

413
560
1989
④

寄贈	昭和
近藤	年
悟	月
氏	日

リンゴの早期生理落果に
関する研究

— 落果の機構解析とその制御について —

Studies on the Early Fruit Drop of Apple (Malus
pumila Mill. var. domestica Schneid.)

— An Analysis of the Mechanism of Fruit
Abscission and its Regulation —

1989

近藤 悟

目次

第1章 緒論	4
第2章 早期落果に関与する気象要因と栽培管理	
第1節 緒言	9
第2節 材料及び方法	10
1. 気象要因と早期落果との関係	
2. 窒素施肥及び環状除皮・切傷による樹勢の相違と早期落果との関係	
3. せん定の程度が早期落果に及ぼす影響	
第3節 結果	13
1. 気象要因と早期落果との関係	
2. 窒素施肥及び環状除皮・切傷による樹勢の相違と早期落果との関係	
3. せん定の程度が早期落果に及ぼす影響	
第4節 考察	16
第3章 夜間の高温及び遮光条件が早期落果に及ぼす影響	
第1節 緒言	28
第2節 材料及び方法	29
1. 夜間の高温及び遮光処理が落果率、果実肥大度ならびに新しょう伸長量に及ぼす影響	
2. 幼果のエチレン発生と呼吸量、及び夜間の高温下ならびに遮光条件下におけるエチレン発生抑制剤の散布が落果に及ぼす影響	

第3節	結果	32
1.	夜間の高温及び遮光処理が落果率、果実肥大度ならびに新しょう伸長量に及ぼす影響	
2.	幼果のエチレン発生と呼吸量、及び夜間の高温下ならびに遮光条件下におけるエチレン発生抑制剤の散布が落果に及ぼす影響	
第4節	考察	34
第4章	夜間の高温条件下における早期落果と果実のエチレン発生	
第1節	緒言	46
第2節	材料及び方法	47
1.	‘つがる’、‘スターキング・デリシャス’、‘ふじ’の早期落果と果実のエチレン発生	
2.	離層形成、離層部のセルラーゼ活性ならびに種子発育に及ぼすAVG及びエセフォンの影響	
第3節	結果	50
1.	‘つがる’、‘スターキング・デリシャス’、‘ふじ’の早期落果と果実のエチレン発生	
2.	離層形成、離層部のセルラーゼ活性ならびに種子発育に及ぼすAVG及びエセフォンの影響	
第4節	考察	53
第5章	リンゴの早期落果と内生生長調節物質との関係、ならびにMCPB、GA ₃ +GA ₄ 及びBAの散布が早期落	

果に及ぼす影響	
第1節 緒言	68
第2節 材料及び方法	70
1. ‘スターキング・デリシャス’及び‘ふじ’の種子中 における内生生長調節物質の消長	
2. 遮光処理下でのMCPB、GA ₃ +GA ₄ 及びBA散布 が早期落果に及ぼす影響	
第3節 結果	73
1. ‘スターキング・デリシャス’及び‘ふじ’の種子中 における内生生長調節物質の消長	
2. 遮光処理下でのMCPB、GA ₃ +GA ₄ 及びBA散布 が早期落果に及ぼす影響	
第4節 考察	76
第6章 総合考察	95
摘要	106
謝辞	110
引用文献	111

第1章 緒論

1. リンゴの早期生理落果現象の概要

永年性作物である果樹の生育は枝の伸長、葉の展葉と緑化といった栄養生長と、花芽を形成し果実を結果、発育させるという生殖生長の二面によって形成される。結果現象は高等植物の生活環において基本的な過程である⁹³⁾が、果実生産を目的とする果樹の果樹たる所以でもある。

リンゴはバラ科 (Rosaceae) ナシ亜科 (Pomoideae) リンゴ属 (Malus) に分類される。25~30種あるリンゴ属植物の多くは自家不和合性である⁶⁵⁾。このため、結果には和合性のある他品種の花粉による受粉と受精が不可欠な要素であり、多くの場合、受精しなかった花は結果せずに落花・果する。リンゴ果実の発育過程においては、このような不受精による落花・果のみでなく、受精し結果した後も、収穫までの果実の発育ならびに成熟期間中において、各種の生理的な原因により落果する。この落果の波相には、一般的に数回のピークのあることが観察されているが、Luckwill⁹⁸⁾はこの生理的落果のピークを果実発育に深く関わりを持つ種子⁹³⁾の発育段階と対応させて三つの時期に分類した。すなわち、第1期は胚乳が遊離核、胚が前胚状態にある落花3~4週間後の時期とし、第2期は胚乳が遊離核状態から細胞壁形成状態に変化し、一方、胚の形成が始まり完成するまでに当たる落花7~10週間後の時期、いわゆるJune drop、そして第3期は胚乳や胚の生長が終わり種子が休眠期に入る時期、いわゆる後期落果(収穫前落果)とした。しかしながら、品種や気象条件の違いによって影響を受けるものの、第1期と第2期の落果ピークは連続あるいはごく接近する場合が多いため、一般に第2期までを早期落果、

そして第3期のピークを収穫前落果と呼んでおり、本論文においてもこれに従うこととした。

早期落果は、リンゴ以外にもモモ^{23, 24, 25, 34, 89, 90, 135, 144, 160}、オウトウ^{137, 169, 170}、ブドウ¹²⁰、カキ^{66, 148, 149, 150}、カンキツ^{55, 56, 67, 124}など、我が国で栽培されている主要果樹のほとんどに毎年見られる現象である。したがって、結果量が十分であり、かつ同程度に早期落果が発生するのであれば、それを見越して摘果などの人為的操作によって結果量を確保すればよいことになる。しかしながら、早期落果の発生度は年によって変異するため、生産農家にとっては収量不安定の大きな原因となっている。

1978年に、秋田県北部、青森県全域に発生した早期落果は、デリシャス系品種特に、‘スターキング・デリシャス’を中心として‘レッドゴールド’、‘世界一’、‘祝’など多品種に及んだ。秋田県北部での被害面積は総結果樹面積の50%以上に当たる400haに及び、被害金額はほぼ4億円と推定された。また、我が国のリンゴ栽培面積のおよそ47%を占める青森県では、全栽培面積の38.3%の9,314haが被害を受け、被害総額122億円、うち108億円が栽培面積の40%以上を占めていたデリシャス系品種によるものと報告されている¹²²。

数十系統あるデリシャス系品種の枝変わりの一つである‘スターキング・デリシャス’は、1921年にアメリカ合衆国ニュージャージー州で見られた品種であるが、この‘スターキング・デリシャス’は芳香があり果実品質が優れ、デリシャス系の品種の中心的な品種であるため、世界的に主要品種の一つとなっている⁶⁵。そのため我が国でも昭和30年代から増殖が進み、昭和52年にはリンゴ全生産量の36%余りを占めるに至ったが¹¹⁸、早期落果が激しく生産量が不安定であることが、栽培上深

刻な問題となっている。

また、最近増殖の進んできている‘つがる’、さらに‘レッドゴールド’、‘紅玉’、及び‘世界一’なども生理落果しやすい品種として知られている。また、果実品質の優れたこれらの品種が交配親となった場合に、生理落果しやすい性質が後代に引き継がれることも十分に予想される。そのため、早期落果の機構を解明し、その防止技術を確立することは、リンゴ栽培における生産量の安定化のために極めて重要な課題と考えられる。

2. リンゴの早期生理落果に関する解析及び防止研究の方向

早期落果現象は品種によってその発生度は分かれるが、落果しやすい品種でも年によって発生度が異なることは、年によるリンゴ樹の栄養条件、それに関与する気象、土壌条件などの環境要因との関連性の強い現象であると考えられる。

Tukey¹⁵⁵⁾は、リンゴ‘旭’の果実生長に及ぼす夜温の影響を調査するため夜間に加温したところ、当初果実肥大が促進されたものの幼果の落果が多く観察されたことを報告した。一方、日照の制限が早期落果を促進したことが、いくつかの報告によって示されている^{23, 24, 71, 144, 146)}。そこで本研究では樹をとりまく環境要因として、まず最初に気象要因と早期落果との関係を解析し、その結果に基づいて落果を促進する気象条件の再現を試みた。さらにそれらの気象要因が樹体に及ぼす影響を調査し、早期落果との関連性を追求した。また一般的に、早期落果の程度は個々の樹によっても異なることが知られているが、本試験では特に樹勢との関係を中心として栽培管理との関連を追求し、慣行的に行われてい

る栽培技術によってその軽減が図れるかどうかについても検討した。

リンゴの早期落果現象は果梗の基部と果台の間に離層が形成され、離層部での細胞分離と細胞壁の破壊が引き起こされることによって生じる³⁾。果実果梗部の離層形成には内生生長調節物質の働きが深く関与しているが^{3, 93)}、リンゴではLuckwill⁹⁷⁾によって、種子中のオーキシン含量と早期落果との関係が検討され、それによると種子中のオーキシン活性の消長と落果のピークに関連がみられ、活性の低い時期に落果が多いということが報告されて以来、特にオーキシン、エチレン、そしてオーキシンとエチレンの相互関係の面から研究されてきた^{11, 48, 141)}。Reid¹³⁶⁾はエチレンと落果に関しての論議の中でAddicottの論文⁵⁾を引用し、エチレンは落果に関与する作用や局所的作用以上に落果に関して典型的な役割を担っているとしている。しかしながら、エチレンの作用機構についてはいまだ不明な点が多く、ジベレリンを始めとして他の内生生長調節物質も深く関わっていることが推察されている⁹⁹⁾。さらに、これら植物ホルモン剤を外生的に利用した実用的な早期落果の防止技術は確立されていない。本研究では早期落果の機構を解析するに当たって、‘スターキング・デリシャス’の比較対照品種として、既往の観察により調査年、栽培環境が同じ場合にも早期落果の少ない‘ふじ’を選定した。‘ふじ’は1962年に農林水産省果樹試験場盛岡支場で‘国光’に‘スターキング・デリシャス’を交配して育成、登録された品種⁶⁵⁾であるが、果実品質及び貯蔵性の優れることから増殖され、昭和62年には全国のリンゴ栽培面積の42.8%を占め¹¹⁹⁾、現在わが国の主力品種になっている。このようなことから、本研究では、早期落果の多い‘スターキング・デリシャス’と早期落果の少ない‘ふじ’の、我が国で栽培されている代表的2品種を比較し、オーキシン、ジベレリン、サイトカイニン、エチレ

ンの消長と早期落果との関係を検討した。さらに、早期落果を促進する気象条件下で、これら植物ホルモン剤を利用した効果的な落果防止法の確立を試みた。

概して、これまでの研究では早期落果現象を解析するに当たって、気象条件、受粉状態、摘果程度など外的な面から、そして内生生長調節物質を中心とした生理的な面から、それぞれ別々に考察したものが多いと思われる。本研究では、樹体及び果実生理に大きく影響を及ぼす気象などの環境要因の解析を行って得られた資料から、栽培管理と早期落果との関係を明らかにした上で、さらに内生生長調節物質の消長と関連させながら、早期落果問題を検討することができるように研究を進めた。本研究の結果から実用的に利用できる早期落果防止に関する技術の一端を確立することができるものとする。

第2章 早期落果に関与する気象要因と栽培管理

第1節. 緒言

果実は受粉後の細胞分裂とその後の細胞肥大によって発育していく。果実の生長の様式は果樹の種類によって異なり、リンゴ、ナシ、カンキツなどはS字(Sigmoid)型の生長曲線を示し、ブルーベリー、ブドウ、オリーブなどは2重S字(Double sigmoid)型の曲線を示す³¹⁾。このように果実はそれぞれの発育型を持っているが、いずれにしてもこれら果実の生長は気温、日照、無機養分の多少など多くの要因によって影響を受ける^{73, 151, 155)}。早期落果はいわば果実の発育が停止することであるから、これら環境要因と果実発育及び落果との関係がこれまでも追求されてきた。

日照との関係について、モモの枝を10日間遮光したところ、激しい早期落果が発生したことが観察され²³⁾、また、リンゴ‘レッドローム’の枝に対する落花23日後より1週間の遮光が着果を減少させたことが報告されている¹⁴⁴⁾。カキにおいても、生理的落果が梅雨期に多いのは、降雨の多少よりも日照量の不足が原因であるとされている¹¹⁶⁾。気温との関係について、リンゴ‘スパータン’を開花後7日目から30日間加温処理したところ、処理開始20日目前後に幼果の激しい落果が見られたことが報告されている¹⁵¹⁾。一方、自然条件下での早期落果現象に関して、熊谷⁸⁶⁾は5年間にわたってリンゴ‘デリシャス’の落果波相と気象との関係を調査しているが、受粉に影響を与える満開日から1週間前の降水量や日照時間との関係は認められたものの、結果後の、満開日から満開7週間後までの期間の気象条件と落果率との間には明らかな傾向が見られな

かったとしている。一方、秋田県北部で異常な早期落果が発生した1978年において、満開30日後以降6～7月にかけての気象状況は、最高及び最低気温が高くまた降水量が多いなど明らかに平年とは異なっていた。そこで本試験においては、最初に早期落果が異常に多く発生した1978年の気象条件の特徴を明らかにし、さらにその後7年間の気象要因と落果波相との関係を統計的に解析し、落果に関与する気象要因と強く関与する時期を明らかにしようとした。

次に、果実の結果及びその後の発育と栄養生長、特に枝の生長との関わりについてはいくつかの報告があるが^{101, 133)}、なかでもQuinlanら¹³⁴⁾は、枝の生長がリンゴの早期落果を左右する要因であるとし、摘心処理によって、僅かではあるが落果が軽減されたことは、葉で生産された光合成産物が果実に多く分配されたためであるとした。一般に多肥、特に窒素の多施用は枝の伸長を旺盛にし、強せん定もまた同様な現象を生じることが経験的に知られている。そのため、新しょうの生長が極端に旺盛になると果実と新しょうとの間に養分の競合が生じ、このことが早期落果を促進することが推察される。本試験においては、栄養生長に影響を及ぼす栽培的要因として施肥及びせん定を取り上げ、これらと早期落果との関わりを検討した。

第2節. 材料及び方法

1. 気象要因と早期落果との関係

早期落果の激しかった1978年の気象状況を検討した。すなわち、満開日の5月15日から早期落果の終了した満開55日後の7月9日までの日照時間、降水量、最高気温、最低気温について、1968～1981年の各々の平均値と

比較した。また、1979年から1985年の各年の満開日から早期落果終了日（その後の派生的な落果を除く）までの落果の波相と、この期間の上記と同じ気象要素とを調査し、早期落果率と気象要素との関係について後記する方法で統計解析した。

落果波相の調査には、まず予備調査として1979年及び1980年に台木の異なるマルバカイドウ台及びM.26台の‘スターキング・デリシャス’を用いたが、M.26台樹とマルバカイドウ台樹の落果波相に大きな差がみられなかったため、落果波相の基礎調査は1981年以降は7～10年生のM.26台の‘スターキング・デリシャス’、各々3樹ずつを供試した。結果の確認された150果にラベルして満開10日後より早期落果が終了したと思われる7月上旬まで毎日ないし隔日に調査した。なお、試験1、2、3ともすべて秋田県果樹試験場鹿角分場（秋田県鹿角市花輪字小坂野）ほ場に植栽されている樹を供試した。ほ場の土壌条件は以下の通りである。

土性名：腐植質火山灰土壌

根群の分布している土層の深さ：60 cm

根群の分布している土壌の化学性：pH 5.6、CEC 42.3me

統計処理の方法は、満開日を0日として5日間隔、7日間隔、あるいは10日間隔に落果終了日までを区切り、それぞれの期間毎に、1日当たりの最高気温、最低気温、平均気温、日照時間及び降水量の平均値を求め、それらを説明変数とし最終的な落果率を目的変数として、単相関係数または重相関係数を変数増減法によりすべて計算し、分散分析の結果その分散比F値に有意性が認められ、かつ相関係数の高いものの回帰式を求めた。

なお、気象観測値は秋田県果樹試験鹿角分場内にある農業気象総合記録装置（飯尾電機、AMR-1702型）により、また、日平均気温は（日最高

気温 + 日最低気温 / 2)、日日照時間は検出器による電圧信号の一定値以上 ($0.3 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$) の時間の積算である。

2. 窒素施肥及び環状除皮・切傷による樹勢の相違と早期落果との関係

1983年にMM.106台の‘スターキング・デリシャス’10年生樹を供試した。個々の樹の樹勢に差を生じさせるため、1979年4月より施肥量の増減及び環状除皮・環状切傷処理を行った。

供試樹の施肥には化成肥料 (N: 20.0%、P: 8.0%、K: 14.0%)、または堆肥 (N: 1.05%、P: 2.83%、K: 1.60%、有機物: 30.0%) を継続して用いた。環状除皮は幅1.0cmに、環状切傷処理は鋸で上下に2本入れ、いずれも6月中旬に接木部位より20cm上の主幹部分に行った。

処理区は、A: 化成肥料、10a 当たり年間窒素成分換算20kg (以下、窒素成分換算を-Nと記す)、B: 化成肥料、10kg-N、C: 化成肥料、5kg-N、D: 堆肥、15.8kg-N、E: 化成肥料、10kg-N 及び試験開始1年目 (1979年) 環状除皮処理、3年目 (1981年) 環状切傷処理の5区とした。

主幹形仕立てで、強い切り返しせん定や間引きせん定の行われていない樹を各処理区より3樹ずつ選び、結果の確認された中心果100果にラベルし、満開14日後より落果の波相を調査した。また、1樹につき頂端新しょう (結果母枝の先端部から発生した発育枝) 10本にラベルし、満開16日後 (5月26日) から満開53日後 (7月2日) まで6~7日毎にその長さの測定を行い、新しょう伸長量、停止時期と落果率との関係についても検討した。また、常法により7月下旬に供試樹の頂端新しょう中央部の葉を採取し、葉内無機成分含量の分析に供した。分析は常法により、窒素はケルダール法、カルシウム・マグネシウム・カリは原子吸光分光光度計 (日立、170-30型)、リンは分光光度計 (日立、100-50型) により測定

した。

3. せん定の程度が早期落果に及ぼす影響

1984年にフリースピンドル仕立てのM.26台‘スターキング・デリシャス’7年生樹を供試し、1処理区当たり3樹とした。満開10日後に、1樹につき結果が確認された中心果30個を樹全体にばらつくように、また同程度の大きさの果実を選んでラベルし、早期落果が終了したと思われる7月上旬まで7日毎に落果状況を調査した。さらに1樹当たり頂端新しょう10本にラベルし、試験2の調査と同様に調査した。

1982年より処理を行い、せん定は切り返しせん定を主体とし、せん除にともなう頂芽数の減少の程度に応じて、A：強せん定区（全頂芽数の50～60%をせん除）、B：標準区（全頂芽数の30～35%をせん除）、C：弱せん定区（全頂芽数の10～15%をせん除）とした。施肥は4月下旬及び9月下旬に行い、窒素成分で10a当たり10kg（4月：6kg、9月：4kg）の施肥量とした。

第3節. 結果

1. 気象要因と早期落果との関係

1978年は満開36日後の6月20日ごろから7月上旬にかけて激しい早期落果が発生し、地域によっては80～100%の落果率となった。同年の満開時から7月上旬までの気象資料（第1図）を平年値（1968～1981年）と対比してみると、満開31日後の6月15日以降、最高気温及び最低気温が平年より高く経過し、特に最低気温は6月16日から6月21日までは平均19.6℃で、平年を7.1℃上回った。加えて、満開27日後の6月11日から6月22日まで日照時間が少なく、降水量の多かったことが特徴としてあげられる。

一方、1979～1985年の各年の落果率は、それぞれ1979年：72.0%、1980年：45.7%、1981年：30.5%、1982年：19.0%、1983年：58.6%、1984年：56.0%、1985年：40.9%で落果率の最も低かった1982年は、落果は満開25日後から始まったがその期間中特にピークが認められず、満開45日後までの気象状態は最高、最低気温とも1968～1981年の平年値を下回る日が多く、さらに満開22日後以降は、連日日照時間が平年値を上回り、降水がほとんどなかったことが特徴であった（第2図）。これに対して落果率の最も高かった1979年の特徴は、落果が満開24～30日後に集中し、満開22～27日後に多量の降雨があり、また最低気温が満開9日後以降、1968～1981年の平年値を5℃以上上回る日が多かった（第3図）。

各年を通じて、早期落果は満開20日後以降から始まり満開50日後にはほぼ終了した。そこで満開時から満開50日後までの各年の気象状態と早期落果率の関係を統計的に分析（第1表）してみると、早期落果率と満開30日後前後の気象要素との相関関係が他の時期に比べて高く、なかでも分散分析の結果1%の危険率で有意性が認められ相関係数の高かったものは、早期落果率と満開28～34日後の最低気温、日照時間及び降水量との相互関係であり、このほか満開30～39日後の平均気温と日照時間との相互関係であった。また、5%の危険率では、早期落果率と満開28～34日後の平均気温と日照時間及び降水量との相互関係が高く、その年の早期落果率にこれらの気象要素が大きく影響しているという結果を得た。

2. 窒素施肥及び環状除皮・切傷による樹勢の相違と早期落果との関係

1980年から1983年まで早期落果率の調査を行ったが、処理開始後4年を経過し、樹体の生長程度から処理の影響が明確に現れたと考えられる1983年の結果を示した。

各処理区の最終的な早期落果率は、A：20kg-N区及びE：10kg-N + 環状除皮・切傷区が42～43.0%、B：10kg-N区が30.0%、C：5kg-N区及びD：堆肥区が19.0%であった（第4図）。

第2表には各区の葉分析値を、また第5図には各区の新しょう長を示した。施肥量と葉内窒素含量との関係は必ずしも対応しなかったが、葉内窒素含量と新しょう伸長量及び7月初めまでの新しょう伸長停止との関係が一致した。すなわち、特に20kg-N区では葉内窒素含量が高く、新しょう伸長量が大きく新しょう伸長停止が遅くなった。一方、早期落果率（第4図）との関係は、葉内窒素含量が高く新しょう伸長量が大きかったA：20kg-N区、逆に葉内窒素含量が低く新しょう伸長量が最も小さかったE：10kg-N + 環状除皮・切傷区において落果率が高かった。

3. せん定の程度が早期落果に及ぼす影響

1982年から1984年まで調査を行ったが、処理開始後3年目で、処理の影響が顕著となってきた1984年の結果を示した。

供試樹のせん定前の樹高、開張度、幹周はそれぞれ3.2～3.3m、2.2～2.6m、20.5～21.8cmの範囲内にとどまり、各処理区内3樹の平均値は処理区間で統計的に有意な差がなく、ほぼ同様な樹勢の樹について処理することができた。また、各区のせん枝重量の1樹当たり平均値はA：強せん定区が3.19kg、B：標準区が0.94kg、C：弱せん定区が0.4kgであった。

せん定の程度別の落果状況及び新しょう伸長量（第6図）は、A：強せん定区の落果率が83.3%で他区に比べ2倍以上となり、逆にC：弱せん定区では30.0%で最も低かった。新しょう長は、6月22日（満開27日後）にはA：強せん定区が28.1cm、B：標準区が25.8cm、C：弱せん定区が21.0cmとなり、以下それぞれ、6月29日にはA：30.6cm、B：28.5cm、C：

21.9cm、そして7月6日にはA：32.0cm、B：30.2cm、C：22.1cmであった。このように新しょう伸長量はA：強せん定区で大きく、落果率もまた最も高くなった。

第4節. 考察

リンゴの早期落果の程度や時期と気象条件との関連を明らかにしようとした報告はこれまでもあるが、開花期から落果率を追跡調査していったものが多く⁸⁶⁾、その最終的な早期落果率が必ずしもいったん受精結果した果実のみを対象としたものとは言えないと思われた。そこで、試験1では結果の確認された果実の早期落果と気象との関連を検討した。

1978年は満開36日後以降に急激な落果がみられ、この前後の気温、日照時間、降水量が落果率の高かった1979年と類似し、さらに極めて落果率の低かった1982年とは対照的であった。それらを考えあわせると、最高気温及び最低気温いずれもの上昇、日照時間の減少、降水量の増加という気象現象が相乗して影響し、落果に大きく関連しているものと考えられた。また、その後7年間平均の満開30日後前後の気象要因、なかでも満開28～34日後の最低気温、日照時間、及び降水量と早期落果率との相互関係を表す回帰式から、その年のいったん結果した果実の早期落果率にこれらの気象要因が大きく影響することが提示され、それらの関係を表した重回帰式は $Y = 39.972 + 3.4959 X_2 - 4.5214 X_4 - 1.253 X_5$ (Yは最終落果率、 X_2 、 X_4 、 X_5 はそれぞれ満開28～34日後の最低気温、日照時間、降水量)であった。第1表の標準偏回帰係数の数字の大きい、すなわち特に大きな影響を持つ要因は日照時間と最低気温であった。このことに関して、遮光の程度が大きくなるほど同化養分の生成量が減少し⁷⁸⁾、

落果の増加したこと^{23, 144, 146)}が報告され、また落花後から夜間の加温を続けた場合、高夜温区ほど幼果落果が多く観察されたこと¹⁵⁵⁾などの報告も、本報告の気象要因と早期落果との関連結果を支持するものであり、これらのことから、樹体内及び果実の栄養条件と落果との関係を明らかにすることが極めて重要である。

試験2では個々の樹、特に異なる窒素施肥量や環状除皮・切傷処理によって導かれた樹勢と早期落果率との関係について検討を行った。樹勢を判断する指標としては、今ら⁸²⁾によれば新しょうの長さ、太さ、葉の大きさ、厚さ、葉色、果実肥大度など多くの要因が取り上げられ、それらが総合されて診断されている。本試験では樹勢を判断する一つの手段として頂端新しょう長の測定を行ったが、このことに関して、もとより頂端新しょう長の測定のみでは不十分⁸⁰⁾と考えられるが、山崎ら¹⁷⁵⁾の例にならい、中位の長さの2年枝上の最長1年生枝と定義することにより客観的に判断できると考え、山崎¹⁷⁵⁾らの方法に従い先端が切り返されていない2年枝上の最長1年生枝を測定した。また、樹の栄養状態を知るためには葉分析が有効であり^{4, 130, 145)}、栄養生長が旺盛なほど葉内窒素成分含量の高いことが報告されている⁸⁸⁾。このため本試験では7月下旬に採取した葉の葉内無機成分含量の分析を行い、これらの結果をもとに、すなわち、頂端新しょう長の生育が旺盛で、さらに葉内窒素成分含量が高い場合には強樹勢と判断した。

本試験では施肥量と各樹の生長量は必ずしも一致しなかったが、5月下旬からの新しょう伸長量が大きすぎたり、逆に小さすぎたりした場合に落果率が高かった。さらに試験3より、強せん定は新しょうの生長を旺盛にし落果を助長した。鎌倉ら⁷⁶⁾は光合成によって生産された糖の転流について、早期落果率の高かった樹では果実よりも新しょうへ多く分配さ

れていたことを報告しており、またモモについて、その年の新しょうの
新生成養分を他に分配、消費する時期に入ってから、ジベレリン散布
などのように再び新しょう伸長を促すような処理は落果を増加させたこ
とが示され¹¹⁴⁾、リンゴでも、N-dimethylamino-succinamic acid
(SADH) 散布などによる新しょう伸長の抑制は着果率を増加させた
ことが報告されている¹⁰²⁾。本試験の結果も幼果と促された新しょう伸
長との養分の競合に基づく、果実への養分分配の相対的な減少に基づく
ものと考えられる。

さらに、このことは一般に指摘される樹勢の強すぎる場合のみでなく、
試験2でみられたように生育初期からの新しょう伸長の割合が小さく5~
7月の生育期を通じて樹勢の劣る場合でも早期落果率が高かったことから、
逆に貯蔵養分や新生養分の供給絶対量が少なすぎて、果実と新しょう間
の競合を生ずることも早期落果を多くすることに関連するものと考えら
れた。

Quinlanら¹³⁴⁾はリンゴ樹で、満開5日後の枝のせん除は当初果実の結
果率を増加させたものの、6月下旬から7月上旬にかけて激しく落果を増
加させたことを示している。同様なことがモモについても報告され、新
しょうの初期生長が劣る樹や、摘しょうを行った結果枝上の果実の落果
が増加したことが観察されている¹¹⁶⁾。これらの報告は、いずれも本試
験の結果を支持するものと考えられる。

本章に取り上げた試験では、早期落果について気象要因からみた解析
と、樹勢、せん定など栽培管理の影響についての解析とを、それぞれ別
々に取り上げたが、樹勢を判断する一つの指標としての新しょうの生長
の仕方には、施肥の他降水量及び気温が大きく関わることが考えられ、
ちなみにかん水が新しょうの伸長や幹周の増加など栄養生長を増加させ

ることは多く報告されている^{32, 54, 91)}。さらに、Jacksonらは開花後以降に生育期間を通じて程度別に遮光を行った場合、その程度が強いほど枝の生長量や葉の厚さが減じ⁷⁰⁾、果実肥大が抑制され⁷²⁾、早期落果の増加したこと⁷¹⁾を報告している。このように樹をとりまく気象上の環境条件によって栄養生長が著しく強められたり、また逆に弱められたりした場合に落果が多くなることは、本試験の樹勢と落果に関する結果からみても支持できる。

以上、リンゴの早期落果と気象要因との関連を調査し、樹の状態及びそれを左右する代表的な管理技術のせん定、施肥と早期落果との関連を明らかにした。また、本試験から栽培技術上早期落果率を軽減させる方法として、強せん定を避け適正な樹勢を維持していく管理が必要であることを知り得たことは言うまでもない。

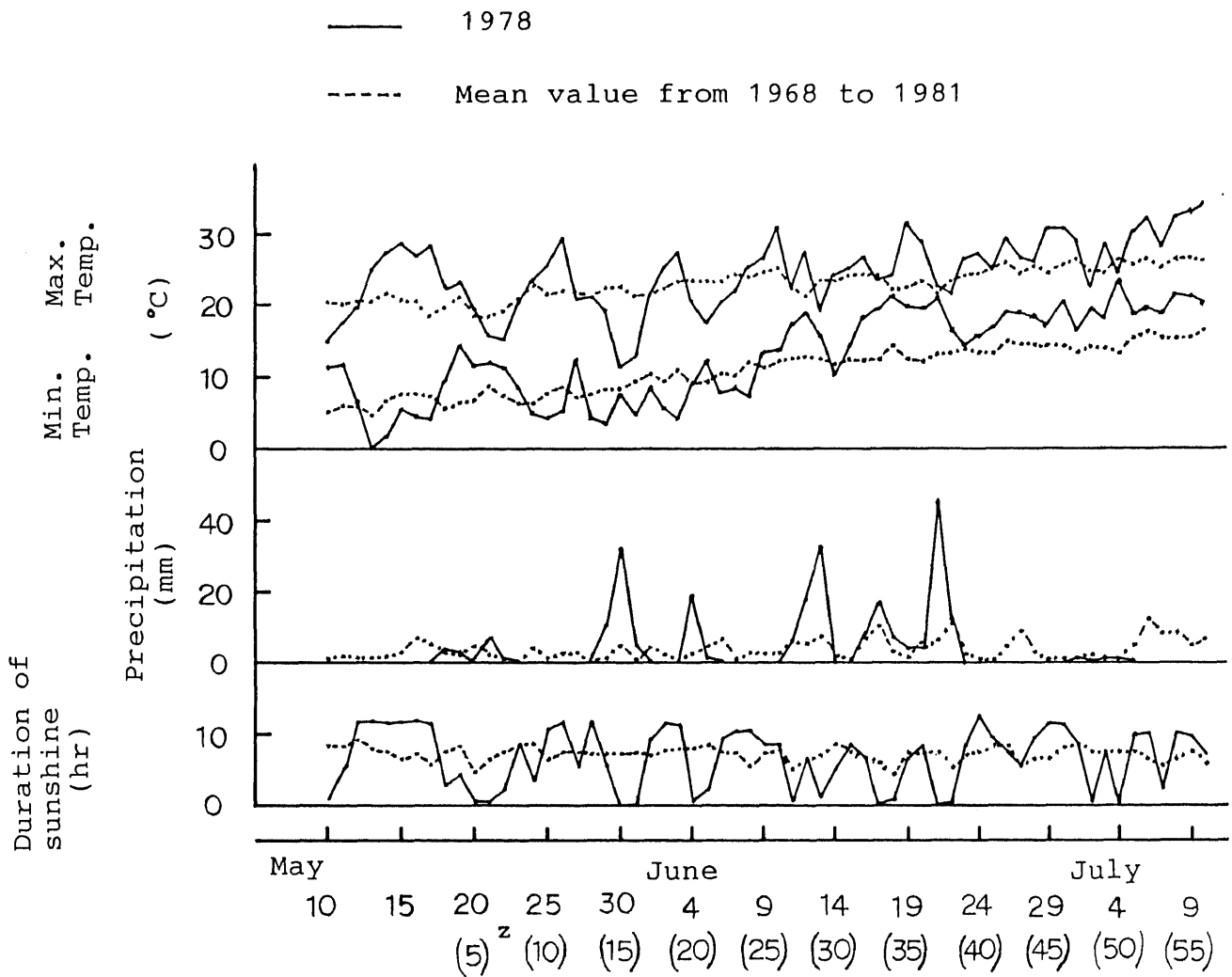


Fig. 1. The weather conditions from the middle of May to the beginning of July in 1978 when the early fruit drop occurred largely from approximately the 36th day after full bloom (AFB) to the 56th day AFB.

