葉の光合成機能と分光反射特性による近接リモートセンシングへの応用

韓 慶 民^{*1}

韓 慶民：葉の光合成機能と分光反射特性による近接リモートセンシングへの応用 日林誌 87：364~372, 2005 地球規模の炭素循環過程における森林が果たす役割の評価においてリモートセンシング技術の活用が期待されている。近年、高分解能の超多波長連続分光計が開発されたことが契機となり、環境要因の変化に対する光合成活性を植生の分光反射特性によって捉えることで、光合成生産プロセスがマルチスケールで推定できるようになってきた。本稿では、植生分光反射特性に関連するキサントフィルサイクルや水-水サイクルなどの光合成防御機能について概説するとともに、正規化植生指数、植物水分状態指数および光化学反射指数を紹介し、その生理生態学的意義を検討した。また、これら分光反射指数を用いて、個葉からランドスケープスケールに至る光合成生産の時空間変化の推定について考察した。

キーワード：光化学系 II の量子収率，光合成，ゼアキサンチン，光利用効率，分光反射指数

Han, Q.: Remote Sensing of Forest Carbon Fixation by Leaf Spectral Reflectance Associated with Photosynthesis Function. J. Jpn. For. Soc. 87: 364~372, 2005 Portable field spectroradiometers with high spectral resolution developed in the last decade have made it possible to trace photosynthesis processes at multi-scale by measuring changes in certain narrow band reflectance that is associated with the photoprotective mechanisms. Optical sensors mounted in airborne vehicles have spectral resolution as high as that of portable field spectroradiometers. This provides a possibility to estimate the global carbon budget using remote sensing techniques. Photoprotective mechanisms including xanthophyll cycle-dependent thermal energy dissipation and water-water cycle-dependent active oxygen scavenging are briefly reviewed. Three reflectance indices, namely, normalized difference vegetation index (NDVI), water band index (WBI) and photochemical reflectance index (PRI) are introduced and their ecophysiological meanings are explained. In addition, the application of these indices in estimation of photosynthetic carbon gain from the single leaf to the landscape level is discussed.

Key words: light use efficiency, photosynthesis, quantum yield of photosystem II, spectral reflectance, zeaxanthin

I. はじめに

地球温暖化防止に向けた 1997 年の京都会議以降、大気中の二酸化炭素の削減や地球温暖化の抑制に果たす陸上生態系の役割に大きな期待がよせられている。リモートセンシング技術は地球規模の炭素循環過程における森林が果たす役割を評価する上で、客観性、反復性、広域性に優れており、その活用が期待されている (Gamon and Qiu, 1999)。リモートセンシングとは、“観測対象”に直接接触することなく専用の測定器（センサー）によって間接的に計測する技術である。観測対象の空間スケールやセンサーの時間分解能に応じて、個葉・枝クラスターの観測を対象とした近接リモートセンシングから、生態系やランドスケープスケールの観測を対象とした航空機、人工衛星搭載センサーによる観測プラットフォームが存在する。また、センサーには大きく分けて、太陽光の反射をとらえ、可視光から赤外（近赤外，中間赤外，遠赤外）までの範囲で観測する光学センサーと、地表から自然放出されるマイクロ波をキャッチしたり、人工衛星からマイクロ波を地表にあててその反射をとらえるマイクロ波センサーの 2 種類がある。衛星センサーの分解能は空間・スペクトル・時間によって分類される。たとえば、Aqua, Terra の二つの衛星に搭

載されている中分解能撮像分光放射計 MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectrometer) は粗い空間分解能 (250~1,000 m, バンドによって異なる), 中程度のスペクトル分解能 (36 バンド), 微細な時間分解能 (0.5~1.0 日) を備えている。衛星リモートセンシングはこれまでに おもに、土地利用の変化や森林・植生変化の監視、森林火災の監視、砂漠化など地球環境の変動把握などに使われてきた。また、植生表面の広帯域放射吸収および反射の特性を利用した正規化植生指数などの植生指数により、森林の純一次生産や光合成生産の広域推定が行われてきた (Running and Nemani, 1988)。しかし、植生指数による森林の純一次生産の推定は直接的な光合成活動を捉えたものではない。近年、携帯式またはヘリコプターや航空機に搭載する超多波長連続分光の観測を可能とした高分解能光学センサーが登場し、葉の光吸収および反射特性に基づく分光反射特性から、色素組成の変化などを詳細に推定することが可能となりつつある (Gamon *et al.*, 1990, 1997; Gamon and Surfus, 1999)。さらに、環境ストレスに応答するキサントフィルサイクルの変化を利用して、葉の吸収・反射による分光特性からキサントフィルサイクルの変化を検出し、その測定値と光合成による CO₂ 固定量との相関を解析すれば、植生による炭素固定量のプロセス

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: qhan@ffpri.affrc.go.jp

¹ 森林総合研究所植物生態研究領域 (305-8687 つくば市松の里 1)

Department of Plant Ecology, Forestry and Forest Products Research Institute, 1 Matsunosato, Tsukuba 305-8687, Japan (2005 年 3 月 2 日受付; 2005 年 5 月 26 日受理)

