トルコギキョウのロゼット株と抽だい株における葉の形態と光合成特性

竹崎あかね^{1,2*}・吉田裕一²・梶田正治²

¹ 近畿中国四国農業研究センター 765–8508 善通寺市仙遊町

² 岡山大学大学院自然科学研究科 700–8530 岡山市津島中

Leaf Structure and Photosynthetic Properties in Rosetting and Bolting *Eustoma* Plants

Akane Takezaki^{1,2*}, Yuichi Yoshida² and Masaharu Masuda²

¹ National Agricultural Research Center for Western Region, Zentsuji 765–8508

² Graduate School of Natural Science and Technology, Okayama University, Okayama 700–8530

Summary

Leaf structure and photosynthetic properties of an individual leaf and a whole plant were compared between rosetting and bolting plants in *Eustoma grandiflorum* (Raf.) Shinn. Leaves on bolting plants (BP) were thinner, had smaller mesophyll cells, and lower chlorophyll content compared to the leaves on rosetting plants (RP). The photosynthetic capacity of upper leaves on a leaf area basis was lower in BP than in RP. On a leaf area basis, the amount of ¹³C incorporated into upper leaves of BP was less than RP, but that into lower leaves of BP was significantly larger than RP. On a dry weight basis, the total amount of ¹³C incorporated into BP, similar to the relative growth rate, was 1.6 times larger than that fixed on RP. These results indicate that rapid growth in BP does not depend on changes in the photosynthetic capacity of leaves, but on the increase in leaf area and improvement of light-intercepting characteristics of the whole plant.

Key Words: bolting plant, *Eustoma grandiflorum*, leaf structure, photosynthesis, rosetting plant.

緒 言

トルコギキョウは、夏の高温によってロゼット化が誘導されると、秋冬期に好適な温度条件を維持しても開花が著しく遅延する(吾妻ら, 1988)。しかし、一定期間の低温によってロゼット打破されると、高温条件下で抽だい、開花が促進される(Ohkawaら, 1994; 竹田, 1995)。抽だいを開始した個体は、展葉が早まり地上部乾物重も急激に増加することから(竹崎, 未発表)、個体の光合成能力は抽だいにともなって向上するものと推察される。

トルコギキョウの光合成特性については、同化箱を用いて、抽だい株で調査されている(山口, 1992; 今村ら, 1989)。しかし、休眠の類似現象と考えられるロゼット状態の株については報告がなく、ロゼット株と抽だい株の光合成特性の差異については明らかでない。一般に、個葉の光合成能力は葉身の厚さや葉肉細胞の大きさ、葉の

構造などによって異なるとされることから(長南, 1983)、トルコギキョウにおいてもロゼット株の多肉化した低出葉と抽だい株の普通葉では光合成特性が異なると推測される。また、ロゼット株の低出葉は短縮茎に密集して配置されているのに対して、抽だい株の普通葉は伸長した茎に立体的に配置されていることから、相互遮蔽が少ない抽だい株は光の利用効率が高いと推測される。

ここでは、ロゼット株と抽だい株における葉身の形態ならびに個葉と個体の光合成特性の差異について調査し、抽だいにともなうトルコギキョウの生育特性の変化について考察した。

材料および方法

実験 1. ロゼット株と抽だい株における葉身の形態と個葉の光合成特性

実験 1-A. 異なる温度条件で栽培したロゼット株と抽だい株の比較

トルコギキョウ ‘F₁つくしの雪(サカタのタネ)’を2月28日にメトロミックス 350(Scotts-Sierra)を詰めた200穴セルトレイに播種し、30℃(高温条件)と23℃(涼温条件)に設定した自然光型人工気象室で栽培した。日長は蛍

2003年7月3日 受付. 2003年11月7日 受理.

* Corresponding author.

