

イネの脱粒性に関する研究

第1報 脱離部の形態*

江幡守衛・田代亨

(名古屋大学農学部)

平成元年4月27日受理

要旨：イネの脱粒性の難易と脱離部の形態との関係を調べ、離層崩壊の品種的差異を走査型電子顕微鏡で観察した。離層は小穂軸と小枝梗の接点に形成され、両者の組織は大きさ、配列が異なり、脱離面は小穂軸側では凹面（脱離孔）、小枝梗側では凸面（脱離円蓋）をなす。脱粒抵抗強度と脱離面、維管束、小枝梗などの大きさとの相関関係は必ずしも高くないが、脱離円蓋の高さとは負の、脱離角度とは正の高い相関関係を示した。離層は若い穎果では分離せず、成熟に伴い周辺部から内部に向い分離が進む。内護穎側では分離が顕著で、厚壁纖維組織の発達は弱い。脱粒易品種では離層部で脱粒し、成熟や脱水により分離が助長され脱粒抵抗強度も低下する。脱粒難品種では離層形成は弱く、小枝梗折損型の脱離を示し、成熟や脱水でかえって脱粒抵抗強度が高められる。弱勢穎果は強勢穎果に較へ脱離部の形態的発達は劣るが、離層の分離はよく、脱粒抵抗強度は小さい。しかし脱粒難品種では小枝梗折損型脱離の割合が高い。離層細胞の細胞壁は周辺部ほど薄く、崩壊しやすい。脱離部中央の維管束鞘外側には離層形成の微弱な厚壁纖維組織が発達し、この発達は脱粒難品種ほど顕著である。離層細胞と離層細胞に接する細胞とは壁孔によって連絡しているが、壁孔の密度は脱粒難品種ほど高い。野生稻では離層形成が維管束鞘部にまで及び、厚壁纖維細胞の発達は極めて弱いことが高脱粒性の要因と考えられた。

一般に脱粒性の難易は離層と纖維組織の相対的な発達程度に支配され、脱粒難品種では厚壁纖維組織の機械的強度によるものと思われる。

キーワード：イネ、形態、厚壁纖維細胞、脱粒性、品種、野生稻、離層。

Studies on Shedding Habit of Rice Plant I. Morphology of separation zone: Morie EBATA and Toru TASHIRO (School of Agriculture, Nagoya University, Nagoya, Aichi 464, Japan)

Abstract : Relation between the strength of shedding resistance and morphology of separation zone (SZ) were investigated. Varietal differences in the morphological features of separation surface were observed with a scanning electron microscope. Separation in the abscission layer (AL) formed a "separation pit" at the base of rachilla and a "separation pileus" at the terminal of pedicel. Although diameters of separation pileus, vascular bundle and pedicel did not always relate with the strength of resistance, the height of pileus showed a highly negative correlation with the strength; whereas separation angle showed a very high positive correlation. In easy shedding varieties, separation started at the marginal portion of AL and proceeded inward with the progress of maturation and dehydration. The separation was rather noticeable on the abaxial side of AL. The cell walls of AL were thinner and melted more severely at the marginal portion. In shedding resistant varieties, however, formation of AL was obscure and separation usually occurred at a curved portion of pedicel by its breaking. Inferior spikelets as compared with superior ones had a poorly developed morphological structure of SZ and showed better separation of AL and weaker shedding resistance. A sclerenchymatous fiber tissue developed around the vascular bundle sheath. The development of the fibrous cell wall was remarkable in shedding resistant varieties. Pits were seen in the walls between abscission cells and adjacent cells. Density of the pits was lower in lesser shedding resistant varieties. In the wild species, the formation of AL extended far into the bundle sheath region and the development of fibrous tissue was very poor. Shedding, in general, may be regulated by a relative extent of the AL formation and the development of sclerenchymatous fiber tissue, though it depends upon the mechanical strength of fibrous tissue in the case of resistant varieties.

Key words : Abscission layer, Cultivar, Morphology, Rice plant, Sclerenchymatous fiber cell, Shedding habit.

稻もみの最も普通にみられる脱粒は小穂軸と小枝梗の間の脱離によるもので、それには幼穂形成初期に始まる二次的な細胞分裂の結果生じた離層組織が

関与することが知られている。稻もみの脱離部の離層組織の形態については古くは山崎によって観察されている¹⁾。著者も品種によって離層形成の程度および脱離部の形態が異なることを報告している^{1,2)}。近年陳らも日印交雑種について離層部の形態の品種間差異について検討を加えている^{3,4,5)}。稻もみの脱

* 大要是、第157回講演会（昭和49年4月）において発表。

離部の形態についてはその他にも若干の報告があるが^{6,7,8)}、離層崩壊に関する詳細な観察は十分なされていない。本報では走査電子顕微鏡を用いて離層細胞壁の崩壊の品種間差異を明らかにするとともに、脱離部の形態的特徴、離層分離の進行と脱粒抵抗性の変化などについても検討を加え、脱粒性の機作を考察した。

