

光合成における光エネルギーの利用と散逸

園 池 公 毅

Energy Utilization and Dissipation in Photosynthesis

Kintake SONOIKE

Photosynthesis is the process of energy conversion from light to chemical energy, which sustains life on the earth including the human race. By looking at the elaborate devices that plants realize for efficient photosynthesis, we simply admire the system of nature for the invention. We should learn a lot from plant photosynthesis in our attempts to develop the systems of energy conversion or artificial photosynthesis. It should be stressed that the strategies to dissipate excess energy are also very important in natural ever-changing environments. Without the protection from the damages by excess energy, photosynthetic organisms could not maintain their photosynthesis and growth. In this article, strategies of harvesting light energy as well as those of dissipating excess energy in photosynthetic organisms are briefly reviewed.

Key words: photosynthesis, spectroscopy, chlorophyll fluorescence, light acclimation, energy conversion

光合成は、人間も含めた全生態系をエネルギー的に支えている地球最大の化学反応系であり、その基本的なメカニズムの解明には多大な努力がはらわれてきた。地球上の物質循環は、二酸化炭素を吸収して酸素を発生する光合成の速度と、その逆反応と解釈できる生物の呼吸および有機物の燃焼の速度のバランスの上に成り立っており、化石燃料の大量消費などによってその一方の速度が急激に上昇すれば、結果として大気中の二酸化炭素濃度の上昇などといった地球環境の変動につながる。そのような環境変動の緩和策として、植物の光合成の効率を改善しようという提案、あるいは、植物に環境ストレス耐性を付与して砂漠などの不適地での光合成を増大させようなどといった提案がなされている。

直接的に植物を利用するのではなく、光合成反応を模倣する人工光合成の研究も注目を集めている。一口に人工光合成といってもその概念はかなり幅広く、半導体などを用いた完全に物理的な系から、金属錯体などの有機化合物を用いた系、さらには、植物の光合成に関わる色素タンパク質複合体を電極上などに再構成しようとするものまでさまざまである。光合成において水を分解して酸素を発生する

マンガクスターの詳細な構造が近年明らかとなったことから、そのような構造からの知見を人工光合成の開発に役立てようとする試みもなされている。いずれにしても、植物の光合成のメカニズムを何らかの形で利用しようとする際には、色素による光エネルギーの捕集の効率、電荷分離による光エネルギーから電子移動への変換の効率、あるいは電子伝達反応を化学エネルギーに変換する効率、といった個々の反応の効率に意識が集中してきた。これは、人工光合成の個々のパーツを開発する上では当然のことであろう。しかし、現実の植物の光合成の効率を決めているのは、個々のパーツの効率ではなく、環境要因である。植物は変動する自然環境に対してきわめて多様な応答を示し、そのようなシステムとしての応答こそが植物全体の光合成の効率を決めている。現在は個別のパーツの模倣にとどまっている人工光合成の研究であっても、将来的にはそのような植物のシステムとしての環境応答を取り入れて考える時代がくるかもしれない。そのような観点から、本稿では、植物の光合成の仕組みを、おもに光に対する応答メカニズムという観点から解説する。

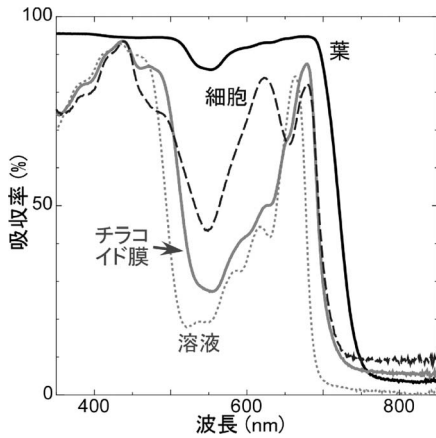


図1 光合成色素の吸収率スペクトル。実線：ホウレンソウの葉，破線：シアノバクテリアの細胞，グレー線：ホウレンソウのチラコイド膜，点線：ホウレンソウから抽出した光合成色素の80% アセトン溶液。積分球をつけた分光光度計により測定したスペクトルを，単位面積当たりのクロロフィル量をそろえて表示している。

