

A-5 紫外線の増加が植物等に及ぼす影響に関する研究

(1) 植物の紫外線に対する防御機構に関する研究

① 植物個体レベルにおける紫外線防御機構に関する研究

研究代表者 農業環境技術研究所 野内 勇

農林水産省 農業環境技術研究所

環境資源部 大気保全研究室 野内 勇・小林和彦・金 學潤・三輪 誠

平成 5-7 年度合計予算額 25,718 千円
(平成 7 年度予算額 8,566 千円)

[要旨]

オゾン量の減少に伴う B 領域紫外線 (UV-B) の増加が、イネの生長と収量に及ぼす影響を量的に評価し、イネの UV-B に対する防御機構を解明するために、ほ場での UV-B 照射実験を 3 年間にわたって行った。その結果、生物学的に有効な UV-B (UV-BBE) 量が現在の入射量の 70% まで増加させると、クロロフィル含量やアスコルビン酸含量にわずかな影響があり、収量はやや減少する場合があるが、壊滅的なダメージは見られないことが分かった。モデルによる今後の予想では、UV-BBE は現在のレベルよりも最大で約 15% 程度増加するが、これによるイネの減収は、たかだか 2% 以下と見積もられた。従って、将来予想されるオゾン層の減少の結果生じ得る程度の UV-B の増加は、イネの収量に影響を及ぼすとしても、かなり小さいと考えられた。また、本研究の結果、従来の温室やチャンバーの実験結果は、実際に起こるであろう UV-B 増加の影響を、大幅に過大評価しているものと考えられた。本研究のような実際のほ場での実験と、チャンバーや温室での実験との違いの原因については、なお研究の余地が残された。

[キーワード] 紫外線、イネ、生長、収量

1. 序

B 領域紫外線 (UV-B) の増加が農作物の生育と収量を阻害することが数多く報告されている^{1,2)}が、それらの研究の多くは、可視光や UV-A が比較的少ないチャンバーや温室内での実験である。チャンバーや温室内では一般に、UV-B に対する植物の感受性が高まるので^{3,4)}、それらの実験結果をそのまま屋外のほ場に当てはめることはできない。それ故、UV-B 照射実験をほ場で実施する必要がある。

2. 目的

本研究の主目的は、日本及びアジアの最重要作物であるイネを対象として、今後予想されるオゾン層減少の結果生じる UV-B 量の増加が、実際のほ場でイネ生産に及ぼす影響を量的に明らかにすることである。イネについては、農作物としての重要性にも関わらず、オゾン層減少との関連で UV-B の影響を研究した例は少ない。特にイネを主対象とした研究は、わずか6例である^{5,6,7,8,9,10}。しかも、そのうち2例^{9,10}以外は、温室またはチャンバー内の実験であり、得られた結果を実際のほ場に当てはめることはできない^{5,7}。

本研究では、ほ場 UV-B 照射装置¹⁰を用いて、イネの生長や収量に及ぼす UV-B の影響を、実際のほ場で明らかにしようとした。同装置を用いると、ほ場に入射する太陽の UV-B 強度に応じて、植物に照射する UV-B を自動制御できるので、実際にオゾン層が減少した状況にかなり近い条件での実験が可能である。なおほ場実験の特徴として、実際のほ場の状況を再現し得る長所がある反面、その場所の年々の環境変動の影響を受けるという短所もあり、1年間だけの実験では不十分である。本研究では、1993 - 1995 の3年間にわたってほ場での UV-B 照射を行った。ただし3年間全く同じ実験計画ではなく、1993年は水稲3品種の比較を主としたポット実験、1994年は2品種を用いて水田に田植えした実験、1995年は同じく水田に田植えした1品種に対して、遮光処理と UV-B を組み合わせた実験であった。

3. 実験方法

(1) ほ場 UV-B 照射装置

本研究のほ場実験では、先に開発したほ場 UV-B 照射装置¹⁰にさらに改良を加えて用いた。本装置の目的は、太陽からの入射 UV-B 量に比例して強めた UV-B を、イネ群落に照射することである。このために、本装置は1基の制御システム、2台の UV-B センサー (MS-210D, 英弘精機, 東京)、そして8基のランプ枠を備えており、各ランプ枠は、8本の40W紫外線ランプ (F40UVB, Philips Lighting Co., New Jersey, USA) を有する (Fig. 1)。UV-B 照射区の各ランプには、セルローズ・ダイアセテート (CDA) フィルムを、一方対照区のランプにはマイラー D (MD) フィルムまたは同等品を、それぞれ巻き付ける。CDA は 290nm 以下の波長を、また MD は 320nm 以下の波長を透過しないので、イネ群落にはそれぞれ UV-A と B、または UV-A のみが照射される。フィルムは使用とともに透過率が低下するので、毎週取り替える。UV-B センサー2台の内、1台 (S_1) は日陰にならない開けた場所に置き、太陽からの入射 UV-B 量を測る。もう1台 (S_2) は、照射区のランプ枠の下に置き、イネ群落上面付近の UV-B 強度を測る。制御システムは、 S_2 で測った UV-B が S_1 のその所定倍になるように、ディミング・バラストを通して、ランプの出力を調節する。本研究では UV-B 強度として、植物一般についてのアクション・スペクトラム¹¹ で重み付けをし、300 nm に基準化した生物学的有効 UV-B 量 (UV-BBE) を用いた。

(2) ポット植えしたイネ3品種の生長に及ぼす UV-B の影響 (1993年)

水稲3品種 (コシヒカリ、IR45、IR74) を用いて実験を行った。コシヒカリは日本の代表品種であり、IR45 と IR74 はいずれも国際イネ研究所 (IRRI) から導入したもので、UV-B に比較的高感受性の品種だとされている⁶。水道水中にて5日間催芽させた種子を、1993年5月10日 (コシヒカリ) 或いは5月13-14日 (IR45、IR74) に育苗箱に播種し、慣行の方法にて温室内で生育させた後、6月8日に1/2000 a ポットに3個体を1株として移植した。1ポットあたりに、化成肥料 ($N:P_2O_5:K_2O = 0.08:0.08:0.08$) を基肥として12.5 g、追肥 (8月8日) として3.1 g 施した。実験期間中、ポットは湛水状態に保った。病虫害防除等は、慣行に従って行った。

UV-B 処理は対照区と照射区の2水準で、1区につきコシヒカリは12ポット、その他の品種は各4ポットを用い、4反復とした。UV-B 照射には、上記ほ場 UV-B 照射装置を用い、ランプが群落上約35 cmに位置するよう、植物の生長に合わせてランプ枠を引き上げた。実験実施時には、照射区の UV-B_{BE} が対照区の1.5倍になるように制御したが、上記の理由により再計算した結果、実際には照射区の UV-B_{BE} 量は対照区の約2.3倍であった。UV-B 照射は、6月16日から収穫日（コシヒカリ：10月12日、IR45：11月4日、IR74：11月8日）まで行った。処理期間中は3品種とも毎週、草丈と茎数を測った。コシヒカリについては最高分けつ期、出穂期、収穫期の3回、その他の品種は収穫期に1回サンプリングし、葉面積と器官別の乾物重を測定した。

3品種について、UV-B 照射開始時に群落最上位にあった第3葉と、出穂期にやはり最上位葉であった止め葉の2葉位について、クロロフィル量と紫外線吸収物質量を測定した。2週間ごとに、対照区と照射区のそれぞれから葉面積で約10 cm²採取し、99.5% エタノール25mlに浸漬し、暗所で4℃に48時間静置した。クロロフィル量は、649及び665nmの吸光度から Knudson et al.¹²⁾の方法で測定し、また紫外線吸収物質量は、紫外部の340 nm付近における吸収極大ピークの吸光度で測定した。コシヒカリのサンプルについてはさらに、抗酸化物質量と抗酸化系酵素活性を測定した。抗酸化物質としては、アスコルビン酸（還元型 AsA 及び酸化型 DHA）とグルタチオン（還元型 GSH 及び酸化型 GSSG）を、また抗酸化系酵素として、アスコルビン酸パーオキシダーゼ（AP）、デヒドロアスコルビン酸レダクターゼ（DHAR）、モノデヒドロアスコルビン酸レダクターゼ（MDHAR）、グルタチオンレダクターゼ（GR）、スーパーオキシドディスムターゼ（SOD）、グアイアコールパーオキシダーゼ（GP）を測定した。

(3) ほ場に田植えしたイネ2品種の生長と収量に及ぼす UV-B の影響（1994年）

水稲2品種（コシヒカリとIR74）を用いて実験を行った。水道水中にて4日間催芽した種子を、1994年4月18日育苗箱に播種し、温室で約1ヵ月間生育させた後、5月24日に田植えした。栽植密度は1株3本植えて25株 m²、施肥は化成肥料（N:P₂O₅:K₂O=0.08:0.08:0.08）を、基肥と追肥合わせて100g m² 施した。病虫害防除等は、慣行に準じて行った。

UV-B 処理は対照区と照射区の2水準で、品種2水準の2反復とした。UV-B 照射は、上記のほ場 UV-B 照射装置を用いて、6月3日から収穫期（コシヒカリは9月12日、IR74は10月4日）まで行った。同期間中、ランプが群落上約35 cmに位置するよう、植物の生長に合わせてランプ枠を引き上げた。照射区の UV-B_{BE} 量は、対照区（太陽 UV-B 入射量 × 照射装置の UV-B 透過率）の約2倍になるよう制御した。2品種とも草丈と分けつ数を毎週測定し、また各品種の出穂期と収穫期に、葉面積と器官別乾物重を測定した。葉内のクロロフィル量と紫外線吸収物質量は、約1ヵ月毎にサンプリングし、1993年と同様の方法で測定した。

