

水稻の光合成・乾物生産に対するケイ酸の生理的役割

第1報 ケイ酸および遮光処理の影響*

東江 栄・縣 和一・窪田文武・Peter B. KAUFMAN**

(九州大学農学部・**Univ. of Michigan)

1991年5月22日受理

要旨 : 水耕液中のケイ酸濃度および光強度をそれぞれ2段階変えた条件下で水稻3品種(日本晴, コシヒカリ, 水原258号)を約4週間栽培し, 処理に対する乾物生産および光合成速度の反応特性を解析した。生長促進や乾物生産増加に対するケイ酸の効果は3品種いずれにも認められたが, 日本型品種, 特に遮光区のコシヒカリで顕著であった。ケイ酸施用は老化にともなう光合成速度の低下やクロロフィル含量の減少を抑制する効果があった。また, ケイ酸施用により過剰蒸散が抑制され, 水利用効率が向上した。これにより下位葉の水分や生理的活性が維持され, 個体の乾物生産が向上したと考えられた。

キーワード : 拡散伝導度, 乾物生産, ケイ酸, 光合成速度, 遮光, 蒸散速度, 水稻, 水利用効率。

Physiological Roles of Silicon in Photosynthesis and Dry Matter Production in Rice Plants I. Effects of silicon and shading treatments. : Sakae AGARIE, Waichi AGATA, Fumitake KUBOTA and Peter B. KAUFMAN* (Faculty of Agriculture, Kyusyu University, Hakozaki, Higashi-ku 812, Japan; *Department of Biology, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan, 48109 U.S.A.)

Abstract : To investigate the combined effects of silicon application and light intensity on growth characteristics, dry matter production, photosynthetic rate, and transpiration rate, three cultivars (cv. Nipponbare, Koshihikari, Suweon 258) were water cultured, using solutions of +Si (silicon application) and -Si (no-application) under two different light conditions (no shade and shade). Silicon application promoted growth and dry matter production in the three cultivars. The greatest effect was found in a japonica-type cultivar, Koshihikari, grown under the shade condition. Silicon application prevented overtranspiration and increased water use efficiency in leaves. This was effective in curbing photosynthetic depression and chlorophyll destruction in aged leaves. The maintenance of photosynthetic activity was regarded as one of the main reasons for the dry matter production increase by silicon application.

Key words : Dry matter production, Leaf conductance, Photosynthetic rate, Rice, Shade, Silicon, Transpiration rate, Water use efficiency.

ケイ素は土壤中に最も多量に存在する元素である。ケイ酸を特異的に吸収、蓄積する植物はケイ酸植物 (Silicon accumulator) とよばれる。水稻も代表的なケイ酸植物の一つであり, ケイ酸を葉身中に多量に蓄積する⁹⁾。水稻の生長, 乾物生産に対するケイ酸肥料の効果については古くから多くの研究がなされてきており^{1,3,5-8,14)}, 耐病虫害性の向上⁴⁾, 植物体の物理的強化による耐倒伏性, 受光態勢の向上¹⁾, 根の活性向上⁷⁾などがケイ酸施用の一般的な効果とされてきている。しかし, 乾物生産に直接結びつく光合成, 蒸散作用について生理学的に検討した例は数少なく³⁾, 解明すべき問題点も多いと考えられる。

ケイ酸の効果は日照不足のような不良環境下で顕著に現れるといわれているため^{5,6)}, 本報では光条件に着目し, 異なる光条件下で生育させた水稻品種に及ぼすケイ酸施用の効果を乾物生産, 光合成・蒸散速度の反応特性の面から解析し, ケイ酸の生理的役

割を検討した。

材料と方法

1. 供試材料と栽培条件

供試材料には, 日本型の日本晴とコシヒカリ, 日印交雑型の水原258号の3品種を用いた。水稻種子の籾を取り除き, 玄米を殺菌処理後, プラスチック製のシャーレ上に播種した。播種日は日本晴とコシヒカリでは1989年8月19日, 水原258号では同年8月31日であった。発芽直後, 蒸留水で5日間生育させた後, 水耕装置に移植し, Yoshidaらの水耕液¹¹⁾で栽培した。水耕液の更新間隔は6~7日, また水耕液のpHは常時5.0~5.5に維持した。

