

(原著論文)

スギ雄花の休眠打破と開花に要する温度条件

金指 達郎¹⁾・横山 敏孝²⁾¹⁾ 森林総合研究所東北支所

〒020-0123 盛岡市下厨川字鍋屋敷 92 - 25

²⁾ 林業科学技術振興所多摩事務所

〒193-0843 八王子市甘里町 1833 - 81 森林総合研究所多摩森林科学園内

(2002年9月20日 受付, 2002年11月15日 受理)

Requirements of Air Temperature for Rest Break and
Anthesis of Male Flowers in *Cryptomeria japonica* D. DonTatsuo KANAZASHI¹⁾ and Toshitaka YOKOYAMA²⁾¹⁾ *Tohoku research center, Forestry and Forest Products Research Institute,
Shimo-kuriyagawa, Morioka 020- 0123, Japan*²⁾ *Tama office, Forest Development Technological Institute,
Todori, Hachioji, 193- 0843, Japan*

In Japan, pollinosis caused by *Cryptomeria japonica* has continued to increase rapidly during a few decades, becoming a serious social problem. In this study, with the object of developing the model to predict the timing of anthesis for male flowers of *C. japonica*, we investigated temperature requirements for rest break and anthesis from temperature control experiments. Twigs with male flowers were prepared from three clones in early or late November. Accumulated effective temperature to anthesis was compared after chilling treatments with several temperature and durations. Male flowers did not bloom without chilling treatment, indicating that they were in rest when sampled. Accumulated temperature after chilling at 1°C decreased as the duration of chilling was elongated, but there was little difference between those after six and eight weeks chilling. After chilling at 4°C and 8°C, accumulated temperature decreased with the duration of chilling up to eight weeks, and their decreases per week did not differ after chilling with the duration of more than five weeks. From these results, it became evident that male flowers could be completely released from rest after around five weeks chilling at 1 to 8°C, although they already have growth ability with lower competence after two or three weeks chilling. The accumulated effective temperature of three clones were estimated 200 to 240°C・day. By using these parameters, the timing of anthesis for male flowers of *C. japonica* could be estimated from "Parallel model".

Key Words : *Cryptomeria japonica*, pollinosis, prediction of anthesis, male flowers, air temperature

はじめに

スギ花粉症対策として、花粉飛散予測手法を高度化することは当面の最も重要な一分野である。花粉飛散

に関する予測には、(1) シーズン中の花粉総飛散量の予測、(2) 花粉飛散開始日の予測、(3) 日々の花粉飛散量の予測、の3項目がある。これらのうち、(2)、(3)を予測するための基礎として、花粉飛散

源におけるスギ雄花の開花時期を予測することが不可欠である。

開花時期の予測を行うためには、まず開花に至る過程の概略とそれを左右する環境条件を理解しておく必要がある。一般に、温帯域・亜寒帯域に生育する多くの木本植物では、芽（葉芽あるいは花芽）は日長の変化と温度条件に反応して休眠に入る（Downs and Borthwick 1956, Kozłowski 1964, Heide 1974, 酒井 1982, Qamaruddin *et al.* 1995）。ここで、休眠（自発休眠, Rest, Endodormancy）とは、水分・温度等の環境条件が発育に好適な条件におかれても生理的な要因で発育することができない状態のことをいう。その後、晩秋から初冬の低温にある程度の期間さらされることによって休眠が打破されるとともに（Vegis 1964, Perry 1971, Sarvas 1974）、気温が上昇してくるとそれに反応して芽は徐々に発育し、ある時点で開芽（開花）に至る。

このような開芽に至る過程を考慮した開芽予測モデルがすでにいくつか提案されている（Sarvas 1974, Landsberg 1974, Cannel and Smith 1983, Murray *et al.* 1989 など）。これらの予測モデルの多くは、休眠打破過程と発育過程を考慮している点で共通している。最も大きな相違点は、休眠打破の様式と発育能力（Growth competence; Hänninen 1990）を獲得する時期、すなわちいつから温度の上昇に応じて発育し始められるようになるか、についてである。ひとつは、休眠が完全に打破されてからその後の温度条件に対応した発育が可能になるとした解釈（Sarvas 1974, Richardson *et al.* 1974, Hänninen 1990）、もう一つは、休眠は徐々に弱まっていき、休眠が完全には打破されていない時点でもある程度の発育能力をもつとする解釈である（Landsberg 1974, Campbell 1978, Hänninen 1990, 1995, Murray *et al.* 1989）。いずれが実際の開芽時期の予測に適しているかは、樹種によって、あるいは地域（温帯と亜寒帯など）によって異なる可能性がある。休眠打破の様式がどちらのタイプであるかについては、休眠が完全に打破されるより短い冷処理を与えた後で好適な栽培条件下に置いたとき、ある程度時間がかかっても開芽に至るか否かを確認することによって判断できる。

