

細胞構造からみた果樹類の果実、葉、根の成長

新居直祐

名城大学農学部 468-8502 名古屋市天白区塩釜口 1-501

Structural Development of the Cells in Fruits, Leaves and Roots of Fruit Trees

Naosuke Nii

Faculty of Agriculture, Meijo University, Tempaku, Nagoya, Aichi 468-8502

はじめに

私たちの研究室では、多くの果樹類について果実、葉、根の成長過程を、細胞構造の変化に焦点を絞って、形態学的手法を用いて研究してきた。果実の発育過程を理解するためには、果実の形態を十分に認識する必要があり、これまで多くの著書や総説において解説されてきた (Bollard, 1970; Coombe, 1976; 中川, 1978; 新居, 1998) が、果実生産の立場からみると、枝葉、根などの栄養器官と果実との間に存在する相互作用を理解することも重要である。

本稿では、これまでの知見から今後の発展が期待され、研究を進めなければならない事項を取り挙げながら、これまでの調査結果を中心に、果実や葉、根の成長を細胞構造の側面から解説したい。

1. 果実成長に伴う細胞構造の変化

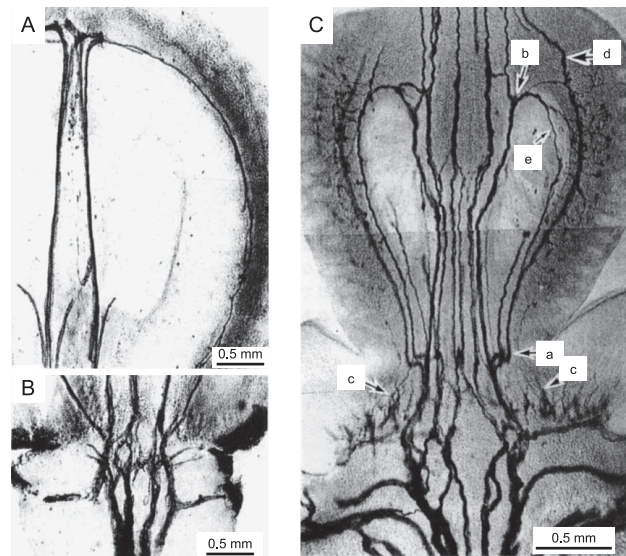
果実の肥大や成熟過程の生理化学的研究には目覚ましい発展がみられるが、細胞構造の視点からの研究は未開拓のまま残されている分野が多い。Coombe (1976) は果実成長についての総説の中で、果実の成長量を異なる基準値、たとえば生体重や乾物重、水分含量、細胞当たりの測定値などの変化量、さらに成長速度や相対成長率などの方法から解析すれば、果実の発育過程について違った解釈ができることを述べている。著者も数種の果樹について、果実の成長過程を成長速度と相対成長率の変化から解析し (新居, 1998)、これらの変化と果肉細胞ならびに果実、果柄の維管束の発達との関係を考察してきた。どのような解析法を採用すれば果実成長がより適切に理解できるか再検討することは重要である。

1) 果柄から果実への維管束走向

果実の肥大成長に関連して、果柄を含めた果実の維管束の発達状況を詳細に把握することは、同化物質などの転流機構を細胞組織学的に理解する上で重要である。子房上位

花と子房下位花の果実を比較すると、果柄から果実への維管束走向が大きく異なる。子房上位花の果実では、がくの位置で果柄と果実との間で連結部を形成する。これに対して、子房下位花の果実では、維管束は果柄と花床の間で連結部を形成せずに走向する。

フクシン染色によりブドウ果実の維管束走向を観察した。連結部で果柄から果実に入る維管束は、果心維管束と周囲維管束に分岐する。周囲維管束は果実の外果皮を走向



第1図 果柄から果実への維管束走向 (フクシン染色による) 左側 (A, B) はブドウ品種キャンベル・アーリー (採取日: 6月16日) A: 果実の縦断面 B: 果柄と果実の連結部 : スケールはA, Bともに0.5 mm C: ウンシュウミカン品種興津早生 (採取日: 開花3日前) a: 花盤と子房の連結部での分岐点 b: 子房の中央を走向する維管束 (果心維管束に発達する) の花柱に伸びる維管束と子房壁を下降する維管束との分岐点 c: 花盤付近での融合部 d: 周囲維管束 e: 隔壁維管束

