

FMS-300

パラメーター用語集

Document version: 1.00
Date: 19th February 2024



Hansatech
Instruments

日本総代理店
旭光通商株式会社
www.kyokko.com

目次

1. はじめに			
1.1 パラメーター用語集	1		
2. 高速蛍光とOJIP分析	1		
2.1 Fv/Fm: PSIIの最大量子収率	2		
2.1.1 なぜFv/Fmを測定するのか？	2		
2.2 OJIP:高速蛍光キネティクスの解析	3		
2.3 Fv/FmとOJIP解析の比較	6		
2.4 暗順応サンプル	7		
2.4.1 パラメーター:高速蛍光キネティクス	7		
Fo	TFm	F _L	F _I
Fm	Area	F _K	
Fv	F _{20μs}		
2.4.2 パラメーター:高速蛍光比	9		
Fv/Fm	Fo/Fm	V _I	
Fv/Fo	V _J		
2.4.3 パラメーター:傾きと積分	11		
RC/ABS	N	Sm/TFm	
dVg/dto	Sm	Mo	
2.4.4 パラメーター:収量:フラックス比	12		
ΦPo	ΦRo	δRo	
ΦEo	ΨEo		
2.4.5 パラメーター:性能指標と駆動力	14		
PI _{abs}	PI _{total}	DF _{abs}	
2.4.6 パラメーター:比フラックス	15		
ABS/RC	ETo/RC	DIo/RC	
TRo/RC	REo/RC		
2.4.7 パラメーター:見かけのフラックス(Foで近似)	15		
ABS/CSo	ETo/CSo	DIo/CSo	
TRo/CSo	REo/CSo		
2.4.8 パラメーター:見かけのフラックス(Fmで近似)	16		
ABS/CSm	ETo/CSm	DIo/CSm	
TRo/CSm	REo/CSm		
2.4.9 パラメーター:PSIIアンテナの脱励起速度定数	18		
kN	kP		

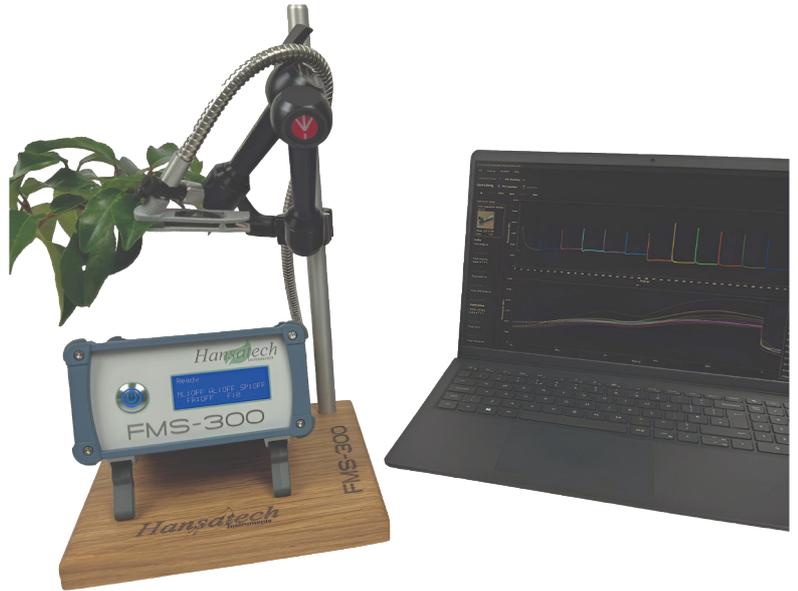
2.5 光適応サンプル	18		
2.5.1 パラメーター 高速蛍光キネティクス	18		
F	TFm'	Fv'	F _k '
Fm'	Fo'(m)	F _{20μs} '	F _J '
Fq'	Fo'(c)	F _L '	F _I '
2.5.2 パラメーター 高速蛍光比	20		
2.5.2.1. ΦPSIIパラメーター	20		
2.5.2.2. なぜΦPSIIを測定するのか？	20		
ΦPSII	Fv'/Fm'	V _J '	V _I '
3. クエンチング解析	22		
3.1 NPQのメカニズムと成分	22		
3.2 典型的なクエンチング解析	23		
3.3 NPQのさまざまな分析モデル	24		
3.4 なぜ非光化学消光を測定するのか？	25		
3.5 非光化学消光パラメータ	26		
3.5.1 パラメーター NPQ分析のための水たまりモデル	26		
NPQ	qN	qP	
3.5.2 パラメーター NPQ解析のための湖モデル	26		
ΦPSII	Y(NPQ)	Y(NO)	qL
3.5.3 パラメータ NPQ 解析用簡易湖モデル	27		
ΦPSII	Y(NPQ)	NPQ	Y(NO)
4. 光応答曲線	28		
4.1 高速ライトカーブと定常ライトカーブの比較	28		
4.2 ETRパラメータ	30		
4.2.1 カーブフィッティングアルゴリズム	30		
4.3 光応答曲線パラメータ	31		
4.3.1 パラメータ 光応答曲線	31		
ETR	PAR	β	E _K
JNPQ	α	ETR _{max}	
5. 参考文献	32		

1. はじめに

FMS-300は最先端のパルス振幅変調(PAM)蛍光光度計で、教示システムの使いやすさと、ハイレベルな研究用データを提供するパワーと機能性を兼ね備えています。クロロフィル蛍光実験は、測定されたパラメータと計算されたパラメータの包括的な範囲で、さまざまなサンプルで実行することができます。

高速蛍光データは、明順応および暗順応の両状態において、飽和パルスイベントごとに取得されます。

この技術を初めて使用する人でも、パルス変調(PAM)と高速蛍光(OJIP)の両方のタイプの蛍光光度法に関連するデータを素早く取得し、分析することができます。また、柔軟性、機能性、優れた品質のデータ取得を提供する、非常に高性能な研究用装置でもあります。



幅広い機能と性能により、システムは複雑な概念の実証、実験の実施、データ収集、結果の分析、共同学習や研究プロジェクトの促進に使用することができます。FMS-300は、主に実験室ベースのシステムですが、適切なポータブル電源と組み合わせれば、温室やフィールドでの応用も可能です。

FMS-300は、標準周波数10Hz(高速蛍光捕捉時は最大100kHz)の超短測定パルスにより、羨望のシグナル品質を実現します。1パルスあたりわずか400ナノ秒のFMS-300は、ユーザー定義の平均強度 $0.1\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ までの高強度測定パルスを発することができます。この高強度と超短パルス幅の組み合わせにより、シグナル減衰やデータ平均化の必要がなく、強力な蛍光シグナルが得られます。ユーザーには100%生のデータが表示されます。

高速蛍光(OJIP)キネティクスは、Handy PEA+やPocket PEAのような連続励起蛍光光度計に匹敵するS/N比で、すべての飽和パルスイベント中に分解されます。

1.1 パラメーター用語集

本書では、FMS-300が示すすべてのパラメーターの包括的な情報を提供します。

FMS-300が測定または計算する各パラメーターについて、本書は以下の情報を提供します：

- パラメータの定義
- 計算方法に関する情報
- 文献に提示されている可能性のある同義語または論理的等価物
- 各パラメータの生理学的解釈
- パラメータの使用と解釈について記述した出版物への参照
- パラメータの背景を強調するための図と理論的背景

パラメータは、FMS-300 FluoroControlソフトウェアで表示されるのと同じ方法で、カテゴリ別に分類されています。

2. 高速蛍光分析とOJIP分析

2.1 Fv/Fm: PSIIの最大量子収率

光化学系II(PSII)の最大量子収率は、Fv/Fmというパラメータでも知られ、クロロフィル蛍光の基本的な測定値です。Fv/Fmは、PSII光化学の最大量子効率(Murchie & Lawson, 2013)、あるいは、吸収された光子がPSII反応中心(RC)に捕捉され、その結果QAが減少する確率の指標として定義することができます(Force et al.2003)。

葉が十分な期間暗順応すると、PSIIの主要なキノン電子アクセプターであるQAが最大に酸化され、PSII反応中心はオープンと呼ばれるようになります(Baker, 2008)。この暗順応状態で、葉は蛍光光度計からの測定光パルスにさらされ、暗順応した葉から最小レベルのクロロフィル蛍光が誘発されます。このレベルをFo(クロロフィル蛍光の最小値)と呼びます(Murchie & Lawson, 2013)。Foの値が設定されると、暗順応した葉は0.8~1秒間、QAを最大に減少させる高強度の飽和パルス光に曝されます。この時点で、PSII反応中心は「閉じた」状態にあると呼ばれます(Baker, 2008)。

健康でストレスのない葉では、暗順応は非光化学消光(NPQ)プロセスが存在しないことを意味します(Murchie & Lawson, 2013)。したがって、飽和パルス中に葉が吸収した光エネルギーには、2つの運命しか考えられません:

- 光化学消光
- クロロフィル蛍光発光

したがって、飽和パルス中に記録された蛍光の最大値は、蛍光の可能な最大値であり、Fmと呼ばれます(Murchie & Lawson, 2013)。これら2つの値FoとFmから、Fv/Fmは下記のように計算できます:

$$Fv/Fm = (Fm - Fo)/Fm$$

パラメータFv(または可変クロロフィル蛍光)は、暗順応した葉からの蛍光の最大値と最小値の差です。これは、暗順応した葉においてPSIIが光化学(QA還元)を行う能力を示しています(Baker, 2008)。

健康でストレスのない葉では、Fv/Fm値は驚くほど一貫しています。この値は光合成の最大量子収率に相関しています(Maxwell & Johnson, 2000 and Demmig and Björkman, 1987)。光阻害や持続的消光の誘導(Demmig-Adams and Adams, 2006)をもたらす生物学的・生物学的ストレス因子があれば、Fv/Fm値が低く測定されることとなります。したがって、適切な暗順応期間後のFv/Fmの測定は、葉におけるストレスを測定するための最も一般的な手法の一つです(Murchie & Lawson, 2013)。

2.1.1 なぜFv/Fmを測定するのか？

- PSIIの量子効率
Fv/Fmは、吸収された光子のうち、光合成の一次光化学で効率的に利用された光子の割合を定量化します。Fv/Fmを測定する能力は、光合成中のエネルギー移動と電荷分離の量子力学的側面に関する洞察を提供します。
- PSIIの損傷と修復
Fv/FmはPSIIの完全性と機能性の指標です。過剰光や環境ストレス下などでPSIIが損傷を受けると、Fv/Fmは減少し、電子伝達の障害やエネルギー変換能力の低下を反映します。この減少を定量化できることは、光合成研究において大きな関心を集めているPSIIの損傷と修復機構のダイナミクスを理解する上で極めて重要です。

● 光阻害と光保護

Fv/Fmのモニタリングは、過剰な光エネルギーがPSIIにダメージを与えるプロセスである光阻害の研究に役立ちます。また、植物や藻類が過剰なエネルギーを熱として放散し、PSIIを過剰な励起から保護するために用いる非光化学消光(NPQ)などの光保護機構の作動も明らかになります。Fv/Fmと光防御の相互作用を理解することは、光合成生物が変化する光条件にどのように適応するかを理解する上で不可欠です。

● 環境ストレス生理学

生態学的および生理学的研究において、Fv/Fmは様々な環境ストレス要因が光合成パフォーマンスに与える影響を評価するための高感度マーカーとして機能します。これには、干ばつ、極端な温度、栄養制限、汚染物質などのストレス要因が含まれます。様々なストレス条件下でFv/Fmを定量化することにより、研究者はストレスレスポンスと順応の基礎となるメカニズムを解明することができます。

● クロロフィル蛍光技術

高速誘導(OJIP)や緩和動力学などの高度なクロロフィル蛍光技術は、光合成装置内のエネルギーの流れに関する詳細な情報を提供することができます。蛍光のキネティクスを分析することで、研究者はFv/Fmだけでなく、光化学的および非光化学的消光プロセスに関連する他のパラメータも調べることができ、動的条件下での光合成をより包括的に理解することができます。

● 数学的モデリング

Fv/Fmデータは、光化学の効率、電子輸送速度、CO₂固定の量子収率などの重要なパラメータを推定するために、光合成の数学的モデルで使用されることがあります。これらのモデルは、環境条件の変化に対する光合成生物のレスポンスのシミュレーションと予測に不可欠であり、気候変動や生態系のモデリングの文脈で使用されます。

● 遺伝学とバイオテクノロジー

Fv/Fm測定は、作物やバイオマスの生産性向上を目指す遺伝学的研究やバイオテクノロジー研究に不可欠です。Fv/Fmを向上させる遺伝子や突然変異を特定することで、研究者は光合成効率を向上させた植物や藻類を開発することができます。

2.2 OJIP:高速蛍光キネティクスの分析

OJIP分析、またはJIPテストは、光合成の真の兆候と言えます。直線的な電子の流れに関与する成分の酸化還元状態の変化、代替電子経路の関与、膜貫通pH勾配と膜電位の蓄積、さまざまな非光化学消光プロセスの活性化、カルビン-ベンソンサイクルの活性化など、さまざまな事象に直接関連することができます(Stirbet et al.2014)。

この蛍光の立ち上がりから測定・計算されるパラメータは、OステップとJステップの間の光化学フェーズと、J、I、Pステップの間の熱フェーズの両方に関連する貴重なデータを提供します。図1は、健康な葉の典型的な高速蛍光測定を示しており、変曲点O、J、I、Pが示されています。蛍光の立ち上がりを対数時間軸上にプロットすることで、変曲点JとIの分解能を高め、解析を容易にしました。

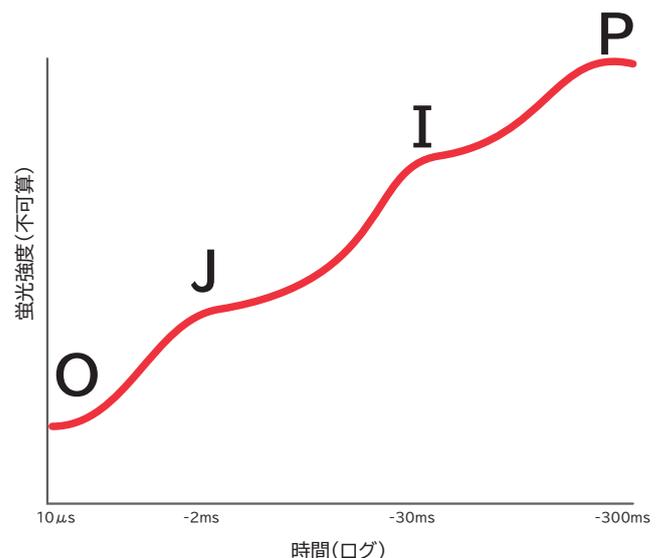


図1. 健康で完全に暗順応した葉の典型的な高速蛍光測定

OJIP分析と各ステップを生理学的事象に関連付ける方法を理解するためには、光合成の光依存性反応で起こる光化学的事象を理解することが重要です。以下の図2は光合成のZスキームを表しています(Hill and Bendall, 1960)。

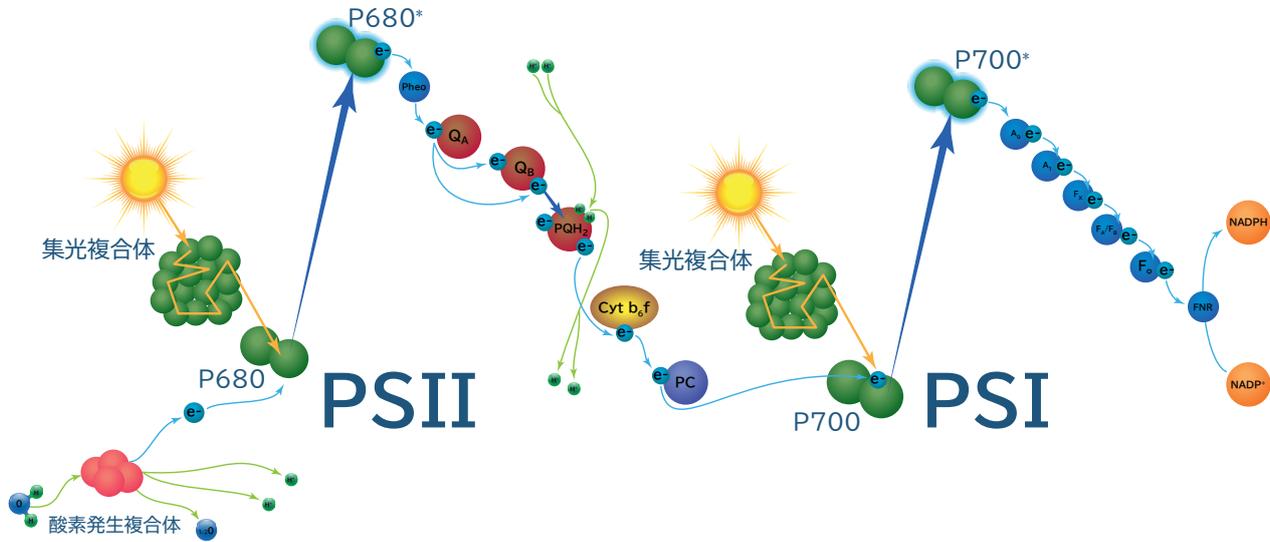


図2. 光合成の光依存性反応のZスキームモデルを示す図。Rajni GovindjeeによるZ-スキームのより詳細で完全なモデルは、www.life.illinois.edu/govindjee/ZSchemeG.html を参照ください。