次に、これらのモデルを用いて開花時期を予測するためには、休眠打破のための低温条件と発育再開後の発育速度に関するいくつかのパラメータを推定する必要がある。休眠打破のための低温条件に関しては、二つの側面、すなわち温度範囲と期間が重要である（Myking and Heide 1995）。休眠打破に有効な温度範囲は 5 °C 程度が最適とした例（Sarvas 1974, Hänninen 1990）や 10 °C 程度以下の温度なら有効であると推定した例（Richardson *et al.* 1974,

Hänninen and Backman 1994, Myking and Heide 1995 など）がある。しかし、低温期間については明確に示した事例はほとんどない。一方、発育再開後の発育速度は温度条件に依存する。温度への反応のしかたについては、logistic 曲線的な反応であるとされるが（Sarvas 1974, Hänninen 1990, Kramer 1994, Chuine *et al.* 1999）、現実的な温度範囲ではある閾値温度以上の有効温度に比例すると見なすことができるとした見解（Wang 1960, Thomson and Moncrieff 1982, Heide 1993, Hannerz 1999）もある。

スギでは、開花前年の 10 月下旬から 11 月上旬までには花粉が形成され（橋詰 1962, 1973）、その後雄花は成長を休止しおそらく休眠に入る。そして 2 月には雄花はすでに成長を再開していることが観察されており（平ら 1992）、関東地方などでは 2 月下旬から 3 月に開花する。

これまでのスギ雄花の開花時期の予測は、特定の日（1 月 1 日など）からの最高気温または平均気温の積算値と花粉飛散日との統計的相関関係から予測している場合が多い（橋詰 1973, 斎藤・竹田 1988, 岸川 1988, 村山 1988）。しかし、これらの方法は簡便ではあるが、上記のような休眠打破の過程が考慮されていないため、予測のための論拠が希薄である感が否めない（平ら 1992, 1994）。一方、平ら（1992）は、富山県地方のスギ（タテヤマスギ）を対象に休眠打破の時期を実験的に推定し、そのころの気象条件を検索した結果、「最低気温 3 °C 以下（平均気温 6 °C 以下）の低温の日が 3 日以上続きその後 2 日以上最高気温 10 °C 以上の日が続いたとき」に休眠が打破されると推定した。しかし、この傾向は当該地域特有のもので、他地域では当てはまらない場合が多い（平ら 1994, 平 1995）。

なお、すでに休眠が完全に打破されているスギ雄花の発育は、4 ~ 20 °C の範囲では閾値温度（発育限界温度）以上の温度にほぼ比例することが実験的に確認されており、多くの場合、発育限界温度は 0 °C に近い温度である（平ら 1992, 平 1993）。また、筆者らの実験例（金指ら 投稿中）でも類似した結果が得られている。

本研究は、休眠から開花に至る過程に基づいたスギ雄花の開花予測モデルの構築に向け、（1）雄花の休眠打破と開花に向けた発育再開の概略を明らかにすること、および（2）予測モデルに必要なおもなパラメータ、すなわち休眠打破のための温度条件と開花に要する温度条件、の目安を明らかにすることを目的に実施したものである。そのために、2 つのスギ雄花栽培実験を行った。具体的には、雄花の着生したスギ切り枝を材料に、人工気象装置を用いて処理温度と処理期間の異なる低温処理を与え、その後適温で栽培したときの開花までの日数等を調べた。この結果

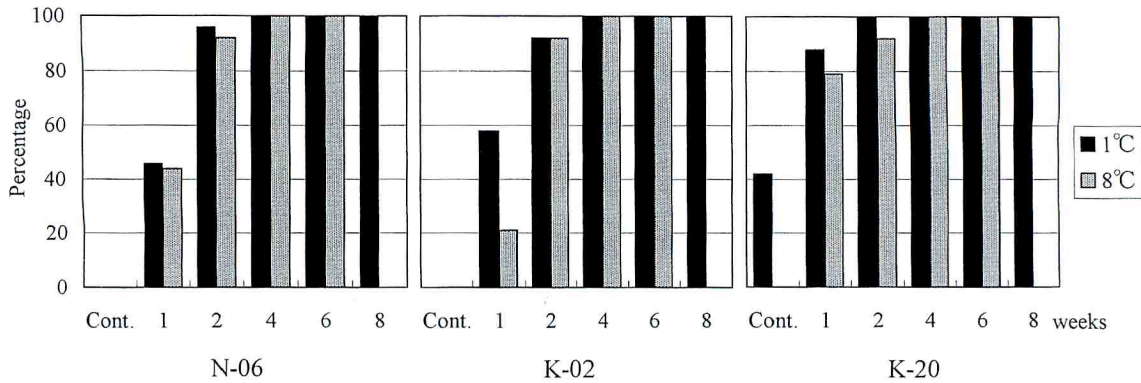


Fig. 1. Percentage of the twigs on which male flowers bloomed within 60 days after chilling treatments with different durations and temperature (Experiment-I, 1997).

