

開放系オゾン暴露実験によるブナを対象とした気孔応答へのオゾンの影響

北海道大学大学院農学研究院 星加康智・稲田直輝・渡辺誠・小池孝良

はじめに

近年、北半球において、対流圏オゾン（以後オゾン）の前駆物質の排出量が増大していることにもともない、オゾン濃度が上昇している（1）。オゾンは植物に有害な影響を与えることで知られている（3）。オゾンは気孔を介して葉内に入り被害を与えるため、オゾン吸収量の推定は、オゾンの植物影響評価における重要な要素と考えられている（8）。オゾンは、気孔コンダクタンスの低下を促し（9）、環境要素の変化に対する気孔応答を鈍くするとされる（6）。したがって、オゾン吸収量をもとにした植物影響評価手法の確立には、オゾンの気孔コンダクタンスへの影響の理解が必要である。一方で、気孔応答の鈍化は、葉の老化によって生じることで知られる（2）。よって、フェノロジーによる葉の老化と、オゾンとが同時に気孔コンダクタンスに影響をおよぼすと考えられる。そこで、本研究は、開放系オゾン暴露実験により、オゾンの気孔コンダクタンスへの影響について時期を追って調べた。対象植物は、オゾンの影響を受けやすい日本の代表的な温帯植生であるブナを対象とした。

材料と方法

実験は北海道大学北方生物圏フィールド科学センター札幌研究林実験苗畑に設置された開放系オゾン付加施設を用いておこなった。実験対象はブナの11年生苗とし、オゾン付加実験は、2011年8月6日に開始した。ガス処理は対照区（オゾン無付加、日中平均20.2 ppb）とオゾン付加区（日中平均54.4 ppb）の2処理区とした。

葉のガス交換速度は、携帯型光合成蒸散測定装置（LI-6400, Li-cor, Nebraska, USA）を用いて、オゾン暴露開始前（2011年7月下旬）、オゾン暴露開始3週間後（8月下旬）、6週間後（9月中旬）、9週間後（10月上旬）に測定した。測定中の葉温およびCO₂濃度は、それぞれ25℃および380 ppmとし、飽差は1.4 kPaであった。

環境要素の変化に対する気孔応答を調べるため、気孔コンダクタンスが定常状態に達した後、光強度を強光（光合成有効放射束密度、PPFD=1500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ）から弱光（PPFD=100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ）および弱光から強光へと変化させ、気孔コンダクタンスおよび光合成速度の変化を調べた。強光および弱光条件における定常状態の気孔コンダクタンスおよび純光合成速度を記録するとともに、強光から弱光および弱光から強光に変化させた際の気孔コンダクタンスの低下および上昇に要する時間も記録した。

統計解析は二元配置分散分析を用い、測定時期とオゾンとの影響を検定した。なお $p < 0.05$ で有意差ありとした。

結果

強光条件における気孔コンダクタンス、強光および弱光条件における純光合成速度は、時間の経過とともに低下した（図-1）。定常状態の気孔コンダクタンスおよび純光合成速度に関するパラメータは、いずれもオゾン付加区において対照区と比較して有意に低下した。強光条件の純光合成速度において、オゾンと測定時期の交互作用が認められた。図-2に強光条件から弱光条件に変化させた際に気孔コンダクタンスが低下するのに要する時間（ T_{close} ）および弱光条件から強光条件に変化させた際に気孔コンダクタンスが上昇するのに要する時間（ T_{open} ）を示す。時間の経過にもともない、 T_{close} および T_{open} は、いずれも増加した。オゾン付加によって、 T_{open} の有意な変化は確認できなかったが、 T_{close} は有意に増加した。

考察

弱光条件における気孔コンダクタンスを除く、定常状態の気孔コンダクタンスおよび純光合成速度は、オゾン暴露の条件によらず時間の経過にしたがい低下した（図-1）。さらに、光強度の変化に対する気孔開閉に要する時間が時間の経過とともに増加した（図-2）。これらのガス交換速度の低下および気孔応答の鈍化は、成長期間後期における葉の老化現象に起因すると考えられる（2）。

