

光合成研究

第20巻 第1号 (通巻57号) 2010年4月

NEWS LETTER Vol. 20 NO. 1 April 2010
THE JAPANESE SOCIETY OF PHOTOSYNTHESIS RESEARCH

2011~2012年 日本光合成学会 次期会長選挙 開票結果報告	1
第1回日本光合成学会公開シンポジウムのお知らせ	
小林 正美 (筑波大)、西田 生郎 (埼玉大)	2
トピックス 高等植物葉緑体におけるレドックス制御	
～チラコイド内腔におけるレドックス調節機構について～	
本橋 健 (東工大・京産大)	4
研究紹介 シアノバクテリア <i>Synechocystis</i> sp. PCC 6803の光化学系I複合体の	
簡易精製と新規成分の同定	
久保田 寿子、水澤 直樹、和田 元 (東大)	9
研究紹介 葉が緑色なのは緑色光を効率よく利用するためである	
寺島 一郎 (東大)	15
解説特集「光合成研究 —生態学からのアプローチ—」	21
序文	
原 登志彦 (北大)	22
解説 ミズゴケ類の光合成速度の環境応答とその生態的意義	
原口 昭 (北九州大)	23
解説 土壤水分条件がダケカンバの形態、フェノロジーと光合成機能に及ぼす影響	
田畑 あずさ (北大)	29
解説 大気—植生相互作用モデルによる陸域生態系の炭素収支研究	
戸田 求 (北大)	34
解説 陸域生態系の炭素収支のリモートセンシング	
串田 圭司 (富山大)	43
報告記事 日本光合成学会共催シンポジウムの報告ならびのお知らせ	48
報告記事 「光合成学会若手の会」活動報告	
生化学若い研究者の会、生物物理若手の会との合同セミナー開催	
成川 礼 (東大)	48
報告記事 合同セミナーの参加報告	
藤田 貴志 (東大)	49
集会案内 15th International Congress of Photosynthesis, Beijing, China	51
集会案内 光合成の色素系と反応中心に関するセミナーXVIII 開催予告	51
書評 “Lipids in Photosynthesis” Essential and Regulatory Functions	
(Wada, H. and Murata, N. Eds), Springer 2010	
西田 生郎 (埼玉大)	52
事務局からのお知らせ	53
日本光合成学会会員入会申込書	54
日本光合成学会会則	55
幹事会名簿	57
編集後記	58
記事募集	58
賛助法人会員広告	

2011～2012年 日本光合成学会 次期会長選挙 開票結果報告

「日本光合成学会会則（平成21年6月1日施行）第5条」に基づき、平成22年1月31日を投票締切日（消印有効）として実施した次期会長選挙について、2月6日に選挙管理委員佐藤直樹と水澤直樹が、オブザーバー（現会長）立ち会いのもとに行った開票作業の結果を報告します。

1. 投票状況

投票総数： 62票
 有効投票数： 62票
 無効投票数： 0票

2. 開票結果

順位	氏名	得票数
1	池内 昌彦	44
2	寺島 一郎	5
3	田中 歩	2
3	横田 明穂	2

その他 9名 各1票

(得票数同数の場合には、五十音順に表示)

以上の結果から、次期会長として池内 昌彦氏が選出されました。

次期会長の任期は平成23年1月1日～平成24年12月31日です。

平成22年2月6日

日本光合成学会 次期会長選挙管理委員

佐藤 直樹

水澤 直樹

第1回日本光合成学会公開シンポジウム
光合成研究のダイナミックス
—太陽光エネルギー利用の新しい試み—
2010年6月4日（金）～5日（土）
（東京大学数理科学研究棟大講義室（駒場キャンパスI））

本年も、昨年同様に光合成学会シンポジウムおよび総会を開催いたします。今回は、日本光合成学会として記念すべき第1回目のシンポジウムとなります。詳細は追ってお知らせしますが、概略は以下の通りです。また、ポスター発表の時間をたっぷり取る予定ですので、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。

尚、シンポジウム開催に先立ち、日本光合成学会としての第1歩を踏み出すに当たっての、池内会長による所信表明の挨拶がなされる予定です。

日時： 2010年6月4日（金）12:00頃開始予定～5日（土）
場所： 東京大学駒場キャンパスI・数理科学研究等大講義室（昨年と同じ）
参加費： 無料

第1回光合成学会公開シンポジウム

「光合成研究のダイナミックス」 —太陽光エネルギー利用の新しい試み—

セッション1「光エネルギーの新しい利用法と光合成研究の温故知新」

オーガナイザー：小林 正美（筑波大学）

瀬川 浩司（東京大学・先端研）「植物の光合成に学ぶ色素増感太陽電池の研究開発」

村田 滋（東京大学・教養）「化学の視点からみた光合成 - 人工光合成研究の現状と将来」

檜山 哲夫「光化学系I-P700を中心に」

佐藤 公行「光化学系II反応中心同定への途（回顧）」

セッション2「最新の光合成研究と未来」

オーガナイザー：西田生郎（埼玉大学）

高橋 裕一郎 (岡山大学・自然) 「系1の構造と機能のダイナミクス」

古本 強 (広島大学・理) 「C₄回路で機能するナトリウム依存性ピルビン酸輸送機構の解明」

嶋田 知生 (京都大学・理) 「光合成組織による気孔密度の新たな調節機構」

*総会は2日目を予定しています。

是非、多くの方々のご参加をお待ちしています。なお、参加費は無料ですが、発表には学会入会が必要です。また例年通り、優秀ポスター賞を選出します。沢山のポスター発表申し込みをお待ちしています。ポスター受賞者から2名、口頭発表を行っていただく予定です。

参加ご希望の方は、電子メール (photosymposia@bio.c.u-tokyo.ac.jp) でご登録をお願いします。シンポジウムは誰でも参加できます。ポスター発表は会員に限らせていただきます (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)。近日中にWeb上 (<http://wwwsoc.nii.ac.jp/photosyn/>) でも詳細をお知らせ致します。

電子メールでの登録内容

氏名：	
所属：	
連絡先 (住所、電話/FAX、E-mail)：	
懇親会参加希望 (一般 3,000円、学生 2,000円の予定)：	有 無
ポスター発表：	有 無
ポスタータイトル：	
発表者氏名・所属：	
内容 (2~3行程度)：	

高等植物葉緑体におけるレドックス制御 ～チラコイド内腔におけるレドックス調節機構について～[§]

¹東京工業大学 資源化学研究所 附属資源循環研究施設

²京都産業大学 総合生命科学部 生命資源環境学科

本橋 健^{1,2,*}

1. はじめに

高等植物の葉緑体では、光合成で生じる還元力からNADPHを生産し、炭酸固定に用いている。この還元力の一部はフェレドキシン、フェレドキシン-チオレドキシン還元酵素を通じて、チオレドキシン (Trx) にも受け渡される (図1)。分子内ジスフィド結合が還元された還元型チオレドキシンは、葉緑体ストロマ中に存在する様々なタンパク質のジスフィド結合を還元することで、タンパク質の機能を制御している。例えば、カルビンサイクルのいくつかの酵素は、酸化状態で不活性であり、チオレドキシンにより還元されることで活性化されることが古くから知られていた¹⁾。

今世紀に入り、私たちのグループを含むいくつかのグループが、Trxにより還元される標的タンパク質を効率的に捕捉、同定する手法を開発した²⁻⁴⁾。このブレイクスルーにより、葉緑体ストロマのTrxによる標的タンパク質のレドックス制御研究は大きく進んできた。そこからわかったことは、葉緑体ストロマのTrxはカルビンサイクルを始めとする炭酸固定系酵素群の活性調節を行うだけでなく、光合成により生じる還元力を使うことで、デンプン合成^{5,6)}、テトラピロール代謝⁷⁾、脂質代謝^{8,9)}、タンパク質フォールディング¹⁰⁾など葉緑体の機能に関わる実に様々なタンパク質のジスフィド結合のレドックス状態を制御し、その機能を調節していることが明らかとなっている。こ

の研究の進展を通じて、葉緑体Trxによるレドックス制御の重要性が再認識されている。

2. 葉緑体チラコイド内腔におけるレドックス状態

昼夜でのレドックス状態変化がよく知られている葉緑体ストロマに対して、チラコイド膜を隔てたチラコイド内腔側には、ストロマのような光合成とリンクした還元力蓄積機構は知られておらず、そのような環境では、チオレドキシンのようなレドックスタンパク質は機能することができないと考えられる (図1)。しかし、Lennartzらがクロロフィル蛍光に異常を示

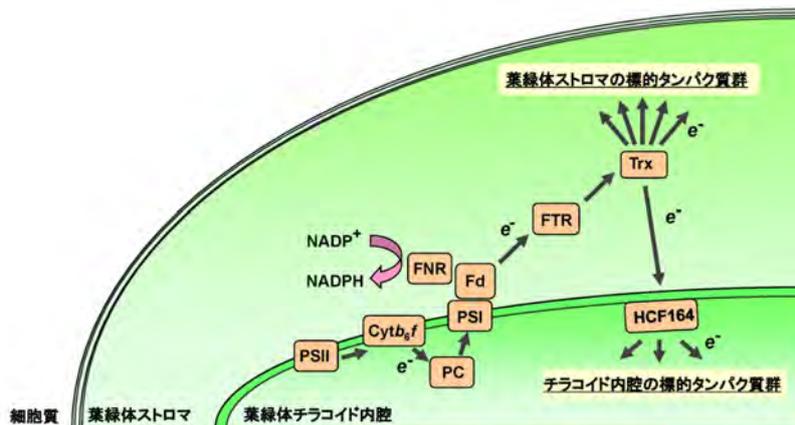


図1 高等植物葉緑体におけるTrxを中心としたレドックスカスケード
光合成電子伝達系によって生成された還元力 (電子) は、フェレドキシン(Fd)を經由しフェレドキシン-NADP⁺還元酵素(FNR)を介してNADPHを産生する。この電子の一部は、Fdからフェレドキシン-チオレドキシン還元酵素(FTR)を介してTrxを還元する。生じた還元型Trxは、さまざまな標的タンパク質に還元力を供給して、ジスフィド結合の還元を行うことで酵素の活性制御を行うほか、酵素反応に必要な還元力(電子)そのものを供給する。

[§] 第9回日本光合成研究会シンポジウム ポスター賞受賞論文

* 連絡先 E-mail: motohas@cc.kyoto-su.ac.jp

すシロイヌナズナ*hcf164*変異体を同定した。*hcf164*変異体ではチラコイド内腔のシトクローム*b₆f*が正常にアッセムリーしないという事実から、原因遺伝子をコードするHCF164というチオレドキシン様タンパク質は、チラコイド内腔側にチオレドキシン領域(Trx領域)を持つタンパク質であることが予想された¹¹⁾。私は、還元力の供給がないチラコイド内腔のような環境下でレドックスタンパク質であるチオレドキシン様タンパク質が、いったいどのように機能するのか、という疑問を持ち、このタンパク質の研究を始めた。

まず始めに、レドックスタンパク質であるHCF164のTrx領域が本当に還元力の蓄積が知られていないチラコイド内腔側を向いているのだろうか、という疑問を解決するために、無傷チラコイドをプロテアーゼ処理することでTrx領域の配向性を生化学的に調べた。その結果として、HCF164のTrx領域はたしかにチラコイド内腔側に存在していることを明らかにした¹²⁾。

3. チラコイド内腔への還元力伝達機構

では、内腔側に配向するTrx領域はいったいどこから還元力となる電子を受け取るのだろうか。内腔側には光合成電子伝達系に関わる様々な因子が存在する。これらの因子からHCF164へ電子の受け渡しを行っている可能性がある。しかし、HCF164のTrx領域の酸化還元電位を測定すると -224 mVであり、光合成電子伝達系のプラストシアニンと電子の授受はむずかしい。文献を調べると、バクテリアにおいても細胞質からペリプラズム側へのジスルフィド結合を介した電子の伝達経路があることがわかった¹³⁾。バクテリアにおける膜を介した還元力伝達経路では、還元力の豊富な細胞質側から内膜を超えてペリプラズム側へ還元力を受け渡す際に、細胞質側のTrxが電子の供給源になっている。そのことをヒントに、葉緑体ストロマ側に局在する代表的なTrxを使って実験を行った。無傷チラコイドを調製し、外から還元型Trxを加えるとたしかにチラコイド内腔側のHCF164のTrx領域が還元された¹²⁾。HCF164の還元は、葉緑体に局在する2つの代表的なチオレドキシン(f型とm型)のうち、m型に特異的であった。ジスルフィド結合を介した還元力の受け渡し経路は、元々バクテリアから受け継がれたシステムであると考え、その起源がバクテリアと言われるm型Trxにより、還元力の伝達が行われるのは納得がいく。一方、真核生物が起源と言われているf型Trx

ではこの反応は進まない。このようにして、チラコイド内腔におけるレドックスタンパク質HCF164は、ストロマ側に局在するTrxから還元力の供給を受けて機能することがわかってきた。

チラコイド内腔のHCF164は、還元力が豊富な葉緑体ストロマTrxから何らかのメカニズムでチラコイド膜を超え電子が受け渡されることがわかった。では、チラコイド膜を介してどのようにジスルフィド結合還元のための電子が受け渡されるのであろうか。膜を超えて、電子が受け渡されるためには何らかの装置(タンパク質)が必要なはずである。ここで、シロイヌナズナ変異体を用いた研究から、葉緑体局在が予想されるCcdAと呼ばれるタンパク質が候補としてのぼってきた。シロイヌナズナ*ccda*変異体と*hcf164*変異体では、シトクローム*b₆f*が正常に分子集合できないという同じ表現型を示すことから、その関与が示唆されていた¹⁴⁾。CcdAは、6回膜貫通領域を持つと予想されるタンパク質で、N末端から1番目と4番目の膜貫通領域に保存されたシステイン残基を持つ。そこで、このCcdAタンパク質がチラコイド膜上で、葉緑体ストロマTrxからチラコイド内腔HCF164への還元力の受け渡しに関与しているのであろうと予想して実験を進めた。

まず始めに葉緑体中のCcdAを特異的に検出するために特異的抗体を作成した。CcdAは6回膜貫通タンパ

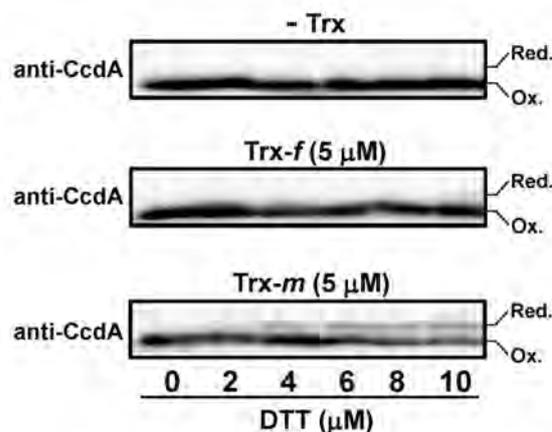


図2 ストロマTrxによるチラコイド膜タンパク質CcdA還元アッセイ

超音波破碎したチラコイド膜に葉緑体ストロマTrxを作用させ、チラコイド膜上のCcdAの酸化還元状態を検出した(ジスルフィド結合の酸化還元状態を決定するためのシステイン残基特異的修飾法については文献12, 15を参照)。m型Trxでチラコイド膜上のCcdAを効果的に還元できることがわかった。

ク質で、コンピュータによる予想では膜外領域をほとんど持たない。一般的にこのようなタンパク質の抗体は作成することは困難なことが多い。私はいくつかの方法を試すことにより、チラコイド膜上のCcdAを特異的に認識する抗体を得ることができた。

この抗体を使用して実験を進めると、CcdAはたしかにチラコイド膜上に局在する膜タンパク質であり、レドックス状態で保存されたシステイン残基の酸化還元状態の変化を確認した¹⁵⁾。

また、超音波により処理したチラコイド膜のCcdAは、ストロマのm型Trxによって、膜上のCcdAはたしかに還元されるが、f型Trxではその効果が見られない(図2)。このことは、無傷チラコイドで内腔側のHCF164が還元される条件と同じである。つまり、HCF164の還元、チラコイド膜タンパク質CcdAが関与することを強く示唆する。現在考えられるモデルを図3に示した。これまでの実験ではチラコイド膜上のCcdAと内腔のHCF164の受け渡しについて直接的な証拠を得たわけではなく、状況証拠としてその可能性を示したにすぎない。この経路の詳細なメカニズムの解明のためには、今後も研究を進めていく必要がある。

4 チラコイド内腔ジスルフィド還元システムの役割と今後の課題

ここまで、高等植物葉緑体チラコイド内腔でのジスルフィド結合還元システムのメカニズムに関することを記述してきた。チラコイド内腔のHCF164はストロマからの還元力を使って、一体どのようなタンパク質のジスルフィド結合を還元するのだろうか。私はこれまでにTrxの標的タンパク質を同定する際に用いたTrxアフィニティークロマトグラフィー法¹⁶⁾をHCF164にも適用し、シロイヌナズナのチラコイド膜画分を可溶化後、その標的タンパク質の同定を行った¹²⁾。この解析から、HCF164の標的タンパク質候補として、チラコイド膜内腔に局在するPSI-N、シトクロームf、RieskeFeSなどのタンパク質を同定している。このうち、光化学系IのサブユニットPSI-Nについて実験を進めると、HCF164がPSI-Nサブユニットを還元することができた¹²⁾。これは、2種類の精製タンパク質標品を用いた実験系、無傷チラコイドを用いた実験系の双方で確認できる。

このように、光合成電子伝達系からの還元力の一部を使って、昼には還元的な状態にある葉緑体ストロマに対して、還元力の蓄積が知られていないチラコイド内腔にもレドックスタンパク質が存在し、その還元力の供給は葉緑体ストロマ側から供給されることもわかってきた。しかし、チラコイド内腔でなぜジスルフィド結合が還元される必要があるのか、またジスルフィド結合が還元されたチラコイド内腔タンパク質は、酸化状態と還元状態でタンパク質の機能を調節されているのだろうか。新しく明らかになってきたチラコイド膜を介したジスルフィド結合還元のための還元力供給経路は、いったいどのような意味を持っているのか。これらの疑問を明らかにしていくのがこれからの課題である。これに関連してRochaixのグループは、光環境に適応するために集光アンテナを再配置するステート遷移に重要な役割を担うStt7キナーゼ(シロイヌナズナではSTN7キナーゼ)を同定し、研究を進めている^{17,18)}。このキナーゼは以前からレドックス制御によりその活性が調節される可能性が指摘されており、同定されたタンパク質を調べると保存されたシステイン残基はチラコイド内腔に存在すると予想されている。内腔側のジスルフィド結合の酸化還元状態の変化で活性が調節されているとすれば、それを制御する内腔側のジスルフィド結合還元酵素は何なのだろうか。Rochaixらもストロマからチラコイド膜を介したジスルフィド結合還元経路が、Stt7キナーゼの酸化還元に関与する可能性については興味があるようだが、今のところはっきりとした答えは出ていない¹⁹⁾。今後の解明が待たれるところだ。

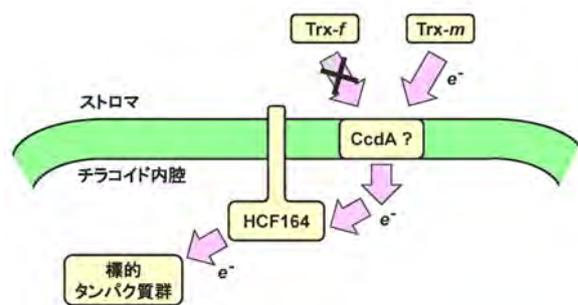


図3 チラコイド膜を介したジスルフィド結合リレーによる還元力伝達モデル

Trx, チオレドキシシン; e⁻, 電子。現在、考えられる還元力(電子)の流れをモデル図で表した。矢印は、電子の流れを示す。

また、このシステムの反応メカニズムに関しても、膜タンパク質CcdAを介してストロマ側の還元力がジスルフィド結合のリレーで受け渡されることは明らかになってきたが、この経路に関わる新たな因子が存在する可能性もあり、チラコイド膜を介したシステムの詳細な反応メカニズムの解明はこれからである。実際、チラコイド膜タンパク質であるCcdAのジスルフィド結合にストロマ側のTrxがどのようにアタックし、ジスルフィド結合のリレー反応を進めるのか、また、還元されたCcdAがチラコイド膜内腔側のHCF164を直接相互作用し、還元するのか、それとも未知の因子が介在するのかなど還元力の伝達メカニズムについての疑問も尽きない。これらの問題を解決すべく今後の研究を進めていきたい。

謝辞

最後に、ここで紹介した研究内容は、東京工業大学資源化学研究所 久堀 徹 教授のもとで行ってきた研究であり、研究を含めさまざまな面からサポートいただいたことに感謝いたします。

Received March 10, 2010, Accepted March 24, 2010,
Published April 30, 2010

参考文献

- Buchanan, B. B. (1980) Role of Light in the Regulation of Chloroplast Enzymes, *Annu. Rev. Plant Physiol.* 31, 341-374.
- Yano, H., Wong, J. H., Lee, Y. M., Cho, M. J., and Buchanan, B. B. (2001) A strategy for the identification of proteins targeted by thioredoxin, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98, 4794-4799.
- Motohashi, K., Kondoh, A., Stumpp, M. T., and Hisabori, T. (2001) Comprehensive survey of proteins targeted by chloroplast thioredoxin, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98, 11224-11229.
- Balmer, Y., Koller, A., del Val, G., Manieri, W., Schurmann, P., and Buchanan, B. B. (2003) Proteomics gives insight into the regulatory function of chloroplast thioredoxins, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100, 370-375.
- Ballicora, M. A., Frueauf, J. B., Fu, Y., Schurmann, P., and Preiss, J. (2000) Activation of the potato tuber ADP-glucose pyrophosphorylase by thioredoxin, *J. Biol. Chem.* 275, 1315-1320.
- Kolbe, A., Tiessen, A., Schluepmann, H., Paul, M., Ulrich, S., and Geigenberger, P. (2005) Trehalose 6-phosphate regulates starch synthesis via posttranslational redox activation of ADP-glucose pyrophosphorylase, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102, 11118-11123.
- Ikegami, A., Yoshimura, N., Motohashi, K., Takahashi, S., Romano, P. G., Hisabori, T., Takamiya, K., and Masuda, T. (2007) The CHLI1 subunit of *Arabidopsis thaliana* magnesium chelatase is a target protein of the chloroplast thioredoxin, *J. Biol. Chem.* 282, 19282-19291.
- Sasaki, Y., Kozaki, A., and Hatano, M. (1997) Link between light and fatty acid synthesis: thioredoxin-linked reductive activation of plastidic acetyl-CoA carboxylase, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94, 11096-11101.
- Yamaryo, Y., Motohashi, K., Takamiya, K., Hisabori, T., and Ohta, H. (2006) *In vitro* reconstitution of monogalactosyldiacylglycerol (MGDG) synthase regulation by thioredoxin, *FEBS Lett.* 580, 4086-4090.
- Motohashi, K., Koyama, F., Nakanishi, Y., Ueoka-Nakanishi, H., and Hisabori, T. (2003) Chloroplast cyclophilin is a target protein of thioredoxin. Thiol modulation of the peptidyl-prolyl *cis-trans* isomerase activity, *J. Biol. Chem.* 278, 31848-31852.
- Lennartz, K., Plucken, H., Seidler, A., Westhoff, P., Bechtold, N., and Meierhoff, K. (2001) HCF164 encodes a thioredoxin-like protein involved in the biogenesis of the cytochrome *b₆f* complex in *Arabidopsis*, *Plant Cell* 13, 2539-2551.
- Motohashi, K., and Hisabori, T. (2006) HCF164 receives reducing equivalents from stromal thioredoxin across the thylakoid membrane and mediates reduction of target proteins in the thylakoid lumen, *J. Biol. Chem.* 281, 35039-35047.
- Katzen, F., Deshmukh, M., Daldal, F., and Beckwith, J. (2002) Evolutionary domain fusion expanded the substrate specificity of the transmembrane electron transporter DsbD, *EMBO J.* 21, 3960-3969.
- Page, M. L., Hamel, P. P., Gabilly, S. T., Zegzouti, H., Perea, J. V., Alonso, J. M., Ecker, J. R., Theg, S. M., Christensen, S. K., and Merchant, S. (2004) A homolog of prokaryotic thiol disulfide transporter CcdA is required for the assembly of the cytochrome *b₆f* complex in *Arabidopsis* chloroplasts, *J. Biol. Chem.* 279, 32474-32482.
- Motohashi, K., and Hisabori, T. (2010) CcdA is a thylakoid membrane protein required for the transfer of reducing equivalents from stroma to thylakoid lumen in the higher plant chloroplast, *Antioxid. Redox. Signal.* (in press).
- Motohashi, K., Romano, P. G., and Hisabori, T. (2009) Identification of thioredoxin targeted proteins using thioredoxin single cysteine mutant-immobilized resin, *Methods Mol. Biol.* 479, 117-131.
- Bellafiore, S., Barneche, F., Peltier, G., and Rochaix, J. D. (2005) State transitions and light adaptation require chloroplast thylakoid protein kinase STN7, *Nature* 433, 892-895.

18. Depege, N., Bellaïf, S., and Rochaix, J. D. (2003) Role of chloroplast protein kinase Stt7 in LHClI phosphorylation and state transition in *Chlamydomonas*, *Science* 299, 1572-1575.
19. Lemeille, S., Willig, A., Depege-Fargeix, N., Delessert, C., Bassi, R., and Rochaix, J. D. (2009) Analysis of the chloroplast protein kinase Stt7 during state transitions, *PLoS Biol.* 7, e45.

