

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。Doud³⁹⁾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日以上の間期間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果実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-amino-cyclopropane-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°C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°C 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°C 、 20°C 、 25°C 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°C 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、3mm ϕ ×2mステンレスカラム、充填剤Porapak Q、カラム温度 60°C 、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nds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°C 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

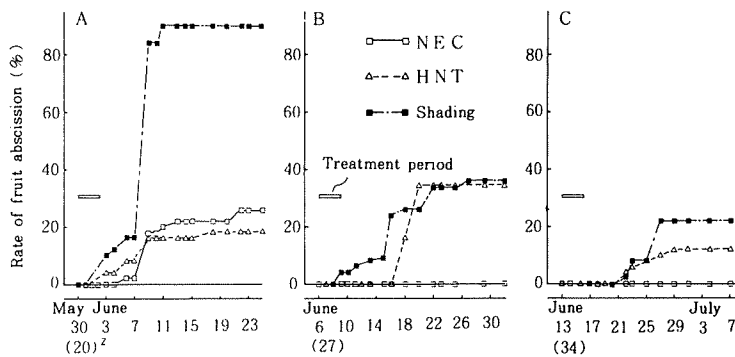


Fig. 7. Effects of high night temperature and shading treatments on fruit abscission (1983).

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.

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

Treatment	Mean night temperature (°C) (7.00pm to 6.00am)											
	A				B				C ₁			
	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.

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、新しゅ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ゅ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、新しゅ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、生育の初期はど多く、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

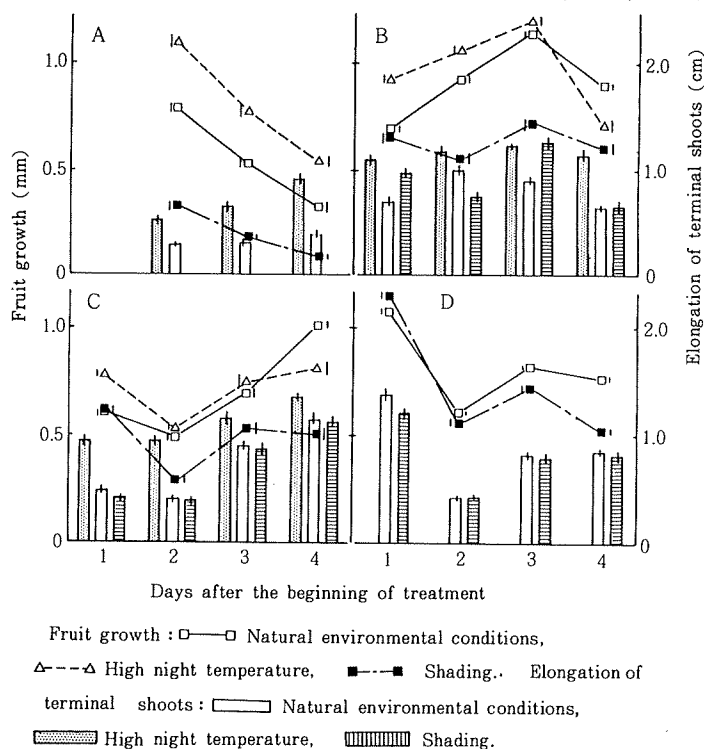


Fig. 8. Effects of high night temperature and shading treatments on the daily rate of fruit growth and elongation of terminal shoots (1983). The treatments were applied for 4 days from (A): 20 days, (B): 27 days, (C): 34 days and (D): 41 days (AFB), respectively. Vertical bars indicate S.E.. Fruit growth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

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

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

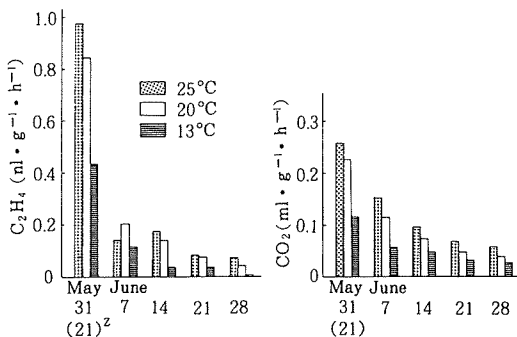


Fig. 9. C_2H_4 and CO_2 production from fruit under various temperature conditions (1983).

