

## ソース・シンク関係からみた作物生産能に関する研究

藤田 耕之輔

作物の生産能のソース・シンク関係からの解析についての研究は、その時々で温度差があるにせよ学生時代から今日まで約40年間に涉って引き続いて行なってきた課題である。しかし、この時期は、わが国ではコメの自給を達成した後、増産の研究から、農産物の品質の向上へと研究の力点を移してきた時代と重なっている。

作物の生産力の強化は、食料を確保する上で最も重要な手段であるため、古くからこの能力の向上を計る努力が嘗々と試みられてきた。作物が野生植物から実をたわわにつけた栽培植物へ改良された変遷をたどると、葉の光合成（ソースと呼ぶ）と光合成産物を受け入れる器官（シンクと呼ぶ）の能力とが交互に改良を重ねながら行われてきたと考えられている。作物の収量を向上させるためには、広い圃場に数本の植物があちこちに生えている状態では、太陽光を十分受け取ることができないため、高い収量は期待できない。植物の個体数を増加させ、葉が生長し、田んぼの水面が上から見えない程に葉が繁茂すると収量はぐんと高まる。そして、やがて植物の葉が茂り過ぎて、小雨や強めの風が来るたびに植物が倒伏するようになると収量は減少する。熱帯地方の在来のイネ品種は草丈が2メートル以上と最近の日本イネ品種の約2倍と高く、下位の葉まで光が行き届かない、いわゆる草型の悪い、しかも倒伏しやすい低収性の特徴を備えていた。しかしながら、1960年代後半には、いくら葉が過剰に茂った状態（密植条件）でも高い光合成を発現し、高収を上げうる矮性（草丈の低い）のイネ、コムギ品種が登場した。例えば、イネでは、この品種の育成によって、低収性が宿命的と思われていた熱帯地域で高い生産力が可能であることを証明する共に、その高い潜在生産力は東南アジアなどではその後30年以上にも渉るインフラストラクチャーの整備に伴い発現し、収量の向上をもたらし、飢餓の撲滅に極めて重要な役割を果たし、“緑の革命”と呼ばれている。

このように、草型の悪い在来品種では密植下で、下位葉が上位葉の影になり、光合成が低下することが低収の主要原因であるため、草型の改良によって、すべての葉に光を行き届かせ光合成を発現させ、葉のソース能を強化させた品種の育成によって、高収性が実現した。すなわち、ソースの改良に緑の革命の原点がある。それでは、この改良した品種の生産力を、今後さらに高めるにはどのような特性を付与すべきなのか。この可能性を葉のソース能と、生産された光合成産物を受け入れる生長部位や子実、果実などのシンク能の相互関係に求め、長期間にわたって一連の研究を行った。

### 1. ソース・シンク関係からみた作物の生理機能

作物の生産能は、葉の光合成能によって支配されている。そのために、葉の生理状態と光合成との関係が盛んに研究されてきた。しかし、この関係からのみでは、作物の生産能を必ずしも完全に理解し得ない場面がある。一方、生産能は窒素供給とも密接に関連する。これらを背景にして、作物の生産能の支配要因をソース・シンク関係から解析するため一連の研究を行っている。

#### 1) ソース・シンク関係に基づく光合成能の解析

光合成の場をソース、光合成産物を材料として生長が行われる場をシンクと考え、ソースの光合成能はソース自体の生理状態のみでなく、光合成産物をソースから取去るシンク的能力にも支配されるという仮説の下にその支配要因を解析した。例えば、トウモロコシでは子実肥大期には雌穂が主要なシンクとして機能す

るが、これを切除してシンクの大きさを制限すると、葉からの光合成産物の転流が阻止されて葉に蓄積し、光合成能の低下を伴い、生産能も低下することを明らかにした<sup>1)</sup>。一方、葉の一部を切除すると残った葉からの転流速度は上昇し、これらの葉の光合成能が上昇する。すなわち、葉の一部を切除してソースの大きさを減少させた状態下においてもシンク能が変化しないため、残った葉からの光合成産物の取去りが活発におこなわれ、葉の光合成能は上昇する。同様の現象は、トマト<sup>2-9)</sup>、インゲン<sup>10-14)</sup>などにおいても観察されている。

このように、ある作物において、シンク能がソース能を上回り、葉からの光合成産物の転流が盛んに行われる場合は、葉で生成された糖濃度が低く保たれ、光合成能が高まるのに対し、ソース能がシンク能を上回り葉から他器官への光合成産物の転流速度が低下する場合には、葉の糖濃度が高まり光合成能が低下することを明らかにすることができた。この場合、後者の現象「葉の糖濃度の上昇に伴う光合成能の抑制」については、多くの関心を集め詳細な研究がなされ、目下の所、葉に集積した糖による光合成酵素の遺伝子発現による抑制がその主要な要因と想定されている。