Z-スキームは、2つの光化学系を通る光に駆動された電子の流れを図式化したもので、最終的にNADP+をNADPHに還元します。このプロセスはまた、ATP合成酵素を介してADPと無機リン酸(Pi)からATPを生成するために使用されるチラコイド内腔内のプロトン勾配を作り出します(Govindjee and Govindjee, 2000)。最大量子収量とOJIPの暗順応測定では、図3に示すように、この図の前半部分に主に関心があります。

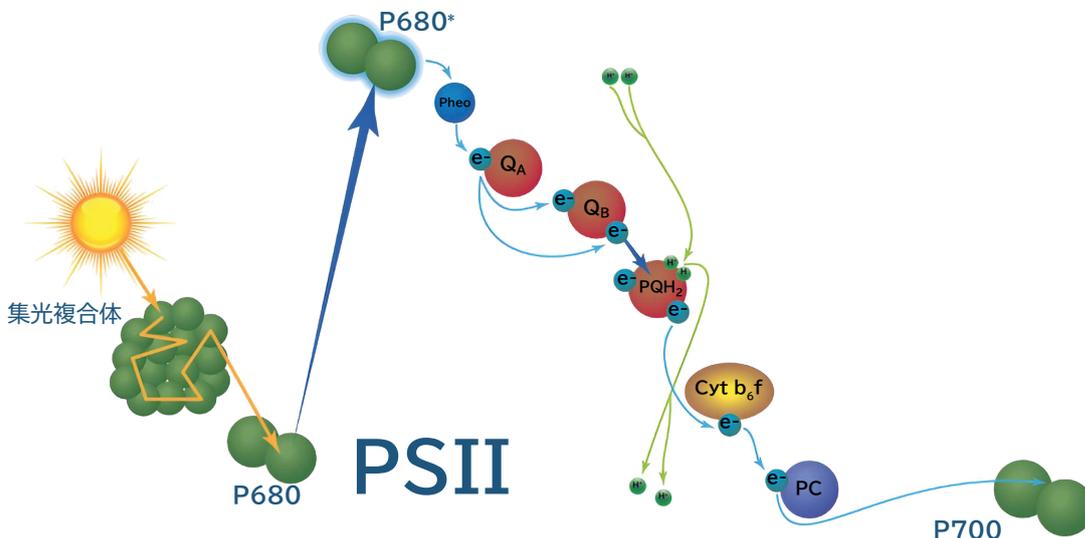


図3. この図は、PSIIの光化学に関するZ-Schemeモデルの最初の部分を示しています。

Fv/FmとOJIP分析パラメータはPSII光化学の診断です。PSI活性はPSIIの電子の流れに影響を与うる可能性があります。我々が直接測定しているのはPSIIの反応と電子伝達です。暗順応した高速蛍光の測定値が、光に依存する反応におけるPSII活性とどのように関連しているかを見るために、PSII活性のグラフを、健康で完全に暗順応した葉からの典型的なOJIPトレースに重ね合わせるすることができます。

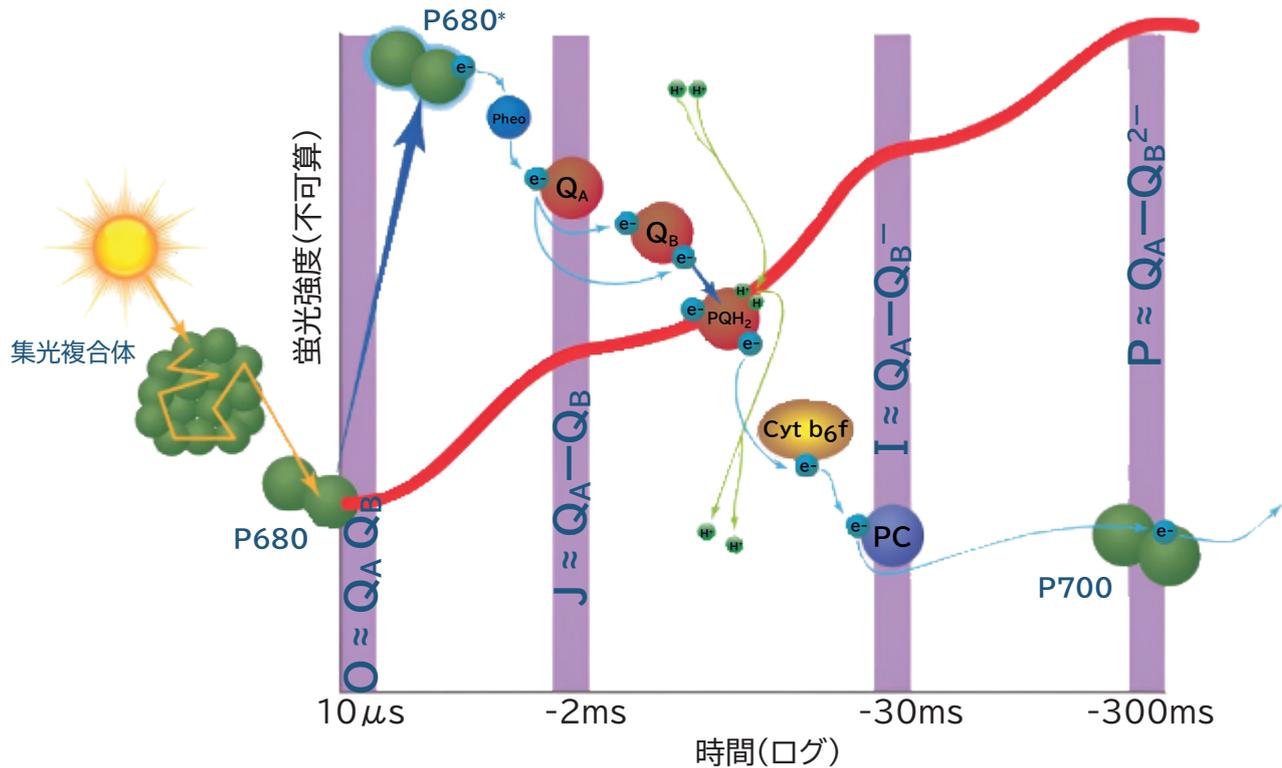


図 4. この図は、Zスキームモデルの最初の部分を典型的な高速蛍光トレースに重ねて示しています。また、高速蛍光測定中の関連する時点で示される、PSII 内のさまざまな元素の酸化還元状態と、PSII を光化学系 I (PSI) に結び付ける電子伝達系 (ETC) も強調表示されます。

蛍光パラメーター F_o (OJIP命名法ではO) は、非化学線測定LEDの下でのみ測定されます。ここでは、集光複合体と酸化されたP680のエネルギー状態のバランスが取れており、プラストキノン電子受容体も酸化されています。したがって、 $O \approx QA QB$ 状態です。

照射されると、P680 は P680* に励起され、電子を失ってフェオフィチンを還元します。その後、QAは、照射開始から約2ms後のJステップでQA-に減少します。O - Jは蛍光上昇の光化学段階を表します。この相の主な特徴は、相の初期傾きと相の相対高さがサンプルによって吸収される光子の数に強く依存し (Stirbet & Govindjee, 2012)、したがって励起/飽和光源の強度と波長の影響を受けます (Lazar 2006, Strasser et al. 1995; Tomek et al. 2001)。

Jステップの高さは、QAの還元とQBによるその再酸化の間のバランスに関係します。したがって、これは、PSIIの2番目のキノン電子受容体であるQBが酸化されているQA-の光による蓄積を反映しています。したがって、 $J \approx QA-QB$ 状態になります (Lazar 2006)。

QBは、PSII複合体から分離してチラコイド膜に移動する前に、QB2-に完全に酸化されるためにQAからの2電子を必要とします。さらに、葉緑体間質から2つのH+イオンを収集します (PQH2になります)。次に、2つのH+イオンがチラコイド内腔に放出されます。電子は、シトクロム b6f を介して PQH2 からプラストシアニン(PC)に転送されます。J-I相はQA-の蓄積に加えて光駆動によるQB-の蓄積を反映するため、 $I \approx QA-QB$ -状態になります (Lazar 2006)。

蛍光上昇の最終段階 (I - P) では、電子がPSIに移動し、続いてPSIの電子受容体が減少します。300~600msのPステップはPSII RCの完全な減少を表し、最大蛍光強度に達します。これはQA-とQB2-の光による蓄積を表し、したがって F_m (またはP) $\approx QA-QB2-$ となります (Lazar 2006)。

過渡現象のJ-I-P段階は光強度にあまり依存せず、光子の数が多くても蛍光強度は大きくなりません(Lazar 2006, Strasser et al. 1995; Tomek et al. 2001)。1964年にMorinが、J-I-Pの上昇が温度に非常に敏感で、氷点下では消失することを観察したことから、熱相と呼ばれるようになりました(Morin 1964, Neubauer and Schreiber 1987)。

2.3 Fv/FmとOJIP分析の比較

Fv/FmとOJIP分析から得られるパラメータは関連していますが、植物の光合成能力と健康状態を評価する際に、異なるタイプの情報を提供します。すべてのパラメータは重要であると考えられます。どのパラメータが有用かは、実験の性質や何を研究したいかによって異なります。

パフォーマンス指数(PI, Strasser et al. 2000)のようなOJIP分析パラメータは、植物の活力の指標として使用できる包括的な値です。PIは、JおよびIステップの振幅や動態など、OJIP過渡現象のいくつかの側面を組み込んだものです。PIは、植物の全体的な光合成能力とストレス耐性を定量化します。その他のパラメータはOJIP過渡期の特定のフェーズを記述し、研究者が光合成装置内の様々な電子伝達コンポーネントの酸化還元状態に関する洞察を得ることを可能にします。

解析	Fv/Fm	OJIP
一時的な情報	PSII効率のスナップショットを提供します。これはPSIIの全体的なパフォーマンスを測定しますが、光合成の初期段階で発生する動的変化は捕捉しません。	光合成反応の時間分解ビューを提供します。蛍光過渡現象を特定の相またはバンド (O-J, J-I, I-P) に分解し、電子伝達の動力学に関する情報を提供します。これは、PSIIや光合成機構の他のコンポーネントの機能に関する微妙な詳細を明らかにするのに役立ちます。
ストレスの検出	主に植物のストレスの指標として使用されます。Fv/Fmの減少は、植物がストレスを受けていることを示している可能性があります。しかし、ストレス反応の具体的な性質やタイミングについては詳細がわかりません。	光合成電子伝達系のさまざまな段階におけるストレスの影響を検出および定量化できます。OJIP過渡現象の変化を分析することで、研究者は光合成プロセスのどの部分が影響を受けているか、植物がストレスにどのように対処しているかを正確に特定できます。これにより、ストレス反応と耐性メカニズムをより正確に評価できるようになります。
総合評価	PSIIの最大光化学効率を表す単一パラメータ。これは、光合成パフォーマンスに関する貴重ではありますが限定されたビューを提供します。	O、J、I、P 相の振幅や動態など、複数のパラメータの検査が含まれます。これらのパラメータは、光合成電子伝達系全体と、PSII、PSI、電子伝達系などのさまざまなコンポーネントの機能について、より包括的な理解を提供します。
診断と研究	日常的なストレス評価や、農業や生態学において不健康な植物やストレスを受けた植物を特定するためによく使用されます。	光合成、ストレス応答、植物生理学などの根底にあるメカニズムを深く調査するために研究現場で頻繁に使用されます。これは、光合成プロセスの詳細を理解することを目的とした詳細な研究や調査にとって貴重なツールです。

2.4 暗順応サンプル

2.4.1 パラメーター 高速蛍光カインेटクス

以下のパラメータは、完全に暗順応したサンプルで測定する必要があります。

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
Fo	DIo/CSm ABS/CSO	飽和パルスイベントに先行するデータポイントの平均から計算	Baker (2008) Banks (2017) Srivastava et al. (1997)
説明		すべての一次キノンアクセプター(QA)が酸化または開環状態にあるときの蛍光発光のレベル。Foの増加は、PSII反応中心が関連する色素アンテナから物理的に分離され、PSIIトラップへのエネルギー伝達がブロックされることに起因すると考えられています。	
Fm	P Fp ABS/CSm	飽和パルスイベント中の4ポイントの最大平均 (TFm を参照)	Stirbet and Govindjee (2011) Strasser et al. (2004) Samborska et al. (2019)
説明		すべてのPSII反応中心を完全に減少させるのに十分な強度の飽和パルスイベント中に、暗順応した葉から記録された蛍光強度。QA-とQB2-の光駆動の蓄積を表し、したがってFm(またはP) ≈ QA-QB2-状態になります。	
Fv	—	Fm - Fo	Baker (2008) Stirbet and Govindjee (2011) Strasser et al. (2004)
説明		PSIIが暗順応した葉で光化学(QA還元)を実行できることを示します。	
TFm	Tfmax	データ範囲全体にわたって連続する4つのポイントの各グループの平均を求め、最大の「平均」を見つけて、その平均の3番目のポイントの時間を節約します。	Strasser et al. (2004) Kalaji et al. (2017) Hassannejad et al. (2020)
説明		最大蛍光までの時間(Fm)およびPSIIアクセプターのQA減少率の指標。おそらく、このパラメーターはPSII/PSI比およびPSIアクセプター側プールのサイズに対して強い感度を持っています。	
Area	—	2点の各ペア間の平均レベルに、これら2点間の時間差を乗算し、開始点(ユーザーの選択に応じてTFoまたはTF1)とTFmの間のすべての点を合計します。	Rohacek and Bartak (1999) Strasser et al. (2004) Kalaji et al. (2017)
説明		暗順応した葉上で測定された蛍光誘導曲線より上の領域。これは、PSIIの還元側の電子受容体QAのプールサイズに比例します。電子伝達能力を調べるのに役立つパラメーターです。	
F _{20μs}	—	—	—
説明		飽和パルスの開始後20μsでの蛍光値。変調された測定光を使用してFoを測定しないデバイスのFoの推定として使用されます。	

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
F_L	$F_{100\mu s}^L$	—	Chen et al. (2016)
説明		T100 μ s (L ステップ) での蛍光強度は、PSII ユニットのエネルギー接続を反映します。	
F_K	$F_{300\mu s}^K$	—	Chen et al. (2016) Strasser et al. (2000) Lazár (2009) Srivastava et al. (1999) Kalaji et al. (2016)
説明		OECの不活化に関連するT300 μ sでのKピークの蛍光強度。熱ストレスの症状として十分に文書化されており、OEC複合体の分離と、フェオフィチンと一次電子受容体QA間の電子伝達を示していると考えられています。Kピークの直接の原因は、P680からPSIIアクセプターへの電子の流出であり、これによりPSIIのドナー側からP680への電子の流入が過剰に補償されます。Kピークは、光化学系 II 間のエネルギー関係の変化にも影響されます。FK: FJ比の増加は、熱ストレスがOECによる電子の供与を阻害していることを示します。	
F_J	F_{2ms}^J	—	Bednarikova et al. (2020) Lazár (2006) Strasser and Govindjee (1992)
説明		FJは、蛍光誘導のO-J期の終了を示します。O-Jisはその高さが使用する励起光の強度に依存するため、光化学相と見なされます。O-Jisは、QAの還元とQBによる再酸化の間のバランスに関係します。したがって、Jstepは、PSIIの2番目のキノン電子受容体であるQBが酸化されている、QAの光駆動蓄積を反映しています。したがって、J \approx QA-QB状態です。	
F_I	F_{30ms}^I	—	Lazár (2006) Strasser and Govindjee (1992)
説明		FIは、蛍光誘導のJ-I-P熱段階の中間点です。これは、光強度が高くても蛍光強度が大きくなるため、本質的に光化学的ではないため、熱相として知られています。QA-の蓄積に加えて、光によるQB-の蓄積を反映します。したがって、I \approx QA-QB-状態です。	

