

リンゴの生理落果について

秋田県果樹試験場 近藤 悟

1. はじめに

リンゴ属植物の多くは自家不和合性である。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。

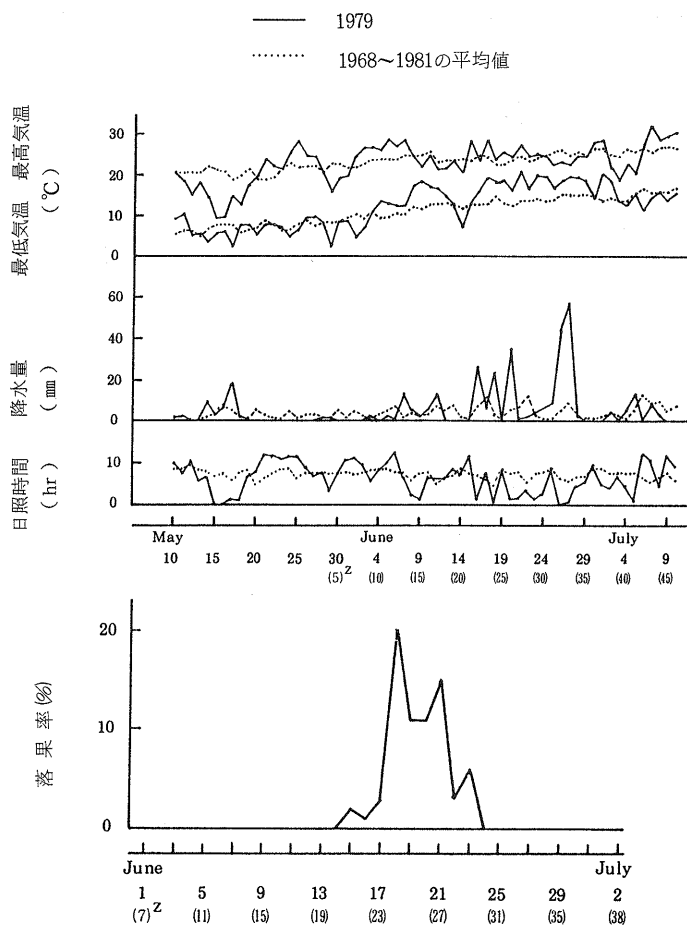
この落果の波相には、一般的に数回のピークのあることが観察されているが、Luckwill¹⁴⁾はこの生理的落果のピークを果実発育に深く関わりを持つ種子の発育段階と対応させて三つの時期に分類した。すなわち、第1期は胚乳が遊離核、胚が前胚状態にある落花3～4週間後の時期とし、第2期は胚乳が遊離核状態から細胞壁形成状態に変化し、一方、胚の形成が始まり完成するまでに当たる落花7～10週間後の時期、そして第3期は胚乳や胚の生長が終わり種子が休眠期に入る時期とした。品種や気象条件の違いによって影響を受けるものの、第1期と第2期の落果ピークは連続あるいはごく接近する場合が多いため、一般に第2期までを早期落果、そして第3期のピークを収穫前落果と呼んでいる。ここでは著者の行った試験を中心として、早期落果について述べてみたい。

早期落果は、リンゴ以外にもモモ、オウトウ、ブドウ、カキ、カンキツなど、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、収量不安定の原因となっている。

2. 早期落果に関与する気象要因と栽培管理

早期落果現象には品種間差があり、‘デリシヤス系品種’、‘つがる’、‘レッドゴールド’、‘紅玉’、‘世界一’などは生理落果しやすい品種として知られている。しかしながら、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。

Tukey¹⁹⁾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。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¹⁾、カキにおいても、生理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



第1図 落果率の高かった年の気象状況と落果の波相
Z 満開後日数

原因であると報告されている¹⁶⁾。第1図は、累積落果率が72.0%に達した年の落果状況と気象資料である。この年の特徴は、落果が満開後24～30日に集中し、満開後22～27日に多量の降雨があり、また最低気温が満開後9日以降、平年値を5℃以上上回る日の多いことが特徴であった。

7年間にわたって気象状態と早期落果率との関係を調査したところ、早期落果は満開後20日以降から始まり満開後50日にはほぼ終了した。そこで満開時から満開後50日までの気象と早期落果との関係を統計的に分析(第1表)して