## 2) ソース・シンク関係に基づく窒素固定能の解析

作物の光合成、光合成産物の生産・利用の関係の説明に用いられてきたソース・シンク関係の概念を、ダイズなどのマメ科植物の窒素固定能および固定窒素の利用にも適応することが可能である<sup>15)</sup>。すなわち、窒素に対して根粒をソース、地上部の器官、特に窒素に対する要求の高い莢（子実を含む）をシンクとすると、ソースで固定された窒素がシンクへ速やかに取去られることによって、根粒の窒素固定能は高く維持されるという考え方である。

ダイズの子実肥大期は光合成産物に対して葉がソースであり、莢と根粒がシンクである一方、窒素については根粒がソースであり、莢がシンクであって、莢に向かって根粒からの窒素の取去りが盛んであれば、窒素固定能は高く維持される<sup>16)</sup>。そこで、接木によって作った地上部と地下部の比率の異なる株について解析したところ、窒素固定の支配要因は、光合成産物のソース能と窒素のシンク能に支配されると推論された<sup>15)</sup>。そこで、根粒からの固定窒素の取去り速度と窒素固定能の関係について詳細に検討した。

この研究は、ダイズを対象に福山と東広島キャンパスの両方にまたがって行い、その成果は次のように要約できよう。

ダイズでは莢切除によってシンク能を低下させると、窒素固定能は低下する<sup>17-23)</sup>。一方、一部の根粒を切除し窒素ソースの大きさを減少させ、地上部をそのままの状態に保つと、残った根粒の窒素固定能は上昇する。莢切除下では、固定窒素の主要転流形態であるアラントインなどのウレイド濃度が木部泌液中で上昇し、さらに根粒でも高まるのに対して、根粒の一部を切除すると、根粒のウレイドの集積はあまり起こらない<sup>18)</sup>。さらに、<sup>15</sup>Nおよび<sup>13</sup>Cトレーサー実験によると、莢切除下では、根粒における固定窒素の取去り速度が低下する<sup>18, 21)</sup>。しかしながら、目下の所、この窒素固定の阻害機構は明らかにされていない。このような莢切除による窒素固定能の低下は無限伸育型品種では認められず、有限伸育型品種でのみ観察される<sup>19)</sup>。さらに、光合成能と窒素固定能の関係を莢切除との関連で検討すると、莢切除によってシンク能を低下させると、光合成能と窒素固定能がともに低下し、窒素固定能の方が早期に低下した。すなわち、光合成能と窒素固定能の低下は光合成と窒素固定の相互作用によるものではなく、シンクによる個々の機能に対する直接的な抑制効果によると考えられる。

以上のことから、ダイズの根粒の窒素固定は、葉の光合成能が光合成産物に対するシンク器官の能力によって制御を受けるのと同様に、固定窒素に対する宿主植物、特に莢のシンク能によって支配されることが初めて明らかとなった。

## 3) ソース・シンク関係に基づく硝酸態窒素の吸収・利用の解析

作物は硝酸態窒素を根で吸収し、地上部へ転流し、さらに還元・同化し利用している。この一連の硝酸態窒素の利用過程において硝酸還元能が律速因子とされている。ソース・シンク関係の概念を拡大解釈すると、硝酸還元能も窒素固定能と同様に窒素シンク能によって支配されている可能性が考えられる。子実の窒素シンク能の大きいダイズ品種について莢切除処理を与えシンク能を低下させると、葉の硝酸還元能は処理後5～10日に低下するのに対し、葉の一部を切除し、莢をそのままの状態にし、ソースに対するシンクの比率を

高めると、この能力は残存葉で上昇する<sup>24)</sup>。これと平行して、窒素集積量も莢切除により減少する。これらの実験結果は、葉の硝酸還元能は窒素シンク能によって支配されることを示している。この推論は<sup>15</sup>Nトレーサー実験によっても裏付けられている。例えば、子実肥大期では、莢切除によって<sup>15</sup>NO<sub>3</sub>の還元態窒素への取り込み速度は低下する。また、特定の葉位葉から<sup>15</sup>NO<sub>3</sub>を供給した場合、<sup>15</sup>Nの転流速度は窒素シンク能の低下によって低下すると同時に<sup>15</sup>N-還元態窒素の生成速度も低下する。しかしながら、窒素シンク能の低下に伴う硝酸還元能の低下の要因や機構については明らかではない。

## 2. ソース・シンク構造と作物の生産力

作物の生産性をソース・シンク関係より論ずる場合、まず作物の生産能がソースとシンクのどちらに支配されているかを明らかにしなければならない。そのためには、生殖生長期における葉と収穫器官の関係を解明する必要がある。

### 1) ソース・シンク単位

生殖生長期において、収穫物が生産される時期の作物個体は、多数のソースとしての葉および数個以上のシンクとしての器官から構成されている。これらの器官間の相互関係を光合成産物や窒素化合物の転流方向や転流速度から検討した。

