

国立公害研究所研究報告 第64号

Research Report from the National Institute for Environmental Studies, Japan, No.64, 1984.

複合大気汚染の植物影響に関する研究

Studies on Effects of Air Pollutant Mixtures on Plants

——昭和54～56年度 特別研究総合報告——

Final Report in 1979--1981

環境庁 国立公害研究所

THE NATIONAL INSTITUTE FOR ENVIRONMENTAL STUDIES

序

陸上植物は葉の気孔から CO_2 を吸収して光合成を行っている。このとき、大気中に、 SO_2 、 NO_2 、 O_3 などの好ましくない物質があるとそれらが植物の中に侵入して光合成機能の低下や生長阻害などを引き起こす。そして過度になると可視障害を引き起こし枯死に至ることがある。

汚染ガスが単独の場合については相当よく研究されており、現象面だけでなく植物の生理生化学的機作についても解明されつつある。しかるに複合汚染になると、その影響は単独に植物に与える影響が加算されるように発現する相加的なときと、それ以上の過激な影響の出現する相乗的なときと、影響が打ち消し合って単独の場合よりも軽減される相殺的な場合とに分かれる。このような複合汚染については発表された研究例が少ない。野外では植物が単一の汚染ガスに暴露されることはまれである。そこで1979年度より特別研究として3年間、植物に対する複合汚染の影響を研究した。

本報告はこの結果を集めたものであるが、研究成果の一部は既に国公研研究報告第28号として公表されている。問題の理解の便宜のため、本書では3年間に得られた成果を中心として、これに関連した知見を含めてそれぞれの研究目的ごとにどこまで解明され、残された問題点は何かを解説した。複合汚染では、同じ植物でも各汚染ガスの濃度の組み合わせによって、植物への影響が相加、相乗、相殺と変化する。また同じ組成の混合ガスでも植物の種類によってその作用が変化する。これらの場合について植物生理生化学的に解明することを試みたがまだ未解決の点が多く残っている。

本研究を推進する上に研究面で御協力いただき、有益な御指導、御助言を賜った多くの方々に感謝するとともに、本研究の成果が陸域生態系に及ぼす大気汚染の影響を解明する資料として活用され、植物保護のための環境政策あるいは植物による環境改善対策の立案に寄与しうるならば甚だ幸いである。

1984年3月

国立公害研究所

所長 近藤次郎

目 次

I. 研究の目的と成果の概要	1
戸塚 績	
II. 大気汚染ガスによる植物の障害発現の仕組み	
1. まえがき	17
近藤 矩朗	
2. 可視障害発現の仕組み——光合成色素分解について	21
近藤 矩朗・渡辺 恒雄・島崎研一郎・榑 剛	
3. 大気汚染ガスによる光合成阻害	42
菅原 淳・田中 浄・島崎研一郎	
4. 大気汚染ガスの膜に及ぼす影響	62
榑 剛	
5. まとめ	73
近藤 矩朗	
III. 大気汚染ガスに対する植物の防御機能	
1. まえがき	75
近藤 矩朗	
2. 大気汚染ガスに対する気孔反応による防御	78
近藤 矩朗	
3. 大気汚染ガスの植物体内代謝による解毒	88
近藤 矩朗	
4. 大気汚染ガスに対する活性酸素防御系の働き	91
田中 浄	
5. まとめ	97
近藤 矩朗	
IV. 植物の生長に及ぼす大気汚染ガスの影響	
1. まえがき	99
戸塚 績	

2.	生長解析法による乾物生長変化の解析	101
	戸塚 績	
3.	植物の生長に及ぼす複合大気汚染の影響	120
	清水 英幸・戸塚 績	
4.	植物の生長過程に關与する生理機能の変化	131
	(a) 種々の大気汚染質による高等植物の光合成阻害	131
	古川 昭雄	
	(b) 植物の糖, アミノ酸の代謝に対する大気汚染ガスの影響	140
	伊藤 治	
	(c) 同化産物の転流・分配に及ぼす大気汚染ガスの影響	159
	岡野 邦夫	
5.	まとめ	170
	戸塚 績	
V. 植物による大気汚染ガスの吸収について		
1.	まえがき	175
	大政 謙次	
2.	植物のガス吸収に関する種間差異	176
	名取 俊樹・戸塚 績	
3.	植物群落による大気汚染ガス吸収のモデルとシュミレーション ——1次元拡散モデルにおける各種要因の影響について——	191
	安保 文彰・相賀 一郎	
4.	まとめ	213
	大政 謙次	
VI. 大気汚染環境評価のための植物指標の開発		
1.	まえがき	217
	戸塚 績	
2.	大気汚染環境指標植物の検索とその利用	219
	藤沼 康実・戸塚 績・相賀 一郎	
3.	大気汚染環境の植物影響調査のためのオープントップチェンバー (OTC) 法の開発	229
	藤沼 康実・古川 昭雄・牛島 忠広・松岡 義浩・佐藤 秋生・戸塚 績	

4. 植物計による大気汚染環境評価に関する野外調査	242
牛島 忠広・藤沼 康実・戸塚 績	
5. 植物活性度に及ぼす複合大気汚染環境の影響評価に関する野外調査	254
戸塚 績・可知 直毅・青木 正敏・矢吹 万寿	
6. まとめ	264
戸塚 績	
VII. 大気汚染ガス暴露による植物影響の計測と評価	
1. まえがき	265
相賀 一郎	
2. 植物の生育・生理反応の評価のための画像計測処理システム	268
大政 謙次・橋本 康・相賀 一郎	
3. 熱赤外面像計測による汚染ガスの吸収量と植物生体反応の評価	271
大政 謙次・橋本 康・相賀 一郎	
4. 鏡面反射の画像計測による水滲の検出	277
大政 謙次・橋本 康・相賀 一郎	
5. スペクトル画像解析による壊死状可視障害の評価	280
大政 謙次・橋本 康・相賀 一郎	
6. 気孔開閉運動の画像計測	285
大政 謙次・橋本 康・相賀 一郎	
7. まとめ	290
大政 謙次	
VIII. 大気汚染ガス暴露実験施設と実験植物	
1. まえがき	291
相賀 一郎	
2. 国立公害研究所ファイトトロン	292
相賀 一郎・大政 謙次・松本 茂	
3. ファイトトロンにおける実験植物	312
藤沼 康実・町田 孝・相賀 一郎	

I. 研究の目的と成果の概要

戸塚 績

本研究は二酸化硫黄 (SO_2)、二酸化窒素 (NO_2)、オゾン (O_3) など大気汚染ガスの単体及び混合ガスが植物の生理機能及び生長に与える影響を種々な環境条件下で実験し、複合大気汚染ガスの植物影響に関する基礎資料の収集、野外条件下における複合大気汚染環境評価のための植物指標の開発及び、植物群落の大気汚染環境浄化機能の評価に必要な基礎的資料を収集することを目的として、生物環境部生理生化学研究室、陸生生物生態研究室並びに技術部生物施設管理室との共同研究として、昭和54～56年度の3か年間実施されたものである。

本研究を実施するに当たり、 O_3 を使用した暴露実験や SO_2 、 NO_2 、 O_3 の2種あるいは3種を組み合わせた混合ガスによる暴露実験を可能とする施設が設置された。この施設を利用して SO_2 、 NO_2 、 O_3 の単一ガスやこれらのガスを各種組み合わせた混合ガスによる暴露実験を進めるとともに、野外条件下の複合大気汚染の植物影響を明らかにするための野外調査を実施した。一方、本研究を推進する途中年次において、関係者による研究成果検討会を数回開催して、問題点を整理した。さらに本研究の成果をとりまとめるに当たり、昭和57年2月18日～19日の両日にわたり、複合大気汚染の植物影響に関するシンポジウムを開催し、招待講演者として光木偉勝・中川吉弘（兵庫県公害研究所）、真弓洋一（農林水産省農業技術研究所）、野内勇（東京都公害研究所）、古藤田一雄・下川慎治（筑波大学水理実験センター）の各氏より御高見を賜った。ここに記して感謝の意を表します。

本研究で得られた成果は本文の終わりにまとめられているように、一部は成書として本書の研究報告第28号として昭和56年8月に公刊された。さらに英語論文集「Studies on effects of air pollutant mixtures on plants」Parts 1 and 2として刊行される。その他、印刷発表49編、口頭発表88編として公表された。

本報告では大気汚染ガスによる植物の障害発現機構、汚染ガスに対する防御機能に関する生理生化学的知見、植物の生長反応に関する生理生態学的解明、植物による汚染ガスの吸収、環境評価のための植物指標の開発、汚染ガス暴露による植物影響の計測と評価等について過去3年間に得られた研究成果を中心として、これに関連した知見を含めて、本研究が目指したそれぞれの研究目的ごとに、どこまで解明され、残された問題点は何かを明らかにすることを試みた。また本研究に採用されたガス暴露実験施設や実験植物の培養法についても整理して採録した。

本研究によって得られた成果は植物に対する大気汚染の影響の機作を説明する上に大いに寄与するものであるとともに、社会的ニーズに対応した諸問題を解決する上に必要な知識を提供し得るものである。本報告にまとめられた植物指標による環境評価法は将来、人間活動の自然環境への影響を評価することを目的とした環境アセスメントを実施する際の有効な手法として利用され得るものと信じている。また、植物による大気汚染ガスの吸収に関する成果や大気汚染に対する植物反応を非破壊で計測する熱赤外画像計測システムの技術開発の成果は植物の大気浄化機能を検討する際の基礎的資料となり、昭和57年度から実施された「植物の大気環境浄化機能に関する研究」を推進する契機となったものである。

終わりに当たり、本研究を推進する上で多くの大学関係者、試験研究機関の研究者の方々に客員研究員として研究協力をお願いし、また有益な御指導、御助言を賜りましたことを深く感謝いたします。

研究組織

A. 研究担当者

1. 生物環境部 菅原 淳
2. 生物環境部生理生化学研究室
近藤矩朗・渡辺恒雄・田中 浄・島崎研一郎・竹内裕一・榎 剛
3. 生物環境部陸生生物生態研究室
戸塚 績・古川昭雄・米山忠克*・岡野邦夫・伊藤 治・名取俊樹・可知直毅・清水英幸（*現在、農林水産省農業生物資源研究所）
4. 技術部生物施設管理室
相賀一郎・大政謙次・安保文彰・藤沼康実・松本 茂・町田 孝

B. 客員研究員

1. 岩城英夫・藤伊 正・及川武久・内宮博文（56年度）（筑波大学生物科学系）
2. 横井洋太（56年度）（茨城大学理学部）
3. 大西純一（56年度）（埼玉大学理学部）
4. 滝本道明（東邦大学理学部）
5. 山田晃弘（55, 56年度）・庄野邦彦（55, 56年度）（東京大学教養学部）
6. 牛島忠広（東京農工大学農学部）
7. 矢崎仁也（54, 55年度）（日本大学農獣医学部）
8. 前田英三・河野恭広（55, 56年度）・手塚修文・笹川英夫・三宅 博*（名古屋大学農学部、*現在、東京農工大学農学部）
9. 浅田浩二（京都大学食糧科学研究所）

10. 竹葉 剛 (京都府立大学生生活科学部)
11. 矢吹万寿・青木正敏* (大阪府立大学農学部, *現在, 山口大学農学部)
12. 橋本 康 (愛媛大学農学部)
13. 西村光雄 (九州大学理学部)
14. 大村 武・佐藤 光 (九州大学農学部)
15. 松岡義浩 (千葉県農業試験場)
16. 佐藤秋生 (電力中央研究所生物研究所)

発表一覧

A.研究報告書

1. 国立公害研究所研究報告第28号 (1981)
(複合大気汚染の植物影響に関する研究 昭和54/55年度研究報告)
 1. 菅原 淳・小倉 清・滝本道明・近藤矩朗: 混合大気汚染物質の光合成電子伝達系に及ぼす影響
 2. 近藤矩朗・丸田一成・及川武久・菅原 淳: オゾンおよび二酸化窒素暴露による植物蒸散変化とアブサイシン酸に対する気孔の感受性増大
 3. 榊 剛・近藤矩朗: オゾン暴露によるハウレンソウ葉の光合成色素の分解について
 4. 榊 剛・近藤矩朗: ソラマメ葉肉細胞プロトプラストの単離とその光合成活性性及ぼす亜硫酸の影響
 5. 三宅 博・古川昭雄・戸塚 績・前田英三: オゾンおよび二酸化硫黄がハウレンソウ葉の細胞微細構造に及ぼす影響
 6. 古川昭雄・猪野瀬桂子・横山政昭・田崎忠良・戸塚 績・牛島忠広: 混合大気汚染ガスの高等植物への影響 I. NO₂, O₃ 混合ガス処理による可視障害の発現
 7. 清水英幸・本橋 理・岩城英夫・古川昭雄・戸塚 績: ヒマワリの生長に及ぼすオゾン長期暴露の影響
 8. 岡野邦夫・米山忠克・戸塚 績: 植物葉に吸収された NO₂ 窒素の移動と光合成産物の転流に及ぼす NO₂ 暴露の影響
 9. 名取俊樹・大政謙次・安保文彰・戸塚 績: 植物の NO₂ 収着速度を支配する植物側の要因に対する NO₂ の暴露期間および暴露時の光条件の影響
 10. 大政謙次・橋本 康・相賀一郎: 汚染ガスに被曝した植物の葉温パターンの計測 (II). 種々の汚染ガスによる葉の可視害症状の発現に寄与する主要な要因について
 11. 藤沼康実・戸塚 績・相賀一郎: 大気汚染物質に対する感受性のポプラ品種間差異

2. 国立公害研究所研究報告第65号 (1984)

("Studies on effects of air pollutant mixtures on plants" Part 1.)

12. Kondo, N. and K. Sugahara : Effects of air pollutants on transpiration rate in relation to abscisic acid content
13. Kondo, N., I. Maruta and K. Sugahara : Effect of sulfite on stomatal aperture size in *Vicia* epidermal peels
14. Sakaki, T. and N. Kondo : Inhibition of photosynthesis by sulfite and uptake of ^{35}S -sulfite in mesophyll protoplasts isolated from *Vicia faba* L
15. Sakaki, T. and N. Kondo : Sulfite inhibition of uptake and fixation of inorganic carbon in mesophyll protoplasts isolated from *Vicia faba* L
16. Natori, T. and T. Totsuka : Effects of mixed gas on transpiration rate of several woody plants 1. Interspecific difference in the effects of mixed gas on transpiration rate.
17. Natori, T. and T. Totsuka : Effects of mixed gas on transpiration rate of several woody plants 2. Synergistic effects of mixed gas on transpiration rate of *Euonymus japonica*
18. Miyake, H., A. Furukawa, T. Totsuka and E. Maeda : Differential effects of ozone and sulfur dioxide on the fine structure of spinach leaf cells
19. Furukawa, A., M. Katase, T. Ushijima and T. Totsuka : Inhibition of photosynthesis in poplar species and sunflower by ozone
20. Furukawa, A., M. Katase, T. Ushijima and T. Totsuka : The effects of NO_2 and/or O_3 on photosynthesis of sunflower
21. Natori, T. and T. Totsuka : An evaluation of high resistance in *Polygonum cuspidatum* to sulfur dioxide (SO_2)
22. Shimizu, H., S. Motohashi, H. Iwaki, A. Furukawa and T. Totsuka : Effects of low concentrations of O_3 on the growth of sunflower plants
23. Shimizu, H., T. Oikawa and T. Totsuka : Effects of low concentrations of NO_2 and O_3 alone and in mixture on the growth of sunflower plants
24. Kachi, N., and T. Totsuka : Height growth of black pine (*Pinus Thunbergii*) in Kashima industrial area
25. Sugahara, K., K. Ogura, M. Takimoto and N. Kondo : Effects of air pollutant mixtures on photosynthetic electron transport systems
26. Shimazaki, K., K. Nakamachi, N. Kondo and K. Sugahara : Sulfite inhibition of photosystem II in illuminated spinach leaves

27. Shimazaki, K., K. Ito, N. Kondo and K. Sugahara : Reversible inhibition of photosynthetic water-splitting enzyme system by SO₂ -fumigation assayed by chlorophyll fluorescence and EPR signal *in vivo*
 28. Tanaka, K., N. Kondo and K. Sugahara : Accumulation of hydrogen peroxide in chloroplasts of SO₂ -fumigated spinach leaves.
 29. Tanaka, K., T. Otsubo and N. Kondo : Participation of hydrogen peroxide in the inactivation of Calvin-cycle SH enzymes in SO₂ -fumigated spinach leaves
 30. Tanaka, K., H. Mitsuhashi, N. Kondo and K. Sugahara : Further evidence for inactivation of fructose- 1, 6 -bisphosphatase at the beginning of SO₂ fumigation. Increase in fructose- 1, 6 -bisphosphate and decrease in fructose- 6 -phosphate in SO₂ -fumigated spinach leaves
 31. Sakaki, T., N. Kondo and K. Sugahara : Breakdown of photosynthetic pigments and lipids in spinach leaves with ozone fumigation ; Role of active oxygens
 32. Yoneyama, T., and T. Totsuka : Enhancement of damages in sunflower plants by probable involvement of the factors generated in the mixing of nitrogen dioxide and ozone
 33. Watanabe, T. and N. Kondo : The change in leaf proteinase and proteinase inhibitor activities by air pollutant. I . Participation of proteinases in cellular and molecular damages of plant leaves by SO₃²⁻ and H₂O₂
 34. Watanabe, T. and N. Kondo : The change in leaf proteinase and proteinase inhibitor activities by air pollutant. II . Purification and some properties of proteinase and its inhibitor in the leaf of *Ricinus communis*
3. 国立公害研究所研究報告第66号 (1984)
- (“Studies on effects of air pollutant mixtures on plants” Part 2.)
35. Ito, O., K. Okano, M. Kuroiwa and T. Totsuka : Effects of NO₂ and O₃ alone or in combination on kidney bean plants. I . Growth partitioning of assimilates and root activities
 36. Ito, O., K. Okano, and T. Totsuka : Effects of NO₂ and O₃ alone or in combination on kidney bean plants. II . Amino acid pool size and composition.
 37. Ito, O., F. Mitsumori and T. Totsuka : Effects of NO₂ and O₃ alone or in combination on kidney bean plants. III . Photosynthetic ¹³C₂ assimilation observed by ¹³C nuclear magnetic resonance
 38. Okano, K., O. Ito, G. Takeba, A. Shimizu and T. Totsuka : Effects of NO₂ and O₃ alone or in combination on kidney bean plants. IV . Alteration of ¹³C-assimilates partitioning induced by O₃
 39. Okano, K., O. Ito, G. Takeba, A. Shimizu and T. Totsuka : Effects of NO₂ and O₃ alone or in combination on kidney bean plants. V . ¹³C -assimilates partitioning as affected by NO₂

and/or O₃

40. Okano, K., J. Tatsumi, T. Yoneyama, Y. Kono and T. Totsuka : Comparison of the fate of ¹⁵NO₂ and ¹³CO₂ absorbed through a leaf of rice plants
41. Omasa, K., Y. Hashimoto and I. Aiga : Image instrumentation of plants exposed to air pollutants. (1) Quantification of physiological information included in thermal infrared image
42. Omasa, K., Y. Hashimoto and I. Aiga : Image instrumentation of plants exposed to air pollutants. (2) Relationships between SO₂ or NO₂ sorption and their acute effects on plant leaves
43. Omasa, K., Y. Hashimoto and I. Aiga : Image instrumentation of plants exposed to air pollutants (3) Relationships between O₃ sorption and its acute effects on plant leaves
44. Omasa, K., Y. Hashimoto and I. Aiga : Image instrumentation of plants exposed to air pollutants. (4) Methods for automatic evaluation of the degree of necrotic and chlorotic visible injury
45. Omasa, K., Y. Hashimoto and I. Aiga : Image instrumentation of plants exposed to air pollutants. (5) Evaluation of early visible leaf injury by polarized spectral reflection image
46. Omasa, K., Y. Hashimoto and I. Aiga : Image instrumentation of plants exposed to air pollutants. (6) Light microscope system for direct observation of stomatal movements of intact plants
47. Aoki, M., K. Yabuki and T. Totsuka : An evaluation of chlorophyll content of leaves based on the spectral reflectivity in several plants
48. Aiga, I., K. Omasa and S. Matsumoto : Phytotrons in the National Institute for Environmental Studies

B. 印刷発表

1. Kondo, N., I. Maruta and K. Sugahara (1980) : Effects of sulfite and pH on abscisic acid-dependent transpiration and on stomatal opening. *Plant Cell Physiol.*, **21**, 817-828.
2. Sakaki, T., N. Kondo and K. Sugahara (1983) : Breakdown of photosynthetic pigments and lipids in spinach leaves with ozone fumigation : Role of active oxygens. *Physiol. Plant.*, **59**, 28-34.
3. Shimazaki, K., T. Sakaki, N. Kondo and K. Sugahara (1980) : Active oxygen participation in chlorophyll destruction and lipid peroxidation in SO₂-fumigated leaves of spinach. *Plant Cell Physiol.*, **21**, 1193-1204.
4. Shimazaki, K. and K. Sugahara (1979) : Specific inhibition of photosystem II activity in chloroplasts by fumigation of spinach leaves with SO₂. *Plant Cell Physiol.*, **20**,

- 947-955.
5. Shimazaki, K. and K. Sugahara (1980) Inhibition site of electron transport system in lettuce chloroplasts by fumigation of leaves with SO_2 . *Plant Cell Physiol.*, **21**, 125-135.
 6. 菅原 淳 (1979) : 光化学スモッグと生物. 光生物学 (下), (柴田和雄ら編, 学会出版センター). 214 pp., 201-214
 7. Tanaka, K., N. Kondo and K. Sugahara (1982) : Accumulation of hydrogen peroxide in chloroplasts of SO_2 -fumigated spinach leaves. *Plant Cell Physiol.*, **23**, 999-1007.
 8. Tanaka, K., H. Mitsuhashi, N. Kondo and K. Sugahara (1982) : Further evidence for inactivation of fructose-1,6-bisphosphatase at the beginning of SO_2 fumigation. Increase in fructose-1,6-bisphosphate and decrease in fructose-6-phosphate in SO_2 -fumigated spinach leaves. *Plant Cell Physiol.*, **23**, 1467-1470.
 9. Tanaka, K., T. Otsubo and N. Kondo (1982) : Participation of hydrogen peroxide in the inactivation of Calvin-cycle SH enzymes in SO_2 -fumigated spinach leaves. *Plant Cell Physiol.*, **23**, 1009-1018.
 10. Tanaka, K. and K. Sugahara (1980) : Role of superoxide dismutase in defense against SO_2 toxicity and an increase in superoxide dismutase activity with SO_2 fumigation. *Plant Cell Physiol.*, **21**, 601-611.
 11. 渡辺恒雄 (1982) : 大気汚染物質による細胞障害発現の初期反応機作. *医学と生物*, **104**, 103-105.
 12. Watanabe, T. and N. Kondo (1983) : The change in leaf protease and protease inhibitor activities after supplying various chemicals. *Biol. Plant. (Praha)*, **25**, 17-26.
 13. 相賀一郎・大政謙次・松本 茂 (1982) : 環境庁国立公害研究所フェイトロンとそのエネルギーの供給システム. *空気調和・衛生工学*, **56**, 741-751.
 14. 大政謙次・安保文彰 (1978) : 植物による大気汚染物質の取着に関する研究 (I) - SO_2 の局所取着と可視障害発現との関係. *農業気象*, **34**, 51-58.
 15. 大政謙次・安保文彰・相賀一郎 (1979) : 環境制御装置内植物の NO_2 および O_3 取着速度の同時測定法について. *農業気象*, **35**, 31-40.
 16. 大政謙次・安保文彰・名取俊樹・戸塚 績 (1979) : 植物による大気汚染物質の取着に関する研究 (II) - NO_2 , O_3 あるいは $\text{NO}_2 + \text{O}_3$ 暴露下における取着について. *農業気象*, **35**, 77-83.
 17. 大政謙次 (1980) : 汚染された大気と植物とのあいだのガス交換. *環境情報科学*, **9** (2), 77-80.
 18. 大政謙次・相賀一郎 (1981) : 画像処理による植物の生育・生理反応の評価. *遺伝*, **35**, 25-31.

19. Omasa,K., Y.Hashimoto and I.Aiga (1981) : A quantitative analysis of the relationships between SO₂ or NO₂ sorption and their acute effects on plant leaves using image instrumentation. *Environ. Control. Boil.*, 19 (2) , 59-67.
20. Omasa,K., Y.Hashimoto and I.Aiga (1981) : A quantitative analysis of the relationships between O₃ sorption and its acute effects on plant leaves using image instrumentation. *Environ. Control. Biol.*, 19 (2) , 85-92.
21. 大政謙次・安保文彰・相賀一郎・橋本 康 (1981) : 大気汚染環境下の植物の画像計測—熱赤外画像に含まれる生体情報の定量化について. 計測自動制御学会論文集, 17 (6) , 657-663.
22. 大政謙次・相賀一郎・橋本 康 (1982) : 画像処理による汚染環境下での植物反応の評価に関する研究—汚染ガスに被曝した植物のガス収着と生体反応について. 関東農業気象, (2) , 5-10.
23. 大政謙次・相賀一郎・橋本 康 (1981) : 植物のスペクトル解析による大気汚染環境調査—汚染ガスの吸収と植物影響の評価. 画像工学コンファレンス論文集, 12, 33-36.
24. 大政謙次・安保文彰・橋本 康・相賀一郎 (1982) : サーモグラフィによる汚染ガスに被曝した植物の葉温パターンの計測. 医学・生物学サーモグラフィ, 1 (1) , 27-30.
25. Omasa,K., Y.Hashimoto and I.Aiga (1983) : Observation of stomatal movements of intact plants using an image instrumentation system with a light microscope. *Plant Cell Physiol.*, 24, 281-288.
26. Omasa,K., Y.Hashimoto and I.Aiga (1983) : Continuous observation of stomatal responses of intact growing plants to environmental stimuli. *Plant Physiol.*, 72 (1) , 163.
27. Omasa,K., I.Aiga and Y.Hashimoto (1983) : Image instrumentation for evaluating the effects of air pollutants on plants. *Technological and Methodological Advances in Measurement Vol.3* G.Striker, K.Havrilla, J.Solt and T.Kemeny. pp.303-312.North Holland Publ. Co.,Amsterdam. 1983
28. 大政謙次・藤沼康実 (1983) : 環境汚染害の防除. 新農業システム総合技術, (高辻ら編 R and D プランニング) , 312-322.
29. 大政謙次 (1983) : リモートセンシング. 新農業システム総合技術, (高辻ら編, R and D プランニング) , 459-483.
30. 小林雄一・相賀一郎・大政謙次 (1980) : 国立公害研究所における空気調和と空調設備実施例 (I) 植物実験用環境調節施設. 空調設備・空調方式実例集, (経営開発センター出版部編, 経営開発センター出版部), 315-363.
31. 青木正敏・矢吹万寿・戸塚 績 (1981) : 赤外カラー航空写真による植物活性調査に関する基礎研究, 文部省特別研究「環境科学」研究報告集, B 91-R 52-3, 227-236

32. 伊藤 治・岡野邦夫・黒岩美代子・戸塚 績 (1983) : 糖分析計による植物葉中のグルコース, シュークロース, デンプンの簡易測定法. 日土肥誌, 54 (5), 424-426
33. Okano,K., O.Ito, N.Kokubun and T.Totsuka (1983) : Determination of ^{13}C in plant materials by infrared asorption spectrometry using a simple calibration method. Soil Sci. Plant Nutr., 29 (3) , 369-374.
34. Okano,K., J.Tatsumi, T.Yoneyama, Y.Kono and T.Totsuka (1983) : Investigation on the carbon and nitrogen transfer from a terminal leaf to the root system of rice plant by double tracer method with ^{13}C and ^{15}N . Jap. J. Crop Sci., 52 (3) , 331-341.
35. Shimizu,H., A.Furukawa and T.Totsuka (1980) : Effects of low concentrations of SO_2 on the growth of sunflower plants. Environ. Control Biol., 18, 39-47.
36. Shimizu,H., S.Motohashi, H.Iwaki, A.Furukawa and T.Totsuka (1981) : Effects of chronic exposures to ozone on the growth of sunflower plants. Environ. Control Biol., 19, 137-147.
37. 戸塚 績 (1980) : 植物の大気汚染環境浄化機能. 産業と環境, 9 (7) , 67-71.
38. 戸塚 績 (1981) : 植物の汚染ガス抵抗性と大気浄化作用. 生活と環境, 27(1), 15-19.
39. Totsuka,T. and T.Ushijima (1982) : Plant indicators as a monitoring of air polluted environment. 「環境科学」研究報告集 B 140-S 616 : 162-170
40. 戸塚 績 (1983) : 環境指標としての植物の利用. 保健の科学, 25 (10) , 691-695.
41. 名取俊樹・戸塚 績 (1980) : 二酸化窒素の短期および長期暴露に伴う植物のガス収着速度を支配する植物側の要因について. 大気汚染学会誌, 15 (8) , 329-333.
42. Furukawa,A., Y.Fujinuma and S.Satoh (1981) : Interspecific differences in responses of plants to air pollutants. Proc. 17th IUFRO World Congr. 17 (2) , 389-394.
43. Furukawa,A. and T.Totsuka (1983) : Effect of SO_2 on photosynthesis in sunflower leaves : Age-dependent inhibition. Environ. Control Biol., 21 (2) , 43-49.
44. Furukawa,A., M.Katase, T.Ushijima and T.Totsuka (1983) : Inhibition of photosynthesis of poplar species by ozone. J.Jpn. For. Soc., 65 (9) , 321-326.
45. Matsumaru,T., T.Yoneyama, T.Totsuka and Y.Matsuoka (1981) : Absorption of atmospheric NO_2 by rice, wheat and barley plant; Estimation by ^{15}N -dilution method. Soil Sci. Plant Nutr., 27 (2) , 255-261.
46. 米山忠克 (1980) : 大気中窒素の植物による固定- ^{15}N 希釈法をめぐって. 化学と生物, 18 : 293-295
47. 米山忠克・熊沢喜久雄 (1980) : 高等植物における窒素の同化と循環. 重窒素利用研究法 (三井進午ら編, 学会出版センター) , 93-110.

48. Yoneyama, T., K. Arai and T. Totsuka (1980) : Transfer of nitrogen and carbon from a mature sunflower leaf— $^{15}\text{NO}_2$ and $^{13}\text{CO}_2$ feeding studies. *Plant Cell Physiol.*, 21, 1367–1381.

C. 口頭発表

1. 近藤矩朗： 二酸化硫黄による植物被害の機構の生理生化学的研究. 国立公害研究所研究発表会, 筑波. (56. 6)
2. 近藤矩朗： 亜硫酸による気孔閉鎖とリンゴ酸含有量. 日本植物学会第47回大会, 東京. (57. 9)
3. 近藤矩朗・後藤 潔： 大気汚染ガスに対する気孔反応の ABA による制御. 日本植物学会第46回大会, 岐阜. (56. 10)
4. 近藤矩朗・丸田一成： 大気汚染物質暴露による蒸散変化における pH 低下とアブサイシン酸の関与. 日本植物生理学会, 東京. (55. 4)
5. 近藤矩朗・丸田一成： 大気汚染物質暴露による蒸散変化とアブサイシン酸の関係, 第21回大気汚染学会, 浦和. (55. 11)
6. 近藤矩朗・丸田一成・菅原 淳： 亜硫酸による気孔開孔阻害. 日本生物環境調節学会第18回大会, 福井. (55. 10)
7. 近藤矩朗・丸田一成・菅原 淳： 亜硫酸によるソラマメ表皮の気孔閉鎖. 日本植物生理学会, 札幌. (56. 5)
8. 丸田一成・近藤矩朗： 亜硫酸イオンおよび pH のソラマメの気孔開度に及ぼす影響とアブサイシン酸の関与. 日本植物生理学会, 東京. (55. 4)
9. 丸田一成・近藤矩朗： 二酸化硫黄暴露による気孔閉鎖運動. 日本植物学会第45回大会, 仙台. (55. 10)
10. 斎藤 眞・竹内裕一・近藤矩朗・滝本道明： 亜硫酸イオンによるキュウリ子葉の生長阻害機構. 日本生物環境調節学会第20回大会, 仙台. (57. 10)
11. 榊 剛・近藤矩朗： 葉肉細胞プロトプラストの光合成活性に及ぼす亜硫酸イオンの影響. 日本植物生理学会, 東京. (55. 4)
12. 榊 剛・近藤矩朗： 葉肉細胞プロトプラストにおける亜硫酸イオンの取り込みと光合成活性の阻害について. 日本植物学会第45回大会, 仙台. (55. 9)
13. 榊 剛・近藤矩朗： 葉肉細胞プロトプラストの光合成活性におよぼす亜硫酸イオンの影響. 第21回大気汚染学会, 浦和. (55. 11)
14. 榊 剛・近藤矩朗： 葉肉細胞プロトプラストにおける亜硫酸イオンによる光合成阻害と炭酸濃度との関係. 日本植物学会第56回大会, 岐阜. (56. 10).

15. 榑 剛・近藤矩朗： O₃ ガス暴露による光合成色素破壊について。日本生物環境調節学会第19回大会，高知。(56. 10)
16. 榑 剛・大西純一・山田晃弘・近藤矩朗： オゾン暴露による植物葉脂質含量の変動。日本植物生理学会，松山。(58. 4)
17. 榑 剛・島崎研一郎・近藤矩朗： 大気汚染ガスによる植物の光合成色素の分解について。第20回大気汚染学会，神戸。(54. 11)
18. 菅原 淳・小倉 清・滝本道明・近藤矩朗： 混合汚染物質の光合成電子伝達系に及ぼす影響。日本生物環境調節学会第19回大会，高知。(56. 10)
19. 島崎研一郎・近藤矩朗・中町貴美子： 亜硫酸ナトリウムによる光合成電子伝達反応の阻害。第21回大気汚染学会，浦和。(55. 11)
20. 島崎研一郎・近藤矩朗・菅原 淳： 大気汚染物質 (SO₂, O₃, NO₂) のハウレンソウ葉クロロフィル蛍光誘導期現象に及ぼす影響。日本植物生理学会，松山。(58. 4)
21. 島崎研一郎・中町貴美子・近藤矩朗： 亜硫酸ナトリウム処理葉葉緑体の電子伝達反応阻害への光の関与。日本植物学会第45回大会，仙台。(55. 9)
22. 田中 浄・近藤矩朗： 二酸化硫黄暴露ハウレンソウの葉緑体における過酸化水素生成。第53回日本生化学会，東京。(55. 10)
23. 田中 浄・近藤矩朗： 二酸化硫黄による光合成阻害の回復過程における過酸化水素分解系の関与。日本植物生理学会，札幌。(56. 5)
24. 田中 浄・大坪鉄昭・近藤矩朗： 二酸化硫黄暴露葉葉緑体における炭酸固定系酵素阻害への過酸化水素の関与。日本植物学会第45回大会，仙台。(55. 9)
25. 渡辺恒雄・近藤矩朗： 大気汚染物質による細胞傷害発現の初期反応。日本植物学会第47回大会，東京。(57. 9)
26. 渡辺恒雄・近藤矩朗・富田みゆき・佐藤 忍・藤伊 正： トウゴマ (*R.communis*) のプロテアーゼとプロテアーゼインヒビター。日本植物学会第46回大会，岐阜。(56. 10)
27. 渡辺恒雄・近藤矩朗・渡辺和人： プロテアーゼによる植物組織障害発現の増強とプロテアーゼインヒビターの作用。日本植物学会第45回大会，仙台。(55. 10)
28. 大政謙次・安保文彰・橋本 康・相賀一郎： 画像処理による汚染環境下での植物反応の評価に関する研究—画像処理システムについて—。農業気象関東支部会，東京。(55. 1)
29. 大政謙次・安保文彰・橋本 康・相賀一郎： サーモグラフによる汚染ガスに被曝した植物の葉温パターンの計測。第12回日本医学・生物学サーモグラフィ研究会，東京。(55. 6)
30. 大政謙次・安保文彰・相賀一郎・橋本 康： 熱赤外面像計測システムによる植物温度の計測。第4回人間—熱環境系シンポジウム，東京。(55. 12)
31. 大政謙次・安保文彰・相賀一郎・橋本 康： 大気汚染環境下の植物の画像計測—熱赤外面像に含まれる生体情報の定量化について。計測自動制御学会，東京。(55. 8)

32. 大政謙次・安保文彰・橋本 康・相賀一郎： 汚染ガスに暴露された植物の画像処理（Ⅱ）蒸散，気孔抵抗，汚染ガス吸収速度の葉面分布の定量化．日本生物環境調節学会第18回大会，福井．（55．10）
33. 藤沼康実・戸塚 績・相賀一郎： ポプラの大気汚染ガス感受性の品種間差異について．日本生物環境調節学会第18回大会，福井．（55．10）
34. 藤沼康実・町田 孝・戸塚 績・相賀一郎： 制御環境下でのヒマワリの生長—人工光条件下での乾物生長について—．日本生物環境調節学会第18回大会，福井．（55．10）
35. 相賀一郎： 植物による大気汚染ガス吸収速度推定のための葉面温度パターンの計測法について．国立公害研究所研究発表会，筑波．（55．6）
36. 相賀一郎・大政謙次・松本 茂： 植物環境系のシミュレーターの開発．日本生物環境調節学会第19回大会，高知．（56．10）
37. 大政謙次・相賀一郎・橋本 康： 画像処理による汚染環境下での植物のガス収着と生体反応について．農業気象関東支部会，鴻巣．（56．9）
38. 大政謙次・狩野健利・橋本 康・相賀一郎： 汚染ガスに暴露された植物の画像処理（Ⅲ）—鏡面偏光反射スペクトルの解析による急性障害の評価—．日本生物環境調節学会第19回大会，高知．（56．10）
39. 大政謙次・相賀一郎・橋本 康： 植物のスペクトル解析による大気汚染環境調査—汚染ガスの吸収と植物影響の評価—．第12回画像工学コンファレンス，東京．（56．12）
40. 藤沼康実・町田 孝・木村英雄・戸塚 績・相賀一郎： 制御環境下でのヒマワリの成長—人工光源に含まれる熱線の影響—．日本生物環境調節学会第19回大会，高知．（56．10）
41. 町田 孝・藤沼康実・木村英雄・戸塚 績・相賀一郎： 制御環境下でのヒマワリの成長—光質を異にする人工光源下での成長—．日本生物環境調節学会第19回大会，高知．（56．10）
42. 遠山美和子・藤沼康実・古川昭雄・横井洋太： アサガオの生殖生長に及ぼす日長と受光量の影響．日本生物環境調節学会第19回大会，高知．（56．10）
43. Omasa, K., I.Aiga and Y.Hashimoto： Image instrumentation for evaluating the effects of air pollutants on plants. 9th IMEKO World Congr, Berlin. (1982. 5)
44. 大政謙次： 大気汚染ガス吸収を評価する葉面の画像計測．第21回計測自動制御学会学術講演会，東京．（57．7）
45. 大政謙次・相賀一郎・橋本 康： 気孔開閉運動の画像計測．日本植物学会第47回大会，東京．（57．9）
46. 大政謙次・相賀一郎・橋本 康： 画像計測による植物の大気汚染影響の評価．日本植物学会第47回大会，東京．（57．9）
47. 大政謙次・橋本 康・相賀一郎： 気孔開閉運動の非破壊計測．日本生物環境調節学会第20回大会，仙台．（57．10）

48. 大政謙次・松本 茂・相賀一郎： スペクトロラジオアナライザーの試作. 日本生物環境調節学会第20回大会, 仙台. (57. 10)
49. 大政謙次・相賀一郎・橋本 康： フィールド調査用植物生体画像計測システムの開発. 昭和58年度日本農業気象学会大会, 松山. (58. 4)
50. 大政謙次・尾上守夫： 気孔の画像処理. 日本生物環境調節学会第21回大会, 北九州. (58. 10)
51. 大政謙次・相賀一郎・橋本 康・Boyd R. Strain： 種々の環境変化に対する生育している植物の気孔反応の連続観察. 日本生物環境調節学会第21回大会, 北九州. (58. 10)
52. 相賀一郎： 画像計測による植物の大気汚染ガス吸収とその影響の評価. 国立公害研究所研究発表, 筑波. (57. 6)
53. 相賀一郎： ファイトトロン, アクアトロンおよびペドトロン. 日本生物環境調節学会第21回大会, 北九州. (58. 10)
54. 藤沼康実・戸塚 績・相賀一郎： ポプラの気孔の開閉におよぼす大気汚染ガス複合暴露の影響. 日本生物環境調節学会第21回大会, 北九州. (58. 10)
55. 町田 孝・藤沼康実・相賀一郎： 葉面拡散抵抗測定のためのポロメーター法の検討. 日本生物環境調節学会第21回大会, 北九州. (58. 10)
56. 大政謙次・相賀一郎・橋本 康・Boyd R. Strain： 環境変化に伴う気孔開閉の変化と表皮細胞の変形との関係. 日本植物学会第48回大会, 京都. (58. 10)
57. 大政謙次・尾上守夫： 画像処理による気孔開度の測定. 日本植物学会第48回大会, 京都. (58. 10)
58. 荒井邦夫・米山忠克： 成熟葉からの N と C の移動—— $^{15}\text{NO}_2$ と $^{13}\text{CO}_2$ の暴露実験から——日本作物学会, 東京. (55. 4)
59. 荒井邦夫・米山忠克： ヒマワリの成熟葉からの ^{15}N , ^{13}C の転流. 第17回理工学における同位元素研究発表会, 東京. (55. 7)
60. 荒井邦夫・米山忠克： ヒマワリ葉からの C と N の移動と個体生長への利用の差異. 日本作物学会, 鶴岡. (55. 9)
61. 清水英幸・古川昭雄・戸塚 績・本橋 理・岩城英夫： ヒマワリの生長におよぼすオゾン暴露の影響—葉位別の光合成および生長の変化. 日本生物環境調節学会第18回大会, 福井. (55. 10)
62. 清水英幸・古川昭雄・戸塚 績・及川武久： ヒマワリの生長に及ぼす O_3 と NO_2 の単独および混合暴露の影響. 日本生物環境調節学会第19回大会, 高知. (56. 10)
63. 岡野邦夫・伊藤 治・戸塚 績： 赤外分光法による植物試料中の ^{13}C 濃度の測定. 日本作物学会第172回講演会, 松山. (56. 10)

64. 岡野邦夫・戸塚 績・巽 二郎・河野恭広： 水稻の葉から根への炭素と窒素の移動. 日本作物学会第172回講演会, 松山. (56. 10)
65. 岡野邦夫・伊藤 治・戸塚 績・竹葉 剛： 植物体内における炭素の流れのマルチコンパートメント解析. 日本作物学会第173回講演会, 府中. (57. 4)
66. 岡野邦夫・伊藤 治・戸塚 績： 赤外分光法による各種試料中の¹³C濃度の測定. 第19回理工学における同位元素研究発表会, 東京. (57. 7)
67. 岡野邦夫・伊藤 治・戸塚 績・竹葉 剛： ¹³C-同化産物の転流に及ぼすオゾンの影響のマルチコンパートメント解析. 日本作物学会第174回講演会, 京都. (57. 10)
68. 岡野邦夫・伊藤 治・清水 明・戸塚 績・竹葉 剛： インゲン幼植物における¹³C-同化産物の転流・分配に及ぼすオゾンの影響. 日本作物学会第174回講演会, 京都. (57. 10)
69. 戸塚 績： 植物の生長におよぼす大気汚染ガスの影響. 国立公害研究所研究発表会, 筑波. (55. 6)
70. Totsuka, T. and T. Ushijima： Plant indicators as a monitoring of air polluted environment. Int. Symp. Man's Impact Ecosystem Dyn, Tokyo. (1981. 12)
71. 戸塚 績： 植物の乾物生長におよぼすSO₂暴露の影響に関する数学モデル. 第22回大気汚染学会, 秋田. (56. 10)
72. Totsuka, T.： The role of vegetation for ameliorating urban environment, 第37回韓国生物科学協会学術発表会, Seoul. (1982. 10)
73. 戸塚 績： 都市環境保全のための植物の役割. 第23回大気汚染学会, 宮崎. (57. 11)
74. 青木正敏・矢吹万寿・戸塚 績： 赤外カラー航空写真による植物活性の生態調査の基礎研究 (2) 数種の樹木の葉のバイバンド比と光合成機能との関係. 昭和56年度日本農業気象学会大会, 東京. (56. 4)
75. 名取俊樹・大政謙次・安保文彰・戸塚 績： 木本植物の蒸散速度に対する混合ガス暴露の影響. 第21回大気汚染学会, 浦和. (55. 11)
76. 名取俊樹・戸塚 績： イタドリの光合成速度に対するSO₂の影響. 日本生態学会第28回大会, 札幌. (56. 8)
77. 名取俊樹・戸塚 績： 木本植物の蒸散速度に対する混合ガス暴露の影響. 第22回大気汚染学会, 秋田. (56. 10)
78. 名取俊樹・戸塚 績： マサキの蒸散速度に対するNO₂, SO₂の交互暴露の影響. 第23回大気汚染学会, 宮崎. (57. 11)
79. Furukawa, A., Y. Fujinuma and S. Satoh： Interspecific differences in responses of plants to air pollutants. 17th IUFRO World Congr. Kyoto. (1980. 9)
80. 古川昭雄・横山政昭・牛島忠広・戸塚 績： NO₂処理によるヒマワリ葉内NO₂蓄積と光合成阻害. 日本生物環境調節学会第19回大会, 高知. (56. 10)

81. 古川昭雄・横山政昭・戸塚 績・牛島忠広： ヒマワリ葉の光合成速度に及ぼす NO_2 ・ O_3 混合ガスの影響. 日本生物環境調節学会第19回大会, 高知. (56. 10)
82. 古川昭雄： 種々の大気汚染質による光合成阻害. 国立公害研究所研究発表会, 筑波. (57. 6)
83. Furukawa,A., T.Totsuka, M.Katase and T.Ushijima : Inhibition of photosynthesis in poplar species by SO_2 , NO_2 or O_3 . 1st Int. Symp. on gaseous air pollutants and plant metabolism, Oxford, U.K., (1982. 8)
84. Furukawa,A. : Defining pollution problems in Far East - Case Study of Japanese air pollution problems - 1st Int. Symp. on Gaseous air pollutants and plant metabolism, Oxford, U.K., (1982. 8)
85. 古川昭雄・片瀬雅彦・牛島忠広・戸塚 績： 種々の大気汚染質によるポプラ葉の光合成阻害日本生物環境調節学会第20回大会, 仙台. (57. 10)
86. 古川昭雄・一条美和子・横井洋太・戸塚 績： アサガオの生長におよぼすオゾンの影響. 日本生態学会第30回大会, 松本. (58. 7)
87. 古川昭雄・酒井一志・戸塚 績： NO_2 , SO_2 , O_3 単独処理によるポプラ葉の可視障害発現. 日本生物環境調節学会第21回大会, 北九州. (58. 10)
88. Yoneyama,T., K.Arai and T.Totsuka : Metabolism and translocation of atmospheric NO_2 in sunflower leaves. CSPP/LAPP Meet., Calgary, Can. (1980. 7)

II. 大気汚染ガスによる植物の障害発現の仕組み

1. まえがき

近藤矩朗

植物は大気汚染ガス接触により様々な被害を受ける。特に近郊農村におけるイネ、タバコなどの農作物栽培、都市部の森林生態系への影響などは重要な問題となっている。大気汚染ガスによる被害の様子や大きさは汚染ガスの種類や植物の種類によって異なるほか、光、温度、湿度、土壌等の環境要因によっても影響される (Ranft & Dassler, 1970; O'connor *et al.*, 1974; Malhotra & Hocking, 1976; Heath, 1980)。現在、都市部においては単一ガスのみが存在する場合はまれで複数の汚染ガスが同時に存在することが多いが、混合状態での汚染ガスの影響はさらに複雑である。例えば、それぞれのガスが単独では被害を生じないような濃度でも被害が現れたり、一方のガスの効果を他のガスが打ち消すことがある。また、同じ種類のガスを用いても、そのガス濃度の組み合わせによっては異なる効果が見られることもある (Middleton *et al.*, 1958)。近年、植物の大気汚染物質に対する感受性の違いを利用して、アサガオなどの感受性植物を大気汚染の指標として用いたり、キョウチクトウなどの抵抗性植物を大気汚染浄化に使用しようとする試みがなされている。植物をこのような目的に有効に用いるためには、感受性の違いを決めている要因、例えば植物の形態的な違い、あるいは生理的、生化学的な違いなどを明らかにしなければならない。葉の構造 (Evans & Ting, 1974) や気孔密度 (Dean, 1972; Menser *et al.*, 1973) と抵抗性との関係などの形態的な比較研究はなされてきたが、生理学的、生化学的な研究は最近までほとんど報告されていなかった。最近、大気汚染ガスに対する植物の抵抗性を決めていく生理的及び生化学的要素にも目が向けられてきたが、このような研究を推進するためには、まず、障害発現の仕組みを明らかにする必要がある。

大気汚染物質による植物の被害は葉のしおれ、脱色、落葉などのいわゆる可視障害と光合成阻害、蒸散低下などの生理機能障害とに分けて考えることができる。大気汚染ガスによる植物の可視障害 (Thomas, 1961; Rich, 1964; Brennan & Leone, 1968; Barrett & Benedict, 1970; Hill *et al.*, 1970; Taylor & Maclean, 1970; Tingey *et al.*, 1971, 1973) や光合成阻害 (例えば Thomas & Hill, 1937; Todd, 1958; Hill & Bennett, 1970) については多くの報告がある。障害の仕組み (作用機構) に関する研究も近年盛んになってきたが、大部分は単離した葉緑体に亜硫酸ナトリウムを加えるなど *in vitro* のモデル系を用いたものであり、提出されている作用機構が汚染ガスに

接触した植物体で実際の程度働いているかは疑問である。

大気汚染ガスの影響を分子レベルから眺めてみると、最も顕著な作用は光合成色素の分解であり、これが光合成阻害の一因になるとともに葉面に可視障害を発現させることになる。また、亜硫酸ガス (SO_2) はカルビン回路の酵素活性を低下させ (Ziegler, 1972)、二酸化窒素 (NO_2) はカーボニクアンヒドラーゼ活性を低下させる (Bamberger & Evans, 1975)。これらも光合成阻害の要因になっていると考えられる。その他種々の酵素活性に対する影響が報告されている。種々の酵素が局在する細胞の膜系の変化についても多くの報告がある。大気汚染ガスが物質透過性に影響を与えることが Evans と Ting (1973)、Pucketら (1974) やその他多くの研究者によって報告された。電子顕微鏡による細胞の構造レベルでの観察としては Thomson (1975)、遠山 (1975, 1976)、三宅ら (1981) の報告がある。三宅ら (1981) は SO_2 の作用点の一つが葉緑体の限界膜であり、 O_3 の作用点の一つは葉緑体のチラコイド膜、ゴルジ体、小胞体、核膜等の膜系であろうと推察している。膜の障害は動物細胞の加齢や老化で調べてみると、脂質の過酸化により細胞機能の異常化が起こることが知られており、特にリン脂質中の不飽和脂肪酸が過酸化の標的になる。脂質過酸化には活性酸素の一種である $\cdot\text{O}_2$ が関与していることが報告されている (Takahama & Nishimura, 1975)。活性酸素には様々な毒作用があり、活性酸素の一種である H_2O_2 はタンパク質の SH 基を酸化して酵素失活や架橋結合の促進を引き起こし、生体内に種々の生理障害を引き起こすものと考えられる。また、 SO_2 によるクロロフィルの分解に活性酸素の O_2^- が関与している可能性が示されている (Peiser & Yang, 1977)。

私たちは可視障害として葉の脱色、すなわち光合成色素の分解、生理機能障害として光合成阻害に注目して、その仕組み (作用機構) を明らかにすることを試みた。本研究では、より自然条件に近い状態での作用機構を調べるために主として植物個体を大気汚染ガスに接触して生理学的、生化学的研究を行い、大気汚染ガスによる障害の作用機構を推定した。さらに、モデル系において同様な作用が起こる条件を見だし、詳細な検討を加えた。本特別研究に先立って行われた特別研究「陸上植物による大気汚染環境の評価と改善に関する基礎的研究」においては、主として SO_2 の作用機構の解明に力を注ぎ、本特別研究では引き続き SO_2 の作用機構の研究を進めるとともに、 SO_2 研究において確立した手法を用いて O_3 、 NO_2 の作用機構についても検討した。以下に本特別研究で得られた成果とその関連研究について概説する。

引用文献

- Asada, K., K. Kiso and K. Yoshikawa (1974) : Univalent reduction of molecular oxygen by spinach chloroplasts on illumination. *J. Biol. Chem.*, 249, 2175-2181.
- Bamberger, E.S. and M. Avron (1975) : Site of action of inhibitors of carbon dioxide assimilation by whole lettuce chloroplasts. *Plant Physiol.*, 56, 481-485.
- Barrett, T.W. and H.M. Benedict (1970) : Sulfur dioxide. In *Recognition of Air Pollution Injury*

- to Vegetation : A Pictorial Atlas. Edited by J.S.Jacobson and A.C.Hill. C1-C17. Air Pollut. Control Assoc., Pittsburgh.
- Brennan, E. and I.A. Leone (1968) : The response of plants to sulfur dioxide or ozone-polluted air supplied at varying flow rates. *Phytopathol.*, **58**, 1661-1669.
- Dean, C.E. (1972) : Stomate density and size as related to ozone-induced weather fleck in tobacco. *Crop Science*, **12**, 547-548.
- Evans, L.S. and L.P. Ting (1973) : Ozone induced membrane permeability changes. *Amer. J. Bot.*, **60**, 155-162.
- Evans, L.S. and L.P. Ting (1974) : Ozone sensitivity of leaves : Relationship to leaf water content, gas transfer resistance, and anatomical characteristics. *Amer. J. Bot.*, **61**, 592-597.
- Heath, R.I. (1980) : Initial events in injury to plants by air pollutants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **31**, 395-431.
- Hill, A.C. and J.H. Bennett (1970) : Inhibition of apparent photosynthesis by nitrogen oxides. *Atmos. Environ.*, **4**, 341-348.
- Hill, A.C., H.E. Heggstad and S.N. Linzon (1970) : Ozone. In *Recognition of Air Pollution Injury to Vegetation : A Pictorial Atlas*. Edited by J.S. Jacobson and A.C. Hill. B1-B32. Air Pollut. Control Assoc., Pittsburgh.
- Malhotra, S.S. and D. Hocking (1976) : Biochemical and cytological effects of sulphur dioxide on plant metabolism. *New Phytol.*, **76**, 227-237.
- Menser, H.A., G.H. Hodges and C.G. McKee (1973) : Effects of air pollution on Maryland (Type 32) tobacco. *J. Environ. Quality*, **2**, 253-258.
- Middleton, J.T., E.F. Darley and R.F. Brewer (1958) : Damage to vegetation from polluted atmospheres. *J. Air Pollut. Contr. Ass.*, **8**, 9-15.
- 三宅 博・古川昭雄・戸塚 績・前田英三 (1981) : オゾンおよび二酸化硫黄がホウレンソウ葉の細胞微細構造に及ぼす影響, 複合大気汚染の植物影響に関する研究, 昭和54/55年度特別研究報告, 国立公害研究所研究報告, 第28号, 47-85.
- O'Connor, J.A., D.G. Parbery and W. Strauss (1974) : The effects of phytotoxic gasses on Australian native plant species. Part 1. Acute effects of sulphur dioxide. *Environ. Pollut.*, **7**, 7-23.
- Peiser, G.D. and S.F. Yang (1977) : Chlorophyll destruction by the bisulfite-oxygen system. *Plant Physiol.*, **60**, 277-281.
- Ranft, Von H. and H.-G. Dassler (1970) : Rauchhortetest an Geholzen in SO₂-Kabinenversuch. *Flora*, **159**, 573-588.
- Rich, S. (1964) : Ozone damage to plants. *Ann. Rev. Phytopathol.*, **2**, 253-266.
- Takahama, U. and M. Nishimura (1975) : Formation of singlet oxygen in illuminated chloroplasts. Effects on photoinactivation and lipid peroxidation. *Plant Cell Physiol.*, **16**, 723-748.
- Taylor, O.C. and D.C. Maclean (1970) : Nitrogen oxides and the peroxyacyl nitrate. In *Recognition of Air Pollution Injury to Vegetation : A Pictorial Atlas*. Edited by J.S. Jacobson and A.C. Hill. E1-E5. Air Pollut. Control Assoc., Pittsburgh.
- Thomas, M.D. (1961) : Effects of air pollution on plants. In *Air Pollution*. World Health Organization, Geneva, P.233-278.
- Thomas, M.D. and G.R. Hill (1937) : Relation of sulphur dioxide in the atmosphere to photosynthesis and respiration of alfalfa. *Plant Physiol.*, **12**, 309-383.
- Thomson, W.W. (1975) : Effects of air pollutants on plant ultrastructure. In *Responses of Plants to Air Pollution*. ed. by J.B. Mudd and T.T. Kozlowski. Academic Press, New York, p.179-194.
- Tingey, D.T., W.W. Heck and R.A. Reinert (1971) : Effect of low concentrations of ozone and sulfur dioxide on foliage, growth and yield of radish. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **96**, 369-371.

- Tingey, D.T., R.A.Reinert, J.A.Dunning and W.W.Heck (1973) : Foliar injury responses of eleven plant species to ozone/sulphur dioxide mixtures. *Atmos. Environ.*, 7, 201-208.
- Todd, G.W. (1958) Effects of ozone and ozonated 1-hexene on respiration and photosynthesis of leaves. *Plant Physiol.*, 33, 416-420.
- 遠山 益 (1975) : 葉緑体の微細構造にあたる光化学オキシダントの影響. *細胞*, 7, 519-530.
- 遠山 益 (1976) : 葉緑体とミトコンドリアの微細構造におよぼす光化学オキシダントの影響. *遺伝*, 30 (7), 47-54.
- Ziegler, I. (1972) : The effect of SO_2 on the activity of ribulose-1, 5-diphosphate carboxylase in isolated chloroplasts. *Planta*, 103, 155-163.

2. 可視障害発現の仕組み—光合成色素分解について

近藤矩朗・渡辺恒雄・島崎研一郎・榊 剛

2.1 はじめに

大気汚染ガスによる植物被害の典型はクロロシス、ネクロシスと呼ばれる葉の脱色、枯死である。高濃度の SO_2 に接触した植物ではやがて葉の表面に水浸状のはん点が現れ、数時間後にはその部分の緑色が抜けて白色化、褐色化あるいは植物によっては黒色化する。 O_3 の場合もほぼ同様の経過をたどるが SO_2 の場合よりもはん点は細かく、葉がしおれてきてから脱色が始まる。一般に暗所に置かれた場合よりも明所の方が被害は顕著である。 NO_2 に対しては暗所でガス接触した方が可視障害は大きい、この場合も脱色などの障害発現には光が必要である。障害発現の様子は植物の種類によって異なるが、多くの場合、ガス接触を始めてから可視障害が発現するまでにある程度時間がかかる。ガス接触をやめてから数時間以上たってから障害が現れることもある。これは分子レベルでの化学的、物理的变化から可視的变化に至るまでに、細胞レベルでの変化、組織レベルでの変化等が介在し、それぞれ時間を要するためと推定される。

SO_2 、 NO_2 、 O_3 等は反応性が高く、生体内で長時間保持されているとは考えにくい、別の有毒物質を生成して障害を引き起こしている可能性がある。亜硫酸とアルデヒドあるいはケトンとの反応生成物であり、グリコール酸酸化酵素の阻害剤である α -ヒドロキシスルフォネートが SO_2 由来の有毒物質として注目されたこともある。また、大気汚染ガスによる障害に活性酸素が関与している可能性が示唆されてきたが、活性酸素の生体内での寿命は短い。

可視障害に至る引き金となる分子レベルでの変化は何であろうか。最終段階と考えられるクロロフィルの分解を引き起こす原因物質は何であろうか。私たちはこれらの疑問に答えるべく研究を進めてきた。

(近藤)

2.2 SO_2 による色素分解

2.2.1 SO_2 接触により生成する毒性物質

SO_2 による植物被害の中で最も顕著なものは光合成色素の分解である。写真1は2 ppm SO_2 に24時間接触したホウレンソウ葉に現れたいわゆる煙ばんを示している。葉面に現れた水浸状のはん点は、光照射のもとでやがてその部分の色素が分解して白色化する。このような光合成色素の分解は植物の主要な働きである光合成機能の破壊を意味している。本研究は光合成色素であるクロロ

フィルの分解を直接引き起こす物質や反応を明らかにすることを主な目的として進められた。

葉表面の気孔を通して侵入した大気中の SO_2 は、水に溶けて HSO_3^- 、 SO_3^{2-} 、及び H^+ を生じる。葉緑体は通常、光照射下で $\text{O}_2^- \cdot$ を生成しており、この $\text{O}_2^- \cdot$ と葉緑体に侵入した亜硫酸が反応してさらに大量の $\text{O}_2^- \cdot$ 、 $^1\text{O}_2$ 、 $\text{OH} \cdot$ 及び H_2O_2 などの活性酸素分子種を生じ (Asada & Kiso, 1973; Asada, 1980)、亜硫酸は SO_3^{2-} に酸化される (図2.1)。活性酸素のほかに亜硫酸の還元生成物として H_2S の放出 (Silvius *et al.*, 1976) も知られている。このように SO_2 接触により、植物自身の働きで多くの2次的毒物を生成する。従来、 SO_2 によるクロロフィル分解の機作については、 H^+ によるクロロフィルのフェオフィチンへの転換 (Rao & LeBlanc, 1965)、低い pH での亜硫酸の酸化力によるクロロフィルの分解 (Puckett *et al.*, 1973)、さらに $\text{O}_2^- \cdot$ などのフリーラジカルによる分解 (Peiser & Yang, 1977) などの説が提出されていた。



写真 1 ホウレンソウ葉の SO_2 による被害

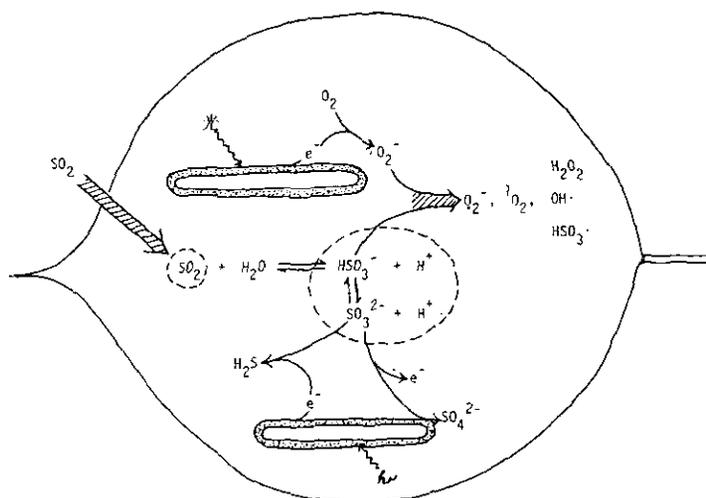


図 2.1 SO_2 接触による毒性物質の生成

2. 2. 2 SO₂による色素分解における活性酸素の関与

本研究では、ホウレンソウを2 ppm SO₂に接触して、接触中あるいは接触後の色素分解について調べた。また、生体膜の構成成分である脂質の過酸化反応をマロンジアルデヒド (MDA) の生成を指標 (Heath & Packer, 1968) にして調べた。この研究の詳細は既に報告した (島崎ら, 1979; Shimazaki *et al.*, 1980) ので、ここでは研究の筋道のみを紹介する。

鉢植えホウレンソウをSO₂に接触して経時的にクロロフィル及びカロチノイドの含有量を測定すると、接触開始2時間後からこれらの色素の分解が始まった (図2.2)。このとき、フェオフィチン生成は認められなかった。先にも述べたように、通常、葉緑体は光照射下で光合成電子伝達系によって活性酸素の一種であるスーパーオキシドラジカル (O₂⁻・) を生成しており、さらに二次的にH₂O₂、OH・及び¹O₂などの活性酸素分子種を生じる。これらの活性酸素は酸化力が強く生体に対して毒物として働くが、植物葉内ではスーパーオキシドジスムターゼ (SOD) 等の酵素やアスコルビン酸等によって無毒化されている (表2.1)。もし、SO₂により植物の解毒能が破壊されたり無毒化能力を越える速度で活性酸素が生成すると、活性酸素の酸化力による障害の発現が予想される。そこで、SO₂による色素分解における活性酸素の関与を考え次の項目について検討した。

- 1) 色素分解に酸素が必要かどうか。
- 2) 色素分解に光が必要かどうか (図2.3)。
- 3) 各種活性酸素の消去剤が色素分解を抑制するかどうか (表2.2)。

色素分解には酸素と光が必要であった。また、O₂⁻・の消去剤が色素分解を抑制した。これらの結果からSO₂による色素分解にはO₂⁻・が関与していると結論した。

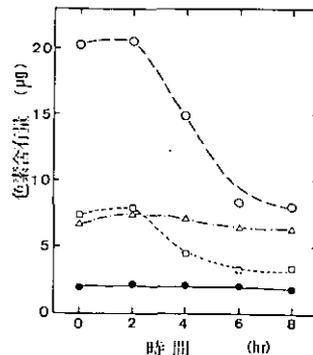


図2.2 SO₂接触による光合成色素の分解

クロロフィルa (—○—), クロロフィルb (—△—), フェオフィチンa (—●—), 全カロチノイド (—□—)。

表 2.1 植物の活性酸素防御物質

活性酸素分子種	生体防御物質
O_2^-	スーパーオキシドジスムターゼ チトクロムf ブラストシアニン フェレドキシン 2価マンガン アスコルビン酸 グルタチオン
$OH\cdot$	糖類(マニトール, ソルビトールら)
1O_2	カロチノイド
H_2O_2	カタラーゼ アスコルビン酸パーオキシダーゼ

表 2.2 SO_2 接触葉のクロロフィルa分解に対する, チロン, アスコルビン酸, ヒドロキノン, ダブコ, メチオニン, ヒスチジン及び重水の効果

添加物	クロロフィルaの分解(%)	
	光照射時間(h)	
	3	6
無添加	100	100
チロン, 1 mM	27	84
10 mM	2	29
アスコルビン酸, 1 mM	73	56
10 mM	27	16
ヒドロキノン, 0.1 mM	0	39
1 mM	-12	10
DABCO, 10 mM	77	105
メチオニン, 10 mM	116	97
ヒスチジン, 10 mM	114	87
D_2O	70	112

チロン, アスコルビン酸, ヒドロキノン; O_2^- の消去剤

DABCO, メチオニン, ヒスチジン; 1O_2 の消去剤

D_2O , 1O_2 の寿命を延ばす物質

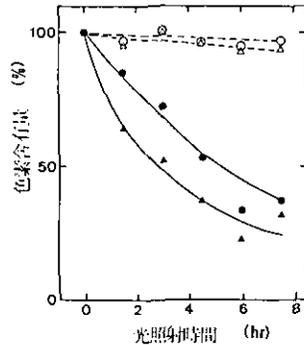


図 2.3 SO_2 接触葉における、光合成色素分解に対する光の効果

暗条件下の全クロロフィルa (—○—), 明条件下のクロロフィルb (—△—), フェオフィチンa (—●—), 暗条件下の全カロチノイド (—□—)。

2. 2. 3 SO_2 による可視障害と活性酸素

SO_2 接触により植物がエタン及びエチレンを発生することが報告されており (Peiser & Yang, 1979), このエタン発生は脂質の過酸化反応によると考えられた。私たちの研究においても脂質の過酸化が SO_2 によるクロロフィルの分解とほぼ同じ時間経過をたどって進行した。この脂質過酸化には O_2^- から2次的に生成した $^1\text{O}_2$ が関与していることを既に報告した (Shimazaki *et al.*, 1980)。脂質の過酸化分解はおそらく膜の構造及び機能を破壊し、水浸症状を起こすとともにクロロフィルの不安定化を引き起こすと考えられる。

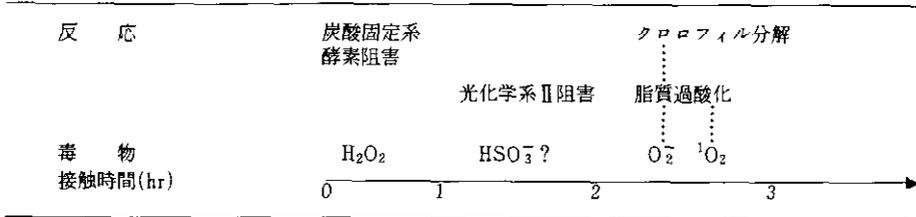
このように SO_2 接触葉内に生じた O_2^- はクロロフィルを分解するのみならず、 $^1\text{O}_2$ を生じ脂質過酸化の原因ともなり、さらに O_2^- の不均化により生じた H_2O_2 は炭酸固定系酵素を阻害する (Tanaka *et al.*, 1982b)。したがって、 O_2^- は SO_2 による植物の可視障害のみならず不可視障害においても中心的な役割を果たしている。 O_2^- は光照射葉緑体において光化学系 I の還元側で生成することが知られている (Asada *et al.*, 1977)。光化学系 I は SO_2 に対して高い安定性を示し (Shimazaki & Sugahara, 1979), SO_2 接触葉においても O_2^- が光化学系 I の働きにより作られることが推定された (Shimazaki *et al.*, 1980)。

この研究において SO_2 により植物葉内に大量の O_2^- が生成することが示唆されたが、 O_2^- は極めて寿命が短く葉内での O_2^- 生成を直接証明するのは困難である。Tanaka と Sugahara (1980) は O_2^- によって誘導されることが知られている SOD が SO_2 接触により増加することを見だし葉内に O_2^- が生成していると推定した。さらに Tanaka ら (1982a) は O_2^- が不均化して生じる、活性酸素分子種の中では比較的寿命の長い H_2O_2 が SO_2 接触葉に大量に蓄積することを見いだした。 SO_2 による光合成色素の分解は SO_2 障害の最も極立った特徴であるが、時間的には比較的遅く現れる反応であり、光合成、蒸散等の生理活性阻害など一連の SO_2 障害の最終段階に属するよ

うである。表 2.3 に本研究で得られた知見をもとにしてハウレンソウ葉を 2 ppm SO₂ に接触した場合の障害発現の部位と発現までの時間、さらに推定される作用物質をまとめておいた。この中に示されている炭酸固定系の阻害 (Tanaka *et al.*, 1982b) 及び光化学系 II の阻害 (Simazaki & Sugahara, 1979) については後で述べる。

(島崎)

表 2.3 2 ppm SO₂ による植物の被害発現の時期と、直接作用する毒物



2.3 O₃による色素分解

2.3.1 O₃による色素の変化

O₃が植物に様々な被害を与えることはよく知られている (Rich, 1964; Dugger & Ting, 1970; Heath, 1975, 1980; 野内, 1976)。しばしば観察されるクロロシス、ネクロシスは色素の分解、脱水などの結果である。O₃の植物色素に対する影響として光合成色素の分解とフラボノイド系色素の蓄積が報告されている。光合成色素であるクロロフィル、カロチノイド類はO₃によって分解するが、特にクロロフィルの分解は多くの種類の植物で確かめられており (Erickson & Wedding, 1956; De Koning & Jegier, 1968; Leffler & Cherry, 1974; Koiwai & Kasaki, 1976; 榊・近藤, 1981; Sakaki *et al.*, 1983), O₃による可視障害の指標としてクロロフィル含量が有効であることが報告されている (Todd & Arnold, 1961; Knudson *et al.*, 1977)。また、O₃に接触した葉に、アントシアニン (Koukol & Dugger, 1967), イソフラボノイド (Keen & Taylor, 1975) 等のフラボノイド系色素が蓄積することが報告されており、ある種の植物をO₃に接触したときに見られる葉の赤褐色化の原因であると考えられる。またO₃接触により葉内のポリフェノール含量が増加すること (Menser & Chaplin, 1969; Howell, 1970; Howell & Kremer, 1973), 及びポリフェノールオキシダーゼ活性が増加すること (Tingey *et al.*, 1975, 1976; Sakaki *et al.*, 1983) が報告されている。ポリフェノールはポリフェノールオキシダーゼ等の働きによって暗褐色、黒色のメラニン様物質に変化するため、これがO₃接触葉にしばしば観察される暗褐色化の原因であると考えられる。

O₃は強力な酸化剤であり、種々の生体構成成分を酸化分解することが知られている (Dugger & Ting, 1970)。Nobel (1974) は有機溶媒に溶かしたクロロフィルにO₃をバブリングによって加えるとクロロフィルが分解することを報告した。また単離葉緑体 (Koiwai & Kasaki, 1976) や単細胞藻類のユーグレナ (De Koning & Jegier, 1968) にO₃をバブリングした場合にも、顕著なクロ

ロフィルの分解が起こることが示された。これらの結果は O_3 がクロロフィル分子を直接分解していることを示している。Nobel (1974) は O_3 がクロロフィル分子内のポルフィリン環と直接反応していると考えた。一方、植物個体に対する O_3 接触実験では、接触直後よりも一定時間経過した後にはクロロフィル分解が激しいことが知られている (Knudson *et al.*, 1977)。本稿では、 O_3 接触による光合成色素のクロロフィル、カロチノイドの破壊に関して、私たちの研究で得られた結果 (榎・近藤, 1981; Sakaki *et al.*, 1983) を紹介し、色素分解の機構を考察する。

2. 3. 2 O_3 による色素分解における活性酸素の関与

ハウレンソウを $0.5 \text{ ppm } O_3$ に接触すると、数時間の潜伏期間を置いてクロロフィルとカロチノイドの分解が始まった (図2.4)。同様の結果は $1 \text{ ppm } O_3$ の場合にも観察された (榎・近藤, 1981)。

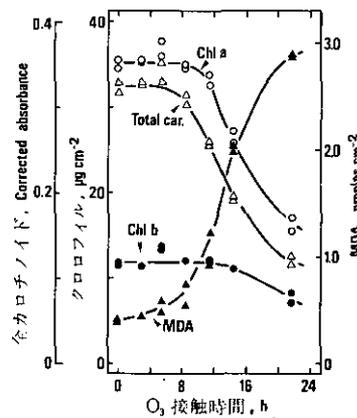


図 2.4 オゾン接触によるハウレンソウ葉のクロロフィル、カロチノイド、及びMDA 含量の変動

0時間目から、 0.5 ppm のオゾンに接触し、経時的にサンプリングしたリーフディスク ($\phi = 1.5 \text{ cm}$) 内の含量を求めた。

また、分解が進行する過程では O_3 が存在しなくてもよいことが示された (Sakaki *et al.*, 1983)。この結果から、 O_3 が植物葉内で直接クロロフィルと反応して分解すると考えるよりもむしろ O_3 によって引き起こされた何らかの生理的变化がクロロフィル分解の原因になっていると考えたほうがよさそうである。そこで、前に述べた SO_2 による色素分解の研究を参考にして O_3 による色素破壊に活性酸素が関与しているかどうかを検討した (Sakaki *et al.*, 1983)。ハウレンソウを数時間 O_3 に接触し、その後、1日間 O_3 に接触せずに放置し、植物に残存するクロロフィル含量を測定すると、接触後、光の下においた植物のクロロフィルは分解したが、暗所に置いた植物ではクロロフィルの分解は認められなかった。すなわち色素分解には光が必要であった。また、窒素気流中ではクロロ

フィル a, カロチノイドの分解は見られず (表2.4), これらの分解には光の他に酸素が必要であることが示された。種々の活性酸素の消去剤の効果を調べた結果, クロロフィル a, カロチノイドの分解が O_2^- の消去剤で抑制されたことから, これらの色素の分解に O_2^- が密接に関与していることが示唆された (表2.4)。既に述べた SO_2 による色素分解にも O_2^- がかわかっており, 大気汚染ガスの毒性発現過程における活性酸素, 特に O_2^- の重要性がうかがわれる。

表 2. 4 オゾン接触葉のクロロフィル a, カロチノイド含量に及ぼす光, 酸素及び種々の試薬の影響

処 理	クロロフィル a	カロチノイド
	%	%
O_3 接触処理直後	100	100
暗所 (5.5hr)	103	94
明所 (5.5hr)	51	40
明所 (5.5hr) ; N_2 気流中	106	97
明所 (5.5hr) ; チロン, 5mM	78	55
明所 (5.5hr) ; チロン, 50mM	91	71
明所 (5.5hr) ; L-アスコルビン酸, 1mM	67	48
明所 (5.5hr) ; L-アスコルビン酸, 10mM	98	86
明所 (5.5hr) ; DABCO, 10mM	61	43
明所 (5.5hr) ; DABCO, 100mM	52	39
明所 (5.5hr) ; D_2O	57	34
明所 (5.5hr) ; 安息香酸, 10mM	56	39
明所 (5.5hr) ; ギ酸, 10mM	50	35

0.5ppm のオゾンにホウレンソウを5.5時間接触し, 接触葉から得たリーフディスクを材料とした。チロン (1, 2-dihydroxybenzene-3, 5-disulfonate), L-アスコルビン酸は O_2^- の消去剤。DABCO (1, 4-diazabicyclo- [2, 2, 2]-octane) は 1O_2 の消去剤。 D_2O は 1O_2 の寿命を長くする試薬。安息香酸, ギ酸は $OH\cdot$ の消去剤。

2. 3. 3 O_3 による活性酸素の生成・蓄積の仕組み

次に O_3 による活性酸素の生成及び蓄積はどのようにして起こるのが問題となる。先に述べたように緑色植物は自然環境下でも O_2^- をはじめとする種々の活性酸素を生成することが知られており (Asada *et al.*, 1977), 葉内にはこれらの活性酸素による障害を防御するために, いくつかの活性酸素消去系が存在する (表2.1)。葉緑体内に存在する O_2^- の消去系としては, スーパーオキシドジスムターゼ (SOD) (McCord *et al.*, 1969), L-アスコルビン酸, 還元型グルタチオンその他が報告されている (Asada *et al.*, 1977)。図 2.5, 6 は O_3 接触葉の SOD 活性と L-アスコルビン酸含有量の変動を示している。 O_3 によって色素分解が始まる前に既に SOD の失活及び L-アスコルビン酸量の減少が始まっていた。すまわち O_3 は O_2^- 消去系に損傷を与え, その結果 O_2^- が増加し色素分解に至ると考えられる。 O_3 は SH 基を酸化することが知られており (Heath, 1975; Menzel, 1976), 還元型グルタチオン含量及び他の SH 基による O_2^- 消去物質の量も減少している可能性が高い。また古くから O_3 による可視障害の保護物質として様々な試薬が試されており,

還元剤や抗酸化剤が有効であることが報告されている (Siegel, 1962; Menser, 1964; Rich, 1964)。これらの試薬の保護作用の少なくとも一部は $O_2^{\cdot -}$ の消去作用であると思われる。

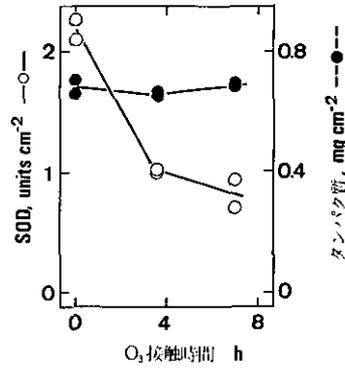


図 2.5 オゾン接触葉中のSOD活性及びタンパク質含量の変動
0.5ppmのオゾンにホウレンソウを接触し、接触葉の粗抽出液を用いてSOD活性 (—○—) とタンパク質含量 (—●—) を測定した。

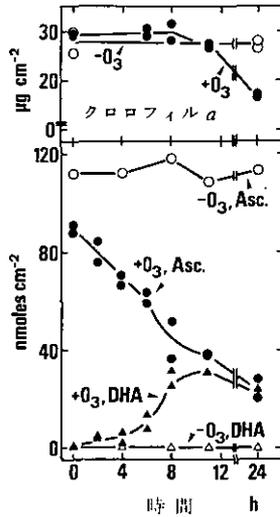


図 2.6 0.5ppmオゾン接触によるホウレンソウ葉のL-アスコルビン酸, デヒドロL-アスコルビン酸及びクロロフィルa含量の変化
Asc: L-アスコルビン酸, DHA: デヒドロL-アスコルビン酸

クロロフィル、カロチノイドは葉緑体のチラコイド膜に存在し、膜構造に組み込まれることによって安定化している。チラコイド膜を構成する脂質の脂肪酸は不飽和度が極めて高い。また、O₃は不飽和脂肪酸を酸化破壊する(Tomlinson & Rich, 1970; Frederick & Heath, 1975; Heath, 1975; Menzel, 1976) ことが知られている。そこで、O₃接触による脂質の破壊をその指標であるマロンジアルデヒド(MDA)の含量の変化により調べ、図2.4にその結果を示した。色素分解が始まる前にMDAが増加しており、既に脂質の破壊が進行していることがわかる。また、O₃によってポリフェノールオキシダーゼ活性の上昇が引き起こされる(Tingey *et al.*, 1975, 1976; Sakaki *et al.*, 1983) (表2.5)。ポリフェノールオキシダーゼは葉緑体のチラコイド膜に埋め込まれており、膜の破壊に伴って活性が上昇するので、この結果はO₃による膜構造の破壊を示唆すると考えられる。脂質破壊は膜構造変化の原因と考えられるが、O₃接触葉の電顕写真から葉緑体のチラコイド膜の構造変化が確かめられている(Thomson *et al.*, 1966; Athanassios, 1980; 三宅ら, 1981)。このようなO₃による膜構造の損傷が色素の不安定化を引き起こし、分解を受けやすくしていると想像される。また、O₃により葉緑体の物質透過性が変化することが知られており(Nobel & Wang, 1973)、O₃が葉緑体内の活性酸素消去物質の流出を起こしている可能性もある。活性酸素は脂質の破壊を起こすことが知られており、活性酸素が蓄積すればさらに脂質破壊が促進されることになる。

表2.5 ホウレンソウ葉緑体のポリフェノールオキシダーゼ活性に及ぼすオゾンの影響

処 理	ポリフェノールオキシダーゼ μ moles (mgchl ⁻¹) h ⁻¹	%
対 照	0.96 ± 0.12	100
O ₃ (0.5ppm, 4h)	2.33 ± 0.16	243

無処理あるいはオゾン接触したホウレンソウ葉から単離した葉緑体を用いて活性を測定した。値は4試料の平均値と標準偏差を示す。

このようにO₃により膜構造が損傷を受け、さらに活性酸素が蓄積することにより、色素分解や脱水症状などのいわゆる可視障害が誘導されるものと推定される。また、図2.5, 6に示したように、色素分解が始まるかなり以前に活性酸素消去系が失活しており、その結果増加した活性酸素は、可視障害のみならずO₃接触開始後比較的初期に見られる光合成や蒸散の阻害、あるいは生長の低下などの慢性的な生理機能障害にもかかわっているものと想像される。

(神)

2. 4 大気汚染物質による細胞障害発現におけるプロティナーゼの関与

2. 4. 1 葉緑体におけるクロロフィルの安定性

SO₂やO₃などの大気汚染ガスに植物をさらしてから可視障害が発現するまでに数時間を要する。この時間の間は何が起こっているのだろうか。後で述べるように、光合成炭酸固定能の低下、光合成電子伝達反応の低下などの生理機能障害は既に発現している。これは、大気汚染ガスによってある種の反応が引き起こされたり、ある種の生理機能が変化した結果として色素分解が起こることを示唆している。SO₂及びO₃による色素及び脂質の破壊に活性酸素が関与していることは既に述べた。

光合成色素は脂質とタンパク質により構成される膜に埋め込まれて安定化しているが、SO₂やO₃あるいは活性酸素によって脂質が変性してクロロフィルの安定性が失われ、その結果、分解が開始したと考えることができる。またクロロフィルはタンパク質と結合することによって安定化されており、タンパク質をはずすと極めて不安定になる。したがって、色素が結合しているタンパク質が変性することによって色素分解が始まる可能性もある。菅原ら（1979）は水溶性クロロフィルタンパク質を用いた *in vitro* の実験系において亜硫酸イオンの影響を調べた。有機溶媒によりクロロフィルをタンパク質からはずした系では光によるクロロフィル分解が亜硫酸によって促進されたが、クロロフィルタンパク質の場合には亜硫酸を加えても光によるクロロフィル分解はほとんど認められなかった。この結果は、亜硫酸自身ではタンパク質に結合したクロロフィルを分解することができないことを示すとともに、クロロフィルがタンパク質との結合により安定化していることをも示している。さらに、光照射下で亜硫酸が存在するとクロロフィルタンパク質の光転換反応が阻害されることが明らかになった。これはクロロフィルによって吸収された光により形態変化を起こしたアポタンパクに亜硫酸が反応してタンパク質を修飾したためと推定された。本研究ではタンパク質の構造にさらに激しい変化を引き起こすプロティナーゼに注目して、SO₂によって引き起こされる細胞障害の初期過程にタンパク質の分解作用がかかわっている可能性について検討した。葉緑体内は弱アルカリ性なので、中性から弱アルカリ領域に至適 pH を持つプロティナーゼ（チオールプロティナーゼ、セリンプロティナーゼ）に特に注目して研究を進めた。

2. 4. 2 クロロフィル分解におけるプロティナーゼの関与

既に詳述したようにSO₂による色素分解は活性酸素O₂⁻・によって引き起こされる。Shimazakiら（1980）やTanakaら（1982a）の報告により、活性酸素はSO₂接触直後から大量に生成すると推察されるが、色素分解開始は2時間以上遅れる。これはクロロフィルが葉緑体のチラコイド膜にタンパク質と結合した形で存在していて、活性酸素に対して安定な状態にあるためと考えられる。そこで、植物葉からクロロフィルを含むタンパク質を抽出し、亜硫酸によるクロロフィル分解に対するタンパク質分解酵素の影響を調べた。

ヒマワリ葉のクロロフィルを含むタンパク質分画に対する亜硫酸とタンパク質分解酵素（プロティナーゼ）の一種トリプシン（セリンプロティナーゼ）の影響を調べると、亜硫酸により色素の分解が進み、さらにトリプシンが共存すると光照射により顕著な分解促進が見られた（表2.6）。表2.7にトウゴマのクロロフィルを含むタンパク質分画に対する亜硫酸とタンパク質分解酵素の影響を調べた結果を示している。2 mM Na₂SO₃, 0.06 mg/ml プロメライン（チオールプロティナーゼ）はいずれも単独では影響ないが、両者を同時に与えると光照射下で顕著な色素分解が見られた。次に、ダイコン葉のクロロフィルを含むタンパク質分画に対するタンパク質分解酵素トリプシンとトリプシンの阻害剤アプロチニンの影響を調べた（表2.8）。Na₂SO₃とトリプシンの存在下で3時間光照射すると顕著な色素分解が見られ、アプロチニンを添加した系では色素分解は抑制された。

以上の *in vitro* 実験から、SO₂による植物の色素分解においてプロティナーゼが関与している可能性が示唆された。通常、植物葉では、活性酸素は光照射下で光合成電子伝達系の光化学系 I の還元側で生成されているが、この *in vitro* 系には電子伝達系は存在しないので、電子伝達系による活性酸素生成は起こらない。おそらく、プロティナーゼ処理によりクロロフィルとタンパク質との結合が緩みクロロフィルと亜硫酸の反応が容易になったため、Peiser と Yang (1977) が有機溶媒系で見たのと同様、光照射により励起したクロロフィルが亜硫酸と反応し、連鎖反応的に O₂⁻・を生成したと思われる。植物葉においては光化学系 I が SO₂ に対して強いので、O₂⁻・は主に光化学系 I の還元側で生成していると推察される。

表 2. 6 ヒマワリ (*Helianthus annuus* L.) 葉から抽出したクロロフィルを含むタンパク質分画のクロロフィルに及ぼすプロティナーゼと亜硫酸ナトリウムの影響

2 mM Na ₂ SO ₃ (10mM EDTA)	トリプシン 100u/ml	光条件	クロロフィル分解 (%)
-	-	0min	0
+	+	0min	18
+	+	D, 60min	35
+	+	L, 60min	51
-	+	0min	17
-	+	D, 60min	12
-	+	L, 60min	22
+	-	0min	16
+	-	D, 60min	22
+	-	L, 60min	29
-	-	D, 60min	0
-	-	L, 60min	5

D: 暗処理, L: 光照射, 光強度は3万ルクス。

表 2.7 トウゴマ (*Ricinus communis* L.) 葉から抽出したクロロフィルを含むタンパク質分画のクロロフィルに及ぼすプロティナーゼと亜硫酸ナトリウムの影響

Na ₂ SO ₃ (mM)	ブロメライン(mg/ml)	A ₆₇₈ (%)	分解(%)
0	0	100	0
0	0.0625	100	0
0	0.125	97	3
2	0	98	2
2	0.0625	13	87
2	0.125	19	81

表 2.8 ダイコン (*Raphanus sativus* L.) 葉から抽出したクロロフィルを含むタンパク質分画のクロロフィルのプロティナーゼと亜硫酸ナトリウムによる分解に及ぼすプロティナーゼ阻害剤(アプロチニン)の影響

Na ₂ SO ₃ (μM)	分 解 (%)		
	添 加 物		
	対 照	プロティナーゼ	プロティナーゼ +プロティナーゼ阻害剤
0	0	25.3	6.1
0.01	6.1	33.0	8.0
0.1	13.8	42.5	3.8
1	12.1	45.4	16.7

反応液には2mM EDTAが含まれている。約3万ルクスの光を3時間照射した後のクロロフィル量を測定した。

2. 4. 3 過酸化水素と亜硫酸のプロティナーゼ活性への影響と可視障害

植物葉内で生成した O₂⁻ は自発的あるいはスーパーオキシドジスムターゼ (SOD) によって不均化され過酸化水素 (H₂O₂) を生じる。亜硫酸と H₂O₂ の影響を調べるために、トウゴマの葉柄に亜硫酸と H₂O₂ を注入して1.5時間、4時間あるいは1週間、光照射した後に葉を磨碎して抽出液のプロティナーゼ活性を測定した (表2・9)。4時間の光照射では葉に可視障害は認められないがプロティナーゼ活性は亜硫酸及び H₂O₂ 処理により、それぞれ60%、30%増加した。1週間後には H₂O₂ 処理により顕著な障害が見られ、プロティナーゼ活性は約10倍になっていた。表 2.10 はホウレンソウに試薬を注入し1時間光照射した後のプロティナーゼ活性を比較したものである。プロティナーゼ活性は亜硫酸、H₂O₂ 処理でそれぞれ2倍、2.5倍に増加し、また H₂O₂ の消去酵素であるカタラーゼを阻害する NaN₃ でも約3倍の活性が見られた。一方、このような処理の後、植物を暗所に置くとプロティナーゼ活性は認められなかった。なお、硫酸ナトリウム処理は全く影響を示さなかった。次に、プロティナーゼ活性を阻害するプロティナーゼインヒビターに対する影響を調べた結果を表 2.11に示す。表は試薬処理した葉から抽出した抽出液がセリンプロティナーゼ

表 2. 9 亜硫酸ナトリウム及び過酸化水素処理したトラゴマの葉のプロティナーゼ活性と可視障害

処 理	プロティナーゼ活性 ($\Delta A \text{ min}^{-1} \text{ mg}^{-1}$)				葉面可視害(%)			
	0 h	1.5 h	4 h	168 h	0 h	1.5 h	4 h	168 h
H ₂ O	13.1	14.2	11.4	42.0	0	0	0	10
Na ₂ SO ₃ (1 mM)	12.9	18.1	18.8	—	0	0	0	—
H ₂ O ₂ (29.4 mM)	13.7	17.3	46.1	418.0	0	0	0	66

葉柄に 0.1 ml の亜硫酸ナトリウムあるいは過酸化水素水を注入した後、トウゴマをグロースチャンパーに移し、25°C、2-3 万ルクスの光照射下に 1.5, 4, 168 時間置き、活性と障害を測定した。

表 2. 10 種々の試薬処理によるハウレンソウ (*Spinacia oleracea* L.) 葉のプロティナーゼの誘導

処 理	明 所				暗 所	
	タンパク質含有量 (mg ml^{-1} 抽出物)	プロティナーゼ活性 ($\Delta A \text{ min}^{-1}$)	比活性 ($10^3 \Delta A \text{ min}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ タンパク質)	相対活性	タンパク質含有量 (mg ml^{-1} 抽出物)	プロティナーゼ活性 ($\Delta A \text{ min}^{-1}$)
None	0.771	0.020	—	—	—	—
H ₂ O	0.759	0.022	29	1.00	0.438	0.001
Na ₂ SO ₃ (1 mM)	0.572	0.033	58	1.99	0.538	0.001
H ₂ O ₂ (29.4 mM)	0.530	0.038	72	2.47	0.713	0.004
NaN ₃ (1 mM)	0.568	0.049	86	2.98	0.491	0.002
H ₂ SO ₄ (1 mM)	0.684	0.018	26	0.91	—	0.002

葉柄当たり 0.1 ml の試薬を注入した後、ハウレンソウをグロースチャンパーに移し、20°C で 3 万ルクスの光照射下あるいは暗黒下に 1 時間置いた。測定は各処理とも 10 枚の葉を用いて行った。

表 2. 11 種々の試薬を処理したハウレンソウの葉の抽出液のプラスミンに対する影響

処 理	タンパク質含有量 (mg ml^{-1} 抽出物)	残存プラスミン活性		相対阻害率
		($10^2 \text{C. U. min}^{-1}$)	($10^2 \text{C. U. min}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ タンパク質)	
H ₂ O	0.759	3.8	5.0	1.00
Na ₂ SO ₃ (1 mM)	0.572	6.7	11.7	0.43
H ₂ O ₂ (29.4 mM)	0.530	6.2	11.8	0.43
NaN ₃ (1 mM)	0.568	8.8	15.5	0.32
H ₂ SO ₄ (1 mM)	0.684	4.2	6.1	0.82

試薬処理は表 2. 10 と同様に行った。

の一種であるプラスミンを阻害する活性を比較したものである。 Na_2SO_3 、 H_2O_2 、 NaN_3 処理はいずれもインヒビター活性を抑制していることがわかる。 H_2O_2 がプロティナーゼを誘導したのか、インヒビターを酸化して失活させた結果プロティナーゼ活性が増大したのかは次の課題である。ここに述べた *in vivo* の実験結果は、*in vitro* 実験による推論を支持するとともに、 SO_2 による色素分解は活性酸素の一種である H_2O_2 によるプロティナーゼ活性の増大が引き金になって進行する可能性を示唆している。

2. 4. 4 過酸化水素のプロティナーゼ活性に及ぼす影響

トウゴマ葉から抽出したプロティナーゼ活性に及ぼす H_2O_2 の影響を調べた。トウゴマ抽出液からゲルろ過、アフィニティークロマトなどで精製したセリンプロティナーゼ (Watanabe & Kondo, 1983) に H_2O_2 を加えても活性は阻害されなかった (図2.7)。トウゴマ葉からセリンプロティナーゼのインヒビターを抽出精製した。このインヒビターは先に精製したセリンプロティナーゼを阻害したが、このインヒビターを H_2O_2 処理すると阻害活性は失われた (図2.8)。以上の結果から、大気汚染ガスに接触した葉内に活性酸素が異常に増加した場合、内在しているプロティナーゼインヒビターが影響を受け、プロティナーゼの異常な活性化が起こるものと推察された。このようなプロティナーゼの活性化はタンパク質分子や色素タンパク質の分解を引き起こし、次第に細胞障害を増強し、最終的に可視障害を発現させると考えられる (図2.9) なお、この研究については渡辺らの報告 (渡辺, 1982; Watanabe & Kondo, 1983; Watanabe *et al.*, 1983) を参照されたい。

(渡辺)

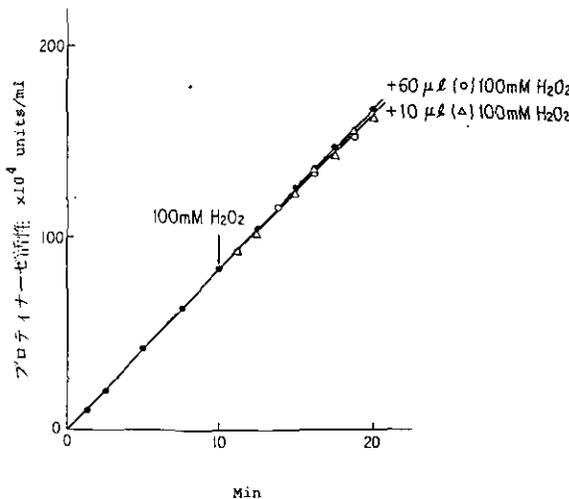


図 2.7 トウゴマ葉から抽出・精製したプロティナーゼに及ぼす過酸化水素の影響

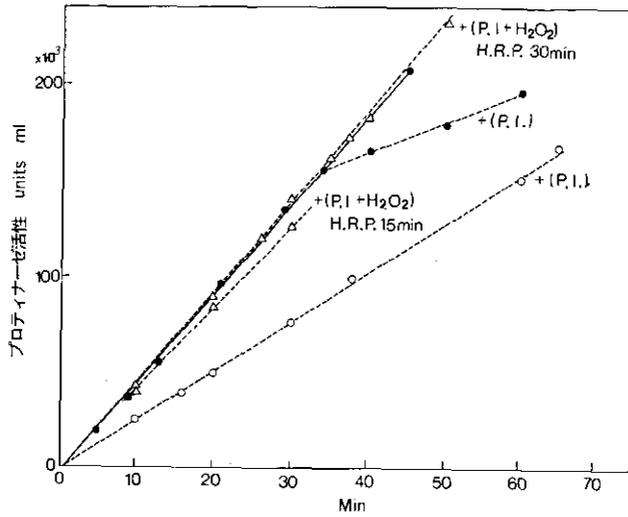


図 2.8 トウゴマ葉から抽出・精製したプロテイナーゼインヒビターのプロテイナーゼに及ぼす影響とプロテイナーゼインヒビターに及ぼす過酸化水素の影響
 プロテイナーゼはトウゴマ葉から抽出・精製された。P.I.：プロテイナーゼインヒビター、H.R.P.：ホースラディッシュのパーオキシダーゼ、(P.I.+H₂O₂)：P.I.をH₂O₂で37℃のもとで1時間前処理したもの、H.R.P.15min又は30min：(P.I.+H₂O₂)にH₂O₂を消去するためにH.R.P.とグアヤコールを加えて15分又は30分反応させたもの。

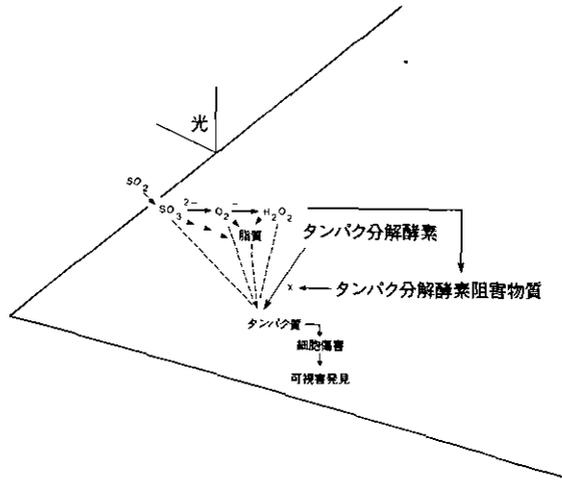


図 2.9 細胞障害、可視害発現の発生機序

2.5 おわりに

大気汚染ガスによる可視障害としては、脱水による葉のしおれ、色素分解による脱色、及び落葉等が顕著なものである。脱水は膜構造の破壊によるものと考えられる。膜の構成成分である脂質は O_3 や SO_2 によって過酸化分解されるが、脂質の過酸化は O_3 の直接作用によるものほかに、 SO_2 や O_3 によって増加する活性酸素によって引き起こされることが明らかになった。脂質過酸化物の分解の際にエタン及びエチレンが生成することが知られており (Dumelin & Tappel, 1977; Riely *et al.*, 1974), 実際に O_3 接触によりエチレンが発生すること (Craker, 1971; Tingey *et al.*, 1976), SO_2 接触によりエタン及びエチレンが発生すること (Peiser & Yang, 1979; Bressan *et al.*, 1979) が報告されている。エチレンは落葉を促進する植物ホルモンであり、これが異常落葉の原因の一つであると思われる。本研究で明らかになったように、クロロフィルの分解、プロティナーゼの活性化にも活性酸素が関与しており、 SO_2 、 O_3 による障害を分子レベルで見ると様々な場面で活性酸素が主要な役割を担っている。活性酸素による葉緑体チラコイド膜の破壊はクロロフィル分子の不安定化の原因となるため、クロロフィル分解における活性酸素の役割としては直接的分解作用のほかにこのような間接的な影響もある。クロロフィルの不安定化の要因には脂質破壊のほかにクロロフィルが結合しているタンパク質の変性がある。本研究で示したように SO_2 により生成した H_2O_2 でプロティナーゼの活性化が起こり、クロロフィルの不安定化が引き起こされている可能性が高い。 SO_2 は、接触直後より H_2O_2 を蓄積する (Tanaka *et al.*, 1982a) ため、早期にクロロフィルの不安定化が起こり、そのため SO_2 接触開始後の比較的早い時期にクロロフィル分解が始まるものと考えられる。私たちの研究をもとにして、 SO_2 接触時に SO_2 が植物に吸収されてクロロフィル分解に至るまでの想定される過程を図 2.10 に模式的に示した。特に活性酸素に注目したものであるが、実際にはさらに様々な反応が関与した、より複雑な反応系であろう。

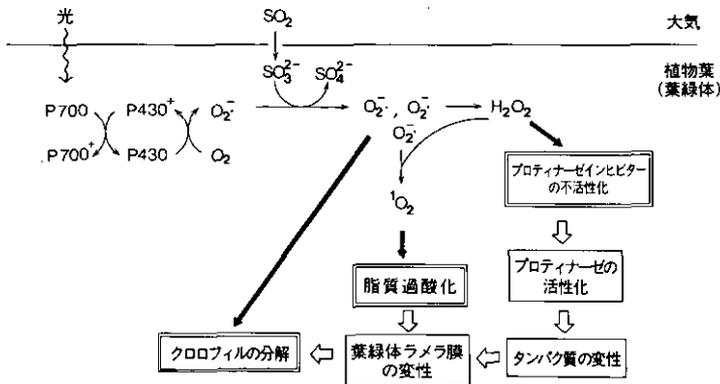


図 2.10 SO_2 によるクロロフィル分解の機序の模式図

O₃ 障害における活性酸素生成系は明らかでないが、光合成電子伝達系の光化学系 I の還元側で生成した活性酸素 (O₂⁻・) が、O₃ により活性酸素消去系が失活した (Sakaki *et al.*, 1983) 結果、蓄積したと考えることができる。また、O₃ によって活性化したポリフェノールオキシダーゼにより O₂⁻・生成が促進される可能性もある (Elstner *et al.*, 1976; Sakaki *et al.*, 1983)。SO₂ の場合には、電子伝達系による活性酸素生成のほか不安定化したクロロフィルと亜硫酸との連鎖反応的な活性酸素生成 (Peiser & Yang, 1977) も考えられる。

亜硫酸自身の影響についてはほとんど触れなかったが、亜硫酸にはタンパク質の S—S 結合を解裂する作用があり (Mudd, 1975)、その結果様々な代謝系が変化したり、タンパク質がプロテイナーゼの攻撃を受け易くなる可能性もある。また、SO₂ による pH 低下なども障害の要因となり得る。近年、SO₂ などにより酸性化した雨の農作物被害が問題になってきている (荒井・戸塚, 1979)。このように、大気汚染ガスによる障害発現過程には様々な反応が複雑に絡み合っている。本稿では大気汚染ガスによる可視障害発現の機構を特にクロロフィル分解を中心にして分子レベルで説明することを試みた。今後、脂質、糖及び細胞壁その他の種々の代謝系についても十分な研究を行い総合的に障害発現の仕組みを理解することが必要であろう。

(近藤)

引用文献

- 荒井邦夫・戸塚 績 (1979) : 植物—土壌系への酸性雨の影響について、国立公害研究所研究報告、第10号、351—365。
- Asada, K. (1980) : Formation and scavenging of superoxide in chloroplasts, and mechanisms of phytotoxicity. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.*, 11, 165—179.
- Asada, K. and K. Kiso (1973) : Initiation of aerobic oxidation of sulfite by illuminated chloroplasts. *Eur. J. Biochem.*, 33, 253—257.
- Asada, K., M. Takahashi, K. Tanaka and Y. Nakano (1977) : Formation of active oxygen and its fate in chloroplasts. In *Biochemical and Medical Aspects of Active Oxygen*. ed. by O. Hayaishi and K. Asada, University of Tokyo Press, Tokyo, p.45—63.
- Athanassious, R. (1980) : Ozone effects on radish (*Raphanus sativus* L. cv. Cherry Belle) : Gradient of ultrastructural changes. *Z. Pflanzenphysiol.*, 97, 227—232.
- Bressan, R.A., L. LeCureux, L.G. Wilson and P. Fillner (1979) : Emission of ethylene and ethane by leaf tissue exposed to injurious concentrations of sulfur dioxide or bisulfite ion. *Plant Physiol.*, 63, 924—930.
- Craker, L. (1971) : Ethylene production from ozone injured plants. *Environ. Pollut.*, 1, 299—304.
- De Koning, H.W. and Z. Jegier (1968) : Quantitative relation between ozone concentration and reduction of photosynthesis of *Euglena gracilis*. *Atom. Environ.*, 2, 615—616.
- Dugger, W.M. and I.P. Ting (1970) : Air pollution oxidants—their effects on metabolic processes in plants. *Ann. Rev. Plants Physiol.*, 21, 215—234.
- Dumelin, E.E. and A.L. Tappel (1977) : Hydrocarbon gases produced during *in vitro* peroxidation of polyunsaturated fatty acids and decomposition of preformed hydroperoxide. *Lipid*, 12, 894—900.
- Elstner, E.F., J.R. Konze, B.R. Selman and C. Stoffer (1976) : Ethylene formation in sugar beet

- leaves. Evidence for the involvement of 3-hydroxytyramine and phenoloxidase after wounding. *Plant Physiol.*, **58**, 163-168.
- Erickson, L.C. and R.T. Wedding (1956) : Effects of ozonated hexene on photosynthesis and respiration of *Lemna minor*. *Am. J. Bot.*, **43**, 32-36.
- Frederick, P.E. and R.L. Heath (1975) : Ozone-induced fatty acid and viability changes in *Chlorella*. *Plant Physiol.*, **55**, 15-19.
- Heath, R.L. (1975) : Ozone. In *Responses of Plants to Air Pollution*, ed. by J.B. Mudd and T.T. Kozlowski. Academic Press, New York, p.23-55.
- Heath, R.L. (1980) : Initial events in injury to plants by air pollutants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **31**, 395-431.
- Heath, R.L. and P.E. Frederick (1979) : Ozone alteration of membrane permeability in *Chlorella* I. Permeability of potassium ion as measured by ⁸⁶Rubidium tracer. *Plant Physiol.*, **64**, 455-459.
- Heath, R.L. and L. Packer (1968) : Photoperoxidation in isolated chloroplasts I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Arch. Biochem. Biophys.*, **125**, 189-198.
- Howell, R.K. (1970) : Influence of air pollution on quantities of caffeic acid isolated from leaves of *Phaseolus vulgaris*. *Phytopathol.*, **61**, 1626-1629.
- Howell, R.K. and D.F. Kremer (1973) : The chemistry and physiology of pigmentation in leaves injured by air pollution. *J. Environ. Quality*, **2**, 434-438.
- Keen, N.T. and O.C. Taylor (1975) : Ozone injury in soybeans. Isoflavonoid accumulation is related to necrosis. *Plant Physiol.*, **55**, 731-733.
- Knudson, L.L., T.W. Tibbitts and G.E. Edwards (1977) : Measurement of ozone injury by determination of leaf chlorophyll concentration. *Plant Physiol.*, **60**, 606-608.
- Koiwai, A. and T. Kisaki (1976) : Effect of ozone on photosystem II of tobacco chloroplasts in the presence of piperonyl butoxide. *Plant Cell Physiol.*, **17**, 1199-1207.
- Koukol, J. and W.M. Dugger (1967) : Anthocyanin formation as a response to ozone and smog treatment in *Rumex crispus* L. *Plant Physiol.*, **42**, 1023-1024.
- Leffler, H.R. and J.H. Cherry (1974) : Destruction of enzymatic activities of corn and soybean leaves exposed to ozone. *Can. J. Bot.*, **52**, 1233-1238.
- McCord, J.M. and I. Fridovich (1969) : Superoxide dismutase—An enzymic function for erythrocyte (hemocuprein). *J. Biol. Chem.*, **244**, 6049-6055.
- Menser, H.A. (1964) : Response of plants to air pollutants. III. A relation between ascorbic acid levels and ozone susceptibility of light-preconditioned tobacco plants. *Plant Physiol.*, **39**, 564-567.
- Menser, H.A. and J.F. Chaplin (1969) : Air pollution : Effects on the phenol and alkaloid content of cured tobacco leaves. *Tobacco Science*, **13**, 169-170.
- Menzel, D.B. (1976) : The role of free radicals in the toxicity of air pollutants (Nitrogen oxides and ozone). In *Free Radicals in Biology II*, ed. by W.A. Pryor, Academic Press, New York, p.181-202.
- 三宅 博・古川昭雄・戸塚 績・前田英三 (1981) : オゾンおよび二酸化硫黄がホウレンソウ葉の細胞微細構造に及ぼす影響. 国立公害研究所研究報告, 第28号, 47-85.
- Mudd, J.B. (1975) : Sulfur dioxide. In *Response of Plants to Air Pollution*. Edited by J.B. Mudd and T.T. Kozlowski, Academic Press, New York, p.9-22.
- 野内 勇 (1976) : 光化学オキシダントの植物におよぼす生理生化学的影響. 遺伝, **7**, 37-46.
- Nobel, P.S. (1974) : Ozone effects on chlorophyll *a* and *b*. *Naturwissen.*, **61**, 80-81.
- Nobel, P.S. and C. Wang (1973) : Ozone increases the permeability of isolated pea chloroplasts. *Arch. Biochim. Biophys.* **157**, 388-394.

- Peiser, G.D. and S.F. Yang (1977) : Chlorophyll destruction by the bisulfite-oxygen system. *Plant Physiol.*, **60**, 277-281.
- Peiser, G.D. and S.F. Yang (1979) : Ethylene and ethane production from sulfur dioxide-injured plants. *Plant Physiol.*, **63**, 142-145.
- Pucket, K.J., E. Nieboer, W.P. Flora and D.H.S. Richardson (1973) : Sulphur dioxide : its effect on photosynthetic ^{14}C fixation in lichens and suggested mechanisms of phytotoxicity. *New Phytol.*, **72**, 141-154.
- Rao, D.N. and F. LeBlanc (1965) : Effects of sulfur dioxide on the lichen algae with special reference to chlorophyll. *Bryologist*, **69**, 69-73.
- Rich, S. (1964) : Ozone damage to plants. *Ann. Rev. Phytopathol.*, **2**, 253-266.
- Riely, C.A., G. Cohen and M. Liberman (1974) : Ethane evolution : a new index of lipid peroxidation. *Science*, **183**, 208-210.
- 榊 剛・近藤矩明 (1981) オゾン暴露によるホウレンソウ葉の光合成色素の分解について, 国立公害研究所研究報告, 第28号, 31-37.
- Sakaki, T., N. Kondo and K. Sugahara (1983) : Breakdown of photosynthetic pigments and lipid peroxidation in spinach leaves with ozone fumigation : Role of active oxygens. *Physiol. Plant.*, **59**, 28-34.
- 島崎研一郎・榊 剛・菅原 淳 (1979) : 二酸化硫黄暴露によるホウレンソウ葉の光合成色素分解と脂質過酸化反応に対する活性酸素の関与, 国立公害研究所研究報告, 第10号, 87-100.
- Shimazaki, K., T. Sakaki, N. Kondo and K. Sugahara (1980) : Active oxygen participation in chlorophyll destruction and lipid peroxidation in SO_2 -fumigated leaves of spinach. *Plant Cell Physiol.*, **21**, 1193-1204.
- Shimazaki, K. and K. Sugahara (1979) : Specific inhibition of photosystem II activity in chloroplasts by fumigation of spinach leaves with SO_2 . *Plant Cell Physiol.*, **20**, 947-955.
- Siegel, S.M. (1962) : Protection of plants against airborne oxidants : Cucumber seedlings at extreme ozone levels. *Plant Physiol.*, **37**, 261-266.
- Silvius, J.E., C.H. Baer, D. Dodrill and H. Patrick (1976) : Photoreduction of sulfur dioxide by spinach leaves and isolated spinach chloroplasts. *Plant Physiol.*, **57**, 799-801.
- 菅原 淳・内田節子・滝本道明 (1979) : 亜硫酸イオンの水溶性クロロフィルタンパク質に及ぼす影響. 国立公害研究所研究報告, 第10号, 35-47.
- Tanaka, K., N. Kondo and K. Sugahara (1982a) : Accumulation of hydrogen peroxide in chloroplasts of SO_2 -fumigated spinach leaves. *Plant Cell Physiol.*, **23**, 999-1007.
- Tanaka, K., T. Otsubo and N. Kondo (1982b) : Participation of hydrogen peroxide in the inactivation of Calvin-cycle SH enzymes in SO_2 -fumigated spinach leaves. *Plant Cell Physiol.*, **23**, 1009-1018.
- Tanaka, K. and K. Sugahara (1980) : Role of superoxide dismutase in defense against SO_2 toxicity and an increase in superoxide dismutase activities with SO_2 fumigation. *Plant Cell Physiol.*, **21**, 601-611.
- Thomson, W.W., W.M. Dugger, Jr. and R.L. Palmer (1966) : Effects of ozone on the fine structure of the palisade parenchyma cells of bean leaves. *Can. J. Bot.*, **44**, 1677-1682.
- Tingey, D.T., R.C. Fites and C. Wickliff (1975) : Activity changes in selected enzymes from soybean leaves following ozone exposure. *Physiol. Plant.*, **33**, 316-320.
- Tingey, D.T., R.C. Fites and C. Wickliff (1976) : Differential foliar sensitivity of soybean cultivars to ozone associated with differential enzyme activities. *Physiol. Plant.*, **37**, 69-72.
- Tingey, D.T., C. Standley and R.W. Field (1976) : Stress ethylene evolution : a measure of ozone effects on plants. *Atmos. Environ.*, **10**, 969-974.
- Todd, G.W. and W.N. Arnold (1961) : An evaluation of methods used to determine injury to plant

- leaves by air pollutants. Bot.Gaz., 123, 151-154.
- Tomlinson, H. and S. Rich (1970) : Lipid peroxidation, a result of injury in bean leaves exposed to ozone. Phytopathol., 60, 1531-1532.
- 渡辺恒雄 (1982) : 大気汚染物質による細胞傷害初期反応機構. 医学と生物, 104, 103-105.
- Watanabe, T. and N. Kondo (1983) : The changes in leaf proteinases and proteinase inhibitor activities after supplying various chemicals. Biol. Plant., 25, 100-109.
- Watanabe, T., N. Kondo and K. Kano (1983) : Detection and evaluation of serine proteinase by affinity chromatography on immobilized aprotinin in *Ricinus communis*. Biol. Plant., in press.