Redox Modulation System in Thylakoid Lumen Side of Higher Plant Chloroplasts

Ken Motohashi^{1,2,*}

¹Chemical Resources Laboratory, Tokyo Institute of Technology

²Department of Bioresource and Environmental Sciences,
Faculty of Life Sciences, Kyoto Sangyo University

研究紹介

シアノバクテリア *Synechocystis* sp. PCC 6803の光化学系 I 複合体の
アフィニティー精製と新規成分の同定[§]東京大学大学院・総合文化研究科
久保田 寿子*、水澤 直樹、和田 元

1. はじめに

地球上の殆ど全ての生物は、太陽光エネルギーを利用した光合成によって変換された化学エネルギーに依存して生命活動を行っている。二酸化炭素を同化するための強力な還元力を生み出す役目を担うのは、チラコイド膜に埋め込まれた光化学系I複合体 (PSI) である^{1,2)}。PSIは高等植物においては単量体として存在しているが³⁻⁵⁾、シアノバクテリアでは単量体の存在量は少なく、大部分が三量体として存在している⁶⁻⁸⁾。2001年にシアノバクテリア *Thermosynechococcus elongatus* (*T. elongatus*) のPSI三量体の結晶構造が 2.5\AA の分解能で報告された⁹⁾。このシアノバクテリアのPSIは、単量体当たり12種類のタンパク質サブユニット、色素分子、電子伝達成分及び脂質分子など、極めて多種に及ぶ成分により構成されている。PSIは *T. elongatus* ばかりでなく、他のシアノバクテリア^{10,11)}や高等植物^{12,13)}からも精製され、生化学的な分析やX線結晶構造解析などにより、複合体の構成成分や構造の詳細が明らかになってきている。植物のPSIは単量体で存在しているが、シアノバクテリアでは殆どが三量体の状態で存在している。シアノバクテリアのPSI単量体と三量体の成分、構造、機能の違いについては未だ明らかになっていない。筆者らは、それらの点を明らかにするために、*Synechocystis* sp. PCC 6803からPSIを効率よく、しかも簡便に精製する方法を確立し、PSIの生化学的解析を行っている¹⁴⁾。また、それらの解析によって新たに同定された新規成分の機能についても解析を進めている。本稿ではこれまでに得られた研究成果を紹介する。

2. PSIの精製方法の確立

従来PSIは、密度勾配遠心法やイオン交換クロマトグラフィーなどを用いて精製されてきた^{15,16)}。しかしながら、前者では同程度の密度をもった複合体、例えばPSIと光化学系II複合体 (PSII) の単量体を互いに分離することが出来ず、後者では通常いくつかのカラムを用いて精製する必要があり操作が煩雑である。そこで、筆者らは目的の複合体を特異的、且つマイルドな条件で簡便に精製することが可能な Ni^{2+} -アフィニティーカラムクロマトグラフィーに注目し *Synechocystis* sp. PCC 6803からPSIを精製する方法を確立した。現在までに論文として報告されたPSIのHisタグ精製は2報あり、TangとChitnis¹⁷⁾は、*Synechocystis* sp. PCC 6803を用いてPsaLまたはPsaK1のC末端にHisタグを付加して発現させることによりPSIの精製を試みた。しかし、作製した株ではHisタグを付加したサブユニットの発現量の低下やPSIの三量体化の阻害が起こり、また、双方の場合とも付加したHisタグが複合体の内側に埋まっているため、複合体を尿素により変性させてからHisタグ精製しなければならず、活性の高いPSIを精製することはできなかった。これらの結果は、Hisタグをどのサブユニットのどの位置に導入するかが、活性の高いPSIを効率よく精製する上で大変重要であることを示している。また、Gulisらは、単細胞性緑藻 *Chlamydomonas reinhardtii* (*C. reinhardtii*) を用いてPsaAのN末端にHisタグを付加して発現させることによりPSIの精製を得ることに成功している¹⁸⁾。しかし *C. reinhardtii* に存在するPSIは単量体のみであり、三量体は存在しない。そこで、筆者らはPSIの単量体、三量体が共に存在するシアノバクテ

[§] 第9回日本光合成研究会シンポジウム ポスター賞受賞論文

* 連絡先 E-mail: calandrinia.longiscapa@gmail.com

リア、*Synechocystis* sp. PCC 6803を用いてPSIの解析を試みた。まず、*T. elongatus*のPSI結晶構造をもとにHisタグの導入位置を検討した。コアタンパク質、表在性タンパク質、さらに三量体化に関与する全てのサブユニットと単量体同士の境界面に位置するサブユニットは候補から除外し、最終的にHisタグを付加するサブユニットとして、三量体の外側に位置するPsaF及びPsaJを選択した。細胞質側に突出したPsaFのC末端及びPsaJのN末端にHisタグを付加することにし、それらのHisタグを付加したタンパク質を発現する株 (F-His およびJ-Hisと命名) を作製した。作製したF-HisとJ-Hisは、光独立栄養条件下において野生株と同様の速度で増殖した。また、細胞における酸素発生活性及びチラコイド膜における酸素発生活性及び酸素吸収活性を測定したところ、野生株との差が見られなかった。このため、Hisタグ付加による影響は無いと考えられた。なお、以下の全ての分析について、F-His及びJ-His間に差はなく同様の結果が得られた。

3. 精製したPSIの生化学的解析

PSIに含まれるサブユニット

F-His及びJ-Hisから調製したチラコイド膜をドデシルマルチドで可溶化した後、Ni²⁺-アフィニティーカラムクロマトグラフィーを用いてPSIを精製した。精製したPSIはグリセロール密度勾配遠心法により単量体と三量体に分離した。これらの精製PSI標品の酸素吸収活性を測定したところ、単量体では約 720 μmol O₂ mg Chl⁻¹ h⁻¹であったのに対し、三量体ではその約 1.7倍という高い活性を有することが明らかになった。次に、三量体と単量体のそれぞれについてSDS-PAGEを用いてタンパク質の分析を行った。その結果、三量体には、PsaA、PsaB、PsaD、PsaF、PsaL、PsaE、PsaC、PsaK2、PsaK1、PsaI、PsaJ、PsaMのサブユニットが検出され、既知のPSIのサブユニット以外のタンパク質は検出されなかった。単量体ではPsaK2以外のPSIサブユニットが全て検出され、それらに加えて多くの新規のタンパク質が含まれていることが明らかになった (図1)。これらのタンパク質を質量分析によって解析したところ、NDH-1複合体の表在性領域を構成するタンパク質が 6 種類 (NdhH、NdhK、NdhI、NdhJ、NdhN、NdhM)¹⁹⁾、PSIIアセンブリーオペロン (PAPオペロン) にコードされるタンパク質²⁰⁾が4種類、その他のタンパク質が4種

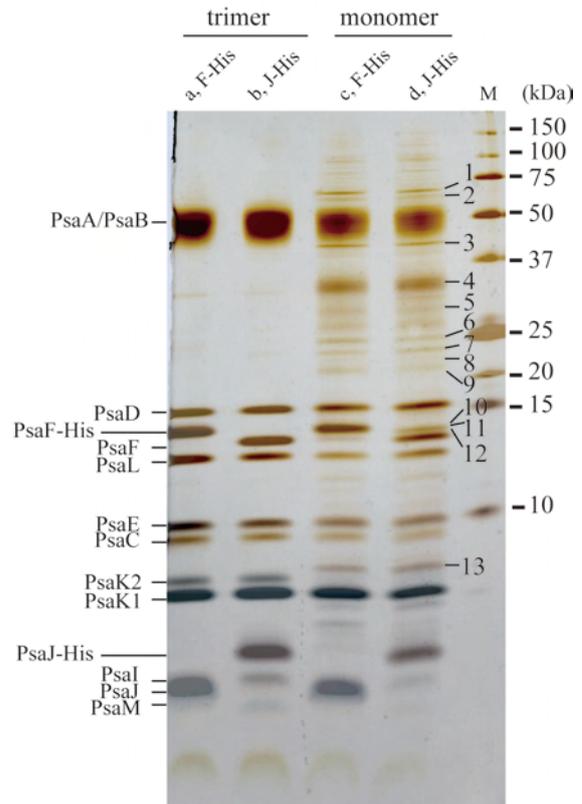


図1 精製PSIのサブユニット組成

F-His及びJ-Hisから精製したPSIの三量体と単量体のサブユニット組成をSDS-PAGE (18-24%アクリルアミドゲル) により解析した。タンパク質は銀染色により検出した。Lane a; F-Hisの三量体、Lane b; J-Hisの三量体、Lane c; F-Hisの単量体、Lane d; J-Hisの単量体、Lane M; 分子量マーカー。既知のPSIサブユニット名を左に附記。1-13は表1の番号に対応。

類、合計14種類のタンパク質が同定された (表1)。シロイヌナズナにおいてNDH-1はPSIと相互作用し、環状の電子伝達を行っていることが知られているが²¹⁾、シアノバクテリアにおいてNDH-1とPSIの相互作用を生化学的に示した報告はまだない。PSIIの表在性タンパク質であるPsbV、PsbQ、PsbPが欠損した株ではPAPオペロンの発現が促進されること²⁰⁾などから、PAPオペロンはシアノバクテリアにおいてPSIIのアセンブリーに関与しているという報告がある。またPSIが欠如した株においては逆に著しく抑制されること²²⁾から、PSIのアセンブリーや機能の維持に関与する可能性が示唆されている。*Synechocystis* sp. PCC 6803から精製したPSI単量体にNDH-1のサブユニットやPAPオペロンタンパク質が存在していたという結果は、シアノバクテリアのPSIの単量体とNDH-1が相互作用して環状の電子伝達に関与している可能性があること、PAPオペロンタンパク質がPSIIのみならずPSIに

表1 質量分析により同定された新規タンパク質
F-His及びJ-Hisから精製したPSIの単量体に特異的に検出されたバンド(図1の1-13)に含まれるタンパク質14種類を質量分析により同定した。

Band No.	Protein assignment
1	Isoamylase (Slr1857)
2	Long-chain-fatty-acid CoA ligase (Slr1609)
3	NdhH (Slr0261)
4	Unknown protein (Slr0151)
5	Light-dependent NADPH-POR (Slr0506)
6	NdhK (Slr1280)
7	LexA repressor (Sll1626)
8	NdhI (Sll0520)
9	Hypothetical protein (Slr0147), NdhJ (Slr1281)
10	Hypothetical protein (Slr0146)
11	Hypothetical protein (Slr0149)
12	NdhN (Sll1262)
13	NdhO (Ssl1690)

においても重要な働きを担っていることを示唆している。今後、NDH-1サブユニット遺伝子やPAPオペロンの破壊株を用いてPSIの生化学的解析を行うことで、PSIにおいてそれらの遺伝子にコードされたタンパク質がどのような機能を担っているのかを解析する必要がある。なお、PSIサブユニットと比較して、今回新しく同定されたタンパク質の量が少なかったことから、一部のPSIにのみそれらのタンパク質が結合しているものと考えられる。

PSIのアセンブリー状態

次に、精製したPSI複合体のアセンブリー状態をより詳細に調べるために、精製した単量体と三量体をBlue Native-PAGEを用いて分析した。その結果、三量体は一つのバンドとして、また単量体は近接する二つのバンド(高分子側の単量体1と低分子側の単量体2)として検出された(図2)。SDS-PAGEによりこれらのバンドに含まれるタンパク質の組成を解析したところ、三量体には全てのPSIサブユニットが検出されたが、単量体にはPsaK2が検出されなかつ

た。また、単量体1にはPsaLサブユニットが含まれているが、単量体2には含まれていないことが明らかになった。PsaLはPSIの三量体化に必要であるという報告^{23,24)}があることから、今回同定された単量体2は三量体へのアセンブリーもしくは分解の過程にある中間体であると考えられる。

PSIに含まれる脂質

精製したPSIに含まれる脂質についても分析を行った。*Synechocystis* sp. PCC 6803から精製したPSIの三量体から脂質を抽出して分析し、クロロフィルa'を測定することにより、PSI反応中心を見積もり、反応中心当たりの脂質分子数を計算した。その結果、反応中心当たり6分子の脂質 [2分子のモノガラクトシルジアシルグリセロール (MGDG)、1分子のジガラクトシルジアシルグリセロール (DGDG)、1分子のスルホキノシルジアシルグリセロール (SQDG)、2分子のホスファチジルグリセロール (PG)] が含まれていることが明らかになった(表2)。この結果は、*Synechocystis* sp. PCC 6803のPSIには *T. elongatus* のPSIのX線結晶構造解析では同定されていないDGDGやSQDGも存在していることを示しており、これらの脂質がPSIにおいて重要な機能を担っているものと推測される。*T. elongatus*のPSIには単量体当たり3分子のPGと1分子のMGDGが結合しているが、3分子のPGのうち1分子はPsaBとPsaXの間に存在している。

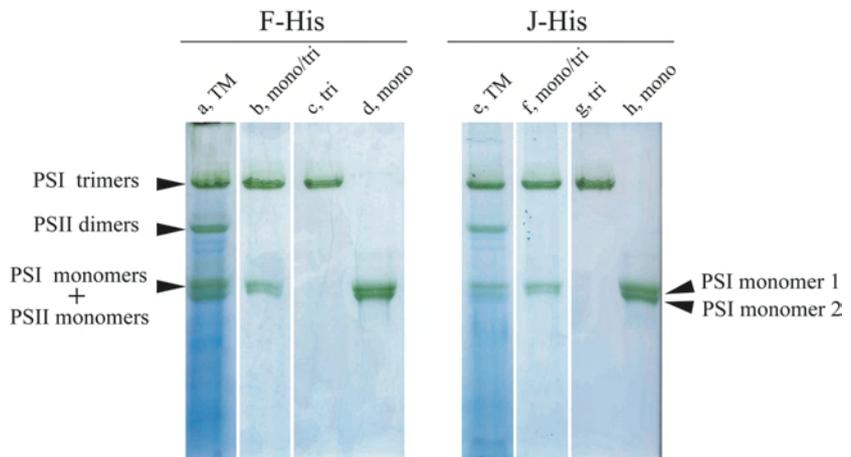


図2 BN-PAGEによるタンパク質複合体の分離

F-His (Lane a-d) 及びJ-His (Lane e-h) のチラコイド膜 (Lane a, e)、Ni²⁺-アフィニティーカラムクロマトグラフィーにより精製したPSI (Lane b, f)、精製PSIをグリセロール密度勾配遠心法により分離した三量体 (Lane c, g)、単量体(Lane d, h)をBN-PAGEを用いて分離した。Lane d 及び h に検出された移動度の異なる2つの単量体は、高分子側を単量体1、低分子側を単量体2とした。

表2 PSI三量体に含まれるクロロフィルと脂質の分子数

TLC及びガスクロマトグラフィーによってF-His及びJ-HisのPSI三量体に含まれる脂質分子を定量し、クロロフィル*a*/クロロフィル*a'*の値から反応中心あたりに含まれる脂質分子数を算出した。

Sample (Strain)	Chl <i>a</i> /Chl <i>a'</i>	Lipid			
		MGDG	DGDG	SQDG	PG
number/Chl <i>a'</i>					
Trimer (F-His)	72.3	1.8	0.7	1.0	2.0
Trimer (J-His)	67.6	1.9	0.6	1.1	2.1
Trimer (Δ <i>gdA</i> /J-His)	72.5	3.7	0	3.4	3.2

Synechocystis sp. PCC 6803のPSIに

はPsaXが存在しないので、*T. elongatus*のPSIよりも1分子少ない2分子のPGしか存在しないのかもしれない。しかし、*Synechocystis* sp. PCC 6803ではPSIの結晶構造が報告されておらず、各脂質分子が複合体のどこに存在しているのかは明らかになっていない。今後、*Synechocystis* sp. PCC 6803のPSIにおいてもX線結晶構造解析を行い、結合位置を同定し各脂質の機能を推定する必要がある。

PSIにおけるDGDGの機能

Synechocystis sp. PCC 6803のPSIにおいて新規に同定されたDGDGのPSIにおける機能を解析するために、J-HisにおいてDGDG合成酵素をコードした*gdA*遺伝子^{25,26}を破壊することにより、DGDG合成欠損株を作製した(Δ *gdA*/J-His)。作製した Δ *gdA*/J-Hisは、通常の光独立栄養条件下では野生株やJ-His株とほぼ同様の速度で増殖した。しかし、チラコイド膜の酸素吸収活性はJ-Hisと比較して30%ほど低かった。この酸素吸収活性が低下した原因を探るために Δ *gdA*/J-HisからPSIを精製して生化学的分析を行った。Hisタグ精製の過程において、 Δ *gdA*/J-Hisの三量体は単量体に解離しやすい傾向にあることが明らかになり、DGDGがPSIの三量体構造の安定化に必要であることが示唆された。PSIをHisタグ精製後、グリセロール密度勾配遠心法により分離して得られた三量体の酸素吸収活性を測定したところ、J-HisのPSI三量体と比較して活性が40%ほど低いことも明らかになった。次にSDS-PAGEを用いて三量体のタンパク質組成を調べた。その結果、 Δ *gdA*/J-Hisの三量体にはPSIを構成する全てのサブユニットが検出され、さらにいく

つかの未知のタンパク質が含まれていた。これらのタンパク質は、DGDGの欠損により不安定化した複合体の安定化などに働いている可能性があり、今後は質量分析にてこれらタンパク質を同定する必要がある。

Δ *gdA*/J-Hisのチラコイド膜とPSIの脂質分析も行った。 Δ *gdA*/J-Hisから調製したチラコイド膜にはDGDGが検出

されず、また、J-Hisに比べてPG及びMGDGの占める割合はほぼ同じであったが、SQDGの割合が大きく増加していた。PSIの三量体では、J-His株のPSIと比較してPG及びSQDGの占める割合に大きな変化は無かったものの、MGDGの割合が増加していた。クロロフィル*a'*を測定することにより、PSI反応中心を見積もり、反応中心当たりの脂質分子数を計算したものが表2である。反応中心当たり3分子のPG、4分子のMGDG、3分子のSQDG、合計10分子の脂質が検出され、J-His株のPSIに比べて反応中心当たり4分子の脂質が増加していた。脂質分子の増加の理由は不明であるが、DGDGが欠損したことで不安定化したPSIの構造を安定化することに寄与しているものと考えられる。以上の結果からDGDGは、PSIの三量体構造を安定化し、PSIの高い活性の維持に必要であることが明らかとなった。

4. おわりに

筆者らは、*Synechocystis* sp. PCC 6803からPSI複合体を簡便に精製する方法を確立した。精製したPSI三量体には、既知のPSIのサブユニットのみ同定されたが、PSI単量体には14種類の新規のタンパク質が含まれており、それらのタンパク質はPSI、特に単量体において重要な機能を担っている可能性が示唆された。また、三量体の脂質を分析したところ、反応中心当たり6分子の脂質が存在することが明らかになった。興味深いことに、*Synechocystis* sp. PCC 6803のPSIには*T. elongatus*のPSI結晶構造では同定されていないDGDGやSQDGが存在していた。PSIにおけるDGDGの機能についてDGDG合成欠損株を作製して解析したところ、DGDGが欠損することによりPSIの酸素吸収活性

が低下すること、またPSI三量体が不安定化し、単量体に解離し易くなることがわかり、DGDGがPSIの活性維持や構造の安定化に寄与していることが明らかとなった。今後はPSIの単量体で見つかった新規タンパク質の機能解析、 $\Delta dgdA/J$ -HisのPSIに検出された未知の蛋白質の同定と機能解析を行っていききたい。また、*Synechocystis* sp. PCC 6803のPSIの結晶化も進め、*T. elongatus*のPSIとの構造上の違いを明らかにするとともに、その構造を基にした各タンパク質サブユニットや脂質分子などの機能解析を行っていききたい。

Received March 8, 2010, Accepted March 23, 2010,

Published April 30, 2010

参考文献

- Nelson, N., and Yocum, C. F. (2006) Structure and function of photosystems I and II, *Ann. Rev. Plant Biol.* 57, 521-565.
- Grotjohann, I., and Fromme, P. (2005) Structure of cyanobacterial photosystem I, *Photosynth. Res.* 85, 51-72.
- Jensen, P. E., Bassi, R., Boekema, E. J., Dekker, J. P., Jansson, S., Leister, D., Robinson, C., and Scheller, H. V. (2007) Structure, function and regulation of plant photosystem I, *Biochim. Biophys. Acta* 1767, 335-352.
- Amunts, A., Drory, O., and Nelson, N. (2007) The structure of a plant photosystem I supercomplex at 3.4 Å resolution, *Nature* 447, 58-63.
- Ben-Shem, A., Frolov, F., and Nelson, N. (2003) Crystal structure of plant photosystem I, *Nature* 426, 630-635.
- Rogner, M., Muhlenhoff, U., Boekema, E. J., and Witt, H. T. (1990) Monomeric, Dimeric and trimeric PS I reaction center complexes isolated from the thermophilic cyanobacterium *Synechococcus* sp. Size, shape and activity, *Biochim. Biophys. Acta* 1015, 415-424.
- Hladik, J., and Sofrova, D. (1991) Does the trimeric form of the Photosystem I reaction center of cyanobacteria *in vivo* exist?, *Photosynth. Res.* 29, 171-175.
- Kruip, J., Bald, D., Boekema, E., and Rögner, M. (1994) Evidence for the Existence of Trimeric and Monomeric Photosystem-I Complexes in Thylakoid Membranes from Cyanobacteria, *Photosynth. Res.* 40, 279-286.
- Jordan, P., Fromme, P., Witt, H. T., Klukas, O., Saenger, W., and Krauss, N. (2001) Three-dimensional structure of cyanobacterial photosystem I at 2.5 Å resolution, *Nature* 411, 909-917.
- Nyhus, K. J., Ikeuchi, M., Inoue, Y., Whitmarsh, J., and Pakrasi, H. B. (1992) Purification and characterization of the photosystem I complex from the filamentous cyanobacterium *Anabaena variabilis* ATCC 29413, *J. Biol. Chem.* 267, 12489-12495.
- Rogner, M., Nixon, P. J., and Diner, B. A. (1990) Purification and characterization of photosystem I and photosystem II core complexes from wild-type and phycocyanin-deficient strains of the cyanobacterium *Synechocystis* PCC 6803, *J. Biol. Chem.* 265, 6189-6196.
- Qin, X., Wang, K., Chen, X., Qu, Y., Li, L., and Kuang, T. (2006) Rapid purification of photosystem I chlorophyll-binding proteins by differential centrifugation and vertical rotor, *Photosynth. Res.* 90, 195-204.
- Croce, R., Zucchelli, G., Garlaschi, F. M., and Jennings, R. C. (1998) A thermal broadening study of the antenna chlorophylls in PSI-200, LHCI, and PSI core, *Biochemistry* 37, 17355-17360.
- Kubota, H., Sakurai, I., Katayama, K., Mizusawa, N., Ohashi, S., Kobayashi, M., Zhang, P., Aro, E. M., and Wada, H. (2010) Purification and characterization of photosystem I complex from *Synechocystis* sp. PCC 6803 by expressing histidine-tagged subunits, *Biochim. Biophys. Acta* 1797, 98-105.
- Lundell, D. J., Glazer, A. N., Melis, A., and Malkin, R. (1985) Characterization of a cyanobacterial photosystem I complex, *J. Biol. Chem.* 260, 646-654.
- Witt, I., Witt, H. T., Gerken, S., Saenger, W., Dekker, J. P., and Rogner, M. (1987) Crystallization of reaction center-I of photosynthesis-low-concentration crystallization of photoactive protein complexes from the cyanobacterium *Synechococcus* sp., *FEBS Lett.* 221, 260-264.
- Tang, H. D., and Chitnis, P. R. (2000) Addition of C-terminal histidyl tags to PsaL and PsaK1 proteins of cyanobacterial photosystem I, *Indian J. Biochem. Biophys.* 37, 433-440.
- Gulis, G., Narasimhulu, K. V., Fox, L. N., and Redding, K. E. (2008) Purification of His(6)-tagged photosystem I from *Chlamydomonas reinhardtii*, *Photosynth. Res.* 96, 51-60.
- Batthikova, N., and Aro, E. M. (2007) Cyanobacterial NDH-1 complexes: multiplicity in function and subunit composition, *Physiol. Plant.* 131, 22-32.
- Wegener, K. M., Welsh, E. A., Thornton, L. E., Keren, N., Jacobs, J. M., Hixson, K. K., Monroe, M. E., Camp, D. G., 2nd, Smith, R. D., and Pakrasi, H. B. (2008) High sensitivity proteomics assisted discovery of a novel operon involved in the assembly of photosystem II, a membrane protein complex, *J. Biol. Chem.* 283, 27829-27837.
- Peng, L., Shimizu, H., and Shikanai, T. (2008) The chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex interacts with photosystem I in *Arabidopsis*, *J Biol Chem* 283, 34873-34879.

22. Singh, A. K., Li, H., and Sherman, L. A. (2004) Microarray analysis and redox control of gene expression in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803, *Physiol. Plant.* 120, 27-35.
23. Schluchter, W. M., Shen, G., Zhao, J., and Bryant, D. A. (1996) Characterization of *psaI* and *psaL* mutants of *Synechococcus* sp. strain PCC 7002: a new model for state transitions in cyanobacteria, *Photochem. Photobiol.* 64, 53-66.
24. Chitnis, V. P., and Chitnis, P. R. (1993) *PsaL* subunit is required for the formation of photosystem I trimers in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803, *FEBS Lett.* 336, 330-334.
25. Awai, K., Watanabe, H., Benning, C., and Nishida, I. (2007) Digalactosyldiacylglycerol is required for better photosynthetic growth of *Synechocystis* sp. PCC6803 under phosphate limitation, *Plant Cell Physiol.* 48, 1517-1523.
26. Sakurai, I., Mizusawa, N., Wada, H., and Sato, N. (2007) Digalactosyldiacylglycerol is required for stabilization of the oxygen-evolving complex in photosystem II, *Plant Physiol.* 145, 1361-1370.

Purification and Characterization of Photosystem I Complex from
Synechocystis sp. PCC 6803 by Expressing Histidine-Tagged Subunits.

