

乾物生産からみたモロコシにおける 雑種強勢の解析

津野 幸人^{*}・佐藤 亨^{**}・友沢 信行^{**}

An Analysis of Dry Matter Production on Heterosis in Grain Sorghum

Yukindo TSUNO,^{*} Toru SATO^{**} and Nobuyuki TOMOSAWA^{**}

^{*}*Division of Arid Land Agro-ecology, Sand Dune Research Institute*

^{**}*Laboratory of Crop Science, Faculty of Agriculture, Ehime University*

Summary

The experiments were carried out to make clear the mechanism of high yielding by heterosis in grain sorghum using a process of leaf area formation and a photosynthetic activity per unit leaf area. The experimental plants were 3039 Early Wheatland (♂), 558 Early Hegari (♀) and a F₁-hybrid derived from them, and grown in a green house in a special-water-culture method as shown in fig. 1, giving them sufficient nutrient.

The F₁-hybrid showed about more than two times the dry matter production and grain yield than did the parent strains. This dry matter production depended on the leaf area during the early growth period, however, on two factors, the leaf area and net assimilation rate, during the late growth period.

There was no difference among the strains in the photosynthetic activity per unit leaf area of upper-, middle- and lower leaf. It was considered that the F₁-hybrid had a higher amount of photosynthesis per plant owing to a greater leaf area of upper leaves, having high activity in photosynthesis. The concentration of three nutrient elements in the leaves also showed no difference among the strains, but the F₁-hybrid was the highest in the amounts of nutrients absorbed. A significant characteristic of the F₁-hybrid was that it had heavy roots, resulting in development during its ripening period. From the facts above mentioned, it was concluded that the heterosis in grain sorghum stressed their root development.

※砂丘利用研究施設乾地生態部門
※※愛媛大学農学部作物学研究室

1. 緒 言

雑種第1世代(F_1)に著しい雑種強勢(Heterosis)がみられることは、トウモロコシを初め多くの作物で知られている。しかし、その雑種強勢をささえるのがどのような要因であるかを解明した研究は少ないようである。Heichelら(1969, 1969)はトウモロコシの近交系統と F_1 の光合成速度を比較した結果 F_1 が両親系統よりも高い場合があることを報告している。ところが田中ら(1971)はトウモロコシにおける F_1 のHeterosisによる高収性は、主として全乾物重が重いことに由来し、その全乾物生産はすでに生育中期において両親系統よりも多く、それは個葉の光合成速度よりも葉面積の大きさに依存していることを報告している。

本研究はモロコシにおける雑種強勢のメカニズムを乾物生産の面から解明しようと試み、558 Early Hegari (♂), 3039 Early Wheatland (♀)およびその F_1 を材料として、これらを水耕栽培し、乾物重、収量、葉面積、葉身の光合成速度、根の呼吸率ならびに葉身中の三要素含有率などを調査した。そして、モロコシにおける雑種強勢が葉面積の増大に起因するのか、あるいは光合成速度の強化によるものであるのか、を明らかにしようとした。なお、実験は、1974年に愛媛大学農学部で実施されたものである。

2. 実験材料および方法

上記3系統のモロコシを農林省中国農業試験場より分譲を受け、これらを第1図のごとき水耕法で栽培した。この水耕法は気泡ポンプによって水耕液を連続的に与えるもので、根は上下2段のザルの中に伸長し、水耕液中に浸漬する割合が少なく、大部分の根が好气的条件におかれるので、酸素不足に起因する根腐れの発生が少なく、あらゆる畑作物を健全に育てることができる。なお、栽培はプラスチックハウス内でおこなった。

播種日は4月18日で1ポット3粒あて播種し、第7葉抽出時(5月10日)に1本仕立てとした。水耕液は大塚ハウス肥料を使用し、常時その濃度を電気伝導度 $1.0\text{ m}\Omega/\text{cm}$ (20°C 値)、 $\text{PH}5.5\sim 6.5$ に調節した。この結果、生育は旺盛であり極めて均一に育て

