

日本の樹木へのオゾンの影響に係る科学的知見の整理

目次

1

2

3

4

5 1. はじめに 2

6 2. 樹木の成長に及ぼす影響 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 15

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、欧州及び北米よりも多い(Fine and Ree 2006)。国
24 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、生物多様
25 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、関東の森林におけるスギ
31 (*Cryptomeria 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
32 他の大気汚染物質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
33 濃度のオゾンの短期曝露（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
34 影響は異なることが、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
35 種を対象として、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
36 ための実験的研究が始まった。ブナ (*Fagus crenata*)、ケヤキ、アカマツ (*Pinus*
37 *densiflora*) などの感受性の高い樹木において、100 ppb 未満の現状濃度のオゾンの数
38 カ月間の曝露は、成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;
39 松村ら 1996, 1998; Shan *et al.*, 1997; Izuta 1998)。本資料では、主に 1990 年代以
40 降に行われている実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
41 への影響について取りまとめた。また、日本に分布する森林樹木を対象としたオゾンのリ
42 スク評価に関する知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
43 フラックスタワーに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
44 たな知見や、オゾン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
45 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。

46 2. 樹木の成長に及ぼす影響

47 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
48 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、
49 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
50 乾重量の増加量のことである。成長の指標として、幹の肥大成長や樹高成長、根や葉など
51 の器官別乾重量等を用いることもある。一般に、樹木の成長はオゾンによって低下するこ
52 とが知られている。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
53 （OTC）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
54 の影響調査が多くの研究で行われてきた(Kohno *et al.*, 2005; Yamaguchi *et al.*,
55 2011)。例えば、松村ら(1996)は、スギ、ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa*)、ケヤキ
56 の苗を、大気オゾン濃度の 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
57 間にわたって育成した結果、個体乾重量が低下したと報告した。オゾンによる樹木の成長
58 低下は全ての植物機能型において報告されており、落葉広葉樹ではケヤキ苗、シラカンバ
59 苗、ポプラ挿し木、ブナ苗、コナラ苗（松村ら 1996, 1998; Matsumura 2001;
60 Matsumura *et al.*, 2005; Yonekura *et al.*, 2001a, b; Watanabe *et al.*, 2007;
61 Yamaguchi *et al.*, 2007; Kinose *et al.*, 2017a)、落葉針葉樹ではカラマツ苗、カラ
62 マツとグイマツの F1 雑種の挿し木苗(Matsumura 2001; Watanabe *et al.*, 2006;
63 Koike *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2015)、常緑広葉樹ではシラカシ苗、スダジイ苗、
64 クスノキ苗、シャリンバイ苗、サンゴジュ苗(松村と河野 2003; Watanabe *et al.*,
65 2008)、常緑針葉樹ではアカマツ苗、ドイツトウヒ苗、モミ苗、ウラジロモミ苗、シラビ
66 ソ苗、スギ苗(松村ら 1996, 1998; 河野と松村 1999, 2003; Matsumura 2001;
67 Matsumura *et al.*, 2005; Nakaji and Izuta 2001; Nakaji *et al.*, 2004; Watanabe
68 *et al.*, 2006)についての報告がある。

69 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
70 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
71 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苗木を
72 使った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
73 下する「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
74 有意に成長が低下する「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
75 た。機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
76 ゾン感受性が高い。同様の傾向は、欧州や中国など、世界各地の樹木でも確認されている
77 (Büker *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2012)。ただし、例えば、日本の温帯林の代表的
78 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
79 ど、例外も存在する(Watanabe *et al.*, 2008)。

80

81

82

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

83

(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
	常緑性		アカマツ (<i>Pinus densiflora</i>)
	中	広葉	落葉性
常緑性			シラカシ (<i>Quercus myrsinaefolia</i>) クスノキ (<i>Cinnamomum camphora</i>)
針葉			常緑性
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

84

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

85

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が有意に低下した樹種

86

87

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が有意に低下しなかった樹種

88

89

注) 樹木の苗木を対象とした実験

90

91

3. 森林樹木に対するオゾン影響のリスク評価事例

92

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、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、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

93

94

95

96

97 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
98 ことでオゾンのリスク評価ができるだけでなく、例えば欧州ではクリティカルレベル
99 （5%の成長低下をもたらす AOT40）の決定にも利用されている(Mills *et al.*, 2010)。
100 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成長
101 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響の
102 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ン影
103 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。

