

植物の栄養生態

| | |
|-------|--|
| 誌名 | 日本土壌肥料学雑誌 = Journal of the science of soil and manure, Japan |
| ISSN | 00290610 |
| 著者 | 藤田, 耕之輔 |
| 巻/号 | 67巻5号 |
| 掲載ページ | p. 518-523 |
| 発行年月 | 1996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



植物の栄養生態

藤田耕之輔*

1. 炭素・窒素の輸送・代謝および膜機能

1) 炭素・窒素の輸送

イネ師管液の詳細な調査によって興味深いきざまな知見が集積しつつある。ソースからシンクへどのような物質が輸送されるのか、また両者間でどのようなシグナルの伝達が行われているのかについて師管液の解析を主体に詳細な検討がなされた。イネ師管液にはプロテインキナーゼが存在することが確かめられ、タンパク質のリン酸化は光の影響を受けることが明らかにされた¹⁾。イネ師管では150種以上のタンパク質が含まれ、リン酸化・脱リン酸化が行われ、このリン酸化はカルシウム依存性であり、光の影響を受けることなどから、リン酸化によるシグナル・輸送系の存在が示唆された²⁾。イネ師管におけるタンパク質のリン酸化はカルシウム依存性キナーゼによって行われることが見いだされた³⁾。イネ師管液中のタンパク質のcDNAがはじめてクローニングされ、イネ師管液でチオレドキシニンhが主要なタンパク質の一つであることが初めて報告された⁴⁾。

プラズモデスマータは従来、代謝産物、イオン、ホルモンなどの低分子化合物のみが通過しうるとされていたが、アカローパーネクロシスモザイクウイルスの可動性タンパク質、核酸などの巨大分子がプラズモデスマータを通過し、細胞間を移動することが蛍光標識化合物の電子顕微鏡による観察などによって直接証明された⁵⁾。

個体レベルでの炭素・窒素の輸送・代謝状態が調査された。C₃、C₄作物種間におけるC・N代謝を比較するため、イネ、ダイズ、ソルガムなどの葉から与えた¹⁴C標識スクロース、アミノ酸などの、子実への転流状態、呼吸による放出状態について検討した結果⁶⁻⁸⁾、イネとソルガム間では維管束より取り込ませた炭素化合物の挙動が異なることが示され⁹⁾、たとえば、明所下でのCO₂放出速度はイネの方がソルガムよりも高く、これはCO₂の再吸収力の差異によると推定された⁷⁾。また、初期光合成産物の呼吸による放出はイネよりもダイズで大きかった⁸⁾。

ラッカセイでは、根・根粒からはアスパラギン、栄養体からはグルタミンがそれぞれ莢実部への窒素の主要転流形態であり⁹⁾、莢・種皮・若い子実ではアルギニンとして一時貯蔵され、子実のアルギニンはその肥大に伴い減

少することがわかった¹⁰⁾。さらにラッカセイについて、肥料由来窒素の再転流および窒素固定量なども測定された¹¹⁾。

トマトでは窒素添加によって¹⁴C光合成産物の転流率が低下し、果実でアミノ酸・有機酸への¹⁴Cの取り込みが盛んになることが示された¹²⁾。一方、イネ科・マメ科植物間でアンモニア・硝酸の吸収および転流に大差のあることが示された¹³⁾。また、根粒へのNO₃-Nの転流経路がタングステンおよび¹⁵NO₃-Nの移動状態から検討された¹⁴⁾。

2) 膜機能

イネ根の原形質膜が精製され、再構成原形質膜のH⁺-ATPaseの一般的特性が調べられた¹⁵⁾。オオムギ根液胞膜のプロトン輸送性ピロフォスファターゼ活性に対する各種無機元素の影響が検討された¹⁶⁾。イネ切断根のH⁺/K⁺交換輸送および再構成原形質膜小胞のATPase活性とpH勾配形成能に対するH⁺-ATPase阻害剤およびイオノフォアの効果が調べられた¹⁷⁾。イネ培養細胞ではアンモニアは拡散ではなくキャリアシステムによって細胞膜を移動することが示唆された¹⁸⁾。

Brassica campestris L. (カブ) からシグナル伝達に主要な役割を果たすプロテインキナーゼCが精製され、その特徴が哺乳動物のそれと比較された¹⁹⁾。

3) 窒素代謝

窒素の還元・同化を主体に新たな知見が加えられた。葉NR活性は暗所下で低下し照射によって上昇するが、これはNRタンパク質量の変動ではなくNRのリン酸化・脱リン酸化によることがコマツナ葉を用いたプロテインキナーゼ、プロテインフォスファターゼ阻害剤による実験で確認された²⁰⁾。オオムギでは、培地よりNO₃を除去すると、葉・根のNR活性は低下しNADH-mRNAおよびNAD(P)HmRNAも急減し、これと平行して木部溢液のNO₃濃度が低下することが見いだされ、葉NRの遺伝子発現に対して葉組織に集積したNO₃ではなく木部におけるNO₃の転流がシグナルとして働く可能性が示された²¹⁾。