(4) UV-B としゃ光がイネの生長と収量に及ぼす影響（1995年）

水稲品種コシヒカリを用いて実験を行った。水道水中にて4日間催芽した種子を、1995年5月15日育苗箱に播種し、温室で21日間生育させた後、6月5日に田植えした。栽植密度は1株3本植えて22株 m²、施肥は化成肥料（N:P₂O₅:K₂O=0.08:0.08:0.08）を、基肥と追肥合わせて100g m² 施した。病虫害防除等は、慣行に準じて行った。

UV-B 処理は対照区と照射区の2水準に、遮光処理2水準を組み合わせ、2反復とした。UV-B 照射は、上記のほ場 UV-B 照射装置を用いて、照射区の UV-B_{BE} 量が、対照区（太陽 UV-B 入射量 × 照射装置の UV-B 透過率）の約2倍になるように制御した。遮光区には、6月16日より収穫期まで、可視光を約50% 遮る黒寒冷紗を、照射フレームの上からかぶせた。黒寒冷紗は、太陽が

らの入射 UV-B 量も 50% 程度遮るため、遮光下での対照区の UV-B 量は、無遮光の対照区よりも低下した。一方 UV-B 照射区では、遮光区と無遮光区とで同一の UV-ランプ出力とした。これにより、照射区の UV-B 量自体は、遮光区が無遮光区よりも低いが、対照区と照射区との UV-B 量の差は、遮光区と無遮光区とでほぼ同じとなるようにした。なお、遮光下の照射区には、制御用に用いたと同型のセンサーを設置して、UV-B BE 量を測定した。

UV-B 照射は 6 月 21 日より収穫期 (9 月 20 日) まで行った。同期間中、ランプが群落上約 35 cm に位置するよう、植物の生長に合わせてランプ枠を引き上げた。草丈と分けつ数を毎週測定し、また各品種の出穂期と収穫期に、葉面積と器官別乾物重を測定した。葉内のクロロフィル量と紫外線吸収物質含量は、約 3 週間毎にサンプリングし、1993 年と同様の方法で測定した。

(5) オゾン量と UV-BBE 量の関係のパラメタライゼーション

屋外での UV-B 照射実験をオゾン量の減少と関連づける目的で、オゾン量から地上での UV-B 強度を求めるためのプログラム¹³⁾を入手した。同プログラムは、Green のモデル¹⁴⁾を Björn & Murphy¹⁵⁾がプログラミングしたもので、UV-B 量の上限值を比較的精度良く推定できるとされる¹⁶⁾。もとのプログラムは、ユーザーが指定した時刻の UV-B 強度を推定するものだが、1 年のうちの任意の期間について、日積算量を計算できるように改変した。そして、つくばにおける 1992 年 5 - 10 月のオゾン量¹⁷⁾を入力データとして、地上における紫外線量を推定した。さらに同オゾン量を一定比率で増減させた場合の紫外線量も推定した。以上の結果から、つくばにおけるオゾン量の増減と紫外線量の関係をパラメタライズした。

4. 実験結果

(1) イネに対する UV-B 照射量

UV-B 照射量の日変化を、1993 年の実験期間中の 3 日間について Fig. 2 に例示する。上段は概ね曇りの日、中段は曇ったり晴れたりした日、下段はほぼ快晴の日である。いずれの場合も、太陽からの入射 UV-B 量にほぼ比例して、UV-B 照射が行われたことが分かる。

1993 年の実験における、日積算 UV-BBE 量の変化を、太陽からの入射 UV-B と照射区の UV-B について Fig. 3 に示す。繁雑さを避けるために図示していないが、対照区の UV-B 量は、照射装置自体が影を作るために、入射 UV-B よりも低かった。入射 UV-B は、シーズン後半に向かって低下したが、照射区の UV-B 量もそれに追従して低下した (Fig. 3 A)。一方、照射/入射 UV-B 比は、シーズンをほぼ通して 1.9 以下で変動した (Fig. 3 B)。なお、しばしば照射/入射比が 1 或いはそれ以下に落ち込むのは、入射 UV-B 量の低い曇天ないし雨天日には、1 日の多くの時間帯で、太陽からの入射 UV-B 量が、安定したランプ照射可能なレベルに達せず、その間は照射が行われなかったためである。この年は記録的な冷夏で、特に曇天・雨天が多かった。それ以外は、概ね満足できる制御精度であった。

1993 年の各品種ごとのシーズン平均日積算 UV-B 量を、他の年の結果とともに Table 1 に示す。コシヒカリと IR 45 及び IR 74 の UV-B 照射期間はそれぞれ 119 日、142 日及び 145 日で、同期間中に太陽から入射した UV-B は、日積算 UV-BBE で 3.98 kJ m⁻² (コシヒカリ)、3.73 kJ m⁻² (IR 45)、3.70 kJ m⁻² (IR 74) であった。品種ごとに値が違うのは、生育期間がそれぞれ違うためである。UV-B 照射区の日平均照射量は、太陽からの入射量の約 170% で、対照区の日平均照射量は同じく約 75% であった。対照区の UV-B 低下は、照射装置自体が影を作ることによる。照射区と対照

区の差は太陽入射量の約 95%、日積算 UV-BBE で 3.5 - 3.8 kJ m² となった。

1994 年の実験における、日積算 UV-B 量の変化を Fig. 4 に示す。制御精度は 1993 年 (Fig. 3) よりもかなり良かったが (Fig. 4 B)、これはこの年が特に快晴の日が多く、入射 UV-B の低い日が少なかったためであろう (Fig. 4 A)。照射期間中に太陽から入射した UV-B は、平均日積算 UV-BBE で 4.21 kJ m² (コシヒカリ) 及び 3.83 kJ m² (IR 74) であった (Table 1)。コシヒカリと IR 74 の UV-B 照射期間はそれぞれ 102 日、124 日で、その間の UV-B 照射区の日平均照射量は、太陽からの入射量の約 160% で、対照区の日平均照射量は同じく約 75% であった。従って、照射区と対照区の差は太陽入射量の約 85%、日積算 UV-BBE で 3.2 ないし 3.5 kJ m² となった。

1995 年の実験における、日積算 UV-B 量の変化を Fig. 5 に示す。太陽からの入射 UV-B 量が高かった田植え後 50-100 日の期間は (Fig. 5A)、安定した制御が行われた (Fig. 5B)。照射期間 (92 日間) 中に太陽から入射した UV-B は、平均の日積算 UV-BBE で 3.90 kJ m² であり (Table 1)、無遮光の UV-B 照射区の日平均照射量は、太陽からの入射量の約 140% で、同じく対照区の日平均照射量は約 74% であった。従って、無遮光下での照射区と対照区の差は太陽入射量の 66%、日積算 UV-BBE で 2.6 kJ m² となった。一方約 50% 遮光下では UV-B 量自体は低下したが (Fig. 5 A, B)、照射区と対照区の差は太陽入射量の 62%、日積算 UV-BBE で 2.4 kJ m² と、ほぼ無遮光下と同程度になった。

(2) ほ場のイネに対する影響

1993 年：草丈と分けつ数には、対照区と照射区との間に差は認められなかった。コシヒカリについて出穂期に、葉面積と乾物重を調査したが、照射による違いは認められなかった (データは示さず)。収穫期には、供試した 3 品種とも、葉面積と乾物重を調べたが、コシヒカリと IR45 で葉面積が照射によりやや減少することを除くと、生長には差が見られなかった (Table 2)。単位面積当たり葉乾物重 (specific leaf weight) は、照射によりわずかに増加する傾向が 3 品種とも認められたが、有意な差ではなかった。なお、1993 年は例外的な冷害年であったことと、作期が遅かったことのために収量は極めて低く、とりわけ IR 系の 2 品種は、種子のほとんどが未登熟だった (Table 3)。

第 3 葉のクロロフィル含量は、クロロフィル a、b ともに照射開始 20 日後では低下していたが、その後時間の経過とともに、UV-B 照射の影響は薄れた (Fig. 6)。また、止め葉には照射の影響は見られなかった。以上の結果は、3 品種とも共通であった。紫外線吸収物質含量は、クロロフィルとは逆に、照射によりわずかに増加する傾向が見られた (Fig. 7) が、大きな差ではなかった。アスコルビン酸は、照射区で還元型が第 3 葉と止め葉でかなり減少したが、酸化型は照射によりやや増加し、全アスコルビン酸は照射によりやや低下した (Fig. 8)。グルタチオンには、アスコルビン酸のような明瞭な影響は見られなかった。抗酸化系酵素活性には、照射による一定の変化は見られなかった (Fig. 9)。

1994 年：UV-B 照射区と対照区でイネの生長を比べた結果、コシヒカリ、IR 74 ともに草丈と分けつ数には、全生育期間にわたり照射の影響は見られなかった。出穂期と収穫期の葉面積や各器官別乾物重などにも、UV-B の影響は見られなかった (Table 4)。また、両品種ともに、クロロフィル含量がわずかに低下する傾向があったが、有意差ではなかった。UV-吸収物質も全生育期間にわたり、UV-B 照射による変化はほとんど見られなかった。収量及びその構成要素 (穂数、種子数、種子重) は、コシヒカリには照射による変化は見られなかったが、IR74 では約 9% の有意な

