

作物の転流と登熟(4)

誌名	農業技術
ISSN	03888479
巻/号	2610
掲載ページ	p. 466-470
発行年月	1971年10月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



作物の生長と光合成産物の転流

—講座 作物の転流と登熟 4—

福 重 裕 康

作物の生長を乾物生産の面から考えると、その生長量は、光合成能力の向上と、光合成器官の拡大と維持によってきまる。したがって、光合成産物の転流配分は、非光合成器官への配分より光合成器官への配分率の多いほうが光合成器官の拡大につながり、また、炭酸ガスのとりこみとマイナスの関係にある呼吸量は、少ないほうがより生長の利率を大きくすると考えられる。たしかに、作物の光合成能力を高め、光合成産物が経済的に各植物部位に分配され、その生長に利用され、蓄積させることができるならば、作物の生産性を確保するうえで最も好ましいのであるが、しかしこれらの生理機構は複雑である。

ここでは、これまでに行なった放射性炭素をトレーサーとする実験をいくつか紹介して考えていきたい。

1. 生長と炭素代謝

細胞内の蛋白質は、直接その細胞の生命を維持する機能をもつ構成成分であるだけに、炭素代謝も活発である。たとえば Racusen ら¹⁾は、ツルナシインゲンマメの葉に $^{14}\text{CO}_2$ をあたえ、蛋白合成と ^{14}C のとりこみとの関係を検討して、遊離のアミノ酸の代謝回転時間 (turnover time) は、アスパラギン酸で50分であるが、他のアミノ酸; セリン、スレオニン、アラニン、ロイシン、イソロイシンでは15~20分であり、時間当たり2%の割合で蛋白質が合成されるとしている。Hellebust ら^{2,3)}は、コムギまたはタバコに $^{14}\text{CO}_2$ をあたえ、葉蛋白の ^{14}C -turnover rate を計測し、コムギの伸長葉では時間当たり0.4~0.5%、展開葉でも0.2~0.3%であった。しかしタバコの伸長葉では0.15~0.2%で遅く、完全展開葉では0に近いことを報告している。

一方、代謝エネルギーの貯蔵物質として重要である多糖類、また植物体を構成している細胞膜質物への炭素のとりこみについては、Mortimer ら⁴⁾の $^{14}\text{CO}_2$ 同化実験によって、つぎのようなことが明らかにされた。テンサイ葉中の多糖類 (グルコース、アラビノース、キシロース、リボース、ラムノースの重合体各種) は、 $^{14}\text{CO}_2$ 同化10秒後には、すでに ^{14}C のとりこみがみられ、セルロースへのとりこみはヘミセルロースへのとりこみよりも遅いこと、このような現象は成熟葉でも老化葉でも同様に認められるが、伸長中の葉では、光合成によってとり

こまれる炭素が直接細胞膜質物へ転位することは、むしろ少ないとしている。また Stone⁵⁾、Brown ら⁶⁾は、コムギを材料として $^{14}\text{CO}_2$ を吸収させ、数時間後には細胞膜質物であるリグニン中に、 ^{14}C がとりこまれ、同化24時間後には最高になり、その後は一定濃度を保つことを認めている。最近、Ray⁷⁾ は、グルコース- ^3H を用いて電顕オートラジオグラムを作り、細胞内で新しく合成されるヘミセルロースは細胞壁の内側表面だけでなく、すでに作られた細胞壁内部にも充填されることを観察している。

このように、生長している若い葉での炭素代謝、交換速度は予想外に速いことと、さらに生長の停止した成熟葉でも、光合成産物の体構成成分への転形、炭素の代謝交換がおこることに注意しなければならない。

