イネの伸長莖部における各葉枕の重力屈性反応と葉枕間の相互作用

大 竹 博 行・高 橋 清

(東北大学農学部)

1992年7月29日受理

要 旨 : イネの伸長莖を人為的に横転すると、通常3個の葉枕の屈曲によって鉛直方向に起きあがるが、本研究は、それぞれの葉枕間の相互作用の有無を検討したものである。

材料は、浮稲品種 Habiganj Aman 8 (HA) と水稻品種ササニシキを用いた。両品種とも同一の傾向を示したので本報では HA の結果について述べる。第1実験では、インタクト個体と茎切片(葉枕3個を含む)の重力屈性反応を比較検討した結果、両者は、ほぼ同様の傾向を示した。第2実験では茎切片を用いて各葉枕の屈曲の経時変化を調査した。いずれの葉枕も水平配置後1,2時間内に屈曲を開始し、42時間後には、ほぼ屈曲を終了した。第3実験では、特定の葉枕を屈曲しないように物理的に固定して各葉枕の反応をしらべた。下位節葉枕を固定した場合は、下位節葉枕の屈曲減少分を上位節葉枕が屈曲して補うことが認められた。一方、上位節葉枕を固定した場合は、下位節葉枕の屈曲増加は見られなかった。第4実験では、各葉枕を単離してから任意の順に並べかえ、再結合した場合の各葉枕の屈曲反応を調べた。葉枕間には5mmの隙間を設けた。反応能力の低下した下位節葉枕を最上位に配置すると、屈曲角度の総和は100度近くの値を示したが、若い上位節葉枕を配置したときはほぼ90度となった。

以上の結果から、各葉枕は化学物質の交換なしに、それぞれの位置を察知して重力に反応することが示唆され、さらに上位節葉枕ほど屈曲角度の総和が90度に近い値となるような正確な調節能力を保持していることが明かとなった。

キーワード : イネ, 浮稲, 重力屈性反応, 葉枕.

Gravitropic Response of Pulvini on the Elongating Stem of Rice and Their Interaction among Pulvini : Hiroyuki OTAKE and Kiyoshi TAKAHASHI (*Faculty of Agriculture, Tohoku University, Sendai 981, Japan*)

Abstracts : Gravitropic response of each pulvinus and their interaction in rice stem was studied using deepwater cultivar, Hebiganj Aman 8 (HA) and japonica cultivar, Sasanishiki. Almost same results were obtained in both cultivars; therefore, the results obtained with HA are indicated here. Exp. 1: Both of intact plants and excised stem sections including three successive pulvini responded to the gravity in almost same manner. Then we used stem sections in the following experiments. Exp. 2: In all three pulvini, gravitropic curvature was started within a few hours after the stem sections were placed horizontally and finished their response after 42 hours. Exp. 3: One of the pulvini in stem segment placed horizontally was physically fixed with a plastic straw to prevent the action of curvature of that pulvinus. The degree of curvature of the upper pulvinus was increased when the lower pulvinus was fixed. However, curvature of the lower pulvinus was not increased when the upper pulvinus was fixed. Exp. 4: Each individual pulvinus was separated from the stem and again jointed with plastic straws so as to make a stem with each 5 mm spaces among the three pulvini. Then the stem was placed horizontally. Degree of the total curvature was near 90 degrees when the upper, youngest pulvinus was inserted at the uppermost position. However, the total curvature exceeded 90 degrees when the lowest, oldest pulvinus was placed at the uppermost position.

In conclusion, it is shown that rice leaf pulvinus responds to gravity independently from other pulvini in an elongated stem.

Key words : Deepwater rice, Gravitropic response, Leaf pulvinus, Rice.

