

園芸学研究における「whole plant physiology」の重要性

—いくつかの case study による—

中 村 英 司

自然科学のうち基礎科学といわれる分野、例えば物理学、化学、生物学、鉱物学などでは、少量の研究材料や特定の現象を使って細かい実験を進め、何らかの原理、理論を発見してきた。この方法はたくさんの成果を生み出したし、数量的な処理が行ないやすく、長く伝統的な研究方法として受けつがれてきた。特にこの十数年、基礎科学だけでなく応用科学でも、研究分野の細分化とともに、対象となる材料や現象をさらに微少に限定して確実な、またはそのように思われる成果を得るようにする傾向が急速に広まってきた。

もちろん、この細分化、限定化はそれ自体、科学的に見て誤りではない。事実、今日もこの方法によって多くの科学と技術の発展が見られるのである。

しかし、こと生物学に関していえば、一方で高度のバイオ・テクノロジーをふまえた微細部分の研究、ことに生化学的研究が、高度に発達した分析器機とそのための微細技術によって、大きな発展をとげ、様々の成果を生みだしているが、他方では生物体という極めて有機的な構造と機能をもつものが、外界の複雑な物理・化学的条件に、これまた極度に複雑な様相で反応していて、とうてい一局部、一器官の細密研究では、その様相の原理をとらえることができないという事実もある。この二つの面を鮮やかに示しているのが、医学と農学であるといえよう。

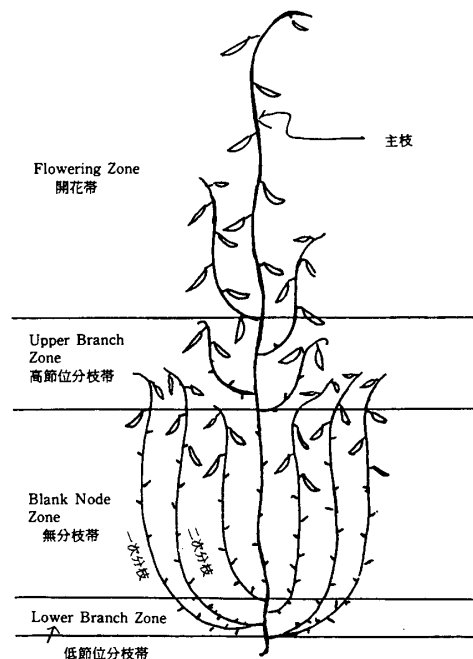
以上に、非常に抽象的な表現で問題点をあらわしてみたが、以下に極めて具体的で身近な実例をあげて、農学のうち、筆者が40年にわたってかかわってきた園芸学において、いまだに未解決な2、3の局面を示したいと思う。実例はほとんどが筆者自身が実験を試みたものに限定した。

I. エンドウの分枝性

昭和30年代のはじめ、滋賀県はグリーンピースの生産量で全国の6割を占めていた。水田地での秋まき、次春6月収穫という作型であったが、収量が頭打ちとなり、増収のための研究が求められ、基礎研究の一部を筆者も受けもつことになった。もちろん、農学では純粹の基礎研究は意味が薄く、栽培技術の分野の研究者が育種部門と組んで様々の技術改善を行なう為の研究をした。その第1に、栽培エンドウの植物としての構造の再調査を行なった。2mに及ぶ長大なつる性の植物がからみ合って基本構造の発展の調査がなお不十分と考えたからである。

1) 分枝発生形態学

第1図に収穫直前のエンドウの植物体を示した。1本の茎（主枝）の基部にたくさんの分枝（側枝）が発生し、これに多くの種実をつける。この部分を「低節位分枝帯」と名づけた。その上の茎にはかなりの節（7～10節）にわたって側枝は発生せず、茎の節には種実も着かない（「無分枝帯」）。



第1図 エンドウの完成した植物体の模式図（中村、1965b）

さらにその上方の茎には数本の分枝が生じ、分枝上には種実をつける（「高節位分枝帯」）。

そのあと、茎（主枝）には各節に花が着き、種実が形成される（「開花帯」）。

重要なことは、もしエンドウの植物に分枝がでなければ、主枝の上方に着く少数の種実が収穫できるだけであり、収量は極端に少なくなる。反対に分枝が多ければ多いほど多収となる。ここに、エンドウでの分枝発生のメカニズム研究への出発点があった（中村、1965b）。

この、一見したところ、あまり複雑でもないエンドウの分枝の様式の中に、いくつかの生理的問題がひそんでいる。まず、主枝の基部に多数発生する長大な低節位分枝はどんな外界条件のもとに発生するのか。次に、その上部の主枝の多くの節に何故全く分枝が生じないのか。何らかの栽培条件で、ここにも分枝を発生させることができれば収量を大きく高めることができるのではないか。第3に、さらにその上の主枝に発生する高節位分枝は短かく、そこに着く種実の数も少ないが、これを長大な分枝にする技術は何であろうか、などという問題である。

2) 分枝発生に関する外界条件

一般に、作物の形態に大きな影響を与える外界条件としては養分・水分の外に、温度、光の

強さ、日長（長日、短日）などがある。エンドウに様々な外界条件を与えて分枝発生の様相を調べてみた。これは多くの人工的处理や一年の中の季節を変えての栽培など数年にわたる実験が必要であったが、得られた結果をまとめると、ほぼ、次のようになった。

a. 低節位分枝の発生をさかんにする条件として、低温、短日、強い光。

b. 高節位分枝の発生をさかんにする条件として、高温、長日、弱い光。

c. なお、主枝の伸長を促がす条件としては、高温、長日、弱い光が、反対に伸長を抑制する条件は低温、短日、強い光である。

d. 主枝自体の上に花が着く場合に、比較的低い節位から着花を始めると最終的にはより多くの種実が主枝上に着くことになり収量が高まる。比較的低い節位からの着花のためには低温、長日が強く作用する。反対に高温と短日のもとでは主枝上の着花節位が高くなる（中村、1965 a）。

e. 低節位分枝と高節位分枝の間の「無分枝帯」、つまり、主枝上の全く分枝しない部分は、どんな外界条件のもとでも変化はなく、未解決の問題として残ることになった。

f. なお、主枝の節から直接発生する分枝を一次分枝と呼ぶが、この一次分枝上にさらに発生する分枝を二次分枝と呼ぶ。一次分枝の発生をさかんにする条件は、二次分枝の発生をも促進することが分っており、ともにエンドウの種実の数を増やし増収につながる（中村、1962 a、b、1963、1964 b）。

ここで興味があることは、分枝の発生を促進する外界条件が、低節位分枝と高節位分枝とは全く正反対だということである。すなわち、低節位分枝では低温、短日、そして比較的に強い光であり、高節位分枝では高温、長日、そして比較的に弱い光である。

植物の主枝から分枝（側枝）が発生するか、しないかという問題は、農学では非常に大切な問題である。例えば主枝が伸びるのに任せると、その頂部に1個の花を着けるのみだが、主枝の頂部を切りとると多くの分枝が発生し、それぞれ花をつけて見事な姿となる。キク、カーネーション、バラなど例をあげるときりがない位である。しかし、主枝の頂部を取り去っても分枝の発生が少ない品種もある。逆に全く主枝の頂部を取去らなくても、分枝を多く発生する品種や種類もある。

この事実は実際栽培上、重要であったし、植物生理学でも極めて興味深い問題として古くから研究されてきた。この場合、主枝の頂部（頂芽）が残っていると、その下の側芽が伸びだしてこないという意味で「頂芽優勢」(apical dominance) の現象と呼んでおり、日本の高校の生物の教科書にも必らずといってよい程、取上げられている。その研究では色々の植物を実験材料として使うが、便宜上、小型の幼植物を用いることになる。

しかし、エンドウの植物体では、主枝の頂芽を除去しなくても側芽は伸出して分枝を発生する。また、同じ主枝の上にも、2つの群の分枝の発生がみられ、頂芽からの位置の遠い低節位分枝と頂芽に近い高節位分枝の発生のための外界条件が全く正反対であるということが明らかになった。このことをよく考えると、分枝の発生に関係する生理学的研究では、小さい幼植物

だけを扱っていたのでは問題の全容は分らない。一つの完全な、あるいは完成した植物を取扱うことが必要だということが分る。つまり、ここで既に、「全植物体生理学」(whole plant physiology)の必要性が明らかとなる。

3) 分枝発生の生理学

以上のいくつかの項で、エンドウの収量に決定的影響を与える分枝発生について、その形態学を明らかに、つづいて、分枝発生に作用する外界条件のうち、光、温度について検討した。

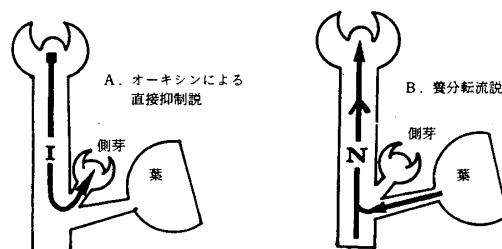
一方、種々の外界条件に形態的に反応する際の、エンドウ植物体の内部におこる色々の変化を追及すること、つまり、生理学的研究も必要である。これによって、栽培すなわち作物の生長と発育を制御する条件をつくり出すことに對し何らか有益な考え方への示唆が得られると考えるからである。