2. 生長と転流・転形・再配分

高等植物の体は、機能の異なるいくつかの器官の集合体で、各器官の生長は、決まった細胞の分裂、増殖、分化、伸長のくり返しによって組織が形成され、秩序ある配列ができあがる。また、器官相互の発生、分化にも秩序がみられる。このような発生、分化、伸長の秩序の背後には、器官相互の間の物質のやりとりにも、ある決められた道条があるからである。また、光合成産物の器官配分は供給する葉の葉位により分業される⁸⁾。すでに本講座では、光合成産物の転流過程・転流物質についての詳細な解説があり、ここでは、生長する器官への光合成産物の供給関係について、テンサイを主として追跡してみることにする。

1) 転流・分布 同化葉からの光合成産物の転出は、同化後24時間以内に最も急速に行なわれ、時間とは指数的な関係にある。非光合成器官である直根および側根への移行は、葉の転出とはほぼ平行して、24時間以内にその大半は供給しおわる。肥大生長する直根内の ^{14}C の組織内分布を経時的にしらべると、 $^{14}\text{CO}_2$ 同化時に分化、伸長していたと思われる細胞、またその集団である組織に多く集積し、その後には分化伸長する細胞には逐次少なくなり、とくに細胞の分裂・増殖機能をもつ形成層ではきわめてはよい。しかし、維束管 (木部) には後期まで残存する。

一方、同化葉から未熟葉への移行は、同化葉の直上に

配置する未熟葉に主として供給され、葉序、とくに直列線的な関係 (orthostichous migration) が保たれていることが多く、この関係にある葉群では、短時間 (6 時間以内) に急速に供給される。しかし、 $^{14}\text{CO}_2$ 同化後相当日時を経過して発生、分化する葉にも ^{14}C の分布がみられる。その分布は葉先端、葉縁の細胞にやや多く集積しているが、しかし、大部分の葉肉細胞にはほぼ均一に分布することから、発分化の初期には一時蓄積された光合成産物の再配分によって、急速に細胞が分裂し、組織が形成されていくものと考えられる。なお、一時蓄積された光合成産物の再配分量は葉の発生順位 (genetic spiral) とはほぼ指数的に減少する。

これらのことから、生長している器官への光合成産物の転流配分は、同化後24時間以内に急速に行なわれ、しかも、同化時の光合成産物に依存して生長する、と考えてよいであろう。このような現象は、水稻についても指摘されている⁹⁾。

2) 転形配分と器官特異性 $^{14}\text{CO}_2$ をとりこんだ同化葉では、 ^{14}C の一部は葉の代謝維持のために消費され、一部は体構成成分へとりこまれるが、その多くは糖の形態で他の器官へ転出する。これと平行して非光合成器官では糖が一時増加する。テンサイの直根では一時蓄積の現象が顕著であるが、直根肥大生長の盛んな幼植物時には、この期間もあまり長くは続かない。 $^{14}\text{CO}_2$ 同化3日後にはすでに減少ははじまり、一部は直根自体の体構成成分へ転形する。その主たる成分は細胞膜質物で、蛋白質への転形はあまり多くない。

一方、側根に移行した光合成産物は、急速に有機酸、アミノ酸に転形し、さらに、蛋白、多糖類、細胞膜質物へと転形する。蛋白、多糖類にとりこまれた ^{14}C は3日後には減少しはじめるが、細胞膜質物へとりこまれた ^{14}C の動きは、代謝の活発な側根でもあまりみられない。

テンサイの側根は無機養分を吸収する唯一の機能をもつ、いわば水稻の節根的役割をもつ重要な器官である。水稻について吉田ら⁹⁾ が指摘しているのと同様に、側根は光合成産物をアミノ酸に転形する機能の旺盛な器官である。このような器官にあつては根の新旧交代も速やかに、直根に比べると代謝機能も著しく高いレベルで保たれている。このため、移行してくる光合成産物は蓄積される暇もなく、代謝過程に速やかにとりこまれていくものと考えられる。このことについては、以下の章でなお詳しく述べることにしよう。

(1) 器官特異性：古く Kursanov ら¹⁰⁾ は、テンサイの維管束を葉柄から分離して、転流主成分形態が、シュクロースであることを推定した。その後、解糖酵素系であ