材料と方法

実験(1) 分離部の形態と脱粒抵抗強度の測定

日本型水稻6品種、インド型水稻7品種およびジャバ型水稻1品種、計14品種(第1表参照)を供試した。成熟期に採取した穂について、中央部枝梗の強勢穎果(先端より4~6粒目)の脱離円蓋(小枝梗側に残る脱離の凸面)の長径および高さ、維管束の長径、小枝梗弯曲部の長径、分離面と穎果の長軸とのなす角(脱離角度、第1図参照)などを測定した。またクサブエの中部枝梗について着粒位置別に同様の測定を行った。これらの測定には解剖顕微鏡を用い15粒づつを供試した。

上記の計測とともに、穎果の脱粒抵抗強度(引張り強度)を測定した。引張り強度はばね秤(秤量

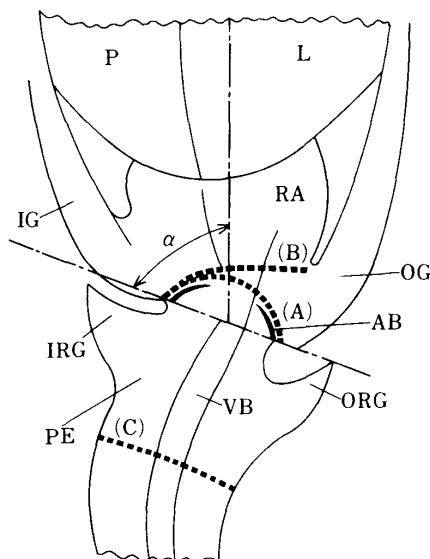


Fig. 1. Diagram showing separation zone of rice spikelet.

AB: Abscission layer, P: Palea, L: Lemma, RA: Rachilla, PE: Pedicel, IG: Inner empty glume, OG: Outer empty glume, IRG: Inner rudimentary glume, ORG: Outer rudimentary glume, VB: Vascular bundle, α : Separation angle, ---: Portions of separation, (A): A type separation, (B): B type separation, (C): C type separation.

200 gと1 kg)を応用して1粒づつ測定し、30粒の平均で抵抗強度を表わした。

実験(2) サフラニン染色による離層の分離度の検定

サフラニン溶液(50%エタノール中に0.3%)に穂を25°Cで30分間浸漬、10分間水洗した後風乾した。もみを離層部で静かに脱離させ、脱離円蓋の染色状態をルーペで調査し、離層分離度(第2図参照)を算出した。この調査には中部枝梗の30粒(位置別調査以外は強勢穎果)を用いた。

実験(3) 脱離部の走査電子顕微鏡観察

脱粒性の高い品種およびやや高い品種として、それぞれインド型のDularとBluebonnet、中程度の品種として金南風、脱粒難品種として秋晴を用いた。なおアフリカ栽培稻(*Oryza glaberrima* Steud.)および野生稻*O. minuta* Presl.と*O. officinalis* Wall.も一部供試した。これらのイネの脱

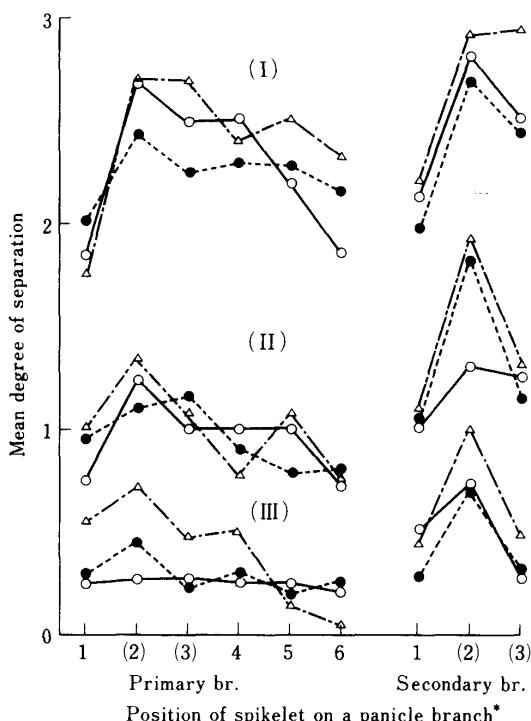


Fig. 2. Influence of spikelet position on the degree of separation.

○: Upper branches, ●: Middle branches, △: Lower branches, (I): Te-Tep, (II): Century Patna, (III): Hoyoku.

Degree of separation; 0: No separation, 1: Peripheral part separated, 2: Mid-portion separated, 3: Almost entire portion separated, *: Order of spikelet as counted from the terminal spikelet. Parenthesized numbers imply inferior spikelets.

離部および脱離面について走査電子顕微鏡（TSM-US型およびTSM-F7型）による観察を行った。なお脱離面はそのまま、脱離部の縦断面については水結切片にしたのち、金を真空蒸着し、加速電圧7

KVで観察した。

実験(1), (2)は1970年、実験(3)は1973年と1989年に行い、供試したイネは本学実験水田（栽培稻）とポット（野生稻）で栽培したものである。

Table 1. Tensile strength in spikelet separation, dimensions in separation zone and separation angle in relation to rice varieties.

