

日本の樹木へのオゾンの影響に係る科学的知見の整理（案）

目次

1		
2		
3		
4		
5	1. はじめに	2
6	2. 樹木の乾物成長に及ぼす影響	3
7	3. 森林樹木に対するオゾン影響のリスク評価事例	4
8	3.1. オゾン曝露量に基づくリスク評価事例	5
9	3.2. オゾン吸収量の推定と吸収量に基づくリスク評価事例	8
10	3.3. オゾン影響のリスク評価における不確実性	10
11	4. 群落光合成に及ぼす影響	12
12	5. 生物間相互作用に及ぼす影響	14
13	5.1. 生物ストレスに対する防御に及ぼす影響	14
14	5.2. 外生菌根菌との共生に及ぼす影響	14
15	6. まとめ	15
16	7. 参考文献	15
17		
18		

19 1. はじめに

20 日本列島はユーラシア大陸の東端に位置し、南西から北東に弧状に広がっている。列島
21 の全長は約 3,000 km で、亜熱帯から亜寒帯までの多様な気候に応じた機能型¹の樹木が
22 分布している。日本の総面積の 67%は森林で覆われている。一般に、東アジアの温帯生
23 物群系（バイオーム）の樹種数は、ヨーロッパ及び北米よりも多い(Fine and Ree
24 2006)。国内の樹木に対するオゾンの影響を理解することは、木材生産、炭素隔離、防災、
25 生物多様性の保全などの森林の生態系サービスの維持にとって重要である。

26 日本では、1970 年代よりオゾンの樹木への影響に関する研究が報告されている（野内
27 ら 1973; Furukawa *et al.*, 1983)。これらの研究では、ソメイヨシノ (*Prunus*
28 *yedoensis*)、イチョウ (*Ginkgo biloba*)、ケヤキ (*Zelkova serrata*) など、街路樹
29 や公園の樹木について、高濃度オゾンの急性影響が明らかにされてきた(Fujinuma *et*
30 *al.*, 1987; Furukawa 1991; 伊豆田 2006)。また、関東におけるスギ (*Cryptomeria*
31 *japonica*) 枯れに関連して、スギの光合成活性に対するオゾンとその他の大気汚染物質
32 の複合影響に関する急性影響評価も行われた(平野ら 1995)。一方、高濃度のオゾンの短
33 期曝露（急性影響）と低濃度の長期曝露（慢性影響）では樹木に対する影響は異なること
34 が、後に明らかになっている。1990 年代には、主に森林を構成する樹種を対象として、
35 低濃度のオゾンの長期曝露がその成長と生理機能に与える影響を調べるための実験的研究
36 が始まった。ブナ (*Fagus crenata*)、ケヤキ、アカマツ (*Pinus densiflora*) などの
37 感受性の高い樹木において、100 ppb 未満の現実レベルのオゾンの数カ月間の曝露は、成
38 長と生理機能を阻害することが明らかになった(Izuta *et al.*, 1996; 松村ら 1996, 1998;
39 Shan *et al.*, 1997; Izuta 1998)。本資料では、主に 1990 年代以降に行われている実
40 験的研究に基づいて、オゾンによる日本の森林樹種の成長と生理機能への影響について取
41 りまとめた。また、日本に分布する森林樹木を対象としたオゾンのリスク評価に関する知
42 見についても取りまとめた。さらに、近年の開放系オゾン曝露実験やフラックスタワーに
43 よる観測によって明らかになった群落光合成に対するオゾン影響の新たな知見や、オゾン
44 が樹木とその他の生物との相互作用に及ぼす影響についても取りまとめた。

¹機能型：落葉樹・常緑樹や広葉樹・針葉樹など、ある特定の群集内または生態系プロセス内で似た役割を持つ種のグループを指す。

45 2. 樹木の乾物成長に及ぼす影響

46 樹木は、光合成・呼吸・枯死（落葉・落枝など）といった、環境との間での炭素交換を
47 行っている。その収支が樹木の成長量であり、一般に乾物成長で表される。乾物成長とは、
48 ある一定期間が経過した後の植物体の乾燥重量（個体乾重量）、または、その期間の個体
49 乾重量の増加量のことである。一般に、樹木の乾物成長はオゾンによって低下することが
50 知られている。これまでに温室、人工気象室またはオープントップチャンバー（OTC）
51 などを用いてオゾンを曝露することで、日本の森林樹木の成長に対するオゾンの影響調査
52 が多くの研究で行われてきた(Kohno *et al.*, 2005; Yamaguchi *et al.*, 2011)。例えば、
53 松村ら(1996)は、スギ、ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa*)、ケヤキの苗を、大気オゾ
54 ン濃度の 0.4, 1.0, 2.0 及び 3.0 倍に制御した 4 段階の処理区で 24 週間にわたって育成
55 した結果、個体乾重量が低下したと報告した。落葉広葉樹(松村ら 1996, 1998;
56 Matsumura 2001; Matsumura *et al.*, 2005; Yonekura *et al.*, 2001a, b;
57 Watanabe *et al.*, 2007; Yamaguchi *et al.*, 2007; Kinose *et al.*, 2017a)、落葉針
58 葉樹(Matsumura 2001; Watanabe *et al.*, 2006; Koike *et al.*, 2012; Wang *et al.*,
59 2015)、常緑広葉樹(松村と河野 2003; Watanabe *et al.*, 2008)、常緑針葉樹(松村ら
60 1996, 1998; 河野と松村 1999; Matsumura 2001; Matsumura *et al.*, 2005; Nakaji
61 and Izuta 2001; Nakaji *et al.*, 2004; Watanabe *et al.*, 2006)などの全ての植物機
62 能型においてオゾンによる成長低下が報告されている。

63 1990 年代後半以降の研究によって、日本の森林樹木の成長におけるオゾン感受性には
64 樹種間差があることが明らかになった(表 1)。Kohno *et al.* (2005)は、1993~1995
65 年、1998~1999 年及び 2000~2001 年に千葉県我孫子市または群馬県前橋市で行った
66 オゾン曝露実験に基づき、日本の森林樹木を、現状濃度のオゾンで有意に成長が低下する
67 「高感受性種」、現状濃度の 1.5 倍または 2.0 倍の濃度のオゾンを曝露したときに有意に
68 成長が低下する「中感受性種」と成長が低下しない「低感受性種」の 3 つに分類した。機
69 能型間でのオゾン感受性の差異に着目すると、一般的には落葉樹は常緑樹よりもオゾン感
70 受性が高い。同様の傾向は、ヨーロッパや中国など、世界各地の樹木でも確認されている
71 (Büker *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2012)。ただし、例えば、日本の温帯林の代表的
72 な常緑樹であるスダジイ (*Castanopsis sieboldii*) のオゾン感受性はブナに匹敵するな
73 ど、例外も存在する(Watanabe *et al.*, 2008)。

74

75
76
77

表 1 日本の森林樹種の成長におけるオゾン感受性の分類
(Kohno *et al.*, 2005 及び Yamaguchi *et al.*, 2011 より改変)

感受性	植物機能型		和名 (学名)	
高	広葉	落葉性	ドロノキ (<i>Populus maximowiczii</i>) ポプラ (<i>Populus nigra</i>) ブナ (<i>Fagus crenata</i>) ケヤキ (<i>Zelkova serrata</i>)	
		常緑性	スタジイ (<i>Castanopsis sieboldii</i>)	
		針葉	落葉性	カラマツ (<i>Larix kaempferi</i>)
	常緑性		アカマツ (<i>Pinus densiflora</i>)	
	中	広葉	落葉性	コナラ (<i>Quercus serrata</i>) シラカンバ (<i>Betula platyphylla</i> var. <i>japonica</i>)
			常緑性	シラカシ (<i>Quercus myrsinaefolia</i>) クスノキ (<i>Cinnamomum camphora</i>)
針葉			常緑性	ウラジロモミ (<i>Abies homolepis</i>)
広葉		落葉性	ミズナラ (<i>Quercus mongolica</i> var. <i>crispula</i>)	
		常緑性	マテバシイ (<i>Lithocarpus edulis</i>) タブノキ (<i>Machilus thunbergii</i>)	
低	広葉	常緑性	クロマツ (<i>Pinus thunbergii</i>) スギ (<i>Cryptomeria japonica</i>) ヒノキ (<i>Chamaecyparis obtusa</i>)	
		針葉	常緑性	

78 高感受性：現状濃度のオゾン曝露で個体乾物成長が有意に低下した樹種
79 中感受性：現状濃度の 1.5 倍または 2.0 倍のオゾン曝露で個体乾物成長
80 が有意に低下した樹種
81 低感受性：現状濃度の 1.5 倍または 2.0 倍のオゾン曝露で個体乾物成長
82 が有意に低下しなかった樹種

83

84 3. 森林樹木に対するオゾン影響のリスク評価事例

85 2000 年代以降、実験的研究の結果に基づいて、日本の樹木の成長や光合成などに対す
86 るオゾン影響のリスク評価が実施されてきた(高木と大原 2003)。この場合のリスクとは、
87 オゾンが植物に及ぼしうる悪影響の可能性のことで、一般に、オゾンの曝露量または吸収
88 量と樹種固有のオゾン感受性によって決定される。これまでにオゾンの曝露量(例えば、
89 AOT40) またはオゾン吸収量と成長や光合成との関係式が多くの実験的研究で得られて
90 きた(例えば、Yamaguchi *et al.*, 2011)。その関係式は、森林や農地などに適用する