イネ科植物の地上部は、人為的に横転したり、あるいは自然に倒伏した場合、重力屈性反応により、姿勢を立て直すことが知られている^{1,5,6)}。

これには、葉枕という特別の部位が関与している^{2,4,5)}。通常、イネ科作物が起きあがる場合、複数の葉枕の屈曲反応の総和として、鉛直方向への回復が起きる。

Kaufman⁶⁾らは、姿勢の制御に関与する葉枕の数は作物によって異なり、トウモロコシやソルガムな

どの大型作物では、6~8個、コムギ、オオムギ、エンバクなどの小型では2~4個であると報告している。イネでは、通常3~4個の葉枕が関与しているとみられる¹¹⁾。

Arslan¹¹⁾らは *Bromus sterilis* の葉枕2個の反応において、各葉枕1個を含む茎切片を横転したときには45度より大きく屈曲するが、葉枕2個を含む茎切片を横転したときは上位節は45度より小さく屈曲して、鉛直方向への角度調節を行うことを報告し

た。

また、壇上³⁾はハダカムギでは横転した連続する3個の葉枕の起き上がりは超過屈曲を経て直立位に復帰する傾向があると報告しており、最上位節の葉枕に鉛直方向への角度調節の役割があることを示唆している。

本研究は、横転したイネの茎が鉛直方向へ姿勢を立て直すときに関与する複数の葉枕について、それぞれの働きと各葉枕の間の相互関係を検討したものである。

第1実験では、インタクト固体と葉枕3個を含む茎切片の反応を比較検討した。その結果、両者は、ほぼ同様な傾向を示したので、その後の実験は主に茎切片を用いて行った。第2実験では、各葉枕の屈曲の経時変化を調査した。第3実験では、特定の葉枕を屈曲しないように物理的に固定した場合の各葉枕の反応を調べた。第4実験では、各葉枕を単離してから任意の順に並べかえた場合の各葉枕の反応を調べた。

これらの実験の結果、1本の茎が鉛直方向に起き上がる仕組みについて、興味ある知見をえたのでここに報告する。

材料と方法

1. 供試品種

供試材料は水稻品種ササニシキ (SA) と浮稲品種 Habiganj Aman VIII (HA) である。前者は我国の主要品種であり、一方、後者は節間伸長が極めて早く起り、明瞭な葉枕を有する伸長茎を比較的早期に入手できる。

2. 材料の栽培方法

第1実験では1990年5月9日に水田土壌を詰めた1/5000 a ワグネルポットに円形に20粒播種した。ポットあたり化成肥料 (N:P:K=8:8:8) 8gを基肥として与えた。分けつはすべて除去して、主茎1本立てとした。

第2～第4実験では1991年5月15日に播種した点を除いて、他は第1実験と同じである。

各実験の試験区の構成と処理内容は、実験結果と照合できるように、それぞれの実験結果の項に記載した。

結果と考察

1. 固体処理試験と切片処理試験の比較 (第1実験)

第1図 各処理区の実験材料の模式図。

第1区: intact個体(対照区), 第2区: 最上位節の葉枕を残して、それより上部を切断した個体, 第3区: 連続した葉枕3個を含む茎切片, 第4区: 各葉枕1個ごとに分離した茎切片。○は葉枕を示す。

本実験はインタクト個体と茎切片の重力屈性反応を比較検討するために行った。

処理方法) 各処理区あたり2ポットを供試した。処理開始時に葉齢が揃っている15個体を選び、供試した。処理はSAが12葉期と出穂期, HAが10葉期に行った。インタクト個体の横転処理では、水分不足にならないように常に少量の水をポットの底に取りつけた吸水口から与えた。第1図に示す4つの処理区をもうけた。第1区: 屋外の自然条件下でポットごと横転した後、4日間放置した。第2区: 横転処理直前に最上位葉枕から上部4cmで切断除去した後、第1区と同じように横転し、4日間放置した。第3区: 最上位葉枕より上部4cmで切断し、それより上部を除去した。次に最上位葉枕から下位へ3番目の葉枕の下部4cmで切断した。得られた茎切片の最下位節間を固定して水平にして4日間放置した。第4区: 個々の葉枕をそれぞれ、上下4cmを残して切除した。葉枕を含む各茎切片は下部の節間部を固定して、水平に配置してから4日間放置した。