トマトにおいて、各葉位の葉から同化した<sup>14</sup>Cの行くへを追跡すると、たとえば第1花房（通常栽培下では5個程度の果実を着生）とそれに隣接する3枚の葉とが光合成産物の授受が密接に行われる所から、これを一つのソース・シンク単位と呼ぶと、これらの葉の光合成産物は主として単位内の花房の果実へ転流し、1個体はこのソース・シンク単位の積み重ねとして理解できる<sup>3, 9)</sup>。インゲンにおいても類似の減少がみられ、ある1枚の葉とその直下の莖、およびその葉位の分枝または花房がソース・シンク単位を形成し、個体全体はこの連鎖と考えられる<sup>10, 14)</sup>。このように、トマトやインゲンなどでは、葉と収穫器官とが一定の割合で個体全体に分散しており、個体はソース・シンク単位の連鎖形体として理解できる。ダイズ栽培品種でもインゲンとほぼ類似のソース・シンク単位が形成されている<sup>25, 26)</sup>。

一方、トウモロコシでは、登熟期には、個体の中位1~2か所に雌穂がシンクとして存在し、これと雌穂に付着した葉及びそのすぐ下位の葉と上位数枚の葉との間にソース・シンク関係が成立している<sup>1)</sup>。このソース・シンク関係の特異的な例として、トウモロコシの苞葉を上げることができる。トウモロコシのスイート種やフリント種の一部の品種では、雌穂に数枚から十数枚の苞葉が着生し、その葉面積が個体葉面積の30%にも占める品種が存在する<sup>27-32)</sup>。苞葉は雌穂とは光合成産物の授受をつうじてソース・シンク単位を構成している。スイート種では、通常の葉（主稈葉と呼ぶ）を除去し、苞葉のみを残した個体でも、無処理個体の約80%もの子実収量を挙げうる。これは、苞葉の子実生産効率が主稈葉よりも高いためであり、さらにこの原因は光合成能の差異ではなく、光合成産物の転流率が高いためであり、これは、主要シンクである子実と距離的に近いためと考えられる<sup>28)</sup>。

イネでは、穂のシンク能の変化に伴いソース・シンク単位構造が変動する<sup>33)</sup>。例えば、イネ普通品種では、穂の主要なソース葉は止葉であり、それより下位葉における穂のソースとしての働きには限度がある。すなわち、穂と止葉が1ソース・シンク単位を形成している。一方、多収性イネ品種では、穂のシンクサイズが普通品種の約3倍と増大し、登熟期には止葉のみでなく、全ての下位葉における光合成産物の約90%が穂へ転流する<sup>33)</sup>。すなわち、1個体は穂と全ての葉とが一つのソース・シンク単位を構成している。このように、多収性イネ品種では穂のシンク能が増大したため、普通品種では根のソースとして働く下位葉の光合成産物までも登熟に利用されるようになる<sup>33)</sup>。すなわち、多収性イネ品種では、穂のシンクサイズが拡大したため、個体のソース能が限界に近づいていると推定される。従って、この品種の収量を今後さらに増大させるためには、シンク能の向上と並行してソース能の強化を行う必要があると考える。

以上のように、作物は生殖生長期には種固有のソース・シンク単位構造を形成する。しかしこのソース・シンク単位構造は固定的なものではなく、ソースとシンクの相互の距離と維管束の配列様式、シンク同士の光合成産物に対する相対的強度等によって変動する。そのため、与えられた単位のソースまたはシンクの機能を他単位のソースまたはシンクによって代行する、いわゆる相互互換性が認められる。しかし、この代行

能力には限界があり、完全な代行は不可能である。

## 2) ソース・シンク関係と生産能

まず、トマトについて果実生産の支配要因がソースとシンクのいずれであるかを明らかにするための研究を行い、(1) 果実肥大期には、果実と生長中の栄養器官が共にシンクとして働き、(2) 果実肥大中の生産能は、ソースよりもシンク的能力によって支配され、(3) この作物のソース・シンク単位は固定的なものではなく、摘心・摘花・摘芽などによって単位相互間の光合成産物の授受が多様に変化することなどを明らかにした<sup>2-9, 26)</sup>。

インゲンについても類似の研究を行い<sup>10-14)</sup>、(1) 蔓性種では下位花房の開花後も頂芽では栄養生長が盛んで、生長中の莢と栄養器官が共にシンクとして働くために落花・落莢が多く、莢のシンク能を十分に確保しえない。一方、矮性種では子実肥大期にはソース能がシンク能を上回っている。(2) この作物の品種改良の方向として粒数の増加により子実肥大期のシンク能の向上を図るべきであることを指摘した。サイズでも、シンクが収量の制限要因となる場合が多く、この律速因子は、特にインゲンと同様に莢伸長期に顕在化し、莢着生率が低下し、低収の主因となっている<sup>24-28)</sup>。