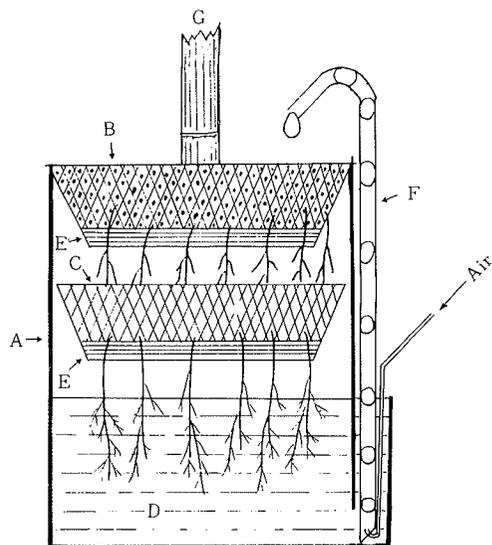


Fig.1. Water culture apparatus using an air lift pump.

Note. A: a/2000 wagner pot. B: Upper basket fill up with charred husks of rice.
C: Lower basket for root contact to air.
D: Nutrient solution. E: Plate containing nutrient solution
F: Air lift Pump. G: Plant.

ることができた。調査項目および方法は次のとおりである。

出葉速度：葉鞘から葉身の先端がのぞいたとき出葉月日を記したラベルをその葉身に付けて出葉速度を調査した。

葉面積および乾物重：出穂期(6月20日)および収穫時(7月30日)に4個体を抜取り、器官別に分解して乾物重を測定した。葉面積は1部の葉を印画法で葉面積を求め、それらの葉について葉面積=(葉身長×最大葉巾)×Kの関係を求め、全葉身の葉身長と葉巾を測定して、それぞれの葉に、類似した葉身のK値を乗じて個体当たりの葉面積を算出した。なお、全生育期間にわたって葉身長、葉巾を測定しこれにK値を乗じて葉面積の推移をとらえた。

光合成および根の呼吸速度：アクリル・ガラス製の小型同化箱(長さ11cm, 巾11cm, 厚さ2.5cm)を用いて、葉身中央部の光合成速度を流気法で測定した〔佐藤, 津野(1975)〕。この測定は水耕栽培された状態でおこなったものであって、光源は自然光で

あり、曇天時には写真用散光型投光器（500 W）で補光した。根の呼吸は、長さ37cm、巾34cm、厚さ20 cmの箱を用い、底部に金網を固定し、その上に株より切離した根を置き、一方の端より空気を送り、他の端より空気を取りだして、放出されたCO₂量を赤外線分析計で測定した。

葉身中の三要素含有率：チッソはセミ・ミクロケルダール法、リンはアレン・中村変法、カリは焰光分析法によって分析した。

3. 実験結果および考察

まず始めに供試3系統の形態的差異を検討しよう。出葉速度を第1表でみると第5葉から第16葉までは各系統ほとんど同時に出葉しており、出葉速度に差は認められなかった。全葉数は父系統(♂)が16枚、母系統(♀)が17枚であり、F₁は18枚で両親より多くなった。出穂日は♂が6月17日、♀は6月22日、F₁は6月21日で、F₁は母系統とほぼ同時で父系統よりややおそくなった。

Table.1. Date of leaf emerganced and leaf length at harvest time

Leaf position numbered from basal leaf	Emarganced date			Leaf length at harvest time (cm)		
	♂	♀	F ₁	♂	♀	F ₁
5	5.3	5.3	5.3	—	—	—
6	5.6	5.6	5.6	—	—	—
7	5.9	5.9	5.8	—	—	—
8	5.11	5.11	5.11	51	45	63
9	5.14	5.14	5.14	53	57	68
10	5.16	5.16	5.16	67	66	78
11	5.19	5.19	5.18	90	91	80
12	5.21	5.21	5.21	94	77	85
13	5.24	5.24	5.23	90	80	82
14	5.27	5.27	5.26	64	82	84
15	5.28	5.29	5.28	58	76	77
16	5.31	6.1	5.30	37	75	75
17	—	6.4	6.1	—	54	65
18	—	—	6.3	—	—	47