91 ことでオゾンのリスク評価ができるだけでなく、クリティカルレベルの決定にも利用できる。
92 さらに、その関係式である回帰直線の傾きは、オゾン曝露量あるいは吸収量あたりの
93 成長や光合成低下率を示し、オゾン感受性の指標となる。「3 森林樹木に対するオゾン影
94 響のリスク評価事例」においては、オゾン曝露量及び吸収量に基づいた樹木に対するオゾ
95 ン影響のリスク評価、そしてリスク評価に不確実性をもたらす要因について取りまとめた。

96

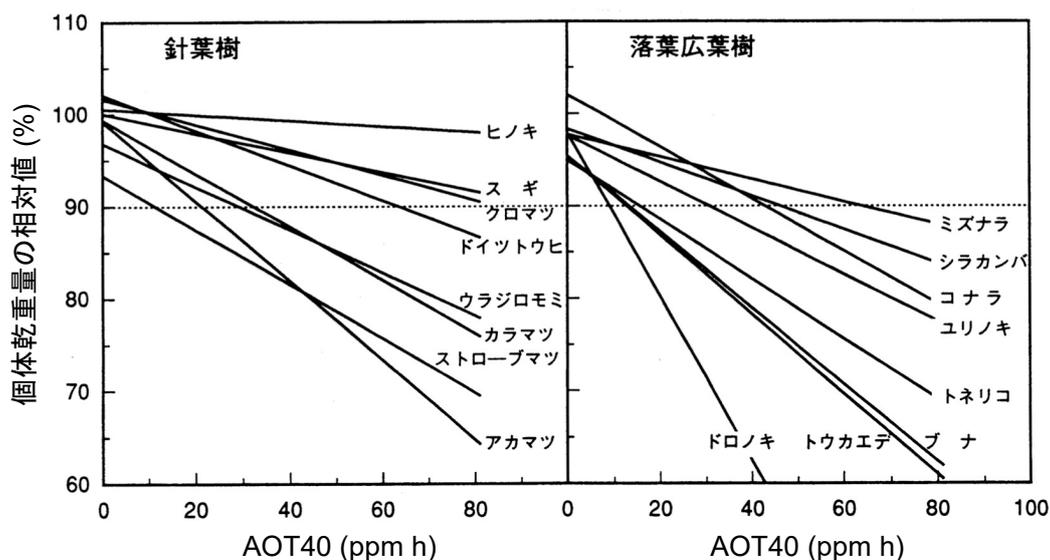
97 3.1. オゾン曝露量に基づくリスク評価事例

98 伊豆田と松村(1997)は16樹種のAOT40と個体乾重量との関係を解析した(図1)。回
99 帰直線の傾きの絶対値から、ドロノキ(*Populus maximowiczii*)、トウカエデ(*Acer*
100 *buergerianum*)、ストロブマツ(*Pinus strobus*)、ブナなどはオゾン感受性が比較
101 的高い樹種と判断され、特に感受性が高いドロノキでは10%の乾物成長の低下をもたら
102 すAOT40は約8 ppm・hとして報告されている。複数の樹種を対象としてオゾンの
103 AOT40と成長との関係を解析した研究例は他にもある(図2; Watanabe *et al.*, 2006,
104 2007, 2008; Yamaguchi *et al.*, 2007; 渡辺と山口, 2011)。ブナ、カラマツ(*Larix*
105 *kaempferi*)、スダジイにおける4~9月のAOT40と個体乾物増加量との関係を解析し
106 た研究では、その回帰直線の傾きの絶対値はそれぞれ0.198, 0.193及び0.248であり、
107 コナラ(*Quercus serrata*)、アカマツ、スギと比べると高く(それぞれ0.062, 0.108,
108 0.086)、これらの樹種ではオゾン感受性が高いことが報告されている。ここで注意すべ
109 きは図1と図2では縦軸の計算方法が異なる点である。図1の縦軸は異なる実験期間(1
110 ~3成長期)の結果をそのまま解析に用いているのに対して、図2の縦軸は1成長期値の
111 相対値に換算されている(例えば2成長期間のオゾン曝露によって個体乾重量が81%に
112 なった(19%低下した)場合、 $0.81 = 0.9^2$ より、1成長期間あたりの個体乾重量の相対
113 値は90%となる)。このような解析方法の差異はオゾンによる成長低下率を算出する際
114 に非常に大きな影響を及ぼすため、適切な解析方法を検討する必要がある。一方、研究に
115 よってオゾン感受性の評価が異なることもある。伊豆田と松村(1997)、Kohno *et al.*
116 (2005)及びYamaguchi *et al.* (2011)では、アカマツはオゾン感受性が比較的高い樹種
117 に分類されており、図2との整合性がやや一致しない点が見受けられる。気象条件や栄養
118 条件などによるオゾンの感受性への影響と考えられる。

119 図2に基づいて、ブナでは乾物成長量が5%低下するAOT40を求めると約25 ppm・
120 hとなる。このことは、オゾンによるブナの成長低下を5%以下に抑えるためには、
121 AOT40を25 ppm・h以下にしなければならないことを示している。なお、ブナが多く
122 自生している神奈川県丹沢山地では複数地点でオゾン濃度が観測されており(河野,
123 2007; 武田と相原, 2007)、犬越路では2002~2004年の4~9月のAOT40が平均で約
124 29.6 ppm・hであった。このことから、犬越路では現状濃度のオゾンでブナの年間の個
125 体乾物成長量が5%以上低下(約6%低下)していることが示唆される。しかしながら、

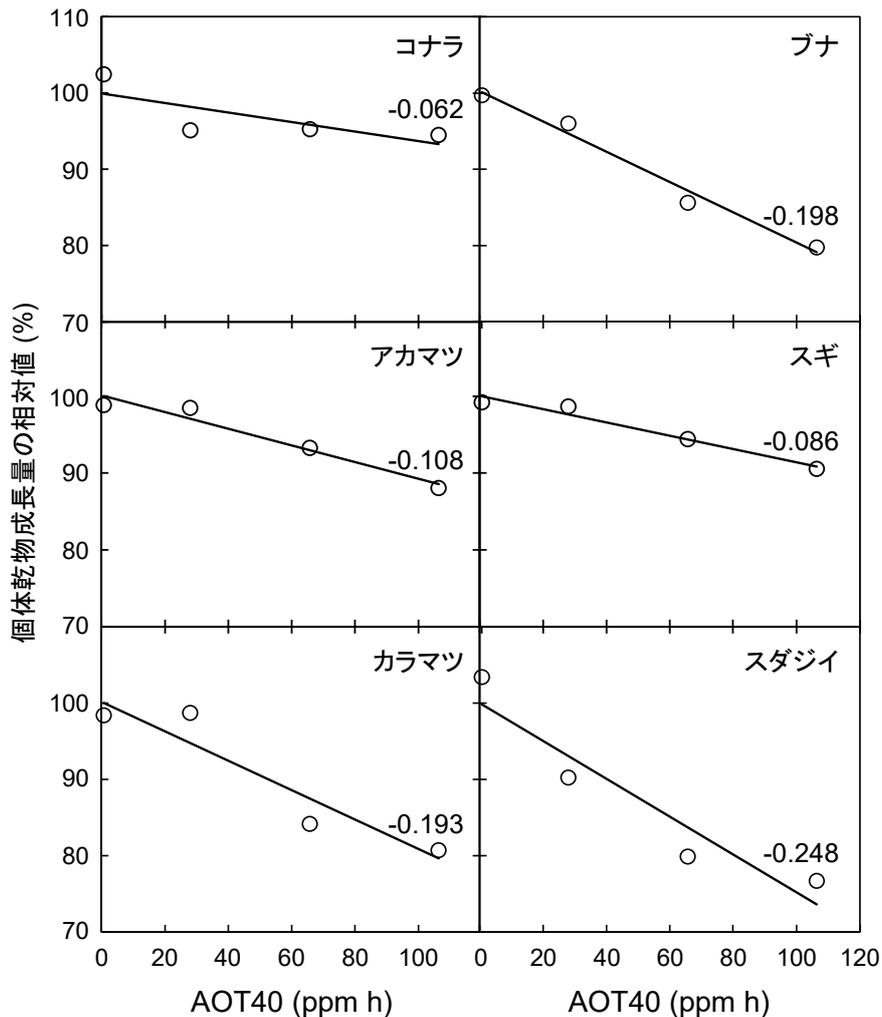
126 この成長低下率は OTC を用いてオゾン影響の現地調査を行った研究結果とは一致しない。
 127 武田と相原(2007)は犬越路において、浄化空気区と比べて非浄化空気区でブナ苗の個体
 128 乾重量が 3 年間で 61.3%低下 (年間で約 27%低下) したことを報告した。これらの結果
 129 から、樹木に対するオゾンの影響は生育環境などの影響を強く受けることが示唆されるが、
 130 森林でオゾンの影響を調査した事例は極めて少ない。

