

# 生 体 電 位 と 樹 木\*

角 谷 和 男\*\*

## Bioelectrical Potential and Tree\*

Kazuo SUMIYA\*\*

(昭和61年8月4日受理)

### は じ め に

白金などの金属電極を樹木の一部に刺し込み、別の金属電極を地中に置いた時、また樹木から誘導した培養細胞にガラス微小電極を挿入し、別の電極を外部媒液中に置いた時、二つの電極の間に電位差が現れる。この時の電位差は外界に対し樹木あるいは培養細胞の方が負であるのが一般である。この現象は何も樹木に特有の現象ではなく、動物・植物すべての生物体に共通の現象で、この電位差を静止電位 (resting potential) と呼んでいる。

この静止電位に対して、筋肉、神経など興奮性細胞の外部刺激による興奮時に現れる一過性の電位変化をとくに活動電位 (action potential) と呼び、オジギソウなどある種の植物にもこの現象は見られる<sup>1,2)</sup>。

この稿では、生物体の外界に対して常時持っている電位差すなわち静止電位を取上げ、何故このような電位差をもつのか、さらに、樹木の糖輸送時に現れる静止電位の変化などから静止電位と代謝生理との関連はどうかなどを考えてみたい。これは電気生理学 (electrophysiology) と呼ばれる分野に属する話である。

### 1. 原形質膜の役割と静止電位の発生

静止電位は藻などの植物単細胞にも、また細胞壁を持たない動物細胞にも観察されるから、すべての生物細胞に共通の問題であり、生物細胞と外界を隔て、いる原形質 (細胞) 膜によってイオンが異なった濃度に別けられるというのがその発生原因と考えられる。

原形質膜は、後で述べる他の細胞内膜系の膜と同様に、極性脂質の二重層と種々のたん白質より構成されている。これらたん白質には生体に必要な物質を選択的に透過させる機能を持つものがあり、その実体はまだはっきりしないが、キャリアーとかチャンネル (ゲートとフィルター) と呼ばれている<sup>3,4)</sup>。さらに原形質膜は起電性イオンポンプ (electrogenic ion pump) と呼ばれるエネルギー利用装置 ( $\text{Na}^+/\text{K}^+\text{ATPase}$ ,  $\text{H}^+\text{ATPase}$  などイオン依存性 ATPase) を使って、細胞内外のイオンの濃度差に逆った物質輸送 (能動輸送, active transport) を行いうる機能もそなえている<sup>3)</sup>。

細菌や藍藻類すなわち原核生物 (procaryote) 以外のいわゆる真核生物 (eucaryote) では、原形質膜や液胞膜以外にミトコンドリア、葉緑体、ゴルジ装置、小泡体 (ER) などの膜系を持つ細胞内小器官すなわち細胞内膜系が発達し、生体物質の生産やそれに必要なエネルギーの産出などにそれぞれの役割を果してい

\* 第41回木研公開講演会 (昭和61年5月16日, 大阪) において講演

\*\* 木材生物部門 (Research Section of Wood Biology)

る<sup>3)</sup>。これは、酵素や代謝産物が小さい部分に濃縮されている方が効率的であり、かつ拮抗反応などがそれぞれ隔離されうるといふ利点を持ち、細胞進化の一段面であろう。したがって、真核生物における原形質膜は単に物質の移動を制御するのがその主な機能のように見え、上に述べた物質の選択透過やポンプ作用のほか、後にふれる糖、アミノ酸やある種のイオンのような代謝上の重要物質に対する共輸送 (co-transport) といった機能がその役割として挙げられる。

しかし一方、物質生産の場としての原形質膜の役割で最近注目を集めているのはセルロース合成についてである。当研究室伊東の前回の総説<sup>5)</sup>にもあるように、グルコースより高分子グルカンへの一連の重合、さらにマイクロフィブリルへの結晶化の場所は、ある種の褐藻を除いて、原形質膜であり、セルロース合成顆粒体 (terminal synthesizing complex あるいは TC) の存在が重視されている。また、植物細胞でのセルロース以外の多糖類合成の場と考えられるゴルジ装置から原形質膜への小泡 (vesicles) の移動<sup>6)</sup>など細胞内膜系と原形質膜との相互作用は今後も注目すべきであろう。

ここでこの節の最初に述べた静止電位の発生原因に戻って考えよう。生物体の各細胞はその生命活動での各分担機能を果たすために、細胞内部のイオン、分子の組成を外部環境といちじるしく異にし、その内部環境を常に一定に保とうとしている。その時、原形質膜は先に述べた物質輸送に関係した機能をそなえることにより、細胞内部環境の制御に大きい役割を果しているのである。