しかし、今迄の作物研究では、このような種類の研究は比較的、数が少なかった。例えばエンドウの種子が発芽してから、まず主枝が伸び、次に低節位分枝が生じ、さらに主枝が伸びて高節位分枝が発生し、さいごに主枝の上に花芽ができ、続いて各分枝上にも花芽ができ、植物体全体として開花結実して、種実を生じ、その一生を終るといふ、いわばエンドウの形態的变化(これを形態形成と呼ぶ)にどんな外部条件が関係するかを明らかにしつつ、同時にエンドウの体内にどのような生理的または構造的な変化が生じてゆくかを検討するという研究は、全く行われていなかった。その理由は、やはり先にあげたような whole plant physiology を含んだ全体的な栽培学の見方が不十分だった為ではあるまいか。

このため様々の実験が行なわれたが、以下に、その中のホルモンに関する部分を紹介したい。

その前に触れておきたいことは、分枝の生理学的研究は、先にあげた頂芽優勢の研究でもあるということである。この頂芽優勢の研究はたいへん古い歴史をもつ。

これは先に書いたように、側枝の発生が植物の形態形成の研究や農業の実際にとって非常に重要な問題であったからである。しかし、これが科学的に検討されたのは今世紀のはじめからであった(Errera, 1904など)。そのこの研究で2つの学説が呈出された。その1つは「オーキ



第2図 頂芽による側芽の伸長抑制に関する2つの学説 (Iは頂芽からくるオーキシン、Nは根からくる養分)
(Phillips, 1969)

シンによる直接抑制説」、もう1つは「養分転流説」である（第2図）。

はじめの学説は Thimann と Skoog (1934など) によって強く主張されたもので、主枝の頂芽で生産されるオーキシシン（インドール-3-酢酸）（植物ホルモン）が主枝を極性的に根の方向に転流し、その途中にある側芽（分枝になる可能性ある芽）にも作用するが、その濃度が強すぎるので側芽の伸長を抑えるとするものである。もし頂芽を除去すると、まもなくその下の側芽が伸び出す。しかし、この頂芽を除いた切口に合成オーキシシンを寒天などに含ませて与えると側芽の伸長は起らない。この実験はあまりにも明確な結果を示し、全世界的に受け入れられ、現在も日本の高校の生物の教科書にも定説として記述されている。筆者がエンドウの分枝性の生理学の研究を発表していた1960年代では日本の学界はこの説だけを支持していた。

もう1つの「養分転流説」は19世紀に既に考えられていた古い学説で、要するに、主枝の頂芽は形態的に最初に発生したもので、主枝の伸長につれて勢いも強く、根からくる無機養分と水分、葉からの同化養分がそこに強く転流し、そのため側芽は養水分の不足のため伸びられないというものである。

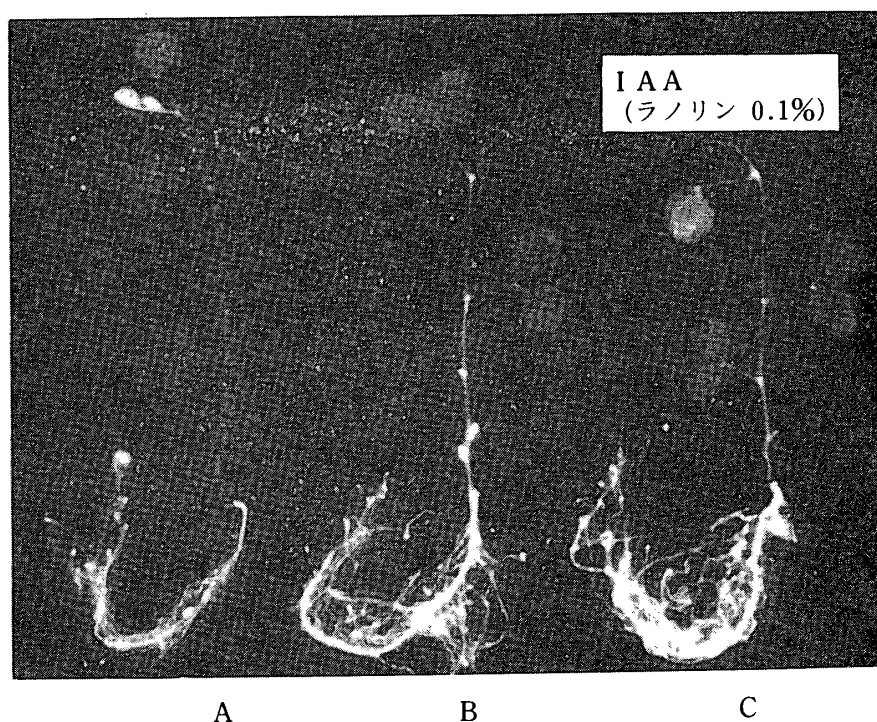
この学説は実験的な裏づけが乏しく、常識的であることも手伝って、Goebel (1900) や Loeb (1918など) などの大家の提案にもかかわらず、そのままでは受け入れられないできた。

筆者はエンドウの幼植物を人工長日下で育てて主枝の伸長を促がすと、低節位分枝が発生しにくいのをみた。この時、低節位の無伸長の側芽そのものにオーキシシンをラノリンに混ぜて何回も与えると、側芽が伸長して短かい分枝を作るのをみた。またオーキシシンの拡散定量を行ない、頂芽を取り去ったあと、側芽が伸び出す前に、側芽の中のオーキシシンがむしろ増加する傾向があるなどの予備的実験から、「オーキシシンの直接抑制説」に疑問を持つようになった。なぜなら側芽の伸長には、現在存在するよりも多くのオーキシシンが必要であり、側芽伸長の抑制は頂芽からくるオーキシシンの濃度が高すぎるからではないことが示唆されたからである（中村、未発表）。なおこの点は Phillips (1969) を参照されたい。

この場合考えられることは、「オーキシシンの直接抑制説」では、植物体の一部分でのオーキシシンの濃度の差だけで、このような重要な形態形成現象を説明しているという問題がある。ここでも、全植物体の総合的な作用、複数の物質の協同作用や相互作用などを視野に入れた検討の必要性が感じられる。

そのご、筆者はエンドウの根から放射性の同位元素、「 ^{32}P 」を磷酸塩として吸収させつつ、頂芽を取去った場合（てき心）、そのあとにオーキシシン（IAA と略称する）を与えた場合、また頂芽を取去らない無処理の場合の3つを比較した（中村、1964 a）。そのラジオ・オートグラフを第3図として示した。

この図のAは頂芽をもった無処理の植物体で、根から吸収された磷酸は頂芽とそれを取りまく幼葉に集中しており、ことに主枝の基部近い数節にある側芽にはほとんど認められない。Bは頂芽を取去った「てき心」植物で、ここでは基部近い3節位の側芽に大量の磷酸が集積している。ところが、この「てき心」植物の頂部にオーキシシン（IAA）をラノリンに混ぜて与えたC



第3図 エンドウ幼植物における放射性磷酸の分布を示すラジオ・オートグラフ
A：無処理区 B：てき心区 C：てき心後、IAA 処理区。
(中村、1964 a)

区では、再び磷酸が頂部に近い節とそこにある葉に集中し、基部の側芽への分布は非常に少ない。

この実験が明確に示すように、頂芽を持つエンドウ植物では、根で吸収された無機養分は頂芽に向けて集中的に転流する。もし頂芽を切り去ると、養分は茎の基部附近に停滞する。ところが、切り取った頂芽のあとにオーキシンを与えると、根からの養分は再び茎の頂部、すなわち、オーキシンの存在する部位に向けて上昇する。根からの養分はオーキシンが大量にある所に向けて転流するのである。このような実験は筆者によって初めて行なわれたが、次の年の1965には Sebánek, Davies・Wareing によって行なわれ、全く同じ結果が得られている。

もっとも明らかで重要な点は、植物体内ではオーキシンが大量にある部位に根からの養分が集まる傾向があるという事実であった。

周知のように、植物体内の天然ホルモン（内生ホルモン）はこのオーキシンの外、ジベレリン (GAs)、サイトカイニン (Kn)、アブシジン酸 (ABA)、エチレンなどが発見されていて、それぞれ独自の作用を持つが、最近、これらのホルモンの間の交互作用についても研究が進んできた (Matthysse ら、1984)。この中で、もっとも中心的役割を演じているのはオーキシン (IAA) である。これは先述したように茎の頂部で生成され、茎を根の方向へと極性をもって転流する。このオーキシンのいくつかの作用のうち、養分がオーキシン濃度の高い部位に向けて転流することは1930年代に光合成同化物についての化学分析によって証明されていたが、根

からの物質の転流が同位元素を用いて確実に把握されることとなり、以後、オーキシンの持つ sink 作用（養分その他をひきつける作用）が植物体の生長や発育に大きな影響力をもつことが知られるようになった。

このことから中村（1965 b）はエンドウの分枝の発生にもオーキシンの決定的な役割をはたすこと、そして、外界条件（光、温度など）が茎の頂部のオーキシン生成に作用し、これが体内の養分の分配に作用して分枝の発生を決定することを基本とした作業仮説を発表した。つまりそれは植物の一部分ではなく、植物体全体の養分の分配をも含む、いわば全植物体生理学的な考えであった。

