

光合成研究

第 33 卷 第 2 号 (通巻 97 号) 2023 年 10 月

Vol. 33 NO. 2 October 2023

JOURNAL OF THE JAPANESE SOCIETY OF PHOTOSYNTHESIS RESEARCH

日本光合成学会 次期会長選挙のお知らせ	62
トピックス 「陸棲藍藻 <i>Nostoc commune</i> (イシクラゲ) を利用した複合材料の作製 - 『光合成をする紙』をつくる」 井原 宏蒨 他 (彫刻家/東京藝大)	63
解説特集 「樹木の光合成」	71
序文 野口 航 (東京薬科大) 彦坂 幸毅 (東北大)	72
解説 針葉樹の研究から明らかになってきた C ₃ 植物の光呼吸経路の多様性 宮澤 真一 (森林総研)	73
解説 対流圏オゾンに対する樹木の光合成応答 渡辺 誠 (東京農大)	81
解説 都市における環境ストレスに対する樹木の光合成応答 半場 祐子 他 (京都工繊大)	92
表紙の紹介 葉緑体定位運動 ~植物の光応答と二酸化炭素応答の交差点として~ 杉山 太一 (東京工業大学)	101
若手の会特別企画 若手研究者のキャリアパスレポート! 嶋川 銀河 (関西学院大)	102
若手の会特別企画 第 1 回 「企業の研究者になって思うこと」 迫田 和馬 (日本電信電話 (株))	103
報告記事 11th International Conference «Photosynthesis and Hydrogen Energy Research for Sustainability – 2023» 参加報告 植野 嘉文 (東京理科大学)	105
報告記事 光合成学会 若手の会 第 26 回セミナー開催報告 嶋川 銀河 (関西学院大)	107
報告記事 光合成学会 若手の会 第 26 回セミナーに参加して 宮川 文宏 (神戸大学)	108
報告記事 第 13 回日本光合成学会ワークショップ 本橋 令子 他 (静岡大学)	109
集会案内 第 28 回光合成学会若手の会セミナー 吉原 晶子 (大阪公立大)	110
事務局からのお知らせ	111
日本光合成学会会員入会申込書	112
日本光合成学会会則	113
「光合成研究」投稿規定	115
幹事会名簿	116
会員名簿	117
編集後記・記事募集	128
「光合成研究」編集委員・日本光合成学会 2023 年度役員	129
次期会長選挙 投票用紙	
賛助法人会員広告	

日本光合成学会 次期会長選挙のお知らせ

「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、次期会長選挙（任期：令和 7 年 1 月 1 日～令和 8 年 12 月 31 日の 2 年間）を行ないます。本会では任期一年前に新会長を選出し、会の円滑、継続的な運営をはかることになっています。この会報の末尾に添付されている投票用紙に会員の中から会長候補者 1 名の氏名を明記し、同封した返信用封筒に入れて選挙管理委員会宛に 11 月 30 日までにご返送下さい（消印有効）。会員名簿は本号の巻末をご覧ください。

これまでの本会会長は、宮地重遠、西村光雄、佐藤公行、金井龍二、井上頼直、高宮建一郎、村田紀夫（二期）、伊藤繁（二期）、池内昌彦（二期）、田中歩、高橋裕一郎（二期）、鹿内利治、久堀徹、沈 建仁（現会長：任期 令和 5 年 1 月 1 日～令和 6 年 12 月 31 日）の諸氏です。「会則 5 条の 1 では会長は連続して二期を超えて再任されない」となっております。

日本光合成学会役員選出に関する申し合わせ（平成 27 年 5 月 27 日幹事会）第 2 条「幹事は、会長選挙に推薦する候補者としてふさわしい会員を 3 名連記で投票する。投票結果が上位の会員について、常任幹事会は、本人の意向を確認した上で、若干名を推薦候補者として決定する。」に基づき、常任幹事会は以下の 4 名（五十音順）を会長候補者として推薦します。

沈 建仁（岡山大学）、園池 公毅（早稲田大学）、藤田 祐一（名古屋大学）、皆川 純（基礎生物学研究所）

日本光合成学会 選挙管理委員会

野口 巧（名古屋大学大学院理学研究科）

三野 広幸（名古屋大学大学院理学研究科）

投票用紙の送付先

〒464-8602

名古屋市千種区不老町

名古屋大学大学院理学研究科 物理科学領域

光生体エネルギー研究室内

日本光合成学会選挙管理委員会 行き

トピックス

陸棲藍藻 *Nostoc commune* (イシクラゲ) を利用した複合材料の作製-
「光合成をする紙」をつくる¹ 東京芸術大学美術学部彫刻科² 埼玉大学大学院理工学研究科³ 金沢工業大学基礎教育部⁴ 名古屋大学大学院生命農学研究科⁵ 立命館大学生命科学部⁶ 金沢大学理工研究域生命理工学系⁷ 現 水産研究・教育機構 水産技術研究所井原宏蒨¹、湯浅光貴^{2,7}、西山佳孝²、坂本香織³、藤田祐一⁴、寺内一姫⁵、坂本敏夫^{6,*}

陸棲藍藻 *Nostoc commune* (イシクラゲ) は極限的な乾燥耐性を示し、光合成を営む栄養細胞が乾燥状態で休眠する。この性質を利用して本生物を和紙と複合化し、乾燥状態で生命を維持し吸水させることによって光合成をする紙を作製した。「光合成をする紙」は、芸術作品の素材とすることを想定しているが、ここでの試みがストレス環境下で光合成装置を保護するしくみの解明や生物活性を長期に乾燥保存する技術開発へ活かされていくであろうと期待する。本稿では、これまでイシクラゲ研究で得られた知見を紹介しつつ、イシクラゲを利用した「光合成をする紙」について報告する。

1. はじめに

陸棲藍藻イシクラゲ (*Nostoc commune*) は、陸上に生育するため極限的な乾燥耐性を示す。細胞外マトリクスを産生して目に見える大きさのコロニー (葉状体) を形成する。細胞外マトリクスは吸水性を示し、水を含んだコロニーの中でイシクラゲの細胞が光合成を営む。晴天時には乾燥状態となり、イシクラゲの細胞は無代謝で休眠する。降雨によって吸水すると光合成を再開する。こうしたイシクラゲの「生きざま」は、無水生活様式 (anhydrobiosis) と呼ばれる生物現象の一例である。

イシクラゲと推測される生物については16世紀の錬金術師パラケラスが記載しており、のちに学名の由来となる *Nostoch* という造語が *Nosthryl* と *Nasenloch* (古い英語と古いドイツ語

で、どちらも「鼻の穴」の意味) を合わせて作られた¹。乾燥状態で100年以上の長期にわたり生存することが知られており、乾燥標本を培養液に浸すと細胞増殖を再開したという報告例がある^{2,3}。コスモポリタンとして地球上に広く分布しており、日本全土に分布するとともに、極寒の南極大陸や中国の砂漠地帯などの過酷な環境にも耐えて生育している¹。その一方で、駐車場や芝生の中など、私たちの身近な場所でもどこでもよく見られる路傍の生物でもある。野外で大規模な生育集団を見つけると、均一な生物材料をキログラム単位で収穫することができる。生化学や生体物質化学の手法を用いた研究をするためには有利な条件の一つである。

イシクラゲは、休眠孢子 (アキネート) を形成せず、光合成を営む栄養細胞が乾燥耐性を示すと

*連絡先 E-mail: tsakamot@staff.kanazawa-u.ac.jp

いう点でユニークである¹。極限的な乾燥耐性を持ち無水生活様式を営む生物の中で、イシクラゲは酸素発生型の光合成を営むモデルと位置づけられる。一般に光合成を営む過程で、活性酸素分子種(ROS)の発生は不可避であるが、特に直射日光下で吸水して光合成活性を回復する過程では、イシクラゲは光化学反応系から発生する過剰なROSを消去する必要がある。また、水が失われる過程で光合成装置を安全に停止し再開できる状態で長期間維持するとともに、吸水することによって活性をすみやかに回復するしくみが備わっているはずである。こうしたイシクラゲが示す無水生活様式の分子機構の詳細については、現在ほとんど分かっていない。

どのくらい期間、生物活性が維持されているか、野外から採集して乾燥状態で長期間保存していたサンプルで調べた^{4,5}。乾燥コロニーを-20℃の冷凍庫で保存していた場合、15年以上経過したサンプルでも吸水させると呼吸による酸素消費と光合成による酸素発生が回復した。一方で、室温で保存した場合、呼吸活性は回復したが光合成活性は回復しなかった。例外的に、室温で8年保存したサンプルで光合成活性の回復が見られた。保存条件による違いはあるが、これまでの経験と合わせて、数年間は吸水後短時間で光合成活性を回復する、と考えられる。光合成活性が検出され

ないサンプルでも酸素消費活性は検出されることから、光合成活性が回復しない状態でもLipman(1941)が報告しているように²、生きた細胞が存在するものと考えられる⁴。

このようにイシクラゲが乾燥状態で長期間生きていく「頑丈な生物」であることから、芸術作品の素材として「光合成をする紙」を作製できるはず、と着想した。紙という素材は丈夫で軽く、保存性も良いため、文字や絵画など多くの歴史的事実や創作活動を現代に伝える役割を担っている。紙の歴史は古く、パピルスを用いた古代エジプトを起源に、世界中でその文化を継承してきた。和紙で使われる繊維には、コウゾ、ミツマタ、ガンピが主であるが、その中でもコウゾが最も古くから使われている。奈良東大寺正倉院には多くの紙製の宝物が保管されており、年代が特定できる日本最古の紙として大宝2年(702年)の戸籍が知られている。コウゾから作られた和紙が、その形を崩さずに1300年以上前の記録を残す媒体として存在し続けている。

「光合成をする紙」を絵画や彫刻といった美術作品の素材として使用することを構想しており、これまで制作した作品の一部は研究集会「藍藻の分子生物学2022」(図1)⁶および第13回日本光合成学会年会において展示させていただいた。これらは光合成をする作品として、創作活動にお



図1 かずさDNA研究所研究会「藍藻の分子生物学2022」における展示

ける様々な「消費」を作品自体が削減するという暗喩をもつものとなる。また、環境彫刻と銘打ちながら、必ずしも環境に優しくないパブリックアートの在り方に対して、新たな可能性を企図するものである。

本稿では、イシクラゲの性質を利用した「光合成をする紙」について学術的な観点から検証したので、その結果を報告する。

2. 材料の採集、シートの作製、和紙との複合化

材料として使ったイシクラゲは、主に2020年に千葉県袖ヶ浦市で採集した。その後、茨城県取手市、千葉県いすみ市、三重県伊勢市などでも採集することができ、採集日時や採集場所を特に区別することなく出発材料とした。採集したイシクラゲは水道水で洗浄し、土や枯葉などの不純物を可能な限り取り除き、自然乾燥させ、室温で保存した。和紙の原料としてコウゾを使用した。乾燥したイシクラゲを水につけてミキサーで砕き、一日水に浸したコウゾの繊維と共に水槽に入れて混ぜ合わせ、紙漉き枠を用いて紙漉きを行った。コウゾの繊維を加えずにイシクラゲだけを材料として厚く漉くことでイシクラゲ100%からなるイシクラゲシートを作製した。コウゾの繊維とイシクラゲの割合を重量比で変化させ、和紙との複

合素材を作製した。コウゾの繊維を加える量として10%から50%(重量比)まで変化させた。また、コウゾの繊維の中にイシクラゲのコロニーを破碎せずに埋め込んだ。

3. 細胞の健全性

イシクラゲシートを水和してほぐし顕微鏡を用いて観察した(図2)。イシクラゲのコロニーの小片が観察され、コロニー内部にはイシクラゲ細胞のフィラメントが認められた。この観察結果は、イシクラゲシートが小さなイシクラゲコロニーの集合体であることを示す。

4. 光合成活性の測定

イシクラゲシートに含まれているクロロフィルを定量した(表1)。イシクラゲ100%からなるシートには、野外から採集したコロニーと同レベルのクロロフィルが含まれていた。イシクラゲシートを蒸留水で水和しても形状は変わらず、小片へ分離することはなかった。水和によって回復した光合成活性を測定した(表1)。暗所における酸素消費量および作用光を照射したときの光合成的酸素発生能は、野外から採集したコロニーで得られている値と同レベルであった。クロロ

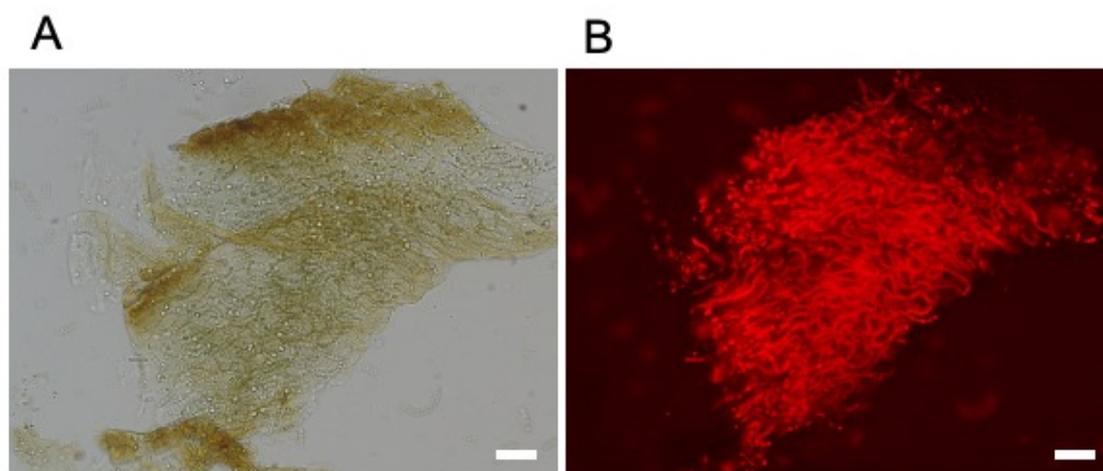


図2 イシクラゲシートを構成する小片の観察

イシクラゲシートをピンセットで砕き、小片に滅菌水を加えて1時間水和させた後、顕微鏡で観察した(パネルA)。蛍光ミラーユニットU-FMCHE(励起光フィルターBP565-585; 蛍光フィルターBA600-690)により、クロロフィル由来の蛍光を観察した(パネルB)。スケールバー: 50 μm

表1 イシクラゲシートが示す光合成活性

クロロフィル量 (mg g ⁻¹)	1.6 ± 0.17	(n = 6)
酸素消費量 (μmol O ₂ g ⁻¹ h ⁻¹)	48 ± 3	(n = 4)
光合成的酸素発生能 (μmol O ₂ g ⁻¹ h ⁻¹)	94 ± 13	(n = 4)
Fv/Fm	0.26 ± 0.02	(n = 3)
ΦII	0.06 ± 0.02	(n = 3)
qP	0.33 ± 0.02	(n = 3)
NPQ	0.05 ± 0.06	(n = 3)

メタノール抽出液の吸収スペクトラムを測定してクロロフィル量を定量した。[Chl a (μg ml⁻¹)] = A665 × 13.9 を用いた。クラーク型酸素電極を用いて、暗所での酸素消費量と作用光の下での酸素発生量(H₂O から CO₂ への電子伝達)を測定した。クロロフィル蛍光をパルス変調蛍光強度計(PAM-2500, Waltz)を用いて測定し、光合成活性を示すパラメータを得た。Fm を得るために DCMU を試料にあたえた。

表2 イシクラゲを和紙と複合化した場合の光合成活性への影響

サンプル	Fv/Fm	
イシクラゲシート	0.22 ± 0.05	(n = 3)
イシクラゲ: コウゾ (90:10)	0.22 ± 0.02	(n = 3)
イシクラゲ: コウゾ (80:20)	0.13 ± 0.02	(n = 3)
イシクラゲ: コウゾ (70:30)	0.17 ± 0.03	(n = 3)
イシクラゲ: コウゾ (50:50)	0.16 ± 0.05	(n = 3)
和紙に埋め込んだ場合	0.14 ± 0.06	(n = 3)

クロロフィル蛍光をパルス変調蛍光強度計(PAM-2500, Waltz)を用いて測定し、Fv/Fm を得た。Fm を得るために DCMU を試料にあたえた。

フィル蛍光を測定することによって得られたパラメータは、イシクラゲシートでも健全な光合成電子伝達が行われていることを示す (表1)。

イシクラゲと和紙を複合化した素材を蒸留水で水和し、回復した光合成活性を Fv/Fm 値を測定することにより評価した (表2)。全てのサンプルで水和によって光合成活性が回復し、光化学系 II が駆動していることが示された。和紙素材であるコウゾの配合比率が上がるにつれて Fv/Fm 値が低下したが、クロロフィル蛍光として検出される光合成活性は残存していた (表2)。イシクラゲ 100%からなるイシクラゲシートと比べて Fv/Fm 値が低いことから、和紙との複合化の過程でイシクラゲ細胞が損傷を受けている可能性がある。

以上の結果は、イシクラゲを加工して「光合成をする紙」を作製できたことを示す。和紙との複合素材は、より安定にイシクラゲ小片を保持することができ、芸術作品を制作する素材として優位性がある。これまでの研究により、イシクラゲの乾燥コロニーを少量の水で湿らせると短時間で

高い光合成活性を回復することが示されている^{7,8}。「光合成をする紙」で制作した作品は、その形状を損なうことなく湿度を調節することによって光合成を営ませることができると考える。光合成活性を維持した状態で和紙と複合化できたことは、今後の作品制作において重要である。

5. 細胞外マトリクスの健全性

イシクラゲの極限的な乾燥耐性には細胞外マトリクスが重要な働きをもち、細胞外マトリクスを取り除いた裸の細胞では乾燥耐性が失われる⁹。細胞外マトリクスの主要タンパク質は WspA である¹⁰⁻¹²。また、WspA はイシクラゲおよびアシツキ(*Nostoc verrucosum*)の2種の藍藻にだけにみられる特徴的な細胞外マトリクスタンパク質である^{11,12}。イシクラゲとアシツキは細胞外多糖を産生する *Nostoc* として類似の外観を示しており、両種に共通する特徴があるが、WspA の存在は必ずしも極限的な乾燥耐性とは結びつけない。アシツキは底生シアノバクテリアでありイシクラゲのような乾燥耐性を示さない¹²。また、イシ

クラゲの WspA は耐熱性 β -ガラクトシダーゼ活性を示し、細胞外多糖との相互作用を介してイシクラゲコロニーの構築と維持に関与すると考えられているが、機能の詳細は分かっていない¹³。細胞外マトリクスが健全であるか否か、評価する手法として、WspA が残存しているかどうかを調べた。イシクラゲシートおよびイシクラゲと和紙を複合化した素材を穏やかに破碎する条件で細胞外マトリクスタンパク質を抽出し、抗 WspA 抗体を用いたイムノブロット法により WspA を検出した¹⁰。結果を図3に示す。いずれの素材でも WspA が抽出され、抗 WspA 抗体で検出された。

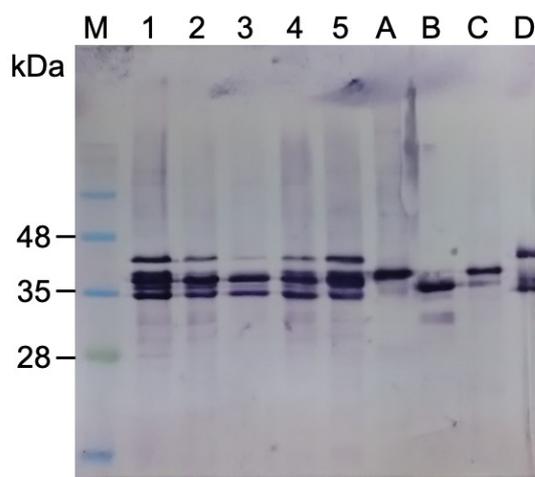


図3 イシクラゲシートに含まれる WspA の検出

細胞外マトリクスに含まれる特徴的なタンパク質 (WspA) を特異抗体を用いて検出した。イシクラゲシート (レーン 1)、イシクラゲ: コウゾ 90:10 (レーン 2)、イシクラゲ: コウゾ 80:20 (レーン 3)、イシクラゲ: コウゾ 70:30 (レーン 4) およびイシクラゲ: コウゾ 50:50 (レーン 5) を砕き、リン酸緩衝液を用いて細胞マトリクスタンパク質を抽出した。対照として野外から採集したイシクラゲコロニー、タイプ A (レーン A)、タイプ B (レーン B)、タイプ C (レーン C) およびタイプ D (レーン D) からの抽出液を用いた。SDS-PAGE によって分画した後、クリアブロット・P 膜 (ATTO) にブロットし、抗 WspA 抗体を 1 次抗体、アルカリフォスファターゼ結合抗ウサギ IgG ヤギ IgG を 2 次抗体として用いて検出した。

M: BLUE Star Prestained Protein-Ladder (日本ジェネティクス)

この結果は、シートへの加工および和紙との複合化の過程で WspA が失われておらず、イシクラゲの薄片が和紙のなかにとりこまれており、健全な細胞外マトリクスのなかに細胞が保持されていることを示唆する。

イシクラゲには遺伝的多型が存在し遺伝子型として 4 型に分類される¹⁴。さらにこれらの遺伝子型ごとに化学構造の異なるマイコスポリン様アミノ酸 (MAA) を産生することが分かっており、それぞれ MAA の違いによって 4 つの化学型に分類される¹⁵。MAA は、310 から 330 nm 付近の紫外線 (主に UV-B) を吸収する水溶性の紫外線吸収物質であり、イシクラゲの細胞外マトリクスに局在して紫外線防御に関与するとともに抗酸化活性をもつ多機能性分子である¹⁶。遺伝子型 A、B、C、D は、それぞれ化学型 A、B、C、D と一致するが¹⁵、石クラゲに見られる多型の生理生態学的意義はわかっていない。

イシクラゲで見いだされた多型と一致する形で、WspA にも多型があり、遺伝子・化学型ごとに WspA の一次構造が異なり、その結果として見かけの分子量が異なる WspA が検出される (図3)^{10,11}。イシクラゲシートおよびイシクラゲと和紙を複合化した素材において見かけの分子量が異なる複数の WspA が検出された (図3)。これらは遺伝子型ごとに分けた場合に検出される WspA と一致しており、イシクラゲシートおよびイシクラゲと和紙を複合化した素材が複数の遺伝子・化学型の混合物からなることを示唆する。この結果は化学型の分析でも一貫しており、イシクラゲシートから MAA を抽出して逆相クロマトグラフィーで分析したところ、複数の少なくとも 3 種の化学型を特徴づける MAA が検出された (data not shown)。MAA が細胞外マトリクスを構成する水溶性の紫外線吸収物質であることを考慮すると、シートへの加工および和紙との複合化の過程で MAA が水に溶け出しておらず、細胞外マトリクスが損傷していないことを支持する。また、イシクラゲを採集する際に量を確保することを優先していることから、結果として複数の遺伝子・化学型を含んだ混合物となったと考えられる。WspA および MAA が検出されたことから「光

合成をする紙」の中でイシクラゲが生きた状態で長期間維持される、と期待されるが、WspA および MAA が果たしている役割の詳細については、今後研究を進めていく必要がある。

6. おわりに

芸術作品を制作するための素材として「光合成をする紙」を作るという着想で始まり、実際に「光合成をする紙」を学術的に検証することができた。「光合成をする紙」を具現化するために陸棲藍藻イシクラゲの性質を利用するという考えに至るのは、これまでの研究で示されてきた極限的な乾燥耐性と野外に生育しているイシクラゲを多量に収穫できるという利点から自然な発想である。イシクラゲを加えた紙を作製する行為は不純物を極力減らしていく紙の作り方とその歴史には逆行する行為だが、イシクラゲという生物を紙の中に保存し、残すという意味では、紙本来の役割として捉えることもできる。乾燥した紙の中でイシクラゲが長期間生存するという性質は、作品に素材に由来した意味を与えることになる。また、生きたイシクラゲを紙の状態で行光合成をさせることができるとしたら、現代社会が抱える CO₂ 問題に対しての新たな削減方法にもなり得る可能性も秘めている。例えば、イシクラゲで出来た壁紙を作ることができたのなら、室内の照明と湿度によって建物の中で光合成をさせることが可能になるかもしれない。それはかつて、サルバドール・ダリが「これからの建築は柔らかく毛深いものになるだろう」と予言したように、建物自体がまるで生物のように活動をして、室内のエネルギーの循環が生まれるような未来にも繋がるだろう。

「光合成をする紙」を彫刻として使用する場合、和紙のり（でんぷん糊）を用いて張子彫刻を作るように、表面にはイシクラゲ 100%、その補強にイシクラゲ (8:2) の紙、最下層にはコウゾ 100% の和紙とレイヤーに分け重ねて張り合わせる事ができる。でんぷん糊がイシクラゲに与える影響は検討していないが、経年劣化の可能性もあるため、接着方法に関して最適な方法を模索している。今後は、イシクラゲとコウゾの混ぜ方、漉き

方、表面処理の方法を研究し、より良い方法を模索していく。

素材としての「光合成をする紙」は、イシクラゲのコロニー由来の小片から構成されている(図2)。細胞を保護する役割をもつ細胞外マトリクスが健全であり(図3)、芸術作品の構成要素として「紙」の中でイシクラゲが生命を長期間保持すると期待される。さらに研究が進められて、イシクラゲが示す乾燥耐性のメカニズムが物質レベルで解明され、ストレス環境下で光合成装置を保護するしくみが解明されれば、生物活性を長期に乾燥保存する技術開発へと活かされていくであろう。「光合成をする紙」が、そうした技術開発の契機となることを期待したい。

謝辞

本研究に関する経費の一部は、日本学術振興会科学研究費補助金(KAKENHI 20K05724 to TS; KAKENHI 19K06828 to KS; KAKENHI 18K06276 and KAKENHI 20H05089 to YN)を用いた。

Received Jan 7, 2023; Accepted Oct 14, 2023; Published Oct 31, 2023.