この原形質膜のイオン分離機能の結果発生する静止電位には次の2種類が主に考えられている。詳しくは若干の成書<sup>7-9)</sup>にのべられているが、それらを要約すると

(1) 細胞の内外でイオン濃度が異なる場合あるいは原形質膜でのイオンの透過係数が異なる場合には拡散電位 (diffusion potential) と呼ばれる電位差が発生することが計算できる。これは受動的に形成される電位差 (passive potential) であり、前者に対しては NERNST-PLANK の式、後者に対しては GOLDMAN-HODGKIN-KATZ の式が提出されている。実際に測定された電位差とこれらの式で計算された電位差とにいちじるしい差があれば、つぎのイオンポンプによる電位差を考えねばならない。

(2) 前にも述べたイオン依存性の ATPase を使って積極的に形成される起電性電位差 (electrogenic potential) が考えられ、このようにして作られた電気化学的エネルギーは、また、細胞の種々の代謝のエネルギーとして利用される。

なお、この他にも膜表層に固定された荷電の寄与も考えねばならない。木材の電荷として観察されるゼータ電位<sup>10)</sup>は細胞壁の持つ表面荷電がその原因と考えられ、細胞壁の生体電位への寄与はこの表面荷電に限られるようである。

## 2. 樹木および樹木由来カルスの静止電位

樹木に外部から電圧を与え、電気抵抗や電流を測定することにより、がん腫病<sup>11)</sup>や変色、腐朽<sup>12,13)</sup>など樹木組織内の病巣の存在、範囲などを知る試み、さらには形成層帯近傍の活動状況を知らうとする試み<sup>14,15)</sup>は1970年半ば頃より行われているが、樹木の示す静止電位についての研究は今までに ASHER と鳥山のデータを散見するのみである。

ASHER は、データマツの中央部の葉に機械的刺激を与えた時、頂条と中央部樹幹の間の電位差に活動電位的な一過性の変化が直ちに現れることを見出した<sup>16)</sup>。一方、鳥山は、ネムノキの静止電位が地震のおこる約半日あるいは1日前に異常値を示すことより、この現象が地震予知に利用できることを示唆した<sup>17)</sup>。

筆者らは最近ポプラ、スギの当年生苗木およびポプラ葉柄より誘導したカルス (培養細胞塊) の静止電位を、ガラス微小電極を用いて、測定して来ているので、その結果について述べてみよう。詳しい実験方法などは以下に引用する各文献を参考にしたい。

2.1. ポプラ・スギ苗木における静止電位<sup>18)</sup>

電位測定のための概要図は Fig. 1 に示す通りである。

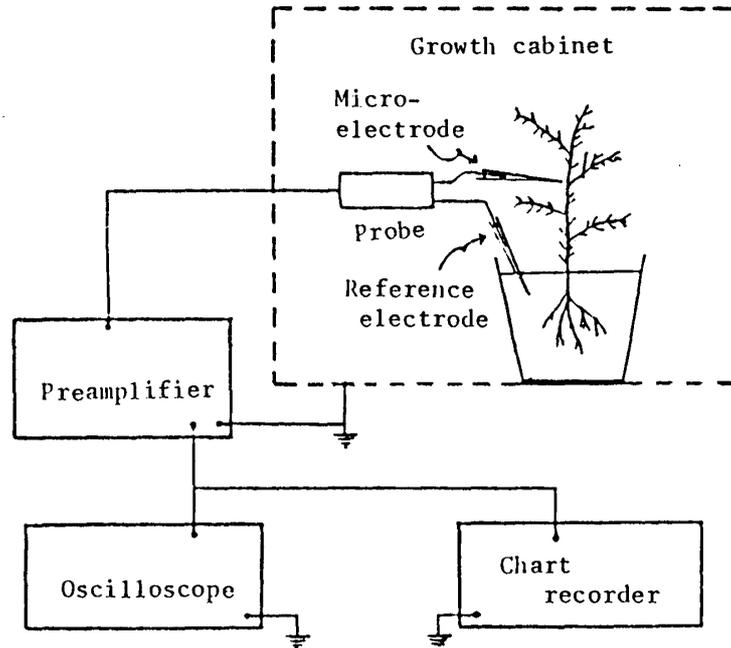


Fig. 1. 当年生苗木の静止電位測定概要図<sup>18)</sup>

ポプラ、スギ両樹種とも、10 mV 程度の標準偏差をもつ大きいばらつきを示すが、約 $-40$  mV の同一平均静止電位が測定された。この値は同一試料での繰返し実験でも、また異なる試料での実験でもほぼ同一であり、このことは樹木木部細胞の静止電位は樹種を問わず基本的に同一と考えられることを示している。

