

# 一粒系コムギの色素体突然変異種の試験管内 無菌培養による花成と生長の研究

杉野 守\*

## Studies on Growth and Flowering of the Plastid Mutants of Einkorn Wheat in Aseptic Culture

Mamoru SUGINO

### Synopsis

A preliminary experiment to bring up the twelve varieties of bread wheat plants on nutrient agar media in 18 x 180 mm test tubes showed that they were able to grow into maturity with some parallelism to their flowering habits in the field.

Two kinds of the mutant plants for the plastid pigment of einkorn wheat, Albino which is devoid of chlorophylls and Carotina which has about one fifth of the normal chlorophyll content in the leaves, and the normal green plants were aseptically cultured on the nutrient agar media containing different amounts of sucrose and yeast extracts (YE) in the test tubes. In the three types of plants, especially Albino, the vegetative growth were much accelerated while the reproductive growth were inhibited by adding 1 % YE in the media.

The photoperiodic responses of the mutant plants were basically the same as those of the green plant suggesting that chlorophyll is not directly participating in the process. Under the normal long day conditions (the scattered daylight was supplemented with artificial illumination during the night), however, the number of leaves on the main axis before flowering was smallest in the green plant followed by Carotina and Albino plants in this order. The development of the flower and the growth of the shoot were greatest in the green plant followed by Carotina and Albino plants in this order again.

### I 緒 言

高等植物の光形態形成の研究において、葉緑素を欠く植物は、光合成による作用を区別して調べることができるので都合がよい。しかし、このような植物は通常の栽培条件では生育の維持が困難であるので、特殊な従属栄養的条件下で育てる必要がある。筆者は一粒系コムギについて、X線突然変異種であるアルビノおよびカロチナの2系統の種子を、1955年来、京都大学、山下孝介教授(当時)より提供をうけた。そこでこれらの植物を試験管内で無菌培養す

ることによってその生育を持続させ、特に異った培地成分および光条件下の花成と生育反応について、一連の実験を行って得た結果をここに報告する。

### II 実験方法と結果

#### 1. 普通系コムギ品種の試験管内無菌培養における生育状態

高等植物の管瓶内無菌培養については、組織培養、器官培養、胚培養あるいは花粉培養などを含めて、今日ではすでに多くの報告がある<sup>1,2,3)</sup>。しかし当時

\* 農学科・植物生理学研究室(Lab of Plant Physiology, Dept of Agric., Kinki Univ.)

(1955) は高等植物を通常の試験管 (18×180mm) 内で種子から成植物に至るまで完全に培養した例は多くなかった。筆者はコムギの花成研究の一手段として、特に田島の研究報告<sup>4)</sup> (1953) に示唆され、試験管内無菌培養実験を開始した。

本研究を通じて、無菌培養は基本的に次の通りに行った。培養液は White の塩類処方<sup>10)</sup> を上として、これに鉄分としてクエン酸鉄を加え、0.8%の寒天で加熱溶解後固めたものを基本培地 (Basal medium) とした。次に、この基本培地に目的により、ショ糖、酵母抽出物その他の物質を加えた後加熱溶解し、また必要に応じて 0.1N-KOH で pH を 5.6~5.8 に調節した後、18×180mm の試験管に 10ml ずつ分注し、綿栓後、オートクレーブで 1.2 気圧に約 20 分間保って滅菌した。

次にコムギの均一な種子をえらび、次の手順で滅菌した、(i) クレゾール水 1 : 10 に 5 分浸漬、(ii)

滅菌水で数回水洗、(iii) 75% アルコール液に 5 分浸漬、(iv) 10% 高度サラシ粉液に 30 分浸漬、(v) 滅菌水で数回、カルキ臭がなくなる程度に水洗をくり返した。しかし、後の実験では (i) (ii) は通常省かれ、(iii)~(v) の手順で滅菌を行った。滅菌種子は試験管内の寒天培地上に無菌的に 1, 2 粒ずつ置き、発芽後斉一な実生をえらんで、その本数を通常 1 試験管あたり 1 個体に揃えた。

実験は、まず基本的に、また一つの子備実験として、コムギの試験管内培養における生育の可能性とその状態を調べた。すなわち供試品種として、それらの出種開花生理の研究報告 (ほ場栽培) が行われていた<sup>5-8)</sup> 国内産の普通系 10 品種の種子を鴻巣試験場よりゆずりうけ、前述の方法によって試験管内の培地には種した。なお、培地は基本培養基にショ糖 5% と酵母抽出物 (エビオス) 0.5% を加えたものを用いた。種後、試験管の半数は 20° ± 2°C に調節された

**Table 1.** Growth and development of ten bread wheat varieties cultured aseptically in 18 x 180 mm test tubes. Plants were grown on basal media containing 5 % sucrose and 0.5 % yeast extract in a phytotron at 20 ± 1°C under continuous illumination from Dec. 25 to March 1, 1955 (65 days) (A) or from Jan. 23 to March 12 (48 days) after 50 days of the vernalization (B).

(A)						
Varieties	(No.)	No. of Leaves*	Stem length (mm)	Shoot d.w. (mg)	Days until heading	Seed formation** (%)
Norin-No. 35	14	5.00	150.0	99.6	27	0
Norin-No. 75	16	5.00	145.5	109.7	25	0
Norin-No. 61	11	6.09	140.0	111.3	38	54.5
Shin-chunaga	13	6.23	162.3	98.5	43	15.4
Norin-No. 29	8	6.63	153.7	101.2	46	0
Norin-No. 43	12	6.75	144.1	103.3	44	50.0
Norin-No. 26	14	6.79	147.1	131.6	65	0
Hosokara	13	9.07	65.4	115.0	>65	0
Norion-No. 72	6	9.50	86.6	-	>65	0
Nishimura	10	>8.40	3.8	100.0	>65	0
(B)						
Norin-No. 35	11	5.00	126.3	93.1	24	0
Norin-No. 75	11	5.63	141.3	91.5	28	9.0
Norin-No. 61	13	6.00	134.2	93.3	28	92.3
Shin-chunaga	12	6.00	147.1	77.5	27	75.0
Norin-No. 29	13	6.15	132.3	68.8	50	0
Norin-No. 43	13	6.38	141.9	83.4	40	30.8
Norin-No. 26	16	6.56	130.9	74.5	45	6.3
Hosokara	12	7.00	133.3	103.0	40	8.3
Norin-No. 72	5	7.60	131.0	106.4	48	0
Nishimura	13	>9.00	44.2	94.1	>48	0

\* Number of leaves formed on the main axis before flowering.

\*\* Percentage of plants with fertile seed. Usually one seed per plant was formed.

ファイトトロン内に置き、昼間は自然散光を受けさせ夜間は蛍光灯と白熱電球による終夜照明(約1,000 lx)を行って長日(連続光)条件とした。また残り半数の試験管は、ほぼ0℃の低温室に1ヶ月おいて低温処理(バーナリゼーション)をした後ファイトトロン内に置いて同様に長日を与えた。

その後、両試験区(低温処理をしない区と低温処理区)内で、それぞれ大多数の品種が開花結実した時期、すなわち前者では3月1日(65日目)に、後者では低温処理後48日目の3月12日に、主軸葉数、莖長、地上部乾重、種子形成率を測定した。なおそれぞれの品種について出穂日を観察して出穂迄日数を求め、それらの結果はTable 1, (A)(B)に示した。

これらのコムギ品種は、試験管内のわずか10mlの寒天培地上で、極めて限られた水分、養分(無機物11.2mg, 有機物550mg)条件に置かれたにもかかわらず比較的順調に発育をすすめ、圃場栽培した場合<sup>5,7)</sup>よりもすみやかに出穂し、小型の植物体ながら、1部は結実した(種子は1植物につき1, 2粒であったが正常な大きさであった)。各品種のコムギは、

その早晩性あるいは低温要求性にしたがって、出穂日数が異なり、また、その日数の増加とともに主軸葉数も増加した。莖長は、このような培養条件で、試験管長(180mm)以下の大ききにとどまって“適応的”に生育を完了した。さらにこれらコムギ品種を30日間低温処理した場合、春まきの早生品種の農林35号、農林75号では何ら発育の促進はみられなかったが、秋まき性が高い晩生品種の細程や農林72号では、開花の促進がみられ、また結実歩合も全体的に上昇した。

次に、実験材料として、農林35号、農林26号および西村と春まき早生品種鴻巣25号および秋まき晩生品種赤皮赤を新たに加えた5品種を用いて前と同様な試験管内培養を行ない20, 30および60日間の低温処理後、ファイトトロンの長日(連続光)条件下においた。ただし、この実験では、ファイトトロンの温度は25℃±2℃で前実験よりやや高く、また生育の観察は低温処理終了後50日で打切った。本実験におけるこれら栽培コムギ5品種の開花率、主軸葉数、出穂日数からみた花成反応の比較はTable 2に示した。

**Table 2.** Comparison of the development (flowering) of five wheat varieties cultured aseptically in test tubes and subjected to different durations of low temperature (vernalization). The plants were grown on basal media containing 5% sucrose and kept in a phytotron at 25±2°C under continuous illumination from Nov. 17 to Jan. 6 (50 days).

