

## 樹木の休眠に関する研究 (V)

ポプラの冬芽形成におよぼす温度の影響\*

永田 洋・万木 豊・堀内 洋二  
三重大学生物資源学部

### Studies on Dormancy in Woody Plants (V)

#### Effects of Temperature on Terminal Bud Formation of *Populus x euramericana* cv. I-214.

Hiroshi NAGATA, Yutaka YURUGI and Yoji HORIUCHI  
Faculty of Bioresources, Mie University

#### Summary

The effects of temperature on the terminal bud formation of *Populus x euramericana* cv. I-214 in response to the short-day condition were investigated. Terminal bud formation was inhibited by relatively low and high temperatures during the dark periods. The optimal nycto-temperature was about 25°C (Table 1-5). Then the critical photoperiod for terminal bud formation is the longest at 25°C (Fig. 1).

The effective temperature during the 6-hr supplemental light period, of the 14-hr photoperiod, inducing continuous shoot growth was higher than 25°C, but the lower ones were effective for promoting terminal bud formation (Table 6).

The critical length of photoperiod for terminal bud formation is considered to be varied by the temperatures of the light period and dark period and by their combination (Table 7).

**Key words:** dormancy, nycto-temperature, photo-temperature, critical photoperiod, *Populus x euramericana* cv. I-214

#### 1. はじめに

樹木の成長率、成長量、成長停止時期などの成長パターンは、日長とともに温度の影響が大きいことは、WAREING と BLACK<sup>1)</sup>、KOZLOWSKI<sup>2)</sup>、VEGIS<sup>3)</sup>らの総説に引用されている論文以外にも、SCURFIELD<sup>4)</sup>、HELLMERSら<sup>5)</sup>、HEIDE<sup>6)</sup>、JUNTILA<sup>7)</sup>、YOUNG と HANOVER<sup>8)</sup>、DOWNS と

BEVINGTON<sup>9)</sup>、MINORE<sup>10)</sup>、新里<sup>11)</sup>、西山ら<sup>12)</sup>、永田ら<sup>13)</sup>による数多くの報告がある。

DOWNS と HELLMERS<sup>14)</sup>は、樹木の成長率について、ある植物は24時間の熱の積算量に反応し、またある植物は主として昼の温度あるいは夜の温度に反応する。そして第三のグループは温度周期と呼んでいる昼一夜温の変化が必要である。影響を受ける生理過程も、その差を生じる生理過程も、まだ解明されていない、と述べている。

また、成長停止、冬芽形成に関して、DOWNS ら<sup>15)</sup>は、*Catalpa biognonioides*, *Paulownia tomentosa*, *Liriodendron*

\* 本研究の一部は文部省科学研究費（課題番号 61304022）で行なった。  
平成元年11月30日 受理

*tulipifera*, *Liquidamber styraciflua* では、短日条件下（8時間日長）での成長停止は低温下（60～70°F）では高温下（70～80°F）におけるよりもかなり早い時期に起こると報告している。HELLMERSら<sup>5)</sup>は *Picea engelmannii* で、各種の成長の促進には夜温が最も重要な要因となるが、冬芽形成には昼温の影響のほうが大きいと報告している。HEIDE<sup>6)</sup>は、成長停止をもたらす限界日長が15～21時間まで種々異なる *Picea abies*, 4種の生態型について実験し、12, 15, 18, 21, 24°C 定温条件下では、それぞれの限界日長は殆ど変化しないが、連続光下でも10時間「夜温」を4°Cにすると成長停止がみられたと報告している。明期の温度が限界日長を著しく長くしたことになる。JUNTTILA<sup>7)</sup>は *Salix pentandra* (northern ecotype) で成長停止の限界日長は15, 21°C 定温条件下では約22時間であるが、昼—夜温を21°C—9°C, 15°C—9°Cの変温にすると連続光下でも成長停止することから夜温が低下すると限界日長が長くなる可能性を示した。しかし、DORMLING<sup>16)</sup>は *Picea abies* で3～5時間暗期の低夜温(10°C)は冬芽形成を抑制したとし、逆に限界日長が短くなると報告している。また、DOWNSら<sup>9)</sup>は *Betula papyrifera* (northern ecotype) で、夜温14°Cは長日の成長促進効果を抑制するが、昼温を上げることでこの低温による抑制効果はある程度軽減されるとし、限界日長に昼温と夜温の両方が関連している可能性を報告している。

