

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

近藤 悟・水野 昇

秋田県果樹試験場鹿角分場 018-52 鹿角市花輪

Relation between Early Drop of Apple Fruit and Endogenous Growth Regulators,
and Effects of MCPB, GA₃ plus GA₄ and BA Sprays on Fruit Abscission

Satoru KONDO and Noboru MIZUNO

Kazuno Branch, Akita Fruit Tree Experiment Station, Kazuno 018-52

Summary

The relationship between the early drop of apple fruit, and auxin, gibberellin and cytokinin-like substances in the seeds was investigated from 16 days after full bloom (AFB) by comparing 'Starking Delicious' and 'Fuji' apple fruits. In addition, the effects of a spray of 2-methyl-4-chlorophenoxy butyric acid ethyl solution (MCPB, 10 ppm), a solution containing gibberellin A₃ and gibberellin A₄ at 50 ppm each (GA₃+GA₄), and a 6-benzylamino purine solution (BA, 100 ppm) were investigated under shading treatment which promoted fruit abscission.

1. In both cultivars, auxin-like activity in the seeds hardly differed from 16 days to 60 days AFB. However, MCPB spray slightly reduced fruit abscission, although most fruits were small since seed abortion had been increased by the shading treatment.

2. The level of gibberellin-like substances in the seeds of 'Fuji' increased on and after 23 days AFB, whereas that of 'Starking Delicious' increased on and after 42 days AFB when early fruit drop ceased. Moreover, the GA₃+GA₄ spray satisfactorily reduced fruit abscission and promoted fruit growth regardless of seed abortion by the shading treatment. Therefore, it is considered that gibberellins in the seeds are closely associated with early fruit drop and fruit growth.

3. The peak level of cytokinin-like substances of 'Fuji' at 25 days AFB was 6 days earlier than that of 'Starking Delicious'. Hence, BA was sprayed on the 19th day AFB when the level of cytokinin-like substances of 'Starking Delicious' was low, although, it increased fruit abscission. This may have been influenced by ethylene evolution from the fruit which increased after the BA spray.

緒 言

一般に、果実発育の初期において、種子は果実発育のための養分の sink としての働きを持つことが知られている。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(20)、ジベレリン(5)、サイトカイニン(19)などが生産され、これらはそれぞれバランスを保ちながら着果や果実生長を制御している(29)。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が報告されており(6, 8, 21, 36)、このことが早期落果の発生の品

種間差異にかか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、リンゴではオーキシシン、サイトカイニンが早期落果を抑制したとする報告はみあたらず、ジベレリンについても効果があったとする報告(4, 34)、効果がなかったとする報告(13, 31)など、それぞれ環境、栽培条件の異なる圃場状態で試験が行われているためか、一定した結果が得られていない。

前報(18)では、満開後40日間に4日程度の遮光をすることによりリンゴ「スターキング・デリシャス」の早期落果を誘発することを報告した。そこで本報告では、早期落果の多い「スターキング・デリシャス」と早期落

1987年10月12日 受理

本報告の一部は昭和62年度園芸学会春季大会で発表した。

果の少ない‘ふじ’における、種子中のオーキシシン、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。

材料及び方法

1. ‘スターキング・デリシャス’ (以下 ‘SD’ と略) 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、満開16日後から50～60日後まで5～8日毎に、正常に発育していると思われる果実を採取して、種子を取り出し、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あたっては、それぞれ乾物重として2gを用いた。

オーキシシン様物質の粗抽出は Atsumi ら(1)の方法に従い、得られた抽出液を用いて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、エンバク (品種:前進) 子葉鞘伸長テストを行い、オーキシシン活性を検定した。

ジベレリン様物質は80%メタノールを用いて溶媒抽出した後、酢酸エチル可溶性分画を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) によって展開分離し、村上(28)の方法に従い、点滴法の矮性イネ苗 (品種:短銀坊主) テストによってその活性を検定した。

サイトカイニン様物質は80%エタノールで抽出した後、n-ブタノール分画をDowex 50 WH、陽イオン交換カラムで吸着後3Nアンモニア水で溶出し、得られた抽出液を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) によって展開分離し、ダイズ (品種:Acme) カルス検定法によってその活性を測定した。