オゾン付加により、定常状態の気孔コンダクタンスおよび純光合成速度はいずれも低下した（図-1）。これは、Wittigらによる既往のオゾン暴露実験報告をもとにしたメタアナリシスの結果とも一致する（9）。光強度の変化に対する気孔閉鎖に要する時間はオゾンによって増加したが、開孔に要する時間にオゾンによる影響は確認できなかった（図-2）。

一般的に、オゾンは葉の老化を促進するといわれてきた。本研究で確認されたオゾン付加による定常状態の葉のガス交換速度および気孔応答への影響は、葉の老化現象と似ていた。しかし、葉の老化によって気孔の開孔と閉鎖がともに影響を受けるのに対して、オゾンは気孔の開孔時間よりも閉鎖時間に影響をおよぼした（図-2）。葉の老化は細胞構造の変化なしに引き起こされるが、オゾンは細胞膜に障害を引き起こし、細胞壁の厚さを増加させる（4）。Paolettiら（2009）は、葉内の細胞における細胞構造の変化が気孔コンダクタンスに影響をおよぼす可能性を示した（7）。また、大政（1990）は、オゾンによって孔辺細胞よりも先に表皮細胞が障害を受け、孔辺細胞と周辺の表皮細胞との圧ポテンシャルのバランスの変化により、気孔応答に影響する可能性を報告している（5）。よって、オゾンによる障害は葉の老化現象とは異なり、気孔の開孔よりも気孔の閉鎖を鈍化させたと推察

された。

謝辞

本報告は環境省地球環境研究推進費 (B-1105) の一部支援を得た。記して感謝する。

引用文献

(1) Akimoto H. (2003) Global Air Quality and Pollution. Science, **302**: 1716-1719.
 (2) Atkinson CJ., Davies WJ., and Mansfield TA. (1989) Changes in stomatal conductance in intact ageing wheat leaves in response to abscisic acid. J. Exp. Bot., **40**: 1021-1028.
 (3) 国立公害研究所 (1984) 複合大気汚染の植物影響に関する研究. 国立公害研究所研究報告, **64**: 1-336.
 (4) Matyssek R. and Sandermann H. (2003) Impact of ozone on trees: an ecophysiological perspective. In: An Ecophysiological Perspective. Progress in Botany vol.64 (Esser K, Lüttge U, Beyschlag W, Hellwig F eds). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 349-404.
 (5) 大政謙次 (1990) 非破壊顕微画像計測法による汚染ガスに対する気孔とその周辺細胞の反応の検討. 農業気

象, **45**: 251-257.

(6) Paoletti E. and Grulke NE. (2005) Does living in elevated CO₂ ameliorate tree response to ozone? A review on stomatal responses. Environmen.Pollut., **137**: 483-493.
 (7) Paoletti E., Contran N., Bernasconi P., Gunthardt-Goerg MS. and Vollenweider P. (2009) Structural and physiological responses to ozone in Manna ash (Fraxinus ornus L.) leaves of seedlings and mature trees under controlled and ambient conditions. Sci. Tot. Environ., **407**: 1631-1643.
 (8) UNECE (2004) Mapping critical levels for vegetation. Chapter 3 Manual on Methodologies and Criteria for Modelling and Mapping Critical Loads and Levels and Air Pollution Effects, Risks and Trends, Umweltbundesamt, Berlin. 52pp.
 (9) Wittig VE., Ainsworth EA., and Long SP. (2007) To what extent do current and projected increases in surface ozone affect photosynthesis and stomatal conductance of trees? A meta-analytic review of the last 3 decades of experiments. Plant Cell Environ., **30**: 1150-1162.

