

은행나무의 잎끝마름병에 미치는 SO₂의 영향

강연지 · 박소홍 · 이두형 · 배공영
서울시립대학교 환경원예학과 도시환경연구실

Effect of SO₂ on Leaf Tip Blight of *Ginkgo biloba* caused by *Coniothyrium* sp.

Yun-Jie Kang, So-Hong Park, Du-Hyung Lee and Gong-Young Bae (Department of Environmental Horticulture, The University of Seoul, Seoul 130-743, Korea)

ABSTRACT : To examine the relationship between air pollution and occurrence of disease in plants, we investigated the alteration of physiology and biochemistry of *Ginkgo biloba* by inoculating with *Coniothyrium* sp. and fumigating with 0.1 $\mu\text{l/l}$ SO₂. Visual damage did not appear but photosynthesis, CO₂ use efficiency (CUE) and water use efficiency (WUE) were reduced when *G. biloba* was exposed to SO₂ for 7days (8 hours a day). When inoculated with *Coniothyrium* sp., the severities of damage in *G. biloba* showed a threefold difference between SO₂-treatment (SI) and SO₂-free treatment (SFI) at day 42 from initial inoculation. Little difference was observed in sugar contents that may be used pathogens feed, among control, SFI and SI. In spite of the reduction in photosynthetic rate, sugar contents and CUE were maintained. WUE was enhanced 13% more at SI than SFI. The CO₂ fixation boosted because of enhanced WUE, and thus sugar synthesis was not affected. In addition, sugar transport seems to be retarded for some internal alteration. Consequently, the severity of SI was more serious than that of SFI, because *Coniothyrium* sp. easily invades into the physical texture of *G. biloba* weakened by SO₂ fumigation and because sugar was accumulated in leaves of *G. biloba*.

Key Words : air pollution, CO₂ use efficiency, plant disease, photosynthesis, water use efficiency

서론

도시지역에서는 화석연료의 사용과 자동차 배기 가스 등의 영향으로 질소산화물과 오존 등이 문제가 되고 있으며¹⁾ 이러한 물질들은 식물에게도 영향^{2,3,4)}을 미쳐 도시녹지 피해가 가속화되고 있다. 그러나 현재 SO₂의 배출은 대기오염규제법안에 의해 감소^{5,6)}하고 있어 고농도의 오염은 보이지 않으나 저농도로 유지되면서 장기간·광범위한 대기오염 현상을 일으키고 있다. 따라서 식물은 대기오염에 만성적으로 접하게 되어 급성적으로 나타나는 직접적인 피해보다는 식물의 생리장해와 병충해 발생등의 간접적인 피해가 가속화될 것으로 예상된다.

지난 100년동안 가스상의 대기오염물질로 인해 식물에 해충발생과 번식이 증가되었다^{7,8)}.아메리카 북서부 금속제련소 주변의 SO₂ 농도가 높은 지역에서는 침엽수 및 활엽수의 뿌리의 병해가 증가하는 경향이 확인되었고, 공장 주변의 식물체에 여러 종류의 동고성 병해가 많이 발생한다는

보고가 있다. 또한, 최근 지구 온난화에 문제가 되는 CO₂ 가스 농도의 증가에 의해 진균의 밀도가 증가되었으며^{9,10)} SO₂를 초본식물과 곡류에 100 nl l^{-1} 이하로 처리했을 때, 진딧물 성장증가가 나타났다^{11,12,13,14,15)}. 전나무에 저농도의 SO₂를 장기간 처리했을 경우에도 딱정벌레의 생장율은 무처리구보다 3배이상 높았다¹⁶⁾. 그 외에도 너도밤나무¹⁶⁾, 자작나무¹⁷⁾, 밀¹⁸⁾, 양배추¹⁸⁾, 소나무¹⁸⁾에서도 SO₂에 의해 진딧물의 생장이 증가했다. 또한, NO₂를 소나무¹⁶⁾, 자작나무¹⁶⁾, 밀¹⁸⁾, 콩¹⁹⁾, 보리¹⁹⁾등에 처리했을 경우에도 진딧물의 생장이 증가했다. 반면, O₃의 경우에는 SO₂나 NO₂에 비해 명확한 결과를 보이지 않았는데, 이것은 O₃가 산화력이 강하여 살균소독제로 작용했기 때문인 것으로 생각된다.