本報告の一部は園芸学会平成12年度秋季大会、第26回国際園芸学会で発表した。

光灯による補光(4時~7時, 17時~20時; 光合成有効量子束密度(PPFD) $6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$)で16時間とした。クレハ園芸培土(呉羽化学)と与作N-150(チッソ旭肥料)の等量混合培養土を満たした3号ポリポットに、いずれも4月24日に鉢上げし引き続き人工気象室内で栽培した。

高温条件下でロゼット化した株(茎長1 cm, 展葉節数10)と涼温条件下で抽だいした株(茎長29 cm, 展葉節数13)を用いて以下の調査を行った。曇天であった6月13日にロゼット株と抽だい株のそれぞれ2株について、光合成蒸散測定装置(LI-COR, LI-6400)で光合成速度を、葉緑素計(ミノルタ, SPAD-502)でSPAD値を測定した。光合成特性は、ロゼット株においても光を十分に受けていた最新展開葉から4~5節下位の葉を対象として、PPFD $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ (発光ダイオードによる人工光), 葉温 23°C , CO_2 濃度 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ の条件で測定した。なお高温条件下で生育させたロゼット株は、5日間涼温条件下で順化後に光合成速度を測定した。また、ロゼット株と抽だい株の最新展開葉から4節下位の葉の葉面積、新鮮重をそれぞれ3葉ずつ測定して、比葉重(葉身新鮮重/葉面積)を算出し、SPAD値ならびに向軸、背軸両面の気孔密度(1葉身当たり5視野)と孔辺細胞長(1葉身当たり15細胞)をそれぞれ2葉ずつ測定した。

実験1-B. ロゼット株とロゼット打破後の抽だい株の比較
 ‘つくしの雪’を3月9日に播種し、 32°C に設定した自然光型人工気象室内で栽培した。日長は実験1-Aと同様に16時間とした。実験には、5月18日から7月23日まで66日間低温処理(低温貯蔵庫内, 10°C ; 16時間日長, PPFD $6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$)を行ってロゼット打破した後再び自然光型人工気象室に戻して栽培を続けた抽だい株と播種から実験終了まで自然光型人工気象室内で栽培したロゼット株を供試した。両者は実験1-Aと同様の培養土を満たした3号ポリポットに4月9日に鉢上げし、7月24日に6号プラスチックポットに植え替えた。曇雨天であった8月30日に、両者のそれぞれ3株について最新展開葉から4節下位葉の光合成速度を測定した。光合成速度は実験1-Aと同様の装置を用いて、 CO_2 濃度 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 葉温 30°C の条件で、PPFDを $0 \sim 1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ に変化させて測定した。また、同じ葉の比葉重とクロロフィル含量を測定した。葉のクロロフィルは、80%アセトンで抽出し645, 663 nmにおける吸光度(OD)を分光光度計(島津製作所, UV-1200)で測定して、その含有量(C)を以下の式, $C = 20.2\text{OD}_{645} + 8.02\text{OD}_{663}$ (Arnon, 1949)を用いて算出した。

実験2. ロゼット株とロゼット打破後の抽だい株における個体の光合成特性

‘つくしの雪’を10月24日に播種し、実験1-Bと同様の自然光型人工気象室内で栽培した。そして実験1-Aと同様の培養土を満たした3号ポリポットに11月24日に鉢上げした。実験には、翌年1月16日から3月5日まで7

週間、実験1-Bと同様の低温処理をした後再び自然光型人工気象室に移して栽培を続けた抽だい株と播種から実験終了まで自然光型人工気象室内で栽培したロゼット株を供試した。抽だい株への低温処理終了後22日目となる3月27日に、後述の条件で $^{13}\text{CO}_2$ を同化させた。この時点でロゼット株は節間の伸長が認められなかったのに対して、抽だい株は茎長が約4 cmに達していた。また、いずれの株も展葉節数は8~9節であった。両者のそれぞれ6株を上位6節の展開葉を残して切除し、アクリル製チャンバー($50 \times 50 \times 40 \text{ cm}$, 温度 $25 \sim 27^\circ\text{C}$, 湿度 $25 \sim 35\%$, PPFD $210 \sim 220 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$; メタルハライドランプ)内に入れて5日間順化した。そして、チャンバー内において5 gの99 atom%の $\text{Ba}^{13}\text{CO}_3$ に50%乳酸100 mlを加えて $^{13}\text{CO}_2$ を発生させ4時間同化させた後、直ちに新鮮重、葉面積を部位別に測定した。乾物重は、各部位ごとに 70°C で通風乾燥した後測定した。測定は上位葉(最新の展開した対生葉とその1節下位の対生葉; L_{0+1}), 中位葉(L_{2+3}), 下位葉(L_{4+5}), および未展開葉を含む茎に分別して行った。試料を粉碎後、アンカマス(PDZ ヨーロッパ, ANCA-SL)によって ^{13}C atom %を測定した。この値から自然界に存在する濃度(1.1%)を差し引いて ^{13}C atom excess%を算出し、 ^{13}C 同化量を単位葉面積当たりおよび単位乾物重当たりに換算した。