第3区と第4区の茎切片に関する実験は室内のアクリル製箱内 (約25°C) で行った。

茎切片は最下位節間部を茎の直径と同程度の穴をあらかじめ開けておいた発泡スチロール板 (厚さ25mm) の穴にさしこんで固定した。一方、水分は、スチロール板を貫通して露出している節間基部の切断面に充分水を含んだ脱脂綿をあてることによって補った。また、各葉枕を覆う外側の葉鞘は屈曲を妨げる恐れがあるので、その上部を除去した。屈曲角度の測定は分度器を用いて行い、節間と節間のなす角度の補角 (下位節間の延長線とそのなす角度) をもって、その節位の葉枕の屈曲角度とした。

実験結果) HAおよびSAの結果は、ほぼ同一の

第2図 個体処理と切片処理の各葉枕の屈曲角度。
第1区: intact個体(対照区), 第2区: 最上位節の葉枕を残して, それより上部を切断した個体, 第3区: 連続した葉枕3個を含む屈曲切片, 第4区: 各葉枕1個ごとに分離した茎切片。図中の数値は, 第4区の各葉枕の屈曲角度(第7節: 15度, 第8節: 45度, 第9節: 48度)を100とした場合の比率を示す。第2区, 第3区の各葉枕は, いずれも5%あるいは1%レベルで, 第1区の対応する葉枕との間に有意差を示さなかった。
▨: 第7節, □: 第8節, ▩: 第9節

傾向を示したので, ここでは HA の結果のみを示す。第2図に示すように, 第1~第3区のいずれも, 各葉枕の屈曲角度の総和は90度前後となり, 鉛直方向に起き上がった。また, 各葉枕の屈曲角度も第1~第3区でほぼ同様の傾向を示し, 真中の節(第8節)のものが最も大きく, 次いで最上位節(第9節), 最下位節(第7節)葉枕の順となった。

第4区の各葉枕1個の切片の屈曲角度は, その生育時期における各葉枕の反応能力を示す1つの指標と考えられる。そこで第4区の各葉枕の反応値を100%として, それに対する比率を計算した。第3区の第7節を除いて, 第1~第3区のいずれも, 第7~第8節は100%前後の値となった。一方, 最上位の第9節は, 第1~第3区のいずれも, 50%前後の値となった。従って, 下位の2つの葉枕はフルに反応しているが, 最上位節の葉枕はかなり余力を残して反応を終えていることが示唆された。

以上の結果は, インタクト個体のかわりに連続した葉枕3個を含む茎切片を用いても屈曲角度の総和や各節の反応順位について大差がないことを示している。従って, 以下の実験では主に茎切片を用いて実験を進めた。

2. 各葉枕の屈曲の経時変化 (第2実験)

本実験は, 水平に配置した茎が葉枕の屈曲反応により鉛直方向に起き上がる過程を経時的に調べたも

第3図 葉枕3個を含む茎切片の各葉枕の屈曲角度の経時変化。
○: 第8節, △: 第9節, □: 第10節, ●: 合計。

第4図 各葉枕1個を含む茎切片の各葉枕の屈曲角度の経時変化。
○: 第8節, △: 第9節, □: 第10節, ●: 合計。

のである。

処理方法) 各処理開始時の葉枕は, SA が出穂期, HA が11葉期であった。各処理区あたり15個体を供試した。処理方法は, 第1実験の第3区の実験方法と同一である。横転処理後, 最初の6時間は30分間隔で, 6時間から24時間目までは3時間間隔で, 24時間から48時間目までは6時間間隔で, それぞれ各葉枕の屈曲角度を測定した。また, それぞれの葉枕1個のみを含む茎切片を作り, 同様の調査を行った。屈曲角度の測定法は第1実験と同様である。