ホウレンソウ葉のグルタミン合成酵素(GS₂)において¹⁵N/¹⁴N同位体分別が観察された²²⁾。また、¹⁵N/¹⁴N同位体分別はイネのアンモニア吸収・同化の際に起こり、ランソウでは同位体分別は硝酸吸収で少なくアンモニア吸収の際に著しいことが見いだされた²³⁾。

イネ緑葉では、Fd-GOGATが主要なGOGATであるのに対し未展開非緑色葉身ではNADH-GOGATタンパク質含量が高いことが明らかにされた²⁴⁾。一方、イネ小穂では、貯蔵タンパク質の集積が開始される登熟初期

* 広島大学生物生産学部

に NADH-GOGAT 活性・タンパク質量が急増し Fd-GOGAT を上回ることが見いだされ、NADH-GOGAT が老化組織より再転流したグルタミンからグルタミン酸を合成する主要酵素であることが示された²⁵⁾。

2. 窒素・炭素の分配と作物生産

ソース・シンク関係との関連で炭素・窒素代謝の支配要因の解析が行われた。イネの穂切除によって、茎葉・根重が顕著に増大し、これらが穂のシンク能を代替するため、止葉から光合成産物の転流が活発に行われ、止葉の光合成能の低下は遅延され、Rubisco, クロロフィル, Cyt f 含量および SPS, ADP グルコースピロホスホリラーゼ活性は生育後期まで高く保たれることが示された²⁶⁾。

炭素だけでなく窒素の輸送・代謝もシンクの制御を受けることを示唆する実験結果が報告されている。2条オオムギ幼植物の根・地上部の NR 活性および器官間の窒素分配状態が検討され、還元態窒素の循環は器官への窒素供給で重要な役割を果たすこと、窒素還元および還元態窒素輸送は根・地上部の還元態窒素の要求度合いによって支配されることが示された²⁷⁾。トウモロコシでは、雌穂(シンク)切除によって各葉位葉で窒素・クロロフィル含量、上位葉では Rubisco・PEPC 量などもそれぞれ増大しており、これら光合成成分の集積状態はシンク能によって支配されることが示唆された²⁸⁾。

一方、イネ穂の登熟期の窒素吸収・同化が調査された。イネ穂の弱勢果の乾物・窒素集積は少なく、強勢果の登熟後に行われ、強勢果を切除すると増大することが観察され²⁹⁾、この現象は RNA やグルテリン mRNA の集積とも一致することが示された³⁰⁾。これらの実験結果は、イネ穂内においても、穎果のシンク能によって光合成産物・窒素化合物の分配状態が支配されることを示している。

ブドウの休眠覚醒の機作について、塗布した窒素化合物の芽内への取り込みと代謝・催芽促進に関する実験結果などを含め考察された³¹⁾。

ビジョンビー早生種の主要な子実生産阻害要因の一つである湿害について調査され、短期間の湛水後 50 kg N ha⁻¹の窒素追肥によって新たな発根・根粒着生が盛んになり湿害が軽減されることが示された^{32,33)}。

最近新たな問題として登場し、栄養生理研究が殆どなされていない多量必須元素の富栄養状態について、作物の栄養診断の基本的考え方を示すとともに、その改善の方向について考察された³⁴⁾。

土壌-植物系における炭素、窒素、酸素、水素、イオウの安定同位体自然存在比に関する 1987 年以降の研究

が取りまとめられた³⁵⁾。

3. 根粒形成・窒素固定と生産性

1) 根粒形成

ダイズとダイズ根粒菌の親和性について検討され、種類の根粒菌と親和性を持つダイズ *Rj* 遺伝子との関係を解析するため、IAC-2(*Rj*₂)と Hill(*Rj*₄)の交雑 F₄ 個体からダイズ *Rj*₂ *Rj*₄ 遺伝子系統が選抜された³⁶⁾。ダイズ子実から単離したガラクトース・コン-A-セファロース結合レクチンが供試したすべての *Bradyrhizobium japonicum* 菌株と結合し、*B. japonicum* および *R. fredii* とは根粒を形成した³⁷⁾が、根粒非着生系統 A62-2 から単離したレクチンもすべての *Bradyrhizobium* と結合し、レクチン結合力と宿主特異性とは関連しなかった。宿主特異性について根表面への根粒菌の付着と根毛のカーリングを指標に検討された³⁸⁾。また、ダイズ種子発芽時における種子インフラボン (daidzein, genistein) と根粒形成の関係が検討された³⁹⁾。