104

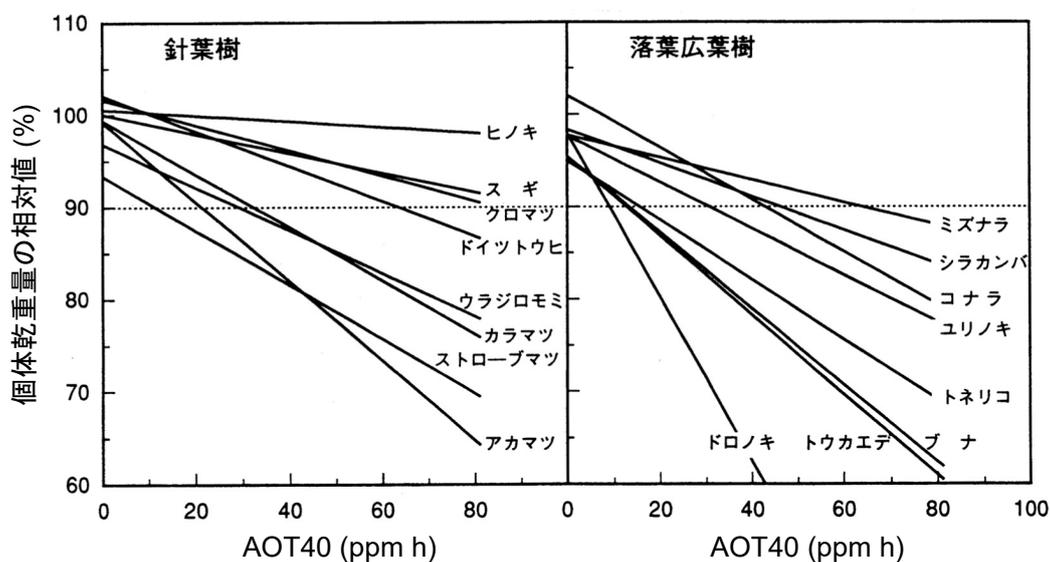
105 3.1. オゾン曝露量に基づくリスク評価事例

106 伊豆田と松村(1997)は 16 樹種の苗木の AOT40 と個体乾重量との関係を解析した（図
107 1）。回帰直線の傾きの絶対値から、ドロノキ (*Populus maximowiczii*)、トウカエデ
108 (*Acer buergerianum*)、ストロブマツ (*Pinus strobus*)、ブナなどはオゾン感受性
109 が比較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
110 もたらす 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
111 の 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.*,
112 2006, 2007, 2008; Yamaguchi *et al.*, 2007; 渡辺と山口, 2011）。ブナ、カラマツ
113 (*Larix kaempferi*)、スダジイの苗木における 4~9 月の AOT40 と個体乾物増加量と
114 の関係を解析した研究では、その回帰直線の傾きの絶対値はそれぞれ 0.198, 0.193 及び
115 0.248 であり、コナラ (*Quercus serrata*)、アカマツ、スギの苗木と比べると高く
116 （それぞれ 0.062, 0.108, 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
117 れている。ここで注意すべきは図 1 と図 2 では縦軸の計算方法が異なる点である。図 1 の
118 縦軸は異なる実験期間（1~3 成長期）の結果をそのまま解析に用いているのに対して、
119 図 2 の縦軸は 1 成長期値の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
120 って個体乾重量が 81%になった（19%低下した）場合、 $0.81 = 0.9^2$ より、1 成長期間あ
121 たり個体乾重量の相対値は 90%となる）。また、図 1 とは異なり図 2 では Y 切片を
122 100 とした回帰直線を求めている。このような解析方法の差異はクリティカルレベルの設
123 定やオゾンによる成長低下率の算出結果にも非常に大きな影響を及ぼすため、適切な解析
124 方法を検討する必要がある。一方、研究によってオゾン感受性の評価が異なることもある。
125 伊豆田と松村(1997)、Kohno *et al.* (2005)及び Yamaguchi *et al.* (2011)では、アカ
126 マツはオゾン感受性が比較的高い樹種に分類されており、図 2 との整合性がやや一致しな
127 い点が見受けられる。気象条件や栄養条件などによるオゾンの感受性への影響と考えられ
128 る。

129 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・
130 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、
131 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

132 自生している神奈川県の日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,
 133 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
 134 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
 135 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、
 136 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。
 137 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
 138 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
 139 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、
 140 森林でオゾンの影響を調査した事例は極めて少ない。

