HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	開放系オゾン付加施設におけるシラカンバ葉内脂肪酸組成の変動 ： 植物－昆虫間コミュニケーションの視点から
Author(s)	増井, 昇; 井上, 史朗; 松浦, 英幸 他
Citation	北方森林保全技術, 41, 21-29
Issue Date	2023
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/90720
Type	departmental bulletin paper
File Information	2022_41 (6).pdf



Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

北方森林保全技術　41：21-29

Ⅰ－６　開放系オゾン付加施設におけるシラカンバ葉内脂肪酸組成の変動：植物－昆虫間コミュニケーションの視点から

増井 昇[1,2]，井上 史朗[1]，松浦 英幸[3]，アガトクレオス・エフゲニス[1, 4]，
藤戸 永志[5]，渡部　敏裕[3]，小池 孝良[3]

1 北海道大学農学院，2 現：静岡県立大学食品栄養科学部，3 北海道大学農学研究院，
4 現：南京信息工程大学応用気象学部，5 北海道大学北方生物圏フィールド科学センター

はじめに

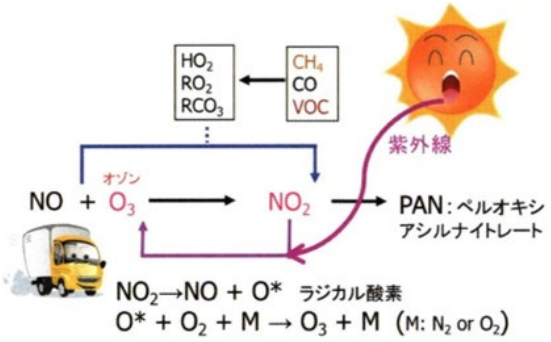
本研究課題は、2015 年から継続している開放系オゾン付加施設を利用した宿主樹木と食葉性昆虫の間に存在する“植物－昆虫ケミカル・コミュニケーションと対流圏オゾン”研究の一環である。従来、本施設に植栽されているシラカンバの生物起源揮発性有機化合物（BVOCs）とオゾンの影響を解明してきた（小池・増井 2021）。本稿では、別の信号物質として考えられる長鎖脂肪酸のオゾン（O_3）による影響の実態解明を、シラカンバを対象に論じる。

シラカンバは、北海道では街路樹や樹林地構成種として都市の住環境の維持に大切な樹種である。また、シラカンバ樹液は化粧品の原料や清涼飲料水として利用され（Terazawa　2006；小池 2010）、最近では、加工法が発達し、かつて、「雑カバ」とされてきたダケカンバやシラカンバの材にも、木材としての注目が集まっている（北方林業 2018；吉田 2021）。ここで、光合成は樹体の維持（病虫害耐性含む）と成長（分配）を担い、葉面積と個葉の機能の維持時間に影響される（小池　2020）。この葉面積の維持には葉の寿命とそれを実現できる葉の強度が関係する（Koike et al. 2006；Matsuki and Koike 2006）。物理的強度（LMA＝leaf mass per area; 葉面積当たりの葉乾重）と化学的防御が関係する病虫害耐性は、光合成の基質である大気中 CO_2 濃度の増加によって向上することが多い（例えば、Koike et al. 2006）。

急速な経済発展の歪みが生じ、2010 年代にはアジアでは人類未到の二酸化窒素（NO_2）43 $TgNO_2/yr$ が観測され、2021 年には 38 $TgNO_2/yr$ であって欧米の 4 倍量以上の NO_2 が排出されている（Qu et al.2021; 2022）。NO_2 は光化学スモッグの本体である対流圏オゾン（地表 0~10 km 付近）の前駆体であり、地域的には依然、作物被害をもたらす 80~100 ppb が、特に都市近郊で観測される（Moser-Reischl et al. 2019；伊豆田 2020；Qu et al. 2022）。

対流圏オゾンの影響

1）オゾン・パラドックス



図－1．排ガスと対流圏オゾンの模式図

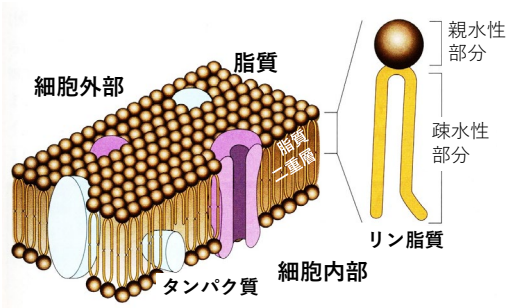
医学系でよく用いられる用語であるが（Bocci et al. 2009）、一見、空気の澄んだ郊外は植物の成長に適するように思える。しかし、実はオゾン（豆田 2020）濃度は郊外の方が高く、交通量の多い都心の O_3 濃度は低い傾向がある。このことは、郊外と都心で育成されたポプラ・クローンの成長差から実証されて久しい（Gregg et al. 2003）。同様の傾向は、札幌の郊外と都心部に生育するトドマツの成長でも確認された（Moser-Reischl et al. 2019；小池ら 2019）。O_3 の生成は、