Hisako Kubota*, Naoki Mizusawa, Hajime Wada
Department of Life Sciences (Biology),
Graduate School of Arts and Sciences, University of Tokyo

研究紹介

葉が緑色なのは緑色光を効率よく利用するためである[§]

東京大学大学院 理学系研究科 生物科学専攻
寺島 一郎

1. 光の話なのにまずRubiscoの話から

葉緑体チラコイド膜でつくられたATPとNADPHによって、Calvin-Benson回路が駆動される。この回路の主演、ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase / oxygenase (通称 Rubisco) は、葉緑体コードの大サブユニット 8個、核コードの小サブユニット8個からなる 16量体のタンパク質で、分子全体の分子量は550,000にのぼる。活性部位は各大サブユニットにあり、五炭糖二リン酸である、ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP) がまず活性部位に組み込まれ、それをCO₂とO₂とが競争的にアタックする。CO₂飽和時のCO₂固定速度は3 mol CO₂ mol⁻¹ active site s⁻¹程度になる。この速度は、一般の酵素に比べると、2~3桁低い。また、RubiscoのCO₂に対するK_mは、25°Cで10~20 μMである。現在の大气中のCO₂濃度(390 ppm)と平衡状態にある25°Cの水のCO₂濃度12.3 μMが、K_mとほぼ等しい。21%O₂存在下では、みかけのK_mは1.5倍程度になる。大气中のCO₂は、濃度勾配にしたがって葉内に拡散するから、葉緑体内のCO₂濃度は、後述のように390 ppmよりも低い。したがって、葉内部で行われる実際のCO₂固定速度は、せいぜい1 mol mol⁻¹ active site s⁻¹程度である。Calvin-Benson回路で、CO₂が1分子固定されると、炭素1個相当の糖(1/3三炭糖リン酸)が作られ、RuBPが再生する。この回路を駆動するのに、3 ATPと2 NADPHが使われる。

一方、Rubiscoの活性部位に、RuBPが取り込まれ、O₂がこれをアタックすると、CO₂がアタックしたときの産物 phosphoglycerateに加えて、C2化合物である phosphoglycolate が生成する。この phosphoglycolate は Calvin-Benson 回路の triose phosphate isomerase の強力な阻害剤である。したがって、植物はこれをすみやかに代謝しなければならぬ。また、phosphoglycolate に

含まれる炭素も、ATPとNADPHを使って固定したもののなので、この分子からなるべく多くのCを回収しなければならぬ。この二つの要求を満たすのがいわゆる「光呼吸」経路である。この経路は、葉緑体、ペロキシゾーム、ミトコンドリアの3つのオルガネラの共同によって行われる。これらのオルガネラが互いに近接した電顕写真は印象的だが、最近、光の存在下で、これらのオルガネラは細胞内を一緒に移動することが明らかになってきた¹⁾。

Phosphoglycolateの炭素は完全には回収されず、この分子に含まれる2個の炭素のうちの0.5個分はCO₂として放出される。この経路では、RuBPのoxygenationと、glycolateを酸化してglyoxylateが生成する際に、O₂が吸収される。後者の反応ではH₂O₂が生じるが、catalase反応によって1/2 O₂が発生する。これらのガスのnetの出入りはO₂の吸収、CO₂の放出なので、「光呼吸」という名前がついた。この名称が誤解の原因となっているが、光呼吸はミトコンドリアで行われる「呼吸」とは直接には関係なく、光合成反応の一部としてとらえるべき反応である。光呼吸経路では、RuBP oxygenation が1回おこると、3.5 ATPが消費され、2 NADPH 相当のエネルギーが消費される。また、この経路だけでは、5個の炭素をもつRuBPから0.5個分の炭素が失われることになるので、RuBPの再生は不可能である。このために炭素0.5個相当(1/6三炭糖リン酸)が補充されるとすれば、さらに1.5 ATPとNADPHが消費される。これらを合計すると、5 ATPと3 NADPHが使われることになる²⁾。

このように、oxygenation反応がおこると、大量のエネルギーと還元力を消費し、光合成の効率にとって大きなマイナスとなる。したがって、C3植物はなるべく光呼吸を抑えるように進化してきたはずである。光呼

[§] 第9回日本光合成研究会シンポジウム ポスター賞受賞論文

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

吸を抑制するために最も有効な方法は、葉緑体内のCO₂濃度をなるべく高く保つことであろう。

2. 葉緑体内のCO₂濃度

大気中のCO₂は、気孔を通して葉の内部に拡散する。この原動力は、光合成によって葉の内部のCO₂濃度が低下することによって生じる外気CO₂濃度との差である。CO₂は気孔から葉内に拡散し、細胞間隙の気相を拡散する。続いて、細胞壁のアポプラスト水に溶解込み、細胞膜、サイトゾル、葉緑体包膜を経てストロマに達する。このCO₂の拡散速度(=光合成速度)を電流にたとえると、CO₂濃度差は電位差に相当し、以下のようなオームの法則類似の式が成立する。

$$\text{光合成速度} = (\text{CO}_2\text{濃度差}) / \text{拡散抵抗}$$

拡散抵抗の逆数は、「CO₂ 拡散のしやすさ」であり、コンダクタンスとよばれる。CO₂拡散コンダクタンスは実測が可能で、その測定法のなかで最も信頼されているのは、Rubiscoが¹³CO₂と¹²CO₂とを分別することを利用した方法である。Rubiscoが完全な開放系にあれば、¹²CO₂を¹³CO₂よりも優先的に固定する。一方、完全な閉鎖系にあればどちらも固定してしまう。葉の中は、これらの中間の状態である。Rubisco自身の同位体分別のため、Rubiscoのまわりの¹³CO₂/¹²CO₂は外気の¹³CO₂/¹²CO₂よりも高くなる。そして、Rubiscoは相応の¹³CO₂を固定する。コンダクタンスが小さくCO₂が拡散しにくい場合には、固定するCO₂の¹³CO₂/¹²CO₂が大きくなる。

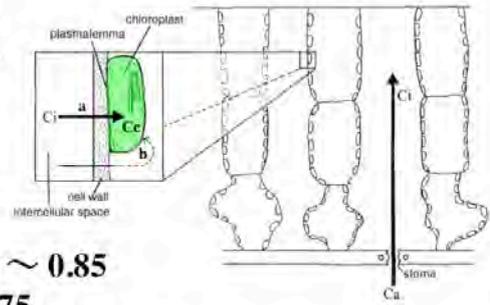
実際には、通常的气体交換測定と同時に、同化箱の前で空気をサンプリングしてその¹³CO₂と¹²CO₂の比率を質量分析器で測定する。最近は、Tunable Laser Diode Absorption Spectroscopyによって、空気中の¹²CO₂と¹³CO₂の濃度を直接測定できるようになった。

図1はこのような測定の結果の概略である³⁾。

C_a、C_i、C_cを、空気、細胞間隙、ストロマのCO₂濃度、g_sを気孔コンダクタンス、g_mを葉肉コンダクタンスとすれば、葉の光合成速度 A を以下の式で表現できる。

$$A = g_s (C_a - C_i) = g_m (C_i - C_c)$$

C_a: ambient air
C_i: intercellular
C_c: stromal



$$C_i/C_a = (0.2) 0.6 \sim 0.85$$

$$C_c/C_i = 0.5 \sim 0.75$$

図1 葉の内部へのCO₂拡散経路とCO₂濃度 (3) を改変

$$A = g_s (C_a - C_i) = g_m (C_i - C_c)$$

C_i/C_aは、C_c/C_iと同じオーダーの値をとるので、葉肉コンダクタンスは気孔コンダクタンスと同様、きわめて重要な光合成の律速要因である。

葉肉コンダクタンスを決定する要因も明らかになってきた。一つは、細胞間隙に面した葉緑体の積算表面積を葉面積で除した値 (S_c) である。CO₂が液相を拡散する速度は気相の1/10,000程度でしかないので、葉の内部においてCO₂が溶け込む場所は、最短距離をとることができる部分、すなわち葉緑体が細胞膜/細胞壁を介して細胞間隙に接する部分である。実際、大部分の葉緑体は細胞壁に接した部分に存在する。Sennは1905年にこのことを指摘し、葉緑体のCO₂化学走性がある可能性にも言及した⁴⁾。しかし、葉緑体のCO₂走

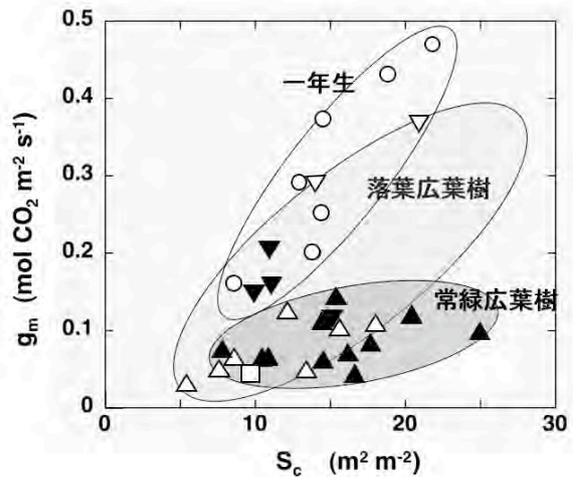


図2 葉肉コンダクタンスの積算葉緑体表面積 (S_c) に対する依存性 (5) を改変

○, 一年生草本; △, 落葉広葉樹; ▲▼, 常緑広葉樹。主として半場祐子らのデータに基づく。

性についてはほとんど研究が進んでいない。

図2は、これまでに得られた葉肉コンダクタンス g_m を Sc に対してプロットしたものである⁵⁾。このように、データは大きくバラつく。しかし、一年生草本、落葉広葉樹、常緑広葉樹などの生態型ごとにまとめると、 Sc への依存性が見えてくる。また、強い青色光によって葉緑体を強光位に定位させ、 Sc を変化させると、それに応じて g_m が変化すること⁴⁾や、成熟葉の強光馴化の際には Sc が増加し、それに応じて最大光合成速度が増加すること^{6,7)}などからも Sc の重要性がわかる。図2の生態型による傾きの違いは、葉肉細胞の細胞壁の厚さの違いによって説明できる^{5,8)}。例えば、一年生草本、落葉広葉樹、常緑広葉樹の葉肉細胞の細胞壁の厚さは、0.1~0.2、0.2~0.3、0.3~0.4 μm である⁵⁾。

また、 g_m を制御する要因として、細胞膜タンパク質の aquaporin が関与していることも明らかになってきた^{5,8)}。CO₂ を透過させ、おそらく carbonic anhydrase と協働 (cooperate) すると考えられることから、筆者は cooporin という呼び名を提唱している⁵⁾。

3. 葉の厚さの持つ意味

明るい光環境にある葉が、光合成活性を十分に高くするためには、大量の「大きくて遅い」Rubisco を持たなければならない。その際、細胞のなかにびっしりと Rubisco を詰め込むわけにはいかない。Rubisco の oxygenation 活性を抑え、なるべく高い速度で CO₂ を固定させるためには、 Sc あたりの Rubisco 濃度を小さく、葉緑体を薄くして細胞膜にへばりつかせる必要がある。すなわち、 Sc は大きくし、葉肉コンダクタンスを大きくしなければならない。 Sc を大きくするためには、細胞表面積を大きくしなければならない。細胞の直径が変わらないとすれば、葉を厚くしなければならないのである⁹⁾。

4. なぜ葉は黒くないのか：葉の光学的性質

太陽光を効率よく吸収し利用するためには、黒い葉を作るのが理想的であるように思える。しかし、それは、吸収された光のエネルギーが非常に効率よく化学エネルギーに変換される場合に限る。すでに述べてきたように、葉が強い光を受けて十分な光合成を行うためには、Rubisco を大量に含む葉緑体を相当量持たなければならない。また、Rubisco になるべく高濃度の

CO₂ を供給するためには、葉緑体を細胞間隙に沿わせて配置しなければならない。そして、効率のよい光合成を行うためには、これらの葉緑体全てに十分な光が供給されなければならない。つまり、葉は、光をなるべく多く吸収することと、光をなるべく均一に分配することという一見相反する要求を同時に満たさなければならないのである。

よく、「葉が緑色に見えるのは葉が緑色光を吸収しないからである」、「緑色光は吸収されないのだから光合成には使われない」といわれる。しかし、葉は緑色光をかなり吸収し、吸収された緑色光は効率よく光合成に使われる。

葉は、屈折率が1.5程度の細胞と1.0の細胞間隙に含まれる空気とから成り立っているので、葉に入射した光は、葉の内部を行ったり来たりする。光が葉緑体に何度も遭遇することで光の吸収率は上昇する。この効果は、一度葉緑体に遭遇しただけで、ほとんどが吸収されてしまうような青色光や赤色光の吸収率上昇には

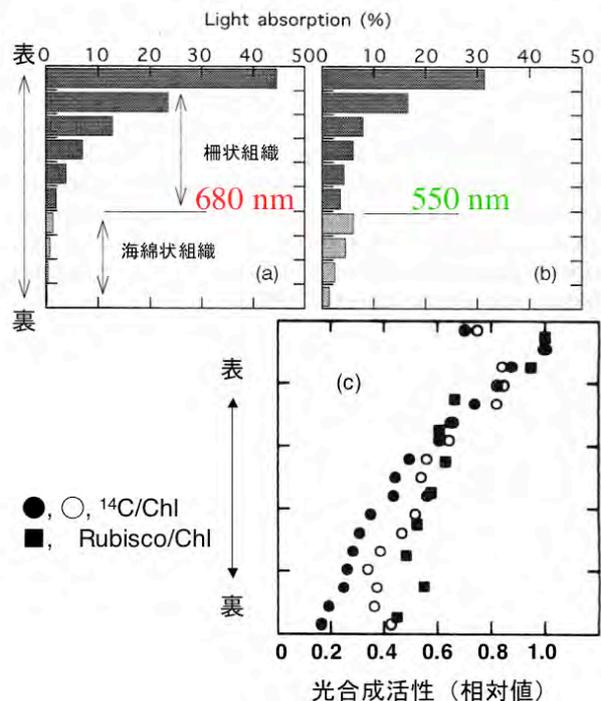


図3 葉の内部の光吸収勾配と光合成能力勾配 (a), (b), ヤブツバキの葉の切片の透過率および反射率の測定 (Terashima and Saeki, 1983) に基づいて計算した吸収率 (Terashima and Saeki, 1985) を改変したもとに描いた。各層のクロロフィル含量は0.5 mg dm⁻² (約0.056 mmol m⁻²)。 (c), ホウレンソウの切片におけるクロロフィルあたりの Rubisco 定量のデータ (Terashima and Inoue, 1985) と、ホウレンソウの葉に飽和光下で ¹⁴C O₂ を与えて取り込みをみたデータ (Vogelmann et al. 1995) を合わせて描いた。

ほとんど役に立たないが、一度葉緑体に遭遇しただけではそれほど吸収されない緑色光の吸収率を著しく上昇させる。その結果、一般の緑葉では、青色光や赤色光の吸収率が90%程度であるのに対して、緑色光の吸収率も70~80%程度である¹⁰⁾。また、1970年頃までには弱光条件下で測定した光合成の作用スペクトルが多数得られており、一旦吸収されれば緑色光も光合成を高効率で駆動することが分かっている¹⁰⁾。

5. 葉の内部の光環境と光合成システムの構築原理

筆者は、Monsi and Saeki (1953)が葉群の光環境と群落光合成との関係を解析した手法を葉のレベルに適用した研究を行ってきた^{10,11)}。

図3-(a)と (b) には、ヤブツバキの、柵状組織と海綿状組織をもつ典型的な背腹葉から得た組織切片の透過率や反射率の実測値から計算した、葉の内部における光吸収パターンを示してある。各層は面積あたりのクロロフィル量が等しくなるように設定してある。表側から光を照射すると、680 nm (赤色光) のような吸収の強い波長の光は、柵状組織の上部でそのほとんどが吸収されてしまう。一方、550 nm の緑色光のかなりの部分は、海綿状組織にまで到達する。海綿状組織では、光が散乱され葉緑体との遭遇の機会が増すため、550 nm光もよく吸収される。このように海綿状組織が葉の裏側に存在することは葉の内部で緑色光を吸収するためにきわめて有利な性質と言えよう。

柵状組織は表皮に密着しているため、光は葉の中に透過しやすく、反射も小さい。表裏のはっきりした葉の表側の色が濃いのは、表側で反射が抑えられているからである。一方、葉の裏側が白っぽく見えるのは、海綿状組織の不定形の細胞が表皮とあまり密着していないために、裏側から入射した光が葉緑体に遭遇する以前に「門前払い」されるためである。裏側の反射率が高いのは、自然条件下で表側から入射した光を吸収し尽くすために役立っている海綿状組織の形態の反映であり、裏側からあたる光を反射するための性質ではない。

葉内部に形成される光吸収量の勾配に対して葉緑体が光環境馴化する中で、葉の内部には、陽葉緑体~陰葉緑体の勾配が形成される (図3-(c))。葉の組織分化や葉緑体の馴化は、葉の内部のすべての葉緑体が高効率で機能する方向に作用し、葉全体の光資源や窒素資源

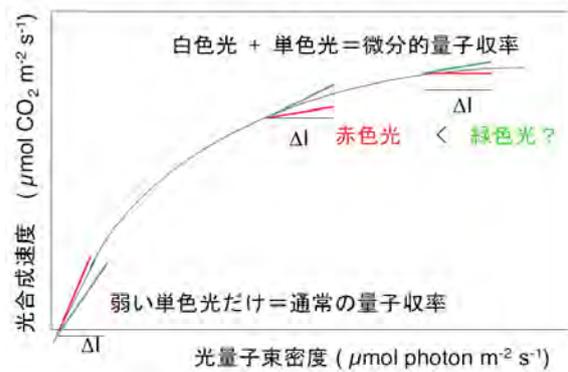


図4 微分的量子収率測定法¹⁰⁾を改変)

通常の光合成作用スペクトルが、弱い単色光を用いて求められるのに対して、この方法では強い白色光存在下で弱い単色光を照射する。効率を照射光量子束密度に対してプロットすると、ごく弱い光量子束密度では、葉の吸収率を反映して赤色光の方が高効率だが、強い白色光が共存すると緑色光の方が、効率が高い可能性がある。

の利用効率の上昇に大きく寄与している (図5で詳しく解説する)。

しかし、図3の図では、葉内の光吸収の勾配の方が、葉緑体の最大光合成速度の勾配よりも大きい。もちろん種が異なるので図3を直接比較しても意味はないが、これまでに数種の植物について調べられた限りにおいて、光の吸収量が少ない部分の葉緑体においても、光合成活性は吸収量の減少ほどには低くはないという傾向は一般的である。おそらく葉緑体が光環境への馴化の幅 (dynamic range) がそれほど大きくないことがその理由だろう。

ともかく、多くの緑葉では、光が強くなると表側の葉緑体の光合成が先に光飽和し、裏側に近い葉緑体は光飽和に達していないという状況が起こる。このような場合に白色光の強度を高めると、それに含まれる赤色光や青色光の多くは表側の光飽和に達した葉緑体に吸収され、そのエネルギーのほとんどは熱として散逸されることになる。一方、葉緑体に吸収されにくい緑色光はかなり葉の奥深くに届き、光飽和に達していない葉緑体の光合成を駆動するはずである。このアイデアに基づき、強い白色光に弱い単色光を足して、その時の光合成速度の増分を測定する方法を考案し、「微分的量子収率測定法」と名付けた¹⁰⁾。測定原理を図4に示してある。ある光量子束密度の白色光照射下で、まず光合成速度を測定する。次に、白色光はそのままにしておいて、弱い単色光を足し、その時の光合成速度の増分 (ΔA) を足した単色光の光量子束密度

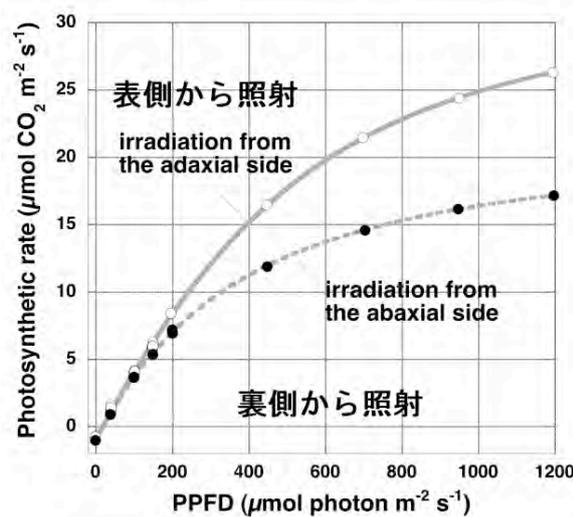


図5 照射方向を変えて得られた同一のヒマワリ葉の光-光合成曲線⁽¹⁰⁾を改変)

葉温25°C、外気CO₂濃度390 ppmで測定した光-光合成曲線。照射方向によって大きく曲線が異なる。表側から照射した方が光律速段階から光飽和段階へのうつりかわり移り変わりがシャープである。

(ΔI) で割ったものが微分的量子収率 ($\phi = \Delta A / \Delta I$) である。具体的な測定方法は図6に示してある。

まず、一枚のヒマワリの葉について、表側から光を照射した場合と裏側から光を照射した場合とで、光-光合成曲線を比較しよう。図5に見られるように、曲線は大きく異なる。裏側から照射すると海綿状組織に多くの光が吸収され、表側に存在する陽葉緑体にはあまり光が到達しない。このため、全部の葉緑体を光飽和させるためには、著しく強い光が必要となる。一方、表側から光を照射した場合には、柵状組織と海綿状組織の分化と、陽葉緑体-陰葉緑体の勾配が、全葉緑体が同時に光飽和に達する方向に作用して、葉全体の光-光合成曲線は、かなりシャープになる。しかし、すでに述べたように、これらの作用は完璧ではない。

この葉に、微分的量子収率測定法を適用した結果を図6に示してある。横軸は照射光の光量子束密度である。大まかにいえ

ば、微分的量子収率は光-光合成曲線の傾きに対応するので、光量子束密度の上昇とともに低下する。表側から光を照射した場合、光量子束密度がごく小さいときには、葉の吸収率の違いを反映して、赤色光の方が緑色光よりも効率がよい。しかし、200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上では、赤色光よりも緑色光を足した方が光合成速度上昇に有効だった。裏側から光を照射した場合には、それよりもはるかに弱い光で、緑色光が有効となる。それは裏側の組織の方が光を吸収しやすく、葉緑体は弱い光で光飽和に達するからである。

ある強度の白色光中の単色光の平均量子収率は、微分的量子収率を0からその光強度まで積分することによって求められる⁽¹⁰⁾。実際に計算してみると、光を表側から照射した場合には、400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上で、緑色光の平均量子収率が赤色光よりも大きくなった。これらから、強い光の下では、緑色光の方が、赤色光や青色光よりも効率よく光合成を駆動すると結論できる。もちろん、種々の葉について同様の測定を行う必要があるが、自然界における緑色光の平均量子収率は、赤色光とそれほど変わらないかもしれない。

このように、葉はかなりうまく緑色光を光合成に使っている。陸上植物が、クロロフィルという緑色光を吸収しにくい色素を使い続けているのも、緑藻から引き継いだこの色素の効率が、悪くはなかったからだろう。もちろん、吸収しにくい波長域が緑でなければならない理由はどこにもない。

磯で緑藻類の帯状分布の最下部に生息するミルなど

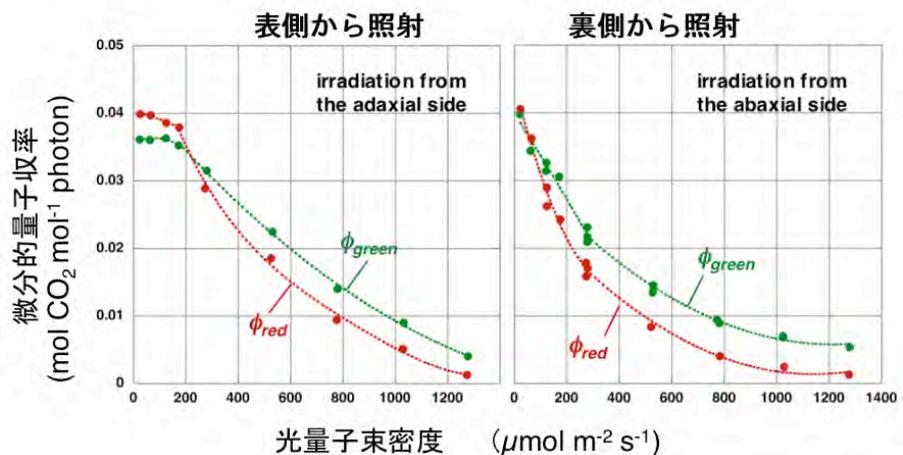


図6 赤色光(550 nm)と緑色光(668 nm)の微分的量子収率の光強度依存性⁽¹⁰⁾を改変)

図5と同じ条件で測定。白色光の光量子束密度は、0、40、100、150、200、450、700、950、1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であった。加えた単色光の光量子束密度は、白色光が150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以下の場合には50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上の場合には、150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であった。左側は表側から照射した場合、右側は裏側から照射した場合である。

は、緑色光を吸収し効率よく光合成に使うことができるシホナキサントフェンとよばれるカロチノイドを持っているため黒く見える。したがって、クロロフィルを主要な光合成色素として持っていたとしても黒い葉緑体を作ることができる。暗いところならば、黒い葉緑体を持つのがよいのだろう。陸上では光がはるかに強いため、黒い葉が作られることはなかったのかもしれない。しかし、極端に暗い光環境を好む陸上植物などの色素系を、丁寧に解析してみる価値はあるだろう。

Received March 10, 2010, Accepted March 25, 2010,
Published April 30, 2010

参考文献

1. Islam, Md. S., Niwa, Y., and Takagi, S. (2009) Light dependent intracellular positioning of mitochondria in *Arabidopsis thaliana* mesophyll cells, *Plant Cell Physiol.* 50, 1032-1040.
2. Held, H.W. (金井 龍二 訳) . (2000) 植物生化学 (原著 Pflanzenbiochemie 第2版, 1999) . シュプリンガー・フェアラーク東京.
3. Terashima, I., Araya, T., Miyazawa, S-I., Sone, K., and Yano, S. (2005) Construction and maintenance of the optimal photosynthetic systems of the leaf, herbaceous plant and tree: An eco-developmental treatise, *Ann. Bot.* 95, 507-519.
4. Tholen, D., Boom, C., Noguchi, K., Ueda, S., Katase, T., and Terashima, I. (2006) The chloroplast avoidance response decreases internal conductance to CO₂ diffusion in *Arabidopsis thaliana* leaves, *Plant Cell Environ.* 31, 1688-1700.
5. Terashima, I., Hanba, Y.T., Tazoe, Y., Vyas, P., Yano, S. (2006) Irradiance and Phenotype: Comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion, *J. Exp. Bot.* 57, 343-354.
6. Oguchi, R., Hikosaka, K., Hirose, T. (2003) Does the photosynthetic light acclimation need changes of leaf anatomy?, *Plant Cell Environ.* 26, 505-512.
7. Oguchi, R., Hikosaka, K., Hiura, T., and Hirose, T. (2006) Gap formation and photosynthetic acclimation in woody seedlings in a cool-temperate deciduous forest, *Oecologia* 149, 571-582.
8. Evans, J.R., Kaldenhoff, R., Genty, B., Terashima, I. (2009) Resistances along the CO₂ diffusion pathway inside leaves, *J. Exp. Bot.*, 60, 2235-2248.
9. Terashima, I., Miyazawa, S., Hanba, Y.T. (2001) Why are sun leaves thicker than shade leaves? – Consideration based on analyses of CO₂ diffusion in the leaf, *J. Plant Res.* 114, 93-105.
10. Terashima, I., Fujita, T., Inoue, T., Chow, W.S., and Oguchi, R. (2009) Green light drives leaf photosynthesis more efficiently than red light in strong white light: Revisiting the enigmatic question of why leaves are green, *Plant Cell Physiol.* 50, 684-697.
11. Terashima, I. and Hikosaka, K. (1995) Comparative ecophysiology/anatomy of leaf and canopy photosynthesis, *Plant Cell Environ.* 18, 1111-1128.