スギの針葉、葉軸の基部、シュートおよびポプラの葉柄、シュートでの明暗切換えに伴う静止電位の変化を測定した結果、葉部よりシュートに至る葉緑体の減少に伴って、その変化量が減少した。このことはこの変化が葉緑体による光合成反応に何らかの関係があることを示唆している。2.2の頃で述べるように、独立栄養機能を持たない樹木由来のカルスでも糖類の供給によって静止電位に変化が現れることと関連して興味のある現象である。

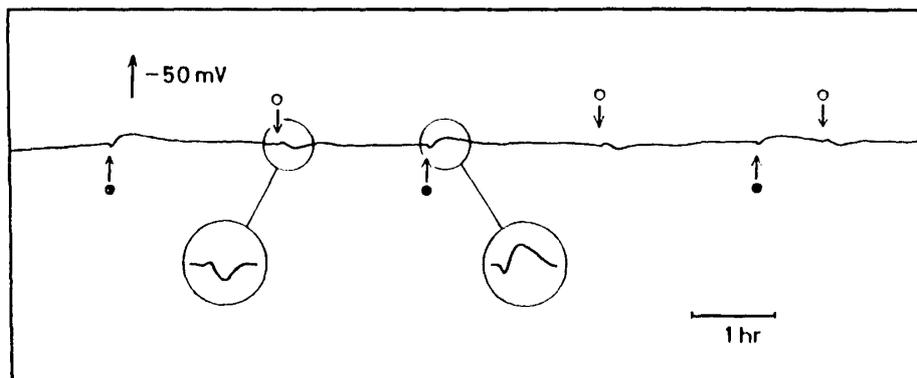


Fig. 2. スギ針葉における明暗切換えに伴う静止電位の変化<sup>18)</sup>

⊖：点燈，⊕：消燈

静止電位変化の最も大きかったスギ針葉での1例を Fig. 2 に示す。図でも明らかなように、明暗の切換えを1～3時間の間隔で行っても、静止電位の変化は明暗の変化に直ちに反応している。このことは静止電位変化は樹木の内在的な概日性リズムによるよりは外界の変化によって大きく支配されていることを意味している。また、この静止電位は、点燈・消燈直後のごく短時間の変化の後、変化の方向が逆向きになる主変化へと移行し、1時間以内に元の電位に戻っている。この電位変化の逆転する引続いて起る2つの過程は瞬時的電流刺激に対して現れるフラズモの活動電位の挙動<sup>19)</sup>と、変化する電位の各方向は逆であるが、類似の現象である。さらに、暗→明の光刺激に対する苗木の主電位変化の方向は脱分極 (depolarization)、明→暗の光消失に対する主電位変化の方向は過分極 (hyperpolarization) であった。このような光の有無に反応する電位変化はジャジクモ<sup>20)</sup>、カナダモ<sup>21)</sup>、アオミドロ<sup>22)</sup>などで観察されているが、これらの場合、以下に述べる例外を除いて、すべて暗→明の光刺激に対する電位変化は過分極、明→暗の光消失に対する電位変化は脱分極である。例外としては、ジャジクモの他の測定例<sup>23)</sup>では第1回目の光照射とそれに続く光消失での電位変化は、上の例と同様、過分極と脱分極が対応するが、第2回目以後では、われわれの場合と同様、脱分極と過分極がそれぞれ対応すること、またアオミドロの上の測定でも葉緑体自身では光照射によって脱分極し、細胞自身の変化と電位変化の方向が逆になることの報告がある。光照射によって過分極がおこることよりアオミドロでは  $H^+$  ポンプが光により活性化されるとの考え<sup>22)</sup>が提出され、また一方ジャジクモでは光照射によって ATP のレベルが増加することが同時に観察されている<sup>20)</sup>。

## 2.2. ポプラ緑色カルスにおける静止電位<sup>24-26)</sup>

電位測定のための概要図は Fig. 3 に示す通りで、基本的には2.1の苗木の場合と同様であるが、外部溶液中のイオン濃度や糖を変えるための装置としてガラス・チェンバーとポンプが追加されている。

このカルスは十分な葉緑素を持つ緑色カルスにかゝらず、ポプラ・スギの苗木で観察された光の有無に対応した静止電位の変化を全く示さないといいてもよい結果が得られた。さらに、このカルスは炭素源である蔗糖を除いた培地で1ヶ月以上生き続けたが、増殖はほとんど認められていない。したがって、この緑色