しかし、当時はなお植物ホルモン全体の研究は不十分であったので、ホルモンについてはオーキシンだけを取上げた。ところが、その後の研究の結果、サイトカイニンが根端附近で生成されることがほぼ確実となるにつれ、例えば Phillips（1969）などは、以前からの研究を検討した上で、オーキシンが引きつけるのは養分だけではなく、根で出来るサイトカイニンも頂芽に向けて転流する可能性を示唆した。先述の Matthyse も、「植物体内での諸過程がただ一つのホルモンによって制御されることは稀である。いつも複数のホルモンが関り合いつつ生長と発育が進むと考えられる。全植物体についてのホルモン生理学が重要である」と書いている。筆者が言わんとする全植物体生理学 (whole plant physiology) のホルモンの側面を指摘しているものといえよう。

II. トマトの尻ぐされ病

1970代（昭和45～55年）は日本農業の工業化の大発展期であった。化学肥料、農薬の多用、農業機械の普及、ビニールハウスなど施設園芸の急成長が見られたが、色々の問題も生じた。トマト果実の「尻ぐされ病」（果実の花落ち部が黒変して果実肥大がとまり、収穫できなくなる障害）の大発生もその一つである。この障害は病原菌によるものではなく、いわゆる生理障害であり、今日も園芸農家を悩ましている。

この生理障害（生理病）は前世紀に既に土中のカルシウム（Ca）の不足によるもの、つまり、カルシウム欠乏症であることが知られていたが、土中にカルシウムが十分にあるにもかかわらず

第1表 培養液のカルシウム濃度がトマト果実に与える影響（西尾・中村、1966）

Ca濃度 ppm	収穫果数	果 実					尻ぐされ 果 数	開花日か ら尻ぐさ れ発生ま での日数	尻ぐされ 発生率 %	罹病程度 %
		1果重 g	長径 cm	短径 cm	高さ cm	高さ/ 平均径				
120	18	86.9	6.3	5.6	4.7	0.78	5	15.4	27.8	1.9
60	15	62.8	5.6	5.2	4.1	0.76	12	15.3	80.0	9.9
20	18	38.9	4.9	4.5	3.0	0.64	17	12.5	94.4	42.0
0	11	25.6	4.3	4.0	2.5	0.60	11	9.9	100.0	51.9

* 全果数に対する発病果数の比

** 果実花痕部上方よりみた全面積に対する罹病部面積の比

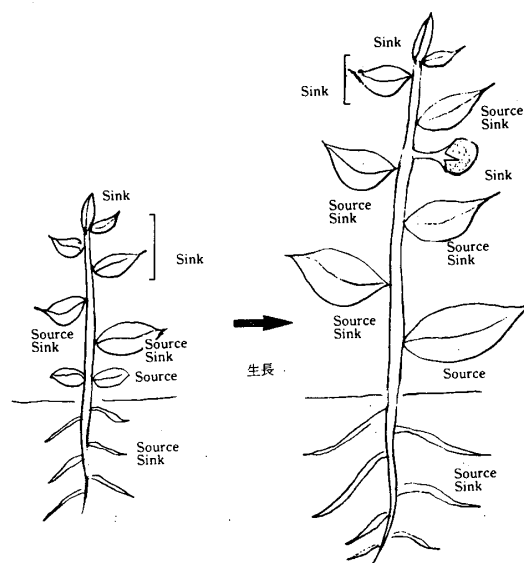
わらず多発することが多い。

西尾・中村(1966)の石英砂耕による実験でも第1表のように、カルシウム濃度が低くなるにつれ尻ぐされ果の発生が増え、無カルシウム区では100%の罹病率となっている。

筆者らは、その後やく20年にわたって多くの実験を行なったが、以下にはその主な結果だけを箇条書きにして示す。

1) 多肥、ことにN成分を多く与えると、まずトマトの茎と葉、とりわけ葉が大きく厚くなり、植物体全体の栄養生長がさかんになる。また果実の肥大もさかんとなり、同時に尻ぐされも多発する。この場合、大切なことの一つは根の伸長がむしろ抑制されること、また果実の尻ぐされは果実が受精して肥大を始める初期の段階で急激に発生することである。このことは、トマトが無機養分にとりわけ強く反応し、さかんな栄養生長を行なう植物であることと関連した重要な問題点であり、後述するように多くのことを考えさせる現象である(中村、1982; 西尾、未発表)。

ここで触れておきたいことは、根のように無機養分や水分を供給する役割の大きい部位または器官を source と呼び、若い葉や果実、また茎の生長点部のように養水分を受けとる立場に立つことの多い部位や器官を sink と呼びならわしていることである。この中、果実はもっぱら sink の立場に立っているが、葉は若いうちは自らの作る光合成産物をも含めて sink であるが、ある程度老化してくると、自らが貯えていた養分を他の器官に与える source となる。根は養水分を地上部に供給する source であるが、同時に、自らの伸長のために地上からの同化物を必要とする sink でもある。この様相を模式的に示したのが第4図である。先に書いたように、トマトはとりわけ、この source と sink の関係が明確である(中村、1982、1984b、1985)。この



第4図 同化養分の転流における各器官の sink: source 関係
(中村原図)

所に、何故トマト果実に激しいカルシウム欠乏が起るかの背景があり、ここにも、いわゆる全植物体を統一的に眺める whole plant physiology の観点が必要となる理由が存在する。

以上のことから推測できるのは、果実が常に sink として存在するのに対し、葉、茎、根、そして茎の先端の頂芽などが source となったり sink となったりして絶えず動的な競合関係を繰返しており、そのため、果実への同化養分、水分、そしてカルシウムを含めた無機養分の流入も植物体全体の動きによって大きな影響を受けることである。これについてさらに触れることにする。

2) トマトをカルシウムが比較的少量含まれる培養液 (160 または 80ppm) で栽培し、その一部の植物に生長抑制剤 (クロロコリン・クロライド、CCC) を 150ppm の濃度で 1 回だけ与えると、CCC 処理区の植物体は長さも目方も対照区の 60% に減少したが、尻ぐされ果の発生も非常に減少した。しかも、果実の中のカルシウム含量 (乾物重比) は対照区のそれと差がなかった (第 2 表、第 3 表) (西尾・中村、1968)。

このデータは、果実の中のカルシウム含量に変化がなくても、植物体全体の栄養生長を抑えると尻ぐされ果の発生が著しく減る現象を示していて興味深い。なお、この実験では、生長抑制剤を与えたのはトマト植物の開花の直前であるが、対照区での尻ぐされ果の可視的発現は開花後 10~15 日に見られた事と関連し、開花受精後しばらくの期間における果実へのカルシウムの流入およびその他の同化物質の転流の状況と尻ぐされ果の発生との間に何らかの関連がある

第 2 表 CCC 処理および培養液中のカルシウム濃度がトマト果実におよぼす影響 (西尾・中村、1968)

	収穫 果数	果			実		尻ぐされ 果数	開花日から 尻ぐされ 果発生ま での日数	*尻ぐされ 果発生率 %
		果重 g	長径 cm	短径 cm	高さ cm	高さ/径			
Ca 160ppm	15	28.1	4.0	3.7	3.1	0.80	12	14.6	80.0
Ca 80ppm	14	28.3	4.2	3.9	3.1	0.77	10	15.1	71.4
Ca 160ppm+CCC	16	33.8	4.3	4.1	3.4	0.81	3	15.3	18.8
Ca 80ppm+CCC	15	28.8	4.3	3.9	3.3	0.79	6	14.6	40.0

* 全果数に対する発病果数の比

第 3 表 CCC 処理および培養液のカルシウム濃度がトマト植物のカルシウム含量におよぼす影響 (西尾・中村、1968)

	果実	茎	* 上葉	** 下葉	上葉/下葉
Ca 160ppm	0.08	0.78	1.33	2.76	0.48
Ca 80ppm	0.07	0.55	0.93	2.46	0.38
Ca 160ppm+CCC	0.09	1.37	2.19	3.04	0.72
Ca 80ppm+CCC	0.06	0.94	1.74	2.38	0.73

* 第 2 果房より上位 3 葉 (カルシウム含量は乾物当りの%)

** 第 1 果房より下位 3 葉

ことを示唆するものである。

3) トマト果実の肥大を化学物質によって直接的に促進する方法は広く実際栽培に用いられているが、西尾・中村(1970)はカルシウム施用をかなり抑制した状態(80ppm)で花に肥大促進剤(トマト・トーン、PCA)を与えてみた。これによると、果実の肥大を促進させる処理が尻ぐされ果の発生を非常に多くすることが分った。ここでも、根からのカルシウムの施用量ではなくて、果実の肥大の急激な促進が尻ぐされ果の発生と深く関係している点から、同じように全植物体を総合的にとらえた見地から一つの現象を見ることの必要がうかがわれる。

なお、この実験に用いた果実肥大促進剤は先述のオーキシンと化学構造が似ており、いわゆる合成オーキシン類の一つである。エンドウの頂芽での天然オーキシン(IAA)と同じく、その処理の部位に養水分をひきつける。既に書いたように果実はもっぱら sink として終始する器官だが、そこでは受精の直後から IAA が大量に生産されている。合成オーキシンは果実の sink としての働らきをさらに強めていることになる。

4) カルシウムの果実への供給は主として根からの水流に伴なって起るものと考えられる。根からの水分の吸収量と無機塩類の吸収量とが完全には比例しないことはよく知られているが、一般的にみて、根からの水分の吸収が抑制されれば、例えばカルシウムの吸収転流も減少すると考えられる。西尾・中村(1975)は培養液の浸透圧を高めて水分吸収をおさえる目的で PEG(ポリエチレングリコール)を使用した実験を行なった。水分吸収抑制処理はトマトの第1花房の開花後2週間続けて行なわれ、これにより高率の尻ぐされ果の発生が見られた。