このように、光周性における明期ならびに暗期の温度はともに樹木の成長、成長停止、冬芽形成に影響をおよぼしていることは明らかである。そして、いくつかの実験では、HEIDE<sup>6)</sup>が連続光下でも低温とし10時間「夜温」と表現しているように、夜温が暗期温度を正確に示してはいない。たとえば、16時間日長でそのうち8時間を昼温とし、補光8時間と暗期8時間をあわせて夜温 (night temperature) としている。このようなことが、昼温と夜温の影響に関する結果に混乱がみられる原因であると思われる。

そこで、明、暗両期の温度を明確に区別して、ポプラの冬芽（頂芽）形成を支配する日長効果への明期および暗期の温度の影響を調べた。ポプラ冬芽は短日条件下で形成されるので、冬芽形成については短日植物である。

## 2. 材料と方法

実験に用いたポプラ (*Populus x euramericana* cv. I-214) は、素焼きの鉢にさしつけた萌芽当年生苗で、また9月以降の材料は地上部3～5cmで切断して再萌芽させた当年生苗である。苗はバーミキュライトを満たした直径18cmの素焼鉢に1本ずつ植え、5日ごとにハイポネックス0.1%水溶液200ccを与えた。また、乾燥程度に応じて灌水を行なった。なお、実験開始までは16時間日長下で育てた。

【実験Ⅰ】日長は10, 12, 13, 13.5, 14時間の5区分け、暗期温度を変えた。自然光8時間の主明期（コイトロンS型内）と補光期（残りの所定の時間、プレハブ定温庫内）はともに25°Cに設定した。補光は昼光色蛍光灯を用い植物体上部で約1,000ルクスとした。暗期の温度は10, 15, 20, 25, 30および35°Cの6段階とした。

【実験Ⅱ】補光期の温度を変えた実験は、14時間日長で行なった。主明期8時間は実験Ⅰと同様、25°Cとし、補光期6時間はプレハブ定温庫内で、10, 15, 20, 25, 30, 35°Cの6種の温度条件とした。補光方法は実験Ⅰと同じである。また、暗期の温度はいずれも25°Cとした。

【実験Ⅲ】補光期と暗期の両方の温度を共に変化させた実験では、補光期（6時間）と暗期（10時間）温度の組合せを次の通りとした。25—25°C, 10—25°C, 10—15°C, 10—10°C, 15—10°C, 25—10°Cの6組である。補光期、暗期とも処理は定温庫内で行い、補光方法は実験Ⅰと同じである。14時間日長の主明期8時間は水銀灯と陽光ランプを用いた光で、植物体上部で17,000～20,000ルクスであった。

## 3. 結 果

### 【実験Ⅰ】暗期温度の影響

冬芽形成経過はTable 1～5に示すとおりである。10時間日長における冬芽形成経過 (Table 1) をみると、暗期温度25°Cで最も早く、それより高低いずれの温度でも次第に冬芽形成は遅れる傾向が明らかに認められた。すなわち、10時間日長では暗期温度25°Cで成長停止、冬芽形成を誘導する効果（短日効果）は最大で、これよ

**Table 1.** Terminal bud formation of *Populus* seedlings on 10-hr photoperiods with various nycto-temperatures. Experimental treatments started on June 15. Temperature during photoperiod was 25°C  
 ポプラの10時間日長での暗期温度10, 15, 20, 25, 30, 35°Cにおける冬芽形成経過

Nycto temperature	Days after the beginning of treatment									
	10	15	20	25	30	35	40	45	50	days (plants)*
10°C			4	4	4	4	4	4	4	(4)
15°C		4	4	4	4	4	4	4	4	(4)
20°C		4	4	4	4	4	4	4	4	(4)
25°C	2	4	4	4	4	4	4	4	4	(4)
30°C			1	4	4	4	4	4	4	(4)
35°C					1	2	4	4	2**	(4)

\* Number of plants used for treatment.