るヘキソキナーゼ、アルドラーゼ、ホスホヘキソイソメラーゼ、アピラーゼの存在することを確かめ¹¹⁾、また Turkina¹²⁾ は、維管束内で、シュクロースが他の物質に転形することを指摘し、有機酸としてはピルビン酸、 α -ケトグルタル酸、オキザロ酢酸、グリコール酸、ウロン酸、蔞酸、クエン酸、リンゴ酸、グリオキサール酸、コハク酸、フマル酸、またアミノ酸としては、リジン、アスパラギン、アルギニン、アスパラギン酸、グルタミン、セリン、グリシン、グルタミン酸、スレオニン、アラニン、プロリン、バリン、 γ -アミノ酪酸、ロイシン、フェニールアラニンを検出している。次章でもふれるように、根から再移行する物質をも考えると、転流物質および各器官における転形物質の同定はなかなか困難である。

これまでの多くの研究を総括すると、転流の主成分形態が一年生草本類ではシュクロースであると考えてよいようである。そこで、転流主成分形態であるシュクロースに ^{14}C を標識して、非光合成器官にあたえ、各器官の転形能力を検討したのが第1表である¹³⁾。この実験は各器官の組織切片につ

第1表 非光合成器官におけるシュクロース- ^{14}C の転形配分 (テンサイ)

転形成分	植物部位		
	葉柄	直根	側根
糖	32.0	90.7	1.9
アミノ酸	37.1	5.4	20.0
有機酸	15.3	3.1	16.2
蛋白質	1.3	0.3	7.7
多糖類	1.7	0.3	14.9
細胞膜質物	0.1	0.1	8.8
その他	9.0	—	—
呼吸による放出量	3.5	0.1	30.5

注) 値は回収した ^{14}C 総量に対する各分画の比率 (%) で示す。

成分への転形も多い。さらに、遊離のアミノ酸としてプールする量も多い。一方、シュクロースを貯える直根では、その大半は糖の形態で残存し、他の成分に転形することは少なく、代謝機能も極端に低い。この表からは除外してあるが、低糖低取型 (含糖率が低く、根部重量の軽い型) の野生種 *Beta maritima* についてもこの傾向は同様である。

しかし、養分の通道としての役割しかもたないと考えられていた葉柄で糖が他の成分、とくにアミノ酸に多く転形することは意外である。さきに述べたように、直根ではシュクロースを他に転形する能力はきわめて低く、直根自体での物質代謝のうち、生体高分子合成の反応系

は別として、シュクロースを基質として、その中間代謝産物を生成する反応系は他の器官に比較してきわめて劣っていると考える。それゆえ、直根の肥大生長の素材は他の器官に依存し、その供給をまわって遂行されるのではなからうか。その代役として側根、葉柄の代謝機能の特異性を重視しなければならないであろう。

このことと関連して興味のあることは、多収型のものは低収型、とくに野生種のものに比べると葉柄が長く、維管束も密に配列していることである。Watson ら¹⁴⁾が指摘しているように、野生種は葉柄が短く、相互遮蔽の大きい平伏葉型 (prostrate leaves) であるのに対して、栽培種は葉柄が長く、受光率のよい直立型 (upright leaves) で、葉面積指数が大きくなって純同化率があまり低下しないということも考慮に入れて論議しなければならないが、光合成産物の供給の面から考えると、野生種 (葉柄が短く、側根の発生が少なく、むしろ直根が分岐しやすい) は不利な体制にあるとも考えられよう。たんに、直根の肥大生長を素材の供給という点からだけで結論を下すのは性急で、問題のすべてが解決したわけではない。中間代謝産物を重合、合成する能力についても充分考えていかなければならない。この問題については現在検討中である。