ダイズ栽培品種、“エンレイ”から突然変異誘発剤によって、スーパーノジュレーション変異体、En6500 の作出に成功し⁴⁰⁾、その特徴がすでに分離されているスーパーノジュレーション変異体との比較が行われ、1) 原品種に比べて多量の根粒を着生する、2) より高濃度の硝酸態窒素の存在下においても根粒着生が盛んである、3) 原品種よりも草丈が小さいことなどが明らかにされ⁴¹⁻⁴⁴⁾、さらにその遺伝率⁴⁵⁾について検討され、それらのとりまとめがなされた^{46,47)}。この一連の研究によって、根粒着生は地上部によるいわゆる“オートレギュレーション”、根粒非着生は根によってそれぞれ調節されることが確認された。2,4-D による根粒誘導がダイズ⁴⁸⁾、コムギ⁴⁹⁾で試みられ、ダイズでは皮層細胞の分裂の促進に伴う根粒数の増大、コムギでは側根の変形したパラ根粒が形成され、この形成は根粒菌接種によって助長されることが示された。さらに最近、ナタネにおいてヘルパー菌の存在下で根粒菌を接種すると根粒様構造が誘導されることが見いだされた⁵⁰⁾。また、窒素固定微生物と植物間の共生系の成立についてマメ科植物の根粒形成やシアノバクテリアについて紹介されている⁵¹⁾。

エンドウ突然変異株の無効根粒では有効根粒に比べて、炭素・窒素代謝関連酵素活性はバクテロイドでは変動せず⁵²⁾、それとタンパク質組成は形成初期の根粒ではニトログナーゼの有無の影響を受けないことが示された⁵³⁾。

2) 窒素固定

導管液中のウレイド態窒素濃度比からダイズの窒素集積における窒素固定の依存割合の推定方法が検討され、

従来法を一部改変することによって圃場条件下で生育時期・窒素施与量を異にしたダイズの窒素固定能や窒素吸収速度を評価しうることが報告された⁵⁴⁾。

母株に比較し生育量は等しいが根粒着生量の大きいインゲンマメ突然変異株を用いて、子実肥大のための炭水化物の利用が窒素固定に影響を与えるか否かが検討された^{55,56)}。その結果、炭水化物に対する莢・根粒間の競合によって窒素固定能は影響を受けることなく⁵⁵⁾、莢切除によって根粒への新規固定炭素の供給量が増大しても窒素固定能は高まらないことなどが示された⁵⁶⁾。ダイズ品種ウィリアムスのハイパーノジュレーション変異株では¹⁵N₂ 固定・同化および¹⁵NO₃ 同化など多くの点で既に選抜された品種ブラッグの突然変異株と大差なく、いわゆるオートレギュレーションが変異していることが示唆された⁵⁷⁾。Bragg, nts1116 よりも nts1007 では生育量・子実収量が低かった⁵⁸⁾ のに対し、根粒数が多く、根粒のウレイド態窒素および糖含有率が高く⁵⁹⁾、nts1007 の生育量が小さい要因はウレイドの生成と関連することが示唆された。

窒素固定に対する環境要因の影響が調べられた。遮光条件下では、暖地型マメ科牧草に比べ根貯蔵炭水化物含量の高いクズの生育・窒素固定量の抑制度合いが小さかった⁶⁰⁾。ダイズ根粒のアセチレン還元能はCO 投与によって著しく阻害されたが、呼吸は影響を受けないことが示された⁶¹⁾。

ダイズ根粒でアセトンおよびアセト酢酸デカルボキシラーゼが検出されたが、それらは窒素固定とは直接関連しなかった⁶²⁾。

一方、マメ科・非マメ科木本類の窒素固定能も調べられた。ブラジル、タイなどの熱帯地域のマメ科・非マメ科木本類の葉の¹⁵N 自然存在比よりN 固定依存割合が測定された⁶³⁾。北海道北部の島嶼で、森林の復元を図るため実験的に植栽されたハンノキ群落の窒素固定が評価された⁶⁴⁾。非マメ科植物(オオバヤシャブシ、ナワシログミ) 根粒より窒素固定菌フランキアが分離・純粋培養され、その菌の接種によって根粒形成・窒素固定の発現に成功した⁶⁵⁻⁶⁷⁾。荒廃地の植生復元に利用する *Myrica rubra* (ヤマモモ) の良質な稚苗生産のため、フランキア菌接種量と窒素固定能、窒素固定と生育状態などの関係が検討された⁶⁸⁾。

パールミレット、ソルガムにおける協同窒素固定能が評価され、この窒素固定能の作物生産性における意義は小さいことが判明した⁶⁹⁾。

3) 窒素固定と生産性

窒素深層施肥のダイズ子実生産・品質に与える影響が

検討された。緩効性窒素肥料(被覆尿素)の深層施肥によって根の生長やRb 吸収力が特に深層で高まり⁷⁰⁾、ダイズ子実成分組成に影響を与えず品質の劣化は起こらず⁷¹⁾、子実収量を増大させることが示された⁷²⁾。根粒着生・非着生同質遺伝子系統ダイズにおいても子実収量・成分に及ぼす窒素深層施肥および追肥の影響が検討された⁷³⁾。