するが、周囲維管束がネット状に果肉を包み、維管束は果肉の柔細胞に進入していない(第1図A, B). 採取した果実の果柄の切口からエオシン色素を吸わせると、ベレズーン前ではエオシンは維管束から果実内に急速に浸透するのに対し、ベレズーン後ではほとんど浸透しない(Findlayら, 1987). ブドウ果実への水分の移行がベレズーン前では主として道管を、ベレズーン後では師部になることと対応しているようである(Greenspanら, 1994). この原因について維管束の細胞構造から検討しているが、いまだ十分な結果は得られていない.

ウンシュウミカン子房の縦断面における維管束走向から、子房壁中を走向している周囲維管束環には2系統が考えられる(第1図C; 新居, 1998). その1系統は連結部で分岐し、子房壁を上昇して花柱に入る維管束、他方は、子房の中央を走向する維管束(果心維管束に発達する)が子房の上部で花柱に伸びる維管束と子房壁を下降する維管束に分かれる(隔壁維管束になる). 子房壁を下降する維管束は花盤の下部で花柄から分岐している維管束に融合する. 果皮(子房壁)内の維管束は、いわゆるアルベド(中果皮)を走向し、果肉に相当する砂じょうには進入していない. このことは砂じょうへの溶質の移行は非維管束組織の転流になる.

このように果実中の維管束は一定の部位にしか分布しておらず、果肉を構成している大部分の柔細胞には届いていない.

2) 果実成長と果柄部維管束の発達との関係

一般に同じ品種の果実では果柄の太い果実ほど大きくなる傾向がある. 果柄の太さと果実肥大との関係は知られているが、果柄や果肉中の維管束の個々の細胞の変化や発達と果実成長との関係を調査した報告は少ない(新居, 1998).

ナシ果実の場合、果柄部維管束は横断面で見ると10本に分離して分布し、果実の成熟期においてもそれぞれ明瞭に区別できる. 果肉の赤道面においても、周囲維管束として10本の主脈が配置されている. 果実成長とともに各維管束はほぼ類似して発達するので、果実の成長曲線、成長速度や相対成長率の変化と維管束の発達との関連を容易に検討できる. ナシ果実の発育段階を果実重の増加速度曲線から3期に区分したが、果柄の横断面における維管束の発達程度との関係を説明すると以下のとおりである. 一次木部の道管数の増加は開花期前から開花後の2週間にかけて著しかった. その後二次木部が発達し、収穫期まで道管数は増加した. 師部の面積は開花2週目以降に増大した. 第2期では二次木部の道管数は増加したが、師部の増加は少し緩やかになる傾向がみられた. 師部の発達は果実の肥大成長と類似した成長経過をたどり、3段階に区分できる. 第3期では果実の肥大とともに、道管数と師部の面積は増加し続けた. この調査結果は果実の肥大成長と果柄部維管束の量的発達とが密接に関係していることを示している.

カンキツやブドウ、モモ果実では、果実発育初期の果柄

の横断面では各維管束は分離しているが、果実が発達するにつれて真正中心柱を形成するため、維管束の測定は容易でない.

3) 維管束に見られる真珠層(nacreous wall)はどのような働きをするか

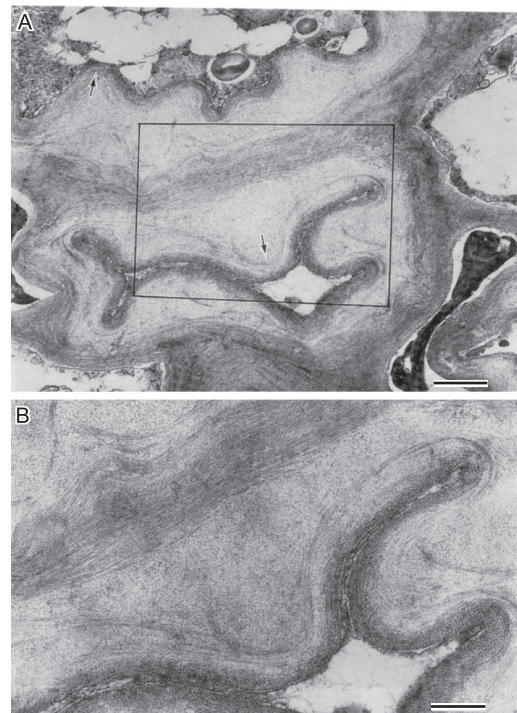
葉の光合成によって生産された同化産物の通路は維管束の師部が担っている. バラ科の果樹では師部を構成している師管の細胞壁が内部成長する、真珠層と呼ばれる構造体が形成する(第2図). バラ科以外の果樹には存在しない. 果樹の真珠層については、Esau・Cheadle(1985)により報告されているが、維管束の発達と関連づけた調査はみられない.

