

## 北海道東部沿岸に生育する寒海産コンブ目数種の 夏季の光合成—光特性

坂西 芳彦・飯泉 仁

水産庁北海道区水産研究所 (085-0802 北海道釧路市桂恋 116)

Yoshihiko Sakanishi and Hitoshi Iizumi: Photosynthetic responses to light in summer sporophytes of cold water species of Laminariales from the eastern coast of Hokkaido. Jpn. J. Phycol. (Sorui) 49:1 - 6.

Photosynthetic response to light was examined on summer sporophytes of cold water species of Laminariales, i.e. *Laminaria diabolica*, *L. angustata*, *L. longissima*, *L. coriacea*, *Costaria costata*, *Arthrothamnus bifidus* and *Alaria praelonga* from the eastern coasts of Hokkaido. Photosynthesis and dark respiration were measured at 10°C, which was close to the *in situ* temperature by a Clark-type oxygen electrode system with discs cut out of the middle part of a blade. Photoinhibition did not occur within the investigated range up to 400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  in all species. In spite of lower temperature, the cold water species of Laminariales showed higher light-saturated net photosynthetic rates (19.7 - 38.0  $\mu\text{L O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ), which were equal to those at 20°C of warm water species of Laminariales. Dark respiratory rates of cold water species were between 2.3 and 5.0  $\mu\text{L O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ .  $I_k$  values and compensation points ranged from 35.5 to 66.7  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  and from 3.5 to 7.3  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respectively. Initial slope were between 0.575 and 0.751  $\mu\text{L O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}(\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$ . Daily net production of the cold water species of Laminariales were estimated from the model equations of photosynthesis-light curve and the data on light intensity in a dense kelp bed. Dark respiratory rate appears to affect severely on the estimation of the daily net production.

*Key Index Words* : compensation point,  $I_k$ , initial slope, Laminariales, light, photosynthesis, respiration.

Hokkaido National Fisheries Research Institute, 116 Katsurakoi, Kushiro-shi, Hokkaido, 085-0802 Japan

### はじめに

日本沿岸には40種近いコンブ目藻類が分布しており、その数は全世界のコンブ目藻類の約3分の1にあたる。これらのコンブ目藻類は食用とされる多くの漁獲対象種を含む他、その群落は有用動物に餌料や生育場を提供しており、沿岸浅海域の漁業資源の維持に重要な役割を演じているものも多い。このように、コンブ目藻類は古くから産業との関わりが深いこともあり、生長、成熟、個体群動態、群落構造、生産力に関する基礎的なものから養殖技術や藻場造成に関する応用的なものまで膨大な研究蓄積がある。

植物の基本的生理機能である光合成に関する生理学的研究については、近年、アラム・カジメを代表とする暖海産コンブ目では、光合成および呼吸の測定法が確立されたことから、現場環境も含めた光・温度条件に関する光合成特性が徐々に明らかになってきている(Maegawa *et al.* 1987, 1988, Sakanishi *et al.* 1988, 1989, Aruga *et al.* 1990a, b, Haroun *et al.* 1992, 神林 1996, 倉島 1996, 倉島ら 1996)。しかしながら、北海道沿岸に生育する寒海産コンブ目についてみると、多くの知見が集積されている生態学的研究に比べて、光合成に関する

生理学的研究は少なく(新原 1975, 松山 1985, Sakanishi *et al.* 1990, 1991, 坂西・飯泉 1998)、特に北海道東部沿岸に生育するコンブ目藻類については、出現種数が多いにもかかわらず、知見が限られている。

そこで、本研究では、北海道沿岸の中でも特に水温が低く、最も多くのコンブ目藻類が分布する釧路・根室地方の沿岸に生育する7種のコンブ目(オニコンプ *Laminaria diabolica* Miyabe, ミツイシコンブ *L. angustata* Kjellman, ナガコンブ *L. longissima* Miyabe, ガツガラコンブ *L. coriacea* Miyabe, スジメ *Costaria coatata* (C. Ag.) Saunders, ネコアシコンブ *Arthrothamnus bifidus* (Gmelin) Ruprecht, アイヌワカメ *Alaria praelonga* Kjellman)の夏季の孢子体を材料として、光合成—光特性を明らかにした。コンブ目藻類の純光合成速度と光強度との関係は、数式に曲線近似し、光合成特性としてのパラメーターを求めた。また、得られた寒海産コンブ目の光合成—光特性が、現場の物質生産には、どのように反映されるのかを明らかにするために、数式化した光合成—光曲線と群落内光環境のデータ(坂西ら 2001)を用いて、純生産量を試算した。

