

[研究報文]

ブドウ結果枝の茎における葉から果房への光合成産物の転流経路

元村佳恵¹・白倉 豊²¹ 弘前大学農学生命科学部 〒036-8561 弘前市文京町3² 東北大学農学部 〒981-0914 仙台市青葉区堤通雨宮町1-1

Translocation Route of Photoassimilates from Leaves to Cluster in a Grape Shoot Stem.

Yoshie MOTOMURA¹ and Yutaka SHIRAKURA²¹ Faculty of Agriculture and Life Science, Hirosaki University, Hirosaki, 036-8561² Faculty of Agriculture, Tohoku University, Sendai, 981-0914

To investigate the effect of phyllotaxis on the translocation route of photoassimilates from different leaves to a cluster on a Delaware grape shoot stem, the distributions of ¹⁴C-photoassimilates from the leaf on the opposite side of the cluster [the third leaf from the base of the shoot (L3), on the same node as the cluster] and the leaf on the same side as the cluster [the fourth leaf (L4), one node above the cluster] into individual nodes on the stem and into the cluster were compared after feeding ¹⁴CO₂ to L3 or L4. The following results were obtained.

1. The distribution of ¹⁴C-photoassimilates into the cluster increased with berry growth for 10 weeks after full bloom and with time until 24 hours after feeding ¹⁴CO₂ when either L3 or L4 was fed. However, the distributions from L3 were lower than those from L4 at all stages of berry growth and at all times after feeding.

2. The ¹⁴C distribution in the basal stem below the node of the fed leaf was higher than that in the apical stem above the node. In the stem, most of the ¹⁴C was incorporated into the bark, with the wood taking up only a little.

3. When L2, L3, L4, or L5 was fed, ¹⁴C-photoassimilates produced in the leaves were translocated through the petiole to the bark of the stem on the same side as the leaf (just below the node of the fed leaf), regardless of the leaf position. In the feeding of L3, ¹⁴C movement in the bark from the same side as the fed leaf to the opposite side occurred with time.

4. The translocation route of ¹⁴C-photoassimilates in the stem between the leaves and cluster is speculated to be as follows: from L4, ¹⁴C-photoassimilates appear to move vertically to the cluster through the bark on the same side as the fed leaf and cluster, while from L3, they move from the bark on the same side as the fed leaf to the opposite side, traverse the bark, and are incorporated vertically into the cluster.

Key words: translocation route, photoassimilates, stem, grape

緒言

ブドウなどの果樹の栽培においては、当年の果実収量の増加や高品質果実の生産とともに、永年作物として翌年の生産を維持するための樹体の管理も重要である。そのため、葉で生産された光合成産物の果実、枝(茎)、幹、根などへの配分についての基礎的な研究が必要と考えられる。

ブドウの葉から果実への光合成産物の転流には葉序列の影響が大きく、結果枝上の果房は、その果房

と同列の葉から大部分の光合成産物を取り込み、反対列の葉からの取り込みは相対的に少ないことが、Hunterら(3~5)や元村(9~12)などによって報告されている。しかし、同列の葉と反対列の葉から果房への転流経路の違いについてはほとんど報告がない。

葉で生産された光合成産物が果実へ移行する時、葉脈、葉柄、茎および果軸の維管束の篩管を経由すると考えられる(13)。しかし、一般に1本の茎の中には数本の維管束があり、特定の葉や果房の間の維管束連絡や、維管束の間での転流物質の移動(乗り換え)については明かではない。また、果房が同列の葉

1999年3月18日受理

または反対列の葉から光合成産物を取り込むとき、茎のどの部位、あるいはどの維管束を経由するのかについても明かではない。

本研究では、ブドウの葉から果房への光合成産物の移行における茎中での転流経路を明らかにすることを目的として、果房に最も多くの光合成産物を供給している直上葉(果房と同列)と、果房に最も近い位置にあるにもかかわらず果房への供給量が少ない同節葉(果房と反対列)から果房への転流について、茎中での移行経路を $^{14}\text{CO}_2$ を用いて検討した。

材料および方法

実験 1. 果房への ^{14}C の分配

材料 樹齢22年のブドウ「デラウエア」の樹から、満開日、満開後約1、2、3、5、7および10週間目に結果枝を採取した。結果枝の基部から第3節目の果房だけを残して他の果房は摘除し、基部から10葉を残して摘心した(Fig. 1)。各採取日に以上の処理を行った