このことは次の経験的事実とよく一致する。つまり、トマト栽培の時、土が乾燥したり、逆に多湿であると尻ぐされが発生しやすいことである。また、この項のはじめに書いた多肥の場合でも、茎葉がさかんな栄養生長をすることによって強い sink となり、果実へのカルシウムの転流を弱めることの他に、土壌の塩類濃度を高めることによって根からの水分と無機養分の吸収を妨害することも尻ぐされ多発の原因となると考えられる。

この事と関連して重要なことは、根の部位によるイオン吸収の違いである。オオムギを使った実験によると磷酸とカリは根の先端に近い部分でよく吸収されるが、先端から、例えば30~40cm離れた部位でもよく吸収されるのに対し、カルシウムは根端から3~5cm離れた所でよく吸収され、15cm以上離れると吸収はひどく悪くなるという。これはカルシウムが根のごく若い部分でよく吸収されることを示すわけだが、土壌の乾燥や塩類濃度の高い場合、若い根は大きな影響を受け、カルシウムの吸収と転流が抑えられることになろう(Russel, 1972)(第5図)。

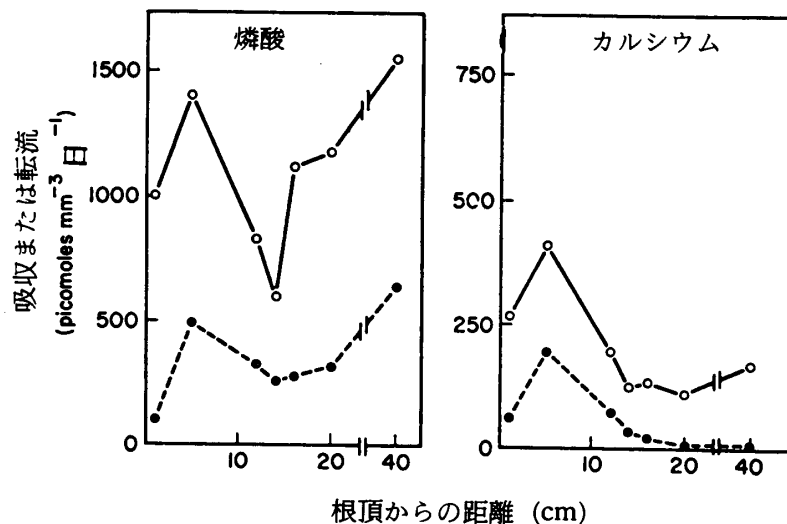
5) さいごに、果実表面からの蒸散が尻ぐされに大きな影響を与えることを実験によって明らかにした(西尾・中村, 1973)。

蒸散抑制のために、果実を開花後まもなくポリエチレン・シート(厚さ0.03mm)でおおう方法と蒸散抑制剤(オキシエチレン、OEDを主剤にしたもの)の10倍液に浸漬する方法をとった。その結果が第4表である。

果実からの蒸散を抑制すると尻ぐされは著るしく多くなる。根から吸収されたカルシウムは水流によって転流するが、各器官のうち蒸散がさかんなところに水流がひきつけられることはよく知られた事実である。この場合の果実の中のカルシウムの含量は測定しなかったが、リンゴについて同じように果実を紙袋でおおう実験では、果実中のカルシウム含量は明らかに減少していた (Witney ら、1991)。

トマトの実際栽培で、ハウス内の湿度が高く、しかも多肥の時などに尻ぐされが多発するのがよくみられる。この時は葉からの蒸散も少ないことになるが、sink としての果実への同化養分の流入と根からの無機養分の流入の間のバランスが破れ、根からの水分とカルシウムの流入が空気の多湿により特に強く抑えられるのであろう。

以上、トマトを取りまく外界条件に、植物体の各器官が様々な反応を示し、体内での同化物



第5図 オオムギの根における磷酸とカルシウムの吸収と転流
実線は全吸収量、破線は転流量 (Russel, 1972)

第4表 蒸散抑制がトマト果実におよぼす影響 (西尾・中村、1973)

処 理	開 花 数	落 果 数	尻 ぐ さ れ 落 果 数	収 穫 果 数	尻 ぐ さ れ 果 数	尻 ぐ さ れ 果 発 生 率 %	開 花 か ら 尻 ぐ さ れ 発 生 ま で の 日 数
無処理	19	0	0	19	10	47.4	15.4
ポリ袋	26	7	6	13	12	94.7	11.7
OED・ 果実	25	2	8	15	12	87.0	13.2
OED・ 葉	27	0	0	27	15	55.6	13.5

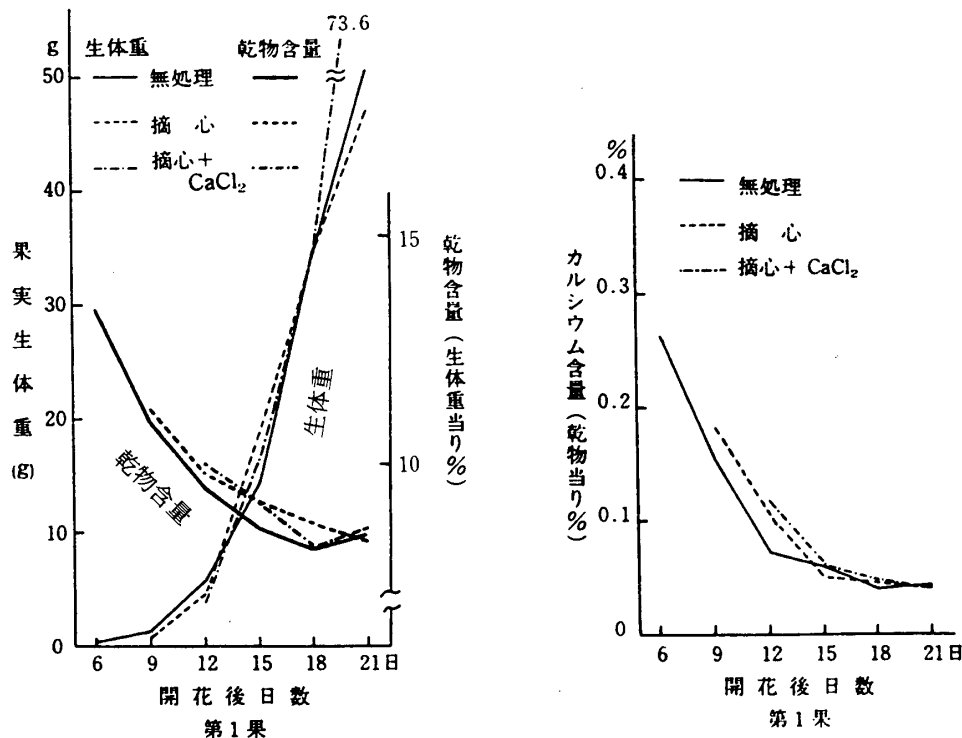
注1) 無処理区は5個体、ポリ袋区、OED区は7個体、

注2) 尻ぐされ果発生率

$$= \frac{\text{尻ぐされ落果数} + \text{尻ぐされ果数}}{\text{尻ぐされ落果数} + \text{収穫果数}} \times 100$$

と水分、カルシウムを含む無機養分の分配も微妙に変化し、さいご的にはトマト果実内での乾物（同化物）、水分、そしてカルシウムの比率に影響がおこり、カルシウムの、少なくとも一時的な不足がおこり、尻ぐされが生じることはほぼ確かであろう。

事実、西尾（1984）の実験によると、トマトの開花後、やく20日間のあいだに、果実の生体重は急激に増加するのに対し、乾物（同化物）の含有比率（%）は反対に急速に減少するのが



第6図 果実肥大初期の生体重、乾物率、カルシウム含量の推移
(西尾、1984)

分った（第6図）。この実験はトマトの茎の先端を取去る（てき心）処理や、塩化カルシウム（CaCl₂）の果実処理などを含むが、全体としてみると、開花後12日以降、果実の生体重の著しい増加に比べ、葉から流入する乾物（同化物）は減る一方であり、またカルシウムの含量は乾物の減少よりも開花12日目以降さらに著しく減っていること、また尻ぐされの発生が開花後15日頃から起っている事実とを総合して考えると、この前後に激しい果実の肥大生長期があり、細胞の伸長と同時に維管束の急速な分化も必要とされるとみられる。

詳しく述べる紙幅がないが、尻ぐされは果実の先端部での維管束の発達不全によって、転流してくる養分が柔らかい先端部の柔細胞内に流れこんで組織の壊死（ネクロシス）をひきおこすことによって発生するものと考えられる。

トマトの尻ぐされ現象は現在も栽培上の大きな障害であり、さらに研究を進めるべき問題であるが、上述したように、尻ぐされの発生にいたる過程には全植物体の外界条件に対する反応が関与しているわけで、ここでも、いわゆる whole plant physiology が問題となることは明ら