を広域にわたって推定することも可能になってきた (Nichol *et al.*, 2000; Gamon *et al.*, 2001; Rahman *et al.*, 2001; Rahman *et al.*, 2003)。以上のように、近年の高性能光学センサーの開発により、近接リモートセンシングの利用価値が格段に向上してきている。本総説では、光学センサー技術の向上とともに開発されてきた分光反射指数である、正規化植生指数 (NDVI)、植物水分状態指数 (WBI)、光化学反射指数 (PRI) と、それらを用いた個葉の光合成能力や群落の炭素固定量の推定方法について概要を紹介する。さらに、特に応用価値が高いと考えられる PRI に関しては、その解析原理に関わる葉の光防御機能と光合成機能についても論じる。

II. 植物の光合成活性および光防御機能

植物は光合成活動に必要な可視光 (400~700 nm) を吸収する分光特性をもっている。近接リモートセンシングにより植物の光合成活性が検出・判別できるのは、環境要因にตอบสนองする光合成の変化が植被面での分光反射特性に反映し、その変化を高分解能光学センサーによって捉えることができるからである。この節では、分光反射特性による光合成 CO_2 固定量の推定に影響を与える光防御メカニズムについて概説する。

植物の葉に吸収される光の量は光子束密度の増加に伴い直線的に増加するが、光合成 CO_2 固定量は増加し続けることなく飽和する (図-1 A)。葉による光子束密度と CO_2 固定に必要な光子束との差が過剰光子束となる。過剰な光エネルギーは植物に光合成機能が低下するという光阻害をもたらす。しかし、植物は光阻害を回避するために、吸収した過剰な光エネルギーを安全な形で消去するキサントフィルサイクル、水-水サイクル (Mehler 反応とも呼ばれる)、光呼吸などさまざまな防御機能を発揮することが知られている (図-1 B)。キサントフィルサイクルの脱エポキシ率から光化学系で生じる電子量の推定が可能である。しかしながら、光化学系で生じた電子は光合成 CO_2 固定、光呼吸ならびに水-水サイクルによって消費されるため、光合成 CO_2 固定量の推定には光呼吸と水-水サイクルへの電子分配を考慮しなければならない。

図-1. 光子束密度と光合成 CO_2 固定速度との関係 (浅田, 1999) (A) と光合成系における光阻害防御機能システム概略図 (B)

白抜き矢印は CO_2 固定におけるエネルギーの流れ、黒塗り矢印は過剰な光エネルギーを消費し、光阻害を防止するためのエネルギーの流れ。

1. キサントフィルサイクル

キサントフィルサイクル (Xanthophyll cycle) とは光化学系 II に局在するビオラキサンチン (Violaxanthin)、アンテラキサンチン (Antheraxanthin)、ゼアキサンチン (Zeaxanthin) の 3 種類のキサントフィル (酸素をエポキシ基の形で含むカロテノイド) から構成され、光強度の変化と光合成速度に応じて相互に変換される反応である (図-2)。通常、暗所や弱光下では、キサントフィルサイクルを構成する色素のほとんどがビオラキサンチンであり、光エネルギーを捕集する役割を担う。光が強くなり、過剰な光エネルギーが生じると、ATP 合成反応が抑制され、 H^+ が蓄積して酸性化になったチラコイド膜ルーメン側に局在するビオラキサンチン・脱エポキシダーゼ (最適 pH

図-2. キサントフィルサイクルによる光捕集および熱放散の模式図

VDE, ビオラキサンチン・脱エポキシダーゼ; ZE, ゼアキサンチン・エポキシダーゼ; AA, アスコルビン酸; MDHA, モノデヒドロアスコルビン酸。

図-3. キサントフィルの吸収率の変化 (Frank *et al.*, 1994)

5.2) が活性化され、ビオラキサンチンからアンテラキサンチンを経てゼアキサンチンへの脱エポキシ化反応が起こる (Demmig *et al.*, 1987; Hager and Holocher, 1994)。励起状態のゼアキサンチンは励起状態のクロロフィルよりエネルギーレベルが低いいため、エネルギー勾配に沿ってクロロフィルからゼアキサンチンへ、一方的なエネルギー伝達が起こり、過剰なエネルギーを熱として放散する (Frank *et al.*, 1994)。光が再び弱くなるとチラコイド膜ルーメン側の pH が上昇し、ストロマ側に局在するゼアキサンチン・エポキシダーゼ (最適 pH 7.5) が活性化され、ゼアキサンチンからアンテラキサンチンを経て、ビオラキサンチンへのエポキシ化反応が起こる。励起状態のビオラキサンチンは励起状態のクロロフィルよりエネルギーレベルが高いため、ビオラキサンチンからクロロフィルへのエネルギー伝達が起こり、光エネルギー捕集機能に戻る (Frank *et al.*, 1994)。このように、キサントフィルサイクルによって光化学系 II の量子収率が調節されている (Demmig-Adams *et al.*, 1999)。

キサントフィルサイクル色素の量 (キサントフィルサイクルサイズ) は植物種およびその生育環境によって異なる (Adams *et al.*, 1999)。同じ樹冠内でも、葉の光条件によってそのキサントフィルサイクルサイズは異なる (Han *et al.*, 2004)。温度や水など環境ストレスにさらされるとキサントフィルサイクルサイズが増加する (Königer *et al.*, 1998; Logan *et al.*, 1998; Saccardy *et al.*, 1998; Han *et al.*, 2003)。キサントフィルサイクルによって、光化学系 II の量子収率を最大 50% に低下させることはできるが、ゼロにはできない。したがって、この機構のみで過剰な光エネルギーをすべて熱として放散することはできない (浅田, 1999)。キサントフィルサイクルの光阻害防止機能の分子機構およびその生理生態学的意義については、詳細に書かれた総説がある (Demmig-Adams and Adams, 1992; Gilmore, 1997; Demmig-Adams *et al.*, 1999)。