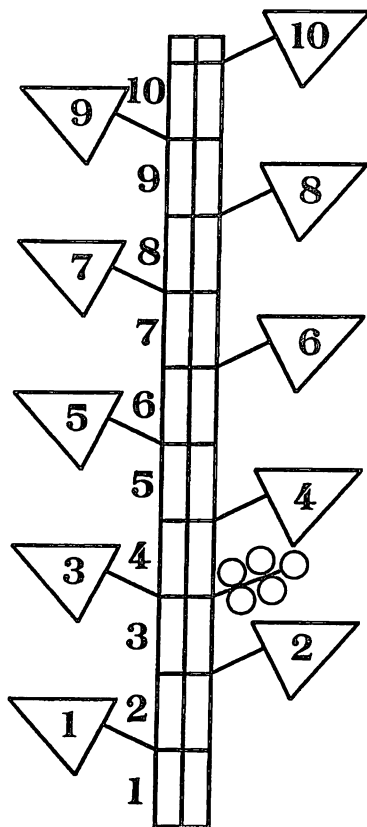


Fig. 1. Schematic illustration of the shoot used in the experiments. The stem was separated vertically so that the leaves were on the right or left side in accordance with the phyllotaxis. The bark and wood at each node were also separated.

結果枝6本を放射性同位元素実験棟のRI管理区域内にあるガラス室内に設置されている植物育成装置内に搬入した。植物育成装置内の温度を昼間25℃、夜間20℃に調節し、実験は自然日長下で行った。本実験では合計42本の結果枝を用い、各採取日に6本の結果枝のうち3本は第3葉に、残りの3本には第4葉に $^{14}\text{CO}_2$ を下記の方法で施与して光合成させた。

$^{14}\text{CO}_2$ の施与 予め ^{14}C で標識された0.5mlの炭酸ナトリウム水溶液(0.148MBq)を入れたポリエチレンの袋中に各結果枝の第3葉または第4葉を密閉し、その中に20%乳酸水溶液2mlを注入し、袋内で $^{14}\text{CO}_2$ を発生させた。乳酸の注入から約2時間後に袋内の気体を水酸化カリウム溶液中に導き、気相中の CO_2 と $^{14}\text{CO}_2$ を吸収させた後、ポリエチレンの袋を除去し、結果枝をそのまま自然光型の植物育成装置内に静置した。この操作は晴天日の午前10時から12時の間に行った。

試料の採取 乳酸の注入から24時間後に各結果枝を $^{14}\text{CO}_2$ 施与葉、それ以外の茎葉、果房の3部位に分けて-20℃で凍結保存した。各部位を通風乾燥し、乾物重を測定した後粉碎した。

^{14}C 活性の測定と分配率の算出 粉末試料の一部を採取してSample Oxidizer (Aloka社製、Model ASC-113)で乾式酸化し、Liquid scintillation spectrometer (Aloka社製、Model LSC-900)で ^{14}C 活性を測定した。

各部位の乾物分配率=(各部位の乾物重/ $^{14}\text{CO}_2$ 施与葉以外の結果枝各部位の乾物重の合計値) x 100

各部位への ^{14}C の分配率=(各部位で検出された ^{14}C 活性/ $^{14}\text{CO}_2$ 施与葉以外の結果枝各部位で検出された ^{14}C 活性の合計値) x 100

実験 2. 茎の皮部と木部への分配

実験1と同じ樹から、満開後約2週間目の7月2日に結果枝36本を採取し、実験1と同様に摘房と摘心を行った。これらの結果枝を18本ずつに分け、それぞれの第3葉または第4葉に $^{14}\text{CO}_2$ を実験1と同様の方法で施与した。

$^{14}\text{CO}_2$ 施与開始から1、2、4、8、16、および24時間後に、第3葉施与区と第4葉施与区から各3本の結果枝を採取した。なお、施与後1時間目の試料の採取では、 $^{14}\text{CO}_2$ 施与開始後1時間目にポリエチレン袋を除

去したが、その他の区では2時間後に除去した。各結果枝を、¹⁴CO₂ 施与葉、茎、それ以外の部位に分け、さらに茎を皮部と木部に分けて-20℃で凍結保存した。各部位の乾燥、粉碎、および¹⁴C活性の測定は実験1と同様の方法で行った。