Days of vernalization	Items*	Wheat varieties				
		Konosu-No. 25	Norin-No. 35	Norin-No. 26	Nishimura	Akagawaaka
0	A	100	100	100	0	0
	B	5.26	5.25	7.71	>6.7	>6.3
	C	28.1	30.0	43.5	>50	>50
20	A	100	100	100	27	20
	B	5.01	5.80	7.42	>8.8	>10.8
	C	28.4	36.3	44.7	>50	>50
30	A	100	100	100	100	50
	B	5.15	5.33	7.00	9.91	>11.2
	C	23.0	30.6	33.2	46.2	>50
60	A	100	100	100	100	100
	B	5.60	6.10	6.21	6.90	7.84
	C	20.2	27.5	23.1	39.1	36.5

\* A: Percentage of plants with flower. B: Number of leaves formed on the main axis before flowering. C: Days to heading after the end of vernalization.

本表にみられるように、春まき品種の鴻巣25号と農林35号は、すみやかに出穂し、かつ、低温処理による花成反応の促進はみられなかった。農林26号、西村、赤皮赤などのやや晩生および極晩生品種では低温処理日数が60日まで延長されるにしたがい、主軸葉数と低温処理後の出穂日数が減少し、花成反応の促進がみられた。このことは、西村や赤皮赤のような晩生品種においても、低温処理を行うことにより、試験管内で花成に至らせることの可能性を示すものである。さらにこれらの結果から、試験管内培養によるコムギの花成研究の可能性が明らかとなった。

## 2. 一粒系コムギの色素体突然変異種の葉緑素含量と暗呼吸能について

本研究において用いた2系統の色素体突然変異種の色素発現特性について杉野・山下<sup>9)</sup>(1960)は次の通り報告した。

**Table 3.** Comparison of the respiration rates in the leaves of the two kinds of plastid mutants, Albino and Carotina, and the normal green plants. The first leaves of the plants grown in light 10 days after germination were detached and the respiration was measured manometrically at 30°C for 60 minutes.

Kind of the leaves	Dry weight of the first leaves (100=2.1 mg)	Q <sub>o</sub> 2 ml/mg d.w. (100 = 6.61)
Green	100	100
Carotina	83.9	93.5
Albino	92.7	35.4

次に、これら3種類の植物の葉について、生理機能の特性の一つとしての暗呼吸能を測定して相互に比較してみた。すなわち、常温、明所で発芽後10日目の第一葉の葉身を切り取って、ワールブルヒ検圧計により、30°C、60分間の暗呼吸能(Q<sub>o</sub>2)を測定した結果は、Table 3に示す通りである。この結果、葉の呼吸能は「緑色」>「カロチナ」>「アルビノ」の順であるが、「アルビノ」が「緑色」にくらべると近くの低い呼吸能であるに対して、葉緑素をある程度含む「カロチナ」は「緑色」よりもわずかに低いことが注目された。

## 3. 培地に加えたショ糖濃度のアルビノ植物の生育におよぼす影響

杉野(1957)は春コムギの試験管内暗黒培養において、このような他養条件下の生育の維持のために比

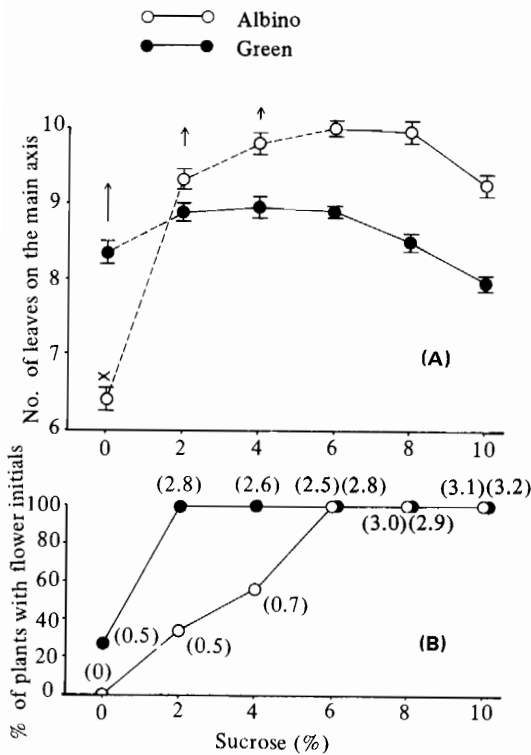
これら2種の色素体変異植物は、当然、野外の栽培では生育することは出来ないが、それらのヘテロ個体は正常な緑色を呈し、健全に生育して結実する。これらの種子からは正常な緑色植物(以下、緑色植物または「緑色」と呼ぶ)と劣性ホモで発現するアルビノ植物(以下「アルビノ」と呼ぶ)あるいはオレンジ色植物(以下「カロチナ」と呼ぶ)が、それぞれ3:1のメンデル比で得られる。「アルビノ」および「カロチナ」の実生は、発芽後種子の養分によってしばらくは生長し、明所、常温下で展開した本葉の色は「アルビノ」では紅色~白色、「カロチナ」では黄緑色~オレンジ色である。またこれらの本葉の葉緑素含量を測定した結果、「アルビノ」では葉緑素およびカロチノイドはまったく検出されなかった。カロチナはカロチノイドを含むことによってオレンジ色を呈すると考えられるが、葉緑素含量は常温で「緑色」の約1/4~1/5であることが示された。

較的高濃度(6%~10%)のショ糖を培地に添加することが有効であることを見出した<sup>10)</sup>。そこで光合成能を欠くアルビノ植物の培養において同様な実験を試みた。

基本培養液に酵母抽出物(エビオス)を1%になるように加え、さらに0~10%までの範囲で、ショ糖濃度区をつくり常法通り試験管内培地を用意した。次に、アルビノ系統の斉一な種子をえらんで試験管内に無菌的には種し、室内においた後、発芽した実生について「アルビノ」と正常緑色植物にわけて、実験区あたり15~20本にそろえた。なお、この際、培地養分の吸収をよくするため、「アルビノ」の実生の基部を5~10mmの深さに寒地培地内に押し込んだ。以下の実験では、発芽後7~10日以内に、この押し込み操作を原則として行った。

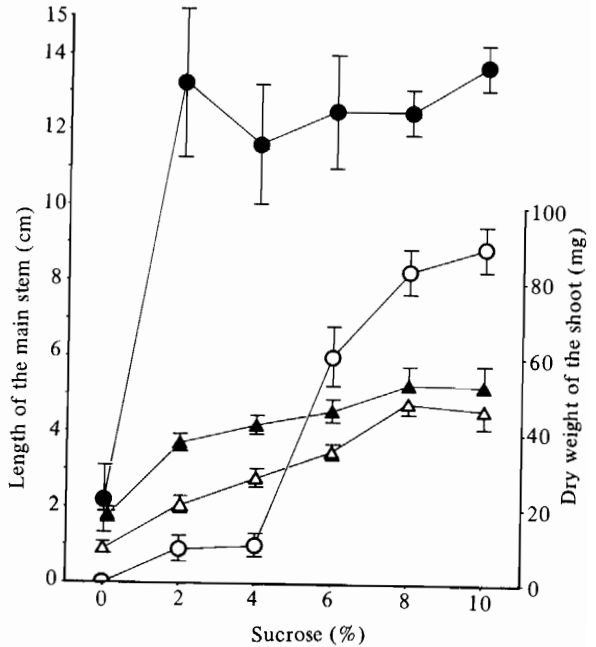
**Table 4.** Floral stages assigned to development of the flower primordia in the shoot apex of wheat.