一方、トウモロコシにおいては、この作物の収量限界がC4植物としての潜在光合成能に対応するほどには高くない理由は、シンク能に限界があるためと指摘した<sup>26)</sup>。また、イネでは、多収イネ品種(飼料用として利用)は普通品種に比べて、子実粒の数と大きさが大きい1本の穂重は約3倍であり、収量が高い。そのため、普通品種は最上位の止葉のみをソース葉とし登熟するのに対し、多収イネ品種ではすべての葉をソースとし、穂から距離的に離れ、遮光や老化のため光合成の低い最下位の葉からでも光合成産物の殆どを子実肥大に利用している<sup>33)</sup>。この品種の収量の増大に当たっては、シンクと並行したソースの改良が課題となるであろう。

## 3. 環境ストレスとソース・シンク関係

### 1) 無機元素とソース・シンク関係

歪みゲージ式変位計によって、果実、莢などのシンクサイズの変化を高精度で、短時間内に、しかも連続測定することが可能である。この手法の導入によって、ソースとシンクの関係がより一層高い精度で評価できるようになり、例えば、果実肥大の初期におけるソース・シンク関係や、環境ストレスが作物生産能生に与える影響がソースとシンクのどちらにより強く影響を与えるか、などの現象が明らかにされた。すなわち、歪みゲージ式変位計でシンク能の変動を捉えつつ、これと平行してソース葉の光合成能に変動を把握することによって、環境ストレスによる生産能の低下がソースとシンクのどちらに起因するかを解明しうることが判った。

作物の生産力が様々な環境によって影響を受けることはよく知られている。しかし、そのメカニズムについては必ずしも完全に分かってはいない。

- ①窒素欠乏<sup>34, 35)</sup>：窒素欠乏によって、葉の光合成能がより早く低下し、遅れて果実の肥大が減少することが分かった<sup>35)</sup>。すなわち、シンク能よりもソース能の抑制が先に起こる。しかしながら、この場合、ソース能の抑制は、葉の窒素濃度の低下によって引き起こされたものではない。むしろ、窒素欠乏によって、根からの水吸収力の低下に伴う葉の水分ストレスが光合成の低下を招いていると考えている。窒素ストレス下で水吸収が阻害される現象は既に知られているところである。
- ②リン欠乏：一方、リンが不足すると、窒素不足とは異なる応答を示すように見受けられる。リン欠乏下では、作物の光合成能が低下し、生産能が抑制される<sup>36-40)</sup>。しかしながら、例えば、トマトのリン欠乏をソース・シンク関係からみると、リン欠乏によって最初に阻害されるのは光合成能ではなく、果実の肥大であることが分かった<sup>40)</sup>。すなわち、果実生産の減少は光合成の低下によるソース能の抑制のためではなく、果実自体のシンク能が低下したためである。
- ③カリウム欠乏：リン欠乏と類似の現象は、カリウム欠乏下におけるトマト果実のシンク能と葉のソース能との関係にもみることができる。カリウムが欠乏すると、シンク能が低下するため、葉から他器官へ

の光合成産物の転流が阻害され、やがて光合成産物が糖などで葉に蓄積するため、光合成能が低下し、生産力が減退するという<sup>41)</sup>。

- ④塩ストレス：一方、塩ストレスが植物生育与える影響についてもソース・シンク関係からの解析が可能である<sup>42-47)</sup>。たとえば、塩ストレスによって、カキの果実肥大が光合成能よりも早期に低下しており、シンク能の阻害はソース能よりも早期に発現している<sup>42)</sup>。この現象を日本原子力研究所でPETIS（ポジトロンイメージング装置）を駆使して、<sup>14</sup>Cで標識炭素化合物の転流状態を詳細に調査した所、塩ストレスによって、最初に、茎もしくは根シンクが阻害されることが分かった<sup>47)</sup>。この現象がどのようなメカニズムで引き起こされるかは、不明の点が多い。

塩ストレス耐性の強化を目的として、エクトイン合成遺伝子（好塩性微生物からクローニングした耐塩性遺伝子）による形質転換が行なわれている<sup>44)</sup>。例えば、塩ストレスによって、茎や根のシンクが特に強く阻害される所から、エクトイン合成遺伝子の導入によって、根におけるエクトイン集積が盛んになり、<sup>14</sup>C-標識光合成産物の根への転流が盛んになり、その結果、根の吸水や窒素の取り込み・地上部への転流が向上し、ストレス耐性を強化するものと推察される。

以上のように、様々な不良環境因子によって植物生育は阻害される。この阻害は、多くの場合、ソース能よりはシンク能がより強く阻害された結果、生育が抑制されるものと推定される。