ると、早期落果率と満開後30日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、早期落果率と満開後28～34日の最低気温、日照時間及び降水量との相互関係であり、それらの関係を表した重回帰式は $Y = 39.972 + 3.496 X_2 - 4.521 X_4 - 1.253 X_5$ (Y は最終落果率、 X_2 、 X_4 、 X_5 はそれぞれ満開後28～34日の最低気温、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⁸⁾、落果の増加したことが報告されており¹⁸⁾、樹体内及び果実の栄養条件と落果との

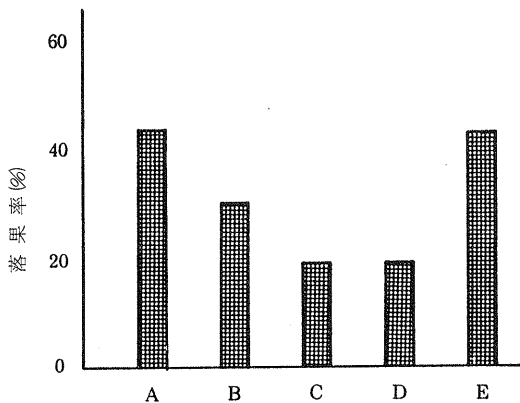
関係を明らかにすることが極めて重要である。

第2図及び第2表は、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との関係を示すものである。樹勢を判断する指標としては、新しょうの長さ、太さ、葉の大きさ、葉色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が、栄養生長が旺盛なほど葉内窒素成分含量が高く新しょう伸長量の大きいことが報告されている。この処理では、施肥量と各樹の生長量は必ずしも一致しなかったが、葉内窒素成分含量の高い区、また逆に葉内窒素成分含量の低い区、

第1表 満開後の気象要素と早期落果率との関係 (1979～1985)

時 期	$\frac{R^2}{R}$ F 値	説明変数	偏回帰係数	標準偏回 帰 係 数	偏相関係数	偏回帰係数 の標準誤差	偏回帰係数 の F 値	線形重回帰式
満 開 後 28～34日	0.974	X_2	3.496	0.719	0.970	0.503	48.33**	$Y=39.972+$
	0.987	X_4	-4.521	-0.746	-0.976	0.586	59.48**	$3.496X_2-$
	0.947 ^z	X_5	-1.253	-0.540	-0.947	0.245	26.06*	$4.521X_4-$
	36.85**							$1.253X_5$
満 開 後 30～39日	0.930	X_3	4.778	0.564	0.904	1.131	17.86*	$Y=0.485+$
	0.965	X_4	-6.684	-0.872	-0.956	1.024	42.62**	$4.778X_3-$
	0.895							$6.684X_4$
	26.68**							
満 開 後 28～34日	0.960	X_3	4.062	0.664	0.955	0.730	31.00**	$Y=16.338+$
	0.980	X_4	-5.441	-0.898	-0.974	0.735	54.74**	$4.062X_3-$
	0.920	X_5	-0.883	-0.381	-0.875	0.282	9.83*	$5.441X_4-$
	24.07*							$0.883X_5$

Y: 最終落果率 X_1 : 最高気温 X_2 : 最低気温 X_3 : 平均気温 X_4 : 日照時間 X_5 : 降水量
 R^2 : 寄与率 R : 重回帰係数 $\bar{R}$: 自由度調整済み重回帰係数 ^z 1%レベル(**), 5%レベル(*)で有意



第2図 早期落果に及ぼす施肥量の影響

- A: 化成肥料 20kg-N/10a
 B: 化成肥料 10kg-N/10a
 C: 化成肥料 5kg-N/10a
 D: 堆肥 15.8kg-N/10a
 E: 化成肥料 10kg-N/10a + 環状除皮・切傷処理

すなわち、樹勢の強すぎる樹と極端に樹勢の劣る樹では落果率が高かった。また、データは割愛するが強せん定は新しょうの生長を旺盛にし落果を助長した⁹⁾。

鎌倉ら⁷⁾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たことを報告し

第2表 葉内無機成分含量に及ぼす施肥量の影響

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

異なる英文字はダンカンの多重検定 (5%レベル) で有意差あり。

^z 第2図参照

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¹⁶⁾、リンゴでも N-dimethyl-amino-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¹⁵⁾。したがってこの処理の結果も、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、生育初期から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争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。