3. 大気汚染ガスによる光合成阻害

菅原 淳・田中 浄・島崎研一郎

3. 1 はじめに

高等植物に対する大気汚染物質の標的は汚染物質に最も接触しやすい緑葉であり、可視障害が発現することもある。可視障害が見られない場合でも光合成阻害等の生理機能障害がしばしば認められる。また、慢性的な生育阻害についても多くの研究がなされている。生育阻害の原因として炭酸ガス吸収能の阻害、光合成活性の阻害、窒素代謝のかく乱、光合成産物の転流の阻害等が考えられ、それぞれの観点からの解析が必要である。なかでも大気汚染ガスによる光合成阻害については多くの報告があるが (Thomas & Hill, 1973; Todd, 1958; Todd & Propst, 1963; Hill & Littlefield, 1969; Hill & Bennet, 1970; Sij & Swanson, 1974; 古川, 1982), その阻害機構の詳細な検討はなされていなかった。

緑色植物の光合成は、光エネルギーを利用して空気中の CO_2 を固定し有機物を合成する、一連の複雑な過程である。ここではクロロフィルの局在部位である葉緑体ラメラ膜の働きである光合成電子伝達反応と葉緑体のストロマに存在して機能している炭酸固定系酵素に対する大気汚染物質の影響を取り上げた。はじめに汚染物質として SO_2 を取り上げ、その光合成電子伝達反応に対する影響について述べ、次いで NO_2 、 O_3 及びそれらの複合効果についても言及する。さらに、炭酸固定系酵素に対する SO_2 の影響についても述べる。

3. 2 大気汚染ガスの光合成電子伝達反応に及ぼす影響

3. 2. 1 光合成

説明のため光合成の全反応系を図 3.1 に示した。クロロフィルやカロチノイドなどの光合成色素に吸収された光エネルギーは、初期光化学反応により酸化還元物質を生成し水から電子を奪い、電子伝達系を経て NADP を還元するのに使われる。同時に電子伝達反応に共役した光リン酸化反応により ATP が生成される。生じた ATP と NADPH_2 はカルビン回路の一連の酵素反応に使用され CO_2 が炭水化物にまで合成される。図中の Q, P 700 等の記号は葉緑体ラメラ膜上に順序よく配列された電子伝達系構成体の略号である。

3. 2. 2 SO_2 による光化学系 II の阻害

電子伝達反応に及ぼす SO_2 の影響については報文として学会誌や報告書に発表してあるが、そ

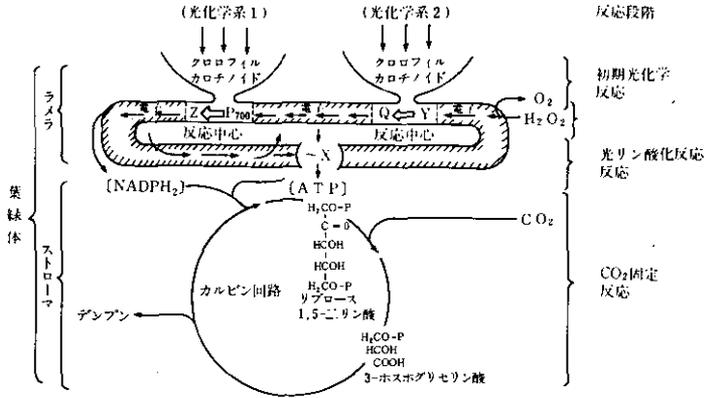


図 3.1 光合成の反応段階 (加藤 栄著 光合成入門 (1973) より)

れらをまとめて以下に概説する。図 3.2 はハウレンソウ葉の光合成による酸素発生と呼吸による酸素吸収に及ぼす SO_2 (2 ppm) 接触の影響を示す。酸素発生は照射後15分で一定の値を示した。図から明らかなように SO_2 により酸素発生は著しく阻害され、1時間の接触でみかけの酸素発生はほぼ完全に阻害された。一方、呼吸による酸素吸収はほとんど変化しなかった。以上の結果は SO_2 の標的が光合成器官の葉緑体であることを示している。しかし、いったん阻害された光合成活性は部分的であるがゆっくり回復した (図 3.3)。このように SO_2 による光合成阻害には、ガスを除くと回復する可逆的阻害と、除いても回復しない不可逆的阻害どが認められた (島崎ら, 1979)。次に葉緑体の電子伝達反応への影響を知るため、 SO_2 接触葉から葉緑体を単離し活性を測定した (図 3.4)。ガス接触を始めてから1時間を過ぎると電子伝達反応が阻害され、時間とともに阻害の程度が大きくなった。阻害部位を知るため光化学系 I, II それぞれに依存した反応を測定した。表 3.1 に示すように、光化学系 II ($\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{DCIP}$) は阻害されたが光化学系 I ($\text{DCIPH}_2 \rightarrow \text{NADP}$) は阻害されなかった。このとき両光化学系を通した電子の流れ ($\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{NADP}$) の阻害も光化学系 II の阻害の程度と同じで、 SO_2 による電子伝達系の阻害が光化学系 II に特異的であることを示して

表 3.1 SO_2 接触の電子伝達活性に及ぼす影響

電子伝達反応	SO_2 接触時間(hr)		
	0	2	4
	μ moles acceptor reduced/mg chl·hr		
$\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{NADP}$ (PSI+PSII)	170	107	66
$\text{DCIPH}_2 \rightarrow \text{NADP}$ (PSI) (+DCMU)	95	97	108
$\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{DCIP}$ (PSII)	217	124	70

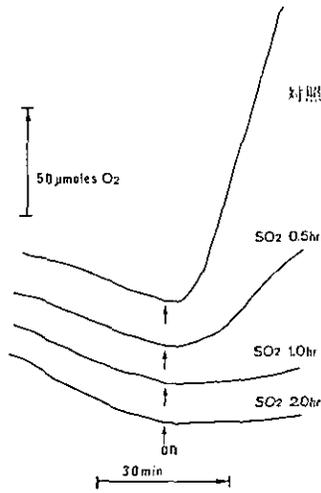


図 3.2 酸素発生及び酸素吸収速度に及ぼすSO₂接触の影響

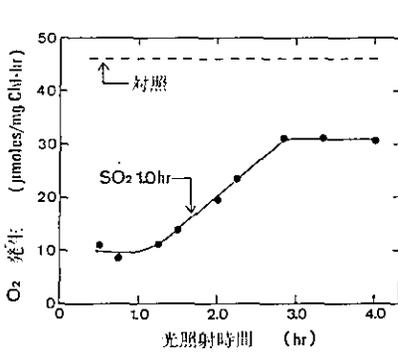


図 3.3 SO₂接触により阻害された光合成活性の回復。酸素発生速度は真の値を示した。

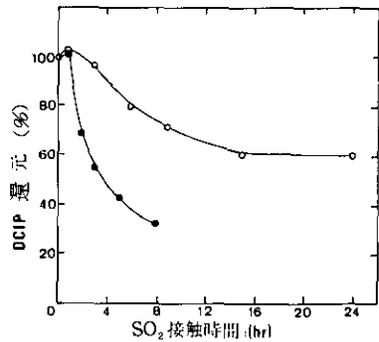


図 3.4 SO₂接触葉葉緑体のDCIP光還元への阻害

いる (Shimazaki & Sugahara, 1979, 1980)。

光リン酸化反応は電子伝達に共役して起きる。表 3.2 に示すように non-cyclic な光リン酸化反応 ($H_2O \rightarrow NADP$) のみがほぼ光化学系 II 阻害に比例して阻害され、光化学系 I に共役した cyclic な光リン酸化 (+PMS) は影響されなかった (Shimazaki & Sugahara, 1979)。このことは SO₂ 接触により光リン酸化活性は損傷を受けなかったことを示している。光化学系 II の阻害部位については詳しく検討し、光化学系 II の反応中心であることを報告したが (Shimazaki & Sugahara, 1980)、ここでは省略する。

表 3.2 SO₂ 接触の光リン酸化活性に及ぼす影響

反 応	SO ₂ 濃度 (ppm)		阻害率 (%)
	0	2.0	
A). 電子伝達	μ moles/mg chl·hr		
H ₂ O → NADP	47	30	36
B). 光リン酸化	μ moles ATP formed/mg chl·hr		
H ₂ O → NADP	119	73	39
+ PMS	177	177	0

SO₂ 被害が日中に出やすいことはよく知られた事実で、既に報告したように暗中の SO₂ 接触は光化学系Ⅱを阻害しなかった (Shimazaki & Sugahara, 1979)。これは暗中で気孔が閉じ SO₂ の葉内への侵入が妨げられたか、SO₂ による光化学系Ⅱの阻害に光が必須であるかのいずれかである。図 3.5 は亜硫酸ナトリウム (Na₂SO₃) 溶液をハウレンソウに真空浸透して与え光化学系に及ぼす影響を調べたもので、光があるときのみ阻害が見られた。また、その光は比較的弱い強度で十分であり (図 3.6)、阻害は光化学系Ⅱに特異的であった (データは示さず)。SO₂ によるクロロフィルの分解に光が必須であり (Shimazaki *et al.*, 1980)、また後述の炭酸固定阻害にも光が関与している。SO₂ 障害発現には光が重要な役割を果たしていることがわかる。

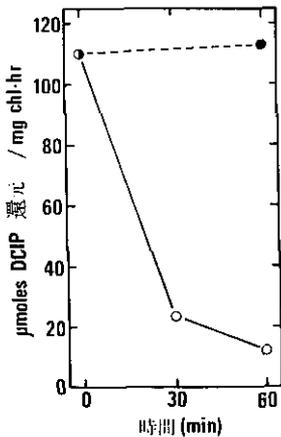


図 3.5 Na₂SO₃ (2.5mM) による電子伝達反応の阻害

●, 暗条件; ○, 光条件 (20,000 lx)

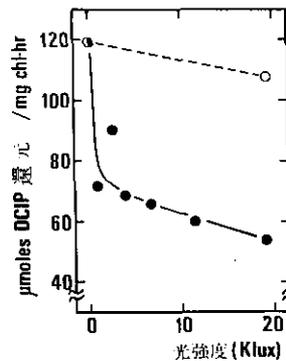


図 3.6 Na₂SO₃ による電子伝達反応の阻害の光強度依存性

光照射は1時間おこった。

○, -Na₂SO₃; ●, +Na₂SO₃ (2.5mM)

3. 2. 3 クロロフィル *a* けい光の誘導期現象に及ぼす大気汚染ガスの影響

暗黒下に放置した緑葉に光照射すると、クロロフィル *a* けい光の誘導期現象 (Kautsky effect) (Kautsky & Appel, 1960) として知られる特徴的なけい光強度の変化が見られる。図 3.7 左に典型的な例を示した。縦軸にけい光の相対的強度、横軸に時間をとり、短時間スケールと長時間スケールで表した (図 3.7 上)。照射直後素早く O のレベルまで立ち上がり、I と D を経てやや緩やかに P に達し、その後ゆっくりと減衰し途中 S_1 と肩 M_1 を経て S_2 に至る。この OI $DPS_1M_1S_2$ 変化は、光合成系の特定の部分反応を反映することが知られ、OI は光化学系 II による初期電子受容体 Q の光還元、ID は光化学系 I による Q の酸化、DP は光化学系 II を介した水からの電子の流れによる Q の還元 (Duysens & Sweers, 1963), PS_1 は光化学系 I の還元側の光活性化による Q の再酸化 (Satoh, 1977) 及び M_1S_2 はチラコイド膜を介した高エネルギー状態の生成 (Briantais, 1979) を反映するとされている。したがって汚染ガスのクロロフィル *a* けい光誘導期現象に及ぼす影響を調べることにより光合成に対する作用を葉の構造を破壊することなく推定することができる。

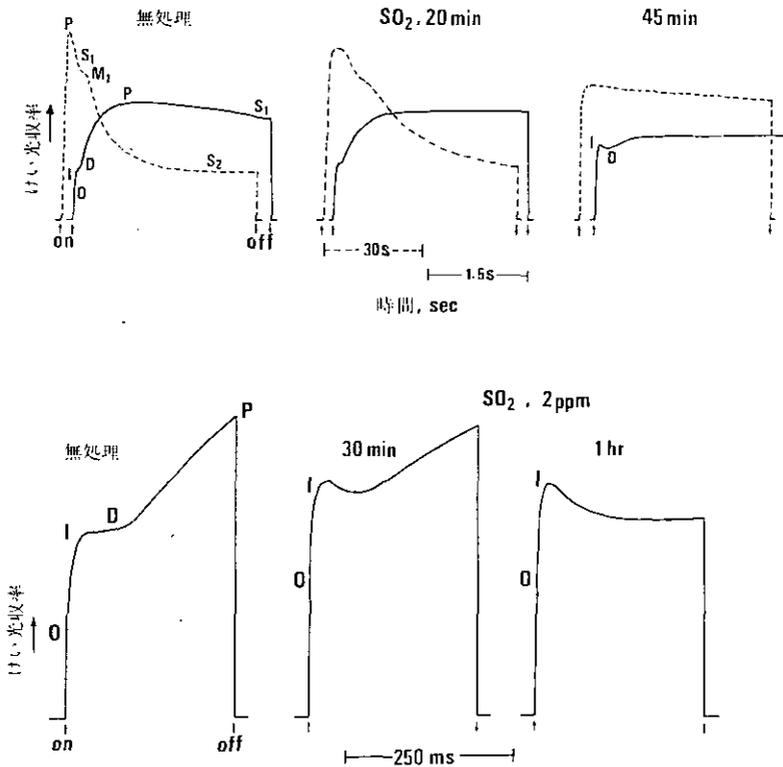


図 3.7 SO_2 接触のクロロフィル *a* けい光誘導期現象に及ぼす影響

(i) SO₂の影響

図 3.7 はクロロフィル *a* けい光誘導期現象に対する 2 ppm SO₂ 接触の影響を示す。ガス接触開始後 20 分目に DP 変化が小さくなり同時に PS_I 変化が遅くなった。45 分目には DP 変化がほとんどなくなり IDdip を生じた。図の下にはさらに早い時間での変化を示してあり、このとき O のレベルが上がるが OI はほとんど変化しなかった。以上の結果は、光化学系 II の酸化側（酸素発生系）及び光化学系 I の還元側が阻害されていることを示している。一方、SO₂ によるこのような阻害は、ガス接触葉を暗所に放置しておくとうっくりと回復した（図 3.8）。しかし、20 時間を経過しても対照と同じには回復しなかった。この不可逆な阻害は図 3.2 以下に述べた光化学系 II 反応中心の阻害によるものと思われる。

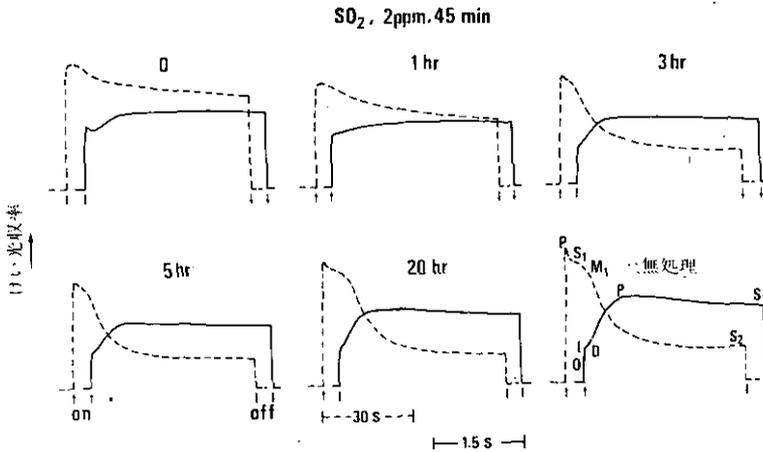


図 3.8 SO₂接触のクロロフィル *a* けい光誘導期現象に及ぼす影響とその回復

以上述べてきたように SO₂ のクロロフィル *a* けい光誘導期現象に対する影響を調べることにより光合成に対する作用を非破壊（例えば葉緑体の単離などの操作なし）で、同一試料を用いて連続的に、なおかつ葉緑体を単離する際の人為的影響（Heath, 1980）を受けることなしに検知できることが示された。次に NO₂、O₃ 等のクロロフィル *a* けい光誘導期現象に対する影響から、それらの光合成に対する作用の特徴について述べる。

(ii) NO₂の影響

NO₂ は水に溶けて NO₂⁻ と NO₃⁻ を生じる。両物質とも窒素代謝の基質として、特に光照射条件下では素早くアミノ酸に取り込まれるので（Yoneyama *et al.*, 1979）、NO₂ は SO₂ や O₃ と比べると植物に対して低毒性である。NO₃⁻ は植物体内に多量に蓄積してもほとんど毒性を示さないが、

NO_2^- は有毒でその蓄積が NO_2 による植物障害を考える上で重要である。 NO_2 が見かけの光合成を阻害することは知られており (Hill & Bennett, 1970), 最近, 光合成阻害と葉内 NO_2^- 蓄積量とが対応することが報告された (古川, 1982)。 NO_2^- の光合成阻害の作用機作については不明であるが, 葉緑体ストロマの pH を下げることにより (Purczeld *et al.*, 1978), あるいは電子伝達系からの電子を NADP と競合して受けとることにより (Heber & Purczeld, 1978) 炭酸固定反応を阻害することなどが考えられる。

図 3.9 は, 暗所で 4 ppm NO_2 に 1 時間接触したホウレンソウ葉のクロロフィル *a* けい光誘導期現象を示す。図 3.9 A に示すように ID 変化が消失し直ちに P まで立ち上がった。この結果は光化学系 II の還元側が阻害されたことを示す。このとき, 可視害は全く認められなかった。次に NO_2 接触葉に光を当てると, 誘導期現象が回復する。図 3.9 B の左は, NO_2 (4ppm, 1時間) 接触後照射を 30 分行ったもので, 図 3.9 B 右の接触後も暗所に置いたものに比べて回復が著しい。一方, 明所でのガス接触では 4 ppm, 2 時間の接触でもほとんど影響されなかった。以上の結果から, 光照射下では光化学系依存の亜硝酸還元酵素の働きで NO_2^- が光還元によって無毒化されているのに対し, 暗黒下では NO_2^- が蓄積し障害を引き起こすと考えられる。加藤ら (1974) は明所でも DCMU を葉に塗布して光化学系を阻害すれば, NO_2^- が蓄積し可視被害が増大することを数種の作物を用いて示した。

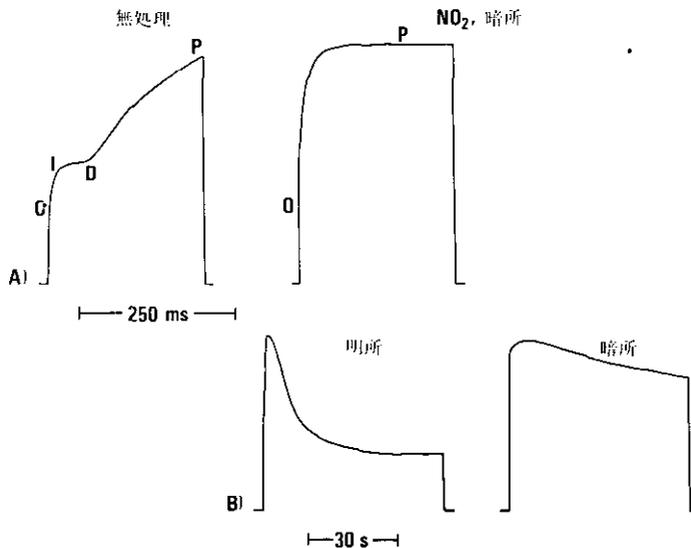


図 3.9 NO_2 接触のクロロフィル *a* けい光誘導期現象に及ぼす影響

(iii) O₃の影響

O₃は多くの生体物質に対して反応性を有するので、その植物影響も多岐にわたることが予想される。葉緑体の電子伝達反応に対するO₃の影響はHeath(1980)らを中心に研究されている。CoulsonとHeath(1974)は葉緑体懸濁液にO₃を曝気し光化学系I、IIともに阻害されると報告した。KoiwaiとKisaki(1976)は光化学系IIの電子供与体や阻害剤がO₃障害を軽減することから光化学系II活性が障害発現に関与していると考えた。Shreiberら(1978)はインゲン葉のクロロフィルaけい光誘導期現象に及ぼすO₃接触の影響から光化学系IIの酸化側が阻害されると結論した。一方、Heathら(1982)はクロレラ懸濁液にO₃を曝気して光化学系に及ぼすO₃の影響を調べ、O₃の障害はまず原形質膜に起こりその間接的影響が光化学系IIに現れたと推定した。

図3.10はハウレンソウ及びレタス葉のクロロフィルaけい光誘導期現象に及ぼすO₃接触の影響を示したものである。DP変化が阻害されSchreiberら(1978)の結果と一致した。このとき、光化学系IIの反応中心の光化学反応に相当するOI変化はほとんど影響されず反応中心は傷んでいないことがわかった。PS_IM₁S₂は際立った影響を受けなかった。またO₃に対して抵抗性のレタスに比べて、感受性の高いハウレンソウの方が短時間のガス接触で影響を受けた。このことはクロロフィルaけい光誘導期現象を用いて汚染ガスに対する感受性が評価できる可能性を示している。

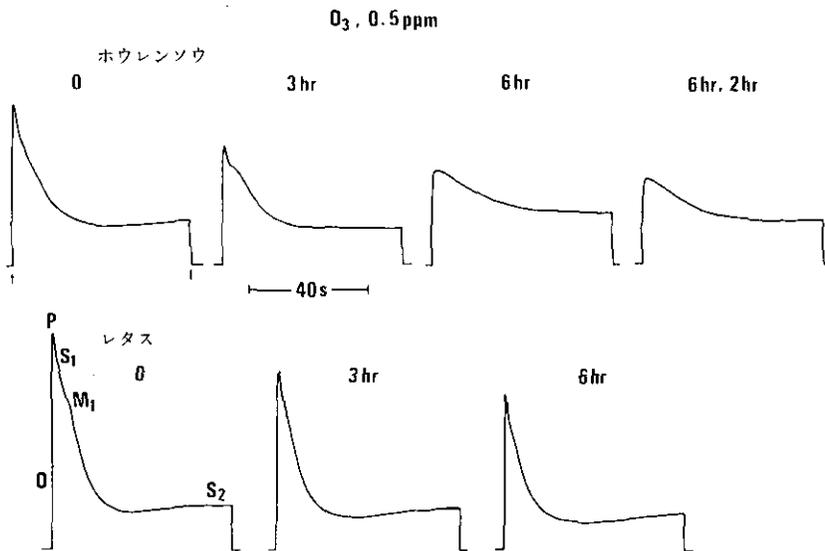


図3.10 O₃接触のハウレンソウ及びレタス葉のクロロフィルaけい光誘導期現象に及ぼす影響

(iv) O₃ と SO₂ の混合ガスの影響

Menser と Heggestad (1966) はタバコを O₃ と SO₂ の混合ガスに接触し、両ガスとも単独では可視害を生じない濃度の組み合わせで O₃ タイプの可視害が出現したと報告した。以来、O₃ と SO₂ の相乗作用の報告例があるが、植物の種類、与えるガスの濃度、接触時間の長短により結果は一定しない。したがって複合効果の機作の解明もほとんどなされていない。菅原ら (1981) は一つの試みとして、作用様式の明らかになった SO₂ の光合成電子伝達系への影響を指標として、ホウレンソウに対する SO₂ と O₃ の混合ガスの影響を調べた。しかし、電子伝達系に対しては明りょうな複合効果は認められなかった。

(v) SO₂ と NO₂ の混合ガスの影響

SO₂ と NO₂ の混合ガスの場合も相乗作用を認める報告とそうでないものがあるが相乗作用の例をいくつか挙げる。Tingey ら (1971) はインゲンほか数種の植物を用いて、可視害を指標として SO₂ と NO₂ の混合ガスの影響を調べ相乗効果を認めた。White ら (1974) はアルファルファを用いて、SO₂ に見かけの光合成をわずかに阻害する濃度の NO₂ を加えたところ光合成阻害が増幅されたと報告した。Horsman と Wellburn (1975) はエンドウの芽生えを用いて種々の酵素に対する SO₂ と NO₂ の混合ガスの影響を調べ、炭酸固定反応の Key enzyme である RuBP カルボキシラーゼの活性が、SO₂ に単独では阻害のない濃度の NO₂ を加えると SO₂ タイプの阻害が増幅されたと報告した。菅原ら (1981) は葉緑体電子伝達反応に対する影響を調べ、阻害効果のない濃度の NO₂ 添加により SO₂ によると思われる光化学系 II 阻害が増強されたと報告した。いずれの系でも単独では阻害効果のない濃度の NO₂ が SO₂ の作用を増幅したように思われる。RuBP カルボキシラーゼは亜硫酸によって阻害され (Ziegler, 1972)、光化学系 II も光条件下で亜硫酸によって阻害されるので、これらの結果は NO₂ によって亜硫酸の代謝が阻害され葉内に亜硫酸が蓄積したためと考えることができるが、さらに詳しい検討が必要であろう。

(vi) O₃ と NO₂ の混合ガスの影響

O₃ と NO₂ の混合ガスの影響に関する報告は前二者に比べると少ない。菅原ら (1981) は NO₂ と O₃ の混合ガスにホウレンソウを接触すると NO₂、O₃ ともに単独では阻害のない濃度で光化学系 I、II ともに阻害され、特に光化学系 II はその阻害が顕著であることを認めた。古川ら (1981) は単独では可視害を引き起こさない濃度の O₃ (0.2 ppm) と NO₂ (2 ppm) の混合ガスにヒマワリを接触し可視害が現れることを見ている。

図 3.11 は 2 ppm NO₂、0.2 ppm O₃ 及び NO₂ と O₃ の混合ガスのインゲン初生葉のクロロフィル *a* けい光誘導期現象に対する影響を調べたものである。ガス接触は 24 時間 (明期 14 時間、暗期 10 時間) 行った。NO₂ はほとんど影響がなかった (図 3.11, 右上)。O₃ は D → P 部分を減少させ、前にも述べたように光化学系 II の酸化側を阻害した (図 3.11, 左下)。O₃ と NO₂ を混合して与え

ると光化学系II酸化側の阻害が増幅された。阻害作用から判断すると、NO₂はO₃の阻害作用を増幅していると考えられ、NO₂添加によりO₃タイプの可視害が増強されることを観察した結果（古川ら，1981）と一致した。

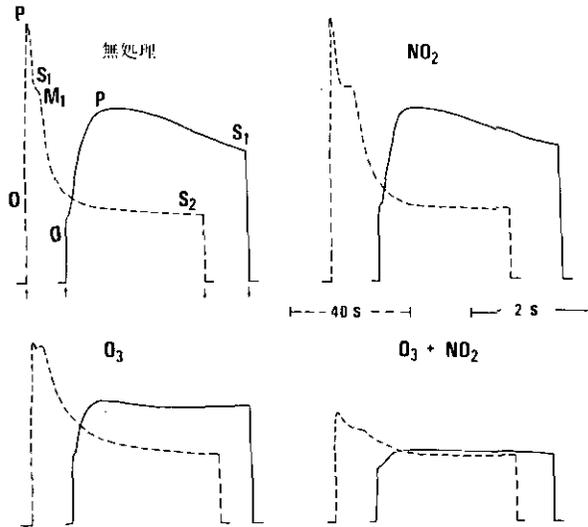


図 3.11 NO₂, O₃及びO₃+NO₂混合ガス接触のクロロフィルaのけい光誘導期現象に及ぼす影響

3. 2. 4 SO₂による光化学系II阻害の原因物質

SO₂による電子伝達反応阻害の原因物質を調べるために、植物個体をSO₂ガスにさらす代わりに、先に述べたようにハウレンソウ葉片に亜硫酸ナトリウム(Na₂SO₃)を与えて以下の実験を行った。図3.12は亜硫酸ナトリウムの影響をNa₂SO₃処理葉から単離した葉緑体についてけい光誘導期現象を調べたもので、光化学系IIの反応に対応するD→P変化が消失した(図3.12A)。しかし、亜硫酸ナトリウムと同時に電子伝達系の阻害剤DCMUをあらかじめ加えておくと阻害作用が出なかった(図3.12B)。この結果は亜硫酸ナトリウムによる光化学系IIの阻害には、電子伝達系が作動すること、あるいはDCMUで阻害されるような光化学系II付近の構造変化が必要であることを示している。以上の結果は、SO₂ガスの作用様式とよく似ており、SO₂の光化学系に及ぼす影響の機作を詳細に知るためにSO₂ガスの代わりに亜硫酸ナトリウムを用いてもよいことを示している。

表3.3は³⁵Sで標識した亜硫酸ナトリウムの葉緑体への取り込みを調べたもので、暗黒下に比べて明条件下では約4倍の取り込みが認められた。明条件下でもあらかじめDCMUを加えておくと³⁵Sの取り込みが大きく阻害された。この結果は光化学系II付近のタンパク質に亜硫酸が結合し阻害作用を生じる可能性を示唆しているが、さらに検討が必要であろう。

表 3.3 光照射による亜硫酸の葉緑体への取り込み

	³⁵ S 含有量 (チラコイド膜)
暗所	5,600
明所	22,000
明所 (+DCMU)	10,000

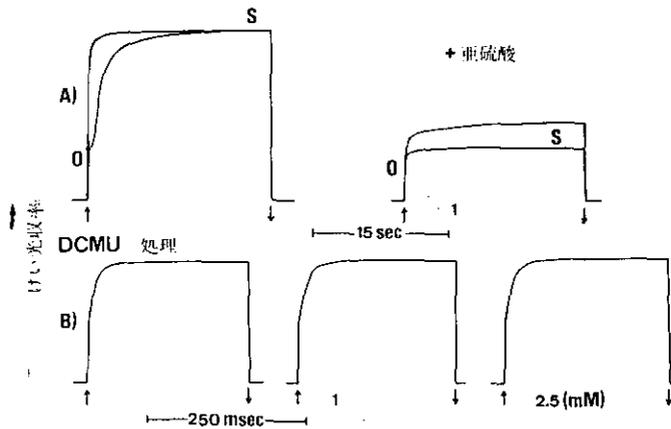


図 3.12 亜硫酸ナトリウム処理の葉緑体クロロフィル a 蛍光誘導期現象に及ぼす作用

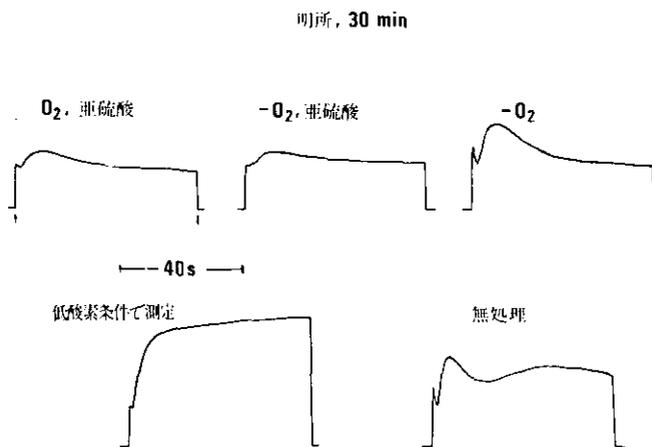


図 3.13 低酸素分圧下におけるクロロフィル a 蛍光誘導期現象に及ぼす亜硫酸ナトリウム処理の影響

図 3.13は亜硫酸ナトリウムによる光化学系Ⅱの阻害に対する酸素の影響を調べたものである。低酸素条件でも酸素のある場合と同じように光化学系Ⅱの阻害が見られた。可視障害の場合には活性酸素が関与していたが (Shimazaki *et al.*, 1980), 光化学系Ⅱの阻害に関しては活性酸素の直接の関与はないものと思われる。

3. 2. 5 むすび

大気汚染ガスの光合成電子伝達反応に及ぼす影響を調べると、SO₂、O₃いずれのガスも光化学系Ⅱの酸化側を阻害した。ただし、SO₂では可逆的で、O₃は不可逆な作用であった。一方、NO₂単独接触では明所で阻害効果を持たず、暗所でのみ光化学系Ⅱの還元側を阻害した。NO₂はほかのガスと混合して与えると明所でも効果を示し、SO₂あるいはO₃の影響を増強する傾向が認められた。このような混合でのNO₂の影響の仕組みについては今後の研究を待たねばならない。

大気汚染ガスの植物に及ぼす影響の評価法としては、従来、肉眼的観察による評価、葉の脱色あるいは枯れた部分の面積による評価 (Bressan *et al.*, 1978) などが通常行われていた。そのほか、クロロフィル含有量あるいはクロロフィル *a* と *b* の比 (Kundson *et al.*, 1977)、マロンジアルデヒド (MDA) の生成量 (Peiser & Yang), エタン及びエチレン発生量 (Tingey *et al.*, 1976; Bressan *et al.*, 1979; Peiser & Yang, 1979) 等の生理、生化学的方法、また画像解析法 (Omasa *et al.*, 1980 a, b, 1981 a, b; Ellenson & Amundson, 1982) なども可能性がある。クロロフィル *a* けい光誘導期現象は大気汚染ガスによる可視障害が現れる前に変化し、多くの情報を提供してくれる。私たちはこの方法が大気汚染ガスによる植物の被害の評価法として有効であるかどうかを検討していく予定である。

(島崎・菅原)

3. 3 大気汚染ガスの光合成炭酸固定系に及ぼす影響

3. 3. 1 SO₂による光合成炭酸固定の阻害について

大気汚染ガスにさらされた植物はその生命維持に不可欠な代謝である光合成炭酸固定能を速やかに失う。光合成低下は、一般に知られている大気汚染ガス接触時の植物体の色素 (クロロフィル、カロチノイド等) の破壊や枯死に先立つ生理的障害であり、光合成低下が引き金になり、他の害が発現する可能性が高い。大気汚染ガス接触時に気孔が閉鎖することは知られているが (Menser & Heggstad, 1966; Kondo & Sugahara, 1978; Amundson & Weinstein, 1981; 近藤ら, 1981; Olszyk & Tibbitts, 1981), 大気汚染ガスによる光合成炭酸固定阻害は気孔の閉鎖だけでは説明できず、その機作についてはいまだ明確な答えが出されていない。ここでは代表的な大気汚染ガスの一つであるSO₂の光合成炭酸固定阻害の機構について検討した結果を述べる。

SO₂は水に溶けて亜硫酸及び重亜硫酸イオン (SO₃²⁻, HSO₃⁻; まとめて亜硫酸イオンと呼ぶこと

にする)になる。亜硫酸イオンは光合成炭酸固定系において直接の炭酸ガス固定酵素であるリブローブ-1,5-ニリン酸カルボキシラーゼ(RuBPC)を *in vivo* で拮抗的に阻害すること(Ziegler, 1972)が知られており、さらに生葉における SO_2 による光合成阻害が CO_2 濃度を高めることにより解除されること(Majernik & Mansfield, 1972; Furukawa *et al.*, 1979)から、 SO_2 による光合成低下は亜硫酸イオンによる RuBPC の阻害によるものであるという考えが一般に支持されていた。しかし、この考えは主に *in vivo* の実験及びそれに基づく推定から成るもので、生葉での SO_2 による RuBPC の阻害及びそれと炭酸固定系との関係についてはさらに詳細な検討が必要であった。Shimazaki と Sugahara (1979, 1980) は光合成炭酸固定系を円滑に進めるために必要な ATP, NADPH₂ 供給の場である光合成光化学系が SO_2 により不可逆的に阻害されることを示したが、この阻害は SO_2 接触開始後一定時間が経過した後に起こるもので、接触開始直後から起こる光合成炭酸固定の低下を説明することはできない。

3. 3. 2 SO_2 による過酸化水素の生成・蓄積

SO_2 接触時に生葉内で生成蓄積することが明らかになりつつある活性酸素 (Peiser & Yang, 1979; Shimazaki *et al.*, 1980; Tanaka & Sugahara, 1980) に注目して光合成炭酸固定系への影響を調べた。葉緑体内に侵入した亜硫酸イオンは光照射時速やかに硫酸イオンに酸化される (Asada & Kiso, 1973)。この亜硫酸の光酸化の際、副次的に活性酸素が生成する。活性酸素とは酸素が還元もしくは励起されたものでスーパーオキシドラジカル ($\text{O}_2^{\cdot-}$)、過酸化水素 (H_2O_2)、水酸ラジカル ($\cdot\text{OH}$)、一重項酸素 ($^1\text{O}_2$) の総称であり、生体物質に対する毒性は亜硫酸イオン、硫酸イオンと比べてはるかに強いことが知られている。この事実は光合成炭酸固定への SO_2 の影響を考える場合、亜硫酸イオンよりもむしろ活性酸素の毒性を重視する必要があることを示唆している。これら活性酸素の中で H_2O_2 以外は短寿命で炭酸固定系の酵素とは接触しうる機会は少ないと思われる。 H_2O_2 は比較的長寿命で、また $10^{-3} \sim 10^{-4}$ という低濃度で光合成炭酸固定を阻害することが知られている (Kaiser, 1976)。そこで SO_2 接触時の生葉及び葉緑体における H_2O_2 の生成・蓄積、次いでこのときの光合成阻害への H_2O_2 の関与について検討した。

無処理のハウレンソウ葉から調製した葉緑体に亜硫酸イオンを加えて光照射したときに H_2O_2 が生成するかどうかを調べた結果を図 3.14 に示す。亜硫酸イオンの添加により H_2O_2 が生成することがわかる。図 3.15 は SO_2 接触による葉緑体の H_2O_2 生成能の増大を見たもので、 SO_2 に接触したハウレンソウ葉から調製した葉緑体を光照射すると、 H_2O_2 が生成することを示している。 SO_2 に接触を始めて20分以内に H_2O_2 生成速度が増加し、1~2時間で飽和した。このときの H_2O_2 生成速度は 260mM/h であり、光合成炭酸固定を阻害するに十分な H_2O_2 が蓄積することを示している。図 3.14, 15 は葉緑体の H_2O_2 生成能を見たものであるが、次に SO_2 に接触した葉に実際に H_2O_2 が蓄積しているかどうかを調べた。図 3.16 は SO_2 接触ハウレンソウ葉を経時的に採取し H_2O_2 生成を蛍光法で測定した結果で、 SO_2 接触直後から葉内に H_2O_2 が蓄積していることを示している。

これらの結果は SO_2 にさらされた植物葉の葉緑体が H_2O_2 を生成、蓄積していることを示唆しており、光合成阻害への H_2O_2 の関与の可能性を想起させる。

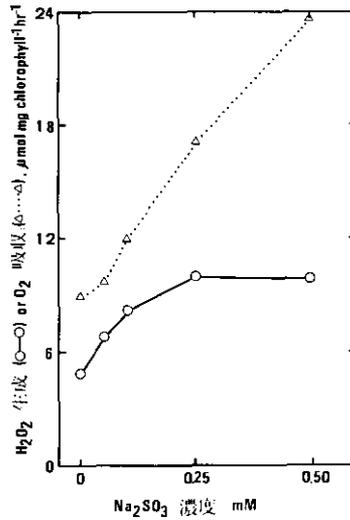


図 3.14 ホウレンソウ葉葉緑体における H_2O_2 生成と O_2 吸収への亜硫酸イオンの影響
 ホウレンソウ葉から単離した無傷葉緑体を低張液に懸濁し、示された濃度の Na_2SO_3 を入れ、光照射時の H_2O_2 生成及び O_2 吸収を測定した。

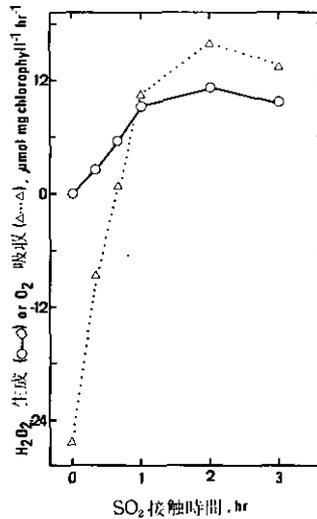


図 3.15 SO_2 に接触したホウレンソウ葉葉緑体における H_2O_2 生成と O_2 吸収
 示された時間 2ppm SO_2 にさらしたホウレンソウ葉から葉緑体を調製し、光照射時の H_2O_2 生成と O_2 吸収を測定した。

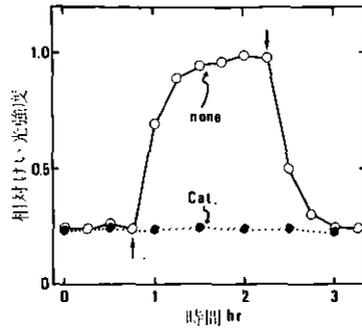


図 3.16 SO_2 に接触したホウレンソウ葉における H_2O_2 生成
 2ppmSO_2 に接触したホウレンソウから経時的に葉を採取し、 H_2O_2 を定量した。

3. 3. 3 SO_2 接触時の光合成炭酸固定系酵素の活性変化

次に炭酸固定系酵素に対する SO_2 の影響を調べた。 SO_2 に接触したホウレンソウ葉の炭酸固定系酵素の活性を経時的に測定すると、同時に測定した光合成炭酸固定の低下に対応して、リブローズ-5-リン酸キナーゼ (Ru5PK), NADP-グリセルアルデヒド-3-リン酸脱水素酵素 (NADP-

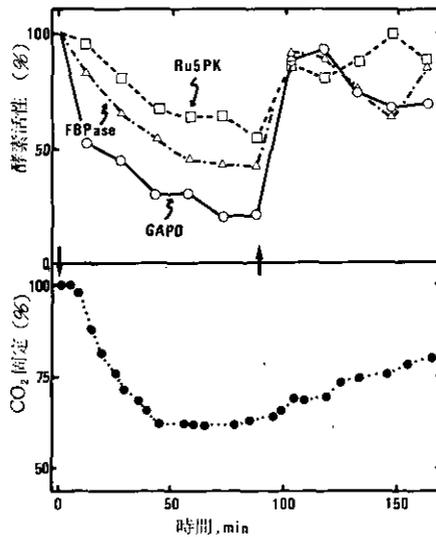


図 3.17 ホウレンソウの光合成炭酸固定と炭酸固定系SH酵素に対する SO_2 接触の影響

ホウレンソウを 2ppmSO_2 に接触したときの光合成活性を同化箱で測定し、他方で経時的に葉の切片を採取し、破碎後、酵素活性を測定した。Ru5PK, リブローズ-5-リン酸キナーゼ; FBPase, フラクトース-1, 6-二リン酸フォスファターゼ; NADP-GAPD, NADP-グリセルアルデヒド-3-リン酸脱水素酵素。

GAPD), フラクトース-1, 6-ニリン酸フォスファターゼ (FBPase) の3酵素が特に強く阻害された (図 3.17)。これら3酵素以外のRuBPC, 3-フォスフォグリセリックキナーゼ, トランスケトラーゼらはほとんど活性低下が認められなかった。SO₂接触により阻害を受けた3酵素に共通した性質として活性発現に分子内チオール基 (-SH) が還元されていることが必要であり, チオール基の酸化は直ちにこれらの酵素の失活をもたらすことが知られている。私たちはSO₂非接触ホウレンソウ葉から調製した葉緑体に外部からH₂O₂を加えて炭酸固定系の酵素活性を測定して, 上記3酵素が他の酵素に比べて特に阻害を受けやすいことも確認した。以上のことからSO₂接触時の光合成炭酸固定低下は副次的に生成したH₂O₂が炭酸固定系を構成するSH酵素を阻害することが原因であると結論した。

3. 3. 4 SO₂による光合成炭酸固定系基質含有率の変化

上記3種のSH酵素の中でどの酵素による反応がSO₂接触時の光合成阻害の律速段階になっているかが問題である。FBPaseは炭酸固定系酵素のうちで最も酵素活性が低く, この活性低下は直ちに炭酸固定速度の低下をもたらすと思われる。SO₂接触時, 生葉でFBPase活性が律速段階になっているならFBPaseの基質であるFBPが蓄積し, 産物であるフラクトース-6-リン酸 (F6P) が減少することが考えられる。図 3.18はこのことを確認したもので, SO₂接触開始30分からFBPが増加しF6Pが減少した。この結果からFBPaseがSO₂による光合成阻害部位の要点であることが明らかである。このとき, RuBPCの基質であるBuBPも定量したが, SO₂接触の間, ほとんど変化しなかった。SO₂接触時, RuBPC活性がほとんど変わらず安定であった事実と併せて, RuBPCの部位はSO₂接触による生葉の光合成炭酸固定の低下にはほとんど関与していないと結論した。

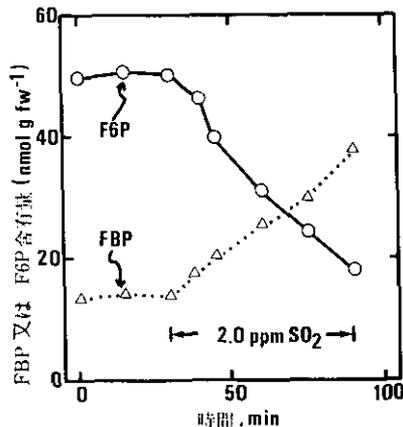


図 3.18 SO₂に接触したホウレンソウ葉におけるフラクトース-1, 6-ニリン酸及びフラクトース-6-リン酸含量の変動

2ppmSO₂に接触したホウレンソウから経時的に葉を採取し, 抽出液のフラクトース-1, 6-ニリン酸とフラクトース-6-リン酸含量を測定した。

以上のことから SO_2 接触により直ちに起こる光合成阻害は亜硫酸イオンが光酸化されるときに多量に生じた H_2O_2 が炭酸固定系のチオール酵素（特にFBPase）を失活させることによると考えられる。他の大気汚染ガス（ NO_2 、 O_3 ら）に接触したときにも光合成の低下が知られているが、この原因としても H_2O_2 が有力だと思われるが、いまのところ実験的証明はない。

ここで記した内容の詳細については Tanaka ら（1982a,b,c）の報告を参照されたい。

（田中）

3. 4 おわりに

大気汚染ガスによる光合成低下は可視障害が現れる以前に起こる最も典型的な生理機能障害である。 SO_2 による光合成阻害の機構を詳細に検討した結果、電子伝達反応に依存した亜硫酸酸化の際に生じる H_2O_2 による炭酸固定系酵素の阻害、原因物質は不明であるが電子伝達系の光化学系Ⅱ酸化側の可逆的阻害及び亜硫酸イオンによると思われる光化学系Ⅱ反応中心の阻害が関係していることがわかった。加えて、後に記すような細胞の炭酸吸収能の阻害も関与しているように思われる。 SO_2 による光合成阻害は SO_2 接触を停止することによって、接触時間に応じて部分的に回復することが経験的によく知られている。 SO_2 によるFBPase等の活性阻害はガス接触停止とともに直ちに回復した。また、ゆっくりではあるが、光化学系Ⅱの酸化側の阻害の回復も認められた。これらの事実は SO_2 による光合成阻害のうち回復する部分は大部分炭酸固定系の阻害によるもので、回復しないものかなりの部分が電子伝達反応の光化学系Ⅱ反応中心の阻害によることを示唆している。電子伝達反応の阻害の機構として光化学系Ⅱの反応中心の構成タンパク質に亜硫酸が反応して失活させる可能性について述べたが、可視障害発現に深くかかわっている $\text{O}_2^{\cdot -}$ はじめその他の活性酸素が SO_2 接触初期から生成していることは明らかであり、これらがチラコイド膜を構成する脂質の過酸化、タンパク質の変性を引き起こして光化学系を失活させる可能性もある。しかし、活性酸素の消去剤が効果を示さなかったため、この可能性は少ないものと思われる。

光合成は植物にとって最も重要な生理機能であるが、大気汚染ガスによる光合成阻害の発現にもエネルギー生産系である電子伝達反応が関与していた。例えば、電子伝達系の阻害剤であるDCMUを与えると、亜硫酸イオンあるいは SO_2 による光化学系阻害や活性酸素生成は抑制された。また、 SO_2 による炭酸固定阻害はガス接触開始後直ちに起こり、その結果、電子伝達系を流れる電子が炭酸固定に使われる NADPH_2 の生成に利用されにくくなり、 O_2 の還元を利用して活性酸素の生成を促進することになる。したがって、炭酸固定系酵素の阻害は後に起こる可視障害を助長しているものと推定される。

O_3 や NO_2 によっても光合成が阻害される。いずれも少なくとも光化学系Ⅱ付近を阻害するが、クロロフィル *a* けい光誘導期現象に対する作用に見られるようにガスの種類によって阻害部位は異なっている。このような異なった機構の解析や原因物質の解明などは今後に残された課題である。

引用文献

- Amundson, R.G. and L.H. Weinstein (1981) : Joint action of sulfur dioxide and nitrogen dioxide on foliar injury and stomatal behavior in soybean. *J. Environ. Qual.*, **10**, 204-206.
- Asada, K. and K. Kiso (1973) : Initiation of aerobic oxidation of sulfite by illuminated chloroplasts. *Eur. J. Biochem.*, **33**, 253-257.
- Bressan, R.A., L. LeCureux, L.G. Wilson and P. Filner (1979) : Emission of ethylene and ethane by leaf tissue exposed to injurious concentrations of sulfur dioxide or bisulfite ion. *Plant Physiol.*, **63**, 924-930.
- Bressan, R.A., L.G. Wilson and P. Filner (1978) : Mechanisms of resistance to sulfur dioxide in the cucurbitaceae. *Plant Physiol.*, **61**, 761-767.
- Briantais, J.M., C. Vernotte, M. Picaut and G.H. Krause (1979) : A quantitative study of the slow decline of chlorophyll *a* fluorescence in isolated chloroplasts. *Biochim. Biophys. Acta*, **548**, 128-138.
- Coulson, C. and R.L. Heath (1974) : Inhibition of the photosynthetic capacity of isolated chloroplasts by ozone. *Plant Physiol.*, **53**, 32-38.
- Duysens, L.N.M. and E. Sweers (1963) : Mechanism of two photochemical reactions in algae as studied by fluorescence. In *Studies on Microalgae and photosynthetic Bacteria*. Edited by Japan Soc. Plant Physiol. P. 353-372. University of Tokyo Press, Tokyo.
- Ellenson, J.L. and R.G. Amundson (1982) : Delayed light imaging for the early detection of plant stress. *Science*, **215**, 1104-1106.
- 古川昭雄 (1982) : 種々の大気汚染質による高等植物の光合成阻害. 国立公害研究所研究発表会, 予稿集 (SS/OT-5-82), 169-176.
- 古川昭雄・猪野瀬桂子・横山政昭・田崎忠良・戸塚 績・牛島忠広 (1981) : 混合大気汚染ガスの高等植物への影響. 国立公害研究所研究報告, 第28号, 87-98.
- Furukawa, A., A. Koike, K. Hozumi and T. Totsuka (1979) : The effect of SO₂ on photosynthesis in poplar leaves at various CO₂ concentrations. *J. Jap. For. Soc.*, **61**, 351-356.
- Heath, R.L. (1980) : Initial events in injury to plants by air pollutants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **31**, 395-431.
- Heath, R.L., P.E. Frederick and P.E. Chimiklis (1982) : Ozone inhibition of photosynthesis in *Chlorella sorokiniana*. *Plant Physiol.*, **69**, 229-233.
- Heber, U. and P. Purczeld (1978) : The mechanism of the control of carbon fixation by the pH in the chloroplast stroma. Studies with nitrite-mediated proton transfer across the envelope. *Biochim. Biophys. Acta*, **501**, 488-498.
- Hill, A.C. and J.H. Bennet (1970) : Inhibition of apparent photosynthesis by nitrogen oxides. *Atmos. Environ.*, **4**, 341-348.
- Hill, A.C. and N. Littlefield (1969) : Ozone. Effect on apparent photosynthesis, rate of transpiration and stomatal closure in plants. *Environ. Science & Technol.*, **3**, 52-56.
- Horsman, D.C. and A.R. Wellburn (1975) : Synergistic effect of SO₂ and NO₂ Polluted air upon enzyme activity in pea seedlings. *Environ. Pollut.*, **8**, 123-133.
- Kaiser, W.M. (1976) : The effect of hydrogen peroxide on CO₂ Fixation of isolated intact chloroplast. *Biochim. Biophys. Acta*, **440**, 476-482.
- 加藤俊博・橋昌 司・位田藤久太郎 (1974) : 被覆下における有毒ガスによる作物の障害に関する研究Ⅱ亜硫酸ガスによる作物の障害の機作について. *生物環境調節*, **12**, 103-107.
- Kautsky, H. and W. Appel (1960) : Chlorophyllfluorescenz und Kolensaureassimilation. X III. Die Fluorescenzkurve und die Photochemie der Pflanze. *Biochem. Z.*, **332**, 277-292.
- Koiwai, A. and T. Kisaki (1976) : Effect of ozone on photosystem II of tobacco chloroplasts in the

- presence of piperonyl-butoxide. *Plant & Cell Physiol.*, 17, 1199-1207.
- 近藤矩朗・丸田一成・及川武久・菅原 淳 (1981) : オゾンおよび二酸化窒素暴露による植物の蒸散変化とアブサイシン酸に対する気孔の感受性増大. 国立公害研究所研究報告, 第28号, 23-30.
- Kondo, N. and K. Sugahara (1978) : Changes in transpiration rate of SO_2 -resistant and -sensitive plants with SO_2 fumigation and the participation of abscisic acid. *Plant & Cell Physiol.*, 19, 365-373.
- Kundson, L.L., T.W. Tibbitts and G.E. Edwards (1977) : Measurement of ozone injury by determination of leaf chlorophyll concentration. *Plant Physiol.*, 60, 606-608.
- Majernik, O. and T.A. Mansfield (1972) : Stomatal responses to raised atmospheric CO_2 concentrations during exposure of plants to SO_2 pollution. *Environ. Pollut.*, 3, 1-7.
- Menser, H.A. and H.E. Heggstad (1966) : Ozone and sulfur dioxide synergism : Injury to tobacco plants. *Science*, 153, 424-425.
- Olszyk, D.M. and T.W. Tibbitts (1981) : Stomatal response and leaf injury of *Pisum sativum* L. with SO_2 and O_3 exposures. I Influence of pollutant level and leaf maturity. *Plant Physiol.*, 67, 539-544.
- Omasa, K., F. Abo, Y. Hashimoto and I. Aiga (1980) : Measurement of the thermal pattern of plant leaves under fumigation with air pollutant. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.* 11, 239-247.
- Omasa, K., F. Abo, Y. Hashimoto and I. Aiga (1980) : Evaluation of air pollution injury to plants by image processing. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.* 11, 249-254.
- Omasa, K., Y. Hashimoto and I. Aiga (1981) : A quantitative analysis of the relationships between SO_2 or NO_2 sorption and their acute effects on plant leaves using image instrumentation. *Environ. Control in Biol.*, 19, 56-67.
- Omasa, K., Y. Hashimoto and I. Aiga (1981) : A quantitative analysis of the relationships between O_3 sorption and its acute effects on plant leaves using image instrumentation. *Environ. Control in Biol.*, 19, 85-92.
- Peiser, G.D. and S.F. Yang (1979) : Ethylene and ethane production from sulfur dioxide-injured plants. *Plant Physiol.*, 63, 142-145.
- Purczeld, P., C.J. Chon, A.R. Portis Jr., H.W. Heldt and U. Heber (1978) : The mechanisms of the control of carbon fixation by the pH in the chloroplast stroma. *Biochim. Biophys. Acta*, 501, 488-498.
- Satoh, K., A. Yamagishi and S. Katoh (1977) : Fluorescence induction in chloroplasts isolated from the green algae, *Bryopsis mazima*. II. Induction of cytochrome f photooxidation and DPS transient in fluorescence induction. In *Photosynthetic Organelles, Special Issue of Plant & Cell Physiology*. Edited by S. Miyachi et al. P.75-86. Jap. Soc. Plant Physiol. and Center of Academ. Publ. Japan.
- Schreiber, U., W. Vidaver, V.C. Runeckles and P. Rasen (1978) : Chlorophyll fluorescence assay for ozone injury in intact plants. *Plant Physiol.*, 61, 80-84.
- 島崎研一郎・伊藤久仁子・菅原 淳 (1979) : ホウレンソウ葉の酸素交換反応とクロロフィルけい光の誘導期現象に及ぼす二酸化硫黄暴露の影響. 国立公害研究所研究報告, 第10号, 101-110.
- Shimazaki, K., T. Sakaki, N. Kondo and K. Sugahara (1980) : Active oxygen participation in chlorophyll destruction and lipid peroxidation in SO_2 -fumigated leaves of spinach. *Plant & Cell Physiol.*, 21, 1193-1204.
- 島崎研一郎・菅原 淳 (1978) : 二酸化イオウの植物影響の作用機序に関する研究 (1) 光合成電子伝達反応阻害とクロロフィル分解との関連について. 国立公害研究所特別研究成果報告, 第2号, 35-46.
- Shimazaki, K. and K. Sugahara (1979) : Specific inhibition of photosystem II activity in chloroplasts by fumigation of spinach leaves with SO_2 . *Plant & Cell Physiol.*, 20, 947-955.

- Shimazaki, K. and K. Sugahara (1980) : Inhibition site of the electron transport system in lettuce chloroplasts by fumigation of leaves with SO₂. *Plant & Cell Physiol.*, 21, 125-135.
- Sij, J.W. and C.A. Swanson (1974) : Short-term kinetic studies on the inhibition of photosynthesis by sulfur dioxide. *J. Environ. Qual.*, 3, 103-107.
- Srivastava, H.S., P.A. Jolliffe and V.C. Runeckles (1975) : Inhibition of gas exchange in bean leaves by NO₂. *Can. J. Bot.*, 53, 466-474.
- 菅原 淳・小倉 清・滝本道明・近藤矩朗 (1981) : 混合大気汚染物質の光合成電子伝達系及ぼす影響, 国立公害研究所研究報告, 第28号, 11-22.
- 菅原 淳・内田節子・滝本道明 (1979) : 亜硫酸イオンの水溶性クロロフィルタンパク質に及ぼす影響. 国立公害研究所研究報告, 第10号, 35-47.
- Tanaka, K., N. Kondo and K. Sugahara (1982a) : Accumulation of hydrogen peroxide in chloroplasts of SO₂-fumigated spinach leaves. *Plant & Cell Physiol.*, 23, 999-1007.
- Tanaka, K., H. Mitsuhashi, N. Kondo and K. Sugahara (1982b) : Further evidence for inactivation of fructose-1,6-bisphosphatase at the beginning of SO₂ fumigation. Increase in fructose-1,6-bisphosphate and decrease in fructose-6-phosphate in SO₂-fumigated spinach leaves. *Plant & Cell Physiol.*, 23, 1467-1470.
- Tanaka, K., T. Otsubo and N. Kondo (1982c) : Participation of hydrogen peroxide in the inactivation of Calvin cycle SH enzymes in SO₂-fumigated spinach leaves. *Plant & Cell Physiol.*, 23, 1009-1018.
- Tanaka, K. and K. Sugahara (1980) : Role of superoxide dismutase in defense against SO₂ toxicity and an increase in superoxide dismutase activity with SO₂ fumigation. *Plant & Cell Physiol.*, 21, 601-611.
- Thomas, M.D. and G.R. Hill (1937) : Relation of sulphur dioxide in the atmosphere to photosynthesis and respiration of *alfalfa*. *Plant Physiol.*, 12, 309-383.
- Tingey, D.T., R.A. Reinert, J.A. Dunning and W.W. Heck (1971) : Vegetation injury from the interaction of nitrogen dioxide and sulfur dioxide. *Phytopathol.*, 61, 1506-1511.
- Tingey, D.T., D. Standley and R.W. Field (1976) : Stress ethylene evolution : a measure of ozone effects on plants. *Atmos. Environ.*, 10, 969-974.
- Todd, G.W. (1958) : Effect of ozone and ozonated 1-hexene on respiration and photosynthesis of leaves. *Plant Physiol.*, 33, 416-420.
- Todd, G.W. and B. Propst (1963) : Changes in transpiration and photosynthetic rates of various leaves during treatment with ozonated hexene and ozone gas. *Physiol. Plant.*, 16, 57-65.
- White, K.L., A.C. Hill and J.H. Bennett (1974) : Synergistic inhibition of apparent photosynthesis rate of *alfalfa* by combinations of sulfur dioxide and nitrogen dioxide. *Environ. Sci. Technol.*, 8, 574-576.
- Yoneyama, T., H. Sasakawa, S. Ishizuka and T. Totsuka (1979) : Absorption of atmospheric NO₂ by plants and soils. II. Nitrite accumulation, nitrite reductase activity and diurnal change of NO₂ absorption in leaves. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 25, 267-275.
- Ziegler, I. (1972) : The effect of SO₃²⁻ on the activity of ribulose-1,5-diphosphate carboxylase in isolated spinach chloroplast. *Planta*, 103, 155-163.

4. 大気汚染ガスの膜に及ぼす影響

榎 剛

4. 1 はじめに

生体膜は主に脂質とタンパク質から成っており、細胞及び細胞内器官の構造を維持するとともにそれらの生理機能の多くをつかさどっている。また生体膜は様々な物質に対して選択的透過性を有し、それによって細胞内を至適環境に保っている。既に本報告書の中に述べられているように、大気汚染ガスは緑葉の代謝活性や生理機能に多様な影響を及ぼしているが、これらのものの少なくとも一部は葉細胞の膜系の変化によるものと考えられる。しかし、 O_3 、 SO_2 などの大気汚染ガスの生体膜に対する影響の詳細な研究は少なく、作用機構はいまだに不明な点が多い。

数種の大気汚染ガスのうち、 O_3 は古くから生体膜機能に損傷を与えることが示唆されている (Rich, 1964; Dugger & Ting, 1970; Heath, 1975, 1980)。また電子顕微鏡による観察から、 O_3 接触葉では細胞膜、葉緑体の包膜、チラコイド膜やミトコンドリア外膜などに変化が現れることが指摘されている (Thomson *et al.*, 1966; Swanson *et al.*, 1973; Athanassiou, 1980; 三宅ら, 1981)。Beckerson と Hofstra (1980) は O_3 と SO_2 を数種の植物に接触させ、 O_3 の場合のみ葉片から細胞内容質が漏れ出てくることを見いだした。Chimiklis と Heath (1975)、Heath と Frederick (1979) は緑藻のクロレラに O_3 を与えると、 K^+ ($^{86}Rb^+$) の細胞膜を介した移動が促進されること、及び呼吸活性が低下することを示し、細胞内のエネルギー生成能の低下がイオン移動促進の原因であると考へた。一方、Dugger と Palmer (1969)、Perchorowicz と Ting (1974) は O_3 を接触させた葉片細胞においてグルコースや非代謝産物のマニトール、2-デオキシグルコースの取り込みが増加することを示し、さらにこれらの物質の取り込みの増加は糖代謝の変動によるものではなく細胞膜自体の変化によっていることを明らかにした。このように膜透過性の変化の一部は O_3 による代謝変動に依存しているが、細胞膜自身も何らかの影響を受けていると考えられる。 O_3 の膜系に対する影響の仕組みについては、膜脂質の破壊及び膜タンパク質のSH基の酸化が古くから指摘されている (Menzel, 1976)。私たちは O_3 の膜脂質への影響について検討を行いいくつかの知見を得たので、私たちが現在行っている研究の内容と将来の課題について述べる。

一方 SO_2 が生体膜に及ぼす作用については、 O_3 の場合に比べ報告例は少ない。 SO_2 接触によって細胞内イオンや炭酸固定産物が細胞外に多量に漏れ出てくるという報告がある (Puckett *et al.*, 1974, 1977; Tomassini *et al.*, 1977) が、このような作用は O_3 に比べ損傷が著しい場合のように思われる (Beckerson & Hofstra, 1980)。私たちは SO_2 接触によって生ずる活性酸素が脂質破壊

を引き起こすことを明らかにした (Shimazaki *et al.*, 1980) が、細胞内容質の多量の流出はこのような膜脂質層の大量破壊による非特異的な透過性の増大によっているものと思われる。SO₂ は水に溶けて HSO₃⁻、SO₃²⁻ を生ずるが、これらのイオンは RuBP カルボキシラーゼや PEP カルボキシラーゼなどの炭酸固定酵素を炭酸ときこう的に阻害することが明らかにされている (Ziegler, 1972, 1973)。また亜硫酸は葉緑体包膜に存在するリン酸輸送系によって葉緑体内に取り込まれることが示されている (Hampp & Ziegler, 1977)。これらの結果は亜硫酸の炭酸及びリン酸との化学構造の類似性によるものであり、SO₂ が膜に及ぼす作用の中では、膜脂質の破壊よりもむしろ膜の特異的な輸送系、例えば炭酸やリン酸の輸送系、に対する影響が初期障害として重要であることを示唆している。ここでは私たちが葉肉細胞プロトプラストに対する亜硫酸の影響を調べた研究の中で、特に亜硫酸が細胞膜の炭酸輸送を阻害する点を中心に概説する。

4. 2 O₃ による脂質変動

膜脂質層に与える O₃ の作用として、脂質分子に含まれる不飽和脂肪酸の破壊が指摘されている (Menzel, 1976)。O₃ を単離葉緑体 (Koiwai *et al.*, 1977) や緑藻のクロレラ (Frederick & Heath, 1975) の懸濁液に曝気して与えると、膜脂質の不飽和脂肪酸が減少するとともに分解産物のマロンジアルデヒド (MDA) が増加することが報告されている。また Pauls と Thompson (1980, 1981, 1982) は植物葉ミクロソームの脂質から生成したリポソームに O₃ を曝気し、MDA の生成や不飽和脂肪酸、リン脂質含量の低下を示すとともに、X 線の広角散乱測定の結果から膜の物理的性質が変化することを明らかにした。このように *in vitro* の実験により O₃ が不飽和脂肪酸の破壊を引き起こすことは多数報告されている。一方植物個体に O₃ を接触させた実験において、可視障害の発現が不飽和脂肪酸や脂質の破壊と必ずしも対応しないことが報告されている (Swanson *et al.*, 1973; Koiwai *et al.*, 1977; Fong & Heath, 1981)。Swanson ら (1973) は O₃ に接触したタバコ葉の脂質及び脂肪酸組成の変化と電子顕微鏡観察の結果から、細胞内構造が崩壊し始める時期においても脂質含量や脂肪酸組成比の変化は検知できないことを示し、膜透過性などへの障害を引き起こすためには必ずしも大部分の脂肪酸や脂質が破壊される必要はないと考えた。

O₃ による光合成色素破壊の項 (2. 3) で述べたように、私たちは 0.5 ppm の O₃ にホウレンソウを継続して接触させたところ、MDA は 8 時間目までに約 2 倍に増加し、以後色素の破壊に平行して激しく増加することを示した (図 2.4)。この MDA の初期の増加量は小さく、表 4.1 に示したように葉内の全脂肪酸含量の減少としては検知できなかった。一方 8 時間目以降は MDA の増加に対応して脂肪酸含量が減少し (表 4.1)、特に α -リノレン酸、ヘキサデカトリエン酸などの多価不飽和脂肪酸が大きく減少した (未発表データ)。またこの時期の不飽和脂肪酸の大量破壊は O₃ 自身ではなく主に活性酸素によって引き起こされることも既に述べた (2. 3項参照)。0.5 ppm の O₃ に接触したホウレンソウは 1-2 時間目に葉面に水浸症状が現れ、8 時間目までにはしおれてしまう (Sakaki *et al.*, 1983)。したがって上に述べた 8 時間目以降の不飽和脂肪酸の大きな減少は、

O₃の初期障害ではなくむしろ2次的な現象であると言える。TomlinsonとRich(1970)はO₃接触によって色素破壊など可視障害の発現した葉面のみMDAが存在することを報告したが、この知見は私たちの考えを支持している。

不飽和脂肪酸の破壊が始まる以前に、O₃はどのような機作で膜脂質層に影響を与えるのだろうか。Muddら(Mudd *et al.*, 1971; Peters & Mudd, 1982)は脂肪酸からリン脂質や糖脂質に合成される過程がO₃によって阻害されることを示したが、このことはO₃によって膜脂質組成が変動する可能性を示している。細胞膜の脂質は主にリン脂質から成っているが、表4.1に示したようにO₃接触によってある種のリン脂質含量の減少が認められた。一方FongとHeath(1981)はpinto bean葉のリン脂質組成がO₃接触により変動しないことを報告しており、この相違点は今後さらに検討する必要がある。また表4.1には葉緑体膜に極在する糖脂質のモノガラクトシルジグリセリド(MGDG)、ジガラクトシルジグリセリド(DGDG)がO₃接触8時間目までに大きく減少することが示されている。O₃接触後最初に観察される形態変化が葉緑体チラコイド膜であることが電子顕微鏡によって明らかにされており(三宅ら, 1981)、O₃が葉緑体の膜系にどのような機構で作用しているかも今後の興味ある問題であろう。その他、O₃接触によって膜脂質の一成分であるステロールが減少することが報告されており(Tomlinson & Rich, 1973; Trevathan *et al.*, 1979; Pauls & Thompson, 1981)、O₃による膜障害との関連が示唆されている。

表4.1 0.5ppmオゾン接触によるハウレンソウ葉のクロロフィル、マロンジアルデヒド含量及び脂質組成の変化

含有量	O ₃ 接触(h)		
	0	8	15
クロロフィル ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$)	46.6	46.3	35.5
マロンジアルデヒド (nmol/cm^2)	0.45	0.60	2.36
脂肪酸 (nmol/cm^2)	475.5	481.3	357.8
脂質 (nmol/cm^2)			
MGDG	78.4	25.8	20.5
DGDG	37.7	25.8	19.2
SQDG	16.4	16.3	10.0
PG	21.7	19.0	12.2
PC	29.0	15.9	13.7
PE	15.2	10.9	9.4
PI + PS	8.0	7.4	7.2

MGDG, モノガラクトシルジグリセリド; DGDG, ジガラクトシルジグリセリド; SQDG, 6-スルホキノボシルジグリセリド; PG, ホスファチジルグリセロール; PC, ホスファチジルコリン; PE, ホスファチジルエタノールアミン; PI, ホスファチジルイノシトール; PS, ホスファチジルセリン。

このように O_3 はいくつかの作用機作で膜系の脂質層に影響を及ぼしているが、 O_3 の初期障害を明らかにするためには O_3 接触初期に見られる微量の MDA 生成や膜脂質組成の変動が O_3 による膜透過性への影響を含めた様々な生理機能の変化とどのような関連があるのかを検討しなければならない。さらに進んで O_3 に対する植物の抵抗性と脂質変化との関係についても今後の興味ある問題であろう。

4. 3 葉肉細胞プロトプラストにおける亜硫酸の吸収と炭酸輸送阻害

4. 3. 1 亜硫酸による光合成阻害

SO_2 による光合成阻害のメカニズムについては本報告書の前稿に示されているが、私たちは細胞レベルでの毒性発現の詳細なメカニズムを明らかにするために緑葉の葉肉組織から単離したプロトプラストを用いて実験を行った (榊・近藤, 1981; Sakaki & Kondo, 1984a,b)。まずソラマメ葉の葉肉細胞プロトプラスト単離の条件を検討し、高い生理活性を保持したプロトプラストの単離に成功した。このプロトプラストを用いて光合成活性に及ぼす Na_2SO_3 の影響を調べ、次の事項が明らかになった。

1) プロトプラスト光合成活性に対する外液の至適 pH は 8 付近であり、このとき外液に加えた Na_2SO_3 は活性にほとんど影響を与えなかった。

2) プロトプラストを pH 6 以下の酸性域で Na_2SO_3 と短時間培養すると、光合成活性が著しく阻害された (図 4.1)。

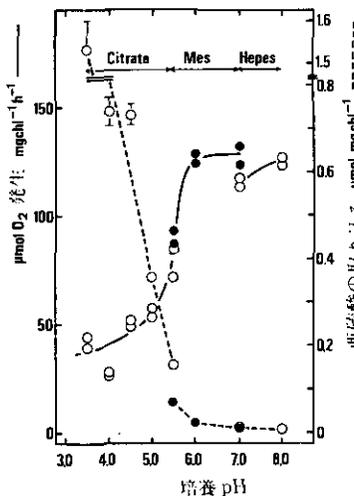


図 4.1 亜硫酸によるソラマメ葉肉細胞プロトプラストの光合成阻害と亜硫酸の取り込み量に及ぼす pH の効果

プロトプラストは $10mMNa_2SO_3$ を含む各 pH の培養液中に 3 分間懸濁した。亜硫酸の取り込み量は三つの測定値の平均値と標準偏差を示した。5.0 以上の pH では標準偏差は丸印の中に含まれた。

3) Na_2SO_3 によって光合成活性が阻害されたプロトプラストは形態的な異常は認められず、また生体染色試薬である Evans blue に対しても不透過性を保持していた。

以上の結果から、亜硫酸は細胞膜に大きな損傷を与える以前に細胞内の生理機能に影響を与えていることが分かる。では亜硫酸による光合成阻害を引き起こす pH の役割は何であろうか。

4. 3. 2 プロトプラストの亜硫酸吸収

低 pH 条件下で亜硫酸の毒性が高まることは既にいくつかの報告がある。その原因として、Ing-lis と Hill (1974) は低 pH で H_2SO_3 分子種が増加し、これが HSO_3^- 、 SO_3^{2-} よりも毒性が高いと考えた。また Puckett ら (1973) は酸性域で亜硫酸の酸化力が高まり、クロロフィルを酸化分解するためであると報告した。私たちは亜硫酸の細胞内への取り込みが律速になっているという考えに立ち、 $\text{Na}_2^{35}\text{SO}_3$ を用いてトレーサー実験を行った。その結果亜硫酸によって光合成阻害が発現する pH で ^{35}S の取り込みが大きく (図 4.1)、細胞内への亜硫酸の取り込みが光合成阻害発現に重要な役割を担っていることが示唆された (Sakaki & Kondo, 1984a)。

低 pH 条件下で亜硫酸の取り込みが大きい理由として、非解離型の亜硫酸が多く、拡散による細胞膜透過が容易になることが考えられる (Spedding *et al.*, 1980; Sakaki & Kondo, 1984a)。非解離型の亜硫酸は膜脂質層に溶けやすいこと (Mudd, 1975)、及び低 pH での亜硫酸の取り込みが代謝活性が抑制されている氷冷条件でも進行すること (Sakaki & Kondo, 1984a) がこの説を裏付けている。その他亜硫酸が細胞膜上のリン酸の輸送系によって取り込まれる可能性もある。既に述べたように亜硫酸は葉緑体包膜に存在するリン酸トランスロケーター (リン酸及び一部のリン酸化合物の輸送担体) によってストロマに輸送される (Hampp & Ziegler, 1977) が、細胞膜上にもリン酸の輸送系が存在することが確かめられている (Mettler & Leonard, 1979a, 1979b)。今後プロトプラストを用いて細胞膜のリン酸輸送系の性質、特に温度依存性や pH 依存性などを詳細に検討するとともに、亜硫酸の取り込み及び光合成の阻害に対するリン酸添加の影響について研究を進める必要がある。

4. 3. 3 亜硫酸による炭酸輸送阻害

単離プロトプラストは、基本的には基質として無機炭素 (Cinorg) を与えるだけで光合成を行うことができる。近年ある環境条件下に生育した藻類は、細胞内への Cinorg 輸送速度が光合成速度の律速になっていることが示され (Badger *et al.*, 1980; Kaplan, 1980)、またいくつかの光合成阻害剤が細胞内 Cinorg プールを減少させることが報告された (Badger *et al.*, 1980; Kaplan, 1981; Badger & Andrews, 1982)。私たちは亜硫酸が Cinorg の細胞内輸送に影響を与えている可能性を明らかにするため、シリコンオイル遠心法を用いて ^{14}C ラベル Cinorg の細胞内への取り込みと固定速度を調べた (Sakaki & Kondo, 1984b)。図 4.2 はあらかじめ細胞内 Cinorg プールを消費させた後の Cinorg の取り込みと固定の初速度 (反応時間は6秒間) を示したものである。この結果

から、亜硫酸によって細胞内への Cinorg 取り込み速度及び取り込まれた Cinorg の固定速度のどちらかが低下することが示された。図 4.3 は図 4.2 のデータから細胞内への取り込み速度と固定速度との関係を示したものである。1 mM の亜硫酸で処理したプロトプラストと無処理のものでは Cinorg 取り込み速度が約 $70 \mu\text{mol Cinorg taken-up} \cdot \text{mgchl}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ まではいずれも直線関係を示し、2本の直線は完全に重なった。この結果は、この取り込み速度までは炭酸固定速度が炭酸の取り込み速度に依存しており、取り込みから固定までの経路については、亜硫酸による障害が現れないことを示している。しかし亜硫酸処理を受けたプロトプラストでは、細胞内への Cinorg 輸送及び固定速度のいずれれもが大きく低下しているので、少なくとも低濃度の Cinorg 領域において Cinorg 輸送障害が炭酸固定速度障害の律速段階であることは明らかである。一方10 mM 亜硫酸処理、及び1 mM 処理で Cinorg 濃度が高くなった場合には、無処理の試料と同程度の輸送速度に対して炭酸固定速度は大きく低下していた (図 4.3)。おそらくこれらの亜硫酸及び炭酸の濃度領域では、Cinorg 輸送障害の他に本報告書の前稿に示されているような光合成機能の障害が発現しているものと考えられる。

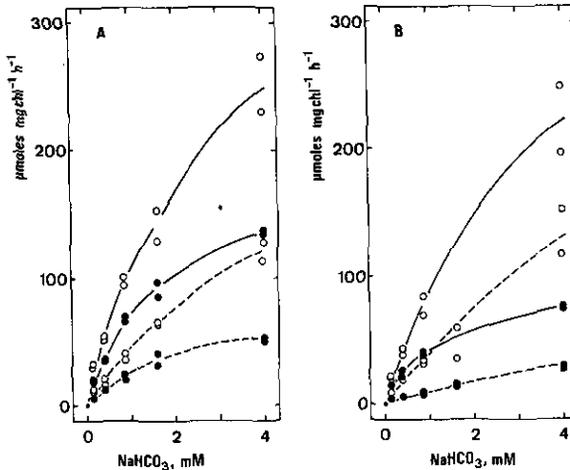


図 4.2 ソラマメの葉肉細胞プロトプラストにおける炭酸の細胞内への取り込み (—○—) と炭酸固定 (—●—) の初速度に及ぼす亜硫酸ナトリウム処理の影響
実線、無処理; 破線, Na_2SO_3 処理 (A, 1mM; B, 10mM)。

以上明らかにしたように亜硫酸は何らかの作用で細胞膜を介した Cinorg 輸送を障害し、ある条件下ではこの輸送障害が光合成障害の要因になっている。それでは Cinorg 輸送障害は亜硫酸のどのような機作によるものだろうか。現在この問いに答えられる結果はほとんど得られていないが、考えられる可能性について述べることにする。

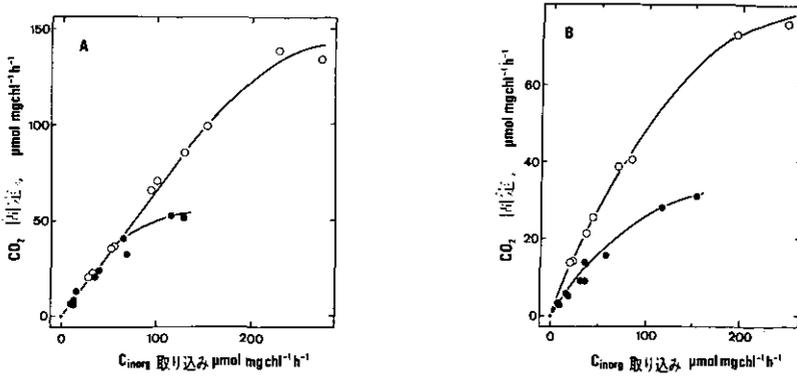


図 4.3 ソラマメの葉肉細胞プロトプラストにおける炭酸の細胞内への取り込み初速度と炭酸固定初速度との関係

A, 1mMNa₂SO₃; B, 10mMNa₂SO₃.—○—, 無処理; —●—, Na₂SO₃処理

4. 3. 4 亜硫酸による炭酸輸送阻害の仕組み

Cinorg の細胞内取り込みは、従来 CO₂ 分子種の拡散による受動的な流れであると考えられてきた。しかし近年数種類の藻類 (Lucas, 1975; Findenegg, 1979; Badger *et al.*, 1980; Kaplan *et al.*, 1980; Miller & Colman, 1980; Zenvirth & Kaplan, 1981; Badger & Andrews, 1982) や高等植物の葉肉細胞 (Volokita *et al.*, 1981) を用いた実験から、これらの細胞は HCO₃⁻ を能動的に輸送し、細胞内に Cinorg を濃縮する機構を持っていることが示唆された。亜硫酸は RuBP カルボキシラーゼや PEP カルボキシラーゼなどの炭酸固定酵素を Cinorg に対してきつこう的に阻害することが報告されている (Ziegler, 1972, 1973)。したがってもし細胞膜上で HCO₃⁻ を輸送する担体が作動しているならば、亜硫酸が炭酸固定酵素を阻害するのと同様のメカニズムで輸送担体を阻害している可能性がある。また亜硫酸はジスルフィド結合を解裂したり (Bailey & Cole, 1959)、数種のアミノ酸と反応すること (Inoue & Hayatsu, 1971) が知られており、膜タンパク質の失活を促す修飾作用が HCO₃⁻ 輸送阻害の原因になっているのかもしれない。しかしながらこれらの仮説を支持するような結果は今のところ報告されていない。

一方 Cinorg 輸送が主に CO₂ の単純拡散に依存している場合には、生理的条件下では拡散速度は細胞内のカーボニックアンヒドラーゼ (CA) 活性に依存し (Brown *et al.*, 1970)、その平行状態は細胞内外の pH 差に左右される (Werdan & Heldt, 1972)。私たちはソラマメプロトプラストの CA が亜硫酸によって阻害されることを示した (Sakaki & Kondo, 1984b)。CA は主に葉緑体内に存在するが、既に述べたように細胞内に取り込まれた亜硫酸はリン酸トランスロケーターによって葉緑体内に到達すると考えられることから、亜硫酸による CA 阻害が Cinorg 輸送阻害の一要因になっている可能性もある。また亜硫酸は非解離型の形で細胞内に取り込まれることを述べたが、

細胞内の pH は中性付近なので (Smith & Raven, 1979), 細胞内の亜硫酸は解離し H^+ を放出して細胞内 pH を低下させると考えられる。細胞内 pH が低下すれば, 細胞内 C_{inorg} プールのレベルは大きく縮小されることになる。今後, 細胞内 pH 指示薬等を用いた細胞内 pH の詳細な測定を行わなければならない。

4. 4 おわりに

SO_2 や O_3 などの大気汚染ガスが物質の膜透過性を変えることはよく知られているが, 多くは物質の非特異的な膜透過性の増大によることが報告されており, 膜の物理化学的变化によるものと考えられている。おそらくこれは種々の生理機能低下や脱水による可視障害に至る膜構造破壊の前段階であると思われる。私たちは亜硫酸が葉肉細胞による炭酸の取り込みを阻害することを見いだしたが, この阻害機構に関しては十分な知見を得るまでに至っておらず, 今後, より詳細な研究が必要であろう。

SO_2 や O_3 により脂質の過酸化分解産物である MDA が葉内に蓄積することは既に述べた。これは O_3 自身や活性酸素 (特に 1O_2) によって不飽和脂肪酸が分解したためと推測される。このような脂質の過酸化分解の他に, 脂質の代謝変動による脂質組成の変化が考えられる。近年, 動植物や微生物は様々な環境変動に対して膜脂質の組成や脂質分子内の脂肪酸組成を変化させることによって環境に適応していることが明らかにされてきている。大気汚染ガスの慢性的な生理機能影響を明らかにするためには, 大気汚染ガスの破壊的作用のみではなく, 膜機能や膜構成物質の代謝に関する生理的, 生化学的影響を解明する必要がある。私たちはこの考えに沿って, 現在 O_3 による脂質組成の変動についてさらに検討を進めている。

引用文献

- Athanassious, R. (1980) : Ozone effects on radish (*Raphanus sativus* L. cv. Cherry Belle) : Gradient of ultrastructural Changes. Z. Pflanzenphysiol., 97, 227-232.
- Badger, M.R., A. Kaplan and J.A. Berry (1980) : Internal inorganic carbon pool of *Chlamydomonas reinhardtii*. Evidence for a carbon dioxide-concentrating mechanism. Plant Physiol., 66, 407-413.
- Badger, M.R. and T.J. Andrews (1982) : Photosynthesis and inorganic carbon usage by the marine cyanobacterium, *Synechococcus* sp. Plant Physiol., 70, 517-523.
- Bailey, J.L. and R.D. Cole (1959) : Studies on the reaction of sulfite with proteins. J. Biol. Chem., 234, 1733-1739.
- Beckerson, D.W. and G. Hofstra (1980) : Effects of sulphur dioxide and ozone, singly or in combination, on membrane permeability. Can. J. Bot., 58, 451-457.
- Brown, G., E. Selegny, C. Tran Minh and D. Thomas (1970) : Facilitated transport of CO_2 across a membrane bearing carbonic anhydrase. FEBS Lett., 7, 223-226.
- Chimiklis, P.E. and R.L. Heath (1975) : Ozone-induced loss of intracellular potassium ion from *Chlorella sorokiniana*. Plant Physiol., 56, 723-727.
- Dugger, W.M. and R.L. Palmer (1969) : Carbohydrate metabolism in leaves of rough lemon as in-

- fluenced by ozone. Int.Proc.Citrus Symp., 2, 711-714.
- Dugger,W.M. and I.P.Ting (1970) : Air pollution oxidants—their effects on metabolic processes in plants. Ann.Rev.Plant Physiol., 21, 215-234.
- Findenegg,G.R. (1979) : Inorganic carbon transport in microalgae. I : Location of carbonic anhydrase and $\text{HCO}_3^-/\text{OH}^-$ exchange. Plant Sci.Lett., 17, 101-108.
- Fong,F. and R.L.Heath (1981) : Lipid content in the primary leaf of bean (*Phaseolus vulgaris*) after ozone fumigation. Z.Pflanzenphysiol., 104, 109-115.
- Frederick,P.E. and R.L.Heath (1975) : Ozone-induced fatty acid and viability changes in *Chlorella*. Plant Physiol., 55, 15-19.
- Hampp,R. and I.Ziegler (1977) : Sulfate and sulfite translocation via the phosphate translocator of the inner envelope membrane of chloroplasts. Planta, 137, 309-312.
- Heath,R.L. (1975) : Ozone. In Responses of Plants to Air Pollution. ed. by J.B.Mudd and T.T.Kozlowski, Academic Press, New York, p.23-55.
- Heath,R.L. (1980) : Initial events in injury to plants by air pollutants. Ann.Rev.Plant Physiol., 31, 395-431.
- Heath,R.L. and P.E.Frederick (1979) : Ozone alteration of membrane permeability in *Chlorella* I. Permeability of potassium ion as measured by $^{86}\text{Rubidium}$ tracer. Plant Physiol., 64, 455-459.
- Inglis,F. and D.J.Hill (1974) : The effect of sulphite and fluoride on carbon dioxide uptake by mosses in the light. New Phytol., 73, 1207-1213.
- Inoue M. and H.Hayatsu (1971) : The interactions between bisulfite and amino acids. The formation of methionine sulfoxide from methionine in the presence of oxygen. Chem.Pharm.Bull., 19, 1286-1289.
- Kaplan,A., M.R.Badger and J.A.Berry (1980) : Photosynthesis and the intracellular inorganic carbon pool in the bluegreen alga *Anabaena variabilis* : Response to external CO_2 concentration. Planta, 149, 219-226.
- Kaplan,A. (1981) : Photoinhibition in *Spirulina platensis* : Response of photosynthesis and HCO_3^- uptake capability to CO_2 -depleted conditions. J.Exp.Bot., 32, 669-677.
- Koiwai,A., M.Fukuda and T.Kisaki (1977) : Effect of piperonyl butoxide and diphenylamine on lipid peroxidation in ozonated chloroplasts. Plant Cell Physiol., 18, 127-139.
- Lucas,W.J. (1975) : Photosynthetic fixation of ^{14}C carbon by internodal cells of *Chara corallina*. J.Exp.Bot., 26, 331-346.
- Menzel,D.B. (1976) : The role of free radicals in the toxicity of air pollutants (Nitrogen oxides and ozone). In Free Radicals in Biology II. ed. by W.A.Pryor, Academic Press, New York, p.181-202.
- Mettler,I.J. and R.T.Leonard (1979a) : Ion transport in isolated protoplasts from tobacco suspension cells. I. General characteristics. Plant Physiol., 63, 183-190.
- Mettler,I.J. and R.T.Leonard (1979b) : Ion transport in isolated protoplasts from tobacco suspension cells. II. Selectivity and kinetics. Plant Physiol., 63, 191-194.
- Miller,A.G. and B.Colman (1980) : Evidence for HCO_3^- transport by the blue-green alga (cyanobacterium) *Coccochloris penicostis*. Plant Physiol., 65, 397-402.
- 三宅 博・古川昭雄・戸塚 績・前田英三 (1981) : オゾンおよび二酸化硫黄がホウレンソウ葉の細胞微細構造に及ぼす影響. 国立公害研究所研究報告, 第28号, 47-85.
- Mudd,J.B., T.T.McManus, A. Ongun and T.T.McCullogh (1971) : Inhibition of glycolipid biosynthesis in chloroplasts by ozone and sulphydryl reagents. Plant Physiol., 48, 335-339.
- Mudd,J.B. (1975) : Sulfur dioxide. In Responses of Plants to Air Pollution. ed. by J.B.Mudd and T.T.Kozlowski, Academic Press, New York, p. 9-22.
- Pauls,K.P. and J.E.Thompson (1980) : *In vitro* simulation of senescence-related membrane damage

- by ozone-induced lipid peroxidation. *Nature*, 283, 504-506.
- Pauls, K.P. and J.E. Thompson (1981) : Effects of in vitro treatment with ozone on the physical and chemical properties of membranes. *Physiol. Plant*, 53, 255-262.
- Pauls, K.P. and J.E. Thompson (1982) : Effects of cytokinins and antioxidants on the susceptibility of membranes to ozone damage. *Plant Cell Physiol*, 23, 821-832.
- Perchorowicz, J.T. and I.P. Ting (1974) : Ozone effects on plant cell permeability. *Amer. J. Bot.*, 61, 787-793.
- Peters, R.E. and J.B. Mudd (1982) : Inhibition by ozone of the acylation of glycerol 3-phosphate in mitochondria and microsomes from rat lung. *Arch. Biochem. Biophys.*, 216, 34-41.
- Puckett, K.J., E. Nieboer, W.P. Flora and D.H.S. Richardson (1973) : Sulphur dioxide : Its effect on photosynthetic ^{14}C fixation in lichens and suggested mechanisms of phytotoxicity. *New Phytol.*, 72, 141-154.
- Puckett, K.J., D.H.S. Richardson, W.P. Flora and E. Nieboer (1974) : Photosynthetic ^{14}C fixation by the lichen *Umbilicaria muhlenbergii* (Arch.) Tuck. following short exposures to aqueous sulphur dioxide. *New Phytol.*, 73, 1183-1192.
- Puckett, K.J., F.D. Tomassini, E. Nieboer and D.H.S. Richardson (1977) : Potassium efflux by lichen thalli following exposure to aqueous sulphur dioxide. *New Phytol.*, 79, 135-145.
- Rich, S. (1964) : Ozone damage to plants. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 2, 253-266.
- Sakaki, T. and N. Kondo (1984a) : Inhibition of photosynthesis by sulfite and uptake of ^{35}S -sulfite in mesophyll protoplasts isolated from *Vicia faba* L. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.*, 65. (in press)
- Sakaki, T. and N. Kondo (1984b) : Sulfite inhibition of uptake and fixation of inorganic carbon in mesophyll protoplasts isolated from *Vicia faba* L. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.*, 65. (in press)
- 神 剛・近藤矩朗 (1981) : ソラマメ葉肉細胞プロトプラストの単離とその光合成活性に及ぼす亜硫酸の影響. 国立公害研究所研究報告, 第28号, 39-46.
- Sakaki, T., N. Kondo and K. Sugahara (1983) : Breakdown of photosynthetic pigments and lipids in spinach leaves with ozone fumigation : Role of active oxygens. *Physiol. Plant.*, 59, 28-34.
- Shimazaki, K., T. Sakaki, N. Kondo and K. Sugahara (1980) : Active oxygen participation in chlorophyll destruction and lipid peroxidation in SO_2 -fumigated leaves of spinach. *Plant Cell Physiol.*, 21, 1193-1204.
- Smith, F.A. and J.A. Raven (1979) : Intracellular pH and its regulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 30, 289-311.
- Spedding, D.J., I. Ziegler, R. Hampp and H. Ziegler (1980) : Effect of pH on the uptake of ^{35}S -sulfur from sulfate, sulfite, and sulfide by isolated spinach chloroplasts. *Z. Pflanzenphysiol.*, 96, 351-364.
- Swanson, E.S., W.W. Thomson and J.B. Mudd (1973) : The effect of ozone on leaf cell membranes. *Can. J. Bot.*, 51, 1213-1219.
- Thomson, W.W., W.M. Dugger and R.L. Palmer (1966) : Effects of ozone on the fine structure of the palisade parenchyma cells of bean leaves. *Can. J. Bot.*, 44, 1677-1682.
- Tomassini, F.D., P. Lavoie, K.J. Puckett, E. Nieboer and D.H.S. Richardson (1977) : The effect of time of exposure to sulphur dioxide on potassium loss and photosynthesis in the lichen, *Cladonia rangiferina* (L.) Harm. *New Phytol.*, 79, 147-155.
- Tomlinson, H. and S. Rich (1970) : Lipid peroxidation, a result of injury in bean leaves exposed to ozone. *Phytopathol.*, 60, 1531-1532.
- Tomlinson, H. and S. Rich (1973) : Anti-senescent compounds reduce injury and steroid changes in ozonated leaves and their chloroplasts. *Phytopathol.*, 63, 903-906.

- Trevathan, L.E., L.D. Moore and D.M. Orcutt (1979) : Symptom expression and free sterol and fatty acid composition of fluecured tobacco plants exposed to ozone. *Phytopathol.*, **69**, 582-585.
- Volokita, M., A. Kaplan and L. Reinhold (1981) : Evidence for mediated HCO_3^- transport in isolated pea mesophyll protoplasts. *Plant Physiol.*, **67**, 1119-1123.
- Werdan, K. and H.W. Heldt (1972) : Accumulation of bicarbonate in intact chloroplasts following a pH gradient. *Biochim. Biophys. Acta.*, **283**, 430-441.
- Zenvirth, D. and A. Kaplan (1981) : Uptake and efflux of inorganic carbon in *Dunaliella salina*. *Planta*, **152**, 8-12.
- Ziegler, I. (1972) : The effect of SO_3^{--} on the activity of ribulose-1, 5-diphosphate carboxylase in isolated spinach chloroplasts. *Planta*, **103**, 155-163.
- Ziegler, I. (1973) : Effect of sulphite on phosphoenolpyruvate carboxylase and malate formation in extracts of *Zea mays*. *Phytochem.*, **12**, 1027-1030.

5. まとめ

近藤矩朗

大気汚染ガスによる障害発現の仕組みを明らかにする目的で比較的高濃度の汚染ガスによる急性障害、生理機能変化について生理学的、生化学的研究を行った。得られた結果を色素分解、光合成機能障害及び膜障害に分けて記述したが、いずれも様々な反応が絡み合った複雑なものであった。汚染ガス接触開始後それぞれの生理的、生化学的変化が現れるまでの時間にずれがあり、汚染ガス自体のほかに汚染ガスにより二次的に生成した様々な毒性物質がこれらの変化に関与していることを示唆する結果が得られた。

本研究で得られた成果の概要を下に列記する。

① 2 ppm SO₂によるホウレンソウの各種被害の始まる時間を比較すると、ガス接触開始直後より光合成炭酸固定低下が、ほぼ1時間後から光合成電子伝達反応阻害が始まった。クロロフィル、カロチノイド等の色素の分解及びMDA（脂質の過酸化分解産物）の蓄積は約2時間後から始まりその後急速に進行した。

② 0.5—1.0 ppm O₃による葉の脱水症状は接触開始後徐々に進行し、色素分解は約8時間経過してから始まった。MDA生成はガス接触開始直後より徐々に進行し、色素分解開始とともに急激に増大した。

③ SO₂により葉内の活性酸素生成が促進され、クロロフィル分解にはO₂⁻・が、脂質の過酸化には¹O₂が密接に関係していることが明らかになった。O₃による傷害にも活性酸素が関与していることが示された。

④ トウゴマ、ダイコン、ホウレンソウ等を用いた *in vivo* 及び *in vitro* の実験から、SO₂により蓄積した過酸化水素（H₂O₂）がタンパク質分解酵素阻害物質の不活性化を引き起こし、その結果活性化したタンパク質分解酵素が色素分解の初期過程に関与している可能性が示唆された。

⑤ SO₂による炭酸固定阻害は、SO₂により生成・蓄積したH₂O₂によるチオール酵素特にFBPaseの阻害によって主に律速されていた。また、亜硫酸イオンが細胞による炭酸の取り込みを阻害し、これが亜硫酸による炭酸固定抑制の一因であることがソラマメの葉肉細胞プロトプラストを用いて示された。

⑥ SO₂による光合成電子伝達反応阻害は光化学系Ⅱ酸化側の可逆的阻害及び光化学系Ⅱの反応中心の不可逆的阻害によることが *in vitro* 実験及び生葉のクロロフィル *a* けい光誘導期現象の測定により明らかになった。

⑦ クロロフィル *a* のけい光誘導期現象を生葉のまま測定することが、大気汚染ガスの光合成機

能に対する影響を調べるのに有効であることが示され、 O_3 及び NO_2 も光化学系Ⅱ付近を阻害するが阻害部位はガスの種類に応じて異なることが明らかになった。

低濃度大気汚染ガスの慢性影響の作用機構に関しては、組織的な研究はほとんどなされていない。私たちは高濃度汚染ガスの急性影響を調べることが低濃度ガスの慢性影響の推定に有益であると考えているが、実際に低濃度汚染ガスの慢性影響においても高濃度ガスの場合と同様の機構がかかわっているかどうかは今後の検討課題である。

NO_2 を SO_2 や O_3 と混合して植物に与えると、 SO_2 や O_3 の作用を増大する傾向が見られた。亜硝酸の蓄積と被害との関連が示唆されているが NO_2 の植物に対する毒作用の仕組みに関する研究は少ない。混合ガス影響の機構を知るために NO_2 の作用機構を今後検討していく必要がある。

大気汚染ガスによる障害の仕組みの解明は、大気汚染ガスに対する植物の抵抗性の機構を調べるための基礎となり、ひいては抵抗性植物の選抜及び作成、指標植物の選抜等における生理学的、生化学的な根拠を提供することにもなる。さらに、大気汚染ガスの影響の評価法開発のための基礎ともなりうる。現在までに得られた成果だけではこれらの目的には不十分であるかもしれない。今後はこのような応用についても検討していきたいと考えている。

Ⅲ. 大気汚染ガスに対する植物の防御機能

1. まえがき

近藤矩朗

大気汚染ガスによる被害の大きさは植物の種類や様々の条件で異なる。大気汚染ガスに対する植物の感受性、抵抗性を決めている要因について研究を進めている過程で、植物は大気汚染ガスによる被害を免れるためにいくつもの仕組みを備えていることが明らかになってきた。植物を大気汚染の指標や浄化に用いる(戸塚, 1980, 1983)ためには大気汚染ガスの毒性に対する植物の防御機能を明らかにし、目的に適した植物を選択することが必要である。

既に詳しく述べたように、 SO_2 による障害は代謝変動や毒物生成など多くの複雑な反応の協同作業の結果であった。 NO_2 や O_3 による障害発現の仕組みについては SO_2 ほど明らかになってはいないが、やはり複数の反応の関与が示唆された。したがって、いずれの大気汚染ガスに対する植物の防御機能についてもそれぞれの毒性発現過程に対応した複数の防御系の存在が予想される。

大気汚染ガスの吸収はほとんど気孔を通して行われるので、気孔の密度や開き具合が障害の程度を決める第1の要因である。気孔は種々の環境要因の変動に応じて開閉運動を行う(Meidner & Mansfield, 1968)。一般に環境ストレスを受けると閉じる傾向にある。通常、大気汚染ガスに対しても敏感で、植物種、ガスの種類及び環境条件等に応じて閉じたり開いたりする(Menser & Heggstad, 1966; Hill & Littlefield, 1969; Majernik & Mansfield, 1970; Unsworth *et al.*, 1972; Srivastava *et al.*, 1975; Kondo & Sugahara, 1978; Ashenden, 1979; Beckerson & Hofstra, 1979; Black & Unsworth, 1980; Kondo *et al.*, 1980)。私たちは大気汚染ガスにより気孔開度が減少すること、気孔の反応が植物ホルモンの一種であるアブサイシン酸の含有量によって支配されていることを報告した(Kondo & Sugahara, 1978; Kondo *et al.*, 1980; 近藤ら, 1981)。

気孔という関門を突破して植物葉内に侵入した大気汚染ガスは細胞表面の水に溶け、あるいはガス状のまま細胞内へ侵入する。細胞内にはガスの種類によってはこれを低毒性の物質に変える機能を備えている。亜硫酸酸化酵素(Kondo *et al.*, 1980)や亜硝酸還元酵素(米山, 1979)がこれに当たる。細胞内に侵入したガスはさらに強力な毒物を生成して障害を引き起こすことがある。2次的に生成した毒物を消去する機能も防御機能として重要である。私たちは SO_2 や O_3 により植物体内に活性酸素が生成・蓄積して被害をもたらすことを明らかにした(Shimazaki *et al.*, 1980; Sakaki *et al.*, 1983)。活性酸素による障害を防ぐためには活性酸素の消去に働くスーパーオキシ

ドジスムターゼ (SOD) やアスコルビン酸パーオキシダーゼなどの酵素やアスコルビン酸などが重要である。

植物は大気汚染ガスに対する防御機能を幾重にも備えているが、植物の種類や生育条件によってそれぞれの防御機能の強さが異なる。また、大気汚染ガスによる障害が現れる前に、これらの防御機能が破壊されることがある。私たちは SO_2 や O_3 による SOD 活性の低下 (Shimazaki *et al.*, 1980; Sakaki *et al.*, 1983), O_3 によるアスコルビン酸含有量の低下 (Sakaki *et al.*, 1983) を見いだした。一方、大気汚染ガスに対する一種の適応によって防御能が増大する可能性もある。後で述べるポプラの SO_2 による SOD 活性の増大 (Tanaka & Sugahara, 1980) はその一例である。このように植物は大気汚染ガス接触によって防御能が低下したり増大したりする。これは大気汚染ガス接触の前歴によっても植物の抵抗性が変わることを意味しており、指標植物や浄化植物を選定したり、植物により汚染状況を評価する際には十分に考慮する必要がある。

引用文献

- Beckerson, D.W. and G.Hofstra (1979) : Stomatal responses of white bean to O_3 and SO_2 singly or in combination. *Atmos. Environ.*, 13, 533-535.
- Black, V.J. and M.H.Unsworth (1980) : Stomatal responses to sulphur dioxide and vapour pressure deficit. *J.Exp.Bot.*, 31, 667-677.
- Hill, A.C. and N.Littlefield (1969) : Ozone. Effect on apparent photosynthesis, rate of transpiration, and stomatal closure in plants. *Environ. Sci.Technol.*, 3, 52-56.
- Kondo, N., Y.Akiyama, M.Fujiwara and K.Sugahara (1980) : Sulfite oxidizing activities in plants. *Res.Rep.Natl.Inst.Environ.Stud.*, 11, 137-150.
- 近藤矩明・丸田一成・及川武久・菅原 淳 (1981) : オゾンおよび二酸化窒素暴露による植物の蒸散変化とアブサイシン酸に対する気孔の感受性増大. 国立公害研究所研究報告, 第28号, 23-30.
- Kondo, N., I.Maruta and K.Sugahara (1980) : Effects of sulfite and pH on abscisic acid-dependent transpiration and on stomatal opening. *Plant Cell Physiol.*, 21, 817-828.
- Kondo, N. and K.Sugahara (1978) : Changes in transpiration rate of SO_2 -resistant and-sensitive plants with SO_2 fumigation and the participation of abscisic acid. *Plant Cell Physiol.*, 19, 365-373.
- Majernik, O. and T.A.Mansfield (1970) : Direct effect of SO_2 pollution on the degree of opening of stomata. *Nature*, 227, 337-378.
- Meidner, H. and T.A.Mansfield (1968) : *Physiology of Stomata*. McGraw-Hill, London.
- Menser, H.A. and H.E.Heggstad (1966) : Ozone and sulfur dioxide synergism : Injury to tobacco plants. *Science*, 153, 424-425.
- Sakaki, T., N.Kondo and K.Sugahara (1983) : Breakdown of photosynthetic pigments and lipids in spinach leaves with ozone fumigation : Role of active oxygens. *Physiol. Plant.*, 59, 28-34.
- Shimazaki, K., T.Sakaki, N.Kondo and K.Sugahara (1980) : Active oxygen participation in chlorophyll destruction and lipid peroxidation in SO_2 -fumigated leaves of spinach. *Plant Cell Physiol.*, 21, 1193-1204.
- Srivastava, H.S., P.A.Jolliffe and V.C.Runeckles (1975) : Inhibition of gas exchange in bean leaves by NO_2 . *Can.J.Bot.*, 53, 466-474.
- Tanaka, K. and K.Sugahara (1980) : Role of superoxide dismutase in defense against SO_2 toxicity

and an increase in superoxide dismutase activity with SO₂ fumigation. *Plant Cell Physiol.*, 21, 601-611.

戸塚 績 (1980) : 植物の大気汚染環境浄化機能. *産業と環境*, 9, 67-71.

戸塚 績 (1983) : 環境指標としての植物の利用. *保健の科学*, 25, 691-695

Unsworth, M.H., P.V. Biscoe and H.R. Pinckney (1972) : Stomatal responses to sulfur dioxide. *Nature*, 239, 458-459.