減収が認められた (Table 3)。

1995年：イネの生長に対して、遮光処理は草丈を増加させ、分けつ数を減少させたが、UV-B 照射の影響は、全生育期間にわたり認められなかった。出穂期と収穫期の葉面積や各器官別乾物重にも、UV-B の影響は見られず、また遮光処理が UV-B の影響を増強する傾向もみられなかった (Table 5)。クロロフィル含量は、UV-B 照射によりわずかに低下し、UV 吸収物質量はやや増加する傾向があったが、大きな差ではなかった。収量及びその構成要素 (穂数、モミ数、モミ重) は、UV-B 照射によってわずかに減少する傾向にあったが、遮光が UV-B 照射の影響を強める傾向は見られなかった (Table 3)。

以上3年間の実験結果をまとめると、以下の通りである。太陽からの入射 UV-BBE 量に比べると、照射区の日積算 UV-BBE 量は約 40-70% 増、対照区は約 25% 減であった (Table 1)。従って、照射区と対照区の UV-BBE の差は、太陽からの入射 UV-BBE の 60-95% であった。UV-B 照射は、イネの収量をやや減少させる場合があった (Table 6) が、相対的な変化率としては約 9% (1994) ないし 7% (1995) であった。その場合の照射区と対照区の差が、85% (1994) ないし 66% (1995) であることを考慮すると、UV-BBE 量の 10% の増加に対して、イネの収量は 1% 程度の減少と見積もられる。ただし同じ品種でも、年により減収が認められない場合があり (Table 3)、これは多めの見積もりと考えて良いだろう。

出穂期と収穫期に、UV-B 照射がイネの生長に対する影響を調べたが、3年間では、1995年の出穂期における分けつ数と全乾物重にのみ、UV-B 照射による有意差があり、他には有意な差は認められなかった。

(3) オゾン量と紫外線量との関係

前記プログラム¹³⁾で計算した、つくば市におけるオゾン層の増減と UV-BBE 量の変化との関係は Fig. 10 の通りである。同関係に指数関数を当てはめると式：

$$y = 5.20 \exp(0.02 x)$$

が、オゾン量の減少が 40% から -50% (オゾン量の 50% 増加) までの範囲で、比較的精度良く当てはまることが分かった (Fig. 10)。ただし y は 5 月 1 日から 10 月 31 日までの平均日積算 UV-BBE 量 ($\text{kJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$)、 x はオゾン量の減少率 (%) である。今後北半球中緯度の夏秋期に予想されるオゾン量の変化率は、最大 6-7% といわれている¹⁸⁾ から、ここでは 7% として上の式に代入すると、つくばで予想される UV-BBE の変化率は最大約 15% である。以上の計算では、雲とエアロゾルの影響は除外しているが、それらによる入射 UV-BBE の減少率が大きく変わらないとすれば、オゾン量減少による UV-BBE の変化率も、上記の推定から大きくは変わらないはずである。

5. 考察

本研究の結果では、入射 UV-B 量が現在の 70% まで増加しても、クロロフィル含量やアスコルビン酸含量にわずかな影響が見られ、収量もやや減少する場合があるが、壊滅的なダメージは見られなかった。従って、将来予想されるオゾン層の減少の結果生じ得る程度の UV-B の増加は、イネの収量に影響を及ぼすとしても、かなり小さいと考えられる。実際に、上記のモデル計算によれば、UV-BBE は現在のレベルよりも最大約 15% 程度増加するが、これによるイネの減収は、たかだか 2% 以下だと見積もられる。これは、従来の研究結果から受ける印象とは、かなり異なる。例

例えば、イネ 16 品種に対して $15.7 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (UV-BBE)の照射を行った結果、品種により最大 40%の乾物重減少が見出されている⁵⁾。イネ 4 品種に対して $19.1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (UV-BBE)の照射を行ったところ、乾物重が品種により最大 30%減少したという⁶⁾。また、イネ 22 品種に対して $10 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (UV-BBE) の照射を行った結果、乾物重が品種により最大 13%減少したという⁷⁾。さらに、188 品種のイネに $13 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (UV-BBE)の照射を行ったところ、多くの品種で生長低下がみられ、乾物重は最大 35%減少したと報告されている⁸⁾。

以上の研究は、いずれも温室またはチャンパー内の実験であるが、ほ場実験では、17 品種のイネに対して、 $9 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (UV-BBE)の UV-B 照射を行い、いずれの品種についても生育への影響は見られなかった¹⁰⁾。また品種 IR74 に、温室とほ場で同じレベルの UV-B ($13.0 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-BBE) を照射したところ、温室では乾物重が 25%減少したのに対し、ほ場では差が見られなかったという⁹⁾。影響の有無をこのように比べてみると、温室やチャンパーでは UV-B 照射の影響が見られるが、ほ場では見られないと整理できるだろう。従って、本研究でイネの生長と収量に大きな影響が見られなかったのも、従来の結果と一致する。

では、なぜ温室とほ場で違う結果になるのだろうか。或いは、温室とほ場のどんな違いが異なる結果をもたらすのか。最も単純には、UV-B 照射強度の違いが考えられる。上記の研究で対照区の UV-B レベルが、温室やチャンパー実験の場合はほぼゼロであるのに対して、ほ場では太陽からの入射量よりもやや少ない程度である。Nouchi & Kobayashi¹⁰⁾ の場合、対照区は $3.4 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-BBE であり、照射区との差は $5.6 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-BBE である。一方、IRRI での実験結果⁹⁾ には、対照区の UV-B レベルの記載が無いが、少なくとも $6 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-BBE はあると推定され、照射区との差は従って $7 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-BBE 程度であろうと思われる。これらは、温室実験における対照区と照射区との差： $10\text{-}20 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-BBE の 1/2 - 1/3 に過ぎない。本研究の場合、対照区と照射区との差はさらに小さく、 $2.5\text{-}4 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-BBE に過ぎず、温室やチャンパー実験と比べて小さな影響しか出ないのは当然と言えよう。

なお、本研究での照射区の UV-B 量が平均で $7 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-BBE 以下であった (Table 1) のに対して、従来の研究での照射強度は $10\text{-}20 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (UV-BBE)とかなり高い^{5,6,7,8)}。そうした研究での UV-B 照射量の設定は本研究とは異なり、Green et al.¹⁹⁾ のモデルで計算した、雲とエアロゾルの影響が無い場合の年間最大の日積算 UV-B 量に固定されている。この設定のしかたでは、照射強度が実際よりも過大なレベルに設定されることが知られている^{16,20)}。すなわち、オゾン層減少に対する UV-B 増加を過大評価していること、雲とエアロゾルが入射 UV-B 量をかなり減衰させること、また季節的な変化により実際の入射 UV-B 量は年間最大値よりもかなり低くなることのために、所定のオゾン量減少下での UV-B 強度を過大に見積もってしまうのである。それを避けるためには、本研究のように太陽からの入射 UV-B を常時測定しつつ、それに比例するように UV-B を照射することが必要であるが、そうした実験例は、Nouchi & Kobayashi¹⁰⁾ 以外には見あたらない。

温室とほ場の比較で次に考えられるのは、UV-B 領域の中の波長組成の違いである。温室では照射される UV-B のほぼ全部がランプ由来であるのに対して、ほ場では半分程度が太陽から入射する UV-B である。ランプの UV-B は太陽のそれよりも短波長成分に富んでいるので、温室実験での UV-B は、ほ場実験よりも、そしてもちろん実際にオゾン層が減少した場合よりも、短波長側に偏っている。本研究も含めて一般に、UV-B 領域の中でのアクションスペクトラムとしては、植物の一般的反応 (PAS-300)¹¹⁾ が適用されるが、仮に植物の生長についての真のアクションスペクトラムが、PAS-300 よりも短波長側で感度が高いとすると、温室実験は過大な UV-B 量を与えていることになる²¹⁾。

温室とほ場では、UV-B 以外に UV-A や可視光も異なる。ダイズを用いたほ場での遮光実験の結果から、可視光と UV-A が UV-B の障害に対して回復作用があることを示され、それがほ場実験で影響が出にくい原因であると推論された²²⁾。また、IRRI のイネを用いた研究では、上記のように温室とほ場とで異なる結果が得られたが、ほ場では温室に比べると UV-A が 7.5 倍であったという⁹⁾。本実験では、約 50% の遮光によっても UV-B の影響が強まる現象は見られなかったが、UV-A の効果の可能性は残る。こうした可視光や UV-A の回復効果は、植物のさまざまな UV ダメージ修復・防御機構を通して発現してくると思われる。

6. まとめ

温室やチャンバーでの実験結果とほ場での実験結果との食い違いの原因については、なお解明すべき点が多く残されているが、オゾン量の減少で予想される UV-B の増加については、ほ場実験のほうが温室実験よりも実際の状況に近いことは明らかである。従って本研究の結果から、北半球の中緯度で今後予想される全オゾン量の最大 6-7% の減少¹⁸⁾、或いは UV-BBE 量にすると 15% 程度の増加によるイネの減収は、たかだか 2% 以下と推定される。ただし UV-B の入射量は、緯度、高度や気候によって異なるので²³⁾、世界のイネ生産に及ぼす UV-B 増加の影響を評価・予測するためには、本研究と同様のほ場実験を他の地域でも実施することが必要である。その際、イネの UV-B 感受性には大きな品種間差があるため^{6,7,8)}、その地域の代表的な品種を用いて実験することが重要である。さらにキュウリなど、イネよりも感受性が高いとみられる種については、今後ほ場実験を行って、生長や収量に及ぼす影響を明らかにする必要がある。

