

## 植物に対するオゾンの影響（概説）【修正版】

## 目次

1		
2		
3		
4		
5	1. はじめに .....	2
6	2. 気孔を介した葉のオゾン吸収 .....	2
7	3. オゾンによる葉面可視障害の発現 .....	3
8	4. 葉の生理機能に対するオゾンの影響 .....	4
9	4.1. 活性酸素種と活性酸素消去系 .....	4
10	4.2. 光合成 .....	6
11	4.3. 気孔に対するオゾンの影響 .....	8
12	4.4. 呼吸 .....	9
13	5. その他のオゾンの植物影響 .....	10
14	5.1. 葉のターンオーバー .....	10
15	5.2. 炭素分配 .....	10
16	5.3. フェノロジー .....	11
17	6. まとめ .....	11
18	7. 参考文献 .....	12

21 1. はじめに

22 光化学オキシダントの主成分であるオゾン (O<sub>3</sub>) は、植物に対して毒性が高いガス状大  
23 気汚染物質である。一般に、オゾンの植物影響には急性影響と慢性影響がある。急性影響  
24 とは比較的高濃度のオゾンが短時間 (数時間～数日) にわたって曝露された植物に発現す  
25 る影響であり、葉に可視障害が発現し、光合成を行なうために光エネルギーを吸収する色  
26 素であるクロロフィルの濃度低下や光合成阻害などが引き起こされる。また、慢性影響と  
27 は比較的低濃度のオゾンが長期間 (数週間～数年) にわたって曝露された植物に発現する  
28 影響であり、光合成阻害や成長低下などが引き起こされる。本資料では、植物 (農作物と  
29 樹木) に対するオゾンの影響を概説する (図 1)。

30



31

32 図 1 植物に対するオゾンの影響.

33 大気中のオゾンは気孔を介して葉内に吸収され、様々な生理機能に影響を  
34 及ぼし、成長や収量を低下させる。なお、気孔は主に葉の背軸面 (裏面)  
35 に存在する。

36

37

38 2. 気孔を介した葉のオゾン吸収

39 気孔とは、生物学的あるいは非生物的要因に反応して開口調節される葉の小孔であり、光  
40 合成の際の二酸化炭素 (CO<sub>2</sub>) や蒸散の際の水蒸気 (H<sub>2</sub>O) の通り道であると共に、大気か  
41 ら葉内へのオゾンの通り道でもある (図 2)。大気中のオゾンは、農作物や樹木の気孔から  
42 葉内へ侵入し、光合成などの生理機能に害作用を及ぼす(Reich, 1987)。気孔を介した葉の  
43 オゾンの吸収は、農作物や樹木におけるオゾンの影響の程度と密接に関係している(Mills  
44 *et al.*, 2010)。気孔コンダクタンス (気孔抵抗の逆数) は気孔における気体の通りやすさの  
45 指標であり、植物の葉における CO<sub>2</sub> 吸収速度 (光合成速度)、水分損失速度 (蒸散速度)、  
46 そしてオゾン吸収速度を決定する主要な因子である。

47

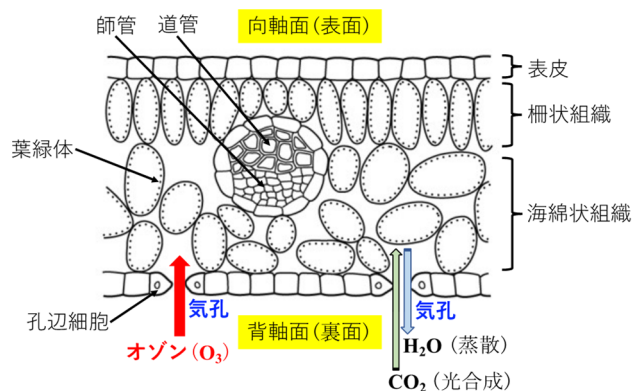


図 2 大気から気孔を介した葉内へのオゾンの吸収経路。

48

49

50

51 3. オゾンによる葉面可視障害の発現

52

53

54

55

56

57

58

59

60

61

62

63

64

65

66

67

68

69

70

71

72

73

74

75

農作物や樹木が比較的高濃度のオゾンに曝露されると、葉に可視障害が発現することがある（図 3）。日本の都市域における調査によると、オゾン感受性の高い農作物では、日最高オゾン濃度が 60～90 ppb を記録したときに、しばしば葉に可視障害が観察されている。このオゾンによる可視障害は、成熟葉や比較的古い葉に生じやすく、主に葉の向軸面（表面）に発現する。また、オゾンによる可視障害の症状は、農作物の種類によって異なる。例えば、ハツカダイコン、ホウレンソウ、タバコ、アサガオなどの草本植物では、葉脈間に微小な白色斑点や漂白斑を生ずる。この症状は、オゾンによって主に葉の柵状組織の細胞が攻撃を受け、細胞壁が変化し、細胞が崩壊し、その崩壊した部分に空気が充満したために生じると考えられる(野内, 2001)。一方、イネ科やマメ科の植物の葉に発現するオゾンによる可視障害は、褐色または赤褐色の斑点である。これは、柵状組織の壊死した細胞に赤褐色などの色素が蓄積し、細胞内が着色して生じると考えられている(野内, 2001)。~~可視障害の発現に対するオゾン感受性は、作物種によって異なるだけでなく、品種間でも異なる。可視障害の程度に基づいた農作物のオゾン感受性の種間差異は、寺門と久野(1981)によって 22 科 45 種を対象としたオゾン曝露試験によってまとめられている。一方、キャベツやタマネギなどは、オゾンによる葉の可視障害が発現しにくい農作物である。数品種のイネの可視障害に関する調査では、ニッポンバレはややオゾン感受性が高く可視障害が発現しやすいが、コシヒカリは中庸で、トヨニシキは低感受性であることが報告されている(中村, 1979)。このような葉の可視障害の程度に基づいた農作物のオゾン感受性の品種間差異に関する報告は、コマツナ (Izuta *et al.*, 1999)、ホウレンソウ (印南と三輪, 2014)、バレイショとラッカセイ (松丸と高崎, 1989)、イネ (Sawada and Kohno, 2009) などにおいてなされている。農作物や園芸作物の葉の可視障害の程度に基づいたオゾン感受性の違いは、野内ら(1988)なども参考にされたい。ただし、農作物の葉の可視障害の発現程度に基づいたオゾン感受性と成長や純光合成速度の低下程度に基づいたオゾン感受性は異なり、例えば、コマツナの品種であるミスギの個体乾重量や純光合成速度におけるオ~~

76 ~~ゾン感受性は他の品種に比べて高いが、葉の可視障害発現に基づいたオゾン感受性は比較~~  
77 ~~的に低い (Izuta *et al.*, 1999)。~~

78



79

80 図3 東京都府中市の野外条件下で育成したハツカダイコン（左の写真、  
81 2007年8月）とチンゲンサイ（右の写真、2013年7月）の葉に発現し  
82 たオゾンによる可視障害（撮影 伊豆田 猛）。

