの高濃度存在する O_2 に対して耐性を獲得することであつたと思われる。以下に、高 O_2 条件に対抗する機構としての光呼吸について簡単に述べ、次に、低 CO_2 条件に対する適応としての CO_2 濃縮機構やカルボニックアンヒドラーゼについて少し詳細に述べたい。

(2) 光呼吸

植物は光照射下では光合成と暗呼吸(ミトコンドリア呼吸)を同時に行なっているが、これらに加えて幾つかの O_2 吸収機構をもつことが知られている。主なものは光合成の光化学系Iに関与した O_2 の光還元であり、もう一つは光呼吸と呼ばれる O_2 固定反応(リブローズ1,5-ジリン酸(RuBP)オキシゲナーゼとグリコール酸酸化酵素による)である。いずれの反応も強光、高 O_2 および低 CO_2 条件において促進される。光呼吸の生化学的機構はグリコール酸代謝経路と呼ばれる葉緑体、パーオキシソームおよびミトコンドリアの協同作用による一連の反応である。この経路で2分子のグリコール酸が生成され代謝される場合、3分子の O_2 が固定され1分子の CO_2 が放出される。単細胞緑藻クロレラの光合成的酸素発生を測定したワールブルク(1920)は、光合成が気相中の O_2 によって阻害されることを見出した(ワールブルク効果)が、その要因としては光呼吸によるグリコール酸生成の促進により増加した O_2 吸収が光合成による O_2 発生をある割合で相殺したためと解釈されている。

この光呼吸の生物学的意義については、強光および低 CO_2 条件下における細胞の過還元状態により生ずる O_2 や H_2O_2 が不可逆的に葉緑体に傷害を与

える状態から植物体を守ることなどが考えられている。この光合成による CO_2 固定を抑制する光呼吸やグリコール酸生成は、Cyanobacteriaをはじめとして全ての光合成生物にみられるが、これらの生物が出現した頃の大気は前述したように高 CO_2 -低 CO_2 条件であり、たとえこれら生物が当初から光呼吸能やグリコール酸経路をもっていたとしても機能していたとは考え難く、むしろ、大気組成の変化がこれらが機能し易い(もしくは機能せざるを得ない)方向へと変遷してきたと考えられる。尚、光呼吸やグリコール酸経路等に関する詳細については成書(7-10)を参照されたい。

(3) カルボニックアンヒドラーゼの合成

図4は高(3%) CO_2 条件下で培養した単細胞緑藻クロレラ(*Chlorella vulgaris* 11 h) <高 CO_2 細胞と呼ぶ>と低(0.03%) CO_2 条件下で培養したクロレラ <低 CO_2 細胞と呼ぶ>の光合成一基質濃度曲線を示している。培養はまず高 CO_2 条件で3~4日間行なったのちクロレラ懸濁液を二分し、一方をそのまま高 CO_2 条件下で培養し(高 CO_2 細胞)、他方を低 CO_2 条件へ移して23.5時間培養(低 CO_2 細胞)した。温度は培養時および光合成測定時とも25℃とした。光合成測定時のPHは8.0、光強度は飽和光度の20K luxとした。与えた NaHCO_3 に対する光合成のみかけの K_m 値(最大光合成

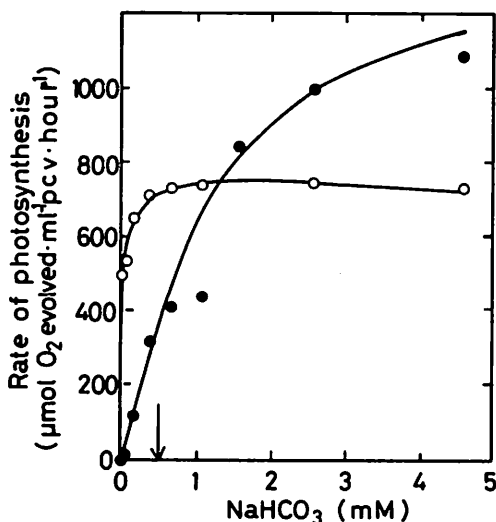


図4. クロレラの高 CO_2 細胞と低 CO_2 細胞の光合成一基質濃度曲線
●, 高 CO_2 細胞; ○, 低 CO_2 細胞; pcv, packed cell volume, 矢印は大気中 CO_2 濃度と平衡状態にある総無機炭素量