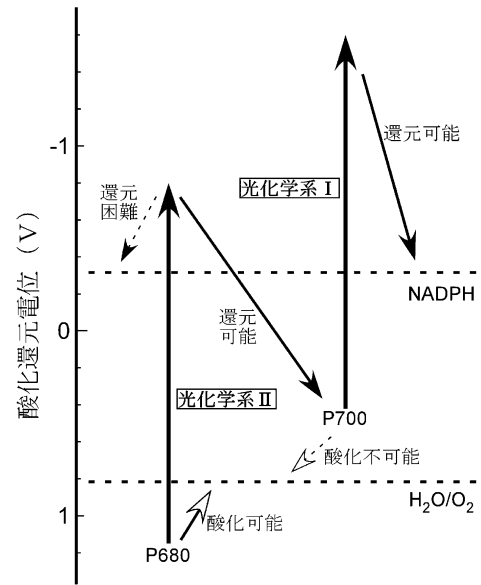


図2 光化学系の酸化還元電位。

1. 光合成が光のエネルギーを利用する仕組み

最初に，光合成が光を利用する仕組みを，光合成反応に最も特徴的な，光エネルギーの捕集と酸化還元力の生成という側面から紹介する。なお，光合成のメカニズムの詳細に立ち入ることはできないので，一般的な点については他書¹⁾を参照されたい。

1.1 光エネルギーの捕集

光合成は太陽の放射エネルギーの大半を占める可視光を利用するシステムであり，可視光を吸収する光合成色素が光の捕集に携わる。典型的な光合成色素であるクロロフィル，カロテノイド，フィコビルリンは，いずれも低分子の有機化合物であり，分子内に長い共役二重結合をもつため可視部に吸収をもつ。クロロフィルとカロテノイドは配位結合と疎水結合，フィコビルリンは共有結合と，その形は異なるが，光合成色素はいずれもタンパク質の足場に結合して存在している。主要な光合成色素であるクロロフィルの場合，色素とタンパク質の相互作用によって吸収帯は長波長にシフトする。相互作用の強さはタンパク質分子とどのように結合しているかによって異なるため，クロロフィルタンパク質の吸収帯の幅は，有機溶媒中のクロロフィルの吸収帯の幅に比べて広がる。このことは，図1に示した吸収率のスペクトルにおいて，クロロフィルタンパク質を含む生体膜であるチラコイド膜（グレー線）の吸収帯の幅が，点線で示した有機溶媒中のスペクトルの吸収帯の幅に比べて長波長側で広がっていることに反映されている。破線はシアノバクテリア（藍藻）の細胞の吸収率のスペクトルであり，この生物がクロロフィルとカロテノイドのほかにフィコビルリンを含むことが，ホウレンソウではみられ

ない620 nm付近の吸収帯からみてとれるが，クロロフィルの吸収帯は，チラコイド膜と比較して大きな変化はみられない。一方，葉の吸収率のスペクトル（実線）においては，葉や，チラコイド膜，クロロフィル溶液に特徴的であった500～600 nmの領域における吸収率の低下がほとんどみられなくなっている。このことは，細胞が集まって作られる葉の構造が，緑色域の光の吸収率の向上に大きく寄与していることを示している。

具体的には，細胞間隙（空気）に比べて屈折率の高い円柱状の細胞が葉の表面に縦に規則正しく並ぶことによって，外からの光を光ファイバーのように葉の中心まで導く一方，葉の裏には不定形の細胞がばらばらに並ぶことによって光を大きく散乱して，葉の裏側にまっすぐ通り抜けることを防いでいる。結果的に，光が葉を透過する際の光路長は葉の厚みの数倍にまで達するといわれ，それによって溶液中のクロロフィル分子では吸収しづらい緑色光をも有効に活用できる。

1.2 酸化力と還元力の生成

光合成は，二酸化炭素を還元して有機物を作るための還元力として，低分子の有機化合物ニコチンアミドアデニンジヌクレオチドリン酸（NADPH）を用いる。このNADPHを還元するための電子は，水の酸化により供給される。NADPHの標準酸化還元電位は -0.32 V であり，水の酸化反応の標準酸化還元電位は $+0.82\text{ V}$ であるので，最低でもその差の 1.14 V に相当するエネルギーが外部から供給されなければ反応は進行しない。光合成系においては，2段階の光化学反応によってこのエネルギーを供給している（図2）。光化学系IIの反応中心であるP680の酸化還元電位は

