

C-062 東アジアの植生に対するオゾン濃度上昇のリスク評価と農作物への影響予測に関する研究

(6) 東アジアにおけるコムギ品種の光合成に及ぼすオゾンの影響解明

国立大学法人東京大学 大学院農学生命科学研究科

農学国際専攻 国際植物資源科学研究室 FENG Zhaozhong

農学国際専攻 国際植物資源科学研究室 小林和彦

〈研究協力者〉 農学国際専攻 国際植物資源科学研究室 PANG Jing

中国科学院 土壤科学研究所 ZHU Jianguo

中国江蘇省揚州大学農学院 GUO Wenshan

平成19～20年度 合計予算額 4,040千円

(うち、平成20年度予算額 1,856千円)

上記の合計予算額には、間接経費932千円を含む

[要旨] オゾン濃度上昇が冬コムギに及ぼす影響を、メタアナリシスと開放系圃場実験で明らかにした。メタアナリシスでは、1980年～2007年に出版された53編のピアレビュー済み論文でデータベースを構成し、オゾンの増加がコムギの生長、ガス交換および収量に及ぼす影響を定量的に評価した。その結果は、地表オゾン濃度の増加がコムギの収量を29% (95%信頼区間で 24～34%)、地上部バイオマスを18% (同じく13～24%) 低下させることを示した。一方開放系実験では、コムギ2品種の分けつ期から収穫期にかけて、外気の50%増のオゾン増加実験を行った。実際のオゾン濃度上昇は27%であったが、このオゾン濃度上昇が光合成色素、ガス交換速度、脂質酸化に及ぼす影響を、止葉の発育に沿って分析したところ、品種Y2ではオゾンによって老化が促進された。具体的には、光合成色素すなわちクロロフィルやカロテノイドの含量が低下し、光合成速度が減少、脂質の酸化が進んだ。一方、品種Y16においては、光合成色素の含量低下のみが見られた。オゾン濃度上昇はまた、品種Y2の光合成にも影響を及ぼし、気孔への影響を通してあるいは気孔以外への影響を通して、炭酸固定速度を低下させた。そうした影響は品種Y16には見られなかった。品種Y2では、オゾンの影響が葉齢の進みとともに全般的に進行したが、品種Y16では一部の变化しか進行しなかった。また、Y2のほうがY16よりも10日ほど早くオゾンの影響が観察された。こうした結果から、品種Y2のほうがY16よりもオゾンの影響が出やすいこと、またこうした品種間の差は、気孔を通してのオゾン取り込み量では説明できないことが示された。

[キーワード] オゾン、コムギ、光合成速度、葉の老化、品種

1. はじめに

コムギは世界的に重要な農作物で、栽培面積は約 2 億 ha、年間生産量は6億1900万トン以上である。さまざまな環境で栽培されているが、中国が世界最大の生産国であることで分かる通り、東アジアの最も重要な畑作物である。コムギは、主要農作物では最もオゾンの影響を受けやすい種類の一つであり (Mills et al., 2007)、農業生産に及ぼすオゾンの影響を調べるためのモデル作物として、しばしば用いられる。多くの研究により、オゾン増加に対する生長、生理、収量の反応、および他の環

境要因がオゾンへの農作物の反応に及ぼす影響が明らかになってきたが、特にオゾンによる光合成速度の低下は、減収をもたらす最も重要な変化である。

植物の光飽和時光合成速度 (A_{sat}) は、気孔によって制御される他、生化学的プロセスや電子伝達系といった非気孔要因によっても制御される。多くの研究によると、オゾン濃度増加により気孔開度と気孔コンダクタンス (g_s) は著しく低下するが、 A_{sat} に対する気孔制限 (I) は影響を受けない (Farage & Long, 1999; Morgan et al., 2004)。生化学的プロセスの中で、最も重要なものは生体内ルビスコ活性を表すカルボキシル化最大速度 ($V_{c_{max}}$) であり、もうひとつがRuBP再生のための最大電子伝達速度 (J_{max}) である。チャンバー実験の結果によれば、オゾン濃度増加による A_{sat} の減少は、主として $V_{c_{max}}$ の低下による (Farage & Long, 1999; Morgan et al., 2004; Fiscus et al. 2005)。

2. 研究目的

本研究では、特に光合成速度の変化に着目して、オゾンがコムギ収量に及ぼす影響を解明する。従来の研究により、コムギの品種間でオゾンの影響に違いがあり、昔の品種よりも最近の品種の方が、成長に及ぼすオゾンの影響が大きいことが知られている (Velissariou et al., 1992)。しかし、影響評価・予測で重要なのは、現在広く用いられる品種間の減収程度の違いであり、本研究は (1) 主な品種間でオゾンの影響に違いがあるか、(2) 違いがあればその原因は何かを、光合成への影響を通して明らかにすることを主目的とする。なお、現在までのほとんどの研究結果は、温室、密閉式もしくはオープントップチャンバー (OCT) のような制御環境で得られているが、制御環境と屋外環境との相違によって、オゾンの影響を過大評価もしくは過小評価している可能性がある (Nussbaum & Fuhrer, 2000; Piikki et al., 2008)。本研究では、中国で実施した開放系オゾン暴露実験で、同じ発育特性のコムギ2品種について、オゾン濃度増加がコムギの光合成に関係する生理的特性におよぼす影響を調べた。