参考文献

1. Potts, M. *Nostoc*. In *The Ecology of Cyanobacteria* (eds Whitton, B. A. and Potts, M.) 465-504 (Kluwer, 2000). DOI: 10.1007/0-306-46855-7_17
2. Lipman, C. B. The successful revival of *Nostoc commune* from a herbarium specimen eighty-seven years old. *Bull. Torr. Bot. Club*, **68**, 664-666 (1941). DOI: 10.2307/2481755
3. Cameron, R. E. Species of *Nostoc* vaucher occurring in the Sonoran Desert in Arizona. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, **81**, 379-384 (1962). DOI: 10.2307/3223790
4. Sakamoto, T., Wei, Y., Yuasa, K. & Nishiyama, Y. Recovery of photosynthesis after long-term storage in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune*. *J. Gen. Appl. Microbiol.* (2022) in press
5. Sakamoto, T. Longevity of photosynthesis under desiccated state (poster). 17th

- International Symposium on Phototrophic Prokaryotes, 21-25 August 2022, Liverpool, UK
6. 井原宏 蔭 イシクラゲを用いた光合成をする紙 (poster). かずさ DNA 研究所研究会「藍藻の分子生物学 2022」2022 年 12 月 9 日-10 日, かずさアカデミアホール, 木更津
 7. Satoh, K., et al. Recovery of photosynthetic systems during rewetting is quite rapid in a terrestrial cyanobacterium, *Nostoc commune*. *Plant Cell Physiol.*, **43**, 170-176 (2002). DOI: 10.1093/pcp/pcf020
 8. Sakamoto, T., et al. Accumulation of trehalose in response to desiccation and salt stress in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune*. *Phycol. Res.*, **57**, 66-73 (2009). DOI: 10.1111/j.1440-1835.2008.00522.x
 9. Tamaru, Y., Takani, Y., Yoshida, T. & Sakamoto, T. Crucial role of extracellular polysaccharides in desiccation and freezing tolerance in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune*. *Appl. Environ. Microbiol.*, **71**, 7327-7333 (2005). DOI: 10.1128/AEM.71.11.7327-7333.2005
 10. Inoue-Sakamoto, K. & Sakamoto, T. Polymorphisms in extracellular matrix proteins in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune* (poster). 17th International Symposium on Phototrophic Prokaryotes, 21-25 August 2022, Liverpool, UK
 11. Inoue-Sakamoto, K. et al. Characterization of extracellular matrix components from the desiccation-tolerant cyanobacterium *Nostoc commune*. *J. Gen. Appl. Microbiol.*, **64**, 15-25 (2018). DOI: 10.2323/jgam.2017.03.001
 12. Sakamoto, T. et al. The extracellular-matrix-retaining cyanobacterium *Nostoc verrucosum* accumulates trehalose, but is sensitive to desiccation. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **77**, 385-394 (2011). DOI: 10.1111/j.1574-6941.2011.01114.x
 13. Morsy, F. M., Kuzuha, S., Takani, Y. & Sakamoto, T. Novel thermostable glycosidases in the extracellular matrix of the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune*. *J. Gen. Appl. Microbiol.*, **54**, 243-252 (2008). DOI: 10.2323/jgam.54.243
 14. Arima, H., et al. Molecular genetic and chemotaxonomic characterization of the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune* and its neighboring species. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **79**, 35-45 (2012). DOI: 10.1111/j.1574-6941.2011.01195.x
 15. Sakamoto, T., et al. Four chemotypes of the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune* characterized by differences in the mycosporine-like amino acids. *Phycol. Res.*, **67**, 3-11 (2019). DOI: 10.1111/pre.12333
 16. Wada, N., Sakamoto, T. & Matsugo, S. Mycosporine-like amino acids and their derivatives as natural antioxidants. *Antioxidants*, **4**, 603-646 (2015). DOI: 10.3390/antiox4030603

The development of paper with the photosynthetic capability using the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune*

Koro Ihara ¹, Koki Yuasa ^{2,7}, Yoshitaka Nishiyama ², Kaori Inoue-Sakamoto ³, Yuichi Fujita ⁴, Kazuki Terauchi ⁵, Toshio Sakamoto ⁶

¹Tokyo University of the Arts

²Graduate School of Science and Engineering, Saitama University

³Academic Foundation Programs, Kanazawa Institute of Technology

⁴Graduate School of Bioagricultural Sciences, Nagoya University

⁵College of Life Sciences, Ritsumeikan University

⁶School of Biological Science and Technology, College of Science and Engineering, Kanazawa University

⁷Fisheries Technology Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency (current affiliation)

解説特集

樹木の光合成

Editor: 野口 航 (東京薬科大)、彦坂 幸毅 (東北大)

序文	野口 航 (東京薬科大)、彦坂 幸毅 (東北大)	72
解説	針葉樹の研究から明らかになってきた C ₃ 植物の光呼吸経路の多様性 宮澤 真一 (森林総研)	73
解説	対流圏オゾンに対する樹木の光合成応答 渡辺 誠 (東京農工大)	81
解説	都市における環境ストレスに対する樹木の光合成応答 半場 祐子 他 (京都工繊大)	92

解説特集

序文[†]

野口 航^{1*}
彦坂 幸毅²

¹東京薬科大学 生命科学部

²東北大学 大学院生命科学研究科

ふだんわれわれが目にする葉の多くは樹木の葉であり、四季の変化を樹木の葉の色から感じとることも多い。今年の日本の夏はかなりの猛暑だったが、道路わきの植栽樹の陰にお世話になった人もいだろう。よりマクロの視点で見ると、樹木は陸域生態系の主たる一次生産者として地球環境に大きく影響するとともに、炭素貯留の役割も担っている。近年の森林面積の減少や地球環境変動に対する樹木の光合成応答が、われわれの生活にも大きく影響しているのは自明である。よりミクロのスケールで樹木の葉を眺めてみると、草本植物の葉に比べ、木本植物の葉は寿命が長く、葉が丈夫で、光合成能力や気孔コンダクタンスが低いことが多い。モデル植物としてよく利用されている草本種のシロイヌナズナやイネとは、さまざまな性質が大きく異なっている。また、針葉樹などの裸子植物の光合成電子伝達の下流では、被子植物がもたない flavodiiron protein が機能していることも知られている。

このように身近でかつ興味深い性質を示す樹木の光合成だが、日本の光合成研究の分野では研究者数は多いとは言えない。そこで2023年6月の光合成学会で「樹木の光合成」を企画した。樹木の葉の光合成について生理生態学視点で研究を進めている研究者に講演をお願いし、樹木の光合成の多様性について興味深い研究例を紹介していただいた。また、シンポジウム講演者の一部の方々に寄稿いただいて、本特集をまとめた。お忙しい中、執筆いただいた方には、この場を借りて御礼申し上げたい。

[†]解説特集「樹木の光合成」

*連絡先 E-mail: knoguchi@toyaku.ac.jp

解説

針葉樹の研究から明らかになってきた C₃ 植物の光呼吸経路の多様性[†]

森林研究・整備機構 森林総合研究所
宮澤真一*

ルビスコは CO₂ だけではなく酸素とも競合的に反応する性質があり、酸素との反応は光呼吸を誘導する。高 CO₂ 環境のもとで進化してきた針葉樹の光呼吸は、被子植物とは異なる代謝経路や機能を有している可能性がある。光呼吸ではアンモニアが発生し、アンモニアは葉緑体型グルタミン合成酵素 (GS2) によって同化される。ところが、針葉樹の葉は細胞質型グルタミン合成酵素 (GS1) を有するが GS2 は欠如していた。さらに、光呼吸にかかわるカタラーゼについても、針葉樹と被子植物とでは細胞内での局在部位が異なることが明らかとなってきた。C₃ 植物に共通とされてきた光呼吸の代謝経路は針葉樹と被子植物とで異なり、グルタミン合成酵素やカタラーゼの細胞内局在性は、光呼吸の機能の進化に重要な役割を果たしてきたと考えられる。

1. はじめに

ルビスコの酸素との反応、いわゆるオキシゲナーゼ反応によって植物にとって有毒な 2-ホスホグリコール酸 (2-PG) が合成されると光呼吸経路が駆動し、2 分子の 2-PG から最終的に 1 分子の 3-ホスホグリセリン酸 (3-PGA) が合成される (図 1)。2-PG から 3-PGA に変換される過程で ATP や還元力などのエネルギーが消費され、CO₂ が発生する。2-PG はグリコール酸を経た後、グリコール酸オキシダーゼ (GLO) の働きによってグリオキシル酸に変換される。GLO は細胞小器官のひとつであるペルオキシソームに局在し、反応過程で過酸化水素 (H₂O₂) を発生し、H₂O₂ は同じくペルオキシソームに局在するカタラーゼ (CAT) によって消去される。光呼吸にはアンモニア (NH₃) を発生し、同化する反応が組み込まれている (図 1)。NH₃ の発生を担っている酵素がミトコンドリアに局在するグリシンデカルボキシラーゼ複合体 (GDC) であり、NH₃ の同化を担っている酵素が葉緑体に局在するグルタミン合成酵素 (葉緑体型グルタミン合成酵素 : GS2) であ

る¹。GLO の反応によって合成されたグリオキシル酸は、GS2 および、同じく葉緑体に局在するフェレドキシン依存性グルタミン酸合成酵素 (Fd-GOGAT) の働きによって合成されたグルタミン酸からアミノ基の供与を受け、グリシンへと変換される。

以上は C₃ 植物の光呼吸経路のモデルであり、シロイヌナズナなど被子植物を材料にした研究をもとに構築された。ところが、針葉樹にはこのようなモデルは必ずしも当てはまらないことがわかってきた。研究の経緯と最近の研究の動向について概説する。

2. 葉のアンモニアガス交換の解析から見えてきた針葉樹の特殊性

Farquhar らはインゲンマメの地上部をガラス製のチャンバーで覆い、チャンバーに流入する空気中の NH₃ ガスの濃度を様々に変えながら、地上部の NH₃ 吸収速度を調べた²。その結果、チャンバーに流入する NH₃ 濃度が高いほど、NH₃ 吸収速度は直線的に増加すること、チャンバーに流

[†]解説特集「樹木の光合成」

*連絡先 E-mail: miyashin@ffpri.affrc.go.jp

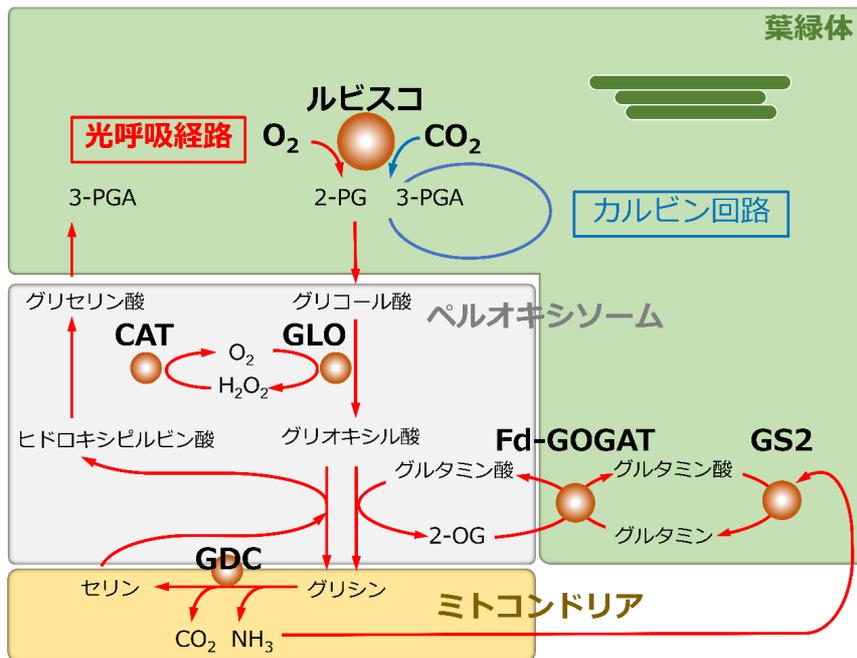


図1 光呼吸経路のモデル

CAT (カタラーゼ)、Fd-GOGAT (フェレドキシン依存性グルタミン酸合成酵素)、GDC (グリシンデカルボキシラーゼ複合体)、GLO (グリコール酸オキシダーゼ)、GS2 (葉緑体型グルタミン合成酵素)。2-OG (2-オキソグルタル酸)、2-PG (2-ホスホグリコール酸)、3-PGA (3-ホスホグリセリン酸)。

入する NH₃ 濃度がある濃度以下になると、逆に葉から NH₃ が放出されることが明らかとなった。

葉が NH₃ を吸収する状態から NH₃ を放出する状態に切り替わる空気中の NH₃ 濃度は NH₃ 補償点と呼ばれる。NH₃ 補償点は植物が NH₃ を放出するポテンシャルを表す指標として扱われ、主に農作物を対象に測定が行われてきた。NH₃ 補償点は窒素施肥量が多いほど高く、また、オオムギやイネでは出穂期に高くなる傾向があることなどが報告されている³⁻⁵。一方、このような NH₃ ガス交換の研究について樹木を対象とした研究例は少なかった。そこで、スギやアカマツなどの針葉樹や、ポプラの仲間であるセイヨウハコヤナギやギンドロなどの広葉樹を含め、樹木の NH₃ 補償点を調べることにした⁶。その結果、セイヨウハコヤナギやギンドロの NH₃ 補償点は5~10 ppb程度の値を示し、Farquharらが報告したインゲンマメの NH₃ 補償点と同程度であったのに対し、スギやアカマツの NH₃ 補償点は20~30 ppbと非常に高い値を示すことが明らかとなった。

3. スギにおける葉緑体型グルタミン合成酵素 (GS2) の欠如

針葉樹の高い NH₃ 補償点は何を意味しているのだろうか？ NH₃ 補償点は葉肉細胞の細胞壁中の NH₃ の濃度が高いほど高くなる²。葉肉細胞の細胞間隙に面した箇所は、CO₂ ガス交換を効率的に行うため葉緑体が占めることが多い。したがって細胞壁中の NH₃ 濃度は、GS2 が存在する葉緑体内の NH₃ 濃度に大きく影響を受けることが予想される。そこで、森林生物遺伝子データベース (FORest EST and GENome database : ForestGEN, <https://forestgen.ffpri.go.jp/jp/index.html>) に登録されているスギの発現遺伝子情報から、スギの GS2 をコードする遺伝子を探索することにした。細胞質局在型 GS (GS1) とは異なり GS2 はアミノ末端 (N 末端) 側に葉緑体移行シグナルが付随しているため、N 末端の長さの違いから GS1 と GS2 を識別できる。ところが、スギには GS1 に相当する遺伝子は見つかったものの GS2 に相当する

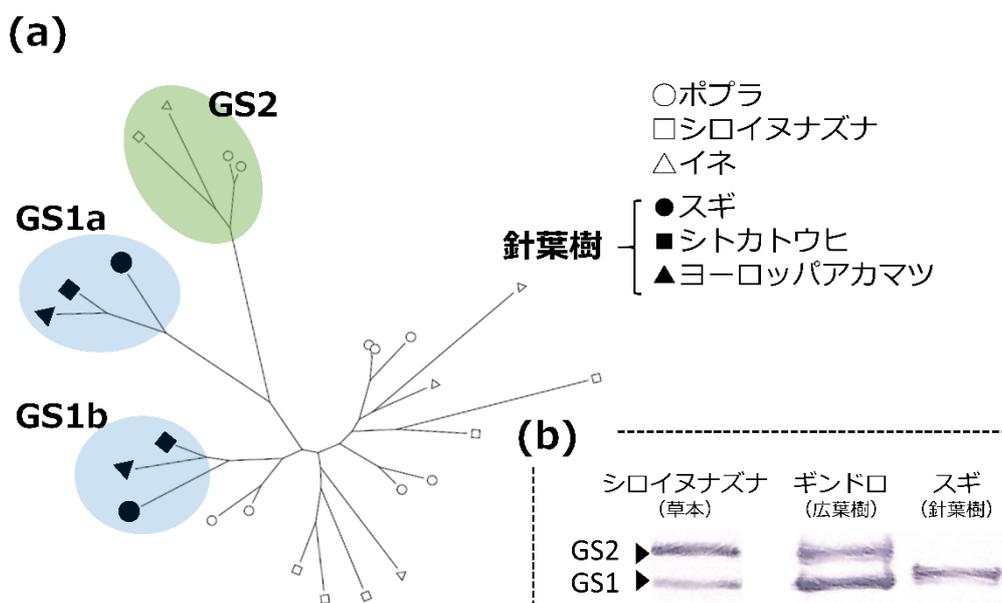


図2 (a) グルタミン合成酵素 (GS) の分子系統樹および、(b) ウェスタンブロットティング解析の結果

分子系統樹はGSのアミノ酸配列をもとに作成した。針葉樹は細胞質に局在するGS (GS1) のみを有し、葉緑体に局在するGS (GS2) を欠如している。葉から水溶性タンパク質を抽出して電気泳動後、抗GS抗体を用いたウェスタンブロットティング解析を行った。スギにはGS2に相当する電気泳動のバンドが検出されないことがわかる。

遺伝子は見つからず、欠如していた⁶ (図2a)。GS2の欠如は、ウェスタンブロットティング解析の結果からも明らかである (図2b)。

次に、草本植物のインゲンマメ、広葉樹であるセイヨウハコヤナギとギンドロ、針葉樹のスギとアカマツを材料に、光合成チャンバーを使って、葉に光を照射しながらCO₂濃度を変化させることでルビスコのアキゲナーゼ反応速度 (V_0) を変え、一定時間処理した後に葉を採取し、 V_0 と葉のNH₄⁺含量との関係を調べた⁶ (図3)。すると、 V_0 の増加に伴い葉のNH₄⁺含量は増加する傾向があるものの、その傾きは植物種によって大きく異なることがわかった。この傾きは、光呼吸で発生したNH₃が完全に同化されていればゼロになり、同化されない割合が多いほど大きくなるはずである。この傾きの値をもとに光呼吸で発生したNH₃の再利用率を推定すると、インゲンマメ、セイヨウハコヤナギ、ギンドロでは光呼吸で発生したNH₃の99%以上が同化され、ほぼ完全に再利用されていたのに対し、スギやアカマツでは約

97~98%と低いことが示された⁶。この結果は針葉樹のNH₃補償点が高い結果ともよく一致する。スギの光呼吸で発生したNH₃の再利用率が低いのはGS2がないことが原因なのかも知れない。

4. GS2の欠如は裸子植物の特徴なのか？シダ植物は？

スギはGS2遺伝子が欠如していることが明らかになった⁶。実は文献をよく調べてみると、すでにスペインの研究グループがヨーロッパアカマツ (*Pinus sylvestris*) でGS2遺伝子が欠如していることを報告していた⁷ (図2)。さらに彼らはマツ科の針葉樹フランスカイガンショウ (*Pinus pinaster*) について、抗GS抗体を用いた免疫電子顕微鏡法による組織学的な観察を行い、葉緑体にGSタンパク質が検出されないことも報告している⁸。一方で、スペインの研究グループは、マツ科の針葉樹のみを対象にしており、ヒノキ科に属するスギを含め、他の科に属する針葉樹

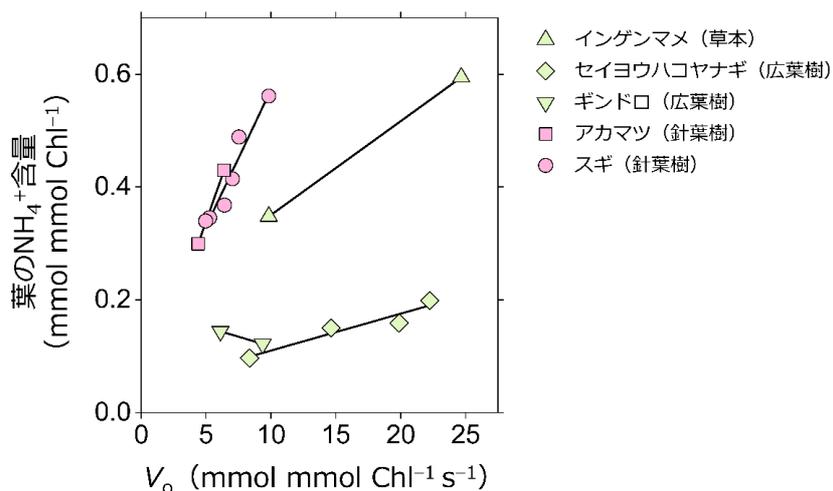


図3 葉のアンモニウム (NH₄⁺) 含量とルビスコのアキシゲナーゼ反応速度 (V_o) との関係
 光合成チャンバーを使って葉に光を照射し、同時にチャンバー内の CO₂ 濃度を変化させる処理を行った。CO₂ 濃度は 200~800 ppm の範囲で、ある一定の濃度に固定して 90 分間処理し、処理後、葉を採取して葉の NH₄⁺ 含量を調べた。葉の NH₄⁺ 含量と V_o とともに葉のクロロフィル (Chl) 含量当たりで示している。データは Miyazawa et al. (2018) をもとにした⁶⁾。