つぎに収穫時における草丈では、F₁は208 cmで、♂の125cm、♀の110cmに比べてはるかに高く、両親の約2倍に近い値を示した。これは各節間長が両親よりも長いことを示しており、葉身の空間的配置に

好結果を与えているものと思われる。収穫時における葉位別葉身長をみると、8—10葉はF₁の葉身長が両親系統より長く、11—13葉は3系統ともほぼ同じであり、14—16葉は母系統とF₁が父系統より長い。生葉の個体当たり全葉身長は第2図に示したとおり5月7日以降F₁系統が両親系統を引き離した。とく

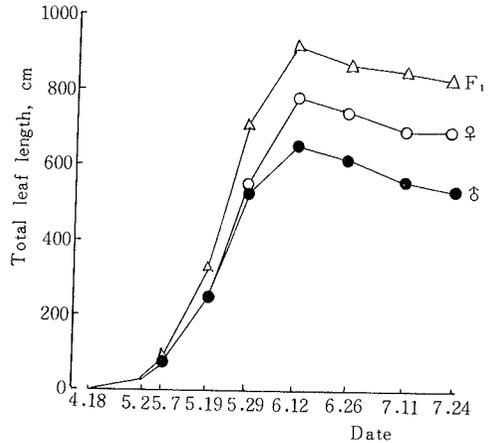


Fig. 2. Changes of total leaf length per plant with the time.

に6月12日以降の差は顕著である。F₁の葉数と全葉身長の大なることが個体当たりの全葉身長を長くしひいては全葉面積を大ならしめ、これが乾物生産に影響してくるものと推察される。なお全葉身の展開が完了した6月12日をピークとして、全葉身長は下葉が枯れていくため漸減していったが、F₁の減少は両親系統よりも少なかった。

つぎに3系統の出穂期および収穫期の乾物重を第2表で検討しよう。F₁全乾物重は出穂期、収穫期ともに両親の約2倍に近い値を示した。両親系統はともに同程度の乾物重である。その内容を器官別に第3図でみると、葉身、葉鞘、根は両時期ともにF₁>♀>♂の順に高く、茎、穂でもこれと同様の順位であるがF₁がきわ立って重い。

3系統の個体当たり収量を第3表でみると、♂：60.5g、♀：55.1gであるのに対して、F₁：115.4gと約2倍の粒重である。その構成内容はF₁の着粒数と千粒重が両親系統よりも著しく大である。このような顕著な雑種強勢を示したのは、好適な栄養条件が与えられたことと、孤立状態で育てられたために受光条件に恵まれたためと考えられる。これが圃場条件

Table.2. Dry weight, top/root ratio and leaf area per root dry weight at two stages

	Earing stage			Harvest stage		
	♂	♀	F ₁	♂	♀	F ₁
Top dry weight, g/plant	63.3	56.8	113.9	131.8	126.6	252.0
Root dry weight, g/plant	13.4	20.9	27.3	19.1	33.4	43.6
Total dry weight, g/plant	76.7	77.7	141.2	140.9	159.0	295.6
Top/root ratio	4.66	2.72	4.18	6.92	3.79	5.78
Leaf area per root dry weight, cm ² /g	205	160	164	135	136	101

Note. Seeded time: April 18. Earing time: June 20. Harvest time: July 30.

Table.3. Yield and plant height at harvest time

Strain	Ear dry weight (g/ear)	Grain dry weight (g/ear)	Grain number per ear	1000 grains weight (g)	Plant height (cm)
Male Parent (♂)	73.3	60.5	3621	18.45	125
Female parent (♀)	65.8	55.1	2454	24.66	110
F ₁ hybrid	134.4	115.4	4039	30.17	208

Note. 558 Early Hegari (♂). 3039 Early Wheatland (♀).

