

高二酸化炭素濃度に対するダイズ個葉光合成速度の 反応の品種間差異

川崎, 有梨
神戸市役所

中元, 博明
九州大学大学院生物資源環境科学府

古屋, 忠彦
九州大学大学院農学研究院

<https://doi.org/10.15017/4307>

出版情報：九州大学大学院農学研究院学芸雑誌. 58 (1/2), pp.1-7, 2003-10-01. 九州大学大学院農学研
究院

バージョン：

権利関係：

高二酸化炭素濃度に対するダイズ個葉光合成速度の 反応の品種間差異

川崎 有梨*・中元 博明**・古屋 忠彦
鄭 紹輝・井上 眞理・福山 正隆†

九州大学大学院農学研究院植物資源科学部門農業植物科学講座作物学研究室

(2003年6月30日受付, 2003年7月15日受理)

Varietal Difference in Response of Photosynthesis in Soybean to Raised Carbon Dioxide Concentration

Yuri KAWASAKI*, Hiroaki NAKAMOTO**, Tadahiko FURUYA,
Shao-Hui ZHENG, Mari IWAYA-INOUE and Masataka FUKUYAMA†

Laboratory of Crop Science, Division of Agricultural Botany,
Department of Plant resource, Faculty of Agriculture,
Kyushu University, Fukuoka 812-8581, Japan

緒 言

産業革命以降, 人間の生活・生産活動の拡大に伴い, 大気中の二酸化炭素 (CO₂) 濃度は上昇の一途をたどっている. 産業革命以前の段階では280ppmであったものが, その後徐々に増加し, 1999年には368ppm程度にまで達している. 気候変動に関する政府間パネル (IPCC) によると, 今後新たな対策を講じない場合, 大気中の CO₂ 濃度は, 2050年ごろには500ppmとなり, 2100年ごろには700ppm に達すると予測されている (IPCC, 2001). CO₂ 濃度の変化は植物の光合成および乾物生産に大きな影響を及ぼすが, その影響の表れ方は, 種間および品種間で異なっている (Kimball, 1983). これまでの研究により, ダイズにおいては高 CO₂ 濃度処理が光合成能力, 乾物生産および収量の増加をもたらすことが認められている (Ackerson *et al.*, 1984; Rogers *et al.*, 1984; Allen *et al.*, 1991; Ziska and Bunce, 1995;

Ziska *et al.*, 2001).

一方, 植物は昼間光合成を行っていると同時に光呼吸を行い, CO₂ 放出により光合成を低減させている. 光呼吸は大気中の酸素分圧に強く影響されるが, CO₂ 濃度の変動にも影響されると考えられる. 即ち, CO₂ 濃度の増加による光合成速度の増大は, 基質としての CO₂ 固定量が増加すると同時に, 光呼吸系の抑制を伴った協同的な現象の結果であると考えられる (秋田 1980). したがって, 高 CO₂ 濃度による単位葉面積当たりのみかけの光合成速度 (apparent photosynthetic rates per leaf area; 以下 AP とする) の増加は, CO₂ 分圧の上昇に伴う光呼吸の抑制 (以下 I. Pr とする) と, 基質としての CO₂ 濃度増加による直接的な貢献 (以下 DE. CO₂ とする) とに分離できると考えられる.

本研究では, ダイズ品種の AP が CO₂ 濃度の上昇によってどのように増加するのかを明らかにし, また, その増加要因を I. Pr と DE. CO₂ の 2 つに分離して

* 神戸市役所

** 九州大学大学院生物資源環境科学府植物資源科学専攻農業植物科学講座作物学研究室

* City hall of Kobe

** Laboratory of Crop Science, Division of Agricultural Botany, Department of Plant resource, Graduate school of Bioresource and Bioenvironmental Sciences, Kyushu University

† Corresponding author (E-mail: fukuyama@agr.kyushu-u.ac.jp)