2. 大気汚染ガスに対する気孔反応による防衛

近藤矩朗

2.1 はじめに

大気中の汚染ガスの一部は土壌に溶け、根からの吸収により植物体に侵入する (Yoneyama *et al.*, 1980) が、植物による吸収の大部分は葉の表面にある気孔を通して行われる。SO₂による植物の可視障害の程度はSO₂の吸収量と密接な関係がある (Thomas & Hill, 1935; Thomas, 1961; Taylor, 1973; Caput & Belot, 1978; 大政・安保, 1978; Omasa *et al.*, 1981a)。O₃による可視障害も気孔を閉じさせることにより軽減することが報告されている (Adedipe *et al.*, 1973)。これらの事実は大気汚染ガスによる植物の障害と気孔の密度 (Dean, 1972) 及び開度とに関係のあることを示唆しているが、これを実験的に証明しようという試みは必ずしも成功していなかった (Turner *et al.*, 1972; Bell & Mudd, 1976; Bonte *et al.*, 1977)。この原因の一つは大気汚染ガス接触による気孔の動き、特に接触開始直後の速い反応を見落としているからであり、もう一つは可視障害の程度が吸収された後の生化学的反応にも依存しているからである。

このような観点から私たちは大気汚染ガスに対する気孔の速い反応に注目した。SO₂接触開始後20分以内に素早く気孔を閉鎖する植物はSO₂による急性可視被害を免れうることを、この速い気孔閉鎖は植物ホルモンのアブサイシン酸 (ABA) を多量に含む植物に見られることを既に報告した (Kondo & Sugahara, 1978; Kondo *et al.*, 1980)。NO₂やO₃に対してもSO₂の場合と同様ABAを多く含む植物は素早い気孔閉鎖を示した (近藤ら, 1981) が、植物種間においてO₃による可視障害と気孔反応の間にはSO₂の場合のような明確な相関関係は見られなかった。Omasaらはヒマワリ葉のSO₂あるいはNO₂による局所的障害とガス接触時の局所的気孔反応及びガス吸収量との間に密接な関係のあること (Omasa *et al.*, 1981a)、O₃の場合にはそのような関係が認められないこと (Omasa *et al.*, 1981b) を報告した。

このように大気汚染ガス接触時に気孔開度が減少してガスの吸収速度を低下させることは大気汚染ガスの急性障害から逃れるために好都合ではあるが、一方で光合成や蒸散などの生理機能の低下を引き起こし、植物の生長速度の低下の原因になる。したがって、高濃度の大気汚染ガスが発生したときだけ気孔が閉じ、汚染ガス濃度の低下とともに再び気孔が開くならばより好都合である。そこで私たちは大気汚染ガス除去後の気孔の挙動にも注目した。さらに、複数の汚染ガスに同時に接触したときの気孔反応についても検討した。

2. 2 大気汚染ガスに対する気孔の反応

大気汚染ガス接触開始直後の気孔反応に関しては、SO₂接触により気孔開度が増すという報告 (Majernik & Mansfield, 1970, 1971, 1972; Majernik, 1971; Unsworth *et al.*, 1972; Biscoe *et al.*, 1973) と気孔開度が減少するという報告 (Bonte & Louguet, 1975) がある。私たちはABAを多量に含む植物はSO₂, NO₂あるいはO₃により直ちに気孔が閉じることを見いだした(図2.1, 2.2) (Kondo & Sugahara, 1978; Kondo *et al.*, 1980; 近藤ら, 1981)。ABA含有量の高いトマトの気孔開度に及ぼすSO₂濃度の影響を蒸散速度変化により測定した結果を図2.3に示す。気孔反応の大きさはSO₂濃度に依存するが反応の速さはSO₂濃度に影響されないことがわかる。次にトマトを汚染ガスに接触した後にガス供給を停止したときの気孔の動きを調べた。2 ppm SO₂, 8 ppm NO₂を30分間与え、その後ガスを停止した場合には、ガス接触により低下した蒸散速度は徐々に回復し24時間後にはガス接触前のレベルにまで回復していた。一方、0.5 ppm O₃に30分間接触した場合には全く回復しなかった(図2.4)。この結果はSO₂やNO₂の短時間接触による気孔閉鎖は可逆的であるのに対し、O₃による気孔閉鎖は不可逆であり、その仕組みはSO₂やNO₂とは異なっていることを示唆している。

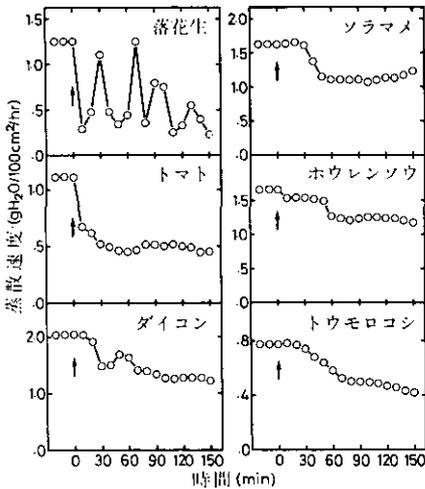


図 2.1 O₃処理による蒸散変化
矢印で示した0時間にO₃を導入し、
0.5 ppmに制御した。

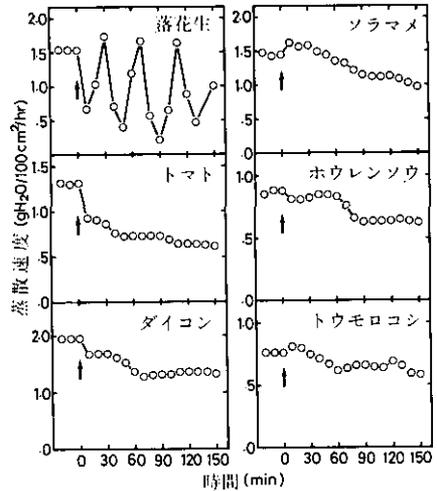


図 2.2 NO₂処理による蒸散変化
矢印で示した0時間にNO₂を導入し、
8 ppmに制御した。

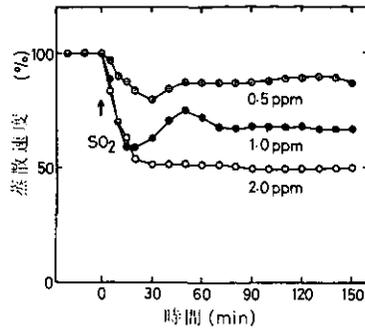


図 2.3 SO₂濃度のトマトの蒸散速度に及ぼす影響
矢印で示した0時間に0.5、1.0又は2.0 ppmになるようにSO₂を導入した。

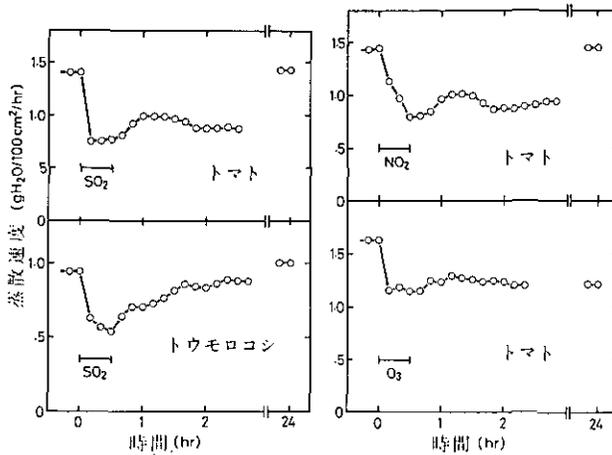


図 2.4 大気汚染ガス接触後の蒸散変化
30分間汚染ガスに接触した後、汚染ガス供給を停止した。

SO₂、NO₂、O₃などの大気汚染ガスにより植物の炭酸ガス吸収速度が低下することはよく知られている。CO₂吸収速度低下の原因として気孔開度の減少が考えられ、CO₂吸収速度と気孔開度変化が同時に測定されたが、SO₂及びO₃によるCO₂吸収速度低下は必ずしも気孔閉鎖によって説明できないことが示されている (Sij & Swanson, 1974; Furukawa *et al.*, 1983)。逆にCO₂吸収速度低下が気孔開度減少を引き起こす可能性がある。大気中のCO₂濃度が上昇すると気孔開度が減少することはよく知られている (Meidner & Mansfield, 1968)。通常、光合成炭酸固定反応により気孔内のCO₂濃度は大気中濃度と比べてかなり低いと考えられる。もしSO₂やO₃により炭酸固定が阻害されると、気孔内のCO₂濃度が上昇し気孔開度が減少することが予想される。しかしながら、大気汚染ガスによる気孔開度減少と気孔内CO₂濃度との関係についての詳細な研究は少ない。

次に複数の汚染ガスを同時に与えたときの気孔反応を調べた。図 2.5 は単独では蒸散速度に影響を与えない 0.05 ppm O₃ あるいは 0.1 ppm SO₂ にさらに NO₂ を加えたときのトマトの蒸散速度変化を示している。O₃ は NO₂ による蒸散速度低下を促進しているが、SO₂ は NO₂ の効果を打ち消しているように見える。NO₂ の影響の O₃ による促進は他のいくつかの植物でも見られた。また、トマトに 0.5 ppm NO₂ とさらに O₃ を与えると、NO₂ は O₃ による蒸散低下を促進していた。なお、SO₂ と NO₂ を混合して接触されたトマトでは葉がしおれる被害が見られ、SO₂ と NO₂ の混合接触により SO₂ あるいは NO₂ に対する感受性の増大したことが示唆された。一方ではダイズを SO₂ と NO₂ の混合ガスに接触すると気孔が閉鎖し SO₂ による被害が抑制されることが報告されている (Amundson & Weinstein, 1981)。また、Ashenden (1979) はインゲンを用いて SO₂ と NO₂ の単独ガスに接触したときには蒸散は増加するが、両者を同時に与えると蒸散が低下すると報告している。気孔反応に対する SO₂, NO₂ 混合接触の影響の違いは与えるガス濃度や植物種の違いによるものと思われる。私たちの実験でも低 NO₂ 濃度では 0.1 ppm SO₂ による気孔閉鎖の促進が見られている。このようにガスの組み合わせやガス濃度によって気孔は異なる反応を示す。このような気孔反応の仕組みについては今後の研究を待たねばならない。

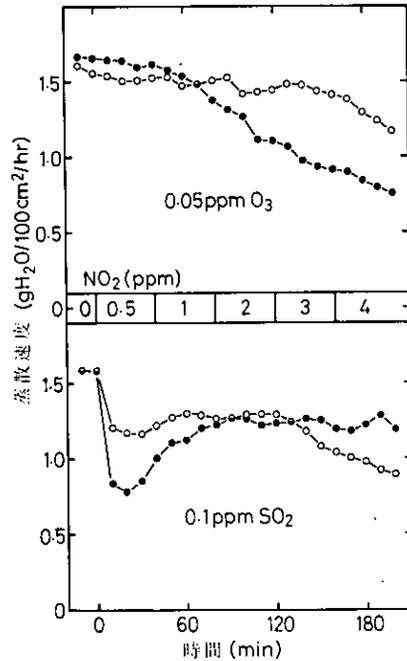


図 2.5 低濃度 O₃, SO₂ 接触中のトマトの蒸散速度に及ぼす NO₂ の影響
 -○-, NO₂ のみ接触; -●-, 0.05 ppm O₃ 又は 0.1 ppm SO₂ との混合接触。

2. 3 気孔反応とアブサイシン酸の関係

植物ホルモンの一種であるアブサイシン酸 (ABA) は落葉ホルモンあるいは生長阻害物質として単離, 同定された (Cornforth *et al.*, 1965) ものであるが, 現在ではむしろ気孔閉鎖作用を示すホルモン (Mittelheuser & Steveninck, 1969; Jones & Mansfield, 1970) として知られている。植物の葉に ABA 処理をすると O_3 に対する抵抗性が増すという報告があり (Adedipe *et al.*, 1973), ABA 処理により気孔が閉じ O_3 の吸収が抑えられたためと考えられた。私たちは ABA を多量に含む植物が SO_2 , NO_2 , O_3 接触時に直ちに気孔開度が減少することを見だし, ABA 含有量が少ない植物も ABA 処理により SO_2 接触時直ちに気孔を閉じるようになることを報告した (Kondo & Sugahara, 1978)。また, ABA が関与した SO_2 による気孔閉鎖は SO_2 の酸としての作用によることを示した (Kondo *et al.*, 1980)。 NO_2 は水に溶けると NO_3^- , NO_2^- 及び H^+ を生じ酸として作用するが O_3 は水に溶けても酸にならないため, O_3 による ABA 関与の気孔閉鎖は SO_2 や NO_2 とは別の仕組みによると考えられるが, 現在までのところその機構は明らかでない。

一方, ABA 含有量の少ない植物でも 20~30 分ぐらいから時間の経過とともに次第に蒸散速度が低下した (図 2.1, 2.2) (Kondo & Sugahara, 1978; Kondo *et al.*, 1980; 近藤ら, 1981)。 SO_2 や O_3 の可視障害として, まず脱水症状が現れる。植物の乾燥化が ABA の生成を促す (Wright & Hiron, 1969; Milborrow, 1974) ことが知られているので, 30~40 分間 SO_2 に接触した植物の ABA 含有量を調べた。トマト, ダイコン, タバコ及び落下生のいずれの ABA 含有量にも大きな変化は見られなかった (表 2.1)。トウモロコシの ABA 含有量は SO_2 により増加したが, それでも含有量は極めてわずかであった。一方, O_3 接触ではソラマメの ABA 含有量はわずかに減少した (表 2.2)。これらの結果は 20~30 分後からの蒸散速度低下が ABA 含有量の増加によるものではないことを示している。

表 2.1 SO_2 接触の ABA 含有量に及ぼす影響
2ppm SO_2 に 30~40 分間接触した。

	ABA (ng/g fr. wt.) ^a	
	対 照	SO_2 接触
トマト	338 ± 36	340 ± 27
落花生	195	185
タバコ	108	99
ダイコン	16 ± 2	20 ± 6
トウモロコシ	2 ± 0	4 ± 1

a : 3 試料の平均値 ± SD 又は 2 試料の平均値。

表 2.2 O₃ 接触のソラマメ葉のABA含有量に及ぼす影響
0.5ppmO₃に30~40分間接触した。

	ABA (ng/g fr. wt.) ^a
対 照	8.0 ± 1.3
O ₃ 接触	4.8 ± 1.7

a : 3 試料の平均値 ± SD。

2. 4 亜硫酸による気孔閉鎖

ABA 含有量の少ない植物でも汚染ガス接触により徐々に気孔閉鎖が進行するという事は ABA が介在しない亜硫酸, 亜硝酸, O₃ の別の作用を示唆している。ここでは亜硫酸の気孔開度に及ぼす影響について述べる。実験材料としてソラマメ葉の裏面表皮を用いた。KCl 存在下で照射すると気孔が開く。低 pH で Na₂SO₃ 処理すると顕著な気孔閉鎖が見られたが, 中性付近では影響は小さかった (図 2.6)。これは気孔を構成している孔辺細胞への亜硫酸の取り込みが低 pH で多いことによるとと思われる (Sakaki & Kondo, 1984)。

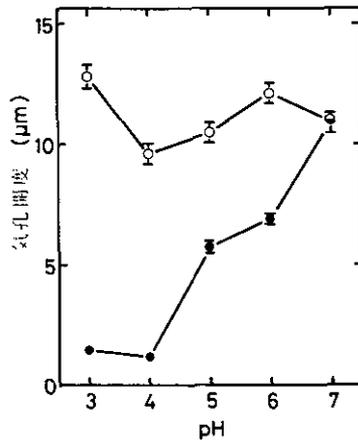


図 2.6 ソラマメ葉表皮の気孔開度に及ぼす亜硫酸の影響

pH は 1/10 強度の McIlvaine の緩衝液で調整した。—○—, 対照; —●—, 1 mM Na₂SO₃ 処理。

気孔の開閉を支配する主要因として K⁺, Cl⁻, リンゴ酸などの浸透圧調節物質の移動, 生成・分解が考えられる (Fischer, 1968; Allaway, 1973; Pallaghy & Fischer, 1974)。孔辺細胞には PEP カルボキシラーゼ活性が高く (Outlaw & Kennedy, 1978; Outlaw *et al.*, 1979) この酵素により CO₂ が固定されオキサロ酢酸を経てリンゴ酸脱水素酵素によりリンゴ酸が合成されると考え

られている。亜硫酸はPEPカルボキシラーゼを阻害する (Ziegler, 1973) ことが知られているので、リンゴ酸含有量に対する亜硫酸の影響を調べると低 pH で亜硫酸により顕著なリンゴ酸含有量の低下が見られた (図 2.7)。この結果は亜硫酸による気孔閉鎖作用の一つが浸透圧調節物質であるリンゴ酸含有量の低下を引き起こすことであることを示唆している。最近、表皮に含まれるPEPカルボキシラーゼ及びリンゴ酸脱水素酵素活性がSO₂接触によって低下することが報告された (Rao *et al.*, 1983)。

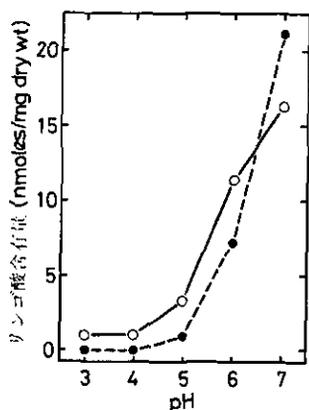


図 2.7 ソラマメ葉表皮のリンゴ酸含有量に及ぼす亜硫酸の影響
 -○-, 対照; -●-, 1 mMNa₂SO₃処理。

次に pH 4 と 6 における亜硫酸の気孔開度に及ぼす影響を時間を追って調べてみると、pH 4 では亜硫酸添加により急速に気孔が閉鎖したのに対し、pH 6 では亜硫酸は気孔開度の変化を抑え一定の開度を保った (図 2.8)。また、亜硫酸の影響は培養液から亜硫酸を除いても回復しなかった。亜硫酸影響の pH による違いが亜硫酸の作用の多様性を反映しているのか、気孔の開閉を支配している主要因が pH によって異なるのかなどは今後の課題である。SO₂は水に溶けると pH を低下させるので、SO₂による気孔閉鎖は低 pH での亜硫酸の影響と同様の仕組みで起こっている可能性が高い。亜硫酸による気孔閉鎖は不可逆的であり、このような気孔閉鎖は大気汚染ガスに対する防御機能というよりはむしろ一種の障害と考えるべきであろう。

2.5 おわりに

大気汚染ガスによる植物の被害は気孔を通じたガスの吸収量あるいは吸収速度に依存している。SO₂による可視障害の発現には吸収量のいき値が存在することが知られている (Mudd, 1975)。SO₂接触時に植物が気孔を閉じてSO₂吸収量をいき値以下に抑えることができれば障害は発現しないことになる。O₃にもいき値の存在が報告されている (Nouchi & Aoki, 1979)。

大気汚染ガスによる気孔閉鎖にはABAが関与した反応とABAが直接には関係しない反応があ

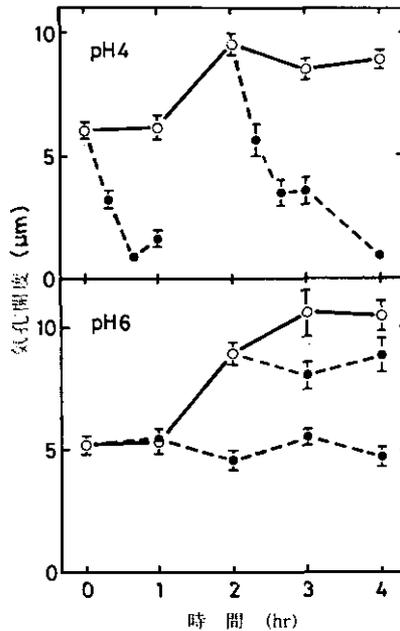


図 2.8 ソラマメ葉表皮の気孔開度の亜硫酸による変化
 -○-, 対照; -●-, 1 mM (pH 4) 又は 10 mM (pH 6) Na₂SO₃処理。

と思われる。いずれの反応についてもその仕組みは十分に明らかではなく今後の研究が待たれる。

複数のガスに同時に接触したときの気孔の反応は複雑であり、植物種や栽培条件のほか、組み合わせるガスの種類、濃度、接触時間によって違った結果が現れるようである。ここに報告した実験では O₃ と NO₂ はそれぞれ相手の効果を促進していたが、SO₂ と NO₂ の組み合わせでは SO₂ が NO₂ の閉孔作用を阻害した。しかし、接触時間、ガス濃度、植物種などさらに詳細な検討が必要である。

大気汚染ガスによる気孔閉鎖の機構を明らかにするべく *in vitro* 系などを用いて検討を進めているが、いまだ明確な答えを得るに至っていない。気孔の開閉の機構については古くから多くの研究がなされているが、これもいまだ十分に解明されていない。大気汚染ガスの気孔影響の機構の解明のためにも気孔研究の進展が望まれる。

引用文献

- Adedipe, N.O., H. Khatamian and D.P. Ormrod (1973) : Stomatal regulation of ozone phytotoxicity in tomato. *Z. Pflanzenphysiol.*, 68, 323-328.
- Allaway, W.G. (1973) : Accumulation of malate in guard cells of *Vicia faba* during stomatal opening. *Planta*, 110, 63-70.
- Amundson, R.G. and L.H. Weinstein (1981) : Joint action of sulfur dioxide and nitrogen dioxide on foliar injury and stomatal behavior in soybean. *J. Environ. Qual.*, 10, 204-206.

- Ashenden, T.W. (1979) : Effects of SO₂ and NO₂ pollution on transpiration in *Phaseolus vulgaris* L. Environ. Pollut., 18, 45-50.
- Bell, J.N.B. and C.H.Mudd (1976) : Sulphur dioxide resistance in plants : a case study of *Lolium perenne*. In Effects of Air Pollutants on Plants. ed. by T.A.Mansfield, Cambridge University Press, p.87-103.
- Biscoe, P.W., M.H.Unsworth and H.P.Pinckney (1973) : The effects of low concentration of sulphur dioxide on stomatal behaviour in *Vicia faba*. New Phytol., 72, 1299-1306.
- Bonte, J., C.Bonte, L.De Cormis and P.Louguet (1977) : Contribution à l'étude des caractères de résistance de *Pelargonium* à un polluant atmosphérique, le dioxyde de soufre. Physiol. Vég., 15, 15-27.
- Bonte, J. and P.Louguet (1975) : Interrelations entre la pollution par le dioxyde de soufre et le mouvement des stomates chez le *Pelargonium X hortorum* : effets de l'humidité relative et de la teneur en gaz carbonique de l'air. Physiol. Vég., 13, 527-537.
- Caput, C. and Y.Belot (1978) : Absorption of sulphur dioxide by pine needles leading to acute injury. Environ. Pollut., 16, 3-15.
- Cornforth, J.W., B.V.Milborrow and G. Ryback (1965) : Synthesis of Abscisin II. Nature, 206, 715.
- Dean, C.E. (1972) : Stomate density and size as related to ozone-induced weather fleck in tobacco. Crop Science, 12, 547-548.
- Fischer, R.A. (1968) Stomatal opening : role of potassium uptake by guard cells. Science, 160, 784-785.
- Furukawa, A., M.Katase, T.Ushijima and T.Totsuka (1983) : Inhibition of photosynthesis of poplar species by ozone. J.Jap.For.Soc., 65, 321-326.
- Jones, R.J. and T.A.Mansfield (1970) : Suppression of stomatal opening in leaves treated with abscisic acid. J.Exp.Bot., 21, 714-719.
- 近藤矩朗・丸田一成・及川武久・菅原 淳 (1981) : オゾンおよび二酸化窒素暴露による植物の蒸散変化とアブサイシン酸に対する気孔の感受性増大. 国立公害研究所研究報告, 第28号, 23-30.
- Kondo, N., I.Maruta and K.Sugahara (1980) : Effects of sulfite and pH on abscisic acid-dependent transpiration and on stomatal opening. Plant Cell Physiol., 21, 817-828.
- Kondo, N. and K.Sugahara (1978) : Changes in transpiration rate of SO₂-resistant and-sensitive plants with SO₂ fumigation and the participation of abscisic acid. Plant Cell Physiol., 19, 365-373.
- Majernik, O. (1971) : A physiological study of the effects of SO₂ pollution, phenylmercuric acetate sprays, and parasitic infection on stomatal behaviour and ageing in barley. Phytopathol.Z., 72, 255-268.
- Majernik, O. and T.A.Mansfield (1971) : Effects of SO₂ pollution on stomatal movements in *Vicia faba*. Phytopathol.Z., 71, 123-128.
- Majernik, O. and T.A.Mansfield (1972) : Stomatal responses to raised atmospheric CO₂ concentrations during exposure of plants to SO₂ pollution. Environ. Pollut., 3, 1-7.
- Meidner, H. and T.A.Mansfield (1968) : *Physiology of Stomata*. McGraw-Hill, London.
- Milborrow, B.V. (1974) : The chemistry and physiology of abscisic acid. Ann.Rev.Plant Physiol., 25, 259-307.
- Mittelheuser, C.F. and R.F.M.van Steveninck (1969) : Stomatal closure and inhibition of transpiration induced by (RS)-abscisic acid. Nature, 221, 281-282.
- Mudd, J.B. (1975) : Sulfur dioxide. In Responses of Plants to Air Pollution. ed. by J.B.Mudd and T.T.Kozlowski. Academic Press, New York, p.9-22.
- Nouchi, I. and K.Aoki (1979) : Morning glory as a photochemical oxidant indicator. Environ. Pollut., 18, 289-303.

- 大政謙次・安保文彰 (1978) : 植物による大気汚染物質の収着に関する研究 (I) SO₂ の局所収着と可視障害発現との関係. 農業気象, 34, 51-58.
- Omasa, K., Y. Hashimoto and I. Aiga (1981a) : A quantitative analysis of the relationships between SO₂ or NO₂ sorption and their acute effects on plant leaves using image instrumentation. Environ. Control Biol., 19, 85-92.
- Omasa, K., Y. Hashimoto and I. Aiga (1981b) : A quantitative analysis of the relationships between O₃ sorption and its acute effects on plant leaves using image instrumentation. Environ. Control Biol., 19, 85-92.
- Outlaw, W.H., Jr and J. Kennedy (1978) : Enzymic and substrate basis for the anaplerotic step in guard cells. Plant Physiol., 62, 648-652.
- Outlaw, W.H., Jr, J. Manchester and C.A. Di Camelli (1979) : Histochemical approach to properties of *Vicia faba* guard cell phosphoenolpyruvate carboxylase. Plant Physiol., 64, 269-272.
- Pallaghy, C.K. and R.A. Fischer (1974) : Metabolic aspects of stomatal opening and ion accumulation by guard cells in *Vicia faba*. Z. Pflanzenphysiol., 71, 332-344.
- Rao, I.M., R.G. Amundson, R. Alscher-Herman and L.E. Anderson (1983) : Effects of SO₂ on stomatal metabolism in *Pisum sativum* L. Plant Physiol., 72, 573-577.
- Sakaki, T. and N. Kondo (1984) : Inhibition of photosynthesis by sulfite and uptake of ³⁵S-sulfite in mesophyll protoplasts isolated from *Vicia faba* L. Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud., 65. (in press)
- Sij, J.W. and C.A. Swanson (1974) : Short-term kinetic studies on the inhibition of photosynthesis by sulfur dioxide. J. Environ. Quality, 3, 103-107.
- Taylor, O.C. (1973) : Acute responses of plants to aerial pollutants. In Air Pollution Damage to Vegetation. ed. by J.A. Naegele, American Chemical Society, Washington, D.C. p.9-20.
- Thomas, M.D. (1961) : Effects of air pollution on plants. In Air Pollution. World Health Organization, Geneva. P.233-278.
- Thomas, M.D. and G.R. Hill, Jr. (1935) : Absorption of sulphur dioxide by alfalfa and its relation to leaf injury. Plant Physiol., 10, 291-307.
- Turner, N.C., S. Rich and H. Tomlinson (1972) : Stomatal conductance, fleck injury, and growth of tobacco cultivars varying in ozone tolerance. Phytopathol., 62, 63-67.
- Wright, S.T.C. and R.W.P. Hiron (1969) : (+)-Abscisic acid, the growth inhibitor induced in detached wheat leaves by a period of wilting. Nature, 224, 719-720.
- Yoneyama, T., T. Yasuda, J. Yazaki and T. Totsuka (1980) : Absorption of atmospheric NO₂ by plants and soils VII. NO₂ absorption by plants : re-evaluation of the air-soil-root route. Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud., 11, 59-67.
- Ziegler, I. (1973) : Effect of sulphite on phosphoenolpyruvate carboxylase and malate formation in extracts of *Zea mays*. Phytochem., 12, 1027-1030.

3. 大気汚染ガスの植物体内代謝による解毒

近藤矩朗

大気汚染ガスによる被害が気孔を通したガスの吸収量あるいは吸収速度に依存することはよく知られていたが、植物の被害の程度はそのほかの生化学的要因等にもよることが次第に明らかになってきた (Bressan *et al.*, 1978)。例えば、植物に吸収されたガスによる有毒物質の生成、ガスの無毒な物質への代謝などによって制御される。有毒物質の生成として SO_2 や O_3 による活性酸素の生成が明らかになった (Shimazaki *et al.*, 1980; Sakaki *et al.*, 1983)。活性酸素に対する防御機能については後で詳しく述べられる。ガスの無毒化として、次に述べるように植物体内での亜硫酸の硫化水素への還元 (Weigal & Ziegler, 1962; Silvius *et al.*, 1976; Sekiya *et al.*, 1982) や硫酸への酸化 (Weigal & Ziegler, 1962; Kondo *et al.*, 1980)、硝酸の亜硝酸次いでアンモニアへの還元 (Zeevaart, 1976) などが知られている。

SO_2 が水に溶解すると亜硫酸 (SO_3^{2-}) あるいは重亜硫酸 (HSO_3^-) となり、pH が低いと HSO_3^- が多く pH が高いと SO_3^{2-} が多くなる。同時に H^+ を生じるため溶液の pH を低下させる。したがって植物の緩衝能力が高い場合には pH 低下は起こらず酸としての害を免れることになる。また HSO_3^- 、 SO_3^{2-} は反応性に富みタンパク質、アミノ酸を修飾して代謝変化を引き起こす。一方、植物に吸収された SO_2 の大部分は光合成電子伝達反応により生じた還元力と O_2 との反応により硫酸 (SO_4^{2-}) に酸化される (Asada & Kiso, 1975)。 SO_4^{2-} は植物に対する毒性は低いが、この反応により大量の $\text{O}_2^{\cdot -}$ を生じ強い毒性を発揮する。もし $\text{O}_2^{\cdot -}$ を生成することなしに SO_3^{2-} 、 HSO_3^- を SO_4^{2-} に酸化できれば SO_2 の毒作用から逃れられるはずである。動物では亜硫酸を酸化する亜硫酸酸化酵素の活性の強弱が SO_2 に対する抵抗性を決めていることが知られている (Cohen *et al.*, 1973)。植物においても亜硫酸の酸化能と SO_2 に対する抵抗性の間に関係のあることが認められている (Miller & Xerikos, 1979) が、植物の亜硫酸酸化酵素に関する報告 (Tager & Rautanen, 1955) は少なく、その性質についてはほとんど明らかにされていなかった。私たちはインゲン及びトウモロコシに強い亜硫酸酸化活性があることを見だし、トウモロコシの活性物質について部分精製を行った (Kondo *et al.*, 1980)。この物質は高分子物質で熱に不安定であった。この物質の性質についてはさらに詳細な研究が必要である。

一方、 SO_3^{2-} は光合成電子伝達反応により生じた還元力 (還元型フェレドキシン) により還元され H_2S として大気中に放出される (Silvius *et al.*, 1976; Wilson *et al.*, 1978; Winner *et al.*, 1981; Hallgren & Fredriksson, 1982)。 H_2S も植物に対して強い毒性を有するが、吸収した SO_2 が H_2S

の形で大気中に放出されてしまうので一種の解毒作用と考えられている (Sekiya *et al.*, 1982)。

NO_2 は水に溶けると硝酸 (NO_3^-) と亜硝酸 (NO_2^-) になる。このとき H^+ を生じ溶液の pH を下げるので NO_2 による障害の一部は pH 低下によるものであり (Zeevaart, 1976), SO_2 の場合と同様, pH 緩衝能が可視障害の程度に影響する。細胞内に侵入した NO_2 ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$) のうち NO_3^- は細胞質において硝酸還元酵素により NO_2^- に還元される。 NO_2^- は葉緑体に入り亜硝酸還元酵素 (NiR) によりアンモニアに還元される。アンモニアはグルタミン合成酵素, グルタミン酸合成酵素によりグルタミン, グルタミン酸合成に使用され, 種々のアミノ酸合成さらにはタンパク質合成に用いられる (米山, 1979)。このように植物に吸収された NO_2 は植物の窒素代謝経路に乗って一種の窒素源として利用される (Zeevaart, 1976)。通常, 植物が NO_2 に対して強い抵抗性を示すのはこのためと考えられる。しかし, 上記の酵素特に NiR 活性が抑制された条件では可視障害が発現することがある。NiR は光合成電子伝達反応で生じた還元力 (還元型フェレドキシン) を利用して NO_2^- を還元する。したがって植物を暗所に置くとか DCMU 処理する (加藤ら, 1974) などにより光合成電子伝達系が働かず還元力の供給が不足する場合には NO_2^- が葉内に蓄積することになる。このような条件で障害が発現するという事は NO_2 による被害が NO_2^- の蓄積によることを示唆している (加藤ら, 1974; 米山ら, 1978)。一方, 低濃度 NO_2 の長期間接触により生長が促進される植物もある (Troiano & Leone, 1977; Yoneyama *et al.*, 1980) が, 多くの植物の生長が抑制されることが報告されており (Taylor & Eaton, 1966; Yoneyama *et al.*, 1980), NO_2 の毒性が単に NO_2^- の蓄積によるものかどうか疑問である。今後, SO_2 や O_3 との混合接触による相乗効果 (Tingey *et al.*, 1971; 古川ら, 1981) とも合わせ, NO_2 の障害発現の仕組みのより詳細な研究が待たれる。

引用文献

- Asada, K. and K. Kiso (1975) : Initiation of aerobic oxidation of sulfite by illuminated spinach chloroplasts. *Eur. J. Biochem.*, 33, 253-257.
- Bressan, R.A., L.G. Wilson and P. Filner (1978) : Mechanisms of resistance to sulfur dioxide in the cucurbitaceae. *Plant Physiol.*, 61, 761-767.
- Cohen, H.J., S. Betchen-Lange, D.L. Kessler and K.V. Rajagopalan (1972) : Hepatic sulfite oxidase. Congruency in mitochondria of prosthetic groups and activity. *J. Biol. Chem.*, 247, 7759-7766.
- Cohen, H.J., R.T. Drew, J.L. Johnson and K.V. Rajagopalan (1973) : Molecular basis of the biological function of molybdenum. The relationship between sulfite oxidase and the acute toxicity of bisulfite and SO_2 . *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 70, 3655-3659.
- 古川昭雄・猪野瀬桂子・横山政昭・田崎忠良・戸塚 績・牛島忠広 (1981) : 混合大気汚染ガスの高等植物への影響. 国立公害研究所研究報告, 第28号, 87-98.
- Hallgren, J.-E. and S.-A. Fredriksson (1982) : Emission of hydrogen sulfide from sulfur dioxide-fumigated pine trees. *Plant Physiol.*, 70, 456-459.
- 加藤俊博・橋 昌司・位田藤久太郎 (1974) : 被覆下における有害ガスによる作物の障害に関する研究 II. 亜硝酸ガスによる作物の障害の機作について. *生物環境調節*, 12, 103-107.
- Kondo, N., Y. Akiyama, M. Fujiwara and K. Sugahara (1980) : Sulfite oxidizing activities in plants.

- Res.Rep.Natl.Inst.Enviro.n.Stud., 11, 137-150.
- Miller,J.E. and P.B.Xerikos (1979) : Residence time of sulphite in SO₂ 'sensitive'and 'tolerant' soybean cultivars. Environ.Pollut., 18, 259-264.
- Sakaki,T., N.Kondo and K.Sugahara (1983) : Breakdown of photosynthetic pigments and lipids in spinach leaves with ozone fumigation : Role of active oxygens. Physiol.Plant., 59, 28-34.
- Sekiya,J., L.G.Wilson and P.Filner (1982) : Resistance to injury by sulfur dioxide. Correlation with its reduction to, and emission of, hydrogen sulfide in cucurbitaceae. Plant Physiol., 70, 437-441.
- Shimazaki,K., T.Sakaki, N.Kondo and K.Sugahara (1980) : Active oxygen participation in chlorophyll destruction and lipid peroxidation in SO₂-fumigated leaves of spinach. Plnt Cell Physiol., 21, 1193-1204.
- Silvius,J.E., C.H.Baer, D.Dodrill and H.Patrick (1976) : Photoreduction of sulfur dioxide by spinach leaves and isolated spinach chloroplasts. Plant Physiol., 57, 799-801.
- Tager,J.M. and N.Rautanen (1955) : Sulphite oxidation by a plant mitochondrial system. Biochim. Biophys.Acta, 18, 111-121.
- Taylor,O.C. and F.M.Eaton (1966) : Suppression of plant growth by nitrogen dioxide. Plant Physiol., 41, 132-135.
- Tingey,D.T., R.A.Reinert, J.A.Dunning and W.W.Heck (1971) : Vegetation injury from the interaction of nitrogen dioxide and sulfur dioxide. Phytopathol., 61, 1506-1511.
- Troiano,J.J. and I.A.Leone (1977) : Changes in growth rate and nitrogen content of tomato plants after exposure to NO₂. Phytopathol., 61, 1506-1511.
- Weigal,J. and H.Ziegler (1962) : Die Raumlliche Verteilung von ³⁵S und die Art der Markierten Verbindungen in Spinatblättern nach Begasung mit ³⁵SO₂. Planta, 58, 435-447.
- Wilson,L.G., R.A.Bressan and P.Filner (1978) : Light-dependent emission of hydrogen sulfide from plants. Plant Physiol., 61, 184-189.
- Winner,W.E., C.L.Smith, G.W.Koch, H.A.Mooney, J.E.Beeley and H.R.Krouse (1981) : H₂S emission rates from plants and patterns of stable sulphur isotope fractionation. Nature, 289, 672-673.
- 米山忠克 (1979) : 高等植物による大気二酸化窒素 (NO₂) の吸収と代謝. 国立公害研究所研究報告, 第10号, 343-350.
- 米山忠克・笹川英夫・戸塚 績・山本幸男 (1978) : 高等植物の生長におよぼす二酸化窒素の影響 (5) 草本植物による ¹⁵N₂O₂ の吸収, 亜硝酸の蓄積, 亜硝酸還元酵素活性の変化. 国立公害研究所特別研究成果報告, 第2号, 103-111.
- Yoneyama,T., T.Totsuka, N.Hayakawa and J.Yazaki (1980) : Absorption of atmospheric NO₂ by plants and soils V.Day and night NO₂ -fumigation effect on the plant growth and estimation of the amount of NO₂-nitrogen absorbed by plants. Res.Rep.Natl.Inst.Enviro.n.Stud., 11, 31-50.
- Zeevaart,A.J. (1976) : Some effects of fumigating plants for short periods with NO₂. Environ.Pollut., 11, 97-108.

4. 大気汚染ガスに対する活性酸素防御系の働き

田中 浄

4.1 はじめに

大気汚染ガスに対する植物の抵抗性は大気汚染ガスの侵入口である気孔を閉鎖することにより障害を免れうるか、あるいは侵入してしまった大気汚染ガスまたは汚染ガス侵入により生成した毒物をいかにうまく解毒するかとの二つの要素で決まる。ここでは後者の生化学的解毒作用について記述する。

植物は異物が体内に侵入したとき、何とかその異物を解毒、排せつして自己を防御しようとする。植物は動物や微生物と違って毒物から逃げるといった積極的な手段を持たないので、環境中の毒物に対して植物体自身が備えている毒物防御機能を十分に働かす以外に生き延びる道はない。しかし、植物における解毒防御機能に関する生化学的研究はまだその端に付いたばかりである。アンモニア (NH_3) の過剰施与における植物の防御系についてはアンモニアのアミノ酸への同化に関する酵素系であるグルタミン酸合成酵素、グルタミン合成酵素、グルタミン酸脱水素酵素が誘導合成されるという報告がある (Govan, 1979)。また、これから述べる活性酸素毒性防御系も最近10年間、新しい知見が蓄積してきた。植物体内の活性酸素濃度を高める条件 (高酸素濃度、強光、低炭酸ガス濃度、メチルビオロゲンなどの化合物添加) 下における活性酸素防御系の働きに関しては Asada ら (Asada *et al.*, 1977) が詳しく記述している。ここでは大気汚染ガス接触時の植物活性酸素防御系と植物の抵抗性との関係について述べる。

大気汚染ガスにさらされた植物はそのガスそのものの毒作用を受けると一般に考えられてきたが、ここ数年の研究から、大気汚染ガス接触時、植物体内で副次的に他の毒物が生成し、この毒物の方がかえって強い毒性を示すことが明らかになった (Asada & Kiso, 1973; Peiser & Yang, 1979; Tanaka & Sugahara, 1980; Shimazaki *et al.*, 1980; Sakaki *et al.*, 1983)。この毒物が活性酸素と称されるものでスーパーオキシドラジカル ($\text{O}_2^{\cdot-}$)、水酸ラジカル ($\text{OH}\cdot$)、一重項酸素 ($^1\text{O}_2$)、過酸化水素 (H_2O_2) の4種を指す。これら活性酸素は O_3 や SO_2 そのものよりもはるかに生体物質との反応性に富み、クロロフィルやカロチノイドの色素破壊、核酸、タンパク質、脂質などの変性を引き起こし、最終的には致死作用をもたらすと考えられる。

植物は他の生物と同様に通常の生活において常に代謝上、必然的に生ずる活性酸素の毒性に身をさらされている。植物がそれでもなお正常に生命活動を営んでいるのはこれらの毒物を解毒する機能を備えているからである。植物が備えている活性酸素毒性の防御に働きうる物質を表4.1に記した。植物が大気汚染ガスにより活性酸素が原因で障害を受けるのは、通常の生体内での生成速度

表 4.1 植物の活性酸素防御物質

活性酸素	生体防御物質
$O_2^{\cdot -}$	スーパーオキシド ジスムターゼ チトクロムf プラストシアニン フェレドキシン 2価マンガン アスコルビン酸 グルタチオン
OH^{\cdot}	糖類 (マニトール, ソルビトールら)
1O_2	カロチノイド
H_2O_2	カタラーゼ アスコルビン酸パーオキシダーゼ

を越えて活性酸素が生成すること及び大気汚染ガスにより活性酸素防御系に働く物質が変性を受けて活性酸素濃度が高まることにより、その毒性が発現するものと思われる。そこで植物の大気汚染ガスに対する抵抗性の強弱を活性酸素防御物質をどれだけの量を備えているかで判断できるかもしれない。またこれら活性酸素防御物質が大気汚染ガス接触時に余分に生成されるならば抵抗性が高まるという予測も成り立つ。

4.2 SO_2 による活性酸素防御系の変動

$O_2^{\cdot -}$ を H_2O_2 に変える酵素スーパーオキシド ジスムターゼ (SOD) ($O_2^{\cdot -} + O_2^{\cdot -} + 2H^+ \rightarrow O_2 + H_2O_2$) に注目し次の実験を行った。0.1 ppm SO_2 に接触したポプラ葉中の SOD 活性の変動について調べた。SOD は12日目に約4倍の活性増加を示した (図 4.1A)。このとき、同時に測定したグアイアコール パーオキシダーゼの活性はほとんど変化しなかった (図 4.1B)。葉中の SOD 活性が増加したポプラを 2 ppm SO_2 に接触し、抵抗性を調べた結果、非接触葉より強いことを確認した (図 4.2, 4.3)。SOD は活性酸素の防御系として最も重要な位置にある酵素であり、また活性測定も比較的容易なことから、SOD 活性の強弱と植物の抵抗性との相関についての検討を現在も行っている。

さて H_2O_2 の解毒に関しては、下に記す葉緑体に存在する酵素系で行われているという説が現在最も有力視されている (Nakano & Asada, 1980, 1981)。

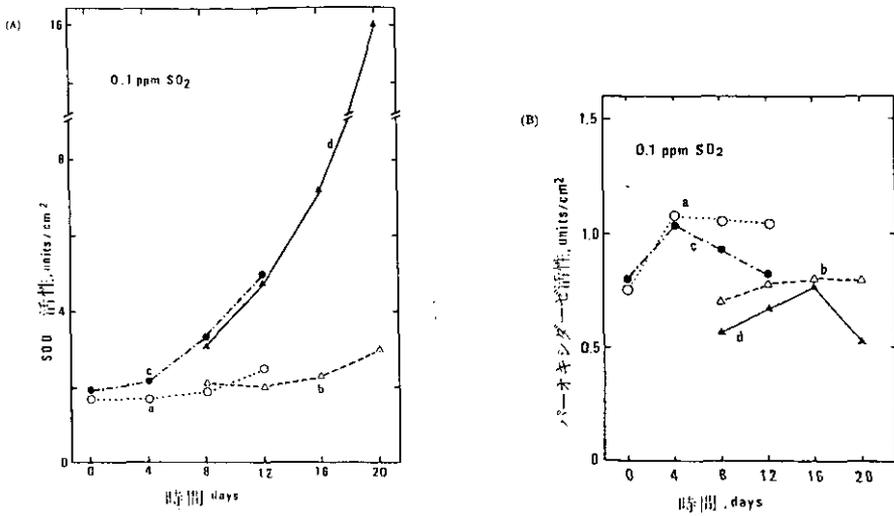


図 4.1 低濃度SO₂処理ポプラ葉におけるスーパーオキシド ジスムターゼ (A) 及びパーオキシダーゼ (B) 活性の変動

鉢植えポプラ (全長約 90 cm) を 0.1 ppm SO₂ に 20 日間接触し、示された日にリーフディスクを採取し、酵素活性を測定した。上から 5~8 番目の葉 (a, 対照; c, SO₂処理) の酵素活性及びSO₂処理開始後8日目に新しく育った 5~8 番目の葉 (処理開始時 1~4 番目の葉に対応する) (b, 対照; d, SO₂処理) の酵素活性の経時変化も測定した。

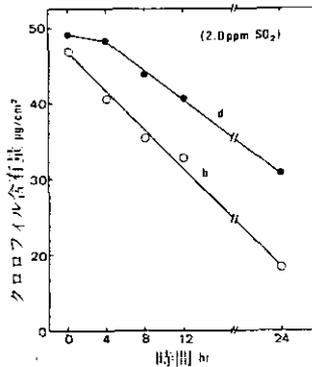


図 4.2 低濃度SO₂接触でスーパーオキシド ジスムターゼ活性が増したポプラ葉の高濃度SO₂処理に対する抵抗性

図 4.1 の b 及び d (0.1 ppm SO₂ 処理 20 日目) の 2 ppm SO₂ に対する抵抗性をクロロフィル含量を指標として調べた。

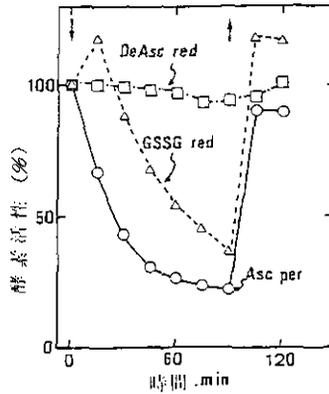
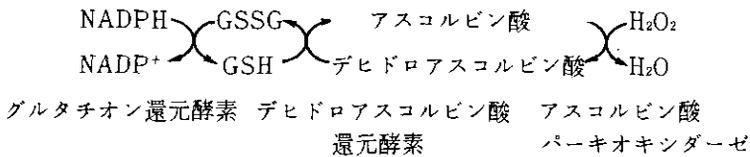


図 4.3 H₂O₂分解系酵素に対するSO₂処理の影響

2ppm SO₂に接触したホウレンソウの葉を経時的に採取し、葉緑体のH₂O₂分解に関与する3酵素(Asc per, アスコルビン酸パーオキシダーゼ; Deasc red, デヒドロアスコルビン酸還元酵素; GSSG red, グルタチオン還元酵素)の活性を測定した。



SO₂接触時のこれらの酵素活性を測定すると、グルタチオン還元酵素(GSSGred)は初め少し上昇し、その後急速に失活した。アスコルビン酸パーオキシダーゼ(Asc per)は接触開始直後から急速に失活した。しかし、いずれも接触停止により速やかに回復した(図4.3)。Asc perの急速な失活はSO₂接触時のH₂O₂の大量の蓄積(Tanaka *et al.*, 1982)と関係しているかも知れない。またGSSGredの初期の増加はやはりH₂O₂を解毒するために植物の積極的な防御反応による酵素誘導を示しているのかも知れない。低濃度SO₂接触によるGSSGred活性の変動については現在も検討を進めている。

4.3 おわりに

SO₂接触時の高等植物活性酸素防御系酵素活性の変動について記述してきたが、野外での生化学的環境指標としてあるいは大気汚染浄化植物の選定基準として、これらの酵素活性を用いようとするときには他の大気汚染ガス(O₃やNO₂)とこれら酵素活性変動の関係についても検討する必要がある。さて、大気汚染ガスにさらされた植物の酵素活性変動については多数の報告例があるが、ほとんどの場合長時間のガス接触したものでその機作については2次的、3次的原因が重なって説明不可能なものが多い。それゆえに接触初期もしくは低濃度域での酵素活性の変動とりわけ上昇は

その反応の原因を比較的容易につかめるので応用が利き易いと思われる。このような酵素活性増加についてはここで述べたスーパーオキシドジスムターゼ、グルタチオン還元酵素の他にもいくつかの酵素について報告されている (Horsman & Wellburn, 1975; Tingey *et al.*, 1976; Jäger & Klein, 1977; Endress *et al.*, 1980; Wellburn *et al.*, 1980; Pierre & Queiroz, 1981; Rao *et al.*, 1983) が、その機作に関する研究は少ない。比較的温和な条件での酵素活性の変動についての研究はこれからますます重要であると思われる。

ここに記した内容の詳細については Tanaka らの文献 (Tanaka & Sugahara, 1980; Tanaka *et al.*, 1982) を参照されたい。

引用文献

- Asada, K. and K. Kiso (1973) : Initiation of aerobic oxidation of sulfite by illuminated chloroplasts. *Eur. J. Biochem.*, **33**, 253-257.
- Asada, K., M. Takahashi, K. Tanaka and Y. Nakano (1977) : Formation of active oxygen and its fate in chloroplasts. In *Biochemical and Medical Aspects of Active Oxygen*. ed. by O. Hayaishi and K. Asada. Japan Scientific Societies Press, Tokyo. p.45-63.
- Endress, A.G., S.J. Suarez and O.C. Taylor (1980) : Peroxidase activity in plant leaves exposed to gaseous HCl or ozone. *Environ. Pollut.*, **22**, 47-58.
- Govan, C.V. (1979) : Metabolic detoxification of ammonia in tissues of higher plants. *Phytochem.*, **18**, 375-382.
- Horsman, D.C. and A.R. Wellburn (1975) : Synergistic effect of SO₂ and NO₂ polluted air upon enzyme activity in pea seedlings. *Environ. Pollut.*, **8**, 123-133.
- Jäger, H.-J. and H. Klein (1977) : Biochemical and physiological detection of sulfur dioxide injury to pea plants (*Pisum sativum*). *J. Air Pollut. Contr. Assoc.*, **27**, 464-466.
- Nakano, Y. and K. Asada (1980) : Spinach chloroplasts scavenge hydrogen peroxide on illumination. *Plant Cell Physiol.*, **21**, 1295-1307.
- Nakano, Y. and K. Asada (1981) : Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiol.*, **22**, 867-880.
- Peiser, G.D. and S.F. Yang (1979) : Ethylene and ethane production from sulfur dioxide-injured plants. *Plant Physiol.*, **61**, 142-145.
- Pierre, M. and O. Queiroz (1981) : Enzymic and metabolic changes in bean leaves during continuous pollution by subnecrotic leaves of SO₂. *Environ. Pollut.*, **25**, 41-51.
- Rao, I.M., R.G. Amundson, R. Alscher-Herman and L.E. Anderson (1983) : Effects of SO₂ on stomatal metabolism in *Pisum sativum* L. *Plant Physiol.*, **72**, 573-577.
- Shimazaki, K., T. Sakaki, N. Kondo and K. Sugahara (1980) : Active oxygen participation in chlorophyll destruction and lipid peroxidation in SO₂-fumigated leaves of spinach. *Plant Cell Physiol.*, **21**, 1193-1204.
- Tanaka, K., N. Kondo and K. Sugahara (1982) : Accumulation of hydrogen peroxide in chloroplasts of SO₂-fumigated spinach leaves. *Plant Cell Physiol.*, **23**, 999-1007.
- Tanaka, K. and K. Sugahara (1980) : Role of superoxide dismutase in defence against SO₂ toxicity and an increase in superoxide dismutase activity with SO₂ fumigation. *Plant Cell Physiol.*, **21**, 601-611.
- Tingey, D.T., R.C. Fites and C. Wickliff (1976) : Differential foliar sensitivity of soybean cultivars to ozone associated with differential enzyme activities. *Physiol. Plant.*, **37**, 69-72.

- Wellburn, A.R., J. Wilson and P.H. Aldridge (1980) : Biochemical responses of plants to nitric oxide polluted atmospheres. *Environ. Pollut.*, 22, 219-228.
- Yoneyama, K. and H. Sasakawa (1979) : Transformation of atmospheric NO_2 absorbed in spinach leaves. *Plant Cell Physiol.*, 20, 263-266.

5. まとめ

近藤矩朗

私たちは植物の大気汚染ガスに対する抵抗性について、汚染ガスに対する気孔反応、吸収された汚染ガスの解毒、2次生成毒物の解毒の面から調べ、植物には大気汚染ガスという異物に対する巧みな防御機能が備わっているのを見てきた。環境ストレスに対する植物の抵抗性を決める要因を 'avoidance' と 'tolerance' (Levitt, 1972) に分けて論じられることが多い。気孔閉鎖によるガス吸収速度の低下が avoidance であり、吸収したガスの毒性に対する防御が tolerance に当たるが、詳細な研究が進むにつれ、後者は器官間及び細胞間の毒物輸送、様々な反応や代謝系の変動が複雑に絡み合った動的な過程であることが明らかになり、抵抗性の機構を細胞レベル、分子レベルから眺めるときこのような分類はもはや無意味なものに思われる。

比較的高濃度の SO_2 、 O_3 、 NO_2 による速やかな気孔閉鎖は ABA によって支配されているが、ABA に依存しない気孔閉鎖もある。ABA 含有量の高いトマトの SO_2 、 NO_2 による気孔閉鎖はガスを除くことにより回復したが、 O_3 の場合には全く回復が認められなかった。これらのガスを混合して与えたときの気孔反応を調べると NO_2 と O_3 の混合の場合にはそれぞれの効果を増強する方向に働いたが、 SO_2 と NO_2 の場合には SO_2 が NO_2 の効果を抑制した。この SO_2 の作用の仕組みは今後の課題である。

ABA 含有量の低い植物でも SO_2 、 O_3 あるいは NO_2 接触を始めて20~30分ほど過ぎた頃から時間の経過とともに次第に気孔を閉じた。これらのガス接触によって ABA 含有量は増加せず、ガスの直接作用により気孔閉鎖が引き起こされたと考えた。ソラマメ葉の表皮を用いた実験により亜硫酸の影響を調べると低 pH で顕著な気孔閉鎖が認められた。亜硫酸の作用について検討を加え、孔辺細胞の浸透圧調節物質の一つといわれているリンゴ酸含有量を低下させることが明らかになったが、その詳しい機作は今後の研究課題として残された。

植物に吸収された大気汚染物質は水に溶け、代謝系によって無毒化される。 NO_2 はアミノ酸、タンパク質に組み込まれ、 SO_2 は硫酸として蓄積されたり、硫化水素として再び大気中に放出されるが一部はシステインに組み込まれる。 O_3 についてはその無毒化機能があるかどうかなどほとんど明らかでない。

植物葉内の亜硫酸は葉緑体に移動し、酸素の共存下で光合成電子伝達系からの電子を利用して多くのフリーラジカルを反応中間体として生成し、 $\text{O}_2^{\cdot-}$ と硫酸を生じる。 O_3 の場合は $\text{O}_2^{\cdot-}$ の消去酵素であるスーパーオキシドジスムターゼ (SOD) を失活させることにより $\text{O}_2^{\cdot-}$ を蓄積する。

このようにして生成・蓄積した $O_2^{\cdot-}$ から H_2O_2 が作られる。 $O_2^{\cdot-}$ は光合成色素分解に関与し、 $O_2^{\cdot-}$ より作られる 1O_2 が脂質分解に関与している。 H_2O_2 は光合成炭酸固定系のチオール酵素を失活させたり、プロティナーゼインヒビターを失活させることにより、光合成阻害や可視障害を引き起こすと考えられる。 $O_2^{\cdot-}$ を消去する物質として SOD やアスコルビン酸があり、 H_2O_2 の葉緑体内の消去物質としてアスコルビン酸パーオキシダーゼがある。これらの物質の含有量あるいは活性の強さが $O_2^{\cdot-}$ や H_2O_2 等の活性酸素による障害に対する抵抗性を決めることになる。 NO_2 による障害の機構についてはよく分かっていない。硝酸、亜硝酸の毒性以外に他の 2 次的毒物が関与している可能性もあるが今後の研究を待つしかない。

複数の大気汚染ガスが同時に存在したときのいわゆる相乗効果はこのような種々の防御機能のいずれかに損傷を与えた結果であると思われる。トマトが SO_2 と NO_2 の混合接触で気孔の閉鎖が抑制され、可視障害が現れたのはその一例である。今後さらに他の防御機能への影響も詳細に検討していく必要がある。

引用文献

Levitt, J. (1972) : Responses of Plants to Environmental Stresses. Academic Press, New York.

IV. 植物の生長に及ぼす大気汚染ガスの影響

1. まえがき

戸塚 績

大気汚染による植物被害は汚染ガスの大気濃度が比較的高かった時代には農林作物を中心とした各種植物で可視障害が問題となっていた。しかし、工場から排出される大気汚染物質の除去技術の著しい進歩、あるいは適切な行政指導によって二酸化硫黄 (SO_2) や二酸化窒素 (NO_2) の生活環境中における濃度は年々減少し、環境基準値を満足する地域が多くなってきた。一方、自動車を中心とした各種交通機関の増加によって大気汚染地域が広域化し、低濃度の汚染地域が拡大してきた。また2次汚染物質の光化学オキシダント濃度は都市域ばかりでなく都市郊外においても社会問題となっている。

一方、野外では2種以上の汚染物質が共存する複合汚染が常態である。共存する汚染物質の種類と濃度の組み合わせによって人体や動植物に対する複合汚染の影響は様々に変化しうと思われるが、これに答えられるほどに研究は進展していなかった。

本研究では上に述べたような社会的背景のもとに、複合汚染環境下における植物保護のための大気環境基準検討のための基礎資料を収集することを目的として、主として植物の生理機能や生長、収量への低濃度汚染物質による長期間暴露の影響(慢性影響)を解明すべく研究が進められた。

植物は本来、大気中の二酸化炭素 (CO_2) を葉面から取り込み、デンプンを合成して生活している。葉の表面には気孔と呼ばれる特殊な構造を持った、だ円形をした小孔(長径が約 10μ)が 1mm^2 当たり200~400個もあり、空気中から CO_2 を取り込むと同時に体内の水分を放出して体温を調節したり、根から養分を吸収する原動力を生み出したりしている。その気孔の開き具合(これを気孔開度と呼ぶ)が植物を取り巻く環境条件、特に明るさに応じて調節され、植物の水分欠乏を防ぎながら、生育している環境条件のもとで最適な生長を示すように植物体のガス交換を調節している。そのようなガス交換の際に空気中に含まれる大気汚染ガスが植物体内に取り込まれる。植物に取り込まれた汚染ガスは多くの場合、植物に対して毒性を示す。

植物の乾物生長にかかわる主な生理的機能としては、光合成と呼吸、吸水と蒸散、栄養塩類の吸収、同化産物と貯蔵物質の転流などが挙げられる。さらに新生器官の形成に関与する同化産物や貯蔵物質の利用機構の差異が各種環境要因に対する植物の耐性の(品)種間差異をもたらす。

本報告では第2節にこれまでの研究によって得られた各種大気汚染物質に対する植物の生長反

応を生長解析法によって解析し、その結果を相互に比較検討するとともに、第3節では特に複合汚染の植物影響についてこれまでの知見を整理して総説としてまとめ、第4節に植物の生長過程に關与する主な生理機能として、光合成、同化産物の転流、体内における物質代謝を取り上げ、それら機能に対する大気汚染の影響を本特別研究で得られた成果を中心として、国内、国外で報告された知見をも含めて解説した。

2. 生長解析法による乾物生長変化の解析

戸塚 績

2.1 生長解析法について

植物の乾物生長変化を考える場合、乾物生長速度を比較する方法がある。それはある一定期間内における単位時間当たりの個体乾物重の増分をその測定期間中の平均個体重で割った値で示され、これを相対生長率 (relative growth rate, RGR と略称) と呼ぶ。RGR はさらに葉の乾物生産能力を表す一つの指標である純同化率 (NAR, 単位葉面積当たり、単位時間当たりの個体乾物重の増加量) と植物の構造的特徴を示す葉面積比 (LAR, 植物個体乾重に対する個体葉面積の割合) との積として表される。すなわち、

$$\text{RGR} = \frac{1}{W} \cdot \frac{dW}{dt} = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1} = \frac{1}{\bar{F}} \cdot \frac{dW}{dt} \times \frac{\bar{F}}{W} \quad (1)$$

$$\text{NAR} = \frac{1}{\bar{F}} \cdot \frac{dW}{dt} = \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1} \cdot \frac{(\ln \bar{F}_2 - \ln \bar{F}_1)}{(\bar{F}_2 - \bar{F}_1)} \quad (2)$$

$$\text{RGR} = \text{NAR} \times \text{LAR} \quad (3)$$

ここで、 W_i : 時間 t_i における個体乾物重

\bar{F}_i : " 個体葉面積

\bar{F}/W : 葉面積比 (LAR)

単位時間当たりの個体乾物重の増分 ($\frac{dW}{dt}$) は次式で表される (岩城, 1958)。

$$\frac{dW}{dt} = \bar{F}(a - r) - C \cdot Rc \quad (4)$$

ここで a と r は単位葉面積当たりの総光合成速度と呼吸速度、 C と Rc は茎、根など葉以外の植物体 (これを非同化器官と呼ぶ) の乾物重とその単位乾重量当たりの呼吸速度を示す。したがって、(4)式を(2)式に代入すると

$$\text{NAR} = \frac{1}{\bar{F}} \frac{dW}{dt} = (a - r) - C/\bar{F} \cdot Rc \quad (5)$$

一方、(1)式の W は非同化器官の重量(C)と同化器官(葉)の重量(F)との和であるから、

$$\text{LAR} = \frac{\bar{F}}{W} = \bar{F}/(F+C) \quad (6)$$

$$\therefore 1/(\text{LAR}) = \frac{F}{\bar{F}} + \frac{C}{\bar{F}} \quad (7)$$

したがって、(1)式に(5)式と(7)式を代入して

$$\text{RGR} = \{(a-r) - C/\bar{F} \cdot Rc\} \frac{1}{\frac{F}{\bar{F}} + \frac{C}{\bar{F}}} \quad (8)$$

それゆえ、植物の乾物生長に関する相対生長率は葉のみかけの光合成速度($a-r$)と非同化器官の呼吸速度(Rc)という二つの生理機能と、 C/\bar{F} という植物個体の構造的特性と F/\bar{F} という葉の構造的特性とによって変化しうることを示している。

一方、植物の乾物生長(W)は初期値 W_0 、相対生長率(RGR) λ 、時間 t として次式で表示される。

$$W = W_0 e^K \quad (9)$$

$$\text{ただし、} K = \int_0^t \lambda dt$$

したがって、相対生長率の経時変化が関数化されれば、RGRをもとに植物の乾物生長の変化を予測できることになる。

上に述べた生長解析法をもとにして、二酸化硫黄、二酸化窒素、オゾン並びに二酸化窒素とオゾンとの混合暴露による植物の乾物生長変化を比較検討した。

2.2 二酸化硫黄の影響

植物の生長に及ぼす SO_2 の影響について、葉面に可視障害が発現しなくても生長障害は起こりうるとの主張や、葉面の可視障害発現率が5%以上ないと生長低下は起こらないとする説が対立している(戸塚, 1979参照)。最近、二、三の禾本科植物で実験された結果によると、0.1ppm程度の低濃度 SO_2 の長期暴露により、乾物生長がかなり抑制されている(Ashenden, 1979)。この結果をもたらした原因の一つとして、日照条件の悪い冬期に温室で栽培して暴露処理しており、実験植物の SO_2 感受性が高まっていたのではないかと思われる。

一方、双子葉植物については報告も少なく、 SO_2 暴露による生長過程の変化を論じた報告はない。植物の乾物生長を支配する主要な生理機能である光合成能力が SO_2 に対して敏感に反応し、暴露

開始後ただちに低下しはじめる。0.04ppm SO₂ という現在の環境基準濃度でも長期間の連続暴露によって、10%程度の減少が予測される(戸塚, 1979)。しかし、植物の乾物生長では、光合成機能以外に呼吸作用、吸水と蒸散、栄養塩類の吸収、同化産物と貯蔵物質の転流などの生理機能や、新生器官の形成に関する同化産物や貯蔵物質の利用機構などが複雑に絡み合っている。したがって、光合成機能の10%低下が、直ちに乾物生長の10%低下をもたらすとは限らない。それゆえ、植物の乾物生長に及ぼす低濃度 SO₂ の影響を明らかにするには、実際に種々の SO₂ 濃度のもとで植物を育成して乾物生長への影響を調べることが不可欠である。そこで、低濃度 SO₂ により連続暴露処理したときのヒマワリの生長変化を測定した(Shimizu *et al.*, 1980)。人工培土を詰めた鉢にヒマワリを播種し、これを人工光型のグロースキャビネット(14時間明期(25℃, 35klx), 10時間暗期(20℃), 湿度75%, 400ppm CO₂)に設置して栽培し、播種1週間後から0.05ppmと0.1ppmの濃度でSO₂暴露を開始し、5週間連続処理した。処理開始時とその後は1週間ごとにサンプリングし、葉面積、各器官別乾物重量を測定し、その資料を用いて生長解析した。その結果、ヒマワリの乾物生長は0.05, 0.1ppm SO₂ のいずれによってもほとんど影響されなかった(図2.1)。RGRを比較してみると暴露区のRGRが若干抑制される傾向が見られた(図2.2)。図2.3は図2.2のRGRを構成するNARとLARを計算したものである。0.1ppmの暴露区のNARは暴露2週間後から著しい低下を示し、暴露4週間目には対照区の値の80%にまで低下した。一方、暴露区の

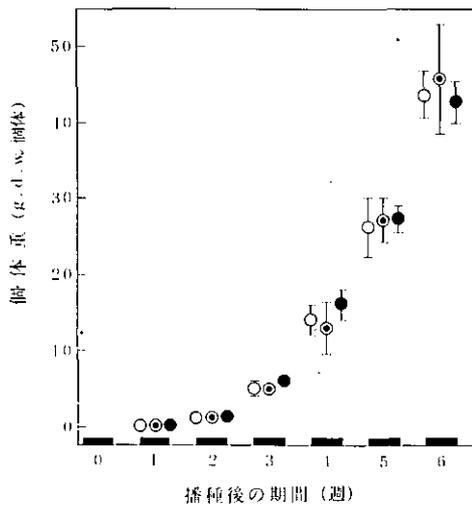


図2.1 ヒマワリの乾物生長に及ぼすSO₂暴露の影響

○：対照区, ◐：0.05ppmSO₂, ●：0.1ppmSO₂

播種後1週間目より暴露処理開始。各点は10個体の平均値と標準偏差を示す。

(Shimizu *et al.*, 1981)

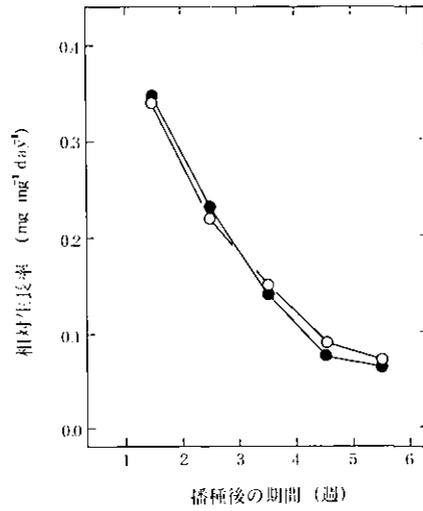


図 2.2 SO₂暴露によるヒマワリの個体乾重に関する相対生長率の変化
 播種後1週間目より暴露処理開始。
 ○：対照，●：0.1ppmSO₂ (Shimizu *et al.*, 1980)

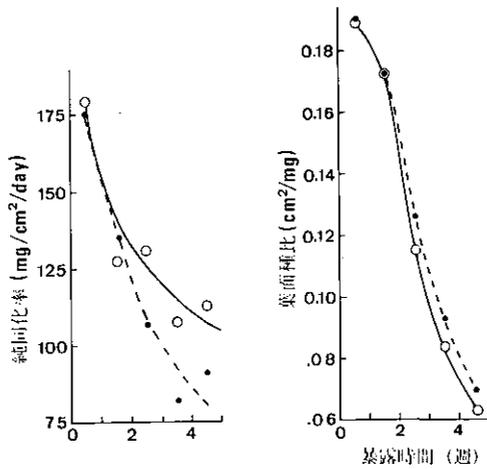


図 2.3 0.1ppmSO₂暴露に伴うヒマワリ幼植物の純同化率(NAR)と葉面積比(LAR)の変化
 実線は対照区、破線は0.1ppmSO₂暴露区。
 (Shimizu *et al.*, 1980のデータより改作)

LARはNARが抑制されはじめた頃から対照区の値より約10%高い値を示すようになった。図2.2に示したように、0.1ppm SO₂暴露区のRGRが暴露4～5週目に対照区の値の約10%低下にとどまっていることは、葉の光合成能力がSO₂暴露によって著しく阻害されたにもかかわらず、個体当たりの葉面積生長が促進されて個体乾物重に占める個体葉面積の割合(LAR)が増大して、NARの低下を補償するように作用したためと言える。同様な現象が0.12ppm SO₂を44日間チモシーグラスに暴露した実験でも報告されている(Jones *et al.*, 1982)。すなわち、NARの低下により、RGRは暴露前期に低下するが、その後NARが増大するため、RGRが対照区に近い値にまで回復することが認められている。SO₂暴露によるNARの著しい低下は主としてみかけの光合成速度の低下を反映したものである。みかけの光合成速度はSO₂に対して敏感に反応する(第4節(a)を参照)。したがってSO₂に対するみかけの光合成速度の反応を調べることによりRGRへのガス暴露の影響を予測することがある程度まで可能と思われる。

次に図2.2に見られるように、SO₂暴露に伴ってヒマワリのRGRが暴露後半で対照区の値より若干低下する傾向が見られるので、暴露期間をさらに延長すれば乾物生長量の抑制がより明確になったかも知れない。

そこで、ヒマワリの乾物生長に及ぼすSO₂暴露の影響を数学モデルを使って検討してみた。図2.1に示された対照区におけるヒマワリの乾物生長より、照度33klx(14時間明期)、気温25℃、湿度75%の制御環境下では(9)式の λ 及びKは次式で表示された。

$$\lambda = 2.85 e^{-0.411t} \quad (10)$$

$$K = 6.934 (1 - e^{-0.411t}) \quad (11)$$

0.1ppm SO₂暴露により、ヒマワリでは図2.2にみられるように暴露開始2週間後からRGRが若干低下した。そこでこのRGRの低下が5%の場合、10%の場合、15%の場合を想定して、その後の乾物生長量の変化を(9)式に(11)式を代入して算出してみた。なお、(9)式の W_0 としてヒマワリの場合、種子重の0.034gを適用した。その結果、暴露開始10週間後には図2.4にみられるようにRGRが10%抑制された場合の乾物生長量はRGRが5%抑制された場合の値の85%に低下している。

一方、植物本来の性質としてRGRが0.05～0.4g/g/dと異なる植物においてSO₂暴露により同一割合でそのRGRが抑制されたとき、乾物生長量がどのように影響されるかを検討してみよう。SO₂暴露によるRGRの抑制率を暴露開始2週間後から5%と仮定した場合、いずれのRGRの場合でも暴露処理開始2週間目以降、処理時間の経過とともに乾物生長量の阻害率はほぼ直線的に増大していく(図2.5)。また、暴露開始5週間目の乾物生長量とRGRの大きさとの間にはほぼ直線的関係が認められる(図2.6)。このことは本来の性質としてRGRの大きい植物の方が、RGRの小さい植物より、汚染ガス暴露によりRGRがわずかに抑制されても、その後の乾物生長量の抑制率

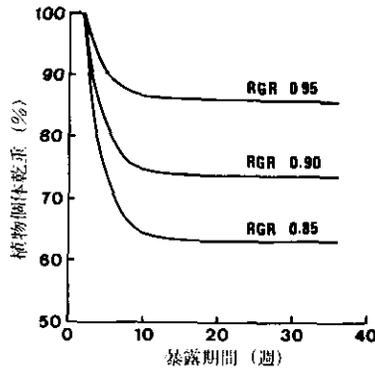


図 2.4 ヒマワリの相対生長率 (RGR) が5%, 10%, 15%抑制されたときの個体乾物重 (対照値に対する相対値, %) の経時的変化

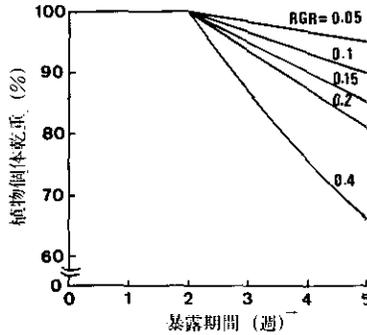


図 2.5 植物個体乾物重の相対生長率 (RGR) を異にする植物でRGRが5%抑制された場合の個体乾物重 (対照値に対する相対値, %) の経時的変化
図中のRGRの単位はg/g/週

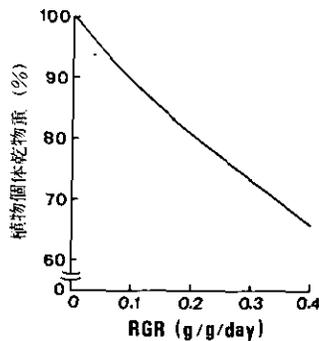


図 2.6 RGRを異にする植物でRGRが5%抑制された場合の暴露5週間目の植物個体乾物重の変化
タテ軸は対照植物の値に対する相対値。

が大きくなることを意味している。

以上に述べたように、本来の性質として RGR の大きい植物（生長の速い植物）では、植物の乾物生長に対する SO_2 の影響が顕著になりうると予想されるが、この生長抑制も葉面積比（LAR）の増大という一種の適応機能によって軽減されよう。

2.3 二酸化窒素 (NO_2) の影響

NO_2 の植物への影響については、これまで主として高濃度 NO_2 で短時間暴露による葉面における可視的障害の発現を論じた報告が多かった。例えば、Taylor & Eaton (1960) は、ピントビーンとトマトについて $0.2\sim 0.5\text{ppm}$ NO_2 で22日間暴露した結果、植物体乾物生長量が低下したことを報告している。ネーブルオレンジについて $0.5\sim 1.0\text{ppm}$ NO_2 で35日間暴露して、落葉率が増加したとの報告もある (Thompson *et al.*, 1970)。一方、藤原と石川 (1972) によると、イネでは 0.6ppm NO_2 で51日間暴露した結果、地上部乾物重が対照区のそれより15%も増加したことを認めている。

しかし、我々の生活環境下で測定されるような低濃度 NO_2 の植物影響に関する報告は少ない。最近、Ashenden (1979) はオーチャードグラス (*Dactylis glomerata* L. var. S37) とケンタッキーブルーグラス (*Poa pratensis* L. var. Monopoly) を空気浄化装置付きの温室内で冬期 (10~3月)、 0.11ppm NO_2 濃度を日中 (午前9時30分~午後5時まで) のみ1週間に5日間暴露し、20週間連続処理した。その結果、オーチャードグラスでは対照区の値と比較して、葉数で21%、分けつ数で33%それぞれ増加したが、緑葉の乾重量は数%低下したことを見た。一方、同時に処理されたケンタッキーブルーグラスでは、緑葉の乾重量で29%、根の乾重量で47%それぞれ低下したという。このことは禾本科植物のうちで NO_2 に感受性の高い植物では、 0.1ppm 程度で生長が抑制されるようである。もっとも、この実験は日照条件の悪い冬期に栽培して暴露処理しているため、実験植物の NO_2 感受性が高まっていた可能性も考えられる。

一方、双子葉の草本植物については、トマトで低濃度 NO_2 暴露により乾物生長が促進されたという結果 (Troiano & Leone, 1977) の他にあまり報告がない。そこで我々はヒマワリを用いて NO_2 暴露による生長変化を実験した (戸塚ら, 1978)。播種30日後ヒマワリを自然光型暴露チェンバー (相対照度50%) 2台に設置し、 NO_2 濃度をそれぞれ 0.1ppm と 1.0ppm に制御して、日中 25°C 、夜間 20°C 、湿度75%一定のもとで、1月10~24日の15日間連続暴露した。その間、暴露開始日と10日後、15日後にそれぞれ10個体をランダムにサンプリングして、植物体各器官別重量及び葉面積を測定し、その結果をもとに前に述べた方法にしたがって生長解析した。その結果 0.1ppm 区の植物個体重は対照区と大差ないか、あるいは最終サンプリングではやや高くなっていた。しかし、 1.0ppm 区では明らかに全暴露期間を通じて、対照区と比較して乾物生長が抑制されていた (図2.7)。また、 1.0ppm 区では RGR や NAR への影響は顕著ではなかったが、 0.1ppm 区の暴露10~15日間の値が対照区の値より高くなった (図2.8)。このことはヒマワリでは低濃度 NO_2 に暴露さ

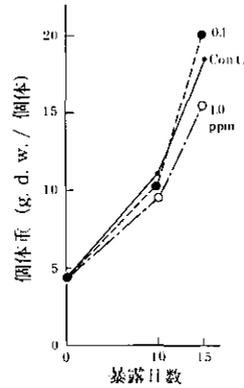


図 2.7 ヒマワリの乾物生長に及ぼすNO₂暴露の影響
 -●- : 対照; -●- : 0.1ppmNO₂; -○- : 1.0ppmNO₂
 (戸塚ら, 1978)

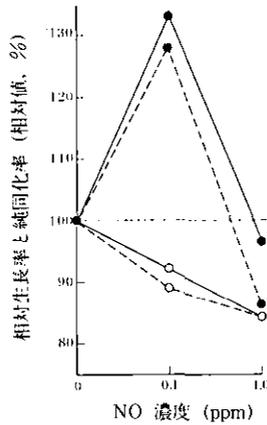


図 2.8 NO₂暴露によるヒマワリの個体乾重量に関する相対生長率(実線)と純同化率(破線)の変化
 ○印は暴露処理0~10日までの値, ●印は処理10~15日間の値, タテ軸は対照区の値に対する%。(戸塚ら, 1978)

れると、当初はNO₂の害作用で生長が抑制されるが、ある期間経過すると、NO₂の毒性を解毒化する機能が誘導され、体内に吸収されたNO₂を窒素栄養として生長に利用しうることを暗示している。

一方、NO₂暴露により植物体各器官の個体重に占める割合のうち、茎、根の割合には変化が認められなかったが、葉の割合が対照区のそれより増加した。この変化は0.1ppm区より1.0ppm区で一層顕著であった(図2.9)。SO₂暴露の場合と異なってNO₂では個体重に占める葉の割合の増

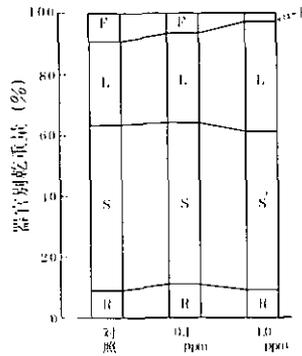


図 2.9 NO₂暴露処理されたヒマワリの葉 (L) , 茎 (S) , 根 (R) 花芽 (F) の各乾重量と個体乾重量との比 (%)
0.1ppmと1.0ppmNO₂で15日間処理。

加と花+果実の割合の減少をもたらすが、茎や根の割合にはほとんどが影響しないと言えよう。LAR (cm²/mgD.W) は10日間暴露では対照区, 0.1ppm NO₂区, 1.0ppm NO₂区で同一の値 (0.15) を示したが、15日間暴露ではそれぞれ0.11, 0.12, 0.14と暴露区で若干高くなる傾向が見られた。このことは高濃度の NO₂ 暴露に対してもヒマワリは構造的な適応現象を示すと言える。

2. 4 オゾンの影響

光化学オキシダントによる農作物の生育や収量に及ぼす影響について、空気浄化装置付きの温室での生育実験によって、O₃による収量減少が確かめられている (松岡, 1979参照)。しかし、O₃暴露による乾物生長過程の変化についてはあまり報告がない。

Oshima *et al.* (1978) は0.2ppm の O₃ を 1日4時間、週5日の割合で8週間バセリに暴露し、乾物の分配の変化を調べた。最終的には個体重は23%、根重は43%減少したが葉重はほとんど減少しなかった。生育に伴う器官別の相対生長率 (RGR) の変化を見たところ、暴露初期にはどの器官の RGR も低下したが特に根では著しかった。葉の RGR は暴露中期に対照区を上回ったが、根では後期になりやっと対照区を上回った。個体全体として見ると暴露初期には RGR は低下したが、後期には対照区を上回った。次いで Oshima *et al.* (1979) はワタを使い、0.25ppm O₃ を 1日6時間、1週間に2日の割合で15週間暴露し、さらに詳しい解析を行った。O₃暴露により純同化率 (NAR) は終始対照より低い値を示したが、葉面積比 (LAR) は対照区を上回った。これは根や果実の生長が著しく抑制される一方で、新葉や分枝の出現が促進されたためであった。このように NAR が低下し生長に必要な同化産物量は減少したが、相対的に葉への分配率が高まったため LAR が増大し、RGR (= NAR × LAR) は対照区と比較して差がないか、かえって上回ったことが明らかとなった。

同様な結果は0.09ppm O₃を5週間間欠的に暴露した数種のイネ科牧草(Horsman *et al.*, 1980)や、0.1又は0.2ppmのO₃を12日間暴露したヒマワリ(Shimizu *et al.*, 1981)でも認められている。図2.10にみられるように、0.1ppmと0.2ppm O₃処理のいずれによっても、暴露開始2、3日後には葉面に可視障害が発現した。暴露12日目には、植物高、蒸散量及び葉数では対照区と暴露区との間に顕著な差は見られなかったが、植物個体乾重量は0.1ppm処理区で対照区の89%、0.2ppm区で68%に減少した(図2.10)。相対生長率(RGR)は、暴露前期6日間では0.2ppm O₃の場合は前期6日間の場合と同様に減少(対照区の80%)したが、0.1ppm O₃の場合は対照区とほぼ同様な値を示した(表2.1)。純同化率(NAR)は0.1ppm区の場合、暴露期間を通じて対照区の値と大差なかった(対照区の93%)が、0.2ppm区では暴露前期6日間で対照区の値の78%、後期6日間で69%とRGRの値より減少率が大きかった。前に述べたように、RGRはNARとLAR(葉面積比)の積で表される。本実験におけるLARの変化は、0.2ppm区では暴露12日目で対照区の値より30%程度高くなった(図2.11)。このことはNARの減少に比較してRGRの低下が抑えられていたのは、LARの増大によることを意味している。そこで、植物体各器官別の個体重に占める割合を各処理区の間で比較した。図2.12に見られるように、暴露12日目では、O₃処理区では根の割合が対照区の値に比較して減少し、葉重量の割合が増加する傾向が見られた。0.2ppm区ではそれが顕著となっていた。実際、暴露開始日と12日目の値を比較してみると、個体乾重量は対照区で16.3倍、0.1ppm区で13.3倍、0.2ppm区で9.6倍の増加に対し、根重量は対照区で23.8倍、0.1ppm区では19.4倍の増加に対し、0.2ppm区では10.3倍と対照区のその半分以下に抑制されている。つまり、O₃暴露により同化産物の新器官形成に利用される割合が変化し、同化器官である葉の生長が相対的に促進され、地下部器官(根)の生長が抑制された。

表2.1 ヒマワリの相対生長率(RGR)と純同化率(NAR)に及ぼすO₃暴露の影響^{a)}
(Shimizu *et al.*, 1981)

	暴 露 日 数	O ₃ 濃度(ppm)		
		0.0(対照)	0.1	0.2
RGR (mg mg ⁻¹ d ⁻¹)	0-6	0.276	0.235	0.224
	6-12	0.189	0.196	0.154
NAR (mg cm ⁻² d ⁻¹)	0-6	1.232	1.149	1.058
	6-12	1.185	1.274	0.844

a) 枯死葉乾重を除いて算出した。

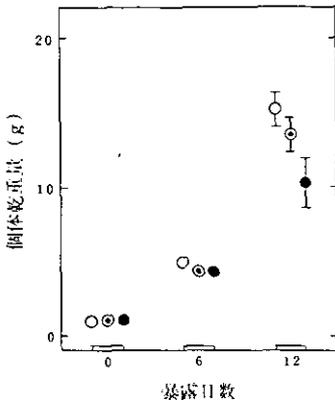


図 2.10 ヒマワリの乾物生長に及ぼすO₃の影響

○：対照区, ◐：0.1ppm, ●：0.2ppm
播種2週間後より暴露開始。各点は12個体の平均値と標準偏差を示す。
(Shimizu *et al.*, 1981)

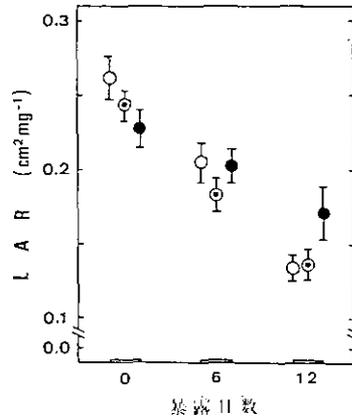


図 2.11 ヒマワリの葉面積比 (LAR) に及ぼすO₃暴露の影響

符号の説明は図 10参照 (Shimizu *et al.*, 1981)

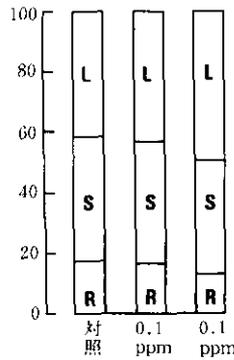


図 2.12 O₃暴露処理されたヒマワリの葉 (L)、茎 (S)、根 (R) の各乾重量と個体乾重量との比 (%)

播種2週間後の植物を0.1ppmと0.2ppmO₃で12日間暴露処理した。(Shimizu *et al.*, 1981より)

2.5 汚染ガスの生長影響についての相互比較

これまで述べてきたSO₂, NO₂, O₃の植物の生長に及ぼす影響を汚染ガスのドースと対比して相互に比較してみよう。まず、個体乾重量に対する影響では図2.13に見られるように、O₃の影響が最も大きく、SO₂, NO₂に関しては汚染ガスドースとの間に明確な傾向は見られない。光合成機

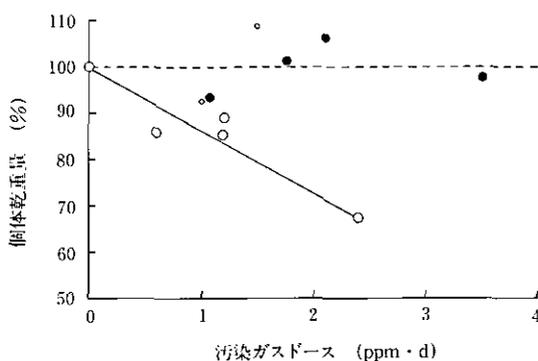


図 2.13 SO₂ (●), NO₂ (○) 及び O₃ (○) ガス暴露のドースとヒマワリの乾物生長 (対照区の個体重に対する%) との関係

戸塚ら (1978), Shimizu *et al.* (1980, 1981) の資料より作成

暴露条件 SO₂: 0.05と0.1ppmで21日間と35日間 (播種28日と42日後の植物)

NO₂: 0.1ppmで10日間と15日間 (播種40日と45日後の植物)

O₃: 0.1と0.2ppmで6日間と12日間 (播種20日と26日後の植物)

能に対する SO₂, NO₂, O₃ の害作用の強さは, Bennett と Hill (1974) によれば, O₃ が最も強く, 次いで SO₂, NO₂ の順であるという。前に述べたように, 乾物生長過程には光合成機能以外に種々の生理作用が関与しているので, 光合成に対する毒作用が直ちに乾物生長の低下に反映されるわけではない。上に述べた SO₂ の生長影響が顕著に現れていないことは, 植物の生長過程において汚染ガスによる生理機能障害に対する何らかの補償作用が機能していることを裏付けるものである。その補償作用の一つとして, 植物体各器官の生長変化がある。図2.14に見られるように, 個体重に占める葉重量の割合は, いずれの汚染ガスの場合でもドースの増大とともに増加している。特に O₃ の場合, ドースが高くなると, 顕著に増加する傾向が認められる。一方, 根重量の割合は, SO₂, NO₂ の場合にはドースが増大してもほとんど変化しないのに, O₃ の場合には明らかに減少する傾向が見られる。

2.6 混合ガスの影響

大気中には種々の汚染物質が共存しており, いわゆる複合汚染の影響が社会問題となっている。大気汚染の植物影響に関してこれまで報告された数多くの研究の大部分は単一汚染物質の影響に重点が置かれていた。複合汚染の植物影響については, 1966年に Menser と Heggstad によって可視障害発現における混合ガスの相乗作用が報告されて以来, 混合ガスの複合効果が, 可視障害の発現を指標として種々検討されてきた。しかし, 最近のように大気汚染物質の濃度が低下してくると, 低濃度の組み合わせによる混合ガスの生長・収量への影響が問題視されるようになったが, これに関する研究はほとんど進展していなかった。

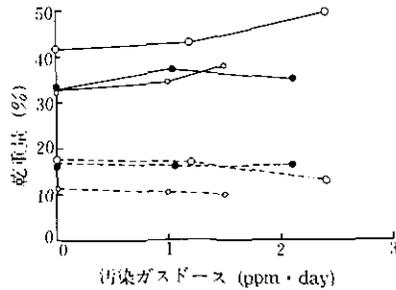


図 2.14 SO₂ (●), NO₂ (○) 及びほす O₃ (○) ガス暴露のドースとヒマワリの葉と根の各乾重量と個体乾重量との比 (%) (実線：葉, 破線：根) との関係
 戸塚ら (1978), Shimizu *et al.* (1980, 1981) の資料より作図
 暴露条件 SO₂: 0.05と0.1ppmで21日間 (播種28日後の植物)
 NO₂: 0.1ppmで10日間と15日間 (播種40日と45日後の植物)
 O₃: 0.1と0.2ppmで12日間 (播種26日後の植物)

複合汚染の研究では対象とする汚染ガスの種類と濃度の組み合わせが膨大な数になりうる。最近、都市域では自動車排ガスに由来する NO₂ と O₃ の混合ガスの植物影響が問題となっている。そこで本研究では研究例が極めて乏しい NO₂ + O₃ の混合ガスに注目して生長への影響を検討した。なお、その他の混合ガスの植物影響については本章第 3 節の総説を参照されたい。

播種後14日目のロシアヒマワリを12日間, 0.1ppm NO₂(連続)と, 0.1ppm O₃(明期10時間0.1ppm, 暗期10時間0 ppm, その間の2時間ずつの明期に徐々に濃度を変化させ, 平均0.05ppm/d)に, 単独及び混合暴露して, 暴露開始直前, 6日後, 12日後にサンプリングし, 葉面積, 各器官別乾物測定を行い, 生長解析を行った(その他の実験条件は本文100頁に記載してあるオゾン暴露実験と同様)。

O₃区と混合区でのみ O₃に特有の小白はん状の可視障害が認められたが, 特に混合区で顕著であった。植物体の個体乾重は NO₂単独暴露で6日目から増加しており, O₃単独暴露でも12日目には増加した。しかし混合区では, 乾重生長はむしろ抑制された(図2.15)。NO₂は根, 茎, 葉のすべての器官の乾重を増加させた。O₃は特に葉面積, 葉乾重の生長を著しく促進した。これに対し, 混合区では根の生長が特に抑制され, 個体乾重に占める根乾重の割合(RWR)が他の処理区に比較して低下している(図2.16)。生長解析を行った結果, RGRは NO₂区では暴露前半に顕著な増加を示し, O₃区では特に後半に顕著であるが, 暴露期間中増加した。一方, 混合区では暴露前半若干低下したが, 後半は回復した(表2.2)。NARはRGRとほぼ同様の变化を示したが, 混合区においては, 暴露期間中減少した。LARは NO₂, O₃単独暴露区では若干減少していたが, 混合区では増大した(表2.2参照)。これらの結果から混合区において NARの減少が LARの若干の増加で補償され, RGRのわずかな減少にとどまっていたと言えるようである。したがって, O₃+NO₂混合ガスの生長抑制作用に対しても植物の構造的適応機構が機能していると言えよう。また,

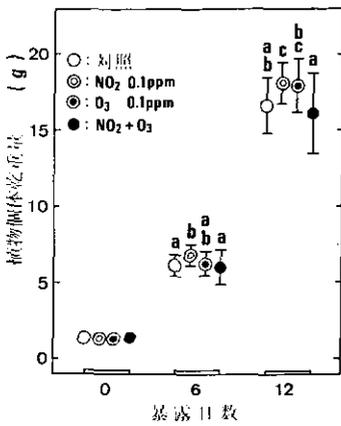


図 2.15 ヒマワリの乾物生長に及ぼすNO₂, O₃の単独及び混合ガス暴露の影響 (清水ら, 1981)

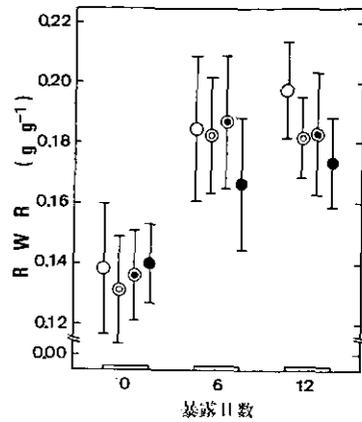


図 2.16 NO₂, O₃の単独及び混合ガス暴露に伴うヒマワリの個体乾重に占める根の乾重の割合 (RWR) の変化 符号の説明は図 14参照 (清水ら, 1981)。

表 2.2 ヒマワリの相対生長率 (RGR) と純同化率 (NAR), 葉面積比 (LAR) に及ぼす 0.1ppm NO₂ と 0.1ppm O₃ の単独及び混合暴露の影響 (清水ら, 1981)

	暴露 日数	ガス暴露処理			
		対照	NO ₂	O ₃	NO ₂ +O ₃
RGR (mg mg ⁻¹ d ⁻¹)	0-6	0.254	0.272	0.258	0.245
	6-12	0.166	0.162	0.176	0.164
NAR (mg cm ⁻² d ⁻¹)	0-6	1.437	1.542	1.480	1.365
	6-12	1.340	1.321	1.414	1.264
LAR (cm ² mg ⁻¹)	0-6	0.177	0.176	0.174	0.180
	6-12	0.124	0.123	0.124	0.130

混合暴露における可視障害発現の様相や、分配率の変化などの反応は、Shimizu ら(1981)の O₃ 単独暴露の実験結果と類似しており、NO₂ が O₃ に混合されることによって、何らかの複合効果が引き起こされ、O₃ 障害が増大したのであろう。いずれにせよ、O₃ と NO₂ の濃度が比較的高い都市域では植物の生長阻害が両汚染ガスの共存により増大することが示唆された。

2.7 汚染ガスに対する植物の適応機構について

これまで述べてきたように、植物が汚染ガスに暴露されると、光合成活性が阻害され、同化産物の生産が抑制されるが、同化産物の利用過程で変化が起こり、葉面積比 (LAR) の増大という植

物の体制に変化が起こり、光合成活性が阻害されるほどには、乾物生長は抑制されないことを明らかにした。すなわち、生育に不利な環境条件に置かれたときに見られるある種の適応現象がガス暴露の場合にも存在することを示唆した。

そこで、汚染ガスに暴露された植物について葉で生産された同化産物のその後の変化を調べてみた (Okano *et al.*, 1984)。図2.17は0.2ppm O₃を4日間暴露したインゲンマメ幼植物に¹³CO₂を同化させて、その同化産物の分配を調べたものである。暴露区では茎、根などを含む非同化器官に分配される割合が対照区の66%に対して57%に低下したにもかかわらず、同化器官へは対照区の34%に対して暴露区で43%と増大していた。さらに新葉部分と根への分配では、図2.18に見られるように根への分配が著しく抑制されるのに反し、新葉へのそれはあまり抑制されなかった (詳細については本章第4節(c)を参照されたい)。

以上述べたように、大気汚染物質暴露により光合成産物の転流速度などが影響を受けることが認められた。そこで、さらに汚染ガス暴露に伴う同化産物の形態や転流・移動の変化を追及してみた (詳細については本章第4節(b)の解説を参照されたい)。植物体では光合成産物が体内を移動する際の主な形態としてシュクロースが知られているので、この物質に注目して、大気汚染物質によるその量的変化を¹³C-NMRにより追跡した。O₃に暴露された植物では、吸収された¹³CO₂が体内で同化され、光呼吸過程における中間産物であるグリシンやセリンへの取り込みが促進された。しかし、シュクロース合成過程が顕著に抑制された。図2.19に示されているように、NO₂、O₃及びそれらの混合の各処理区において葉内のシュクロース含量は増大している。¹³Cの取り込み

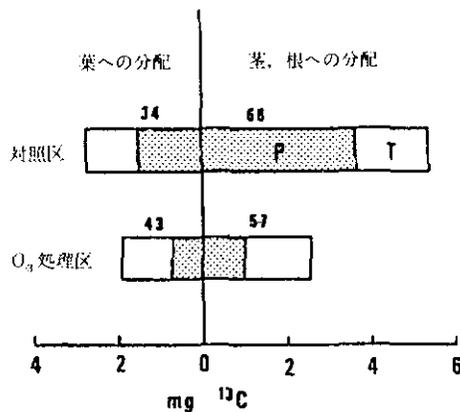


図 2.17 0.2ppmO₃を4日間暴露されたインゲンマメに¹³CO₂を8時間吸収させた場合の葉並びにその他の器官へ供給された同化産物量の割合 (図中の数字, %)
 P: 発生葉から供給される量
 T: 第1本葉から供給される量
 (岡野ら, 未発表)

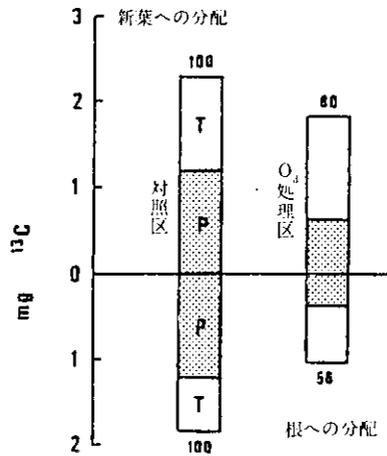


図 2.18 図 2.17 と同じ実験データを使用し、新葉と根への同化産物の配分率の差異 (図中の数字は対照区の値を100とした相対値) を比較。
(岡野ら, 未発表)

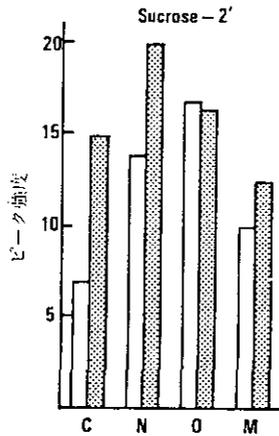


図 2.19 大気汚染ガス暴露がショ糖含量及びショ糖への $^{13}\text{CO}_2$ からの ^{13}C 取り込みに及ぼす影響

播種後10日目のインゲンマメに混合 NO_2 2ppm (N)、 O_3 0.2ppm (O)、及びそれらの混合 (M) が4日間暴露された。白柱は $^{13}\text{CO}_2$ 供与前の ^{13}C -NMRスペクトル上のショ糖-2'のピーク強度で含量に相当する。打点柱は $^{13}\text{CO}_2$ の10分間供与後のピーク強度。打点柱と白柱の高さの差が ^{13}C 取り込み量に相当する。

(Ito *et al.*, 1983b)

は各処理区共に抑制されているが、特に O₃ 暴露によりシュクロースへの¹³Cの取り込みは全く認められなくなりました。これらのことは、汚染物質暴露により既に体内に貯蔵されていたデンプンなどの多糖類の分解が活発化して葉内のシュクロース含量の増大をもたらすこと、また新規に同化された CO₂ が、葉から他の器官へ転流する場合の炭素の移動形態であるシュクロースに転換されにくいことが、光合成産物の転流が抑えられていることを示唆している。

それでは転流先の一つである根においてはどのような変化が引き起こされているのであろうか。図2.20に見られるように、根の全糖含量は、0.1ppm O₃ 処理の場合を除いて著しく低下している。O₃ 濃度が0.1ppm の場合、インゲンマメでは生長に対する影響などもあまり顕著でない濃度段階である。0.1ppm O₃ 暴露の場合の乾物重と全糖含量をプロットしてみると、両者の間に高い相関が認められた(図2.21)。これらの結果は、葉からの光合成産物の転流が抑制されることにより、その受容部である根に到達する糖の量が減少し、それが最終的には根の乾物生長の低下を引き起こしていることを示唆しているものと思われる。

以上に述べたように、汚染ガス暴露時の葉面積比の増大という植物の構造的適応現象は、葉で生産された同化産物が葉、茎、根などを形成する際に、新たに展開しようとする若い葉へ対照植物の場合より余分に供給されるためであった。このような適応機能を有する植物では、植物の生育、収量に対する大気汚染の影響が軽減され、適応能力の強弱によってその影響の受け方が変化するはずである。汚染ガスに対する適応能力の植物種間差異については今後に残された検討課題の一つである。

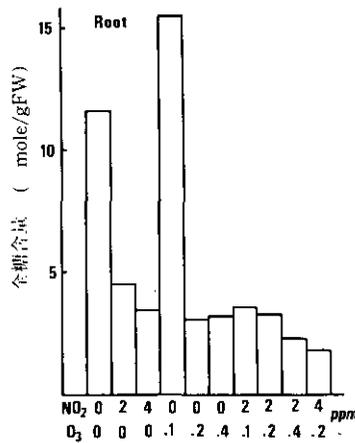


図 2.20 インゲンマメの根部全糖含量に及ぼすO₃とNO₂の単独及び混合暴露の影響
植物は播種後10日から7日間暴露された。(Ito *et al.*, 1983a)

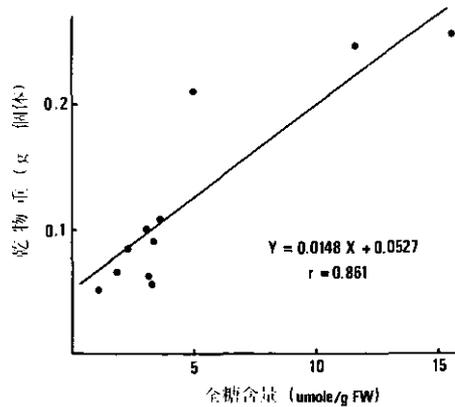


図 2.21 インゲンマメにおける根部乾物重と全糖含量との関係
 植物は播種後10日目から7日間、図2.20に示した組み合わせの大気汚染ガスに暴露された。全糖含量はガスクロマトグラフにより分離されたグルコース、フラクトース、ショ糖の総和を示す。(Ito *et al.*, 1983a)

引用文献

- Ashenden, T. W. (1979): The effects of long-term exposures to SO₂ and NO₂ pollution on the growth of *Dactylis glomerata* L. and *Poa pratensis* L. Environ. Pollut., 18, 249-258.
- Bennett, J. H. and A. C. Hill (1974): Acute inhibition of apparent photosynthesis by phytotoxic air pollutants. In "Air pollution effects on plant growth." Amer. Chem. Soc. Symp. Ser., 3, 115.
- 藤原 喬・石川春彦 (1972): 窒素酸化物の2, 3の植物に及ぼす影響. 大気汚染研究, 7, 234
- Horsman, D. C., A. O. Nicholls and D. M. Calder (1980): Growth response of *Dactylis glomerata*, *Lolium perenne* and *Phalaris aquatica* to chronic ozone exposure. Aust. J. Plant Physiol., 7, 511-517.
- Iwaki, H. (1958): The influence of density on the dry matter production of *Fagopyrum esculentum*. Jpn. J. Bot., 16(2), 210-226.
- Ito, O., K. Okano, M. Kuroiwa and T. Totsuka (1983a): Effect of NO₂ and O₃ alone and in combination on kidney bean plants I. Growth partitioning of assimilates and root activities. Res. Rep. Nat. Inst. Environ. Stud., R-66-, 84: 1-14.
- Ito, O., F. Mitsumori and T. Totsuka (1983b): Effect of NO₂ and O₃ alone and in combination on kidney bean plants III. Photosynthetic ¹³C₂ assimilation observed by ¹³C nuclear magnetic resonance. Res. Rep. Nat. Inst. Environ. Stud., R-66-, 84: 27-38.
- Jones, T. and T. A. Mansfield (1982): The effect of SO₂ on growth and development of seedlings of *Phleum pratense* under different light and temperature environments. Environ. Pollut. (Ser. A), 27, 57-71.
- 松岡義浩 (1979): 光化学オキシダントと作物. 大気環境の変化と植物. 門司正三・内嶋善兵衛編, 東京大学出版会, 東京, p. 112-127.
- Menser, H. A. and H. E. Heggestad (1966): Ozone and sulfur dioxide synergism: Injury to tobacco plants. Science, 153, 424-425.
- Okano, K., O. Ito, G. Takeba, A. Shimizu and T. Totsuka (1984) Alteration of ¹³C-assimilate partitioning in plant of *Phaseolus vulgaris* exposed to ozone. New Phytol., 97 (in press).

- Oshima, R. J., J. P. Bennett and P. K. Braegelmann (1978): Effects of ozone on growth and assimilate partitioning in parsley. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.*, 103, 348-350.
- Oshima, R. J., P. K. Braegelmann, R. B. Flagler and R. R. Teso (1979): The effects of ozone on the growth, yield, and partitioning of dry matter in cotton. *J. Environ. Qual.*, 8(4), 474-479.
- Shimizu, H., A. Furukawa and T. Totsuka (1980): Effects of low concentrations of SO₂ on the growth of sunflower plants. *Environ. Control Biol.*, 18(2), 39-47.
- Shimizu, H., S. Motohashi, H. Iwaki, A. Furukawa and T. Totsuka (1981) Effects of chronic exposures to ozone on the growth of sunflower plants. *Environ. Control Biol.*, 19(4), 137-147.
- 清水英幸・古川昭雄・戸塚績・及川武久 (1981) : ヒマワリの生長に及ぼす O₃ と NO₃ の単独および混合暴露の影響, 日本生物環境調節学会第19回大会講演要旨集, p. 44-45.
- Taylor, O. C. and F. M. Eaton (1960) : Suppression of plant growth by nitrogen dioxide. *Plant Physiol.*, 41, 132-135.
- Thompson, C. R., E. G. Hensel, G. Katz and O. C. Taylor (1970): Effects of continuous exposure of navel oranges to nitrogen dioxide. *Atmos. Environ.*, 4, 349-355.
- 戸塚 績・佐藤秋生・米山忠克・牛島忠広 (1978) : 高等植物の生長におよぼす二酸化窒素の影響(2). ヒマワリとインゲンマメの乾物生長におよぼす NO₂ 暴露の影響. 国立公害研究所特別研究成果報告, 第2号, 77-87.
- 戸塚 績 (1979) : 植物の生長におよぼす二酸化硫黄の影響, 国立公害研究所研究報告, 第10号, 317-332.
- Troiano, J. J. and I. A. Leone (1977): Changes in growth rate and nitrogen content of tomato plant after exposure to NO₂. *Phytopathol.*, 67, 1130-1133.