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

実験には‘SD’10～11年生樹 (M, 26台木) 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、51%の遮光率の寒冷紗で覆って行った。遮光処理下の各散布区は側枝単位で設け、果実のみに散布した。

2-メチル-4-クロロフェノキシ酢酸エチル溶液 (MCPB) 10 ppm 溶液 (展着剤, サントクテン 0.05% 加用, 以下略す) 及び GA_3 と GA_4 のそれぞれ 50 ppm 混合溶液

(以下 GA_3+GA_4 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 GA_3+GA_4 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、6-ベンジルアミノプリン (BA) 100 ppm 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実した果実を用い、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。また、1987年6月7日 (満開21日後) に自然条件下で、各々50 ppm の GA_3+GA_4 及び100 ppm 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。エチレンの測定は前報(18)と同様な方法で行った。

結 果

1. ‘SD’ 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1図にヒストグラムで示したが、主に R_f 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) に際高くなった。6月27日及び7月2日には、‘SD’に比べて‘ふじ’でやや活性が高い傾向であったが、大きな差は認められなかった。

第2図にジベレリン様物質の推移を示した。活性は主に R_f 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 GA_3 及び GA_4 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) に際24日 (満開42日後) まで徐々に増加した。一方、‘SD’では6月24日 (満開42日後) に際増加し、7月1日 (満開49日後) には急激に増加した。

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1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、‘SD’では6月17日 (満開

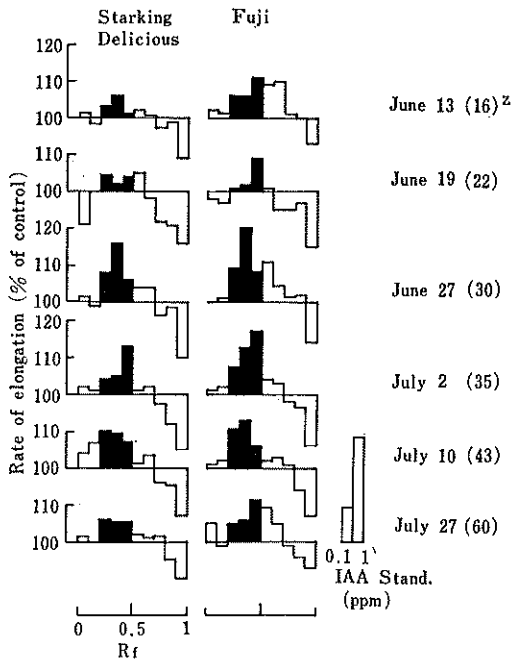


Fig. 1. Histograms showing auxin-like activities of methylene chloride fraction from 'Starking Delicious' and 'Fuji' apple seeds (1984). Auxin-like activities were determined by avena straight growth test following PC in the solvent system, isopropanol/28% ammonia/water (10:1:1, v/v/v).
z As in Fig.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

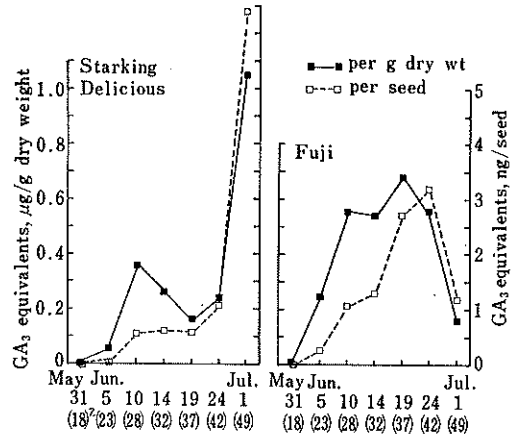


Fig. 2. Level of gibberellin-like substances extracted from 'Starking Delicious' and 'Fuji' apple seeds (1985).

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).

z As in Fig. 1.

Table 1. Content of cytokinin-like substances extracted from 'Starking Delicious' and 'Fuji' apple seeds (1986).