図-3 に示したように、この熱放散機能を稼働させる前後の分光反射特性の吸収スペクトルを比較すると、505～515 nm と 531～535 nm に吸収率の変化量にピークが現れる (Bilger *et al.*, 1989)。これら吸収ピークの変化量はビ

図-4. 水-水サイクルの模式図 (浅田, 1999)

オラキサンチンからゼアキサンチンへの脱エポキシ率と密接な関係があり、この吸収特性の変化を光学センサーによって捉えることによって光合成活性の推定に利用できる。

2. 水-水サイクル

水-水サイクルはキサントフィルサイクルが放散しきれない過剰な光エネルギーによって生じた活性酸素を消去する電子伝達経路である (図-4)。近接リモートセンシングに用いる分光反射指数とは直接関係はないが、水-水サイクルは CO_2 固定反応に流れる電子伝達量を調整することによって、分光反射指数と光合成 CO_2 固定との関係に影響を及ぼす (図-1 B)。

チラコイド膜で O_2 が光還元され H_2O_2 を生成することは、1951 年に Mehler によって発見され、メーラー反応と呼ばれる。その後、 O_2 は 1 電子還元され O_2^- が最初に生じ、 H_2O_2 は O_2^- の不均化反応によって生じることが明らかとなった (図-4)。光化学系 II における 2 分子の H_2O に由来する四つの電子によって、光化学系 I で、2 分子の O_2 が 2 分子の H_2O に還元されていることが明らかになり、これが水-水サイクルと呼ばれるようになった (Asada, 1999)。

水-水サイクルでは、活性酸素を速やかに消去する活性酸素消去機能によって、チラコイド膜やストロマの標的分子の酸化、失活を抑制して光阻害を防御することができる。この水-水サイクルによって生ずる電子の流れはストロマでの反応に必要な ATP と NADPH の生成比を調節する (図-1 B)。さらに、ビオラキサンチンからゼアキサンチンへ変換する酵素ビオラキサンチン・脱エポキシダーゼを活性化させるために欠かせない pH の低下をもたらすし、光化学系 II の量子収率を低下させることができる (Osmond and Grace, 1995; Makino *et al.*, 2002)。したがって、水-水サイクルは CO_2 固定反応を効率化し、過剰な光エネルギーを消去する機能ももっていると考えられる。水-水サイクルの分子機構についてもすでにいくつかの総説がある (Long *et al.*, 1994; Noctor and Foyer, 1998; Asada, 1999)。水-水サイクル活性は植物種やその生育光環境によって異なる。環境ストレスに順化して水-水サイクル活性を増加させる植物と (Anderson *et al.*, 1992; Krivosheeva *et al.*, 1996; Fryer *et al.*, 1998; Logan *et al.*,

1998; Han *et al.*, 2004), 増加させない種があることが知られている (Polle *et al.*, 1996)。

3. 光呼吸

光合成の鍵酵素である Rubisco がカルボキシラーゼとオキシゲナーゼとの両方の活性を有することから, CO_2 分圧が低下するとオキシゲナーゼ活性が優先し, 光呼吸の基質が供給されて, 光呼吸が起こる (図-1 B)。光呼吸では O_2 を消費し CO_2 を発生するので, 発生した CO_2 は再びカルビン回路に取りこまれる。この間に ATP が消費されるため, 活性酸素の過剰な発生が抑制され過剰な光エネルギーが除去できる (Kozaki and Takeba, 1996)。水ストレス条件下では, 気孔が閉じ葉内 CO_2 濃度が低下するので, 光呼吸が作動する。また, 弱光下で育てた葉では光呼吸能力が低く, 強光下に移すと高くなる。光呼吸は, 水-水サイクルと同様, 近接リモートセンシングに用いる分光反射指数とは直接関係がないが, CO_2 固定への電子の分配割合が変化することで分光反射指数と光合成 CO_2 固定との関係に影響を及ぼす。

表-1. 携帯式分光反射計一覧

モード	バンド数	観測波長帯	波長分解能*	ソース
FieldSpec HandHeld	512	325~1075	3.5 (レイリー基準) 1.6 (線幅)	Analytical Spectral Devices Inc., Boulder, CO
GER 1500	512	300~1050	1.5 (線幅)	Geophysical and Environmental Research Corp., Mibbrook, NY
UniSpec (VIS/NIR model)	256	300~1100	<10 nm (レイリー基準)	PP Systems, Haverhill, MA

* 分解能がレイリー基準, 線幅 (半値幅), 素子分解能などで表す。製品によって明記していない場合がある。

III. 近接リモートセンシングによる 分光反射指数の観測

本稿に紹介する分光反射指数を観測するためには, 10 nm 以下の高分解能をもつ光学センサーが要求される。近接リモートセンシングでこの条件を満たす測定装置には大きくわけて, フォトダイオードアレイを使用する携帯式分光反射計 (表-1) と, CCD カメラを使用するイメージング分光器との2種類がある (図-5)。フォトダイオードアレイは CCD カメラと比較して, ダイナミックレンジが大きく, ノイズが小さく, 紫外光域での感度が高いなどの優位性をもつ。その他に, ヘリコプターに搭載した分光反射計や高精度ハイパースペクトルセンサーを搭載した航空機搭載型イメージングスペクトロメータ (Airborne Visible/Infrared Imaging Spectrometer: AVIRIS) などによっても観測可能である。典型的な分光反射スペクトルおよび分光反射指数の計算に使用する波長を図-6 に示す。

