

リンゴ樹における発生部位別スパー構成に関する研究

浅 田 武 典

園芸学講座

(2006 年 10 月 13 日受付)

目 次

第 1 章 序論	29	(1) 平均新しょう長, 1・2 年枝長および頂芽 増加率	47
第 2 章 せん定樹におけるスパーの発生部位別構成割 合と栄養・生殖生長および果実生産性の関 係	30	(2) 発生部位別スパー率と弱小枝の発生との 関係	48
緒言	30	3. 頂生スパー率と花芽形成の関係	49
材料および方法	30	摘要	49
結果および考察	31	第 5 章 スパー形成要因およびせん定によるスパー 率の調整	49
1. 発生部位別スパーの構成割合と栄養生長お よび花芽形成との関係	31	緒言	49
(1) 長さおよび発生部位別 1 年枝の構成割合	31	材料および方法	49
(2) 発生部位別スパー率の相互関係と頂生ス パー率を左右する要因	32	結果および考察	50
(3) 頂生スパー率と栄養生長および外部形態 の関係	33	1. スパー形成要因	50
(4) 頂生スパー率と花芽形成の関係	34	(1) えき生スパーの形成要因	50
2. スパーの発生部位別構成割合と果実生産性	35	①無せん定 'ふじ' 5 年生樹における発生 えき生枝数およびスパー数を左右する母 枝形質	50
(1) 葉面積当たり果数 (FLA, Fruits per leaf area) の樹冠内変異	35	②無せん定 9 年生樹と成木せん定樹におけ る全えき生枝およびえき生スパーの発生 数と母枝長関係	51
(2) FLA に及ぼす太枝の枝齡, 発出角度, 発 出部位高, および栄養生長の強さの影響	35	(2) 頂生スパー 形成要因	52
(3) FLA と頂芽増加率 (BPR) および 1 年枝 当たり葉面積の相互関係	36	①えき生スパーから頂生スパーの形成	52
(4) 1 年枝当たり葉面積を左右する要因	37	②えき生スパーの頂芽から 2 年後に頂生ス パーを形成する割合	53
(5) FLA と頂生スパー率の関係	37	2. せん定が発生部位別スパー率に及ぼす影響	54
(6) FLA と頂芽増加率の相関関係における樹 間変異	38	(1) せん定樹と無せん定樹における枝長の経 年変化	54
3. 発生部位別スパー形成に及ぼす着果の影響	38	(2) 1 年枝の長さ別構成割合	54
摘要	40	(3) 長枝の発生部位別構成割合	55
第 3 章 スパー枝齡と果実品質および果台枝形成の 関係	41	(4) スパーにおける発生部位別構成割合	56
緒言	41	3. 枝モデルによる発生部位別スパー率の調整 法の検討	57
材料および方法	42	(1) 基本枝形成モデル	57
結果	42	(2) 頂生スパー率の増加方法	58
1. えき芽, 1 年生および 2 年生以上のスパー の比較	42	①主軸枝からえき生の長枝が 1 本も形成さ れず, スパーのみ形成される場合	58
2. 1, 2, 3 および 4 年生以上のスパーの比較	43	②えき生枝の長枝数を減らした場合	58
考察	43	(3) えき生スパー率増加法	58
摘要	44	①えき生枝における長枝・スパー比を高める	58
第 4 章 無せん定樹におけるスパーの発生部位別構 成割合と栄養・生殖生長の関係	44	②えき生枝のスパーの頂芽から長枝が発生 する	58
緒言	44	摘要	59
材料および方法	44	第 6 章 総合考察	60
結果および考察	45	第 7 章 総括	63
1. 発生部位別スパー率の樹齡による変異およ び樹内変異	45	謝辞	64
2. スパーの発生部位別構成割合と栄養生長の 関係	47	引用文献	64
		Summary	66

第1章 序 論

果樹における枝形成に関する研究は、栽培管理と良品生産にかかわる性質に関して行われてきた。短い節間をもつ品種が花芽形成し易いこと (Brunner, 1990)、開張性の品種が枝の直立性を示す品種に比べ管理がし易いこと (Quinlan・Tobutt, 1990)、頂芽優勢性と頂部優勢性の程度が果樹の種類や品種によって異なること (Loreti, 1990)、リンゴの早期収量を高めるためのフェザーの発生のし易さ (Costes・Guedon, 2002)、隔年結果性とせん定の軽減に関係する発芽後の生長の継続性とその品種間差異 (Lauri ら, 1995)、枝の測定値からの樹冠の復元 (山本・伊藤, 1996)、その他せん定技術を確立するための枝形成の諸性質 (Kikuchi, 1974) などが主な研究の対象であった。

短果枝 (以下スパーという) 形成についても古くから注目されてきた。1950 年代に多くのスパータイプ品種が報告されている (Quinlan・Tobutt, 1990)。スパータイプは、標準タイプに比べ、えき生枝としてスパーを多く着生する (Arasu, 1967)。そのため、木が小型になるので、果実品質がよいことも評価されて、導入された。北米におけるスパータイプを利用したリンゴ栽培の成功により、果樹の育種の目標として枝形成における品種特性が注目されるようになった。スパータイプの遺伝子は同型接合的優性遺伝子 *Co* により制御される (Lapins, 1974)。スパー形成の性質を育成する研究の成果の代表的なものの一つは、'McIntosh Wijcik' のようなカラムナータイプの作出であった (Lapins, 1974)。カラムナータイプでは長枝をほとんど形成せずにスパーを形成するため、樹が細い円筒状となり、省力と多収の実現、あるいは受粉樹として利用される可能性を認める報告がある (猪俣ら, 2004)。一方、スパー形成能力の高い品種は隔年結果性が強いいため、せん定を省力的にできる品種は、むしろ逆に長いえき生枝を発生しやすい品種とする考えもある (Lauri ら, 1995)。スパータイプやカラムナータイプの果樹生産と育種資源における評価は分かれている。また、スパーを形成しやすい品種は頂部優勢性が強いとする報告 (Loreti, 1990) がある一方で、Lespinasse・Delort (1986) のように、基部優勢を示す品種に分類する報告もある。スパー性と頂部優勢性の関係についても検討すべき課題が残されている。

リンゴにおけるスパーは、果実を生産する枝として最も重要な枝である。Kikuchi (1974) は、無せん定樹とせん定樹について新しょうの長さ別度数分布を調べた結果、'国光' では 5 cm、'スターキング・デリシャス' では 5–10 cm に最少の分布域があり、二つの大きなグループに分かれることを示した。浅田 (2004) は、5 cm 以下のスパーが全 1 年枝の 70 % 以上を占め、着果したスパーが全 1 年枝の 77 % 以上に達することがあると報告している。従って、スパーの形成過程やそれらのでき

ばえが果実品質や収量に影響すると考えられる。

スパー葉を摘除すると、収穫果の結実率、大きさ、Ca 含量が低下することが知られている (Abbott, 1960; Ferree・Palmer, 1982)。樹冠内には、頂芽に花芽を付けたスパーでも、その性質に様々な変異がある。例えば、枝直径、休眠芽の大きさ、果台に着生する果そう葉の枚数あるいは面積、果そう内花数、花弁の大きさなどである。果そう葉面積は品種により 2 倍以上の違いがある (Barritt・Schonberg, 1990)。これらの形質は、同じ品種内でも値が大きい方が果実品質にとって望ましい。リンゴの休眠芽の大きさは、直径が 3 mm 以下を弱小芽とし、その割合を生産の指標にしている例がある (青森県, 2000)。これらの形質は、春の発芽の時点においては芽の素質であるが、それ以後は発育とともに変化する。Barritt ら (1987) は、樹冠上部のスパーは、葉乾重、スパー当たり葉乾重、葉面積当たり乾物重 (SLW) の他に、芽の直径、スパーの長さが樹冠下部のスパーより優れると報告している。従って、生長期のスパーの生長条件が、光合成能力の優れたスパーを生長させ、良品果を生産すると同時に、翌年の素質のよいスパーを形成すると考えられる。スパーの生長条件としては、光が主な役割を果たすとする報告が多い (Robinson, 1983; Seeley, 1980)。しかし、せん定がスパーと新しょうの葉面積に影響すること (Lakso, 1984) や "スパー枝齢" (第 3 章参照) が古くなるにつれて果実が小さくなる (Robinson, 1983; Volz, 1994) などの報告があり、スパーのできばえを左右する要因については光以外の要因も考えられる。そのため、スパー形成を左右する要因について明らかにすることが重要である。

リンゴ樹の果実生産性はスパー率により影響される可能性がある。浅田 (1999) は、リンゴ樹の葉面積当たり果数が頂芽増加率と負の相関関係にあることを示し、頂芽増加率を左右する要因を検討した。その結果、スパーの中で短い 2 年枝の頂芽から発達するスパーの 1 年枝に占める割合が高い方が頂芽増加率は低く、葉面積当たり果数を多くする要因であることを見出した。この結果は、同じスパーでもリンゴ樹の果実生産性に異なる役割を果たすスパーが存在することを示している。そこで、1 年生スパーをスパー形成母枝としての 2 年枝の長さ別と 2 年枝上の頂生・えき生別に分類し、それらの 1 年枝に占める割合と栄養生長および生殖生長との関係を検討した。その結果、スパーの頂生とえき生の違いが、樹全体あるいは太枝の栄養生長と生殖生長の両者と密接な関係にあることを認めた (浅田, 2004)。

これまでの研究をみると、スパーを長い枝のえき芽から形成される 1 次スパーとすでに形成されたスパーの頂芽から形成される 2 次スパーに分類した記述は存在するが (Thompson, 1966)、分類したスパーの構成割合がどういう意味を持つのかを検討した報告はみられない。そこで、スパーの発生部位別の構成割合と樹あるいは太枝

の生長と結実の関係について詳細に検討することとした。

生産者は枝を観察し、良品果を安定生産するのに必要な枝を確保するせん定を行っている。スパーの種類は眼で識別できる形質の一つである。仮に、スパーの種類別構成割合をせん定など人為的な操作により制御できるとすれば、スパーの種類別構成割合の調整を通してせん定を体系づけることが可能になる。本研究では、以下の4点を明らかにすることを目的として、データの収集と解析を行った。1) 発生部位別スパー構成割合と栄養生長、花芽形成、果実生産性との関係、2) 発生部位別スパーの形成要因、3) せん定による発生部位別スパー構成割合の変化、および4) 発生部位別スパーの構成割合を調整する方法、である。