“Cont.” means “No chilling”, and 1-8 weeks are for durations of chilling. Forcing temperature was 16°C. N-06, K-02 and K-20 are the names of clones investigated, same in Figs. 2 and 3.

に基づいて、スギ雄花の休眠から開花に至るまでの過程について考察するとともに、上記のパラメータを推定した。さらに、開花予測に向けた問題点について検討した。

材料と方法

実験 1. 休眠打破のための低温条件の検索

茨城県林業技術センター内スギ採種園の3クローン、新治6号、久慈2号、久慈20号（いずれも茨城県内で選抜されたスギ精英樹、以下それぞれN-06, K-02, K-20とする）を対象にジベレリン処理によって雄花を強制的に着生させた。これらのクローンから、休眠中と思われる1997年11月26日に雄花の着生した切り枝を採取し、1本ずつ試験管に水差ししたもの（長さ約30cm、一枝あたり雄花のクラスター数を10～20に調整）を材料とした。供試数は各処理ともクローンあたり24本（一部の処理では12本）である。

これらの雄花付き切り枝を対象に、種々の期間（無処理、1週、2週、4週、6週、8週）の低温処理を与えた。低温処理の温度は1°C処理（ $0.6 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 、実測値の平均値と標準偏差）と8°C処理（ $8.2 \pm 0.6^\circ\text{C}$ ）の2種類としたが、8週間低温処理では1°C処理のみを行った。低温処理期間中の光条件は暗条件とした。所定の期間の低温処理を与えた後、16°C恒温条件（ $16.3 \pm 0.8^\circ\text{C}$ ）にセットした恒温器で栽培し、雄花の開花状況を毎日観察した。開花の判定は、多くの雄花が開花して、棒で軽く触れるだけで多量の花粉が飛散する状態を「開花」とした（平ら 1992）。

栽培は、最長60日で打ち切った。栽培期間中の光条件は日中10時間、約12,000luxに統一した（以下の実験でも同様である）。なお、低温処理期間中および16°C栽培期間中をとおして2～3日間隔で水の取り替えと枝の水切りを行った。

休眠打破後の雄花の成長が有効積算温度に比例すると仮定したときの発育限界温度は0°C前後である測定例が多い（平ら 1992, 平 1993, 金指 投稿中）ので、発育限界温度を0°Cとして開花までの有効積算温度を算出した。

実験 2. 低温期間についての再検討と発育様式の推定

1998年11月4日に上記の実験と同じクローンから雄花の着生した切り枝を採取した。0, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8週の4°C低温処理（ $4.3 \pm 1.1^\circ\text{C}$ ）を与えた後、16°C（ $16.3 \pm 0.7^\circ\text{C}$ ）で栽培し、開花に至るまでの有効積算温度を測定した。低温処理期間中の光条件は暗条件とした。各処理ともクローンあたりの切り枝本数は12本（一部8本）とした。

結 果

実験 1. 休眠打破のための低温条件の検索

種々の期間の低温処理を与えた後、16°Cで最長60日間栽培して開花に至った切り枝の割合をFig. 1に示す。冷処理を与えなかった場合は、3クローンのうち2クローンでは60日間経過しても開花せず、材料採取時点ではこれらは休眠していたことが確認された。しかし、1クローン（K-20）では最終的に約40%が

