

I 発芽期の生理,生態

1. 発芽の過程

種子は、吸水をはじめると発芽の準備をはじめめる。その過程は次のようである。

種子に適当な水分が与えられると、第1図のように、30分で元の1.5倍の重さになり、2時間で1.75倍、さらに4時間で2倍になる。これほど急激に吸収し、発芽発根の準備をするものである。その後は水分の吸収力は低下するが、種子の重量はだんだん増加していき、発根するころには元の2.75倍になっている。

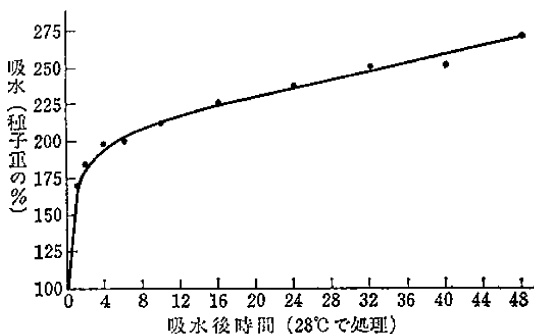
水分の急激な吸収後、種子内では貯蔵養分が分解され、ホルモンと蛋白質が新合成されて、幼根の伸長、幼芽の発育に使用される。

発芽、発根の形態的な変化をみると、まず種皮が破られて発根、ついで子葉が外部に現われる。子葉のつけねの生長点には、すでに2枚の葉が分化し、発育の準備がなされている。

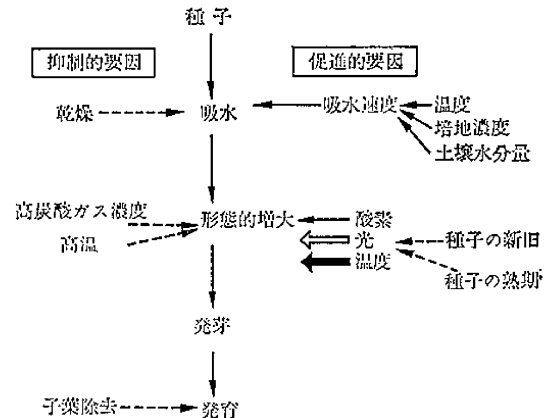
2. 発芽をめぐる外的要因

発芽の過程には、環境要因がいろいろな形で関係しているが、それらを模式的に示せば第2図のとおりである。

吸水は、乾燥していれば充分できないが、吸



第1図 吸水に伴う種子重の変化
(レバリ, 1960)



第2図 発芽の過程と環境要因との関係

水速度は温度、土壤中の肥料などによる培地の濃度と土壤中の水分の多少によって影響されている。

吸水を完了した種子が発芽するためには形態的に増大する必要があるわけで、これには酸素、光、温度が関与している。また、種子の新旧、熟度によって光の要求が異なるし、温度によっても影響される。

発芽しても子葉がいためられると枯死したり、発育遅延となる。

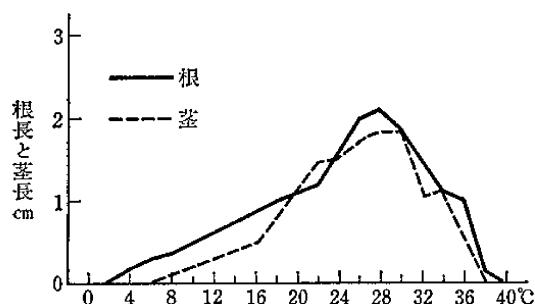
発芽が順調に進行するためには、適当な温度が必要であるが、さらに光線が加わるといっそう種子の発芽は良好になる。

以下、項目ごとに、発芽と環境要因との関連についてみてみよう。

(1) 温度

稲川、宮瀬による発芽試験では「発芽適温は15~20℃、2日くらいで発芽がはじまるが、温度はこれより高くても低くても発芽数は減少し、30℃以上あるいは0~4℃以下では全く発芽しない。しかし低温のほうが発芽しやすい」という。

したがって、夏のような高温期に播種したば



第3図 幼芽、幼根の伸長と温度との関係
品種はグレイトレイクス (門田, 1959)

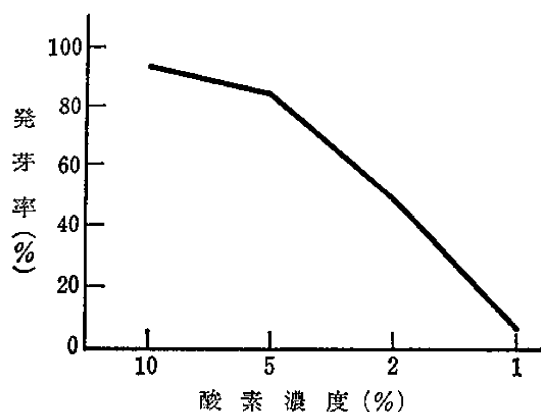
あい、発芽不良になることがよくある。種子を水に浸した後に冷蔵庫に入れるとか井戸につるすとかして、適温に近づけるくふうをするのは、こういう生理のためである。