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⁴⁾、果実肥大が抑制され⁶⁾、早期落果の増加したこと⁵⁾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、樹勢と落果に関する結果からみても支持できる。

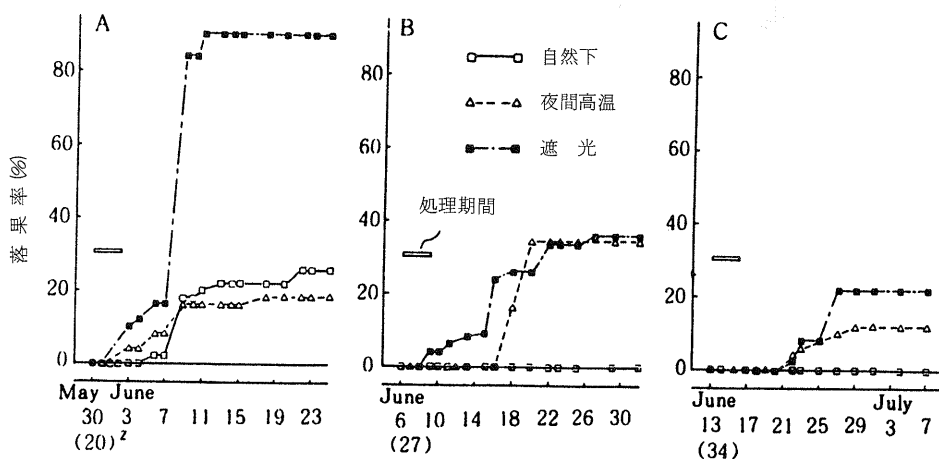
3. 夜間の高温及び遮光条件が早期落果に及ぼす影響

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は報告されているが、これらのごく短期間の環境条件の違いが、

リング幼果のどの发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。

第3図は処理時期を違えた4日間ずつの夜間の高温及び遮光処理が、落果率に及ぼす影響を示したものである。これによると、夜間の高温は満開後27日からの処理が最も激しく落果を促進し、一方、遮光は満開後20日からの処理が最も大きく影響し、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。これら処理の果実肥大、新しょう伸長に及ぼす影響は(データ省略)、夜間の高温処理は果実の日肥大量及び新しょう伸長を増加させたが、落果を誘発した処理時期では、肥大の停止した果実が現れ、これらの果実は10日以内に落果した。また、遮光処理は新しょう伸長には影響しなかったが、果実の日肥大量を減少させた⁹⁾。

一方、内生生長調節物質の一つであるエチレンは、果実の成熟、器官の脱離など植物のさまざまな現象に関与する物質であるが、気温とエチレン発生量との関係について調べたところ、果実生育の初期ほど多く、また温度の高いほどその発生量が多かった(第4図)。そこで、エ