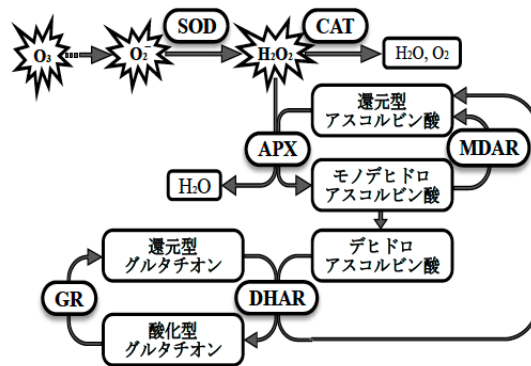
83

#### 84 4. 葉の生理機能に対するオゾンの影響

##### 85 4.1. 活性酸素種と活性酸素消去系

86 大気から気孔を介して葉内に吸収されたオゾンは、海綿状組織などの細胞外空間（アポ  
87 プラスト、細胞壁と細胞間隙の総体）の水溶液（アポプラスト溶液）に溶ける。アポプラ  
88 スト溶液に溶け込んだオゾンは、その分解によって活性酸素種（ROS: reactive oxygen  
89 species）を生成する(Heath, 1980)。活性酸素種とは、反応性の高い酸素種の総称で、スー  
90 パーオキシド（superoxide,  $O_2^-$ ）、過酸化水素（hydrogen peroxide,  $H_2O_2$ ）、ヒドロキシラ  
91 ジカル（hydroxyl radical,  $\cdot OH$ ）などがあり、生体内で酸化剤として作用し、様々な影響  
92 を及ぼす。アポプラストに入ったオゾンの一部は、アポプラスト溶液内の主要な抗酸化物  
93 質であるアスコルビン酸によって解毒される(Chameides, 1989)。アスコルビン酸による直  
94 接の消去反応を介して解毒されるオゾンの量は、アポプラストに侵入したごく一部に過ぎ  
95 ず、大部分のオゾンはアポプラストを通り抜け、細胞膜や細胞内組成物に障害を及ぼすこ  
96 とが指摘されている(Luwe *et al.*, 1993; Turcsányi *et al.*, 2000; D'Haese *et al.*, 2005; 野  
97 内ら, 2019)。そのため、原形質膜、細胞質、細胞小器官である葉緑体やミトコンドリアな  
98 どにオゾンは侵入し、様々な過程で活性酸素種が生成される(Heath, 1987; Scandalios,  
99 1994; 浅田, 1999)。通常、このような活性酸素種は、活性酸素消去系の抗酸化物質や抗酸  
100 化酵素によって消去される（図4）。主な活性酸素種であるスーパーオキシドはスーパーオ  
101 キシドジスムターゼ（SOD）によって、過酸化水素はカタラーゼ（CAT）やペルオキシダ  
102 ーゼのような酵素によって、ある程度消去されるが、オゾンによる活性酸素種の蓄積はク  
103 ロロフィルなどの色素の分解、タンパク質の分解、膜脂質の過酸化による分解、DNAの開  
104 裂などを引き起こす(Sakaki *et al.*, 1983; Thompson *et al.*, 1987; Heath and Taylor, 1997)。

105 高濃度オゾンに曝されたホウレンソウの葉において過酸化水素代謝系の酵素であるアスコ  
 106 ルビン酸ペルオキシターゼ (APX) やグルタチオンレダクターゼ (GR) などの活性が増加  
 107 する(Tanaka *et al.*, 1985; 1988)あるいはイネ葉においてアスコルビン酸やグルタチオン  
 108 などの抗酸化物質の濃度が増加する(Nouchi, 1993)など、農作物の葉の抗酸化物質の含量  
 109 やそれに関連した酵素活性がオゾンによって増加することが報告されている。これらは、  
 110 オゾンに対する防御作用のひとつであると考えられる。Inada *et al.* (2008)は、オゾンの  
 111 AOT40 の増加に伴って、イネ (品種: コシヒカリとキヌヒカリ) の葉の APX、GR または  
 112 モノデヒドロアスコルビン酸レダクターゼ (MDAR) の活性は増加したが、これらの酵素  
 113 の活性増加はクロロフィル濃度に対するオゾンの悪影響を防ぐには不十分であったことを  
 114 報告している。Inada *et al.* (2012)は、オゾン曝露によって、コムギ (品種, シロガネコム  
 115 ギ) の止め葉 (イネ科作物の茎の最上位に発生する葉) のリブローズ-1,5-ビスリン酸カル  
 116 ボキシラーゼ/オキシゲナーゼ (Rubisco, カルビン-ベンソン回路で二酸化炭素を固定する  
 117 反応を触媒する酵素) の活性と濃度、CAT と MDAR の活性及び還元型アスコルビン酸と総  
 118 グルタチオンの濃度が低下したことを報告している。また、コムギの純光合成速度におけ  
 119 るオゾン感受性の品種間差異は、主に CAT や MDAR などの活性酸素消去系酵素の活性に  
 120 よって決定される活性酸素の消去能力に依存していることを報告している。  
 121



122

123 図 4 植物の葉の活性酸素消去系. 活性酸素消去系においては, 抗酸化  
 124 酵素 (SOD, CAT, APX, MDAR, DHAR) と抗酸化物質 (還元型アスコル  
 125 ビン酸と還元型グルタチオン) によって, 活性酸素種 (スーパーオキシド  
 126 と過酸化水素) を水 (H<sub>2</sub>O) や酸素 (O<sub>2</sub>) にして無毒化する.

127

O<sub>2</sub><sup>-</sup>, スーパーオキシド

128

H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 過酸化酸素

129

SOD, スーパーオキシドジスムターゼ

130

CAT, カタラーゼ

131

APX, アスコルビン酸ペルオキシダーゼ

132

MDAR, モノデヒドロアスコルビン酸レダクターゼ

## 135 4.2. 光合成

136 オゾンは、葉の葉緑体における光合成機能を阻害する。オゾンに曝露された植物で観察  
137 される初期反応として、純光合成速度の低下がある。日本で栽培されている農作物の純光  
138 合成速度に対するオゾンの影響に関する研究は限られているが、トウモロコシ、インゲン  
139 マメ、イネ、ハツカダイコン、コマツナ、コムギなどでオゾンによる純光合成速度の低下  
140 が報告されている(河内, 1980; 伊豆田ら, 1988; Izuta *et al.*, 1991, 1994, 1999; Yamaguchi  
141 *et al.*, 2008; Inada *et al.*, 2012; Yamaguchi *et al.*, 2015)。また、日本の森林を構成してい  
142 る樹木の純光合成速度に対するオゾンの影響は、ブナ(Izuta *et al.*, 1996; Yonekura *et al.*,  
143 2001a, b; Watanabe *et al.*, 2010, 2013; Yamaguchi *et al.*, 2007 a, b; Kinose *et al.*, 2017a,  
144 b, 2020a, b)、ミズナラ(Watanabe *et al.*, 2015)、カラマツ(Watanabe *et al.*, 2006)、アカ  
145 マツ(Nakaji and Izuta, 2001; Watanabe *et al.*, 2006)、スギ(三輪ら, 1993; 松村ら, 1996,  
146 1998; Watanabe *et al.*, 2006)などで報告されているが、純光合成速度におけるオゾン感受  
147 性には樹種間差異が存在する(松村ら, 1996, 1998; Watanabe *et al.*, 2006; Yamaguchi *et*  
148 *al.*, 2019; Kinose *et al.*, 2020c)。Watanabe *et al.* (2006)は、オゾン曝露によってカラマツ  
149 苗とアカマツ苗の純光合成速度は低下したが、スギ苗のそれは有意な低下が認められな  
150 かったことを報告している。

151 オゾンが光合成速度を変化させる要因のひとつとして、気孔開度の変化がある。オゾン  
152 の気孔開度への影響は、主に葉緑体の光合成活性によって調節されている葉内の二酸化炭  
153 素濃度の変化に依存していると考えられている。古川(1984)は、オゾンによる純光合成速  
154 度の低下は気孔閉鎖と葉緑体における光合成系の損傷によるものであると報告している。  
155 したがって、オゾンによって葉緑体の光合成活性が低下すると、葉内の二酸化炭素濃度が  
156 高くなり、気孔閉鎖が引き起こされると考えられる。また、光合成系のオゾンによる損傷  
157 としては、葉におけるクロロフィル濃度や Rubisco の含量や活性などの低下が多く植物  
158 で認められている(Dann and Pell, 1989; Nie *et al.*, 1993; Pell *et al.*, 1994)。