^z Days after full bloom.

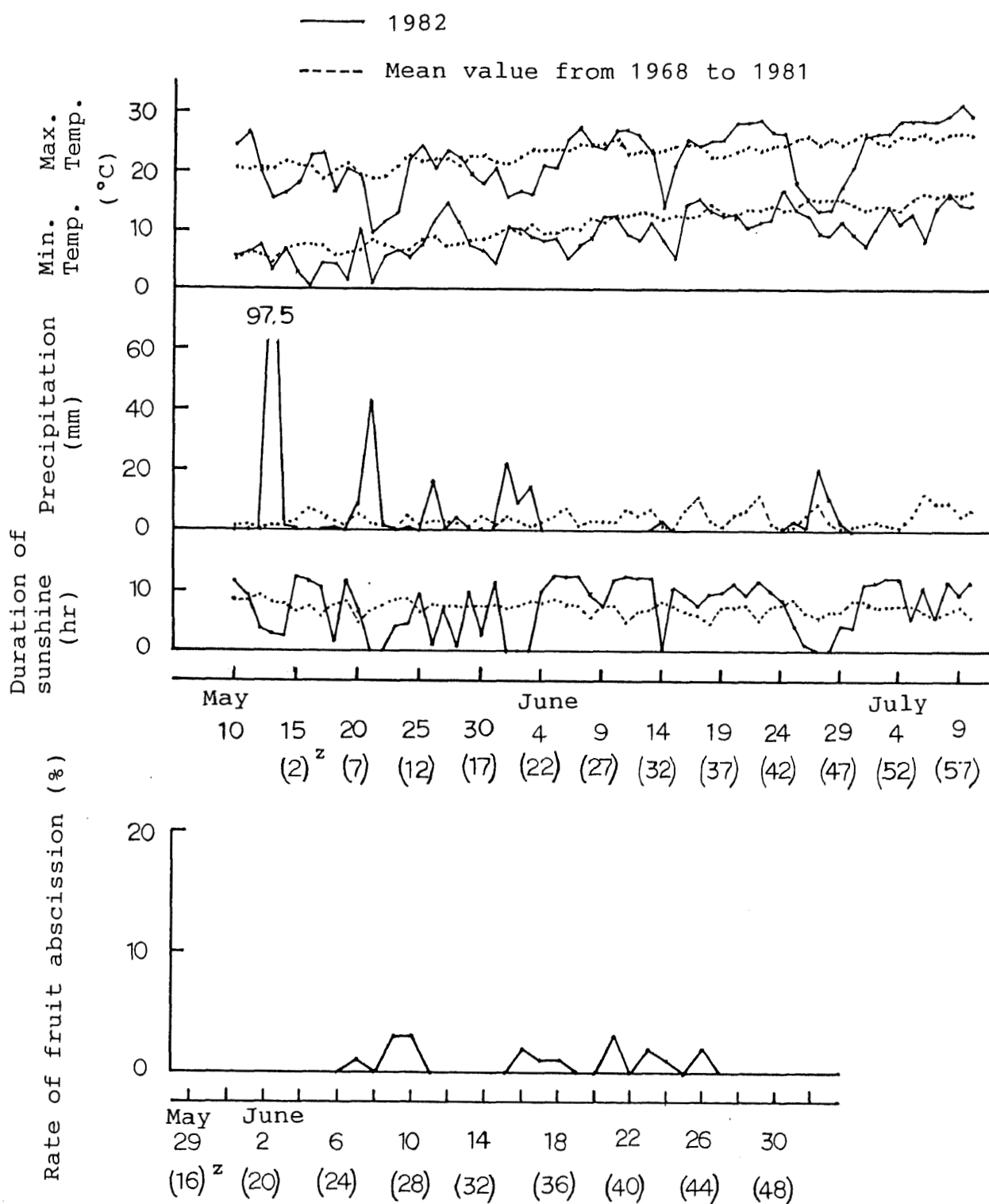


Fig. 2. The weather conditions from the middle of May to the beginning of July and the behaviors of early fruit drop from the end of May to the end of June in 1982 when the early fruit drop occurred slightly.

^z The same as in Fig. 1.

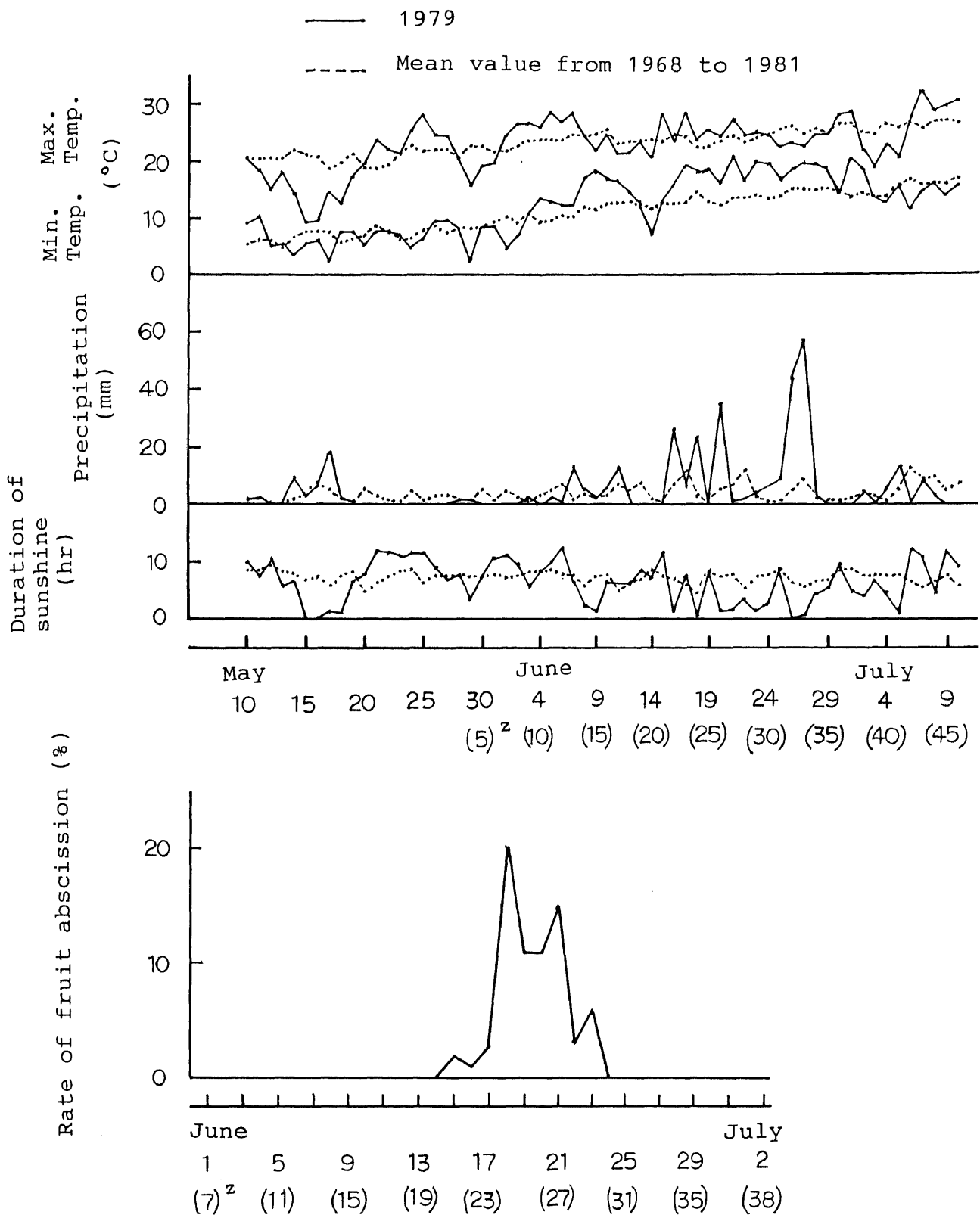


Fig. 3. The weather conditions from the middle of May to the beginning of July and the behaviors of early fruit drop during June in 1979 when the early fruit drop occurred largely.

^zThe same as in Fig. 1.

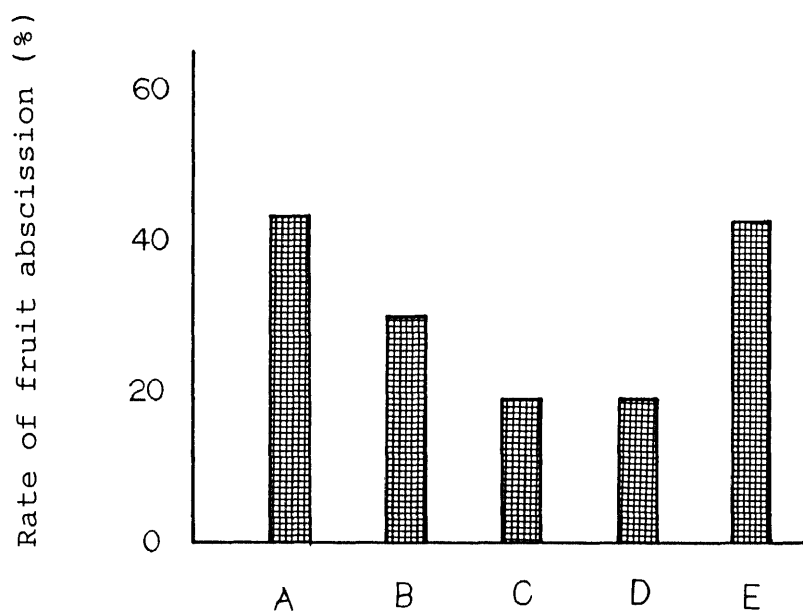


Fig. 4. Effect of fertilizer applications on the rate of early fruit drop (1983).

A: C.F., 20kg nitrogen ingredient/10a/year.

B: C.F., 10kg nitrogen ingredient/10a/year.

C: C.F., 5kg nitrogen ingredient/10a/year.

D: F.M., 15.8kg nitrogen ingredient/10a/year.

E: C.F., 10kg nitrogen ingredient/10a/year (Ringling and scoring were applied in 1979 and in 1981, respectively.).

The fertilizer applications using compound fertilizer (A,B,C and E) and farmyard manure (D) have continued since 1979.

C.F.: Compound fertilizer. F.M.: Farmyard manure.

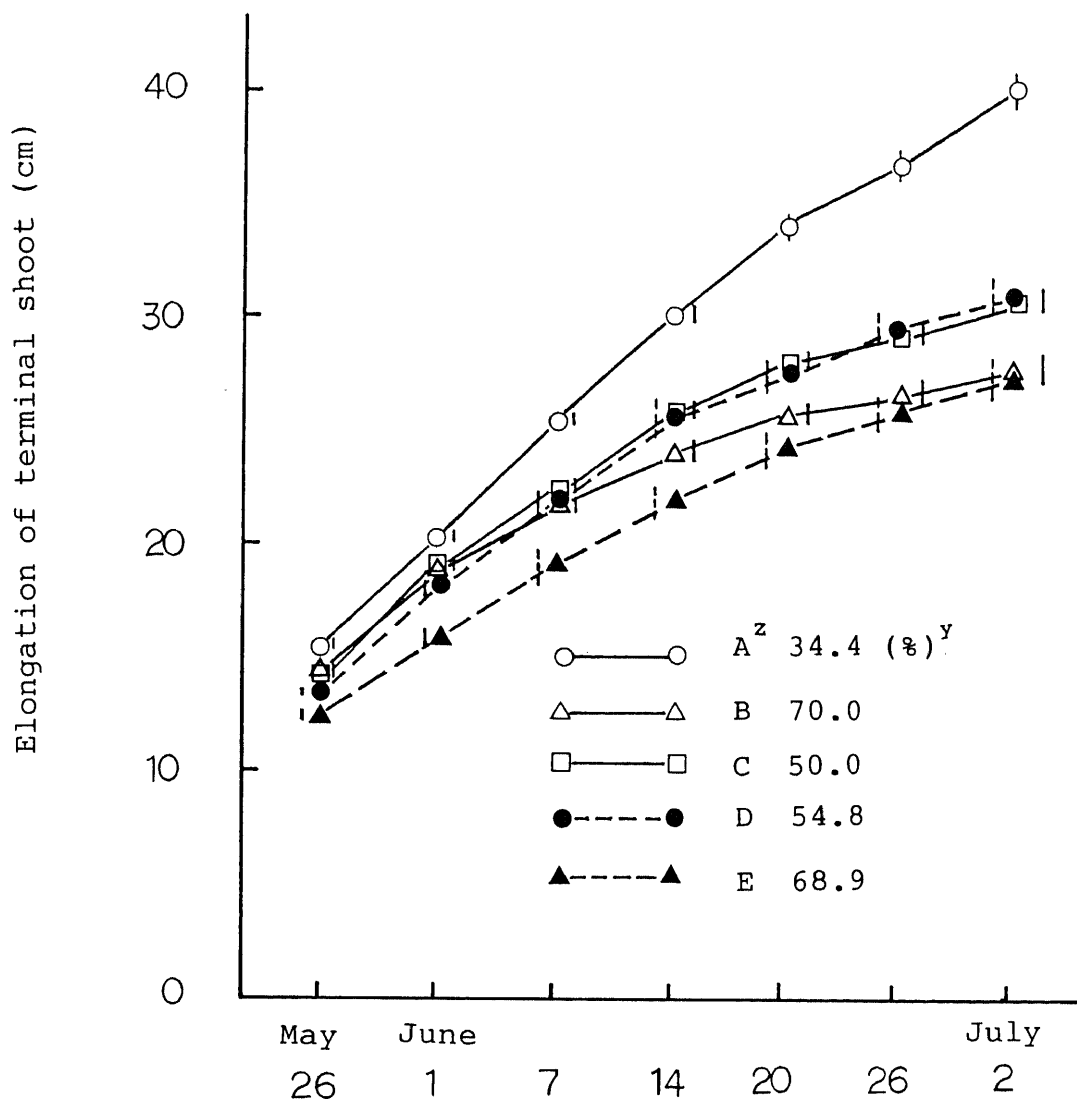


Fig. 5. Effect of fertilizer applications on elongation of terminal shoot (1983).

^zThe same as in Fig. 4.

^yThe rate of suspended elongation of terminal shoot on July 2.

Vertical bars indicate S.E..

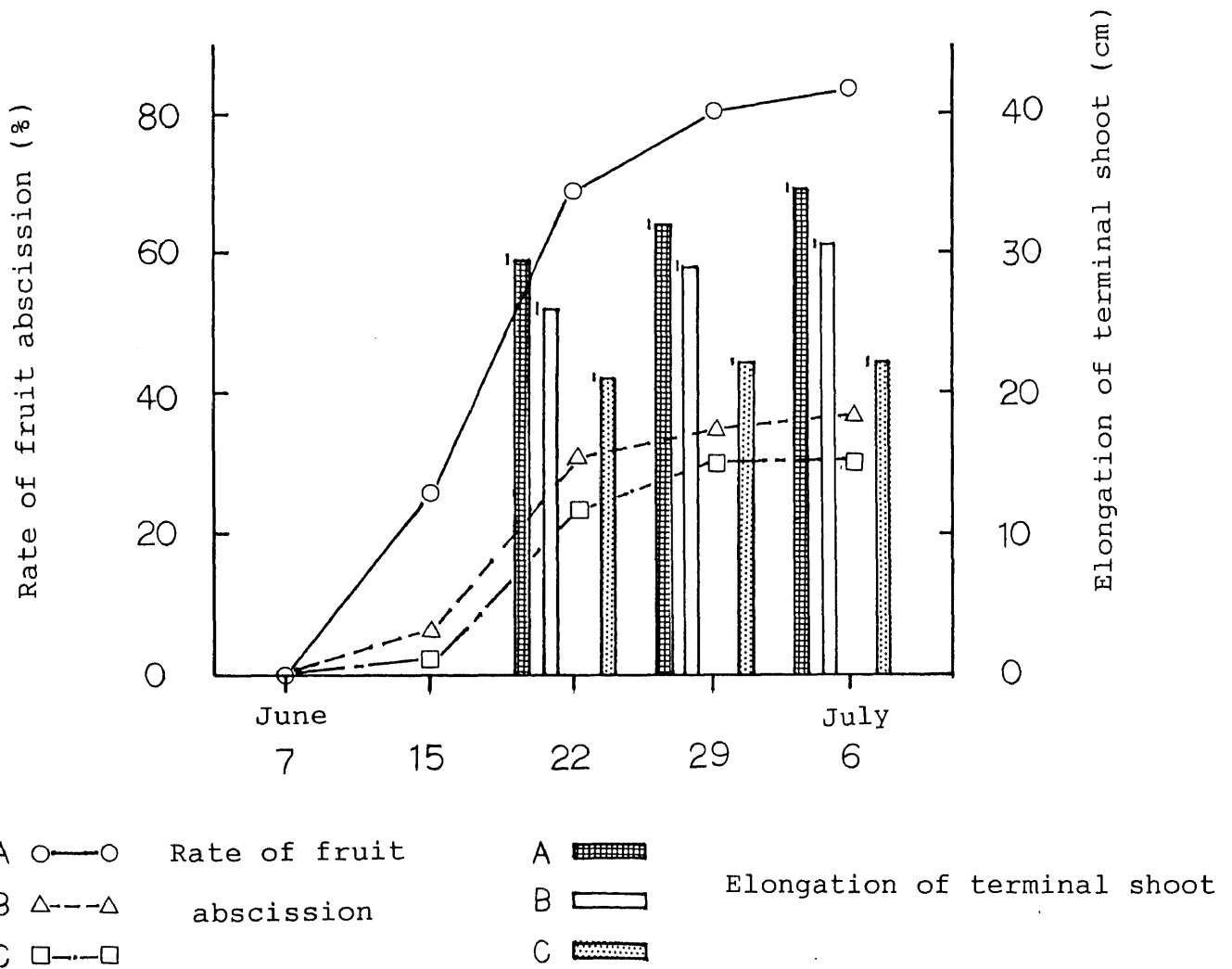


Fig. 6. Effect of prunings on early fruit drop and elongation of terminal shoot (1984).

A: Heavy pruning (50-60%). B: Moderate pruning (30-35%).
(Standard)

C: Light pruning (10-15%).

Parenthesized numbers indicate the rate of decrease of the terminal bud reduced by each pruning.

Vertical bars indicate S.E..

Table 1. Relationship between the meteorological elements after full bloom and the rate of early fruit drop (1979-1985).

Time	R ²	Explanatory variable	Partial regression coefficient	Standard partial regression coefficient	Partial correlation coefficient	Standard error of partial regression coefficient	F-value of partial regression coefficient	Linear multiple regression equation
28-34 days after full bloom	0.974	X2	3.496	0.719	0.970	0.503	48.33**	Y=39.972+
	0.987	X4	-4.521	-0.746	-0.976	0.586	59.48**	3.496X2-
	0.947 ^z	X5	-1.253	-0.540	-0.947	0.245	26.06*	4.521X4-
	36.85**							1.253X5
30-39 days after full bloom	0.930	X3	4.778	0.564	0.904	1.131	17.86*	Y=0.485+
	0.965	X4	-6.684	-0.872	-0.956	1.024	42.62**	4.778X3-
	0.895							6.684X4
	26.68**							
28-34 days after full bloom	0.960	X3	4.062	0.664	0.955	0.730	31.00**	Y=16.338+
	0.980	X4	-5.441	-0.898	-0.974	0.735	54.74**	4.062X3-
	0.920	X5	-0.883	-0.381	-0.875	0.282	9.83*	5.441X4-
	24.07*							0.883X5

Y: Final rate of fruit drop. X1: Max. Temp. X2: Min. Temp.
X3: Ave. Temp. X4: Duration of sunshine. X5: Precipitation.
R²: Coefficient of determination. R: Multiple correlation coefficient.
R̄: Multiple correlation coefficient adjusted for the degrees of freedom.
^z Significant at P<0.01 (**), P<0.05 (*).

Table 2. Effect of fertilizer applications on the mineral element compositions of leaves (1983).

Treatment	N	P	K	Ca	Mg
	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)
A ^z	2.59 ^b	0.19 ^a	1.76 ^{a b}	0.67 ^{a b}	0.32 ^a
B	2.37 ^{a b}	0.20 ^a	1.69 ^a	0.78 ^b	0.36 ^a
C	2.43 ^{a b}	0.18 ^a	1.74 ^{a b}	0.56 ^a	0.32 ^a
D	2.51 ^{a b}	0.22 ^a	1.87 ^{a b}	0.86 ^b	0.31 ^a
E	2.32 ^a	0.22 ^a	2.06 ^b	0.77 ^{a b}	0.31 ^a

Different letters within column represent significant differences according to Duncan's multiple range test, 5% level.

^zThe same as in Fig. 4.

第3章 夜間の高温及び遮光条件が早期落果に及ぼす影響

第1節. 緒言

第2章で早期落果の程度と気象条件との関連について調査した結果、特に最低気温及び日照時間が密接に関連していることを見いだした。

気温や日照は植物の形態や生育に大きく影響する。一般的に、高照度下と低照度下で生育させた植物体では葉の形態が異なり、前者の植物では葉の柵状及び海綿状組織の発育が促され、厚い葉となる²⁰⁾。また逆に、遮光下で生育させた樹の単位葉面積当たりの葉重は、自然下で生育させた樹に比べて低下する^{12)、39)、73)}。Barden¹⁴⁾はリンゴで、この単位面積当たりの葉重は光合成速度と比例することを認めている。

日照の制限は栄養生長への影響のみでなく、果実の着果にも影響を及ぼす。Doudら³⁹⁾はリンゴ‘デリシャス’を、開花前から収穫までの生育期間を通じて、63%日照制限下で生育させたところ、着果は無遮光下で生育した樹の40%程度であったことを報告している。

一方、遮光処理はまた、個々の果実の大きさを抑制するが、遮光処理下で生育している果実と無遮光下で生育している果実の果実温を測定した結果から、果実肥大には遮光による影響以上に、遮光によって生ずる果実温の低下が影響することも推察されている⁷³⁾。温度の上昇は果実の発育初期の細胞分裂を促進し、果実発育の速度を速めるが、一方、30日以上の上昇にわたる加温処理下では、幼果の落果が観察されている⁵⁰⁾。このように、これまでも高温や日照の制限条件が落果を誘発することや樹の生育に影響することが多く報告されているが、これらのごく短期間の環境条件の違いがリンゴ幼果のどの発育段階まで影響して早期落果

を助長するかなどは明らかにされていない。本試験ではこれら二つの条件をそれぞれ4日間ずつ与えて、落果率や果実発育及び新しょう伸長に及ぼす影響を調査し、夜間の高温及び遮光が幼果や樹体に及ぼす影響を明らかにしようとした。

内生生長調節物質の一つであるエチレンは、果実の成熟、花の性決定、器官の脱離など植物体のさまざまな現象に関与している³⁾。器官の脱離現象との関連については、ワタが落葉する前に体内にエチレン発生の増加が観察されたこと¹⁵⁾、ワタの植物体をエチレンガス中に置いたところ落葉が促進されたこと¹⁷⁾などが報告されている。

L- α -(2-aminoethoxyvinyl)glycine (AVG) はエチレン生合成経路 [methionine \rightarrow SAM (S-adenosylmethionine) \rightarrow ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid) \rightarrow ethylene] の中で、SAMからACCへの転換を阻害することでエチレン生成を抑制する^{22, 95, 121, 176, 177)}。この他にもエチレン生産を阻害するものとしてAg⁺^{18, 19, 138)}、Co²⁺^{21, 180)}などが報告されているが、AVGの効果が最も高い²¹⁾とされている。

本試験では夜間の高温条件下及び遮光条件下で、エチレン発生抑制剤AVG^{9, 52, 125)}を果実に散布し、エチレン発生と落果現象がこれらの環境下でどのように関わっているかについても検討した。

第2節. 材料及び方法

1. 夜間の高温及び遮光処理が落果率、果実肥大度ならびに新しょう伸長量に及ぼす影響

M.26台の‘スターキング・デリシャス’8年生樹を供試した。夜間の高

温処理は、リンゴ樹4本ずつを厚さ0.1mmの透明ビニルを張ったパイプハウスで覆い、20℃を保つように設定したサーモスタットに連動させた電気温風器で加温して行った。1983年には第3表に示すように、加温処理はA：5月30日（満開20日後）、B：6月6日（満開27日後）、C：6月13日（満開34日後）からそれぞれ4日間ずつ行った。なお、日中は極端な高温を避けるため、ビニルを解放した。一方、遮光処理は、同様なパイプハウスに寒冷紗（クレモナ600番、遮光率51%）を張り、上記A、B、Cと同じ時期、ならびにD：6月20日（満開41日後）から各々4日間ずつそれぞれ処理した。

各処理区とも、供試果には満開時の5月10日に中心花に‘王林’の花粉を人工受粉して結果した果実を用い、5月26日に側果は全て摘果した。各区とも処理直前に、正常に発育していると思われる50果そうと頂端新しょう20本にラベルした。なお、新しょうは第2章と同様な基準で選択した。落果率の調査は処理開始日より落果が終了したと思われる7月上旬まで毎日ないし隔日に行った。また4日間の処理期間中、果実の赤道部の直径及び新しょう伸長量を測定し、1日当たりの生長量について比較した。さらに、6月3日（満開24日後）より1週間毎に、A：自然下で正常に発育している果実、B：4日間の夜間の高温処理を行った区の正常に発育している果実、C：4日間の遮光処理を行った区の正常に発育している果実、D：果実肥大の停止した果実、E：果梗の黄変した果実を採取し、果実中の還元糖含量の測定を行った。分析試料の果実は、真空凍結乾燥後粉碎し、分析まで-20℃のフリーザーに貯蔵した。糖含量はSomogyi-Nelson¹³⁹⁾法で定量した。

2. 幼果のエチレン発生と呼吸量、及び夜間の高温下ならびに遮光条件

下におけるエチレン発生抑制剤の散布が落果に及ぼす影響

1983年には、5月31日（満開21日後）より1週間毎に果実を採取し、13℃、20℃、25℃下での幼果のエチレン発生量及び呼吸量（二酸化炭素発生量）を測定した。エチレン及び二酸化炭素発生量の測定は、樹上より果実を採取後直ちに実験室内に持ち帰り、そのまま20℃恒温器内に1時間静置した後、横径のほぼ同じ3果を100～300mlの広口ビンに密封し、それぞれの温度の暗黒条件下に静置した。なお、測定は3反復とした。15時間後に広口ビンから3mlのヘッドスペースガスをガスタイトシリンジで採取し、ガスクロマトグラフィー（日立163型）で分析した。測定条件は、3mmφ×2mステンレスカラム、充填剤Porapak Q、カラム温度60℃、キャリアガスHe 30ml/分である。エチレンは水素炎イオン検出器（FID）、二酸化炭素は熱伝導度検出器（TCD）により測定した。

さらに、1984年にはエチレン発生抑制剤の散布が夜間の高温下及び遮光条件下の果実落果に及ぼす影響について調査した。実験には‘スターキング・デリシャス’9年生樹（M.26台）を供試した。6月13日（満開18日後）に200ppmのAVG溶液（展着剤アトロックスBI 0.1%加用、丸和バイオケミカル株式会社製）を、ハンドスプレーによって側枝別に果実のみに散布した。なおその際、果実以外の果そう葉や枝に薬液が飛散しないよう、ビニルでこれらを覆って散布した。試験1と同じ方法による夜間の高温処理を6月14日（満開19日後）から7日間、また、同じく遮光処理を6月13日から5日間それぞれ行った。各々の処理下の散布区とも、試験1と同様にして結果した果実を用い、それぞれの散布時に正常に発育していると思われる果実50果にラベルして、1日おきに果実着果数の調査を行った。また自然条件下で6月13日にAVG 200ppm 溶液を枝別に果実のみに散布し、その後定期的に果実を採取後、同様に密封して20℃暗

黒条件下に静置した後、果実からのエチレン、二酸化炭素発生量を測定した。

第3節. 結果

1. 夜間の高温及び遮光処理が落果率、果実肥大度ならびに新しょう伸長量に及ぼす影響

落果率に及ぼす夜間の高温及び遮光処理の影響を第7図に示した。満開20日後（5月30日）からの処理では、夜間の高温区の平均温度は対照区より3.4～6.9℃高く（第3表）、最終的な落果率は夜間の高温区で18.0%、一方、対照区は26.0%であった。遮光処理区では処理後3日から5日にかけて著しい落果が見られ、この期間のみで、処理前にラベルした果実の68.0%が落果し、最終的には90.0%の落果率となった。満開27日後（6月6日）からの処理では、夜間の高温区の平均温度は対照区より4.0～5.6℃高く、落果は処理後8日目から観察され、最終的には34.0%となった。遮光処理区では落果は処理開始後3日目から観察され、最終的な落果率は36.0%であった。対照区では落果は見られなかった。満開34日後（6月13日）からの処理では、夜間の高温区の平均温度は対照区より4.7～6.4℃高かった。夜間の高温、遮光両処理区とも落果は処理後5日目から始まり、夜間の高温区で12.0%、遮光区で22.0%となった。対照区では落果は観察されなかった。満開41日後（6月20日）からの処理では、遮光区、対照区とも落果は見られなかった。以上より、夜間の高温は満開20日後からの処理では落果を誘発しなかったが、満開27日後からの処理が最も大きく影響し、一方、遮光は満開20日後からの処理が最も激しく落果を促進し、それぞれそれ以降は処理時期が遅くなるにつれて影響が小さくなった。

果実肥大、新しょう伸長量に及ぼす夜間の高温、遮光処理の影響を第8図に示した。夜間の高温処理は果実の日肥大量及び新しょう伸長量を増加させたが、満開27日後、34日後からの処理では、処理開始後4日目には肥大率の低下した果実が現れてきたため、平均の日肥大量は対照区より減少した。これらの果実は10日以内に落果した。一方、遮光処理は各処理時期とも果実の日肥大量を減少させたが、新しょう伸長には影響しなかった。