7. 引用文献

1. Teramura, A.H. (1983) Effects of ultraviolet-B radiation on the growth and yield of crop plants. *Physiol. Plant.* 58: 415-427.
2. Krupa, S.V. and Kickert, R.N. (1989) The greenhouse effect: Impacts of ultraviolet-B (UV-B) radiation, carbon dioxide (CO₂), and ozone (O₃) on vegetation. *Environ. Pollut.* 61: 263-393.
3. Teramura, A.H. and Murali, N.S. (1985) Intraspecific difference in growth and yield of soybean exposed to ultraviolet-B radiation under greenhouse and field conditions. *Environ. Exp. Bot.* 26: 89-95.
4. Tevini, M. and Teramura, A.H. (1989) UV-B effects on terrestrial plants. *Photochem. Photobiol.* 50: 479-487.
5. Teramura, A.H., Ziska, L.H. and Sztein, A.E. (1991) Changes in growth and photosynthetic capacity of rice with increased UV-B radiation. *Physiol. Plant.* 83: 373-380.
6. Dai, Q., Coronel, V.P., Vergara, B.S., Barnes, P.W. and Quintos, A.T. (1992) Ultraviolet-B radiation effects on growth and physiology of four rice cultivars. *Crop Sci.* 32: 1269-1274.
7. Barnes, P.W., Maggard, S., Holman, S. and Vergara, B.S. (1993) Intraspecific variation in sensitivity to UV-B radiation in rice. *Crop Sci.* 33: 1041-1046.
8. Dai, Q., Peng, S., Chavez, A.Q. and Vergara, B.S. (1994) Intraspecific responses of 188 rice cultivars to enhanced UVB radiation. *Environ. Exp. Bot.* 34: 433-442.
9. Dai, Q., Peng, S., Chavez, A.Q. and Vergara, B.S. (1995) Effect of enhanced ultraviolet-B radiation on growth and production of rice under greenhouse and field conditions. *In Climate change and rice.* Edited by Peng, S., Ingram, K.T., Neue, H.-U. and Ziska, L.H., pp.189-198. Springer-Verlag,

Berlin.

10. Nouchi, I. and Kobayashi, K. (1995) Effects of enhanced ultraviolet-B radiation with a modulated lamp control system on growth of 17 rice cultivars in the field. *J. Agric. Meteorol.* 51: 11-20.
11. Caldwell, M.M. (1971) Solar UV radiation and the growth and development of higher plants. *In* Photophysiology. Edited by Giese, A.C. Vol. 6, pp. 131-177. Academic Press, New York.
12. Knudson, L.L., Tibbitts, T.W. and Edwards, G.E. (1977) Measurement of ozone injury by determination of chlorophyll concentration. *Plant Physiol.* 60: 606-608.
13. Björn, L. O. (1989) Computer programs for estimating ultraviolet radiation in daylight. *In* Radiation measurement in photobiology. Edited by Diffey, B.L., pp. 161-189. Academic Press, London.
14. Green, A.E.S. (1983) The penetration of ultraviolet radiation to the ground. *Physiol. Plant.* 58: 351-359.
15. Björn, L. O. and Murphy, T.M. (1985) Computer calculation of solar ultraviolet radiation at ground level. *Physiol. Veg.* 23: 555-561.
16. Fiscus, E.L. and Booker, F.L. (1995) Is increased UV-B a threat to crop photosynthesis and productivity? *Photosynthesis Res.* 43: 81-92.
17. Japan Meteorological Agency (1993) *Annual report on monitoring the ozone layer*, No. 4 Observation results for 1992. Japan Meteorological Agency, Tokyo.
18. Madronich, S., McKenzie, R.L., Caldwell, M.M. and Bjorn, L.O. (1995) Changes in ultraviolet radiation reaching the Earth's surface. *Ambio* 24: 143-152.
19. Green, A.E.S., Cross, K.R. and Smith, L.A. (1980) Improved analytic characterization of ultraviolet skylight. *Photochem. Photobiol.* 31: 59-65.
20. Fiscus, E.L., Miller, J.E. and Booker, F.L. (1994) Is UV-B a hazard to soybean photosynthesis and yield? Results of an ozone-UV-B interaction study and model prediction. *In* Stratospheric ozone depletion/ UV-B radiation in the biosphere. Edited by Biggs, R.H. and Joyner, M.E.B. NATO ASI Series, Vol. I 18, pp.135-147. Springer-Verlag, Berlin.
21. Caldwell, M.M., Camp, L.B., Warner, C.W. and Flint, S.D. (1986) Action spectra and their key role in assessing biological consequences of solar UV-B radiation change. *In* Stratospheric ozone reduction, solar ultraviolet radiation and plant life. Edited by Worrest, R.C. and Caldwell, M.M., pp. 87-111. Springer-Verlag, Berlin.
22. Caldwell, M.M., Flint, S.D. and Searles, P.S. (1994) Spectral balance and UV-B sensitivity of soybean: a field experiment. *Plant Cell Environ.* 17: 267-276.
23. Bachelet, D., Barnes, P.W., Brown, D. and Brown, M. (1991) Latitudinal and seasonal variation in calculated ultraviolet-B irradiance for rice-growing regions of Asia. *Photochem. Photobiol.* 54: 411-422.

[研究発表の状況]

論文

- Nouchi, I. & Kobayashi, K. (1995). Effects of enhanced ultraviolet-B radiation with a modulate lamp control system on growth of 17 rice cultivars in the field. *J. Agric. Meteorol.*, 51, 11-20.
- Kim, H.Y., Kobayashi, K., Nouchi, I. & Yoneyama, T. (1996). Enhanced UV-B radiation has little effect

- on growth, $\delta^{13}\text{C}$ values and pigments of pot-grown rice (*Oryza sativa* L.) in the field. *Physiol. Plant.*, 96, 1-5.
- Kim, H.Y., Kobayashi, K., Nouchi, I. & Yoneyama, T. (1996). Effects of UV-B radiation on growth, morphology, $\delta^{13}\text{C}$ values and pigments of three rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. *Environ. Sci.*, 9, 45-53.
- Kim, H.Y., Kobayashi, K., Nouchi, I. & Yoneyama, T. (1996). Differential influences of UV-B radiation on antioxidants and related enzymes in rice (*Oryza sativa* L.) and cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Environ. Sci.*, 9, 55-63.
- Kim, H.Y., Kobayashi, K., Nouchi, I. & Yoneyama, T. (1996). Changes in antioxidants levels and activity of related enzymes in rice (*Oryza sativa* L.) leaves irradiated with enhanced UV-B radiation under field conditions. *Environ. Sci.*, 9, 73-78.

学会発表

- 野内勇 (1993). 野外における水稻の生長に及ぼす UV-B の影響. 第 34 回大気汚染学会講演要旨集, p. 411.
- Nouchi, I. (1994). Effects of enhanced ultraviolet-B radiation on the growth of agricultural crops in phytotron and field. Abstract of Tsukuba Ozone Workshop, Feb. 16-18, 1994, Tsukuba, Japan.
- 金 學潤, 小林和彦, 野内 勇 (1994). 野外における紫外線 (UV-B) 増加がイネの生長と色素に及ぼす影響. 第 35 回日本大気汚染学会講演要旨集, p. 519.
- 金 學潤, 小林和彦, 野内 勇 (1994). 野外における紫外線 (UV-B) 増加がイネ葉の抗酸化物質含量とその関連酵素の活性に及ぼす影響. 第 35 回日本大気環境学会講演要旨集, p. 520.
- 金 學潤, 小林和彦, 野内 勇 (1995). B 領域紫外線量の増加が水田で栽培したイネの生長と収量に及ぼす影響. 第 36 回日本大気環境学会講演要旨集, p. 487.

