総 説

作物のケミカルコントロール*

菅 洋
(農林省農業技術研究所)

Chemical Control of Growth and Development in Crop Plants

Hiroshi SUGE
(National Institute of Agricultural Sciences)

作物のケミカルコントロールについて総説を書くとき、どのような立場あるいは方針で書くかは人によって意見の分れるところであろう。しかし、いずれの立場から書くにせよ、現在では植物ホルモンを中心とした生長調節物質の化学、生化学、生理作用、応用をすべて網羅することは限られた紙面ではとうてい不可能である。山田が「作物のケミカルコントロール」1巻²⁸⁰⁾を書いた頃は、まだ実際の農業への応用例がそんなに多くなかったため、生理作用を中心とし、応用についても試験段階の基礎的知見を主として本を構成している。その後、実際の利用も、特に園芸作物で急増し、我国でも園芸作物については解説書が相ついで刊行されている^{150,237)}。また、植物ホルモンの化学、生化学、生理作用についてはアメリカの総説誌 *Annual Review of Plant Physiology* に断続的にすぐれた総説が出されているのは周知の通りであるし、最近では日本語でかなり広汎な立場から書かれた植物ホルモンの本も出ている^{109,242)}。

したがって、筆者はなるべくこれらの刊行物と重複をさけ実際に作物栽培に利用されているものに主眼をおいて紹介したいと思う。また、将来の発展に期待する意味もあって、試験段階の基礎的知見の他に、作物の生長、発育における内生の植物ホルモンの役割についても、今まであまりとりあげられていない視点からのべてみたいと思う。

ことわっておくが、園芸作物については前記の単行本も刊行されているし、本誌の守備範囲外でもあるので特別に情報として必要なもの以外は一切除外した。一方、作物学のカバーする分野では、現実に我国では栽培のない作物についても言及したことがある。また時に、植物ホルモン発見や研究にまつわるエピソードを挿入したが読者は筆者の意図していることを了承されることと思う。

1. オーキシンおよび抗オーキシン

幻のオーキシン **a** と **b** : 1931 年から 34 年にかけて、Kögl^{86,87)} はオーキシン作用を示す物質が人尿中に多量に存在することを認め、複雑な操作をへてオーキシン **a** およびそのラクトンを分離し、構造を決定した。その後、Kögl^{86,88)} は同様な抽出法を用いて麦芽とトウモロコシ油から他の作用物質オーキシン **b** を分離し構造をきめた。Kögl⁸⁹⁾ は更に、人尿からヘテロオーキシンとよばれたインドール酢酸 (IAA) を分離した。IAA はのちに、トウモロコシの未熟種子から分離され、高等植物にも存在することが確認され⁵⁰⁾、ヘテロでなく真のオーキシンであることがわかった。しかし、オーキシン **a** と **b** はその後、どのような植物からも、微生物からも、発見されなかった。1950 年の国際植物学会議で、オーキシン **a** と **b** は、その存在があらためて証明されない限り、この世には存在しないことにすると言うことを投票によって公式にきめたと言う¹⁰³⁾。

ところが、1965 年になってオーキシン **a** と **b** の研究がかってなされたオランダのユトレヒト大学有機化学教室からまさに驚くべき一つの論文が発表された²⁸⁰⁾。それによると、教室に Kögl⁸⁶⁾ が使ったオーキシン **a**、**a** ラクトン、オーキシン **b** の標品が奇蹟的に残っているのが発見され、現代の機器を用いて分析したところ、オーキシン **a**、**a** ラクトン、オーキシン **b** はそれぞれコリン酸、ハイドロキノ、コリン酸のチオセミカルバジドであり、いわゆるオーキシン **a**、**b** はこの世に存在しなかったと結論された。更に、このものは、植物に何の活性も示さなかった。人尿からどうしてこのような物質を抽出し、にてもにつかぬ構造を決定し、しかもそれにオーキシン活性を見出したのかは現在となっては全くのなぞである。文字通り幻のオーキシン **a**、**b** だったのである。Kögl の下でこの実験

* 昭和 50 年 6 月 14 日受理

を実際に担当した Erxleben 女史は、第2次大戦中にドイツに去ったままであると言う¹⁰⁸⁾。現在、オーキシンと言えはかつてのヘテロオーキシンであった IAA をさすことは周知の通りである。

ケミカルコントロール：さて、オーキシン (IAA) は通常無傷な植物に与えても、それ以上には植物を伸長させない。このことは植物にオーキシンの生成源がある時は、生長に充分な必要量が生成され続けるので、それ以上外部から与えても伸長することはないのだと説明されている。しかし、無傷な植物に与えた IAA が生長を促進した確実な例を筆者は一つだけ知っている^{46,266)}。

カリフォルニア工科大学のファイトロンを使って行なった実験によると、トウモロコシの無絹糸と言う特殊な突然変異系統を日温 20 度、夜温 14 度のような比較的低温下で生育させ、それに 30 ppm の IAA を毎日撒布すると、生長が著しく促進された^{46,266)}。この特殊な系統は、低温下で IAA 生成能が低下し、自己の必要量を生産できないようになるのであろうか。それにしても現在まで、IAA を全く生産しない突然変異と言うものは知られていないのは不思議と言えは不思議である。IAA は必須なので、それを欠くと致死突然変異となり、全く生存できなくなってそれが原因で発見されないものであろうか。このような事情のため、作物生産に IAA を外から与えると言う試みは、あまりなされていない。また、植物体には IAA を破壊する酵素系が存在するので、外から与える実験にはナフタレン酢酸 (NAA) とか 2, 4-D のような合成オーキシンが多く使われている。

NAA のような合成オーキシンは、高濃度で与えるとイネの生育を抑制する。すなわち、草丈の抑制と分けつの減少がおこる。草丈の抑制は処理当時に生長しつつある葉身、葉鞘の長さが短くなるために起こるもので、処理以後新しく生長してくる部分に対しては、ほとんど短縮を示さないで、草丈の抑制は日と共に漸次回復する。しかし、分けつ抑制は長くつづき有効分けつ終止期に処理すると、無効分けつ発生をおさえ、有効茎歩合を高めることができる²⁸³⁾。しかし、穂長を短かくするなどの不利な副作用もみられた。我国の西南暖地でおこるいわゆるイネの過繁茂抑制に利用する目的で高濃度の NAA の作用が検討されたが、基礎試験段階では効果が認められたが²⁸³⁾、まだ圃場段階に應用されていない。特に、最近この過繁茂の問題は、短稈品種の育成により、かなり解決されたため、ケミカルコントロールの可能性も検討されないで

いる。

抗オーキシンの TIBA (2,3,5-triiodobenzoic acid) は、双子葉植物では、頂芽優勢をおさえ分枝を促進するが、Leopold¹⁰⁰⁾ は、単子葉植物の分けつも分枝の一種であるとの考えから、オーキシン、抗オーキシンにより分けつをコントロールしようとする実験をおこなった結果、TIBA 処理がオオムギの分けつ発生を促進することを見出した。

イネについても、TIBA の水溶液 (500~1000ppm) を葉面撒布すると、分けつの発生が顕著に増加することが見出された²⁸³⁾。この場合、草丈はわずかに低くなるか、あるいはほとんど変らない。分けつは著しく増加するが、有効分けつはそれに比較して増加が少ない。これも圃場段階での試験はまだ行なわれていない。

コムギでも同様にオーキシンは分けつ発生を抑制し、TIBA は分けつを増加させることが確認され、特に TIBA による分けつ増加の機構を詳しくしらべた結果、次のことがわかった²⁸³⁾。(i) 処理により出葉のテンポ、すなわち出葉速度が早くなる。(ii) 主稈葉と、分けつ葉の間に出葉に関する秩序が乱されるようで、分けつ葉はそれに対応する主稈葉の出葉より早く出現する。(iii) 処理区では、同じ環境条件におかれた対照区でみられない高次分けつが発生する。

イネの倒伏防止に合成オーキシンの 2, 4-D および NAA が効果あることが明らかにされ、一時実際栽培にも用いられたが、適用条件が必ずしも簡単でないため、広汎に普及するまでに至らなかった。2, 4-D のこの作用は除草剤として撒布された 2, 4-D の副次的効果として見出された。

移植後、30 日あるいは出穂 30 日前に、2, 4-D を 10 アール当り 40 g 撒布処理したところ、倒伏を完全に防止する効果はないが、倒伏率が減少し、倒伏の進行が処理により明らかにおそくなった。また、処理により稈が硬化し、挫折重が増加する⁸⁰⁾。また、従来、倒伏減少に効果あると言われていた栽培法である培土、並木植、中干し、出穂期硫酸止肥などと比較しても 2, 4-D 処理 (出穂30日前, 10a 当り 50g) は最も効果が高い。幼穂形成期以前の処理では倒伏しにくくなるが、幼穂形成以降の撒布では、その時期がおくれるにつれてかえって倒伏し易くなり、この傾向は撒布量の多い場合にその幅が拡大された。このことは、2, 4-D が撒布当時に伸長している節間を異常伸長し、その反動でその後の節間は伸長が抑制されることに関係がある⁵²⁾。

別の試験でも、2, 4-D 撒布は、最高分けつ期から幼穂形成期にかけての処理、すなわち出穂期前 40～45 日に 10 a 当り 60～80 g 撒布がもっとも有効であった²⁸¹⁾。除草の目的で撒布された 2, 4-D による倒伏軽減の効果は各所で認められたが、撒布により第 5 節間では稈壁や表皮が厚くなり、空隙が小さくまた空隙の周辺における小維管束の数が多く、小維管束と大維管束とが接近し、柔細胞が密で維管束周辺の本質化程度が大であった。また、第 4 節間では小維管束が表皮組織に接着してしまい、空隙がなくなる¹²⁷⁾。2, 4-D 処理すると、稈の下部における全炭水化物および澱粉含量ともに 2, 4-D 撒布区で高い。この澱粉含量と挫折重との間には、出穂期間調査では明らかな相関があって、澱粉含量の高い区では稈の挫折抵抗が大である^{246, 247)}。

このように、2, 4-D の適期撒布は倒伏を防止する効果が認められるから、無撒布区に倒伏が起こった場合には、撒布区は対照区に収量がまさる。しかし、無撒布区に倒伏が起らない場合は、撒布によって収量の減少がおこることもある。一般には、倒伏防止をねらう 2, 4-D 撒布適期が、暖地では出穂前 40～50 日であるが、寒地では出穂前 30 日頃である。2, 4-D 撒布が倒伏防止技術として成立するためには、倒伏の早期予察の確立が望まれる²⁸¹⁾。2, 4-D の他に、NAA も効果あることが認められている¹⁴³⁾。

上にのべたように、我国でもイネ、コムギなどに対する合成オーキシンの 2, 4-D や NAA あるいは、抗オーキシンの TIBA の色々の生理作用が明らかにされたが広汎に実際に利用されるまでには至っていない。ところが、アメリカでダイズを対象にして行なわれた TIBA 処理の実験は、非常な成功をもたらし、実際栽培に大規模に利用されるに至っている。これは、現在、作物栽培におけるケミカルコントロールの最も成功した例の一つである。

Galston⁴⁴⁾ はダイズの開花におよぼす TIBA の影響について研究し、栄養生長しているものを開花させる力はないが、光周誘導されたものに処理すると、花蕾の数が 10 倍も増加することを 1947 年に報告した。1960 年代に入って、これを圃場で生育しているものに応用しようとする試みがはじまった。その結果、Greer と Anderson⁴⁹⁾ は、ダイズを開花始期に TIBA で処理すると、処理しないものよりも栄養生長から生殖生長への変化がよりすみやかにおこり、同時に形態的变化がひきおこされ、葉のサイズが小さくなるが、代りに群落の型がかわり、葉冠部の形が半円型

から三角型となり、太陽光をより有効に利用できるような草型となり、最終的に収量を増加させることを見出した。例えば、莢と種子乾重の植物全乾重に対する割合でみると、TIBA の 0, 10, 20, 40 ppm 処理に対応して、それぞれ 28.3, 32.4, 33.4 および 39.3% と増加した。

TIBA がダイズの収量におよぼす影響はその後、根粒菌の接種の有無との関係²⁵⁾、土壌肥沃度との関係⁵²⁾、栽培法との関係¹¹⁷⁾ などの関連でも詳しく研究された。TIBA の効果は、畦幅が 102 cm から 25 cm に減少するにしたがって、すなわち密植になるほど増大する。畦幅 102 cm に比較して、76, 51, 25 cm の畦幅ではそれぞれ 10, 18, 20% 増収した。また、どのような栽植密度条件下でも TIBA 処理により草丈と倒伏が減少し着莢数が増加したが、粒重に対する影響はわずかで、種子の油脂、蛋白含量には影響しなかった。

また、インディアナ州内の数か所での圃場試験によれば、TIBA 処理はコンバイン収穫による収量を 15% 増加させたが、それは主に種子数が増加することによるらしい。TIBA で処理すると、すでに認められているように、倒伏しなくなり、草丈が短縮し、頂芽優勢をおさえ葉冠部が三角型となり受光姿勢がよくなった。最高収量は、ha 当り 20～50 g 処理の時に得られ、液量は ha 当り 47～374 l の範囲内では多量に用いるほどよい。処理時間については、6 AM～9 PM の間で有意の差はなかった¹⁶⁾。カナダでもオンタリオ州で 7 か年にわたって TIBA のダイズ収量に及ぼす影響が試験されその結果から効果と環境要因との関係が検討されたが、開花前の温度が低い年は TIBA に反応せず、また、降雨量が平年以下のときは反応が低い⁶²⁾。

TIBA 処理による形態変化も詳しく研究されている⁴⁷⁾。6 葉期に ha 当り 75 g の TIBA を葉面撒布すると、分枝が増加したがその一本の長さは小さく濃緑となり葉脈間が萎縮する。17 または 18 節位に着生した葉は、維管束の著しい増加を示すが組織学的にしらべてみると、前形成層が連続的に活動しており、葉肉組織の破壊が観察され、更にラミナにおいては細胞の大きさが減少していた。処理された植物では、17—18 節位にしばしば 4 小葉を持つ複葉がみられた。TIBA 処理後に発育した葉では葉柄は長く、しばしばねじれ、組織異常を示す。処理により茎の直径は増加しないが相当な長さにはわたって形成層の活性パターンを変化させる。但し、この研究では正常に収量増加の

ため使用されるより高い濃度で処理されているので、形態的異常が拡大されているように思われる。

その後、TIBA 処理されたダイズの詳しい生長解析もなされている²⁴⁵⁾。TIBA は生育が貧弱な時にはあまり反応せず、生育が良い時に、また品種では早生種よりも晩生種がよく反応する。全乾物生産と全乾物生産比は、TIBA により変化しなかったが、種子収量と生殖器官の乾物生産比は処理により増加した。

2, 4-D と TIBA を一緒に処理する試みも行なわれているが、例えば TIBA を ha 当り 22.5g の 2, 4-D と同時に与えると、成熟をおくらせ、倒伏が増加し、葉に傷害を与える。しかし、2, 4-D を TIBA 処理の 1, 2 週間前に与えると成熟、倒伏、葉型にはあまり影響を与えないで種子収量を増す傾向がある。しかし、この効果をあげるための 2, 4-D の最適濃度はダイズの品種や環境により変化するので、実際の利用は限られるであろう⁷²⁾。

これらの結果を要約すれば、TIBA (アメリカでは Regim-8 の商品名で International Minerals and Chemicals Co. から発売されている) は、圃場条件下でダイズの収量を著しく増加させる。ha 当りで 150~380 l の増収が報告されている。倒伏が減少するので、コンバイン収穫に著しい利点をもたらす。受光態勢が良くなり着莢が増加し、収穫日は 5 日促進される。実際には、10% の植物が開花した時に、ha 当り 212~341 g 撒布する。1969 年にはインディアナ州とイリノイ州だけで、5000 ha が処理された。アメリカでは葉を飼料とするもの以外ではすべてのダイズに処理が許可されている。このアメリカのダイズ栽培における TIBA の利用は、園芸作物を除く作物分野で、ケミカルコントロールがもっとも成功した例の一つである。しかし、我国では、形態変化を観察した撒布実験例が報告されている¹⁵²⁾ 以外は、収量まで調査した例はないようである。我国においては、ダイズ自給率の低下が言われてから久しいが、アメリカ中西部平原における TIBA 利用の話は、日本向輸出用の豆腐品種の育種などのうわさと共に、ダイズ栽培におけるアメリカの意気込みを感じざるを得ない。