発芽してしまえば、25°C以上の高温にあってもよく生育する(第3図)。種子は25°C以上になると休眠状態になって発芽しないが、発芽を終了した幼芽幼根には無関係だからである。

(2) ガス条件

酸素の供給が減少すると発芽が抑制されるが、酸素濃度が5%以下になると、とくに発芽不良となる(第4図)。また、酸素が充分にあってもしかも炭酸ガス濃度の高いときは、炭酸ガスによって休眠が打破され、発芽が促進されるといわれている。

(3) 光



第4図 酸素濃度と発芽率
温度は18.5~24.0°C

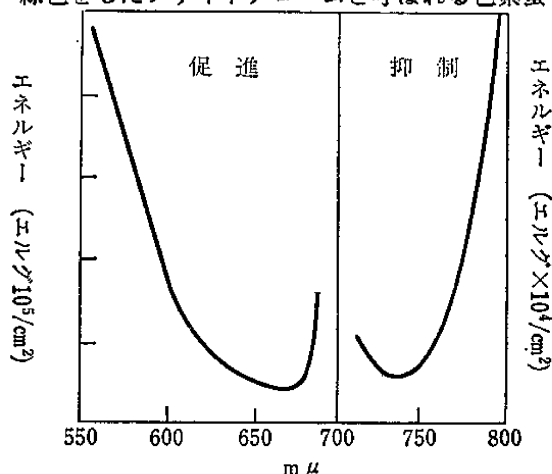
レタスは高温によって休眠しやすい性質をもっているが、明るところで発芽させると、高温下でもよく発芽し、休眠を打破することができる。

種子が光線の刺激を感应する部位は種皮であろうと考えられている。この点、イクマおよびチマンは、「暗黒下で発芽を誘致するためには、外種皮と内種皮をともに除去することが必要であって、外種皮だけを除去したのでは暗黒下での発芽を起こせない」としている。

きわめて短時間光にあてただけで、その後は暗黒下においても、発芽は非常によくする。しかし、露光の効果は光線の種類によって異なり、赤色光線(660mμ)によって促進されるが、近赤外光線(730mμ)では逆に抑制される。したがって、発芽に有効な光線は、長い波長の赤色光線で、それよりさらに長い波長だと発芽は抑制される(第5図)。

この赤色光線の刺激効果は、近赤外光線の照射によって無効となり、さらに赤外光線を与えると発芽し、何回でも反復しうることが見出された(第1表)。

この反応を可逆光反応と呼び、青色または青緑色をしたファイトクロームと呼ばれる色素蛋



第5図 50%発芽を促進あるいは抑制する波長 (トゥールら, 1955)

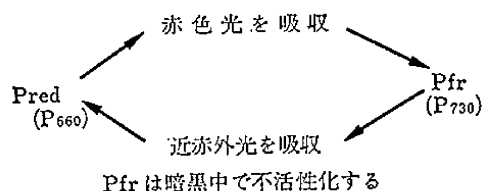
660mμの赤色光線が最も少ないエネルギーで発芽を促進し、その他では多くのエネルギーを要する。同様に730mμの近赤外光線で抑制することを示している。縦軸の単位は、光の量による仕事の単位と考えてよい。

第1表 レタス種子の発芽に及ぼす赤色
光線と赤外光線の反復照射の影響
(Toole, 1953)

照 射	発芽率(%)
照射せず 暗黒	14
R	70
R + I	6
R + I + R	74
R + I + R + I	6
R + I + R + I + R	76
R + I + R + I + R + I	7
R + I + R + I + R + I + R	81
R + I + R + I + R + I + R + I	7

注 R : 赤色光線 1 分間照射

I : 赤外光線 4 分間照射



第6図 ファイトクロームの変化

白によって感受され、物質代謝が促進されて発芽へと進行するものと考えられている。

ファイトクロームは、第6図に示すような光可逆性を有する色素で、Pfr の量が少ないと発芽しにくい。赤色光を照射すると Pfr の量が増加し、これが一定量以上になると発芽することになる。

現在、この考え方に対して批判も多くあって、

明らかでない点も多い。

レタスには感光性の品種と感光性の弱い品種とがある。また、感光性の種子でも後熟*がすすむと、明暗どちらでもよく発芽し、感光性を示さなくなる。このように充分に後熟して非感光性になった種子でも、クマリン溶液*で処理すると、感光性種子にもどるといわれている。

