

開放系オゾン付加施設で育成したシラカンバの光合成特性

東海大学生物理工学部	蟹江 紗耶子
	竹内 裕一
北海道大学大学院農学院	崎川 哲一
北海道大学北方生物圏	
フィールド科学センター	佐藤 冬樹
北海道大学大学院農学研究院	小池 孝良

はじめに

窒素酸化物(NOx)などのオゾン(O₃)前駆物質の濃度は減少しているにもかかわらず、対流圏 0~11 km の O₃濃度は上昇し、越境大気汚染物質として捉えられている(13)。オゾンは強力な酸化作用をもつ物質であり、葉緑体の活動を制限し光合成機能の低下をもたらす(2,7)。このように対流圏オゾンや窒素沈着の増加が、多年生植物の樹木に悪影響を与えることは数多くの予測研究から指摘されている(3, 9, 14)。北海道では、10年ほど前から大気環境が急激に変化しており、その悪影響と考えられている森林衰退の事例も観察され始めた(11)。

シラカンバは北海道をはじめとし、アジア東北部、シベリアの冷温帯に広く生息する。北海道においては緑化樹種として、また樹液の商業的な利用が見込まれている。その蓄積は北海道の落葉広葉樹の中で最大である(3)。本種の持続的生産を期待するには、環境耐性を解明する必要がある。本種はスクリーニング試験の結果、O₃耐性は中庸であった(4)。しかし、これは半閉鎖(Open Top chamber)内で生育させた苗木での試験結果である。衰退軽減策を考えるためには野外に生息する若齢木の、生育最盛期での環境応答情報の収集が必要である。

材料と方法

試験地は北海道大学北方生物圏フィールド科学センター・札幌研究林に設置された開放系 O₃付加実験施設を利用した。本施設は褐色森林土に設置され、樹冠アクセス用の足場が設けられている。

2010年に植栽された樹高約7m、2014年現在7年生のシラカンバ(*Betula platyphylla* var. *japonica*)の陽樹冠を対象にした。本種は春葉・夏葉の2種類の葉をもつ異型葉タイプのシュートの伸張を行う。夏葉は春葉が生成した光合成産物を利用して展開する(3, 5)。

対照区は大気条件(O₃約25 ppb)、オゾン区は2011年から成長期に日中7時間60 ppbのO₃付加を行った。これは日本の環境基準値であり東京郊外での平均値でもある(8, 12)。測定葉は陽樹冠から虫害に遭った個葉を排し、光が十分に当たっている夏葉を選出し、オゾン区から3個体(測定回数各1)、対照区から4個体(測定回数各2)の光合成・呼吸・蒸散速度を測定した。携帯型光合成蒸散測定装置(LI-6400, LiCor Co.Ltd., ネブラスカ, U.S.A.)を利用した。光合成能力(同化速度(A)-葉内二酸化炭素濃度

(Ci):A-Ci曲線を作製)の測定条件は、葉温を25°C、光をPPF = 1500 μmol m⁻²s⁻¹(飽和)とした。

光合成測定後の葉は速やかに実験室に持ち帰り、直径8mmのディスクを8枚打ち抜いた。3枚を80°Cで72時間乾燥させ、比葉面積SLA (m²/g)と窒素含量の分析に供した。残りはクロロフィルの分析等のため、液体窒素で急速冷凍し、-80°Cの冷凍庫で保管した。乾燥材料をNC分析器(Elementar Analysensysteme, GmbH vario ELIII)に供し、NC比を得た。クロロフィルはジメチルスルフォキシド(DMSO)を用いて抽出し、その含量を測定した(6)。測定期間は夏葉の成長が完了し、その多くが成熟した8月下旬から9月中旬であった。

A-Ci曲線はLong and Bernacchi(1)に当てはめ、電子伝達系の傾向を推定した。また、葉内の窒素分配率はWatanabe *et al.*と北岡(7, 15)の方法によって推定した。統計処理ではA-Ci曲線から推定される各種パラメータにStudent's *t*検定を適用し、P<0.01を有意とした。