検討した。

材料と方法

供試材料は、ダイズ (*Glycine max* (L.) Merr.) 12品種およびダイズの野生種であるツルマメ (*Glycine Soja* Sieb. et Zucc) であった (第1表)。九州大学貝塚圃場にある地上部のみビニールを張ったハウス内において、1/5000アールポットに水田土壌を充填し、基肥として豆化成 (N : P₂O₅ : K₂O = 3 : 10 : 10) 5g, 苦土石灰 5g をそれぞれ施した。1ポットあたり 5粒, 各品種 5ポットずつ播種し, 出芽後初生葉展開時に間引きを行い, 1本立てとした。生育期間中は, 灌水・除草・農薬散布を適宜行った。

開花約1週間前 (栄養成長期) および開花4週間後の子実肥大前期 (生殖成長期) に, 携帯用光合成測定装置 CIRAS-1 (小糸工業製) を用い, 各個体の最上位展開葉から2節下に位置する複葉の頂小葉を使い, みかけの光合成速度 (AP) を測定した。各品種の健全な3個体を用い, 1個体につき1回ずつ測定を行った。測定に用いた葉身の面積は1.8cm², 環境設定は光強度1500μmol/m²/S, 葉温30℃, 湿度60~65%とした。

また, 高CO₂濃度によるAP増加要因ならびに品種間差異を解析するため, AP増加量を, CO₂分圧が上がることにより抑制された光呼吸量 (I. Pr), および基質としてのCO₂濃度増加による直接的な貢献量

(DE. CO₂) とに二分して, 各測定結果からそれぞれの値を算出した。

測定方法については, CIRAS-1 内部に装着された小型CO₂ポンベによりCO₂濃度を調節, またガスブレンダー (コフロック製) により, 低酸素濃度気体 (O₂濃度2.5%) を作出し, CIRAS-1 に配管した。CO₂濃度およびO₂濃度に関する環境条件は, O₂濃度21% (標準O₂濃度) + CO₂濃度350ppm (標準CO₂濃度), O₂濃度21% + CO₂濃度700ppm (高CO₂濃度), O₂濃度2.5% (低O₂濃度) + CO₂濃度350ppm, O₂濃度2.5% + CO₂濃度700ppm の4通りとし, それぞれの条件下で光合成測定を行った。

各パラメーターの求め方については, まず光呼吸量は, 低酸素濃度 (2.5%) 下ではほぼ完全に抑制されると考えられるため, CO₂濃度を標準濃度に保ち, O₂濃度を標準濃度から低濃度へ減少させたときのAPの増加量として求める。次に, 低O₂濃度のままCO₂濃度を標準濃度から高濃度へ増加させると, 光呼吸はほぼ完全に抑制されていると考えられるため, ここでのAP増加量は, DE. CO₂として算出できる。また, 標準O₂濃度下でのCO₂濃度倍加に伴うAP増加量のうちのDE. CO₂の量も, CO₂濃度は一定であるから, 上記で算出した値と等しいと考えられるため, 全体のAP増加量からこの量を減ざると, 高CO₂濃度によりもたらされたI. Prが求まる。上述の各条件下での測定値に基づき, 以下の式によって各パラメーター

第1表 供試したダイズ品種とその特性。

分類	品種	生態型*	主栽培地	播種日
早生品種群	キタムスメ	I a	北海道	4月24日
	一号早生	I a	九州在来	
	Harosoy	I a	アメリカ	
	コガネダイズ	II a	九州	
	オリヒメ	II a	九州	
中生品種群	タチナガハ	II b	中 信	5月15日
	エンレイ	II c	中 信	
晩生品種群	納豆小粒	III c	関 東	7月10日
	タマホマレ	III c	中 信	
	サチユタカ	III c	九州	
	フクユタカ	IV c	九州	
	新丹波黒	IV c	近 畿	
野生種	ツルマメ	なし	九州	7月10日