## 2) 地球温暖化環境下における作物生産能のソース・シンク関係に基づく解析

地球温暖化の抑制は、将来の解決すべく最重要課題である。すなわち、大気CO<sub>2</sub>濃度が上昇した環境下では、作物の光合成や窒素固定などはどのように応答するのであろうか。また、これらの応答は収量とどのように関連するのであろうか。高CO<sub>2</sub>濃度下では、光合成能が上昇し、根粒に対する光合成産物の供給状態も良好になる<sup>48-50)</sup>。しかしながら、窒素固定能が直ちに上昇するのではなく、その反応はダイズ品種間で異なっている。例えば、ダイズ栽培種では、高CO<sub>2</sub>濃度下で窒素固定能が上昇し、子実への窒素供給が盛んになり、子実肥大が旺盛に行われるのに対し、ダイズ野生種ではこのような現象は殆ど認められない<sup>48, 49)</sup>。この両者の差異は子実のシンク能にあると推定される。すなわち、栽培種では、大気CO<sub>2</sub>濃度の上昇に伴い、光合成能が上昇し、子実の窒素シンク能も高まるため、根粒の窒素固定能が上昇するのに対し、野生種では子実の炭素・窒素シンク能が小さく限られているため大気CO<sub>2</sub>濃度の上昇に対応して光合成や窒素固定は変動せず、特に、根粒の窒素固定は高まらない。ソース能よりもシンク能が生産能の律速段階にある植物では、高CO<sub>2</sub>濃度に対する応答は限られている。

大気CO<sub>2</sub>濃度の上昇下では、肥料窒素、特に硝酸態窒素についても窒素固定と類似の現象が予測される。高CO<sub>2</sub>濃度下でダイズ葉の硝酸還元能が上昇する<sup>51)</sup>。この上昇は、光合成能などの上昇によるものではなく、莢実の窒素シンク能の上昇、これに伴う還元態-Nの葉からの取り去り速度の増大によっている。すなわち、大気CO<sub>2</sub>濃度の上昇に伴って窒素シンク能が高まると、葉の硝酸還元能も上昇すると推定される。しかしながら、高CO<sub>2</sub>濃度下では葉の気孔の閉鎖、蒸散の抑制などのため、葉への硝酸態窒素の転流が減少し、窒素不足を招くことが指摘されている。

## 将来に向けて

ここに述べた一連の研究成果によると、植物の生産能は、植物種の違いや栽培環境の変動にかかわらず、ソースよりもシンクの能力によって支配される場面が多いと結論できる。特に、世界の栽培面積の約90%にもおよぶ劣悪な環境栽培条件下において高位生産性を備えた作物を育成するためには、シンクの環境ストレス耐性の強化が重要であると考えられる。しかしながら、シンク能の機構解明はソース能に比べて遅れており、シンク能を強化するための知見の集積も十分ではなく今後の研究に待つ所が多い。作物生産は、個体群—個体—器官—細胞—分子などのヒエラルキーのもとに成立している。本研究は、ソース・シンク関係から、個体と葉・茎・根などの器官との関係、もしくは器官同士の相互関係を俎上に乗せて作物の生産能を論じたものである。将来、本研究の結論であるシンク能の改良に研究を展開するならば、細胞と器官もしくは細胞と分子との関係が問題になり、細胞の分化やアポトーシスなど細胞レベルでの機能解析がシンク能の強化のための重要な課題として登場することになる。

わが国では、ここ数十年にわたって、コメの生産過剰に端を発し、収量向上の研究に手を拱き、小さな島国で耕地面積の割合が20%に満たないにも関わらず、多くの耕作地が調整水田や耕作放棄地として食料生産には利用されておらず、エネルギー自給率も先進国の中で最も低い。しかしながら、ここ数年間におけるコムギ、トウモロコシなどの主要食料穀物の価格の顕著な高騰は、地球環境に配慮した食料のバイオエタノールへの仕向けや、毎年7~8千万人も人口増加と、発展途上国の生活レベルの向上など止まることのない世界の潮流の中では、一過性の現象ではなく、今後安い食料を手に入れるのは困難であるとの見方さえある。

それ故、将来に向かっては、例えば、アフリカ大陸において無限に広がるサハラに対しては、高温、乾燥、塩ストレスなどの環境ストレス耐性を強化した高収性品種の育成やその能力を発現させるための栽培技術の改良に先端的科学技術を結集した、第2の緑の革命を目指す時期に至っていると考える。