沖縄のパイナップルの開花促進における NAA のソーダ塩の利用はきわめて興味深い¹⁴⁶⁾。沖縄のパイナップル栽培は台湾より 30 年、更にハワイからは 50 年おくらせて戦後発展したものであるが世界中でもっとも北限に近い栽培地である。1967 年には 5933 ha に栽培され、1969 年には 101,000 t の生産を示した。沖縄でのパイナップルの自然開花による収穫期は 7~9 月と

10~2 月の 2 回であるが、前者が生産高の 80% をしている。前者の生産ピークを平均化し工場の操業日数を延長して生産を合理化するため、開花促進はきわめて重要な課題であった。従来から用いられてきたカーバイトは、夏の夜間から早朝にかけて処理しなければならず、また、発根素、結晶ナフサク等は多量の水を必要とするため、傾斜地や山地に栽培面積の多い沖縄では水の運搬その他で、普及困難な点があった。沖縄県農試名護支場ではこれを解決するため、NAA のソーダ塩を砂に混ぜて使用する“砂ホルモン”を開発したがこの処理法は前記 2 回の収穫期の間、すなわち秋期収穫のために経費がわずかで済み、労力もかからず開花率も高率であることがわかった¹⁴⁶⁾。

作物の生長と内生オーキシン：オーキシンの長い研究の歴史の中でなされた莫大な量の研究は、多く切りとった切片を用いて行なわれたものである。したがって、実際に野外や圃場で生育している植物や作物の生長にオーキシンがどのような役割をはたしているのかについては、なお明らかでない点が多い。オーキシンが、実際の生長にどのような役割をはたしているかを推定する方法は、植物の生長がオーキシン含量と平行しているかどうかを調べることであろう。しかし、含量と平行関係がみられることはむしろ少ない。しかし、エンバクの子葉鞘では、抽出可能なオーキシン量は伸長生長と平行しており、一方寒天に拡散してくるオーキシンは屈性の能力と平行しているという²⁶⁷⁾。エンドウの茎では、拡散性オーキシン量と伸長速度は茎の部位により異なるが、両者の間には必ずしも平行関係がみられない²⁶⁸⁾。根の生長もオーキシン含量と平行しない¹⁸¹⁾。このようなことから、無傷な植物が調和のとれた伸長生長をしている条件下では、オーキシンは伸長を制御しているのではなく、極性移動を示すので¹⁸⁰⁾、主に屈性に関係しているのではないかと考える人もいる⁴⁵⁾。

最近、倉石は単因子劣性の主動因子に支配されているオオムギの半矮性である渦型の子葉鞘が、並型とよばれる正常種に比較して伸長しない原因を、アイソジェニック系統対を用いて試験した。この子葉鞘の渦遺伝子による短縮は GA_3 では回復せず、更に子葉鞘におけるオーキシンの分解は、両系統に差がないがオーキシンに対する感受性は渦の方が高く、拡散してくるオーキシンの量は渦は並の 1/10 にすぎない事を見出した。また、オーキシンの前駆物質をやると、並の子葉鞘はトリプタミンとトリプトファンの両方に反応するが、渦ではトリプタミンにしか反応しない。更にト

リプトファン デカルボキシラーゼの活性は、渦ではわずかしかななどの結果を得た⁹²⁾。これらの結果は、渦型系統の子葉鞘が伸びないのは、トリプトファンから IAA に致る系路がどこか遺伝的におかしいことを示しているように思える。しかし、子葉鞘はどちらかと言うと特殊な器官であって、茎葉にあらわれる渦遺伝子の形態的特徴がすべて IAA 代謝の異常で説明つくのかどうかうたがわしい。もしそうであれば、IAA 撒布によって渦型は正常に復するはずであるが、そのような例は報告されていない。一方、渦型の茎葉では GA 含量が並型の 1/2~1/3 に減少しており、GA₃ 処理は草丈を伸長させる²²⁵⁾。しかし、一方子葉鞘短縮は GA₃ で回復しないなど、GA だけでもこの渦遺伝子の作用は説明がつかない。この辺に、生長現象を単一のホルモン作用に短絡させて考えることの危険性がかくされている。

作物、例えばイネでも、未熟種子の搾汁はトリプトファンより IAA を生成し、ピルビン酸、オキザル酢酸、 α -ケトグルタル酸等の α -ケト酸を加えると生成が増加し、トランスアミナーゼが反応の一段階すなわちインドールピルビン酸の生成に関与していると考えられている。しかし、条件のよい時でもアベナ・テストによる活性で測定した IAA への転換は加えたトリプトファンの約 0.5% にすぎない。また、穀類の茎や葉から拡散によって抽出してくる IAA はほとんどないと言う。それ故に、胚乳中の IAA は茎や葉より転流により蓄積されたと考えるよりは、胚乳中で何かの前駆体より生成されたと考える方がよいとされている¹⁴¹⁾。

一方、イネの根から得た酵素液は IAA を酸化、不活性にする。種々の試験の結果、イネの IAA 酸化酵素はパーオキシダーゼそのものらしい。葉や葉鞘あるいは葉身よりの酵素液も、IAA を酸化することが認められている¹⁴⁰⁾。このような、IAA の生成系、分解系が実際の生長とどのようにかわりあっているのかは、ほとんど明らかではない。但し、山田²⁸³⁾は、イネ子葉鞘が空中より水中でよく伸びると言う古くから知られている事実を、オーキシン代謝との関係で追求し、水中で良く伸びるのはオーキシンの破壊が水中においてより少ないためであると推論している。

大脇¹⁶⁴⁾は、その後実際に空中で育ったものと水中で育ったイネの子葉鞘のオーキシン量を測定したところ、溶媒で抽出され

るオーキシンには両者の間に差がないが、拡散してくるオーキシンは水中のものは空中のものの約倍量含まれていることを見出した。和田²⁶²⁾によると、イネ子葉鞘には IAA 酸化酵素の抑制物質が 3 種含まれており、その 2 つはクロロゲン酸とその異性体であったが、他の 1 つは同定できなかった。水中に育った子葉鞘を空中に露出させると、この抑制物質が減少するが、それは主としてクロロゲン酸及びその異性体の減少によっている。これらのことは、IAA 酸化酵素とその抑制物質が、イネの子葉鞘の伸長に役割を演じていることを示している。

オーキシンの作用型：IAA および関連化合物の生合成の経路は第 1 図のようである²³⁷⁾。植物体における天然のオーキシンが IAA であることはまちがいないが、IAA そのものがオーキシン活性の本体なのであろうか。それとも、他の型に変わって生理活性をあらわすのであろうか。1964 年以降にオーキシン活性を示すのは IAA そのものでなく、その分解生成物であると主張するグループがあらわれた。Fukuyama と Moyed⁴³⁾は、ビタミンを含む培地で育ったある種の微生物の生育は、光の下で IAA により強く抑制されるが、暗黒下あるいは培地からビタミンのリボフラビンを除くと IAA 阻害があらわれないことから、IAA の阻害活性は IAA のリボフラビン触媒の光酸化分解物である 3-methyleneoxindole (3-MOI) であると主張した。Tuli と Moyed²⁵⁰⁾は更に、3-MOI はエンドウやマングビーンの切片の伸長促進効果が IAA の 10 倍も強いと報告し、3-MOI は IAA の活性型であると主張した。この主張は従来の IAA は、パーオキシダーゼによって分解され不活性化されると言う説と全く対立するものである。

他方、IAA にワサビのパーオキシダーゼを反応さ

第 1 図 IAA および関連化合物の生合成経路、高橋信孝 (1973)²³⁷⁾

せて得られる生成物を電気泳動にかけると、エンバク伸長効果試験で3種類の活性区分が得られ、そのうちIAAの呈色反応であるSalkowsky呈色を示した2つよりも、この反応を示さない1区分の活性の方が高く、その強さはIAAの400倍もあったことから、これはIAAが分解酵素のパーオキシダーゼによりIAA'のような不安定な型に変わり、これが植物の受容体分子と反応して活性のあるIAA'-複合体を形成して、生長を促すと言う仮説が出された¹¹⁹⁾。

EvansとRay⁹⁹⁾は、トリチュウムでラベルした3-MOIを特に注意深く調整し、種々の機器分析でその構造を確認してから、エンドウ幼植物の切片に与えたが、3-MOIは植物体に容易にとりこまれるにもかかわらず、伸長には全く効果がないことを見出し、3-MOIはIAAの活性型ではないと結論した。彼等は、MoyedやTuliの実験では、3-MOIを調整する際IAAが混入したのではないかと推測している。

丸茂¹⁰⁵⁾は、エンドウ未熟種子から、真生オーキシンとしてIAAに塩素の入った4-クロロインドール酢酸(4-cl-IAA)を分離したが、このものは3種の生物検定でIAAの10~100倍の活性を示した。彼等は、4-cl-IAAとIAAの活性の差を利用して、その差が4-cl-3-MOIと3-MOIの間にみられるかどうかからこの問題に接近しようとした。その結果、エンバク他2種の幼植物切片の伸長効果とその他3種の生物検定において、4-cl-3-MOIと3-MOIは共に活性を示さなかった。また、4-cl-IAAは、IAAにくらべてパーオキシダーゼによって分解されにくいことが見出され、これは4-cl-IAAがIAAより活性の強い理由であろうと考えられる。すなわち、IAAそのものが、作用の本体であろうと丸茂らは結論した¹⁰⁶⁾。したがって、現状では、IAAそのものがオーキシン活性の本体と考えるのが自然である。

オーキシンの作用機作: NAA, 2, 4-Dあるいは抗オーキシンと言われているTIBAなどがどのような作用を通じて形態変化あるいは農業上の効果をあらわしているかは大変むずかしい問題である。天然のオーキシンであるIAAの作用機作自体がまだ完全にはわかっていないからである。以下にIAAの作用機作研究の現状を要約してオーキシンの項のしめくくりとしたい。

オーキシンにより細胞が伸長するためには、細胞を構成している細胞壁がゆるみ、吸水して細胞がひきのばされる必要がある。組織を煮て殺し、膨圧をとりのぞいてしまうと組織をひっぱった時の強さや伸びは、

細胞壁だけの性質を示すことになる。このようにして細胞壁を一定の方向にひっぱると細胞は、力をとりのぞくと元に戻る弾性的な変化と、元に戻らない可塑的な変化とにわけられるであろう。組織をオーキシンの処理すると可塑性が大きくなる。

オーキシンは、細胞壁を構成している多糖類よりなるセルロース繊維をつないでいる結合を切って、その結果、細胞壁をのばすものと考えられる。その結合を切るためには、恐らく酵素の助けをかりるのである。そうすると、オーキシンはそのような酵素を誘導する作用があるのであろうか。いろいろの実験の結果、オーキシンは酵素蛋白を生成するために必要なm-RNAの働きを活性化するような結果が得られている^{34,40,55,84,111,112)}。増田¹¹³⁾は、そのようなオーキシンにより誘導される酵素の一つは、 β -1, 3-グルカナーゼのようだとし、実際にオーキシンを与えなくとも、その酵素そのものを与えることによって切片が伸長することをたしかめた。

ところが、改良された装置を使ってしらべると、オーキシンによる生長はラグ・タイムがほとんどゼロでひきおこされることもあり、核酸→蛋白質のように時間のかかる経路を経るとは考えられないような結果も得られている。このことから、オーキシンは、すでに細胞内に存在している系に働きかける場合もあるのではないかと考えられるようになった。このことから、古くから知られている酸生長と言う現象が、注目をあびるようになった。酸生長とは、pHの低い酸溶液による生長、すなわち水素イオンによる生長の誘導である。RayleとCleland^{196,197)}は、酸生長は細胞壁の力学的性質の変化によっておこるが、それは水素イオンが細胞壁と結合した酵素を活性化するか、酸に不安定な細胞壁多糖類の結合を切るためと言う2つの可能性を示唆している。

オーキシンの作用機作について、増田¹⁰⁷⁾が要約しているところによると次のようである。すなわち、オーキシンの作用点は膜であって、オーキシンが原形質膜の構造の変化を引き起こすと考えれば、現在知られている多くの生理現象は説明できる。オーキシンの2つの作用点の1つは、例えば膜の構造を変え、その結果、ATPアーゼのような膜と結合している酵素を遊離させ、その作用で膜と結合した水素イオンポンプを始動させる。その結果、細胞壁の水素イオン濃度を高め、それによって細胞壁に結合した酵素の活性が上昇して細胞伸長がおこる。他の1つは、オーキシンは、原形質膜に結合しているRNAポリメラーゼを活性化

する蛋白質因子を遊離させ、それによって、DNA から m-RNA、更に遊離蛋白への合成とつながって細胞壁のゆるみをひきおこすと考えられ、この種の蛋白質因子の存在もすでに知られている。もし、原形質膜がオーキシンの作用点であるなら、オーキシンは膜にどのように働き、どのようにしてその構造を変化させるのであろうか。このあたりが今後の最も重要な問題と思われる。

2. ジベレリンと抗ジベレリン

発見の歴史とその点描：ジベレリン (GA) の発見は我国の稲作と深いかわりあいをもっている。GA は、最初イネの馬鹿苗病菌の植物を徒長させる毒素として発見分離された。このイネ馬鹿苗病についての科学的記述は、1898 年の農事試験場報告 (現在の農業技術研究所) に堀正太郎が初めて行なったものである⁶⁰⁾。彼はこの病気が、馬鹿苗病菌の寄生によっておこることを、初めて明らかにしたが、この菌が寄生すると、どうしてイネが徒長するかについてはなにも触れていない。GA の研究の歴史の中で最も重要な役割を演じたのは黒澤英一であった。彼は当時千葉高等園芸学校 (現在の千葉大学園芸学部) を卒業してまもなく、台湾でその頃猛威をふるっていた、イネ馬鹿苗病の防除法の研究を行っていたが、この病原菌の寄生によっておこるイネ苗の異常な伸長に強く心をひかれ、その原因の解明を心ざし、1925 年から実験にとりかかり 1926 年には今は世界的に有名になった古典論文「稲馬鹿苗病菌の分泌物に関する実験的研究 (予報)」を台湾博物学会報に発表した⁹⁴⁾。その中で、黒澤英一は、馬鹿苗病菌を培養基に培養して無菌の浸出液をつくると、この中に一種の毒素が含まれており、これはイネのみならず、他の植物の伸長を促すことや、熱で分解されにくいことなど重要な事実を発見した。

その後、北海道大学や京都大学の植物病理学者がこの物質の性質について研究したが、GA 研究の主な舞台は、これからのち東京に移ることとなった。すなわち、東京大学の農芸化学の教授藪田貞次郎が 1931 年頃より、この物質の化学的研究にとりかかったからである。4 年ののち、初めてこの物質をやや純粋な固体として取り出すことに成功し、「農業及園芸」の第 10 巻 1 号に論文を書いてこれに馬鹿苗病菌の学名 *Gibberella fujikuroi* にちなんで Gibberellin と命名した。1935 年のことである²⁷⁹⁾。

GA は 1938 年に遂に藪田貞次郎、住木諭介の手によって、初めて結晶化され、彼等は直ちにその化学構

造を明らかにするための数多くの研究を重ねたが、その当時得られたサンプルは、今の知識にてらしあわせてみると、性質、構造の酷似したいくつかの GA の混合物であったため、彼等は実験結果を解明する上で、数々の矛盾になやまされつづけた。その上、当時の化学構造決定上の手法では著しく困難が多く、更に戦争の激化が決定的な悪影響をおよぼした。また、これらの結果は、日本語でローカルな雑誌に発表されたことや戦争などの当時の社会状況もあって、このような重要な GA の研究成果は、アメリカ、ヨーロッパなどには全く知られなかった。しかし、当時かかれた住木の「植物ホルモン」と題する本²³⁵⁾には、オーキシンと並んで GA も集録されており、種々の植物に対する影響が記載されているのは先見の明があったと言える。一方、当時、作物研究者がこれに強い関心をいだいてこれら農芸化学の研究者に接近したようには思えない。当時、我国で独自の発展をとげていた春化の研究者などが強い関心をいだいてこれらの農芸化学者と連絡していれば、開花に対する GA 効果を発見したかの有名な Lang の論文⁹⁵⁾などは日本人によって書かれたにちがいないと思えるのである。