## 材料と方法

光合成および呼吸速度の測定は、天然に生育する胞子体を材料に用い、1999年6月末から8月上旬にかけて行われた。オニコンプは北海道根室市の根室港内(北緯43° 20' 東経145° 35')で、ミツイシコンブ、ガツガラコンブは北海道白糠郡白糠町の白糠漁港内(北緯42° 57' 東経144° 5')で、ナガコンブ、スジメ、アイヌワカメは北海道釧路市の北海道区水産研究所前の岩礁域(北緯42° 57' 東経144° 27')で、ネコアシコンブは北海道厚岸郡厚岸町沖の大黒島(北緯42° 57' 東経144° 53')でそれぞれ採集した。いずれの胞子体も低潮線直下に生育する藻体を採集した。

採集したコンブ目藻類の胞子体は、クーラーボックスに入れて水産研究所に持ち帰り、ネコアシコンブを除き、測定に供するまで現場海水を流した水槽中に保持した。ネコアシコンブについては、採集後約1年間、現場海水を流した自然光培養水槽(三本菅ら1988)で培養した藻体を光合成測定に用いた。

光合成・呼吸の測定には、胞子体の体軸に沿った中央部の縁辺付近よりコルクボーラーで打ち抜いた直径1.4cmの藻体片を試料として用いた。試料の前処理は前報(坂西・飯泉1998)に拠った。光合成-光曲線は、0~400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の間の0, 13, 25, 50, 100, 200, 400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の7段階の光強度での純光合成速度を求めて作成した。温度は、この時期の現場水温に近い10°Cに設定した。光合成及び呼吸速度は、クラーク型酸素電極(Rank Brothers AE-1)を用い(金井1983)、反応槽に4 mLの濾過海水とともに藻体片を入れ、反応槽内の酸素濃度の変化を測定して求めた。反応槽内の海水はマグネチックスターラーで常時攪拌した。反応槽のまわりのウオータージャケットには恒温水循環装置(TAITEC COOLNIT CL-150F)を用いて一定温度の水を流して、反応槽内の水温を調節した。溶存酸素の増減は記録計(東亜電波 EPR-111A)のチャートに記録し、測定終了後、チャートから単位時間当たりの溶存酸素量の変化を読みとり、純光合成速度と呼吸速度の計算に用いた。計算に必要な海水の飽和酸素濃度は、使用した海水を種々の測定温度に保った状態で、十分通気させた後にウィンクラー法で定量した。

光合成速度と光強度との関係は、コンピューターソフトウエア(Delta Graph Pro3)の反復計算アルゴリズムを用いて、以下の式(Gallegos & Platt 1981)に曲線近似し、光飽和総光合成速度、 $I_k$  値を求め、それらの値をもとに初期勾配( $P_{\max}/I_k$ )、 $I_c$  (光補償点:  $P=0$  となる  $I$ ) を計算した。暗呼吸速度は実測値(3回の測定の

平均値)とした。

$$P = P_{\max} \times \tanh(I/I_k) - R$$

$P$  は純光合成速度、 $P_{\max}$  は光飽和総光合成速度、 $I$  は光強度、 $I_k$  は光合成-光曲線の初期勾配を与える直線と光飽和した直線の交点から求められるパラメーター、 $R$  は暗呼吸速度を示す。

寒海産コンブ目の純光合成速度を光強度の関数としてあらわした数式に、濃密な群落内の光量子束密度の日周変動データ(坂西ら2001)を代入して、純光合成速度の日周変動を求めた。さらに1日分の純光合成速度の日周変動データを積分し、1日あたりの純生産量を算出した。