についても同様かどうかは定かではなかった。針葉樹は 6 科から構成される⁹⁾。GS2 の欠如が針葉樹に普遍的な特徴かどうかを調べるため、それぞれの科に属するいくつかの針葉樹の葉についてウェスタンブロットング解析を行った。その結果、解析に用いた全ての針葉樹の葉において GS2 に相当する電気泳動のバンドは検出できなかった。このように、GS2 の欠如は針葉樹に普遍的な特徴であることが示唆されたといえる⁶⁾。一方、GS2 の欠如は針葉樹を含む裸子植物の特徴である可能性も考えられた。裸子植物は針葉樹である球果類、さらにイチョウ類、ソテツ類、グネツム類の 4 つのグループに分類される。そこで、イチョウ (*Ginkgo biloba*) やソテツ (*Cycas revoluta*)、グネツム類に属するウェルウィッチア (*Welwitschia mirabilis*)、マオウ (*Ephedra minima*) およびグネモン (*Gnetum gnemon*) について葉を採取し、同様にウェスタンブロットング解析を行った⁶⁾。不思議なことにイチョウにのみ GS2 に相当する電気泳動のバンドが検出され、他の裸子植物については GS1 のみで GS2 に相当するバンドは検出されなかった^{6,8)}。イチョウの発現遺伝子データベースを調べると確かに GS2 遺伝子は存在する¹⁰⁾。これらの結果から GS2 の欠如はイ

チョウを除く裸子植物の特徴であると結論した。ところが、最近になって、この結論はそれほど単純ではないことがわかってきた。ウェスタンブロットング解析の結果では、ソテツの葉には GS2 に相当するバンドは検出されなかったにも関わらず、発現遺伝子データベースを調べてみると GS2 遺伝子が存在していたのである¹⁰⁾。なぜソテツの GS2 遺伝子は発現していながらタンパク質としては発現していないのか、今後の詳細な解析が待たれる。

Valderrama-Martin らはシダ植物 (ゼンマイなど我々がよく目にするシダ類だけではなく、ヒカゲノカズラやイワヒバなどの小葉類も含む) 13 種の発現遺伝子データベースをもとに、TargetP などの解析プログラムによって、N 末端に葉緑体移行シグナルを持つ GS 遺伝子の有無を調べた¹⁰⁾。その結果、解析に用いた 44 遺伝子中、39 遺伝子という大部分の GS 遺伝子は葉緑体移行シグナルを有せず、葉緑体移行シグナルを持つ残りの 5 遺伝子については、むしろ GS1 のアミノ酸配列と相同性が高かった。水生シダ植物の 1 種ニシオオアカウキクサ (*Azolla filiculoides*) についても葉緑体移行シグナルをもつ GS 遺伝子は見つかっていない¹⁰⁾。しかし、Uheda らは免疫電子顕微鏡を

用いた解析によってニシオオアカウキクサの葉緑体にGSタンパク質が検出されることを報告している¹¹。シダ植物の場合、被子植物とは異なるメカニズムでGSが葉緑体に輸送されている可能性も考えられる。

5. 針葉樹の光呼吸におけるNH₃同化メカニズム

針葉樹はGS2が欠如しているため、光呼吸で発生したNH₃はGS2以外のNH₃同化酵素によって同化される必要がある。今のところGS1が有力な候補とされている。スギを含めた針葉樹のGS1はGS1aとGS1bという二つのグループに大きく分けられる⁶ (図2)。そのうちGS1aは根よりも葉で遺伝子発現量が多いことがヨーロッパアカマツの研究から明らかとなっており、さらにGS1aの発現は光によって誘導されることが知られている¹²。スギについてもGS1aの遺伝子発現量は根より葉で多いことが確かめられている(宮澤未発表データ)。これらの結果から、針葉樹の場合、光呼吸で発生したNH₃はGS1aによって同化されていると考えられている。

被子植物の場合、GS2と同じく葉緑体に局在するFd-GOGATが光呼吸で発生したNH₃の再利用に関与する。針葉樹の場合、GS2は欠如していることがわかったがFd-GOGATはどうだろうか？針葉樹の発現遺伝子データベースからシロイヌナズナのFd-GOGATと相同性の高いタンパク質が見つかっており、これらは葉緑体移行シグナルを持つことが明らかとなっている¹³。以上から、針葉樹では光呼吸で発生したNH₃は、まず細胞質にあるGS1aによって同化されてグルタミンが合成され、グルタミンは葉緑体に輸送された後、Fd-GOGATの反応を受けると考えられている(図4)。しかし、GS1aではなく、NH₄⁺と2-オキソグルタル酸からグルタミン酸を合成する酵素、グルタミン酸デヒドロゲナーゼの関与も完全には否定できていないのが現状である。

6. 針葉樹のカタラーゼはペルオキシソームに局在しない

最近の我々の研究によって、GSと同じく光呼吸にかかわる酵素であるカタラーゼ(CAT)につ

いても針葉樹と被子植物とでは細胞内での局在性が異なることが明らかとなった¹⁴。通常、被子植物ではCATはペルオキシソームに局在する。ところが、針葉樹9種および、被子植物18種のCATについて、カルボキシ末端側に存在するペルオキシソーム輸送を制御するアミノ酸配列を比較すると、大きな違いが存在していた。実際、スギからペルオキシソームを単離してCAT活性を調べると、スギのペルオキシソームのCAT活性は非常に低い¹⁴。

GLOの働きによって発生したH₂O₂はCATによって消去されるはずである。ところが、スギのペルオキシソームのCAT活性は低いため、ペルオキシソーム中でH₂O₂は完全に消去されず、光呼吸経路の代謝物であるヒドロキシピルビン酸やグリオキシル酸を脱炭酸し、グリコール酸やギ酸に変えてしまっていた¹⁴ (図4)。ギ酸はグリシンと反応し、セリンを合成する代謝経路(C1代謝経路)を経由する可能性があり、針葉樹の光呼吸経路にはC1代謝経路が介在していることも示唆されている¹⁴。

7. おわりに

これまでの研究からGS2の欠如は針葉樹に普遍的にあてはまる現象であることはほぼ確実だろう。一方で、他の裸子植物やシダ植物については、ソテツのようにGS2遺伝子が発現しながらタンパク質が発現しない例^{6,10}や、シダ植物であるニシオオアカウキクサのようにGS2遺伝子がないにもかかわらず葉緑体にGSタンパク質が検出される例^{10,11}があるなど、遺伝子発現とタンパク質発現の結果が一致しない場合があることもわかってきた。

針葉樹が繁栄した約2億年前の地球は、大気中のCO₂濃度が現在よりも数倍高かったため、光呼吸はかなり抑制された状態にあったといえる¹⁵。針葉樹から被子植物へと進化する過程で、大

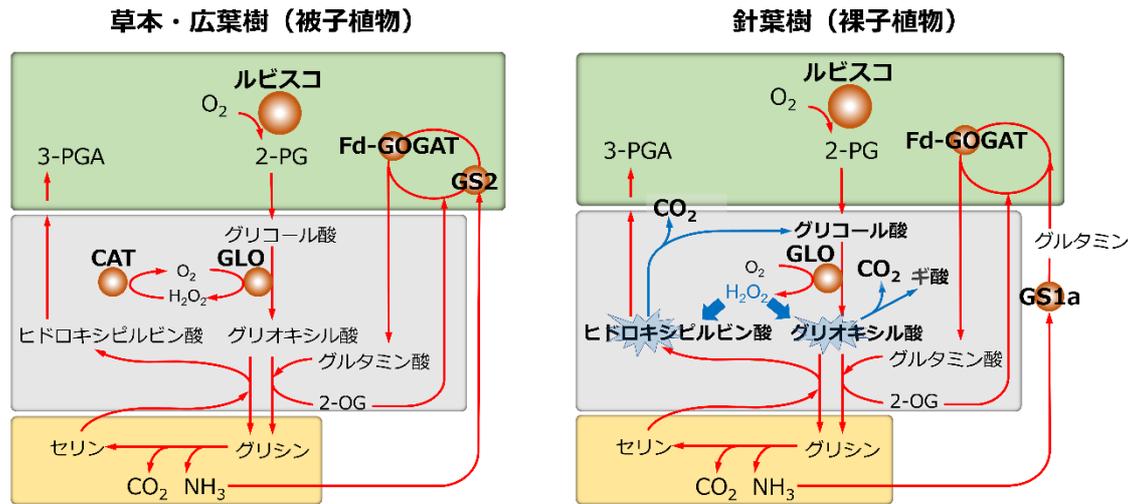


図4 被子植物である草本や広葉樹と裸子植物である針葉樹の光呼吸経路の違い

草本・広葉樹の光呼吸経路については、図1で示した経路と同じであり、簡略化して示している。針葉樹の光呼吸経路ではミトコンドリアで発生したアンモニア (NH₃) は細胞質型 GS の1種 GS1a によって同化される。また、針葉樹の光呼吸経路では、ペルオキシソーム中のカタラーゼ (CAT) 活性が低いため、グリコール酸オキシダーゼ (GLO) の反応によって生成した H₂O₂ がヒドロキシピルビン酸やグリオキシル酸を脱炭酸する経路が機能している¹⁴。他の酵素や代謝物の略称などについては図1を参照。

気 CO₂ 濃度は大きく低下し、植物にとって光呼吸の重要度は増していったに違いない。

光呼吸は葉緑体チラコイド膜によって生産された過剰なエネルギーを消費し、有害な活性酸素の生成を抑えるエネルギーシンクとしての機能があり、コケ植物から被子植物に至る進化の過程でエネルギーシンクとしての機能を促進させてきたことが示唆されている¹⁶。GS や CAT など光呼吸にかかわる酵素の細胞内局在性の違いにより、針葉樹の光呼吸は被子植物とは異なる代謝経路で駆動され、消費されるエネルギー量は被子植物よりも少ない可能性が指摘されている¹⁴。進化の過程で、GS や CAT を細胞内のどこに局在させるかが、光呼吸のエネルギーシンクとして機能を促進させる上で重要だったと考えられる。

光呼吸経路のモデルは、特定の遺伝子に異常をもったシロイヌナズナやオオムギなど被子植物の突然変異体を解析することによって構築された¹⁷。一方、針葉樹の場合、このような突然変異体を用いた解析はなされておらず、針葉樹の光呼吸経路は状況証拠のみをもとにつくられているとも言える。近年、スギの未熟種子胚から誘導し

たスギ培養細胞を用い、アグロバクテリウムを用いた遺伝子組換え技術によって、目的の遺伝子を破壊したゲノム編集スギや遺伝子組換えスギを作製することが可能になってきた^{18,19}。今後、特定の遺伝子の発現を操作した、これらのスギを解析することによって、針葉樹の光呼吸経路の全容が明らかにできるはずである。

謝辞

ソテツ、ウエルウィッチア、マオウ、グネモンなどの裸子植物の試料は国立科学博物館・筑波実験植物園の遊川知久博士よりご提供いただきました。ここにあらためて感謝を申し上げます。また、日本光合成学会のシンポジウム「樹木の光合成」での講演と本執筆の機会を与えてくださいました東京薬科大学・野口航教授と東北大学・彦坂幸毅教授に御礼を申し上げます。

Received Aug 17, 2023; Accepted Oct 21, 2023; Published Oct 31, 2023

参考文献

- Ghoshroy, S., Binder, M., Tartar, A. & Robertson, D. L. Molecular evolution of glutamine synthetase II: phylogenetic evidence of a non-endosymbiotic gene transfer event early in plant evolution. *BMC Evol. Biol.* **10**, 198 (2010).
- Farquhar, G. D., Firth, P. M., Wetselaar, R. & Weir, B. On the gaseous exchange of ammonia between leaves and the environment: determination of the ammonia compensation point. *Plant Physiol.* **66**, 710-714 (1980).
- Husted, S., Mattsson, M. & Schjoerring J. K. Ammonia compensation points in two cultivars of *Hordeum vulgare* L. during vegetative and generative growth. *Plant Cell Environ.* **19**, 1299-1306 (1996).
- Schjoerring, J. K. & Husted, S. Measurement of ammonia gas emission from plants. In *Modern Methods of Plant Analysis: Plant Volatile Analysis* (eds. Linskens, H. F. and Jackson, J. F.) 73-95 (Springer, 1997).
- Miyazawa, S.-I. et al. Elevated CO₂ decreases the photorespiratory NH₃ production but does not decrease the NH₃ compensation point in rice leaves. *Plant Cell Physiol.* **55**, 1582-1591 (2014).
- Miyazawa, S.-I. et al. Low assimilation efficiency of photorespiratory ammonia in conifer leaves. *J. Plant Res.* **131**, 789-802 (2018).
- Canon, F. R. et al. Molecular characteristics of a cDNA clone encoding glutamine synthetase from a gymnosperm, *Pinus sylvestris*. *Plant Mol. Biol.* **22**, 819-828 (1993).
- García-Gutiérrez, A. et al. Two different modes of early development and nitrogen assimilation in gymnosperm seedlings. *Plant J.* **12**, 187-199 (1998).
- Ran, J.-H., Shen, T.-T., Wang, M.-M. & Wang, X.-Q. Phylogenomic resolves the deep phylogeny of seed plants and indicates partial convergent or homoplastic evolution between Gnetales and angiosperms. *Proc. R. Soc. B*, **285**, 1012 (2018).
- Valderrama-Martin, J. M. et al. A revised view on the evolution of glutamine synthetase isoenzymes in plants. *Plant J.* **110**, 946-960 (2022).
- Uheda, E., Maejima, K. & Shiomi, N. Localization of glutamine synthetase isoforms in hair cells of *Azolla* leaves. *Plant Cell Physiol.* **45**, 1087-1092 (2004).
- Cantón, F. R., Suárez, M.-F., Josè-Estanyol, M. & Cánovas, F. M. Expression analysis of a cytosolic glutamine synthetase gene in cotyledons of Scots pine seedlings: developmental, light regulation and spatial distribution of specific transcripts. *Plant Mol. Biol.* **40**, 623-634 (1999).
- García-Gutiérrez, A., Cánovas, F. M. & Ávila, C. Glutamate synthases from conifers: gene structure and phylogenetic studies. *BMC Genom.* **19**, 65 (2018).
- Miyazawa et al. Different photorespiratory mechanisms in conifer leaves, where peroxisomes have intrinsically low catalase activity. *Plant J.* doi/10.1111/tpj.16276 (2023).
- Haworth, M., Elliott-Kingston, C. & McElwain, J. C. Stomatal control as a driver of plant evolution. *J. Exp. Bot.* **62**, 2419-2423 (2011).
- Hanawa, H. et al. Land plants drive photorespiration as higher electron-sink: comparative study of post-illumination transient O₂-uptake rates from liverworts to angiosperms through ferns and gymnosperms. *Physiol. Plant.* **161**, 138-149 (2017).
- Somerville, C. R. An early arabidopsis demonstration. Resolving a few issues concerning photorespiration. *Plant Physiol.* **125**, 20-24 (2001).
- Maruyama, T. E. et al. Somatic embryogenesis initiation in sugi (Japanese cedar, *Cryptomeria japonica* D. Don): responses from male-fertile, male-sterile, and polycross-pollinated-derived seed explants. *Plants.* **10**, 398 (2021).
- Nishiguchi, M. et al. CRISPR/Cas9-mediated disruption of *CjACOS5* confers no-pollen formation on sugi trees (*Cryptomeria japonica* D. Don). *Sci. Rep.* **13**, 11779 (2023).

Photorespiratory pathway diversity in C_3 plants, revealed by the conifer studies

Shin-Ichi Miyazawa

Forestry and Forest Products Research Institute

解説

対流圏オゾンに対する樹木の光合成応答[†]東京農工大学農学部環境資源科学科
渡辺 誠*

近年、大気汚染物質であるオゾンの濃度が増加しており、森林への悪影響が懸念されている。オゾンに対する樹木の光合成応答を理解することは、森林の生産性や炭素循環を予測する上で重要である。本稿では、これまでに共同研究者と行った研究を中心に、樹木の葉の光合成がオゾンに対してどのように応答するかを概説する。個葉レベルの光合成応答に関しては、ガス交換速度の測定から得られたオゾンの影響メカニズムと、その他の環境要因（高濃度 CO₂、大気からの窒素沈着、乾燥ストレス）が、オゾンの影響をどのように変化させるかについて説明する。また、葉群レベルの光合成応答に関連して、葉のオゾン感受性の樹冠内の違いや、葉群の光合成・呼吸速度に対するオゾンの影響に関する研究を紹介する。

1. はじめに

産業革命以降、化石燃料の大量消費に代表される人間活動により大気環境が大きく変わってきた。工場や自動車などから大気に排出される窒素酸化物 (NO_x) や揮発性有機化合物 (VOC) が、紫外線の影響で光化学反応を起こし光化学オキシダントが生成される。光化学オキシダントの主成分 (90%以上) であるオゾンは、現在最も深刻なガス状大気汚染物質とされている^{1,2}。オゾンというと、成層圏に存在するオゾン層を思い浮かべる人も多いだろう。しかし、対流圏、特に地表面の我々が生活している領域においては、オゾンは強い酸化力をもつ有害な大気汚染物質である。一般的に、工業地帯や大都市の風下地域では、高濃度のオゾンが観測される。さらに、近年では越境大気汚染により、数百キロから数千キロにわたる長距離輸送によってオゾンが広がる現象も観測されている。近年、開発途上国の経済成長と共に世界全体で窒素酸化物や揮発性有機化合物の排出量が増加しており、オゾンの濃度は特に北半球を中心に増加している。なお、緯度が比較的高い

地域では、初春を中心に成層圏から対流圏へ、自然の作用でオゾンが流れ込む。

日本におけるオゾンの濃度は 1970 年代初頭において極めて高い水準に達し、これにより多くの社会問題が引き起こされた。その後、自動車の排気ガス規制などの影響により、1970 年代後半には濃度が減少したが、1980 年代から再び上昇の傾向が見られている (図 1)。この様な変動の原因として、中国を中心とした東アジア諸国からの越境大気汚染や、都市域あるいは地球全体での気温上昇などが指摘されている。この傾向は世界中の多くの地域でも同様であり、オゾンは都市型大気汚染に留まらず、森林への悪影響が最も懸念される広域大気汚染物質として位置付けられている。

現在および近い将来において、森林がオゾンによってどのような影響を受けるのかを明らかにするために、オゾンに対する樹木の生理生態学的応答に関する実験的研究が数多く行われてきた³。本稿では著者が共同研究者と共に行ってきた研究を中心に、樹木の光合成に対するオゾンの影響について解説する。

[†]解説特集「樹木の光合成」

*連絡先 E-mail: nab0602@cc.tuat.ac.jp

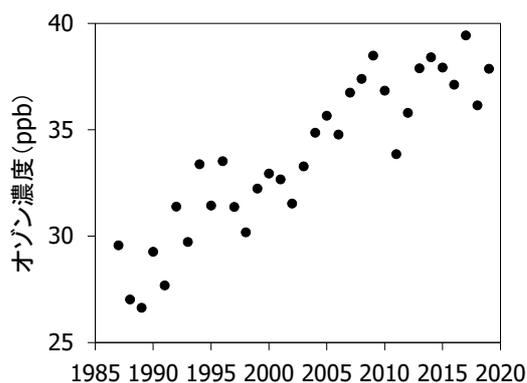


図1 日本の大気オゾン濃度の経年変化

日本では、約 1100~1200 カ所の測定局において光化学オキシダント濃度の常時測定が行われている。ここでは各測定局における 5~20 時の年平均値の単純平均値を示している。なお、光化学オキシダントの大部分はオゾンであり、現在、ほとんどの測定局でオゾン濃度を測定し、その結果を光化学オキシダント濃度として計上している。そのため、本図ではオゾン濃度という表記を使用している。国立環境研究所環境数値データベースより作成。

2. 気孔からのオゾンの吸収

オゾンは気孔を介して葉内に吸収され、葉の様々な生理機能に悪影響を与えると考えられている³。葉の中に取り込まれるオゾンの量（オゾン吸収量）は、オゾン吸収速度 (F_{st}) を積算することで求められる。

$$\text{オゾン吸収量} = \Sigma F_{st} \quad (1)$$

葉における気孔を介したオゾンの吸収は、オゾンの拡散現象である。そのため、 F_{st} は大気オゾン濃度 ($[O_3]_{air}$) と気孔内のオゾン濃度 ($[O_3]_{leaf}$) との差、さらにオゾンに関する葉面境界層抵抗 ($r_{b_O_3}$; $m^2 s \text{ mmol}^{-1}$) および気孔抵抗 ($r_{s_O_3}$; $m^2 s \text{ mmol}^{-1}$) によって算出される。ただし、 $[O_3]_{leaf}$ は 0 nmol mol^{-1} と仮定できるため、 F_{st} は以下のように表される。

$$F_{st} = \frac{[O_3]_{air}}{r_{b_O_3} + r_{s_O_3}} \quad (2)$$

さらに、 $r_{b_O_3}$ および $r_{s_O_3}$ は以下の式より算出される。

$$r_{b_O_3} = 1.3 \times 150 \times \sqrt{\frac{L_d}{u}} \times \frac{8.31 \times (273.15 + T_{air})}{1.013 \times 10^5} \quad (3)$$

$$r_{s_O_3} = \frac{1}{g_{s_O_3}} = \frac{1}{g_s \times 0.663} \quad (4)$$

$r_{b_O_3}$ は、定数 (150)、風速 (u ; $m s^{-1}$) および葉幅 (L_d ; m) から算出し、気体の状態方程式を利用して単位の変換を行う。なお、1.3 (定数) はオゾンと顕熱の拡散係数の比である。また、 $r_{s_O_3}$ はオゾンに関する気孔拡散コンダクタンス ($g_{s_O_3}$; $mmol \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) の逆数であり、 g_s は水蒸気気孔拡散コンダクタンス (g_s ; $mmol \text{ H}_2\text{O} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) に水とオゾンの分子拡散係数の比である 0.663 を掛けて求めることができる⁴。