*: 生態型を表すローマ数字は播種から開花まで期間の長さ, アルファベットは開花から成熟までの期間の長さを示す。

を算出した。

$$\begin{aligned} \text{光呼吸量} &= \text{AP (350ppm CO}_2\text{, 2.5\% O}_2\text{)} \\ &\quad - \text{AP (350ppm CO}_2\text{, 21\% O}_2\text{)} \\ \text{DE. CO}_2 &= \text{AP (700ppm CO}_2\text{, 2.5\% O}_2\text{)} \\ &\quad - \text{AP (350ppm CO}_2\text{, 2.5\% O}_2\text{)} \\ \text{I. Pr} &= \text{AP (700ppm CO}_2\text{, 21\% O}_2\text{)} \\ &\quad - \text{AP (350ppm CO}_2\text{, 21\% O}_2\text{)} - \text{DE. CO}_2 \end{aligned}$$

結 果

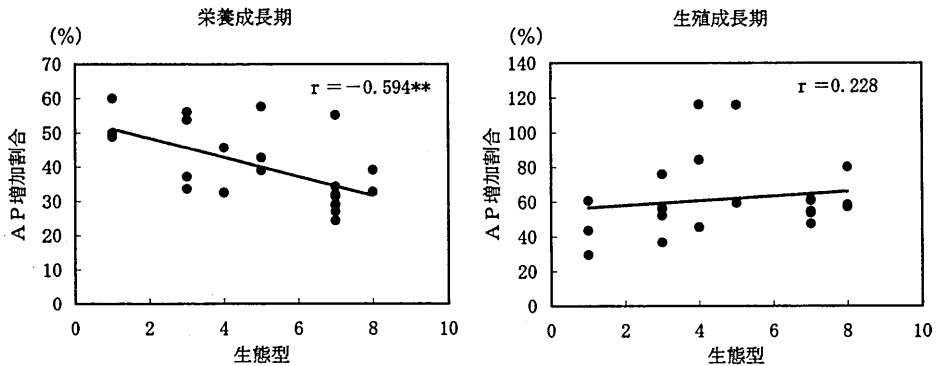
1. 高CO₂濃度条件に対する光合成速度の反応

供試した全品種において、CO₂濃度が350ppmから700ppmに倍増した場合、見かけの光合成速度(AP)は著しく増加した(第2表)。その増加率は全品種平均で栄養成長期では39.7%、生殖成長期では59.2%であり、生殖成長期における増加程度が大きかった。

第2表 CO₂濃度増加に対する光合成反応の品種間比較。

品 種	AP (μmol/m ² /s)		増加率 (%)	AP (μmol/m ² /s)		増加率 (%)
	CO ₂ 濃度	350ppm		700ppm	350ppm	
		栄養成長期			生殖成長期	
キタムスメ		25.1	38.5	53.3	26.1	37.6
一号早生		22.5	27.9	24.0	23.4	38.4
Harosoy		25.8	32.1	24.5	28.9	45.0
オリヒメ		26.8	41.5	55.0	29.6	43.8
コガネダイズ		24.3	33.0	35.6	23.5	39.2
タチナガハ		18.8	25.7	36.8	18.6	33.2
エンレイ		23.0	33.7	46.7	21.8	33.2
納豆小粒		26.8	37.0	38.2	24.4	38.4
タマホマレ		20.3	26.4	30.0	20.7	32.8
サチユタカ		22.1	28.4	28.7	28.9	43.7
フクユタカ		24.5	33.3	36.2	24.5	40.3
新丹波黒		18.5	32.7	77.1	19.6	35.2
ツルマメ		17.8	23.5	32.0	13.9	22.8
平 均		22.8	31.8	39.7	23.4	37.2

AP: 見かけの光合成速度。



第1図 品種の生態型と見かけの光合成速度(AP)増加割合の関係。
生態型は、Ia, Ib, IIa, IIb, IIc, IIIb, IIIc, IVc, Vcの9群をそれぞれ1~9の数値に変換した。野生型のツルマメは変換できないため除いた。