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

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

z As in Fig. 1.

31日後)に最大となり、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)に最大となり、その後減少した。

2. 遮光処理下での MCPB, $\text{GA}_3 + \text{GA}_4$ 及び BA 散布が早期落果に及ぼす影響

第3図に MCPB 及び $\text{GA}_3 + \text{GA}_4$ 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

3-A図), 無散布区の最終的な落果率が30.0%であったのに対して, MCPB 散布区では15.0%, $\text{GA}_3 + \text{GA}_4$ 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(3-B図), 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

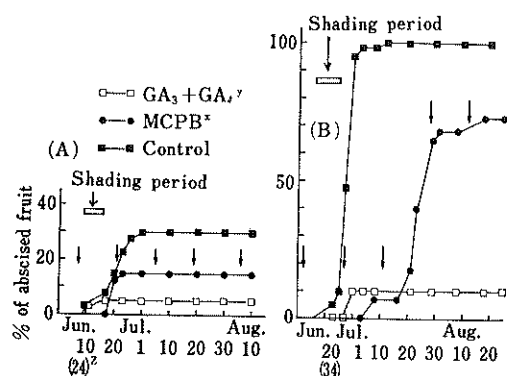


Fig. 3. Effects of GA_3+GA_4 and MCPB spray on the rate of fruit abscission of 'Starking Delicious' apple (1986).

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 cheesecloth with a shading ratio of 51%.

The arrows indicate the days on which GA_3+GA_4 or MCPB were sprayed on only the fruits.

^z Days after full bloom.

^y A solution containing GA_3 and GA_4 at 50 ppm each.

^x 10 ppm solution.

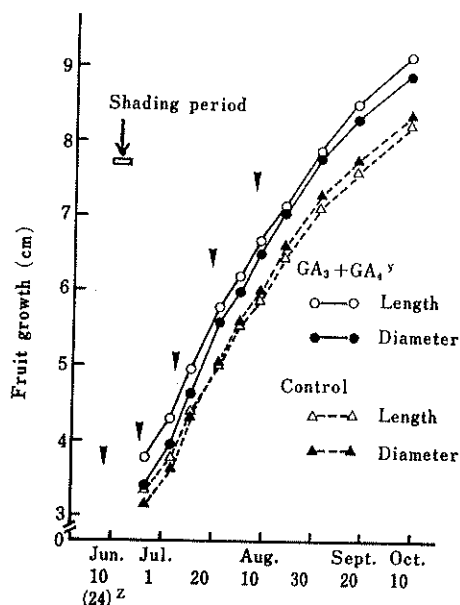


Fig. 4. Effect of GA_3+GA_4 spray on fruit growth of 'Starking Delicious' apple (1986).

The arrows indicate the days on which GA_3+GA_4 was sprayed.

The shading treatment was applied on June 9~16.

^{z, y} As in Fig. 3.

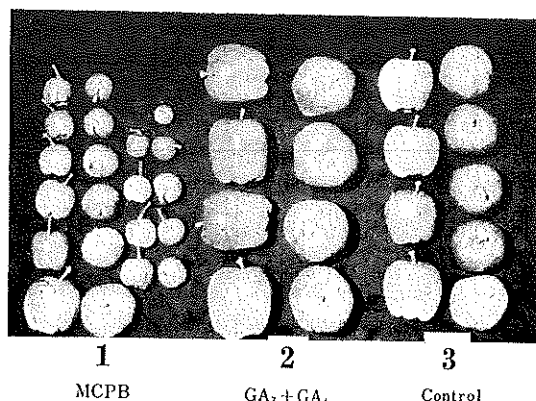


Fig. 5. Condition at harvesting time of the 'Starking Delicious' apple fruits sprayed with MCPB or GA_3+GA_4 (1986).

The shading treatment was applied on June 9~16.

See legend in Fig. 3 for further notes.

Table 2. Percentage of normal seeds per fruit of 'Starking Delicious' apple (1986).