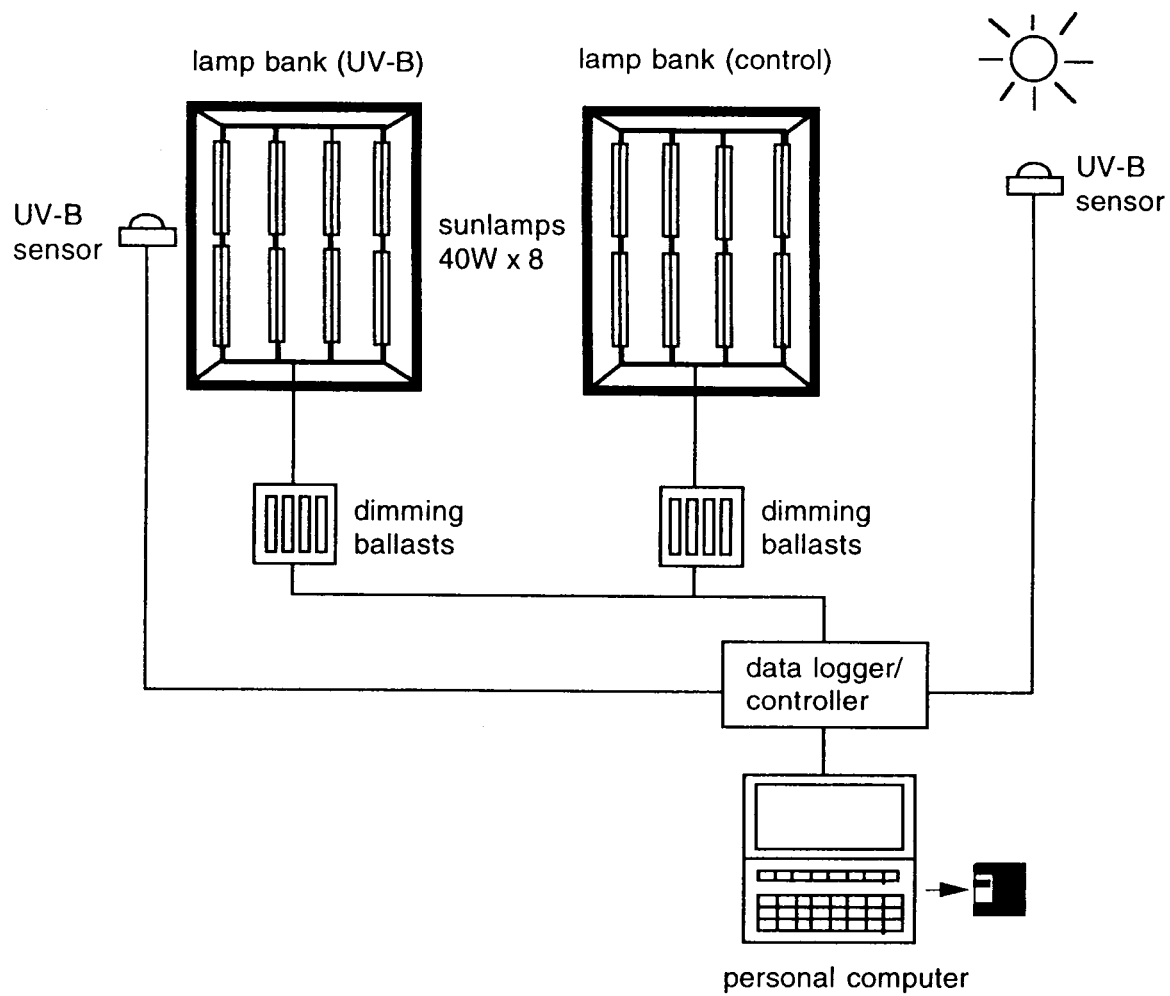


Fig. 1. Schematics of the modulating UV-B irradiation system in the field.

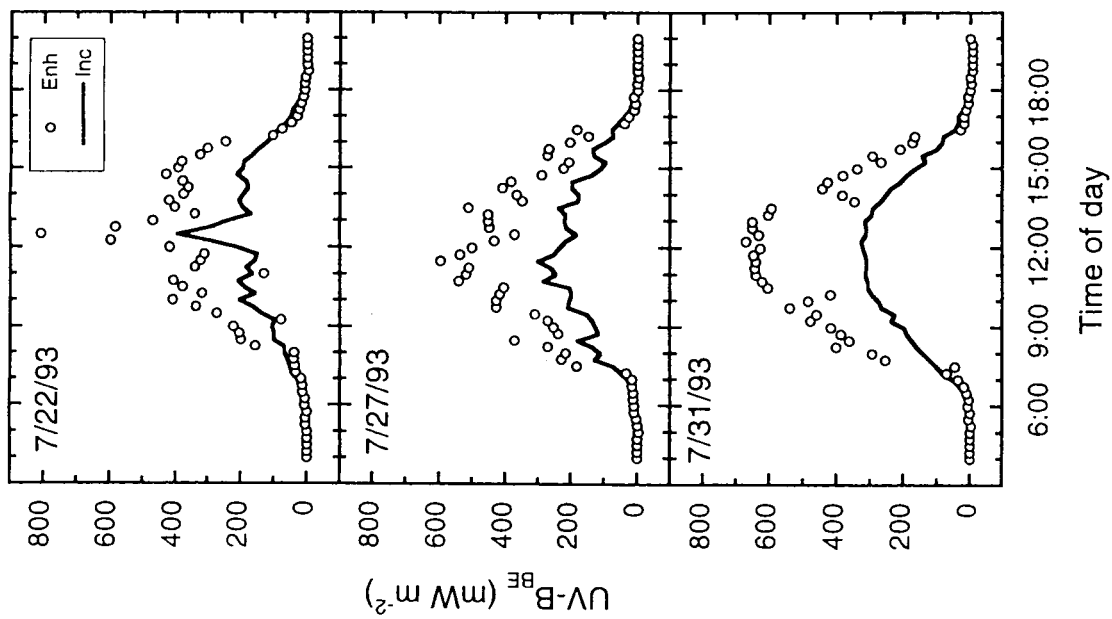


Fig. 2. Diurnal changes in the incident solar (Inc) and the enhanced (Enh) UV-B in 1993.

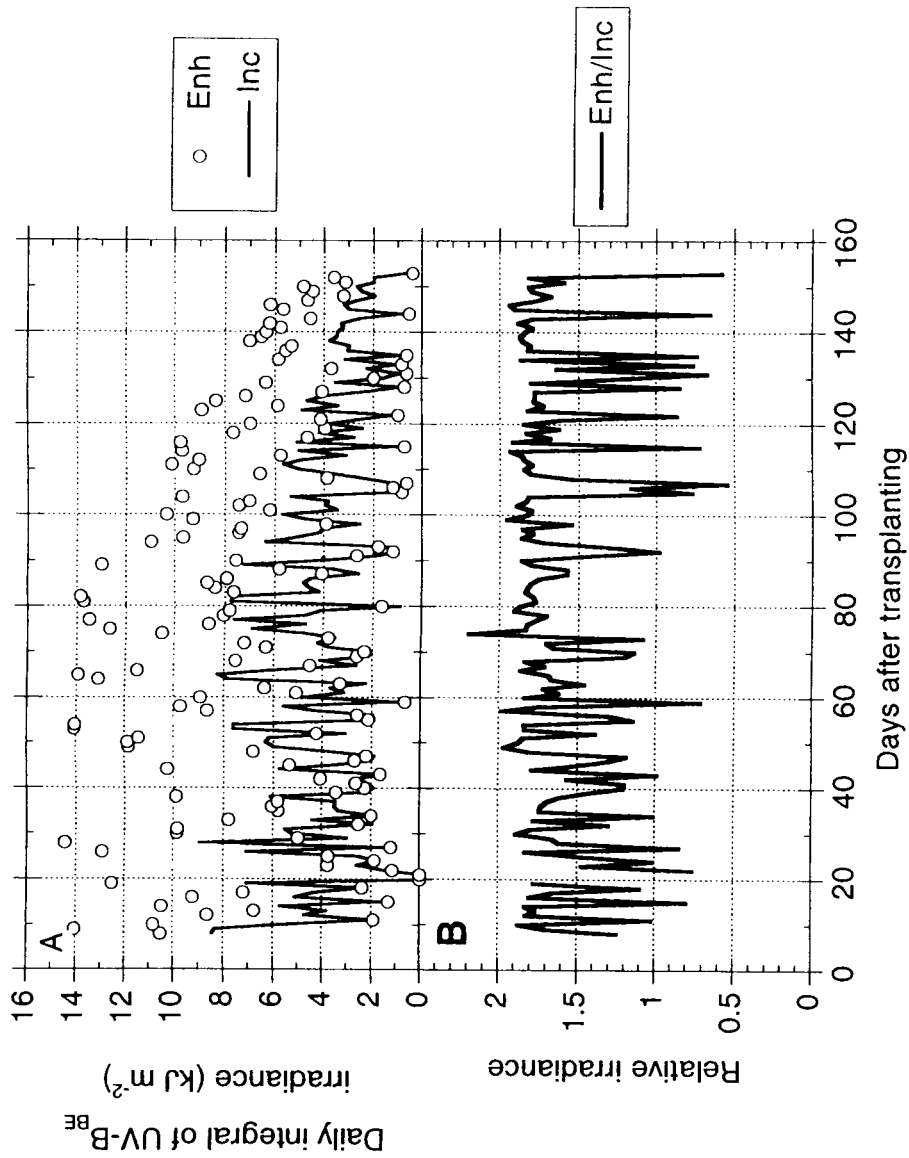


Fig. 3. Seasonal changes of UV-B irradiation in 1993. A: Daily integral UV-B_{BE} irradiance, B: Ratio of the enhanced to incident UV-B_{BE}, Enh: enhanced UV-B, and Inc: incident solar UV-B.