이렇게 오염물질로 인해 식물에 병충해가 증가하는 이유는 아직 명확하게 밝혀지지 않았으나 고농도의 CO₂가 식물 잎의 starch과 sucrose의 함량을 증가시켰고²⁰⁾, 저농도의 만성적 SO₂에 처리된 콩의 잎에서도 sucrose, fructose, glucose의 증가가 관찰되어²¹⁾ 환경스트레스를 받은 식물에

서 해충의 먹이가 되는 수용성 당의 증가는²¹⁾ 병충해 발생을 증가시킬 가능성이 높은 것으로 생각된다.

90년대 이후 우리 나라에서도 도시가로수로 이용되고 있는 양버즘나무의 방패벌레피해가 급증하고, 은행나무의 잎끝마름병등의 병발생도 증가하고 있는데, 이러한 현상 역시 대기오염에 그 원인이 있는 것으로 추정된다. SO₂는 고농도일 때는 색소를 파괴하고 지질을 과산화시켜 생체막을 파괴하는 등의 장해를 일으키지만²²⁾, 저농도일 때는 기공의 개도를 증가시키고²³⁾, 기공으로 유입된 SO₂는 sulphate로 전환된 뒤²⁴⁾ 세포 내로 유입되어²⁵⁾ 오히려 식물체를 건강하게 하여 병원균에 대한 저항력을 증가시킬 수도 있을 것으로 추정된다. 따라서 본 연구에서는 이러한 연구 결과들을 토대로 식물이 대기오염에 노출되었을 때, 과연 병발생이 증가하는지 그리고 그 원인은 당의 축적에 있는지 검토하고자 은행나무에서 발생하는 잎끝마름병균을 분리한 후 SO₂ 처리한 식물에서 병발생이 증가하는지를 규명하고자 한다.

재료 및 방법

식물재료

본 실험에서는 은행나무(*Ginkgo biloba*) 1년생 묘목을 구입하여 Vermiculite, Peatmoss, Perlite가 2 : 2 : 1 (v/v/v)의 비율로 혼합된 배양토에 이식한 후 주간 25±0.5°C, 야간 20±0.5°C, 상대습도 70±5% 로 유지되는 유리온실에서 1년동안 생육시켜 실험에 공시하였다. 관수는 매일 1회 실시하고 비료공급은 Hyponex (0.1% v/v)를 사용하여 주 1회 실시하였다.

병채집 및 배양과 접종

Coniothyrium sp. 병원균은 은행나무에서 잎끝마름병을 일으키는 병원균으로서, 도시가로수에서 채집하여 습지법으로 포자형성을 시킨 후 Potato dextrose agar (PDA)배지에 치상하여 균을 분리하고, 다시 PDA배지에서 28°C조건에서 7일간 배양시켰다. 포자는 살균수에 brushing하여 얻었고 105개/ml의 농도로 SO₂가스를 7일 처리한 은행나무 잎에 상처접종 하였고(*Ginkgo biloba* inoculated *Coniothyrium* sp. with SO₂; SI), 대조구 역시 상처접종 하였다(*Ginkgo biloba* inoculated *Coniothyrium* sp. with SO₂ free; SFI). 상처접종은 은행나무에 핀 10개 묶음으로 상처를 살짝 주고 포자현탁액을 붓으로 바른 뒤 안쪽에 살균수를 뿌린 비닐로 밀봉한 상태로 유지하였으며, 3일후 발병을 확인하고 비닐을 제거하였다.

가스처리

생육이 균일한 은행나무를 주간 25±0.5°C, 야간 15±0.5°C, 광도 400µmol/m² s⁻¹, 상대습도 70±5% 로 유지되는 자

연광 챔버로 옮겨 2일간 순화시킨 후 1일 8시간 0.1µl l⁻¹ SO₂를 처리하였다. 가스처리는 N₂가스를 이용하여 0.1%로 희석시킨 SO₂를 사용하였으며, 자외선 형광방식 SO₂ 자동 측정기(368; KIMOTO, Japan)를 이용하여 모니터링 하였다. 가스의 농도조절을 위해 활성탄(filteration modules)을 통해 정화된 공기와 혼합시켜 mass flow control로 챔버내에 풍속 0.22m s⁻¹로 유입시켰고, 자동 조절제어 시스템으로 농도조절을 하였다.