\*\* Two terminal buds sprouted.

**Table 2.** Terminal bud formation of *Populus* seedlings on 12-hr photoperiods with various nycto-temperatures. Experimental treatments started on June 15 (A) and August 15 (B). Temperature during photoperiod was 25°C  
 ポプラの12時間日長での暗期温度10, 15, 20, 25, 30, 35°Cにおける冬芽形成経過

Nycto temperature	Days after the beginning of treatment									
	10	15	20	25	30	35	40	45	50	days (plants)*
15°C			2	2	2	2	2	2	2	(2)
(A) 25°C		2	2	2	2	2	2	2	2	(2)
10°C			2	3	4	2	0**	0	0	(4)
20°C	4	4	4	4	4	4	4	4	4	(4)
(B) 30°C		1	4	4	4	4	4	4	4	(4)
35°C				1	1	1	0	0	0	(4)

\* Number of plants used for treatment.

\*\* Four terminal buds sprouted.

り低温、高温ともに、その効果は低下することを示している。暗期温度 35°C では著しく冬芽形成が遅れ、40日目には4個体ともいったんは冬芽を形成したが、50日目には2個体は開芽し、その後再び冬芽を形成した。これは、暗期温度 35°C では冬芽形成の限界日長が10時間付近にあることを示唆するもので、著しく短くなった。

連続成長をもたらす条件を長日効果があると判断して長日条件とした。また、実験開始前の前処理の影響もあるので、いったんは冬芽を形成するが、その後、全ての冬芽が開芽し連続成長をするときも長日効果があると判断して長日条件とした。そして、冬芽形成、開芽、冬芽

形成、開芽を繰り返している日長を限界日長とした。

12時間日長における冬芽形成経過 (Table 2) は、10時間日長とよく似た傾向であった。暗期温度 35°C では明らかに長日効果を示した。また、10°C では個体間に差があり冬芽を形成するものと成長をつづけるものとがみられ、暗期温度 10°C では12時間日長を限界日長とみなすことができる。

さらに、13時間日長における冬芽形成経過 (Table 3) も、10, 12時間日長のそれと同じ傾向であった。暗期温度 15°C では冬芽形成と開芽、さらに再び冬芽形成と、極めて不安定となり、このような冬芽形成反応から13時

**Table 3.** Terminal bud formation of *Populus* seedlings on 13-hr photoperiods with various nycto-temperatures. Experimental treatments started on June 15 (A) and August 15 (B). Temperature during photoperiod was 25°C  
 ポプラの13時間日長での暗期温度10, 15, 20, 25, 30, 35°Cにおける冬芽形成経過

Nycto temperature	Days after the beginning of treatment									
	10	15	20	25	30	35	40	45	50	days (plants)*
(A) 15°C				2	2	2	0	2**	2	(2)
25°C		1	2	2	2	2	2	2	2	(2)
(B) 10°C		1	1	0	0	1	0	0	0	(3)
20°C	3	3	3	3	3	3	3	3	3	(3)
30°C			3	3	3	3	3	3	3	(3)
35°C									0	(4)

\* Number of plants used for treatment.

\*\* Two terminal buds were formed again.

**Table 4.** Terminal bud formation of *Populus* seedlings on 13.5-hr photoperiods with various nycto-temperatures. Experimental treatments started on August 15. Temperature during photoperiod was 25°C  
 ポプラの13.5時間日長での暗期温度10, 15, 20, 25, 30, 35°Cにおける冬芽形成経過

Nycto temperature	Days after the beginning of treatment									
	10	15	20	25	30	35	40	45	50	days (plants)*
10°C									0	(4)
15°C		1	3	0**	0	0	0	0	0	(4)
20°C	1	3	3	2	3	2	1	1	1	(3)
25°C		2	3	3	3	3	3	3	3	(3)
30°C		1	4	3	4	2	0	0	2	(4)
35°C									0	(4)

\* Number of plants used for treatment.