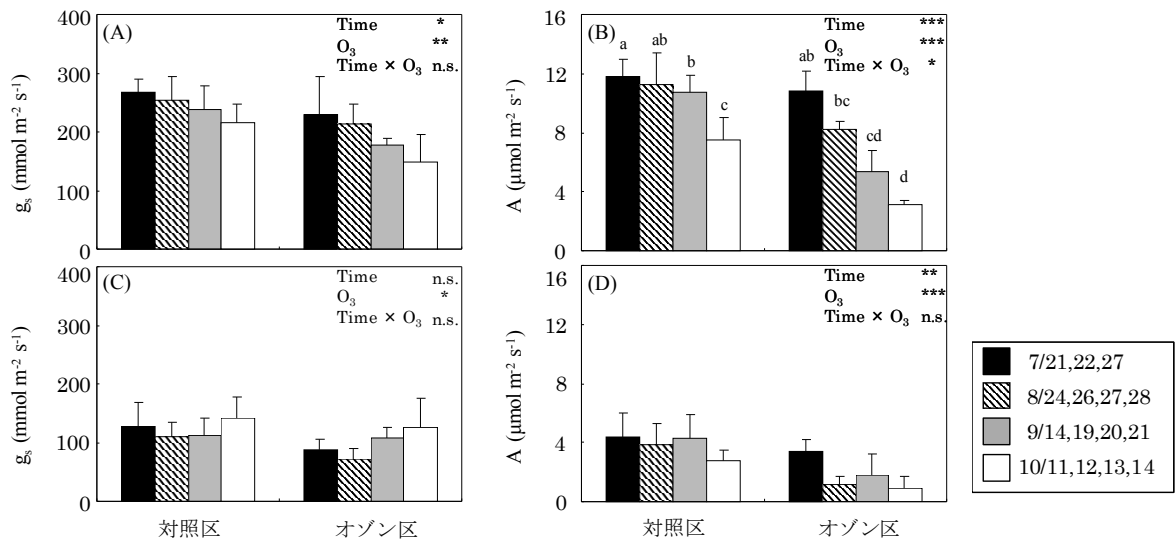


図-1 強光条件 (PPFD: $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) における定常状態の気孔コンダクタンス (A) および純光合成速度 (B) と、弱光条件(PPFD: $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) における定常状態の気孔コンダクタンス (C)および純光合成速度 (D)。グラフは平均値 (N=4) , エラーバーは標準偏差を示す。*: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$; ns: 有意差なし。

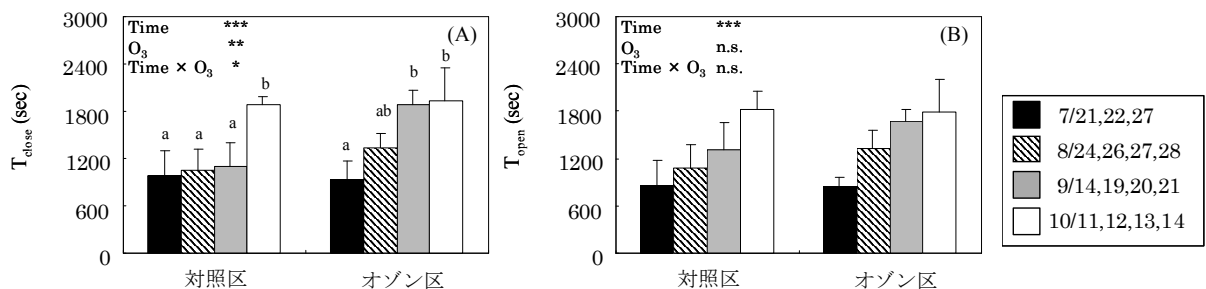


図-2 強光条件から弱光条件に変化させた際に気孔コンダクタンスが低下するのに要する時間 (A) および弱光条件から強光条件に変化させた際に気孔コンダクタンスが上昇するのに要する時間 (B) 。グラフは平均値 (N=4) , エラーバーは標準偏差を示す。*: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$; ns: 有意差なし。