なお、データの収集にあたって、スパーの定義付けが必要なので、考え方を整理しておく。結果枝とは果実を直接形成する枝で、枝齢を満年齢と呼ぶ場合、リングでは1年枝が該当する。1年枝は、短～長果枝、発育枝、徒長枝等に分けられる。そのうち結果枝はおもに短～長果枝で構成され、リングでは、短果枝を5 cm 以下、5～10 cm を中果枝、10～20 cm を長果枝と分類されてきた(小原, 1984)。外国の分類においても短い枝をスパーと呼ぶが、一般にその長さが5～6 cm 以下とされているので(Volz ら, 1994)、以下5 cm 以下の枝を短果枝とし、スパーと称する。モモでは、短果枝が10 cm 以下、10～30 cm が中果枝、30 cm 以上が長果枝とされ、リングとは異なっている(柴, 1994)。スパーは1年枝と当年枝に該当する枝が存在する。せん定樹を供試する場合は、1年枝のスパーはせん定の前後で全1年枝に対する比率が異なる。そのため、スパーの年齢とせん定の前後を明記する必要がある。本研究では、特に記述しない限り、1年枝のスパーをスパーとし、全1年枝に対する割合をスパー率とした。

第2章 せん定樹におけるスパーの発生部位別構成割合と栄養・生殖生長および果実生産性の関係

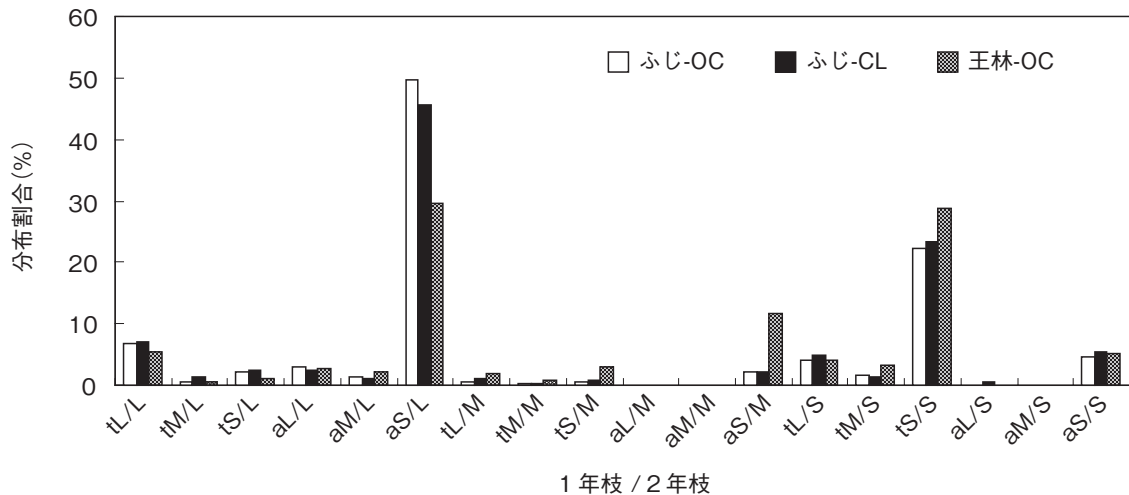
緒 言

枝の発生部位別構成割合は、せん定によって変化する最も基本的な性質である。リング樹におけるその仕組みを明らかにすることにより、せん定技術の理解に役立つものと考えられる。本章では、スパーの発生部位別構成割合に注目し、リング樹の栄養と生殖生長にどのように関係しているかをせん定樹について検討した。なお、太枝の果実生産性は、葉面積当たり果数で表した。樹や太枝の果実生産性は、収量と枝の大きさで決められるが、収量は果数と密接な関係にある(Asada, 1988; Forshey and Elfving, 1977)。他方、木や枝の大きさは

それらの断面積、樹冠容積、葉面積で表されることが多い(Ferree, 1980)。断面積は強いせん定が行われると樹あるいは枝の大きさととの相関が弱くなり、また、樹冠容積は測定が簡単でない。以上の理由により、果実生産性を葉面積当たり果数で表した。

材料および方法

弘前大学農学生命科学部付属生物共生教育研究センター藤崎農場に植栽されている16年生開心形‘王林’12樹から選抜した31本の太枝(生枝下直径が5 cm 程度の太さで、骨格を形成する枝でなく更新の対象となる枝)について、津軽地域の慣行栽培園5園から選定した約20年生開心形‘ふじ’5樹(全数調査で、太枝数163)と10a 当たり125本植えのマルバカイドウ付きM. 26台主幹形園7園から選んだ各園2樹の約10年生‘ふじ’計14樹について解析した。主幹形‘ふじ’樹は、栄養生長の強さが異なると推察される上・中・下の3部位に分け、各部位毎に測定値をまとめた(全部位数42)。開心形樹は、両品種とも台木がマルバカイドウ(*Malus prunifolia* Borkh. var. *ringo* Asami)、栽植密度が10a 当たり18本植えであった。‘王林’樹は、地域でせん定指導を行っている生産者6人がせん定した樹で、栄養生長の強さの違いを幅広く含むよう太枝を選定した。‘ふじ’の両樹形樹は、該当する地域の農協より品質、収量とも優良と推薦された園地の中央部の代表的な樹姿を有するものであった。供試した‘王林’および‘ふじ’の開心形と主幹形樹の太枝は、頂端新梢長(平均 \pm SD)がそれぞれ 11.1 ± 8.9 , 15.1 ± 5.5 , 10.3 ± 3.1 cm であった。調査は8月から9月にかけて新しょう伸長が停止した時点で行い、当年生長した枝を新しょう、前年および前前年生長した枝をそれぞれ1年枝、2年枝とした。1年枝の分類は、1年枝と2年枝の長さ(短, 中, 長)の組合せおよび頂生とえき生の違いに基づき18種類とした。短, 中および長の枝長はそれぞれ0.5～5 cm, 5.1～10 cm, および10.1 cm 以上とした。1年枝の頂芽については果台と果実の有無および新しょう長を、えき芽についてはえき生花そう葉の有無と新しょう数および長さを調査した。それらの調査は、枝の先端から基部に向かって太枝の枝齢と垂直軸に対する発出角度を記録しながら、1樹あるいは太枝全ての1年枝について行った。葉面積は、新しょう葉と花そう葉に分け、新しょう葉は新しょう長と新しょう上の葉面積の回帰式を各園について求め、その式を用いて総新しょう長から、また花そう葉は頂生花そうとえき生花そうのそれぞれの1花そう当たり平均葉面積を求め、各花そう数を乗じて算出した。なお、太枝は、生枝下直径が5 cm 以下の太さとし、更新対象の枝とした。また、太枝の発出角度は垂直を0°として表した。



第2-1-1図 リンゴ‘ふじ’と‘王林’における1年枝の発生部位別構成割合

横軸の文字は分子が1年枝の発生部位と長さ、分母が2年枝の長さを表す。tとaはそれぞれ頂生、えき生を表し、L、M、Sはそれぞれ10 cm <、5 ~ 10 cm、5 cm ≧の長さを表す。OCは開心形樹、CLはM. 26台主幹形樹を示す。

結果および考察

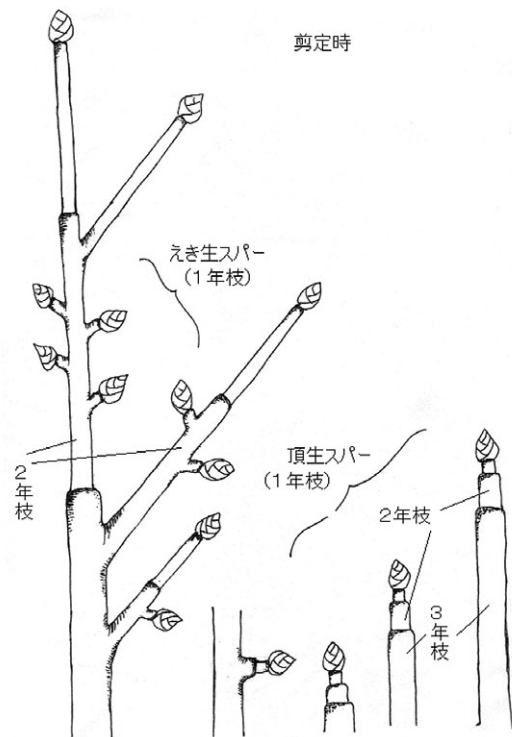
1. スパーの発生部位別構成割合と栄養生長および花芽形成との関係

(1) 1年枝の長さおよび発生部位別構成割合

1, 2年枝の長さと発生部位により1年枝を18種類に分類し、それぞれの1年枝の太枝における構成割合について検討した(第2-1-1図)。最も大きな割合を占める1年枝はスパーであり、‘ふじ’で約82%, ‘王林’で77%を占めた。なお、リンゴ樹では、スパーは頂生(第2-1-1図のtS/L + tS/M + tS/S)とえき生(同図のaS/L + aS/M + aS/S)の2種類で構成される。

1, 2年枝を長さと母枝上の発出位置により分類した模式図を第2-1-2図に示した。「頂生スパー」は、前年枝の頂芽に形成されるスパーで、比較的短い前年枝に形成されることが多い。一方、「えき生スパー」は前年枝のえき芽に形成されるスパーで、通常は比較的長い前年枝のえき芽から形成される。

両スパーの1年枝に占める割合は、太枝によって大きく変異し、頂生スパーの場合、最低1.5% (開心形‘ふじ’)から最高62.8% (開心形‘王林’)まで、またえき生スパーの場合、最低22.4% (開心形‘ふじ’)から85.2% (主幹形‘ふじ’)まで認められた(第2-1-4図)。頂生スパーが1年枝に占める割合の平均値は、‘ふじ’25%, ‘王林’30%であった。同様に、えき生スパーの割合は、‘ふじ’57%, ‘王林’47%を占めた。また、10 cm以上の長い1年枝は10%弱を占め、5 ~ 10 cmの中果枝は‘ふじ’で5%以下、‘王林’で7%と少なかった。頂生とえき生スパーの比率を品種で比較すると、‘王林’は‘ふじ’に比べ、えき生が少なく頂生が多かつ