次に、高CO₂濃度に対するAP増加率は品種によってかなり異なり、栄養成長期では1号早生で最も低く(24.0%)、新丹波黒で最も高かった(77.1%)。しかしながら、生殖成長期になると、増加率は新丹波黒ではあまり変化がなかったのに対し、1号早生では64.2%であり、栄養成長期に比較して大きく上昇した。

次に、AP増加割合と、品種特性のひとつである生態型との関係を見た。その検定にあたり、生態型による分類ができない野生種であるツルマメ、および値が集団から大きくはずれた新丹波黒を除外した。また、生態型を数値化するために、生育期間の短い順(Ia, Ib, IIa, IIb, IIc, IIIb, IIIc, IVc, Vc)に、それぞれ1から9の数値を当てはめた。その結果(第1図)、栄養成長期においては、早生品種ほど増加率が高い関係がみられたが($r = -0.594$, $P < 0.01$)、生殖成長期ではそのような傾向はみられなかった($r = 0.228$)。なお、標準条件(O₂濃度21%+CO₂濃度350ppm)下でのAPと生態型の間では、栄養成長期および生殖成長期の両方において5%水準で有意な相関関係は見られなかった(栄養成長期 $r = -0.162$, 生殖成長期 $r = -0.123$)。

2. 高CO₂濃度による光合成速度の増加の要因解析

上述のような高CO₂濃度によるAP増加要因を詳しく解析するため、AP増加量を、CO₂分圧が上がることにより抑制された光呼吸量(I.Pr)、および基質としてのCO₂濃度増加による直接的な貢献量(DE.CO₂)に分離し、その結果を第3表に示した。まず、栄養成長期においては、高CO₂濃度によるAP増加量のうち、63.2%(変動範囲: 41.2-88.1)がI.Prに、36.8%(同: 11.9-58.8)がDE.CO₂に由来し、I.Prの寄与率はDE.CO₂より高かった。それに対して、生殖成長期には逆に34.3%(同: 5.8-55.1)がI.Prに、65.7%(同: 44.9-94.2)がDE.CO₂に由来し、栄養成長期とは逆であった。このような傾向がはっきりみられる品種例はエンレイとサチユタカであったが、この傾向に合わない品種の例として、タマホマレでは生育時期による違いがみられず、また、新丹波黒では両生育時期においてDE.CO₂の寄与率が高く、特に生殖成長期では94.2%であった。

各要因のAP増加に対する寄与率が生育時期によって異なった原因を検討するため第2図を作成した。標準条件下におけるAPは、両生育時期間にはほとんど差がみられないが、高CO₂区において、栄養成長期に比較して生殖成長期ではI.Prはむしろやや減少

