

トドマツ当年葉のクロロフィル蛍光反応に対するオゾン暴露の影響

北海道大学 農学院 菅井 徹人
 森林総合研究所北海道支所 北尾 光俊
 北海道大学大学院 農学研究院 渡部 敏裕
 北海道大学大学院 農学研究院 小池 孝良

はじめに

北海道の郷土樹種であるトドマツ (*Abies sachalinensis*) は、モミ属の常緑針葉樹である。約 150 万 ha の面積となる北海道の人工林において、トドマツの面積は 50% を占める⁽¹⁾。昨今、ほとんどの人工林は既に利用期を迎えており、主伐後の再造林に関する方針が検討されている。持続的な再造林の計画において、主要な造林種であるトドマツ苗木の健全な成長を維持管理する必要があり、急激な変動無機環境への応答を把握することは必須である。

近年、人為活動による窒素酸化物や揮発性有機化合物が全球規模で増加している⁽²⁾。これらの大気汚染物質は、対流圏（地上 0~11 km）における紫外線との光化学反応により、オゾンを生産させる。対流圏オゾン（以下、O₃）は、産業革命期から増加を続けており、その濃度増加は特にアジア域で顕著であると報告されている⁽³⁾。我が国で観測される O₃ 濃度の増加要因としては、大陸から越境する大気汚染の影響が検討されている。さらに、今後の気候変動や産業活動を介し、北半球を中心とした O₃ 濃度の増加も予測されている⁽⁴⁾。我が国においても、環境省による光化学スモッグの継続した観測や、札幌管区気象台では過去 100 年間の観測データ解析が進められており、長期的な O₃ 濃度の増加傾向は、北海道でも観測されている。さらに、O₃ をはじめとした大気汚染物質による森林衰退現象が、現時点でも報告されている⁽⁵⁾。

トドマツ人工林が主伐と再造林の時期を迎える時期になった今、増加を続ける O₃ が植栽木の初期成長に与える影響を考える必要がある。葉内に吸収された O₃ は、気孔の開閉、光合成、養分貯蔵・分配機能などの生理活動を阻害する。O₃ の酸化ストレスに対して、葉緑体中では抗酸化物質による防御機能が、様々な酵素・遺伝子発現制御の下で作用している。これらの抗酸化応答は、O₃ の他に、乾燥や強光、重金属などの存在下でも作用している。この点から O₃ に対する生理応答の評価は、樹木の環境応答性を把握する上でも取り組むべき課題といえる⁽²⁾。

従来のオゾン暴露実験から、O₃ 応答性は樹種間で違いがあり、また常緑針葉樹の中には O₃ 感受性の低い樹種が存在することが報告されている⁽⁶⁾。一方、モミ属の O₃ 応答性を評価した事例は非常に限られており、トドマツを評価した事例はない。常緑針葉樹の葉の寿命は 1 年以上あり、数年の間、炭素獲得や養分貯蔵器官として利用し続ける⁽⁷⁾。特に展葉した直後の当年葉は、多くの樹種では 1 成長期の時間をかけて成熟する（図-1）。O₃ に対する

感受性が低いとされる常緑針葉樹であるが、個葉レベルにおけるストレス耐性は葉齢に伴って増加することも報告されている⁽⁶⁾。これらの点から、本研究では以下の仮説を検討した。

当年葉の着葉位置は、旧葉と比べて良好な光環境にある一方、成熟段階であるため、ストレス耐性が比較的低い。このことから O₃ 暴露により、当年葉の生理活性は阻害され、その結果として、光合成速度も低下すると予想した。本研究は葉内の生理活性や光合成特性を評価するため酸素発生系（PSII）の活性指標となるクロロフィル蛍光反応を測定した⁽⁸⁾。この測定は、短時間、かつ非破壊で行える手法として、様々な研究で利用されている。

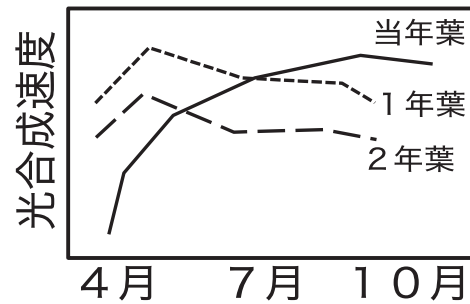


図-1 葉齢別光合成の季節変化。

図は Bakuzis 1965 を参考にした概念図⁽⁷⁾

材料と方法

本研究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の実験苗畑で行われた。7L のポットに植栽された 8 年生のトドマツ苗木に対し、実験苗畑に設置されたオープントップチャンバー（OTC）を用いて、1 成長期間、O₃ 暴露を行った。なお、ポットに用いた土壌は、鹿沼土と赤玉土を体積比 1 : 1 で混合したものを用いた。O₃ 暴露区（O₃ 区）と対照区を設置し、O₃ 区では日中平均濃度として約 60 nmolO₃ mol⁻¹ を目標に、2016 年 6 月 1 日から同年 9 月 3 日まで処理を継続した。また対照区では、通常大気を暴露した。各処理の反復を 8、また 1 処理反復あたり 4 個体を用意、合計 64 個体（処理あたり 32 個体）のトドマツ苗木を生育させた（図-2）。