バラ科の果樹の中から、ビワ、リンゴ、ニホンナシ、モモについて真珠層の発達程度を比較した(Niiら, 1994). その結果、ビワが特に顕著であり、また各器官に含まれるソルビトール含量もビワが際立って高かった. このように真珠層は種間や器官によっても相違する(Niiら, 1994)が、齢や成長状況などに対応して変化する(Kuo, 1983). また、季節による変動も見られ、葉柄の真珠層は6月が10月より顕著であり、10月になると、真珠層は収縮するようである.

師管は光合成産物の転流に関与している細胞であり、バラ科の果樹の転流糖はソルビトールである. 真珠層の発達はソルビトールの転流に関係がある構造体かも知れない.

4) カンキツ果実の砂じょう中への溶質の転流

カンキツ果実の砂じょうは溶質の蓄積器官であるが、砂



第2図 ビワ品種田中の葉柄維管束の師管にみられる真珠層の透過型電子顕微鏡像
B: Aの枠内の拡大像
矢印: 師管の細胞壁の内部成長
スケールはA: 1 μm, B: 0.5 μm

じょうには維管束は存在しない。砂じょうは発生初期では腺組織特有の細胞構造をしている(新居, 1998)。砂じょうを構成している細胞には、原形質連絡や細胞膜からの小胞体が液胞中に侵入することなどが観察されている。また成熟果の砂じょう柄の細胞には原形質連絡や数多くの小さい液胞、大きな細胞核、数多くのミトコンドリアなどの存在が確認できる(第3図)。このような砂じょう細胞の構造から、砂じょう中への溶質の転流は、果皮中の維管束を移行した後、原形質膜から形成される小胞の液胞中への侵入系と原形質連絡を経由する系の二つの経路による可能性が示唆される。なお、砂じょう中への転流機構について、Kochら(1986)が原形質膜のシンプラストを介した転流機構を検討している。

最近観察したヤマモモの可食部の初期段階は、砂じょうの内果皮からの初生突起と大変類似した細胞構造をしている(Niiら, 2008)。砂じょうと違ってヤマモモの場合は外果皮からの発生であり、果実一個当たり約1,200個の果肉柱が成長するが、各果肉柱には1本ずつの維管束が侵入している。

5) モモ果実の腺腔の発達

モモ果実の肥大期の果皮表面から透明な液体が浸出しているのが観察されることがある。この液体は、果実の維管束に大量の多糖類を蓄積している腺腔と呼ばれている組織からの分泌物と考えられる(Niiら, 2005)。

モモの果肉内には維管束が網目状に分布し、その維管束に大きな腺腔が形成される(第4図)。腺腔は果汁中の糖含

量が増加する約1週間前に完成する。腺腔は果肉中のすべての維管束内に出現し、横断面では巨大な円形状を呈し、また縦断面では1本の長い管状となり、各維管束を通じて連結していることが観察された。腺腔中には多糖類が蓄積する(Masiaら, 1992)が、この構造体が果実成長とどのように関連しているのか検討する必要がある。