ふつう市販されているものは播種後日数がたっているの、休眠による発芽不良はほとんどみられない。

(4) 貯蔵時の環境条件

貯蔵時の環境条件として、スベンサーは温度と湿度とを調べ、種子の発芽に及ぼす影響を明らかにしている(第2表)。

また、第3表の宮城の結果が示すように、紙袋貯蔵では吸湿もするし、温度の影響も受けやすいのでよくない。ポリエチレンだけの貯蔵でも長い期間貯蔵するにはよくないようで、ポリエチレンとアルミニウムなどと組み合わせるのがよい。また、塩化ビニリデンや高密度ポリエチレンなどは単独の使用でもすぐれた貯蔵効果がある。もっと長期間にわたって貯蔵するには、乾燥剤入りのかんづめかデシケーターで保存するのがよい(第7図)。

第2表 貯蔵温度と湿度の種子発芽に及ぼす影響 (スベンサー, 1926)

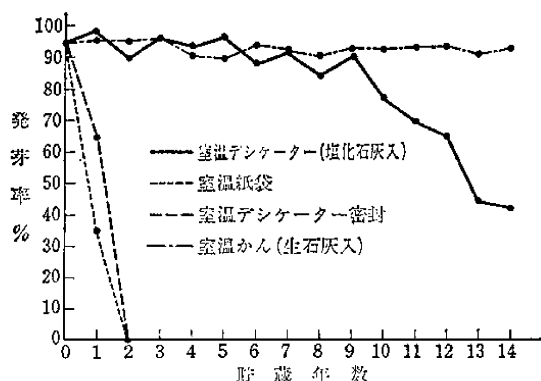
温度 期間(日) 湿度%	5℃					10℃					20℃					30℃				
	8	43	150	232	372	8	43	150	232	372	8	43	150	232	372	8	43	150	232	372
35	59	79	71	73	67	51	78	66	70	53	56	69	63	59	32	46	68	33	41	2
55	50	80	78	75	50	44	69	65	57	22	45	62	51	43	3	41	51	16	6	0
76	50	67	67	68	36	57	64	1	7	0	58	46	1	0	0	52	4	0	0	0

注 数値は発芽%

湿度63%貯蔵種子を35, 55, 76%湿度に調整し、これを5, 10, 20, 30℃に貯蔵し、いろいろの期間貯蔵後発芽力を調べている。

後熟 種子が母体を離れてからさらに成熟をすすめ、発芽力を増す現象。

クマリン 植物体内にごく少量含まれる成分で、生長抑制物質として知られている。レタスの種子発芽を抑制する。



第7図 レタス種子の長期貯蔵(1950年
に開始) (中村, 1966)

第3表 各種の袋に貯蔵された種子の発
芽力と含水量 (宮城, 1966)

袋の種類	1961年9月 調査	1962年5月 調査	1962年10月 調査
紙袋	58 9.7	60 —	1 —
ポリエチレン0.1mm +セロファン	87 7.8	83 7.9	83 8.5
ポリエチレン0.1mm	85 7.8	87 7.8	52 8.4
塩化ビニリデン 0.04mm	91 7.4	87 7.5	— —
高密度ポリエチレン 0.09mm	90 7.1	90 7.2	72 8.0
ポリエチレン+アルミニ ウム+紙	94 4.2	90 4.4	90 4.3
ポリエチレン+アルミニ ウム+セロファン	92 4.3	91 4.4	92 4.3
袋詰前		96 4.4	

注 袋詰は1960年12月

各欄数字の上段は発芽率(%), 下段は含水量
(%)を示す

3. 発芽の内的条件

発芽に伴う内的要因については非常に多くの研究があるが、要因間の関連についてはいまだ充分になされていない。

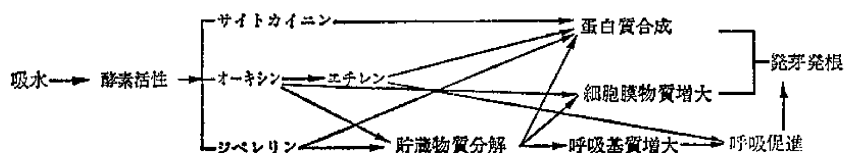
まとめてみれば第8図のとおりである。つまり、吸水が行なわれると酵素が活性化され、それによってサイトカニン、オーキシン、ジベレリンなどのホルモン類が増加し、貯蔵物質が分解されて呼吸の基質、蛋白質の原料および細胞膜の材料も増加する。これらを利用して新蛋白質ができ、細胞が分化し、分化した細胞が伸長して発芽、発根となる。この過程で大きな働きをしているのが、サイトカニンとジベレリンで、これらを外部から補給することによっても発芽は促進される。