イネ科・マメ科作物混作の乾物生産に与える影響が窒素収支、窒素固定、窒素移譲などとの関連で調査された。ソルガム・ビジョンビーの混作によって乾物・子実生産の増大が確認され、混作下における窒素収支、特に作物間での窒素に対する競合関係が検討された⁷⁴⁾。混作下における作物の生産能の支配要因を解析するため、作物根の発達・機能との関連から調査が進められた。ビジョンビーと数種作物の混作下における根伸長状態⁷⁵⁾、寒地型マメ科作物の根の形態・機能⁷⁶⁾、ビジョンビーとソルガム混作下での根系発達⁷⁷⁾などが調査された。インドのアルフィソル土壌下ではソルガム・ビジョンビー混作によってビジョンビー根の活力が高まり、根粒着生や窒素固定能も上昇することが観察され、根活力はソルガムよりビジョンビーで高いこともわかった⁷⁸⁾。一方、マメ科からイネ科作物への窒素移譲を主体に混作効果が検討された。ダイズ・ソルガム混作下では生産能、窒素固定、窒素移譲などを増大させるために土壌窒素の供給が必要であることが示された⁷⁹⁾。混作下での窒素移譲の支配要因について、気温⁸⁰⁾、窒素固定能⁸¹⁾などとの関連で調べられた。シロクローバー・陸稲の混作下では、菌根感染またはリン吸収促進によって陸稲の生育が促進されることが示された⁸²⁾。マメ科作物をベースとした混作栽培についてのとりまとめが行われた⁸³⁾。

4. 光合成の生理・生化学

C₃ 植物の光合成の生理・生化学的特性について、各種の実験が行われた。

まず、葉の老化過程における光合成に対する光照度の影響について検討された。*Lolium temulentum* 葉の老化過程に伴う光合成能および光合成タンパク質の変遷は光照度によって異なり、遮光下ではLHCII および65 kDa タンパク質の減少が遅延するのに対し、Cyt f タンパク質は急速に低下し、Rubisco およびCF1 は緩やかに減少した⁸⁴⁾。タバコ葉の強光に対する馴化についてタバコモザイクウイルス感染、光照度、窒素栄養、葉令などとの関連で検討した結果、ウイルス感染によってクロロプラストとの窒素に対する競合のため馴化能が低下するのではなく、著しいクロロシスを引き起こすウイルス感染によって馴化能が低下し、この低下が低窒素栄養下

でさらに強められることがわかった⁸⁵⁾。植物の光合成の高CO₂反応について取りまとめられ、光合成のCO₂富化下での反応は処理期間が短ければ電子伝達系もしくはPi再生能が制限要因となるが、それが長期に及ぶとPi再生系が制限要因とはならないという⁸⁶⁾。

窒素栄養・気温と光合成の関係についても検討がなされた。イネ葉身の窒素濃度の上昇に伴い、Rubiscoや電子伝達よりもスクロース合成能が光合成の律速因子として働くようになるが、スクロース合成能は通常の大気条件下ではポテンシャルとしての光合成の律速因子とならないことが明らかにされた⁸⁷⁾。生育気温が光合成に与える影響が生化学的側面から調べられ、低CO₂分圧下の光合成は気温の上昇に伴い上昇したが、この上昇はRubiscoによるものではなく細胞間隙のCO₂ガス拡散の促進によっており、クロロフィル・集光クロロフィルタンパク質の増大も伴うことがわかった⁸⁸⁾。

C₃型植物葉の最大光合成能力と葉身窒素との関係について、Rubisco生成、電子伝達、RubiscoへのCO₂ガス拡散に関与するカルボニックアンヒドラーゼ活性などから既往の研究成果を紹介するとともに考察が加えられた⁸⁹⁾。

5. 作物の物質生産

作物の生産能の支配要因の解析が各方面から行われた。北海道の主要作物について窒素施肥および栽植密度実験のデータを基に生長解析を行ったところ、収穫物生産能は個体窒素集積量と関連するパラメーターによって解析しうることが示された⁹⁰⁾。

イネ科・マメ科作物種では窒素集積速度は乾物生産能と関連し、前者より後者での根のサイズは小さいが窒素吸収能が高いことなどが明らかにされ、窒素吸収は地上部の窒素要求性によって支配されることが示唆された⁹¹⁾。窒素分配状態に対するシンク能の影響はイネ科・マメ科作物間で大きく異なり、シンク除去によってマメ科作物葉の窒素集積量は増大するのに対して、イネ科作物ではシンク除去にもかかわらず葉から茎へ引き続き窒素の転流が行われることがわかった⁹²⁾。

作物の高収性の支配要因が光吸収効果・純同化率・葉積などのパラメーター⁹³⁾、Rubisco・クロロフィルの集積状態⁹⁴⁾との関連で解析された。作物の高収性は葉のRubisco・クロロフィル集積量を生育後期まで高く保つことによって得られることが示された⁹⁴⁾。トウモロコシ高収性品種では、クロロフィル・Rubisco含量は高かったが、PEPC含量には大差がなく、緩効性肥料の施与によってRubisco・クロロフィル含有率が上昇した⁹⁵⁾。

Rubiscoおよびクロロフィル集積の支配要因が窒素、

リン、カリの欠乏⁹⁶⁾、およびN施肥量⁹⁷⁾との関係から検討がされ、葉の窒素集積とRubisco生成とは対応しないことなどがわかった。トウモロコシ葉のRubisco、PEPCおよびクロロフィル含量の消長が葉位別に調べられ、それらの炭素同化および窒素再転流における役割が検討され、Rubiscoが再転流の主要窒素源であることが示唆された⁹⁸⁾。これらの光合成成分の集積に対する窒素施肥・シンク能の影響も検討された²⁸⁾。