3. 研究方法

(1) オゾンがコムギに及ぼす影響のメタアナリシス

現在および将来のオゾン増加に対するコムギ品種の光合成と生長・収量の応答を明確にするために、メタアナリシスを用いた。Web of Science (Thompson-ISI, Philadelphia, PA, USA) を利用して、オゾンの増加に対するコムギの光合成、生長、収量および収量構成要素の反応について、1980年～2007年に刊行された全てのピアレビュー論文を調査した結果、解析に用いる論文53編を選んだ。Curtis & Wang (1998) の手法に従い、メタアナリシス用ソフトウェアパッケージ

(MetaWin2.1) を用いてメタアナリシスを行った。処理の影響を推定するために、反応比 ($r = \text{オゾンを増加した場合の変数値} / \text{対照オゾン濃度下の変数値}$) の自然対数を解析測度として用いた。そして、対照値からの変化の割合を $(r-1) \times 100\%$ として記録した。このパーセント値が負の場合は、オゾン増加処理に応じて変数が減少したことを、正の場合は増加したことを意味する。

標本分散の計算を可能にするデータを報告している論文は少ないので、応答変数を非加重アプローチで分析したが、その際の効果量の分散は、反復4999回のリサンプリング手法を用いて計算した (Rosenberg et al., 2000)。効果の大きさの信頼限界は、ブートストラップ法を用いて計算した。95%信頼区間 (CI) が0と重ならない場合に、効果が有意と考えられる。同様に、カテゴリ間で95%CIが重ならないければ、カテゴリの効果は有意とみなせる。

(2) 開放系オゾン暴露実験における光合成速度への影響

オゾンFACEシステムを、中国江蘇省揚州市の馬稜農場（東経119度42分、北緯32度35分）に設置した。現在良く栽培されている冬コムギ品種のうち、Yangmai 16（中グルテン栽培品種、以下ではY16と呼ぶ）と Yangfumai 2（低グルテン栽培品種、以下ではY2と呼ぶ）を対象品種として選んだ。前年の実験により、開花時期などの発育特性は同一であるが、オゾン濃度上昇が収量に及ぼす影響は異なることが分かっていたためである。コムギの栽培は、この地域で一般に行なわれる標準的方法で行なった。外気およびオゾン増加区内のそれぞれに、上記2品種を分割区（11 m²）として配置し、2007年11月15日に210個体 m⁻²の密度で播種した。

暴露処理は、次のようにして行った。外気（A-O₃）およびオゾン濃度増加（E-O₃）処理区を、3反復の完全無作為化計画法に従って配置した。E-O₃区は他の区への影響を避けるため、70 m以上は他の区から離れるようにした。FACEシステムをオゾン暴露のために用い、それぞれのE-O₃区中央部のオゾン濃度をオゾン分析計（model 49C, Thermo Environmental Instruments, Franklin, MA）で20秒ごとにモニターし、外気オゾンの1.5倍の濃度である目標濃度になるよう制御した。オゾン暴露は次のような場合を除き、午前9時から日没まで行なった。即ち、降雨時、葉が濡れていた時、もしくはバックグラウンドのオゾン濃度が20 ppbよりも低かった時はオゾンを放出しなかった。極端に高いオゾン濃度に植物をさらすことを避けるために、目標濃度が250 ppbを超えてもE-O₃区のオゾン濃度は250 ppbに保った。暴露処理はコムギの分けつ期である 2008年3月5日から開始し、収穫期まで続けた。

ガス交換測定は、次のように行った。Morgan et al. (2004) に従って、予め印をつけておいた植物を夜明け前に切り取った。ガス交換測定は、LEDベースの蛍光・照射用6400-40 クロロフィル蛍光・光合成蒸散同時測定装置(LCF)を備えた開放系ガス交換 LI-6400 光合成システム(LICOR, Lincoln, Nebraska, USA)を用いて行なった。止葉の完全展開から明らかな老化(概ね80%が黄化)と認められるまでの期間、各区あたり止葉を2枚用いて光合成速度 - 細胞間CO₂濃度(Ci)曲線を3-7日ごとに測定した。その際、LI-6400 光合成システムの自動プログラムを利用した。測定は一定のPPFD 1500 μmol m⁻² s⁻¹、ブロック温度 25°C、湿度 50-70%の条件下で行なった。V_{c,max}、J_{max}および 1 はFarquhar & Sharkey (1982)の手法に従って決定した。

ガス交換速度測定後に止葉の中央部分を打ち抜き、続いて暗所 72時間 4°Cの条件下において95%エタノールで抽出を行なった。抽出物は次に、Arnon (1949)が規定した方法に基づいてクロロフィル(Chl)およびカロチノイド(Car)を定量した。止葉はガス交換測定と同日の正午にサンプリングした。MDAはHeath & Parker (1968)の手法にならい、2-チオバルビツール酸反応性代謝物(TBA)として分析した。

分割区ごとに得られたデータを平均し、その平均値を統計的解析に用いた。両方の栽培品種の各従属変数データについて、Statistix 9.0 software (USA)の反復測定分析を行ない、オゾン、葉齢、およびオゾンと葉齢の相互作用の影響を明らかにした。オゾンと栽培品種との間の相互作用を検出するためには、開花期と登熟後期における各従属変数データについて、一般線形モデルを用いてANOVA分析を行なった。いずれかの測定日における処理方法の間での一対比較をするためにはLSD法を用いた。処理間の差違はP<0.05ならば有意であるとみなした。