광합성 및 생리활성 측정

가스처리와 병원균 접종에 의한 생리적 변화를 측정하기 위하여 가스처리 직전, 직후, 접종 후 42일째에 광합성 측정장치(Li-Cor, 6200)를 사용하여 광합성(Photosynthetic rate; Pn), 기공저항(Stomatal resistants; RS), 세포내 CO₂농도(Intercellular CO₂ concentration; Ci), 대기중 CO₂농도(Air CO₂ concentration; Ca)를 오전 11시부터 오후 1시까지 각 식물당 3엽 이상 일정부위를 측정하였다. 수분이용효율(Water use efficiency; WUE)은 Woodward²⁶⁾의 기술에 따라 (Ca-Ci)/Transpiration rate (TR) (mmol mol⁻¹)의 식으로 산정하였다. CO₂ 이용효율(CO₂ use efficiency; CUE)은 Ci/Ca의 식으로 산정하였다. 이 때의 측정은 기온 28±2°C, 습도 50±5%, CO₂농도 345±10µg L⁻¹, 광도 400±50 µmol m² s⁻¹의 조건에서 행하였다.

발병도

발병도(%)는 조사표본법을 응용하여 7계급으로 나누어 각각의 엽을 目測하여 다음 식으로 측정하였다.

$$\frac{\sum(\text{발병수} \times \text{계수}) \times 100}{7N}$$

- 0 : 발병무
- 1 : 병반면적율 0%이상 ~ 5%미만
- 2 : 병반면적율 5%이상 ~ 10%미만
- 3 : 병반면적율 10%이상 ~ 20%미만
- 4 : 병반면적율 20%이상 ~ 30%미만
- 5 : 병반면적율 30%이상 ~ 40%미만
- 6 : 병반면적율 40%이상 ~ 50%미만
- 7 : 병반면적율 50%이상

N = 전체 엽수

이온유출량 및 pH변화와 당함량 분석

Ion leakage는 가스처리 직후와 접종후 42일째에 각처리구의 일정부위 잎을 콜크보라를 사용해 leaf discs (Φ = 5mm)를 취하여 1g씩 증류수 20ml와 함께 30ml 삼각플라

스크에 넣어 2시간 shaking(30rpm) 후 전기전도도기(MC226, Mettler toledo, England)로 측정하였다.

pH는 가스처리 직후와 접종후 42일째에 일정부위의 엽을 선택하여 엽 2g에 증류수 10ml를 가하여 막자 사발에 갈아서 pH측정기(MP220, Mettler toledo, England)로 측정하였다.

당함량은 가스처리 직후와 접종후 42일째에 엽을 상·중·하부위에서 1엽씩 선택하여 함께 즙을 낸후 당도계(ATC-1E, ATAGO, Japan)로 측정하였다. 각 실험은 3반복 이상하였다.

pH 농도, 당종류와 농도에 따른 균사생장량

pH에 따른 균사생장량을 조사하기 위해 sucrose가 3.0% 함유되어 있는 Czapek (H₂O 1000ml, NaNO₃ 2g, K₂HPO₄ 1g, MgSO₄ · 7H₂O 5g, KCl 0.5g, FeSO₄ · 7H₂O 0.01g, sucrose 30g)배지에서 0.1N NaOH와 HCl로 pH를 2부터 9까지 조절하여 균사를 30일간 생장시킨 후 filter paper (Toyo No.2)로 균사를 여과하여 75°C에서 24시간 건조 후 무게를 측정하였다.

당종류별 균사생장량은 Czapek배지별로 sucrose, fructose, glucose의 함량을 달리하여(0, 2.5, 5.0, 10.0g 40ml⁻¹배지), 균사를 30일간 생장시킨 후 filter paper (Toyo No.2)로 균사를 여과하여 75°C에서 24시간 건조 후 무게를 측정하였다.