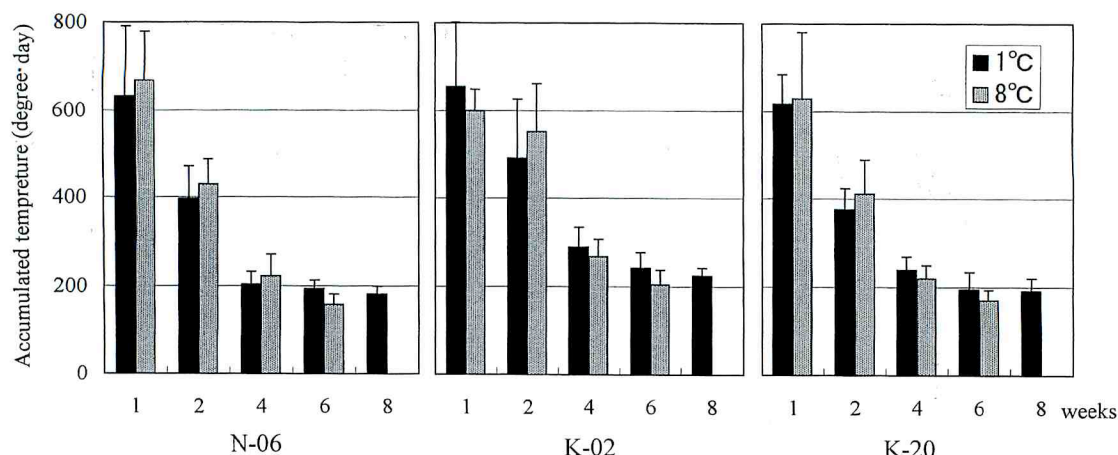


Fig. 2. Accumulated effective temperature for the blooming of male flowers after chilling treatments with different durations and temperature (Experiment-I, 1997).

Vertical bars are for standard deviations. Forcing temperature was 16°C.

開花に至った。2週間以上の冷処理を与えた場合には、各クローンともほとんどが開花に至った。

次に、種々の期間（1週間以上）の低温処理（1°C、8°C）を与えた後16°Cで栽培して開花までに要した有効積算温度をFig. 2に示す。1°C処理を与えた場合には、いずれのクローンでも、処理期間の長さとともに開花までの有効積算温度は低下したが、6週間と8週間では差が僅かだった（各クローンとも10°C・日程度）。ほとんどの雄花が開花した2週間以上の処理を対象に、1°C処理についてクローンと冷処理期間を要因とする分散分析（回帰的アプローチによる不釣り合い型2元配置分散分析, Statistica ver.6.0）を行った結果では、クローン間、処理期間間ともに有意差（ともに $P < 0.001$ ）が検出された。クローンごとに見ると、N-06では2週間とそれ以外の期間との間で有意差（ $P < 0.01$ ）が認められ、4週間以上の期間の間では有意差が認められなかった（Scheffe検定）。他の2クローン（K-02, K-20）では2週間、4週間および6週間以上の間で有意差（ $P < 0.01$ または $P < 0.05$ ）が認められ、6週間と8週間では有意差は検出されなかった（Scheffe検定）。6週間処理後の開花までに要する積算有効温度はN-06とK-20で約200°C・日、K-02で約240°C・日だった。

8°C処理でも、1°C処理の場合と同様、処理期間が長くなるとともに開花までの有効積算温度が低下した。8°C処理では、各クローンともすべての処理期間の間で有意差（ $P < 0.05$ ）が認められた（Scheffe検定）。また、6週間処理では、各クローンとも1°C処理よりもやや低い傾向を示し、2クローン（N-06

とK-02）では有意差が認められた（ t 検定, $P < 0.01$, K-20では $P = 0.091$ ）。

実験2. 低温期間についての再検討と発育様式の推定

休眠打破に要する低温期間をより詳細に検討するために、11月上旬に採取した切り枝を用いて0から8週間（1週間ごと、1週を除く）の低温処理（4°C）を与えて開花に至るまでの有効積算温度を調べた。無処理ではほとんど開花せず、2週間処理の場合でも一部（全体平均で約35%）でしか開花しなかった。

3週間以上の結果をFig. 3-Aに示す。実験1の結果と同じく、処理期間が長くなるほど開花までの積算温度は低くなったが、実験1の1°C処理のように6週以降で低下が止まることなく、8週目まで低下を続けた（クローン間、処理期間間とも $P < 0.001$, 実験1と同様の2元配置分散分析）。さらにクローンごとに検討した結果では、各クローンともほとんどの処理期間間で有意差（ $P < 0.05$ ）が検出された（Scheffe検定）。低温処理1週間あたりの有効積算温度の低下量は5週前後を境に変化し、それ以降、ほぼ一定（各クローンとも平均約30°C）となった（Fig. 3-B）。

考 察

1. スギ雄花の休眠とその打破および発育の様式

スギでは、開花前年の10月下旬から11月上旬までには花粉が形成され、その後雄花は休止期に入る（橋詰1962, 1973）。今回の実験の結果、11月上旬または11月下旬に採取した材料の多くは生育に好適な温

