アスパラガス貯蔵根における発芽前後の糖の変化

金 永植*・崎山亮三

東京大学農学部 113 東京都文京区弥生

Changes in Carbohydrates of Asparagus Storage Roots on Sprouting

Young Shik KIM and Ryoza SAKIYAMA

Faculty of Agriculture, University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo 113

Summary

Changes in carbohydrates of the storage roots of asparagus on sprouting were studied.

1. In the storage roots, fructose, sucrose and fructans were present consistently, but glucose was rarely found. Fructans as storage carbohydrates were identified from 3 to 13 degrees of polymerization.

2. There was a carbohydrate concentration gradient along the storage root 2 days after sprouting. Concentrations of fructose and sucrose increased toward the root apex, but those of fructans decreased.

3. In rhizomes, concentrations of fructose and glucose were almost equal, and the concentration of sucrose was 5 times that of hexose.

4. Before sprouting, concentrations of fructose and sucrose in the storage roots decreased, but those of fructans did not change remarkably by 1 day after sprouting.

5. After sprouting, the concentration of fructose in the storage roots began to increase from 5th day at 20°C and from 8th day at 10°C. The increasing rate was higher at 20°C. Concentrations of sucrose and fructans did not change much.

6. In the detached root segments, no changes were detected in carbohydrate concentrations regardless of temperature.

7. Exogenously applied plant hormones such as GA₃, GA₄ and IAA did not influence carbohydrate concentrations in the detached root segments, regardless of temperature. It was suggested that breakdown of fructans in intact storage roots was not influenced by plant hormones.

緒 言

アスパラガスは他のユリ科植物(2)と同様にフルクタンを貯蔵糖とする(20)。アスパラガスに存在するフルクタンは重合度(以下DPと称する)が3~15である(20)。フルクタンは若茎の生長や収穫と共に減少した後、8月から増加し始め、休眠の直前に最大になる(3, 6, 20, 21)。

著者らは、若茎の生長に対して、光の有無の影響はないこと(11)、地上部の温度が重要な影響を及ぼすこと(13)、貯蔵根の温度の影響は小さいこと(12)などを示した。そして、それらの結果から、貯蔵根に含まれる糖の分解や転流は、温度の影響を顕著に受ける、地上部の生

長活性に依存する可能性を推測した。地上部の生長活性が貯蔵根における糖の分解や転流に影響を及ぼす経路としては、若茎から植物ホルモンなどの物質が貯蔵根へ移動し、作用する可能性や、若茎における糖消費の結果として生ずる若茎—根間の糖濃度勾配が貯蔵根の糖の転流、さらにはフルクタンの分解を促す可能性などを考えることができる。

アスパラガスの休眠芽の発芽にはGA₃とABAが(15)、地上部の細胞の伸長にはIAAが(1)関与することが報告されている。また、オオムギのアリューロン細胞内のデンプン分解酵素である、 α -アミラーゼの合成とその制御にはGA₃とABAが関与している(14, 16)。これらの報告を参照すると、アスパラガス貯蔵根の糖の転流やフルクタンの分解に植物ホルモンが関与している

1988年8月29日 受理

* Present address: Department of Horticulture, Korea University, Seoul, 136 Korea

可能性を否定できない。

本報では、まず、アスパラガス貯蔵根における発芽前後の糖の組成と濃度の変化を調査し、ついで、それらの変化に対する数種の植物ホルモンの関与の可能性を調べた。

材料及び方法

すべての実験は東京大学農学部のは場で育てた、休眠中の1～2年生アスパラガス（品種：メリーワシントン 500 W）の根株を用い、暗黒条件の温度を制御した恒温器の中で行った。