4. 結果・考察

(1) オゾンがコムギに及ぼす影響のメタアナリシス

光合成、生長、収量パラメータなど、全ての変数に対するオゾン増加の影響は、炭素フィルタ

ーでオゾン除去した空気を用いた場合からの変化パーセント値として示す（図1）。この研究で調べたすべての場合を平均すると、31~200 ppbのオゾン増加は、コムギ収量を29%（95%信頼区間は24~31%）減少させた（図1）。収量の大きな減少は、粒重の減少（-18%）、個体あたりの穂数の減少（-6%）、1穂あたりの粒数の減少（-11%）の組合せによるものであった。上記29%の収量減少は、主に地上部乾重の減少（-18%）で生じたが、収穫係数も約9%減少した。播種から成熟までの期間の短縮（-4%）や葉のクロロフィル含量の大きな減少（-40%）で示されるように、対照に比べると、オゾン濃度上昇は老化を促進した。オゾン濃度上昇によって、葉面積指数（LAI）や比葉面積（SLA）は大きな影響を受けなかった一方で、光飽和時の光合成速度（Asat）が20%減少し、葉の暗呼吸速度が21%増加した。Asatの減少は、炭素固定効率のパラメータVcmax（-18%）や気孔コンダクタンス（-22%）の減少の複合効果、および葉緑素含量の大きな減少（-40%）に起因していると思われる。葉の光エネルギー利用効率パラメータFv/Fmの減少（-6%）にもみられるように、オゾン濃度上昇によって葉の光合成明反応および暗反応が阻害され、その結果植物体の生長と穀粒への分配のための炭素が少なくなったものと考えられる。全植物体では、オゾン増加は、地上部バイオマス（-18%）よりも根（-27%）に大きな減少をもたらした。したがって、根部/地上部の比率は、対照に比べると、オゾン濃度上昇により15%減少した。

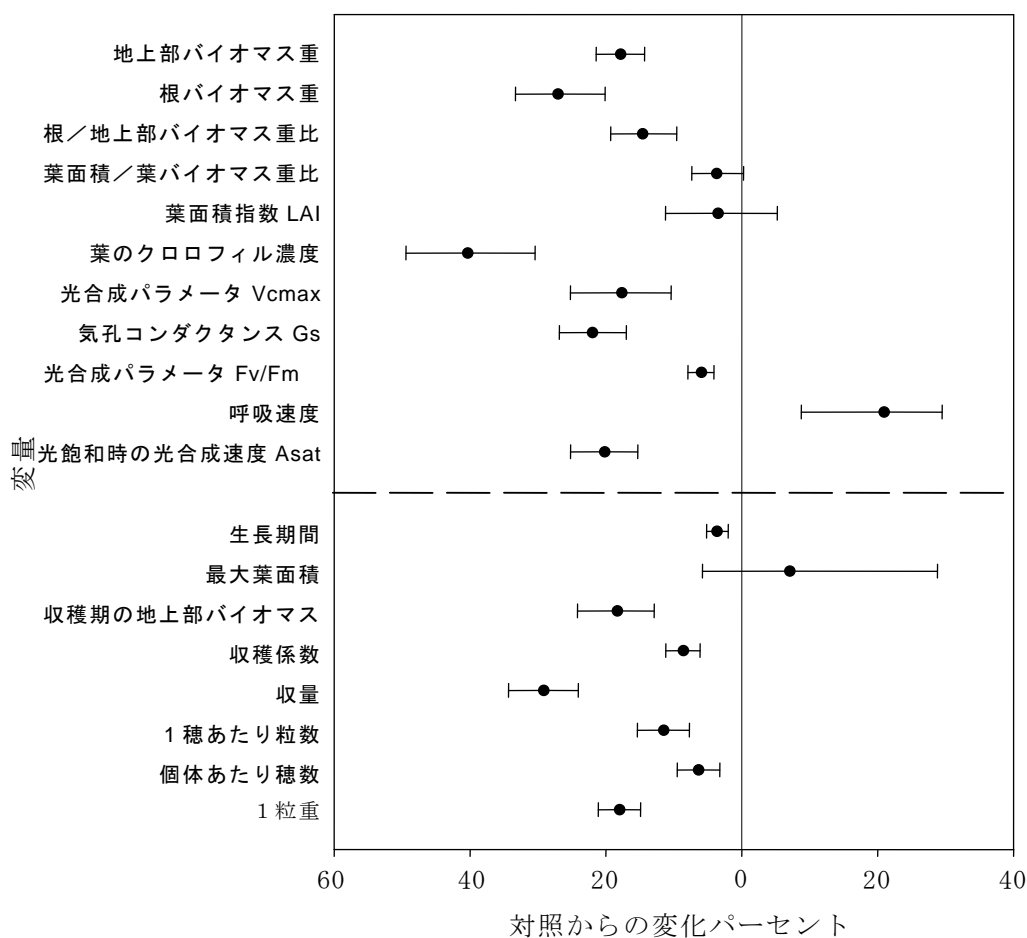


図1. コムギの成長、ガス交換、収量構成要素に及ぼすオゾン増加の影響。

●は、オゾン増加時の平均変化%を表し、横バーは95%信頼区間を表す。

(2) 開放系実験におけるオゾンがコムギの光合成に及ぼす影響の解明

1) 止葉のオゾン暴露：暴露期間全体（85日間）で、オゾン増加処理における日中7時間平均のオゾン濃度、A0T40およびSUM06の平均値はそれぞれ 56.4 ppb、17.2 ppm h、28.7 ppm h であり、外気処理の平均値と比べて、それぞれ 27%、110%、152%高くなっていた。外気のオゾン濃度は5月以前よりも5月以降の方がずっと高かった（図2）。止葉の展開中は、暴露期間全体をよりもオゾンにさらされる程度がずっと高かった。これは生育後期にしばしばオゾン濃度が高くなったためである（図2）。周辺外気内の日中7時間オゾン濃度の平均は 52 ppbであり、その最大値は 110 ppbであった。1時間平均オゾン濃度の最大値として140 ppbが観測されたことは、この地域におけるオゾン汚染が非常に深刻であることを示している。