Treatment	June 9~16 Shading		June 16~25 Shading		Untreated ^z
	A	B	A	B	
GA_3+GA_4	85.2	28.7 ^{ay}	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 GA_3+GA_4 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 (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 uniformly were observed.

See legend in Fig. 3 for further notes.

日)までは落果を抑制したもののそれ以降増加し、最終的な落果率は73.0%となった。一方、 GA_3+GA_4 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 GA_3+GA_4 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と比較したところ(第4図)、 GA_3+GA_4 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、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 GA_3+GA_4 散布果が1.03、無散布果が0.98であった。これに対して、

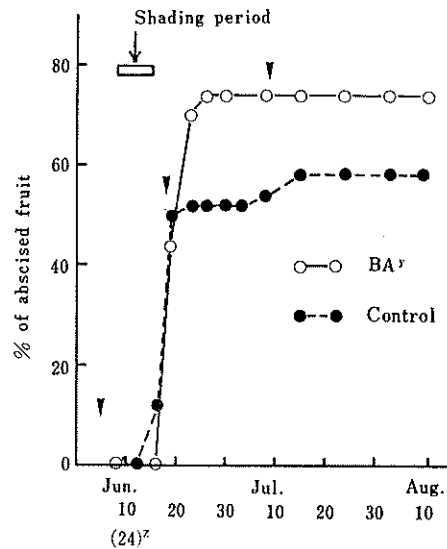
MCPB 散布区では落果率を減少させたものの小果実が見られた(第5図)。一方、遮光処理下のそれら各散布区における果実の健全種子率をみると(第2表), $GA_3 + GA_4$ 散布区では、遮光処理下での健全種子率が遮光処理終了直後から低下し、収穫期には28.7%及び6.2%と極めて低く、MCPB 散布区でも同様であった。しかしながら、自然条件下ではその割合は高く無散布区と差がなかった。また、遮光処理下の無散布区では正常に發育している果実を対照に採取したため健全種子の割合は高かった。なお、ここでは褐変や萎縮の認められない種子を健全なものとして判定した。

遮光処理下でのBA散布が早期落果に及ぼす影響を第6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、最終的な落果率はBA散布区が74.0%、無散布区は58.0%であり、BA散布は落果を増加させた。

第3表には $GA_3 + GA_4$ 散布及びBA散布が果実のエチレン発生量に及ぼす影響を示した。両散布液とも処理当初はエチレン発生を刺激したが、 $GA_3 + GA_4$ 散布果は散布後5日目から、BA散布果は散布後7日目から無散布果と差がなくなった。

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(14, 26)、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TIBAの塗布が落果を促進する(12, 30)ということは、オーキシンの落果を制御していると考えられる。しかしながら、早期落果の多い'SD'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、本報で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とBangerth(7)は、リンゴで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・デリシヤス'ではその減少割合の小さいこ



えられるが、果実発育への影響は大きくないものと推察された。

リンゴ果実中のジベレリンは主に種子で生産され(5, 28), その活性は満開後9週めにピークに達する(21)ことが報告されている。本報告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‘SD’では早期落果の終了期に増加してきた。このため、‘SD’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。椋村ら(16)は、‘SD’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、‘SD’では個葉の面積が小さいため、葉一枚当たりの光合成物質の生産量が少ないことを報告している。このため、一樹内の葉枚数や着果量に影響されるものの、その生産性の劣る品種ほど低日照によって種子発育の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‘SD’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引き起こす一要因となることが推察された。本実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(24, 34)も報告されているが、本実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引き起こされたと思われる。その後の落果の抑制と果実発育の促進は散布したGAが種子の代わりに作用したためと考えられる。また、果実発育に関しGA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(13, 31, 33, 35)。一方、Taylor(32)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、新梢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(9, 10, 22, 23)ものと思われる。

リンゴ種子中で生産されるサイトカイニン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(19)。本報告の両品種における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。実験1の結果では、‘SD’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、‘SD’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かもしれない。