## 結果と考察

10°Cにおける7種のコンブ目藻類の光合成-光曲線および曲線近似より得られたパラメーターを Fig.1 および Table 1 にそれぞれ示した。400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  までの範囲では、7種とも強光阻害は認められなかった。

ネコアシコンブを除く寒海産コンブ目6種の光飽和純光合成速度は、29.9~38.0  $\mu\text{L O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  を示した。これらの値は、ホソメコンブ *Laminaria religiosa* Miyabe とナガコンブ(酸素びん法)の夏季の現場水温における光飽和純光合成速度(松山1985, Sakanishi *et al.* 1991) とほぼ同様な値であった。培養で得られたリシリコンブ *Laminaria ochotensis* Miyabe の幼胞子体(葉長約3cm)の10°Cにおける光飽和純光合成速度(15  $\mu\text{L O}_2 \text{ mg (d.w.)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) (新原1975)と比較すると、本研究で得られた値を乾燥葉重量あたりに再計算した値(2~7  $\mu\text{L O}_2 \text{ mg (d.w.)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) は明らかに低いが、この差は、種の特性の違いではなく、藻体の葉齢の違いに起因するものと考えられる(Satomi *et al.* 1968, 前川・有賀1974, Kato & Aruga 1984)。

本研究において10°Cで得られた寒海産コンブ目藻類の光飽和純光合成速度(Table 1)は、暖海産コンブ目のアラメ *Eisenia bicyclis* Setchell とカジメ *Ecklonia cava* Kjellman の夏季の現場水温(20~25°C)で得られた光飽和純光合成速度(30~38  $\mu\text{L O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) (Sakanishi *et al.* 1989, 倉島1996) とほぼ同様であった。このような寒海産コンブ目藻類の高い光合成活性は、暖海産種との脂肪酸組成の違いや酵素の質的・量的な違いなどの生化学的基盤に支えられていると考えられるが(Davison 1987, Lüning 1990)、低水温海域に生育し、高い生産力を示す寒海産コンブ目(名畑・酒井1996)にとって重要な特性と言えるだろう。