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.

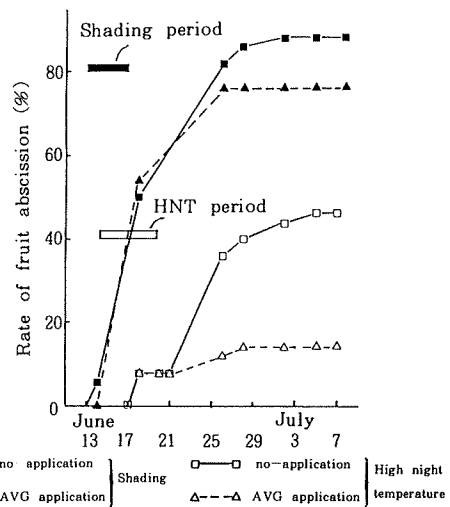


Fig. 10. Effects of AVG application under high night temperature and shading treatments on fruit abscission (1984).

AVG (200 ppm 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 5. Effect of AVG application on the C_2H_4 evolution and CO_2 production from fruit. (1984)

Treatment	C_2H_4 (10^3 ml $\cdot$ g $^{-1}$ $\cdot$ h $^{-1}$)						CO_2 (10^3 ml $\cdot$ g $^{-1}$ $\cdot$ 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 (200 ppm solution) was applied on June 13 (18 days AFB) .

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

Treatment	Mean night temperature ($^{\circ}C$)(6.00pm to 6.00am)						
	June						
	14 (19) ^x	15 (20)	16 (21)	17 (22)	18 (23)	19 (24)	20 (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.

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%、AVG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に報告されており^{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¹⁷⁰。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にも報告され^{26、27、34、96、114、120、143、149、150、160、170、174}、千葉ら²⁸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 naphthaleneacetic acid (NAA) 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AVG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流転を抑制し、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、AVG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200 ppm散布^{38, 57}、満開2週間後の1000 ppm散布¹⁶⁷、満開時の250 ppm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500 ppm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、AVG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

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¹¹⁹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いが強くなるほど、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、枝及び葉の乾物量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(107,600 lux)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15,000 lux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。

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¹³⁾。Lipeら⁹⁾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¹⁵⁾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、外生的にエチレング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¹³⁾は、カンキツ果実の着果した枝をエチレング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、pH 3.5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

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オンを散布し、夜間の高温条件下でのエチレン発生が落果以前に幼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‘王林’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AVG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。AVG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AVG500ppm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AVG500ppm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グ樹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グ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グ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し、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、回転式マイクロームを用いて厚さ15μm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℃～1℃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い。

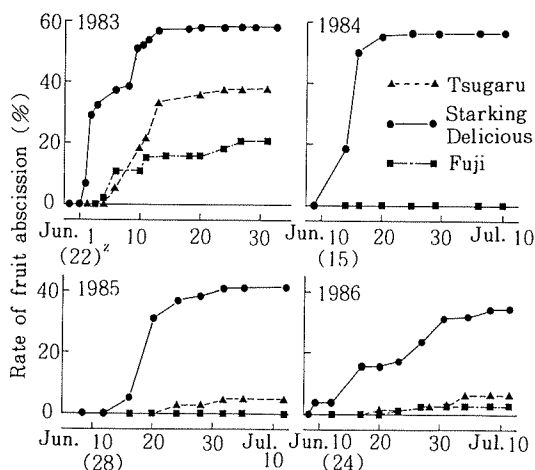


Fig. 11. Rate of early fruit drop of apple cultivars Tsugaru, Starking Delicious and Fuji in 1983-1986.

^z Days after full bloom.

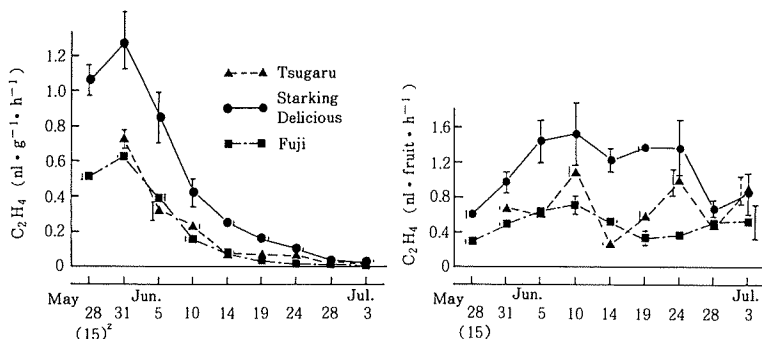


Fig. 12. Ethylene evolution from young fruits of the apple cultivars Tsugaru, Starking Delicious and Fuji (1985).