果実の還元糖含量は、各時期とも1g乾物重当たりでは各々の果実間に差は見られなかったが、1果実当たりでは遮光処理区の果実や生育の停止した果実、果梗の黄変した果実で少なかった(第4表)。

2. 幼果のエチレン発生と呼吸量、及び夜間の高温下ならびに遮光条件下におけるエチレン発生抑制剤の散布が落果に及ぼす影響

異なった温度下での幼果のエチレン、二酸化炭素発生量を第9図に示した。エチレン、二酸化炭素発生量は単位果実重当たりでは、生育の初期ほど多く、また13℃、20℃、25℃の温度下では温度の高いほどその発生量が多かった。また、AVGを散布した果実からのエチレン発生量は明らかに減少し、散布3~9日後では無散布果の8~17%に抑制された。しかしながら、果実の二酸化炭素発生量には影響しなかった(第5表)。

果実へのAVG散布が落果に及ぼす影響を第10図に示した。7日間の夜間の高温区の7:00pmから6:00amまでの平均温度は23.0℃~26.9℃で、戸外よりも4.6℃~7.7℃高かった(第6表)。無散布区では、処理直後から処理4日目にかけて28.0%の落果が観察され、最終的には46.0%の果実が落果した。また、AVG散布区では、最終的な落果率が14.0%と落果を減少させた。一方、遮光処理区ではAVG散布区、無散布区とも処理中

から激しい落果が観察され、最終的な落果率は無散布区が85.0%、A V G散布区が78.0%となり、その影響は明らかでなかった。

第4節. 考察

試験1から、満開後ほぼ40日までの期間における短期間の夜間の高温及び遮光処理が落果を誘発することが明らかとなった。発育初期からの夜間の加温が果実肥大を促進することはこれまでも報告されており^{151、156}、本試験でも同様な結果を示し、また新しょう伸長量も増加させた。このように夜間における最低気温の上昇は、果実肥大及び栄養生長を旺盛にしたが、一方、果実の落果を助長した。そこで、気温の上昇に伴う果実からのエチレン発生量及び呼吸量を調査したところ、外気温が高いほどこれらの発生量は多くなった。本試験では、温度については夜温に限定したため25℃までしか測定しなかったが、エチレンの生産は30℃程度で最も盛んになり、それ以上では減少し始め40℃では完全に停止することが示されている¹⁷⁷。このことから、リンゴの発育初期の幼果でも30℃まではエチレン発生が同様に増加するものと推定される。

果実落果に対するエチレンの促進作用についてはこれまでも報告され^{26、27、34、96、114、120、143、149、150、160、170、174}、千葉ら²⁶はリンゴの幼果期の生理落果の多少は果実からのエチレン発生量と関連するとした。また、Wittenbach¹⁷⁰はオウトウで、機械的に幼果の種子を傷つけたところ、直ちにエチレン発生が増加し果実が落果したが、一方、果肉を傷つけた場合にはエチレン発生が見られず、落果も観察されなかったことを報告している。さらに、山村ら¹⁷⁴は、カキについてnaphthalene-acetic acid (N A A) の散布は落果を促進したが、散布後にエチレン発

生の増加が見られた後、落果が促進されたことを示した。本試験において、果実へのA V G散布による呼吸の増減に及ぼす影響は明らかでなかったが、エチレン発生を明らかに減少させ、夜間の高温処理区においては落果を減少させた。このように、果実からのエチレン発生と落果は密接に関連していることが示唆された。Schneider¹⁴⁴⁾はモモにおいて、エチレン発生剤のエセフォン(2-chloroethylphosphonic acid)処理が葉から果実への糖の転流を減少させたことを報告し、また、Weinbaumら¹⁶⁰⁾も、モモに対するエセフォン散布は小果柄を通じてのオーキシンや糖の転流を抑制し、果径が小さいものほどこの傾向が強かったとしている。オーキシンとエチレンとの関わりについては、オーキシンが組織内に十分に存在しているかぎり、エチレンは器官の脱離を促進しないことが報告されており^{2, 17)}、また、オーキシンは離層形成の進行を抑制することも報告されている⁹²⁾。さらに仁藤¹²⁰⁾は、ブドウの花振いは花房におけるエチレン発生の増加が離層形成を促進した結果生じるとしている。

また、A V Gの果実落果に対する影響については、自然条件下での散布の結果ではあるが、満開時の200ppm散布^{38, 57)}、満開2週間後の1000ppm散布¹⁶⁷⁾、満開時の250ppm散布⁵⁸⁾の効果が最も高かったとする報告、あるいは収穫前の500ppm散布が翌年の落果を減少させた⁵⁹⁾とする報告など、処理時期や濃度が異なるものの、その結果はいずれも早期落果を減少させている。これらの報告及び本試験の結果より、夜間の高温条件下においては、栄養生長や呼吸の増加による養分の消耗により果実間に養分競合が生じたことに加えて、高温によるエチレンの発生が養分や内生長調節物質の移動及び離層形成に影響し、果実間において栄養条件の不良な果実が落果したものと推察される。

一方、本試験の遮光処理下において、A V G散布により、果実からの

エチレン発生が抑制（第5表）されたが、第10図に明らかなように早期落果はほとんど抑制されなかった。このため、エチレン発生を抑制することが必ずしも直接に落果率を減少させるとは考えられなかった。Greene⁵⁸⁾は、収穫前のAVG散布は翌年の着果を促進したが、翌年の花、果実、葉のエチレンレベルは無散布と差がなかったことを示した。また、福井ら⁴⁹⁾はリンゴについて、肥大の停止した果実でもその直後はエチレン発生がほとんど認められなかったため、エチレンは落果に伴う二次的な産物であろうとしている。Nakagawaら¹¹⁵⁾はモモについて、ジベレリン処理が胚の壊死後においても、その着果と果実発育を促進するのに効果があったことを報告している。本試験では、遮光処理下でのAVG散布が落果をほとんど抑制しなかったため、AVG処理と他の内生生長調節物質の変動との関連については調査しなかったが、以上のことから、リンゴの早期落果を減少させるに当たっては、エチレン発生の抑制のみならず他の要因、特に果実発育に重要な役割を持つ種子中のオーキシン、ジベレリン、サイトカイニンのような内生生長調節物質についても検討し、それらの結果を総合的に考慮した上で、対策を考えていかなければならないと考える。

遮光処理区の樹の果実中の還元糖含量は、乾物重当たりでは対照区（自然条件下）と差が見られなかったものの、1果当たりではその含量が減少した。遮光が光合成に及ぼす影響として、Kappel⁷⁸⁾は樹体への遮光の度合が強くなるほど、葉面積当たりの光合成速度が減少することを報告した。このことは同一樹内でも同様で、樹冠の内部ほど日光の透過が悪くなるため、樹冠の外側に比べて葉重が劣り、光合成能力が低下するという¹³²⁾。また、照度が樹体の生育に及ぼす影響について、リンゴ‘デリシャス’を80%遮光下で生育させたところ、枝及び葉の乾物重は

無遮光下で生育した樹のほぼ50%であったことが示されている¹³⁾。さらに遮光処理は果実の日肥大量を低下させ、落果を著しく多くした。黒田ら⁸⁹⁾はモモ果実へのスクロース液の供給が落果を減少させたことを報告し、さらに、Schneider¹⁴²⁾は葉から果実へのスクロースの転流減少は、果実落果への大きな要因となることを示した。リンゴの葉の光補償点は無遮光下(107,600lux)の2%以下⁷³⁾であるが、葉が十分に光合成産物を生成蓄積するためには15,000lux程度の光強度を必要とし⁶⁾、さらに‘デリシャス’の葉の光合成産物生産量は光強度の増加とともに増えることが示されている¹⁰³⁾。これらの結果とも併せ考え、遮光処理下では葉の光合成量の低下による果実への同化産物の供給減少が、落果に大きく影響を与えたものと考えられた。

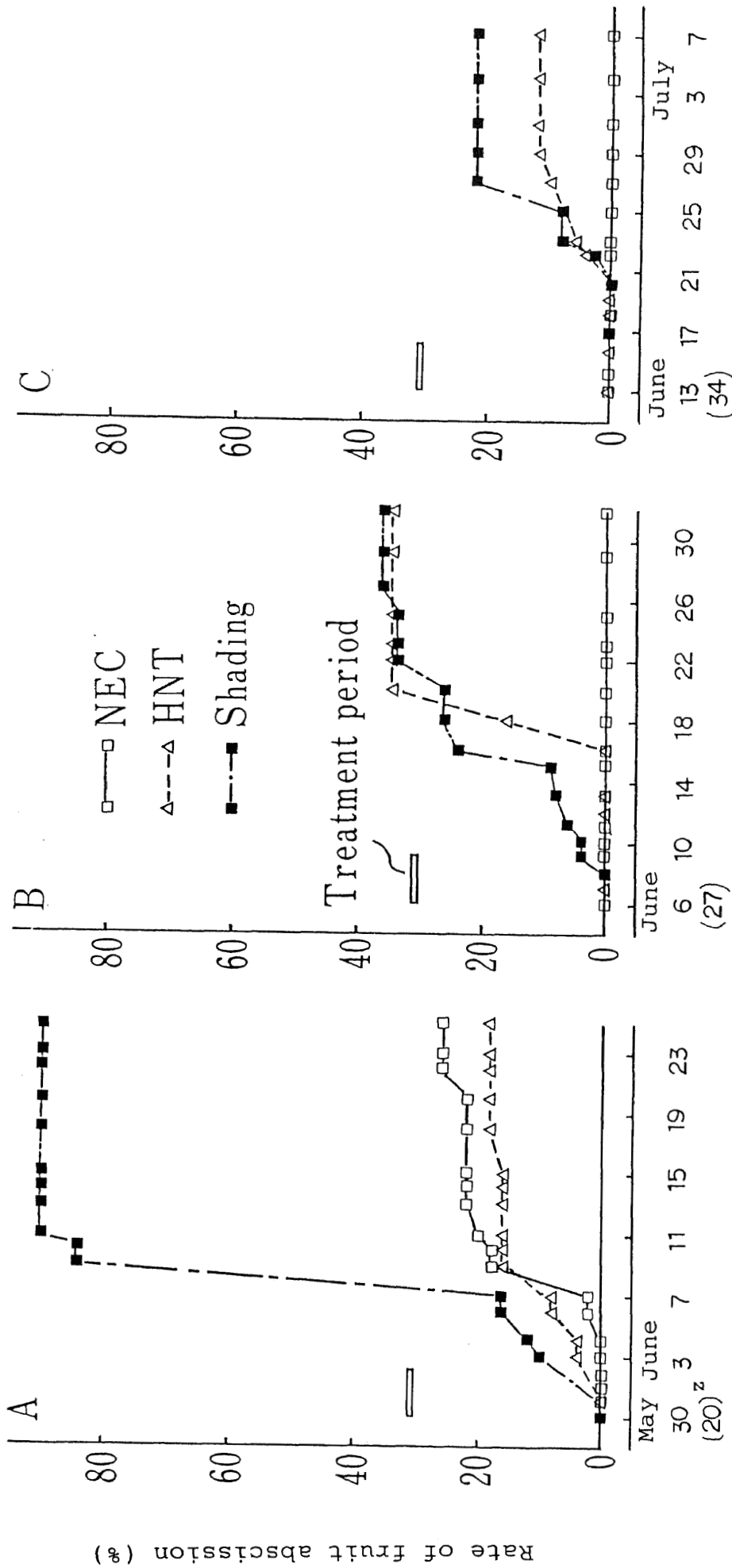
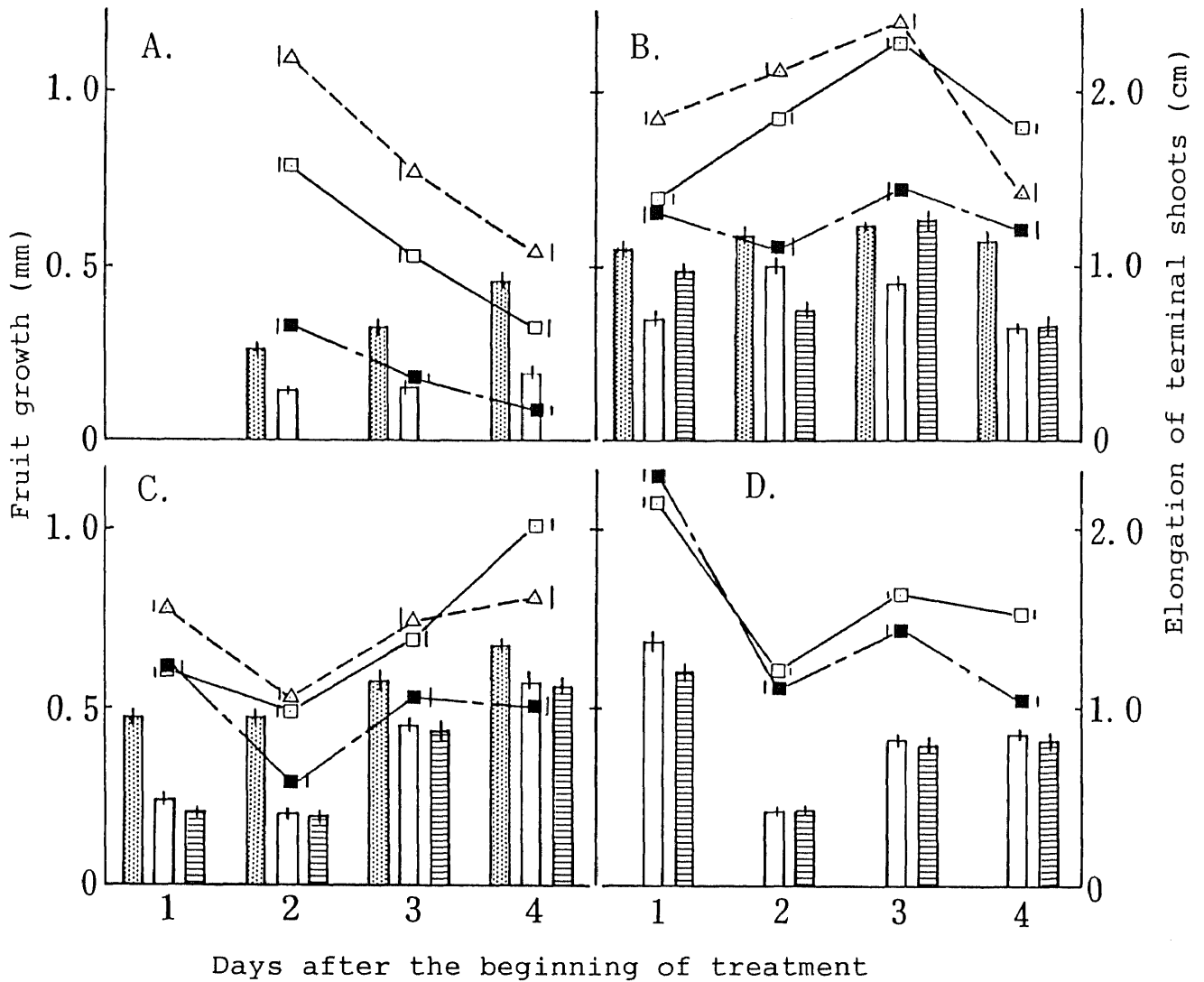


Fig. 7. Effects of high night temperature and shading treatments on fruit abscission (1983).

The treatments were applied for 4 days from (A): 20 days, (B): 27 days and (C): 34 days after full bloom (AFB), respectively. NEC: Natural environmental conditions. HNT: High night temperature. Rate of fruit abscission is expressed as % of fruits treated.

^z Days after full bloom.



Fruit growth: \square — \square Natural environmental conditions,
 \triangle --- \triangle High night temperature, \blacksquare --- \blacksquare Shading. Elongation of
terminal shoots: \square Natural environmental conditions,
 \square High night temperature, \square Shading.

Fig. 8. Effects of high night temperature and shading treatments on the daily rate of fruit growth and elongation of terminal shoots (1983). The treatments were applied for 4 days from (A): 20 days, (B): 27 days, (C): 34 days and (D): 41 days (AFB), respectively. Vertical bars indicate S.E.. Fruit growth indicates the increased transverse diameter per day.

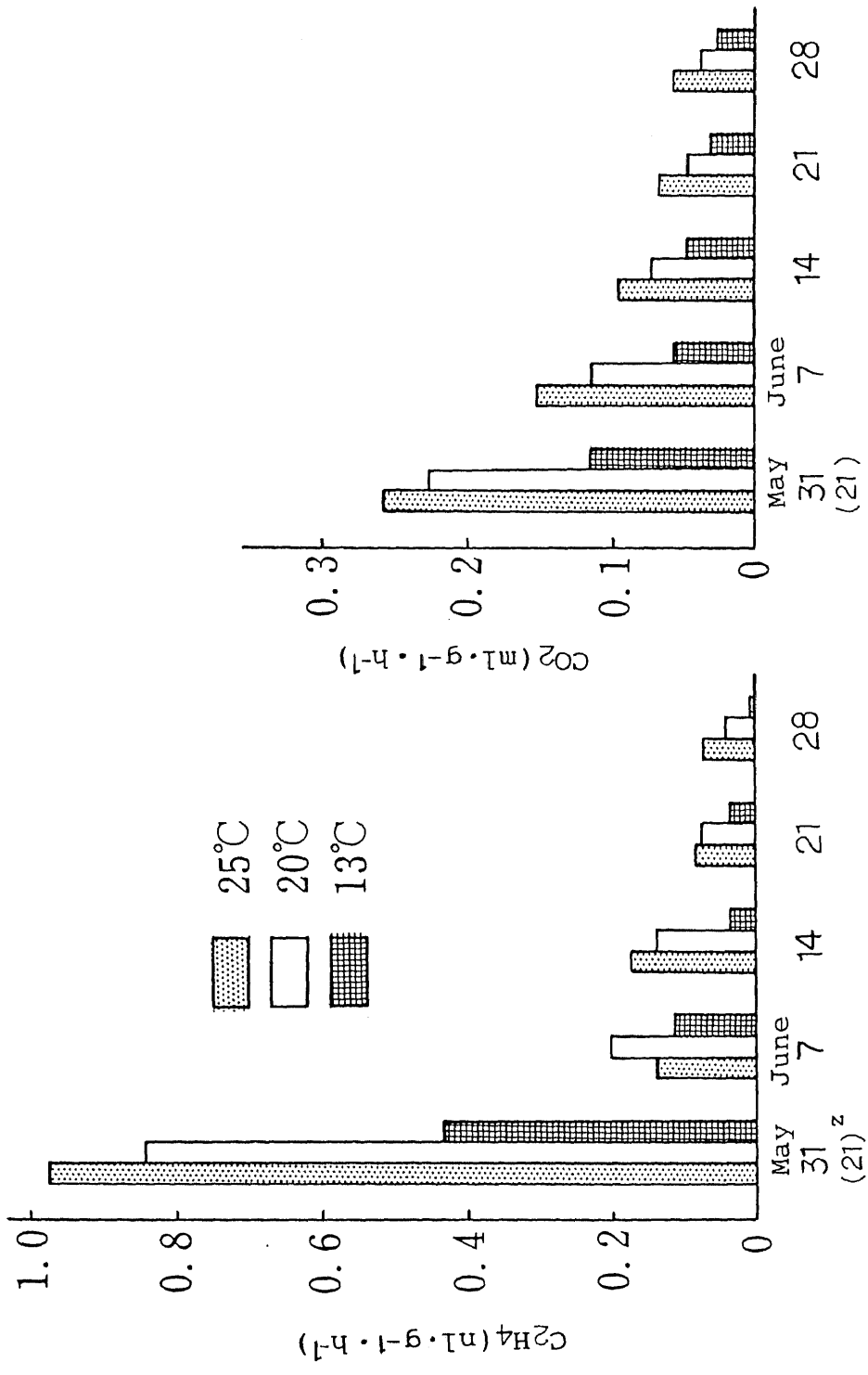


Fig. 9. C_2H_4 and CO_2 production from fruit under various temperature conditions (1983).

Young fruits were collected every week from 21 days AFB (May 31) and kept at 25 °C, 20 °C and 13 °C for 15 hours, respectively.

^zThe same as in Fig. 7.

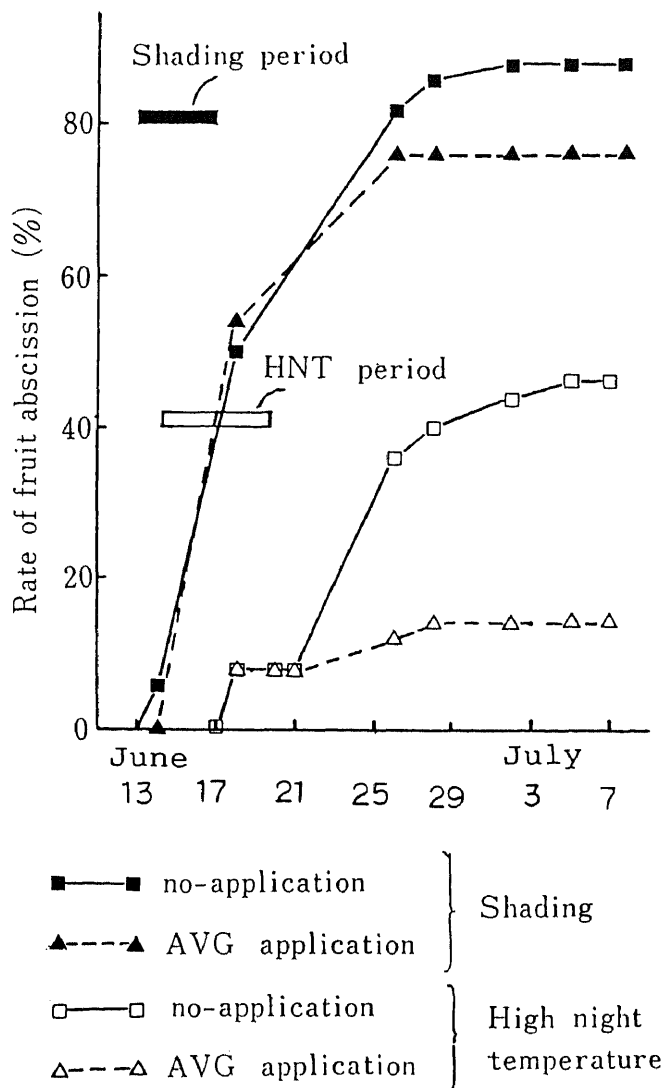


Fig. 10. Effects of AVG application under high night temperature and shading treatments on fruit abscission (1984).

AVG (200ppm solution) was applied on June 13 (18 days AFB).
 The high night temperature treatment (HNT) was applied on June 14-20.
 The shading treatment was applied on June 13-17.

Table 3. Mean night temperature during the night temperature treatment (1983).

Treatment	Mean night temperature(°C) (7.00 pm to 6.00 am)												
	A			B			C						
	May	June		June			June						
	30	31	1	2	6	7	8	9	13	14	15	16	
HNT ^z	19.5	21.8	17.3	16.7	20.2	18.7	21.0	20.1	20.5	18.4	19.1	21.5	
	(828.3) ^x			(880.0)			(874.5)						
NEC ^y	16.1	17.6	11.1	9.8	16.2	13.1	15.8	14.7	14.1	12.9	14.4	16.4	
	(600.6)			(657.8)			(635.8)						

^z HNT:High night temperature obtained by heating the pipe-house.

^y NEC:Natural environmental conditions (mean night temperature outdoors).

^x The total night temperature between 7.00 pm and 6.00 am for 4 days.

Table 4. Reducing sugar content of fruits collected at various stages (1983).

Fruit	Jun.3 (24 days) ^z	Jun.10 (31 days)	Jun.17 (38 days)	Jun.24 (45 days)
A	26.0 ^y (9.4) ^x	33.2 (25.7)	40.3 (46.8)	49.1 (113.3)
B	26.3 (10.1)	35.1 (28.4)	42.0 (57.6)	
C	28.1 (5.0)	35.1 (20.4)	42.1 (47.3)	48.4 (112.4)
D	27.2 (3.7)	37.6 (10.7)	40.5 (20.1)	48.9 (46.3)
E	26.0 (2.3)	34.0 (8.2)	41.5 (14.0)	48.2 (41.7)

A: Fruit growing normally under natural environmental conditions.

B: Fruit growing normally under a high night temperature for 4 days.

C: Fruit growing normally under shading for 4 days.

D: Fruit with interrupted growth.

E: Fruit with yellow peduncle.

^zDays after full bloom

^ymg.g⁻¹ dry weight ^xmg.fruit

Table 5. Effect of AVG application on the C₂H₄ evolution and CO₂ production from fruit (1984).

Treatment	C ₂ H ₄ (10 ³ nl·g ⁻¹ ·h ⁻¹)			CO ₂ (10 ³ ml·g ⁻¹ ·h ⁻¹)								
	June			June								
	15	17	20	23	26	29	15	17	20	23	26	29
AVG	144	5	5	2	19	18	119	89	71	78	86	51
Control	167	29	43	24	22	15	110	86	75	71	79	44

AVG (200ppm solution) was applied on June 13 (18 days AFB).

Table 6. Mean night temperature during the night temperature treatment (1984).

Mean night temperature (°C) (6.00 pm to 6.00 am)							
June							
Treatment	14	15	16	17	18	19	20
	(19) ^x	(20)	(21)	(22)	(23)	(24)	(25)
HNT ^z	23.4	24.9	26.9	25.4	25.6	24.2	23.0
NEC ^y	16.8	19.2	21.4	20.7	21.0	18.5	15.3

^{z,y}The same as in Table 3.

^xThe same as in Fig. 7.

第4章 夜間の高温条件下における早期落果と果実のエチレン発生

第1節. 緒言

多くの植物において、エチレン生産は果実、葉などの器官の脱離に先行して増加する¹³⁶⁾。Lipeら⁹⁶⁾はワタ果実の発育中にエチレン生成の二つのピークが観察されたとし、これらは未熟果の落果及び成熟果の裂開前であったという。また、高橋ら¹⁵⁰⁾は樹上に着果した状態でのカキ果実のエチレン生成と落果との関係を調査しているが、それによると、果実のエチレン放出量は落果の前日から増加し始め、落果当日には急激に増加し落果に至ったことを報告した。これらの報告は、いずれも内生エチレンの生成が生理的な落果に関係していることを示すものであるが、一方、外生的にエチレンガスに曝された条件下でも同様な現象が観察されている。すなわちPollardら¹³¹⁾は、カンキツ果実の着果した枝をエチレンガス中に時間を変えて置いたところ、その時間が長いほど果梗と枝との付着力が減少し、落果しやすくなったことを示した。

エセフオンは、強酸性下では安定した状態にあるが、pH3.5以上では単純な触媒反応によってエチレンに分解される³⁾。Daniellら³⁴⁾は、エセフオンの処理濃度の上昇に伴って、モモの果実と葉における内生エチレンの増加とこれらの離脱が促進されたことを報告し、また、植物体上に散布されたエセフオン溶液は分解してエチレンを発生するとともに、組織の内生エチレン生産も刺激することを報告した。このように、エセフオンは落果を促進する作用性を持っているため、最近では、摘果剤としての利用性が検討されてきている^{44、74、75、81、117、158、171)}。

リンゴ果実は、果梗の基部に離層が形成されて落果に至るが、離脱に

際してはセルラーゼが重要な役割を持っている。すなわち、セルラーゼは離層部での細胞の分離に当たって、細胞壁の加水分解に中心的な役割を演ずる³⁾。Abeles¹⁾は、器官の離脱に関してのエチレンの役割の一つは、細胞分離に必要なセルラーゼの生成を調節することであるとしている。

前章では、夜間の高温下において、エチレン発生抑制剤の処理によって果実からのエチレン発生を抑制した場合、夜間の高温処理のみの対照区に比べて60%以上落果を減少させたことが観察され、落果とエチレン発生が密接に関連していることが示唆された。本試験では早期落果の多い‘スターキング・デリシャス’、早期落果の少ない‘ふじ’及びその中間の‘つがる’の各々について果実からのエチレン発生量を比較し、各品種における早期落果の程度とエチレン発生との関係を検討した。また、落果を促進する夜間の高温条件下でエチレン発生抑制剤のAVGを散布し、また、自然条件下でエチレン発生剤のエセフォンを散布し、夜間の高温条件下でのエチレン発生が落果以前に効果に及ぼす影響についても調査した。

第2節. 材料及び方法

1. ‘つがる’、‘スターキング・デリシャス’、‘ふじ’の早期落果と果実のエチレン発生

1983年から1986年まで、‘つがる’、‘スターキング・デリシャス’、‘ふじ’の8~11年生樹(M.26台)それぞれ3樹を用いた。供試果には、満開時に‘玉林’の花粉を人工受粉して結果した果実を用い、満開10~15日後に正常に発育していると思われる150果にラベルし、同時に側果は

すべて摘果した。落果波相の調査は、各年を通じて満開15日後から3～5日間隔で早期落果が終了したと思われる7月上旬まで行った。

また、1985年には5月28日（満開15日後）から7月3日（満開51日後）まで3～5日毎に上記3品種の果実を採取し、果実からのエチレン発生量を測定した。エチレン発生量は第3章と同様に、広口ビンに果実を密封した後20℃暗黒条件下に静置し、発生したヘッドスペースガスをガスクロマトグラフィー（FID）で分析した。

2. 離層形成、離層部のセルラーゼ活性ならびに種子発育に及ぼす

A V G 及びエセフォンの影響

実験には早期落果率の高い‘スターキング・デリシャス’9年生樹（M.26台）を供試した。試験1と同様、供試果には‘王林’の花粉を人工受粉して結果した果実を用い、側果はすべて摘果した。A V Gの影響に関する実験では、A：1986年6月7日に、枝別に果実のみにハンドスプレーでA V G 500ppm溶液（展着剤サントクテン0.01%、山本農薬株式会社製、以下略す）を散布後、6月9日（満開23日後）より4日間、また同様に、B：6月12日に果実にA V G 500ppm溶液を散布後6月16日（満開30日後）より7日間、第3章のように0.1mm透明ビニルを張ったパイプハウスでリンゴ樹4本ずつを覆い、20℃に設定のサーモスタットを付けた電気温風器を用いて、それぞれ夜間（6.00pm～6.00am）に加温処理を行った。エセフォンの影響に関する実験では、C：6月8日（満開23日後）にエセフォン100ppm溶液、D：6月18日（満開32日後）にエセフォン300ppm溶液をそれぞれ樹全体に肩掛け式噴霧器で散布した。

A、B、C、D各処理区の落果波相の調査は、それぞれの散布直前に正常に発育していると思われる50果にラベルして行った。このうちA区

のAVG散布果と無散布果については、収穫時に果重、果実硬度、果汁の屈折計示度とリンゴ酸含量について調査し、その散布が果実品質に及ぼす影響を精査した。なお、果実硬度は果実硬度計（マグネステーラー径11mm針）を用いて、果実赤道部の相対する2カ所を測定しその平均値を提示し、また屈折計示度はBrixで示し、酸含量は酸滴定法によってリンゴ酸含量に換算して表示した。また、これらの処理が離層部のセルラーゼ活性や種子の発育に及ぼす影響について明らかにするため、その測定と観察には、正常に発育している各処理区で代表的な50果を採取して行った。なお、幼果内の種子については褐変や萎縮の認められたものを発育の停止したものとみなした。