결과 및 고찰

0.1μl l⁻¹의 SO₂를 7일간 은행나무에 처리하였더니 황화현상 등의 가시피해는 나타나지 않았으나 광합성이 대조구에 비해 40%가량 감소되었으며, CUE와 WUE는 각 6%, 21% 감소되어 SO₂처리에 의한 생리활성의 변화가 관찰되었다(Table 1).

따라서 SO₂처리한 식물에 잎끝마름병을 일으키는 *Coniothyrium* sp. 균을 접종시켜 42일 후 SFI와 SI의 발병도를 조사한 결과 SFI는 10% SI는 32.8%로 SO₂처리구에서 약 3배 가량 빠르게 병이 진전되었다(Fig. 1). 이러한 현상은 대기오염에 의한 병해충의 피해와 관련이 있을 것으로 생각되며, 몇몇 연구들에서는 SO₂와 같은 대기오염물질에 노출된 식물에서 엽내 수용성 당이나 탄수화물의 증가가 원인인 것으로 규정하고 있다²⁷⁾. 그러나 본 실험에서는 당

Table 1. Change of photosynthetic rate (Pn), CO₂ use efficiency (CUE) and water use efficiency (WUE) by SO₂ fumigation for 7days in *Ginkgo biloba*.

	Pn	CUE	WUE
	(μmol m ⁻² s ⁻¹)	(Ci/Ca)	(mmol mol ⁻¹)
Control	6.12±0.88 ^a	0.83±0.02	11.69±2.03
SO ₂	3.76±0.95	0.88±0.02	9.21±1.77

^a Means ± SE of result from 3 set of 5 samples are shown for each species.

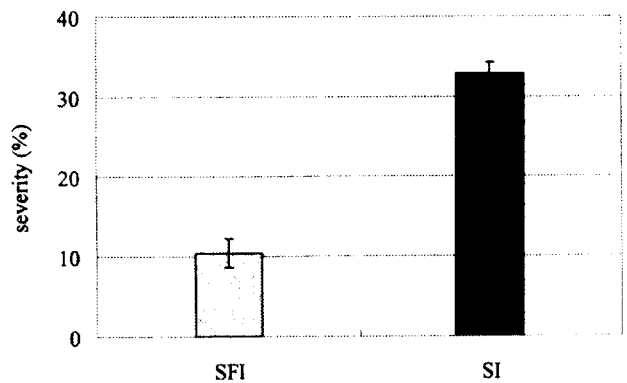


Fig. 1. Differences of severity according to SO₂ fumigation in *Ginkgo biloba* on day 42 after inoculation. The value is the mean of 3 sets of samples with SE.

함량이 대조구, SFI, SI간에 유의성을 보일 만큼의 차이는 보이지 않았다(Fig. 2). 그럼에도 불구하고 SI에서 발병도가 높게 나타난 것은 당 전류의 억제에 기인하는 것으로 생각된다.

Wolfenden과 Mansfield²⁸⁾는 식물이 대기오염에 노출되었을 때 체관부 전류가 감소되는 것을 확인하였고, Balsberg와 Phalsson²⁹⁾는 SO₂ 처리에 의해 당이 증가한 원인을 전류가 억제되었기 때문인 것으로 추정하였다. 본 실험에서 SI의 광합성율이 SFI보다 11%가량 저하되었다. 이러한 결과는 생리활성이 감소하여 광합성율이 떨어지고 이로 인해 그 산율도 감소한다는 것을 의미한다. 따라서 엽내당함량도 감소하게 되는데, 본 실험에서 SI와 SFI의 당함량이 비슷하게 유지된 것은(Fig. 3) 전류 억제에 의해 엽내 당이 축적되었다는 것을 알 수 있다. 이는 CO₂ 고정효율의 증가에 의한 것으로서 CUE의 경우 SI, SFI 모두 대조구와 같은 경향으로 유지 되어 SI 잎의 당합성 능력이 저하되지 않았음을 알 수 있었다. 식물이 고농도의 CO₂에 노출되었을 경우에는 일반적으로 기공저항이 증가되고 중산이 감소되어 이로 인해 WUE가 증가한다는 보고^{28,29,30)}가 있으며 본 실험에서도 중산이 감소했고(data not shown), 기공저항이 12.4%,