図 5 は、上の表の各パラメーターが高速蛍光曲線上のどこで取得されるかをグラフで示したものです。

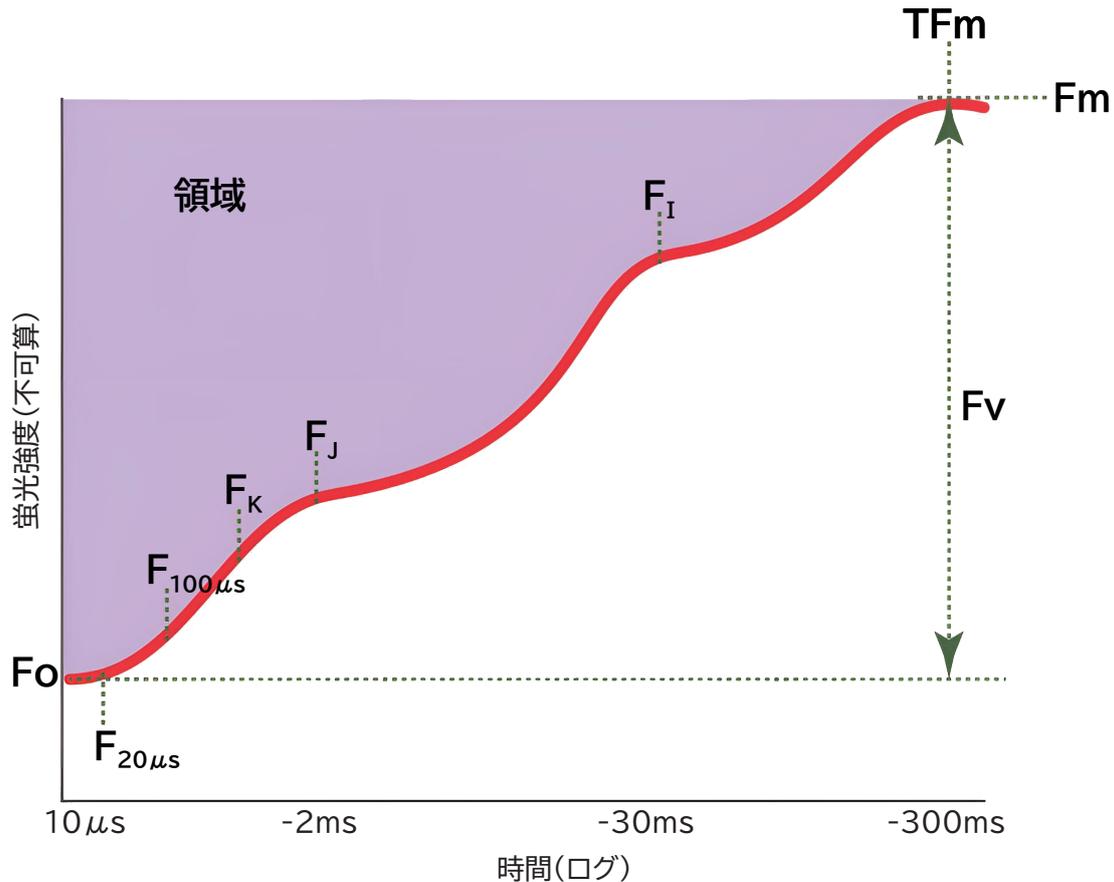


図 5. 高速蛍光反応速度パラメーターが測定される高速蛍光曲線上の点を示す注釈付きのグラフ

2.4.2 パラメータ: 高速蛍光比

以下のパラメータは、完全に暗順応させたサンプルで測定する必要があります。

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
Fv/Fm	Φ_{Po} TRo/ABS	$(F_m - F_o) / F_m$	Maxwell and Johnson (2000) Rosenqvist et al. (2003) Baker (2008) Force et al. (2003) Murchie and Lawson (2013)
説明	PSIIの最大量子効率。 吸収された光子がPSII RCによってトラップされ、その結果QAが低下する確率を示します。		
Fv/Fo	—	$(F_m - F_o) / F_o$	LI Rong-hua et al. (2006) Stirbet and Govindjee (2011) Strasser et al. (2004)
説明	PSIIの光化学の最大一次収量を推定して、葉の光合成能力を推定します。これは、PSIIのドナー側での水分解反応(酸素発生も)の最大効率にも関係します。		

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
Fo/Fm	—	Fo/Fm	Banks (2017) Glozier et al. (2007)
説明		極値の比率。光合成装置の生理学的状態を示す指標。	
V _J	—	(F _J - Fo)/(Fm - Fo)	Dewez et al. (2018) van Rensburg et al. (1996)
説明		2 ms (J ステップ) での可変Chl a蛍光の相対発光を表します。還元状態の PSII QA アクセプターの割合を推定します。(QA-/QA(合計))	
V _I	—	(F _I - Fo)/(Fm - Fo)	Strasser et al. (2004) Kalaji et al. (2017)
説明		30 ms での相対可変蛍光(I ステップ)。この式はPSIIの変更に直接関係しません。	

図 6 は、上の表の各パラメーターが高速蛍光曲線からどのように計算されるかをグラフで示しています。

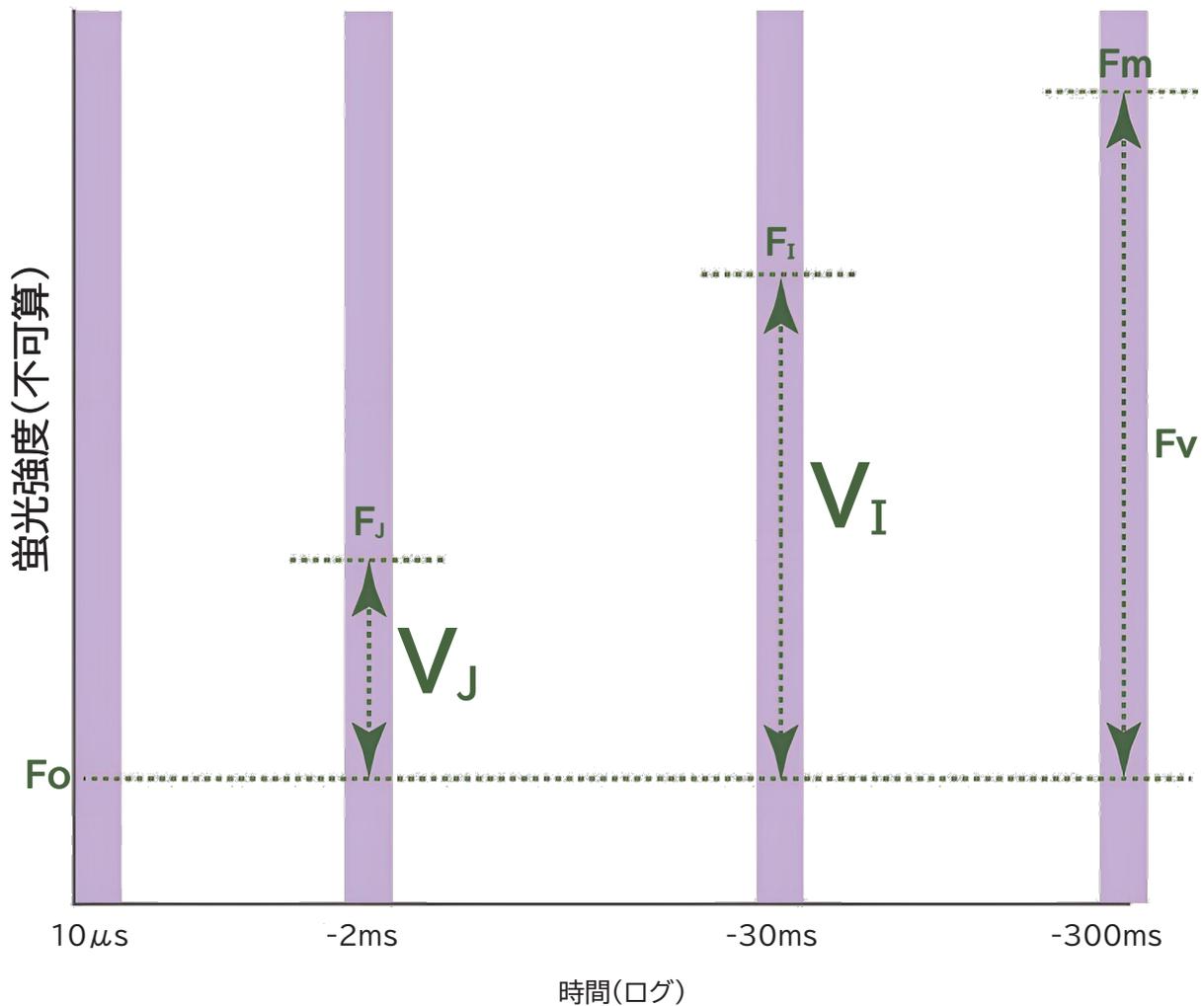


図 6. 高速蛍光曲線から比率パラメーターがどのように計算されるかを示す注釈付きグラフ

2.4.3 パラメータ 勾配と積分

以下のパラメータは、完全に暗順応したサンプルで測定する必要があります。

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
RC/ABS	$y(RC)/((1 - y(RC)))$	$(V_J/Mo) \times (F_V/F_M)$	Barboričová et al. (2022)
説明		反応中心の総数と、全反応中心のクロロフィル分子が吸収する光子の総数の比。活性反応中心(RC)のアンテナの平均的な大きさを表します。	
dVg/dto	$(\Delta V_g/\Delta t)_0$	$(1ms/(TF_L - TF_o)) \times (F_L - F_{20\mu s})/(F_M - F_o)$	Strasser et al. (2004) Stirbet & Govindjee (2011)
説明		反応中心間の励起エネルギー移動を表します。	
N	—	$S_m \times M_o \times (1/V_J)$	Force et al. (2003) Tsimilli-Michael (2020)
説明		QAの時間依存回転数。TFoからTFmまでの間にQAが何回減少したかを表します。	
Sm	—	Area/Fv	Tsimilli-Michael (2020) Stirbet & Govindjee (2011)
説明		異なる条件下でのサンプルの比較に必要な、最大可変蛍光に対するAreaパラメータの正規化。すべてのRCを閉じるために(開放単位で)供給される必要のある励起エネルギーの尺度を提供します。したがって仕事積分を表し、またTFoからTFmまで減少したすべての電子キャリアの量(任意のスケールで)の指標を提供します。これは高速OJIP過渡期における1QA分子の還元と酸化の回数に比例し、したがってETCあたりの電子キャリア数に関係すると仮定されます。	
Sm/TFm	—	$S_m/((TF_m) \times 1000)$	Strasser et al. (2004)
説明		0からTFmまでの時間範囲におけるQAの平均酸化還元状態、つまり、閉じている反応中心が完了するまでに必要な時間中の開いた反応中心の平均割合です。平均的な電子伝達活性の尺度を提供します。	
Mo	$(\Delta V/\Delta t)_0$ dV/dto	$(1ms/(TF_K - TF_o)) \times (F_K - F_o)/(F_M - F_o)$ or $(0.001/(0.0003 - 0)) \times (F_K - F_o)/(F_M - F_o)$	Force et al. (2003) Tsimilli-Michael (2020)
説明		PSII閉鎖の正味速度(ms ⁻¹)。蛍光上昇の起点における傾きの近似値 $(\Delta V/\Delta t)_0$ 。一次光化学の速度の尺度。還元されたQAはQAを超えた電子伝達を介して再酸化される可能性があるため、正味の速度。多くの出版物では、MoはFoのF50 μ sポイントを使用して計算されています。F50 μ sは、Moの測定に通常使用される非PAM蛍光光度計における「信頼できる」最初のデータポイントとみなされます。 PAMタイプの蛍光計は、すべてのPSII RCが酸化されている場合のみ、測定用LEDの下で暗順応Foを測定します。したがって、Foは正確であり、Moの計算に使用できます。図7は、パラメータ計算でFoにどの値が使用されるかによって、Moの値がどのように影響を受けるかを示しています。	

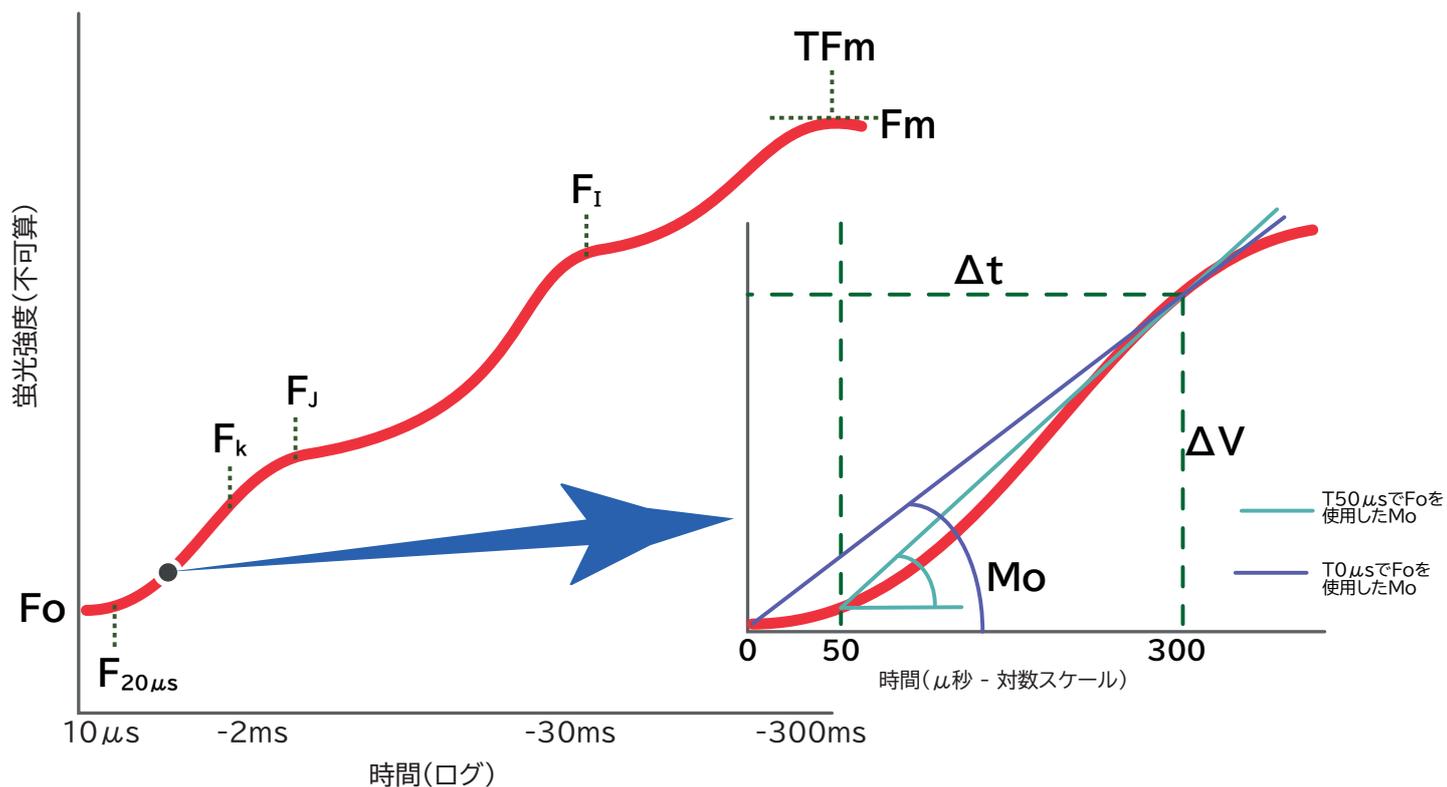


図7.PAMタイプの蛍光光度計で真のFoを使用した場合、50μsでの蛍光値(一般的に非変調蛍光光度計で使用される)と比較して、Moパラメータの計算にどのような影響があるかを示すグラフ