Floral stage	Description of the shoot apex
0	Vegetative, smooth dome
0.5	Slightly elongated apex
1	Elongated phalloid apex
2	Double ridge
3	Formation of side spikelet
4	Anther initials visible
5	Heading



**Fig. 1** Effect of sucrose in media on the development of the albino and green plants aseptically cultured in test tubes. plants were grown from Jan. 29 to April 5, 1959 on the basal media containing 1% yeast extract and different amounts of sucrose in a growth cabinet at  $20 \pm 3^\circ\text{C}$ . They were illuminated at 1200 lx for 8-hours and at 300 lx for 16-hours by artificial lights every day. (A) The number of leaves formed on the axes before flowering.  $\uparrow$  indicates that the leaf number is still increasing. (B) : The percentages of the plants with flower primordia. The figures in parenthesis represent the floral stages.

培養は、1960年1月29日より開始し、各試験管を  $20 \pm 3^\circ\text{C}$  の温度をもつグロースキャビネットに入れ、白熱電球および蛍光灯による人工照明を、8時間(植物体レベルで約1,200lx)与えた後、同じ白熱電球のみによりさらに16時間(植物体レベルで約300lx)与えた連続光下に置いた。生育の観察は66日後の4月5日に行い、茎長、主軸葉数、花芽分化個体数、地上部乾重および特に花芽については Table 4 に示す花芽発達段階値 (floral stage) をもうけて測定した。この結果を Fig. 1 および Fig. 2 に示した。



**Fig. 2** Effect of sucrose in the media on the growth of the albino and green plants aseptically cultured as described in the explanation of the Fig. 4. ○—○, ●—● : The main stem length of the albino and green plants.  $\Delta$ — $\Delta$ ,  $\blacktriangle$ — $\blacktriangle$  : The shoot dry weight of the albino and green plants, respectively.

本実験では、無糖培地においては、「アルビノ」は生育を続けられずすべて枯死したが、「緑色」もその生育がいちじるしく抑制された。しかし、「緑色」では2%以上のショ糖濃度区で100パーセントの花芽分化がみられ、これに対し「アルビノ」では6%以上のショ糖濃度区でのみ全個体が花芽分化した。生育は全体として、「緑色」の方がすみやかであったが、8、10%のショ糖濃度区では花芽発達ステージは両者で大差がみられなかったのは注目される (Fig. 1-

(B)。「緑色」の莖長は2%以上のシヨ糖濃度区において、シヨ糖濃度に関係せずほぼ同じ大きさであったが、「アルビノ」の莖長は、シヨ糖濃度の増加と共に、特に6%以上の濃度区において、急激な増大を示した。地上部乾物重は、両タイプの植物とも、シヨ糖濃度の増加と共に(8%まで)漸増した。

### 3. 培地に加えられたカゼイン加水分解物の「アルビノ」および正常緑色植物の生育におよぼす影響

植物の組織培養において、カゼイン加水分解物(CH)は組織の生長を促進するための有機窒素化合物、または天然物抽出物の1つとして用いられている。そこで、この物質について異った濃度区を持つ寒天培地上での「アルビノ」の生育を「緑色」のそれと比較してしらべてみた。

実験はまず、8%のシヨ糖を含む基本培養液にCHを、0.01、0.1および1%になるように加え、加熱

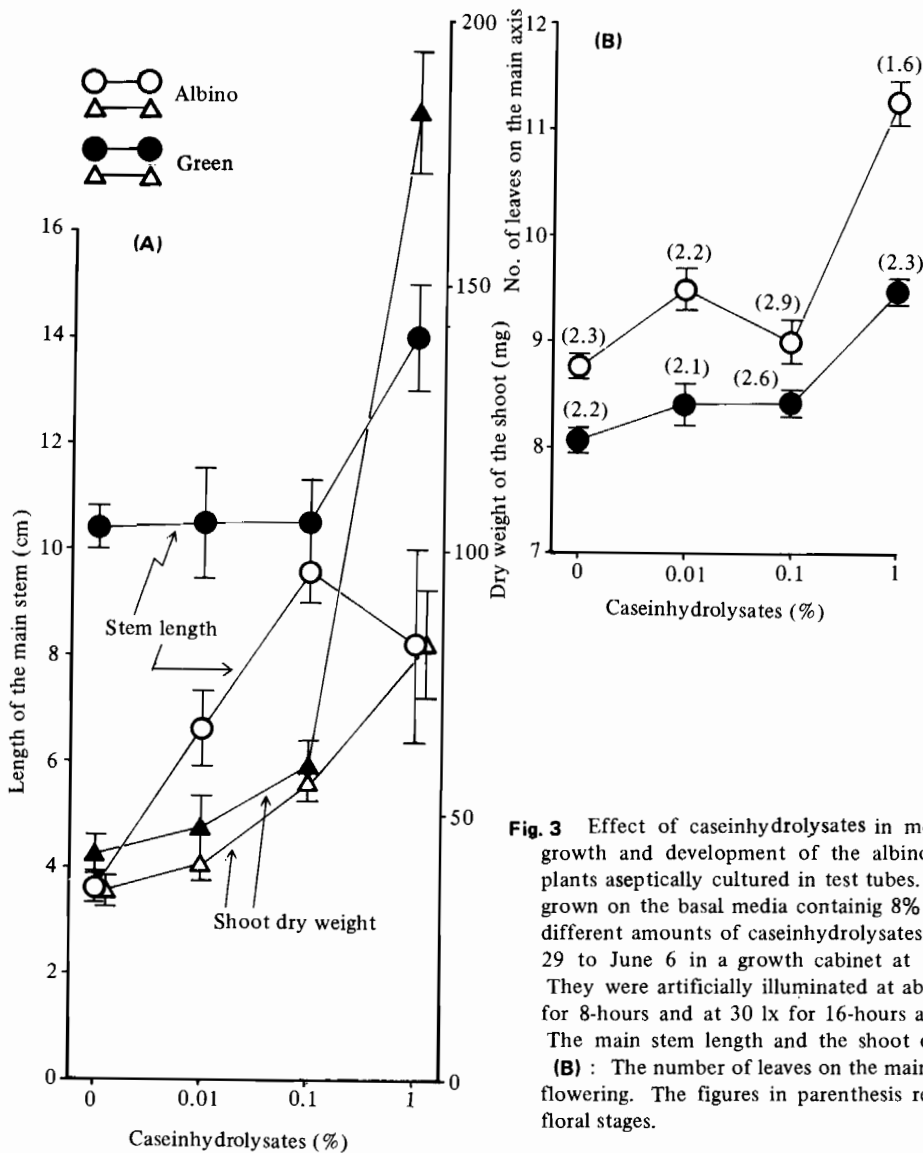


Fig. 3 Effect of caseinhydrolysates in media on the growth and development of the albino and green plants aseptically cultured in test tubes. Plants were grown on the basal media containing 8% sucrose and different amounts of caseinhydrolysates from March 29 to June 6 in a growth cabinet at 18 to 25°C. They were artificially illuminated at about 2000 lx for 8-hours and at 30 lx for 16-hours a day. (A): The main stem length and the shoot dry weights. (B): The number of leaves on the main axis before flowering. The figures in parenthesis represent the floral stages.