速度の $\frac{1}{2}$ を与える基質濃度)は高 CO_2 細胞で 1.5mM 、低 CO_2 細胞では僅か 0.041mM であった。この結果は、低 CO_2 細胞の基質に対する親和性は高 CO_2 細胞のその40倍も大きいことを示している。すなわち、約 1mM の NaHCO_3 以下の低 CO_2 濃度下での光合成速度は低 CO_2 細胞で高く、高 CO_2 細胞のそれとの比は CO_2 濃度が低い程大きく、低濃度の CO_2 が効率よく固定されていることを意味する。一方、与える無機炭素基質濃度を漸次高めていくと低 CO_2 細胞の光合成速度は変化しないにもかかわらず、高 CO_2 細胞のそれはかなりの高濃度まで増大した。このとき、両逆数プロットから得られる最大光合成活性($\mu\text{mol O}_2$ 発生 $\cdot\text{ml}^{-1}$ packed cell volume $\cdot$ 時間 $^{-1}$)は高 CO_2 細胞($1,538$)の方が低 CO_2 細胞(758)より約2倍程高かった(後述するように、クロレラが光合成の際に吸収する無機炭素分子種は、 NaHCO_3 でも HCO_3^- でもなく CO_2 分子であるので、基質は CO_2 分子に対する K_m 値であらわすのが妥当である。したがってこの場合、高 CO_2 細胞の K_m (CO_2)値は $36.2\mu\text{M}$ 、低 CO_2 細胞のそれは $1.0\mu\text{M}$ であり、通常の空気と平衡になっている水に存在する CO_2 分子は約 $10\mu\text{M}$ であることを考えると、両者の K_m 値の意味するところは通常の大気中の CO_2 濃度において、いかに低 CO_2 細胞が効率よく CO_2 を利用できるかが解る)。以上の結果は、クロレラ細胞を高 CO_2 条件で生育させると、低 CO_2 条件下での光合成能力を低下させるものの高 CO_2 濃度下での生育に適した光合成特性をもつようになり、逆に低 CO_2 濃度条件で生育した場合、高 CO_2 条件での光合成能力を増大させることを示している。これら高 CO_2 細胞と低 CO_2 細胞の光合成機構の相違について研究したGrahamら(オーストラリア)と宮地ら(東大)は、光合成炭酸固定経路、グリコール酸経路およびそれらを構成する酵素系には相違はみられず、唯一、 CO_2 と HCO_3^- の平衡反応を触媒する酵素カルボニックアンヒドラーゼ活性が低 CO_2 細胞においてのみ高いことを発見した(12, 13)。以後、光合成におけるカルボニックアンヒドラーゼの働きに関する研究は主に宮地らによって研究され、多くのことが明らかとなった。このカルボニックアンヒドラーゼの基本的な役割は、 CO_2 と HCO_3^- の平衡反応を促進することにより外界から細胞内の CO_2 固定部位であるRuBPカルボキシラーゼへの CO_2 の輸送(供給)を促進することにより光合成を増大させることであることが明らかである。このことは、適温下で光エネルギーが充分与えられた場合の光合成反応の

律速段階は化学エネルギーを供給する光化学系でも、また、その化学エネルギーを利用して CO_2 固定を行なう炭酸固定系(いわゆるカルビン-ベンソン回路)でも無く、外界から CO_2 固定部位である葉緑体ストロマへの CO_2 輸送段階であることを示している。特に水中で生育する藻類の場合、大気と液相の CO_2 平衡の問題と溶液中の CO_2 と HCO_3^- の平衡速度の問題が加わる点で陸上植物よりも CO_2 供給がより制限される。ただし、後述するが、陸上植物の場合は気孔の開閉が CO_2 供給を制限する点で藻類とは大きな違いがある。