141

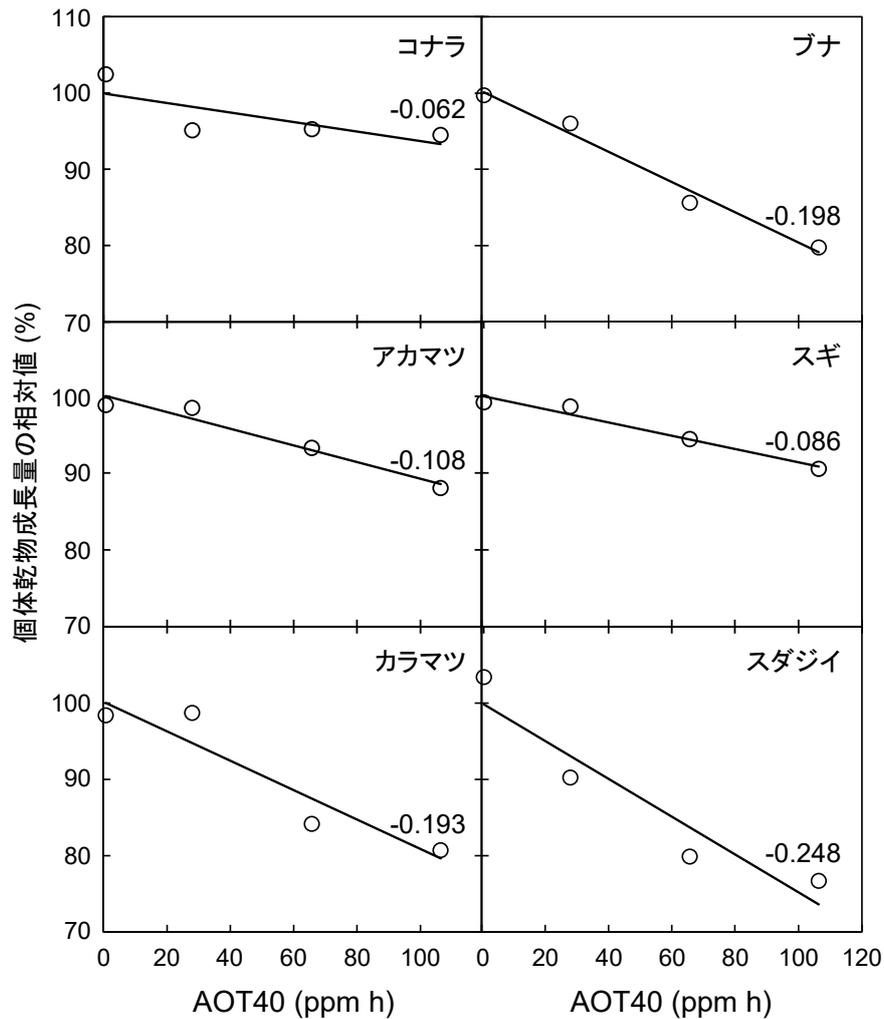


142

143 図1 オゾンのAOT40と針葉樹8種及び落葉広葉樹8種の個体乾重量の
 144 相対値との関係

145 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
 146 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
 147 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
 148 長期)の結果が含まれている。 (伊豆田と松村 1997)

149



150

151

152

153

154

155

156

157

158

159

160

161

162

163

164

165

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

Y 切片を 100 とした回帰直線を樹種ごとに示している。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 樹種の苗木は 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 樹種の苗木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

166 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
167 (各樹種の分布及び都道府県ごとの森林の齢級別材積など)と苗木を用いた実験的研究の
168 結果から、日本の代表的な針葉樹3種(カラマツ、アカマツ、スギ)の森林の各都道府県
169 における年間炭素吸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
170 収量は、現状濃度のオゾンによって0.8%低下していると推定された。

171 172 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

173 2000年代になって、欧州では環境条件や個体発生学的要因によるオゾン影響の差異も
174 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されて
175 きた(Karlsson *et al.*, 2004, 2007; Büker *et al.*, 2015)。気孔コンダクタンスの推定
176 にはJarvis型モデル(Jarvis, 1976)が一般的に使用されてきた(Mills *et al.*, 2010)。
177 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、気温、飽
178 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)と最大気
179 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、気孔を介したオゾン吸収量
180 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)、これまでに日
181 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(Hoshika *et al.*,
182 2012b; Azuchi *et al.*, 2014; Kinose *et al.*, 2014)。Kinose *et al.* (2014)は、オゾ
183 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種特異的であること
184 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、ミズナラ苗
185 (*Quercus mongolica* var. *crispula*)のオゾン吸収量は比較的少ない一方で、オゾン
186 濃度は比較的高かった。一方、シラカンバ苗(*Betula platyphylla* var. *japonica*)は、
187 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、春季のオゾン吸収
188 量は比較的多かった。また、モデリング研究を通して、オゾンは気孔コンダクタンスに影
189 響を与えることも発見された。Hoshika *et al.* (2012b)は、オゾンによってブナの10年
190 生幼木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、
191 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
192 (Ball-Woodrow-Berryモデル, Ball *et al.*, 1987)を適用し、葉のオゾン吸収量の推
193 定を行った研究事例もある(Hoshika *et al.*, 2015; Kinose *et al.*, 2017b)。