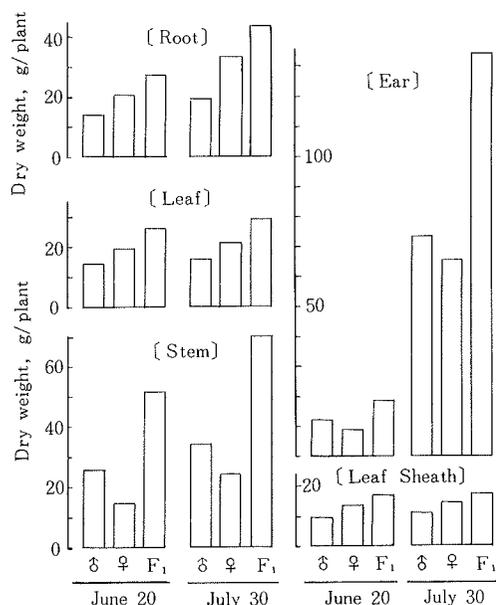


Fig.3 Dry weight of each organ in plant at earing (June 20) and harvest time (July 20).
 であれば、葉面積指数が過度に多くなり、さらに草丈の高いこととあいまって、過繁茂、倒伏のおそれが生じることが考えられ、施肥量をひかえざるを得なくなるので、これほどの収量差は得難いであろう。
 形態的な側面から雑種強勢の発現機構を考察すると、既述のごとく F₁ は葉面積が両親系統よりも大であることを先ずあげねばならぬ。地上部：地下部比

は父系統が最高で次いで F₁、母系統の順であり、さしたる特徴はうかがえない(第2表)。単位根重当たり葉面積は出穂時には系統間に大差がないが、収穫期には両親系統が135であるのに F₁ は101と急速に低下している。F₁ の葉面積が登熟期においてさして減少しないのに、単位根重当たり葉面積の低下が著しいのは、この時期に根重の増加が他よりも F₁ において大であったためである。葉面積と根重との比は津野(1975)が地下部より光合成器官への水分供給力の強弱に関与する一要因として指摘している。すなわち、一定葉面積に対して相対的に多量の根を有することが、蒸散の盛んな条件下で葉内水分の低下を防止することになると考えられる。

F₁ 系統が根の発育の面で両親系統より優れていることは第3図ですでに明らかであるが、その詳細を第4図にかかげた。同図で基部(Base)とあるのは第1図上段のザルに存在する根であり、中部(Middle)は下段のザル、先端(Top)は下段ザルの外部に伸長したもので、比較的早い時期に発生した根の伸長部であり、1本の根に限れば若い部位である。F₁ 系統の根が登熟期間に増加したのは主として上段ザルの根と下段ザルの根であることが第4図からわかる。これらの根が増加したのは茎から新根が発生したのか、あるいは旧根の分岐根が増加したのかは調査されていないが、おそらく後者によるものであろう。

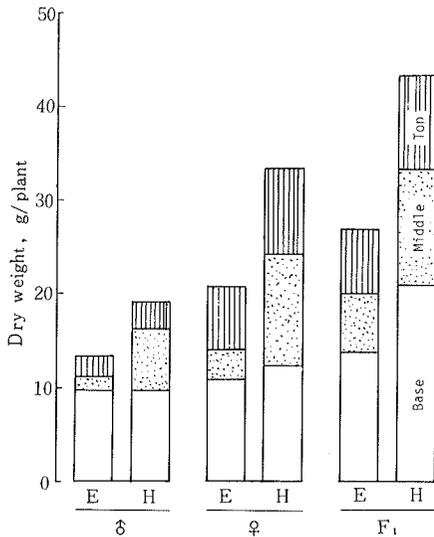


Fig. 4. Root dry weight and its components classified by existing parts in culture pot (Fig. 1).