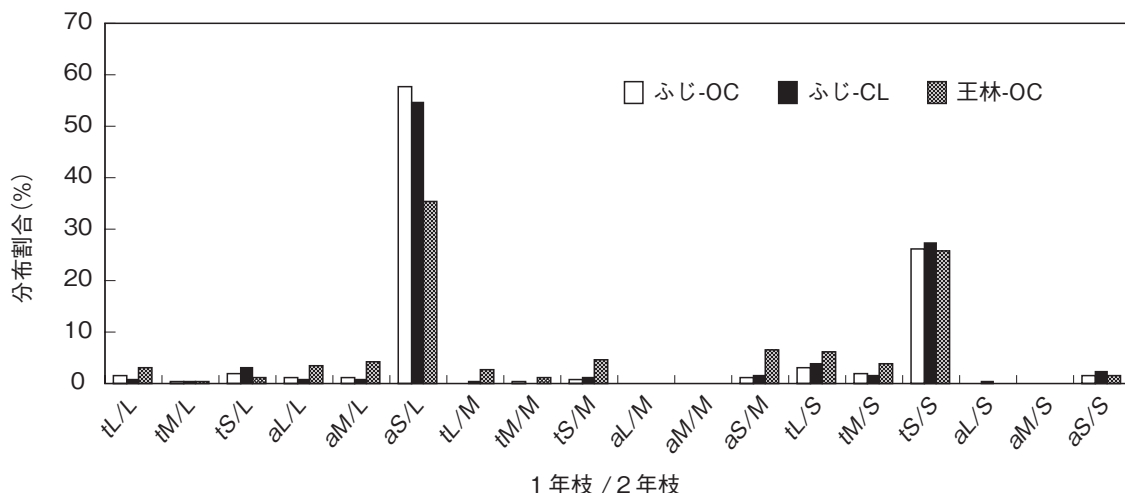


第2-1-2図 リンゴにおける頂生スパーとえき生スパーの模式図

た(1%水準で有意)。「ふじ」では樹形による違いはなかった。

以上の結果、品種間で比率に違いはあるが、2種類のスパーが1年枝の主要な構成要素であることは、リンゴの成木樹に共通する性質であることが認められた。

果実生産の役割を担う主な1年枝を明らかにするため



第2-1-3図 リンゴ‘ふじ’と‘王林’における着果した1年枝の発生部位別構成割合

横軸の文字は分子が1年枝の発生部位と長さ、分母が2年枝の長さを表す。tとaはそれぞれ頂生、えき生を表し、L、M、Sはそれぞれ10 cm <、5 ~ 10 cm、5 cm ≥ の長さを表す。OCは開心形樹、CLはM. 26台主幹形樹を示す。

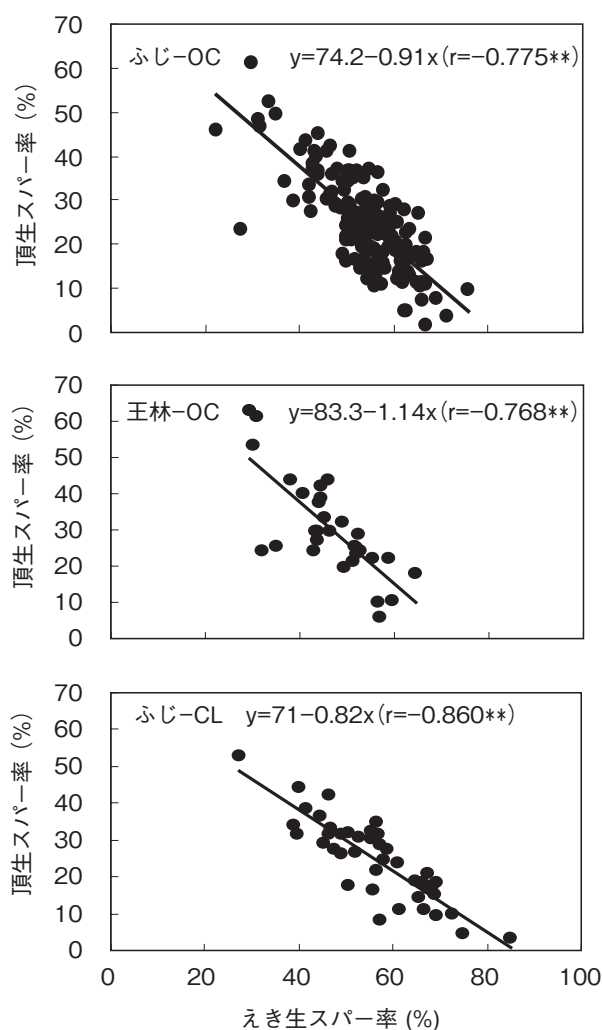
に、前述の18種類に分けた1年枝について着果している枝の全着果数に占める割合を比較した(第2-1-3図)。果実を着生したスパーは、両樹形の‘ふじ’で89%、‘王林’で77%を占め、本調査樹における果実生産を担う主要な1年枝がスパーであった。2種類のスパーを比較すると、えき生スパーが‘ふじ’で57~59%、‘王林’で44%と高く、頂生スパーが‘ふじ’で30~32%、‘王林’で33%と低かった。その他果実を生産する枝は、前述の1年枝の分布割合とほぼ同じであり、全調査樹で長果枝が6.7~13.5%、中果枝が3.3~9.6%といずれも少なかった。

以上のように、1年枝のせん定後の長さ別構成割合はスパーが大部分を占め、全果実の80~90%をスパーが生産すること、平均するとえき生が頂生より多くを占めることが認められた。この構造は、樹齢および品種によりいくらか変化するが、成木樹に共通する性質と考えられる。

(2) 発生部位別スパー率の相互関係と頂生スパー率を左右する要因

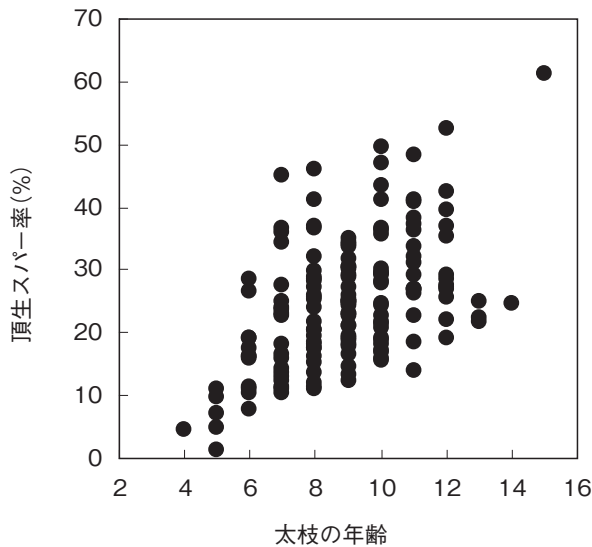
リンゴ樹のスパーが頂生とえき生の2種類で構成されるため、1年枝に占める全スパーの比率が高ければ、両スパーの1年枝に占める比率は直線関係になると考えられる。そのことを確認するために、両スパーの比率における相互関係を検討した結果、第2-1-4図に示したように、開心形‘ふじ’と‘王林’、さらに主幹形‘ふじ’のいずれにおいても、両スパー率は強い負の相関関係にあることを認めた。

頂生とえき生スパーの比率が、樹や枝の年齢とともに一定の割合で変化するのであれば、人為的な操作が関与できる余地はないが、リンゴ‘ふじ’の短果枝率が17年



第2-1-4図 リンゴ‘ふじ’と‘王林’における頂生スパー率とえき生スパー率の関係

横軸はえき生スパー率で縦軸は頂生スパー率、OCは開心形樹、CLはM. 26台主幹形樹を示す。



第2-1-5図 リンゴ‘ふじ’樹における太枝の年齢(横軸)と頂生スパー率(縦軸)の相互関係

生に達するまで樹齢とともに増加することが報告されている(塩崎・菊池, 1988)。そこで、開心形‘ふじ’の頂生スパー率と枝齢の関係を検討した(第2-1-5図)。その結果、6年生までの若枝では、頂生スパー率が低く、樹齢が進むほど頂生スパー率が高くなる傾向が認められた。しかし、全体としては、同じ齢でも両スパーの比率に大きな変異があり、せん定などにより人為的に操作できる性質であることが認められた。

(3) 頂生スパー率と栄養生長および外部形態の関係

頂生スパー率とえき生スパー率は、全スパーに占める割合が反比例する関係にあり、かつ変化する幅も0～80%と大きいので、太枝の性質も各スパー率の変化によって大きく異なると考えられる。そこで、頂生スパー率と太枝の栄養生長との関係について検討した。

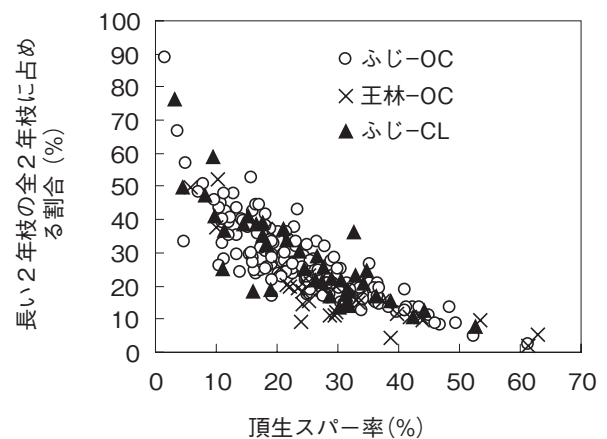
頂生スパー率と10 cmより長い1, 2年枝の割合および頂生1年枝当たり発生新しょう数との関係を示したのが第2-1-1表である。主幹形‘ふじ’の長い1年枝率を除き、いずれの関係も、0.5に近いそれ以上の決定係数が得られ、頂生スパー率が減少するにつれて、長い1, 2年枝の割合および頂生1年枝上の発生新しょう数が急激に増加する関係を示した。これらは、第2-1-6図のように対数関数としてよく適合した。

平均頂生新しょう長と頂生スパー率の間にも負の相関が得られた(図は省略)。従って、頂生スパー率が低いほど栄養生長が旺盛になることが認められた。なお、主幹形‘ふじ’では、頂生スパー率と長い1年枝率との関係が密接でなかった。このことは、主幹形樹では、2年枝上に発生する1年枝の中でスパーを残し、長い、特に側生の1年枝をせん除する強いせん定が行われていることを示唆している。枝の年齢別に調査した新しょうのデー