1. 正規化植生指数 NDVI

正規化植生指数 (NDVI: Normalized Difference Vegetation Index) はもともと衛星リモートセンシングのパラメータとして開発された植生の量や活性度を示す指数であり (Hatfield *et al.*, 1984; Perry and Lautenschlager,

図-6. 典型的な分光反射スペクトルおよび分光反射指数の計算に使用される波長 (Rahman *et al.*, 2003)

図-5. 分光反射計による測定風景

A: 携帯式分光反射計 (FieldSpec HandHeld, Analytical Spectral Devices 社, 米国)。ノート型コンピュータコントロールによって, 個葉における 325~1075 nm の分光反射を 1.6 nm ごとに測定できる。視野角と葉との距離を調整し葉群, 枝クラスターまで測定可能 (静岡大学 角張嘉孝氏提供)。B: ハイパースペクトルカメラ (V-10, 川鉄テクノリサーチ)。スリットを通した対象からの 465~917 nm の反射を 1.8 nm ごとに分光して CCD カメラから出力する。システム (分光系+CCD カメラ) を回転させることで群落全体の連続分光画像を取得できる。画像内の任意の部位の解析が可能だが, 各種補正が必要, データ容量が大きいことが欠点 (国立環境研究所 中路達郎氏提供)。

図-7. 葉の総クロロフィル量とクロロフィル指数 (ND₇₀₅) との相関関係 (Gamon and Surfus, 1999)

白抜き丸はヒマワリ (*Helianthus annuus* L.), 黒塗り丸はダグラスモミ (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.)。

1984), 次式で定義される:

$$NDVI = (R_{NIR} - R_R) / (R_{NIR} + R_R) \quad (1)$$

ここで, R_{NIR} , R_R はそれぞれ近赤外広帯域, 赤広帯域の反射スペクトルである。一般に, 800 nm の反射スペクトルが R_{NIR} , 680 nm の反射スペクトルを R_R として使用する。

NDVI は植物が吸収する光合成有効放射の割合 (F_{APAR} : Fraction of Absorbed Photosynthetically Active Radiation) と比例関係があるので, 植物群落の純一次生産の推定に使われる。また, 葉面積指数 (LAI: Leaf Area Index) が2以下の疎林の場合, NDVI は LAI やクロロフィル, 窒素などの含有量の指標としてもよく使われる (Sellers, 1987; Running and Nemani, 1989; Field *et al.*, 1995)。

近接リモートセンシングでは, NDVI を修正して ND₇₀₅ が個葉のクロロフィル量を示す指標として提案されている (Gitelson and Merzlyak, 1994):

$$ND_{705} = (R_{750} - R_{705}) / (R_{750} + R_{705}) \quad (2)$$

ここで, R_x は波長 x (単位: nm) の反射スペクトルを示す (以下同)。葉のクロロフィル量は 705 nm の反射率に影響を与えるが, 750 nm の反射率には影響しない。ND₇₀₅ は, 高速液体クロマトグラフィー法で測定した葉のクロロフィル量と高い相関をもつことが確認されている (Gamon and Surfus, 1999)。この2波長反射スペクトルによって, 展葉期や落葉期における葉のクロロフィル量が容易に測定できる。しかし, 些細なスペクトル校正ミスが ND₇₀₅ 値に大きな差をもたらすため, 分光器のスペクトル校正を丹念に行わなければならない。また, 植物種によってクロロフィル量と ND₇₀₅ との回帰式の傾きが異なるので (図-7), 種ごとに回帰式を作成しなければならないという問題点がある。

これらの問題点を踏まえて ND₇₀₅ はさらに修正が加えられた (Sims and Gamon, 2002):

図-8. 葉の展開段階または構造 (毛, ワックス, 厚さ) が異なる1年生草本から常緑木本まで53種における葉の総クロロフィル量と修正したクロロフィル指数 (mND₇₀₅) との相関関係 (Sims and Gamon, 2002)

白抜き丸は葉表面における波長 445 nm の反射率 (R_{445}) が 0.1 より大きい, 黒塗り丸は R_{445} が 0.1 より小さい葉を表す。

$$mND_{705} = (R_{750} - R_{705}) / (R_{750} + R_{705} - 2R_{445}) \quad (3)$$

R_{445} は葉の表面反射を示す指標として加えられたものである。その結果, ワックスや毛など葉の表面構造が分光反射スペクトルに及ぼす影響が軽減され, mND₇₀₅ は葉の展開段階または構造 (毛, ワックス, 厚さ) が異なる1年生草本から常緑木本まで53種における葉のクロロフィル量を統一して表現できた (図-8)。こうして開発された指標は, 葉の展開から落葉まで, 1枚の葉を材料としてクロロフィル量や光合成能力の変化を非破壊的に追跡できる斬新な手法として注目されている。

2. 植物水分状態指数 WBI

植物の水分状態は物質生産力に最も影響する要因の一つである。土壌水分条件がよくても, 葉の気孔が閉じて, 光合成が低下するという日中低下現象は広く知られている。植物の光合成能力を正確に推定するには植生の水分状態を把握することが欠かせない。Peñuelas *et al.* (1993) は, 水が近赤外狭帯域 (950~970 nm) を吸収し反射スペクトルが凹むことから, 草本植物の水分状態を評価する植物水分状態指数 (WBI: Water Band Index) を提案した (図-6)。その後, この指数により低木や樹木の水分状態も表わることが確認された (Peñuelas *et al.*, 1997)。

$$WBI = R_{900} / R_{970} \quad (4)$$

ここで, R_{970} は水による吸収に由来する波長 970 nm の反射スペクトルであり, R_{900} は参照波長の反射スペクトルで, 水はこの 900 nm 波長を吸収しない。また, 水分損失によって葉の構造や色の変化があった場合, WBI の NDVI に対する比 (WBI/NDVI) は WBI より, 植生水分状態との相関が高いという結果が報告されている (Peñuelas *et al.*, 1997)。