Leaves Are Green so as to Use Green Light Efficiently

Ichiro Terashima *

Graduate School of Science, University of Tokyo

解説特集

「光合成研究 —生態学からのアプローチ—」

Editor

原 登志彦

(北海道大学 低温科学研究所)

序文

原 登志彦

(北海道大学 低温科学研究所)

P. 22

ミズゴケ類の光合成速度の環境応答とその生態的意義

原口 昭

(北九州市立大学 国際環境工学部)

P. 23 ~ 28

土壤水分条件がダケカンバの形態、
フェノロジーと光合成機能に及ぼす影響

田畑 あずさ

(北海道大学 低温科学研究所)

P. 29 ~ 33

大気—植生相互作用モデルによる陸域生態系の炭素収支研究

戸田 求

(北海道大学大学院 地球環境科学研究科 地球圏科学部門 気候力学講座)

P. 34 ~ 42

陸域生態系の炭素収支のリモートセンシング

串田 圭司

(富山大学 極東地域研究センター)

P. 43 ~ 47

序文[‡]

北海道大学 低温科学研究所

原 登志彦^{*}

生態学の研究分野における光合成関連の研究について、4名の方にご自身の研究も含めた解説記事を執筆していただいたのが今回の特集である。まず、原口昭氏には湿地帯の植物の光合成に関し「ミズゴケ類の光合成速度の環境応答とその生態的意義」を、田畑あずさ氏には環境ストレスと樹木の個葉レベルでの光合成と樹木個体レベルでの応答について「土壌水分条件がダケカンバの形態、フェノロジーと光合成機能に及ぼす影響」を、戸田求氏には植生と土壌も含めた陸域生態系の林分、地域、グローバル・スケールでの炭素収支モデリングに関し「大気—植生相互作用モデルによる陸域生態系の炭素収支研究」を、串田圭司氏には陸域生態系の地域やグローバル・スケールでの炭素収支に関するリモートセンシングを用いた研究について「陸域生態系の炭素収支のリモートセンシング」を執筆していただいた。この解説特集により、異なる植生やレベル、スケールで光合成の研究がどのように行われ生態学の研究に結びついているのかをご理解いただければ幸いである。

[‡] 解説特集「光合成研究 —生態学からのアプローチ—」

^{*} 連絡先 E-mail: t-hara@pop.lowtem.hokudai.ac.jp

ミズゴケ類の光合成速度の環境応答とその生態的意義[‡]

北九州市立大学 国際環境工学部

原口 暁^{*}

1. はじめに

ミズゴケ類は、北方泥炭地、とくに貧栄養な湿原であるbogの主要な構成種で、泥炭形成植物として重要な植物群である。ミズゴケ類は、1綱1目1科1属のミズゴケ科、ミズゴケ属に属する鮮類で、世界で150-200種、日本国内で約40種が確認されている。ミズゴケ類の分布は、乾燥地と氷河を除く世界中の陸地のほぼ全域にわたっているが、分布の中心は寒冷な冷温帯から亜寒帯に至る高緯度地域、すなわち周極域が中心である。低緯度地域では、山岳地帯のやや寒冷な雲霧域に分布が見られるが、低地の高温な地域にも若干の分布域が知られている¹⁾。

ミズゴケ類は、細胞壁が持つプロトン交換機能と、ミズゴケ酸の分泌によって生育環境を酸性化するとともに、酸性化した泥炭土壌では有機物分解速度が低くなるために腐植酸の蓄積が進み、泥炭土壌の酸性化は一層進む。そのため、ミズゴケ類は泥炭の酸性土壌環境に適応して、ミズゴケ優占群集を構成し、このミズゴケ群集の中には、酸性で過湿な土壌環境に適応した種が生育し、ミズゴケ類とともに群集を構成している。ミズゴケ群集の構成種は、ミズゴケ類とともに泥炭形成に寄与し、泥炭土壌として有機炭素を蓄積してゆく。地球上での泥炭地の面積は陸地のわずか3%であるが、泥炭中への炭素蓄積は、土壌中の有機炭素の22-35%（全土壌有機炭素量は約1500 Pg）を占め、泥炭地の消長は大気炭素量に大きく影響する。泥炭地は生物地球化学的炭素循環に深く関係し、地球環境の調節系として重要な生態系の一つである。したがって、泥炭形成植物の光合成機能は、大気炭素を

有機物として固定し、これを土壌中に蓄積する速度を決める直接的要因としての意義を持つ。なかでも北方泥炭地の主要な構成種であるミズゴケ類の遺体は泥炭の主成分となり、その光合成、一次生産についての関心が近年高まっている。

2. ミズゴケ類の光合成と群集の一次生産

蘚苔類のような無管束植物の個体単位での光合成測定は、植物体が小型であり、光合成器官と非光合成器官との区分が難しいために計測が難しいのが一般的である。さらに、ミズゴケ類のような半水生の植物は、大気環境での計測と水圏環境での計測で大きな相違が生ずるため、計測値を現場の群集での一次生産機能の評価として用いる場合、困難が生ずる。陸生の維管束植物の場合は、葉の気孔を介してのガス交換速度を気相中で計測することで、また沈水植物や沈水葉の場合は、液相中の溶存酸素ないしは溶存二酸化炭素（炭酸）濃度変化を計測することで光合成や呼吸速度を定量することが可能であるが、ミズゴケ類のように植物体の一部が水中にあり、一部が大気中にあるような植物では、植物体と気相および液相間での物質輸送速度を定量する必要が生ずる。さらに、ミズゴケでは光合成を行う葉緑細胞は、これより大型の貯水細胞に挟まれ、これに包埋して存在するため、葉緑細胞のガス交換は、直接的には貯水細胞に含まれる水相との間で行われる事になる。これはちょうど、水生の光合成プランクトンの二酸化炭素交換速度を、水相と気相との間のガス交換速度で測定することと同じである。この場合のガス交換速度は、水相と気相との二酸化炭素分圧の差に

[‡] 解説特集「光合成研究 —生態学からのアプローチ—」

^{*} 連絡先 E-mail: akhgc@env.kitakyu-u.ac.jp

よって決定されることになり、細胞内外でのガス交換速度とは異なる。貯水細胞と大気との間でのガス交換は、葉緑細胞でのガス交換との間で時間的な遅れが生じるとともに、貯水細胞がバッファとしての機能も果たすため、気相中でのガス交換を短時間で適切に測定することは難しい。筆者らの計測では、ミズゴケ類の光合成速度の気相中での計測値は、水相での計測値の1/10程度になる場合が多く^{2,3)}、ミズゴケ類の光合成測定には技術的な問題があることがわかる。

また、群集レベルでの光合成速度については、群集を模倣した実験系での計測や、チャンバー法を用いた現場での計測が行われている。Gerdol et al.⁴⁾や、Jauhainen and Silvola⁵⁾による群集を模倣した実験系での計測では、群集の正味の二酸化炭素収支は群集による吸収となることが示されている。しかし、Strack and Price⁶⁾によるミズゴケ泥炭のモニリスを用いた計測では、正味の二酸化炭素収支は群集からの放出となっている。さらに、チャンバーを用いた現場での計測結果に関しては、ばらつきが非常に大きく、Kivimäki et al.⁷⁾は群集による正味の二酸化炭素吸収となることを示している一方で、McNeil and Waddington⁸⁾は水分条件に応じて吸収になったり放出になったりすること、さらにGoulden and Crill⁹⁾は1日の経時変化の中で、ほとんどの時間帯で群集からの正味の二酸化炭素放出となっていることを示している。筆者らのタゲ原湿原における同様な計測では、快晴時の日中でもしばしば正味の二酸化炭素フラックスがミズゴケ群集から大気への方向で正の値をとることが実測されている。このように、同一の方法を用いても異なる結果が得られる理由の一つとして、Smolders et al.¹⁰⁾などが述べているような、有機物の酸化分解で土壌（泥炭）から放出された二酸化炭素を直接ミズゴケが吸収するプロセスが考えられる。ミズゴケ群集の炭素収支は、これまで大気と群集との間での輸送のみを考えてきたが、土壌、大気と群集との3者間での輸送を考えなくてはならないことが、以上の研究例からわかる。

このように、ミズゴケ群集の光合成速度に関しては、今後計測手法を検討する必要があるが、個体レベル、ないしは群集レベルでの光合成活性の計測は、分子や細胞レベルでの計測とは異なり、ミ

ズゴケ個体が置かれた環境に対する応答を適確に評価し、環境変動の中でのミズゴケ群集の一次生産機能や群集変遷を考える上で大変重要であり、さまざまな環境変量に対する光合成応答の研究が提示されている。ミズゴケ類の生理生態特性に関しては、ミズゴケが北方域の泥炭地の主要な構成植物であり、炭素循環と気候変動の鍵となる群集として重要視されているにもかかわらず、まだ十分に解明されていないのが現状であるが、以下に、ミズゴケ類の光合成活性の環境応答の研究について解説する。

3. ミズゴケ類の光合成活性の環境応答

ミズゴケの一次生産速度の環境応答については、たとえばミズゴケの伸長成長量や重量変化の計測による多くの研究が行われている。また、近年では炭素循環の観点から有機物生産と分解による泥炭土壌と大気との間の炭素収支を議論する研究も進められている。以下、生理生態的な観点から、ミズゴケ類の光合成速度に直接影響を及ぼす要因についての研究例を紹介する。

ミズゴケ類の耐乾性に関しては、植物体の含水率と光合成速度との関係に関する計測が多く行われている。耐乾性は、泥炭湿地の植物群集に見られる微地形に対応した水分環境の傾度上でのミズゴケ類の光合成機能と群集構造との関係を議論する上で重要な生理的指標である。一般に、ミズゴケ類が優占する湿地では、微地形と呼ばれる地表面の凹凸が見られ、凸部をhummock、凹部をhollowと呼んでいる。微地形の形態や微地形に対する呼称は多数存在するが、ここではその詳細については割愛する。微地形の高低差は、良く発達したhummockでは1mを超えるが、わずか1-2cmの標高差の凹凸も土壌環境の違いに大きく反映され、これが湿地植生を決める要因となることも知られている^{11,12)}。

ミズゴケ類は、この微地形に対して種特異的な分布を示し、良く発達したhummockの最上部を占めるチャミズゴケが属するAcutifolia節の種から、冠水状態の凹部を占めるハリミズゴケなどが属するCuspidata節の種まで、おおよそ節の単位で微地形上の生育場所が決まっている。これらの中には、オオミズゴケの属するSphagnum節などの種が

分布している。Cuspidata節の植物では、葉緑細胞が葉の背軸面側にあるため、光の獲得には有利であるが、大気に触れると葉緑細胞が水分を失うため、耐乾性は低い。一方、Acutifolia節の植物では、葉緑細胞が葉の向軸面側にあるため、光の獲得には不利であるが、葉緑細胞が大気に触れにくい構造となっているため、耐乾性は高い。

ミズゴケ類の光合成活性と水分環境との関連に関しては、Murray et al.¹³⁾、Galen et al.¹⁴⁾などの研究例があり、多くのミズゴケ種で乾燥重量の6-8倍の含水率で最大光合成速度を示し、含水率がこれを下まわると急速に光合成速度が低下することが示されている。一方、Maseyk et al.¹⁵⁾は、ミズゴケマットを形成する *Sphagnum cristatum* では、含水率が乾燥重量の20倍で光合成速度が最大になることを示しているが、含水率は、貯水細胞と葉緑細胞の体積比率によって大きく異なるため、必ずしも含水率が植物体の水分状態を表現する適切な変量ではなく、水分含量と光合成速度との関連からミズゴケ類の耐乾性を議論することは難しい。

ミズゴケ種の微地形上での分布は、葉の細胞の配列と関連した耐乾性の違いで説明できるが、同時に化学的水環境とも関連をもっている。ミズゴケ類の成長に及ぼす化学的環境 (pHや栄養塩濃度) の影響に関しては、Clymo らの研究^{16,17)}にまとめられているように、一般にミズゴケ類は酸性環境と貧

栄養環境での生育が良好である。栄養塩の中では、カルシウムやリンが高濃度になると成長が抑制されることが知られている。光合成活性に及ぼす水環境の影響については、pHと光合成との関連に関する筆者らの研究を後述する。栄養塩負荷とミズゴケ類の成長、光合成機能との関連に関しては、近年、大気降水由来の窒素負荷との関連が議論されている。Heijmans et al.¹⁸⁾、Gunnarsson and Rydin¹⁹⁾、Limpens et al.²⁰⁾、Granath et al.²¹⁾などの研究では、いずれも窒素負荷によりミズゴケ類の一次生産速度は低下することが示されているが、光合成速度は窒素負荷により増加し、必ずしも純光合成速度が純一次生産とは一致しない。

Ferguson and Lee²²⁾や、Baxter et al.²³⁾は、大気汚染物質であるbisulphite (HSO₃⁻)のミズゴケ類の光合成活性に及ぼす効果について調べ、5 m M程度のbisulphiteの添加により、ミズゴケの光合成活性が完全に失われる事を示している。また、Potter et al.²⁴⁾はオゾン暴露によりミズゴケ類の光合成速度や伸長速度が低下することを示しているが、Niemi et al.²⁵⁾は、オゾン暴露により呼吸速度が増加するが総光合成速度には影響しないことを述べている。

同様に、紫外線のミズゴケ類の成長に及ぼす効果に関する研究も行われており²⁶⁻²⁸⁾、一般にUV-Bはミズゴケ類の伸長を抑制する要因として作用し、呼吸速度がUV-B照射により増加するが、光合成速

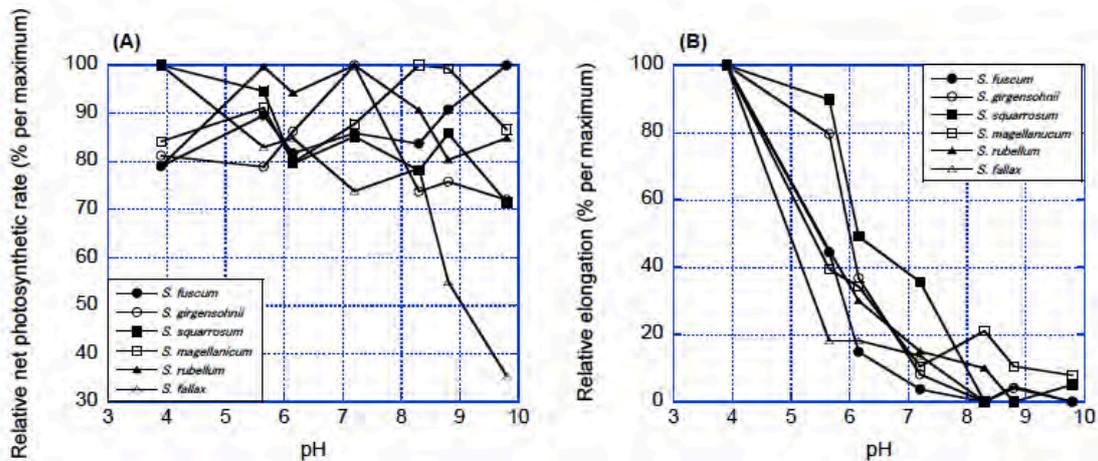


図1 北海道根室市落石に産する6種のミズゴケの (A) 純光合成速度、および (B) 40日間の伸長成長量のpH依存性。各処理における最大純光合成速度、最大伸長成長量に対する相対値 (%) で示した。分散分析の結果、いずれの種においても、純光合成速度、および伸長成長量にpH処理に対しての有意差 ($p < 0.05$) が認められた。光合成速度は、二酸化炭素の交換速度の測定より求めた。種名は、*Sphagnum fuscum*: チャミズゴケ、*S. girgensohnii*: ホソバミズゴケ、*S. squarrosum*: ウロコミズゴケ、*S. magellanicum*: ムラサキミズゴケ、*S. rubellum*: ウスベニミズゴケ、*S. fallax*: サンカクミズゴケである。

度への影響は有意ではないことが示されている。

以上のように、bisulphiteやオゾンなどの酸化性物質や紫外線は、ミズゴケ類の成長を抑制する要因として重要であることがわかるが、ミズゴケ類の生理機能、とくに光合成機能に対する直接的な影響についてはまだ十分に解明されていないのが現状である。

4. ミズゴケ類の光合成活性のpH依存性

ミズゴケの成長速度を決める要因として、ミズゴケが生育する場所の水質、なかでもpHが重要であることは、Clymoらの研究^{16,17)}をはじめ、多くの研究から明らかにされている。筆者らによる、京都市深泥池に生育する2種のミズゴケの光合成活性のpH依存性の研究では²⁹⁾、植物体に直接影響を及ぼす水の化学性が光合成活性に強く影響を及ぼしていることが示されている。すなわち、相対的に低い場所に生育し、中性付近の水に冠水する時間が長いハリミズゴケは、相対的に盛り上がったhummockに生育するオオミズゴケと比較して、中性付近のpHでも高い光合成活性を維持していた。枅瀧（新潟県新発田市）とジュンサイ池（新潟県阿賀野市笹神）に産するハリミズゴケとオオミズゴケについても同様な結果であることから、ミズゴケ類の光合成速度のpHに対する応答は、種特異的なものとも言えよう。

光合成速度は一次生産速度を決める重要な要素であるので、しばしば光合成速度の計測値を基に一次生産量や成長速度を推定することができ、維管束植物では比較的良い推定値を与えるが、ミズゴケ類でも同様な関係が認められるか否かを確認するため、北海道落石地方に産する6種のミズゴケで光合成速度のpH依存性と個体の伸長速度を調べた^{3,30)}。その結果、光合成速度に関しては、至適pHに基づいて、酸性型、塩基性型、中性型に分類でき、サンカクミズゴケ、ウロコミズゴケが酸性型、ムラサキミズゴケ、チャミズゴケが塩基性型、ホソバミズゴケ、ウスベニミズゴケが中性型を示した（図1A）。これを、オオミズゴケ、ハリミズゴケに適用すると、オオミズゴケは酸性型、ハリミズゴケは中性型に分類される。ただし、pHの範囲が4.0から10.0の間では、極端な光合成速度の違いは見られないと考えるのが妥当であろう。

一方、落石産の6種のミズゴケの40日間の伸長成長量のpH依存性をみると、すべての種が酸性域で良好な伸長を示し、pH=6を越えると極端に伸長量が低下して、pH=7以上ではほとんど伸長が見られなくなった（図1B）。光合成速度のpH依存性をみると、pH=8での総光合成速度の最大光合成速度に対する割合は、サンカクミズゴケを除き50-70%程度で、このpHの範囲内では極端な差は認められないが、伸長量で見ると塩基性域での伸長成長は抑制されている。このことは、pHの影響は即効的に光合成活性に影響するものではなく、長期的に伸長に影響を及ぼすものであると言えよう。したがって、ミズゴケ類では光合成活性から一次生産速度を推定することは大変難しい。

5. ミズゴケ類の光合成活性の温度依存性

つぎに、ミズゴケの光合成活性の温度依存性についての筆者らの研究例を紹介する³⁰⁾。ここでは、大分県九重タデ原湿原に産するヒメミズゴケとオオミズゴケ、北海道根室市落石に産するチャミズゴケ、イボミズゴケ、サンカクミズゴケの比較を行った。その結果、総光合成速度の至適温度は、ヒメ

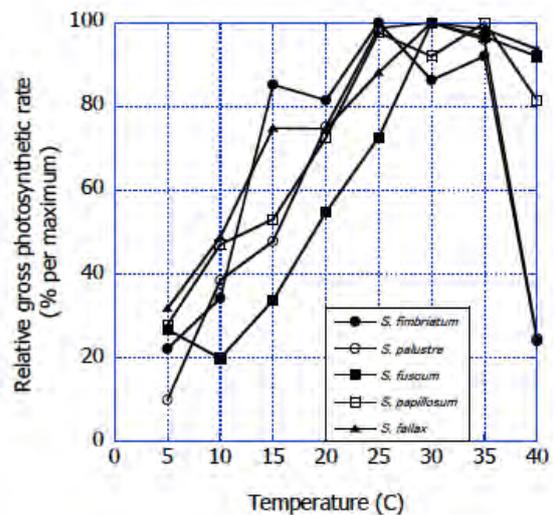


図2 大分県九重タデ原湿原および北海道根室市落石に産する5種のミズゴケの総光合成速度の温度依存性
各処理における最大総光合成速度に対する相対値 (%) で示した。分散分析の結果、いずれの種においても温度処理に対しての有意差 ($p < 0.05$) が認められた。光合成速度は、二酸化炭素の交換速度の測定より求めた。種名は、*Sphagnum fimbriatum*: ヒメミズゴケ、*S. palustre*: オオミズゴケ、*S. fuscum*: チャミズゴケ、*S. papillosum*: イボミズゴケ、*S. fallax*: サンカクミズゴケである。

ミズゴケで25°C、オオミズゴケ、チャミズゴケ、サンカクミズゴケで30°C、イボミズゴケで35°Cであり、寒冷域に分布の中心があるミズゴケ類としては高い値を示した。さらに顕著な違いは、九重タゲ原湿原産の2種のミズゴケの光合成速度は、40°Cの高温下では極端に低くなるのに対し、落石産の3種のミズゴケは共通して40°Cでもほぼ至適条件と同程度の光合成活性を維持していた。Breeuwer et al.³¹⁾は、11-21°Cの温度範囲でのミズゴケの光合成速度の計測結果から、21°Cにおける速度が最大であることを示している。また、Williams and Flanagan³²⁾は、低光強度下では0-5°Cで、高光強度下では20-25°C、種によっては30°C以上でミズゴケの光合成速度が最大となることを示している。以上の結果から、寒冷域に生育するミズゴケが決して寒冷環境下で相対的に高い光合成活性を示すわけではないこと、また寒冷域に生育する種でも40°C程度の高温条件下で高い光合成活性を維持することがわかった。ミズゴケ種の中には、南北両半球の高緯度地帯に共通して分布する種も多く、ミズゴケの種分化が熱帯地域で起こったのち、両半球の高緯度地域へと移動した可能性も否定できないだろう。光合成の温度依存性は種特異的であると考えられるが、これについてはさらにデータの蓄積が必要である。近年、コケ植物は屋上や壁面の緑化に利用されているが、ミズゴケ類も水条件さえ制御すれば、高温の屋上環境の緑化に使える材料であると言えよう。ミズゴケは泥炭を形成するため、ミズゴケの屋上緑化で効率よく大気中の二酸化炭素を固定することも可能である。

6. 今後の課題

ミズゴケ類は北方の泥炭湿地の構成種として重要で、大気と土壌、植生との間の炭素輸送を考える上で鍵となる植物の1群であるが、その光合成の生理生態的特性に関する研究例は驚くほど少ないのが現状である。研究手法によって異なる結果が得られることから、光合成測定手法の確立が重要な課題であることは、文献調査や筆者らの経験から明らかである。ミズゴケ群集の光合成機能や一次生産の正確な計測のためには、大気と植生との間の炭素輸送のみならず、土壌や水圏を含めた炭素動態の解析が必要であろう。

Received March 4, 2010, Accepted March 24, 2010,
Published December 31, 2009

参考文献

1. 浅田太郎・原口昭 (2006) インドネシア共和国中央カリマンタン州におけるハリミズゴケの1変種 *Sphagnum cuspidatum* subsp. *subrecurvum* var. *flaccidifolium* (A. Johnson) A. Eddyの新産地, 蘚苔類研究 9, 87-88.
2. Haraguchi, A. (1996) Effect of pH on photosynthesis of five *Sphagnum* species in mires in Ochiishi, Northern Japan, *Wetlands* 16, 10-14.
3. Haraguchi, A., Hasegawa, T., Iyobe, T. and Nishijima, H. (2003) The pH dependence of photosynthesis and elongation of *Sphagnum squarrosum* and *S. girgensohnii* in the *Picea glehnii* mire forest in Cape Ochiishi, north-eastern Japan, *Aquat. Ecol.* 37, 101-104.
4. Gerdol, R., Bonora, A., Gualandri, R. and Pancaldi, S. (1996) CO₂ exchange, photosynthetic pigment composition, and cell ultrastructure of *Sphagnum* mosses during dehydration and subsequent rehydration, *Can. J. Bot.* 74, 726-734.
5. Jauhiainen, J. and Silvola, J. (1999) Photosynthesis of *Sphagnum fuscum* at long-term raised CO₂ concentrations, *Ann. Bot. Fennici* 36, 11-19.
6. Strack, M. and Price, J. S. (2009) Moisture controls on carbon dioxide dynamics of peat-*Sphagnum* monoliths, *Ecophysiology* 2, 34-41.
7. Kivimäki, S. K., Yli-petäys, M. and Tuittila, E-S. (2008) Carbon sink function of sedge and *Sphagnum* patches in a restored cut-away peatland: increased functional diversity leads to higher production, *J. Appl. Ecol.* 45, 921-929.
8. McNeil, P. and Waddington, J. M. (2003) Moisture controls on *Sphagnum* growth and CO₂ exchange on a cutover bog, *J. Appl. Ecol.* 40, 354-367.
9. Goulden, M. L. and Crill, P. M. (1997) Automated measurements of CO₂ exchange at the moss surface of a black spruce forest, *Tree Physiol.* 17, 537-542.
10. Smolders, A. J. P., Tomassen, H. B. M., Pijnappel, H. W., Lamers, L. P. M. and Roelofs, J. G. M. (2001) Substrate-derived CO₂ is important in the development of *Sphagnum* spp, *New Phytol.* 152, 325-332.
11. Haraguchi, A. (1991) Effects of water-table oscillation on redox property of peat in a floating mat, *J. Ecol.* 79, 1113-1121.
12. Haraguchi, A. (1992) Seasonal change in the redox property of peat and its relation to vegetation in a system of floating mat and pond, *Ecol. Res.* 7, 205-212.
13. Murray, K. J., Harley, P. C., Beyers, J., Walz, H. and Tenhunen, J. D. (1989) Water content effects on photosynthetic response of *Sphagnum* mosses from the

- foothills of the Philip Smith Mountains, Alaska, *Oecologia* 79, 244-250.
14. Gaalen, K. E. van, Flanagan, L. B. and Peddle, D. R. (2007) Photosynthesis, chlorophyll fluorescence and spectral reflectance in *Sphagnum* moss at varying water contents, *Oecologia* 153, 19-28.
 15. Maseyk, K. S., Green, T. G. A. and Klinac, D. (1999) Photosynthetic responses of New Zealand *Sphagnum* species, *New Zealand J. Bot.* 37, 155-165.
 16. Clymo, R. S. and Hayward, P. M. (1982) The ecology of *Sphagnum*, in *Bryophyte Ecology* (Smith, A. J. E. Ed.) pp 229-289, Chapman and Hall, London, England.
 17. Hayward, P. M. and Clymo, R. S. (1983) The growth of *Sphagnum*: experiments on, and simulation of, some effects of light flux and water-table depth, *J. Ecol.* 71, 845-863.
 18. Heijmans, M. M. P. D., Klees, H., Visser, W. de and Berendse, F. (2002) Response of a *Sphagnum* bog plant community to elevated CO₂ and N supply, *Plant Ecol.* 162, 123-134.
 19. Gunnarsson, U. and Rydin, H. (2000) Nitrogen fertilization reduces *Sphagnum* production in bog communities, *New Phytol.* 147, 527-537.
 20. Limpens, J., Berendse, F. and Klees, H. (2004) How phosphorus availability affects the impact of nitrogen deposition on *Sphagnum* and vascular plants in bogs, *Ecosystems* 7, 793-804.
 21. Granath, G., Strengbom, J., Breeuwer, A., Heijmans, M. M. P. D., Berendse, F. and Rydin, H. (2009) Photosynthetic performance in *Sphagnum* transplanted along a latitudinal nitrogen deposition gradient, *Oecologia* 159, 705-715.
 22. Ferguson, P. and Lee, J. A. (1979) The effects of bisulphite and sulphate upon photosynthesis in *Sphagnum*, *New Phytol.* 82, 703-712.
 23. Baxter, R., Emes, M. J. and Lee, J. A. (1989) Effects of the bisulphite ion on growth and photosynthesis in *Sphagnum cuspidatum* Hoffm, *New Phytol.* 111, 457-462.
 24. Potter, L., Foot, J. P., Caporn, S. J. M. and Lee, J. A. (1996) The effects of long-term elevated ozone concentrations on the growth and photosynthesis of *Sphagnum recurvum* and *Polytrichum commune*, *New Phytol.* 134, 649-656.
 25. Niemi, R., Martikainen, P. J., Silvola, J. and Holopainen, T. (2002) Ozone effects on *Sphagnum* mosses, carbon dioxide exchange and methane emission in boreal peatland microcosm, *Sci. Total Environ.* 289, 1-12.
 26. Gehrke, C. (1998) Effects of enhanced UV-B radiation on production-related properties of a *Sphagnum fuscum* dominated subarctic bog, *Funct. Ecol.* 12, 940-947.
 27. Searles, P. S., Flint, S. D., Díaz, S. B., Rousseaux, M. C., Ballaré, C. L. and Caldwell, M. M. (2002) Plant response to solar ultraviolet-B radiation in a southern South American *Sphagnum* peatland, *J. Ecol.* 90, 704-713.
 28. Robson, T. M., Pancotto, V. A., Flint, S. D., Ballaré, C. L., Sala, O. E., Scopel, A. L. and Caldwell, M. M. (2003) Six years of solar UV-B manipulations affect growth of *Sphagnum* and vascular plants in a Tierra del Fuego peatland, *New Phytol.* 160, 379-389.
 29. 原口昭 (2009) 日本の湿原(8) 深泥池(2), 海洋と生物 31, 70-78.
 30. 原口昭 (2009) 日本の湿原(11) 湿原植物の生理生態, 海洋と生物 31, 450-457.
 31. Breeuwer, A., Heijmans, M. M. P. D., Robroek, B. J. M. and Berendse, F. (2008) The effect of temperature on growth and competition between *Sphagnum* species, *Oecologia* 156, 155-167.
 32. Williams, T. G. and Flanagan, L. B. (1998) Measuring and modelling environmental influences on photosynthetic gas exchange in *Sphagnum* and *Pleurozium*, *Plant Cell Environ.* 21, 555-564.