実験1：地上部がついている貯蔵根において、発芽前後の糖の変化を時間別及び部位別に調べた。1985年4月21日に播種し、育てた1年生根株を翌年1月24日に掘り上げ、水洗後 NaOCl (100 ppmCl) 水溶液に10分間浸漬した後、ふたたび水洗いした。その中から2根株選んで、水の入った1.5 l ポリ鉢に1株ずつ入れた。恒温器の気温25℃は、水温は24℃であった。水はエアープンプで通気し、毎日交換した。発芽は実験開始後4日目に認められた。根株当り2本の貯蔵根を採取し、糖含量の時間的変化の調査には根茎より5 cm までの部位を切り取り、分析するまで凍結保存した。糖含量の部位別調査には発芽後2日目の根株の30 cm 以上の貯蔵根を根茎側より5 cm ずつ6部分切り取り、分析に用いた。

実験2：貯蔵根における糖の発芽後の変化とそれに対する根温の影響を部位別に調べた。1986年4月15日に播種し、育てた1年生根株を翌年2月28日に掘り上げ、5℃の暗室で貯蔵した。3月28日に2根株を取り出した。根の長さは30～35 cm であった。1株ずつを気温25℃一定で、根温10、20℃の条件においた。実験開始後0、1、6、9、12日目に貯蔵根を各根株から3本ずつ採取し、根茎より6～12 cm、18～24 cm の2ヶ所を分析に供試した。なお、発芽は根温に関係なく処理開始後1日目に起こった。実験終了時には5本の根が残っていた。

実験3：貯蔵根の切片における糖の変化を調べた。実験2で用いた根株と同じ条件で育成した根株の1株から、3月11日に、24本の貯蔵根を採取し、根茎より5～13 cm の切片を調製し、12本ずつ気温15、25℃の恒温器に入れた。貯蔵根の温度はそれぞれ11、23℃であった。貯蔵根の切片は排水できる容器の上においたタオルの間にはさみ、タオルに水を散布して水分を保った。実験開始後0、1、4、7日目に各温度で3本ずつ取り出し、両端の0.5 cm を除去し、糖の分析に用いた。切片は実験終了時まですべて外観上健全であった。なお、同一条件で他の根株を育てたところ、2日後に発芽

した。

実験4：根茎の糖の組成を調べた。1986年4月15日に播種した2年生根株を1988年1月4日に掘り上げ、長さが8 cm 以上の根茎を選び、根茎についている芽及び表面の組織を除去した後、3つに分割して分析した。芽に近い部位からA、B、Cと称した。

実験5：貯蔵根の糖の変化に及ぼす植物ホルモンの影響を調べた。実験4の根株と同様に育成した根株を1988年2月26日に掘り上げ、貯蔵根のうち根茎より3～19 cm の部分を採取した。貯蔵根ごとに糖濃度の差があったので16 cm の根切片を4等分し、それぞれを根茎に近い部分からA、B、C、Dと称し、それぞれを実験開始時より0、6、8、12日後に取り出し分析に用いた。切片は実験3と同じ方法でタオルにはさみ、初めの6日間15あるいは25℃に置いた。貯蔵根の温度は各々11、22℃であった。その後、15℃で24時間植物ホルモン処理を行い、その後15℃に置いた。反復は4で、反復当り2個の切片を用いた。植物ホルモン処理に当たってはGA₃あるいはGA₄を1 ml のエタノールに100 mg 溶かし、0.2 M 第2リン酸ナトリウム0.1 M クエン酸緩衝液(pH 6.0)で100 ppm とし、それに切片を入れ、通気した。対照区は緩衝液のみであった。

IAAの実験については貯蔵根のうち根茎より5～13 cm の部分を採取し、実験開始より0、6、12日後に無作為に4個ずつを取り出し、分析した。切片は上述のようにタオルにはさみ、15℃に置いた。IAAはGAと同様に100 ppm に調整した。