3. 光化学反射指数 PRI

Gamon *et al.* (1990) は光強度の変化に対するヒマワリ

図-9. 526 nm および 545 nm の反射率の変化と光利用効率および光化学系 II の量子収率との関係 (Gamon *et al.*, 1997)

個葉のキサントフィルサイクルの脱エポキシ率を 531 nm の反射率の変化によって捉え、光化学反射指数 (PRI: Photochemical Reflectance Index) として提案した。光化学反射指数の計算式は以下に示す (図-6)。

$$PRI = (R_{531} - R_{570}) / (R_{531} + R_{570}) \quad (5)$$

ここで、 R_{531} は光化学系 II の量子収率を調節するためキサントフィルサイクルの脱エポキシ率の変化を示す。 R_{570} はキサントフィルサイクルの脱エポキシ率の変化を基準化するためのものである。 R_{570} を計算式に組み込むと、葉緑体の光定位運動や色素組成の変化などキサントフィルサイクル以外の要因を排除することができる (Gamon *et al.*, 1997)。

その後、波長 531 nm の反射率は葉が照射される光強度によって変化し、弱光条件下での 545 nm と強光条件下での 526 nm の二つの反射スペクトルによって構成されていることが明らかにされた (Peñuelas *et al.*, 1995; Gamon *et al.*, 1997)。545 nm の反射スペクトルは葉緑体の配列変化やチラコイド膜の pH 勾配の形成に起因するが、キサントフィルサイクルに由来する熱放散とは関係がない。一方、526 nm の反射スペクトルはキサントフィルサイクルの変化と密接な関係がある (Bilger *et al.*, 1989; Gamon *et al.*, 1990, 1997)。光化学系 II の量子収率および光利用効率は 545 nm の反射スペクトルとの相関が低い、526 nm の反射スペクトルとの相関が高い (図-9)。526 nm の値から計算した方が 531 nm の値から計算した場合よりも光利用効率と PRI との相関は高くなる (Gamon *et al.*, 1997)。したがって、植物の光環境に応じて、PRI の推定に使用する波長を変えた方がよいのかもしれない。また、参照波長も 539~570 nm が妥当だとされたが (Gamon *et al.*, 1992)、参照波長によって、PRI と光利用効率の相関係数が異なるという報告もあり (Nichol *et al.*, 2000)、植物種やその生育環境によってさらに検討が必要である。

晴天日の夜明け前と正午に測定した PRI の差 ($\Delta PRI = PRI_{\text{Dawn}} - PRI_{\text{Midday}}$) は、キサントフィルサイクルのプールサイズあるいは熱放散能力の指数として有効である (Gamon and Surfus, 1999)。また、暗処理後と光合成飽和光条件下で測定した PRI の差も同様な指数である。

図-10. 1 年生草本から常緑木本まで 20 種の陽葉における PRI と光化学系 II の量子収率、光合成速度および光利用効率との関係 (Gamon *et al.*, 1997)

白抜き丸は異なる養分条件の処理を行った個体、黒塗り丸はよく施肥した個体。

IV. 分光反射指数による炭素固定の推定

1. 個葉レベルの分光反射指数と光合成機能

上述したように、キサントフィルサイクルが光化学系 II の量子収率を調節し、かつその脱エポキシ率が分光反射特性から検出可能であるため (Gamon *et al.*, 1990)、PRI は光利用効率と相関をもつことが明らかにされた (Gamon *et al.*, 1992)。さらに、図-10 に示したように個葉の PRI は光化学系 II の量子収率、光合成速度および光利用効率のいずれとも相関をもつことが、異なる光条件、栄養塩条件下で生育するさまざまな植物において確認された (Gamon *et al.*, 1997; Filella *et al.*, 2004)。これらの関係によって、光合成の日変化や環境ストレスに対する応答を PRI の日変化から推定することができた (Peñuelas *et al.*, 1994, 1995)。生育環境が異なるとその光合成能力や環境ストレスに対する防御能力などが異なるので、PRI と光利用効率の回帰式の傾きは異なる (Peñuelas *et al.*, 1995)。また、 CO_2 固定と競合する水-水サイクルや光呼吸などは、PRI と光利用効率の回帰式を変化させる要因である (Gamon *et al.*, 1997)。そのため、生育環境の違いや環境ストレスの影響を考慮して、植物種をグループ分けして、PRI と光利用効率との定量的関係に関する研究をさらに深化させる必要がある。また、葉の展開期や落葉期には PRI と光利用効率との関係が変化することが指摘されている (Gamon and Surfus, 1999)。葉の展開期や落葉期における NDVI (ND_{705}) とアントシアニンの変化をモニタリングすることにより、炭素固定の推定精度の向上に利用することが期待される。

2. 群落やランドスケープの分光反射指数と炭素固定量の推定

近接リモートセンシングでは、群落 PRI は、図-5 に示したような携帯式分光反射計やイメージング分光器で観測される。このとき、センサーの視野角 (Field of View: FOV) およびセンサーと林冠との距離によりセンサーが捉える林冠面積が決まる。この面積に入るすべての葉の反射スペクトルが積算され、群落の分光反射スペクトルになる (中路ら, 2003)。群落の分光反射スペクトルから上述

図-11. AVIRISにより観測した群落NDVI, PRIと森林生態系の総光合成の関係 (Rahman *et al.*, 2001)

シンボルの隣の文字が測定月と研究サイトを表す。それぞれ林分の代表樹種は以下の通り。OBS, *Picea mariana* Mill, *Picea glauca* Moench; OJP, *Pinus banksiana* Lamb.; OA, *Populus tremuloides* Michx.; FEN, *Menyanthes trifoliata*.