\*\* Three terminal buds sprouted.

間日長は限界付近の日長とみなすことができる。

13.5時間日長の場合 (Table 4) は、暗期温度 15°C は言うまでもなく 20, 30°C でも、冬芽の形成と開芽が不安定で、限界日長付近での特長な行動が認められた。このことは、13.5時間日長は暗期温度が20, および 30°C のとき限界日長となると考えられる。

14時間日長における冬芽形成 (Table 5) は、暗期温度 25°C の場合のみ、僅かにみられたが著しく遅れた。したがって、暗期温度 25°C では14時間を限界日長とみなすことができるであろう。暗期温度が10, 15, 20, 30, 35°C のいずれのときも14時間日長では冬芽を形成させ

ることができなかった。すなわち、これらの温度条件では14時間日長は長日条件である。

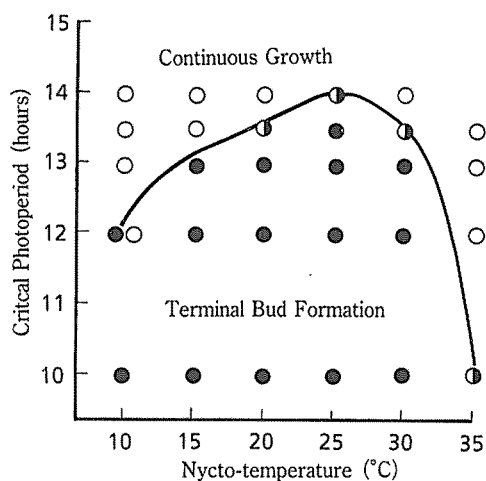
補光期を含む明期の温度を 25°C とし、暗期温度を10, 15, 20, 25, 30, 35°C とした実験結果から、冬芽形成のための限界日長を推定すると Fig. 1 のようになる。ポプラの冬芽形成の限界日長は暗期温度 25°C のとき最も長く14時間、これより高温では急激に、また、低くなると、次第に短くなる。このように暗期温度は冬芽を形成させる日長の効果に大きな影響をおよぼしていることは明らかである。

**Table 5.** Terminal bud formation of *Populus* seedlings on 14-hr photoperiods with various nycto-temperatures. Experimental treatments started on June 15. Temperature during photoperiod was 25°C

ポプラの14時間日長での暗期温度10, 15, 20, 25, 30, 35°Cにおける冬芽形成経過

Nycto temperature	Days after the beginning of treatment									
	10	15	20	25	30	35	40	45	50	days (plants)*
10°C									0	(2)
15°C									0	(4)
20°C									0	(4)
25°C								1	2	(4)
30°C									0	(2)

\* Number of plants used for treatment.



**Fig. 1.** Relationship between nycto-temperature and critical length of photoperiod inducing terminal bud formation of *Populus* seedlings.

ポプラの冬芽形成における暗期温度と限界日長の相関関係。

#### 【実験Ⅱ】 補光期の温度の影響

暗期ばかりでなく明期の温度も日長効果に影響をおよぼしている可能性があるため、まず、8時間の主明期(自然強光)のあとの6時間の補光期の温度を変えた。暗期温度は25°Cとし、この温度での限界日長と判定した14時間日長で冬芽形成 (Table 6) を調べた。

補光期温度が15°C以下の低いとき冬芽形成は明らかに促進された。14時間日長の補光期6時間の温度が20°Cでは冬芽形成、再開芽、再冬芽形成がみられるこ

とから14時間は冬芽形成の限界日長に相当する。そして補光期が10, 15°Cであるだけで14時間日長は冬芽形成をもたらす短日条件である。しかし、補光期温度25, 30, 35°Cでは、一時的に冬芽形成があっても、そのあと開芽し連続成長を示したことから、同じ14時間日長でも長日条件となり、冬芽形成に有効な日長とはならない。このように、明期14時間のうちの6時間の補光期の温度が、明らかに、日長効果に大きな影響をおよぼす。