Cultivar	TS(g)	Separation zone			LD of pedicel (μm)	Separation angle ($^{\circ}$)
		LD(μm)	H(μm)	LD of VB		
Kusabue	298	466	53	102	468	57.8
Akibare	293	530	57	121	471	57.5
Koshihikari	263	503	46	114	466	51.0
Koshijiwase	241	482	55	95	508	53.5
Zenith*	216	554	96	125	537	56.0
Kinmaze	213	501	79	117	479	48.7
Sesia**	203	543	107	134	553	54.7
Norin 18	189	424	101	92	468	40.3
Bluebonnet*	188	369	98	82	432	53.0
Century Patna*	171	393	151	93	504	37.4
Konan-Sen*	141	446	175	115	542	33.8
SR-26 B*	140	415	173	106	505	32.0
Dular*	138	434	203	98	523	23.1
Te-Tep*	115	442	186	101	496	32.3

TS: Tensile strength, LD: Long diameter, H: Height of separation pileus, VB: Vascular bundle, Separation angle: An angle made up from a separation pileus and an axis of flower glumes, *: Indica cultivar, **: Javanica cultivar.

Table 2. Correlation coefficients among tensile strength, dimensions in separation zone and pedicel, and separation angle.

	Tensile strength	LD of SP	H	LD of VB	LD of pedicel	Separation angle
Tensile strength	--	0.541*	-0.931**	0.253	-0.382	0.856**
LD of SP	--	--	-0.495	0.868**	0.372	0.573*
H	--	--	--	-0.178	0.463	-0.909**
LD of VB	--	--	--	--	0.543*	0.328
LD of pedicel	--	--	--	--	--	-0.284
Separation angle	--	--	--	--	--	--

LD, H, VB are same as in Table 1, SP: Separation pileus, *and **: Significant at 5 and 1% level, respectively.

Table 3. Effects of spikelet position on panicle on the tensile strength, sizes of separation zone and the type of separation (Kusabue).

Position of spikelet	Tensile strength (g)	LD of SP (μm)	LD of VB (μm)	LD of pedicel (μm)	Type of separation (%)			
					A	B	C	
PB	1 (S)	248	469	115	429	44.8	20.6	32.2
	2 (I)	199	391	103	396	17.2	1.6	80.4
	3 (I)	206	414	115	421	36.6	9.8	53.5
	4 (S)	245	454	122	446	42.0	12.1	44.0
	5 (S)	289	460	126	460	55.5	14.8	26.8
SB	6 (S)	313	484	134	498	57.4	14.9	25.7
	1 (S)	292	445	116	441	39.1	20.8	35.8
	2 (I)	225	383	92	380	26.0	2.5	70.5
	3 (I)	257	444	110	421	61.5	6.1	30.5

LD, SP, VB are same as in Table 2, PB: Primary branch, SB: Secondary branch. (S): Superior spikelet, (I): Inferior spikelet.

Table 4. Degree of separation in mature abscission zone observed by a safranin staining method.

Cultivar	Tensile strength (g)	Degree of separation			
		%	%	%	%
Akibare	298	75.3	16.3(84.8)	5.5	3.0
Century Patna	171	39.7	21.0(73.9)	33.4	5.9
Te-Tep	115	5.6	9.6(53.0)	32.9	51.9

Degree of separation : See the note in Fig. 2. In the parenthesis shows the percent proportion of spikelet that more conspicuous separation occurs in abaxial side of abscission zone than in adaxial side.

Table 5. Change in shedding resistance with the progress of maturation and drying.

Cultivar	Fresh or Dry	Degree of separation		A-type separation(%)		Tensile strength(%)	
		FL	MT	FL	MT	FL	MT
SR-26B	F	0.00	2.27	8.6	94.9	251	131
	D	1.50	2.24	42.2	99.7	224	156
Bluebonnet	F	0.00	1.08	20.3	73.0	180	146
	D	0.32	1.28	34.4	89.9	188	206
Akibare	F	0.00	0.49	30.0	52.5	207	234
	D	0.13	0.60	35.9	56.2	249	297

F : Fresh spikelet, D : Dry spikelet, FL : Flowering stage, MT : Mature stage.