159 光合成速度は、光エネルギーを利用して Rubisco が固定できる CO<sub>2</sub> の量 (CO<sub>2</sub> 要求量)  
160 と大気から葉緑体のストロマ (主要な可溶性区画で炭素同化の場) への CO<sub>2</sub> 供給量の両方  
161 によって決定される。大気から葉緑体のストロマへの CO<sub>2</sub> 供給量は、気相と液相の拡散に  
162 制御されている。気孔コンダクタンスは、大気から気孔腔までの CO<sub>2</sub> 拡散を制御する主要  
163 なパラメータのひとつである。また、気孔腔からストロマまでの気相及び液相における CO<sub>2</sub>  
164 拡散も無視できない。これまでは葉肉コンダクタンス (気孔付近の葉内細胞間隙から葉緑  
165 体までの CO<sub>2</sub> の拡散抵抗の逆数) の測定は困難であったが、近年の測定技術の進歩によっ  
166 て葉肉コンダクタンスは気孔コンダクタンスと同程度の値であることが判明し、現在では  
167 CO<sub>2</sub> 供給量を決定づける重要な要因であると認識されている。現時点では葉肉コンダクタ

168 ンスに対するオゾンの影響に関する知見は世界的にも極めて限られているが、Watanabe  
169 *et al.* (2018)はオゾンの長期曝露によってブナ苗の葉の葉肉コンダクタンスが低下するこ  
170 とを明らかにした。

171 純光合成速度の葉内 CO<sub>2</sub> 濃度 ( $C_i$ ) への応答曲線 ( $A/C_i$  曲線) の解析は、光合成におけ  
172 る CO<sub>2</sub> の供給量と要求量を定量化するための最も強力な手法のひとつである(Farquhar *et*  
173 *al.*, 1980)。そこから得られる最大カルボキシル化速度 ( $V_{\text{cmax}}$ ) 及び最大電子伝達速度 ( $J_{\text{max}}$ )  
174 は CO<sub>2</sub> 要求量の代表的なパラメータであり、光合成における気孔による制限 (stomatal  
175 limitation) は大気から葉内への CO<sub>2</sub> 供給量の代表的なパラメータである。トリオースリ  
176 ン酸の利用 (TPU) による制限も光合成速度を調節する因子として考えられているが  
177 (Sharkey, 1985)、日本の森林樹木の TPU に対するオゾンの影響は報告されていない。

178 植生の炭素循環シミュレーションの多くは、光合成速度の計算に Farquhar *et al.* (1980)  
179 の生化学モデルを使用しているが、これまでのところ、このモデルのパラメータに対する  
180 オゾンの影響を調査した研究は限られている。Watanabe *et al.* (2013)は、開放系オゾン曝  
181 露システムを用いてブナの幼木の葉の  $A/C_i$  曲線を解析した。日中に 60 ppb のオゾンを曝  
182 露することで、光飽和の純光合成速度 ( $A_{\text{sat}}$ )、最大カルボキシル化速度 ( $V_{\text{cmax}}$ ) 及び最  
183 大電子伝達速度 ( $J_{\text{max}}$ ) が有意に低下したが、気孔コンダクタンスと光合成における気孔  
184 制限に有意な影響は認められなかった。これらの結果は、オゾンによるブナの光合成低下  
185 は、気孔閉鎖ではなく、生化学的制限によるものであることを示している。さらに、オゾ  
186 ンによって  $C_i$  の大気 CO<sub>2</sub> 濃度 ( $C_a$ ) に対する比 ( $C_i/C_a$ ) は上昇しており、気孔が十分に  
187 閉鎖されない気孔応答の鈍化が生じた。オゾンによる  $V_{\text{cmax}}$  またはカルボキシル化効率  
188 ( $A/C_i$  曲線の初期勾配であり、 $V_{\text{cmax}}$  と相関がある) の低下は、多くの日本の森林樹木にお  
189 いても報告されている (ブナ, Izuta *et al.*, 1996; Yonekura *et al.*, 2001b; Yamaguchi *et*  
190 *al.*, 2007b; Kinose *et al.*, 2017b; シラカンバ, 松村ら, 1998; ウダイカンバ, Watanabe *et*  
191 *al.*, 2014; ケヤキ, 松村ら, 1998; アカマツ, Nakaji and Izuta, 2001; スダジイ, Watanabe  
192 *et al.*, 2008)。一方、最新の知見により、オゾンによって見かけ上はブナ苗の  $V_{\text{cmax}}$  が低下  
193 しているが、実はそうではなく、葉肉コンダクタンスが低下している可能性が指摘されて  
194 おり(Watanabe *et al.*, 2018)、結果の解釈には注意が必要である。

195 窒素は、生化学的な光合成能力に強く関与する栄養素である(Lambers *et al.*, 2008)。葉  
196 内の窒素の大部分は光合成に関わるタンパク質に含まれており(Evans, 1989; Evans and  
197 Seemann, 1989)、一般に光合成速度と葉の窒素含有量との間には正の相関がある(Kitaoka  
198 and Koike, 2004)。純光合成速度 ( $A$ ) は、光合成の窒素利用効率 (葉の窒素濃度あたりの  
199 純光合成速度, PNUE) と葉の窒素含有量の積で表現される。

200  $A$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) = PNUE ( $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) × 葉の窒素含有量 ( $\text{mol m}^{-2}$ )  
201 一般に、秋期を除いて、オゾンは葉の窒素濃度にほとんど影響を及ぼさない。秋期には、  
202 オゾンに曝露された葉では、落葉前の葉からの窒素回収 (樹体内への窒素の引き戻し) が

203 阻害され、葉の窒素濃度が高いことが報告されている(Uddling *et al.*, 2005; Yamaguchi *et*  
204 *al.*, 2007a)。一方、いくつかの研究で、日本の樹木の PNUE がオゾンによって低下するこ  
205 とが報告されている(Watanabe *et al.*, 2007, 2015, 2020; Yamaguchi *et al.*, 2007a;  
206 Hoshika *et al.*, 2013b; Sugai *et al.*, 2019)。その原因として、オゾンによって光合成機構  
207 への窒素配分量が減少することがブナの幼木で確認されている(Watanabe *et al.*, 2013)。

208 樹木は限られた養分資源を効率良く使いながら成長しているが、オゾンが PNUE を低下  
209 させるということは、成長における窒素利用効率 (NUE, 窒素吸収量あたりの成長量) も  
210 低下させる可能性がある。特に、窒素が不足しがちな森林土壌においては、NUE は植物の  
211 成長や繁殖に関わる重要なパラメータである。しかしながら、NUE に対するオゾンの影響  
212 を調べた研究は世界的にも 1 つしかなく、それは日本のブナを対象とした研究のみである  
213 (Watanabe *et al.*, 2020)。この研究では、浄化空気区と野外の 1.0 倍または 1.5 倍に制御  
214 した 3 段階のガス処理区で、2 成長期間にわたってブナ苗を育成した。その結果、オゾン  
215 による PNUE の低下は認められたものの、それは NUE を低下させるほどの顕著な影響で  
216 はなかった。

217 Yonekura *et al.* (2001b)は、オゾン曝露条件下で育成したブナ苗の葉のガス交換特性を  
218 成長期に定期的に測定した。6月中旬からオゾンによってカルボキシル化効率が低下し、  
219  $A_{\text{sat}}$ 及び光・CO<sub>2</sub>飽和下の純光合成速度 ( $J_{\text{max}}$ と強い相関あり) が7月中旬に低下した。こ  
220 れらの結果は、まずオゾンは、カルボキシル化能力の低下(Rubiscoの濃度や比活性の低下)  
221 を引き起こし、次にフィードバック調節の結果としてカルボキシル化能力に見合うように  
222 他の光合成機能の低下を誘発することを示唆している。Yamaguchi *et al.* (2007a, 2010)の  
223 研究では、オゾンによってブナ苗の葉の窒素濃度に占める可溶性タンパク質濃度 (主に  
224 Rubisco) の割合が低下した。さらに、オゾンによるブナ苗の葉のRubisco濃度の低下は、  
225 酸性アミノ酸含有量の増加を伴っており、Rubiscoの分解を示唆した。Brendley and Pell  
226 (1998)は、交雑ポプラにおいて、オゾンによってタンパク質分解が促進されることを発見  
227 した。オゾンによるRubisco濃度の低下は、他の日本の森林樹木でも観察されている(アカ  
228 マツ, Nakaji and Izuta, 2001; コナラ, Watanabe *et al.*, 2007)。