結果および考察

実験1. ロゼット株と抽だい株における葉身の形態と個葉の光合成特性

実験1-A. 異なる温度条件下で栽培したロゼット株と抽だい株の比較

抽だい株の葉身は伸長した茎に立体的に配置されており下位葉まで十分に光を受け得る体勢にあったが、ロゼット株の葉身は短縮茎に水平に重なり合って配置されており、下位葉はごく一部しか光を受けていなかった。光合成の適温である 23°C (今村ら, 1989)で、最新展開葉から4および5節下位の葉の向軸面での光合成速度を測定した結果、両者に有意な差は認められなかったものの抽だい株はロゼット株よりもやや低い値を示した(第1表)。また、葉の厚みの指標である比葉重とSPAD値を調査したところ、いずれも抽だい株がロゼット株よりも有意に小さかった(第1表)。

これらの葉の気孔はトルコギキョウ葉身の向軸、背軸両面にほぼ同等の密度で存在した。気孔密度は抽だい株がロゼット株と比較して両面とも多く、ロゼット株の1.4~2倍であった。また、孔辺細胞は抽だい株がロゼット株と比較して、有意に小さかった(第2表)。

実験1-B. ロゼット株とロゼット打破後の抽だい株の比較

光合成の最適温度は生育温度に影響を受けることから(Berry・Bjorkman, 1980), 実験1-Aの結果は測定した葉の温度前歴に影響を受けていた可能性があると考えら

れた。そこで低温でロゼット打破した株をロゼット株と同一条件下で栽培し、高温条件下での光合成速度を測定した。ロゼット打破した株(以下、抽だい株)は、低温処理終了後に抽だいを開始して、測定時まで9~10節の普通葉を展開し出らした。したがって、いずれの株も測定対象とした葉は高温条件下で展開したものであった。

第3表に示したように、抽だい株の比葉重および単位葉面積当たりのクロロフィル含量は、ロゼット株の約50%となった。抽だい株の普通葉はロゼット株の低出葉と比較して薄く、葉色も淡いといえる。常法によってパラフィン切片を作成し、光学顕微鏡下で観察した結果、抽だい株のさく状組織、海綿状組織の厚さは、いずれもロゼ

ット株の約50%であった(第1図)。

ヒマワリはジベレリン生合成阻害剤であるアンシミドールを散布することによって、葉が肥厚化し、クロロフィル含量が高くなる(Starmanら, 1990)。また、Hisamatsuら(1998)は、トルコギキョウのロゼット株の内生ジベレリン量(GA_1 , GA_{19} , GA_{20} , GA_{44} および GA_{53})が抽だい株よりも少ないことから、初期13位水酸化経路における GA_{53} より上流の生合成系がロゼット株ではブロックされていると推測している。これらのことから、トルコギキョウの抽だいにともなう葉身の厚みの変化にも、内生ジベレリン量の変化が関与している可能性が考えられた。

抽だい株では、ロゼット株と同様にさく状組織と海綿

Table 1. Differences in morphological and photosynthetic properties of the *Eustoma* leaves between rosetting plants grown at 30°C and bolting plants grown at 23°C.

Morphological type	Specific leaf weight (mgFW · cm ⁻²)	SPAD value ^z	Photosynthetic rate (μmol CO ₂ · m ⁻² · sec ⁻¹) ^y
Rosetting	51.5	74.6	10.7
Bolting	34.8	55.2	9.9
Significance	**	**	NS

^z Relative value of chlorophyll measured with SPAD-502 (Minolta).