戦後、日本の研究情報がアメリカに知られるようになり、この物質が植物に示す著しい伸長促進作用は彼等に驚異の目でみられた。植物学の分野でかつてこのような著しい作用を持つ物質が報告されたことは、一度もなかったからである。ここで著者が指摘しておきたいのは外国では最初から GA の作用は伸長促進と言う目でみられたのに対して我国では徒長と言う目でとらえられ、一種の異常現象と言う既成概念から抜けられなかったのではなからうか。これが、我国におけるその発見の古さにもかかわらず生理研究が立ちおくれた原因のように思える。

1950 年 3 月になって遂にアメリカで初めての GA についての研究発表がなされた。翌 1951 年、アメリカ農務省は戦時中にペニシリンを製造した経験を生かして、直ちに大量培養を始めた。1951 年にはイギリスの研究者達も、日本の報告を読んで直ちに馬鹿苗病菌の大量培養を開始したが、GA の化学構造決定上、彼等はきわめて幸運であった。と言うのは、彼等の得た GA は日本やアメリカのものとちがって、ほとんど 1 種の GA₃ よりなっていたためである。その後、主としてイギリスと日本の研究者によって、化学構造式の提出、その訂正ということが繰返されたが、最終的にはイギリスのものが正しかったのは上の原因が、有利に働いている。この時、きめられた化学構造は多くの

GA 中の1つであったが、その後はこれを標準として比較することにより、多くの GA の化学構造が正しく明らかにされた。

その後、この GA は馬鹿苗病菌のみならず、植物体にも存在していることが明らかとなり¹⁷⁸⁾、菌の特殊な毒素だけではなく、現在では重要な植物ホルモンの一つとみなされている。現在は 44 種の GA が発見されており (1974 年 12 月現在)、今後も更に増加するであろう。この中には菌からのみ発見されたもの、あるいは植物からだけ発見されたものもあるが、両方から発見されたものもある。「雨後のタケノコ」の格言にもあるようにタケノコは 1 日に数十 cm も伸びるが、東京大学の研究者達は 44 t のタケノコの煮汁から 14 mg の新しい GA (タケノコ GA, すなわち GA₁₉) を発見した¹⁴²⁾。

1960 年、アメリカのアイオワ州立大学で開かれた植物ホルモンの国際学会に集まった、日本、アメリカ、イギリスの研究者達はこどもも GA 研究の歴史について語り合ったが、その学会の大冊の研究報告書には 1 頁大の黒澤英一の写真がでている²¹⁵⁾。それは、日本からの出席者であった林武が苦勞してさがし出したもので、素人写真らしく、ノーネクタイ、背広姿の黒澤英一が柔和な顔で写っているスナップ写真である。GA の歴史上大きな足跡を残した黒澤英一は GA が全世界に爆発的な関心を引き起こしはじめた丁度その頃、1953 年に 59 才で死んだ。しかし、彼の名はいま全世界の GA 研究者の胸の中に生きている。

ケミカルコントロール：現在、44 種もの GA が発見されているが、実際の植物の生長や発育にこれらの GA のうちどれが実際に関与し、どのように代謝され

ているのだろうか。これら、多数の GA の生合成経路上の位置関係はどうなっているのか、などの問題は現在でもなお充分には解明されていない。植物体から抽出され化学的に同定された GA の多くは、未熟種子を材料として研究されたものが多く、それは未熟種子に含量が多いからである。

イネでも馬鹿苗病の存在が如実に示すように、過多の GA がイネに徒長をひきおこし最終的には不稔、枯死をもたらすことから明らかなように、生体には微妙な調節機構が存在していてそれが破れた時には異常を示す。

現在まで得られている知見から推定された GA の生合成、代謝の経路は菌と植物で第 2 図のように推定されている⁷⁷⁾。この経路がどこまで正しいか、また植物の種類によってちがうのか、あるいは普遍的なものなのかも明らかでない。植物体中における GA の存在をいちいち化学的に同定することは非常に困難であるので専ら、抽出物についての生物検定が多用されている。多くの GA に反応するという点から、検定植物としてもっともすぐれているのは、トウモロコシの d₅ とイネ短銀坊主の 2 つの矮性突然変異系統である^{117, 232)}。この両者は、GA 生合成経路の中でかなり初期の段階のメバロン酸からカウレン化合物の所が遺伝的に妨害されていると推定されている^{78, 139)}。この短銀坊主は、GA 生合成経路の中でカウレン以降の経路に存在するすべての GA に反応すると思われる。この品種を生物検定に用いて、苗代期から成熟期までのイネの普通品種農林 29 号の体内 GA 含量の消長をみると¹⁷⁰⁾、GA 活性が最高に達するのは最高分けつ期の約 15~20 日前頃であり、やがて出穂期にむかって漸減

第2図 GA の生合成および代謝経路, 勝見允行, PHINNEY (1969)¹⁷⁾ 改変

する。穂についてみると、出穂数日後にむかって急増し、やがて成熟に伴って急減する。窒素施肥や遮光処理、温度処理など生長を促進させる処理を加えると GA 含量は増し、低温や窒素供給中止などにより GA 含量は減少するので、これら内生 GA がイネの生長に何らかの役割をはたしていることが想像される。しかし、これらのイネの内生 GA は別の矮性品種、例えば矮稲-C などを生物検定に用いると反応しない。これらの結果を、種々の種類の GA を短銀坊主と矮稲-C に与えて反応をみた試験の結果¹³²⁾にてらしあわせてみると、イネの茎葉内の内生 GA は GA_1 , GA_3 , GA_7 のように活性の高い GA ではないと結論される。

多数の高等植物の茎葉の抽出物について検定した結果でも、多くのものは短銀坊主によく反応するが、矮稲-C には全く反応しないものが大部分である¹³⁸⁾。現在の知見では、したがって多くの作物の茎葉に常時かなり多量に検出される GA は活性の低い GA であって、生長の必要な器官や時期にだけこれらの GA が、 GA_1 や GA_3 のように活性の高い GA に必要量だけ変化して、生長に使われているものと考えられる^{133, 219)}。馬鹿苗病菌の寄生などにより、菌の生産する活性の高い GA が過剰に与えられたときに、それが作物側の調節機構の範囲をこえると、他の代謝のバランスもくずして最終的には枯死してしまう。したがって、作物が正常な調和のとれた生長をしている条件下では、茎葉に、大部分活性の高い GA_3 よりなっている市販の GA を撒布処理しても、収量増加に直結しないのはむしろ当然であろう。しかし、子実を収穫対象としない特殊な作物とか、また子実を収穫対象とする作物でも、特別な発育時期には GA 処理が収量増加にむすびつく場合がある。作物栽培においては、前者の最も著しい例がサトウキビの場合で後者の例は中国で実施されているイネの穂揃期の GA 処理である。

サトウキビ栽培では、以前は化学物質を用いないで含糖量を増加する試みがなされていた。その一つは、茎の上部での生長点切除で、他は成熟時に窒素含量が減少するようにする施肥技術である。灌漑栽培では、収穫時に丁度植物が枯れるように給水の停止がおこなわれることがある。しかし、これらの方法では、部分的な成功しか得られなかった。ハワイでは、数百の化学物質が糖分を増加させる目的で試験された^{149, 244)}。圃場試験の結果、もっとも有効であったのは GA_3 で茎の長さを増加させ、処理後成熟まで十分な時間あると単位面積当たりの糖収量が増加する。サトウキビでは節よりも節間に糖が多く含まれるため、 GA_3 による

節間の伸長は糖収量の増加に直接むすびついた。

オーストラリアでも、ポット試験の結果、100~200 ppm の GA 処理は、処理時期の如何にかかわらず全糖含量を増加させた²²⁾。圃場試験でも、草丈約 1.5 m の時から GA 処理をはじめ更に、3~4週間後に繰返し撒布すると糖収量が 25% も増加した。プエルトリコでの、ポット試験の場合は 10 ppm 撒布では節間は伸長したが、草型はあまり変化せず、糖含量の増加は窒素供給が低い時だけみられた。高窒素レベルによる糖のロスが GA による糖分増加ではふせぐことができなかった。これらの結果は、GA 処理は窒素を多用した後はさける必要のあることを示している。10 日間隔での GA_3 の反覆処理は、1 回処理よりも糖収量をはるかに増加した^{7, 9)}。

これらの結果は、サトウキビ栽培においては、GA 処理は糖収量の増加にきわめて有効であることを示しているが、1 回処理より反覆処理の方が効果あることや、100~200 ppm のようなかなり高濃度を必要とすること、またサトウキビの巨大な草勢から誰でも気がつくことは、GA 処理が経済的にひきあうかどうかと言う問題である。しかし、アメリカの一会社 (Chas Pfizer Co. Brooklyn N.Y.) は、GA をあまり純化しないで粗製品のまま使う方法を開発しこの問題を解決した。そのため現在、ハワイではサトウキビ栽培に GA が空中撒布法により大々的に利用されているらしい。この GA の粗製品は純化して結晶化した GA と全く変らない活性をもっていると言う²⁷⁰⁾。最近の研究によると GA は生重あたりの糖含量には変化を与えないで、生長を促進するため単位面積あたりの糖収量が増加することがたしかめられた⁹⁾。すなわち、GA によりひきおこされた生長によっても組織内の糖濃度はうすめられないのである。

GA の粗製品が実際農業に利用されている例がもう一つ中国にある。中国では主としてウタの落果防止その他の用途に GA がトンの単位で製品化されていると言われる。ちなみに 1970 年度の我国の GA 生産量は 200 kg 前後であるが、これだけの生産にとどまっているのは生産能力がないためではなく、需要がないためと思われる。中国では農民が工場からの結晶 GA の供給だけに頼らず、農民自身が、フスマ、米ヌカ、トウモロコシ粉などありあわせの材料を培地にして馬鹿苗病菌を固体培養して、GA を水抽出したのち、菌体を注意深く濾過し、濾液についてきわめて原始的な蛍光分析計で定量し、所定の濃度 (20 ppm) まで水で希釈してからそのまま作物に撒布すると言う^{210, 243)}。上

海の人民出版社が農民のために印刷、配布している農業技術資料と言うパンフレットのシリーズは6冊までGAの特集号であると言う²⁴³⁾。田村によると、中国ではGAをワタの他にイネ、コムギ、アブラナ、トウモロコシ、緑肥作物などにも実際に使用している。コムギでは出穂期に撒布すると収量が20%も増加する^{210, 243)}。

中国では1970年頃から、GAの穂揃期散布がイネの収量増加に有効なことが実験的に判明してきて、1972年には例えば浙江省だけで約5万haのイネがGA処理されたと言う。浙江省の科学院でおこなわれたイネに対するGA処理効果の解析によると、GAは幼穂分化期頃の処理ではかえって減収するが、穂揃期の処理では平均6.63%増収した¹⁵⁴⁾。このような増収効果が何に原因するかをしらべたところ、GA 10~20 ppmの穂揃期散布後の葉の葉緑素含量が無処理のものに対し高く保持され、同化可能期間が延長し、¹⁴Cを用いた研究の結果、光合成能力が増加していることが判明した。また、³²P吸収量も無処理のものに対して著しく増加することから、根の吸収能が高く保持されており、おくれ穂や出すくみ穂の伸長もうながすのがわかった¹⁵³⁾。

これらの結果我国でも、農業技術研究所で1963~1965年の3か年にわたって行なわれた同種の試験で得られた結果²⁸⁴⁾、とほとんど同じであり、その試験を実際に担当した筆者は、上記の中国の報告に接し一驚せざるを得なかった。農技研で筆者らがおこなった結果によると、GA₃ 1~10 ppmを出穂1週間後と20日後と2回撒布すると、特に止葉を含む上位葉の葉緑素の分解がおくれ、稈が若く保持されるため倒伏が減少し、年によっては精粒重が5%程度増加した。また、光合成能も高く保持され、登熟歩合が増加する傾向がみられた。しかし、我国では、二、三圃場試験も予備的には試みられたが、効果が必ずしも一定しないようである。実用化はしていない。

中国ではその後、栄養生長期におけるGA処理を検討し、処理時期によっては増収することを認めている。すなわち、処理適期、処理濃度がよければ栄養生長期のGA撒布でも最大8%位増収すると言う。そして、処理適期は最高分けつ期で、濃度は早生品種では10 ppm、晩生品種では20 ppmである。この処理により、主稈と早期分けつ茎の発育を促進し、弱小分けつが生育するのを抑制するため、大きな穂をつけるようになるという。但し、穂数が減少するので前もって栽植密度を高くしておく必要があると言うことである¹⁷⁹⁾。

GAは、その他に乾田直播の発芽促進のために処理方法などが検討されている。イネの乾燥種子を10ppm程度のGA溶液に20°Cで48時間浸漬するといわゆる鳩胸程度に吸水する。これを播種すると、特に土壌水分の不足な条件で著しく発芽が促進されることが見出されている²⁸⁴⁾。20°Cで吸水させてから5°Cに10日間程度おくと更に高温に移してから発芽はよいし、吸水後乾燥しても3か月程度なら効果が失われない。このことは、乾田直播のような場合に利用できる可能性を示唆している。この効果は、チアミン(ビタミンB₁)を加えると更に促進され特に低温下で発芽がよくなる。

ジャガイモでは、0.5~1 ppm程度のGAに植付け前に塊茎を浸漬するかあるいは撒布すると休眠をやぶり、萌芽が斉一になると言う¹⁹⁴⁾。牧草では春先きの生長を促進するのに10~50 ppmのGAを撒布することがある²⁷¹⁾。他にもGA研究の初期にはいろいろの作物に対する生理作用がテストされ、それを枚挙すれば莫大な数にのぼるが、特に実用化しているものはそう多くない。興味ある人はWeaverの本²⁶⁵⁾とWittwerの論文²⁷⁰⁾が特に参考になると思う。

抗GA剤として特に有名で有用なのは、2-chloro-ethyl trimethylammonium chloride(CCC, Cycocel, Chlormequat—American Cyanamid Co.)である。ミシガン州立大学のTolbert²⁴⁸⁾はコムギを検定植物として葉の生長にはほとんど影響を与えないで、茎の節間伸長を抑制する興味ある化学物質を報告した。これがいわゆる矮化剤のCCCを中心とする一連の物質の発見である。CCCは農業の各方面で利用が検討されたが、園芸作物以外の普通作物栽培で実際に使われているのは、西ヨーロッパにおけるコムギ栽培と中国におけるワタの栽培である。

西ヨーロッパにおける禾穀類への処理は春コムギではha当り2kg、冬コムギでは2~2.3kgとなっている。その結果、葉は濃緑色となり、厚くなって直立する。更に、強稈となり倒伏しにくくなる。西ヨーロッパでは倒伏による減収は時に50%にも及ぶ。西ヨーロッパにおけるコムギに対する有用性は、特に肥沃地帯で、登熟期から収穫期にかけて降雨が多く、草丈が高く繁りやすく倒伏しやすい栽培条件に関係がある。コムギ収量は、倒伏がCCCにより防止された時は勿論のこと、倒伏しなかった時でも増収がみられることがしばしばある。1穂粒数、単位面積当りの穂数の増加がみられる。粒中への化学物質の残留はみられないという。ドイツおよびオーストリアではコムギ栽培の

20~25% の面積で処理されていると推定される^{63,183, 186,187,188,213}。しかしこの効果は普遍的なものではなく、スエーデンなどではあまり効果ないといわれ、アメリカ、カナダ、中近東、日本では使用されていない。これらは、必ずしも効果がないからではなく、その国のコムギ栽培のおかれている栽培法、品種特に経済的条件などが関係していると思われる。

オーストリアでは、CCC が倒伏を防止するのに適期に処理されると効果が大きく例えば冬コムギ *Tassilo* という品種では実に 60% も収量を増加した例がある¹⁸⁶。しかし、無処理区が倒伏しない時には増収はないか、あってもわずかである。CCC による矮化の程度や、葉幅増大比は品種間差がある¹⁸⁷。処理適期は、分けつ期と節間伸長期の間である¹⁸⁸。オーストリアでは無数の圃場試験がおこなわれたが、CCC 処理により、下位の 3 節間の短縮が、上位の 2 節間のそれよりも著しいことがわかった¹⁹⁰。窒素の増施は、すべての節間を伸長させるが、下位の節間の伸長が特に著しい。CCC 処理によりこの下位節間伸長が抑制され、稈壁が肥厚し倒伏が防止される。オーストリアでは、多肥特に窒素の増施が収量の増加と品質特に製パン特性の向上の上に有効であることがわかった。このことが、そのような栽培条件下でひきおこされる倒伏防止に CCC がかくも実用化した最大の理由である。