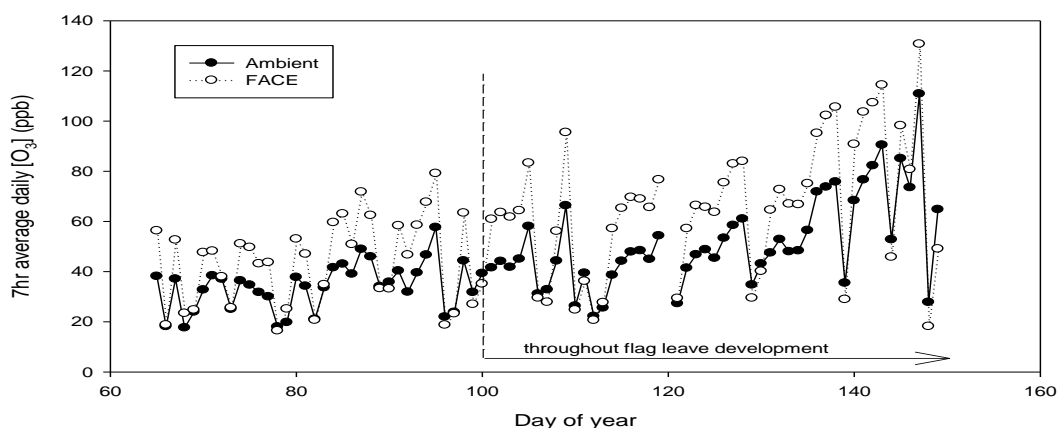


図2. 開放系大気圏場条件下における冬コムギのオゾン曝露処理期間中（分けつ期から収穫まで）の外気およびオゾン増加区の日中7時間平均オゾン濃度。

●は外気区、○はオゾン濃度増加区。

2) 葉の老化：オゾン濃度上昇によって、Chl と Car の総含有量の著しい減少とMDA含量の著しい増加が見られ、品種Y2において止葉の老化が大きく促進された（図3、表1）。時期によるオゾンの効果の違いは、オゾン処理- 葉齢間の有意な相互作用でも確認される（表1）。外気区の植物と比べると、オゾン増加区では止葉の完全展開後30日で葉の老化に有意な差が認められ、これは残りの実験期間中継続した（図3）。品種Y16についても、オゾンは Chl と Car の著しい減少と Chl a/b の増加を引き起こしたが、これには最後の2回の測定で大きな変化が見られたためである（図2、表1）。しかし、分散分析によれば、有意な相互作用が認められたのは Chl a/b とMDAのみであった（表2）。このように、オゾンが光合成色素等の含量に及ぼす影響は、Y2のほうがY16よりも大きく、またY2では Chl と Car 含有量の著しい減少がY16よりも約10日早く観察された。

3) ガス交換速度および光合成能力：オゾン濃度上昇によって、Y2では止葉完全展開後（DAFE）30日で著しい気孔の閉鎖が起こるのに対して、Y16では 気孔コンダクタンス g_s にオゾンの影響は見られなかった（図4）。オゾンはY2に対して、 g_s の低下に加えて止葉の老化とともに A_{sat} を著しく減少させ、 C_i を増大させたのに対し、Y16に対しては、最後の2回の測定では有意差があったが、全体としては有意差が認められなかった（図4、表1）。外気区の植物と比較して、オゾン増加区では $V_{c_{max}}$ 値 と J_{max} 値 の変化に示されるように、止葉の老化進行につれて2栽培品種とも光合成能力が著しく低下した（図5、表1）。 $V_{c_{max}}/J_{max}$ も外気区に比べてオゾン処理区の植物では減少が認

表 1 開放系オゾン増加が品種 Y2 と Y16 に及ぼした影響の分散分析結果
P 値は反復測定法の線形モデル分析から算出

	Y2			Y16		
	O ₃	Leaf age	O ₃ by leaf age	O ₃	Leaf age	O ₃ by leaf age
Chl	0.0054	<0.0001	<0.0001	0.0323	<0.0001	0.0707
Car	0.0025	<0.0001	<0.0001	0.0024	<0.0001	0.0901
Chl a/b	0.0958	<0.0001	0.0393	0.0002	<0.0001	0.5630
MDA	0.0004	<0.0001	<0.0001	0.3147	<0.0001	0.0017
A _{sat}	0.0014	<0.0001	<0.0001	0.0631	<0.0001	0.0139
gs	0.0243	<0.0001	0.0065	0.2977	0.0010	0.1131
Ci	0.0057	<0.0001	0.0004	0.4127	<0.0001	0.0128
V _{cmax}	0.0026	<0.0001	0.0059	0.0003	<0.0001	0.0026
J _{max}	0.0041	<0.0001	<0.0001	0.0086	<0.0001	0.0489
V _{cmax} /J _{max}	0.0052	<0.0001	0.0002	0.0470	0.0435	0.1794
<i>l</i>	0.0038	<0.0001	0.0001	0.1746	0.3132	0.3662

