水生雑草の系統発生的適応

< 化学的生態学への一つの試み >

東北大学農学研究所 菅 洋

Hiroshi SUGE*: Phylogenic Adaptation of Aquatic Weeds
< An Attempt to Chemical Ecology >

最近、生態学的生化学 (Ecological Biochemistry)、植物化学的生態学 (Phytochemical Ecology) あるいは化学的生態学 (Chemical Ecology) などと呼ばれる科学分野の確立がいわれるようになり、それに関連したシンポジウムが開かれたり、また単行本も発行されている^{6, 7, 22}。これらは、いずれも、おおまかに言えば生態学の主要研究目標である生物の主として集団としての生活現象、すなわち生物と環境との働き合いを化学あるいは生化学の手法を用いて解析し、あるいはその言葉で説明を加えようとするものと理解されよう。例えば、生態的生化学の題目の下で研究される内容として植物の環境に対する適応、授粉の生化学、植物毒素の動物に対する影響、植物と動物のホルモンの相互作用、昆虫食草の特異性、動物のフェロモンなどがトピックスとして挙げられている⁷。

このように、上に挙げた分野は遺伝プログラムが環境要因との働き合いで発現する過程を、主として個体あるいはそれ以下の器官、組織、細胞、細胞成分などのレベルで研究する生理学、生化学に対して、その手法を個体あるいはそれ以上のレベルを対象とする生態学の分野まで拡大し、生物の生活現象の理解を深めようとするものである。このような接近方法は雑草生態学の分野においても極めて重要で、雑草の生理生態的特性を知り、それを防除に応用する上でも示唆に富むものであろう。

筆者はこのような化学的生態学あるいは生態学的生化学の試みには、長い時間軸を考慮に入れ、系統発生的適応現象あるいは進化学的な視点が極めて重要であろうと考えており、ここに筆者の雑草に関するデータを中心として討論をこころみる次第である。

1. 発芽期の形態と適応

植物の種子の発芽は、人によっていろいろに定義されようが、江刺¹⁾が言うように、まさしく「発芽は生長の結果である」といえる。植物の発芽の自然生態系(耕地のような人工の生態系も含めて)における意義を正しく

理解しようとすれば、ペトリ皿を用いた室内実験から帰納される知識というものが、しばしば誤った概念に導きやすいことに気が付かなければならない。このことは、例えば ESASHI ら³⁾がサブタレニアシクロパの発芽において初めて示したエチレンの役割をみれば明白である。一定量の種子を異なった容量のビーカーに閉じ込めて発芽試験をするということから出発して、エチレンと炭酸ガスがこの植物の発芽に著しい役割を演じていることが見いだされた。すなわち、そのような閉鎖系では、それまでペトリ皿の実験から硬実性といわれてきたこの種子が良く発芽したのである。したがって、この植物の硬実性という性質は、江刺¹⁾によれば、まさにそれまで開放系(ペトリ皿)で発芽実験がなされたために生じた「虚像」であって、自然界における土中という半閉鎖的環境下では、この硬実種子もありきたりの種子だったのである。

その後、種皮を破って胚組織が生長してくるという“発芽現象”におけるエチレンの役割は、江刺らのグループによりオナモミ種子を用いて解明された^{2, 9, 10)}。オナモミの果実は、やや大型で下位にある種子と小型で上位にある種子の2個を含んでいる。両種子ともに、成熟直後は休眠して常温、空気下で発芽しないが、後熟によって休眠から覚めると下位種子は発芽するが上位種子は発芽しない。このことをよく調べてみると^{2, 9, 10)}、上位種子が発芽できないのは休眠から覚めていないためではなくて、種子内組織が耐推力(種皮を内側から押し破ろうとする力に対する抵抗力)に打ち勝って出てくるだけの推力(種子内組織の生長力)が得られないためであることがわかった。さらに、上位種子の不発芽は、エチレン発生能が不足するため種子内組織が拡大生長できず、そのため種皮の耐推力に打ち勝つ推力が得られないことに原因があった。したがって、外からエチレンを与えると上位種子も発芽できるようになる。エチレンは、縦方向の伸長を抑え組織の拡大肥厚を引き起こすことにより種皮の耐推力に打ち勝つ推力をもたらす。したがって、自

* Institute for Agricultural Research, Tohoku University, Sendai, Miyagi.