試料は新鮮重を測定して、凍結保存した。凍結試料は凍結乾燥した後、乳鉢中で磨砕し、約0.1 g の炭酸カルシウムを含む80 %エタノールで1時間半抽出し、室温まで冷却した後、ガラス繊維フィルター(Whatman GF/F)でろ過した。ろ液は約3 ml に濃縮した後、凍結乾燥し、水を2 ml 加えて溶解し、アセトニトリルを7 ml 加え、この溶液を0.35 μm ガラスフィルター(ADVANTEC GF75)でろ過した。ろ液は約1 ml に濃縮した後、凍結乾燥し、水を1 ml 加えて溶解し、19500×g で20分間遠心分離するか、あるいは0.45 μm メンブレンフィルター(DISMIC-13CP, ADVANTEC)でろ過し、分析するまで凍結保存した。

糖は高速液体クロマトグラフィーで定量した。カラムはCosmosil 5NH₂ (4.6 mmφ×150 mm、半井化学薬品)、検出器は示差屈折計(日本分析工業)、定量記録計はクロマトパック(島津製作所)であった。分析条件は流速1.0 ml/分、カラム温度33℃、圧力42～65 kgf/cm²であった。移動相としては還元糖とスクロースの分離定

Fig. 1. Chromatogram of fructans in the storage roots of asparagus: column, Cosmosil 5NH₂; eluent, 70% aqueous acetonitrile; column temperature, 33°C; flow rate, 1 ml/min. DP = degree of polymerization.

量には80%, フルクトランの分離定量には70%のアセトニトリル水溶液を用いた。カラムに注入する前に試料にはアセトニトリルを適量混ぜた。

ピークはフルクトース、グルコース、スクロース、メレジトースの順に現れた。アスパラガス貯蔵根に存在するDP 3以上のフルクトランの代表的なクロマトグラムを第1図に示した。アスパラガスの貯蔵根はフルクトランであることが確認されているので(20), 保持時間で同定し, 定量した。DP 3のフルクトランはメレジトースを用いて同定し, それ以外のフルクトランはイヌリンの不完全分解物の保持時間により同定した。イヌリンの不完全分解物は, イヌリン 30 mg を 1 ml の水に溶かし, 1N シュウ酸 0.05 ml を加え, 60°C で 15 分間分解させた後, 1N 水酸化ナトリウムで反応を止め, アセトニトリルを加えた後, 遠心分離し, その上澄みから回収した。フルクトラン濃度はメレジトースの濃度とピーク面積の関係から計算した(4, 5, 10, 18)。

結 果

貯蔵根における部位別の糖濃度(実験1)

部位により糖濃度の勾配が認められた。フルクトースとスクロースは貯蔵根の先端ほど多かった(第2図)。フルクトランは根茎から10~15cm まではほぼ一定であったが, それより先端では減少した(第3図)。グルコースは部位に関係なく微量存在した。フルクトランの中ではDP 3と4が多かった。根の乾物率は25% (根茎より0~5 cm), 24% (5~10cm), 22% (10~15cm), 18% (15~20 cm), 17% (20~25 cm) 及び 14% (25~30

Fig. 2. The distribution of sugar concentrations along the 30cm-long asparagus storage roots taken from crowns 2 days after sprouting. Each root was divided into 6 segments of 5 cm long, order of which was numbered distally toward the apex of the root. DP = degree of polymerization.

Fig. 3. The distribution of fructan concentrations along the 30cm-long asparagus storage root 2 days after sprouting. Each root was divided into 6 segments of 5 cm long, order of which was numbered distally toward the apex of the root. DP = degree of polymerization.

cm) で, 根の先端に近づくほど低かった。

貯蔵根における発芽前の糖の変化(実験1)

貯蔵根にはグルコースは少なく, フルクトースとスクロースが多く存在した(第4図)。実験開始後4日目に発芽した。フルクトースは初めの2日間急激に, その後

は緩やかに減少した。スクロースはフルクトースの2倍以上の濃度であったが、フルクトースと同様に減少した。フルクタンはDP13まで検出され、フルクタンの中では重合度が低いほど量が多かったが、どれもほとんど変化しなかった(第5図)。DP3はスクロースとほぼ等量であった。乾物率は時間につれあまり変化せず約26%であった。

根茎における糖の組成(実験4)

根茎にはフルクトースとグルコースが等量存在した(第6図)。スクロースはそれらの約5倍存在した。部位

Fig. 4. Changes in sugar concentrations of storage roots of asparagus before sprouting at 25°C. DP=degree of polymerization.