131
 132
 133



134
 135
 136
 137
 138
 139
 140
 141

図 1 オゾンの AOT40 と針葉樹 8 種と落葉広葉樹 8 種の個体乾物成長の相対値との関係
 複数のオゾン曝露実験を解析し、樹種ごとに算出された回帰直線を示している。AOT40 は 1 成長期 (4~9 月) あたりに換算している。個体乾重量はオゾン曝露実験終了時の値で、異なるオゾン曝露期間 (1~3 成長期) の結果が含まれている。
 (伊豆田と松村 1997)



142

143

144

145

146

147

148

149

150

151

152

153

154

155

156

157

図 2 オゾンの AOT40 とコナラ、アカマツ、カラマツ、ブナ、スギ及びスダジイの個体乾物成長量の相対値との関係

個体乾物成長量及び AOT40 とともに 1 成長期（4～9 月）あたりに換算している。6 樹種は 4 段階のガス処理（浄化空気、野外の 1.0 倍、1.5 倍または 2.0 倍の濃度のオゾン曝露）と 3 段階の土壌への窒素負荷（0、20 または 50 kg N ha⁻¹ year⁻¹）の計 12 処理区で育成された。ここでは、現在の窒素負荷量に相当する 20 kg N ha⁻¹ year⁻¹の結果を示す。図中の数値は回帰直線の傾きを示している。

(Watanabe *et al.*, 2006, 2007, 2008; Yamaguchi *et al.*, 2007; 渡辺と山口, 2011)

前述のような実験的研究から導出した AOT40 と成長との関係式を用いて、現状濃度のオゾンによるリスクを評価した研究がある。Kohno *et al.* (2005)は、18 樹種の実験的研究に基づき、オゾン感受性の高い樹種で少なくとも 10%の成長低下が予想される日本の領域を抽出した。Watanabe *et al.* (2010)は、全国の森林モニタリングデータ（各樹

158 種の分布及び都道府県ごとの森林の齢級別材積など)と実験的研究の結果から、日本の代
159 表的な針葉樹 3 種(カラマツ、アカマツ、スギ)の森林の各都道府県における年間炭素吸
160 収量に対するオゾンの影響を推定した。これらの 3 樹種の年間炭素吸収量は、現状濃度の
161 オゾンによって 0.8%低下していると推定された。

162

163 3.2. オゾン吸収量の推定と吸収量に基づくリスク評価事例

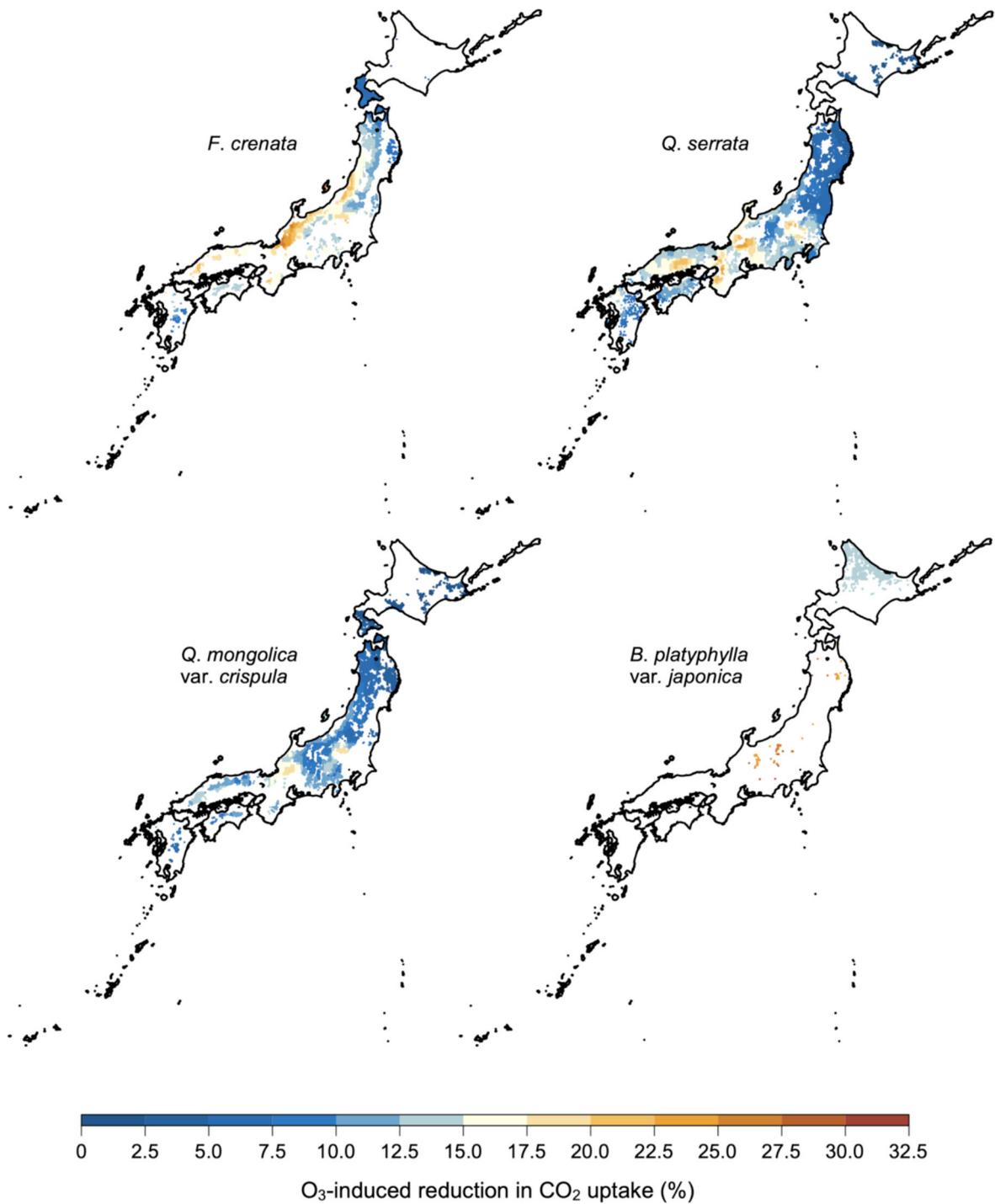
164 2000 年代になって、ヨーロッパでは環境条件や個体発生学的要因によるオゾン影響の
165 差異も説明可能な、気孔を介した葉のオゾン吸収量を推定し、それと成長との関係が解析
166 されてきた(Karlsson *et al.*, 2004, 2007; Büker *et al.*, 2015)。気孔コンダクタンス
167 の推定には Jarvis 型モデル(Jarvis, 1976)が一般的に使用されてきた(Mills *et al.*,
168 2010)。ある環境条件における気孔コンダクタンスは、葉齢や環境要因(例えば光強度、
169 気温、飽差、土壌含水率)に対する気孔コンダクタンスの応答関数(0~1 の値をとる)
170 と最大気孔コンダクタンスの積によって決定される。現在は日本でも、気孔を介したオゾ
171 ン吸収量に基づくオゾンのリスク評価手法の開発に取り組んでおり(伊豆田, 2012)、これ
172 までに日本の森林樹木のオゾン吸収速度の推定を目的として研究が行われてきた
173 (Hoshika *et al.*, 2012b; Azuchi *et al.*, 2014; Kinose *et al.*, 2014)。Kinose *et al.*
174 (2014)は、オゾン吸収速度の推定に必要な最大気孔コンダクタンスや環境応答関数は
175 種特異的であることを報告した。この研究では、4 月から 5 月の春季のブナ苗、コナラ苗、
176 ミズナラ苗(*Quercus mongolica* var. *crispula*)のオゾン吸収量は比較的少ない一方
177 で、オゾン濃度は比較的高かった。一方、シラカンバ苗(*Betula platyphylla* var.
178 *japonica*)は、主に葉の成熟が早いことに加え、気孔開口の最適温度が低いことから、
179 春季のオゾン吸収量は比較的多かった。また、モデリング研究を通して、オゾンは気孔コ
180 ンダクタンスに影響を与えることも発見された。Hoshika *et al.* (2012b)は、オゾンに
181 よってブナの葉の最大気孔コンダクタンスが低下することを報告している。近年では、
182 Jarvis 型モデルに加え、光合成速度と気孔コンダクタンスの間に成り立つ経験モデル
183 (Ball-Woodrow-Berry モデル, Ball *et al.*, 1987)を適用し、葉のオゾン吸収量の推
184 定を行った研究事例もある(Hoshika *et al.*, 2015; Kinose *et al.*, 2017b)。

185 Hoshika *et al.* (2012a)は、日本のケヤキの AOT40 とオゾン吸収量を広域推定した
186 結果、高い飽差によって誘発される気孔閉鎖は、高濃度オゾンであってもオゾン吸収量が
187 少なくなるという不一致を引き起こすことを示唆した。これはオゾン吸収量に基づく影響
188 評価のアプローチは、広域に分布する樹木に対するオゾン影響をより高い精度で評価でき
189 る可能性を示している(渡辺と山口, 2011)。

190 Hoshika *et al.* (2015)は、オゾンが誘発する定常状態の気孔応答の鈍化に注目し、オ
191 ゾンによる気孔応答の鈍化が、北半球の温帯落葉樹林の光合成と蒸散に与える影響を調査
192 した。著者らは、精緻な多層陸面モデルと全球大気化学モデルを組み合わせたシミュレー