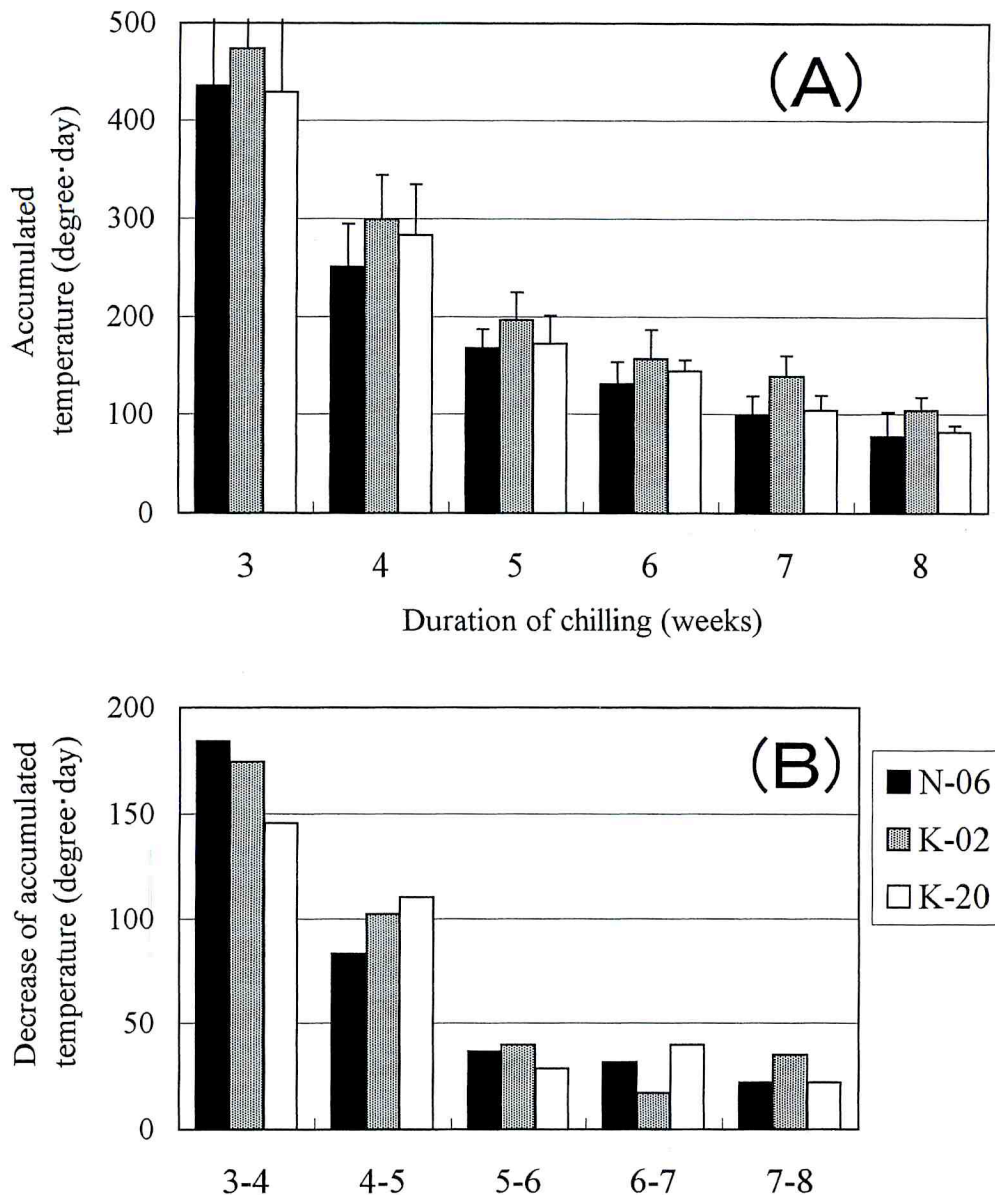


Fig. 3. Accumulated effective temperature for the blooming of male flowers after chilling at 4°C with different durations (A), and their decreases per week after different durations of chilling (B). --Results of Experiment-II, 1998.

Bars in (A) are for standard deviations. Forcing temperature was 16°C.

度条件下で長期間栽培しても開花に至らなかったことから、材料を採取した時点ではこれらが休眠していたことが確認された。一方、一部の材料 (K-20) では長期間の栽培で部分的に開花に至った。このことは近年話題になっている秋期 (10~12月) のスギ花粉飛散

との関連で興味深い。しかし、この材料が休眠せずにこの時期に開花する事例であるとはかならずしも断定はできない。後述するように、試料採取以前に多少の低温刺激を受けていたことによって、部分的に開花に至った可能性も残されている。