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

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’で多かったものの、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’に比べて多かった。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AVG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

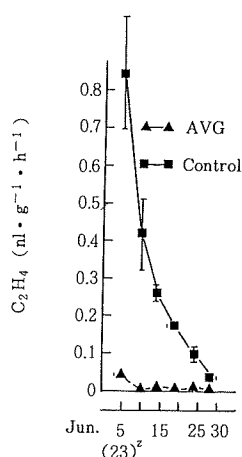


Fig. 13. Effect of AVG application on ethylene evolution from 'Starking Delicious' fruit (1985).

^zThe same as in Fig. 11. Vertical bars indicate S.E. AVG solution (500 ppm) was applied on June 3.

セルラーゼ活性に及ぼすAVG500ppm散布の影響を示す。AVG500ppm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くものの、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19.2～20.9℃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、AVG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(AVG散布6日後)及び6月19日(AVG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AVG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AVG散布果で低かった(14図-A)。6月16日(満開30日後)か

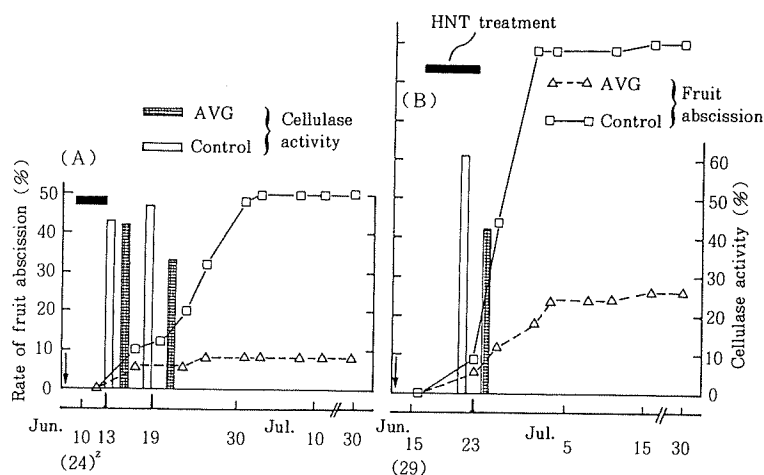


Fig. 14. Effect of AVG application on the rate of fruit abscission and cellulase activity in the abscission zone ('Starking Delicious') (1986).

The arrow (↓) indicates the day when the AVG (500ppm solution) was sprayed.

^zThe same as in Fig. 11. HNT: High night temperature.

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

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

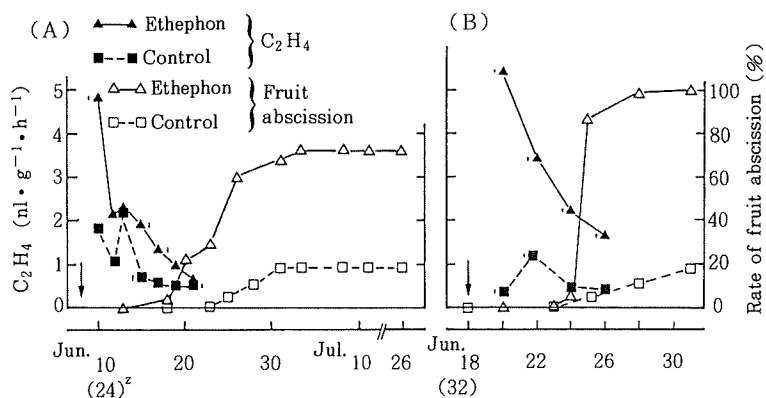


Fig. 15. Effect of ethephon application on the rate of fruit abscission and ethylene evolution from fruit 'Starking Delicious' (1986).

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

The arrow (↓) indicates the day when the ethephon solution (A : 100ppm, B : 300ppm) was sprayed.