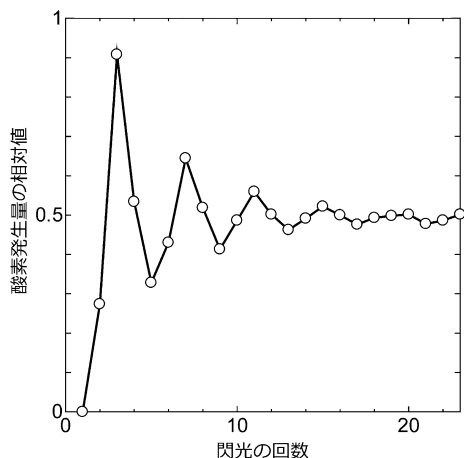


図3 閃光による酸素発生量の振動. Joliot *et al.* (1969) のデータ²⁾をもとに作成.

+1.1 V を超し、水を分解して電子を取り出し、酸素を発生することを可能にする。励起された P680 は、数値的には直接 NADPH を還元するだけの酸化還元電位をもつが、NADPH の酸化還元電位との差は小さく、おそらく反応を不可逆的に進行させることができないため、現実には NADPH を還元できない。このため、NADPH を還元するために光化学系 I が必要となる。

水の酸化反応は1電子反応ではないので、実際には P680 が直接水を酸化することはできない。光合成組織にごく短い閃光を照射した場合、1回の照射では酸素発生はみられず、複数回の照射により初めて酸素が発生する(図3)。発生量のピークは、3回目、7回目、11回目と4周期の振動を示し、水の分解が4電子の酸化反応($2\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{O}_2 + 4\text{H}^+ + 4\text{e}^-$)であることに対応している。4電子分の酸化力の蓄積は、マンガクラスターのマンガン原子において行われる。マンガクラスターおよびその周囲の構造は、X線吸収を利用した測定(EXAFS, XANESなど)と赤外線吸収を利用した測定(FTIRなど)によって推定されていたが、最近になり日本の研究グループによって、X線結晶構造解析により Mn_4CaO_5 が「ひしゃげた椅子構造」を取ってマンガクラスターとして機能していることが明らかにされた³⁾。基質となる2分子の水分子の配置についても候補が絞られてきているが、まだ決定はされていない。また、現時点においては、X線結晶構造解析によるデータが一番安定な状態における構造のものに限られている。4電子分の酸化力を蓄積して水を分解するというマンガクラスターの機能は、生物界で唯一のものであり、その各酸化ステップにおける構造変化の解明が望まれている。

このマンガクラスターの足場となっているタンパク質は、光化学系IIのD1タンパク質とよばれるサブユニット

であり、植物の葉緑体の中でもきわめて代謝回転の速いタンパク質である。通常の生育条件でも分解と修復を繰り返しており、タンパク質合成阻害剤を添加することによって修復を停止すると、D1タンパク質は急速にその量を減らしていくことが知られている。また、強光条件においては、修復が分解速度に追いつかなくなり、やはりD1タンパク質量の低下と、光合成速度の低下(光阻害)がみられる。これらの結果は、+1Vを超す酸化力を生じさせて水を分解する光合成の反応が、本質的に生体にとっては危険なものであり、継続的な修復作業を通じてようやく活性を維持し得るものであることを意味しているのであろう。植物の光合成を光エネルギー変換プロセスという観点から太陽電池などと比較した場合に、自己修復能は光合成の大きな優位点のひとつであるが、植物といえども、その修復にはそれなりのコストを払っていることになる。

2. 光合成が光エネルギーを無駄にする仕組み

光合成の個別のステップのエネルギー変換効率さまざまであるが、全体としての理論効率は30%程度であり、この効率は、反応を不可逆的に進行させるの必要性を考えると、改善の余地はかなり小さいと見積られる。一方で、現実の自然環境下における植物の光合成の速度は、変動する環境要因によって制限を受け、理論効率を実現しうる環境で生育することなどはないといってよい。しかも、光合成速度の低下は、単に基質の濃度が低下したために反応速度が低下するといった受動的なものではなく、むしろ光合成の効率を能動的に低下させるメカニズムを働かせている場合が多い。以下では、そのようなエネルギーを「無駄遣いする仕組み」について紹介する。