### おもな業績

- 1) 田中 明, 藤田耕之輔: トウモロコシの栄養生理学的研究 (第7報) 乾物生産におけるsourceとsinkの相対的意義の解析, *土肥誌*, **42**, 152-156 (1971)
- 2) 田中 明, 藤田耕之輔: トマトの果実生産におけるsourceとsinkの相対的意義の解析 (第1報) 標準栽培条件下での生育経過および摘芽・摘芯の影響, *土肥誌* **43**, 25-30 (1972)
- 3) 田中 明, 藤田耕之輔: トマトの果実生産におけるsourceとsinkの相対的意義の解析 (第2報) 異なる葉位の葉からの<sup>14</sup>Cの移行, *土肥誌* **43**, 77-80 (1972)
- 4) 田中 明, 藤田耕之輔: トマトの果実生産におけるsourceとsinkの相対的意義の解析 (第3報) 葉および花房切除が光合成産物の移行および乾物生産におよぼす影響, *土肥誌* **43**, 423-428 (1972)
- 5) 藤田耕之輔, 田中 明: トマトの果実生産におけるsourceとsinkの相対的意義の解析 (第4報・完) 栽植密度および摘心位が乾物および果実生産におよぼす影響, *土肥誌* **45**, 247-252 (1974)
- 6) Tanaka, A., Fujita, K. and Kikuchi, K.: Nutrio-physiological studies on the tomato plant I. Outline of growth and nutrient absorption, *Soil Sci. Plant Nutr.* **20**, 57-68 (1974)
- 7) Tanaka, A., Fujita, K. and Shioya M.: Nutrio-physiological studies on the tomato plant II. Translocation of photosynthates, *Soil Sci. Plant Nutr.* **20**, 57-68 (1974)
- 8) Tanaka, A., Fujita, K. and Kikuchi, K.: Nutrio-physiological studies on the tomato plant III. Photosynthetic rate of individual leaves in relation to the dry matter production of plants, *Soil Sci. Plant Nutr.* **20**, 173-183 (1974)
- 9) Tanaka, A. and Fujita, K.: Nutrio-physiological studies on the tomato plant IV. Source-sink relationship and structure of the source-sink unit, *Soil Sci. Plant Nutr.* **20**, 305-315 (1974)
- 10) 田中 明・藤田耕之輔: 菜豆の栄養生理学的研究 (第1報) 光合成産物の転流よりみたsource-sink関係, *土肥誌* **46**, 157-166 (1975)
- 11) 田中 明・藤田耕之輔・菊地清子: 菜豆の栄養生理学的研究 (第2報) 矮性種および半蔓性種の生育経過, *土肥誌* **47**, 499-505 (1976)
- 12) 田中 明・藤田耕之輔・浦山 勝: 菜豆の栄養生理学的研究 (第5報) 品種比較よりみた収量性と各種形質との相互関係, *土肥誌* **48**, 507-516 (1977)
- 13) 田中 明・藤田耕之輔・押味清隆・岩柳春彦: 菜豆の栄養生理学的研究 (第6報) 摘葉・摘芯・摘芽処理試験による収量構成要素の解析, *土肥誌* **48**, 517-522 (1977)
- 14) Tanaka, A. and Fujita, K.: Growth, photosynthesis and yield components in relation to grain yield of the field bean, *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, **59**, 145-238 (1979)
- 15) 藤田耕之輔・田中 明: 大豆の窒素固定能支配要因の接木試験による解析, *土肥誌* **51**, 23-26 (1980)
- 16) 尾形昭逸・藤田耕之輔・吉岡 薫・増田泰三: ダイズの野生種・栽培種の窒素固定, 乾物生産の比較, *土肥誌* **55**, 539-543 (1984)
- 17) Fujita, K., Masuda, T. and Ogata, S.: Dry matter production and dinitrogen fixation of wild and cultivated soybean varieties as affected by pod removal, *Soil Sci. Plant Nutr.* **34**, 255-264 (1988)
- 18) Fujita, K., Masuda, T. and Ogata, S.: Dinitrogen fixation, ureide concentration in xylem exudate and translocation of photosynthates in soybean as influenced by pod removal and defoliation, *Soil Sci. Plant Nutr.* **34**, 265-375