したがって、大気中のオゾン濃度、気孔コンダクタンス、葉幅、風速、および気温が分かれば、気孔を介した葉のオゾン吸収速度を計算することが可能である。また、オゾン暴露実験において、チャンバー内の風速が十分に高い場合、 $r_{b_O_3}$ は無視できるため、オゾン濃度と気孔コンダクタンスだけを用いてオゾン吸収速度を算出することが一般的である。気孔コンダクタンスは、光強度、気温、湿度といった環境条件の変化に連動して変動するため、実測値だけを用いて気孔コンダクタンスの変化を正確に表現することは難しい。そのため、環境条件から気孔コンダクタンスを推定するためのモデル^{5,6} を使用して、推定することが一般的である。

3. オゾンに対する光合成応答

オゾンに対する植物の応答を調べるために、一般的に植物育成チャンバーを用いた対照実験が行われる (図 2a)。対照実験において、オゾンの影響がない環境を対照区として設定する必要があるが、多くの都市域などにおいて植物への影響が懸念される濃度のオゾンが観測されている。そのため、活性炭フィルターなどでオゾンを除去し

た浄化空気をチャンバーに導入した処理区を対照区とすることが多い。高濃度 CO₂ に対する植物の応答調査において用いられる開放系大気 CO₂ 増加 (FACE: Free-air CO₂ enrichment) と同様の、開放系のオゾン曝露実験も行われている (図 2b)⁷。この方法は自然状態に近い条件で植物にオゾン曝露を行うことができる。しかしながら、外気のオゾン濃度を下げることができないため、設置場所によっては、対照区の設定に問題が生じることがある。

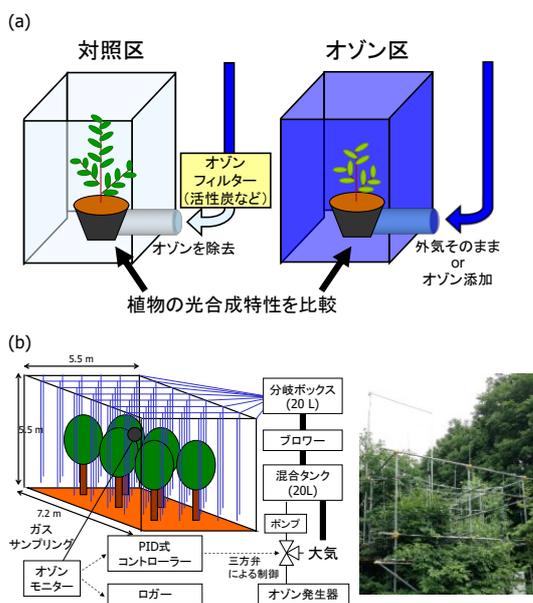


図 2 (a) オゾンの影響を評価するための対照実験と (b) 開放系オゾン曝露設備の概要

(a) オゾン濃度を低下させた環境で育成した植物 (対照区) と、外気そのままあるいはオゾン濃度を高めた環境で育成した植物の成長や光合成などの生理活性を比較し、その差をオゾンの影響と見なす。(b) 北海道大学札幌研究林の曝露設備。この設備が設置されている場所は外気オゾン濃度が十分に低いため、野外大気区を対照区としている。

図 3 は、光合成プロセスにおける CO₂ の流れの模式図を示している。詳細な説明は省略するが、光合成速度は「大気から葉緑体までの CO₂ の移動 (拡散) のしやすさ」と「葉緑体において CO₂ を炭水化物に変換する能力 (生化学的 CO₂ 固定能力)」に強く依存する⁸。

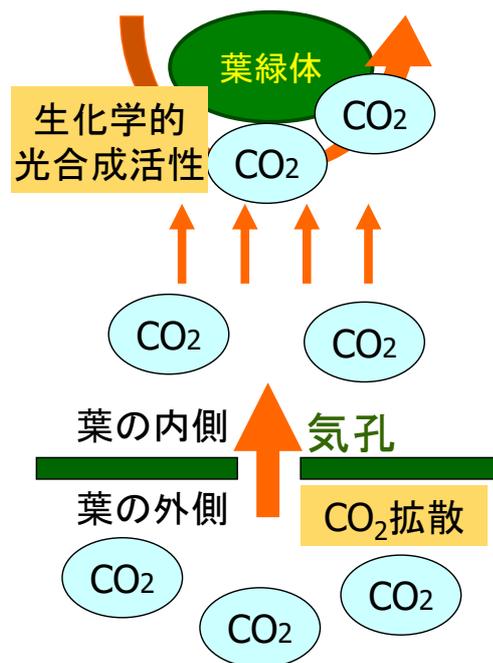


図 3 葉の光合成における CO₂ の流れ (模式図)

オゾンによる光合成速度の低下が引き起こされる際、それは「大気から葉緑体までの CO₂ の移動のしやすさ」と「葉緑体における生化学的 CO₂ 固定能力」のどちらの阻害によるものなのかが研究対象となる。図 4 は、開放系オゾン曝露施設でオゾン曝露を行った、10 年生のブナ幼木の葉における光合成特性を示している⁷。この実験では、ブナの葉における純光合成速度は、日照時に 60 nmol mol⁻¹ のオゾン曝露によって有意に低下した。この際、対照区とオゾン区における気孔コンダクタンスには有意差は見られなかった。一方、最大カルボキシレーション速度 (V_{cmax}) や最大電子伝達速度 (J_{max}) といった葉緑体における生化学的 CO₂ 固定能力は、オゾンによって有意に低下した。これにより、オゾンによる純光合成速度の低下が気孔の閉鎖ではなく、葉緑体内における生化学的 CO₂ 固定能力の低下によるものであることが示された。同様の傾向は、比較的多くの樹種および実験においても認められている。

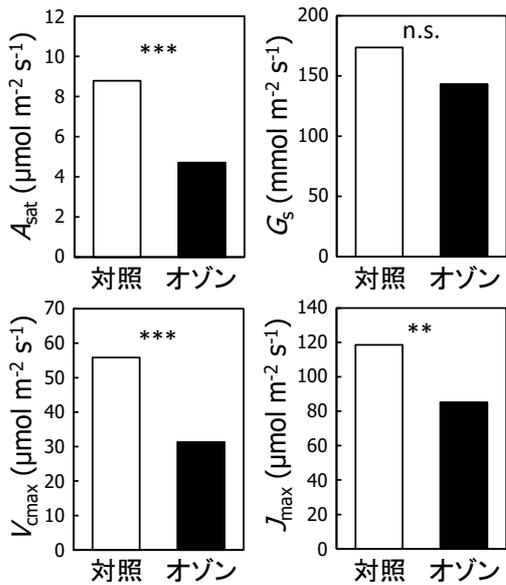


図4 ブナの葉における光合成特性に対するオゾンの影響

A_{sat} : 光飽和時の純光合成速度、 G_s : 気孔コンダクタンス、 V_{cmax} : 最大カルボキシレーション速度、 J_{max} : 最大電子伝達速度。対照: 野外濃度、オゾン: 日照時 60 nmol mol^{-1} 。T-test: ** $P < 0.01$ 、*** $P < 0.001$ 、n.s. 有意差なし。Watanabe et al. (2013)⁷ より作図。

ここで留意すべきは、オゾンは気孔に影響を及ぼさないわけではないという点である。例えば、葉に照射する光の強度を低下させると、葉緑体における生化学的 CO_2 固定能力は低下するが、通常、これに応じて気孔コンダクタンスも減少する。しかし、前述したオゾンに暴露されたブナの葉の場合、気孔コンダクタンスは減少しなかった。純光合成速度を蒸散速度（または気孔コンダクタンス）で割った値として定義される水利用効率が低下する現象も、オゾンに曝露された葉において、しばしば観察される。この現象は、気孔が適切に環境に応答できない状態である「気孔の鈍化 (stomatal sluggishness)」として知られている^{9,10}。オゾンによる気孔鈍化のメカニズムはまだ明確には解明されていないが、オゾン曝露によるエチレンの放出^{11,12}、孔辺細胞と周囲細胞の膨圧バランス¹³、アブシジン酸への感受性の低下¹⁴、そして CO_2 シグナルの伝達の阻害¹⁵ などが考えられている。

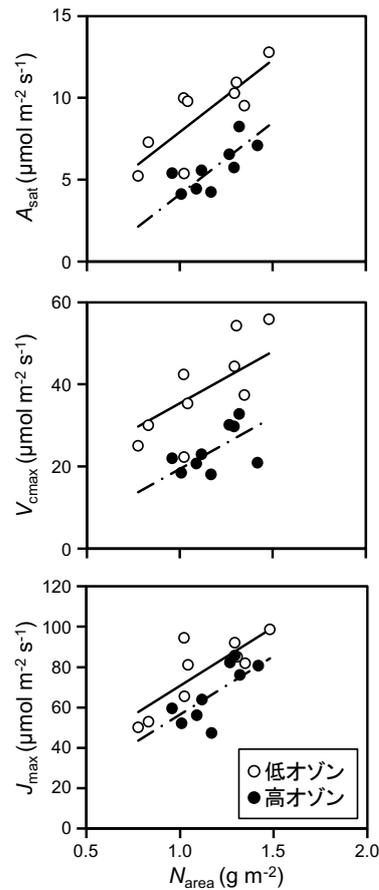


図5 ブナの葉の窒素含量と光合成特性の関係に与えるオゾンの影響

N_{area} : 葉面積あたりの窒素含量、 A_{sat} : 光飽和時の純光合成速度、 V_{cmax} : 最大カルボキシレーション速度、 J_{max} : 最大電子伝達速度。低オゾン: 浄化空気、高オゾン: 野外の2倍のオゾン濃度。Watanabe et al. (2022)¹⁶ より作図。

窒素は光合成に関与する酵素などの原料であるため、一般的に純光合成速度や葉緑体における生化学的 CO_2 固定能力と葉の窒素含量には正の相関が見られる。しかしながら、オゾンに暴露された葉においては、窒素が存在しているにもかかわらず光合成に活用されていない、という光合成窒素利用効率の低下が生じることがある (図5)¹⁶。この光合成窒素利用効率の低下は、葉緑体における生化学的 CO_2 固定能力の低下、そしてそれに伴う純光合成速度の低下の一因とされている。

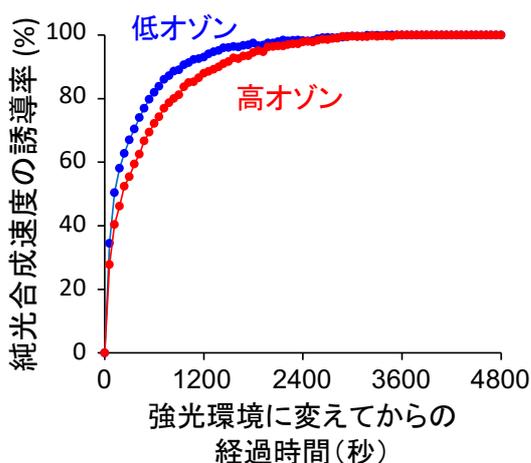


図6 プナ苗の光合成誘導に対するオゾンの影響

光合成有効放射束密度 (PPFD) が $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の弱光において純光合成速度が定常状態に達した後に、PPFD を $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の強光に変えて純光合成速度の推移を追跡した。弱光および強光の各光強度における定常状態の純光合成速度をそれぞれ 0% および 100% として、各時間における純光合成速度の誘導率を算出した。低オゾン: 浄化空気、高オゾン: 野外の 2 倍のオゾン濃度。Ariura et al. (2023)²⁴ より作図。

これまでに述べてきたように、オゾンによる純光合成速度の低下に関する研究では、葉緑体における生化学的 CO_2 固定能力の低下が主因とされる報告が多くみられる。しかしながら、約 60 年生のヨーロッパブナ成木に対するオゾン暴露実験においては、オゾンによる光合成速度の低下の要因は主に気孔閉鎖であったという報告もある¹⁷。こうした影響メカニズムの違いは、樹種や樹齢、生育環境の違いなどに由来するものと考えられているが、その詳細についてはまだ解明されていない状況である。

近年、葉の細胞間隙から葉緑体までの CO_2 の移動のしやすさである葉肉コンダクタンスに対するオゾンの影響についても研究が進行している。オゾン曝露によってブナやポプラの葉肉コンダクタンスの低下が報告されており¹⁸⁻²⁰、これらの研究では、葉肉コンダクタンスが葉緑体における生化学的 CO_2 固定能力よりもオゾンの悪影響

を受けやすい可能性も指摘されている。今後の研究によって、これらのメカニズムに関するさらなる理解が進むことが期待されている。

これまで述べてきたオゾンの光合成に対する影響は、定常的な光強度における葉の光合成に焦点を当てたものである。しかしながら、野外においては、樹木の葉に届く光の強度は、雲や林冠上部の葉による遮光などによって動的に変化する^{21,22}。このような動的な光強度の変化に対する光合成速度や気孔コンダクタンスの応答にも、オゾンは影響を及ぼすことが報告されている^{10,23}。図6はブナ苗において観察されたオゾンによる光合成誘導反応の遅延現象を示している²⁴。この実験では、純光合成速度の誘導率が 90% に達するまでの所要時間が、低オゾン (浄化空気) 環境では 885 秒、一方で高オゾン (野外濃度の 2 倍) 環境では 1234 秒であり、オゾンの存在によって所要時間が約 1.4 倍に延びた。従来、光合成生産のオゾンによる低下の影響は、定常状態の光合成速度の測定結果に基づいて評価されてきた。しかし、このようなオゾンによる光合成誘導反応の遅延を明らかにした研究から、実際の野外環境では、定常状態の光合成速度の測定結果に基づくオゾンの影響評価が過小評価になることが示唆される。

4. オゾンとその他の要因の複合影響

産業革命以降、オゾン濃度の上昇だけでなく、大気環境の変化が多岐にわたって引き起こされてきた。特に、大気中の CO_2 濃度の増加、大気からの窒素沈着の増加、そして気候変動による水分利用性の変化 (乾燥など) は、オゾン濃度の上昇と同様に、森林生態系への影響をもたらす大気環境要因として注目されている²⁵。「環境 A では植物がオゾンの影響を受けなくても、環境 B では悪影響が引き起こされる」といったように、植物のオゾン感受性は他の環境要因の影響を受けることがある。そこで、本節ではオゾンと高濃度 CO_2 、窒素沈着または乾燥ストレスとの複合影響について紹介する。

4.1 高濃度 CO₂

大気 CO₂ 濃度は増加の一途にあり、現在では 420 μmol mol⁻¹ に達している。一般的に、高濃度 CO₂ は植物の葉における気孔の閉鎖を引き起こすため、高濃度 CO₂ 環境下では気孔を介したオゾンの吸収が低下すると考えられている²⁶。また、高濃度 CO₂ 環境下では光合成の基質である CO₂ が豊富に供給されるため、より多くの炭水化物が生産され、それらがオゾンやオゾンに由来する活性酸素の消去や、オゾンによる組織の障害の修復に利用される可能性が指摘されている²⁷。このため、高濃度 CO₂ 環境下ではオゾンの悪影響が緩和されるという仮説が立てられている。実際に、いくつかの高濃度 CO₂ とオゾンの複合処理実験では、高濃度 CO₂ 環境下でオゾンによる成長や光合成の低下が緩和されることが示された^{28,29}。しかしながら、同様の高濃度 CO₂ 環境下における緩和作用が見られない実験も報告されており^{28,30}、高濃度 CO₂ 環境下で育成されたコナラとミズナラの成長がオゾンによって促進されたという報告も存在する³¹。この原因として、高濃度 CO₂ によって豊富に生産された炭水化物が、成長をより促進させるように分配された(根よりも葉の生産に分配された)可能性が指摘されている。このような「過剰な補償作用」は、ブナにおいても報告されている³²。

ここで紹介した実験的研究の結果は、「高濃度 CO₂ 環境下においてオゾンの悪影響が緩和される」という仮説を完全に支持するものではなかった。しかし、興味深いことに、高濃度 CO₂ 環境下でオゾンの障害が緩和された場合、葉では気孔閉鎖が起こっていた。逆に、緩和が認められなかった場合、気孔閉鎖も認められなかった。このことから、気孔の閉鎖による葉内へのオゾン吸収量の減少が、高濃度 CO₂ によるオゾン障害の緩和の主要なメカニズムのひとつである可能性が高いといえる。しかし、高濃度 CO₂ 環境下におけるオゾンへの「過剰な補償作用」を気孔閉鎖だけで説明することは困難である。今後は、オゾンと CO₂ の複合暴露環境下における樹体内の炭水化物の利用に関する詳細な研究が求められる。なお、先述の光合成誘導反応に対するオゾンの影響を調

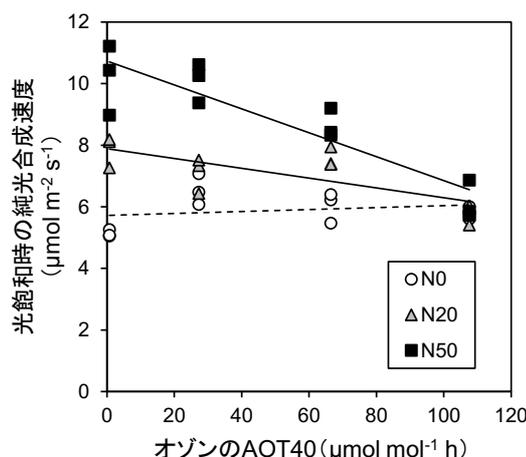


図7 異なる土壌窒素条件で育成したブナ苗の純光合成速度に対するオゾンの影響

N0区、N20区およびN50区の土壌への窒素添加量は、それぞれ0、20および50 kg ha⁻¹ year⁻¹である。N0においては有意な回帰直線が得られなかったため破線で示している。横軸は40 nmol mol⁻¹を超えた大気オゾン濃度(たとえば60 nmol mol⁻¹であれば60-40=20 nmol mol⁻¹)を1時間ごとに積算した値である(AOT40: accumulate over threshold of 40 nmol mol⁻¹、積算期間は4~9月の日照時)。Yamaguchi et al. (2007)³⁷のデータを再解析。

査した研究では、定常的な光強度で測定された光合成に対するオゾンの影響は高濃度 CO₂ によって緩和された一方で、光合成誘導反応に対するオゾンの影響は緩和されなかった²⁴。

4.2 窒素沈着

窒素は植物の成長において最も重要な元素のひとつであり、その土壌中での利用性は森林の生産性を決定する重要な要因である^{33,34}。化石燃料の使用量の増加やハーバーボッシュ法による工業的な大気中窒素固定の増加などにより大気へ放出される窒素化合物が増加している³⁵。そしてその結果として、大気から森林への窒素沈着量が増加し続けている。窒素は、植物の代謝を触媒する酵素の原料である。そのため、窒素沈着量の増加に伴い、オゾンに対する防御反応に関わる代謝の変化が起こり、樹木のオゾン感受性が変化する可能性がある³⁶。

日本の代表的な森林構成樹種であるコナラ、ブナ、スダジイ、カラマツ、アカマツおよびスギに対するオゾンと土壌への窒素添加実験に関する研究を紹介する³⁷⁻⁴⁰。この実験では、4段階のガス処理（浄化空気、外気オゾン濃度の1.0、1.5および2.0倍）と3段階の硝酸アンモニウム溶液による土壌への窒素添加（0、20および50 kg ha⁻¹年⁻¹）を組み合わせた実験処理区において各樹種の苗木を2成長期に渡って育成した。その結果、ブナの光合成や成長のオゾンによる低下は、土壌への窒素添加量の増加に伴って顕著になる傾向が見られた（図7）。つまり、窒素添加量が増えるほどブナのオゾン感受性も高くなった。一方、カラマツにおいては、最も窒素添加量が少ない処理区において、オゾン感受性が高くなった。なお、コナラ、スダジイ、アカマツおよびスギにおいては、窒素添加に伴うオゾン感受性の変化は認められなかった。以上の結果から、窒素添加に伴うオゾン感受性の変化には樹種間差異があることが明らかになった。

ブナに対するオゾン、高濃度 CO₂ および土壌窒素添加の3つの要因を組み合わせた複合処理実験も行われており¹⁶、高窒素条件では高濃度 CO₂ によって V_{cmax} に対するオゾンの悪影響が緩和されたが、低窒素条件ではそのような高濃度 CO₂ による緩和作用がみられないといった、複雑な複合影響も報告されている。

4.3 乾燥ストレス

一般的に、土壌が乾燥した条件では植物は葉からの水分損失を防ぐために気孔を閉じる。オゾンは葉の気孔から葉内に拡散するため、気孔閉鎖が起こると葉へのオゾン吸収量が低下する。これにより、乾燥条件ではオゾンによる障害が緩和されると考えられる。実際に、オゾンと土壌乾燥ストレスの複合処理実験において、オゾンによる光合成や成長低下が乾燥ストレス条件で緩和されたという報告がある⁴¹⁻⁴²。これに対して、乾燥ストレスが樹木のオゾン障害を緩和しないという事例も報告されている⁴³⁻⁴⁴。樹木に対するオゾンと乾燥ストレスの複合影響が異なる原因のひとつとして、先述の気孔の鈍化現象が指摘されている

^{10,45}。オゾンによって気孔の調整機構が損傷し、気孔が閉じにくくなった場合、乾燥ストレス条件でも気孔閉鎖が引き起こされず、オゾン障害の緩和は起こらないと考えられる。しかしながら、その生理学的な詳細については解明されていない。

5. 葉群レベルの光合成応答

樹木群落レベルの光合成に対するオゾンの影響に関する研究も行われている。ポット植えの苗木とは異なり、樹冠が発達した樹木の群落では樹冠上部と下部の明るさに大きな差異があり、それぞれの葉はその光の強度に順化した特性を示すことが知られている⁴⁶。樹冠が発達したブナ幼木を対象にした研究では、樹冠上部の葉は樹冠下部の葉よりもオゾンによって光合成速度が低下しやすいたことが明らかになった^{47,48}。一方、同じ場所に生育するミズナラにおいては、オゾンによる光合成速度の低下程度に樹冠位置の影響は認められなかった⁴⁸。海外の事例では、樹冠下部の葉が高いオゾン感受性を示したという報告もある⁴⁹。Kinose et al.⁵⁰はブナの苗木を用いたオゾン暴露実験から、樹冠上部の葉は吸収したオゾンあたりの光合成能力の低下率は小さいものの、樹冠下部の葉よりも多くのオゾンを吸収するため、より顕著な光合成速度の低下が生じたことを報告している。樹冠上部と下部の葉のオゾン感受性の関係に関する樹種間差異についても、葉のオゾン吸収とそれに伴う光合成活性の低下の量的な関係の解析を通じて明らかになる可能性がある。

葉のオゾン感受性の樹冠位置による違いをモデルに組み込み、群落全体の光合成生産に対するオゾンの影響を推定する試みも行われている。Watanabe et al.⁴⁷は、先述のオゾン暴露実験において、ブナ幼木の成長期における樹冠の炭素収支を評価した。樹冠内の様々な光条件における葉の純光合成速度と暗呼吸速度を求め、これらを葉群光合成モデルによって樹冠レベルにスケールアップすることで、樹冠の光合成による炭素獲得量（PCG: Photosynthetic Carbon Gain）と呼吸による炭素損失量（RCL: Respiratory Carbon Loss）を計算した（図8）。オゾン曝露（日照時 60 nmol mol⁻¹）によって、1成長期間における樹冠全体の純炭