一方、多数の作物種の生産能の支配要因について、収穫器官の生産効率からの検討も行われた^{99,100)}。収穫器官の生長効率は実測値と生化学データに基づく理論値とは一致せず⁹⁹⁾、収穫器官の呼吸能、相対生長率、および成分組成よりその生産効率を算出しえないことが示され、その主たる要因は収穫器官によるCO₂の再同化および光合成によることが示唆された¹⁰⁰⁾。イネ登熟期における炭素分配状態に対する光照度・相互遮蔽の影響が検討され、下位葉を遮光すると上位の完全展開葉における光合成産物の多くはその葉の呼吸に利用され、遮光した下位葉への転流は少なく、相互遮蔽下で上位葉における光合成産物の下位葉による消費量がかならずしも多くないことが明らかにされた¹⁰¹⁾。

イネ多収品種の乾物生産・養分吸収特性の解析が進められ、その高い生産力は穂の高いシンク能に加えてソース能の上昇や養分の効率的分配も伴ったためであり¹⁰²⁾、この潜在生産力の発現には気温・日射量などの気象条件が関わることを示された¹⁰³⁾。

トウモロコシの特定品種・系統には雌穂に数枚の苞葉が着生し、この葉の葉面積は個体葉面積の20%以下であるが、その子実生産能が主幹葉より高いため、この葉に依存して対照個体の45~80%の子実収量を挙げることが見いだされた¹⁰⁴⁾。苞葉の高い子実生産能は子実への光合成産物の転流率が高いためであり、その光合成能は主幹葉と大差ないことが示された¹⁰⁵⁾。

熱帯における湛水直播栽培の確立に有用な湛水・嫌気条件下で著しく定着率の高いイネ品種が選抜された^{106,107)}。このイネ品種は鞘葉が長く、エチレン生成量が多く^{108,109)}、中胚軸も長い¹¹⁰⁾などの特徴を持つ。この品種の定着率が水位・播種の深度などとの関係から調査された¹¹¹⁾。

アスパラガスの生育・無機養分吸収特性¹¹²⁾、有機物の連用が青刈りトウモロコシ収量と土壌物理性に与える影響¹¹³⁾が調べられた。

文 献

- 1) HAYASHI, H., NAKAMURA, S., ISHIWATARI, S., MORI, S.