実験 3. 茎の先端部および基部への分配

供試材料および¹⁴CO₂の施与方法は実験1と同様である。結果枝から茎を採取し、果房着生節より先端部側と基部側に分け、さらに皮部と木部分けて皮部を採取し、-20℃で凍結保存した。各部位の乾燥、粉碎、および¹⁴C活性の測定は実験1と同様の方法で行った。

実験 4. 茎の基部の各節および各節間への分配

実験1と同じ樹から満開後約4週間目の7月16日に結果枝12本を採取し、前記と同様に果房の摘除と摘心を行った。結果枝を3本ずつ4区に分け、それぞれ、基部から第2, 3, 4, 5葉に上記と同様に¹⁴CO₂を施与して光合成させた。24時間後に葉と果房を除去した茎の基部から5節目までを各節ごとに節と節間に分け、さらに皮部と木部分けて採取し凍結保存した。茎の各節のやや膨らんだ部位(葉の着生部位)を節として長さ7~8mmを、節と節の間の膨らみのない部位を節間として採取した。それぞれの皮部の¹⁴C活性を下記の方法で測定した。

¹⁴C活性の測定と分配率の算出 凍結保存した試料を80℃の80%エタノールで抽出した。抽出液の一部を取ってAquazol IIを加え、¹⁴C活性をLiquid scintillation spectrometer(Aloka社製、Model LSC-900)で測定した。各部位への¹⁴Cの分配率の算出は前記と同様とした。

実験 5. ¹⁴CO₂施与葉側と反対側の茎の皮部への分配

実験1と同じ樹から満開後約3週間目の7月9日に結果枝を12本採取し、前記と同様に果房の摘除と摘心を行った。結果枝を6本ずつに分け、それぞれに基部から第3葉または第4葉に上記と同様に¹⁴CO₂を施与して光合成させた。施与開始6時間後と24時間後に第3葉施与および第4葉施与の結果枝3本ずつを取り出し、葉と果房を除去した後、茎を¹⁴CO₂施与葉側と反

対側に縦に分割し、皮部と木部にわけ、さらに皮部を各節ごとに分けて採取し、実験4と同様にして各節の皮部の¹⁴C活性を測定した。

結果

1. 果房への¹⁴Cおよび乾物重の分配

¹⁴Cの果房への分配率は、第3葉施与でも第4葉施与でも、果実の発育に伴って増加したが、第4葉施与区が常に第3葉施与区より高い値を示した(Fig.2)。時期別に見ると、第3葉施与区と第4葉施与区の差は満開2週間後に最も大きく、その差は約70%であった。果実の肥大が進むにつれて処理間の差は減少し、10週間後には約10%となった。結果枝全体の乾物重に対する果房の乾物重の割合は、第3葉施与、第4葉施与共に満開後3週間目より急速に増大したが、処理間では差が認められなかった。

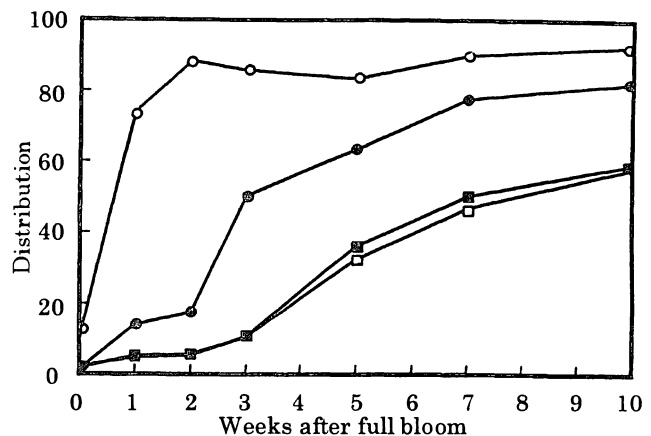


Fig. 2. Seasonal changes in the distribution of ¹⁴C into the cluster on the third node from the third or fourth leaf fed with ¹⁴CO₂. ●, Distribution of ¹⁴C into the cluster from the third leaf; ○, Distribution of ¹⁴C into the cluster from the fourth leaf; ■, Distribution of dry weight of cluster on the shoot when the third leaf was fed with ¹⁴CO₂; □, Distribution of dry weight of cluster on the shoot when the fourth leaf was fed with ¹⁴CO₂

Table 1. Time course of distribution (%) of ¹⁴C into cluster after feeding ¹⁴CO₂ to the third or fourth leaf.