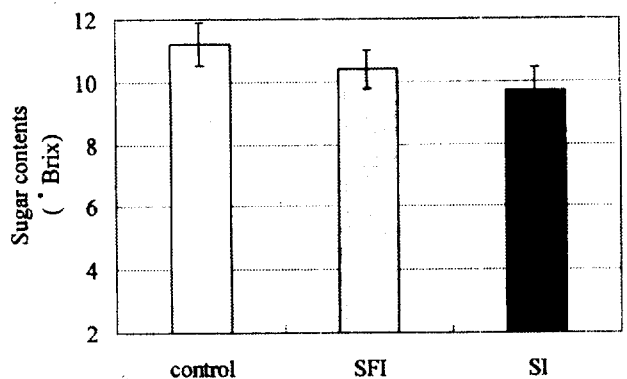


Fig. 2. Differences of sugar contents under according to SO₂ fumigation in *Ginkgo biloba* on day 42 after inoculation. The value is the mean of 3 sets of samples with SE.

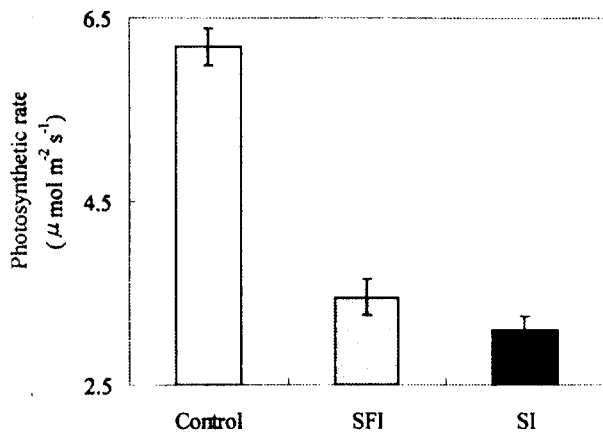


Fig. 3. Change of photosynthetic rate on day 42 after inoculation. The value is the mean of 3 sets of samples with SE.

WUE가 15%증가한 결과(Fig. 4) 체내 수분관계가 향상되어 탄소고정을 증가시킬 수 있었던 것으로 보인다. 향상된 수분관계로 인한 탄소고정의 증가는 Chaves³⁰⁾의 실험에서도 나타나고 있다. 따라서 SI의 광합성율은 저해되었지만 탄소고정은 더욱 활발히 이루어져 당함량이 유지된 것으로 생각되었다.

이러한 결과를 종합해 보면 42일째 SI의 발병도가 SFI에 비해 현저히 높았던 이유로 두 가지 원인을 추론할 수 있다. 첫째 SI 은행나무는 WUE가 증가했기 때문에 탄소 고정이 활발하게 이루어져 당이 원활히 합성되면서 내부적인 변화로 인해 합성된 당의 전류가 억제되어 잎에 당이 축적되었고, 둘째 SI의 이온유출량이 높아진 것 등으로 보아 SO₂가스 처리로 인해 SFI 보다 SI 식물체의 기계적 강도가 약해져 있는 상태이기 때문에 병원균에 대한 저항력이 낮아져 발병도가 훨씬 높았던 것으로 생각되었다(Table 2).

본 실험의 결과로 볼 때, 도시의 가로수는 만성적인 대기오염으로 인해 가시적으로 명확한 피해를 보이지는 않을 수 있지만, 식물체가 연약해지고 당함량은 유지되므로 병해충을 유인하여 피해가 가속화될 것으로 예상된다. 그러

Table 2. Differences of pH and ion leakage in inoculated *Ginkgo biloba* under SO₂ fumigation.

42 days after inoculated	pH	Ion leakage (μS cm ⁻¹)
Control	4.6 ± 0 ^z	155.4 ± 0.6
SFI	4.7 ± 0	158.3 ± 5.1
SI	4.7 ± 0	175.1 ± 4.9

^z Means ± SE of result from 3 sets of 5 samples are shown for each species.