した式 (5) により群落 PRI などの指数が計算される。たとえば、 21° の視野角をもつ Unispec (PP Systems, 米国) で林冠から 1 m 離れたところで観測すると、直径 0.33 m の円形面積の分光反射情報を捉えることができる (Stylinski *et al.*, 2002)。また、群落 PRI はヘリコプターに搭載した分光反射計や AVIRIS などを用いて観測される (Nichol *et al.*, 2000; Rahman *et al.*, 2001)。この場合、センサーが瞬間的にみることができるときの視野角度を瞬時視野角 (IFOV: Instantaneous Field of View) と呼ぶ。AVIRIS の IFOV は地面距離に換算すると 20 m となる。

携帯式分光反射計で得られた群落 PRI は、陽樹冠の個葉の PRI と高い相関がある (Stylinski *et al.*, 2002)。これは PRI が炭素固定量の推定に有効な指標であることを示唆している (Barton and North, 2001; Stylinski *et al.*, 2002; Rahman *et al.*, 2003)。しかし、常緑林における冬季の低温順化や新葉の展開などにともなう色素の変動が

PRI に影響することも指摘されている (Stylinski *et al.*, 2002)。複雑な空間構造をもつ林分においても群落 PRI は、キサントフィルサイクルの季節変化を強く反映し、林分レベルの光合成生産や光利用効率の推定に有効である (Sims and Gamon, 2002; Stylinski *et al.*, 2002)。ただし、群落 PRI はある面積の個々の葉からの反射スペクトルの積算をセンサーによって捉えるため、森林生態系における空間的・時間的不均一性、センサーの視野角および入射角の影響を受けると考えられる (Barton and North, 2001)。Nichol *et al.* (2000) はヘリコプターに搭載した分光反射計および AVIRIS を用いてカナダ亜寒帯林の複数林分における群落 PRI を推定し、渦相関法によって計算した林分の光利用効率との関係を分析した。その結果、両者が高い相関をもつことが明らかにされた。Rahman *et al.* (2001) は AVIRIS を用いて、フラックスタワーでの観測が代表できると考えられる面積における林分の NDVI と PRI とを式 (1) と (5) によって計算した。(NDVI $\times$ PRI) を独立変数として、フラックスタワーから推定した林分の光合成速度を従属変数として、線形モデルのパラメータを求めた。得られたパラメータから森林生態系の炭素固定量を推定した結果、(NDVI $\times$ PRI) は NDVI だけよりも生態系の炭素固定量との相関が高く、亜寒帯林の光合成生産の時空間変化を的確に推定できた (図-11)。PRI が光子束密度あたりの CO_2 固定量を指す光利用効率の指標であり、NDVI が林分が吸収する光合成有効放射の割合を示す指標であることから、これら二つの分光反射指数の積を求めることで、より正確な CO_2 固定量の推定ができると考えられる。また、フラックス観測から推定した生態系の炭素固定量と比較することによって、フラックス観測がどの程度その生態系の炭素固定観測を代表できるかを検証した。その結果、フラックスタワー観測データから広域の森林生態系の炭素固定量をアップスケールするとき、森林生態系の空間不均一度によって誤差が生じる可能性があることが示唆された。このように、植生構造を表す NDVI と光合成プロセスを示す PRI から時空間的に変動する生態系の炭素固定量の推定が期待されるが、フラックスタワー観測による検証を必要とする点は解決すべき問題である。

さらに、AVIRIS を用いて、NDVI と PRI に基づく線形モデルから、ランドスケープの炭素収支を推定する研究も報告され始めた (Rahman *et al.*, 2003)。リモートセンシング情報から林分スケールの PRI を NDVI による光合成有効放射吸収と関連づけて評価することは、群落の光合成生産の推定に効果的であり将来性がある。環境要因の変動に応答する生態系の光合成が時空間的に変動するため、当面は、単一の分光反射指数だけではなく、NDVI (ND_{705} , mND_{705}), PRI, WBI など複数の指数を用いて生態系の光合成プロセスを評価する必要がある。ただ、植生の分光反射率は、太陽入射角度、センサーの視野角度、林床植物または背景の反射、反射シグナルの大気中の減損

などの影響を受けるものであり、生態系の機能を間接的に評価するためには、こうした分光反射特性の問題点を解決しておく必要がある。

本稿の執筆にあたり、角張嘉孝博士（静岡大学）・千葉幸弘博士（森林総合研究所）に有益なご助言をいただき、また、中路達郎博士（国立環境研究所）・角張嘉孝博士に測定風景写真をいただきました。また、この総説の図の転載につきまして、(株)秀潤社、福山大学浅田浩二教授、Springer, American Geophysical Union (AGU), Springer-Verlag, Elsevier, Blackwell Publishing Ltd., New Phytologist よりご許諾をいただきました。感謝を申し上げます。なお、本稿には環境省地球環境保全等試験研究費「環境変動と森林施業に伴う針葉樹人工林のCO₂吸収量の変動評価に関する研究」を一部使用しました。記して感謝します。