193 ションを実施した。オゾンによる気孔応答の鈍化が、温帯の落葉樹林の炭素循環と水循環
194 のバランスを変化させる可能性が報告された。シミュレーションによると、札幌実験林に
195 おいてブナを対象としたオゾン曝露実験で得られた気孔応答の鈍化のデータ（オゾン吸収
196 量の増加に伴う最小気孔コンダクタンスの増加）を考慮すると、温帯落葉樹林の光合成/
197 蒸散比である水利用効率は最大 20%低下することが示唆された。

198 Yamaguchi *et al.* (2019)は、日本の代表的な落葉広葉樹であるブナ、コナラ、ミズ
199 ナラ、シラカンバの苗木にオゾンを曝露し、1 成長期間の葉のオゾン吸収量に対する純光
200 合成量の応答を調べた。その結果、その応答は種特異的であり、樹種によってオゾン感受
201 性が異なることが明らかになった。その関係を用いて日本における 4 樹種に対する現状濃
202 度のオゾンのリスク評価も行われた (Kinose *et al.*, 2020b; 図 3)。オゾンによる純光
203 合成量の低下率は地域によって著しく異なり、例えば、ブナの場合は数パーセント低下す
204 る地域もあれば、30%以上低下する地域もあった。また、樹種によってもオゾン影響の程
205 度は異なり、全国平均の純光合成量の低下率はブナ、コナラ、ミズナラ、シラカンバの順
206 に、14.0%、10.6%、8.6%及び 15.4%であった。さらに、それぞれの樹種において、こ
207 れらの被害を 5%に抑えるためには、現在よりも大気オゾン濃度を 28%、20%、17%及び
208 49%低減させる必要があることが予測された。



209

210

211

212

213

214

215

216

217

図3 オゾンによるブナ、コナラ、ミズナラ、シラカンバの葉の年間CO₂吸収量の低下率(%)
 低下率推計の対象年は2011~2015年として、その年平均低下率を示した。
 (Kinose *et al.*, 2020b)

3.3. オゾン影響のリスク評価における不確実性

樹木に対するオゾンのリスク評価を行う際には、実験的研究、野外モニタリング及び植生調査のデータなどが組み合わされ、各データには不確実性が含まれている。ここでは、

218 日本の森林樹木へのオゾンのリスク評価の不確実性について議論する。過去の研究による
219 と、オゾンに対する植物形質の反応（例えば、バイオマスの減少や光合成低下など）の程
220 度は種特異的であり(Yamaguchi *et al.*, 2011)、さらには遺伝子型特異的である
221 (Paludan-Müller *et al.*, 1999)。また、苗木と成木ではオゾン感受性の違いがある
222 (Karnosky *et al.*, 2007; Matyssek *et al.*, 2007)。一方、Pretzsch *et al.* (2010)
223 は、オゾンによる成長低下のメカニズムは異なる可能性があるものの、ヨーロッパブナ
224 (*Fagus sylvatica*) の成木と苗木の成長におけるオゾン感受性は同等であると報告した。
225 また、他の環境要因も樹木のオゾン感受性に影響を与えている可能性がある。これらの不
226 確実性をなくすためには、樹木個体の生理や成長の観点に基づいたオゾン影響の理解、そ
227 して、成長や生理プロセスのより良いモデリングが必要である。近年は光合成や呼吸など
228 の生理プロセスに基づいた植物成長モデルを使ったオゾンの影響評価が期待されており、
229 日本においてもブナの成長モデルの開発に取り組んでいる(Kinose *et al.*, 2020a)。

230 近年の研究でオゾンの吸収は必ずしも樹木の成長や光合成を低下させるわけではなく、
231 比較的吸収量が少ない場合はオゾンの影響がない、あるいは、正の影響を引き起こすこと
232 も示唆されている。後者はホルミシス (*hormesis*) と呼ばれ、ある刺激は生物にとって
233 悪影響があったとしても、比較的軽度の刺激であれば正の効果をもたらすことがある。日
234 本においても、Sugai *et al.* (2018)は比較的low濃度のオゾン曝露によってカラマツとグ
235 イマツ雑種 F₁ (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) の最大カルボキシル
236 化速度 (V_{cmax}) と最大電子伝達速度 (J_{max}) は上昇することを報告した。現在のところ、
237 その詳細な生理メカニズムは明らかになっていないが、場合によってはオゾン吸収量と光
238 合成や成長との関係式を再検討する必要がある。

239 日本のオゾンの大気環境モニタリング測定局（一般環境大気測定局など）は、人の健康
240 保護を目的とするため、主に人口の多い都市部及び郊外に設置されており、山間部や農村
241 部の測定局は限られている。しかし、オゾンの前駆物質の排出量が比較的少ない山間部や
242 農村部のオゾン濃度が都市部や郊外よりも高くなる現象がいくつか報告されている（例え
243 ば、山口ら, 2010）。さらに、測定局が主に設置されている平地と山岳地帯の大気オゾン
244 濃度は、異なる日変化を示すことがある。一般に、山岳地帯では逆転層によってオゾン濃
245 度の日変化はほとんど観測されない。日本の森林樹木へのオゾン影響を正確に評価するに
246 は、山間部や農村部のオゾン濃度に関する情報が必要である。

247 樹木に対するオゾン影響の将来リスク評価において、オゾン濃度の将来予測も重要であ
248 る。オゾンの前駆物質である NO_x などの排出予測をもとにオゾン濃度の将来予測が行わ
249 れるが、樹木から放出されるモノテルペンなどの揮発性有機化合物 (BVOC) も前駆物質
250 の一つとして重要視されている。これまでの研究で、日本の樹木の BVOC の放出量がオ
251 ゾンによって変化しないという報告例もあるが(Mochizuki *et al.*, 2017)、多くの研究
252 ではそれが変化することが指摘されている(Miyama *et al.*, 2018, 2019; Tani *et al.*,

253 2017)。Tani *et al.* (2017)はコナラ苗とミズナラ苗に1年間にわたってオゾン（野外 +
254 40 ppb）を曝露し、イソプレンの放出特性を調査した。両樹種のイソペン放出速度は
255 オゾンによって減少するが、その程度には樹種間差があることを報告した。一方、
256 Miyama *et al.* (2018)は3品種のスギ苗（品種：河津、ドンデン、屋久島）に野外空気
257 の2倍の濃度のオゾンを曝露して、モノテルペンの放出特性を調査した。その結果、特に
258 屋久島スギにおいて、オゾンはBVOCの基礎放出速度を増加させた。また、Miyama *et*
259 *al.* (2019)は夏と冬に3品種のスギ苗にオゾンを曝露した。モノテルペンの放出速度は、
260 ドンデンスギでは冬季のオゾン曝露によって上昇し、屋久島スギでは夏季に上昇した。こ
261 のように、オゾンは樹木のBVOCの放出量を変化させるため、将来のオゾン濃度が従来
262 の予想とは異なる可能性があり、その影響を考慮した大気オゾン濃度の将来予測と樹木へ
263 のリスク評価が期待される。

264

265 4. 群落光合成に及ぼす影響

266 森林は光合成作用によりCO₂を吸収・固定するため、地球規模の温暖化抑制のために
267 重要であると考えられている。これまでに樹木群落の光合成生産に対するオゾンの影響が
268 開放系オゾン曝露実験によって調べられた(Watanabe *et al.*, 2013)。この実験に利用さ
269 れた北海道大学札幌実験林のオゾン曝露システムの大きさは、5.5 × 7.2 mの長方形で、
270 高さは5.5 mである。この装置では、ブナとミズナラの10年生（2011年時点）の幼木
271 と、北日本の代表的な樹種であるシラカンバの3年生の苗木が育成された。ブナとミズナ
272 ラは分布と成長特性が類似しており、日陰耐性がある後期遷移種であるが、ミズナラはブ
273 ナよりも比較的強光条件を好む(北海道林木育種協会 2008)。一方、シラカンバは北日本
274 の典型的な先駆種である。オゾン濃度は、成長期の日中に60 ppbになるように制御され
275 た。

276 樹木群落による光合成に対するオゾン影響を評価するには、樹冠内の葉の特性やそのオ
277 ゾン感受性の鉛直分布を考慮する必要がある。発達した樹冠内の葉の特性は多様である。
278 葉の特性を決定する最も重要な因子の1つは光強度である。例えば、強光条件下では葉の
279 面積あたりの質量（LMA: Leaf Mass per Area）及び面積あたりの窒素含有量（ N_{area} ）
280 が高くなる(Evans and Poorter, 2001; Kitaoka *et al.*, 2009a, b; Poorter *et al.*,
281 2009; Niinemets *et al.*, 2015)。その結果、 V_{cmax} や J_{max} などの光合成パラメータは、
282 一般に強光にさらされる葉において高くなる(Iio *et al.*, 2005; Rodríguez-Calcerrada
283 *et al.*, 2008; Niinemets *et al.*, 2015)。こうした樹冠位置の葉の特性に応じてオゾン
284 感受性が異なることが知られている。Watanabe *et al.* (2014a, 2015)は、開放系オゾ
285 ン曝露実験で、ブナとミズナラの10年生（2011年時点）の幼木の樹冠上部と下部の葉
286 の光飽和の純光合成速度（ A_{sat} ）を調査した。オゾンによる影響には樹種間差が認められ、
287 ブナの A_{sat} の低下は、8月と10月に樹冠上部の葉においてのみ有意に認められ、樹冠上