簡略には、$NO_2 + O_2$（+ 太陽光+熱）→ $NO + O_3$、で著すことが出来る。しかし、都市域で、主に自動車の排ガスから出る一酸化窒素（NO）とオゾン（O_3）が反応して、無毒な二酸化窒素（NO_2）になる（$NO + O_3 \rightarrow NO_2 + O_2$）（IRCELine 2023; Irie et al. 2021）（図－1）。これらをオゾン・パラドックスと通称する。また、この反応は、NO タイトレーション（titration）効果*とし、解析が進んできた（吉門　2019）。

*：$NO + O_3 \rightarrow NO_2 + O_2$ の化学反応によって O_3 濃度が減少する効果

2）シグナル伝達物質への攪乱物質としてのオゾン

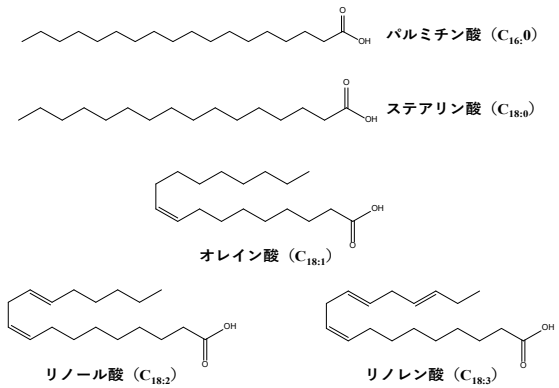
強力な酸化物である O_3 は光合成を抑制し、その結果、葉の被食防衛能を低下させる。このため、嗜好性摂食試験の結果では、植食者の好む防御能力の低い葉に被害が集中することが多い（Agathokleous et al. 2017）。一方、高濃度 O_3 存在下では、植物－昆虫ケミカル・コミュニケーションのシグナル物質となる生物起源揮発性有機化合物（BVOCs：Biogenic Volatile Organic Compounds）（Masui et al. 2022）の構造・寿命が変化し、それらの濃度や組成にも変化が生まれる（増井ら 2021a,b）。その結果、目印となる信号を失った植食者昆虫（ハンノキハムシなど狭食者）が目的の“餌”に辿り着くことが出来ない可能性があり、Y 字型の嗜好性嗅覚試験を用いて解明された（増井・小池 2020；Masui et al. 2020;　増井ら 2022）。一方、O_3 によって虫にとっての忌避物質の発生の可能性があり、アルデヒド類の探索を行なったが、バラツキが多く、処理区と対照区の差があったとは言えなかった（望月ら　未発表）。次に考えられるのは、O_3 は気孔から植物体内へ入り込むことから、葉内の細胞膜への障害である（Cross et al. 2002; 伊豆田 2020）（図－2）。特に、細胞膜の脂質を構成する代表的脂肪酸（パルミチン酸（$C_{16:0}$）、ステアリン酸（$C_{18:0}$）、オレイン酸（$C_{18:1}$）、リノール酸（$C_{18:2}$）、リノレン酸（$C_{18:3}$）など）への O_3 の影響が問題になる（増井・小池 2020）。また、ジャスモン酸（JA）をはじめシグナル伝達（佐治ら 2002）や分子機構からの解析も進んできた（青野 2023）。



図－2.　生体膜の模式図

3）細胞膜の脂肪酸組成への影響

O_3 が葉の防御能力や栄養に及ぼす影響は近年多く明らかにされてきた（例えば、伊豆田 2020；小池・増井 2021）。しかし、細胞膜を構成する脂質のうち、長鎖脂肪酸（long chain fatty acid　：LCFA）が O_3 により過酸化されていく現象自体は認められているものの、実際の LCFA の季節ごとの動態や組成に及ぼす高 O_3 の影響はまだ多くが未解明である（青野 2023）。LCFA は草食性昆虫の行動に影響を与える因子であることが認識されている。例えば、葉に含まれる LCFA は、栄養として機能するだけでなく（例えば、Canavoso et al. 2001）、昆虫に対する嗅覚シグナルとしても機能している（Schoonhoven et al. 2005）。主要な LCFA、特に不飽和 LCFA であるオレイン