かである。

III. カーネーション挿穂の発根

昭和40年（1970）頃から日本全国の園芸農家では栽培の近代化の波が強まり、滋賀県南部のカーネーション栽培でも育苗やガラス室での栽培に自動化、環境調節などが急速に進んだ。特に、「苗半作」の重要性が再認識される中で、挿穂の発根のための研究が進められた。1930年代から世界的に用いられはじめた発根ホルモン剤は当時なお、主に粉剤であり、多数の苗の処理に不便だった。そこで液剤で噴霧処理もできる薬剤を作ることになり、NAA（ナフタレン酢酸）、IBA（インドール酪酸）（いずれも合成オーキシン）に「ほう酸」（発根補助剤）を加えてイソプロピルアルコールに溶かしたものを農協や普及所が実費供給することになった。さらに挿穂床の用土にパーライト、バーミキュライトなどの空気含量が高く無菌の材料を用い、タイマーに種々のセンサーを組合せたミスト装置が用いられるようになり、発根量の増加、さらに発根期間の短縮など著しいシステム化が進んだ。

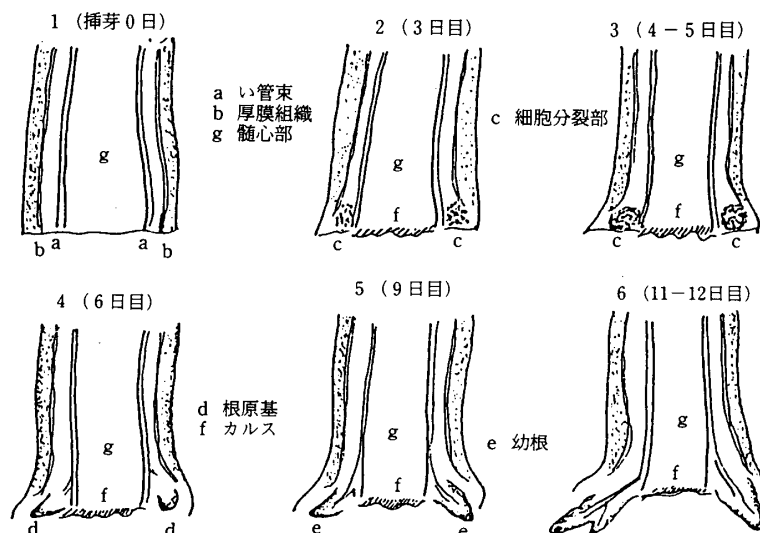
しかし、このような栽培の実際面での改良が進んだ一面、時として発根の不良や不斉一などの問題点が残った。発根の生理の研究は果樹・花きなどを通じて極めて多く、今さらなすべき事はないように見受けられたが、カーネーションにしばって栽培の実際との関連で実験を試みた。

様々な観点からの実験を行なったが、以下に whole plant physiology との関連において、2、3の結果を述べておく。

1) 発根過程の解剖学的検討

カーネーションの挿穂を標準的な挿芽床でホルモン処理をし、時間をおいて基部の切片を作ってみると第7図のような様相が見られる。

草本植物のカーネーションの茎には表皮から少し内側に入った所に厚膜組織があり、茎の強



第7図 カーネーション挿穂の発根過程（中村、1973）

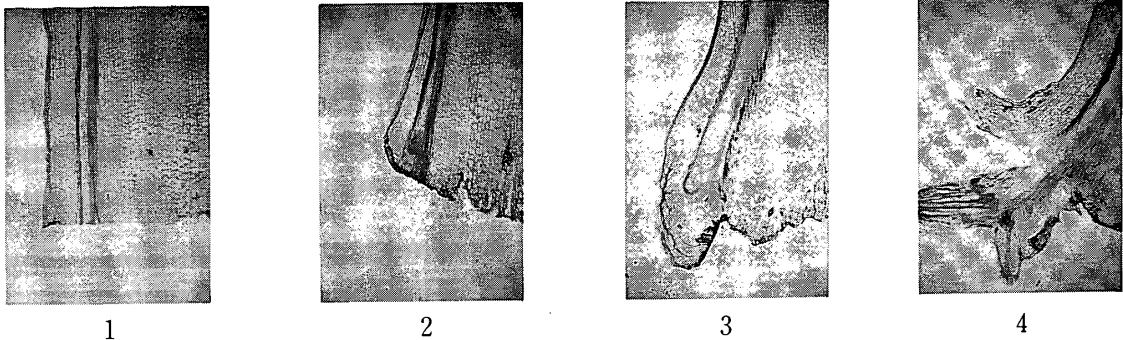
度を高めている。これは柔細胞からなる皮層の中にある。この皮層のさらに内側には維管束がある。維管束の外層は篩部、内層は木部からなり、その中間に活発な細胞分裂を続けている形成層があることは周知の通りである。

挿芽をしてほんの2～3日たつと、この維管束の外層の篩部に近い所、皮層の柔細胞の中に、挿穂の切口から数ミリ内側のところに、球状の分裂細胞群が維管束をとりまくように発生する。これは実に不思議な現象である。柔細胞は、細胞としてはいわゆる「分化」を遂げたものである。それ自体としてはもはや細胞分裂はしない。それが分裂を始めるのである。

このように既に分化してしまった細胞が、何らか新しい別の分化様式をとるためには、まず自らが細胞分裂を始めなければならない。これは「脱分化」と呼ばれる現象である。

やがてさらに時間がたつと（挿芽後1週間前後）、この細胞分裂活動は停止し、球状の形態のものになる。これを根原基というが、中には既に挿穂の切口方向に向って（向基的に）すこし伸びだした形になったものもある。いうならば、脱分化が止まり、根になると見られる器官形成に向けて「再分化」してきていると考えられる。このプロセスを次の様にあらわすと分りやすい。

- (1) 切口近くの柔細胞が部分的に分裂を始めることによる「脱分化」。
- (2) この細胞分裂（脱分化）の停止。
- (3) 分裂した新しい細胞群が根という器官の形成に向けて「再分化」をはじめ。



第8図 カーネーション挿穂発根過程の顕微鏡写真（中村・西尾 1973）。

1は挿芽直前、厚膜組織と木部が濃く染色。2は5日目、根原基が維管束と結合、3は7日目、根原基が向基性を示し、切り口も膨らんでいる。4は11日目、既に幼根として穂の外に現れている。維管束とも連絡。

顕微鏡下に見られるこの一連の連続的変化は実に驚くべき見物である。第7図のプロセスをたどる組織の切片を二重染色してみたものが第8図である（中村・西尾、1973）。

ところで、この脱分化してゆく部分は、維管束の外層の篩部のごく近く、あるいはそれに接した所にできてくる。一般に挿木の発根部位は植物の種類によって様々であり、一見して何らの一貫性がないように言われているようだが、Lovell ら（1986）による検討によると、原則的には篩部または形成層との関連を持つ、または持ちうる柔細胞部にまず脱分化が生じ、やがて

根原基が生じると考えられている。カーネーションにも同じ様相が見られる。周知のように節部は葉で作られる同化養分が根を含め他の部分・器官に送られる通路である。また形成層はその激しい細胞分裂能からみて茎頂からのオーキシンの通路の少なくとも一部である可能性があり、さらには根からのサイトカイニンの移動分散とも関係があるかも知れない。現在までの所、植物の生長、さらには発育にも決定的な制御作用をもつ、もっとも、この二大ホルモンの茎の中での移動の道筋は多くの実験にもかかわらず、なお判然としていない。

次に、カーネーション挿穂の発根に関係する様々の条件についての実験結果の一部をとりまとめてみる。

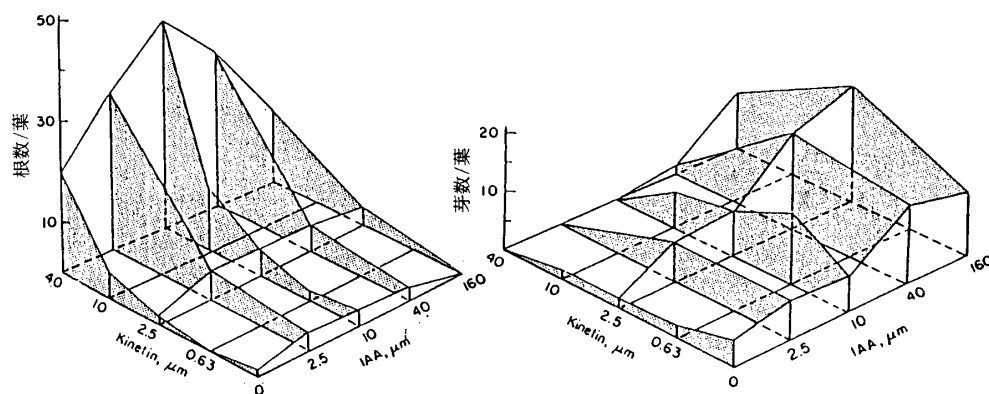
- (1) 挿穂を採る母株を光の弱い条件下に置くと、その挿穂からの発根量は減少する。
- (2) 前述したような合成オーキシシンで切口を処理すると、発根速度、発根量とも著しく促進される。
- (3) 植物ホルモンのジベレリン (GAs) および合成サイトカイニン (カイネチンなど) の種々の濃度の溶液で切口を処理すると、いずれも発根を抑制する。
- (4) 挿芽をする場所 (苗床) の受光量を弱くすると発根量が減少する傾向がある。
- (5) 挿穂についている数枚の葉のうち、一部に生長不良のものや切損したものがあると、切口のその側での発根が不良になることが多い (「片根」)。
- (6) 挿芽をしてから最初の 1 週間前後の水分・温度管理がその後の発根に決定的な影響を与える。
- (7) 生化学的な手法を用いて明らかになった事だが、挿穂の基部 1 cm までの所には挿芽直後には全く酵素反応が見られなかったのに、2 日目以後、急速に酵素 (パーオキシダーゼ、ポリフェノールオキシダーゼ等の酸化酵素) の活性が高まると同時にフェノール類の蓄積もおこる。オーキシシン処理をすると酸化酵素の活性が強くなり、カイネチンやジベレリンを与えると酵素活性は抑えられる。(中村・西尾、1974; 中村、未発表)。

