

公益信託エスペック地球環境研究・技術基金

平成 27 年度助成金研究報告書

概要書

研究テーマ：『森林生態系における太陽光誘発クロロフィル蛍光
スペクトルの空間分布の解明』

辻本 克斗

(北海道大学・大学院農学院・共生基盤学専攻)

2016 年 10 月 25 日

1 はじめに

陸域生態系の光合成量を推定する指標として、太陽光誘発クロロフィル蛍光 (Sun-induced fluorescence: SIF) は近年その利用可能性が期待されている。クロロフィル蛍光とは、植物が光を受けて光合成を行う際に余剰エネルギーとして外部に放出される、微弱な光のことである。特に太陽光により誘発されるクロロフィル蛍光のことを特に SIF と呼ぶ。衛星や無人航空機を用いた研究により、生態系スケールの SIF が生態系光合成量と強い正の相関をもつことはすでに明らかになっている (Frankenberg et al., 2011; Yang et al., 2015)。これらの先行研究は、SIF のモニタリングが地球の炭素循環の解明に大きく貢献できる可能性を示唆している。

このように、SIF は光合成量と強い相関があることが報告されているが、その関係の生理的メカニズムを明らかにするには、蛍光の理論を光合成モデルに組み込む必要があった。van der Tol et al. (2014) は従来の蛍光のモデル (Genty et al., 1989) と光合成モデル (Farquhar et al., 1980) を結合させ、蛍光-光合成モデルを作った。Zhang et al. (2014) は、その蛍光-光合成モデルを用いて逆解析をおこなうことで、光合成のポテンシャルを示す V_{cmax} を観測された SIF から生態系レベルで推定できることを証明した。しかしながら、そのような光合成パラメータと SIF の関係がどのようなメカニズムで季節変化するかは明らかになっていない。本研究では、空間分布の解明に役に立つ、個葉の蛍光スペクトルと窒素濃度・光合成パラメータの関係に着目して、 V_{cmax} と蛍光スペクトルの季節変

化を個葉レベルで測定し、両者の関係を明らかにすることを目的とした。

2 材料と方法

2.1 観測サイト概要

観測は、ミズナラ・カエデが優占する北海道苫小牧演習林（以下 TOEF と略; 42°40'N, 141°36'E）で行った。サイトには高さ 30 m の林冠観測クレーンが建っており、クレーンにつるされたゴンドラから林冠葉にアクセスできる。測定は 2016 年 6 月 27-30 日, 7 月 11-14 日, 8 月 2-9 日, 9 月 12-16 日, 10 月 11-18 日におこなった。

2.2 ガス交換光合成測定

ガス交換チャンバー測定法による光合成測定を, 4 個体のミズナラ成木に対しそれぞれ 4 枚の林冠葉を対象として, ガス交換チャンバーシステム LI-6400XT (Li-COR, Lincoln, U.S.A.) を用いて行なった。チャンバー内の温度は 6, 7, 9 月は 20°C に設定し, 8 月は 25°C, 10 月は 15°C に設定した。光量子束密度を $1200 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ に設定し, CO_2 濃度を 4 段階 (200, 400, 800, $1200 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) で変化させ光合成速度を測定した。低 CO_2 濃度 ($200 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 条件下の光合成速度からは光合成のポテンシャルを示すパラメータである最大カルボキシレーション速度 V_{cmax} を, Farquhar et al. (1980) の光合成モデル式を用いて計算した。測定した温度でのパラメータから, 温度依存式を用いて 25°C での値 ($V_{\text{cmax}25}$) を計算した。