離層部組織の観察に当たっては、まず果梗と果台の接合部を採取後、FAA液に固定した。その後、n-ブタノールシリーズ、すなわち①水洗い→②30%エタノール（3時間）→③50%エタノール（3時間）→④70%エタノール（3時間）→⑤85%エタノール（1時間）→⑥80%エタノール65cc+n-ブタノール35cc（1時間）→⑦90%エタノール45cc+n-ブタノール55cc（1時間）→⑧無水エタノール25cc+n-ブタノール75cc（1時間）→⑨n-ブタノール（2時間）の順で脱水した後、パラフィン浸漬した。その後、回転式ミクロトームを用いて厚さ15 μ mの縦断切片を作り、ヘマトキシリン液で染色した後カナダバルサムを用いて封入し観察した。

セルラーゼ活性は、Iwahoriら⁶⁹⁾の方法に従って行った。すなわち、果梗と果台部の間の離層部を含む組織を約2mmの厚さに切り取り、1gの重さとした。この操作には40~50個の果実を用いた。その後100mgのポリクラールATと5mgのL-アスコルビン酸ナトリウム塩を加え、67mMリン酸カリ緩衝液（pH7）5ml中でホモジェナイザーを用いて均質に混合し、その後遠心分離した。上記の操作は0 $^{\circ}$ C~1 $^{\circ}$ C下で行った。遠心分離後、上

澄み液（粗酵素液）2mlとカルボキシメチルセルロース（CMC）0.8%溶液4mlをオストワルドの粘度計に入れて測定した。セルラーゼ活性の計算式は以下の通りである。

$$\text{セルラーゼ活性(\%)} = \frac{a - b}{a - c} \times 100$$

a: 混合直後の溶液の流下時間

b: 30℃で20時間静置後の溶液の流下時間

c: CMC溶液の流下時間

第3節. 結果

1. ‘つがる’、‘スターキング・デリシャス’、‘ふじ’の早期落果と果実のエチレン発生

1983年から1986年までの3品種の落果率を第11図に示した。1983年の最終的な落果率は、‘つがる’が37.1%、‘スターキング・デリシャス’が58.6%、そして‘ふじ’は18.4%であった。1984年には‘スターキング・デリシャス’の落果率は56.0%となったが、‘ふじ’では落果がみられなかった。1985年は‘つがる’の落果率が4.0%に対して‘スターキング・デリシャス’で40.9%、一方、‘ふじ’では落果が観察されなかった。1986年は‘つがる’の落果率が5.3%、‘スターキング・デリシャス’が34.0%、そして‘ふじ’は2.7%となった。このように、4年間を通じて‘スターキング・デリシャス’の落果率が最も高く、次いで‘つがる’、そして‘ふじ’の落果は非常に少なかった。

第12図はこれら各品種の果実からのエチレン発生量を示す。単位果実重当たりのエチレン発生量は、満開15日後（5月28日）から満開51日後

(7月3日)までの調査期間を通じて、‘スターキング・デリシャス’が他の2品種に比べて2~8倍高かった。一方、‘つがる’と‘ふじ’では、6月5日(満開23日後)のエチレン発生量は‘つがる’ $0.311 \text{ nl} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 、‘ふじ’ $0.388 \text{ nl} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ と‘ふじ’が多かったものの、その他の時期ではいずれも‘つがる’のエチレン発生量が‘ふじ’に比べ多かった。また、1果実当たりでも‘スターキング・デリシャス’のエチレン発生量が最も多かった。6月14日(満開32日後)には‘つがる’が‘ふじ’に比べてやや低下したが、その他の時期では‘つがる’、‘ふじ’の順で続いた。

2. 離層形成、離層部のセルラーゼ活性ならびに種子発育に及ぼす

A V G 及びエセフォン散布の影響

第13図及び14図は、‘スターキング・デリシャス’の果実からのエチレン発生、落果率ならびに離層部のセルラーゼ活性に及ぼすA V G 500ppm 散布の影響を示す。A V G 500ppm 溶液の散布は、散布後の日数の経過とともに徐々に無散布区との差は少なくなっていたものの、果実からのエチレン発生量を散布25日後まで抑制した(第13図)。6月9日(満開23日後)からの夜間の高温処理区の平均温度は、第7表に示すように $19.2 \sim 20.9^{\circ}\text{C}$ であった。無散布区では夜間の高温処理後4日目から落果が観察され、処理後18日目までに48.0%が落果し、最終的な落果率は50.0%であった。一方、A V G 散布区でも落果が観察されたが、最終的な落果率は8.0%に過ぎなかった。

さらに、6月13日(A V G 散布6日後)及び6月19日(A V G 散布12日後)の果梗と果台部の間の離層部を含む組織のセルラーゼ活性は、それぞれA V G 散布区の果実が40.6%、31.0%、一方、無散布区の果実が41.2%、

46.8%と無散布果に比べてA V G 散布果で低かった(14図-A)。6月16日(満開30日後)からの夜間の高温処理区の平均温度は、20.2~23.7℃であった(第7表)。無散布区では処理後から急激な落果が観察され、処理後3日目までに44.0%、処理後8日目までに88.0%が落果し、最終的には90.0%の落果率となった。一方、A V G 散布区では、処理後3日目までに12.0%、8日目までに18.0%、10日目まで24.0%と徐々に落果し、最終的な落果率は26.0%であった。また6月23日(A V G 散布11日後)のセルラーゼ活性は、A V G 散布果が40.3%、無散布果が60.2%と、その活性はA V G 散布果で低かった(14図-B)。

第15図及び16図は果実からのエチレン発生、落果率ならびに離層部のセルラーゼ活性に及ぼすエセフォン散布の影響を示す。6月8日(満開22日後)に散布したエセフォン100ppm処理果では、散布後2日目(6月10日)のエチレン発生量は $4.8\text{nl} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ と無散布果の $1.87\text{nl} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ に比べ、ほぼ2.6倍となった。落果は散布9日後から徐々に始まり、最終的な落果率は無散布の18.0%に対して72.0%であった(15図-A)。一方、離層部のセルラーゼ活性は6月16日(散布8日後)まで無散布と差が少なかったが、6月18日以降に高くなった(16図-A)。また、6月18日(満開32日後)のエセフォン300ppm処理果では、散布後2日目(6月20日)のエチレン発生量は $5.46\text{nl} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ と、無散布果の $0.386\text{nl} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ に比べ約14.1倍となった。散布6~7日後に80%の幼果が急激に落果し、最終的には全果実が落果した(15図-B)。一方、離層部のセルラーゼ活性は6月21日(散布3日後)から急激に高くなった(16図-B)。このように散布の時期はそれぞれ異なったが、濃度の影響は鋭敏に現れた。

離層は果梗の基部に観察され、その厚さは約 $100\mu\text{m}$ であった(第17図)。第8表にはA V G 及びエセフォン処理が種子の発育停止率に及ぼす影響を

示した。6月9日～13日の夜間の高温処理区において、6月19日（A V G 散布12日後）におけるA V G 散布果の種子の発育停止率は14.4%、一方、無散布果では37.7%であった。また、6月16日～23日の夜間の高温処理区で、6月23日（A V G 散布11日後）におけるA V G 散布果の種子の発育停止率は6.7%、無散布果では24.1%であった。このように各々の夜間の高温処理区で、無散布に比べA V G 散布は種子の発育停止率を低下させた。また、エセフォン100ppm散布区では、散布後の経過日数とともに種子の発育停止率が高くなった。一方、エセフォン300ppm散布区では、無散布区と大きな差が見られなかった。

第9表はA V G 散布が収穫時の果実品質に及ぼす影響を示す。A V G 散布果では果重が無散布果の274.2gに対して223.8gと減少していた以外は、果実硬度ならびに果汁中の可溶性固形物、リンゴ酸含量には無散布果と大きな差はなかった。

第4節. 考察

生育初期の果実において、種子の存在は果実の発育に重要であり、特に種子中のホルモン様物質は果実生育の多くの局面を制御している^{93, 105, 172}。久米ら⁸⁷は種子数と早期落果との関連を見るため、リンゴ‘スターキング・デリシャス’と‘ふじ’を用い、雌ずいを切除することによって種子数を制限した。それによると、両品種とも最も種子数の少ない区で落果率が高く、逆に最も種子数の多い区では落果率が低かったという。また、Weinbaumら¹⁵⁹は、摘果剤のN A A及びN A C（1-naphthyl N-methyl carbamate）が散布された果実では処理後2日以内に種子の生長量が減少し、さらにN A Aは種子組織を萎縮させたことを報

告した。本試験でもエセフォン100ppm処理は、散布後の日数が多くなるとともに種子の発育停止率を増加させた。このことに関して、エセフォン処理が落果を誘発する以前に、果実あるいは種子発育のいずれに優先的に影響を及ぼしたかについては必ずしも明らかでないが、種子の観察には正常に発育している果実を用いたため、果実発育が停止する以前に種子の発育停止が生じたものと考えられた。これに対してエセフォン300ppm処理は、種子の発育に影響を及ぼす以前に、本試験で観察されたように果梗と果台間の離層部のセルラーゼ活性を急激に高め、落果を発生させたと考えられた。山村ら¹⁷³⁾はカキ果実の落果とセルラーゼ活性との関係を調査したところ、落果の観察される時期にはセルラーゼ活性が著しく高く、落果のみられない時期ではその活性が低かったことを示した。また、Greenbergら⁵⁶⁾及びHubermanら⁶⁷⁾はカンキツ果実で、セルラーゼとポリガラクチュロナーゼの活性は落果直前から落果中にかけて増加し、これらの活性は離層部付近に局在していたことを報告した。さらに、2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D) の散布が離層部のセルラーゼ活性を低下させ落果を抑制し、一方、エチレンガスに曝したり、エセフォンの散布はこの活性を増加させ落果率も高かったことがカンキツで示されている^{55, 181)}。このようにセルラーゼ活性の増減は落果現象と密接に関連し、本試験で得られたセルラーゼ活性に関する結果もこれらの報告を支持する。

エチレンの作用性に関して、Beyer^{16, 17)}は、ワタやマメ類の葉身をエチレンガス中に置いたところ、葉身から葉柄へのオーキシン転流が減少し落葉も促進されたが、空気中に戻すとオーキシン転流がしだいに増加し落葉も抑えられたとした。さらにRaminaら¹³⁵⁾は、モモ果実へのエセフォンの処理によって離層を通してのindoleacetic acid (IAA) の転

流が減少し、この転流の減少は落果に先行したことを報告している。一方、Pallusら¹²⁶⁾は、ラッカセイを用いて光合成との関連を検討したところ、エチレンガスに曝した時間が長くなるほど葉で合成される光合成産物量が減少し、これは葉の気孔の開閉が影響されるためであろうとしている。また、Weinbaumら¹⁶¹⁾はプルーンの枝へのエセフォン300ppm散布が4日以内に果実の乾物重を減少させた結果から、果実への同化物の移動がエチレンにより抑制されたことを推測している。さらに、エチレン発生剤のCGA-15281(2-chloroethyl-methylbis-phenylmethoxy-silane)のモモ果実への散布が、葉から果実への光合成産物の移動を抑制したことが報告されている⁸⁵⁾。

Ebertら⁴²⁾は、リンゴ‘キング・オブ・ザ・ピピン’、‘ゴールデン・デリシャス’果実のエチレン発生量は生育初期ほど多いことを報告した。本試験で供試した3品種も同様な性質を示し、そして‘スターキング・デリシャス’のエチレン発生量が満開15日後から51日後までの調査期間を通じて最も多かった。果実や葉の脱離現象、及びそれに密接に関連するエチレン発生には環境要因が大きく影響し^{3, 7, 35, 61, 95, 104, 166)}、第3章で明らかにされたように、25℃までのうちのより高い温度は幼果の内生エチレンの発生量を増加させる。したがって、エチレン発生量の少ない‘ふじ’、‘つがる’に比べてエチレン発生量の多い‘スターキング・デリシャス’では、夜間の高温のような温度が関与する条件下では、エセフォン100ppm散布区と同様に、増加した内生エチレンのために離層部へのホルモン様物質の移行が阻害されたこと^{15, 17, 135)}とともに、果実への光合成産物の供給が抑制されたこと^{85, 126, 161)}に起因する種子の発育阻害のため、種子で生産される内生生長調節物質が減少し^{2, 92, 115)}、これらが原因して落果に至ったことが推察される。このことは、エチレン

発生阻害剤であるA V Gを散布し果実からの内生エチレンの発生を減少させると、種子の発育停止と落果を減少させた本試験からも確認されることである。なお、6月9日（満開23日後）から4日間の夜間の高温処理下に比べて、処理時期の遅い6月16日（満開30日後）から7日間の処理下で、A V G散布区、無散布区とも落果率が高かったのは、各々の処理期間の相違によるものと考えられる。以上のようなことから、前章で観察されたように遮光処理下ではA V Gを散布した場合でも幼果の落果がかなり誘発されたため、エチレンは落果を誘引する本質とは考えられないが、本試験のような夜間の高温という、落果の誘発が予想される気象ならびに栽培環境下では、エチレンは種子の発育停止、あるいはそれに伴う種子から離層部への内生生長調節物質の供給減少⁹⁷⁾に起因して生じる離層形成に関与する酵素の活性化などを通じて、離層形成から落果への誘引的な作用をしたものと推察される。

A V G処理による落果率の減少についてはこれまでも確認されているが^{28, 168)}、これらの報告でのA V G散布は、葉、枝、果実を含む樹全体に処理されている。そのため落果率の減少は、エチレン発生の抑制とともに栄養生長の制御³³⁾によっても影響されていると考えられる。しかしながら本試験によって、果実のみへの散布でも落果を抑制できることが明らかとなった。一方、A V G散布果では果重が減少したが、このことについてA V G散布によって落果が抑制され過着果となったためであることも推察されているが¹⁶⁷⁾、枝別に処理した本試験の結果から、果重の減少はむしろA V Gの直接的な作用によるものと考えられる。

以上により、夜間の高温下での落果はエチレンの発生が多くなったため、種子の発育が阻害されるために起こり、そのような気象条件下では果実からのエチレン発生を抑制することによって落果を減少させること

のことができることが確認された。

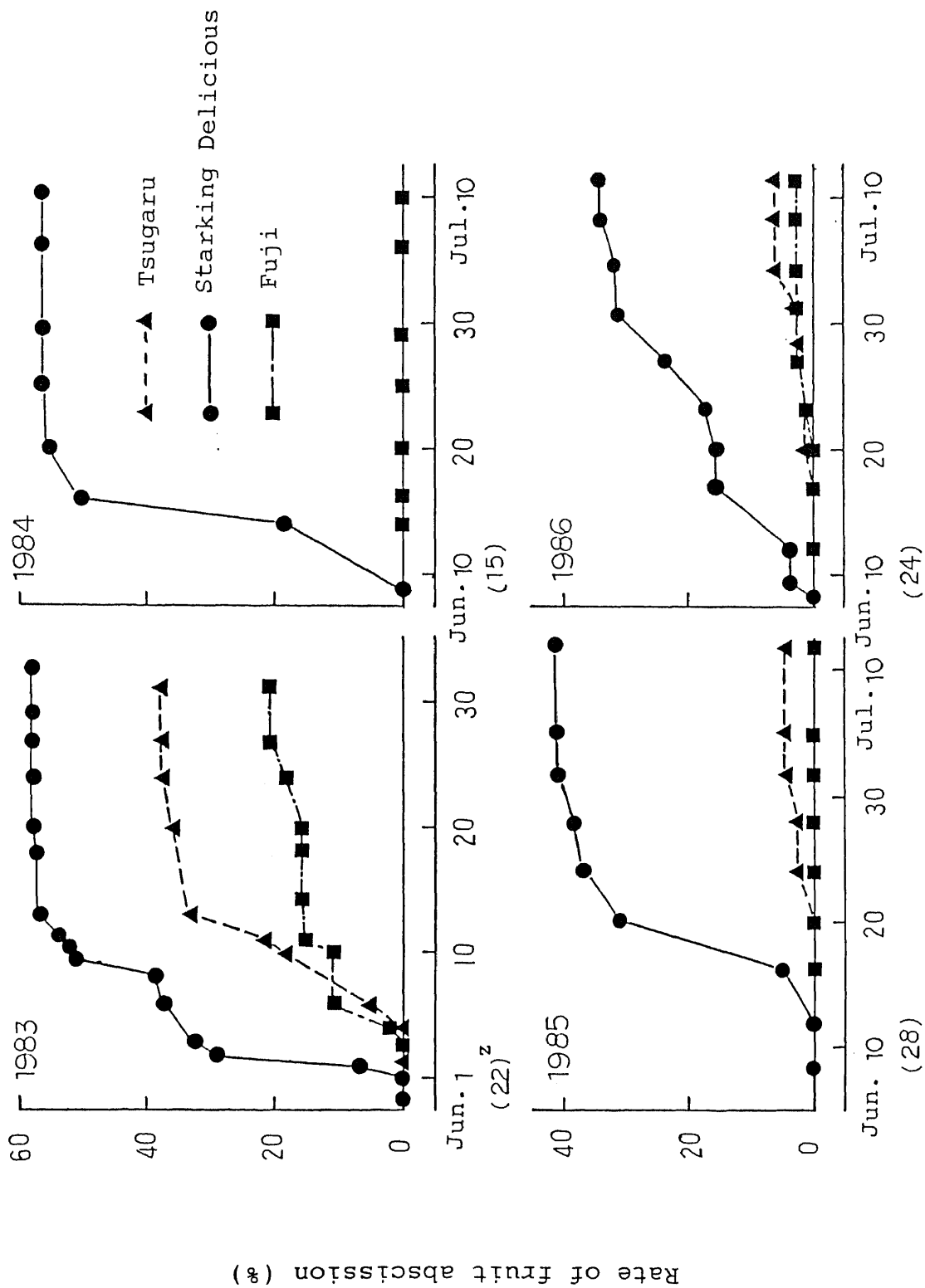


Fig. 11. Rate of early fruit drop of apple cultivars Tsugaru, Starking Delicious and Fuji in 1983-1986.

^z Days after full bloom.

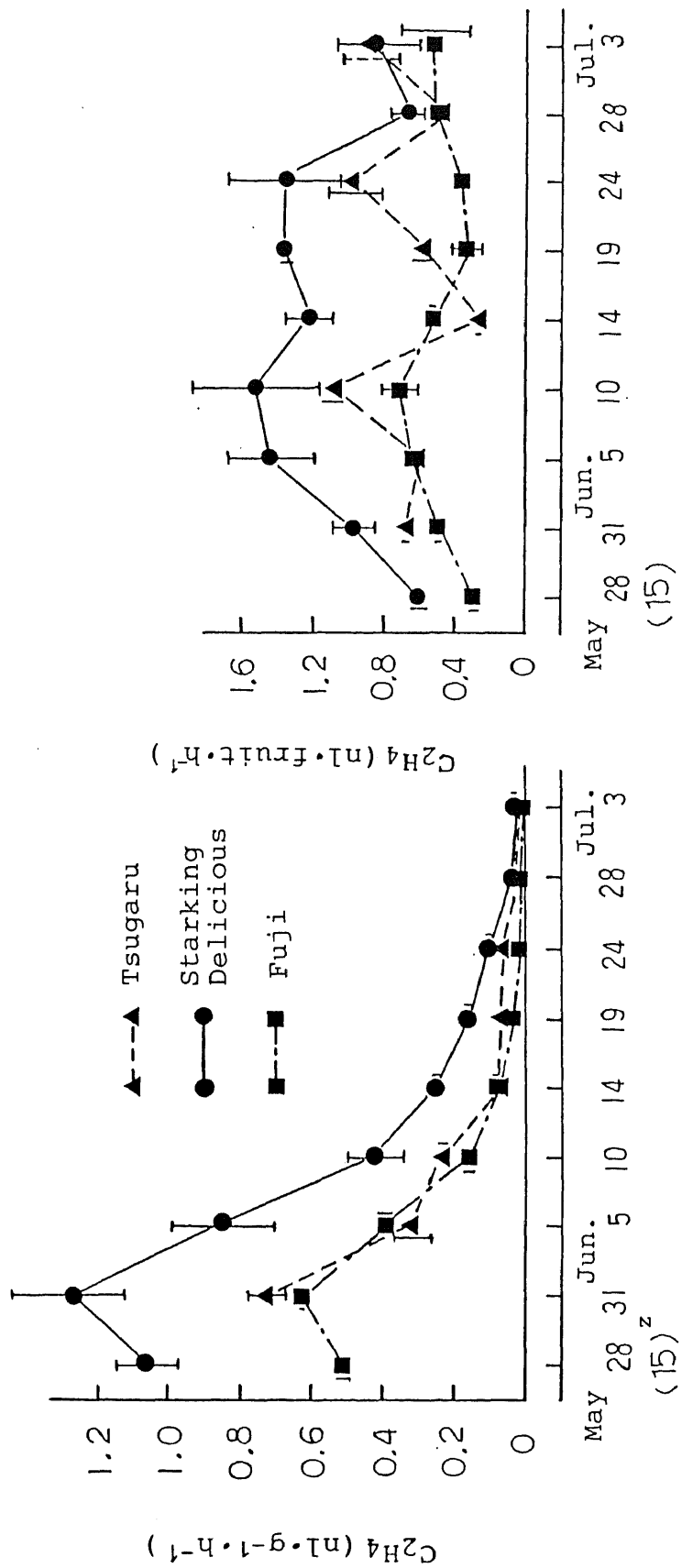


Fig. 12. Ethylene evolution from young fruits of the apple cultivars

Tsugaru, Starking Delicious and Fuji (1985).

^zThe same as in Fig. 11.

Vertical bars indicate S.E...

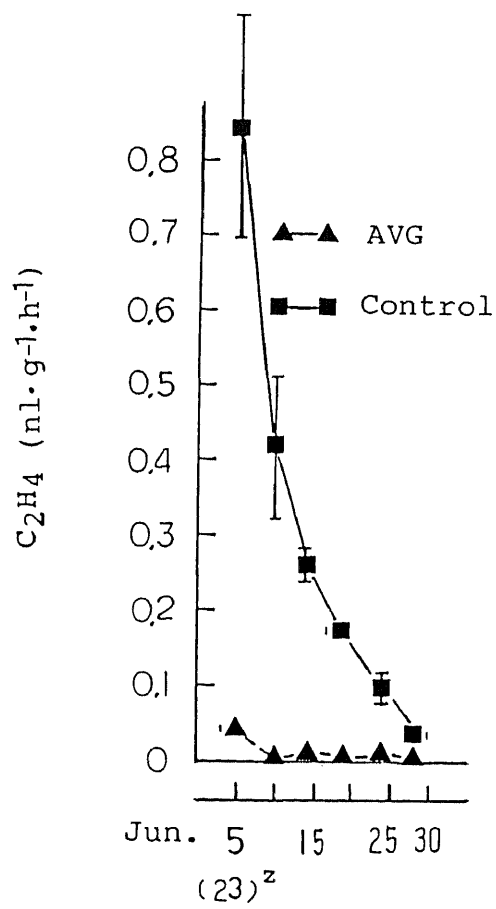


Fig. 13. Effect of AVG application on ethylene evolution from 'Starking Delicious' fruit (1985).

^zThe same as in Fig. 11.

Vertical bars indicate S.E..

AVG solution (500ppm) was applied on June 3.

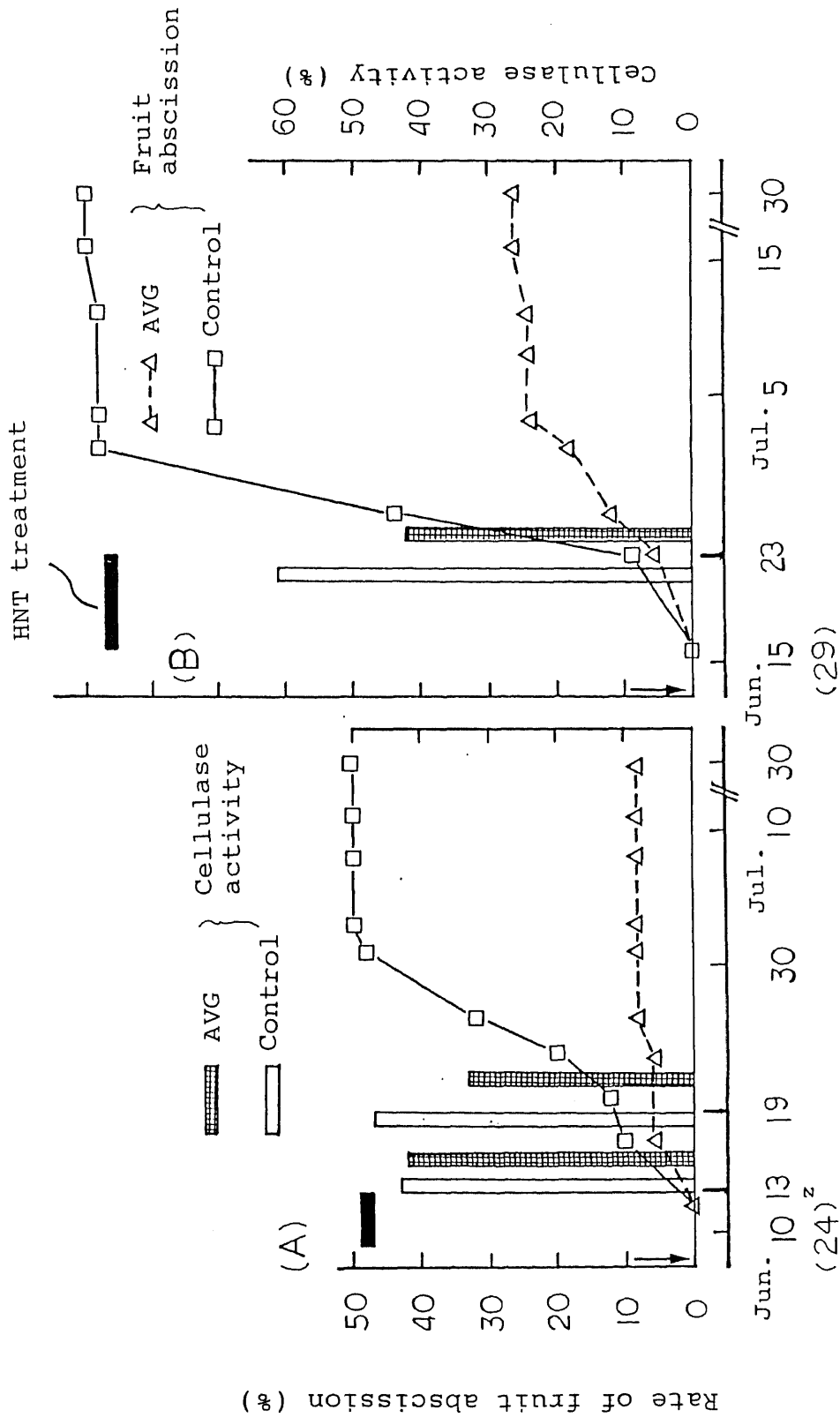


Fig. 14. Effect of AVG application on the rate of fruit abscission and cellulase activity in the abscission zone ('Starking Delicious') (1986). The arrow (↓) indicates the day when the AVG (500ppm solution) was sprayed. ^zThe same as in Fig. 11. HNT: High night temperature.

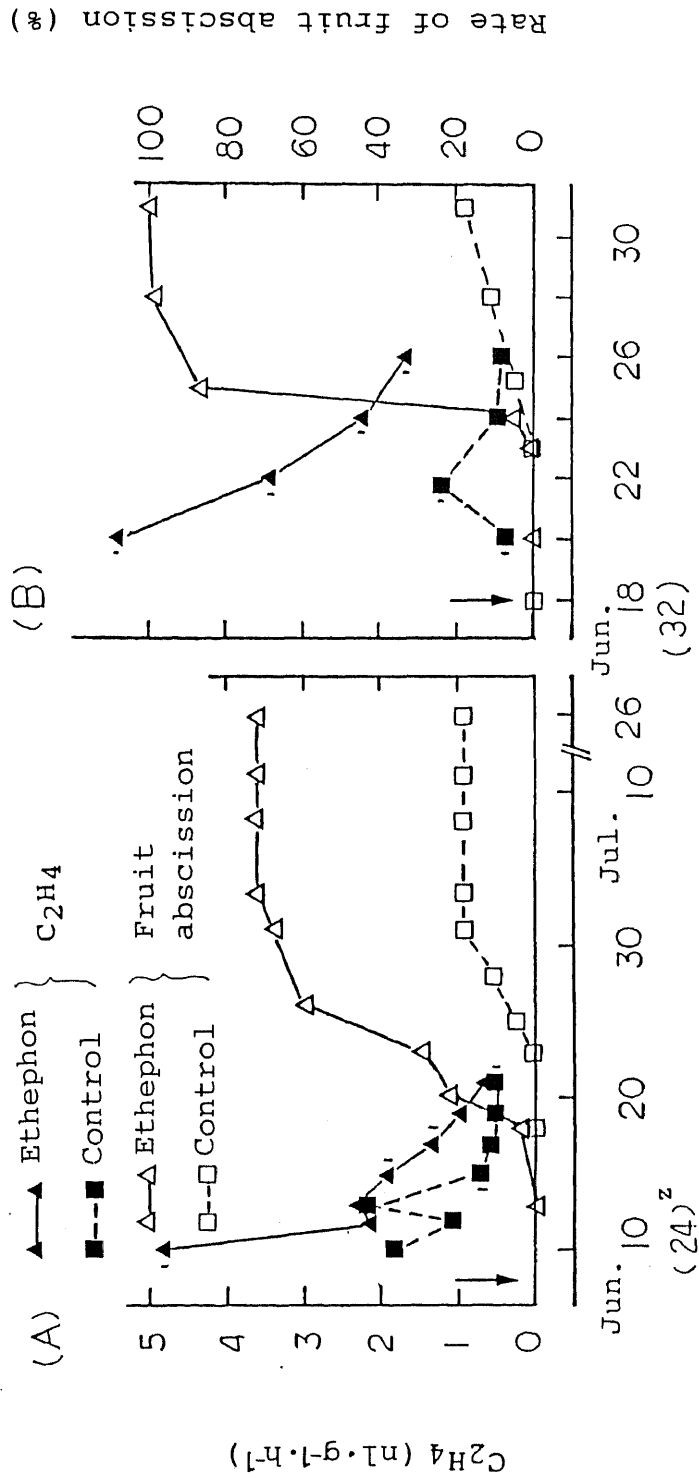


Fig. 15. Effect of ethephon application on the rate of fruit abscission and ethylene evolution from fruit ('Starking Delicious') (1986).

^zThe same as in Fig. 11. Vertical bars indicate S.E..

The arrow (\downarrow) indicates the day when the ethephon solution

(A:100ppm, B:300ppm) was sprayed.