(2) 転形とその条件: Mokronosov ら¹⁵⁾はジャガイモの成茎の転流主成分形態はシュクロースであるが、幼植物の茎からは有機酸、アミノ酸およびヘキソースが多量に検出される。しかしその一部は通道組織内でシュクロースが転形したものであろうと推論した。Glasziou¹⁶⁾は、サトウキビの茎の上部の若い節間では、糖類としてシュクロース以外に、グルコース、フラクトースが検出されるが、下位節間になるにしたがってヘキソースは少なくなり、シュクロース形態のものが多くなることを $^{14}\text{CO}_2$ の同化実験で確認している。Clauss ら⁷⁾は、大豆の茎中を通る光合成産物の経時的变化を観察し、 $^{14}\text{CO}_2$ 同化初期には、シュクロースに多量の ^{14}C がとりこまれ、その後、リンゴ酸、アスパラギン、アスパラギン酸、アラニン、ヘキソースに ^{14}C のとりこみが多くなることを報告している。このように通道器官を転流する物質の主成分形態はシュクロースであるが、これ以外の物質を認める報告が多い。シュクロース以外の物質が通道組織内ですべて転形したのとは考えにくい、転形する可能性はある。その条件としてつぎのようなことが考えられる。

① 植物体の栄養条件、② 通道組織の代謝機能の強弱、いかにすると age、③ 転形と呼吸とは密接な関係にあるから、外部環境、とくに気温などによって転形成分は大きく変動するであろう。しかも、この器官における転

形成分は、これを受容する器官の生長または養分の貯蔵と密接な関係にあると思われるので、今後各作物について十分に検討がくわえられるべきであろう。

各器官に移行した光合成産物の転形配分も植物体の栄養条件によって変動する。たとえば、尾形¹⁸⁾は、エンバクに $^{14}\text{CO}_2$ をあたえ、無機栄養条件を $\text{NH}_4\text{-N}$ とした場合には、可溶性含窒素有機物に速やかに ^{14}C がとりこまれるが、 $\text{NO}_3\text{-N}$ または無窒素条件とすると、可溶性糖類、粗繊維へのとりこみが速やかになることを報告している。外部環境条件が転形成分を変える例として、筆者ら¹⁹⁾が水稻の分離根にシュクロース- ^{14}C をあたえて、温度と転形成分との関係

をしらべた結果を第2表に示した。この表から明らかなように、低温によって呼吸が抑えられ、糖の消費は少なく、糖または多糖類の形態でとどまる割合が多く、蛋白質への転形が少なくなることに気づくであろう。蛋白質は直接生命の担い手として重要な役割を果しているだけに、蛋白への

とりこみが少ないことは、代謝活性の低いことを意味し、生長も抑止することになる。低温による生育障害の一因として、光合成産物の転形機能の低下を指摘することができよう。

3) 生長と再配分 水稻などの葉鞘や茎に一時的に貯えられた炭水化物の再移行については、村山ら²⁰⁾の研究によって、水稻の出穂前に茎葉に貯えられた炭水化物は登熟期間中に効率よく玄米に再移行し、澱粉にとりこまれることが、 $^{14}\text{CO}_2$ 同化実験で明らかにされている。

また Pristupa ら²¹⁾は、カボチャに $^{14}\text{CO}_2$ をあたえ、根へ移行した光合成産物の約 40% が 76 時間以内に有機酸、アミノ酸に代謝転形し、ふたたび地上部へ戻ると推論した。Hall ら²²⁾は ^{14}C -蛋白加水分解物をトマトの根にあたえ、これが地上部へ移行し、72 時間後には葉中の可溶性画分とクロロプラスト画分にとりこまれるが、ミトコンドリアおよびミクロソームの画分にはほとんどみだされないこと、さらに葉の蛋白合成に利用される炭素は直接光合成によってとりこまれたものがより多く利用されることを報告している。筆者ら²³⁾が水稻の根にシュクロース- ^{14}C をあたえて実験した結果では、根から

第2表 根に与えたシュクロース- ^{14}C の転形と温度との関係 (水稻)