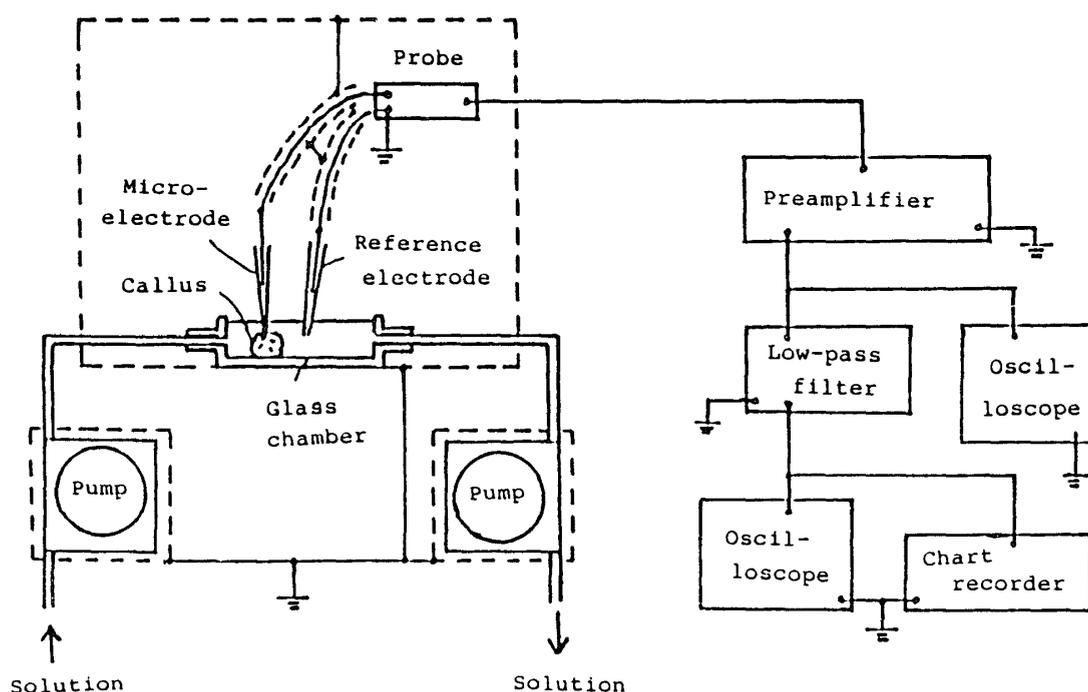


Fig. 3. ポプラカルスの静止電位測定概要図<sup>24)</sup>

カルスは独立栄養機能をほとんど失っていると言っても過言ではない。

一方、炭素源である糖類を除いた外液に糖類を添加した場合およびその逆に対応して、このカルスの静止電位は変化を示した。Fig. 4 に、明所すなわち光の存在下で、グルコース、蔗糖、マンノース、3-O-メチルグルコースを添加あるいは除去した時の静止電位変化を示した。この糖類の添加・除去に対する静止電位変化は暗所でも同様に起り、外界の光の有無には全く影響されないことも確認されている。

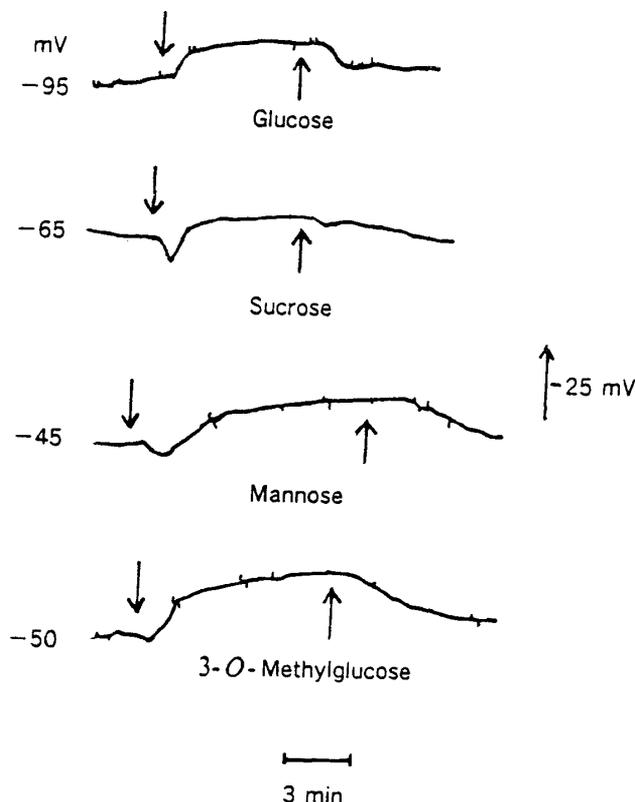


Fig. 4. 糖に対するポプラカルスの静止電位変化<sup>24)</sup>.  
 ↓: 糖添加, ↑: 糖除去 (糖濃度はそれぞれ 100 mM)