2.4.4 パラメータ 収率:フラックス比

以下のパラメータは、完全に暗順応した試料で測定する必要があります。

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
Φ_{Po}	TRo/ABS Fv/Fm	$1 - F_o/F_m$	Force et al. (2003)
説明		トラップ効率/確率(Fv/Fm比)。吸収された光子がPSIIのRCに捕捉され、その結果QAが減少する効率/確率。QAを還元するRCと還元しないRCが不均一である可能性のある測定サンプル全体に関連します。	
Φ_{Eo}	ETo/ABS Φ_{ET2o}	$1 - F_j/F_m$	Tsimilli-Michael (2020) Gonzalez-Mendoza et al. (2006) Küpper et al. (2019)
説明		電子伝達の量子収率。吸収された光子が電子をQA-より遠くに電子伝達する確率を表します。	
Φ_{Ro}	REo/ABS	$(1 - V_j)/(1 - F_j)$	Cuchiara et al. (2013)
説明		吸収した光子1個あたりの最終的なPSI電子受容体の還元に対する量子収率	

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
ψE_o	ETo/Tr Ψ_{ET20}	$1-V_j$	Force et al. (2003) Tsimilli-Michael (2020) Gonzalez-Mendoza et al. (2006) Küpper et al. (2019)
説明		電子伝達効率/確率。QAからQA-への還元を引き起こしたトラップされた励起子が電子をQA-よりもさらに電子伝達系に移動できる効率/確率	
δR_o	REo/Eto Φ_{RE10}	$1-F_I/F_m$	Cuchiara et al. (2013) Küpper et al. (2019)
説明		系間電子キャリアの電子が移動して最終的なPSI電子アクセプターを還元する効率/確率(最終的なPSIアクセプターが還元される可能性)	

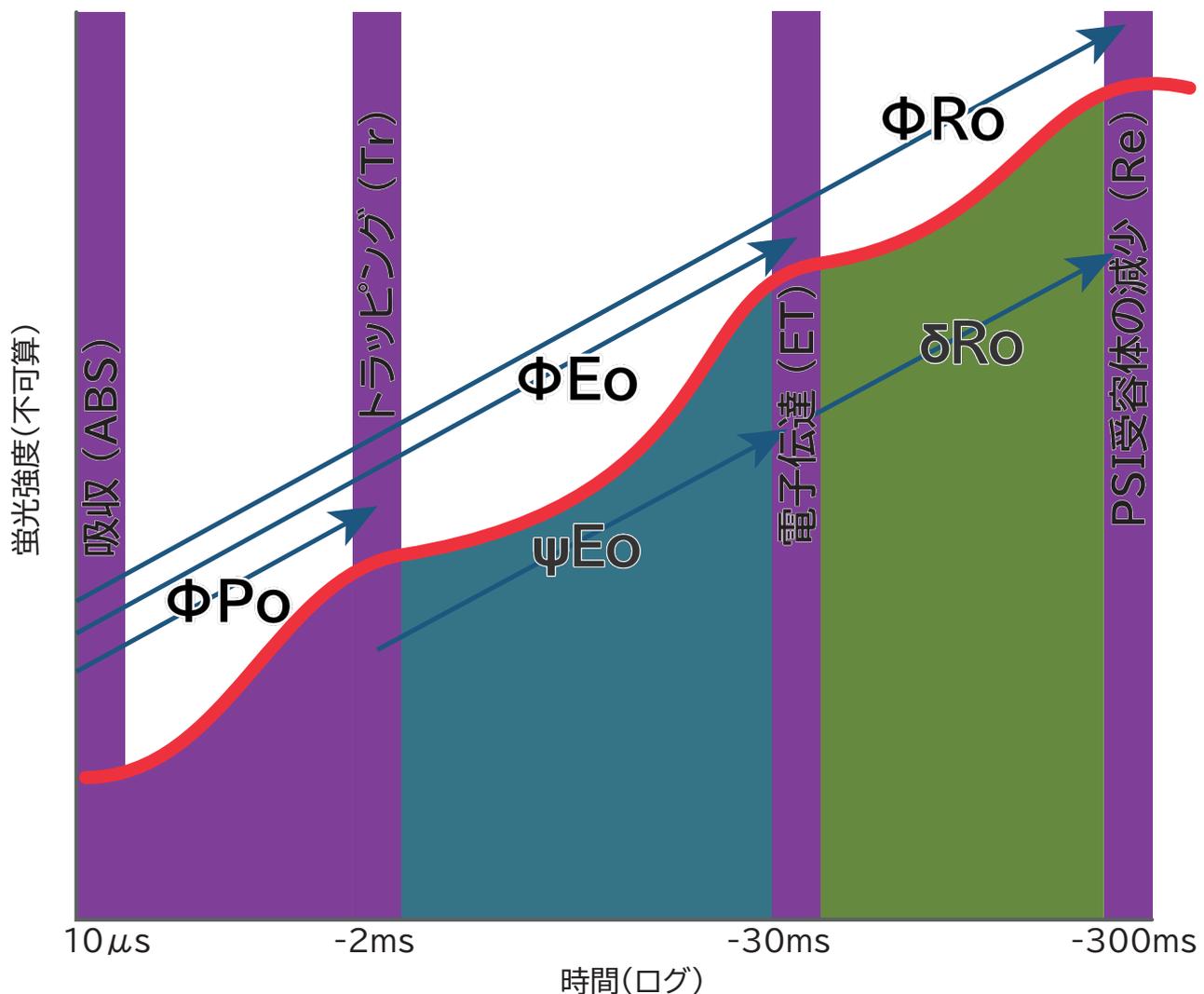


図8. 収量:フラックス比パラメーターのコンテキストを示すグラフ。矢印は、各パラメーター値がOJIPキネティクスのどの部分を表しているかを示しています。

2.4.5 パラメータ: パフォーマンス指標と推進力

以下のパラメータは、完全に暗順応させたサンプルで測定する必要があります。示されているパラメータの解釈は、表の下に示されています。

パラメータ	計算方法	参考文献
PI_{abs}	$(\gamma RC/1-\gamma RC) \times (\phi Po/1-\phi Po) \times (\phi Eo/1-\phi Eo)$ or $(RC/ABS) \times (Fv/Fo) \times ((1-VJ)/VJ)$	Tsimilli-Michael (2020) Strasser et al. (2000) Strasser et al. (2004) Tsimilli-Michael & Strasser (2008)
PI_{total}	$(\gamma RC/1-\gamma RC) \times (\phi Po/1-\phi Po) \times (\phi Eo/1-\phi Eo) \times (\delta Ro/1-\delta Ro)$ or $(RC/ABS) \times (Fv/Fo) \times ((1-VJ)/VJ) \times ((1-VI)/(VI-VJ))$	
DF_{abs}	$\text{Log}(PI_{abs})$	
DF_{total}	$\text{Log}(PI_{total})$	

説明

性能指数 PI_{abs} は、吸収事象から系間電子伝達系の還元までのエネルギー分岐を表す項の積として導入されました。 PI_{total} として拡張すると、この指数にはPSI末端電子受容体の還元までのエネルギー分岐も組み込まれます。定義されているように、パフォーマンスインデックスは単位のない $[pi/(1 - pi)]$ 項の積です。ここで、 pi ($i = 1, 2, \dots, n$) は確率(または分数)を表します。したがって、この用語は部分的なパフォーマンスを表します。

このような式はネルンストの式に関連しています。ここで、 pi は化合物の還元型の割合、 $(1 - pi)$ は酸化型の割合です。この場合、 $\log[pi/(1 - pi)]$ は、対応する酸化還元反応の潜在力または駆動力を表します。この推論を化学から外挿すると、 $\log(PI_{abs})$ は部分駆動力の合計である総駆動力 DF_{abs} として定義されました。 PI_{abs} と PI_{total} の計算値は任意のスケールであるため、サンプルの特性を評価するために使用することはできません。原因が何であれ、同じ光合成物質のサンプル内でそれらがどのように変化するかが重要です。したがって、 $[PI_{total}]/[PI_{total,control}]$ が主に使用され、したがって、 $\Delta[DF_{total}] = [DF_{total}] - [DF_{total,control}]$ となります。

性能指数は非常に敏感なパラメーター(特に PI_{total}) であり、植物の日常的なスクリーニングや、光合成の性能/挙動に対するストレスの全体的な影響の評価に非常に役立つことが証明されています。それぞれの用語は、連続するプロセスへの影響に関する情報を提供します。

以下の点を明確にする価値があります。

- PI_{abs} と PI_{total} はどちらもPSII蛍光の反応速度論から決定されますが、 PI_{total} はPSI挙動への影響も評価します(δRo 項を介して)。
- 導入されたとき、 PI_{abs} は「吸収ベースのパフォーマンス指数」として示されていたため、下付き文字「abs」が付けられました。ただし、拡張 PI_{total} が定義されたときは、これも吸収ベースであるため、区別する必要がありました。したがって、下付き文字「合計」が使用されました。
- 電気化学ポテンシャルと同様に、駆動力 DF_{abs} と DF_{total} 、および部分DFは、1より大きい、小さい、または1に等しい量の対数であるため、正、負、またはゼロになる可能性があります。

Tsimilli-Michael M.

JIP テストの再考: 概念、仮定、近似、定義、用語に関する教育的なレビュー。
光合成。2020 1 1;58(特別号):275-92。

2.4.6 パラメータ: 特定の流束

以下のパラメータは、完全に暗順応させたサンプルで測定する必要があります。

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
ABS/RC	Antenna size AZ	$(Mo) \times (1 / V_j) \times (1 / \phi Po)$	Force et al. (2003) Tsimilli-Michael (2020)
説明		アクティブRCの有効アンテナサイズ。すべてのRCのクロロフィル分子によって吸収された光子の総数を、アクティブなRCの総数で割ったもの。これは、アクティブなRCと非アクティブなRCの比率に影響されます。	
TRo/Rc	—	$Mo \times (1 / V_j)$	Force et al. (2003) Tsimilli-Michael (2020)
説明		RCの最大トラップ率またはトラップされたエネルギー束(QAの低下につながる)。励起子がRCにトラップされ、QAが低下する最大速度。DCMUの存在下で捕集率を測定することと同義の状況です。	
ETo/RC	—	$Mo \times (1 / V_j) \times (1 - V_j)$	Force et al. (2003) Tsimilli-Michael (2020)
説明		アクティブなRCにおける電子伝達束(QA-よりも大きい)。活性なRCにおける電子伝達を介した還元されたQAの再酸化。アクティブなRCのアクティビティのみを反映します。	
REo/RC	—	$Mo \times (1 / V_j) \times (1 - V_j)$	Tsimilli-Michael (2020)
説明		PSIIアクセプター側の電子束減少端電子アクセプター(アクティブRCごと)	
DIo/RC	—	$(ABS/RC) - (TRo/RC)$	Force et al. (2003)
説明		アクティブRCの効果的な消散。アクティブなRCの数に対する、すべてのRCからのトラップされない励起エネルギーの合計散逸の比率。散逸は、熱、蛍光、エネルギーが他のシステムに移動するときに発生します。これは、アクティブなRCと非アクティブなRCの比率に影響されます。	

2.4.7 パラメータ: 見かけの光束 (Fo で近似)

以下のパラメータは、完全に暗順応させたサンプルで測定する必要があります。

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
ABS/CSO	Fo	Fo	
説明		励起されたPSII断面によって吸収された光子の数 - サンプル断面上のアクティブおよび非アクティブPSII RCのアンテナ分子によって吸収された光子の総数。暗順応したFo値で表します。	
TRo/CSO	—	$Fo \times (1 - Fo/Fm)$	
説明		PSII断面における最大トラップ率 - 活性および非活性RCの断面にわたって測定されたQA低下につながる励起子の最大トラップ率。	

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
ETo/CSO	—	$F_o \times (1 - F_J / F_m)$	Force et al. (2003)
説明	PSII断面における電子伝達-活性および不活性RC断面における電子伝達を介した還元型QAの再酸化		
REo/CSO	—	$F_o \times (1 - F_I / F_m)$	Stirbet and Govindjee (2011) Strasser et al. (2004) Samborska et al. (2019)
説明	断面ごとの、PSIアクセプター側の電子束減少端電子アクセプター。		
DIO/CSO	—	$F_o \times (1 - F_o / F_m)$	Strasser et al. (2004)
説明	PSII断面における散逸-活性および不活性RCを含むサンプルの断面にわたって測定された総散逸。散逸は熱、蛍光、他の系へのエネルギー移動として起こります。		

2.4.8 パラメータ 見かけのフラックス(Fmで近似)

以下のパラメータは、完全に暗順応させたサンプルで測定する必要があります。

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
ABS/CSm	—	Fm	Force et al. (2003)
説明	断面積あたりの吸収フラックス		
TRO/CSm	—	Fv	
説明	断面積あたりのトラップエネルギー束(t = 0の場合)		
ETo/CSm	—	$F_m \times (1 - F_J / F_m)$	
説明	断面積あたりの電子伝達フラックス(t = 0の場合)		
REo/CSm	—	$F_m \times (1 - F_I / F_m)$	
説明	断面ごとの、PSIアクセプター側の電子束減少端電子アクセプター		
DIO/CSm	—	Fo	
説明	断面あたりの散逸エネルギーフラックス(t = 0の場合)		

特定の皮相エネルギー束パラメータのモデリング

Tsimilli-Michael & Strasser (2008) [1] から引用。

パイプライン モデルは、光合成装置の特定および見かけの(現象学的)エネルギーフラックスをグラフで表現する方法として、1987年にReto Strasser教授によって初めて提案されました [2]。このモデルはその後、Biolyzerと呼ばれるソフトウェア内の主要な分析ツールとして組み込まれました。このソフトウェアは、もともとジュネーブ大学のStrasser教授の生体エネルギー研究所によって作成および配布されました。

図9は、パイプラインモデルを様式化したもので、コントロール(A)サンプルとストレス(B)サンプルを比較する概念を示しています。特定のデータセットに基づくものではありません。

左側の2つの図は、反応中心(RC)ごとの比エネルギー流束の膜モデルを示しています。右側の2つの図は、励起断面積(CS)ごとの見かけのエネルギー束のリーフモデルを示しています。

どちらのモデルでも、吸収(ABS)、トラップ(TR)、電子伝達(ET)、および散逸(DI)のパラメーターが矢印で表されます。矢印の全体の幅は、それぞれのパラメータの値によって決まります。

膜モデルでは、不活性なRCによるABSとTRは、矢印の斜線の横部分で示されます。中心が非アクティブなPSIIユニットに属するアンテナの割合は、外側の楕円の色が濃いことで示されます。

リーフモデルでは、白丸はアクティブなRCを示し、黒丸は非アクティブなセンターを示します。葉の暗さは、葉の断面あたりのクロロフィル濃度を定性的に示します。

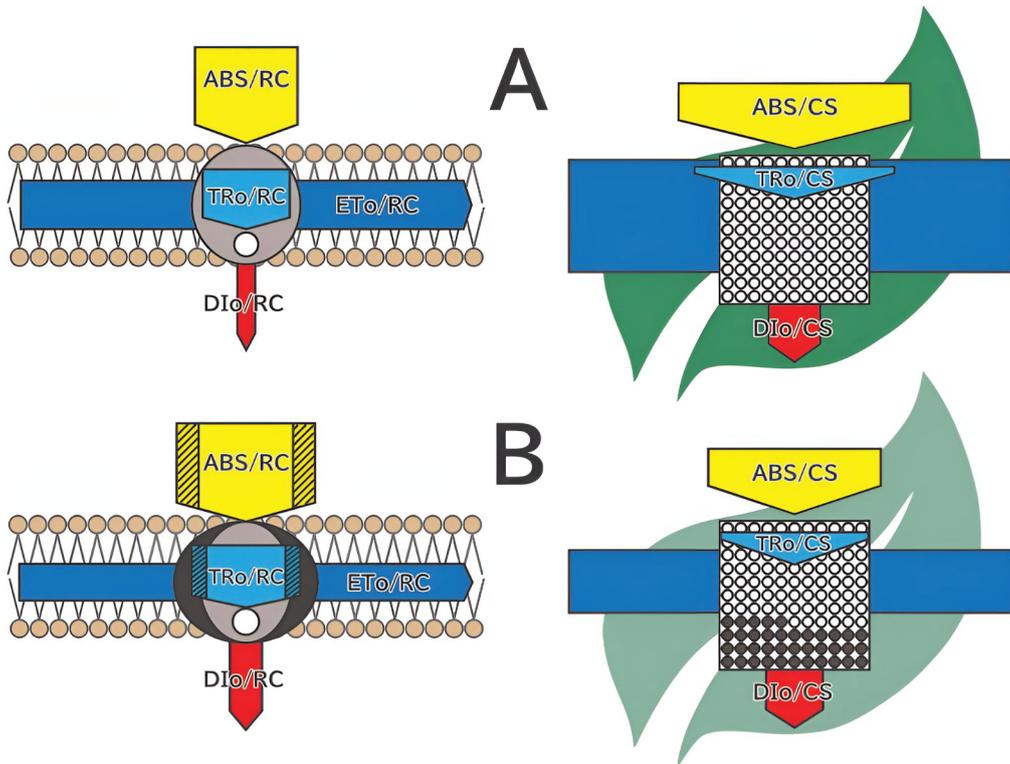


図 9 グラフィカルパイプラインモデルを使用して、特定の見かけの磁束パラメータ値を表示する方法

Tsimilli-Michael, Merope & Strasser, Reto. (2008). 植物の生命力に対するストレスの生体内評価における応用. In vivo Assessment Impact on Plant's Vitality: Applications in Detecting and Evaluating the Beneficial Role of Mycorrhization on Host Plants. 10.1007/978-3-540-78826-3_32.