転 形 成 分	温 度	
	25°C	15°C
糖	4.3	12.7
アミノ酸	30.5	28.5
有機酸	13.0	16.0
蛋白質	5.6	2.6
多糖類	9.1	16.8
細胞膜物質	1.0	0.8
その他	16.5	11.4
呼吸による放出量	20.1	11.1

注) 値は回収した ^{14}C 総量に対する比率 (%) で示す。

再移行する成分形態は主としてアミノ酸であり、地上部へ移行したアミノ酸は葉の蛋白構成アミノ酸にとりこまれ、しかも未展開葉に多く集積することが観察された。

このように、養分吸収の盛んな根へ移行した光合成産物は、その場で転形して、ふたたび地上部の生長する部位に移行し、体構成成分にとりこまれるものと考えてよいであろう。

第3表 非光合成器官に与えたシュクロース- ^{14}C の再配分と環境条件 (テンサイ)

配 分	光 照 射 (15,000 lux)				暗 黒			
	30 °C		15 °C		30 °C		15 °C	
シュクロース- ^{14}C を与えた植物部位	直根	側根	直根	側根	直根	側根	直根	側根
残 存 量	83.7	63.85	87.6	80.23	74.2	64.20	82.4	76.96
呼吸放出量	—	17.85	—	8.30	—	21.16	—	14.28
移行した ^{14}C -シュクロース	16.3	18.30	12.4	11.47	25.8	14.64	17.6	8.76
地上部：総 量	13.4	11.76	11.2	7.83	21.7	8.39	15.7	5.16
：呼吸放出量	2.0	0.07	0.6	0.02	4.4	0.08	1.6	0.05
地下部								
側根：総 量	2.9		1.2		4.1		1.9	
：呼吸放出量	1.3		0.2		3.1		0.7	
直根：総 量		6.54		3.64		6.25		3.60

注) 値は回収した ^{14}C 総量に対する比率(%)で示す。

しかし作物によっては、根が貯蔵器官である場合もある。テンサイでは直根がその役をなしている。このような器官からの再配分は少ないほうが蓄糖量を高めるために有利である。第3表はテンサイの直根、側根にシュクロース- ^{14}C をあたえて、光の有無、温度条件によって、再配分率がどのように変わるかをしらべたものである²⁴⁾。この表からもわかるように、直根からの再移行を抑えるためには、低温であること、光のあることが必要である。高温、暗黒条件では、直根からの再配分量が多くなり、蓄糖には不利である。しかし、地上部の生長をはかするためには、むしろ再配分量は多いほうがよいと考える。直根から再移行する成分形態は主として糖であって、地上部に移行しても呼吸の基質として利用されることが多い。しかし、側根から移行する場合には、主としてアミノ酸で移行し、地上部の生長している若い葉、しかも蛋白質にとりこまれることから側根からの再配分量を重視すべきであろう。その条件としては、高温であることと光のあることがより好ましい条件であると考えられる。なお地上部へ移行した物質の生体高分子化合物へのとりこみには、光照射下でより促進的であったことを付言しておかなければならない。

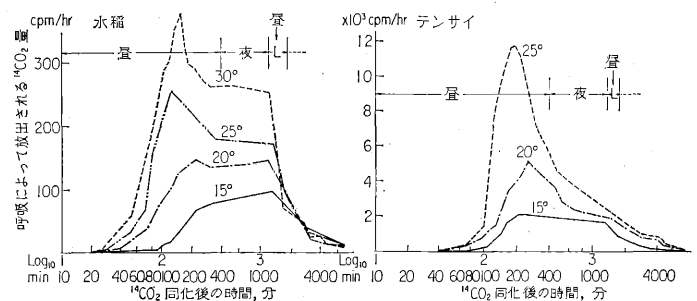
3. 呼吸と転流

植物の生長の原動力となるエネルギーは、光合成によって獲得された太陽エネルギーを貯えた光合成産物のより簡単な物質への分解、とくに呼吸作用によって遊離されるエネルギーである。この反応系では有機物は酸化され、最終的には CO_2 と H_2O に分解される。光合成が