Fig. 4 における静止電位の変化は、糖類の添加により直ちに過分極が起り、糖類の除去によりほぼ元の電位にまで脱分極している。この実験に用いたカルスの本来持っている静止電位は、図の各変化曲線の左に示したように、 $-100$  mV 以下であるが、カルスの生育段階（重量増加率が最大に達する時期あるいは誘導後約 1 年経過時など）により本来の静止電位が  $-200$  mV 前後の値（負の大きい電位差）を示すものでは、糖の添加時に脱分極し、糖除去時に過分極するという電位変化の方向が逆転する現象も見つかっている。竹田ら<sup>27)</sup>によれば、タバコカルスでもその静止電位が  $-160 \sim -220$  mV と大きい時のみ糖添加時に脱分極、糖除去時に過分極という一定の電位変化を示したという。

この糖類の添加・除去に対応するポプラカルスの静止電位の変化は、このカルスの生体活動の反映であることを示したのが Fig. 5 である。この図は Fig. 4 と全く同じ生育段階にあるカルスを呼吸阻害剤シアン化カリで前もって処理（1 mM, 4 時間）したものと処理しないものとの 100 mM グルコース添加・除去に対する静止電位変化を比較したものである。いちじるしい呼吸阻害を起したカルス（このカルスは酸素消費量に換算して半分に呼吸が低下したが、なおシアン化カリ不感性の呼吸をし、生命活動を維持している）は糖に対する静止電位変化をほとんど消失しているのがわかるであろう。このようなカルス生細胞の糖類添加・除去に対応した電位変化の説明として、糖とイオンの共輸送の考えが提案され、実際、LÜTTGE らがアオ

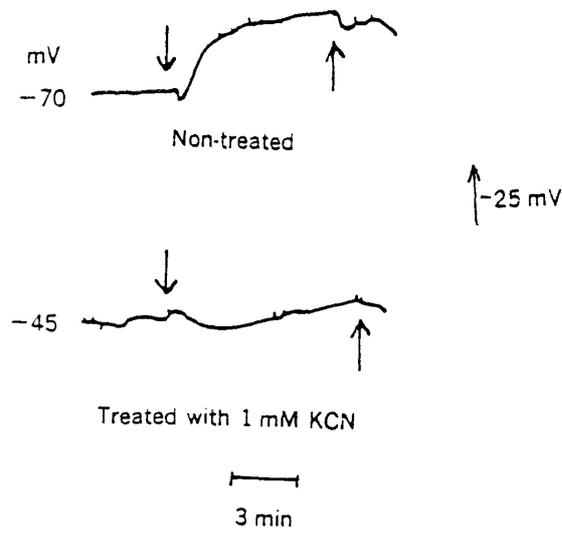


Fig. 5. 100 mM グルコースに対する無処理および呼吸阻害剤処理ポプラカルの静止電位変化<sup>24)</sup>  
 ↓: グルコース添加, ↑: グルコース除去

ウキクサを用いた実験により、六炭糖はプロトン ( $H^+$ ) と共輸送の関係にあることを見出している<sup>28-32)</sup>。この現象は糖類添加時の脱分極現象をうまく説明する。

しかし、これらの場合、これらの糖が実際カルス細胞中に取込まれていなければ、この説明は意味をなさないが、幸い、Fig. 4, 5 に用いたと同じ生育段階のカルスを  $^{14}C$ -グルコースを含む液にインキュベートし