第2-1-1表 リンゴ‘ふじ’と‘王林’における頂生スパー率と2年生長枝率、1年生長枝率、および頂生1年枝当たり新しょう発生数との各相関関係における決定係数

品種-樹形	2年生長枝率(%)	1年生長枝率(%)	頂生1年枝当たり新しょう数(本)
開心形ふじ	0.76	0.44	0.63
開心形王林	0.81	0.68	0.81
主幹形ふじ	0.76	0.13	0.57

注) 各関係式はいずれも対数関数として求めた(第2-1-6図の回帰式参照)



第2-1-6図 リンゴ‘ふじ’と‘王林’における頂生スパー率と長い2年枝率(10 cm<)の相互関係
OCは開心形樹, CLはM. 26台主幹形樹。各品種の回帰式は

$$\text{ふじ-OC: } y = -20.1 \log_{10} x + 89.3 \quad (R^2 = 0.76)$$

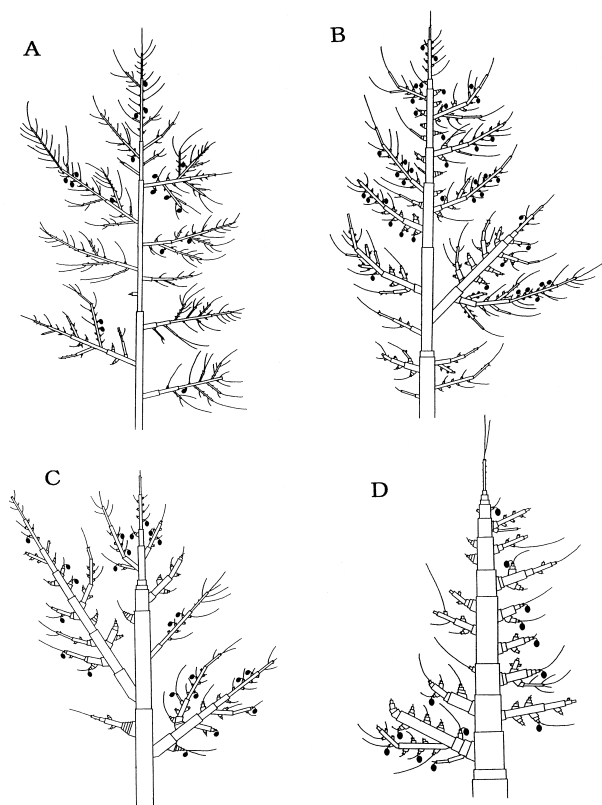
$$\text{王林-OC: } y = -21.2 \log_{10} x + 88.5 \quad (R^2 = 0.81)$$

$$\text{ふじ-CL: } y = -20.3 \log_{10} x + 90.5 \quad (R^2 = 0.76)$$

タに基づき、頂生スパー率の異なる太枝を模式的に再現したものが第2-1-7図である。

頂生1年枝から発生する新しょうの数を目安にすると、頂生スパー率の低い方から高い方に向かって連続した外部形態の変化が認められ、その違いを判別することができる。頂生スパー率の低い枝は、長い1, 2年枝が多いため、枝全体にわたり古い枝に対して新しょうが高密度に存在する状態を示し、逆に頂生スパー率が高くなるにつれ、古い枝が目立ち、新しょうの密度が低くなる特徴を示した。これらの外部形態の特徴は、品種と樹形にかかわらず一致した特徴であった。ただ、栄養生長は良果生産に適した強さの範囲が存在するため、頂生スパー率にも適正範囲が存在すると考えられるが、この点は今後の検討課題である。

また、第2-1-1表の結果は、えき生スパー率の高いなり枝を作るための方法を示唆している。すなわち、えき生スパー率の高いなり枝では、比較的長い2年枝が高

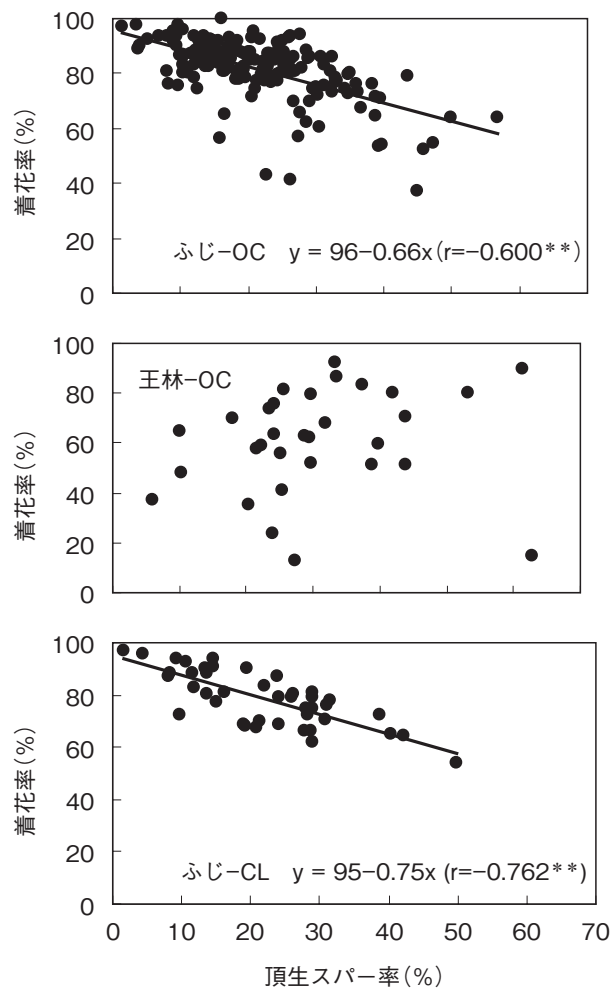


第2-1-7図 リンゴ‘ふじ’開心形樹の測定値を用いて再現した頂生スパ率の異なる太枝の再現図
A, B, C, Dの頂生スパ率はそれぞれ10.5, 24.2, 35.2, 61.2%である。図中の黒丸は果実を示す。

比率で存在しており、その2年枝のえき芽には長い1年枝とスパが着生し、また頂芽には比較的多くの新しょうを発生させた長い1年枝が着生するという枝形成の特徴を示している。このことから、えき生スパ率の高いなり枝を作るには、適切な位置に比較的最長い1年枝をせん定で残し、そのえき芽から短い新しょうを発生させることが必要になる。しかし、それには長い2年枝、長いえき生1年枝、さらに着生新しょう数の多い頂生1年枝の形成を伴う傾向があった。従って、太枝の枝葉空間の拡大につながらないえき生スパ形成法を検討する必要がある。

(4) 頂生スパ率と花芽形成の関係

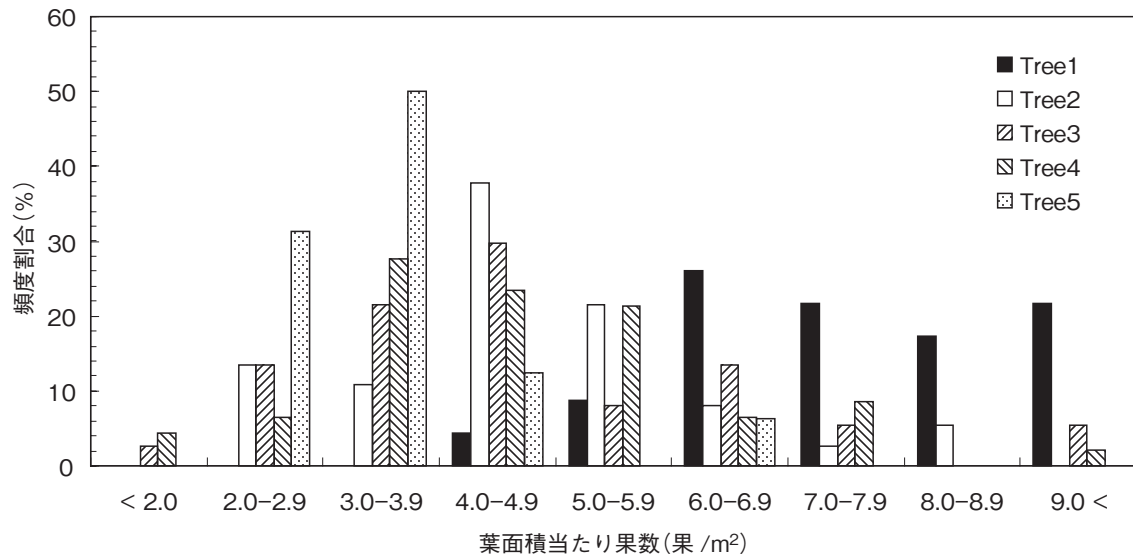
頂生スパ率と太枝の生殖生長との関係について検討した。1年枝の頂芽が花を着生した割合を着花率として頂生スパ率との関係を示したのが第2-1-8図である。主幹形‘ふじ’樹の着花率は、いずれの頂生スパ率でも60%以上を維持したが、負の相関関係($r = -0.762^{**}$)を示した。開心形‘ふじ’でも、頂生スパ率が高くなるにつれ着花率の上限が低下する関係が認められた($r = -0.600^{**}$)。しかし、開心形‘王林’では、頂生スパ率に関わらず着花率は大きく変動した。頂生スパ率の高い太枝の方が着花率が劣る原因について



第2-1-8図 リンゴ‘ふじ’と‘王林’における頂生スパ率と1年枝頂芽の着花率の相互関係
OCは開心形樹、CLはM. 26台主幹形樹

は、次のように考えられる。頂生スパが形成される過程においては、その基部の果台に果実が着生する場合があるが、えき生スパの場合は基部に果台が存在するとしてもえき芽花の果台であるため、その果台の果実は摘除される。そのため、頂生スパの方がより近い位置に果実が存在し、花芽形成が阻害されやすいためと考えられる。本調査の結果、密植主幹形樹は開心形樹に比べ、頂生スパ率が高くなると花芽分化がより強く阻害されたため、頂生スパ率を高くすることには限界があることを示唆している。ただ、頂生スパ率と花芽形成の関係については、再現性および品種間差異等さらに検討する必要がある。なお、‘王林’樹では、頂生スパ率と着花率との間に有意な相関関係がみられなかったが、その原因として前年の夏季の高温による花不足が関係していると考えられた。