(1) 休眠の生理

レタス種子には自発性休眠と他発性(強制)休眠とがある。自発性休眠は、未熟種子ほど深く、完熟するにつれて浅くなるといわれている。また、登熟中の環境も休眠に関係し、高温、長日あるいは施肥の多い条件下で生産された種子は、低温、短日あるいは施肥の少ない条件下で生産された種子よりも、休眠が浅いことが示されている。種子生産量の多いハッピーマーケットなどは、生産量の少ないアイスバーグなどよりも休眠が深いといわれている。

休眠が浅いか深いかは、種子内の窒素含量と炭水化物含量とのバランスによって影響されており、窒素の多い種子ほど休眠が浅く、炭水化物含量が多くなると休眠の深い種子になるものと考えられている。

いっぽう、発芽時の高温、培養液の高濃度などによって強制休眠が誘発される。これら休眠



第8図 発芽に伴う内的要因の変化の模式図

を打破して発芽を促進させるためには、光照射のほかに、チオ尿素、ジベレリン、カイネチンなどが有効である。この面から休眠の生理

第4表 レタスの発芽に及ぼす光とジベレリンとの影響

(エベナリら, 1958)

処 理	発 芽 率 (%)	
	水	ジベレリン溶液10ppm
暗 黒	12.0	39.0
赤	44.0	66.5
近 赤 外	5.0	25.0
赤 と 近 赤 外	11.0	35.0

注 完全な赤外線は可視光線ではないが「近赤外」とは、赤に近い赤外線が可視光線の範囲である

が研究されているが、自発性休眠と他発性休眠とに明確に分けては研究されていない。

エベナリらによると、休眠している種子は赤色光線によって発芽が促進されるばかりでなく、ジベレリン処理によってもいちじるしく促進される(第4表)。このことから、光の発芽促進作用はジベレリン代謝を活性化して発芽を促しているのではないかと考えられている。しかし、この点はまだ充分な証明はないようである。

いっぽう、スミスらによると、12時間前後の吸

第5表 ホエニックスレタス(G. L. phoenix-lettuce) 種子の発芽に及ぼすカイネチン前処理と吸水時間の影響

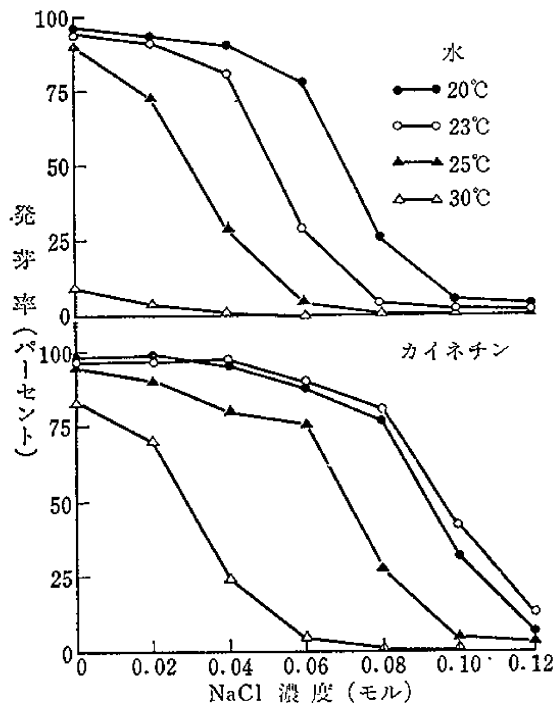
25℃で吸水時間	35℃48時間後の発芽率 (%)	
	水前処理	カイネチン前処理
0	0	9
2	0	25
4	0	66
6	0	93
8	0	98
12	72	98

注 100mg/l のカイネチン溶液あるいは水に3分間浸漬し、その後種々の時間で吸水せしめた。そして35℃に48時間おいてから発芽数をかぞえた。一般に、発芽試験は、シャーレ様の入れ物に、水を含ませた湿紙をしいて種子を置き、恒温器で発芽状況を見る。

水によって発芽がみられるのがふつうであるが、カイネチン溶液に3分間だけ浸漬して発芽させると、きわめて短時間の吸水によっても発芽が開始されることが明らかにされた(第5表)。この事実は、吸水過程で酵素が活性化され、カイネチン様物質*が形成され、その量があるていど蓄積してくると休眠種子の発芽が招来されるものと考えられる。一般には、ある量のカイネチン様物質が集積するのに、長時間の吸水が必要なのであろう。

発芽には温度と水分が必要であるが、高温あるいは水分の中に塩類の高濃度のものが含まれると種子は発芽できない。これを強制休眠といっている。

強制休眠が起こるのは、高温あるいは高濃度



第9図 レタスの発芽に及ぼす塩類濃度、温度とカイネチン処理との関係

(オデクバロ, 1969)