引用文献

- Adams, W.W., III, Demmig-Adams, B., Logan, B.A., Barker, D.H., and Osmond, C.B. (1999) Rapid changes in xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and photosystem II efficiency in two vines, *Stephania japonica* and *Smilax australis*, growing in the understory of an open *Eucalyptus* forest. *Plant Cell Environ.* 22 : 125-136.
- Anderson, J.V., Chevone, B.I., and Hess, J.L. (1992) Seasonal variation in the antioxidant system of eastern white pine needles. *Plant Physiol.* 98 : 501-508.
- Asada, K. (1999) The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50 : 601-639.
- 浅田浩二 (1999) 葉の光環境変動に対する迅速適応. (植物の環境応答. 渡邊 昭・篠崎一雄・寺島一郎監修, 216 pp, 秀潤社, 東京). 107-119.
- Barton, C.V.M. and North, P.R.J. (2001) Remote sensing of canopy light use efficiency using the photochemical reflectance index. Model and sensitivity analysis. *Remote Sens. Environ.* 78 : 264-273.
- Bilger, W., Björkman, O., and Thayer, S.S. (1989) Light-induced spectral absorbance changes in relation to photosynthesis and epoxidation state of xanthophyll cycle components in cotton leaves. *Plant Physiol.* 91 : 542-551.
- Demmig, B., Winter, K., Krüger, A., and Czygan, F.-C. (1987) Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves. A possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy. *Plant Physiol.* 84 : 218-224.
- Demmig-Adams, B. and Adams, W.W., III (1992) Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 43 : 599-626.
- Demmig-Adams, B., Adams, W.W., III, Ebbert, V., and Logan, B.A. (1999) Ecophysiology of the xanthophyll cycle. In *The Photochemistry of Carotenoids*. Frank, H.A., Young, A.J., Britton, G., and Cogdell, R.J. (eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 245-269.
- Field, C.B., Randerson, J.T., and Malmström, C.M. (1995) Global net primary production: combining ecology and remote sensing. *Remote Sens. Environ.* 51 : 74-88.
- Filella, I., Peñuelas, J., Llorens, L., and Estiarte, M. (2004) Reflectance assessment of seasonal and annual changes in biomass and CO₂ uptake of a Mediterranean shrubland submitted to experimental warming and drought. *Remote Sens. Environ.* 90 : 308-318.
- Frank, H.A., Cua, A., Chynwat, V., Young, A., Gosztola, D., and Wasielewski, M.R. (1994) Photophysics of the carotenoids associated with the xanthophyll cycle in photosynthesis. *Photosynth. Res.* 41 : 389-395.
- Fryer, M.J., Andrews, J.R., Oxborough, K., Blowers, D.A., and Baker, N.R. (1998) Relationship between CO₂ assimilation, photosynthetic electron transport, and active O₂ metabolism in leaves of maize in the field during periods of low temperature. *Plant Physiol.* 116 : 571-580.
- Gamon, J.A. and Qiu, H.-L. (1999) Ecological applications of remote sensing at multiple scales. In *Handbook of Functional Plant Ecology*. Pugnaire, F.I. and Valladares, F. (eds.), Marcel Dekker, New York, 805-846.
- Gamon, J.A. and Surfus, J.S. (1999) Assessing leaf pigment content and activity with a reflectometer. *New Phytol.* 143 : 105-117.
- Gamon, J.A., Peñuelas, J., and Field, C.B. (1992) A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sens. Environ.* 41 : 35-44.
- Gamon, J.A., Serrano, L., and Surfus, J.S. (1997) The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels. *Oecologia* 112 : 492-501.
- Gamon, J.A., Field, C.B., Fredeen, A.L., and Thayer, S. (2001) Assessing photosynthetic downregulation in sunflower stands with an optically-based model. *Photosynth. Res.* 67 : 113-125.
- Gamon, J.A., Field, C.B., Bilger, W., Björkman, O., Fredeen, A.L., and Peñuelas, J. (1990) Remote sensing of the xanthophyll cycle and chlorophyll fluorescence in sunflower leaves and canopies. *Oecologia* 85 : 1-7.
- Gilmore, A.M. (1997) Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. *Physiol. Plant.* 99 : 197-209.
- Gitelson, A. and Merzlyak, M.N. (1994) Spectral reflectance changes associated with autumn senescence of *Aesculus hippocastanum* L. and *Acer platanoides* L. leaves. Spectral features and relation to chlorophyll estimation. *J. Plant Physiol.* 143 : 286-292.
- Hager, A. and Holocher, K. (1994) Localization of the xanthophyll-cycle enzyme violaxanthin de-epoxidase within the thylakoid lumen and abolition of its mobility by a (light-dependent) pH decrease. *Planta* 192 : 581-589.
- Han, Q., Shinohara, K., Kakubari, Y., and Mukai, Y. (2003) Photoprotective role of rhodoxanthin during cold acclimation in *Cryptomeria japonica*. *Plant Cell Environ.* 26 : 715-723.
- Han, Q., Katahata, S., Kakubari, Y., and Mukai, Y. (2004) Seasonal changes in the xanthophyll cycle and antioxidants in sun-exposed and shaded parts of the crown of *Cryptomeria japonica* in relation to rhodoxanthin accumulation during cold acclimation. *Tree Physiol.* 24 : 609-616.
- Hatfield, J.L., Asrar, G., and Kanemasu, E.T. (1984) Intercepted photosynthetically active radiation estimated by spectral reflectance. *Ecol. Appl.* 14 : 65-75.
- Königer, M., Harris, G.C., and Percy, R.W. (1998) Interaction between photon flux density and elevated temperatures on photoinhibition in *Alocasia macrorrhiza*. *Planta* 205 : 214-222.
- Kozaki, A. and Takeba, G. (1996) Photorespiration protects C₃ plants from photooxidation. *Nature* 384 : 557-560.
- Krivosheeva, A., Tao, D.-L., Ottander, C., Wingsle, G., Dube, S.L., and Öquist, G. (1996) Cold acclimation and photoinhibition of photosynthesis in Scots pine. *Planta* 200 : 296-305.
- Logan, B.A., Grace, S.C., Adams, W.W., III, and Demmig-Adams, B. (1998) Seasonal differences in xanthophyll cycle characteristics and antioxidants in *Mahonia repens* growing in different light environments. *Oecologia* 116 : 9-17.
- Long, S.P., Humphries, S., and Falkowski, P.G. (1994) Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu. Rev. Plant Physiol.*