溶解後試験管に分注し、常法通りオートクレーブにかけて滅菌した。次に、アルビノ系統の種子を無菌的には種し、発芽した実生について、前と同様な操作によって、「アルビノ」と緑色植物に分け、各実験区毎に14～20個体とした。培養は、1960年3月29日より6月5日までの65日間、これらの試験管を18℃～25℃の温度範囲をもつグロースキャビネットに入れて行った。照明は蛍光灯と10W白熱電球を用いて、植物体レベルで約2,000lxの人工照明を8時間与え、その後白熱電球のみ(30lx)により照明して連続光(長日)条件とした。観察は、6月6日各生育項目について測定し、その結果をFig. 3に示した。

Fig. 3-(A)にみられるように、培地にカゼイン加水分解物を添加することにより、「アルビノ」、「緑色」とともに乾物重の増大が目立ち、特に1%区になると0.1%区にくらべてその重さが急増した。一般に、コムギ類の茎の伸長は、栄養的な原因とともに、花芽発達に伴う抽台にも影響される。Fig. 3-(B)をみると、「アルビノ」では、この栄養物質(カゼイン加水分解物)の濃度が1%となると花芽分化が遅れ(主軸葉数の増加)、花芽の発達段階値も低くなり、花成は明らかに抑制されるので、栄養生長(乾物重からみた)の増大にもかかわらず、茎長は小となると思われる。「緑色」においても花芽発達段階値は0.1%区で最大であり1%区では減少したが、茎の伸長は極めて旺盛な栄養生長を反映して最大となった。本実験においても、全体としての生長、発育は、「緑色」が「アルビノ」に明らかにまさっていた。また両タイプの植物ともにカゼイン加水分解物を加えることにより生長は促進され、また、花芽発達も0.1%でやや促進されるが、花芽分化は促進されず、特に高濃度(1%)では明らかな抑制がみられた。

#### 4. 培地に加えられた酵母抽出物の「アルビノ」、「カロチナ」および正常緑色植物の生育に及ぼす影響

酵母抽出物(YE)も、カゼイン加水分解物と同様に、植物の組織培養において、よく用いられる有機栄養、あるいは活性物質である<sup>13)</sup>。そこで、「アルビノ」と共に、葉緑素を若干含む「カロチナ」および正常緑色植物を用いて、次のような培養実験を行った。

8%のショ糖を含む基本培養液に、YE(エビオス)を加えて、0.01、0.1および1%濃度区、および無添加区をつくり、これらの試験管培地に、「アルビノ」、「カロチナ」種子を無菌的には種した。発芽後、常

法通り操作して3つのタイプの実生を各実験区につき10～20個体ずつ揃えた。1959年11月16日より18℃～25℃の温度範囲に調節したグロースキャビネットに各試験管を入れ、蛍光灯と白熱電球による8時間—1000lx、および白熱電球のみによる16時間—100lxの人工照明を行って連続光条件下で育てた。生育の観察は76日後の1960年2月1日に行い、各生育項目の測定結果をFig. 4に示した。

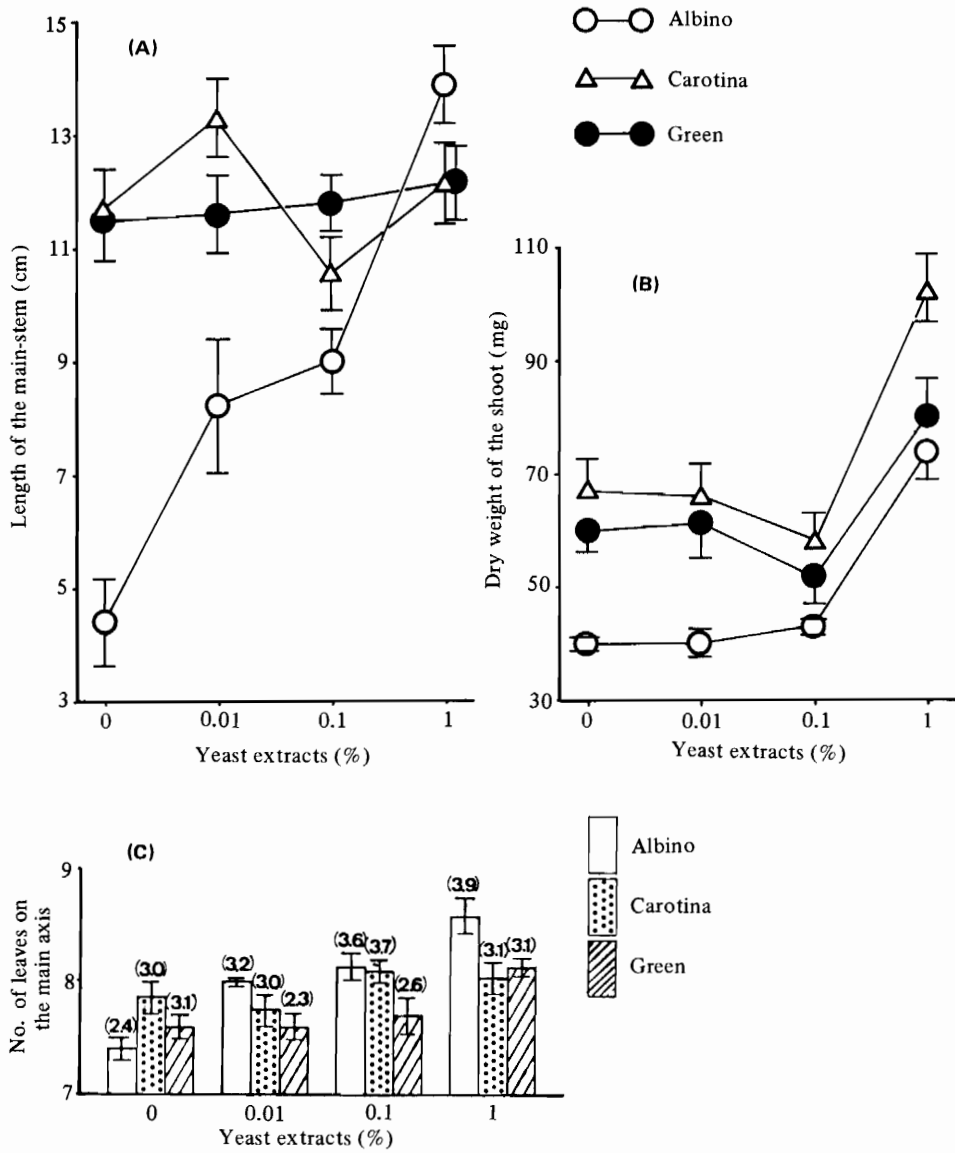
本図(B)にみられるように、培地に添加されたYEはその0.1%区までは、各タイプの植物における乾物重を特に増加させなかったが、1%区では急増させた。また乾物重はどのYE濃度区においても、予想に反して、「カロチナ」のそれが「緑色」を上まわった。

次に、YE濃度と茎長の関係についてみると〔本図(A)〕、「カロチナ」と「緑色」の茎長はその伸長が培地のYE濃度の上昇とかならずしも伴っていなかった。これに対し、「アルビノ」は、YEを含まない培地では、その茎長が「緑色」と「カロチナ」の茎長にくらべて著しく小であるが、培地のYE濃度が増すにつれて茎が急激に伸長し、1%区ではむしろ「カロチナ」や「緑色」をしのぐ大きさとなった。このようなアルビノ植物の、YE添加による茎の伸長増加は、本図(C)に示されるように、この植物の花芽発達段階値がYE添加濃度の増加と共に大となること、すなわち、主軸葉数が増加して花芽分化が遅れるにもかかわらず、花芽分化後の花穂発達が促進されることと関連している。また、YEをまったく含まない培地で、アルビノ植物の主軸葉数が最小である(その意味では分化が早い)のは注目されるが、YE添加区では「緑色」の主軸葉数がかつとも低い値を示した。花芽の分化と花芽の発達とは、しかしながら、本実験条件においては、3つのタイプの植物について、培地に加えられたYE濃度との関係において、やや複雑な関係を示した。

#### 5. 異った日長刺激時間に対する「アルビノ」の生育反応

光合成色素を欠く「アルビノ」が、長(連続光)および短(8時間)日刺激に対して、「緑色」と全く同様に明らかな花成反応の差を示すことは、すでに杉野(1963)が報じた<sup>14)</sup>。この現象をさらに詳しく、特に弱光による補光照明時間を変えた場合の花成反応をしらべるために次の実験を行った。

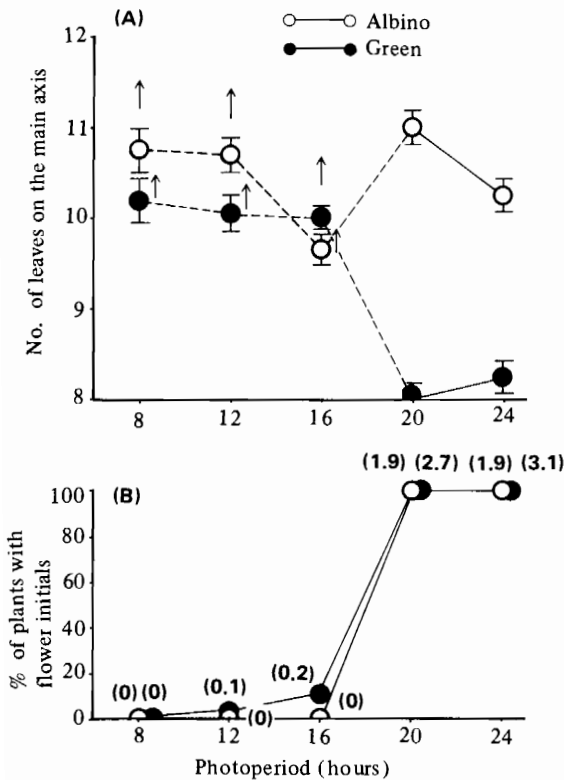
1%のYE、10%のショ糖を含む試験管内の基本培地上に、アルビノ系統の種子を無菌的には種し、



**Fig. 4** Effect of yeast extract in media on the growth (A: The main stem length. B: The shoot dry weight) and development (C: The number of leaves formed on the main axis before flowering and the floral stages shown by the figures in parenthesis) of the green, Albino and Carotina plants of einkorn wheat aseptically cultured in test tubes. The plants were grown on basal media containing 8% sucrose and different amounts of yeast extract in a growth cabinet at 18 to 25°C. They were artificially illuminated at about 1000 lx for 8-hours and at 100 lx for 16-hours a day.