- (1988)
- 19) Masuda, T., **Fujita, K.**, Ogata, S. and Kuwahara, M.: Effect of pod removal on dinitrogen fixation of soybean plants differing in growth habit, *Soil Sci. Plant Nutr.* **35**, 245-356 (1989)
  - 20) **Fujita, K.**, Masuda, T. and Ogata, S.: Analysis of factors controlling dinitrogen fixation in wild and cultivated soybean (*Glycine max.* L.) plants by reciprocal grafting, *Soil Sci. Plant Nutr.* **37**, 233-240 (1991)
  - 21) **Fujita, K.**, Masuda, T. and Ogata, S.: Effect of pod removal on fixed-N(<sup>15</sup>N<sub>2</sub>) export from soybean (*Glycine max.* L.) nodules, *Soil Sci. Plant Nutr.* **37**, 463-469 (1991)
  - 22) Ofosu-Budu, K.G., Saneoka H. and **Fujita, K.**: Analysis of factors controlling dinitrogen fixation and nitrogen release in soybean using pod removal, stem girdling, and defoliation, *Soil Sci. Plant Nutr.* **41**, 407-416 (1995)
  - 23) Ofosu-Budu, K.G., Saneoka, H. and **Fujita, K.**: Factors controlling the release of nitrogenous compounds from roots of soybean, *Soil Sci. Plant Nutr.* **41**, 625-633 (1995)
  - 24) **Fujita, K.**, Morita, T. and Nobuyasu, H.: Effect of pod removal on absorption and reduction of nitrate in soybean, *Soil Sci. Plant Nutr.* **43**, 63-73 (1997)
  - 25) Nobuyasu, H., Liu, S., Adu Gyamfi, J.J., Mohapatra, P.K. and **Fujita, K.** Variation in the export of <sup>13</sup>C and <sup>15</sup>N from soybean leaf: the effects of nitrogen application and sink removal, *Plant and Soil*, **253**, 331-339 (2003)
  - 26) 藤田耕之輔: ソース・シンク関係と植物生産, 現代植物生理学, 第5巻物質の輸送と貯蔵, 朝倉書店, pp. 145-166 (1991)
  - 27) **Fujita, K.**, Furuse, F., Sawada, O. and Bandara, D. C.: Effect of defoliation and ear removal on dry matter production and inorganic element absorption in sweet corn, *Soil Sci. Plant Nutr.*, **40**, 581-591 (1994)
  - 28) Sawada, O., Ito, J. and **Fujita, K.**: Characteristics of photosynthesis and translocation of <sup>13</sup>C-labelled photosynthate in husk leaves of sweet corn, *Crop Science* **35**, 480-485 (1995)
  - 29) **Fujita, K.**, Sato, H., Sawada, O. and Sendo, S.: Husk leaves contribution to dry matter and grain production as well as N distribution in flint corn (*Zea mays* L.) genotypes differing in husk leaf area, *Soil Sci. Plant Nutr.* **41**, 587-596 (1995)
  - 30) Sato, H., **Sakurai, N.**, Sendo, S., **Saneoka, H.**, Nobuyasu, H. and **Fujita, K.**: Factors controlling leaf area development in husk leaf of flint corn (*Zea mays* L.), *Crop Science*, **37**, 1826-1831 (1997)
  - 31) El-Shemy, H. A., **Nishimura, T.** and **Fujita, K.**: Characterization and localization of a novel protein (HFN 40) in maize genotypes without husk leaf blades, *Biologia Plant.* **44**, 423-425 (2001)
  - 32) Fujikawa, Y., **Sakurai, N.**, Oka, T., Yamana, H., Ofosu-Budu, K.G., El-Shemy, H. and **Fujita, K.**: Sugar metabolism in expanding husk leaf of flint corn (*Zea mays* L.) genotypes differing in husk leaf size, *J. Agr. Sci.*, **139**, 37-45 (2002)
  - 33) Mohapatra, P.K., Masamoto, Y., Morita, S., Takanashi, J., Kato, T., Itani, T., Adu-Gyamfi, J.J., Shunmugasondaram, M., Nguyen, N.T., **Saneoka, H.** and **Fujita, K.**: Partitioning of <sup>13</sup>C-labelled Photosynthate varies with Growth Stages and Panicle Size in High Yielding Rice, *Functional plant biology*, **31**, 1-9 (2004)
  - 34) Nobuyasu, H., Liu, S., Adu-Gyamfi, J.J., Mohapatra, P.K. and **Fujita, K.**: Variation in the export of <sup>13</sup>C and <sup>15</sup>N from soybean leaf: the effects of nitrogen application and sink removal, *Plant and Soil* **253**, 331-339 (2003)
  - 35) Kanai, S., Adu-Gyamfi, J.J., Lei, K., Ito, J., Ohkura, K., Moghaieb, R.E.A., El-Shemy, H., Mohapatra, R., Mohapatra, P.K. and **Fujita, K.**: N-deficiency damps out circadian rhythmic changes of stem diameter dynamics in tomato plant, *Plant Science* **174**, 183-191 (2008)
  - 36) Ogata, S., Adu-Gyamfi, J.J. and **Fujita, K.**: Effect of phosphorus and pH on dry matter production, dinitrogen fixation and critical phosphorus concentration in pigeon pea (*Cajanus Cajan* (L.) Millsp., *Soil Sci. Plant Nutr.* **34**, 55-64 (1988)
  - 37) Adu-Gyamfi, J.J., **Fujita, K.** and Ogata, S.: Phosphorus absorption and utilization efficiency of pigeon pea (*Cajanus cajan* (L.) Millsp.) in relation to dry matter production and dinitrogen fixation, *Plant and Soil.* **119**, 315-324 (1989)
  - 38) Adu-Gyamfi, J.J., **Fujita, K.** and Ogata, S.: Competition for phosphorus among plant parts in early and medium