- and CHINO, M.: *Plant Soil*, **155/156**, 171 (1993)
- 2) NAKAMURA, S.-I., HAYASHI, H., MORI, S. and CHINO, M.: *Plant Cell Physiol.*, **34**, 927 (1993)
 - 3) NAKAMURA, S.-I., HAYASHI, H., MORI, S. and CHINO, M.: *ibid.*, **36**, 19 (1995)
 - 4) ISHIWATARI, Y., HONDA, C., KAWASHIMA, I., NAKAMURA, S.-I., HIRANO, H., MORI, S., FUJIWARA, T., HAYASHI, H. and CHINO, M.: *Planta*, **195**, 456 (1995)
 - 5) FUJIWARA, T., GIESMAN-COOKMEYER, D., DING, B., LOMMEL, S. A. and LUCAS, W.: *Plant Cell*, **5**, 1783 (1993)
 - 6) OSAKI, M., MATSUMOTO, D., SHINANO, T. and TADANO, T.: *Soil Sci. Plant Nutr.*, **40**, 637 (1994)
 - 7) OSAKI, M., MATSUMOTO, D., SHINANO, T. and TADANO, T.: *ibid.*, **41**, 65 (1994)
 - 8) SHINANO, T., OSAKI, M. and TADANO, T.: *ibid.*, **40**, 199 (1994)
 - 9) 稲永醇二・井本ゆかり: 土肥誌, **65**, 554 (1994)
 - 10) 稲永醇二・長友 誠: 同上, **64**, 655 (1993)
 - 11) INANAGA, S. and TERADA, M.: *Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ.*, **31**, 45 (1995)
 - 12) 日笠裕治・今田成雄: 土肥誌, **64**, 377 (1993)
 - 13) RAO, T. P., ITO, O. and MATSUNAGA, R.: *Plant Soil*, **154**, 67 (1993)
 - 14) MIZUKOSHI, K., NISHIWAKI, T., OHATAKE, N., MINAGAWA, R., IKARASHI, T. and OHYAMA, T.: *Soil Sci. Plant Nutr.*, **41**, 75 (1995)
 - 15) HARADA, H., WAKIUCHI, N., SUEYOSHI, K. and OJI, Y.: *ibid.*, **37**, 725 (1991)
 - 16) 仲尾次浩一・原田久富美・脇内成昭・末吉 邦・王子善清・志賀一一: 土肥誌, **62**, 393 (1991)
 - 17) 原田久富美・藤本 健・脇内成昭・末吉 邦・王子善清: 同上, **63**, 39 (1992)
 - 18) KARASAWA, T., HAYAKAWA, T., MAE, T., OJIMA, K. and YAMAYA, T.: *Soil Sci. Plant Nutr.*, **40**, 333 (1994)
 - 19) NANMORI, T., TAGUCHI, W., KINUGASA, M., OJI, Y., SAHARA, S., FUKAMI, Y. and KIKKAWA, U.: *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **203**, 311 (1994)
 - 20) KOJIMA, M., WU, S.-J., FUKUI, H., SUGIMOTO, T., NANMORI, T. and OJI, Y.: *Physiol. Plant.*, **93**, 139 (1995)
 - 21) SUEYOSHI, K., KLEINHOF, A. and WARNER, R. L.: *Plant Physiol.*, **107**, 1303 (1995)
 - 22) YONEYAMA, T., KAMACHI, K., YAMAYA, T. and MAE, T.: *Plant Cell Physiol.*, **34**, 489 (1993)
 - 23) YONEYAMA, T., OMATA, T., NAKATA, S. and YAZAKI, J.: *ibid.*, **32**, 1211 (1991)
 - 24) YAMAYA, T., HAYAKAWA, T., TANASAWA, K., KAMACHI, K., MAE, T. and OJIMA, K.: *Plant Physiol.*, **100**, 1427 (1992)
 - 25) HAYAKAWA, T., YAMAYA, T., MAE, T. and OJIMA, K.: *ibid.*, **101**, 1257 (1993)
 - 26) NAKANO, H., MAKINO, A. and MAE, T.: *Plant Cell Physiol.*, **36**, 653 (1995)
 - 27) OJI, Y., OTANI, Y., HOSOMI, Y., WAKIUCHI, N. and SHIGA, H.: *Planta*, **179**, 359 (1989)
 - 28) OSAKI, M., IYODA, M. and TADANO, T.: *Soil Sci. Plant Nutr.*, **41**, 295 (1995)
 - 29) IWASAKI, Y., MAE, T., MAKINO, A., OHIRA, K. and OJIMA, K.: *ibid.*, **38**, 517 (1992)
 - 30) IWASAKI, Y., MAE, T., FUKAZAWA, C., MAKINO, A., OHIRA, K. and OJIMA, K.: *Plant Soil*, **155/156**, 211 (1993)