以下では、休眠打破と開花に向けての発育再開の様式について検討する。

これまで提案されている休眠打破と発育再開の様式に関する見解のうち主要なものとして、以下の3つが挙げられる。ひとつめは、一定の期間の低温を受けることによって休眠が完全に打破されてから、発育を開始しうようになるというものである (Sarvas 1974, Richardson *et al.* 1974)。とくに亜寒帯地域の樹種では休眠から完全に覚める頃には最も寒冷な時期に入るために発育できない状態 (Quiescence) が長く続く (Sarvas 1974)。もう一つは、低温期間が長くなるとともに休眠が徐々に弱まるのにつれて、少しずつ発育能力が高まるとするものである (Landsberg 1974, Campbell 1978, Hänninen 1990, 1995)。この場合には、休眠が完全に打破される以前でも、暖かい日には多少なりとも開芽に向けて発育することになる。三つめは、開花に至るためには発育するための温度の積算が要求されるが、その要求量が一定ではなく低温期間の増加とともに減少するという解釈である (Murray *et al.* 1989)。それぞれをモデル化したものは、順に Sequential model, Parallel model, Alternating model と呼ばれる (Kramer 1994, Chuine *et al.* 1999 など)。その他にも、いくつかのタイプの予測モデルがあるが、これらは Sequential model か Parallel model の変形と見なすことができる。

今回のスギ雄花の実験結果は、これらのモデルでよく説明されるだろうか？ 上記の主要な3つのモデルについて検討する。

まず、実験1の1°C処理は発育限界温度に近いために、休眠が完全に打破されたあとでも雄花は発育を開始できないはずである。6週間以上 (N-6では4週間以上) の低温処理では開花するまでの有効積算温度の低下が認められなかったことは (Fig. 2)、6週を超えても休眠打破に対する効果がそれ以上増大しないことを意味している。すなわち、低温期間6週間の時点ですでに休眠は完全に打破されていたことを示している。一方、8°C処理では開花までの有効積算温度が6週間処理まで低下し続け、6週間処理では1°Cの場合よりも多少低い傾向もみられた (Fig. 2)。さらに、いずれの処理温度でも、2週間以上の低温処理では成長再開後の日数が長くなればほとんどが開花に至る点で共通している (Fig. 1)。

この実験1の結果を矛盾なく説明できるのは、Parallel model であると見なすことができる。すなわち、このモデルの仮定にたてば、「低温にさらされることで休眠が徐々に弱まるとともに、少しずつ発育能力が高まっていく」ことを示していると解釈できる。6週間の処理では1°Cよりも8°Cの方が多少低い積算温度で開花に至ったことは、8°C処理ではこれ以前の時点

ですでに発育を開始していた可能性を示唆する。一方、Sequential model については、休眠が完全に打破される以前でも雄花は開花に至ったので、当てはまらないことが明白である。また、Alternating model では、低温処理が発育限界温度程度でも処理期間が長くなれば、開花までの有効積算温度が低下し続けることが期待される。しかし、実験1の1°C処理の結果ではある時期以降その低下が認められなかった点を説明しにくい。

スギ雄花の休眠から開花に至る過程の概略が Parallel model の仮定と合致していると考えれば、実験2の結果も矛盾なく説明される。実験2では、低温処理温度として発育限界温度より多少高い4°Cを採用した。この場合には処理期間が長くなるほど開花までの有効積算温度は低下したが (Fig. 3-A)、処理期間が5週間以上では1週間あたりの低下量はほぼ一定 (30°C・日前後) となった (Fig. 3-B)。この値は、低温処理期間中の1週間あたりの有効積算温度 (28°C・日) にほぼ匹敵している。Parallel model の仮定に基づけば、5週間の低温処理で休眠は完全に打破され、その後は処理温度 (4°C) に応じた成長を開始したと説明される。また、5週間の低温期間で休眠が完全に打破されたとすると、その時点での開花までの有効積算温度は約160~200°C・日で (Fig. 3-A)、実験1の1°C6週間処理での値より30~50°C・日ほど低い。このことは、4°C処理では、休眠が完全に打破される以前にも雄花は多少発育していたことを示していると解釈できる。

以上の検討から、スギ雄花の休眠から開花に至る過程は Parallel model でよく記載でき、その概要は以下のように解釈できる。すなわち、スギ雄花の休眠は11月以降の低温条件を経験することで徐々に弱まるとともに、スギ雄花は少しずつ発育能力を高めていく。そのため、休眠が完全に打破される以前でも、暖かい日には成長速度は遅いもののわずかながら発育することが可能になる。そして、休眠が完全に打破された後は、雄花の発育能力は最大となり、その日の温度条件に応じて発育し続け、ある段階で開花に至る。

なお、実験1では2週間の冷処理でほとんどの雄花が開花に至ったのに対し、実験2では、一部の雄花が開花したのにとどまった。これは、両実験の材料の採取時期が3週間ほど異なっており、実験1では、材料採取時 (11月26日) 以前に野外で多少の低温をすでに受けていたためであると考えられる。実際、材料採取地点 (茨城県林業試験場構内) における測定では、採取日以前に平均気温が10°C以下の日が11日、8°C以下の日が6日あった。また、11月下旬に材料を採取した実験1の無処理で一部が開花したことも、同じ理由による可能性がある。