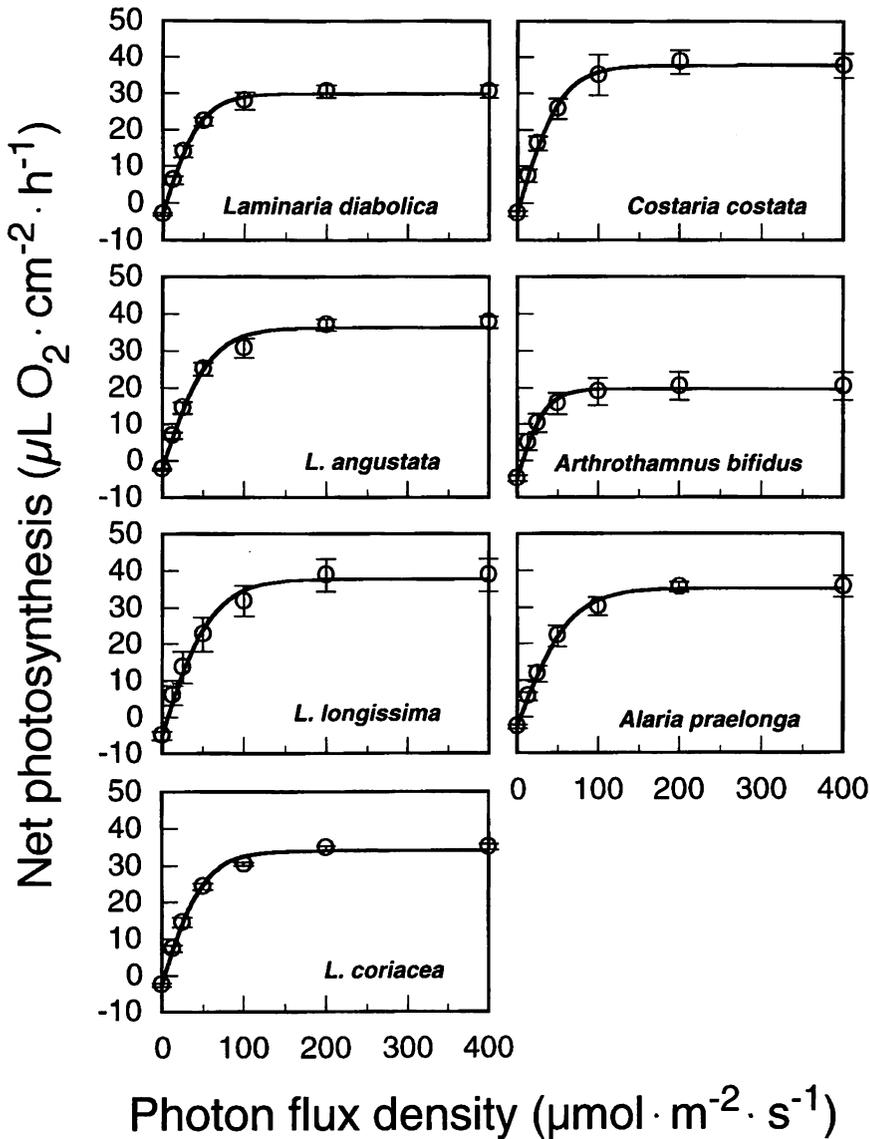


Fig. 1. Photosynthesis-light curves at 10°C in sporophytes of cold water species of Laminariales. Determined from June 30 to August 10 1999. Vertical bars denote SD of means (n=3).

暗呼吸速度は、ナガコンブとネコアシコンブで高く ( $4.9 \sim 5.0 \mu\text{L O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ )、他の5種で低かった ( $2.3 \sim 3.0 \mu\text{L O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) が、これらの値は、暖海産コンブ目カジメの夏季の現場水温における暗呼吸速度 (坂西 1998) とほぼ同様であった。

ネコアシコンブを除く6種の寒海性コンブ目藻類の  $I_k$  ( $47.2 \sim 66.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) は、暖海産コンブ目カジメの夏季の現場水温における  $I_k$  ( $55 \sim 63 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (坂西 1998) とほぼ同様であったが、夏季のホソメコ

ンブについて報告されている  $I_k$  ( $107 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (松山 1985) よりも明らかに低かった。光合成-光曲線における  $I_k$  は、光飽和光合成速度と初期勾配によって決まるが、ネコアシコンブの初期勾配は他の6種のそれとほぼ同様であることから (Table 1)、ネコアシコンブの低い  $I_k$  ( $35.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) は、低く抑えられた光飽和光合成速度に起因するものである。

初期勾配はアイヌワカメが若干低かったが (0.575)、他の6種のそれは0.675~0.751であった (Table

Table 1 Parameters of the photosynthesis-light curves at 10°C in sporophytes of cold water species of Laminariales on June 30 to August 11, 1999.  $P_n$  and  $R$  in:  $\mu\text{L O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ,  $I_k$  and  $I_c$  in:  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , Initial slope in:  $\mu\text{L O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$ , means  $\pm$  SD (n=3).

Species	$P_n$	$R$	$I_k$	Initial slope	$I_c$
<i>Laminaria diabolica</i>	29.9 $\pm$ 1.8	3.0 $\pm$ 0.4	47.2 $\pm$ 2.8	0.698 $\pm$ 0.055	4.3 $\pm$ 0.8
<i>L. angustata</i>	36.3 $\pm$ 2.1	2.4 $\pm$ 0.3	57.9 $\pm$ 8.1	0.675 $\pm$ 0.077	3.5 $\pm$ 0.7
<i>L. longissima</i>	37.9 $\pm$ 3.8	5.0 $\pm$ 1.1	63.0 $\pm$ 14.8	0.715 $\pm$ 0.220	7.2 $\pm$ 0.8
<i>L. coreacea</i>	33.9 $\pm$ 0.5	2.6 $\pm$ 0.5	51.9 $\pm$ 3.9	0.707 $\pm$ 0.043	3.7 $\pm$ 0.8
<i>Costaria costata</i>	38.0 $\pm$ 3.2	2.8 $\pm$ 0.7	55.0 $\pm$ 8.4	0.751 $\pm$ 0.105	3.8 $\pm$ 1.2
<i>Arthrothamnus bifidus</i>	19.7 $\pm$ 3.9	4.9 $\pm$ 0.8	35.5 $\pm$ 8.6	0.712 $\pm$ 0.141	7.3 $\pm$ 2.1
<i>Alaria praelonga</i>	35.3 $\pm$ 2.0	2.3 $\pm$ 0.2	66.7 $\pm$ 12.2	0.575 $\pm$ 0.096	4.2 $\pm$ 1.0