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、AVG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(AVG散布11日後)のセルラーゼ活性は、AVG散布果が40.3%、無散布果が60.2%と、その活性はAVG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オン散布の影響を示す。6月8日(満開22日後)に散布したエセフオン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 nl · g⁻¹ · h⁻¹と無散布果の1.87 nl · g⁻¹ · 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)のエセフオン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 nl · g⁻¹ · h⁻¹と、無散布果の0.386 nl · g⁻¹ ·

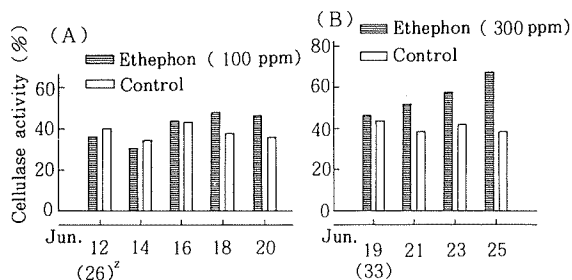


Fig. 16. Effect of ethephon application on cellulase activity in the abscission zone of 'Starking Delicious' apple fruit (1986).

^z The same as in Fig. 11.

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

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 μm であった(第17図)。第8表にはAVG及びエセフオ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

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

Treatment	Jun.16 (8) ^z	Jun.18 (10)	Jun.20 (12)	Jun.26 (18)	Treatment	Jun.19 (12)	Jun.23 (11)
Ethephon (A) ^y	9.6	25.7	28.9	57.1	AVG (a) ^v	14.4	—
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 (1)	Jun.21 (3)	Jun.23 (5)	Jun.25 (7)
Ethephon (B) ^w	16.2	7.4	6.6	13.6
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 (100 ppm) 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 (300 ppm) was applied on June 18 (32 days AFB).

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

^uAVG solution (500 ppm) 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 · 100 ml ⁻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 (500 ppm) was applied on June 7 (22 days AFB).

^zSignificant at 0.1% level (***) and 5% level (*).

日 (AVG散布12日後)におけるAVG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 (AVG散布11日後)におけるAVG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AVG散布は種子の発育停止率を低下させた。また、エセフォン100 ppm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300 ppm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AVG散布が収穫時の果実品質に及ぼす影響を示す。AVG散布果では果重が無散布果の274.2 gに対して223.8 g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, 174}。久米ら⁸⁰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NAA及びNAC (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NAA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100 ppm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300 ppm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トク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、エチレングラスに曝したり、エセフォンの散布はこの活性を増加させ落果率が高かったことがカンキツで示されている^{55, 180}。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グラ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、エチレングラ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¹⁶⁰はプルーンの枝へのエセフォン300 ppm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⁴⁴⁾は、リンゴ‘キング・オブ・ザ・ピピン’、‘ゴールドデン・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、168)}、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100 ppm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、139)}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長調節物質が減少し^{2、92、119)}、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AVG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と比べて、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、AVG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AVG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。

AVG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AVG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³⁹⁾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、AVG散布果では果重が減少したが、このことについてAVG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AVG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ができることが確認された。

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⁹⁴、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遥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度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、これら内生生長調節物質の散布も試みられているが^{36, 60, 84, 147}

^{162, 163}、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見当たらない。

Wertheim¹⁶²は、リンゴ‘コックス・オレンジ・ビピン’に対してのgibberellin A₄₊₇ (GA₄₊₇) 100 ppm散布が有意に着果を増加させたことを報告し、Dennis³⁷もGA₃500ppm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₊₇ 100 ppmの散布が着果率を減少させたとし、Greene⁶⁰も、25ppmから600 ppm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、正常に発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℃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℃下で24時間、酒石酸でpH 3.5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 (PH 8.0) 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

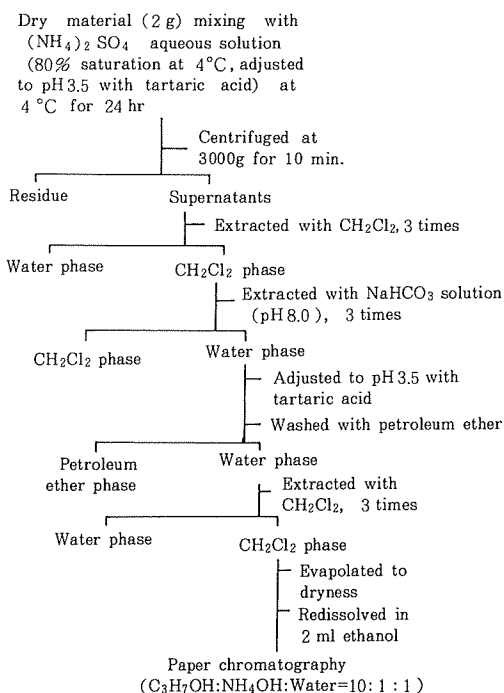


Fig.18. Extraction and purification of auxin.