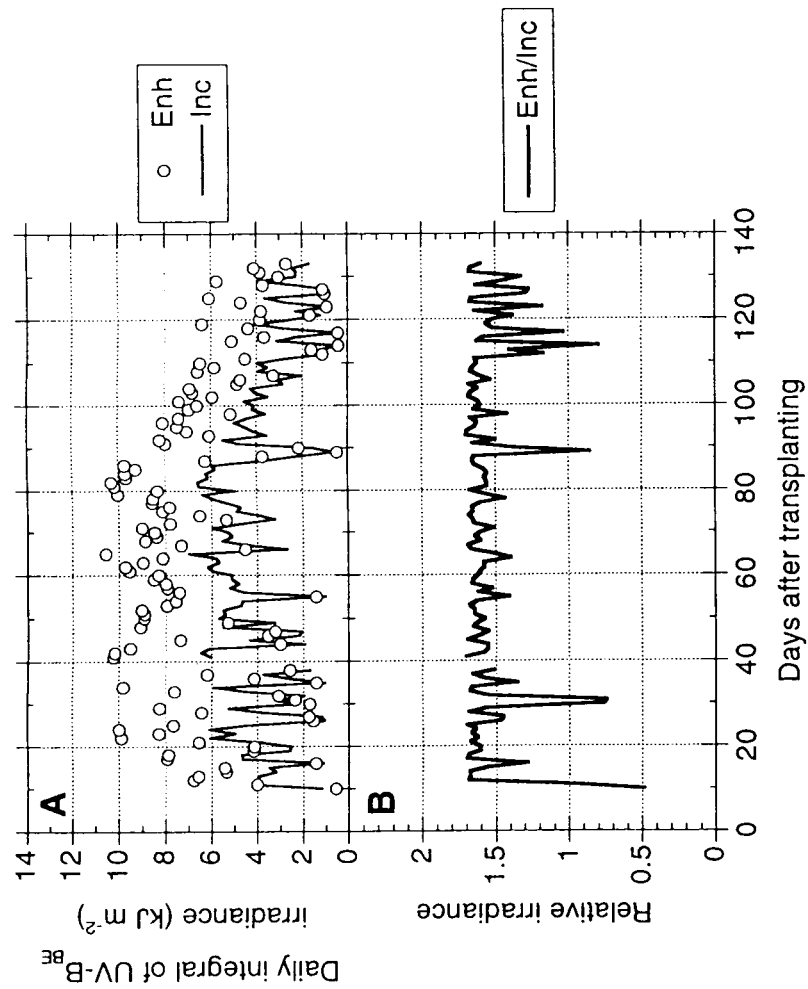


Fig. 4. Seasonal changes of UV-B irradiation in 1994.

A: Daily integral UV-B_{BE} irradiance, B: Ratio of the enhanced to incident UV-B_{BE}.

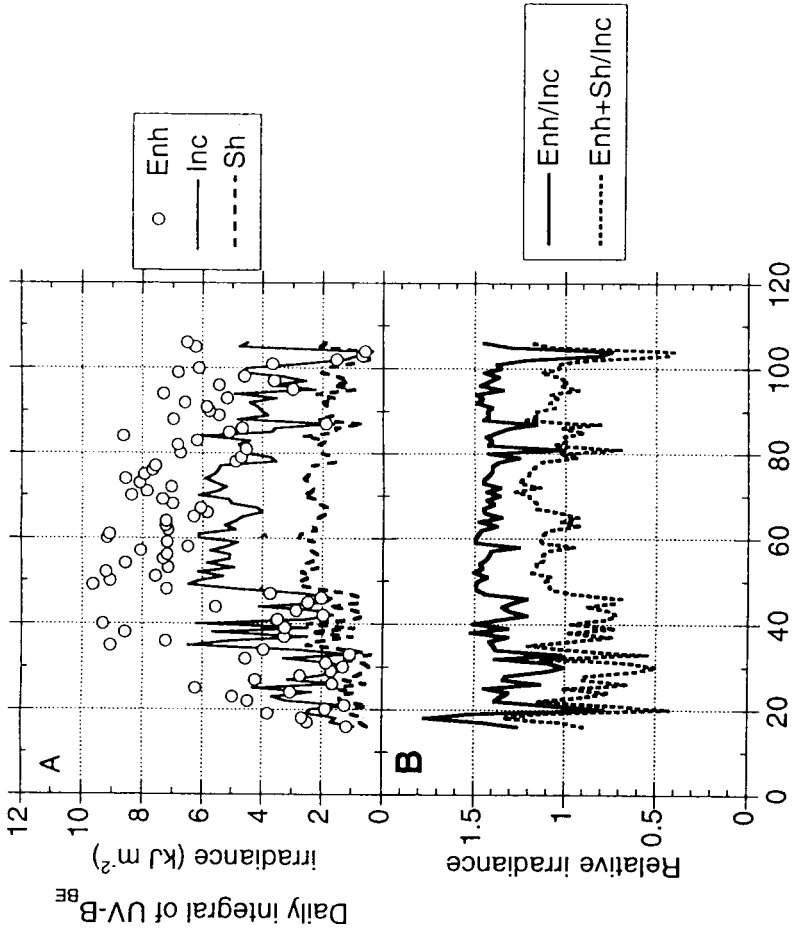


Fig. 5. Seasonal changes of UV-B irradiation in 1995.

A: Daily integral UV-B_{BE} irradiance, B: Ratio of the enhanced (Enh/Inc), and enhanced and shaded (Enh+Sh/Inc) to incident UV-B_{BE}.

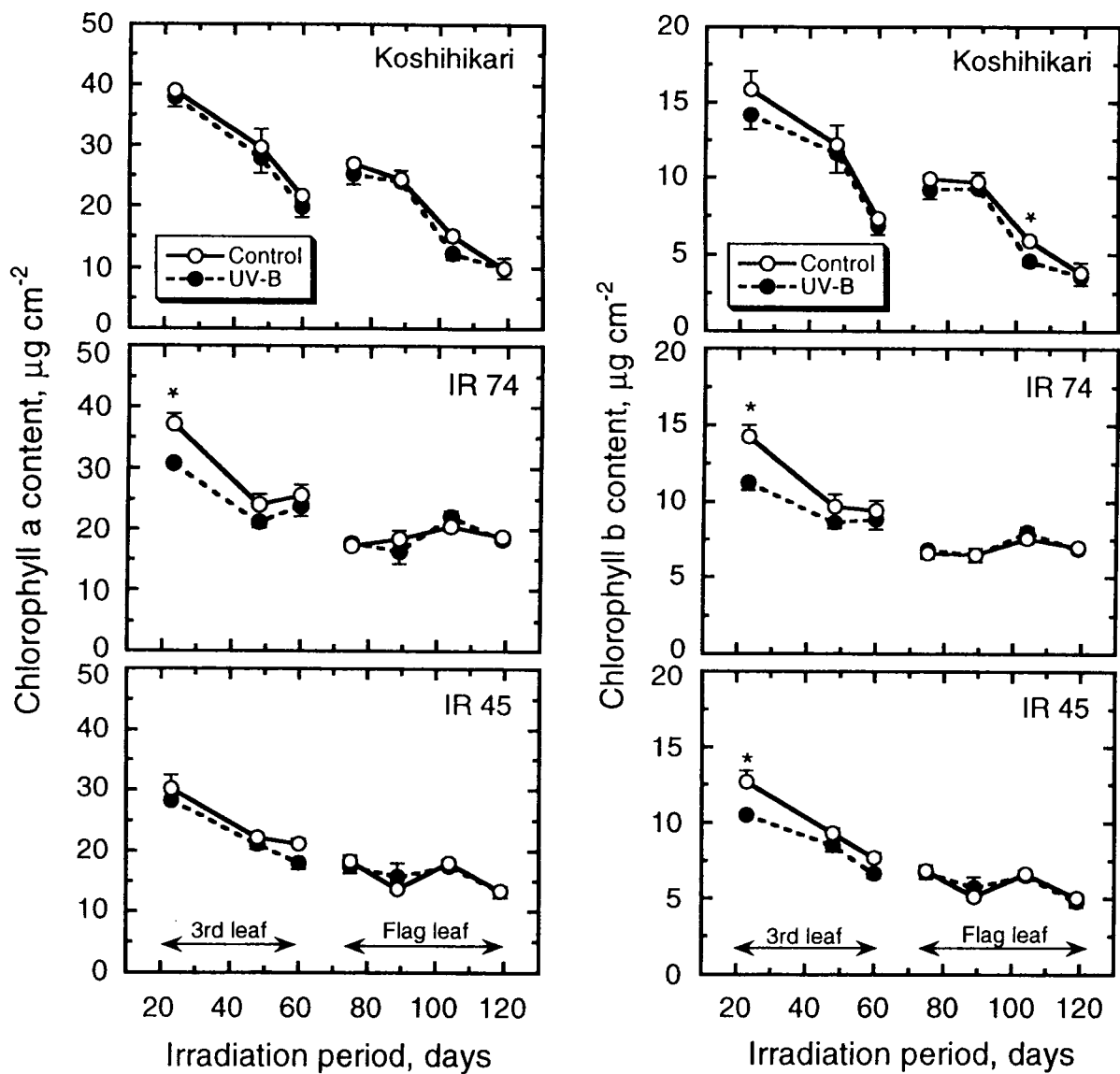


Fig. 6. Effect of the enhanced UV-B radiation on chlorophyll contents in the leaves of the 3 rice cultivars. Each symbol is the mean of 4 plants and vertical bars indicate the standard error for the means. Significant difference between the means is indicated by * ($P < 0.05$).