 - 31) 望月 太・米山忠克: 農及園, **69**, 16 (1994)
 - 32) MATSUNAGA, R., ITO, O., TOBITA, S., RAO, T. P. and JOHANSEN, C.: *Field Crops Res.*, **38**, 167 (1994)
 - 33) MATSUNAGA, R., ITO, O., TOBITA, S. and RAO, T. P.: Root ecology and its practical application, 3. ISRR Symp. Wien, Univ. Bodenkultur, 1991, eds. L. KUTSCHERA, E. HUBL, E. LICHTENEGGER, H. PERSSON and M. SOBOTIK, p. 183 (1992)
 - 34) 米山忠克: 圃場と土壤, No. 280・281, p. 79 (1992)
 - 35) 米山忠克・笹川英夫: 土肥誌, **65**, 585 (1994)
 - 36) ISHIZUKA, J., KIM, S. D., HUSSAIN, A. K. M. A. and YAMAKAWA, T.: *Soil Sci. Plant Nutr.*, **39**, 79 (1993)
 - 37) ISHIZUKA, J., IMAYOSHI, S. and YAMAKAWA, T.: *ibid.*, **39**, 751 (1993)
 - 38) SUGANUMA, N., HASEBE, A., MIYAJI, K. and MATSUBARA, H.: *ibid.*, **40**, 355 (1994)
 - 39) SUGANUMA, N. and TAKAKI, M.: *ibid.*, **39**, 661 (1993)
 - 40) AKAO, S. and KOUCHI, H.: *ibid.*, **38**, 183 (1992)
 - 41) FRANCISCO, P. B., Jr., AKAO, S. and KOKUBUN, M.: *J. Plant Physiol.*, **140**, 453 (1992)
 - 42) HAMAGUCHI, H., KOKUBUN, M., YONEYAMA, T., HANSEN, A. P. and AKAO, S.: *Crop Sci.*, **33**, 794 (1993)
 - 43) FRANCISCO, P. B., Jr. and AKAO, S.: *J. Exp. Bot.*, **44**, 547 (1993)
 - 44) HAMAGUCHI, H., KOKUBUN, M. and AKAO, S.: *Soil Sci. Plant Nutr.*, **38**, 771 (1992)
 - 45) KOKUBUN, M. and AKAO, S.: *ibid.*, **40**, 715 (1994)
 - 46) AKAO, S., FRANCISCO, P. B., Jr., HAMAGUCHI, H., KOKUBUN, M., KOUCHI, H., YONEYAMA, T. and HANSEN, A. P.: Gamma Field Symposia, No. 31, Inst. Radiation Bred. NIAR, MAFF, Japan, p. 105 (1992)
 - 47) 赤尾勝一郎: 化学と生物, **29**, 144 (1991)
 - 48) FRANCISCO, P. B., Jr., AKAO, S. and KOKUBUN, M.: *Soil Sci. Plant Nutr.*, **37**, 707 (1991)
 - 49) FRANCISCO, P. B., Jr. and AKAO, S.: *Plant Soil*, **157**, 121 (1993)
 - 50) ISOBE, K., KOKUBUN, M., FRANCISCO, P. B., Jr. and AKAO, S.: *Soil Sci. Plant Nutr.*, **41**, 313 (1995)
 - 51) 赤尾勝一郎・横山 正・米山忠克: 醸協, **89**, 341 (1994)
 - 52) SUGANUMA, N. and LARUE, T. A.: *Plant Cell Physiol.*, **34**, 761 (1993)
 - 53) SUGANUMA, N., TAMAOKI, M. and TAKAKI, M.: *ibid.*, **34**, 781 (1993)
 - 54) OHTAKE, N., NISHIWAKI, T., MIZUKOSHI, K., MINAGAWA, R., TAKAHASHI, Y., CHINUSHI, T. and OHYAMA, T.: *Soil Sci. Plant Nutr.*, **41**, 95 (1995)
 - 55) HANSEN, A. P., YONEYAMA, T., KOUCHI, H. and MARTIN, P.: *Planta*, **189**, 538 (1993)
 - 56) HANSEN, A. P., YONEYAMA, T., KOUCHI, H. and HIRAKAWA, K.: *ibid.*, **189**, 546 (1993)
 - 57) OHYAMA, T., NICHOLAS, J. C. and HARPER, J. E.: *J. Exp. Bot.*, **44**, 1739 (1993)
 - 58) HUSSAIN, A. K. M. A., YAMAKAWA, T., IKEDA, M. and ISHIZUKA, J.: *J. Fac. Agric., Kyushu Univ.*, **37**, 133 (1992)
 - 59) HUSSAIN, A. K. M. A., YAMAKAWA, T., IKEDA, M. and ISHIZUKA, J.: *ibid.*, **37**, 139 (1992)
 - 60) FUJITA, K., MATSUMOTO, K., OFOSU-BUDU, K. G. and