炭酸ガスを取りこむのに対して、この異化過程では逆に CO_2 が植物から放出され、乾物生産の面からみると負の炭素経済ともいえる。しかし、このエネルギーを放出する発エルゴン反応なしには、生長という体内での種々の合成反応、いいかえると同化過程(吸エルゴン反応)は進行しない。

第1図は水稻とテンサイの葉身に $^{14}\text{CO}_2$ を10分間同化させたのち、根に移行した光合成産物が呼吸に利用され、ふたたび $^{14}\text{CO}_2$ として放出されていく時間的経過を、根圏の温度条件を変えて行なった実験である

る²⁵⁾²⁶⁾。この2つの図は大変近似した傾向を示しているが、少し違っていることに気づくであろう。両作物を比較すると、 $^{14}\text{CO}_2$ の放出持続時間と、光条件に対する反応の違いがあげられる。水稻の場合は持続時間が長く、しかも受光によってこれまで利用されていた光合成産物(基質)の利用は急に減少して、新たに移行する光合成



第1図 10分間 $^{14}\text{CO}_2$ 同化後、根から呼吸によって放出される $^{14}\text{CO}_2$ の経時的变化(時間是对数目盛)

産物がこれにおき替わる。しかし、テンサイの場合には同化後200~300分ごろを最高として、その後急速に低下し、この間の持続時間は短い。しかし、低温になると利用も低下し、両作物の間には余り著しい差はなくなる。なお、両作物とも光合成産物の代謝利用は温度とほ

ば律則する関係にある。

以上のことから、つぎのようなことが考えられる。テンサイの場合は根、とくに側根の呼吸作用を活発にし、代謝機能を維持するためには、間断のない光合成産物の供給が前提となり、日射の強さはもちろん、日照の長さが問題になる。一方、水稻の場合には根への光合成産物の供給には調節機構があり、それは河川の水をせきとめ、放水量を調節する堰堤に似ている。この堰堤の役を果している器官として葉鞘をあげることができる。この器官に一時的に貯えられる光合成産物の形態は易動性の糖類で、これまでの研究¹⁹⁾では多糖類(澱粉)にとりこまれた¹⁴Cの動きは非常に遅く、蓄積された多糖類はむしろ生長、代謝機能の旺盛な器官へ転流すべき光合成産物の余剰分が転形累積したものと考えたほうがよいのである。さきにも述べた受光による基質交替の現象は、葉鞘のこのような生理的特徴にもとづいて発現されたものと解釈されよう。また、テンサイにも葉から側根にいたる体制の間には直根という貯蔵器官があるが、直根から側根への再移行は少ない(第3表)。それゆえ、側根の代謝機能は、直接光合成産物の移行に依存して維持されると考える。このことは第4表によってさらに裏づけされる。この表は直根および側根に移行した光合成産物が、呼吸の基質として利用される割合(利用率; 植物組織にとりこんでいる¹⁴C総量のうち呼吸によって放出される¹⁴CO₂の放射能比, %/時)を示したものである。同化初期の利用率は側根ではきわめて高いが、その後急速に低下していく。一方、直根では側根に比べると初期から低く、その後の変化もゆっくり減少していくことに気づくであろう。利用率が急激に低下する側根では基質飢餓に陥りやすい。このような状態にならないようにするためには、基質の供給はすみやかに行なわなければならない。いいかえると、光合成産物の持続的な転流、供給なしには、側根の代謝機能の維持は不可能なることを教えている。

このように、¹⁴CO₂の同化実験によって利用率を測定すると、その時の、その器官の光合成産物の需要と供給のバランス、また、その器官の代謝能などをも知ることができて便利である。なお再移行した物質が呼吸に利用される割合は、再移行の成分形態によっても異なるが、