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(2, 15, 17)、逆に抑制したとする報告(3, 27)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、50～500 ppmの濃度で新梢伸長を促進し落果を増加させた(23, 31)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は明確な影響は認められていない(25)。一方、本報では図示しなかったが、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明らかな差はみられなかった。McLaughlinとGreene(24)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50 ppm散布で果重や果実肥大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異なることも考えられた。福井ら(11)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、果実発育に影響を与える条件下(18)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、ジベレリンの果実への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(22)、その散布にあ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。

摘 要

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’を供試して、満開16日後から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と早期落果との関係を求め、さらに早期落果を誘発する遮光処理下でのMCPB、GA₃+GA₄及びBAの散布が早期落果に及ぼす影響について検討した。

1. 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、両品種間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。

2. ‘ふじ’でのジベレリン様物質増加は満開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、 GA_3+GA_4 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る。

3. ‘ふじ’における満開25日後のサイトカイニン様物質ピークは‘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。

謝 辞 本報を御校閲いただいた筑波大学教授 大垣智昭博士、また、サイトカイニンの分析に種々御協力いただいた広島農業短大 早田保義氏に感謝します。

引用文献

1. ATSUMI, S., S. KURAISHI and T. HAYASHI. 1976. An improvement of auxin extraction procedure and its application to cultured cells. *Planta* 129: 245-247.
2. 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.
3. 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.
4. 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.
5. DENNIS, F. G., JR. 1976. Gibberellin-like substances in apple seeds and fruit flesh. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 101: 629-633.
6. 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.
7. EBERT, A. and F. BANGERTH. 1982. Possible hormonal modes of action of three apple thinning agents. *Scientia Hort.* 16: 343-356.
8. 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.
9. ELKNER, T. E. and D. C. COSTON, 1986. Effect of BA+ GA_{4+7} , BA and daminozide on growth and lateral shoot development in peach. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 111: 520-524.
10. FORSHEY, C. G. 1982. Branching responses of young apple trees to applications of 6-benzylamino purine and gibberellin A_{4+7} . *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 107: 538-541.
11. 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.
12. GOLDSMITH, M. H. M. 1977. The polar transport of auxin. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 28: 439-478.
13. GREENE, D. W. 1984. Microdroplet application of $GA_{4+7}+BA$: sites of absorption and effect on fruit set, size, and shape of 'Delicious' apples. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 109: 28-30.
14. 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.
15. IMASEKI, H., K. KONDO and A. WATANABE. 1975. Mechanism of cytokinin action on auxin-induced ethylene production. *Plant Cell Physiol.* 16: 777-787.
16. 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. 昭和60年度寒冷地果樹試験研究成績概要集(栽培). p. 63-64.
17. 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.
18. KONDO, S. and Y. TAKAHASHI. 1987. Effects of high temperature in the nighttime and shading in the daytime on the early drop of apple fruit 'Starking Delicious'. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 56: 142-150.
19. 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.
20. LUCKWILL, L. C. 1953. Studies of fruit development in relation to plant hormones. I. Hormone production by the developing apple seed in relation to fruit drop. *J. Hort. Sci.* 28: 14-24.
21. LUCKWILL, L. C., P. WEAVER and J. MACMILLAN. 1969. Gibberellins and other

- growth hormones in apple seeds. J. Hort. Sci. 44: 413-424.
22. 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.
 23. 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梢生長との関係. 園学雑. 55: 40-45.
 24. 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.
 25. MODLIBOWSKA, I. 1972. The effect of gibberellins and cytokinins on fruit development of Bramley's seedling apple. J. Hort. Sci. 47: 337-340.
 26. 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.
 27. MOR, Y., H. SPIEGELSTEIN and A. H. HALEVY. 1983. Inhibition of ethylene biosynthesis in carnation petals by cytokinin. Plant Physiol. 71: 541-546.
 28. 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.
 29. 大川勝徳. 1974. 果樹における結実と植物ホルモンの化学調節. 9: 87-94.
 30. 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.
 31. STEMBRIDGE, 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.
 32. TAYLOR, B. K. 1978. Effects of gibberellin sprays on fruit russet and tree performance of Golden Delicious apple. J. Hort. Sci. 53: 167-169.
 33. 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.
 34. 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.
 35. 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.
 36. 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.