CO_2 と HCO_3^- の平衡速度が光合成の律速となる背景には植物細胞や藻類の生育環境のpHと細胞内(細胞質と葉緑体ストロマ)pHがいずれもpH 7.5~8.5であることおよび細胞内へ CO_2 が取り込まれる過程で通過しなければならない細胞膜と葉緑体包膜が HCO_3^- を透過させず、 CO_2 分子のみに透過性を示すこと、更には、 CO_2 固定酵素であるRuBPカルボキシラーゼは HCO_3^- を基質としては反応できず、 CO_2 分子のみを基質として利用するということがある(10)。溶液中に存在する CO_2 (無機炭素)はその場のpHによってその存在様式を変化させる(10)(図5)。

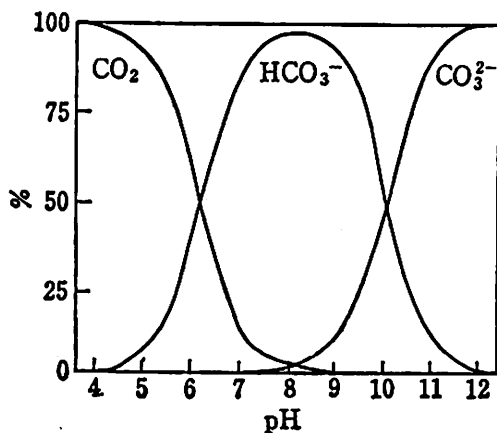


図5. pHと溶液中に存在する無機炭素分子種の割合の関係

図5から明らかなように、生理的pH(pH 7~8.5)の範囲では無機炭素は殆ど HCO_3^- のかたちで存在し、 25°C に保った溶液中に存在する無機炭素イオンの $\text{CO}_2/\text{HCO}_3^-$ 比はpH依存性で各々4.15(pH 7.0), 13.12(pH 7.5), 41.5(pH 8.0)および131.2(pH 8.5)である。

例えば、大気中の CO_2 (340 ppm)と平衡に達し

た25℃の溶液中に存在する溶存CO₂濃度 ($\alpha=0.759$) は11.5 μM であり、そのときの溶存CO₂と平衡状態になったHCO₃⁻の溶液中に存在し得る濃度は、pH 7.0で47.7 μM 、pH 7.5で151 μM 、pH 8.0で477 μM およびpH 8.5で1509 μM である。しかしながら、膜透過性や基質特異性の問題から細胞も、葉緑体も、そしてCO₂固定酵素であるRuBPカルボキシラーゼのいずれもが、多量に存在するHCO₃⁻を吸収もしくは固定出来ずに、数百分の一程度しか存在しない溶存CO₂のみを利用しなければならない。照射時における細胞質のpHは約7.5、葉緑体ストロマのそれは8.5にもなるという事実は、以上の問題が現実の問題であることを示している。すなわち、例えば葉緑体ストロマに存在するRuBPカルボキシラーゼが葉緑体包膜に直接結合するかもしくは極近傍にあり、それを通過してきたCO₂分子を膜の内側で直ちに固定する割合は非常に少ないと考えれば、CO₂分子が単純拡散でCO₂固定酵素にまで到達する間にHCO₃⁻を形成してしまうためCO₂固定酵素が利用し得る溶存CO₂分子の量は非常に少なく、反対に、直接固定反応には利用されないのに圧倒的多量のHCO₃⁻がやはり拡散により移動し、その場に存在することになる。勿論、微量のCO₂でも固定されれば平衡反応によりHCO₃⁻から直ちにCO₂が供給され律速要因にはさほどならないように思える。しかしながら、通常の条件下におけるCO₂とHCO₃⁻の平衡反応は一般の酵素反応と比較して非常に遅いことが知られている(例えば、15℃の場合、CO₂とHCO₃⁻が完全に平衡に達するのに60秒ほどかかる(14))。したがって、RuBPカルボキシラーゼへのCO₂分子の供給が律速されることになる。このCO₂供給の律速段階はこの反応のみならず、反応溶液中における細胞へのCO₂供給段階および葉緑体へのCO₂供給段階でも同様に存在すると考えなければならぬ。したがって、いずれの場合も、CO₂とHCO₃⁻の平衡反応を促進する酵素カルボニックアンヒドラーゼが存在すれば、律速条件が解除され、結果的に光合成の促進がみとめられることになる。CO₂供給が律速となる低CO₂条件下で生育した藻細胞がそれに対応するためにカルボニックアンヒドラーゼ合成を行なうことは、正に低CO₂条件に対する合目的な適応といえるし、CO₂が十分に供給される高CO₂条件下で生育した高CO₂細胞はカルボニックアンヒドラーゼを必要としないため、合成の能力がありながらその合成を行なわないものと思われる。