さて、筆者による実験はさらに生化学的な分野に入りこんだが、その実験方向が極めて多岐に分れてゆくこととなり、その先を他の研究者の活動にゆだねるようになった。

ここで再び植物体全体から見た不定根の発生に考えを移したいが、概略的にいうと次のような過程が条件として存在すると考えられる。

(A) 生長点を持つ茎、葉、そして健全な根群を持つ一本の若い植物では茎などの上に不定根が発生することは余りない。この植物では茎の生長点から向基的にオーキシシンが転流し、根の先端部からサイトカイニンが地上部、ことに茎頂部、側芽、果実、ごく若い葉などに転流し、そこでの細胞分裂をひきおこす原動力となる。一本の茎では、この 2 つのホルモンが反方向へ常に流れている。もちろん、この外にジベレリン、アブシジン酸 (ABA)、さらにエチレンなどのホルモンが複雑に、しかし整然たる交互作用を持って促進・抑制の両面に働らき植物体全体の生長発育のバランス、外界条件への反応のコントロールを行なっていると考えることができる。

(B) もし、この植物の茎が切断され、その根を失なうことが起ると、その切口附近において著しい変化がおこる。その第一は勿論、根からの養水分流の切断である。ホルモンについてみると、サイトカイニンの補給の中断であり、逆に切口附近へのオーキシンの一時的集積であろう。この切口附近では、オーキシン対サイトカイニンの比率が著しく高まる。このホルモン比率との関係で根の発生を実証したのは Skoog ら (1957) である。彼等の実験は *in vitro* で行なわれ、オーキシン対サイトカイニンの比 (IAA/Kn) が高いとカルスに根が生じ、この比が低くなるとカルス上に芽が生じるというもので、そのごの多くの実験で繰返し実証された。その一例を第9図に示す (Heide, 1965)。

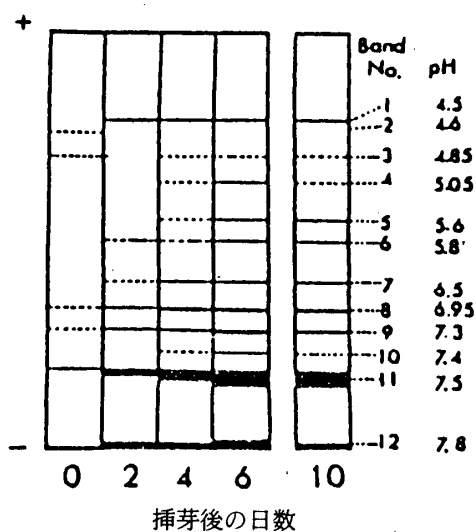


第9図 ベゴニアの *in vitro* 葉挿におけるサイトカイニン (Kinetin) とオーキシン (Auxin) が芽数と根数に与える影響 (Heide, 1965)

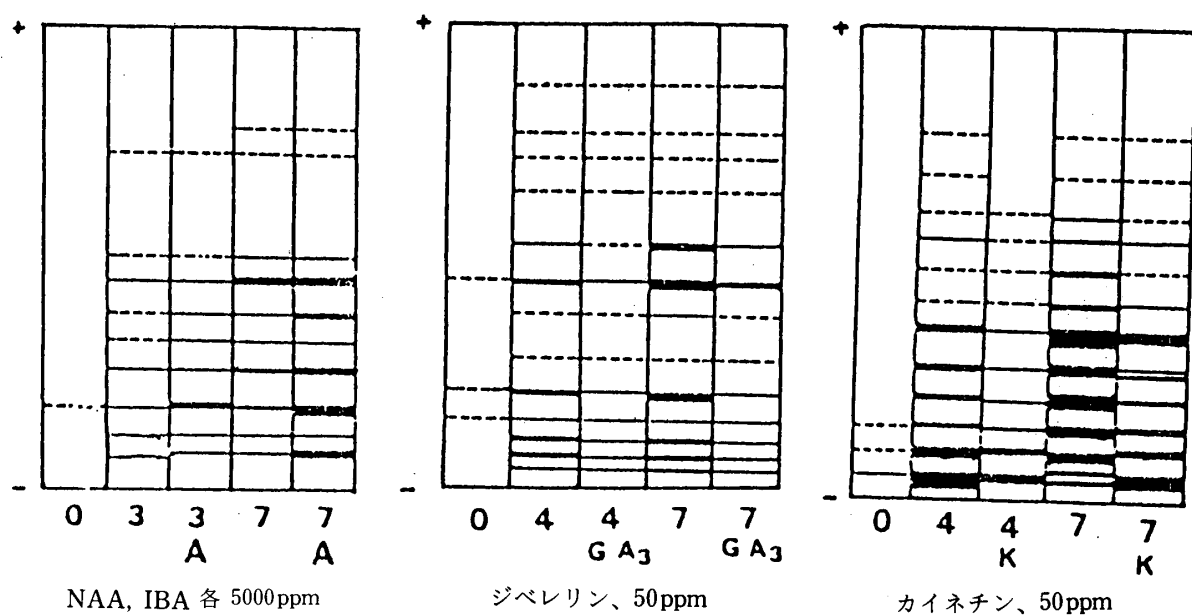
挿芽をするために挿穂を切取った時、切口には根が発生するようなホルモン比率が生じるのである。

(C) ところで、切口近くの柔細胞組織に局所的にまず脱分化 (細胞分裂) がおこるが、これがいつまでも続くならば再分化が起らず、根原基も生じない。先に述べたような、脱分化→脱分化の停止→再分化→根原基の発生という過程を制御するものは何か。筆者は挿芽後、切口で起る生化学的反応を検討すべきだと考えたが、既にフランス系の研究者グループがオーキシンの酸化酵素 (パーオキシダーゼの一種)、ポリフェノール・オキシダーゼ、およびポリフェノールの間の複雑な生化学的反応を手がかりに、このメカニズムを検討しており、オーキシンの酸化 (主として酸化酵素による) を抑えたり、プロセスが進むにつれて逆にオーキシンの分解を促進したりするシステムがあろうとの研究を発表している (後述)。

筆者も発根部におけるオーキシン酸化酵素の少なくとも一つであるパーオキシダーゼ (PRO) の消長をアクリルアミドゲルを用いた電気泳動によるアイソザイムとして若干の検討をした (第10図)。挿芽後、急速に PRO が増加すること、10日目に減少の方向に向うこと、ジベレリンやサイトカイニンなど発根を抑えるホルモンの処理で PRO が減ることなどをみた (中村, 1974)。しかし、これは研究のごく初期段階にすぎない。フランス系の研究者グループ

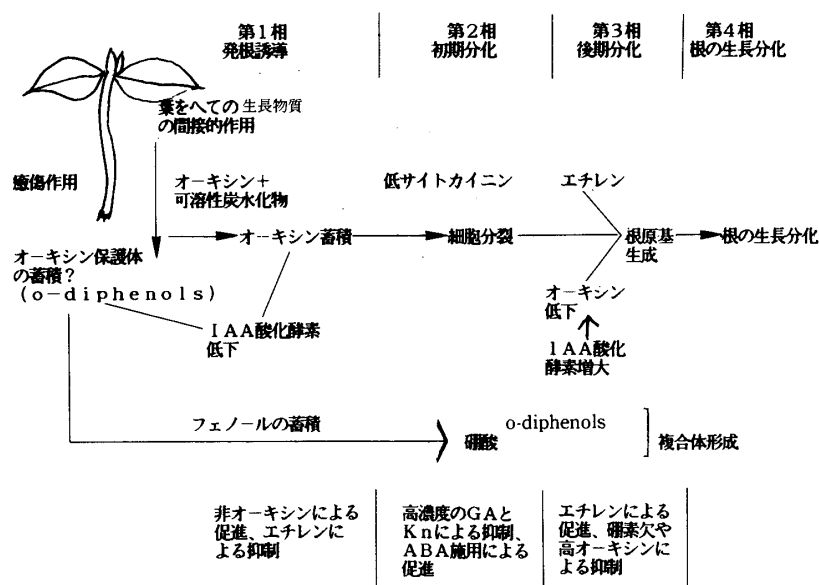


第10図-1 カーネーション挿芽初期における PRO アイソザイムの消長



第10図-2 植物生長ホルモンが挿穂基部の PRO アイソザイムに与える影響 (中村、1974)

は伝統的にきわめて理論的で独特の発想を持つことで知られているが、以上の方面でも Liège 大学を中心とした研究が以前から発表されており (1966)、その後も研究が行なわれている。さらに英語圏の研究者も実験を続けており、最近ではオランダで発根だけを扱った書物が出版されたが、そこで Jarvis (1986) はオーキシンの酸化酵素、それを制御するポリフェノール、エチレンなどを組込んだ系を作業仮説として提示している (第11図)。この場合、注目すべきは、この系が植物病理学で多年にわたって研究されてきた「癒傷の生理」と極めて似ていることである。病害虫によって起る傷口での生理は、そのまま挿木のための植物の切断での生理の一部