288 部の葉のオゾン感受性が高いことが示された。一方、ミズナラでは、10月に樹冠上部と
289 下部の両方の葉で、オゾンによって A_{sat} がわずかに低下した。樹冠位置によるオゾン感
290 受性の樹種間差は、ヨーロッパとアメリカの研究において既に報告されている(Tjoelker
291 *et al.*, 1993, 1995; Kitao *et al.*, 2009)。しかしながら、既往研究は樹種によって生
292 育環境条件が大きく異なるため、樹冠位置による葉のオゾン感受性の差異の樹種間比較に
293 において不確実性がある。一方、Watanabe *et al.* (2014a, 2015)の結果は、同一時期に
294 同一の実験場所で取得したデータである。さらに、樹冠下部の相対光強度は調査した2種
295 でほぼ同程度であり、約10~15%であった。したがって、この結果は、同じ環境条件で
296 も樹冠上部と下部の葉のオゾン感受性に種特異性があることを強く示している。その後、
297 Kinose *et al.* (2017a, b)は上位葉と下位葉のオゾン感受性がブナの苗木においても異な
298 り、先行研究と同様に上位葉においてオゾン感受性が高いことを明らかにした。また、そ
299 のメカニズムとして、上位葉はオゾンの解毒能力は比較的高いが、オゾン吸収量が下位葉
300 よりも著しく多いために感受性が高いということを、シミュレーションモデルを使った定
301 量的解析から明らかにした。

302 Watanabe *et al.* (2014a)は、オゾン曝露下における10年生(2011年時点)のブナ
303 幼木を対象に、上述の樹冠位置の違いに伴う葉のオゾン感受性の違いを考慮して、群落と
304 しての炭素収支を推計した。著者らは、個葉レベルにおいて、さまざまな光条件における
305 葉の純光合成速度と暗呼吸速度を求めた。それを樹冠レベルにスケールアップすることで
306 (Monsi and Saeki, 1953; Hirose 2005)、樹冠全体の光合成による炭素獲得量(PCG:
307 Photosynthetic Carbon Gain)と呼吸による炭素損失量(RCL: Respiratory
308 Carbon Loss)を計算した。オゾン曝露(日中60 ppb)によって、1成長期間における
309 樹冠全体の純炭素獲得量(Net Carbon Gain, NCG = PCG - RCL)は12.4%低下し
310 た。オゾンによる晩夏のNCG低下の主要因はRCLの増加であった。しかし、オゾンに
311 よる秋期のPCG低下とRCL上昇のNCGに対する寄与は、ほぼ同等であった。このこと
312 から、オゾンがNCGに及ぼす影響において、PCGとRCLの寄与は季節によって異なる
313 ことが明らかになった。

314 日本では森林の二酸化炭素吸収量の把握と炭素循環のメカニズム解明を目的として、森
315 林総合研究所が「フラックス観測ネットワーク」として日本各地の森林にフラックスタワ
316 ーを設置しており、観測データの管理・解析・提供などを行っている。それらのタワーの
317 うち、岩手県の安比森林気象試験地(ブナ林)及び京都府の山城水文試験地(コナラ林)
318 において、群落レベルのオゾン吸収量と総一次生産(GPP: Gross Primary
319 Production)との関係が解析された(Kitao *et al.*, 2016)。まず、群落レベルのオゾン
320 吸収量を推定するために、群落の蒸発散量を推定するペンマン・モンティース式から群落
321 コンダクタンスが算出された。群落コンダクタンスとは、個葉の気孔開度の指標である気
322 孔コンダクタンスと同様の物理量であるが、これを土地面積あたりで表したものである。

323 森林群落のオゾン吸収量は主に大気オゾン濃度と群落コンダクタンスから算出されるが、
324 この方法による群落コンダクタンスの推定は、開葉・落葉期などの林冠が閉じていない期
325 間や降雨直後には適用できないという問題があった。そこで、個葉の気孔コンダクタンス
326 と純光合成速度の比例関係に基づく経験モデル（Ball-Woodrow-Berry モデル, Ball *et*
327 *al.*, 1987）を群落に拡張し、GPP から群落コンダクタンスを推定するモデルが開発され
328 た。これにより、群落レベルのオゾン吸収量を通年にわたって推定することが可能になっ
329 た。このオゾン吸収量と GPP との関係式を複数年にわたって解析した結果、オゾン吸収
330 量が多い年には春先の GPP が高いことが明らかとなり、オゾンによる刺激が葉の成熟を
331 早めていることが示唆された。それに対して、日本の森林において、実際にオゾンの悪影
332 響が発現していることを示す有力な証拠も報告されている。オゾン感受性が比較的高いブ
333 ナ林においては、夏から秋にかけて葉の老化がオゾンによって促進されることで、落葉が
334 早期化するとともに GPP も低下することが明らかになった。このように春先とは正反対
335 の結果が得られており、今後さらなる森林の二酸化炭素吸収量のモニタリングが必要であ
336 る。

337

338 5. 生物間相互作用に及ぼす影響

339 5.1. 生物ストレスに対する防御に及ぼす影響

340 病気や昆虫からの攻撃に対する植物の防御能力は、環境条件によって変化する(Percy
341 *et al.*, 2002; Oßwald *et al.*, 2012; Watanabe *et al.*, 2014b)。葉の化学的防御物質
342 の濃度はオゾンによって変化することを示した証拠はいくつかある(Percy *et al.*, 2002;
343 Peltonen *et al.*, 2005)。Sugai *et al.* (2020)はハルニレ (*Ulmus davidiana* var.
344 *japonica*) に対するオゾン曝露実験によって、防御物質であるタンニンの低下傾向とニ
345 レハムシの個体数の増加を確認した。Sakikawa *et al.* (2016)はシラカンバ苗の葉の食
346 害（主にハンノキハムシによる, *Agelastica coerulea*）が開放系オゾン曝露によって減
347 少したことを報告した。Vanderstock *et al.* (2016)においても、同様の傾向が同種の苗
348 で確認されている。一方、昆虫は植物の放出する BVOC を感知することで、その位置を
349 探索している。Masui *et al.* (2020)は Y 字管 BVOC 選好性試験を行い、ハンノキハム
350 シは BVOC に誘引されており、オゾンによる直接的な忌避あるいは誘引効果は認められ
351 ないことを報告した。さらに、BVOC の約 20%は β -オシメンなどのオゾンと反応しやす
352 い化合物であり、オゾンは BVOC 成分の変化を介して間接的に誘引効果を低下させるこ
353 とが示唆された。現時点では、日本の森林樹木における植物と昆虫または病気の関係性に
354 対するオゾン影響の知見は非常に限られている。

355

356 5.2. 外生菌根菌との共生に及ぼす影響

357 樹木の根系の大部分には、外生菌根（ECM: Ectomycorrhiza）菌が共生している
358 (Marschner, 2012)。光合成によって同化した総炭水化物の最大 30%が ECM の成長と
359 維持に使用されている(Hampp and Nehls, 2001)。その代わりに、ECM は水、リンあ
360 るいは窒素などの必須栄養素を吸収し、宿主植物の根系を補助する(Quoreshi *et al.*,
361 2003; Cairney, 2011)。一般に、オゾンには光合成に悪影響を及ぼし、根系に分配される
362 炭素量を減少させる(Grantz and Farrar, 2000; King *et al.*, 2005)。これらは、ECM
363 の定着を減少させ、ECM 菌と宿主の親和性に影響を与えることが予想される。実際にオ
364 ゾン曝露によって ECM の定着量が減少したことが示されている。Watanabe *et al.*
365 (2017)は、ブナ苗の ECM 定着率（ECM 定着細根数と総細根数の比）がオゾンによって
366 有意に低下したことを報告している。Wang *et al.* (2015)も、グイマツ雑種 F₁ 苗を用い
367 た実験で、オゾン曝露（日中 60 ppb）による ECM コロニー形成数の減少を報告してい
368 る。さらに同研究では、オゾンによって *Tomentella* 属が減少した一方で *Cadophora*
369 *finlandia* が増加しており、ECM 群集の組成がオゾンによって変化したことが明らかに
370 された。これらの結果は、オゾンによって菌根菌を介した水や栄養獲得能力が変化するこ
371 とを示唆しており、間接的に樹木の成長にも影響が及ぶ可能性がある。

372

373 6. まとめ

374 我が国における樹木の乾物成長にオゾンが及ぼす影響に係る知見を取りまとめた。オゾ
375 ンの曝露実験からは、現状濃度のオゾンによって、いくつかの樹種の乾物成長が低下する
376 ことが報告されている。さらに、オゾン曝露実験から得られる AOT40 と樹木の個体乾物
377 成長との関係に基づいて、ブナにおいては現状濃度のオゾンで年間の成長が 5%以上低下
378 している日本の森林地域が存在することを示唆する知見が認められた。樹木は多年生植物
379 であり累積的なオゾンの影響が懸念される。一方、オゾン感受性には樹種間差があること
380 や、気象条件や栄養条件などの生育環境によって感受性が変化することも報告されており、
381 オゾンによる成長低下予測の結果は慎重に解釈する必要がある。