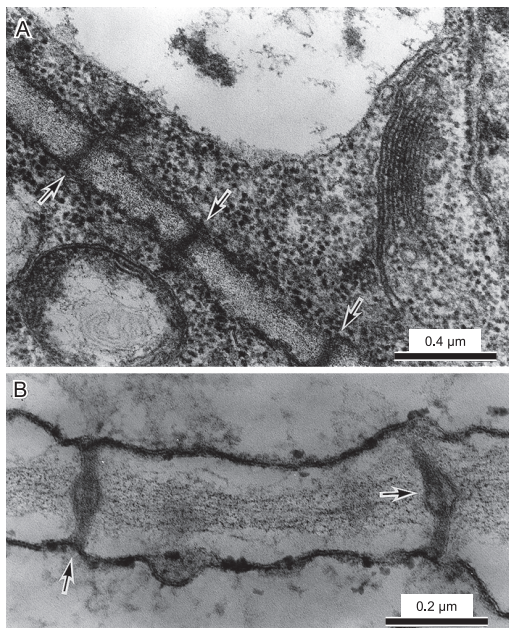
2. 葉の形態形成、特に葉緑体に及ぼす栽培環境の影響

葉と果実の関係を検討するに当たり、まずその葉の拡大に伴う葉肉組織の分化、発達を知ることは葉の生理機能を理解する上で大変重要である(新居, 1980)。また、中肋および葉柄の維管束の発達も葉肉組織の発達と同調的に成長していることを報告した。

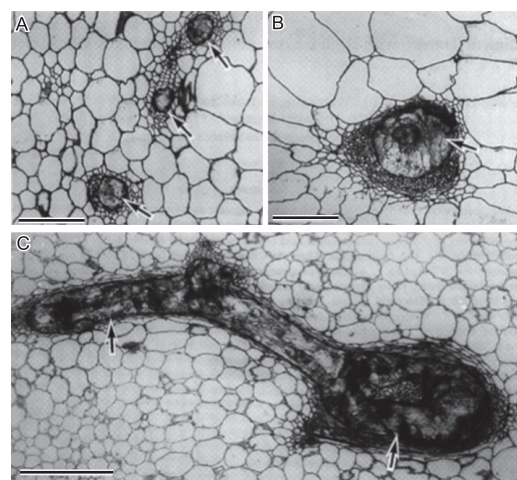
ところで果樹葉の光合成速度を検討した調査は多く見られるが、葉緑体に関する知見はほとんど知られていない。葉の働きを理解する上で葉緑体について把握しておくことが重要である。

1) 遮光処理の相違による影響

果樹葉の光利用構造を調査することは、果実生産にとって基本事項である。樹冠内の葉は着生位置によって陽葉と陰葉に変化することになる。果樹類についても、遮光処理による調査例がある(Syvrtsen・Smith, 1984)が、葉の内部構造、特に葉緑体の微細構造にどのように影響するのかについてはほとんど調査されていない。そこでモモとウンシュウミカン樹を用いて人為的に遮光処理を実施し、葉の形質がどのように影響を受けるか検討した(Nii, 1987; Nii・Kuroiwa, 1988)。その結果、相対照度の低下に伴って葉面積は拡大し、葉肉の厚さは薄くなり、単位面積当たりのクロ



第3図 ウンシュウミカン品種興津早生果実の砂じょうにみられる原形質連絡
A: 開花期
B: 成熟期
矢印: 原形質連絡



第4図 モモ品種武井白鳳の果肉維管束にみられる腺腔
A: 6月11日(横断面)
B: 7月27日(横断面)
C: 5月23日(縦断面)
矢印: 腺腔
スケールはA, B: 100 μm, C: 200 μm

ロフィル含量は多くなった。モモの陽葉では柵状組織細胞が3層になるのに対し、相対照度が低下すると、2層あるいは1層に減少した。クロロフィル含量は遮光処理葉ほど高くなるが、それは葉緑体のチラコイドの層状構造が陰葉ほど多くなり、また葉緑体に蓄積するデンプン粒は小さくなることから理解できる。

2) 窒素施肥量の相違による影響

DeJongら(1984)はキウイフルーツについて、窒素施肥量の相違が葉の光合成能力に影響を及ぼし、窒素施肥量の多少と葉内のデンプン含量が関連することを報告したが、葉のデンプン蓄積によって葉緑体の構造がどのように変化するのは検討していない。著者ら(Niiら, 1997a, b; Aliら, 1999)はモモとリンゴ樹を用いて窒素施肥量を変えて栽培し、樹体成長を調査するとともに葉内炭水化物含量、葉緑体構造、Ribulose biphosphate carboxylase-oxygenase (RuBisCO) タンパク質含量に及ぼす影響を明らかにした。その結果、種によって若干の相違はみられるものの、共通していることは窒素施肥量が少なくなると、葉内デンプン含量が増加する。それと対応して葉内のクロロフィル含量は低下する。一方、窒素施肥量が多くなると、デンプン含