Hours after feeding	¹⁴ C distribution (%)	
	Feeding to 3rd leaf	Feeding to 4th leaf
1	2.15	8.98
2	4.49	9.38
4	10.30	26.13
8	11.83	42.86
24	13.91	48.17

Table 2. Distribution (%) of ¹⁴C into bark and wood stem after feeding ¹⁴CO₂ to the third or fourth leaf.

Hours after feeding	Bark		Wood	
	From 3rd leaf	From 4th leaf	From 3rd leaf	From 4th leaf
2	0	0	0	0
8	3.0	20.8	0	0
24	31.0	28.1	3.0	4.0

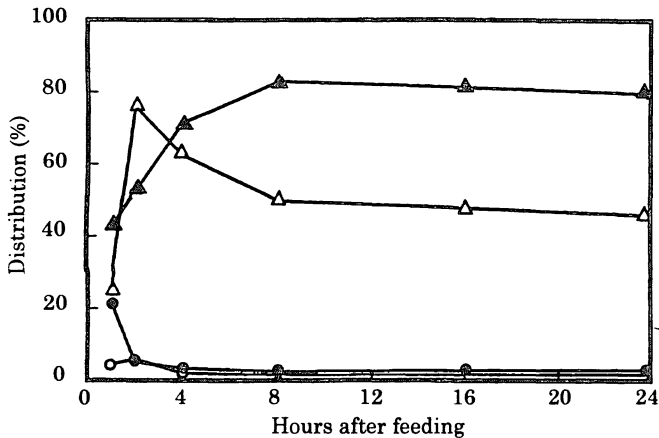


Fig. 3. Time courses of distribution of ¹⁴C into apical and basal stem from the third or fourth leaf after feeding with ¹⁴CO₂. ▲, Distribution of ¹⁴C into basal stem from the third leaf; △, Distribution of ¹⁴C into basal stem from the fourth leaf; ●, Distribution of ¹⁴C into apical stem from the third leaf; ○, Distribution of ¹⁴C into apical stem from the fourth leaf;

次に、¹⁴CO₂施与後24時間目までの¹⁴Cの果房への分配率(Table 1)は、両処理で時間の経過とともに上昇したが、常に第4葉施与区が第3葉施与区よりも高い値で経過した。

2. 茎の皮部と木部への分配

茎の皮部と木部への分配は(Table 2)、第3葉、第4葉施与とも、施与2時間後には認められなかった。6時間後には第3、4葉施与ともに皮部だけに¹⁴C活性が認められ、第4葉からの分配率が第3葉からよりも明らかに高かった。24時間後には第3、4葉ともに皮部への分配率が増加した。木部にもわずかに¹⁴Cが検出されたが、皮部に比べて著しく低かった。

3. 茎の先端部および基部への分配

¹⁴CO₂施与葉着生節より先端部と基部の茎の皮部への分配率を比較すると(Fig. 3)、第3葉施与区でも第4葉施与区でも基部の茎で著しく高かった。第3葉施与区では基部の茎への分配率が¹⁴CO₂施与後8時間まではだいに高まったが、それ以降はほとんど変化しなかった。第4葉施与区では施与2時間後に著しく高まり、第3葉施与区よりも高い値を示したが、それ以降は次第に低下し、第3葉施与区よりも低い値を保持していた。