2.1 なぜ無駄が必要か

光合成の速度を測定しようとした場合、いくつかの方法があるが、植物個体を扱う場合には二酸化炭素の吸収速度を測定するのが確実である。空気の成分のうち、単一原子のアルゴン、同一の二原子からなる窒素と酸素は、いずれも赤外領域に吸収をもたないが、二酸化炭素と水(水蒸気)は赤外領域に吸収をもつため、水による吸収を適切に補正すれば、赤外吸収の変化によって光合成による二酸化炭素吸収速度を見積もることができる。図4はこのようにして測定した光合成速度を、照射光量に対してプロットした光-光合成曲線である⁴⁾。照射光量は、可視領域の波長(400~700 nm)について、面積当たり単位時間当たりの光子数を意味する光量子束密度(photon flux density)で示している。光量の単位としては照度(lx)あるいは放射照度($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$)が用いられることも多いが、前者は人間の

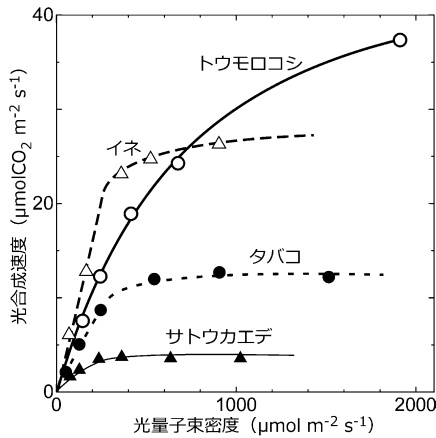


図4 光-光合成曲線（光合成の光飽和曲線）. 石井（1992）のデータ⁴⁾から4種の植物を取り出して作成.

視感度で補正されているため、人間の感覚とは無関係な反応の記述には適さない。また、光合成の反応は他の光化学反応と同様に、光子が吸収された際に反応が起こるか起こらないかは二者択一であり、エネルギーのより高い青色光が吸収されたからといって、赤色光が吸収された場合よりも反応が進むということはない。したがって、放射照度のように単位面積当たりのエネルギーとして光量を評価するのも不適切である。これが、光化学の分野では光量の単位として光子束密度を用いる理由である。

光-光合成曲線の形状は、植物の種類、あるいはその植物の生育環境によって異なり、 C_3 型光合成とよばれる型の光合成を行うイネ、タバコ、サトウカエデが400~500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ の光量で光合成速度が飽和するのに対して、 C_4 型の光合成を行うトウモロコシはより強光で飽和する(図4)。しかし、飽和の程度は異なっても、光量と光合成速度の間に直線関係が成り立つ(すなわち光合成の収率が一定である)のはいずれの場合も光量が低いときのみであり、強光下で速度の飽和がみられる(すなわち光合成の収率が低下する)点は変わらない。これは、酵素反応などを含む化学反応に一般的にみられる性質であり、反応基質の濃度が低いときには基質濃度と反応速度は比例するが、反応基質の濃度が高くなると速度は飽和する。光合成における光も化学反応における基質の一種として扱うことができる。

これに対して、太陽電池のパネルの出力の場合は事情が異なる。真昼の直射日光が入射しているときと、朝晩に光が弱くなったときでは、当然出力は大きく変化する。具体的な出力の光量依存性は太陽電池の種類によっても異なるが、通常の太陽電池において出力を計算するときには、出力が光量に比例するものとして扱うことが多い。すなわち、光エネルギー変換効率は光量によらずほぼ一定と考え

ることができる。また、一般に色素による光の吸収率も光量によらず一定であり、光の吸収量は、照射光量が増加するのに比例して増加する。これは、光の吸収という現象が物理的な反応であることを反映している。したがって、弱い光の下では吸収したエネルギーの大部分を光合成に使っていた植物であっても、照射光量が増加するとエネルギーの利用効率は低下する。吸収光量は直線的に増加するのに対して光合成は飽和していくことになるので、結果として、光合成に使われないエネルギーの割合は増加する。励起状態の光化学系IIは水さえ酸化する酸化力を持ち、一方で励起状態の光化学系Iは酸素を還元して活性酸素を生じさせるだけの低い酸化還元電位をもつため、過剰なエネルギーは、活性酸素などによる生体物質の酸化的破壊を通して光合成の阻害と生育の抑制、場合によっては死をもたらし、光合成に使われない過剰なエネルギーの適切な散逸(すなわち無駄遣い)は、植物にとって必須のプロセスであることは理解できよう。