229

### 230 4.3. 気孔に対するオゾンの影響

231 一般に、葉の気孔コンダクタンスはオゾンによって低下する(Wittig *et al.*, 2007)。日本  
232 の森林を構成している樹木においても、オゾンによる気孔コンダクタンスの低下が報告さ  
233 れている(Hoshika *et al.*, 2012b, 2013b)。Kinose *et al.* (2020a)は、ブナ苗を 3 段階のガス  
234 処理区 (活性炭フィルターによる浄化空気区と大気濃度の 1.0 または 1.5 倍に比例追従制  
235 御したオゾン区) で育成し、1.0 倍区及び 1.5 倍区においてオゾンによる夏季の気孔閉鎖が  
236 年間のオゾン吸収量をそれぞれ約 6%及び 10%制限していることを報告した。



237 オゾンが気孔制御の効率を悪化させ、特に気孔閉鎖の能力を低下させる、いわゆる気孔  
238 応答の鈍化 (stomatal sluggishness) を引き起こすことが示唆されている (Paoletti and  
239 Grulke, 2005)。Yamaguchi *et al.* (2007a)は、秋においてブナ苗 (*Fagus crenata*) の光飽  
240 和条件下の気孔コンダクタンスがオゾンによって上昇することを発見した。Watanabe *et*  
241 *al.* (2014)は、ウダイカンバ苗においてオゾン (日中 60 ppb 曝露) に対する気孔コンダク  
242 タンスの応答が一貫していない原因として、気孔閉鎖と気孔応答の鈍化の両方を指摘した。  
243 Hoshika *et al.* (2015)は、ブナの葉齢の上昇と共に、オゾンによる気孔閉鎖の程度が小さ  
244 くなることを報告した。また、10月においては、ブナの夜間の気孔コンダクタンスがオゾ  
245 ンによって上昇する可能性が報告されている (Hoshika *et al.*, 2013a)。

246 オゾンによる気孔制御の阻害によって、環境変化に対する気孔の開閉が遅くなる可能性  
247 がある。Hoshika *et al.* (2012a)は、ブナ苗において、光の変化 (光合成有効放射束密度が  
248  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  と  $1,500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  の光を交互に照射) に対する気孔の開閉速度がオゾ  
249 ンによって著しく遅くなることを報告した。気孔の開閉速度の鈍化のメカニズムは完全に  
250 は明らかにされていないが、それに関連する事象がいくつか報告されている。Omasa  
251 (1990)は、孔辺細胞の周囲の細胞にオゾンが障害を及ぼして細胞から水を流出させ、結果  
252 的に膨圧バランスが崩れて一時的に気孔が開くが、その後、障害回避のために気孔の閉口  
253 作用も働くという相反する現象を報告した。Mills *et al.* (2009)は、アブシシン酸 (ABA)  
254 に対する気孔閉鎖の感受性をオゾンが低下させることを発見した。エチレンは気孔閉鎖に  
255 おける ABA の作用を阻害することが知られているが、オゾンによって誘発されたエチレ  
256 ンの生成が気孔応答の鈍化に関与している可能性も報告された (Tanaka *et al.*, 2005;  
257 Wilkinson and Davies, 2010)。さらに、オゾンは気孔閉鎖に関わる  $\text{CO}_2$  シグナル伝達に関  
258 する遺伝子発現を阻害することが実証された (Dumont *et al.*, 2014)。

259 以上のように、オゾンは、気孔閉鎖と気孔応答の鈍化を引き起こすが、オゾンによる気  
260 孔応答の鈍化には気孔の閉鎖が十分なレベルに達しないタイプと気孔の開閉速度が遅いタ  
261 イプの 2 種類がある。このように、気孔開閉に対するオゾンの影響は極めて複雑であるが、  
262 気孔を介した葉のオゾン吸収量の推定においてはこれらの影響を十分に考慮する必要があ  
263 る。

264

#### 265 4.4. 呼吸

266 日本の森林樹木の葉の暗呼吸速度 ( $R_a$ ) に対するオゾンの影響は実験によって異なる。  
267 Izuta *et al.* (1996)は、75 及び 150 ppb のオゾン曝露 (6 時間/日×18 週間) によって、統  
268 計的に有意ではなかったが、ブナ苗の  $R_a$  が 40% 以上低下したことを報告した。Wittig *et*  
269 *al.* (2009)によると、 $R_a$  は一般にオゾンによって低下する。しかしながら、それとは対照的  
270 に、ブナ及びミズナラの苗木においてはオゾンによる  $R_a$  の上昇が観察された例もある  
271 (Watanabe *et al.*, 2013)。農作物においても、オゾンによる  $R_a$  の促進が報告されている

272 (Black, 1984)。また、 $R_a$ に対するオゾンの有意な影響は、スギ、ヒノキ、ケヤキ(松村ら、  
273 1996)及びブナ(Yonekura *et al.*, 2001b)の苗木では認められなかった。このような  $R_a$  対  
274 するオゾンの影響の違いにおけるメカニズムは明らかにされていないが、オゾンによる損  
275 傷の程度が原因のひとつとして考えられる。すなわち、オゾンによる損傷が深刻な場合、  
276 暗呼吸を含むすべての代謝機能が低下する。それに対して、オゾンによる損傷が軽微な場  
277 合、オゾンによって誘発される活性酸素種の解毒能力の向上やオゾンによる損傷組織の修  
278 復のために  $R_a$  が上昇する可能性がある(Landolt *et al.*, 1997; Matyssek and Sandermann,  
279 2003)。

280 現在のところ、葉以外の非同化器官や土壌呼吸（土壌中の微生物と植物の根の呼吸によ  
281 る  $\text{CO}_2$  の生成)に対するオゾンの影響を調べた研究は非常に限られている。伊豆田ら(1988)  
282 と Izuta *et al.* (1991)は、ハツカダイコンの非同化器官の暗呼吸速度にオゾンの有意な影  
283 響は認められなかったことを報告している。Watanabe *et al.* (2019)は、2年間にわたるオ  
284 ゾン曝露の結果、ブナ苗の土壌呼吸速度に対するオゾンの有意な影響は認められなかった  
285 ことを報告した。その原因として、オゾンによるブナ苗の粗根や細根の乾重量の低下が起  
286 こらなかったことが考えられた。一方、オゾンはアカマツ苗の細根乾重量を低下させるこ  
287 とが報告されており(Nakaji and Izuta, 2001)、オゾン障害の程度が比較的大きい場合は根  
288 や土壌呼吸が影響を受ける可能性が十分にある。

289

## 290 5. その他のオゾンの植物影響

### 291 5.1. 葉のターンオーバー

292 植物は、古い葉を落とすと共に新しく葉を生成して、個体全体として効率よく光合成を  
293 するが、そうした葉のターンオーバー（新旧の葉が入れ替わりつつ、個体全体でバランス  
294 を保つ動的平衡状態）にオゾンは影響を与える。Watanabe *et al.* (2008)の実験では、2004  
295 年4月から2005年11月の2成長期間にわたって、オープントップチャンバー内でスダジ  
296 イ苗に4段階のオゾン処理（活性炭フィルターによる浄化空気区と大気濃度の1.0、1.5、  
297 2.0倍に制御したオゾン区）を行った。その結果、オゾンによってスダジイの古い葉の落葉  
298 数は有意に増加したが、オゾンの濃度レベルの上昇に伴って新芽の出芽が促進された。こ  
299 の現象は、オゾン障害に対する一種の補償反応と考えられている。このようなオゾンによ  
300 る新葉生産の促進は、ブナ(Watanabe *et al.*, 2010; Kinose *et al.*, 2017a)、シラカンバ  
301 (Hoshika *et al.*, 2013b)、コナラ及びミズナラ(Kitao *et al.*, 2015)においても認められてい  
302 る。しかしながら、古い葉が落葉すると炭素が失われ、新葉の生産には炭素コストが必要  
303 なため、オゾン障害に対する補償反応としての有効性は明らかではない。