Fig. 5. Changes in fructan concentrations of storage roots of asparagus before sprouting at 25°C. DP=degree of polymerization.

Fig. 6. Sugar concentrations in the parts of the dormant rhizomes of 2-year-old asparagus. Rhizomes were peeled with the buds and storage roots removed.

AとBに比べ、部位Cで糖濃度が高かった。フルクタンはほとんど認められなかった。

貯蔵根における発芽後の糖の変化(実験2)

実験開始後1日目に発芽した。フルクトースは初め少量存在したが、20°Cでは6日目から、10°Cでは9日目から増加した。増加は20°Cで急激であった(第7-a図)。また、10°Cでは実験開始後9日以降の増加はわずかであった。フルクトース濃度は根茎から6~12cmの部位により18~24cmの部位で高い傾向があった。スクロースは10°Cでも20°Cでも若干減少する傾向を示したが、有意な変化ではなかった(第7-b図)。DP3~8のフルクタン濃度も重合度に関係なくほぼ一定で(結果は示していない)、その合計もほとんど変化を示さなかった(第7-c図)。

根の切片における糖の変化(実験3)

フルクトース、スクロース、フルクタンの各濃度は地上部がついている場合と違って、15°Cでも25°Cでもともにほぼ一定で、増加は認められなかった(第8図)。スクロースは25°Cより15°Cで多かったが、フルクトースとフルクタンは25°Cで多い傾向があった。

貯蔵根の糖濃度に及ぼす植物ホルモンの影響(実験5)

GA₃、GA₄の影響は実験開始後8~12日の糖濃度の変化により判定されるが、温度に関係なく、どの糖分画に対しても影響は認められなかった(第9図)。IAAに関しても実験を行ったが、その効果も認められなかった(結果は示していない)。

なお、実験開始時の糖濃度、特にスクロース濃度が処

Fig. 7. Changes in sugar concentrations of two different parts of storage roots of asparagus after sprouting at 10 and 20°C. Sprouting occurred 1 day after the start of experiments. DP=degree of polymerization.

Fig. 8. Changes in sugar concentrations of detached segments of the storage roots of asparagus at 15 and 25°C. Segments 5 to 13 cm away from the rhizomes were used. The control plant, kept in the same condition, sprouted 2 days after the start of the experiment. DP=degree of polymerization.

理温度間で明瞭に異なっていたが、これは貯蔵根ごとの変異によると思われた。また、実験開始後0～6日間の貯蔵根切片は植物ホルモンの処理がまだなされていないので、実験3の切片と同様な状態におかれたものであるが、この実験では25°Cでフルクトースとスクロースが減少し、15°Cではフルクトースが減少し、スクロースが変化しなかった。

考 察

貯蔵根における発芽前後の糖の変化

アスパラガス根株が発芽する前と後のそれぞれ数日間に糖濃度の変化がみられ(第4, 7図), 特にフルクトースとスクロース濃度の変化が顕著であった。

発芽前4日目から発芽後2日目までのフルクトース濃

度の減少は根株を低い外気温から25°Cの処理温度に移したために呼吸が促進されたことが一因と思われるが、その後生ずる発芽の準備のために使われた可能性がある。もし、そうだとした場合、まだ発芽は実際には生じていないので、スクロースの減少は転流(17)によるものではなく、フルクトースの減少を補うための代謝によるものかもしれない。その間、フルクタンには明瞭な変化がなかったが(第5図)、それはスクロースに比べ多量に存在するので、大きな変化を示さなかったと考えられる。