結果

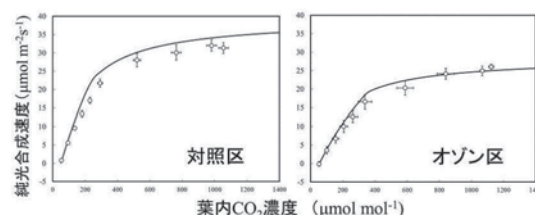


図-1 対照区とオゾン区のシラカンバ陽樹冠に

エラー! 参照元が見つかりません。とオゾン処理(以下、O₃)区で測定したA-Ci曲線を図1に示す。シラカンバの陽樹冠の夏葉の最大光合成速度は、O₃付加によって有意に低下した。対照区に比べるとO₃区では、初期勾配(Vcmax)と、光と二酸化炭素が飽和時の最大光合成速度(Amax)が低下した。また、A-Ci曲線からLong and Bernacchi(1)の方法によって推定した最大電子伝達速度も、O₃区で低下傾向が見られた。

図-2 最大カルボキシレーション速度(Vcmax)、図-3 最大電子伝達速度(Jmax)、図-4 に光と二酸化炭素が飽和時の最大光合成速度(Amax)を示す。対照区に比べてO₃区ではVcmax, Jmax, Amaxのそれぞれにおいて有意に低下して

Sayako KANIE・ Yuichi TAKEUCHI (School of Biological Sciences, Tokai Univ., Sapporo 005-0825), Tetsuichi SAKIKAWA (Graduate School of Agriculture, Hokkaido Univ., Sapporo 060-8589), Fuyuki SATOH (Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido Univ., 060-0809), Takayoshi KOIKE (Research Faculty of Agriculture, Hokkaido Univ., Sapporo 060-8589) Photosynthetic characteristics of white birch saplings grown under elevated O₃ with a free-air fumigation system.

いた(P<0.01)。また、O₃付加によって葉の窒素量が減少していた(図-5)。特に RuBisCO に分配される窒素の割合は減少していたが、電子伝達系と集光系においての変化は明確ではなかった。

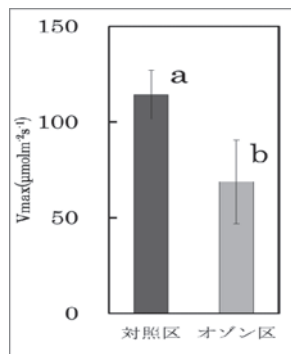


図-2 最大カルボキシレーション速度(V_{max})

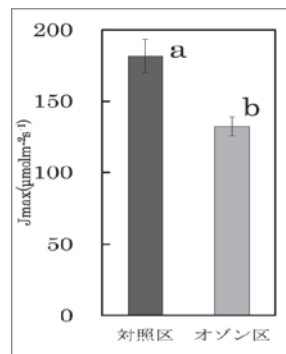


図-3 最大電子伝達速度(J_{max})

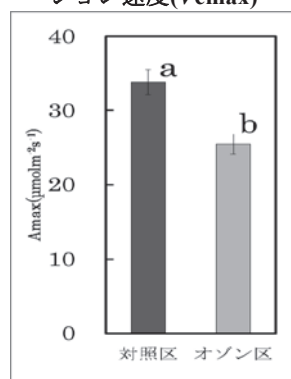


図-4 最大光合成速度(A_{max})