第 8 回 国際植物生長物質会議が 1973 年 8 月に東京で開かれた際、来日したドイツの Dr. J. Jung に筆者が聞いた話でも、倒伏防止のための短稈あるいは矮性品種の導入は製パン特性の上でまだ難点があり、これが西ヨーロッパで抗 GA 剤が多用される一つの原因であるとのことであった。

オオムギでも、CCC の効果は試験されているがまだ実用化はしていない^{98,99}。ライムギについても、オーストリアで試験されている¹⁹¹。CCC 処理により倒伏はおくれるかあるいは完全に防止されるが製パン特性には影響なかった。ある種の土壌では、窒素を多用した時に CCC の効果は最も著しい¹⁸⁹。また、品種による反応の差が小麦より大きい¹⁹²。

我国でも、CCC の効果について圃場規模で検討された成績がある^{75,76}。CCC の a 当り 5g 処理をコムギについて 2 月末、3 月中旬におこない、土入れ処理と比較したところ、短稈化し、倒伏もある程度減少したが、倒伏防止効果には限界がみとめられた。しかし、CCC は暖冬の年や、土壌水分が高く、草丈伸長がよい条件の時には効果が大きいとされている⁷⁵。いろいろの麦類についての検討の結果では、コムギと

6 条オオムギには、ある程度有効であろうとされているが、ビールムギでは効果が少なかった⁷⁶。しかし、この試験で用いられた薬量は西ヨーロッパなどで実際に用いている量よりはるかに少ないことと、我国の品種がかなり短稈であることが効果を少なくしているように思われる。

CCC がムギ類の稈長を短縮させる原因については、内生 GA の含量を著しく減少させることが見出されているので²¹⁶、馬鹿苗病菌での作用⁸¹と同様に、ムギの内生 GA の生合成経路のどこかに働いて、GA 生成能を減少させその結果伸長をおさえるものと考えられる。

中国では、CCC をワタに処理すると苗が矮化し、実も大きくなることが発見された。そのため密植が可能となり、単位面積当りの綿花収量が増加したと言う。この他に、コムギの倒伏防止にも実用化しており、北京市農薬第二廠だけでも、年間 800t の CCC (中国では三西とよばれる) が生産されていると言う事実は、中国でこの薬剤の実用化が成功したことを裏書きしている²⁴³。

CCC 処理が各種の災害 (干害、寒害、塩害、大気汚染) に対する抵抗性を増加させることも知られている²⁷⁰。しかし、その目的で実際の農業に用いられた例はまだないようである。

GA の作用型: 現在まで、44 種の GA (遊離型)、6 種の GA グルコシド、4 種の GA グルコシルエステルが知られているが、それがすべて同じ生物活性を示すのではない。一般に、結合型の GA は遊離型より活性が弱いし、遊離型の中では GA₁, GA₃, GA₇, GA₃₀, GA₃₂ などが強い活性を示し、GA₁₃, GA₁₇, GA₂₅, GA₂₈, GA₃₉ のようなカルボキシル基を 3 個もった炭素数 20 個の GA は、ほとんど活性を示さない。このように活性の弱い GA は、GA 生合成経路の中で枝分れた最終産物であったり、代謝過程に入った GA であって作用型とは考えにくい²³⁶。

一方、GA 生合成経路において、メバロン酸から GA に至る中間の物質とみられているカウレン化合物、ステビオールなどが、ある特定の生物検定において活性を示す^{29,96,136,203}ことが知られている。そのものが生理活性を示す可能性も全く否定することはできないが、現在の常識では恐らくとりこまれた植物の体内で GA に変換して、生理活性をあらわしているものと考えられる。

最も活性の強い GA の一つであり、最も一般的な GA₃ は馬鹿苗病菌においては、GA 生成の主要経路

の最終部分に位置していることが証明されているが、植物では GA_3 を含むものは、むしろ少なく無傷な植物でもまた無細胞系でも前駆物質が GA_3 に転換する実験結果はいまだ得られていない。植物の活性型の GA は GA_3 でなく、植物の種類によつていろいろ異なる可能性もある²³⁶⁾。その一つの例は、Lang と Michniewicz¹²¹⁾ の実験である。異なる植物の開花に対する異なる GA の効果をしらべてみると、*Myosotis alpestris* では GA_7 は高い活性があるのに GA_3 は不活性である。 GA_3 と GA_7 の活性の強弱が植物の種類によって逆である例は、*Centaurea minus* と *Crepis parviflora* にあるし、*Bryophyllum crenatum* では GA_3 と GA_7 は共に高い活性を示している。Pharis¹⁷⁶⁾ の実験でも長日下におかれたキクの開花におよぼす GA とサイトカイニンの相互作用をみると、活性の高い GA_3 よりも GA_5 の方が効果が強いと言う。

植物から単離されたり、あるいは存在が確認されている GA は28種あるが、これらの多くは未熟種子から抽出されたものである。生殖器官と栄養器官とで GA が同一と考えることは大変危険である。器官の種類によつて、役割がちがっている可能性も考えられる。村上也エンドウで器官のちがいによる GA の相違をみとめている¹³⁴⁾。

種子中に多い結合型の GA は一種の貯蔵型であり、種子の成熟に伴つて、遊離型は結合型となり、発芽の際に再び遊離型となって芽ばえの生長に使われるのだろうと言う考えは、なかば常識化しているが、最近の村上¹³⁵⁾ の実験によるとアサガオの芽ばえでは、結合型の GA が完熟種子と同じように、遊離型よりも圧倒的に多くまた発芽と共に遊離 GA が増加することもないので、アサガオにおいては発芽に際し結合型 GA が遊離型 GA の前駆物質であるとは考えにくいと言う。このように、 GA が作物の生長においてどの様に働いているのか、どの GA が真の作用型であるのかについては現状でははっきりした図式を書くことは困難である。

GA の作用機作: GA の作用機作の中ではっきりしているのは、禾穀類の種子発芽の際にみられる α -アミラーゼの誘導における GA の作用の場合だけである。胚を除去したオオムギ種子に GA を与えると、 α -アミラーゼ活性があらわれ、種子の胚乳中の澱粉の加水分解が誘導される^{172, 259, 290)}。 α -アミラーゼの合成がおこるのは、糊粉層である。この GA による酵素誘導は蛋白代謝阻害剤で阻害される^{20, 173, 256)}。 GA による α -アミラーゼの誘導は、アミノ酸から新しく合成され

るので、すでに合成されているが不活性型の酵素蛋白が GA によって活性化するのではないことがわかった^{258, 259)}。これは、アイソトープでラベルしたアミノ酸が α -アミラーゼ中にとりこまれていることから示された。このとりこみは、シクロヘキシミドのような蛋白合成阻害剤により抑制される。 DNA 依存の RNA 合成を特異的に阻害するアクチノマイシン D もこのとりこみを抑制するので²⁵⁷⁾、 GA が作用するのは、 DNA の鋳型上で行なわれる $m-RNA$ 合成に関与するものと思われる。恐らく、 GA は α -アミラーゼ合成の遺伝情報が発現するのを抑制しているような因子をとり除くことにより、 α -アミラーゼ合成の遺伝情報を働かせるものであろう。 GA は α -アミラーゼの他に、プロテアーゼやリボヌクレアーゼといった加水分解酵素の合成も誘導する⁶⁹⁾。 GA で処理した核で合成された RNA は、 GA 処理しない核で合成された RNA と異なっていることも見出されており、このことは GA が遺伝子 DNA に作用し、その結果、異なった RNA の合成がひきおこされることを示している^{70, 71, 73)}。

茎の伸長が GA でひきおこされる時も同じ様な機作によるものであろうか。現在、これに対する直接の証明はないが、現在の知識では恐らく同じような機作で働くものと考えられている。しかし、その時誘導される酵素は糊粉層のそれとは異なっているものと思われる。例えば、パーオキシダーゼ活性は矮性植物で非常に高く^{118, 253, 254)} この活性は GA 処理すると著しく低下する^{51, 79, 118, 182)}。

GA は直接働くのではなく、 IAA を通じて働いていると言う説がある。 GA 処理すると植物体の IAA 活性が高くなると言う報告もある^{12, 15, 93, 151, 182)}。 IAA 分解酵素がパーオキシダーゼだとすると、 GA 処理によりパーオキシダーゼ活性が低下すると言うことも、この説を支持する力となっているようである。しかし、外から与えた IAA が無傷な植物の伸長にほとんど効果ないと言う事実が、この説を支持しない人には「 GA は IAA を通じて働く」と言うこの説には疑問をいだかせるのである。

3. エチレンとエチレン発生剤

エチレン発生剤の開発: エチレンの生物学については、最近 Abeles¹⁾ が、広汎な立場からまとめた本を書いているし、生理作用については Pratt と Goeschl¹⁸⁵⁾ のすぐれた総説があるので、重複をかさねることはあまり意味がなさそうである。ここでは少し別の角度から書いてみたい。Wittwer²⁷⁰⁾ は農業における生

長調節物質利用の研究上重要な一里塚となった研究、発見を表にしているが、その最初に 1932 年の Rodoriguez²⁰²⁾ のエチレンとアセチレンによるパイナップルの開花促進をあげている。このように、エチレンは古い歴史を持っているが、ガス体であるため農業への本格的利用は、エチレン発生剤のエスレルの開発までまたなければならなかった¹⁰⁾。

果実の成熟ホルモンとしてのエチレンの初期の研究の歴史は、アメリカにおけるいわゆる Post harvest physiology の研究とかかわりあっている。このように、エチレンは最初、果実の成熟を促進する特殊なホルモンと考えられていたが、ガスクロマトグラフィにより植物の発生する微量のエチレンが測定可能になってきて、1966 年頃からエチレンは、植物の生長それ自体にも重要な調節因子として働いていることがわかってきた¹⁸⁵⁾。

1967 年アメリカの Amchem Products Incorporated は、アルカリ溶液中で分解しエチレンを発生する薬剤 2-Chloroethyl phosphonic acid (CEPA, Ethrel, Ethepon) を発表した¹⁰⁾。CEPA (最近、日本ではエスレルと通称されている) がアルカリ溶液中でエチレンを発生する反応は、1963 年オーストラリアの化学雑誌に発表されていたものである¹¹⁶⁾。メチオナルはモデル系において、FMN と光の存在下²⁸⁵⁾、あるいは硫黄、酸素、パーオキシダーゼの存在下²⁸⁶⁾ でたやすくエチレンを発生するがこの反応機構は、上記の CEPA よりエチレンが発生する反応機構と本質的に全く同じであると言う Yang の指摘²⁸⁷⁾ は興味深い。

ケミカルコントロール：エスレルはその後、広汎な実用化試験がおこなわれ特に園芸の分野では見るべき成果が多いが³⁵⁾、ここでは園芸作物以外の作物についてのべておく。エスレルの最初の実用的使用は、ラテックス (ゴムの木の乳液) 生産に対するものである。ゴムの木 (*Hevea brasiliensis*) の平均的な耐用年数は 30 年であるが、この期間中のある時期には、どのような系統にも効果のあるゴム乳液分泌の促進剤が要望されていた。ヤシ油に混合したエスレルの 10% 液を採取用の切り傷の直下の樹皮に条状につけた 3.8~6.4 cm の傷にブラシでこすりつけると、主要系統でラテックスの流下または、乾燥ゴム収量を 100% あるいはそれ以上も増加させることが発見された^{5,13,174,198)}。この促進の原因はまだ推測の域をでていないが、エスレル処理は、採取用の切り口がつけられてからのラテックスの流下期間を延長させる^{35,198,199)}。エスレルに

よる乾燥ゴム収量の最大増加は、普通の半螺旋型の切り口を 2 日ごとにつけられた時に得られる。しかし、エスレル処理すると以前から使われていた促進剤である 2,4,5-T などでは得られない新しい型の $\frac{1}{4}$ または $\frac{1}{8}$ 螺旋型の切り口でも収量増加が得られ、また 3, 4, 6 日毎の作溝でも増収する³⁵⁾。エスレルの使用は、樹皮を長く保存し木の採取年数を増加させるため収量を増加させる一方、労働生産性をも向上させる。

サトウキビでも、エスレルを ha 当り 2.3~3.4 kg, 予想収穫日の 2~4 週前に 1 回あるいは繰返し処理すると砂糖蓄積上からみた成熟が促進される³⁵⁾。

タバコにおいては、成熟と言うことは葉の生化学上あるいは物理的な変化を含み、色、構造、香りが市場出荷可能であることを意味している。エスレルを、ha 当り 1.1~2.3 kg 処理すると、この過程を促進する。タバコでは、葉の成熟を促進し熟期をなるべく集中させることは一度で機械収穫する上に著しく有利であるが、人手による収穫においても、葉を早く少ない回数で収穫でき、その後のキュアリングも早くすることができる利点がある^{11,35,234)}。また、エスレルの適期処理は、開花や摘芯後の側芽の発生をおさえ、タバコ茎や葉におけるニコチン含量を低下させる^{11,35)}。

コーヒーでも、エスレルの 700~1400 ppm の葉面撒布は、成熟を促進する。成熟緑色コーヒーをつけている木に、最初の主摘果の 7~11 週前に撒布すると、それぞれ主な収穫期を 2 及び 4 週間促進するが、これは集中している収穫期幅を拡大するので、収穫およびその後の加工を、より経済的に実施できる²¹⁾。

我国では、桑の収穫は労力がかかり大変なものときられているが、1000 ppm のエスレル処理により、処理 3~5 日後に葉が落下する。それらの葉は緑色で外見上害を受けないので、技術として利用できる可能性がある¹⁶⁵⁾。ワタの収穫前の落葉にも、エスレルは有効で圃場試験の結果、ha 当り 2.3~9 kg の撒布で落葉を促進する¹³¹⁾。完全に落葉させるには高濃度が必要で、温度が昼温 29°C 夜温 24°C より低いと効果がおちる。低温はエスレルの離脱促進作用を減ずる^{11,30,33)}。

倒伏防止は禾穀類の収量確保に重要であるが、ha 当り 0.3~1.2 kg のエスレルを分けつ期の終り頃または節間伸長の初期に撒布すると稈長を縮め、稈の強さを増す^{11,35)}。ha 当り 0.3 kg のエスレル処理はまたダイズの倒伏を防止する^{11,211)}。

作物の生長とエチレン：エチレンは、コムギ¹⁴⁾、エンバク²⁰⁴⁾、ピーナツ^{82,83,249)}、クローバー³⁸⁾ およびレタス³⁾ などの発芽を促進することが知られている。

汚染されていない大気のエチレン濃度は 5ppb またはそれ以下であるが、土壤中における濃度はもっと高い。Smith と Russell²¹²⁾ は、土壌の表層 15 cm における空気に豊む土壌空気のエチレン濃度は 0.07ppm であるが、土壌を浸水すると濃度は 10 ppm にも達することをみとめている。これらの濃度は発芽に充分影響を与える濃度である。発芽促進では、1~10 ppm で飽和に達するからである。内生エチレンが発芽を促進しているかどうかには答えることはむずかしい。と言うのは、エチレンが発芽のいわゆるひきがねになっているのか、発芽に伴う副生産物であるかを識別するのが困難だからである。しかし、江刺と Leopold³⁸⁾ は、非休眠性のクローバー品種は休眠型よりもエチレンを多量に発生していることを見出しているし、小さな容器に封じておくと大きな容器に入れたものよりもよく発芽する。吸水した種子によるエチレン発生は種子の休眠の制御に役割を演じているものであろう。種子が土中に播種されたときは、生成されるエチレンは、恐らく種子内の空げきに保持されるから発芽に有利に作用するが、地表では例え一時的に吸水してもエチレンは空中に放出されて恐らく発芽はおこらず、このようにして内生エチレンは発芽を制御する一つの役割をはたしているものと思われる³⁸⁾。炭酸ガスもまた、時に種子発芽を促進するが、この濃度も土壌中では高く時に 0.2~17% にも達する²¹⁴⁾。クローバーの種子発芽では、エチレンと炭酸ガスは相加的に作用する³⁸⁾。

種子が土壌中で発芽するとき、生長点部はかぎ状を呈しいわゆる幼芽フックを形成するが、このフックの形成がエチレンと関係がある。もし、生長点が開いたままで発芽してくれば生長点は土壌の物理的障害につきあたって芽ばえはうまく発芽できないだろう²¹⁷⁾。