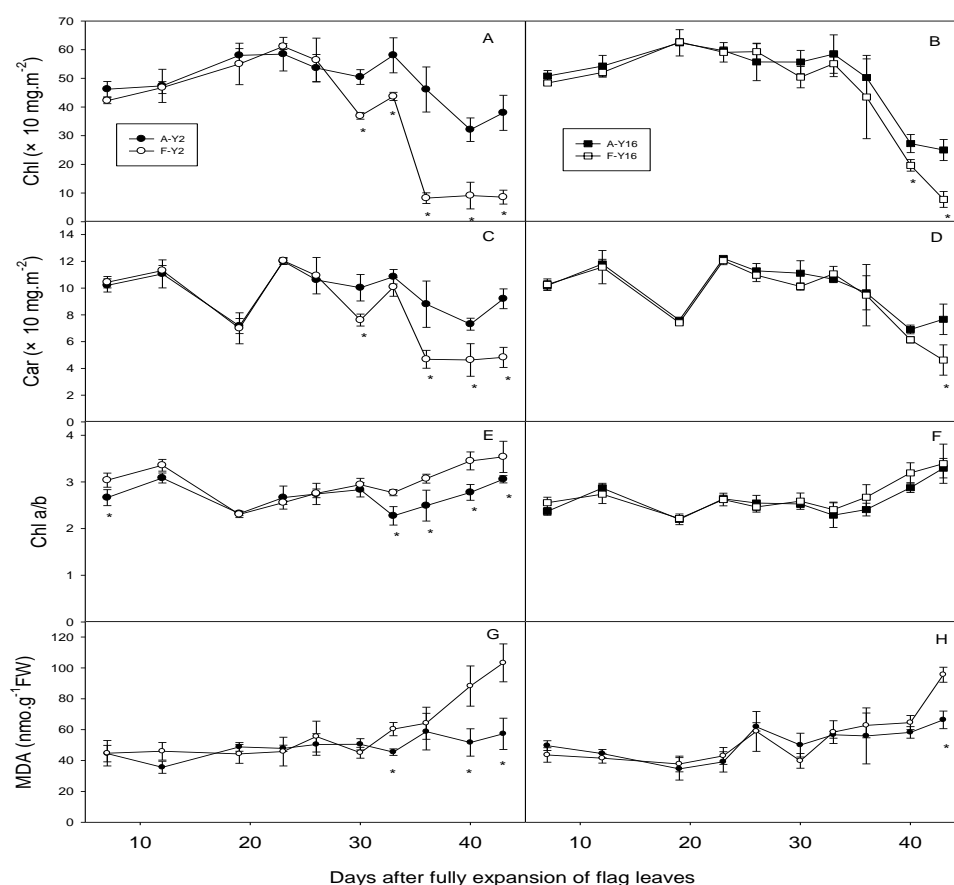


図 3. 外気区およびオゾン濃度区で栽培した冬コムギ 2 品種 Y2 (A、C、E、G) と Y16 (B、D、F、H) の止葉の光合成色素含量、Chl a/b および MDA 含量
●と■は外気区、○と□はオゾン濃度増加区。

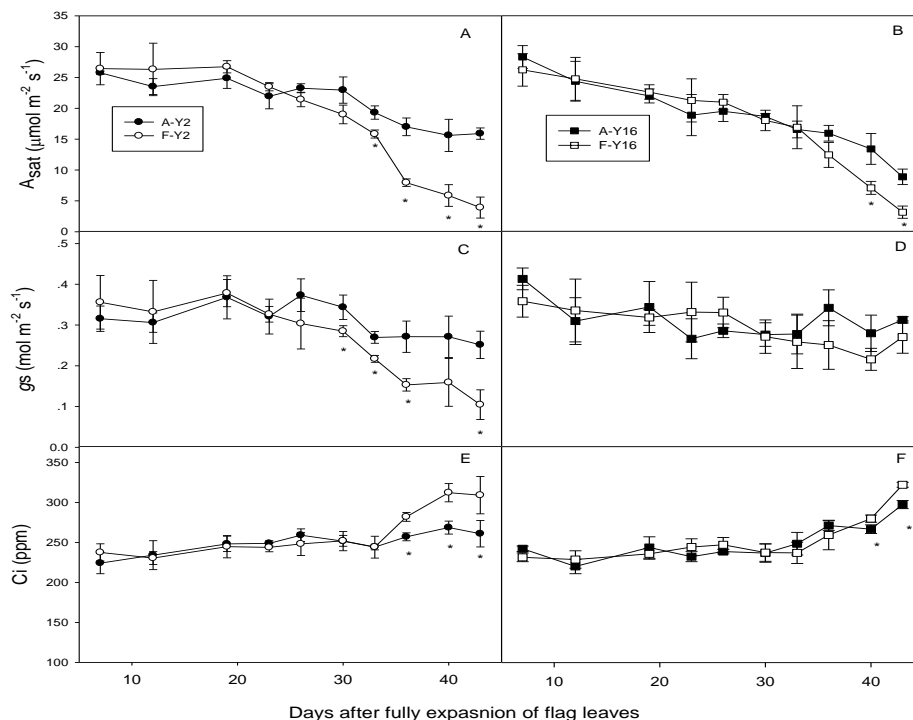


図 4. 外気区およびオゾン増加区で栽培した冬コムギ止葉の A_{sat} 、 g_s および C_i 品種 Y2 (A、C、E) および品種 Y16 (B、D、F) ●と■は外気区、○と□はオゾン濃度増加区。