暗期温度25°Cでも10時間日長 (Table 1) と13.5時間日長 (Table 4) では成長停止、冬芽形成までの期間に違いがある。これは、10時間と13.5時間日長の短日効果の大小によると考えられる。同じように、10時間日長のもとでも暗期温度によって短日効果に変化することを意味する。

そこで、この補光期と暗期の効果の温度依存特性を、温度の暗期効果 (短日効果) への影響 (Table 1) と、温度の補光期における明期効果 (長日効果) への影響 (Table 6) から、相対値でまとめてみると Fig. 2 のようになる。この図の両線は単純には比較できないが、温度依存特性が異なることは明らかである。そこで、次に補光期と暗期の組合せ実験を行なった。

#### 【実験Ⅲ】 暗期および補光期温度の相関関係

暗期および補光期温度ともに日長効果に大きな影響をおよぼすことが明らかになったので、14時間日長での補光期6時間と暗期10時間のそれぞれの温度を変えた6種の組合せ処理を行ない、冬芽形成における両期の温度の相互関係を検討した (Table 7)。

補光期と暗期の温度の組合せによって、冬芽形成に著

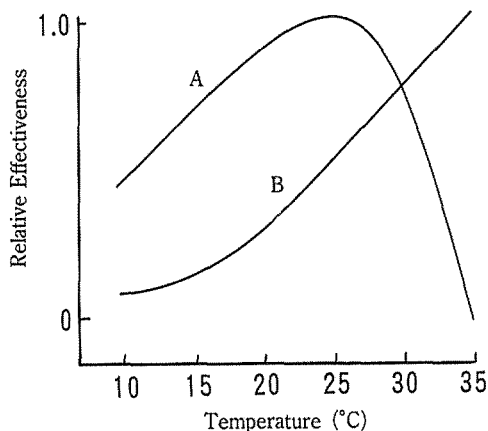
**Table 6.** Terminal bud formation of *Populus* seedlings on 14-hr photoperiods with various temperatures of 6-hr supplemental light period (supple. photo temp.). Experimental treatments started on October 15. Temperatures of 8-hr main light period (natural daylight) and 10-hr dark period were 25°C

ポプラの14時間日長での暗期温度10, 15, 20, 25, 30, 35°Cにおける冬芽形成経過

Supple. photo-temp.	Days after the beginning of treatment										days (plants)*
	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	
10°C	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	(4)
15°C	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	(4)
20°C	2	3	2	2	2	2	1	1	1	2	(4)
25°C		3	4	2	1	0	1**	0	0	0	(4)
30°C			1	2	2	0	0	0	1	0	(4)
35°C				1	1	0	0	0	0	0	(4)

\* Number of plants used for treatment.

\*\* One terminal bud was formed again.



**Fig. 2.** The relative effectiveness of temperature of dark period inducing terminal bud formation (short-day effect) (A), and of temperature of supplemental light period inducing shoot growth (long-day effect) (B) in *Populus* seedlings.

ポプラの冬芽形成（短日効果）、および成長誘導（長日効果）の温度依存特性。

A：冬芽形成（短日効果）のための暗期温度，  
B：成長誘導（長日効果）のための補光期温度。

しい差異をもたらした。

補光期、暗期とも 25°C は35日目から冬芽形成がはじまったが、補光期だけ 10°C に下げると、冬芽形成は顕著に促進され15日目からみられ、一方、暗期だけを

10°C に下げると冬芽は全く形成されなかった。また、補光期を 10°C とし暗期温度を 15°C 以下に下げた組合せでは、冬芽形成は暗期温度の低下とともに遅れた。概して、補光期の温度が低いときは暗期温度が低下するにつれ、また暗期温度が低い場合は補光期の温度が高い程、冬芽形成は遅れた。このように、補光期と暗期のそれぞれの効果に対する温度の影響は異なる。例えば、補光期と暗期の温度の組合せを 25°C—25°C から 10°C—10°C にすると、補光期と暗期のそれぞれの効果とも低下するが、暗期の効果の低下のほうが大きいので、冬芽形成は遅れた (Table 7)。すなわち、短日効果は減少した。