今回用いた材料では、少なくとも0～8℃の範囲の温度であれば休眠打破に有効であり、この温度条件が5週間連続くと完全に打破されると考えられた。休眠打破に有効な温度範囲としては、0℃前後から10℃以下、あるいは12℃程度以下とした報告がいくつかあり (Landsberg 1974, Richardson *et al.* 1974, Hänninen and Backman 1994, Myking and Heide 1995), スギ雄花についてもこれらと同程度と見なすことができる。また、実験1の1℃処理の結果から、開花に至るのに要する有効積算温度は200～240℃・日と推定され、クローンによってある程度の差が認められた。平 (1993) は、スギ7品種について雄花の開花までに要する有効積算温度を推定した結果、140～260℃・日と、より大きな変異があることを認めている。

2. 開花予測に向けての問題点

以上のように、2つのスギ雄花栽培実験の結果から、スギ雄花の開花に至る過程の概略と、開花予測に必要なパラメータの目安が明らかとなった。しかし、スギ雄花を対象とした開花予測モデルを構築させるためには、いくつかの解決すべき問題が残されている。

第一に、得られたパラメータの値には個体間変異、地域変異があることが想定される。開花に至るまでに必要な有効積算温度には無視できない程度のクローン変異があった。また、今回の材料では、休眠打破のための低温期間についてはクローン間差が認められなかったが、実際には個体変異、地域変異がある可能性がある。実際に開花時期の予測を行うためにはこれらの変異がどの程度であるのかを明らかにする必要がある。

第二に、休眠打破のための低温処理として、今回の実験では連続した恒温条件を与えたが、現実の野外では変温条件であり、また平均気温の高い日が多少含まれるのが普通である。そのため、変温条件や低温期間の中断の効果についても明らかにしておく必要がある。果樹類の実験例では、15℃以上の気温は休眠打破に対してマイナスに作用する (Richardson *et al.* 1974), あるいは20℃以上はそれまでの低温の効果打ち消してしまう (Erez *et al.* 1979) などの報告もある。一方、休眠中のクワの葉芽では短時間の氷点下の気温(-5℃)にさらされると休眠が打破されたという、以上で検討してきた休眠打破様式とは大きく異なる報告例もある (長谷川・坪井 1960)。

第三に、本研究も含めてこれまでの報告例では、休眠が完全に打破された以降では、発育能力は一定でどの時期でも温度に対する反応は一定であるとしてきた。しかし、休眠打破以降開花に至るまでの時期、あるいは発育段階、によってこの反応のしかたが異なる可能性も残されている。この点も、今後に残された課題で

あろう。

摘 要

スギ雄花の開花日の予測手法を開発する目的で、茨城県産の3クローンを対象に、人工気象装置を用いた温度制御実験を行って、雄花の休眠が打破されるための温度条件について検討した。その結果、スギ雄花の休眠は約1℃から8℃程度の低温条件に約5週間置かれると完全に打破されること、それ以前でも2～3週間以上低温下におかれると成長速度は遅いが少しずつ成長し開花に至ることが分かった。材料に用いたクローンの雄花が開花に至るまでの有効積算温度は、約200℃～240℃・日と推定された。

謝 辞

本研究を進めるに当たり、実験材料のスギ切り枝は茨城県林業技術センターにこころよく提供していただいた。また、森林総合研究所の飯塚慶子さん、同東北支所の平尾幸子さんには、面倒な室内実験作業で大変お世話になった。以上の各位に対して、厚くお礼を申し上げる。なお、この研究は科学技術庁(現文部科学省)プロジェクト「スギ花粉症克服のための総合研究」による。

引 用 文 献

- Campbell, R. K. (1978) Regulation of bud-burst timing by temperature and photoperiod during dormancy. In: Fifth North American Forest Biology Workshop. Edited by C. A. Hollis and A. E. Squillace. Forestry department, Univ. of Florida: 19-33*
- Cannel, M. G. R. and Smith, R. I. (1983) Thermal time, chill days and prediction of budburst in *Picea sitchensis*. *J. Appl. Ecol.* **20**: 951-963
- Chuine, I., Cour, P. and Rousseau, D. D. (1999) Selecting models to predict the timing of flowering of temperate trees: implications for tree phenology modeling. *Plant Cell Environ.* **22**: 1-13
- Downs, R. J. and Borthwick, H. A. (1956) Effects of photoperiod on growth of trees. *Bot. Gaz.* **117**: 310-326
- Erez, A., Couvillon, G. A. and Hendershott, C. H. (1979) Quantitative chilling enhancement and negation in peach bud by high temperatures in a daily cycle. *J. Amer. Soc.*