304

### 305 5.2. 炭素分配

306 オゾンには、植物の地上部と地下部の炭素分配を変化させる(Nouchi *et al.*, 1991)。オゾン  
307 によって、多くの樹種の地上部よりも地下部である根の成長が著しく阻害され、地上部/地  
308 下部のバイオマス比 (S/R 比) が上昇する(Wittig *et al.*, 2009)。松村ら(1996)は、24 週間  
309 のオゾン曝露実験で、積算オゾン曝露量の増加に伴って、ケヤキ苗の S/R 比が上昇するこ  
310 とを示した。このようなオゾンによる S/R 比の増加は、スギ(三輪ら, 1993; 松村ら, 1998;  
311 河野と松村, 1999)、ヒノキ(河野と松村, 1999)、サワラ(河野と松村, 1999)、シラカンバ(松  
312 村ら, 1998)、ウラジロモミ(松村ら, 1998)、ブナ(Yamaguchi *et al.*, 2007a)、コナラ及びミ  
313 ズナラ(Kitao *et al.*, 2015)などの日本の森林樹種で報告されている。オゾン曝露による根  
314 の成長低下は、葉で生産された同化産物の他の器官への転流抑制によって生じるが、根な  
315 どの非同化器官より同化器官である葉に同化産物を優先的に分配することによって葉の成  
316 長を維持し、個体の成長効率の低下を防いでいると考えられている(Okano *et al.*, 1984;  
317 Kitao *et al.*, 2015)。さらに、イネなどの農作物では、オゾンによって成長量が低下する中  
318 で、栄養成長期には光合成による同化産物の葉への転流を促進して葉の成長を維持し、生  
319 殖成長期では種子の形成と成長が維持されるように種子に同化産物の転流が促進されると  
320 いったオゾンに対する適応反応が認められている(Nouchi *et al.*, 1995)。

321

### 322 5.3. フェノロジー

323 オゾンは、植物のフェノロジー (季節の移り変わりに伴う行動や状態の変化) に影響を  
324 及ぼす。オゾンによる葉の老化促進は、樹木において一般的なオゾンの影響のひとつであ  
325 るが(Pell *et al.*, 1999)、自然に起こる葉の老化とは異なる(Matyssek and Sandermann,  
326 2003)。葉の老化促進及び上述した古い葉の落葉は、オゾンに対する補償反応の一種として  
327 同様のメカニズムで生じる可能性はあるが、それらの違いは明らかにされていない。  
328 Yonekura *et al.* (2004)は、ブナ苗のフェノロジーに対するオゾンの影響を調べた。自然光  
329 型人工気象室内で、5~10月の成長期間に、60 ppb のオゾンを 7 時間/日でブナ苗に曝露し  
330 た。成長期の終了後に、ブナ苗を人工気象室から取り出し、翌春まで野外条件下で育成し  
331 た。この実験において、成長期にオゾンを曝露されることで、ブナ苗の落葉は早期化した。  
332 また、翌春の発芽は、発芽の観察期間中にオゾン曝露を行っていないにも関わらず遅れた。  
333 この現象は「キャリーオーバーエフェクト (持ち越し効果)」と呼ばれており、ドイツの  
334 Kranzberg 森林の成木のヨーロッパブナでも同様の現象が観察されている(Nunn *et al.*,  
335 2005)。ヨーロッパシラカンバの苗木では、フェノロジーのみならず、成長、形態及び生理  
336 機能においても、オゾンによるキャリーオーバーエフェクトが報告されている(Oksanen  
337 and Saleen, 1999)。

338

## 339 6. まとめ

340 光化学オキシダントの主成分であるオゾン (O<sub>3</sub>) は、植物毒性が高いガス状大気汚染物  
341 質である。オゾンは、大気から葉に存在する気孔を介して葉内に吸収される。葉内に吸収  
342 されたオゾンは、主に葉の向軸面 (表面) に可視障害を発現させ、葉の細胞内で活性酸素  
343 種を生成し、光合成や呼吸などの生理機能、窒素代謝、炭素分配、葉のターンオーバー、  
344 フェノロジーなどに様々な影響を与え、乾物成長や収量を低下させる。

345

## 346 7. 参考文献

- 347 Black, V.J. (1984) The effect of air pollutants on apparent respiration. In *Gaseous Air*  
348 *Pollutants and Plant Metabolism*, Koziol, M. J. & Whatley, F. R., Eds.  
349 Butterworth-Heinemann: pp. 231-248.
- 350 Brendley, B.W. & Pell, E.J. (1998) Ozone-induced changes in biosynthesis of Rubisco  
351 and associated compensation to stress in foliage of hybrid poplar. *Tree*  
352 *Physiology*, 18, 81-90.
- 353 Chameides, W.L. (1989) The chemistry of ozone deposition to plant leaves: role of  
354 ascorbic acid. *Environmental Science & Technology*, 23, 595-600.
- 355 Dann, M.S. & Pell, E.J. (1989) Decline of activity and quantity of ribulose biphosphate  
356 carboxylase/oxygenase and net photosynthesis in ozone-treated potato foliage.  
357 *Plant Physiology*, 91, 427-432.
- 358 D'Haese, D., Vandermeiren, K., Asard, H. & Horemans, N. (2005) Other factors than  
359 apoplastic ascorbate contribute to the differential ozone tolerance of two clones  
360 of *Trifolium repens* L. *Plant, Cell & Environment*, 28, 623-632.
- 361 Dumont, J., Cohen, D., Gérard, J., Jolivet, Y., Dizengremel, P. & Le Thiec, D. (2014)  
362 Distinct responses to ozone of abaxial and adaxial stomata in three  
363 Euramerican poplar genotypes. *Plant, Cell & Environment*, 37, 2064-2076.
- 364 Evans, J.R. (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants.  
365 *Oecologia*, 78, 9-19.
- 366 Evans, J.R. & Seemann, J.R. (1989) The allocation of protein nitrogen in the  
367 photosynthetic apparatus: costs, consequences, and control. In *Photosynthesis*,  
368 Briggs, W. R., (ed.) Alan R. Liss, Inc.: New York, pp. 183-205.
- 369 Farquhar, G.D., von Caemmerer, S. & Berry, J.A. (1980) A biochemical model of  
370 photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*, 149, 78-90.
- 371 Heath, R.L. (1980) Initial events in injury to plants by air pollution. *Annual Review of*  
372 *Plant Physiology*, 31, 395-431.
- 373 Heath, R.L. (1987) The biochemistry of ozone attack on the plasma membrane of plant  
374 cells. In *Phytochemical Effects of Environmental Compounds*, Saunders, J. A.,

375 Kosak-Channing, L. & Conn, E. E., (eds.) Springer: Boston, MA, Vol. 21, pp.  
376 29-54.

377 Heath, R.L. & Taylor, G.E., Jr. (1997) Physiological processes and plant responses to  
378 ozone exposure. In *Forest Decline and Ozone*, Sandermann, H., Wellburn, A.  
379 R. & Heath, R. L., (eds.) Springer: Berlin, Heidelberg, Vol. 127, pp. 317-368.

380 Hoshika, Y., Wanatabe, M., Inada, N. & Koike, T. (2012a) Ozone-induced stomatal  
381 sluggishness develops progressively in Siebold's beech (*Fagus crenata*).  
382 *Environmental Pollution*, 166, 152-156.

383 Hoshika, Y., Watanabe, M., Inada, N. & Koike, T. (2012b) Modeling of stomatal  
384 conductance for estimating ozone uptake of *Fagus crenata* under  
385 experimentally enhanced free-air ozone exposure. *Water, Air, & Soil Pollution*,  
386 223, 3893-3901.

387 Hoshika, Y., Watanabe, M., Inada, N. & Koike, T. (2013a). Model-based analysis of  
388 avoidance of ozone stress by stomatal closure in Siebold's beech (*Fagus*  
389 *crenata*). *Annals of Botany*, 112, 1149-1158.