結果と考察

1. 脱離部の形態と脱粒抵抗強度

離層脱離の脱離面は小枝梗側では凸面（脱離円蓋），小穗軸側では凸面（脱離孔）となる。脱離面は護穎の着生方向にやや長い円形をなし，両方面の形態には大きな差異はみられない。脱粒抵抗強度（引張り強度），脱粒円蓋の長径および高さ，維管束の太さ，脱離角度などの品種による差異を第1表に示した。脱粒抵抗強度は日本型水稻で大きく，インド型の水稻は明らかに劣った。脱離部の形態との関係では，脱離円蓋の高さと脱粒抵抗強度の間には高い負の相関がみられ，脱離円蓋は弱い品種ほど半球状を呈し，強い品種ほど扁平な形状を呈した。円蓋の大きさと脱粒抵抗強度との間には弱い正の相関があり，陳らの結果と一致した。しかし維管束の太さと強度との間には相関関係はみられなかった（第2表）。品種の脱粒性の難易は脱離面の大きさや維管束の太さなどよりはむしろ離層の発達程度や脱離に抵抗する厚壁纖維組織の発達など脱離部の質的な違いにより強く支配されるものと考えられる。脱離面と粒の長軸とのなす角度と脱粒抵抗強度との間には高い正の相関がみられ，弱品種ほど鋭角に傾く点は興味ある特徴であった。脱離面のなす角度は内外2枚の護穎の着生位置の高さが異なるほど鋭角にな

る。脱粒性の高いインド型ではこの傾向が強い。なおアフリカ栽培稻でも脱粒性が強いが，やはり脱粒円蓋も高く，脱離角度も鋭角的であった。しかし野生稻では脱粒性は極めて高いにもかかわらず脱離円蓋は扁平で脱離角度も大きく，栽培稻とは非常に異なる特徴を示した。穎果の脱粒部位により脱粒型はA, B, Cの3型に分けられる（第1図参照）。そして脱粒性の高い品種ほど離層分離型（A型）の脱粒をし，脱粒難の品種では副護穎基部の小枝梗湾曲部折損型の脱粒（C型）が多い傾向についてはすでに報告したが^{1,2)}，本実験の結果，小枝梗湾曲部の太さもまた脱粒の難易と必ずしも直接的な関係がみられなかった。したがって脱粒のおこる部位は各部の相対的な強度によって決まるものとみられる。弱勢穎果は強勢穎果に比べて引張り強度が劣ったほか，脱粒円蓋や小枝梗の計測値もすべて強勢穎果より小さかった（第3表）。しかも離層の分離度も高い傾向がみられた（第2図）。しかし離層形成の微弱なクサブエではむしろ弱勢穎果に小枝梗湾曲部折損型（C型）の脱粒が多い。このことは弱勢穎果は離層部の抵抗力も弱いが，それ以上に小枝梗組織が弱く，折損し易いことを示すものと考えられる。

2. 离層分離の進行

離層の分離の進行は周辺部から始まり，脱粒性の高い品種ほど内部まで及んでおり（第4図），脱粒

抵抗の強い品種では全く分離しないか分離しても周辺部の分離にとどまるもののが多かった（第4表）。周辺部の分離は内護穎側（背軸側）が外護穎側（向軸側）より進んでおり、外護穎側にみられるより強い厚壁纖維細胞の発達と共に、B型脱離（第1図参照）の誘因となるとみられる。離層の分離は開花期から登熟初期の生もみでは全くみられないが、乾燥すると弱い品種ほど著しく分離が進む傾向であり、また成熟が進むと分離度が高まった（第5表）。脱離し易い品種では成熟期には維管束鞘部および維管束部を残して離層部のほとんどが分離するかまたは極めて分離し易い状態であるとみられる。このように離層形成の顕著な品種でも登熟初期までは分離が起こらないため引張りに対して強い脱粒抵抗を示して破壊型脱離を示す（第20, 21図）。しかし成熟が進むほど離層細胞壁の溶解が進み（第10図）、乾燥による歪みもまた分離を助長するため、成熟期には脱粒抵抗は非常に小さくなる。しかし脱粒抵抗強度は離層の分離の進行とは必ずしも相伴わず、強い品

種ではむしろ成熟や乾燥に伴いかえって強度は強くなる傾向を示した（第5表）。これは組織の充実や、脱水によって組織の物理的強度が増すためであろう。

3. 脱離面の走査電子顕微鏡による観察

離層は小穂軸と小枝梗の接点に形成されるが、両者の組織は細胞の形、大きさ配列の方向などにおいて顕著に異なり、前者はやや小型の多角形、後者は長い円柱状の細胞となっている（第5, 8図）。

脱離円蓋（第9図）と脱離孔（第10図）とは凸と凹との対称的な形態を呈するが、両者の表面構造も極めて類似している。離層形成が弱く、脱粒難品種の脱離円蓋は扁平であるが（第11図）、脱粒し易い品種の脱離円蓋は膨れた半球状を呈した（第12図）。この傾向はアフリカ栽培稻でも同様であったが（第13図）しかし野生稻の脱離円蓋は扁平であった（第14図）。