量は低下し、RuBisCOタンパク質含量は明らかに増加した。

3) 着果負担の相違、環状はく皮や果実収穫前後の葉に及ぼす影響

果実への同化産物の転流量の多少によって葉の光合成速度が大きく影響されるため(Chalmersら, 1975), 葉の生理機能は果実の有無によっても大きく影響を受ける。果実成熟期における葉緑体中のデンプン蓄積量は、無着果葉が着果葉に比べて顕著であった(第5図)。その結果、単位葉面積当たりの光合成速度は着果葉で高かった。無着果葉では、デンプンの蓄積によって葉の光合成能力が抑制される、光合成に対するフィードバック抑制がみられる(Noel, 1970)。

3. 根の形態形成の種間差異ならびに栽培環境の相違による影響

果樹の根の生理機能を理解する基礎として、主として根の細胞構造についてのこれまでの観察結果を紹介する。

1) 果樹根の齢による細胞構造と種間差異

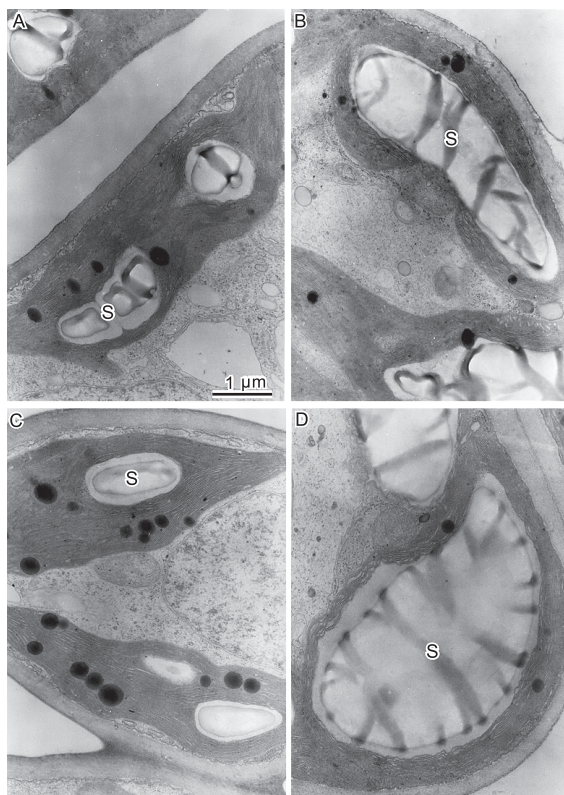
根の構造と機能を検討するうえで、古くから知られている構造にカスパリー線がある。すべての維管束植物の根では、中心柱を取り囲む内皮や表皮直下の外皮の細胞壁をバンド状に取り囲むカスパリー線という特殊な構造が発達している。一般に根の齢が進むにつれて維管束の発達と対応してカスパリー線が発達し、木部が真正中心柱を形成するところにカスパリー線は内皮の周囲を囲むようになる。果樹根も基本的には植物一般の細胞構造と同様であるが、バラ科の果樹には内皮に隣接した皮層の数細胞の細胞壁が細胞内部に肥厚する特徴的な構造が観察できる。この細胞構造はphi肥厚と呼ばれている。肥厚部分はフロログリシン反応で、強く、赤く染色される。

バラ科果樹類のビワ、リンゴ、ナシ、モモを用いて内皮側の皮層細胞に見られる細胞壁の内部成長の発達を比較検討した(Pan・Nii, 2005)。その結果、ビワの肥厚程度が最も顕著であった。古くはEsau(1943), Riedhart・Guard(1957)がこの構造体について報告し、その後Mackenzie(1979)がリンゴの根について報告しているが、詳しい研究は少ない。phi肥厚がどのような役割をしているのか課題として残されているが、バラ科果樹の根にはカスパリー線が発達する前にphi肥厚が発現する(第6図)。カスパリー線が完成する前に皮層細胞の細胞壁の肥厚が見られることから細胞壁の肥厚部分がカスパリー線に代わって水あるいは溶質の損失を保護しているのかもしれない。