力で発芽可能な下位種子も内生エチレンを除去すると発芽しなくなった^{2,9,10)}。

さて、自然生態系では、種子は普通土中にあるから、このように種皮を破って出てきた芽生えは、今度は土の物理的抵抗に打ち勝って地上に出芽しなければならない。半閉鎖系を形成することによって、種子の発生したエチレンや炭酸ガスを種子近傍に保持し、その発芽促進に役割を果たした土壌という環境が、今度は一転して軟らかい芽生え組織の伸長にとっては著しい障害要因として働くことになるのである。それでは、一体、植物はどのような機構でこの事態に対処して安全に地上に出芽してくるのであるうか。

双子葉植物の芽生えは、先端にかぎ状の幼芽フックを形成し、このかぎの所で土壌を押しつけて地上に出芽してくる。もし、芽生えがかぎを作らずにまっすぐ子葉を開いたまま出芽してきたら、子葉の間にある生長点の部分は土壌の物理的抵抗に遭って傷害を受け、芽生えはうまく出芽できないだろう。このように、幼芽フックの形成は、安全に出芽するためのまことに驚くべき植物の適応と言わなければならない。

カリフォルニア大学の GORSCHL ら⁴⁾ は、エンドウ芽生えは物理的ストレスに遭うと、主にこのフックの部分よりエチレンを生成し、その自分の発生したエチレンにより縦方向の生長が抑えられ横方向に拡大肥厚を始め、茎が太くなることを発見した。エチレン発生量は物理的ストレスの大きさと平行している。すなわち、ストレスが大きいほど発生するエチレンも多く、したがって茎の太くなる割合も大きくなる。つまり、エンドウ芽生えの茎の太さはエチレン発生量を仲立ちにして物理的ストレスの大きさと平行しているのである。これは何を意味するであろうか。土中から芽生えが出芽してくるとき、土壌のような物理的抵抗に遭うと、植物は自分でエチレンを発生し、そのエチレンによって茎を太くして、その力で土壌の抵抗を打ち破って安全に出芽してくる。光に当たると、エチレン発生は減少するので、地上に出芽した芽生えの幼芽フックは展開し生長を始める。したがって、外からエチレンを与えておくと光中でもかぎはいつまでも開かない。

単子葉植物の芽生えは、このような幼芽フックを作らないが、その代わり子葉鞘という袋に包まれて、その先端で土を突き抜けて安全に出芽してくる。双子葉植物の芽生えほどはっきりはしないが、ムギ類などの陸上植物の子葉鞘の生長もエチレンによって抑えられ、太くなる²⁴⁾。

2. 水生植物の特異性

ところが、イネ子葉鞘の伸長がエチレンにより著しく促進されることが筆者らにより発見された¹¹⁾。当時、エチレンは生長抑制作用のみが知られており²⁰⁾、生長を促進することが発見されたのはこのイネ子葉鞘が最初である。また、当時エチレンの拮抗物質として知られていた炭酸ガスが、この系ではエチレン作用に拮抗しないどころか、かえって相加的あるいは相乗的に働くことが見いだされた。

その後、エチレンはイネの子葉鞘のみならず、インド型のイネ中茎 (Mesocotyl) の伸長を促進することが筆者により見いだされた²³⁾。また、エチレンが炭酸ガスと中茎伸長に相加的あるいは相乗的に働くことも子葉鞘の場合と同様である^{23,31)}。これらのことから、筆者は、エチレンが伸長に促進的に働く系では炭酸ガスはエチレンと相加的あるいは相乗的に働き、エチレンが伸長に抑制的に働く系では炭酸ガスはエチレンと拮抗的に働くという仮説を提出した²⁵⁾。もともと中茎があまり伸びない日本型イネでは、エチレンをやっても中茎はほとんど伸長しない。したがって、日本型イネの中茎伸長の制限因子はエチレン生成の多少ではない。ところが、高温高湿処理^{8,17)}を施して中茎が伸びるようになった日本型イネの中茎の伸長はエチレンに著しく依存し、印度型イネと同じ行動をとる²⁵⁾。また、イネ芽生えの伸長に対して、エチレンとジベレリン²⁶⁾や、エチレンとヘルモントスボール酸²⁷⁾は相加的あるいは相乗的に作用するので、これもイネの著しく特異な点である。