2. 処理方法

水耕装置に移植5日後(3葉齢期), 水耕液にケイ酸を添加し, ケイ酸処理を開始した。処理には水ガラス(ケイ酸ナトリウム)を用い, ケイ酸無処理(-Si)区は0 ppm, 処理(+Si)区は60 ppmとした。播種後約1ヶ月間自然光で栽培した後, 光処理を開

* 大要は第189回講演会(平成2年4月)において発表。

始した。光条件は無遮光区と遮光区(遮光率40%)の2段階とした。

3. 調査方法

ケイ酸処理開始時から5~7日毎に、生育調査を行った。光合成、蒸散速度測定時(日本晴、コシヒカリでケイ酸処理後32日目と44日目、水原258号で38日目と46日目)に各処理区について4個体サンプリング調査した。器官別の乾物重および葉面積を測定し生長解析を行った。

4. 光合成・蒸散速度の測定

1) 葉位別光合成速度の測定: 光合成速度の葉位間比較を行うため、遮光処理後21日目(日本晴、コシヒカリでケイ酸処理後40日目、水原258号で42日目)、主稈に着生する第1葉から第5葉までの光合成速度を、ADC社製携帯型光合成蒸散速度測定装置を用いて測定した。晴天時には太陽光下で測定し、十分な光強度を得られない場合にはメタルハライドランプ(東芝、D-400)で補光した。測定時の光(光合成有効放射)条件は、光飽和点以上、すなわち、無遮光区で $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、遮光区で $1200 \sim 1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ とした。

2) 異なる光強度下における光合成・蒸散速度の測定: 光合成速度、蒸散速度および拡散伝導度の処理区間差を明らかにするため、遮光処理後20日目に主稈着生の止葉と第4葉の光-光合成反応を、光強度、葉温($30.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$)、湿度($52.4 \pm 6.6\%$)、葉面飽差($1.89 \pm 0.15 \text{ kPa}$)を制御した環境下で同化箱法により測定した。

5. クロロフィル含量の測定

光合成速度測定後、被測定葉の葉身約 2 cm^2 を切り、葉面積を測定した後、99%エタノール10 mlに24時間以上浸しクロロフィルを溶出させ波長649、655 nmにおける吸光度を測定した¹⁰⁾。

6. ケイ酸含量の測定

乾燥後、各処理区のケイ酸含量を器官ごとに測定した。測定には重量法を用いた¹²⁾。また、水耕液のケイ酸含量の測定には比色法を用いた¹²⁾。

結 果

1. 各器官のケイ酸含量

ケイ酸処理後46日目の各器官ケイ酸含量を第1表に示した。ケイ酸含量はいずれの品種でも葉身で多く、稈、根部では少なかった。また、遮光処理によってコシヒカリ稈中のケイ酸含量が顕著に増加した。

2. 生長形質および乾燥生産に及ぼすケイ酸の影響

ケイ酸処理後46日目の各生長形質を第2表に示した。無遮光区では、日本晴の草丈と葉面積、コシヒカリの草丈および水原258号の葉面積にケイ酸の効果がみられ、+Si区の値は-Si区に比較して14.5%、25.9%、15.5%、77.0%それぞれ増加した。遮光区では特にコシヒカリに対するケイ酸の効果が顕著であり、測定した各生長形質はいずれも+Si区で有意に高かった。また、生育期間中の形態的特徴として、+Si区では1) 葉身が直立すること、2) 葉身表面の凹凸が著しくなり、3) 葉身全体が強固になることが認められた。これに対して-Si区では葉の寿命が短く、下位葉では先端部から褐変し始め、枯死する現象が観察された。

第3表には第2表の結果を基にした各器官の乾物重(ケイ酸重を差し引いた値)を示した。無遮光区では日本晴、水原258号の稈重にケイ酸の効果がみられ、+Si区では-Si区に比べて67.7%、26.8%それぞれ増加した。遮光区ではコシヒカリにケイ酸の効果が顕著となり稈重、葉重、総重いずれも+Si

Table 1. Silicon contents in rice cultivars grown under different light conditions.