382

383 7. 参考文献

- 384 Azuchi, F., Kinose, Y., Matsumura, T., Kanomata, T., Uehara, Y., Kobayashi,
385 A., Yamaguchi, M. & Izuta, T. (2014) Modeling stomatal conductance
386 and ozone uptake of *Fagus crenata* grown under different nitrogen
387 loads. *Environmental Pollution*, 184, 481-487.
- 388 Ball, J.T., Woodrow, I.E. & Berry, J.A. (1987) A model predicting stomatal
389 conductance and its contribution to the control of photosynthesis
390 under different environmental conditions. In *Progress in*

- 391 *Photosynthesis Research*, Biggins, J., (ed.) Springer: Dordrecht, pp.
392 221-224.
- 393 Büker, P., Feng, Z., Uddling, J., Briolat, A., Alonso, R., Braun, S., Elvira, S.,
394 Gerosa, G., Karlsson, P.E., Le Thiec, D., Marzuoli, R., Mills, G.,
395 Oksanen, E., Wieser, G., Wilkinson, M. & Emberson, L.D. (2015) New
396 flux based dose–response relationships for ozone for European forest
397 tree species. *Environmental Pollution*, 206, 163-174.
- 398 Cairney, J.W.G. (2011) Ectomycorrhizal fungi: the symbiotic route to the root
399 for phosphorus in forest soils. *Plant and Soil*, 344, 51-71.
- 400 Evans, J.R. & Poorter, H. (2001) Photosynthetic acclimation of plants to
401 growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and
402 nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell &*
403 *Environment*, 24, 755-767.
- 404 Fine, P.V.A. & Ree, R.H. (2006) Evidence for a time - integrated species -
405 area effect on the latitudinal gradient in tree diversity. *The*
406 *American Naturalist*, 168, 796-804.
- 407 Fujinuma, Y., Furukawa, A., Totsuka, T. & Tazaki, T. (1987) Uptake of O₃ by
408 various street trees. *Environment Control in Biology*, 25, 31-39.
- 409 Furukawa, A. (1991) Inhibition of photosynthesis of *Populus euramericana*
410 and *Helianthus annuus* by SO₂, NO₂ and O₃. *Ecological Research*, 6,
411 79-86.
- 412 Furukawa, A., Totsuka, T., Katase, M. & Ushijima, T. (1983) Inhibition of
413 photosynthesis of poplar species by ozone. *Journal of the Japanese*
414 *Forestry Society*, 65, 321–326.
- 415 Grantz, D.A. & Farrar, J.F. (2000) Ozone inhibits phloem loading from a
416 transport pool: compartmental efflux analysis in Pima cotton.
417 *Australian Journal of Plant Physiology*, 27, 859.
- 418 Hampp, R. & Nehls, U. (2001) Physiology of tree root/fungus symbiosis. In
419 *Trends in European Forest Tree Physiology Research*, Huttunen, S.,
420 Heikkilä, H., Bucher, J., Sundberg, B., Jarvis, P. & Matyssek, R.,
421 (eds.) Springer: Dordrecht, Vol. 2, pp. 53-62.
- 422 Hirose, T. (2005) Development of the Monsi-Saeki theory on canopy structure
423 and function. *Annals of Botany*, 95, 483-494.
- 424 Hoshika, Y., Katata, G., Deushi, M., Watanabe, M., Koike, T. & Paoletti, E.
425 (2015) Ozone-induced stomatal sluggishness changes carbon and

426 water balance of temperate deciduous forests. *Scientific Reports*, 5,
427 9871.

428 Hoshika, Y., Paoletti, E. & Omasa, K. (2012a) Parameterization of *Zelkova*
429 *serrata* stomatal conductance model to estimate stomatal ozone
430 uptake in Japan. *Atmospheric Environment*, 55, 271-278.

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

435 Iio, A., Fukasawa, H., Nose, Y., Kato, S. & Kakubari, Y. (2005) Vertical,
436 horizontal and azimuthal variations in leaf photosynthetic
437 characteristics within a *Fagus crenata* crown in relation to light
438 acclimation. *Tree Physiology*, 25, 533-544.

439 Izuta, T. (1998) Ecophysiological responses of Japanese forest tree species to
440 ozone, simulated acid rain and soil acidification. *Journal of Plant
441 Research*, 111, 471-480.

442 Izuta, T., Umemoto, M., Horie, K., Aoki, M. & Totsuka, T. (1996) Effects of
443 ambient levels of ozone on growth, gas exchange rates and
444 chlorophyll contents of *Fagus crenata* seedlings. *Journal of Japan
445 Society for Atmospheric Environment*, 31, 95-105.

446 Jarvis, P. (1976) The interpretation of the variations in leaf water potential
447 and stomatal conductance found in canopies in the field.
448 *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B,
449 Biological Sciences*, 273, 593-610.

450 Karlsson, P.E., Örlander, G., Langvall, O., Uddling, J., Hjorth, U., Wiklander,
451 K., Areskoug, B. & Grennfelt, P. (2006) Negative impact of ozone on
452 the stem basal area increment of mature Norway spruce in south
453 Sweden. *Forest Ecology and Management*, 232, 146-151.

454 Karlsson, P.E., Uddling, J., Braun, S., Broadmeadow, M., Elvira, S., Gimeno,
455 B.S., Le Thiec, D., Oksanen, E., Vandermeiren, K., Wilkinson, M. &
456 Emberson, L. (2004) New critical levels for ozone effects on young
457 trees based on AOT40 and simulated cumulative leaf uptake of ozone.
458 *Atmospheric Environment*, 38, 2283-2294.

459 Karlsson, P.E., Braun, S., Broadmeadow, M., Elvira, S., Emberson, L.,
460 Gimeno, B.S., Le Thiec, D., Novak, K., Oksanen, E., Schaub, M.,

461 Uddling, J. & Wilkinson, M. (2007) Risk assessments for forest trees:
462 The performance of the ozone flux versus the AOT concepts.
463 Environmental Pollution, 146, 608-616.

464 Karnosky, D.F., Werner, H., Holopainen, T., Percy, K., Oksanen, T., Oksanen,
465 E., Heerdt, C., Fabian, P., Nagy, J., Heilman, W., Cox, R., Nelson, N.
466 & Matyssek, R. (2007) Free-air exposure systems to scale up ozone
467 research to mature trees. Plant Biology, 9, 181-190.

468 King, J.S., Kubiske, M.E., Pregitzer, K.S., Hendrey, G.R., McDonald, E.P.,
469 Giardina, C.P., Quinn, V.S. & Karnosky, D.F. (2005) Tropospheric O₃
470 compromises net primary production in young stands of trembling
471 aspen, paper birch and sugar maple in response to elevated
472 atmospheric CO₂. New Phytologist, 168, 623-636.

473 Kinose, Y., Azuchi, F., Uehara, Y., Kanomata, T., Kobayashi, A., Yamaguchi,
474 M. & Izuta, T. (2014) Modeling of stomatal conductance to estimate
475 stomatal ozone uptake by *Fagus crenata*, *Quercus serrata*, *Quercus*
476 *mongolica* var. *crispula* and *Betula platyphylla*. Environmental
477 Pollution, 194, 235-245.

478 Kinose, Y., Fukamachi, Y., Okabe, S., Hiroshima, H., Watanabe, M. & Izuta,
479 T. (2017a) Nutrient supply to soil offsets the ozone-induced growth
480 reduction in *Fagus crenata* seedlings. Trees, 31, 259-272.

481 Kinose, Y., Fukamachi, Y., Okabe, S., Hiroshima, H., Watanabe, M. & Izuta,
482 T. (2017b) Photosynthetic responses to ozone of upper and lower
483 canopy leaves of *Fagus crenata* Blume seedlings grown under
484 different soil nutrient conditions. Environmental Pollution, 223, 213-
485 222.

486 Kinose, Y., Fukamachi, Y., Okabe, S., Hiroshima, H., Watanabe, M. & Izuta,
487 T. (2020a) Toward an impact assessment of ozone on plant carbon
488 fixation using a process-based plant growth model: A case study of
489 *Fagus crenata* grown under different soil nutrient levels. Science of
490 The Total Environment, 716, 137008.

491 Kinose, Y., Yamaguchi, M., Matsumura, H. & Izuta, T. (2020b) Impact
492 assessment of ozone absorbed through stomata on photosynthetic
493 carbon dioxide uptake by Japanese deciduous forest trees:
494 Implications for ozone mitigation policies. Forests, 11, 137.

495 Kitao, M., Löw, M., Heerdt, C., Grams, T.E.E., Häberle, K.-H. & Matyssek,
496 R. (2009) Effects of chronic elevated ozone exposure on gas exchange
497 responses of adult beech trees (*Fagus sylvatica*) as related to the
498 within-canopy light gradient. *Environmental Pollution*, 157, 537-544.

499 Kitaoka, S., Watanabe, M., Watanabe, Y., Kayama, M., Nomura, M. & Sasa,
500 K. (2009a) Growth of regenerated tree seedlings associated with
501 microclimatic change in a mature larch plantation after harvesting.
502 *Landscape and Ecological Engineering*, 5, 137-145.