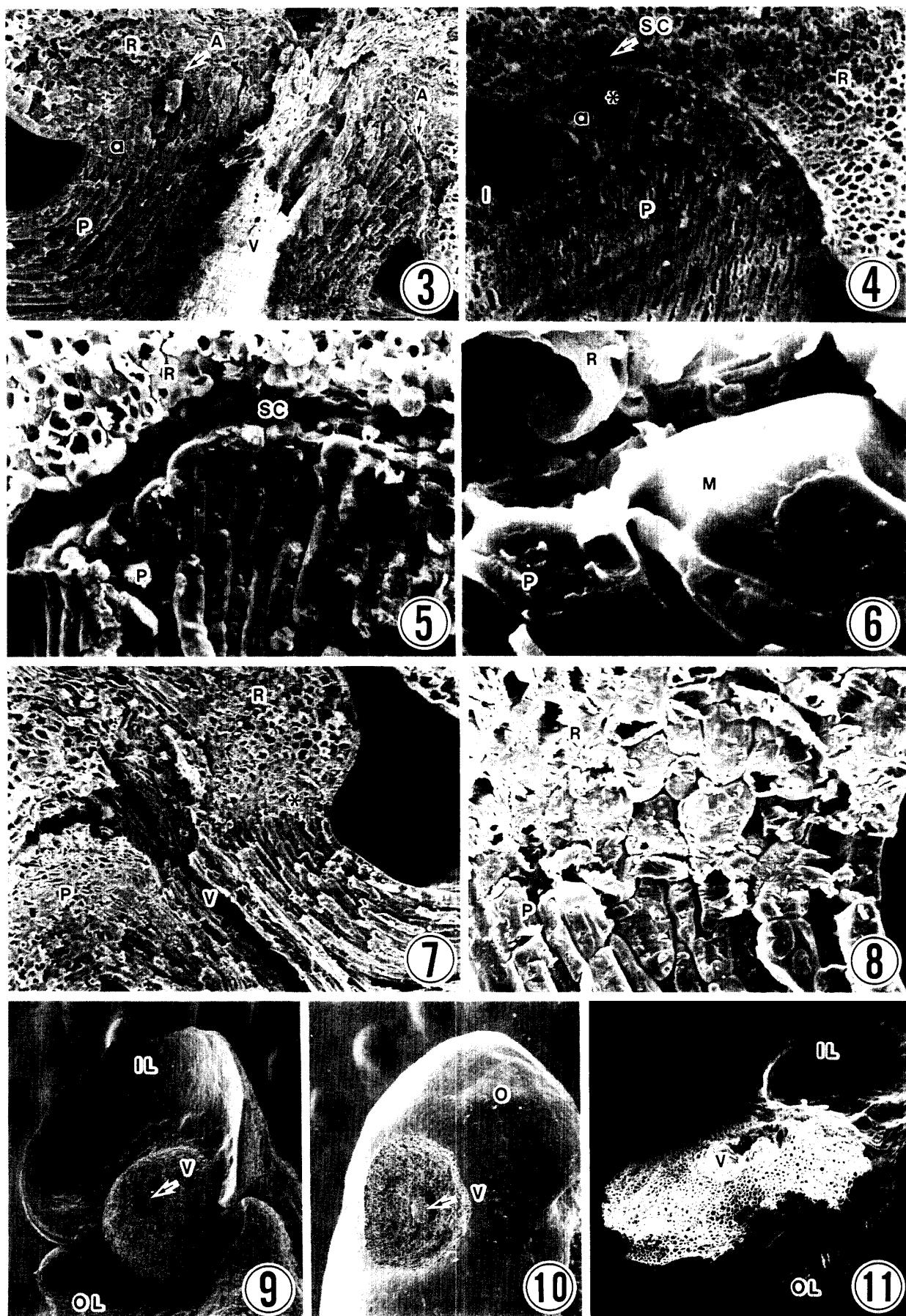
穎果の離層分離は周辺部および中間部における離層細胞の細胞壁の溶解によって起こり、脱離面は溶