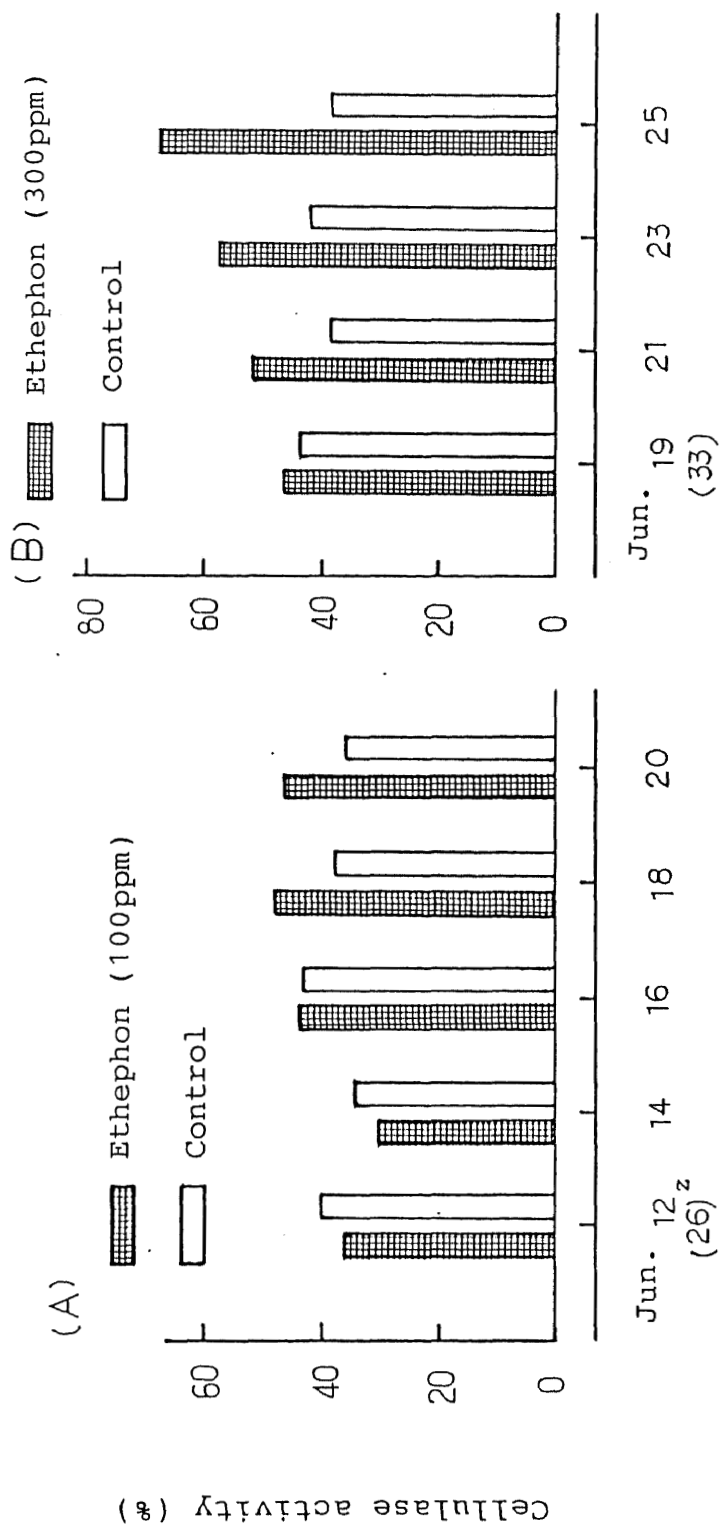


Fig. 16. Effect of ethephon application on cellulase activity in the abscission zone ('Starking Delicious') (1986).

^zThe same as in Fig. 11.

Ethephon was sprayed on June 8 (100ppm) and June 18 (300ppm), respectively.

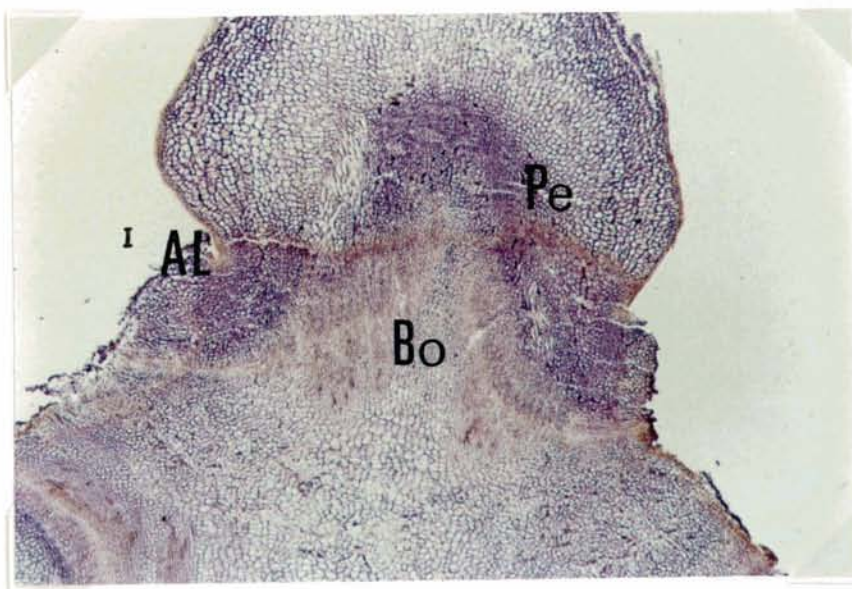


Fig. 17. Abscission layer formed at the junction between the peduncle and bourse of 'Starking Delicious' apple fruit (June 12 (26 days AFB), 1986). Pe: Peduncle. Bo: Bourse.

Al: Abscission layer.

Bar is 100 μ m.

Table 7. Mean temperature during the high night-temperature (HNT) treatment (1986).

Treatment	Mean temperature (°C) (6.00 pm to 6.00 am)											
	A						B					
	June 9	10	11	12	June 16	17	18	19	20	21	22	
HNT	20.9	19.8	19.2	19.7	21.8	23.7	22.1	21.3	20.2	21.4	22.3	
Outdoors	15.5	14.5	13.6	14.3	19.2	19.0	17.5	16.3	14.1	16.0	16.4	

Table 8. Effects of ethephon and AVG application on the rate of seed abortion ('Starking Delicious') (1986).

Treatment	Jun.16	Jun.18	Jun.20	Jun.26	Treatment	Jun.19	Jun.23
Ethephon(A) ^y	9.6 (8) ^z	25.7 (10)	28.9 (12)	57.1 (18)	AVG (a) ^v	14.4 (12)	- (11)
Control	6.7	9.6	15.2	7.7	Control(a)	37.7	-
Significance ^x	NS	**	NS	**	AVG (b) ^u	-	6.7
					Control(b)	-	24.1
					Significance	***	**
Treatment	Jun.19	Jun.21	Jun.23	Jun.25			
Ethephon(B) ^w	16.2 (1)	7.4 (3)	6.6 (5)	13.6 (7)			
Control	7.3	4.4	8.0	8.0			
Significance	NS	NS	NS	NS			

^zThe number in the parenthesis indicates the days after spray.

^yEthephon solution (100ppm) was applied on June 8 (22 days after full bloom (AFB)).

^xSignificant at the student's t-test (** 1%, *** 0.1%) and not significant (NS) at 5% level.

^wEthephon solution (300ppm) was applied on June 18 (32 days AFB).

^vAVG solution (500ppm) was applied on June 7 (22 days AFB) and then HNT treatment (a) was continued from June 9 to 13.

^uAVG solution (500ppm) was applied on June 12 (27 days AFB) and then HNT treatment (b) was continued from June 16 to 23.

Each value represents the mean of 10 fruits (5 replications).

Table 9. Effect of AVG application on 'Starking Delicious' fruit qualities and juice contents (1986).

Treatment	Fruit weight (g)	Firmness (lb)	Juice	
			Soluble solids (Brix)	Malic acid (g.100ml ⁻¹)
AVG	223.8	16.2	11.7	0.315
Control	274.2	15.3	12.1	0.302
t-test ^z	***	*	NS	NS

Each value represents the mean of 20 fruits.
 AVG solution (500ppm) was applied on June 7 (22 days AFB).
^zSignificant at 0.1 % level (***) and 5 % level (*).

第5章 リンゴの早期落果と内生生長調節物質との関係、ならびに MCPB、GA₃+GA₄及びBAの散布が早期落果に及ぼす影響

第1節. 緒言

一般に、果実発育の初期において、種子は果実発育に関する内生の調節物質のsinkとしての働きを担う。その根拠として、受精後の胚珠の除去によって果実生長の停止をする場合のあること、また、種子の果実内子室における位置によって果実が変形化するなどの形状差異が生ずること、すなわち種子の存在する部位の果実肥大が優れ、逆に種子のない部位では劣ること、そして多くの果実において種子数と果実の大きさとの間には高い相関関係のあることがあげられる⁹³⁾。リンゴの種子中では、内生生長調節物質、特にオーキシシン⁹³⁾、ジベレリン³⁷⁾、サイトカイニン⁹⁴⁾などが生産されることが示されている。Luckwill^{97, 98)}は、リンゴ種子中のオーキシシン様物質の消長と生理落果の発生は密接に関係し、その含量の減少する時期には落果が増加することを報告している。一方、Dennis³⁷⁾は、リンゴ‘Wealthy’のジベレリン様物質含量を測定したところ、種子の含量は果肉に比べ、ほぼ3000倍であったという。また、定量は行っていないものの、Lethamら⁹⁴⁾がサイトカイニン様物質含量について、リンゴの‘デリシャス’及び‘ゴールデン・デリシャス’の種子と果肉を比較したところ、種子におけるサイトカイニン様活性が果肉に比べて遙かに高かったことを報告している。このように種子はこれら内生生長調節物質の集積と活性が非常に高い器官であり、これらはそれぞれ均衡を保ちながら着果や果実生長を制御している¹²³⁾。また、内生生

長調節物質の生産は品種によって相違のあることも報告されており^{40、43、99、178}、このことが早期落果の発生の品種間差異に関わりを持つことが推察される。一方、早期落果防止のために、これら生長調節物質の散布も試みられているが^{36、60、84、147、162、165}、リンゴではオーキシン、サイトカイニンが早期落果を抑制したとする報告は見当たらない。

Wertheim¹⁶²)は、リンゴ‘コックス・オレンジ・ピピン’に対しての gibberellin A₄₊₇ (GA₄₊₇) 100ppm散布が有意に着果を増加させたことを報告し、Dennis³⁶)も GA₃ 500ppm処理が着果率を増加させたことを示している。一方、Stembridgeら¹⁴⁷)は、リンゴ‘デリシャス’に対しての GA₄₊₇ 100ppmの散布が着果率を減少させたとし、Greene⁶⁰)も、25ppmから600ppmの GA₄₊₇と6-benzylamino purine (BA)の混合溶液の散布はリンゴ‘デリシャス’の着果に影響しなかったことを報告している。このようにジベレリンについても、それぞれ環境、栽培条件の異なるほ場状態で試験が行われていることや、処理時期及び濃度などが異なるためか一定傾向の結果が得られていない。

第3章では、満開後40日間に4日程度の遮光をすることにより‘スターキング・デリシャス’の早期落果が誘発されることを示した。そこで本試験では、早期落果の多い‘スターキング・デリシャス’と早期落果の少ない‘ふじ’における、種子中のオーキシン、ジベレリン、サイトカイニン様物質の消長を対比させながら、それと早期落果との関係を求め、その結果に基づいて、遮光処理下での生長調節物質の散布が果実の早期落果に及ぼす影響を検討した。なお、散布に供試した生長調節物質はできるだけ実用的に使用できうるものとし、サイトカイニンとしてBA、ジベレリンとしてGA₃及びGA₄、オーキシンとしては1982年に収穫前落果防止剤として農薬登録となった、合成オーキシンであるMCPB

(2-methyl-4-chlorophenoxy-butyric acid ethyl) を用いた。

第2節. 材料及び方法

1. ‘スターキング・デリシャス’及び‘ふじ’の種子中における内生 生長調節物質の消長

内生生長調節物質の分析試料は、1984～1986年に、MM.106台の‘スターキング・デリシャス’及び‘ふじ’各々10～12年生樹から、満開16日後から50～60日後まで5～8日毎に、正常に發育していると思われる果実を採取し、種子を取り出して真空凍結乾燥した後粉碎し、分析まで -20°C のフリーザー中に貯蔵した。オーキシン様物質、ジベレリン様物質及びサイトカイニン様物質の測定に当たっては、それぞれ乾物重として2gを用いた。

オーキシン様物質の粗抽出はAtsumiら⁸⁾の方法に従った。すなわち、乾燥した試料を 4°C 下で24時間、酒石酸でpH3.5にした80%飽和硫酸アンモニウム水溶液中で攪拌して抽出し、遠心分離後、上澄み液を回収してジクロロメタンで抽出した。そしてこのジクロロメタンから炭酸水素ナトリウム水溶液(pH8.0)で抽出した。さらにこの炭酸水素ナトリウム溶液に酒石酸を加えてpH3.5にし、石油エーテルで脂溶性物質を除いた後、再びジクロロメタンで抽出し、ロータリーエバポレーターを用いて減圧濃縮して粗抽出物を得た(第18図)。

粗抽出物の純化は、ペーパークロマトグラフィー(展開溶媒、イソプロピルアルコール:28%アンモニア水:水=10:1:1、東洋ろ紙 NO.50)で行った。上昇法により約20cmまで展開した後、ろ紙上の原点から最上部までを10等分し、それぞれを小型シャーレに入れ、蒸留水2mlを加えて溶

出させ被検液とした。

オーキシン活性の検定はエンバク（品種：前進）子葉鞘伸長テストで行った。すなわち、パーミキュライトにエンバクの種子を播種し25℃暗黒下で発芽させ、3cm程度に伸長した子葉鞘の先端3mmを切除し、その下の5mm切片10本ずつを上記被検液に浮かべ、25℃暗黒下に20時間置いた後切片の長さを測定した。

ジベレリン様物質の粗抽出はYokotaら¹⁷⁹⁾の方法に従って行った。すなわち、乾燥試料を4℃下で24時間、80%メタノール溶液中で攪拌して抽出し、遠心分離後、塩酸でpH2.5にした酢酸エチルで抽出した。この酢酸エチル溶液から炭酸水素ナトリウム水溶液（pH8.0）で抽出した。さらにこの水溶液を塩酸でpH2.5にした酢酸エチルで抽出し、減圧濃縮し酢酸エチル可溶性分画を得た（第19図）。

抽出物の純化はシリカゲル薄層クロマトグラフィー（展開溶媒、酢酸エチル：クロロホルム：酢酸 = 15:5:1）で行った。上昇法で約10cm展開後、原点から最上部までを10等分し、各分画のシリカゲルを小型シャーレにかき取り、0.2mlの50%アセトンで溶出させ被検液とした。ジベレリン様活性の検定は、村上¹¹³⁾の方法に従い、点滴法の矮性イネ苗（品種：短銀坊主）テストで行った。すなわち、25℃、3000lux下の培養器に静置した管ピン中の1%寒天培地で育てたイネ苗の幼葉鞘と第1葉との間に、上記被検液からの2μlをマイクロシリンジを用いて点滴した後、再び培養器に戻し、3日後の第2葉鞘の伸長量により定量した。

サイトカイニン様物質の粗抽出は第20図に示すようにMiller¹⁰⁷⁾の方法を若干修正して行った。すなわち、乾燥試料を4℃下で24時間、80%エタノール溶液中で攪拌して抽出し、遠心分離後上澄み液を回収し、ロータリーエバポレーターでエタノールを蒸発させた後、石油エーテルで脂

溶性物質を除き、*n*-ブタノールで抽出した。減圧濃縮して乾固させた後、pH3.0にした蒸留水で再び溶出させ、Dowex 50W [H⁺]、陽イオン交換カラムに通し、3N水酸化アンモニウム溶液でサイトカイニン様物質を溶出させ、減圧濃縮して粗抽出物を得た。

抽出物の純化はペーパークロマトグラフィー（展開溶媒、イソプロピルアルコール:28%アンモニア水:水=10:1:1、東洋ろ紙NO.50）で行い、操作はオーキシンの場合と同様である。

サイトカイニン様活性の検定は、ダイズ（品種：Acme）カルス検定法¹⁰⁸⁾で行った。すなわち、ペーパークロマトの各分画をそれぞれ寒天培地に溶出させた後、ダイズカルスを置床し、25℃暗黒下で4週間培養後にカルスの生体重を測定した。

2. 遮光処理下でのMCPB、GA₃+GA₄及びBA散布が早期落果に及ぼす影響

実験には‘スターキング・デリシャス’10~11年生樹（M.26台）を供試した。遮光処理はリンゴ樹6本をパイプハウスで囲み、遮光率51%の寒冷紗で覆って行った。遮光処理下における各生長調節剤の散布区の大きさは側枝単位とし、果実のみに散布した。

MCPB 10ppm溶液（展着剤サントクテン0.05%加用、以下略す）及びGA₃とGA₄のそれぞれ50ppm混合溶液（以下GA₃+GA₄と記す）は、1986年6月6日（満開20日後）、6月19日、7月5日、7月19日、8月6日にハンドスプレーによって果実に散布し、6月9日（満開23日後）から16日（満開30日後）までの7日間遮光処理を行った。また、1986年6月12日（満開26日後）、6月27日、7月11日、7月28日、8月12日に、MCPB及びGA₃+GA₄溶液を同様に果実に散布し、6月16日（満開30日後）から

25日（満開39日後）までの9日間遮光処理を行った。一方、BA 100ppm溶液は、1987年6月5日（満開19日後）、6月18日、7月9日、8月3日に同様に果実に散布し、6月8日（満開22日後）から15日（満開29日後）までの7日間遮光処理を行った。

各散布区とも供試果には中心花に‘王林’の花粉を人工受粉して結果した果実を用い、側果はすべて摘果した。果実の落果波相及び肥大調査はそれぞれの散布時に正常に発育していると思われる果実50~100果にラベルして定期的に行った。さらに遮光処理下のGA₃+GA₄及びMCPB散布区の果実について、遮光処理終了時及び収穫時に果実中の健全種子率について調査した。また、6月9日（満開23日後）から16日（満開30日後）までの遮光処理下のGA₃+GA₄散布果の果実品質について収穫時に調査を行った。測定方法は第4章と同様である。一方、1987年6月7日（満開21日後）に自然条件下で、各々50ppmのGA₃+GA₄及び100ppmのBA溶液それぞれを枝単位で果実のみに散布し、エチレン発生量に及ぼす影響を調査した。エチレンの測定は第3章と同様な方法で行った。

第3節. 結果

1. ‘スターキング・デリシャス’及び‘ふじ’の種子中における内生 生長調節物質の消長

オーキシン様活性については満開16日後から満開60日後まで調査し、第21図にヒストグラムで示したが、主にR_r 0.3~0.5の部分にIAAと思われるピークが認められた。両品種とも6月19日（満開22日後）までは活性が低かったが、6月27日（満開30日後）以降高くなった。6月27日及び7月2日には‘スターキング・デリシャス’に比べて‘ふじ’でやや活

性が高い傾向であったが、全体的には大きな差は認められなかった。

第22図にジベレリン様物質の推移を示した。活性は主にR₁ 0.5~0.9に認められた。同時に薄層クロマトグラフィーでGA₃及びGA₄標準物質を展開したところ、それらの活性のピークと一致した。両品種とも5月31日（満開18日後）には存在が認められなかったが、‘ふじ’では6月5日（満開23日後）以降24日（満開42日後）まで徐々に増加した。一方、‘スターキング・デリシャス’では6月24日（満開42日後）以降に増加し、6月24日には0.241 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}\text{d.w.}$ であったが、7月1日（満開49日後）には1.025 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}\text{d.w.}$ と急激に増加した。

満開19日後から51日後までのサイトカイニン様物質の推移を第10表に示した。両品種とも6月5日（満開19日後）には僅かであったが、‘スターキング・デリシャス’では6月17日（満開31日後）に27.3 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}\text{d.w.}$ と急激に増加し最大となり、その後減少した。これに対して‘ふじ’では、6月11日（満開25日後）に8.25 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}\text{d.w.}$ と最大となり、その後減少した。

2. 遮光処理下でのMCPB、GA₃+GA₄及びBA散布が早期落果に及ぼす影響

第23図にMCPB及びGA₃+GA₄の散布が早期落果に及ぼす影響を示した。6月9日からの遮光処理下では（23図-A）、無散布区では6月17日（処理後1日目）から落果が増加し6月26日（処理後10日）まで27.5%が落果した。そして最終的な落果率は30.0%であった。これに対して、MCPB散布区では15.0%、GA₃+GA₄散布区では5.0%といずれも落果を抑制した。また、6月16日からの遮光処理下では（23図-B）、無散布区では6月25日（処理終了日）から7月1日（処理後6日）にかけて85%の

果実が急激に落果し、最終的にすべての果実が落果した。これに対して、MCPB散布区では7月16日（処理後21日）までは落果率7.5%と落果を抑制したものの、それ以降7月22日には落果率40.0%、7月29日には落果率65.0%と増加し、最終的な落果率は73.0%となった。一方、GA₃+GA₄散布区では落果が抑制され、最終的な落果率は10.0%にすぎなかった。そこで、このように落果を抑制する効果の高かったGA₃+GA₄散布区と、無散布区との果実発育を6月9日からの遮光処理区で比較したところ（第24図）、GA₃+GA₄散布果は、縦径、横径とも処理当初から無散布果に比べて大きく、収穫時にはGA₃+GA₄散布果では縦径9.14cm、横径8.89cm、一方、無散布果では縦径8.21cm、横径8.34cmとなった。また収穫時における果実の縦径と横径の比率（以下L/D比と略す）はGA₃+GA₄散布果が1.03、無散布果が0.98であった。これに対して、MCPB散布区では落果率を減少させたものの小果実が見られた（第25図）。また、収穫時におけるGA₃+GA₄散布果と無散布果の果実品質を比較してみると、ジベレリン散布果では果重が増加し屈折計示度が高かったものの、硬度及びリンゴ酸含量がやや低下した（第11表）。一方、遮光処理下のそれら各散布区における果実の健全種子率をみると（第12表）、GA₃+GA₄散布区では、遮光処理下での健全種子率が遮光処理終了直後から低下し、収穫期には28.7%及び6.2%と極めて低く、MCPB散布区でも同様であった。しかしながら、自然条件下ではその割合は高く、無散布区と差がなかった。また、遮光処理下の無散布区では正常に発育している果実を対照に採取したためか健全種子の割合は高かった。なお、ここでは褐変や萎縮の認められない種子を健全なものとして判定した。

遮光処理下でのBA散布が早期落果に及ぼす影響を第26図に示した。BA散布区、無散布区とも6月16日（処理後1日）から6月19日にかけての

落果が著しく、この期間の落果率はB A 散布区44.0%、無散布区38.0%であった。一方、最終的な落果率はB A 散布区が74.0%、無散布区は58.0%であり、B A 散布は落果を増加させた。第27図にB A 散布が果実発育に及ぼす影響を示した。B A 散布果では無散布果に比べて、ごくわずかではあるが処理後より肥大が促進された。収穫時にはB A 散布果で縦径7.94cm、横径8.76cm、一方、無散布果で縦径7.54cm、横径8.34cmとなり、L/D比はB A 散布果が0.906、無散布果が0.904であった。

第13表にはG A₃+G A₄散布及びB A 散布が果実のエチレン発生量に及ぼす影響を示した。6月8日(処理後1日)には無散布果の0.518nl・g⁻¹・h⁻¹に対してG A₃+G A₄散布果で0.908nl・g⁻¹・h⁻¹、B A 散布果で1.057nl・g⁻¹・h⁻¹のように、両散布液とも処理当初は果実内のエチレン発生を刺激したが、G A₃+G A₄散布果は散布後5日目から、B A 散布果は散布後7日目から無散布果と差が少なくなった。

第4節. 考察

落果を誘発する乾燥などのストレスが果実中のオーキシン含量を低下させ^{62, 112)}、また、モモにおいては果梗部へのオーキシン転流抑制効果を持つT I B A (2,3,5-triiodobenzoic acid)の塗布が落果を促進する^{53, 135)}ということは、オーキシンが落果を制御しているものと考えられる。しかしながら、早期落果の多い‘スターキング・デリシャス’とそれの少ない‘ふじ’の種子中のオーキシン様活性については大きな差が認められなかったため、本試験の結果からは種子中のオーキシン様物質が直接的に早期落果の品種間差異を生ずる要因になっているとは考えられなかった。このことに関して、Ebertら⁴¹⁾は、リンゴに対する摘果剤

散布後の果実内拡散オーキシン含量の減少程度には品種間差異があり、早期落果の少ない‘ゴールデン・デリシャス’ではその減少割合の小さいことを報告している。したがって、落果しにくい品種では、遮光など落果を誘発する条件下でも種子中のオーキシン含量は減少しにくいことが推察されるので、今後はこのような条件下での両品種の種子内拡散及び抽出オーキシンの消長を比較する必要がある。一方、収穫前の落果防止剤として使用されているMCPB剤の散布は、ある程度早期落果を抑制したものの、果径の極度に劣る小さな果実が多かった。その原因としては遮光処理直後から観察された種子の発育停止によるsink活性の低下の影響が考えられ、合成オーキシンであるMCPBは離層形成の抑制に有効と考えられるが、肥大の促進など果実発育への影響は大きくないものと推察された。なお、第3章で観察されたように遮光処理を同時間行った場合には、処理時期が遅くなるにつれて落果に及ぼす影響は小さくなったが一方、本試験の6月9日（満開23日後）から7日間の遮光処理下に比べて、6月16日（満開30日後）から9日間の遮光処理下でMCPB散布区、ジベレリン散布区、無散布区とも落果率が高かったのは、各々の処理期間の相違によるものと考えられる。

リンゴ果実中のジベレリンは主に種子で生産され^{37, 113)}、その活性は満開後9週めにピークに達する⁹⁹⁾ことが報告されている。本試験では早期落果のおこりやすいそれ以前の時期について検討したが、落果のおこりにくい‘ふじ’では種子中のジベレリン様物質の増加が早くから観察されたのに対し、落果の生じやすい‘スターキング・デリシャス’では早期落果の終了期に増加してきた。このため、‘スターキング・デリシャス’でその含量の少ない時期にジベレリン溶液を散布しその後遮光処理を行ったところ、落果が抑制された。これらの結果から、満開40日後

までの種子で生産されるジベレリンの多少と早期落果との関連が考えられた。榎村ら⁷⁹⁾は、‘スターキング・デリシャス’と‘ふじ’の単位葉面積当たりの光合成能力は同程度であるが、‘スターキング・デリシャス’では個葉の面積が小さいため、葉1枚当たりの光合成産物の生産量が少ないことを報告している。このため、1樹内の葉枚数や着果量に影響されるものの、光合成産物の生産性の劣る品種ほど低日照によって種子発育が抑制されやすいことが考えられ、満開40日後までジベレリン生成量の少ない‘スターキング・デリシャス’では、このような影響による種子内での生成の減少が早期落果を発生させる一要因となることが推察された。本試験の遮光処理下でジベレリン散布区の果実の健全種子率が低かったことに関し、ジベレリンの作用による種子の発育停止^{106、162)}も報告されているが、本試験の自然条件下での散布果の種子は無散布果の種子と差がなかった。そのため、種子の発育停止はMCPB散布区でもまた同様に、ジベレリン散布の影響よりもむしろ7~9日間の遮光によって発生し、散布したジベレリンが種子の代わりにその後の落果の抑制と果実発育の促進に作用したためと考えられる。また、果実発育に関しジベレリンの散布はL/D比を増加させたが、品種は異なるものの同様な現象は他にも報告されている^{60、147、152、157、164)}。一方、Taylor¹⁵³⁾はジベレリンの散布によって着果が減少したことを報告しているが、これは樹もしくは枝全体に散布されたため、新しょう伸長など栄養生長が刺激されたことによって、逆に落果が促進された^{45、46、100、102、163)}ものと思われる。

リンゴ種子中のサイトカイニン⁹⁴⁾は細胞分裂の期間中に最も活性の高いことが報告されている⁹⁴⁾。本報告の両品種のサイトカイニン様物質のピーク時期の相違は、品種間での細胞分裂の時期の早晚と関係しているも

のと思われる。試験1の結果において、‘スターキング・デリシャス’に比べて‘ふじ’ではサイトカイニン様物質のピーク時期が6日早かったのが特徴であったので、‘スターキング・デリシャス’でその含量が増加する以前の満開19日後にBAを散布した後遮光処理を行ったが、落果は抑制されず、むしろ促進される傾向であった。この理由については明らかでないが、BA散布は処理後5日目まで果実からのエチレン発生を刺激しており、このことと関係があるのであろう。

サイトカイニンやジベレリンがエチレン生成に及ぼす影響は作物によって異なり、本報と同様にその生成を刺激したとする報告^{29, 47, 68, 83)}、逆に抑制したとする報告^{30, 110)}があり、この点も興味深い。BA散布の早期落果に及ぼす影響について、満開後以降の枝または樹全体に散布した処理では、50~500ppmの濃度は新しう伸びを促進し落果を増加させた^{102, 147)}とする報告が多く、また、満開時に花のみに散布した処理でも明確な影響は認められていない¹⁰⁹⁾。一方、BA散布果の肥大は無散布果に比べ僅かに促進されたものの、L/D比は無散布果と差がなかった。McLaughlinら¹⁰⁶⁾はリンゴ‘ゴールデン・デリシャス’において、満開4日後以降の枝全体への50ppm散布で果重や果実肥大及びL/D比が増加したとしており、品種によって発育に及ぼす影響が若干異なることも考えられた。福井ら⁵¹⁾は、果実肥大が劣り、落果するとあらかじめ判定できる果実のサイトカイニン活性が正常果に比べて低いことから、この活性の低下に起因する果実の発育低下を早期落果の一要因とした。このため、サイトカイニンと落果との関わりについては、遮光処理のような果実発育に影響を与える条件下で、落果しにくい品種における種子内の消長を検討する必要がある。

以上のようにリンゴの早期落果の発生度は、種子中のジベレリン量の

多少と密接な関係が認められ、低日照など早期落果を誘発する気象条件下でも、果実へのジベレリン散布によって落果を十分に抑制できることが明らかとなった。しかしながら、ジベレリンは花芽形成にも深く関わっており(10、100、106、109、154)、その散布に当たっては樹体に及ぼす影響を十分に考慮しなければならないであろう。

Dry material (2g) mixing with
 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ aqueous solution
 (80% saturation at 4 °C, adjusted
 to pH 3.5 with tartaric acid) at
 4 °C for 24 hr

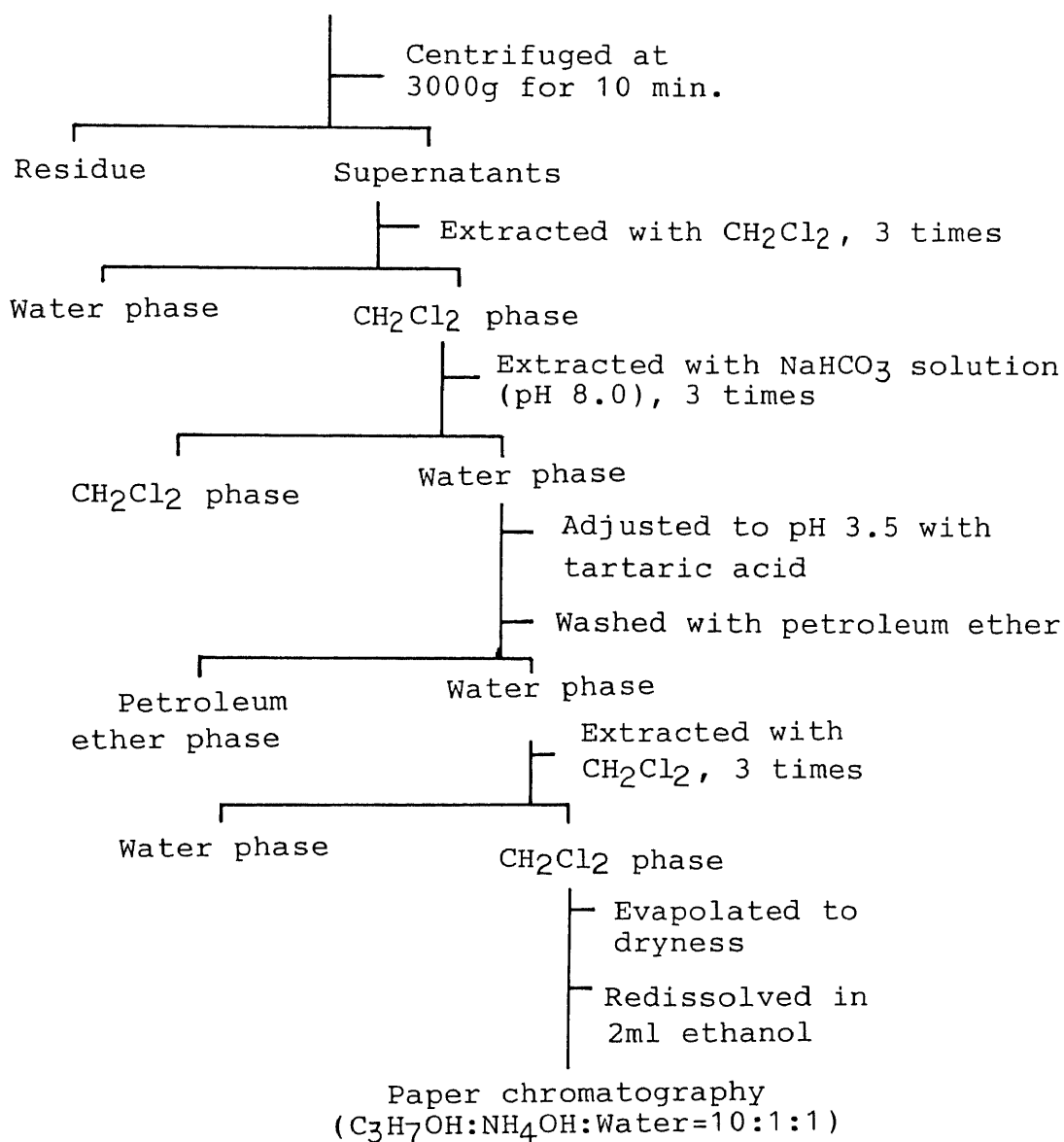


Fig. 18. Extraction and purification of auxin.