503 Kitaoka, S., Watanabe, Y. & Koike, T. (2009b) The effects of cleared larch
504 canopy and nitrogen supply on gas exchange and leaf traits in
505 deciduous broad-leaved tree seedlings. *Tree Physiology*, 29, 1503-
506 1511.

507 Kohno, Y., Matsumura, H., Ishii, T. & Izuta, T. (2005) Establishing critical
508 levels of air pollutants for protecting East Asian vegetation — A
509 challenge. In *Plant Responses to Air Pollution and Global Change*,
510 Omasa, K., Nouchi, I. & De Kok, L. J., (eds.) Springer: Tokyo, pp.
511 243-250.

512 Koike, T., Mao, Q., Inada, N., Kawaguchi, K., Hoshika, Y., Kita, K. &
513 Watanabe, M. (2012) Growth and photosynthetic responses of
514 cuttings of a hybrid larch (*Larix gmelinii* var. *japonica* x *L.*
515 *kaempferi*) to elevated ozone and/or carbon dioxide. *Asian Journal of*
516 *Atmospheric Environment*, 6, 104-110.

517 Marschner, P. (2012) *Marschner's mineral nutrition of higher plants*. Third
518 ed.; Academic Press.

519 Masui, N., Mochizuki, T., Tani, A., Matsuura, H., Agathokleous, E.,
520 Watanabe, T. & Koike, T. (2020) Does ozone alter the attractiveness
521 of Japanese white birch leaves to the leaf beetle *Agelastica coerulea*
522 via changes in biogenic volatile organic compounds (BVOCs): An
523 examination with the Y-Tube test. *Forests*, 11, 58.

524 Matsumura, H. (2001) Impacts of ambient ozone and/or acid mist on the
525 growth of 14 tree species: an open-top chamber study conducted in
526 Japan. *Water, Air, & Soil Pollution*, 130, 959-964.

527 Matsumura, H., Mikami, C., Sakai, Y., Murayama, K., Izuta, T., Yonekura,
528 T., Miwa, M. & Kohno, Y. (2005) Impacts of elevated O₃ and/or CO₂
529 on growth of *Betula platyphylla*, *Betula ermanii*, *Fagus crenata*,

530 *Pinus densiflora* and *Cryptomeria japonica* seedlings. Journal of
531 Agricultural Meteorology, 60, 1121-1124.

532 Matyssek, R., Bytnerowicz, A., Karlsson, P.-E., Paoletti, E., Sanz, M., Schaub,
533 M. & Wieser, G. (2007) Promoting the O₃ flux concept for European
534 forest trees. Environmental Pollution, 146, 587-607.

535 Mills, G., Pleijel, H., Büker, P., Braun, S., Emberson, L.D., Harmens, H.,
536 Hayes, F., Simpson, D., Grünhage, L., Karlsson, P.E., Danielsson, H.,
537 Bermejo, V. & Gonzalez Fernandez, I. (2010) Mapping Critical Levels
538 for Vegetation. Revision undertaken in Summer 2010 to include new
539 flux-based critical levels and response functions for ozone. In
540 *Mapping Manual 2004*, International Cooperative Programme on
541 Effects of Air Pollution on Natural Vegetation and Crops.

542 Miyama, T., Tobita, H., Uchiyama, K., Yazaki, K., Ueno, S., Saito, T.,
543 Matsumoto, A., Kitao, M. & Izuta, T. (2018) Differences in
544 monoterpene emission characteristics after ozone exposure between
545 three clones representing major gene pools of *Cryptomeria japonica*.
546 Journal of Agricultural Meteorology, 74, 102-108.

547 Miyama, T., Tobita, H., Uchiyama, K., Yazaki, K., Ueno, S., Uemura, A.,
548 Matsumoto, A., Kitao, M. & Izuta, T. (2019) Seasonal changes in
549 interclone variation following ozone exposure on three major gene
550 pools: An analysis of *Cryptomeria japonica* clones. Atmosphere, 10,
551 643.

552 Mochizuki, T., Watanabe, M., Koike, T. & Tani, A. (2017) Monoterpene
553 emissions from needles of hybrid larch F₁ (*Larix gmelinii* var.
554 *japonica* × *Larix kaempferi*) grown under elevated carbon dioxide and
555 ozone. Atmospheric Environment, 148, 197-202.

556 Monsi, M. & Saeki, T. (1953) Über den Lichtfaktor in den
557 Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion.
558 Japanese Journal of Botany, 14, 22-52.

559 Nakaji, T. & Izuta, T. (2001) Effects of ozone and/or excess soil nitrogen on
560 growth, needle gas exchange rates and Rubisco contents of *Pinus*
561 *densiflora* seedlings. Water, Air, & Soil Pollution, 130, 971-976.

562 Nakaji, T., Kobayashi, T., Kuroha, M., Omori, K., Matsumoto, Y., Yonekura,
563 T., Watanabe, K., Utriainen, J. & Izuta, T. (2004) Growth and

- 564 nitrogen availability of red pine seedlings under high nitrogen load
565 and elevated ozone. *Water, Air, & Soil Pollution: Focus*, 4, 277-287.
- 566 Niinemets, Ü., Keenan, T.F. & Hallik, L. (2015) A worldwide analysis of
567 within-canopy variations in leaf structural, chemical and
568 physiological traits across plant functional types. *New Phytologist*,
569 205, 973-993.
- 570 Oßwald, W., Fleischmann, F. & Treutter, D. (2012) Host-parasite
571 interactions and trade-offs between growth- and defence-related
572 metabolism under changing environments. In *Growth and Defence in*
573 *Plants*, Matyssek, R., Schnyder, H., Oßwald, W., Ernst, D., Munch, J.
574 C. & Pretzsch, H., (eds.) Springer: Berlin, Heidelberg, Vol. 220, pp.
575 53-83.
- 576 Paludan-Müller, G., Saxe, H. & Leverenz, J.W. (1999) Responses to ozone in
577 12 provenances of European beech (*Fagus sylvatica*): genotypic
578 variation and chamber effects on photosynthesis and dry-matter
579 partitioning. *New Phytologist*, 144, 261-273.
- 580 Peltonen, P.A., Vapaavuori, E. & Julkunen-tiitto, R. (2005) Accumulation of
581 phenolic compounds in birch leaves is changed by elevated carbon
582 dioxide and ozone. *Global Change Biology*, 11, 1305-1324.
- 583 Percy, K.E., Awmack, C.S., Lindroth, R.L., Kubiske, M.E., Kopper, B.J.,
584 Isebrands, J.G., Pregitzer, K.S., Hendrey, G.R., Dickson, R.E., Zak,
585 D.R., Oksanen, E., Sober, J., Harrington, R. & Karnosky, D.F. (2002)
586 Altered performance of forest pests under atmospheres enriched by
587 CO₂ and O₃. *Nature*, 420, 403-407.
- 588 Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J. & Villar, R. (2009)
589 Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a
590 meta-analysis. *New Phytologist*, 182, 565-588.
- 591 Pretzsch, H., Dieler, J., Matyssek, R. & Wipfler, P. (2010) Tree and stand
592 growth of mature Norway spruce and European beech under long-term
593 ozone fumigation. *Environmental Pollution*, 158, 1061-1070.
- 594 Quoreshi, A.M., Maruyama, Y. & Koike, T. (2003) The role of mycorrhiza in
595 forest ecosystems under CO₂-enriched atmosphere. *Eurasian Journal*
596 *of Forest Research*, 6, 171-176.
- 597 Rodríguez-Calcerrada, J., Reich, P.B., Rosenqvist, E., Pardos, J.A., Cano, F.J.
598 & Aranda, I. (2008) Leaf physiological versus morphological

599 acclimation to high-light exposure at different stages of foliar
600 development in oak. *Tree Physiology*, 28, 761-771.

601 Sakikawa, T., Shi, C., Nakamura, M., Watanabe, M., Oikawa, M., Satoh, F.
602 & Koike, T. (2016) Leaf phenology and insect grazing of Japanese
603 white birch saplings grown under free-air ozone exposure. *Journal of*
604 *Agricultural Meteorology*, 72, 80-84.

605 Shan, Y., Izuta, T., Aoki, M. & Totsuka, T. (1997) Effects of O₃ and soil
606 acidification, alone and in combination, on growth, gas exchange rate
607 and chlorophyll content of red pine seedlings. *Water, Air, & Soil*
608 *Pollution*, 97, 355-366.

609 Sugai, T., Kam, D. G., Agathokleous, E., Watanabe, M., Kita, K. & Koike, T.
610 (2018) Growth and photosynthetic response of two larches exposed to
611 O₃ mixing ratios ranging from preindustrial to near future.
612 *Photosynthetica*, 56, 901-910.

613 Sugai, T., Okamoto, S., Agathokleous, E., Masui, N., Satoh, F. & Koike, T.
614 (2020) Leaf defense capacity of Japanese elm (*Ulmus davidiana* var.
615 *japonica*) seedlings subjected to a nitrogen loading and insect
616 herbivore dynamics in a free air ozone-enriched environment.
617 *Environmental Science and Pollution Research*, 27, 3350-3360.