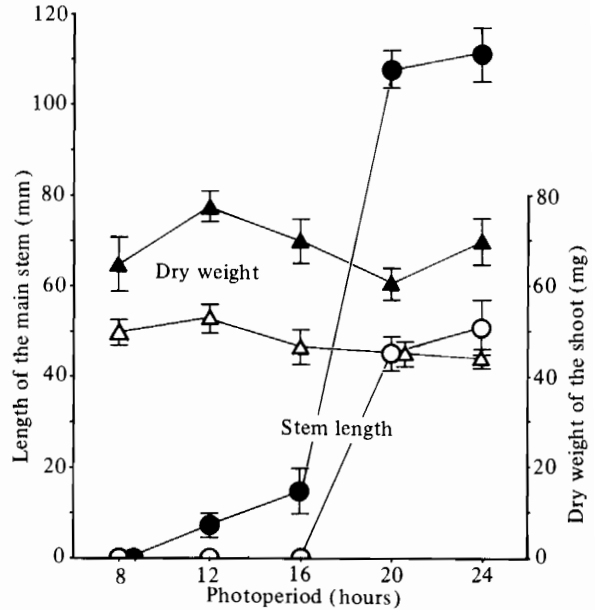


常法によって「アルビノ」と正常な「緑色」の実生を揃え、おのおの1試験区あたり18~20個体とした。次に、これらの試験管を18℃~28℃の変温範囲を持つ簡易温室に入れ、毎日朝9時より夕方5時まで8時間日長（自然散光）を与え、これに引きつづき30 W白熱電球を用いて〔午後5時以後の自然日長（1時間47分~2時間15分）を含めて〕異った時間の補光照明をし、12時間、16時間、20時間および24時間の日



**Fig. 5** Effect of photoperiod on the development of the albino and green plants aseptically cultured in test tubes. The plants were grown from May 7 to July 25, 1960 (62 days) on the basal media containing 1% yeast extract and 10% sucrose in a room with temperature range of 18 to 28°C. They were subjected to natural scattered day light, and for the longer photoperiods the natural day length was extended with artificial illumination of about 30 lx at the test tube level by 30 watt incandescent lamps. (A): The leaf numbers on the main axis before flowering. ↑ indicates that the leaf number is still increasing. (B): The percentages of the plants with flower primordia. The figures in parenthesis represent the floral stages.

長区をもうけた。白熱電球による補光照明の強さは試験管のレベルでおよそ30lxの明るさであった。これらの日長処理実験は1960年5月7日より開始し、62日後の7月8日に生育状態を観察、測定した。その結果は Fig. 5 および Fig. 6 に示した。



**Fig. 6** Effect of photoperiod on the growth of the albino and green plants aseptically cultured. For culture conditions see legend to Fig. 9. ○○●●: the stem length of the albino and green plants, △△▲▲: the shoot dry weight of the albino and green plants, respectively.

本実験においては、アルビノ、緑色植物共100パーセントの花芽形成が行われたのは、20時間以上の日長を与えた場合のみであった。これは野外で生育する正常一粒系コムギが15時間位の自然日長でも発育を完了することからみると、観察期日が早いためか、あるいは、長日補光が極めて弱光(30lx)であったためとも考えられる。しかし、20時間長日において「緑色」と「アルビノ」の花芽分化の早さには大差があり、主軸葉数からみると前者が後者にくらべ、3葉も少なかった。また、花芽の発達も両者では明らかな差がみとめられ、「緑色」が大であった[Fig. 5-(A)]。

次に、異った日長時間に対する生長反応についてみると (Fig. 6), 乾物重は「緑色」が「アルビノ」を明らかに上まっているが、両者ともに日長時間の延長に伴う増加はほとんどみられなかった。また、茎の伸長は、花芽分化と発達に応じて、20時間以上

の日長で「緑色」、「アルビノ」共に急激に増大した。この場合も、しかしながら、「緑色」と「アルビノ」では茎長に大差があった。すなわち、「緑色」は「アルビノ」にくらべ栄養生長と花成の両方が促進される結果、その茎長もより大となった。

**6. 自然散光による自然日長 (短日) 下、あるいは白熱電球による終夜照明を加えた連続光下で培養された「アルビノ」、「カロチナ」および正常緑色植物の生育**

本研究に用いられたアルビノ植物は光合成系色素を欠くが、適当な有機栄養物質を含む培地上で育てられると、比較的弱い人工照明光に反応して、Etiolation の抑制をうけ、正常緑色植物と同じような花成促進が観察された。そこで、比較的強い光条件下

の「アルビノ」の生育反応を「カロチナ」のそれと比較してしらべるために次の実験を行った。

8%のショ糖を含む基本培地 (特に有機窒素化合物を与えなかった) を入れた試験管内にアルビノとカロチナ系統の種子を常法によりは種し、発芽後の実生について「アルビノ」、「カロチナ」および「緑色」の3種類に分けた。これらの試験管は、10℃~29℃の変温範囲をもつガラス室に入れ、1959年12月20日から、1960年2月29日まで自然散光による自然日長 (ND; 9時間53分~11時間20分) を与え、さらに半数の植物に対しては試験管レベルでおおよそ500lxの明るさをもつ100W白熱電球による終夜照明を与えた。生育の観察はおおよそ80日後に行ない各生育項目について測定した。その結果をTable 5に示す。

**Table 5.** Comparison of the growth and development of the Albino (A), Carotina (C) and green (G) plants of Einkorn wheat aseptically cultured on basal media containing 8% sucrose for about 80 days. The plants were placed in a glasshouse and subjected to the natural scattered day light (ND, a short day) or continuous illumination supplemented with a incandescent light at 500 lx during the night (IL-500 lx) from Dec. 22 to March 1, 1960.

Illumination	ND			ND+IL-500 lx		
	A	C	G	A	C	G
Types of pl.						
No.	20	8	17	17	15	19
No. of leaves formed on the main axis	>9.8	>10.8	>10.0	9.0 ±0.1	7.9 ±0.1	7.0 ±0.0
% of plants with flower initials	0	0	0	100	100	100
Floral stages	0	0	0	2.6 ±0.2	3.4 ±0.1	4.8 ±0.1
Length of the main stems (mm)	*	*	*	52.4 ±7.3	99.7 ±6.9	152.1 ±5.9
Dry weight of the shoot (mg)	35.2 ±1.8	68.4 ±5.2	78.9 ±4.6	39.6 ±3.0	68.5 ±5.8	98.0 ±5.1

\* The stem elongation was not visible.