1)。これらの値は、ホソメコンブの夏季の現場水温における光合成-光曲線の初期勾配(0.347)(松山 1985)に比べると、明らかに大きかった。

ナガコンブとネコアシコンブの光補償点は、それぞれ7.2, 7.3  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であり、他の5種(3.5~4.3  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )に比べて高かった(Table 1)。光補償点は暗呼吸速度と初期勾配によって決まるが、ナガコンブとネコアシコンブの初期勾配は他の5種とほぼ同様であることから(Table 1)、両種の高い光補償点は高い呼吸速度によるものである。ナガコンブとガッガラコンブとの間における光補償点の違いは、暖海産コンブ目のアラメとカジメの場合と同様に、両種の生育水深の違いに対応しており、より浅所側に分布するナガコンブの光補償点は、深所側に分布するガッガラコンブよりも高かった。今後、両種の群落内光環境や光合成特性の季節変化に関する知見を集積し、さらに検討を加える必要があるが、興味深い結果といえる。本研究で得られた寒海産コンブ目の光補償点は、暖海産コンブ目カジメで報告されている値(7.9~8.5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )(坂西 1998)とほぼ同様であり、夏季のホソメコンブの値(21.1  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )(松山 1985)の3分の1以下であった。

一般に、初期勾配、初期勾配と光飽和光合成速度によって決まる $I_k$ 、初期勾配と呼吸速度によって決まる光補償点( $I_c$ )は、植物の生育場所の光環境を反映すると考えられるが、寒海産コンブ目の群落内光環境についての知見は極めて限られているため(坂西ら 2001)、本研究で得られた寒海産コンブ目の光合成-光曲線における $I_k$ 、初期勾配、光補償点について、十分な検討を加える事は困難である。今後、寒海産コン

ブ目群落の光環境に関する知見が集積されることにより、これらの光合成-光特性についての詳細な検討が可能になるであろう。

ナガコンブとナガコンブ群落内に混在する可能性の高い3種を含む、4種のコンブ目藻類の光合成-光特性のモデル式(Gallegos & Platt 1981)に、7月の晴れの日(水深2m(平均水面からの水深)における群落内の単位面積当たりの藻体が受ける平均的な光強度のデータ(坂西ら 2001)を代入して求めた純光合成速度の日周変動とそれらの1日分のデータを積分して求めた1日あたりの純生産量を、それぞれFig. 2と3に示す。

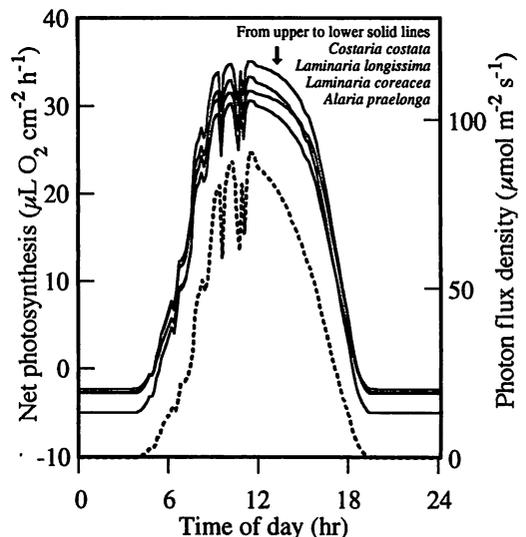


Fig. 2 Diurnal changes in estimated net photosynthetic rates of sporophytes of Laminarian plants (solid lines) and light intensity on a thallus surface (dotted line) in a kelp bed at 2m depth.