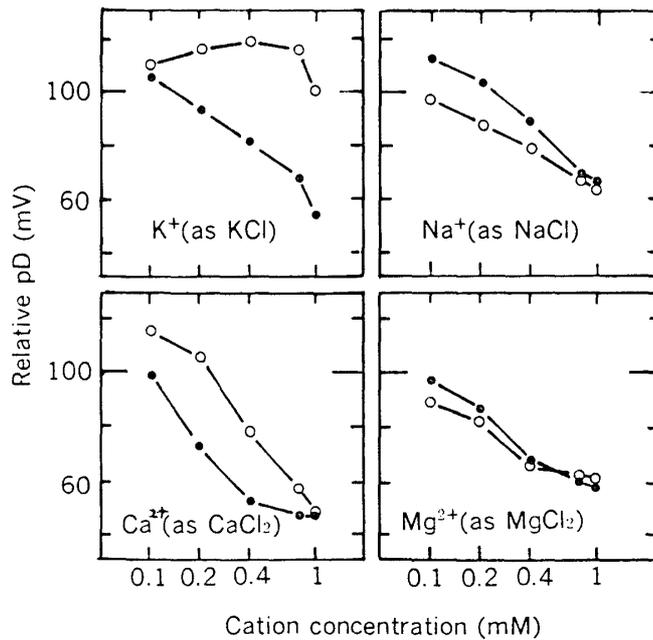


Fig. 6. 外部媒液中の金属陽イオンの低濃度におけるポプラカルス静止電位 (pD) に及ぼす  $CN^-$  の効果<sup>24)</sup>。

—○—: 無処理カルス, —●—: 1 mM KCN (呼吸阻害剤) 処理カルス (金属イオンを含まない 0.3 M マニトール液中の静止電位を 100 とした相対値)

た小川の実験<sup>33)</sup>によって、実際糖はカルス内に取込まれていることが確認されている。

つぎに、カルス静止電位に及ぼす無機イオンの影響について考える。無機陰イオンについては、 $\text{Cl}^-$ 、 $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{SO}_4^{2-}$  をカリウム塩の形で外液中にこの順序で添加した場合、カルスの静止電位に何ら変化が認められなかったので、無機イオンの影響は陰イオンより陽イオンを主体に考えてよいと判断される。

植物の生理に重要な役割を果していると考えられている無機陽イオン  $\text{K}^+$ 、 $\text{Na}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  については、これら4イオンをそれぞれ塩化物の形で塩濃度を変えて外液中に添加して行くと、1 mM 以上の濃度では、NERNST-PLANK の式に従って、塩濃度の対数に比例して静止電位が低下し、1 mM 以下ではこの直線から大きくはずれた。したがって、これら陽イオンは高濃度になると、1でのべたように、細胞内外の濃度差に従って受動的に細胞内に移動すると考えてよい。

これらの塩濃度が1 mM 以下になった場合について、シアン化カリで処理したカルスと無処理カルスの静止電位変化（これら無機イオンのない場合に対する相対値表示）を Fig. 6 に示した。この図で  $\text{K}^+$  に対する呼吸障害を受けた細胞と生細胞との電位変化の差は他の3イオンに対するものと非常に異なり、ポプラカルス生細胞の原形質膜は  $\text{K}^+$  の低濃度でその濃度を調節する能力（たとえばイオンポンプ作用）を持つと考えられる。同様の現象はジャガイモの塊茎にも見出されている<sup>34)</sup>が、この場合には  $\text{K}^+$  のさらに高い濃度までイオンポンプは働いていると考えられている。

### 3. 今後の問題

前節で述べたように、ポプラ・スギの苗木には光誘導型の静止電位変化のあること、ポプラカルス内への糖の取込みには何らかのイオンとの共輸送が関与している可能性があること、またカルスにおける  $\text{K}^+$  濃度調節には低濃度で原形質膜の機能が関与していることが明らかになって来ている。これらの現象はいずれも樹木の代謝生理における原形質膜の役割を解明する上で重要であるが、藻類や他の高等植物での静止電位変化と樹木のそれとの間にいくつかの逆転現象などもあり、たとえば試料の生育段階と静止電位変化の関係など、今後のデータの蓄積が必要な面が多い。

2.1でもふれたように、光照射による  $\text{H}^+$  ポンプの活性化、ジャジグモでの ATP レベルの増加など、光誘導型静止電位の変化には原形質膜の能動輸送が関与しているという推論が一般に行なわれ、その実証に力がそまがれている。好酸性原始紅藻であるイデユコゴメでも  $\text{H}^+$  の排出は細胞内 ATP レベルに影響され<sup>35)</sup>、また呼吸依存性である<sup>36)</sup>ことが見出されているが、一方カサノリでは  $\text{Cl}^-$  ポンプの活性化を考えるべきであるというデータ<sup>37)</sup>も得られている。

2.1で述べた光照射、光消失による苗木の静止電位の2つの引続いておこる変化は、電位変化の方向は別として、フラスモの活動電位挙動に類似していた。フラスモの活動電位に対して、田沢ら<sup>38)</sup>が第2段目の過分極変化は静止電位の大きさ（それは  $\text{H}^+$  ポンプの活性による）に依存し、かつ原形質膜中に存在する  $\text{K}^+$ -チャンネルの活性化によっておこるとの説を述べている。