カイネチン: 10mg/l に3分間浸漬処理後置き床

カイネチン様物質 カイネチンが発見された当時、カイネチンと同様な活性をもっている未知の物質をカイネチン様物質と呼んでいた。現在ではサイトカイニン類(細胞分裂物質)といっている。

第6表 レタスの発芽に及ぼすチオ尿素の影響 (トンプソンら, 1944)

チオ尿素	発芽率 (%)	
	20℃	26℃
0	26.8	5.8
$1.0 \times 10^{-2} M$	67.4	21.4
$2.5 \times 10^{-2} M$	76.5	16.1
$5.0 \times 10^{-2} M$	56.3	12.4

塩類によって、カイネチン様物質の形成、またはそれに関連のある酵素の形成が阻害されて、カイネチン様物質の集積が少なくなり、その結果として発芽が阻害されるためと考えられる。だから、カイネチンを外部から積極的に与えると、体内でカイネチン様物質の量が高まって、よく発芽するようになるのであろうと思われる (第9図)。

したがって、高温時に播種するときにはカイネチンの利用がすすめられる。チオ尿素の処理によって高温による強制休眠が打破できるが、カイネチンにくらべると、その打破力は弱いようだ (第6表)。

近年になって、ジベレリンはアミラーゼの活性を高めて、呼吸に必要な単糖類を高めることが知られているし、カイネチンは蛋白質合成を活発にすることも知られている。このようにして増加した蛋白質や呼吸基質*は、幼芽・幼根の細胞の分化・伸長を促し、発芽を招来する基礎をなすものであろう。後に述べる代謝の消長においても、同じような変化が行なわれて発芽がみられる。

合成ホルモン、2,4-D、あるいは植物体内に存在する発芽抑制物質の一つのクマリンによっても、レタスの種子の発芽が抑制される (第7表)。クレインによると、クマリンを外部から補給すると、一般の発芽時にみられる可溶性窒素の増加がいちじるしく阻害されるという (第8表)。これは、発芽中に蛋白質の再合成が行なわれて、発芽過程が進行する代謝に対し、クマリンはこの代謝を阻害するのであろうと思わ

第7表 レタスの発芽に及ぼす2,4-Dおよびクマリンの影響

品 種	モ ル 濃 度	
	2,4-D	クマリン
グランドラビッド	3.0×10^{-5}	1.5×10^{-4}
ブ ロ グ レ ス	6.0×10^{-5}	5.0×10^{-4}

注 モル濃度は50%発芽抑制をおこす濃度

第8表 発芽中の窒素代謝に及ぼすクマリンの影響 (クレイン, 1955)

置き床後 時間	発 芽 種 子			
	水		クマリン溶液	
	発芽%	可溶性 窒素*	発芽%	可溶性 窒素
0		0.260		0.260
24	17	0.228	0	0.264
48	46	0.365	6.5	0.272
72	50	0.556	11.5	0.273

注 * 最初の種子重に対する%

れる。

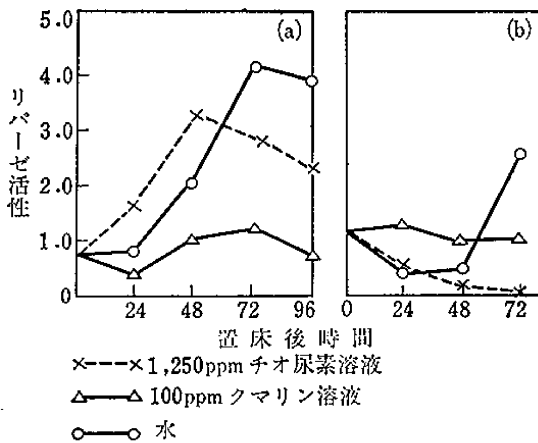
(2) 発芽に伴う内的変化

もう少し発芽のしくみについて考えてみることにしよう。レタスの種子は、どんな成分を含んでいるだろうか。

第9表 レタス種子の成分 (メイヤーら, 1963)

成 分	風乾種子 (mg/g)
全 乾 物 重	960.0
灰 分	46.0
フ ィ チ ン 酸	20.0
蔗糖	30.0
還元 元 糖	2.0
脂 肪	370.0
全 窒 素	40.0
蛋 白 態 窒 素	37.0
可 溶 性 窒 素	1.0
リ ボ フ ラ ビ ン	0.012
ア ス コ ル ビ ン 酸	0.029
カ ロ チ ン	0.004
全 磷 酸	8.5~14

呼吸基質 呼吸酵素の作用を受ける物質。つまり原料で、呼吸によってこの物質を消費してエネルギーを得る。



第10図 発芽に伴うリパーゼの変化
(メイヤー, 1963)