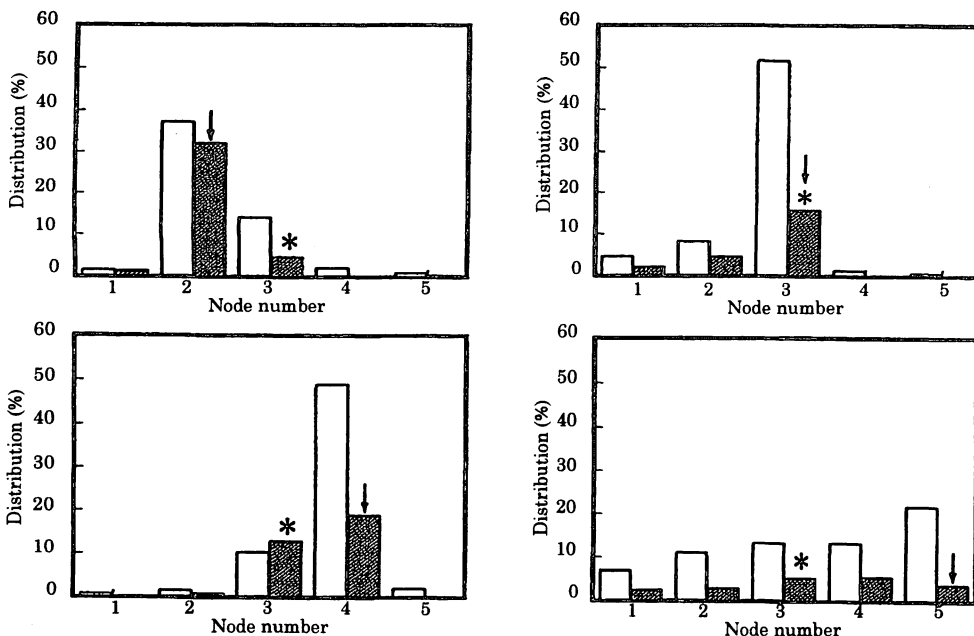


Fig. 4. Distribution of ¹⁴C into each node and internode from the leaves on the second, third, fourth, and fifth leaves after feeding with ¹⁴CO₂. ▨, Distribution into node; □, Distribution into internode. *, Position of cluster; ↓, Position of the fed leaf.

4. ¹⁴CO₂施与葉より基部の茎の各節および各節間への分配

第2葉から第5葉までの葉に別々に¹⁴CO₂を施与して、施与葉よりも基部の茎の各節および各節間の皮部への¹⁴Cの分配を見ると(Fig. 4)、全ての区で¹⁴CO₂施与葉着生節の直下の節間で最も高い値を示し、それから離れるにつれて低下したが、施与葉の位置にかかわらず、果房の直下節の節間では比較的高い傾向が見られた。