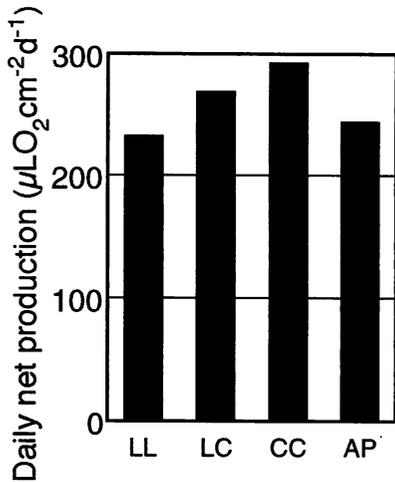


Fig. 3. Estimated daily net production of sporophytes of Laminarian plants in a kelp bed at 2m depth. LL: *Laminaria longissima*, LC: *Laminaria coreacea*, CC: *Costaria costata*, AP: *Alaria praelonga*.

ナガコンブは、南中時付近の時間帯では、スジメに次いで高い純光合成速度を示したにもかかわらず (Fig. 2), 純光合成速度の日周変動データを積分して求めた単位葉面積あたりの1日の純生産量は、4種中最も低い値を示した (Fig. 3)。ナガコンブの低い純生産量についての推定結果は、植物群落の物質生産に及ぼす呼吸量の影響の大きさ (戸塚 1973) をよく表している。Fig. 2 と 3 で示した解析から、それぞれのコンブ目藻類の光合成-光特性が、生育現場での物質生産過程において、どのように機能するのかが明らかになる。この手法を用いることにより、物質生産・物質消費の視点から寒海産コンブ目藻類の生態現象を解明することが可能になるであろう。

今後、季節により変動するコンブ目藻類の光合成-光特性、水中の光強度、群落の構造 (倉島 1996, 大山 1998, 前川 1999, 2000) など、寒海産コンブ目藻類の生産量推定に影響を与える要因についての知見を集積しつつ、推定される生産量の妥当性について検討を加える必要がある。

#### 謝辞

本研究は、農林水産省の環境研究「森林、海洋等におけるCO<sub>2</sub>収支の評価の高度化」の一環として行われた。大黒島でのネコアシコンブの採集にあたって便宜を計っていただいた北海道大学理学部附属厚岸臨海実験所の向井宏教授並びに職員の皆様、同じく採集にご協力いただいた東京水産大学資源育成学科の田中次郎教授並びに学生諸氏に感謝する。

#### 参考文献

- Aruga, Y., Toyoshima, M. and Yokohama, Y. 1990a. Comparative photosynthetic studies of *Ecklonia cava* bladelets with and without zoosporangial sori. *Jpn. J. Phycol.* 38: 223-228.
- Aruga, Y., Toyoshima, M. and Yokohama, Y. 1990b. Comparative photosynthetic studies of *Ecklonia cava* (Laminariales, Phaeophyta) bladelets with and without zoosporangial sori. *Hydrobiologia* 204/205: 473-477.
- Davison, I.R. 1987. Adaptation of photosynthesis in *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) to changes in growth temperature. *J. Phycol.* 23: 273-283.
- Gallegos, C. and Platt, T. 1981. Photosynthesis measurements on natural populations of phytoplankton: Numerical analysis. *Fish. Res. Board Canada Bull.* 210: 103-112.
- Haroun, R., Aruga, Y. and Yokohama, Y. 1992. Seasonal variation of photosynthetic properties of *Ecklonia cava* (Laminariales, Phaeophyta) in Nabeta Bay, central Japan. *La mer* 30: 339-348.
- 金井龍二 1983. 酸素電極を用いたO<sub>2</sub>ガス交換の測定. p.151-154. 加藤 栄・吉田精一 (編) 実験生物学講座 17, 植物生理学(III). 丸善, 東京.
- 神林友広 1996. 褐藻アントクメ及びカジメにおける光合成の環境適応. 平成7年度筑波大修士学位論文.
- Kato, M. and Aruga, Y. 1984. Comparative studies on the growth and photosynthesis of the pigmentation mutants of *Porphyra yezoensis* in laboratory culture. *Jpn. J. Phycol.* 32: 333-347.
- 倉島 彰 1996. 褐藻アラメ及びカジメの光合成と生育に関する生理生態学的研究. 東京水産大学博士学位論文.
- 倉島 彰・横浜康継・有賀祐勝 1996. 褐藻アラメ・カジメの生理特性. *藻類* 44: 87-94.
- Lüning, K. 1990. *Seaweeds. Their Environment, Biogeography and Ecophysiology.* John Wiley & Sons, New York.
- 前川行幸 1999. 海中林の維持機構. p. 38-49. 谷口和也 (編) 磯焼けの機構と藻場修復. 恒星社厚生閣, 東京.
- 前川行幸 2000. ガラモ場の群落構造と生産力. *日本水産学会誌* 66: 756-757.
- 前川行幸・有賀祐勝 1974. 養殖ヒロハノヒトエグサの生長と光合成活性の季節変化. *うみ* 12: 197-213.
- Maegawa, M., Yokohama, Y. and Aruga, Y. 1987. Critical light conditions for young *Ecklonia cava* and *Eisenia bicyclis* with reference to photosynthesis. *Hydrobiologia* 151/152: 447-455.