図－3.　飽和脂肪酸 2 種と不飽和脂肪酸 3 種

酸（$C_{18:1}$）、リノール酸（$C_{18:2}$）やリノレン酸（$C_{18:3}$）は、宿主植物への受容と植食性昆虫の成長を促進する（Ishangulyyeva et al. 2016）。飽和 LCFA（パルミチン酸 $C_{16:0}$；ステアリン酸 $C_{18:0}$）にも同様の機能がある（図－3）。この様な LCFA の生物学的観点から、高濃度 O_3 環境下における LCFA 動態を明らかにすることが求められる。そこで、開放系 O_3 付加施設で成長したシラカンバの葉の LCFA 量及び組成を分析し、O_3 による LCFA 減衰を調査した。

ジャスモン酸（JA）は、植物が誘導する防御システムの一つとして生産・蓄積される（Fürstenberg-Hägg et al. 2013）。そのため、JA の前駆体であるリノレン酸は、傷害を受けた際に JA を生合成するために必要となる物質である（Liechti and Farmer, 2002）。また、リノレン酸の前駆体であるリノール酸は、防御化合物の生合成に先立ち、リノール酸からリノレン酸への過酸化を経て、リノレン酸に追随することも指摘できる（水谷ら 2019）。このような LCFA の生物学的機能に関する観点から、野外における葉の LCFA の動態に注目する必要がある。なお、葉は LCFAs も高濃度酸素の影響を受け、不飽和脂肪酸の過酸化は LCFAs の酸化産物であるマロンジアルデヒド（MDA）として検出される（Yan et al. 2010）。

本報告では、O_3-FACE システムにおいて、長期間の O_3 処理（対照区と高濃度 O_3）の間で LCFAs の含有量及び組成を比較することを目的とした。不飽和 LCFA は炭素-炭素二重結合上で O_3 との反応性が高いこと（Chu et al. 2019）に基づき、葉展開後の O_3 曝露によりリノール酸やリノール酸などの不飽和 LCFA の量が飽和 LCFA よりも多く減衰すると仮定した。

材料と方法

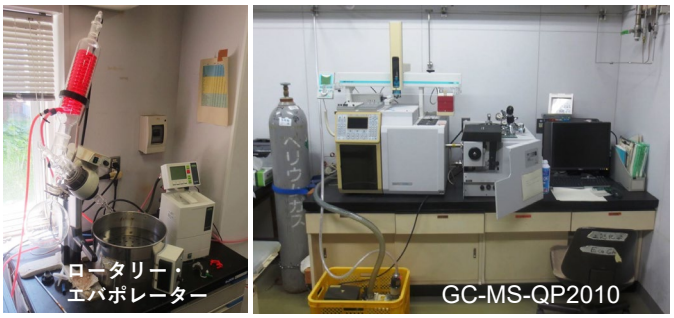
1）測定葉

異型葉（春葉と夏葉）を有するシラカンバの葉は、BVOC 放出など他の生理活動で見られるように（Koike 1995; Hoshika et al. 2013；Masui et al. 2022）、LCFA の量や組成にも影響を与える可能性がある。そこで、展葉後の葉のステージ（初期と後期）ごとに、異型葉による LCFA の違いに着目した。本研究において、「葉の初期段階」は展葉完了直後の葉の発達段階を意味し、「葉の後期段階」は一定期間（老化前）当年の O_3 曝露を受けた成熟葉を意味する。葉の初期段階は、展葉完了後の短い期間において、その年の O_3 曝露による直接的な影響を受けにくかった。したがって、LCFA に対する O_3 曝露の直接的な影響は、初期よりも後期でより顕著に現れると考えられる。

測定葉のサンプリングは、春葉は 5 月下旬から 7 月上旬、夏葉は 7 月下旬から 9 月中旬に、番号のついた木の枝（地上から 1.5 m）から葉を採取した。各シーズンのサンプルはすべて、晴れた日の日中（午前 8 時から午前 10 時まで）に採取した。各時期に樹木 1 個体あたり 6 枚の葉をサンプルとして採取した。葉の LCFA に対する虫害による誘導反応の影響を避けるため、すべてのサンプリング葉は、昆虫の摂食跡の無い葉を無作為に選択した。採取した葉は、すぐにビニール袋に入れ、－64℃のディープフリーザーで保存した。サンプリング数は、各 O_3 処理区の春、夏葉について、合計 9 サンプル（3 個体×3 プロット）であった。