Photosynthetic Response of *Sphagnum* Plants to Environments and Its Ecological Meaning

Akira Haraguchi*

Faculty of Environmental Engineering, The University of Kitakyushu

土壤水分条件がダケカンバの形態、 フェノロジーと光合成機能に及ぼす影響[‡]

北海道大学 低温科学研究所

田畑 あずき*

1. はじめに

ダケカンバ (*Betula ermanii*) は遷移初期種の高木であり、日本の亜高山帯森林やロシア極東 (北緯34度から62度付近) の様々な降水量の地域に分布する。例えば、日本の年平均降水量が年間 1690 mm であるのに対し、ロシアカムチャツカ半島 (北緯58度以南) 内陸部のエツソでは年間 399 mm である。エツソの夏の相対湿度は低くはないが (1964年から1994年の平均湿度は74.0%)、年間の水収支では少なくとも 60 mm 程度の水不足を生じるものと思われる¹⁾。ダケカンバはこのような降水量の少ない地域でも、生長し生存している。

植物が様々な土壤水分条件に適応するためには、乾燥ストレス条件下での光合成速度低下に対応することが必要不可欠である。カエデ (*Acer rufinerve*) やアカギ (*Bischofia javanica* Blume) などの遷移中期種は、様々な光環境に高い適応力を示す^{2,3)}。遷移初期種であるダケカンバは、光環境への適応力は低いかもしれないが、様々な土壤水分条件下で生育しているため、土壤水分条件には適応力が高いと考えられる。

乾燥ストレス条件下では、植物体内の水分不足を回避するために葉の気孔が閉鎖する。気孔閉鎖は光合成の基質である二酸化炭素の葉内への取り込みを減少させるため、光エネルギーが過剰となり、生じる活性酸素によって植物の光合成機能が損なわれる原因となる可能性がある。植物はこのような障害を防ぐために、キサントフィルサイクルを介した過剰光エネルギーの消去⁴⁾ や、光呼吸、メーラー反応によって過還元による光障害を防御している。そして、生成した活性酸素種 (ROS) には、アスコルビン酸ペルオキシターゼ

(APX) やグルタチオンレダクターゼ (GR) のような抗酸化酵素を用いて消去している⁵⁾。これらの様々な過剰光エネルギーを防御する機構は、乾燥ストレス状況下の植物ではストレスを受けていない植物に比べ、より活発に働くことが予想される。ダケカンバでも乾燥ストレスにより過剰光エネルギーの増加することが示されている⁶⁾。低温・乾燥を気候特色とする北方寒冷圏に生育する植物にとって、これらの機構は生存のために非常に重要な役割を果たしていると考えられる。

植物はこれまでに述べた生理的応答とは別の方法で環境に適応している可能性もある。ダケカンバは春に2~3枚の葉 (春葉) を展開し、好適な生育条件下では秋口まで葉 (夏葉) を展開し続ける順次開葉型である⁷⁾。ダケカンバは、日本では次の年に展開する春葉を冬芽として⁸⁾5月下旬から6月上旬に準備する⁹⁾こと、一斉展葉型のブナでは、葉のフェノロジーと葉数、全葉面積や葉の長さが前年の光環境により決められている¹⁰⁾ことから、ダケカンバのシュートや春葉は、前年の土壤水分の影響を受けている可能性がある。また、ダケカンバと同じカバノキ属のミズメでは春葉と夏葉のフェノロジーと光合成機能が異なる¹¹⁾。このような前年の水環境の経験と、春葉と夏葉の特徴の違いを利用して、ダケカンバは厳しい土壤水分条件下での生存を可能にしているのではないだろうか。

本稿では、ビニルハウス内で生育させた4年生のダケカンバ苗木を用いた土壤水分制御実験の研究結果について報告する。

[‡] 解説特集「光合成研究 —生態学からのアプローチ—」

* 連絡先 E-mail: atabata@pop.lowtem.hokudai.ac.jp

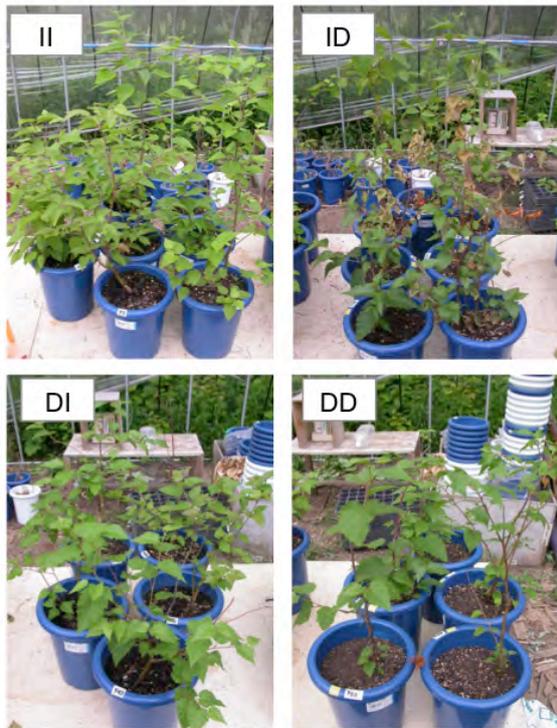


図1 生育期間中のダケカンバ苗木 (2005年8月29日撮影)
 II：二年連続灌水処理個体、ID：前年灌水・当年乾燥処理個体、DI：前年乾燥・当年灌水処理個体、DD：二年連続乾燥処理個体。

2. 研究の概要

北海道大学低温科学研究所内ビニルハウスにて、2004年5月から9月まで、ダケカンバの苗木を一週間に2~3度灌水を行う灌水処理個体 (I、日本の年平均降水量に相当) と二週間に一度灌水を行う乾燥処理個体 (D、エッソの年平均降水量に相当) の二種類のグループに分けて生育させた研究について紹介する¹²⁾。2004年のダケカンバの生育期間終了後にビニルハウスのビニルをはずし、ダケカンバ苗木を越冬させた。さらに2005年5月から10月まで、前年度の乾燥および灌水処理個体に対し二年連続乾燥 (DD)、前年乾燥・当年灌水 (DI)、二年連続灌水 (II) そして前年灌水・当年乾燥 (ID) の計4種類の処理を行い生育させた (図1)。一ヶ月に約6回程度のサンプリング及び測定を、採集可能な葉がなくなるまで行った。2005年の生育期間終了後の11月に、すべてのダケカンバ個体をポットから掘り取り、地上部と地下部に分け、個体の各部分の長さや乾燥重量の計測を行った。

3. 乾燥ストレスに対する個葉と植物個体レベルでの形態およびフェノロジーの応答

春葉の葉寿命には前年の土壤水分条件の影響が見られなかった (図2B)、前年度に灌水処理した個体の春葉は、当年の乾燥に対して著しく光合成速度を低下させた (ID) のに対し、前年度に乾燥処理した個体の春葉は、当年の乾燥に対して光合成速度を低下させることなく維持していた (DD、図4A)。これは、前年に形成された冬芽から展開した春葉が、乾燥ストレスに順化したためと考えられる。

一方、夏葉は当年の乾燥処理により早く落葉し、葉寿命が短い傾向が見られた (図2B)。そして、光合成速度は低下しないにもかかわらず、一個体あたりの葉数が減少した (図2A)。ダケカンバの夏葉は当年の生育期間中に形成されるので、乾燥ストレスに順化していないと考えられる。もし、厳しい乾燥ストレス条件下であれば、光合成生産は植物が生存するためには抑えられてしまう。そして、長期化する乾燥ストレス

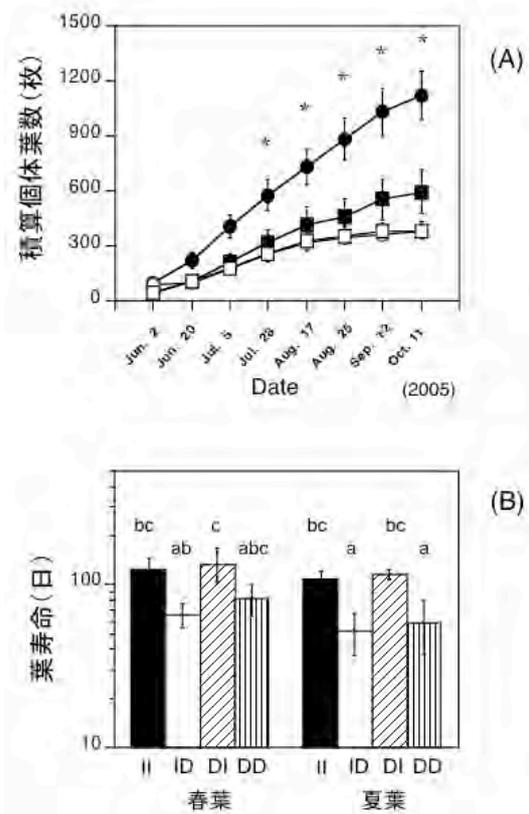


図2 異なる4つの処理グループ間でのダケカンバ苗木の平均積算個体葉数と春葉と夏葉の平均葉寿命

● (II)、○ (ID)、■ (DI)、□ (DD)
 各値は平均値 ± 信頼区間 (A)、標準偏差 (B) を示す
 アスタリスク (A) やアルファベット (B) は有意差を示す (Tukey's test $P < 0.05$)。

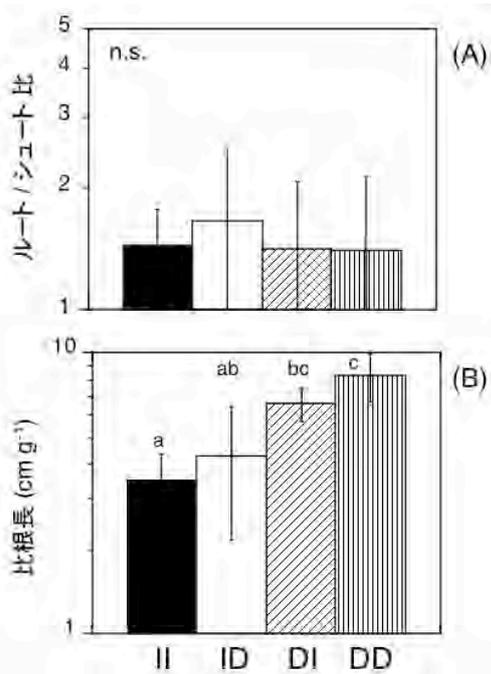


図3 異なる4つの処理グループ間でのダケカンバ苗木のルート/シュート比 (RSR) と比根長 (SRL)
各値は平均値±信頼区間、n.s.は有意差なし、アルファベットは有意差を示す (Tukey's test $P < 0.05$)。

には夏葉を落葉させることで、植物個体レベルでさらなる乾燥ストレスによる被害を回避しているのだろう。この春葉と夏葉という異なるタイプの葉の乾燥ストレスに対する応答は、ダケカンバが北方林で生存する上での重要な特徴と考えられる。

一般に乾燥条件下において植物は根を増やすとされている¹³⁾。ルート/シュート比 (RSR) は地上部と地下部のバランスを示し、土壤水分条件に左右されず一定の値を保っていた (図3A)。一方、前年の乾燥ストレスにより増加した比根長 (SRL) は、当年の乾燥ストレスよりも前年度の乾燥ストレスの影響を強く受けていると考えられる (図3B)。SRLの増加は細根の増加を示し¹⁴⁻¹⁶⁾、乾燥ストレス条件下における水吸収のための細根の増加といえる¹⁷⁾。それゆえ、前年の乾燥ストレスに対するSRLの増加は、ダケカンバの根系での形態的順化を示すのかもしれない。一般的に乾燥ストレス条件下では水利用率 (WUE) が高まる¹⁸⁾が、ダケカンバではWUEが乾燥ストレス条件下にもかかわらず一定であり (図4C)、ダケカンバはWUEを増加させずSRLを増加させることで乾燥ストレスに適応しているのではないだろうか。

SRLの形態的応答は二年連続乾燥処理個体 (DD)

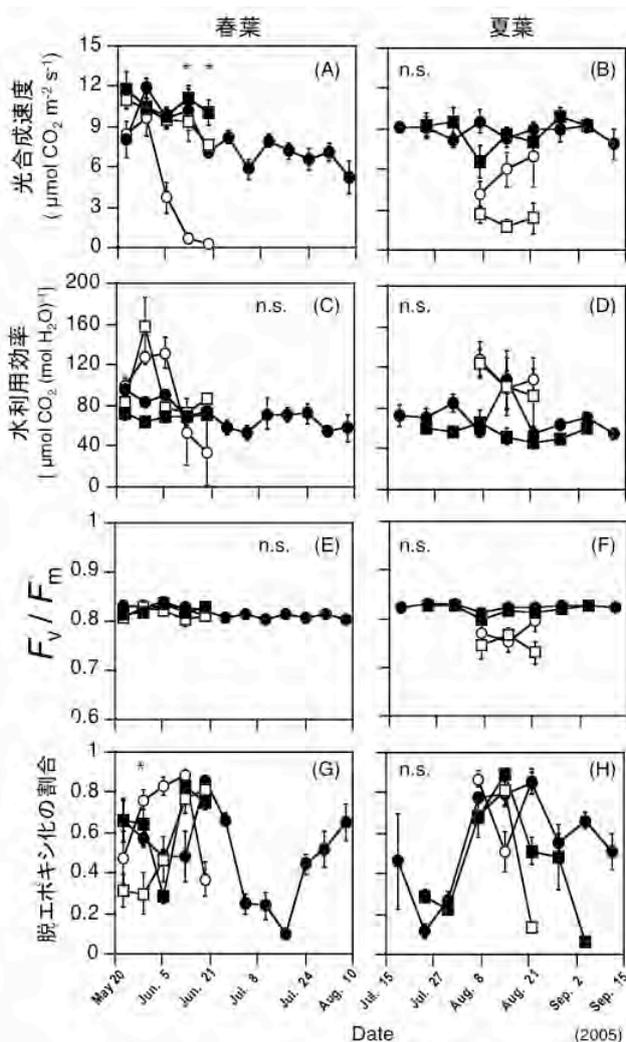


図4 異なる4つの処理グループ間でのダケカンバ苗木の最大光合成速度、水利用率、 F_v/F_m 、脱エポキシ化の割合
● (II)、○ (ID)、■ (DI)、□ (DD)
各値は平均値±標準偏差、n.s.は有意差なし、アルファベットは有意差を示す (Tukey's test $P < 0.05$)。

の相対成長速度 (RGR) が当年の灌水処理個体 (IIやDI) に比べて低下しなかった点にも対応している (図5)。植物のRGRはその個体サイズに敏感であるが¹⁹⁾、本研究でのRGRは個体サイズに依存していない。SRL増加による乾燥ストレスへの順化がDDのRGRを維持させていると考えられる。

4. ダケカンバの乾燥ストレス条件下における光合成速度と光酸化ストレスへの応答

春葉の光合成速度では、前年の乾燥処理個体のDDは当年の乾燥の影響を受けなかった (図4A)。DDは当年の灌水処理個体 (IIとDI) と同程度の光合成速度を示した。なぜ、DDがこのような傾向を示したのか、その生理的メカニズムはわからないが、考えられ

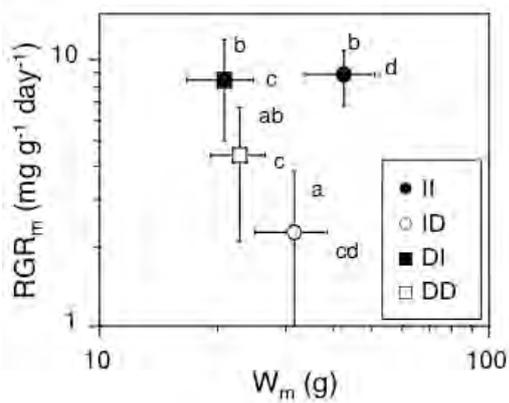


図5 異なる4つの処理グループ間でのダケカンバ苗木の平均相対成長速度 (RGR_m) と平均全個体乾燥重量 (W_m) の関係

各値は平均値±信頼区間を示す。アルファベットはTukey's testによる有意差を示す。

る可能性としてDDのSRL増加があげられる。春葉の光合成速度の維持は、DDのRGRがDIやIIよりも減少しなかったことにも貢献している。そして、春葉が乾燥ストレス条件下でさえ、光合成を維持できることは個体の生存にとって重要な順化と言えるだろう。

好適な環境下にある高等植物のFv/Fm値は、0.80から0.83くらいであるが、光阻害を受けている植物ではその値が低下する²⁰⁾。Flexasらは、野外で生育するブドウ (*Vitis vinifera* L.) では、乾燥ストレスによって光阻害を起こさず、Fv/Fm値を0.72から0.78に保つと報告し²¹⁾、我々の結果もFv/Fm値は乾燥ストレス条件下にもかかわらず、春葉、夏葉ともに低下しなかった (図4E)。

乾燥ストレス条件下ではキサントフィルサイクルの脱エポキシ化の割合が、好適な条件下よりも増加する²²⁾。本研究では、生育初期にIDの脱エポキシ化の割合が急激に増加したのに対し、DDの増加は緩やかであった (図4G)。DDは光合成速度を灌水処理個体 (IIやDI) と同程度に維持していたので、IDよりも過剰光エネルギーが小さかったと考えられる。一方、キサントフィルサイクルの色素量や活性酸素消去系の酵素活性は、Fv/Fm値同様、乾燥ストレスに影響されなかった。

5. これまでの研究結果と今後の課題

これらの結果から、前年に乾燥処理を受けたダケカンバ苗木は、根の形態を変化させることや、乾燥に順

化した葉の光合成速度等を低下させないことによりRGRを維持していることが明らかになった。一方、初めて経験する乾燥処理に対して、春葉は光合成速度を低下させるが葉寿命には影響がなく、夏葉は葉寿命を低下させるが光合成速度には影響がないというように、春葉と夏葉で乾燥に対する応答が異なることが示された。よって低温・乾燥を気候特色とする北方林の構成樹種であるダケカンバは、光ストレスからのダメージを防ぐために、カロチノイド量や活性酸素消去系の酵素活性を増加させるのではなく、根を形態的に変化させたり、春葉・夏葉といった異なる性質の葉を発達させたりしていることが明らかになった。

今後は、乾燥ストレスに対し敏感に応答を示した根の形態変化 (根の形態的順化のメカニズム解析) などの解析を行い、異なる土壤水分条件下でも生存可能なダケカンバの生育特性を明らかにしていくことが必要である。また、これらの研究は、寒冷圏の森林の生存・再生・維持機構の解明につながる研究として、北方林を形成する主要樹木が今後の気候変化により引き起こされる環境ストレスにどのように応答していくのかを知る手がかりになるであろう。

謝辞

本稿で紹介した研究の遂行のために、数々の助言を下さった北海道大学・低温科学研究所の原登志彦教授を初めとして、隅田明洋准教授、小野清美助教には実験や解析に関する数多くのコメントやサポートを頂き、厚く御礼申し上げます。また、本研究の栽培実験のためにご協力して下さった研究室のメンバーの皆様にも深く感謝いたします。

Received March 10, 2010, Accepted March 24, 2010, Published April 30, 2010

参考文献

1. Kojima, S. (1994) Vegetation and environment of *Betula ermanii* forest on the Kamchatka Peninsula, *Jpn. J. Ecol.* 44, 49-59
2. Yamashita, N., Koike, N., and Ishida, A. (2002) Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status, *Plant Cell Environ.* 25, 1341-1356
3. Oguchi, R., Hikosaka, K., and Hirose, T. (2005) Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation:

- differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees, *Plant Cell Environ.* 28, 916-927
4. Demmig-Adams, B., and Adams, W. W. (1996) The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis, *Trends. Plant Sci.* 1, 21-26
 5. Asada, K. (1999) The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons, *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50, 601-639
 6. Kitao, M., Lei, T., Koike, T., Tobita, H., and Maruyama, Y. (2003) Higher electron transport rate observed at low intercellular CO₂ concentration in long-term water deficit-acclimated leaves of Japanese mountain birch (*Betula ermanii*). *Physiol. Plant.* 118, 406-413
 7. Kikuzawa, K. (1982) Leaf survival and evolution in *Betulaceae*, *Ann. Bot.* 50, 345-353
 8. Kozłowski, T. T., and Clausen, J. J. (1966) Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants, *Can. J. Bot.* 44, 827-843
 9. Koike, T. (1987) The growth characteristics in Japanese mountain birch (*Betula ermanii*) and white birch (*Betula platyphylla* var. *Japonica*), and their distribution in the northern part of Japan, in *Human Impacts and Management of Mountain Forests* (Fujimori, T., and Kimura, M., Eds.) pp 189-200, FFPRI Ibaraki, Japan.
 10. Kimura, K., Ishida, A., Uemura, A., Matsumoto, Y., and Terashima, I. (1998) Effect of current-year and previous-year PPFDs on shoot gross morphology and leaf properties in *Fagus japonica*, *Tree Physiol.* 18, 459-466
 11. Miyazawa, Y., and Kikuzawa, K. (2004) Phenology and photosynthetic traits of short shoots and long shoots in *Betula grossa*, *Tree Physiol.* 24, 631-637
 12. Tabata, A., Ono, K., Sumida, A., and Hara, T. (2010) Effects of soil water conditions on the morphology, phenology, and photosynthesis of *Betula ermanii* in the boreal forest, *Ecol. Res.* (in press)
 13. Davies, W., and Zhang, J. (1991) Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil, *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42, 55-76
 14. Bilbrough, C., and Caldwell, M. (1995) The effects of shading and N status on root proliferation in nutrient patches by the perennial grass *Agropyron desertorum* in the field, *Oecologia* 103, 10-16
 15. Pregitzer, K., Kubiske, M., Yu, C., and Hendrick, R. (1997) Relationships among root branch order, carbon, and nitrogen in four temperate species, *Oecologia* 111, 302-308
 16. Bouma, T., Nielsen, K., Van, Hal, J., and Koutstaal, B. (2001) Root system topology and diameter distribution of species from habitats differing in inundation frequency, *Funct. Ecol.* 15, 360-369
 17. Ge, Y., Chang, J., Li, W. C., Sheng, H. Y., Yue, C. L., Chan, G. Y. S. (2003) Effect of soil moisture on the gas exchange of *Changium myrsinoides* and *Anthriscus sylvestris*, *Biol. Plant.* 47, 605-608
 18. Larcher, W. (2003) Gas exchange in plant, in *Physiological plant ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups*, 4th edn. pp 91-138, Springer, New York.
 19. Doležal, J., Ishii, H., Vetrova, V. P., Sumida, A., and Hara, T. (2004) Tree growth and competition in a *Betula platyphylla* - *Larix cajanderi* post-fire forest in central Kamchatka, *Ann. Bot.* 94, 333-343
 20. Maxwell, K., and Johnson, G. N. (2000) Chlorophyll fluorescence-a practical guide, *J. Exp. Bot.* 51, 659-668
 21. Flexas, J., Escalona, J. M., and Medrano, H. (1998) Down-regulation of photosynthesis by water deficit under field conditions in grapevine leaves, *Aust. J. Plant Physiol.* 25, 893-900
 22. Demmig-Adams, B., and Adams, W. W. (1992) Photoprotection and other responses of plants to high light stress, *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 43, 599-626

Effects of Soil Water Conditions on the Morphology, Phenology, and Photosynthesis of *Betula ermanii* in the Boreal Forest

Azusa Tabata*

Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University

大気—植生相互作用モデルによる陸域生態系の炭素収支研究[‡]

北海道大学大学院 地球環境科学研究所 地球圏科学部門 気候力学講座

戸田 求^{*}

1. はじめに

陸域生態系は、温室効果気体の主要因である二酸化炭素(CO₂)の吸収源として期待されている。今後百年程度の時間スケールの中で、陸域生態系がどの程度、大気中のCO₂を吸収し、また温暖化の影響を受けて植生分布はどのように変化していくのか、このような課題に応えるべく、様々な研究機関では、数値モデルによる陸域生態系の炭素収支や植生動態に関わる将来予測研究が進められている。このような将来予測研究を行う上で用いられるツールは大気—植生相互作用モデルと呼ばれている。現在、様々なタイプの大気—植生相互作用モデルが存在する。本稿では、現在多くの論文等で使用されている代表的な「大気—植生動態モデル」を用いた近年の結果について紹介する。また、筆者が主に関わってきた大気—植生動態モデルの特徴と同モデルを用いた今後の研究展開について触れ、最後に大気—植生相互作用モデル研究が取り組むべき課題等について記載する。

2. 大気—植生相互作用モデルの開発経過

初期の大気—植生相互作用は、主に地球科学・地球物理、気象学などの分野で開発が進められてきた全球気候モデル(GCM)の大気—陸面相互作用に関わる一地表過程として重要視された^{1,2)}。その後、広域スケールを対象とするGCMを用いた研究の中で陸域生態系に着目した大気—植生相互作用モデル研究が増加し^{3,4)}、例えばアマゾン地域を対象に熱帯多雨林の草地への土地改変が地域から全球スケールのエネルギー循環に与える影響についての数値実験が行われたのは有名である^{5,6)}。1990年代に入り、周辺環境と植生個葉間でのCO₂ガス交換の生化学的プロセスを記述する反経

験的モデルが開発され(C₃植物については⁷⁾、C₄植物については⁸⁾を参照)、この生化学モデルが大気—植生相互作用モデルに取り込まれると、大気—植生相互作用モデルは陸域炭素収支研究を行う上で不可欠なツールとして位置づけられるようになった⁹⁾。このタイプのモデルの登場により、陸域生態系における大気との熱・水交換、CO₂交換過程の季節変化・年変化が計算できるようになり、陸域植生の気候変化応答の影響評価を行うことができるようになった。