Note. Basal root: existing upper basket.
 Middle root: existing lower basket.
 Top root: Existing out of lower basket and in nutrient solution.

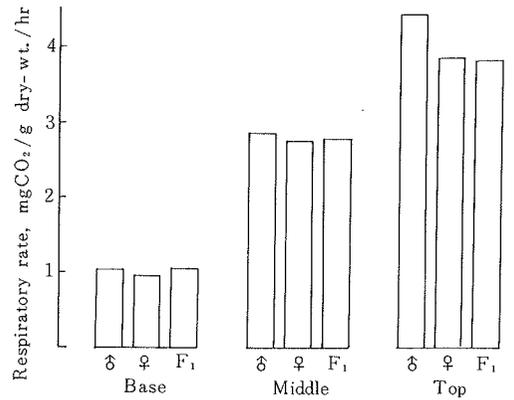


Fig. 5. Comparison of respiratory rate of three parts of the root at harvest time.

れる。

乾物生産量は葉面積と葉面積当たりの乾物生産能率(純同化率)との積の形で表示される。純同化率の中心部を占めるのは光合成速度である。そこで各系統ごとに葉位別に光合成速度の推移を調査し、その結果を第6図に示した。同図は下位葉の代表として第8葉を、中位葉は第11葉を、また上位葉から第15葉をそれぞれ選び6月5日から7月25日まで前述

Table. 4. Respiration of root at two stages

Strain	Earing stage (June 20)		Harvest stage (July 30)	
	Respiratory amount mg CO ₂ /plant/hr	Respiratory rate mg CO ₂ /g dry-wt./hr	Respiratory amount mg CO ₂ /plant/hr	Respiratory rate mg CO ₂ /g dry-wt./hr
Male parent (♂)	37.9	2.54	42.0	2.20
Female parent (♀)	66.5	3.18	78.2	2.36
F ₁ hybrid (F ₁)	82.6	3.03	105.9	2.30

Note. measuring temperature : 28° C

第4図の区分に従ってそれぞれの呼吸量を測定しこれを単位乾根重当たりで呼吸率を表示した(第4表)。呼吸量は根重の多少に比例しているが、呼吸率について検討すると、出穂期では父系統の低さが目立つ。父系統は根重が少ないうえに呼吸率の低さからして、根の機能が他の2系統よりも劣るようである。収穫期では呼吸率は3系統ともほぼ同様に、2.3mg CO₂/g/hrの値にまで低下した。しかし、これを根の部分別にみれば第5図のごとく先端部は4 mg CO₂/g/hrの高い値であり、この部位が活発に機能していることを物語っている。基部根は約1 mg CO₂/g/hrの値でこの部位は老化したと考えら

した小さな同化箱を用いて、葉身中央部の光合成速度を測定したものである。光合成速度の最高値は系統間に大差は認められないが、Ageに伴う光合成速度の推移にF₁と両親との間に多少の差異がみられた。すなわち上位葉の第15葉においては、測定期間中3系統とも光合成速度にほとんど変化なく経過している。しかし、第11葉において、F₁は両親系統よりも全般に低い値をとるが日数の経過に伴う光合成速度の低下の度合がゆるやかである。母系統のそれは急速に低下し、父系統は7月で高い値を示すのが注目される。下葉位では7月におけるF₁の光合成速度の低下が目立つ。測定対象葉に限って言えばF₁がとり

たてて光合成速度が大であるとは断定できない。ただ、F₁は全葉数が18葉まであり、15葉の測定値からして、さらに上位葉はこれ以上の光合成速度であることが推測され、受光条件に恵まれた位置に光合成の旺盛な葉が存在することが、乾物生産によって有利な条件となっていることは指摘できよう。