太田ら¹⁸⁾も 100 ppm 程度のエチレン発生剤のエスレルでイネの第2葉鞘長が長くなることを認めた。さらに、高濃度 (60 ppm) のエチレンはイネの生育を抑制した。後の研究²⁶⁾によると、エチレンが著しく伸長を促進するのは子葉鞘と中茎位までであり、第1葉鞘や第2葉鞘にも促進作用が現れるが、その作用はジベレリンなどに比べてはるかに小さい。さらに、それより後に発生する器官は、エチレンによりむしろ伸長が抑えられる¹⁸⁾。このように、エチレンによるイネの伸長促進は特に発芽やごく初期の生育に関連した適応現象であることが特に重要であり、本論の主題ともかかわっているのである。

エチレンによる伸長生長の促進は、イネのみに見られる特異な現象であると思われていたが、2年遅れてイギリスの MUSGRAVE ら¹⁴⁾ は、水生雑草のミズハコベの一種、*Callitriche platycarpa* の水中茎の伸長が著しくエチレンに依存していることを見いだした。この植物は、水深に応じて水中茎の長さを変え、水面にロゼット状に

小葉を展開する。この水中茎は、直径1mmにもみたくないほど細く、未成熟の節間は2mm以下であるが水面で成熟した時は10~30mmとなり、さらに水中に浸漬されると25~60mmにも伸びる。水面に浮かべた時でも、エチレンで処理すると水中に浸漬した時と同じ比率で伸長することが見いだされた。浸漬 + GA₃ や水面に浮かべてエチレンと GA₃ の両方をやったものは、これよりもさらによく伸長することが見いだされ、結局この植物の水中茎の伸長を支配しているものは、エチレンとジベレリンであると結論され、このことから、この植物が水深に応じて水中茎の長さを調節している機構にはエチレンが関与しているものと推察された。

MUSGRAVE ら¹⁵⁾ は、さらに他の半水生植物のタガラシ *Ranunculus sceleratus* の葉柄の伸長が、水深を深くしたり、エチレンで処理すると急速に伸長することを見いだした。さらに、エチレンは葉柄中でのインドール醋酸の移動を促進したという。エチレンは、トチカガミの類の *Hydrocharis morsus* の葉柄の伸長も促進するらしい。

MUSGRAVE ら¹⁶⁾ によると、さらに半水生シダ植物の *Regnillidium diphyllum* の葉軸の伸長もエチレンによって促進される。この植物のフロンド（葉状体）を水中に浸漬すると空気に触れて置いた時よりもよく伸びる。水に浸漬することが伸長を促進する結果をもたらすことについては二つのことが関係している。第一には、エチレンが組織内に蓄積されることで、第二に中空のフロンドが一種の浮きとなって地中茎から浮き上がろうと引っ張り、連続して葉軸に力を加えることである。エチレンは急速に細胞を伸長させ、また細胞壁を軟化する効果があり、フロンドの浮揚性から生ずる張力によって細胞が引き延ばされるものと考えられている。このように、MUSGRAVE らは数種の植物でエチレンが伸長を促進することを発見したが、筆者らのイネを含めて、これらがすべて水生植物であることは、極めて興味深い。

3. ウリカワ (*Sagittaria pygmaea*) とヒルムシロ (*Potamogeton distinctus*)

統計によると、ウリカワとオモダカを加えた *Sagittaria* 属植物は日本の 555,299 ha の水田に発生し、これは我が国の水田面積 2,628,330 ha の約 20% に当たる。かくして、ウリカワはミズガヤツリ、クログワイなどと共に我が国水田の重要な多年生雑草となっている。ヒルムシロもまた我が国全土に分布し、水田の重要な多年生雑草の一つとなっている。

筆者らは、ウリカワとヒルムシロを用いて、その初期

第1図 ヒルムシロの鱗茎 (A) とウリカワの球茎 (B) [原図]

発育におけるエチレンと炭酸ガスの役割を調べた^{28,29)}。

ウリカワは小さな球茎によって繁殖し、ヒルムシロは冬に地下に3~4cmほどのバナナ状の鱗茎を着け、それによってふえる。鱗茎は2~5個位かたまつて着生し、丁度バナナの房のようにみえる(第1図)。試験するときは、これを1個ずつ切り離して用いた。さて、以下の試験はすべて暗黒中で行った。

ウリカワもヒルムシロも、イネと全く同様に水深が深いほどよく伸長する(第2図)。一体にながこのような水深に応じてこれら植物の伸長を調節しているのだろうか。次に、50ml から 2l までのいろいろの大きさの三

第2図 異なった水深がウリカワ (A) とヒルムシロ (B) の初期伸長に及ぼす影響 [原図]