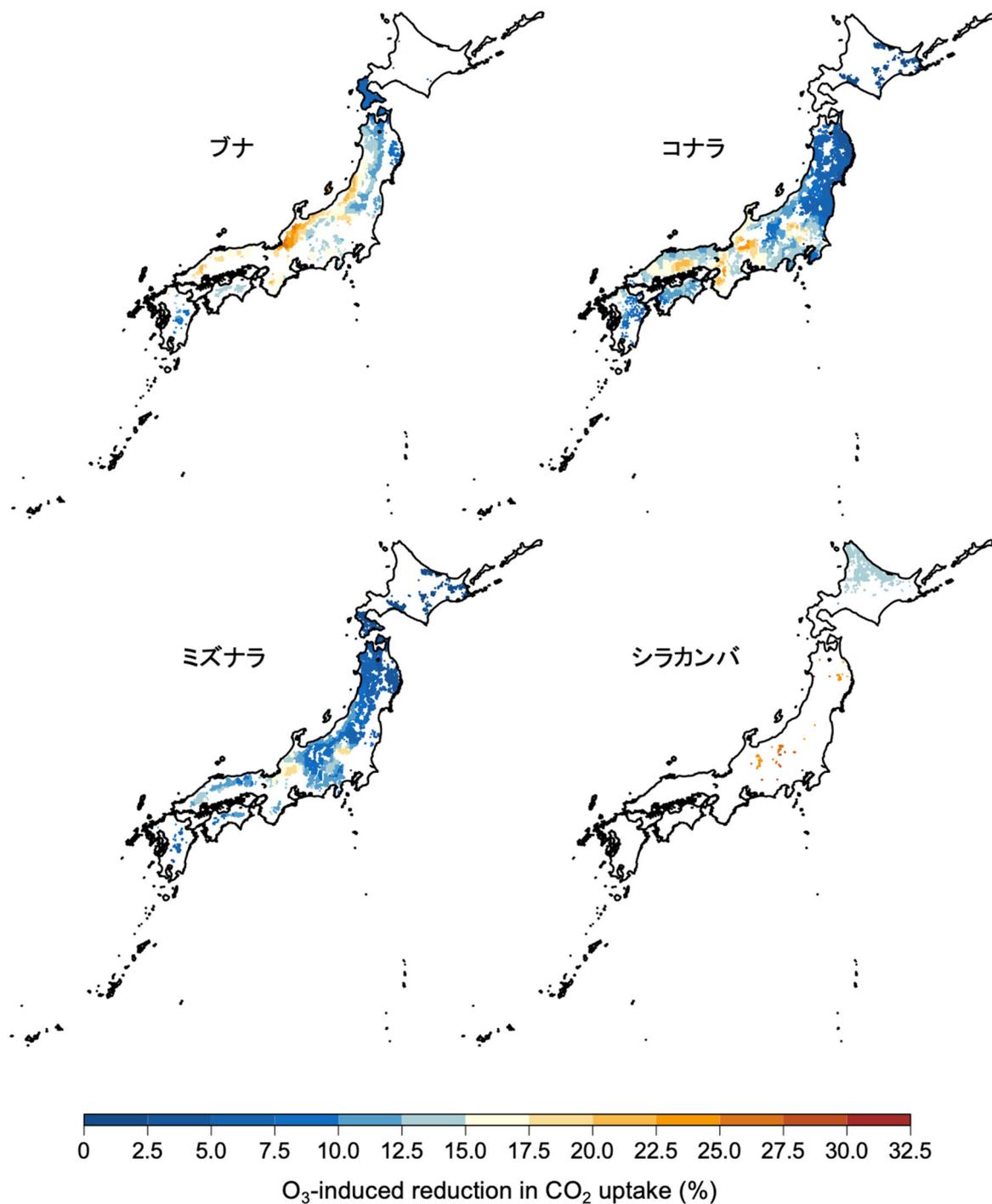
194 Hoshika *et al.* (2012a)は、日本のケヤキのAOT40とオゾン吸収量を広域推定した
195 結果、高い飽差によって誘発される気孔閉鎖は、高濃度オゾンであってもオゾン吸収量が
196 少なくなるという不一致を引き起こすことを示唆した。これはオゾン吸収量に基づく影響
197 評価のアプローチは、広域に分布する樹木に対するオゾン影響をより高い精度で評価でき
198 る可能性を示している(渡辺と山口, 2011)。