以上のように、頂生スパ率はその増加が花芽形成の減少と関係し、一方で次項に述べるように葉面積当たり果数が増加することを伴うため、果実生産にとって望ましい適正範囲が存在すると考えられる。‘スパ枝齢’が



第2-2-1図 リンゴ‘ふじ’における葉面積当たり果数の園地間と樹内変異

果実品質に影響すること (Robinson ら, 1983; Jackson, 1967; Rom・Barritt, 1990; Volz ら, 1994), また, 果台から果台枝が発生する力に品種間差異があること (Lauri ら, 1995) も報告されており, 頂生スパー率の適正範囲について今後さらに検討する必要がある。また, 実際栽培では, 品種によっては中果枝の方がスパーより果実品質が優れたり, 整枝上都合がよい場合も見受けられるので, この点についても検討する必要がある。

本項では, スパーの発生部位別構成割合と栄養および生殖生長との間に存在する基本的な関係を明らかにした。この関係の成立には, スパーの1年枝に占める割合が過半を占め, 極端に低くないことが前提となる。本調査では, 幅広い強さの栄養生長を示す太枝を選んで検討したが, いずれの品種及び樹形においても全スパー率50%以下の太枝は存在しなかった。また, スパー率が極端に低い樹は栽植直後の若木あるいは強樹勢の樹であって, 実際栽培上極めて非生産的な木である。以上のことから, この基本的関係は, リンゴ樹が有する生長特性に基づくもので, 栽培に供されているリンゴ樹に広く成り立つものと考えられる。

スパーの種類別構成割合は, せん定によって制御できる可能性がある。それには, 各スパーを人為的に増減させるせん定法が必要になるが, えき生スパーが長い2年枝に着生することと, そのえき生スパーから頂生スパーが形成されることがスパー形成の起点となることに注目する必要がある。そして, えき生スパー率を高めるせん定方法および長い1年枝の比率を減少させながら頂生スパー率を増加させる方法等について検討することにより, スパーの発生部位別構成割合を制御するせん定法を確立できると考えられる。また, スパーの発生部位別構成割合の違いが眼で判別できることから, その判別法を明らかにすることにより習熟に多くの経験を必要とする

せん定をより簡明に会得することに役立つものと考えられる。

2. スパーの発生部位別構成割合と果実生産性

(1) 葉面積当たり果数 (FLA, Fruits per leaf area) の樹冠内変異

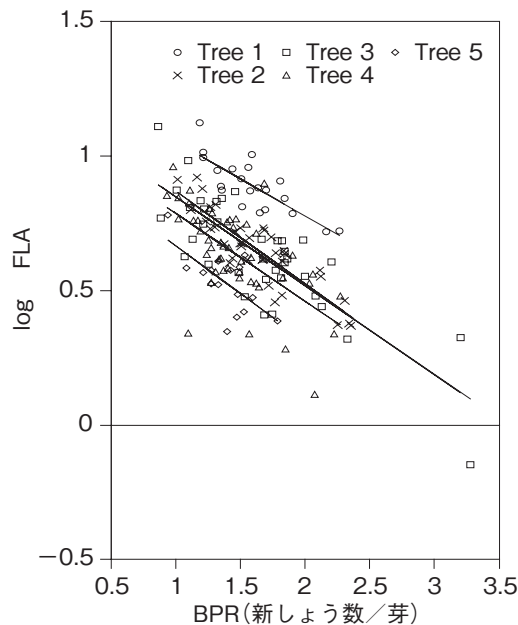
Ferree (1980) は, リンゴ‘ゴールデン・デリシャス’では, 樹冠を高さで3等分した上部におけるFLAが下部と中部より大きいと報告している。本調査では, FLAは全供試樹において0.7から13.3まで変異し, 平均5.0であった (第2-2-1図)。この平均値はFerreeによって報告された樹冠下部のFLAと一致する。本研究で得られた比較的低いFLA値については, 品種と望ましい果実の大きさ (浅田, 1989) の違いによると考えられる。

(2) FLAに及ぼす太枝の枝齢, 発出角度, 発出部位高および栄養生長の強さの影響

FLAの樹間および樹冠内変異はかなり大きく, そのため変異の原因について発生部位別スパー率を中心に検討した。FLAと太枝の諸測定値との相関関係を示したのが第2-2-1表である。FLAは枝齢が進むにつれ増加する傾向を示し ($r = 0.446^{**}$), 6年生になるまでの若枝ではとくに小さかった (第2-2-2図)。しかし, 太枝の発出角度, 高さ, 栄養生長の強さはFLAと密接な関係を示さなかった。これらの性質がリンゴの果実品質に影響を及ぼすことを示す報告がある (Lespinasse・Delort, 1986; Tustin ら, 1988; Myers・Ferree, 1983)。しかし, 本研究では, 枝齢を含むこれらの性質は太枝間のFLAの違いをほとんど説明しなかった。従って, 調査した成り枝は集約的なせん定によって望ましい生理状態に調整されていると考えられる。

第2-2-1表 リンゴ‘ふじ’における葉面積当たり果数 (FLA) と太枝の枝齢, 発出角度, 発出部位高, 樹勢との相関関係

太枝の性質	相関係数 (r)
枝齢	0.446 **
発出角度	0.305 **
発出部位高	- 0.051
樹勢	- 0.314 **



第2-2-3図 リンゴ‘ふじ’における葉面積当たり果数 (FLA) と1年枝当たり新梢発生数 (BPR) の関係

各樹の回帰式は,

$$\text{Tree 1: } y = 1.33 - 0.28 x, r = -0.821 **$$

$$\text{Tree 2: } y = 1.21 - 0.34 x, r = -0.800 **$$

$$\text{Tree 3: } y = 1.18 - 0.33 x, r = -0.873 **$$

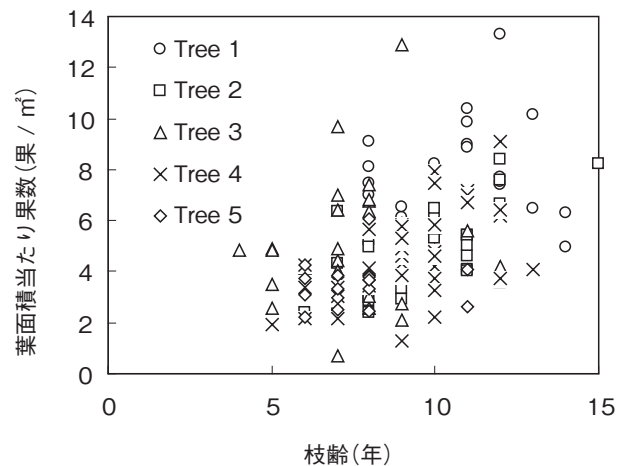
$$\text{Tree 4: } y = 1.12 - 0.33 x, r = -0.624 **$$

$$\text{Tree 5: } y = 1.02 - 0.35 x, r = -0.663 **$$

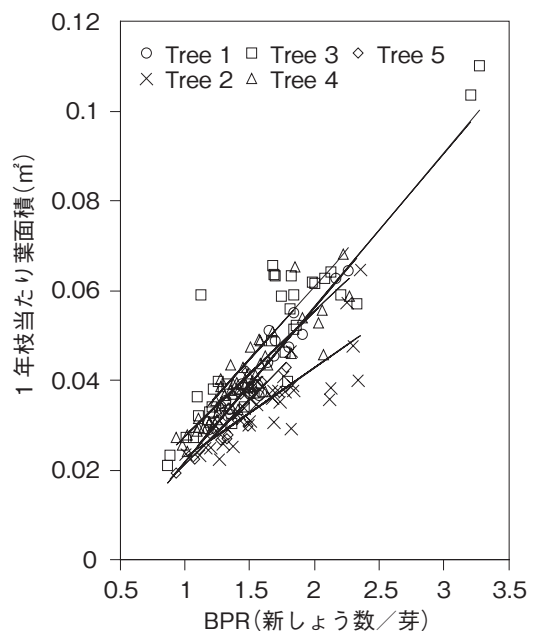
(3) FLA と頂芽増加率 (BPR : Bud production rate) および1年枝当たり葉面積の相互関係

BPR は1年枝当たり発生新しょう数で表した。FLA の常用対数値は BPR と負の直線関係を示し, それぞれの樹で固有の回帰式を示した (第2-2-3図)。この関係が成立した背景には, 次の条件が存在している。(1) 手摘果により1年枝の頂芽に果実を着生させている, (2) 花芽形成の抑制を避けるため (Koike, 1990), 1年枝当たりの着果数に上限を設けていること, (3) 1年枝当たり葉面積が BPR の増加とともに大きくなる, の条件が存在している。本研究では, 各供試樹において BPR と1年枝当たり葉面積の間に密接な相関が認められた (第2-2-4図)。

FLA と BPR の相関関係は, 太枝の果実生産性を改善



第2-2-2図 リンゴ‘ふじ’における葉面積当たり果数 (FLA) と太枝の年齢との関係



第2-2-4図 リンゴ‘ふじ’における1年枝当たり葉面積と1年枝当たり新しょう発生数 (BPR) の関係

各樹の回帰式は,

$$\text{Tree 1: } y = -0.004 + 0.03 x, r = 0.909 **$$

$$\text{Tree 2: } y = 0.003 + 0.02 x, r = 0.807 **$$

$$\text{Tree 3: } y = -0.013 + 0.03 x, r = 0.960 **$$

$$\text{Tree 4: } y = -0.0002 + 0.03 x, r = 0.908 **$$

$$\text{Tree 5: } y = -0.008 + 0.03 x, r = 0.867 **$$

するために BPR と1年枝当たり葉面積を小さくすることが重要であることを示唆している。Porter and Llewelyn (1984) は, せん定で残された芽の割合とその後の BPR の常用対数値との間に負の直線関係があることを報告した。彼らの試験では, 切り返しせん定が行われているので, BPR や1年枝当たり葉面積が増加し, FLA を大きくするには適切とは考えられない。ただ, 果実肥大が劣るような弱い生長状態にある太枝では当てはまらない。