| Cultivars | Silicon application | Root | Culm | Leaf | Root | Culm | Leaf |
|-------------|---------------------|----------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | | (%) | (%) | (%) | (%) | (%) | (%) |
| | | No shade | | | Shade | | |
| Nipponbare | - | 0.33 | 0.07 | 0.14 | 0.35 | 0.11 | 0.18 |
| | + | 1.30 | 10.00 | 13.74 | 1.20 | 11.48 | 14.59 |
| Koshihikari | - | 0.31 | 0.27 | 0.11 | 0.43 | 0.16 | 0.11 |
| | + | 0.95 | 8.15 | 11.90 | 1.13 | 11.60 | 14.83 |
| Suweon 258 | - | 0.14 | 0.05 | 0.14 | 0.12 | 0.15 | 0.21 |
| | + | 0.35 | 8.52 | 13.59 | 0.49 | 8.68 | 14.66 |

(%), percentage of silicon content (wt/wt).

区で大きかった。

第4表には2回のサンプリングの値(ケイ酸含量を差し引いた乾物重)を基に行った生長解析の結果を示した。無遮光区では、日本晴、水原258号の個体生長速度(PGR)および相対生長率(RGR)が+Si区で高く、又、特に日本晴の純同化率(NAR)に対してケイ酸の効果が著しかった。遮光区ではいずれの品種においてもケイ酸の効果が大となる傾向にあったが、中でもコシヒカリに対する効果は顕著であり、+Si区の値は-Si区に比べてPGRで186.4%、RGRで101.8%、NARで99.3%増加した。

以上のようにケイ酸施用の効果は明らかであったが効果の大きさは品種間で異なり、また生育条件によって変動した。

3. 光合成、蒸散速度およびクロロフィル含量に及ぼすケイ酸の影響

第1図に主稈着生第1~5葉の葉位別光合成速度を示した。光合成速度は下位葉で低下したが、低下

率はケイ酸処理によって異なり、+Si区では下位葉でも光合成速度が比較的高く維持された。遮光区を例にとると、第5葉の+Si区に対する-Si区的光合成速度の低下率はコシヒカリで74%、日本晴で60%、水原258号で40%であり、乾物生産におけるケイ酸処理効果が大きい品種ほど下位葉の光合成速度の処理区間差も大きくなる傾向にあった。

葉位別光合成速度に対するケイ酸処理効果が顕著であったコシヒカリについて測定した葉位別のクロロフィル含量を第2図に示した。葉位の進行にともなうクロロフィル含量の減少は-Si区で著しく、葉位別の光合成速度の低下傾向と一致した。

第5表には、制御環境下で測定した上位葉(止葉)、および下位葉(主稈第4葉)の光一光合成速度の結果を示した。単位葉面積当りの光合成速度は、無遮光区上位葉にはケイ酸の効果がみられなかったが、下位葉では+Si区の値が高く、-Si区的光合成速度との間に40%(光飽和点の値)の差が認められた。遮光区では上位葉、下位葉いずれも+Si区の値が高

Table 2. Effects of silicon on growth characteristics in rice cultivars grown under different light conditions.

| Cultivars | Silicon application | Plant height (cm) | No shade | | | Shade | | |
|-------------|---------------------|-------------------|---------------------------|--|-------------------|---------------------------|--|--|
| | | | Number of culms per plant | Leaf area (cm ² plant ⁻¹) | Plant height (cm) | Number of culms per plant | Leaf area (cm ² plant ⁻¹) | |
| Nipponbare | - | 61.9 | 11.5 | 534.8 | 66.4 | 5.3 | 385.8 | |
| | + | 70.9* | 13.0 | 673.3** | 76.0* | 6.3 | 560.1** | |
| Koshihikari | - | 71.1 | 12.3 | 502.7 | 71.1 | 4.3 | 292.9 | |
| | + | 82.1* | 17.0 | 733.9 | 84.3** | 7.7** | 549.6** | |
| Suweon 258 | - | 36.7 | 20.0 | 566.6 | 44.6 | 10.3 | 408.6 | |
| | + | 39.2 | 27.7 | 1002.7** | 48.5* | 12.0 | 487.0 | |

* and **, statistically significant between silicon application(+) and no-application(-) at 5% and 1%, respectively.