第11図 不定根発生の各段階に関する諸条件の想定 (Jarvis, 1986)

となるのは、考えればむしろ当然のことであろう。ここでも、やや視点を異にするが全植物体的視野での検討の重要性が考えられよう。

生涯を挿木の発根の研究にあてたソビエトの女性研究者、トゥレツカヤは、そのとりまとめの著作（1961）で、やはり生化学的研究を含めた一層の検討を将来に期待しているが、そのご30年を経た今日でも、不定根発生に関する諸問題の多くはなお未解決のままである。

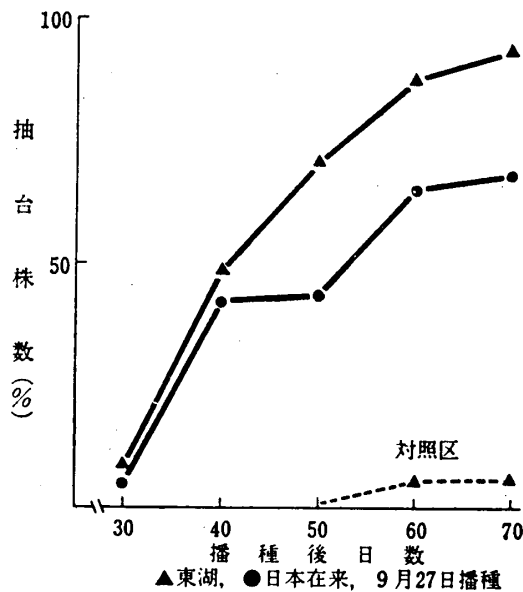
IV. 開 花 の 問 題

第二次世界大戦後、戦地からの帰還の遅れた筆者が母校の研究室で最初に手がける事を求められたのはハウレンソウの花粉の発芽問題であった。しかし、様々の培地を用い、ことなった温度のもとで行った実験はうまく行かなかった。全体として花粉の不発芽が多く処理間の差異がつかめなかった。いっぽう、それと併行してハウレンソウの種子を畑にまきつけて、その生育を観察し、春から初夏に抽台（とう立ち）して雌株と雄株の分化が見られ、夏前に雌株に種子が無数につくの眺めているのは楽しいことであった。

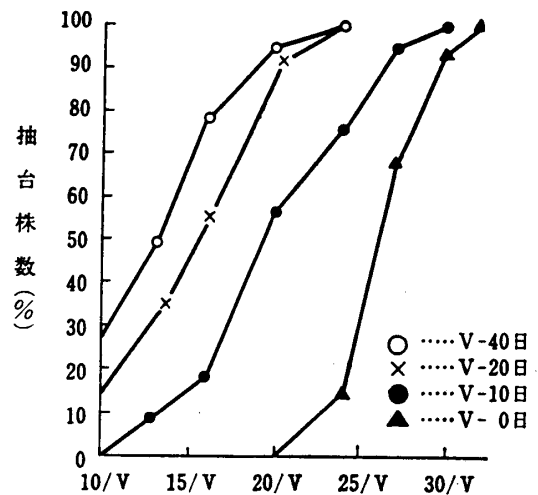
その頃、優れた先輩が「書物や論文は実験や観察と関連させて読まないに身に付かない」と忠告してくれたのを機にハウレンソウに関する論文を手当たり次第に読んだ。実物を前にして読む論文は確かによく理解できた。その中の一つに Knott (1938) の論文があった。ハウレンソウの幼植物を30日間だけ5～10℃にあわせると、開花が早くなるという報告である。その時に、心中に一つの考えが浮んだ。幼植物が低温に反応するなら、生育相をさかのぼって発芽直後の種子でも低温に反応するのではないかと。周知のように、ハウレンソウは典型的な長日植物で、春から初夏に抽台・開花するのは日長が長くなるからである。しかし、この植物の温度に対する反応は研究がほとんどなく、まして催芽種子の低温処理によって開花が早まるかも知れない

という考えが実験的に検討されたことはなかった。

筆者はすぐに実験を行なった。はじめは東洋系の品種（日本在来、東湖。ともに春先の抽台が早い。）、つづいて欧州系の品種（キング・オブ・デンマーク。日本国内では春の抽台が遅く、春まき初夏どりの品種として重要。）を用いた。その結果を第12図に示す。ここで種子春化（seed vernalization）とは催芽種子を低温下におき植物体に生殖発達を誘起することをいう。



第12図-a 種子春化 (1°C、32日) に対する東洋系ホウレンソウの抽台反応 (中村, 1954)



第12図-b 種子春化 (1°C、0-40日) に対する欧州系ホウレンソウの抽台反応。品種はキング・オブ・デンマーク (中村, 1957)

これに対して植物体春化 (plant vernalization) とは、ある大きさになった植物に同様の目的で低温を与えることをさす。

図が示す通り、ホウレンソウのいくつかの品種は種子春化に反応し、抽台が促進されたし、その後の開花も早まった (中村, 1954, 1957)。

これはほんの小さな実験であったが、日長すなわち光の長さに反応して、それだけで十分に開花できるホウレンソウという植物が、その生殖相への移行に当って温度の影響を強く受けるということは大変興味のあることと思われた。さらに関心をそそられたのは、植物の生活環の出発点である種子の時代に受けた低温が、植物がかなりの生育をしたあとでその生殖発育に影響を与えるということであった (後作用)。

筆者はそこ、なおホウレンソウの実験を進めたが、面白いことに、筆者の最初の発表と同じ年、ドイツの Junges (1954)、さらにオランダの Wagenaar (1954)、また次の年にアメリカで Vlitos ら (1955) が、お互いに全く無関係に同じくホウレンソウの種子春化の存在を発見した。アメリカの論文は長大なもので、文末には、「我々の知る限りでは、このような知見は世界で最初のものであろう」と書いてあった。

中 村 英 司

それはともかく、植物学または農学において開花（これは花が開くことではなく、植物が根、茎、葉などの栄養器官を形成したあと、ある時点で生殖器官である花器を生じることをさす）の問題は、その現象が極めて鮮やかであること、また農学では収穫物と関係して非常に重要であることと同時に、長い研究の歴史を持つにもかかわらず、今もって、その生理的メカニズムがほとんど分っていない点、たいへん刺激的な課題である。

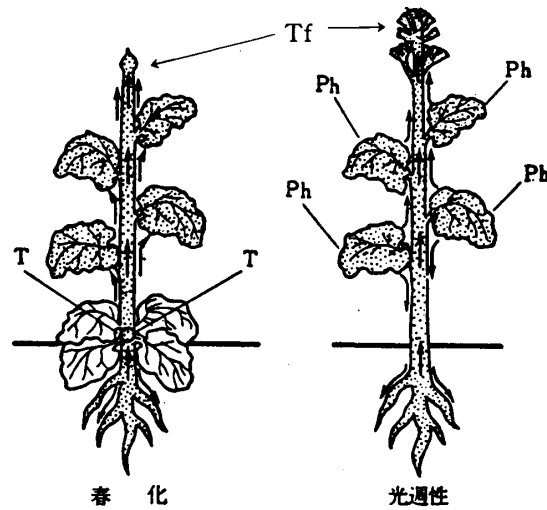
筆者のその後の様々の研究テーマの中には常に、この開花生理 (flowering physiology) の検討がかかわってきている。しかし、実験に費やした時間と努力の量に比べて、その成果はきわめて僅かであった。

園芸学での開花の問題にはいくつかの局面がある。まず、花き園芸では花を咲かせることが主目的であるから、花器形成を促進したり、制御することが課題である。野菜でも、イチゴ、トマトなどの果菜類も開花、授精、結実が決定的に必要となる。ところが、ホウレンソウ、キャベツ、ダイコン、タマネギなど葉・根菜類では花が咲いては困るわけで、開花しない条件を追求することになる。しかし、これらすべてに共通のこととして、次の栽培のための種子の生産（採種）はまた欠かすことができない。先にあげたホウレンソウの種子春化の研究は、まもなく、開花期が大きくことなる東洋系と欧州系の品種間の雑種を作る為に実用化され、新しい品種が創出された。

外界条件への反応による開花のパターンをいくつかに分けることができる。(1)栄養生長に適当な温度、光条件、養水分があれば、やがて開花する「中性植物」。例えばトマト、キュウリ、バラなど。(2)日長 (daylength) がある長さ以上にならないと花器が形成されない「長日植物」。例えばホウレンソウ、ペチュニヤなど。(3)日長がある長さ以下にならぬと花器ができない「短日植物」。例えばキク、クリスマス・カクタス、イチゴなど。(4)生活環の中で、ある期間、低温にあわないと花器ができない「春化要求型植物」。例えば、ダイコン、キャベツ、ストック、プリムラ・マラコイデスなど。この中でもダイコンの主な品種は催芽種子の状態でも低温に反応するが、キャベツの主な品種はかなりの大きさになった植物体でないと反応しない。

以上はきわめて簡略化された分類であるが、様々の実験が示すように、ほとんどの植物は日長と生育温度の交互作用の中で開花にいたる。この事を生涯をかけて追求したのは、Rünger（例えば、1978）である。そもそも植物は日長を葉で、低温を茎頂部の分裂組織で感受することが分っている (Vince-Prue, 1975)。この事は既に開花が植物体全体の生理的反応によることを示している。また先にあげた種子春化型のダイコンにも植物体で反応する品種もあり（中村、1970、1984 a）、反対に植物体で低温に反応するキャベツにも、種子の段階で反応する品種があることも分っている（中村、1961 a、b）。