ところで、低CO₂細胞を図4で行なった実験条件以上に高濃度の基質を与えると、むしろ光合成の阻害がみられるようになる。また、図に示すように低CO₂細胞の飽和CO₂濃度条件での光合成速度は高CO₂細胞の約1/2である。一方、高CO₂細胞では高CO₂濃度添加による光合成阻害はみられない。

以上の結果から、高CO₂濃度条件下における低CO₂細胞の光合成阻害はカルボニックアンヒドラーゼによりCO₂供給が促進される結果、高CO₂濃度下では過剰のCO₂が葉緑体中へ蓄積されることによりpHの低下をひき起こし、これが結果的に光合成を抑制する可能性が考えられている(12)。したがって、高CO₂細胞がカルボニックアンヒドラーゼを合成しないのは不必要だからというよりは、CO₂の過剰供給による光合成阻害を回避するむしろ積極的な適応の結果によるものであろうか。勿論通常の大気中で生育した陸上植物も高いカルボニックアンヒドラーゼ活性をもち、細胞内のCO₂供給(輸送)において藻類の低CO₂細胞と同様の機構を有している。

(4) CO₂濃縮機構

Cyanobacteriaや微細藻類を一定pHおよび一定温度に保ち、細胞懸濁液に一定濃度のNaH¹⁴CO₃を加え光合成を行なわせ、シリコンオイル遠心法という技術を用いて極短時間のうちに反応を停止し、細胞内の無機炭素(dissolved inorganic carbon, DIC)濃度を測定したとき、低CO₂細胞におけるDICは、単純な平衡関係により算出されるより以上の高濃度のDICが細胞内に検出された。この細胞内へのDICの蓄積は高CO₂細胞でもみられたが、その程度は低CO₂細胞に比べて小さかった。したがって、光合成の与えたNaH¹⁴CO₃に対するみかけのK_m値は低CO₂細胞で小さく(CO₂に対する親和性が高い)、高CO₂細胞で大きい(CO₂に対する親和性は小さい)(15, 16)。

平衡関係以上のDICを蓄積するためには、CO₂やHCO₃⁻としてでは理論上考えられず、特別なDIC濃縮機構および蓄積機構を考えなければならない。現在までのところ、DICはカルバメイトとしてタンパク質に吸着している可能性が示唆されているものの、それらの機構は依然として不明である。ただし、DICの蓄積や蓄積されたDICが光合成においてCO₂供給源となる場合、RuBPカルボキシラーゼへの効率の良いCO₂の供給のためには、やはりカルボニックアンヒドラーゼの働きを必要とする

ものと思われる(17)。この機構は特に Cyano-bacteria において著しい働きを示す。

4. CO₂ センサーは何か?

クロレラ (*Chlorella vulgaris* 11 h) の高 CO₂ 細胞を低 CO₂ 条件に移すと、カルボニックアンヒドラーゼ活性が増大し始め、光合成のみかけの K_m (CO₂) 値が減少し、かつ最大光合成活性が減少し始める。これは高 CO₂ 細胞から低 CO₂ 細胞への転換を意味し、この変化は3~6時間で終了する。このとき、暗条件下で実験を行なうとこの変化は認められず光の存在が必須であることがわかった(18)。