2）脂肪酸の分析

液体窒素を用い、各葉試料を乳鉢と乳棒で粉状に破砕した。次に、粉末化した葉の重量を測定し、アルミホイルで覆ったステンレス製ビーカーに酢酸エチルを加え（3 ml/葉 g）、25℃の一定温度で 24 時間保持し、葉の脂肪酸を抽出した。また、GC-MS 分析における内部標準物質として、ヘプタデカン酸（$C_{17:0}$；マーガリン酸；10 μ g/ml）の 100 μ l 溶液を抽出液中に添加した。次に、粗抽出物を吸水綿で濾過し、さらに精製して抽出液をロータリー・エバポレーターで濃縮した。その後、濃縮した液体にメタノール（0.5 ml）および TMS-ジアゾメタン溶液（0.6 ml）を添加し、氷冷下で 30 分間静置し LCFA をメチルエステル化した。メチルエステル化した材料を 30 秒間窒素気流にさらし、ロータリー・エバポレーターで再度濃縮した。最後に、GC-MS 分析用に抽出物をヘキサン溶液として調製した（Masui et al. 2023; 図－4）。

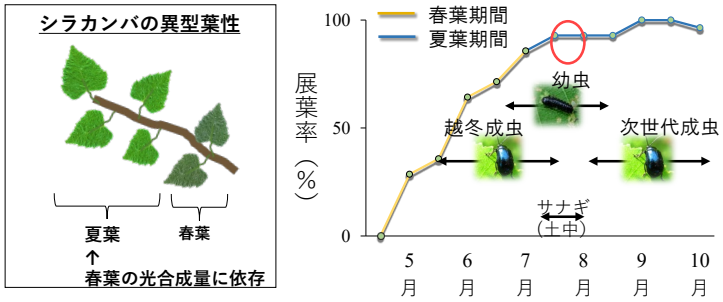


図－4．ロータリー・エバポレーターと GC-MAS

分析はガスクロマトグラフ質量分析計（GC-MS, QP2010、Shimadzu、京都）を用いて実施した（条件は注入温度 250℃、溶融シリカキャピラリーカラム：BPX-5；トレイジャン・サイエンティフィック・ジャパン、横浜）を使用した。温度プログラムは、200℃で 5 分間開始し、その後 8 ℃/分で 300℃まで昇温し、5 分間維持した。キャリアガスとしてヘリウムを用い、線速度 1.04 mL/min で、全スペクトルを範囲（m/z：10～400）内でスキャンした。パルミチン酸メチル、ヘプタデカン酸メチル、ステアリン酸メチル、オレイン酸メチル、リノール酸メチル、リノレン酸メチルの合成脂肪酸と保持時間を比較し、エステル化脂肪酸のピークを特定した。脂肪酸の量は、内部標準（ヘプタデカン酸 $C_{17}H_{34}O_2$ メチル）に対する各検量線と、脂肪酸の原体抽出物に対する内部標準の量（1 μ g/g）に基づいて算出した。

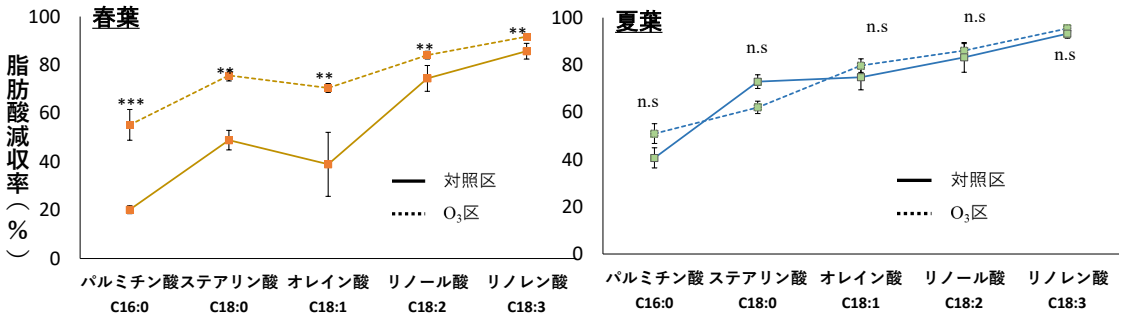
葉の脂肪酸組成の変化

異型葉を持つカバノキ属の中でシラカンバは、春葉ではトリコーム密度が高く、化学的防御能力も高い。これは葉原基の前年度の準備情況から見ても、夏葉の展開には、春葉の光合成産物に完全に依存するからである（Koike 1995; Matsuki et al. 2004; Hoshika et al. 2013）。春葉と夏葉を構成する脂質の量的な違いを、初期段階の LCFA 量（初期 LCFA 量）に着目した結果、春葉よりも夏葉で明らかに高く、それは、パルミチン酸やステアリン酸などの飽和 LCFA が多かった。