2.3 クロロフィル蛍光測定

個葉のクロロフィル蛍光スペクトルを, ガス交換測定を行った葉と同じ葉で測定した。測定には分光放射計 USB4000 (OceanOptics, Dunedin, U.S.A.) とクロロフィル蛍光測定用のリーフクリップ FluoWat (University of Valencia, Spain) を用いた。FluoWat の窓に 650 nm ショートパスフィルタ (650 nm より長い波長の光をカットする光学フィルタ) をつけ, その窓から白色 LED 光 ($200\sim 300 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) を入射させ, 650~800 nm に分布する上向きのクロロフィル蛍光のスペクトルを測定した (図 1)。測定したクロロフィル蛍光スペクトルは図 2 のように, 685 nm と 740 nm 付近にピークを持つような形状をしている。クロロフィル蛍光の収率として, 当てた光の強度とクロロフィル蛍光スペクトルの 685 nm, 740 nm の比をそれぞれとり, それぞれ FY685, FY740 と

した。また、クロロフィル蛍光の形状の変化を調べるために、スペクトルの 740 nm と 685 nm における強度の比 (F740 / F685) を計算した。光合成測定と蛍光測定を行なったあと、葉を回収し SPAD-502Plus (Konicaminolta, Sakai, Japan) で SPAD 値を測った。

3 結果と考察

光合成パラメータ V_{cmax25} は、夏に最も大きくなりそれ以降は大きく減少した (図 3a)。 V_{cmax25} は、カルビンベンソン回路の酵素 RuBPCase (通称 Rubisco) の含量および活性と関係することが知られており、葉の老化・気温の低下とともにそれらが低下した結果と考えられる。SPAD 値は葉中窒素濃度やクロロフィル濃度を示し、8月に最大になったが V_{cmax25} とは異なりその後緩やかに減少した (図 3b)。一方、クロロフィル蛍光スペクトルの形状を表す F740/F685 は 8月に最大になり 9月以降は大きく減少した (図 3c)。

クロロフィル蛍光は 650~800 nm (赤~遠赤色) の波長域に出る光である (図 2) が、葉内のクロロフィルから出た蛍光の赤色の光は他の葉緑体のクロロフィルに吸収され、650~700 nm の赤色波長域のスペクトルが元のスペクトルよりも増加することが知られている (蛍光の再吸収効果という)。したがって、F740/F685 の季節変化はミズナラ林冠葉におけるクロロフィル含量の季節変化を大きく反映していると考えられる。 V_{cmax25} との関係調べたところ、SPAD よりも F740/F685 のほうが V_{cmax25} との相関は高い結果を得た (図 4a; SPAD: $r^2 = 0.38$, $p < 0.001$, 図 4b; F740/F685: $r^2 = 0.55$, $p < 0.001$)。SPAD は葉中窒素濃度を反映するが、 V_{cmax25} は葉中窒素が高くても Rubisco の不活性化によって低下するため、相関が比較的低くなったものと考えられる。一方、F740/F685 はクロロフィルの濃度を大きく反映していると考えられ、 V_{cmax25} の季節変化と重なったのが高い相関が得られた原因である。また、FY740 は V_{cmax25} と相関がなかった (図 5b; $r^2 = 0.004$, $p > 0.5$) が、FY685 は V_{cmax25} と有意な負の相関 (図 5a; $r^2 = 0.31$, $p < 0.001$) があった。このことは、F740/F685 と V_{cmax25} の関係において、F740 の増加よりもむしろ F685 の減少が寄与していることを表している。

以上から、空間分布を解明するために重要な要素として、光合成ポテンシャルを推定するには、クロロフィル蛍光の収率 (FY685, FY740) や SPAD よりも、蛍光スペクトルを調べることが有用であることが明らかになった。

4 謝辞

本研究の一部は、「公益信託エスペック地球環境研究・技術基金」の助成を受けて実施されました。エスペック株式会社および研究助成事務所の方々に厚く御礼申し上げます。

5 引用文献

Farquhar, G.D., von Caemmerer, S., Berry, J.A., 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* 149, 78-90. doi:10.1007/BF00386231

Frankenberg, C., Fisher, J.B., Worden, J., Badgley, G., Saatchi, S.S., Lee, J.E., Toon, G.C., Butz, A., Jung, M., Kuze, A., Yokota, T., 2011. New global observations of the terrestrial carbon cycle from GOSAT: Patterns of plant fluorescence with gross primary productivity. *Geophys. Res. Lett.* 38, 1-6. doi:10.1029/2011GL048738