199 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
200 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

201 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
202 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
203 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
204 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
205 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/
206 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。

207 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
208 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
209 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
210 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
211 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
212 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
213 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
214 度は異なり、全国平均の年間の CO₂ 吸収量の低下率はブナ、コナラ、ミズナラ、シラカ
215 ンバの順に、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
216 いて、これらの被害を 5%に抑えるためには、現在よりも大気オゾン濃度を 28%、20%、
217 17%及び 49%低減させる必要があることが予測された。

218



219

220

221

222

223

224

225

226

227

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せられ、各データには不確実性が含まれている。ここでは、

228 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
229 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
230 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
231 (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
232 (Karnosky *et al.*, 2007; Matyssek *et al.*, 2007)。一方、Pretzsch *et al.* (2010)
233 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
234 (*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。
235 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
236 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
237 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
238 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、
239 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)。

240 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、
241 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
242 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
243 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
244 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グイマツとカ
245 ラマツ雑種 F₁ (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) 苗木の最大カルボキ
246 シル化速度 (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
247 ころ、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
248 量と光合成や成長との関係式を再検討する必要がある。

249 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
250 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
251 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
252 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
253 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
254 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
255 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
256 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。

257 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
258 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
259 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
260 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
261 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
262 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.*,

263 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 +
264 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
265 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、
266 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
267 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
268 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*
269 *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、
270 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
271 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
272 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
273 のリスク評価が期待される。

274

275 4. 群落光合成に及ぼす影響

276 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
277 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
278 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
279 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、
280 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
281 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
282 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
283 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
284 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
285 た。

286 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
287 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。
288 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
289 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})
290 が高くなる(Evans and Poorter, 2001; Kitaoka *et al.*, 2009a, b; Poorter *et al.*,
291 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、
292 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
293 *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
294 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
295 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
296 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、
297 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

298 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
299 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
300 受性の樹種間差は、欧州と米国の研究において既に報告されている(Tjoelker *et al.*,
301 1993, 1995; Kitao *et al.*, 2009)。しかしながら、既往研究は樹種によって生育環境条
302 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おいて不
303 確実性がある。一方、Watanabe *et al.* (2014a, 2015)の結果は、同一時期に同一の実
304 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種でほぼ同
305 程度であり、約10~15%であった。したがって、この結果は、同じ環境条件でも樹冠上
306 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、Kinose
307 *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り、先
308 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、そのメカ
309 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よりも
310 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量的解
311 析から明らかにした。

312 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
313 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
314 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
315 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
316 (Monsi and Saeki, 1953; Hirose 2005)、樹冠全体の光合成による炭素獲得量(PCG:
317 Photosynthetic Carbon Gain)と呼吸による炭素損失量(RCL: Respiratory
318 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
319 樹冠全体の純炭素獲得量(Net Carbon Gain, NCG = PCG - RCL)は12.4%低下し
320 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
321 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
322 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
323 ことが明らかになった。

324 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
325 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
326 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
327 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)
328 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
329 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
330 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
331 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
332 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。

333 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、
334 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
335 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
336 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*
337 *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
338 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
339 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
340 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
341 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
342 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
343 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
344 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
345 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
346 る。

347

348 5. 生物間相互作用に及ぼす影響

349 5.1. 生物ストレスに対する防御に及ぼす影響

350 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
351 *et al.*, 2002; Oßwald *et al.*, 2012; Watanabe *et al.*, 2014b)。葉の化学的防御物質
352 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;
353 Peltonen *et al.*, 2005)。Sugai *et al.* (2020)はハルニレ (*Ulmus davidiana* var.
354 *japonica*) の苗木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
355 向とニ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
356 葉の食害（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
357 って減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
358 種の苗で確認されている。一方、昆虫は植物の放出する BVOC を感知することで、その
359 位置を探索している。Masui *et al.* (2020)は Y 字管 BVOC 選好性試験を行い、ハンノ
360 キハムシは 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
361 められ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
362 しやすい化合物であり、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
363 せることが示唆された。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
364 係性に対するオゾン影響の知見は非常に限られている。