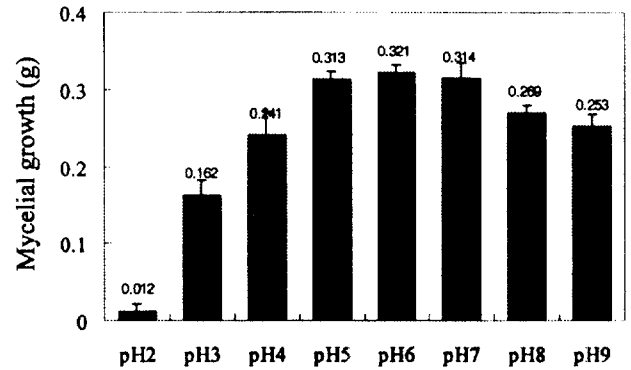


Fig. 5. Effect of pH on mycelial growth of *Coniothyrium* sp. on Czapek media after 4 weeks incubation. Average based on 5 bottles from each isolates. The value is the mean of 3 sets of samples with SE.

나 대기오염물질에는 본 실험에서 처리한 SO₂이외에도 O₃, NO₂ 등 여러 가지가 있기 때문에 각각의 물질에 대한 식물의 반응과 이들 가스가 복합적으로 작용했을 경우의 식물의 변화가 규명되어야 할 것이다. 한편, *C. sp.*는 배지의 pH가 6일 때 균사생장이 가장 좋으나(Fig. 5), SI와 SFI엽의 pH는 별다른 차이가 없어 pH에는 크게 영향을 받지 않았던 것으로 보였다. 그러나 당 종류별에 의한 *C. sp.*의 균사 성장량은 sucrose에서 가장 높게 나타났으며 각 당의 농도가 증가할수록 성장량이 높은 것으로 보아(Fig. 6) 당 축적은 은행나무 잎마름병을 증가시킬 것으로 판단되며, 앞으로 대기오염에 의해 잎에 축적되는 당이 병원균의 격

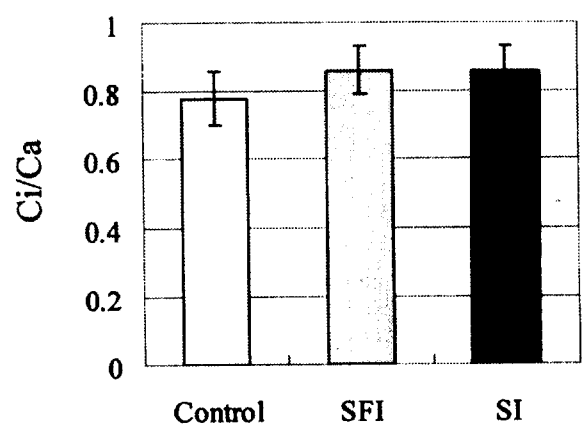
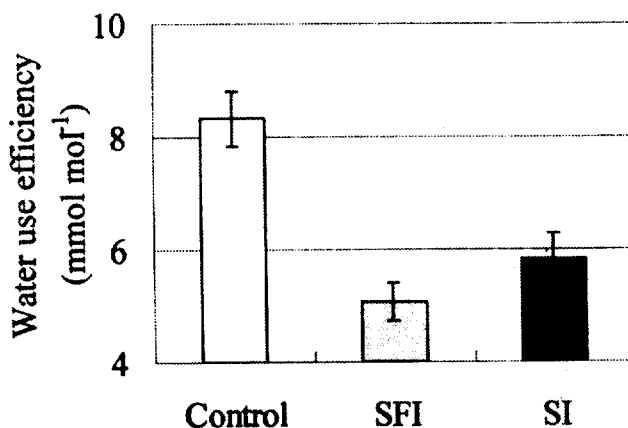


Fig. 4. Change of water use efficiency and CO₂ use efficiency on day 42 after inoculation. The value is the mean of 3 sets of samples with SE.