- OGATA, S.: *Soil Sci. Plant Nutr.*, **39**, 43 (1993)
- 61) 田村有希博: 土肥誌, **64**, 15 (1993)
- 62) SUGANUMA, N., SHIMOKAWA, R., KATO, T. and NAGAI, T.: *Soil Sci. Plant Nutr.*, **39**, 653 (1993)
- 63) YONEYAMA, T., MURAOKA, T., MURAKAMI, T. and BOONKERD, N.: *Plant Soil*, **153**, 295 (1993)
- 64) HIGASHI, S., YONEYAMA, T. and HIGASHI, S.: *Rep. Fac. Sci., Kagoshima Univ.*, No. 27, p. 209 (1994)
- 65) 福本 勉・石沢謙哉・武藤直紀: 土肥誌, **63**, 325 (1992)
- 66) 福本 勉・石沢謙哉・武藤直紀: 同上, **65**, 392 (1994)
- 67) 福本 勉・和田富吉・武藤直紀: 同上, **66**, 490 (1995)
- 68) SASAKAWA, H.: *Soil Sci. Plant Nutr.*, **41**, 691 (1995)
- 69) LEE, K.-K., WANI, S. P., YONEYAMA, T., TRIMURTULU, N. and HARIKRISHNAN, R.: *ibid.*, **40**, 477 (1994)
- 70) TAKAHASHI, Y., CHINUSHI, T., NAKANO, T., HAGINO, K. and OHYAMA, T.: *ibid.*, **37**, 735 (1991)
- 71) 大山卓爾・大竹憲邦・池主俊昭・高橋能彦: 土肥誌, **65**, 41 (1994)
- 72) TAKAHASHI, Y., CHINUSHI, T., NAKANO, T. and OHYAMA, T.: 新潟県農試研報, **40**, 7 (1994)
- 73) OHYAMA, T., OHTAKE, N., NISHIWAKI, T., MIZUKOSHI, K., MINAGAWA, R., KOBAYASHI, K., CHINUSHI, T. and TAKAHASHI, Y.: *Bull. Fac. Agric., Niigata Univ.*, No. 46, p. 57 (1994)
- 74) TOBITA, S., ITO, O., MATSUNAGA, R., RAO, T. P., REGO, T. J., JOHANSEN, C. and YONEYAMA, T.: *Biol. Fertil. Soils*, **17**, 241 (1994)
- 75) KATAYAMA, K., ITO, O., MATSUNAGA, R., ADU-GYAMFI, J. J., RAO, T. P. and ANDERS, M. M.: *Fert. Res.*, **4**, 1 (1995)
- 76) GREGORY, P. J., SAXENA, N. P., ARIHARA, J. and ITO, O.: Expanding the production and use of cool season food legumes, ed. F. J. MUEHLBAUER and W. J. KAISER, p. 810, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (1994)
- 77) ITO, O., MATSUNAGA, R., TOBITA, S. and RAO, T. P.: Root ecology and its practical application, 3. ISRR Symp. Wien. Univ. Bodenkultur, 1991, ed. L. KUTSCHE-RA, E. LICHTENEGGER, H. PERSSON and M. SOBOTIK, p. 419, Vereinfur Wurtzelforschung, A-9020, Klagenfurt (1992)
- 78) ITO, O., MATSUNAGA, R., TOBITA, S., RAO, T. P. and DEVI, Y. G.: *Plant Soil*, **155/156**, 341 (1993)
- 79) OFOSU-BUDU, K. G., SUMIYOSHI, D., MATSUURA, H. and FUJITA, K.: *Soil Sci. Plant Nutr.*, **39**, 33 (1993)
- 80) OFOSU-BUDU, K. G., OGATA, S. and FUJITA, K.: *ibid.*, **38**, 717 (1992)
- 81) OFOSU-BUDU, K. G., FUJITA, K., GAMO, T. and AKAO, S.: *ibid.*, **39**, 497 (1993)
- 82) PASOLON, Y. B. and HIRATA, H.: Plant nutrition—from genetic engineering to field practice, ed. N. J. BARROW, p. 331 (1993)
- 83) FUJITA, K., OFOSU-BUDU, K. G. and OGATA, S.: *Plant Soil*, **141**, 155 (1992)
- 84) MAE, T., THOMAS, H., GAY, A. P., MAKINO, A. and HIDEMA, J.: *Plant Cell Physiol.*, **34**, 391 (1993)
- 85) BALACHANDRAN, S., OSMOND, C. B. and MAKINO, A.: *Plant Physiol.*, **104**, 1043 (1994)
- 86) MAKINO, A.: *J. Plant Res.*, **107**, 79 (1994)
- 87) MAKINO, A., NAKANO, H. and MAE, T.: *Plant Physiol.*, **105**, 173 (1994)
- 88) MAKINO, A., NAKANO, H. and MAE, T.: *ibid.*, **105**, 1231 (1994)
- 89) 牧野 周・前 忠彦: 化学と生物, **32**, 409 (1994)
- 90) OSAKI, M., MATSUMOTO, M., SHINANO, T. and TADANO, T.: *Soil Sci. Plant Nutr.*, **40**, 19 (1994)
- 91) SHINANO, T., OSAKI, M., YAMADA, S. and TADANO, T.: *ibid.*, **40**, 485 (1994)
- 92) OSAKI, M., YAMADA, S. and TADANO, T.: *ibid.*, **41**, 33 (1995)
- 93) OSAKI, M., FUJISAKI, Y., MORIKAWA, K., MATSUMOTO, M., SHINANO, T. and TADANO, T.: *ibid.*, **39**, 605 (1993)
- 94) OSAKI, M., MORIKAWA, K., MATSUMOTO, M., SHINANO, T., IYODA, M. and TADANO, T.: *ibid.*, **39**, 399 (1993)
- 95) OSAKI, M., IYODA, M. and TADANO, T.: *ibid.*, **41**, 275 (1995)
- 96) OSAKI, M., SHINANO, T. and TADANO, T.: *ibid.*, **39**, 417 (1993)
- 97) OSAKI, M., SHINANO, T. and TADANO, T.: *ibid.*, **39**, 427 (1993)
- 98) OSAKI, M., IYODA, M. and TADANO, T.: *ibid.*, **41**, 285 (1995)
- 99) SHINANO, T., OSAKI, M., KOMATSU, K. and TADANO, T.: *ibid.*, **39**, 269 (1993)
- 100) SHINANO, T., OSAKI, T., KOMATSU, K. and TADANO, T.: *ibid.*, **41**, 21 (1995)
- 101) OSAKI, M., IYODA, M., YAMADA, S., TADANO, T.: *ibid.*, **41**, 235 (1995)
- 102) 平岡潔志・建部雅子・米山忠克: 土肥誌, **63**, 517 (1992)
- 103) 平岡潔志・吉田新一・建部雅子・米山忠克: 同上, **63**, 177 (1992)
- 104) FUJITA, K., FURUSE, F., SAWADA, O. and BANDARA, D.: *Soil Sci. Plant Nutr.*, **40**, 581 (1994)
- 105) SAWADA, O., ITO, J. and FUJITA, K.: *Crop Sci.*, **35**, 480 (1995)
- 106) YAMAUCHI, M., AGUILAR, A. M., VAUGHAN, D. A. and SESHU, D. V.: *Euphytica*, **67**, 177 (1993)
- 107) YAMAUCHI, M., AGUILAR, A. M. and STA CRUZ, P. S.: *Int. Rice Res. News*, **18**, 360 (1993)
- 108) YAMAUCHI, M., HERRADURA, P. S. and AGUILAR, A. M.: *Plant Sci.*, **100**, 105 (1994)
- 109) YAMAUCHI, M. and HERRADURA, P. S.: *Int. Rice Res. News*, **18**, 37 (1993)
- 110) YAMAUCHI, M., AGUILAR, A. M. and STA CRUZ, P. S.: *ibid.*, **18**, 36 (1993)
- 111) YAMAUCHI, M. and CHUONG, P. V.: *Field Crops Res.*, **41**, 123 (1995)
- 112) 日笠裕治・鎌田賢一: 土肥誌, **65**, 34 (1994)
- 113) 伊藤道秋・石本光明・遠藤織太郎・荒木 肇・大山卓爾: 農作業研究, **29**, 124 (1994)