しかし、強光条件のみならず光合成の光補償点付近の弱光条件下および光照射下で光合成の阻害剤である DCMU 添加条件下でもこれらの変化を誘導できることから、光は必須であるものの、光合成により生産される化学エネルギーはこの変化には必要ではないことが示唆された(19)。ただし、この点に関し、種特異性がみられ、単細胞緑藻のクラミドモナスでは光合成が行なわれることが必須であると報告されている(20, 21)。

更に、タンパク合成阻害剤のうち、葉緑体の70S リボソーム上のタンパク合成阻害剤であるクロラムフェニコールの添加によっては阻害されず、細胞質の80S リボソーム上でのタンパク合成を阻害するシクロヘキシミドにより阻害効果が認められた。この結果は、葉緑体に局在するとされている本種のカルボニックアンヒドラーゼ(12)の合成が核支配であり、細胞質で *de novo* 合成された後、葉緑体へ輸送されることを示している(19)。カルボニックアンヒドラーゼの合成が核 DNA 支配である点は単細胞緑藻クラミドモナスにおいても確認されている(22)。

高 CO₂ 細胞と低 CO₂ 細胞の光合成特性の相違はカルボニックアンヒドラーゼの有無に起因することからこの酵素の合成の調節機構の解明が、細胞の CO₂ 供給機構の解明をもたらすと考えられる。カルボニックアンヒドラーゼの生合成は、温度依存性であり、その至適温度はこの細胞の光合成および生育のそれと同じであった。また、CO₂ 濃度に関しては、その生育時に与えられる濃度が減少するに伴ってカルボニックアンヒドラーゼ合成は増加し、0.5% CO₂ が半飽和値であった(23)。また、O₂ 濃度を減少させた場合、酵素の合成速度が増大し2時間程度で一定レベルに達した。一定レベル到達後のカルボニックアンヒドラーゼ活性(合成量)は O₂ 濃度の変化には影響されず同じであった(白岩ら未発表)。

以上の結果は、外界の CO₂ 濃度の低下を感知す

る“CO₂ センサー”を介して情報が核 DNA に伝えられ、mRNA の合成を促し、80S リボソーム上で酵素タンパクが合成されることを示す。このとき、低 O₂ が合成速度を促進するが一連の反応のうちどの段階で作用するのかは明らかではない。また、光の作用段階も不明であるが、クラミドモナスにおいては、mRNA 合成以前の段階であることが示されている(22)。合成されるカルボニックアンヒドラーゼは、“CO₂ 濃度の低さ”に応じて合成が開始され量的調節を受けるのか、あるいは、“CO₂ 分子が阻害因子”としてその合成を抑制しており、低 CO₂ 条件へ移すことによりその抑制が解除されるのかなどの詳細は依然として不明である。

5. 上昇する大気中 CO₂ 濃度は何をもたらすか?

現在、主に人間活動によって放出される CO₂ が大気や海洋中に蓄積され、地球環境に気温上昇という重大な問題を引き起こしていることは既に述べた。ここでは、大気中の CO₂ 濃度が上昇した場合、いかなる変化が植物においてもたらされるかを述べてみたい。ここでは前述したような地球史的(進化論的)なレベルではなく、植物が既に有している能力に基づく現象に焦点を合わせてみたい。

(1) 光合成速度の増加と暗呼吸速度の減少

クロレラなどの藻類の光合成速度は、図4に示したように、高 CO₂ 細胞および低 CO₂ 細胞のいずれにおいても CO₂ 濃度の上昇にともなって増大する。ただし、低 CO₂ 細胞は高 CO₂ 細胞よりも低い CO₂ 濃度で飽和してしまう。また、高等植物でもその光合成は CO₂ 濃度依存ではあるが、C₃ 植物(タバコ、ホウレンソウ、イネなどに代表される植物群で光合成初期産物が三炭糖の3-ホスホグリセリン酸であることから命名された。葉肉細胞の葉緑体に局在する RuBP カルボキシラーゼにより CO₂ が固定される)と C₄ 植物(トウモロコシやサトウキビなどに代表される植物群で光合成初期産物は四炭糖のオキザロ酢酸を経たリンゴ酸やアスパラギン酸であることから命名された。クランツ構造と呼ばれる維管束の周囲に葉緑体をもった維管束鞘細胞が一行に並んだ構造をしている。光合成は葉肉細胞と維管束鞘細胞との協同で行なわれる。まず葉肉細胞の細胞質に存在するホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼが CO₂ 分子ではなく HCO₃⁻ を基質として固定し C₄ 化合物を生成する。その C₄ 化合物は維管束鞘細胞の葉緑体ストロマに輸送され、そこで C₃ 化合物へと分解されるとき CO₂ を放出しその CO₂ が RuBP カルボキシラーゼにより固定