その後、より長時間スケールを対象に、将来想定される環境変化が陸域生態系の炭素収支へ及ぼす影響の評価に向け、生態系プロセスを加味した次世代大気—植生相互作用モデルの開発が進められるようになった¹⁰⁾。ここでの生態系のプロセスとは、時間経過に伴う植生群落動態のことを指し、対象領域に生育する植物の生長や枯死過程、種組成変化に伴う群落構造の変化、展葉や落葉など季節に伴う葉群フェノロジーなどの動的な振る舞いを表す。このような植生群落の構造動態は、植生群落内の各植物個体間で光や水分、養分などの資源をめぐる競争によって起こるほか、火災や風害といった自然かく乱による影響を大きく受ける。

もともと、植生群落動態に関わるモデリング開発研究は、1970年初頭から植物生態学の分野を中心に行われ¹¹⁾、その初期に森林を対象に開発された森林動態モデル JABOWA は、高さ方向の構造を考慮した一次元モデルの形式をとり、群落内光環境によって個体間競争が制御される群落動態研究において有益なツールとなった。その後、より群落内の三次元的な光環境を記述することで、種子散布やその後の実生の定着に伴う群落更新を再現し、各構成樹の空間

[‡] 解説特集「光合成研究 —生態学からのアプローチ—」

^{*} 連絡先 E-mail: todam@ees.hokudai.ac.jp

的配置の時間変化を追跡することを目的としたモデル、いわゆる個体ベースモデル(Individual Based Model, IBM)が登場した。その代表的モデルはSORTIE¹²⁾やHybrid¹³⁾などであり、与えられた環境条件のもとで、個体間競争に伴う現実的な森林群落動態を再現できる、利用価値の高いモデルとして発展している。

そもそも、IBMが取り扱ってきた空間スケールは主として林分レベルから小流域スケール程度であったものと思われる。したがって、これらのモデルはそのような限られた空間で起こる詳細な植生動態の情報を記述する上では良好なモデルである。一方で、IBMのような複雑なモデルを大気—植生相互作用研究が対象とする大陸・地球規模のような広範な空間スケールへ拡張する際には、現代の大型計算機の計算能力を持ってしても未だに多大な計算コスト面が懸案材料となっている。また、広範なスケールの植生動態を対象とした場合、IBMから得られた植生動態に関わる計算結果を検証するための十分な調査データをそろえること自体難しい。そもそも、大気—植生相互作用研究では、異なるシステム間のエネルギーや物質の輸送(フラックス)量の時間的経過を追跡することが目的である。そのため、林分スケールでの植生動態についての情報は必要であるが、樹木個体レベルまでの詳細な情報まで要しない。このような理由から、IBMモデルを直接的に大気—植生相互作用モデルに適用している研究機関、モデル開発グループは多くない。そのため、長い時間スケールでかつ広域空間スケールを研究対象とする大気—植生相互作用研究で用いられる植生動態モデルの多くは、樹木個体間同士の競争プロセスについての記載はあまりなく、一方で植生タイプ(Plant Functional Type, PFT)ごとにその生理・生態学的な特徴を示すパラメータを設定して植生分布の変化を追跡するのが通例となっている。とはいえ、近年の将来の気候変化に伴う陸域生態系の炭素吸収量の予測に関する数値実験を複数の大気—植生相互作用モデルを用いて比較研究した事例から指摘されることは、各大気—植生相互作用モデルで見積もられた炭素吸収量の間大きなずれが生じてしまう要因が、各モデル間で取り扱う動的振る舞いの詳細な記述の欠如と関係しているという点である。これはすなわち、生態系の構造や機能の変化を決定する樹木個体間の競争過程の記載の欠如によるものであることを意味している¹⁴⁾。したがって、植生動態に関わるより本質的なプロセスを加

味しつつ、一方で計算負荷の小さい植生動態モデル開発が求められている。

IBMとは別に群落を構成する樹木個体を高さや幹直径、重量などのサイズごとに分類し、異なるサイズ間で起こる樹木個体間の競争過程の時間変化に伴う植生動態を記述するモデル、すなわちサイズ構造モデルが考案された¹⁵⁾。その後、そのアイデアに基づいた森林動態モデルが開発され多くの森林に適用されていくようになった¹⁶⁾。サイズ構造モデルでは、あるサイズの個体数密度の時間変化がその生長速度の平均、分散、および枯死速度の関数から計算される。そのため、サイズ構造モデルはJABOWA同様に水平方向の光環境の分布や樹木個体の空間的配置を考慮しない、高さ方向のみを取り扱う一次元スケールの植生動態モデルである。しかし、IBMのように各樹木個体生長の時間変化を追跡しない代わりに、全体的な生長速度のばらつき、すなわち空間的配置を間接的に考慮した関数系から成り立っている。そのため、このサイズ構造モデルは、「植生動態に関わるより本質的なプロセスは加味しつつも、計算負荷の小さい」植生動態モデルの一つとして定着しつつある。IBMとの相互比較を通して開発が進められてきたサイズ構造モデルには例えば、Ecosystem Demography (ED)¹⁷⁾が挙げられる。日本でも個体ベースモデルSEIB-DVGM¹⁸⁾やサイズ構造モデルMINoSGI¹⁹⁾が開発され、様々な時・空間スケールを対象とした大気—植生相互作用の解明に向けての研究課題に利用されている(詳細は4章参照)。

3. 大気—植生相互作用モデルを用いた陸域炭素収支研究

近年、主にヨーロッパの研究機関が中心となり、複数の植生動態モデルを用いた陸域炭素収支に関する比較研究が行われている²⁰⁻²²⁾。その代表的なモデルをここで挙げると、Hyland²³⁾、LPJ DGVM (Lund-Potsdam-Jena)²⁴⁾、ORCHIDEE (ORganizing Carbon and Hydrology in Dynamic EcosystEms)²⁵⁾、SDGVM(Sheffield-DGVM)²⁶⁾、TRIFFID²⁷⁾等である。それぞれの植生動態モデルでは、植物体の炭素収支、植物体内の炭素分配、土壌炭素動態を、独自に開発された、もしくは他のモデルと同じか類似したプロセススキームを用いて陸域炭素収支を計算している。もともとTRIFFID、ORCHIDEEはGCMへ組み込

むことを想定して構築された経緯がある。一方で、その他の3つのモデルはGCMとの結合を前提においた開発というよりも詳細な植生動態モデル開発に主眼が置かれていた。そのため、個体群の競争を意識したスキームや生物地球化学的な物質循環については、前者2つよりも詳細なプロセススキームを採用している点が多いかもしれない。例えばLPJやSDGVMでは土壌窒素動態については、C/N比を固定することなく各時間段階での環境依存性を考慮した形式を採用している。また、HylandやSDGVMの土壌炭素動態モデルは多くの土壌炭素コンパートメントを有するCenturyモデルを採用している。しかしながら、細かい点を見るとTRIFFIDやORCHIDEEが他者3つのモデルと比べて単純化されたフレームワークを採用しているとも言いがたい。また、いずれのモデルも、植生群落内の競争については、樹木個体間の競争ではなくPFT間の競争であり、全球やより広範な空間スケールの植生動態分布の記載を意識した枠組みであるといえる。各モデルで取り扱われているスキームの違いについての詳細は例えば^{22,28)}を参照されたい。

²¹⁾では、複数のGCM、陸域生態系モデル、海洋生態系モデルからなる11個の結合モデルから炭素収支の将来予測研究に関するシミュレーション実験が行われた。その結果、与えられた気候変化シナリオや大気CO₂濃度変動シナリオの条件下で、陸域・海域双方の各生態系における2100年までの炭素吸収量(NEP)の変化はモデルによらず同様のトレンドを示した。一方、GCMと陸域・海域生態系モデルを結合した場合とそうでない場合の各生態系におけるNEPの違いを調べたところ、陸域生態系での炭素吸収量は海域生態系に比べて、モデル間で大きな違いを生じたことが分かった。²²⁾は、先に挙げた5つの代表的な植生動態モデルを用いた気候変化実験を行い、各モデルで計算された全球NEPの相互比較のほか各地域間のNEPに見られる特性についても調査した。その結果、熱帯多雨林域の乾燥に対する植生の応答および寒冷域の土壌呼吸量が植生動態モデル間で大きく異なることが示された。植生の乾燥ストレスや土壌の分解に大きな影響を及ぼす温度・水分条件は使用するGCMからの入力変数の違いで大きく異なることは、GCMの気候モデルから指摘されているところである(江守正多氏(国立環境研究所)との話し合いから)。一方で、同一の入力変数を与えた場合に異なる結果が生じるのは、各陸

域生態系モデルで取り扱われているスキームの特性、パラメータ値の差異などが大きく反映した結果であろうと考えられる。²⁰⁾でも6つの植生動態モデル(Hybrid, IBIS, LPJ, SDGVM, TRIFFID, VECODE)を用いた同様の比較実験が行われ、その中にはHybrid¹³⁾といわれるIBMに基づいた植生動態モデルが含まれていた。この比較実験によって得られた2100年時のNEPは、Hybridだけが陸域生態系は炭素の発生源(Source)であるとの結果を示した一方で、その他5つの植生動態モデルの結果は、炭素吸収源(sink)となり、そのうち一つ(TRIFFID)を除いては同程度のNEP値になった。このNEPの違いから、モデルの優劣をつけることは難しく、複雑なシステムを取り込んだ結果、かえってNEPの結果に混沌をきたした可能性も想定される。このように、真値が不透明な中で、比較実験を行う意義は何なのか、という疑問もあるだろう。比較実験の意義は、少なくとも現在までわかっている陸域生態系で起こっている現象の理論的知見を様々な形で統合させ、その多様な形式で開発されたモデルを通して将来起こりうる不確実性の幅を見通すことにある。さらに、何がその幅を決めている要因であるのかを見定める事も将来に向けた対策を立てる上で不可欠である。ここで紹介した以外にも、数多くの植生動態モデルが開発されている。いずれにしても重要なことは、開発された植生動態モデル各々の特性を知り、使用するモデルを通して現象の背景に潜むメカニズムを説明することにある。

4. 大気—植生動態モデル(MINoSGI)を使ったこれまでの研究結果

ここでは、著者が使用してきた大気—植生動態モデル(Multi-layered Integrated Numerical model of Surface physics-Growing plants Interaction, MINoSGI)についての説明と主に林分スケールを対象に行ってきたこれまでの研究結果について簡単な紹介をする。MINoSGIとは、森林群落内の物理環境を記述する鉛直一次元の多層構造型微気象モデルと植生動態(サイズ構造動態)モデルの結合モデルである¹⁹⁾。

微気象モデルでは、各層ごとに葉面上における熱・水、CO₂交換量が各層で得られた物理(気象)変数を用いて計算され、これらを生枝下高から林冠層まで鉛直積算することで、森林生態系全体のフラック

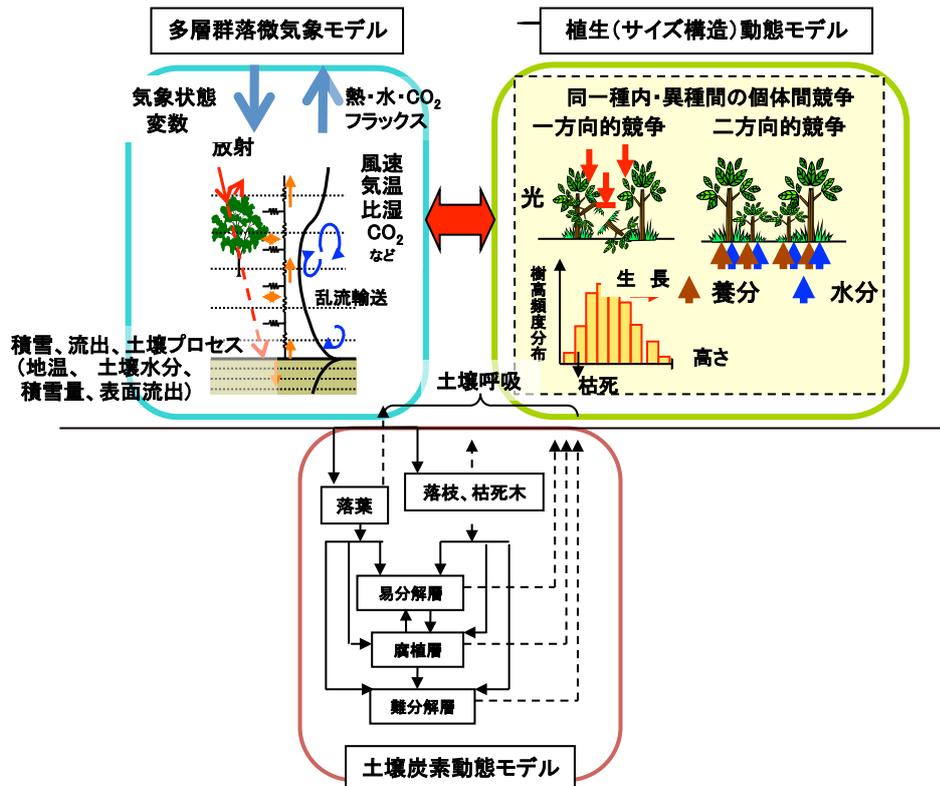


図1 大気-植生動態モデル(MINoSGI)の模式図
(Watanabe et al.(2004)に加筆、戸田・原(2010)を一部修正して作成)

スが算出される。また同モデルからは、上記のフラックスの他、土壌内の物理変数の鉛直分布や系外への流出量なども計算される。一方で、植生動態モデルは、樹木個体間競争に伴う植物個体群の生長および枯死過程とともに、個体サイズの頻度分布の時間変化を記述するサイズ構造モデルである(2章参照)。微気象モデルで計算された葉面上でのCO₂交換量などを用いて、各樹木サイズの正味炭素吸収量が計算される。この正味炭素吸収量が種依存で事前決定された制限値を下まわると、一定の割合で枯死することになる。個体枯死が生じると、森林内環境は変化し、生育を続ける樹木間では光、水分、養分といった生育に不可欠な資源をめぐるさらなる競争が展開される。この個体間競争に伴う樹高や胸高直径などのサイズ構造の変化が、森林内環境を再形成していくことになる。さらにこのMINoSGIでは土壌から大気へのCO₂放出量が地中温度や土壌水分といった環境変数から推定され、これらのプロセスを総合して森林生態系全体におけるNEPが算出される^{19,29)}。またMINoSGIでは、森林群落内の個体間競争を制御する光環境について、鉛直次元モデルのためその空間的挙動をとらえることができない制限の下、現実に近い森林群落内の光環境の鉛直分布を得

るため、各時間段階において生存個体のサイズの違いを考慮し林冠閉鎖率を計算するオリジナルのGapスキームを取り入れた¹⁹⁾。このスキームの導入により、観測された光環境の鉛直分布を良好に再現することに成功した¹⁹⁾。

MINoSGIを用いたこれまでの研究をいくつか紹介する。まず、5年を超える毎木調査が行われてきた幾つかの森林を対象に、その森林群落の個体密度、林分の樹高・直径などの平均

的な林分特性値、林分バイオマスなどの時間変化を再現するために、毎木調査データとの比較に基づいてモデル検証が行われた。冷温帯常緑針葉樹林(愛知県稲武 名古屋大学演習林 スギ林)¹⁹⁾、冷温帯落葉針葉樹林(愛知県稲武 名古屋大学演習林 カラマツ林)²⁹⁾など、様々な植生タイプの森林を対象に行われたこれらの検証実験の結果、MINoSGIはそれぞれの森林動態を良好に再現することに成功した。また、冷温帯から亜寒帯の代表樹種である落葉広葉樹林(北海道大学 北方生物圏フィールド科学センター 雨龍研究林のダケカンバ林分)を対象とした研究サイトでは、森林動態と同時に微気象学的手法に基づいてCO₂フラックスが2003年よりモニタされてきた。これらのデータとの比較を通して行われたモデル実験の結果、観測期間中に発生した大型台風が植生に大きな被害を与えた後を除いて、MINoSGIはほぼ良好にCO₂フラックスの季節・年変化を再現することに成功した(Toda et al., Submitted)。さらに、樹木個体の生理生態的挙動を示す変数(生理生態学的パラメータ)が森林動態や森林群落の純一次生産量(NPP)に及ぼす影響を評価するためのモデル解析が行われた。その結果、葉群構造は森林内の光環境

分布に大きな影響を及ぼし、林内の群落構造を最も変化させる要因であることが分かった²⁹⁾。その結果、葉群構造は、異なるサイズ個体間でし烈な個体間競争を生じさせ、生態系におけるNPPの決定に大きな役割を果たしていることを明らかにした。この解析結果はこれまで草本種を対象とした実験で得られた個体間競争とCO₂交換との間で見られた関係と良く一致した。一般に、樹木の生長は草本種に比べて非常に長い時間を要するが、本研究より、森林での群落動態と炭素収支に影響を及ぼす生理生態的要因を特定できた。このような研究以外にも、森林内の個体間競争の非対称性が林内の蒸発散量に及ぼす影響の数値解析研究³⁰⁾や台風かく乱後の葉群回復に伴う生理生態的応答変化が森林の炭素吸収量に及ぼす影響についての研究³¹⁾などが行われてきた。現在は、林分スケールからより広域スケールの陸域生態系を対象とした炭素収支研究に応用していくことを念頭に置いて研究が進められている。

5. 将来予測研究を見据えた今後の取り組み

植物は、これまでに幾度となく大きな環境変動を経験してきたが、その度に環境に適した反応の可塑性を備え、また環境変動を平均化するメカニズムを含む生理的方策を講じて、独自の進化を遂げてきた。しかし将来予想される環境変動は、植物が有史以来経験したことのない短時間スケールでの急激な変動である。この急激な環境変動に対し、陸域植生はその生理生態学的応答（すなわち、生態系の構造や機能の変化）を通してどのように適応し、また大気と陸域植生間におけるCO₂交換過程はどのように変化するのか、その解明と予測が求められている。大気—植生相互作用モデルを用いた将来予測研究を行う上で、現気候下で得られた野外観測データとの検証は同モデルの特性を知る上で重要なプロセスである³²⁾。また、FACE実験などの将来の気候変化を想定して行われる実験的研究から得られる結果との比較検証は予想しなかった植生の環境応答のメカニズムを知る手掛かりとなる重要なプロセスであり、大気—植生相互作用モデルによる予測精度の向上において、重要な資料となる。以下では、今後の大気—植生相互作用の将来予測研究を行う上で必要とされる課題について触れる。

5.1. 自然かく乱が陸域生態系の炭素収支に及ぼす影響

将来の気候変化に伴い、特に乾燥化が進行しかつ降

水量が減少する地域などでは自然火災が多発する可能性が高い。また、ハリケーンや台風の頻度が増加し、それらが陸域生態系の有する構造や機能に多大な影響を及ぼすことも予想される。自然かく乱が植生動態に及ぼす影響についての調査研究の歴史は古く、主として植物生態学分野などでの研究対象であった。一方で、それらが生態系の炭素収支に及ぼす影響についての量的評価に関する研究の歴史は比較的浅い³³⁾。微気象学的アプローチに基づくCO₂交換量の長期モニタリング体制が確立されたことをうけて、近年では風害によるかく乱と陸域生態系の炭素収支変動との関係に関する調査事例が増えている^{33,34)}(Toda in preparation)。大気—植生相互作用モデルにはこの自然かく乱の影響を加味することで陸域炭素収支の年変化の再現に成功した事例も見られるが、自然かく乱による植生被害の程度は一意的ではない。したがって、観測データに基づいて、大気—植生相互作用モデルの中で自然かく乱の陸域炭素収支量に及ぼす影響を適切に表記するには事例件数が未だ不十分であり、今後多くの検証事例が増えていくことが望まれる。

5.2. 高CO₂に対する植生の応答

これまでに植生の高CO₂応答に関する多くの実験的研究が行われてきた。その初期段階では、ポットを用いた実験的アプローチが主流であった。しかし、ポットサイズが根系成長を制限することが問題となり、現在ではできるだけ野外状態に近い施設を用いた実験方法が主流となってきた（いわゆる開放系大気CO₂増加手法(FACE)実験）。³⁵⁾は樹木FACE実験を通して、ポットとは異なる植物の環境応答を明らかにした。さらに³⁶⁾は、高CO₂に対する光合成速度の上昇トレンドは樹種によって異なることを明らかにし、同じ環境条件下でも共生菌類の有無が光合成速度の違いに関わっているとの見解をまとめた。この類の植生—土壌間の相互作用が植物の高CO₂応答に現れる場合、広域の大気—植生相互作用研究を視野に入れた大気—植生相互作用モデルの開発において多様な植物の応答特性をどのように扱うべきか苦勞するところである。また、近年の研究から、一般的に土壌中窒素の違いにより植生の高CO₂に対する応答は影響されることが分かってきた。窒素が土壌中に大量に存在する場合には、植物は高CO₂とともに

光合成速度を高め続ける。一方で、利用できる窒素に制限のある環境条件下の植生は高CO₂に伴い生長を高めず、その結果、正味生態系生産量の増加もみられないようである³⁶⁾。このことから、植物の高CO₂に対する応答を大気—植生相互作用モデルに適切に取り入れるためには、地上部における植生の生長・枯死過程とともに、地下部(土壌)の物質(栄養塩)循環との関係を表記するサブスキームの開発も同時に重要になる。

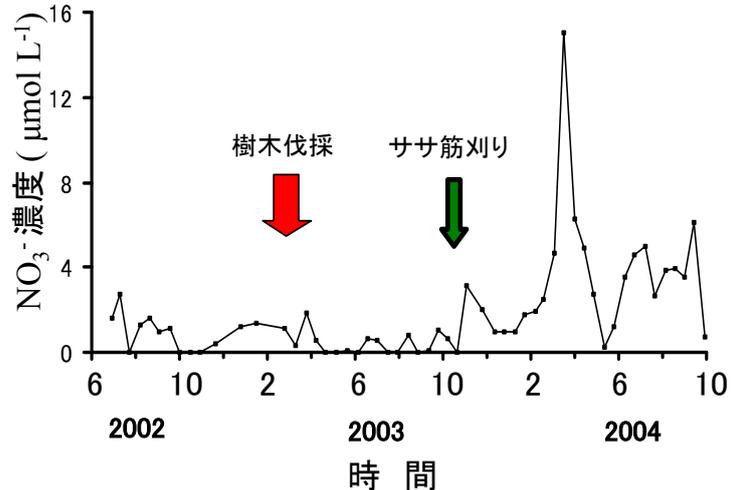


図2 河川水中の硝酸(NO₃⁻)濃度の季節変化
(Fukuzawa et al.(2006)図1より引用)

5.3. 植生—土壌間の生物地球化学物質動態

5.2.で記載したように、植生—土壌間の相互作用が気候変化や高CO₂環境下における植生動態、炭素収支に大きな影響及ぼすことから、代表的な大気—植生相互作用モデルの多くには、土壌中の生物地球化学的な物質動態、特に植物の生長を制御する窒素やリンなどの動態についてのスキームが取り込まれている。窒素を例にとると、一般に森林生態系では、植物が利用できる窒素の量は制限されているため、植物は窒素を効率よく利用するために土壌との相互作用を通して内部循環させている。例えば、窒素の土壌への主要な有機物供給源は植生の落葉・落枝であるが、土壌微生物によりこれらの葉・枝が分解されることで、植物は落葉時に植物体内へ回収しきれずに残ってしまった窒素を、植物根を経由して再び利用しているという仕組みである。ゆえに、森林生態系の炭素収支を考える上で、土壌炭素動態とともに窒素動態についても取り込んだモデル開発が今や将来予測研究を行う上では不可欠である。

さらに、林床植生が物質動態に果たす役割もまた大きいことが指摘されている³⁷⁾。例えば、ササは林床バイオマスとしては極めて大きい林床植生で森林生態系の主要な構成要素である。ササはアジア域、特に日本の冷温帯から亜寒帯に広く分布し、本州の標高の高い冷温帯地域や北海道全土で多く、南限はサハリン付近とみられている。このササと樹木との栄養塩をめぐる競争は熾烈である。一方で、森林生態系内におけるササの物質動態に果たす役割を解明するため、北海道にある森林を対象に樹木およびササの刈り取り前後に見

られる硝酸濃度(NO₃⁻)の時間変化がモニタされた³⁷⁾。その結果、樹木を切り倒した前後では、NO₃⁻濃度に大きな変化は見られなかったが、ササの刈り取り前後においてNO₃⁻濃度は大きく変化し、刈り取り後に系外へ大量に流出することがわかった³⁸⁾。この観測結果は、ササが攪乱(伐採)による森林生態系からの養分流出を緩和する役割を果たしていることを示唆するものである。

欧米の森林を視察する機会があつて出向いた時、多くの森林の林床は背丈の低いコケや地衣類などで覆われており林床は極めて明るく感じられた。欧米(とくに北米)と北海道の森林はともに冷温帯林で、構成樹種も似ているが、欧米にはササのような巨大なバイオマスをもつ林床植生が存在しないのである。たまたま、欧米の研究会でササのスライドを示す機会があつたとき、「ササは何者か?」といった声があつたほどである。このようなアジア、特に日本と欧米における森林の林床植生の違いを反映して、欧米で開発された既存の物質動態モデル(例えばPnETモデル³⁹⁾)では、林床植生を陽に取り入れた構造にはなっていない。日本の冷温帯から亜寒帯に広がる植生—土壌間の物質動態に関わるモデル開発を行う上では、森林生態系の主要な構成要素となっている林床植生の動態も考慮したモデルが必要であろう。

5.4. 地域固有のプロセスに対応したモデリング研究の重要性

将来の気候変化に伴う陸域生態系の応答評価に関するモデリング研究を進める上で、5.3でも述べたような地域固有でみられる現象やそのシステムを作り上げている各サブシステム間の相互作用の解明を視野に入れた研究体制を確立することは重要である。IPCCによる気候変動予測レポートからも、将来の温暖化の影響は地域間で大きな差異がみられることが予想されている。近年の地域スケールを対象とした研究では植生群落の構造動態についても記述できるモデルが利用されるようになった⁴⁰⁾。今後は、将来の気候変化に伴い各地域における陸域生態系の植生動態、炭素収支がどう変化していくかといった研究が行われていくことになるであろう。

生態系は一定の法則に準拠して変化しつつも、生態系の持つ多様性が生み出す環境との相互作用は大変複雑で多くの予測不確実性をもたらしている。したがって、今後の陸域生態系と環境との相互作用の理解に向けた研究においては、地球システムの一部としての陸域生態系の役割の解明と同時に、地域固有の環境との相互作用の解明という視点で大気—植生相互作用研究は進められていくと思われる。

6. まとめ

本稿では、気候システムの中での陸域生態系の役割について大気—植生相互作用の観点から議論してきた。特に、次世代モデルとしての期待が高まる現在の大気—植生動態モデルが開発されるまでの歴史的経緯を簡単に振り返り、また現在利用されている代表的な大気—植生動態モデルを用いた様々な研究成果についての紹介と問題点を記した。一口に大気—植生動態モデルといっても各モデルは様々な特徴を有していることから、モデルの特性に応じた時間・空間スケールをユーザー自身が認識し利用することで様々な大気—植生相互作用研究に応用することができるであろう。

将来想定される気候変化を緩和させる上で、陸域生態系の炭素吸収機能は間違いなく重要な役割を持つであろう。植物は動物と異なり、その種子が地面に落下し定着した後は、自由に空間を移動できない。そのため、植物はその後の変動する周辺環境に適応することで自身の生命を維持することになる。一方で、温暖化は植生の分布域を変化させることが予想される。ある対象空間で生育してきた植生はそれまでに存在しなかった新規加入植生との競争や共存を余儀なく迫られ

ることになる。このような植生の動的な振る舞いに伴う陸域生態系の炭素吸収機能を精度よく評価していくためには、植生動態を加味した大気—植生相互作用モデルを用いた更なる研究が今後大変重要になるであろう。本稿が大気—植生相互作用研究に関心があり、将来的に大気—植生動態モデル開発や同モデルを用いた陸域生態系の炭素収支研究の解析などを研究課題として検討しているユーザーにとって、有益な情報源の一つとなれば幸いである。最後に、本稿を取りまとめるにあたり、福澤加里部博士(北海道大学北方生物圏フィールド科学センター)より適切なコメントと図2を提供いただいた。また、江守正多博士(国立環境研究所)からは本稿をまとめるにあたり適切なコメントをいただいた。ここに記して感謝する。

Received March 17, 2010, Accepted March 24, 2010, Published April 30, 2010

参考文献

1. Manabe, S. (1969) The atmospheric circulation and the hydrology of the earth's surface, *Mon. Wea. Rev.* 97, 739-774.
2. Deardroff, J. W. (1978) Efficient prediction of ground surface temperature and moisture, with inclusion of a vegetation, *J. Geophys. Res.* 83C, 1889-1903.
3. Dickinson, R. E., Sellers, A. H. and Kennedy, P. J. (1993), Biosphere-atmosphere transfer scheme (BATS) version 1e as coupled to the NCAR community climate model, *NCAR Tech. note* 72pp.
4. Sellers P. J., Mintz, Y., Sud, C. and Dalcher, A. (1986) Comparison of radiative and physiological effects of doubled atmospheric CO₂ on climate, *J. Atmos. Sci.* 43, 505-531.
5. Shukla, J., Nobre, C. and Sellers, P. J. (1990) Amazon deforestation and climate change, *Science* 247, 1322-1325.
6. Nobre, C. A., Sellers, P. J. and Shukla, J. (1991) Amazonian deforestation and regional climate change, *J. Climate* 4, 957-988.
7. Farquhar, G. D. and Sharkey, T. D. (1982) Stomatal conductance and photosynthesis, *Ann. Rev. Plant Phys.* 33, 317-345.
8. Collatz, G. J., Ribas-Carbo, M. and Berry, J. A. (1992) Coupled photosynthesis-stomatal conductance model for leaves of C₄ plants, *Aust. J. Plant Physiol.* 19, 519-538.
9. Sellers, P. J., Collatz, G. J., Randall, D. A., Dazlich, D. A. and Zhang, C. (1996) A revised land surface parameterization (SiB2) for atmospheric GCMs. Part I: Model formulation, *J. Climate* 9, 676-705.