左は中性リパーゼ, 右は酸性リパーゼ

注 リパーゼ (脂肪分解酵素) によって放出された脂肪酸を $1/10N$ のカゼインで中和に要した滴定量で表示し, リパーゼ活性が高いとこの滴定量は増加し, 弱いと減少している。

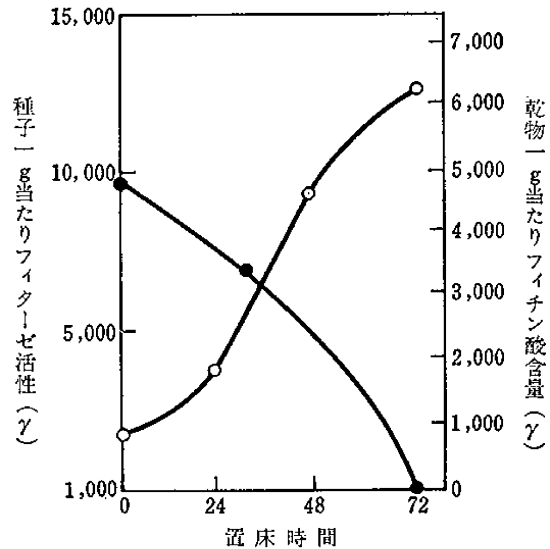
メイヤーらによると, レタスの種子には第9表のような成分が含まれているという。この表からみて, 脂肪が非常に多く含まれており, 脂肪種子といわれるものに属していることがわかる。

これら貯蔵物質は, どのように代謝され, 再利用されるのだろうか。以下, 論をすすめてみたい。

①酵素活性*

吸水すると酵素が再合成され, 活性化される。脂肪分解酵素のリパーゼの活性をみると, レタスの種子では脂肪を分解して呼吸基質に利用するため24時間後からいちじるしく活発となり, ついで酸性リパーゼも活性が増大している (第10図)。

発芽を促進する作用のあるチオ尿素を処理すると, 中性リパーゼの活性が急速に高まってい



第11図 発芽に伴うフィチン酸含量と
フィターゼ活性の変化
(メイヤー, 1959)

るのに対し, 発芽を阻害するクマリンを処理すると, 反対にどの酵素も不活性化されたままで, 高まらない。

このように, 貯蔵脂肪は分解され, 発芽の準備に使用されている。

また, 磷脂質もフィターゼ*によって分解される。播種されると, 種子は吸水し, フィターゼの活性が増大し, フィチン酸*含量は急激に減少し, 72時間目には初期の10分の1の量に減少してしまう (第11図)。

②窒素代謝

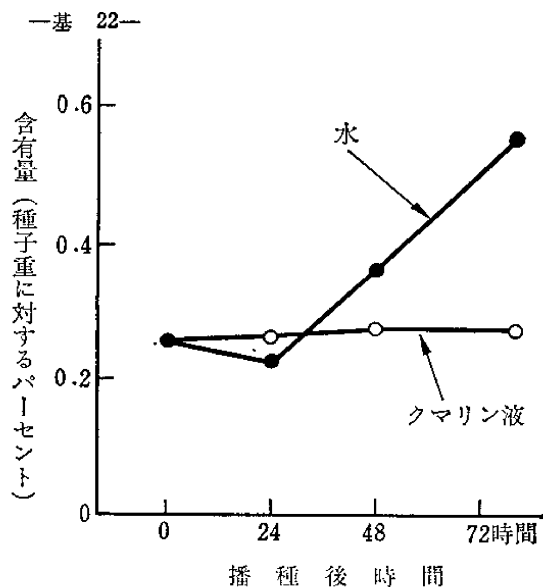
第12図は, ふつうの吸水による発芽のばあいは, 播種後可溶性窒素が増加しているが, 休眠誘起物質のクマリンを処理すると, このような変化はみられず, ほとんど最初の窒素含量のままであった。

可溶性窒素の主要部分を占めているアミノ酸

酵素活性 酵素の作用力をあらわすことば。酵素の作用力がなくなるとき, 活性を失う, あるいは酵素の不活性, という。

フィターゼ フィチン酸を分解する酵素。

フィチン酸 主に種子に含まれるものでミオイノシトールという小分子に6分子のリン酸が結合した化合物。これがフィチン酸で, 種子中のリンの大部分を占め, 磷脂質の重要成分である。発芽初期に必要な蛋白合成のエネルギー源と考えられている。



第12図 発芽に伴う可溶性窒素
(クレイン, 1955)