加えてpH 3.5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No50)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¹⁷⁾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pH 2.5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 (pH 8.0) で

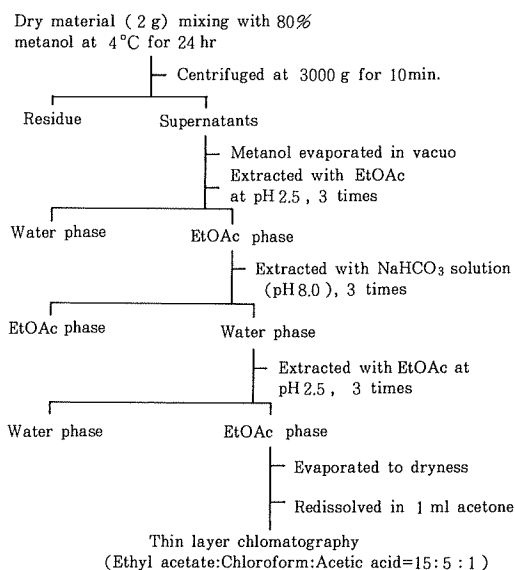


Fig.19. Extraction and purification of gibberellin.

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¹¹⁾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ビン中の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2 μ l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。

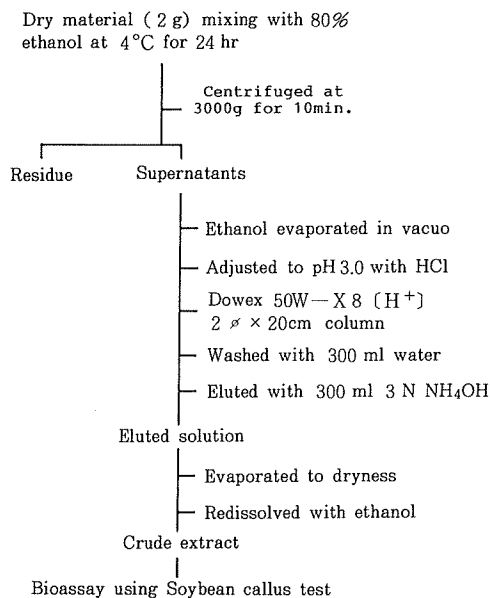


Fig. 20. Extraction and purification of cytokinin.

サイトカイニン様物質の粗抽出は第20図に示すようにMiller¹⁰⁾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撹拌して抽出し、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、pH 3.0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、3 N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No50)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¹⁰⁾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 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发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_f0.3～0.5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

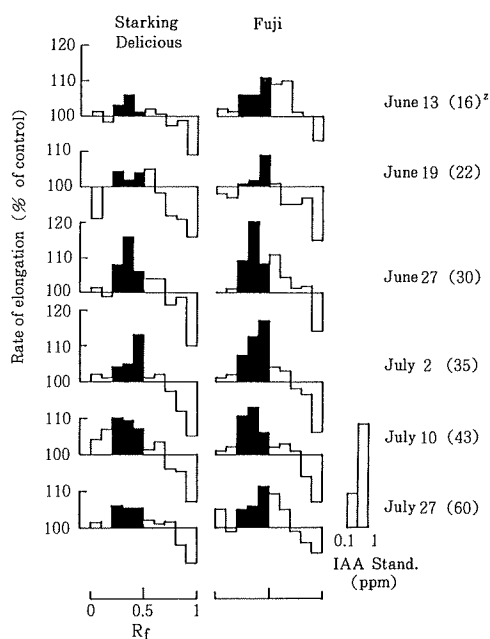


Fig. 21. Histograms showing auxin-like activities of methylene chloride fraction from ‘Starking Delicious’ and ‘Fuji’ apple seeds (1984). Auxin-like activities were determined by avena straight growth test following PC in the solvent system, iso-propanol/28% ammonia/water (10:1:1, v/v/v).