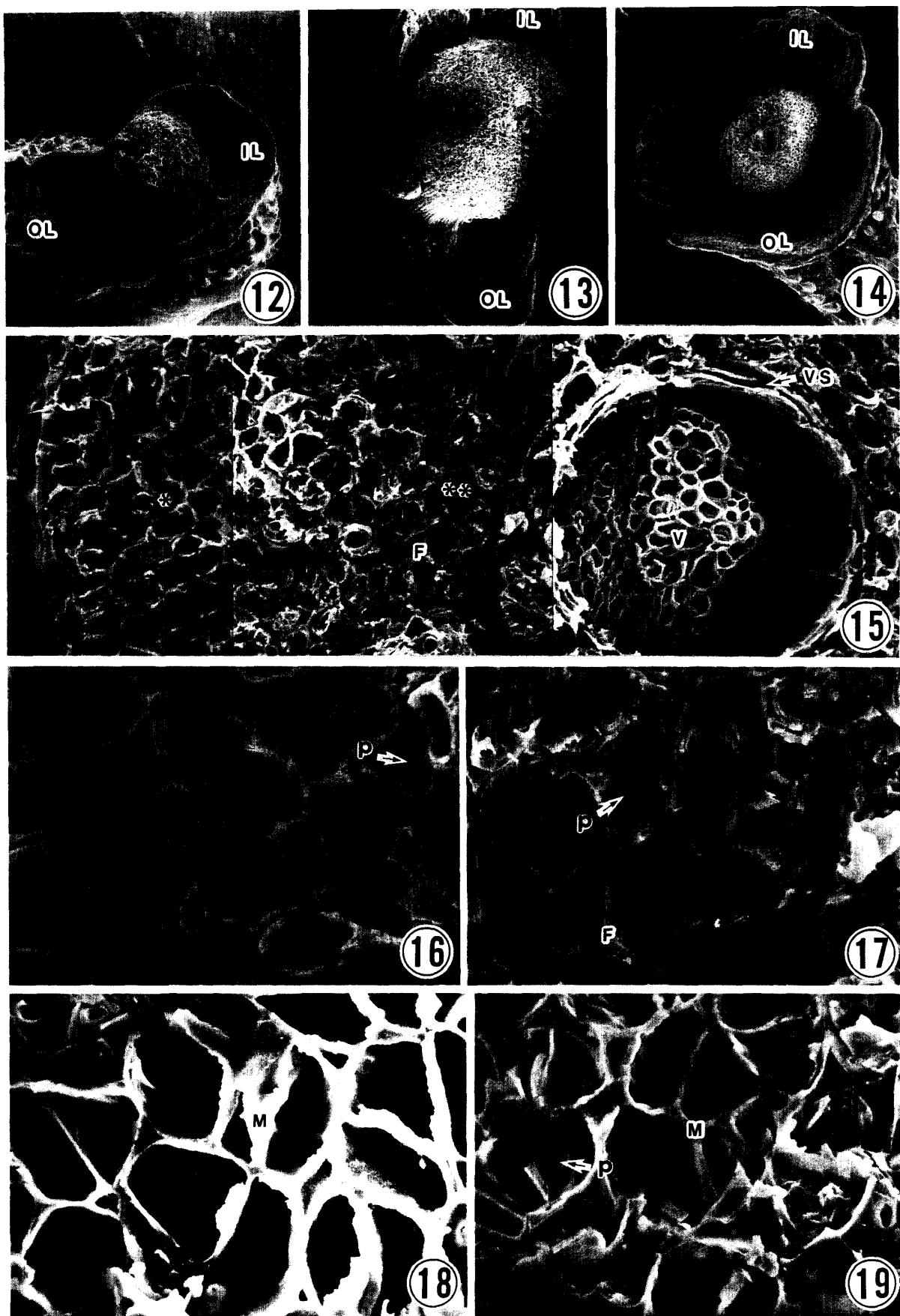
Abbreviations and symbols

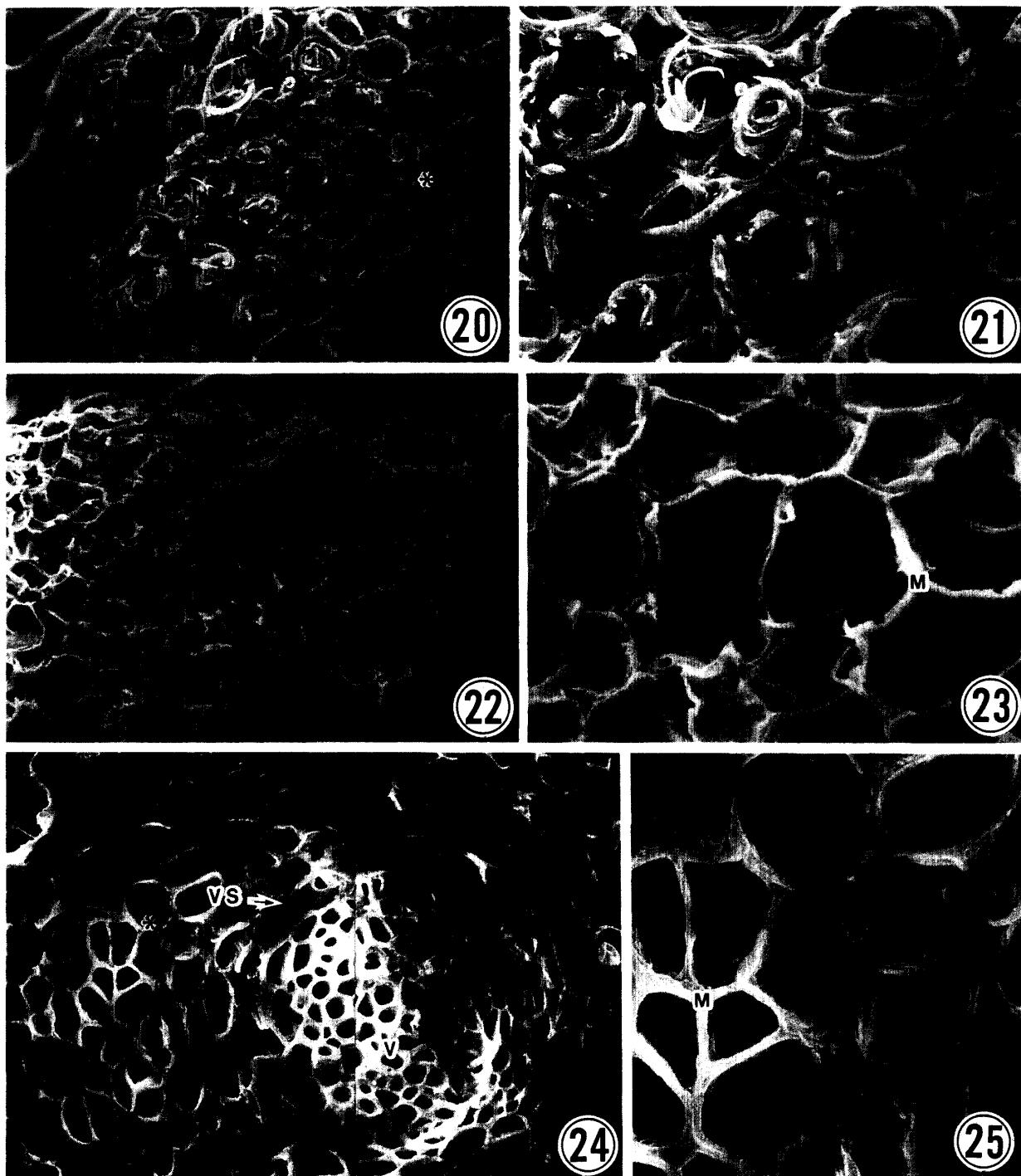
R : Rachilla tissue, P : Pedicel tissue, A : Abscission layer, SC : Separation crevice, V : Vascular bundle, VS : Vascular bundle sheath, F : Sclerenchymatous fiber cell, IR : Inner rudimentary glume, OR : Outer rudimentary glume, I : Inner empty glume, O : Outer empty glume, M : Melted cell walls in a abscission layer, p : Cell wall pit, a : Abaxial side, + : Sheding resistant, ++ : Intermediate, +++ : Easy shedding, +*** : Highly shedding, * : Portion of enlargement.