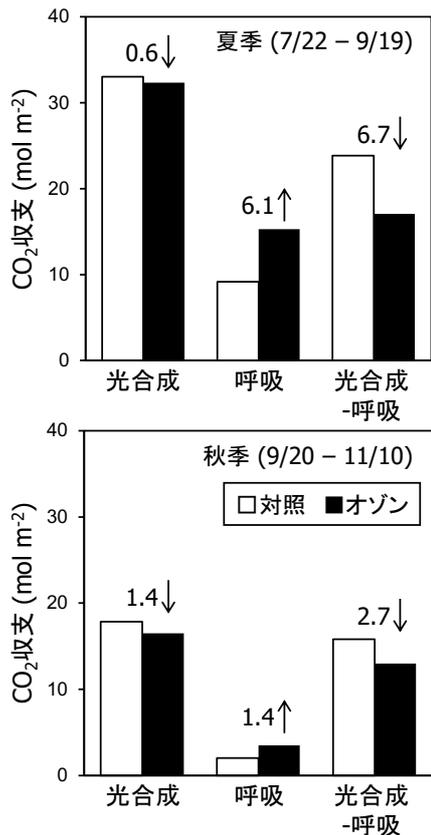


図8 プナの葉群 CO₂ 収支に対するオゾンの影響

単位土地面積あたりの光合成による炭素獲得量、呼吸による炭素損失量およびそれらの差（純炭素獲得量）を示している。棒グラフの数字と矢印はオゾンによる変化量を示している。対照：野外濃度、オゾン：日照時 60 nmol mol⁻¹。Watanabe et al. (2014)⁴⁷ より作図。

素獲得量（Net Carbon Gain、NCG = PCG - RCL）は 12.4% 低下した。オゾンによる夏季の NCG 低下の主要因は RCL の増加であった。しかし、オゾンによる秋季の PCG 低下と RCL 上昇の NCG に対する寄与は、ほぼ同等であった。このことから、オゾンが NCG に及ぼす影響において、PCG と RCL の寄与は季節によって異なることが明らかになった。実際の森林における野外観測を通じてオゾン影響を評価する試みも行われている。ブナ林とコナラ林に設置されたタワーを利用したフラックス観測（微気象学的手法により大気と植生の物質交換を観測）のデータを用いて、森林全体のオゾン吸収速度と CO₂ 吸収速度の解析が行

われた⁵¹。その結果、オゾンの吸収量が大きいブナ林では、オゾンを多く吸収した年の秋に葉の CO₂ 吸収速度の低下が早まることが示された。樹木の幹の道管における水の流れ（樹液流）の計測から森林全体の蒸散や気孔コンダクタンス（林冠コンダクタンス）を推定し、森林のオゾン吸収速度を評価する方法も研究されている⁵²⁻⁵⁴。森林の樹木の光合成に対するオゾンの影響をより詳しく明らかにするためには、オゾン暴露実験と、これらの森林における野外観測を組み合わせることが重要である。

6. おわりに

本稿では、樹木に対するオゾンの影響について、個葉レベルから森林レベルの範囲で概説した。これまでの実験的研究から、現在のオゾン濃度が樹木の成長に影響を及ぼしている可能性は高いと考えられる。しかしながら、その影響の定量的な評価にはいまだ多くの知見が必要である。現在および近い将来にわたる樹木や森林の健全性に対するオゾンの影響とその作用メカニズムを詳しく解明し、それに基づいた対策を立てることは、持続可能な社会の実現に向けて非常に重要である。このためには、様々な分野の専門家が協力しながら、実験的研究、野外観測、モデルシミュレーションなどを通じて、この問題に取り組むことが必要である。本稿がそのような取り組みを考えるきっかけになれば幸いである。

謝辞

本稿は、第 13 回日本光合成学会年会時のシンポジウム「樹木の光合成」における講演をもとに、内容をまとめました。執筆の機会を頂きましたシンポジウムオーガナイザーの野口 航先生（東京薬科大学）と彦坂幸毅先生（東北大学）ならびに本誌編集員の皆さまに厚く御礼申し上げます。本稿で紹介した成果はすべて共同研究として得られたものです。多くの共同研究者の皆さまに感謝申し上げます。紹介した研究成果は文部科学省科研費補助金（26292075、15K16136、18H03410、22H03730）、科学技術振興機構戦略的国際共同研究プログラム（JPMJSC16HB）および環境省環境

研究総合推進費 (C-7[H15-17]、B-1105) の支援によって行われました。

Received Aug 18, 2023; Accepted Aug 31, 2023; Published Oct 31, 2023

参考文献

1. 渡辺 誠, 小池孝良, 久米 篤. 大気汚染. 木本植物の生理生態 (小池孝良, 北尾光俊, 市栄智明, 渡辺 誠 編) 195-204 (共立出版, 2020).
2. De Marco, A. et al. Strategic roadmap to assess forest vulnerability under air pollution and climate change. *Glob. Chang. Biol.* **28**, 5062-5085 (2022).
3. Watanabe, M. et al. Impacts of ozone on ecophysiology of forest tree species. In *Tropospheric ozone: a hazard for vegetation and human health* (eds Agrawal, S.B., Agrawal, M. & Singh, A.) 277-306(Cambridge Scholars Publishing, 2021).
4. Mills, G. et al. Mapping critical levels for vegetation. revision undertaken in summer 2010 to include new flux-based critical levels and response functions for ozone, In *Manual on methodologies and criteria for modelling and mapping critical loads and levels and air pollution effects, risks and trends*. (German Federal Environment Agency, 2010).
5. Ball, J. T., Woodrow, I. E. & Berry, J. A. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In *Progress in Photosynthesis Research* (ed Biggens, J.) 221-224 (Springer, 1987).
6. Jarvis, P. G. Interpretation of variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in field. *Philos. Trans. R. Soc., Lond. B* **273**, 593-610 (1976).
7. Watanabe, M. et al. Photosynthetic traits of Siebold's beech and oak saplings grown under free air ozone exposure in northern Japan. *Environ. Pollut.* **174**, 50-56 (2013).
8. 彦坂幸毅. 個葉の光合成速度が決まるしくみと測定原理. *低温科学* **67**, 67-71 (2009)
9. Paoletti, E., Grulke, N.E. Ozone exposure and stomatal sluggishness in different plant physiognomic classes. *Environ. Pollut.* **158**, 2664-2671 (2010).
10. Hoshika, Y., Watanabe, M., Inada, N. & Koike, T. Ozone-induced stomatal sluggishness develops progressively in Siebold's beech (*Fagus crenata*). *Environ. Pollut.* **166**, 152-156 (2012).
11. Wilkinson, S. & Davies, W. Drought, ozone, ABA and ethylene: new insights from cell to plant community. *Plant Cell Environ.* **33**, 510-525 (2010).
12. Hoshika, Y. et al. Ozone-induced impairment of night-time stomatal closure in O₃-sensitive poplar clone is affected by nitrogen but not by phosphorus enrichment. *Sci. Total Environ.* **692**, 713-722 (2019).
13. Omasa, K. Study on changes in stomata and their surrounding cell using a non-destructive light microscope system: responses to air pollutants. *J Agric. Meteorol.* **45**, 251-257 (1990).
14. Mills, G., Hayes, F., Wilkinson, S. & Davies, W.J. Chronic exposure to increasing background ozone impairs stomatal functioning in grassland species. *Glob. Chang. Biol.* **15**, 1522-1533 (2009).
15. Dumont, J. et al. Distinct responses to ozone of abaxial and adaxial stomata in three Euramerican poplar genotypes". *Plant Cell Environ.* **37**, 2064-2076 (2014).
16. Watanabe, M. et al. Growth and photosynthetic responses to ozone of Siebold's beech seedlings grown under elevated CO₂ and soil nitrogen supply. *Environ. Pollut.* **304**, 119233 (2022).
17. Kitao, M. et al. Effects of chronic elevated ozone exposure on gas exchange responses of adult beech trees (*Fagus sylvatica*) as related to the within-canopy light gradient. *Environ. Pollut.* **157**, 537-544 (2009).
18. Watanabe, M. et al. Mesophyll conductance to CO₂ in leaves of Siebold's beech (*Fagus crenata*) seedlings under elevated ozone. *J. Plant Res.* **131**, 907-914 (2018).
19. Xu, Y., Feng, Z., Shang, B., Dai, L., Uddling, J. & Tarvainen, L. Mesophyll conductance limitation of photosynthesis in poplar under elevated ozone. *Sci. Total Environ.* **657**, 136-145 (2019).
20. Xu, Y., Feng, Z., Peng, J. & Uddling, J. Variations in leaf anatomical characteristics

- drive the decrease of mesophyll conductance in poplar under elevated ozone. *Glob. Chang. Biol.* **29**, 2804-2823 (2023).
21. Timm H. C., Stegemann J. & Küppers M. Photosynthetic induction strongly affects the light compensation point of net photosynthesis and coincidentally the apparent quantum yield. *Trees* **16**, 47-62 (2002).
 22. Lawson T., Kramer D. M. & Raines C. A. Improving yield by exploiting mechanisms underlying natural variation of photosynthesis. *Curr. Opin. Biotechnol.* **23**, 215-220 (2012).
 23. Paoletti, E., Grulke, N.E. & Matyssek, R. Ozone amplifies water loss from mature trees in the short term but decreases it in the long term. *Forests* **11**, 46 (2019).
 24. Ariura, et al. Effects of elevated ozone and carbon dioxide on the dynamic photosynthesis of *Fagus crenata* seedlings under variable light conditions. *Sci. Total Environ.* **891**, 164398 (2023).
 25. Paoletti, E. et al. Advances of air pollution science: from forest decline to multiple-stress effects on forest ecosystem services. *Environ. Pollut.* **158**, 1986-1989 (2010).
 26. Ainsworth, E. A. & Rogers, A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. *Plant Cell Environ.* **30**, 258-270 (2007).
 27. Riikonen, J. et al. Silver birch and climate change: variable growth and carbon allocation responses to elevated concentrations of carbon dioxide and ozone. *Tree Physiol.* **24**, 1227-1237 (2004).
 28. Matsumura, H. et al. Impacts of elevated O₃ and/or CO₂ on growth of *Betula platyphylla*, *Betula ermanii*, *Fagus crenata*, *Pinus densiflora* and *Cryptomeria japonica* seedlings. *J. Agric. Meteorol.* **60**, 1121-1124 (2005).
 29. Koike, T. et al. Growth and photosynthetic responses of cuttings of a hybrid larch (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) to elevated ozone and/or carbon dioxide. *Asian J. Atmos. Environ.* **6**, 104-110 (2012).
 30. Wang, X. et al. Ectomycorrhizal colonization and growth of the hybrid larch F₁ under elevated O₃ and CO₂. *Environ. Pollut.* **197**, 116-126 (2015).
 31. Kitao, M. et al. Growth overcompensation against O₃ exposure in two Japanese oak species, *Quercus mongolica* var. *crispula* and *Quercus serrata*, grown under elevated CO₂. *Environ. Pollut.* **206**, 133-141 (2015).
 32. Watanabe, M. et al. Growth and photosynthetic response of *Fagus crenata* seedlings to ozone and/or elevated carbon dioxide. *Landsc. Ecol. Eng.* **6**, 181-190 (2010).
 33. Magnani, F. et al. The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature* **447**, 848-852 (2007).
 34. Etzold et al. Nitrogen deposition is the most important environmental driver of growth of pure, even-aged and managed European forests. *For. Ecol. Manag.* **458**, 117762 (2020).
 35. Galloway, J.N., Leach, A.M., Bleeker, A. & Erisman, J.W. A chronology of human understanding of the nitrogen cycle. *Philos. Trans. R. Soc. B* **368**, 20130120 (2013).
 36. Dizengremel, P., Jolivet, Y., Tuzet, A., Ranieri, A. & Le Thiec, D. Integrative leaf-level phytotoxic ozone dose assessment for forest risk modeling. In *Climate change, air pollution and global challenges: understanding and perspectives from forest research* (eds Matyssek, R. et al.) 267-288 (Elsevier, 2013).
 37. Yamaguchi, M. et al. Growth and photosynthetic responses of *Fagus crenata* seedlings to O₃ under different nitrogen loads. *Trees* **21**, 707-718 (2007).
 38. Watanabe, M. et al. Effects of ozone and/or nitrogen load on the growth of *Larix kaempferi*, *Pinus densiflora* and *Cryptomeria japonica* seedlings. *J. Jpn. Soc. Atmos. Environ.* **41**, 320-334 (2006).
 39. Watanabe, M., Yamaguchi, M., Matsumura, H., Kohno, Y. & Izuta, T. Effects of ozone on growth and photosynthesis of *Castanopsis sieboldii* seedlings grown under different nitrogen loads. *J. Agric. Meteorol.* **64**, 143-155 (2008).
 40. Watanabe, M. et al. Influences of nitrogen load on the growth and photosynthetic responses of *Quercus serrata* seedlings to O₃. *Trees* **21**, 421-432 (2007).
 41. Gao, F., Calatayud, V., Paoletti, E., Hoshika, Y. & Feng, Z. Water stress mitigates the negative effects of ozone on photosynthesis and biomass

- in poplar plants. *Environ. Pollut.* **230**, 268-279 (2017).
42. Hoshika, Y., Moura, B. & Paoletti, E. Ozone risk assessment in three oak species as affected by soil water availability. *Environ. Sci. Pollut. Res.* **25**, 8125-8136 (2018).
 43. Yonekura, T. et al. The influences of ozone and soil water stress, singly and in combination, on leaf gas exchange rates, leaf ultrastructural characteristics and annual ring width of *Fagus crenata* seedlings. *J. Jpn. Soc. Atmos. Environ.* **36**, 333-351 (2001).
 44. Alonso, R. et al. Drought stress does not protect *Quercus ilex* L. from ozone effects: results from a comparative study of two subspecies differing in ozone sensitivity. *Plant Biol.* **16**, 375-384 (2014).
 45. Matyssek, R. & Sandermann, H. Impact of ozone on trees: an ecophysiological perspective. *Prog. Bot.* **64**, 349-404 (2003).
 46. Niinemets, U. Within-canopy variations in functional leaf traits: structural, chemical and ecological controls and diversity of responses. In *Canopy Photosynthesis: From Basics to Applications* (eds. Hikosaka, K., Niinemets, Ü., & Anten, N.P.R.) 101-141 (Springer, 2016).
 47. Watanabe, M., Hoshika, Y., Inada, N. & Koike, T. Canopy carbon budget of Siebold's beech (*Fagus crenata*) sapling under free air ozone exposure. *Environ. Pollut.* **184**, 682-689 (2014).
 48. Watanabe, M., Hoshika, Y., Inada, N. & Koike, T. Photosynthetic activity in relation to a gradient of leaf nitrogen content within a canopy of Siebold's beech and Japanese oak saplings under elevated ozone. *Sci. Total Environ.* **636**, 1455-1462 (2018).
 49. Tjoelker, M.G., Volin, J.C., Oleksyn, J. & Reich, P.B. Interaction of ozone pollution and light effects on photosynthesis in a forest canopy experiment. *Plant Cell Environ.* **18**, 895-905 (1995).
 50. Kinose, Y. et al. Photosynthetic responses to ozone of upper and lower canopy leaves of *Fagus crenata* Blume seedlings grown under different soil nutrient conditions. *Environ. Pollut.* **223**, 213-222 (2017)
 51. Kitao, M. et al. Increased phytotoxic O₃ dose accelerates autumn senescence in an O₃-sensitive beech forest even under the present-level O₃. *Sci. Rep.* **6**, 32549 (2016).
 52. Nunn, A.J., Cieslik, S., Metzger, U., Wieser, G. & Matyssek, R. Combining sap flow and eddy covariance approaches to derive stomatal and non-stomatal O₃ fluxes in a forest stand. *Environ. Pollut.* **158**, 2014-2022 (2010).
 53. Chen, X. et al. The sap flow-based assessment of atmospheric trace gas uptake by three forest types in subtropical China on different timescales. *Environ. Sci. Pollut. Res.* **25**, 28431-28444 (2018).
 54. Tanaka, R. et al. Stomatal ozone uptake of a *Quercus serrata* stand based on sap flow measurements with calibrated thermal dissipation sensors. *Sci. Total Environ.* **888**, 164005 (2023)

Photosynthetic responses of trees to tropospheric ozone

Makoto Watanabe

Department of Environmental and Natural Resource Sciences,
Tokyo University of Agriculture and Technology

解説

都市における環境ストレスに対する樹木の光合成応答[‡]

¹ 京都工芸繊維大学 応用生物学系

² 現在の所属 : Institute for Botany Technische Universität Dresden

³ 九州大学 農学研究院

半場 祐子^{1,*}、松本 真由¹、清水 啓史¹、山岸 彩¹、木下 智光¹、Luisa Kumpsh^{1,2}
久米 篤³

道路沿いや都市公園などに植栽されている都市樹木は、緑陰による温度上昇の防止や大気汚染物質の捕捉などにより、都市環境を改善する重要な役割を担っている。都市樹木の成長は葉の光合成によって支えられているが、都市樹木の選定にあたって、光合成能力はほとんど考慮されていない。都市樹木の機能を今後適切に維持し、その能力を最大限に発揮するためには、大気汚染、高温、高温に伴う土壌の乾燥など、都市環境の多くのストレスに対する光合成の応答評価が必須である。本稿では、都市の環境ストレスとして大気汚染と土壌乾燥をとりあげ、これらのストレスに対する樹木の光合成応答について解説する。

1. 都市樹木の環境ストレス応答を評価する意義

地球温暖化に加え、都市化に伴うヒートアイランドの影響により、近年の都市は著しく高温化している(図1)。特に夏季の高温は、大気汚染とともに都市環境の悪化や健康被害をもたらし、世界的にも大きな課題となっている。それに対し、街路樹や都市公園に植栽されている樹木(都市樹木)は、緑陰による温度上昇の防止や大気汚染物質の捕捉などにより、都市環境を改善する役割を担っている¹⁻³。特に夏季の温度上昇を抑制する効果は非常に大きく、緑陰や蒸散による冷却効果により、アスファルトの路面温度の低下は樹木のLAI (leaf area index) あたり6°Cに達する場合があるとの報告がある⁴。

都市樹木の蒸散や成長は、葉の光合成によって支えられている。しかし、国内外を問わず、都市

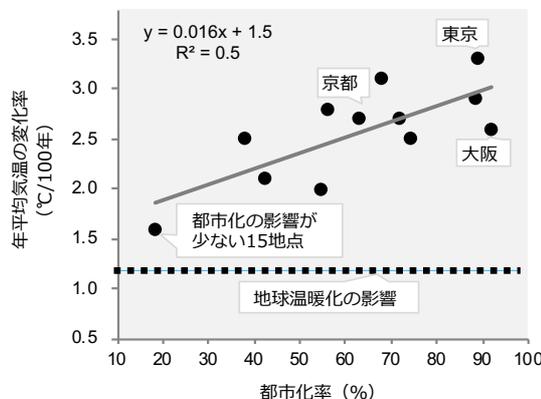


図1 日本における都市化率と1927~2021年の年平均気温変化率との関係

都市化率：総人口に対する人口集中地区の人口の割合。人口集中地区：人口密度4000人/km²以上の調査区が市町村内で隣接し、全体として人口5000人以上の規模で構成される地域。気象庁のデータ https://www.data.jma.go.jp/cpdinfo/himr/himr_1-1-1.html から作図。

樹木の選定には植栽経験や樹形・花の美しさ、管理の容易さが優先され、光合成能力はほとんど考慮されていない⁵。都市の環境は、大気汚染、高

[‡] 解説特集「樹木の光合成」

*連絡先 E-mail: hanba@kit.ac.jp

温、土壌の乾燥など、植物にとって多くのストレスがある⁶⁻⁸。葉の光合成は、これらの環境ストレスに対して敏感に応答し、かつその応答性は樹木種間での差異が極めて大きい。したがって、都市樹木の機能を今後適切に維持し、その能力を最大限に発揮するためには、環境ストレスに対する光合成の応答評価が必須である。

本稿では、都市の環境ストレスとして大気汚染と土壌乾燥をとりあげ、これらのストレスに対する樹木の光合成応答について、私たちのグループの最近の論文^{5,9,10}を中心に紹介する。

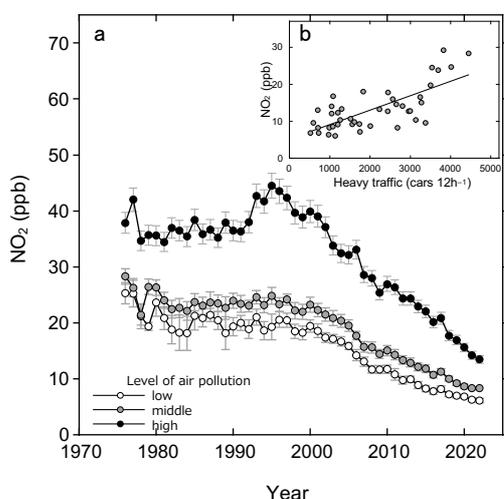


図2 NO₂濃度の変化

(a)京都市の大気観測局で測定されたNO₂濃度の経年変化。14の観測局をNO₂レベル高・中・低に3分類し、平均値を示してある。(b)大型車交通量とNO₂濃度との関係。NO₂データ：環境省データベース、交通量：交通センサス2005、2010、2021年。図ではオゾン濃度という表記を使用している。国立環境研究所環境数値データベースより作成。

2-1. 都市樹木の大气汚染ストレス応答

大気汚染の問題は、「産業型」と「都市・生活型」とに大別できる。2000年代以降は、アジア地域で中国やインドなどの著しい経済成長に伴って「産業型」の大気汚染が劇的に悪化し、越境汚染として周辺の国々にも大きな影響を及ぼすようになってきている¹¹。一方、現在の日本国内で影響が大きいのは、「都市・生活型」大気汚染である。「都市・生活型」大気汚染とは、都市部への人口集中により自動車などから排出

される汚染物質によって大気が汚染されることであり、代表的な汚染物質は窒素酸化物（NOおよびNO₂）である（図2b）。

日本の都市においては、窒素酸化物の主な排出源であるトラックの環境性能が大幅に向上したことなどから¹²、1990年代なかば以降は、大気中の窒素酸化物の量は着実に減少している

（図2a）。京都府では二酸化窒素（NO₂）に関して環境基準が設けられており、2022時点で、すべての大気観測局でこの環境基準を満たしている¹³。しかし、交通量が非常に多い幹線道路沿いなどでは、2022年時点でもNO₂のレベルは郊外の3倍以上と高い値であり（図2a）、大気汚染は過去の問題とはいえない。

2-2. 大気汚染物質に対する都市樹木の光合成応答

NO₂などの大気汚染に対する都市樹木の光合成応答に関してはこれまでに、樹木の光合成と交通量との関係を都市部の調査地で調べた野外調査と、NO₂の濃度を増加させて樹木の栽培を行った屋内実験とが行われているが、いずれも一致した結果が得られていない。野外調査では、交通量が多い調査地における樹木の葉の光合成速度は、クロガネモチやイチヨウなどで増加したのに対して^{9,14}、アメリカスズカケノキやヒラドツツジなどでは逆に減少した^{9,15}。NO₂の濃度を増加させて栽培実験を行った場合、マグワでは光合成速度が増加したのに対して¹⁶、ハイブリッドポプラ(*Populus alba* × *P. berolinensis*)では光合成速度は減少した¹⁷。これらの結果から、NO₂に対する光合成応答には、樹木の種間で顕著な差があることが考えられる。