第3表 高CO₂処理により増加したAPに対するI.PrおよびDE.CO₂の貢献度。

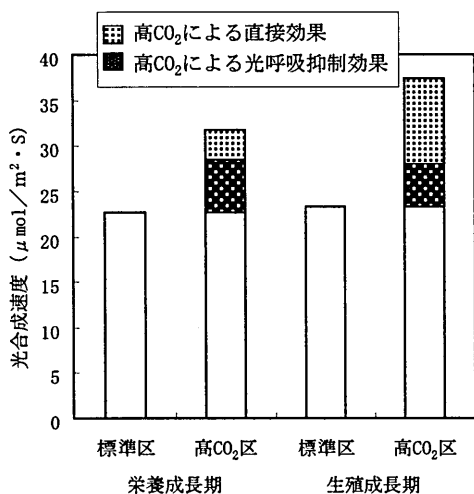
品種名	AP増加量*	I.Pr**	DE.CO ₂ ***	AP増加量*	I.Pr**	DE.CO ₂ ***
	栄養成長期			生殖成長期		
キタムスメ	13.4(100)	9.0(67.6)	4.3(32.4)	11.5(100)	6.2(55.1)	5.3(44.9)
一号早生	5.4(100)	2.6(48.8)	2.8(51.2)	15.0(100)	2.6(17.0)	12.5(83.0)
Harosoy	6.3(100)	5.6(88.1)	0.8(11.9)	16.1(100)	6.2(35.0)	9.9(65.0)
オリヒメ	14.7(100)	10.8(73.5)	3.9(26.5)	14.2(100)	6.8(49.3)	7.4(50.7)
コガネダイズ	8.7(100)	6.0(68.8)	2.7(31.2)	15.7(100)	5.0(32.9)	10.7(67.1)
タチナガハ	6.9(100)	4.5(65.2)	2.4(34.8)	14.6(100)	5.9(29.7)	8.6(70.3)
エンレイ	10.7(100)	7.1(66.5)	3.6(33.5)	12.0(100)	4.6(37.0)	7.5(63.0)
納豆小粒	11.6(100)	7.1(61.7)	4.4(38.3)	14.1(100)	4.0(28.5)	10.1(71.5)
タマホマレ	6.1(100)	2.8(45.1)	3.4(54.9)	12.1(100)	6.6(54.4)	5.5(45.6)
サチユタカ	6.3(100)	4.1(64.7)	2.2(35.3)	14.8(100)	5.4(36.6)	9.4(63.4)
フクユタカ	8.9(100)	6.5(72.9)	2.4(27.1)	18.0(100)	4.5(23.2)	13.6(76.8)
新丹波黒	14.2(100)	5.9(41.2)	8.4(58.8)	15.6(100)	0.9(5.80)	14.7(94.2)
ツルマメ	5.7(100)	3.9(67.9)	1.8(32.1)	8.9(100)	2.0(22.5)	6.9(77.5)
平均	9.1(100)	5.8(63.2)	3.3(36.8)	14.0(100)	4.7(34.3)	9.4(65.7)

* : CO₂濃度350ppmに対する700ppm時の見かけの光合成増加量。

** : CO₂分圧の増大による光呼吸抑制量。

*** : CO₂濃度増大による直接貢献量。

単位は $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、括弧内はAP増加量に対する割合。



第2図 高CO₂濃度条件によるみかけの光合成速度の増加要因。酸素濃度21%における各区13品種の平均値。

したのに対し、DE. CO₂は大きく増加した。その結果、高CO₂濃度による光合成増加率が生殖成長期で大きかったのは、CO₂濃度増加による直接効果によってもたらされたことが明らかになった。

考 察

本研究で供試した栽培ダイズ12品種、野生種1品種の計13品種において、高CO₂濃度処理により、APは栄養成長期では約39%、生殖成長期では約59%増加した(第2表)。Allen and Boote (2000)は、ダイズ植物体に短期間でCO₂濃度を倍増処理すると、CO₂交換速度は70(±20)%増加すると述べた。また、Ziska *et al.* (2001)は400ppm CO₂条件下で生育させたダイズの700ppm CO₂条件下でのAPは、400ppm CO₂での測定値の76%増となったと報告している。本実験にみられたAPの増加割合はそれらの報告と概ね一致するものであった。

本実験では栄養成長期・生殖成長期ともに、ダイズ品種において標準CO₂濃度下でのAPと生態型との間に相関関係がみられなかったが、小島(1972)は、早晩性の異なるダイズ38品種をポット栽培し、栄養成長期に300ppm CO₂濃度下でのAPを測定した実験においては、APが高いのは早生品種に多く、生育日数と光合成との間には有意な負の相関関係($r = -0.551$, $P < 0.01$)が存在することを報告している。また、その考察として、高い光合成能力と早生の性質

が連鎖関係にあるのではなく、早生品種は生育期間が短いので物質生産がAPに依存し、晩生品種は生育期間が長いのでAPよりも葉面積の大きさに依存するところが大きく、この関係が結果的に高いAPと早生の性質とが連鎖しているかのような関係をもたらしたのではないかと推察している。本実験では、栄養成長期においてダイズ品種の生育期間を表す生態型とAP増加割合との間に負の相関がみられた。植物群落の光合成能力をみる場合、葉面積指数(LAI)や受光態勢をも考慮に入れなければならないのは当然であるが、個葉光合成能力のみ着目し、この結果と小島の報告を併せると、早生品種は晩生のものと比較して、環境条件が同じであれば、高いAPを示す潜在的な能力を持っている可能性が示唆された。