365

366

367

368 5.2. 外生菌根菌との共生に及ぼす影響

369 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
370 (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
371 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
372 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.*,
373 2003; Cairney, 2011)。一般に、オゾンは光合成に悪影響を及ぼし、根系に分配される
374 炭素量を減少させる(Grantz and Farrar, 2000; King *et al.*, 2005)。これらは、ECM
375 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
376 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.*
377 (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
378 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
379 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
380 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*
381 *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
382 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
383 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。

384

385 6. まとめ

386 我が国における樹木の成長にオゾンが及ぼす影響に係る知見を取りまとめた。オゾンの
387 曝露実験からは、現状濃度のオゾンによって、いくつかの樹種の成長が低下することが報
388 告されている。さらに、オゾン曝露実験から得られる AOT40 と樹木の個体乾物成長との
389 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%以上低下している
390 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。樹木は多年生植物であり累
391 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や、気象
392 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、オゾン
393 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。

394

395 7. 参考文献

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

- 403 *Photosynthesis Research*, Biggins, J., (ed.) Springer: Dordrecht, pp.
404 221-224.
- 405 B ker, P., Feng, Z., Uddling, J., Briolat, A., Alonso, R., Braun, S., Elvira, S.,
406 Gerosa, G., Karlsson, P.E., Le Thiec, D., Marzuoli, R., Mills, G.,
407 Oksanen, E., Wieser, G., Wilkinson, M. & Emberson, L.D. (2015) New
408 flux based dose-response relationships for ozone for European forest
409 tree species. *Environmental Pollution*, 206, 163-174.
- 410 Cairney, J.W.G. (2011) Ectomycorrhizal fungi: the symbiotic route to the root
411 for phosphorus in forest soils. *Plant and Soil*, 344, 51-71.
- 412 Evans, J.R. & Poorter, H. (2001) Photosynthetic acclimation of plants to
413 growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and
414 nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell &*
415 *Environment*, 24, 755-767.
- 416 Fine, P.V.A. & Ree, R.H. (2006) Evidence for a time - integrated species -
417 area effect on the latitudinal gradient in tree diversity. *The*
418 *American Naturalist*, 168, 796-804.
- 419 Fujinuma, Y., Furukawa, A., Totsuka, T. & Tazaki, T. (1987) Uptake of O₃ by
420 various street trees. *Environment Control in Biology*, 25, 31-39.
- 421 Furukawa, A. (1991) Inhibition of photosynthesis of *Populus euramericana*
422 and *Helianthus annuus* by SO₂, NO₂ and O₃. *Ecological Research*, 6,
423 79-86.
- 424 Furukawa, A., Totsuka, T., Katase, M. & Ushijima, T. (1983) Inhibition of
425 photosynthesis of poplar species by ozone. *Journal of the Japanese*
426 *Forestry Society*, 65, 321-326.
- 427 Grantz, D.A. & Farrar, J.F. (2000) Ozone inhibits phloem loading from a
428 transport pool: compartmental efflux analysis in Pima cotton.
429 *Australian Journal of Plant Physiology*, 27, 859.
- 430 Hampp, R. & Nehls, U. (2001) Physiology of tree root/fungus symbiosis. In
431 *Trends in European Forest Tree Physiology Research*, Huttunen, S.,
432 Heikkil , H., Bucher, J., Sundberg, B., Jarvis, P. & Matyssek, R.,
433 (eds.) Springer: Dordrecht, Vol. 2, pp. 53-62.
- 434 Hirose, T. (2005) Development of the Monsi-Saeki theory on canopy structure
435 and function. *Annals of Botany*, 95, 483-494.
- 436 Hoshika, Y., Katata, G., Deushi, M., Watanabe, M., Koike, T. & Paoletti, E.
437 (2015) Ozone-induced stomatal sluggishness changes carbon and

438 water balance of temperate deciduous forests. *Scientific Reports*, 5,
439 9871.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

493 Kinose, Y., Fukamachi, Y., Okabe, S., Hiroshima, H., Watanabe, M. & Izuta,
494 T. (2017b) Photosynthetic responses to ozone of upper and lower
495 canopy leaves of *Fagus crenata* Blume seedlings grown under
496 different soil nutrient conditions. Environmental Pollution, 223, 213-
497 222.

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

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

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

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

515 Kitaoka, S., Watanabe, Y. & Koike, T. (2009b) The effects of cleared larch
516 canopy and nitrogen supply on gas exchange and leaf traits in
517 deciduous broad-leaved tree seedlings. *Tree Physiology*, 29, 1503-
518 1511.