- Hort. Sci. **104** : 536-540
- Hannerz, M. (1999) Evaluation of temperature models for predicting bud burst in Norway spruce. *Can. J. For. Res.* **29** : 9-19
- Hänninen, H. (1990) Modeling bud dormancy release in trees from cool and temperate regions. *Acta. For. Fenn.* **213** : 1-47
- Hänninen, H. (1995) Effects of climatic change on trees from cool and temperate regions : an ecophysiological approach to modelling of bud burst phenology. *Can. J. Bot.* **73** : 183-199
- Hänninen, H. and Backman, R. (1994) Rest break in Norway spruce seedlings : test of dynamic temperature response hypothesis. *Can. J. For. Res.* **24** : 558-563
- 長谷川聖人・坪井 優 (1960) 桑樹休眠覚醒に及ぼす低温の影響について. *蚕糸学雑誌* **29** : 63-68
- 橋詰隼人 (1962) スギの花芽分化期および花芽の発育経過について. *日林誌* **44** : 312-319
- 橋詰隼人 (1973) 林木の交配に関する基礎的研究 (V) 鳥取大農演報 **25** : 81-96
- Heide, O. M. (1974) Growth and dormancy in Norway spruce. I. Interaction of photoperiod and temperature. *Physiol. Plant.* **30** : 1-12
- Heide, O. M. (1993) Daylength and thermal time responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees. *Physiol. Plant.* **88** : 531-540
- 岸川禮子 (1988) 福岡市におけるスギ・ヒノキ科花粉飛散の年次変動と気象条件—スギ・ヒノキ科花粉飛散予報. *アレルギー* **37** : 355-363
- Kozlowski, T. T. (1964) Shoot growth in woody plants. *Bot. Rev.* **30** : 335-392
- Kramer, K. (1994) Selecting a model to predict the onset of growth of *Fagus sylvatica*. *J. Appl. Ecol.* **31** : 172-181
- Landsberg, J. J. (1974) Apple fruit development and growth ; analysis and an empirical model. *Ann. Bot.* **38** : 1013-1023
- 村山貢司 (1988) 関東におけるスギ花粉情報 *日花粉誌* **34** : 153-156
- Murray, M. B., Cannel, M. G. R. and Smith, R. I. (1989) Date of budburst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. *J. Appl. Ecol.* **26** : 693-700
- Myking, T. and Heide, O. M. (1995) Dormancy release and chilling requirement of buds of latitudinal ecotypes of *Betula pendula* and *B. pubescens*. *Tree Physiol.* **15** : 697-704
- Perry, T. O. (1971) Dormancy of trees in winter. *Science* **171** : 29-36
- Qamaruddin, M., Ekberg, I. Dorming, I., Norrel, L., Clapham, D. H., and Eriksson, G. (1995) Early effects of long nights on budset, budrest and abscisic acid content in two populations of *Picea abies*. *For. Genet.* **2** : 207-216
- Richardson, E. A., Seeley, S. D. and Walker, D. R. (1974) A model for estimating the completion of rest for 'redhaven' and 'Elberta' peach trees. *HortScience* **9** : 331-332
- 斎藤洋三・竹田英子 (1988) 東京都文京区における1988年のスギ・ヒノキ科空中花粉調査. *日花粉誌* **34** : 149-152
- 酒井 昭 (1982) 植物の耐凍性と寒冷適応. 学会出版センター, 469pp.
- Sarvas, R. (1974) Investigations on the annual cycle of development of forest trees. II. Autumn dormancy and winter dormancy. *Commun. Inst. For. Fenn.* **84(1)** : 1-110
- 平 英彰 (1993) スギ品種による雄花の有効積算温度と発育限界温度の違い. *富山林技研報* **7** : 18-21
- 平 英彰 (1995) スギ花粉飛散開始日の具体的な予測方法について. *林業と薬剤* **134** : 1-9
- 平 英彰・寺西秀豊・剣田幸子 (1992) スギの花粉飛散開始日の予測について—植物生理の観点から— *アレルギー* **41** : 86-92
- 平 英彰・寺西秀豊・剣田幸子 (1994) スギ雄花の開花特性を利用したスギ花粉飛散開始日の予測について. *日林誌* **76** : 126-131
- Thomson, A. J. and Moncrieff, S. M. (1982) Prediction of bud burst in Douglas-fir by degree-day accumulation. *Can. J. For. Res.* **12** : 448-452
- Vegis, A (1964) Dormancy in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* **15** : 185-224
- Wang, J. W. (1960) A critique of the heat unit approach to plant response studies. *Ecology* **41** : 785-790
- *の文献は Hänninen, H. (1990) などの文献中に引用されていたもので、直接は参照していない。