Goeschl ら⁴⁸⁾のエンドウ芽ばえを使った実験によると、エンドウは物理的ストレスに合うと芽ばえの先端かぎ状部よりエチレンを発生し、その内生エチレンの作用で縦方向の伸長が抑制され、茎は横方向に伸展して太くなる。ストレスが大きければ大きいほど比例してエチレン生成量も多く、したがって茎の太くなる割合も大きくなる。このように茎が太くなれば、土の抵抗にうち勝って、安全に出芽できるようになる。土壌から出て光にあたるとエチレン生成は減少し、かぎは展開して子葉はひらく²¹⁷⁾。

このように、一般にエチレンは縦方向の伸長に対しては抑制物質として働き、この作用は炭酸ガスや GA と拮抗する。ところが、イネの極く若い器官である子葉鞘や中茎（印度型イネ）はエチレンにより伸長が著

しく促進される^{91, 224, 230)}。興味あることは炭酸ガス^{91, 224)}や GA²²⁹⁾ およびイネに対して GA と類似した生理作用を示すヘルミントスポール酸、ヘルミントスポール²²⁸⁾がこの作用に相加的あるいは相乗的に働く。イネの他にミズハコベの類の水中茎¹⁴⁴⁾、キンポウゲ属植物の葉柄¹⁴⁵⁾、水田多年性雑草ウリカワの幼葉やヒルムシロの茎²³¹⁾もエチレンで伸長が促進される。これらはみな水生植物であるのは興味深い。水底にこぼれた種子や泥中にある栄養器官から萌芽してくる水生植物の場合は、発芽萌芽のために水は土壌ほどには機械的障害とはならないだろう。それに例えばイネの場合でも、陸上植物よりよりはるかに酸素の少ない条件下で発芽してくるよう代謝が嫌氣的条件に適応はしているけれども、それにしても芽ばえの先端を早く空气中に露出してそこから酸素をとる必要があるはずである。そこで水が深い場合は水圧がやはり物理的ストレスとして働き、芽ばえからのエチレン発生を増加させるものと思われる。そして、水生植物は陸上植物とは反対にエチレンによって伸長が促進されるように長い進化の過程で適応したのではないだろうか。イネと同じ禾本科作物でも、コムギ、オオムギ、エンバク、ライムギの子葉鞘がエチレンにより生長が抑制されるのは、この辺の事情を物語っているようである²²³⁾。

しかし、すべての水生植物の伸長がエチレンで促進されるのではないことが生物の複雑性を物語っている。また、エンバク^{222, 252)}や牧草の種類のもの^{184, 252)}も、エチレンやエスレルで節間の伸長が促進されることがある。しかし、これは上記の水生植物の場合と異なって、一種の異常伸長のようで一つの器官の伸長が抑制されるため他の器官が代替的に伸びるように思える。ジャガイモなどでは、エチレンは二重性格的な作用を示し、塊茎の休眠を破るのに効果があるが、一度破られた芽の伸長には抑制作用を示す²⁰⁵⁾。エチレンと炭酸ガスの併用は休眠打破にエチレンクロロヒドリンと同等の効果があると言う¹⁹⁵⁾。

エチレンは、芽ばえのような若い組織、器官だけでなく、もっと大きくなってからの生長にも調節因子として重要な役割を演じているらしいことが最近わかってきた。1970 年頃から、植物を手でさわる接触処理を加えると無処理のものに比して著しく草丈の伸長が抑制されて矮化あるいは短縮すると言う報告が多数の植物で報告され始めた^{69, 114, 147, 148, 220, 251)}。接触や機械的刺激を与えた植物は、多量のエチレンを発生することが証明され、同時にエチレン処理も同じような効果をもたらしたことから、これらは機械的刺激によるエチ

レン生成によることがまちがいなさそうである^{57,101)}。

したがって、野外や圃場条件下では風や動物の接触などの刺激で発生したエチレンが、その条件下での植物の生育する型をさめる上で他の要因と共に重要な役割をはたしているものと思われる。従来、いわれていた、いわゆる圃場の周辺効果なども、その一部はエチレンによるものと思われる。作況試験担当者は、調査のため定期的に手でさわった作物の草丈が、他のものに比しておさえられて低くなるという経験があると言う。また、山形県庄内地方では農家が苗代で苗が徒長するときには毎日、朝露を竹竿のようなもので払いおとすように苗の先端を軽くふれると、生長がおさえられややがっかりした苗ができるのを経験的に知っていて、実行していたらしい(忠鉢幸夫氏談)。

コムギとインゲンマメについて、矮性で早生の品種と、高性で晩生の品種を植物の一生を通じてエチレン生成を比較した報告⁶⁾によると、単位乾物重、単位時間当りのエチレン生成量は、両種共、生育の初期に矮性早生品種の方が多かった。このように、初期にエチレン生成が多いことが、成熟すなわち老化が早いということと関係があるのかどうか現段階では結論しがたい。著者²¹⁸⁾は、エンドウ、ダイコン、コムギの春化中のエチレン生成をしらべたが、低温処理開始後9～13日目位にピークに達しあとは減少した。また、春化処理終了後の高温下におけるエチレン生成を外見上同程度に催芽した非春化のものに比較すると、いずれも春化したものでは、エチレン生成能が低下している上に、非春化のものではみられないエチレンよりわずかにガスクロマトグラム上で保持時間の長い新しいピークがあらわれるのを見出した。これらの変化が低温処理による花成誘導と直接関係があるのか、それとも単なる随伴現象にすぎないかは現段階では結論しがたい。ただ、春化処理も低温下で植物を老化させる処理と考えれば、初期にエチレン生成がおこった後には生成能がおとろえることが花成につながるのかもしれない。

エチレンの作用型：エチレンは構造が簡単であるので、植物組織中に入ってから代謝されて、代謝産物が作用の本体であるとは考えにくい⁶⁴⁾。BurgとBurg²³⁾によると、エチレン活性を持つためには、不飽和結合とともに二重結合をもつ炭素原子が末端にある鎖状化合物で、分子量が小さいことが重要である。不飽和結合のそばに大きな置換基があったり、また不飽和結合の電子分布を変えて分極を起こさせる置換基があると活性が著しく低下し、特に末端炭素が正に分極すると

不活性となる。著者^{226,277)}のしらべたアサガオの短日誘導の阻害効果でも、効果はエチレン>プロピレン>ブテンの順であり分子量が大きくなると阻害活性は激減する。

エチレンの官能基は鎖状二重結合である。各種の鎖状不飽和化合物と銀との結合の安定性と生物活性の強さとは、一つの例外〔アレン($\text{CH}_2=\text{C}=\text{CH}_2$)〕を除外すればよく一致している^{23,64)}。エチレンが活性を示す第一の段階で金属を含んでいる細胞成分と結合するのでないかと考えられていた。しかし、何が細胞側の受容体であり、いかなる結合がおこるのかは全く不明である⁶⁴⁾。重水素をもつエチレン C_2D_4 と普通の C_2H_4 との生物活性を比較してみると、もし受容体との結合が金属との結合であれば、 C_2H_4 とよりも C_2D_4 との結合物のほうが安定なので、 C_2D_4 の方が活性が強いはずである。他方、受容体と結合するとき、エチレン中の炭素—水素結合が切れるとすると、同位元素効果によつて C-D が C-H よりも切れにくいので、 C_2D_4 の方が逆に活性が弱いはずである⁶⁴⁾。しかし、 C_2H_4 と C_2D_4 は同じ生物活性を示した。また、受容体との間に共有結合が生ずれば、エチレンの水素原子と他の水素原子の間で交換が起るであろう。 C_2D_4 を充分長く植物に与えエチレンの効果があらわれてから、しらべてみたところ、 C_2DH_3 、 $\text{C}_2\text{D}_2\text{H}_2$ 、 $\text{C}_2\text{D}_3\text{H}$ のどれも生成しなかった。また、シス- $\text{C}_2\text{D}_2\text{H}_2$ を与えてもトランス- $\text{C}_2\text{D}_2\text{H}_2$ は生じない^{4,18,64)}。しかし、これだけの結果から、エチレンが細胞側の金属を含んだ受容体と結合することは必ずしも否定されるわけではない⁶⁴⁾。いずれにしても、エチレンはそのものとして生物活性を示すものであろうが、植物のどのような受容体とどのように結合して作用をあらわすのか現在まだ明らかではない。

エチレンの生合成と作用機作：エチレンの生合成経路は完全に解決されたわけではないが、主要な経路はアミノ酸のメチオニンを経て生成されるものであることは大体間ちがいなさそうである。いわゆる、無細胞系を用いての生合成の研究が成功しないため、いろいろのモデル系を組立てて推論する研究手法が多用されてきた。詳細は省略するが、最近 BaurとYang¹⁷⁾はリンゴ果実でのエチレン生成経路をメチオニン分子中の硫黄原子のリサイクリング(再利用)と言う形で第3図のような系路を提出している。物理的ストレスを与えたり、IAAにより誘導されるエチレン発生も、メチオニンを經由する^{2,207)}ので、現在のところこの経路は正しいものとして受け入れられていようと思う。

がつて、例えば Van Overbeek²²⁵⁾ の“大熊ら, Cornforth らにより独立に構造が導かれた”と言う記述は明らかに事実をまげれるものであると大熊は書いている¹⁵⁸⁾。

このように、同一物質が、アブサイシンⅡとドーミンの異なった名前ではばれるのは不都合なので、関係した研究者が相談して abscisic acid アブサイシン酸とよぶことに統一したのである。

ABA の生理作用：ABA は試薬としてまだ高価であるため農業生産上の目的には一部の予備的なものの他には広汎なテストが試みられていない。また、その生理作用がいわゆる抑制物質として作用するため、ケミカルコントロールにおける利用も限られるだろう。しかし、最近 ABA の興味ある生理作用が二、三報告されている。それは将来、農業生産上にも利用される可能性もあるため紹介しておく。

その一つは、ABA が植物の気孔の開閉機構に関与しているのではないかと言う報告である。ABA は、 4×10^{-6} M 程度の低濃度で短時間に気孔を閉じさせることがコムギやオオムギの葉で報告された^{74, 125, 126)}。外から与えた ABA がこのような作用を持っているばかりでなく、植物に水分欠乏のような水分ストレスを与えると植物内の ABA 含量が、それに応じて著しく変化する^{275, 277, 278)}。ABA 含量が増加すると、それに応じて気孔が閉じ、水分の蒸散を減少させる。

このように、この現象は著しい適応的な意義をもっていると思われる。ハナヤサイの苗に充分に灌水してから、徐々に乾燥させると 48 時間後に葉柄がわずかに下降し萎凋の兆候を示しはじめる。この時の体内 ABA の濃度は最初の 5.8 倍に達し気孔は部分的に閉じはじめる。3 日目には ABA 濃度は最初の 21 倍に達し、植物はひどい萎凋を示した。4 日目に再び灌水すると 3 時間目に植物は外見上回復したが、ABA 濃度はまだいく分高かった。水分の欠乏に伴う葉のかたさの変化と ABA 濃度は密接な関係がみとめられた。このように ABA がふえると気孔は閉じ、ABA がへると気孔が開いた²⁷⁶⁾。

ABA を与えてから気孔が閉じるまでの時間は、植物によって差があり、トウモロコシで 3 分、インゲンマメ、サトウダイコンで 8~9 分、バラでは 32 分であった。気孔を閉じさせるのに必要な内生 ABA の量も植物によりちがいが、葉 1cm^2 当りインゲンマメで 8.9 ピコモル、バラでは 14.4 ピコモル、トウモロコシでは 34.9 ピコモルであつた。ABA のメチルエステルやトランス型は不活性であり、天然にある植物体内

の ABA の型である (+)-ABA はラセミ体の倍の活性がある。このようなことから微量の ABA は自然で気孔の開閉に重要な調節作用をもっているものと思われる⁸⁵⁾。

ホーグランド液に水耕したタバコは水耕液への通気を中止すると萎凋し始める。しかし、加塩水で水耕すると、通気をやめても萎凋しない。この無通気に対する抵抗力は、タバコ葉中の ABA 濃度の増加と関係がある。葉中の ABA 濃度は、塩分を加えてから 4 日目に最高に達し、これは無通気に対する抵抗力が増大する時と一致している。植物をもとのホーグランド液にもどすと、葉中の ABA 濃度は加塩する前の水準にもどる。無通気に対する抵抗力は ABA で前処理するとひきおこされる。したがって、根の通気の欠如に対する抵抗力は水分ストレスに対する適応を反映しており、それは葉中の ABA 濃度の増加に部分的に依存していると思われる¹²⁹⁾。加塩した所で育てた植物は蒸散力が低下し、気孔を閉じさせると言われている ABA 様物質の濃度が増加する。したがって ABA が調節している代謝パターンが植物の塩分に対する適応能力を支配しているものと思われる¹²²⁾。

Milborrow と Robinson¹²²⁾ は、ABA の生合成に影響を与えるいろいろの要因についてしらべている。そして、水分欠乏によりひきおこされる ABA 合成は、以前の生育条件や組織の形態により影響されることを見出した。イスラエルで水分欠乏条件におかれたコムギとオオムギ苗に対する ABA の影響を研究したところによると¹³⁰⁾、ABA は蒸散を著しくおさえ根の生長も抑制した。水分供給を制限した条件下で、ABA は全乾物重を増加させたが、これは水利用率が良くなっていることを反映している。さらに、生長期間や生存期間が、水分制限下で著しく延長された¹³⁰⁾。メキシコで育成された耐旱性の著しく高いトウモロコシの系統は普通の系統と比較すると ABA 含量が 6 倍も高いことが判明した⁹⁷⁾。

以上にのべた事実は、ABA が抗蒸散剤として利用できる可能性を示しており、Wright²⁷⁶⁾ も ABA は薄い濃度で灌漑水に加えることにより、光合成に対する抑制作用は極力さけながら、単位面積当り必要な灌漑水量の著しい節約が可能であろうとのべている。

Ogunkami ら¹⁵⁷⁾ は、水分欠乏にあわせたソルガムから、内生の抗蒸散物質をとり出すを試み、水分欠乏にあわせると酸性分画に、ABA の濃度が増大してくることをみとめたが、ABA とは明らかに異なる別の物質が存在していることがわかった。この物質

は中性分画にもあらわれたが多分, ABA と同じようなセスキテルペンのイソプレノイドアルコールである全トランス型のファルネソールのように同定された。そこで極度に希釈した標品のファルネソールを *Commelina* の剝離した表皮を用いる検定にかけたところ, 気孔の開鎖を誘導することがわかった。

ABA は一般に植物の伸長に対して, GA の反対の作用すなわち抑制物質として作用する。しかし, 最近, 高橋²³⁹⁾ は ABA が日本型イネの中茎を伸長させることを見出した。面白いのは, この ABA の作用は GA と拮抗しないばかりか, かえって相加的に作用し²⁴⁰⁾, 菅²²³⁾ が印度型イネの中茎を促進することを発見したエチレンを加えると更によくのびる²⁴⁰⁾。印度型イネの中茎伸長にエチレンと炭酸ガスは相加的に働くので²²²⁾, 結局, 日本型イネの中茎は ABA+GA+エチレン+炭酸ガスの組合わせ下で最もよく伸長する²²¹⁾。高橋²³⁸⁾ は, ABA 5 ppm+GA₃ 25 ppm 溶液に日本型イネ種子を浸漬し 5°C 暗黒下に放置した後, 川砂をつめたポットに播種すると, 深播きした時に中茎が 5 cm まで伸長することを認めた。中茎が伸長することは生長点を地表近くに押しあげるので, 乾田直播の様な栽培法で出芽促進および安定化に利用できる可能性がある。

太田, 中山¹⁶¹⁾ は, ABA 類縁化合物によるコムギの穂発芽防止効果を検討し MH にくらべて著しくまさる好結果を得たが, 圃場試験は行なわれていない。

ABA はまた, オゾンの被害を軽減すると言う報告がある。これは, ABA の気孔を閉じさせる作用と関係があるらしい⁴¹⁾。

ABA の作用型とその作用機作: 現状では, ABA はメバロン酸から第4図に示すような経路でも合成されると考えられている⁵³⁾。カロチノイドから光の存在

下でキサントキシンを経て ABA ができる経路を主張する人もあるが, ABA は暗黒下でも生成するので, この経路は根拠が薄弱なように思われる⁵³⁾。この生合成経路の中では, メバロン酸から ABA に近づくにつれて活性が高くなり, ABA で最高に達し, その後活性が失われてゆく。更に ABA そのものが, 植物組織に最も広く存在する型であるので, ABA そのものが活性型であると考えてよさそうである⁵⁸⁾。