発芽後1日目のDP3の低下(第4図)は加水分解が生じたことを推察させる。発芽後1日目にはDP3とスクロースが等量存在したのに対し、発芽後2日目にはスクロースがDP3より少なかったという結果(第2図)

Fig. 9. Effects of GA₃ and GA₄ on sugar concentrations in the segments of storage roots of 2-year-old asparagus at 15 and 25°C. Each of four successive 4 cm-long segments of a root part 3 to 19 cm away from the rhizome was sampled distally in order on 0, 6, 8, or 12 days after the start of the experiment, respectively. Hormones were applied for 24 hours on 6 days after the start of the experiment.

はスクロースがフルクタン分解に先立って消費されたことを示唆している。発芽後1日目以後に認められた、フルクトース濃度の増加(第7図)はフルクタンの加水分解によると考えられるが、一部はフルクトース濃度の高い先端側の組織(第2図)からの転流も寄与しているであろう。フルクトース濃度の上昇にともなってスクロース濃度の上昇を期待できるが、実際には認められなかった。これはスクロースが一般的に糖の転流形態である(17)ので、合成されたスクロースは若茎へと転流し、そのために濃度が高まることがなかったと考えることにより説明できよう。

地上部や根茎から切り離した貯蔵根の切片ではフルクトースは変化を示さない(第8図)か、あるいは減少し(第9図, 実験開始後0~6日目までの変化)、若茎が生長している場合のように増加することはなかった。貯蔵根を根茎から切り離し、切片としたために、その部分のフルクトース濃度が増加しなくなる原因には、(1)切片の地上部側の切断により、若茎や根茎の影響が断たれることに由来するものと、(2)根の先端側の切断によりそれより先の部分の影響が断たれることに由来するものがある。 (1)については、若茎からの刺激として植物ホルモンを予想し、GA₃, GA₄, IAAの関与を切片を用いて検討したが、いずれも直接的な効果を示さず、植物ホルモンが貯蔵根のフルクタン分解に関係している可能性

は小さいと判断した。予想される若茎の影響の仕方をもうひとつ挙げるができる。それは貯蔵根の転流糖を消費することにより、地上部と貯蔵根の間に転流糖の濃度勾配を作りだすことである。すなわち、その勾配の発生は貯蔵根で生成された転流糖を除去するように作用し、その結果、貯蔵根における転流糖の生成を高めるようにフルクタンの分解を促すことになる。フルクタンの分解産物であるフルクトースはスクロースに変化したのちに転流すると思われるので、一時的なフルクトース濃度は増加を予想できる。これについては今後定量的な研究が必要であらう。(2)の可能性については、先端側で生成された糖が根の切断により流入して来なくなることは予想されることであらう。

ところで、貯蔵根各部の糖の濃度には、そのような転流中の糖も関係すると思われるが、そうであれば、実験5(第9図)で実験開始時にもかかわらず処理間に認められた糖濃度の相違を説明できるかもしれない。すなわち、採取する切片を通過中の糖の量が貯蔵根ごとに異なるために、切片の糖濃度が異なる可能性が生ずるからである。なお、切片部分におけるフルクトースやスクロースの生成速度の違いも考えられることであるが、切片にしてから6日後(第9図)には、糖濃度が低下するとともに、供試した貯蔵根間にみられる、それらの糖濃度の差が小さくなる事実があるので、おそらくこの間に消費される糖は主として転流糖であろうと推察される。

各器官における糖の組成及び転流

若茎が生長しているアスパラガス根株において、各器官の糖の組成はそれぞれ特徴的な様相を示した。貯蔵根ではDP 3以上の糖、スクロース、フルクトース、少量のグルコースが存在したが、根茎ではDP 3以上の糖はごく微量でスクロースが多量に存在し、フルクトースとグルコースは少量ずつ等量存在した。若茎には部位に関わらずスクロースがほとんど存在せず、主としてグルコースとフルクトースが等量存在している(崎山亮三・鈴木 謙, 未発表)。