第4表 非光合成器官における光合成産物の利用率 (テンサイ)

同化後の時間(時)	植物部位	
	側根	直根
6	4.47	0.42
24	1.89	0.38
72	0.51	0.27
144	0.16	0.13
288	0.10	0.07
576	0.07	0.02

注) 値は20°Cの条件で時間当りに換算(実際の測定は10分間)。

再配分量が多い場合には利用率も多くなるのが普通である。たとえば、水稻では根から地上部へ再移行するシュクロースの利用率は、再配分の良い条件(高温・光照射)で時間当たり1.8%、悪い条件(低温・暗黒)では0.6%である。さらに、テンサイについては、直根から地上部へ移行する場合には多く1.1~4.1%、側根からの場合は0.1~0.2%できわめて少ないことが知られよう。

以上は、作物の生長を光合成産物の転流・配分という面から、主として筆者らの実験結果を事例にあげて解説したが、作物生産の根底となる生長の解析にはほど遠く、未知な問題が多くとり残されている。これを機会に多方面からの御批判をいただき、逐次解明していきたいと考える。

(弘前大学農学部作物学教室)

引用文献

- 1) Racusen, D., and M. Foote (1960): Arch. Biochem. Biophys., **90**: 90-95.
- 2) Hellebust, J.A., and R.G.S. Bidwell (1963): Can. J. Bot., **41**: 969-983.
- 3) Hellebust, J.A., and R.G.S. Bidwell (1964): Can. J. Bot., **42**: 1-12.
- 4) Mortimer, D.C., and C.B. Wylam (1962): Can. J. Bot., **40**: 1-11.
- 5) Stone, J.E. (1953): Can. J. Chem., **31**: 207-213.
- 6) Brown, S.A., K.G. Tanner, and J.E. Stone (1953): Can. J. Chem., **31**: 755-760.
- 7) Ray, P.M. (1967): J. Cell Biology., **35**: 659-674.
- 8) 田中 明 (1958): 土肥誌, **29**: 327-333.
- 9) 吉田武彦・宮松一夫: 土肥誌, **39**: 228-232.
- 10) Kursanov, A.C., and M.V. Turkina (1954): Doklady Akad. Nauk S.S.S.R., **95**: 885-888.
- 11) Kursanov, A.L., O.A. Pavlinova, and T.P. Afanas'eva (1959): Fiziol. Rastenii, **6**: 229-306.
- 12) Turkina, M.V. (1959): Fiziol. Rastenii, **6**: 709-718.
- 13) 福重裕康 (1968): 第145回日作講要.
- 14) Watson, D.T., and K.J. Witts (1959): Ann. Bot. N.S., **23**: 431-439.
- 15) Mokronosov, A.T., and N.B. Bubenschikova (1961): Fiziol. Rastenii, **8**: 560-568.
- 16) Glasziou, K.T. (1960): Plant Physiol., **35**: 895-901.
- 17) Clauss, H., D.C. Mortimer, and P.R. Gorham (1964): Plant Physiol., **39**: 269-273.
- 18) 尾形昭逸 (1965): 土肥誌, **36**: 259-262.
- 19) 福重・佐々木・森・工藤 (1967): 第144回日作講要.
- 20) 村山・大島・塚原 (1961): 土肥誌, **32**: 261-265.
- 21) Pristupa, N.A., and A.L. Kursanov (1957): Fiziol. Rastenii, **4**: 417-424.
- 22) Hall, T.C., and E.C. Cocking (1966): Plant & Cell Physiol., **7**: 329-341.
- 23) 福重裕康・佐々木信介 (1969): 日作紀, **38** (別号1): 55-58.
- 24) 福重裕康 (1971): 日作紀, **40** (別号1): 115-118.
- 25) 福重・佐々木・森・工藤 (1967): 第143回日作講要.
- 26) 福重裕康 (1967): 第143回日作講要.