これらのことからわかるように、植物における静止電位は代謝による影響を受け、原形質膜の起電性イオンポンプ（多くの場合  $\text{H}^+$  ポンプ）が関与していると考えた方がよい現象が多い。このポンプの直接のエネルギーは、これまでも度々述べて来たように、ATP であることが予想されるので、静止電位の ATP 依存性は一つのテーマである。この問題に関しては、ATP 濃度、 $\text{Mg}^{2+}$  濃度を変えたジャジグモの静止電位変化よりこの起電性ポンプは  $\text{Mg}^{2+}$  依存性 ATPase 作用を持つことを見出した実験<sup>39)</sup>、 $\text{H}^+$  排出への ATP の影響<sup>40,41)</sup>、ATP 依存性  $\text{H}^+$  ポンプへの細胞内  $\text{Ca}^{2+}$  の影響<sup>42)</sup>を調べた実験など一連の田沢らの実験に見られるように巨大緑藻細胞を中心に研究が進んでいる。

一方、樹木由来のカルスを用いた研究は、筆者が以前の総説で述べた<sup>43)</sup>ように、遺伝子改変を含めた樹木の品質改良が一つの目的であるが、この目的を達するためにはカルスの再分化は避けて通れない問題であ

る。タバコやイネのカルスからの不定芽分化に先だちでんぷん粒の蓄積がおこり、とくにイネでは  $\alpha$ -アミラーゼ、RNA 分解酵素、カタラーゼ、酸性ホスファターゼが分化部位で増大するという結果<sup>44)</sup>が示すように、分化は植物の代謝に質的变化をおこす現象と考えてよい。2.2で電位差の大きいタバコカルスが糖に対する反応で安定することに触れたが、竹田ら<sup>45)</sup>は、その後、電位差の大きい細胞と葉原基を分化する細胞との対応がよいことを見出している。このことは電位差の大きさが分化の指標の一つとなりうるということを示すと考えることができる。

2の始めにふれたように、樹木の電気抵抗や電流測定による病巣の存在や範囲の判定が行なわれているが、静止電位の測定は菌やその分泌物による宿主細胞膜の透過性の変化など病理のメカニズムにふれる多くの情報が連続的に得られる利点がある。ジャガイモ塊茎の静止電位を測定しながら、外部媒液中にジャガイモ疫病菌の菌体壁成分を加えつゝ、外気を空気より窒素ガスに切換え、静止電位中の呼吸依存性電位の大きさを調べた加藤らの実験<sup>46)</sup>はそのよい例であろう。このように、静止電位の測定は樹木病理の研究はもとより前にふれた地震の予知など今後もいろいろの応用面が開ける可能性を持っている。

以上のように、先端径数  $\mu\text{m}$  のガラス微小電極が開発されたため、細胞内に電極を挿入し、細胞膜を介したイオンのやりとりが議論できるようになったが、この電極はまだ特定のイオンに敏感でないため、どのイオンが移動したかといった問題に対しては大きい弱点を持っている。したがって、測定技術上の今後の問題として、ある特定イオンを特異的に感じる微小電極の開発が望まれる。なお、細胞質の pH (水素イオン濃度) 測定にはアンチモン微小電極や細胞挿入用に製作されたのではない pH 測定用ガラス微小電極を工夫して用いるなどの試み<sup>47)</sup>がなされていることを付記しておく。