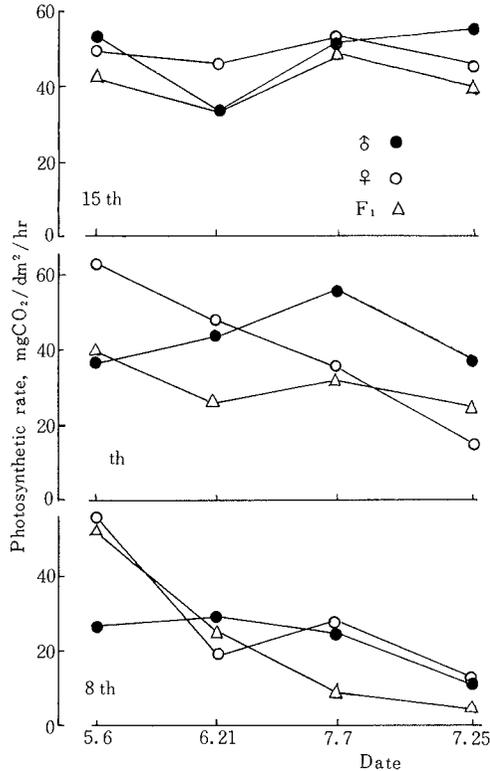


Fig. 6. Changes of photosynthetic rate of middle part of leaf with the time.

Note. Ordinal number in the figure shows leaf position numbered from basal leaf.

水稻を始め他の作物において葉身内無機成分濃度が光合成速度に関与していることは数多く報告されている。村田(1961)は水稻で、津野(1961, 1965)らは甘藷および水稻で、立道(1968)はタバコで窒素濃度が光合成速度と高い関係のあることを認め、燐酸濃度と光合成速度との関係では三井(1938)らが水稻で認め、また石塚(1947)が小麦で、菅原(1938)・津野ら(1965)が甘藷で、加里濃度と光合成速度との関係が深いことを認めている。ソルガムについては佐藤ら(1975)が葉身チッソ濃度と光合成との間に高い正の相関のあることを報告している。第5図におけるモ

ロコシ葉の光合成速度と葉内無機成分との相関係数を算出すると第5表のとおりであって、窒素濃度と高い正の相関が認められたが、燐酸および加里濃度との相関関係は認められなかった。また同表にみられるごとく光合成速度と葉面積当たり葉重との間にも高い正の相関が認められた。この値の高いことは葉が厚いことを意味し、葉肉組織の厚さと同化能力との関係については、Irvine (1957)がサトウキビで Wilson (1967)が牧草のライグラス類でそれぞれ高い正の相関のあることを認めており、本実験の結果はこれらとよく一致した。光合成速度とも関連があるので葉位別に葉身のチッソ、リン、カリ含有率を第6表にかかげた。

Table. 5. Coefficient of correlation of photosynthetic rate to concentration of three nutrient elements in leaf and leaf dry weight per unit leaf area (g/dm²)

Factor	Coefficient of correlation	n
N %	0.679	18
P %	-0.548	18
K %	0.303	18
g/dm ²	0.683	18

Table. 6. Per cent of three nutrient elements on dry weight basis in the leaf

Element	Date	Strain	Leaf position numbered from basal leaf					
			8	6-10	11	12-14	15	16-18
N %	6.20	♂	2.87	3.11	3.22	3.39	3.27	3.14
		♀	3.02	3.26	3.51	3.36	3.37	3.27
		F ₁	2.81	3.41	3.24	3.38	3.23	2.83
	7.30	♂	1.58	1.92	2.28	2.50	2.37	2.12
		♀	1.08	2.38	2.64	2.78	2.75	2.75
		F ₁	1.63	2.18	2.52	2.74	2.73	2.60
P %	6.20	♂	0.73	0.75	0.78	0.72	0.62	0.62
		♀	0.71	0.80	0.98	0.90	0.87	0.78
		F ₁	0.60	0.81	0.87	0.73	0.66	0.62
	7.30	♂	1.04	0.96	0.83	0.71	0.61	0.55
		♀	0.92	0.86	0.86	0.74	0.74	0.72
		F ₁	0.89	0.79	0.87	0.70	0.66	0.58
K %	6.20	♂	2.87	3.16	3.79	3.19	2.57	1.74
		♀	2.67	2.95	3.89	3.75	3.77	3.28
		F ₁	3.52	3.32	3.02	3.60	2.48	1.96
	7.30	♂	1.84	2.06	2.44	2.08	2.06	1.89
		♀	2.88	3.44	3.68	3.50	3.03	2.43
		F ₁	2.29	2.53	3.02	2.86	2.60	2.16