表 2 異なる生育期における開放系オゾン増加が品種 Y2 と Y16 に及ぼした影響の分散分析結果 P 値は分割区法での線形モデル解析により算出

	Flowering at 20 DAFE			Late grain filling at 36 DAFE		
	O_3	Cultivar	O_3 by Cultivar	O_3	cultivar	O_3 by cultivar
Chl	0.0630	0.0829	0.5591	0.0884	0.0037	0.1354
Car	0.3247	0.3258	0.9743	0.2286	0.0053	0.1289
Chl a/b	0.9760	0.1216	0.7672	0.1138	0.0021	0.0640
MDA	0.8300	0.0148	0.2040	0.1598	0.1947	0.0948
A_{sat}	0.2931	0.0451	0.3205	0.0090	0.0023	0.0114
g_s	0.7596	0.1120	0.4320	0.0053	0.0078	0.4713
C_i	0.1520	0.4279	0.7848	0.4206	0.3548	0.0101
$V_{c_{max}}$	0.0775	0.9204	0.9695	0.0249	0.0056	0.0105
J_{max}	0.1433	0.4429	0.8260	0.0100	0.0047	0.0141
$V_{c_{max}}/J_{max}$	0.1773	0.1865	0.5947	0.2446	0.0249	0.0172
l	0.2627	0.3173	0.3825	0.1135	0.0001	0.0051

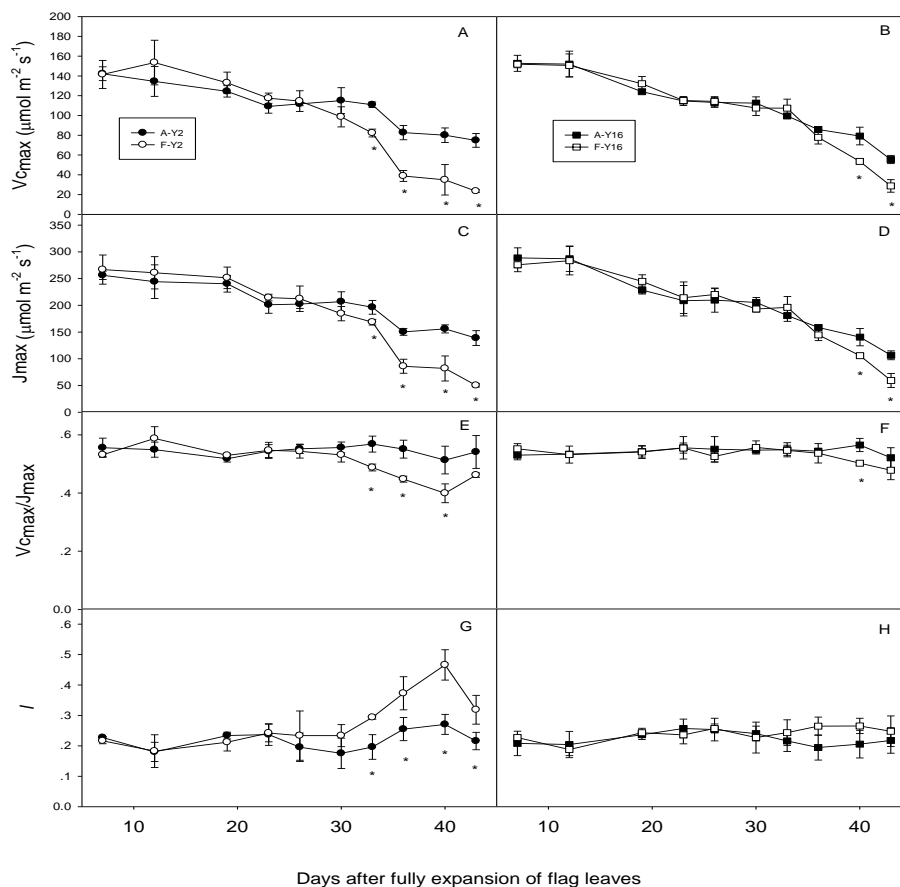


図5. 外気区およびオゾン増加区で栽培した冬コムギ止葉の V_{cmax} 、 J_{max} 、 V_{cmax}/J_{max} および I 。品種 Y2 (A、C、E、G) と栽培品種 Y16 (B、D、F、H)。
●と■は外気区、○と□はオゾン濃度増加区。

められ、このことはオゾンが RuBP 再生能力と比べて生体内のルビスコ 活性に、より大きな損失を引き起こしたことを示唆している。同時に、止葉完全展開後34日でY2の I は外気区よりもオゾン濃度増加区の方がずっと高くなっており (図5)、 A_{sat} と g_s の減少および C_i の増加とよく一致している。しかしながらY16の I ではオゾン暴露後に大きな変化はなかった。さらに、オゾンと葉齢との間の有意な相互作用は、Y2では A_{sat} 、 g_s 、 C_i 、 V_{cmax} 、 J_{max} および I について、Y16では A_{sat} 、 C_i 、 V_{cmax} および J_{max} について認められた。