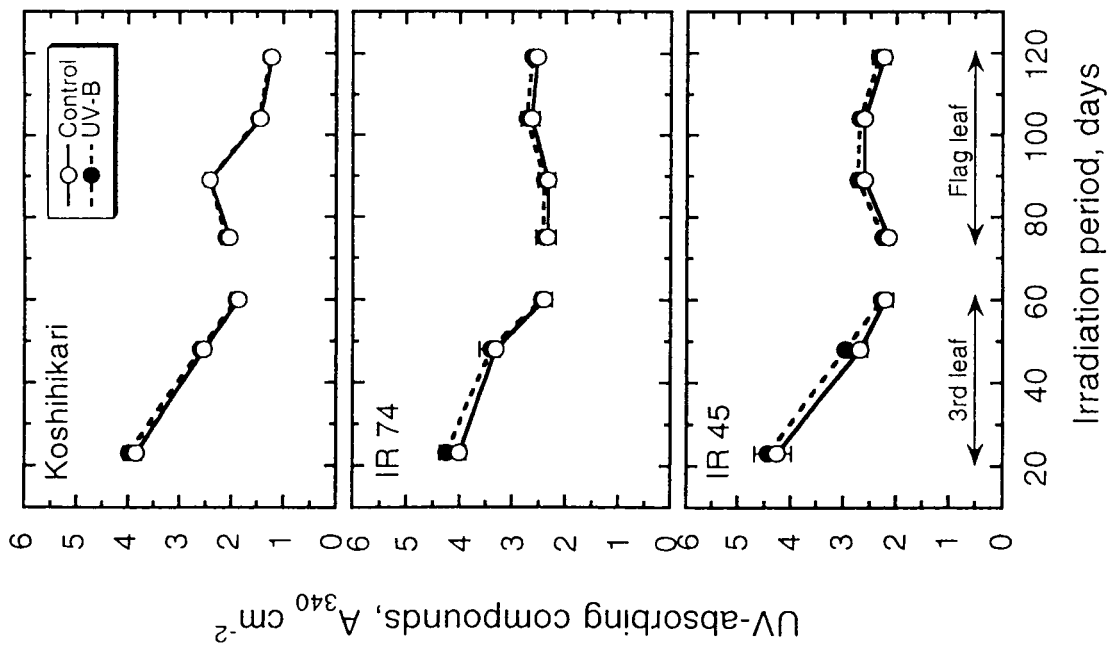


Fig. 7. Effect of the enhanced UV-B radiation on UV-absorbing compounds in the leaves of the 3 rice cultivars. Each symbol is the mean of 4 plants and vertical bars indicate the standard error for the means.

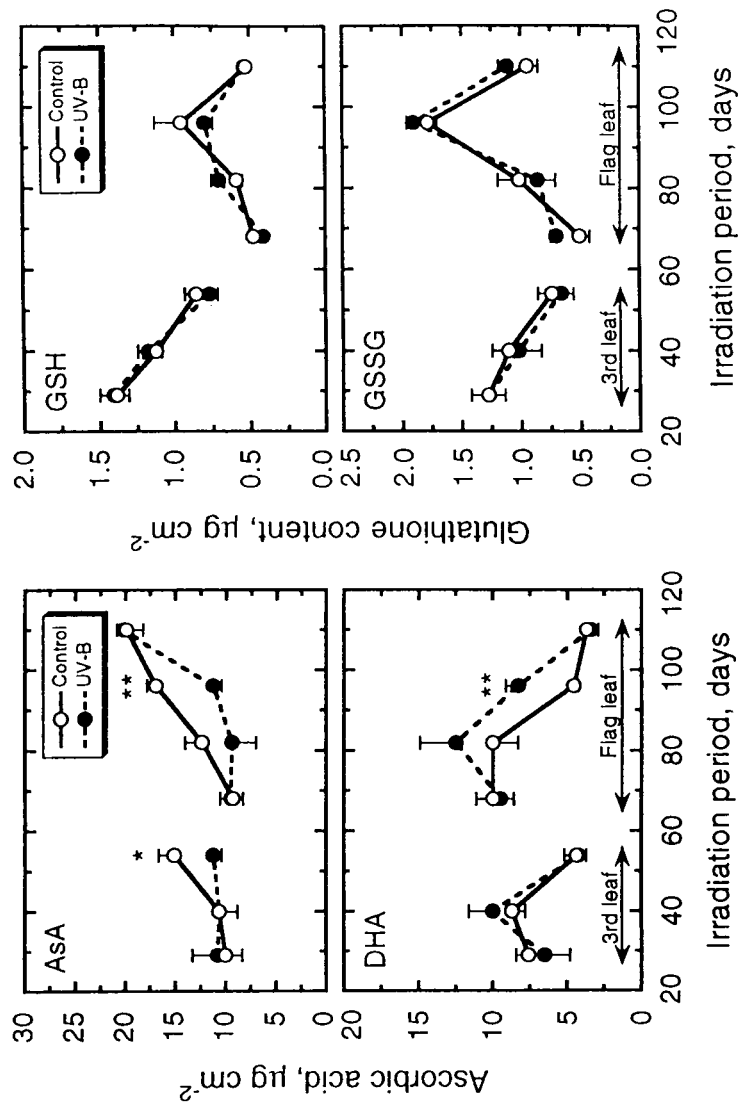


Fig. 8. Effects of the enhanced UV-B radiation on the contents of ascorbic acid (Asa), dehydroascorbic acid (DHA), reduced glutathione (GSH), and oxidized glutathione (GSSG) in the leaves of the 3 rice cultivars. Each symbol is the mean of 4 plants and vertical bars indicate the standard error for the means.

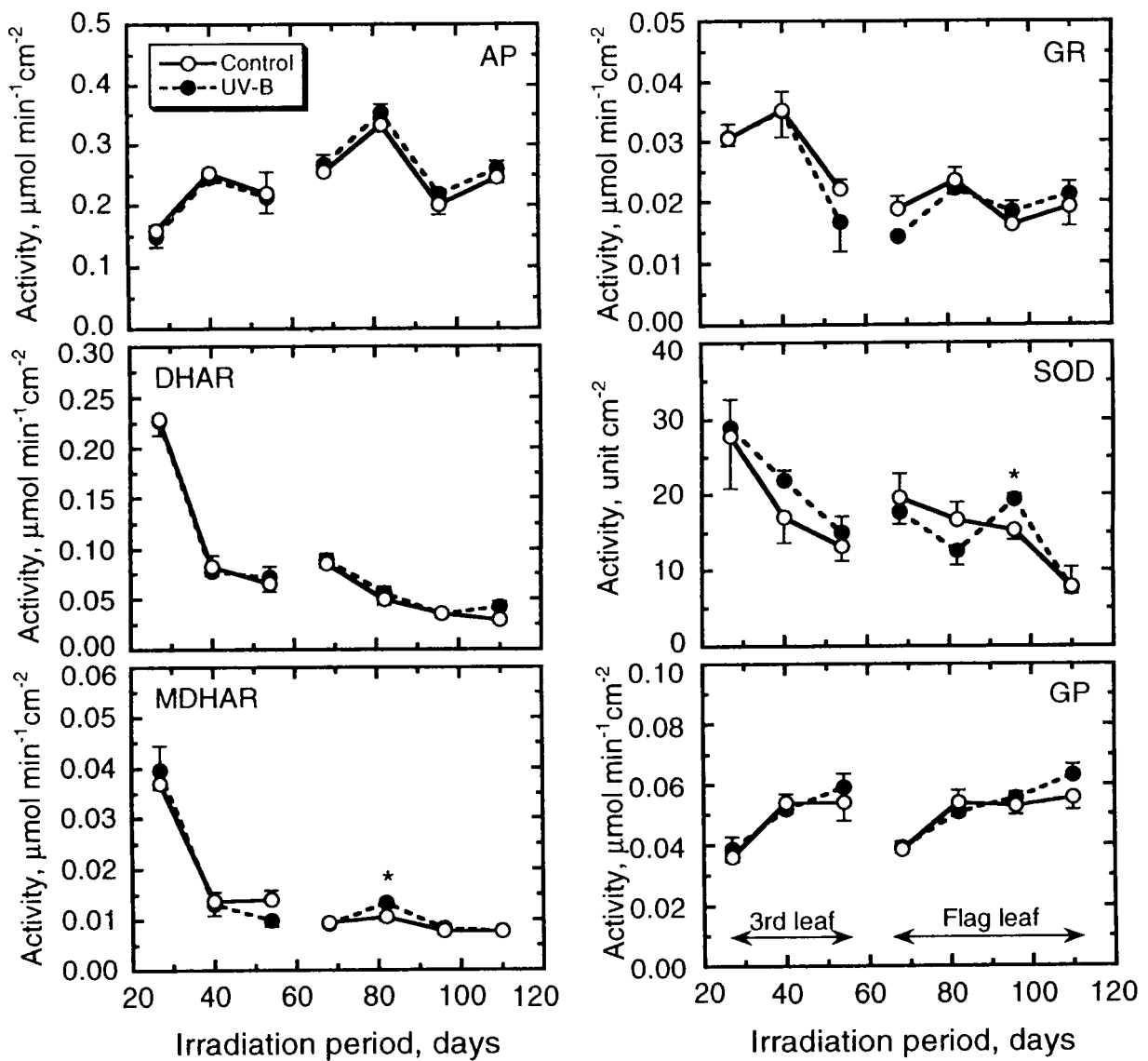


Fig. 9. Effects of the enhanced UV-B radiation on the activities of ascorbate peroxidase (AP), dehydroascorbate reductase (DHAR), monodehydroascorbate reductase (MDHAR), glutathione reductase (GR), superoxide dismutase (SOD) and guaiacol peroxidase (GP) in the field-grown rice leaves. Each symbol is the mean of 4 plants and the vertical bars indicate the standard error for the means. Statistically significant differences between the means are indicated by '*' ($P < 0.05$).