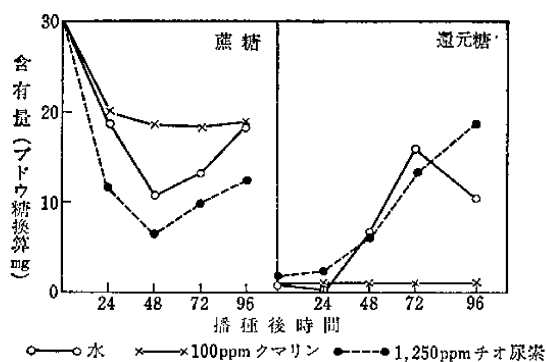
第10表 発芽に伴うアミノ酸含量の変化
(クレイン, 1955)

アミノ酸	置床後 日数	0	1	2	3
アラニン	5	30	80	220	
スレオニン	5	20	40	190	
ロイシン	20	20	60	280	
セリン	30	30	60	250	
γ-アミノ酪酸	5	5	15	25	
リジン	15	5	20	40	
トリプトファン	5	5	2	—	
グルタミン酸	10	0	0	20	
アスパラギン酸	40	35	35	40	
グルタミン酸	60	80	110	160	
アスパラギン	30	40	60	240	
グルタミン	60	40	360	700	

注 アミノ酸含量は乾燥種子1g当たりのγ-アミノ酸窒素量として表わされている

の消長をみると、播種後にあらゆるアミノ酸が増加し、可溶性窒素が増加する現象を裏づける結果になっている(第10表)。このようなアミノ酸の変化は、種子の発芽過程における発育ステージを示す目印になるとともに、吸水中に新しい蛋白合成が開始されていることを示すものである。

③炭水化物代謝



第13図 発芽に伴う炭水化物代謝
(ボルジャコフ・メイバー, 1952)

発芽の過程で、窒素の変化に対応した変化をするものとして、炭水化物が考えられる。その調査結果を第13図に示す。

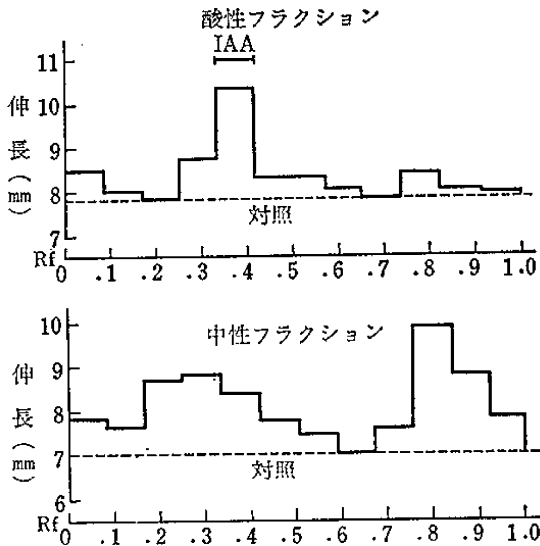
吸水に応じて蔗糖が急激に減少し、それにつれて呼吸基質となる還元糖が増加している。このような消長は、休眠打破剤のチオ尿素を処理するとさらにいちじるしく現われているのに対し、休眠誘起剤のクマリンを処理すると、蔗糖の減少が少なく、還元糖も増加していない。

④オーキシンの変化

フクイらの研究によると、発芽後の植物には酸性フラクシオン中にも中性フラクシオン*中にも生長促進物質(オーキシン)が存在しているが、酸性フラクシオン中の生長促進物質の本体はインドール酢酸(IAA)であることが明らかにされている(第14図)。しかも酸性フラクシオン中のオーキシンは、低温処理種子の2倍も含まれているという。このように、発芽・生長にはオーキシンが大きな役割を果たしているものと考えられる。

赤色光線は休眠種子を発芽せしめ、近赤外光線は赤色光線的作用を抑制することは前に述べた。赤色光線はエチレン(果実の成熟促進、老化促進物質)の形成を刺激する作用があることと、近赤外光線によって休眠に入った種子をエチレンによって発芽せしめうることから考え合わせると、エチレンの形成はファイトクローム系

酸性および中性フラクシオン 天然物を抽出分離するときに使う用語。酸の性質を示す物質が含まれているものを酸性フラクシオンといい、中性の性質を示すものを含んでいるばあい中性フラクシオンという。



第14図 発芽初期にみられるオーキシシン
(フクイら, 1958)

アベナの伸長が標準より長い部分は生長促進物質でその中に IAA がある。生長促進物質をペーパークロマト法によって分離してみると、それぞれの未知物質が一定の場所に存在する。これを集めて調べれば何の物質であるかわかる。分離した位置を表わすのに Rf の記号で示す。ふつう植物ホルモンの一種である IAA は Rf 0.3~0.5 の間に分布する。展開溶媒はイソプロパノール：アンモニア：水 = 8 : 1 : 1 (V/V…体積比)