される)で異なる特徴を示す(図6)。

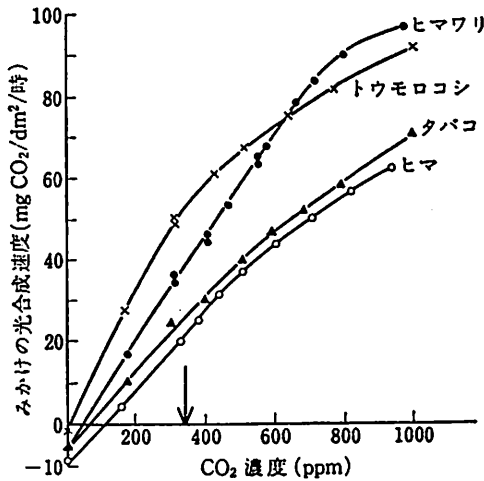


図6. C₃およびC₄植物の光合成速度とCO₂濃度との関係(7)

原論文は Hesketh, J. D. (1963) Crop. Sci.; 3: 493 - 496. 矢印は大気中CO₂濃度を示す。

図から明らかなように、C₄植物のトウモロコシは光補償点が高く、C₃植物のヒマワリ、ヒマヤタバコは高い補償点をもつ。そして、1,000 ppmまでのCO₂濃度ではC₄植物における光合成の方がC₃植物のそれを上まわっている。これらの特徴は、C₄植物の主に形態学的な特徴から、光呼吸によるCO₂の放出(すなわち、固定された炭素のロス)が見られないことに起因する。ところが、C₃植物とC₄植物を1,000 ~ 2,700 ppmの高CO₂濃度条件下で生育させた場合、C₃植物では著しい乾物重量の増加を示したのに対し、C₄植物ではほとんど増加を示さなかったとの報告がある(24)。

以上のCO₂に対するC₃植物およびC₄植物の応答は、藻類における高CO₂細胞と低CO₂細胞の関係と似ている。しかし、実験材料に用いた植物は通常の空気条件下で生育させたものであり、C₃、C₄植物共に高いカルボニクアンヒドラーゼを有していると思われるので、別の要因によるものと考えなければならないが、CO₂供給系に関する問題である可能性は否定できない。結局、これは高CO₂条件において、気孔が閉鎖され、外界とのガス交換が抑制もしくは停止してしまう(9)ことによるものと考えられている。この気孔のCO₂濃度に対する応答もC₃植物とC₄植物間で大きな違いがみられる。C₄植物ではCO₂濃度が300 ppm以上になると気孔が漸次閉鎖し光合成も停止することとなり、

したがって乾物生産も認められない。一方、C₃植物ではC₄植物程ではなく、2,000 ppm以上となって閉鎖が著しくなるため、2,000 ppm程度までは基質濃度の上昇に反応して光合成や乾物生産も増大する。

その他のCO₂濃度の上昇に対する植物の応答としては、暗呼吸の抑制がある。これによって、固定し蓄積した炭水化物の呼吸による消費を減少させることができる。しかし、呼吸抑制が更に大きくなった場合、細胞全体の生理活性が大きく減少し、生命活動の維持は困難となるであろうことが予想される。