4) 考察:すでにダイズについては開放系で実験が行われているが (Morgan et al., 2004)、コムギについては、我々の知る限り本研究は完全な開放系大気圏場条件下で調査した初めての研究である。同じ発育特性をもつ2品種であるが、品種とオゾンとの間の有意な相互作用に見られるように、オゾン濃度増加に対する光合成の応答は、特に生育後期において品種間差が見られた (表2)。オゾンが品種 Y2 に及ぼした影響は、品種 Y16 への影響よりも早く、しかも大きかった。

本研究から、オゾン濃度 44.4 ppb から 56.4 ppb への27%の増加でも、全測定日を通じて2品種の平均で、Chl を16.5%も著しく減少させることがわかった。オゾンに対する反応としての Chl 濃度減少は、損傷と順化という2つの意味に解釈できる。この研究からは、オゾンは順化よりもむしろクロロフィルに対する損傷を起こしたものと推測できよう。オゾン濃度増加は、品種Y2では A_{sat} の著しい減少と

MDAの増加を引き起こした。しかしながら品種Y16では、最後の1、2回の測定以外は有意な影響を生じなかった。MDA濃度は膜脂質の過酸化状態を表す指標であるが、植物のオゾン暴露の程度と相互に関係していることが明らかになっている (Calatayud *et al.*, 2004; Biswas *et al.*, 2008)。外気区の植物と比べて、オゾン増加区における止葉のMDAの値がより高かったことにより、Y2における酸化ストレス増大が確認された。これらの結果から、オゾン濃度の増加によりY2は止葉の老化が著しく促進されるが、Y16はそうではないと結論づけられる。

以前のチャンバーを用いた研究のメタアナリシスは、外気で一般的な濃度である49 ppb でも、低オゾン濃度下で栽培した植物と比べて 有意な A_{sat} の低下を生じうることを示した (Feng *et al.*, 2008)。本開放系実験で見られた、オゾン増加による A_{sat} の低下程度 (2つの品種で約10.5%) は、閉鎖系実験の場合よりも低かった (例 Pleijel *et al.*, 2006)。この違いは、オゾンドウス、あるいはチャンバー環境によって生じたのかもしれないが、オゾン濃度増加により、品種Y2では A_{sat} が著しく低下したが、品種Y16では影響が認められなかったため、品種間差の影響が大きかったと考えられる。

気孔閉鎖はオゾンの直接影響ではなく、光合成が阻害された結果生じる C_i の上昇への反応であると考えられている (Heath & Taylor, 1997)。今回の実験では、品種Y2のオゾン暴露中に止葉の g_s が14.6%減少、 I が26.8%の著しい増加を示したが、Y16では有意な変化が認められなかった。このことは、気孔閉鎖はY2にとって A_{sat} 減少の重要なメカニズムの一つであるが、Y16ではそうでないことを示唆している。同様の差異が、シロクロバのオープントップチャンバー実験でも観察された (Crous *et al.*, 2006)。

オゾンは両品種で $V_{\text{c}_{\text{max}}}$ と J_{max} の著しい低下を引き起こしたが、 $V_{\text{c}_{\text{max}}}$ のほうがより大きく低下した。同様の結果が、ダイズの開放系オゾン増加実験でも得られている (Morgan *et al.*, 2004)。しかし、閉鎖系条件下でのほとんどの実験は、慢性的なオゾン暴露によりコムギのRuBP 再生能力でなくルビスコ 活性のみが影響を受けることを示している。本研究での $V_{\text{c}_{\text{max}}}$ と J_{max} はOTC実験で報告されている数値よりも大きかった (Farage & Long, 1999)。オゾンの ルビスコ 活性と含量に与える影響について、同様の結果がダイズ、エンドウ、オオバコについて報告されている。

5) 結論：本研究によって、気孔コンダクタンスに差が無い冬コムギの2品種で、オゾンが光合成に及ぼす影響に明らかな差がみられた。このことから、オゾンに対する反応の品種間差は、気孔以外の要因が寄与していると結論づけることができた。

5. 本研究により得られた成果

(1) 科学的意義

本研究で行ったメタアナリシスは、オゾンがコムギに及ぼす影響について世界最初の仕事として、Global Change Biology に掲載されており、今後頻繁に引用される論文になるだろう。また、外気オゾンが農作物収量に及ぼす影響についてのメタアナリシスの論文は、Atmospheric Environment に掲載され、今まで専らドウス-レスポンス関係で解析されていたテーマに新たなアプローチを開いたものである。光合成速度の観測結果は、オゾンの影響に品種間差があることを初めて開放系実験で認めた貴重な観測結果であり、オゾン耐性の解明や耐性品種の開発に向けて、重要な意味を持つものと期待される。