Strasser, R.J. 1987. 光合成装置のエネルギーパイプラインモデル. - In Progress in Photosynthesis Research Vol.2 (J. Biggins, ed) pp.717-720. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht. ISBN 90-247-3449-5.

Biolyzerソフトウェアのバージョン > V3.0.6はFluoromatics (www.fluoromatics.com)から配布されています。

2.4.9 パラメータ PSIIアンテナの脱励起速度定数

以下のパラメータは、完全に暗順応したサンプルで測定する必要があります。

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
kN	—	$kN = (ABS) \times kF \times (1/Fm)$	Tsimilli-Michael (2020)
説明		非光化学的脱励起速度定数	
kP	—	$kP = (ABS) \times kF \times ((1/Fo) - (1/Fm))$ または $kN \times (Fv/Fo)$	
説明		光化学的脱励起速度定数	

2.5 光適応サンプル

2.5.1 パラメーター 高速蛍光カイネティクス

以下のパラメータは、光に適応したサンプルで測定する必要があります。

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
F	F',Fs',Fs,Ft',Ft	光適応した葉からの定常状態の蛍光値	Baker (2008) Maxwell and Johnson (2000)
説明		光合成能力は多くの要因に影響されるため、光合成能力に関する情報はほとんどありません。	
Fm'	—	飽和パルスイベント中の4点の最大平均値	Stirbet and Govindjee (2011) Strasser et al. (2004) Samborska et al. (2019)
説明		光に順応したサンプルのPSII RCがすべて閉じたときに、飽和照明下で記録された蛍光の最大値	
Tq'	ΔF	$Fm' - F$	Baker (2008)
説明		開いたPSII反応中心による蛍光の光化学消光	
TFm'	—	データ範囲全体にわたって連続する4つのポイントの各グループの平均を求め、最大の「平均」を見つけて、その平均の3番目のポイントの時間を節約します。	—
説明		光順応したサンプルにおける最大蛍光(Fm')までの時間。光に順応した葉においてPSIIが完全に減少する速度に関係します。これまでの文献では議論されていないようです。	
Fo'(m)		遠赤照明下でのFo'の測定	Baker (2008) Maxwell and Johnson (2000)
説明		サンプルを一時的に遮光し、遠赤色光を照射すると、PSIがPSIIに対して優先的に励起され、QAが急速に完全に酸化されます。	

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
Fo'(c)	—	$Fo' = Fo / [(Fv/Fm) + (Fo/Fm')]$ 計算には以前の暗順応Fv/FmとFm'の測定値が必要です。	Murchie and Lawson (2013) Maxwell and Johnson (2000) Oxborough and Baker (1997)
遠赤色光を用いたFo'の測定は、遠赤色光がQAを十分に酸化しない場合、誤差を生じる可能性があります。さらに、非光化学的消光も緩和される可能性があります。これらの要因が単独で、あるいは組み合わせると、Fo'の過大評価につながる可能性があります。植物がストレスを受け、著しい光阻害を経験する可能性がある状況でFo'を計算することは、疑問視されています。しかし、Fo'の計算が正確であるための唯一の要件は以下の通りであるため、これは有効ではありません: (i) Foを測定する時点でPSIIセンターが開いていること、(ii) FoとFmの測定値の間にダウンレギュレーションの逆転がないこと、(iii) Fm'とFmの測定値の間に光阻害の逆転がないことです。Fo'の測定が困難であるため、Fo'の計算の方が測定値よりも実際には正確であることが議論されています。			
Fv'	—	Fm' - Fo')	Baker (2008)
光適応した葉でPSIIが光化学(QA還元)を行う能力			
F _{20μs} '	—	FMS-300により、光に適応した試料に飽和パルス印加している間、一定の時点で記録されたもの。したがって、これらは暗順応したF _{20μs} 、F _L 、F _K 、F _J 、F _I パラメータと論理的に等価ですが、光順応した試料に対するものです。飽和パルスに対する光順応応答を説明する追加データとして、また暗順応誘導動態の確立されたパラメータと比較するために提示されました。これまでの文献では議論されていないようです。	
F _L '	F _{100μs} '		
F _K '	F _{300μs} '		
F _J '	F _{2ms} '		
F _I '	F _{30ms} '		

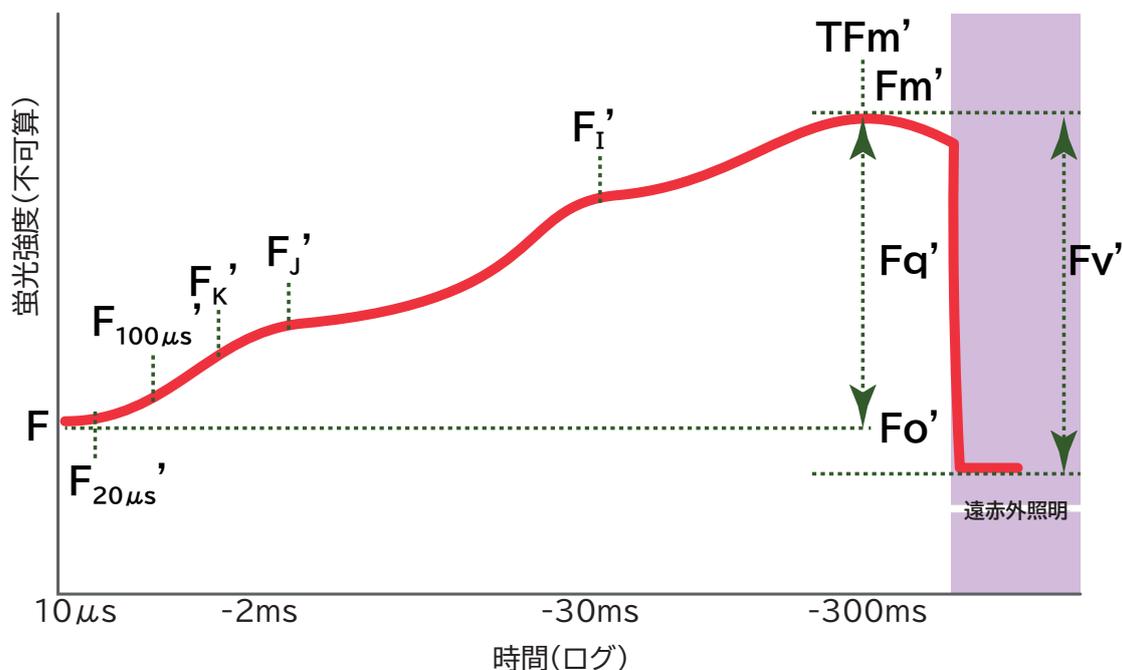


図10. 高速蛍光測定のどこで速度論的パラメーターが測定されたかを示すグラフ

2.5.2 パラメータ 高速蛍光比

2.5.2.1. Φ PSIIパラメータ

Φ PSII(F_q'/F_m' 、 $\Delta F/F_m'$ 、 $Y[II]$ というシノニムでも知られる)は、測定の容易さ(サンプルの暗順応が不要)もありますが、主に明所でのPSIIの動作効率の正確な指標として確立されたため、非常に人気のあるパラメータです(Murchie & Lawson, 2013)。 Φ PSIIはまた、線形電子伝送、ひいてはCO₂同化の量子収率とも密接な相関があります(Baker, 2008)。

多くの場合、 Φ PSIIはFv/Fmよりもストレスに敏感なパラメータです。なぜなら、 Φ PSIIは、一般的な環境条件下でのPSIIの有効な(現在の)光合成効率のリアルタイム測定を提供するからです。光合成装置における光の利用可能性、温度、および他のストレス誘発性変化のような因子は、すべて Φ PSII値に影響を与える可能性があります。

Fv/FmはPSIIの最大量子収率を測定し、PSII反応中心の完全性の高感度な指標です。これは、最適条件下でのPSIIの最大潜在効率に関する情報を提供します。Fv/Fmが著しく低下した場合、PSIIのストレスや損傷を示すことができますが、環境ストレスによる光合成効率の微妙な変化を常に検出できるとは限りません。対照的に、 Φ PSIIは初期のストレス応答に対してより敏感であることが多いです。電子伝達速度やエネルギー散逸メカニズムの変化など、光合成装置におけるストレス誘発性の変化は、Fv/Fmによって検出可能な目に見える損傷に至る前に Φ PSIIに影響を与える可能性があります。

Φ PSIIは、光強度や温度の変動など、環境条件の変化に素早く反応する動的なパラメータです。光合成に使われる吸収された光エネルギーとエネルギー散逸メカニズムとのリアルタイムバランスを反映します。過剰な光がPSIIの損傷や効率低下につながる光阻害の影響の指標として用いることができます。光阻害は通常、PSII光化学の効率が低下するにつれて Φ PSIIの減少をもたらします。PSII反応中心の損傷は効率を低下させ、PSII電子伝達の減少につながります。

Φ PSII値の変化は、光合成装置を保護するために過剰に吸収された光エネルギーを熱として放散するNPQメカニズムの活動によって測定することもできます。NPQは光阻害を軽減するのに役立ちますが、エネルギーを線形電子伝達からそらすことによって Φ PSIIを減らすこともできます。 Φ PSIIに対する光阻害の影響は、ストレスの重症度と持続時間、および損傷したPSIIを修復する植物の能力に応じて変化する可能性があります。光阻害期間中に Φ PSIIの一時的な減少が起こる可能性があり、その後PSII修復機構が機能を回復するにつれて徐々に回復します。

2.5.2.2. なぜ Φ PSIIを測定するのでしょうか？

Φ PSIIパラメータの測定は、さまざまな用途に役立ちます。さまざまな実験的アプリケーションの例を次に示します。

- **光合成効率の評価**

Φ PSIIは、光合成の初期段階を担う光化学系IIの効率の指標です。 Φ PSIIを測定することで、光合成プロセスを通じて光エネルギーが化学エネルギーにどの程度効率的に変換されているかを評価できます。

- **ストレス反応のモニタリング**

Φ PSIIの変化は植物のストレスを示す可能性があります。干ばつ、過度の光、高温、栄養素欠乏などの環境要因は、 Φ PSIIに悪影響を与える可能性があります。 Φ PSIIをモニタリングすることで、研究者や植物生理学者はストレス反応を検出して定量化し、潜在的に是正措置を講じることができます。

- **植物の健康状態を診断する**

農業および園芸の状況では、 Φ PSIIの測定は植物の健康状態の診断に役立ちます。 Φ PSIIの減少は植物のストレスや病気の早期指標となり、被害を軽減するための早期介入が可能になります。

- **作物生産の最適化**
ΦPSIIをモニターすることで、研究者は作物の生育条件を最適化し、光合成効率を最大化することができます。これにより、作物の収量が増加し、より持続可能な農法が可能になります。
- **遺伝子組み換えの効果を評価する**
ΦPSII測定は、植物の光合成効率に対する遺伝子組換えや育種技術の影響を評価するために使用できます。これは、光合成性能を向上させた作物品種を開発するために重要です。
- **環境変化に対する植物の応答の研究**
研究者はΦPSII測定を気候変動に関連した研究に利用しています。CO₂レベルの増加や温度パターンの変化といった環境条件の変化に対して植物がどのように反応するかを理解するのに役立つからです。
- **科学研究**
ΦPSII測定は植物生理学と光合成の科学研究に不可欠なデータを提供し、植物の成長と発達の根底にある基本的なプロセスの理解を深めるのに役立ちます。
- **教育と普及活動**
ΦPSII測定は、光合成と植物生物学について生徒に教えるために教育現場で使用されています。これらは、学生を植物生理学の研究に参加させる実践的な方法を提供します。以下のパラメータは、光に適応したサンプルで測定する必要があります。

以下のパラメータは、光に適応したサンプルで測定する必要があります。

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
ΦPSII	F_q'/F_m' $\Delta F/F_m'$ Y(II)	$(F_m' - F)/F_m'$	Genty et al. (1989) Baker (2008) Maxwell and Johnson (2000)
説明		PSIIの動作効率。PSIIによって吸収された光がQA還元を利用される効率を推定します。ある光合成活性光子束密度(PPFD)において、このパラメータはPSIIを通過する線形電子束の量子収率の推定値を提供します。	
F_v'/F_m'	—	$(F_m' - F_o')/F_m'$	Baker (2008)
説明		特定のPPFDにおけるPSII光化学の最大効率の推定値。すべてのPSIIセンターが「オープン」(QA酸化)した場合のPSIIの動作効率	
V_j'	—	$(F_j' - F)/(F_m' - F)$	—
説明		2msでの相対変数蛍光を表します(暗順応サンプルではOJIP曲線のJステップになります)。このことは現在まで文献で議論されていないようです。推測的には、サンプルが光順応状態にあることを考えると、再酸化QAの寄与を理解するにはさらなる研究が必要ですが、還元QAの割合の推定としての V_j' の解釈は依然として有効である可能性があります。qLに関連してこのパラメータを分析すると、オープンPSII RCの推定値が得られるため、メリットがある可能性があります。	
V_i'	—	$(F_i' - F)/(F_m' - F)$	—
説明		30msでの相対可変蛍光(暗順応サンプルではOJIP曲線のIステップになります)。上記の V_j' と同様に、このパラメータをqLで分析することにはメリットがあるかもしれません。	