冬芽形成に対して夜温の適温が存在し、適温以外の低温は冬芽形成を遅らせる (Table 1)。また、補光期の温度低下は冬芽形成を促進する (Table 6)。したがって、初秋からの気温の低下は、夜温の低下は冬芽形成を遅らせ、日没前後の明期の温度低下は冬芽形成を促進するという相反するような効果を持っている。

#### 4. 考 察

明期の補光期と暗期の反応はともに、明らかに、温度の影響を受けた。それらの温度依存特性は異なるものであり、明期と暗期の温度の組合せによって、冬芽形成をもたらす限界日長が変動する可能性が示唆された。

ESASHI<sup>17)</sup> は、昼夜温は植物の生育を制御しているが、これは光周性反応過程に積極的に関与することによって

**Table 7.** Terminal bud formation of *Populus* seedlings on-14 hr photoperiods with various temperature combinations of 6-hr supplementary light period (sup. photo-temp.) and 10-hr dark period (nycto temp.). Temperature of 8-hr main light period (artificial light of high intensity) was 25°C  
ポプラの14時間日長での補光期と暗期の温度をそれぞれ変えた組み合わせにおける冬芽形成経過

Sup. photo-temp.	Nycto-temp.	Days after the beginning of treatment										
		15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	days (plants)*
25°C	25°C					1	5	6	6	6	6	(6)
10°C	25°C	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	(6)
10°C	15°C		2	6	6	6	6	6	6	6	6	(6)
10°C	10°C						2	4	4	4		(5)
15°C	10°C								1	2	3	(6)
25°C	10°C										0	(6)

\* Number of plants used for treatment.

生育を制御しているとして、次のように述べている。日長感応性を示す植物は、短日植物・長日植物をとわず、二つの相い拮抗する作用をもつ日長反応系が共存することによって、その生活環を制御している。換言すれば、日長条件に依存する発育・分化は、長日と短日の二つの条件によって形成される作用物質の反応系の平衡関係において制御されていることになり、この短日効果と長日効果の平衡点が、いわゆる限界日長となる。

ここで明期を主明期と弱光でもよい補光期に分けた場合、温度はこれら温度特性を異にする暗期と補光期の双方に影響をおよぼし、限界日長の変化をもたらすことになる。すなわち、短日植物は暗期温度を最適に保ち、補光期を不適な温度に保つならば、通常花成の起こらない長い日長条件下でも花成がおこり、また、長日植物は暗期を低温に保つならば、通常は花成がみられない短い日長条件下で花芽を形成すると考えられる。

*Picea abies* の4北方生態型は21°C定温条件では連続光下で連続生長をするが、一日のうち10時間は4°Cにすると連続光下でも生長を停止した<sup>6)</sup>。すなわち、生長停止の限界日長が4~8時間長くなった。また、同じ *Picea abies* で3~5時間暗期を低温(10°C)にすると冬芽形成が抑制された<sup>16)</sup>。すなわち、冬芽形成の限界日長が短くなり、冬芽形成にはさらに長い暗期が必要になった。これらは、低温によって前者では明期反応が抑制され、後者では暗期反応が抑制されたためと考えられる。また、これらの *Picea abies* と同じ地域に分布し、よく似た日長反応を示す *Salix penandra* で一日のうちの12時間を低温にした場合、次のような結果が得られた。まず、

15°C定温条件では連続光下で連続成長をしたが、12時間だけ6°Cにすると連続光下でさえ成長停止がみられ、限界日長が長くなった。また、18および21時間日長では、15°Cの条件下で明期の後半部とこれに続く暗期の合計12時間だけ6°Cにしたとき、いずれの日長においても成長停止がみられ限界日長は変わらなかった<sup>7)</sup>。これは、18および21時間日長の6または3時間の暗期が6°Cであったために、暗期反応が抑制され、同時にまた暗期直前の6、9時間の明期も6°Cであったため、明期反応も抑制されたと考えねばならない。したがって、低温におかれた明暗両期の延べ時間が同じで同程度の成長停止の限界日長が得られたとしても温度反応の異なる両期の低温による抑制の効果は異なっていたと思われる。DORMLING<sup>16)</sup>の暗期を低温にすると限界日長が短くなることとした報告も上に述べたことを支持している。