Genty, B., Briantais, J.-M., Baker, N.R., 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta - Gen. Subj.* 990, 87-92. doi:10.1016/S0304-4165(89)80016-9

Yang, X., Tang, J., Mustard, J.F., Lee, J.-E., Rossini, M., Joiner, J., Munger, J.W., Kornfeld, A., Richardson, A.D., 2015. Solar-induced chlorophyll fluorescence that correlates with canopy photosynthesis on diurnal and seasonal scales in a temperate deciduous forest. *Geophys. Res. Lett.* 42, 2977-2987. doi:10.1002/2015GL063201

Zhang, Y., Guanter, L., Berry, J.A., Joiner, J., van der Tol, C., Huete, A., Gitelson, A., Voigt, M., Kehler, P., 2014. Estimation of vegetation photosynthetic capacity from space-based measurements of chlorophyll fluorescence for terrestrial biosphere models. *Glob. Chang. Biol.* 20, 3727-3742. doi:10.1111/gcb.12664

6 研究発表

1) ○Tsujimoto K., Kato T. and Nakaji T., : Seasonal changes in the photosynthetic capacity and chlorophyll fluorescence in canopy leaves of *Quercus crispula* in a cool-temperate forest, 2016 American Geophysical Union Fall Meeting, B51B-0396, San Francisco, December 16, 2016 (ポスター, 査読無, 発表申し込み受理済み)

2) ○辻本克斗, 川島在悟, 加藤知道, 斎藤琢, 村岡裕由, 秋津朋子, 奈佐原顕郎 : 「冷温

帯林における光合成機能の鉛直分布とその季節変化」、『日本地球惑星科学連合 2016 年大会』, ACG22-07, 千葉, 2016 年 5 月 25 日. (口頭, 査読無)

3) ○辻本克斗, 川島在悟, 加藤知道, 斎藤琢, 村岡裕由, 秋津朋子, 奈佐原顕郎: 「クロロフィル蛍光パラメータによる冷温帯林の光合成機能の解明」, 『2016 年日本生態学会』, P1-107, 仙台, 2016 年 3 月 22 日. (ポスター, 査読無)

4) ○辻本克斗, 川島在悟, 加藤知道, 斎藤琢, 村岡裕由: 「冷温帯林の鉛直階層における光合成ストレスの日変化」, 『2015 年農業気象学会北海道支部大会』, 発表番号 6, 旭川, 2015 年 12 月 7 日. (口頭, 査読無)

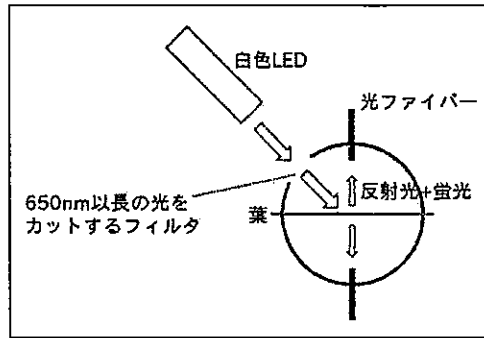


図1. FluoWatの断面の概略図

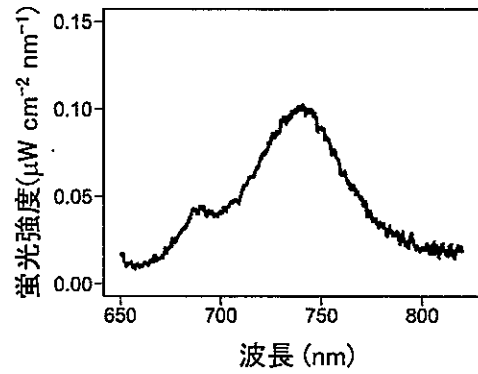


図2. クロロフィル蛍光スペクトルの例 (2016年7月14日に測定)