図－5．シラカンバの異型葉性とハンノキハムシの生活史

シラカバの春葉の LCFA は、組成よりも主に量において、O_3 の影響を受けている。しかし、



図―6．春葉と夏葉の各種脂肪酸の減収率

（脂肪酸減衰率：展葉初期の脂肪酸量を 100%とした場合の、後期サンプリング時の割合）

春葉：いずれの脂肪酸も有意に減少、 夏葉：処理区間で差はない （対照区でも減衰率が高い）春葉の方が, O_3 曝露による 脂肪酸の量的影響 を受けやすい。**,***：有意差有、ns:有意差なし

夏葉では O_3 は LCFA の組成（量よりも）に有意な影響を与えた。したがって、シラカンバ葉の LCFA に対する O_3 効果は、春葉では主に量的（量）、夏葉では質的（組成）であると考えられる。この量的な差は、開葉直後の春、越冬成虫が盛んに食べ始める時期でもある（Masui et al. 2020）（図－5）。

LCFA が減少するにつれて、初期から後期にかけて飽和 LCFA の優位性が高まる理由は、常温条件下でも不飽和 LCFA の減少比率が飽和 LCFA の減少比率より高いためである（図－6）。したがって、葉の種類、LCFA の種類、植物のフェノロジー（生物季節）は、LCFA の違いに、量・質ともに影響を与える可能性がある。

春葉では、O_3 処理した初期葉で特に飽和 LCFA が増加した。実験に供した樹木は FACE システムで 4 年間の高濃度 O_3（日中、約 70 ppb）に暴露されており、当年の曝露影響ではなく、O_3 曝露履歴による影響であると思われる。酸化されやすい不飽和 LCFAs に比べ、飽和 LCFAs 量の増加は、高濃度 O_3 に対する“適応”である可能性がある。しかし、LCFAs の量は、当年の O_3 曝露の影響として、春葉の後期には減少する傾向にあることがわかった。このように、春葉では「増加」（5 月）から「減少」（7 月）へと変化するターニングポイントが存在することがわかった（Masui et al. 2023）。この時期は、光合成生産の中心が春葉から夏葉へ変わる時期でも有る。

夏葉では、当年の O_3 曝露による LCFA の減少比率に大きな影響はなく（図－6）、この結果、O_3 による量的変化から、夏葉よりも春葉の方が O_3 に対する感受性は高いことがわかった。北海道では偏西風の大きな流れから、主に 4～6 月頃は対流圏 O_3 濃度が高く、60~90 ppb（通常は 25～35 ppb）に達することも多い。したがって、春葉では特に O_3 曝露による LCFA 減衰のリスクが高いことが明らかになった。一方、夏葉の初期段階では組成（質的）差が見られ、O_3 上昇による春葉と夏葉間の組成差が初期段階で打ち消されたことがわかる。

夏葉の初期段階において、LCFA がわずかに減少する傾向は、実験木の過去の O_3 曝露によるものか、あるいは春葉を通じた当年の O_3 曝露の間接的な影響であると考えている。また、夏葉の LCFA の含有量が O_3 区の初期段階で少ないことは、春葉に対する O_3 曝露で光合成がわずかに抑制され、光合成生産による夏葉への投資（炭素源）が限られることを反映した。O_3 による光合成抑制は、春葉よりも夏葉の方が加齢とともに大きくなるが（Hoshika et al.　2013）、春葉の初期段階では LCFA 量の低下として現れなかった。春・夏葉では、不飽和 LCFAs（リノレン酸とリノール酸）が飽和 LCFA（パルミチン酸、ステアリン酸、オレイン酸）よりも高い減少率を示し、大気中の O_3 レベル（約 30ppb）でも高い比率で減少した。このため、当年度の高濃度 O_3 曝露によって、これらの LCFA がさらに変化することはなかった。

脂肪酸とハンノキハムシの行動の視点

病虫害への防御としては、ジャスモン酸（JA）が重要な役割を果たす。リノレン酸やその合成過程におけるその他の LCFA も、植物におけるジェスモン酸（JA）の前駆体である（Vick and Zimmerman 1987）。本研究では、春葉が特に顕著であったが、LCFA は O_3 区で低下する傾向を示した。シラカンバのリノレン酸およびその前駆体である LCFA の減少は葉の防御ポテンシャルを低下させることを示唆している。つまり、北海道では O_3 濃度が高くなりやすい春で春葉の減衰リスクが高く、夏葉も結果的に春葉からの影響で低下した。この点は、葉中の JA 濃度を分析し今後検証する必要がある。同様に、リノール酸やリノレン酸の“消費”は、誘導防衛反応として、C6-アルデヒド、C6-アルコール、酢酸（Z）-3-ヘキセン-1-イルなどのエステルを含む揮発物質の生産にも関与する可能性がある（Aljbory and Chen 2018）。