390 Hoshika, Y., Watanabe, M., Inada, N. & Koike, T. (2015) Effects of ozone-induced  
391 stomatal closure on ozone uptake and its changes due to leaf age in sun and  
392 shade leaves of Siebold's beech. *Journal of Agricultural Meteorology*, 71, 218-  
393 226.

394 Hoshika, Y., Watanabe, M., Inada, N., Mao, Q. & Koike, T. (2013b). Photosynthetic  
395 response of early and late leaves of white birch (*Betula platyphylla* var.  
396 *japonica*) grown under free-air ozone exposure. *Environmental Pollution*, 182,  
397 242-247.

398 Inada, H., Kondo, T., Akhtar, N., Hoshino, D., Yamaguchi, M. & Izuta, T. (2012)  
399 Relationship between cultivar difference in the sensitivity of net  
400 photosynthesis to ozone and reactive oxygen species scavenging system in  
401 Japanese winter wheat (*Triticum aestivum*). *Physiologia Plantarum*, 146, 217-  
402 227.

403 Inada, H., Yamaguchi, M., Satoh, R., Hoshino, D., Nagasawa, A., Negishi, Y., Nouchi,  
404 I., Kobayashi, K. & Izuta, T. (2008) Effects of ozone on photosynthetic  
405 components and radical scavenging system in leaves of rice (*Oryza sativa* L.).  
406 *Journal of Agricultural Meteorology*, 64, 243-255.

407 Izuta, T., Funada, S., Ohashi, T., Miyake, H. & Totsuka, T. (1991) Effects of low  
408 concentrations of ozone on the growth of radish plants under different light  
409 intensities. *Environmental Sciences*, 1, 21-33.

- 410 Izuta, T., Ohtsu, G., Miyake, H. & Totsuka, T. (1994) Effects of ozone on dry weight  
411 growth, net photosynthetic rate and leaf diffusive conductance in three  
412 cultivars of radish plants. *Journal of Japan Society of Air Pollution*, 29, 1-8.
- ~~413 Izuta, T., Takahashi, K., Matsumura, H. & Totsuka, T. (1999) Cultivar difference of~~  
~~414 *Brassica campestris* L. in the sensitivity to O<sub>3</sub> based on the dry weight growth.~~  
~~415 *Journal of Japan Society for Atmospheric Environment*, 34, 137-146.~~
- 416 Izuta, T., Umemoto, M., Horie, K., Aoki, M. & Totsuka, T. (1996) Effects of ambient  
417 levels of ozone on growth, gas exchange rates and chlorophyll contents of *Fagus*  
418 *crenata* seedlings. *Journal of Japan Society for Atmospheric Environment*, 31,  
419 95-105.
- 420 Kinose, Y., Fukamachi, Y., Okabe, S., Hiroshima, H., Watanabe, M. & Izuta, T. (2017a)  
421 Photosynthetic responses to ozone of upper and lower canopy leaves of *Fagus*  
422 *crenata* Blume seedlings grown under different soil nutrient conditions.  
423 *Environmental Pollution*, 223, 213-222.
- 424 Kinose, Y., Fukamachi, Y., Okabe, S., Hiroshima, H., Watanabe, M. & Izuta, T. (2017b)  
425 Nutrient supply to soil offsets the ozone-induced growth reduction in *Fagus*  
426 *crenata* seedlings. *Trees*, 31, 259-272.
- 427 Kinose, Y., Fukamachi, Y., Okabe, S., Hiroshima, H., Watanabe, M. & Izuta, T. (2020b)  
428 Toward an impact assessment of ozone on plant carbon fixation using a  
429 process-based plant growth model: A case study of *Fagus crenata* grown under  
430 different soil nutrient levels. *Science of The Total Environment*, 716, 137008.
- 431 Kinose, Y., Fukamachi, Y., Watanabe, M. & Izuta, T. (2020a) Ozone-induced change in  
432 the relationship between stomatal conductance and net photosynthetic rate is  
433 a factor determining cumulative stomatal ozone uptake by *Fagus crenata*  
434 seedlings. *Trees*, 34, 445-454.
- 435 Kinose, Y., Yamaguchi, M., Matsumura, H. & Izuta, T. (2020c) Impact assessment of  
436 ozone absorbed through stomata on photosynthetic carbon dioxide uptake by  
437 Japanese deciduous forest trees: Implications for ozone mitigation policies.  
438 *Forests*, 11, 137.
- 439 Kitao, M., Komatsu, M., Yazaki, K., Kitaoka, S. & Tobita, H. (2015) Growth  
440 overcompensation against O<sub>3</sub> exposure in two Japanese oak species, *Quercus*  
441 *mongolica* var. *crispula* and *Quercus serrata*, grown under elevated CO<sub>2</sub>.  
442 *Environmental Pollution*, 206, 133-141.

- 443 Kitaoka, S. & Koike, T. (2004) Invasion of broad-leaf tree species into a larch plantation,  
444 seasonal light environment, photosynthesis and nitrogen allocation.  
445 *Physiologia Plantarum*, 121, 604-611.
- 446 Lambers, H., Chapin, F.S., 3rd & Pons, T.L. (2008) *Plant Physiological Ecology*.  
447 Springer: New York, NY.
- 448 Landolt, W., Günthardt-Goerg, M.S., Pfenninger, I., Einig, W., Hampp, R., Maurer, S.  
449 & Matyssek, R. (1997) Effect of fertilization on ozone-induced changes in the  
450 metabolism of birch (*Betula pendula*) leaves. *New Phytologist*, 137, 389-397.
- 451 Luwe, M.W.F., Takahama, U. & Heber, U. (1993) Role of ascorbate in detoxifying ozone  
452 in the apoplast of spinach (*Spinacia oleracea* L.) leaves. *Plant Physiology*, 101,  
453 969-976.
- 454 Matyssek, R. & Sandermann, H. (2003) Impact of ozone on trees: An ecophysiological  
455 perspective. In *Progress in Botany*, Esser, K., Lüttge, U., Beyschlag, W. &  
456 Hellwig, F., (eds.) Springer: Berlin, Heidelberg, Vol. 64, pp. 349-404.
- 457 Mills, G., Hayes, F., Wilkinson S. & Davies, W.J. (2009) Chronic exposure to increasing  
458 background ozone impairs stomatal functioning in grassland species. *Global*  
459 *Change Biology*, 15, 1522-1533.
- 460 Mills, G., Pleijel, H., Büker, P., Braun, S., Emberson, L.D., Harmens, H., Hayes, F.,  
461 Simpson, D., Grünhage, L., Karlsson, P.E., Danielsson, H., Bermejo, V. &  
462 Gonzalez Fernandez, I. (2010) Mapping Critical Levels for Vegetation.  
463 Revision undertaken in Summer 2010 to include new flux-based critical levels  
464 and response functions for ozone. In *Mapping Manual 2004*, International  
465 Cooperative Programme on Effects of Air Pollution on Natural Vegetation and  
466 Crops.
- 467 Nakaji, T. & Izuta, T. (2001) Effects of ozone and/or excess soil nitrogen on growth,  
468 needle gas exchange rates and Rubisco contents of *Pinus densiflora* seedlings.  
469 *Water, Air, & Soil Pollution*, 130, 971-976.
- 470 Nie, G.-Y., Tomasevic, M. & Baker, N.R. (1993) Effects of ozone on the photosynthetic  
471 apparatus and leaf proteins during leaf development in wheat. *Plant, Cell &*  
472 *Environment*, 16, 643-651.
- 473 Nouchi, I. (1993) Changes in antioxidant levels and activities of related enzymes in rice  
474 leaves exposed to ozone. *Soil Science and Plant Nutrition*, 39, 309-320.
- 475 Nouchi, I., Ito, O., Harazono, Y. & Kobayashi, K. (1991) Effects of chronic ozone  
476 exposure on growth, root respiration and nutrient uptake of rice plants.  
477 *Environmental Pollution*, 74, 149-164.