実験結果) SA と HA は, 同一傾向を示したので, ここでは HA の結果のみを記す。

第3図に示すように, 水平配置直後から, すべての葉枕が屈曲を開始し, 時間の経過とともに増加を続け, ほぼ42時間目で屈曲を終了した。第9節と第10節は30時間目頃まで全く同様な屈曲反応を示したが, その後は, 第9節の葉枕の屈曲角度の増加の速度が第10節のそれをうわまわった。

第5図 任意の葉枕を物理的に固定した場合の各葉枕の屈曲角度。

第1区: 対照区, 第2区: 第8節固定区, 第3区: 第9節固定区, 第4区: 第10節固定区。*および**は, 第1区の対応する葉枕との間に, それぞれ, 5%および1%レベルで有意差があることを示す。

▨: 第8節, □: 第9節, ▩: 第10節。

次に, 各葉枕1個を含む茎切片の屈曲の経時変化を第4図に示した。水平配置後すべての葉枕が例外なく屈曲を開始し, ほぼ42時間目に反応を終了した。一方, 第9節(真中の節)と第10節(最上位節)の葉枕は, 終始ほぼ同じ増加曲線を示した。第8節(最下位節)の葉枕の反応は, 増加の程度は小さかったが, 増加のパターンは3者でほぼ同一であった。

なお, 最終時の屈曲角度の総和は, 第3図と第4図のいずれにおいても50~70度程度であり, 第1実験の第3区の結果の90度と較べると1/2~2/3となっている。この原因のひとつとして, 同一茎切片を経時的に追跡するため, 調査のたびに箱外へとりだしたことがあげられる。空気湿度や温度条件の変化等により屈曲反応が抑えられた可能性が考えられる。

予備実験において, 調査時ごとに茎切片をサンプリングする方法を試みたが個体間の変異が大きすぎて経時的な調査のためには膨大な調査個体数を必要とすることが分かり断念した。従って, 本実験のように同一茎切片を経時的に測定する方法を選んだが, 頻繁な測定のため屈曲角度の大きさはやや小さくなったとみられる。

しかし, 本実験の主たる調査目的は屈曲反応開始時期や終了期を明らかにすることにあるので, 屈曲反応の大小そのものは多少変動しても実験結果の解析にはとくに不都合はないと考えられる。

以上のことをふまえると, 1茎中の連続する葉枕の反応を経時的に調査した結果, すべての葉枕において反応開始時期や終了時期に大差はないことが示

第6図 各処理区の実験材料の模式図

第1区: 連続する葉枕3個の茎切片の対照区, 第2区: 各葉枕1個の茎切片を下から順に第9節, 第10節, 第11節とつなぎ合わせた処理区, 第3区: 下から第10節, 第11節, 第9節とつなぎ合わせた処理区, 第4区: 下から第11節, 第9節, 第10節とつなぎ合わせた処理区。

第7図 葉枕の組み替え処理が各葉枕の屈曲角度に及ぼす影響。

*および**は, 第1区の対応する葉枕との間に, それぞれ, 5%および1%レベルで有意差があることを示す。

▨: 第9節, □: 第10節, ▩: 第11節。

された。従って, 茎が鉛直方向に起き上がる機構として, まず下位節から順に起き上がって最上位節で最終的に鉛直方法へ角度を調節するといった可能性は除外された。

3. 葉枕間の相互関係 (第3実験)

連続する3個の葉枕を含む茎切片について, 特定の部位の葉枕を屈曲できないように物理的に固定した場合の屈曲反応を調べた。

処理方法) 材料は11葉期および14葉期のHAを用い, 各処理区あたり15個体を供試した。連続する葉枕3個を含む茎切片の作成方法は, 第2実験と同様である。特定の節位の葉枕の周囲にストローをまきつけ, その葉枕が物理的に屈曲できないようにした。

ストローは市販のプラスチック製のもので直径5

mm, 幅約 20 mm のものを用いた。ストロー内の中央部に葉枕がくるように、ストローの両端をガムテープ（幅 10 mm）を用いて茎切片に固定した。

第 1 区は対照区とし、第 2 区、第 3 区、第 4 区は、それぞれ最下位節、中央の節、最上位節の葉枕部を上述のように固定した。4 日後、各葉枕の屈曲角度を第 1 実験と同じ方法で測定した。