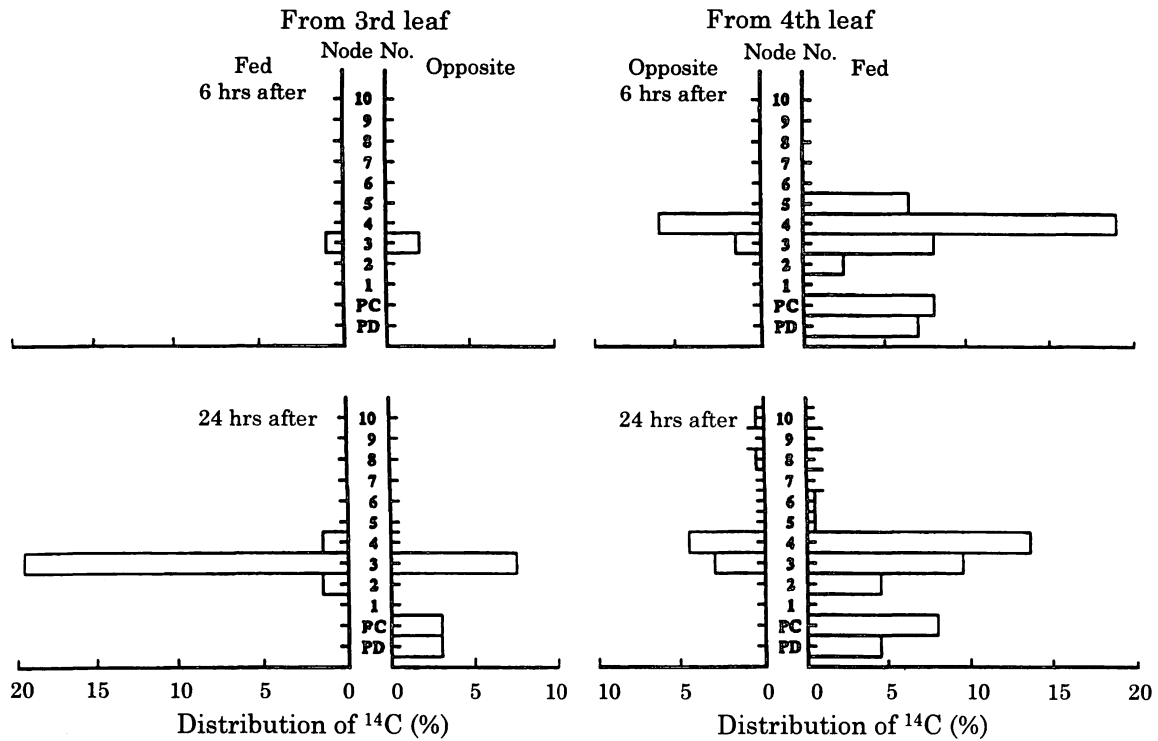


Fig. 5. Distribution of ^{14}C into the bark of each node (including internode), peduncle, and pedicel from the third or fourth leaf, 6 and 24 hours after feeding with $^{14}\text{CO}_2$. See Fig. 1. for the positions of the cluster and leaves. PC: pedicel, PD: peduncle

5. $^{14}\text{CO}_2$ 施与葉側と反対側の茎の皮部への分配

茎の皮部を節位ごとに分けて ^{14}C の分配を見ると (Fig. 5)、第3葉施与では6時間後に施与葉の直下節 (第3節)にのみ ^{14}C が検出された。24時間後には第3節の他にも、第2、4節および果軸、果柄にも検出された。 $^{14}\text{CO}_2$ 施与葉側と反対側とを比較すると、24時間後では施与葉側の第3節への分配率が目立って高かったが、反対側の第3節や、果軸、果柄でも比較的高い活性が検出された。

第4葉施与では、6時間後に施与葉の直下節 (第4節)への分配が最も多く、その他にも第3、5節、果軸、果柄への分配が多かった。また、第4節では施与葉とは反対側の茎の皮部への分配も比較的多かった。第4節への分配率は6時間後に最も高く、24時間後には減少した。施与葉側と反対側とを比較すると、いずれの節位でも、また、経過時間にかかわらず施与葉側への分配が多かった。また、第3葉施与と第4葉施与を比較すると、第3葉施与が果軸や果柄への転流に長時間を要した。

考 察

ブドウの葉から果房への光合成産物の転流には、葉序列の影響が大きいことが報告されているが、茎中の維管束の配列や、それらの連絡については、形態学的な記述はあるものの(7,12)、物質転流との関係を明らかにしたものは見あたらない。トマトにおいては維管束の連絡と光合成産物の移行との関連についての報告(6)があるが、ブドウとは茎内の維管束の配列が形態的に全く異なっていることから、これをブドウに適用することはほとんど不可能と考えられる。また、ブドウの葉柄、茎、および果軸の維管束の相互連絡も不明のままである。そこで本研究では ^{14}C をトレーサーとしてブドウの茎中の光合成産物の移行を経時的に調査し、その転流経路を明らかにした。

Fig. 2およびTable 1の結果を見ると、第3葉は果房と同節位にあり、果房に最も近い位置にあるにもかかわらず、第4葉からよりも分配率が常に低く、果房への転流速度も第4葉と比べ遅かった。従ってこの原因は葉と果房の距離の違いによるものではない。第3葉または第4葉から果房への維管束連絡の詳細に

については明らかにされていないが、これらの転流経路には違いがあるものと推定された。

植物体内での物質転流において、篩管と導管は別々の役割を担っており、篩管は主として光合成産物などの、導管は根からの水分および無機成分などの転流経路となることが知られている(14~16)。Table 2の結果から、葉で生産された光合成産物は主として茎の皮部(篩管を含む部位)を通して転流すること、およびわずかな部分は木部へ移行するが、木部への移行には時間がかかることが確認された。

なお、本実験を実施した時期には、茎の皮部組織は柔軟であったが、木部はすでに硬化しており、皮部と木部を分離することは容易であった。ブドウの茎の形態から見て(1,2,7,13)、本実験における皮部は皮層と篩管および形成層を含み、木部は導管と髄を含むものと考えられる。Table 2の結果から、光合成産物は篩部を通して移行するが、皮部から木部への転流は非常に困難と考えられた。しかし、形態的な観察によれば、茎の節(膨らんだ部分)の直下の木部に数個の穴状のものがあ、柔組織で充填されていた。この構造が、皮部と木部、あるいは髄との間の物質交換の役割を担っている可能性が考えられる。