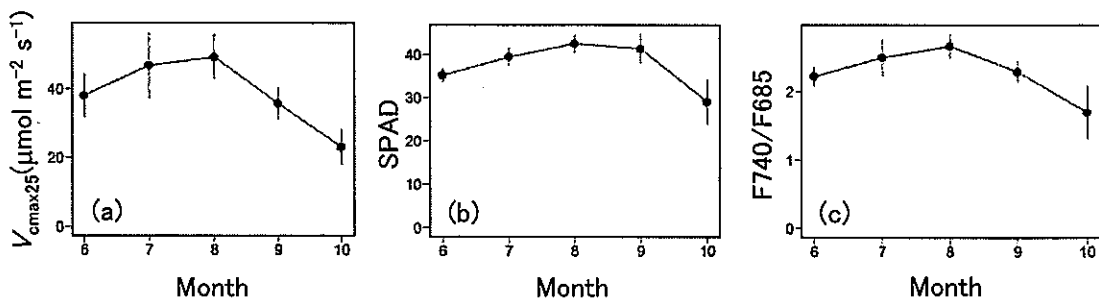


図3. V_{cmax25} (a), SPAD値 (b), F740/F685 (c)の季節変化。エラーバーは±標準偏差を示す。

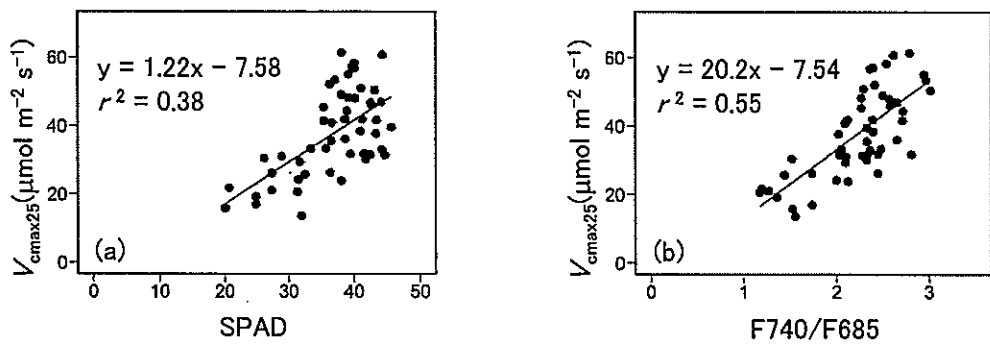


図4. V_{cmax25} と、SPAD値 (a)およびF740/F685 (b)の関係

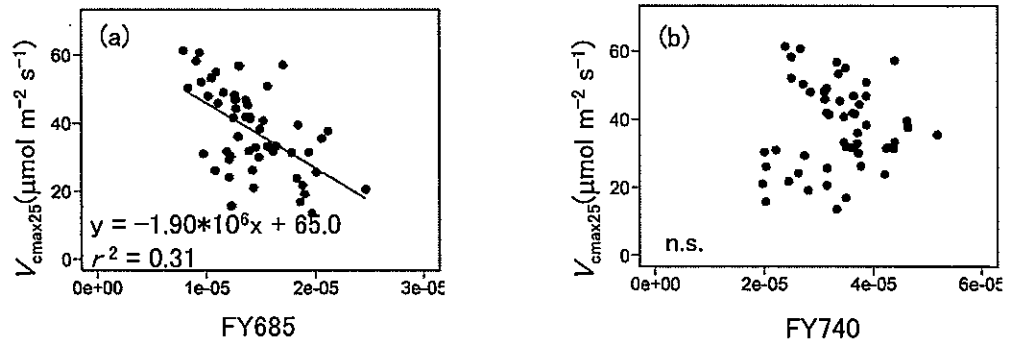


図5. V_{cmax25} と、685 nm(a)および740 nm (b)での蛍光収率(それぞれFY685, FY740)の関係