表にみられるように、いずれのタイプの植物も実験期間中の自然日長下では完全に栄養生長状態にとどまったが、連続光下ではすべて100パーセントの花芽形成を示した。この場合、主軸葉数の減少度からみた花芽分化の早さ、花芽の発達段階値、茎長および地上部乾重について「緑色」>「カロチナ」>「アルビノ」の順が明らかにみられ、特に「カロチナ」の値が「緑色」と「アルビノ」のほぼ中間値を示した

のは興味深い。なお、自然日長 (短日) と連続光 (長日) の下での乾重を比較すると、「カロチナ」は殆ど変わらず、「アルビノ」もわずかの増加を示したのに対し、「緑色」では、長日補光によって、かなりの乾重増加が示された。このことは「緑色」が、その補償点に近い500lxの白熱電球照明光のエネルギーを花芽分化発達の光合成 (生産) に利用したというよりも、長日刺激による花芽の分化発達の促進がより大とな

る結果、間接的に培地養分の吸収利用が増大したことによると考えられる。

7. 「アルビノ」の暗黒培養

これまでの実験結果から、「アルビノ」は培地より供給される栄養分により従属栄養的に光の下で生育をつづけ、かつ、光周的花成を示すことがわかった。そこで、このような植物が暗黒下で従属栄養的に培養された場合の生育反応をみるために次の実験を行った。

1%のYEを含む基本培養液に、シヨ糖を加えて2, 4, 6, 8, 10%のシヨ糖濃度区と無シヨ糖区の6種の試験管培地をつくった。これに常法により、アルビノ系統の種子を無菌的には種し、室内において1週間目の実生について、「アルビノ」と「緑色」にわけ、その後直ちに暗箱に入れた後、これを $20 \pm 2^\circ\text{C}$ に調節した恒温室内に置いた。暗黒培養実験は1959年2月10日から開始し、69日後に暗箱から出して、その生育を測定した。この結果をFig. 7に示した。

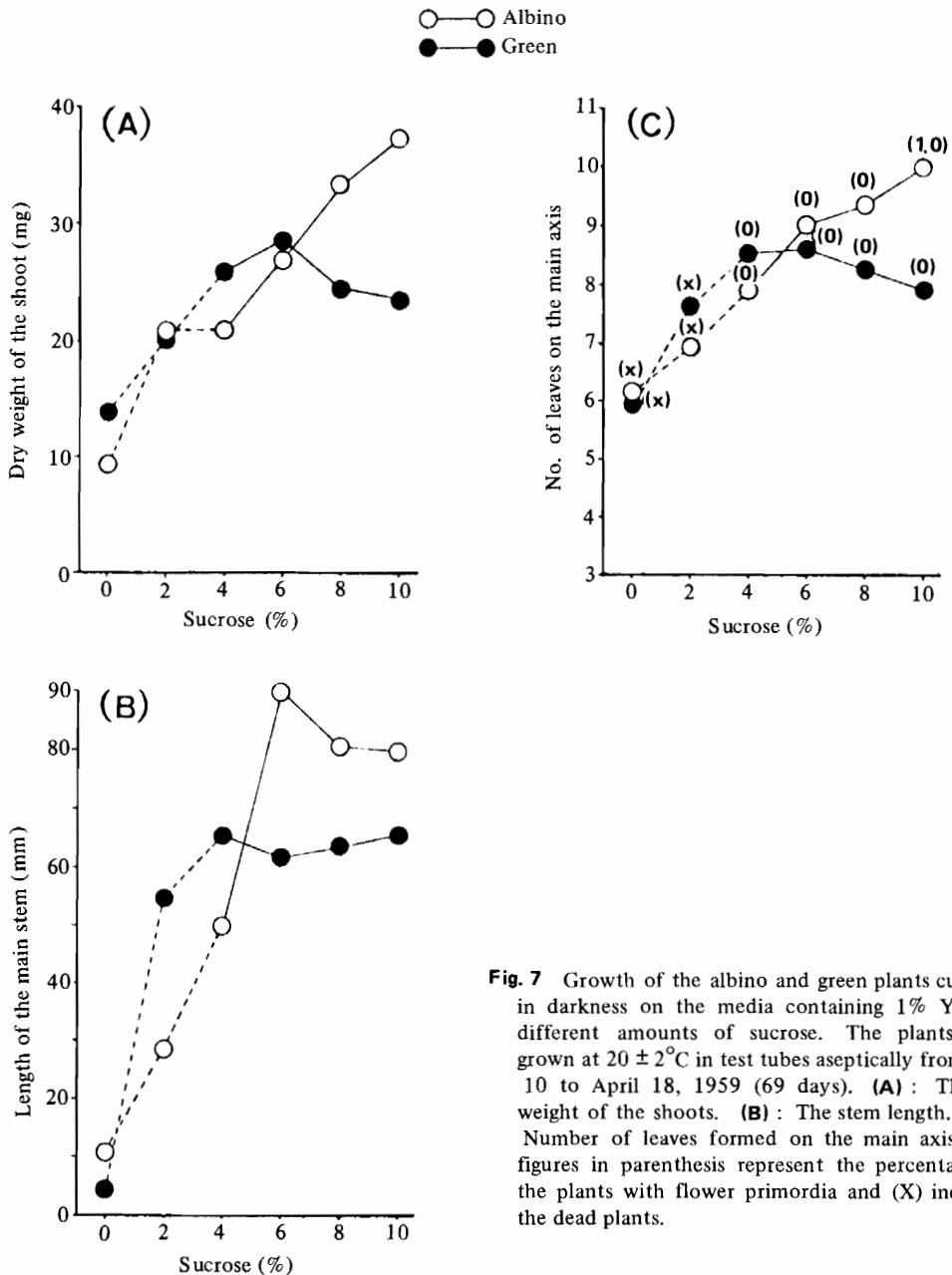


Fig. 7 Growth of the albino and green plants cultured in darkness on the media containing 1% YE and different amounts of sucrose. The plants were grown at  $20 \pm 2^\circ\text{C}$  in test tubes aseptically from Feb. 10 to April 18, 1959 (69 days). (A) : The dry weight of the shoots. (B) : The stem length. (C) : Number of leaves formed on the main axis. The figures in parenthesis represent the percentages of the plants with flower primordia and (X) indicates the dead plants.

暗黒培養による生育において、「アルビノ」は「緑色」(本来明所で緑色を呈する正常な)植物と同様に、黄化 (*Etiolation*) に伴う茎のいちじるしい伸長を示した。ただし、黄化した「緑色」植物では4%のショ糖濃度で莖長が最大長を示したが、「アルビノ」ではさらに伸びて、6%区でピークを示した(B区)。また暗黒下では、「アルビノ」と「緑色」はともにショ糖濃度が4%以上のものだけが69日後においてなお生きていた。

地上部の乾物重は、「緑色」植物ではショ糖6%区で最高となったが、「アルビノ」では10%区まで直線的に増大し、その他の生育項目についても同じく8%以上のショ糖濃度区で「緑色」のそれらを明らかに上まわった(A, B, C区)。また、アルビノ植物では暗黒培養において、糖濃度の増加に伴い葉数が増加し、10%区ではわずかに花芽分化を起したのも観察された(C区)。

しかし、本実験では、早生普通系コムギの暗黒培養にみられたような高率の花成反応<sup>10)</sup>は確かめることはできなかった。このためには、さらに暗黒下で長期間にわたり生育を維持する培養実験が必要であろう。

### Ⅲ 実験結果の総括と考察

(1) 試験管内無菌培養によりコムギの生育研究を行う予備実験として、普通系コムギ(パンコムギ)の国内産12品種の種子をWhiteの塩類を含む180×18mmの試験管内の寒天培地上に無菌的に播種した。その結果これらの植物は試験管内の極めて制約的な生育条件下で、適当な低温処理や日長が与えられると、小型な成植物としてすべて開花し、一部の品種では結実した。この際、これらの植物の花成反応はホットや圃場栽培で示された品種特性<sup>7,8)</sup>に応じた早晩生、播き性とパラレルな関係を示したが、全体的には出穂がや、早く、むしろ花成反応はすみやかであった。

次に、花成反応の尺度として主軸葉数と出穂迄日数を測定したが、各品種において両者の増減はほぼ平行的な傾向がみられた。ただし、低温処理の有無によっては主軸葉数の増加順と、出穂迄日数の増加順が品種によって部分的には前後した。和田によれば、同一品種の花穂の分化速度と主軸葉数の減少度がほぼ平行することが報告されているが<sup>11)</sup>、品種が異ると、花芽分化のみならず花穂の発達速度に若干の差があると思われる。