大気汚染物質に対する光合成応答には、気孔要因と、非気孔要因とが関与していると考えられる¹⁸。気孔応答が大気汚染物質に対する光合成応答の鍵となることは既に知られていた¹⁹。近年、大気汚染物質の1つであるオゾン（O₃）に対する樹木の光合成応答の研究が活発に行われており、O₃に対する光合成応答には、気孔よりもむしろ非気孔要因の方が重要であるとの報告がなされている^{20,21}。大気汚染物質に対する

光合成応答が樹木の種間で大きく異なる要因として、非気孔要因が重要である可能性がある。

2-3. 京都市内における自動車交通量と都市樹木の光合成応答

私たちは、2007年と2013～2019年にかけて京都市中心部の19ヶ所の調査地で街路樹のサンプリングを行い、葉の光合成機能と自動車交通量との関係を調査した⁵ (図3)。調査対象樹木としては、街路樹として日本国内でよく利用されている樹種である高木のイチョウとソメイヨシノ、中低木のシャリンバイとヒラドツツジを選んだ²²。大気汚染物質の濃度および自動車交通量については、環境省

(http://www.nies.go.jp/igreen/td_down.html) と国土交通省 (<https://www.mlit.go.jp/road/census/h17,h22-1,h27>) から提供されているデータベースを利用し、調査地を交通量および大気汚染レベルによって高・中・低に3分類した。

年度によって気温や降水量などの気象条件は大きく変化し、光合成速度に影響を与える。異なる年度のデータをプールして扱うことができるようにするために、街路樹の葉の光合成制限率を計算した。ここで光合成制限率とは、測定年における最大光合成速度 (A_{max}) の最大値を100% (リファレンス) としたとき、それぞれの A_{max} の測定値が最大値より何%低いかを表している²³。光合成制限率については樹木種による違いが顕著であり、ヒラドツツジ、シャリンバイ、ソメイヨシノの3樹種では大気汚染レベルが高い調査地において光合成制限率が大きくなったのに対して、イチョウでは逆に、大気汚染レベルが高い調査地で光合成制限率が小さくなった (図4)。一方、この光合成制限率に対する気孔制限と非気孔制限の寄与を算出したところ、ヒラドツツジ、シャリンバイ、ソメイヨシノの3樹種については、大気汚染レベルが高い調査地において、非気孔制限率の方がより高い値であった。このことは、大気汚染レベルが高い調査地で光合成速度が低下する要因として、気孔制限よりも非気孔制限の方が、はるかに

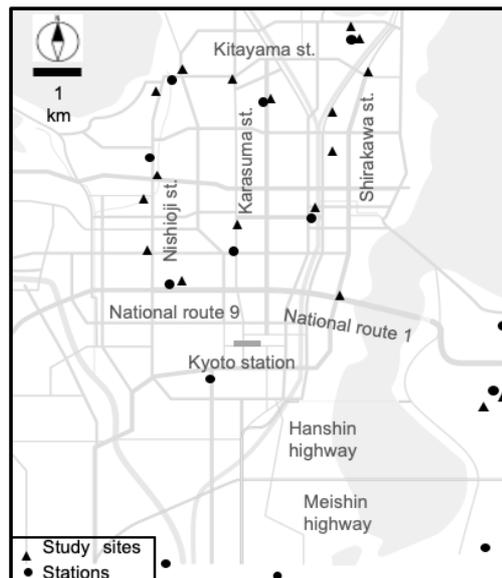


図3 都市中心部における街路樹の光合成機能を調べた調査地と大気観測局
Matsumoto et al. 2022 を改変。

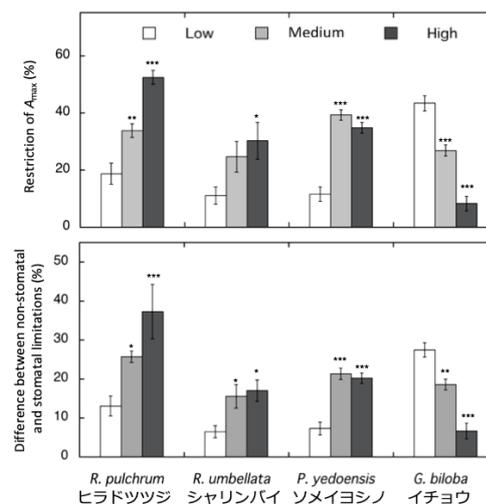


図4 京都市内における大気汚染レベル高・中・低の調査地での街路樹の光合成機能とその制限率
Matsumoto et al. 2022 を引用。

に重要であることを示しており、先行研究²¹を支持するものであった。

ヒラドツツジについて大気中の NO_2 濃度と光合成制限率との関係を分析したところ、 NO_2 濃度が高いほど光合成制限率は高くなった (図5)。すなわち、交通量、 NO_2 濃度、光合成制限率の3者には強い正の相関があることが明らかとなった。この3者の関係を利用すれば、京都市内で交

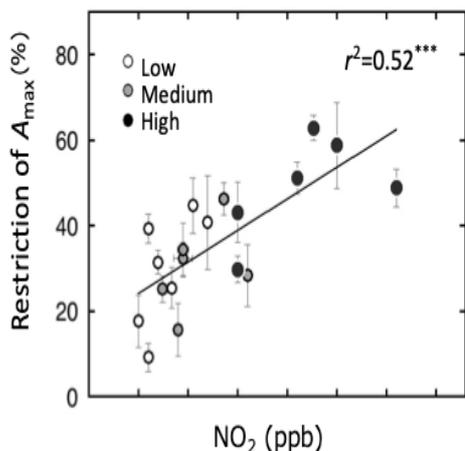


図5 京都市における大気中 NO₂ 濃度と街路樹の光合成制限率との関係

Matsumoto et al. 2022 を引用。

通量が観測されている地点における光合成制限率を推定することができる。京都市内を 1km² 区画に分割し ($n=122$)、2015 年度交通センサスから各区画の交通量の推定を行い、光合成制限率をマップ化したのが図6である。ヒラドツツジの光合成制限率は京都市内においておよそ3倍の差があることが確認でき、京都駅周辺の交通量が多い地域では、ヒラドツツジの光合成速度が小さくなっていることが分かる。

2-4. 京都市内における光合成応答の種間差には葉の内部構造が関与している

調査を行った4種の樹種の中で、大気汚染物質レベルに対して、イチヨウが他の3種とは異なる光合成応答を示した理由として、イチヨウの葉の内部構造の特性が挙げられる⁹。イチヨウは、京都市中心部の大気汚染物質濃度が高い地点で葉肉組織が厚くなっており (図7)、その結果として、葉面積あたりの葉緑体数が多く、葉緑体表面積も大きい。このことは葉肉コンダクタンスを増加させることにつながり、結果として光合成速度を増加させると考えられる。また、葉面積あたりの葉緑体数が多いことにより、葉緑体あたりの NO₂ フラックスが減少し、NO₂ による影響が緩和されると考えられる。さらに、葉肉が厚いことにより、気孔から葉肉組織までの NO₂ の拡散距離が長くなるため、NO₂ による影響が小さくなると考えられる。なお、大気汚染物質に対する葉の形

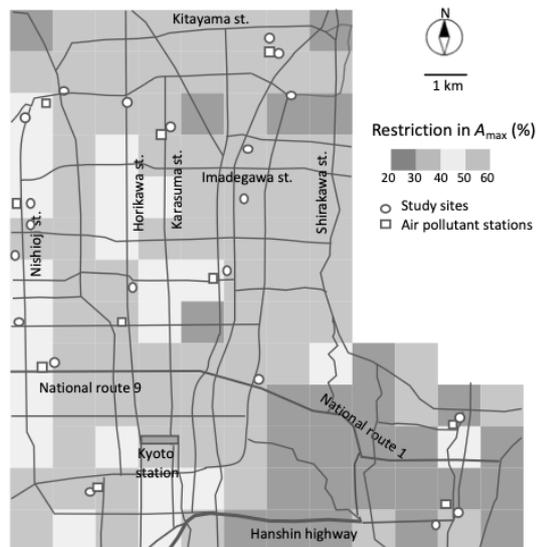


図6 京都市中心部におけるヒラドツツジの光合成制限率マッピング

Matsumoto et al. 2022 を引用。

態応答には種による違いがあり、葉肉を厚くする種 (モミジバスズカケノキ) がある一方²⁴、逆に薄くする (ニセアカシア)²⁵、あるいは葉肉厚さが変化しない種もある (シラカバ)²⁶。葉の形態応答の種間差が、大気汚染物質に対する耐性、ひいては都市環境に対する適性に関与している可能性がある。

さらに、気孔からの大気汚染物質の取り込みを減らすという点でも、イチヨウの葉は複数の有利な特性を持っている。まず、気孔密度が非常に小さく、ヒラドツツジの 1/3 から 1/5 程度である。

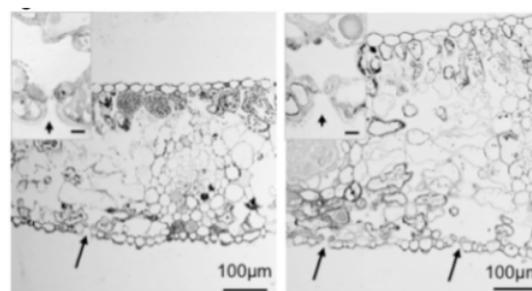


図7 京都市内の大気汚染物質濃度が低い調査地 (左) と高い調査地 (右) におけるイチヨウの葉の内部構造

Kiyomizu et al. 2019 を引用。

また、気孔が表皮から陥没しているため (図7)、境界層抵抗が高くなり、大気汚染物質の取り込みを減少させていると考えられる

一方、ヒラドツツジ、ソメイヨシノおよびシャリンバイについては、大気汚染物質濃度が高い地点で顕著な光合成低下がみられた。ソメイヨシノおよびシャリンバイについては単年度のデータしか得られていないため、まだ確たる結論を出すことはできない。一方、ヒラドツツジについては、単年度および複数年度をプールしたデータ⁵、および我々の先行研究⁹から、大気汚染物質濃度が高い地点で光合成速度がかなり低下するのはほぼ間違いないと思われる。この光合成速度低下の理由として、イチョウと異なって、大気汚染物質濃度が高い地点で葉肉が厚くなるという応答を欠いていること、また気孔密度が高く、大気汚染物質が取り込まれやすいことなどがあると考えられる⁹。

なお、今回解説した京都市内における街路樹の光合成応答は、野外の植栽現場において得られたデータであるため、解釈には注意が必要である。まず、窒素酸化物である NO と NO₂ の濃度には高い相関があり、常に両者が存在した状態にある。さらに、自動車の排気ガスによる大気汚染は、粒子状物質 (PM) や多環芳香族炭化水素 (PAHs) など、多種類の汚染物質による複合汚染であるため、NO₂ 濃度はそれらの代表値としてとらえる必要がある。また、大気汚染物質濃度だけでなく、土壌水分量などの環境因子の変動²⁷ も考慮する

必要がある。さらに、NO₂ が光合成機能に影響を与える機構についても、未だ理解が不十分な点がある。NO₂ が孔辺細胞付近の葉肉組織にある葉緑体に影響するという報告がある一方²⁸、NO₂ が直接影響するのではなく、O₃ を形成することによって間接的に葉に障害を引き起こすとする報告^{29,30}もある。さらに、葉から吸収された NO₂ 由来の窒素は葉内に蓄積され、特に土壌中の窒素が不足した環境では、光合成にプラスの影響を与える可能性もある^{30,31}。大気汚染物質が光合成機能に与える機構については、環境因子の計測を併せて行った野外調査だけでなく NO₂ 代謝過程の解明など、さらなる研究が必要である。

3. 低木街路樹の乾燥ストレスに対する光合成応答

都市に植栽されている樹木は、植樹槽の容積が小さいこと、舗装道路の透水性が悪いこと、また個体あたりの受光日射量が多いことなどから、土壌の乾燥ストレスにさらされやすい⁸。土壌の乾燥ストレスに対する光合成応答については街路樹でも多くの研究がなされているが、高木に比べて低木の街路樹の研究例は非常に少ないのが現状である。我々は、ポット栽培した街路樹低木5種、ヒラドツツジ、シャリンバイ、レンギョウ、クルメツツジ、カンツバキについて、灌水停止に

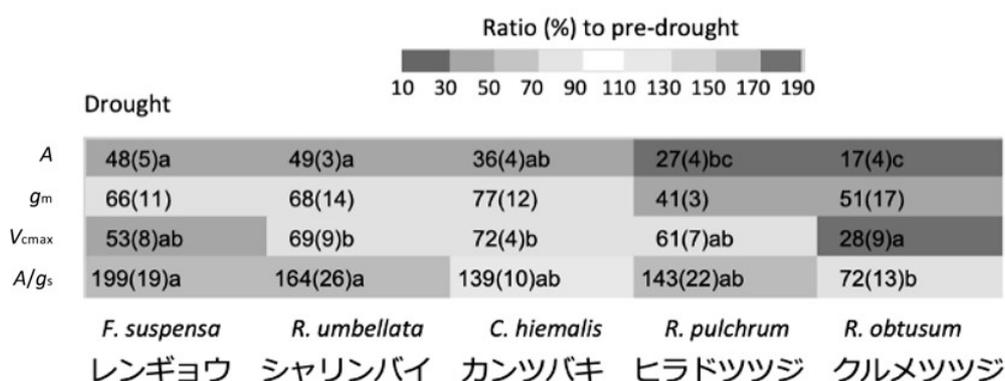


図8 低木街路樹5種における土壌乾燥ストレスに対する光合成応答

表中の数値は、ガス交換パラメータである光合成速度 (A)、葉肉コンダクタンス (gm)、最大カルボキシル化速度 (Vcmax) および水利用効率 (A/gs) について、土壌乾燥ストレス前の値を 100% としたときの、土壌乾燥ストレス後の割合 (%) を平均値 (標準誤差) で示している。異なるアルファベットは統計的に有意な差があることを示す (one-way ANOVA, Tukey HSD test, p < 0.05)。Horike et al. 2023 を引用。

よって土壌の乾燥ストレスを与え、その後再灌水することにより、光合成応答の種間比較を行った。

気孔コンダクタンスが実験開始時の 20-30%程度に減少するまで灌水を停止し、その後十分に再灌水して、ポット重量がほぼ一定に戻った時点で実験を終了した。乾燥ストレスに対する光合成応答には、その樹木の水利用戦略も深く関わっていることから、水利用に関する各種形質—葉の水ポテンシャル、葉柄における木部の道管直径や密度、気孔密度など—も併せて計測した。

実験を行った 5 種の樹木すべてについて、乾燥ストレスにより光合成速度は顕著に低下したが、その程度には種間差がみられ、シャリンバイおよびレンギョウは乾燥ストレスによる光合成低下率が相対的に小さかった (図 8)。乾燥ストレスに対する樹木の水利用戦略に関しては、水ポテンシャルを気孔調節により一定に保つ水節約型 (isohydric) と、大きく減少させる水消費型 (anisohydric) があることが知られている^{32,33}。シャリンバイおよびレンギョウは乾燥ストレスによる水ポテンシャルの変化が大きかったことから、水消費型であると考えられた。水消費型であることは、この 2 種の道管直径が大きい、あるいは道管密度が低いことにも反映されている (図

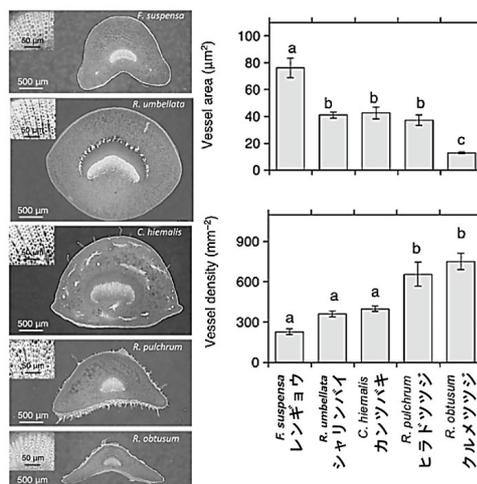


図 9 低木街路樹 5 種における葉柄断面の顕微鏡写真 (左)、道管面積および道管密度 (右)

Horike et al. 2023 を改変。

9)。大きな道管直径や低い道管密度は乾燥ストレスによるキャビテーションの生じやすさにつながる一方^{34,35}、いったん道管内に生じた気泡を再充填する能力が高いため、乾燥ストレスからの回復力が高いともいえる³⁶。

水利用と光合成に関して、乾燥ストレスに対する 5 種の戦略の違いをみることができ、乾燥ストレス耐性という点での都市樹木としての適性も

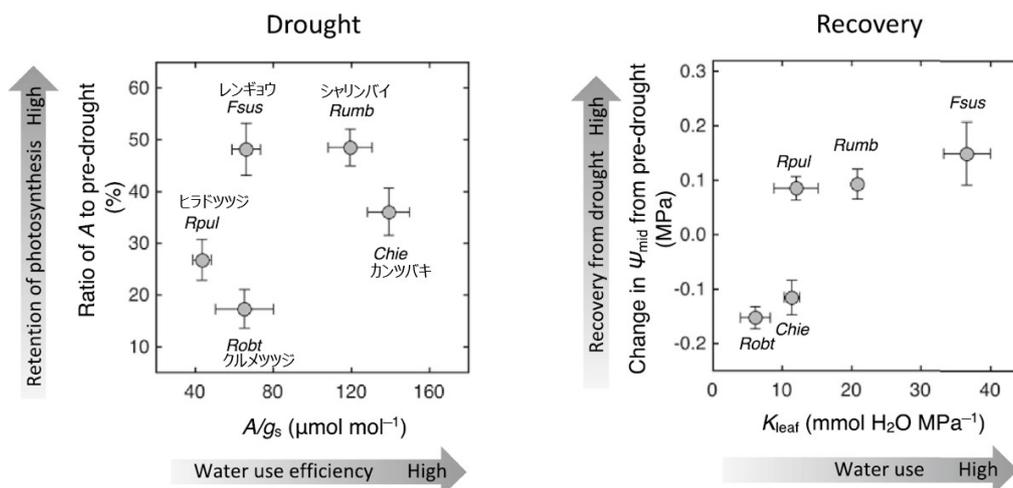


図 10 5 種の低木街路樹の乾燥ストレスに対する光合成と水利用に関する戦略の違い

左図は土壌乾燥ストレス後における水利用効率 (A/g_s) と光合成の維持率を表す。右図は再灌水後における葉の通水コンダクタンス (K_{leaf}) と、乾燥ストレス前と比較した時の葉の水ポテンシャル (ψ_{leaf}) の変化を示す。それぞれの点は平均値、エラーバーは標準誤差。Horike et al. 2023 を引用。

評価できる (図 10)。乾燥ストレスに対して、レンギョウおよびシャリンバイは光合成速度の維持率が高いことから、乾燥ストレス下で CO₂ 吸収を維持できる点で都市樹木として望ましい性質を持っているといえる。さらにシャリンバイの水利用効率の高さは、乾燥ストレスに対する高い耐性を示している。一方、再灌水した場合、レンギョウ、シャリンバイおよびヒラドツツジは葉の水ポテンシャルの回復率が高いことから、乾燥ストレスからの回復力が高いといえることができる。

4. まとめ: 大気汚染・乾燥ストレスに対する光合成応答から都市樹木の適性を評価する

イチョウについては、交通量が多く、大気汚染物質濃度が高い都市中心部で高い光合成速度を示すことから、特に大気汚染物質濃度が高い場所における都市樹木としての適性がきわめて高いと考えられる。なお、イチョウは大気汚染に対して最も高い耐性を持つ樹木の 1 つとして知られている³⁷。一方、ヒラドツツジは花の美しさや、刈り込みに強いことなどから、日本国内では圧倒的に多く利用されている街路樹である。2019 年の時点で、中低木街路樹の 43% がヒラドツツジであり、2 番目に多く利用されているシャリンバイ (7%) よりもはるかに多い²²。しかし、ヒラドツツジは、大気汚染物質濃度が高い場所で光合成速度低下が顕著であること、また乾燥ストレスに対する光合成の低下率が低木樹種の中では高かったことから、大都市中心部に植栽する樹種としては必ずしも適していない可能性がある。一方、低木の中ではヒラドツツジよりもはるかに利用度が低いシャリンバイは、乾燥ストレス耐性、乾燥ストレスからの回復力ともに高いことが明らかになった。大都市における夏季の高温化は今後さらに進行すると予想され、それに伴って土壌の乾燥化も進むと予想される。大都市の中心部は郊外と比べると夏季の土壌乾燥が著しいことから²⁷、都市樹木としてシャリンバイのさらなる活用を考慮してもよいのではないだろうか。

謝辞

葉の炭素安定同位体分析は、京都大学生態学研究センターおよび総合地球環境学研究所で行われました。京都市内の土壌分析にあたってご助力いただいた、京都工芸繊維大学の前田耕治先生に感謝いたします。本稿で紹介した論文は JSPS 科研費 (15K00566, 19H04281)、住友環境助成 (103230) および A-STEP(AS262Z01258N) の支援により行われました。

Received Aug 18, 2023; Accepted Aug 31, 2023; Published Oct 31, 2023

参考文献

1. Vico, G., Revelli, R. & Porporato, A. Ecohydrology of street trees: design and irrigation requirements for sustainable water use. *Ecohydrology* **7**, 508–523 (2014).
2. Paoletti, E., Conese, I. & Bacci, L. Urban vegetation facing pollution and overheating. in *Global Environmental Change* (ed. Freedman, B.) 487–495 (Springer Netherlands, 2014).
3. Livesley, S. J., McPherson, G. M. & Calfapietra, C. The urban forest and ecosystem services: impacts on urban water, heat, and pollution cycles at the tree, street, and city scale. *J. Environ. Qual.* **45**, 119 (2016).
4. Rahman, M. A., Moser, A., Rötzer, T. & Pauleit, S. Comparing the transpirational and shading effects of two contrasting urban tree species. *Urban Ecosyst.* **22**, 683–697 (2019).
5. Matsumoto, M. *et al.* Responses of photosynthesis and long-term water use efficiency to ambient air pollution in urban roadside trees. *Urban Ecosyst.* **25**, 1029–1042 (2022).
6. Van Wittenberghe, S. *et al.* Upward and downward solar-induced chlorophyll fluorescence yield indices of four tree species as indicators of traffic pollution in Valencia. *Environ. Pollut.* **173**, 29–37 (2013).
7. Iqbal, M. Z., Shafiq, M., Qamar Zaidi, S. & Athar, M. Effect of automobile pollution on chlorophyll content of roadside urban trees. *GJESM* **1**, 283–296 (2015).
8. Fini, A., Ferrini, F., Frangi, P., Amoroso, G. & Piatti, R. Withholding irrigation during the