LCFA が昆虫の活動を制御する生物学的機能を示すと仮定すると、LCFA の違いは、LCFA の各特性によって昆虫の葉に対する反応が異なることを示唆している。嗅覚反応に関しては、LCFA のブレンド（質的な違い）が BVOC と同じく昆虫を引き付けるために大きな役割を果た

す（Bosch et al. 2000; Manosalva et al. 2011; Sarkar et al. 2013; Sarkar and Barik 2015：Masui et al. 2020）。シラカンバを含む狭食者であるハンノキハムシ（*Agelastica coerulea*）の場合、異型葉を持つシラカンバ葉は、ハンンキハムシの異なる発達段階に対応している。このことから、今後、LCFA を用いた Y 字型嗅覚嗜好性試験（Fuentes ら 2013、Masui ら 2020）などの嗅覚反応試験を行い、O_3 存在下での 5 つの LCFA の個別またはブレンドの評価を行う価値がある。

シラカバの葉では、春葉の初期に前年からの O_3 曝露下での可能性を除き、当年の O_3 曝露によって LCFA 量が減少する傾向があることが示されている。このような LCFA 量の差は、植食性昆虫に対する植物の魅力にどの程度の影響を与えるのか、また、観察された LCFA 量の差は植物と植食性昆虫の相互作用に大きな影響を与えるのかについて知る必要がある。

嗅覚的な魅力以外に、LCFAs と植食性昆虫の摂食との関係も重要である（Eigenbrode and Espelie 1995）。鱗翅目など多くの昆虫種は、リノール酸やリノレン酸などの不飽和 LCFA を食料として求め、これらの量は幼虫の成長や成虫の繁殖力に影響を与える（Canavoso et al. 2001）。同じ FACE システムを用いた先行研究では、O_3 の直接的または間接的な影響により、食害（Agathokleous et al. 2017）や昆虫の発生（Abu ElEla et al. 2018）に大きく影響することがわかった。これらの知見では、高 O_3 下での防御化合物（縮合タンニン、総フェノールなど）の葉での濃度が理由として考えられているが、重要な栄養分としての LCFA の役割については検討されていない。LCFA から見た植物―昆虫の行動に対する影響について、より包括的に理解するためにさらなる研究が必要である。

本実験により、シラカンバの葉の種類によって、LCFA の O_3 に対する感受性に差があることが明らかになった。また、表面ワックスや内部成分などの LCFAs の分布は、植物種や葉の種類によって異なる（Downer and Matthews 1976; Malik et al. 2016）。したがって、新たな研究においては、葉の表層と内層（細胞膜）といった異なる区画で LCFA の O_3 に対する応答を検討する必要がある。

謝辞

開放系オゾン付加施設の維持・管理にご支援いただいた上田龍四郎氏（元ダルトン北海道）と故・市川一氏（北方生物圏フィールド科学センター）に感謝する。本研究費の一部には、学術振興会・科学研究費「オゾン増加環境での落葉樹の植物起源揮発性有機化合物と食葉性昆虫の動態解明　（16K14932）代表・小池孝良と JST（科学技術振興財団）戦略的国際共同研究プログラム（SICORP）日本-中国（環境・エネルギー分野）代表・渡部敏裕による。

文献

Abu ElEla SA, Agathokleous E, Koike T (2018) Growth and nutrition of *Agelastica coerulea* (Coleoptera: Chrysomelidae) larvae changed when fed with leaves obtained from an O_3-enriched atmosphere. Environmental Science and Pollution Research 25:13186–13194.

Agathokleous E, Sakikawa T, Abu ElEla SA, Mochizuki T, Nakamura M, Watanabe M, Kawamura K, Koike T (2017) Ozone alters the feeding behavior of the leaf beetle *Agelastica coerulea* (Coleoptera: Chrysomelidae) into leaves of Japanese white birch (*Betula platyphylla* var. *japonica*). Environmental Science and Pollution Research 24:17577–17583.

Aljbory Z, Chen MS (2018) Indirect plant defense against insect herbivores: a review. Insect Science 25:2-23.

青野光子（2023）オゾン等大気汚染物質による植物の環境ストレス応答の分子的機構解明に関する研究. 大気環境学会 58：10-17

Bocci V, Borrelli E, Travagli V, Zanardi I. (2009) The ozone paradox: Ozone is a strong oxidant as well as a medical drug. Medical Research Review 29: 646-682.