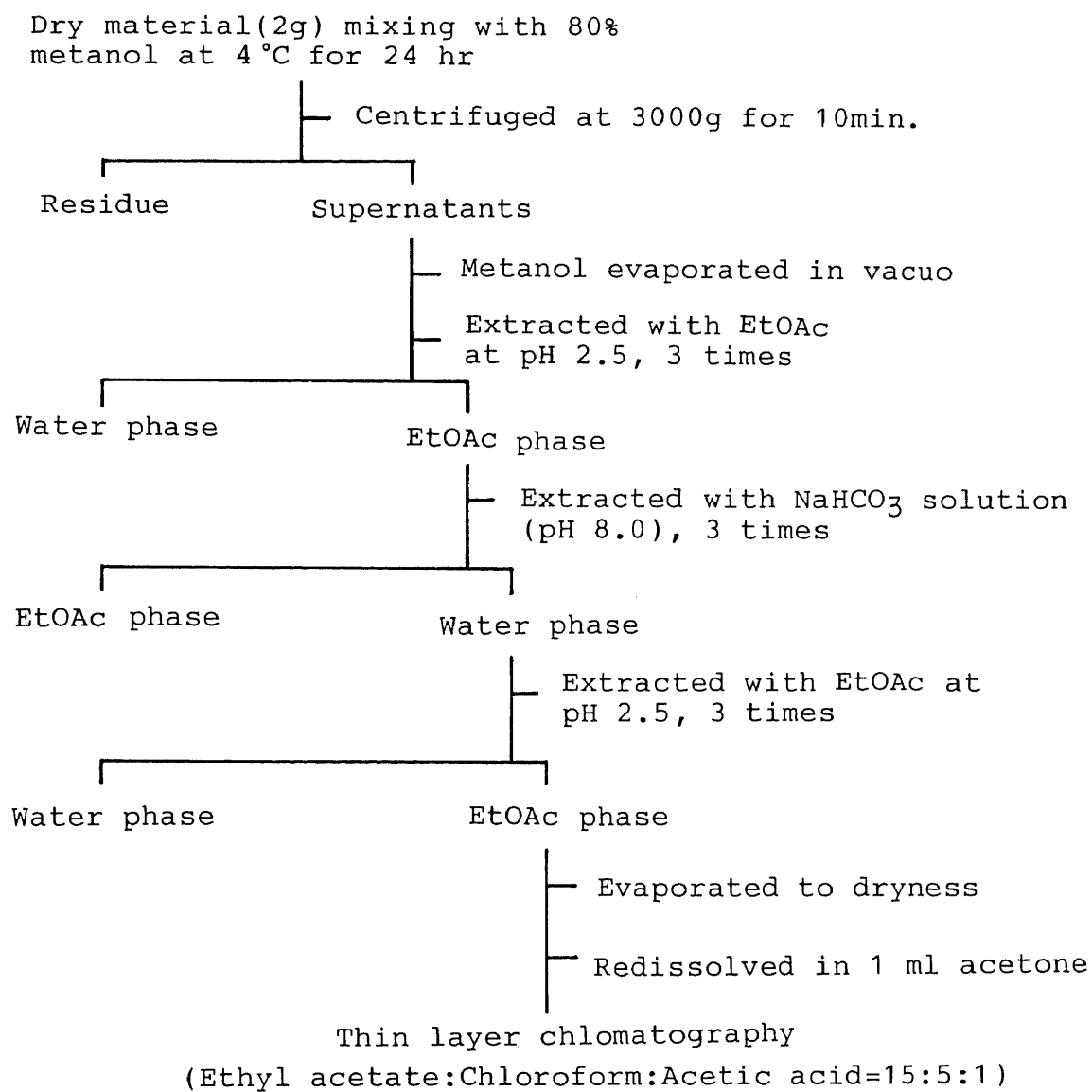


Fig. 19. Extraction and purification of gibberellin.

Dry material(2g) mixing with 80% ethanol at 4°C for 24 hr

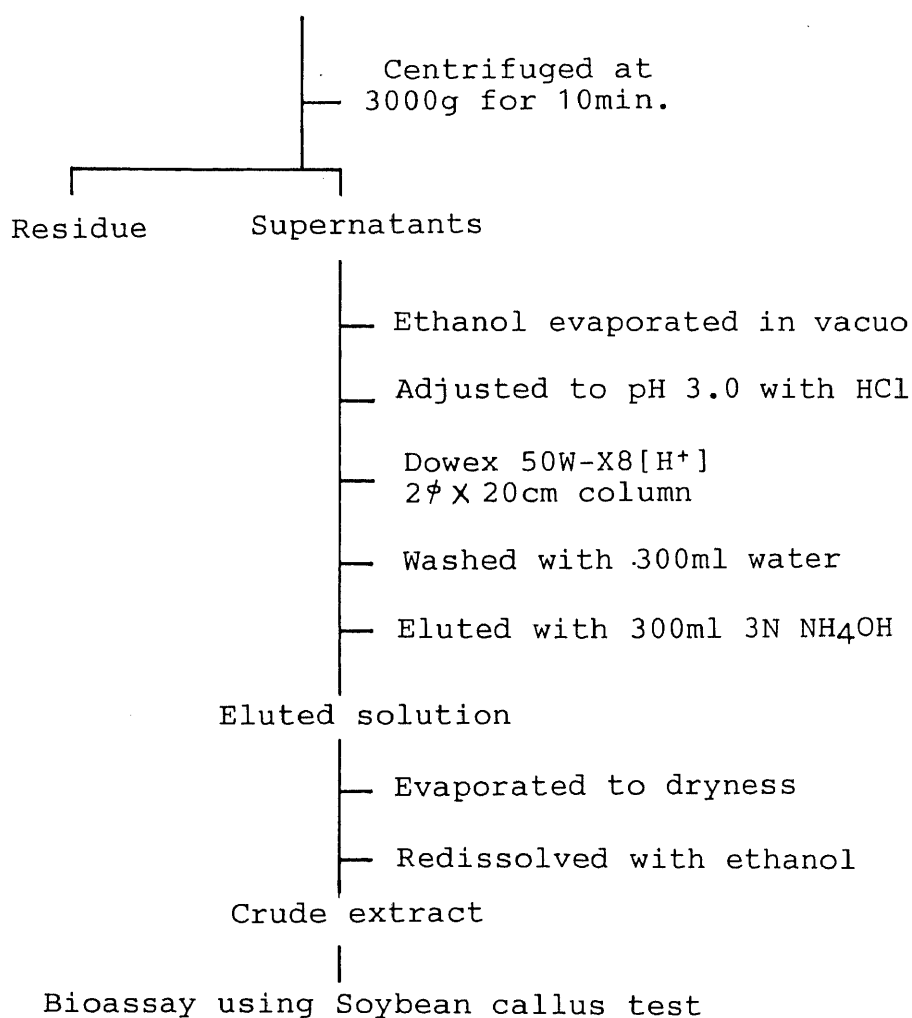


Fig. 20. Extraction and purification of cytokinin.

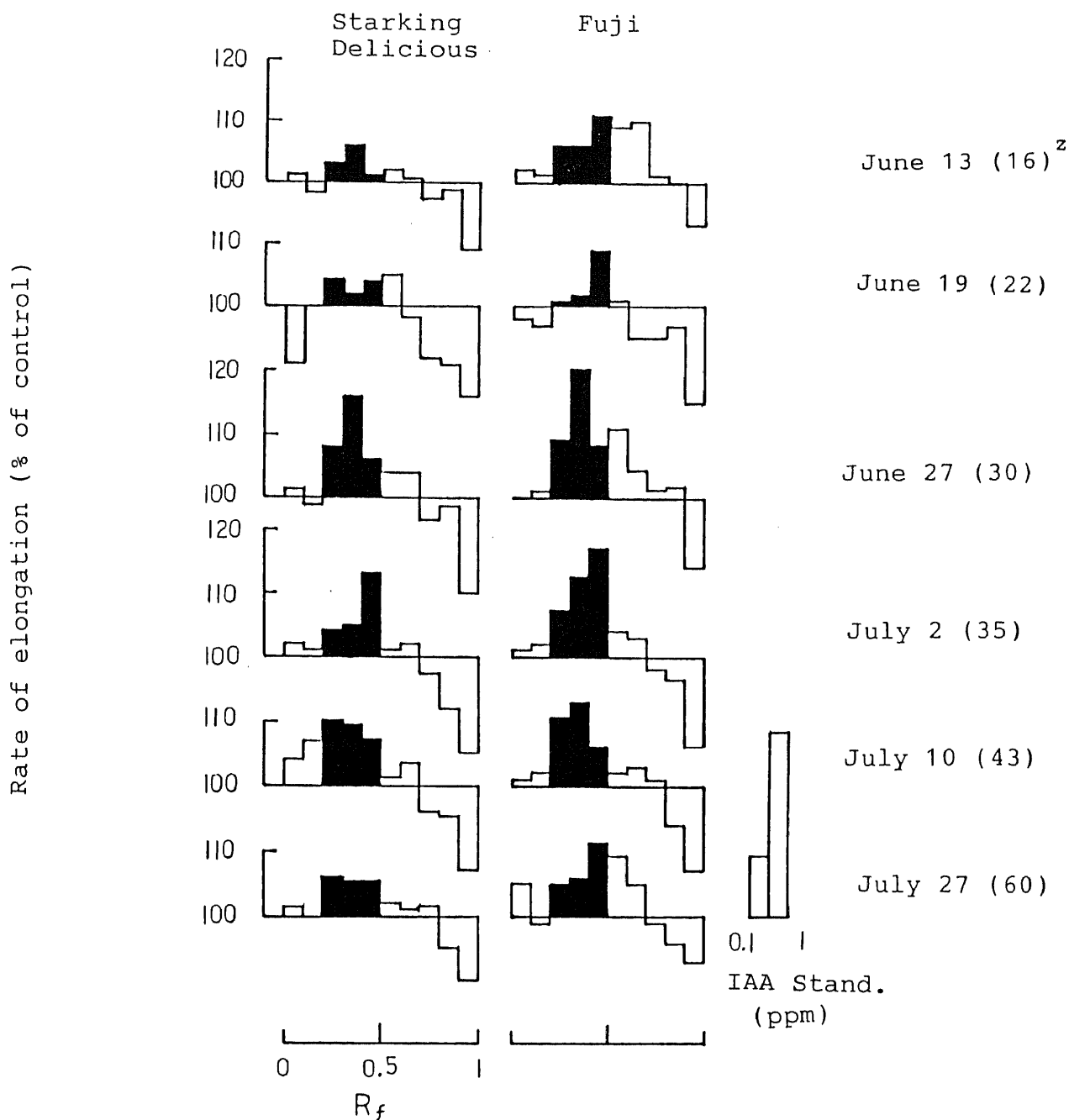


Fig. 21. Histograms showing auxin-like activities of methylene chloride fraction from 'Starking Delicious' and 'Fuji' apple seeds (1984). Auxin-like activities were determined by avena straight growth test following PC in the solvent system, isopropanol/28% ammonia/ water (10:1:1, v/v/v).

^z Days after full bloom.

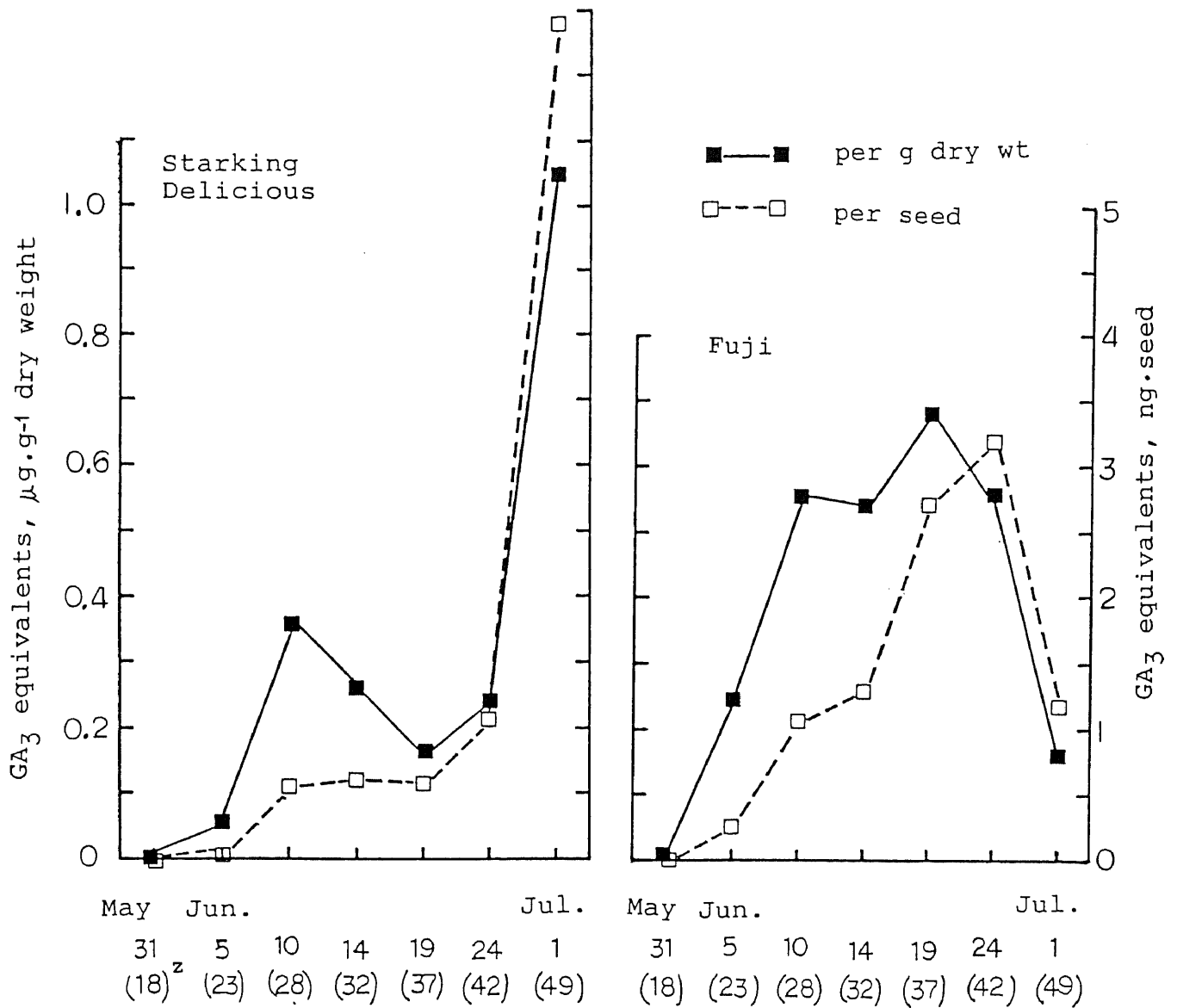


Fig. 22. Level of gibberellin-like substances extracted from 'Starking Delicious' and 'Fuji' apple seeds (1985).

Gibberellin-like activities of the ethyl acetate fraction were determined by the method of microdrop application using a dwarf rice cultivar (Tan-ginbozu) after TLC in the solvent system, ethyl acetate/ chloroform/ acetic acid (15:5:1, v/v/v).

^zThe same as in Fig. 21.

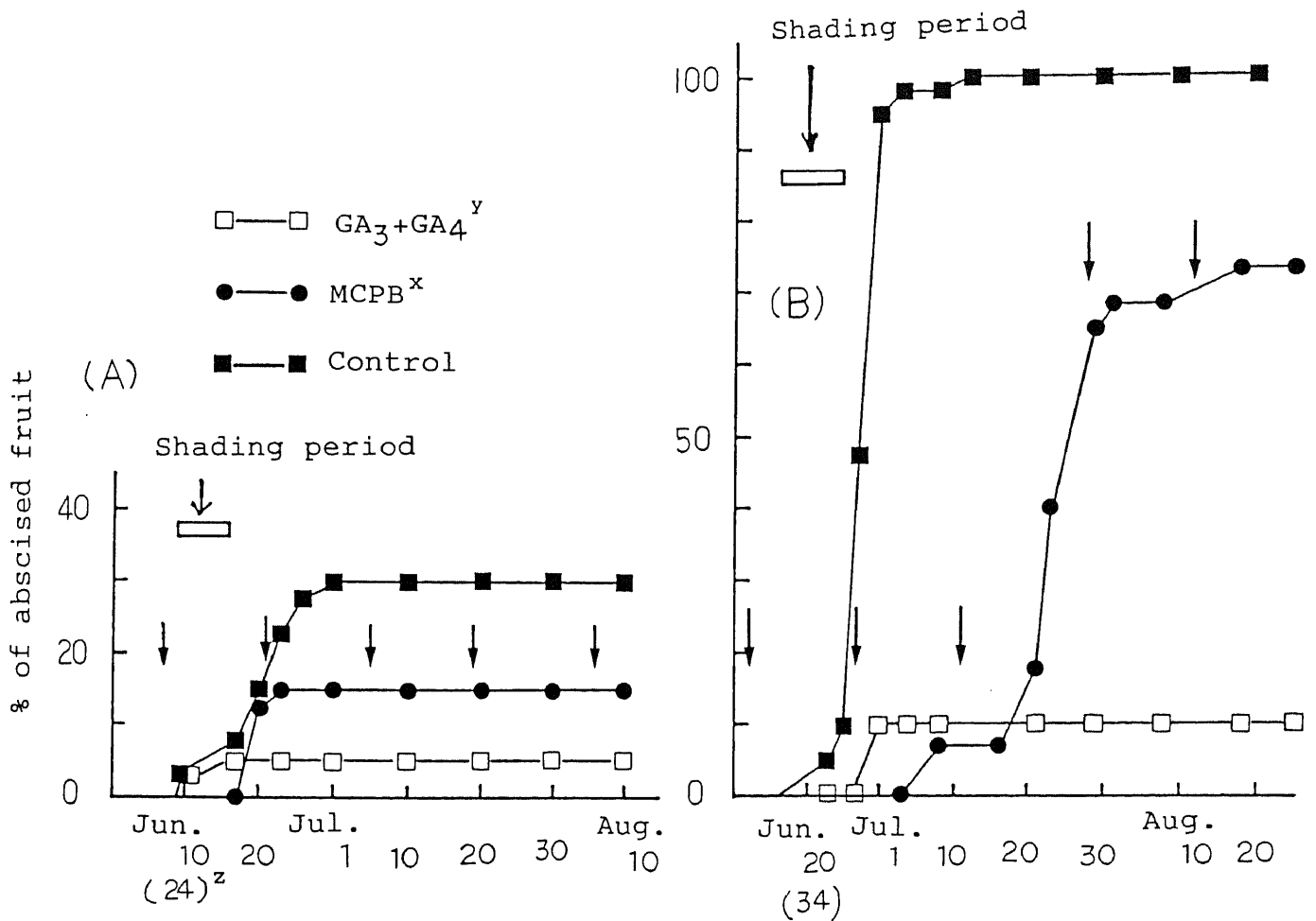


Fig. 23. Effects of GA₃ + GA₄ and MCPB spray on the percent of fruit abscission of 'Starking Delicious' apple (1986).

Ten-year-old 'Starking Delicious' apple trees grafted on M.26 rootstocks were used, and each shading treatment (June 9-16 and June 16-25) was applied using a layer of cheesecloth (51% shading).

Arrows indicate the days on which GA₃ + GA₄ or MCPB were sprayed to the fruits.

^z Days after full bloom.

^y A solution containing GA₃ and GA₄ at 50ppm each.

^x 10ppm solution.

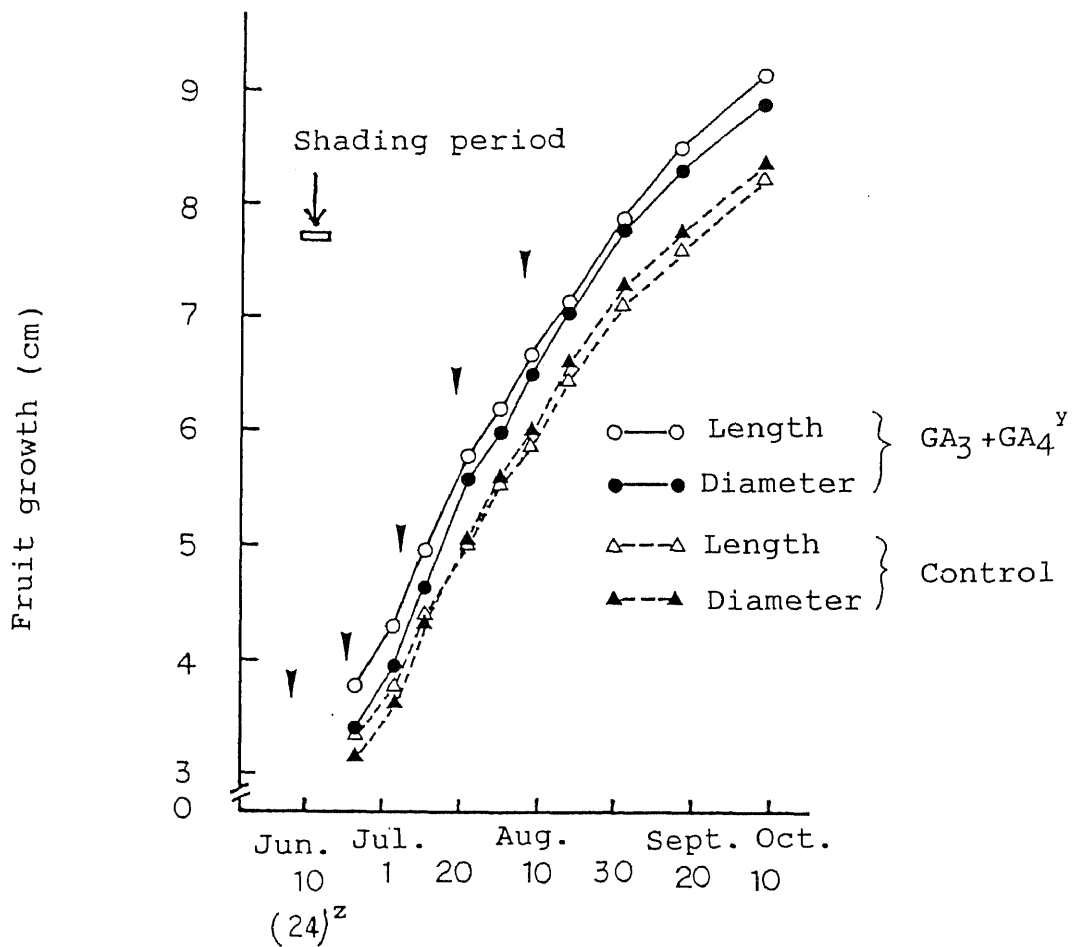
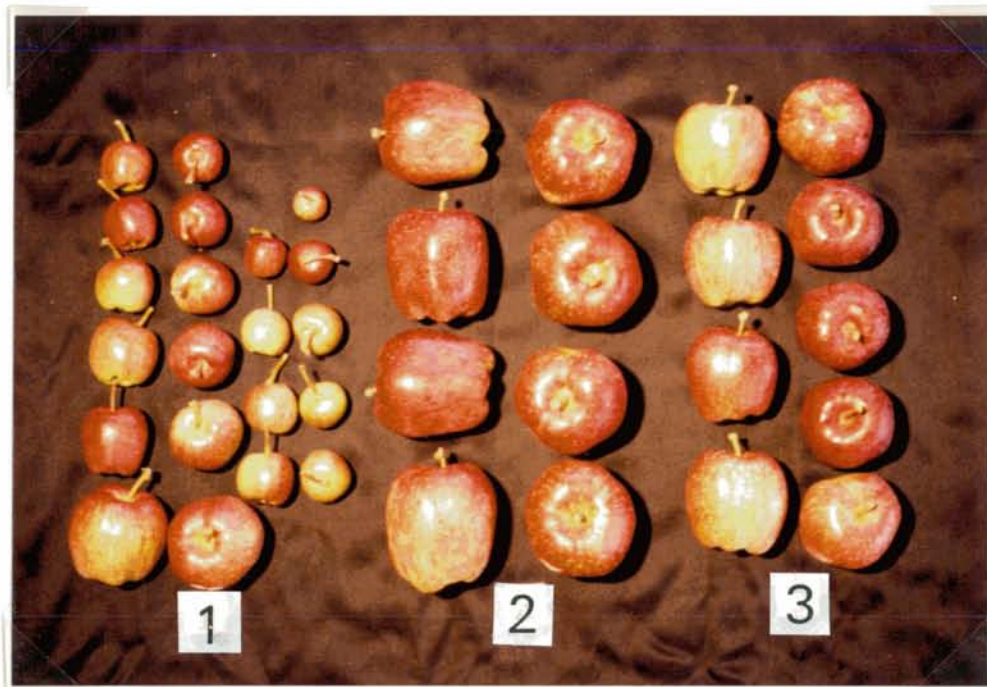


Fig. 24. Effect of GA₃+ GA₄ spray on fruit growth of 'Starking Delicious' apple (1986).

Arrows indicate the days on which GA₃ + GA₄ was sprayed.

The shading treatment was applied on June 9-16.

^{z,y}The same as in Fig. 23.



MCPB

GA₃ + GA₄

Control

Fig. 25. 'Starking Delicious' apple fruits at harvesting time sprayed with MCPB or GA₃ + GA₄ (1986).

The shading treatment was applied on June 9-16.

See legend in Fig. 23 for further notes.

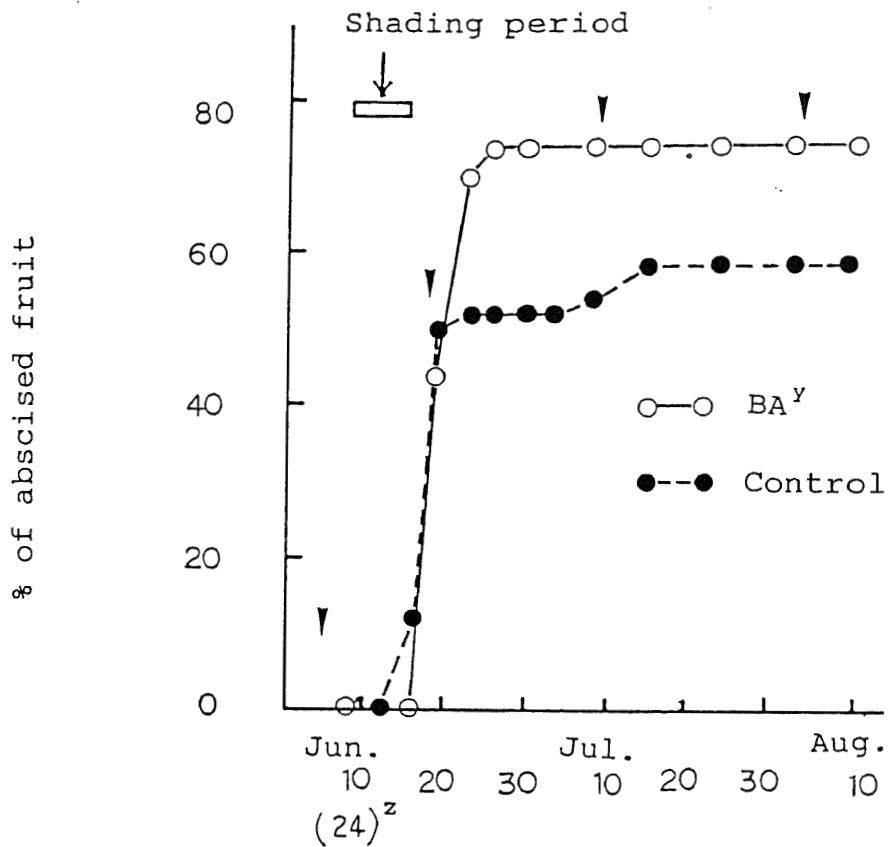


Fig. 26. Effect of BA spray on the percent of fruit abscission of 'Starking Delicious' apple (1987).

Eleven-year-old 'Starking Delicious' apple trees grafted on M.26 rootstocks were used. The shading treatment (June 8-15) was applied using a layer of cheesecloth (51% shading).

Arrows indicate the days on which BA was sprayed to the fruits.

^zDays after full bloom.

^y100ppm solution.

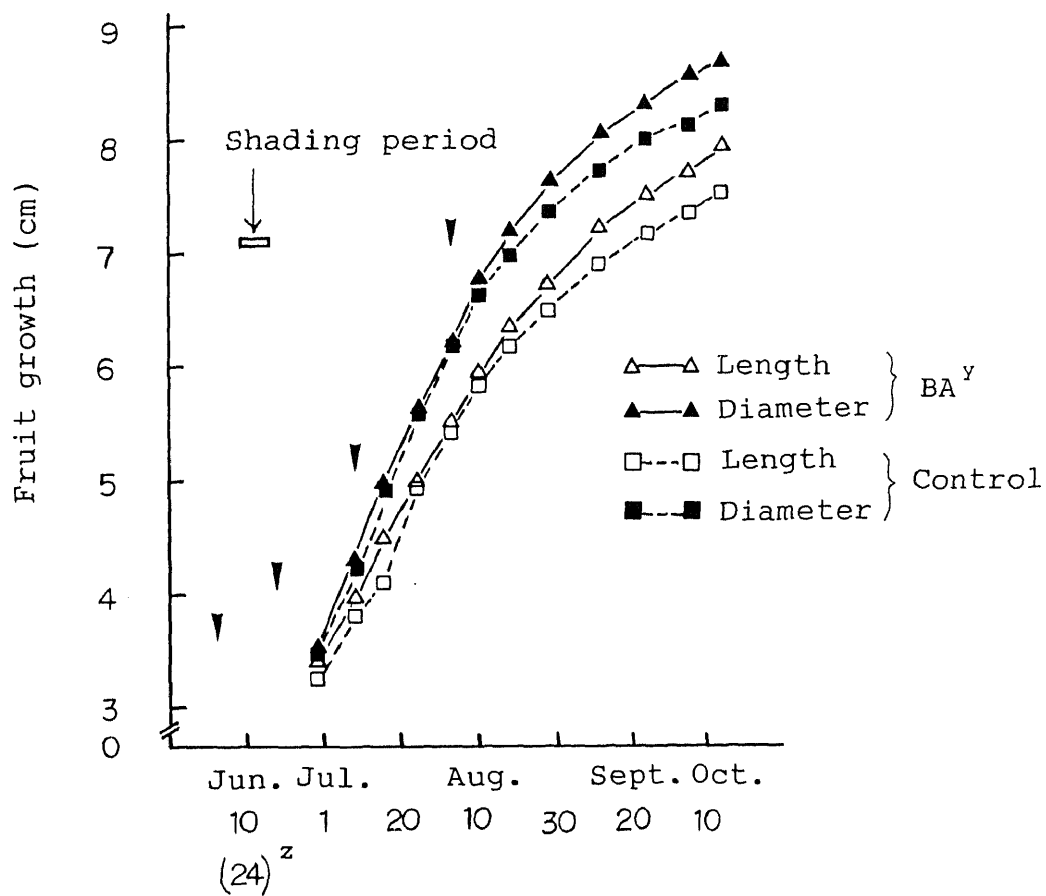


Fig. 27. Effect of BA spray on the fruit growth of 'Starking Delicious' apple (1987).