Table 3. Effects of silicon on dry weight in rice cultivars grown under different light conditions.

| Cultivars | Silicon application | No shade | | | Shade | | |
|-------------|---------------------|----------|----------|-----------|----------|----------|-----------|
| | | Culm (g) | Leaf (g) | Total (g) | Culm (g) | Leaf (g) | Total (g) |
| Nipponbare | - | 3.22 | 2.34 | 6.62 | 1.80 | 1.43 | 3.90 |
| | + | 5.40* | 2.85 | 9.36* | 2.99* | 1.77 | 5.14 |
| Koshihikari | - | 4.43 | 3.39 | 9.25 | 1.50 | 1.42 | 3.69 |
| | + | 6.43 | 3.53 | 11.43 | 3.17* | 2.20* | 5.94* |
| Suweon 258 | - | 2.95 | 2.65 | 7.34 | 1.06 | 1.23 | 2.93 |
| | + | 3.74* | 3.07 | 9.19 | 1.40 | 1.41 | 3.48 |

*, statistically significant between silicon application(+) and no-application(-) at 5%, Dry weight = total dry weight - weight of SiO₂.

Table 4. Effects of silicon on growth parameters in rice cultivars grown under different light conditions.

| Cultivars | Silicon application | No shade | | | Shade | | |
|-------------|---------------------|----------|------|------|-------|------|------|
| | | PGR | RGR | NAR | PGR | RGR | NAR |
| Nipponbare | - | 1.91 | 4.02 | 4.63 | 1.56 | 5.63 | 5.05 |
| | + | 4.65 | 7.55 | 9.60 | 2.43 | 6.46 | 5.87 |
| Koshihikari | - | 4.07 | 6.26 | 9.84 | 1.10 | 4.01 | 4.23 |
| | + | 5.25 | 6.67 | 9.84 | 3.15 | 8.09 | 8.43 |
| Suweon 258 | - | 3.90 | 6.94 | 6.54 | 1.21 | 5.00 | 2.97 |
| | + | 5.68 | 8.32 | 6.93 | 2.07 | 8.03 | 4.82 |

PGR, plant growth rate ($\times 10 \text{ g plant}^{-1} \text{ day}^{-1}$); RGR, relative growth rate ($\times 10^2 \text{ g g}^{-1} \text{ day}^{-1}$); NAR, net assimilation rate ($\text{g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$).

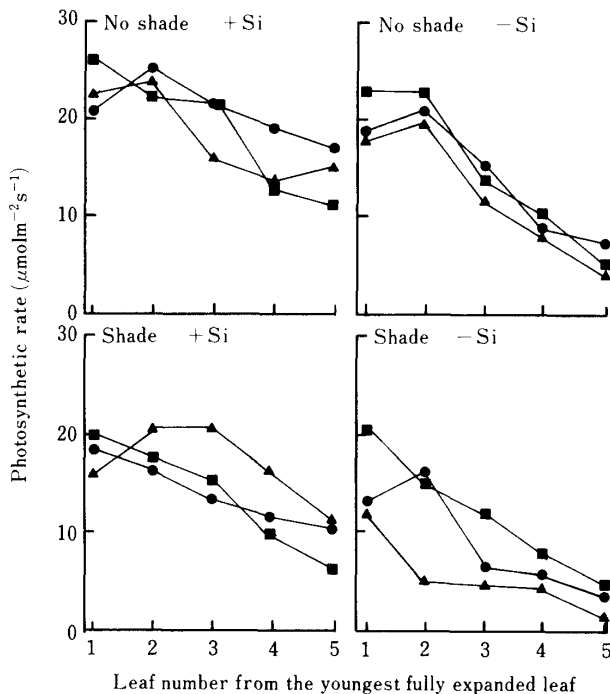


Fig. 1. Effects of silicon on photosynthetic rate of each leaf on the main culm in rice cultivars grown under different light conditions. ●, Nipponbare; ▲, Koshihikari; ■, Suweon 258.