Bosch OJ, Geier M, Boeckh J (2000) Contribution of fatty acids to olfactory host finding of female *Aedes aegypti*. Chemical Senses 25:323–330. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.chemse.a014042

Canavoso LE, Jouni ZE, Karnas KJ, Pennington JE, Wells MA (2001) Fat metabolism in insects. Annu Rev Nutr 21:23–46.Bosch et al. 2000

Cross CE, Valacchi G, Schock B, Wilson M, Weber S, Eiserich J, van der Vliet A. (2002) Environmental oxidant pollutant effects on biologic systems-a focus on micronutrient antioxidant–oxidant interactions. American Journal of Respiratory and Critical Care Medicine 166: 544-550.

Chu Y, Cheng TF, Gen M, Chan CK, Lee AKY, Chan MN (2019) Effect of ozone concentration and relative humidity on the heterogeneous oxidation of linoleic acid particles by ozone: an insight into the interchangeability of ozone concentration and time. ACS Earth Space Chem 3:779–788.Chu et al. 2019

Downer RGH, Matthews JR (1976) Patterns of lipid distribution and utilisation in insects. American Zoology 16:733–745.

Eigenbrode SD, Espelie KE (1995) Effects of plant epicuticular lipids on insect herbivores. Annual Review of Entomology 40:171–194.

Fuentes JD, Roulston TH, Zenker J (2013) Ozone impedes the ability of a herbivore to find its host. Environmental Research Letter 8:014048. https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/1/014048

Fürstenberg-Hägg J, Zagrobelny M, Bak S (2013) Plant defense against insect herbivores. International Journal of Molecular Science 14:10242-10297.

Gregg JW, Jones CG, Dawson TE.（2003）Urbanization effects on tree growth in the vicinity of New York City. Nature 424：183-187.

北方林業企画（2018）道産カンバ類の資源と用途拡大、北方林業、795（69－3）

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

IRCEL-CELINE (2023) Belgian Interregional Environment Agency (IRCEL-CELINE) Current Air Quality Measurements: https://www.irceline.be/en (2023 年 6 月 24 日訪問)

Irie, H., Yonekawa, D., Damiani, A., Hoque, H. M. S., Sudo, K., & Itahashi, S. (2021) Continuous multi-component MAX-DOAS observations for the planetary boundary layer ozone variation analysis at Chiba and Tsukuba, Japan, from 2013 to 2019. Prog. Earth Planet. Sci. 8(1).

Ishangulyyeva G, Najar A, Curtis JM, Erbilgin N (2016) Fatty acid composition of novel host jack pine do not prevent host acceptance and colonization by the invasive mountain pine beetle and its symbiotic fungus. PLoS One 11:e0162046. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0162046

伊豆田猛（2020）大気環境と植物、朝倉書店

Koike T. (1995) Physiological ecology of the growth characteristics of Japanese mountain birch in northern Japan: a comparison with Japanese mountain white birch", Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 409-422.

Koike T, Matsuki S, Choi DS, Matsumoto T, Watanabe Y, Maruyama Y. (2006)

Photosynthesis, leaf longevity and defense characteristics in trees of Betulaceae planted in Northern Japan. Eurasian Journal of Forest Research 9: 69-78.

小池孝良（2010）野ウサギの好きなカンバ類 ―世界のカンバ類の食害抵抗性―、北方林業 63: 2-5.

小池孝良（2020）収録：小池孝良ら編著、木本植物の生理生態、共立出版、26-36.

小池孝良・菅井徹人・渡部敏裕・市川一・藤戸永志・佐々木圭子・曲来葉・渡辺誠・荒川圭太・山﨑友紀・佐藤冬樹（2019）都市生態系へのオゾン汚染の影響：実験的研究によるＪＳＴへのとり組み．北方森林保全技術 37：11-17.

Liechti R, Farmer EE (2002) The Jasmonate Pathway. Science 296:1649–1650.

増井昇・小池孝良（2020）大気汚染が植物―昆虫間のコミュニケーションを阻害する―植物由来揮発性物質の役割―、樹木医学研究 24: 213-214.

増井昇・谷晃・松浦英幸・渡部敏裕・藤戸永志・佐々木圭子・佐藤冬樹・高木健太郎・アガトクレオス エフゲニオス・小池孝良（2021a）多樹種の生物起源揮発性有機炭素（BVOC）の計測と植食性昆虫の動態解明、北方森林保全技術 39: 1-5.

増井昇・谷晃・塩尻かおり・佐藤冬樹・小池孝良（2021b）BVOC から見た農林緑地の生態系バランス：対流圏オゾンの影響を中心に、北海道の農業気象 73: 30-36.

増井昇・塩尻かおり・谷晃・松浦英幸・小池孝良（2022）植物由来香気成分が繋ぐ植物-昆虫関係と対流圏オゾンの影響．北海道の農業気象 74: 6-11.