^y Measured at 600 μmol · m⁻² · sec⁻¹ PPFD, 23°C leaf temperature and 400 μmol · mol⁻¹ CO₂.

NS, ** indicate non-significant, significant at $P < 0.01$ by t -test.

Table 2. Differences in stomatal density and length of guard cell of adaxial and abaxial surfaces of *Eustoma* leaves between the rosetting plants grown at 30°C and bolting plants grown at 23°C.

Morphological type	Stomatal density (× 10 ⁷ · m ⁻²)		Length of guard cell (μm)	
	Adaxial	Abaxial	Adaxial	Abaxial
Rosetting	6.5	5.1	22.4	20.5
Bolting	9.1	10.2	19.6	19.7
Significance				
Rosette × Bolt (A)		**		**
Adaxial × Abaxial (B)		NS		NS
A × B		**		*

NS, *, ** indicate non-significant at $P < 0.05$ and 0.01 by 2-way ANOVA.

Table 3. Differences in morphological properties of *Eustoma* leaves between rosetting and bolting plants. Rosetting plants were grown at 32°C. Bolting plants were grown at 32°C for 10 weeks, exposed to 10°C for 66 days and subsequently grown at 32°C for 5 weeks.

Morphological type	Specific leaf weight (mgFW · cm ⁻²)	Chlorophyll content (μg · cm ⁻²)
Rosetting	67	89
Bolting	32	48
Significance	**	**

NS, *, ** indicate non-significant, significant at $P < 0.05$ and 0.01 by t -test.

Fig. 1. Transverse sections of *Eustoma* leaves in rosetting (a) and bolting (b) plants. P, palisade mesophyll tissue; S, spongy mesophyll tissue. Rosetting plants were grown at 32°C. Bolting plants were grown at 32°C for 10 weeks, exposed to 10°C for 66 days and subsequently grown at 32°C for 5 weeks.

状組織の分化が見られたものの、さく状組織の細胞間隙がロゼット株よりも大きく、葉身の背腹性が小さかった(第1図)。さく状組織と海綿状組織の分化には葉の発育途中における光環境が重要な影響を与える(寺島, 1992)。ロゼット株と抽だい株における葉身の背腹性の違いは、比較的直立して展開する抽だい株の普通葉と、水平に展開するロゼット株の低出葉との光環境の違いを反映しているものと考えられる。

第2図には、光-光合成曲線を示した。暗呼吸速度は、抽だい株で $2.4 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ 、ロゼット株で $2.8 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ となり、葉の薄い抽だい株が有意に低くなった。単位葉面積当たりの光合成速度は、両者共に PPFD 約 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ まではほぼ直線的に増加し、約 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ で飽和光合成速度に達

Fig. 2. Light-response curves for photosynthetic rate of *Eustoma* leaves in rosetting (◆) and bolting (◇) plants. Rosetting plants were grown at 32°C. Bolting plants were grown at 32°C for 10 weeks, exposed to 10°C for 66 days and subsequently grown at 32°C for 5 weeks. Measurements were conducted at 30°C leaf temperature and $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$.

した。また、PPFD $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ 以下での単位葉面積当たりの光合成速度は両者の間に有意な差は認められなかったが、飽和光合成速度は抽だい株がロゼット株より有意に小さくなった(第3図)。葉の厚みと光合成速度に正の相関関係があることは数種の植物において示されている(長南, 1983)。またトルコギキョウでは、葉色の濃い品種ほど光合成速度が高い傾向にあると報告されている(今村ら, 1989)。以上のことから、第3表で示したように抽だい株は葉が薄くクロロフィル含量が少ないために、光を吸収する能力が劣り、強光条件下における単位葉面積当たりの光合成速度が低くなると考えられる。ただし、第3図に示したように、単位クロロフィル当たりの光合成速度は、逆に抽だい株がロゼット株よりも大きくなった。このことから、クロロフィル当たりの光合成効率は抽だい株の方が高いといえる。また、抽だい株は単位新鮮重当たりの光合成速度もロゼット株より大きかったことから、相対生長率も大きいと推測された。一方、蒸散速度と細胞内 CO_2 濃度には、ロゼット株と抽だい株の間に有意な差が認められなかった(データ省略)。