2016 年 8 月 29 日にクロロフィル蛍光反応を測定した。測定する対象を、可視障害がみられない発達した当年葉

Tetsuto SUGAI (Graduate School Agriculture, Hokkaido Univ. Sapporo 060-8589), Mitsutoshi KITAO (Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, Sapporo 062-8516), Toshihiro WATANABE, Takayoshi KOIKE (Research Faculty of Agriculture, Hokkaido Univ. 060-8589)

Effects of ozone exposure on the chlorophyll fluorescence reactions in current needles of Sakhalin fir seedlings

とした。測定には携帯型クロロフィル蛍光反応測定装置 (PAM-2000 (Walz, Effeltrich, Germany)) を用いた。



図-2 供試木のトドマツ苗木 (2016年8月撮影)

測定前日より一晩をかけて個体を暗順応させ、明け方、日が昇る前に測定を行った。算出された F_v / F_m は、光合成の光化学系 II (PS II) の最大光化学効率を示し、健全な葉では、通常 0.80~0.83 の値を示すことが知られている⁽⁹⁾。

統計解析には、統計ソフト R パッケージ (ver3.3.3) を用いて、t 検定を行った。

結果と考察

1 成長期間、O₃ 暴露したトドマツ苗木において、 F_v / F_m が対照区に比べ、有意に低下した (表-1)。O₃ 区で測定された値は健全葉でも測定される最低値であるものの、トドマツ苗木の当年葉では O₃ による酸化ストレスによって、慢性的な光阻害が発生していたと考えられる。O₃ による酸化ストレスは、主に気孔閉鎖や、光合成反応に関連する酵素の活性阻害などが挙げられる。これらの障害にだけ着目すれば、炭素を固定する反応系路であるカルビン回路が律速され、その結果として ADP, NADP⁺ といった、電子伝達系で利用される基質量が減少する。電子伝達が阻害されることで、吸収した光エネルギーが過剰となり、光阻害が発生すると考えられる⁽⁹⁾。

表-1 各処理における F_v / F_m 平均値 (± 標準誤差) を示す。t 検定 (n=8)

	対照区	O ₃ 区	t 値	p 値
F_v / F_m	0.864 (± 0.02)	0.801 (± 0.01)	3.28	0.01

また、トドマツの当年葉が必要とする成熟期間の初期段階は、北海道における O₃ 濃度が季節的に上昇する時期と重なる⁽¹⁰⁾。このため、予想される将来の O₃ 濃度上昇に伴い、トドマツ苗木の当年葉では、光合成を介した物質生産が阻害される可能性がある。今後の課題として、苗木レベルにおいて、当年葉や他の葉齢における光合成産物が、それぞれ、どれほど成長に寄与しているのかを把握すると共に、葉齢別の O₃ ストレス応答を評価する必要がある。

謝辞

本研究の材料管理にあたり、韓慶民チーム長(森林総合研究所)にご支援いただいた。また本研究には科学研究費 (基盤研究 B: 26292075) の一部支援を得た。記して感

謝する。

引用文献

- (1) 北海道水産林務部 (2017) 平成 27 年度北海道林業統計 URL: <http://www.pref.hokkaido.lg.jp/sr/sum/kcs/rin-toukei/27rtk.htm> (アクセス日: 2017 年 11 月 9 日)
- (2) Matyssek, R., Clarke, N., Cudlín, P., Mikkelsen, T. N., Tuovinen, J. P., Wieser, G., and Paoletti, E. (2013). Climate change, air pollution and global challenges: understanding and perspectives from forest research. Newnes. **Part II**, 19-31.
- (3) Ainsworth, A., Yendrek, R., Sitch, S., Collins, J., and Emberson, D. (2012). The effects of tropospheric ozone on net primary productivity and implications for climate change. *Annual review of plant biology*, **63**, 637-661.
- (4) Yamaji, K., Ohara, T., Uno, I., Kurokawa, I., Pochanart, P., and Akimoto, H. (2008). Future prediction of surface ozone over east Asia using Models-3 Community Multiscale Air Quality Modeling System and Regional Emission Inventory in Asia. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, **113** (D8).
- (5) Kitao, M., Yasuda, Y., Kominami, Y., Yamanoi, K., Komatsu, M., Miyama, T., and Yoshimura, K. (2016). Increased phytotoxic ozone dose accelerates autumn senescence in an ozone-sensitive beech forest even under the present-level ozone. *Scientific Reports*, **6**.
- (6) Yamaguchi, M., Watanabe, M., Matsumura, H., Kohno, Y., and Izuta, T. (2011). Experimental studies on the effects of ozone on growth and photosynthetic activity of Japanese forest tree species. *Asian Journal of Atmospheric Environment*, **5**, 65-78.
- (7) Bakuzis, E. V. (1965). *Balsam fir: a monographic review*. University of Minnesota Press. **I**, 1-30
- (8) Yokono, M., Takabayashi, A., Akimoto, S., & Tanaka, A. (2015). A megacomplex composed of both photosystem reaction centres in higher plants. *Nature communications*, **6**, 6675.
- (9) 北尾光俊. (2004). 樹木の光合成に及ぼす環境ストレスの影響. 日本林学会誌, **86**(1), 42-47.
- (10) 札幌管区气象台 (2017) 北海道の気候変化 (第 2 版) URL: <http://www.jma-net.go.jp/sapporo/tenki/kikou/kikohenka/kikohenka.html> (アクセス日: 2017 年 11 月 9 日)