本実験のもう一つの特徴として、高CO₂濃度下におけるAPの増加要因を、高CO₂分圧による光呼吸抑制効果(I. Pr)とCO₂濃度増加による直接的な効果(DE. CO₂)に分けたことである。この2要因のAP増加に対する寄与率は栄養成長期ではそれぞれ約63%および37%であったのに対し、生殖成長期では約34%および66%に逆転した(第3表)。両生育ステージ間におけるI. Prの値はほとんど変わらなかったこと(第2図)から、生育進行に伴うAP増加の拡大は、光呼吸の抑制ではなく、CO₂の直接的なカルビン・ベンソン回路への働きかけに起因すると考えられた。また、供試した全品種において、高CO₂濃度下での葉内CO₂濃度は、栄養成長期より生殖成長期で小さい傾向が見られたこと(データ未表示)から、生育後期における高CO₂濃度によるAP増加の拡大は、気孔でのCO₂とりこみの増加によるのではなく、葉内の炭酸固定系のCO₂濃度に対する反応性が高まったことに起因すると考えられる(Vu *et al.*, 1997)。この原因は、測定葉位は常に最上位から2番目の葉を選択したにもかかわらず、栄養成長期では、展開して間もない若い葉であったのに対し、生殖成長期ではそれより以前に出葉がすでに止まっていたため、測定葉のエージが比較的進んでいたことに影響されているのではないかと考えられる。

なお、ダイズ晩生品種である新丹波黒が両生育時期を通して、高CO₂濃度処理により高いAP増加割合を示す原因、特に生殖成長期におけるDE. CO₂の高い寄与率の原因を、本実験の結果から結論づけることはできなかった。しかし、新丹波黒では高CO₂濃度下でも葉内CO₂濃度は他の品種ほど高くなかったことから、気孔でのCO₂とりこみの大きさではなく、

CO₂固定酵素 Rubisco 等の葉内における炭酸固定系の活性の高さに起因するのではないかと考えられる。また、新丹波黒の形態上の特性として、草姿が大きく、主茎が太く下位分枝が開張すること、粒の大きさが極大で、種皮が黒色であることなどが挙げられるが、それらとの相関の有無は、本実験の結果からは判断できなかった。今後そのような性質と光合成能力との関係の解明が望まれる。

以上のことから、供試したダイズ品種全体をみると、CO₂濃度の上昇に対するAPの反応は、子実登熟、強いては収量に最も影響が大きい生殖成長期においては、品種の早晚性との関係があまりはっきりせず、むしろ品種の特異性によるところが大きいことが明らかであった。本実験の結果に加えて、このような光合成反応が収量反応に結びつくかどうかを確かめることは、将来の温暖化された環境における新品種作出のための基礎的な知見になると期待される。

摘 要

産業革命以降、大気中のCO₂濃度は上昇し続けており、今世紀末までには現在のおよそ2倍の濃度に当たる700ppmに達すると予測されている。これに伴う温暖化とともに高CO₂濃度が作物生産に与える影響は甚大であると予測される。本研究では、主要作物の一つであるダイズを取り上げ、高CO₂濃度が、その見かけの光合成速度(AP)および光呼吸にどのような影響を及ぼすのかを明らかにすることを目的とした。得られた結果は以下の通りであった。

1. 供試したダイズ13品種(野生種を含む)において、標準区(CO₂濃度350ppm)に対し、高CO₂区(同700ppm)における見かけの光合成速度(AP)は、栄養成長期では約39%、生殖成長期では約59%増加した。栄養成長期において、AP増加率は生育期間が短い品種ほど高い関係がみられたが、晩生品種の新丹波黒は例外的であった。