- 478 Nouchi, I., Ito, O., Harazono, Y. & Kouchi, H. (1995) Acceleration of <sup>13</sup>C-labelled  
479 photosynthate partitioning from leaves to panicles in rice plants exposed to  
480 chronic ozone at the reproductive stage. *Environmental Pollution*, 88, 253-260.
- 481 Nunn, A.J., Reiter, I.M., Häberle K.-H., Langebartels, C., Bahnweg G., Pretzsch H.,  
482 Sandermann, H. & Matyssek, R. (2005) Response patterns in adult forest trees  
483 to chronic ozone stress: identification of variations and consistencies.  
484 *Environmental Pollution*, 136, 365-369.
- 485 Okano, K., Ito, O., Takeba, G., Shimizu, A., & Totsuka, T. (1984) Alteration of <sup>13</sup>C-  
486 assimilate partitioning in plants of *Phaseolus vulgaris* exposed to ozone. *New*  
487 *Phytologist*, 97, 155-163.
- 488 Oksanen, E. & Saleem, A. (1999) Ozone exposure results in various carry-over effects  
489 and prolonged reduction in biomass in Birch (*Betula pendula* Roth). *Plant, Cell*  
490 *& Environment*, 22, 1401-1411.
- 491 Omasa, K. (1990) Study on changes in stomata and their surrounding cell using a  
492 nondestructive light microscope system: Responses to air pollutants. *Journal*  
493 *of Agricultural Meteorology*, 45, 251-257.
- 494 Paoletti, E. & Grulke, N.E. (2005) Does living in elevated CO<sub>2</sub> ameliorate tree response  
495 to ozone? A review on stomatal responses. *Environmental Pollution*, 137, 483-  
496 493.
- 497 Pell, E.J., Sinn, J.P., Brendley, B.W., Samuelson, L., Vinten-Johansen, C., Tien, M. &  
498 Skillman, J. (1999) Differential response of four tree species to ozone-induced  
499 acceleration of foliar senescence. *Plant, Cell & Environment*, 22, 779-790.
- 500 Pell, E.J., Temple, P.J., Friend, A.L., Mooney, H.A. & Winner, W.E. (1994)  
501 Compensation as a plant response to ozone and associated stresses: An  
502 analysis of ROPIS experiments. *Journal of Environmental Quality*, 23, 429-  
503 436.
- 504 Reich, P.B. (1987) Quantifying plant response to ozone: a unifying theory. *Tree*  
505 *Physiology*, 3, 63-91.
- 506 Sakaki, T., Kondo, N. & Sugahara, K. (1983) Breakdown of photosynthetic pigments  
507 and lipids in spinach leaves with ozone fumigation: Role of active oxygens.  
508 *Physiologia Plantarum*, 59, 28-34.
- ~~509 Sawada, H. & Kohno, Y. (2009) Differential ozone sensitivity of rice cultivars as~~  
~~510 indicated by visible injury and grain yield. *Plant Biology*, 11, 70-75.~~



- 511 Scandalios, J.G. (1994) Molecular biology of superoxide dismutase. In *Plant Responses*  
512 *to the Gaseous Environment*, Alscher, R. G. & Wellburn, A. R., (eds.) Springer:  
513 Dordrecht, pp. 147-164.
- 514 Sharkey, T.D. (1985) Photosynthesis in intact leaves of C<sub>3</sub> plants: Physics, physiology  
515 and rate limitations. *The Botanical Review*, 51, 53-105.
- 516 Sugai, T., Watanabe, T., Kita, K. & Koike, T. (2019) Nitrogen loading increases the  
517 ozone sensitivity of larch seedlings with higher sensitivity to nitrogen loading.  
518 *Science of The Total Environment*, 663, 587-595.
- 519 Tanaka, K., Saji, H. & Kondo, N. (1988) Immunological properties of spinach  
520 glutathione reductase and inductive biosynthesis of the enzyme with ozone.  
521 *Plant and Cell Physiology*, 29, 637-642.
- 522 Tanaka, K., Suda, Y., Kondo, N. & Sugahara, K. (1985) O<sub>3</sub> tolerance and the ascorbate-  
523 dependent H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> decomposing system in chloroplasts. *Plant and Cell*  
524 *Physiology*, 26, 1425-1431.
- 525 Tanaka, Y., Sano, T., Tamaoki, M., Nakajima, N., Kondo, N. & Hasezawa, S. (2005)  
526 Ethylene inhibits abscisic acid-induced stomatal closure in Arabidopsis. *Plant*  
527 *Physiology*, 138, 2337-2343.
- 528 Thompson, J.E., Legge, R.L. & Barber, R.F. (1987) The role of free radicals in  
529 senescence and wounding. *New Phytologist*, 105, 317-344.
- 530 Turcsányi, E., Lyons, T., Plöchl, M. & Barnes, J. (2000) Does ascorbate in the mesophyll  
531 cell walls form the first line of defence against ozone? Testing the concept  
532 using broad bean (*Vicia faba* L.). *Journal of Experimental Botany*, 51, 901-910.
- 533 Uddling, J., Karlsson, P.E., Glorvigen, A. & Selldén, G. (2005) Ozone impairs autumnal  
534 resorption of nitrogen from birch (*Betula pendula*) leaves, causing an increase  
535 in whole-tree nitrogen loss through litter fall. *Tree Physiology*, 26, 113-120.
- 536 Watanabe, M., Hiroshima, H., Kinose, Y., Okabe, S. & Izuta, T. (2020) Nitrogen use  
537 efficiency for growth of *Fagus crenata* seedlings under elevated ozone and  
538 different soil nutrient conditions. *Forests*, 11, 371.
- 539 Watanabe, M., Hoshika, Y., Inada, N. & Koike, T. (2015) Difference in photosynthetic  
540 responses to free air ozone fumigation between upper and lower canopy leaves  
541 of Japanese oak (*Quercus mongolica* var. *crispula*) saplings. *Journal of*  
542 *Agricultural Meteorology*, 71, 227-231.
- 543 Watanabe, M., Hoshika, Y., Inada, N., Wang, X., Mao, Q. & Koike, T. (2013)  
544 Photosynthetic traits of Siebold's beech and oak saplings grown under free air  
545 ozone exposure in northern Japan. *Environmental Pollution*, 174, 50-56.

- 546 Watanabe, M., Hoshika, Y. & Koike, T. (2014) Photosynthetic responses of Monarch  
547 birch seedlings to differing timing of free air ozone fumigation. *Journal of*  
548 *Plant Research*, 127, 339-345.
- 549 Watanabe, M., Kamimaki, Y., Mori, M., Okabe, S., Arakawa, I., Kinose, Y., Nakaba, S.  
550 & Izuta, T. (2018) Mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> in leaves of Siebold's beech  
551 (*Fagus crenata*) seedlings under elevated ozone. *Journal of Plant Research*,  
552 131, 907-914.
- 553 Watanabe, M., Okabe, S., Kinose, Y., Hiroshima, H. & Izuta, T. (2019) Effects of ozone  
554 on soil respiration rate of Siebold's beech seedlings grown under different soil  
555 nutrient conditions. *Journal of Agricultural Meteorology*, 75, 39-46.
- 556 Watanabe, M., Umemoto-Yamaguchi, M., Koike, T. & Izuta, T. (2010) Growth and  
557 photosynthetic response of *Fagus crenata* seedlings to ozone and/or elevated  
558 carbon dioxide. *Landscape and Ecological Engineering*, 6, 181-190.
- 559 Watanabe, M., Yamaguchi, M., Iwasaki, M., Matsuo, N., Naba, J., Tabe, C., Matsumura,  
560 H., Kohno, Y. & Izuta, T. (2006) Effects of ozone and/or nitrogen load on the  
561 growth of *Larix kaempferi*, *Pinus densiflora* and *Cryptomeria japonica*  
562 seedlings. *Journal of Japan Society for Atmospheric Environment*, 41, 320-334.
- 563 Watanabe, M., Yamaguchi, M., Matsumura, H., Kohno, Y. & Izuta, T. (2008) Effects of  
564 ozone on growth and photosynthesis of *Castanopsis sieboldii* seedlings grown  
565 under different nitrogen loads. *Journal of Agricultural Meteorology*, 64, 143-  
566 155.
- 567 Watanabe, M., Yamaguchi, M., Tabe, C., Iwasaki, M., Yamashita, R., Funada, R.,  
568 Fukami, M., Matsumura, H., Kohno, Y. & Izuta, T. (2007) Influences of  
569 nitrogen load on the growth and photosynthetic responses of *Quercus serrata*  
570 seedlings to O<sub>3</sub>. *Trees*, 21, 421-432.
- 571 Wilkinson, S. & Davies, W.J. (2010) Drought, ozone, ABA and ethylene, new insights  
572 from cell to plant community. *Plant, Cell & Environment*, 33, 510-525.
- 573 Wittig, V.E., Ainsworth, E.A. & Long, S.P. (2007) To what extent do current and  
574 projected increases in surface ozone affect photosynthesis and stomatal  
575 conductance of trees? A meta-analytic review of the last 3 decades of  
576 experiments. *Plant, Cell & Environment*, 30, 1150-1162.
- 577 Wittig, V.E., Ainsworth, E.A., Naidu, S.L., Karnosky, D.F. & Long, S.P. (2009)  
578 Quantifying the impact of current and future tropospheric ozone on tree  
579 biomass, growth, physiology and biochemistry: a quantitative meta-analysis.  
580 *Global Change Biology*, 15, 396-424.