2.2 光を吸収しない戦略

植物が過剰な光エネルギーの吸収を避けるための一番単純な戦略は、入射光に対して葉を傾けることである。植物の葉の角度を観察すると、フジなどいくつかの植物では、朝晩と日中で葉の傾きを変えている。これは、強光が当たる日中に葉の投影面積を減少させて過剰な光吸収を避けていると解釈できる。一方、前節で述べたように、光合成の速度は強光下では飽和するため、葉の投影面積を半分にして(すなわち単位面積当たりの受光量を半分にして)葉の面積を倍にすれば、強光下でのトータルの光合成速度は光合成の飽和が避けられる分増加する。一方で、光合成速度が光量に比例する弱光下ではそのような増加は起こらないため、葉の面積を大きくすれば、葉を作るためにかかるコストの分だけ損になる。林床の草本に葉を水平に展開するものが多くみられるのに対して、明るい草原では葉を立てた草本が多くみられる(図5)ことは、このような光の有効利用のための適応戦略として解釈できる。このほか、葉の細胞の中では、葉緑体が光量に応じて移動し、結果として各葉緑体が吸収する光量を強光で抑える葉緑体の定位運動がみられ、これも光吸収を抑える戦略と考えることができる。

2.3 光エネルギーの散逸の測定方法

吸収してしまった過剰な光エネルギーは、何らかの形で散逸させなければならない。エネルギーの散逸を測定するにはいくつかの方法が考えられる。いずれの方法も、吸収した光エネルギーのほとんどは、光合成に使われるか、熱として放散されるかのいずれかの運命をたどり、ごく一部



図5 草原と林床の植物. 明るい環境の植物（上段）と暗い環境の植物（下段）では葉の傾きが異なる。

が蛍光の形で、もう一度光として放出されることを利用している。たとえば、気相におかれた光合成組織に光が当たると、その一部は熱となり、その際に熱膨張によって近傍の空気の体積が増加する。光の照射を間欠的に行えば、膨張と収縮によって粗密波が生じ、間欠照射光の周波数に応じた音波として検出可能である。このような光音響分光法を用いれば、熱として放散されたエネルギーを直接測定することができる（図6上）。光音響分光の測定中に定常光を照射しても、間欠光の周波数に相当する音波だけを検出している限りにおいては、直接的な影響はみられない。一方で、定常光の照射によって光合成が飽和すれば、間欠光のエネルギーのうち熱となる割合は大きくなるので、その変化が間接的にシグナルの大きさに影響を与える。光音響分光においては、このようにして光合成に使われるエネルギーと熱として放散されるエネルギーの関係を解析することができる。

一方で、蛍光を用いても、熱放散に関する解析が可能である。光のエネルギーを吸収するのは光合成色素であり、クロロフィルは吸収したエネルギーの一部を赤から近赤外の蛍光として発光する。実際の光合成組織においては、光合成に使われず、また熱にもならなかったエネルギーが蛍光として発光することになるから、光合成の収率が低下すれば蛍光の収率は上昇する。同様に熱放散が上昇すれば、蛍光の収率は低下する。このようにして、光合成あるいは熱放散の収率に関する情報をクロロフィル蛍光測定から得