10. Foley, J. A., Levis, S., Prenticé, I. C., Pollard, D. and Thompson, S. L. (1998) Coupling dynamic models of climate and vegetation, *Global Change Biol.* 4, 561-579.
11. Botkin, D. B., Janak, J. F. and Wallis, J. R. (1972) Some ecological consequences of a computer model of plant growth, *J. Ecology* 60, 849-872.
12. Pacala, S. W., Canham, C. D. and Saponara, J. (1996) Forest models defined by field measurements: estimation error analysis and dynamics, *Ecol. Monogr.* 66, 1-43.
13. Friend, A. D., Stevens, A. K., Knox, R. G. and Gannell, M. G. R. (1997) A process-based terrestrial biosphere model of ecosystem dynamics, *Ecol. Model.* 95, 249-287.
14. Purves, D. W. and Pacala, S. W. (2008) Predictive models of forest dynamics, *Science* 320, 1452-1453.
15. Hara, T. (1984) A stochastic model and the moment dynamics of the growth and size distribution in plant populations, *J. Theor. Biol.* 109, 173-190.
16. Kohyama, T. (1993) Size structured tree populations in a gap-dynamic forest—the forest architecture hypothesis for the stable coexistence of species, *Funct. Ecol.* 6, 206-212.
17. Moorcroft, P. R. (2001) A method for scaling vegetation dynamics: the ecosystem demography model (ED), *Ecol. Monogr.* 74, 557-586.
18. Sato, H., Ito, A. and Kohyama, T. (2007) SEIB-DGVM: A new Dynamic Global Vegetation Model using a spatially explicit individual-based approach, *Ecol. Model.* 200, 279-307.
19. Watanabe, T., Yokozawa, M., Emori, S., Takata, K., Sumida, A. and Hara, T. (2004) Developing a multilayered integrated numerical model of surface physics-growing plants interaction (MINoSGI), *Global Change Biol.* 10, 963-982.
20. Cramer, W., Bondeau, A., Woodward, F., Prentice, I., Betts, R., Brovkin, V., Cox, P., Fisher, V., Foley, J., Friend, A., Kucharik, C., Lomas, M., Ramankutty, N., Sitch, S., Smith, B., White, A. and Young-Molling, C. (2001) Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models, *Global Change Biol.* 7, 357-373.
21. Fiedlinstein, P., Cox, P., Betts, R., Bopp, L., Bloh, von W., Brovkin, V., Cadule, P., Doney, S., Eby, M., Fung, I., Bala, G., Johon, J., Jones, C., Joos, F., Kato, T., Kawamiya, M., Knorr, W., Lindsay, K., Matthews, H., Raddats, T., Rayner, P., Reich, C., Roeckner, E., Schnizler, K. -G., Schnuer, R., Strassmann, K., Weaver, A., Yoshikawa, C. and Zeng, N. (2006) Climate-Carbon cycle feedback analysis: Results from the C4MIP Model intercomparison, *J. Climate* 19, 3337-3353.
22. Sitch, S., Huntingford, C., Gedney, N., Levy, P. E., Lomas, M., Piao, S. L., Betts, R., Ciais, P., Cox, P., Friedlingstein, P., Jones, C. D., Prenticé, I. C. and Woodward, F. I. (2008) Evaluation of the terrestrial carbon cycle, future plant geography and climate-carbon cycle feedbacks using five Dynamic Global Vegetation Models (DGVMs), *Global Change Biol.* 14, 2015-2039.
23. Levy, P. E., Cannell, M. G. R. and Friend, A. D. (2004) Modelling the impact of future changes in climate, CO₂ concentration and land use on natural ecosystems and the terrestrial carbon sink, *Global Env. Change* 14, 21-30.
24. Sitch, S., Smith, B., Prenticé, I., Arneth, A., Bondeau, A., Cramer, W., Kaplan, J., Levis, S., Lucht, W., Sykes, M., Thonicke, K. and Venevsky, S. (2003) Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model, *Global Change Biol.* 9, 161-185.
25. Krinner, G., Viovy, N., de Noblet-Ducoudrè, N., Ogée, J., Polcher, J., Friedlingstein, P., Ciais, P., Sitch, S. and Prenticé, I. (2005) A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system, *Global Biogeochem. Cycles* 19, doi10.1029/2003GB002199.
26. Woodward, F. I. and Lomas, M. R. (2004) Vegetation dynamics-simulating responses to climatic change, *Biol. Rev.* 79, 643-670.
27. Cox, P. M. (2001) Modelling vegetation and the carbon cycle as interactive elements of the climate system, *Hadley Cnet. Tech. Notes* 23, 1-28.
28. Piao, S., Fang, J., Ciais, P., Peylin, P., Huang, Y., Sitch, S. and WEang, T. (2009) The carbon balance of terrestrial ecosystem in China, *Nature* 458, 1009-1013.
29. Toda, M., Yokozawa, M., Sumida, A., Watanabe T. and Hara, T. (2007) Simulating the carbon balance of a temperate larch forest under various meteorological conditions, *Car. Bal. Man.* 2:6, <http://www.cbjournal.com/content/2/1/6>
30. Toda, M., Yokozawa, M., Sumida, A., Watanabe T. and Hara, T. (2009) Foliage profiles of individual trees determine competition, self-thinning, biomass and NPP of a *Cryptomeria japonica* forest stand: a simulation study based on a stand-scale process-based model, *Ecol. Model.* 220, 2272-2280.
31. 戸田求、原登志彦 (2010) 北方森林群落における大気—森林動態相互作用, 低温科学 (印刷中)
32. Moorcroft, P.R. (2006) How close are we to a predictive science of the biosphere?, *TRENDS Ecol. Evol.* 21, 400-407.
33. Li, J., Powell, T.L., Seiler, T.J., Johnson, D.P., Anderson, H.P., Bracho, R., Hungate, B.A., Hinkle, C.R. and Drake, B.G. (2007) Impacts of hurricane Frances on Florida scrub-oak ecosystem processes: defoliation, net CO₂ exchange and interactions with elevated CO₂, *Global Change Biol.* 13, 1101-1113.
34. Knohl, A., Kolle, O., Minayeva, T.Y., Milyukova, I.M., Vygodskaya, N.N., Foken, T. and E.-D., Schulze (2002) Carbon dioxide exchange of a Russian boreal

- forest after disturbance by wind throw, *Global Change Biol.* 8, 231-246.
35. 小池孝良、江口則和、笹賀一郎 (2005) FACE(開放系大気CO₂増加)を用いた冷温帯落葉樹への高CO₂付加実験, 光合成研究学会誌 43, 8-12.
36. Oren, R., Ellsworth, D. S., Johnsen, K. H., Phillips, N., Ewers, B. E., Maier, C., Schäfer, K. V. R., McCarthy, H., Hendrey, G., McNulty, S. G. and Katul, G. G. (2001) Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO₂ enriched atmosphere, *Nature* 411, 469-472.
37. 柴田英明、大手信人、佐藤冬樹、吉岡崇仁(2006) 森林生態系の生物地球科学モデル：PnETモデルの適用と課題, 陸水学雑誌 67, 235-244.
38. Fukuzawa, K., Shibata, H., Takagi, K., Nomura, M., Kurima, N., Fukazawa, T., Satoh, F. and Sasa, K. (2006) Effects of clear-cutting on nitrogen leaching and fine root dynamics in a cool-temperate forested watershed in northern Japan, *For. Ecol. Man.* 225, 257-261.
39. Aber, J. D., Ollinger, S. V. and Driscoll, C. T. (1997) Modeling nitrogen saturation in forest ecosystems in response to land use and atmospheric deposition, *Ecol. Model.* 101, 61-78.
40. Desai, A. R., Moorcroft, P. R., Bolstad, P. V. and Davis, K. J. (2007) Regional carbon fluxes from an observationally constrained dynamic ecosystem model: Impacts of disturbance, CO₂ fertilization, and heterogeneous land cover, *J. Geophys. Res.* doi: 10.1029/2006/JG0006JG000264.

Atmosphere-Vegetation Dynamics Interaction Model Study of Terrestrial Carbon Balance

Motomu Toda*

Graduate School of Environmental Science, Hokkaido University

陸域生態系の炭素収支のリモートセンシング[‡]

富山大学 極東地域研究センター

串田 圭司*

1. はじめに

衛星リモートセンシングは広域の情報を瞬時に得ることから、陸域生態系の炭素収支の地理的分布やその変動を見積もるのに使われる。ひとつは、可視から短波長赤外域の光学センサーで地表面の反射光を見ることにより、植生の光合成有効放射吸収率 (FAPAR) や葉面積指数 (LAI) を見積もる。これらと植物機能型 (plant functional type) ごとに得られている知見から、間接的に純一次生産量 (NPP) を推定する。原野・森林火災による影響は、その空間的広がりや特徴を光学センサー、熱赤外センサー、ライダー、合成開口レーダー (SAR) で把握し、地上観測で得られている知見と合わせてCO₂収支を推定する。これに対し、2009年1月に打ち上げられた温室効果ガス観測技術衛星「いぶき」(GOSAT) などは、高分光解像度の観測で気体分子に起因する吸収スペクトルを得る^{1,2)}。それから直接的に大気中のCO₂およびメタンの濃度を見積もる。さらに、それと逆推定モデルにより、地表面のCO₂およびメタンのフラックスを得る。これら陸域生態系の炭素収支のリモートセンシング研究について、最新の研究動向と将来展望を述べる。

2. FAPARとLAIによるNPPの見積もり

光学センサーによるFAPARとLAIの見積もりは、気象衛星以外の最初の地球観測衛星Landsat 1号が打ち上げられた1972年に端を発する。1980年代には、近赤外光と赤色光の差をそれらの和で除して得られる正規化植生指数(NDVI)によりFAPARやLAIを見積られることが、各種事例で示されるとともに理論的に考察された^{3,4)}。折しも、大気中CO₂濃度の増加が観測され、大気大循環モデルによる温度上昇が予測されており、陸

域の炭素収支の早急な見積もりが重視されていた⁵⁾。

光合成有効放射吸収量 (APAR (MJ m⁻²))は、植物群落そのものの特徴を表す FAPAR (FAPAR)と太陽光と大気の状態に依存する光合成有効放射量 (PAR (MJ m⁻²)) の積で表される。

$$APAR = FAPAR \cdot PAR \quad (1)$$

ランベルト・ベールの法則が成り立つと仮定すると、群落内の光合成有効光の消散係数をKとしてLAI (LAI) とFAPARの関係は以下のように表される。

$$LAI = -\frac{\ln(1 - FAPAR)}{K} \quad (2)$$

年積算光合成有効放射吸収量 ($\Sigma APAR$ (MJ m⁻² yr⁻¹)) と年NPP (NPP (gC m⁻² yr⁻¹)) とは光利用効率 ϵ (gC MJ⁻¹) により、以下のように関係づけられる⁶⁾。

$$NPP = \epsilon \Sigma APAR \quad (3)$$

ϵ が植物群系 (北方針葉樹林、温帯湿潤針葉樹林、落葉樹林など) ごとに一定値だと仮定すると、FAPARとNDVIの相関関係から、NPPは年積算 NDVI($\Sigma NDVI$) と植物群系ごとに定める変換効率 ϵ' (gC m⁻² yr⁻¹) を用いて、以下の式で近似できる⁷⁾。

$$NPP = \epsilon' \Sigma NDVI \quad (4)$$

これに対していくつかの議論が挙がる。まず ϵ は水分ストレスや温度、養分にも依存するという点⁸⁾であ

[‡] 解説特集「光合成研究 —生態学からのアプローチ—

* 連絡先 E-mail: kkushida@sci.u-toyama.ac.jp

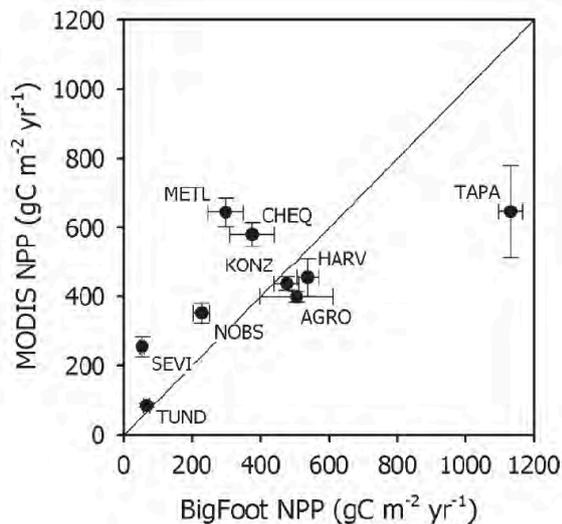


図1 地上タワー観測に基づくNPP (BigFoot NPP: 横軸) と衛星搭載センサーMODISによるNPP (MODIS NPP: 縦軸) との関係¹⁰⁾。

北方森林(NOBS)、広葉樹林(HARV)、混交林(CHEQ)、針葉樹林(METL)、熱帯湿潤林(TAPA)、極地ツンドラ(TUND)、砂漠とステップ(SEVI)、草地(KONZ)、トウモロコシ畑と大豆畑(AGRO)ごとに示している。

る。水分ストレスと温度については、気象データによって与えられた。また、 $\Sigma APAR$ は NPP よりも総生産量 (GPP) に関係しており、GPPとNPPの差である植物呼吸量は LAI と比葉面積、アロメトリー式、気温データによるモデルで与えられた。これらの内 LAI はリモートセンシングにより与えられた。このように NPP見積もりは陸域炭素循環モデルBiome-BGCを用いて行われ、地球観測衛星 (EOS) 搭載の中分解能撮像分光放射計 (MODIS) のプロダクトMOD17として提供されている⁹⁾。図1¹⁰⁾に地上タワー観測に基づくNPPとMODISによるNPPの関係を示す。

全球で見積もろうとすると、地域レベルでは考慮できる因子でも、どうしても近似、省略しなければならないものが生じる。同一の植物群系では植生種による ϵ の違いは水分や温度の条件による違いに比べて小さいと言われる一方で、同一の植物群系でも植生種の違いによって ϵ が異なる場合¹¹⁾がある。NDVIとFAPARの関係も、植生種¹²⁾や同一種であっても生育状況に依存し¹³⁾、それが無視できない場合も考えられる。北方森林では林床のNPPが林冠のNPPに匹敵する。林冠と林床はそれぞれ別々の仕方で群落のNDVIに寄与するため、それらのリモートセンシングによる分離も研究されている¹³⁻¹⁵⁾。

実際の陸域の炭素収支は、NPPから土壌呼吸量を引

いた純生態系生産量(NEP)や、さらに原野・森林火災による燃焼、収穫による持ち出し、および側方への炭素の移流などを考えた純生物相生産量(NBP)に基づかなければならない。土壌呼吸量は、土壌の化学および物理特性に依存するためその評価が難しいが、温度、降水量およびリモートセンシングによって得るLAIをパラメータとしたモデル化の試み¹⁶⁾もある。陸域の炭素収支を考える上で大きな位置を占めるのが、次章で述べる原野・森林火災の評価である。

3. 原野・森林火災の影響

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change: 気候変動に関する政府間パネル)第4次報告書¹⁷⁾によると、世界の原野・森林火災は、人為起源の二酸化炭素放出量 (化石燃料の燃焼とセメント生産: $7.2 \pm 0.3 \text{ GtC yr}^{-1}$) の20~60%のCO₂を燃焼時に放出している。これは陸域の正味の炭素吸収量 ($0.9 \pm 0.6 \text{ GtC yr}^{-1}$) の1.6~4.8倍である。植生の回復に伴いCO₂が吸収されるが、火災の頻度が増すと植生が十分回復しない内に火が入り、植生や土壌中の炭素貯蔵量が減る。このことは、陸域から大気へのCO₂の放出を意味する。温度上昇によって焼失面積が増えているという結果¹⁸⁾もある。火災による炭素収支を考える場合、燃焼時のCO₂放出と植生回復過程でのNEPの両方を考えなければならない。

燃焼時のCO₂放出は、熱赤外リモートセンシング、可視—短波長赤外リモートセンシング、および降水量分布によりそれぞれ算出する、燃焼面積、地上炭素蓄積量、および燃焼度合いの3者の積により見積もる¹⁹⁾。しかしながら、現在の地球観測衛星による火災検知は、実際の火災の半分程度の火災を検知するに止まる²⁰⁻²³⁾。また燃焼度合いは、森林全体が燃えるか枯死する樹冠火、林床が燃えて林冠が燃え残る地表火といった火災の種類にも依存する。シベリアのタイガ林では50~80%の火災が地表火であり²⁴⁾、樹冠火は地表火の10倍のCO₂を燃焼中に放出する²⁵⁾。シベリアカラマツ林の樹冠火と地表火は火災直後の Landsat ETM+ (地上分解能 30 m) によれば区分できるが、大陸規模を覆うMODIS (地上分解能1km) では難しい。両者を組み合わせて樹冠火と地表火の割合の地理的分布を見積もることが研究されている²⁶⁾。

植生回復過程でのNEPは、前章の見積もり法に包含されるが、火災後の回復過程では、前章の炭素収支見

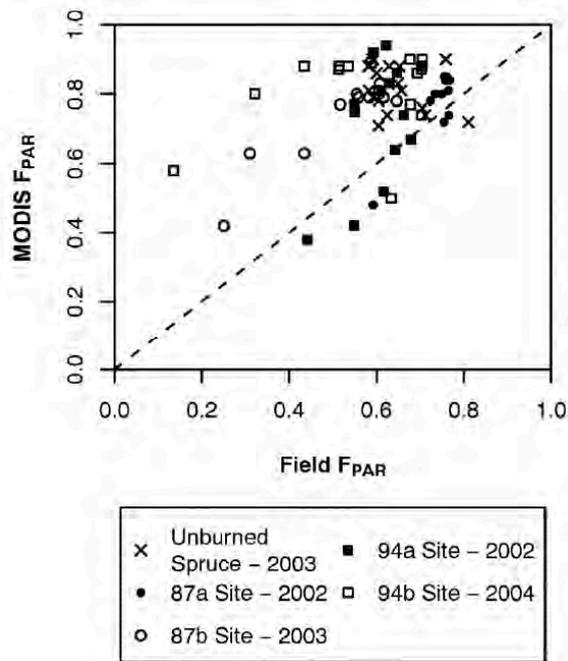


図2 アラスカ黒トウヒ林火災地の地上観測によるFAPAR (Field F_{PAR}: 横軸) とMODISによるFAPAR (MODIS F_{PAR}: 縦軸) (ともに8日間平均)との関係²⁷⁾。

xは対照区、●は火災後15年の区(1987年に燃えた)、○は火災後16年の区(1987年に燃えた)、■は火災後8年の区(1994年に燃えた)、□は火災後10年の区(1994年に燃えた)を示す。各区に対応する複数の点は異なる季節のものを示す。

積もりモデルの前提条件からの乖離が大きくなる。森林が燃え残った森林、焼け跡、草地、若い森林といったものに置き換わることにより、NDVIとFAPARの関係や ϵ が変化する。火災後のMODISによる、FAPAR見積もりが実測に対して平均0.16の過大評価になったという結果²⁷⁾や、LAI見積もりが実測の1.5~2倍になったという結果²⁸⁾がある。図2²⁷⁾にアラスカ黒トウヒ林の火災後のFAPARの実測値とMODISによる見積もり値との関係を示す。植生の更新は火災の重度にも関わる。土壌呼吸量については、火災後増加する場合と減少する場合がある。燃え残りの枯死した植物の分解や土壌表面の温度上昇は土壌呼吸量を増加させ²⁹⁾、土壌炭素の変質や土壌微生物の減少は土壌呼吸を減少させる³⁰⁾。このように、植生回復過程での炭素収支は、それぞれの生態系の特徴に合った見積もり法の検討が求められている。

森林火災後の植生変化に伴う炭素収支の見積もりでは、ライダーによる樹高の見積もり³¹⁾や合成開口レーダーによる現存量の見積もり³²⁾が活用されている。分光情報と樹高や現存量の情報を組み合わせることによ

り、複雑な森林火災後の生態系を把握しようというものであり、その有効性が示されている。

4. 温室効果ガス観測衛星

これまで述べた陸域炭素収支のリモートセンシングが、植生の状態をリモートセンシングにより得て、気象データと合わせて炭素収支を求めるという方法であった。これに対し、温室効果ガス観測衛星による方法では、高分光解像度の観測で気体分子に起因する吸収スペクトルから、大気中のCO₂およびメタンの濃度を見積もる^{1,2)}。得られた濃度の地理的分布から、逆推定モデルにより、地表面のCO₂およびメタンのフラックスを得る。2つの方法は異なった原理に基づくため、相互の比較が可能である。2つの方法で算出した地表面のフラックスを比較することには、それぞれの方法を改良する方策を与えるであろう。植生の状態から炭素収支を求める方式は、既往の炭素循環モデルから外れるケースを除外してしまうに対し、温室効果ガス観測衛星による方式は、そうしたケースについても、拾うことができると期待される。また、植生の状態から求める方式は、CO₂については有効であるが、湖沼³³⁾や湿地³⁴⁾からのメタン放出については、放出量の空間的時期的変動が大きいため、リモートセンシングによる見積もりが難しかった。温室効果ガス観測衛星による方式は、原野・森林火災や湖沼や湿地のメタン発生や天然ガスパイプラインのガス漏洩などの他にも、これまで見落とされていた素過程を見つけることができるかも知れない。

5. 地上観測およびモデルとの関わり

気候モデルと陸域炭素収支モデルを合わせたモデルによれば、将来の地球温暖化と陸域炭素収支との相互作用や各種の対策の効果を予想することができる³⁵⁾。そこでは、温暖化と陸域炭素収支の相互作用の素過程の観測研究が根幹をなしている。特に、原野・森林火災、植物機能型の変化などの扱いが鍵になると考える。リモートセンシングによる陸域炭素収支の地理的分布は、こうしたモデルの検証に用いることができる。最初の地球観測衛星が稼働して40年近く経ち、多くのデータが集積されているが、衛星データから何が読み取れるかという、衛星データと地上情報との対応について、今後より一層の研究による精緻化が求められる。

6. おわりに

陸域生態系の炭素収支のリモートセンシング研究では、全球の陸域の炭素収支を近似するという方向性が、研究の大きな流れを作ってきた。地域レベルでは考慮できても全球レベルでとらえることが難しい要素は省略されてきた。近年、原野・森林火災の影響や植物機能型の変化の影響が、地上観測を通して少しずつ明らかになり、陸域の生態系の炭素収支を考える上で無視できないことが分かってきた。これらの影響とリモートセンシングデータとの関係は、それぞれの生態系ごとに検討する必要があり、今後生態系ごとに、炭素収支の構造とリモートセンシングとをより密接に結びつけるような観測が求められる。それと合わせて、直接大気のコ₂やメタンの濃度を把握するGOSATなどの衛星や樹高を見積もるライダーといった、新しいセンサーの可能性を探らなければならない。こうしたリモートセンシングデータは、気候モデルと陸域炭素収支モデルを合わせたモデルの検証に用いることができ、さらなるモデルや将来予測の進展に寄与するであろう。

謝辞

北海道大学低温科学研究所の原登志彦教授には、本誌に出版の機会を与えていただいた。ここに感謝します。

Received March 19, 2010, Accepted March 24, 2010,
Published April 30, 2010

参考文献

1. Yokota, T., Yoshida, Y., Eguchi, N., Ota, Y., Tanaka, T., Watanabe, H., and Maksyutov, S. (2009) Global Concentrations of CO₂ and CH₄ Retrieved from GOSAT: First Preliminary Results, *SOLA* 5, 160-163.
2. 井上元 (2008) GOSATと炭素循環研究, 日本リモートセンシング学会誌 28, 114-118.
3. Sellers, P. J. (1987) Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration, II. The role of biophysics in the linearity of their interdependence, *Remote Sens. Environ.* 21, 143-183.
4. Running, S. W. and Nemani, R. R. (1988) Relating seasonal patterns of the AVHRR vegetation index to simulated photosynthesis and transpiration of forests in different climates, *Remote Sens. Environ.* 24, 347-367.
5. Emanuel, W. R. and Killough, G. G. (1984) Modeling Terrestrial Ecosystems in the Global Carbon Cycle With

Shifts in Carbon Storage Capacity by Land-Use Change, *Ecology* 65, 970-983.