実験結果）11 葉期と 14 葉期の結果は同一傾向を示したので、ここでは 11 葉期の結果のみを記す。

最下位葉枕（第 8 節）の屈曲を抑えた第 2 区では、第 5 図に示すように、その一つ上（第 9 節）の葉枕の屈曲が第 1 区の対象区に比べて有意に大きくなり、3 個の葉枕の角度の総和は対照区のものとほぼ等しくなった。

第 9 節の葉枕の屈曲を抑えた第 3 区では、第 8 節の屈曲角度は第 1 区と有意差がなかったが、第 10 節の屈曲角度が有意に大きくなった。

最上位節（第 10 節）の葉枕の屈曲を抑制した第 4 区では、下位の 2 節の葉枕の屈曲は対照区と比べて有意差はみられず、3 個の葉枕の屈曲角度の総和は対照区に比べて有意に小さな値となった。

以上の結果は、連続する 3 個の葉枕を含む茎切片において、下位節の葉枕の屈曲を抑制すると、その抑制分を補うように上位の葉枕の屈曲が増加すること、しかし、上位の葉枕の屈曲を抑制した場合には、その下位の葉枕による補完は認められないことを示した。すなわち、上位の葉枕が下位葉枕の屈曲程度に応じて、自らの屈曲程度を調節していることが示された。

4. 葉枕間の相互連絡（第 4 実験）

各葉枕の屈曲における役割を知るため、各葉枕を単離してから任意の順に並べかえて 3 個の葉枕の屈曲角度の総和を調査した。

処理方法）12 葉期の HA を用い各処理区あたり 15 個体を供試した。茎切片の作成は第 1 実験と同様に行った。第 1 区は対照とし、第 2～4 区は各葉枕を第 6 図のように並べてつなぎ合わせた処理区である。1 個の葉枕を含む各切片を、切片と切片との間を約 5 mm 離して、幅 15 mm のガムテープを用いてつぎあわせた。テープは茎切片の端から内側へ 5 mm のところまで、2～3 回まきつけた。第 6 図に示さなかった第 5 区はつなぎ合わせず各葉枕 1 個の茎切片を横転処理して、各葉枕の反応能力をみたものである。

各処理区ともその最下位の葉枕の下節間部を固

定して水平配置し、4 日後に各葉枕の屈曲角度を第 1 実験に記載した方法に従って測定した。

実験結果）第 7 図に示すように、第 2 区、第 3 区、第 4 区のいずれにおいても各葉枕の屈曲角度の総和は、対照区（第 1 区）同様、90 度前後の値を示した。従って、連続する 3 個の葉枕を含めた茎切片が鉛直方向に起きあがる過程においては、特に葉枕間の物質の移動を必要としないことが示唆された。

一方、第 3 区では最下位に位置した第 10 節葉枕の屈曲角度は対照区（第 1 区）の第 10 節のものに比べて有意に大きな値となり、逆に最上位に位置した第 9 節葉枕は有意に小さな値となった。また、第 4 区においても、同様に最下位に位置した第 11 節葉枕の屈曲角度が対照区の第 11 節葉枕に較べて有意に大きな値となり、逆に最上位に位置した第 10 節葉枕の屈曲角度は有意に小さな値となった。

このことから、インタクトな茎上での本来の節位とは関係なく、すべての葉枕は下位に配置されるときは大きく、上位に配置されるときは小さく反応した。これらの結果は、茎の角度の調節が最上位節葉枕に特定された機能ではないことを示唆している。

次に、第 3 区の各葉枕の屈曲角度の総和が、90 度を越えており、超過屈曲を示していることを考えると、最下位葉枕は上位の葉枕に較べて自らの位置を敏感に察知補正する能力が劣っている可能性がある。これは本質的な能力の差というよりも、その時点での生理的なエージなどに依存していると考えられる。