- duration cultivars of pigeon pea (*Cajanus cajan* L.), *Plant and Soil* **136**, 163-169 (1991)
- 39) Chaudhary, M. I. and **Fujita, K.**: Responses of dinitrogen fixation and photosynthetic activity in mashbean (*Vigna aconitifolia*) cultivars under low P conditions, *Soil Sci. Plant Nutr.* **44**, 31-41 (1998)
- 40) **Fujita, K.**, Okada, M., Li, K., Ito, J., Ohkura, K., Adu-Gyamfi, J.J. and Mohapatra, P.K.: Effect of P-deficiency on photoassimilate partitioning and rhythmic changes in fruit and stem diameter of tomato (*Lycopersicon esculentum*) during fruit growth, *Journal of Experimental Botany* **54**, 2519-2528 (2003)
- 41) Kanai, S., Ohkura, K., Adu-Gyamfi, J.J., Mohapatra, P.K., Nguyen, N.T., Saneoka, H. and **Fujita, K.**: Depression of sink activity precedes the inhibition of biomass production in tomato plants subjected to potassium deficiency stress, *Journal of Experimental Botany* **58**, 2917-2928 (2007)
- 42) **Fujita, K.**, Ito, J., Mohapatra, P. K., **Saneoka, H.**, Lee, K., Kurban, H. Kawai, K. and Ohkura, K.: Circadian rhythm of stem and fruit diameter dynamics of Japanese persimmon (*Diospyros Kaki* Thunb.) is affected by deficiency of water in saline environments, *Functional Plant Biology* **30**, 747-754 (2003).
- 43) Suwa, R., Nguyen, N. T., **Saneoka, H.**, Moghaieb, R. E. and **Fujita, K.**: Effect of salinity stress on photosynthesis and vegetative sink in tobacco plants, *Soil Science and Plant Nutrition* **52**, 243-250 (2006)
- 44) Moghaieb, R.E., Tanaka, N., **Saneoka, H.**, Murooka, Y., Ono, H., Morikawa, H., Nakamura, A., Nguyen, N.T., Suwa, R. and **Fujita, K.**: Characterization of salt tolerance in ectoine-transformed tobacco plants (*Nicotiana tabacum*): photosynthesis, osmotic adjustment, and nitrogen nutrition, *Plant Cell, Environment* **29**, 173-182 (2006)
- 45) Moghaieb R.E.A., **Saneoka, H.**, Youssef S.S., EL-Sharkawy A.M. and **Fujita, K.**: Improvement of salt tolerance in tomato plant (*Lycopersicon esculentum*) by transformation with ectoine biosynthetic genes, *Transgenic Plant Journal* **1**, 228-232, (2007).
- 46) Suwa, R., Nguyen, T.N., **Saneoka, H.**, Moghaieb R. E. and **Fujita, K.**: Effect of salinity stress on photosynthesis and vegetative sink in tobacco plants, *Soil Sci. Plant Nutr.* **52** 243-250 (2006)
- 47) Suwa, R., Fujimaki, S., Suzui, N., Kawachi, N., Ishii, S., Sakamoto K., Nguyen, N.T., **Saneoka, H.**, Mohapatra, P.K., Moghaieb, R.E., Matsubashi, S. and **Fujita, K.**: Use of positron emitting tracer system for measuring the effect of salinity on temporal and spatial distribution of <sup>11</sup>C tracer and coupling between source and sink organs, *Plant Science* **175**, 210-216 (2008)
- 48) Masuda, T., **Fujita, K.**, Kogure, K. and Ogata, S.: Effect of CO<sub>2</sub> enrichment and nitrate application on vegetative growth and dinitrogen fixation of wild and cultivated soybean varieties, *Soil Sci. Plant Nutr.* **35**, 357-366 (1989)
- 49) Masuda, T., **Fujita, K.** and Ogata, S.: Effect of CO<sub>2</sub> enrichment and nitrate application on growth and dinitrogen fixation of wild and cultivated soybean plants during pod-filling stage, *Soil Sci. Plant Nutr.* **35**, 405-416 (1989)
- 50) Bandara, D.C., Nobuyasu, H., Ofosu-Budu, K.G., Ando, T. and **Fujita, K.**: Effect of CO<sub>2</sub> enrichment on biomass production, photosynthesis and sink activity in soybean cv. Bragg and its mutant nts 1007, *Soil Sci. Plant Nutr.* **44**, 179-186 (1998)
- 51) **Fujita, K.**, Nobuyasu, H., Kuzukawa, T., Adu-Gyamfi J. and Mohapatra, P. K.: Elevated CO<sub>2</sub> concentrations increase leaf nitrate reduction by strengthening sink activity in soybean plants, *Soil Sci. Plant Nutr.* **48**, 745-752 (2002)