- establishment phase affected growth and physiology of norway maple (*Acer platanoides*) and linden (*tilia* spp.). *Arboric. Urban For.* **35**, 241–251 (2009).
9. Kiyomizu, T., Yamagishi, S., Kume, A. & Hanba, Y. T. Contrasting photosynthetic responses to ambient air pollution between the urban shrub *Rhododendron × pulchrum* and urban tall tree *Ginkgo biloba* in Kyoto city: stomatal and leaf mesophyll morpho-anatomies are key traits. *Trees* **33**, 63–77 (2019).
 10. Horike, H., Kinoshita, T., Kume, A. & Hanba, Y. T. Responses of leaf photosynthetic traits, water use efficiency, and water relations in five urban shrub tree species under drought stress and recovery. *Trees* **37**, 53–67 (2023).
 11. 藤田慎一. 酸性雨から越境大気汚染へ. (成山堂書店, 2012).
 12. 小林 伸治. 自動車排出ガスと大気環境. 大気環境学会誌 **54**, 24–35 (2019).
 13. 京都府総合政策環境部 環境管理課. 令和4年度環境常時監視測定結果等について. (2023).
 14. Takagi, M. & Gyokusen, K. Light and atmospheric pollution affect photosynthesis of street trees in urban environments. *Urban For. Urban Green.* **2**, 167–171 (2004).
 15. Woo, S. Y. & Je, S. M. Photosynthetic rates and antioxidant enzyme activity of *Platanus occidentalis* growing under two levels of air pollution along the streets of Seoul. *J. Plant Biol.* **49**, 315–319 (2006).
 16. Wang, Y. *et al.* Atmospheric nitrogen dioxide improves photosynthesis in mulberry leaves via effective utilization of excess absorbed light energy. *Forests* **10**, (2019).
 17. Hu, Y. *et al.* Gaseous NO₂ effects on stomatal behavior, photosynthesis and respiration of hybrid poplar leaves. *Acta Physiol. Plant.* **37**, (2015).
 18. Flexas, J. *et al.* Mesophyll diffusion conductance to CO₂: An unappreciated central player in photosynthesis. *Plant Sci.* **196**, 31 (2012).
 19. Wittig, V. E., Ainsworth, E. A. & Long, S. P. To what extent do current and projected increases in surface ozone affect photosynthesis and stomatal conductance of trees? A meta-analytic review of the last 3 decades of experiments. *Plant Cell Environ.* **30**, 1150–1162 (2007).
 20. Xu, Y. *et al.* Mesophyll conductance limitation of photosynthesis in poplar under elevated ozone. *Sci. Total Environ.* **657**, 136–145 (2019).
 21. Hoshika, Y., Haworth, M., Watanabe, M. & Koike, T. Interactive effect of leaf age and ozone on mesophyll conductance in Siebold's beech. *Physiol. Plant.* **170**, 172–186 (2020).
 22. 飯塚 康雄, 舟久保 敏. わが国の街路樹 VIII. 国土交通省 国土技術政策総合研究所 資料 vol. No.1050 (2018).
 23. Grassi, G. & Magnani, F. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant Cell Environ.* **28**, 834–849 (2005).
 24. Dineva, S. B. Comparative studies of the leaf morphology and structure of white ash *Fraxinus americana* L. and London plane tree *Platanus acerifolia* Willd growing in polluted area. *Dendrobiology* **52**, 3–8 (2004).
 25. Rashidi, F., Jalili, A., Kafaki, S. B., Sagheb-Talebi, K. & Hodgson, J. Anatomical responses of leaves of Black Locust (*Robinia pseudoacacia* L.) to urban pollutant gases and climatic factors. *Trees* **26**, 363–375 (2012).
 26. Jochner, S. *et al.* The effects of short- and long-term air pollutants on plant phenology and leaf characteristics. *Environ. Pollut.* **206**, 382–389 (2015).
 27. Kagotani, Y., Fujino, K., Kazama, T. & Hanba, Y. T. Leaf carbon isotope ratio and water use efficiency of urban roadside trees in summer in Kyoto city. *Ecol. Res.* **28**, 725–734 (2013).
 28. Holopainen, T., Anttonen, S., Wulff, A., Palomäki, V. & Kärenlampi, L. Comparative evaluation of the effects of gaseous pollutants, acidic deposition and mineral deficiencies: structural changes in the cells of forest plants. *Agric. Ecosyst. Environ.* **42**, 365–398 (1992).
 29. Heber, U. *et al.* Air pollution, photosynthesis and forest decline: interactions and consequences. in *Ecophysiology of photosynthesis* (eds. Schulze, E.-D. & Caldwell, M. M.) 279–296 (Springer Berlin Heidelberg, 1995).
 30. Chaparro-Suarez, I. G., Meixner, F. X. & Kesselmeier, J. Nitrogen dioxide (NO₂) uptake by vegetation controlled by atmospheric concentrations and plant stomatal aperture. *Atmos. Environ.* **45**, 5742–5750 (2011).

31. Vallano, D. M. & Sparks, J. P. Quantifying foliar uptake of gaseous nitrogen dioxide using enriched foliar $\delta^{15}\text{N}$ values. *New Phytol.* **177**, 946–955 (2008).
32. Tardieu, F. & Simonneau, T. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *J. Exp. Bot.* **49**, 419–432 (1998).
33. Klein, T. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Funct. Ecol.* **28**, 1313–1320 (2014).
34. Cochard, H. & Tyree, M. T. Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree Physiol.* **6**, 393–404 (1990).
35. Jacobsen, A. L., Brandon Pratt, R., Venturas, M. D. & Hacke, U. G. Large volume vessels are vulnerable to water-stress-induced embolism in stems of poplar. *IAWA J.* **40**, 4–22 (2019).
36. Klein, T. *et al.* Xylem embolism refilling and resilience against drought-induced mortality in woody plants: processes and trade-offs. *Ecol. Res.* **33**, 839–855 (2018).
37. Kim, Y. S., Lee, J. K. & Chung, G. C. Tolerance and susceptibility of Ginkgo to air pollution. in *Ginkgo Biloba - A Global Treasure: From Biology to Medicine* (eds. Hori, T. *et al.*) 233–242 (Springer Japan, 1997).

Photosynthetic response of trees to environmental stress in urban areas

Yuko T. Hanba¹, Mayu Matsumoto¹, Takashi Kiyomizu¹, Saya Yamagishi¹, Somomitsu Kinoshita¹,
Luisa Kumpsh^{1,2}, Atsushi Kume³

¹ Faculty of Applied Biology, Kyoto Institute of Technology

² Present affiliation: Institute for Botany, Technische Universität Dresden,

³ Faculty of Agriculture, Kyushu University

表紙の紹介

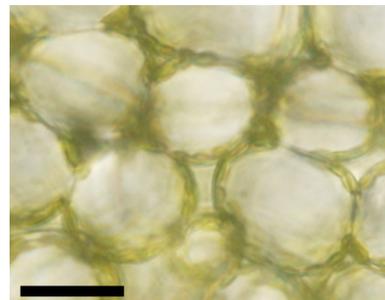
葉緑体定位運動 ～植物の光応答と二酸化炭素応答の交差点として～

杉山 太一 (東京工業大学科学技術創成研究院化学生命科学研究所)

葉緑体が光応答的に細胞内配置をかえることは多くの読者諸氏をご存知であろう。葉緑体の移動といえばオオカナダモの葉などで観察される原形質流動によるものも有名だが、多くの陸上植物がしめす葉緑体の移動は数十分から数時間のゆっくりしたタイムスケールの現象で、この運動を葉緑体定位運動と呼んでいる。和田正光らのグループから報告されている光定位運動の動画も早送りである¹⁾が、実際に顕微鏡下のタイムラプス撮影できれいな葉緑体の定位運動の動画を撮りおわった時など結構、感慨深いものがある。ところで葉緑体の移動は光以外の多様な環境要因にも影響を受ける。本号の表紙は二酸化炭素の影響を端的にしめした葉緑体の細胞内配置の写真で、1細胞層のヒメツリガネゴケの葉の両面にそれぞれ異なる濃度の二酸化炭素を含むガスをあたえ、高濃度側の表面に葉緑体が偏った配置をとったものである。同現象はスイスの植物学者 Senn の、葉緑体定位運動に関する有名なモノグラフ (1908)²⁾のなかで、コケ植物の蘚類について報告され、原書はドイツ語であるが邦訳もされている。そこに1細胞層の組織で葉緑体が片側に偏る様子の模式図が掲載されていて、ちょうど表紙のような図である(同図はモノグラフの低温の効果の箇所に掲載されているが、二酸化炭素の効果の箇所にも同じ模式図が引用されている)。最近、私たちはこの現象のより詳しい観察を報告した³⁾。

葉緑体が二酸化炭素に誘引的に移動する可能性は、最初、Haberlandt (1886)⁴⁾が提唱した。葉緑体が隣接細胞に接する細胞表面を避け細胞間隙に面した表面を占める配置はエピストロフと呼ばれ、気相の細胞間隙をもつ多くの陸上植物でみられる。二酸化炭素の拡散が細胞内と比べてと空気中で速い(空気中では水中のおよそ 10^4 倍である)ことから、光合成組織中で明条件下において二酸化炭素はおもに細胞間隙から葉緑体へと供給され、細胞間隙に面した位置の二酸化炭素濃度は高くなると推定できる。そのためエピストロフを引き起こすメカニズムとして二酸化炭素による誘引が考えられたのである。そこで Senn (1908) は顕著なエピストロフをしめす植物としてキャベツとブロッコリー(いずれも *Brassica oleracea* の品種)をあげ、これらのエピストロフが葉の置かれた空気中の二酸化炭素濃度により変化するか検証したものの、なんら影響を見出せなかったと報告した²⁾。1細胞層のコケ植物の蘚類で葉緑体定位運動において二酸化炭素の影響が報告された一方、それ以外の植物の葉緑体定位運動への効果は疑問符付きの課題として残された。二酸化炭素の葉緑体定位運動への影響はその後、2, 3の報告があるが、とくに今年になって谷口光隆らのグループから報告されたC4光合成植物の葉肉細胞における葉緑体凝集運動への影響は、二酸化炭素濃縮機構の観点でも興味深い⁵⁾。本号の裏表紙には、私がマルバツユクサの単離葉肉細胞で最近観察した、二酸化炭素により葉緑体の強光逃避反応様の定位運動が消長する様子をおこそう。

葉緑体の光定位運動に関わる光受容体としてフォトトロピンが同定され20年以上たったが、おもしろそうな事柄はいろいろと残っていて、二酸化炭素の効果もそういった要素のひとつである。結局、葉緑体のエピストロフに二酸化炭素が関与するのか、まだ明らかになっていない。これからの季節、キャベツやブロッコリーの旬であるので、葉緑体のエピストロフなど一度、観察されてみてはいかがだろうか(キャベツ柵状組織のエピストロフ、水浸潤。bar : 50 μ m - 右写真)。



1) Wada, M. (2016). *Proc. Jpn. Acad., B*, **92** (9), 387-411. 2) Senn, G. (1908). Leipzig. 3) Sugiyama, T., & Terashima, I. (2023). *Plant, Cell Environ.*, **46** (8), 2358-2375. 4) Haberlandt, G. (1886). *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, Bd.4, S.206. 5) Kato, Y., Oi, T., & Taniguchi, M. (2023). *Plant Biology*, **25** (4), 563-570.

若手の会特別企画：若手研究者のキャリアパスレポート！

これまで光合成若手の会では、特別企画として海外で活躍される（された）若手研究者の方からいただいた研究活動レポートを掲載させていただいておりました。今号からは、新たな特別企画として若手研究者の方からいただく多様なキャリアパスレポートの掲載も行っていきたいと思います。記念すべき第1回は現在 NTT の研究所で働かれている迫田和馬さんに執筆をお願いしました。迫田さんは、一昨年の夏に「多様なキャリアパスについて考える」と題して催された光合成若手の会セミナーをきっかけとして NTT で研究に従事される今村壮輔さんと接点が生まれ、今まさに同研究所で働かれています。あくまでほんの小さなキッカケのひとつに過ぎませんが、今後も若手の会では海外研究や多様なキャリアパスについて、若手研究者のタメになる企画の開催およびその報告につとめてまいりますので、引き続き皆さまのご参加をお待ちしております。

若手の会 会長 鳴川 銀河

第1回 「企業の研究者になって思うこと」

日本電信電話株式会社 宇宙環境エネルギー研究所
迫田 和馬

はじめに

私は、博士（農学）の学位を取得後、大学でポスドクとして3年間を過ごし、その後に現職のNTT宇宙環境エネルギー研究所・研究員に就くというキャリアパスを歩んできました。本稿では、周囲の方からよく尋ねられることに回答する形で、キャリアパス選択の経緯や大学と企業で研究することのちがい、過去の経験を通じて感じたことなどを書き綴ります。これから研究者をめざす方や、すでに研究者として活躍しながらもキャリアパスに悩みを持つ方にとって、何かしらの気づきとなれば幸いです。なお、本稿で私が用いる「大学」、「企業」という言葉は、あくまで私自身が経験してきたごく一部の環境を指すものであり、一般化できないことをご理解の上、気楽にお読みいただければ幸いです。

なぜ大学から企業へ移ったの？

学生時代やポスドクになった当初は、ずっと大学で生きていく！と当然のように考えており、周囲にもそう伝えていました。それもあってか、企業へ移った直後はたくさんの方（特に大学の方）からその理由を問われました。待遇や将来の不安定さなど、昨今の大学の状況を問題視する声は少なからずあり、私の異動も「大学から逃げ出した」と捉えられることがしばしばあります。大学の今後に不安を覚えないといえれば嘘になりますが、だからといって企業に移ったわけではありません。むしろ、大学での経験を通して得た知識やノウハウ、技術をもっと広く世に役立てたいとポジティブに考えた結果です。近年は、研究成果の社会実装が大学でも強く要求されると思いますが、社会実装を成立させる（=収益性と持続性をもたせる）ことは非常に困難です。これは、企業に移ってより強く実感しています。資金力も含めて豊富なリソースを持ち、様々なセクターと連携しながら研究成果を世に普及していきける、そんな環境が必要と考えて現所属へと移りました。つまり、基礎研究から事業開発まで一気通貫に取り組める環境に身を置きたかったということが、企業へ異動した理由です。

一方、色々なことのタイミングが重なっての異動だとも考えています。現所属が私の専門性とマッチする人材を求めているタイミングと、私が企業で働くことを考え出したタイミングが重なったことは、異動の決め手の一つになっています。また、結婚や子供の誕生というライフイベントが積み重なった結果でもあります。私はポスドクになると同時に家庭を持ち、ポスドク3年目で第一子が誕生しました。大学にいた頃は、半年後、1年後に自分がどこで何をしているか読めない状況で、特に子供が生まれてからは焦りと不安を常に感じていました。家族に、これからどうするの？と聞かれるたび、ごまかしながら答えることに多少の罪悪感もありました。企業に移って1年と少しが経とうとする今、そういった焦りや不安はなくなりましたし、何よりライフプランを立てる余裕が持てたことは非常にありがたいことです。2年前は自分が企業で働くななんて夢にも思いませんでしたが、今となっては大学よりも自分に適した環境とさえ感じています。こうした経験を踏まえて思うのは、キャリアパスを選択するうえで遠い先々のことまで考えを巡らせることは重要ですが、それに固執せずに物事のタイミングにうまく身をゆだねることも同様に重要だということです。

大学と企業とで研究することのちがいは？

大学と企業とで研究することの最も大きな違いは、「自由度」にあると考えています。大学で研究する場合はその学術的価値が重視され、研究費を取ってくれば（立場や研究費の種類にもよりますが）自分が思い描く通りに予算を使えます。一方、企業は営利組織であるという性質上、研究に関してもビジネス的価値が重視されることとなります。企業で研究する場合、投資に対するリターンが強く求められ、リターンがないと判断されれば予算がつくこともなく、果てにはプロジェクトそのものがなくなることも稀ではありません。ここでいうリターンとは、金銭的なものだけでなく論文・特許としての成果や社会的インパクトなどを含み、研究の内容やフェーズによって求められるものとその程度が異なります。また、数年おきに企業方針が変わることも多く、これが研究プロジェクトの方針・存続を大きく左右します。よって、企業では上述したような観点からの強い制約を受けながら研究することとなります。リターンが大きいと判断されれば、大学では考えられないほどの予算がつくことになるでしょうし、推し進めると決まった時のスピード感・馬力は、大学では真似できないものかも

れません。とはいえ、大学にある自由さは企業にはない価値あるものだと、異動した今だからこそ感じています。

博士は企業で評価されないの？

企業だと博士を持っていても評価されない、そればかりか活躍できないなんて話を耳にされた方も多いかと思います。しかし、あくまで現所属に限ってですが、この考え方は正反対だといえます。現所属では、博士取得や論文執筆が推奨されており、学位持ちや学位持ちが得意とすることが評価される環境です。こういった傾向は、他の企業においてもみられるようになってきていると感じます。他方、これはすべての企業に当てはまるわけではなく、研究職であっても論文を書くことすら許容されない企業もあると聞きます。大学、企業どちらで働く場合もいえることですが、自分がどのように研究をしたいのか、それがどこならばできるのか吟味したうえで、環境を選ぶことが肝要だと思います。自らの評価は、環境で決まるといっても過言ではないはずです。

結局、大学と企業どっちがいいの？

私は大学と企業の両方を少しだけ経験したに過ぎませんが、いずれにおいても、環境の良し悪しは「自分が属するミクロな組織の価値観」と「自分の価値観」とのマッチ度で決まると考えています。大学だからと言って、ラボによっては自由度高く研究ができるわけではないとは言わずもがなですし、企業であっても自らの専門性レベルや企業方針、職場の状況によっては、大きな裁量権をもって研究することが可能なはずで、また、大学でラボを主宰して自分の思うとおりに研究したいと思う方がいれば、企業のように方針やタスクがある程度定められた環境で研究に取り組みたいという方もいるはずで、どの環境が最適なのかは各人の価値観次第といわざるを得ません。大学であれ企業であれ、時間が経てば人は入れ替わり、方針も変わっていきます。また何より、自分自身の価値観も年を重ねて様々な経験を積むことで変化していくはずで、繰り返しになりますが、環境を選ぶうえで重要なことは、自分がどうありたいか、そのためにはどのような環境に身をおくべきかを考え、実行し続けることだと私は思います。

おわりに

大学で研究をされている方の中には、「博士を取得する＝研究を生業に生きる」という考えを持つ方も多いのではないのでしょうか。この考えが、研究者を非常に狭い世界へ押し込めているように思えます。私自身は企業の研究職に就いていますが、私の周囲だけでも特許事務所やコンサルティングファーム、メーカーのマーケティングや人事、はたまた農家など、学位取得者が研究と離れた分野で活躍されている事例がいくつもあります。研究者が得意とする、物事を分析し、論理だて、全体を俯瞰的に捉える能力はどんな仕事にも生きるものだと確信しています。大学で働きながらもどこか違和感を持っている、本当に研究がやりたいのか疑問を感じ始めた、そんな方は一度企業で働くことも検討してみてはいかがでしょうか？あなたを求めている、またあなたが活躍できる環境が、大学の外にもきっとあるはずです。結果的に状況が変わらなかったとしても、今の自分を客観的に捉える良い機会になるでしょう。本稿が、キャリアパスに悩める方々の勇気を持った一歩を踏み出す一助になれば幸いです。

最後に、皆様がこれから素敵なキャリアを築かれることを願って…。

報告記事

11th International Conference «Photosynthesis and Hydrogen Energy Research for Sustainability – 2023» 参加報告

東京理科大学 教養教育研究院
植野 嘉文

2023年7月3日から9日にかけて、トルコ・イスタンブールのバチエシエヒシュ大学フューチャーキャンパスにおいて、11th International Conference «Photosynthesis and Hydrogen Energy Research for Sustainability - 2023»が開催されました(写真1、看板)。同会議は前回2019年に開催されましたが、その後の世界的な新型コロナウイルス蔓延の影響で延期が続き、久しぶりの開催となりました。今回は、私を含めて5名の日本人が参加し、全体として100人規模の会議になりました(写真2、集合写真)。私にとって同会議への参加は、2014、2016、2019年にロシアで開催されて以来、4回目になりました。イスタンブールはトルコ最大の都市であり、世界で唯一ヨーロッパとアジアの2つの大陸に跨って位置しています。その中で世界遺産に登録されている旧市街地は多くの人々で賑わっていました。

本会議は、光合成と水素エネルギーという2つのセッションで議論が行われ、また、”In honor of Robert Blankenship, Gyozo Garab, Michael Graetzel, Norman Huner, and Gunnar Oquist”ということで、著名な先生方の栄誉を記念した講演も行われました(一部はオンライン)。光合成研究の観点からは、Blankenship先生(アメリカ)とGarab先生(ハンガリー)が講演を行いました。Blankenship先生は、「Molecular dynamics of photosynthesis」という光合成の有名な教科書の著者であり、また私自身の専門分野に近いこともあり、これまでの研究人生の話は非常に興味深いものでした。Garab先生は、チラコイド膜構造の専門家であり、構造を解き明かすために様々な測定手法を導入されており、その内容は大変参考になりました。その後、Plenary lectureとInvited lectureが行われました。個人的には、Marc Nowaczyk先生(ドイツ)のクライオ電子顕微鏡単粒子解析によるPSII中間体の構造の話やJan Kern先生(アメリカ)の時間分解X線測定を用いたPSIIのMnクラスターのS0からS3状態の構造の話が興味深く、論文だけでは分からなかった背景などを知ることができ、さらに理解が深まりました。

私は、灰色藻 *Cyanophora paradoxa* のステート遷移の分子機構を調べた研究成果をInvited lectureとして発表しました。今回の発表では、海外の研究者に向けて、積分球を導入した分光蛍光光度計を用いた低温絶対蛍光強度スペクトル測定やPSII消光というステート遷移の新たな分子機構を初めて紹介することとなりましたが、その有効性やその存在を認識してもらえたと感じました。加えて、これまで遅延蛍光を用いてスピルオーバーと呼ばれるPSIIとPSIの間のエネルギー移動の存在に言及してきましたが、今回の会議でスピルオーバーの存在を複数の研究者が言及しており、世界的に受け入れられていると感じました。また、今回の会議の間に時間分解測定を専門としているイタリアやハンガリーの研究者らと光捕集アンテナから光化学系の間のエネルギー移動経路に関する議論ができ、その中で測定時の苦労話も共有できたことは、今後の研究のモチベーションになりました。次回は、2024年に再びトルコで開催されるので、ご興味のある方は是非参加してみたいでしょうか。



写真1. 会場前の看板

最後に、組織委員の伊福先生（京都大学）、鞆達也先生（東京理科大学）をはじめとする日本人参加者の方々、及び、本会議の企画・運営をしてくださった Suleyman I. Allakhverdiev 先生（ロシア）に、この場を借りて心からお礼申し上げます。