開花の生理学を徹底的に研究したソビエトのチャイラヒャンは、その研究のまとめの一つの中に第13図に見るような考え方を提出している。すなわち、低温に反応した芽部（T）で生理的变化が起こり、それに対応して生じた物質は植物の茎と葉と根に伝達される。また葉（Ph）に生じた日長反応は芽部と茎と根とに伝達される。植物の開花は芽部におこるが、開花をひき



第13図 植物の開花における各器官の相互作用 (チャイラヒャン、1959)
(Ph は葉、Tは芽部、Tf は開花可能の芽部。
Tの位置が茎の基部なのは、ロゼット状態の時を想定したもの)

おこす未知の物質を彼はフロリゲンと名づけ、この物質は「全植物体のあらゆる器官の関数的活動と相互作用によって生じる」と説いた (チャイラヒャン、1959)。この考えの実験的証明はまだ不完全であるが、彼の開花に関する考察は正に筆者が提出している whole plant physiology そのものといえよう。

V. と り ま と め

以上に、筆者が過去に行なったいくつかの実験研究をとりまとめ、case study とし、学としての園芸学の進展方向の一つを提示した。これらの研究は、園芸学が正にそうであるように、その研究の動機はすべて生産栽培の現場で発生した現実的問題から出てきたものである。また、実験そのものは、それぞれ一定の進展を見せたものの、やがていずれに於ても、起ってきた問題の根底には植物体の全器官での代謝過程がかかわっているだろう事が推定され、さらに多くの研究者たちの実験の成果をまって、ようやくその全体像が明らかになる性質のものであることが分ってきた。それ故に、4つの研究の内容はさらに多くの研究者の広範囲な実験によって正しく発展するであろう。

本論文の中で繰返し指摘したように、植物はその全器官をもって、外界条件に反応し、その反応は体内でホルモンや各種物質の交互作用となってさらに新しい代謝の連鎖を引きおこし、物質の体内での配分、再配分を促がし、新しい形態形成を発現してゆく。外界条件に対する一つの有機体 (Organisation) のトータルな反応の背後には数億年にわたる進化の歴史がある。もし我々が、このような立場で植物を眺めるなら、研究の視野はさらに広がり、研究における興味はさらに強められるであろう。園芸学の最終的目標が研究成果の生産現場での活用にある

中 村 英 司

にせよ、やはり一つの科学としての体質を持たねばならない。全器官が、多かれ少なかれ、あらゆる外界条件に反応しつつ、様々な形態形成を遂げてゆくという事実は、いい替えれば、植物がその発祥の地の外界条件に適応しながら進化発達してきたことを示すものである。本稿の最初に取り上げたエンドウの場合、地中海沿岸原産の植物として、秋から初冬にかけての冷涼な気温と短日のもので主枝の伸長が抑制されるが、これは同時に主枝頂芽における apical dominance の減衰を意味し、それに呼応して主枝基部の側芽群の活性が高まってその伸長の端緒が作られる。春から初夏では気温の上昇と長日のもと、主枝が急激に伸長するが、主枝上での花芽形成とともに再び頂芽優勢が抑制されて高節位分枝が伸び出し、これで全植物体の形態形成が完成することになる。その背後には日長と温度に対応した内生ホルモンの消長と体内分布の変化および同化物質の再配分がある。外界条件に反応する内生ホルモンの動きについての研究はなお不十分である。この研究の発展により whole plant physiology の意味はさらに深まるであろう。

参 考 文 献

- (1) チャイラヒャン, M. X.: (中村英司 訳) 植物開花生理. 朝倉書店, 209頁, 1959.
- (2) Davis, C. R., Wareing, P. F.: *Planta* 65: 139–156, 1965.
- (3) Errera, L.: *Bull. Soc. Roy. Belgique* 42: 27–43, 1904.
- (4) Goebel, K.: *Organography of plants especially of the Archeogenitae and Spermatophyta. Part I.* Clarendon Press, 1900.
- (5) Heide, O. M.: *Physiol. Plant.* 18: 891–920, 1965.
- (6) Jarvis, B. C.: In “New root formation in plants and cuttings” Martinus Nijhoff, pp. 191–222, 1986.
- (7) Junges, W.: *Arch. Gartenb.* 2: 1–8, 1954.
- (8) Knott, J. E.: *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 36: 554, 1938.
- (9) Les phytohormones et l'organogenèse. Liege, 1966.
- (10) Loeb, J.: *Bot. Gaz.* 65: 150–174, 1918.
- (11) Lovell, P. H., White, J.: In “New root formation in plants and cuttings” Martinus Nijhoff, pp. 111–140, 1986.
- (12) Matthysse, A. G., Scott, T. K.: *Encyclop. Pl. Physiol. New Ser.* 10: pp. 219–243, 1984.
- (13) 中村英司: ほうれん草の春化处理 (予報). *農及園* 29: 677–678, 1954.
- (14) 同 上: ホウレン草の春化处理 (第1報). *園学雑* 25: 167–172, 1957.
- (15) 同 上: カンラン類の種子低温感応について (第1報). *園学雑* 30: 57–62, 1961a.
- (16) 同 上: カンラン類の種子低温感応について (第2報). *園学雑* 30: 167–170, 1961b.
- (17) 同 上: エンドウの分枝性に関する研究 (第1報). *園学雑* 31: 64–72, 1962a.
- (18) 同 上: エンドウの分枝性に関する研究 (第2報). *園学雑* 31: 213–222, 1962b.
- (19) 同 上: エンドウの分枝性に関する研究 (第3報). *園学雑* 32: 57–62, 1963.
- (20) Nakamura, E.: *Plant and cell physiol.* 5: 521–524, 1964a.
- (21) 中村英司: エンドウの分枝性に関する研究 (第4報). *園学雑* 33: 110–116, 1964b.
- (22) 同 上: エンドウの分枝性に関する研究 (第5報). *園学雑* 34: 121–126, 1965a.
- (23) Nakamura, E.: Studies on the branching in *Pisum sativum* L. Special Report of Lab. Hort. Shiga Agr. Coll. 218p., 1965b.

- (24) 中村英司：エンドウの分枝性に関する研究（第6報）．園学雑 36：217-228, 1967.
- (25) 同 上：時無ダイコンの低温感応について．園芸学会昭和45年秋季大会発表要旨：208-209, 1970.
- (26) 同上・西尾敏彦：カーネーション挿芽の発根に関する研究（第1報）．園芸学会昭和48年秋季大会発表要旨：328-329, 1973.
- (27) 同 上：カーネーション挿芽の発根に関する研究（第2報）．園芸学会昭和49年秋季大会発表要旨：340-341, 1974.
- (28) Nakamura, E.: Mem. Fac. Educ. Shiga Uni. Nat. Sci. 32: 119-127, 1982.
- (29) 中村英司：時無ダイコンの植物体春化と苗令．園芸学会昭和59年春季大会発表要旨：196-197, 1984a.
- (30) Nakamura, E.: Mem. Fac. Educ. Shiga Uni. Nat. Sci. 34: 69-78, 1984b.
- (31) Nakamura, E.: Mem. Fac. Educ. Shiga Uni. Nat. Sci. 35: 59-69, 1985.
- (32) 西尾敏彦・中村英司：トマト尻ぐされ果発生に関する研究（予報）．滋短大学雑 7: 38-40, 1966.
- (33) 同 上：トマト尻ぐされ果発生に関する研究（第1報）．滋短大学雑 9: 35-38, 1968.
- (34) 同 上：トマト尻ぐされ果発生に関する研究（第2報）．滋短大学雑 11: 40-43, 1970.
- (35) 同 上：トマト尻ぐされ果発生に関する研究（第3報）．滋短大学雑 14: 65-68, 1973.
- (36) 同 上：トマト尻ぐされ果発生に関する研究（第4報）．滋短大学雑 16: 83-86, 1975.
- (37) 西尾敏彦：トマト尻ぐされ果発生に関する研究（第7報）．滋短大学雑 25: 37-41, 1984.
- (38) Phillips, I. D. J.: Apical dominance. In "The physiology of plant growth and development" (McGraw-Hill) pp. 165-202, 1969.
- (39) リュンガー, W. (浅平 端・中村英司 訳) 園芸植物の開花生理と栽培．誠文堂新光社, 252頁, 1978.
- (40) Russel, R. S.: In "Crop processes in controlled environment", Academic Press, pp. 111-126, 1972.
- (41) Sebanek, J.: Biologia Pl. (Praha) 7: 194-198, 1965.
- (42) Skoog, F., Miller, C. O.: Symp. Soc. Exper. Biol. 11: 118-131, 1957.
- (43) Thimann, K. V., Skoog, F.: Roy. Soc. B. 114: 317-339, 1934.
- (44) トウレツカヤ, P. X.: 生長促進剤による挿木発根の生理学．科学アカデミヤ出版所, モスクワ, 280頁, 1961 (ロシア語).
- (45) Vince-Pruce, D.: Photoperiodism in plants. McGraw-Hill, 444p, 1975.
- (46) Vlitos, A. J., Meudt, W.: Cont. Boyce Thompson Inst. 18 (3): 159-166, 1955.
- (47) Wagenaar, S.: Med. Landbousch. Wageningen 54: 45-101, 1954.
- (48) Witney, G. W.: Sci. Hort. 47: 173-176, 1991.