6. Monteith, J. L. (1972) Solar radiation and productivity in tropical ecosystems, *J. Appl. Ecol.* 9, 747-766.
7. Goward, S. N., Tucker, C. J., and Dye, D. G. (1985) North American vegetation patterns observed with the NOAA-7 advanced very high resolution radiometer, *Vegetatio* 64, 3-14.
8. Nemani, R. R. and Running, S. W. (1989) Testing a theoretical climate-soil-leaf area hydrologic equilibrium of forests using satellite data and ecosystem simulation, *Agric. For. Meteorol.* 44, 245-260.
9. Zhao, M., Heinsch, F. A., Nemani, R. R., and Running, S. W. (2005) Improvements of the MODIS terrestrial gross and net primary production global data set, *Remote Sens. Environ.* 95, 164-176.
10. Turner, D. P., Ritts, W. D., Cohen, W. B., Gower, S. T., Running, S. W., Zhao, M., Costa, M. H., Kirschbaum, A. A., Ham, J. M., Saleska, S. R., and Ahl, D. E. (2006) Evaluation of MODIS NPP and GPP products across multiple biomes, *Remote Sens. Environ.* 102, 282-292.
11. Turner, D. P., Gower, S. T., Cohen, W. B., Gregory, M., and Maier-Sperger, T. K. (2002) Effects of spatial variability in light use efficiency on satellite-based NPP monitoring, *Remote Sens. Environ.* 80, 397-405.
12. Myneni, R. B., Nemani, R. R., and Running, S. W. (1997) Estimation of global leaf area index and absorbed par using radiative transfer models, *IEEE Trans. Geosci. Remote Sens.* 35, 1380-1393.
13. Kushida, K., Kim, Y., Tanaka, N., and Fukuda, M. (2004) Remote sensing of net ecosystem productivity based on component spectrum and soil respiration observation in a boreal forest, interior Alaska, *J. Geophys. Res.* 109, doi: 10.1029/2003jd003858.
14. Kobayashi, H., Delbart, N., Suzuki, R., and Kushida, K. (2010) A satellite-based method for monitoring seasonality in the overstory leaf area index of Siberian larch forest, *J. Geophys. Res.* 115, doi: 10.1029/2009JG000939.
15. Kushida, K., Isaev, A. P., Maximov, T. C., Takao, G., and Fukuda, M. (2007) Remote sensing of upper canopy leaf area index and forest floor vegetation cover as indicators of net primary productivity in a Siberian larch forest, *J. Geophys. Res.* 112, doi: 10.1029/2006jg000269.
16. Hibbard, K. A., Law, B. E., Reichstein, M., and Sulzman, J. (2005) An analysis of soil respiration across northern hemisphere temperate ecosystems, *Biogeochemistry* 73, 29-70.
17. Denman, K. L., Brasseur, G., Chidthaisong, A., Ciais, P., Cox, P. M., Dickinson, R. E., Hauglustaine, D., Heinze, C., Holland, E., Jacob, D., Lohmann, U., Ramachandran, S., da Silva Dias, P. L., Wofsy, S. C., and Zhang, X. (2007) Couplings Between Changes in the Climate System and Biogeochemistry, 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* (S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor, and H.L. Miller Eds.) pp 499-588, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, USA.
18. Gillett, N. P., Weaver, A. J., Zwiers, F. W., and Flannigan, M. D. (2004) Detecting the effect of climate change on Canadian forest fires, *Geophys. Res. Lett.* *31*, doi:10.1029/2004GL020876.
 19. van der Werf, G. R., Randerson, J. T., Giglio, L., Collatz, G. J., Kasibhatla, P. S., and Arellano, A. F. (2006) Interannual variability in global biomass burning emissions from 1997 to 2004, *Atmos. Chem. Phys.* *6*, 3423-3441.
 20. Csiszar, I. A., Morisette, J. T., and Giglio, L. (2006) Validation of active fire detection from moderate-resolution satellite sensors: The MODIS example in northern Eurasia, *IEEE Trans. Geosci. Remote Sens.* *44*, 1757-1764.
 21. Kushida, K. (2010) Detection of active wildland fires using multitemporal MODIS images, *IEEE Geosci. Remote Sens. Lett.*, doi: 10.1109/LGRS.2009.2034029, in press.
 22. Morisette, J. T., Giglio, L., Csiszar, I., and Justice, C. O. (2005) Validation of the MODIS active fire product over Southern Africa with ASTER data, *Int. J. Remote Sens.* *26*, 4239-4264.
 23. Morisette, J. T., Giglio, L., Csiszar, I., Setzer, A., Schroeder, W., Morton, D., and Justice, C. O. (2005) Validation of MODIS active fire detection products derived from two algorithms, *Earth Interactions* *9*, 13.
 24. Conard, S. G., Sukhinin, A. I., Stocks, B. J., Cahoon, D. R., Davidenko, E. P., and Ivanova, G. A. (2002) Determining effects of area burned and fire severity on carbon cycling and emissions in Siberia, *Climatic Change* *55*, 197-211.
 25. Conard, S. G. and Ivanova, G. A. (1997) Wildfire in Russian boreal forests - Potential impacts of fire regime characteristics on emissions and global carbon balance estimates, *Environ. Pollut.* *98*, 305-313.
 26. Kushida, K., Isaev, A. P., Takao, G., Maximov, T. C., and Fukuda, M. (2007) Remote sensing of total and surface burn ratios following a wildfire in East Siberia using 30 m - 1 km resolution images, *Eurasian J. Fore. Res.* *10*, 105-114.
 27. Steinberg, D. C., Goetz, S. J., and Hyer, E. J. (2006) Validation of MODIS F-PAR products in boreal forests of Alaska, *IEEE Trans. Geosci. Remote Sens.* *44*, 1818-1828.
 28. Chen, X., Vierling, L., Deering, D., and Conley, A. (2005) Monitoring boreal forest leaf area index across a Siberian burn chronosequence: a MODIS validation study, *Int. J. Remote Sens.* *26*, 5433-5451.
 29. Bergner, B., Johnstone, J., and Treseder, K. K. (2004) Experimental warming and burn severity alter soil CO₂ flux and soil functional groups in a recently burned boreal forest, *Glob. Change Biol.* *10*, 1996-2004.
 30. Waldrop, M. P. and Harden, J. W. (2008) Interactive effects of wildfire and permafrost on microbial communities and soil processes in an Alaskan black spruce forest, *Glob. Change Biol.* *14*, 2591-2602.
 31. Goetz, S. J., Sun, M., Baccini, A., and Beck, P. S. A. (2010) Synergistic use of spaceborne lidar and optical imagery for assessing forest disturbance: An Alaska case study, *J. Geophys. Res.* *115*, doi: 10.1029/2008JG000898.
 32. Minchella, A., Del Frate, F., Capogna, F., Anselmi, S., and Manes, F. (2009) Use of multitemporal SAR data for monitoring vegetation recovery of Mediterranean burned areas, *Remote Sens. Environ.* *113*, 588-597.
 33. Walter, K. M., Zimov, S. A., Chanton, J. P., Verbyla, D., and Chapin, F. S. (2006) Methane bubbling from Siberian thaw lakes as a positive feedback to climate warming, *Nature* *443*, 71-75.
 34. Tokida, T., Miyazaki, T., Mizoguchi, M., Nagata, O., Takakai, F., Kagemoto, A., and Hatano, R. (2007) Falling atmospheric pressure as a trigger for methane ebullition from peatland, *Glob. Biogeochem. Cycle* *21*, doi: 10.1029/2006GB002790.
 35. Randerson, J. T., Hoffman, F. M., Thornton, P. E., Mahowald, N. M., Lindsay, K., Lee, Y. H., Nevison, C. D., Doney, S. C., Bonan, G., Stockli, R., Covey, C., Running, S. W., and Fung, I. Y. (2009) Systematic assessment of terrestrial biogeochemistry in coupled climate-carbon models, *Glob. Change Biol.* *15*, 2462-2484.

Remote Sensing of Terrestrial Ecosystem Carbon Budgets

Keiji Kushida*

Center for Far Eastern Studies, University of Toyama

報告記事

日本光合成学会共催シンポジウムの開催ならびに予告

日本生物環境光学会 スプリングフォーラム2010

「光合成：植物工場発展のキーワード」

日時：2010年3月20日（土）9:30～16:00

会場：東京大学農学部2号館第1講義室

主催：日本生物環境光学会 生物環境調節部会

共催：園芸学会、日本光合成学会、生態工学会

『植物を利用したグリーンイノベーションに向けて』シンポジウム

日時：2010年5月29日（土）13:00～17:50

会場：日本学術会議講堂

主催：日本学術会議基礎生物学委員会・農学委員会委員会・植物科学分科会

共催：日本植物学会・日本植物生理学会・日本植物分子細胞生物学会・日本育種学会、日本光合成学会（調整中）

報告記事

「光合成学会若手の会」活動報告

生化学若い研究者の会、生物物理若手の会との合同セミナー開催

東京大学大学院総合文化研究科

成川 礼

2010年2月21日、東京大学本郷キャンパス薬学部にて、生化学若い研究者の会、生物物理若手の会との合同セミナーを開催しました (<http://sites.google.com/site/photosynwakate/2-21ni-goudou-semina-kaisai>)。生化学若い研究者の会から、ホームページを通じて声をかけていただき、合同セミナーの企画に至りました。当初は三会共通のキーワード設定を考えましたが、準備期間が短く、本会のみ「光」をキーワードとして、藤田貴志さん（東大）、大西紀和さん（岡山大）、成川（東大）の3名がセミナーにて発表しました。藤田さんの発表については、ご本人の参加報告をご参照ください。大西さんには、少し前の仕事になりますが、光化学系IIの光阻害の光質依存性とそのメカニズムについて分かりやすく講演いただきました。また、成川は生化学／生物物理的な切り口で光受容体の分光・構造解析を行っており、本セミナーへの話題提供に適すると考え、発表させていただきました。また、懇親会ではポスター発表も行い、異分野間の研究交流も盛んに行われました。今後も機会があれば、新たな切り口で合同セミナーを企画したいと考えています。ご提案などありましたら、成川 (narikawa@bio.c.u-tokyo.ac.jp) までご連絡下さい。

報告記事

合同セミナーの参加報告

東京大学大学院理学系研究科 植物生態学研究室

藤田 貴志

はじめに

2010年2月21日、東大本郷キャンパスの薬学部において生化学若い研究者の会、生物物理若手の会、光合成学会若手の会による合同セミナーが催されました。この合同セミナーの趣旨は、分野の異なる若手の研究者が集うことにより、新たな知見を獲得し、若手研究者間での交流を促進することでした。参加報告を執筆するにあたり、すべての人の発表を紹介することはできないため、抜粋して紹介させていただきます。

光合成若手

私は、緑色光が光合成や気孔の開閉に与える影響について発表しました。クロロフィル抽出液の吸収スペクトルは、青色光や赤色光で極大をとり、緑色光で最小になります。それゆえ、青色光や赤色光と比較して、緑色光は光合成への寄与は小さいとみなされてきました。しかし、葉に白色光を照射した場合には、青色光や赤色光の吸収率と緑色光の吸収率の差は10%程度に縮まります。これより、光合成において緑色光が与える寄与は小さいと決めつけることに疑問が湧き、ヒマワリ(*Helianthus annuus*)を用いて赤色光と緑色光の量子収率を調べました。ヒマワリの葉に白色光を照射し、さらに赤色または緑色の単色光を追加した時の微分的量子収率（追加した単色光の光子束密度あたりの光合成速度の増分）を求めたところ、強光下における微分的量子収率は緑色を加えた方が高くなることが分かりました。この結果を利用し、強光下では緑色光は赤色光よりも効率よく光合成に利用されていることが導かれ、光合成に与える影響は無視できないという結論に至りました。詳細に関してはTerashima et al.(2009)および本号の研究紹介をご覧ください。

ここからは、植物生態研の王さんによってなされた、緑色光が気孔の開閉に与える影響を調べた研究を紹介いたします。緑色光による気孔の制御についてヒマワリを用いて調べたところ、緑色光による葉の裏側の気孔が、何らかの光受容体からの制御を受けて開いていることが分かりました(Wang et al. 2008 および未発表データ)。また、シロイヌナズナ(*Arabidopsis thaliana*)の突然変異体を用いた実験により、青色光受容体として知られるクリプトクロムが緑色光受容体としても機能していることを示唆する結果が得られました。ただし、今回の合同セミナーでは、クリプトクロムは青色光照射により吸収スペクトルに変化が生じ、緑色光の吸収が高まることが知られているとの指摘を受けました。今後、クリプトクロムにおける光の吸収波長については詳しく調べてみる必要があります。

他学会の若手

他学会の発表内容に関して、特に印象に残っているものは、生物物理分野の方が話した「触媒ネットワークによるプロトセルモデル」でした。細胞が生命活動を維持し、成長していく際には、細胞内の触媒反応は定常状態を保持する必要があります。この発表は、触媒反応に関わる物質の流れに着目し、現実の細胞の成長といった挙動を合理的に記述するモデルを構築するという内容でした。生命現象の細胞レベルの研究というと、私はつい、個々の現象に関わる遺伝子、タンパク質や物質の相互作用を解明することを想像するため、物質の流れの保持に主眼をおいて研究を進める点がとりわけ新鮮に感じられました。

おわりに

今回の合同セミナーでは赤面する場面も多くなりましたが、その分良い刺激を受けました。懇親会で

は、目下進行中の実験についても様々な視点から貴重なアドバイスを頂戴することができ、得るものが多かったように思います。再び合同セミナーが開催されるなら、是非参加したいものです。

謝辞

この度、合同セミナーでの発表や光合成研究の原稿を書く機会は東京大学大学院総合文化研究科の成川礼先生にいただきました。この場をお借りして厚く御礼申し上げます。

参考文献

1. Terashima I, Fujita T, Inoue T, Chow WS, Oguchi R (2009) Green light drives leaf photosynthesis more efficiently than red light in strong white light: Revisiting the enigmatic question of why leaves are green, *Plant Cell Physiol* 50, 684-697.
2. Wang Y, Noguchi K, Terashima I (2008) Distinct light responses of the adaxial and abaxial stomata in intact leaves of *Helianthus annuus* L., *Plant Cell Environ.* 31, 1307-1316.

集会案内

15th International Congress of Photosynthesis Beijing, China, August 22-27, 2010

<http://www.psbj2010.com/>

2010年に北京で開催される第15回国際光合成会議の案内です。詳しくは上記のWebサイトをご確認ください。

Second circular	http://www.psbj2010.com/infopic/20091023192545812.pdf
Abstract submission	1st November 2009 ~ 30th April 2010
Early registration	1st November 2009 ~ 10th May 2010
Registration	After 10th May 2010 ~

集会案内

光合成の色素系と反応中心に関するセミナーXVIII 開催予告

第18回のセミナーを下記のような要領で開催する予定です。予定表に記載をお願いします。

また、このセミナーに関して興味をお持ちの方がおられましたら、この情報を提供していただきますようお願いいたします。

期日： 平成22年7月10日（土）午後2時から7月11日（日）午後4時まで

場所： 京都大学 人間・環境学研究科 地下講義室 (23A、23B 室)

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。

内容：

1. 初習者のための基礎講座（講義）
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（予定） 平成22年7月2日（金）

参加申し込み締め切り（予定） 平成22年7月6日（火）

参加費：（7月10日の懇親会費、7月11日の昼食代を含む）

一般 5,000円（予定）

学生 3,000円（予定）

問い合わせ先： 今後の案内の配布を希望される方は京都大学大学院人間・環境学研究科、三 室までお知らせ下さい。案内は総て電子メールにて配布します。

(e-mail address: mamo-mi@mm1.mbox.media.kyoto-u.ac.jp)

Advances in Photosynthesis and Respiration (Series editor: Govindjee), Volume 30
“Lipids in Photosynthesis” Essential and Regulatory Functions

Editors: Hajime Wada and Norio Murata

Springer 2010 (473ページ)

埼玉大学

西田 生郎

脂質は、核酸やタンパク質とならぶ基本的で重要な生体物質でありながら、教科書における記述は少なく、学生や専門分野外の研究者から、「脂質について勉強したいのだが何か適当な文献はないか」といつも尋ねられ困っていた。脂質は、“有機溶剤で抽出される物質の総称”であり、その機能から生体膜脂質である極性脂質（グリセロ脂質とスフィンゴ脂質）、貯蔵脂質である油脂（トリアシルグリセロール）、および保水・保護機能をもつワックス類に分けられる。さらに、生体膜成分のステロール類、色素類を含めると、その記述は一般生化学の教科書にはおさまらない。さらに、生物学的重要性は保存性を伴うはずであるが、脂質に関しては、その構造・生合成・遺伝子などにおいて、生物の生理的特性を反映した多様化や進化的ギャップが見られ、この点も教科書における記述を難しくしている。しかし、このような脂質の特色は、脂質研究における“おもしろみ”に直結しており、それをひとつのボリュームとして体系化することは、脂質研究者の重要なミッションとなっていた。

脂質への関心は、生物科学分野にとどまらない。油脂はこれまで食用油、菓子、化粧品、潤滑油などの利用がさかんであったが、バイオテクノロジーの発達により、炭素鎖長8~14の中鎖脂肪酸、同20以上の超長鎖脂肪酸、ヒドロキシおよびその他修飾脂肪酸、二重結合位置に特徴のあるモノエン脂肪酸など、特殊な植物種に生合成が限定されてきた素材が、ナタネやダイズなどの油糧作物レベルで生産できるようになっている。さらに、石油依存社会の負荷軽減をめざした油脂のバイオディーゼル利用も、最近関心の高い話題である。

本書は、そのタイトルから、光合成に限定された脂

質の専門書という印象を与えるが、内容は、植物脂質の全領域を、基礎から最新の情報を含めて概観できる優れた構成となっている。したがって、大学や研究所の研究者だけでなく、有用油脂の産業利用への展開に関心を持つ企業研究者にもおすすめである。以下にその内容を概観する。

第1章は、編者により、光合成における脂質研究を加速度的に進展させた技術についてまとめられている。第2~4章は植物脂肪酸、葉緑体とミトコンドリアの膜脂質、およびスフィンゴ脂質について述べられている。第6~9章は、本書の特徴でもある、モデル植物以外の光合成生物に関する記述であり、藻類、蘚類、苔類、クラミドモナス、およびシアノバクテリアの脂質に関する情報がよくまとまっている。10章では、光化学系タンパク質複合体における脂質の構造情報を知ることができる。巻頭のカラープレート類が内容の理解を大きく助けている。光合成活性と膜脂質の関係は、11章にホスファチジルグリセロールについて、12章にその他の糖脂質についてまとめられている。13章は、蛍光脂質プローブを使ったFRAP (fluorescence recovery after photobleaching) 解析について述べられており、短い章であるが膜の流動性を可視化できる方法として興味を引いた。14章は電子顕微鏡観察による最新のチラコイド膜構造について情報を得ることができる。膜の流動性の低下をシグナルとする遺伝子発現のしくみは15章に述べられている。16章では、植物生体膜における脂質移動をテーマに、膜内および膜間の脂質移動のしくみの概説と関連遺伝子のカタログ化が行われている。17章は、光阻害からの回復過程における不飽和脂質分子種についてまとめられている。18章では、ジャスモン酸およびその関連物質をふくむオキシリピン化合物の生合成のし

くみにくわえ、ジャスモン酸シグナリングのしくみにも記述が及んでいる。19章は、種子の油脂、ステロール、カロチノイドおよびトコクロマノール（トコフェロールなどのプレニル脂質）について述べられており、バイオテクノロジーに関する新規情報を知りたい方は第2章の脂肪酸合成とともに本章をおすすめする。質量分析は脂質のクラスおよび分子種分析に欠かせない技術となっているが、これは20章に述べら

れている。

なお、本書は、同じシリーズ（Series editor: Govindjee; 以前はAdvances in Photosynthesisと呼ばれていた）の第6巻“Lipids in Photosynthesis: Structure, Function and Genetics” (Paul-André Siegenthaler and Norio Murata, Eds., Kluwer Academic Publisher, 321ページ、1998)の内容を大幅に改訂したものである。

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）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。

★会費納入のお願い

会費が未納の場合、未納印とともにお手元の封筒の宛名シールの下に、会費未納の年が印字されています。ご確認の上、会費納入にご協力をお願いいたします。納められた会費は、古い未納年から順に充当させていただきます。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

〒153-8902 東京都目黒区駒場3-8-1

東京大学 大学院総合文化研究科 広域科学専攻 生命環境科学系

池内・成川研究室内 日本光合成学会

TEL: 03-5454-6641, FAX: 03-5454-4337

E-mail: photosyn@bio.c.u-tokyo.ac.jp

ホームページ: <http://photosyn.c.u-tokyo.ac.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

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

- 浅田浩二 福山大学生命工学部
池内昌彦 東京大学大学院総合文化研究科
池上 勇 帝京大学薬学部
泉井 桂 近畿大学生物理工学部生物工学科
伊藤 繁 名古屋大学大学院理学系研究科
井上和仁 神奈川大学理学部
臼田秀明 帝京大学医学部
榎並 勲 東京理科大学理学部
大岡宏造 大阪大学大学院理学研究科
大杉 立 東京大学大学院農学生命科学研究科
太田啓之 東京工業大学
バイオ研究基盤支援総合センター
大政謙次 東京大学大学院農学生命科学研究科
小川健一 岡山県生物科学総合研究所
小野高明 茨城大学工学部生体分子機能工学科
小俣達男 名古屋大学大学院生命農学研究科
垣谷俊昭 名城大学理工学部教養教育/
総合学術研究科
金井龍二 埼玉大学 (名誉教授)
小池裕幸 中央大学理工学部
小林正美 筑波大学大学院数理物質科学研究科
坂本 亘 岡山大学資源生物科学研究所
櫻井英博 早稲田大学 (名誉教授)
佐藤和彦 兵庫県立大学大学院生命理学研究科
佐藤公行 岡山大学 (名誉教授)
佐藤直樹 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
鹿内利治 京都大学大学院理学研究科
重岡 成 近畿大学農学部
島崎研一郎 九州大学大学院理学研究院
嶋田敬三 首都大学東京都市教養学部
沈 建仁 岡山大学大学院自然科学研究科
杉浦昌弘 名古屋市立大学
大学院システム自然科学研究科
杉田 護 名古屋大学遺伝子実験施設
杉山達夫 中部大学生命健康科学研究所
- 鈴木祥弘 神奈川大学理学部
園池公毅 東京大学大学院新領域創成科学研究科
高市真一 日本医科大学生物学教室
高橋裕一郎 岡山大学大学院自然科学研究科
田中 歩 北海道大学低温科学研究所
都筑幹夫 東京薬科大学生命科学部
寺島一郎 東京大学大学院理学系研究科
徳富(宮尾)光恵 農業生物資源研究所
光合成研究チーム
豊島喜則 関西学院大学理工学部
南後 守 名古屋工業大学応用化学科
西田生郎 埼玉大学大学院理工学研究科
野口 巧 筑波大学大学院数理物質科学研究科
長谷俊治 大阪大学蛋白質研究所
林 秀則 愛媛大学
無細胞生命科学工学研究センター
原登志彦 北海道大学低温科学研究所
彦坂幸毅 東北大学大学院生命科学研究科
久堀 徹 東京工業大学資源化学研究所
檜山哲夫 埼玉大学理学部 (名誉教授)
福澤秀哉 京都大学大学院生命科学研究科
藤田祐一 名古屋大学大学院生命農学研究科
前 忠彦 東北大学大学院農学研究科
牧野 周 東北大学大学院農学研究科
増田 建 東京大学大学院総合文化研究科
松浦克美 首都大学東京都市教養学部
三室 守 京都大学大学院地球環境学堂
宮地重遠 海洋バイオテクノロジー研究所
村田紀夫 基礎生物学研究所
山本 泰 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
横田明穂 奈良先端科学技術大学院大学
バイオサイエンス研究科
和田 元 東京大学大学院総合文化研究科

編集後記

2009年度が嵐のように過ぎ去り、気がつけばもう2010年度が始まります。この光合成研究の編集を始めてからも、早くも1年以上の月日が経過してしまいました。研究会から学会へと脱皮する中で、会誌「光合成研究」の学術雑誌としての利用価値を高めるべく、自転車操業の中にも出来るだけ取組みを進めてきました。省みると、自らの未熟さを痛感するとともに、改めて先達たちが続けて来られた編集への努力には頭が下がる思いです。さて、今号では初めての試みとして、Guest Editor を北海道大学低温科学研究所の原登志彦先生にお願いし、解説特集「光合成研究 —生態学からのアプローチ—」を企画して頂きました。マクロ生態学の実際や大気と植生の相互作用モデル、またリモートセンシングなどについて興味深い記事が掲載されていますが、いかがでしたでしょうか？それぞれの研究分野の熱気が伝わるとともに、直面している課題などを知ることが出来たのではないかと考えています。Guest Editor 制度は、広い分野の光合成に関連する研究を紹介していく上で有用な手段だと考えています。今後も我こそはEditorを務めて見たいと思われる方は、是非私までご連絡をお願い申し上げます。もちろん、「光合成研究」は学会員のための会誌です。会員の皆様からの積極的な記事の投稿をお待ちするとともに、内容についてのご意見なども是非お聞かせください。

＜東京大学 増田 建＞

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、会誌編集担当、増田 (ctmasuda@mail.ecc.u-tokyo.ac.jp) まで御連絡下さい。

「光合成研究」編集委員会

編集担当 増田 建 (東京大学)
発行担当 和田 元 (東京大学)
編集委員 栗栖源嗣 (大阪大学)
編集委員 野口 航 (東京大学)
編集委員 増田真二 (東京工業大学)

日本光合成学会 2008-2009年役員

会長 池内昌彦 (東京大学)

事務局 鹿内利治 (京都大学)

常任幹事 沈 建仁 (岡山大学) (日本光生物学協会)
常任幹事 和田 元 (東京大学) (会誌担当)
常任幹事 増田 建 (東京大学) (会誌担当)
常任幹事 佐藤直樹 (東京大学) (ホームページ担当)
常任幹事 寺島一郎 (東京大学) (企画担当)
常任幹事 高市真一 (日本医科大学) (企画担当)
常任幹事 小川健一 (岡山県生物科学総合研究所) (企画担当)
常任幹事 西田生郎 (埼玉大学) (企画担当)
常任幹事 小林正美 (筑波大学) (企画担当)
常任幹事 原登志彦 (北海道大学) (企画担当)
常任幹事 牧野 周 (東北大学) (企画担当)

会計監査 小池裕幸 (中央大学)

光合成研究 第20巻 第1号 (通巻57号) 2010年4月30日発行

日 本 光 合 成 学 会

〒153-8902 東京都目黒区駒場3-8-1
東京大学 大学院総合文化研究科 広域科学専攻 生命環境科学系
池内・成川研究室 日本光合成学会
TEL: 03-5454-6641, FAX: 03-5454-4337
E-mail: photosyn@bio.c.u-tokyo.ac.jp
ホームページ: <http://photosyn.c.u-tokyo.ac.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