- Plant Mol. Biol. 45 : 633-662.
- Makino, A., Miyake, C., and Yokota, A. (2002) Physiological functions of the water-water cycle (Mehler reaction) and the cyclic electron flow around PSI in rice leaves. *Plant Cell Physiol.* 43 : 1017-1026.
- 中路達郎・武田知己・向井 譲・小池孝良・小熊宏之・藤沼康実 (2003) カラマツ針葉の光合成活性と分光反射指標の関係. *日林誌* 85 : 205-213.
- Nichol, C.J., Huemmrich, K.F., Black, T.A., Jarvis, P.G., Walthall, C.L., Grace, J., and Hall, F.G. (2000) Remote sensing of photosynthetic-light-use efficiency of boreal forest. *Agric. Forest. Meteorol.* 101 : 131-142.
- Noctor, G. and Foyer, C.H. (1998) Ascorbate and glutathione: Keeping active oxygen under control. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 49 : 249-279.
- Osmond, C.B. and Grace, S.C. (1995) Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of photosynthesis? *J. Exp. Bot.* 46 : 1351-1362.
- Perry, C.R. and Lautenschlager, L.F. (1984) Functional equivalence of spectral vegetation indices. *Remote Sens. Environ.* 14 : 169-182.
- Peñuelas, J., Filella, I., Biel, C., Serrano, L., and Savé, R. (1993) The reflectance at the 950-970 nm region as an indicator of plant water status. *Int. J. Remote Sens.* 14 : 1887-1905.
- Peñuelas, J., Gamon, J.A., Fredeen, A.L., Merino, J., and Field, C. B. (1994) Reflectance indices associated with physiological changes in nitrogen- and water-limited sunflower leaves. *Remote Sens. Environ.* 48 : 135-146.
- Peñuelas, J., Filella, I., and Gamon, J.A. (1995) Assessment of photosynthetic radiation-use efficiency with spectral reflectance. *New Phytol.* 131 : 291-296.
- Peñuelas, J., Piñol, J., Ogaya, R., and Filella, I. (1997) Estimation of plant water concentration by the reflectance Water Index WI (R 900/R 970). *Int. J. Remote Sens.* 18 : 2869-2875.
- Polle, A., Kröniger, W., and Rennenberg, H. (1996) Seasonal fluctuations of ascorbate-related enzymes: acute and delayed effects of late frost in spring on antioxidative systems in needles of Norway spruce (*Picea abies* L.). *Plant Cell Physiol.* 37 : 717-725.
- Rahman, A.F., Gamon, J.A., and Fuentes, D.A. (2001) Modeling spatially distributed ecosystem flux of boreal forest using hyperspectral indices from AVIRIS imagery. *J. Geophys. Res.* 106 : 33579-33591.
- Rahman, A.F., Gamon, J.A., Sims, D.A., and Schmidts, M. (2003) Optimum pixel size for hyperspectral studies of ecosystem function in southern California chaparral and grassland. *Remote Sens. Environ.* 84 : 192-207.
- Running, S.W. and Nemani, R.R. (1988) Relating seasonal patterns of the AVHRR vegetation index to simulated photosynthesis and transpiration of forests in different climates. *Remote Sens. Environ.* 24 : 347-367.
- Running, S.W. and Nemani, R.R. (1989) Mapping regional forest evapotranspiration and photosynthesis by coupling satellite data with ecosystem simulation. *Ecology* 70 : 1090-1101.
- Saccardy, K., Pineau, B., Roche, O., and Cornic, G. (1998) Photochemical efficiency of photosystem II and xanthophyll cycle components in *Zea mays* leaves exposed to water stress and high light. *Photosynth. Res.* 56 : 57-66.
- Sellers, P.J. (1987) Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration, II. The role of biophysics in the linearity of their interdependence. *Remote Sens. Environ.* 21 : 143-183.
- Sims, D.A. and Gamon, J.A. (2002) Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sens. Environ.* 81 : 337-354.
- Stylinski, C., Gamon, J., and Oechel, W. (2002) Seasonal patterns of reflectance indices, carotenoid pigments and photosynthesis of evergreen chaparral species. *Oecologia* 131 : 366-374.