かった。一方、クロロフィル含量当りの光合成速度にはケイ酸の効果が明確ではなかった。光—光合成曲線の初期勾配、すなわち、見かけの光エネルギー利用効率は、無遮光区の下位葉のみ +Si 区の値が高かった。

第6表には光強度が、0, 250, 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の時の蒸散速度、および拡散伝導度を示した。蒸散速度は、弱光下いずれも -Si 区で高かった。この傾向は無遮光区の下位葉、遮光区の上位葉とで顕著であった。また暗黒下の蒸散速度は、-Si 区で高くな

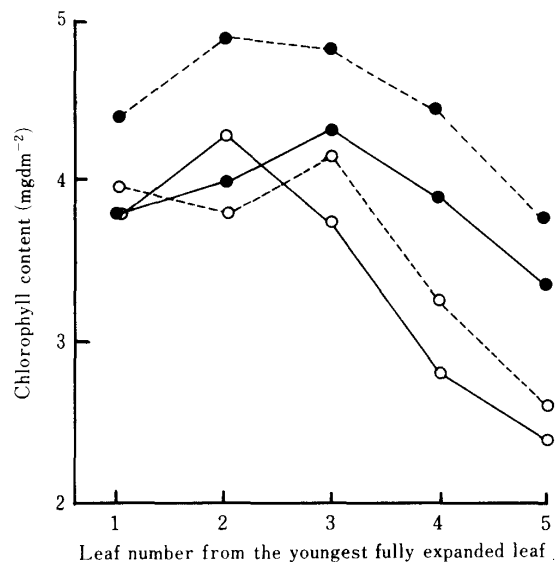


Fig. 2. Effects of silicon on the chlorophyll content of each leaf on the main culm in Koshihikari. ●, +Si; ○, -Si; (—), no shade; (·····), shade.

る傾向がみられ、その差は無遮光区で $0.2 \sim 0.4 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、遮光区で $0.2 \sim 0.9 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であった。

拡散伝導度は蒸散速度と同様に变化した。

第3図に光合成速度と蒸散速度との比である水利用効率を示した。水利用効率は各葉身、各処理区いづれも +Si 区で高かった。

考 察

ケイ酸処理により3品種の生長および乾物生産が促進され、促進効果は遮光下でより明確となった。これはケイ酸施用の効果が不良な生育環境下で顕著になるという従来の報告^{5,6)}を裏付けるものである(第2, 3, 4表)。

Table 5. Effects of silicon on photosynthetic rate and apparent light energy use efficiency in Koshihikari grown under different light conditions.

| | Silicon application | Photosynthetic rate ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) | Photosynthetic rate* ($\mu\text{mol mg}^{-1}\text{h}^{-1}$) | Apparant light energy use sfficiency |
|----------|---------------------|---|---|--------------------------------------|
| No shade | | | | |
| Upper | - | 25.90 | 212.4 | 0.025 |
| leaf | + | 24.65 | 190.8 | 0.026 |
| Lower | - | 6.59 | 93.4 | 0.007 |
| leaf | + | 11.01 | 104.4 | 0.015 |
| Shade | | | | |
| Upper | - | 17.60 | 190.8 | 0.027 |
| leaf | + | 22.14 | 201.6 | 0.022 |
| Lower | - | 6.24 | 82.8 | 0.016 |
| leaf | + | 9.54 | 82.8 | 0.017 |

Upper leaf, flag leaf ; lower leaf, the 4th leaf from the flag leaf. *, photosynthetic rate per unit weight (mg) of chlorophyll.

Table 6. Effects of silicon on transpiration rate and leaf conductance measured at three different light intensities in Koshihikari grown under different light conditions.

| | Silicon application | Transpiration rate ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) | | | Leaf conductance ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) | | |
|----------|---------------------|--|------|-------|--|-------|-------|
| | | 0 | 250 | 1500 | 0 | 250 | 1500 |
| No shade | | | | | | | |
| Upper | - | 1.75 | 6.78 | 9.73 | 108.3 | 513.6 | 826.1 |
| leaf | + | 1.51 | 4.92 | 9.23 | 97.5 | 358.0 | 805.5 |
| Lower | - | 1.51 | 2.50 | 7.90 | 81.0 | 214.3 | 501.4 |
| leaf | + | 1.16 | 3.20 | 5.32 | 64.4 | 157.1 | 332.5 |
| Shade | | | | | | | |
| Upper | - | 2.61 | 8.76 | 11.01 | 136.3 | 514.4 | 665.0 |
| leaf | + | 2.43 | 7.86 | 9.00 | 134.3 | 485.0 | 570.7 |
| Lower | - | 2.81 | 4.32 | 6.93 | 147.1 | 228.0 | 357.1 |
| leaf | + | 1.89 | 3.41 | 7.22 | 100.8 | 200.0 | 399.1 |

Upper leaf, flag leaf ; lower leaf, the 4th leaf from the flag leaf. 0, 250, 1500, photon flux density ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$).