図-2~4 に共通して、異なるアルファベットは統計的有意差があることを意味する(P<0.01)。

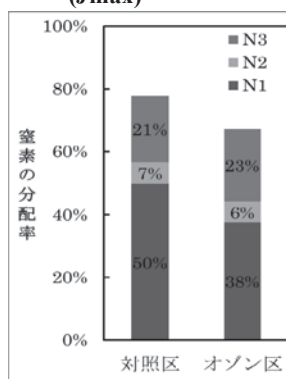


図-5 窒素分配の推定

N1:RuBisCO に分配された窒素の割合,N2:電子伝達系に配分された窒素の割合,N3:クロロフィルに分配された窒素の割合を示す

考察

O₃付加により夏葉の光合成機能が低下した。この原因として、特に①RuBisCO への窒素分配の減少、②最大のカルボキシレーション速度(RuBisCOの活性)の低下、③電子伝達速度の低下が認められ、これらの総体として A_{max} の低下を引き起こしたと考えられる。O₃の酸化作用によって葉緑体が劣化し、先ず RuBisCO が減少したと推測する。②は RuBP(カルビンベンソンサイクルの過程で RuBisCO の働きにより生産される中間体)の再生産速度の低下によると考えられる。また、可能性として、ミトコンドリアがオゾンによる障害を受けて呼吸が滞り、消費されるはずの光合成産物が葉緑体内に沈着したことによると推測する。一方で、シラカンバは外生菌根菌(ECM)との菌根を形成し(10)、ECM はリン吸収の一部を担う。一般に、ECM 等の共生菌は樹木から栄養分を受け取って生育する。しかし、O₃付加により光合成産物の量が減少し、共生菌類への分配が制限されて活動が低下したのではないだろうか。結果として樹木への無機リンの供給が不十分になり A_{max} が低下したと推測する(1)。

今後、春葉と夏葉の応答の差異の有無などに注目して、窒素利用の観点から解析(2)をさらに進めたい。また、シラカンバの植樹を行う際は、O₃の溜まる地形を避ける等、対

策をする必要があるだろう。

謝辞

調査に協力いただいた Kam DG, Agathokleous E, 鈴木優輔氏、データ解析に情報提供くださった渡辺誠、星加康智、北岡哲、斎藤秀之各博士など北大農学研究員や教員関係各位に感謝する。また、窒素分析は、北方生物圏フィールド科学センター生産農場の平田聡之博士のご厚意によって実施した。なお、予算は科研・基盤 B(26292075)による。記して感謝する。

引用文献

- (1) Long S.P. and Bernatti C.J. (2003) Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis?. *Journal of Experimental Botany*, **54**:2393-2401.
- (2) Hoshika Y., *et al.* (2013) Photosynthetic response of early and late leaves of white birch (*Betula platyphylla* var. *japonica*) grown under free-air ozone exposure. *Environmental Pollution*, **182**:242-247.
- (3) Kawaguchi K., *et al.* (2012) Ecophysiological responses of northern birch forests to the changing atmospheric CO₂ and O₃ concentration. *Asian Journal of Atmospheric Environment*, **6**:192-205.
- (4) Kohno Y., *et al.* (2005) Establishing critical levels of air pollutants for protecting East Asian vegetation-A challenge. Springer-Verlag: 243-250.
- (5) Koike T. (1995) *Vegetation Science in Forestry. Global Perspective based on Forest Ecosystems of East & Southeast Asia*. Kluwer Academic Publishers:409-422.
- (6) Shinano.T *et al.* (1996) Dimethyl sulfoxide method for the extraction of chlorophylls a and b from the leaves of wheat, field bean, dwarf bamboo, and oak. *Photosynthetica*, **32**: 404-415.
- (7) Watanabe M. *et al.* (2012) Effect of nitrogen load on growth and photosynthesis of seedlings of the hybrid. *Environmental and Experimental Botany*, **83**: 73-81.
- (8) Watanabe M. *et al.* (2013) Photosynthetic traits of Siebold's beech and oak saplings grown under free air ozone exposure in northern Japan. *Environmental Pollution*, **174**:50-56.
- (9) 伊森允一ら (2010) 酸性降下物とオゾンに対する樹木の応答, *北方林業*,**62**:8-11.
- (10) 橋本靖 (2003) シラカンバに定着する外生菌根菌の生態とその役割に関する研究, *日本菌学会会報*, **44**:67-74.
- (11) 山口高志・野口泉・江口将之 (2010) 摩周湖周辺の大气環境について, *日本森林学会北海道支部論文集*, **58**:123-124.
- (12) 秋元肇 (2003) 光化学スモッグをとりまく国内外状況-我が国におけるオキシダントの増加と東アジアオゾン汚染-, *環境技術*, **32**:510-516.
- (13) 大原利真 (2011) なぜ、日本の山岳や島嶼でオゾン濃度が上昇しているのか?, *日本生態学会*,**61**:77-81.
- (14) 渡辺誠 (2012) ブナ林へ迫る脅威, *北方林業*, **64**: 46-49.
- (15) 北岡哲 (2007) カラマツ不成績造林地に侵入した落葉広葉樹雅樹の環境応答に関する研究, *北大演研*, **64**: 1-37.