Fig. 3の結果は、果房が特定の葉より上位節にある場合でも下位節にある場合でも、葉で生産された¹⁴C-光合成産物は、葉身から葉柄を通して、その葉の着生節より基部の茎へ移行することを示している。また、Fig. 4の結果は、果房より上位節の葉でも下位節の葉でも¹⁴CO₂施与葉の直下節の節間で比較的高い¹⁴Cの分配率を示し、光合成産物の多くは葉柄から直下節の茎の皮部へ移行することを示している。また、Fig.5の結果から、第4葉施与では、光合成産物は第4葉の葉柄から直下節の施与葉側の皮部へ移行し、果房に取り込まれるが、第3葉からは葉柄を通して第3節の施与葉側へ移行した¹⁴C-光合成産物が、茎の反対側へ移行し果房に取り込まれるものと考えられた。

葉から果実への光合成産物の転流には、葉の起源や分化における形態形成が密接に関連しているものと推定される。葉は元来茎から分化したものとされ(1,2)、茎の葉柄着生位置の直上の皮部には、leaf gapがある(1,2)ことから、果房の直上葉と果房の間には直接的な維管束連絡はないものと考えられる。

leaf gapは光合成産物の葉から茎への移行の方向付けの役割を持っているのかもしれない。茎では物質の移動が維管束内の縦方向の他に、横方向にも生じる可能性があるが(14)、ブドウにおいては詳細は明かではない。Fig. 3で示された第3葉と第4葉から茎への分配率のパターンの違いについて、Table 1の結果と合わせて考えると、第4葉施与では施与2時間後までに茎へ移行するが、4時間後までの間に、果房への取り込みが急速に行われるため、茎中の¹⁴Cが減少するものと推察された。しかし、第3葉施与では施与後24時間目まで果房への分配率(Table 1)よりも茎への分配率(Fig. 3)が高い値で推移したことから、葉柄から茎への転流は短時間で行われるが、茎から果房への転流には比較的時間がかかることを示している。この原因の一つとして、第3葉施与では茎中で垂直に並んでいる維管束を横切って横方向へ乗り換え移行するため、縦方向の移動よりも転流速度が遅くなることが関係しているものと考えられた。

一般に、果房は葉と同様に茎から分化したもので茎と相同器官であるとする説がある。ブドウの果房は茎的器官の分枝系であるが、結果枝の形成に関しては単軸説と仮軸説があり(8)、維管束連絡や物質の転流に異なった現象が現れると考えられる。本研究の第4葉から果房への転流が非常に早く起こるという結果は、仮軸説を支持するものと考えられる。

ブドウの茎の皮部には数本の維管束が環状に配列しているが、組織的にその1本1本を区別することは非常に困難である。今後は個々の維管束の識別方法の研究を含めて、形態的な維管束連絡の解明が待たれる。

本報のほとんどすべての実験で、葉に施与された¹⁴Cは果房方向へ移行しており、果房が非常に強い受容体であることを示している。しかし、光合成産物が果房へ方向性を持って移行するためには何らかのシグナルが必要と考えられるが、転流の方向付けを行うシグナルについては、ほとんど研究が進んでいない。しかし、カボチャなどでは複数の篩管を使いわけることによって、同じ維管束内で物質転流は同時に2方向への転流が可能であるとの報告がある(14~16)。本実験では、果房方向への転流が確認されたが、2方向(反対方向)への転流が起こっているかどうかは不明であり、今後の研究課題である。

要 約

ブドウ'デラウエア'の結果枝の基部から第3葉(果房と同節、果房と反対列)または第4葉(果房の1節上位、果房と同列)から果房への光合成産物の茎内における転流経路を $^{14}\text{CO}_2$ を用いて調査した。

1. 第3葉で生産された光合成産物の果房への分配は、満開後果実の発育に伴って高くなった。第4葉からの分配は満開後2週間目まで急速に高まり、その後はほぼ一定であったが、常に第3葉からの分配より明らかに高かった。満開後2週間目の結果枝では、 $^{14}\text{CO}_2$ 施与後24時間まで果房への光合成産物の分配は経時的に高まったが、第4葉からの分配率が常に高く、反対列の葉からの転流には、同列葉からの転流よりも時間がかかるものと推定された。