(2) 「アルビノ」および「カロチナ」は劣性致死

突然変異であって、通常の栽培条件ではいずれも花成に至るまでの生育が不可能である。試みに、両者を5%のショ糖を含む基本培地上で無菌培養してみると、「カロチナ」は正常緑色と同様に100パーセント花芽形成をしたが、「アルビノ」は部分的に緑化した場合でもこのような条件では殆ど生育を維持できず、3.3パーセントが花芽分化をしたにとどまった〔杉野ら、1960<sup>9)</sup>〕。そこで特に「アルビノ」について、試験管内培養により、その生育を長期間維持して花成に至らせるため、基本培地にショ糖、酵母抽出物(YE)、あるいはカゼイン加水分解物(CH)の有機チッソ源を加え、連続光下での生育をしらべた結果は次の通りであった。

i) 1%のYEを含む基本培地に異った濃度のショ糖を加えて連続光下で培養すると、「緑色」は2%以上の、「アルビノ」は6%以上のショ糖濃度区で、100パーセント花芽分化がみられた。ただし、花芽分化は「緑色」が「アルビノ」よりも速やかであるが両者共ショ糖濃度の増加により促進され、特に花芽発達は高濃度(8~10%)のショ糖区になると、「アルビノ」と「緑色」の差は殆どみられなかった。

ii) 次に8%のショ糖を含む基本培地にYE、あるいはCHを異った濃度で添加して培養すると、「アルビノ」と「緑色」は共にこれら有機窒素化合物の無添加区と同様に、添加区(1%まで)のすべての個体に花芽分化がみられた。ただし、花芽分化は、いずれの有機窒素化合物の添加区においても「緑色」が「アルビノ」よりも速やかであった。また両者共添加濃度の増加と共に生長(乾重増加)は促進されたが、花芽の分化と発達は抑制された。

植物の生長を乾重増加の面からみると、通常はその植物の光合成と呼吸の差、すなわち純光合成の乾物生産によって裏づけられる。しかし、本実験のように試験管内で従属栄養的に培養された場合は、培地に含まれた有機養分の吸収利用能力がさらに大きな影響を与えることになる。特に光合成能力を全く欠く「アルビノ」の場合は、その乾重増加は全面的に有機養分の供給に依存すると考えられる。そしてまた、養分の吸収は、植物体の発育に伴う新たな器管の分化発達がsink容量の増加となって促されると思われる<sup>15)</sup>ので、「緑色」と「アルビノ」の生長(乾重)差は一部には両者の発育(花芽分化、発達)差が原因していると思われる。

本研究においては「アルビノ」、「緑色」および一部の試験において「カロチナ」を用い、これら2種類あるいは3種類の植物について、連続光下で試験

管培養を行ない、特に培地に添加した有機栄養物の生育におよぼす影響を観察し比較した。その結果によると、地上部乾重はいずれのタイプの植物においてもこれら有機栄養物の添加によって増加し、特に高濃度のショ糖（8～10%）やYEおよびCH（1%）添加区においていちじるしい増加が示された。このことは「アルビノ」では当然であるが、「緑色」においても光合成生産以外に従属栄養的に培地の有機物の吸収利用が行われていることを示すものであろう。

次に、培地条件が同一の実験区での乾重は常に「緑色」>「アルビノ」の関係がみられた。「カロチナ」はある程度葉緑素を含み、光合成能力をもつと思われるが、通常の強光（自然散光）が与えられると、乾重は「緑色」と「アルビノ」の略中間的な値であった（Table 5）。しかし、人工照明下の比較的弱光条件では、対照の「緑色」にくらべて、乾重がやや上まわった。これは、1部には「緑色」の光合成生産が弱光により低下することと共に、「カロチナ」にくらべてやや高い呼吸速度をもつこと（Table 3）が原因していると考えられる。

(3) ショ糖と有機窒素化合物は、しかしながら、一粒系コムギの花成に対しては異った影響を与えた。すなわち、これらの物質の培地への添加量が増すと、ショ糖は花成を促進し、有機窒素化合物は特に高濃度（1%）において花芽分化を抑制する傾向がみられた。これらの場合、「アルビノ」は「緑色」にくらべて一部の実験〔Fig. 4-(C)〕を除いて常に花芽分化が遅れた。「カロチナ」は自然散光を主明期に与えられた場合は、花芽の分化、発達がほぼ「アルビノ」と「緑色」の中間値を示し、比較的弱い全人工照明光を主明期に与えられた場合は、YEの添加濃度により、「アルビノ」と「緑色」の花成反応値（主軸葉数、花芽発達段階値）を前後して、特に一定の傾向が示されなかった。

一般にコムギにおける茎の伸長と花芽の発達は、通常花芽分化後の生長反応としてほぼ平行的に進行する<sup>16,17)</sup>。しかし、試験管培養においては培地への有機栄養物質の添加量によって、前述のような花芽分化の促進あるいは抑制効果と、栄養的な生長促進効果、さらに培地に高濃度に含まれた有機物(糖)による浸透圧の増加による伸長抑制効果などが相互に影響して、茎長と花芽発達の間にはかならずしも平行関係がみられない。すなわち、培地のショ糖濃度についてみると、2～10%の範囲で濃度が増すと、「緑色」では花芽が発達するにもかかわらず茎長は

殆ど変らなかったが、「アルビノ」では茎長、花芽発達値とも増大した。CHを添加すると「アルビノ」は茎長を増し、0.1%区で「緑色」のそれに近づき、また花芽も「緑色」をしのぐ発達を示したが、1%区になると花芽分化と発達が大きく抑制されるとともに茎長もやや減少した。これに対して「緑色」の茎長は、0.1%区までは殆ど変らなかったが1%区では、「アルビノ」の場合とは逆に、花芽発達の低下にもかかわらず乾重のいちじるしい増加に裏づけられて最大となった。次にYE添加の場合は、同様な濃度範囲で、「緑色」では花芽発達値は多少増減したが茎長は殆ど変らなかった。他方「アルビノ」ではYE添加量の増加とともに、花芽分化が明らかに抑制されたにもかかわらず茎長、花芽発達段階値は相伴って増大し、特に1%区では「緑色」のそれらの値を上まわった。

「アルビノ」において、有機窒素化合物の供給が乾重増加とはかならずしも平行せず、茎長の伸長を促し、特にYEを添加すると茎の伸長や花芽の発達が促進されるのは、YE中の特殊な成分が、例えば体内ジベレリンの生産、または活性化を促すような機構に関与している可能性を示している。

(4) 日長刺激に対する「アルビノ」の生育反応は、「緑色」と同様に、明らかに長日によりその花成や茎の生長が促進された。すなわち、ショ糖とYEを含む基本培地上で、「緑色」と「アルビノ」は20時間以上の長日で62日目に100パーセントの花芽分化がみられたが、これに対して短日（8時間日長）下では、共に106日後においてもなおすべて栄養生長状態にとどまった。

次に、光源の強さの異った長日（連続光）下で、異った培養条件において示された「緑色」と「アルビノ」の花成反応を、それらの主軸葉数と花芽発達段階値によって相互に比較するとTable 6の如くである。表より、花芽分化の早さ（主軸葉数の減少）は、「緑色」と「アルビノ」ともに、照明光、特に夜間の長日補光の強さが大になること、有機窒素栄養物を含まないことにより促進されることが明らかである。また、花芽分化やその発達を「緑色」と「アルビノ」についてくらべると、前者が一般に大であるが、特別な場合（主明期が弱光）には、この関係が逆転することもあった。このような傾向は「カロチナ」の場合も顕著に示され、前述のように、強光（自然散光）を与えられた場合は、栄養生長、生殖生長共「アルビノ」と「緑色」の中間的な値を示した。弱光の場合は各生育項目について「アルビノ」と「緑

**Table 6.** Comparison of flowering in the green (Gr) and albino (Al) plants grown under continuous illumination with different light sources in the different incubation conditions mentioned in the previous experiments.

Light intensities* of		Incubation conditions			Flowering states			
the main day-time illumi- nation	the sup- plemental night illumi- nation	Media with (+) or with- out(-) YE or CH	Tempera- tures (°C)	Days	No. of leaves on the mian axis		Floral stages	
					Gr.	Al.	Gr.	Al.
ND	30 lx	+ YE	18 ~ 28	62	8.2	10.2	3.1	1.9
ND	500 lx	-	10 ~ 29	80	7.0	9.0	4.8	2.6
2000 lx	30 lx	+ CH	18 ~ 25	65	9.5	11.3	2.3	1.6
2000 lx	30 lx	-	18 ~ 25	65	8.0	8.8	2.2	2.3
1200 lx	100 lx	+ YE	20 ~ 25	67	7.9	8.6	3.1	3.0
1200 lx	300 lx	+ YE	18 ~ 24	66	6.9	8.3	3.2	3.1
1000 lx	100 lx	+ YE	18 ~ 25	76	8.2	8.6	3.1	3.9
1000 lx	100 lx	- YE	18 ~ 25	76	7.6	7.4	3.1	2.4

\* Natural scattered day light (ND) or artificial lights with different luminosities at the plant levels.