ABA は研究の歴史がまだ浅いので作用機作を推定できるような, 充分な研究の結果がまだ得られていない。ABA が RNA 合成を阻害するという結果が比較的多くの場合について報告されている。GA により誘導される α -アミラーゼ合成を行っている糊粉層組織に ABA を与えると, RNA 合成阻害剤の 6-メチルプリンなどと同様に 2.5~3 時間のラグタイムの後にこの酵素の合成がとまる。これらのことから, ABA は RNA 合成を阻害していると考えられている²⁸⁾。

Wareing ら²⁶⁴⁾ は, ABA はリボソーム RNA の合成とポリソーム形成を阻害していると報告している。その他にも ABA が, RNA 合成を阻害することを報告した論文は 2, 3 にとどまらない。しかし, すでにのべて来たような, ABA による気孔の開鎖やイネ中茎の伸長促進などにおいては, ABA はどのような作用機作を通じてそのような作用をあらわしているのだろうか。これらの質問に対する解答は全く得られていない。

5. サイトカイニン

サイトカイニンの発見: サイトカイニンの発見は, アメリカにおける組織培養の研究によってみちびかれた。すなわち, IAA との共存下で古い DNA がタバコ髓のカルスの生長を促進することが明らかにされた。しかし, 新しい DNA は効果がなく, オートクレーブにかけて人工的に加えたし DNA には再び活性が得られた。Miller らはオートクレーブにかけた DNA を用いて活性物質を単離しこの物質<6-フルフルルアミノプリン>にカイネチンと命名した^{123, 124)}。

ところがこのカイネチンは植物体からは発見されず, カイネチン様活性を有する物質で最初に植物体中に存在が確認されたのは Zeatin ゼアチンと命名された物質である¹⁰²⁾。植物体に存在しているサイトカイニンはすべて基本構造に 6-アミノプリンをもち, アミノ基が炭素数 5 のイソプレノイド骨格で置換

第4図 ABA の代謝経路, 実線の矢印は証明済で点線は未証明を示す, 橋本 徹 (1974)⁵³⁾

されたものである。

作物の生長とサイトカイニン：作物分野でのサイトカイニンの研究で興味あるのは、折谷らの一連の研究であろう。他にも、作物を用いてサイトカイニンの役割を明らかにしようとした研究はあるがその多くは、カルスを用いた生物検定法によるものである。これに反して、折谷らは機器分析を用いてサイトカイニンの種類を同定し更に作物の生育との関連を詳しくみている。

葭田と折谷²⁹¹⁾は、イネの根や溢泌液からゼアチンリボンドならびにゼアチンリボチドを同定し他にゼアチンと糖からなる複合型のサイトカイニンをみとめ、別の報告でこれがゼアチングルコサイドであることをたしかめている²⁹²⁾。これら、サイトカイニンの消長を作物の一生を通じてダイズとイネを材料としてしらべたところ、イネの葉ではゼアチン含量は分けつ初期に最高に達しその後登熟期における老化に伴って著しく減少した。しかし、ゼアチンリボサイドと結合型ゼアチン（ゼアチングルコサイド+ゼアチンリボチド）はゼアチンほど顕著には減少しなかった。また、老化の早い品種では遅い品種とくらべてサイトカイニンのレベルは急速に低下した¹⁶⁹⁾。

イネの溢泌液のサイトカイニン含量を窒素追肥との関連でしらべてみると、減数分裂期の窒素追肥は溢泌液や葉身のサイトカイニン含量を著しく増加させた。全サイトカイニン含量（ゼアチン+ゼアチンリボンド+結合型ゼアチン）はアンモニア態窒素にくらべて硝酸態窒素を追肥した時に著しく増加した。これらのサイトカイニンのうちで、ゼアチンは溢泌液の全サイトカイニンの約 70% 以上をしめており、窒素追肥にもっとも敏感であった。葉身のサイトカイニン含量は、溢泌液のそれとよく対応していた。また、分離したイネの根から外液に分泌されたサイトカイニンの種類や量的組成は、溢泌液のそれとよく一致しているので、サイトカイニンは根で生成され地上部へ移行するものと思われ、また窒素肥料はサイトカイニンの生成を調整する重要な要因であると思われる²⁹³⁾。

岡沢¹⁶⁹⁾は、ジャガイモについて肥大生育中の塊茎内のサイトカイニン活性をダイズカルスを用いたテストによりしらべた。それによると、塊茎の形成直後でまだ生重の増加の顕著でない時期にサイトカイニン活性の増加がみられた。これらの活性は塊茎の肥大と共に変化し生重あたりの活性はその後減少し、ほぼ一定値になるが塊茎あたりでは徐々に増加を示した。しかし、いずれも収穫期に至り顕著に減退した。サイトカ

イニンは、細胞の増加および塊茎内への澱粉の蓄積などに役立つものと考えられている。

このように、サイトカイニンは一般に根で合成され、木部をへて茎に運ばれて葉における代謝や老化の制御に重要な役割を演じると同時に、若い果実や発育中の種子において細胞分裂や生長を促進する。

オオムギ種子でも、サイトカイニン活性は受粉の後に急速に高まる。芒を除去したり土壤中の水分を高めると、粒は小さいままで、早く老化成熟してしまうがそのようなものではサイトカイニン活性は低い。また、遺伝的に小粒で早く成熟老化する品種でもサイトカイニン活性は低い¹²⁰⁾。

水分不足による萎凋現象は、葉のタンパク質や核酸に変化をもたらし、水不足状態にある植物の根からの溢泌液中にはサイトカイニン量が実際に少ない⁶⁷⁾。陸上植物では根が水びたしになると根端の代謝活性の減衰とともに、溢泌液中のサイトカイニンのレベルも低下する²⁴⁾。

サイトカイニンの生理作用の一つに切りとった葉の葉緑素分解を著しく遅延させる作用がある²⁰⁰⁾。この作用は、サイトカイニンがタンパク質と核酸の合成を維持し、その結果タンパク質と可溶性窒素の量的平衡関係を制御するためであることがわかった¹⁷¹⁾。我国では、水害などである地方で苗代が被害を受け、苗が不足したとき、別の地方から余った苗を貨車で輸送されたことがあった。このような場合に苗を生理活性の高いままで新鮮輸送することを目的として、イネの葉緑素分解阻止作用がいろいろの物質についてテストされた²⁵⁵⁾。それによると、切りとったイネ葉の高温暗黒下における葉緑素分解抑制作用について、カイネチン、6-ベンジルアミノプリン、7種類のプリン、4種類のピリミジン、3種のイミダゾールおよびその誘導体、ジベレリンおよび13種のオーキシン類計30種について検定したところ、カイネチン、6-ベンジルアミノプリン、アデニン、グアニン、ベンツイミダゾールに強い葉緑素分解抑制作用があることがわかった。イネ苗を暗所に高温下で保存するとき、葉緑素分解抑制作用のある物質の水溶液を撒布しておくと、苗の黄化が防止され、保存期間終了後にも地上部の呼吸は高く維持されており、旺盛な発根をおこなった²⁵⁵⁾。

最近、園芸の分野では合成サイトカイニンである6-ベンジルアミノプリンの著しい応用例が増加しつつある。それは多くこの物質が側芽を生長させる作用を有することと関連がある。サイトカイニンは頂芽優勢に拮抗して側芽の生長を促進する作用をもつ。カイネ

チンはエンドウ上胚軸切片に付着する側芽の生長を促進しこの働きは IAA と拮抗的である²⁶⁸⁾。サイトカイニンのこの作用は無傷な植物でもおこる^{206, 269)}。このようなサイトカイニンの作用を利用して園芸植物の無性繁殖に広汎な利用が検討され始めているので将来かなり実用化されるであろう。作物学の分野ではまだサイトカイニンが実際にはあまり利用されていない。

サイトカイニンの作用型：無傷な植物、切りとった切片あるいは培養組織のいずれの場合でも、¹⁴C または ³H でラベルした 6-ベンジルアミノプリンは、植物体にとりこまれた。この物質は、側鎖が切れて生じたベンゾイックアシッドとアデニンと共に糖の入った 9-β-D-リボサイド、その 5'-モノフォスフェートおよび 7-グルコサイドが生成するが、この中ではグルコサイドが強いサイトカイニン活性を保持し、細胞内で安定な型として長期間にわたって存在している。このことから、このものはサイトカイニンの解毒あるいは貯蔵型ではなくて、サイトカイニンの活性型であろうと考えられている^{42, 90)}。問題はこのベンジルアミノプリンが合成物質で天然ではその存在が報告されていなかったことである。ところが 1973 年になって、ベンジルアミノプリンの側鎖のベンゼン核に水酸基の入った 0-ハイドロキシ体がポプラの葉から単離されたので天然にも上記の 7-グルコサイドが存在している可能性がある。最初に天然のサイトカイニンとして発見され、その後、広く植物体に存在がみとめられているゼアチンもグルコサイドを作る^{90, 175)}。しかし、ゼアチンの場合は貯蔵型であろうとも考えられている⁹⁰⁾。

サイトカイニンの作用機作：サイトカイニン活性を有するいくつかの物質が、動植物あるいは微生物の、t-RNA の微量塩基構成成分として存在することが知られている。その存在部位は、t-RNA のアンチコドン形成している三連子塩基に隣接したループに位置して、その立体配置をきめる上で重要な役割をはたしていると考えられてきた。このようなサイトカイニンがリボゾームと m-RNA の複合体に t-RNA を結合させる機能を持っているとすると、サイトカイニンの作用機作は理解しやすい⁹⁰⁾。

しかし、一方ではサイトカイニンは分子全体としては t-RNA にとりこまれることはなく、一見サイトカイニン活性をもった分子が t-RNA の構成成分として見出されているがこれは後から、t-RNA 分子内で例えばイソペンテニル側鎖が付け加えられることによって形成されたものにすぎないとも言われている。そうだとすると外から与えたサイトカイニンが t-RNA にそ

のままとりこまれて機能すると言う説はあやしくなってくる。

また、ある種の魚類の原糸体におけるサイトカイニンの芽の形成作用について、¹⁴C でラベルしたベンジルアデニンをを用いてしらべてみると、この作用をあらわすために、このサイトカイニンは最初に存在してひきがねをひけばよいのではなくて、その作用をあらわす期間中つづけて存在していることが必要であることがわかった。このことから、サイトカイニンは t-RNA のようなものにとりこまれるよりは、植物の作用点にゆるく結合して作用の全期間存在していることが必要であるらしいとも言われている¹⁹⁾。このように、サイトカイニンの作用機作の解明もまだ今後に残されている。

6. その他の物質

今まであげた物質の外で実際農業に利用されているものまたは利用の可能性のあるものを紹介しておく。その中でもっとも有用性高く広汎に使用されているのは、アメリカのワタ栽培における落葉剤である。これは、ワタの収穫の機械化に伴ってどうしても必要な技術であったのである。ワタが人力で摘み取られていた時代は全く問題とならなかったが機械の導入により、収穫機が圃場に入る前に葉を落すことが必要となった。

ワタの収穫機には 2 種あって、一つは回転しているスピンドルが開いている塑果からだけ綿花を摘みとる方式で spindle picker とよばれている。他の一つは、tripper picker とよばれる方式で、これだと主茎を除いて他の植物部分を全部機械の中にまき込んでしまう。いずれの方式にせよ、収穫機が入る前に葉の多くを落してしまふことが必要である。現在では、アメリカのワタ栽培地帯の 75% 以上で化学的落葉剤が使用されている²⁶³⁾。アメリカだけで年間 283 万 ha 以上で落葉されている²⁶⁾。spindle picker が使用されている地域では、葉の水分を減少させ、落葉させることがこの種の機械の使用を有効におこなうために必要である。化学物質には落葉剤と乾燥剤があり、前者は収穫の 7~14 日前撒布が有効である。乾燥剤を撒布すると、葉や茎やあるいは分枝さえも殺すことができるが、離層が未発達の植物では、乾燥剤により殺され水分を失った葉が植物体上に残っている。乾燥剤の場合は収穫の 1~3 日前に作用することが必要である。乾燥剤が落葉剤よりも有利な点は時期的に後になっても処理可能な点である。したがって、その分だけ葉が生

第1表 ワタの収穫前落葉乾燥剤として使用されている化学物質²⁶⁵⁾

化 学 物 質	剤 型	成 分 (%)	使 用 量 (ha 当り)
	(落 葉 剤)		
Sodium chlorate (発火抑制剤と併用)	粉 剤	12.0	22.7 ~ 37.4 Kg
〃	〃	20.0	15.7 ~ 28.4 Kg
〃	〃	23.5	15.2 ~ 22.7 Kg
Tributylphosphorotrithioate	〃	5.0	15.2 ~ 28.4 Kg
〃	〃	7.5	15.2 ~ 28.4 Kg
Tributylphosphorotrithioite	〃	5.0	22.7 ~ 45.4 Kg
Ammonium nitrate	液 体	39.5	94.5 ~ 14.2 l
Ammonia	無 水 加 圧 液 体	100.0	113 Kg
〃	液 体	4.7	66.3 ~ 113.6 l
〃	〃	18.2	14.2 ~ 18.9 l
〃	〃	18.5	9.5 ~ 18.9 l
Sodium chlorate (発火抑制剤と併用)	〃	19.0	9.5 ~ 18.9 l
〃	〃	22.0	9.5 ~ 18.9 l
〃	〃	28.0	9.5 ~ 18.9 l
〃	湿 っ た 粉 剤	40.0	7.9 ~ 11.3 Kg
Tributylphosphorotrithioate	液 体	70.5	0.6 ~ 0.93 l
Tributylphosphorotrithioite	乳 化 し た 濃 縮 物	75.0	0.56 l
	(乾 燥 剤)		
Ammonium nitrate	液 体	44.6	94.6 ~ 142 l
Arsenic acid	〃	75.0	1.14 ~ 1.71 l
1,1-dimethyl-4,4-bipyridinium	〃	29.1	0.567 Kg

きているので、葉は綿実や繊維の発達を助けることになる。数百の物質が圃場条件下でテストされたが、現在使用されているのは第1表にあげた10種以下の物質で地上あるいは空中撒布される。パラコートは落葉剤あるいは乾燥剤の両方の作用があるので、比較的最近使用が奨励され始めた。葉の変色は撒布2~3時間後にはじまり、次の24時間以内に枯れ褐色となる。乾燥剤として使用するときは、塑果の80~95%が開き、残りのものも成熟している時期である。落葉剤として使うときは、パラコートはリン酸剤あるいは塩素剤などの他の落葉剤と混用される。このときは少なくとも60~73%の塑果がすでに開き、残りも成熟して収穫できる位の時に用いられる²⁶⁵⁾。

合成物質で農業目的に使用された化学物質の中でMH (Maleic hydrazide) は有名である。本報は、タマネギ、ジャガイモおよび他の地下部を利用する作用で萌芽をおさえ^{36,193,272,273,274)}、タバコの側芽発生を抑制し²⁷⁰⁾、また道路側の雑草をおさえるのに使われる^{29,270)}。タマネギの貯蔵中における萌芽を抑制するためになされた研究は1949年の夏に最初に行なわれたものである。MH-30として製剤されたものが、イエロースパニッシュオニオンとよばれる品種の収穫10日前にまだ緑色を残しているものに撒布された²⁷³⁾。萌芽をおさえ、重量減少をふせぐ効果は数か月つづ

く、奨励されている使用量と方法は20年間変わらずそのままで収穫前の植物がまだ緑色の時へクタール当り3.8lを用いる。しかし、球茎、根、りん茎などは充分形成された後に用いなければならない。ジャガイモでは、満開期の2~3週間後にやるとよい^{193,272)}。

MHの他の有用な使用は、タバコの側芽発生防止で満開時に植物の先端および上部の6葉の部分に与える。アメリカでは高性能の撒布機あるいは飛行機まで使用されている。MHはその他に、道路又は水路周辺の雑草の生長をおさえるために用いる。そのような場合、多く製品化されたMH-30をha当り3.8~5.4l使用する。要する費用はha当り15~20ドルである²⁷⁰⁾。