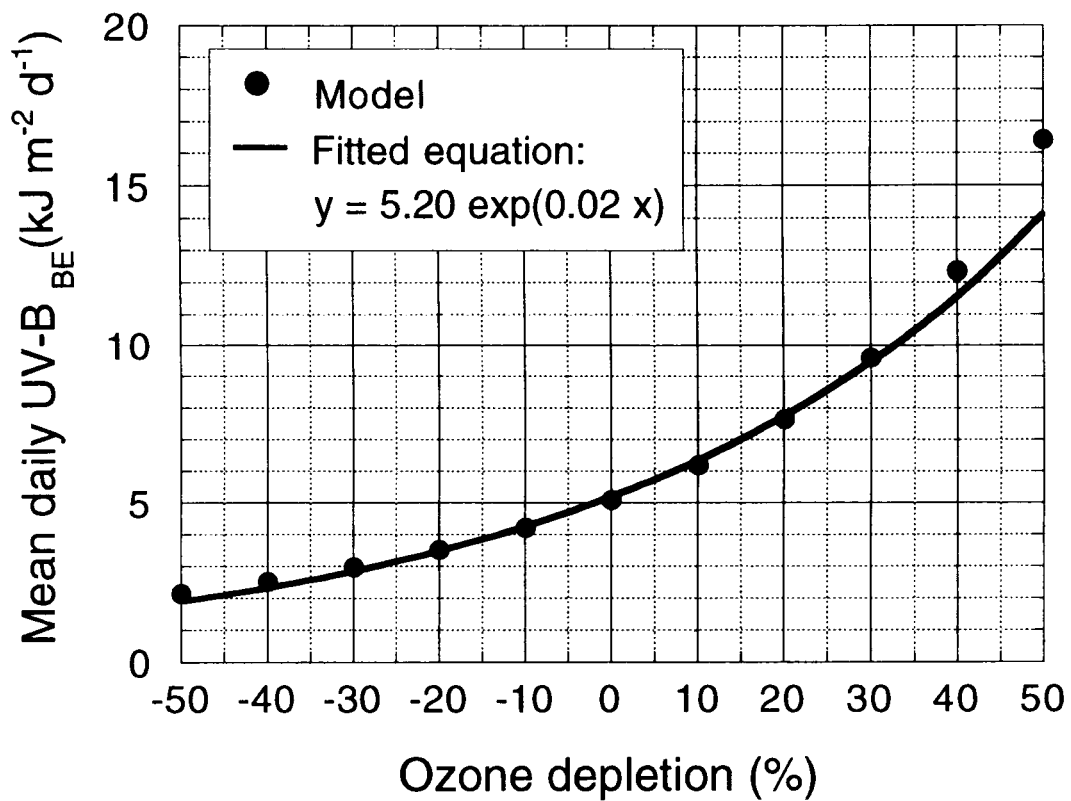


Fig. 10. Effect of ozone depletion on biologically effective UV-B radiation (Caldwell's PLANT-300).

Baseline (0% depletion): Tsukuba, May 1 - Oct.31, 1992.
 Model: Bjorn and Murphy (1985) with no cloud, no aerosol.

Table 1. Mean daily integral UV-B irradiances for the 1993-1995 experiments.

Year	Cultivar	Daily integral UV-B (UV-B _{BE} ^a , kJ m ⁻²)			Relative value		
		Ambient	Control	Enhanced UV-B	Ambient	Control	Enhanced UV-B
1993	Koshihikari	3.98	2.99	6.76	100	75	170
	IR74	3.70	2.78	6.30	100	75	170
	IR45	3.73	2.80	6.36	100	75	170
1994	Koshihikari	4.21	3.17	6.70	100	75	159
	IR74	3.83	2.88	6.06	100	75	158
1995	Koshihikari (Unshaded)	3.90	2.90	5.47	100	74	140
	Koshihikari (Shaded)	3.90	1.67	4.07	100	43	104

^a Biologically-effective UV-B irradiance weighted with Caldwell's generalized plant response normalized to 300 nm.

Table 2. Effects of the enhanced UV-B on growth of the 3 rice cultivars at harvest in 1993. Data were analyzed with the analysis of variance, and the difference between the means was subjected to the F test. Each value is mean±SE for 16 plants and is expressed per pot basis.

Growth traits	Cultivars					
	Koshihikari		IR 74		IR 45	
	Control	UV-B	Control	UV-B	Control	UV-B
Plant height (cm)	100.5±0.6	100.4±0.8	92.6±0.8	92.6±0.6	103.4±0.9	103.5±0.8
Tiller number	43.8±0.9	43.4±0.8	47.2±1.2	46.4±0.9	39.1±0.7	38.9±0.8
Panicle number	43.3±0.8	43.4±0.8	42.7±1.0	43.4±0.9	38.8±0.7	38.1±0.7
Leaf area (cm ²)	1448.0±53.9	1290.9±72.4 [†]	2842.0±98.9	2731.7±84.7	444.9±56.4	325.0±36.6 [†]
Leaf DW ^{a)} (g)	7.6±0.3	6.9±0.3	14.7±0.4	14.4±0.3	3.0±0.4	2.3±0.3
Dead leaf DW (g)	24.0±0.6	24.8±0.6	36.7±1.0	34.7±0.7	49.1±1.4	50.8±1.3
Stem DW (g)	38.7±1.0	37.4±1.1	57.5±0.9	58.0±1.2	55.1±1.4	53.0±1.4
Root DW (g)	7.4±0.3	7.4±0.2	17.0±0.7	16.6±1.1	18.1±0.8	19.1±1.0
Panicle DW (g)	57.3±1.3	56.6±1.8	15.7±0.9	15.0±0.5	27.0±1.7	27.6±1.3
Plant DW (g)	137.3±1.9	135.5±2.4	144.8±2.2	140.3±2.5	156.0±2.3	156.5±1.8

[†] represents significant difference at p<0.1. ^{a)} DW: dry weight.

Table 3. Effect of UV-B irradiation on rice yield.^a

Year	Cultivar	Number of seeds ^b		Total seed weight (g) ^b		Sorted grain weight (g) ^b	
		Control	Enhanced UV-B	Control	Enhanced UV-B	Control	Enhanced UV-B
1993	Koshihikari	2849	2795	53.7	52.7	-	-
	IR74	3038	3073	14.6	14.2	-	-
	IR45	3394	3080+	25.8	25.7	-	-
1994	Koshihikari	26588	27701	702	718	514	538
	IR74	28581	25888*	967	929*	623	566*
1995	Koshihikari (Unshaded)	28246	26628*	743	692**	551	509+
	Koshihikari (Shaded)	17548	16422*	433	404**	264	249+

^a Statistically significant differences between the control and the enhanced UV-B treatments are indicated with + ($p \leq 0.1$), * ($p \leq 0.05$) and ** ($p \leq 0.01$).

^b Values are per pot (1/2,000a) basis for 1993, and per m² basis for 1994 and 1995.

Table 4. Effects of the enhanced UV-B on growth of the 2 rice cultivars at harvest in 1994.

Growth traits	Cultivars			
	Koshihikari		IR74	
	Control	UV-B	Control	UV-B
Plant height, (cm)	120.7	120.9	121.4	117.2
Tiller number	16.5	16.9	16.8	16.5
Panicle number	16.2	16.5	16.5	16.2
Leaf dry weight, (g)	5.1	5.6	7.0	8.2
Stem dry weight, (g)	19.1	20.4	16.6	18.8
Root dry weight, (g)	2.2	2.5	5.4	4.4
Dead leaf dry weight, (g)	7.5	6.7	11.0	12.7
Panicle dry weight, (g)	27.8	27.9	34.8	38.8
Shoot root ratio, (gg-1)	10.4	10.3	4.7	5.7

Values are per hill basis.

Table 5. Effects of the enhanced UV-B on growth traits at harvest in 1995.

Growth traits a)	Koshihikari					
	Unshaded			Shaded		
	Control	UV-B	UV-B	Control	UV-B	UV-B
Plant height, (cm)	118.0 ±1.3	117.1 ±1.1	118.6 ±1.6	119.1 ±1.5	119.1 ±1.5	119.1 ±1.5
Tiller number	15.8 ±2.1	15.0 ±0.8	12.0 ±1.0	10.8 ±0.6	10.8 ±0.6	10.8 ±0.6
Leaf area, (cm ²)	1531.7 ±50.3	1493.9 ±68.1	1306.7 ±113.7	1098.3 ±69.6	1098.3 ±69.6	1098.3 ±69.6
Panicle number	15.3 ±0.8	14.9 ±0.7	11.9 ±1.0	10.5 ±0.6	10.5 ±0.6	10.5 ±0.6
Leaf dry weight, (g)	8.1 ±0.3	7.6 ±0.4	6.0 ±0.5	5.6 ±0.3	5.6 ±0.3	5.6 ±0.3
Stem dry weight, (g)	22.1 ±1.1	21.7 ±1.2	14.7 ±1.2	13.4 ±0.6	13.4 ±0.6	13.4 ±0.6
Dead leaf dry weight, (g)	4.8 ±1.1	5.4 ±0.3	3.6 ±0.5	3.4 ±0.4	3.4 ±0.4	3.4 ±0.4
Root dry weight, (g)	2.5 ±0.2	1.7 ±0.1	1.5 ±0.3	1.1 ±0.3	1.1 ±0.3	1.1 ±0.3
Specific leaf weight, (g m ⁻²)	52.9 ±1.3	51.0 ±1.5	46.3 ±1.5	50.8 ±1.3	50.8 ±1.3	50.8 ±1.3
Panicle dry weight, (g)	28.2 ±1.3	30.0 ±1.5	18.7 ±1.6	17.9 ±0.9	17.9 ±0.9	17.9 ±0.9

a) All the values are per hill basis.