一般にフルクタンを貯蔵糖とする植物はスクロースを転流糖とする(17)。貯蔵根の先端と基部の間に認められたスクロースの濃度勾配は、スクロースが貯蔵根の先端から若茎へ転流することを有利にすると推測される。強制休眠下にある根茎のスクロース濃度(根茎の古い部分を除く)は5 mg/g 新鮮重で、貯蔵根における濃度より低いこともその推測を裏付ける。発芽後の根茎ではスクロース濃度がもっとも低くなる傾向が観察されるので(約3 mg/g 新鮮重)、若茎の生長中には濃度勾配がもっと急になっている可能性がある。

Henry と Darbyshire (2,7) はタマネギ球の内部にはフルクタンが多く、外部にはフルクトースが多いことから、フルクタンは内側で合成され、外側で分解されると推定した。本実験では、フルクタンの濃度勾配はスクロースやフルクトースと逆であることから、根の先端の方からフルクタンの分解が進むことが推測される。

一方、貯蔵根ではグルコースがいつも微量しか存在しないのは、フルクタンが分解してフルクトースが生成してもイソメラーゼ活性が低いのでグルコースにならないためであるとも考えられるが、スクロースの合成が盛んに行われているので、イソメラーゼにより生じたグルコースがスクロースの合成などに使われるためであると推察される。また、生成したグルコースはフルクトースより優先的に呼吸などの基質として消費される可能性もある。グルコースが代謝されやすいことに関しては、Hogan と Hendrix (8) は、フルクタンの合成の時にフルクトースは合成に使われ、グルコースが選択的に代謝される可能性を報告している。なお、Jefford ら(9)は、キクイモにおいて、フルクタンの分解の時にグルコースが増加するという、アスパラガスの場合とは異なる事実を報告しているが、その報告は植物の種によりフルクタン分解機構が異なることを示すものかもしれない。

摘 要

発芽前後のアスパラガスの貯蔵根における糖の変化を調べた。

1. 発芽前後のアスパラガスの貯蔵根には、フルクトースとスクロースが存在し、グルコースは微量存在した。フルクタンは多量に存在し、その重合度は13まで検出できた。

2. 発芽後2日目の貯蔵根では、根茎から遠いほどフルクトースとスクロースの濃度が高くなり、フルクタン濃度は低くなった。

3. 休眠中の2年生根茎には、フルクトースとグルコースが等量存在した。スクロースはフルクトースの約5倍存在した。

4. 貯蔵根において、発芽4日前から発芽後1日まではフルクトースとスクロースは減少する傾向を示した。フルクタンは重合度に関わらず、あまり変化しなかった。

5. 発芽以降の貯蔵根では、フルクトースは20℃で発芽後5日目から、10℃で8日目から増加した。増加は20℃で急であった。スクロースとフルクタンはあまり変化しなかった。

6. 根茎より切り離した貯蔵根の切片の場合には、温度に関わらず、フルクトース濃度の増加が認められな

った。

7. 貯蔵根の切片の糖組成及び濃度に対する GA₃、GA₄、IAA の処理効果は認められなかった。貯蔵根のフルクタンの分解には植物ホルモンは関与していないと考えられた。