Explanation of figures (Figs. 3–19.)

Fig. 3–8.: Longitudinal sections of separation zones. Fig. 3: Unseparated abscission layer in a young spikelet (10 DAH), (Dular⁺⁺⁺), $\times 120$. Fig. 4: Separated abscission layer in a mature spikelet (Dular⁺⁺⁺), $\times 120$. Separation is advanced in the marginal portion and also in the abaxial side. Fig. 5: Partial enlargement of Fig. 4(*), (Dular⁺⁺⁺), $\times 400$. A separation crevice in the abaxial side of abscission layer. Fig. 6: Surface of separated cells in the pedicel tissue are in a crevice (Dular⁺⁺⁺), $\times 2400$. Fig. 7: An underdeveloped abscission layer in a resistant variety (Kogane-mochi*), $\times 120$. Fig. 8: Partial enlargement of Fig. 7(*), (Kogane-mochi*), $\times 600$. A few undecomposed abscission cells are seen scattering between the tissues of rachilla and pedicel. Fig. 9: A separation pileus at the terminal of pedicel (Bluebonnet⁺⁺), $\times 55$. Fig. 10: A separation pit at the base of rachilla (Bluebonnet⁺⁺), $\times 55$. Fig. 11: A separation pileus of a resistant variety (Kogane-mochi*), $\times 80$. The pileus is flat, and broken cell of pedicel tissue caused by a forced separation are seen over the entire surface. Fig. 12: A separation pileus of a easy shedding variety (Dular⁺⁺⁺), $\times 45$. Shape of the pileus is hemispherical. Fig. 13: A separation pileus of an African rice (*O. glaberrima* Steud.⁺⁺⁺), $\times 55$. Shape of the pileus is hemispherical. Fig. 14: A separation pileus of a wild species (*O. officinalis* Wall⁺⁺⁺⁺) $\times 55$. Shape of the pileus is flat. Fig. 15: A part of separation pileus (Bluebonnet⁺⁺), $\times 600$. Broken cells with sclerenchymatous fibrous wall are seen scattering around vascular bundle sheath. Fig. 16: Partial enlargement of Fig. 15(*), (Bluebonnet⁺⁺), $\times 1800$. Outer portion of a separation pileus. Cell walls of abscission cells are well decomposed. Fig. 17: Partial enlargement of Fig. 15(**), (Bluebonnet⁺⁺), $\times 1800$. Inner portion of a separation pileus. Broken pedicel cells with cell wall of sclerenchymatous structure. Fig. 18: Outer portion of a separation pileus (Dular⁺⁺⁺), $\times 1800$. Cell walls of abscission cells are severely decomposed. Fig. 19: Inner portion of a separation pileus (Dular⁺⁺⁺), $\times 1800$. Well decomposed abscission cells are mingled with some fibrous fragments of broken cells of pedicel.







Explanation of figures (Figs. 20—25.)