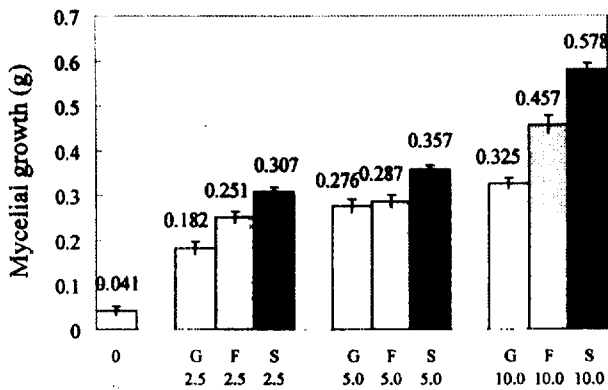


Fig. 6. Comparison of *Coniothyrium* sp. growth on modified Czapek media that annexed 3 kinds of sugar (glucose (G), fructose (F), sucrose (S)) on various concentrations. The sugar concentration were 0, 2.5, 5.0, 10%, respectively. The value is the mean of 3 sets of samples with SE.

이가 되는 당의 종류와 일치하는지 규명되어야 할 것으로 생각된다.

요 약

대기오염과 병충해발생과의 관계를 규명하고자 은행나무에 SO₂가스를 처리한 후, 잎갈마름병균을 접종하여 식물의 생리·생화학적 변화를 조사하였다. 0.1μl/l의 SO₂가스를 하루 8시간씩 7일간 은행나무에 처리한 결과 Chlorosis 등의 가시피해는 나타나지 않았으나, 광합성이 대조구에 비해 40%가량 감소되고, CO₂이용효율과 수분이용효율이 감소되는 현상을 보였다. 가스처리 후 병원균을 상처접종 시키고 42일 뒤 SI와 SFI의 발병도를 조사한 결과 SI가 SFI에 비해 3배 가량 빠르게 병이 진전되어 있었다. 병원균의 먹이가 되는 당의 함량은 대조구, SFI, SI간에 유의성을 보일 만큼의 차이는 보이지 않았으나, 광합성은 SI가 SFI에 비해 11%가량 저하되었다. 광합성이 저하되었음에도 불구하고 당의 함량이 유지되었으므로 탄소 고정관계를 알아본 결과 CO₂ 이용효율이 저하되지 않았음을 알 수 있었다. 이와 함께 수분이용효율이 SI에서 SFI에 비해 13.2% 증가되었다. 이상의 결과를 종합해 보면, 이온유출량 등으로 보아 SO₂가스처리로 인해 식물이 연약해져 병원균에 대한 저항력이 낮아졌고, 수분이용효율의 증가로 인해 탄소 고정이 활발하게 이루어짐으로써 당이 원활히 합성되는 한편 내부적인 변화로 인해 합성된 당의 전류가 억제되어 있어 당이 축적되었기 때문에 SI의 발병도가 훨씬 높았던 것으로 생각된다.