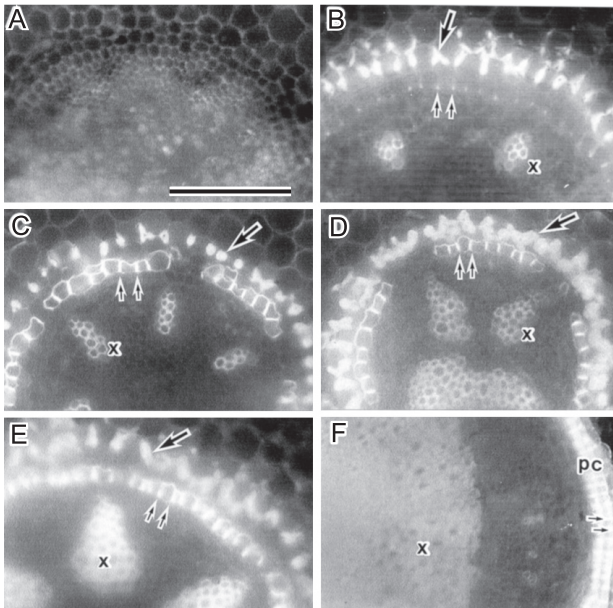
2) 維管束の発達の種間差異

根の構造を知る第一歩は維管束の発達を調べることである。すなわち根の維管束の分化程度は根の頂端分裂組織の成長活性の変化に左右される。根の維管束の体制を把握することは樹体成長をより理解する上でも重要である。

各種果樹類の一次木部維管束数は以下のとおりであった。ウンシュウミカン(カラタチ): 4~6個, ナシ(マンシュウマメナシ): 3~7個, ブドウ(キャンベル・アー



第5図 モモ品種白桃の着果の有無が葉緑体のデンプン蓄積に及ぼす影響
左: 着果樹葉
右: 無着果樹葉
A, B: 柵状細胞
C, D: 海綿状細胞
s: デンプン



第6図 ビワ品種茂木の根齢によるカスパリー線と *phi* 肥厚の蛍光顕微鏡による発達状況
 A～Fは根の先端からの距離による変化を示す
 A：根端より 5 mm
 B：根端より 10 mm
 C：根端より 20 mm
 D：根端より 30 mm
 E：根端より 50 mm
 F：根端より 80 mm
 大きい矢印：*phi* 肥厚
 小さい矢印：カスパリー線
 x：道管
 スケールは 100 μ m

リーの自根)：3～6個，モモ(オハツモモ)：3～7個，ビワ：4～8個，ザクロ：5～7個，ヤマモモ：3～7個，イチジクとイチヨウ：2個，アセロラ：3～4個，マンゴー：5～7個。このように維管束の基本数は樹種によって相違する。イチジクとイチヨウのように2個と決まっているものから，ザクロ，マンゴーのように基本数が多いものなどがあるが，調査した樹種では維管束の基本数の変異が根によって大きく異なることが明らかである。

3) 栽培環境，とくに土壤乾燥の相違による根の構造変化

カンキツ類やビワ樹を供試して，土壤を乾燥させた場合や NaCl の濃度を変化させて栽培し，根にどのような影響が現れるかを調査した (Cui ら, 2003; 崔ら, 2003)。とくに根の頂端分裂細胞の細胞核の変化と根冠部分に蓄積するデンプンの消長を調査した。根は乾燥や塩ストレスによって細胞核が崩壊し，デンプンが消失することが認められたが，土壤乾燥や塩類処理から回復させると，新たに成長した根では大きな細胞核が観察できるようになり，デンプンも再び蓄積する。乾燥ならびに塩類ストレスにまず反応するのは根冠や頂端分裂組織であり，それらは栽培環境に敏感に応答する。