現在上昇しつつある大気中のCO₂濃度は植物に対してはそれがさほど高濃度ではない時点では光合成の増大をもたらすであろう。しかし、CO₂濃度の上昇率が年々大きくなるため、大気中のCO₂濃度の上昇が有益な結果をもたらす続ける期間はさほど長期間に渡ることは無く、急激なCO₂濃度上昇により急激に気孔閉鎖の問題が生じ植物の生産は抑制されはじめるであろう。また、前述したように、その影響はC₄植物に著しい。これは、近年の人口増加と食糧(物質)生産との関係から注目されてきたC₄植物による物質生産を期待できない状況をつくり出す。更に、自然環境においては植物相の変化をも引き起こし、森林などの生産にも大きな変化が及ぶであろう。これらの現象は、大気中CO₂濃度の気候への影響とは別の意味で重要な問題である。本文で述べたように、藻類や陸上植物はCO₂濃度が減少しつつあるという長い進化の過程で微量のCO₂濃度を有効に利用するメカニズムを作り上げてきた。しかし、現在から近い将来に至る程の急激なCO₂濃度変化に完全に対応し得るであろうか。一方、気孔を持たない藻類は陸上植物よりもCO₂濃度変化にうまく対応し、その生産力を増大させ得るであろうか。

ともあれ、我々人間は来たるべき異常事態を的確に予想し、それに対処する方策と化石燃料の消費の縮小や森林破壊の防止などそれを防止する方策を確立していかなばならないであろう。

参考文献

1. 北野 康他(1976) 炭酸ガスの化学——有効利用のための基礎——、共立ライブラリー 11、共立出版、東京
2. Margulis, L. (1981) Symbiosis in Cell Evolution: Life and its environment on the early earth, W. H. Freeman and Company, San Francisco

3. 横田明穂, 北岡正三郎 (1982) 蛋白質・核酸・酵素 27: 475 - 490
4. Björn, L. O. 著, 宮地重遠監訳 (1976) 光と生命—光生物学入門—, 理工学社, 東京
5. Ingersoll, A. P. (1983) サイエンス Vol. 13, (No. 11), pp. 102 - 115. 日経サイエンス社, 東京
6. Revelle, R. (1982) サイエンス Vol. 12 (No. 10) pp. 13-23, 日経サイエンス社, 東京
7. 宮地重遠, 村田吉男編 (1980) 光合成と物質生産—植物による太陽エネルギーの利用—, 理工学社, 東京
8. 宮地重遠編 (1981) 光合成 I (植物生理学 1), 朝倉書店, 東京
9. 宮地重遠編 (1981) 光合成 II (植物生理学 2), 朝倉書店, 東京
10. 宮地重遠他編 (1980) 葉緑体, 理工学社, 東京
11. Shiraiwa, Y. and Miyachi, S. (1985) Plant Cell Physiol. 26: 543 - 549
12. Graham, D. et al. (1971) In: Photosynthesis and Photorespiration, Ed. by Hatch, M. D. et al., p. 267 - 274, Wiley-Interscience, New York
13. Hogetsu, D. and Miyachi, S. (1979) Plant Cell Physiol. 20: 747 - 756
14. Cooper, T. G. et al. (1969) J. Biol. Chem. 244: 1081 - 1083
15. Badger, M. R. et al. (1980) Plant Physiol. 66: 407 - 413
16. Volokita, M. et al. (1981) Plant Physiol. 67: 1119 - 1123
17. Aizawa, K. and Miyachi, S. (1986) FEMS Microbiology Reviews 39: 215 - 233
18. Shiraiwa, Y. et al. (1981) In: Photosynthesis IV. Ed. by Akoyunoglou, G., pp. 493 - 499, Balaban Int. Sci. Services, Philadelphia
19. Shiraiwa, Y. and Miyachi, S. (1983) Plant Cell Physiol. 24: 919 - 923
20. Spalding, M. H. and Ogren, W. L. (1982) FEBS Lett. 145: 41 - 44
21. Spencer, K. G. et al. (1983) Plant Cell Physiol. 24: 301 - 304
22. Toguri, T. et al. (1986) Europ. J. Biochem. 158: 443 - 450
23. Shiraiwa, Y. and Miyachi, S. (1985) Plant Cell Physiol. 26: 543 - 549
24. Akita, S. and Tanaka, I. (1973) Proc. Crop. Sci. Soc. Japan 42: 288 - 295