Arrows indicate the days on which BA was sprayed.

The shading treatment was applied on June 9-16.

^{z,y}The same as in Fig. 26.

Table 10. Content of cytokinin-like substances extracted from 'Starking Delicious' and 'Fuji' apple seeds (1986).

Cultivar	Kinetin equivalents					$\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ dry weight
						(ng.seed)
	June					July
	5	11	17	23	30	7
	(19) ^z	(25)	(31)	(37)	(44)	(51)
Starking	0.06	2.21	27.3	0.21	0.26	0.17
Delicious	(0.02)	(2.41)	(77.8)	(1.05)	(1.66)	(1.43)
Fuji	0.03	8.25	0.30	1.13	0.12	1.67
	(0.01)	(13.0)	(1.09)	(6.15)	(0.80)	(14.3)

Cytokinin-like activities were bioassayed with soybean callus test following PC in the solvent system, isopropanol/ 28 % ammonia/ water (10:1:1, v/v/v) after the Dowex 50W[H⁺] fractionation of an n-butanol fraction from seeds (1986).

^zThe same as in Fig. 21.

Table 11. Effect of GA₃+GA₄ application on 'Starking Delicious' fruit qualities and juice contents (1986).

Treatment	Fruit weight (g)	Firmness (lb)	Juice	
			Soluble solids (Brix)	Malic acid (g·100ml ⁻¹)
GA ₃ +GA ₄	333.9	14.8	13.1	0.298
Control	272.4	17.0	12.1	0.375
t-test ^z	**	***	**	***

Each value represents the mean of 20 fruits.

GA₃+GA₄ solution was sprayed on June 6, 19, July 5, 19 and Aug. 6.

^zSignificant at 0.1% level (***) and 1% level (**).

Table 12. Percentage of normal seeds per fruit of 'Starking Delicious' apple (1986).

Treatment	June 9-16		June 16-25		Untreated ^z	
	Shading		Shading			
	A	B	A	B	A	B
GA ₃ + GA ₄	85.2	28.7 ^y	20.2 ^a	6.2	97.9	
MCPB	96.6	26.6 ^a	37.8 ^b	0		
Control ^x	89.7	87.5 ^b	72.3 ^c		97.4	
	n.s.			n.s.	n.s.	

^z GA₃ + GA₄ was sprayed on June 12, 27, July 11, 28, Aug. 12 under natural environmental conditions.

A: The seeds were observed immediately after shading treatment.

B: The seeds were observed at harvest time (Oct. 8).

^y Different letters within a column represent significant differences, according to Duncan's multiple range test, 5 % level.

^x The seeds in the fruit which had grown normally were observed.

See legend in Fig. 23 for further notes.

Table 13. Effects of GA₃ + GA₄ and BA spray^z on ethylene production (nl.g⁻¹.h⁻¹) from 'Starking Delicious' apple fruit (1987).

Treatment	June 8 (22) ^y	10 (24)	12 (26)	14 (28)	16 (30)	18 (32)	21 (35)	24 (38)	28 (42)	July 3 (47)
GA ₃ + GA ₄	0.908 ^b	0.407 ^b	0.480 ^a	0.334 ^a	0.105 ^a	0.180 ^a	0.119 ^a	0.081 ^a	0.027 ^a	0.052 ^a
BA	1.057 ^b	0.525 ^b	0.627 ^b	0.577 ^a	0.234 ^b	0.257 ^a	0.122 ^a	0.074 ^a	0.032 ^a	0.075 ^a
Control	0.518 ^a	0.255 ^a	0.364 ^a	0.381 ^a	0.175 ^b	0.166 ^a	0.173 ^a	0.092 ^a	0.053 ^a	0.056 ^a

Eleven-year-old 'Starking Delicious' apple trees grafted on M.26 rootstocks were used.

GA₃ + GA₄ and BA were sprayed on June 7 under natural environmental conditions.

^{z,y,x}The same as in Fig. 23, Fig. 26 and Table 12.

第6章 総合考察

1. 早期落果現象と養分分配

リンゴをはじめとしてモモ、オウトウ、カキ、カンキツなど果樹の早期落果現象は5月～6月に観察される^{90, 124)}。一般的にこの時期は前年の貯蔵養分が枝、葉の発育や開花、結果のために消費され、新生養分、すなわち新しく生育した葉からの光合成産物に樹の生長が依存し始める養分転換期に当たるため、樹体にとっては栄養的に極めて不安定な時期であると言える。

本研究では早期落果現象の栄養面からの解析に当たっては、まず外的環境要因の一つである、施肥及びせん定といった栽培管理との関連について検討した。第2章で、7月初めの新しょう停止率がおよそ30%であった処理区、また逆にほぼ70%に達していた処理区のいずれにおいても早期落果率の高かった事実は、果実と新しょうとの養分競合に二つの考え方ができることを示唆する。すなわち、新しょう伸長が極端に劣ることは、そこで生成される養分が少ないために、果実発育への養分供給が十分に行われなかったことに原因して落果したことを意味する。逆に新しょう伸長量が大きいということは、例えば、本試験の葉内窒素含量との関連からみても樹体内に養分が豊富であることを示すように、この場合には本来果実に分配されるべき養分が、より盛んに生長している新しょうにより優先的に分配されてしまい、果実への分配量が減少したことに起因して落果に至ったと考えることができる。牧野ら¹⁰²⁾は、同一樹内において、枝別に、新しょう生長の抑制剤であるSADH散布区と対照区とを設けて、落果に及ぼす影響を調査したところ、SADH散布区では新しょ

う伸長が抑制され、落果率も減少したとしている。そのため、長期的には施肥やせん定などの操作で適正な樹勢を維持していくことが、早期落果を減少させて生産量を安定させ、さらに高品質果実を生産する上で最良の方法であるとしても、早期落果現象だけに限ってみれば、栄養状態よりもむしろ養分の分配が落果を左右するという本研究の結果からして、摘心処理^{13,4)}や新しょう伸長を抑制するような植物調節剤の散布によって、ある程度まで落果の軽減が図れると推察される。

次に気象要因と落果との関連を養分の分配という観点から眺めてみると、第2章で明らかにされたように、落果の増加以前は平年に比べて最低気温が高く、さらに日照時間の少ない状態が何日か続き、これらが樹体や果実発育に及ぼす影響としては、第3章で観察されたように夜温の上昇は新しょうの伸長を促し、また最初の数日間は果実肥大を促進した一方で、いくつかの果実の生育を停止させた。また遮光によって新しょうの伸長は影響されなかったが、果実の生育は明らかに抑制された。これらの事実から、果実と新しょうとの養分競合、そして果実間での養分競合が行われたことがここでも推察できる。

Byersら²⁴⁾は、モモで枝単位の処理ではあるが、時期別に10日間ずつ90%遮光処理をしたところ、満開35~45日後処理で最も落果が誘発され、満開40~50日後処理そして満開30~40日後処理の順で続き、一方、これらより早い時期の満開15~25日後処理、満開20~30日後処理、満開25~35日後処理の各処理、逆に遅い時期の満開50~60日後処理では無処理と有意差のなかったことを報告している。早い時期での遮光処理が落果を誘発しなかった理由としては、満開15~25日後では果実発育が前年の貯蔵養分に十分に依存しえているためであろうとしている²⁵⁾。リンゴで時期別に4日間ずつ同時間行った遮光処理に関する第3章の結果では、満開

20日後からの処理が最も落果を誘発し、それ以降は処理時期が遅くなるとともに影響が小さくなり、満開40日後以降ではもはや落果を促進しなかった。したがってリンゴでは、満開20日後以降の時期においては、果実は発育のためにそのかなりの部分を新生養分に依存していると考えられる。落果の最も誘発される時期は、光の制御による光合成産物の減少に最も敏感な時期であると言いうことができ、さらには、この時期の果実発育は種子に依存している^{50, 105)}ことから、種子の発育が最も影響される時期、そして種子が発育のために多くの同化産物を必要とする時期であると言える。第5章で観察されたように、種子中にはオーキシン、ジベレリン、サイトカイニンなど生長調節物質が多量に集積されており、これらはそのもの自身が離層部に作用して落果を制御する⁹⁷⁾とともに、同化産物などの有機養分^{64, 127, 128, 129, 137)}あるいは無機養分⁶³⁾の転流を促進し誘引することが報告されている。したがってこれら生長調節物質は、果実発育に及ぼす種子のsinkとしての能力を高めていると言いうことができ、そのため逆に光合成産物が減少すると種子の発育が抑制され、これら内生生長調節物質の集積も減少することによって果実への養分分配量が低下し、この周期が繰り返されることによって、種子の発育が阻害され離層部への生長物質の供給が停止し、ついには落果に至ると考えられる。

一方、Dennis³⁶⁾は単為結果しやすいリンゴ品種‘スペンサー・シードレス’を用いて、人工的に単為結果させた果実と、受粉、受精し種子を含む果実の両者に摘果剤NAAの散布を行ったところ、いずれにも効果のあったことを報告している。このような品種の単為結果果実では、種子に代わって果肉自身が、発育のためのsinkとしての役割を担っていると推察され、NAAの散布による葉から果実への光合成産物の転流減少

142、144、146)が、果肉のsink活性の低下を生じさせ落果への要因になったと考えられる。このようなことから、本研究で供試した‘スターキング・デリシャス’でも、種子の発育停止によって果実発育のためのsink活性の失われたことが落果を発生させたと推察される。

2. 早期落果現象と内生生長調節物質

内生生長調節物質と落葉や落果現象との関係については、エチレンとオーキシンの相互作用の面から多くの報告がなされている^{11、15、16、17、41、111、135、160}。すなわち、葉身から葉柄へのIAA転流がエチレンによって減少し¹⁷、果実から果柄を通じて離層部へのオーキシン転流がエチレン発生によって減少する^{41、160}ことが確認されている。また逆に、外生的にオーキシンを植物体に処理した後にエチレンガス中に置いた場合には、このオーキシンの転流減少が最小限に抑えられることも報告されている³。このように一般的にオーキシンはエチレンと正反対な影響を持ち、オーキシンは器官の脱離を抑制し、一方、エチレンは促進する。しかしながら、この両者の相互関係は複雑で、高濃度のオーキシンを植物体に処理するとエチレン発生を刺激することも確かめられており⁷⁷、この現象はオーキシンがS-アデノシルメチオニンからACCへの転換を促進するために生じる¹⁷⁶ことは明らかにされているものの、その生理的な意味については不明な点が多く、今後検討されるべき課題と考えられる。一方、エチレンによって影響される生長調節物質はオーキシン以外にも報告されている。Ebertら^{40、41}はリンゴ‘キング・オブ・ザ・ビピン’にエセフオンを散布後、果実中の拡散性ジベレリン様物質を定量したところ、無散布に比べてその含量が減少したことを報告している。

エチレンとジベレリンとの関係については落果への影響以外にも、ダイズやレタスの生長やレタス種子の休眠の誘引などに関して拮抗的な影響が報告されている^{3, 95)}。

エチレンが果実の落果現象と深く関わっていることは多くの報告によって示されているが^{34, 96, 114)}、落果に及ぼすその作用性について言及している報告は少ない。本試験ではエチレン発生剤エセフォンと、落果を促進した処理である夜間の高温条件下においてエチレン発生抑制剤のAVGとを果実に散布し、主に種子の発育や離層部の酵素活性に及ぼす影響について調査を行った。その結果、エチレンが落果に及ぼす作用には二つの場合のあることが確認された。すなわち、エセフォンを高濃度で散布した場合には、即座に果実内に多量のエチレン発生が観察されたとともに、離層部のセルラーゼ活性が散布3日後に急激に増加し落果に至ったように、直接的に離層部に作用する面を持つこと、また、低濃度散布では、セルラーゼ活性の増加は種子の発育停止が観察された頃から認められたように、直接的には作用せずに落果を誘発することである。後者の場合には、エチレン発生が果実への同化産物の移動を阻害し^{85, 144, 161)}、種子の発育が停止したことによる内生生長調節物質の離層部への供給減少^{37, 97, 98, 99)}、あるいはエチレン発生による果実から離層部への生長調節物質の移動阻害^{41, 135, 160)}、が原因して落果したものと推察される。この現象は種子の発育が阻害された程度や状況から夜間の高温条件下でも同様であったと考えられ、そのためエチレン発生を抑制するAVGの散布により種子の発育停止率が減少し、落果率が低下したと考えられる。本試験でのエチレン発生剤やエチレン発生抑制剤の種子発育に及ぼす影響の結果から、自然下で見られる生理的な早期落果ではエチレンが直接的に離層部に作用して落果を誘発する可能性はかなり低いと

考えられ、この意味では間接的に作用するものと推察される。

早期落果の多い‘スターキング・デリシャス’について、満開15日後から51日後までの果実からのエチレン発生の推移を見てみると、単位果実重当たりでは発育とともに減少したが、これを1果実当りに換算してみると、満開23日後から42日後までが他の時期に比べて高かった。一方、‘つがる’では満開28日後、42日後に高く、満開32日後に低いというように変動があり明らかでなかったが、早期落果の最も少ない‘ふじ’では満開15～51日後の1果実当たりのエチレン発生量はほぼ一定であり、また3品種の中ではその発生量は最も少なかった。‘スターキング・デリシャス’で1果当たりのエチレン発生量が多い満開23～42日後は、第3章で観察された夜間の高温処理で落果の誘発された時期と一致し、この事実からも夜間の高温下での落果にはエチレン発生が密接に関わったことが推察できる。しかしながら、一方遮光処理下ではAVGによりエチレン発生を抑制しても落果を抑制しなかった事実は、エチレンが落果のどのような性質の要因であるかを問題とすべきであることを示唆する。エチレンが落果への一次的な要因かどうかはよく議論されるところであるが、肥大の停止したリンゴ‘旭’果実は、その初期にはエチレン発生量の増加は見られず落果過程の進行に伴って増加するという報告⁴⁹⁾から、この場合エチレンは果実のsenescenceの過程で生じてくるホルモン物質と考えられる。一方、夜間の高温条件下におけるエチレン発生抑制剤の散布によって落果が抑制された本試験の結果からは、夜間の高温により強制的に一定時間エチレン発生が増加させられ、このことが連続して何回か繰り返されることによって、果実発育に関してのsink強度の低下、すなわちホルモン様物質の生成減少や、これに起因する養分移動の阻害が生じたことによって果実発育が停止したことが推察され、この意味で

はエチレンは落果過程の進行に伴う二次的要因とは必ずしも結論できない。以上を総合すると、落果現象をエチレンの発生のみで説明することは困難であり、エチレン発生は落果現象の本質ではないがある場面では引き金的な役割を担う面があり、エチレンは落果に関与する多くの要因の中の一つであり、例えば他の要因との因果関係で作用性が異なると解釈するのが妥当と考えられる。

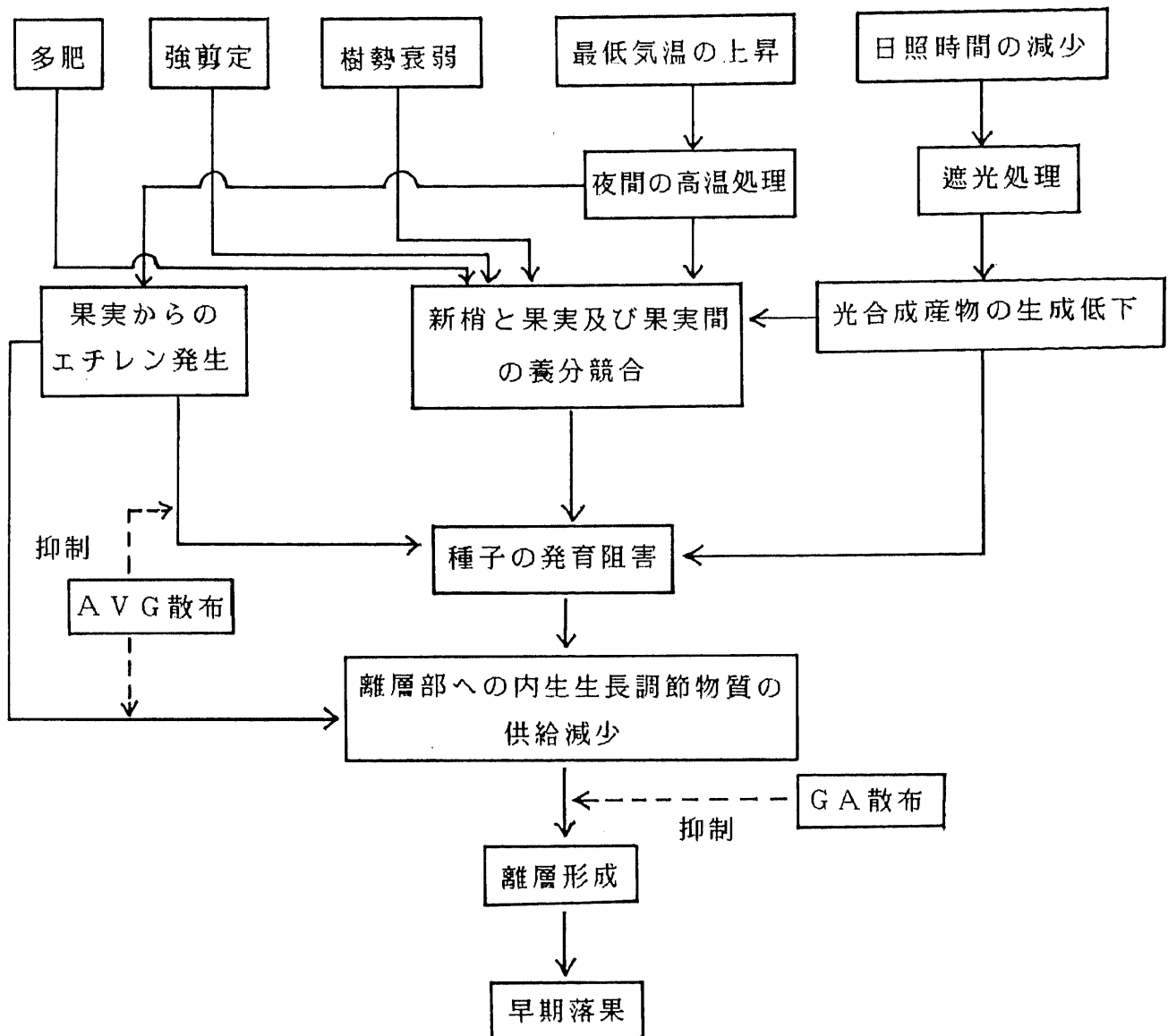
エチレン発生の抑制剤として、AVG以外にも AgNO_3 や CoCl_2 などが報告されている^{18, 19, 140, 180}。このうち銀イオン(Ag^+)がエチレンの生成を阻害する機構は明らかでないが¹⁷⁷、ランの花のsenescenceの抑制に AgNO_3 が効果的であった¹⁹¹、 AgNO_3 の処理はエチレンガスに曝したキュウリ、トマトのsenescenceを抑制した¹⁸¹など、その利用についていくつかの試みがなされている。一方、コバルトイオン(Co^{2+})はACCからエチレンへの転換を阻害する^{176, 180}ことが確認されており、今後安全性を含めた実用的な利用法について検討されるべきであろう。

本試験で早期落果の程度の異なる‘スターキング・デリシャス’と‘ふじ’の種子中の内生生長調節物質、特にオーキシン、ジベレリン、サイトカイニンについてその活性を測定したところ、第5章で観察されたように両品種でその消長に最も相違の見られたホルモン様物質はジベレリンであった。すなわち、早期落果の少ない‘ふじ’では比較的早い時期から種子中でジベレリン様活性が見られたのに対し、早期落果の多い‘スターキング・デリシャス’では、ほぼ満開40日後まではその活性が低かった。第3章で観察されたように‘スターキング・デリシャス’に対する短期間の遮光処理は、この時期までは落果を促進し、一方、果実へのジベレリン処理は遮光処理下でも落果率を減少させた。落果現象を一つのホルモン様物質のみで説明するのは無理⁹⁹であるとしても、養分転流の

促進や離層形成の抑制に関して、ジベレリンがsinkとしての主要な働きを担っていることが本試験の結果から推察できる。また‘スターキング・デリシャス’の種子中のジベレリン様活性は、満開6週間後から7週間後にかけて急激に増加したのが特徴であった。Luckwill¹⁰⁰⁾は、着果過多によって花芽の形成が抑制され翌年の結果過少、ひいては隔年結果現象が生じるが、この現象は種子中で生産される内生ジベレリンの樹体への転流によるとしている。一般的に‘ふじ’に比べて‘スターキング・デリシャス’では隔年結果性が若干強いとされているため、本試験で得られた結果は品種間の隔年結果性の相違と関連があるのかもしれない。

本研究で、早期落果の抑制に有効であった植物生長調節剤はAVG及びジベレリン酸であった。AVGについてはその安全性が未知であることや、満開20日前後の生育初期の散布では収穫時の果重が無散布果のそれに比べて80%程度であったことなどから、実用的に利用するには問題がある。AVG散布による果重の減少についてはGreene^{57, 58, 59)}、Dennisら³⁸⁾も同様な報告をしている。また、ジベレリンの散布は収穫時の果重を増加させ、やや成熟を進める傾向が見られたものの果実の品質も優れていたため、果実自体に及ぼす影響については問題がないと考えられるが、連年使用した場合の花芽形成や栄養生長など樹体に及ぼす影響をさらに検討する必要がある。

以上から、本研究で明らかになった早期落果の機構について簡単にまとめてみると、次ページに示した図式のようなになる。すなわち、栽培管理による多肥、強せん定及び樹勢の衰弱は、新しょうと果実あるいは果実間の養分競合の原因となる。第2章の結果から、多肥に起因する樹体への窒素の過剰吸収は、新しょう伸長をはじめとした栄養生長を促進し、



果実発育のために分配されるべき養分が減少する。また強せん定によっても新しょうの発育が促され、樹体内で同様に果実への養分分配に不均衡が生じる。一方、逆に極端に樹勢の劣る樹では、新しょう及び果実の両者に対して、養分供給が減少する。また気象要因の一つである最低気温の上昇は、第3章の夜間の高温処理下で観察されたように、新しょうの生長が促進されることによって、同様に新しょうと果実そして果実間に

養分競合関係を生じさせ、さらに第3章での結果から、落果の増加する満開3週間後以降では、より高い温度は果実からのエチレン発生を増加させる。一方、遮光処理が果実の肥大量を低下させ、また果実中の還元糖含量を減少させた結果から、日照時間の減少は葉で生産される光合成産物量を減少させる。上記の各要因は果実中の種子の生長を阻害する。第5章での‘スターキング・デリシャス’と‘ふじ’の内生生長調節物質の調査結果から、種子中には果実発育を制御しているオーキシン、ジベレリン、サイトカイニンなどが多量に集積し、特に本研究からはジベレリンが早期落果に密接に関与していることが示唆されたが、エチレン発生や種子の発育阻害によって、離層部へのこれらの供給が減少あるいは停止する。この影響は、内生生長調節物質の絶対量の少ない品種ほど大きいと考えられる。以上の結果果梗部に離層が形成され、ついには落果に至る。一方、気温の上昇に起因するエチレン発生は、第3及び4章で明らかにされたように、果実に対してのAVGなどエチレン発生抑制剤の事前の散布によって抑制でき、種子の発育阻害や内生生長調節物質の転流阻害を生じさせない。また第5章の結果から、離層形成以前に果実に対する外生的なジベレリン、特に本研究からはGA₃とGA₄の各々50ppm混合溶液の散布は、離層形成を抑制し果実の発育を促進する。

リンゴの早期落果現象は、程度の差こそあれ毎年発生する現象であるが、気象に大きく影響されるためその発生度が異なり、積極的な対策があまり講じられていなかった。これまでの指導でも、仕上げ摘果は早期落果が終了した後に行うなど消極的なものであった。しかしながら本研究の結果から、栽培管理によって大きく左右される個々の樹の状態によって、落果の程度に相違のみられることが明らかとなり、落果を軽減さ

せるための具体的な施肥量やせん定量に対する考え方を明らかにすることができた。さらに、気象要因及び栽培管理の違いによってもたらされる環境要因が、落果に至らしめる過程をも明らかにすることができたと考えられる。すなわち、これらによって内生生長調節物質の転流が減少または阻害された場合に、離層が形成され落果に至ることが推察され、それを防止するための対策として、植物生長調節剤ジベレリン酸の散布により落果を抑制する方法の基礎資料を得た。ジベレリンによるブドウ‘デラウェア’に対しての果房浸漬処理は、無核果実を生産するために広く普及している技術であるが、本研究から、リンゴでもその散布が早期落果の防止のために今後利用できる技術であることが示唆された。

摘要

リンゴの早期落果現象を解析するに当たって、外的な環境面では、気象要因及び栽培管理を中心として、一方、生理的な面では、内生生長調節物質であるエチレン、オーキシシン、ジベレリン及びサイトカイニンの消長やこれら物質の外生的処理による果実発育に及ぼす影響を調査することによって、早期落果との関わりを検討した。

1. ‘スターキング・デリシャス’を中心に‘陸奥’、‘レッドゴールド’などに異常に多く早期落果が発生した1978年は、満開36日後以降に落果が多発した。その年の気象状況は満開31日後以降、最高及び最低気温が平年より高く経過し、また満開27～38日後に日照時間が少なく降水量の多かったことが特徴としてあげられる。一方、1979年から1985年までの早期落果率は満開30日前後の気象条件と関係が深く、なかでも満開28～34日後の最低気温、日照時間及び降水量から早期落果率を回帰する重回帰式が得られた。これらより、特に最低気温が高く日照時間が少ないと落果を助長することが明らかとなった。

個々の樹に対する栽培管理と落果率との関係については、頂端新しよの伸長量の定期的な測定と葉内無機成分の分析により樹の樹勢を知る手段とし、樹勢が強過ぎたり、また逆に弱過ぎても落果が助長され、新しよ伸長量と密接に関係していた。このことは強せん定を行った樹についても観察され、強せん定は新しよ伸長を旺盛にし落果を増加させた。

2. 時期別に4日間ずつ同時間行った夜間の高温処理は、果実肥大及び新しよ伸長を増加させた。しかしながら、満開27日後、34日後からの処理は落果を増加させ、特に満開27日後からの処理の影響が大きかった。

一方、同様に時期別に4日間ずつ行った遮光処理は、満開20日後、27日後、及び34日後からの処理が落果を誘発し、処理開始とともに果実肥大を抑制した。果実当たりの糖含量は、遮光処理下の果実、肥大の停止した果実及び果梗の黄変した果実で低かった。

果重当たりのエチレン発生量及び呼吸量は、発育段階が早いほど、また温度が高いほど多くなった。エチレン発生抑制剤であるAVGの散布は果実からのエチレン発生を抑制し、夜間の高温処理下では落果率を減少させた。しかしながら、遮光処理下ではその効果は低かった。

このようなことから、夜間の高温処理下における落果は栄養生長及び呼吸の増加により養分が消費されたことに加え、高温によるエチレン発生が落果に影響を及ぼしたものと推察される。また、遮光処理下では、果実への光合成産物の供給の減少が最も大きく影響したと考えられた。

3. ‘つがる’、‘スターキング・デリシャス’及び‘ふじ’の3品種につき早期落果率とエチレン発生量とを調査したところ、早期落果率は‘スターキング・デリシャス’、‘つがる’、‘ふじ’の順に高く、果実からのエチレン発生量も同様となった。

エセフォン散布と夜間の高温条件下でのAVG散布が、種子の発育、離層部のセルラーゼ活性、落果率に及ぼす影響について調査した。エセフォン100ppm処理は散布後の日数とともに種子の発育を阻害し、徐々に落果させた。一方、AVG散布は内生エチレンの発生を低下させ、さらに種子の発育阻害、セルラーゼ活性及び落果率を減少させた。

これらより、夜間の高温のような温度が関与する条件下では、果実中の内生エチレンレベルの上昇が種子発育を阻害し落果を発生させたと思われる。エチレン発生量の多い品種で落果率の高かったことと関連すると思われた。

4. 満開16日後から60日後までの種子中のオーキシン様活性については、両品種で大きな差はなかった。一方、MCPBの散布は落果を抑制したが、遮光による種子の発育停止が処理直後から生じたため、果径の小さな果実が多かった。

‘ふじ’でのジベレリン様物質の増加は満開23日後から始まったのに対して、‘スターキング・デリシャス’のそれは早期落果終了期の満開42日後から増加が認められた。また、GA₃+GA₄の散布は遮光処理による種子の発育停止にもかかわらず落果を抑制し、さらに果実肥大を促進した。このようなことから、種子中のジベレリンは落果の程度や果実発育と密接に関係していると思われた。

‘ふじ’における満開25日後のサイトカイニン様物質のピークは‘スターキング・デリシャス’に比べて6日早かった。このため、‘スターキング・デリシャス’でその含量が増加する以前の満開19日後にBAを散布し、その後遮光処理を行ったが、落果が促進された。この現象はBA散布後に増加の認められた果実からのエチレン発生量との関連が考えられた。

5. 以上の実験から、リンゴの早期落果現象は極端に樹勢が強められたり、逆に弱められたりする不適切な栽培管理によって、新しょう生長と果実生長の平衡関係が乱された場合に発生することが確認され、一方、満開後ほぼ40日までの果実の発育初期においては、4日程度のごく短期間でも最低気温の高い状態が続いたり、日照が制限されると早期落果の誘発されることが明らかとなり、またエチレン、ジベレリンといった内生生長調節物質が密接に関与していることが伺われた。

気象要因との関連では、最低気温（夜間温度）が上昇することによって、新しょうの生長が促され果実への養分供給が減少し、さらに高温に

よって発生するエチレンが種子の発育を阻害すること、また、日照が制限（遮光）されることによって葉で生産される同化産物が減少し、果実及び種子発育が阻害されること、これらが原因して、種子中でのジベレリンなど内生生長調節物質の生産が抑制されて落果が促進されると推察された。

このようなことから、早期落果の減少には多肥、強せん定を避け適正な樹勢を維持することが必要なこと、またジベレリンの果実への散布が早期落果の抑制に極めて有効であることが明らかとなった。

謝辞

本研究を行うに当たって終始ご懇切にご指導いただき、また本論文の取りまとめに際し御校閲いただきました、筑波大学農林学系、大垣智昭教授及び本論文を御校閲いただきました同、鈴木芳夫教授、今井 勝助教授、並びに応用生物化学系の石塚皓造教授に厚く御礼申し上げます。

また、本研究は秋田県果樹試験場鹿角分場で行い、鈴木 宏前場長、熊谷征文元分場長、故工藤哲男元分場長、高橋佑治前分場長、水野 昇分場長を始め、本研究を進めるに当たって、その調査、分析にご協力いただいた在場職員の方々に感謝いたします。

引用文献

1. Abeles, F.B. 1969. Abscission: Role of cellulase. *Plant Physiol.* 44:447-452.
2. Abeles, F.B., G.R. Leather, L.E. Forrence and L.E. Craker. 1971. Abscission: Regulation of senescence, protein synthesis, and enzyme secretion by ethylene. *HortScience* 6:371-376.
3. Abeles, F.B. 1973. Ethylene in plant biology. p.41-47. p.73-83. p.178-190. p.200-201. p.210-215. Academic Press, New York.
4. Abdalla, O.A., H. Khatamian and N.W. Miles. 1982. Effect of rootstocks and interstems on composition of 'Delicious' apple leaves. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 107:730-733.
5. Addicott, F.T. 1982. Abscission. Univ. of California Press, Barkeley.
6. 青木二郎. 1975. 新編リンゴの研究. p.61-63. 津軽書房、弘前.
7. Apelbaum, A. and S.F. Yang. 1981. Biosynthesis of stress ethylene induced by water deficit. *Plant Physiol.* 68:594-596.
8. Atsumi, S., S. Kuraishi and T. Hayashi. 1976. An improvement of auxin extraction procedure and its application to cultured plant cells. *Planta* 129:245-247.