ビワなどのバラ科果樹は一般に土壤乾燥に大変強いことも知られている。土壤乾燥処理と *phi* 肥厚との関係を調査したところ (Pan ら, 2006)，*phi* 肥厚は土壤を乾燥させて生育させた根において，乾燥させていない根に比べて顕著であった。现阶段では *phi* 肥厚の機能については不明であるが，*phi* 肥厚の増大は土壤乾燥に対する防御機構の一つであると考えられる。

4) 着果負担の相違が根に及ぼす影響

果樹栽培において，毎年確かな収量を得るために，適正な樹勢を維持することは最重要である。各器官のシンク活性を比べると，果実の肥大盛期から成熟期にかけての果実が最も強い。着果量が多くなるにつれて，果実に移行する炭水化物量が増大する結果，枝幹や根に蓄積するデンプン量は減少し，着果負担の現象がみられることになる。

コンテナ植えのウンシュウミカン1樹当たりの着果数を数段階に変えて調査した結果を紹介する。果実の収穫期において，着果数が多い処理区では根量が最も少なく，根のデンプン含量は低かった。また，果実収穫後において根の伸長やデンプンの蓄積はみられなかった。これに対してモモにおける着果負担の影響は，ウンシュウミカンと異なる傾向がみられる。果実発育期間中は根の伸長はほとんどみられず，収穫期の根量やデンプン蓄積は無着果樹に比べて少ない。この点はウンシュウミカンと同様であるが，モモ果実の収穫期が8月であり，収穫後の葉の光合成能力は高い状態が維持されている。したがって収穫以降の新根の発生が著しく，樹勢が回復するとともに根のデンプン蓄積も無着果樹と同じ程度にまで達した。この事実は隔年結果現象の小さいモモ樹の特徴を示していると考えられる。

まとめ

果樹類の果実や葉，根の成長を細胞構造の変化から調べることの重要性を指摘した。果実，葉，根には種特有な細胞が見られる。その発達過程を果実の発育段階に対応づけた細胞構造の変化から検討することは，果実の成長過程の認識をより一層深めることになる。さらに果実成長に対応して維管束の発達状況を含め果実への同化物質の転流機構を細胞組織学的に理解することの意義を指摘した。果実の肥大成長と維管束(木部，師部)の発達とは密接な関係がある。また，非維管束組織の転流機構を知ることも重要であり，その一例としてカンキツ果実の砂じょうを構成している細胞の発達を紹介した。

また，果実を取り巻く葉や根との関連から，各器官の相互関係を理解することも重要であり，葉の生理機能のうちから光合成に直接関係する葉緑体に焦点を絞って検討した。シンクとソースとの関連から，成長の旺盛な場合は，葉緑体にデンプンの蓄積が少なく，葉の生理活性の高い状態が維持されることを確認した。根については，カスパリー線とバラ科に特有な *phi* 肥厚について考察した。果樹根の細胞構造からみた機能解析は今後の重要な課題と思われる。