2. $^{14}\text{CO}_2$ 施与後24時間目までは、第3葉からも第4葉からも、葉で生産された光合成産物は葉柄が着生している節よりも基部の茎へ転流した。基部の茎の中では特に葉柄着生節の直下の節間への分配が多かった。また、皮部に大部分が分配され、木部への分配は少なかった。

3. 茎の皮部を $^{14}\text{CO}_2$ 施与葉側と反対側に縦に分割して見ると、第4葉からの光合成産物は葉柄を通して茎の第4節の皮部の施与葉側(果房側)へ転流し、そのまま果房に取り込まれるが、第3葉からの光合成産物は葉柄から茎の第3節の皮部の施与葉側(果房と反対側)へ転流し、その節の皮部内で反対側(果房と同じ側)へ転流した後果房へ取り込まれると考えられた。

4. 葉で生産された光合成産物は葉柄を通して葉柄着生節の直下の茎の皮部の葉に近い側へ移行し、果房がその葉と同列にある場合は、葉と果房側を通して果房へ移行するが、果房がその葉と反対列にある場合には、茎の皮部を反対側へ移行してから果房に取り込まれると考えられた。葉序列の違いによって、反対列の葉からの転流が同列葉からの転流よりも時間がかかるのは、転流経路の違いによるものと推定された。

引用文献

1. Esau, K. The stem. In: Plant Anatomy, 2nd ed. p. 394, (393-397) John Wiley & Sons Inc., Toppan Co.ltd., (1965).
2. Fahn, A. The Stem. In: Plant Anatomy, 4th ed. p. 212, Pergamon Press, Oxford (1990).
3. Hunter, J. J. Differences in the mobilization of assimilates of *Vitis vinifera*, L. grapevine as influenced by an increased source strength. Am. J. Enol. Vitic., 33: 207-313 (1982).
4. Hunter, J. J., and J. H. Visser. Distribution of ^{14}C -photosynthate in the shoot of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon. I. The effect of leaf position and developmental stage of the vine. S. Afr. J. Enol. Vitic. 9: 3-9, (1988).
5. Hunter, J. J., and J. H. Visser. Distribution of ^{14}C -photosynthate in the shoot of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon. II. The effect of partial defoliation. S. Afr. J. Enol. Vitic. 9: 10-15, (1988).
6. Kanahama, K., M. Suda, and K. Iwabuchi. Phyllotaxis on the main shoot of the wild tomato plants calculated by the orthostichy system. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 62(2): 377-382 (1993).
7. コズマ・パール著. 桑 栄美子訳. ブドウ栽培の基礎理論, 第4章 ブドウの解剖学的構造, 2. 緑枝, p.143-145, 誠文堂新光社 (1970).
8. 熊沢正夫. 植物器官学, 異説ある分枝型, p. 107-109 裳華房 (1979).
9. Motomura, Y. Distribution of ^{14}C -assimilates from individual leaves on clusters in grape shoots. Am. J. Enol. Vitic., 41: 306-312 (1990).
10. Motomura, Y. ^{14}C -Assimilates partitioning in grape shoots: Effects of shoot pinching, girdling of shoot, and leaf-halving on assimilates partitioning from leaves into clusters. Am. J. Enol. Vitic., 44: 1-7 (1993).
11. 元村佳恵. ブドウの結果枝間の光合成産物の転流, J. ASEV Jpn. 8 (2): 75-81 (1997).
12. 元村佳恵. ブドウ'デラウエア'の果軸上の果柄の配列並びに光合成産物の果粒への分配に及ぼす

葉位の影響. J. ASEV Jpn. 9 (1): 13-20 (1998).

13. 岡本五郎. 果樹全書 ブドウ, 新梢の形態と生長周期, p. 45-49 農山漁村文化協会 (1985).
14. Peel, J. The control of the rate and direction of phloem transport. In: Transport of nutrients in plants. p. 86-87, Butterworths (1974).
15. Trip, P. and P. R. Gorham. Bidirectional translocation of sugars in sieve tubes of squash plant. Plant Physiol., 43: 877-882 (1968).
16. Trip, P. and P. R. Gorham. Translocation of sugar and tritiated water in squash plant. Plant Physiol., 43: 1845-1849 (1968).