ケイ酸の効果をまず光合成, 蒸散速度の面から比較検討する。3品種の主稈各葉位の光合成速度は, 葉位が下がるにつれて低下したが, 低下率は +Si 区で小さかった。ケイ酸処理の効果には品種間差がみられ, 乾物生産増加にケイ酸の効果は顕著であった品種ほど下位葉の光合成速度の低下率が小さかった(第1図)。このことは乾物生産に対して下位葉光合成の寄与率が高いことを示唆する。また, コシヒカリではクロロフィル含量が, 葉齢が進むとともに減少し, 個葉の老化(クロロフィル破壊)が -Si 区で大きかった(第2図)。これらのことから, ケイ酸処理区間および品種間にみられた乾物生産の差は下位葉の生理的活性の維持能力の差に起因するところが

大きいと考えられる。

次に, ケイ酸処理による下位葉の光合成活性維持効果の要因を検討するため, ケイ酸処理が蒸散速度に及ぼす影響について考察する。水稻葉身のケイ酸含量が減少すると蒸散速度が大きくなることについては, これまでいくつか報告がある^{9,14)}。その理由として, 吉田らは形態学的な検討を加え, 表皮に沈積したケイ酸がクチクラ-シリカ二重層を形成し, クチクラ蒸散を抑制していると推察している^{13,14)}。著者らが行った測定結果では, クチクラ蒸散(暗黒下での蒸散速度)の +Si 区と -Si 区における差はわずかであった ($0\sim 0.9\text{ mmol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$)。この差は, 無遮光区・下位葉でみられたような両区の差 (2.2

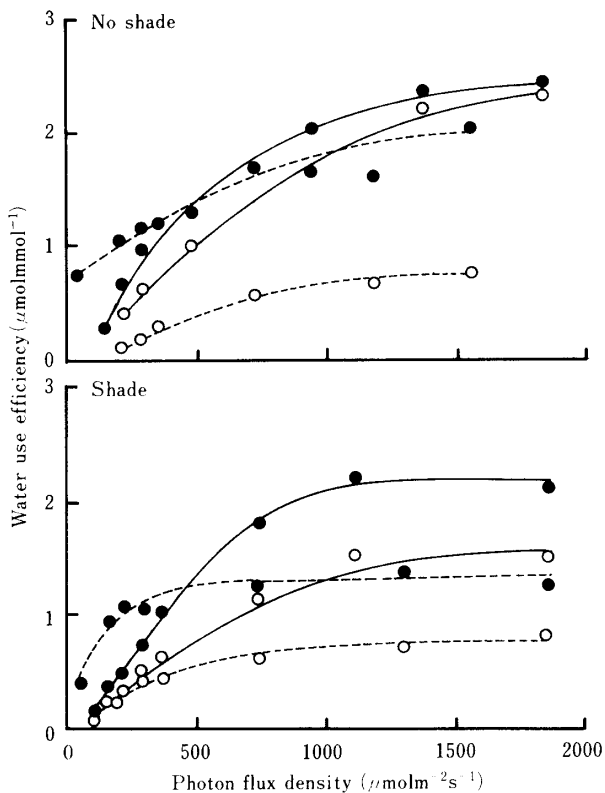


Fig. 3. Effects of silicon on water use efficiency of upper (flag, —) and lower (the 4th, ·····) leaves of Koshihikari grown under different light conditions. Measurements were made at 30°C leaf temperature and 1.9kPa vapour pressure difference. ●, +Si; ○, -Si.

$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) に比較して極めて小さいものである (第6表)。また、拡散伝導度が蒸散速度と同様に変化していたこと (第6表) を合わせ考えると、蒸散速度にみられた +Si 区と -Si 区の差はクチクラ蒸散の差よりはむしろ気孔開度の差が大きな要因になっていると判断される。このような蒸散抑制効果は新しい発見であり、注目されるべき現象であると考えられる。この点に関しては現在さらに詳細な研究を進めている段階である。