(2) 地球環境政策への貢献

オゾンが農作物収量に及ぼす影響のしくみを解明することにより、将来予測の精度を高めるこ

とができる。その一方で、オゾンの影響における品種間差の存在とそのしくみを明らかにすれば、オゾン濃度上昇への対応策の立案に有用な情報を提供できる。

6. 引用文献

- Arnon D.I. (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, 24, 1–15.
- Biswas D.K., Xu H., Li Y.G., Liu M.Z., Chen Y.H., Sun J.Z., Jiang G.M. (2008). Assessing the genetic relatedness of higher ozone sensitivity of modern wheat to its wild and cultivated progenitors/relatives. *Journal of Experimental Botany*, 59, 951–963.
- Calatayud A., Iglesias D.J., Talon M., Barreno E. (2004). Response of spinach leaves (*Spinacia oleracea* L.) to ozone measured by gas exchange, chlorophyll a fluorescence, antioxidant systems, and lipid peroxidation. *Photosynthetica*, 42, 23–29.
- Crous K.Y., Vandermeiren K., Ceulemans R. (2006). Physiological responses to cumulative ozone uptake in two white clover (*Trifolium repens* L. cv. Regal) clones with different ozone sensitivity. *Environmental and Experimental Botany*, 58, 169–179.
- Curtis P.S., Wang X. (1998). A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia*, 113, 299–313.
- Farage P.K., Long S.P. (1999). The effects of O₃ fumigation during leaf development on photosynthesis of wheat and pea: an *in vivo* analysis. *Photosynthesis Research*, 59, 1–7.
- Farquhar G.D., Sharkey T.D. (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33, 317–345
- Feng Z., Kobayashi K., Ainsworth E.A. (2008). Impact of elevated ozone concentration on growth, physiology and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.): A meta-analysis. *Global Change Biology*, 14, 2696–2708.
- Fiscus E.L., Booker F.L., Burkey K.O. (2005). Crop responses to ozone: uptake, modes of action, carbon assimilation and partitioning. *Plant Cell and Environment*, 28, 997–1011.
- Heath R.L., Parker L. (1968). Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 125, 189–198.
- Heath R.L., Taylor G.E. (1997). Physiological processes and plant responses to ozone exposure. In: Sandermann H, Wellburn AR, Heath RL, eds. *Forest decline and ozone. Ecological Studies 127*. Berlin, Heidelberg, Germany. Springer-Verlag, 317–368.
- Mills G., Buse A., Gimeno B., Bermejo V., Holland M., Emberson L., Pleijel H. (2007). A synthesis of AOT40-based response functions and critical levels of ozone for agricultural and horticultural crops. *Atmospheric Environment*, 41, 2630–2643.
- Morgan P.B., Bernacchi C.J., Ort D.R., Long S.P. (2004). An *in vivo* analysis of the effect of season-long open-air elevation of ozone to anticipated 2050 levels on photosynthesis in soybean. *Plant Physiology*, 135, 2348–2357.
- Nussbaum S., Fuhrer J. (2000). Difference in ozone uptake in grassland species between open-top chambers and ambient air. *Environmental Pollution*, 109, 463–471.

Piikki K., De Temmerman L., Högy P., Pleijel H. (2008). The open-top chamber impact on vapour pressure deficit and its consequences for stomatal ozone uptake. *Atmospheric Environment*, 42, 6513–6522.

Pleijel H., Eriksen A.B., Danielsson H., Bondesson N., Sellden G. (2006). Differential ozone sensitivity in an old and a modern Swedish wheat cultivar—grain yield and quality, leaf chlorophyll and stomatal conductance. *Environmental and Experimental Botany*, 56, 63–71.

Rosenberg M.S., Adams D.C., Gurevitch J. (2000). *Metawin: Statistical Software for Meta-Analysis, Version 2.1*. Sinauer Associates, Inc, Sunderland, MA, USA.

Velissariou D., Barnes J.D., Davison A.W. (1992). Has inadvertent selection by plant breeders affected the O₃ sensitivity of modern Greek cultivars of spring wheat? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 38, 79-89.

7. 国際共同研究等の状況

2007年8月から10月にかけて、米国イリノイ大学でのSoyFACE実験（ダイズに対するCO₂とオゾンの濃度上昇実験）に参加し、ダイズのガス交換に及ぼすオゾンの影響解析を通じて、コムギの研究に有用な知見を得た。さらに、同じくSoyFACE実験にて、メタアナリシス手法を習得して、同法をコムギに及ぼすオゾンの影響に適用した。2008年3月には、英国ヨーク大学のDr. Lisa Embersonが主催するAPCEN（アジア大気汚染農作物影響ネットワーク）の集会に招かれて、講演を行った。

8. 研究成果の発表状況

(1) <誌上発表<論文（査読あり）>

Feng, Z., Kobayashi, K. (2009). Assessing the impacts of current and future concentrations of surface ozone on crop yield with meta-analysis. *Atmospheric Environment*, 43, 1510–1519. DOI: 10.1016/j.atmosenv.2008.11.033.

Feng, Z., Kobayashi, K., Ainsworth, E.A. (2008). Impact of elevated ozone on growth, physiology and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.): A meta-analysis. *Global Change Biology*, 14, 2696-2708. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2008.01673.x.

<その他誌上発表（査読なし）>

なし

(2) 口頭発表（学会）

- 1) Feng Z., Kobayashi K. (2008). Impact of elevated ozone on gas exchange and yield of wheat: (*Triticum aestivum* L.): Meta-analysis. *International Symposium on Agricultural Meteorology 2008*. Shimonoseki, Japan.
- 2) Oue H., Feng Z., Pang J., Miyata A., Mano M., Kobayashi K., Zhu J. (2009). Modeling stomatal conductance and photosynthesis of a flag leaf of wheat under elevated O₃ concentration. *International Symposium on Agricultural Meteorology 2009*. Koriyama, Japan.

(3) 出願特許

特に記載すべき事項はない。

(4) シンポジウム、セミナーの開催（主催のもの）

特に記載すべき事項はない。

(5) マスコミ等への公表・報道等

特に記載すべき事項はない。

(6) その他

なし。