総 合 考 察

第 1 実験において、下位の 2 つの葉枕は反応能力の限界に近い屈曲を示したが、最上位節葉枕は反応能力の半分程度の屈曲しか起こっていないことが示された。また、第 3 実験においては、上位に位置する葉枕は下位に位置する葉枕の屈曲程度に対応して、その屈曲を増減するが、下位に位置する葉枕は上位に位置する葉枕の反応には無関係に屈曲することが認められた。

Arslan ら¹⁾は *Bromus sterilis* の葉枕 2 個の反応において、各葉枕 1 個を含む茎切片を横転すると 45 度以上の屈曲を示したが、2 個を含む茎切片を横転すると上位節の葉枕の屈曲が 45 度以下となり、鉛直方向への調節を行っていることを見出している。

一方、壇上³⁾はハダカムギを用いて横転実験を行った結果、連続する 3 個の葉枕の起き上りは超過屈

曲を経て直立位に復帰することを認めている。

イネ科植物では一般に上位節葉枕が茎頂端の鉛直方向への調節を行っていると思われる。

第2実験で、屈曲角度の増加の経時変化を調べたが本実験では超過屈曲は認められなかった。ただし、もっと細かい時間間隔でみた場合は、超過屈曲が存在する可能性は否定できない。

次に、最上位葉枕によって茎頂端の鉛直方向への調節が行われているとすれば、最下位葉枕から屈曲反応が起こり、次第に上位葉枕へ移り、最後に最上位節葉枕で屈曲反応が起こる可能性が高い。このように、反応時間の開始時期や終了時期に葉枕間で差があれば、鉛直方向への屈曲角度の調節を容易に説明できる。

そこで第2実験において各葉枕の屈曲の経時変化を調べた結果、すべての葉枕はほぼ同時に屈曲を開始しており、また反応終了時期にも大差はなかった。従って、反応時間のズレをもって、各葉枕間の屈曲反応の差異を説明しようとする試みは否定された。

Kaufman ら⁶⁾は、オオムギやエンバクの葉枕では、横転処理後20～30分以内に屈曲を開始し、ほぼ24時間後まで屈曲角度が直線的に増加し、48～60時間後に屈曲を完了したことを報告している。

一方、佐藤ら⁸⁾は、水稻品種ササニシキの強勢茎を稔実初期に横転処理したところ、1時間後に屈曲が開始し、その後、少なくとも24時間後までは直線的に屈曲角度が増加したことを報告している。

佐藤ら⁸⁾の実験では横転処理後24時間で調査を打ち切っているので、横転の完了時期については明らかではないが、本実験の結果によれば、屈曲は約42時間後に完了した。従って、イネとオオムギやエンバクとの相違は、イネの方が屈曲を完了する時期がやや早かった点を除くと、大きな違いは認められなかった。

一方、屈曲の角度の増加は温度条件に左右されることが考えられる。実験結果に記してはないが、第1実験の第1区のようなポット栽培したインタクト個体を、そのまま横転した場合は、屈曲完了まで72～96時間を要した。この理由としては、植物体茎切片とはことなり、未伸長部位がついているので荷重がかかることも考えられる。しかし、未伸長部位を切除した第1実験の第2区でも屈曲終了までの時間にはかわりなかったので、戸外実験では夜温の低下などが完了時間の遅れをもたらした可能性が高い。従って、前述のイネとオオムギやエンバクとの屈曲反応の完

了時期に関する相違は、実験条件（温度など）の差によるもので、本質的な差異はないと考えられる。

次に、各葉枕間で屈曲反応時間に差異がないとすれば、葉枕相互の間で何らかの情報伝達（例えば植物ホルモンの相互移動など）を行って鉛直方向への調節を行っている可能性が考えられる。

しかし、第4実験の結果は、この可能性を否定するものであった。すなわち、各葉枕を単離してからつなぎ合わせて、養分その他の物質の連絡を断った状態にしても、切断しない対照区と全く同様な屈曲反応を示したからである。