角フラスコを用意し、これにそれぞれ 10 個の球茎あるいは鱗茎を入れ、水は球茎や鱗茎の半分が隠れる程度に入れ空気にさらした。三角フラスコの口をいずれもゴム栓でかく封じて暗黒 30°C に 7 日置いたあと取り出してみると、不思議なことに、同じ 10 個の球茎や鱗茎を封入したのに、容量の小さい三角フラスコに入れたものほどよく伸長し、容量の大きい 1 l や 2 l に入れたものはほとんど伸長しなかった (第 3 図)。これは一体なに

第 3 図 異なった容量の三角フラスコに封入したウリカワ (A) とヒルムシロ (B) の初期伸長 [原図]

注) いずれも 1 容器に 10 個の球茎または鱗茎を入れた。

を示しているのだろうか。考えられることは、容器内のガス状態の変化であろう。これら球茎や鱗茎は呼吸をしているので、恐らく容器内では炭酸ガスが増加しているだろう。その他、植物の発生するガスとしてエチレンが考えられる。同量の球茎や鱗茎を入れたのだから、ガスの絶対量は変わらないはずである。しかし、相対濃度は変っているはずである。

そこで、いろいろの濃度のエチレンや炭酸ガスで処理してみたところ、この両者は、ウリカワとヒルムシロの初期生長を著しく促進することが発見された。したがって、第 3 図で容器の小さいほどよく伸長したのは、小さい容器ではこれらガスの相対濃度が高くなっていたためであろう。もしエチレンや炭酸ガスがこれら雑草の初期生長を制御している因子であるなら、これら植物の出すガスを除去すれば生長は抑えられるはずである。そこで、エチレンを吸収する過塩素酸水銀や炭酸ガスを吸収するアルカリ溶液を用いて、いろいろのガス状態を作って試験した (第 4 図)。その結果、エチレンと炭酸ガスがこれら水生雑草の初期発育を制御している様子が見事

第 4 図 異なったエチレンおよび炭酸ガス条件下におけるウリカワ (A) とヒルムシロ (B) の初期伸長

注) (A) は SUGE and KUSANAGI, 1975; (B) は SUGE, 1976.

に示されたのである。

この試験では 50 ml の三角フラスコを用いて、球茎や鱗茎は前の試験と同様に 10 個封入した。空気標準の区のエチレン濃度をガスクロマトグラフィで測定したところ約 0.3 ppm であった。第 4 図でこの空気標準区とエチレンを 20 ppm になるように加えた区との差は、それほどには大きくない (写真の下段の左と真中の比較)。20 ppm は最大の伸長効果をもたらす濃度であるから、0.3 ppm 位の低濃度のエチレンで生長は飽和量のかなり近くまで進むことを示している。さらに、置床してから時期をおいて伸長とエチレン生成を調べると、伸長に先行してこれら球茎や鱗茎からエチレンが発生していることが、ガスクロマトグラフィにより確かめられた²⁹⁾。もちろん他の制御因子の関与を否定するものではないが、エチレンと炭酸ガスがこれら水生雑草の初期発育の重要な制御因子であることがわかったのである。

土壌からのエチレン発生は湛水すると増加する^{12,21,30)}、また有機物の多い土壌からのエチレン発生は有機物の少ない土壌に比較して多いという^{12,30)}。我が国では、

水田は普通秋にイネの収穫のため落水されて翌春まで湛水されない。また、秋から冬に温度が低下し、これら雑草の繁殖器官は生長を停止している。反面、冬期の低温はまた休眠を破る作用もしている。春、温度が上昇し再び田植えのため湛水されると、イネの切株や藁のような有機物の多い水田土壌からのエチレン発生は増加するであろう。それと同時に、雑草の球茎や鱗茎自体から発生するエチレンも、これら雑草の発生に重要な役割を果たしていることが想像される²⁸⁾。果実成熟のような、一般の系でエチレンの拮抗因子として働く炭酸ガスがイネと全く同様に、ここでもエチレンと相加的あるいは相乗的に働いているのは全く興味深いことである。