² Days after full bloom.

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R_f0.5～0.9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

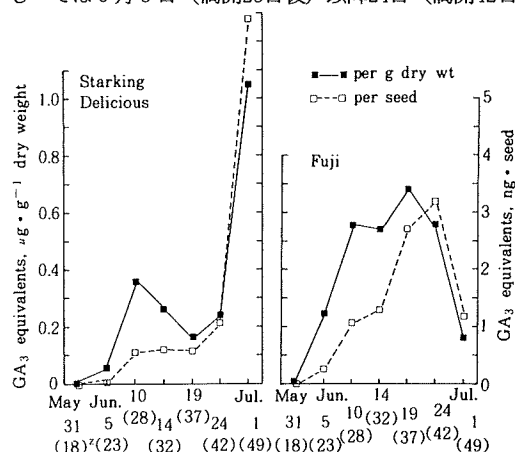


Fig. 22. Level of gibberellin-like substances extracted from ‘Starking Delicious’ and ‘Fuji’ apple seeds (1985). Gibberellin-like activities of the ethyl acetate fraction were determined by the method of microdrop application using a dwarf rice cultivar (Tan-ginbozu) after TLC in the solvent system, ethyl acetate/chloroform/acetic acid (15:5:1, v/v/v).

² The same as in Fig.21.

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 (19) ^z	11 (25)	17 (31)	23 (37)	30 (44)	7 (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.

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

B A 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

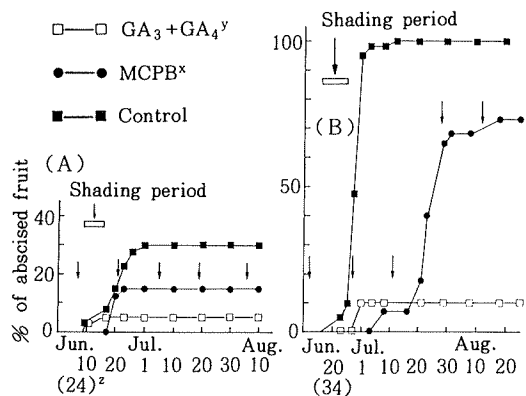


Fig. 23. Effects of GA₃+GA₄ and MCPB spray on the percent of fruit abscission of 'Starking Delicious' apple (1986). Ten-year-old 'Starking Delicious' apple trees grafted on M.26 rootstocks were used, and each shading treatment (June 9–16 and June 16–25) was applied using a layer of cheese-cloth (51% shading). Arrows indicate the days on which GA₃+GA₄ or MCPB were sprayed to the fruits.

^zDays after full bloom.

^yA solution containing GA₃ and GA₄ at 50ppm each.

^x10ppm solution.

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、 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で比較したところ(第24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、収穫時には GA_3+GA_4 散布果では縦径9.14 cm、横径8.89 cm、一方、無散布果では縦径8.21 cm、横径8.34 cmとなった。

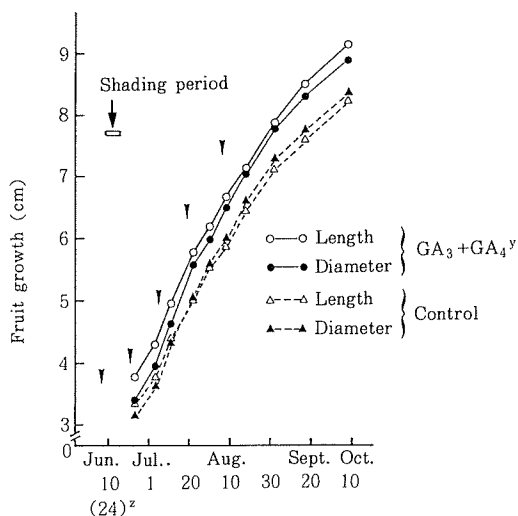


Fig. 24. Effect of GA_3+GA_4 spray on fruit growth of 'Starking Delicious' apple (1986). Arrows indicate the days on which GA_3+GA_4 was sprayed. The shading treatment was applied on June 9-16.
^{z, y} The same as in Fig. 23.