519 Kohno, Y., Matsumura, H., Ishii, T. & Izuta, T. (2005) Establishing critical
520 levels of air pollutants for protecting East Asian vegetation — A
521 challenge. In *Plant Responses to Air Pollution and Global Change*,
522 Omasa, K., Nouchi, I. & De Kok, L. J., (eds.) Springer: Tokyo, pp.
523 243-250.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

559 Miyama, T., Tobita, H., Uchiyama, K., Yazaki, K., Ueno, S., Uemura, A.,
560 Matsumoto, A., Kitao, M. & Izuta, T. (2019) Seasonal changes in
561 interclone variation following ozone exposure on three major gene
562 pools: An analysis of *Cryptomeria japonica* clones. Atmosphere, 10,
563 643.

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

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

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

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

576 nitrogen availability of red pine seedlings under high nitrogen load
577 and elevated ozone. *Water, Air, & Soil Pollution: Focus*, 4, 277-287.

578 Niinemets, Ü., Keenan, T.F. & Hallik, L. (2015) A worldwide analysis of
579 within-canopy variations in leaf structural, chemical and
580 physiological traits across plant functional types. *New Phytologist*,
581 205, 973-993.

582 Oßwald, W., Fleischmann, F. & Treutter, D. (2012) Host-parasite
583 interactions and trade-offs between growth- and defence-related
584 metabolism under changing environments. In *Growth and Defence in
585 Plants*, Matyssek, R., Schnyder, H., Oßwald, W., Ernst, D., Munch, J.
586 C. & Pretzsch, H., (eds.) Springer: Berlin, Heidelberg, Vol. 220, pp.
587 53-83.

588 Paludan-Müller, G., Saxe, H. & Leverenz, J.W. (1999) Responses to ozone in
589 12 provenances of European beech (*Fagus sylvatica*): genotypic
590 variation and chamber effects on photosynthesis and dry-matter
591 partitioning. *New Phytologist*, 144, 261-273.

592 Peltonen, P.A., Vapaavuori, E. & Julkunen-tiitto, R. (2005) Accumulation of
593 phenolic compounds in birch leaves is changed by elevated carbon
594 dioxide and ozone. *Global Change Biology*, 11, 1305-1324.

595 Percy, K.E., Awmack, C.S., Lindroth, R.L., Kubiske, M.E., Kopper, B.J.,
596 Isebrands, J.G., Pregitzer, K.S., Hendrey, G.R., Dickson, R.E., Zak,
597 D.R., Oksanen, E., Sober, J., Harrington, R. & Karnosky, D.F. (2002)
598 Altered performance of forest pests under atmospheres enriched by
599 CO₂ and O₃. *Nature*, 420, 403-407.

600 Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J. & Villar, R. (2009)
601 Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a
602 meta-analysis. *New Phytologist*, 182, 565-588.

603 Pretzsch, H., Dieler, J., Matyssek, R. & Wipfler, P. (2010) Tree and stand
604 growth of mature Norway spruce and European beech under long-term
605 ozone fumigation. *Environmental Pollution*, 158, 1061-1070.

606 Quoreshi, A.M., Maruyama, Y. & Koike, T. (2003) The role of mycorrhiza in
607 forest ecosystems under CO₂-enriched atmosphere. *Eurasian Journal
608 of Forest Research*, 6, 171-176.

609 Rodríguez-Calcerrada, J., Reich, P.B., Rosenqvist, E., Pardos, J.A., Cano, F.J.
610 & Aranda, I. (2008) Leaf physiological versus morphological

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

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

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

621 Sugai, T., Kam, D. G., Agathokleous, E., Watanabe, M., Kita, K. & Koike, T.
622 (2018) Growth and photosynthetic response of two larches exposed to
623 O₃ mixing ratios ranging from preindustrial to near future.
624 *Photosynthetica*, 56, 901-910.

625 Sugai, T., Okamoto, S., Agathokleous, E., Masui, N., Satoh, F. & Koike, T.
626 (2020) Leaf defense capacity of Japanese elm (*Ulmus davidiana* var.
627 *japonica*) seedlings subjected to a nitrogen loading and insect
628 herbivore dynamics in a free air ozone-enriched environment.
629 *Environmental Science and Pollution Research*, 27, 3350-3360.

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

633 Tjoelker, M.G., Volin, J.C., Oleksyn, J. & Reich, P.B. (1993) Light
634 environment alters response to ozone stress in seedlings of *Acer*
635 *saccharum* Marsh. and hybrid *Populus* L.: I. *In situ* net
636 photosynthesis, dark respiration and growth. *New Phytologist*, 124,
637 627-636.