618 Tani, A., Ohno, T., Saito, T., Ito, S., Yonekura, T. & Miwa, M. (2017) Effects
619 of ozone on isoprene emission from two major *Quercus* species native
620 to East Asia. *Journal of Agricultural Meteorology*, 73, 195-202.

621 Tjoelker, M.G., Volin, J.C., Oleksyn, J. & Reich, P.B. (1993) Light
622 environment alters response to ozone stress in seedlings of *Acer*
623 *saccharum* Marsh. and hybrid *Populus* L.: I. *In situ* net
624 photosynthesis, dark respiration and growth. *New Phytologist*, 124,
625 627-636.

626 Tjoelker, M.G., Volin, J.C., Oleksyn, J. & Reich, P.B. (1995) Interaction of
627 ozone pollution and light effects on photosynthesis in a forest canopy
628 experiment. *Plant, Cell & Environment*, 18, 895-905.

629 Vanderstock, A., Agathokleous, E., Inoue, W., Eguchi, N., Nakamura, M.,
630 Satoh, F., Kanie, S. & Koike, T. (2016) Preliminary survey on insect
631 grazing in white birch stands under free-air O₃ fumigation. *Boreal*
632 *Forest Research*, 64, 27-30.

- 633 Wang, X., Qu, L., Mao, Q., Watanabe, M., Hoshika, Y., Koyama, A.,
634 Kawaguchi, K., Tamai, Y. & Koike, T. (2015) Ectomycorrhizal
635 colonization and growth of the hybrid larch F₁ under elevated CO₂
636 and O₃. *Environmental Pollution*, 197, 116-126.
- 637 Watanabe, M., Hoshika, Y., Inada, N. & Koike, T. (2014a) Canopy carbon
638 budget of Siebold's beech (*Fagus crenata*) sapling under free air
639 ozone exposure. *Environmental Pollution*, 184, 682-689.
- 640 Watanabe, M., Hoshika, Y., Inada, N. & Koike, T. (2015) Difference in
641 photosynthetic responses to free air ozone fumigation between upper
642 and lower canopy leaves of Japanese oak (*Quercus mongolica* var.
643 *crispula*) saplings. *Journal of Agricultural Meteorology*, 71, 227-231.
- 644 Watanabe, M., Hoshika, Y., Inada, N., Wang, X., Mao, Q. & Koike, T. (2013)
645 Photosynthetic traits of Siebold's beech and oak saplings grown
646 under free air ozone exposure in northern Japan. *Environmental*
647 *Pollution*, 174, 50-56.
- 648 Watanabe, M., Hoshika, Y., Koike, T. & Izuta, T. (2017) Effects of ozone on
649 Japanese trees. In *Air Pollution Impacts on Plants in East Asia*, Izuta,
650 T., (ed.) Springer: Tokyo, pp. 73-100.
- 651 Watanabe, M., Kitaoka, S., Eguchi, N., Watanabe, Y., Satomura, T., Takagi,
652 K., Satoh, F. & Koike, T. (2014b) Photosynthetic traits and growth of
653 *Quercus mongolica* var. *crispula* sprouts attacked by powdery mildew
654 under free-air CO₂ enrichment. *European Journal of Forest Research*,
655 133, 725-733.
- 656 Watanabe, M., Matsuo, N., Yamaguchi, M., Matsumura, H., Kohno, Y. & Izuta,
657 T. (2010) Risk assessment of ozone impact on the carbon absorption
658 of Japanese representative conifers. *European Journal of Forest*
659 *Research*, 129, 421-430.
- 660 Watanabe, M., Yamaguchi, M., Iwasaki, M., Matsuo, N., Naba, J., Tabe, C.,
661 Matsumura, H., Kohno, Y. & Izuta, T. (2006) Effects of ozone and/or
662 nitrogen load on the growth of *Larix kaempferi*, *Pinus densiflora* and
663 *Cryptomeria japonica* seedlings. *Journal of Japan Society for*
664 *Atmospheric Environment*, 41, 320-334.
- 665 Watanabe, M., Yamaguchi, M., Matsumura, H., Kohno, Y. & Izuta, T. (2008)
666 Effects of ozone on the growth and photosynthesis of *Castanopsis*

667 *sieboldii* seedlings grown under different nitrogen loads. Journal of
668 Agricultural Meteorology, 64, 143-155.

669 Watanabe, M., Yamaguchi, M., Tabe, C., Iwasaki, M., Yamashita, R., Funada,
670 R., Fukami, M., Matsumura, H., Kohno, Y. & Izuta, T. (2007)
671 Influences of nitrogen load on the growth and photosynthetic
672 responses of *Quercus serrata* seedlings to O₃. Trees, 21, 421-432.

673 Yamaguchi, M., Kinose, Y., Matsumura, H. & Izuta, T. (2019) Evaluation of
674 O₃ effects on cumulative photosynthetic CO₂ uptake in seedlings of
675 four Japanese deciduous broad-leaved forest tree species based on
676 stomatal O₃ uptake. Forests, 10, 556.

677 Yamaguchi, M., Watanabe, M., Iwasaki, M., Tabe, C., Matsumura, H., Kohno,
678 Y. & Izuta, T. (2007) Growth and photosynthetic responses of *Fagus*
679 *crenata* seedlings to O₃ under different nitrogen loads. Trees, 21,
680 707-718.

681 Yamaguchi, M., Watanabe, M., Matsumura, H., Kohno, Y. & Izuta, T. (2011)
682 Experimental studies on the effects of ozone on growth and
683 photosynthetic activity of Japanese forest tree species. Asian Journal
684 of Atmospheric Environment, 5, 65-78.

685 Yonekura, T., Dokiya, Y., Fukami, M. & Izuta, T. (2001a) Effects of ozone
686 and/or soil water stress on growth and photosynthesis of *Fagus*
687 *crenata* seedlings. Water, Air, & Soil Pollution, 130, 965-970.

688 Yonekura, T., Honda, Y., Oksanen, E., Yoshidome, M., Watanabe, M., Funada,
689 R., Koike, T. & Izuta, T. (2001b) The influences of ozone and soil
690 water stress, singly and in combination, on leaf gas exchange rates,
691 leaf ultrastructural characteristics and annual ring width of *Fagus*
692 *crenata* seedlings. Journal of Japan Society for Atmospheric
693 Environment, 36, 333-351.

694 Zhang, W., Feng, Z., Wang, X. & Niu, J. (2012) Responses of native
695 broadleaved woody species to elevated ozone in subtropical China.
696 Environmental Pollution, 163, 149-157.

697 伊豆田 猛. (2006) 植物と環境ストレス. コロナ社.

698 伊豆田 猛. (2012) 葉のオゾン吸収量に基づいた植物に対するオゾンの影響評価. 大気環
699 境学会誌, 47, A12-A15.

700 伊豆田 猛, 松村秀幸. (1997) 植物保護のための対流圏オゾンのクリティカルレベル. 大気
701 環境学会誌, 32, A73-A81.

- 702 河野吉久, 須藤 仁, 石井 孝, 相原敬次, 内山佳美. (2007) 丹沢山地周辺のオゾン濃度の実
703 態とブナに対する影響. 丹沢大山総合調査団 (編) 丹沢大山総合調査学術報告書,
704 財団法人平岡環境科学研究所, pp. 383-395.
- 705 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
706 複合影響. 大気環境学会誌, 34, 74-85.
- 707 高木健作, 大原利眞. (2003) 関東地域におけるオゾンによる植物影響評価—ダメージ関数
708 を用いたインパクト推計—. 大気環境学会誌, 38, 205-216.
- 709 武田麻由子, 相原敬次. (2007) 丹沢山地の大気中オゾンがブナ (*Fagus crenata*) 苗に
710 及ぼす影響. 大気環境学会誌, 42, 107-117.
- 711 野内 勇, 大平俊男, 沢田 正, 小口邦子, 古明地哲人. (1973) オゾンによる植物被害症状.
712 大気汚染研究, 8, 113-119.
- 713 平野高司, 内田晶夫 清田 信, 榎 幹雄, 相賀一郎. (1995) スギの光合成速度と葉面拡散コ
714 ンダクタンスに与える O₃, NO₂, SO₂ の単独および複合影響. 大気環境学会誌,
715 30, 327-336.
- 716 北海道林木育種協会. (2008) 北海道における林木育種と森林遺伝資源. 北海道林木育種協
717 会.
- 718 松村秀幸, 青木 博, 河野吉久, 伊豆田 猛, 戸塚 績. (1996) スギ, ヒノキ, ケヤキ苗の乾物
719 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.
- 720 松村秀幸, 河野吉久. (2003) 常緑広葉樹におよぼす二酸化硫黄とオゾンの単独および複合
721 影響. 電力中央研究所報告書 U02021.
- 722 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
723 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
724 境学会誌, 33, 16-35.
- 725 山口高志, 野口 泉, 江口将之. (2010) 摩周湖周辺の大気環境について. 日本森林学会北海
726 道支部論文集, 58, 123-124.
- 727 渡辺 誠, 山口真弘. (2011) 日本の森林樹種 6 種に対する窒素沈着を考慮したオゾンのリ
728 スク評価. 日本生態学会誌, 61, 89-96.