3. 植物の生長に及ぼす複合大気汚染の影響

清水英幸・戸塚 績

今日、野外の大気中には種々の汚染物質が含まれており、単一の汚染物質だけが存在するような状態はあり得ないと言ってよい。また、大気中に存在する各種汚染物質の濃度も単独ではかなり低くなってきており、1種類の汚染物質にだけ注目したのでは、野外における大気汚染の植物影響を説明するのは困難になってきている。そこで複合大気汚染に関する研究が重要視されてきた。

大気の複合汚染が植物に及ぼす影響について、古くは Haagen-Smit *et al.* (1952) によって報告されている。しかし、その後しばらくの間、複合汚染に関する研究はほとんどなされなかった。1966年に Menser と Heggestad がタバコを二酸化硫黄 (SO_2) 0.24~0.28 ppm とオゾン (O_3) 0.027~0.031 ppm に、2~4時間、単独及び混合暴露した。彼らは単独暴露では可視障害が発現しないのに、両者を混合すると可視障害が発現することを見いだした。そして SO_2 と O_3 の間には障害のしきい値を引き下げる、何らかの相乗作用が存在すると主張した。このことは、単一汚染ガスのみを研究対象としていたのでは現実の問題の解決は困難であり、また、野外における大気汚染の影響を評価する場合、単一ガスの阻害効果をもとに評価すると、過小評価することになりかねないことを意味する。それ以後、複合汚染の植物影響に関する研究は活発に行われるようになった。

しかし、現在までに報告されている複合汚染の研究は、可視障害を中心とした急性障害に関するものが多く、生長、収量などに対する慢性影響に関する知見は、極めて不十分である。また、複合汚染と各種要因（環境要因など）との関係や、生長解析的な手法を用いて検討した研究例は、二、三にすぎない。本章では、二酸化硫黄、二酸化窒素 (NO_2)、オゾンなどの混合ガスが植物の生長、収量に及ぼす影響に関する知見をもとに、複合汚染の植物影響を検討した。

複合汚染の植物影響について検討する際、次の2点に留意する必要がある。一つは、混合ガスによる複合効果が存在するかどうかという問題である。複合効果の有無に関連して、混合ガスによる植物の影響は、従来次のように分類されている。

- i) 相加作用：混合ガスの効果が、個々の汚染ガスの効果を加算した値と等しくなる場合。
- ii) 相乗作用：混合ガスの効果が、個々の汚染ガスの効果を加算した値以上になる場合。
- iii) 相殺作用：混合ガスの効果が、個々の汚染ガスの効果を加算した値以下になる場合。

この評価、分類基準は、現在においては分散分析などによる統計処理を行って、交互作用が認められないときは i) の相加作用であり、交互作用が認められるとき、ii) の相乗作用あるいは iii) の相殺作用があるとされている。統計学上の分類基準ではこれで十分であろう。しかし、生物学的な交

相互作用の本質を説明するには不完全であり、そのためには個々の汚染物質の影響の機作が詳しく検討される必要がある。生物学的に意味のある複合効果の判断基準については、これからの重要な問題であるが、ここでは、一応、従来の判断基準で記述する。

次に留意すべきことは、害作用をもたらす個々の汚染ガスの濃度しきい値が、汚染ガスの混合状態によって変化するか、特に、しきい値の低下が認められるかどうかという問題である。統計学上複合効果が認められなくとも、統計学上有意な影響が混合ガス暴露でのみ見られることもある。以上の2点に留意しつつ、これまでに国内、国外で報告された研究成果を概説する。

3.1 二酸化硫黄とオゾン

複合汚染の研究ではSO₂とO₃に関する報告が最も多い。これは、両汚染ガスが単独でもかなり強い毒性を有していることや、Menser & Heggstad (1966) がSO₂とO₃の相乗作用を最初に報告したことが関係していると思われる。低濃度汚染ガスの長期間混合暴露が植物の生長に及ぼす影響についても、SO₂とO₃に関してTingey *et al.* (1971) によってなされている。彼らはハツカダイコンを31—32日間、0.05—0.06 ppm SO₂、0.03—0.07 ppm O₃に単独及び混合暴露している(8時間/日、5日間/週)。その結果、SO₂とO₃の単独及び混合暴露はいずれも植物の生長を顕著に抑制したが、混合暴露は両汚染ガスの単独暴露以上に生長を抑制した。しかし、このとき、SO₂とO₃は葉の生重と乾重、根の太さに対しては相加作用を、個体生重、根の生重、乾重及び長さに対しては相殺作用を示した。同様に、ダイズ2品種を18日間、0.05 ppm SO₂と0.05 ppm O₃に単独及び混合暴露した実験(8時間/日、5日間/週)によると、SO₂及びO₃は、単独では植物高を若干増加させた以外有意な影響を与えなかったが、混合暴露は地上部生重、根の生重と乾重及び生重と乾重のRoot/Shoot比を顕著に減少させた。また、これらの要素に対して、SO₂とO₃は相乗作用を示した(Tingey *et al.*, 1973)。タバコ2品種(BelW-3とBurley21)に対する0.05 ppm SO₂、0.05 ppm O₃の混合暴露実験(8時間/日、5日間/週、4週間暴露)では、BelW-3はSO₂によって葉乾重が、O₃によって、茎と根の乾重が減少した。混合暴露は、一般に単独暴露より生長抑制は大きかったが、複合効果としては相加的であった。Burley21に対しては全処理間で差がなかった。アルファルファに対する0.05 ppm SO₂、0.05 ppm O₃の混合暴露実験(8時間/日、5日間/週、対照の植物高40~45cmまで暴露)ではSO₂もO₃も単独で顕著な生長抑制を示したが、混合暴露はSO₂単独暴露より生長抑制が緩和されたという。ここではSO₂とO₃は相殺作用を示した(Tingey & Reinert, 1975)。

Heagle *et al.* (1974) もダイズを用いて0.1 ppm SO₂と0.1 ppm O₃の混合暴露実験を行っている(6時間/日、133日間暴露)。SO₂は生長にも収量にもほとんど影響しなかったが、O₃は顕著に生長を抑制した。混合暴露はさらに著しい抑制効果を示したが、交互作用は有意でなく、相加的であった。Reinert & Weber (1980) もダイズを0.25 ppm O₃と0.25 ppm SO₂に11週間(4時間/日、3日間/週)混合暴露した。SO₂は乾重生長と伸長生長を若干抑制し、O₃は乾重生長や根粒の生長

を顕著に抑制した。混合暴露では、単独暴露よりこれらの要素を著しく抑制したが、複合効果としては有意性はなく、相加的であったと言える。Neely *et al.* (1977) はアルファルファを0.06 ppm SO₂ (連続) と0.05 ppm O₃ (7時間/日) に68日間混合暴露した。各汚染ガスの単独及び混合暴露は各器官の乾物生長を30—50%減少させており、各処理間で抑制の程度はあまり差がなかったという。一方、Hofstra & Ormrod (1977) もダイズを、0.15 ppm O₃ と0.075—0.6 ppm SO₂ に混合暴露 (6時間/日, 5日間/週, 2週間) しているが、処理間で生長に差異を認めていない。彼らはまた、インゲンを同様に処理したところ、地上部生重は、SO₂ によってほとんど影響されなかったが、O₃ によって顕著に減少した。混合暴露ではO₃ 単独より生長抑制は緩和されており、相殺作用が認められた。葉面の可視障害も同様に变化したが、混合暴露では両汚染ガスの単独暴露では発現しない黄白はん状の可視障害が認められたという。同じインゲンに関して、Oshima (1978) は77日間野外の大気とろ過した大気との混合比を変えて5段階にO₃ 濃度を变化させた大気に0.1 ppm SO₂ (約6時間/日, 合計335.6時間) を混合させて暴露実験を行っている。50%ろ過区の約51 ppm・hrs (>0.00ppm) より高いO₃ ドースの2区 (25%区と0%区) では、生長、収量とも顕著に減少した。SO₂ 単独では影響は認められず、また高いO₃ ドースとの混合でも、SO₂ の有無は生長、収量に影響せず、相加的であった。しかし、50%ろ過区においてSO₂ との混合は生長、収量を顕著に減少させ、相乗作用が認められた。75%ろ過区でも相乗的 ($P < 0.2$) な影響が認められた。

岡山農試 (1979) はイネを0.1 ppm O₃ + 0.075 ppm SO₂ に8時間/日で9回 (隔日)、分けつ期、幼穂形成期、出穂開花期に暴露して、生長を比較している。可視障害は分けつ期の混合暴露で助長されたが、わら重は幼穂形成期の混合暴露で若干減少した。上述の3生育期にわたって暴露すると、稈長、わら重が減少したが、SO₂ の有無はほとんど影響しなかった。なお穂長、穂数、総もみ重などは影響されなかった。彼らはまたダイコンでも同様の実験を行った。その結果、生育初期、中期では混合暴露により顕著に可視障害が発現したが、葉数、根長、根茎、乾重などは全処理区で大きな差は認められなかった。

木本植物に関して、Noble と Jensen (1980) はポプラを0.5 ppm SO₂ と0.25 ppm O₃ に24日間 (12時間/日) 混合暴露した実験で、葉の生長を葉位 (Age) との関係で調べた。SO₂ 単独は大きな影響を与えなかったが、O₃ は葉の数、面積、乾重を減少させ、葉含水率、*単位葉乾重当たりの葉面積 (SLA) を増加させた。混合暴露はO₃ 単独より影響は少なく、相殺作用が認められた。葉位別では老葉でO₃ による生長抑制が認められたが、複合効果は有意でなかった。Jensen (1981a, 1981b) は、ポプラ雑種に対して0.15 ppm O₃ と0.25 ppm SO₂ の7週間 (12時間/日) 混合暴露を、また、ユリノキとハコヤナギ属の1種、トネリコ属の1種に対して0.1 ppm O₃ と0.2 ppm SO₂ の6週間 (12時間/日) 混合暴露を行っている。3—4日ごとに3—4個体ずつサンプリングし、葉面積や葉乾重、個体乾重などの変化を回帰し、そのデータから平均的な*相対生長率 (RGR)、*純同化

*第4章第2節を参照

表 3.1 植物の生長, 収量に対する SO₂ と O₃ の複合効果

種名(品種名)	暴露条件	測定対象	複合効果 ^{a)}	文献
ハツカダイコン (Cherry Belle)	0.05-0.06ppm SO ₂ , 0.03-0.07ppm O ₃ 8時間/日, 5日間/週, 31-32日間	個体生重, 根生重, 根乾重, 根長 葉生重, 葉乾重, 根径	- 0	Tingey <i>et al</i> (1971)
ダイズ (Dare)&(Hood)	0.05ppm SO ₂ , 0.05ppm O ₃ 8時間/日, 5日間/週, 18日間	茎葉生重, 根生重, 根乾重, T/R比 茎葉乾重	+ 0	Tingey <i>et al</i> (1973)
ダイズ (Dare)	0.1ppm SO ₂ , 0.1ppm O ₃ 6時間/日, 133日間	(茎葉生重, 花茎節数, さや数, さや生重 種子数, 種子生重, 種子乾重	0	Heagle <i>et al</i> (1974)
ダイズ (Harasoy)	0.075-0.6ppm SO ₂ , 0.15ppm O ₃ 6時間/日, 5日間/週, 2週間	茎長, 茎生重, 茎乾重, 葉生重, 葉乾重	(0) ^{b)}	Hofstra & Ormrod (1977)
ダイズ (Dare)	0.25ppm SO ₂ , 0.25ppm O ₃ 4時間/日, 3日間/週, 11週間	(茎葉乾重, 根乾重, 個体乾重, 茎節数 茎節重	0	Reinert & Weber (1980)
タバコ (Bel W3)&(Burley21)	0.05ppm SO ₂ , 0.05ppm O ₃ 8時間/日, 5日間/週, 28日間	葉乾重, 茎乾重, 根乾重	0	Tingey <i>et al</i> (1973)
アルファルフ (Vernal)	0.05ppm SO ₂ , 0.05ppm SO ₂ , 8時間/日, 5日間/週 対照植物40-45cmまで暴露	茎葉乾重, 根乾重	-	Tingey <i>et al</i> (1975)
アルファルフ (Mesa-Sirsa)	0.06ppm SO ₂ 連続 0.05ppm O ₃ , 7時間/日, 68日間	葉乾重, 刈り株乾重, 根乾重	(0)	Tingey <i>et al</i> (1975)
インゲン (Sanilac)	0.075-0.6ppm SO ₂ , 0.15ppm O ₃ 6時間/日, 5日間/週, 2週間	茎生重, 本葉生重, 初生葉生重	(-)	Hofstra & Ormrod (1977)
インゲン	0.1ppm SO ₂ , 6時間/日, 合計335.6時間/77日間 5段階の O ₃ 濃度(Max 9000pphm-hrs)	(茎葉乾重, さや数, さや乾重, 種子数, 種子乾重など 種子数/さや, など	+ ^{c)/0} 0	Oshima (1978)
ポプラ雑種 (#207)	0.5ppm SO ₂ , 0.25ppm O ₃ 12時間/日, 24日間	葉数, 葉節数, 葉乾重, SLA 葉面積, 葉含水率	- 0/-	Noble & Jensen (1980)
ポプラ雑種 (#207)	0.25ppm SO ₂ , 0.15ppm O ₃ 12時間/日, 7週間	(樹高, 葉面積, 葉乾重, 個体乾重 RGR, NAR, LAR, LWR, SLAなど	(-)	Jensen (1981, a)
ユリノキ	0.2ppm SO ₂ , 0.1ppm O ₃ 12時間/日, 6週間	(葉面積, 新茎葉乾重 RGR, LAR, NAR, RLaGR	(-)	Jensen (1981, b)
ハコヤナギ属の1種	0.2ppm SO ₂ , 0.1ppm O ₃ 12時間/日, 6週間	(葉面積, 新茎葉重 RGR, LAR, NAR, RLaGR	(-)	Jensen (1981, b)
トネリコ属の1種	0.2ppm SO ₂ , 0.1ppm O ₃ 12時間/日, 6週間	葉面積, 新茎葉重	(0)	Jensen (1981, b)

a) +: 相乗作用 0: 相加作用 -: 相殺作用

b) ()がついているものは有意差検定が不明確なもの

c) O₃ dose が中程度の場合, 相乗作用あり

率 (NAR), *葉面積比 (LAR) などを求めている。ハコヤナギ属の1種では、O₃単独は顕著に、またSO₂単独も、RGR, NARを減少させたが、LARには影響を与えなかった。混合暴露ではLARも減少したが(相乗作用)、RGRやNARの減少はO₃単独より小さく、これらの要素には相殺作用を示した。ユリノキの場合、SO₂単独暴露は著しくRGR, NAR, LARを減少させたが、O₃単独暴露はRGR, NARのみを減少させた。混合暴露は、LARを若干減少させたが、RGR, NARには変化を与えなかった。これらの要素には相殺作用のみが認められた。一方、トネリコ属に対する暴露では処理区間で差がなかったという。ポプラ雑種に対しては各器官の生長に対してSO₂はわずかに、O₃は顕著に抑制し、混合暴露も生長を顕著に抑制したが、相殺的だったという。O₃単独及び混合暴露はRGR, NAR, LARを減少させたが、SO₂単独暴露は、RGR, NARのみを減少させた。しかし、これらの暴露は光合成産物の分配率には直接影響しなかったとしている。今まで述べてきた、植物の生長、収量に対する低濃度SO₂とO₃の複合効果について、表3.1にまとめた。

3. 2 二酸化硫黄と二酸化窒素

SO₂とNO₂による混合暴露の植物影響についても1970年代から研究されるようになり、急性障害に関しての報告は蓄積されつつある。しかし、低濃度汚染物質の長期間暴露による生長等への影響に関しては、極めて少なく、牧草に関する研究がよく知られている(Ashenden & Mansfield, 1978, Ashenden, 1979b, Ashenden & Williams, 1980)。彼らは、オーチャードグラス、ケンタッキーブルーグラス、イタリアンライグラス、チモンシグラスを0.11 ppm SO₂と0.11 ppm NO₂に20週間、単独及び混合暴露した(103.5時間/週、平均濃度は各々0.068ppm)。4週間ごとのサンプリングで各器官の生長量を比較している。その結果、オーチャードグラスはSO₂によって、顕著に、またNO₂によって若干、乾重生長及び葉面積生長が抑制されたが、葉数、分けつ数にはあまり影響が見られなかった。混合暴露では、これらすべての要素がさらに著しく抑制され、SO₂とNO₂による相乗作用が認められた。ケンタッキーブルーグラスではSO₂とNO₂の各単独暴露によって、これらの要素は抑制されたが、混合暴露ではさらに著しく抑制された。分けつ数、葉数、葉面積に対しては相乗作用が認められたが、各器官の乾重生長には相加的な影響が見られた。イタリアンライグラスでは、NO₂の影響がほとんど認められず、SO₂は若干、乾重及び葉数、分けつ数を減少させた。混合暴露によってすべての要素が顕著に減少し、乾重及び葉面積では相乗作用が認められた。チモンシグラスではNO₂の影響はほとんどなく、SO₂は全要素を減少させた。混合暴露はさらに著しく抑制し、葉の数、面積、乾重では相乗作用が認められたという。

Thompson *et al.* (1980) は砂漠に生育する5種の1年生及び5種の多年生植物を用いて0.22, 0.67, 2.0 ppm SO₂と0.11, 0.33, 1.0 ppm NO₂の単独及び混合(0.22 ppm SO₂ + 0.11 ppm NO₂, 0.67 ppm SO₂ + 0.33 ppm NO₂, 2.0 ppm SO₂ + 1.0 ppm NO₂)暴露を1~2回行っている(5時間/日, 5日間/週, 8-32週間)。結果は、植物種、暴露期間などによって異なったが、多年生植物

では、高SO₂区で伸長生長（主茎+分枝）や乾重生長が若干抑制されたが、低SO₂区や低NO₂区では逆に促進傾向が認められた種もあった。混合暴露すると、生長が抑制された種が多かったが、促進された種もあった。しかし、種子生産を調べた2種では、ガス暴露により、収量が減少しており、混合暴露区で影響が最も大きかった。一年生植物では、高及び中SO₂区と高NO₂区において生長抑制が認められた種があったが、NO₂処理で生長促進された種もいくつかあり、混合暴露では高、中濃度区では生長抑制が、低濃度区では生長促進が認められた種が多かった。いくつかの区で相殺的影響が認められたが、全体としては相加的影響が認められた区が多かった。SO₂とNO₂の複合効果については表3.2にまとめた。

表3.2 植物の生長、収量に対するSO₂とNO₂の複合効果

種名(品種名)	暴露条件	測定対象	複合効果 ^{a)}	文献
オーチャードグラス (Aberystwyth)	0.11ppm SO ₂ , 0.11ppm NO ₂ 103.5時間/週, 20週間(平均0.068ppm)	tiller数, 葉数, 葉面積, 生葉乾重, 根乾重 切株と枯死葉乾重	+ 0	(Ashenden & Mansfield (1978) Ashenden (1979))
ケンタッキーブルーグラス (Monopoly)	0.11ppm SO ₂ , 0.11ppm NO ₂ 103.5時間/週, 20週間(平均0.068ppm)	tiller数, 葉数, 葉面積 生葉乾重, 切株と枯死葉乾重, 根乾重	+ 0	(Ashenden & Mansfield (1978) Ashenden (1979))
イタリアンライグラス (milano)	0.11ppm SO ₂ , 0.11ppm NO ₂ 103.5時間/週, 20週間(平均0.068ppm)	葉面積, 生葉乾重, 根乾重 tiller数, 葉数, 切株と枯死葉乾重	+ 0	(Ashenden & Mansfield (1978) Ashenden & Williams (1980))
チモンズグラス (eskimo)	0.11ppm SO ₂ , 0.11ppm NO ₂ 103.5時間/週, 20週間(平均0.068ppm)	葉数, 葉面積, 生葉乾重 tiller数, 切株と枯死葉乾重, 根乾重	+ 0	(Ashenden & Mansfield (1978) Ashenden & Williams (1980))
砂漠の多年草 5種	0.22-2.0ppm SO ₂ , 0.11-1.0ppm NO ₂ 5時間/日, 5日間/週, 16-32週間	全茎長, 個体乾重, 花数, 種子数	(0) ^{b)}	Thompson <i>et al.</i> (1980)
砂漠の1年草 5種	0.22-2.0ppm SO ₂ , 0.11-1.0ppm NO ₂ 5時間/日, 5日間/週, 8-17週間	茎長, 個体乾重, 花数	(0/-)	Thompson <i>et al.</i> (1980)

a) + : 相乗作用 0 : 相加作用 - : 相殺作用

b) () がついているものは有意差検定が不明確なもの

3.3 二酸化窒素とオゾン及びその他の混合ガス

都市型大気汚染の主要な原因物質として知られているNO₂とO₃による混合ガスの植物影響に関する研究は極めて少ない。最近、我が国の研究者が、この複合汚染に注目し、急性障害に関してはいくつか報告されるようになった(Furukawa & Totsuka, 1979, 古川ら, 1981)。

慢性影響に関して、Shimizu *et al.* (1984) は次のような実験を行っている。実験条件は、Shimizu *et al.* (1981) の実験と同様にして、播種後14日目のロシアヒマワリを、12日間、0.1 ppm NO₂ (連続) と0.1 ppm O₃ (明期10時間0.1 ppm, 暗期10時間0 ppm, その間の2時間ずつの明期に徐々に濃度を変化させ、平均0.05 ppm/日) に、単独及び混合暴露して、暴露開始直前、6日後、12日後にサンプリングし、葉面積、各器官別乾重測定を行い、生長解析を行っている。その結果、

O₃区と混合区でのみ O₃に特有の小白はん状の可視障害が認められたが、混合区で顕著であった。植物体の個体乾重は NO₂単独暴露で6日目から増加しており、O₃単独暴露でも12日目には増加した。しかし混合区では、乾重生長はむしろ抑制された。NO₂は根、莖、葉のすべての器官の乾重を増加させた。O₃は特に葉面積、葉乾重の生長を著しく促進した。これに対し、混合区では根の生長が特に抑制された。生長解析を行った結果、RGRは、NO₂区では暴露前半に顕著な増加を示し、O₃区では特に後半に顕著に増加した。一方、混合区では暴露前半若干低下したが、後半は回復した。NARはRGRとほぼ同様の变化を示したが、混合区においては、暴露期間中減少した。LARはNO₂、O₃単独暴露区ではほとんど変化しなかったが、混合区では増加した。SLAは各処理区でほとんど差がなかった。光合成産物の分配率には若干の変化があり、特に混合区で個体乾重に占める葉乾重の割合(LWR)が増加し、個体乾重に占める根乾重の割合(RWR)が減少した。O₃とNO₂との間には乾重生長をはじめ、多くの要素で混合ガスの複合効果が認められ、O₃とNO₂の複合汚染が植物の生長に顕著な影響を与えることが示唆された。混合暴露における可視障害の様相や、分配率の変化などの反応は、Shimizu *et al.* (1981)のO₃単独暴露の実験結果と類似しており、NO₂がO₃に混合されることによって、何らかの複合効果が引き起こされ、O₃障害が増大したようでもある。いずれにせよ、O₃とNO₂の濃度が比較的高い都市域では植物の生理、生長が影響を受けることが示唆された。

外国でも、最近、木本植物7種を0.1 ppm O₃と0.1 ppm NO₂に28日間(6時間/日)混合暴露した報告がある(Kress, 1980)。その結果モミジバフウとトネリコ属の1種では、混合暴露によって相殺作用が認められたという。

以上の他にSO₂、NO₂、O₃の三種混合暴露実験についても最近報告されている。Elkley & Ormrod (1980)はケンタッキーブルーグラスなど数種の牧草の多数の品種をSO₂、O₃、NO₂各0.15 ppmの単独と三種混合で暴露した。3枚の葉面積の変化を比べると、品種によって、各汚染ガス単独暴露の影響は様々であるが、三種混合暴露によって多くの品種で最も高い生長抑制が認められた。複合効果については二種混合の結果がないので明らかではない。我が国では0.04—0.2 ppm O₃、0.02—0.11 ppm SO₂、0.02—0.1 ppm NO₂、0.02—0.08 ppm NO₂、2.35—11.76 ppm COの混合暴露実験をイネで行っている(三重大学農学部作物学教室 1981)。その結果、O₃を除く4種の汚染ガスの混合暴露では大きな影響はないが、5種混合暴露では乾重生長などが顕著に抑制されたという。ただし、O₃単独でも同程度の生長抑制が認められており、複合の影響はほとんど認められなかった。NO₂とO₃を中心とした複合効果については表3.3にまとめた。

以上示したように、複合汚染の植物生長に関する研究は、SO₂、O₃の二種混合実験が最も多く行われているものの、それでさえ、環境要因など種々の要因との関係や、生長解析法による生長を構成する種々の要素への影響については、ほとんど明らかになっていない。他の複合汚染に至っては、研究報告自体が極めて少ない。

複合効果の問題については、以上に概説した報告では、相乗、相加、相殺作用が各々の場合で報

表 3.3 植物の生長、収量に対する NO₂ と O₃ の複合効果

種名(品種名)	暴露条件	測定対象	複合効果 ^{a)}	文献
ヒマワリ (ロシアヒマワリ)	0.1ppm NO ₂ 連続 0.1ppm O ₃ (平均0.05ppm/日) 12日間	葉面積, 葉乾重, 莖乾重, 根乾重, 個体乾重 LAR, SWR, RWR 植物高, 葉数, 花芽乾重, SLA, LWR, FWR	+ 0	Shimizu <i>et al.</i> (1984)
Sweetgum	0.1ppm O ₃ , 0.1ppm NO ₂ 6時間/日, 28日間	樹高生長	-	Kress (1980)
トネリコ属の1種	0.1ppm O ₃ , 0.1ppm NO ₂ 6時間/日, 28日間	樹高生長	-	Kress (1980)
上記2種以外の 木本5種	0.1ppm O ₃ , 0.1ppm NO ₂ 6時間/日, 28日間	樹高生長	0	Kress (1980)
イネ (コシヒカリ)	0.06ppm O ₃ (3日間), 0.03ppm SO ₂ , 0.03ppm NO ₂ , 0.02ppm NO 3.53ppm CO (7日間), 4時間/日 7日間	莖長, 根長, 莖葉乾重, 根乾重 T/R比, 根数	(0) ^{b)c)}	三重大学農学部 作物研究室 (1981)

a) + : 相乗作用 0 : 相加作用 - : 相殺作用

b) () がついているものは有意差検定が不明確なもの

c) O₃ と他の 4 種混合ガスとの間の関係

告されており、複合効果については一定しない。しかし、全体としてみると、混合汚染物質の組み合わせにかかわらず、どちらか一方でも汚染物質単体の生長抑制効果が大きい場合には、相殺作用が認められ、各々の汚染物質単体での生長抑制効果が小さいかあるいは認められない場合には、相乗作用が認められ易い。このことは急性障害に関しても同様の現象が認められるようである (Heagle & Johnston, 1979)。しかし汚染物質の量 (濃度) と植物影響の関係は、一般に直線的でなく、シグモイド型の反応を示すことを考えると、本質的な複合効果はなくても、例えば、各々の汚染物質による影響が認められる亜限界の低濃度域では、統計学上、相乗作用が認められ易いし、逆に、個々の汚染物質によって十分な生長抑制などが認められる場合には、統計学上、相殺作用が認められ易くなると思われる。しかし相殺作用が認められた例の中でも、汚染物質単独の場合よりも、混合暴露の場合の方が生長抑制効果が少ないような場合には、真の意味での相殺作用があると言える。一方、単独での影響が亜限界の濃度での混合暴露で、真の相乗作用があったかどうかを判定することは、影響の機作が詳しく検討されない限り非常に困難であろう。

植物の生長は、多くの複雑な生理反応の最終的な結果であるので、植物の生長への混合暴露の影響を調べる場合でも、単に生長そのものを追っていたのでは、生物学的に意味のある、相乗作用、相殺作用を議論することは不可能である。Shimizu *et al.* (1984) が行った NO₂ と O₃ の混合暴露

実験では、生長解析法によって生長をいくつかの構成要素に分けて検討しているが、その結果、統計学上、有意な複合効果が光合成産物の分配率にも認められており、これらの要素に対する詳細な生理学的研究が望まれる。

高濃度汚染物質の混合ガスによる短期間暴露の生理学的研究は、光合成、蒸散、気孔反応、根の還元力、糖やタンパクなどの成分変化に関して行われており、相乗作用などの複合効果が認められているが、それらの生理作用に対する相乗作用の機作に関しては、まだ明らかにされてない。また混合汚染物質の長期間暴露実験でも、光合成 (Carlson, 1979) や生体成分 (Neely *et al.*, 1979)、酵素活性 (Horsman & Wellburn, 1975)、蒸散 (Ashenden, 1979a) に対する影響が少しずつ検討されるようになってきている。特に酵素活性に関しては、種々の濃度での混合暴露実験が行われており、単に汚染物質の分子数の増加では説明のつかないような相乗作用も観察されている。

今後さらに、植物の生長に密接な関係のある生理機能 (例えば、光合成や転流機能)、解毒機能に関与する酵素類、また植物ホルモン類に関しての詳細な研究によって、低濃度汚染物質の生長影響における生物学的意味のある真の複合効果の機作が解明されよう。

一方、統計学上、相乗作用が認められないような場合でも、低濃度汚染物質の混合暴露によって植物の生長が抑制される割合が増加したり、混合暴露でのみ対照と有意な影響が認められる場合も報告されている。このことは、実際の野外でも複数の汚染物質が共存している場合には、ある汚染物質が単独の場合に予想される影響よりも大きな影響が、植物の生長や収量に及ぼされている可能性があることを意味している。したがって植物保護のための環境基準を検討するためには、低濃度大気汚染物質の長期間混合暴露による植物の生長、収量影響に関して、さらに多くの実験が行われる必要がある。

引用文献

- Ashenden, T.W. (1979) : Effects of SO₂ and NO₂ pollution on transpiration in *Phaseolus vulgaris* L. Environ. Pollut., 18, 45-50.
- Ashenden, T.W. (1979) : The effects of long-term exposures to SO₂ and NO₂ pollution on the growth of *Dactylis glomerata* L. and *Poa pratensis* L. Environ. Pollut. 18, 249-258.
- Ashenden, T.W. and T.A. Mansfield (1978) : Extreme pollution sensitivity of grasses when SO₂ and NO₂ are present in the atmosphere together. Nature, 273, 142-143.
- Ashenden, T.W. and I.A.D. Williams (1980) : Growth reductions in *Lolium multiflorum* Lam. and *Phleum pratense* L. as a result of SO₂ and NO₂ pollution. Environ. Pollut., 21, 131-139.
- Carlson, R.W. (1979) : Reduction in the photosynthetic rate of *Acer quercens* and *Fraxinus* species caused by sulphur dioxide and ozone. Environ. Pollut. 18, 159-170.
- Elkiey, T. and D.P. Ormrod (1980) : Response of turfgrass cultivars to ozone, sulfur dioxide, nitrogen dioxide or their mixture. Amer. Soc. Hort. Sci., 105, 664-668.
- 古川昭雄・猪野瀬桂子・横山政昭・田崎忠良・戸塚績・牛島忠広 (1981) : 混合大気汚染ガスの高等植物への影響, I. NO₂, O₃ 混合ガス処理による可視障害の発現. 国立公害研究所研究報告, 第28号, 87-98.
- Furukawa, A. and T. Totsuka (1979) : Effects of NO₂ and O₃ alone and in combinations on net

- photosynthesis in sunflower. *Environ. Control Biol.*, 17 (3-4), 161-166.
- Haagen-Smit, A.J., E.F.Darley, M.Zaitlin, H.Hull and W.Noble (1952) : Investigation on injury to plants from air pollution in the Los Angeles area. *Plant Physiol.*, 27, 18-34.
- Heagle, A.S., D.E.Body and G.E.Neely (1974) : Injury and yield responses of soybean to chronic doses of ozone and sulfur dioxide in the field. *Phytopathology*, 64, 132-136.
- Heagle, A.S. and J.W.Johnston (1979) : Variable responses of soybeans to mixtures of ozone and sulfur dioxide. *J. Air Pollut. Cont. Assoc.*, 29, 729-732.
- Hofstra, G. and D.P.Ormrod (1977) : Ozone and sulphur dioxide interaction in white bean and soybean. *Can. J. Plant Sci.*, 57, 1193-1198.
- Horsman, D.C. and A.R.Wellburn (1975) : Synergistic effect of SO₂ and NO₂ polluted air upon enzyme activity in pea seedlings. *Environ. Pollut.*, 8, 123-133.
- Jensen, K.F. (1981a) : Growth analysis of hybrid poplar cuttings fumigated with ozone and sulphur dioxide. *Environ. Pollut.* 26, 243-250.
- Jensen, K.F. (1981b) : Air pollutants affect the relative growth rate of hardwood seedlings. PB-81-175275, NTIS, U.S.Dept. of Commerce.
- Kress, L.W. (1980) : Effect of O₃ and O₃ + NO₂ on growth of tree seedlings. Proceedings of Symposium on Effects of Air Pollutants on Mediterranean and Temperate Forest Ecosystems, Riverside, California, 239.
- Menser, H.A. and H.E.Heggstad (1966) : Ozone and sulfur dioxide synergism : Injury to tobacco plants. *Science*, 153, 424-425.
- 三重大学農学部 作物学研究室 (1981) : 水稻の初期生育におよぼす複合ガスの影響 光化学オキシダントの農林作物の生育収量におよぼす影響の解析に関する研究. 昭和55年度研究成績報告書.
- Neely, G.E., D.T.Tingey and R.G.Wilhour (1977) : Effects of ozone and sulfur dioxide singly and in combination on yield, quality and N-fixation of alfalfa. PB-264233, 663-673 (International Conference on photochemical oxidant pollution and its control, Proceedings. volume II.) U.S.Department of Commerce, NTIS,
- Noble, R.D. and K.F.Jensen (1980) : Effects of sulfur dioxide and ozone on growth of hybrid poplar leaves. *Amer. J. Bot.*, 67, 1005-1009.
- 岡山県農業試験場化学部 (1979) : 農林作物の生育ステージと被害発生様相, その1~その4. 光化学スモッグによる農作物被害の解析と対策に関する研究-中間成果概要(郡馬農試, 埼玉農試, 千葉農試, 東京農試, 神奈川農総研, 愛知農総試, 大阪農技センター, 兵庫農総センター, 岡山農試編), 94-97.
- Oshima, R.J. (1978) : The impact of sulfur dioxide on vegetation : A sulfur dioxide-ozone response model. Final Report for ARB Agreement A6-162-30, PB283604, 94p.
- Reinert, R.A. and Weber, D.E. (1980) : Ozone and sulfur dioxide-induced changes in soybean growth. *Phytopathology*, 70, 914-916.
- Shimizu, H., S.Motohashi, H. Iwaki, A.Furukawa and T.Totsuka (1981) : Effects of chronic exposures to ozone on the growth of sunflower plants. *Environ. Control Biol.*, 19 (4), 137-147.
- Shimizu, H., T.Oikawa and T.Totsuka (1984) : Effects of low concentrations of NO₂ and O₃ alone and in mixture on the growth of sunflower plants. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud. Japan*. No.65 (in press)
- Thompson, C.R., G.Kats and R.W.Lennox. (1980) : Effects of SO₂ and/or NO₂ on native plants of the Mojave Desert and Eastern Mojave-Colorado Desert. *J. Air Pollut. Control Assoc.*, 30(12), 1304-1309.
- Tingey, D.T., W.W.Heck and R.A.Reinert (1971) : Effect of low concentrations of ozone and sulfur dioxide on foliage, growth and yield of radish. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 96, 369-371.
- Tingey, D.T. and R.A.Reinert (1975) : The effect of ozone and sulphur dioxide singly and in com-

bination on plant growth. Environ. Pollut., 9, 117-125.

Tingey, D.T., R.A.Reinert, C.Wickliff and W.W.Heck, (1973) : Chronic ozone or sulfur dioxide exposures, or both, affect the early vegetative growth of soybean. Can. J. Plant Sci., 53, 875-879.

4. 植物の生長過程に関与する生理機能の変化

(a) 種々の大気汚染質による高等植物の光合成阻害

古川昭雄

植物は光合成作用によって大気中の CO_2 を固定し有機物を合成して生長している。一方、植物は大気汚染質に対して非常に感受性が強く、大気汚染下では CO_2 固定能の低下、植物の乾量生長の減少が起こる。

二酸化硫黄 (SO_2) の光合成に対する影響についての研究は古く、既に1937年に Thomas&Hill によって報告されている。その後、多くの研究者によって種々の大気汚染質が高等植物の光合成に悪影響を及ぼすことが報告されている。しかし、どのような大気汚染質がどれだけ光合成に影響を及ぼすのか、また、複数の大気汚染質が共存したときに光合成がどのような影響を受けるのかについての報告は極めて少ない。これまでに我々の研究室では、植物の生長に欠くことのできない光合成に着目し、種々の大気汚染質の単独及び混合処理の影響について研究を行ってきた。そこで、これまでに得られた研究成果の概要を述べる。

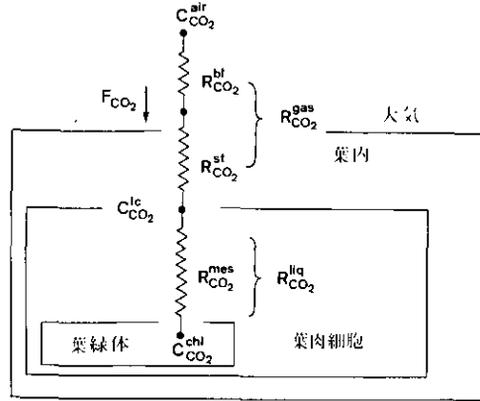
(1) 大気から葉内への CO_2 の流れ

植物の葉は大気から気孔を通して CO_2 を葉内に取り込み、細胞内に存在する葉緑体で CO_2 を有機物として固定している。この大気から葉緑体への CO_2 の流れを CO_2 の拡散過程としてとらえることができる (Gaastra, 1959)。

大気中の CO_2 は葉の表面に生じる境界層 (葉面境界層) を通って気孔に達し、気孔を通過して細胞内に流れ込む (図4.1)。細胞内に侵入した CO_2 は葉緑体で固定される。大気から葉緑体表面までの CO_2 の流れには葉面境界層における拡散抵抗、気孔を通る際に生じる拡散抵抗、気孔を通過して細胞表面から葉緑体に達するまでの拡散抵抗 (葉肉組織抵抗) が障害物として存在する。つまり、光合成作用による CO_2 取り込み速度はこのような拡散抵抗と大気と葉緑体との間に生じる CO_2 濃度の落差によって決まる。

光合成速度を以上の CO_2 拡散過程を用いて解析すれば、大気汚染質が気孔の開き具合に影響しているのか、それとも葉緑体の光合成活性に影響しているのかをある程度までは区別できる。

大気から気孔までは気相において CO_2 の拡散が起こっているのに対して、気孔底から葉緑体までは液相で起こっている。植物の蒸散作用による葉から大気への水分の放出はもっぱら気相で起



$$F_{CO_2} = \frac{C_{CO_2}^{air} - C_{CO_2}^{chl}}{R_{CO_2}^{gas} + R_{CO_2}^{liq}} \quad F_{H_2O} = \frac{C_{H_2O}^{lc} - C_{H_2O}^{air}}{R_{H_2O}^{gas}}$$

図 4.1 大気から葉緑体までのCO₂の経路模式図

こっており、蒸散速度を測定すれば気相で起こっているCO₂の拡散過程、すなわち、葉面境界層と気孔において生じる拡散抵抗を求められる。光合成速度は気相、液相両方で起こっているCO₂の拡散過程によって律速されているわけで、蒸散速度を同時測定すれば液相でのCO₂拡散過程（葉肉組織抵抗）についても求められる（Jarvis, 1971）。そこで、光合成、蒸散速度を同時に測定し、気相での拡散抵抗（主として気孔拡散抵抗）と液相での拡散抵抗（主として葉緑体のCO₂固定能を表す）を求めて大気汚染質の光合成に対する影響の解析を試みる。

(2) 光合成に及ぼすSO₂の影響

SO₂をヒマワリに処理して光合成速度の経時変化を観察すると、SO₂処理開始直後に急激な低下が見られる（図4.2）。一方、SO₂濃度が低いときには蒸散速度はSO₂による影響をほとんど受けない。CO₂の拡散過程から考えれば、拡散抵抗を計算するまでもなく、SO₂は気孔の開閉に影響するよりも葉緑体でのCO₂固定能力の低下を引き起こして（Malhotra & Hocking, 1976）、光合成速度を低下させているものと思われる。

SO₂の処理を停止して光合成の回復について調べてみると、処理を停止した直後から光合成速度は増加し始める。光合成の回復が観察されるという事実は、光合成がSO₂によって可逆的に阻害されることを示している。つまり、SO₂によって光合成が阻害されてもSO₂濃度が低下すれば何らかの修復作用によって光合成は回復する。しかし、SO₂の濃度が高いと回復は遅れ、完全に元に戻りまで回復しなくなり、SO₂は部分的にもしくは全体的に光合成を不可逆的に阻害することになる。このようなSO₂の光合成速度に対する影響は他の植物によっても観察されている（Sij & Swanson, 1974）。

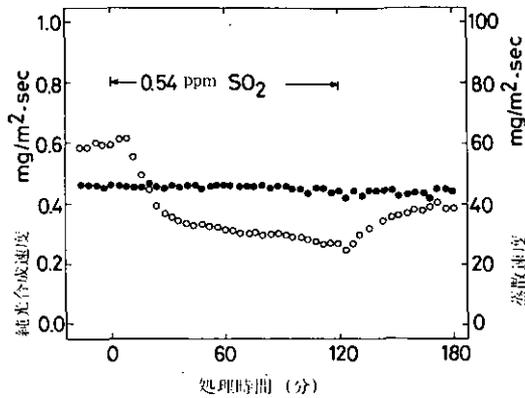


図 4.2 ヒマワリ葉の光合成速度 (—○—) と蒸散速度 (—●—) の $0.54 \mu\text{l}/\text{ISO}_2$ 処理前, 処理中, 処理後の変化 (古川, 未発表)

(3) 光合成に及ぼす O_3 の影響

我が国における大気汚染の状況は10~20年前とは様相を異にしている。昭和30年代から40年代初期までは SO_2 濃度が高く、多くの地域で SO_2 特有の可視障害が街路樹や農作物の葉に観察された。この数年は大気中の SO_2 濃度は低く、 SO_2 によると思われる植物被害は観察されなくなってきている。これに反して、 O_3 の濃度は依然として高く、かえって上昇する傾向にさえある。とりわけ都市近郊における O_3 濃度の上昇は著しく、 O_3 特有の可視障害が多くの植物の葉に発現している (松岡ら, 1980)。

O_3 を植物に処理すると点状の可視障害が発現するが、可視障害が発現する前に光合成速度は低下する。 O_3 による光合成速度の低下は O_3 処理を開始した直後には起こらず (図4.3)、 SO_2 の場合とは異なっている。さらに、 O_3 の影響は蒸散速度に対しても SO_2 とは異なっている。ヒマワリの蒸散速度は SO_2 によってはほとんど影響されなかったが、 O_3 処理すると蒸散速度は光合成速度と類似した経時変化を示して低下する。つまり、 O_3 による光合成速度の低下は気孔が閉じたために起こる (Hill & Littlefield, 1969) のではないかと思われる。もし O_3 が気孔を閉じさせるだけで、葉緑体での CO_2 固定能力に影響しなければ、 O_3 の影響は一時的なもので、いずれ気孔が開き、活発に光合成を営み始めるであろう。それでは、気孔の閉鎖が光合成速度にどれほどの影響を与えているのであろうか。そこで、 O_3 による光合成速度の低下に対して気孔閉鎖がどれだけ関与しているかを検討してみよう。

気相の拡散抵抗は O_3 の濃度が高まるにつれて指数関数的に増大し、 O_3 処理によって気孔閉鎖が起こることを示している (図4.4)。しかし、液相での拡散抵抗もほぼ同じ傾向で増大しており、 O_3 による光合成速度の低下が気孔閉鎖だけによっているのではなく、葉緑体における光合成系そのものも阻害されていることを示している。さらに、液相での拡散抵抗の増加は、同じ O_3 濃度で

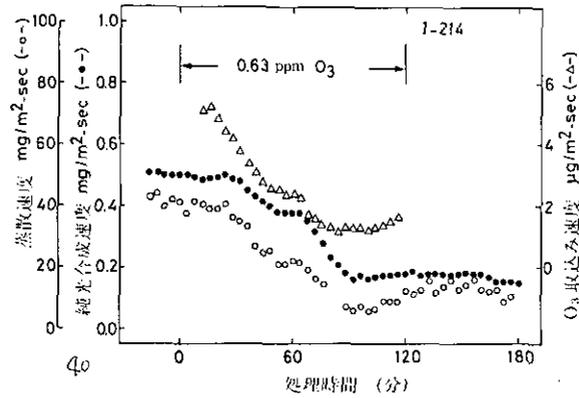


図 4.3 ポプラ葉の光合成 (—●—), 蒸散 (—○—), O₃取り込み速度 (—△—) の 0.63 μl/lO₃処理前, 処理中, 処理後の変化 (Furukawa *et al.*, 1983)

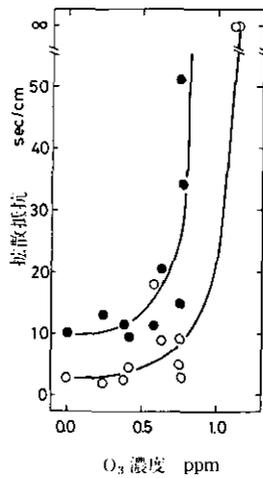


図 4.4 ポプラ葉の気相 (—○—) と液相 (—●—) におけるCO₂拡散抵抗に対する 種々の濃度の影響 (Furukawa *et al.*, 1983)

は気相での拡散抵抗の増加よりも大きく、光合成速度の低下はより液相での拡散抵抗の増加に依存していることが明らかである。すなわち、O₃による光合成速度の低下は気孔の閉鎖による葉内へのCO₂供給量の減少によるばかりではなく、それと同等に、もしくはそれ以上に葉緑体での光合成系の破壊によって不可逆的に光合成速度が阻害されていることを示している。すなわち、Hill と Littlefield (1969) が報告しているように、O₃処理による光合成速度の低下は、気孔が閉じることが主要因なのではなく、葉緑体での光合成系の低下、例えば電子伝達系の阻害 (Coulson & Heath, 1974) によって光合成速度が低下するものと思われる。

(4) 光合成に及ぼす NO₂ の影響

多くの植物において SO₂ と O₃ が気孔の開度にも影響を与えて光合成速度を低下させるのに対して、NO₂ は気孔にはほとんど影響せず光合成速度を低下させる (Srivastava *et al.*, 1975; Hill & Bennett, 1970)。さらに、光合成速度の低下はかなりの高濃度 NO₂ を処理することによって初めて明らかとなり (図4.5)、毒性は SO₂, O₃ と比較して極めて低いものである (Bennett & Hill, 1973)。NO₂ の光合成に対する毒性の低さは光合成阻害からの回復によっても明らかである (図4.5)。ヒマワリ葉に 4.0 ppm NO₂ を 2 時間処理すると、光合成速度は約 90% 阻害されるにもかかわらず、NO₂ 処理を停止すると約 1 時間で NO₂ 処理前の約 80% にまで回復する。

NO₂ を処理すると葉内に NO₂⁻ が蓄積し (図4.6)、処理を停止すると葉内の NO₂⁻ 量は急激に減

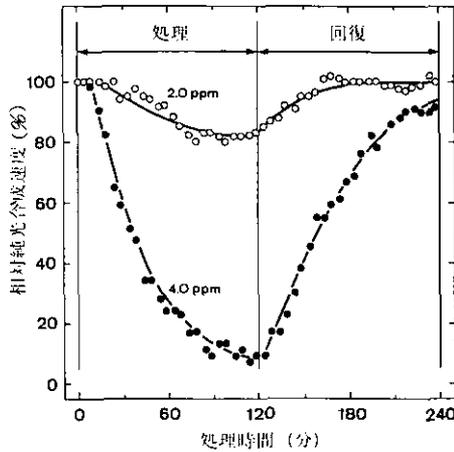


図 4.5 ヒマワリ葉の光合成速度に対する 2.0, 4.0 ppm NO₂ の影響 (古川, 未発表)

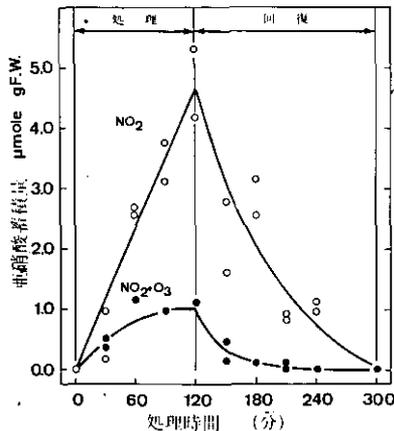


図 4.6 4.0, 3.0, 2.0 ppm NO₂ 処理中、処理後のヒマワリ葉中の NO₂⁻ 量の変動 (古川, 未発表)

少し、光合成速度の変化と対応している。NO₂ 処理によって葉内に蓄積された NO₂⁻ 量と光合成速度の相対値の関係は片対数上で直線となり、NO₂ による光合成速度の低下は葉内に蓄積された NO₂⁻ 量によっていることを示唆している (図4.7)。NO₂⁻ はカーボニックアンヒドラーゼを阻害する (Bamberger & Avron, 1975) と言われており、これが NO₂ による光合成阻害機作の一つと考えられる。さらに、亜硝酸還元酵素は葉内に蓄積された NO₂⁻ を急速に NH₃ からアミノ酸へと代謝して無毒化していくため (米山, 1979), NO₂ 処理を停止すると急激に光合成速度が回復するものと思われる。

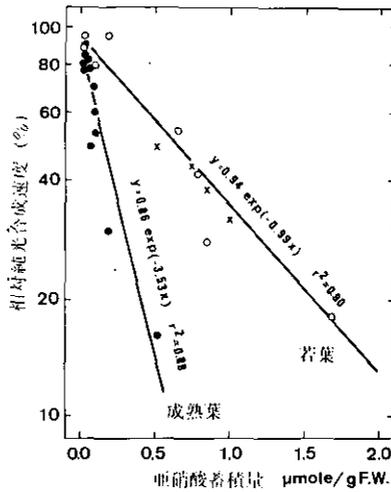


図 4.7 NO₂処理による葉内NO₂⁻蓄積量とヒマワリ葉の相対光合成速度の関係 (古川, 未発表)

(5) 光合成に及ぼす混合大気汚染質の影響

以上、大気汚染質の主成分である SO₂, O₃, NO₂ の単独処理による光合成変化について述べてきたが、大気汚染質が一成分しかないという大気汚染地域はほとんどなく、数種の大気汚染質が共存して植物に影響を与えている。そこで、複数の大気汚染質を混合して植物に処理すると光合成がどのような影響を受けるのかについて述べる。

混合大気汚染質の植物に対する影響は一般的に相乗効果、相加効果、相殺効果に大別されている (Reinert *et al.*, 1975)。光合成に対する影響を調べると、このような効果が明確に存在することがわかる。SO₂, O₃, NO₂ の大気汚染質濃度が低く、各汚染質を単独で処理したときには光合成阻害が観察されなくても、SO₂ と O₃, NO₂ と O₃, もしくは SO₂ と NO₂ を混合してヒマワリ葉に処理してその影響を観察すると、光合成速度の低下は顕著で、明らかに混合ガスの相乗的效果が発現するのがわかる (図4.8)。一方、各大気汚染質の濃度が高く、各汚染質の単独処理によって著し

い光合成速度の低下が起こるにもかかわらず各汚染質を混合して処理すると、光合成速度はそれほど低下せず相殺効果が起こることが明らかである（図4.8）。このように、混合処理の光合成速度に対する影響は、各汚染質の濃度が概して低いときには相乗的に、汚染質の濃度が増加するにつれて相乗効果は相加的から相殺効果へと変わっていく傾向が見られる。それでは、相乗効果、相殺効果が一体どのようにして発現するのかについて少し触れてみることにする。

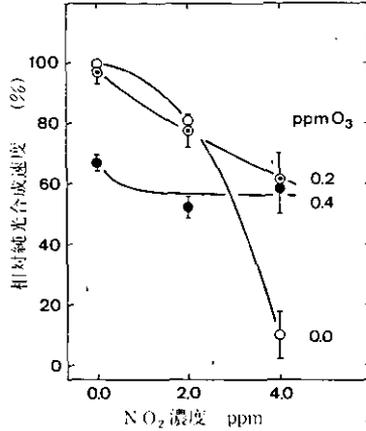


図4.8 NO₂とO₃混合2時間処理によるヒマワリ葉の光合成速度の低下(古川, 未発表)

相乗効果の発現はおそらく各汚染質の作用部位が異なるために外見的に相乗効果となって発現するものと思われる。その一つの具体的例としてSO₂ + NO₂混合系について考えてみることにする。光合成系に対する作用は、SO₂、NO₂の濃度がそれほど高くないときには、SO₂はCO₂固定系（カルビン回路）の酵素活性を低下させるものと思われる（Ziegler, 1972）、NO₂はカーボニックアンヒドラーゼ活性を低下させるものと思われる（Bamberger & Avron, 1975）。すなわち、気孔を通して細胞内に取り込まれたCO₂はNO₂によるカーボニックアンヒドラーゼの活性阻害のためにカルビン回路へのCO₂の供給が低下するばかりではなく、SO₂の共存によってカルビン回路の低下が起こり、見かけ上CO₂固定能が相乗的に低下するのではないかとと思われる。

相乗効果の発現機構にはこの他に、混合することにより大気で異質の毒性の強い大気汚染質の生成、葉内での毒物の合成、もしくは異常代謝物の増加などが考えられる。Wellburn *et al.*, (1981)はATP合成系の阻害から相乗効果の説明を試みているが、現在の知見からはどのようにして相乗効果が発現するのかは全く不明である。

一方、光合成速度が相殺的に阻害されることについては、ある程度の説明が可能である。NO₂ + O₃混合系において見られる相殺効果は、O₃が共存すると気孔はO₃の作用によって閉じ、NO₂の葉内への取り込みが減少する。そのため光合成速度の低下が抑制される。事実、NO₂ + O₃処理

によって葉内での NO_2^- の蓄積量は著しく減少する。また、 $\text{SO}_2 + \text{O}_3$ 系においても類似した現象が観察される。光合成速度に対する混合ガスの影響における相殺効果の発現はもっぱら気孔の閉鎖による葉内への汚染質の侵入が阻害されるために起こるものと思われる。

混合ガスの植物に対する影響に関する報告はまだ少なく、これからの研究に待たねばならない。上述の相乗、相殺効果についての発現機構に関する仮説はまだ一般的ではない。現象の事例があまりにも少ないため、一般化することはまだ困難である。

引用文献

- Bamberger, E.S. and M. Avron (1975) : Site of action of inhibitors of carbon dioxide assimilation by whole lettuce chloroplasts. *Plant Physiol.* 56, 481-485.
- Bennett, J.H. and A.C. Hill (1973) : Inhibition of apparent photosynthesis by air pollutants. *J. Environ. Quality*, 2, 526-530.
- Coulson, C. and R.L. Heath (1974) : Inhibition of the photosynthetic capacity of isolated chloroplasts by ozone. *Plant Physiol.*, 53, 32-38.
- Furukawa, A., Katase, M., Ushijima, T. and T. Totsuka (1983) : Inhibition of photosynthesis of popular species by ozone. *J. Jap. For. Soc.*, 65, 321-326.
- Gaastera, P. (1959) : Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature, and stomatal resistance. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen*, 59, 1-68.
- Hill, A.C. and J.H. Bennett (1970) : Inhibition of apparent photosynthesis by nitrogen oxides. *Atmos. Env.*, 4, 341-348.
- Hill, A.C. and N. Littlefield (1969) : Ozone : Effect on apparent photosynthesis rate of transpiration and stomatal closure in plants. *Environ. Sci. Technol.*, 3, 52-56.
- Jarvis, P.G. (1971) : The estimation of resistances to carbon dioxide transfer. In "Plant Photosynthetic Production-Manual of Methods" .ed by Z. Sestak, J. Catsky and P.G. Jarvis. p. 566-631. Dr. Junk N.V. Publishers The Hague.
- Malhotra, S.S. and D. Hocking (1976) : Biochemical and cytological effects of sulphur dioxide on plant metabolism. *New Phytol.*, 76, 227-237.
- 松岡義浩・内堀 薫・篠崎光夫・野内 勇 (1980) : 植物からみた関東地方の光化学スモッグ被害の実態—光化学スモッグによる植物影響調査報告書—, 一都三県公害防止協議会, pp. 32.
- Mudd, J.B. and T.T. Kozlowski (1975) : *Responses of Plants to Air Pollution*. Academic Press, New York, London, pp. 383.
- Reinert, R.A., A.S. Heagle and W.W. Heck (1975) : Plant responses to pollutant combinations. In "Responses of Plants to Air Pollution" .ed. by J.B. Mudd and T.T. Kozlowski p. 159-178. Academic Press, New York, London.
- Sij, J.W. and C.A. Swanson (1974) : Short-term kinetic studies on the inhibition of photosynthesis by sulfur dioxide. *J. Environ. Quality*, 3, 103-107.
- Srivastava, H.S., P.A. Jolliffe and V.C. Runeckles (1975a) : Inhibition of gas exchange in bean leaves by NO_2 . *Can. J. Bot.*, 53, 466-474.
- Srivastava, H.S., P.A. Jolliffe and V.C. Runeckles (1975b) : The effects of environmental conditions on the inhibition of leaf gas exchange by NO_2 . *Can. J. Bot.*, 53, 475-482.
- Thomas, M.D. and G.R. Hill (1937) : Relation of sulphur dioxide in the atmosphere to photosynthesis and respiration of alfalfa. *Plant Physiol.*, 12, 309-383.
- Wellburn, A.R., C. Higginson, D. Robinson and C. Walmsley (1981) : Biochemical explanations of more than additive inhibitory effects of low atmospheric levels of sulphur dioxide plus nitrogen

dioxide upon plants. *New Phytol.*, 88, 223-237.

米山忠克 (1979) : 高等植物による大気二酸化窒素 (NO_2) の吸収と代謝, 国立公害研究所研究報告, 第10号, 343-350.

Ziegler, I. (1972) : The effect of SO_3 on the activity of ribulose-1, 5-diphosphate carboxylase in isolated spinach chloroplasts. *Planta*, 103, 155-163.

(b) 植物の糖、アミノ酸の代謝に対する大気汚染ガスの影響

伊藤 治

大気汚染物質の主要成分である SO_2 、 NO_2 、 O_3 は、植物体内で営まれていている生命活動の様々な面に影響を及ぼし、結果的には肉眼で認められるような可視害や落葉落果、生長抑制などといった症状として現れてくる。傷害発現の機構に関してはまだ明らかにされていない部分も少なくないが、汚染ガス暴露によって引き起こされる現象の一つ一つには、それが生命活動の一つである限り、常に何らかの物質代謝の変動を伴っていることが予想される。それが傷害発現と直接に関係している場合、仲介的にな役割をしている場合、単なる結果として起きている場合等があると考えられるが、汚染ガスにより個々の代謝反応が受ける影響に関する事例をまとめ、物質代謝全体がどのような状態に陥るかを推測することは重要であると思われる。そこで本稿においては、体内に存在する数多くの代謝産物のうちでも最も活発に代謝回転し、他のあらゆる代謝活動の基礎ともなっている糖、アミノ酸に注目して、それらに対する汚染物質の影響を、代謝反応を触媒する酵素の面からと、それぞれの代謝産物の量の変動といった面から考察してみることにする。また SO_2 、 NO_2 については、それ自身生体を構成する重要な成分であり、体内に取り込まれていくことが予想されるので、それぞれの同化経路についても簡単にまとめてみた。

(1) SO_2 の影響

大気中に存在する SO_2 は植物葉面にある気孔から侵入し、細胞壁上又は細胞液中で SO_3^{2-} 又は HSO_3^- イオンと水素イオンを生成する。前者は反応性に富んでおり、電子伝達系の光化学系 II や (Shimazaki & Sugahara, 1979)、炭酸固定系の主要酵素である RuBP carboxylase (Ziegler, 1972) や、PEP carboxylase (Ziegler, 1973) 活性を阻害する。また亜硫酸イオンが葉緑体内で硫酸イオンに光酸化されるときに副次的に生じる活性酸素はクロロフィルの分解 (島崎・菅原, 1978) や脂質の過酸化 (島崎ら, 1979) チオール酵素の失活などを引き起こす。放出された水素イオンは細胞液の pH を低下させ (菅原ら, 1978)、さまざまな生理機能障害の原因となる。

しかし植物が正常な生理作用を運行し得る状態にあるときは、これらの物質は植物が本来持つ解毒機構により処理されていく。例えば亜硫酸イオンは酸化酵素により硫酸イオンに転換され、活性酸素はスーパーオキシドジスムターゼなどの酵素系により消去され、水素イオンは細胞液の有する強い緩衝能力により体内の pH を大きく低下させるまでには至らない。

SO_2 暴露が植物体内の物質代謝に影響を及ぼす場合があるとしたら、蓄積した SO_4^{2-} の同化過程

を通してか、又は代謝反応をつかさどる酵素活性の変化を通してかの二つが考えられる。

1) SO₂の同化

吸収されたSO₂は無毒化機構が十分働いている場合にはSO₄²⁻に変換される。2 ppmの³⁵S₂O₂を暴露された大豆葉において、無機態硫酸中すべての放射能はSO₄²⁻にのみ見いだされた。しかし暗黒下においてはSO₃²⁻にも若干の³⁵Sの取り込みが認められた (Garsed & Read, 1977a)。生成したSO₄²⁻は植物、バクテリアに固有な硫酸同化経路に入り、有機含硫化合物へと変化していく。

SO₂由来のSO₄²⁻の一部は根から吸収されたSO₄²⁻と全く同様な経路で還元同化されていくと考えられる。まずATP, NADPH, FADH₂の関与する数段階の反応によりSO₄²⁻はS⁻にまで還元されたのち、O-アセチル-L-セリンと反応しシステインが生成される。システインはO-ホスホホモセリンと反応しメチオニンに変換されるとともに、グルタミン酸、グリシンとのトリペプチドであるグルタチオンに取り込まれていく。システイン、メチオニンのような含硫アミノ酸は代謝回転率が速いのでSO₂暴露によっても含量の顕著な増加はみられないのが普通である。(Fujiwara, 1968)。またこれらのアミノ酸は速やかにタンパク質合成に使われるが、植物タンパクの中にはSを7.2%も含む種類もあるのでその量は無視し得ないものとなろう。

グルタチオンはグルタチオンレダクターゼにより容易に還元型にされ、システイン、ホモシステインやタンパク質のチオールグループの維持をとおしてこれらの物質の安定化に、また過剰量蓄積したH₂O₂を分解し無毒化するのに役立っていると考えられている。また酸化型のグルタチオンはカルビンサイクル中の三つの酵素の暗所での不活性化において生理的役割を果たしている。グルタチオンはシステインの転流貯蔵形態として重要であるとも言われている。

それではSO₂暴露の結果、蓄積するSO₄²⁻のどれくらいが同化されるのであろうか。Fujiwara (1968)はSO₂を暴露したソバの全硫黄含量は対照区の10倍程度にもなるが、増加分のはほとんどすべては同化されずに無機硫黄の形で貯蔵されると結論している。一方、SO₂暴露と非暴露のダイズ、カラシナ、コマツナ、イネ葉中の全硫黄とタンパク中の含硫アミノ酸量の差から求めたS同化率は1.9~11.5の範囲にあった(山添・真弓, 1972)。またヒマワリ、大豆、小麦、大麦葉に供与された³⁵S₂O₂の³⁵Sの多くは有機の硫黄画分に見いだされている (Faller *et al.*, 1970; Garsed & Read, 1977b)。有機の硫黄画分では不溶性の高分子が半分以上を占め、可溶性物質の中ではグルタチオンが重要で次にシステインとなり、メチオニンへの取り込みは検出されなかった。(Garsed & Read, 1977b)。

吸収されたSO₂の体内挙動に関しては若干の不一致があるようだが、蓄積されたSO₄²⁻が活発に同化されるならば含硫アミノ酸の増加、並びにその炭素骨格となるセリン及びそのグループのアミノ酸の減少などのように、体内で営まれている物質代謝に何らかの変異を引き起こすことが考えられる。これについては後述する。

葉によって吸収同化されたSO₂は容易に他の器官に転流することが³⁵Sを使った実験から証明

されている (Thomas *et al.*, 1944; Fried, 1948; Jensen & Kozlowski, 1975; Garsed & Read, 1977a)。移行率は暗所で高く、葉に吸着された SO_2 を除いて計算すると60%にも及ぶこともある (Garsed & Read, 1977a, b)。転流形態は主に SO_3^{2-} で若干のグルタチオンが検出される場合もある (Thomas *et al.*, 1944; Garsed & Read, 1977a, b)。 SO_2 に感受性のポプラの一種と抵抗性のサトウカエデについて葉面から取り込まれた S の根への移行率を比較すると後者の方が高い (Jensen & Kozlowski, 1975)。この結果は葉での S の含量が SO_2 による障害を決定する重要な因子であるとするならば、蓄積した S を系外へ流出する転流を抵抗性との関連でとらえる必要があることを示唆している。

根まで転流された SO_2 からの S は培養液中へも放出される (Jensen & Kozowski, 1975)。これが全体の中でどの程度の大きさを占めているかわからないが、大気→植物→土壌という SO_2 からの S の流れは、その無毒化を考える場合に重要な経路となるかもしれない。

2) 酵素活性

SO_2 暴露が体内の酵素活性に及ぼす影響は、 SO_3^{2-} それ自身が作用する場合とその反応生成物による場合の二つが考えられる。後者の例としては HSO_3^- とアルデヒド又はケトンとの不加化合物である α -ハイドルキシサルフォネイツによる glycolate oxidase の活性阻害が挙げられる。この物質の誘導体の一つであるグリオキシレイト バイサルフェイトへの $^{35}\text{SO}_2$ からの ^{35}S の取り込みが水稻葉で認められること (田中ら, 1973)、また SO_2 暴露葉では $^{14}\text{CO}_2$ からの放射能がグリコレートに蓄積、グリシン、セリンでは減少することなどの結果は (Tanaka *et al.*, 1972; Spedding & Thomas, 1973; Koziol & Cowling, 1978)、この系による阻害が実際に働いていることを強く示唆している。

SO_3^{2-} の直接的な影響に関しては、Horsman と Wellburn (1976) により数多くの酵素について詳しくまとめられている。その中から可溶性物質の代謝に関係するものについて挙げると、まず C_3 , C_4 植物の CO_2 固定の第一段階をつかさどる RuBP carboxylase (Ziegler, 1972) と PEP carboxylase (Ziegler, 1973; Mukerji & Yang, 1974) に対する影響が目される。これらの酵素に対しては SO_3^{2-} は基質である CO_2 ときっこう的な阻害を示す。その他の酵素については窒素の同化利用にかかわる酵素についての研究が多くなされている。 NH_4^+ 同化の最初のステップを触媒する glutamin synthetase 活性は SO_2 暴露により変化を受けない (Pahlich *et al.*, 1972; Wellburn *et al.*, 1976) か又は若干増加するが、 NH_4^+ に対する K_m 値が高く高濃度の NH_4^+ 存在下でその同化をつかさどっていると考えられている NADH-glutamate dehydrogenase は活性化されると言われている (Pahlich *et al.*, 1972)。アミノ基転移酵素に関しては、Horsman と Wellburn (1975) は glutamate-pyruvate transaminase (GPT) 及び oxaloacetate transaminase (GOT) 共に SO_2 暴露により活性が高まると報告しているが、Pahlich ら (1972) は GOT には二つのアイソザイムがありミトコンドリアにあるものは活性阻害を受け、細胞質の方は影響を受けないと結論している。ま

た SO_2 暴露されたエンドウ幼植物中の GOT 並びに aspartate-pyruvate transaminase (APT) の活性も著しく低下した (Jiracek *et al.*, 1972b)。このようにアミノ基転移酵素に関してまだ一致した見解が得られていない。

3) 代謝産物

まず主要な 1 次代謝産物である糖をみてみると, Koziol & Jordan (1978) は SO_2 暴露によって光合成阻害が起きる以前においても, 体内の代謝は新組織の構築から障害組織の修復への交換を迫られ, そのための材料としての可溶性糖やデンプンの量の増大が認められ, またこれ以上 SO_2 の濃度を上げると光合成能力が低下し, これらの物質量の生成も抑えられる上に呼吸の増大により消費が高まるため, 糖・デンプン含量の低下が認められると結論している。Kostir *et al.*, (1970) も可溶性糖中ショ糖の合成が SO_2 暴露により低下するので, 著しく含量が低下するが, その結果グルコース, フラクトース量が增大すると報告している。

有機酸に関しては, ピルビン酸, オキサロ酢酸, α -ケトグルタル酸のようなケト酸やグリセロアルデハイドの含量の低下が認められるが, これは HSO_3^- との付合化合物の生成に使われるためであろうと考えられる (Jiracek *et al.*, 1972a)。

全アミノ酸含量は SO_2 暴露により増大する (Malhotra & Sarkar, 1979; Jäger & Grill, 1975) が, これは葉の老化の促進によりタンパク質の分解が促されたためであろう。アミノ酸のうちグルタミン酸とそのグループに属するグルタミン, プロリン, アルギニン, オルニチンと γ -アミノ酪酸の量の増大が認められることから (Jäger & Pahlich, 1972; Jiracek *et al.* 1972b), SO_2 暴露によりグルタミン酸の利用系が活性化されると推察されている。しかし, Kostir *et al.*, (1970) や Malhotra と Sarkar (1979) は共に, グルタミン酸含量の低下を認めており, 代わりにアラニンの著しい増大があることを報告している。 SO_2 暴露とアミノ酸含量との間の関係を調べた報告の中で一貫してみられるのはセリン含量の減少である。このことは SO_2 暴露により光呼吸系が抑制されることや, 硫酸同化の前駆体として使われることの強い証拠となり得ると思われる。

以上のように SO_2 暴露により引き起こされる代謝変動に関しては, まだ個々の事例に関する情報が少ない上に相矛盾する結果なども提出されているのが現状であるが, ここで述べた知見を基にして図 4.9 に概略をまとめた。

(2) NO_2 の影響

NO_2 ガスは細胞内で溶解し, NO_3^- と NO_2^- イオンとなるが, その後の形態変化はそれぞれの還元酵素の活性の強さに依存している。野外の畑土壌に生育する植物が吸収する窒素化合物の主要な形態は硝酸態であると考えられるので, 植物体中には硝酸還元酵素 (NaR) 及び亜硝酸還元酵素 (NiR) が既に誘導されており, これらの酵素活性が制限因子となり, NO_2 ガスからの NO_3^- や NO_2^- が植物体中に蓄積することはまれであろうと考えられる。このようなことがもし起こるとし

に植物体内に多量に存在することはないと思われるが、一時的に蓄積して生理的障害を引き起こす場面は十分に想定され得る。加藤ら (1974) と Zeevaart (1976) は NO_2 暴露による可視害と NO_2^- 含量との間に、また Furukawa (1983) は NO_2^- 含量と光合成阻害との間に相関を認めている。 NO_2^- によるこのような被害は Carbonic anhydrase や細胞膜の修復をつかさどる SH 酵素の活性阻害や細胞膜を構成するリポドの合成阻害などにより、細胞膜の半透性を損なう結果として表れると考えられている。

1) NO_2 の同化

以上の論議から容易に類推できるように吸収された NO_2 ガスは硝酸同化の経路によって速やかに代謝され、無機態のまままでとどまることはまれであると考えられる。この点が前述した SO_2 暴露の場合 (主要な蓄積形態が SO_4^{2-} である) と大きく異なるところである。松丸ら (1979) は NO_2 暴露下で生育した植物体中の硝酸、亜硝酸態窒素はほとんどすべてが培地由来のものであり、 NO_2 由来のものは蓄積せずに速やかに同化されていくことを ^{15}N トレーサー実験により証明している。

予想される NO_2 同化の経路模式図を図 4.10 に示す (Lea & Mifflin, 1979)。NaR は細胞質に局在するので NO_3^- はそこで還元され、生成した NO_2^- が葉緑体中に取り込まれて NiR により NH_4^+ にまで還元されていく、 NH_4^+ は GS-GOGAT 系 (glutamine synthetase-glutamine, 2-Oxoglutarate amide transferase) によりグルタミン酸のアミノ基に取り込まれた後、有機酸と

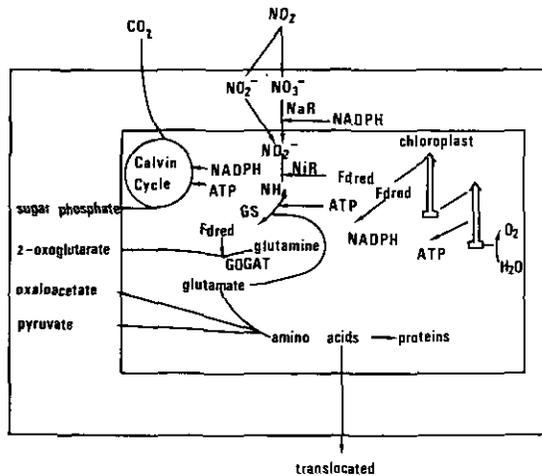


図 4.10 植物葉による NO_2 の同化経路の模式図

NaR; nitrate reductase, NiR; nitrite reductase, GS; glutamine synthetase, GOGAT; glutamine-2-oxoglutarate amide transferase, Fdred; reduced ferredoxin,

のアミノ基転移により種々のアミノ酸を生成していく。ここまでの反応を触媒する酵素はすべて葉緑体中に見いだされ (Kirk & Leech, 1972), 反応は葉緑体内で進行する。図 4.10からもわかるように反応中還元型フェレドキシンを必要とするものが2か所, ATPが1か所あり, これらは光化学系より供給されるものと考えられている。暗黒下でNO₂を暴露するとこれらの還元力の減退又はエネルギー供給の停止のためNO₂⁻の異常蓄積が起り, 被害が明所下よりも増幅される (加藤ら, 1974)。

生成したアミノ酸は葉緑体内でタンパク質に組み込まれていくか, 又は若い組織にまで転流され, そこでの窒素源として利用される (Yoneyama *et al.*, 1980)。

このように大気中に存在するNO₂は植物葉中にNaR, NiR活性がある限り, 活発に同化利用され植物の窒素栄養に役立っているものと考えられる。実際にNO₂暴露植物の全窒素含量は無処理のものよりも有意に高まっている (Matsumaru *et al.*, 1981)。それではNO₂ガスはどの程度に植物の窒素栄養に貢献し得るものであろうか? これは培地中の窒素レベルにより著しくことなることが当然予想されるが, 表 4.1 のようにそれぞれを低く抑えた場合には, トマトとかヒマワリでは2週間の生育期間の窒素要求量の40%程度は空気中に0.3 ppm存在するNO₂にあおいでいたことになる。参考までに同じく大気中に多量に存在するN₂ガスを固定する生物の一種 *Azolla caroliniana* (シダ類の一種であるアカウキクサとラン藻との共生体) におけ空中窒素の貢献率を示したが (Peters *et al.*, 1981), 培地NO₃レベルが低い場合は86%と, NO₂の約2倍となっている。両者の大気における分圧の大きな違いを考えると, NO₂ガスの同化利用が効率よく速やかに行われていることが想像できる (表 4.2)。

表 4.1 植物体中の全窒素の中で大気中のNO₂に由来する窒素の割合 (植物は0.3ppmのNO₂に2週間暴露された) (Matsumaru *et al.*, 1979)

植物	培地中のNO ₃ 濃度(ppm)		
	260	105	20
トマト	15.3%	16.1%	37.3%
ヒマワリ	19.8	21.6	46.3
トウモロコシ	—	13.5	19.1

表 4.2 *Azolla caroliniana*の全窒素の中で空中窒素固定に由来する窒素の割合 (Peters *et al.* 1981)

	培地中NO ₃ の濃度(ppm)	
	350	140
	54%	77%
		35
		86%

2) 酵素活性

Horsman & Wellbun(1975) は NO_2 暴露により RuBP carboxylase 活性に有意な増大を認めている。 NO_2 の直接的な影響とは異なるが、培地中の NO_3^- 濃度の増大に伴い、 C_3 植物の大麥 (Fair *et al.*, 1974) か大豆 (Wojcieszka *et al.*, 1972) において同酵素の活性が高まることが報告されている。

C_4 植物において CO_2 の同化の入口に位置する PEP carboxylase も培地の NO_3^- に対して同様な反応を示す (Cresswell *et al.*, 1979)。より多くの窒素を同化するためには分子骨格を形成する炭素をより多く必要とすることになるので炭素固定に関係するこれら 2 酵素のこのような挙動は一種の調節機能が植物体内で駆動していることを示唆しているのかもしれない。光呼吸に関する RuBP oxygenase, glycolate oxidase や catalase の活性も窒素栄養の変化に伴い増大することが知られているので (Fair *et al.*, 1974; Cresswell *et al.*, 1979), NO_2 暴露が光呼吸に影響を与えていることも考えられる。

3) 代謝産物

NO_2 暴露により最も大きな変動を示す代謝産物としてはその 1 次同化産物であるアミノ酸が挙げられる。高濃度の NO_2 (4 ppm) にさらされたインゲンマメ葉中のアミノ酸含量は直ちに急激に増大し、集積速度は時間の経過に伴い鈍り、8 時間後にはほぼ飽和点に達してしまう (図 4.11)。Zeevaart (1976) も 4 ppm の NO_2 に暴露されたトマト葉において、アミノ酸が主であるニンヒドリン陽性物質の含量が短時間に増大することを報告している。

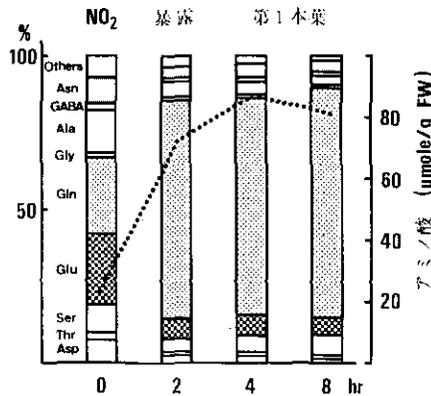


図 4.11 NO_2 暴露 (4 ppm) によるインゲン葉中のアミノ酸組成と濃度の時間的推移 (Ito *et al.*, 1984b)

GABA; γ -aminobutyric acid, others; valine, cystine, isoleucine, leucine, tyrosine, phenylalanine, proline β -amino-iso-butyric acid, lysine, histidine, arginine,

アミノ酸の内訳を見てみると、グルタミンの増大が著しく、全アミノ酸の増加分のほとんどがこのアミノ酸で占められている。NO₂は図4.10で示される経路に従って同化されると考えられるので、暴露初期におけるグルタミンの特異的な蓄積はNO₂はNH₄⁺まで還元された後 glutamine synthetase によりグルタミンを形成するが、その後のGOGATによるアミド基転移が律速因子になっていることを示唆している。暴露時間を2日まで延ばしていくと蓄積したグルタミンの利用によりその割合の著しい減少が認められる(図4.12)。これはグルタミンの利用に關与する酵素系が基質誘導されたためと考えられる。

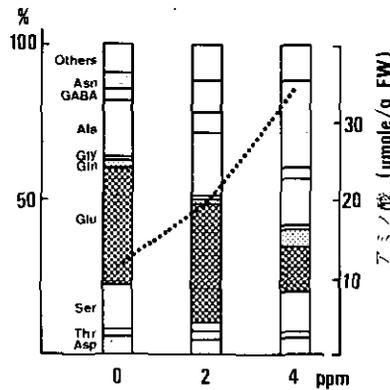


図4.12 NO₂暴露(2 ppmと4 ppm)後2日目におけるインゲン葉中のアミノ酸組成と濃度の時間的推移 (Ito *et al.*, 1984b)

全アミノ態窒素と全窒素の比をとってみると無処理区, 2 ppm 区, 4 ppm 区でそれぞれ1.4, 1.8, 5.8となり, NO₂濃度が増すにつれてタンパク質中に取り込まれずに遊離のまま存在するアミノ酸の割合が増えてくることがわかる。このような余剰なアミノ酸は図4.12からわかるようにアスパラギンという形で貯蔵されるものと考えられる。

NO₂暴露は葉の糖組成には大きな変化をもたらさないようであるが (Ito *et al.*, 1984a), Prasad と Rao (1980) は1 ppmのNO₂を毎日2時間暴露された小麦葉に無処理区では検出されなかったフラクトースの存在を認めている。体内でSH酵素の保護という役割を果たしていると考えられているアスコルビン酸の含量はNO₂暴露により大きく減少する。これはNO₂が強い酸化剤として働きアスコルビン酸を酸化分解したためとみられる。

(3) O₃の影響

大気汚染ガスによる植物影響を物質代謝のかく乱という面から眺めた場合, O₃が前述の2種の汚染ガスと決定的に異なる点は, それ自身が植物体内で同化されないということであろう。O₃が

分解して O_2 となり、それが RuBP oxygenase によりグリコール酸経路中の物質の酸素分子として取り込まれていくという場面も想定できなくはないが、 O_3 と O_2 の分圧比を考慮するとこれが占める割合は無視し得る程度であろうと考えられる。 O_3 の影響は、生体構成物質との強い反応性によって代表される。 O_3 は遊離あるいはタンパク質中のアミノ酸のSH基や側鎖の芳香環と酸化的に反応し、変性や失活を引き起こす。またNADHやNADPHを酸化して酵素反応で補酵素として機能させなくしてしまったり、不飽和の脂肪酸を酸化し細胞膜の合成を阻害したりする。このように O_3 の影響は複雑多岐にわたり、これらの結果として体内の物質代謝に乱れが生じているものと考えられる。

1) 酵素活性

O_3 と酵素活性との関係について調べられた例は少なく、本稿の主題と関連するものではNaRとNiRに及ぼす影響についてである(Leffler & Cherry, 1974)。前者は O_3 に対する感受性が鈍く、高濃度暴露されたときのみ活性低下が見られる。一方、後者は低濃度に対してさえ非常に敏感である。このことは、NiRが葉中で葉緑体に局在すること、そしてstromaの顆粒化や細胞膜の崩壊といったような構造的変化がまず葉緑体で観察されるという事実とよく符合する。 O_3 暴露によるNiR活性の著しい低下は、 O_3 と NO_2 混合暴露の場合にしばしば認められる相乗的効果を生み出す一つの要因となっているのかもしれない。

2) 代謝産物

本稿で対象としている低分子の代謝産物のなかで O_3 暴露の影響と関連して最も詳しく調べられているのは糖である。研究の方向は細胞内での代謝活動の中で糖を、中間産物として位置づけているものと、 O_3 に対する感受性と糖含量との間に関係を見いだしていこうという方向との二つに大きく分けられる。

前者の立場からの研究結果を表4.3にまとめてみた。研究者間で多少のくい違いがあるが、おしなべてみると、 O_3 暴露によりデンプンの濃度が減少し、還元糖や非還元糖であるショ糖が増加する傾向にあることがうかがえる。 O_3 暴露により CO_2 の取り込みは抑えられるのであるから、ここで認められる糖濃度の増大はデンプンの分解によるものであろうと想像される。前述したように事実デンプン濃度は低下している(表4.3)。しかしデンプンの加水分解に対する O_3 の影響については、HansonとStewart(1970)は反対の結果を得ている。 O_3 暴露後暗所下でのデンプンの減少を追跡したところ、対照区よりも減少速度が遅かった。彼らはこれをstarch retention effectと呼んでいる。このことは O_3 がデンプンの加水分解を抑えるように働くことを意味し、前述の一般化スキームと矛盾するようであるが、可視害が認められるような高濃度暴露ではstarch retention effectは観察されなかったことを彼等も認めているので全く矛盾する結果であるとは言えない。

糖は呼吸基質として消費されるが、 O_3 の呼吸に対する影響はどのようであろうか？ キャベツ

表 4. 3 植物葉中の炭水化物量に対する O₃ の影響

植 物	O ₃ 濃度 (ppm)	暴露期間	炭水化物の種類	変 化*	文 献
松 幼 苗	0.05	5~22週間	全可溶性炭水化物	I	Barnes 1972
			還元糖	I	
松 幼 苗	0.3	33da/s	80%エタノール可溶性糖	D	Miller <i>et al.</i> 1969
レモン幼苗	0.25	9 週間	還元糖	I	Dugger <i>et al.</i> 1966
		8 時間昼間	シュークロース	U	
		5 日/週	澱粉	D	
タ バ コ	0.2	3 日	還元糖	D	吉野ら 1977
			非還元糖	D	
菜 豆	0.4	1 時間	全糖	I	石塚ら 1977
			還元糖	I	
			澱粉	D	
大 豆	0.2	7 日	還元糖	I	吉野・塚本 1978
			非還元糖	I	
			澱糖	I	

*I; 増加, D; 減少, U; 変化なし。

やほうれん草から遊離されたミトコンドリアでは O₃ は呼吸を阻害し、グルタチオンやアスコルビン酸が O₃ の影響を緩和するように働くことが報告されている (Freebairn, 1957)。アオウキクサの呼吸は O₃ 暴露によって有意な変化を示さなかった (Erickson & Wedding, 1956)。これとは反対に Dugger *et al.*, (1966) と Todd (1958) は呼吸の著しい増大を認めている。この間の結果の不一致は Macdowall (1965) の報告から次のように説明され得る。可視害発現以前の暴露初期においては、O₃ は呼吸を阻害するように働くが、可視害の進展と光合成の抑制に伴い呼吸促進が認められるようになる。彼等はこの現象を単葉並びに遊離されたミトコンドリアの両方の系において観察している。O₃ 暴露により呼吸活性が高まっているときにも、cytochrome oxidase や酸化的リン酸化は抑えられているので、この呼吸は ATP 生成を伴わない、いわゆる無駄な呼吸であると考えられる。以上からわかるように O₃ 障害の進行につれて貯蔵デンプンの分解と呼吸による消費が活発化するが、これはエネルギーや細胞内成分の生成と直結するような能動的な代謝とは異なっていて、老化衰退現象の一種と考えられよう。

糖と O₃ に対する感受性という面からとらえた研究に関しては、Lee (1966) が葉中のショ糖と還元糖量と障害の程度との間に負の相関を見いだしている。すなわちこれらの糖濃度の増大に伴い葉の O₃ に対する感受性が鈍化するということになる。ショ糖濃度の増大に伴い気孔開度が低下することから、彼等は糖濃度の増大は浸透圧を高め、気孔閉鎖を引き起こし、O₃ の葉内侵入を妨げるように働いていると解釈している。しかし Dugger *et al.* (1962) は、O₃ 暴露前に植物を暗所下に放置し、葉中の糖濃度を減少させておくと O₃ に対する抵抗性が増大するという前述のこととは矛盾する結果を得ている。

次にアミノ酸に関してであるが、インゲンマメに 0.4 ppm の O₃ を暴露すると 2 時間位遅れて遊

離のアミノ酸濃度の上昇が見られる (図 4.13)。同様なことはワタに 0.8 ppm の O_3 を 1 時間暴露することにより認められている (Ting & Mukerji, 1971)。 O_3 処理によるアミノ酸プールの増大はタンパク質の合成阻害と分解の促進という二つの面が考えられるが, Tomlinson & Rich (1967) は ^{14}C のタンパク質の画分への取り込みが O_3 処理により 1/3 までに抑えられることから前者を, Ting と Mukerji (1971) は可溶性タンパク質量が O_3 処理により低下することから後者を支持している。図 4.13 で個々のアミノ酸の占める割合の推移を見てみると, グルタミンの増大が顕著である。これはタンパク質の分解によって遊離してきたアミノ酸が脱アミノ化により NH_4^+ を放出しそれが glutamine synthetase によりグルタミンに取り込まれた結果であると解釈され得るかもしれない。

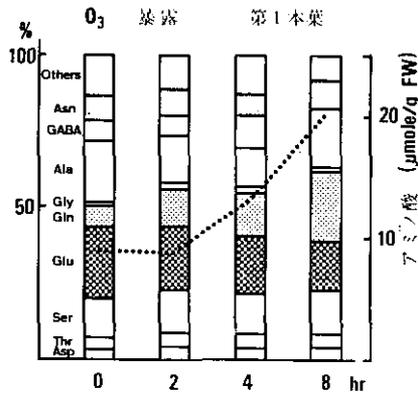


図 4.13 O_3 暴露 (0.4 ppm) によるインゲン葉中のアミノ酸組成と濃度の時間的推移 (Ito *et al.*, 1984b)

また Ting と Mukerji (1971) は糖の場合と同様に葉中のアミノ酸濃度と O_3 感受性との間にも一定の関係を見だしている。ワタの葉の最大展開時に葉中の可溶性糖とアミノ酸濃度は最低となるが, この時期がまた O_3 による障害を最も受けやすい。

O_3 暴露下における個々のアミノ酸の挙動を見てみると γ -アミノ酪酸 (GABA) の集積が顕著である (Tomlinson & Rich, 1967; Ting & Mukerji, 1971)。図 4.13 からそのような傾向がうかがえる。GABA 量の増大と同時にグルタミン酸の減少が見られること, また $^{14}CO_2$ からの ^{14}C の流れも同様な傾向を示すことから O_3 暴露によりグルタミン酸の脱炭酸による GABA の生成が盛んになることが示唆される。葉細胞内におけるグルタミン酸の生成は葉緑体とミトコンドリアに局在し, GABA の生成は細胞質で行われる (Dixon & Fowden, 1961) ので O_3 暴露による GABA の集積は, O_3 がまず膜構成物質を酸化的に分解して透過性を高めるように働いたために, 葉緑体やミトコンドリア内のグルタミン酸が細胞質に流出した結果ではないかと推察されている。

(4) 混合ガスの影響

植物の物質代謝に及ぼす混合ガス暴露の影響に関する報告は、これまで述べてきた単独暴露に関する報告に比し、極めて少ない。

Horsman と Wellburn (1975) は SO_2 と NO_2 の種々の濃度の組み合わせによる混合暴露下において、エンドウ中の peroxidase, glutamate-pyruvate transaminase 及び oxaloacetate transaminase 活性を測定して、 NO_2 は SO_2 によるこれらの酵素活性の増大をさらに強めるように働くことを報告している。 NO_2 単独ではこれらの酵素活性に何の変化も与えないので、この $\text{NO}_2 + \text{SO}_2$ 混合ガス暴露の影響はいわゆる相乗的な効果であると見なされる。葉中の葉緑素含量は NO_2 暴露により顕著な増加を示すことが知られているが、 SO_2 の共存は NO_2 のこの効果を相殺してしまうと言われている。 NO_2 の同化に当たって重要な位置を占める glutamine synthetase は NO_2 及び SO_2 暴露によってもその活性に大きな変化を示さないが、glutamate dehydrogenase (NH_3 同化の活性は前者の1/50程度しかないが)の挙動は先に述べたアミノ基転移酵素の場合と同様で NO_2 には影響されないが SO_2 では増加傾向を示し、 NO_2 の共存はその傾向をさらに助長する (Wellburn *et al.*, 1981)。

興味深いことは NiR に対する影響であろう。 NO_2 の影響の項で述べたように NO_2 暴露は NiR を誘導し活性増加を引き起こすが、 SO_2 の共存はその効果を相殺し、NiR 活性を低下させてしまう。このため $\text{NO}_2 + \text{SO}_2$ 系においては未還元 NO_2^- が蓄積し、free radical の生成が活発化し、葉緑体膜などが損傷を受けるものと想像される。この結果膜中において ATP 生成と連結している proton ionic 配が破壊されるので細胞内の ATP レベルが低下してしまう。エネルギーレベルの低下は終局的には葉面積の減少や生長低下などといった目に見える現象として現われてくるものと考えられる (Wellburn *et al.*, 1981)。Tingey *et al.* (1971) は NO_2 と SO_2 の混合暴露は単独暴露から予想される以上の被害を植物に与えることを報告しているが、この SO_2 と NO_2 の間のいわゆる相乗効果は前述したような生化学的経緯によって説明され得るかもしれない。

$\text{NO}_2 + \text{O}_3$ 系においても、 $\text{NO}_2 + \text{SO}_2$ 系と同様にそれぞれの単独暴露の場合に引き起こされる生長低下の和以上の生長抑制が認められる (図 4.14)。汚染ガスを暴露されていない対照区は培地窒素のみにより依存しているので、それとの差が大気中の NO_2 由来の窒素であると考えると、 NO_2 単独では明らかな吸収同化があり NO_2 濃度の上昇に伴い吸収速度も増加している (図 4.15)。 O_3 単独では対照区とほぼ同じレベルなので培地窒素の吸収は影響を受けていないことが推察される。 NO_2 と O_3 が共存すると NO_2 の吸収は著しく抑えられる。これは O_3 により気孔開度が抑制され、 NO_2 の葉内細胞中への侵入が妨げられるためと考えられる。遊離アミノ酸が全窒素中に占める割合をみると (図 4.16) $\text{NO}_2 + \text{O}_3$ 混合下でこの比がさらに高まっていることがわかる。 O_3 との共存下では NO_2 の吸収がほとんど抑えられてしまうことを考慮すると $\text{NO}_2 + \text{O}_3$ 系での遊離アミノ酸量の増大はタンパク分解の促進によるものであらうと思われる。この増加した分のアミノ酸は図 4.17 から推察されるようにアスパラギンではなくグルタミンの形でとどまっている。 $\text{NO}_2 +$

O₃の混合系では全アミノ酸中グルタミンの占める割合が増大することが特徴である。

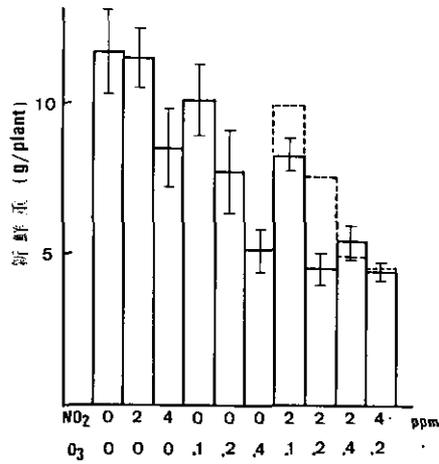


図 4.14 NO₂とO₃の単独又は混合暴露がインゲンの新鮮重に及ぼす影響 (Ito *et al.*, 1984b)

植物は播種後10日目から1週間暴露された。点線は混合暴露の場合に、阻害が単独暴露の和として起こると仮定して得られた値を示す。

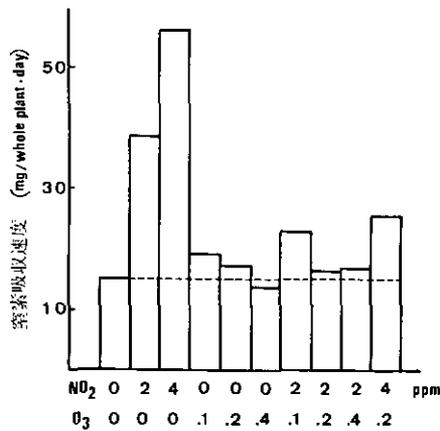


図 4.15 窒素の吸収速度 (Ito *et al.*, 1984b)

値は播種後10日後から2, 4, 7日目における全窒素の増分を固体当たりを表し、3個の値の平均値をとった。

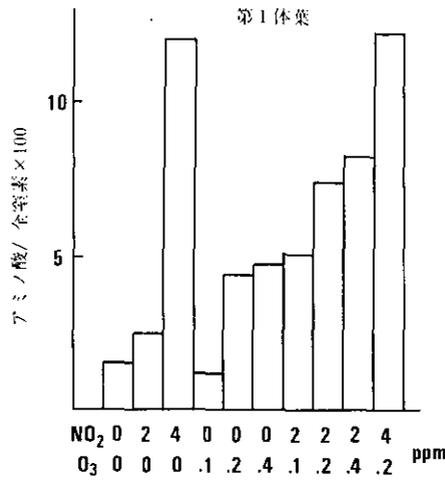


図 4.16 全アミノ酸態窒素の全窒素中に占める割合 (%) (Ito *et al.*, 1984b)
全アミノ酸とは第3図などに示される21種のアミノ酸の総和
glutamine, asparagine は窒素2分子として計算した。

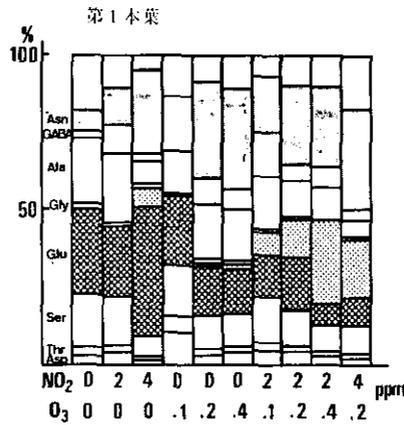


図 4.17 NO₂とO₃の単独又は混合暴露がインゲン葉中のアミノ酸組成に及ぼす影響
(Ito *et al.*, 1984b)
植物は播種後10日目から4日間暴露された。

(5) まとめ

以上3種の主要な大気汚染物質とそれらの混合の場合について個々の事例を挙げて話を進めてきたが、これらの中に普遍的に見いだされる現象といったようなものは植物体内の代謝反応に関しては少なく、個々の汚染ガスに対して植物は特有な反応を示すようである。強いて総括的に挙げるならば、SO₂とO₃に長期暴露又は高濃度短期暴露された植物体内の代謝は分解方向に転換し、タ

ンパク質やデンプンなどの分解が促され、遊離アミノ酸プールの増大や呼吸のこう進が起ることであろう。一方、NO₂によっては、上記の場合とは異なり、可視害発現が見られるような高濃度暴露の場合以外ではNO₂の同化に伴い炭素代謝も活発化され、全体として体内物質の合成活性は押し上げられるようである。

本稿においては、物質代謝に対する汚染ガスの影響を酵素並びに化合物の含量の変動といった面から考察し、全体的に物質の流れがどのような方向に変化していくかということ推察しようとした。しかし実際的にはこれらの化合物は活発に代謝回転しているのであるから、より正確な判断を下すためには動的な見方が要求される。具体的に言うならばアイソトープを用いた速度論的な実験から個々の物質の合成・分解を定量的に把握し、この積み重ねにより全体的な代謝パターンの変動が浮き彫りにされてくると思われる。こうした研究が行われることが今後望まれる。

引用文献

- Barnes, R.L. (1972) : Effects of chronic exposure to ozone on soluble sugar and ascorbic acid contents of pine seedlings. *Can. J. Bot.*, 50, 215-219.
- Bollard, E.G. (1957) : Composition of the nitrogen fraction of apple tracheal sap. *Aus. J. Biol. Sci.*, 10, 279-287.
- Cresswell, C.F., A.J. Tew and D.A.M. Lewis (1979) : The regulation of carbon metabolism in C₄ photosynthetic plants by inorganic nitrogen. In *Nitrogen Assimilation of plants*. ed. by E.J. Hewitt and C.V. Cutting. p.451-473. Academic Press.
- Dixon, R.O.D. and L. Fowden (1961) : γ -Aminobutyric acid metabolism in plants. *Ann. Bot.*, 25, 513-530.
- Dugger, Jr. W.M., J. Koukol and P.L. Palmer (1966) : Physiological and biochemical effects of atmospheric oxidants on plants. *J. Air. Pollut. Control Assoc.*, 16, 467-471.
- Dugger, Jr. W.M., O.C. Taylor, E. Cardiff and C.R. Thompson (1962) : Relationship between carbohydrate content and susceptibility of pinto bean plants to ozone damage. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 81, 304-315.
- Erickson, L.C. and R.T. Wedding (1956) : Effects of ozonated hexene on photosynthesis and respiration of *Lemna minor*. *Amer. J. Bot.*, 32-36.
- Fair, P., A.J. Tew and C.F. Cresswell (1974) : Enzyme activities associated with carbon dioxide exchange in illuminated leaves of *Hordeum vulgare* L. III. Effects of concentration and form of nitrogen supplied on carbon dioxide compensation point. *Ann. Bot.*, 38, 39-43.
- Faller, N., K. Herwig und H. Kuhn (1970) : Die Aufnahme von Schwefeldioxyd (S³²O₂) aus der Luft i Einfluss auf den Pflanzlichen Ertrag. *Plant Soil*, 33, 177-191.
- Freebairn, H.T. (1957) : Reversal inhibitory effects of ozone on oxygen uptake of mitochondria. *Science*, 126, 303-304.
- Fried, M. (1948) : The absorption of sulfur dioxide by plants as shown by the use of radioactive sulfur. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 13, 135-138.
- Fujiwara, T. (1968) : Sulfur accumulation and development of injury-symptom in plant which absorbed sulfur dioxide from the atmosphere. *Ann. Phytopath. Soc. Jpn.*, 34, 336-341. *Ann. Phytopath. Soc. Jpn.*
- Furukawa, A (1984) : The effects of NO₂ and/or O₃ on photosynthesis of sunflower. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud. in press.*

- Garsed, S.G. and D.J. Read (1977a) : Sulphur dioxide metabolism in soy-bean, *Glycine max* var. Biloxi I. The effects of light and dark on the uptake and translocation of $^{35}\text{SO}_2$. *New Phytol.*, 78, 111-119.
- Garsed, S.G. and D.J. Read (1977b) : Sulphur dioxide metabolism in soy-bean *Glycine max* var. Biloxi II. Biochemical distribution of $^{35}\text{SO}_2$ products. *New Phytol.*, 99, 583-592.
- Hanson, G.P. and W.S. Stewart : Photochemical oxidants (1970) : Effect on starch hydrolysis in leaves. *Science*, 168, 1223-1224.
- Horsman, D.C. and A.R. Wellburn (1976) : Appendix II. Guide to the metabolic and biochemical effects of air pollutants on higher plants. In *Society for Experimental Biology. Seminar Series I. Effects of air pollutants on plants.* ed. by T.A. Mansfield.
- Horsman, D.C. and A.R. Wellburn (1975) : Synergistic effect of SO_2 and NO_2 polluted air upon enzyme activity in pea seedlings. *Environ. Pollut.*, 8, 123-133.
- 石塚潤爾・浅川征男・河内 宏 (1977) : 光化学オキシダントによる被害機構の解明—菜豆初生葉の葉齢に伴うオゾン感受性の変動について—光化学オキシダントの農林作物の生育収量に及ぼす影響の解析に関する研究. 昭和52年度研究成績報告書. 農林省農業技術研究所化学部, p.21-25.
- Ito, O., K. Okano, M. Kuroiwa and T. Totsuka (1984a) : Effects of NO_2 and O_3 alone or in combination on kidney bean plants I Growth, Partitioning of assimilates and root activities. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.*, in press.
- Ito, O., K. Okano and T. Totsuka (1984b) : Effects of NO_2 and O_3 alone or in combination on kidney bean plants II. Changes in amino acid pool. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.*, in press.
- Jäger, H. and E. Pahlisch (1972) : Einfluss von SO_2 auf den Amimosäurestoffwechsel von Erbsenkeimlingen. *Oecologia (Berl)*, 9, 135-140.
- Jäger, H. and D. Grill (1975) : Einfluss von SO_2 und HF auf Amino-säuren der Fichte (*Picea abies* [L.] karsten) *Eur. J. For. Pathol.*, 5, 279-286.
- Jensen, K.F. and T.T. Kozłowski (1975) : Absorption and translocation of sulfur dioxide by seedlings of four forest tree species. *J. Environ. Qual.*, 4, 379-382.
- Jiracek, V., I. Machackova and J. Kostir (1972a) : Nachweis der Bisulfit-Addukte (α -Oxysulfonsäuren) von Carbonylverbindungen in den mit SO_2 behandelten Erbsenkeimlingen. *Experientia*, 28, 1007-1009.
- Jiracek, V., I. Machacova and J. Kostir (1972b) : Aktivität einiger Transaminasen in den mit SO_2 behandelten Erbsen-Kleinpflanzen. *Experientia*, 28, 1164-1165.
- 加藤俊博・橋 昌司・位田藤久太郎 (1974) : 被覆下における有害ガスによる作物の障害に関する研究 II. 亜硝酸ガスによる作物の障害の機作について. *生物環境調節*, 12, 103-107.
- Kirk, P.R. and R.M. Leech (1972) : Amino Acid Biosynthesis by Isolated Chloroplasts during Photosynthesis. *Plant Physiol.*, 50, 228-234.
- Kostir, J., I. Machackova, V. Jiracek and E. Buchar (1970) : Einfluss des Schwefeldioxids auf den Gehalt freier Saccharide und Aminosäuren in Erbsen-keim-pflanzen. *Experientia*, 26, 604-605.
- Koziol, M.J. and D.W. Cowling (1978) : Growth of ryegrass (*Lolium perenne* L.) exposed to SO_2 II Changes in the distribution of photoassimilated ^{14}C . *J. Exp. Bot.*, 29, 1431-1439.
- Koziol, M.J. and C.F. Jordan (1978) : Changes in red kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.) exposed to sulphur dioxide. *J. Exp. Bot.*, 29, 1037-1043.
- Lea, P.J. and B.J. Mifflin (1979) : The assimilation of ammonium nitrogen by chlorophyllous tissue. In *Nitrogen Assimilation of Plant.* Edited by E.J. Hewitt and C.V. Cutting p.475-487. Academic Press
- Lee, T.T. (1966) : Chemical regulation of ozone susceptibility in *Nicotiana tabacum*. *Can. J. Bot.*, 44, 487-496.
- Leffler, H.R. and J.H. Cherry (1974) : Destruction of enzymatic activities of corn and soybean

- leaves exposed to ozone. *Can. J. Bot.*, 52, 1233-1238.
- MacDowall, F.D.H. (1965) : Stages of ozone damage to respiration of tobacco leaves. *Can. J. Bot.*, 43, 419-427.
- Malhotra, S.S. and S.K.Sarkar (1979) : Effects of sulfur dioxide on sugar and free amino acid content of pine seedlings. *Physiol. Plant.*, 47, 223-228.
- 松丸恒夫・白鳥孝治・戸塚 績・米山忠克 (1979) : 大気中窒素酸化物の作物に及ぼす影響. 第1報 作物の二酸化窒素吸収の重窒素法による解析. 千葉県農業試験場報告, 20, 89-94.
- Matsumaru, T., T.Yoneyama, T.Totsuka and Y.Matsuoka (1981) : Absorption of atmospheric nitrogen dioxide by rice, wheat and barley plant : Estimation by the ^{15}N -dilution method. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 27, 255-261.
- Matsumaru, T., T.Yoneyama, T.Totsuka and K.Shiratori (1979) : Absorption of atmospheric NO_2 by plants and soil (1) Quantitative estimation of absorbed NO_2 in plants by ^{15}N method. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 25, 255-265.
- Miller, P.R., J.R.Parmeter, Jr., B.H.Flick and C.W.Martinez (1969) : Ozone dosage response of ponderosa pine seedlings. *J. Air Pollu. Cont. Assoc.*, 19, 435-438.
- Mukerji, S.K. and S.F.Yang (1974) : Phosphoenol pyruvate carboxylase from spinach leaf tissues. Inhibition by sulfite ion. *Plant Physiol.*, 53, 829-834.
- Pahlich, E., H.-J. Jäger und L.Steubing (1972) : Beeinflussung der Aktivitäten von Glutamatdehydrogenase und Glutaminsynthetase aus Erbsenkeimlingen durch SO_2 . *Angew. Botanik.*, 46, 183-197.
- Peters, G.A., O.Ito., V.V.S.Tyagi and D.Kaplan (1981) : Physiological studies on N_2 -fixing *Azolla* In Genetic Engineering of Symbiotic Nitrogen Fixation and Conservation of Fixed Nitrogen. J.M.Lyons. *et al.* ed. p.343-362. Plenum Publishing Corporation.
- Prasad, B.J. and D.N.Rao (1980) : Alternations in metabolic pools of nitrogen dioxide exposed wheat plant. *Indian J. Exp. Bot.*, 18, 879-882.
- 島崎研一郎・榊 剛・菅原 淳 (1979) : 二酸化硫黄暴露によるホウレンソウ葉の光合成色素分解と脂質過酸化反応に対する活性酸素の関与. 昭和51/53年度研究報告. 国立公害研究所研究報告, 第10号, 87-100.
- 島崎研一郎・菅原 淳 (1978) : 二酸化イオウの植物影響の作用機序の関する研究. (I) 光合成電子伝達反応阻害とクロロフィル分野との関連について. 陸上植物による大気汚染環境の評価と改善に関する基礎的研究. 昭和51/52年度研究報告. 国立公害研究所特別研究成果報告, 第2号, 35-46.
- Shimazaki, K. and Sugahara (1979) : Specific inhibition of photosystem II activity in chloroplasts by fumigation of spinach leaves with SO_2 . *Plant Cell Physiol.*, 20, 947-955.
- Spedding, D.J. and W.J.Thomas (1973) : Effect of sulfur dioxide on the metabolism of glycolic acid by barley (*Hordeum vulgare*) leaves. *Aust. J. Biol. Sci.*, 26, 281-286.
- 菅原 淳・近藤矩朗・滝本道明 (1978) : 二酸化イオウに対する植物の抵抗性に関する研究 (3) 二酸化イオウ暴露による植物細胞液の pH 変化について. 陸上植物による大気汚染環境の評価と改善に関する基礎的研究. 昭和51/52年度研究報告. 国立公害研究所 特別研究成果報告, 第2号, 25-28.
- 田中啓文・田中俊治・谷田沢道彦 (1973) : 二酸化硫黄被害の植物栄養生理化学的解析. 大気汚染による農林作物被害の測定法に関する研究. 農林水産技術会議事務局, 114-128.
- Tanaka, H., T.Takanashi, M.Kadota and M.Yatazawa (1972) : Experimental studies on sulfur dioxide injuries in higher plants. II Disturbance of amino acid metabolism in plants exposed to sulfur dioxide. *Water, Air, and Soil Pollution*, 1, 343-346.
- Thomas, M.D., R.H.Hendricks, L.C.Bryner and G.R.Hill (1944) : A study of the sulphur metabolism of wheat, barley and corn using radioactive sulphur. *Plant Physiol.*, 19, 227-244.
- Ting, I.P. and S.K.Mukerji : Leaf ontogeny as a factor in susceptibility to ozone (1971) : Amino

- acid and carbohydrate changes during expansion. *Amer. J. Bot.*, 58, 497-504.
- Tingey, D.T., R.A.Reinert, J.A.Dunning and W.W.Heck (1971) : Vegetation injury from the interaction of nitrogen dioxide and sulphur dioxide. *Phytopathol.*, 61., 1506-1511.
- Todd, G.W. (1958) : Effect of ozone and ozonated 1-hexene on respiration and photosynthesis of leaves. *Plant Physiol.*, 33, 416-420.
- Tomlinson, H. and S.Rich (1967) : Metabolic changes in free amino acids of bean leaves exposed to ozone. *Phytopath.*, 57, 972-974.
- Wallace, W. and J.S.Pate (1967) : Nitrate assimilation in higher plants with special reference to the Cocklebur (*Xanthium pennsylvanicum* Wallr.). *Ann. Bot.*, 31, 213-228.
- Wellburn, A.R., T.M.Capron, H.S.Chan and D.C.Horsman (1976) : Biochemical effects of atmospheric pollutants on plants. In *Society for Experimental Biology. Seminar Series I Effects of air pollutants* (ed. by T.A.Mansfield), 105-114.
- Wellburn, A.R., C.Higginson, D.Robinson and C.Walmsley (1981) : Biochemical explanations of more than additive inhibitory effects of low atmospheric levels of sulphur dioxide plus nitrogen dioxide upon plants. *New Phytol.*, 88, 223-237.
- Wojcieszka, B.U., W.L.Orgen and R.H.Hagerman (1972) : Phytosynthetic properties of soybean grown at different nitrate concentrations. *Plant Physiol.*, 49, Suppl. No.227.
- 山添文雄・真弓洋一 (1972) : 二酸化硫黄を吸収した植物中の硫黄の分布及び形態について. *土肥誌*, 43, 245-250.
- Yoneyama, T., K.Arai and T.Totsuka (1980) : Transfer of nitrogen and carbon from a mature sunflower leaf - $^{15}\text{NO}_2$ and $^{13}\text{CO}_2$ feeding studies. *Plant Cell Physiol.*, 21, 1367-1381.
- Yoneyama, T., H.Sasakawa, S.Ishizuka and T.Totsuka (1979) : Absorption of atmospheric NO_2 by plants and soils (II) Nitrite accumulation, nitrite reductase activity and diurnal change of NO_2 absorption in leaves. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 25, 267-275.
- 米山忠克・笹川英夫・戸塚 績・山本幸男 (1978) : 高等植物の生長におよぼす二酸化窒素の影響 (5) 草本植物による $^{15}\text{NO}_2$ の吸収. 亜硝酸の蓄積. 亜硝酸還元酵素活性の変化. 陸上植物による大気汚染環境の評価と改善に関する基礎的研究. 昭和51/52年度研究報告. 国立公害研究書特別研究成果報告, 第2号, 103-111.
- 吉野 実・塚原貞夫 (1978) : 光化学オキシダントによる被害機構の解明 I 大豆の炭水化物代謝に及ぼすオゾン影響. 光化学オキシダントの農林作物の生育収量に及ぼす影響の解析に関する研究. 昭和53年度研究成績報告書. 農林省農業技術研究所化学部, 1-4.
- 吉野 実・塚原貞雄・河原崎裕司 (1977) : 光化学オキシダントによる被害機構の解析 1. タバコの炭水化物代謝におよぼすオゾン影響. 光化学オキシダントの農林作物の生育収量に及ぼす影響の解析に関する研究. 昭和52年度研究成績報告書. 農林省農業技術研究所化学部, 2-6.
- Zeevaart, A.J. (1974) : Induction of nitrate reductase by NO_2 . *Acta. Bot. Neerl.*, 23, 345-346.
- Zeevaart, A.J. (1976) : Some effects of fumigating plants for short periods with NO_2 . *Environ. Pollut.*, 11, 97-108.
- Ziegler, I. (1973) : Effect of sulphite on phosphoenolpyruvate carboxylase and malate formation in extracts of *Zea mays*. *Phytochemistry*, 12, 1027-1030.
- Ziegler, I. (1972) : The effect of SO_3^{2-} on the activity of ribulose-1, 5-disphosphate carboxylase in isolated spinach chloroplasts. *Planta.*, 103, 155-163.

(C) 同化産物の転流・分配に及ぼす大気汚染ガスの影響

岡野邦夫

植物は光合成を行うことにより外界の無機物を同化して有機物を生産し、その一部を呼吸に消費して必要なエネルギーを得、残りの同化産物を各器官に分配して新しく植物体を形成しながら生長を続けてゆく。

大気汚染ガス暴露により、これらの生長過程に関与する種々の生理機能が影響を受け、結果として個体の生長抑制が引き起こされる。汚染ガスに暴露された植物では、葉の気孔抵抗あるいは葉肉抵抗が増大し光合成速度が低下する。また物質代謝は一般に合成的な方向が抑制され、分解的な方向が促進される。個体あるいは各器官の乾物生長に対する大気汚染ガスの影響を調べた数多くの研究の結果は、各器官により影響の受け方が異なっていることを示している。特に地下部の生長は地上部に比較して、より強い生長抑制を受けることが特徴的である。生長解析の手法により各器官への乾物の分配を調べた結果からも、根への分配が減り、逆に葉への分配が増加することが指摘されている。

これらの結果から、大気汚染ガスに暴露された植物では、光合成速度が低下したり、正常な物質代謝が乱れるばかりでなく、葉からの同化産物の転流あるいは各器官への分配パターンも変化するのではないかと考えられている。ごく最近この推論を裏付けるような実験結果も報告され始めた。

本稿ではこれまでに得られた知見をもとに、植物体内における同化産物の転流あるいは分配過程に対する大気汚染ガス暴露の影響を、特に個体生長との関連に着目して考えてみたい。

(1) 器官別にみた生長影響の差異

低濃度の汚染ガスに長期間暴露された植物では、たとえ可視障害が現れなくとも生長量が低下することが多い。生長影響の受け方を植物の器官別に比較した多くの実験の結果は、共通した規則性を示している。

Tingey *et al.* (1971) はハツカダイコンに0.05 ppm の O_3 と SO_2 の単独及び混合ガスを週40時間の割合で5週間暴露し、器官別に生長影響を調べた。その結果いずれのガスの組み合わせにおいても、葉部と根部の重量は対照区より減少したが、特に根部の減少程度が著しかった(表4.4)。またダイズを用いて同じような実験をしたところ(Tingey *et al.*, 1973)、やはり地上部に比べ根の生長抑制は著しく、根重/地上部重比が低下することを見いだした。また根瘤の着生数も減少した(Tingey & Blum, 1973)。同様な結果は0.19—0.25 ppm の O_3 を108日間間けつ暴露したニンジン

(Bennett & Oshima, 1976), 0.02 ppm の SO₂ を 4 週間暴露したタバコとキュウリ (Mejstrik, 1980), 0.1又は1.0 ppm の NO₂ を 24日間暴露したヒマワリ (戸塚ら, 1978) でも認められている。このように多くの植物種で, 大気汚染ガスは特に地下部の生長を強く抑制し, 地上部の生長抑制は比較的少ないことが報告されている。

表 4. 4 0.05ppm の SO₂ と O₃ の単独又は混合ガス暴露^aによるハツカダイコンの各生長パラメーターの減少割合(%) (Tingey *et al.*, 1971)

処理区	個体生重	葉生重	葉乾重	根生重	根乾重	根幅	根長
Cont	0	0	0	0	0	0	0
SO ₂	15	7	0	30	17	17	10
O ₃	31	20	10	54	50	34	11
SO ₂ +O ₃	35*	22	10	63*	55*	43	11*

a. 汚染ガス暴露は週40時間で5週間行った。

※ 混合ガスの効果は相加的以下(相殺的)であったことを示す。

また前章で詳しく述べられているように, 生長解析法により汚染ガス暴露下の植物の生長を調べた結果からも, 純同化率 (NAR) が低下するため生長に必要な同化産物量は減少するが, 乾物の分配パターンに変化が生じ, 葉への分配率が高まり葉面積比 (LAR) が増大するため, 個体としての相対生長率 (RGR) はあまり低下しないことが明らかにされている。

Blum & Tingey (1977) は O₃ 暴露によりダイズの根の生長や根瘤の着生が抑制される原因として以下の三つの可能性を考え, それぞれについて検討した。1) O₃ が土壤中に拡散して根の生長に直接影響する。2) 土壌中の有機物を O₃ が酸化して有害物質を作り出し, それが根に影響する。3) O₃ が葉の物質代謝を乱し, 根へ転流される光合成産物の量あるいは質を低下させ, 間接的に根の生長を阻害する。

第1の可能性について dichlorophenol-indophenol の酸化を指標にして調べたところ, 土壌の表層 1 cm までは O₃ によりやや酸化される傾向にあったが, それより深層では影響がなかった。第2の可能性について, O₃ 暴露を行った土壌からの抽出物を使って Rhizobium に対する生物検定を行ったところ, ほとんど影響は認められなかった。第3の可能性について, 地上部をプラスチックバッグで覆った後に O₃ を暴露した植物では, 根の生長抑制や根瘤の着生低下は起こらず, 葉が直接 O₃ にさらされたときのみ影響が現れた。

以上の結果から, O₃ が土壌を介して根の生長に直接影響するという1)と2)の可能性は否定され, 3)の可能性が強いことが明らかとなった。根の生長抑制を引き起こすこのようなメカニズムは, O₃ に限らず同様に強い酸化物質である SO₂ や NO₂ の場合にも当てはまるであろう。

(2) 葉からの光合成産物の転流に対する影響

大気汚染ガスは葉の光合成速度を低下させ同化産物の分配パターンを変化させるばかりでなく、葉からの同化産物の転流そのものをも阻害することが最近明らかにされつつある。

戸塚ら (1978) は高濃度 (4又は8 ppm) の NO_2 を2日間ヒマワリに暴露したとき、葉の全炭素含有率は高まるが茎のそれは低下することを見いだした。そしてこの原因を、葉で固定された光合成産物の葉外への流出が NO_2 暴露により抑制されたためであろうと解釈している。吉野ら (1978) も0.2 ppm の O_3 を数時間イネに暴露すると、葉からの ^{14}C - 光合成産物の流出が抑えられることを報告している。

一般に葉の光合成速度が低下すれば、転流されるべき光合成産物のプールサイズが小さくなるため、葉から他器官へ流出する物質の量は減少する。転流に対する大気汚染ガスの影響を考える場合には、転流量の低下が Source から Sink への転流過程のどこかが直接阻害された結果なのか、あるいは光合成の低下により転流物質のプールが小さくなったために生じた間接的な結果なのかを区別する必要がある。

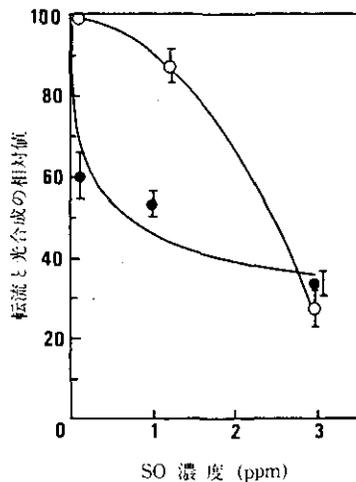


図 4.18 インゲンマメ初生葉からの ^{14}C - 同化産物の転流量 (●) と光合成速度 (○) に及ぼす各種濃度の SO_2 暴露の影響。(Noyes, 1980)

インゲンの葉の光合成速度と葉からの ^{14}C - 同化産物の転流に対する SO_2 の影響を調べた Noyes (1980) の結果によると、光合成速度にはほとんど影響しない低濃度 (0.1 ppm) SO_2 でも転流は40%も阻害された (図 4.18)。1.0 ppm SO_2 では光合成速度もある程度阻害されたが、転流量の低下はそれだけでは説明がつかない程大きかった。さらに高濃度 (3.0 ppm) になると、転流阻害の大部分は光合成速度の低下で説明された。この結果は SO_2 の転流阻害機構には2種類あり、

低濃度 SO_2 は光合成速度に影響することなく直接転流を阻害し、高濃度 SO_2 はこれに加えて光合成速度の低下による転流物質プールの減少を通じて間接的に転流に影響することを示している。直接的な転流阻害の原因は、オートラジオグラムの結果からみて、光合成産物がエネルギーを消費して葉肉組織から師管へ乗り移る過程 (phloem loading) が SO_2 により阻害されるためではないかと推測されている。Teh と Swanson (1982) も 2.9 ppm の SO_2 を暴露したインゲンで同様な結果を得ている (図 4.19)。この図では見かけ上 SO_2 による光合成速度の阻害率は葉からの ^{14}C 同化産物の転流の阻害率より大きい。しかし、この転流阻害の程度は光合成速度の低下から予測される値より大きいことから、単に転流物質のプールサイズが減少しただけではなく、転流過程そのものも直接阻害されたものと思われる。彼らも phloem loading の阻害の可能性が最も大きいと考えている。 SO_2 を取り除くと光合成速度はある程度までは速やかに回復するが、転流は少なくとも 2 時間は回復しない。この転流の回復の遅れの原因は、汚染ガス暴露により植物から発生するエチレン (Tingey *et al.*, 1976a) の効果ではないこと、また短時間の暗黒処理でも認められること、などから SO_2 に特異的な傷害的影響ではないと結論している。

汚染ガス暴露による葉からの同化産物の転流阻害は、葉内での代謝異常に起因するとの見方もある。Tingey *et al.* (1976b) はポンドローサマツに 0.1 ppm の O_3 を間欠的に 20 週間暴露し各器官の代謝産物レベルの変動を調べたところ、莖葉部では糖やデンプン、フェノール含量が増加するが、根ではこれらが減少することを見いだした。葉で糖とフェノールが同時に増加することから、葉に糖が蓄積されるのは転流しにくく、また生長に利用されにくいグリコシドが形成されることも一因であろうと推測している。

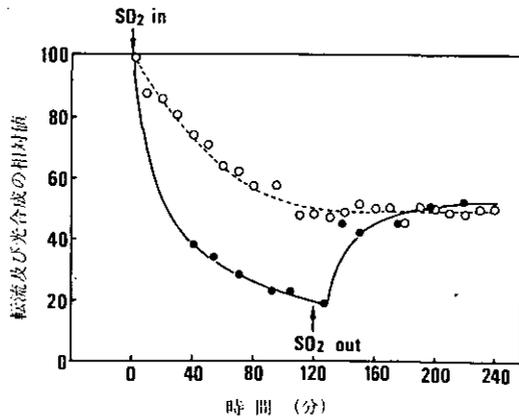


図 4.19 インゲンマメ初生葉から第 1 本葉への ^{14}C 同化産物の転流量 (○) と初生葉の光合成速度 (●) に及ぼす 2.9 ppm SO_2 暴露の影響 (Teh & Swanson, 1982)

(3) 同化産物の分配に対する影響

これまで述べてきたように、生長解析の結果あるいは器官別にみた生長影響の受け方の違いから、大気汚染ガスは葉で作られ同化産物の各器官への分配パターンを変化させると予想される。しかしこの推論を実証した研究は報告されていない。

そこで我々は以下の実験を行った。まず、2 ppm の NO_2 を 3 日間ヒマワりに暴露し葉からの ^{13}C - 同化産物の転流に対する影響を調べた (岡野ら, 1981)。しかし、 NO_2 は SO_2 や O_3 に比べ植物に対する毒性が弱いためか、同化産物の転流や分配への影響はほとんど認められなかった。次に実験方法をいくつか改良し、播種後10日目のインゲンに0.2 ppm O_3 を 4 日間暴露し、4 日目に O_3 暴露と並行して初生葉と第 1 本葉に $^{13}\text{CO}_2$ を 8 時間連続して同化させ、各葉からの ^{13}C - 同化産物の転流や各器官への分配に及ぼす O_3 暴露の影響を調べた (Okano *et al.*, 1984)。 ^{13}C の測定は最近開発された赤外分光法 (Okano *et al.*, 1983) により行った。この生育時期のインゲンは 2 枚の初生葉とはほぼ展開を終えた第 1 本葉、及び展開を開始したばかりの第 2 本葉から成り立っており、未成熟な第 2 本葉は光合成は行っているが、葉外への光合成産物の転流はほとんど行っていない。したがって体内を転流する光合成産物はすべて初生葉と第 1 本葉に由来しており、この 2 枚の葉からの光合成産物の転流及び分配に対する O_3 暴露の影響を調べれば、個体全体の炭素収支の変化を明らかにでき、生長への影響を予測できる。

表 4.5 インゲン各葉の光合成量^aに及ぼす 0.2ppm O_3 暴露の影響 (Okano *et al.* 1984)

同化葉	Cont	O_3
初生葉	9.26 ± 1.29 ^b (100)	3.50 ± 0.46 (38) ^c
第 1 本葉	11.81 ± 1.02 (100)	9.02 ± 1.15 (76)

a. 8 時間目に植物体全体に存在する ^{13}C 量 (mg)。

b. 9 個体の平均値と標準偏差。

c. Cont を 100 とした場合の割合。

光合成速度に対する O_3 暴露の影響をみると (表 4.5)、初生葉は O_3 により 62% 低下したが、第 1 本葉は 24% しか低下しなかった。また初生葉では O_3 に特有の可視障害が見られたが、第 1 本葉ではややいしゆく (萎縮) した他は比較的健全であった。初生葉は第 1 本葉に比べて相対的に下位葉あるいは葉齢の進んだ葉にあたる。このような葉が大気汚染ガスの影響を受けやすいことは多くの植物で認められている。

葉からの ^{13}C - 同化産物の流出率をみると (表 4.6)、初生葉では SO_2 などの場合と同じく、 O_3 暴露により同化産物の転流は抑制される傾向にあった。しかしより若い第 1 本葉では逆に O_3 暴露により転流が明らかに促進された。

表 4. 6 同化葉からの ^{13}C -同化産物の流出率^aに及ぼす 0. 2ppm O_3 暴露の影響 (Okano *et al.* 1984)

同化開始 後の時間 (h)	初 生 葉		第 1 本 葉	
	Cont	O_3	Cont	O_3
2	18.4 ± 1.7 ^b	14.8 ± 2.8	16.2 ± 2.1	19.9 ± 3.2
4	21.4 ± 2.4	18.6 ± 1.6	19.7 ± 1.6	27.1 ± 1.0
6	24.5 ± 3.2	22.6 ± 6.8	22.6 ± 1.9	29.0 ± 1.2
8	27.8 ± 4.2	25.2 ± 7.1	22.4 ± 2.6	30.1 ± 2.3

a. 流出率 = $\frac{\text{同化葉以外の部位の } ^{13}\text{C} \text{ 量}}{\text{全植物体中の } ^{13}\text{C} \text{ 量}} \times 100$

b. 9 個体の平均値と標準偏差

各器官への分配率をみると (表 4.7), 初生葉で作られ出した ^{13}C -同化産物は, O_3 暴露により根や下位茎への分配率が低下し, 逆に新葉への分配率が高まった。第 1 本葉からの ^{13}C -同化産物も同様に, O_3 暴露により茎への分配率は低下したが, 新葉への分配率は上昇した。

このように O_3 暴露により, 下位葉で葉令の進んだ初生葉は強い光合成抑制を受け, 葉からの同化産物の転流は抑制された。しかし上位葉でより若い第 1 本葉は比較的弱い光合成抑制しか受けず, 葉からの同化産物の転流はかえって促進された。そしていずれの葉で作られた同化産物も, 根や茎への分配率が低下し新葉への分配率が高まった。

表 4. 7 ^{13}C -同化産物の各器官への分配率^a(%)に及ぼす 0. 2ppm O_3 暴露の影響 (Okano *et al.* 1984)

部 位	初生葉同化		第 1 本葉同化	
	Cont	O_3	Cont	O_3
新 葉	22 ± 1	36 ± 4	36 ± 3	42 ± 2
第 1 本葉	4 ± 1	2 ± 1	—	—
上 位 茎	6 ± 0	8 ± 1	24 ± 2	19 ± 3
初生葉 1	—	—	—	—
初生葉 2	2 ± 1	1 ± 1	2 ± 1	1 ± 0
下 位 茎	40 ± 1	31 ± 2	20 ± 1	17 ± 2
根	27 ± 2	22 ± 1	19 ± 4	22 ± 4

a. 値は 2 ~ 8 時間の平均値

そこで, これまでの研究で同化産物の分配率の変化が注目されている根と新葉を選び, それぞれの部位が受け取る ^{13}C -同化産物の量及びその供給源の葉の割合が, O_3 暴露によってどう変化するかを比較した (図 4. 20)。対照区では, 根は生長に必要な同化産物の 2/3 を初生葉から受け取り, 残り 1/3 を第 1 本葉から受け取っており, 初生葉に対する依存度が高い。一方, 新葉は初生葉と

第1本葉からはほぼ等量ずつの同化産物を受け取っている。下位葉は根に、上位葉は生長中の新葉に同化産物を供給するという葉位別の分業体制は、多くの植物に普遍的に認められている現象である (Wardlaw, 1968)。このような分配システムを有しているインゲンに O_3 を暴露すると、初生葉からの ^{13}C - 同化産物の流出量は、光合成速度の低下に加えて流出率も低下するため著しく減少する。一方、第1本葉からの ^{13}C - 同化産物の流出量は、光合成速度の低下を流出率の上昇によって補償するため、対照区と比べてあまり変化しない。したがって、根は同化産物の主要な供給源である初生葉からの供給が著しく低下し、加えて同化産物の根への分配率も低下するため、全体として受け取る同化産物の量は44%も減少する。一方、新葉は初生葉に対する依存度が相対的に低く、また同化産物の新葉への分配率も増大するため、全体として受け取る同化産物量は対照区に比べて20%しか減少しない。

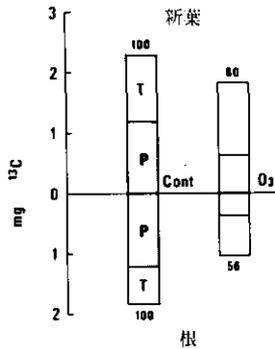


図 4.20 各葉から根及び新葉へ供給される ^{13}C - 同化産物量の O_3 暴露による変化
 P : 初生葉から供給される量, T : 第1本葉から供給される量, 図中の数字は
 Cont 区を100としたときの O_3 区の割合を示す。(Okano *et al.*, 1984)

このように、 O_3 暴露による根の特異的な生長阻害を同化産物の転流・分配の面からみると、新葉の生長を促進する方向へと同化産物の分配パターンが変化することに加えて、根への同化産物の主な供給源である下位葉が大気汚染ガスにより強く影響を受け生理活性が低下するために、根への同化産物の供給量が減少し、生長低下が起こると説明できる。

植物体を同化器官と非同化器官に分けて、同化産物の分配パターンに及ぼす O_3 暴露の影響をみた場合にも全く同様のことが言える (図 4.21)。 O_3 暴露により、非同化器官へ主として同化産物を送り出している初生葉が強い障害を受け、また同化産物の分配パターンが同化器官の拡大に有利な方向へ変化するため、非同化器官は同化器官に比べて強い生長抑制を受ける。

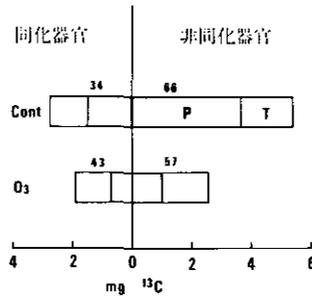


図 4.21 各葉から同化器官及び非同化器官へ供給される ¹³C-同化産物量の O₃ 暴露による変化

P : 初生葉から供給される量, T : 第 1 本葉から供給される量, 図中の数字は同化器官と非同化器官への分配率を示す。(Okano *et al.*, 1984)

葉からの同化産物の分配パターンは、汚染ガス暴露ばかりでなく、光条件その他によっても変化する (Wardlaw, 1968)。例えば弱光下で生育したオオムギは、強光下で生育したものに比べ、生長中の葉への同化産物の分配率を高め、根や分けつへの分配率を低下させる (Ryle & Powell, 1976)。しかし汚染ガス暴露の場合と異なり、葉からの同化産物の流出率は弱光下の植物の方が高い。このことは汚染ガス暴露が、転流物質量を減少させるだけでなく、転流過程そのものにも直接影響していることを間接的に証明している。

以上より、汚染ガス暴露あるいは光強度の変化といった外的要因の違いにかかわらず、光合成速度を低下させ、同化生産量を減少させるような条件下では、植物は根・茎などの非同化器官の生長をある程度犠牲にして、少ない同化産物を同化器官である葉へ優先的に分配し、その後の生長を維持してゆくと考えられる。

(4) 汚染ガス環境に対する植物の適応

生長解析の結果によれば、短期間では光合成阻害がほとんど認められない程度の低濃度の大气汚染ガスでも、長期間暴露すると NAR は明らかに低下する。葉での同化産物の生産が低下し正常な生長を維持できなくなった場合、少ない同化産物は同化器官である葉を拡大する方向に集中的に使われる。その結果、LAR あるいは LWR (葉重比) が増大し、RGR の低下が回復する。

このように植物は大气汚染ガス環境によって生長抑制を受けるが、その中でできる限りストレスを軽減すべくある適応的な生長反応を示すように思われる。これを端的に示したのが Walmsley *et al.* (1980) の実験結果である。彼らは 0.17 ppm の O₃ を 38 日間連続暴露して、ハツカダイコンの生長に及ぼす影響を、特に個々の葉の生長あるいは生理機能の変化に注目して調べた。Tingey *et al.* (1971) の結果と同じく下胚軸 (根に相当する) の生長抑制は葉に比べて大きかった。また NAR

の低下により RGR は初期には低下したが、後半 LAR が増大したため RGR は対照区を上回った。

個々の葉の発育に対する O_3 の影響は、葉位によって大きく異なった (図 4.22)。子葉や第 1 葉は O_3 暴露により生長が遅延し、最大葉面積も小さく、老化あるいは枯死が早かった。ところが第 2 葉の生長は O_3 暴露された植物の方がおう盛で、より大きな葉面積となった。さらに O_3 暴露植物の第 3 葉は、生長が早いばかりでなく、対照区より数日早く葉が分化した。可視害の発現をみても、子葉や第 1 葉では短い暴露時間で強い傷害が現れたが、後に出てくる第 2・第 3 葉は可視害が発現するまでに時間がかかり、その程度も軽かった。後から出葉してくる若い葉のこのような O_3 に対する感受性の低下 (又は抵抗性の増大) が、遺伝的なものなのか、あるいは O_3 暴露中に獲得されたものなのかを、彼らは葉の気孔抵抗を指標にして検討した。清澄空気で育てた植物に O_3 暴露を行うと、葉の気孔抵抗は増大した。しかし O_3 暴露下で長期間生育した葉の気孔抵抗は対照区と変わらず O_3 暴露を行っても気孔抵抗は有意に増大しなかった。この結果は連続的に O_3 に暴露された葉はその環境に生理的に適応し、 O_3 に対する気孔の感受性が低下したことを示している。

以上の結果から、彼らは O_3 ストレスに対するハツカダイコンの適応反応には 2 段階あるとしている。すなわち第 1 段階は下胚軸の生長を犠牲にしても、より多くの葉を生産するように同化産物の分配を変化させる反応であり、第 2 段階は新しく出現してくる葉の O_3 抵抗性の増大をもたらす反応である。

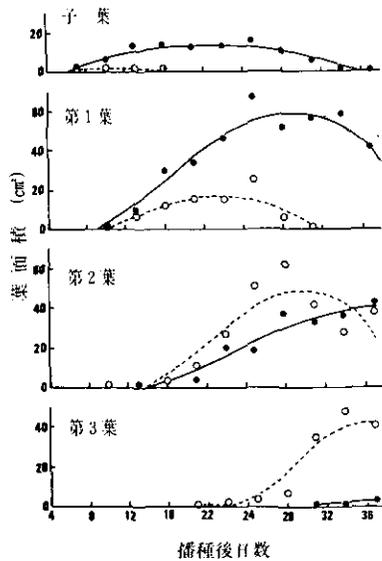


図 4.22 ハツカダイコンの葉位別の葉の発育に及ぼす $0.17 \text{ ppm } O_3$ 暴露の影響

● : Cont 区, ○ : O_3 暴露区

実線 (Cont) 及び破線 (O_3) は実測値に最も良く適合する多項式回帰曲線を示す。(Walmsley *et al.*, 1980)

同化産物の分配パターンの変化については、既に述べてきたように、直接的あるいは間接的にこれを支持するデータは豊富にある。しかし第2の反応については、その機構を含め未知の部分が多い。類似の現象として、TanakaとSugahara(1980)は、SO₂毒性の一つの原因である活性酸素を消去する酵素のスーパーオキシドジムスターゼ(SOD)は古い葉より若い葉に多く含まれていること、SO₂暴露によりSODは誘導されるが、それは新生葉で顕著なこと、を報告している。

(5) 今後の問題点

生長解析の手法を使った物質生産研究の立場からみれば、汚染ガス暴露により同化器官である葉への分配率が増加することは植物の生長にとって有利なことである。反面、根への同化産物の分配率の低下の持つ意味は見逃がされがちである。根はその生長と機能維持に必要な炭水化物を地上部から受け取っている。地上部からの同化産物の供給低下は、根の生長を抑制するばかりでなく、吸収表面積の減少や呼吸活性の低下を通じて、水や栄養塩類の吸収量を減少させる。根の機能低下はいずれ地上部の生長に反映され、いったん増大したshoot/root比も再び低下し、一定の値に落ち着くと予想されるが、このような観点からの研究はほとんどなされていない。

植物体が茎葉と根で構成されている栄養生長期を対象として、汚染ガス暴露の影響を解析した結果、生長に十分な量の同化産物が確保できない場合には、根や茎の生長を犠牲にして、新葉の生長を促進する方向へ同化産物の分配パターンが変化することが明らかとなった(Okano *et al.*, 1984)。それでは果実や子実の発育が行われる生殖生長期には、植物は汚染ガスに対してどのような反応を示すのだろうか。最終的な収量影響を調べた研究は数多くあるが、生殖生長期の植物の生長経過を解析的に取扱った研究はほとんどない。いくつかの作物種(Bennett *et al.*, 1979; 持田ら, 1983; Whitmore & Mansfield, 1983)で、汚染ガス暴露は茎葉の展開を促進することにより栄養生長を持続させるが、その結果生殖生長への転換やその後の成熟が遅延又は抑制され、収量低下をもたらすことが報告されているのみである。生殖生長期の植物の同化産物の受容器官(sink)としては、茎葉・根及び果(子)実があげられる。これら複数の受容器官に少ない同化産物がどのように配分されるかは、農作物に対する収量影響の面ばかりでなく、植物が環境ストレスに対してどのような生長戦略を取り、次世代を維持してゆくかを考える際に非常に興味深い問題である。

引用文献

- Bennett, J.P. and R.J. Oshima (1976) : Carrot injury and yield response to ozone. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 101, 638-639.
- Bennett, J.P., R.J. Oshima and L.F. Lippert (1979) : Effects of ozone on injury and dry matter partitioning in pepper plants. *Environ. Exp. Bot.*, 19, 33-39.
- Blum, U. and D.T. Tingey (1977) : A study of the potential ways in which ozone could reduce root growth and nodulation of soybean. *Atmos. Environ.*, 11, 737-739.
- Mejstrik, V. (1980) : The influence of low SO₂ concentrations on growth reduction of *Nicotiana*

- tabacum* L.cv.Samsun and *Cucumis sativus* L.cv.Unikát. Environ. Pollut., 21, 73-76.
- 持田秀之・小野良孝・吉田 堯・吉田 健 (1983) : 畑作物の生育・収量に対するオゾン処理の影響. 日作紀, 52 (別1), 157-158.
- Noyes, R.D. (1980) : The comparative effects of sulfur dioxide on photosynthesis and translocation in bean. *Physiol. Plant Pathol.*, 16, 73-79.
- 岡野邦夫・米山忠克・戸塚 績 (1981) : 植物葉に吸収された NO₂ 窒素の移動と光合成産物の転流に及ぼす NO₂ 暴露の影響. 国立公害研究所研究報告, 第28号, 111-121.
- Okano, K., O.Ito, N.Kokubun and T.Totsuka (1983) : Determination of ¹³C in plant materials by infrared absorption spectrometry using a simple calibration method. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 29, 369-374.
- Okano, K., O.Ito, G.Takeba, A.Shimizu and T.Totsuka (1984) : Alteration of ¹³C -assimilate partitioning in plants of *Phaseolus vulgaris* exposed to ozone., *New Phytol.* 97, (in press).
- Ryle, G.J.A. and C.E.Powell (1976) : Effect of rate of photosynthesis on the pattern of assimilate distribution in the Gramineaceous plant. *J.Exp.Bot.*, 27, 189-199.
- Tanaka, K. and K.Sugahara (1980) : Role of superoxide dismutase in defence against SO₂ toxicity and an increase in superoxide dismutase activity with SO₂ fumigation. *Plant Cell Physiol.*, 21, 601-611.
- Teh, K.H. and C.A.Swanson (1982) : Sulfur dioxide inhibition of translocation in bean plants. *Plant Physiol.*, 69, 88-92.
- Tingey, D.T., W.W.Heck and R.A.Reinert (1971) : Effect of low concentrations of ozone and sulfur dioxide on foliage, growth and yield of radish. *J.Amer.Soc.Hort.Sci.*, 96, 369-371.
- Tingey, D.T., R.A.Reinert, C.Wickliff and W.W.Heck (1973) : Chronic ozone and/or sulfur dioxide exposures affect the early vegetative growth of soybean. *Can.J.Plant Sci.*, 53, 875-879.
- Tingey, D.T. and U.Blum (1973) : Effects of ozone on soybean nodules. *J.Environ.Qual.*, 2, 341-342.
- Tingey, D.T., C.Standley and P.W.Field (1976a) : Stress ethylene evolution : A measure of ozone effects on plants. *Atmos.Environ.*, 10, 969-974.
- Tingey, D.T., R.F.Wilhour and C.Standley (1976b) : The effect of chronic ozone exposures on the metabolic content of ponderosa pine seedlings. *Forest Sci.*, 22, 234-241.
- 戸塚 績・米山忠克・名取俊樹・滝本道明 (1978) : 高等植物の生長に及ぼす二酸化窒素の影響 (1) NO₂ 暴露によるヒマワリの乾物生長変化と NO₂ の吸収について. 国立公害研究所研究報告, 第2号, 67-76.
- Walmsley, L., M.R.Ashmore and J.N.B.Bell (1980) : Adaptation of radish *Raphanus sativus* L. in response to continuous exposure to ozone. *Environ. Pollut.*, 23, 165-177.
- Wardlaw, I.F. (1968) : The control and pattern of movement of carbohydrates in plants. *Bot.Rev.*, 34, 79-105.
- Whitmore, M.E. and T.A.Mansfield (1983) : Effects of long-term exposures to SO₂ and NO₂ on *Poa pratensis* and other grasses. *Environ. Pollut. (Ser. A)*, 31, 217-235.
- 吉野 実・塚原貞雄・河原崎裕司 (1978) : 光化学オキシダントの農林作物の生育収量に及ぼす影響の解析に関する研究. 光化学オキシダントによる被害機構の解明, 昭和52年度報告書, 1-19.