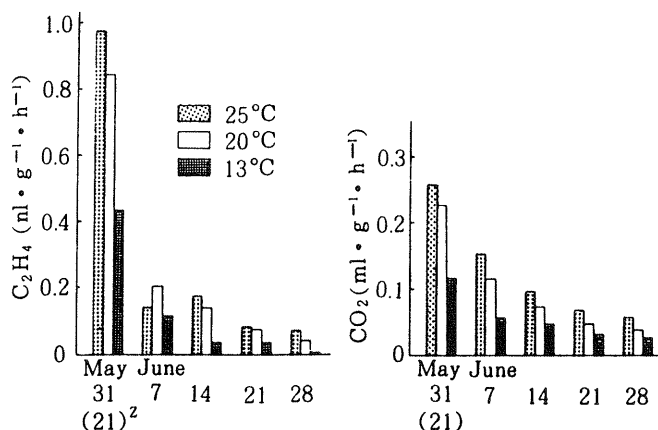


第3図 夜間高温及び遮光処理が落果に及ぼす影響

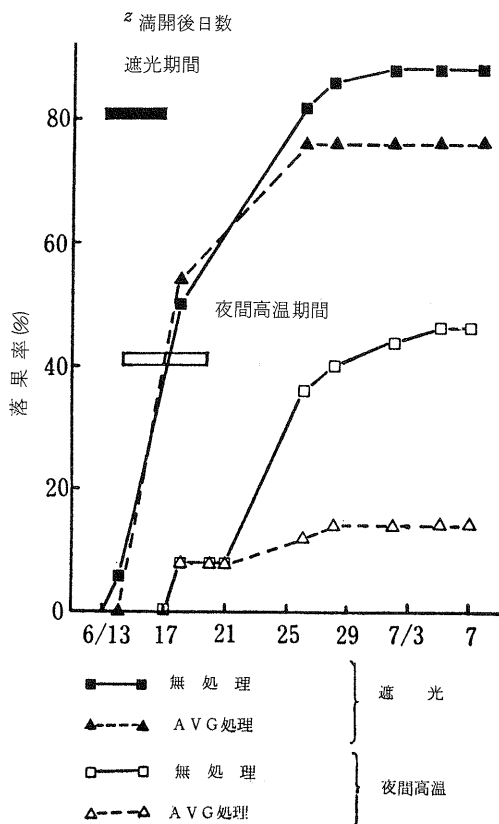
夜間高温及び遮光処理を(A)満開後20日、(B)満開後27日、(C)満開後34日からそれぞれ行った。

² 満開後日数

チレン発生抑制剤 A V G をこれら夜間高温処理



第4図 異なった温度下での果実からのエチレン及び二酸化炭素発生



第5図 夜間高温及び遮光処理下でのエチレン発生抑制剤 (A V G) の散布が落果に及ぼす影響

A V G (200ppm溶液) は6月13日 (満開後18日) に散布

下, 遮光処理下でそれぞれ果実に散布したところ, 夜間高温区では落果が顕著に抑制された (第5図)。

第3表は, エチレン発生剤 (エセフォン) とエチレン発生抑制剤 (A V G) を果実に散布して, エチレンが種子発育に及ぼす影響をみたものであるが, エセフォン散布区では, 散布後の経過日数とともに種子の発育停止率が高くなり, 一方, A V G の散布は種子の発育停止率を低下させているのがわかる。同時に, 落果の増減と密接に関連

する離層部のセルラーゼ活性³⁾を測定したところ, エセフォン散布区で高く, A V G 散布区で低くなった⁹⁾。以上のようなことから, 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, 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発生が種子の発育停止, 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¹³⁾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。これに対して遮光処理下では, 処理当初から果実の日肥大量が低下したこと, モモ果実へのスクロース液の供給が落果を減少させたという報告¹⁰⁾, 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¹⁷⁾などから, 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3表 種子の発育停止に及ぼすエセフォン及びAVG処理の影響

処 理	Jun. 16 (8) ^z	Jun. 18 (10)	Jun. 20 (12)	Jun. 26 (18)	処 理	Jun. 19 (12)	Jun. 23 (11)
Ethephon (A) ^y	9.6	25.7	28.9	57.1	AVG (a) ^w	14.4	—
Control	6.7	9.6	15.2	7.7	Control (a)	37.7	—
有 意 性 ^x	NS	**	NS	**	AVG (b) ^v	—	6.7
					Control (b)	—	24.1
					有 意 性	***	**

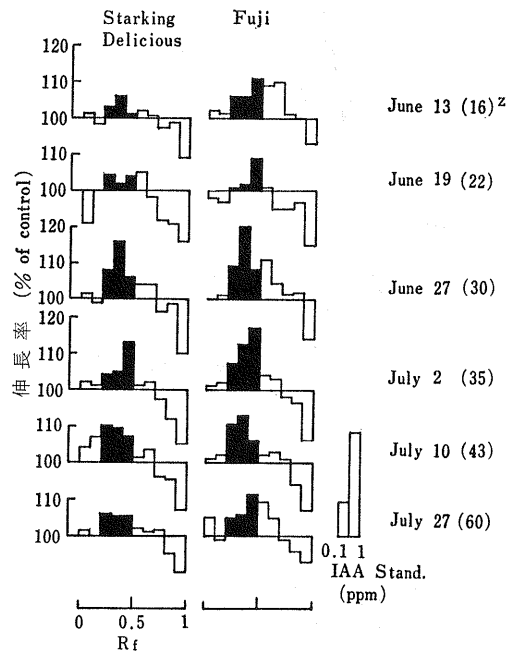
^z () 内の数字は散布後の日数.^y エセフォン溶液 (100 ppm) は6月8日 (満開後22日) に散布.^x Student's t-test (**1%, ***0.1%).^w AVG溶液 (500 ppm) は6月7日 (満開後22日) に散布, その後6月9~13日まで夜間高温処理.^v AVG溶液 (500 ppm) は6月12日 (満開後27日) に散布, その後6月16~23日まで夜間高温処理.