Masui N, Mochizuki T, Tani A, Matsuura H, Agathokleous E, Watanabe T, Koike T (2020) Does Ozone alter the attractiveness of Japanese white birch leaves to the leaf beetle *Agelastica coerulea* via changes in biogenic volatile organic compounds (BVOCs): An examination with the Y-tube test. Forests 11. 58; https://doi.org/10.3390/f11010058

Masui N, Tani A, Matsuura H, Agathokleous E, Watanabe T, Koike T. (2022) Elevated ozone disrupts the plant-insect communication; Changes of attractiveness of Japanese white birch leaves to *Agelastica coerulea* via Biogenic Volatile Organic Compounds (BVOCs). Eurasian Journal of Forest Research　22: 63-68.

Masui N, Shiojiri K, Agathokleous E, Tani A, Koike T. (2023a) Elevated O_3 threatens biological communications mediated by plant volatiles: A review focusing on the urban environment. Critical Reviews in Environmental Science and Technology, https://doi.org/10.1080/10643389.2023.2202105. (CREST)

Masui N, Inoue S, Agathokleous E, Matsuura H, Koike T. (2023b) Elevated ozone alters long-chain fatty acids in leaves of Japanese white birch saplings. Environmental Science and Pollution research (in press). DOI:10.1007/s11356-023-28056-0

Matsuki S, Sano Y, Koike T (2004) Chemical and physical defence in early and late leaves in three heterophyllous birch species native to northern Japan. Annals of Botany 93:141–147. https://doi.org/10.1093/aob/mch022

Matsuki S, Koike T (2006) Comparison of leaf lifespan, photosynthesis and defensive traits across seven species of deciduous broad-leaf tree seedlings. Annals of Botany 97: 813 - 817.

水谷正治・士反伸和・杉山暁史（2019）基礎から学ぶ植物代謝生化学、羊土社

望月智貴・崎川哲一・河村公隆・小池孝良（未発表）　開放系オゾン施設で生育するシラカンバ葉のアルデヒド類.

Moser-Reischl A, Rötzer T, Biber P, Ulbricht M, Uhl E, Qu LY, Koike T, Pretzsch H. (2019) Growth of *Abies sachalinensis* along an urban gradient affected by environmental pollution in Sapporo, Japan. Forests 10 707; doi:10.3390/f10080707.

Manosalva L, Pardo F, Perich F, Mutis A, Parra L, Ortega F, Isaacs R, Quiroz A (2011) Behavioral responses of clover root borer to long-chain fatty acids from young red clover (*Trifolium pratense*) roots. Environmental Entomology 40:399–404.

Qu LY, Wang XN, Mao QZ, Agathokleous E, Choi D-S, Tamai Y, Watanabe T, Koike T. (2021) Responses of ectomycorrhizal diversity of larch and its hybrid seedlings and saplings to elevated CO_2, O_3, and high nitrogen loading. Eurasian Journal of Forest Research 22：23-27.

Qu LY, Wang YN, Shi C, Wang XK, Masui N, Rötzer T, Watanabe T, Koike T. (2022) Vigor and health of urban green resources under elevated O_3 in Far East Asia. IntechOpen (Environmental Sciences) series, DOI 10.5772/intechopen.106957

佐治光　(2018) オゾン等の大気汚染物質に対する植物の応答に関与する遺伝子とその機能、大気環境学会誌 53：36－44.

Sarkar N, Barik A (2015) Free fatty acids from *Momordica charantia* L. flower surface waxes influencing attraction of *Epilachna dodecastigma* (Wied.) (Coleoptera: Coccinellidae). International Journal of Pest Management 61:47–53.

Sarkar N, Mukherjee A, Barik A (2013) Olfactory responses of *Epilachna dodecastigma* (Coleoptera: Coccinellidae) to long-chain fatty acids from *Momordica charantia* leaves. Arthropod-Plant Interactions 7:339–348.

Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M (2005) Insetc-plant Biology. Oxford University Press, Oxford.

Terazawa M. (2006) Tree Sap III, Hokkaido University Press.

Vick BA, Zimmerman DC. (1987) Pathways of Fatty Acid Hydroperoxide Metabolism in Spinach Leaf Chloroplasts. Plant Physiology 85: 1073-1078.

Yan K, Chen W, He X, Zhang G, Xu S, Wang L (2010) Responses of photosynthesis, lipid peroxidation and antioxidant system in leaves of *Quercus mongolica* to elevated O_3. Environmental an Experimental Botany 69:198–204.

吉田俊也 (2021) 北海道における広葉樹施業, 北の森だより(森林総研北海道支所) 24: 4-5

吉門洋（2019）都市圏周辺のオゾン濃度変化と NO タイトレーション（首都圏を中心に）、大気環境学会 54：185-193