さらに、各葉枕の位置を、任意に変えてつなぎ合わせた場合でも、各処理区の屈曲角度の総和は対照区と同様にほぼ90度に近い値となった。

ただし、第4実験において、反応能力の低下した下位節葉枕を最上位に配置したときは、屈曲角度の総和は100度近くの値となり、反応能力が大きな若い葉枕を上位に配置したときに比べて屈曲超過が大きいたことがみられた。

一般に若い上位節葉枕ほど大きな反応能力を示すので、微妙な角度の調節のためには生理的エージの若い上位節葉枕がその能力を保持しているものと推定される。

一方、第3実験では、下位節葉枕の屈曲を物理的に固定して抑えた場合、上位節葉枕はその減少分を補うように屈曲程度を増加させることが明らかになった。ただし、上位節葉枕を物理的に固定して屈曲を抑えた場合、下位節葉枕の屈曲角度に変化はなかった。これらのことは、上位にある葉枕は下位葉枕の屈曲によって引き起される重力刺激の減少に絶えず敏感に反応してみずからの屈曲を調節していることを示している。

以上、第1～第4実験の結果から、倒伏した1本の茎が直立位に姿勢を立て直すとき、各葉枕は他の葉枕との間に植物ホルモンのような化学的情報の交換無しに、各葉枕が独立して、それぞれのおかれた位置を察知して反応することが示された。また、各葉枕のその反応の大きさや反応の正確さは葉枕のエージに左右されることが示唆された。

謝辞: 本実験を行うにあたり、多大の協力をいただいた大友健二技官に感謝いたします。

引用文献

1. Arslan, N. and T. Bennet-Clark 1960. Geotropic behaviour of grass nodes. *J. Exp. Bot.* 11: 1-12.

2. Brock, T. G. and P. B. Kaufman 1988. Competency for graviresponse in the leaf-sheath pulvinus of *Avena sativa*: Onset to loss. Am. J. Bot. 75: 1672—1677.
 3. 檀上 勉 1949. 禾穀類の倒伏に関する研究. 第1報 麦類の背地性について. 日作紀 18: 147—149.
 4. Dayanandan, P., H. V. Herard and P. B. Kaufman 1977. Structure of gravity-sensitive sheath and internodal pulvini in grass shoots. Am. J. Bot. 64: 1189—1199.
 5. ——— and P. B. Kaufman 1984. Analysis and significance of gravity-induced asymmetric growth in the grass leaf-sheath pulvinus. Ann. Bot. 53: 29—44.
 6. Kaufman, P. B. and P. Dayanandan 1984. Hormonal regulation of the gravitropic response in pulvini of grass shoots. In Hormonal Regulation of Plant Growth and Development. Vol. I (Ed.) S. S. Purohit, Agro Botanical Publishers, Bikaner, India, 369—385.
 7. ———, T. G. Brock, I. Song, Y. B. Rho and N. S. Ghosheh 1987. How cereal grass shoots perceive and respond to gravity. Am. J. Bot. 74: 1446—1457.
 8. 佐藤 庚・新発田修治 1981. 稲の葉枕内の結晶平衡石について. 日作紀 50: 77—78.
 9. Song, I., C. R. Lu, T. G. Brock and P. B. Kaufman 1988. Do starch statoliths act as the gravisensors in cereal grass pulvini? Plant Physiol. 86: 1155—1162.
 10. Srinivasan, J., P. Dayanandan and P. B. Kaufman 1979. Silica distribution in *Equisetum hyemale* var. *Affine* L. (Engelm.) in relation to the negative geotropic response. New Phytol. 83: 623—626.
 11. 高橋 清・大竹博行・星川清親 1992. イネ主茎の重力屈性の生育時期による変化. 日作紀 61: 623—628.
 12. Wright, M. 1986. The acquisition of gravisensitivity during the development of nodes of *Avena fatua*. J. Plant Growth Regul. 5: 37—47.
-