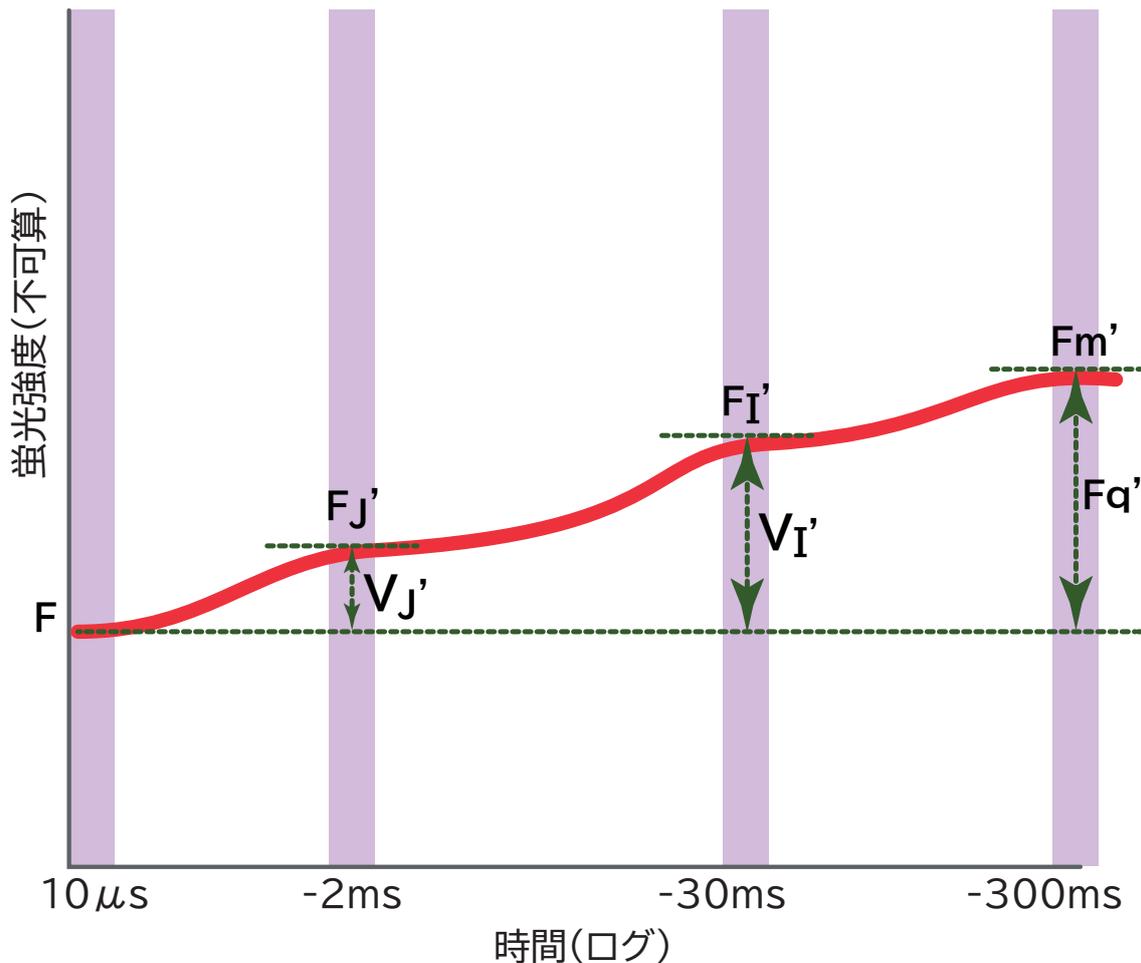


図11. 比パラメータの計算に使用される値が、光適応高速蛍光測定から得られたものであることを示すグラフ

3. クエンチング解析

3.1 NPQのメカニズムと構成要素

非光化学消光(NPQ)は、過剰な吸収光エネルギーが熱に放散されるプロセスです(Ruban 2016)。高照度条件にさらされると、PSII反応中心は急速に閉じられ、光合成経路とクロロフィル蛍光経路の両方を通じて消光できる吸収エネルギー量の減少につながります。その結果、光合成膜内に有害な励起エネルギーが蓄積し、PSII反応中心そのものを損傷する可能性があります(Ruban 2016)。

光によって損傷したPSII反応中心を修復するメカニズムは存在しますが、これらのプロセスには時間がかかります。高照度による持続的な圧力はアンテナ色素自体にもダメージを与え(Flemming et al 2012)、全体的な光合成効率の低下や、場合によっては光合成細胞、組織、生物の死につながることもあります(Ruban 2016)。

非光化学消光の実験を行う場合、NPQに関するパラメータは暗順応状態に対する熱放散の変化の測定値であることに注意が重要です。同じ熱放散の増加でも、暗順応した F_m がより高い値であれば、消光の増加はより小さくなります。このことは、異なる歴史を持つ葉や異なる種の葉の間の直接比較は曖昧になりうることを意味します。一般論として、異なる F_v/F_m を持つサンプルのNPQを直接比較することは避けるべきです(Maxwell and Johnson 2000)。

NPQにはいくつかのメカニズムと構成要素があります：

- **色素分子**
NPQの最初のステップは、吸収された光エネルギーによるクロロフィルやその他の色素分子の励起です。これらの色素のエネルギーレベルが光合成の能力を超えると、過剰なエネルギーを安全に放散する必要があります。
- **キサントフィルサイクル**
NPQの重要な部分には、チラコイド膜内の色素の組成を変化させる一連の酵素反応であるキサントフィルサイクルが関与しています。関与する重要なキサントフィル色素は、ビオラキサンチン、アンテラキサンチン、ゼアキサンチンです。光の強度が増加すると、ビオラキサンチンはゼアキサンチンに変換され、ゼアキサンチンは過剰なエネルギーを熱として放散する能力が高くなります。
- **プロトン勾配**
光強度が高いと、チラコイド内腔にプロトン(H+)が蓄積します。このプロトン勾配は、光合成の光依存反応中に水の分解によって生成され、ATPの生成を促進するために使用されます。
- **PsbSタンパク質**
PsbSタンパク質(光化学系IIサブユニットS)は、NPQにおいて重要な役割を果たします。過剰な光に反応して、PsbSはチラコイド内腔の低pH環境を感知し、NPQの活性化を引き起こします。ビオラキサンチンをゼアキサンチンに変換する酵素を活性化することにより、キサントフィルサイクルの調節に役立ちます。
- **ゼアキサンチンの形成**
ゼアキサンチンの形成は、NPQにおける重要なステップです。ゼアキサンチンはチラコイド膜の散逸能力を高め、過剰なエネルギーの熱への変換を高めると考えられています。
- **アンテナ消光**
過剰な光エネルギーは、PSIIに関連する集光アンテナ複合体の再構成を引き起こします。この再構成は、吸収されたエネルギーの方向をPSIIの反応中心から遠ざけるのに役立ち、光損傷の可能性を低減します。
- **エネルギー散逸**
ゼアキサンチンが形成され、アンテナ複合体が再構成されると、過剰なエネルギーが熱として放散され、反応中心に到達するエネルギーが減少し、光合成装置を光損傷から保護します。

詳細については、NPQの詳細なレビューがRuban 2016、「非光化学的クロロフィル蛍光消光: 光損傷から植物を保護するメカニズムと有効性」、植物生理学、第170巻、第4号、2016年4月、1903~1916ページに記載されています。

3.2 一般的な焼入れ解析

FMS-300は、Baker&Rosenqvist、2004年に発表された広く引用され複製されているプロトコル「クロロフィル蛍光の応用は作物生産戦略を改善できる: 将来の可能性の検討」に基づいて、非光化学的消光メカニズムを測定するためのルーチンを提供します。このプロトコルの目的は、暗順応状態と明順応状態の両方で測定することにより、クロロフィル蛍光の光化学成分と非光化学成分の両方を調査できるようにすることです。

クエンチング分析ルーチンの設定を構成するときは、プロトコルのさまざまなコンポーネントと、選択した設定が実験の結果にどのような影響を与えるかを考慮する必要があります。

たとえば、Nies et al., 2021では、著者らは、Fv/Fmの最初の暗順応測定に続いて化学線照明をオンにすべき時点について議論しました。彼らは、公開されたプロトコルでは、独自の実験を設定する際に曖昧で役に立たない設定の記述に遭遇したことを観察しました。彼らはさまざまな設定で実験を実施しました。

彼らは、暗順応飽和パルスと化学線照射の開始との間の時間間隔を長くすると、初期NPQ測定値を下げることに大きな効果があることを発見しました。彼らは、NPQ誘導反応速度論の厳密な解釈には、NPQパラメーターとメカニズムの正確な知識が必要であると提案しました(Nies et al., 2021)。

以下の図12は、クエンチング解析プロトコルの例を示しています。この例は、この分析プロトコルのフレームワーク内で特定のパラメーターがどこから導出されるかを示すように設計されています。典型的なクエンチング分析実験では、プロトコルの化学線および暗緩和フェーズの両方で、より多くの飽和パルスイベントが発生します。

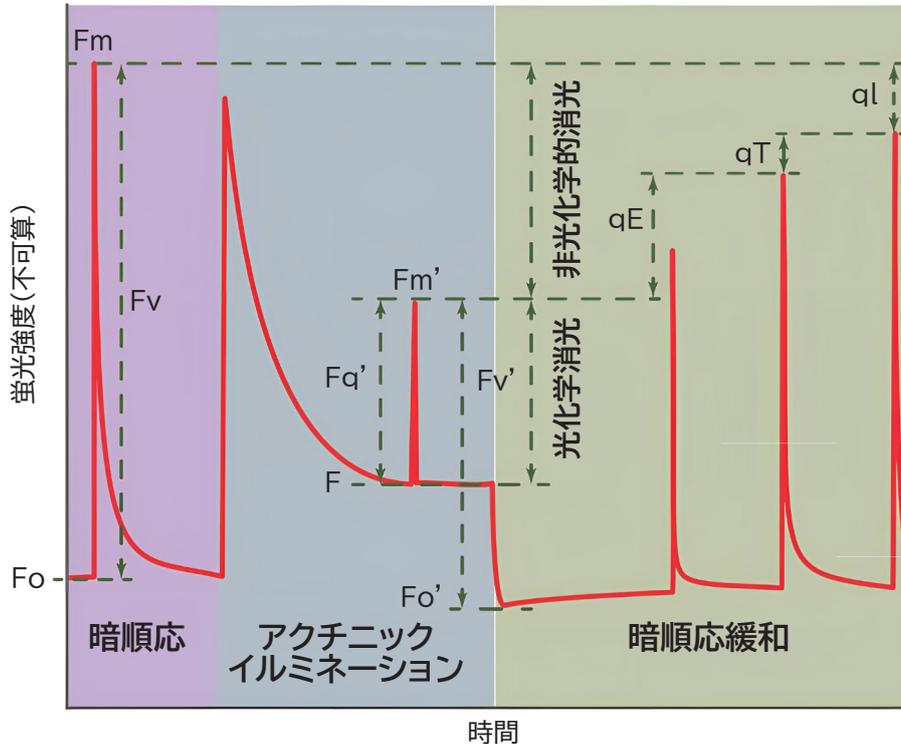


図12. FMS-300で使用されるクエンチング解析ルーチンの簡略化した図。この図は、Baker et al.のよく知られているクエンチングプロトコルから変更されたものです。(2004)。これは、クエンチング実験中に得られた特定のパラメーターがどこから来たのかを示します。典型的な消光プロトコルは、プロトコルの化学線および暗緩和フェーズの両方でより多くのパルスで構成されます。

3.3 NPQのさまざまな分析モデル

NPQの分析にはいくつかのモデルが提案されています。

- **水たまりモデル**
水たまりモデルのパラメーターは、光合成ユニット(PSU-光合成反応の最初の光駆動電荷分離が起こる反応中心に結合した色素とタンパク質の複合体)を記述します。Mauzerall et al., 1989)では、各PSII RCが独自のアンテナシステムにリンクされています(Kramer et al., 2004)。
- **湖モデル**
湖モデルは、PSII RCが共有アンテナシステムによって接続されているPSUのより現実的なモデルを表しています(Kramer et al., 2004)。
- **簡略化された湖モデル**
Hendrickson et al., 2004によって提案された簡略化された湖モデルを使用すると、暗順応Foや測定/計算されたFo'の測定を必要とせず、NPQを測定するためのより単純な測定プロトコルが可能になります。

3.4 非光化学的消光を測定する理由は何ですか？

消光解析プロトコルは、光合成の光依存反応の根底にあるメカニズムについての重要な詳細を提供します。用語としての消光は、アンテナ色素によって吸収されたエネルギーの散逸を指します。これは3つの異なる経路で構成されます。

1. 光化学消光 (つまり、光化学)
2. 非光化学的クエンチング (つまり、熱放散)
3. クロロフィルの蛍光

これらのプロセスは相互に競合するため、1つのプロセスの増減は、他の2つのプロセスに逆の変化をもたらします。

非光化学消光 (NPQ) の測定は、以下を含むさまざまな基礎研究分野の研究において重要なツールです。

- **光防御**
NPQは、光合成生物における重要な光防御機構です。アンテナ色素によって吸収された過剰な光エネルギーを放散するのに役立ち、それによって光合成装置への損傷を防ぎます。NPQを測定することにより、強光条件下で植物が光障害から身を守る能力を評価することができます。これは、光強度が変動する環境やストレス条件下で生育する植物にとって特に重要です。
- **ストレス反応**
NPQレベルは、生物的ストレスと非生物的ストレスの両方の指標として機能します。強い光、干ばつ、塩分、極端な温度などの環境要因は、防御反応としてNPQを誘発する可能性があります。NPQをモニタリングすることで、植物の生理機能に対するさまざまなストレス因子の影響を分析し、育種プログラムや農業慣行に適したストレス耐性の遺伝子型や品種を特定することができます。
- **光合成効率**
NPQは、光合成機構内の励起エネルギーの流れを調節することにより、光合成の全体的な効率に影響を与えます。高レベルのNPQは、集光およびエネルギー変換プロセスの効率を低下させ、光合成速度の低下につながる可能性があります。NPQを測定すると、光合成生物における光の吸収と利用のバランスについての洞察が得られ、さまざまな環境条件下で光合成効率を制限する要因を理解するのに役立ちます。
- **環境モニタリング**
NPQ測定は、環境変化に対する光合成生物の反応の理解に貢献します。研究者は、野外設定または制御された環境でNPQレベルを監視することで、気候変動、汚染、生息地の劣化などの要因に対する植物個体群の回復力を評価できます。この情報は、環境ストレス要因が生態系に及ぼす影響を予測し、その影響を軽減する戦略を開発するために非常に重要です。
- **生物学的研究**
NPQ測定は、植物生理学と光合成の基礎研究に貴重な情報を提供します。NPQ制御の根底にある分子機構を理解することは、光合成膜におけるエネルギー伝達と散逸のダイナミクスへの洞察につながる可能性があります。この知識は、基本的な生物学的プロセスの理解を深めるだけでなく、作物の生産性とストレス耐性の向上を目的としたバイオテクノロジー応用の開発にも役立ちます。

3.5 非光化学的消光パラメータ

3.5.1 パラメータ: NPQ 解析用の水たまりモデル

計算には暗順応した Fo 値と Fm 値が必要であるため、このプロトコルは暗順応した葉で実行する必要があります。

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
NPQ	—	$(F_m - F_m')/F_m'$ または $F_m/F_m' - 1$	Kramer et al (2004) Murchie and Lawson (2013) Baker (2008) Muller et al (2001) Ruban et al (2012) Schreiber (2004)
説明		NPQの係数(Stern-Volmer法)。エネルギーの熱放散による光誘発光保護。キサントフィルを含むアンテナマトリックス内でエネルギー散逸に敏感であるため、キサントフィルサイクルの活動を推測するために使用され、エネルギー依存性の消光が発生します。NPQはFo'に依存せず、Foクエンチングの影響を受けないため、qNパラメーターよりも堅牢な評価です。	
qN	—	$1 - F_v'/F_v$	Ruban (2016)
説明		非光化学的消光を計算するために使用されます。このパラメータは、ΦPSIIと同様の方法でクエンチングの割合を表します。	
qP	—	F_q'/F_v'	Kramer et al (2004) Murchie and Lawson (2013)
説明		光化学消光: PSIIの最大効率を動作効率に関連付けます。光合成ユニットの水たまりモデルに基づいて、開いた状態にあるPSII中心の割合に非線形に関係します。	

3.5.2 パラメータ: NPQ解析用の湖モデル

計算には暗順応したFo値とFm値が必要であるため、このプロトコルは暗順応した葉で実行する必要があります。

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
ΦPSII	F_q'/F_m' $\Delta F/F_m'$ Y(II)	$(F_m' - F)/F_m'$	Genty et al. (1989) Baker (2008) Maxwell and Johnson (2000)
説明		PSIIの動作効率。PSIIによって吸収された光がQA削減に使用される効率を推定します。特定の光合成活性光子束密度(PPFD)で、このパラメーターはPSIIを通る線形電子束の量子収量の推定値を提供します。	
Y(NPQ)	ΦNPQ	$(F/F_m') - (F/F_m)$	Kramer et al (2004) Hendrickson et al (2004) Klughammer & Schreiber (2008)
説明		PSIIの動作効率。PSIIによって吸収された光がQA削減に使用される効率を推定します。特定の光合成活性光子束密度(PPFD)で、このパラメーターはPSIIを通る線形電子束の量子収量の推定値を提供します。	