9. Bangerth, F. 1978. The effect of a substituted amino acid on ethylene biosynthesis, respiration, ripening and preharvest drop of apple fruits. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 103:401-404.
10. Bangerth, F., M. Freimuller and R.K. Elmahdy. 1986. Effects of growth regulators on endogenous hormones in apple shoot tips and possible relations to flower formation. *Acta Hort.* 179:271-272.
11. Bangerth, F. 1986. Thinning of apple fruits and relations to endogenous hormones. *Acta Hort.* 179:605-612.
12. Barden, J.A. 1974. Net photosynthesis, dark respiration, specific leaf weight, and growth of young apple trees as influenced by light regime. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 99:547-551.
13. Barden, J.A. 1977. Apple tree growth, net photosynthesis, dark respiration, and specific leaf weight as affected by continuous and intermittent shade. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 102:391-394.
14. Barden, J.A. 1978. Apple leaves, their morphology and photosynthetic potential. *HortScience* 13:644-646.
15. Beyer, E.M., Jr. and P.W. Morgan. 1971. Abscission: The role of ethylene modification of auxin transport. *Plant Physiol.* 48:208-212.

16. Beyer, E.M., Jr. 1973. Abscission: Support for a role of ethylene modification of auxin transport. *Plant Physiol.* 52:1-5.
17. Beyer, E.M., Jr. 1975. Abscission: The initial effect of ethylene is in the leaf blade. *Plant Physiol.* 55:322-327.
18. Beyer, E.M., Jr. 1976. Silver ion: A potent antiethylene agent in cucumber and tomato. *HortScience* 11:195-196.
19. Beyer, E.M., Jr. 1976. A potent inhibitor of ethylene action in plants. *Plant Physiol.* 58:268-271.
20. Boardman, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:355-377.
21. Boller, T., R.C. Herner and H. Kende. 1979. Assay for and enzymatic formation of an ethylene precursor, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. *Planta.* 145:293-303.
22. Bufler, G. 1986. Ethylene-promoted conversion of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid to ethylene in peel of apple at various stages of fruit development. *Plant Physiol.* 80:539-543.
23. Byers, R.E. and C.G. Lyons, Jr. 1984. Peach fruit abscission by shading and photosynthetic inhibition. *HortScience* 19: 649-651.

24. Byers, R.E., C.G. Lyons, Jr., K.S. Yoder, J.A. Barden and R.W. Young. 1985. Peach and apple thinning by shading and photosynthetic inhibition. *J. Hort. Sci.* 60:465-472.
25. Byers, R.E., C.G. Lyons, J.A. Barden and R.W. Young. 1986. Desiccating chemicals for bloom thinning of peach and photosynthetic inhibition for post-bloom thinning of apple and peach. *Acta Hort.* 179:673-680.
26. 千葉和彦・久保田貞三. 1979. リンゴの早期生理的落果とエチレン発生、およびそれに及ぼす摘果剤デナボンの影響. *果樹試報C*. 6:55-64.
27. 千葉和彦・久保田貞三・巢山太郎. 1980. リンゴの摘果剤としての 2-chloroethylphosphonic acid (エスレル). *果樹試報C*. 7:49-62.
28. Child, R.D. and R.R. Williams. 1983. The effects of the interaction of aminoethoxyvinylglycine (AVG) with mixtures of growth regulators on fruit set and shape in Cox's Orange Pippin apple. *J. Hort. Sci.* 58:365-369.
29. Child, R.D., H.A. Atkins and A.F.R. Rodriguez. 1986. Effects of suppression of ethylene biosynthesis with AVG on fruit set in Cox's Orange Pippin apple. *Acta Hort.* 179:375-376.
30. Cook, D., M. Rasche and W. Eisinger. 1985. Regulation of ethylene biosynthesis and action in cut carnation flower senescence by cytokinins. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 110:24-27.

31. Coombe, B.G. 1976. The development of fleshy fruits. Ann. Rev. Plant Physiol. 27:207-228.
32. Cripps, J.E.L. 1981. Biennial patterns in apple tree growth and cropping as related to irrigation and thinning. J. Hort. Sci. 56:161-168.
33. Curry, E.A. and M.W. Williams. 1986. Physiological changes associated with increased lateral branching of apple trees treated with aminoethoxyvinylglycine. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 111: 237-240.
34. Daniell, J.W. and R.E. Wilkinson. 1972. Effect of ethephon-induced ethylene on abscission of leaves and fruits of peaches. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 97:682-685.
35. Decoteau, D.R. and L.E. Craker. 1984. Abscission: Characterization of light control. Plant Physiol. 75:87-89.
36. Dennis, F.G., Jr. 1970. Effects of gibberellins and naphthaleneacetic acid on fruit development in seedless apple clones. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 95:125-128.
37. Dennis, F.G., Jr. 1976. Gibberellin-like substances in apple seeds and fruit flesh. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 101: 629-633.

38. Dennis, F.G., Jr., D.D. Archbold and C.O. Vecino. 1983. Effects of inhibitors of ethylene synthesis or action, GA₄₊₇, and BA on fruit set of apple, sour cherry, and plum. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 108:570-573.
39. Doud, D.S. and D.C. Ferree. 1980. Influence of altered light levels on growth and fruiting of mature 'Delicious' apple trees. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 105:325-328.
40. Ebert, A. and F. Bangerth. 1981. Relations between the concentration of diffusible and extractable gibberellin-like substances and the alternative-bearing behaviour in apple as affected by chemical fruit thinning. Scientia Hort. 15: 45-52.
41. Ebert, A. and F. Bangerth. 1982. Possible hormonal modes of action of three apple thinning agents. Scientia Hort. 16: 343-356.
42. Ebert, A. and F. Bangerth. 1985. Changes in the levels of phytohormones and possible relations to apple fruit development. I. Extractable IAA, GAs, ABA and ethylene. Gartenbauwissenschaft 50:37-41.
43. Ebert, A. and F. Bangerth. 1985. Changes in the levels of phytohormones and possible relations to apple fruit development. 2. Diffusible IAA, GAs and ABA. Gartenbauwissenschaft 50:110-113.

44. Ebert, A. and R.J. Bender. 1986. Influence of an emulsifiable mineral oil on the thinning effect of NAA, NAAm, carbaryl and ethephon in the apple cultivar Gala grown under the conditions of southern Brazil. *Acta Hort.* 179:667-672.
45. Elkner, T.E. and D.C. Coston. 1986. Effect of BA+GA₄₊₇, BA and daminozide on growth and lateral shoot development in peach. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 111:520-524.
46. Forshey, C.G. 1982. Branching responses of young apple trees to applications of 6-benzylamino purine and gibberellin A₄₊₇. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 107:538-541.
47. Fuchs, Y. and M. Lieberman. 1968. Effects of kinetin, IAA, and gibberellin on ethylene production, and their interactions in growth of seedlings. *Plant Physiol.* 43:2029-2036.
48. 福井博一・今河 茂・田村 勉. 1984. リンゴ果実の早期落果に関連する種子内インドール化合物の組織内分布と組織化学的定量. *園学雑.* 53:135-140.
49. 福井博一・今河 茂・田村 勉. 1984. リンゴの早期落果とエチレン生成及び離層形成との関係. *園学雑.* 53:303-307.
50. Fukui, H., S. Imakawa and T. Tamura. 1984. Relation between early fruit drop and embryo development in apple. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.* 61:399-407.

51. 福井博一・今川 茂・田村 勉. 1985. リンゴの早期落果とサイトカイニン及びジベレリンとの関係. 園学雑. 54:287-292.
52. Gavinlertvatana, P., P.E. Read and H.F. Wilkins. 1980. Control of ethylene synthesis and action by silver nitrate and rhizobitoxine in petunia leaf sections cultured in vitro. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 105:304-307.
53. Goldsmith, M.H.M. 1977. The polar transport of auxin. Ann. Rev. Plant Physiol. 28:439-478.
54. Goode, J.E., K.H. Higgs and K.J. Hyrycz. 1979. Effects of water stress control in apple trees by misting. J. Hort. Sci. 54:1-11.
55. Goren, R. and M. Huberman. 1976. Effects of ethylene and 2,4-D on the activity of cellulase isoenzymes in abscission zones of the developing orange fruit. Physiol. Plant. 37: 123-130.
56. Greenberg, J., R. Goren and J. Riov. 1975. The role of cellulase and polygalacturonase in abscission of young and mature 'Shamouti' orange fruits. Physiol. Plant. 34:1-7.
57. Greene, D.W. 1980. Effect of silver nitrate, aminoethoxyvinylglycine, and gibberellins A₄₊₇ plus 6-benzylamino purine on fruit set and development of 'Delicious' apples. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 105:717-720.

58. Greene, D.W. 1983. Some effects of AVG on fruit set, fruit characteristics, and vegetative growth of apple trees. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 108:410-415.
59. Greene, D.W. 1983. Effect of chemical thinners on fruit set and fruit characteristics of AVG-treated apples. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 108:415-419.
60. Greene, D.W. 1984. Microdroplet application of GA₄₊₇+ BA: sites of absorption and effect on fruit set, size, and shape of 'Delicious' apples. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 109:28-30.
61. Greene, D.W., L.E. Craker, C.K. Brooks, P. Kadkade and C. Bottecelli. 1986. Inhibition of fruit abscission in apple with night-break red light. HortScience 21:247-248.
62. Guinn, G. and D.L. Brummett. 1987. Concentrations of abscisic acid and indoleacetic acid in cotton fruits and their abscission zones in relation to fruit retention. Plant Physiol. 83:199-202.
63. Hatch, A.H. and L.E. Powell. 1971. Hormone-directed transport of ³²P in Malus sylvestris seedlings. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 96:230-234.
64. Hatch, A.H. and L.E. Powell. 1971. Hormone-directed transport of certain organic compounds in Malus sylvestris seedlings. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 96:399-400.

65. 羽生田忠敬. 1982. 品種生態と栽培. 農業技術大系、果樹編 I-II
リンゴ. p.77-94.
66. 平田尚美・林真二. 1972. カキの自然落果および薬剤摘果の機構に
関する研究、第2報 Ethrelによる摘蕾、摘果および落果とエチレン
との関係. 園学要旨. 昭47秋: 80-81.
67. Huberman, M. and R. Goren. 1979. Exo- and endo- cellular
cellulase and polygalacturonase in abscission zones of
developing orange fruits. *Physiol. Plant.* 45:189-196.
68. Imaseki, H., K. Kondo and A. Watanabe. 1975. Mechanism of
cytokinin action on auxin-induced ethylene production.
Plant & Cell Physiol. 16:777-787.
69. Iwahori, S. and J.T. Oohata. 1976. Chemical thinning of
Satsuma mandarin (Citrus unshiu Marc.) fruit by
1-naphthaleneacetic acid: Role of ethylene and cellulase.
Scientia Hort. 4:167-174.
70. Jackson, J.E. and J.W. Palmer. 1977. Effects of shade on the
growth and cropping of apple trees. I. Experimental details
and effects on vegetative growth. *J. Hort. Sci.* 52:245-252.,
71. Jackson, J.E. and J.W. Palmer. 1977. Effects of shade on the
growth and cropping of apple trees. II. Effects on components
of yield. *J. Hort. Sci.* 52:253-266.

72. Jackson, J.E. and J.W. Palmer. 1977. Effects of shade on the growth and cropping of apple trees. III. Effects on fruit growth, chemical composition and quality at harvest and after storage. *J. Hort. Sci.* 52:267-282.
73. Jackson, J.E. 1980. Light interception and utilization by orchard systems. *Hort. Rev.* 2:208-267.
74. Jones, K.M. and T.B. Koen. 1985. Temperature effects on ethephon thinning of apples. *J. Hort. Sci.* 60:21-24.
75. Jones, K.M. and T.B. Koen. 1986. Manipulation of blossom density and the effects of ethephon thinning of Golden Delicious. *Acta Hort.* 179:653-657.
76. 鎌倉二郎・山谷秀明・清藤盛正・一木 茂. 1984. リンゴの早期落果と光合成産物の果実、新しょうへの配分. *園学東北要旨*. 昭59: 11-12.
77. Kang, B.G., W. Newcomb and S.P. Burg. 1971. Mechanism of auxin-induced ethylene production. *Plant Physiol.* 47:504-509.
78. Kappel, F. and J.A. Flore. 1983. Effect of shade on photosynthesis, specific leaf weight, leaf chlorophyll content, and morphology of young peach trees. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 108:541-544.

79. 樫村芳記・工藤和典・福田博之・瀧下文孝. 1986. 生育中の光条件が個葉の光合成能に及ぼす影響. 果樹試盛岡支場研究年報. p.32-34.
80. 菊地卓郎. 1979. 果樹の樹勢の測定をめぐる問題点. 農及園. 54: 9-14.
81. Koen, T.B. and K.M. Jones. 1985. A model of ethephon thinning of Golden Delicious apples. J. Hort. Sci. 60:13-19.
82. 今喜代治・川島東洋一. 1976. リンゴ無袋栽培技術. 小原信実、神戸和猛登、久米靖穂編著. リンゴ無袋栽培の一般的技術. p.65-74、p.90-99. 誠文堂新光社. 東京.
83. Kondo, K., A. Watanabe and H. Imaseki. 1975. Relationships in actions of indoleacetic acid, benzyladenine and abscisic acid in ethylene production. Plant & Cell Physiol. 16: 1001-1007.
84. Kotob, M.A. and W.W. Schwabe. 1971. Induction of parthenocarpic fruit in Cox's Orange Pippin apples. J. Hort. Sci. 46:89-93.
85. Krewer, G.W., J.W. Daniell, D.C. Coston, G.A. Couvillon and S.J. Kays. 1983. Transport of (^{14}C)-photosynthate into young peach fruits in response to CGA-15281, an ethylene-releasing compound. HortScience 18:476-478.

86. 熊谷徹郎. 1978. リンゴ（デリシャス系品種）の結実性に関する研究. 宮城園試研報. 1:1-72.
87. 久米靖穂・工藤哲男・鈴木 宏. 1979. 種子数が異常落果に及ぼす影響. 秋田果樹試年報. p.63-64.
88. 久米靖穂・今喜代治・田口辰雄・鈴木 宏. 1980. 既成リンゴ園のハッジロー化に関する研究. 第2報. ハッジロー仕立て樹の樹相診断について. 秋田果樹試研報. 12:13-30.
89. 黒田喜左雄・岡本五郎・福田 照. 1970. モモのジューンドロップに関する研究、（第2報）核の硬化と胚の生長停止との関係. 園学要旨. 昭47春:20-21.
90. 黒田喜左雄. 1974. モモの生理的落果に関する研究. 第1報 落果波相について. 奈良農試研報. 6:16-19.
91. Layne, R.E.C., C.S. Tan and J.M. Fulton. 1981. Effect of irrigation and tree density on peach production. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 106:151-156.
92. Leopold, A.C. 1971. Physiological processes involved in abscission. HortScience. 6:376-378.
93. Leopold, A.C. and P.E. Kriedemann. 1975. Plant growth and development. p.316-326. Mcgraw-Hill Book Company, New York.

94. Letham, D.S. and M.W. Williams. 1969. Regulators of cell division in plant tissues. VIII. The cytokinins of the apple fruit. *Physiol. Plant.* 22:925-936.
95. Lieberman, M. 1979. Biosynthesis and action of ethylene. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:533-591.
96. Lipe, J.A. and P.W. Morgan. 1972. Ethylene: Role in fruit abscission and dehiscence processes. *Plant Physiol.* 50:759-764.
97. Luckwill, L.C. 1948. The hormone content of the seed in relation to endosperm development and fruit drop in the apple. *J. Hort. Sci.* 24:32-44.
98. Luckwill, L.C. 1953. Studies of fruit development in relation to plant hormones. 1. Hormone production by the developing apple seed in relation to fruit drop. *J. Hort. Sci.* 28:14-24.
99. Luckwill, L.C., P. Weaver and J. MacMillan. 1969. Gibberellins and other growth hormones in apple seeds. *J. Hort. Sci.* 44:413-424.
100. Luckwill, L.C. and J.M. Silva. 1979. The effects of daminozide and gibberellic acid on flower initiation, growth and fruiting of apple cv Golden Delicious. *J. Hort. Sci.* 54:217-223.

101. Maggs, D.H. 1963. The reduction in growth of apple trees brought about by fruiting. *J. Hort. Sci.* 38:119-128.
102. 牧野時夫・福井博一・今川 茂・田村 勉. 1986. リンゴの早期落果と新しょう生長との関係. *園学雑*. 55:40-45.
103. Marini, R.P. and J.A. Barden. 1982. Net Photosynthesis, dark respiration, transpiration, and stomatal resistance of young and mature apple trees as influenced by summer or dormant pruning. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 107:170-174.
104. Marousky, F.J. and B.K. Harbaugh. 1979. Interactions of ethylene, temperature, light and CO₂ on leaf and stipule abscission and chlorosis in philodendron scandens subsp. oxycardium. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 104:876-880.
105. Martin, G.C. and R.C. Campbell. 1976. Hormonal bioassay of french prune (Prunus domestica L.) seed and pericarp. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 101:524-526.
106. McLaughlin, J.M. and D.W. Greene. 1984. Effects of BA, GA₄₊₇, and daminozide on fruit set, fruit quality, vegetative growth, flower initiation, and flower quality of 'Golden Delicious' apple. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 109:34-39.
107. Miller, C.O. 1965. Evidence for the natural occurrence of zeatin and derivatives : Compounds from maize which promote cell division. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 50:1052-1058.

108. Miura, A.G. and C.O. Miller. 1969. Cytokinins from a variant strain of cultured soybean cells. *Plant Physiol.* 44:1035-1039.
109. Modlibowska, I. 1972. The effect of gibberellins and cytokinins on fruit development of Bramley's seedling apple. *J. Hort. Sci.* 47:337-340.
110. Mor, Y., H. Spiegelstein and A.H. Halevy. 1983. Inhibition of ethylene biosynthesis in carnation petals by cytokinin. *Plant Physiol.* 71:541-546.
111. Morgan, P.W. and J.I. Durham. 1972. Abscission: Potentiating action of auxin transport inhibitors. *Plant Physiol.* 50:313-318.
112. Morgan, P.W., W.R. Jordan, T.L. Davenport and J.I. Durham. 1977. Abscission responses to moisture stress, auxin transport inhibitors, and ethephon. *Plant Physiol.* 59:710-712.
113. 村上 浩. 1985. バラ科植物におけるジベレリンA₃₂および他のジベレリンの分布について. *生物研報.* 1:1-51.
114. Nagao, M.A. and W.S. Sakai. 1985. Effects of growth regulators on abscission of young macadamia fruit. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 110:654-657.

115. Nakagawa, S., I. Kiyokawa, H. Matsui and H. Kurooka. 1973. Fruit development of peach and Japanese pear as affected by destruction of the embryo and application of gibberellins. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 42:104-112.
116. 中川昌一. 1982. 果樹園芸原論. p.361-364. 養賢堂. 東京.
117. 中村三夫・若杉 聡. 1978. エスレル散布によるカキの薬剤摘果 (第1報)、離層の形成と発達に及ぼすエスレルの影響. 園学雑. 47:308-316.
118. 日本園芸農業協同組合連合会. 1980. 昭和55年版果樹統計. p.124. 日園連. 東京.
119. 日本園芸農業協同組合連合会. 1988. 昭和63年版果樹統計. p.129. 日園連. 東京.
120. 仁藤伸昌. 1985. ブドウの花振りにおける内生植物ホルモンの役割に関する研究 (ブドウ '巨峰' の花振りと内生オーキシンとの関連性について). 佐賀大農報. 58:1-44.
121. Nowacky, J. and H. Plich. 1984. Changes of free methionine and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid contents in ripening apple fruits in relation to the rate of ethylene production. Scientia Hort. 22:75-80.
122. 小原信実他. 1987. リンゴ異常落果の発生実態とその解析. 青森りんご試研報. 24:15-48.

123. 大川勝徳. 1974. 果樹における結実と植物ホルモン. 植物の化学調節. 9:87-94.
124. 小野祐幸・広瀬和栄・高原利雄. 1983. 中晩生カンキツの生理落果に関する研究、第5報 ネーブル、福原オレンジ、清見、ヒュウガナツの生理落果の波相. 園学要旨. 昭58秋:28-29.
125. Owens, L.D., M. Lieberman and A. Kunishi. 1971. Inhibition of ethylene production by rhizobitoxine. *Plant Physiol.* 48:1-4.
126. Pallus, J.E., Jr. and S.J. Kays. 1982. Inhibition of photosynthesis by ethylene — A stomatal effect. *Plant Physiol.* 70:598-601.
127. Patrick, J.W. and P.F. Wareing. 1973. Auxin-promoted transport of metabolites in stems of Phaseolus vulgaris L. *J. Exp. Bot.* 24:1158-1171.
128. Patrick, J.W. and P.F. Wareing. 1976. Auxin-promoted transport of metabolites in stems of Phaseolus vulgaris L. *J. Exp. Bot.* 27:969-982.
129. Patrick, J.W. 1979. Auxin-promoted transport of metabolites in stems of Phaseolus vulgaris L. *J. Exp. Bot.* 30:1-13.
130. Poling, E.B. and G.H. Oberly. 1979. Effect of rootstock on mineral composition of apple leaves. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 104:799-801.

131. Pollard, J.E. and R.H. Biggs. 1970. Role of cellulase in abscission of citrus fruits. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 95:667-673.
132. Porpiglia, P.J. and J.A. Barden. 1980. Seasonal trends in net photosynthetic potential, dark respiration, and specific leaf weight of apple leaves as affected by canopy position. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 105:920-923.
133. Quinlan, J.D. and A.P. Preston. 1968. Effects of thinning blossom and fruitlets on growth and cropping of sunset apple. J. Hort. Sci. 43:373-381.
134. Quinlan, J.D. and A.P. Preston. 1971. The influence of shoot competition on fruit retention and cropping of apple trees. J. Hort. Sci. 46:525-534.
135. Ramina, A., A. Masia and G. Vizzotto. 1986. Ethylene and auxin transport and metabolism in peach fruit abscission. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 111:760-764.
136. Reid, M.S. 1985. Ethylene and abscission. HortScience 20:45-50.
137. Retamales, J.B. and M.J. Bukovac. 1986. Studies on abscission of phthalimide-induced parthenocarpic sour cherry fruits. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 111:703-707.

138. Riov, J. and S.F. Yang. 1982. Effects of exogenous ethylene on ethylene production in citrus leaf tissue. *Plant Physiol.* 70:136-141.
139. 作物分析法委員会. 1976. 栽培植物分析測定法. p.286-287. 養賢堂. 東京.
140. Saltveit, M.E., Jr., K.J. Bradford and D.R. Dilley. 1978. Silver ion inhibits ethylene synthesis and action in ripening fruits. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 103:472-475.
141. Schneider, G.W. 1973. Translocation of ^{14}C -indoleacetic acid and ^{14}C -sucrose in excised apple pedicels. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 98:278-281.
142. Schneider, G.W. 1975. ^{14}C -sucrose translocation in apple. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 100:22-24.
143. Schneider, G.W. 1975. Ethylene evolution and apple fruit thinning. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 100:356-359.
144. Schneider, G.W. 1977. Studies on the mechanism of fruit abscission in apple and peach. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 102:179-181.
145. Schneider, G.W., C.E. Chaplin and D.C. Martin. 1978. Effects of apple rootstock, tree spacing, and cultivar on fruit and tree size, yield, and foliar mineral composition. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 103:230-232.

146. Schneider, G.W. 1978. Abscission mechanism studies with apple fruitlets. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 103:455-458.
147. Stenbridge, G.E. and G. Morrell. 1972. Effect of gibberellins and 6-benzyladenine on the shape and fruit set of 'Delicious' apples. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 97:464-467.
148. 鈴木富男・高橋英吉・平田尚美・平塚 伸. 1987. カキ '平核無' の離脱とエチレン生成、並びにACC、MACC含量. 園学要旨. 昭62春:122-123.
149. 高橋英吉・西元直行・永沢勝雄. 1972. カキの落果に関する生理学的研究、第4報 離脱とエチレン生成との関係. 園学要旨. 昭47秋:84-85.
150. 高橋英吉・宇田川雄二・西元直行・永沢勝雄. 1973. カキの落果に関する生理学的研究、第6報 生理落果期果実のエチレン生成および組織切片のエチレン生成. 園学要旨. 昭48春:86-87.
151. 田村 勉・福井博一・今河 茂・三野義雄. 1981. リンゴ果実及び種子の発育に及ぼす果実発育初期の温度の影響. 園学雑. 50:287-296.
152. Taylor, B.K. 1975. Reduction of apple skin russeting by gibberellin A₄₊₇. J. Hort. Sci. 50:169-172.
153. Taylor, B.K. 1978. Effects of gibberellin sprays on fruit russet and tree performance of Golden Delicious apple. J. Hort. Sci. 53:167-169.

154. Tromp, J. 1983. The influence of several types of gibberellins on flower bud formation in apples. Hort. Abst. 53:556
155. Tukey, L.D. 1956. Some effects of night temperatures on the growth of 'McIntosh' apples, I. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 68:32-43.
156. Tukey, L.D. 1959. Some effects of night temperature on the growth of 'McIntosh' apples, II. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 75:39-46.
157. Unrath, C.R. 1974. The commercial implications of gibberellin A₄ A₇ plus benzyladenine for improving shape and yield of 'Delicious' apples. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 99:381-384.
158. Walsh, C.S., H.J. Swartz and L.J. Edgerton. 1979. Ethylene evolution in apple following post-bloom thinning sprays. HortScience 14:704-706.
159. Weinbaum, S.A. and R.K. Simons. 1974. Histochemical appraisal of the relationship of seed abortion to chemical induction of apple fruit abscission following bloom. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 99:266-269.
160. Weinbaum, S.A., C. Giulivo and A. Ramina. 1977. Chemical thinning: Ethylene and pretreatment fruit size influence enlargement, auxin transport, and apparent sink strength of french prune and 'Andross' peach. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 102:781-785.

161. Weinbaum, S.A. and T.T. Muraoka. 1978. Chemical thinning of prune: Relation of assimilate deprivation to ethylene-mediated fruit abscission. HortScience 13:159-160.
162. Wertheim, S.J. 1973. Fruit set and june drop in cox's orange pippin apple as affected by pollination and treatment with a mixture of gibberellins A₄ and A₇ . Scientia Hort. 1:85-105.
163. Wertheim, S.J. 1986. Chemical thinning of Golden Delicious apple with NAAm and/or carbaryl in combination with a spreader and the anti-russeting agent GA₄₊₇ . Acta Hort. 179:659-666.
164. Williams, M.W. and E.A. Stahly. 1969. Effect of cytokinins and gibberellins on shape of 'Delicious' apple fruits. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 94:17-19.
165. Williams, M.W. and D.S. Letham. 1969. Effect of gibberellins and cytokinins on development of parthenocarpic apples. HortScience 4:215-216.
166. Williams, M.W. 1979. Chemical thinning of apples. Hort. Rev. 1:270-300.
167. Williams, M.W. 1980. Relation of fruit firmness and increase in vegetative growth and fruit set of apples with amino-ethoxyvinylglycine. HortScience 15:76-77.

168. Williams, M.W. 1981. Response of apple trees to aminoethoxyvinylglycine (AVG) with emphasis on apical dominance, fruit set, and mechanism of action of fruit thinning chemicals. *Acta Hort.* 120:137-141.
169. Wittenbach, V.A. and M.J. Bukovac. 1973. Cherry fruit abscission: Effect of growth substances, metabolic inhibitors and environmental factors. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 98:348-351.
170. Wittenbach, V.A. and M.J. Bukovac. 1975. Cherry fruit abscission: A role for ethylene in mechanically induced abscission of immature fruits. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 100:302-306.
171. Wood, B.W. 1983. Fruit thinning of pecan with ethephon. *HortScience* 18:53-54.
172. 山村 宏・内藤隆次. 1975. カキにおけるN A Aの摘果機構について(第1報)、N A A処理による落果と果実内の内生生長調節物質との関係. *園学雑.* 43:406-414.
173. 山村 宏・内藤隆次・持田圭三. 1976. カキにおけるN A Aの摘果機構について(第2報)、N A Aの時期別処理が果実内の生長調整物質および諸酵素の活性に及ぼす影響. *園学雑.* 45:1-6.
174. 山村 宏・内藤隆次. 1980. カキにおけるN A Aの摘果機構について(第3報)、N A Aとエセホンによる果実のエチレン生成及び落果に及ぼすジベレリンの影響. *園学雑.* 49:171-179.

175. 山崎利彦・新妻胤次・田口辰雄. 1970. リンゴの窒素施用基準の設定. 第1報. 国光、ゴールドデン・デリシャスの葉内無機含量、生育、収量、果実品質に及ぼすN制限の影響. 秋田果樹試研報. 3:1-33.
176. Yang, S.F. 1980. Regulation of ethylene biosynthesis. HortScience 15:238-243.
177. Yang, S.F. 1985. Biosynthesis and action of ethylene. HortScience 20:41-45.
178. 横田 清. 1976. リンゴ幼果の生理落果発生に及ぼす防除薬剤の影響. 長野園試報告. 13:1-24.
179. Yokota, T., N. Murofushi and N. Takahashi. 1980. Extraction, purification and identification. p.113-137. In : J. MacMillan (ed.) Encyclopedia of plant physiology. New series vol. 9. Hormonal regulation of development I. Springer-Verlag Berlin, Heiderberg.
180. Yu, Y.B. and S.F. Yang. 1979. Auxin-induced ethylene production and its inhibition by aminoethoxyvinylglycine and cobalt ion. Plant Physiol. 64:1074-1077.
181. Zur, A. and R. Goren. 1977. Reducing preharvest drop of 'Temple' orange fruits by 2,4-D — Role of cellulase in the calyx abscission zone. Scientia Hort. 7:237-248.