第2-2-2表 リンゴ‘ふじ’の太枝における1年枝当たり葉面積と1, 2年枝の種類別構成割合の関係

1, 2年枝の種類			相関係数 (r)
年齢	長さ ^z	発生部位	
1	長	頂生	- 0.031
1	長	えき生	0.547 **
1	短	頂生	- 0.597 **
1	短	えき生	0.188
2	長	頂生	- 0.301 **
2	長	えき生	0.524 **
2	短	頂生	- 0.469 **
2	短	えき生	- 0.066

^z 長: > 10 cm, 短: 5 cm ≦

(4) 1年枝当たり葉面積を左右する要因

前述のように, 1年枝当たり葉面積はBPRと正の相関関係にあるため, それを左右する要因について検討した。

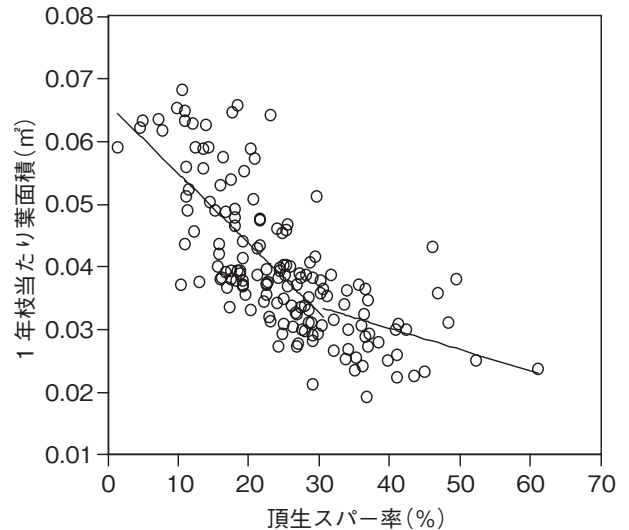
第2-2-2表は分類した各1, 2年枝の割合と1年枝当たり葉面積の相関関係を示している。1年枝当たり葉面積は, 長いえき生の1, 2年枝の割合と正の, また短い頂生の1, 2年枝の割合と負の相関を示している。長い頂生と短いえき生の1, 2年枝の割合は1年枝あたり葉面積と強い関係は認められなかった。長いえき生枝が少なく, 短い頂生枝が多い成り枝は, 高いFLAをもつことが示唆された。

Maggs (1959) は, 若い樹では, せん定が短い新梢の割合を減少させることを報告した。しかし, 樹が果実を生産し始めるときには, 剪定で除かれる枝のタイプと場所によって, せん定は短い頂生の枝の割合を増やす可能性がある。そのようなせん定とは, “長いえき生枝を除去するせん定” であると考えられる。すなわち, 前年に作られた枝のえき芽から発出した長い1, 2年枝が過剰な栄養生長を刺激しない程度に取り除かれるせん定である。長いえき生枝は1本かあるいはそれ以上の長い新梢を発出させ, その基部にある短い枝の生長を弱くする。そして, 長い頂生枝に比べれば, その枝を除去しても芽の生長を強く刺激することはない。従って, 短い1, 2年枝の割合をこのようなせん定方法により比較的高く維持するのがよいと考えられる。

1年枝当たり葉面積は, 短い頂生1年枝の割合が30%以下になると, 急激に増加する(第2-2-5図)。従って, 頂生スパーの比率が30%になることが適正な剪定の目安であると考えられる。

(5) FLAと頂生スパー率の関係

各樹におけるFLAと頂生スパー率の関係を第2-2-6図に示した。



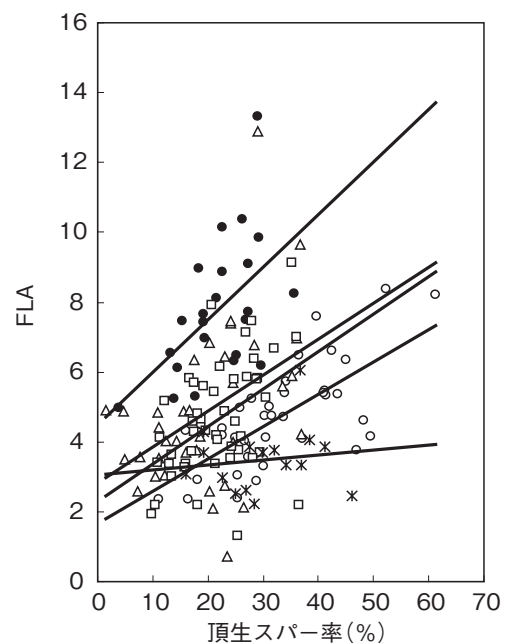
第2-2-5図 リンゴ‘ふじ’の太枝における頂生スパー率と1年枝当たり葉面積の関係

頂生スパー率30%以下の回帰式:

$$y = 0.07 - 0.001 x \quad (r = -0.729 **)$$

頂生スパー率30%以上の回帰式:

$$y = 0.04 - 0.0004 x \quad (r = -0.409 **)$$



● Tree 1, ○ Tree 2, △ Tree 3, □ Tree 4, * Tree 5

第2-2-6図 リンゴ‘ふじ’の太枝における頂生スパー率と葉面積当たり果数 (FLA) の関係

各樹の回帰式は,

$$\text{Tree 1: } y = 4.48 + 0.15 x, \quad r = 0.543 **$$

$$\text{Tree 2: } y = 1.67 + 0.09 x, \quad r = 0.701 **$$

$$\text{Tree 3: } y = 2.84 + 0.10 x, \quad r = 0.430 **$$

$$\text{Tree 4: } y = 2.29 + 0.11 x, \quad r = 0.452 **$$

$$\text{Tree 5: } y = 3.06 + 0.01 x, \quad r = 0.130$$

Tree 5を除いて, 頂生スパー率とFLAの間には正の有意な相関が認められた。この結果は, Tree 5が3.49

第2-2-3表 リンゴ‘ふじ’の葉面積当たり果数、結果率、着花、スパー率、および樹勢における樹間差異

項 目	樹の No.				
	1	2	3	4	5
葉面積当たり					
果数 (果/㎡)	7.97a ^z	4.72b	4.82b	4.64b	3.49c
結果率 (%)	32.3a	15.7d	21.3b	17.8c	10.9d
開花率 (%)	82.6ab	68.2c	84.4ab	89.1a	80.6b
スパー率 (%)	74.8b	81.0a	75.5b	81.1a	82.1a
樹勢 (cm) ^y	26.7c	35.3ab	36.9a	30.0bc	30.1bc

^z 異なる文字の付いた樹間の数値には、Scheffe's F test により 5 %水準で有意差がある

^y 頂生の1年枝の頂芽から生長した新梢の平均長

と小さいFLAをもつ木(次項(6)第2-2-3表を参照)で着果不足とみられるので、十分な着果状態にある樹では、頂生スパー率が増加するとともにFLAが大きくなることを示している。

(6) FLAとBPRの相関関係における樹間変異

FLAの対数値とBPRの回帰直線は有意な樹間変異が認められたが、傾きは同じであった(第2-2-3図)。No.1の樹の太枝は、BPRのどの値においてもFLAが他の樹より高かった。すなわち、回帰直線のY切片の値が他の樹より有意に大きかった。このことは、No.1の樹が他の樹に比べてFLAを高くする要素を備えていることを示唆している。そこで、結実に関係する要因について樹と樹の比較を行った(第2-2-3表)。No.1の樹は、他の樹に比べ結果率(1年枝当たり着果数)が有意に高かった。しかし、スパー率、開花率、樹勢には違いが認められなかった。発育と着色のよい果実は細い枝より太い枝で生産されることが、一般的に知られている(Christopher, 1974)。No.1の木の高結果率は太枝に着生するスパーが太いことも影響していると推察される。

以上のように頂生スパー率の増加は、花芽形成を減少させ、一方で葉面積当たり果数を増加させるように働くため、果実生産にとって望ましい適正範囲が存在すると考えられる。スパー枝齢が果実品質に影響すること(Robinsonら, 1983; Jackson, 1967; Rom・Barritt, 1990; Volzら, 1994)、また、果台から果台枝が発生する力に品種間差異があること(Lauriら, 1995)も報告されており、頂生スパー率の適正範囲について今後さらに検討する必要がある。なお、実際栽培では、品種によって中果枝の方がスパーより果実品質が優れたり、整枝上都合がよい場合も見受けられるので、品種間差異についても検討する必要がある。

3. 発生部位別スパー形成に及ぼす着果の影響

スパー形成要因については第5章で取り上げるが、本章の調査資料からスパー形成要因について検討すべきこ

第2-3-1表 リンゴ‘ふじ’における着果が頂端新しょう長に及ぼす影響

1年枝の長さ (cm)	頂端新しょう長 (cm)		
	着果	不着果(花)	葉芽
≤ 0.5 ① ^z	15.0	15.4	15.5
≤ 0.5 ②	13.7a ^y	9.1b	3.8c
5.1 ~ 10.0	21.9	24.2	24.6
> 10.0	31.0c	38.8b	47.8a

^z ①は頂生スパー、②はえき生スパー

^y 異なる文字の付いた1年枝頂芽の種類間にはScheffe's F test により 5 %水準で有意差がある

とを見出したので整理した。調査した枝は、‘ふじ’成木5樹(材料および方法を参照)の全1年枝である。

果実はリンゴ樹の中で最も強いシンクである(望月, 1962; Maggs, 1963)。着果により新しょう生長が抑制され、スパー形成が影響されると考えられる。リンゴにおける新しょうは貯蔵養分と同化養分により生長するが、どちらの養分がどの程度影響するかは明らかでない。従って、着果が新しょうへの同化養分の供給を抑制するとしても、新しょう生長がどの程度阻害されるかは不明である。隔年結果と新しょう生長の関係から、新しょう生長がなり年に旺盛であるとする報告(Forshey, 1982b; Curry・Looney, 1986)や着果過多の影響が翌年に現れるとする報告(Mochizuki, 1962)が存在する。着果と当年の新しょう生長の関係を明らかにするには、貯蔵養分が同じ条件で着果と不着果の影響を検討する必要がある。しかし、これまでの報告では、若木を供試した樹全体で着果と不着果処理区を設ける試験が多い(Erf・Proctor, 1987)。その場合は着果が根の発達を抑制し、樹全体の生長を阻害する。一方、実際栽培では、樹全体では適正着果量で管理されており、根への同化養分の供給が充分でありながら、果実の着生する周辺、例えば果台枝などの新しょうのみが果実との同化養分の競合に遭遇することになり、着果の影響の仕方が異なると考えられる。そこで、実際栽培園において、樹内の着生条件の異なる新しょう、すなわち、葉芽、着果している果台、