Table.7. Analysis of dry-weight-increment during ripening period

Strain	Leaf area, dm ² /plant (%)	Leaf area per leaf- dry- weight, cm ² /g (%)	Increasing amount of dry- wt. g/plant/40 days (%)	Net assimilation rate, g/m ² /day (%)
Male parent (♂)	25.0(55.6)	167(103.7)	64.2(41.6)	6.42(74.8)
Female parent (♀)	32.5(72.2)	163(101.2)	81.3(52.7)	6.25(72.8)
F ₁ hybrid (F ₁)	45.0(100.0)	161(100.0)	154.4(100.0)	8.58(100.0)

同表でみるとチッソ含有率については、各系統ともそれぞれの葉位において出穂期の方が収穫期よりも高く、また出穂期では葉位による窒素濃度に差はほとんどみられないが、収穫期になると、いずれの系統も下位葉のチッソ濃度が上位葉に比べて低下している。これは下位葉の成分が穂あるいは上位葉に移行したものと考えられる。リンの含有率については出穂期、収穫期ともに系統間で葉位による差はみられず、0.6~1.0%の含有率であった。カリの含有率は、各系統とも出穂期の方が収穫期よりもやや高い値を示し、系統間では母系統が他のものより高い値を示した。

すでに明らかにしたとおり、F₁系統は出穂期において、その両親系統の約2倍、収穫期においても同じく約2倍の乾物生産をおこなっている。出穂期までの乾物生産量は光合成速度の差異よりも葉面積の大きさに依存した乾物生産によるものと考えられる。その理由は、第6表にみられるとおり出穂期における葉身のチッソ濃度は系統間でも、系統内の葉位別でも大きな差異はないので、ほぼ同じ程度の平均光合成速度を示したとみなされる。ところが、出穂前から出穂直後にかけては、系統間で光合成速度の差異が大きくなる傾向がある。しかし、15葉位以上の葉はモロコシの有する光合成速度の最高値とみなされる50~60 mg CO₂/dm²/hrの値をとるものと考えられる。この根拠は水稻、甘藷、ダイズなどで登熟期には先端に近い葉ほど高い光合成速度を示すという成績にもとづいている。

15葉位以上の葉面積が大であるF₁系統は当然、個体当たりの平均光合成速度が高くなる。とくに収量は登熟期間の乾物生産量によって決定されるものであるから、ここでこの期間の乾物生産を生長解析の手法に従って検討してみよう。第7表には登熟期間の平均葉面積と純同化率をあげた。葉面積はF₁を100

とすれば、両親系統は56~72%であり、純同化率でも同じようにF₁の70%程度である。なお、単位葉重当たり葉面積(Specific leaf area)は3系統とも同じ値であった。

以上の結果からみて、ソルガムの雑種強勢は生育前半では葉面積の大きさに依存し、生育後半では葉面積と純同化率の両者に依存していると結論できよう。ただ、その依存の程度は田中(1971)がトウモロコシで認めたように、葉面積によるものが大きいと考えられるが、Heichel (1969, 1969)の成績のように光合成速度がF₁において高い点を見逃すことはできない。ただし、これは雑種強勢によって光合成速度の最高値が引き上げられたものとは考え難く、登熟期において光合成速度の高い上位葉を多く所持する点に特色があるといえよう。この登熟期における光合成能力は、F₁の根の機能、とくに生育後期においても根量増加が衰えないという現象と深くかかわっているようである。また葉面積の増大も根の養分吸収能力の強さに支持されていると考えられ、モロコシにおける雑種強勢は地下部の機能に強く発現するものと結論できる。