写真 2. 会場内での集合写真

報告記事

光合成学会 若手の会 第26回セミナー開催報告

関西学院大学 生命環境学部
嶋川 銀河

第13回年会およびシンポジウムと合わせて、6月4日(日)名古屋大学にて第26回光合成若手の会セミナーを開催しました。今回は43名の方が参加してくださり、その7割が学生といった非常にフレッシュな雰囲気のセミナーとなりました。何よりも驚いたのが、参加者の9割近くが懇親会へ参加したことで、研究者間交流の機会を求める声が増えていることを改めて感じた次第でした。今回のセミナーが、ポストコロナ時代に求められる研究者間交流の活性化に向け、その一助となれば嬉しい限りです。

発表では、例年行っている若手の会企画「PIに聞いてみよう」において、大阪大学の中西周次先生より、PIに至るまでのキャリアを1つのexampleとしてご紹介いただきました。中西先生のお話は非常に分かりやすく、引き込まれるものであり、参加者の方々のアクティビティとも相まって、質疑応答はこれまで見たこともないような盛り上がりでした。若手講演者のセッションでは、まず東京薬科大学の堀口元気さんが水陸両生植物の光合成に関するこれまでの研究を、名古屋大学の日野雄太さんが、植物の免疫誘導について活性酸素など交えてお話してくださいました。お忙しいなかご講演を引き受けてくださった発表者の方々には、感謝の気持ちでいっぱいです。講演から自己紹介、懇親会の時間に至るまで、参加者の方々が積極的に盛り上げてくださったこともあり、とても良いセミナーになりました。ご参加くださった皆さまに改めて感謝申し上げます。また、一緒に世話人をしてくださった加藤優太さん、懇親会など裏方から支えてくださった田中謙也さん、参加報告記事の執筆を快く引き受けてくださった宮川文宏さんに、今一度お礼申し上げたいと思います。加藤さんは、6月3日(土)の本会前に、若手の会特別企画の一環として「顕微鏡で観る 野外観察園」を開催してくださいました。前日の大雨による交通網停止の影響をもろに受けてしまい、参加を辞退された方も多かったですが、非常に楽しく勉強になる企画展でした。光合成若手の会は、今後も引き続き楽しいイベントを企画していく予定です。次回イベントへのご参加を心よりお待ちしております。

第26回光合成若手の会セミナー参加者の皆さま



報告記事

光合成学会 若手の会 第26回セミナーに参加して

神戸大学大学院 農学研究科
宮川 文宏

2023年6月4日(日)に第26回光合成学会若手の会セミナーが開催されました。前回の若手の会セミナーと同様、完全な対面での開催となり、会場は大変活気に満ち溢れているように感じました。

本セミナーは、中西周次先生(大阪大学)のご講演から始まりました。プログラムには、「ひとり異分野融合～天然光合成と人工光合成～」というタイトルが記されていたので、研究内容にフォーカスしたご講演かなと思っていたのですが、実際のご講演では、先生ご自身のこれまでを振り返りながら、どのようにして研究者としてのキャリアを形成されてきたかをご説明いただきました。学会講演会では、さまざまな人の研究内容について学ぶ機会には恵まれますが、博士卒業後どういったところを渡り歩いたのか、それに伴いどのように研究内容が変化したのかというキャリアに関する直接的な内容を学ぶ機会はあまり無いので、研究者としての将来を模索する私にとって、先生のご講演は大変貴重なものとなり、おそらくそれは他の学生、若手研究者の方々にとっても同様であり、実際、予定時間を大きく超えるほどに数多くの質問が飛び交っていました。

また一方で、堀口元気さん(東京薬科大学)、日野雄太さん(名古屋大学)のご講演のような、ご自身の研究内容に関する発表を通じて、自分の研究とはまた違った内容の光合成研究について学ぶことができました。加えて、自分と同年代の方が日々研究に努め、結果を出してこの場で発表しているのを目の当たりにして、私ももっと頑張らなければならないという思いになり、研究の意欲がさらに高まりました。

そして、講演会だけでなく、閉会後の懇親会でも、光合成研究をされている先生、同年代の学生の方々と言葉を交わし、深い交流をすることができました。このように、私は今回の若手の会セミナーに参加させていただいたことで、大変有意義な時間を過ごし、多くの学びを得ることができました。最後になりましたが、このような素晴らしいセミナーを開催していただきましたセミナー関係者の方々、セミナーを盛り上げてくださいました参加者の方々にこの場をお借りして心より感謝申し上げます。

報告記事

第 13 回日本光合成学会ワークショップ
遅延蛍光測定装置ワークショップ

世話人：本橋令子（静岡大学）

栗井光一郎（静岡大学）

長尾遼（静岡大学）

勝又政和（浜松ホトニクス株式会社）

3年ぶりの対面開催となった第13回日本光合成学会年会およびシンポジウム終了後、遅延蛍光測定装置ワークショップを6月4日に開催した。前日の6月3日は大型台風の影響で予定が後ろ倒しになり、夜遅くまでポスター発表で盛り上がっていた(みなさん疲れていたはず)にもかかわらず、事前登録者15人、当日参加者4人の参加があった。ワークショップでは、まず簡単な開催の趣旨説明を行った後、植物工場や藻類の大量培養など光合成生物の産業利用が急速に進展しているなかでの新規の光合成活性測定装置への期待と、今回の遅延蛍光測定装置の体験ワークショップの意義を説明した。その後、遅延蛍光検出機の開発メーカーの



写真1.試験管タイプを用いた藻類の測定

浜松ホトニクス(株)による本機器による光合成評価の特徴と解析原理の簡単な説明が行われた。続いて、遅延蛍光測定装置を用いた植物の実験例を本橋より紹介し、シロイヌナズナの光合成遺伝子の破壊株を遅延蛍光減衰曲線の変化により多数スクリーニングできることや、栄養欠乏のモニタリングが可能なることを紹介した。最後に、栗井がシアノバクテリアでの実験例を紹介し、その後1時間ほど遅延蛍光測定装置を参加者に実際に触って測定してもらう体験を行った。

機器は各種測定サンプルに対応するため、藻類やバクテリア用の試験管タイプと、シャーレを用いる植物体測定用を準備した。試験管タイプの遅延蛍光測定では、参加者からのサンプルを含めクロレラやシアノバクテリアおよびその自然変異体での測定に加え、それぞれをDCMU曝露(2.5 mg/L)したサンプルの測定を行った(写真1)。また、植物測定用の機器ではシロイヌナズナ、緑藻、およびその自然変異体の遅延蛍光を実際に測定した(写真2)。

光合成学会ワークショップとしては、実に6年ぶりの開催となったが、活発な議論もあり、想像以上の盛り上がりとなった。開催した世話人としても、多くの会員の方々が新しい機器への興味を持っていることがわかり、開催してよかったと実感できた。遅延蛍光測定装置にご興味を持たれた方は、巻末の広告をご覧ください。本ワークショップの開催にあたり、年会世話人の先生方、特に藤田祐一先生には大変お世話になりました。この場を借りて御礼申し上げます。



写真2.シロイヌナズナの測定結果を見る参加者

集会案内

第 28 回光合成学会若手の会セミナー

第 28 回光合成学会若手の会セミナーの世話人を務めております、大阪公立大学・小林研究室の吉原晶子です。若手の会では今年度も合宿形式のセミナーを 11 月 11,12 日に開催しますのでご案内いたします。

本セミナーでは、「機能的な葉緑体がどのようにつくられるのか？」について、色素や脂質、タンパク質などの各方面から、参加者全員で総合的に議論したいと考えています。また、参加者が 1 人でも多くの若手研究者仲間を作れる場にしたいと考えていますので、おひとりで参加の場合もお気軽にお申し込みください。参加登録は下記のフォームにてお願いいたします(締め切りは 10/28(土) 23:59 です)。

<https://forms.gle/zdvnsFPyXiPsP5qx9>

セミナーの詳細は下記の若手の会 HP をご参照ください。皆様のご参加をお待ちしております。よろしく願います。

【開催日程・場所】

2023 年 11 月 11 日 (土) ~ 12 日 (日)

@伊豆高原ロビング(別館を貸切予定) 静岡県伊東市八幡野 1249-77 (<http://www.lobbing.co.jp>)

【招待講演者(プログラム順、敬称略)】

キム ウンチュル(基礎生物学研究所)

「集光システムの制御メカニズム～生物物理化学アプローチ(仮)」

粟井光一郎(静岡大学理学部生物科学科)

「チラコイド膜のつくりかた:膜脂質を材料として」

増田建(東京大学大学院総合文化研究科)

「テトラピロール色素からの葉緑体バイオジェネシスへのアプローチ」

村田紀夫 -若手企画-

「一流の研究をしよう。一流の研究者になろう。」

吉原晶子(大阪公立大学・D1)

「葉緑体形成における色素体酸性脂質の重要性(仮)」

砂田友輝(千葉大学・M2)

「夜明け前から備える植物の光ストレス応答」

臼井健太郎(名古屋大学・D1)

「シアノバクテリア *Leptolyngbya boryana* における細胞外小胞を介した光合成色素の新しい分泌システム(仮)」

小川由(岡山大学・D3)

「『光合成の足場』チラコイド膜を整備する膜リモデリングタンパク質」

世話人: 吉原晶子 (大阪公立大学) (su23025h@st.omu.ac.jp)

ご質問等ございましたらお気軽に吉原までご連絡ください。

事務局からのお知らせ

★発行回数の変更

本年から4月と10月の年2回発行と変更になっております。ご承知おきください。

★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）あるいは銀行振込（ゆうちょ銀行、019店(ゼロイチキュウと入力)、当座、0730290 名前：ニホンコウゴウセイガツカイ）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

学会の運営は、皆様に納めていただいております年会費によりまかなわれております。当該年度の会費が未納の場合、光合成研究が送られてくる封筒に、会費未納が印字されています。ご都合のつくときに、会費を納入ください。1年間会費を滞納された場合、次年度よりお名前が会員名簿から削除され、光合成研究は届かなくなります。再入会される場合は、未納の分もあわせてお支払いいただきます。会費納入状況などにつきましては、ご遠慮なく事務局（sonoike@waseda.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。

日本光合成学会会則

第1条 名称及び所在地

本会は日本光合成学会（The Japanese Society of Photosynthesis Research）と称する。会の住所を会長の所属所在地とする。

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、学術誌の発行などの事業を行う。

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

本会の運営のため、幹事をおく。幹事任期は4年とする。幹事の再任は妨げない。

3. 編集委員会

本会の発行する学術誌の編集のため編集委員会を置く。編集委員会については別に定める。

4. 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。

5. 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。

6. 事務局

事務局をおき、本会の会計事務、サーバー管理および名簿管理を行う。

7. 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。

8. 選挙管理委員会

本会の選挙を公正に実施するため、選挙管理委員会を置く。選挙管理委員会については別に定める。

9. 関連組織

学会に、光合成に密接にかかわる関連組織を置くことができる。関連組織については別に定める。

第6条 総会

1. 招集・構成・議長

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. 報告事項

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. 承認事項

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。

第5 本会則の改正を平成30年5月27日から施行する。

第6 本会則の改正を令和3年5月29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宰者である等、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。

日本光合成学会役員選出に関する申し合わせ

平成27年5月27日 幹事会

平成30年5月26日 幹事会

1. 選挙管理委員会

本会の選挙を公正に実施するため、選挙管理委員会を置く。選挙管理委員2名は常任幹事会が幹事会に推薦し、決定する。選挙管理委員の任期は2年とし、再任を妨げない。選挙管理委員の互選により委員長を選出する。

2. 会長 [会則第5条第6項]

(1) 幹事および常任幹事による若干名の候補者の推薦方法

幹事は、会長選挙に推薦する候補者としてふさわしい会員を3名連記で投票する。投票結果が上位の会員について、常任幹事会は、本人の意向を確認した上で、若干名を推薦候補者として決定する。選挙事務は事務局長が執り行う。

(2) 会長選挙

会長選挙の実施に当たっては、会員に推薦候補者を提示し、全会員による単記無記名投票を実施する。最高得票者を、次期会長とする。得票数が同数の場合は、抽選により決定する。選挙事務は選挙管理委員会が執り行う。

「光合成研究」 投稿規定

総則

1. 「光合成研究」(本報)は光合成に関連する諸分野における記事を掲載する。投稿論文として下記の3つのタイプを受け付ける。
「解説」: 国際学術誌などに発表された該当分野の研究に関して近年の動向をより網羅的に広い視点で紹介する総説
「トピックス」: 国際学術誌などに発表された研究内容で「解説」より狭い範囲の研究に焦点を当て紹介する総説
「研究紹介」: 国際学術誌などの専門誌に掲載された原著論文の研究内容を原著論文の筆者が紹介する記事
2. 1年に2回(4月、10月号)冊子体として発行し、電子版を光合成学会のホームページ上に公開する。
3. 原稿がE-mailにおいて受付処理をされた日を以て受付日とし、編集委員が掲載可と判断した日を採択日とする。ただし原稿が本規定に合わない場合受け付けないことがある。
4. 投稿された原稿について、編集委員会は査読の可否を判断する。査読可と判断された原稿については、編集委員が適切な査読者を選んで査読を依頼し、査読結果に基づいて編集委員が掲載の可否を判断する。編集委員会が不適切と判断した場合には、査読なしで投稿された原稿を却下することがある。
5. 過去に査読を受けて掲載不可と判断された原稿を改訂して再投稿する場合には、編集委員と査読者宛に、各査読コメントを改訂稿にどのように反映したか、また反映しなかった場合はその理由を明確に記載し、投稿する原稿に添付する必要がある。
6. 掲載論文の著作権(冊子体および電子版)は日本光合成学会に属する。
7. 図やそこで使われる写真が過去論文として発表したものもしくは発表されたものであった場合は、それらの著作権問題を著者ら自身でクリアする必要がある。
8. 投稿に当たっては、全ての著者が投稿に同意し、かつ原稿の内容について責任を持たなければならない。また、全ての著者は代表著者が全著者を代表して原稿の掲載に関する事項を執り行うことに同意するものとする。

一般的事項

- (1) Microsoft Word ファイルを基本とする。字数制限は設けないが、「解説」はA4サイズ6~8ページ、「トピックス」、「研究

紹介」は4ページ程度を目安にする。1

ページ当りの文字数は、図表を含めて1800字程度。日本語はMS明朝、英数字はTimes New Roman とする。

- (2) 本文の最初に、日本語および英語での論文題名、著者所属機関名、氏名を記載する。
- (3) 句読点は「、」「。」に統一する。
- (4) 300字程度の日本語要旨を作成すること。
- (5) 参考文献、表、図のキャプションは、本文の後ろにつける。
- (6) 本文中に図の大体の位置を指示する。(図を貼り付けてもよい。)

参考文献

- (1) 参考文献は、本文中の該当箇所に、右上付きで、1、1,2、1-3のように示す。
- (2) 参考文献の表記は下記のとおりとする。著者が5名を超える際は、筆頭著者を記載しそれ以降の著者はet al.とすること。

雑誌例

1. Berthold, D. A., Babcock, G. T. & Yocum, C. F. A highly resolved, oxygen-evolving photosystem II preparation from spinach thylakoid membranes. EPR and electron-transport properties. *FEBS Lett.* **134**, 231-234 (1981).
2. Nanba, O. & Satoh, K. Isolation of a photosystem II reaction center consisting of D-1 and D-2 polypeptides and cytochrome *b*-559. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **84**, 109-112 (1987).

書籍例

3. Diner, B.A. & Babcock, G.T. In *Oxygenic Photosynthesis: The Light Reactions* (eds Ort, D.R. and Yocum, C.F.) 213-247 (Kluwer, 1996)

図/写真

- (1) 図、写真はグレースケールでも良い場合には、グレースケールで作成する。カラーの図や写真を希望する場合には、カラーの図や写真を送付すること。図や写真の枚数によっては、編集委員会との相談により、PDF版ではカラーになるが、冊子体ではグレイになる場合がある。
- (2) jpgあるいはtiff形式等で本文とは別ファイルとして送付すること。解像度は300 dpi程度とする。

日本光合成学会「光合成研究」編集委員会
2023年1月11日改訂

幹事会名簿

秋本 誠志	神戸大学大学院理学研究科	高橋 裕一郎	岡山大学異分野基礎科学研究所
栗井 光一郎	静岡大学学術院理学領域	高林 厚史	北海道大学低温科学研究所
池内 昌彦	東京大学大学院総合文化研究科	田中 歩	北海道大学低温科学研究所
石北 央	東京大学大学院工学研究科	田中 寛	東京工業大学化学生命科学研究科
泉井 桂	近畿大学生物理工学部生物工学科	田中 亮一	北海道大学低温科学研究所
伊藤 繁	名古屋大学	谷口 光隆	名古屋大学大学院生命農学研究科
井上 和仁	神奈川大学理学部	民秋 均	立命館大学総合理工学院
伊福 健太郎	京都大学大学院農学研究科	田茂井 政宏	近畿大学農学部生物機能科学科
梅名 泰史	名古屋大学シンクロトロン光研究センター	都筑 幹夫	東京薬科大学生命科学部
		出羽 毅久	名古屋工業大学大学院工学研究科
得平 茂樹	東京都立大学院理工学研究科	寺内 一姫	立命館大学生命科学部
大岡 宏造	大阪大学大学院理学研究科	寺島 一郎	東京大学大学院理学系研究科
太田 啓之	東京工業大学生命理工学院	輅 達也	東京理科大学理学部
大友 征宇	茨城大学理学部	永島 賢治	神奈川大学
大政 謙次	東京大学大学院農学生命科学研究科	成川 礼	東京都立大学大学院理学研究科
小川 健一	岡山県農林水産総合センター生物科学研究科	南後 守	大阪公立大学大学院理学研究科
		西田 生郎	埼玉大学大学院理工学研究科
小口 理一	大阪公立大学大学院理学研究科	西山 佳孝	埼玉大学大学院理工学研究科
小俣 達男	名古屋大学大学院生命農学研究科	野口 航	東京薬科大学生命科学部
菓子野 康浩	兵庫県立大学理工学部	野口 巧	名古屋大学理学研究科
柏山 祐一郎	福井工業大学環境情報学部	長谷 俊治	大阪大学蛋白質研究所
金井 龍二	埼玉大学	華岡 光正	千葉大学大学院園芸学研究科
神谷 信夫	大阪公立大学複合先端研究機構	原 登志彦	北海道大学低温科学研究所
木下 俊則	名古屋大学トランスフォーマティブ生命分子研究所	彦坂 幸毅	東北大学大学院生命科学研究科
		久堀 徹	東京工業大学研究院化学生命科学研究科
熊崎 茂一	京都大学大学院理学研究科	日原 由香子	埼玉大学大学院理工学研究科
栗栖 源嗣	大阪大学蛋白質研究所	福澤 秀哉	京都大学大学院生命科学研究科
小池 裕幸	中央大学理工学部	藤田 祐一	名古屋大学大学院生命農学研究科
小林 康一	大阪公立大学高等教育推進機構	古本 強	龍谷大学農学部
小林 正美	筑波大学大学院数理物質科学研究科	牧野 周	東北大学大学院農学研究科
坂本 亘	岡山大学資源植物科学研究科	増田 真二	東京工業大学生命理工学院
佐賀 佳央	近畿大学理工学理学部	増田 建	東京大学大学院総合文化研究科
櫻井 英博	早稲田大学	松浦 克美	東京都立大学都市教養学部
佐藤 公行	岡山大学	松田 祐介	関西学院大学理工学部
佐藤 直樹	東京大学大学院総合文化研究科	真野 純一	山口大学農学部
鹿内 利治	京都大学大学院理学研究科	皆川 純	基礎生物学研究所
篠崎 一雄	理化学研究所植物科学研究センター	宮尾 光恵	東北大学大学院農学研究科
下嶋 美恵	東京工業大学生命理工学院	宮下 英明	京都大学大学院地球環境学堂
嶋田 敬三	東京都立大学	宗景 (中島) ゆり	関西学院大学生命環境学部
沈 建仁	岡山大学異分野基礎科学研究所	村田 紀夫	基礎生物学研究所
杉浦 美羽	愛媛大学プロテオサイエンスセンター	本橋 健	京都産業大学総合生命科学部
杉田 護	名古屋大学大学院情報学研究科	本橋 令子	静岡大学学術院農学領域
鈴木 祥弘	神奈川大学理学部	山本 義治	岐阜大学応用生物科学部
園池 公毅	早稲田大学教育学部	矢守 航	東京大学大学院農学生命科学研究科
高市 真一	東京農業大学生命科学部	和田 元	東京大学大学院総合文
高橋 俊一	琉球大学熱帯生物圏研究センター		

編集後記

6月には名古屋大学において久しぶりの対面で光合成学会が行われました。関係者と直接顔を合わせ、研究成果などを語らうことができる嬉しさは格別でした。ただし、昨今の異常気象の影響を受け、前日の台風の余波で新幹線が上下線とも大幅に遅れ、参加者のために開始時間を大幅に遅らせての開催となりました。臨機応変な対応、会場運営に携わった方々のご苦労は大変なものだったと思います。ありがとうございました。国際会議も開催されるなど、コロナ禍以前に戻りつつあります。しかし、まだ感染は続いてもいるようです。どうか無理をなさらず、息災にお過ごしください。

「光合成研究」では、研究紹介や解説記事を随時受け付けておりますので、奮ってご投稿ください。また表紙の写真や絵も募集していますので是非ご投稿ください。みなさまに様々な話題をお届けできるよう努めてまいります。本誌に関するご意見やご要望がございましたらご連絡ください。

編集長・古本 強（龍谷大学）

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：最近刊行された研究成果の紹介。特に、若手、博士研究員の方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。書評も歓迎します。

記事の掲載を希望される方は、編集長の古本（tfurumoto@agr.ryukoku.ac.jp）までご連絡ください。

「光合成研究」編集委員会

編集長 古本 強 (龍谷大学)
編集委員 高橋 俊一 (琉球大学)
編集委員 小口 理一 (大阪公立大学)
編集委員 河合 (久保田) 寿子 (山形大学)

日本光合成学会 2023年度役員

会長 沈 建仁 (岡山大学)
事務局長 園池 公毅 (早稲田大学)
事務局 高林 厚史 (北海道大学) IT担当
常任幹事 藤田 祐一 (名古屋大学)
常任幹事 宗景 ゆり (関西学院大学) 前編集長
常任幹事 増田 真二 (東京工業大学) 光生物学協会
常任幹事 栗井 光一郎 (静岡大学) WEB担当
常任幹事 彦坂 幸毅 (東北大学)
常任幹事 野口 航 (東京薬科大学)
常任幹事 古本 強 (龍谷大学) 編集長

会計監査 杉浦 美羽 (愛媛大学)
選挙管理委員 野口 巧 (名古屋大学) ・三野 広幸 (名古屋大学)

光合成研究 第33巻 第2号 (通巻97号) 2023年10月30日発行

日本光合成学会

〒700-8530 岡山市北区津島中 3-1-1

岡山大学 異分野基礎科学研究所 沈建仁 研究室内

TEL : 086-251-8502

FAX : 086-251-8502

e-mail : jspr@photosyn.jp

ホームページ : <http://photosyn.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

銀行振込の場合 ゆうちょ銀行、019店 (ゼロイチキュウと入力)、当座、0730290

名前 : ニホンコウゴウセイガッカイ