5. まとめ

戸塚 績

5.1 混合ガスによる複合効果の評価について

低濃度大気汚染環境下では単一汚染ガスでは植物に障害を与えない程度の濃度でも2種以上の汚染ガスが共存すると、植物の基本的生理作用である光合成を阻害し、生長抑制をもたらすことを述べてきた。いわゆる混合ガスの複合効果によって、単一汚染ガス暴露の場合と異なって、汚染ガスの影響が著しく高まる。

これまで複合汚染の植物影響に関する研究では、本章第2節に述べられているTingey&Reinert (1975) や Reinert *et al.* (1975) の分類並びに複合汚染の評価方法が多くの研究者に採用されている。しかし、複合汚染の植物影響に関する研究が葉面の可視障害発現から生長や収量、生化学的変化へと移るに従って、評価基準があいまいになっている。例えば相殺効果と呼ばれているなかには、(1) 混合ガスの効果が個々の汚染質の効果を加算した値以下であるが単一汚染質の効果より大である場合と、(2) 単一汚染質の効果以下の場合の二通りが含まれている。特に(1)の場合には単一汚染ガスの場合より影響が大きいので、現実の問題を考える場合には考慮しなければならないだろう。

次に混合ガスの効果を判定するとき、その効果が個々の汚染質の効果を加算した値以上あるいは以下であれば、本当に汚染質の間に何らかの相互作用が働いたと言えるであろうか。例えば1 ppmのSO₂ガスを0.5 ppmずつのSO₂ガスの「混合ガス」と見なせば、この「混合ガス」の植物に対する効果は、0.5 ppm SO₂ガスのその2倍とはならないであろう。その場合、この「混合ガス」の効果は相乗的とか相殺的とか言えるのであろうか。

一般に、単一汚染ガスによる植物障害とガス濃度の関係は直線的ではなく、指数関数的な曲線で表される。つまり汚染質の濃度が2倍になっても、植物障害は必ずしも2倍とはならない。種類の異なる汚染ガスを混合暴露した場合にも、植物に対して害作用のある汚染質の濃度が全体として増加したものと考えて現象を整理すれば、汚染質全体の濃度と植物障害の関係は、指数関数的曲線に適合するであろう。したがって、混合ガスの効果は、個々の汚染質の間にいかなる相互作用が生じなくとも、単純に個々の汚染質の効果を加算した値とは当然一致しなくなるであろう。

また、混合ガスの効果を判定する際に、個々の汚染質単独では障害が出ず、混合ガスで障害が出た場合に相乗効果があったとされている。しかし、もしそのとき、暴露した一方の汚染質の濃度が、障害を発生させるいき値(threshold)をわずかに下回っていただけならば、もう一方の汚染質を

同時に暴露することにより、汚染質全体の濃度が上昇し、個々の汚染質間に相互作用がなくとも、障害は発現するかもしれない。

Tingey と Reinert (1975) による複合効果の分類と評価では、ガスの種類と濃度の組み合わせ実験の結果を分散分析など統計処理し、汚染質間の相互作用の有無を判定基準にしている。そして相互作用が認められないときを相加作用とし、相互作用が認められるときを相乗作用あるいは相殺作用であるとしている。この方法では相互作用の実体は明らかにされず、植物障害の程度から相互作用の有無を推定しているにすぎない。このような判定基準が複合効果の概念を混乱させている理由の一つと考えられる。植物に対する複合汚染の研究を進めて行く上に必要なことは、科学的批判に耐えうる混合ガスの複合効果の判定基準を作成し、相乗効果や相殺効果を現象的に明確化させることである。

5. 2 混合ガスによる複合効果の機作について

従来、複合汚染の植物影響に関する研究では主として葉面における可視障害の発現が対象とされてきた。しかし、植物の生長に及ぼす混合ガスの影響に関しては研究例が非常に少ない。現在のところ、数多く報告されている混合ガスによる可視障害発現に関する相乗効果や相殺効果について現象の整理がすすめられている段階で、混合ガスの作用機作は全く不明である。

混合ガスの複合効果のメカニズムについて Heagle と Johnston (1979) が次のような可能性をあげている。①葉内における汚染質相互の直接的な反応、②ガス吸収速度の変化をもたらす気孔開閉運動への影響、③作用部位での汚染質の競合、④作用部位の感受性の変化、⑤以上に述べた諸効果の組み合わせ。これらの可能性のうち、汚染質相互の反応について、例えば SO_2 と O_3 は大気中では直接反応しない (Jacobson & Colavito, 1976) が、水溶液中では SO_2 は O_3 により酸化される (Penkett, 1972)。したがって、植物の葉中でも SO_2 と O_3 が反応している可能性がある。大気中での反応性が高く PAN などの毒性の高い 2 次汚染物質を生成する NO_2 - O_3 系では、この問題はさらに重要であろう。気孔開閉運動への混合ガスの影響は、Beckerson と Hofstra (1979a,b) や Ashenden (1979) らの結果から考えると、単一ガスの効果を単純に加算するのみでは説明不可能な複雑な様相を呈している。

これまでの複合汚染の研究は複数の汚染質を同時に暴露したものがほとんどであったが、松島 (1971) が行った汚染ガスを交互に暴露する方法は、汚染ガスの作用上の差異を知る上で興味ある方法と思われる。

例えば、前半に NO_2 を暴露し、後半に SO_2 を暴露したものは、単独ガス区の害とはほぼ同じ程度の害であったが、その逆に最初に SO_2 で処理し、次いで NO_2 を暴露した処理区では障害が著しく大となり、ほぼ混合区の相乗作用によるものに匹敵した。このことは、 SO_2 暴露により障害を受けた部位への NO_2 の侵入が容易になり、害作用を増大させたとも解釈できる。

これまでの知見から判断すると、 SO_2 と O_3 あるいは O_3 と NO_2 との組み合わせではいずれも O_3

単独暴露の場合にみられる可視障害が発現している。O₃ガスの障害として、生体膜の構造に障害を与え、膜の透過性を高める、ということが知られている。そこで混合ガスの作用機作として次のようなことが考えられる。

1) SO₂とO₃の混合ガスではO₃が膜の透過性を高めて、葉の表面に可視障害を発現させるとともにSO₂の組織内への侵入を容易にする。さらに亜硫酸イオンを硫酸塩へ酸化させる解毒機能を阻害する。このためにSO₃²⁻による気孔閉鎖、光合成阻害、さらに乾物生長の抑制をもたらす。したがってSO₂とO₃の混合ガスではSO₂の生長抑制をO₃が促進すると考えられる。

2) NO₂とO₃の混合ガスではO₃によって膜の透過性が促進されてNO₂の細胞内小器官への侵入を容易にさせるとともに亜硝酸イオンの硝酸への酸化さらに硝酸イオンからアンモニウムイオンへの還元に関する酵素活性を阻害して亜硝酸イオンの蓄積を促進する。亜硝酸イオンの蓄積が光合成を阻害し、生長を抑制する。

3) SO₂, NO₂, O₃の混合ガスの場合は、(1),(2)に述べた作用により光合成に対する阻害が促進される結果として生長が抑制される。

次にどの程度のO₃濃度が存在すれば複合効果が発現するかが問題である。それを判定する方法としてO₃単独暴露の際の可視障害発現に関する下限値が一つのめやすとなるのではないか。

アメリカの主要な農作物を対象とした研究報告をまとめた資料によると、8時間暴露で可視障害の発現した葉面積が全体の5%以上になるO₃濃度は高感受性種で0.03~0.10 ppm、中程度の感受性種で0.08~0.2 ppm、高抵抗性種で0.15 ppm、あるいはそれ以上という(Heck, 1970)。我が国ではO₃に高感受性のアサガオでは0.06 ppmで葉面に可視障害が発現するので高感受性種の保存のためには0.03 ppm O₃を限界値と考えるべきかも知れない。

一方、O₃と共存するSO₂やNO₂の濃度がどの程度になると、どの程度の複合効果をもたらすかが問題である。第3節の総説によれば0.05 ppm SO₂でも0.05 ppm O₃との共存により混合ガスの相乗効果として生長抑制を増大させる。しかし、その増大の程度も気象条件によって変化しうと思われる。現在のところ、相乗効果を数値的に表示することは困難である。O₃とNO₂混合ガスに関しては第3節の表3.3にみられるように研究例が少ないので、NO₂の存在が混合ガスの生長抑制作用に対して相乗効果を示すのか、相殺効果を示すのか不明である。

複合大気汚染環境下における植物保護を考える場合、汚染ガスの組成とそれぞれのガスの濃度の組み合わせによって、植物に対する影響の程度も変化する。また、その影響の程度は気温、日射など気象条件に左右される。野外では、共存するガスの種類と濃度の組み合わせはあまりにも多岐にわたり、すべての組み合わせについてその影響を実験することは困難である。そこで生理生化学的手法によって、複合効果の機作が解明されればその効果をもたらす引金的な汚染物質に注目して、植物保護のための複合大気汚染指標を求めることも不可能ではないと思われる。

引用文献

- Ashenden, T.W. (1979) : Effects of SO₂ and NO₂ pollution on transpiration in *Phaseolus vulgaris* L. *Environ. Pollut.* Vol. 18, p.45-50.
- Beckerson, D.W. and G. Hofstra (1979a) : Stomatal responses of white bean to ozone and sulphur dioxide singly or in combination. *Atmos. Environ.* Vol. 13, p.533-535.
- Beckerson, D.W. and G.Hofstra (1979b) : Response of leaf diffusive resistance of radish, cucumber and soybean to O₃ and SO₂ singly or in combination. *Atmos. Environ.* Vol.13, p.1263-1268.
- Jacobson, J.S. and L.J.Colavito (1976) : The combined effect of sulfur dioxide and ozone on bean and tobacco plants. *Environ. Exp. Bot.* Vol. 16, p. 277-285.
- Heagle, A.S. and J.W.Johnston (1979) : Variable responses of soybeans to mixtures of ozone and sulfur dioxide. *J.Air Pollut. Cont. Assoc.* Vol.29, p.729-732.
- Heck, W.W. (1970) : Effects of Photochemical oxidants on vegetation and certain microorganisms (Chapt. 6) In : Air quality criteria for photochemical oxidants. *Nat. Air Pollut. Control Adm. Pub. No. Ap-63. 6-1-6-23.*
- 松島二良 (1971) : 植物に対するSO₂とオキシダントの複合害について, *産業公害* Vol.7, p.218-224.
- Penkett, S.A. (1972) : Oxidation of SO₂ and other atmospheric gases by ozone in aqueous solution. *Nature (physic. sci)* Vol. 240, p.105-106.
- Reinert, R.A., A.S.Heagle. and W.W.Heck (1975) : Plant responses to pollutant combinations. In "Responses of plant to air pollution", eds. Mudd & Kozlowski. Academic Press. p.159-177.
- Tingey, D.T. and R.A.Reinert (1975) : The effect of ozone and sulfur dioxide singly and in combination on plant growth. *Environ. Pollut.* Vol.9, p. 118-125.

V. 植物による大気汚染ガスの吸収について

1. まえがき

大政謙次

植物の個体あるいは群落における汚染ガスの気孔を介しての吸収や表皮への吸着（この吸収と吸着を合わせて収着と呼ぶ）現象を解明し、そのモデルを確立することは、植物による大気浄化能力を評価する上で重要である。また、汚染ガスに対する植物の抵抗性や被害発現のメカニズムの解明、浄化能力あるいは環境指標として優れた植物種の選定などに際しても重要な知見を与える。

大政ら（大政と安保，1979；大政ら，1979；大政，1979）は、昭和54年に出版された「陸上植物による大気汚染環境の評価と改善に関する基礎的研究」に関する特別研究報告の中で、従来から多くの研究者により報告されている大気から植物にいたる拡散モデルを検討し、汚染ガスの収着現象を支配する要因について整理した。その結果、植物側の汚染ガス収着を支配する気孔底界面でのガス濃度、気孔抵抗、その他の要因の検討が必要であることを強調した。また、目的に応じたガス拡散モデルの開発と各種パラメータの実験的検討が必要であることを述べた。

ここでは、上記のような観点にたって、名取・戸塚が種々の植物における植物側の汚染ガス吸収を支配する要因の違いについて整理した。また、安保・相賀が、1次元拡散モデルによるシミュレーション実験により、大気から植物に至る1次元拡散モデルの各種パラメータの関係について詳細に検討した。

引用文献

- 大政謙次（1979）：植物群落の汚染ガス収着機能—現象の解析とそのモデル化。国立公害研究所研究報告，第10号，367—385。
大政謙次・安保文彰（1979）：植物による大気汚染ガス収着機構の解析（1）。国立公害研究所研究報告，第10号，211—225。
大政謙次・安保文彰・名取俊樹・戸塚績（1979）：植物による大気汚染ガス収着機構の解析（3）。国立公害研究所研究報告，第10号，245—258。

2. 植物のガス吸収に関する種間差異

名取俊樹・戸塚 績

植物が大気汚染ガスに暴露されると、体内に吸収される汚染ガスにより、葉面に可視障害が発現したり、生理的機能が障害を受けたりすることは、古くThomas & Hill (1935)の先駆的な研究業績によって、よく認められている。したがって、植物それ自体は大気汚染ガスを体内に取り込むために被害を受けながらも、大気汚染環境を改善していると言える。しかし、汚染大気に対する抵抗性の低い植物では、顕著な障害を受けて生活力が減退して枯死することもありうる。街路樹や緑地帯の植物をエアフィルターとして利用する場合には、汚染ガス吸収能が高く、しかも障害を受けにくい植物を選定することが望ましい。ここでは、植物の汚染ガス吸収能を律速する要因や、植物の種類によるガス吸収速度の差異を概説する。

2.1 植物の汚染ガス吸収と可視障害の発現

植物は二酸化硫黄 (SO_2) やオゾン (O_3) など植物に対する毒性の強いガスにさらされると、ガス濃度が比較的高濃度のときは短時間で葉の表面に肉眼で観察されるような障害が現れる。例えば SO_2 の場合、ヒマワリやホウレンソウなど葉の柔らかな広葉の草本植物では、葉の一部に初めは光沢がでたり、水がしみこんだような症状が現れ、その部分があとで白色や褐色に枯れたり、落葉しやすくなる。光化学スモッグの主成分である O_3 による植物の被害症状として、アサガオ、タバコ、トマト、ナンキンマメなどでは葉の表面に白色の細かいはん点が現れる。ネギの葉ではまず葉先に小はん点が現れ、後で葉先が白色に枯れる。マツの葉では針葉の中間に黄色あるいは黄褐色の輪状はん点が現れる。これらの被害症状は、主に葉面から体内に侵入した汚染ガスが細胞のなかで含まれている種々の化学反応を止めたり、細胞膜や葉緑素を破壊したりするためである。植物の汚染ガスに対する抵抗力は葉面から取り込まれるガス吸収量の差異、体内に吸収された汚染ガスを体内で無毒化する解毒作用の強弱、葉を構成している組織自体の抵抗力によって変化する。Furukawa *et al.* (1980) は25種類の草本植物と4種類の木本植物について2.0 ppm SO_2 を4時間暴露したとき、葉面に発現した可視障害度 (1枚の葉面に発現した可視障害部面積の割合) と、蒸散速度より推定した SO_2 暴露処理中に葉に吸収された SO_2 量との関係を示した (図 2.1)。試験した多くの植物で、ガス吸収量の多いと思われる植物ほど可視障害度も大きかった。

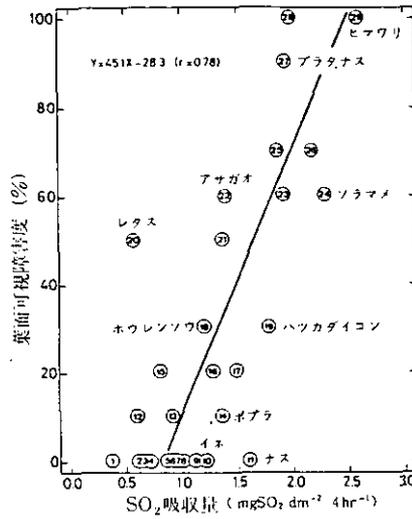


図 2.1 SO₂暴露に伴う葉面のSO₂吸収量と葉面可視障害度との関係 (Furukawa *et al.*, 1980)

2. 2 単一汚染ガス暴露による植物のガス吸収について

藤沼ら (1981) はポプラ品種群のうちで O₃ に対して可視障害発現を指標とした抵抗性が異なる 20 品種について、0.1 ppm O₃ の 4 時間暴露による蒸散速度の変化を調べた。また 0.2 ppm の 6 時間暴露あるいは 0.5 ppm の 6 時間暴露で葉面に発現した可視障害度を 5 段階に区分して表示した。その値と O₃ 暴露に伴う蒸散速度の阻害率 (%) との関係をもとめた結果、図 2.2 に見られるように、

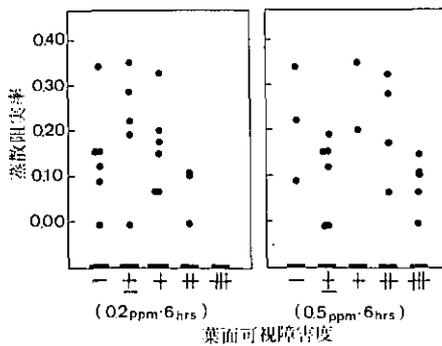


図 2.2 ポプラ品種群の O₃ 暴露による蒸散速度の阻害率と可視障害の発現程度との関係

可視障害度：-なし，±軽微，+壊死部面積10%以下 ++同10-30%，+++同30%以上

(藤沼ら, 1981)

顕著な可視障害が発現した品種群では蒸散速度の阻害率が低くなる傾向が見られた。これは O_3 暴露しても気孔があまり閉じないことを意味している。しかし、可視障害度が小さい品種群では蒸散速度の阻害率の変異が大きかった。このことは抵抗性の比較的高い品種のなかに O_3 処理で気孔が閉じやすい品種と閉じにくい品種とが混在していることを暗示している。気孔が閉じにくい植物は汚染ガスの吸収能力も高い。蒸散速度の資料をもとにガス吸収速度を算出した値と可視障害度との関係を求めた結果、テストした20品種のうち1品種だけ抵抗性が著しく高く、しかもガス吸収能力の高いことが認められた(図2.3)。今までに測定された種々の植物のガス吸収速度は、測定者により測定条件が異なるために、測定条件を考慮しないで植物種間のガス吸収速度を比較することは困難であるけれど、一応の目安としてこれまでの報告をまとめて、 NO_2 、 SO_2 、 O_3 の単一暴露下でのそれぞれのガス吸収速度の植物種間差異を表2.1～2.3に示した。

植物の汚染ガス吸収能力の種間差異について、名取と戸塚(1980)はヒマワリ、キュウリ、アサガオ、トマト、ピーマ、トウモロコシの6種類の NO_2 吸収速度を照度40 klx、気温30°C、湿度50～60%、0.8～1.2 ppm NO_2 で2時間測定した。その結果、図2.4に見られるように、単位ガス濃度当たりの NO_2 吸収速度を気孔開度の指標である蒸散速度に対してプロットすると、いずれの植物も同一の回帰直線上に位置した。このことは植物の種類によって気孔の開き具合が異なり、ガス吸収速度が変化することを示している。

汚染ガス吸収速度の植物種間差異を議論する前にガス吸収速度に影響する要因とその影響の機作を考察してみよう。大気から植物群落に至る1次元モデルを適用し、群落及び単葉における汚染ガス吸収機能について総説した大政(1978)の報告によると、植物側の汚染ガス吸収を支配する要因はA)気孔底界面での汚染ガス濃度、B)気孔開度及びC)外部拡散抵抗(葉の周辺の空気層から表皮までのガス拡散抵抗。葉面の毛状体による影響が含まれる)である。我々はB)の気孔開度について、1)気孔開度に対するガス暴露の影響が少ない場合と、2)気孔開度に顕著な影響がある場合に分けて考える。前述した汚染ガス吸収速度に影響する諸要因と汚染ガス吸収を支配する植物側の要因との対応関係を表2.4に整理した。

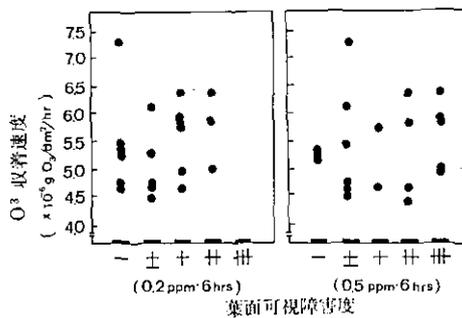


図2.3 ポプラ品種群の O_3 暴露による O_3 収着速度と可視障害の発現程度との関係
可視障害度の表示は図2.2に同じ。(藤沼ら, 1981)

表 2.1 数種植物の SO₂ 吸収速度

植物名	測定条件	NO ₂ 吸収速度	文 献	
Red maple	温度 27 ± 1°C, R.H. 51 ± 7%, 照度	0.088 mg·h ⁻¹ dm ⁻²	Roberts (1974)	
White birch	1300ft-c で 1ppm SO ₂ を暴露した.	0.086		
Sweetgum		0.074		
Firethorn		0.072		
Privet		0.068		
Rhododendron		0.056		
White ash		0.046		
Azalea		0.044		
<i>Diplacus aurantiacus</i>	温度 20 ± 1°C, R.H. 55 ± 2%, 照度は光合成有効日射量で 1000 μEm ⁻² ·s ⁻¹ ± 5% 暴露濃度は D.	1(h) 0.183 mg·h ⁻¹ dm ⁻² 4 0.208 8 0.139	Winner & Mooney (1980)	
<i>Heteromeles arbutifolia</i>	<i>aurantiacus</i> が 0.96ppm H. <i>arbutifolia</i> が 1.71ppm.	1(h) 0.248 4 0.230 8 0.169		
Peanut	温度, ホウレンソウ 20°C 他は, 25°C,	0.30 mgS(gD.W.) ⁻¹ 3h ⁻¹		Kondo & Sugahara (1978)
Tomato	R.H. 75%, 照度約 30klx, 2ppmSO ₂ を 3時間暴露.	1.08		
Radish		2.56		
Perilla		3.14		
Spinach		2.41		

表 2.2 数種植物の NO₂ 吸収速度

植物名	測定条件	NO ₂ 吸収速度	文 献
Alfalfa	暴露濃度 0.24ppm	169 × 10 ⁵ μg·m ⁻² ·h ⁻¹	DeSanto <i>et al.</i> (1976)
Oats		175	
Alfalfa		7.31 × 10 ⁶ μg·m ⁻² ·h ⁻¹ , ppm ⁻¹	
Tomato	自然光暴露チェンバーにおいて温度 25 ± 0.1°C (昼)	1.0 mgN·(gD.W.) ⁻¹ ·day ⁻¹	Matsumaru <i>et al.</i> (1979)
Sunflower	~20 ± 0.1°C (夜) R.H. 75.5 ± 5% で, 0.3ppmNO ₂	1.2	
Corn	を 2週間暴露.	0.4	
Bush bean (primary leaves)	葉温 25 ± 0.5°C, 照度 2 × 10 ⁵ erg·cm ⁻² ·s ⁻¹ (400~700nm), R.H. 45 ± 3% で 3.0ppmNO ₂ を暴露	326 μg·dm ⁻² ·h ⁻¹ 280	Stivastova <i>et al.</i> (1975)
Morning glory	気温 30°C, R.H. は植物により多少異なるが 50~60%, 照度約 40klx で各植物により多少異なるが	1.26 μg·cm ⁻² ·h ⁻¹ ·ppm ⁻¹	名取と戸塚(1980)
Tomato		1.89	
Sunflower	0.8~1.2ppmNO ₂ を暴露した. 測定値はガス暴露後	2.60	
Cucumber	2~3時間目の 1時間平均値	0.724	
Maize		0.700	
Castor-oil-plant		1.23	

R. H. 相対湿度

表 2.3 数種植物の O₃ 吸収速度

植物名	測定条件	O ₃ 吸収速度	文 献
White oak	O ₃ 暴露濃度は 9.20ppm	63.5 × 10 ³ μg·h ⁻¹ ·m ⁻²	DeSanto <i>et al.</i> (1976)
White birch		53.6	
Coliseum maple		50.2	
Sugar maple		37.1	
Ohio buckeye		36.2	
Redvein maple		28.5	
Sweetgum		27.8	
Red maple		27.2	
White ash		23.9	
Petunia	照度 4000 lx	13.7 cm·min ⁻¹	
Osteospermum	暴露 O ₃ 濃度 0.17 ~ 1.04ppm.	12.8	
Chrysanthemum	(?)	9.8	
Camellia	成熟しつつある葉	4.4	
	成熟した葉	1.5	
Bougainvillea		3.0	
Ginkgo		2.0	
Quercus		1.9	

$$\text{cm} \cdot \text{min}^{-1} \text{ は } \frac{\text{Ozone sorbed/min/cm}^2 \text{ of leaf surface}}{\text{Ozone concentration in } \mu\text{l/cm}^3}$$

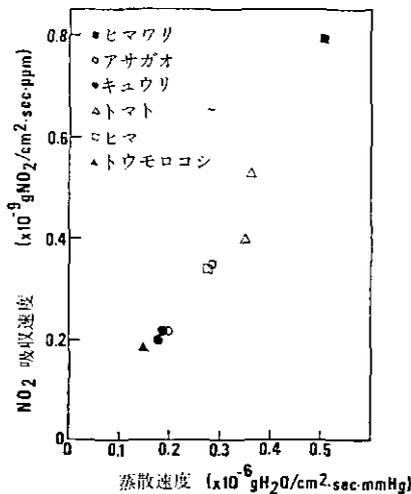
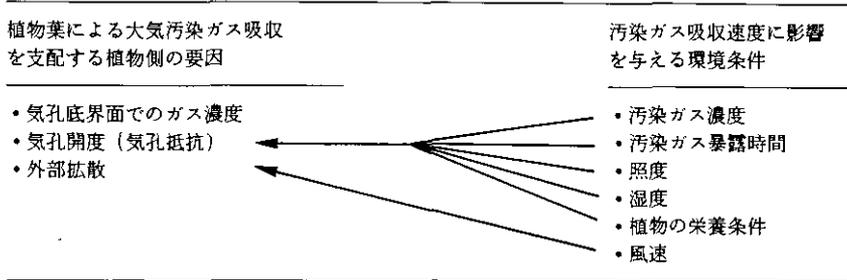


図 2.4 種々な植物における NO₂ 吸収速度 (単位ガス濃度当たり) と蒸散速度 (単位水蒸気飽差当たり) の関係
(名取と戸塚, 1980)

表 2. 4 植物葉による大気汚染ガス吸収を支配する植物側の要因及びその要因を左右する環境条件との関係



矢印は植物葉による汚染ガス吸収速度に影響を与える環境条件が大気汚染ガス吸収を支配する植物側の要因に影響することを示す。

植物のガス吸収に関する種間差異を論じる際、ガス吸収を支配する個々の植物側要因の差異が、結果として植物のガス吸収能力の差異をもたらすという認識に基づき、個々の植物側要因の種間差異について検討した。

A. 気孔底界面での汚染ガス濃度

気孔底界面での汚染ガス濃度についての報告はいくつかある (大政と安保, 1978; 大政ら, 1979; 名取と戸塚, 1980; 河内, 1980a, 1980b; Unrworth & Black, 1981)。大政ら (1978, 1979) はヒマワリを用いて、0.2~1.5 ppm SO₂, 0.2~6 ppm NO₂, 0.2~0.8 ppm O₃のそれぞれの単一暴露、さらに0.2 ppm O₃を一定とし、これに1.0~4.0 ppm 濃度の NO₂を添加した場合と、1.0 ppm NO₂一定とし、これに0.2~0.6 ppm 濃度の O₃を添加した混合ガス暴露においても、気孔底界面における NO₂と O₃濃度はいずれも 0 ppm と仮定できることを報告している。河内 (1980a,b) はトウモロコシ (バイオニアA), 水稲 (日本晴), 及びタバコ 2 品種に (Bel- W₃ 及び Hicks) 0.2~0.46 ppm O₃を暴露し、気孔底界面での O₃濃度が 0 ppm と仮定できることを報告している。名取と戸塚 (1980) はヒマワリ (*Helianthus annuus* L. cv. Russian Mammoth), トマト (*Lycopersicon esculentum* Mill cv. Fukuju No2), アサガオ (*Pharbitis nil* choicy cv. Scarlet Ohara), トウゴマ (*Ricinus communis* L), トウモロコシ (*Zea mays* L. cv. Yellow dent corn) に 0.8~1.2 ppm NO₂を暴露し、気孔底界面での NO₂濃度が 0 ppm と仮定できることを報告した。大政ら (1979) の報告によると気孔底界面での汚染ガス濃度は植物の生理活性により支配されている。一方、例えば NO₂の場合、米山 (1979) によると植物葉に吸収された NO₂は光の存在下で硝酸→亜硝酸→アンモニア→グルタミン→アミノ酸へと代謝されると報告している。また、Wellburn *et al.* (1981) によると *Lolium* に SO₂ + NO₂ 混合暴露を行うと、SO₂の存在により亜硝酸還元酵素の活性が阻害されると報告している。したがって、低照度や SO₂ + NO₂ 混合暴露の条件下では NO₂代謝活性の強弱により気孔底界面での NO₂濃度に植物種間差異が生じる可能性はあると思われる。しかし今までに、NO₂代

謝活性の差異による気孔底界面でのガス濃度の種間差異に関する知見は報告されていない。

B.1 気孔開度に対するガス暴露の影響が少ない場合

一方、気孔開度の指標である気孔抵抗については、測定年代及び測定者により測定値が異なるが、いくつかの報告にまとめられている（矢吹, 1972; 大政, 1979; 村田, 1980）。Grifford の報告をもとに村田（1980）は C_3 植物と C_4 植物の気相抵抗（葉面境界層抵抗+気孔抵抗に相当する）が C_3 植物で $0.7\sim 1.2\text{ s}\cdot\text{cm}^{-1}$ 、 C_4 植物では $1.5\sim 1.9\text{ s}\cdot\text{cm}^{-1}$ の範囲にあり、 C_4 植物の方が気孔抵抗が大きいと結論している。この値をもとに植物のガス吸収能力を比較すると、ガス暴露の濃度が低く気孔開度に影響が少ない場合には C_3 植物は C_4 植物より汚染ガス吸収速度が大きいと思われる。Klein *et al.*, (1978) は、 C_3 植物としてエンドウ (*Pisum sativum* L.cv. Spaths Violetia), C_4 植物としてトウモロコシ（品種, Anjou）を選び、 0.1 ppm SO_2 に暴露した際の葉中の無機イオウ含有量の増加を対照区と比較し、気孔開度が大きいエンドウの方が SO_2 吸収量が多いことを報告している。

B.2 気孔開度に対するガス暴露の影響が顕著な場合

一方、気孔開度が汚染ガス暴露により顕著な影響を受ける高濃度単一暴露やいわゆる相乗作用が期待されるガスの種類及び濃度の組み合わせによる混合ガス暴露においては、汚染ガスに対する気孔の感受性の種間差異も植物のガス吸収の種間差異を生じさせる要因となる。これまでも汚染ガスに対する気孔の感受性について多くの報告があり（Kondo & Sugahara, 1978; 近藤ら, 1981; 名取ら, 1980; 名取と戸塚, 1981; Elkies & Ormrod, 1980; Furukawa *et al.*, 1980; Winner & Mooney, 1980）、その生理的メカニズムについても明らかになりつつある。Kondo & Sugahara（1978）は青ジソ (*Perilla frutescens* Britt, var vispa Decaine)、トマト、ダイコン (*Raphanus sativus* L.cv. Minowase)、落花生 (*Arachis hypogaea* L.cv. Chibahandachi)、ハウレンソウ (*Spinacia oleracea* L.cv. Viroflay) に 2 ppm SO_2 暴露を行い、気孔開度の指標として蒸散速度を測定した。その結果、ABA を多く含む種（落花生、トマト）は SO_2 暴露により素早く気孔を閉じて SO_2 の吸収を減少させる。さらに O_3 、 NO_2 についても数種の植物を用いて実験を行い、同様な結果を報告している（近藤ら, 1981）。

C. 外部拡散抵抗

葉面境界層抵抗は風速及び葉の形態により決定される要因であり、汚染ガス吸収速度の種間差を考える際には重要な要因である（大政, 1979）。一方、葉の形態は低濃度ガスの短期間暴露では直接的影響は受けない。したがって、葉面境界層抵抗の種間差異として植物本来の葉の形態的差異が重要であろう。Sharma（1975a, b）は大気汚染地域に生育していた植物の葉面にある毛状体は非汚染地域に生育した植物に比べて密度が高くしかも長いと報告した。葉面にある毛状体の密度が

高く、しかも長くなれば外部拡散抵抗が大きくなり、ガス吸収速度は小さくなるだろうと推論される。したがって、長期にわたる植物の汚染ガス吸収を考察する際には、葉面の形態変化に由来する葉面境界層抵抗の変化、あるいは毛状体密度変化等を含めた外部拡散抵抗の変化も考慮する必要があるだろう。

以上述べたように植物のガス吸収に関する種間差を生じさせる主要な要因として植物本来の気孔開度、汚染ガス暴露に対する気孔開度の感受性、及び葉の形態に由来する外部拡散抵抗などの特性の種間差が重要である。

2.3 混合ガス暴露による植物のガス吸収について

通常は気孔がよく開く植物でも汚染ガスに暴露されたとき、ただちに閉じてしまう植物は大気浄化を目的としたエアークリッターとしては適当ではない。そこで名取ら(1981)は数種類の本木植物について、SO₂、NO₂、O₃の単一及び、0.1 ppm SO₂ + 0.1 ppm NO₂、0.1 ppm O₃ + 0.1 ppm NO₂の混合ガス暴露による気孔開度の指標としての蒸散速度の変化を調べた。表2.5は暴露開始前1時間の蒸散速度と暴露開始後2～3時間目の蒸散速度を表示したものである。表中の()内の数字は後者の値の前者の値に対する相対値(%)を示す。マサキは混合ガス暴露により顕著に閉じ、キョウチクトウ、シラカンには20%～30%程閉じた。しかし、アオキやサンゴジュ、ケヤキは混合ガスを暴露しても閉じない。この3種のうちこれまでに報告された資料によると、汚染ガ

表2.5 各種植物における汚染ガス暴露による蒸散速度($\times 10^{-5} \text{gH}_2\text{O}/\text{cm}^2/\text{s}$)の変化
各項で最初の数値は暴露前1時間の蒸散速度、矢印につづく数値は暴露後2～3時間目の値で()内に前者に対する相対値(%)を示した。

種名	0.1ppmSO ₂	0.1ppmNO ₂	0.1ppmO ₃	SO ₂ + NO ₂	NO ₂ + O ₃
キョウチクトウ	0.106→0.098 (92)	—	0.230→0.189 (82)	0.203→0.163 (80)	0.325→0.299 (92)
マサキ	0.158→0.158 (100)	0.170→0.165 (97)	0.185→0.137 (74)	0.228→0.113 (50)	0.198→0.117 (59)
アオキ	—	—	—	0.078→0.073 (94)	0.063→0.063 (100)
トウカエデ	—	—	—	0.179→0.177 (99)	0.147→0.111 (76)
サンゴジュ	—	—	—	—	0.121→0.124 (102)
シラカン	0.096→0.098 (102)	—	0.192→0.193 (100)	0.232→0.166 (72)	0.123→0.125 (102)
ケヤキ	0.205→0.212 (103)	—	—	0.248→0.239 (96)	—

測定条件：気温25℃、湿度70%、照度30klx、混合ガス成分濃度はいずれも0.1ppm

(名取と戸塚, 1981)

ス抵抗性の順位はアオキ>サンゴジュ>ケヤキである。ケヤキは汚染ガス吸収能力は高くても汚染ガス耐性が低い。サンゴジュの暴露直前の蒸散速度が $50\sim 60\text{ mg H}_2\text{O}/\text{dm}^2/\text{h}/\text{mmHg}$ であるので、図 2.4 の資料と比較すると、キュウリやトウモロコシと同程度のガス吸収能力を持っていると言える。

藤沼ら (1983) は混合ガス暴露による気孔閉鎖反応の品種間差異をポプラ16品種について調べた。図 2.5 は 0.1 ppm O_3 の4時間暴露の場合、 0.2 ppm SO_2 の4時間暴露の場合及び $0.1\text{ ppm O}_3 + 0.2\text{ ppm SO}_2$ 混合ガスの4時間暴露の場合の気孔開度の変化を示す。E149, F3, Fs51, Nr84などの品種では SO_2 や O_3 の単一ガス暴露でほとんど気孔開度が変化しない。しかもE149は混合ガスの場合でもあまり気孔が閉じないことがわかる。図 2.4 に見られたガス吸収能力が高いにもかかわらず、可視障害を受けにくかった品種はE149であった。本品種は可視障害発現に対する抵抗力が強く、しかも混合ガスに暴露されても気孔が閉じにくい植物であることが確認された。

混合汚染ガスの吸収を支配する気孔開度について考える際、混合ガス暴露による葉の可視障害発現について論じられている、いわゆる複合効果(Reinert *et al.*, 1975)が気孔開度の場合でも存在するか否かが重要である。図 2.5 に見られるようにI45/51, L293, LO154, W73などでは単一ガス暴露の場合より $\text{O}_3 + \text{SO}_2$ 混合ガスで気孔開度が著しく閉じている。いわゆる混合ガスの相乗効果が認められる。しかし、E149, カマブチ, OJP-NM-106のように、混合ガスでも気孔開度が単一ガス暴露の場合と大差ない品種もある。

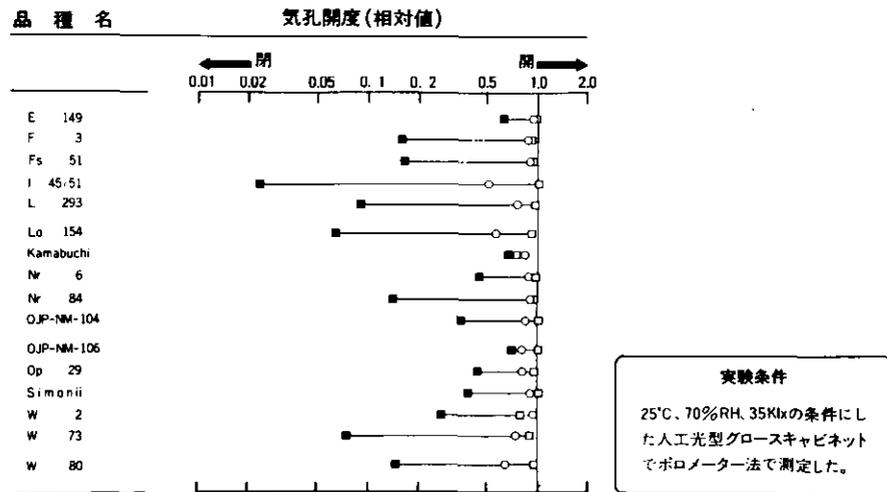


図 2.5 汚染ガス暴露によるポプラ品種群の気孔開度 (数値は〔ガス暴露4時間後の値〕÷〔ガス暴露前の値〕を示す) の変化
 ○ : 0.1 ppm O_3 の4時間暴露, □ : 0.2 ppm SO_2 の4時間暴露, ■ : $0.1\text{ ppm O}_3 + 0.2\text{ ppm SO}_2$ の4時間暴露。(藤沼ら, 1983)

Ashenden (1979) は照度 100 W m^{-2} , 相対湿度45–50%, 昼/夜温 $21^\circ\text{C}/10^\circ\text{C}$ の条件下でインゲンマメ (*Phaseolus vulgaris*) に 0.1 ppm NO_2 , 0.1 ppm SO_2 を単一及び混合で5日間暴露し, 気孔開度の指標として24時間ごと(第1日目は20時間)に蒸散速度を測定した。実験結果が3回の繰り返し実験ではほぼ同じなので1回目の実験結果について対照区を100とした蒸散速度の値を表2.6に示す。 NO_2 区は暴露開始後わずかに蒸散速度が増加し, SO_2 区は1–3日目に増加し, $\text{SO}_2 + \text{NO}_2$ 区は2–5日目に顕著に減少した。

表2.6 インゲンマメの蒸散速度(対照値に対する相対値, %)に対する混合ガス暴露の影響

Day	NO_2	SO_2	$\text{SO}_2 + \text{NO}_2$
1	121	118	90
2	103	118	79
3	105	112	78
4	106	109	83
5	103	107	84

NO_2 , SO_2 の濃度は, それぞれ 0.1 ppm .

(Ashenden(1979)のデータを改変)

Beckerson & Hofstra (1979a, b) は照度が鉢植えの植物体上部で 12 klx , 温度 25°C , 相対湿度41% (インゲンマメ) あるいは48% (他3種) の条件下でインゲンマメ (品種・Sanilac) ダイコン (品種・Champion), キュウリ (品種・National Picking), ダイズ (*Glycine max* (L.) Merr., cv. Harosoy 63) に 0.15 ppm SO_2 , 0.15 ppm O_3 を単一及び混合で5日間暴露し, 気孔開度を拡散抵抗計で測定した。Beckerson & Hofstra の結果をもとに混合ガス暴露の気孔開度への影響が明確になるように午後3時の測定値を用いて整理した気孔抵抗の日変化を図2.6に示した。4種とも SO_2 区は気孔抵抗が減少したが, O_3 区は増大し, $\text{SO}_2 + \text{O}_3$ 区は顕著に増大した。

Elkley & Ormrod (1979) は照度 13 klx , 温度 20°C , 相対湿度50%及び90%の条件下でオゾンに対して抵抗性の異なるペチュニア (*Petunia hybrida* Vilnu) の3品種 (Capri, White Magic, White Cascade) に 0.8 ppm SO_2 , 0.4 ppm O_3 を単一及び混合で暴露し, ポロメータで気孔抵抗を測定した。湿度50%区について, 3品種とも傾向はほぼ同じであったので, Capriについて, 播種後6週間目の気孔抵抗を図2.7に示した。 SO_2 区はわずかに増大したのみであったが, O_3 区は気孔抵抗が増大した。しかし, $\text{O}_3 + \text{SO}_2$ 区は O_3 区と大差なかった。湿度90%の条件下では3処理区とも気孔抵抗は変化しないか, あっても湿度50%の場合と比較すると変化の度合いがわずかであった。

名取ら (1980) は照度約 30 klx , 温度 25°C , 相対湿度70%の条件下で, 汚染ガス暴露に対して気孔が敏感に反応するマサキを用いて, NO_2 , O_3 , SO_2 の2種混合暴露を行い気孔開度の指標として蒸散速度の変化を測定した。ガス条件として $\text{NO}_2 + \text{SO}_2$ 系としては $\text{SO}_2 0.1 \text{ ppm}$ を一定として,

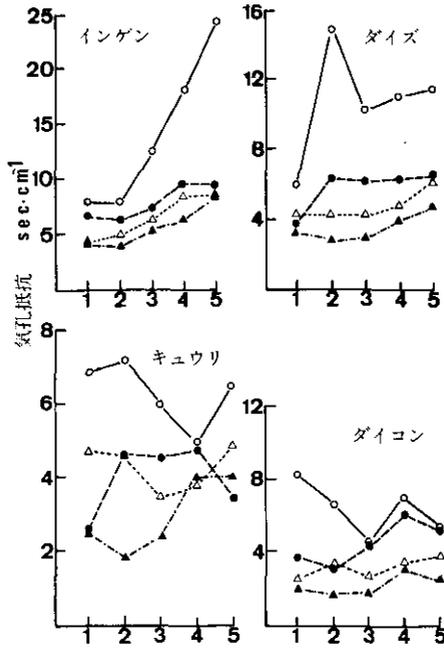


図 2.6 数種植物の気孔抵抗に対する混合ガス暴露の影響
 △ : 対照区, ▲ : 0.15ppmSO₂区, ● : 0.15ppmO₃区, ● : 0.15ppmSO₂ + 0.15ppmO₃区
 (Beckerson & Hobstra, 1979a, b のデータを改変)

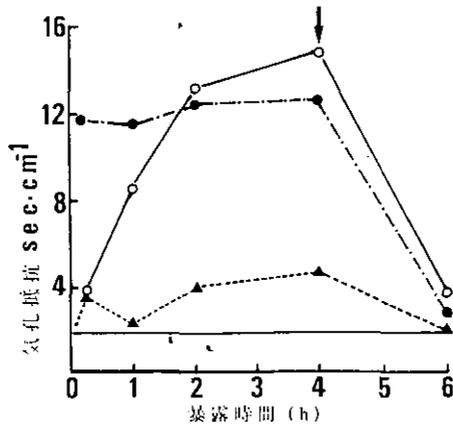


図 2.7 播種後6週間後の開花前期のペチュニア (Capri) の気孔抵抗に対する混合ガス暴露の影響
 湿度 50% の場合, 図中の矢印は暴露停止時を示す。▲ 0.8ppmSO₂区, ○ 0.04ppmO₃区, ● 0.8ppmSO₂+0.04ppmO₃区
 (Elkiey & Ormrod (1979) のデータを改変)

これに NO₂ を 0.1, 0.2, 0.5, 1.0 ppm と変化させた場合, NO₂ + O₃ 系として NO₂ 0.1 ppm を一定として O₃ を 0.05, 0.1, 0.2, 0.5 ppm と変化させた場合, SO₂ + O₃ 系として O₃ 0.1 ppm を一定として SO₂ を 0.05, 0.1, 0.2, 0.5 ppm と変化させた。図 2.8 に NO₂ + SO₂ 混合ガスの場合の結果を示した。暴露前の蒸散速度の値を 100 とした暴露後 2 ~ 3 時間目の蒸散速度を表 2.7 に示した。

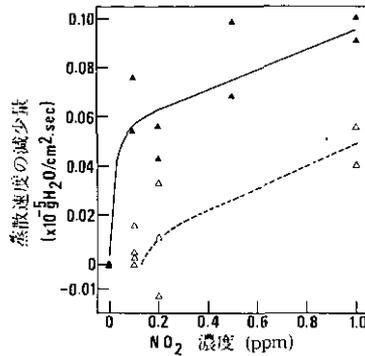


図 2.8 マサキの蒸散速度に対する NO₂ + SO₂ 混合ガス (SO₂ は 0.1 ppm 一定) の影響
△ は NO₂ 単独暴露の場合、▲ は NO₂ + SO₂ 混合暴露の場合。(名取ら, 1980)

表 2.7 マサキの蒸散速度に対する混合ガス暴露の影響

ガス濃度	NO ₂	0	0.1	0.2	0.5	1.0
SO ₂	0		92	93		74
	0.1	100	71	51	35	37
ⓐ初期値の範囲は、 $0.114 \sim 0.189 \times 10^{-5} \text{gH}_2\text{O}/\text{cm}^2 \cdot \text{s}$						
	SO ₂	0	0.05	0.1	0.2	0.5
O ₃	0		107	100	101	103
	0.1	70	44	63	32	26
ⓑ初期値の範囲は、 $0.235 \sim 0.143 \times 10^{-5} \text{gH}_2\text{O}/\text{cm}^2 \cdot \text{s}$						
	O ₃	0.05	0.1	0.2	0.5	
NO ₂	0	98	74	58	44	
	0.1	91	76	58	42	

ⓐ初期値の範囲は、 $0.226 \sim 0.179 \times 10^{-5} \text{gH}_2\text{O}/\text{cm}^2 \cdot \text{s}$

ガス濃度の単位は ppm

(名取ら, 1980)

NO₂ + SO₂系では単一暴露で影響のない0.1 ppm NO₂と0.1 ppm SO₂との混合暴露で顕著な蒸散速度の減少が見られた。O₃単一ではO₃濃度が増加するにしたがい蒸散速度は減少した。一方、O₃ + NO₂混合暴露では0.1 ppm NO₂をO₃に加えた効果は見られなかった。O₃ + SO₂系では、SO₂濃度が増加するに従い、いわゆる複合効果が見られた。なお、0.1 ppm SO₂, 0.1 ppm NO₂, 0.1 ppm O₃のうちの2種混合ガスの蒸散速度に対する複合阻害効果はNO₂ + SO₂ > O₃ + SO₂ > NO₂ + O₃の順に顕著であった。

以上に述べたように気孔開度に対する混合ガスの複合効果の程度は、植物の種類によって異なるばかりでなく共存する汚染ガスの種類、濃度や環境条件によって変化しうる。一方、気孔開度に対する複合効果を論じる場合に、単一汚染ガス暴露の影響を明確にしておく必要がある。しかし、SO₂単一ガスの暴露で気孔が開くという報告 (Majernik & Marsfield, 1971; Ashenden, 1979, Beckerson & Hoftra, 1979; Unsworth & Black, 1981) や閉じるという報告 (Kondo & Sugahra, 1978; Furukawa *et al.*, 1980; Winner & Mooney, 1981; Elkies & Orwrod, 1980; Welburn *et al.*, 1981) がある。さらに暴露条件によって気孔反応が変化するので、混合ガスの複合効果を論ずる場合には、測定時の環境条件を一定にし、しかも汚染ガス濃度を単一ガスでは影響を示さない上限値以下で実験すべきであろう。現在のところ、混合ガス暴露によって気孔は閉じるという報告が多い (大政ら, 1979; Ashenden, 1979; Bechersen & Hofstra, 1979a, b; Elkies & Ormrod, 1979, 1980, 1981; 名取ら, 1980; 名取と戸塚, 1981; 藤沼ら, 1983)。

今後の問題として、混合ガス暴露下での植物のガス吸収を論じる際、気孔開度に対するいわゆる複合効果を明確にすることは重要であるが、そのためにはまず、それぞれのガスによる単一暴露の気孔開度に対する影響を植物の種類ごとに暴露条件を変えて測定し、結果を整理する必要がある。

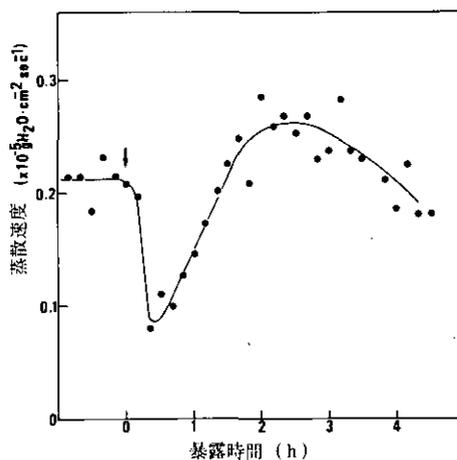


図 2.9 ケヤキの蒸散速度に対する0.1ppmSO₂+1.0ppmNO₂混合ガス暴露の影響
 図中の矢印はガス暴露開始時を示す。(名取と戸塚, 1981)

また今まで実験に使用された多くの植物ではガス暴露を行うと気孔開度が変化するが、時間の経過とともに次第に一定値を示す。しかし、名取と戸塚(1981)はケヤキの蒸散速度が0.1 ppm SO₂ + 1.0 ppm NO₂ 混合ガスの暴露により特異な経時的変化をすることを認めた(図2.9)。したがって、ガス吸収に関する種間差異を考える際、ケヤキのような特異な蒸散速度の変化を示す種については、気孔開度の経時的変化も考慮する必要がある。

引用文献

- Ashenden, T.W. (1979) : Effects of SO₂ and NO₂ pollution on transpiration in *Phaseolus vulgaris* L. Environ. Pollut., 18, 45-50.
- Beckerson, D.W. and G.Hofstra (1979a) : Stomatal responses of white bean to O₃ and SO₂ singly or in combination. Atmos. Environ., 13, 533-535.
- Beckerson, D.W. and G.Hofstra (1979b) : Responses of leaf diffusive resistance of radish, cucumber and soybean to O₃ and SO₂ singly or in combination. Atmos. Environ., 13, 1263-1268.
- DeSanto, R.S., W.H.Smith, J.A.Miller, W.P.McMillen and K.A.MacGregor (1976) : Open space as an air resource management measure-sink factors-volume 1. EPA-450, 3-76-028a N.T.I.S. U.S. Dep. of Commerce U.S.A.
- Elkley, T. and D.P.Ormrod (1979) : Leaf diffusion resistance responses of three petunia cultivars to ozone and/or sulfur dioxide. J.Air Poll.Control Assoc., 29, 622-625.
- Elkley, T. and D.P.Ormrod (1980) : Sorption of ozone and sulfur dioxide by petunia leaves. J.Environ.Qual., 9, 93-95.
- Elkley, T. and D.P.Ormrod (1981) : Sulphate, total sulphur and total nitrogen accumulation by petunia leaves exposed to ozone sulphur dioxide and nitrogen dioxide. Environ. Pollut. (series A), 24, 233-241.
- 藤沼康実・戸塚 績・相賀一郎(1981) : 大気汚染物質に対する感受性のポプラ品種間差異. 国立公害研究所研究報告, 第28号, 149-153.
- 藤沼康実・戸塚 績・相賀一郎(1983) : ポプラの気孔の開閉におよぼす大気汚染ガスの複合暴露の影響. 日本生物環境調節学会第21回大会講演要旨集, 28-29.
- Furukawa, A., O.Isoda, H.Iwaki and T.Totsuka (1980) : Interspecific difference in resistance to sulfur dioxide. Studies on the Effects of Air Pollutants on Plants and Mechanisms of Phytotoxicity. Res. Rep. Nat. Inat. Environ. Stud., R-11-80., 113-126.
- 河内 宏(1980a) : 植物葉におけるオゾン吸収速度と気孔拡散抵抗との関係. 大気汚染学会誌, 15, 109-117.
- 河内 宏(1980b) : 植物葉によるオゾン吸収と被害発現の関係—とくに葉位によるオゾン感受性の差異とオゾン吸収速度の関連について. 大気汚染学会誌, 15, 389-393.
- Klein, H., H.J.Jäger, W.Domes and C.H.Wong (1978) : Mechanisms contributing to differential sensitivities of plants to SO₂. Oecol., 33, 203-208.
- Kondo, N. and K.Sugahara (1978) : Changes in transpiration rate of SO₂-resistant and -sensitive plants with SO₂ fumigation and the participation of abscisic acid. Plant Cell Physiol., 19, 365-373.
- 近藤矩朗・丸田一成・及川武久・菅原 淳(1981) : オゾンおよび二酸化窒素暴露による植物の蒸散変化とアブサイシン酸に対する気孔の感受性増大. 複合大気汚染の植物影響に関する研究 昭和54/55年度 特別研究報告. 国立公害研究所研究報告, 第28号, 23-30.
- Majernik, O and T.A.Mansfield (1971) : Effects of SO₂ on stomatal movements in *Vicia faba*. Phytograph., 71, 123-128.

- Matsumaru, T., T. Yomeyama, T. Totsuka and K. Shiratori (1979) : Absorption of atmospheric NO₂ by plants and soils (1) Quantitative estimation of absorbed NO₂ in plants by ¹⁵N method. Soil Sci. Plant Nutr., 25, 255-265.
- 村田吉男 (1980) : 光合成と物質生産. 理工学社, 437-475.
- 名取俊樹・戸塚 績 (1980) : 二酸化窒素の短期および長期暴露に伴う植物のガス取着速度を支配する植物側の要因について. 大気汚染学会誌, 15, 329-333.
- 名取俊樹・大政謙次・安保文彰・戸塚 績 (1980) : 木本植物の蒸散速度に対する混合ガス暴露の影響. 第21回大気汚染学会講演要旨集, 510.
- 名取俊樹・戸塚 績 (1981) : 木本植物の蒸散速度に対する混合ガス暴露の影響. 第22回大気汚染学会講演要旨集, 268.
- 大政謙次・安保文彰 (1978) : 植物による大気汚染物質の取着に関する研究 (I) SO₂の局所取着と可視発現との関係. 農業気象, 34, 51-58.
- 大政謙次・安保文彰・名取俊樹・戸塚 績 (1979) : 植物による大気汚染物質の取着に関する研究 (II) NO₂, O₃あるいはNO₂ + O₃暴露下における取着について. 農業気象, 35, 77-83.
- 大政謙次 (1979) : 植物群落の汚染ガス取着機能一現象の解析とそのモデル化. 陸上植物による大気汚染環境評価と改善に関する基礎的研究 昭和51/53年度特別研究報告. 国立公害研究所研究報告, 第10号, 367-385.
- Reinert, R.A., A.S. Heagle and W.W. Heck (1975) : Plant responses to polluted combinations. Responses of plants to air pollution. p.159-177. Academic Press
- Rogers, H.H. (1975) : Uptake of nitrogen dioxide by selected plant species. Ph.D. Dissertation, University of North Carolina at Chapel Hill.
- Roberts, B.R. (1974) : Foliar sorption of atmospheric sulphur dioxide by woody plants. Environ. Pollut., 7, 133-140.
- Sharma, G.K. and J. Butler (1975a) : Environmental pollution : Leaf cuticular patterns in *Trifolium pratense* L. Ann. Bot., 39, 1087-1090.
- Sharma, G.K. (1975b) : Leaf surface effects of environmental pollution on sugar maple (*Acer saccharum*) in Montreal. Can. J. Bot., 53, 2312-2314.
- Srivastava, H.S., P.A. Jolliffe and V.C. Runeckles (1975) : Inhibition of gas exchange in bean leaves by NO₂. Can. J. Bot., 53, 466-474.
- Thomos, M.D. and G.R. Hill (1935) : Absorption of sulfur dioxide by alfalfa and its relation to injury. Plant Physiol., 10, 291-307.
- Thorne, L. and G.P. Hanson (1972) : Species differences in rates of vegetal ozone absorption. Environ. Pollut., 3, 303-312.
- Unsworth, M.H. and V.J. Black (1981) : Stomatal responses to pollutants. In Stomatal Physiology. p.187-203. Cambridge University Press
- Wellburn, A.R., C. Higginson, D. Robinson and C. Walmsley (1981) : Biochemical explanations of more than additive inhibitory effects of low atmospheric levels of sulphur dioxide plus nitrogen dioxide upon plants. New Phytol., 88, 223-237.
- Winner, W.E. and H.A. Mooney (1980) : Ecology of SO₂ resistance : 1. Effects of fumigations on gas exchange of deciduous and evergreen shrubs. Oecol., 44, 290-295.
- Winner, W.E. and H.A. Mooney (1980) : Ecology of SO₂ resistance : 2. Photosynthetic changes of shrubs in relation to SO₂ absorption and stomatal behaviour. Oecol., 44, 296-302.
- 矢吹万寿 (1972) : 物質の交換と輸送. 74-90. 朝倉書店
- 米山忠克 (1979) : 高等植物による大気二酸化窒素 (NO₂) の吸収と代謝. 陸上植物による大気汚染環境の評価と改善に関する基礎的研究 昭和51/53年度特別研究報告. 国立公害研究所研究報告, 第10号, 343-350.

3. 植物群落による大気汚染ガス吸収のモデルとシミュレーション — 1次元拡散モデルにおける各種要因の影響について —

安保文彰・相賀一郎

3. 1 はじめに

本研究は、大政 (1979) の報告に続いて、植物群落による大気汚染ガス吸収に関する現象を解析し、植物群落の大気汚染浄化能力の予測及び評価に必要な知見を得ることを目的としている。植物群落の汚染ガス吸収には、種々の要因が関係している。直接的な要因としては、葉面積、葉の周辺の汚染ガス濃度、気孔底界面におけるガス濃度、葉面拡散抵抗 (葉面拡散速度)、気孔抵抗 (気孔拡散速度) があり、その他、風速や光強度等の環境要因、あるいは、群落の幾何学的な構造も関係している。最近、未知な要因であった気孔底界面におけるガス濃度が明らかにされた (大政と安保, 1978; 安保ら, 1979; 大政ら, 1979; 大政, 1979; 名取ら, 1981)。前報 (大政, 1979) では、大気から植物群落に至る 1次元拡散モデルを用いて、植物群落の汚染大気浄化機能の有効性が確認された。本報では、植物群落の汚染ガス吸収に関係する種々の要因の影響について定量的に検討し、さらに、二酸化硫黄 (SO_2)、オゾン (O_3)、一酸化窒素 (NO) 等の 8種類の汚染ガスを対象としてシミュレーションを行った。また、植物の種間差の問題の一例として、トウモロコシ群落とヒマワリ群落の汚染ガス吸収の比較を行った。得られた結果について報告する。

3. 2 記号

A_{zH}	高さ z より上層部の積算葉面指数
a_1, a_2, b_1, b_2	光強度と気孔抵抗の関係を表す式中の定数
C	汚染ガスの濃度
C_z	高さ $z = L$ における汚染ガスの濃度
C_i	気孔底界面における汚染ガスの濃度
D, D'	分子拡散係数
D_f, D_f'	葉面拡散速度
D_s, D_s'	気孔拡散速度
d	地面修正量 (零面変位とも呼ばれる)
H	群落の高さ

I	水平光強度 (水平日射量)
I_H	群落上での水平光強度
I_i	葉面での受光強度
j	ガスの種類を表す添字 ($H_2O, NO_2, SO_2 \dots$)
K, K^j	乱流拡散係数
K_H, K_H^j	群落の高さ H での乱流拡散係数
k	葉面の構造や気孔の数等に関する定数で、気孔が葉の両面に分布する場合、 $k = 2$ である。
k_i	群落吸光係数
k^j	ガス j の分子拡散係数 D^j と水蒸気の分子拡散係数 D^{H_2O} の比、 D^j / D^{H_2O}
κ_i	葉面の受光強度 I_i と水平光強度 I との比、 I_i / I
L	拡散方程式を解くための境界条件を与える高さ
LAD	葉面積密度
LAI	葉面積指数
l	葉の代表長 (風の主流方向の長さ)
Q	植物による単位容積当たりの汚染ガス吸収速度
Q_{Total}	植物群落による単位土地面積当たりの汚染ガス吸収速度
q	単位葉面積当たりの汚染ガス吸収速度
Re	レイノルズ数 (lu / ν)
r_a, r_a^j	葉面拡散抵抗
r_s, r_s^j	気孔抵抗
Sc	シュミット数 (ν / D)
t	時間
u	風速
u_H	群落の高さ H における風速
u_*	摩擦速度
z	地面からの高さ
z_0	粗度長
α	群落内の風速及び乱流拡散係数の減衰係数
β	葉面拡散抵抗の補正係数
κ	カルマン定数 (0.4)
ν	動粘性係数

3.3 モデルの記述

水平方向に充分広い群落を仮定し、高さ (z 軸) 方向の拡散だけを考えると、ガス拡散方程式は次式で表される。

$$\frac{\partial C}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \frac{\partial C}{\partial z} \right) - Q \quad (1)$$

ここで、 Q はガスの消失速度である。大気中でのガスの化学反応はなく、また、植物体や土壌等の表面への吸着は無視できるものと仮定すると、 Q は植物葉によるガス吸収速度である。単位葉面積当たりのガス吸収速度 q は次式で与えられる。

$$q = \frac{k(C - C_i)}{r_a + r_s} \quad (2)$$

また、 Q は次式で与えられる。

$$Q = q \cdot LAD = \frac{k(C - C_i)}{r_a + r_s} \cdot LAD \quad (3)$$

ここで、 LAD は葉面積密度、 Q は単位容積当たりのガス吸収速度である。 Q を群落の高さに対して積分すれば、群落のガス吸収速度 Q_{Total} が得られる。

$$Q_{Total} = \int_0^H Q dz \quad (4)$$

ここで、 H は群落の高さである。また、境界条件は次のように与えた。

$$\begin{cases} C|_{z=L} = C_L = \text{const.} \quad (L=20 \text{ m}) \\ \frac{\partial C}{\partial z} \Big|_{z=0} = 0 \end{cases} \quad (5)$$

次に、式 (1) ~ (3) 中のパラメーターについて記述する。

3.3.1 風速と乱流拡散係数

群落上の接地気層の安定度が中立の場合を想定すると、群落上の風速 u と運動量の乱流拡散係数は K^M は、それぞれ、次式で与えられる。

$$\frac{u}{u_*} = \frac{1}{\kappa} \ln \frac{z-d}{z_0}, \quad z \geq H \quad (6)$$

$$K^M = \kappa u_* (z-d), \quad z \geq H \quad (7)$$

粗度長 z_0 と地面修正量 d は、境界面としての植物群落の空気力学的特徴を表すパラメーターで、群落の高さ、繁茂度、風その他に関する。 d と z_0 に関しては多くの報告がある（付録参照）。本報では比較的最近の真木の報告（真木, 1975）をもとに、 $d/H=0.7$ 、 $z_0/H=0.1$ を基準とした。ガスの乱流拡散係数 K (K^j) は運動量の乱流拡散係数 K^M との間に次の関係がある。(Ueda *et al.*, 1978)

$$K^j = 1.2 K^M = 1.2 \kappa u_* (z-d), \quad z > H \quad (8)$$

K^j はガスの種類 j には依存しない、すなわち、 $K^{NO_2} = K^{NO} = K^{SO_2} = \dots = K^j (=K)$ とした。

群落内の葉間気層 ($z \leq H$) での風速及び乱流拡散係数は次式で与えた。

$$\frac{u(z)}{u_H} = \frac{K(z)}{K_H} = \exp \left\{ -\alpha \left(1 - \frac{z}{H} \right) \right\} \quad (9)$$

ここで、 u_H 、 K_H は $z=H$ における u と K であり、それぞれ、式(6)及び式(8)から求められる。 α は植物による運動量吸収に関する係数で、イネ科植物の群落では2.5~3.5、一般に、2~4.3程度の値が報告されている (Lommen, 1971; 宇田川と内島, 1971)。

3. 3. 2、葉面拡散抵抗

平板における境界層理論（層流境界層）に基づけば、葉面拡散抵抗 $r_a (=1/D_f)$ は次式で与えられる。

$$r_a = \left\{ 0.664 \beta (Sc)^{1/3} \cdot (Re)^{1/2} \cdot \left(\frac{D}{l} \right) \right\}^{-1} \quad (10)$$

ここで、 D_f は葉面拡散速度、 Sc はシュミット数 (ν/D)、 Re はレイノルズ数 (lu/ν)、 D は分子拡散係数、 l は葉の代表長、 ν は動粘性係数、 β は気流の乱れや葉の傾き等に関する係数である。長谷場 (1975) は β の最大値を約1.6, Parlange *et al.* (1971) は約2.5と報告している。平板境界層において、層流から乱流に遷移する臨界レイノルズ数はおおよそ 5×10^5 である。分子拡散係数 D はガスの種類によって異なるので、葉面拡散抵抗 $r_a (=1/D_f)$ もガスの種類によって異なる。ここで、ガス j の分子拡散係数 D^j と水蒸気の分子拡散係数 D^{H_2O} との比を k^j 、すなわち、

$$k^j = \frac{D^j}{D^{H_2O}} \quad (11)$$

とおくと、式 (10) より、水蒸気の葉面拡散抵抗 $r_a^{H_2O}$ とガス j の葉面拡散抵抗 r_a^j の間には次の関係がある。

$$\frac{r_a^j}{r_a^{H_2O}} = \left(\frac{D^j}{D^{H_2O}} \right)^{-1} = \left(\frac{D^j}{D^{H_2O}} \right)^{-2/3} = (k^j)^{-2/3} \quad (12)$$

種々の汚染ガスに関する k^j の値を気孔底界面におけるガス濃度 C_i とともに表 3.1 に示した。

表 3.1 種々の汚染ガス j の分子量 M , 分子拡散係数の相対値 $k^j (= D^j/D^{\text{H}_2\text{O}})$, 気孔底界面におけるガス濃度 C_i と葉面積境界層の外側のガス濃度 C との比 C_i/C

ガス (j)	M	k^j ($D^j/D^{\text{H}_2\text{O}}$)	C_i/C
H ₂ O	18	1.000	—
HF	20	0.949	0
CO	28	0.802	0.9以上
NO	30	0.775	0.9以上
NO ₂	46	0.625	0
O ₃	48	0.612	0
SO ₂	64	0.530	0
Cl ₂	71	0.504	0
PAN	121	0.294	0

3. 3. 3 気孔抵抗

気孔抵抗 $r_i (= 1/D_i)$ は, 光, 風速, 温度, 湿度, 土壌水分, ガス濃度, その他化学物質等の環境要因の影響を受けると考えられている。これらの環境要因の中で, 光は自然環境下の群落において, 気孔抵抗に最も影響を与える要因の一つである。本報では気孔抵抗 r_i を与える式として次式を用いた。

$$r_i = \frac{1}{D_i} = \frac{b_1 + b_2 I_i}{a_1 + a_2 I_i} \cdot (k^j)^{-1} \quad (13)$$

ここで, r_i, D_i は対象とするガス j の気孔抵抗, 気孔拡散速度を表す。 I_i は葉面の受光強度, a_1, a_2, b_1, b_2 は植物の種類, 生育状態等によって異なる定数である。 k^j は分子拡散係数に関する定数で, 式 (11) で定義される。図 3.1 は数種植物についての光強度 I_i と水蒸気に関する気孔拡散速度 $D_i^{\text{H}_2\text{O}} (= 1/r_i^{\text{H}_2\text{O}})$ の関係 (Monsi & Saeki, 1953; Gaastra, 1959; Waggoner, 1969; 内島ら, 1970; Berger, 1971; Lommen *et al.*, 1971; Squire & Black, 1981) を表す。

3. 3. 4 群落内光環境と葉面光強度

葉面の受光強度 I_i は次式で与えた。

$$I_i = k_j \cdot I = k_j \cdot I_0 \exp(-k_j \cdot A_{\text{eff}}) \quad (14)$$

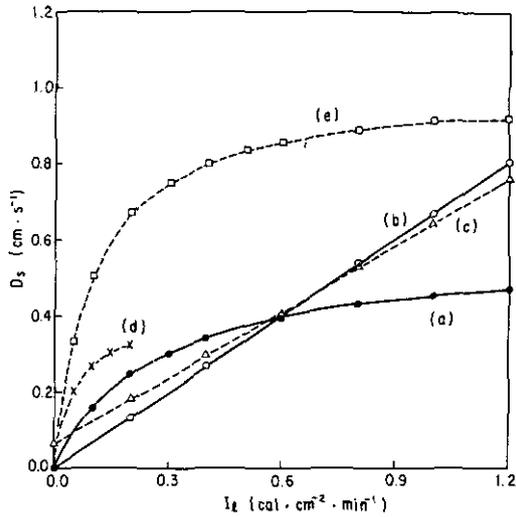


図 3.1 数種植物の気孔拡散速度 D_s と光強度 I_2 の関係

(a)は内島ら (1970) の報告から引用したもので植物はトウモロコシである。(b)は Berger (1971), Saugier (1976) でヒマワリ, (c)は Squire & Black (1981) で pearl millet, (d)は Lommen *et al.* (1971) で turnip, (e)は Waggoner (1969) が報告したものである (植物種は不明)。

ここで、 I , I_h は、それぞれ、群落内及び群落上の水平光強度、 k_1 は群落吸光係数、 A_{gr} は z より上層部の積算葉面積指数、 k_2 は光源 (太陽) の位置、葉の向き、傾き等によって異なる定数である。Monsi & Saeki (1953) は、 $I_1 = k_1 I$, すなわち、 $k_1 = k_2$ としている。 k_1 と k_2 は葉の傾きに最も影響される。従来、群落吸光係数 k_1 は広葉型の群落で 0.7~1.0、イネ型の群落で 0.3~0.5 程度の値が報告されている。

3. 3. 5 気孔底界面におけるガス濃度

植物による汚染ガス吸収速度を予測するには、大気から気孔底に至る拡散抵抗の解析と同時に、植物体内での汚染ガスの代謝や移動等に関する気孔底界面におけるガス濃度の特性を知る必要がある。前報 (大政, 1979) でも報告されたが、大政ら (大政と安保, 1978; 大政ら, 1979), 安保ら (1979) は、ヒマワリの汚染ガス収着速度 (収着=吸着+吸収) と気相での拡散抵抗の指標としての蒸散速度を同時に測定し、主要な汚染ガスである SO_2 , NO_2 , O_3 , NO の気孔底界面でのガス濃度 C_i を推定した。野内 (1979) は O_3 と PAN について報告しているが、大政ら、安保らと同じ結果が得られている。他の汚染ガス (HF, Cl_2, CO, \dots) についての C_i に関する報告はないが Hill (1971), Garland & Penkett (1976) が報告したデータ等を考慮して、表 3.1 のような結果が得られている

(大政, 1979)。また, NO_2 , O_3 については, 植物種を変えても同じ結果が得られている (野内, 1979; 名取ら, 1981)。

3. 4 シミュレーションの結果と考察

前述したモデルを用いてシミュレーション (数値実験) を行い, 群落による汚染ガス吸収にかかわる各種要因の影響について検討した。以下に今回基準とした条件を示す。

条 件

- (1) 対象とする汚染ガス (j) —— NO_2
- (2) 対象とする植物群落——トウモロコシ群落
- (3) 接地気層の安定度——中立
- (4) $C_i = 0$
- (5) $H = 200 \text{ cm}$
- (6) $LAI = 4$
- (7) $u_* = 20 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$
- (8) $d/H = 0.7$
- (9) $z_0/H = 0.1$
- (10) $\alpha = 3.0$
- (11) $I_H = 1.2 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$
- (12) $k_j = 0.5$
- (13) $k_j = 0.5$
- (14) $k^j = k^{\text{NO}_2} = 0.625$
- (15) $a_1 = 0.0$, $a_2 = 2.13$, $b_1 = 1.0$, $b_2 = 3.72$
- (16) $l = 10 \text{ cm}$, $\beta = 1.0$

ここで, 式 (6) 及び (8) より, $u_H = 54.9 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, $K_H = 576.0 \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ である。

上記の条件下で得られた結果について, 数値実験 (1) ~ (10) として, 以下に述べる。数値実験 (1) ~ (4) では群落の幾何学的構造, (5) ~ (7) では環境要因の影響について, (8) ではガスの種類による差, (9) では気孔底界面におけるガス濃度の影響, そして (10) では植物の種間差について検討する。

数値実験 (1)

葉面積指数, LAI は同じで, 葉面積密度, LAD の高度分布が異なるとどう影響するか検討するために, 次の四つの場合についてシミュレートした。(I) 群落の上層部で LAD が大, (II) 中層部で大, (III) 下層部で大, (IV) 均一に分布。他の条件は前述の条件 (1) ~ (16) である。

なお、広葉型の植物の構造は (I) のタイプ、イネ科型の植物については (III) のタイプになると言われている。ただし、イネ科でも葉が密になると (I) のタイプになると言われている。シミュレーションの結果は図 3.2 に示した。A 図は、(I) ~ (IV) の葉面積密度 LAD の垂直分布を表し、B, C, D, …, H 図は、それぞれ、風速 u 、光強度 (日射量) I 、葉面拡散速度 $D_f (=1/r_a)$ 、気孔拡散速度 $D_s (=1/r_s)$ 、ガス濃度 C 、単位葉面積当たりのガス吸収速度 q 、単位容積当たりのガス吸収速度 Q の高度分布を表す。ただし、ガス濃度以下三つのデータについては濃度境界条件 C_L で割った値で示している。 q, Q, Q_{Total} は C_L と比例関係にある。図の結果から次のようなことがわかった。群落の上層部で葉面積密度 LAD が高い場合ほど、光強度 I は急激に減少し、それに伴って、気孔

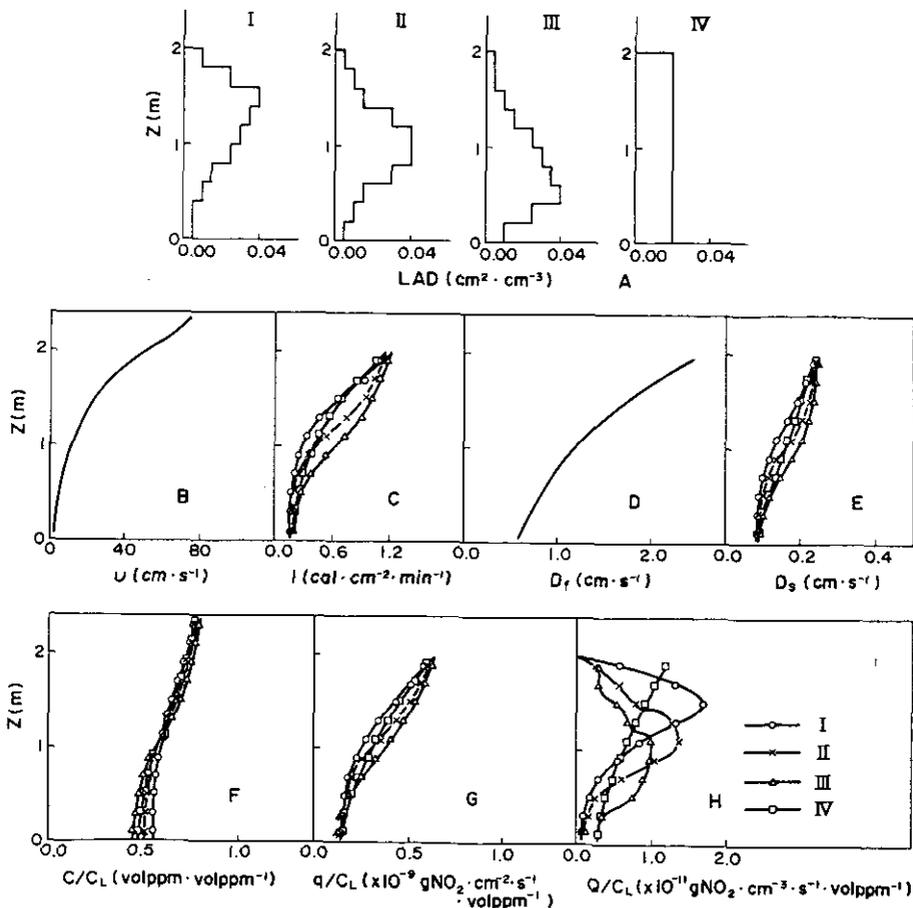


図 3.2 葉面積密度の垂直分布が群落のガス吸収速度に与える影響

A 図は葉面積密度 LAD の垂直分布, B 図は風速 u , C 図は光強度 I , D 図は葉面拡散速度 D_f , E 図は気孔拡散速度 D_s , F 図はガス濃度 C/C_L , G 図は単位葉面積当たりのガス吸収速度 q , H 図は単位容積当たりのガス吸収速度 Q の垂直分布を表す。

拡散速度 D 、及び q/C_L も同様に減少する。単位容積当たりのガス吸収速度 Q/C_L の分布は、葉面積密度 LAD と単位葉面積当たりのガス吸収速度 q/C_L の分布に応じたパターンを示している。

群落によるガス吸収速度 Q_{Total}/C_L は、群落 (I) で $1.40 \times 10^{-9} \text{ gNO}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{volppm}^{-1}$ (以下単位同じ)、群落 (II) で 1.29×10^{-9} 、(III) で 1.20×10^{-9} 、(IV) で 1.35×10^{-9} である。単位 cm^{-2} は、単位地表面積当たりを意味する。ここで、葉面積密度の垂直分布が均一な (IV) の場合を基準 (100%) とすれば、(I) で 103.7%、(II) で 96.2%、(III) で 89.1% となり、 Q_{Total}/C_L は 10% 程度の違いがあることがわかった。

また、 $z=L$ におけるガス濃度 C_L を基準 (100%) とすれば、群落最上層部及び最下層部のガス濃度は、群落 (I) で 72.0%、54.5%、(II) で 74.2%、50.0%、(III) で 78.5%、44.1%、(IV) で 73.1%、47.1% であった。

数値実験 (2)

群落吸光係数 k_t の影響について検討した。結果は図 3.3 に示した。 k_t は主として葉の傾きに関係する定数で、群落内の光強度分布、葉面の受光強度 I_i 、気孔抵抗 r_s ($=1/D$) に影響を及ぼす。図中の白丸 (—○—) は、 k_t が変化しても受光強度 I_i は変化しない、すなわち、 $k_t = 1$ (const.) と仮定した場合の結果である。黒丸 (—●—) が $k_t = k_i$ とした場合の結果である。葉の傾きがイネ科植物のように垂直になる程、 k_t は小さくなり群落の下層部まで光が透過するようになるが、葉の受光角度が変化し、受光強度 I_i は小さくなる。図 3.3 に示した結果から、 k_t の通常の範囲 0.3 ~ 1.0 では、 k_t がガス吸収速度 Q 及び q の垂直分布に及ぼす影響は大きい、群落全体のガス吸収

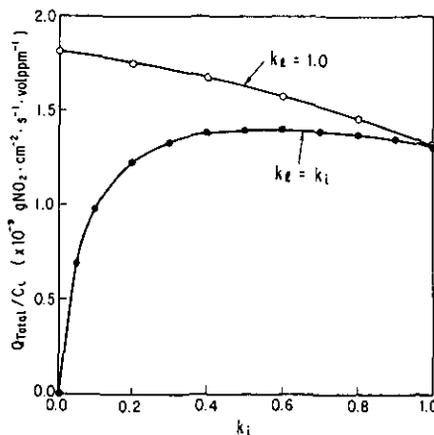


図 3.3 群落吸光係数 k_t が群落ガス吸収速度 Q_{Total}/C_L に与える影響

白丸 (—○—) は $k_t = 1$ (const.)、黒丸 (—●—) は $k_t = k_i$ とした場合の結果である。

速度 Q_{Total}/C_L にはあまり影響しないと言える。ただし、群落内の光強度分布と葉面の受光強度に関しては多くの報告 (Saeki, 1960; 磯部, 1962a, b; 黒岩と門司, 1963a, b; 内島ら, 1968; 宇田川と内島, 1971; 木村, 1973; 堀江, 1974; 伊藤, 1974; Kuroiwa, 1978; 黒岩, 1979) があり、今後より詳細な検討が必要であろう。

数値実験 (3)

葉面積指数 LAI と群落のガス吸収速度 Q_{Total}/C_L の関係を求めた。結果は図 3.4 に示した。 LAI の変化に伴って、群落内の風速や乱流拡散係数の減衰係数 α も変わるので、 α の影響についても検討した。従来報告されている α の値から、 $\alpha = 2, 3, 4$ として求めた結果を図に示した。中央の太い実線は $\alpha = 3$ とした場合の結果で、その上下の細い実線は $\alpha = 2$ 及び 4 とした場合の結果である。減衰係数 α は、葉が密な群落ほど大きく、疎な群落では小さい。したがって、 LAI が小さい場合には、群落のガス吸収速度 Q_{Total}/C_L は太い実線で示した値よりも大きく、 LAI が大きい場合の Q_{Total}/C_L は太い実線で示した値よりも小さいと考えられる。図 3.4 の結果から、群落のガス吸収速度 Q_{Total}/C_L は LAI が 4 くらいまでは急激に増加するが、 LAI が 4 を超えると増加の割合は緩やかになることがわかる。これは、主として、群落内の光強度の減少に伴う気孔抵抗の増加 (気孔拡散速度の減少) に起因していると考えられる。また、図 3.4 に示した $\alpha = 2 \sim 4$ の範囲内では、 α が与える影響は小さいことがわかる。ただ、今回は LAI の値を 1 ~ 10 まで大きく変えたので、 α は 2 ~ 4 よりも広い範囲にわたって変化すると考えられ、今後検討を要する。

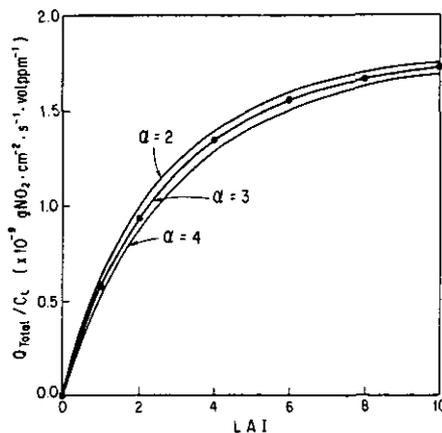


図 3.4 葉面積指数 LAI と群落のガス吸収速度 Q_{Total}/C_L の関係

中央の太い実線は、風速及び乱流拡散係数の減衰係数 α を 3 とした場合の結果、上側の細い実線は $\alpha = 2$ 、下側は $\alpha = 4$ とした場合の結果である。

数値実験 (4)

群落の高さ H と群落のガス吸収速度 Q_{Total} の関係について検討した。 H を 50, 100, 200, 250 cm とし, 相対地面修正量, d/H は 0.7 一定, 相対粗度長, z_0/H は 0.1 一定とし, 前述の条件を与えて得られた結果を図 3.5 に示した。この結果から, Q_{Total}/C_L は群落の高さ H によりわずかに増加すること, H が Q_{Total}/C_L に及ぼす影響は小さいことがわかった。ただ, 密な群落ほど, 葉面の境界層に, 別の葉が入り, モデルが適用できない状態も考えられるので, 実際に, 群落の浄化機能を評価する場合には注意を要する。

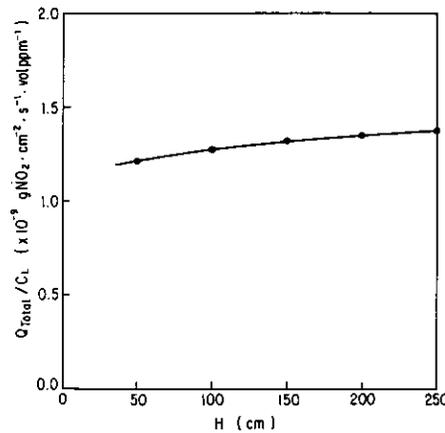


図 3.5 群落の高さ H と群落のガス吸収速度 Q_{Total}/C_L の関係

数値実験 (5)

光強度 (日射量) と群落のガス吸収速度の関係について検討した。結果は図 3.6 に示した。群落上の日射量 I_H が 0 から $1.2 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ に変化すると, 群落のガス吸収速度 Q_{Total}/C_L は, 0 から $1.40 \times 10^{-9} \text{ gNO}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{vol ppm}^{-1}$ と大きく変化する。ただし, 今回用いたモデルでは, 太陽に同じ位置にある場合を想定している。太陽の位置が変わると群落の受光状態も変わるので, 今後, 群落のガス吸収速度の日変化等を予測するためには, モデルの改良及びパラメーターに関する資料の収集整理が必要であろう。

数値実験 (6)

空気力学的要因 (風速 u , 摩擦速度 u_* , 乱流拡散係数 K) が群落のガス吸収速度 Q_{Total}/C_L に与える影響について検討した。結果は図 3.7 に示した。黒丸●が群落のガス吸収速度 Q_{Total}/C_L を表す。摩擦速度 u_* , 群落の高さ H における風速 u_H 及び乱流拡散係数 K_H は, それぞれ, 比例関係にある。図 3.7 によれば, 群落のガス吸収速度 Q_{Total}/C_L は, 摩擦速度 u_* が $40 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, 風速 u_H が $1 \text{ m} \cdot \text{s}$

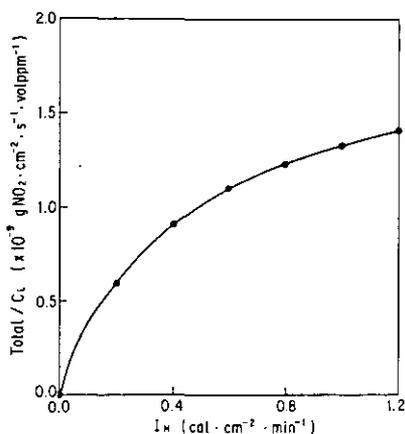


図 3.6 光強度 I_H と群落のガス吸収速度 Q_{Total}/C_L の関係

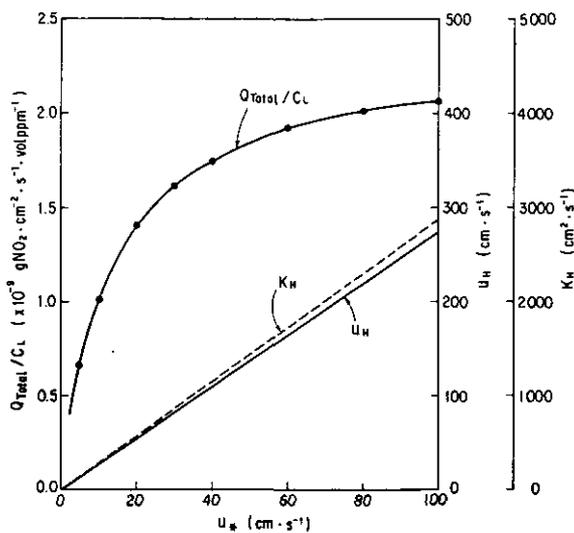


図 3.7 群落上の摩擦速度 u_* ($z = H$ における風速 u_H , 乱流拡散係数 K_H) と群落ガス吸収速度 Q_{Total}/C_L の関係

$^{-1}$, 乱流拡散係数 K_H が $1 \times 10^3 \text{ cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ くらいまでは急激に増加するが、それ以上になると、 Q_{Total}/C_L の増加の割合は緩やかになることがわかった。風速の影響については、安保ら (1979), 大政 (1979) によって同様なデータが報告されている。風速が大きくなる程、群落のガス吸収速度が大きくなるのは、葉面拡散速度 $D_f (=1/r_s)$ の増大と接地気層及び群落内葉間気層での乱流拡散の増大に起因している。なお、本実験の風速の範囲内では、葉面境界層は層流境界層である。

平板境界層理論によると、層流境界層から乱流境界層に遷移するレイノルズ数はおよそ 5×10^5 である。 $Re = 5 \times 10^5$ になる風速 u は、葉の代表長 $l = 10 \text{ cm}$ のとき、約 $80 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $l = 20 \text{ cm}$ のとき、約 $40 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $l = 50 \text{ cm}$ のとき約 $15 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ である。

群落上及び群落内の葉間気層中での移流・拡散現象に関しては多くの報告 (Cowan, 1968; 武田, 1964; Takeda, 1966; Saito *et al.*, 1970; Dayer, 1974; 伊藤, 1974; 真木, 1975a, b; Shreffler, 1978; 宇田川, 1979; 古藤田と林, 1980) があり、種々の数学モデルが提案されている。今後、これらのモデルの比較検討、接地気層の安定度の影響等の検討が必要であろう。

数値実験 (7)

地面修正量及び粗度長は条件によって変化する (付録参照)、そこで、地面修正量 d 、粗度長 z_0 が群落のガス吸収速度 Q_{Total}/C_L に及ぼす影響について検討した。結果は図 3.8 に示した。黒丸●は d の影響、白丸○は z_0 の影響を表す。 z_0 、 d の影響は 10~30% 程度であることがわかった。

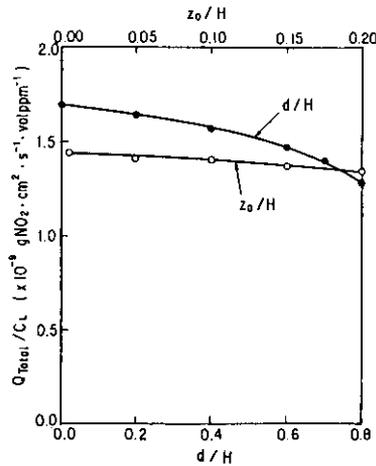


図 3.8 相対地面修正量 d/H 、相対粗度長 z_0/H が群落のガス吸収速度 Q_{Total}/C_L に与える影響

黒丸 (—●—) は d/H 、白丸 (—○—) は z_0/H の影響を表す。

数値実験 (8)

数種類の汚染ガスについてシミュレーションを行った。得られた結果は図 3.9 に示した。ガスの種類によって、volppm に対する重量換算での濃度 ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$) は異なる。また、分子拡散係数もガスの種類によって異なるので、 $r_0 (=1/D_0)$ や $r_s (=1/D_s)$ も異なる。また、気孔底界面でのガス濃度 C_i も異なる。表 3.1 のデータをもとに、 HF 、 NO_2 、 SO_2 、 Cl_2 、 PAN については C_i/C

=0とおき、COとNOについては0.9とおいた。Cは葉面境界層の外側のガス濃度である。ガスの種類により変わるパラメーターは、 C_i , r_a , r_s である。乱流拡散係数 K はガスの種類によっては変化しない。表 3.1 によれば、COとNOについての C_i/C は0.9以上であるので、これらのガスについての Q_{Total} は図 3.9 に示した結果よりも少ないと言える。

数値実験 (9)

気孔底界面におけるガス濃度が群落のガス吸収速度に及ぼす影響について検討した。一酸化窒素 NO を対象として得られた結果を図 3.10 に示す。群落のガス吸収速度 Q_{Total}/C_L は、 C_i/C の増加

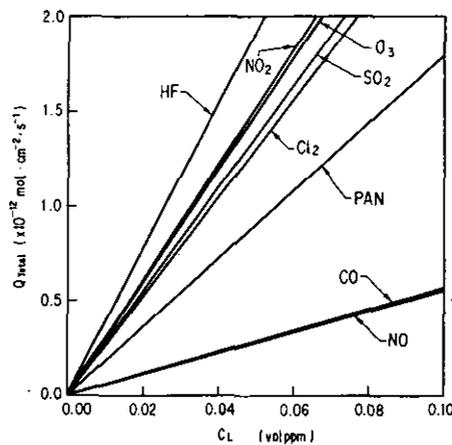


図 3.9 種々の汚染ガスについての群落のガス吸収速度 Q_{Total}

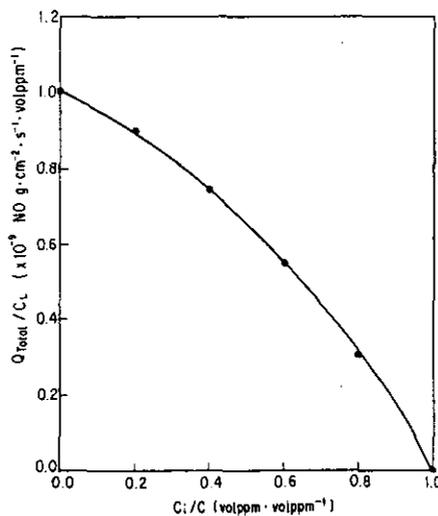


図 3.10 気孔底界面におけるガス濃度 C_i と群落のガス吸収速度 Q_{Total}/C_L の関係

に伴って、ほぼ直線的に減少することがわかった。気孔底界面でのガス濃度 C_i が Q_{Total}/C_L に及ばず影響は大きい。

数値実験 (10)

植物の種間差の問題の一例として、トウモロコシ群落のガス吸収速度とヒマワリ群落のガス吸収速度の比較を行った。前者と後者とでは次の四つの条件が異なると想定した。葉の代表長 l (トウモロコシ: 10 cm, ヒマワリ: 20 cm, 以下同順), 群落吸光係数 k (0.5, 1.0), 受光強度 I_i に関する係数 k_i (0.5, 1.0), 気孔拡散抵抗 r_s ($r_s^{NO_2} = \{ (1+3.72 I_i) / (2.13 I_i) \} / k^{NO_2}, r_s^{NO_2} = \{ 1 / (0.677 I_i) \} / k^{NO_2}$)。他の条件は同じとした。ヒマワリの気孔抵抗 r_s については、筆者が Berger の報告 (Beger, 1971) をもとに求めたパラメーターを使用した。得られた結果は図 3.11 に示した。A 図及び B 図は、それぞれ、葉面積密度 LAD と風速 u の垂直分布を表し、C ~ H 図は、それぞれ、水平光強度 I , 葉面拡散速度 D_f ($=1/r_s$), 気孔拡散速度 D , ガス濃度 C , 単位葉面積当たりのガス吸収速度 q , 単位容積当たりのガス吸収速度 Q の垂直分布を示している。ただし、F, G, H 図のデー

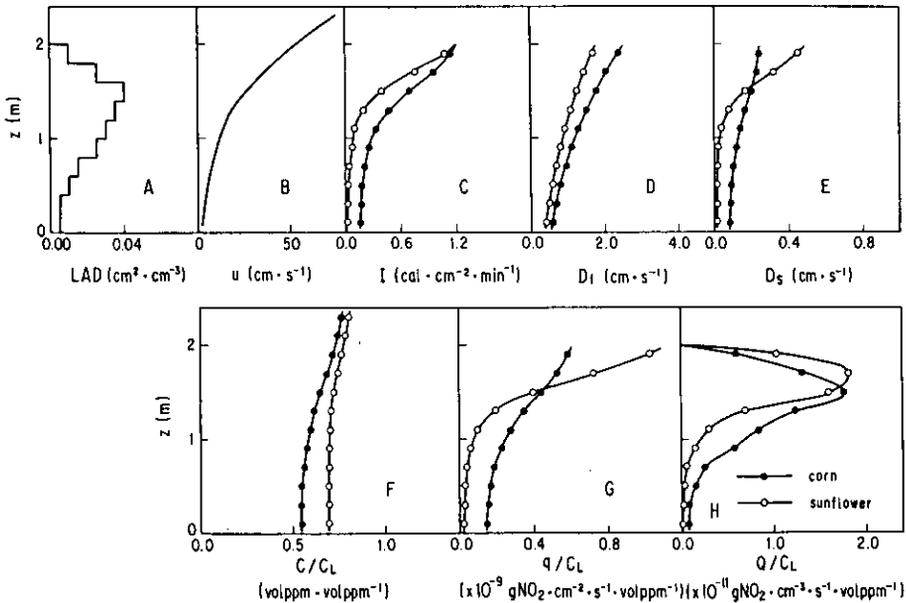


図 3.11 トウモロコシ群落の汚染ガス吸収とヒマワリ群落の汚染ガス吸収

A 図は葉面積密度 LAD の垂直分布, B 図は風速 u , C 図は水平光強度 I , D 図は葉面拡散速度 D_f , E 図は気孔拡散速度 D , F 図はガス濃度 C , G 図は単位葉面積当たりのガス吸収速度 q , H 図は単位容積当たりのガス吸収速度 Q , それぞれの垂直分布を表す。

タは高度 L ($=20$ m) でのガス濃度 C_L で割って示している。黒丸●はトウモロコシ、白丸○はヒマワリのデータを表す。以上得られた結果を比較検討する。式 (10) によれば、葉面拡散速度 D_f ($=1/r_s$) は、風速 u の $1/2$ 乗、葉の代表長 l の $1/2$ 乗に比例するので、 l が長いと想定したヒマワリの D_f のほうがトウモロコシの D_f よりも大きい (D 図参照)。気孔拡散速度 D_s について (E 図参照) は群落上層部においては、ヒマワリの D_s のほうがトウモロコシの D_s よりも大きい、下層部では逆になっている。 D_f と D_s 、すなわち、 r_s と r_s の影響により、ガス吸収速度は G 図、H 図のように、群落の上層部ではヒマワリのほうが大きく、下層部ではトウモロコシのほうが大きくなっている。この現象は、光強度に対する気孔の感受性、 $I_i - D_s$ 曲線 (図 3.1 参照) 及び群落内の光環境の差に起因していると言えよう。群落全体のガス吸収速度 Q_{Total}/C_L は、トウモロコシで $1.40 \times 10^{-9} \text{ gNO}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{volppm}^{-1}$ 、ヒマワリで $1.14 \times 10^{-9} \text{ gNO}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{volppm}^{-1}$ であった。ここで、単位 cm^{-2} は土地面積を表す。トウモロコシ群落のほうがヒマワリ群落より 23% ほど多い。なお、 Q_{Total} の単位を換算すると、 $1.0 \times 10^{-9} \text{ gNO}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ は、 $36.0 \text{ gNO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ に相当する。

3.5 結 び

本研究によって得られた成果を要約すると、下記の 1) ~ 3) による。

1) 植物群落による汚染ガス吸収速度に与える影響が大きい要因は、大気中の汚染ガスの濃度、気孔抵抗、葉面拡散抵抗、葉面積密度、葉面積指数、日射量 (光強度)、風速、摩擦速度、乱流拡散係数及び気孔底界面におけるガス濃度である。

影響が中程度の要因は、地面修正量、影響が小さい要因は、粗度長、葉面積密度の垂直分布と群落の高さである。群落内の風速と乱流拡散係数の減衰係数 α については、従来報告されている 2 ~ 4 程度の範囲では、群落の汚染ガス吸収速度に与える影響は小さいといえるが、再検討が必要であろう。

2) 植物側の濃度境界条件である気孔底界面におけるガス濃度を考慮して、 NO_2 、 O_3 、 SO_2 、 PAN 、 HF 、 Cl_2 、 NO 、 CO の 8 種類の汚染ガスを対象として、群落による汚染ガス吸収速度を求めた。結果は図 3.8 に示した。

3) 植物の種間差について検討するために、一例として、トウモロコシ群落のガス吸収とヒマワリ群落のガス吸収のシミュレーションを行った。結果は図 3.11 に示した。群落の上層部ではヒマワリのほうが汚染ガスを多く吸収し、下層部ではトウモロコシのほうが多量の汚染ガスを吸収する。これは、主として、葉の傾きの違い (群落吸光係数の違い) に伴う群落内光環境の差と気孔抵抗の差に起因している。

謝 辞

本稿をまとめるに当たり貴重な助言を賜った当研究所技術部の大政謙次研究員に心からの謝意を表す。

付 録

地面修正量と粗度長

地面修正量 d 及び粗度長 z_0 について従来報告されているデータをまとめて、付表 1、付表 2、付図 1、付図 2 に示した。付表 1 は真木 (1975a) がまとめた結果で、付表 2 にはそれ以外の報告から得られた結果を示した。 d/H 、 z_0/H は H (群落の高さ) に対して必ずしも一定ではない (付表 3)。付表 3 に示した関係式から求めた結果は、 d については付図 1 に、 z_0 については付図 2 に示した。

付表 1 地面修正量 d と粗度長 z_0 に関する資料その 1

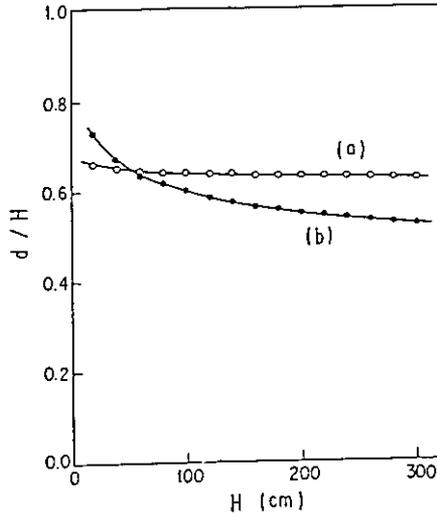
Obstacle type	d/H	z_0/H	Author
Different vegetation types	0.67	0.12	Brutsaert (1974)
Spheres	—	0.19	Chamberlain (1968)
Cylinders	—	0.18	Chamberlain (1968)
Waves	—	0.07	Chamberlain (1968)
Wheat, rice, clover and corn fields	0.64	—	Cowan (1968)
Grass land	—	0.09	Kondo (1962)
Lawn grass land	—	0.10	Kondo (1962)
Pine forest (Tateno)	0.83	0.05	Kondo (1971)
Pine forest (Omyojin)	0.67	0.10	Kondo (1971)
Wheat field	0.64	0.16	Munro ら (1973)
Scots and Corsican pine forest	0.76	0.06	Oliver (1971)
Grass and beet fields	—	0.14	Paeschke (1937)
Corn field	0.83	—	Saito (1963)
Corn field	0.80	0.03	Saito ら (1970)
Different vegetation types	0.64	—	Stanhill (1969)
Different vegetation types	—	0.10	Szeicz <i>et al.</i> (1969)
Grass and beet fields	—	0.13	Tanner <i>et al.</i> (1960)
Bean field	0.75	0.06	Thom (1971)
Artificial crop	0.76	0.10	Thom (1971)
Corn field	0.61	—	Uchijima <i>et al.</i> (1964)
Bushel—basket	—	0.12	Weller (1968)
Mean value	0.717	0.106	$(H-d)/z_0 = 2.67$

付表2 地面修正量 d と粗度長 z_0 に関する資料その2

表面	H (cm)	d (cm)	d/H	z_0 (cm)	z_0/H	報告者	
なめらかな平坦地	—			0.001	—	Deacon(1953)	
芝地	1.5			0.20	0.133		
	3.0			0.70	0.233		
	$u_2 = 2\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$	4.5		2.4	0.533		
	$u_2 = 6\sim 8\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$	4.5		1.7	0.378		
長い草	$u_2 = 1.5\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$	60~70		9.0	0.129~0.150		
	$u_2 = 3.5\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$	60~70		6.1	0.087~0.102		
	$u_2 = 6.2\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$	60~70		3.7	0.053~0.062		
氷	—			0.001	—		Sutton(1953)
芝地	—			0.1	—		
疎な群落	10cm以下			0.7	0.07以下		
〃	50cm以下			5	0.10以下		
密な群落	10cm以下			2.3	0.23以下		
〃	50cm以下			7	0.14以下		
水	100~105	0.2~1.0	0.2~1.0	0.0~0.3	0.0~0.3	谷ら (1956)	
オオムギ	—		0.5~0.9		0.01~0.10	Udagawa(1966)	
トウモロコシ畑	240		0.83	20	0.083	斉藤 (1963)	
トウモロコシ畑	300		0.80	20	0.067	斉藤ら (1970)	
トウモロコシ畑	140		0.61	10	0.071	内島ら (1964)	
森林	550		0.53	33	0.060	Dennead(1964)	
数種植物	20~2000		0.63			Monteith(1973)	
12種の植物	2~60				0.13		

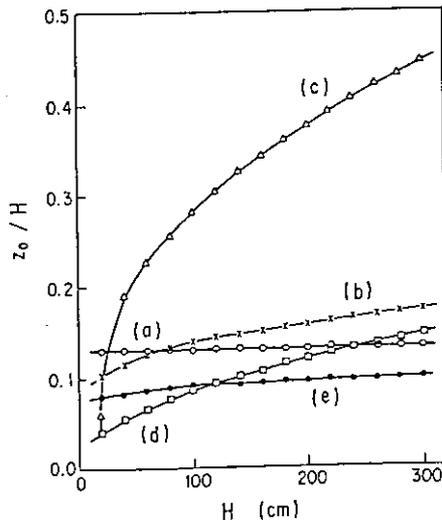
付表3 地面修正量 d と粗度長 z_0 に関する資料その3

関係式	報告者
$\log d = 0.9793 \log H - 0.1536$	Stanhill (1969)
$d = 1.04H^{0.88}$	Uchijima (1976)
$\log z_0 = 1.19 \log H - 1.24$	Kung (1961)
$\log z_0 = 1.417 \log H - 1.385$	Sellers (1965)
$\log z_0 = 1.476 \log H - 2.022$	Stanhill & Fuchs (1968)
$\log z_0 = 0.997 \log H - 0.883$	Tanner & Pelton (1976)
$z_0 = 0.062H^{1.08}$	Uchijima (1976)



付図1 群落の高さ H と相対地面修正量 d/H の関係

(a)は Stanhill (1969), (b)は Uchijima (1976) が求めた関係である。



付図2 群落の高さ H と相対粗度長 z_0/H の関係

(a)は Tanner & Pelton (1960), (b)は Kung (1969), (c)は Sellers (1965), (d)は Stanhill & Fuchs (1968), (e)は Uchijima (1976) が求めた関係である。

引用文献

- 安保文彰・大政謙次・名取俊樹・戸塚 績 (1979) : 植物群落による汚染ガス収着に関するモデルとシミュレーション. 日本生物環境調節学会第17回大会講演要旨集, 2-3.
- Berger, A. (1971) : La circulation de l'eau dans le système solplante. Etude de quelques résistances, en relation avec certains facteurs du milieu. These de doctorat d'état. Montpellier. Fr.
- Cowan, I.R. (1968) : Mass, heat and momentum exchange between stands of plants and their atmospheric environment. Quart. J. Roy. Met. Soc., 94, 523-544.
- Decon, E.L. (1953) : No. 91, London, Air Ministry, Met. Office
- Denmead, O.T. (1964) : Evaporation sources and apparent diffusivities in a forest canopy. J. Appl. Meteor., 3, 383-389.
- Dyer, A.J. (1974) : A review of flux-profile relationships. Boundary-Layer Met., 7, 363-372.
- Gaastra, P. (1959) : Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature, and stomatal diffusion resistance. Meded. Landbouwhogeschool Wageningen, 59, 1-68.
- Garland, J.A. and S.A. Penkett (1976) : Absorption of peroxy acetyl nitrate and ozone by natural surfaces. Atmos. Environ., 10, 1127
- 長谷場徹也 (1975) : 風に揺れる葉形湿面からの水蒸気輸送. 農業気象, 31, 135-143.
- Hill, A.C. (1971) : Vegetation : A sink for atmospheric pollutants. J. Air Pollut. Control Assoc., 21, 341-346.
- 堀江 武 (1974) : 群落内の放射特性. 新編 農業気象ハンドブック. 坪井八十二編, 養賢堂, p.206-212
- Inoue, E. (1963) : On the turbulent structure of airflow within crop canopies. J. Met. Soc. Jpn., 41, 317-326.
- 磯部誠之 (1962a) : 植物群落内の光の強さについて. 農業気象, 17, 143-150.
- 磯部誠之 (1962b) : 植物群落内の光の強さについて (続). 農業気象, 18, 19-21.
- 伊藤浩司 (1975) : 光と光合成. 作物の光合成と物質生産. 戸刈義次監修, 養賢堂. p.178-195.
- 伊藤昭二 (1974) : 風速の高度分布. 新編 農業気象ハンドブック. 坪井八十二編, 養賢堂. p.99-109.
- 木村 允 (1973) : 群落構造と生産力. 生態学講座 9 植物の生産過程. 木村 充・戸塚 績著, 共立出版. p.62-80.
- 河内 宏 (1980) : 植物葉におけるオゾン吸収速度と気孔拡散抵抗との関係. 大気汚染学会誌, 15, 109-117.
- Kodo, J. (1971) : Relationship between the roughness coefficient and other aerodynamic parameters. J. Met. Soc. Jpn., 49, 121-124.
- 古藤田一雄・林 陽生 (1980) : 植物群落上の風速分布とその空気力学的特徴量について. 農業気象, 35, 221-228.
- Kung (1961) : 上記の文献参照
- 黒岩澄雄・門司正三 (1963a) : 植物群落における光要因と光合成の理論的解析 (1) 葉層構造と直射光, 散光および自然光との関係. 農業気象, 18, 151.
- 黒岩澄雄・門司正三 (1963b) : 植物群落における光要因と光合成の理論的解析 (2) 吸光係数と光合成の日変化. 農業気象, 19, 15-21.
- Kuroiwa, S. (1978) : Radiation environment and photosynthesis in plant stands with different foliage angles. In JIBP Synthesis Vol. 19 Ecophysiology of photosynthetic productivity. Edited by M. Monsi and T. Saeki, University of Tokyo Press, p.111-123.
- 黒岩澄雄 (1979) : 群落光合成. 植物生態学講座 3 群落の機能と生産. 岩城英夫編, 朝倉書店, P.84-149.
- Lommen, P.W., C.R. Schwintzer, C.S. Yocum and D.M. Gates. (1971) : A model describing photosynthesis in terms of gas diffusion and enzyme kinetics. Planta., 98, 195-220.