色」の値を前後して、はっきりした傾向は示されなかった。

(5) アルビノ植物の花成の日長反応性については、それらの生育をある程度長期間維持するのに技術的な問題があるために、その研究報告例は少ない。田島らは、無葉緑のナンバンギセルをススキ、チガヤに寄生させて日長反応を調べたところ、寄生植物の開花状態には無関係に長日によりその花成が促進されることを報告した<sup>18)</sup>。

一般に、植物の光周期反応において、葉緑色素以外の光受容体、たとえばフィトクロームが明期を認知するという直接的な証拠は、今のところ明らかでないようである<sup>19)</sup>。また、特に春コムギについての FRIEND の実験からもこのことが指摘されている<sup>20)</sup>。しかし、BORTHWICK らにより、オナモミの光中断実験結果から、フィトクローム関与花成反応が証明<sup>21)</sup>されて以来、多くの短日植物について、さらに長日植物についても短日植物ほど明らかでなく対立的な論議はあるが<sup>22, 23)</sup>、少なくとも部分的にそれらの花成反応にフィトクロームが関与していることは疑い得ないようである<sup>23)</sup>。

本研究に用いられた「アルビノ」は色素体が欠損していると考えられ、光合成能力をまったく欠くが、暗黒下におくと「緑色」と同様に顕著な茎の徒長がみられ (Fig. 7)、明所で培養すると「正常」な茎葉

の生長を示すことから、光による“Etiolation”の抑制効果が明らかである。高等植物の芽生えや黄化植物の生長調節にフィトクローム系を介して光が関与することは多くの実験により証明され<sup>24, 25, 22)</sup>、また TURNER らはレタスの下胚軸の生長阻害をおこす近赤外光と青色光の働きを区別して、この現象にフィトクロームのほかにもう1つの色素系の関与を示唆した<sup>26)</sup>。さらに細胞内のフィトクロームは、色素体 (Etioplast)<sup>27)</sup> 以外にも他の細胞膜系<sup>28, 29)</sup> と結びついて生理活性をもつといわれている。

一粒系コムギの「アルビノ」が、直接的な証明は得られていないが、上述のように明、暗条件下の生長反応において、さらに、前述の如く日長刺激の長短や強弱を区別した花成反応において、正常な緑色植物と同様な傾向を示すことは、これらの光形態形成反応において葉緑体色素系以外にフィトクロームや他の色素系が主要な役割を果していることを強く示すものであろう。ただし、一粒系コムギの花成反応において、強い光の培養条件におかれた場合は、通常「緑色」、「カロチナ」、「アルビノ」の順にその花成速度が大であるのは、光合成産物としての糖類が形態形成の基質または関連ホルモンのレベルに影響を与えて花成を促すためであるという可能性を示している。このことは糖濃度についての培養実験結果 (Fig. 1) から推察される。

## IV 要 約

1. 試験管内のホワイト氏塩類成分を含む寒天培地(基本培地)上に、普通系コムギの12品種の種子を無菌的に播いて培養すると、適当な温度と日長下でそれらはすべて開花し、圃場栽培の場合の品種特性とほぼ平行的な花成反応を示すことがわかった。

2. このような基本培地に異った濃度のショ糖や酵母抽出物(YE)あるいはカゼイン加水分解物(CH)を加えて一粒系コムギの正常緑色植物(「緑色」とその色素体突然変異植物である「アルビノ」および「カロチナ」を無菌培養した。通常の培養条件下で、「緑色」の約半の葉緑素量をもつ「カロチナ」とそれをまったく欠く「アルビノ」は、生育を長期間維持することにより「緑色」と同じように光周的花成反応を示した。ただし、自然日長に夜間補光をした長日下で、主軸葉数と花芽発達段階からみた花成反応速度は、「緑色」>「カロチナ」>「アルビノ」の順であり、また栄養生長の大きさ(乾重、莖長)もそれと平行的な関係を示した。

3. 「緑色」と「アルビノ」を比較的弱光の全人工照明下で育てると、「緑色」は培地のショ糖濃度が2%以上で、「アルビノ」は6%以上でそれぞれ100パーセントの花成率がみられた。また「緑色」「アルビノ」共にショ糖添加濃度が8、10%まで増加するに伴い花成反応(速度)は大となった。しかし、YEやCHを高濃度に添加すると両者とも乾重がいちじるしく増加したが、逆に花芽分化が抑制されて、栄養生長と生殖生長の対立的な関係が示された。

4. 日長刺激に対する「アルビノ」の花成反応は「緑色」と基本的に異なる。ただし花芽分化速度は、同じ実験条件下では常に「緑色」>「アルビノ」であった。しかし、主明期の光が人工照明光の場合は自然光の場合にくらべて両者の花芽分化速度の差は少なくなった。

5. 「アルビノ」と「緑色」を全暗黒下で無菌培養すると、両者共典型的な黄化現象(Etiolation)を示し、莖長(節間長)がいちじるしく大となった。これらのことは、日長刺激感受性とも関係して、フィトクロームが関与していることを示唆する。

終りにあたり、本研究において一粒系コムギの突然変異種の提供と御指導を得た山下孝介博士、および研究上の御助言とおはげましを受けた今村駿一郎博士に感謝致します。

## 引用文献

- (1) 石原愛也：科学，42，66～70，(1972)
- (2) 竹内正幸，石原愛也，古谷力(編)：植物組織培養，朝倉書店(1972)
- (3) 新関宏夫：遺伝，26，22～27，(1972)
- (4) Y. TASHIMA：Proc. Jap. Acad. 29，271～273，(1953)
- (5) 榎本中衛：農試象報，1，107～138，(1929)
- (6) 和田栄太郎・秋浜浩三：日作紀，6，435～441，(1934)
- (7) 柿崎洋一・鈴木真三郎：農試象報，3，41～92，(1937)
- (8) 柿崎洋一・鈴木真三郎：農試報告，57(1944)
- (9) M. SUGINO & K. YAMASHITA：本誌，1，59～69，(1960)
- (10) M. SUGINO：Bot. Mag. Tokyo，70，369～373，(1957)
- (11) 和田栄太郎：農業及園芸，11，2～，(1936)
- (12) K. FURUHASHI & M. YAMASHITA：Plant & Cell Physiol. 11，559～567，(1970)
- (13) 庄野邦彦：植物組織培養(竹内ら編)，65～66，朝倉書店，(1972)
- (14) M. SUGINO：Science，134，1529～1530，(1961)
- (15) 石塚嘉明：作物生理学講座(戸刈ら編)，2，113～115，朝倉書店，(1961)
- (16) J. PERCIVAL：The Wheat Plant, A Monograph, London, (1921)
- (17) 末次勲：作物学大系，2-1(麦の生育)，63～64，(1962)
- (18) Y. TASHIMA, K. OKAMOTO, Y. TANAKA, M. MATSUMOTO, S. KUROKI：Memoirs of Fac. Agric, Kagoshima Univ. VII(2), 121～125，(1972)
- (19) 古谷雅樹：フィトクローム，239，岩波書店，(1977)
- (20) D. J. C. FRIEND：Physiol Plantarum，21，1185～1199，(1967)
- (21) H. A. BORTHWICK & S. B. HENDRICKS：Science 132，1223～1228，(1960)
- (22) M. J. SCHNEIDER, H. A. BORTHWICK, S. B. HENDRICKS：Amer. J. Bot. 54，1241～1249，(1967)
- (23) D. VINCE：Physiol. Planta，18，474～482，(1965)
- (24) W. HAUPT, B. KROEGER, H. LINDER：Z.

- Pflanzen Physiol.*, **63**, 19~24, (1970)
- ②5) C. J. PION & M. FURUYA : *Plant & Cell Physiol.*, **8**, 709~718, (1967)
- ②6) M. R. TURNER & D. VINCE : *Planta (Berl)*, **84**, 368~382, (1969)
- ②7) A. EVANS : *Light and Plant Development* (H. SMITH ed.), 129~142, *Batterworth*, (1976)
- ②8) G. BOCK & W. HAUPT : *Planta (Berl)*, **57**, 518~530, (1961)
- ②9) W. HAUPT : *Physiol. Veg.*, **8**, 551~563, (1970)

(昭和54年11月10日受理)