- Maegawa, M., Kida, W., Yokohama, Y. and Aruga, Y. 1988. Comparative studies on critical light condition for young *Eisenia bicyclis* and *Ecklonia cava*. Jpn. J. Phycol. 36: 166-174.
- 松山恵二 1985. ホソメコンブの生産量推定における光合成速度の季節変化. 北海道水産試験場報告 27: 91-99.
- 名畑進一・酒井勇一 1996. 2年目オニコンブの年間純生産量. 北海道水産試験場研究報告 49: 1-5.
- 新原義昭 1975. リシリコンブの生理学的研究. 幼体の光合成と呼吸におよぼす温度, 光および塩分の影響について. 北海道水産試験場報告 17: 11-17.
- 大山温美 1998. 三重県錦湾におけるカジメ群落の構造と生産力. 三重大学生物資源学部修士学位論文.
- 坂西芳彦 1998. 寒海産および暖海産コンブ目の光合成特性. 東京水産大学博士学位論文.
- 坂西芳彦・飯泉 仁 1998. 褐藻ナガコンブの光合成-温度特性について. 藻類 46: 105-110.
- 坂西芳彦・鈴木健吾・飯泉 仁・宇田川 徹・山本正昭 2001. 釧路市沿岸における夏季のナガコンブの日補償深度. 北海道水産研究所研究報告 65: 45-53.
- Sakanishi, Y., Yokohama, Y. and Aruga, Y. 1988. Photosynthesis measurement of blade segments of brown algae *Ecklonia cava* Kjellman and *Eisenia bicyclis* Setchell. Jpn. J. Phycol. 36: 24-48.
- Sakanishi, Y., Yokohama, Y. and Aruga, Y. 1989. Seasonal changes of photosynthetic activity of a brown alga *Ecklonia cava* Kjellman. Bot. Mag. Tokyo 102: 37-51.
- Sakanishi, Y., Yokohama, Y. and Aruga, Y. 1990. Seasonal changes in photosynthetic capacity of *Laminaria longissima* Miyabe (Phaeophyta). Jpn. J. Phycol. 38: 147-153.
- Sakanishi, Y., Yokohama, Y. and Aruga, Y. 1991. Photosynthetic capacity of various parts of the blade of *Laminaria longissima* Miyabe (Phaeophyta). Jpn. J. Phycol. 39: 239-243.
- Satomi, M., Aruga, Y. and Iwamoto, K. 1968. Effect of aging on the seasonal changes in photosynthetic activity of *Porphyra yezoensis* in the culture ground. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 34: 17-22.
- 三本菅義昭・町口裕二・坂西芳彦・嵯峨直恆 1988. ジャイアントケルプの生理・生態解明. p.112-113. 生物資源の効率的利用技術の開発に関する総合研究昭和62年度報告書. 農林水産技術会議事務局, 東京.
- 戸塚 績 1973. 物質生産に関与する光合成・呼吸機能. p. 1-61. 木村 允・戸塚 績 (著) 植物の生産過程. 共立出版, 東京.

(Received 20 Dec. 2000; Accepted 30 Jan. 2001)