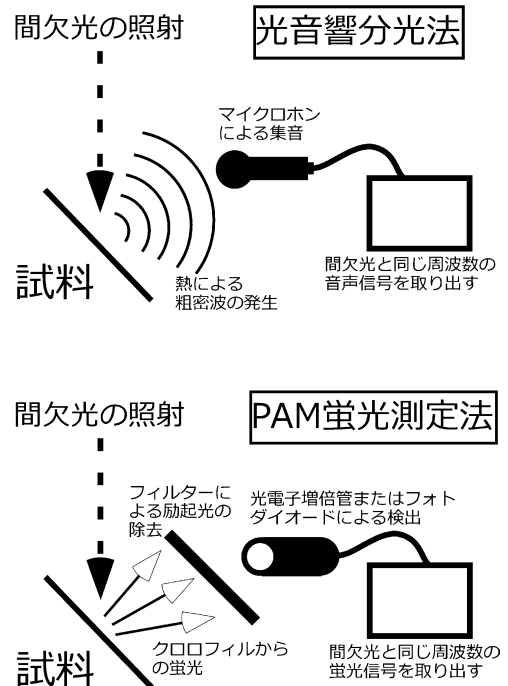


図6 光合成と熱放散の測定方法. 光音響分光法（上）とPAMクロロフィル蛍光測定法（下）。

ることができる⁵⁾。蛍光測定においても、測定のための励起光を間欠光に変調しておき、その変調光と同じ周波数のシグナルだけを増幅すれば（図6下）、そこへ定常光を照射しても直接的な影響は生じない。しかし、定常光の照射によって光合成の状態、あるいは熱放散の状態が変化すれば、それを変調蛍光の変化として検出することが可能になる（図7）。このようにして、パルス変調（pulse amplitude modulation; PAM と略称される）クロロフィル蛍光測定法においては、ある光量の定常光の下での光合成の収率、あるいは熱放散の収率を見積もることができる。PAMクロロフィル蛍光測定法においては、光音響分光法では難しい溶液試料での測定も可能である。

2.4 光エネルギーを散逸させる戦略

吸収した過剰エネルギーを散逸する機構としてはいくつかのものが知られているが、以下ではそのメカニズムが詳細に調べられているキサントフィルサイクルを中心に紹介する。

キサントフィル類はカロテノイドの一種であり、 β -カロテンなどのカロテン類とは異なり、酸素原子を構造中に含み、一般的にはカロテン類よりやや親水的であることが多い。図8に示す3種のキサントフィルは同じ基本構造をもち、構造中に含まれる酸素原子の数が異なっている。酸素添加酵素であるエポキシダーゼが触媒する酵素反応によりゼアキサントチンからアンテラキサントチンを経てピオラキ

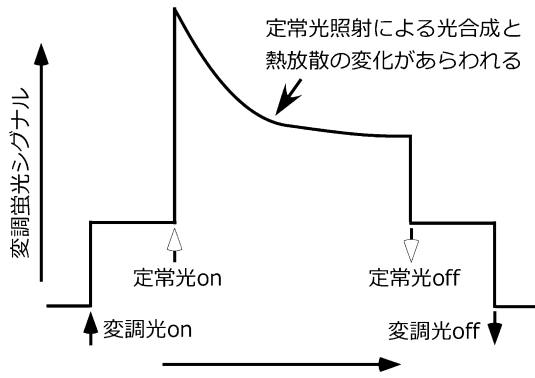


図7 PAM 蛍光測定のスグナル変化.

サンチンへと変換される一方、逆反応を触媒するデアポキシダーゼによって酸素が除去されて逆方向へも変換されるため、これらの3種の色素は相互に変換可能であって、細胞内の条件によって量比が変動する。このようなキサントフィルの相互変換系であるキサントフィルサイクルの存在は古くから知られていたが、これが過剰なエネルギーの散逸に重要な役割を果たしていることが明らかとなっている。

3種のキサントフィルのうち、ピオラキサナンチンは、吸収した光のエネルギーをクロロフィルに渡すことにより光エネルギーを集める集光性色素として働くのに対して、ゼアキサナンチンは、逆にクロロフィルから励起エネルギーを受け取って熱として放散する役割を果たす。これらの色素の量比を調節するエポキシダーゼとデアポキシダーゼが働く生理的な条件は異なり、光エネルギーが過剰となって電子伝達反応により光合成膜の内外に水素イオンの濃度勾配が形成されて電子伝達体のキノンが還元された条件ではデアポキシダーゼが活性化される一方、弱光条件ではエポキ