4. リンゴの早期落果と内生生長調節物質との関係

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¹¹⁾。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¹⁴⁾, ジベレリン²⁾, サイトカイニン¹²⁾などが生産されることが示されている。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²⁰⁾, 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。そこで, 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探る, その結果に基づいて遮光処理下での生長

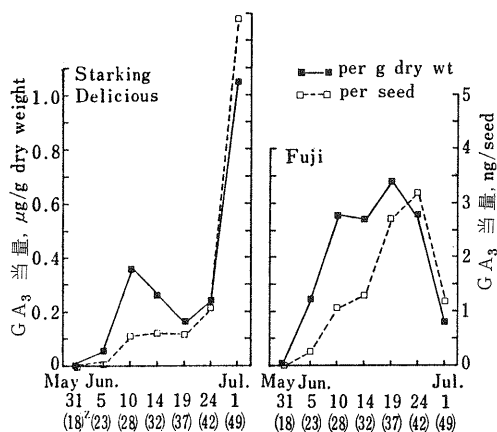
調節物質の散布が果実の早期落果に及ぼす影響を検討した。それぞれ, 第6図はオーキシシン様活性, 第7図はジベレリン様物質, 第4表はサイトカイニン様物質の含量を比較したものである。

これによると, オーキシシン様活性については大きな差は認められなかったが, ジベレリン様物質については, 落果のおこりにくい‘ふじ’



第6図 ‘スターキング・デリシャス’と‘ふじ’の種子中のオーキシシン様活性

^z 満開後日数

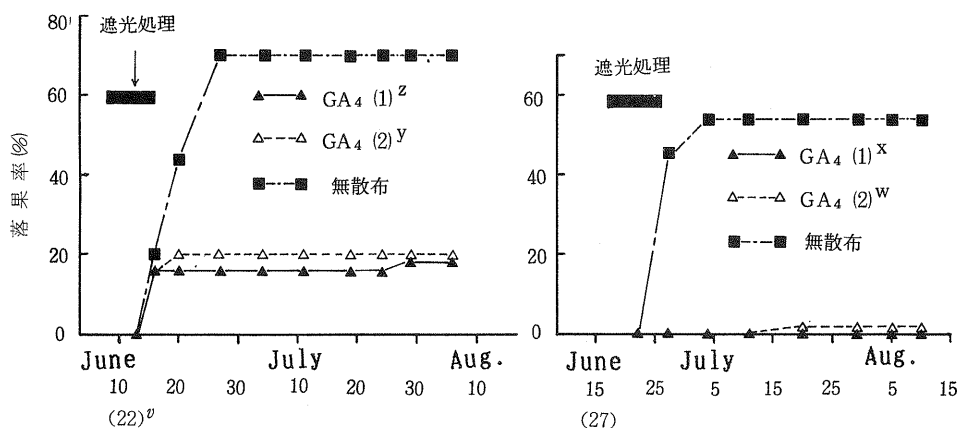


第7図 ‘スターキング・デリシャス’と‘ふじ’の種子中のジベレリン様物質含量
^z 満開後日数

第4表 ‘スターキング・デリシャス’と‘ふじ’の種子中のサイトカイニン様物質含量

品 種	Kinetin 当量 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ dry weight (ng·seed)					
	June					July
	5 (19) ^z	11 (25)	17 (31)	23 (37)	30 (44)	7 (51)
Starking 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)

^z 満開後日数



第8図 落果に及ぼすジベレリン (GA_4 , 100ppm) 溶液散布の影響

^z 処理日: 6月7日 (満開後19日) ^y 処理日: 6月7日, 6月21日 ^x 処理日: 6月15日 (満開後27日)
^w 処理日: 6月15日, 6月30日 ^v 満開後日数