Fig. 20: A separation pileus brought by a forced separation of young spikelet (10 DAH), (*Bluebonnet*⁺⁺), $\times 600$. Broken cells are seen over the entire surface. Fig. 21: Partial enlargement of Fig. 20 (*), $\times 1800$. Pedicel cells are broken and spiral structures of their fibrous walls are pulled out. Fig. 22: Middle portion of a separation pileus in a wild species (*O. officinalis* Wall.⁺⁺⁺⁺), $\times 600$. Fig. 23: Partial enlargement of Fig. 22 (*), $\times 1800$. Cell walls of abscission cells are severely melted. Fig. 24: Central portion of a separation pileus in a wild species (*O. minuta* Steud⁺⁺⁺⁺), $\times 600$. Cell walls are well melted over the entire pileus except the vascular bundle. Broken surface of the vascular bundle is fairly smooth. Fig. 25: Partial enlargement of Fig. 24 (*), $\times 1800$. Cell walls of abscission cell are severely melted.

解せずに残った細胞壁によって蜂の巣様を呈する（第15図）。とくに周辺部では離層細胞の細胞壁は薄く、その溶解も著しい（第16、18図）。中部ほど離層の発達しない細胞を増し、破壊された纖維細胞が多くみられ、離層細胞壁の溶解も周辺部ほど著しくない。脱離円蓋の中央部には維管束とそれを取り巻く維管束鞘があり、さらにその外側には離層形成がなく、それに替って著しいらせん状肥厚をもつた厚壁纖維細胞が散在するのがみられる（第15、17図）。この組織は維管束と共に脱粒抵抗に強く関与しているようで、離層形成の弱い品種ほどよく発達し、しかも向軸側での発達が顕著であった。

陳ら⁵⁾は脱粒面中央部の離層形成のない部分(supporting zone)の太さが脱粒の難易に関係するとしている。しかし離層形成のある部分とない部分の境は明瞭でなく、脱粒面中央部付近では両者はむしろ混在している（第15図）。脱粒面では維管束と上記の厚壁纖維細胞は引きちぎられた状態を呈し、機械的破壊によって分離したことを示した。これらの部分は離層の崩壊後も最後まで穎果を支える役割を担うものとみられる。離層細胞は脱粒面に平行に伸びる小形の細胞で壁孔をもつ。壁孔の数は脱粒性の比較的低い品種に比べ（第16、17図）、脱粒性の高い品種で少い傾向である（第18、19図）。脱粒性の極めて高い野生稻では壁孔は殆んど認められない（第23、25図）。壁孔の密度を上下の細胞との連絡の疎密で表わす尺度を考えれば脱粒性の高い品種ほど離層細胞を隔てた上下組織の連絡が形態的構造からも疎であることは興味深い。離層細胞に接する小枝梗柔組織細胞は縦長で維管束に平行に配列している。維管束ならびに維管束鞘の厚壁細胞は脱粒面を縦貫して上下に通じている。

野生稻の脱粒面をみると細胞壁の溶解が非常に著しい（第22～25図）。維管束鞘をとり巻く厚壁組織には纖維構造の発達がみられず、周辺部から維管束鞘まで全面にわたって著しく溶解した細胞壁の痕跡

が認められた（第23～25図）。したがって野生稻では維管束を除く全面で離層形成が起こると考えられ、また維管束の脱離面もかなり滑らかであることから維管束の纖維細胞の発達も弱いとみられ（第24図）これらの点は野生稻の脱粒を極めて容易にする原因であると思われる。

一般に稻の脱粒性の難易は脱粒を促進する要因としての離層の発達程度及び離層細胞壁の溶解性と脱粒に抵抗する要因としての維管束、維管束鞘ならびにそれらを囲む厚壁纖維組織の発達程度の両者によって決まるものと考えられる。そして離層形成の極度に弱い品種では維管束を含めた小枝梗組織全体の機械的強度により、また離層が極めてよく発達する品種では中央部維管束の機械的抵抗の強弱によって脱粒の難易が決まると考えられる。

引用文献

1. 江幡守衛・井上 守 1966. 稲の脱粒性およびその品種間差異について. 日作紀 34: 492.
2. ——— 1970. 脱穀機による水稻の脱粒. 日作東海支部研究梗概 57: 27—30.
3. 陳 日斗・井之上準 1981. 韓国の日印交雑水稻品種の脱粒性程度について. 日作紀 50: 181—185.
4. ———・——— 1982. 韓国の日印交雑水稻品種における脱粒性と離層組織の関係. 日作紀 51: 43—50.
5. ———・——— 1982. 韓国の日印交雑水稻品種における脱粒性の品種間差異と小枝梗の内部形態の関係について. 日作紀 51: 271—275.
6. Srinivas T., M.K. Bhashyam and H.S.R. Desikachar 1979. Histological peculiarities at the region of attachment of grains stalk associated with shedding quality of rice. Indian J. Agric. Sci. 49: 78—81.
7. 山崎義人 1928. 稲の脱粒性に関する研究. 滿州日報社, 1—48.
8. Zee, S.Y., B.S. Vergara and T.M. Chu 1979. Abscission layer in rice pedicel. IRRN 4(6): 5—6.