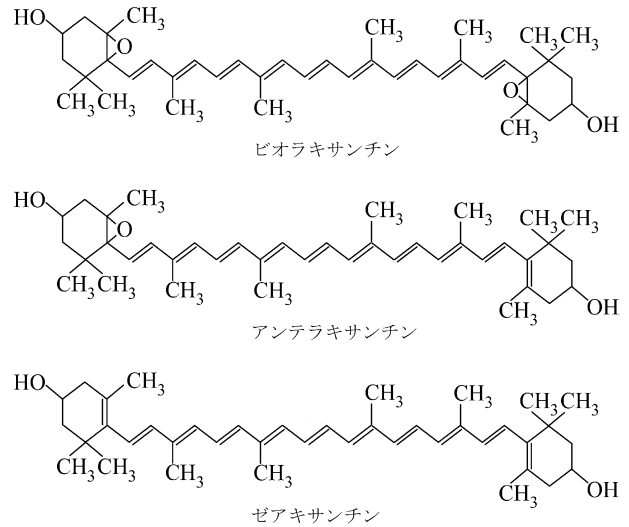


図8 3種のキサントフィルの構造式. キサントフィルサイクルを構成する3種の色素の構造式を示す.

シダーゼが活性化される。結果として、光エネルギーが過剰となる条件ではゼアキサナンチンが作られてエネルギーを熱として放散し、弱光条件ではピオラキサナンチンが作られて光の効率的な捕集に役立つことになる。したがって、光エネルギーの供給と利用のバランスを、キノンの酸化還元と水素イオンの濃度勾配の形でモニターして色素変換酵素の活性調節を行うことにより、熱放散を用いた一種の安全バルブを自動制御することが可能となっている (図9A)。

エネルギーを無駄遣いする機構は、キサントフィルサイクル以外にも存在する。Water-water cycle (浅田回路) とよばれる電子伝達経路は、通常は、NADPHなどの二酸化炭素同化のための還元力の生成に使われる電子を条件によって酸素に流すことにより、過剰な還元力の生成を抑え

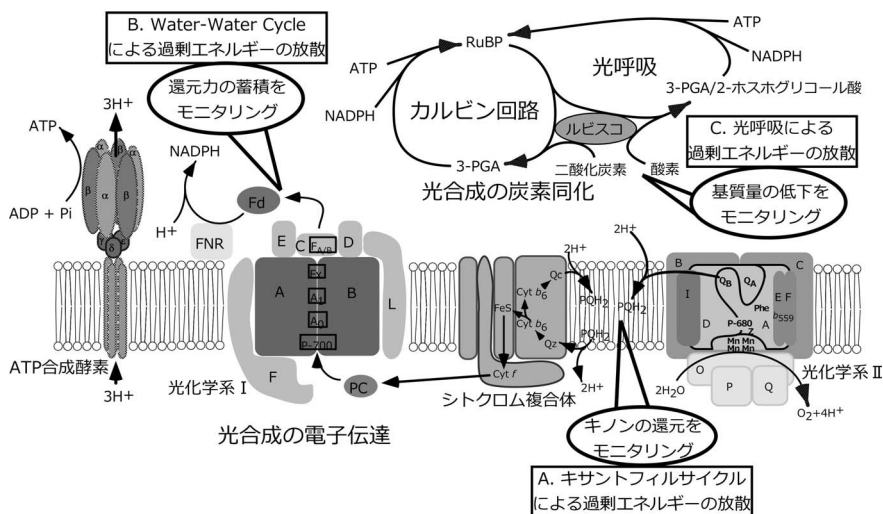


図9 エネルギー放散経路の制御におけるモニタリング部位.

ている。この経路においては、酸素還元を触媒する酵素の活性が還元力の過剰蓄積をモニターする(図9B)ことによって調節されるという仮説が提案されている⁶⁾。また、光呼吸とよばれる反応においても、エネルギーが無駄遣いされる。光呼吸の反応においては、通常は二酸化炭素の固定に働く酵素ルビスコが、二酸化炭素ではなく酸素との反応を触媒する。これにより、固定された有機物の一部が二酸化炭素へと酸化されるばかりでなく、生体内でエネルギー物質として働くATPと還元剤として働くNADPHを消費する。結果として、エネルギーと還元力を無駄遣いする一連の反応が起こることになる。この光呼吸の反応も、光合成の基質である二酸化炭素の相対的な濃度をモニターすることによって、エネルギーと還元力の過剰を自動的に制御している(図9C)と解釈することが可能である。植物の光合成においては、このように細胞内のいくつかのポイントでエネルギーの過剰を検知することによって、エネルギー放散系の自動制御を実現している。