太田、中山¹⁶²⁾は、寒地のイネの湛水直播での出芽率向上を目的として、GAの10ppm溶液を十分吸水せしめた籾を3週間5°Cにおき、それに過酸化石灰を被覆して、著しい発芽および初期生育の促進効果をみとめている。過酸化石灰は酸素を発生するので、GAの効果と組合わせて、低温湛水下での発芽を促進せしめようとするものである。

太田ら¹⁶³⁾は、イネの幼植物に10ppmのアスコルビン酸を茎葉撒布すると、高温処理(43°C 48時間)に対して著しい抵抗性を示すことを明らかにした。

除草剤のPCPを有効分けつ終止期の成分量で1~

3 kg (10 a 当り) 処理⁵⁴⁾あるいは, MCP¹¹⁵⁾を出穂前42日と27日に40 g (10 a 当り) 茎葉撒布すると倒伏防止効果のあることがみとめられている。

土壌殺菌剤として開発された, 3-ヒドロキシ-5-メチルイソキサゾールは, イネ苗の根の根毛および分岐根の発生を促し根の生長を促進する作用があり, 根の生理的活性を高める^{155, 241)}。また, イネ苗の屈起力を著るしく促進するため, 稚苗の機械化田植の際, 苗の活着促進に有効であろうとされている¹⁵⁶⁾。本剤はまた, イネ苗の生理的障害であるムレ苗防止の効果があることもみとめられている²⁴¹⁾。本剤は特に機械移植のための箱育苗の際, 苗のタチガレ病防止のため広く用いられているが, 殺菌作用の他にこのような生理作用を示すことは興味深い。

稿を終るにあたり筆者がケミカルコントロールの研究にたずさわる端緒を与えられ, 終始その発展を念願されて, 指導をおしまれなかった山田登博士に感謝の念をささげるものである。

7. 引用文献

1. ABELES, F. B. 1973. Ethylene in plant biology. Academic Press. New York.
2. ABELES, A. L. and F. B. ABELES 1972. Plant Physiol. **50** : 496.
3. ABELES, F. B. and J. LONSKI 1969. Plant Physiol. **44** : 277.
4. ABELES, F. B. and J. M. RUTH 1972. Plant Physiol. **49** : 669.
5. ABRAHAM, P. D., P. R. WYCHERLY and S. W. DAKIANATHAN 1968. J. Rubber Res Inst. Malaysia **20** : 291.
6. AHARONI, Y., L. T. PHAN and M. SPENCER 1973. Can. J. Bot. **51** : 2243.
7. ALEXANDER, A. G. 1968. Jour. Agric. Univ. Puerto Rico **52** : 19.
8. ALEXANDER, A. G. 1969. Jour. Agric. Univ. Puerto Rico **53** : 149.
9. ALEXANDER, A. G., R. MONTALROZAPATA and N. KUMAR 1970. Jour. Agric. Univ. Puerto Rico **54** : 477.
10. AMCHEM PRODUCTS INCORPORATED 1967. Amchem 66—329, a new plant growth regulator, Information Sheet 37. Amber. Pa.
11. AMCHEM PRODUCTS INCORPORATED 1969. Etherl Technical Service Data Sheet H-96. Amber. Pa.
12. ANDERSON, A. S. and R. M. MUIR 1969. Physiol. Plant. **22** : 354.
13. AUZAC, J. D. and D. ROBAILLIER 1969. Compt. Rend. Acad. Sci. D **268** : 3046.
14. BALLS, A. K. and W. S. HALE 1940. Cereal Chem. **17** : 490.
15. BASTIN, M. 1967. Planta **73** : 243.
16. BAUER, M. E., T. G. SHERBECK and A. J. OHLIQGG 1969. Agron. Jour. **61** : 604.
17. BAUR, A. H. and S. F. YANG 1972. Phytochemistry **11** : 3207.
18. BEYER, E. M. 1972. Plant Physiol. **49** : 672.
19. BRANDES, H. and H. KENDE 1968. Plant Physiol. **43** : 827.
20. BRIGGS, D. E. 1963. J. Ind. Brewing **69** : 13.
21. BROWNING, G. and M. G. R. CANNELL 1970. J. Hort. Sci. **45** : 223.
22. BULL, T. A. 1974. Aust. J. Agric. Res. **15** : 77.
23. BURG, S. P. and E. A. BURG 1967. Plant Physiol. **42** : 144.
24. BURROWS, W. J. and D. J. CARR 1969. Physiol. Plant. **22** : 1105.
25. BURTON, J. C. and R. L. CURLEY 1966. Agron. Jour. **58** : 406.
26. CARM, H. R. 1966. Ann. Rev. Plant Physiol. **17** : 295.
27. CHRISPEELS, M. J. and J. E. VERNER 1967. Plant Physiol. **42** : 398.
28. CHRISPEELS, M. J. and J. E. VERNER 1967. Plant Physiol. **42** : 1008.
29. CLAPHAM, A. J., R. C. WAKEFIELD and R. S. BELL 1969. Rhode Island Agric. Expt. Sta. Bull. 399.
30. CLORE, W. J. and R. D. FAY 1970. Hort. Sci. **5** : 21.
31. CORNFORTH, J. W., B. V. MILBORROW and G. RYBACK 1965. Nature **205** : 1269.
32. CORNFORTH, J. W., B. V. MILBORROW and G. RYBACK 1965. Nature **206** : 715.
33. COOPER, W. C., G. K. RASUMUSSEN, B. J. ROGERS, P. C. REECE and W. H. HENRY 1968. Plant Physiol. **43** : 1560.
34. DATKO, A. H. and G. A. MACLACHLAN 1968.

- Plant Physiol. 43 : 735.
35. DE WIDE 1971. Hort. Sci. 6 : 364.
36. DEWEY, D.H. and S.H. WITTWER 1955. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 66 : 322.
37. EAGLES, C.F. and D.F. WAREING 1963. Nature 199 : 874.
38. ESASHI, Y. and A.C. LEOPOLD 1969. Plant Physiol. 44 : 1470.
39. EVANS, M.L. and P.M. RAY 1973. Plant Physiol. 52 : 186.
40. FAN, D.F. and G.A. MACLACHLAN 1967. Plant Physiol. 42 : 1114.
41. FLETCHER, R.A., N.O. ADEDIPE and D.P. OSMROD 1972. Can. J. Bot. 50 : 2389.
42. FOX, J.E., J. CORNETTE, G. DELEUZE, W. DYSON, C. GIERSAK, P. NIEW, J. ZAPATA and J. MCCHESENEY 1973. Plant Physiol. 52 : 627.
43. FUKUYAMA, T.A. and H.S. MOYED 1964. J. Biol. Chem. 239 : 2392.
44. GALSTON, A.W. 1947. Amer. J. Bot. 34 : 356.
45. GALSTON, A.W. and P.J. DAVIES 1970. Control mechanism in plant development. Prentice-Hall Inc. Englewood Cliffs, New Jersey.
46. GALSTON A.W., 1957. In F.W. WENT ed. The experimental control of plant growth. Waltham, Mass.
47. CHORASHY, S.R., W.L. COLVILLE and D.L. ASHWORTH 1969. Crop Sci. 9 : 399.
48. GOESCHL, J.D., L. RAPPAPORT and H.K. PRATT 1966. Plant Physiol. 42 : 1077.
49. GREER, H.A.L. and I.C. ANDERSON 1965. Crop Sci. 5 : 229.
50. HAAGEN-SMIT, A.J., W.D. LEECH and W.R. BERGEN 1941. Science 93 : 628.
51. HALEVY, A.H. 1963. Plant Physiol. 38 : 731.
52. 原田哲夫, 江戸義治, 1956. 日作紀 25 : 64.
53. 橋本 徹 1974. 化学と生物 12 : 556.
54. 橋爪 厚, 山岸 淳 1966. 日作紀 35 : 282.
55. HEYN, A.N.J. 1969. Arch. Biochem. Biophys. 132 : 442.
56. HICKS, D.R., J.W. PENDLETON and W.O. SCOTT 1967. Crop Sci. 7 : 397.
57. HIRAKI, Y. and Y. OTA 1975. Plant and Cell Physiol. 16 : 185.
58. HOLM, R.E., T.J. O'BRIEN, J.L. KEY and J. H. CHERRY 1970. Plant Physiol. 45 : 41.
59. HORGAN, R., E.W. HEWETT, J.G. DURSE and D.F. WAREING 1973. Tetrahedron Letter 1973 : 2827.
60. 堀正太郎 1898. 農試成績 12 : 1.
61. HORTON, R.F. and D.J. OSBORNE 1967. Nature 214 :
62. HUME, D.J., J.W. TUNNER and J.G. CRISWELL 1972. Crop Sci. 12 : 293.
63. HUMPHRIES, E.C., P.J. WELBANK and K.J. WITTS 1965. Ann. Appl. Biol. 56 : 351.
64. 今関英雄 1974. 化学と生物 12 : 624.
65. IMASEKI, H. 1970. Plant Physiol. 46 : 172.
66. IMASEKI, H., M. UCHIYAMA and I. URITANI 1968. Agric. Biol. Chem. 32 : 387.
67. ITAI, C. and Y. VAADIA 1965. Physiol. Plant. 18 : 941.
68. JACOBSEN, J.V. and J.E. VERNER 1967. Plant Physiol. 42 : 1596.
69. JAFFE, M.J. 1973. Planta 74 : 143.
70. JARVIS, B.C., F. FRANKLAND and J.H. CHERRY 1968. Plant Physiol. 43 : 1734.
71. JARVIS, B.C., F. FRANKLAND and J.H. CHERRY 1968. Planta 83 : 257.
72. JOHNSON, R.R. and I.C. ANDERSON 1974. Crop Sci. 14 : 381.
73. JOHRI, M.M. and J.E. VERNER 1968. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 59 : 269.
74. JONES, R.L. and T.A. MANSFIELD 1970. J. Exp. Bot. 21 : 714.
75. 金尾忠志, 平野寿助 1971. 中国農業研究 42 : 27.
76. 金尾忠志, 平野寿助 1972. 中国農業研究 45 : 13.
77. 勝見允行, B.O. PHINNEY 1969. 田村三郎編 シベリン 東大出版会, 東京.
78. KATSUMI, M., B.O. PHINNEY, P.R. JEFFERIES and C.A. HENDRICK 1964. Sciences 144 : 849.
79. KATSUMI, M. and H. SANO 1968. Physiol. Plant. 21 : 1348.
80. 川延謹造 1953. 農及園 28 : 823.
81. KENDE, H., H. NINNEMAN, and A. LANG 1963. Naturwiss. 50 : 599.
82. KETERING, D.L. and P.W. MORGAN 1968.

- Plant Physiol. **44** : 326.
83. KETERING, D.L. and P.W. MORGAN 1970. Plant Physiol. **45** : 268.
84. KEY, J.L. 1969. Ann. Rev. Plant Physiol. **20** : 449.
85. KRIEDEMANN, P.E., B.R. LOVEYS, G.L. FULLER and A.C. LEOPOLD 1972. Plant Physiol. **49** : 842.
86. KÖGL, F.J. and H.E. ERXLEBEN 1934. Z. Physiol. Chem. **227** : 51.
87. KÖGL, F.J. and A.J. HAAGEN-SMIT 1931. Proc. K. Acad. Wetensch. Amsterdam. **34** : 1411.
88. KÖGL, F.J., A.J. HAAGEN-SMIT and H.E. ERXLEBEN 1933. Z. Physiol. Chem. **214** : 241, **216** : 31.
89. KÖGL, F.J., A.J. HAAGEN-SMIT and H.E. ERXLEBEN 1934. Z. Physiol. Chem. **228** : 30.
90. 小清水弘一 1974. 化学と生物 **12** : 706.
91. KU, H.S., H. SUGE, L. RAPPAPORT and H.K. PRATT 1970. Planta **90** : 333.
92. KURAISHI, S. 1974. Plant and Cell Physiol. **15** : 295.
93. KURAISHI, S. and R.M. MUIR 1962. Science **137** : 760.
94. 黒沢栄一 1926. 台湾博物学会報 **16** : 213.
95. LANG, A. 1956. Naturwiss. **43** : 285.
96. LANG, A. and E. MOSSECTING 1963. Naturwiss. **50** : 23.
97. LARQUE-SAAVEDRA, A. and R.C. WAIN 1974. Nature **251** : 716.
98. LASTER, E.W. 1967. Can. J. Plant Sci. **47** : 413.
99. LASTER, E.N., M. SAMII and F.W. SOSULSKI 1965. Can. J. Plant Sci. **45** : 419.
100. LEOPOLD, A.C. 1949. Amer. J. Bot. **36** : 437.
101. LEOPOLD, A.C., K.M. BROWN and F.H. EMERSON 1972. Hort. Sci. **7** : 175.
102. LETHAM, D.S. 1963. Life Sci. **8** : 569.
103. LIU, W.C. and H.R. CARNS 1961. Science **152** : 384.
104. LYONS, J.M. and H.K. PRATT 1964. Arch. Biochem. Biophys. **104** : 318.
105. MARUMO, S., H. ABE, H. HATTORI and K. MUNAKATA 1968. Agric. Biol. Chem. **32** : 117.
106. MARUMO, S., H. HATTORI and A. YAMAMOTO 1973. Collected Abstracts of the 8th Int. Conf. Plant Growth Sub. : 89.
107. 増田芳雄 1973. 化学と生物 **11** : 758.
108. 増田芳雄 1974. UP(東大出版会) No. **16** : 30.
109. 増田芳雄, 勝見允行, 今関英雄 1971. 植物ホルモン, 朝倉書店, 東京.
110. MASUDA, Y., E. TANIMOTO and S. WADA 1967. Physiol. Plant. **20** : 713.
111. MASUDA, Y. and R. YAMAMOTO 1970. Development. Growth and Differen. **11** : 289.
112. MASUDA, Y. and S. WADA 1966. Physiol. Plant. **19** : 1055.
113. MASUDA, Y. and S. WADA 1967. Bot. Mag. **80** : 100.
114. 松川時晴, 柏木征夫 1971. 園芸学会昭46秋季大会研究発表要旨 : 286.
115. 松沢正和, 前田博文, 佐古克義
116. MAYNARD, J.A. and J.M. SWAN 1963. Aust. J. Chem. **16** : 596.
117. MAX, L.M. and J.W. PENDLETON 1968. Agron. Jour. **60** : 425.
118. McCUNE, D.C. and A.W. GALSTON 1959. Plant. Physiol. **34** : 416.
119. MEUDT, W.J. 1967. Ann. N.Y. Acad. Sci. **114** : 118.
120. MICHAEL, G. and SEILER-KELBITSH 1972. Crop Sci. **12** : 162.
121. MICHNIEWICZ, M. and A. LANG 1962. Planta **58** : 549.
122. MILBORROW, B.V. and D.R. ROBINSON 1973. J. Exp. Bot. **24** : 537.
123. MILLER, C.O., F. SKOOG, M.H. VON SALTZA and F.M. STRONG 1955. J. Amer. Chem. Soc. **77** : 1392.
124. MILLER, C.O., F. SKOOG, F.S. OKUMURA, M.H. VON SALTZA and F.M. STRONG 1955. J. Am. Chem. Soc. **77** : 2662.
125. MITTELHEUSER, C.K. and R.K.M. VAN STEVENINCK 1969. Nature **221** : 281.
126. MITTELHEUSER, C.K. and R.F.M. VAN STEVENINCK 1971. Planta **97** : 83.