- 真木太一 (1975a) : 植物群落高度と地面修正量および粗度長との相互関係. 農業気象, 31, 7-15.
- 真木太一 (1975b) : 種々の植被面における風速分布式中の変数と安定度. 農業気象, 31, 61-70.
- Monsi, M. und T. Saeki (1953) : Uber den lichtfaktor in den phlanzengesellschaften und seine bedeutung fur die stoffproduktion. Jap. J. Bot., 14, 22-52.
- Monteith, J.L. (1963) : Principles of environmental physics. Edward Arnold Press Ltd.
- 名取俊樹・大政謙次・安保文彰・戸塚 績 (1981) : 植物の NO₂ 収着速度を支配する植物側の要因に対する NO₂ の暴露期間及び暴露時の光条件の影響. 国立公害研究所研究報告, 第28号, 123-132.
- 野内 勇 (1979) : 植物葉によるオゾンおよび PAN の吸収. 第20回大気汚染学会講演要旨集, P.389.
- 大政謙次・安保文彰 (1978) : 植物による大気汚染物質の収着に関する研究 (I) SO₂ の局所収着と可視障害発現との関係. 農業気象, 34, 51-58.
- 大政謙次・安保文彰・名取俊樹・戸塚 績 (1979) : 植物による大気汚染物質の収着に関する研究 (II) NO₂, O₃ あるいは NO₂ + O₃ 暴露下における収着について. 農業気象, 35, 77-83.
- 大政謙次 (1979) : 植物群落の汚染ガス収着機能——現象の解析とそのモデル化——. 国立公害研究所研究報告, 第10号, 367-385.
- Parlange, J.Y., P.E. Waggoner and G.H. Heichel (1971) : Boundary layer resistance and temperature distribution on still and flapping leaves. Plant Physiol., 48, 437-442.
- Saeki, T. (1960) : Interrelationships between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. Bot. Mag. Tokyo, 73, 55-63.
- 斉藤隆幸 (1963) : 植物群落内の風速分布の成りたち. 農業気象, 19, 53-58.
- Saito, T., Y. Nagai, S. Isobe and Y. Horibe (1970) : An investigation of turbulence within a crop canopy. J. Agr. Meteor., Tokyo, 25, 205-214.
- Saugier, B. (1976) : Sunflower. In Vegetation and the Atmosphere. Edited by J.L. Monteith. Academic Press Inc., p.87-119.
- Sellers, W.D. (1965) : Physical climatology. Univ. of Chicago Press, p.1-272
- Shreffler, J.H. (1978) : Factors affecting dry deposition of SO₂ on forests and grasslands. Atmos. Environ., 12, 1497-1503.
- Squire, G.R. and C.R. Black (1981) : Stomatal behaviour in the field. In Stomatal physiology. Edited by P.G. Jarvis and T.A. Mansfield, p.223-245. Cambridge University Press Stanhill, G.
- Stanhill, G. (1969) : A simple instrument for the field measurement of turbulent diffusion flux. J. Appl. Met., 8, 509-513.
- Stanhill, G. and M. Fuchs (1968) : The climate of the cotton crop; physical characteristics and microclimate relationship. Agric. Met., 5, 183-202.
- Sutton. (1953) : 下記の文献参照
- 宇田川武俊・内島善兵衛 (1975) : 風と光合成. 作物の光合成と物質生産. 戸町義次監修, p.206-211
- 武田京一 (1964) : 植物群落内部の風について. 農業気象, 20, 1-5.
- Takeda, K. (1966) : On roughness length and zero-plane displacement in the wind profile of the lowest air layer. J. Met. Soc. Jpn., 44, 101-108.
- 谷 信輝 (1960) : 耕地上の風の測定結果について. 農業気象, 10, 105-108.
- Tanner, C.B. and W.L. Pelton (1960) : Potential evapotranspiration estimates by the approximate energy balance method of Penman. J. Geophys. Res. 65, 3391-3413.
- Uchijima, Z. and J.L. Wright (1964) : An experimental study of air flow in a corn plant air layer. Bull. Nat. Agri. Sci., Japan, Ser. A, 11, 19-66.
- 内島善兵衛・宇田川武俊・堀江 武・小林勝次 (1968) : 作物群落内におけるエネルギーとガスの交換に関する研究 (4) ——トウモロコシ群落内への直達光の透入と葉面光強度——. 農業気象, 24, 141-151.
- 内島善兵衛・宇田川武俊・堀江 武・小林勝次 (1970) : 作物群落内におけるエネルギーとガスの交換に関する研究 (8) ——トウモロコシ群落内の拡散係数と葉面拡散速度——. 農業気象, 25, 215-

227.

- Uchijima,Z. (1976) : Maize and Rice. In *Vegetation and the atmosphere* Edited by J.L.Monteith, Academic Press., 2, 33-64.
- Udagawa,T. (1966) : Variation of aerodynamical characteristics of a barley field with growth. *J.Agric.Met.*, 22, 7-14.
- 宇田川武俊・内島善兵衛 (1971) : 風と光合成. 作物の光合成と物質生産. 戸町義次監修., 養賢堂, p.206-211
- 宇田川武俊 (1979) : 植物群落の生産構造と微細環境. 植物生態学講座 3 群落の機能と生産. 岩城英夫編. p.42-83. 朝倉書店.
- Ueda,H., S.Mitsumoto, Y.Ogawa and M.Okuda (1978) : *Int.Heat Transfer Conf.*, 1, 91.
- Waggoner,P.W. (1969) : Predicting the effect upon net photosynthesis of changes in leaf metabolism and physics. *Crop Sci.*, 9, 315-321.

4. まとめ

大政謙次

植物側の汚染ガス吸収を支配する要因の中で、植物体内での汚染ガスの代謝や移動等の生理反応に関係し、拡散モデルを解く際の植物側のガス濃度境界条件である気孔底界面でのガス濃度については、最近、種々の植物及び生育状態で調べられてきている。この関係の先駆的な仕事は、昭和51年から53年にかけて実施した特別研究「陸上植物による大気汚染環境の評価と改善に関する基礎的研究」において行われた。この研究は、ヒマワリを実験材料として実施されたが、結果として、 SO_2 、 NO_2 、 O_3 といった主要な汚染ガスに関しては、葉に水滲やしおれ等の被害が発現するまで、昼間、通常野外で観測される程度のガス濃度では、植物体内での代謝速度が十分大きく、 $C_i/C_a \approx 0$ (C_i :気孔底界面でのガス濃度、 C_a :葉間気層でのガス濃度)で近似できることを示した(大政と安保, 1978; 大政ら, 1979)。また、この特別研究報告の中で(大政, 1979)、上記の結果と Hill (1971) のアルファルファ群落による実験結果、その他の資料を実験及びモデルの精度の両面から総合的に検討し、昼間、通常の生育状態の植物の気孔底界面でのガスの濃度の目安として、表 4.1 のように整理できることを示した。

表 4.1 気孔底界面でのガス濃度

ガスの種類	C_i/C_a	葉肉抵抗
SO_2	0	0
NO_2	0	0
O_3	0	0
HF	0	0
Cl_2	0	0
PAN	0	0
NO	0.9以上	30以上
CO	0.9以上	30以上

表 4.1 の値については、その後、Black & Unsworth (1979) (SO_2 , ソラ豆), 名取ら (1981) (ヒマワリ, トウモロコシ, キュウリ, トマト, トウゴマ, アサガオ), 河内 (1980) (O_3 , トウモロコシ, 水稻, 葉豆), 野内 (1980) (O_3 , PAN, アサガオ, インゲンマメ, ベチュニア)らが種々

の植物で検討し、同様な結果を得ている。

他方、最近、Heath (1980) は、Hill (1971) らに掲載された資料をもとに HF, SO₂, NO₂, O₃, PAN 等の葉肉抵抗を推定し、PAN を除いて 0.27~1 s/cm 程度の値を報告している。しかし、Hill らの実験で与えられる精度からみて、彼らのデータのみから高い精度での葉肉抵抗の推定値を与えるのは困難であり、Heath の推定値には無理があるように思える。また、PAN の葉肉抵抗として 10 s/cm を与えているが、これは、使用している拡散係数に問題があるように思える。PAN のような高分子のガスは、通常簡便的に用いられる $D_k/D_w = (M_k/M_w)^{-1/2}$ (D_k ; ガスと空気との拡散係数, D_w , 水蒸気と空気との拡散係数, M_k ; ガスの分子量, M_w ; 水蒸気の分子量) の関係が適用できないことに注意する必要がある。

一般に、同化箱やチャンバーを用いた光合成やガス吸収の実験の測定値は、ガス濃度や湿度の校正基準や代表葉温、代表境界層の取り方、その他の違いで、かなりの誤差を含むものと考えられる。また、解析に用いられるモデル式も、植物の種類、生育状態、環境条件によって変わるパラメーターの変化を厳密に補正できない。それゆえ、同化箱やチャンバーを用いた光合成及びガス吸収実験の解析に際しては、上記のことがらをかんがみ、10~20% 程度の差は常に計測、解析誤差の範囲であることを認識すべきである。例えば、表 4.1 の結果をもとに、簡単なモデルでガス吸収量を計算し、実測値との差が吸着であるといったような解析法は、特に、植物の種類や被害等状態の変化を伴う現象の解析に使用する場合には注意を要する。また、蒸散量等からガス吸収量を推定し、被害発現との関係や抵抗性を論じる場合にもこの点に関する十分な配慮が必要である。現在、我々は、昭和57年度から実施している特別研究「植物の大気環境浄化機能に関する研究」で、昭和56年8月に竣工した自然環境シミュレーターを用いて、上記の問題についての検討を行っている。

自然環境シミュレーターは、風洞型式をとる生物環境調節装置であり、光-大気-植物群落-土壌系としての植物群落環境を再現できる点にある。この装置の竣工以降、この装置を用いて、気孔底界面でのガス濃度以外の植物側の汚染ガス収着を支配する要因である気孔抵抗、境界層抵抗、その他の要因の検討が、種々の植物や生育・環境条件のもとで行われている。また、群落内微気象や接地気層を模擬し、目的に応じた拡散モデルの開発と各種パラメーターの実験的検討が進められている。さらに、種々の植物群落によるガス浄化能力についても検討している。図 4.1 は、植物群落 (ポプラ) による汚染ガス (NO₂ と O₃) の浄化能力を調べた例である。風速分布を自然界の状態にシミュレートし、(A) 及び (B) の地点での高さ方向のガス濃度を測定した。風は (A) から (B) に流れており、(A) と (B) でのガス濃度の差が植物群落により吸収された汚染ガスの量に当たる。昼間と夜間の計測値が示されているが、昼間の方が夜間よりも 4~5 倍植物群落によるガスの吸収量が多い。これは、昼間開いていた植物の気孔が夜間閉じるためと考えられる。このように、植物群落は、非常に大きい汚染ガス浄化能力を有している。

植物群落によるガス浄化能力を推定するためには、上記のような生物環境施設を用いたモデル開

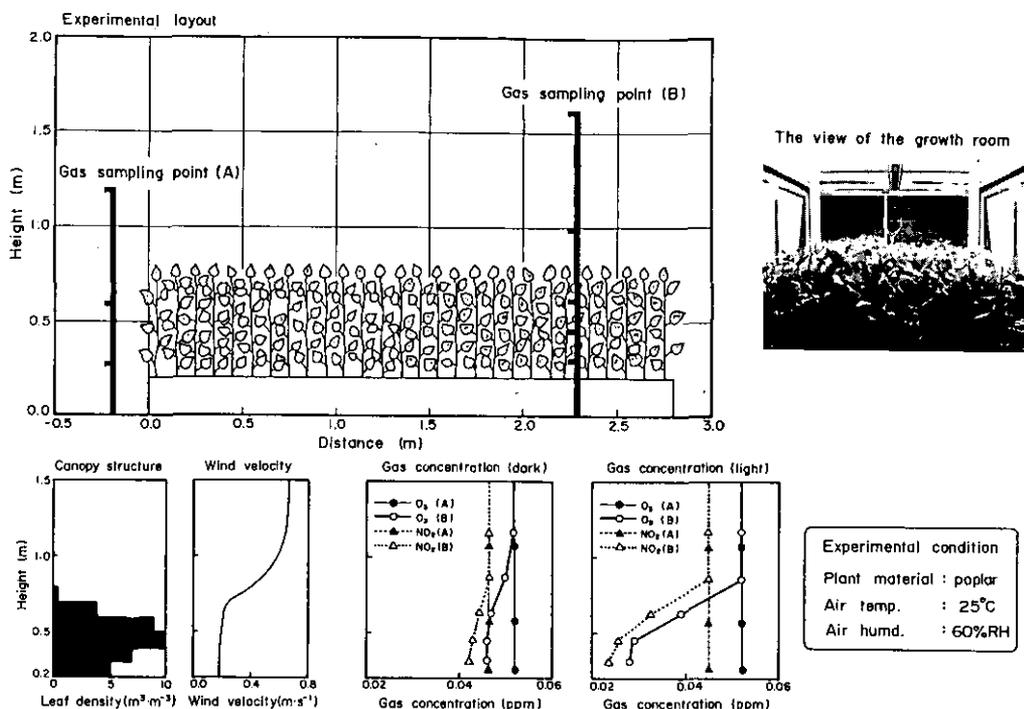


図 4.1 自然環境シミュレーターを用いた植物群落のガス吸収の測定例

発と同時に、直接野外でガス浄化能力を計測評価するシステムの開発が必要であり、57年度以降の特別研究において、リモートセンシングのための画像計測手法や微気象的観測手法の開発を進めている。

引用文献

Black, V. J. and M.H.Unsworth (1979) : Resistance analysis of sulphur dioxide fluxes to *Vicia faba*. Nature, 282, 68-69.

Heath,R.L. (1980) : Initial events in injury to plants by air pollutants. Ann. Rev. Plant Physiol., 31, 395-431.

Hill,A.C. (1971) : Vegetation : a sink for atmospheric pollutants. J.Air Pollut. Control Assoc., 21, 341-346.

河内 宏 (1980) : 植物葉におけるオゾン吸収速度と気孔拡散抵抗との関係. 大気汚染学会誌, 15, 109-117.

名取俊樹・大政謙次・安保文彰・戸塚 績 (1981) : 植物の NO₂ 取着速度を支配する植物側の要因に対する NO₂ の暴露時間および暴露時の光条件の影響. 国立公害研究所研究報告, 第28号, 123-132.

野内 勇 (1980) : 植物葉によるオゾン, PAN の取着 (吸収) 速度に関する研究. 東京都公害研究所年報1980, 77-83.

大政謙次 (1979) : 植物群落の汚染ガス取着機能—現象の解析とそのモデル化—. 国立公害研究所研究報告, 第10号, 367-385.

大政謙次

- 大政謙次・安保文彰(1978)：植物による大気汚染物質の収着に関する研究(Ⅰ). 農業気象, 34, 51-58.
- 大政謙次・安保文彰・名取俊樹・戸塚 績(1979)：植物による大気汚染物質の収着に関する研究(Ⅱ). 農業気象, 35, 77-83.

VI. 大気汚染環境評価のための植物指標の開発

1. まえがき

戸塚 績

環境の質を評価する方法として、各種の物理・化学的計器が利用されている。しかし、それらの計器で得られる値は単一の要因の局所的、瞬間的な値であり、計器の検出限界や測定誤差も問題となる。一方、生活環境の評価では、環境変動が人間や動・植物に悪影響を与えるものかどうかを評価することがより重要である。そのため、生物反応を通じて環境を評価する生物指標の重要性が認識されてきた。

高等植物は一般に動物のように、その生活場所を勝手に移動することができず、その植物のおかれた環境条件の影響を受けて生育が阻害されたり、生活様式を変化させてその環境に適応しながら生活している。また、高等動物に比較して、植物は汚染環境に対する感受性が著しく高く環境指標として好適である。そこでこれまでも各種の植物指標が環境指標として提案されてきた。

環境評価のために植物を利用する長所として、上に述べた高感受性の他に生育期間の長い植物では長期間にわたり環境変動の積算的効果を調査できること、樹木のように年輪を刻み込む植物では過去の環境質を評価できることなどが挙げられる。さらに、広域の環境調査が比較的容易であることも長所の一つである。

本研究では大気汚染環境評価並びに大気汚染の植物影響評価のための植物指標として、植物計法、オープントップチェンバー法、並びに広域環境評価のためのリモートセンシング法の開発を進めてきた。植物計法では特定植物を鉢植えして、大気汚染状態を調査しようとする地点に配置してその後の生育反応（葉面における可視障害の発現や乾物生長、生理活性、体内成分の変化など）を調査して、大気汚染度やその植物への影響を評価しようとするものである。一方、オープントップチェンバー法では、天井を開放した2台のプラスチック製の植物生育箱の一方に、活性炭フィルターで浄化した空気を送り込み、他方に周囲の空気を浄化しないで送り込んで、両生育箱内に置かれた鉢植え植物の生育反応を比較して、大気汚染度を評価しようとするものである。リモートセンシング法では、葉のクロロフィル含量や生理活性などを指標とした植物の活力度を植物の分光反射特性をもとに、赤外航空写真から比較的広域にわたる大気汚染度の評価を試みている。

以下にそれぞれの手法を現地に応用した結果がまとめられている。しかし、いずれの方法でも気

象条件や土壌条件など大気汚染以外の影響要因による植物の生育反応の変化を補正する手法は確立していない。それゆえ、その手法を確立することは、これからの重要な検討課題である。今後、人間活動の自然環境影響評価・予測事業を進める上に、各種の環境要因に対する植物指標の開発がますます強く望まれるものであり、植物指標の確立が環境科学の推進に不可欠のものとなろう。

2. 大気汚染環境指標植物の検索とその利用

藤沼康実・戸塚 績・相賀一郎

2.1 はじめに

近年、人間の社会活動の急激な発展に伴って、生活環境・自然環境の悪化が急激に進み、人間生存に対する影響に関しても、危機感が持たれるようになってきた。この環境悪化の現状把握、認識を行うために、種々な評価法が検討されている。その中で、生物現象を通して環境を評価する方法、すなわち「生物指標」がクローズアップされてきた。

生物指標は、機器による物理・化学的計測法と異なり、環境質自体を数値化して表現できない。しかし、生活環境・自然環境の評価では、その環境質がその環境に生育する人間や動・植物に対して、どのような影響を与えるのかが評価の最終目的であり、それらの評価には生物自身による評価が適切な方法と言えよう。

この生物指標の中でも、一般に高等植物は、独立栄養で生育し、その生育場所も固定している。したがって、植物の生育自体、その置かれた環境条件の影響を直接受け、生活様式もその環境に適応して生育しており、植物の環境反応性は高いものと言えよう。その中で、特定の環境要因に特異的に反応する現象を見いだすことができれば、指標性の高い植物指標となろう。さらに、そのような現象を特異的に持つ植物があれば、優れた指標植物となろう。

戸塚(1983)は環境指標として利用する植物の条件として、次の4項目をあげている。1)特定の環境変動に対して特異的な反応をすること、2)環境変動に対して敏感に反応すること、3)環境変化と植物の反応との関係を数量的に把握できること、4)長期間継続して反応し、環境変化の積算効果を評価できること。当然のことながら、これらに加えて、環境反応性の再現性・信頼性の良いことが望まれる。このことは利用する植物の遺伝的な均質性と栽培管理上の均一性に由来する。したがって、指標植物を確立することは、それ自体が優れた実験植物にもなる。

我々は、上述したような指標植物としての必要条件を満たし、大気汚染環境を評価できる植物を確立することを試みている。本報告では、大気汚染環境評価のための指標植物の検索、より高感度な指標植物の開発の可能性、実際の利用上の問題点について、我々が得た知見をもとに紹介する。

2. 2 大気汚染環境評価のための植物指標の選択

大気汚染物質による植物の反応は、便宜的にそれが発現する経過から、急性障害、慢性障害に分類されたり、あるいは、その障害の症徴から、可視障害、不可視障害に分類されることが多い。大気汚染物質は気孔を経て、植物体内に取り込まれ、光合成や呼吸などの種々な体内代謝、酵素反応を阻害する。この生理生化学的阻害は大気汚染物質により、それぞれの阻害部位、阻害程度が異なっている。また、その阻害程度は植物種や植物の生理状態によって異なっている。このことは、植物体内に大気汚染物質に対する防御機構、無毒化機構が存在していることを示唆している。大気汚染物質が植物体内の一連の代謝系により、無毒化できなかった場合、その最終結果として可視障害が発現する。また、可視障害が発現する暴露条件以下でも、慢性影響として植物に生長阻害が生じることが多い。

このような大気汚染物質によって植物に生じる障害のどれを指標として採用するかは、単に、反応量の大きさからだけでは決定できない。例えば、大気汚染物質を無毒化する代謝系、大気汚染物質の存在によって誘導される酵素などの活性の程度は、確かに大気汚染物質と相関を持って変動する (Shimazaki & Sugahara, 1979; Tanaka & Sugahara, 1980)。しかし、その調査に当たっては、調査機材、操作方法などから困難を伴い、活用しにくい指標と言えよう。

したがって、植物指標としての条件は、前述した指標植物としての必要条件とともに、簡便に調査できる植物反応であることが条件に加わる。表 2.1 に今までに報告されている大気汚染環境の植物指標をまとめた (戸塚, 1977)。我々は植物指標として、葉面に発現する可視障害度、落葉数、生育変化量など、手軽に調査できる指標を採用している。この中で可視障害度は大気汚染物質の種類によって特徴的な症徴を示し、また量的な把握も容易なので都合の良い指標である。生育変化量は生長解析に用いる種々の生長パラメーターなどを組み合わせることにより、植物の生長の特性が解析できる。しかし、それらの生育変化量は、環境全体の汚染程度などを総合評価するには都合が良いが、大気汚染物質を特定することは困難である。

表 2.1 大気汚染環境評価のための植物指標の例(戸塚, 1977)

植物の反応	植物指標	参考例
植物の分布	特定な種の分布状態	コケ類の分布
植物の障害発見	葉の可視被害率	アサガオによる調査
汚染物質の吸収	汚染物質の体内含有量	葉の硫黄含有量
植物の光反射特性	植物葉面の光反射率	赤外光反射特性
植物の生育阻害	{ 樹木の活力度 { 植物の生育変化	{ 樹木の活力度 { コケ類の生育変化

2.3 大気汚染物質に対する植物の感受性の差異

植物の大気汚染物質に対する感受性に関して、今までに多数の報告がある。それらの報告の大半では、植物を感受性の程度から分類している。しかし、表2.2に示すように、報告者が異なると、同一植物種でも、感受性の程度が異なって報告されている場合もある (Jeffree, 1980)。このような現状では、植物の大気汚染物質に対する感受性に関して、系統立った分類がなされていると言えない。

表2.2 各種の植物のSO₂感受性に関する文献調査(Jeffree, 1980より抜粋)

植物種	調 査 者					
	O'Gara	Katzetal	Gurerian & Stratman	Barrett & Benedict	Limzon <i>et al</i>	de Cromis
	1922	1939	1968	1970	1973	1972
ハツカダイコン	○	○	/	○	/	/
ハウレンソウ	○	○	●	○	/	±
ト マ ト	±	○	●	/	○	±
ジャガイモ	●	±	○	/	/	±
キュウリ	●	○	/	/	/	/
トウモロコシ	●	●	/	/	●	●

(凡例 ○:感受性, ±:中庸, ●:抵抗性)

その中で、Heck (1970) や USEPA (1973) は多数の植物で大気汚染物質 (O₃, SO₂) による急性の可視障害の発現程度を調査し、その結果をまとめて、大気汚染物質に対する感受性を暴露ドース (濃度×時間) から3段階 (敏感, 中庸, 鈍感) に分類している。図2.1に3段階の分類で敏感とされる植物の葉面積の5%に可視障害が発現する暴露濃度, 時間を示した。これは大気汚染物質に対する感受性の分類基準の一例であるが、より絶対的な評価できる分類基準が望まれる。

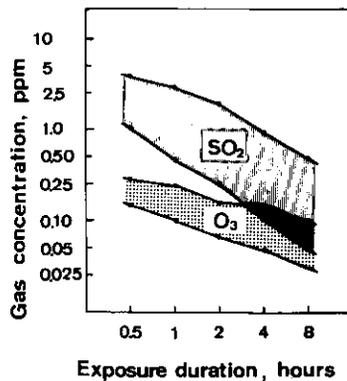


図2.1 O₃とSO₂に対して高感受性とされている植物の可視障害発現をもたらす限界濃度, 時間 (Heck (1970), USEPA (1973) より作図)

実際に大気汚染環境評価のための指標植物を検索する場合、検索基準や検索方法の決め方により、選択植物の値付が変動する可能性がある。我々はそのに対処するために検索に際し、まず、汚染物質の暴露条件（濃度、時間、暴露時刻）、他の環境条件（温度、湿度、光量、風速など）、及び植物の栽培管理条件、生育段階などを厳密に一定になるように心掛けている。その上で、指標となる植物反応の判定方法（例えば可視障害の発現程度を指標とする場合は判定葉位、判定段階、判定時刻など）を事前に決めておくとともに、判定基準となる植物種（基準種）を同時に暴露し、常に基準種と比較検討して判定している。

大気汚染物質の暴露条件は、検索目標をどの程度の感受性の高さにとるかによって異なってくる。例えば、我々が行ったイネ品種群での検索では、基準品種として、日本晴と金南風を設定し、両品種での可視障害の発現程度と暴露ドース（濃度×時間）との関係を調査し（図 2.2）、その関係から、両品種で痕跡程度の可視障害が発現する暴露ドース（O₃：0.2 ppm × 6 時間、SO₂：2.0 ppm × 6 時間、NO₂：8.0 ppm × 6 時間）を暴露条件とした（Fujinuma & Aiga, 1980）。

また、指標となる植物反応の判定方法でも事前に詳細な検討が必要になる。例えば、ハツカダイコン葉に発現する可視障害は、葉位、葉齢によって顕著な違いを生じる（図 2.3）。その発現した可視障害も判定時期や暴露後の環境条件によって異なってくる。SO₂の可視障害は明条件に約1日置くことで、褐白色壊死斑として顕在化し、判定が容易に行えるようになる。

以上のように、植物の大気汚染物質に対する感受性は指標となる植物反応を判定するための諸条件、方法によって変動しうるものであることを注意する必要がある。

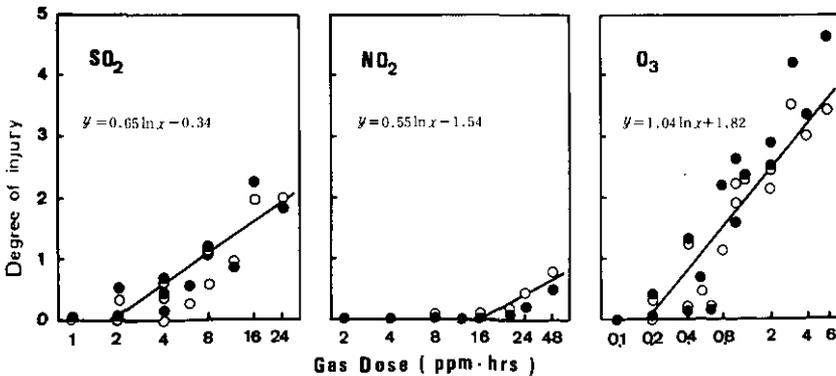


図 2.2 イネ幼植物葉に発現する可視障害程度と暴露ドースの関係（Fujinuma & Aiga, 1980）

図中の○印は金南風、●印は日本晴を示す。

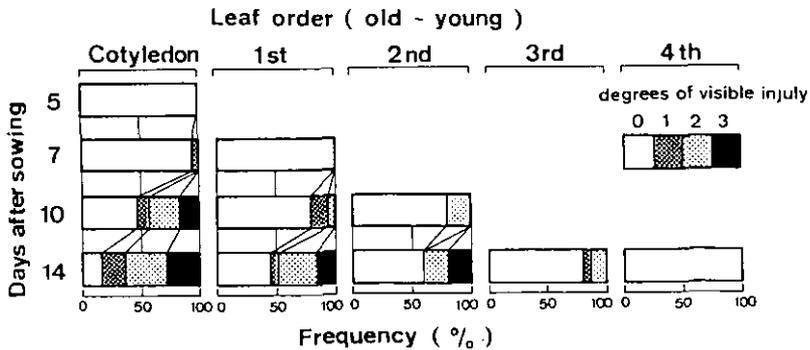


図 2.3 ハツカダイコン幼植物における大気汚染ガス暴露により発現する可視障害に及ぼす生育段階の影響
可視障害程度は被害面積を4段階に区分し、図中にはその頻度を示した。
O₃ 0.2ppm + SO₂ 0.2ppm 6h 暴露した例。

2. 4 大気汚染環境評価のための指標植物の検索

植物の大気汚染物質に対する感受性は、種間や同一種内の品種などでも差異がある。この感受性の差異は、暴露条件、判定方法、あるいは植物の生理状態によって変動するが、後述するように、それぞれの植物自身の遺伝学的性質によって異なる部分も大きい。したがって、大気汚染環境評価のための指標植物の検索はこの大気汚染物質に対してそれぞれの植物の持っている遺伝学的性質を顕在化させ、感受性の差異を同一次元で比較検討することである。

我々は今までに約50種に達する植物を大気汚染物質の植物影響に関する調査研究に供試してきた。しかし、それぞれの植物種の大気汚染物質に対する感受性を同一次元で比較するのは困難であり、統一された感受性の分類はできていない。その主な原因は、それぞれの植物種の生活型や生育に関する最適域が異なることにあった。このようなことから、現在、同一種内で大気汚染物質に対する感受性の差異を検討している。

イネ (*Oryza sativa* L.) は日本の主要作物であり、その耕作可能地域も広く、栽培も容易である。しかし、現在、広く栽培されている品種群はほぼ同じ遺伝形質を持った系統に起源を持ち、遺伝形質の多様性には欠ける。したがって、我々は九州大学植物育種学教室との共同研究を行い、同教室が全国から収集した日本在来稲の系統群 (LO line) からの検索を試みた。播種後3週目のイネ幼苗 (5~6葉期) で日本在来稲262系統の大気汚染物質 (SO₂, O₃, NO₂) に対する感受性を可視障害の発現程度を指標として調査した (Fujinuma & Aiga, 1980)。O₃ と SO₂ に対する感受性の程度別の系統数を図 2.4 に示した。なお、判定基準品種 (日本晴, 金南風) の感受性は O₃, SO₂ 共に可視障害程度の (±) に相当した。同一植物種内でも、感受性に大きな差異があることが分かる。SO₂ に最も感受性が高かった系統 (L0182) は現在、SO₂ に対する指標植物化を検討中である。

他に、落葉広葉樹であるポプラ (*Populus* sp.) のクローン間でも、さし木苗を用いて、大気汚染

物質 (SO₂, O₃) に対する感受性をイネと同様に調査した (藤沼ら, 1981)。73系統のポプラクローン間の SO₂ と O₃ に対する感受性を図 2.5 に示すが、イネの場合と同様に大きな差異があった。また、イネとポプラ共に、大気汚染物質の種類によって、その感受性の程度が異なるものがあり、同一種の植物内で、評価する環境質が異なる指標植物が確立できるか否か検討中である。

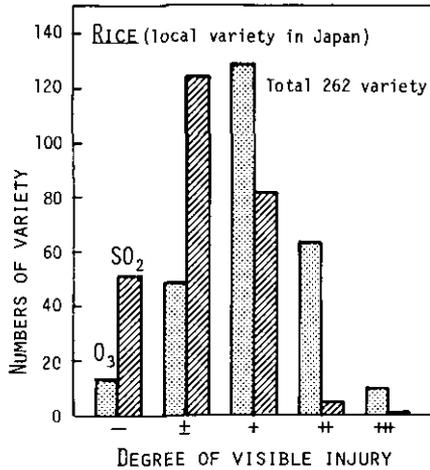


図 2.4 日本在来稻262系統の大気汚染物質に対する感受性の差異 (Fujinuma & Aiga, 1980)
 暴露条件; O₃0.2ppm・6h, SO₂ 2.0ppm・6h

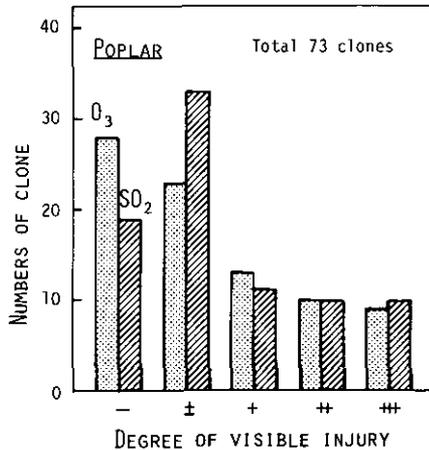


図 2.5 ポプラ73クローンの大気汚染物質に対する感受性の差異 [(藤沼, 1981) より改作]。
 暴露条件; O₃ 0.2ppm・6h, 0.5ppm・6h; SO₂ 0.5ppm・6h, 2.0ppm・6h

2.5 環境指標植物の遺伝学的性質と育種開発

前述のイネやポプラのように同一種内に大気汚染物質に対する感受性の程度が異なる系統が存在していることは、指標植物として多数の利点がある。その一つは、大気汚染物質に対する感受性を除き、他の性質が同一あるいは類似していると考えられる。したがって、同様な栽培管理が行える。また、この感受性を一つの遺伝形質としてとらえれば、遺伝解析が容易に行える。

現在、イネではSO₂に対し高感受性であったLO 182の遺伝解析を行っているが、一对の優性遺伝子によって高感受性が支配されていることが分かっており (Omura *et al.*, 1980)、座乗染色体を調査中である。このように、大気汚染物質に対する感受性を遺伝形質として取り扱えれば、交配などの育種的手法により、より高感受性系統の作出も可能となる。

また、遺伝形質の突然変異を利用すれば、突然変異個体群から高感受性個体を検索し、それを指標植物化することも可能である。Fujinuma & Aiga (1980) はSO₂に対して低感受性のイネ品種、金南風を突然変異誘起剤で処理し、突然変異後代に高感受性系統が存在しているのを確認している。同様にSO₂に対し高感受性であったLO 182も、突然変異処理により、その後代で、より高感受性系統が存在しているのを確認している (図2.6)。

一方、日本在来稲262系統の収集地別にSO₂に対する感受性の程度を調査すると、北方、日本海側を収集地とする系統の方が、感受性の高い系統が多い傾向になった (Fujinuma & Aiga, 1980)。これを植物種の生態型による差異として考えるならば、それらの生態型の持つ共通形質が感受性の程度を支配している可能性がある。また、広範囲に分布している植物種でも、イネと同様な可能性があろう。

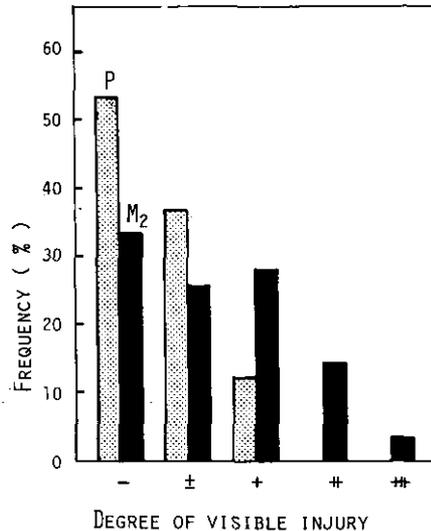


図 2.6 LO182 (SO₂高感受性系統) の突然変異処理後代でのSO₂感受性の変化 (Fujinuma & Aiga, 1980)

図中のPはLO182, M₂は突然変異系統第2代を示す。暴露条件: SO₂ 0.5ppm・4h。

このように大気汚染物質に対する感受性を遺伝形質として考えると、この形質を支配する遺伝子が交雑により逸散する危険性も生じる。これに対し、イネは自家受精率が非常に高く、交雑の可能性は少ない。また、ポプラは挿し木により無性的に繁殖が行えるので、枝がわりなどの突然変異の危険性があるだけである。したがって、両植物共に遺伝形質の維持には都合が良い。

2.6 大気汚染環境に対する植物の役割

評価しようとする環境質に対する指標植物の反応が、実際の環境質の状態を反映しているか否かは、その指標の信頼性に影響する。特に、大気汚染環境は、植物体中に大気汚染物質が取り込まれて、その影響が生じるのであり、植物体中の大気汚染物質による生理生化学的影響は、環境中の大気汚染物質濃度とは直接関連はないと考えられる。

例えば、ポプラクロン間では大気汚染環境下におかれると、ポプラ葉表面の気孔の開閉程度がクロン間で異なる(図2.7)(藤沼ら, 1981)。その結果、大気汚染物質の葉中への収着量も気孔の開度依存して変動する。一般に、大気汚染物質による可視障害の発現程度は大気汚染物質の葉中への収着量に依存しているが(Furukawa *et al.*, 1979)、ポプラクロン間では、その関係から逸脱するクロンの存在を確認している。

したがって、図2.8に示すように、大気汚染環境に対して、植物に積極的な役割を持たすと考えると、大気汚染物質の植物体中への収着量が少なくても、感受性の高い植物群は環境指標としての機能、逆に、大気汚染物質の植物体中への収着量が多いが、感受性の低い植物群は大気浄化機能の役割を持たすことができよう。

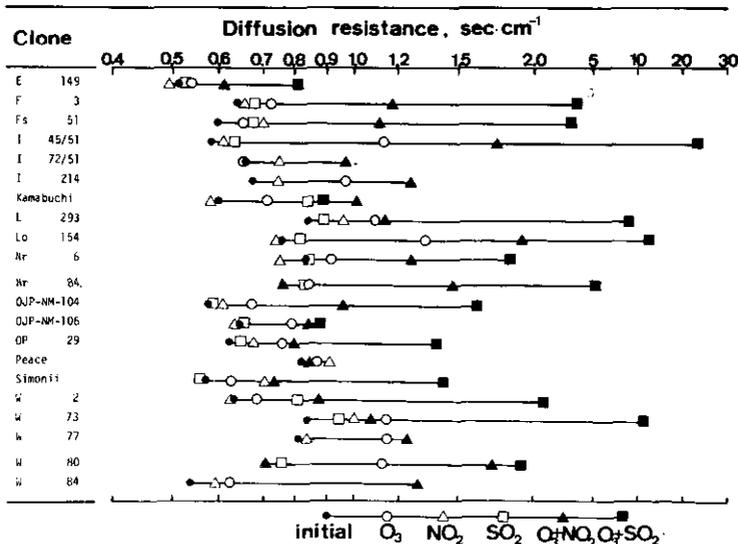


図2.7 ポロメーター法で調査したポプラクロン群における大気汚染物質暴露が気孔の拡散抵抗に及ぼす影響 [(藤沼, 1981)より改作]。
暴露条件; O₃ 0.1ppm, NO₂ 0.2ppm, SO₂ 0.2ppmで4h暴露。

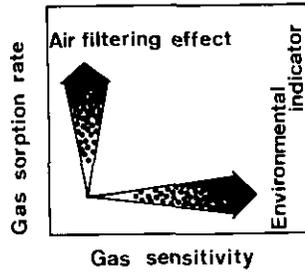


図 2.8 大気汚染環境に対する植物の役割 (藤沼, 原図)

2.7 環境指標植物の利用と問題点

大気汚染環境指標植物は実際の野外調査では植物計 (Phytometer), オープントップチェンバー法 (OTC) 法の供試植物として利用される。このような野外調査では、その調査結果の社会的責任は大きい。したがって、調査の信頼性が当然要求される。

一般に、高等植物を材料とする実験においては、データには常にある程度の誤差を生じる。例えば、供試植物の個体間差異を表 2.3 に示す。データの信頼性を高める施策として、供試標本数を増加することやデータの誤差を減少させることがある。標本数の増加は、調査規模の拡大を伴い困難である。誤差の減少には供試植物の生長や調査する植物反応の均一化が要求される。したがって、指標植物の栽培管理方法の均一化とともに、遺伝的に均質な植物の開発が必要になる。

表 2.3 供試植物の個体間差異 (藤沼, 原図)

植物種	サンプリング数	変動係数*(%)	備考
ホウレンソウ	10	17.7	82. 春OTC野外調査例
ハツカダイコン	10	11.2	同上
ポ プ ラ	12	14.0	81. 夏OTC野外調査例
ポ プ ラ	12	13.5	81. 12. OTC室内実験例
ロシアヒマワリ	10	10.4	国立公害研植物実験棟調査例

* 供試植物の個体乾重における変動係数を示す。

野外調査では、それぞれの調査地点によって、植物のおかれる環境が異なる場合が多い。その中で、目的とする環境質に対する植物反応を調査するのである。したがって、植物は目的とする環境質に対しては敏感に反応するが、他の環境質には鈍感に反応するものが望ましい。しかし、そのよ

うな植物は現時点では検索できていない。それに替わるための方策は、種々の環境質に対する植物の特性を把握しておき、植物の環境反応性の基準を作成することであろう。

他に、植物計や OTC 法など、その調査方法に合致した植物種の選定、育成方法の検討などの具体的な対策が要求されようが、それらについては、別節を参照されたい。

終わりに、本報告の日本在来稲に関する研究については、九州大学農学部大村武教授、佐藤光助手の御支援を頂いて行ったものである。ここに記して感謝の意を表します。

引用文献

- Fujinuma, Y. and I. Aiga (1980) : Screening some specific strains from rice, *Oryza sativa* L., as an indicator for air pollution. Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Studies, No.11, 255-264.
- 藤沼康実・戸塚 績・相賀一郎 (1981) : 大気汚染物質に対する感受性のポプラ品種間差異. 国立公害研究所研究報告, 第28号, 149-159.
- Furukawa, A., O. Isoda, H. Iwaki and T. Totsuka (1979) : Interspecific difference of SO₂ effect on transpiration. Environ. Contr. Biol., 17 (3-4), 153-159.
- Heck, W.W. (1970) : Effects of Photochemical oxidants on vegetation and certain microorganisms (Chapt. 6). In : Air quality criteria for photochemical oxidants. Nat. Air Pollut. Control Admi. Pub. No. Ap-63, 6-I-6-23.
- Jeffree, C.E. (1980) : Plant damage caused by SO₂. Papers presented to the symposium on the effects of air-borne pollution on vegetation. Warsaw, Poland, (1980) p.328-354.
- Ohmura, T., H. Satoh, Y. Fujinuma and I. Aiga (1980) : Inheritance of SO₂ sensitivity in rice, *Oryza sativa* L. Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud. No.11, 263-265.
- Shimazaki, K. and K. Sugahara (1979) : Specific inhibition of photosystem II activity in chloroplasts by fumigation of spinach leaves with SO₂. Plant Cell Physiol., 20 (5), 947-955.
- Tanaka, K. and K. Sugahara (1980) : Role of superoxide dismutase in defense against SO₂ toxicity and an increase in superoxide dismutase activity with SO₂ fumigation. Plant Cell Physiol., 21, 601-611.
- 戸塚 績 (1977) : 指標植物. MOL, 15 (4), 31-34.
- 戸塚 績 (1983) : 環境指標としての植物の利用. 保健の科学, 25 (10), 691-695.
- U.S. Environmental Protection Agency (1973) : Effects of sulfur dioxide in the atmosphere on vegetation. Revised Chapter 5, Air Quality Criteria for Sulfur Dioxides. Document EPA-R3-73-030, Research Triangle Park, North Carolina, p.43.

3. 大気汚染環境の植物影響調査のための オーブントップチェンバー(OTC)法の開発

藤沼康実・古川昭雄・牛島忠広¹⁾・松岡義浩²⁾・佐藤秋生³⁾・戸塚 績

3. 1 はじめに

大気汚染環境の植物に対する影響を評価する手法として、浄化大気通気法が広く用いられている。その原理は大気汚染物質の有無を除いて、他の環境要因を等しくする一対のチェンバー内で植物を比較検討するものである。Thompson & Taylor (1969)はこの手法をは場条件下で利用できるように改良し、光化学オキシダントの柑橘類に対する影響評価を行った。しかし、この手法ではチェンバーが気密構造に近く、日射によるチェンバー内の熱負荷が大きくなる欠点があった。

Heagle *et al.* (1973) や Mandl *et al.* (1973) はこの欠点を改良するために、円筒形の天がいの無いチェンバー (Open-Top Chamber) を開発した。それらの OTC は単純で簡易的な装置構成をとるので、設置場所の制約も少なく、製作費、運転経費も低廉なものとなる。そして、様々な形式をとる OTC 法がは場条件下での大気汚染の農作物への影響評価に盛んに利用されるようになった。1980年からは米国で National Crop Loss Assessment Network (NCLAN) の研究プロジェクトが開始され、Heagle *et al.* (1973) の開発した OTC 法を用いた O₃ を主体とした大気汚染の主要農作物への影響評価が全国レベルで実行されている (Heck *et al.*, 1982)。一方、日本でも農林水産省農業技術研究所を中心とした 9 都府県の共同研究が1979年より開始され、OTC 法を用いて供試植物、栽培方法等を統一して、大気汚染 (主として光化学オキシダント) の影響評価が行われている (農業技術研究所生理遺伝部, 1980)。

これらの OTC 法は農作物の生育や収量に対する大気汚染の影響評価を主目的としている。それらの方法は比較的規模が大きく、は場面に直接設置し、調査期間も長期にわたるものが多い。しかし、環境科学、公害研究の立場から現地で大気汚染と植物との関連を解析、評価するためには上述の OTC 法では十分に満足するものと言えない。そこで用いられる OTC 法は設置場所の制約が少なく、随時配置できる体制が整い、しかも、短期間にその結果が評価できる方式が望ましい。

本報告ではこのような環境科学の立場から新たに開発した OTC 装置の概要と調査事例を紹介し、大気汚染環境の植物影響調査法としての OTC 法の可能性を検討した。

1) 客員研究員 東京農工大学農学部

2) 客員研究員 千葉県農業試験場

3) 客員研究員 電力中央研究所生物研究所

3. 2 OTC装置の開発

本装置は国立公害研究所 OTC 法調査担当スタッフによって、OTC 装置としての基本性能を有するとともに、次の開発目標に沿って考案された。

- ① 装置構成が単純、小型である。
- ② 可般式で設置場所の制約が少ない。
- ③ メンテナンス・フリーである。
- ④ 比較的短期間の調査を対象とする。
- ⑤ 統計学的推察が行える植物個体数が得られること。

3. 2. 1 OTC 装置の構造

本装置の概略を表 3.1, 図 3.1 に示す。本装置の構成は大気浄化区、非浄化区の一対の植物育成用チェンバーと大気浄化フィルター、送風機等が設置されている制御・送風ユニット及びかん水タンクの 4 ユニットからなる。各ユニットごとに分割可能で、可般組立式であり、最低 2 m × 2 m の設置場所と家庭用電源（単相 100 V ・ 15 A）が確保できれば、どこにでも設置可能である。チェンバーは一辺 500 mm の正六角柱構造で、高さ 1700 mm、床面積 0.65 m²、内容積約 1100 l であり、アルミ枠に透明塩化ビニルフィルムを被覆している。通気は底面より全面吹出し方式をとり、天がい部にチェンバー内への外気の吹き込み防止用の制風板を装着している（図 3.2）。

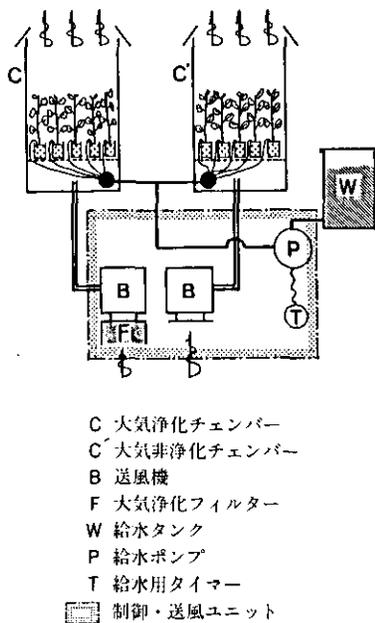


図 3.1 OTC システムの概要

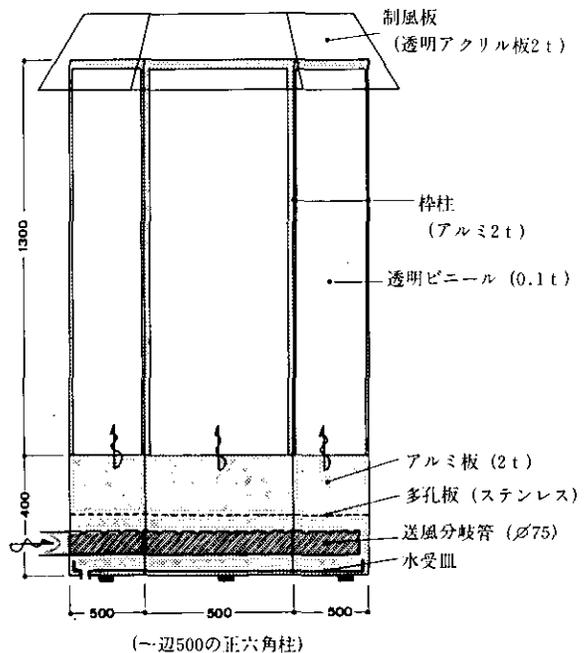


図 3.2 OTC システムのチェンバーの構造 (単位 mm)

表 3.1 オーブントップチェンバーの仕様(単位mm)

- 植物育成用チェンバー：1辺500×1700H 2基(1/10000aポット 12鉢/基収納)
(大気浄化, 非浄化)
- 制御・送風ユニット：1100 l × 550W × 650H 1基
送風機：ターボ式100V(2P)400W 2台
大気浄化用フィルター：活性炭フィルター 1式
- 給水システム：タイマー作動による滴下式鉢給水システム 2式
- 給水タンク：容量120 l 1式

3. 2. 2 汚染大気の浄化能力

本装置の大気浄化フィルターは活性炭を主成分とした珪材より構成されている(図 3.3)。活性炭フィルター(日本タフト製)は防じんフィルターの表面に微粉状の活性炭を浸漬処理してあり、10 mm 厚のフィルターに $80 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ の活性炭を含有している。本装置ではそれを10枚積層して、500 mm × 500 mm の通気断面を持つフィルターユニットに装着しており、1 ユニット当たり200 g の活性炭を含有している。

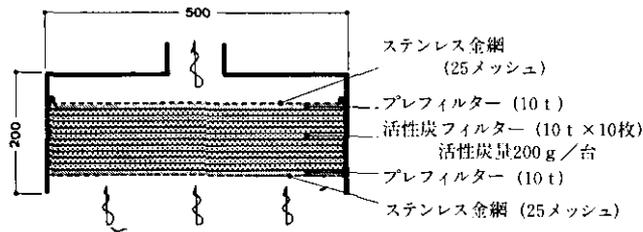


図 3.3 OTCシステムの大気浄化フィルターの構造(単位mm)

このフィルターシステムを含めた OTC 装置の通気経路での汚染大気の収着、破壊について、 $0.05 \sim 0.4 \text{ ppm}$ の O_3 の場合の測定例を図 3.4 に示した。大気浄化用フィルターを通過すると、 O_3 はほぼ完全に消失した。また、大気浄化用フィルターに替えて、活性炭を含有していないフィルター素材を同量装着した場合には、95%以上の O_3 がそのまま通過した。しかし、浄化区チェンバーでは天がい部からの外気の吹き込みにより、外気濃度の15~20%程度の O_3 が存在した。非浄化区チェンバーでは送風機、ダクト等の通気経過間での O_3 の収着、破壊は無く、ほぼ設置環境の大気状態と等しくなった。また、この性能は O_3 暴露試験や野外条件下での長期間の使用にも持続した。

一方、 SO_2 や NO_2 はこの大気浄化用フィルターでは一定の収着量で飽和し、それ以後は活性炭に収着された大気汚染物質が低濃度で再放出され、一種の緩衝剤になっているにすぎなかった。したがって、本装置は O_3 を主成分とする光化学オキシダントによる汚染環境での調査には十分に機能を果たすと思われる。

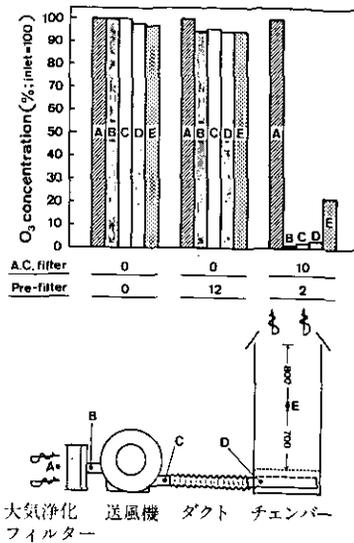


図 3.4 OTCシステムのA～E点における大気浄化効率
O₃ 0.05～0.4ppmの場合、下図に測定点を示す。

3. 2. 3 通気量とチェンバーの換気率

本装置の送風機はターボファン式 (100 V・400 W) であり、高い風圧、風量が得られる (最大流量 $8 \text{ m}^3 \cdot \text{min}^{-1}$, 最大静圧 200 mm aq)。送風機を通過した大気はダクトを経てチェンバーの底面の分岐管からチェンバー内に放出され、床の多孔板によって調節された垂直方向の流れとなる。図 3.5 にチェンバー中央部の断面での風速分布を示した。平均風速 (28地点の平均値) は 15.4 cm/s 、通気量約 $6000 \text{ l} \cdot \text{min}^{-1}$ であり、チェンバーの換気率は約 $6 \text{ 回} \cdot \text{min}^{-1}$ の性能を有する。また、大気浄化用フィルターの装着の有無によって、チェンバー内の風速はほとんど変化せず、フィルターシステム通過による通気量の損失は無視できる。

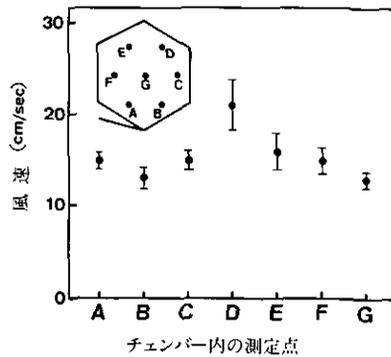


図 3.5 チェンバー内の風速分布特性
測定点はチェンバー底より900mm高の位置

3. 2. 4 チェンバーの光透過特性, 温度特性

チェンバーの被覆資材として0.1 mm 厚の透明塩化ビニルフィルムを用いている。チェンバー内の中央位置での光透過率は野外条件下で平均90%であった。

チェンバー内の気温は日射量の影響を大きく受ける。図 3.6 にチェンバーの設置環境の気温を変化させた場合の送風機排出口とチェンバー内中央位置の気温を導入空気との差として示した。チェンバー内の透過日射量が $0.3 \sim 0.4 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$ の条件下では送風機排出口, チェンバー内気温共に導入空気の上昇とともに同じ比率で上昇し, チェンバー内気温の方が送風機排出口より常に約 2°C ずつ高くなった。しかし, 夜間 ($0.0 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$) にはチェンバー内気温が送風機を通過することによる昇温より若干低下する傾向を示した。また, 夏季に実施した野外調査では昼間のチェンバー内の気温が導入空気の上昇より $4 \sim 5^\circ\text{C}$ 高くなり, 夜間にはほぼ等しくなった。このことから, 本チェンバー内の気温は日射量, 風速及び設置環境の気温によって影響されるが, その昇温は $4 \sim 5^\circ\text{C}$ 以内にとどまると言えよう。

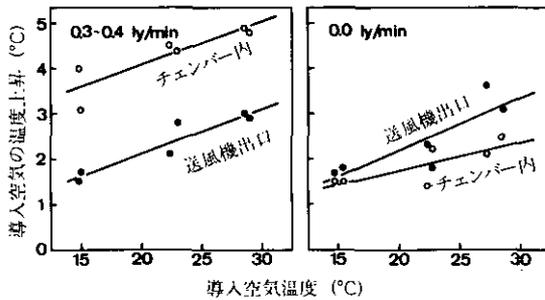


図 3.6 チェンバー内の温度上昇

左図：日射量 $0.3 \sim 0.4 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$ の場合, 右図： $0.0 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$ の場合

以上, 今回開発した OTC 装置の概略を紹介したが, 今までに報告されている代表的な OTC 装置と比較検討した (表 3.2)。本装置の性能上の特徴はチェンバーの容量に比べ, 大型の送風機を採用していることと浄化効率が良く, 通気損失が非常に少ない大気浄化フィルターを採用していることにある。その結果, 浄化チェンバー区では高い浄化率を示し, また, 非浄化チェンバー区では設置環境の大気状態にはほぼ等しく, 両区間の大気汚染濃度較差が極めて大きく, OTC 法本来の必要条件を十分満している。しかし, チェンバーが有底で地表とは隔離されているので, チェンバー内に熱が滞留し, チェンバー内の昇温程度が若干大きくなるのが欠点と言える。

表 3. 2 OTC チェンバーの比較

	公害研	材試 ^{a)}	農技研 ^{b)}	NCLAN ^{c)}
形状	六角柱型	円筒型	箱型	円筒型
構造	アルミ枠 塩ビフィルム張	アクリル円柱	鉄パイプ 塩ビフィルム張	アルミ枠 塩ビフィルム張
規模 cm	1辺 50×170H	φ 34×70H	200×200×180H	φ 300×240H
設置方法	可般式 (上置き式)	← (←)	現地組立式 (地表にすえ付)	← (←)
植物育成方法	鉢栽培	←	←	地表耕作
栽培鉢数	1/5000aポット12鉢	1/5000aポット1鉢	1/2000aポット20鉢	—
		(性	能)	
送気方法	底面全面吹出し	底面輪状吹出し	底面分岐管吹出し	円筒下部全面吹出し
換気率 回/分	6	1.5	2	3
1) チェンバー内ガス濃度				
浄化区 %	10~20	5<	50~60	30~40
非浄化区 %	>95	30~40	80~90	90
2) 気温上昇 °C	5≤	10~13	2≤	2≤
3) 光透過率 %	90%	—	—	80~90

a) 峠田ら, 1978; 篠崎・相原, 1981

b) 農技研生理遺伝部, 1980

c) Heagle *et al.*, 1973; Heagle *et al.*, 1979

1) 外気の O₃, 光化学オキシダント濃度を100%としたときの相対値

2) チェンバー内気温 - 外気温

3) (チェンバー内光強度 ÷ 野外光強度) × 100%

3. 3 供試植物の選択と育成方法

生物を実験材料とする場合、実験装置の性能とともに材料の持つ要因が実験結果に大きく影響する。OTC 法でも供試植物の選択と育成方法が調査結果の信頼性を左右する重要なポイントになる。

3. 3. 1 供試植物の選択

本 OTC 法では供試植物を次の基準で選択した。

- ① 大気汚染に対し敏感に反応する。
- ② 遺伝的形質が均質で、個体差が無い。
- ③ 常時、大量の個体数が確保できる。
- ④ 生長が早く、栽培が容易。
- ⑤ 影響調査が容易。

今回の調査には上記の基準を考慮して、ポプラ苗を選択した。ポプラは挿し木により容易に栽培でき、生長も早い。また挿し穂を低温貯蔵することにより、随時栽培できる体制が整えられる。光

化学オキシダントの慢性影響(久野, 1979), SO_3 や SO_2 による急性の可視障害発現程度(藤沼ら, 1981)等の報告があり, 大気汚染に対する反応特性が記載されている優れた供試植物と言える。

3. 2. 2 供試植物の個体数

野外条件下に植物を配置する場合, 設置場所, 管理上から配置個体数には一定の限界が生じる。また, 得られた結果については社会的影響が大きく, 十分に吟味された結果の報告が要求される。信頼性の高い結果を得るためには, 影響調査に用いる植物パラメーターの反応性の高さ, 供試植物の均一性が必須条件となる。

本 OTC 法では調査結果を統計学的な推察が可能になる個体数を配置できるように, チェンバーの容量, 植物育成方法を決定した。例えば, 浄化区, 非浄化区間のパラメーターの平均値の差が10%で, それぞれパラメーターの変動係数が10%である場合, 危険率5%で平均値間の差が有意であるためには, 標本数が10個体以上必要になる。したがって, 配置個体数を1チェンバー当たり12個体とし, それらの植物が均一に育成できるチェンバーの容量を決定した。

3. 3. 3 植物育成方法

OTC 法では調査期間中, それぞれの配置先で植物を育成するので, 植物管理は時間的, 地理的に大きく制約を受ける。また, 管理操作自体の均一性も要求されるので, 植物育成方法は基本的にメンテナンス・フリーが望ましい。

本装置は鉢栽培の植物を対象とした構造であり, 植物管理上, 灌水操作が最も重要なポイントになる。したがって, この操作の均一性, 信頼性を得るためには, 操作自体を自動化することが不可欠となる。表 3.2 に OTC 法で実用可能と考えられる鉢栽培における自動灌水方法とその特徴を示した。鉢栽培では鉢土に滴下灌水する方法が多く用いられており, 本装置でも灌水チューブの目詰まり, エアーロック等により, 灌水ムラが生じ易く, 若干信頼性に欠ける。一般に, 自動灌水方式で植物を育成する場合, 水欠乏による植物体のしおれに最も注意を払う必要がある。しかし, そのために過剰に灌水すると, 鉢土が過湿になり, 湿害が生じ易くなる。したがって, 灌水方法とともに鉢土の物理性, 特に通気性, 排水性を配慮する必要がある。

本 OTC 法で用いた植物育成方法はプラスチックポット(表面積 100 cm^2 , 高さ 25 cm)にパーミキュライトと人口軽石を等量混合した人工培土にポプラ穂木を直接挿し木して育成した。灌水は施肥と兼ねて, 一定濃度の液肥を灌水チューブによって鉢表面に滴下した。この操作はタイマー作動により1日数回自動的に行われ, 週1回程度の灌水タンクへの液肥の補給以外はメンテナンス・フリーとした。また, 過剰な液肥灌水を鉢底より流下させることで灌水の均一性を保つとともに, 施肥条件が植物生長の制限要因にならないように心掛けた。

表 3.3 自動灌水方式の特性比較

給水方式	原 理	電 源	特 徴
散水ノズル利用	植物上に散水ノズルを配置して降水させる	要 (ポンプ・タイマー)	<ul style="list-style-type: none"> ・自然に近い状態で給水できる ・狭い面積には不適 ・灌水効率が悪い ・高い水圧が必要
滴下チューブ利用	鉢土表面に滴下給水	要 (ポンプ・タイマー)	<ul style="list-style-type: none"> ・灌水効率が良い ・能力の低いポンプで可能 ・チューブの目詰まり等により給水ムラが生じやすい
鉢底給水 ①鉢を浸漬(常時)	水溶液を満した受皿に常時鉢を漬ける	不要	<ul style="list-style-type: none"> ・簡便だが大きな受け皿が必要 ・鉢土が過湿・酸素欠乏になりやすい
②鉢を浸漬(間欠)	上記の方式を間欠的に繰り返す	要 (ポンプ・タイマー)	<ul style="list-style-type: none"> ・受け皿の他に貯水用タンクが必要 ・装置が大規模になる ・灌水が均一にできる
③毛細管現象利用	吸水芯を利用して鉢土に水溶液を浸透させる	不要	<ul style="list-style-type: none"> ・鉢と受け皿との配置方法に限度がある ・吸水芯の腐敗等により給水ムラが生じやすい

3. 4 ポプラの O₃ 暴露試験

本装置の野外での実用化に際して、グロースキャビネット内でポプラを供試植物とした O₃ 暴露試験を実施し、本装置の運転特性、供試植物の生長影響を調査した。

3. 4. 1 実験方法

国立公害研究所植物実験棟の人口光型グロースキャビネット内に OTC 装置を設置し、温度 25 ± 0.5 °C、湿度 70 ± 3% RH、光周期(明期/暗期) 14/10 時間、光強度 315 ± 10 μE·m⁻²·s⁻¹ の条件で O₃ 暴露試験を実施した。O₃ 暴露条件は 0.1 ppm·2h·d⁻¹ と 6h·d⁻¹ の 2 暴露区と対照区を設けた。供試植物はポプラ苗 (*Populus euramericana* cv. I - 45/51) を用いた。ポプラは挿し木 5 週後に各チェンバーに 12 鉢ずつ配置し、3 週間育成し、植物への影響を調査した。

3. 4. 2 実験結果

OTC 装置の大気浄化用フィルターシステムの O₃ 浄化効率 は 3 週間の O₃ 暴露を実施しても、劣化せずに約 100% の効率を維持した。しかしチェンバー内への外気の吹き込みによって、浄化区チェンバー内の O₃ 濃度は外気の約 10% になった。また、非浄化区チェンバーではほぼ外気と等しい濃度となり、浄化区と非浄化区間では O₃ 濃度だけが環境要因として異なり、両区間に生じる植物影響の相違を大気中の O₃ に帰因できるものと判断した。

ポプラの生長影響は個体乾重への影響を例として図 3.7 に示す。対照区と両 O₃ 暴露区それぞれの浄化区では正常な育成を示し、ほぼ等しい乾物重になり、有意差はなかった。

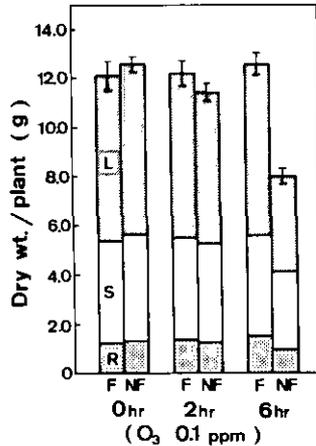


図 3.7 O₃濃度の異なる大気条件下における浄化区 (F) と非浄化区 (NF) のポプラ苗の個体当たり乾物重の変化
 図中のL, S, Rはそれぞれ葉, 茎, 根を示す。

しかし、非浄化区と浄化区間の乾物重差は O₃ 暴露ドースの増加に伴い顕著になり、両 O₃ 暴露区の非浄化区ではポプラに O₃ による生長影響が生じた。表 3.4 に浄化区の生長量を 100 としたときの非浄化区の値を相対値で示した。樹高や開葉数では両区間共にほぼ等しいが、他の乾物生長に関するパラメーターでは O₃ 暴露ドースの増加に伴い、それぞれ同様な傾向で生長が阻害された。O₃ 暴露によってポプラ葉に生じる可視障害発現の経時変化を図 3.8 に示した。対照区では浄化区、非浄化区共に可視障害が発現しなかったが、両 O₃ 暴露区の非浄化区では可視障害が著しく発現した。調査終了時には 6 時間暴露区で若齢葉を除いた開葉数の約 70% に可視障害が発現し、その中で開葉数の約 50% に当たる老令葉が落葉した。しかし、両 O₃ 暴露区の浄化区では可視障害が全く発現せず、他の生長量同様に対照区と等しい生育を示した。

表 3. 4 生長パラメーターの比較

		O ₃ 0.1ppm exposure		
		0 h·d ⁻¹	2 h·d ⁻¹	6 h·d ⁻¹
Plant height	cm	103	101	101
No of leaves		101	101	103
Leaf area	dm ²	103	99	62***
Dry wt./plant	g	103	94	64***
R. G. R.	g·g ⁻¹ ·d ⁻¹	103	95	69***
N. A. R.	g·dm ⁻² ·d ⁻¹	103	.87*	70***

数値は(非浄化区/浄化区)×100%を示す
 図中の*, ***, は、それぞれP=0.05, 0.001で有意を示す。

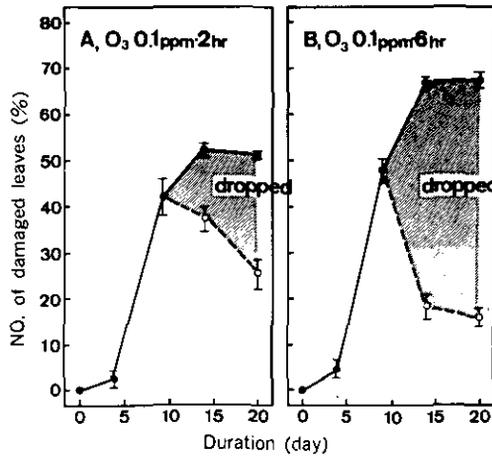


図 3. 8 O₃暴露に伴うポプラ葉の可視障害発現率と落葉率の変化
 (A図; 0.1ppm·2h·d⁻¹, B図; 0.1ppm·6h·d⁻¹)

縦軸は個体当たり全葉数に対する可視障害の発現した葉数の割合を示す。

各数値は配置個体の平均値と標準誤差を示す (n=12)

以上のように、O₃暴露試験で本装置はその機能を十分に発揮し、浄化区と非浄化区間でポプラ苗の生長に有意な差が生じ、その差はO₃暴露ドースに応じていることが分かった。また、ヒマワリのO₃暴露試験(Shimizu *et al.*, 1981)の結果と比べ、ポプラ苗がより高感受性であった。したがって、ポプラ苗を用いた本 OTC 法によって、大気汚染の植物影響について十分解析が可能であることが示唆された。

3. 5 野外調査事例

性能試験や O₃ 暴露実験などで得られた結果をもとにして、本 OTC 法の野外条件下での実用上の問題点を検討するために、昭和56年7月から9月にかけて、野外条件下で予備調査を実施した。

3. 5. 1 調査方法

図 3.9 に示す関東 1 都 2 県の 5 地点に、O₃ 暴露試験と同じ装置、方法でポプラ苗を 3 週間配置し、大気汚染の植物影響調査を 2 回実施した。(第 1 回調査;昭和56年7月31日～8月21日, 第 2 回調査; 昭和56年8月21日～9月11日) 大気汚染状況等の環境データはそれぞれの調査地点で計測し、欠測データは近隣の大気測定ステーションの計測値で補った。

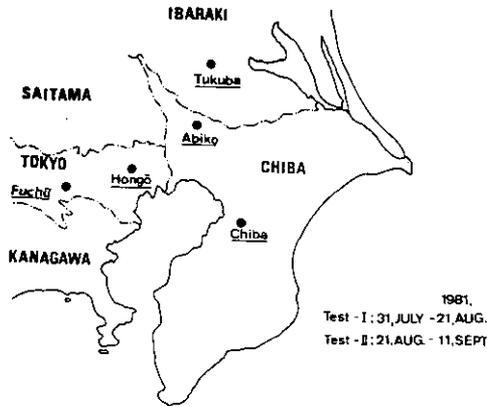


図 3.9 野外調査地点

3. 5. 2 調査結果

2 回の調査期間中に光化学スモッグ注意報が発令されるような強い大気汚染は無く、光化学オキシダント濃度が昼間の 1 時間平均値で 0.1 ppm を超えた日は、第 1 回調査の府中で数日あったにすぎない。SO_x や NO_x の汚染状況は今回の調査期間中には 5 調査地点共に単成分のガスとしては植物影響が生じない程度の低濃度であった。また、5 調査地点の大気汚染程度は光化学オキシダントの濃度ドースから考えると、次の順位になった。府中 ≧ 千葉 ≧ 筑波 > 我孫子 > 本郷。

第 1 回調査では装置の取扱いの不慣れから、一部の調査地点で自動かん水装置が十分に機能せず、配置したポプラ苗が生育不良になった。正常に生育した調査地点(府中、千葉、我孫子)のポプラ苗の生育量の阻害程度(非浄化区/浄化区)は開葉数を除き、全般に府中 > 千葉 > 我孫子の傾向となり、特にその関係は乾物生長量で顕著となった(表 3・5)。しかし、配置植物間の生長量の個体差が大きく、有意な差は認められなかった。また、全調査地点の非浄化区で配置 1 週間よりポプラ葉に O₃ 暴露時にみられる白はん状の可視障害が発現した(図 3.10)。その中で、府中では

表 3.5 生長パラメーターの比較

		調査地点		
		府中	千葉	我孫子
Plant height	cm	95	99	108
No of leaves		103	100	—
Leaf area	dm ²	97	98	110
Dry wt./plant	g	91	93	100
R. G. R.	g·g ⁻¹ ·d ⁻¹	95	96	103
N. A. R.	g·dm ⁻² ·d ⁻¹	92	94	100

数値は(非浄化区/浄化区)×100%を示す。

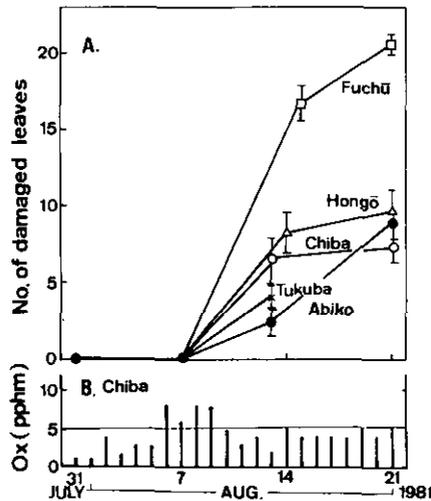


図 3.10 第1回野外調査におけるポプラ葉の可視障害発現葉数
各数値は配置個体の平均値と標準誤差を示す (n=12)

他の調査地点と比べ、著しく発現した。第2回調査では期間中の大気汚染状況も良好であり、5調査地点共に非浄化区と浄化区間で生長量に差が認められなかった。可視障害も府中の非浄化区で若干発現したにすぎなかった。これらのことから、5調査地点の中で府中の大気汚染状況が最も進行していると推察できた。

3.6 OTC法の実用化のための課題

本野外調査によって、OTC法が基本的には野外条件下で十分に機能することが確認できたが、まだ実用化の際して次の課題を解決する必要が生じた。

3. 6. 1 植物育成管理の均一性

今回の調査では自動灌水装置の信頼性が低く、配置植物の生長が不均一なものになり、有意な結果を得るのが困難である。この対策として、自動灌水装置の改良、あるいは灌水方法を含めた育成方法の全般的な変更が必要になった。

3. 6. 2 植物影響評価のためのパラメーターの選択

今回の調査では植物生育に関するパラメーターと可視障害の発現状態によって大気汚染の植物影響を評価した。可視障害は大気汚染状況に敏感に反応し、その上葉面に発現した症状によって大気汚染物質も推定可能であり、優れたパラメーターであるが、慢性影響の結果を十分に評価できない。むしろ、それには植物生長、特に乾物生長に関するパラメーターのほうが優れている。しかし、その影響される程度は小さく、有意な結果を得るのが困難である。したがって、均一な供試植物の確保とともに、慢性影響を評価できる反応性の高いパラメーターの検索、あるいはパラメーターの反応量を高める対策、及び、統計学的手法による関係パラメータの反応量の重みづけなどの対策が必要になった。そして、その評価手法の確立が OTC 法の今後に残る大きな課題となろう。

終わりに当たり本研究をすすめる上で東京農工大学農学部学生梅田益男氏に御協力を頂いた。ここに記して感謝の意を表します。

引用文献

- 藤沼康実・戸塚 續・相賀一郎 (1981) : 大気汚染物質に対する感受性のポプラ品種間差異. 国立公害研究所報告, 第28号, 149-159.
- Heagle A.S., D.E. Body and W.W.Heck (1973) : An open-top field chamber to assess the impact of air pollution on plants. *J.Envir.Qual.*, 2, 365-368.
- Heagle A.S., R.B.Phlibeck, H.H.Rogers and M.B.Letchworth (1979) : Dispensing and monitoring ozone in open-top field chamber for plant-effects studies. *Phytopathology*, 69, 15-20.
- Heck, W.W. *et al.* (1982) : Assessment of crop loss from ozone. *J.Air.Pollut.Cont.Assoc.*, 32, 353-361.
- 久野春子 (1979) : 光化学オキシダントがポプラさし木苗の生育に及ぼす影響, 第1報 空気浄化法によるポプラさし木苗の生長量, 落葉数などの経日・経年変化. 大気汚染学会誌, 14, 265-274.
- Mandl R.H., L.H.Weinstein, D.C.Mccune and M.Keveny. (1973) : A cylindrical, open-top chamber for the exposure of plants to air pollutants on the field. *J.Envir.Qual.*, 2, 371-376.
- 農業技術研究所生理遺伝部生理第5研究室 (1980) : 光化学オキシダントの農林作物の育成収量に及ぼす影響の解析に関する研究. 環境庁別枠研究資料 (昭和54年度).
- Shimizu H., S.Motohashi, H.Iwaki, A.Furukawa and T.Totsuka (1981) : Effects of exposures to ozone on growth of sunflower plants. *Envir.Cont.Biol.*, 19, 137-147.
- 篠崎光夫・相原敬司 (1981) : オープントップチャンバー法による大気環境の植物影響評価法の検討. 「環境基準の設定に必要な調査研究」環境庁委託業務結果報告書 (昭和53年度). 28-35
- 峠田宏・小林義雄・石井幸夫・角園敏郎・井上 雄 (1979) : 空気浄化キャンパーの改良 (小型空気浄化キャンパーの改良). 環境庁別枠研究資料 (昭和53年度).
- Thompson C.R. and O.C.Taylor (1969) : Effects of air pollutants on growth, leaf drop, fruit drop and yield of citrus tree. *Envir.Sci.Technol.*, 3, 934-940.

4. 植物計による大気汚染環境評価に関する野外調査

牛島忠広¹⁾・藤沼康実・戸塚績

4.1 はじめに

大気汚染環境評価のために、植物を利用する方法として前節で紹介したオープントップチェンバー法（OTC法）とともに、大気汚染環境に対して高指標性の植物を各調査地点に配置し、植物の生長量から各地点の大気環境の汚染程度を評価する試みが数多く行われている。

それらの手法は、一般に植物計（Phytometer）と呼ばれ、元来は、Clements（1920）によって、アメリカ各地に同種の植物を同一方法で育成し、その乾物生長量を計量することによって、土地の持つ植物生産能を推定するために試みられたものである。

我々が検討している植物計は、土壌の水分条件、無機栄養塩類条件を均一にするために、鉢植えの植物を用いて、各調査地点で一律な栽培管理によって一定期間育成した後に、植物の生長量を計量し、その得られた数値から各地点の大気環境の汚染程度を評価しようとするものである。植物を鉢植えにすることにより土壌環境は均一にできるので、植物の生育は植物の地上部が受けている光、温度、風、大気汚染物質などの大気環境要因によって影響されることになる。しかし、これらの大気環境要因の中から、大気汚染物質の影響だけを抽出することは困難である。そのために、OTC法では、各調査地点に大気浄化区を設け、一地点内で大気汚染環境を評価できるようにしている。それに対し、植物計では各地点に対照区を持たず、各地点の植物より得られた数値の比較により、大気汚染環境を評価しなければならない。したがって、供試植物の選択、環境反応性の検討、環境評価に用いる植物パラメーターの選定及び、それらのパラメーターによる環境評価の限界や特性などを実用化に際して十分解明しておく必要がある。

本節では、我々が実用化を検討しているハツカダイコンを用いた植物計を紹介し、ハツカダイコンの大気汚染環境に対する生長反応特性、植物計として実用化に際しての問題点について、野外調査事例を含めて紹介する。

4.2 供試植物の選択

津野ら（1976）は大気汚染環境評価のための植物計として供試される植物の必要条件として、次の3点を提言している。1)大気汚染に敏感であること、2)病害虫が少なく、栽培が容易なこと、

1) 客員研究員 東京農工大学農学部

3)日照・気温の変化に鈍感であり、成長率に季節的変動が少ないこと、そして、これらの条件に合致する植物としてソバをあげ、それを用いた調査例を報告している。しかし、我々の開発している植物計では、比較的短期間で大気汚染環境を評価したいと考え、上記の条件に次の2点を付け加えた。1)遺伝的に均質で初期生育がそろふこと、2)成長速度が1週間から2週間間隔で追跡できること。

これらの条件に合致する植物として、牛島(1979)は前述のソバ (*Fagopyrum esculentum* M.)をはじめとして、ヒマワリ (*Helianthus annuus* L.)、マカラスムギ (*Avena sativa* L.)、ペレニアルライグラス (*Lolium perenne* L. cv. S23) それにハツカダイコン (*Raphanus sativus* L. cv. Comet)などをあげている。我々はこれらの植物よりハツカダイコンを供試植物として採用した。

ハツカダイコンは生育が早く、その生育環境の許容範囲も広く、草姿も小型であるなどの優れた特徴を持ち、栽培が容易な実験植物の一種である。また、大気汚染物質の影響について検討した多数の報告があり、ハツカダイコンは大気汚染物質に対して、比較的感受性が高いとされている。

4. 3 ハツカダイコンの大気汚染物質に対する感受性

4. 3. 1 可視障害の発現程度からとらえた感受性

植物の大気汚染物質に対する感受性を可視障害の発現程度から分類した基準が提言されている。(SO₂: USEPA (1973), O₃: Heck (1970))。それらは可視障害発現限界濃度・時間から、植物の感受性を3段階(敏感・中庸・鈍感)に分類している。藤沼と戸塚(未発表)はこの分類に基づいて、ハツカダイコン(品種: コメット)をSO₂, O₃共に「敏感」な植物に分類しており、その可視障害発現限界濃度は6時間暴露の場合、SO₂では0.2 ppmより若干高い濃度域に、O₃では0.1~0.2 ppmの間に存在するとしている(図4.1)。しかし、光化学オキシダントの中でもO₃に対しては敏感であるのに比較して、PANに対しては鈍感であるという報告がある。(Taylor & Maclean, 1970; 野内ら, 1975)。また、NO₂についてはTingey *et al.* (1971)は3 ppm以下の濃度ではハツカダイコンに可視障害が発現しないと報告しており、Van Haut *et al.* (1967)もSO₂と比較して、同一の可視障害が発現する濃度比はSO₂: NO₂ = 1: 2~3であると報告している。

実際に野外で観察される大気汚染は多くの大気汚染物質の複合状態であり、植物に及ぼす影響も大気汚染物質の複合影響である。一般に、大気汚染物質の複合状態では植物に及ぼす影響も相乗効果を示し、可視障害の発現も増長されることが多い。図4.2にSO₂とO₃の複合暴露によって、可視障害の発現が増長された例を示す(藤沼と戸塚, 未発表)。この場合の可視障害徴はO₃様であり、より毒性が強い大気汚染物質の可視障害徴が発現すると考えられる。

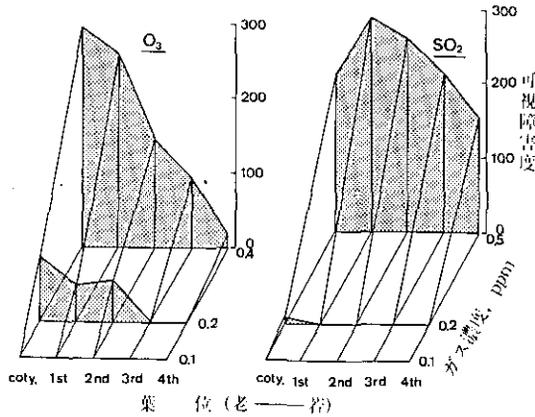


図 4.1 ハツカダイコンにおける大気汚染ガス暴露により発現する可視障害に及ぼすガス濃度と葉位の関係
 左図はO₃, 右図はO₂をそれぞれ播種後14日の植物に6時間暴露した例。可視障害度は4段階(0~3)とし, その積和で示した。

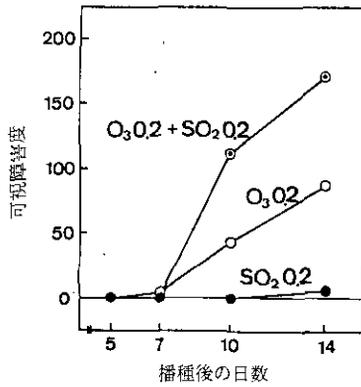


図 4.2 ハツカダイコンにおけるO₃, SO₂の複合暴露が可視障害発現に及ぼす影響
 図中の(○), (●), (●)はそれぞれO₃0.2ppm単独, SO₂0.2ppm単独, 及びそれらの複合暴露を示す。可視障害及びガス暴露条件は図 4.1と同様。

4. 3. 2 生長に及ぼす影響

植物計が配置される大気汚染環境では, 可視障害が発現するような高濃度の大気汚染は発生頻度が少ない。したがって, 大気汚染環境を評価するための植物反応として, 不可視障害, 生長影響が重要な役割を果たす。その中でも, 配置期間中の積算効果を考えると, 植物の生長自体, あるいは, 生長の特徴を表現できる生長解析法で用いる生長パラメーターの変化, 差異によって, 大気汚染環境を評価するのが都合が良いと考えられる。

我々は, ハツカダイコンを供試植物とする植物計の開発に際し, 大気汚染物質に対するハツカダイコンの生長反応を調査し, 指標とする植物反応の選択, 配置方法の検討材料とした。なお, O₃

を中心とした大気汚染環境を本植物計の評価対象としている。

実験1：低濃度の O_3 の生長影響程度と、その場合の生長パラメーターの挙動を調査した。また、大気汚染物質の複合影響も検討するために、 SO_2 、 O_3 の組合せで暴露実験を行った。冬期間にファイトロン温室（温度23/18℃（昼/夜）、湿度75%RH）で O_3 0.04 ppm、 SO_2 0.04 ppm及びそれらの複合を昼間10時間、播種後10日目から4週間暴露処理した。図4.3一左に暴露終了時の個体乾重を示すが、対照区と比較して、各暴露処理区では乾重が減少し、特に、 O_3 区、 $SO_2 + O_3$ 区では有意に減少した。 O_3 濃度の0.04 ppmは春から秋期にかけて、関東地方の都市域ではしばしば観察される濃度であり、乾物生長量が指標として利用できると考えられた。また葉面積（図4.3一右）も個体乾重と同様に減少したが、 $SO_2 + O_3$ 区では最も乾物生長が抑制されたにもかかわらず、葉面積生長に対する抑制が O_3 区より少なかった。また、 O_3 区、 $SO_2 + O_3$ 区では O_3 様の可視障害が発現し、何らかの障害を受けている部位は全葉面積の約40~50%に達した。この両区では、可視障害の発現を相補するように、葉器官への生産物の分配が若干高まった。（図4.4）。このことから、乾物生長量の抑制が植物に何らかの体制の変化を与えていると考えられ、次の実験を行った。

実験2： O_3 暴露処理による影響を経時的に追跡調査した。初夏に自然光型フィルタードエアチャンパー（温湿度は外気追随）で、 O_3 0.04 ppmを昼間7時間、播種後16日目から24日間暴露処理し、暴露処理開始後9日目、16日目、24日目の3回、サンプリング調査をした。個体乾重は暴露処理開始後、9日目、16日目では対照区より小さかったが日数を経るにつれて、対照区との差が減少し、暴露処理24日目には対照区と同等の生長を示した（図4.5一左）。本実験は実験1より1日当たりの暴露時間で30%短縮されているが、乾物生長量に対する影響が全く異なる結果になった。これは、光条件、温湿度条件が両実験で異なり、実験2では強光条件下で育成され、対照区

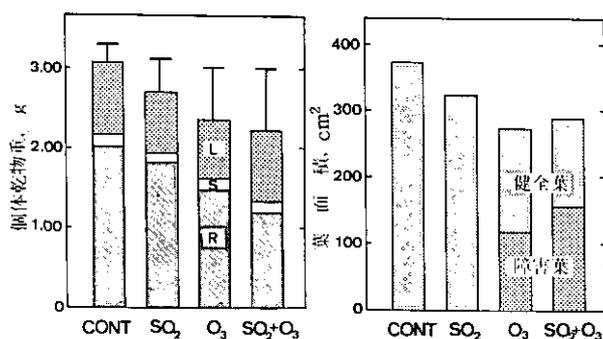


図4.3 ハツカダイコンの個体乾物重（左図）と葉面積（右図）に及ぼす SO_2 0.04ppm、 O_3 0.04ppmの単独及び複合暴露の影響
左図中のL, S, Rはそれぞれ葉、茎、根の乾物重を示し、右図中の障害葉は可視障害の発現した葉面積を示す。植物は播種後10日目より1日当たり10時間、28日間暴露した。

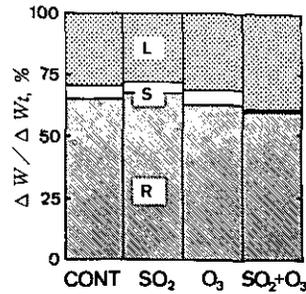


図 4.4 ハツカダイコンの生長の分配率 ($\Delta W / \Delta W_i$) に及ぼすSO₂ 0.04ppm, O₃ 0.04ppmの単独及び複合暴露の影響
生長の分配率は各器官乾重の増分/個体乾重の増分を表す。暴露条件は図 4.3と同じ。

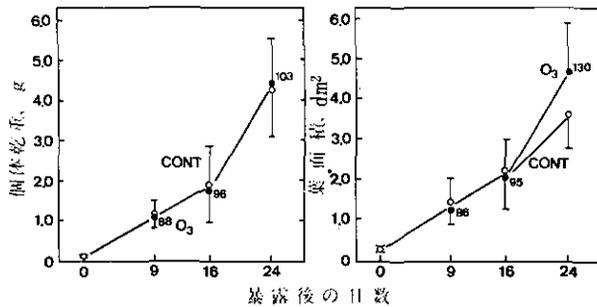


図 4.5 ハツカダイコンの個体乾物重 (左図) と葉面積 (右図) に及ぼすO₃ 0.04ppm暴露の影響
●; O₃暴露, ○; 対照, 図中の数値はO₃暴露/対照 (%)を示す。植物は播種後16日目より1日当たり7時間, 24日間暴露した。

の乾物生長量も大きくなっており、生育の程度によって、大気汚染物質に対する感受性が異なる可能性を示唆した。しかし、この乾物生長量に影響が見られなくなった場合にも、他の生長量には大きな影響がみられた。図 4.5—右に葉面積の経時的变化を示したが、暴露処理後半で、O₃区で著しく葉面積が増加した。この葉器官への同化産物の分配率 ($\Delta W_l / \Delta W_i$) を図 4.6 に示すと、暴露処理後半で、葉器官が同化産物の大きなシンク (sink) になっていることがわかる。ハツカダイコンは生育が進むにつれて、同化産物のシンクとして根器官の占める役割が増加するが、O₃ 暴露処理によって、同化産物の分配が変化しと言える。Walmsley *et al.* (1980) は同じハツカダイコンで、0.15 ppm の O₃ を長期間暴露することにより、同化産物の分配が変化し、葉の生長が促進され、光合成能力の低下に対する補償作用が現れたことを報告している。本実験の場合も、同様な補償作用が現れていると考えられる。このように大気汚染物質暴露により植物の体制が変化し、何らかの補償作用が現れることは Shimizu *et al.* (1981) によってヒマワリでも確認されている。し

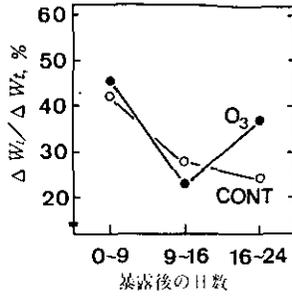


図 4.6 ハツカダイコンの葉器官への同化産物の分配率に及ぼすO₃ 0.04ppm暴露の影響 暴露条件は図 4.5と同じ。

たがって、根器官という同化産物の大きなシンクを持つハツカダイコンでは、この同化産物の分配率の変化が大気汚染環境評価の一つの指標となる可能性がある。また、大気汚染物質の長期間暴露に対する植物の補償作用を考えると、植物計として配置する生育ステージ、配置期間の吟味が必要となる。

実験 3：実験 2 と同じ栽培条件で、O₃ 暴露処理を行う生育ステージを変化させ、生育ステージによる感受性の差異を検討した。播種後 18 日目、25 日目、34 日目のものにそれぞれ光化学オキシダント注意報発令基準を 0.03 ppm 上回る O₃ 0.15 ppm を昼間 7 時間 1 回のみ暴露処理し、いずれも播種後 40 日目に、個体乾重に及ぼす影響を調べた (図 4.7)。播種後 18 日目のものでは対照区と比較して有意な減少を示していたが、暴露処理時の齢が進むにつれて、O₃ 感受性は低下した。また、播種後 15 日目と 27 日目のものに、O₃ 0.04 ppm を昼間 7 時間、7 日間暴露処理して、個体乾重に及ぼす影響を調査した (図 4.8)。播種 15 日目から 1 週間暴露処理したものは対照区と比較して有意に減少したが、播種 27 日目から暴露処理したものは対照区と同等の乾物生長を示した。このことから播種後 2 週間目ぐらいのものが、比較的感受性が高いことがわかった。

以上、三つの実験結果より、生育ステージ及び配置期間を適切に設定することができれば、生長影響の指標として個体乾重あるいは同化産物の分配率などの生長のパラメーターが有効であること

は種後の日数					個体乾重比 (O ₃ /CONT)
0	18	25	34	40	
	▼				0.72
		▼			0.78
			▼		1.11

図 4.7 ハツカダイコンの異なった生育段階におけるO₃ 0.15ppm7時間暴露の影響 個体乾重比はO₃暴露/対照を示し、播種後40日目に調査した。O₃暴露処理はそれぞれ播種後18日目、25日目、34日目に7時間行った。

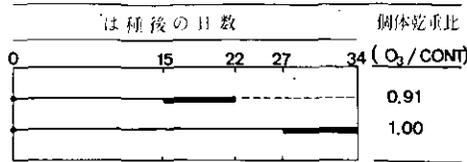


図 4.8 ハツカダイコンの異なる生育段階におけるO₃0.04ppml週間暴露の影響
 個体乾重比はO₃暴露/対照を示し、暴露処理終了後調査した。O₃暴露処理はそれぞれ播種後15日目、27日目から1週間行った。

がわかった。特に個体乾重は、植物の物質生産の総量を最も良く表しており、生長量を示す優れた指標と考えられる。また、植物計の配置に際しては、播種後2週間前後のものを2~3週間以内の短期間配置するのが望ましいと思われた。

4. 4 ハツカダイコンを用いた植物計の仕様

4. 4. 1 植物計の構造

植物計はOTC法同様、様々な調査地点に配置するので、配置期間中はメンテナンスフリーが望ましい。そのためには、植物への自動給水方法の確立が最大のポイントになる。本植物計では、図4.9—右に示すような様式で、自動給水を行っている。給水は直径15 cmのプラスチックポットの鉢底から給水ひもによって水耕液を吸上げ、それを鉢内壁に張りめぐらした吸水布を通して、鉢土全体に均一に給水できるようにした。また、水耕液として大塚ハウス液肥（1号+2号）の標準濃度液を用い、1回/週の頻度で新しい水耕液と交換するようにしており、週途中での水量不足の場合は適宜、水を補充することにした。培土は通気性、保水性を考慮して、パーミキュライト単用とした。この栽培方法の採用により、ほぼメンテナンスフリーが達成され、週1回の管理作業以外は水の補充だけであり、管理者の違いによる植物の生育差はほぼ回避できた。

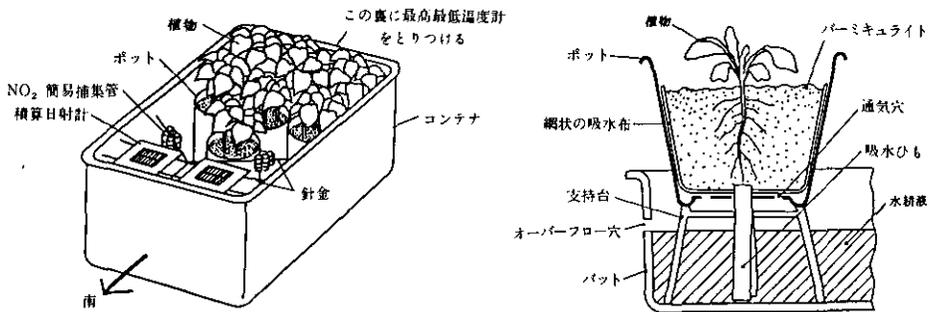


図 4.9 ハツカダイコンを用いた植物計の概要（左図；植物計の概要、右図；植物栽培方法）

ハツカダイコンは、芽出しを行った後、1鉢当たり3～4個体植え付け、10日間、一定の環境下で育成し、本葉第1葉が開葉してから1鉢当たり1個体に間引いて供試個体の大きさをそろえてから、各調査地点に配置した。植物の個体数は、統計処理に十分なように、1地点15個体配置を基準とした。これらの植物を図4.9-1左に示すように、植物が相互被陰しない程度の密度で、プラスチックコンテナに収納し、各調査地点の日当たり、風などの条件ができるだけ均一になるような場所に配置した。

4. 4. 2 植物計の調査内容

各調査地点への配置に際し、光、気温、風などの条件では調査地点間差が無いことが望ましく、その上大気汚染物質による植物影響の発現程度が各調査地点の大気汚染状況を端的に反映するように考慮する必要がある。しかし、植物生長に対して、影響程度が大きい光、温度条件は各調査地点で、微妙に異なるので、この二つの環境要因は直接、植物計でも計測する必要がある。そのために、本植物計では、調査地点の環境要因として、日射量（サンステーション積算日射計で配置期間中の積算日射量を測定）、気温（最高最低温度計で配置期間中の最高及び最低気温を測定し、それらの中間値を算出）及びNO₂濃度（トリエタノールアミン濾紙を用いた簡易測定法（天谷, 1977）により、配置期間中のNO₂の捕集量を測定）の3項目を同時に測定している。

ハツカダイコンは配置前と配置後にそれぞれ、葉数、葉面積、器官別乾重、可視障害の発現程度を測定し、生長解析法による各種の生長パラメーターを算出している。

4. 5 野外調査例

4. 5. 1 調査方法

下記の7地点を調査地点として、本植物計を用いた野外調査を行い、実用化に際しての問題点、評価方法を検討した。

調査地点

1. 八王子：東京農工大学波丘地利用実験実習施設（ほ場）
2. 府 中：東京農工大学付属農場（ほ場）
3. 世田谷：東京農業大学（屋上）
4. 本 郷：東京大学農学部（ほ場）
5. 千 葉：千葉県農業試験場（ほ場）
6. 我孫子：電力中央研究所（緑地）
7. 筑 波：国立公害研究所（ほ場）

調査期間は2週間として、昭和56年8月7日～8月21日と8月28日～9月11日の2回調査をした。植物は東京農工大学で播種後10日間育成し、均一な個体をそろえて各調査地点に配置した。なお、第2回目の調査では、調査期間中に台風が来襲し、植物に強風による障害が発現し、十分な調査

が行えなかったので、ここでは第1回目の調査結果を紹介する。

4. 5. 2 調査結果と考察

各調査地点の環境要因の測定結果を図4.10に示す。図中の日射量、気温、NO₂濃度は前述した方法で植物計自体より得られた値を示している。O₃濃度は千葉、我孫子、筑波の3地点では、それぞれの地点の測定値を用いているが、府中、世田谷、本郷の3地点ではそれらの近辺に設置されている大気汚染測定局の測定値を用いている（八王子は除く）。そして、O₃濃度は1時間平均値で4pphm（0.04ppm）以上の濃度が測定された時間での暴露ドースを示した。

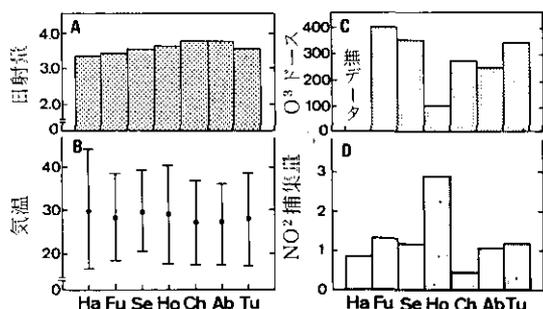


図4.10 植物計野外調査における各調査地点の日射量(A)、気温(B)、O₃ドース(C)、NO₂捕集量(D)

野外調査：昭和56年8月7日～21日，調査地点；Ha：八王子，Fu：府中，Se：世田谷，Ho：本郷，Ch：千葉，Ab：我孫子，Tu：筑波。日射量は1日当たりの積算日射量 ($\text{kWh}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$)，気温は調査期間中の最高，最低気温とそれらの中間値を示す(°C)。O₃ドースは1時間平均値で4pphm以上のときのドース($\text{pphm}\cdot\text{h}$)，NO₂捕集量はトリエタノールアミン濾紙による簡易測定法による値を示す($\mu\text{gNO}_2\cdot\text{d}^{-1}$)

日射量は2回の調査共に同様な地点間差が生じ、最小の八王子は最大の我孫子と比較して、約10%減少していた。気温は各地点共に最高温度は40℃前後、最低気温は15～20℃とかなり、過酷な温度条件であったと考えられる。地点間差は我孫子、筑波、千葉で都内の4地点と比較して、1～2℃低い傾向がうかがえた。しかし、八王子は温度較差が大きく、その上日射量が少なく、設置場所の選定に何らかの問題があったと考えられる。一方、簡易測定法で得られた大気中のNO₂濃度は都心の本郷で著しく高く、また、千葉で低くなったが、他5地点ではほぼ同様な値をとった。O₃濃度はNO₂濃度の地点間差とは反対に、都心の本郷で最も低くなり、都市近郊地帯の地点で高くなる傾向があった。特に、府中ではO₃汚染が進んでいると考えられる。

次に、植物生長について検討した。図4.11一左に、調査終了時の個体乾重、右に葉面積を示した。両パラメーター共に、八王子で最大値をとっており、図4.9に示した環境値の異常さ（日射量が最低、温度較差が最大である）を合わせて考えると、本調査の八王子の結果は植物計の設置場所が

不適當であったことに起因していると考えられた。この八王子の値を除いて、図 4.10 に示した 4 環境要因と個体乾重との相関を調べた。日射量及び NO_2 濃度とは明りょうな相関関係はみられなかった。本調査期間中の日射量がハツカダイコンの物質生産に必要な光強度を十分に満たしていると考えられ、また、現状の NO_2 濃度では植物生長に影響を与えないと考えられる。個体乾重は気温との間には正の相関、 O_3 濃度との間には負の相関関係がうかがえ、乾物生長が O_3 濃度によって抑制されることがわかった。しかし、葉面積の変化はこの 4 環境要因と対応していなかった。また、本調査では全地点で大気汚染物質による可視障害は発現しなかった。乾物生長に及ぼす影響を解析するために、各生長パラメーター間で影響程度を検討した。表 4.1 に、単位乾重当たりの生長速度（相対生長率：RGR）、同化器官（葉器官）の同化能力（純同化率：NAR）及び同化産物の葉器官への分配率（ $\Delta W_l / \Delta W_t$ ）を示した。RGR は各地点共に 0.2 以上の値をとり、全地点で順調な生長を示していることがわかる。NAR は RGR を構成するパラメーターの一種であるが、

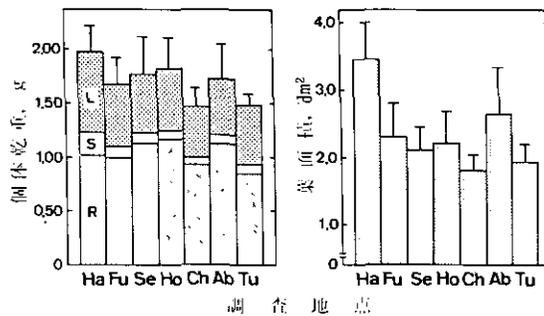


図 4.11 野外調査における各調査地点のハツカダイコンの個体乾重（左図）と葉面積（右図）
調査期間、調査地点は図10と同じ。植物は府中で播種後10日間育成し、その後2週間各調査地点に配置した。

表 4.1 各調査場所におけるハツカダイコンの相対生長率(RGR)、純同化率(NAR)及び葉器官への同化産物の分配率 ($\Delta W_l / \Delta W_t$)

調査場所	RGR	NAR	$\Delta W_l / \Delta W_t$
	($\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$)	($\text{g} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)	(%)
八王子	0.26	0.13	37.5
府中	0.25	0.15	33.1
世田谷	0.25	0.17	29.0
本郷	0.25	0.17	30.4
千葉	0.24	0.15	31.1
我孫子	0.25	0.15	28.6
筑波	0.24	0.14	33.8

この NAR 値の方が RGR 値より、地点間差が大きくなったが、 $\Delta W_i / \Delta W_e$ の値と同様に、それらの地点間差異に対応する環境要因は見当たらなかった。

このように、植物生長に関する測定値はサンプリング誤差が大きく、有意な差異がみられるとは言えないが、乾物生長量が O_3 濃度によって抑制され、気温によって促進されることが示唆された。しかし、植物計としての実用化に際しては、数多くの解決しなければならない課題が残されていることが判明した。

4. 6 ハツカダイコンを用いた植物計の実用化に際しての課題

4. 6. 1 植物計による環境評価の限界

生物反応を計測手法に取り入れる場合、生物の特性を考慮し、それなりの対策なしでは、その計測値自体が無意味になる。したがって、植物計では目的とする植物反応に関する最適条件を作出することが必要になる。それが不可能であれば、その条件の植物反応に対する負荷係数を求め、植物反応値を補正する必要がある。その上、植物反応値自体では絶対評価は困難である。常に、他の計測方法との比較、既知の環境下での植物反応値との比較が必要であり、それによって初めて、定量的評価が可能になる。

4. 6. 2 環境評価のための植物パラメーターの選定

今回の野外調査で、植物生長に各地点で差が生じた。そして、その差異には、大気汚染物質を含め複数の環境要因が複雑に関与していることが示唆された。これらの環境要因の中で、どの要因がどの程度関与しているのかを把握するのは困難である。しかし、これを解決しない限り、植物計は機能しない。

寺門 (1983) はポプラを植物計として配置し、光化学オキシダントに対する植物生長を解析し、オキシダントのドースをポプラの生長パラメーター数項目と最低気温を変数として、重回帰モデルで推定した。このような統計的手法を用いて、生長に影響する要因、パラメーターの重みづけ、係数化を行って、初めて植物計による大気汚染環境の評価が可能になる。それとともに、個々の環境要因の変化が植物生長に変化をもたらす程度を解析し、環境要因と植物生長との間の量的な因果関係を把握することが植物計の精度、信頼性を確立することになる。

4. 6. 3 植物反応の再現性

本植物計で取扱う植物反応量は器官・個体の生長に関する数値である。それらは生物現象の常として、ある変異を持った集団であり、ある変動幅を持っている。今回、報告した調査例でも、それぞれの植物生長に関した数値は変動幅が非常に大きく、信頼性、再現性に欠く結果となっている。これらの植物反応量の変動幅を狭める手段としては、育種学的な改良により、目的とする反応を制御する遺伝形質の純化が考えられる。現在、供試している植物も種々に異なった形質が発現し、目

的とする形質に対しては、遺伝的に雑駁であると考えられる。次に、形質発現に影響する他の要因（環境要因、栽培方法）を可能な限り均一にすることである。今回、紹介した植物計では設置場所の微気象要因の影響は無視することが多いが、これらの要因の影響が大きい可能性もある。また、栽培方法も、自動給水方法の改良により、均一栽培に近づいたが、まだ、不完全な状態である。

以上、ハツカダイコンを用いた植物計について紹介してきたが、現時点では、その実用化の可能性が有るといふ推測の段階であり、実用化に際しては、まだ数多くの難題が残されており、それらの解明が今後の課題である。

終わりに当たり、本研究をすすめる上で東京農工大学農学部堀江勝年氏、同大学院生中野暢夫氏に御協力いただいた。ここに記して感謝の意を表します。

引用文献

- 天谷和夫 (1977) : 大気汚染簡易測定法 (1) 二酸化窒素, 人間と環境, 3(1), 64-66.
- Clements, F.E. (1920) : Plant indicators. Carnegie Inst. Wash. Pub., 290
- Heck, W.W. (1970) : Effects of Photochemical oxidants on vegetation and certain microorganisms (Chapt. 6). In : Air quality criteria for photochemical oxidants Nat. Air Pollut. Control Admi. Pub. No. Ap-63. 6-1-6-23.
- 野内 勇・飯島 強・大平俊男 (1975) : 植物におよぼすパーオキシアセチルナイトレート (PAN) による草本植物の被害症状. 大気汚染研究, 9, 635-643.
- Shimizu, H. *et al.* (1981) : Effects of exposures to ozone on the growth of sunflower plants. Environ. Control Biol., 19, 137-147.
- Taylor, O.C. and D.C. Maclean (1970) : Nitrogen oxides and the peroxyacyl nitrates. In : Recognition of air pollution injury to vegetation : A Pictorial atlas. Ed. J.S. Jacobson, A.C. Hill. Air Pollut. Control Assoc. E1-E14.
- 寺門和也 (1983) : ポプラ配置法を用いた光化学オキシダントに対する植物生長解析の検討. 第24回大気汚染学会講演要旨集, p.477.
- Tingey D.T., R.A. Reinert, J.A. Dunning and W.W. Heck (1971) Vegetation injury from the interaction of nitrogen dioxide and sulfur dioxide. Phytopath., 61, 1506-1511.
- 津野幸人・佐藤 享・喜安光男 (1976) : ソバ幼植物を用いた大気汚染検出用植物計の開発とその応用例. 鳥取大学砂丘研究報告, 15, 9-20.
- U.S. Environmental Protection Agency (1973) : Effects of sulfur dioxide in the atmosphere on vegetation. Revised Chapter 5, Air Quality Criteria for Sulfur Dioxides. Document EPA-R3-73-030, Research Triangle Park, North Carolina, p.43.
- 牛島忠広 (1979) : 植物計を使用した大気環境変動の指標化, 環境変化の測定における生物指標の役割, 第2号, 文部省「環境科学」特別研究報告集, B30-S2-2, 33-40
- Van Haut, H. and H. Stratmann (1967) : Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung von Stickstoffdioxide auf Pflanzen Sonderdruck aus Schriftenreihe der Landesanstalt für Immission- und Bodennutzungsschty des Landes Nordrhein-Westfalen in Essen Heft, 7, 50-70
- Walmsley, L., M.R. Ashmore and J.N.B. Bell (1980) : Adaptation of radish *Raphanus sativus* L. in response to continuous exposure to ozone. Environ. Pollut. (A), 23, 165-177.