## 文 献

- 1) 岡本 尚, 岸本卯一郎, 柴岡孝雄, 千田 貢, 田沢 仁 (編): "植物電気生理研究法", IV-5-1, 学会出版センター (1983)
- 2) T. IJIMA and T. SHIBAOKA: *Plant Cell Physiol.*, **26**, 1 (1985)
- 3) 香川靖雄: "生体膜" (岩波全書), 第1章, 岩波書店 (1983)
- 4) 香川靖雄: "生体膜と生体エネルギー" (第2版), 5・6, 東大出版会 (1982)
- 5) 伊東隆夫: 木材研究・資料, No. 21, 8 (1985)
- 6) D.H. NORTHCOTE: "Biosynthesis and Biodegradation of Wood Components" (ed. by T. HIGUCHI), Chap. 5, Academic Press (1985)
- 7) 文献 1) の I-2
- 8) J.B. FINEAN, R. COLEMAN and R.H. MICHELL: "Membranes and their Functions" (2nd ed.), 4・8, Blackwell Sci. Pub. (1978) [佐藤 了, 日野幸伸 (訳): "生体膜と細胞活動", 培風館 (1981)]
- 9) J.L. HALL and D.A. BAKER: "Cell Membranes and Ion Transport", Chap. 2, Longman Group (1977)
- 10) 金 栄叔, 黒田健一, 井上嘉幸: 第36回日本木材学会大会研究発表要旨集, 33 (1986)
- 11) D.M. SILVIA and T.A. TATTAR: *Can. J. For. Res.*, **8**, 162 (1978)
- 12) T.A. TATTAR: *Phytopathology*, **64**, 1375 (1974)
- 13) T.A. TATTAR, R.O. BLACHARO and G.C. SAUFLEY: *J. Exp. Bot.*, **25**, 658 (1974)
- 14) P.H. WARGO and H.R. SKUTT: *Can. J. For. Res.*, **5**, 557 (1975)
- 15) H. IMAGAWA and S. ISHIDA: *Res. Bull. College Experiment Forests, Hokkaido Univ.*, **34**, 127 (1982)
- 16) W.C. ASHER: *Nature*, **217**, 134 (1968)
- 17) 鳥山英雄: 自然, **1975**, 64 (1975)
- 18) M. SAKAMOTO, K. SUMIYA and T. YAMADA: *Wood Research*, No. 70, 42 (1984)
- 19) T. SIMMEN and M. TAZAWA: *Plant Cell Physiol.*, **24**, 1511 (1983)
- 20) T. MIMURA and M. TAZAWA: *ibid.*, **27**, 319 (1986)
- 21) M. TAZAWA, T. SIMMEN and T. MIMURA: *ibid.*, **27**, 263 (1986)
- 22) S. FUJII, T. SIMMEN and M. TAZAWA: *ibid.*, **19**, 578 (1978)

角谷：生体電位と樹木

- 23) Y. NISHIZAWA: *Plant Cell Physiol.*, **9**, 377 (1968)
- 24) M. SAKAMOTO and K. SUMIYA: *Mokuzai Gakkaishi*, **31**, 620 (1985)
- 25) 角谷和男：第35回日本木材学会大学研究発表要旨集, 30 (1985)
- 26) 福西伸一, 角谷和男：第36回日本木材学会大会研究発表要旨集, 349 (1986)
- 27) J. TAKEDA, S. ABE, H. MORIKAWA and M. SENDA: *Plant Cell Physiol.*, **24**, 667 (1983)
- 28) A. NOVACKY, C.I. ULLRICH-EBERIUS and U. LÜTTGE: *Planta*, **138**, 263 (1978)
- 29) C.I. ULLRICH-EBERIUS, A. NOVACKY and U. LÜTTGE: *ibid.*, **139**, 149 (1978)
- 30) W. HARTUNG, C.I. ULLRICH-EBERIUS, U. LÜTTGE, M. BOCHER and A. NOVACKY: *ibid.*, **148**, 256 (1980)
- 31) A. NOVACKY, C.I. ULLRICH-EBERIUS and U. LÜTTGE: *ibid.*, **149**, 321 (1980)
- 32) K.D. JUNG and U. LÜTTGE: *ibid.*, **150**, 230 (1980)
- 33) 小川雅広：未発表
- 34) H. KOJIMA, K. KATOU and H. OKAMOTO: *Plant Cell Physiol.*, **26**, 351 (1985)
- 35) I. ENAMI and M. KURA-HOTTA: *ibid.*, **25**, 1107 (1984)
- 36) M. KURA-HOTTA and I. ENAMI: *ibid.*, **25**, 1115 (1984)
- 37) D. GRADMANN: *Planta*, **93**, 323 (1970)
- 38) T. SIMMEN and M. TAZAWA: *Plant Cell Physiol.*, **24**, 1511 (1983)
- 39) T. SIMMEN and M. TAZAWA: *J. Membrane Biol.*, **37**, 167 (1977)
- 40) T. SIMMEN and M. TAZAWA: *Plant Cell Physiol.*, **21**, 1007 (1980)
- 41) K. TAKESHIGE, T. SIMMEN and M. TAZAWA: *ibid.*, **26**, 661 (1985)
- 42) H. LÜHRING and M. TAZAWA: *ibid.*, **26**, 635 (1985)
- 43) 角谷和男：木材研究・資料, No. 17, 54 (1983)
- 44) 原田 宏, 駒嶺 穆 (編)：“植物細胞組織培養”, 2・2, 理工学社 (1979)
- 45) J. TAKEDA and M. SENDA: *Plant Cell Physiol.*, **25**, 619 (1984)
- 46) 加藤 潔, 富山宏平, 岡本 尚：日植病報, **46**, 534 (1979)
- 47) R.M. SPANWICK and A.G. MILLER: *Plant Physiol.*, **59**, 664 (1977)