謝 辞 GA₃ と GA₄ は協和醸酵工業大島康平・田中丸邦彦両氏より提供を受けた。ここに深謝いたします。

引用文献

1. CHANDA, S.V., A.K. JOSHI, P.N. KRISHNAN, P.P. VAISHNAV and Y. D. SINGH. 1986. Distribution of indoleacetic acid oxidase, peroxidase, and esterase activities in relation to elongation growth in pearl millet internode. J. Plant. Physiol. 122: 373-383.
2. DARBYSHIRE, B. and R. J. HENRY. 1978. The distribution of fructans in onions. New Phytol. 81: 29-34.
3. FIALA, V. and E. JOLIVET. 1982. Variations quantitatives en composés azotés et glucidiques de racines d'asperges, mâles et femelles, au cours de leur première année de culture. Agronomie 2: 735-740.
4. FREHNER, M., F. KELLER and A. WIEMKEN. 1984. Localization of fructan metabolism in the vacuoles isolated from protoplasts of Jerusalem artichoke tubers (*Helianthus tuberosus* L.). J. Plant Physiol. 116: 197-208.
5. 萩原清和・津田明子・市川富夫・金谷健一郎・米山 智・須田浩行・岩尾裕之. 1983. ガスクロマトグラフィー及び高速液体クロマトグラフィーによるフラクトオリゴ糖の分離定量. 食衛誌. 24: 558-562.
6. HAYNES, R. J. 1987. Accumulation of dry matter and changes in storage carbohydrate and amino acid content in the first 2 years of asparagus growth. Sci. Hortic. 32: 17-23.
7. HENRY, R. J. and B. DARBYSHIRE. 1979. The distribution of fructan metabolising enzymes in the onion plant. Plant Sci. Lett. 14: 155-158.
8. HOGAN, M. E. and J. E. HENDRIX. 1986. Labeling of fructans in winter wheat stems. Plant Physiol. 80: 1048-1050.
9. JEFFORD, T. G. and J. EDELMAN. 1963. The metabolism of fructose polymers in plants. II. Effect of temperature on the carbohydrate changes and morphology of stored tubers of *Helianthus tuberosus* L. J. Exp. Bot. 14: 56-62.
10. KAINUMA, K., T. NAKAKUKI and T. OGAWA. 1981. High-performance liquid chromatography of maltosaccharides. J. Chromato-

- graphy 212: 126-131.
11. 金 永植・崎山亮三. 1989. アスパラガス若茎の生長に対する肥料及び光の影響. 園学雑. 58: 161-166.
 12. 金 永植・崎山亮三. 1989. アスパラガス若茎の伸長生長に及ぼす貯蔵根の量及び温度の影響. 園学雑. 58: 377-382.
 13. 金 永植・崎山亮三・田附明夫. 1989. アスパラガス若茎の伸長生長に及ぼす気温の影響と若茎重の推定. 園学雑. 58: 155-160.
 14. LIN, S. S. L. and T. H. D. HO. 1986. Mode of action of abscisic acid in barley aleurone layers: Induction of new protein by abscisic acid. Plant Physiol. 82: 289-297.
 15. MATUBARA, S. 1980. ABA content and levels of GA-like substances in asparagus buds and roots in relation to bud dormancy and growth. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 105: 527-532.
 16. MUNDY, J. 1984. Hormonal regulation of α -amylase inhibitor synthesis in germinating barley. Carlsberg Res. Commun. 49: 439-444.
 17. POLLOCK, C. J. 1984. Physiology and metabolism of sucrosylfructans. p. 97-114. In: D. H. LEWIS (ed.). Storage Carbohydrates in Vascular Plants. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
 18. SCOBELL, H. D., K. M. BROBST and E. M. STEELE. 1977. Automated liquid chromatographic system for analysis of carbohydrate mixtures. Cereal Chem. 54: 905-917.
 19. SHELTON, D. R. and M. L. LACY. 1980. Effect of harvest duration on yield and on depletion of storage carbohydrates in asparagus roots. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 105: 332-335.
 20. 塩見徳夫. 1982. アスパラガス (*Asparagus officinalis* L.) 根の Fructosyltransferases に関する研究. 北海道大農邦文紀要 13: 242-316.
 21. 多賀辰義・岩淵晴郎・山吹一芳・佐藤滋樹. 1980. アスパラガスの生産に及ぼす環境要因の解析. 第1報. 若茎収穫期間の長短と貯蔵根中の炭水化物濃度及び収量. 北海道立農試集報. 43: 63-71.