これまでみてきたように、光合成のシステムにおいては、巧妙な仕組みによって反応の収率を上げる一方で、積極的にエネルギーを捨てる仕組みをいくつも用意している。このことは、変動する自然環境下において、常に最大の収率でエネルギー変換を行うことの危険性を示していると考えてよいだろう。自然環境下においては、たとえ他の植物などに覆われずに直射日光が当たるオープンな場所であっても、朝晩は光が必ず弱くなり、また、曇りや雨の気象条件のもとでは昼間でも光量が低下する。太陽光の光合成有効放射(光合成に利用可能な光量子束密度)は最大で約 $2000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ に達するが、実際にそれだけの光量を受ける時間帯は、オープンな環境でもきわめて限られる。そのような自然環境の下で生きている植物は、頻度の高い弱光の下での光合成の収率を最適化しておき、たまにしかみられない強光条件下では、光合成の効率を積極的に低下させることによって過剰なエネルギーによる光阻害を防ぐという戦略をとっていると考えられる。

光合成の効率を低下させる強光応答メカニズムを阻害した場合には、何が起こるだろうか。単細胞の光合成生物であるシアノバクテリアの場合、強光応答ができなくなった変異株では短期的な光合成の効率と増殖が改善する例が知られており、陸上植物のシロイヌナズナの場合は、定常条

件では強光応答メカニズムが阻害されても、その生育や光合成にはそれほど大きな変化はみられない例が多い。しかし、同じシアノバクテリアの変異株を長時間にわたって強光条件に置き続けると、顕著な生育阻害がみられる⁷⁾。また、シロイヌナズナの循環的な電子伝達に異常を示す変異株の場合は、定常光では生育に差がみられないが、変動する光環境下に置くと生育の阻害がみられる⁸⁾。これらの観察結果は、実験室の一定の環境条件で生物の反応を評価することの危険性を示すとともに、生物が適応しているのはあくまで変動する自然環境であることを端的に示している。本稿で紹介したような植物の戦略は、おそらく太陽電池のような物理的に完結する反応には必要とされないであろうが、反応速度の飽和を伴う化学的な反応が関与する人工光合成においては、考慮すべきファクターであるように思われる。人工光合成の開発にあたって植物の光合成反応を参考とする際には、水分分解系などの個々のパーツを評価するだけでなく、システムとしての戦略も同時に考慮していくことが重要となるだろう。

文 献

- 1) 東京大学光合成教育研究会編：光合成の科学(東京大学出版会, 2007)
- 2) P. Joliot, G. Barbieri and R. Chabaud: "Un nouveau modele des centres photochimiques du system II," *Photochem. Photobiol.*, **10** (1969) 309-329.
- 3) Y. Uemura, K. Kawakami, J.-R. Shen and N. Kamiya: "Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å," *Nature*, **473** (2011) 55-60.
- 4) 石井龍一: "各種要因による光合成の制御", 光合成, 宮地重遠編(朝倉書店, 1992) pp. 75-97.
- 5) 園池公毅: "クロロフィル蛍光と吸収による光合成測定", *低温科学*, **67** (2009) 507-524.
- 6) C. Miyake, U. Schreiber, H. Hormann, S. Sano and K. Asada: "The FAD-enzyme monodehydroascorbate radical reductase mediates photoproduction of superoxide radicals in spinach thylakoid membranes," *Plant Cell Physiol.*, **39** (1998) 821-829.
- 7) K. Sonoike, Y. Hihara and M. Ikeuchi: "Physiological significance of the regulation of photosystem stoichiometry upon high light acclimation of *Synechocystis* sp. PCC 6803," *Plant Cell Physiol.*, **42** (2001) 379-384.
- 8) M. Suorsa, S. Järvi, M. Grieco, M. Nurmi, M. Pietrzykowska, M. Rantala, S. Kangasjärvi, V. Paakkarinen, M. Tikkanen, S. Jansson and E.-M. Aro: "PROTON GRADIENT REGULATION5 is essential for proper acclimation of *Arabidopsis* photosystem I to naturally and artificially fluctuating light conditions," *Plant Cell*, **24** (2012) 2934-2948.

(2014年1月29日受理)