引用文献

- Ali, K., N. Nii, K. Yamaguchi and M. Nishimura. 1999. Levels of nonstructural carbohydrate in leaves and roots and some characteristics of chloroplasts after application of different amounts of nitrogen fertilizer to peach seedlings. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 68: 717–723.
- Bollard, E. G. 1970. The biochemistry of fruits and their products. I. p. 387–425. In: A. C. Hulme (ed.). Academic Press, London, New York.
- Chalmers, D. J., R. L. Canterford, P. H. Jerie, T. R. Jones and T. D. Ugalde. 1975. Photosynthesis in relation to growth and distribution of fruit in peach trees. *Aust. J. Plant Physiol.* 2: 635–645.
- Coombe, B. G. 1976. The development of fleshy fruits. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27: 207–228.
- Cui, S.-M., G. L. Chen and N. Nii. 2003. Effects of water stress on sorbitol production and anatomical changes in the nuclei of leaf and root cells of young loquat trees. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 72: 359–365.
- DeJong, T. M., A. Tombesi and K. Ryugo. 1984. Photosynthetic efficiency of kiwi (*Actinidia chinensis* Planch.) in response to nitrogen deficiency. *Photosynthetica* 18: 139–145.
- Esau, K. 1943. Vascular differentiation in the pear root. *Hilgardia* 5: 299–423.
- Esau, K. and V. I. Cheadle. 1985. Wall thickening in sieve elements. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 44: 546–553.
- Findlay, N., K. J. Oliver, N. Nii and B. G. Coombe. 1987. Solute accumulation by grape pericarp cells. IV. Perfusion of pericarp apoplast via the pedicel and evidence for xylem malfunction in ripening berries. *J. Exp. Bot.* 38: 668–679.
- Greenspan, M. D., K. A. Shackel and M. A. Matthews. 1994. Developmental changes in the diurnal water budget of the grape berry exposed to water deficits. *Plant Cell Environ.* 17: 811–820.
- Koch, K. E., C. A. Lowell and W. T. Avigne. 1986. Assimilate transfer through citrus juice vesicle stalk: A nonvascular portion of the transfer path. In *phloem transport*, p. 247–258. Alan R. Liss, Inc.
- Kuo, J. 1983. The nacreous walls of sieve elements in seagrasses. *Amer. J. Bot.* 70: 159–164.
- Mackenzie, K. A. D. 1979. The development of the endodermis and phi layer of apple roots. *Protoplasma* 100: 21–32.
- Masia, A., A. Zanchin, N. Rascio and A. Ramina. 1992. Some biochemical and ultrastructural aspects of peach fruit development. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 117: 808–815.
- 中川昌一. 1978. 果樹園芸原論. p. 221–277. 養賢堂. 東京.
- 新居直祐. 1980. カキ ‘富有’ 樹の新しょうと葉の発達過程について. *園学雑.* 49: 149–159.
- Nii, N. 1987. Anatomical changes including chloroplast structure in citrus leaves under different light conditions in relation to photosynthesis. *Sci. Rept., Fac. Agr., Meijo Univ.* 23: 7–14.
- 新居直祐. 1998. 果実の成長と発育. p. 1–116. 朝倉書店. 東京.
- Nii, N., K. Hase and H. Uchida. 1994. Anatomical features on the sieve elements and sorbitol content in various organs of Rosaceae fruit trees. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 62: 739–747.
- Nii, N., H. Iwata and Y. Nakao. 2008. The morphology of red bayberry (*Myrica rubra* Sieb. Et Zucc.) during fruit development. *J. Hort. Sci. Biotech.* 83: 154–159.
- Nii, N. and T. Kuroiwa. 1988. Anatomical changes including chloroplast structure in peach leaves under different light conditions. *J. Hort. Sci.* 63: 37–45.
- Nii, N., C. X. Pan and Y. Nakao. 2005. Differentiation of glandular cavities in the vascular bundles of developing peach fruit. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 74: 11–15.
- Nii, N., K. Yamaguchi and M. Nishimura. 1997a. Changes in carbohydrate and ribulose biphosphate carboxylase-oxygenase contents in peach leaves after applications of different amounts of nitrogen fertilizer. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 66: 505–511.
- Nii, N., E. Yokotani and N. Shinkai. 1997b. Changes of nonstructural carbohydrate in leaves of apple trees grown after the application of different amounts of nitrogen. *Sci. Rept., Fac. Agr., Meijo Univ.* 33: 15–22.
- Noel, A. R. A. 1970. The girdled tree. *Bot. Rev.* 36: 162–195.
- Pan, C. X., Y. Nakao and N. Nii. 2006. Anatomical development of phi thickening and the Casparian strip in loquat roots. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 75: 445–449.
- Pan, C. X. and N. Nii. 2005. Anatomical development of phi thickening in the roots of Rosaceae fruit trees. *Sci. Rep., Fac. Agr., Meijo Univ.* 41: 7–13.
- Riedhart, J. M. and A. T. Guard. 1957. On the anatomy of the roots of apple seedlings. *Bot. Gaz.* 118: 191–194.
- 崔 世茂・清水 誠・藤井清永・原田健一・新居直祐. 2003. NaCl処理がカラタチ幼齡実生樹のNaおよびCl, プロリンベタイン含量ならびに根の細胞核の変化に及ぼす影響. *園学雑.* 72: 49–55.
- Syvertsen, J. P. and M. L. Smith, Jr. 1984. Light acclimation in citrus leaves. I. Changes in physical characteristics, chlorophyll, and nitrogen content. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 109: 807–812.