5. 植物活性度に及ぼす複合大気汚染環境の影響評価に関する野外調査

戸塚 績・可知直毅・青木正敏¹⁾・矢吹万寿²⁾

最近の都市域では複数の大気汚染物質が混在しているのが常態である。複合大気汚染の植物影響に関してはある種の混合ガスが植物の生理活性に対して複合効果を示すことが室内実験により認められている。しかし、野外条件下に生育する植物を対象として比較的低濃度の複合大気汚染の植物影響を検討した報告はほとんどない。野外条件下における複合大気汚染の植物影響を明らかにすることは、植物指標による広域の大気環境評価を行う上で極めて重要である。

そこで本調査では大阪府の堺・泉北臨海工業地帯という大規模な工業地域に隣接する堺市のほぼ全域において、現地に生育するサンゴジュを対象として、複合大気汚染の植物活性度に及ぼす影響を1980年に調査した。

5. 1 調査方法

図5.1に示した堺市のほぼ全域に68調査地点を設定し、各地点に生育するサンゴジュを対象として1980年10月20日～26日に葉を採取した。採取に当たり主要道路の影響を直接受けていないと思われる樹高2 m以上の個体を選び、樹木の南側面で地上より約1.5 mの位置より春枝(5月初旬に葉を展開したもの)を5本採取した。各枝から3枚ずつ、合計15枚の葉を採取して葉の活性度を測定した。葉の活性度として1枚当たりの葉面積、乾物重、クロロフィル含量並びに葉中の硫黄含量を測定した。クロロフィル含量はエタノール抽出液の吸光度測定(Knudson *et al.*, 1977)によって定量した。また、葉中イオウ量は葉の乾燥粉末試料を用いてけい光X線法により測定した。なお、1980年11月1日に調査地域の赤外カラー航空写真を撮影し、フィルム原板に撮影されている植物活性度の調査個体について、フィルムの透過光量を624 nm (R-バンド)、535 nm (G-バンド)及び461 nm (B-バンド)に分解してホトパターン・アナライザー(応用電子(株), PPA-250型)を用いて測定した。得られた値からバイバンド比としてR/G比とR/B比を算出した。これらの値は植物の単葉のクロロフィル含有量や光合成活性との間に高い相関が認められている(青木ら, 1979)もので、葉の活性を示す一つの指標として有効である。

1) 客員研究員 大阪府立大学農学部 (現) 山口大学農学部

2) 客員研究員 大阪府立大学農学部

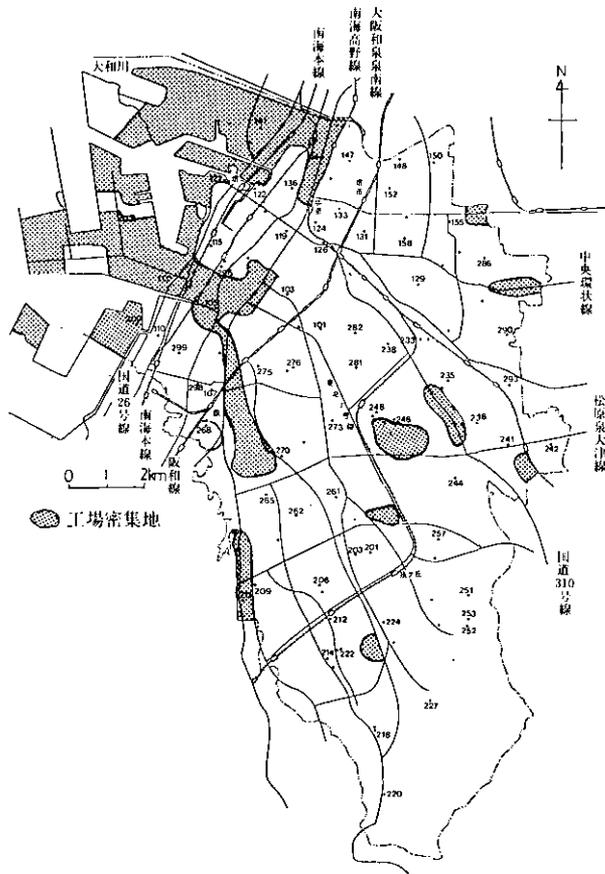


図 5.1 堺市内のサンゴジュ葉の採取地点
(1980年10月20日～26日採取)
数字は地点番号を示す。

一方、前記の調査地点のうちから主として小学校校庭を対象として50地点を選定し、SO₂、NO₂、O₃の大気中濃度を測定した。なお、堺市内全域がほぼ均等面積配分されるように対象地の小学校を選定したが、堺市北部の人口密集地域では測定点を増やした。1980年8月25日～9月8日の間、大気中SO₂濃度をシェルターを利用したPbO₂法により測定した。また8月25日～8月29日まで大気中NO₂濃度をガステック社（東京）のディフュージョン・ガスサンプラーを使用したトリエタノールアミンろ紙法により測定するとともに、大気中O₃濃度を大森ら（1979）が開発した1,2-ジエチレンのメタノール溶液をろ紙にしみこませて測定する方法を改良して測定した。この方法で測定値への影響要因として問題となった日射及び風速の影響を除去するために、内径52 mm、深さ8 mmのシャーレに乾燥させたO₃反応ろ紙をおき、これに内側を黒く塗った、直径60 mm、

高さ100 mm の鋼板製円筒の側面上部の周囲に直径 5 mm の空気交換口 5 個をあけた遮光・防風キャップをかぶせて、各調査地点に設置された百葉箱内に放置した。8 月と同様な方法で10月17日～31日までの14日間、大気中の SO₂、NO₂、O₃ を測定した。なお、O₃ 濃度は測定期間内の積算濃度 (dose) として測定されるが、あらかじめ 1,2-ジエチレンの O₃ 吸収量と dose との間の検量曲線を求めた上で、上記の測定法を適用した。O₃ 濃度の指標として 1,2-ジエチレンの O₃ 吸収量を採用した。

5. 2 結果と考察

5. 2. 1 大気汚染状況

図 5.2 a,b に各測定点における大気中 SO₂ と NO₂ 濃度の 8 月と 10 月の測定結果の平均値を示した。その値は SO₂ 濃度で 0.05～0.45 mg SO₃ / dm² ろ紙面 / d の範囲にあり、NO₂ 濃度は 0.012～0.030 ppm の範囲で、いずれも臨海工業地帯に近づくほど高い値を示した。O₃ 濃度の分布は SO₂ や NO₂ のそれとかなり異なっていた (図 5.2c)。特に NO₂ 濃度分布とは逆の傾向が見られ、臨海工業地帯では O₃ 濃度が低く、国道 26 号線の南側に最低濃度が検出された。また、堺市中央部で最も高い O₃ 濃度が観測された。この他、長期間の SO₂ 汚染状況を反映している葉中硫黄含有量の分布を図 5.3 に示した。

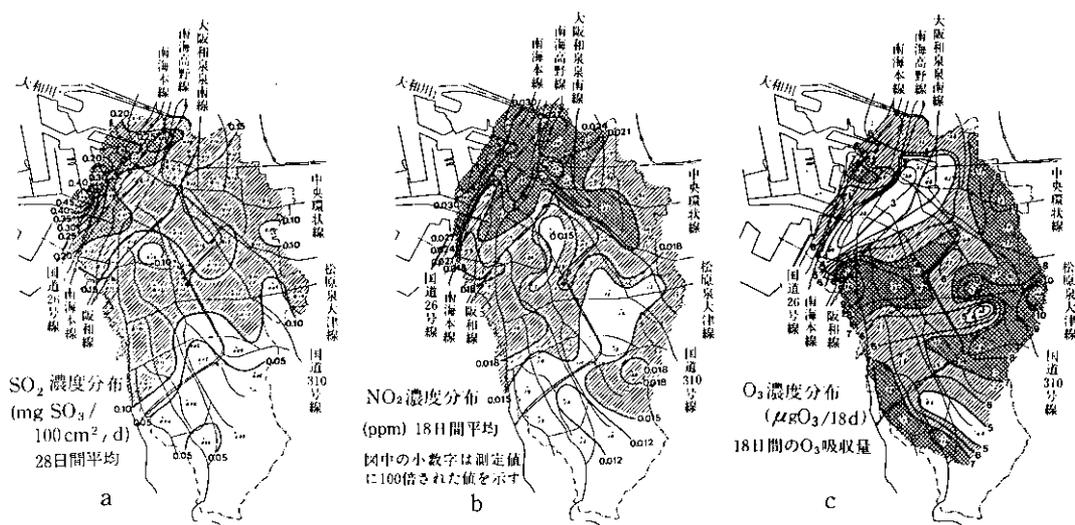


図 5.2 堺市における大気汚染状況

1980年8月と10月の測定値の平均値を示す。

測定期間

SO₂ : 8月25日～9月8日, 10月17～31日

NO₂, O₃ : 8月25～29日, 10月17～31日

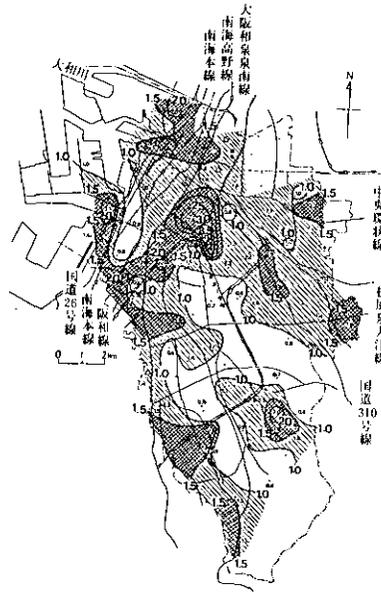


図 5.3 サンゴジュ葉中の硫黄含有量(%, 乾重当たり)の分布
(1980年10月20~26日採取)

斜線部分は1.5%以上の地域を示す。

各測定点に記載された数字は硫黄含有量(%)を示す。

一方、「堺の公害」(1981)に採録されている公害監視測定結果によると、導電率法によって測定された SO_2 濃度は1980年8月と10月の平均値で0.005(測定地：金岡小学校)~0.021 ppm(石津小学校)となり、年平均値で0.005~0.025 ppmであった。また PbO_2 法による測定値では1980年8月と10月の平均値が0.10(泉ヶ丘東中学校)~0.44 $\text{mg SO}_3/\text{dm}^2/\text{d}$ (臨海工業地帯)、年平均値が0.13~0.51 $\text{mg SO}_3/\text{dm}^2/\text{d}$ となっている。一方、 NO_2 濃度は1980年8月と10月の平均値で0.011(若松台中学校)~0.031 ppm(小林寺小学校)、年平均値で0.012~0.027 ppmであった。これらの値は図 5.2 a,b に示した値とほぼ一致している。また、 O_3 濃度についても堺市の公害監視測定結果(堺の公害, 1981)によると、臨海工業地帯に近い所(三宝, 石津, 浜寺, 小林寺の各小学校)で低く、府立大学, 金岡, 登美丘西の両小学校, 若松台中学校のように臨海工業地帯よりかなり離れた所でオキシダント濃度が高く、高濃度出現時間数及び昼間の日最高濃度の平均値も高かった。これらの傾向も今回の O_3 測定結果の傾向とよく一致していた。

5. 2. 2 植物活性度について

図 5.4 に1980年10月20日~24日に採取した葉で得られた1葉当たりの葉面積(以下LAと略称),

1葉当たり乾物重 (DWと略称), 単位葉面積当たりのクロロフィル量 (chlと略称), 並びに単位葉乾重量当たりのクロロフィル含量 (chl'と略称) の地域分布を等値線図で示した。図5.4 a,bに見られるように LA と DW の分布は類似しており, 全般に郊外に行くほどこれらの値は大きくなっていった。しかし工業地域にも値の高い地点があった。また LA と DW は SO₂ と NO₂ の濃度分布との類似性が比較的高かったが, O₃ 濃度の分布とは逆の相関を示した。chl 及び chl' と各汚染物質の濃度分布との対応はあまりよい一致をみなかった。SO₂, NO₂ 濃度の高い地域では O₃ が chl' を減少させる傾向が認められた。このことは chl' に対する混合ガスの複合効果の存在を示唆している。

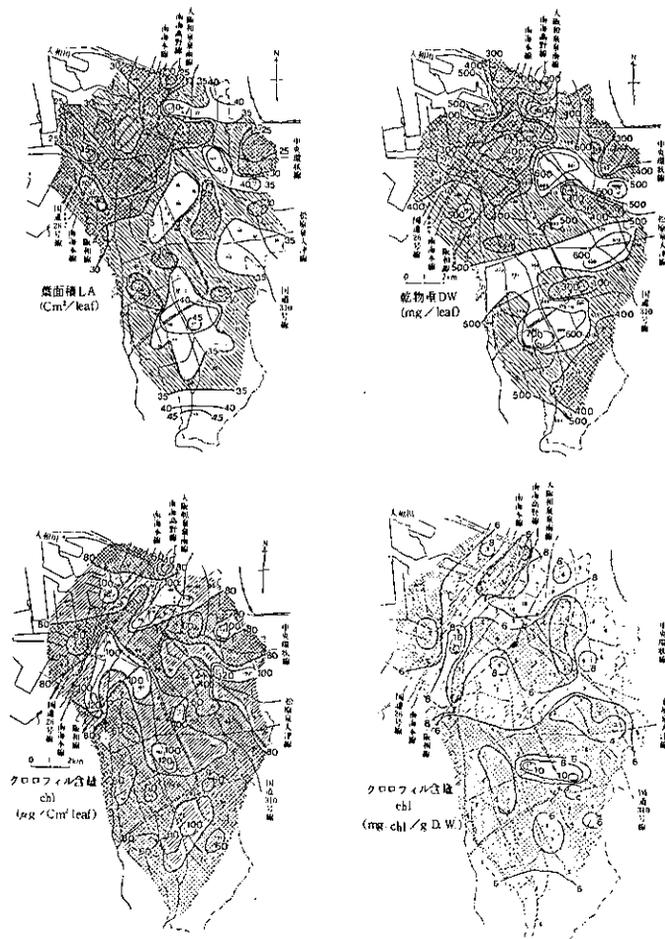


図5.4 堺市に生育するサンゴジュ葉の一枚当たりの葉面積 (a), と葉乾重 (b), 単位葉面積当たりのクロロフィル含量 (c), 並びに葉乾重当たりのクロロフィル含量 (d) の地域分布

測定葉の採取日: 1980年10月20~26日。図中の数字は各測定地における値を示す。

葉中硫黄含量は0.6~3.8% (平均1.4%, 葉乾重当たり) であり, その他の樹木で得られている値 (0.1~0.5%) と比較してかなり高い値を示した (図 5.3)。葉中硫黄含有量はこれまでの多くの研究例から植物が長期間の SO₂ 汚染に暴露された結果を反映していると考えられる。

植物の活性度を反映する, 赤外カラー航空写真より得られたバイバンド比 R/G 比と R/B 比の分布と大気汚染度との関係を調査した。R/G 比は SO₂ と NO₂ の濃度と比較的高い相関が得られた (表 5.1)。しかし, R/B 比はそれらの汚染度指標との間の相関は R/G 比のそれより著しく低かった。R/G 比と植物活性度との間では LA と DW との間で比較的高い相関が認められたが, chl や chl' との間の相関は低かった (表 5.1 参照)。従来, バイバンド比と植物の活性度との関係は野外で採取した葉を用いて実験的に検討されたもので, 野外条件下で群落状態の植物を対象として, 両者の関係を検討した報告はない。赤外カラー写真を用いて群落状態の植物の活性度を実験的に検討した結果, その群落の持つ単位土地面積当たりの葉面積 (葉面積指数) やクロロフィル量と R/G 比との間に高い相関が認められている (未発表)。したがって, 本調査で R/G 比と単位葉面積あるいは単位葉乾重当たりのクロロフィル量との間に高い相関が認められなかったのも, R/G 比が集団として葉の活性度を反映していたためかも知れない。

表 5.1 大気汚染度指数と活性度指数との間の相関係数 (1980年10月サンゴジュ)

	SO ₂	NO ₂	O ₃	S	SO ₂ +	NO ₂ +	SO ₂ +	O ₃ +	NO ₂ +	SO ₂ +	NO ₂ +	SO ₂ +	SO ₂ +	SO ₂ +	R / G	R / B	
	SO ₂	NO ₂	O ₃	S	NO ₂ +	O ₃	O ₃	S	S	S	O ₃ +S	O ₃ +S	NO ₂ +	NO ₂ +	NO ₂ +		
													S	O ₃ +S	O ₃		
SO ₂		0.73	-0.24	0.20		0.46	0.64	0.02	0.58	0.72	0.44	0.53	0.82	0.73	0.82	-0.43	-0.26
NO ₂	0.73		-0.25	0.14		0.68	0.41	-0.04	0.71	0.51	0.55	0.33	0.79	0.69	0.82	-0.34	-0.19
O ₃	-0.24	-0.25		-0.05		0.54	0.59	0.59	-0.18	-0.16	0.35	0.34	-0.22	0.14	0.22	0.01	0.07
S	0.20	0.14	-0.05													-0.17	-0.11
LA	-0.54	-0.48	0.21	-0.28	-0.55	-0.27	-0.29	-0.11	-0.52	-0.53	-0.40	-0.40	-0.60	-0.52	-0.45	0.32	0.18
DW	-0.33	-0.37	0.13	-0.24	-0.38	-0.23	-0.19	-0.11	-0.42	-0.38	-0.33	-0.25	-0.44	-0.36	-0.32	0.42	0.40
[DW/LA]	-0.02	-0.19	0.02	-0.04	-0.12	-0.15	-0.01	0.01	-0.16	-0.04	-0.12	0.02	-0.12	-0.07	-0.11	0.23	0.34
[LA×chl]	-0.23	-0.18	0.13	-0.26	-0.22	-0.07	-0.10	-0.11	-0.34	-0.36	-0.24	-0.25	-0.36	-0.28			
chl	0.14	0.21	0.02	-0.21	0.19	0.18	0.11	-0.16	-0.03	-0.09	-0.03	-0.04	0.02	0.06	0.19	-0.01	0.27
chl'	0.03	0.27	-0.11	-0.20	0.17	0.15	-0.04	-0.25	0.02	-0.11	-0.05	-0.17	0.03	-0.01	0.11	-0.06	-0.08
[LA]+[DW]	-0.49	-0.47	0.18	-0.28	-0.52	-0.27	-0.26	-0.12	-0.50	-0.49	-0.39	-0.36	-0.56	-0.49	-0.43	0.40	0.32
[LA]+[DW]+[chl]	-0.38	-0.37	0.17	-0.31	-0.36	-0.17	-0.19	-0.16	-0.44	-0.45	-0.35	-0.33	-0.48	-0.40	-0.31	0.33	0.37
[LA]+[DW]+[chl']	-0.38	-0.18	0.07	-0.36	-0.30	-0.27	-0.26	-0.27	-0.40	-0.49	-0.36	-0.42	-0.44	-0.41	-0.26	0.27	0.21
R/G	-0.43	-0.34	0.01	-0.17	-0.41	-0.28	-0.35	-0.15	-0.32	-0.38	-0.31	-0.28	-0.41	-0.36	-0.40		
R/B	-0.26	-0.19	0.07	-0.11	-0.24	-0.11	-0.16	-0.04	-0.19	-0.23	-0.14	-0.10	-0.25	-0.16	-0.20		

5. 2. 3 大気汚染度と植物活性度との関係

サンゴジュの新葉は4月上旬に展開し, 翌年の5月中旬に落葉する。したがって10月に調査した葉の活性度は4月~10月までの大気汚染の影響を受けた結果を反映しているものと考えられる。そこで8月と10月の大気汚染測定値の平均値と葉の活性度を対比して検討した。

大気汚染濃度の測定地点とサンゴジュ葉の採取地点とが異なっていた。そこで図 5.2 のそれぞれの大気汚染物質ごとに最低のレベルの濃度域を 0 として順次汚染濃度レベルごとに番号を付して大気汚染の程度を指数化し、この汚染度指数の等値線図を各汚染ガスごとに作成した。これらの分布図からサンゴジュ採取地点における汚染度指数を読み取った。この値の大きい方が汚染の程度が著しいことを示す。このように指数化によって複合的な汚染度を示す複合汚染度指数を、各汚染ガスの汚染度指数を加算することによって算出することが可能となった。

一方、植物葉の活性度についても同様に LA, DW, chl, chl' の測定値ごとに図 5.4 の等値線図の最小値を 0 としてそれぞれの活性度を指数化した。この活性度指数が大きいほど活性度も高いことを示す。

そこで以上に述べた各汚染質の汚染度指数と植物活性度の指数をもとに、両者の相関関係を検討した。その結果、表 5.2 に見られるように、SO₂, NO₂ 汚染度の高い北部地域ほど chl, chl' に対する S の関与が大きかった。また、SO₂ と NO₂ 汚染度が比較的低い南部地域では LA に対して北部地域と同様に SO₂ と NO₂ 濃度との間に負の相関が高かったが、DW に関しては北部地域と異なり、O₃ 濃度との間に負の相関が高かった。

表 5.2 葉の各種活性度指数に及ぼす汚染質の影響

全 域	活性度指数	汚染質		
	LA	SO ₂	(-0.54)	
		NO ₂	(-0.48)	
		S	(-0.28)	
	DW	SO ₂	(-0.33)	
		NO ₂	(-0.37)	
		S	(-0.24)	
	chl	S	(-0.21)	
	chl'	S	(-0.20)	
		O ₃	(-0.11)	
	北部地域 (SO ₂ 高 NO ₂)	LA	SO ₂	(-0.46)
NO ₂			(-0.36)	
DW		SO ₂	(-0.26)	
		NO ₂	(-0.27)	
		S	(-0.16)	
chl		S	(-0.34)	
chl'		SO ₂	(-0.24)	
		S	(-0.38)	O ₃ + S(-0.51)
		O ₃	(-0.23)	SO ₂ + S(-0.45)
南部地域 (SO ₂ 低 NO ₂)		LA	SO ₂	(-0.41)
	NO ₂		(-0.35)	
	DW	O ₃	(-0.45)	
	chl	S	(-0.25)	
	chl'	S	(-0.17)	

() 内の数字は活性度指数と汚染度指数との間の相関係数を示す。

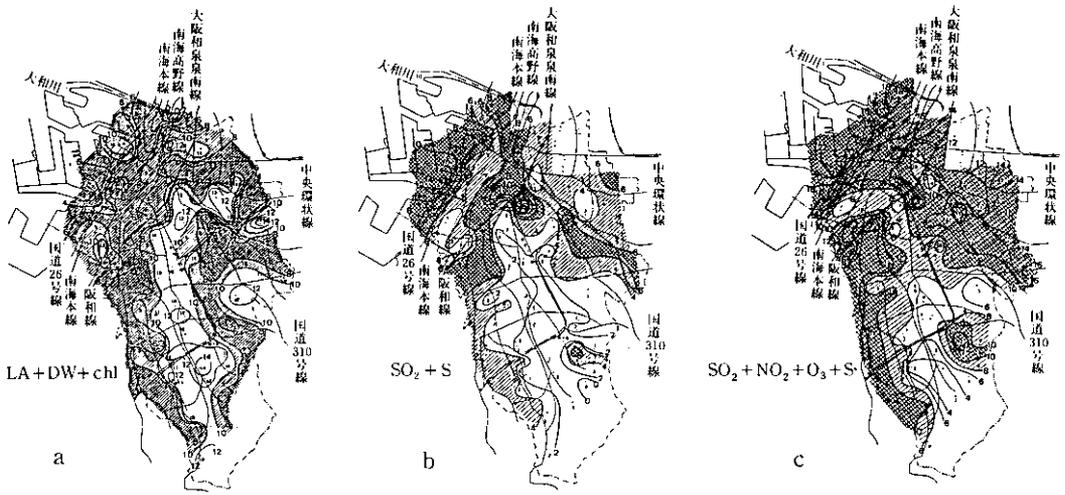


図 5.5 植物活性度指数 ($LA+DW+chl$) 及び複合大気汚染度指数 (SO_2+S , $SO_2+NO_2+O_3+S$) の地域的分布

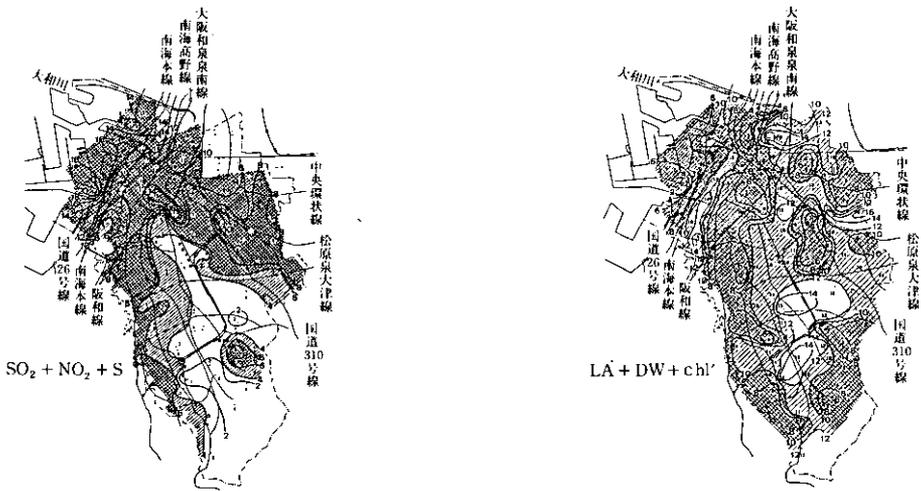


図 5.6 植物活性度指数 ($LA+DW+chl'$) 及び複合大気汚染度指数 (SO_2+NO_2+S) の地域的分布

次に汚染質の複合汚染度指数と植物の活性度との関係では、葉の総合的な活性度の指標である $LA + DW + chl$ あるいは $LA + DW + chl'$ の総合活性度指数と SO_2 , NO_2 , O_3 及び S の 2 種 - 4 種の汚染度指数に基づく複合汚染度との相関を調べた (表 5.1 参照)。その結果、 $LA + DW + chl$ に対しては、 $SO_2 + S$ 及び $SO_2 + NO_2 + O_3 + S$ との相関が高く (図 5.5 参照)、 $LA + DW + chl'$ に対しては $SO_2 + NO_2 + O_3 + S$ 及び $SO_2 + NO_2 + S$ との間に相関が高かった (図 5.5, 5.6 参照)。したがって、植物の活性度として $LA + DW + chl$ あるいは $LA + DW + chl'$ を測定することにより、堺市あるいはそれに隣接する市町村において複合汚染状況がある程度まで推定できるのではないかと考えられる。なお、複合的な汚染度指標として各汚染質の汚染度指数の積の形として求めた値と、植物の総合的な活性度指数との間の相関は、上述の相関値よりも低くなった。

本調査で得られた大気汚染度と葉の活性度との相関は最も高い場合でも $r=0.4\sim 0.5$ であった。このように比較的低い相関しか得られなかった理由は、ここで取り上げた大気汚染物質以外に重金属、炭化水素等の種々の大気汚染物質が関与しているためと思われる。

なお、赤外カラー航空写真から読み取ったサンゴジュの R/G 比は複合汚染度指標と比較の高い相関が認められた。特に $SO_2 + NO_2$, $SO_2 + NO_2 + S$ 及び $SO_2 + NO_2 + O_3$ などとの間に 0.4 以上の相関係数が得られた (表 5.1 参照)。しかし R/G 比とこれらの複合汚染度との間の相関は低かった。したがって、赤外カラー航空写真から判読された集団としての葉の活性度を表示すると考えられる R/G 比が複合大気汚染度と高い相関が得られたことは、前に述べた $LA + DW + chl$ で代表される植物活性度が複合大気汚染によって影響を受けていたことを裏付けるものである。

5. 2. 4 まとめ

1) 広域にわたる複合大気汚染の植物影響を検討するために堺市域に設定した 50 地点において 1980 年 8 月と 10 月に大気中の SO_2 , NO_2 , O_3 濃度を簡易測定法により測定するとともに、68 地点に生育するサンゴジュの葉を採取し、1 葉当たりの葉面積 (LA)、葉乾重 (DW)、クロロフィル量 (chl) 及び単位葉乾重当たりのクロロフィル含量 (chl') を測定した。なお、 SO_2 の長期間暴露の影響を反映していると思われる葉中硫黄含有量を同時に測定した。

2) SO_2 , NO_2 の濃度は臨海工業地域で高く、郊外で低くなっていた。しかし、 O_3 濃度は汚染源近くよりもむしろ 5 - 20 km 風下側に高濃度域が出現した。

3) 植物の活性度に対する大気汚染の影響の程度は LA , DW に対して SO_2 , NO_2 の高濃度汚染が、 chl' に対しては SO_2 , NO_2 の高濃度汚染地域で O_3 濃度の影響が顕著であった。このことは chl' に対する混合ガスの複合効果の存在を示唆している。

4) 大気汚染度と植物の活性度を指数表示して、両者の相関関係を検討した結果、植物の総合的な活性度として採用した $LA + DW + chl$ (又は chl') の低下と $SO_2 + S$, $NO_2 + S$, $SO_2 + NO_2 + S$ 及び $SO_2 + NO_2 + O_3 + S$ との間に高い相関が認められた。

5) 植物の総合的な活性度として採用した $LA + DW + chl$ (chl') が広域の複合汚染状況を評価

する上に有効な指標になりうることが示唆された。

謝 辞

終わりに本研究の野外調査に関して、当時大阪府立大学農学部4年生の西田実君（現在アジア航測（株）勤務）及び岸上孝司君（現在、吹田市役所環境保全課勤務）に御協力いただきましたことを感謝します。

引 用 文 献

- 青木 正敏・矢吹万寿・戸塚 績（1979）：赤外カラー写真による植物活性の生態調査に関する基礎的研究（1）数種の樹木における葉の反射率比およびバイバンド比と光合成機能との関係，国立公害研究所研究報告，第10号，159-175.
- Knudson, L.L., T.W. Tibbits and G.E. Edwards (1977) : Measurement of ozone injury by determination of leaf chlorophyll concentration. *Plant Physiol.*, 60, 606-608.
- 大森 薫・池見好昭・戸沢 隆・安部和則・山賀峯朗（1979）：オゾンの簡易測定法の検討，第20回大気汚染学会講演要旨集，p.827.
- 堺市（1981）：1981堺の公害，昭和56年度版。

6. まとめ

戸塚 績

本研究では局所あるいは広域を対象とした大気汚染環境の評価に利用できる植物指標の開発をすすめてきた。前者の局所的環境評価法として、植物計やオープントップチェンバー法に利用できる植物として、水稲やポプラ品種群から特定な汚染ガスに特異的に反応する品種の検索を試みた。水稲については汚染ガス感受性を支配する遺伝計質に注目して、SO₂に対して高感受性の系統が選抜できたが、最近の都市域で観測されるような極低濃度の大気汚染環境でも敏感に反応する系統は選抜されなかった。ポプラについてはO₃やSO₂に特異的な反応を示す品種が選抜された。その品種を利用してオープントップチェンバー法により関東地域の数地点で野外調査を実施し、大気汚染の比較的顕著な地点で、葉面の可視害徴を観察した。

低濃度の大気汚染状況の評価するためには植物に対する累積的な効果として植物の生長変化を調べるのが最も適している。そこで生長速度が大きく、しかも大気汚染に敏感とされているハツカダイコンを植物計として利用し、関東南部地域の数地点に配置し、大気汚染環境の評価を試みた。しかし、生長量の側定値にばらつきが大きく生長変化と大気汚染度との間に明瞭な関係が得られなかった。今後、生長の個体間差異を減少させるために遺伝形質の純系化、各種気象要因に対する植物反応を明確化させるとともに、生長変化をもたらす大気汚染と気象条件の影響を区別して評価できる手法の確立が必要である。

一方、広域の大気汚染環境評価のために、赤外カラー航空写真を利用したリモートセンシング手法の開発をすすめた。大阪府堺市域を対象として、サンゴジュの活力度と大気汚染との関係を現地調査した結果、植物の総合的活力度として、一枚あたりの葉面積、葉乾重、クロロフィル量の合算値と複合大気汚染度(SO₂, NO₂, O₃葉中硫黄量指数の合算値)との間に高い相関が認められた。また、植物の総合活力度と赤外カラー航空写真から得られたバイバンド比R/Gとの間に高い相関が得られた。以上の結果から、前述の植物の総合的活力度が複合大気汚染環境の評価に有効な指標となりうることが示唆された。

Ⅶ. 大気汚染ガス暴露による植物影響の計測と評価

1. まえがき

相賀一郎

大気汚染の植物影響について、世界の各国からばく大な数の論文が発表された。これらは総合抄録や成書又は政府機関への報告書としてまとめられている。我が国における最近の環境庁の委託による「大気汚染の植物影響に係る環境影響評価マニュアル(案)」(1981)もその一つである。この文献調査報告書は、数千にも及ぶ論文を資料とし、種々の汚染ガスが栽培植物や樹木に及ぼす急性影響、慢性影響について整理されているので、従来の研究結果をよく理解することができる。報告書では、まず最初に、大気汚染による植物影響は複雑かつ多様な現象であり、両者の間の因果関係が必ずしも解明されていないため、大気汚染の植物影響にかかわる環境影響評価は難しい分野であると述べている。

報告書に収集されている論文の大部分は、何らかの環境調節を行った汚染ガス暴露チャンバーのなかで、実験植物に特定の汚染ガス暴露を行い、葉面に発現する種々の特徴ある可視障害、生育障害又は生理反応障害について調査する方法論によっている。この方法論の場合、最初に困惑することは、ガス暴露実験結果の再現性を得ることが困難なことである。同一種に属する実験植物を同一と思われる環境条件下でガス暴露を行った場合でも出現する被害現象は異なっていることがあり、実験者が違う場合、相互の実験結果を比較することはできないと考える程である。例えば、Jef-free (1980) が、各種の農作物、園芸作物の二酸化硫黄に対する抵抗性を、感受性大、抵抗性大及び中程度と3段階に区分し、8人の研究者による実験を整理した結果が取り上げられているが、この資料によると、二酸化硫黄に対して高感受性の植物における実験結果は、すべての研究者について一致しているものの、それ以外での植物では、ある研究者は抵抗性であると述べ、別の研究者は感受性であると全く逆のことを述べている。

このような実態は、この分野における標準的実験法がいまだ確立していないことを示している。同一種に属していても品種や系統が異なる実験植物間の感受性が異なることは当然のこととしても、形態的及び生理的な遺伝形質がほぼ均質化している同一品種の栽培植物においても、汚染ガスに対する感受性が異なる場合がある。それらは、実験植物の生育方法の差異が原因となることもあり、また、ガス暴露環境のなかで、光条件、温湿度条件、気流の条件及び土壌環境条件等も結果に大きな影響を与える原因となることもある。(第8章参照)。

また、別の視点から考えなくてはならないことがある。それは、従来から、ガス暴露量と植物反応の関係で、植物影響についての現象を理解しようとする習慣があることである。放射線の生体影響のように、直接的に生体構成物質に影響を与える場合に用いられる暴露量と生体反応の関係を、気孔を経由して植物に取り込まれる汚染ガスの影響の場合に適用することは無理があるように思われる。よく知られているように、気孔の開閉運動は、環境要因の変化に微妙に影響される。例えば、光量の変化、水ストレスの変化、又は汚染ガス濃度の変化より、気孔は素速く反応し開閉運動をするが、葉面の気孔全体が均一に反応するのではなく、それぞれの気孔が特徴ある反応をする場合がある。気孔が閉じると、植物周辺は汚染ガス環境であっても、植物体内には、ほとんどガスを取り込まない。したがって被害の出現は軽度なものとなるだろう。

植物に対する汚染ガス暴露実験において重要なことは、汚染ガス環境下で、実験植物のガス吸収速度を経時的に計測し、植物への吸収量を知ることである。そして、ガス暴露量に対する植物反応の関係ではなく、吸収されたガス量に対する植物反応の関係で議論する習慣を確立することである。この方法論により、実験結果の再現性が確保されるとともに、大気汚染の植物影響についての因果関係は、新たな見方で論理的に説明されるようになるだろう。

以上の観点から、大政ら(1981)は、前報告書において、走査型赤外線カメラと計算機を連結した熱赤外線画像計測システムを導入し、葉面温分布を計測し、得られた膨大な画像情報を処理し、面領域における気孔開閉運動、蒸散及び汚染ガス吸収についての生体情報を定性的に得ることができると述べた。引き続き、この章では、まず最初に、葉温分布から定量的に気孔開閉運動、蒸散速度及び汚染ガス吸収速度についての葉面分布を得る方法について述べる。

葉面における汚染ガスの吸収量が定量化されると、次は、ガス吸収の結果、葉面に出現する可視害の定量的評価が必要になる。可視害徴は、汚染ガスに対する抵抗性、感受性を論じる場合、一般的に用いられる指標である。従来、この可視害徴は、被害部位と正常部位の面積を計るか、又は、クロロフィル含有量の差異により評価されていた。しかしながら、ガスの種類によっては、葉面全体にはん点状の障害や水滲が出現することもあり、客観的評価法はいまだ確立していない。そこで、ここで開発した一連のシステムにフィルタを装着したテレビカメラにより得られる画像の処理システムを付加した。このシステムによる可視害評価法について述べる。

最後に、生育している実験植物の気孔運動を観察するための高感度テレビカメラを装着した光学顕微鏡-画像処理システムについて述べる。前述のように、気孔の開閉は環境要因の変化により顕著な影響を受ける。しかし、従来の方法では、生育している植物の気孔運動を連続的に観察することは非常に困難であった。ここで、新たに開発した装置では、遠隔操作で視野を検索し、焦点距離を調整することにより顕微鏡画像をモニターテレビで観察することができる。

以上の一連の画像計測システムの完成により、環境調節装置内の制御環境下で生育している実験植物に汚染ガスを暴露した場合に起こる気孔の開閉状態を直接観察しながら、環境条件の変化に対応して経時的に変化する植物の蒸散量の変化、汚染ガス吸収量の変化を計測し、その後葉面に出現

する可視害徴を定量的に評価することができるようになった。それらの現象の定量的変化の相互関係から、環境のガス濃度とその環境条件下での植物のガス吸収量と植物葉面に起こる現象の因果関係を解明することができる。この新しく導入された方法論により蓄積される資料は、大気汚染の植物影響にかかわる環境影響評価に役立つものであることを信じている。

引用文献

- Jeffrey, C.E. (1980) : Plant damage caused by SO₂. Papers presented to the symposium on the effects of air-borne pollution on vegetation. Warsaw (Poland) 1980 p.328-354.
- 大気汚染の植物影響に係る環境影響評価マニュアル(案)(1981). 日本公衆衛生協会.
- 大政謙次・橋本 康・相賀一郎(1981) : 汚染ガスに被暴した植物の葉温パターンの計測(Ⅱ)種々の汚染ガスによる葉の可視害症状の出現に寄与する主我な要因について. 国立公害研究所研究報告, 第28号, 133-148.

2. 植物の生育・生理反応の評価のための画像計測処理システム

大政謙次・橋本 康¹⁾・相賀一郎

ファイトトロン、実験ほ場、さらにフィールドにおける植物の生育・生理反応の評価のための画像計測処理システムの開発を、本特別研究において行ってきた。図2.1に、この画像計測処理システムの構成を、写真2.1に概観を示す。このシステムは、種々の目的に応じることのできる汎用システムとして設計したが、フィールド調査にも使用できるように可搬性やリアルタイム性にも配慮がなされている。

画像センサとしては、各種撮像管や固体撮像素子などを持つ計測用 TV カメラと高感度計測のためのイメージンテンシファイヤ、温度計測のための走査型赤外線カメラ（8～13 μm, HgCdTe, 液体窒素冷却）が接続されている。これらの画像センサは、形状、色つや、繁茂状態、生体温度、けい光、その他の計測・評価すべき植物の生育・生理状態の特徴量に応じて使い分けられることができる。また、生育している状態での植物の顕微鏡像の計測が可能なりモートコントロール光学顕微鏡システムが接続されている。

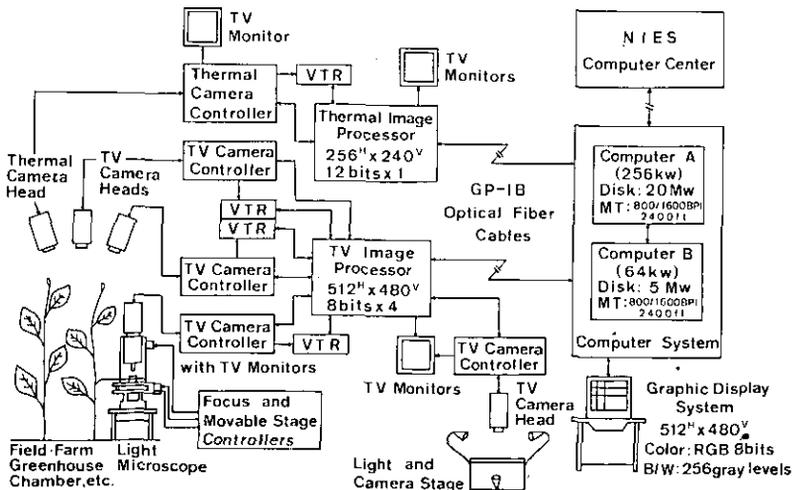


図2.1 植物の生育・生理反応の評価のための画像計測処理システム

1) 客員研究員 愛媛大学農学部

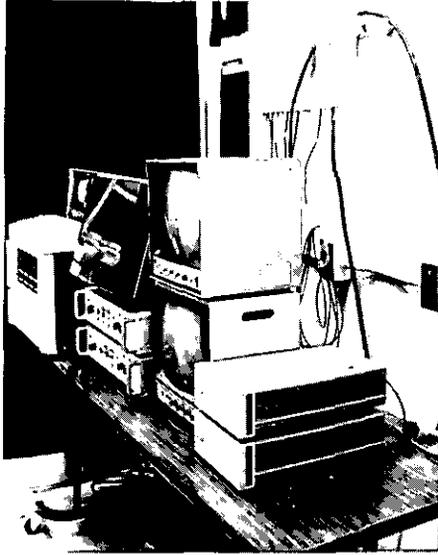


写真 2.1 画像計測処理システムの概観

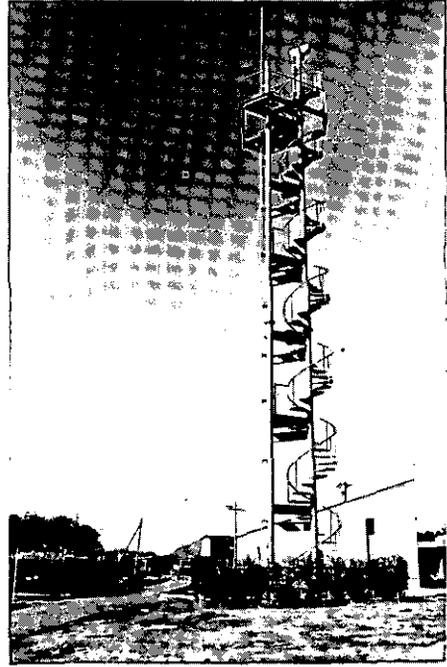
画像センサからの信号は、サーマルあるいはTVイメージプロセッサでデジタル化され、ノイズ除去、シェーディング補正、その他の前処理を行った後、計算機システム（ホスト計算機）に転送される。イメージプロセッサは、基本処理がハードウェア化されており、これらの処理をリアルタイムで行うことができる。特に、TVイメージプロセッサは、画像処理専用的高速演算機能を有している。

また、これらのプロセッサは、小型軽量で、簡単な画像処理パッケージを内蔵しており、計算機システムとの接続なしに現場での画像解析が可能である。イメージプロセッサと計算機システムは、光ファイバケーブルを用いたGP-IBにより、約1 km離れた場所からの画像データを25 kB/sで中継器なしに伝送することができる。また、さらに延長を必要とする場合には、中継器の接続も容易である。なお、S/Nが悪くなるが、カメラからの信号を現場でVTRに記録し、改めて再生画像をこのシステムを用いてバッチ処理することも可能である。写真2.2に、研究所構内の実験ほ場に設置された観測塔とは場内の計測室に設置されたイメージプロセッサの概観を示す。このシステムを用いて、今後、ほ場で生育している植物の観測とオンラインでの生育評価をする手法の開発を行っていく予定である。そして、フィールド調査やリモートセンシングにより植物の生育・生理反応を評価するための画像計測評価手法の開発を行っていく予定である。

このシステムと利用分野の可能性についての詳細は、筆者らのレビューや著書（大政・相賀, 1981; 大政, 1983; Omasa *et al.* 1983; Omasa & Aiga, 1984）を参照されたい。



(a) ほ場計測室



(b) 観測塔

写真 2.2 実験ほ場に設置された観測塔とほ場内計測室に設置されたイメージプロセッサの概観

引用文献

- 大政謙次 (1983) : リモートセンシング. 「新農業システム総合技術」橋本 康ら編. p 459-483, R and D プランニング.
- 大政謙次・相賀一郎 (1981) : 画像処理による植物の生育・生理反応の評価. 遺伝, 35(1), 25-31.
- Omasa, K. and I. Aiga (1984) : Image instrumentation for evaluating the effects of environmental pollution on plants. In Encyclopedia of Systems and Control. Editor-in-Chief. M. Singh. Pergamon Press. in press.
- Omasa, K. Y. Hashimoto and I. Aiga (1983) : Observation of stomatal movements of intact plants using an image instrumentation system with a light microscope. 24, 281-288.

3. 熱赤外面像計測による汚染ガスの吸収量と植物生体反応の評価

大政謙次・橋本 康¹⁾・相賀一郎

植物は、蒸散、光合成、呼吸などの自らの生命維持に必要な活動のための物質の交換を気孔を介して大気との間で行っている。大気汚染地域では、その際、汚染ガスも気孔を介して侵入し、種々の影響をもたらす。筆者らは、植物葉温と気温、湿度、放射、気流などの熱環境との関係を植物-熱環境系として体系的に取り扱うことにより、植物葉温から汚染ガス吸収速度、蒸散速度及び気孔反応を推定する手法について検討している。これまでに、植物反応の基本となる葉の局所部位における汚染ガス吸収と植物生体反応の評価手法を開発した。以下に、この手法について簡単に述べる。

表裏の温度が等しいと仮定できる薄く平らな葉の局所部位における熱収支から、局所部位における蒸散速度 W_x を求めると次式を得る。

$$W_x = \{ \alpha_p E_{s_x} + \varepsilon (E_{w_x} - 2\sigma T_{i_x}^4) + 2\rho C_p (T_a - T_{i_x}) / r_{ka_x} \} / L \quad (1)$$

ここで、 E_s , E_w , α_p , ε , T_i , T_a , σ , ρ , C_p , r_{ka} , L は、それぞれ、環境からの短波放射 (波長 $\leq 3 \mu\text{m}$)、環境からの長波放射 (波長 $\geq 3 \mu\text{m}$)、短波放射の吸収係数、長波の放射率、葉温、気温、ステファン・ボルツマンの定数、空気の比重量、空気の定圧比熱、熱伝達に対する境界層抵抗、蒸発の潜熱である。添字 x は、局所部位 x での値を示す。気温、湿度、放射、気流などの熱環境要因を一定に保つとすれば、式(1)の右辺の変数は葉温 T_{i_x} のみとなる。それゆえ、葉温以外のパラメータを前もって求めておけば、葉温を計測することにより蒸散速度を推定することができる。さらに、次式により、気孔開度の指標である水蒸気拡散に対する気孔抵抗 r_{wx} を推定することができる。

$$r_{wx} = 2 \{ X_{s_x}(T_{i_x}) - \varphi X_s(T_a) \} / W_x - (\kappa / D_w)^{2/3} r_{ka_x} \quad (2)$$

ここで、 $X_s(T)$, φ , κ , D_w は、それぞれ、 $T^\circ\text{C}$ における飽和蒸気密度、相対湿度、空気の温度伝導率、水蒸気と空気との分子拡散係数である。

他方、植物の汚染ガス吸収速度 Q_x 及び積算ガス吸収量 $Q_{in t_x}$ は、次式により推定することができる。

$$Q_{in t_x} = \int_0^T Q_x dt \quad (3)$$

1) 客員研究員 愛媛大学農学部

$$Q_x = 2(P_a - P_{i_x}) / (r_{ga_x} + r_{gs_x}) \quad (4)$$

ただし、

$$r_{ga_x} = (\kappa / D_g)^{2/3} r_{ka_x} \quad (5)$$

$$r_{gs_x} = (D_w / D_g) r_{ws_x} \quad (6)$$

ここで、 P_a , P_i , r_{gs} , r_{ga} , T , D_g は、それぞれ、大気中のガス濃度、気孔底界面でのガス濃度、ガス拡散に対する境界層抵抗、気孔抵抗、被曝時間、ガスと空気との分子拡散係数である。気孔底界面でのガス濃度 P_i は、主要な汚染ガスである SO_2 , NO_2 , O_3 , PAN などについては、植物体内での代謝、移動などの生理機能が十分大きく、 $P_i = 0$ と仮定することができる。NO, CO については $P_w/P_i \geq 0.9$ である。

次に、この手法の精度について述べる。葉温計測は、高精度に環境調節した暴露チャンバー内で生育している植物の特定葉について行いが、環境からの放射が不均一な場合には誤差を生じる。葉面とカメラ面の角度を変えることにより、葉面は、異なった装置内表面からの放射を受ける。赤外線カメラと熱電対の温度指示値を比較した結果、葉面とカメラ面の角度の違いにかかわらず $\pm 0.1^\circ C$ 以内であった。先に述べた定量化の手法に基づく推定の精度を検討するために、生育しているヒマワリの1枚の葉の蒸散速度と、水蒸気拡散に対する気孔抵抗について、前述のモデルにより得られた値と重量法により求めた値を比較した。この結果を図3.1に示す。図3.1(a)は、重量法により得られた蒸散速度 W_w と(1)式により推定された蒸散速度 W_x の比較である。 W_x は、葉温が葉の部位により異なるのである幅を持っており、図中ではその幅を記号 I で、葉面全体の平均値を O で表した。 W_w は、葉1枚の平均値であるので、 W_x との比較は平均値で行った。蒸散速度が、 $0.1 \times 10^{-5} g \cdot cm^{-2} \cdot s^{-1}$ 以下の場合には葉にしおれが生じていた。このような場合を除けば、 W_w と W_x の平均値の差は $0.02 \times 10^{-5} g \cdot cm^{-2} \cdot s^{-1}$ 以内である。図3.1(b)は、ここで得られた W_w と W_x を(2)式に代入し計算した水蒸気拡散に対する気孔抵抗 r_{ws_x} の比較である。 r_{ws_x} が $10 s \cdot cm^{-1}$ 以下の場合には、 W_w と W_x の平均値から得られた r_{ws_x} の差は $0.3 s \cdot cm^{-1}$ であった。蒸散速度や気孔抵抗の推定精度は、設定される環境条件により変わると予想されるが、ここで得られた結果から、通常の設定条件では十分な精度が期待できる。また、 SO_2 , NO_2 , O_3 及び PAN などの汚染ガスの吸収についても、蒸散速度の推定モデルとの相似性から、蒸散速度の精度に準じた精度での定量化が期待できる。

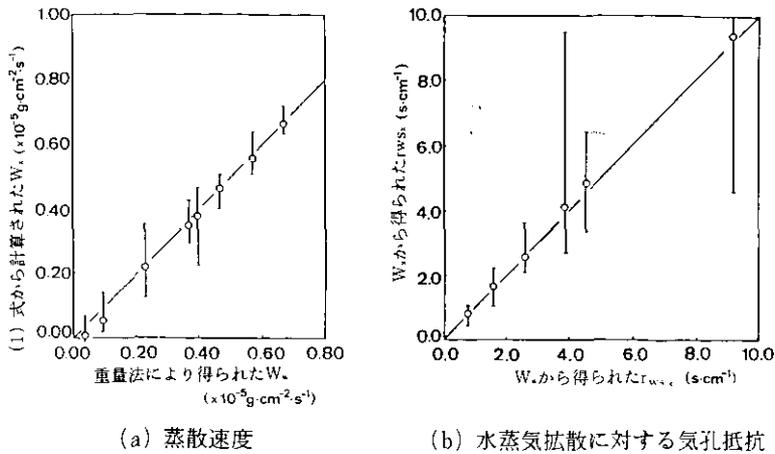


図 3.1 蒸散速度と気孔抵抗の推定精度

図3.2は、赤外線カメラにより計測されたSO₂に被曝した植物葉（ヒマワリ）の葉面温度分布の経時変化である。また、図3.3は、この葉温データから、上記の手法により計算した蒸散速度、気孔抵抗及びSO₂吸収速度の経時変化である。図3.3の結果から、SO₂暴露時間の経過に伴って気孔開度の指標である気孔抵抗が大きくなり、蒸散速度、SO₂吸収速度が共に減少した。しかし、その程度は、葉の部位により異なり不均一であった。このことは、SO₂に対する気孔の感受性が葉の部位により異なることを示しており、興味ある知見である。

図3.4は、SO₂、NO₂及びO₃にそれぞれ被曝したヒマワリ葉で、60分間に吸収されたガスの積算量と当該葉に出現した可視害の写真を対比させたものである。SO₂とNO₂の場合は、吸収したガスの積算量がしきい値を超えた部位に、急性の可視害が出現しているのが分かる。しかし、O₃の場合には、積算吸収量と急性可視害の間には必ずしも直接の関係がみられないことは興味深い。

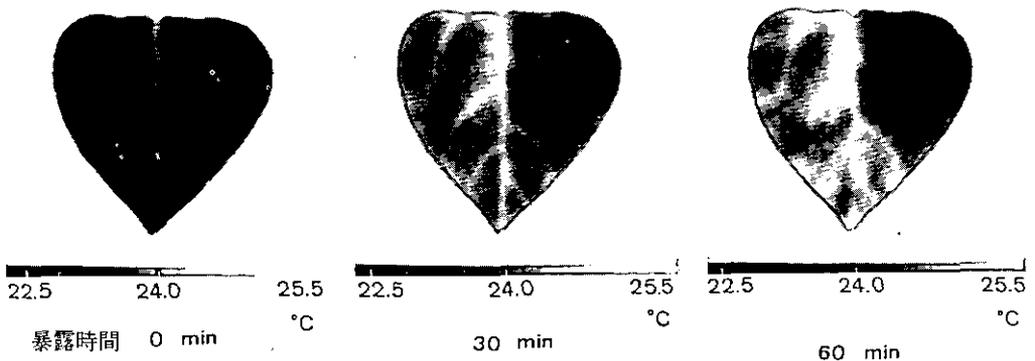
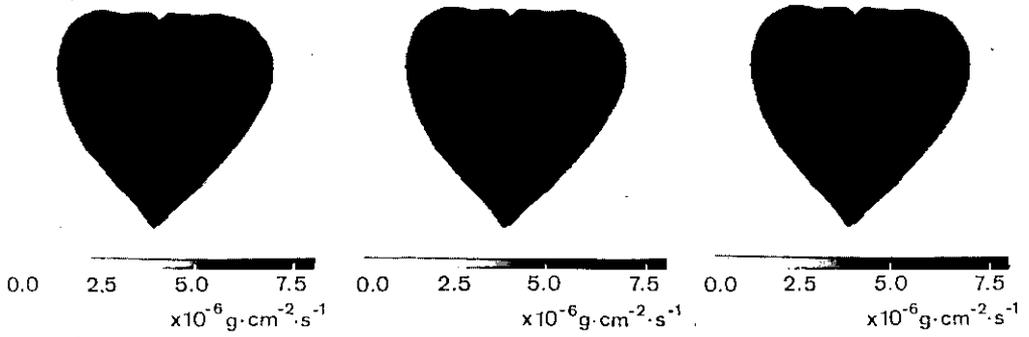
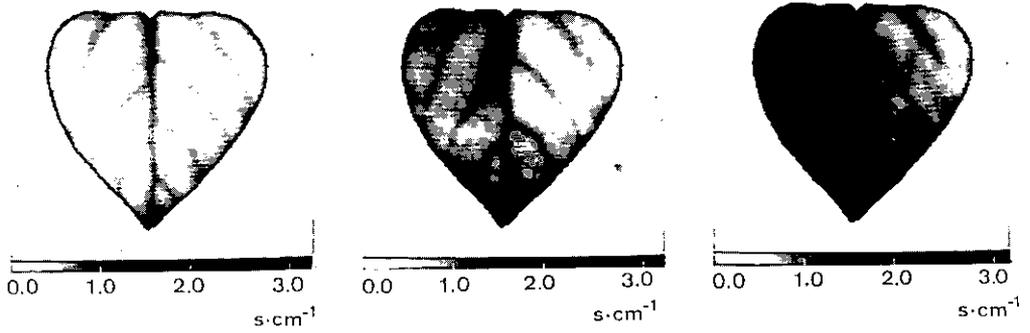


図 3.2 SO₂に被曝した植物葉の葉面温度分布の経時変化

蒸散速度



気孔抵抗



SO₂吸収速度

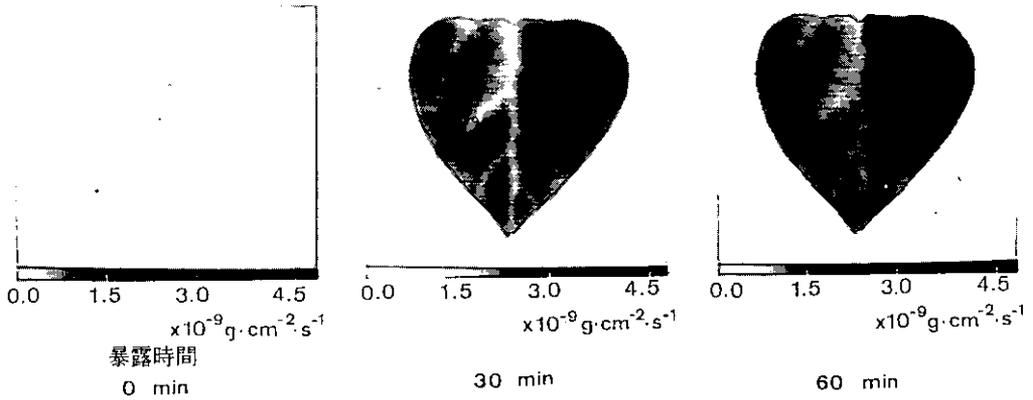


図 3.3 図 3.2 の葉温分布から計算した蒸散速度、気孔抵抗及びSO₂吸収速度

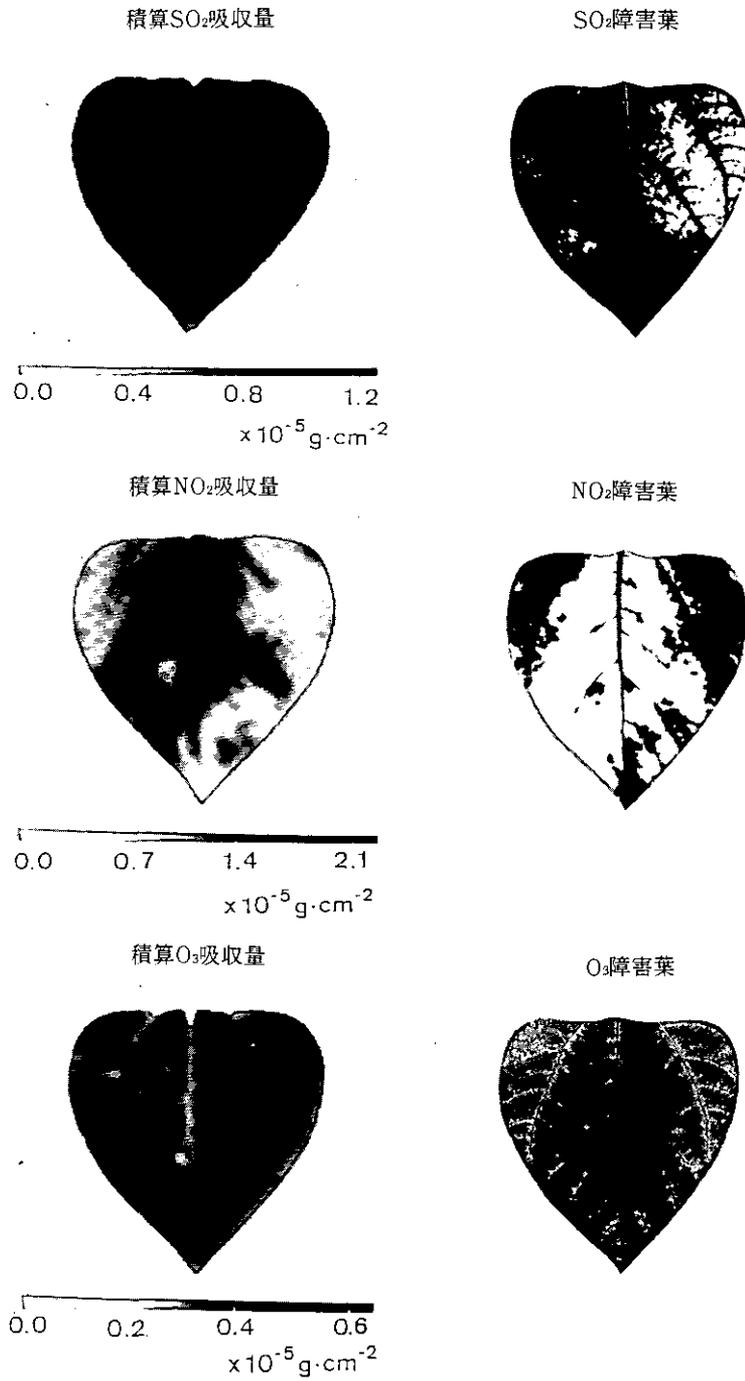


図 3.4 SO₂、NO₂及びO₃被暴葉に吸収されたそれぞれのガスの積算量と出現した可視害の関係

ここで述べた手法は、上記のように葉面の各部位において、気孔反応の解析やガス吸収量と被害との関係を検討することを可能にした。今後、大気汚染による植物影響や植物による大気汚染浄化能力の評価に効果を発揮するであろう。また、リモートセンシングによる広域評価手法開発の手がかりが得られた。

ここで述べた手法の詳細は、大政ら（1981）の文献、また、その応用例については、Omasa *et al.* (1981a, b) の文献を参照されたい。さらに、IMEKO 1982（国際計測学会）において、これらを総合的にまとめたものを発表している（Omasa *et al.*, 1983）。

引用文献

- 大政謙次・安保文彰・相賀一郎・橋本康（1981）：大気汚染環境下の植物の画像計測—熱赤外画像に含まれる生体情報の定量化について—。計測自動制御学会論文集，17，657—664。
- Omasa, K., Y. Hashimoto and I. Aiga (1981a) : A quantitative analysis of the relationships between SO₂ or NO₂ sorption and their acute effects on plant leaves using image instrumentation. *Environ. Control Biol.*, 19, 59—67.
- Omasa, K., Y. Hashimoto and I. Aiga (1981b) : A quantitative analysis of relationships between O₃ sorption and its acute effects on plant leaves using image instrumentation. *Environ. Control Biol.* 19, 85—92.
- Omasa, K., I. Aiga and Y. Hashimoto (1983) : *Image instrumentation for evaluating the effects of air pollutants on plants*. In *Technological and Methodological Advances in Measurement*, Vol. 3, G. Striker, K. Havrilla, J. Solt and T. Kemeny. ed, North Holland, Amsterdam. p 303—312.

4. 鏡面反射の画像計測による水滲の検出

大政謙次・橋本 康¹⁾・相賀一郎

汚染ガスに被曝した植物の可視障害は、水滲、しおれといった初期の状態から、ネクロシス、クロロシスへと進行する。筆者らは、鏡面反射の画像計測により、可視障害の最も初期の段階である水滲状態の検出を試みた。この手法について簡単に述べる。

計測対象とする植物葉を、葉形にくり抜いたプラスチック板に接着固定し、光照射角度及びカメラ角度を葉面に対して、それぞれ約30°に設定した(図4.1)。鏡面反射画像は、クロロフィルの吸収帯の干渉フィルタと偏光フィルタを通してTVカメラにより計測し、コンピュータで処理した。その際、偏光フィルタのスリット角度は、水滲が発現した状態を観察し、最も鏡面反射が大きくなるように調節した。そして、得られた濃淡画像を、以下のアルゴリズムに基づき解析した。

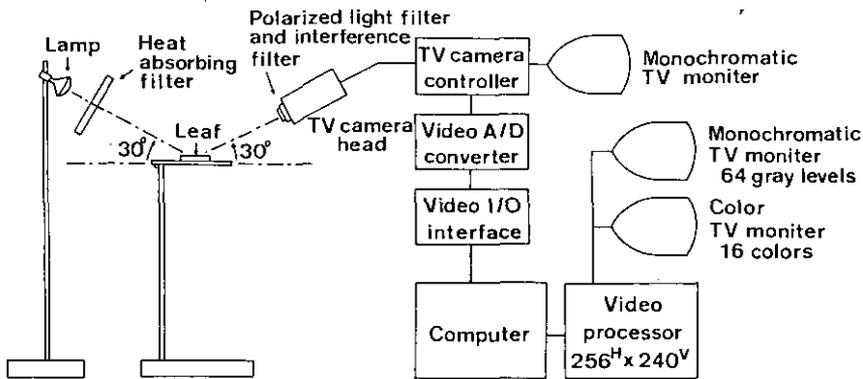


図 4.1 計測装置の構成

葉の鏡面反射の濃淡画像を S 、 S 中の画素 (i, j) の濃度値を S_{ij} とする。各画素での正常葉に対する被曝葉の反射の増加率 $P_{ij}(t)$ を次式で与える。

$$P_{ij}(t) = \{ S_{ij}(t) - S_{ij}^N \} / S_{ij}^N \quad (1)$$

1) 客員研究員 愛媛大学農学部。

ここで、 $S_{ij}^N(t)$ は、それぞれ、正常葉の各画素での濃度値、暴露開始後の経過時間である。 $P_{ij}(t)$ が P_{sh} 以上の領域を障害発現領域と定義すると、障害発現領域の画素数 $N(t)$ は、

$$N(t) = \sum n_{ij}(t), \quad n_{ij}(t) = \begin{cases} 1 : P_{ij}(t) \geq P_{sh} \\ 0 : P_{ij}(t) < P_{sh} \end{cases} \quad (2)$$

さらに、葉全域の画素数を A とすると、葉の障害発現領域の面積比は、

$$K(t) = N(t) / A \quad (3)$$

となる。また、葉の障害発現領域の反射の平均増加率 $X(t)$ は次式で与えられる。

$$X(t) = \{ \sum n_{ij}(t) P_{ij}(t) \} / \sum n_{ij}(t) \quad (4)$$

この手法を用いて、 SO_2 被暴葉に発現する水滲を検出したのが図4.2である。また、図4.3は、可視障害の代表的なステージにおける顕微鏡写真である。これらの写真は、それぞれ、図4.2の A ~ D の時点の状態に対応している。図4.2において、暴露後40分を経過した時点から急激に $K(t)$ が大きくなったことがわかる。これは、被暴に伴い葉面に水滲が急激に発現したことを示している。

以上より、この手法が、可視障害の最も初期の段階である水滲の検出に有効であることがわかった。この手法は、偏光画像のレフレクタンスによる評価に比べて、葉面の各部位の反射角や光源からの距離の違いにより異なる鏡面反射特性を補正でき、S/N が極めて改善される。この手法の詳細については Omasa *et al.* (1984) の文献を参照されたい。

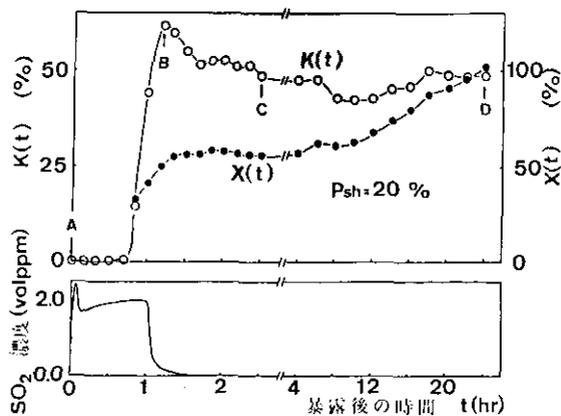


図4.2 SO_2 に被暴した植物葉の $K(t)$ と $X(t)$ の経時変化

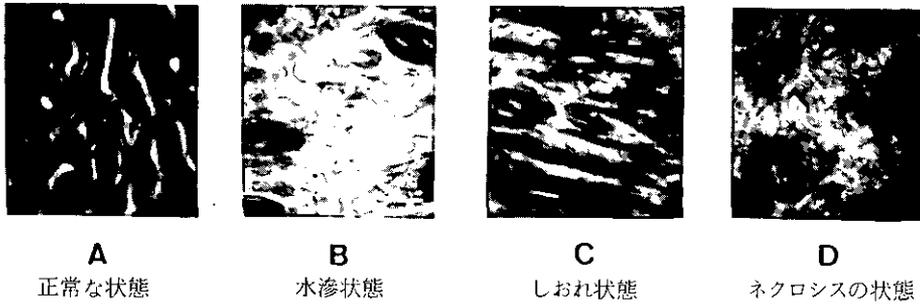


図 4.3 可視害のそれぞれのステージ (A~D) における顕微鏡写真

引用文献

- Omasa.K. Y.Hashimoto and I.Aiga (1984) : Image instrumentation of plants exposed to air pollutants (5) Evaluation of early visible leaf injury by polarized spectral reflection image. Res. Rep. Natl Inst. Environ. Stud., 66, in press.

5. スペクトル画像解析による壊死状可視障害の評価

大政謙次・橋本 康¹⁾・相賀一郎

汚染ガスにより葉面に発現する壊死状可視障害（ネクロシスとクロロシス）は、種々の植物影響のうちで最も顕著な症状であり、古くから大気汚染地域での調査や汚染ガス暴露実験の際の影響評価指標として用いられてきた。障害の評価は、程度の評価と症状の認識・識別に分けられるが、観察による評価が最も一般的である。そこで、客観的で保存のきく、また大量のサンプル処理が可能な自動計測手法の開発が必要とされるが、ここでは、障害の程度の評価に限定して、その評価手法について述べる。

典型的な SO_2 、 NO_2 及び O_3 被害葉（ヒマワリ）の写真を先のⅦ. 3の図3.4において示した。この写真において、正常な領域は黒く、障害発現領域は白く表される。 SO_2 及び NO_2 被害葉には比較的ブロードな障害が発現し、 O_3 被害葉にははん点状の薄い障害が発現しているのが観察される。

まず最初に、障害葉と正常葉のスペクトル特性を比較するために、一定の光条件の標本撮影装置に試料葉を固定し、葉面からの反射を種々の干渉フィルタを通してTVカメラで計測し、その濃度平均値を計算した。図5.1に正常葉及び SO_2 又は NO_2 被害葉の正常領域と被害領域のスペクトル特性を示す。 $0.45 \mu\text{m}$ 、 $0.55 \mu\text{m}$ 及び $0.67 \mu\text{m}$ の帯域において、被害葉の正常領域と被害領域のスペクトル特性は異なっていた。しかし、正常葉と被害葉の正常領域のスペクトル特性は一致していた。これは、 SO_2 及び NO_2 被害葉の障害の程度は、スペクトル画像を閾値濃度により正常領域と被害領域に2値化し、葉面積に対する被害領域の面積比を求めることにより評価できることを示している。この場合、スペクトル帯域は、正常領域及び被害領域の濃度平均値の差が大きく、正常領域の標準誤差が小さい $0.67 \mu\text{m}$ が最も有効である（表5.1）。この方法を用いて、図5.2に SO_2 に被曝したヒマワリ個体における葉位別の葉面積に対する被害領域の面積比を求めた例を示す。図5.2の結果は、下位葉が上位葉に比べ障害が顕著に発現していることを示している。なお、2値化のためのしきい値濃度 G_{th} は、 $0.67 \mu\text{m}$ 帯域の正常領域（正常葉を含む）の濃度平均値 G_{av} ($=53.5$) 及び標準誤差 G_{σ} ($=3.7$) から、 $G_{th} = G_{av} + 4 G_{\sigma} \approx 7.0$ で与えた。

他方、 O_3 被害葉の場合は、 SO_2 や NO_2 被害葉のように、被害領域と正常領域が2値的に分かれるのではなく、はん点状の障害として出現するので、被害領域の面積比を指標とした評価よりは、

1) 客員研究員 愛媛大学農学部

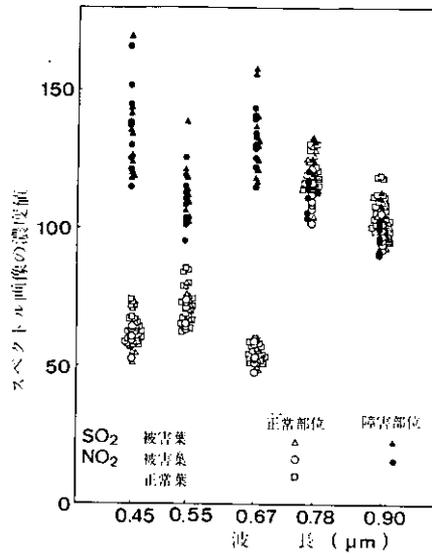


図 5.1 正常葉及びSO₂, NO₂被害葉の正常領域と被害領域のスペクトル特性

表 5.1 正常領域と被害領域のスペクトル画像の濃度平均値と標準誤差

波 長 μm	正常領域		被害領域	
	平均値	標準誤差	平均値	標準誤差
0.45	61.3	6.2	134.4	18.9
0.55	71.9	7.1	111.9	11.7
0.67	53.5	3.7	132.3	15.5

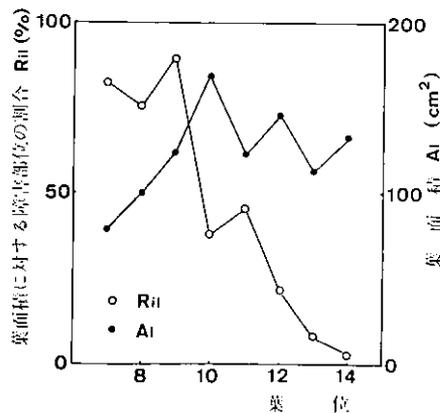


図 5.2 SO₂被暴ヒマワリの葉位別の障害の程度の評価

スペクトル画像の濃度平均値を指標とした方が有効である (図5.3)。このような障害は、植物色素の分解により起こり、その主要色素の一つはクロロフィルである。そこで、ヒマワリ試料葉の全クロロフィル含有量 C_{hl} と種々の波長帯のスペクトル画像の濃度平均値 G_w あるいはバンド比 B との関係調べた。その結果が表5.2である。最も相関が高いのは $B_r = 0.55/0.90$ の場合で (図5.4) で、相関係数は -0.95 、回帰直線は、 $C_{hl} = -69.6 B_r + 82.6 (\mu g \cdot cm^{-2})$ で与えられた。なお、この

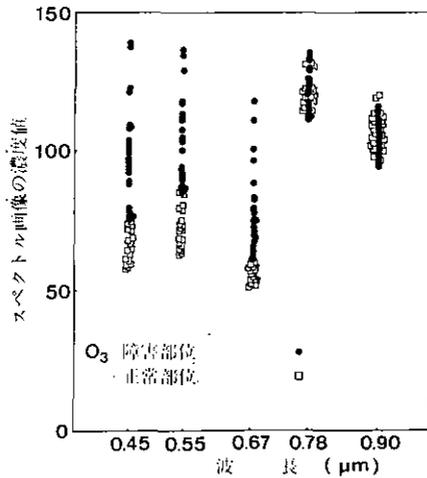


図 5.3 正常葉及びO₃被害葉のスペクトル特性

表 5.2 正常葉及びSO₂, NO₂, O₃被害葉のクロロフィル量とスペクトル画像の濃度平均値又はバンド比との関係

波長あるいはバンド比	相関係数	標準誤差
0.45 μm	-0.91	5.6 μg · cm ⁻²
0.55	-0.89	6.1
0.67	-0.87	6.7
0.78	-0.09	—
0.90	0.03	—
0.45/0.90	-0.93	5.1
0.55/0.90	-0.95	4.2
0.67/0.90	-0.88	6.4
0.78/0.90	-0.20	—
0.45/0.78	-0.91	5.7
0.55/0.78	-0.91	5.8
0.67/0.78	-0.86	6.9
0.45/0.67	0.16	—
0.55/0.67	0.60	10.9
0.45/0.55	-0.78	8.5

回帰直線をもとにクロロフィル含有量を推定する際の標準誤差は $4.2 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ であった。 O_3 被害葉の障害の程度は、この回帰直線により被害葉のクロロフィル含有量を推定し、正常葉の平均含有量 ($36.1 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$, 標準誤差 $4.3 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$) に対する比から評価できる。図5.5に O_3 に被暴したヒマワリの葉位別のクロロフィル含有量と正常葉に対する比を求めた例を示す。下位葉の方が上位葉に比べて可視害の程度が大きかった。

一般に複合汚染により生じる可視障害は、上記の二つの症状が混合している場合が多い。それゆえ、ここで述べた二つの評価手法を併用することが必要であろう。なお、ここで述べた手法は、Omasa *et al.* (1983, 1984) の文献において報告されている。

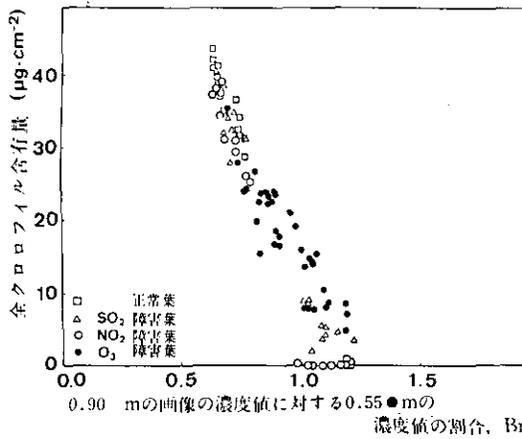


図 5.4 バンド比 0.55/0.90 の場合の濃度値と全クロロフィル含有量の関係

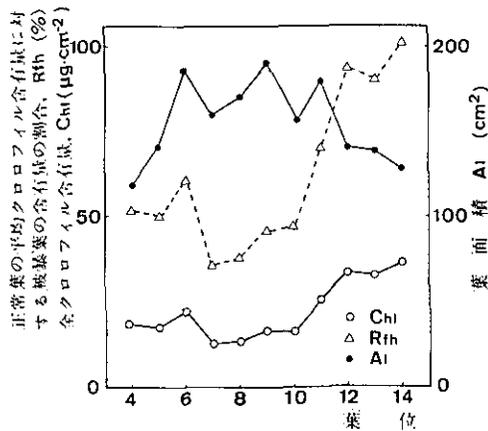


図 5.5 O_3 被暴ヒマワリの葉位別の障害の程度の評価

引用文献

- Omasa, K, I.Aiga and Y.Hashimoto (1983) : Image instrumentation for evaluating the effects of air pollutants on plants In *Technological and Methodological Advances in Measurement*, Vol. 3 , G.Striker, K.Havrilla, J.Solt and T.Kemeny ed., North Holland, Amsterdam. p.303-312.
- Omasa, K, Y.Hashimoto. and I.Aiga (1984) : Image instrumentation of plants exposed to air pollutants (4) Methods for automatic evaluation of the degree of necrotic and chlorotic visible injury. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.*, 66, in press.

6. 気孔開閉運動の画像計測

大政謙次・橋本 康¹⁾・相賀一郎

汚染ガスは気孔を介して、植物体内に取り込まれる。それゆえ、気孔の開閉運動を調べることは、汚染ガスの植物影響やガス吸収能力を調べる上で重要である。しかし、植物の生育している環境での気孔開閉運動を直接観察することは、従来の光学顕微鏡や走査型電子顕微鏡による手法では困難であった。そこで、特殊な光学顕微鏡と超高感度カメラを組み合わせた画像計測システムを開発し、生育している環境での気孔開閉運動を植物生体を破壊することなく観察する手法について検討した。また、このシステムの有効性を検討するために、種々の植物について、ポロメーター法により得た気孔コンダクタンスと気孔開度との関係について検討した。

光学顕微鏡を接続した画像計測システムの系統図は、Ⅶ. 2の画像計測システムの図2.1に示した。超高感度 SIT カメラで計測された画像は、白黒モニタに表示されるとともに、TV ビデオプロセッサでデジタル化され、ホスト計算機で処理される。光学顕微鏡の対物レンズと植物を固定するステージとの距離は、約1.3cmである。また、葉は、ステージから浮いてセットされる構造になっており、葉の両面の温湿度、CO₂濃度などの環境条件を周辺大気と同じに保つことができる。さらに、遠隔操作で焦点、視野、感度を調節できる。

図6.1に、この画像計測システムを用いて観察したソラ豆の気孔の照度変化に対する反応の例を示す。照度は、0分(a)で40から2 klx、10分(e)で2から40 klxに変化させた。照度低下に伴い気孔が2分(c)以内に閉じ始め10分(e)で、ほぼ全閉に近い状態になった。また、照度上昇に伴い気孔はゆっくりと開いたのが連続的に観察される。このシステムにより得られる画像の解像度は1 μ m以内であり、モニタ上での倍率は1600倍である。

図6.2は、種々の植物の表裏の気孔の開口幅 l と気孔コンダクタンス、 g_s との関係を示す。実験は、ある一定の照度において、まず、葉の1.5cm ϕ の領域の約35個の気孔を計測し、その後、即座にその領域の g_s を測定した。これを、同じ領域を対象として、照度を変えて繰り返した。同じ領域で測定した l の平均値と g_s の間には、正の相関関係が認められた。しかし、その回帰曲線は、植物の種類や表裏の違いにより異なっていた。表6.1に、図6.2に示した葉の領域での気孔の密度 (n_s) と気孔の開口長 (長軸方向の最大開度時における長さ) の平均値 $E(l_{bmax})$ を示す。 n_s と $E(l_{bmax})$ が大きい値を持つ植物ほど g_s の最大値も大きかった。図6.3に、図6.2と表6.1から得られた気孔開度 k と g_s の関係を示す。 k は、 $E(l)/E(l_{bmax})$ から計算された。同じ g_s 値に対する k は、トマトの表面、

1) 客員研究員 愛媛大学農学部

ソラマメの表面、ソラマメの裏面、トマトの裏面、ヒマワリの表面、ヒマワリの裏面の順に小さくなった。例えば、 $g_s = 0.50 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ で、ソラマメの表裏の α は、それぞれ、25%、13%であり、ヒマワリの表裏の α は、おおよそ2.5%であった。同じ、 g_s 値に対して、ソラマメの表とヒマワリとでは、 α に約10倍の違いがみられる。このことは、植物の種類が違う場合だけでなく、同一種でも葉のエイジ等が違う場合にもあてはまる(図6.4)。以上のことは、植物の種間差やエイジ(葉位)差と気孔の開度との関係を検討する場合、直接気孔を観察することの必要性を示している。

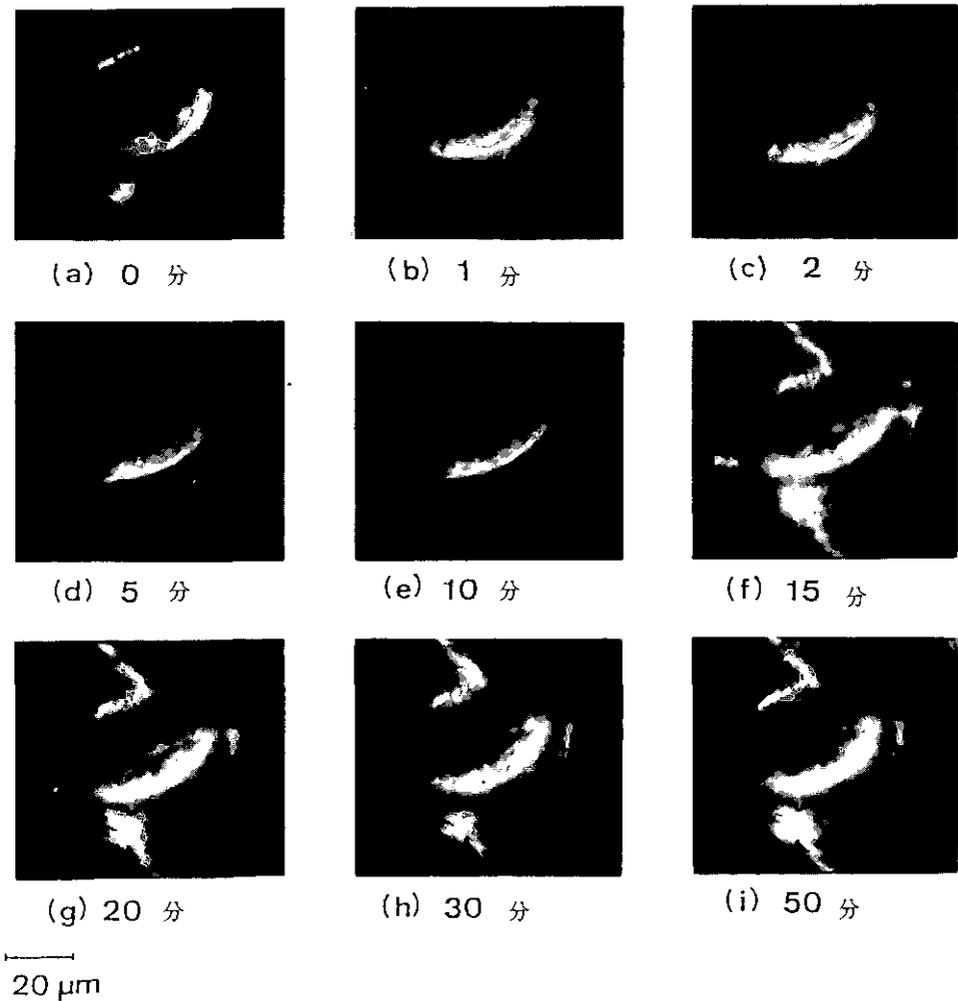


図 6.1 気孔の照度変化に対する反応の計測例

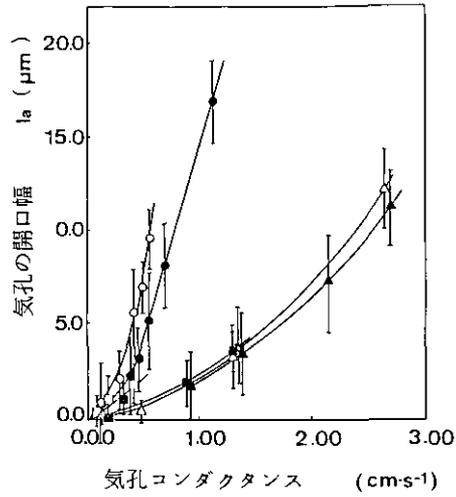


図 6.2 種々の植物の気孔の開口幅と気孔コンダクタンスとの関係

○, ソラマメ表, ● ソラマメ裏, △ ヒマワリ表, ▲ ヒマワリ裏, □, トマト表, ■ トマト裏

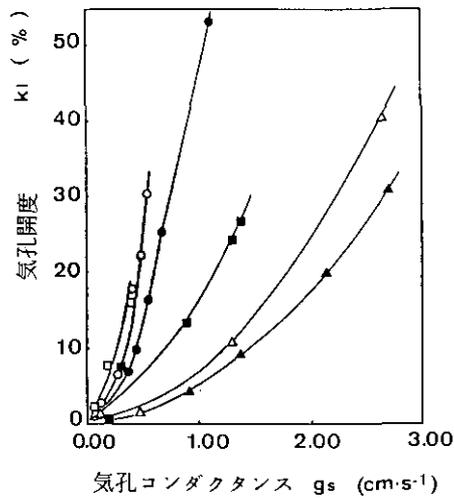


図 6.3 図 6.2 に示した植物の気孔開度と気孔コンダクタンスとの関係

表 6.1 図 6.2 と同じ部位における気孔密度(n_s)と気孔の開口長の平均値($E(l_{bmax})$)

植物の種類	表皮の種類	気孔密度 (n_s) (pieces/mm ²)	気孔の開口長の平均値 [$E(l_{bmax})$] (μm)
ヒマワリ	表	86.6	30.1
	裏	76.8	35.9
ソラマメ	表	17.7	31.1
	裏	34.7	31.9
トマト	表	24.8	11.6
	裏	77.8	14.5

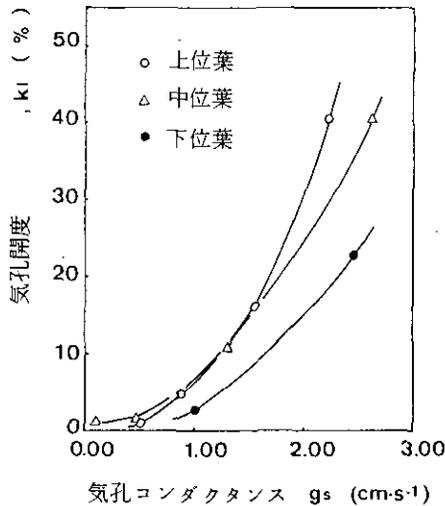


図 6.4 葉位差による気孔開度と気孔コンダクタンスとの関係

ここで述べた手法は、植物の生育している環境での気孔開閉運動を植物生体を破壊することなく観察することを可能にした。また、この手法は、葉と大気との間のガス交換の解析において、気孔からの蒸散に対するクチクラからの蒸散の割合を正確に求める手法としても有効である。現在、この手法を用いて、汚染ガスに対する気孔反応の検討を行っている。この報告については、Omasa *et al.* (1983a) の文献を参照されたい。また、種々の環境変化に対する気孔反応の直接観察については、1983年の米国植物生理学会 (ASPP) の大会において発表した (Omasa *et al.*, 1983b)。

引用文献

- Omasa, K. Y. Hashimoto and I. Aiga (1983a) : Observation of stomatal movements of intact plants using an image instrumentation system with a light microscope *Plant and Cell Physiol.*, 24, 281-288.
- Omasa, K. Y. Hashimoto, I. Aiga and B. R. Strain (1983b) : Continuous observation of stomatal responses of intact growing plants to environmental stimuli. *Plant Physiol.*, 72, 164.

7. まとめ

大政謙次

世界的にみても、植物生体を対象とする画像計測は始まったばかりである。このため、本特別研究において、主に汚染ガスに対する植物生体の反応やガス吸収の画像計測手法を開発してきた。今後は、これらの研究に加えて、フィールドを対象としたリモートセンシングを実験は場等新たにできた計測施設を利用して行っていく予定である。

Ⅷ. 大気汚染ガス暴露実験施設と実験植物

1. まえがき

相賀一郎

この報告書の一連の大気汚染ガスの高等植物に及ぼす影響についての大部分の実験は、当研究所ファイトロンにおいて行われた。数十種類の草本植物及び樹木幼樹が年間約2万鉢、ファイトロン環境制御温室で栽培された。これらの実験植物は、汚染ガス暴露キャビネットに持ち込まれ、各種の実験に供試された。

ガス暴露実験結果の再現性を得ることは、Ⅶ章においても述べたように非常に困難である。自家採種を繰り返したヒマワリを夏期に栽培した場合と冬期に栽培した場合では、ガス暴露の結果葉面に出現する可視害徴が全く異なる場合がある。また、汚染ガスの解毒に関する酵素の活性が見いだされたので、再度繰り返すとその活性が見いだされないことにも出合う。

この特別研究の目的は、大気汚染とそれによる植物影響の因果関係の解明にある。そのためには、自然界の植生や栽培植物の耕作地帯で観察される大気汚染の影響を実験室的に繰り返し再現することが基本的に重要なことであった。

本章では最初に、ファイトロンの施設構成の概要について述べる。実験植物を栽培した環境制御温室の温度及び湿度の環境要因制御特性、ガス暴露キャビネットの温度、湿度、光条件及び種々の汚染ガス濃度についての制御特性について述べる。また、温度、湿度、光及び風速の空間分布を三次元的に制御するとともに土壤環境条件を調節することができる風洞形式の植物環境調節装置（自然環境シミュレータ）について述べる。

次に、環境調節装置内で生育させる種々の実験植物の光環境条件、温湿度環境条件、土壤環境条件等に対する生長特性を解析することが、ガス暴露実験の再現性を確保するための基本的な必要条件であるとの立場から、ファイトロンにおける実験植物の栽培に関する問題点を取り上げた。

2. 国立公害研究所ファイトトロン

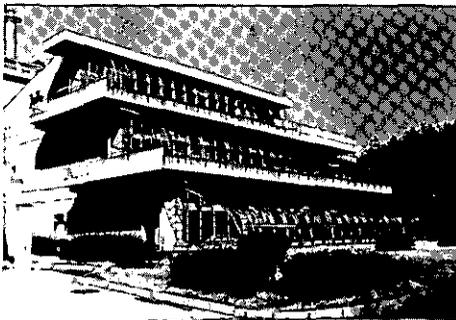
相賀一郎・大政謙次・松本茂

2.1 はじめに

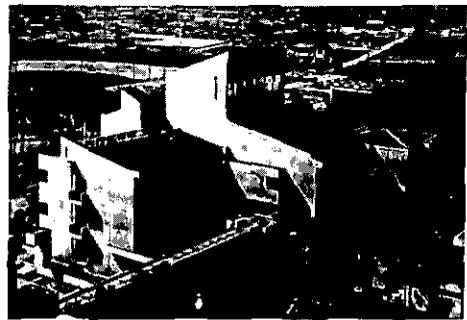
ファイトトロンは、環境要因と植物反応の因果関係を実験室的に解析するための植物環境調節装置である。環境庁国立公害研究所のファイトトロンは、環境汚染や自然改変が植物及び植生に与える影響を調査・研究し、環境政策立案のための基礎資料を得る目的で、昭和50年12月に第1期施設、昭和56年8月に第2期施設が完成した。これらの施設は、世界的にみても最大規模で、かつ最も新しいものである。第1期施設の主要設備としては、制御温室、複合大気汚染ガス暴露キャビネットがあり、また、第2期施設の主要設備としては、植物-環境系の解析のためのシミュレータがある。ここでは、これらの設備の概要と、その工学的環境調節技術上の特徴及び運転のためのエネルギー供給と管理体制に関する留意点について述べる。

2.2 施設の概要

第1期及び第2期施設の全景を写真2.1に示す。また、図2.1に各施設の室配置を示す。第1期施設は、地上3階、塔屋1階（延べ面積3340 m^2 ）で各階の南面には、実験植物を供給するための材料提供温室（有効室面積40 m^2 ×3室）、自然光下で温湿度などの環境要因と植物反応の相互関係を試験研究するための実験温室（制御温室）（40 m^2 ×3室）、及び大気汚染ガスの植物影響を、自然光下

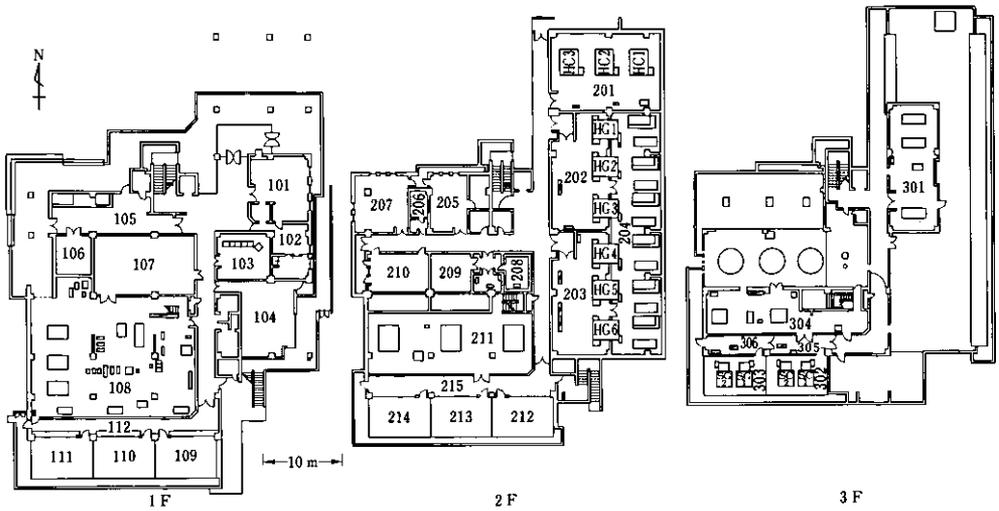


(a) 第1期施設



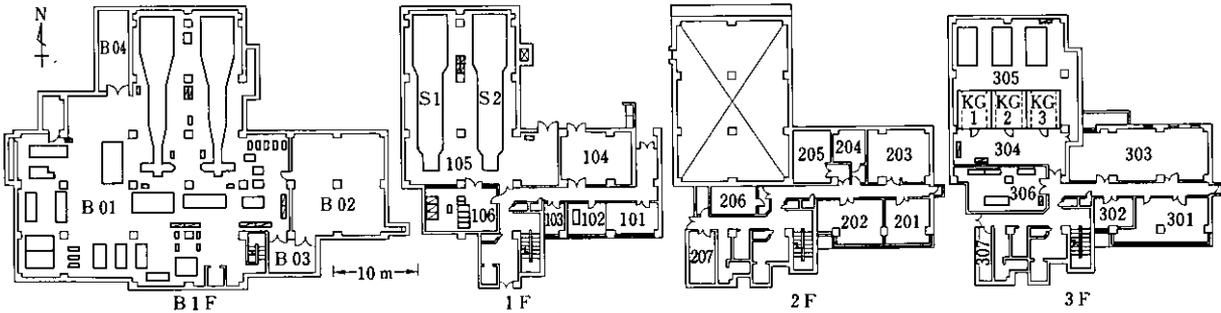
(b) 第2期施設

写真 2.1 国立公害研究所ファイトトロンの全景



(a) 第1期施設

- 101: 管理室 102: 事務室 103: 制御室 104: 研究連絡室 105: 準備室 106: 倉庫 107: 変電室
 108: 中央機械室 109: 材料提供温室(1) 110: 材料提供温室(2) 111: 材料提供温室(3) 112: 空調前室
 201: クリーンキャビネット室 202: ガスキャビネット室 203: ガスキャビネット室 204: ガスキャビネット
 機械室 205: 第1実験室 206: 暗室 207: 第2実験室 208: 低温室 209: 暗処理室 210: 研究室
 211: 機械室 212: 実験温室(1) 213: 実験温室(2) 214: 実験温室(3) 215: 空調前室 HC 1~3: 人工
 光型クリーンキャビネット HG 1~6: 人工光型ガスキャビネット
 301, 304: 機械室 302: クリーンキャビネット室 303: ガスキャビネット室 305, 306: 空調前室
 SC 1, 2: 自然光型クリーンキャビネット SG 1, 2: 自然光型ガスキャビネット



(b) 第2期施設

- B 01: 中央機械室 B 02: 変電室 B 03, B 04: ドライエリア
 101: 管理室 102: 制御室 103: 倉庫 104: 準備室 105: シミュレータ設置室 106: シミュレータ制
 御室 S 1, 2: シミュレータ装置
 201: 研究室 202: 実験室(A) 203: 無菌室 204: 暗室 205: 暗処理室 206: 低温室 207: 倉庫
 301: 実験室(B) 302: 測定器室 303: チャンバ室 304: キャビネット前室 305: キャビネット機械室
 306: 機械室 307: 倉庫 KG 1~3: 人工光型キャビネット

図 2.1 ファイトロンの室配置図

で調べるための自然光型キャビネット（ $4\text{ m}^2 \times 4$ 台，ダブルチャンバ方式）が立体的に配置されている。本施設内には，さらに，大気汚染ガスの植物影響を人工光下で調べる人工光型キャビネット（ $4\text{ m}^2 \times 9$ 台）がある。

他方，第2期施設は，地上3階，地下1階，塔屋1階（ 2090 m^2 ）である。この施設には，光・大気・土壌についての植物の群落環境を再現し，環境汚染による植物影響や植物の物質輸送現象を植物-環境系として総合的に解析し，植物による環境改善機能の評価に関する研究を行うためのシミュレータ（ $6\text{ m}^2 \times 2$ 台）と，人工光下で種々の生育・生理実験をするための人工光型キャビネット（ $11\text{ m}^2 \times 3$ 台）がある。

他に，関連施設として，蒸気・冷水などの温冷熱源の供給のためのエネルギーセンターと実験に用いるためのガス貯蔵庫がある。また，各施設は，冷熱源としてのブラインを供給する設備を有している。

2. 3 エネルギー及びガスの供給

2. 3. 1 エネルギーセンター

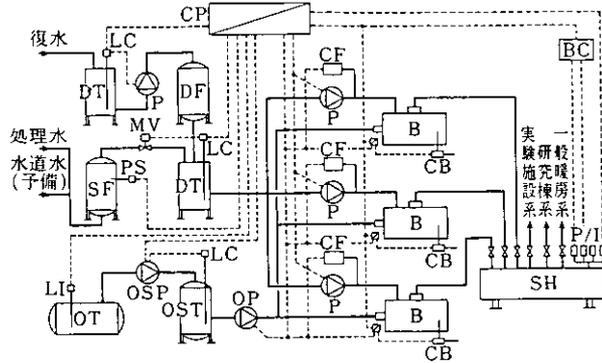
当研究所での各施設への温冷熱源の供給は，ブラインを除き，エネルギーセンターからの中央集中供給方式を採用している。計画されている施設完成時におけるエネルギーセンターから各施設へ供給されるべき熱源の総量は，温熱源で 1.27×10^7 kcal/h，冷熱源で 8.35×10^6 kcal/hと推定されている。これらの温冷熱源は，生物系実験施設では，年間を通じて中断することなく安定した供給を，また，理工系実験施設では，変動の大きい間欠的な供給を必要とする。

図2.2に，エネルギーセンターの温熱源供給システムの系統図を示す。各施設へ蒸気を供給するためのボイラは，灯油を燃料とする炉筒煙管式である。ボイラ用水は，ドレン回収を行い，用水量の低減を図っている。さらに，実験排水を再処理利用し，軟水装置の負荷軽減を図っている。また，各ボイラは，負荷の変動に対処するため，圧力設定による台数制御を行っている。各研究施設への供給圧力は 5 kg/cm^2 であるが，各施設では，熱交換あるいは減圧されて利用されている。

図2.3に，エネルギーセンターの冷熱源供給システムの系統図を示す。電動遠心冷凍機3台及び蒸気吸収冷凍機1台が設置され，各施設へ冷水を供給している。負荷変動に対処するため，冷水系内は循環密閉式であり，冷水流量による台数制御を行っている。これらの冷凍機の冷却水は，先に述べたボイラ用水同様，排水処理水の利用によってpH及び電導度の管理を容易にしている。各施設への供給冷水温度は 7°C である。

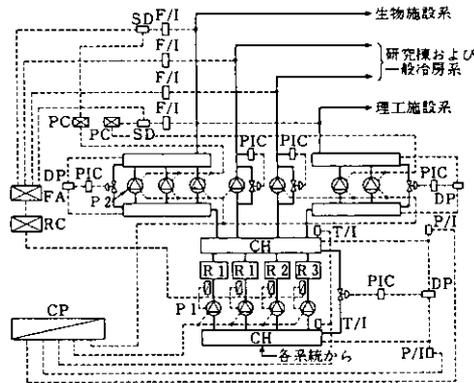
2. 3. 2 ファイトトロンにおけるエネルギーの供給システム

ファイトトロンの中央機械室では，エネルギーセンターから供給される蒸気及び冷水を利用目的に応じて処理するとともに，温湿度制御温室，キャビネット及び植物-環境系の解析のためのシミュレータなどの冷熱源としてのブラインを供給する。



B: ボイラ(5388×10³kcal/h×3台) BC: 台数制御装置
 CB: 連続ブロー装置 CF: 連続薬注装置 CP: 中央
 制御室監視盤 DF: ドレンフィルタ DT: 復水槽
 LC: 液面調節計 LI: 液面指示計 MV: 電動弁
 OP: 油圧送ポンプ OSP: 油供給ポンプ OST: 油
 サービスタンク OT: 油貯蔵タンク P: 給水ポンプ
 P/I: 圧力変換器 PS: 検水圧力スイッチ SF: 軟水
 装置 SH: 蒸気ヘッダ

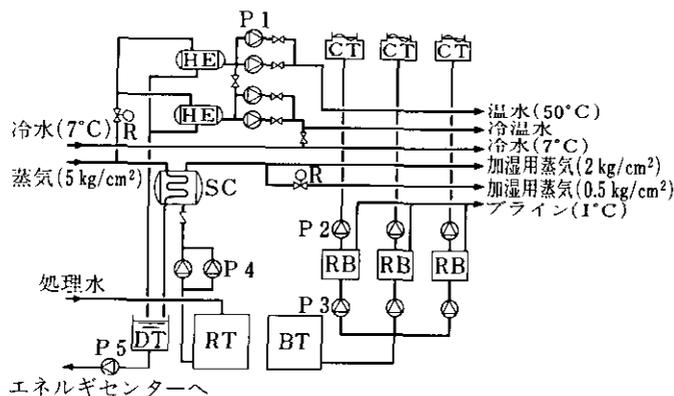
図 2.2 エネルギーセンターの温熱源供給システム



CH: 冷水ヘッダ CP: 中央制御室中央監視盤 DP: 差圧発信器 FA: 流量加算器 F/I: 流量変換器
 P1: 一次冷水ポンプ(4050 l/min × 2台, 10000 l/min × 2台) P2: 二次冷水ポンプ(1870 l/min × 3台, 3410 l/min × 2台, 870 l/min × 1台, 2350 l/min × 1台) PC: 二次冷水ポンプ台数制御装置 P/I: 圧力変換器
 PIC: 圧力指示調節計 R1: 遠心冷凍機(400 USRt × 2台)
 R2: 遠心冷凍機(1000 USRt) R3: 吸収冷凍機(1000 USRt) RC: 台数制御装置 SD: 信号分配器
 T/I: 温度変換器

図 2.3 エネルギーセンターの冷熱源供給システム

図2.4に、ファイトトロン[®]の温冷熱源供給システムの例として第2期施設の系統図を示す。エネルギーセンターから供給された蒸気は、熱交換器によって温水に熱交換され、温熱源として、シミュレータあるいはキャビネットに供給される。加湿用蒸気は、植物に有害な物質を含まない処理水を原水として、スチームコンバータで2 kg/cm²の蒸気を発生させて作られ、シミュレータに供給される。また、0.5 kg/cm²に減圧されてキャビネットに供給される。冷熱源としては、エネルギーセンターからの冷水のほかに、温湿度の制御範囲が広いシミュレータやキャビネットのために、ブライン冷凍機3台が設置されている。ブライン供給システムは、蓄熱槽を設けて四季や実験目的によって変動する負荷を吸収するとともに、蓄熱槽内の温度を検出し、台数制御を行っている。なお、シミュレータやキャビネットの温湿度は高い制御精度を要求されるため、供給温冷熱源の制御方式は、装置側での対応を含めて十分に配慮されている。その結果、温水を±0.1℃、ブラインを±0.1℃、蒸気を±0.1 kg/cm²の精度で供給することができる。



BT: ブライン槽 CT: 冷却塔 DT: 復水槽
 HE: 熱交換器(369 000 kcal/h × 2台) P1: 温水ポンプ
 P2: 冷却水ポンプ P3: ブラインポンプ P4: 給水
 ポンプ P5: 復水ポンプ R: 減圧弁 RB: ブライン
 冷凍機(244 000 kcal/h × 3台) RT: 処理水槽
 SC: スチームコンバータ(683 kg/h)

図 2.4 第2期施設の温冷熱源供給システム

2. 3. 3 ガス供給システム

生物系実験施設で使用される大量の実験用ガスを貯蔵し、安定した供給を行うためにガス貯蔵庫が設けられている。図2.5に、ガス貯蔵庫内のガス供給システムの系統図を示す。植物に対する汚染ガス暴露実験に使用される操作ガスは、実験の信頼性を増すために特に配慮される必要がある。当研究所では、SO₂, NO₂, NO, HC(C₂H₄, C₃H₆)などのガスについては、既知の濃度でかつ等級の高いボンベ詰めガスを用いている。貯蔵容器は、使用量や貯蔵状態などに応じて、ボンベ(47 l)、カー

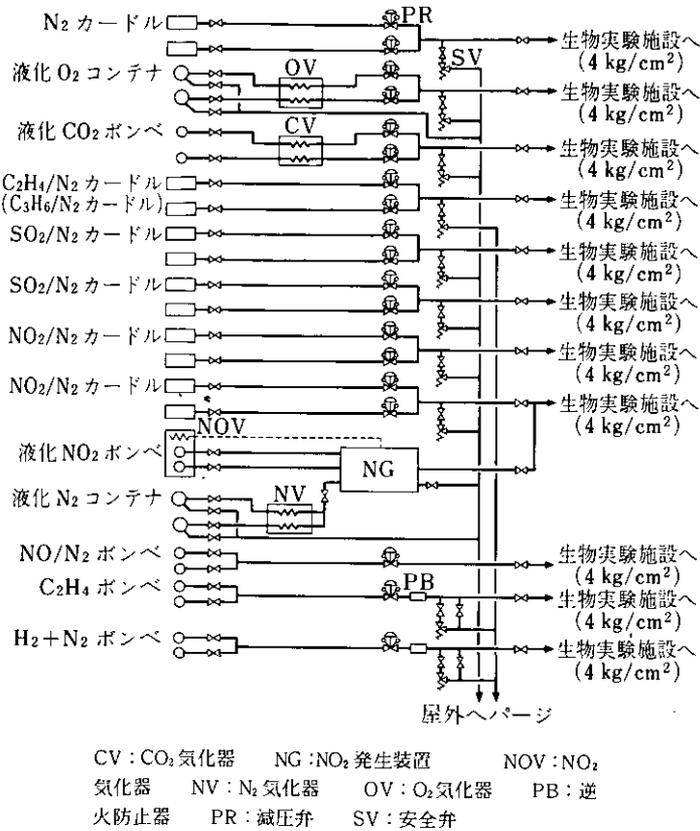


図 2.5 ガス供給システム系統図

ドル (47 l × 10 本), コンテナ (175 l) などが選択される。各供給ガスラインには、昼夜に関係なく行われる連続的な実験に対処するため、2 系統の容器が取り付けられ、容器内残存量に応じて、自動切替えがなされる。なお、NO₂ については、液化 NO₂ を N₂ で希釈して供給することも可能である。

他方、ポンペ供給のできない O₃ については、貯蔵庫からの O₂ を原料として無声放電を利用した O₃ 発生器によって供給される。図 2.6 に、O₃ 発生器の系統図を示す。無声放電方式による O₃ 発生濃度が変動する主な原因としては、供給される O₂ の流量の変化、放電管内の圧力変化、放電電圧の変化などが考えられる。そこで本装置では、O₃ 流量は質量流量計を用いて、放電管内の圧力は上流圧制御弁を用いて、そして放電電圧は、一次側に安定化電源を入れることによって対処している。以上の処置によって、安定した一定濃度の O₃ 供給が可能である。なお、供給 O₃ の濃度は、容量の異なる放電管の組み合わせと各放電管の一次電圧の調節によって任意に選択できる。

そのほかの操作ガスとして CO₂ があるが、実験に用いるガス濃度が高濃度であるため、気化装置で液化 CO₂ を気化することによって対処している。

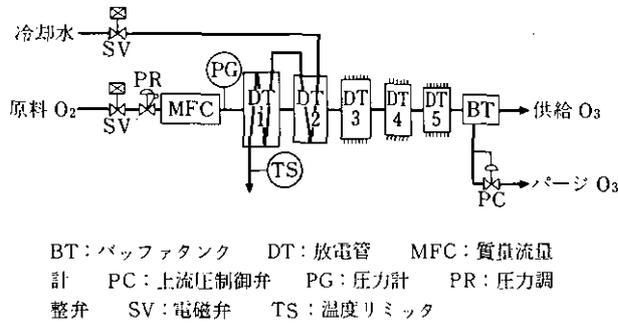


図 2.6 O₃発生器系統図

2. 3. 4 管理システム

ファイトロンは、昼夜連続稼働型であり、数か月の連続実験に対処しなければならないので、設備の設計・保守及び運転管理についての配慮が必要である。

設備についてはまず、特高変電所を2回線受電とし、落雷などの不時の事故に対処している。また、商用電源の停電を考慮して自家発電機を設置し、施設動力のすべてと一般照明の1/3を確保している。また、ボイラ・冷凍機などの負荷変動に対応した運転管理を厳密に行うことによって、予備機が準備された状態に保たれる。ポンプ系統のように、故障頻度が高いものについては、2系列の設備をしている。

運転管理は、日常監視と点検及び修理に分けられる。監視は、中央制御盤に、動力系統と各制御系統におけるブザーとランプによる異常警報として集中している。異常時には、各所における制御盤の警報を追うことによって、故障箇所が発見できる。また、随所で、蒸気圧力・冷水圧力・冷水温度・ブライン温度・ガス漏れ・ガス濃度などについての監視を行っている。機器の点検については、項目を毎時・日・週・月・6か月及び1か年に分けて実施している。法規上の点検記録もこれに含めている。さらに、年1回のオーバーホールを行い、不時の修理とともに機器の正常運転を維持している。また、各環境調節装置の制御機器の調整は、随時行っている。大気汚染ガスの濃度制御については、特に、センサとして用いる各種分析計を中心に、制御機器の常時点検を行っている。

2. 4 制御温室

第1期施設の制御温室の全景は、写真2.1に示した。自然光型の設備においては、光量は自然界のそれに近付けることが望ましい。それゆえ、各室は南面に面しており、太陽からの光が効率良く入る構造になっている。実験温室や材料提供温室は、側面ガラスによって光透過性が悪くなる領域が、室の全面積に占める割合を小さくするために、室面積を40㎡と、この種の設備としては比較的大きく設計されている。また、温湿度の空間分布を良くするために、入口側壁面をガラスにし、空調された前室を設けている。さらに、必要に応じてペアガラスを使用することによって、ふく射や