第2-3-2表 リンゴ‘ふじ’の新しょう生長に及ぼす着果の影響

1年枝の長さ (cm)	1年枝の頂芽の種類		
	着果	不着果(花)	葉芽
	1年枝当たり新しょう発生数(本)		
≤ 0.5 ① ^z	1.0	1.1	1.5
≤ 0.5 ②	0.7b ^y	0.4b	1.0a
5.1 ~ 10.0	1.6b	1.8b	2.7a
> 10.0	3.7b	4.6b	8.4a
	1年枝当たり発生新しょう総長(cm)		
≤ 0.5 ①	12.9	13.5	16.0
≤ 0.5 ②	12.0a	7.1ab	4.3b
5.1 ~ 10.0	20.1	28.3	27.1
> 10.0	50.2b	71.6ab	96.8a

^z ①は頂生スパー, ②はえき生スパー

^y 異なる文字の付いた1年枝の種類間には Sheffe's F test により 5%水準で有意差がある

不着果の果台から発生する新しょうの生長比較を行った。

1年枝を長さにより3つに分類し, スパーはさらに頂生とえき生に分けた。また, 1年枝の頂芽の状態により着果枝, 開花後果実を着けなかった不着果枝, 花芽を分化しなかった葉芽枝の3種類に分けた。従って, 着果枝と不着果枝から発出する新しょうは果台枝となる。1年枝の頂芽から生長した頂端新しょう長に及ぼす着果の影響を第2-3-1表に示した。

着果により頂端新しょう長に違いがあったのは, えき生スパーと10 cm以上の1年枝であった。10 cm以上の1年枝は, 着果枝が最も短く, 葉芽枝が最長であり, 16.8 cmの違いがあった。しかし, えき生スパーでは, 逆に葉芽, 不着果, 着果の順で新しょうが長くなった。頂生スパーは着果に関係なく同じ新しょう長であった。

次に, えき生新しょうを含めた1年枝当たり新しょう数と総長について検討した。結果を第2-3-2表に示した。発生新しょう数は, 頂生スパーを除いて, 葉芽枝が着果枝と不着果枝より多かった。着果と不着果では違いがなかった。頂生スパーの葉芽からは, スパーにもかかわらず平均1.5本発生したが, 5 cm以下の長さでも葉芽であればえき生新しょうを発生させる場合もあることを示した。

1年枝当たり発生新しょう総長は, えき生スパーと10 cm以上の1年枝において, 着果枝と葉芽枝との間に違いがみられた。10 cm以上の1年枝では, 着果枝が葉芽枝より短く, 1年枝当たり46.6 cmもの違いがあった。えき生スパーでは, 逆に葉芽枝が4.3 cmと着果枝よりも短かった。頂生スパーでは, 着果にかかわらず同じ長さであった。

1年枝における新しょうの不発生率に及ぼす着果の影響について検討した。結果を第2-3-3表に示した。葉芽は1年枝の長さにかかわらずほとんど全て新しょうを発生させた。しかし, 着果および不着果枝は新しょう

第2-3-3表 リンゴ‘ふじ’における頂芽の新しょう不発生率に及ぼす着果の影響

1年枝の長さ (cm)	不発生率(%)		
	着果	不着果(花)	葉芽
≤ 0.5 ① ^z	14.7a ^y	18.7a	0.7b
≤ 0.5 ②	30.8a	34.1a	0.2b
5.1 ~ 10.0	4.0ab	4.8a	0.1b
> 10.0	4.0a	1.8ab	0.1b

^z ①は頂生スパー, ②はえき生スパー

^y 異なる文字の付いた結果枝の種類間には Sheffe's F test により 5%水準で有意差がある

を発生させない枝が葉芽より多かった。えき生スパーが30%以上と最も多く, 次いで頂生スパーが15ないし19%で多く, 5 cmより長い1年枝は, 5%以下と少なかった。ただ, 着果と不着果の間で違いがみられなかった。

1年枝上に形成される5 cm以下の新しょう(当年生のスパー)について検討した。結果を第2-3-4表に示した。えき生スパーは, 着果枝と不着果枝の方が葉芽枝より2.5倍多く当年生頂生スパーを形成した。10 cm以上の1年枝では, 着果枝が葉芽枝より約3倍多く当年生頂生スパーを形成した。頂生スパーと5 ~ 10 cmでは, 当年生頂生スパーの形成に着果の影響はみられなかった。また, 1年枝のえき芽から形成される当年のスパー(当年生えき生スパー)について検討した(第2-3-4表)。0.1本以上の当年生えき生スパーが形成されるのは, 5 cm以上の1年枝であり, 着果の影響もその枝のみでみられた。当年生頂生スパーとは反対の結果が得られ, 葉芽の方が着果と不着果枝より多くの当年生えき生スパーを形成した。

着果が新しょう生長に及ぼす影響について検討するため, 1年枝の頂芽が着果, 不着果, 葉芽の3種類につい

第2-3-4表 リンゴ‘ふじ’における当年生スパーク（5 cm 以下の新しょう）数に及ぼす着果の影響

1 年枝の長さ (cm)	1 年枝の頂芽の種類		
	着 果	不着花（果）	葉 芽
1 年枝当たり当年生頂生スパーク数（本）			
≤ 0.5 ① ^z	0.16	0.13	0.11
≤ 0.5 ②	0.14a ^y	0.14a	0.06b
5.1 ~ 10.0	0.19	0.14	0.11
> 10.0	0.07a	0.04ab	0.02b
1 年枝当たり当年生えき生スパーク数（本）			
< 0.5 ①	0.02	0.03	0.04
< 0.5 ②	0.0	0.0	0.0
5.1 ~ 10.0	0.03	0.05	0.13
> 10.0	0.23b	0.40b	0.67a

^z ①は頂生スパーク，②はえき生スパーク

^y 異なる文字の付いた結果枝の種類間には Sheffe's F test により 5 %水準で有意差がある

て1年枝上の新しょう生長を比較した。このうち着果と不着果は明らかな違いがみられなかった。不着果も摘果されるまでは着果していたのであり，生育の中・後期に果実が存在しないという違いとみられる。調査項目が生育の前半に決定される性質であれば，着果と不着果は同じ条件となる。したがって，着果の影響は，葉芽との違いを吟味するのが妥当と考えられる。

着果・不着果が葉芽と新しょう生長において異なった点は，10 cm より長い1年枝の頂端新しょう長が短いこと，1年枝当たり新しょう発生数が少ないこと（頂生スパークを除く），1年枝から新しょうが全く発生しない割合が高いこと，当年生頂生スパーク数が増えること，10 cm より長い1年枝に形成される当年生えき生スパーク数が少ないことである。以上の性質が着果により影響されることを本調査は示唆した。したがって，本調査は，着果により当年の新しょう生長は抑制されることを示している。ただ，以上の着果の影響が現れない1年枝もあった。それは，1年生の頂生スパークであった。1年生頂生スパークの頂端新しょう長，新しょう総数，総長，頂生スパーク数では，1年生頂生スパークの頂芽に果実がなくても，あるいは葉芽でも同じ数と長さの新しょうが発生した。一般に，果実がなると新しょうの生長が阻害されることが考えられているが，この観察は頂生スパークに当てはまらなかった。着果した1年生頂生スパークから頂端新しょうが平均15 cm 伸びていることをみると，せん定等の管理により比較的強い生長力をもつ頂生スパークを育成しているため，着果の影響がみられなかったと考えられる。

さらに，1年生えき生スパーク上の新しょう形成は特異的であった。すなわち，他の1年枝とは異なり，葉芽の頂端新しょう長と1年枝当たり新しょう総長が着果・不着果より短く，着果の影響とは反対の結果を示した。これは，えき生スパークの性質に原因があると考えられる。すなわち，えき生スパークは長い1年枝のえき芽から形成されるが，えき芽は位置により大きさがさまざま異なっ

ている。特に基部周辺のえき芽は小さい芽が多く，それらから作られるスパークは小さい。そのような芽が葉芽になった場合は，花芽を形成したスパークより性質が劣ることになると考えられる。

スパーク形成に及ぼす着果の影響は，1年生えき生スパークと10 cm より長い1年枝からの当年生頂生スパーク数において大きい，同えき生スパークには小さい。結局，両者の差し引きになるので，全体として着果は翌年のスパーク形成を抑制することを本調査は示唆している。

摘 要

リンゴのマルバカイドウ台開心形‘ふじ’および‘王林’樹と M. 26 台主幹形‘ふじ’樹を供試し，冬季せん定直後の長さ5 cm 以下の短果枝（スパーク）を，発生部位によって頂生とえき生の2種類に分け，それらの全1年枝に占める割合と栄養・生殖生長や果実の生産性との関係および両スパークの形成に及ぼす着果の影響について検討した。

頂生スパークは主として5 cm 以下の2年枝の頂芽に，えき生スパークは10 cm 以上の2年枝のえき芽から形成されたが，両者の1年枝に占める比率は，開心形と主幹形‘ふじ’，開心形‘王林’でそれぞれ24.7 %と56.9 %，24.6 %と56.7 %，30.2 %と46.5 %であった。頂生スパーク率は最低1.4 %から最高62.8 %まで，えき生スパーク率は同22.4 %から85.2 %までの範囲で変化し，両者の比率は互いに反比例に類似した関係を示した。長い2年枝の割合が高いほどえき生スパーク率が高く，頂生1年枝当たり発生新しょう数が増加し，長い新しょうが密度高く樹冠を形成する外部形態を示した。主幹形‘ふじ’では，頂生スパーク率と1年枝の頂芽における着花率の間に有意な負の相関が認められた ($R^2 = 0.58$)。以上の結果，樹冠の外部形態から識別できるスパークの発生部位別構成のあり方を，せん定等における樹体調節の目安として利