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
Y(NO)	$\Phi(f,D)$ $\Phi(NO)$	F/Fm	Kramer et al (2004) Hendrickson et al (2004) Klughammer & Schreiber (2008) Lazar (2016)
説明	主に構成損失の量子収量。規制されていない熱放散と蛍光発光の合計に相当します。非光誘起(基底または暗)消光プロセスを反映します。 $\Phi PSII$ とY(NPQ)との競合経路 つまり、 $Y(NPQ) + Y(NO) + \Phi PSII = 1$		
qL	—	$(Fq'/Fv') \times (Fo'/F)$	Kramer et al (2004) Baker (2008) Murchie and Lawson (2013)
説明	共有アンテナで接続された複数のRCからなる光合成を記述する「湖」または「接続ユニット」モデルを使用したスターンフォルマーアプローチに基づいて、開いたPSII RCの割合を推定します。		

3.5.3 パラメータ: NPQ 解析用の簡略化された湖モデル

計算には暗順応したFm値が必要であるため、このプロトコルは暗順応した葉で実行する必要があります。

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
$\Phi PSII$	Fq'/Fm' $\Delta F/Fm'$ Y(II)	$(Fm' - F)/Fm'$	Genty et al. (1989) Baker (2008) Maxwell and Johnson (2000)
説明	PSIIの動作効率。PSIIによって吸収された光がQA削減に使用される効率を推定します。特定の光合成活性光子束密度(PPFD)で、このパラメーターはPSIIを通る線形電子束の量子収量の推定値を提供します。		
Y(NPQ)	ΦNPQ	$(F/Fm') - (F/Fm)$	Kramer et al (2004) Hendrickson et al (2004) Klughammer & Schreiber (2008)
説明	ΔpH 経路およびキサントフィル経路を介した制御された非光化学的熱エネルギー散逸の量子収率。 $\Phi PSII$ および Y(NO) との競合経路、つまり $Y(NPQ) + Y(NO) + \Phi PSII = 1$		
NPQ	—	$(Fm - Fm')/Fm'$ または $FM/FM' - 1$	Kramer et al (2004) Murchie and Lawson (2013) Baker (2008) Muller et al (2001) Ruban et al (2012) Schreiber (2004)
説明	NPQの係数(Stern-Volmer法)。エネルギーの熱放散による光誘発光保護。キサントフィルを含むアンテナマトリックス内でエネルギー散逸に敏感であるため、キサントフィルサイクルの活動を推測するために使用され、エネルギー依存性の消光が発生します。NPQは Fo' に依存せず、 Fo' クエンチングの影響を受けないため、qNパラメーターよりも堅牢な評価です。		

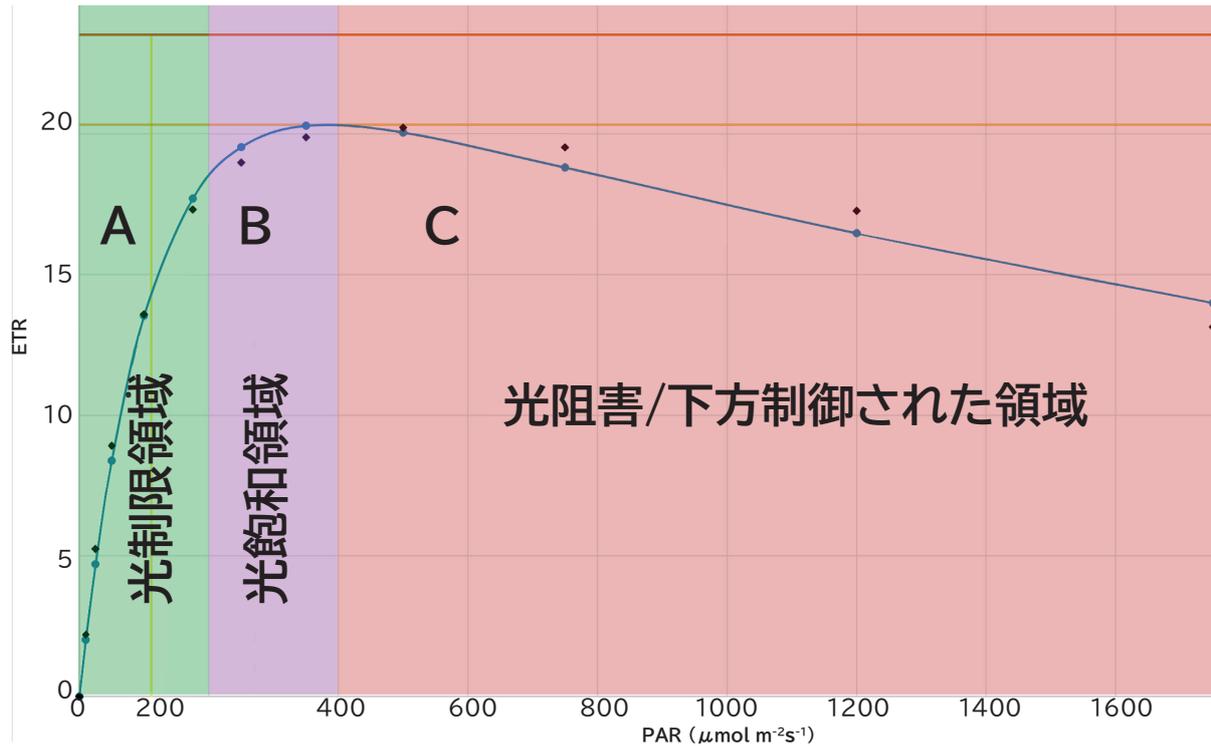


図 13. PPFD に対して ETR をプロットしたグラフには、3 つの異なる領域が示されています。(A) 光制限領域、(B) 光飽和領域、および (C) 光阻害/下方制御された領域。

ETR を PPFD に対してプロットすると、RLC には 3 つの異なる領域が表示されます (図 13)。

- **光制限領域**
光合成速度は、光制限領域における低い光レベルによって制限されます。パラメータ α は、ETR 対 PPFD の上昇の傾きを示し、光捕捉効率 (実効量子収率または Φ_{PSII}) に比例します (Schreiber, 2004)。
- **光飽和領域**
この段階では、電子伝達系の容量によって電子伝達速度が制限されます。ETR 対 PPFD 曲線は、最大 ETR が発生するプラトーに達します (パラメータ ETRmax で示されます) (Schreiber, 2004)。パラメータ E_k (I_k と呼ばれます) で示される最小飽和放射照度は、 α と ETRmax の切片を見つけることによって決定され (Sakshaug et al., 1997)、消光に関連する可能性があります。Ek より下では光化学的消光が支配的な経路であるが、Ek より上では非光化学的消光が支配的です (Henley, 1993)。
- **光阻害/下方制御された領域**
植物が超飽和光強度にさらされるこの領域では、ETR 対 PPFD 曲線はしばしば低下する傾向があり、これは光阻害に関連している可能性があります (Henley, 1993)。この効果は、定常状態の光合成速度が達成される従来の PE または SSLC で発生する可能性が高くなります。ただし、RLC プロトコルでは定常状態が達成されないため、通常は光損傷が発生するのに十分な時間がありません。超飽和光強度における ETR の低下は、PSII の動的下方制御に関連している可能性があることが示唆されています (White and Critchley, 1999)。

4.2 ETRパラメータ

電子伝達速度(ETR)は、 Φ PSIIパラメーターからの光応答曲線の各化学線ステップの終わりの飽和パルスから計算されます。原理的には、PSII動作効率(Φ PSII)と線形電子束の間の線形関係により、 Φ PSIIを使用してPSIIを通じて非周期ETRを推定することができます(Baker 2008)。ETRは次のように計算されます。

$$\text{ETR} = \Phi\text{PSII} \times \text{PAR} \times \text{PFDa} \times \text{fractionPSII}$$

PFDaは、葉の表面で受け取った入射光の量を指し、アンテナ色素によって吸収されます。この値は、多くの場合、0.84、つまり入射光の84%であると想定されます。この仮定は、多くの成熟した緑の葉にとって合理的である可能性があります(Baker 2008)、常に当てはまるわけではなく、この値からの大きな逸脱が頻繁に発生する可能性があります(Ehleringer 1991, Hodanova 1985, Jones 1992)。光吸収特性が異なる可能性があるサンプルを比較する場合は注意が必要です。

Murchie & Lawson(2013)は、乾燥ストレスを受けた膨圧値の低い葉のETR値を対照の水和葉と比較することは適切ではないと示唆しました。彼らは、色素含有量や光化学系の化学量論が異なる葉サンプル(光順応状態が変化した葉サンプルなど)も不正確になる可能性があると続けました(Anderson et al., 1995)。

ETRの最も正確な推定を達成するには、光合成を駆動するために使用されるものと同様の光源を備えた積分球と分光放射計または量子センサーを使用して、PFDaを測定する必要があります(Baker 2008)。結果の値はETR計算に使用できます。

上で説明したPFDaと同様に、fractionPSIIの値は多くの場合、仮定された値であり、0.5です(Baker 2008)。この値は、PSIアンテナに対するPSIIアンテナによって遮断される吸收入射光の割合を表します(Murchie and Lawson 2013)。葉については、fractionPSIIの0.5値が推定されていますが、多くの状況では正確であるとは考えられません(Baker 2008)。PFDaをより正確に決定するために必要な手順は単純ではなく、多くの仮定が含まれます(Laisk et al 1996, Laisk et al 2006, Miyake et al 2004)。もう1つの問題は、多くの種の葉がアントシアニンなどの非光合成色素を蓄積することであり、これによりPFDaだけでなく分数PSIIも著しく変化する可能性があります。これは、葉が成長中に環境ストレスを経験する場合によく起こります(Baker 2008)。すべてを考慮すると、各光システムによる光使用の実際の比例関係を正確に定量化することは非常に困難であるため、既知の値がない場合は0.5の仮定値が頻繁に使用されます(Murchie and Lawson 2013)。

4.2.1 カーブフィッティングアルゴリズム

光応答曲線プロトコルは、指定されたPAR(光合成活性光子束密度 - PPFDとも呼ばれます)強度のセットに対するETRの値を生成します。このデータから、PARとETRの関係をモデル化する曲線を計算できます。プロットされた曲線は、測定データに最もよく適合する線です。FMS-300機器の場合、非線形最小二乗問題を解決するために開発されたLevenberg-Marquardtアルゴリズム(Levenberg, 1944年およびMarquardt, 1963年)を使用して、最適な直線がモデル化されます。

このアルゴリズムは、測定データに最もよく適合する曲線のパラメーター α 、 β 、およびETRの値を見つけます。次に、誤差が最小限で方程式の安定した解が得られるまで、パラメーターの値を微調整しながら計算を繰り返します。これらのパラメーター値を方程式で使用して、曲線をプロットしたり、ETRmaxとEkの値を計算したりできます。

α について計算された値は、曲線の直線部分、つまり低いPAR値での光制限領域の傾きです。 β は、曲線の終端(より高いPAR値における)の傾きです。ETRは、より高いPARレベルでETRの減少がない場合に考えられる最大ETRです。ETRmaxは、曲線の最大ETR値です。Ekは最小飽和放射照度であり、曲線の外挿された線形部分(α が決定される)がETRmaxに達する点に対応するPAR値です。

4.3 光応答曲線パラメータ

4.3.1 パラメータ: 光応答曲線

急速な光度曲線を測定する場合、文献では、最初の飽和パルスの前に短期間の暗順応を使用する必要があると示唆されています (Schreiber 2004, Rascher et al., 2000)。NPQ の反応速度も重要な定常状態の光応答曲線の場合、プロトコルには完全に暗順応したサンプルを使用する必要があります。

パラメータ	同義語	計算方法	参考文献
ETR	J	$PAR \times PFD_a \times \text{fractionPSII} \times \Phi\text{PSII}$	Murchie and Lawson (2013) Baker (2008)
説明		PSII を介した非循環電子伝達速度	
JNPQ	—	$Y(\text{NPQ}) \times PFD_a \times \text{fraction}_{\text{PSII}}$	Hendrickson et al (2004)
説明		ΔpH およびキサントフィルによって調節される熱放散によるエネルギー散逸率	
PAR	PPFD		
説明		PTL-100リーフクリップからのアンビエントPAR値、またはルーチン設定からのユーザー定義の PAR 値	
α	—	レーベンバーグ・マルカートアルゴリズム	Schreiber (2004) Gavin (2019)
説明		ETR対PPFDの上昇の傾きを示し、光捕捉効率(実効量子収量または ΦPSII)に比例します。	
β	—	レーベンバーグ・マルカートアルゴリズム	Henley (1993) White and Critchley (1999) Gavin (2019)
説明		植物が超飽和光強度にさらされる場合、ETR対PPFD曲線は低下する傾向があり、これは光阻害に関連している可能性があります。この効果は、定常状態の光合成速度が達成される従来のP - Eまたは定常状態の光曲線で発生する可能性が高くなります。ただし、RLCプロトコルでは定常状態が達成されないため、通常は光損傷が発生するのに十分な時間がありません。超飽和光強度におけるETRの低下は、PSIIの動的下方制御に関連している可能性があることが示唆されています。	
ETR_{max}	—	レーベンバーグ・マルカートアルゴリズム	Schreiber (2004) Gavin (2019)
説明		急速な光度曲線の光飽和段階では、電子伝達鎖の容量によって電子伝達速度が制限されます。ETR対PPFDをプロットすると、曲線は最大ETRが発生するプラトーに達します。	
E_k	l_k	レーベンバーグ・マルカートアルゴリズム α と ETR_{max} の間の切片が発生する横軸からのPAR値	Sakshaug et al (1997) Henley (1993) Gavin (2019)
説明		PSIIを介した電子伝達の最小飽和放射照度。クエンチングに関係している可能性があります。 E_k より下では光化学的消光が支配的な経路ですが、 E_k より上では非光化学的消光が支配的です。	

5. 参考文献

1. アンダーソン JM、チョウ WS、パーク YI。1995年。光合成のグランドデザイン: 光合成装置を環境の合図に順応させること。光合成研究 46、129-139
2. Neil R. Baker、Eva Rosenqvist、「クロロフィル蛍光の応用は作物生産戦略を改善できる: 将来の可能性の検討」、*Journal of Experimental Botany*、第 55 巻、第 403 号、2004 年 8 月、1607 ~ 1621 ページ、<https://doi.org/10.1093/jxb/erh196>
3. ベーカーNR。クロロフィル蛍光: 生体内光合成のプロープ。*Annu Rev Plant Biol.* 2008;59: 89-113.doi: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759. pmid: 18444897
4. バンクスJM。
連続励起クロロフィル蛍光パラメータ: 実践者のためのレビュー。
Tree Physiol. 2017 Aug 1;37(8):1128-1136
5. Barboričová, M., Filaček, A., Vysoká, D. M., Gašparovič, K., Živčák, M., および Brestic, M.
小麦の遺伝子型における高温・乾燥複合ストレスに対する高速クロロフィル蛍光パラメータの感受性。
Plant, Soil and Environment, 68(7), 309-316. (2022)
6. Bednaříková, M., Folgar-Cameán, Y., Kučerová, Z., Lazár, D., Špundová, M., Hájek, J., & Barták, M.
南極の地衣類におけるOJIPのKバンドおよびLバンド出現の低温および高温における分析。
Photosynthetica, 58(SPECIAL ISSUE), 646-656 (2020)
7. Shiguo Chen, Juan Yang, Mansong Zhang, Reto Jörg Strasser, Sheng Qiang,
高速クロロフィル a 蛍光上昇を使用したアゲラティナ アデノフォラ個体群の耐熱性の分類と特性
O-J-I-P、環境実験植物学、第 122 巻、2016 年、126 ~ 140 ページ、ISSN 0098-8472、
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.09.011>
(<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0098847215300216>)
8. Cuchiara, C. C., Silva, I. M. C., Martinazzo, E. G., Braga, E. J. B., Bacarin, M. A. & Peters, J. A.
銅濃度の異なる養液で栽培したアルテルナンテラ・コラのクロロフィル蛍光過渡分析。
Journal of Agricultural Science, 5(8), 8. (2013)
9. David Dewez, Vasilij Goltsev, Hazem M. Kalaji, Abdallah Oukarroum,
Lemna gibbaにおける光化学系IIの性能に対する銀ナノ粒子の抑制効果をクロロフィル蛍光で
プローブした、カレント・プラント・バイオロジー、第16巻、2018年12月
10. Demmig B, Björkman O.1987.多様な起源を持つ維管束植物の77KにおけるO₂発生の
光子収量とクロロフィル蛍光特性。*Planta* 170, 489-504
11. Demmig-Adams B, William W. Adams I. 2006年。生態学的文脈における光保護:
熱エネルギー散逸の驚くべき複雑さ。*New Phytologist* 172, 11-21
12. Ehleringer JR. 1991. 温度とエネルギー収支。*Plant Physiological Ecology*, ed.
RWPearcy, J Ehleringer, HA Mooney, PWRundel, pp. London: チャップマン&ホール
13. フレミング、グラハム R.、他。「光合成による集光の設計原理」*ファラデー議論* 155 (2012):
27-41