3. 摘 要

モロコシの雑種強勢による多収の原因を葉面積形成課程と光合成能力の両面から解析しようとした。実験材料は3039 Early Wheatland (♂), 558 Early Hegari (♀) およびその雑種第1代(F₁)である。これらは気泡ポンプを利用した水耕装置で充分に無機栄養素を与えて、ガラス室で育てられた。

F₁は両親系統の約2倍の乾物生産量と収量をあげた。この乾物生産を解析すると、生育前半では葉面積に支えられ、生育後半では葉面積と純同化率の両者によって支えられたことが明らかとなった。

三系統の上; 中, 下位葉身の光合成能力を生育各期で比較すると, 系統間に大差は認められなかった。しかし, F_1 は光合成能力の高い上位葉面積の多いことが, 個体当たりの光合成量を高めたと考えられる。

葉身内三要素濃度は系統間で差はないが, その吸収量は F_1 が格段に多い。 F_1 の根量が多く, かつ登熟期間も根量が増加しつづけることが特徴的であって, このことより雑種強勢は根の機能に対して強く発現したと結論できる。

5. 引用文献

1. Heichel, G. H. and R. B. Musgrave. 1969. Relation of CO_2 compensation concentration to apparent photosynthesis in maize. *Plant Physiol.* 44: 1724~1728.
2. ———— and ————. 1969. Varietal differences in net photosynthesis of *Zea mays* L. *Crop Science* 9: 483~485.
3. Irvine, J. E. 1957. Photosynthesis in sugar-cane varieties under field conditions. *Crop Science*. 7: 297~300.
4. 石塚喜明・田中明. 1974. 小麦の生育と養分の吸収利用に関する肥料的基礎研究(その1). 寒地農学 1: 1~92. (その2). 同 1: 129~194.
5. 三井進午・石井泰一. 1938. 水稻苗に対する三要素供給量の相違が炭素同化作用能率に及ぼす影響・土肥誌 12: 287.
6. 村田吉男. 1961. 水稻の光合成とその栽培学的意義に関する研究. 農技研報告. D9: 1~169.
7. 佐藤亨・津野幸人. 1975. 作物体各部位 CO_2 収支に関する研究(第3報). 水稻, トウモロコシおよびソルガム葉身の部分別光合成速度. 日作紀. 44: 389~396.
8. 菅原友太. 1938. 加里塩の濃度を考慮せる甘藷の培養比較試験. 土肥誌. 12: 154~160.
9. 田中明・原徹夫. 1971. 単葉光合成能の栄養生理学的研究. (第3報). トウモロコシにおける単葉光合成能と加里栄養との関係. 土肥誌. 43: 132~136.
10. ————. 1971. 単葉光合成能の栄養生理学的研究. (第4報). トウモロコシにおける単葉光合成能とカルシウムおよびマグネシウム栄養との関係. 土肥誌. 43: 218~222.
11. 立道美朗. 1968. タバコの光合成に関する研究 1 個体光合成の測定法と生育期間中の個体光合成呼吸の変化. 日作紀. 37: 129~134.
12. 津野幸人・清水強. 1961. 主要作物の収量予測に関する研究. IV 登熟期における水稻光合成能力と葉身窒素含量との関係について. 日作紀. 30: 325~328.
13. ————. 藤瀬一馬. 1965. 甘藷の乾物生産に関する作物学的研究. 農技研報告. 13: 1~131.
14. ————. 1975. 数種作物における光合成作用と蒸散作用の関連について. 日作紀. 44: 43~53.
15. Wilson, D. and J. P. Cooper. 1967. Assimilation of *lelium* in relation to leaf mesophyll. *Nature*. 214: 989~992.