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

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

- 645 Wang, X., Qu, L., Mao, Q., Watanabe, M., Hoshika, Y., Koyama, A.,
646 Kawaguchi, K., Tamai, Y. & Koike, T. (2015) Ectomycorrhizal
647 colonization and growth of the hybrid larch F₁ under elevated CO₂
648 and O₃. *Environmental Pollution*, 197, 116-126.
- 649 Watanabe, M., Hoshika, Y., Inada, N. & Koike, T. (2014a) Canopy carbon
650 budget of Siebold's beech (*Fagus crenata*) sapling under free air
651 ozone exposure. *Environmental Pollution*, 184, 682-689.
- 652 Watanabe, M., Hoshika, Y., Inada, N. & Koike, T. (2015) Difference in
653 photosynthetic responses to free air ozone fumigation between upper
654 and lower canopy leaves of Japanese oak (*Quercus mongolica* var.
655 *crispula*) saplings. *Journal of Agricultural Meteorology*, 71, 227-231.
- 656 Watanabe, M., Hoshika, Y., Inada, N., Wang, X., Mao, Q. & Koike, T. (2013)
657 Photosynthetic traits of Siebold's beech and oak saplings grown
658 under free air ozone exposure in northern Japan. *Environmental*
659 *Pollution*, 174, 50-56.
- 660 Watanabe, M., Hoshika, Y., Koike, T. & Izuta, T. (2017) Effects of ozone on
661 Japanese trees. In *Air Pollution Impacts on Plants in East Asia*, Izuta,
662 T., (ed.) Springer: Tokyo, pp. 73-100.
- 663 Watanabe, M., Kitaoka, S., Eguchi, N., Watanabe, Y., Satomura, T., Takagi,
664 K., Satoh, F. & Koike, T. (2014b) Photosynthetic traits and growth of
665 *Quercus mongolica* var. *crispula* sprouts attacked by powdery mildew
666 under free-air CO₂ enrichment. *European Journal of Forest Research*,
667 133, 725-733.
- 668 Watanabe, M., Matsuo, N., Yamaguchi, M., Matsumura, H., Kohno, Y. & Izuta,
669 T. (2010) Risk assessment of ozone impact on the carbon absorption
670 of Japanese representative conifers. *European Journal of Forest*
671 *Research*, 129, 421-430.
- 672 Watanabe, M., Yamaguchi, M., Iwasaki, M., Matsuo, N., Naba, J., Tabe, C.,
673 Matsumura, H., Kohno, Y. & Izuta, T. (2006) Effects of ozone and/or
674 nitrogen load on the growth of *Larix kaempferi*, *Pinus densiflora* and
675 *Cryptomeria japonica* seedlings. *Journal of Japan Society for*
676 *Atmospheric Environment*, 41, 320-334.
- 677 Watanabe, M., Yamaguchi, M., Matsumura, H., Kohno, Y. & Izuta, T. (2008)
678 Effects of ozone on the growth and photosynthesis of *Castanopsis*

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

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

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

689 Yamaguchi, M., Watanabe, M., Iwasaki, M., Tabe, C., Matsumura, H., Kohno,
690 Y. & Izuta, T. (2007) Growth and photosynthetic responses of *Fagus*
691 *crenata* seedlings to O₃ under different nitrogen loads. Trees, 21,
692 707-718.

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

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

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

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

709 伊豆田 猛. (2006) 植物と環境ストレス. コロナ社.

710 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
711 境学会誌, 47, A12-A15.

712 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
713 環境学会誌, 32, A73-A81.

- 714 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
715 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,
716 財団法人平岡環境科学研究所, pp. 383-395.
- 717 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
718 複合影響. 大気環境学会誌, 34, 74-85.
- 719 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
720 を用いたインパクト推計—. 大気環境学会誌, 38, 205-216.
- 721 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
722 及ぼす影響. 大気環境学会誌, 42, 107-117.
- 723 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.
724 大気汚染研究, 8, 113-119.
- 725 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
726 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,
727 30, 327-336.
- 728 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
729 会.
- 730 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
731 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.
- 732 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
733 影響. 電力中央研究所報告書 U02021.
- 734 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
735 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
736 境学会誌, 33, 16-35.
- 737 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
738 道支部論文集, 58, 123-124.
- 739 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
740 スク評価. 日本生態学会誌, 61, 89-96.