2. 標準CO₂濃度区での値に比較して、高CO₂濃度処理により、栄養成長期のAPは43%増加し、うち27%は光呼吸抑制(I. Pr)に、16%は基質としてのCO₂の直接的な貢献(DE. CO₂)に起因した。生殖成長期のAPは59%増加し、うち20%がI. Prに、39%がDE. CO₂に起因した。

3. 生殖成長期では、高CO₂濃度処理によるAPの

高い増加率は、高CO₂分圧による光呼吸抑制(I. Pr)ではなく、主にCO₂濃度増加による直接的な効果(DE. CO₂)によってもたらされた。

文 献

- Ackerson, R. C., U. D. Havelka and M. G. Boyle 1984 CO₂-enrichment effects on soybean physiology II. Effects of stage-specific CO₂ exposure. *Crop Sci.*, 24: 1150-1154
- 秋田重誠 1980 葉、群落の光合成。宮地・村田編、光合成と物質生産。理工学社、東京、387-437頁
- Allen, L. H. Jr., E. C. Bisbal, K. J. Boote and P. H. Pones 1991 Soybean dry matter allocation under subambient and superambient levels of carbon dioxide. *Agron. J.*, 83: 875-883
- Allen, Jr. L. H. and K. J. Boote 2000 Crop Ecosystem Responses to Climatic Change: Soybean. *Climate Change and Global Crop Productivity*, 133-160
- IPCC 2001 Technical summary of the working group I report. IPCC, Genova, pp.21-83
- 小島睦男 1972 ダイズ品種における光合成能力の向上に関する研究。農林省農業技術研究所報告, 23: 96-154
- Kimball, B. A. 1983 Carbon dioxide and agricultural yield: assemblage and analysis of 430 prior observations. *Agron. J.*, 75: 779-788
- Rogers, H. H., J. D. Cure, J. F. Thomas and J. M. Smith 1984 Influence of elevated CO₂ on growth of soybean plants. *Crop Sci.*, 24: 361-366
- Vu, J. C. V., L. H. Allen, Jr, K. J. Boote and G. Bowes 1997 Effects of elevated CO₂ and temperature on photosynthesis and Rubisco in rice and soybean. *Plant, Cell and Environment*, 20: 68-76
- Ziska, L. H. and J. A. Bunce 1995 Growth and photosynthetic response of three soybean cultivars to simultaneous increases in growth temperature and CO₂. *Physiol. Plant.*, 94: 575-584
- Ziska, L. H., J. A. Bunce and F. A. Caulfield 2001 Rising atmospheric carbon dioxide and seed yield of soybean genotypes. *Crop Sci.*, 41: 385-391

Summary

Since the Industrial Revolution, atmospheric carbon dioxide (CO_2) concentration has been increasing. According to the IPCC, the CO_2 concentration is predicted to double the current level by the end of this century. The effect of the increase of CO_2 concentration would be very important for the future crop production. The objective of this study was to determine the effects of raised CO_2 concentration on photosynthesis in soybean cultivars. Following results were obtained from this study.

1. When CO_2 concentration was raised to 700 ppm, the rate of apparent photosynthesis (AP) increased by 39% at vegetative growth stage whereas by 59% at reproductive growth stage compared with that under 350 ppm CO_2 concentration. A significant positive relationship, which the earlier maturity in the cultivar was accompanied with the greater increase in the rate of AP, was observed only at vegetative growth stage, except cultivar Tanbakuro.

2. Since the increase in AP by raising CO_2 concentration could be divided into the effect of the inhibition of photo-respiration (I. Pr) and the direct effect of CO_2 concentration (DE. CO_2), the increase of AP by raised CO_2 consisted of 63% by I. Pr and 37% by DE. CO_2 at vegetative growth stage. However, at reproductive growth stage, the increase of AP by raised CO_2 was contributed mainly by DE. CO_2 (66%).

3. There were almost no changes in I. Pr between vegetative and reproductive growth stages when CO_2 concentration was raised, thus the increase of AP by raised CO_2 at reproductive growth stage was almost due to the increase of DE. CO_2 .