- 581 Yamaguchi, M., Hoshino, D., Kondo, T., Satoh, R., Inada, H. & Izuta, T. (2015)  
582 Evaluation of O<sub>3</sub> effect on net photosynthetic rate in flag leaves of rice (*Oryza*  
583 *sativa* L.) by stomatal O<sub>3</sub> flux and radical scavenging enzyme activities.  
584 Journal of Agricultural Meteorology, 71, 211-217.
- 585 Yamaguchi, M., Inada, H., Satoh, R., Hoshino, D., Nagasawa, A., Negishi, Y., Sasaki,  
586 H., Nouchi, I., Kobayashi, K. & Izuta, T. (2008) Effects of ozone on the growth,  
587 yield and leaf gas exchange rates of two Japanese cultivars of rice (*Oryza*  
588 *sativa* L.). Journal of Agricultural Meteorology, 64, 131-141.
- 589 Yamaguchi, M., Kinose, Y., Matsumura, H. & Izuta, T. (2019) Evaluation of O<sub>3</sub> effects  
590 on cumulative photosynthetic CO<sub>2</sub> uptake in seedlings of four Japanese  
591 deciduous broad-leaved forest tree species based on stomatal O<sub>3</sub> uptake.  
592 Forests, 10, 556.
- 593 Yamaguchi, M., Watanabe, M., Iwasaki, M., Tabe, C., Matsumura, H., Kohno, Y. &  
594 Izuta, T. (2007a) Growth and photosynthetic responses of *Fagus crenata*  
595 seedlings to O<sub>3</sub> under different nitrogen loads. Trees, 21, 707-718.
- 596 Yamaguchi, M., Watanabe, M., Matsumura, H., Kohno, Y. & Izuta, T. (2010) Effects of  
597 ozone on nitrogen metabolism in the leaves of *Fagus crenata* seedlings under  
598 different soil nitrogen loads. Trees, 24, 175-184.
- 599 Yamaguchi, M., Watanabe, M., Matsuo N., Naba, J., Funada, R., Fukami, M.,  
600 Matsumura, H., Kohno, Y. & Izuta, T. (2007b) Effects of nitrogen supply on  
601 the sensitivity to O<sub>3</sub> of growth and photosynthesis of Japanese beech (*Fagus*  
602 *crenata*) seedlings. Water, Air, & Soil Pollution: Focus, 7, 131-136.
- 603 Yonekura, T., Dokiya, Y., Fukami, M. & Izuta, T. (2001a) Effects of ozone and/or soil  
604 water stress on growth and photosynthesis of *Fagus crenata* seedlings. Water,  
605 Air, & Soil Pollution, 130, 965-970.
- 606 Yonekura, T., Honda, Y., Oksanen, E., Yoshidome, M., Watanabe, M., Funada, R., Koike,  
607 T. & Izuta, T. (2001b) The influences of ozone and soil water stress, singly and  
608 in combination, on leaf gas exchange rates, leaf ultrastructural characteristics  
609 and annual ring width of *Fagus crenata* seedlings. Journal of Japan Society  
610 for Atmospheric Environment, 36, 333-351.
- 611 Yonekura, T., Yoshidome, M., Watanabe, M., Honda, Y., Ogiwara, I. & Izuta, T. (2004)  
612 Carry-over effects of ozone and water stress on leaf phenological  
613 characteristics and bud frost hardiness of *Fagus crenata* seedlings. Trees, 18,  
614 581-588.
- 615 浅田浩二. (1999) 活性酸素の生物学. 化学と生物 37, 251-259.

- 616 伊豆田 猛, 船田 周, 大橋 毅, 三宅 博, 戸塚 績. (1988) 異なる温度条件下におけるハツ  
617 カダイコンの生長に対するオゾンの影響. 大気汚染学会誌, 23, 209-217.
- ~~618 印南ゆかり, 三輪 誠. (2014) 葉に発現する可視被害の程度に基づいたホウレンソウのオ  
619 ゾン感受性評価. 大気環境学会誌, 49, 1-7.~~
- 620 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  
621 誌 15, 109-117.
- 622 河野吉久, 松村秀幸. (1999) スギ, ヒノキ, サワラの生育に及ぼすオゾンと人工酸性雨の  
623 複合影響. 大気環境学会誌, 34, 74-85.
- ~~624 寺門和也, 久野春子. (1981) FAC 利用による光化学オキシダントの植物被害解析. 東京都  
625 農業試験場研究所報告, 14, 13-25.~~
- ~~626 中村 拓 (1979) 光化学オキシダントによるイネの被害に関する研究. 農業技術研究所報告,  
627 24-D30, 1-68.~~
- 628 野内 勇. (2001) 大気環境変化と植物の反応. 養賢堂, p. 391.
- 629 野内 勇, 青木一幸, 小林和彦. (2019) 葉アポプラスト (細胞壁) に存在する抗酸化性アス  
630 コルビン酸はオゾンをどこまで解毒できるのか? — (I) 化学反応を伴ったガス拡  
631 散移動に基づいたシミュレーションモデル—. 大気環境学会誌, 54, 113-127.
- ~~632 野内 勇, 高崎 強, 戸塚 績. (1988) 光化学オキシダントに対する農作物および園芸作物の  
633 相対的感受性比較. 大気汚染学会誌, 23, 355-370.~~
- 634 古川昭雄 (1984) 種々の大気汚染物質による高等植物の光合成阻害. 国立公害研究所研究  
635 報告, 64, 131-139.
- ~~636 松丸恒夫, 高崎 強. (1989) 光化学オキシダントに対する指標植物としての農作物感受性  
637 品種の選定. 大気汚染学会誌, 24, 287-289.~~
- 638 松村秀幸, 青木 博, 河野吉久, 伊豆田 猛, 戸塚 績. (1996) スギ, ヒノキ, ケヤキ苗の乾  
639 物成長とガス交換速度に対するオゾンの影響. 大気環境学会誌, 31, 247-261.
- 640 松村秀幸, 小林卓也, 河野吉久. (1998) スギ, ウラジロモミ, シラカンバ, ケヤキ苗の乾物  
641 成長とガス交換速度に対するオゾンと人工酸性雨の単独および複合影響. 大気環  
642 境学会誌, 33, 16-35.
- 643 三輪 誠, 伊豆田 猛, 戸塚 績. (1993) スギ苗の生長に対する人工酸性雨とオゾンの単独お  
644 よび複合影響. 大気汚染学会誌, 28, 279-287.
- 645