光周性反応は、暗期だけでなく明期も重要で積極的に関与しているので、温度の影響は明、暗両期の反応との関連で検討されるべきである。

#### 引用文献

- 1) WAREING, P. F. and M. BLACK: Photoperiodism in seeds and seedlings of woody plants. The physiology of forest trees (THIMANN, K. V., Ed., The Ronald Press, New York), p. 539-556 (1958).
- 2) KOZŁOWSKI, T. T.: Shoot growth in woody plants. *Bot. Rev.* 30: 335-392 (1964).
- 3) VEGIS, A.: Dormancy in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 15: 185-224 (1964).

- 4) SCURFIELD, G.: The effects of temperature and day length on species of *Eucalyptus*. *Austr. J. Bot.* **9**: 37-56 (1961).
- 5) HELLMERS, H., M. K. GENTHE and F. RONCO: Temperature affects growth and development of Engelmann spruce. *Forest Sci.* **16**: 447-452 (1970).
- 6) HEIDE, O. M.: Growth and dormancy in Norway spruce ecotypes (*Picea abies*). I. Interaction of photoperiod and temperature. *Physiol. Plant.* **30**: 1-12 (1974).
- 7) JUNTILA, O.: Effect of photoperiod and temperature on apical growth cessation in two ecotypes of *Salix* and *Betula*. *Physiol. Plant.* **48**: 347-352 (1980).
- 8) YOUNG, E. and J. W. HANOVER: Effects of temperature, nutrient, and moisture stresses on dormancy of Blue spruce seedlings under continuous light. *Forest Sci.* **24**: 458-467 (1978).
- 9) DOWNS, R. J. and J. M. BEVINGTON: Effect of temperature and photoperiod on growth and dormancy of *Betula papyrifera*. *Amer. J. Bot.* **68**: 795-800 (1981).
- 10) MINORE, D.: Effects of light intensity and temperature on the growth of Douglas-fir and incense-cedar seedlings. *Forest Sci.* **34**: 212-223 (1988).
- 11) 新里孝和, 赤井龍夫, 薬師寺清雄. カラマツ苗の出芽と冬芽形成に対する日長と温度の影響. 91回日林論, 275-276 (1980).
- 12) 西山嘉彦, 長尾精文, 佐々木恵彦. 異なる温度および日長条件におけるカンバ類の成長. 93回日林講要旨集, 73 (1982).
- 13) 永田 洋, 万木 豊. 樹木の休眠に関する研究—ポプラ冬芽の休眠の深さ—. 日長生態的にみたわが国有用樹種の分布特性に関する研究 (昭和62年度科学研究費 (総合研究A) 研究成果報告書). 155-190 (1988).
- 14) DOWNS, R. J. and H. HELLMERS: 環境と植物の生長制御 (小西通夫訳, 学会出版センター, 東京). p. 1-174 (1978).
- 15) DOWNS, R. J. and H. A. BORTHWICK: Effects of photoperiod on growth of trees. *Bot. Gaz.* **117**: 310-326 (1956).
- 16) DORMLING, I.: Critical night length for budset in *Picea abies* (L.) KARST. Influence of light intensity and temperature. *Experimental Genecology, Stockholm 1977. Royal Coll. For., Dep. of Forest Genetics, Res. Notes.* **27**: 18-25 (1977).
- 17) ESASHI, Y., K. OGATA and M. NAGAO: Studies on the formation and sprouting of aerial tubers in *Begonia evansiana* ANDR. IX. Effects of temperature on tuber initiation. *Plant & Cell Physiol.* **5**: 1-10 (1964).