熱伝達の影響を最小限にとどめるよう配慮されている。1階温室は、気流を壁面上部吹き出し、下部吸込みの空調温室であるが、空調機を停止して、天側窓の自動開閉と天側窓からの強制換気による温室と使い分けができる構造になっている。

上記の自然光型の設備の中で、温湿度及び風速などに関する空調の諸条件が最も考慮されて設計されているのは2階の実験温室である。表2.1に、この設備の基本性能の一覧を示す。また、写真2.2に室内の概観を、図2.7に構成を示す。設備内の空気の流れについてみると、実験温室内から循環してきた空気は、環気チャンバを通過して混合箱で新鮮空気と混合される。さらに、フィルタでじんあい除去された後、熱交換器や加湿器などの空調機で適切な温湿度に調節され、送風機によって送風ダクトを通して実験温室の床面から吹き出される。床には、地下チャンバが設けられ、床面の多孔板と合わせて、床全面から均一に吹き出すように考慮された構造設計になっている。また、天井ガラスのこう配、吸込み口の位置などを含めて、室内の風速及び温湿度の分布、外側ガラス面

表 2.1 実験温室の基本性能

項	目	性 能
温 度	制 御 範 囲	昼15~35°C 夜10~30°C
	精 度 分 布	±1°C以内 ±2°C以内
湿 度	制 御 範 囲	50~70%RH
	精 度 分 布	±3%RH以内 ±6%RH以内
風 速	平 均 風 速	0.5m/s
	分 布	±0.35m/s以内
新鮮空気取入れ量		500m ³ /h

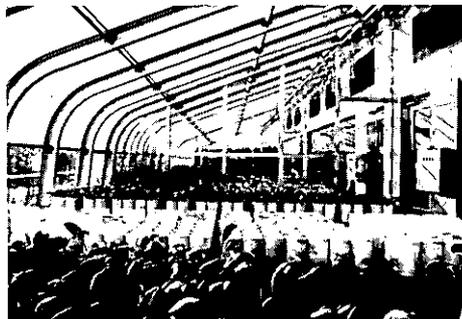
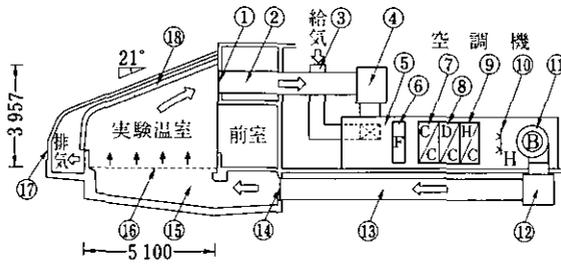


写真 2.2 実験温室内の概観



- ① 吸込み口 ② 還気ダクト ③ 新鮮空気ダクト
- ④ 還気チャンパ ⑤ 混合箱 ⑥ フィルタ
- ⑦ 冷却コイル ⑧ 除湿コイル ⑨ 加熱コイル
- ⑩ 蒸気噴射ユニット ⑪ 送風機 ⑫ 送気チャンパ
- ⑬ 送気ダクト ⑭ 吹出し口 ⑮ 地下チャンパ
- ⑯ 床全面吹出し口 ⑰ 移動はしご
- ⑱ 飛来防止アクリル板

図 2.7 実験温室の構成

からの熱伝達などの影響を考慮した室設計がなされている。なお、屋根には、夏期における日射による室内への熱負荷を減らすために散水装置が設置されている。

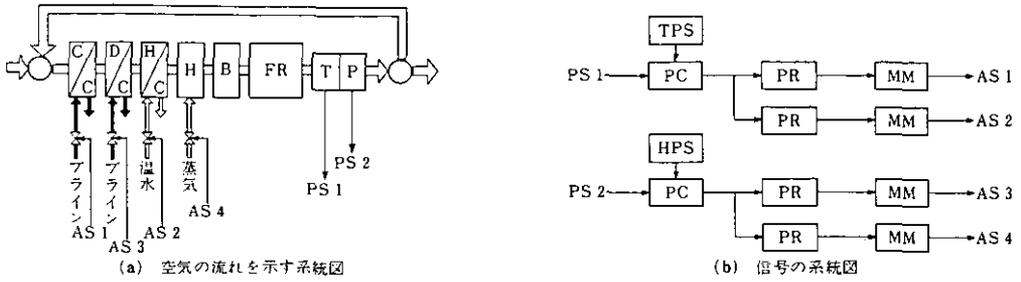
図2.8に、この設備の温湿度制御システムの系統図を示す。混合箱内に設置された温度あるいは湿度検出器からの検出信号を、目標値との偏差に基づいて指示調節計によってPID演算し、その演算結果を制御動作信号として、プロポーショニングリレーを介して、熱交換器や加湿器のモジュートロールモータの開度を調節し、温湿度制御を行う。室の温湿度状態は、実験目的に応じて任意に選ぶことができ、さらに温度については、日変化を含めた任意のプログラム制御が可能のようにプログラムコントローラが付加されている。図2.9に、温湿度のプログラム制御の例を示す。過渡状態も含めて、温湿度をそれぞれ、 $\pm 1^\circ\text{C}$ 、 $\pm 3\% \text{RH}$ 以内の精度で制御することが可能である。

2.5 複合大気汚染ガス暴露キャビネット

前述したように、第1期及び第2期の施設内には、人工光型あるいは自然光型の各種キャビネットがある。ここでは、当研究所における特徴的な装置である人工光型ガス暴露キャビネットについて述べる。

写真2.3に、ガス暴露キャビネットの概観を示す。また表2.2に、この装置の基本性能の一覧を示す。この装置の特徴は、複合状態で環境基準値前後のガス濃度を長期間維持し、温湿度・光などの環境要因も含めて、汚染ガスの植物影響を解析できる点にある。

図2.10に、装置の構成を示す。この装置は、新鮮空気処理装置、植物のガス暴露実験室であるグロースキャビネット及び排気処理装置で構成される。換気用新鮮空気は、外気を新鮮空気処理装置内の空調機、活性炭・マンガン両フィルタなどを通して取り入れる。換気回数は、D 1～4のダンパ



B:送風機 C/C:冷却コイル D/C:除湿コイル
 FR:実験温室 H:蒸気噴射ユニット H/C:加熱コイル T:温度検出器 P:湿度検出器 HPS:湿度設定器 MM:モジュトロールモータ PC:PID調節計 PR:プロポーショニングリレー TPS:温度プログラム信号発信器

図 2.8 実験温室の温湿度制御システムの系統図

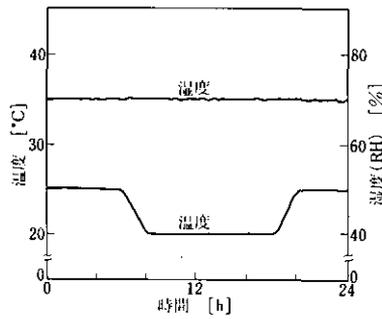


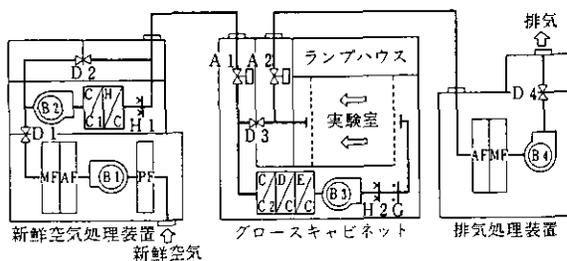
図 2.9 実験温室の温湿度プログラム制御の例



写真 2.3 人工光型ガス暴露キャビネットの概観

表 2.2 人工光型ガス暴露キャビネットの基本性能

項	目	性 能
温 度	制 御 範 囲	15~40°C
	精 度 分 布	±0.1°C以内 ±0.3°C以内
湿 度	制 御 範 囲	50~80%RH
	精 度 分 布	±1%RH以内 ±2%RH以内
ガス濃度	制 御 範 囲	表 2.3 の分析計レンジを参照
	精 度	SO ₂ ± 3.2ppb, 設定値 0.05ppm NO ₂ ± 0.6ppb, 設定値 0.05ppm O ₃ ± 0.2ppb, 設定値 0.01ppm CO ₂ ± 1.4ppm, 設定値 450ppm HC ± 10ppb, 設定値 0.2ppm
風 速	平均風速 分 布	0.2m/s ±0.1m/s以内
光 量		最高40klx(4段切替え)
新鮮空気取入れ量		0~2800m ³ /h



A:自動ダンパ AF:活性炭フィルタ B:送風機
 C/C:冷却コイル D:手動ダンパ D/C:除湿コイル
 E/C:電気加熱コイル G:ガス噴射ユニット H:蒸
 気噴射ユニット MF:マンガンフィルタ PF:プレ
 フィルタ

図 2.10 人工光型ガス暴露キャビネットの構成

応答性・検出感度の面から検討する必要がある。表2.3に、運転実績から求めたガス分析計の性能を示す。分析計の校正は、校正用の標準ガスを質量流量計によって標準空気中で希釈する方式で常時行っている。図2.12に、複合汚染の状態におけるガス濃度のプログラム制御の例を示す。

次に、この装置の人工光源について述べる。太陽光は、時々刻々変化するので、実験の再現性を得るためには、人工光源を用いる必要がある。現在市販されているランプのうち、キセノンランプ及び特殊なメタルハライドランプのスペクトルは、可視光線域で太陽光のスペクトルに近似している。ここでは、ハロゲン化スズの発光スペクトルを利用したメタルハライドランプを用いている(400 W×24灯)。そして、赤外線域は、植物の生育に不必要であり、植物温度を異常に上昇させる原因になるので、これを防止するために酸化鉄を含むリン酸ガラスを、熱線カットフィルタとして用いている。図2.13に、フィルタの分光透過率曲線、フィルタの有無による光源のスペクトル特性を示す。フィルタによって、赤外線は大部分除去される。なお、キャビネット内壁面は、光量を稼ぐた

表 2.3 運転実績から求めたガス分析計の性能

	NO・NO ₂	SO ₂	O ₃	CO ₂	HC
測定原理	ケミルミネッセンス法	パルスけい光法	ケミルミネッセンス法	非分散形赤外線検出法	FID法
レンジ [ppm]	0.05~10.0	0.1~10.0	0.01~2.0	500~20,000	1~50
ノイズ [ppb]	2	4	0.5	1ppm	10
ゼロドリフト [ppb/d]	±0.25	±1.0	±0.4	±1ppm/d	±20
スパンドリフト [ppb/d]	±0.5	±1.0	±0.5	±2ppm/d	±20
立ち上がり時間 [min]	2.0	3.5	1.0	0.1	0.1

- 注 1) ノイズ及びドリフトは、分析計最小レンジでの値である。
 2) O₃の測定値は、校正用O₃発生器を含めた値である。
 3) サンプルガスは、恒温除湿処理された後、分析される。

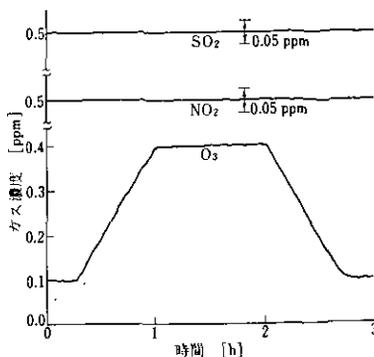
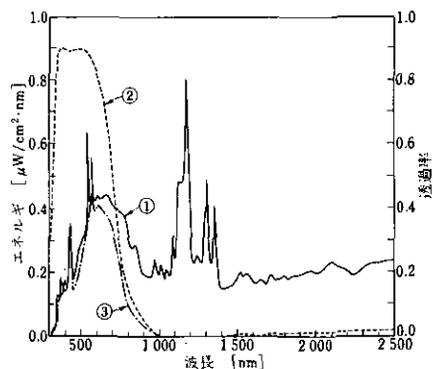


図 2.12 人工光型ガス暴露キャビネットにおける複合ガスのプログラム制御の例



- ① メタルハライドランプ(陽光ランプ)の特性
 ② 熱線カットフィルタの特性
 ③ 実験室内の光の特性

図 2.13 人工光源のスペクトル特性

めにステンレス鋼が用いられている。また、ランプハウス内は、ランプ保護のため30℃前後に空調されている。

2.6 植物-環境系の解析のためのシミュレータ

植物-環境系の解析のためのシミュレータの概観を写真2.4に、また、この装置の基本性能の一覧を表2.4に示す。この装置の特徴は、光-大気-植物群落-土壌系としての植物群落環境を再現できる点にある。特に、植物の群落環境を再現するために、高さ方向の温度・湿度及び風速の分布を変えることのできる成層装置を有している。また、光環境についても、光量や光質を任意に変えることができる。

表2.4 シミュレータの基本性能

項	目	性 能
温 度	制御範囲	10~35°C
	精 度	±0.1°C以内
	分 布	±0.3°C以内
	成 層	10段、実験室内の温度差が10°C以内
湿 度	制御範囲	30~80%RH
	精 度	±0.1°C以内(露点)
	分 布	±0.2°C以内(露点)
	成 層	10段、実験室内の湿度差が50%RH以内
大 気 環 境 風 速	制御範囲	0.1~2.7m/s
	精 度	±0.1%FS以内(送風機回転数)
	分 布	±3%以内
	乱 れ 度	3%以内
成 層	成 層	10段、実験室内の最高風速が最低風速の8倍以内
	制御範囲	表2.3の分析計のレンジを参照
	精 度	SO ₂ ±3.2ppb, 設定値0.05ppm NO ₂ ±0.6ppb, 設定値0.05ppm O ₃ ±0.2ppb, 設定値0.01ppm CO ₂ ±1.4ppm, 設定値450ppm HC±10ppb, 設定値0.2ppm
	精 度	
光 環 境 光 量	制御範囲	4~60klx(初期値)
	精 度	±0.1%FS以内(SCR出力)
	分 布	±10klx(60klxの場合)
土 環 境 温 度	制御範囲	-5~35°C(ブライン温度)
	精 度	±0.1°C(ブライン温度)
新 鮮 空 気 取 入 れ 量	制御範囲	50~250m ³ /h
	精 度	±2m ³ /h

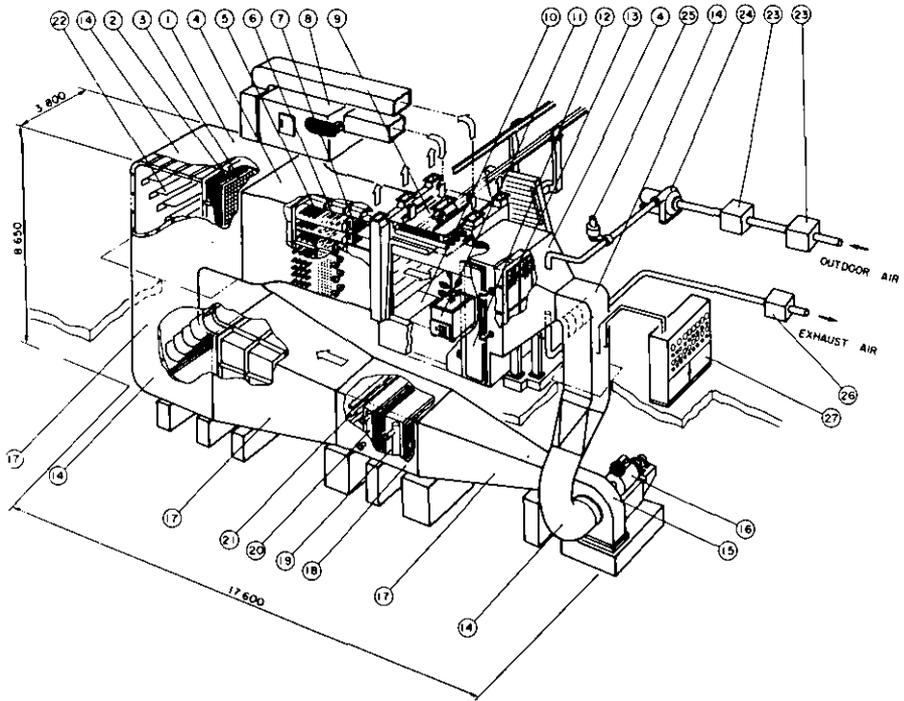


写真 2.4 植物-環境系の解析のためのシミュレータの概観

図2.14に、装置の構成を示す。回流式微風速風洞の下部に主空調機が内蔵され、風洞上部には速度成層・温度成層及び湿度成層装置が取り付けられている。また、風洞上部には実験室があり、その上面と側面には、光量及び光質が自動制御できるソーラシミュレータがある。実験室下面には、土壌環境制御装置が設置されている。装置内の空気の流れについてみると、実験室から循環してきた空気は、縮流胴を通して主送風機に至る。その際、新鮮空気処理装置を通った外気と操作供給された汚染ガスが混合される。さらに、主送風機から送り出された空気は混合され、拡散胴を通して主空調機に至る。主空調機では、温湿度成層を作るのに必要なベースの温湿度状態が作られ、さらに、拡散胴・屈曲胴を通して、整流胴に至る。整流金網・整流格子を取り付けた整流胴及び縮流胴（縮流比1/2）によって、整流された流れを作り、湿度成層・温度成層・速度成層の順に並べられた成層装置を通して実験室に還流する。成層装置は、湿度が蒸気加湿、温度が電気ヒータ、風速が速度成層格子によって作られる。湿度・温度・速度の順に並べたのは、蒸気加湿によるミストの飛散を防ぐためと、速度成層装置によって作られる成層を崩さないためである。

図2.15に、この装置の制御システムの系統図を示す。また、写真2.5に計装の概観を示す。このシステムでは、電算機制御とそのバックアップとしてのアナログPID調節計による制御が可能である。電算機制御の導入によって、成層制御やソーラシミュレータの制御に必要な高度の制御アルゴリズムの開発が可能である。

具体的に、温湿度制御についてみると、先に述べたように、主空調機によって成層を作るために必要な状態に温湿度を下げ、成層装置の加温加湿によって成層が作られる。成層装置は、10段に分かれており、それぞれ独立に電算機からの信号によって制御が可能で、任意の温湿度分布を得ることができる。成層装置について詳述すると、温度成層装置は、各段12本の電気ヒータを気流と直角方向に配列し、均一な熱交換特性を有するように考慮されている。また、湿度成層装置は、蒸気噴射ノズルを各段28個設け、これらのノズルを4段のヘッドに取り付け、0.8~12kg/hの蒸気噴射量の連続可変を可能にしている。図2.16に、これらの成層装置を用いて、温度及び湿度成層を生成した例を示す。



- ① 整流胴 ② 整流金網 ③ 整流格子 ④ 縮流胴 ⑤ 湿度成層装置 ⑥ 温度成層装置
 ⑦ 速度成層装置 ⑧ ランプハウス空調機 ⑨ ソーラシミュレータ ⑩ 実験室 ⑪ 土壌環境制御装置
 ⑫ 搬入搬出用扉 ⑬ 防塵フィルタ ⑭ 屈曲胴 ⑮ 主送風機 ⑯ 直流電動機 ⑰ 拡散胴
 ⑱ 主空調機 ⑲ 冷却コイル ⑳ 加熱コイル ㉑ 加湿装置 ㉒ 変流翼 ㉓ 外気浄化フィルタ
 ㉔ 給気用送風機 ㉕ 給気流量制御弁 ㉖ 排気浄化フィルタ ㉗ ガス供給装置

図 2.14 シミュレータの構成

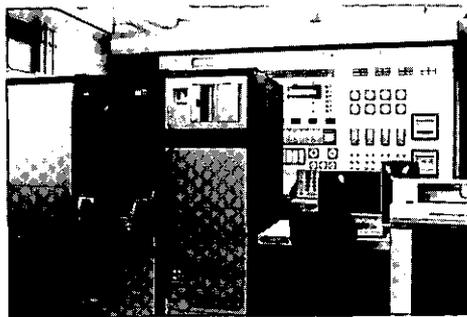
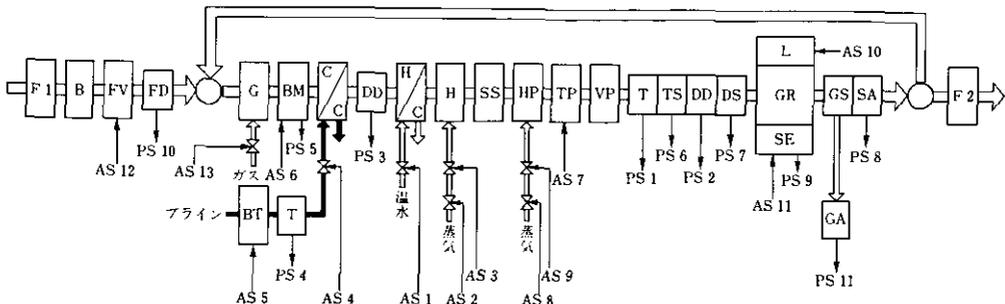
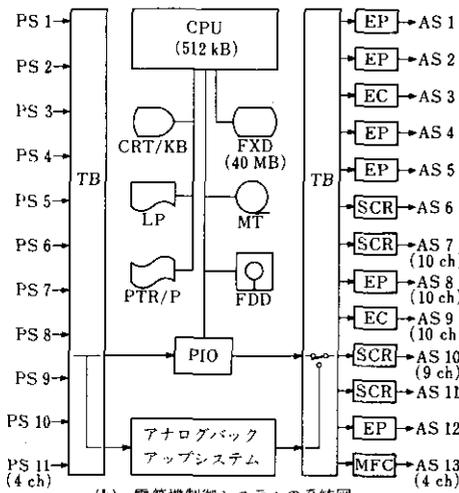


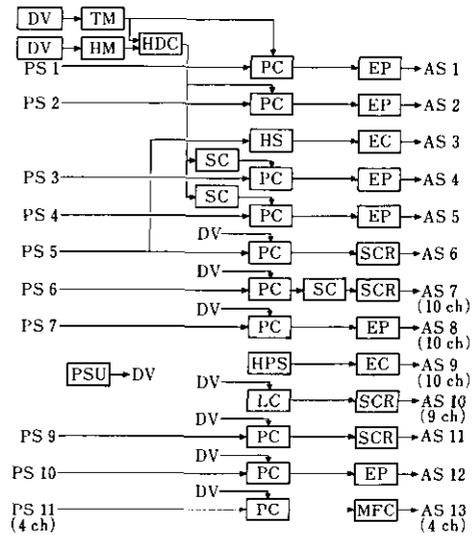
写真 2.5 シミュレータ制御室の概観



(a) 空気の流れを示す系統図



(b) 電算機制御システムの系統図



(c) アナログバックアップ制御システムの系統図

B: 給気用送風機 BM: 主送風機 BT: ブライン温度制御装置 C/C: 冷却コイル DD: 露点検出器
 DS: 湿度成層露点検出器 F: フィルタ FD: 給気流量検出器 FV: 給気流量制御弁 G: ガス噴射ユニット
 GA: ガス分析計 GR: 実験室 GS: ガスサンプリング装置 H: 蒸気噴射ユニット
 H/C: 加熱コイル HP: 湿度成層装置 L: 蛍光灯 SA: 光量光質検出器 SE: 土壌環境制御装置
 SS: 整流剤 T: 温度検出器 TP: 温度成層装置 TS: 温度成層温度検出器 VP: 速度成層装置
 CPU: 中央演算処理装置 CRT/KB: コンソールディスプレイ EC: 電圧接点出力変換器 EP: 電空変換器
 FDD: フロッピディスク装置 FXD: 固定ディスク装置 LP: ラインプリンタ MFC: 質量流量計
 MT: 磁気テープ装置 PIO: プロセス入出力インタフェイス PTR/P: 紙テープ読取りせん孔装置
 SCR: サイリスタ電力変換器 HDC: 相対湿度露点変換器 HM: 湿度設定器 HPS: 湿度成層蒸気噴射ユニットセクタ
 HS: 蒸気噴射ユニットセクタ LC: ソーラ制御装置 PC: PID 調節計 PSU: プログラム信号発信器
 SC: 信号変換器 TM: 温度設定器

図 2.15 シミュレータの制御システムの系統図

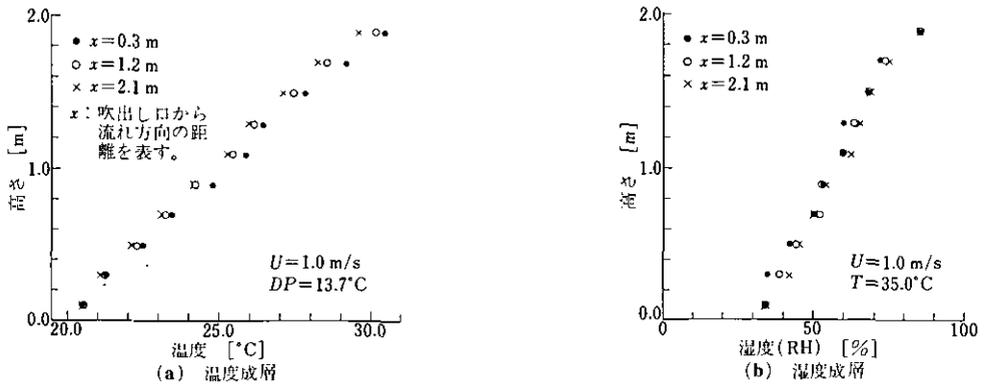


図 2.16 温度成層及び湿度成層の例

次に、風速制御についてみると、主送風機によって成層を作るのに必要な風速状態にした後、速度成層装置によって任意の成層を作ることができる。速度成層装置も10段に分かれており、各段に開口平均50%のスリットを加工した板を各3枚設け、このうち2枚を手動でスライドさせ、投影開口率を0~50%に変化させることによって、任意の速度成層を作ることができる。現在、速度成層についても、自動制御手法の検討を行っている。図2.17に、この成層装置を用いて、速度成層を生成した例を示す。

次に、光環境制御のためのソーラシミュレータについてみると、光量及び光質の制御は、種々のスペクトルで発光する蛍光灯（110 W × 224灯）を装備し、SCRによる電力の出力制御によって行う方式である。写真2.6に、実験室内の概観を示す。蛍光灯の制御系列は、上面6系統、側面3系統に分割し、各系統ごとに独立して出力制御ができるようになっている。図2.18(a)に、種々の蛍光灯のスペクトル特性を示し、図2.18(b)に青色光と赤色光によるスペクトル合成の例を示す。蛍光灯の管表面のけい光塗料は、種々さまざまなものが開発されており、必要に応じて注文生産してくれるので、実験目的に応じて任意に選択することができる。光質の制御は、これらの有色蛍光灯の組み合わせとその光量制御によって行う。ランプハウス内の温度は、蛍光灯の発光効率に影響するので、この装置ではランプハウス用空調機を装備して、けい光管の管壁温度が最適になるように自動制御している。

最後に、土壌環境制御装置について述べる。土壌環境制御装置は、0.6 W × 0.9 D × 1.2 H m³のキャリア付き可搬ユニットで、実験室に6台設置される。この装置は、土壌容器の周辺にブライン層を設け、土壌温度をブライン温度の設定によって制御する方式である。また、土壌水分の調節のために、自動かん水装置を設けている。土壌水分の制御は、今後の装置開発上の課題である。

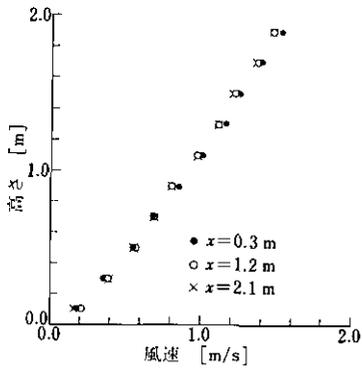


図 2.17 速度成層の例

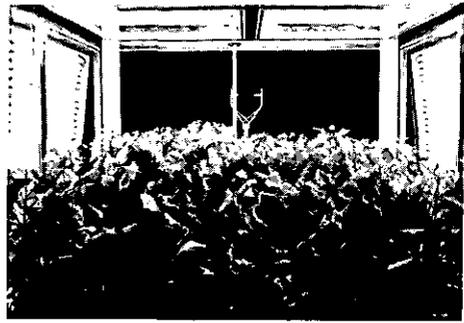
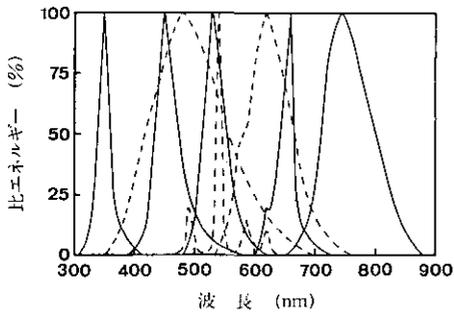
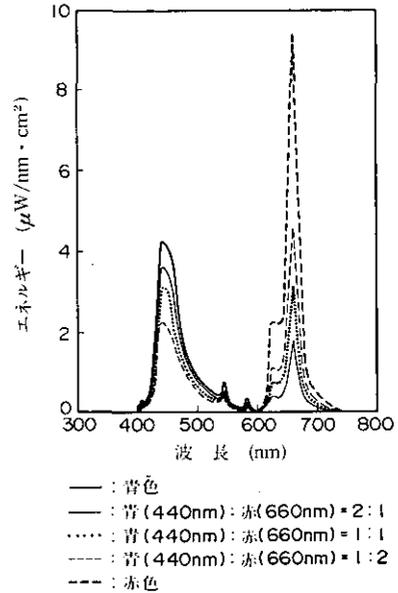


写真 2.6 シミュレータの実験温室内の概観



(a) 各種蛍光灯のスペクトル特性



(b) 青色光と赤色光の合成スペクトル

図 2.18 ソーランシミュレータのスペクトル特性

2.7 おわりに

植物の生育動態と環境要因の因果関係を解明することを目的とした植物研究用環境調節施設には、空調技術を基本として種々の技術が取り入れられている。新しい技術の導入によって、植物についての新しい知見が増加し、環境科学をはじめ種々の応用分野に取り入れられていく。当研究所の設備は、この研究所報告書をはじめ大気汚染の植物影響に関する一連の報告書における種々の研

究遂行において有力な研究施設として活用されている。特に、昭和56年8月に完成した植物-環境系の解析のためのシミュレータは、世界に類をみないものであり、今後の研究成果が期待されている。

ここに紹介した研究施設は、当研究所の研究企画官室の企画調整と建設省筑波研究学園都市営繕建設本部の発注によって建設されたものである。設計監理は、(株)大谷研究室で、第1期施設の主要部分は大谷工業(株)・製鉄化学工業(株)、第2期施設のシミュレータは、三菱重工業(株)がそれぞれ担当した。関係各位に深甚の謝意を表す。

3. ファイトトロンにおける実験植物

藤沼康実・町田 孝・相賀一郎

3. 1 はじめに

昭和50年に当研究所で最初の大型研究施設として植物実験棟（ファイトトロン）が完成した。次年度から6年間、当施設では大気汚染環境の植物に及ぼす影響について一連のプロジェクト研究が行われてきた。それらの研究の実験材料として供試された植物は十数万個体に達している。これらの実験植物の供給・管理は専任のスタッフによって施設独自の栽培管理様式で行われており、研究の円滑な進展に寄与してきた。

ファイトトロンは様々な環境要因と植物反応の相互関係を解析するための研究施設であり、任意の環境条件を随時設定し、再現することができる点に特徴がある。したがって、そこで行われる実験には当然、再現性、信頼性の高い結果が期待される。しかし、今までに行われてきた各種の大気汚染ガス暴露実験では再現性の高い結果を得るのに非常に苦労してきた。そのために、当施設では環境制御装置の運転管理の充実とともに、実験植物の均質性、栽培管理操作の均一性を高める対策を実施してきた。例えば、育種的改良、自家採種あるいはクローン繁殖等の導入によって植物形質の均質化を推進してきた。

しかし、植物の生育反応はそれぞれの環境要因によって複雑かつ微妙に影響されている。例えば、当施設には環境制御特性の異なるグロースキャビネット、制御温室が数型式あるが、それらで栽培された植物はそれぞれ置かれていた環境に応じて特徴的な生育を示す。また、一般にファイトトロンで栽培した植物が「正常な植物」と言えるだろうかという意見をよく耳にする。この「正常な植物」は単に自然環境下で生育した植物に似ているか否かという判断基準によっているのにすぎない。植物は自然環境下でも制御環境下でもそれなりに生育しているのであり、植物の生育に絶対的な基準は存在しない。

したがって、それぞれの環境要因に対する植物の生育反応を解析し、それらを蓄積した具体的事実こそが植物の生育に対する判断基準となりうる。そして、そのことが制御環境下で生育した植物を研究対象とする場合不可欠になる。

当施設では、様々な環境調節装置の制御環境下での植物の生育動態について、過去6年間にわたって調査してきた。そこで得られた結果は実験植物の生育に関する基礎資料として、実際の栽培管理に取り入れてきた。本報告では、当施設で実験材料として頻繁に供試されているヒマワリを用いた調査例を中心に制御環境下での植物生長について解説する。

3. 2 光環境と植物生長

光環境は植物生長に最も大きく関与している環境要因である。一般に、植物の生理反応に利用される光照射は Physiologically active irradiation (PAI) と呼ばれ、300~800 nm の波長域の光である (Bickford & Dunn, 1970)。しかし、光の波長域によって植物に与える作用が異なっており、光合成・物質生産に直接関与する放射は光合成有効放射 (Photosynthetic active radiation; PAR) と呼ばれ、400~700 nm の波長域の放射と定義されている (Shibles, 1976)。一方、光による植物成長の調節 (光形態形成) には赤色光、遠赤色光が関与している。この両機能にはそれぞれクロロフィル、ファイトクロームと呼ばれる光受容体が植物体中に存在している。また、ファイトクローム反応以外に青色光と遠赤色光を中心とした高エネルギー反応 (High energy reaction) が植物生長の調節に関与しているとされている (Wassink & Stolwijk, 1956)。赤外線は一般に温度要因として植物に作用するが、紫外線同様その生理学的意義について十分解明されていない。

ここでは当施設の制御温室、グロースキャビネットで作出される様々な光環境の特性とそれらによって生じる植物生長影響について説明する。

3. 2. 1 自然光

a) 制御温室内の光環境

大気圏の上端に到達する太陽光の放射エネルギーは通常太陽常数 (Solar constant) と呼ばれ、 $1.98 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ と定義されている (Gates, 1962)。それが、大気中で散乱・吸収等によって減衰し、また、太陽高度の季節的变化によって地表に到達する放射エネルギーは大きく変動する。

当施設 (茨城県筑波郡谷田部町、北緯36度) で観測した快晴日の全天日射量 (日射量) を図3.1に示した。季節により日射量は変動し、1日当たりの積算日射量は同じ快晴日であっても夏至付近 (6月26日) に比較して冬至付近 (12月26日) には約41%と大幅に減少していた。(日長については後述する) また、経験的に得られている可能日射量 (完全晴天日の全短波放射量) (Beljand, 1960) と実際に観測した日射量、光合成有効放射量の月平均値を図3.2に示した。実際の日射量は

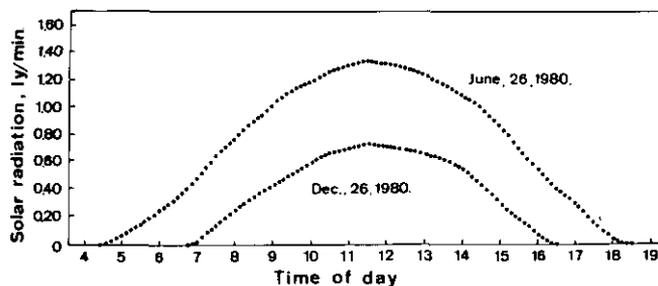


図3.1 快晴日の全天日射量の日変化 (藤沼原図)

国立公害研究所実験は場で測定

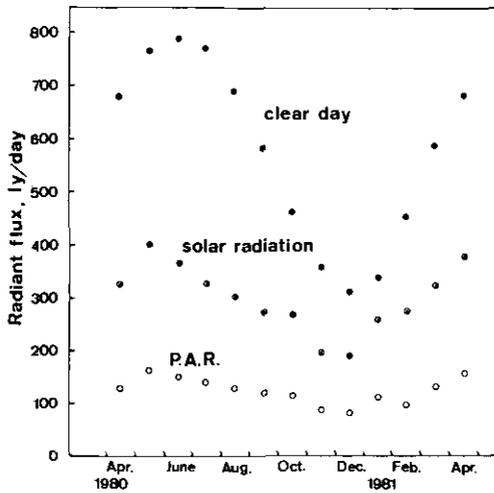


図 3.2 完全晴天日の全短波放射量 (●) と全天日射量 (◐), 光合成有効放射量 (○) の季節変動 (藤沼原図)
完全晴天日の全短波放射量はBeljandによる。他は国立公害研究所実験は場で測定した月別の日平均値。

天候に影響され、実際の日射量/可能日射量の比率は梅雨時期に低下し (42%), 冬の季節風の強い時期には高くなり (79%), 当地方では冬季に晴天の比率が高いことが分かる。光合成有効放射量は日射量と同様な変動パターンを示し、光合成有効日射量/日射量の比率は通年はば一定値をとり、年平均42%であった。このことは太陽高度によって全短波放射のエネルギースペクトル分布は変化しないという報告 (Shulgim, 1967) とも一致している。

当施設には単層ガラス (5 mm厚) 張り と乾燥空気を 6 mmに封入した複層ガラス (5 mm厚×2) 張りの 2 型式の制御温室がある。これらの温室内中央部への透過日射量とその透過率の月平均値を図3.3に示した。温室内への透過日射は屋外の日射量に類似した変動をしているが、その透過率は太陽高度と温室の屋根こう配 (21度) との関係から冬季に高く、春季と秋季に低くなる傾向がある。また、単層ガラス温室と複層ガラス構室の年平均透過率はそれぞれ65.2%, 54.8%となり、複層ガラス温室の透過率は単層ガラスと比較して約10%低くなっている。

このように、制御温室内の光環境は地表に到達する日射量の変動とともに、温室の構造的条件によって影響を受けている。

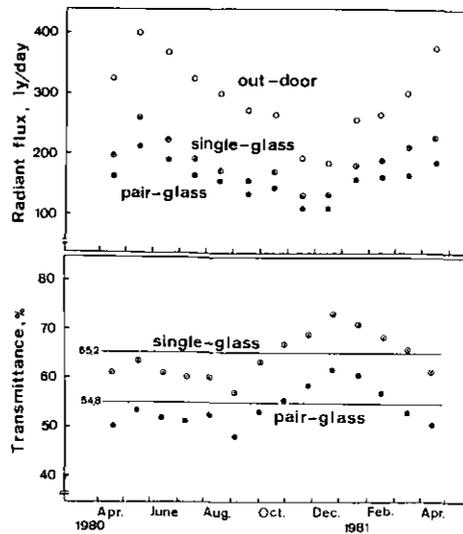


図 3.3 国立公害研究所植物実験棟 温湿度制御温室内の日射量（上図）とそれらの日射量の透過率の季節変動（藤沼原図）

○：屋外，◐：単層ガラス温室，●：複層ガラス温室。1980年4月から1981年4月までの月別の日平均値。

b) 制御温室内の光分布と植物生長

制御温室内の光環境は温室の配置や構造によって不均一な分布になる。例えば、藤沼ら (1978b) の調査によると、当施設の制御温室内の光分布は9測定点間で±12～13%の幅を持った光分布になり (図3.4a)，気温の分布幅 (±5%以内) と比較して大きな分布ムラがあった。同時にそれらの測定点で25℃，75% RHの温湿度条件でヒマワリを播種後5週間栽培し、温室内の環境分布ムラが植物生長に及ぼす影響について調査した。播種5週間後の乾物重は測定点間によって異なり、生育ムラが認められた (図3.4b)。これらの乾物重と生育期間中に受けた積算日射量との関係を図3.5に示すと、温室内の植物生長量と積算日射量との間には正の一次相関 ($r=0.93$) が認められた。また、植物体の形態も日射量の少ない測定点では徒長する傾向が認められた。

この他に、温室間で室内の光分布が異なる場合がある。当施設の制御温室は3室が東西方向一列に連なっており、各室がガラス張りの隔壁によって分割されている。したがって、左、右、中央の各室間で光分布が異なり、植物生長にとって無視できないものとなっている。

このように同一施設内での生育場所の違いによる植物生長量の差は基本的に光条件の違いに起因する。当施設では実際の植物栽培において、植物を台車上で栽培し、定期的な生育場所の移動と交換を行って、光条件が均一になるように対処している。

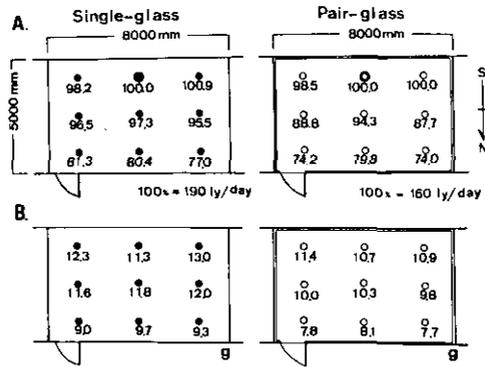


図 3.4 温湿度制御温室内の日射量の分布 (A図) とその測定点で育成したヒマワリの乾物重 (B図) (藤沼ら, 1978b)

左図：単層ガラス温室, 右図：複層ガラス温室. 植物は 1979 年 7 月～ 8 月に渡り, 25℃, 70%RH の条件下で播種後 5 週間育成した.

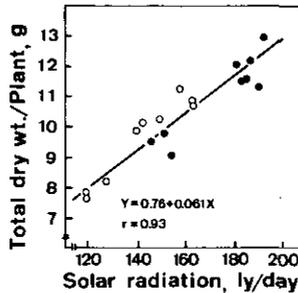


図 3.5 ヒマワリの乾物重に及ぼす生育期間中の日射量の影響. (藤沼ら, 1978b)

●; 単層ガラス温室, ○; 複層ガラス温室. 図 3.4 の A, B より作図.

c) 光強度の季節的変動と植物生長

日射量は図 3.2 に示すような季節的変動をする。この変動は植物生長に著しい影響をもたらしており、これを藤沼ら (1979 a) の調査例で説明する。1977 年 1 月より 1 年間、同一制御温湿度条件 (25℃, 70% RH), 栽培方法を一定にしてヒマワリを播種後 6 週間順次時期をずらして 7 回栽培した。それらの生育期間中の積算日射量と播種 6 週後のヒマワリの乾物重を図 3.6 に示した。両者間では季節的変動パターンが一致し、植物の生長量と積算日射量間には正の一次相関 ($r=0.96$) が認められ (図 3.7), 栄養生長期の植物では乾物生長量の季節的変動が植物の受けた日射量に起因していることが分った。また、この関係は茎の伸長, 肥大あるいは葉の肥厚化等でも認められ、乾物生長の増大に伴って、各器官の基質の蓄積が高まった。しかし、ヒマワリの芽ばえの胚軸の伸長

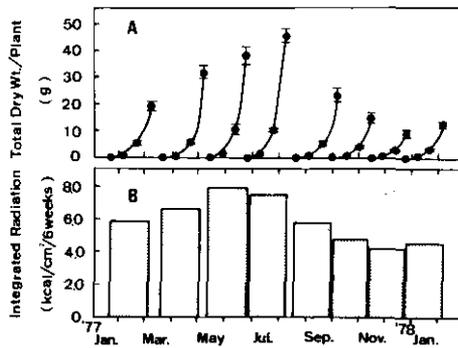


図 3.6 育成時期を異にするヒマワリの乾物重 (A図) とその生育期間中の積算日射量 (B図) (藤沼ら, 1979a)

植物は 1977 年 1 月より 1978 年 2 月にわたり、25℃、70%RH の条件の複層ガラス温室で、播種後 6 週間育成した。

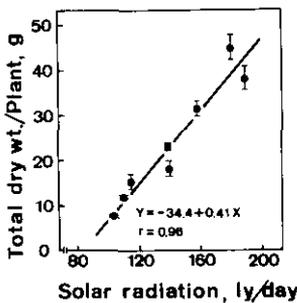


図 3.7 ヒマワリの乾物重に及ぼす生育期間中の日射量の影響 (藤沼ら, 1979a)

図 3.6 の A, B より作図。

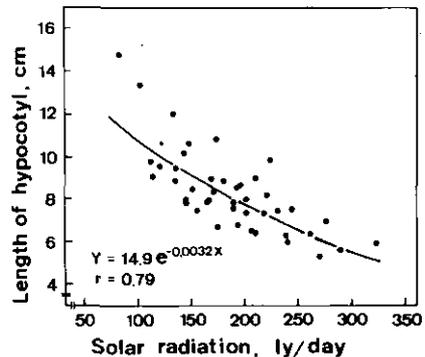


図 3.8 ヒマワリの胚軸の長さに及ぼす生育期間中の日射量の影響 (藤沼原図)

胚軸の長さは発芽後 7 日目に調査した。日射量は発芽日から 7 日目の日平均値。植物は 1981 年 6 月より 1982 年 7 月に渡り、25℃、70%RH の条件の単層ガラス温室で育成した。

生長と積算日射量との関係 (図 3.8) では、芽ばえ植物の受けた日射量が少ないほど伸長生長が促進された。この発芽直後の伸長生長は基質の増加を伴わず、種子中の貯蔵物質の転形によるものであり、いわゆるモヤシ状の徒長状態である。

制御温室や自然光型グロースキャビネットでは長日条件の設定は若干の補光操作によって容易にできるが、それ以外の光環境の制御は設備的に困難である。したがって、温湿度だけが制御されて

いる変則的な環境が作り出されており、前述したような光環境の変動を十分考慮した実験植物の栽培管理、実験操作が必要になる。

3. 2. 2 人工光

a) 人工光型グロースキャビネットの光特性

当施設には設備規模、制御特性の異なる人工光型環境制御装置が3種類ある。それぞれのキャビネットには光特性の異なる人工光源が用いられており、それらを図3.9に示す。ガス暴露用グロースキャビネットは（床面積3.9㎡）は光源として高性能メタルハライドランプ（東芝陽光ランプ；D-400N）24灯を上面に装着し、それらの全光束を赤外線吸収ガラスに透過させている。人工光室（床面積10.8㎡）は光源として高性能メタルハライドランプ（三菱電機 BOC ランプ；MNRBOC 400F-U）60灯を上面に装着しており、それらの光束の一部を赤外線吸収ガラスに透過させている。自然環境シミュレータ（床面積5.8㎡）は光源として調光可能な超高出力蛍光灯（東芝白色蛍光灯；FLR 110 EHRWA）224本を上面と2側面の3面に装着しており、光源を色調の異なる蛍光灯に交換することにより、任意の光合成スペクトルが再現できる。また、それぞれの光源部は植物育成部と透明ガラスによって隔離され、ランプハウスの空調により赤外線吸収フィルタからの二次放射を防止し、蛍光灯の発光効率を上昇させている。

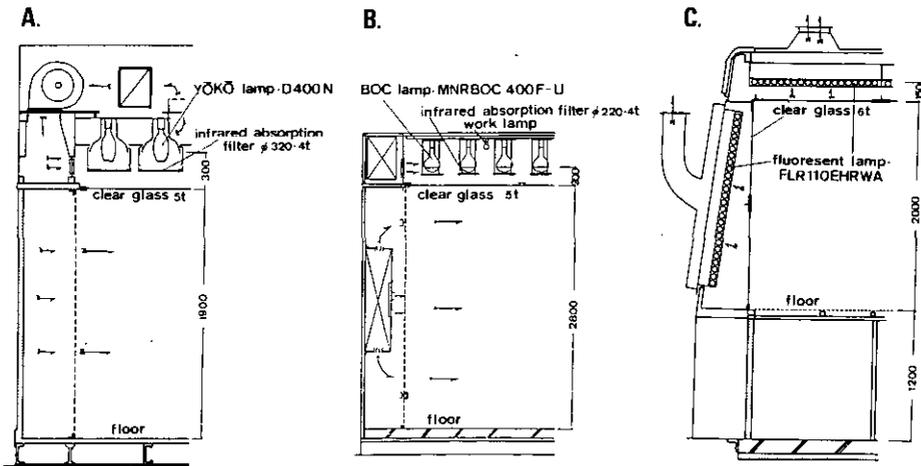


図 3.9 国立公害研究所植物実験棟に設置されている人工光型グロースキャビネット群の断面図（藤沼原図）

A図：ガス暴露用グロースキャビネット，B図：人工光室，C図：自然環境シミュレータ

3種類のキャビネット内の光強度の水平分布はランプの種類と配置方法によって、それぞれ特徴がある。それらの光強度の水平分布例を図3.10に示した。ガス暴露用グロースキャビネットでは光源に紡錘型のランプを用い、その外周に反射筒が装置されているので光束が一点に集中する傾向にある。各ランプ下には強光のスポットが生じ、光強度は一様な水平分布をとらない。人工光室では光源に反射型ランプを用いており、光束が広角度に放散している。光強度の分布は中央部が強光の同心円状の水平分布を示すが、比較的一様である。自然環境シュミレータは直管状の光源が並列に配置されているので、光強度は一様な水平分布をとっている。しかし、光源が3面に配置されているので、他のキャビネットとは逆に中央部の光強度が若干低くなっている。

また、キャビネット内の光強度の垂直分布は3面に光源を持つ自然環境シュミレータを除いて、光源から遠ざかるに従い光強度の低下が著しくなっている(図3.11)。一方、光源のランプ類は点灯時間の増加に伴い、光強度の低下を生じる。例えば、陽光ランプでは図3.12に示すような経時劣化が生じており、他のランプでもほぼ同様な傾向である。

このように人工光環境下でも均一な光条件とは言えず、植物の受ける光条件は大きく異なっている。例えば、植物は生長するに従い光源部に近づき、植物の受ける光強度が増加する。一方で、人工光源は経時劣化を生じている。したがって、植物の受ける光強度を一定に維持するために、当施設では植物の栽培位置の高さを調節している。また、植物の生長実験等で厳密な光条件が要求され

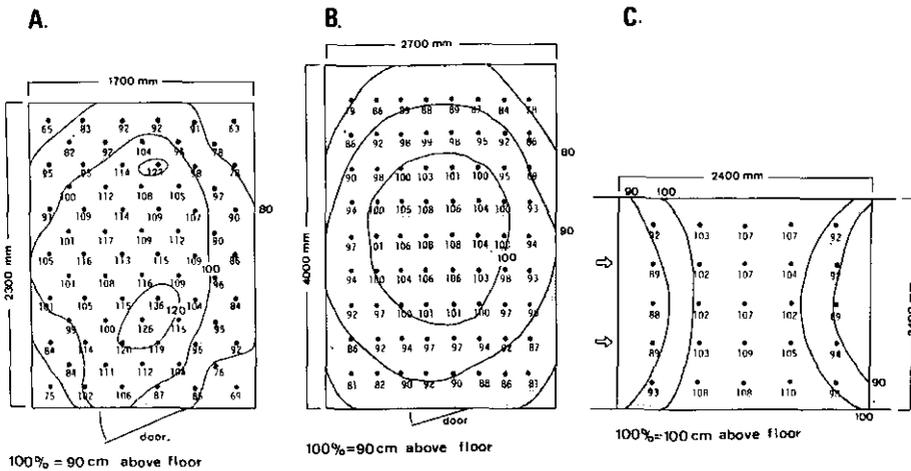


図 3.10 3種の人工光型グロースキャビネット類の光強度の水平分布特性。(藤沼原 図)

A図; ガス暴露用グロースキャビネット, B図; 人工光室, C図; 自然環境シュミレータ。数値は各グロースキャビネットの測定点の平均照度を100%としたときの相対値。

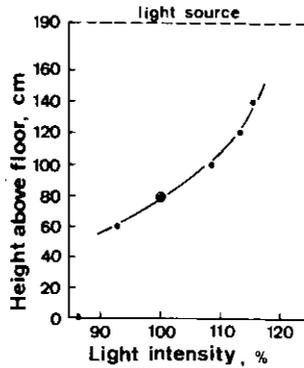


図 3.11 ガス暴露用グロースキャビネットの光強度の垂直分布特性 (藤沼原図)
 数値は床高 80cm の測定点 (66点) の平均値を 100% としたときの相対値を示す。

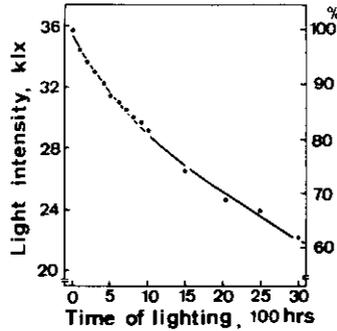


図 3.12 ガス暴露用グロースキャビネット内の光強度の経時変化 (藤沼原図)
 光源は陽光ランプ (400N) を 24 灯装着. 光強度は床高 80cm の測定点 (66点) での平均照度を示す。

る場合、植物をターンテーブル上に配置して、回転移動することによって均一な光条件にしている。

b) 人工光源の選択と植物生長

太陽光と異なり、人工光源は特有の光スペクトル組成を持っている。当施設で用いている 3 種類の人工光源の分光エネルギー量を図 3.13 に示した。陽光ランプは遠赤色光、赤外線の高波長域のエネルギー比が大きく、光合成有効放射 (PAR) 量は全エネルギー量の約 1/3 にすぎない。BOC ランプは 635 nm に強い輝線を有し、PAR 量は全エネルギー量の約 1/2 になっている。一般に、メタルハライドランプは比較的発光効率が良く、太陽光に類似したスペクトル組成を持つと言われているが (Beeson, 1972), ランプの種類によって光特性が大きく異なっていることが分かる。また、白色蛍光灯は PAR 量が極めて大きく、700 nm 以上の高波長域のエネルギー量は皆無に等しい。

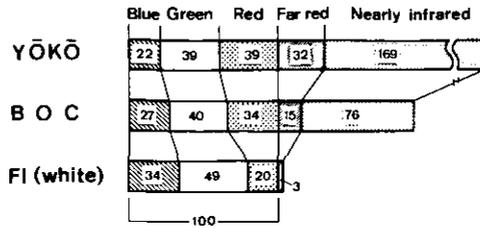


図 3.13 3種の人工光源の分光エネルギー量の比較 (町田ら, 1981)
 数値はそれぞれの光源の 400~700nm 間のエネルギー量を100%としたときの相対値を示す。光源; 陽光ランプ: D400N, BOCランプ: MNRBOC400F-U, 白色蛍光灯: FLR110EHRWA.

町田ら(1980)はこれらの人工光源の * PAR 量を $500 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ に調節して、環境条件 (25℃, 70% RH, 14時間日長), 栽培方法を一定にしてヒマワリを播種後 5 週間栽培し、それぞれの人工光源の植物生長への影響を調査した。播種後 5 週後の乾物重, 葉面積, 草丈を図 3.14 に示した。乾物重と葉面積では光源の違いによる有意な差は認められなかったが、草丈では陽光ランプ > BOC ランプ > 白色蛍光灯の順に著しい差が認められた。また、節間長 (茎長/葉数), 茎長比 (Specific stem length; 茎長/茎乾重) 及び葉面積比 (Specific leaf area; 葉面積/葉乾重) も草丈と同様な結果となった (図 3.15)。

このように光源の違いによって植物の伸長生長が著しく影響を受け、特に白色蛍光灯で栽培すると著しく伸長が抑制された。一般に伸長生長に関与する光条件として青色光と赤色光の比率や遠赤

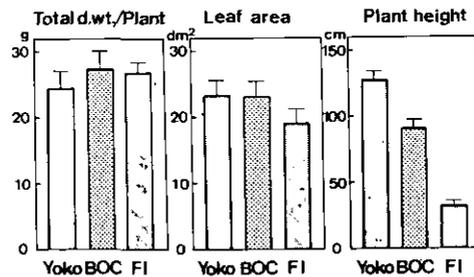


図 3.14 3種の人工光源下で育成したヒマワリの生長の比較 (1) (町田ら, 1981)
 右図: 乾物重, 中央図: 葉面積, 右図: 草丈
 植物はそれぞれ赤外線吸収フィルター無装着の人工光源を $500 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ に調節して、25℃, 70%RH の条件で播種後 5 週間育成した。

* 厳密には Photosynthetic photon flux density (PPFD) と表現すべきだが、ここでは便宜上 Photosynthetic active radiation (PAR) と表現する。

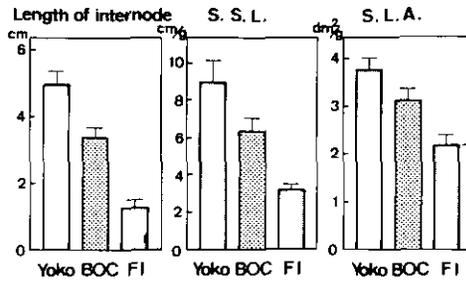


図 3.15 3種の人工光源下で育成したヒマワリの生長の比較(2) (町田ら, 1981)
 左図：節間長, 中央図：茎長比, 右図：葉面積比. 植物と光源は図3.14と同じ.

色光の量があげられるが, 定説は確立されていない。しかし, 本実験からも700 nm以上の放射線の存在によって伸長生長が促進されることが示唆された。

c) 人工光源に含まれる赤外線量と植物生長

白熱灯やメタルハライドランプ等の人工光源では高光強度を得ようとすれば, それに従って赤外線量が増加し, 光源が熱源にもなり植物体に温度効果を与えることになる (Downs, 1979)。当施設ではこの対策として赤外線吸収ガラスをランプ下に装着して, 赤外線量を減少させている。この赤外線吸収ガラスは図3.16に示すように赤外線を特異的に吸収することができる。

藤沼ら (1981) はこの赤外線吸収ガラスの装着程度を図3.17に示すように変えて, 陽光ランプが放射する赤外線量の植物生長に及ぼす影響を調査した。それぞれの処理区の PAR 量を $500 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ に調節して, 環境条件 (25℃, 70% RH, 14時間日長), 栽培方法を一定にしてヒマワリを播種後5週間栽培した。図3.18に播種5週後の乾物重, 葉面積および草丈を示したが, それぞれの赤外線の減少に従って生長量も減少した。しかし, 草丈への影響が他の2者と比較して大きく生

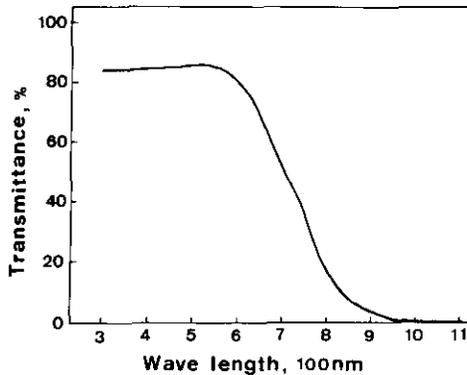


図 3.16 赤外線吸収フィルターの分光透過率曲線 (藤沼ら, 1981)

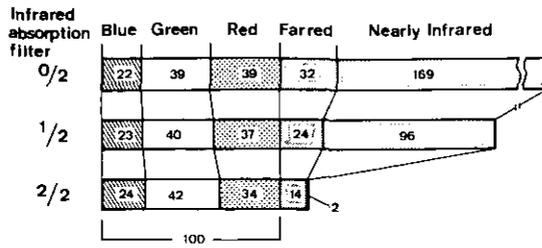


図 3.17 赤外線吸収フィルター装着程度による分光エネルギー量の変化 (藤沼ら, 1981)

光源：陽光ランプ (D400N), 数値はそれぞれ400~700nm間のエネルギー量を100%としたときの相対値を示す。

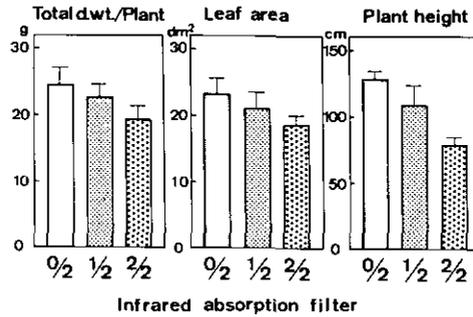


図 3.18 赤外線吸収フィルターの装着程度の違いによるヒマワリの生長の変化 (藤沼ら, 1981)

左図：乾重量, 中央図：葉面積, 右図：草丈

植物は陽光ランプで光強度を $500 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ に調節して、25°C, 70% RHの条件で播種後5週間育成した。

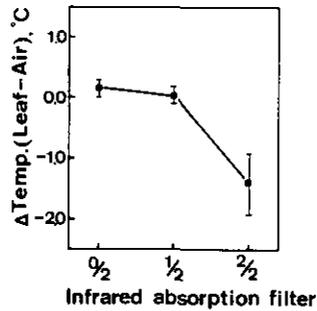


図 3.19 赤外線吸収フィルターの装着程度の違いによるヒマワリ成熟葉の葉・気温差 (藤沼ら, 1981)

植物・生育条件は図3.18と同じ。

じた。また、その時の植物体の成熟葉の葉温は赤外線量の減少に従って低下していた (図3.19)。

このことから、赤外線量の増加に従って、葉温が上昇し、ヒマワリの生育適温 (後述するが25~30℃に存在する) に近づき、乾物生長量が増加したと考えられる。一方、伸長生長が他の生長量と比較して影響程度が大きく、赤外線の温度効果以外にも遠赤色光、赤外線によって伸長生長が促進されることが示唆された。前述の人工光源の違いによって伸長生長が影響を受けることも合わせ、700 nm 以上の光の植物の形態形成に対する役割を評価する必要がある。

d) 人工光条件下での植物の生長解析

人工光型グロースキャビネットの最大の利点は光条件が天候によって左右されず、人為的操作によって再現性の高い光環境が作出できることにある。したがって、植物生長に対する環境要因や各種処理操作の影響を生長解析法によって評価するのに都合が良い。当施設でも大気汚染環境の植物生長に対する影響を解析した報告があり、精度の高い実験結果が得られている (Shimzu *et al.*, 1980; Shimzu *et al.*, 1981)。

ここで人工光条件下で行われた植物生長実験例 (藤沼ら, 1980) を紹介して、光強度と植物生長との関係について説明する。ヒマワりを環境条件 (25℃, 75% RH, 14時間日長), 栽培方法を一定にして、光強度を5段階に変えて播種後6週間栽培した。図3.20に播種6週後の乾物重と植物の受けた PAR 量との関係を示すと、両者間には正の一次相関 ($r=1.00$) が認められて、光強度の増加に従って乾物重が増加した。この関係は図3.7に示した自然光条件下の場合と一致した。この光強度に依存した乾物生長を植物の生育段階別に解析した。図3.21に2週間ごとに生育段階を分けて、相対生長率 (RGR) と葉への生長の分配率 (葉乾重の増加/個体乾重の増分) を示した。生育初期 (0~2週) には光強度の増加に従って RGR, 同化物の葉への分配が高くなるが、その後

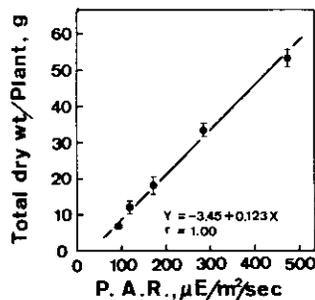


図 3.20 人工光源で光強度を変化させた場合のヒマワリの乾物重と生育期間中の光合成有効放射量との関係 (藤沼ら, 1980)

植物は25℃, 70% PHの条件のガス暴露用グロースキャビネット (図3.9-A 参照) で播種後6週間生育した。

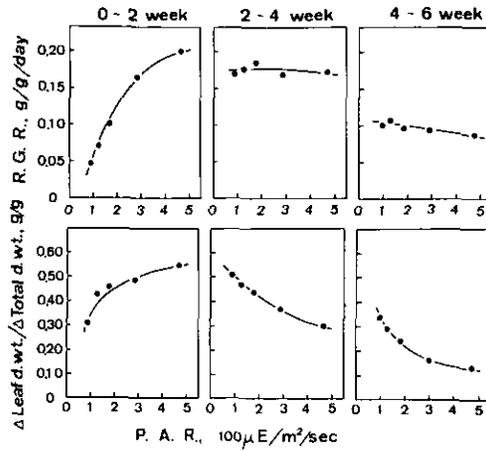


図 3.21 各生育段階のヒマワリの相対生長率（上図）と葉への生長の分配率（下図）に及ぼす生育期間中の光合成有効放射量の影響（藤沼ら, 1980）
植物は図3. 20と同じ。

RGR は光強度に関係なく生育が進むにつれて低下し、一方同化物の葉への分配は光強度の増加に従って低下した。このことから植物の生育初期には高光強度条件下で同化器官と同化能力の増加をもたらし、生長が加速度的に促進され、その後の生長にも大きく影響していることが示唆された。

また、光強度に対する植物生長は植物種により異なっている。藤沼ら (1982) は 3 種類の植物 (ヒマワリ, ポプラ, サongoジュ) を環境条件 (25℃, 70% RH, 14時間日長), 栽培方法を一定にして、光強度を $35 \sim 780 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ まで数段階に変えて栽培し、その影響を調査した。図3.22に3種類の植物の乾物生長の推移を示すが、光強度の変化に対してそれぞれ異なったパターンで乾物量が増加した。ヒマワリは広範囲な光強度条件下で他の2種と比較して大きな生長を示したが、ポプラは低光度条件下で生長量の増加が少なく、 $35 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ の条件下では負の生長になった。サongoジュは生長量に対する光強度の影響が小さく、低光度条件下でも比較的良く成長し、高光強度条件下では生長量が飽和する傾向が認められた。このように植物種によって光要求性が異なり、それぞれの種により生長に対する最適強度域があることが示唆された。

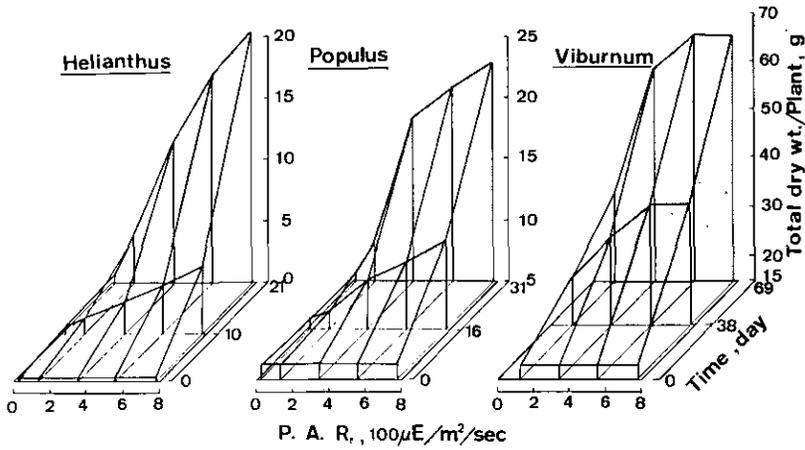


図 3.22 ことなる光強度条件下での3種の植物の乾物重の変化 (藤沼ら, 1982)
 左図: ヒマワリ, 中央図: ポプラ (I-214), 右図: サンゴジュ. 植物は均一に生育した後に25℃, 70%RHの条件の人工光室 (図3.10-B参照) でそれぞれの光強度条件で生育した。

3. 2. 3 異なる光源を用いた植物生長実験の整合性

異なる光源で栽培した植物の生長を比較する場合, 用いた光源により光スペクトル組成が異なり, 植物生長に關与する光強度を表現する共通の測定基準が必要になる。例えば, 自然光条件下で栽培したヒマワリの生長量 (図3.7) と人工光条件下で栽培したもの (図3.20) を同一レベルで検討する場合, 光強度の表現の整合が問題になる。一般に光環境が作用する植物反応を光合成・物質生産と光形態形成の2者に大別すれば, 前者の反応に必要な光エネルギーレベルは後者と比較して数けた高いものである (手塚, 1978)。したがって, 広義な意味で, 異なる光源で栽培した植物の乾物生長は光合成・物質生産に關与する光スペクトルのエネルギー量, つまり PAR 量を用いることにより整合できると考えられる。このことは図3.14の異なる人工光源を用いたヒマワリの乾物生長の結果や, 図3.7と図3.20の光強度を PAR 量に置き換えて図3.23に示した結果から推測できる。図3.23では自然光条件と人工光条件で栽培したヒマワリの乾物重と PAR 量との関係が一体の正の一次式に回帰できた ($r=0.89$)。しかし, 自然光条件の生長が低光強度になると人工光条件のものより劣る傾向にあった。この原因の一つは自然光条件では照射状態が天候によって日々変化するのに対して, 人工光条件では一様な照射が継続しており, この違いが植物の光利用効率に何等かの影響を与えていると考えられる。

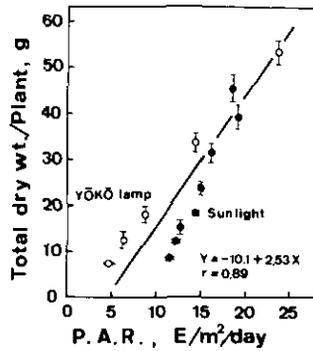


図 3.23 異なる光強度の自然光条件下で育成したヒマワリの乾物重の整合 (藤沼原 図)

自然光条件下 (●) は図 3.7, 人工光条件下 (○) は図 3.20 より作図した

3. 2. 4 日 長

a) 日長の季節的変動と日長処理操作

自然光条件下では日射量とともに可照時間が季節的に大きく変動する。しかし、日射量は季節的な変動に天候による影響が加わり不規則な変動をするのに対して、可照時間は暦に従った規則的な変動にすぎない。例えば、当施設付近 (北緯36度) では図 3.24 に示すような日の出、日没時間をとる (日本農業気象学会, 1978)。

一方、光による植物の生長を調節する作用の中で植物の光周性が実際の植物栽培上、大きな問題となる。植物種によっては昼と夜との時間変化が花成や休眠等を誘導する刺激となっている。したがって、自然光条件下では日長時間の変動に従って生じる植物の光周性反応を制御するために、補光操作や遮光操作が植物種や栽培目的によって必要になる。

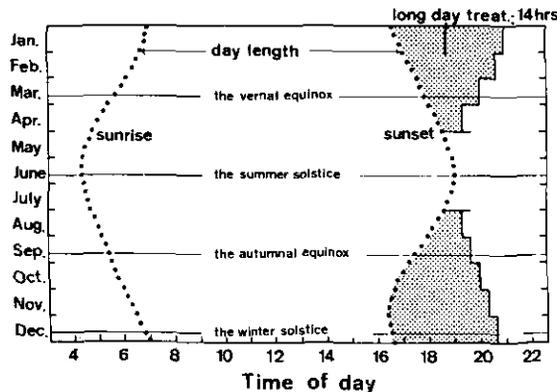


図 3.24 国立公害研究所付近 (北緯約36°) の日の出、日没時間の季節変動と14時間日長を作出する場合の長日処理操作例 (打点部) (藤沼原 図)

当施設では光周性のある植物を通年栽培するために日長処理操作を実施している。例えば、ホウレンソウ（品種；ニューアジア）は4月から9月にかけて抽台が促進される（平岡，1980）ので、その期間には毎日夕方に暗箱で覆い、朝に取り除く操作を実施して、短日条件を作出している。この操作により、抽台が抑制され、栄養生長を継続させることができる。また、制御温室（25℃，70% RH）で栽培しているポプラは日長が12時間以下になると枝の伸長が止まり休眠に入る。しかし、葉は落葉や葉数の増加がないまま物質生産能力を維持し、肥厚化して暗緑色になる。この現象は落葉樹で一般に確認されており、長日条件下のものとは異なる生理活性を示し、実験材料としては不適切なものとなる（Downs & Hellmers，1975）。当施設ではこのポプラの休眠を防止するために図3.24に示す期間中、日長を14時間になるように補光操作を実施している。

b) 日長とホウレンソウの抽台現象

前述のホウレンソウ（品種；ニューアジア）の短日処理操作の実施に際し、ホウレンソウの抽台発現と短日処理操作の時期との関係を調査した。当施設では播種7週後のホウレンソウを実験材料として供試するので、その時点で抽台が抑制されることを短日処理時期の検索目標とした。図3.25に播種後の短日処理期間と抽台発現が認められた時期を示した。この条件下では播種1週後に発芽して地上部に子葉が出るが、この1週間は光に感応していなかった。その後は生育段階に関係なく、短日処理中断後約2週間で抽台発現が認められた。この結果を実際の栽培管理に応用し、ホウレンソウの短日処理操作を播種1週後から5週後までの4週間実施している。

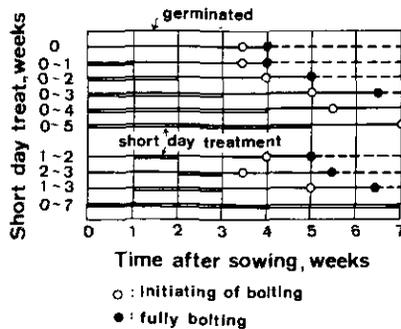


図 3.25 ホウレンソウ(ニューアジア)の抽台の発現と短日処理操作時期との関係(藤沼原図)

短日操作は10/14時間(明期/暗期)、他は長日条件14/10時間(明期/暗期)である

植物は20℃, 70%RH, $150 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ の条件で栽培した。

3. 3 温度環境と植物の生長

植物にとって温度とは生育環境と植物体との間の熱収支の結果の熱平衡状態を示す指標である (Sailsbeny, 1970)。鈴木 (1981) は植物生理学的立場から植物の生長と温度とのかかわりを次の二つに要約している。第一は植物体内の様々な代謝作用の生化学的反応速度の制御であり、第二はある特定域の温度が植物に対して生活環を制御する一種の情報としての働きである。さらに、これらに加えて、温度は植物体に直接物理的な過程として植物体内の分子の拡散速度や葉における水蒸気圧の変化によって蒸散等に影響している。

したがって、基本的には温度は植物体温として植物に作用しているものであり、生育気温と植物体温とは当然区別して考えるべきである。しかし、実際には植物体温の測定技術の開発や普及が立ち遅れており、特殊な場合を除き生育気温で植物の温度環境を代表してきた。

3. 3. 1 生育気温と植物生長

植物は種や生態型によってそれぞれ異なった生長や生活環の制御に対する最適温度範囲を持っている。例えば、藤沼ら (1978 a) は温度条件以外の環境要因を一定にして、ヒマワリを播種後6週間生育温度を変えて栽培し、生育気温の植物生長に対する影響を調査した。播種6週後の乾物重、草丈及び葉数、葉面積をそれぞれ図3.26, 図3.27に示した。それらのパラメーターの最適温度は乾物重で25℃、草丈で25~30℃、葉数と葉面積で30℃となり、それぞれのパラメーターによって最適温度域が異なっていた。また、Friend & Pomeroy (1970) はこのような生長のパラメータだけでなく、個々の生理活性にもそれぞれ最適温度域が存在していることを小麦を用いた実験で報告している。

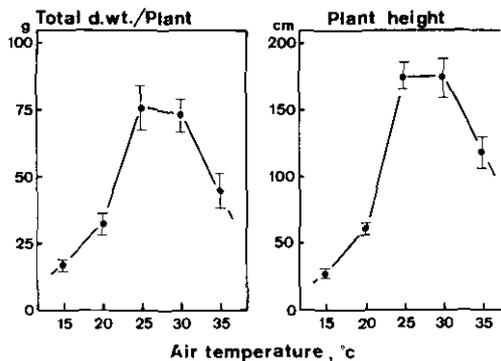


図 3.26 ヒマワリの乾物重 (左図) と草丈 (右図) に及ぼす生育気温の影響 (藤沼ら, 1978a)

植物は光強度を $280 \pm 10 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ に調節したガス暴露用グロウキャビネット (図10-A参照) で播種後6週間育成した。

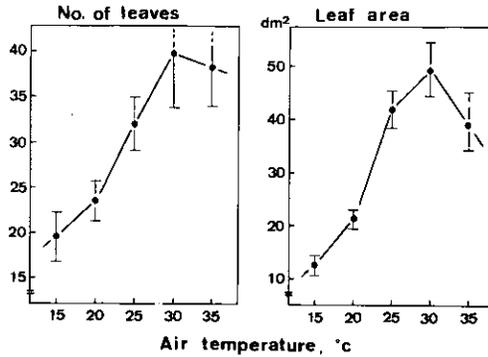


図 3.27 ヒマワリの開葉数 (左図) と葉面積 (右図) に及ぼす生育気温の影響 (藤沼ら, 1978a)
植物は図3.26 同し。

したがって、制御環境下での植物栽培において、実験目的に応じた温度管理が望ましく、そのためにも温度に対するそれぞれの植物種の生長や個々の生理機能の反応性を解析することが必要になる。

3. 3. 2 植物体温と生育気温

従来、植物体温は微小な熱電対センサー等を直接植物体中や表面に接触させる測定法による温度の点計測が中心であり、植物体温の分布等の面計測は困難であった。最近になって、サーマルカメラの応用により、植物体に非接触で熱情報の画像計測が可能になった。

Omasa *et al.* (1980)はこの計測法で葉面の温度分布が気孔の不規則な開閉運動によって、一様ではなく、大きく変動していることを示し、植物体温計測の重要性と植物の生体情報としての利用価値の高さを指摘した。

また、図3.28に示すように当施設の制御温室で栽培されている植物の葉温が日射量に追従した変動をしており、同じ植物体でも日当たり部位と日陰部位では葉温が異なり、葉温と生育気温とは一致してないことが分かる (大政と相賀, 1981)。この葉・気温差は表3.1に示すように植物種 (大政と相賀, 1981) や植物の生理的状态、生育環境等によって異なっている。

以上のように、植物体温を計測する意義は非常に大きいものであり、実際の制御環境下でも気温に替えて植物体温を制御情報とする温度制御方式が当然考えられる。その技術的・確立及び植物生長への影響等の解析は今後の検討課題である。

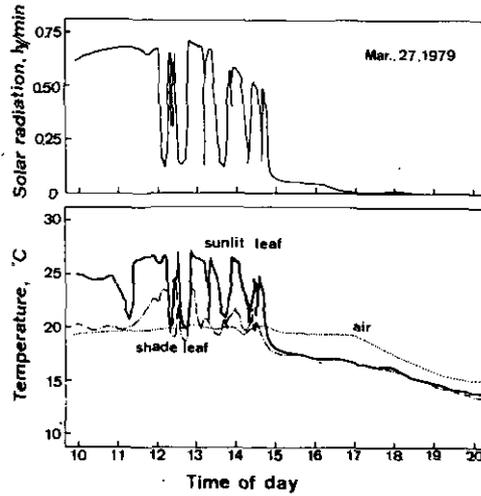


図 3.28 温湿度制御温室内におけるハウレンソウ葉温 (—; 日当たり部位, - · -; 日陰部位) 気温及び日射量の日変化 (大政と相賀, 1981)
湿度, 風速は, それぞれ70%RH, $0.4\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ である。

表 3.1 温湿度制御温室内における種々の植物の最大葉気温差. (大政と相賀, 1981)

植 物	最大葉気温差 $^{\circ}\text{C}$
トウモロコシ	7.8
インゲン	5.8
トウゴマ	3.9
赤カブ	2.3
トマト	2.2
ダイコン	1.4
ナス	1.2
イネ	0.8

気温, 湿度, 日射量, 風速はそれぞれ, 25°C , 70%RH, $0.7\text{cal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}$, $0.4\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ である。

3.4 CO₂濃度とその制御

CO₂は植物にとって光合成, 物質生産の基質源であり, 光合成速度は光や温度条件とともにCO₂濃度によって律速されている。また, その作用濃度範囲はC₃植物, C₄植物とその光合成代謝系の違いにより特徴のあるものとなっている。

一方, 大気中のCO₂濃度は急激な化石燃料の消費増と緑地の消失によって確実に増加している。Hawaii島のMauna Loaでの観測では過去20年間にCO₂濃度が20ppmも上昇している (Keeling, 1976)。当施設付近でも大気中のCO₂濃度は常時350ppm以上になっている。

従来、環境制御装置内の CO₂ 濃度は環境要因として制御対象から除かれる場合が多かった。しかし、装置内の実際の CO₂ 濃度は外気の CO₂ 濃度とは異なり、光強度、温度、湿度条件と同様に制御、モニターシステムの必要性が指摘されている (Pallas, 1979)。例えば、当施設の人工光室 3 室にはほぼ同等の現存量を持つヒマワリを配置して、室内と導入空気 CO₂ 濃度を調査した (表 3.2)。このときの植物の葉面積指数 (LAI; 葉面積/配置面積) は約 1.0 であり、配置された植物がそれぞれ相互被陰しない程度の栽植密度であったが、光照射時には室内の CO₂ 濃度が導入空気より 30~40 ppm 低下した。また、室間で CO₂ 濃度に差が生じていた。これらのことは、光合成、呼吸によって生じる植物体よりの CO₂ の出入りと、室内への新鮮空気の導入量 (換気量) によって、室内の CO₂ 濃度が変動することを示唆している。

表 3.2 人工光室(図3. 9-B参照)の CO₂ 濃度に及ぼす植物の影響(藤沼原図)

chamber	CO ₂ concentration				Sunflower	
	Light		Dark		Plant d.wt.	Leaf area
	conc.	Δconc.	conc.	Δconc.		
NO.1	316	-42	369	+10	1575	1152
NO.2	325	-33	367	+8	1544	1154
NO.3	328	-30	365	+6	1523	1061
Inlet	358	-	359	-	-	-

(ppm) (g) (dm²)

植物は 25°C, 70%RH の条件で播種後 5 週間育成したヒマワリで、表中にその現存量を示す。

したがって、CO₂ 濃度に依存した植物の生理反応や乾物生長を解析する場合には CO₂ 濃度制御が不可欠である。また、その CO₂ 濃度制御が環境制御装置間の換気率の違いを補正する上で有効な手段にもなる。

当施設では CO₂ 濃度制御システムを導入し、必要に応じて CO₂ 濃度を制御した植物の栽培、実験を実施している。また、自然環境シミュレータでは換気率が正確に把握できるので、CO₂ 濃度制御の結果によって植物の同化量、呼吸量の推定が可能である。

以上、環境要因の中でも光、温度そして CO₂ 濃度と主要なものについて当施設の実例を中心に説明してきたが、この他の大気の物理的環境要因 (大気成分、風要因) も環境制御上、大きな位置を占める。特に当施設は大気汚染環境が任意に制御できる点に特徴があり、大気の物理的環境の制御特性と植物生長への影響については十分な配慮が払われている。

3. 5 実験植物の管理と植物の生育反応

前述してきた植物の地上部を取り巻く環境要因 (気象要因) と同様に植物の地下部を取り巻く環

境要因（土壌要因）によっても植物生長は影響を受けている。しかし、ファイトロンでは大地と同様な土壌環境を再現することは困難であり、土壌環境の中で特に水要因と栄養塩類要因を制御することに重点を置いた人為的な環境を作出しているにすぎない。この両要因の制御のために養液栽培で代表される制御様式がとられることが多い。その様式では一定の栄養塩類を含有した培養液、培地でもって根系を取り巻く環境を制御している。

植物栽培上、水と栄養塩類に関することは最も基本的な栽培管理操作であり、実際には環境制御というより栽培管理自体である。当施設では実験植物の大半が鉢栽培によるもので、水管理や肥培管理等の栽培管理は一定の管理指針に従った人手による操作が主体となっている。したがって、鉢という限定された土壌環境は管理操作の仕方によって変動し、それが植物を実験材料とする実験結果の再現性に大きく影響する。

3. 5. 1 実験植物の生育前歴と環境順化

制御環境下で栽培した植物を実験材料とする実験で、結果の再現性がとれない場合がよくある。その主な原因として植物自体の遺伝学的均質性を除き、次の2点が考えられる。

第一は生育環境や栽培管理のわずかな違いが植物の生理反応にストレスとして作用する場合である。例えば、田崎ら（1975）によると図3.29に示すように水ストレスを受けた経験のあるヒマワリ葉では外観上正常に回復しても、光合成能力には大きな影響が残っている。その影響程度は壮・老令葉で著しく阻害されており、葉令によっても異なることが分かる。このように栽培中の管理操作ミスや環境制御トラブルの影響が後まで残ることがあり、生育前歴をそろえることが必要である。

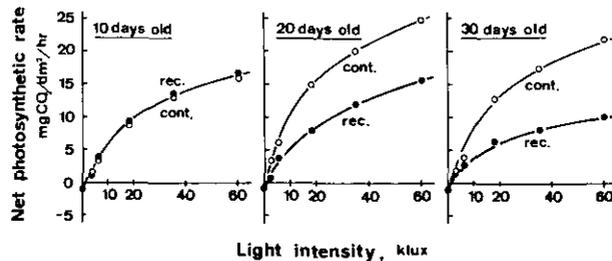


図 3.29 ヒマワリ葉の光一同化曲線に及ぼす水欠乏によるしおれの経験の有無の影響（田崎ら, 1975）

図の左より、開葉後の日数が10日、20日、30日の葉での値を示す。しおれの経験は純光合成速度が0に低下する程度のしおれを測定1日前に1回経験させた。

第二は実験植物が実験環境に順応しているか否かである。一般に実験環境は生育環境と一致させる場合が多いが、植物の移動や実験処理等によって生理活性が変動し、新しい環境に順応するには時間が必要である。例えば、グロースキャビネット内で栽培されている植物を他に移動する場合、

キャビネット外に短時間置くだけで、水ストレスや気孔閉鎖が生じることがある。あるいは、自然光条件下で栽培している植物では大気汚染ガス感受性の再現性がとれないが、それらの植物を人工光条件下で数日栽培することにより均一な感受性を示すことがある。このように新しい環境への順化 (Acclimatization) や前処理 (Pre-conditioning) によって、再現性の高い実験結果が得られる。

3. 5. 2 植物栽培管理の問題点

独立栄養を営む植物にとって環境は単なる生育環境だけでなく、環境自体がエネルギー源、基質源としても存在しており、それだけに植物はその生長にとって環境に対する依存度が高いと言える。そして、植物の諸反応はそれぞれの環境要因に対して最適域を持っている。しかし、植物に対して個々の環境要因が単独で作用することはなく、複合体として作用している。この複合環境の植物反応に対する作用も、最小律 (Law of minimum) が成立する場合や環境の補完性 (Ersetzbarkeit) が成立する場合と様々である。

したがって、制御環境下で植物を栽培する上で、個々の環境要因の植物に対する作用とともに、複合環境としての環境要因相互間の作用を十分に理解し、実験植物を栽培する目的、意義を明確にする必要がある。例えば、実際に実験植物を栽培してみると、植物の若干の生育差は避けられず、次のような栽培上の混乱が生じる。それは制御環境下で栽培した植物を実験材料として供試する場合、若干の生育差が生じても環境条件、栽培方法を厳密に一定して栽培した植物と、生育差を縮めるために環境条件、栽培方法を若干変更して栽培した植物のどちらを実験材料として選択するのかわかという疑問である。

3. 6 おわりに

以上、当施設の実例を中心として制御環境下での植物の生育動態と植物を栽培する上での環境のとりえ方を簡単に紹介した。環境調節装置では植物の生長や生理反応の解析等のさまざまな実験が行われるが、それらの実験にとって実験材料である植物と制御環境との相互関係を十分理解することが本来の実験課題に優先するものと考えられる。また、そのことは植物環境制御技術の開発だけでなく、環境に対する植物反応の植物生理学、生態学的な研究対象にもなりうる。

なお、当施設の工学的な概要と特性は本報告の別節を参照されたい。また、実験植物の詳細な栽培管理方法については藤沼ら (1979b) の報告を参照されたい。

引用文献

- Beeson, E. J. G. (1972): Metal halide, xenon and neon lamps. In Lamps and lighting, ed. by S. T. Henderson & A. M. Marsden Edward Arnold Ltd., London, p.270-290.
- Beljand, M. E. (1960): 完全晴天日の全短波放射量. 新編農業気象ハンドブック (坪井ら編), 養賢堂, 東京, (1977) p. 76.

- Bickford, E. D. and S. Dunn (1972) : Physiologically active irradiation. In *Lighting for plant growth*. The Kent State Univ. Press, Ohio, p. 46-48.
- Downs, R. J. (1979) : Radiation : Critique 1. In *Controlled environment Guidelines for plant research*. ed. by T. W. Tibbitts & T. T. Kozlowski, Academic press, New York, p. 29-45.
- Downs, R. J. and H. Hellmers (1975) : Photoperiodism. In *Environment and the experimental control of plant growth*, Academic Press, New York, p. 60-65.
- Friend, D. J. C. and M. E. Pomeroy (1970) : Changes in cell size and number associated with the effects of light intensity and temperature on the leaf morphology of Wheat. *Can. J. Bot.*, 48, 85-90.
- 藤沼康実・町田孝・戸塚績・相賀一郎 (1978 a) : 制御環境下でのヒマワリの生長と環境要因との関係, 栄養生長期におよぼす温度要因の影響. 国立公害研究所特別研究成果報告, 第2号, 183-191.
- 藤沼康実・町田孝・清水明・相賀一郎 (1978 b) : 制御環境下でのヒマワリの生長, 環境要因の微小変化が生長におよぼす影響について, 日本生物環境調節学会第17回大会講演要旨集,
- 藤沼康実・町田孝・戸塚績・相賀一郎 (1979 a) : 制御温室におけるヒマワリの生長の季節的変動について. 国立公害研究所研究所報告, 第10号, 289-297.
- 藤沼康実・町田孝・相賀一郎 (1979 b) : 国立公害研究所 植物実験施設における実験材料植物の育成方法について. 国立公害研究所研究所報告, 第10号, 387-395.
- 藤沼康実・町田孝・戸塚績・相賀一郎 (1980) : 制御環境下でのヒマワリの生長, 人工光条件下での乾物生長について, 日本生物環境調節学会 第18回大会 講演要旨集, 1-2.
- 藤沼康実・町田孝・木村英雄・戸塚績・相賀一郎 (1981) : 制御環境下でのヒマワリの生長, 人工光源に含まれる熱線の影響. 日本生物環境調節学会 第19回大会 講演要旨集, 76-77.
- 藤沼康実・古川昭雄・戸塚績・相賀一郎 (1982) : 異なる光強度条件下での数種の植物の生長変化. 日本生物環境調節学会 第20回大会講演要旨集, 6-7.
- Gates, D. M. (1962) : The flow of energy. In *Energy exchange in the Biosphere*. Happer & Row Pub, London, p. 7.
- 平岡達也 (1981) : ホウレンソウの花芽分化と抽だいの生理. *農耕と園芸*, 35, 255-257.
- Keeling, C. D. *et al.* (1976) : Atmospheric carbon dioxide variation at Mauna Loa Observatory, Hawaii. *Ellus*, 28, 174-198.
- 町田孝・藤沼康実・木村英雄・戸塚績・相賀一郎 (1981) : 制御環境下でのヒマワリの生長, 光質を異にする人工光源下での生長. 日本生物環境調節学会 第19回大会講演要旨集, 74-75.
- 日本農業気象学会関東支部編 (1978) : 気象関係数値表. 農業気象観測・測定に関する手引書 第3部 p.102. 日本農業気象学会関東支部. 東京.
- Omasa, K., F. Abo, Y. Hashimoto and I. Aiga (1980) : Measurement of the thermal pattern of plant leaves under fumigation with an air pollutant. In *Studies on the effects of air pollutants on plants and mechanisms of phytotoxicity*. Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud., 11, 239-247.
- 大政謙次・相賀一郎 (1981) : 画像処理による植物の生育・生理反応の評価. *遺伝*, 25-31.
- Pallas, J. E. J. (1979) : Carbon dioxide. In *Controlled environment Guidelines for plant research*. ed. by T. W. Tibbitts & T. T. Kozlowski, Academic Press, New York, p. 207-228.
- Sailsbury, F. B. (1979) : Temperature. In *Controlled environment Guidelines for plant research*. ed. by T. W. Tibbitts & T. T. Kozlowski, Academic press, New York, p. 75-116.
- Shibles, H. (1976) : Committee Report : Terminology pertaining to photosynthesis. *Crop Sci.*, 16, 437-439.
- Shimizu, H. A. Furukawa and T. Totsuka (1980) : Effects of low concentration of SO₂ on the growth of sunflower plants. *Environ. Control Biol.*, 18, 39-47.
- Shimizu, H., S. Motohashi, H. Iwaki, A. Furukawa and T. Totsuka (1981) : Effects of chronic exposure to ozone on the growth of sunflower plants. *Environ. Control in Biol.*, 19, 137-147.
- Shulgin, I. A. (1967) : 全短波放射エネルギーの波長別分布. 太陽光と植物(内嶋善兵衛訳) p. 94-95. 東

- 京大学出版会 (1970). 東京.
- 鈴木英雄 (1981) : 植物の生活と温度. 植物生理学 8 環境情報 (古谷雅樹編) p.66-67. 朝倉書店. 東京.
- 田崎忠良・牛島忠広・藤沼康実 (1975) : ホストレスが植物の蒸散. 光合成に及ぼす影響. 生物の発育と環境調節 (生物環境制御成果編集委員会編), 日本学術振興会, 東京, p.267-274.
- 手塚修文 (1978) : 光形態形成. 環境植物学 (田崎忠良編), 朝倉書店, 東京, p.41-61.
- Wassink, E. C. and J. A. J. Stolwijk (1956) : Effects of light quality on plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 7, 313-400.

国立公害研究所特別研究成果報告

- 第 1 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究——霞ヶ浦を対象域として——昭和51年度。(1977)
第 2 号 陸上植物による大気汚染環境の評価と改善に関する基礎的研究——昭和51, 52年度 研究報告。(1978)

(改 称)

国立公害研究所研究報告

- 第 3 号 A comparative study of adults and immature stages of nine Japanese species of the genus *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). (1978)
(日本産ユスリカ科 *Chironomus* 属9種の成虫, サナギ, 幼虫の形態の比較)
- 第 4 号 スモッグチャンバーによる炭化水素—窒素酸化物系光化学反応の研究——昭和52年度 中間報告。(1978)
- 第 5 号 芳香族炭化水素—窒素酸化物系の光酸化反応機構と光酸化二次生成物の培養細胞に及ぼす影響に関する研究——昭和51, 52年度 研究報告。(1978)
- 第 6 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究(Ⅱ)——霞ヶ浦を中心として。——昭和53年度。(1979)
- 第 7 号 A morphological study of adults and immature stages of 20 Japanese species of the family Chironomidae (Diptera). (1979)
(日本産ユスリカ科20種の成虫, サナギ, 幼虫の形態学的研究)
- 第 8 号 大気汚染物質の単一および複合汚染の生体に対する影響に関する実験的研究——昭和52, 53年度 研究報告。(1979)
- 第 9 号 スモッグチャンバーによる炭化水素—窒素酸化物系光化学反応の研究——昭和53年度 中間報告。(1979)
- 第 10 号 陸上植物による大気汚染環境の評価と改善に関する基礎的研究——昭和51~53年度 特別研究報告。(1979)
- 第 11 号 Studies on the effects of air pollutants on plants and mechanisms of phytotoxicity. (1980)
(大気汚染物質の植物影響およびその植物毒性の機構に関する研究)
- 第 12 号 Multielement analysis studies by flame and inductively coupled plasma spectroscopy utilizing computer-controlled instrumentation. (1980)
(コンピュータ制御装置を利用したフレイムおよび誘導結合プラズマ分光法による多元素同時分析)
- 第 13 号 Studies on chironomid midges of the Tama River. (1980)
Part 1. The distribution of chironomid species in a tributary in relation to the degree of pollution with sewage water.
Part 2. Description of 20 species of Chironominae recovered from a tributary.
(多摩川に発生するユスリカの研究
——第1報 その一支流に見出されたユスリカ各種の分布と下水による汚染度との関係——
——第2報 その一支流に見出された Chironominae 亜科の20種について——)
- 第 14 号 有機廃棄物, 合成有機化合物, 重金属等の土壌生態系に及ぼす影響と浄化に関する研究——昭和53, 54年度 特別研究報告。(1980)
- 第 15 号 大気汚染物質の単一および複合汚染の生体に対する影響に関する実験的研究——昭和54年度 特別研究報告。(1980)
- 第 16 号 計測車レーザーレーダーによる大気汚染遠隔計測。(1980)
- 第 17 号 流体の運動および輸送過程に及ぼす浮力効果——臨海地域の気象特性と大気拡散現象の研究——昭和53, 54年度 特別研究報告。(1980)

- 第 18 号 Preparation, analysis and certification of PEPPERBUSH standard reference material. (1980)
(環境標準試料「リョウブ」の調製, 分析および保証値)
- 第 19 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究(Ⅲ) — 霞ヶ浦(西浦)の湖流 — 昭和53, 54年度.
(1981)
- 第 20 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究(Ⅳ) — 霞ヶ浦流域の地形, 気象水文特性およびその湖
水環境に及ぼす影響 — 昭和53, 54年度. (1981)
- 第 21 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究(Ⅴ) — 霞ヶ浦流入河川の流出負荷量変化とその評価 —
昭和53, 54年度. (1981)
- 第 22 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究(Ⅵ) — 霞ヶ浦の生態系の構造と生物現存量 — 昭和53,
54年度. (1981)
- 第 23 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究(Ⅶ) — 湖沼の富栄養化状態指標に関する基礎的研究 —
昭和53, 54年度. (1981)
- 第 24 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究(Ⅷ) — 富栄養化が湖利用に及ぼす影響の定量化に関す
る研究 — 昭和53, 54年度. (1981)
- 第 25 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究(Ⅸ) — *Microcystis* (藍藻類)の増殖特性 — 昭和53,
54年度. (1981)
- 第 26 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究(X) — 藻類培養試験法によるAGPの測定 — 昭和53,
54年度. (1981)
- 第 27 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究(XI) — 研究総括 — 昭和53, 54年度. (1981)
- 第 28 号 複合大気汚染の植物影響に関する研究 — 昭和54, 55年度 特別研究報告. (1981)
- 第 29 号 Studies on chironomid midges of the Tama River. (1981)
Part 3. Species of the subfamily Orthocladiinae recorded at the summer survey and their distri-
bution in relation to the pollution with sewage waters.
Part 4. Chironomidae recorded at a winter survey.
(多摩川に発生するユスリカ類の研究
— 第3報 夏期の調査で見出されたエリユスリカ亜科 Orthocladiinae 各種の記載と, その分
布の下水汚染度との関係について —
— 第4報 南浅川の冬期の調査で見出された各種の分布と記載 —)
- 第 30 号 海域における富栄養化と赤潮の発生機構に関する基礎的研究 — 昭和54, 55年度 特別研究報
告. (1982)
- 第 31 号 大気汚染物質の単一および複合汚染の生体に対する影響に関する実験的研究 — 昭和55年度
特別研究報告. (1981)
- 第 32 号 スモッグチャンバーによる炭化水素-窒素酸化物系光化学反応の研究 — 環境大気中における
光化学二次汚染物質生成機構の研究(フィールド研究1) — 昭和54年度 特別研究報告. (1982)
- 第 33 号 臨海地域の気象特性と大気拡散現象の研究 — 大気運動と大気拡散過程のシミュレーション
— 昭和55年度 特別研究報告. (1982)
- 第 34 号 環境汚染の遠隔計測・評価手法の開発に関する研究 — 昭和55年度 特別研究報告. (1982)
- 第 35 号 環境面よりみた地域交通体系の評価に関する総合解析研究. (1982)
- 第 36 号 環境試料による汚染の長期モニタリング手法に関する研究 — 昭和55, 56年度 特別研究報告.
(1982)
- 第 37 号 環境施策のシステム分析支援技術の開発に関する研究. (1982)
- 第 38 号 Preparation, analysis and certification of POND SEDIMENT certified reference material. (1982)
(環境標準試料「池底質」の調製, 分析及び保証値)
- 第 39 号 環境汚染の遠隔計測・評価手法の開発に関する研究 — 昭和56年度 特別研究報告. (1982)

- 第 40 号 大気汚染物質の単一及び複合汚染の生体に対する影響に関する実験的研究 — 昭和56年度 特別研究報告。(1983)
- 第 41 号 土壌環境の遠隔計測と評価に関する統計学的研究。(1983)
- 第 42 号 底泥の物性及び流送特性に関する実験的研究。(1983)
- 第 43 号 Studies on chironomid midges of the Tama River. (1983)
 Part 5. An observation on the distribution of Chironominae along the main stream in June with description of 15 new species.
 Part 6. Description of species of the subfamily Orthocladiinae recovered from the main stream in the June survey.
 Part 7. Additional species collected in winter from the main stream.
 (多摩川に発生するユスリカ類の研究
 — 第 5 報 本流に発生するユスリカ類の分布に関する 6 月の調査成績とユスリカ亜科に属する 15 新種等の記録 —
 — 第 6 報 多摩本流より 6 月に採集されたエリユスリカ亜科の各種について —
 — 第 7 報 多摩本流より 3 月に採集されたユスリカ科の各種について —)
- 第 44 号 スモッグチャンバーによる炭化水素-窒素酸化物系光化学反応の研究。 — 環境大気中における光化学二次汚染物質生成機構の研究 (フィールド研究 2) — 昭和54年度 特別研究中報告。(1983)
- 第 45 号 有機廃棄物, 合成有機化合物, 重金属等の土壌生態系に及ぼす影響と浄化に関する研究 — 昭和53年~55年度 特別研究報告。(1983)
- 第 46 号 有機廃棄物, 合成有機化合物, 重金属等の土壌生態系に及ぼす影響と浄化に関する研究 — 昭和54, 55年度 特別研究報告 第 1 分冊。(1983)
- 第 47 号 有機廃棄物, 合成有機化合物, 重金属等の土壌生態系に及ぼす影響と浄化に関する研究 — 昭和54, 55年度 特別研究報告 第 2 分冊。(1983)
- 第 48 号 水質観測点の適正配置に関するシステム解析。(1983)
- 第 49 号 環境汚染の遠隔計測・評価手法の開発に関する研究 — 昭和57年度 特別研究報告。(1984)
- 第 50 号 陸水域の富栄養化防止に関する総合研究 (I) — 霞ヶ浦の流入負荷量の算定と評価 — 昭和55~57年度 特別研究報告。(1984)
- 第 51 号 陸水域の富栄養化防止に関する総合研究 (II) — 霞ヶ浦の湖内物質循環とそれを支配する因子 — 昭和55~57年度 特別研究報告。(1984)
- 第 52 号 陸水域の富栄養化防止に関する総合研究 (III) — 霞ヶ浦高浜入における隔離水界を利用した富栄養化防止手法の研究 — 昭和55~57年度 特別研究報告。(1984)
- 第 53 号 陸水域の富栄養化防止に関する総合研究 (IV) — 霞ヶ浦の魚類及び甲殻類現存量の季節変化と富栄養化 — 昭和55~57年度 特別研究報告。(1984)
- 第 54 号 陸水域の富栄養化防止に関する総合研究 (V) — 霞ヶ浦の富栄養化現象のモデル化 — 昭和55~57年度 特別研究報告。(1984)
- 第 55 号 陸水域の富栄養化防止に関する総合研究 (VI) — 富栄養化防止対策 — 昭和55~57年度 特別研究報告。(1984)
- 第 56 号 陸水域の富栄養化防止に関する総合研究 (VII) — 湯の湖における富栄養化とその防止対策 — 昭和55~57年度 特別研究報告。(1984)
- 第 57 号 陸水域の富栄養化防止に関する総合研究 (VIII) — 総括報告 — 昭和55~57年度 特別研究報告。(1984)
- 第 58 号 環境試料による汚染の長期的モニタリング手法に関する研究 — 昭和55~57年度 特別研究総合報告。(1984)

- 第 59 号 炭化水素-窒素酸化物-硫黄酸化物系光化学反応の研究 — 光化学スモッグチャンバーによるオゾン生成機構の研究 — 大気中における有機化合物の光酸化反応機構の研究 — 昭和55~57年度 特別研究報告 (第1分冊), (1984)
- 第 60 号 炭化水素-窒素酸化物-硫黄酸化物系光化学反応の研究 — 光化学エアロゾル生成機構の研究 — 昭和55~57年度 特別研究報告 (第2分冊), (1984)
- 第 61 号 炭化水素-窒素酸化物-硫黄酸化物系光化学反応の研究 — 環境大気中における光化学二次汚染物質生成機構の研究 (フィールド研究1) — 昭和55~57年度 特別研究報告 (第3分冊), (1984)
- 第 62 号 有害汚染物質による水界生態系のかく乱と回復過程に関する研究 — 昭和56~58年度 特別研究中間報告, (1984)
- 第 63 号 海域における富栄養化と赤潮の発生機構に関する基礎的研究 — 昭和56年度 特別研究報告, (1984)
- 第 64 号 複合大気汚染の植物影響に関する研究 — 昭和54~56年度 特別研究総合報告, (1984)
- 第 65 号 Studies on effects of air pollutant mixtures on plants—Part 1. (1984)
(複合大気汚染の植物に及ぼす影響 — 第1分冊)
- 第 66 号 Studies on effects of air pollutant mixtures on plants—Part 2. (1984)
(複合大気汚染の植物に及ぼす影響 — 第2分冊)
- 第 67 号 環境中の有害物質による人の慢性影響に関する基礎的研究 — 昭和54~56年度 特別研究総合報告, (1984)
- 第 68 号 汚泥の土壤還元とその環境に関する研究 — 昭和56~57年度 特別研究総合報告, (1984)
- 第 69 号 中禅寺湖の富栄養化現象に関する基礎的研究, (1984)
- 第 70 号 Studies on chironomid midges in lakes of the Nikko National Park (1984)
Part I. Ecological studies on chironomids in lakes of the Nikko National Park.
Part II. Taxonomical and morphological studies on the chironomid species collected from lakes in the Nikko National Park.
(日光国立公園の湖沼のユスリカに関する研究
— 第1部 日光国立公園の湖のユスリカの生態学的研究 —
— 第2部 日光国立公園の湖沼に生息するユスリカ類の分類学的, 形態学的研究 —
- 第 71 号 リモートセンシングによる残雪及び雪田植生の分布解析, (1984)

Report of Special Research Project the National Institute for Environmental Studies

- No. 1* Man activity and aquatic environment – with special references to Lake Kasumigaura – Progress report in 1976. (1977)
- No. 2* Studies on evaluation and amelioration of air pollution by plants – Progress report in 1976-1977. (1978)

[Starting with Report No. 3, the new title for NIES Reports was changed to:]

Research Report from the National Institute for Environmental Studies

- No. 3 A comparative study of adults and immature stages of nine Japanese species of the genus *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). (1978)
- No. 4* Smog chamber studies on photochemical reactions of hydrocarbon-nitrogen oxides system – Progress report in 1977. (1978)
- No. 5* Studies on the photooxidation products of the alkylbenzene-nitrogen oxides system, and on their effects on Cultured Cells – Research report in 1976-1977. (1978)
- No. 6* Man activity and aquatic environment – with special references to Lake Kasumigaura – Progress report in 1977-1978. (1979)
- No. 7 A morphological study of adults and immature stages of 20 Japanese species of the family Chironomidae (Diptera). (1979)
- No. 8* Studies on the biological effects of single and combined exposure of air pollutants – Research report in 1977-1978. (1979)
- No. 9* Smog chamber studies on photochemical reactions of hydrocarbon-nitrogen oxides system – Progress report in 1978. (1979)
- No.10* Studies on evaluation and amelioration of air pollution by plants – Progress report in 1976-1978. (1979)
- No.11 Studies on the effects of air pollutants on plants and mechanisms of phytotoxicity. (1980)
- No.12 Multielement analysis studies by flame and inductively coupled plasma spectroscopy utilizing computer-controlled instrumentation. (1980)
- No.13 Studies on chironomid midges of the Tama River. (1980)
- Part 1. The distribution of chironomid species in a tributary in relation to the degree of pollution with sewage water.
- Part 2. Description of 20 species of Chironominae recovered from a tributary.
- No.14* Studies on the effects of organic wastes on the soil ecosystem – Progress report in 1978-1979. (1980)
- No.15* Studies on the biological effects of single and combined exposure of air pollutants – Research report in 1977-1978. (1980)
- No.16* Remote measurement of air pollution by a mobile laser radar. (1980)
- No.17* Influence of buoyancy on fluid motions and transport processes – Meteorological characteristics and atmospheric diffusion phenomena in the coastal region – Progress report in 1978-1979. (1980)
- No.18 Preparation, analysis and certification of PEPPERBUSH standard reference material. (1980)
- No.19* Comprehensive studies on the eutrophication of fresh-water areas – Lake current of Kasumigaura (Nishiura) – 1978-1979. (1981)
- No.20* Comprehensive studies on the eutrophication of fresh-water areas – Geomorphological and hydrometeorological characteristics of Kasumigaura watershed as related to the lake environment – 1978-1979. (1981)

- No.21* Comprehensive studies on the eutrophication of fresh-water areas – Variation of pollutant load by influent rivers to Lake Kasumigaura – 1978-1979. (1981)
- No.22* Comprehensive studies on the eutrophication of fresh-water areas – Structure of ecosystem and standing crops in Lake Kasumigaura – 1978-1979. (1981)
- No.23* Comprehensive studies on the eutrophication of fresh-water areas – Applicability of trophic state indices for lakes – 1978-1979. (1981)
- No.24* Comprehensive studies on the eutrophication of fresh-water areas – Quantitative analysis of eutrophication effects on main utilization of lake water resources – 1978-1979. (1981)
- No.25* Comprehensive studies on the eutrophication of fresh-water areas – Growth characteristics of Blue-Green Algae, *Mycrocystis* – 1978-1979. (1981)
- No.26* Comprehensive studies on the eutrophication of fresh-water areas – Determination of algal growth potential by algal assay procedure – 1978-1979. (1981)
- No.27* Comprehensive studies on the eutrophication of fresh-water areas – Summary of researches – 1978-1979. (1981)
- No.28* Studies on effects of air pollutant mixtures on plants – Progress report in 1979-1980. (1981)
- No.29 Studies on chironomid midges of the Tama River. (1981)
 Part 3. Species of the subfamily Orthoclaadiinae recorded at the summer survey and their distribution in relation to the pollution with sewage waters.
 Part 4. Chironomidae recorded at a winter survey.
- No.30* Eutrophication and red tides in the coastal marine environment – Progress report in 1979-1980. (1982)
- No.31* Studies on the biological effects of single and combined exposure of air pollutants – Research report in 1980. (1981)
- No.32* Smog chamber studies on photochemical reactions of hydrocarbon-nitrogen oxides system – Progress report in 1979 – Research on the photochemical secondary pollutants formation mechanism in the environmental atmosphere (Part 1). (1982)
- No.33* Meteorological characteristics and atmospheric diffusion phenomena in the coastal region – Simulation of atmospheric motions and diffusion processes – Progress report in 1980. (1982)
- No.34* The development and evaluation of remote measurement methods for environmental pollution – Research report in 1980. (1982)
- No.35* Comprehensive evaluation of environmental impacts of road and traffic. (1982)
- No.36* Studies on the method for long term environmental monitoring – Progress report in 1980-1981. (1982)
- No.37* Study on supporting technology for systems analysis of environmental policy – The evaluation laboratory of Man-environment Systems. (1982)
- No.38 Preparation, analysis and certification of POND SEDIMENT certified reference material. (1982)
- No.39* The development and evaluation of remote measurement methods for environmental pollution – Research report in 1981. (1983)
- No.40* Studies on the biological effects of single and combined exposure of air pollutants – Research report in 1981. (1983)
- No.41* Statistical studies on methods of measurement and evaluation of chemical condition of soil. (1983)
- No.42* Experimental studies on the physical properties of mud and the characteristics of mud transportation. (1983)
- No.43 Studies on chironomid midges of the Tama River. (1983)

Part 5. An observation on the distribution of Chironominae along the main stream in June, with description of 15 new species.

Part 6. Description of species of the subfamily Orthoclaadiinae recovered from the main stream in the June survey.

Part 7. Additional species collected in winter from the main stream.

- No.44* Smog chamber studies on photochemical reactions of hydrocarbon-nitrogen oxides system – Progress report in 1979 – *Research on the photochemical secondary pollutants formation mechanism in the environmental atmosphere* (Part 2). (1983)
- No.45* Studies on the effect of organic wastes on the soil ecosystem – Outlines of special research project – 1978-1980. (1983)
- No.46* Studies on the effect of organic wastes on the soil ecosystem – Research report in 1979-1980, Part 1. (1983)
- No.47* Studies on the effect of organic wastes on the soil ecosystem – Research report in 1979-1980, Part 2. (1983)
- No.48* Study on optimal allocation of water quality monitoring points. (1983)
- No.49* The development and evaluation of remote measurement method for environmental pollution – Research report in 1982. (1984)
- No.50* Comprehensive studies on the eutrophication control of freshwaters – Estimation of input loading of Lake Kasumigaura. – 1980-1982. (1984)
- No.51* Comprehensive studies on the eutrophication control of freshwaters – The function of the ecosystem and the importance of sediment in natural cycle in Lake Kasumigaura. – 1980-1982. (1984)
- No.52* Comprehensive studies on the eutrophication control of freshwaters – Enclosure experiments for restoration of highly eutrophic shallow Lake Kasumigaura. – 1980-1982. (1984)
- No.53* Comprehensive studies on the eutrophication control of freshwaters – Seasonal changes of the biomass of fish and crustacea in Lake Kasumigaura and its relation to the eutrophication. – 1980-1982. (1984)
- No.54* Comprehensive studies on the eutrophication control of freshwaters – Modeling the eutrophication of Lake Kasumigaura. – 1980-1982. (1984)
- No.55* Comprehensive studies on the eutrophication control of freshwaters – Measures for eutrophication control. – 1980-1982. (1984)
- No.56* Comprehensive studies on the eutrophication control of freshwaters – Eutrophication in Lake Yunoko. – 1980-1982. (1984)
- No.57* Comprehensive studies on the eutrophication control of freshwaters – Summary of researches. – 1980-1982. (1984)
- No.58* Studies on the method for long term environmental monitoring – Outlines of special research project in 1980-1982. (1984)
- No.59* Studies on photochemical reactions of hydrocarbon-nitrogen-sulfur oxides system – Photochemical ozone formation studied by the evacuable smog chamber – Atmospheric photooxidation mechanisms of selected organic compounds – Research report in 1980-1982 Part 1. (1984)
- No.60* Studies on photochemical reactions of hydrocarbon-nitrogen-sulfur oxides system – Formation mechanisms of photochemical aerosol – Research report in 1980-1982 Part 2. (1984)
- No.61* Studies on photochemical reactions of hydrocarbon-nitrogen-sulfur oxides system – Research on the photochemical secondary pollutants formation mechanism in the environmental atmosphere (Part 1). – Research report in 1980-1982. (1984)

- No.62* Effects of toxic substances on aquatic ecosystems – Progress report in 1980-1983. (1984)
- No.63* Eutrophication and red tides in the coastal marine environment – Progress report in 1981. (1984)
- No.64* Studies on effects of air pollutant mixtures on plants – Final report in 1979-1981. (1984)
- No.65 Studies on effects of air pollutant mixtures on plants – Part 1. (1984)
- No.66 Studies on effects of air pollutant mixtures on plants – Part 2. (1984)
- No.67* Studies on unfavourable effects on human body regarding to several toxic materials in the environment, using epidemiological and analytical techniques – Project research report in 1979-1981. (1984)
- No.68* Studies on the environmental effects of the application of sewage sludge to soil – Research report in 1981-1983. (1984)
- No.69* Fundamental studies on the eutrophication of Lake Chuzenji – Basic research report. (1984)
- No.70 Studies on chironomid midges in lakes of the Nikko National Park – Part 1. Ecological studies on chironomids in lakes of the Nikko National Park. – Part II. Taxonomical and morphological studies on the chironomid species collected from lakes in the Nikko National Park. (1984)
- No.71* Analysis on distributions of remnant snowpack and snow patch vegetation by remote sensing. (1984)

* in japanese