14. フォース、L.、クリッチリー、C.、ヴァン・レンセン、J.J. 植物の光合成をモニタリングするための新しい蛍光パラメータ。
光合成研究 78、17-33 (2003)。 <https://doi.org/10.1023/A:1026012116709>
15. ギャビン、ヘンリ P.
「非線形最小二乗曲線フィッティング問題用のレーベンバーグ・マルカート アルゴリズム」
デューク大学土木環境工学科 19 (2019)
16. バーナード・ジェンティ、ジャン＝マリー・ブリアンテ、ニール・R・ベイカー、
光合成電子輸送の量子収率とクロロフィル蛍光の消光との関係、
Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - 一般主題、第 990 巻、第 1 号、1989 年 1 月
17. Gliozzeris, S., Tamosiunas, A., Stuopyte, L.
ビオラ x wittrockiana「Wesel Ice」のクロロフィル蛍光に対するいくつかの成長調節因子の影響。
Biologija, 53、24-27 (2007)
18. ゴンザレス・メンドーサ、D.、エスパーダス・イ・ギル、F.、サンタマリア、J.M.、サパタ・ペレス、O.
OJIPクロロフィル蛍光測定によって調べられた、*Avicennia germinans* L.の光合成装置に対するカドミウムの複数の影響。
Zeitschrift Für Naturforschung C, 62(3-4)、265-272。 (2007)。
19. ゴビンジーとラジニ・ゴビンジー
光合成と「Z」スキーム
イリノイ大学アーバナシャンペーン校
電子メール: gov@uiuc.edu
URL: <http://www.life.uiuc.edu/govindjee>
20. ハサンネジャド、S.、ロトフィ、R.、ガファルビ、SP; オウカロム、A.、アツバシ、A.、カラジ、H.M.、ラストギ、A.
クロロフィル蛍光測定による除草剤の作用機序の早期特定。
植物 2020、9、529。
21. ヘンドリクソン、L.、ファーバンク、R.T. & チョウ、W.S. クロロフィル蛍光を使用して、吸収された光エネルギーの運命を評価するための簡単な代替アプローチ。光合成研究 82、73-81 (2004)
22. ヘンリー WJ (1993)。光阻害と日周期変化に関連した藻類の光合成光応答曲線の測定と解釈。
JPフィコル 29:729-738
23. ヒル R とベンダール F (1960)。葉緑体の 2 つのシトクロム成分の機能: 作業仮説。
自然 186:136-140
24. Hodanova D. 1985. 葉の光学特性。葉の発達中の光合成、編。Z・セスタク、pp. 107-127。プラハ: 学術界
25. Houliez, E., Lefebvre, S., Lizon, F., Schmitt, F.G., (2017)。急速光度曲線(RLC)または非逐次定常状態光度曲線(N-SSL): 植物プランクトンの光合成活性と順化状態を確実に特徴付ける蛍光ベースの光応答曲線方法論はどれですか? マル ビオル (2017) 164:175
26. ジョーンズHG。1992年。植物と微気候(第2版)。ケンブリッジ: ケンブリッジ大学 プレス。
428ページ
27. Kalaji, M.H., Goltsev, V.N., Żuk-Gołaszewska, K., Zivcak, M., および Brestic, M.
クロロフィル蛍光: 作物の性能を理解する - 基本と応用 (第 1 版)。
CRCプレス。(2017年)
28. Kalaji, H.M., Jajoo, A., Oukarroum, A. 他。
非生物学的ストレス条件下での植物の生理学的状態を監視するツールとしての蛍光のクロロフィル。
Acta Physiol Plant 38、102 (2016)

29. Kalaji, H.M., Schansker, G., Brestic, M. 他。
クロロフィル蛍光に関するよくある質問、続編です。
Photosynth Res 132、13-66 (2017)
30. カウツキー、H.、A. ハーシュ (1931)。Chlorophyllfluoreszenz und Kohlensäure同化。
Naturwissenschaften、19、964
31. クレイマー、D.M.、ジョンソン、G.、キーラッツ、O. 他。
QA 酸化還元状態および励起エネルギー束を決定するための新しい蛍光パラメーター。
光合成研究 79、209-218 (2004)
32. クルーグハマー、クリストフ、ウルリッヒ・シュライバー。
「相補的な PS II 量子収率は、PAM 蛍光分析と飽和パルス法によって測定された単純な蛍光
パラメーターから計算されます。」PAM アプリケーション ノート 1.2 (2008): 201-247
33. Hendrik Küpper, Zuzana Benedikty, Filis Moena, Elisa Andresen, Archana
Mishra, Martin Trtílek、直接高速イメージングによる OJIP クロロフィル蛍光動態および
QA再酸化動態の分析、植物生理学、第179巻、第2号、2019年2月、369ページ 381、
<https://doi.org/10.1104/pp.18.00953>
34. Laisk A, Loreto F. 1996。葉のCO₂交換とクロロフィル蛍光からの光合成パラメーターの決定。
リブローズ-1,5-ニリン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ特異性因子、光の中での暗呼吸、
光化学系間の励起分布、代替電子輸送速度、および葉肉の拡散抵抗。植物生理学。110:903-12
35. Laisk A, Eichelmann H, Oja V, Rasulov B, Rãamma H. 2006。光化学系IIサイクルと
葉の中の代替電子流。植物細胞生理学。47:972-83
36. ラザール、ドゥシャン。多相クロロフィルの蛍光上昇は、高強度の励起光の下で測定されました。
機能性植物生物学。33。9-30。10.1071/FP05095。(2006年)。
37. ラザール、ドゥシャン。クロロフィル蛍光と光合成研究との関係について一言、二言。博士課程の
テキスト 学生。(2016年)。10.13140/RG.2.1.4243.0329
38. ラザール D、ジャブロンスキー J
光化学系 II の動力学モデルの定式化に適用されるアプローチについて: アプローチが異なると、
クロロフィル a の蛍光過渡現象のシミュレーションも異なります。
JTheor Biol 257(2):260-269 (2009)
39. ケネス・レーベンバーグ(1944)。「最小二乗法による特定の非線形問題の解決方法」。応用数学の
季刊誌。2 (2): 164-168。doi:10.1090/qam/10666
40. Rong-hua LI, Pei-guo GUO, Baum Michael, Grando Stefania, Ceccarelli Salvatore、
大麦の乾燥耐性の指標としてのクロロフィル含有量と蛍光パラメーターの評価、中国の農業科学、
第5巻、第10号、2006年10月
41. ドナルド・マルカート(1963年)。「非線形パラメータの最小二乗推定のアルゴリズム」。応用数学に
関するSIAMジャーナル。11 (2): 431-441。doi:10.1137/0111030。hdl:10338.dmlcz
/104299
42. Kate Maxwell, Giles N, Johnson、クロロフィル蛍光—実践ガイド、Journal of Experimental
Botany、第51巻、第345号、2000年4月、659~668ページ、
<https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>
43. マソジェデク、J. ラングロバ、K. ジョージア州ラカトス。シルバ・ベナビデス、午前。トルシージョ、G.
(2021)。微細藻類の大量培養における光合成と成長を支配する変数。プロセス、9、820

44. David Mauzerall, Nancy L. Greenbaum, 光合成ユニットの絶対サイズ, *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 第974巻, 第2号, 1989年, ページ119-140, ISSN 0005-2728, [https://doi.org/10.1016/S0005-2728\(89\)80365-2](https://doi.org/10.1016/S0005-2728(89)80365-2)
45. 三宅 C, 新崎 Y, 宮田 M, 富沢 K. 2004. 高光下での PSI 周囲の循環電子流の強化と、タバコ植物の無傷の葉におけるChl蛍光の非光化学的消光の誘導への寄与。植物細胞生理学。45:1426-33
46. モーリン P(1964)『生体内のクロロフィルの蛍光の映画撮影、照明のデビュー時の瞬間のプレミア』*JChem Phys* 61:674-680
47. パトリシア・ミュラー、シャオピン・リー、クリシュナ・K・ニヨギ。
「非光化学消光。過剰な光エネルギーへの対応。」
植物生理学 125, no. 4 (2001): 1558-66
48. E.H. Murchie, T. Lawson, クロロフィル蛍光分析: 優れた実践といくつかの新しいアプリケーションの理解へのガイド, *Journal of Experimental Botany*, 第64巻, 第13号, 10月
49. クリスチャン・ノイバウアーとウルリッヒ・シュライバー。「強い連続照明の開始時のクロロフィル蛍光の多相上昇: I. 光化学系 II アクセプター側による飽和特性と部分制御」*Zeitschrift für Naturforschung C*, vol. 42, No.11-12, 1987, 1246-1254ページ。
<https://doi.org/10.1515/znc-1987-11-1217>
50. ニース、ティムとニウ、ユクシーとエベンホー、オリバーとマツバラ、シズエとマツジンスカ、アンナ。(2021年)。クロロフィル蛍光: PAM 機器パラメータに関する情報の質が私たちの研究にどのような影響を与える可能性があるか。
<https://doi.org/10.1101/2021.05.12.443801>
51. オックスボローK、ベイカーNR。
光合成効率のクロロフィルa蛍光画像を光化学成分と非光化学成分に分解する- Fo'を測定せずに qPおよびFv'/Fm'を計算します。
光合成研究 54, 135-142。1997年。
52. Platt, T., Gallegos, C.L., Harrison, W.G. (1980)。海洋植物プランクトンの自然集合体における光合成の光阻害。 *J. Mar. Res.*, 38: 687-401
53. ラルフ, P.J. & ガデマン, R. (2005)。急速光度曲線: 光合成能力を評価するための強力なツールです。 *Aquat. Bot* 82: 222-237
54. L. ヴァン レンスバーグ, G.H.J. クルーガー, P. エッゲンバーグ, R.J. ストラッサー
タバコの乾燥耐性のスクリーニング基準は、クロロフィルa蛍光過渡現象(OJIP)の多相性上昇から導き出すことができますか?, *South African Journal of Botany*, 第62巻, 第6号, 1996年12月
55. Rascher, U., Liebig, M., Lüttge, U. (2000)。現場でポータブルクロロフィル蛍光計を使用して得られたクロロフィル蛍光パラメータの瞬間光応答曲線の評価。
植物細胞環境。23, 1397-1405
56. ロハチェク K, バルターク M
変調クロロフィル蛍光の技術: 基本概念、有用なパラメーター、およびいくつかの応用。
光合成 37:339-363。(1999)
57. ローゼンクヴィスト, E. および ヴァン・クーテン, O.
クロロフィル蛍光: 一般的な説明と命名法。参照: DeEll, J.R. および Toivonen, P.M.A. 編、植物生物学におけるクロロフィル蛍光の実践的応用, *Kluwer Academic Publishers*, 31-37 (2003)

58. Alexander V. Ruban, 非光化学的クロロフィル蛍光消光: 光損傷から植物を保護するメカニズムと有効性、植物生理学、第 170 巻、第 4 号、2016 年 4 月、ページ 1903-1916、<https://doi.org/10.1104/pp.15.01935>
59. ルーバン AV、ジョンソン MP、ダフィー CD
光化学系 II アンテナ内の光保護分子スイッチ。
ビオチンバイオフィズアクト。2012 年 1 月;1817(1):167-81
60. Sakshaug, E., Bricaud, A., Dandonneau, Y., Falkowski, PG., Kiefer, D.A., Legendre, L., Morel, A., Parslow, J., Takahshi, M., (1997) 光合成: 結果の定義、理論、解釈。
J プランクトン研究 19:1637-1670
61. アイオワ州サンボルスカ・スクートニク & カラジ、ハゼム&シエチコ、レシエク&ベンバ、ヴォイチエフ
鉄欠乏に対するダイコンの光合成装置の構造的および機能的応答。
光合成。58. 10.32615/ps.2019.132。(2019年)
62. シュライバー、U.
パルス振幅変調 (PAM) 蛍光分析と飽和パルス法: 概要。出典: Papageorgiou, G.C., Govindjee (編著) クロロフィルと蛍光。光合成と呼吸の進歩、第 19 巻。スプリンガー、ドルドレヒト。
https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3218-9_11 (2004)。
63. スリバスタヴァ、A. & ストラッサー、レト
光合成装置に対する光の建設的および破壊的な作用。
科学産業研究ジャーナル。56.133-148。(1997年)
64. シュリバスタヴァ A、ストラッサー RJ、ゴビンジー
エンドウ豆の緑化:77K発光スペクトル、OJIPクロロフィル蛍光過渡現象、初期蛍光レベルの第4
周期振動、遅延発光、およびP700の並行測定。光合成 37:365-392 (1999)
65. スターベットA、ゴビンジー。
カウツキー効果(クロロフィルaの蛍光誘導)と光化学系IIの関係:OJIP蛍光過渡現象の基礎と応用。
JPhotochem Photobiol B. 2011 7-8 月;104(1-2):236-57
66. Stirbet, A., Govindjee クロロフィルによる蛍光誘導: 熱段階、J-I-P 上昇の個人的な視点。
Photosynth Res 113, 15-61 (2012)。
<https://doi.org/10.1007/s11120-012-9754-5>
67. スティルベット、A., リズニチェンコ、G.Y., ルービン、A.B. 他。クロロフィルの蛍光過渡現象の
モデル化: 光合成との関係。生化学モスクワ 79、291-323 (2014)。
<https://doi.org/10.1134/S0006297914040014>
68. Strasser RJ, Strasser BJ (1995) 環境問題に対処するための高速蛍光過渡現象の測定:
JIPテスト。「光合成:光から生物圏へ。Vol. V' (P Mathis編)、977~980ページ。
(Kluwer Academic Publishers: ドルドレヒト)
69. ストラッサー RJ、スリヴァスタヴァ A、ツィミリ=マイケル M
光合成サンプルを特徴づけてスクリーニングするためのツールとしての蛍光過渡現象。
出典: Mohanty P, Yunus, Pathre (編) 光合成の探究: メカニズム、調節、適応。
テイラーとフランシス、ロンドン、443-480 ページ (2000)
70. Strasser, R.J., Tsimilli-Michael, M., Srivastava, A.
クロロフィルa蛍光過渡現象の分析。
所在地: パパジオルジオ, GC およびGovindjee編、「蛍光クロロフィル:光合成の特徴」、Springer、
ニューヨーク、321-362(2004)。

71. ストラッサー R.J、ゴビンジー
Chlamydomonas reinhardtii の葉と D1 変異体の O-J-I-P 蛍光過渡現象について。
「光合成研究」Vol. 2' (村田正史編)pp.29-32(KluwerAcademic Publishers: Dordrecht)
(1992)
72. Tomek P, Lazár D, Ilik P, Naus J(2001) クロロフィルのOステップとPステップの間の中
間ステップで、異なる励起光強度で蛍光の上昇が測定されました。オーストラリア植物生理学ジャーナル
28,1151-1160
73. ツィミリ=マイケル M.
JIP テストの再考: 概念、仮定、近似、定義、用語に関する教育的なレビュー。
光合成。2020 1 1;58(特別号):275-92
74. ツィミリ=マイケル M、ストラッサー R.J.:
植物の活力に対するストレスの影響の in vivo 評価: 宿主植物に対する菌根形成の有益な役割の
検出と評価への応用。
著:Varma A.(編):菌根。最先端技術、遺伝学と分子生物学、生態機能、バイオテクノロジー、生態
生理学、構造と系統学。第3版。pp. 679-703。シュプリンガー、ベルリン - ハイデルベルク 2008
75. ホワイト、A.J、クリッチリー、C. (1999)。急速光度曲線: 光合成装置の状態を評価するための
新しい蛍光方法。Photosynth. Res., 59, 63-72