によって調節されているばかりでなく、オーキシシンの増加がエチレン生産を刺激して幼葉の生長・発育を促進するものと考えられる。

(3) 登熟期の環境の影響

第11表によれば、登熟中の気温が高いときには収穫種子の休眠が弱くなる。また、日長時間の長い条件下で登熟したほうが、短日条件下で登熟したものより休眠が浅く、発芽しやすい。

第11表 レタス種子の発芽に及ぼす生育期の温度と日長時間との影響

(コラー, 1962)

生育条件 (昼温/夜温)	発芽条件	26°C/17°C 8時間日長	26°C/17°C 24時間日長	17°C 8時間日長	26°C 8時間日長
		92% 46	99% 76	88% 26	98% 89
20°C	明				
	暗				
23°C	明	57	88	33	97
	暗	14	64	12	88
26°C	明	12	58	5	75
	暗	2	12	0	19

注 26°C/17°C とは、昼間が 26°C、夜間が 17°C のこと

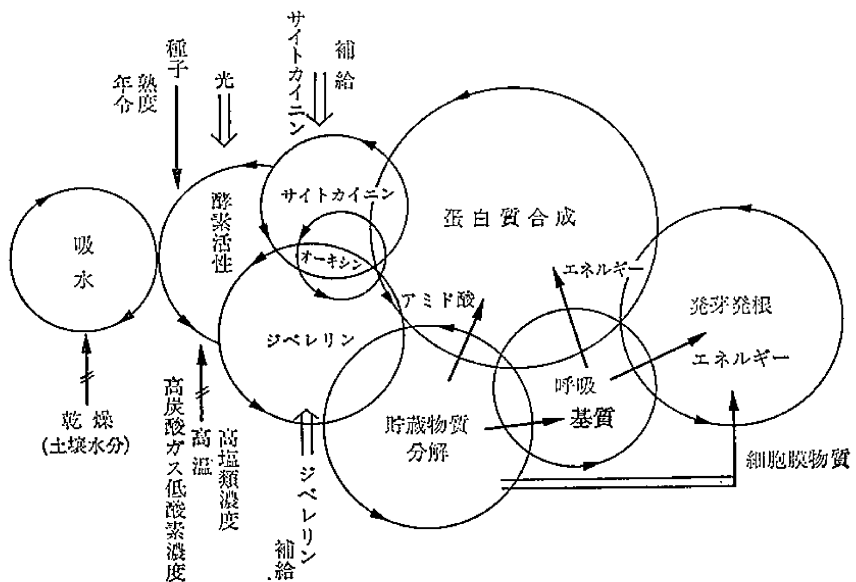
すい。したがって、一般に初夏に播種される種子は休眠が浅く、暗黒下でも発芽しやすいものと考えられる。

また、施肥回数少ない中で生産された種子は休眠が深いともいわれている。

(4) 種子の新旧と貯蔵環境の影響

収穫された種子は、その後の環境、すなわち貯蔵環境によって発芽能力がいちじるしく変化してしまう。

低温・乾燥の状態では貯蔵されると発芽力は1年たっても衰えないが、乾燥していても高温状



第15図 レタス種子の発芽機構

態であったり、低温でも多湿の環境下においたりすると、発芽力はしだいに失われてしまう。したがって、高温、多湿の条件下ではたちまち発芽力がなくなってしまうことになる。

4. 発芽の機構

発芽過程に関与する外的、内的要因の関連は第15図のような模式図で示される。

吸水は水分が種子に与えられれば物理的に行なわれ、あるていどの水分量が種子内にとりこまれると、酵素が活性化し、ホルモン類が再合

成され、貯蔵物質の分解、再合成、呼吸基質に利用される。この酵素活性には高温、低酸素濃度、高塩類濃度が関係し、抑制する方向に働くのに対し、光は促進の方向に働いて、サイトカイニン*、ジベレリン*、オーキシシン*が増加する。これら酵素量は種子の年令、熟度、品種などによって影響されている。

ジベレリンの増加は貯蔵物質の分解を促進する。また、サイトカイニンの増加は蛋白質合成に働き、これらホルモンの働きによって細胞の分化発達を促し発芽、発根にいたるものと考えられる。

サイトカイニン 未熟種子、根部などで形成され、オーキシシンの存在下で細胞分裂を誘起する物質の総称で、アデニンのアミノ基に置換基を有する化合物である。

ジベレリン 芽、若葉、根、未熟種子などで形成され、オーキシシンの存在下で細胞伸長をつかさどる物質である。ジベレリン酸が多く含まれている。

オーキシシン 芽、根、果実などの分裂組織で形成され、細胞の分裂伸長を行なう生長促進物質で、インドール酢酸がよく知られている。