인 용 문 헌

1. M. Yunus, N. Singh and M. Iqbal (1996), Global status of air Pollution, Plant response to air pollution, John Wiley & Sons, West Sussex, p.1-34
2. Darrall, N. M., (1989), The effect of air pollutants on physiological processes in plant, Plant, Cell and Environment, 12, 1-30
3. Derwent, R. G., (1990), The long range transport of ozone within Europe and its control, Environmental Pollution, 63, 299-318
4. Kangasjarvi, J., J. Talvinen, M. Utrianen, and R. Karjalainen, (1994), Plant defence systems induced by ozone, Plant, cell and Environment, 17, 783-794
5. WHO / UNEP, (1992), Urban Air Pollution in Megacities of the world. World Health Organization / United Nations Environment Programme. Blackwell, Oxford.
6. WHO / UNEP / GEMS, (1988), Assessment of Urban Air Quality. Geneva.
7. Alastad, D. N., Edmunds, G. F. and Weinstein, L.H. (1982), Effects of air pollutants on insect populations, Annual Review of Entomology, 27, 396-384
8. Riemer, J. and Whittaker, J. B., (1989), Air pollution and insect herbivores: observed interactions and possible mechanisms, Insect Plant Interactions, 1, 73-105.
9. Tompson G. B., Brown J. K. M. and Woodward F.I., (1993). The effects of host carbon dioxide, nitrogen and water supply on the infection of wheat by powdery mildew and aphids, Plants, Cell and Environmet, 16, 687-694
10. Tompson G. B. and Drake B. G., (1994), Insects and fungi on a C3 sedge and a C4 grass exposed to elevated atmospheric CO₂ concentrations in open-top chambers in the field, Plant, Cell and Environment, 17, 1161-1167
11. Warrington, S., (1987), Relationship between sulphur dioxide dose and growth of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* on peas, Environmental Pollution, 43, 155-162
12. Warrington, S., (1987), Ozone enhances the growth rate of cereal aphid, Agriculture, Ecosystem & Environment, 26, 65-68
13. Warrington, S., Cottam, D. A. and Whittaker, J. B., (1989), Effect of insect damage on phtpsynthesis, transpiration and SO₂ uptake by sycamore, Oecologia, 80, 136-139
14. Warrington, S., Mansfield, T. A. and Whittaker, J. B., (1987), Effect of SO₂ on the reproduction of pea aphids, *Acyrtosiphon pisum*, and the impact of SO₂and aphid on the growth and yield of peas, Environmental Pollution, 48, 285-294
15. Warrington, S. and Whittaker, J. B., (1990), Iterations between Sitka Spruce, the Green Spruce Aphid, sulphur dioxide pollution and drought, Environmental Pollution, 65, 363-370

16. McNeill, S. and Whittaker, J. B., (1990), Air pollution and tree-dwelling aphids, *Population Dynamics of Forest Insects* p. 195-208
17. Neuvonen, S. and Lindgren, M., (1987), The effect of simulated acid rain on performance of the aphid *Euceraaphis Betulae* on silver birch-Oecologia, 74, 77-80
18. Houlden, G., McNeill, S., Aminu-Kano, M. and Bell, J.N.B., (1990), Air pollution and agricultural aphid pests. *Environmental Pollution*, 67, 1-10
19. Dohmen, G. P., (1988), Indirect effects of air pollutants, Changes in plant/parasite interactions. *Environmental Pollution*, 53, 197-207
20. Havelka U. D. Wittenbach V.A. and Boyle M.G., (1984), CO₂ enrichment effects on wheat yield and physiology, *Crop Science* 24, 1163-1168
21. Hughes, P. R., (1988), Insect populations on host plants subjected to air pollution, *Plant Stress-Insect Interactions*, New York, p. 249-319
22. White T. C. R., (1974), A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars, with special reference to populations of *Selidosema suavis* in a plantation of *Pinus radiata* in New Zealand. *Oecologia*, 22, 119-134
23. 近藤 · 佐治 光., (1992), 植物의 大氣汚染耐性. 大氣汚染學會誌, 27(6), 273-288
24. Wolfenden, J. and Mansfield, T. A., (1991), Physiological disturbances in plants caused by air pollutants, *Royal Society of Edinburgh*, 97(B), 117-138
25. Rennenberg, H., (1991), The significance of higher plants in the emission of sulphur compounds from terrestrial ecosystems. *Trace Gas Emissions by Plants*, Academic Press, San Diego, 217-260
26. Woodward F. I., (1987), Stomatal numbers are sensitive to increase in CO₂ from pre-industrial levels, *Nature* 327, 617-618
27. Balsberg and Pahlsson (1989), Effect of heavy-metal and SO₂ pollution on the concentrations of carbohydrates and nitrogen in tree leaves, *Canadian Journal of Botany*, 67, 2106-2113
28. Jackson R. B., Sala O. E., Field C. B. and Mooney H. A., (1994), CO₂ alters water use, carbon gain, and yield in a natural grassland, *Oecologia*, 98, 257-262
29. Sage R. F., (1994), Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂ The gas exchange perspective, *Photosynthesis Research*, 39, 351-368
30. Field C.B., Jackson R. B. and Mooney H. A., (1995), Stomatal response to increase CO₂ implications from the plant to the global scale. *Plant, Cell and Environment*, 18, 1214-1225
31. Chaves M. M. and Pereira J. S., (1992), Water stress, CO₂ and climate change, *Journal of Experimental Botany*, 43, 1131-1139