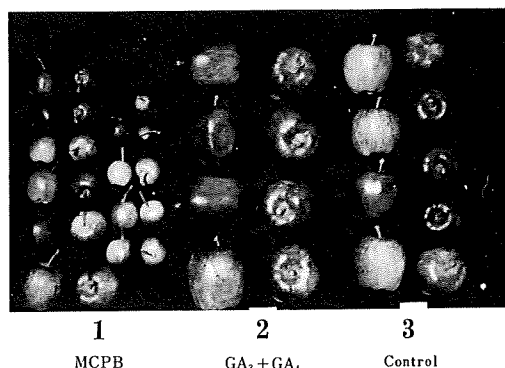


Fig. 25. 'Starking Delicious' apple fruits at harvesting time sprayed with MCPB or GA_3+GA_4 (1986). The shading treatment was applied on June 9-16. See legend in Fig. 23 for further notes.

Table 11. Effect of GA_3+GA_4 application on 'Starking Delicious' fruit qualities and juice contents (1986).

Treatment	Fruit weight (g)	Firmness (lb)	Juice	
			Soluble solids (Brix)	Malic acid ($g \cdot 100 ml^{-1}$)
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.

GA_3+GA_4 solution was sprayed on June 6, 19, July 5, 19 and Aug. 6.

^z Significant at 0.1% level (***) and 1% level (**).

Table 12. 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 a ^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.

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BA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BA散布区が74.0%、無散布区は58.0%であり、BA散布は落果を

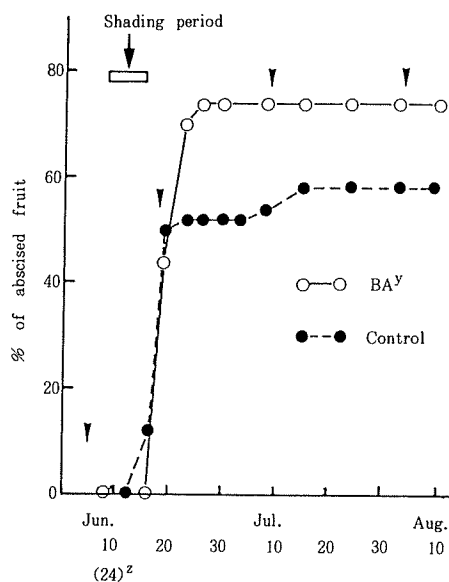


Fig. 26 . Effect of BA spray on the percent of fruit abscission of 'Starking Delicious' apple (1987) .

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.

^z Days after full bloom.

^y 100ppm solution.

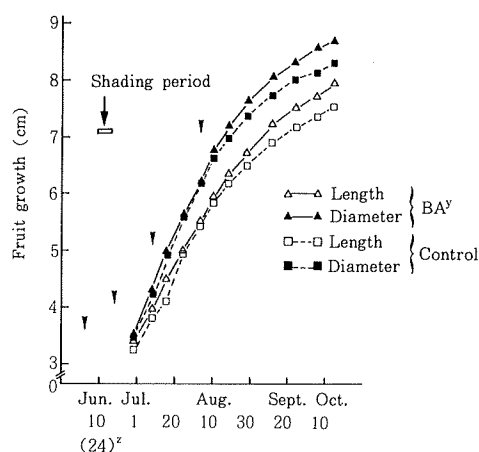


Fig. 27. Effect of BA spray on the fruit growth of 'Starking Delicious' apple (1987). Arrows indicate the days on which BA was sprayed.

The shading treatment was applied on June 9-16.

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

Table 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,x}	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.

増加させた。第27図にBA散布が果実発育に及ぼす影響を示した。BA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BA散布果で縦径7.94 cm、横径8.76 cm、一方、無散布果で縦径7.54 cm、横径8.34 cmとなり、L/D比はBA散布果が0.906、無散布果が0.904であった。

第13表にはGA₃+GA₄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。6月8日(処理後1日)には無散布果の0.518 nl·g⁻¹·h⁻¹に対してGA₃+GA₄散布果で0.908 nl·g⁻¹·h⁻¹、BA散布果で1.057 nl·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、GA₃+GA₄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TIBA(2, 3, 5-triiodobenzoic acid)の塗布が落果を促進する^{53,133}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の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だろう。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に行なった場合には、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。

リング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。樫村ら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。

リング種子中のサイトカイニンが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の濃度は新しょう伸長を促進し落果を増加させた^{102、140}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