4. 水生植物の系統発生的適応

イネを含めて、正常な型でエチレンにより伸長が促進されるのはすべて水生植物であることは興味深い。このように、陸上植物と水生植物のエチレンに対する反応は生長の抑制と促進と正反対であるが、植物が地上あるいは水上に出芽、発生を確立し、生態系の中で生存が約束されるということからみると、いずれもその目的にかなっていることはまことに驚くべきことと言わなければならない。陸上では土壌の抵抗に打ち勝って軟らかい生長点が傷害を受けずに安全に地上に顔を出すために、また水中で出芽、伸長する水生植物では、早く水上に出て空気より酸素をとるために、このエチレンの演じている役割は極めて巧妙と言わざるを得ない。水生植物は、イネでも明らかのように、一般に嫌氣的な条件でも陸上植物より長く生存できるように適応しており、通気維管束系もよく発達している。しかし、それにしても早く水上に抽出して空中より酸素をとる必要がある（全く水中でのみ生活する植物もあるが、それらは水中の溶存酸素を利用できるように特別に適応している）。また、発生の際に水は土壌のような障害にはならないだろう。水生植物では、水圧がやはり一種の物理的ストレスとして働き（したがって、水深が深いほど水圧すなわちストレスは大きい）、それによって植物はエチレンを発生するが、エチレンは水中であるため植物組織内に保持されやすいだろう。このように、植物から発生したり、植物の外周にある土壌から発生したエチレンに対して水生植物は縦方向に伸長が促進されるよう、長い進化の歴史の中で、系統発生的に適応したのではないかと筆者は考える。

それでは、水生植物はすべてエチレンにより伸長が促進されるかという問題になるが、今のところ調べられた例はそう多くないが必ずしもそうはなっていない。これには、その植物が水という環境に適応してから歴史的

な年月の長さも関係があるのではないだろうか。少なくともエチレンにより正常な型で伸長が促進される植物として見だされているのは、今のところ水生植物だけであり、極めて興味深い。イネでさえも、エチレンにより伸長が促進されるのは、子葉鞘、中茎などの発芽-出芽に関係する初期発生器官であり、第1葉鞘、第2葉鞘と後に発生する器官ほど伸長促進の程度が小さくなる。さらに生育が進むと、エチレンはむしろ生長を抑制する。このことは極めて示唆に富んでいる。後に発生する器官で伸長を促進するのはジベレリンである。このように、発育の段階によって主役を演じるホルモンが異なっているのも興味深い（陸上植物でも一種の異常現象として、あるいは特別な器官が特別な条件のときエチレンで伸長が促進される例もあるにはある^{13,19,23,32)}）。

陸上植物も含めて植物の発芽、出芽における以上述べてきたエチレンという植物ホルモンの役割は、自然環境下における植物の生活現象を研究する生態学において、生理学的あるいは生化学的アプローチが極めて重要な示唆をもたらすことを見事に示しており、その際時間の軸をさかのぼり、系統発生的あるいは進化的考察をすることがその生態系に生活する植物を正しく理解するために極めて重要であることを示しているといえよう。

このような視点は、雑草生態学においても有用であり、雑草の持つ特性の正しい理解を通して新しい防除技術の確立も展望されると思われる。

引用文献

- 1) 江刺洋司：種子における休眠、発芽の制御機構。化学と生物 **15**, 623~634 (1977)。
- 2) ESASHI, and H. KATO: Dormancy and impotency of cockbur seeds. III. CO₂- and C₂H₄-dependent growth of the embryonic axis and cotyledon segments. Plant and Cell Physiol. **16**, 707~718 (1975)。
- 3) ESASHI, Y. and A. C. LEOPOLD: Dormancy regulation in subterranean clover seeds by ethylene. Plant Physiol. **44**, 1470~1472 (1969)。
- 4) GOESCHL, J. D., L. RAPPAPORT and H. K. PRATT: Ethylene as a factor regulating the growth of a pea epicotyls subjected to physical stress. Plant Physiol. **41**, 877~884 (1966)。
- 5) GOESCHL, J. D., H. K. PRATT and B. A. BONNER: An effect of light on the production of ethylene and the growth of plumular portion of etiolated pea seedlings. Plant Physiol. **42**, 1077~1087 (1967)。
- 6) HARBORNE, J. B. ed.: Phytochemical ecology. Academic Press, London. 1~272. (1972)。
- 7) HARBORNE, J. B.: Introduction to ecological biochemistry. Academic Press, London. 1~244. (1977)。
- 8) INOUE, J., T. ANAYAMA and K. ITO: Heat stimulation of the mesocotyl elongation in paddy rice plants, *O. stiva* L. in japonica type. J. Faculty Agric. Kyushu Univ. **15**, 305~309 (1969)。
- 9) KATO, H. and Y. ESASHI: Dormancy and impotency of cockbur seeds. I. CO₂, C₂H₄, O₂ and high temperature. Plant and Cell Physiol. **16**, 687~696 (1975)。