127. 宮城県農試 1957. 昭 32 年度における水稻倒伏の実態.
128. MIZRAHI, Y., A. BLUMENFELD and A.E. RICHMOND 1970. *Plant Physiol.* **46**: 169.
129. MIZRAHI, Y., A. BLUMENFELD and A.E. RICHMOND 1972. *Plant and Cell Physiol.* **13**: 15.
130. MIZRAHI, Y., S.G. SCHERINGS, S. MALIS ARAD and A.E. RICHMOND 1970. *Plant Physiol.* **31**: 44.
131. MORGAN, P.W. 1969. *Plant Physiol.* **44**: 331.
132. 村上 浩 1969. 植物の化学調節 **4**: 78.
133. 村上 浩 1970. 発生物学誌 **24**: 126.
134. 村上 浩 1971. 植物の化学調節 **6**: 182.
135. 村上 浩 1974. 植物化学調節研究会昭 49 年大会研究発表記録集: 1.
136. MURAKAMI, Y. 1968. *Bot. Mag. Tokyo* **81**: 100.
137. MURAKAMI, Y. 1968. *Bot. Mag. Tokyo* **81**: 464.
138. MURAKAMI, Y. 1970. *Bot. Mag. Tokyo* **83**: 312.
139. MURAKAMI, Y. 1972. In D.J. CARR ed. *Plant growth substances* 1970. Springer-Verlag, Berlin.
140. 村上 浩, 林 武 1956. 日本農芸化学会誌 **30**: 414.
141. 村上 浩, 林 武 1957. 日本農芸化学会誌 **31**: 468.
142. MUROFUSHI, N., S. IRIUCHIJIMA, N. TAKAHASHI, S. TAMURA, J. KATO, Y. WADA, E. WATANABE and T. AOYAMA 1966. *Agric. Biol. Chem.* **30**: 917.
143. 室賀利正, 白田英信, 松尾祐三 1961. 農及園 **36**: 397.
144. MUSGRAVE, A., M.B. JACKSON and E. LING 1972. *Nature New Biology* **238**: 93.
145. MUSGRAVE, A., and J. WALTERS 1973. *New Phytol.* **72**: 783.
146. 仲栄真盛順 1974. 日本作物学会九州支部会報 **41**: 25.
147. NEEL, P.L. and R.W. HARRIS 1971. *Science* **173**: 58.
148. NEEL, P.L. and R.W. HARRIS 1972. *Science* **175**: 918.
149. NICKELL, L.G. and T.T. TANIMOTO 1967. *Jour. Series. Expl. Sta. Paper* **196**: 104.
150. 西 貞夫 1971. 園芸作物とケミカルコントロール, 家の光協会, 東京.
151. NISTCH, J.P. 1957. *Amer. Soc. Hort. Sci.* **70**: 512.
152. 野口弥吉 1960. 開花の生理生態的研究, 養賢堂. 東京.
153. 農業技術研究所生理第 5 研究室 1971. 化学物質による作物の生育調節.
154. 王 熹, 施 一平, 子小仁清, 金子 漁 1974. 植物学報 **16**: 132.
155. 小川正己, 太田保夫 1973. 日作紀 **42**: 499.
156. 小川正己, 太田保夫 1974. 日作紀 **43**: 278.
157. OGUNKAMI, A., R. WELLBURN and T.A. MANSFIELD 1974. *Planta* **117**: 293.
158. 大熊和彦 1970. 科学 **40**: 64.
159. OHKURA, K., F.T. ADDICOTT, O.E. SMITH and W.E. THIESSEN 1965. *Tetrahedron Letters* **29**: 2529.
160. OHKUMA, K., J.L. LYON, F.T. ADDICOTT and O.E. SMITH 1963. *Science* **142**: 1592.
161. 太田保夫, 中山正義 1969. 日作紀 **38** 別 2: 113.
162. 太田保夫, 中山正義 1970. 日作紀 **39**: 535.
163. 太田保夫, 武市義雄, 長田明夫 1965. 日作紀 **34**: 82.
164. OHWAKI, Y. 1970. *Sci. Rep. Tohoku Univ. Series 4 Biol.* **35**: 91.
165. 大山勝夫, 反田助光 1969. 植物化学調節研究会昭 44 大会研究発表記録集 29.
166. OKAZAWA, Y. 1970. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* **39**: 171.
167. OLSON, A.O. and M. SPENCER 1968. *Can. J. Biochem.* **46**: 277.
168. OLSON, A.O. and M. SPENCER 1968. *Can. J. Biochem.* **46**: 283.
169. ORITANI, T. and R. YOSHIDA 1973. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* **42**: 280.
170. OSADA, A., H. SUGE, S. SHIBUKAWA and I. NOGUCHI 1973. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* **42**: 41.
171. OSBORNE, D.J. 1962. *Plant Physiol.* **37**: 595.
172. PALEG, L.G. 1960. *Plant Physiol.* **39**: 413.

173. PALEG, L.G. 1964. *In* Régulateurs Naturels de la croissance Végétale. C.R.S., Paris.
174. PALEVITCH, D. 1970. Hort. Sci. **5** : 224.
175. PARKER, L.W. and D.S. LETHAM 1973. Planta **114** : 199.
176. PHARIS, R.P. 1972. Planta **105** : 205.
177. PHINNEY, B.O. 1961. *In* R.M. KLEIN ed. Plant growth regulation. Iowa State Univ. Press. Iowa.
178. PHINNEY, B.O., C.A. WEST, M. RITZELL and P.M. NEELY 1957. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. **43** : 398.
179. PHYTOHORMONE GROUP, INSTITUTE OF CROP BREEDING AND CULTIVATION, CHEKIANG ACADEMY OF AGRICULTURE. 1974. Acta Botanica Sinica **16** : 223.
180. PILET, P.E. 1961. *In* Les Phytohormones de croissance. Masson. Paris.
181. PILET, P.E. and MEYLAN 1953. Bull. Soc. Bot. Suisse **63** : 430.
182. PILET, P.E. and W. WURGLER 1958. Bull. Soc. Bot. Suisse **68** : 54.
183. PINTHUS, M.J. and A.H. HALEVY 1965. Israel J. Agr. Res. **15** : 159.
184. POOVAIAH, B.W. and A.C. LEOPOLD 1973. Crop Sci. **13** : 755.
185. PRATT, H.K. and J.D. GOESCHL 1969. Ann. Rev. Plant Physiol. **20** : 541.
186. PRIMOST, E. 1967. Zeitschr. Acker. Pflanzenbau **126** : 164.
187. PRIMOST, E. 1967. Die Bodenkultur **18** : 127.
188. PRIMOST, E. 1970. Die Bodenkultur **21** : 148.
189. PRIMOST, E. 1970. Zeitschr. Acker. Pflanzenbau **131** : 44.
190. PRIMOST, E. and G. RITTMAYER 1968. Zeitschr. Acker. Pflanzenbau **128** : 117.
191. PRIMOST, E. and G. RITTMAYER 1968. Die Bodenkultur **19** : 112.
192. PRIMOST, E. and G. RITTMAYER 1970. Die Bodenkultur **21** : 244.
193. RAO, S.N. and S.H. WITTEW 1955. Amer. Potato Jour. **32** : 51.
194. RAPPAPORT, L., L.F. LIPPERT and H. TIMM 1957. Amer. Potato Jour. **34** : 254.
195. RAPPAPORT, L., I. RYLSKI, H.K. PRATT and R.H. THOMPSON 1974. Plant Physiol. Ann. Suppl. : 6.
196. RAYLE, D.L. and R. CLELAND 1970. Plant Physiol. **46** : 250.
197. RAYLE, D.L. and R. CLELAND 1972. Planta **104** : 282.
198. RIBAILLIER, D. 1970. Rev. Gen. Caoutchouc Plastiques **47** : 305.
199. RIBAILLIER, D. and J. D'AUZAC 1970. Rev. Gen. Caoutchouc Plastiques **47** : 433.
200. RICHMOND, A.E. and A. LANG 1957. Science **125** : 650.
201. RIOV, J., S.P. MOMELISE and R.S. KAHAN 1969. Plant Physiol. **44** : 631.
202. RODRIGUEZ, A.G. 1932. Dept. Agric. Puerto Rico **16** : 1.
203. RUDDAT, M., A. LANG and E. MOSSETTIG 1963. Naturwiss. **50** : 23.
204. RUGE, V. 1947. Planta **35** : 297.
205. RYLSKI, I., L. RAPPAPORT and H.K. PRATT 1974. Plant Physiol. **53** : 658.
206. SACHS, T. and K.V. THIMANN 1967. Amer. J. Bot. **54** : 136.
207. SAKAI, S. and H. IMASEKI 1972. Planta **125** : 165.
208. SCOTT, T.K. and W.R. BRIGGS 1960. Am. J. Bot. **47** : 492.
209. SHAH, C.B. and R.S. LOOMIS 1965. Physiol. Plant. **18** : 240.
210. SINGER, E. and A.W. GALSTON 1972. Science **175** : 15.
211. SLIFE, F.W. and E.B. EARLEY 1970. Agron. Jour. **62** : 434.
212. SMITH, K.A. and R.S. RUSSELL 1969. Nature **222** : 769.
213. STEIGER, R., E. PRIMOST and G.R. RITTMAYER 1969. Zeitschr. Acker. Pflanzenbau **130** : 132.
214. STILES, W. 1960. Handbuch Pflanzen Physiol. **12** : 114.
215. STOWE, B.B., F.H. STODORA, T. HAYASHI and P.W. BRIAN 1961. *In* R.M. KLEIN ed. Plant Growth Regulation, Iowa St. Press. Ames, Iowa.
216. 菅 洋 1967. 農業技術研究所報告 **D17** : 21.
217. 菅 洋 1971. 生物科学 **22** : 189.

218. 菅 洋 1974. 日本植物生理学会 1974 年度年会および第 15 回シンポジウム講演要旨集 119.
219. 菅 洋 1974. 農及園 49 : 843.
220. 菅 洋 1974. 農及園 49 : 973.
221. 菅 洋 未発表データ
222. SUGE, H. 1971. Plant and Cell Physiol. 12 : 831.
223. SUGE, H. 1971. Proc. Crop Sci. Japan 40 : 127.
224. SUGE, H. 1972. Plant and Cell Physiol. 13 : 401.
225. SUGE, H. 1972. Jap. J. Gent. 47 : 423.
226. SUGE, H. 1972. Plant and Cell Physiol. 13 : 1031.
227. SUGE, H. 1973. In S. TAMURA ed. Plant Growth Substances 1973. (in Press)
228. SUGE, H. 1974. Plant and Cell Physiol. 15 : 143.
229. SUGE, H. 1974. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 43 : 83.
230. SUGE, H., N. KATSURA and K. INADA 1971. Planta 101 : 365.
231. SUGE, H. and T. KUSANAGI 1975. Plant and Cell Physiol. 16 : 65.
232. SUGE, H. and Y. MURAKAMI 1968. Plant and Cell Physiol. 9 : 411.
233. SUGE, H. and N. YAMADA 1965. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 33 : 330.
234. 角 昭美, 宇野良男 1969. 植物化学調節研究会 昭 44 年大会研究発表記録集 31.
235. 住木論介 1943. 植物ホルモン. 河出書房. 東京.
236. 高橋信孝 1974. 化学と生物 12 : 466.
237. 高橋信孝, 広瀬 和栄, 佐藤 幹夫, 斉藤 隆, 上本俊平 1973. 植物調整物質の園芸の利用, 誠文堂新光社, 東京.
238. 高橋 清. 1974. 植物化学調節研究会 昭 49 年大会研究発表記録集. 60.
239. TAKAHASHI, K. 1972. Nature New Biology 238 : 92.
240. TAKAHASHI, K. 1973. Planta 109 : 363.
241. 武市義雄, 山岸 淳 1974. 日作紀 43 : 24.
242. 田村三郎編 1969. ジベレリン, 東京大学出版会, 東京.
243. 田村三郎 1972. 植物の化学調節 7 : 23.
244. TANIMOTO, T.T. and L.G. NICKELL 1967. Jour. Series Expl. Sta. HSPA Paper No. 199 : 137.
245. TANNER, J.W. and SHABIN AHMED 1974. Crop Sci. 14 : 371.
246. 東北農業試験場 1960. 水稻試験成績書
247. 東北農業試験場 1961. 水稻試験成績書
248. TOLBERT, N.E. 1960. Jour. Biol. Chem. 235 : 475.
249. TOOLE, V.K., W.K. BALLEY and E.H. TOOLE 1964. Plant Physiol. 39 : 822.
250. TULI, V. and H.S. MOYED 1969. Jour. Biol. Chem. 244 : 4916.
251. TURGEON, R. and J.A. WEBB 1971. Science 174 : 961.
252. VAN ANDEL, O.M. 1970. Naturwiss. 57 : 396.
253. VAN OVERBEEK, J. 1935. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 21 : 292.
254. VAN OVERBEEK, J. 1938. Plant Physiol. 13 : 587.
255. VAN OVERBEEK, J., J.E. LOEFFLER and M. IONA R. MASON 1968. In F. WIGHTMAN and G. SETTERFIELD ed. Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances, Runge Press, Ottawa : 1593.
256. VERNER, J.E. 1964. Plant Physiol. 39 : 413.
257. VERNER, J.E. 1967. Ann. N.Y. Acad. Sci. 144 : 219.
258. VERNER, J.E. and E.R. CHANDRA 1964. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 52 : 100.
259. VERNER, J.E., G.R. CHNDRA and M.J. CHRISPEELS 1965. J. Cell Comp. Physiol. 66 : 55.
260. Vliegenthart, J.A. and J.F.G. Vliegenthart 1966. Rec. Trav. 25 : 1266.
261. VON ABRAMS, G.J. and H.K. PRATT 1967. Plant Physiol. 42 : 299.
262. WADA, S. 1961. Sci. Rep. Tohoku Univ. Series 4 Biology 27 : 237.
263. WALHOOD, V.T. and F.T. ADDICOTT 1968. In F.C. ELLIOT, M. HOOVER and W.K. PORTER, Jr. ed. Advances in production and utilization of quality cotton. Iowa St. Univ. Press, Ames, Iowa.

264. WAREING, D.E., J. GOOD and J. MANUEL 1968. In F. WIGHTMAN and G. SETTERFIELD ed. *Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances*. Runge Press, Ottawa.
265. WEAVER, R.J. 1972. *Plant growth substances in agriculture*. W.H. Freeman and Company. San Francisco.
266. WENT, F.W. 1957. *The experimental control of plant growth*. *Chronica Botanica*. Wal-
tham, Mass.
267. WENT, F.W. 1942. *Plant Physiol.* **17**: 236.
268. WICKSON, M. and K.V. THIMANN 1958. *Physiol. Plant.* **11**: 62.
269. WITHAM, F.H. and C.O. MILLER 1965. *Physiol. Plant.* **18**: 1007.
270. WITTWER, S.H. 1971. *Outlook on Agriculture* **6**: 205.
271. WITTWER, S.H. and M.J. BUKOVAC 1958. *Econ. Bot.* **12**: 213.
272. WITTWER, S.H. and D.R. PATERSON 1951. *Michigan Agr. Exp. Sta. Quarterly Bull.* **34**: 3.
273. WITTWER, S.H. and R.C. SHARMA 1950. *Science* **112**: 597.
274. WITTWER, S.H., R.C. SHARMA, L.E. WELLER and H.M. SELL 1950. *Plant Physiol.* **25**: 539.
275. WRIGHT, S.T.C. 1969. *Planta* **86**: 10.
276. WRIGHT, S.T.C. 1972. In A.R. REES, K.E. COCKSHULL, D.W. HAND and R.G. HURD ed. *Crop process in controlled environment*. Academic Press. London.
277. WRIGHT, S.T.C. and R.W.P. HIRON 1969. *Nature* **224**: 719.
278. WRIGHT, S.T.C. and R.W.P. HIRON 1970. In D.J. CARR ed. *Plant growth substances*. Springer Verlag, Berlin.
279. 蔵田貞治郎 1935. *農及園* **10**: 17.
280. 山田 登 1967. *作物のケミカルコントロール*, 農業技術協会, 東京.
281. 山田 登 1963. *水稻の生態 (作物大系)*, 養賢堂, 東京.
282. YAMADA, N. 1954. *Plant Physiol.* **29**: 92.
283. YAMADA, N., H. SUGE and H. NAKAMURA 1963. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* **31**: 258.
284. YAMADA, N., H. SUGE and H. NAKAMURA 1963. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* **31**: 253.
285. YAMADA, N., H. SUGE, H. NAKAMURA and K. TAJIMA 1964. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* **32**: 254.
286. YANG, S.F. 1967. *Arch. Biochem. Biophys.* **122**: 481.
287. YANG, S.F. 1969. *Plant Physiol.* **44**: 1203.
288. YANG, S.F., H.S. KU and H.K. PRATT 1967. *J. Biol. Chem.* **242**: 527.
289. 四方治五郎 1958. *醸酵協会誌* **16**: 444.
290. 四方治五郎 1960. *醸酵協会誌* **18**: 603.
291. YOSHIDA, R. and T. ORITANI 1971. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* **40**: 318.
292. YOSHIDA, R. and T. ORITANI 1972. *Plant and Cell Physiol.* **13**: 37.
293. YOSHIDA, R. and T. ORITANI 1974. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* **43**: 47.