実験2. ロゼット株とロゼット打破後の抽だい株における個体の光合成特性

実験1の結果から単位葉面積あたりの光合成速度は、抽だい株がロゼット株より若干低いことが明らかとなった。そこで、ロゼット株と抽だい株の光合成特性を個体単位で比較するため、各葉位および株全体での CO_2 同化量を、 ^{13}C を用いて測定した。

7週間の低温処理中に無処理株(ロゼット株)は本葉を約2節展開したのに対して、処理株(抽だい株)は葉を展開せず、ほぼ生育が停止した状態にあった。しかし、処理終了時から実験開始時までには抽だい株は普通葉を約4節、ロゼット株は同期間に低出葉を約2節展開したために、実験開始時の展葉節数はいずれの株も8~9節とほぼ同等になった。この時、地上部乾物重および全葉面積にも、抽だい株とロゼット株の間に有意な差は認められな

Fig. 3. Differences in photosynthetic rate of *Eustoma* leaves between rosetting (■) and bolting (□) plants on leaf area (A), chlorophyll content (B) and fresh weight (C) bases. A mean of 3 replications and bars indicate SE; B and C values were calculated with mean values of A and Table 3. Rosetting plants were grown at 32°C. Bolting plants were grown at 32°C for 10 weeks, exposed to 10°C for 66 days and subsequently grown at 32°C for 5 weeks.

Table 4. Differences in the amount of ^{13}C incorporated into each organ between rosetting and bolting plants of *Eustoma*. Rosetting plants were grown at 32°C. Bolting plants were grown at 32°C for 12 weeks, exposed to 10°C for 7 weeks and subsequently grown at 32°C for 3 weeks.

Morphological type	Leaves ^z			Stem	Total
	L ₀₊₁	L ₂₊₃	L ₄₊₅		
<i>Leaf area (cm²)</i>					
Rosetting	15.9	23.5	24.8	–	64.2
Bolting	17.3	29.1	31.6	–	77.9
Significance (P) ^y	0.69	0.15	0.20	–	0.20
<i>Amount of ¹³C incorporated (Leaf area basis, μg • cm⁻²)</i>					
Rosetting	83.0	102.6	33.8	–	–
Bolting	72.8	85.3	59.1	–	–
Significance (P)	0.13	0.03	<0.01	–	–
<i>Dry weight (g)</i>					
Rosetting	0.09	0.18	0.15	0.03	0.46
Bolting	0.06	0.13	0.12	0.05	0.37
Significance (P)	0.07	0.02	0.29	0.01	0.10
<i>Amount of ¹³C incorporated (Dry weight basis, mg • g⁻¹ DW)</i>					
Rosetting	14.2	13.3	5.4	2.1	10.3
Bolting	20.2	19.5	15.0	5.6	16.2
Significance (P)	<0.01	0.01	<0.01	<0.01	<0.01

^z Two pairs of leaves counted from the uppermost unfolding leaves (L₀). Leaves below L₅ were removed before ^{13}C assimilation.^y Statistical significance level by *t*-test.

かった(第4表)。これらのことから、抽だい株はロゼット株と比較して、展葉速度が早く、葉面積や地上部乾物重の増加速度が大きいものといえる。しかし、実験1と同様に比葉重はいずれの葉位でも抽だい株がロゼット株より有意に小さかった(データ省略)。

単位葉面積当たりの ^{13}C 同化量は、ロゼット株、抽だい株ともに葉身の生長がほぼ完了し光を十分に受けていた中位葉で最も多く、受光量が少ない下位葉で最も少なかった(第4表)。単位葉面積当たりの ^{13}C 同化量を比較すると、中位葉では抽だい株がロゼット株よりも有意に少なかった。第2図に示したように、PPFD 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ 以下における単位葉面積当たりの光合成速度には両者に差が認められなかったことから、中位葉における単位葉面積当たりの ^{13}C 同化量の差異は、それぞれの葉の受光体勢の違いによるものと考えられる。すなわち、ロゼット株の低出葉は水平に展開しているのに対して、抽だい株の普通葉は立性で斜め上方に向かって展開しているため、光源からの光の入射角が両者で異なり、抽だい株では単位葉面積当たりの入射エネルギーが少なかったと推察される。一方、下位葉の単位葉面積当たりの ^{13}C 同化量は、抽だい株がロゼット株よりも有意に多かった。これは、抽だい株が伸長した茎に葉を立体的に配置してい