- 10) KATO, H. and Y. ESASHI: Dormancy and impotency of cockbur seeds. II. Phase sequence in germination process. *Plant and Cell Physiol.* **16**, 697~706 (1975).
- 11) KU, H.S., H. SUGE, L. RAPPAPORT and H.K. PRATT: Stimulation of rice coleoptile growth by ethylene. *Planta (Berl.)* **90**, 333~339 (1970).
- 12) 鍛塚昭三・巽り子・鈴木正昭: 湛水土壤におけるエチレン生成. 日本土壌肥科学会講演要旨集 **19**, 20 (1973).
- 13) 松尾英輔・福元康文・上本俊平: 光および温度条件がキウリの胚軸伸長に対する Ethrel 処理効果に及ぼす影響. 九大農芸誌 **29**, 31~37 (1974).
- 14) MUSGRAVE, A., M.B. JACKSON and E. LING: Callitriche stem elongation is controlled by ethylene and gibberellin. *Nature New Biology* **238**, 93~96 (1972).
- 15) MUSGRAVE, A. and J. WALTERS: Ethylene-stimulated growth and auxin transport in *Ranunculus sceleratus* petioles. *New Phytol.* **72**, 783~789 (1973).
- 16) MUSGRAVE, A. and J. WALTERS: Ethylene and buoyancy control rachis elongation of the semi-aquatic fern *Regnillidium diphyllum*. *Planta (Berl.)* **121**, 51~56 (1974).
- 17) 太田保夫: イネ種子の湿润高温処理がメソコチルの伸長におよぼす影響. 日作紀 **38**, 206 (1969).
- 18) 太田保夫・中山正義: 作物に対するエチレンの生理作用に関する研究 第1報 エスレルおよびエチレンが水稻の生育におよぼす影響. 日作紀 **39**, 376~382 (1969).
- 19) POOVIAH, B.W. and A.C. LEOPOLD: Effects of ethephon on growth of grasses. *Crop Sci.* **13**, 755~758 (1973).
- 20) PRATT, H.K. and J.D. GOESCHL: Physiological roles of ethylene in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **20**, 541~584 (1969).
- 21) SMITH, K.A. and R.S. RUSSEL: Occurrence of ethylene and its significance, in anaerobic soil. *Nature* **222**, 769~771 (1969).
- 22) SONDHEIMER, E. and J.B. SIMEONE ed.: Chemical ecology. Academic Press, London. 1~336 (1970).
- 23) SUGE, H.: Stimulation of oat and rice mesocotyl growth by ethylene. *Plant and Cell Physiol.* **12**, 831~837 (1971).
- 24) SUGE, H.: 2-Chloroethylphosphonic acid as ethylene releasing agent for the stimulation of rice and the inhibition of wheat, barley, rye and oat coleoptile growth. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* **40**, 127~131 (1971).
- 25) SUGE, H.: Mesocotyl elongation in *japonica* rice: Effect of high temperature pre-treatment and ethylene. *Plant and Cell Physiol.* **13**, 401~405 (1972).
- 26) SUGE, H.: Synergistic action of ethylene with gibberellins in the growth of rice seedlings. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* **43**, 83~87 (1974).
- 27) SUGE, H.: Synergistic action of ethylene with helminthosporic acid in the growth of rice seedlings. *Plant and Cell Physiol.* **15**, 143~145 (1975).
- 28) SUGE, H.: Ethylene and carbon dioxide as factors regulating initial growth and development in several perennial aquatic weeds. *Proc. 5th Asian-Pacific Weed. Sci. Soc. Conference*, 46~49 (1976).
- 29) SUGE, H. and T. KUSANAGI: Ethylene and carbon dioxide: Regulation of growth in two perennial aquatic plants, arrowhead and pondweed. *Plant and Cell Physiol.* **16**, 65~72 (1972).
- 30) 鈴木正昭・鍛塚昭三: 土壤のエチレン生成に及ぼす有機物の影響. 日本土壌肥科学会講演要旨集 **19**, 20 (1973).
- 31) TAKAHASHI, N.: Adaptive importance of mesocotyl and coleoptile growth in rice under different moisture regimes. *Aust. J. Plant Physiol.* **5**, 511~517 (1978).
- 32) VAN ANDEL, O.M.: Dual effect of 2-chloroethanephosphonic acid on vegetative grasses. *Naturwiss.* **57**, 396~397 (1970).
- 33) 吉田富男・鈴木正昭: 湛水土壤におけるエチレン生成と水稻根によるエチレンの分解. 日本土壌肥科学会講演要旨集 **20**, 8 (1974).

(1979年1月16日受理)