光合成速度と蒸散速度との比、すなわち単位葉面積あたりの水利用効率について両区を比較すると、常に +Si で高い結果となった (第3図)。このことは -Si 区では光合成速度に比べて、気孔開度が大きく、過剰な蒸散が行われている可能性があることを示唆する。また、この水利用効率の差は遮光および加齢によってさらに顕著になる傾向にあった。ケイ酸処理は、気孔開閉機能の正常化および葉身内シリカ層の形成による過剰蒸散の抑制を通じて、葉身内

の水ポテンシャルを適度に保持し、クロロフィルの破壊や光合成関連酵素活性低下を抑制するものと考えられる。

Kaufman はケイ酸の光合成に対する効果として、葉身に沈積した silica cell がレンズ効果を発揮し、光合成効率を高めるといふ、いわゆる window-theory を提唱した²⁾。このレンズ効果が実際にあるとすれば、光—光合成曲線の弱光域でその効果が大きくなると予想される。光—光合成曲線における弱光域での初期勾配 (ここでは、暗黒~ $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 間の直線の傾きを求め、みかけの光エネルギー利用効率とした) をみると無遮光区の下位葉で +Si 区で立ち上がりの値が高かった。しかし、そのほかの場合には明確な差異はなかった (第5表)。-Si 区では、クロロフィル含量が低く、これが光合成速度に影響していたと考えられるため、+Si 区と -Si 区の光—光合成曲線の立ち上がりの差がレンズ効果によるものと結論することはできない。本報では光利用効率を、葉への照射光強度を基礎とし、やや高い光条件下の値も含め算出した。ケイ酸を施用すると葉身表面の形状が変化し、葉の反射光、透過光にも影響を及ぼすと考えられる。この問題についてはより弱光条件下で葉の吸収光を基に測定した光合成速度からさらに検討をすすめていく予定である。

引用文献

1. 岩田岩保・馬場 起 1962. 水稻品種の耐肥性に関する研究. 第2報 光合成からみた水稻の耐肥性と珪酸との関係. 日作紀 30: 237-240.
2. Kaufman, P. B., Y. Takeoka, T. J. Carlson, W. C. Bigelow, J. D. Jones, P. H. Moore and N. S. Ghosheh 1979. Studies on silica deposition in sugar cane (*Saccharum* spp) using scanning electron microscopy, energy dispersive X-ray analysis, neutron activation analysis, and light microscopy. *Phytomorphology* 29: 185-193.
3. 川満真智子・川満芳信・縣 和一・P. B. Kaufman 1989. 水稻の光合成速度, 蒸散速度, 拡散伝導度および乾物生産に及ぼすケイ酸の影響. 九大農芸誌 43 (3・4): 161-169.
4. Maxwell, F. G., J. N. Jenkins and W. L. Parrott 1972. Resistance of plants to insects. *Adv. Agron.* 24: 187-265.
5. 岡本 嘉 1969. 水稻におけるケイ酸の生理学的研究. 第10報 高低気温下でケイ酸が水稻の生育に及ぼす影響. 日作紀 38: 748-752.
6. ———— 1970. しゃ光下の水稻生育におよぼすケイ酸の影響. 日作紀 39: 748-752.
7. 奥田 東・高橋英一 1962. 作物に対するケイ酸の生理的役割について. 第6報 水稻の鉄吸収および根

- の酸化力におよぼすケイ酸施用の影響. 土肥誌 33: 59—64.
8. 小幡宗平 1959. 珪酸石炭の肥効について. 土肥誌 30: 34—42.
 9. 高橋英一 1987. ケイ酸植物と石炭植物. 農文協.
 10. Wintermans, J. F. G. M. and A. de Mots 1965. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol. *Biochem. Biophys. Acta* 109: 448—453.
 11. Yoshida, S., A. F. Douglas, H. C. James and A. G. Kwanchai 1976. In 'Laboratory Manual for Physiological Studies of Rice'. The International Rice Research Institute, 17—22.
 12. 吉田昌一・岡部達夫 1975. 栄養診断のための栽培植物分析測定法. 作物分析法委員会編. 養賢堂, 東京. 141—143.
 13. Yoshida S., Y. Ohnishi and K. Kitagishi 1962. Histochemistry of silicon in rice plant. II. Localization of silicon within rice tissues. *Soil Sci. Plant Nutr.* 8: 36—41.
 14. 吉田昌一 1965. 水稻体内におけるケイ素の存在様式と生理的意義に関する研究. 農技研報 B15: 1—58.
-