るために、ロゼット株と比較して、上位葉の遮蔽による下位葉の受光量低下が小さかったことによると考えられる。単位乾物重当たりの ^{13}C 同化量は、いずれの部位においても抽だい株が有意に多く、株全体で比較すると抽だい株はロゼット株の1.6倍となった。相対生長率は単位乾物重当たりの乾物増加量(≡明期の同化量-暗期の呼吸量)として求められる。すなわち、単位乾物重当たりの ^{13}C 同化量は相対生長率と近似した値と考えられることから、トルコギキョウは抽だいにともなって生長速度が急激に増加することが確認された。

以上のように、トルコギキョウにおいては、抽だいにともなって単位葉面積当たりの光合成速度が高まることはないが、展葉が早まって葉面積が増大するとともに下位葉の受光体勢が改善されるため、個体での光合成効率が向上し急速に生長するものと考えられた。

摘 要

トルコギキョウ葉身の形態、個葉と個体の光合成特性をロゼット株と抽だい株で比較した。抽だい株の普通葉は、ロゼット株の低出葉と比較して葉肉細胞が小さく葉が薄かった。また、抽だい株はロゼット株と比較して葉のクロロフィル濃度と強光条件下における単位葉面積当

たりの光合成速度が低かった。直達光を受けている上位葉の単位葉面積当たり ^{13}C 同化量は、抽だい株がロゼット株よりやや低い値を示した。しかし、下位葉の単位葉面積当たりの ^{13}C 同化量は、伸張した茎に葉が着生している抽だい株がロゼット株よりも有意に高かった。その結果、相対生長率に相当する乾物重当たりの ^{13}C 同化量は、抽だい株がロゼット株の 1.6 倍になった。以上のことから、トルコギキョウにおいては抽だいにともなって単位葉面積当たりの光合成速度が高まることはないが、展葉が早まって葉面積が増大するとともに下位葉の受光体勢が改善されるため、個体としての光合成効率が向上し急速に生長するものと考えられた。

引用文献

- Arnon, D. I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. Plant Physiol. 24: 1-15.
- 吾妻浅男・犬伏貞明. 1988. トルコギキョウの開花調節に関する研究(第1報). ロゼット化の要因とロゼット化防止について. 高知園試報. 4: 19-29.
- Berry, J. and O. Bjorkman. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 31: 491-543.
- Hisamatsu, T., S. Koshioka, T. Nishijima and L. N. Mander. 1998. Identification of endogenous gibberellins and their role in rosetted seedlings of *Eustoma grandiflorum*. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 67: 866-871.
- 今村 仁・山口 隆・中澤和夫・姫野正巳. 1989. 切り花生産における日射エネルギーの効率的利用技術に関する研究(第4報)トルコギキョウの光合成特性. 園学雑. 58(別2): 458-459.
- Ohkawa, K., T. Yoshizumi, M. Korenaga and K. Kanematsu. 1994. Reversal of heat-induced rosetting in *Eustoma grandiflorum* with low temperatures. HortScience 29: 165-166.
- Starman, T. W., J. W. Kelly and H. B. Pemberton. 1990. The influence of ancymidol on morphology, anatomy and chlorophyll levels in developing and mature *Helianthus annuus* leaves. Plant Growth Regul. 9: 193-200.
- 竹田 義. 1995. トルコギキョウのロゼット苗の抽だいと開花に及ぼす低温処理の影響. 園学雑. 64: 359-366.
- 寺島一郎. 1992. 葉の内部の光環境と光合成. p. 61-68. 宮地重遠編. 光合成. 朝倉書店. 東京.
- 長南信雄. 1983. 作物の形態と機能. 日作紀. 52: 379-384.
- 山口 隆. 1992. 光合成特性と光管理. p.84-89. 大川 清編. 花専科. 育種と栽培. トルコギキョウ(ユーストマ). 誠文堂新光社. 東京.