では種子中で、その増加が早くから観察されたのに対して、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。また、サイトカイニン様物質含量は、‘スターキング・デリシャス’に比べて‘ふじ’ではそのピーク時期が6日早かったのが特徴であった。

このため、‘スターキング・デリシャス’で、ジベレリンとサイトカイニン、これらの含量の少ない時期にそれぞれを果実に散布した後落果を誘発する遮光処理を行ったところ、ジベレリン散布区では落果が顕著に抑制された(第8図)。

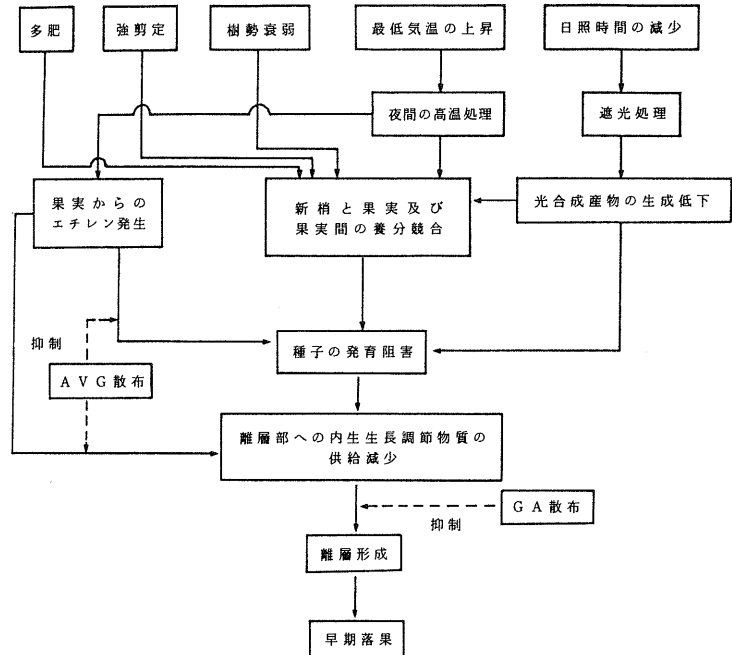
一方、ベンジルアデニン(サイトカイニン)溶液の散布は逆に落果を促進し⁹⁾、この理由については明らかでないが、この溶液の散布は果実からのエチレン発生を刺激しており⁹⁾、このことと関係があるのかもしれない。

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。

5. おわりに

以上から、早期落果の機構について簡単にまとめみると、第9図に示した図式のように考えると考えられる。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。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



第9図 早期落果と各要因との関係を表す模式図

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、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。また日照時間の減少は、葉で生産される光合成産物量を減少させる。これら各要因は、果実中の種子の生長を阻害する。種子中には果実発育を制御している物質が多量に集積し、特に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、A V G 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、離層形成以前に果実に対するジベレリン溶液の散布は、離層形成を抑制し果実の発育を促進する。

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、リングでもその散布が早期落果防止のために今後利用できる技術であろう。

引用文献

1. Byers, R.E. and C.G. Lyons, Jr. 1984. Peach fruit abscission by shading and photosynthetic inhibition. *HortScience* 19: 649~651.
2. Dennis, F.G., Jr. 1976. Gibberellin-like substances in apple seeds and fruit flesh. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 101: 629~633.
3. 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.
4. 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.
5. 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.
6. 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.
7. 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.
8. 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.
9. 近藤 悟. 1990. 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——. (筑波大学学位論文). 秋田果樹試研報. 21: 1~56.
10. 黒田喜左雄・岡本五郎・福田 照. 1970. モモのジュ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.
11. Leopold, A.C. and P.E. Kriedemann. 1975. Plant growth and development. p.316~326. McGraw-Hill Book Company, New York.
12. 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.
13. 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.
14. 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.
15. 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.
16. 中川昌一. 1982. 果樹園芸原論. p.361~364. 養賢堂. 東京.
17. Schneider, G.W. 1975. ^{14}C -sucrose translocation in apple. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 100: 22~24.
18. Schneider, G.W. 1978. Abscission mechanism studies with apple fruit-lets. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 103: 455~458.
19. Tukey, L.D. 1956. Some effects of night temperatures on the growth of 'McIntosh' apples. I. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 68: 32~43.
20. 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.