第3-1表 リンゴにおけるスパーの種類が果実品質に及ぼす影響

スパーの種類	果 重 (g)	横 径 (mm)	硬 度 (lb)	糖度含量 (° Brix)	滴定酸 (g / 100ml)	着色割合 (%)
ふ じ						
えき芽	268.4b ^z	86.8b	14.5a	14.2	0.31	64.5
1 年	372.1a	95.1a	13.1b	13.9	0.32	68.3
2 年以上	370.5a	94.3a	12.5c	13.9	0.32	70.8
王 林						
えき芽	320.4ab	86.7ab	12.2	15.0	0.20	—
1 年	333.5a	87.2a	12.4	14.8	0.21	—
2 年以上	309.1b	85.2b	12.5	14.5	0.21	—
ジョナゴールド						
えき芽	345.2b	93.4b	10.6	13.4	0.44	31.4b
1 年	425.7a	98.9a	9.6	13.9	0.45	50.2a
2 年以上	395.7ab	96.8a	10.4	13.8	0.45	45.7ab

^z 異なる文字の付いた年数の数値間には Tukey の多重検定により 5 %水準で差がある

用可能なことが示唆された。

リンゴ‘ふじ’における太枝の果実生産性、すなわち葉面積当たり果数 (FLA) は、0.7 から 13.3 まで分布し、平均値は 5.0 であった。太枝の年齢、発出部位高、発出角度、栄養生長の強さは FLA の変異を説明する主要な要因ではなかった。FLA と芽の増加率 (BPR) の間には負の相関関係が認められた。BPR の増加は 1 年枝当たり葉面積の増加を伴う ($r > 0.831^{**}$) ため、1 年枝当たり葉面積を増加させる要因について検討した結果、1, 2 年生えき生長枝 (> 10 cm) の割合が低いほど、また 1, 2 年生頂生短枝 (≤ 5 cm) の割合が増加するほど 1 年枝当たり葉面積が大きくなることを認めた。1 年生頂生短枝 (頂生スパー) の 1 年枝に占める割合が 30 %以下になると、1 年枝当たり葉面積が急激に増加した。FLA と頂生スパー率との間に着果率の低い木を除いて正の直線関係が認められた。FLA と BPR の関係は供試樹間で違いがみられ、BPR に対し常に高い FLA を有する木は着果率 (全 1 年枝に対する着果した 1 年枝の割合) が高かった。

1 年枝を頂芽の状態によって、着果、不着果、葉芽の 3 種類に分け、1 年枝から発生する新しょうの生長を比較することによりスパー形成に及ぼす着果の影響を検討した。着果あるいは不着果の 1 年枝が葉芽の 1 年枝と異なる点は、頂端新しょう長が短いこと、えき生を含む 1 年枝当たり新しょう数と総長が劣ること、新しょうの不発生率が高いこと、頂生スパー数が多いこと、およびえき生スパー数が少ないことであった。ただ、1 年枝でも頂生スパーは、頂芽に着果してもしなくても、また葉芽であっても新しょうの数と長さの違いはなかった。また、えき生スパーは他の 1 年枝と異なり、葉芽の方が着果・不着果より頂端新しょうと新しょう総長が短かった。

第3章 スパー枝齢と果実品質および果台枝形成の関係

緒 言

頂生スパーは、2 年枝の頂端に形成されるものからスパーが連年継続して生長して形成されるもの、また太い枝から直接発生するスパーなど違いがみられる。スパーを年齢別に分類した報告 (Robinson ら, 1983) によると、太枝を枝齢で区分し、各区分に形成されているスパーに対して区分の年齢を当てはめ、スパー枝齢 (spur age) としている。この定義によると、同じスパー枝齢であっても、その年に太枝に直接形成されたスパーか、何年かスパー生長が継続して形成されたスパーか不明である。一方、スパーの年齢は全て 1 年枝あるいは当年枝しか存在しない、という考えもある。しかし、「スパー枝齢」という用語は、その枝の年齢を意味するのではなく、「スパー生長を繰り返した年数」と定義することも可能である。本研究では、スパー生長の継続年数を「スパー枝齢」と称する。従って、古い太枝に直接潜芽から形成された 1 年生のスパーは、1 年生スパーとする。

スパー枝齢の違いは、貯蔵養分、近辺に着生する葉量、太い骨組み枝との距離など生長条件が異なるとみられる。スパーに着果させた場合、それらの条件の違いが果実品質や花芽形成に影響を及ぼす可能性がある。リンゴでは、スパーの着生位置と果実品質の関係は、主にえき芽果とスパー果で比較されており (Volz ら, 1994)、スパー枝齢の違いについては不明な点が多い。なお、ニホンナシでは果実肥大のすぐれる側枝年齢について明らかにされている (田村ら, 1990)。そこで、スパー枝齢の違いによって果実品質及び周辺の葉量、さらに果台枝形成にどのような違いがあるか検討した。

第3-2表 スパーの種類が果そう葉数と果そう最大葉の大きさに及ぼす影響

スパーの種類	果そう葉数	大きさ (mm)	
		縦 径	横 径
ふ じ			
えき芽	5.1b ^z	48.6b	29.1b
1 年	6.5a	56.4a	39.4a
2 年以上	6.4a	55.3a	38.5a
王 林			
えき芽	4.7b	52.0b	31.5b
1 年	5.6a	62.6a	40.3a
2 年以上	5.6a	60.8a	37.7a
ジョナゴールド			
えき芽	4.9	53.7b	38.4b
1 年	6.4	58.9a	48.4a
2 年以上	6.4	59.1a	47.4a

^z 異なる文字の付いた種類の数値間には Tukey の多重検定により 5 % 水準で有意差がある

材料及び方法

弘前大学農学生命科学部附属生物共生教育研究センター藤崎農場に植栽されている 15 年生の「ふじ」、「王林」、「ジョナゴールド」各 5 樹を供試した。いずれもマルバカイドウ台開心形樹である。各品種各樹当たり 6 本の太枝を選び、5 月末、着果しているスパー（長さ 5cm 以下）と 1 年枝のえき芽（以下えき芽という）に分けラベルを付けた。2 年枝にえき生するスパーを 1 年生スパーとする。

試験 1 では、摘果は、各果実が 20 ～ 30 cm の距離を維持するように行った。7 月中旬には、果そう葉数と最大葉の大きさを調査した。収穫期に果台枝の長さ及び太さ（枝の中位における直径）を測定した。果実は当農場における各品種の収穫期にあわせて採取し、果重、硬度、糖度、滴定酸含量、着色割合などの果実品質を調査した。着色割合は観察により果実全体に対する赤色面積割合とした。翌年開花期に、前年ラベルを付けた果台から生長した枝の開花率、さらに収穫期に果実品質を測定した。なお、枝の年齢は満年齢で表し、春のせん定時における昨年生長した枝を 1 年枝とした。

試験 2 では、試験 1 と同じ藤崎農場における 16 年生マルバカイドウ台開心形「ふじ」6 樹を供試した。スパーの分類は試験 1 と同じであるが、えき芽果を含めず、1 年生から 4 年生以上の 4 種類のスパーについて比較を行った。摘果等の管理は試験 1 と同じである。果実は 11 月初めに採取し、試験 1 の果実品質の他に Ca 含量を調査した。Ca 含量の測定は、コルクボーラーで果心部を除いて採取した果肉片を乾燥後乾式灰化し、日立偏光ゼーマン原子吸光度計を用いて行った。また、果実収

第3-3表 スパー枝齢の違いが果台枝の発生率、長さおよび太さに及ぼす影響

スパーの種類	ふ じ	王 林	ジョナゴールド
果台枝の発生率 (%)			
えき芽	— *	100.0	90.0
1 年	86.6	100.0	83.2
2 年以上	94.1	98.9	85.8
果台枝の長さ (cm)			
えき芽	—	9.5	8.3
1 年	11.0	10.7	11.4
2 年以上	9.8	7.6	14.4
果台枝の太さ (mm)			
えき芽	—	3.2	3.4b ^z
1 年	2.7a	3.3	4.1a
2 年以上	2.1b	3.3	4.3a

^z 異なる文字の付いた種類間の数値には Fisher's PLSD の検定により 5 % 水準で有意差がある

* 測定せず

第3-4表 スパー枝齢が翌春における果台枝の開花率に及ぼす影響

スパー枝齢	ふ じ	王 林	ジョナゴールド
頂芽の開花率 (%)			
1 年	34.7	78.6	66.7
2 年以上	35.7	63.9	69.0
えき生芽の開花率 (%)			
1 年	22.5	45.2	33.3
2 年以上	14.3	25.0	24.1

穫直前に果実周辺の葉量として果そう葉、果実から枝の長さで 10 cm 以内に着生する葉を採取し、葉面積計測用ソフト（山本一清製作所、LIA32 for Windows95）を用いて葉面積を算出した。

結 果

1. えき芽、1 年生および 2 年生以上のスパーの比較

スパー枝齢 1 年生及び 2 年生以上のスパーとえき芽に着生した果実の品質を第 3-1 表に示した。1 年生と 2 年生以上のスパーで違いのみられた果実品質は、「ふじ」の硬度、「王林」の果実横径であり、1 年生スパーが 2 年生以上のスパーより優れていた。えき芽果はスパー果に比べ、「ふじ」と「ジョナゴールド」において果実横径が劣り、ふじで硬度が高く、「ジョナゴールド」で着色が劣ることが認められた。

果実品質の違いをもたらす要因として芽の素質が考えられるため、果そう葉の枚数と大きさに違いがあるかどうか検討した（第 3-2 表）。その結果、どの品種においても 1 年生スパーと 2 年生以上のスパーの間に違いがみられなかった。ただ、えき芽の果そう葉はスパー葉に比

第3-5表 リンゴ‘ふじ’におけるスパー枝齢が果実品質に及ぼす影響

スパー枝齢	果実重 (g)	硬度 (kg)	糖度 (° Brix)	滴定酸含量 (g / 100ml)	Ca 含量 (mg / 100g)
1 年	257.4	6.7	14.5ab ^z	0.31	0.67b
2 年	265.0	6.7	14.9a	0.31	0.69b
3 年	268.9	6.5	15.0a	0.30	0.68b
4 年以上	236.7	6.7	13.9b	0.30	0.80a

^z 異なる文字の付いた処理間には Fisher's PLSD の多重検定により 5 % で有意差がある

べ枚数が少なく、小さかった。

翌年あるいは翌々年の結果枝を確保するには、果台から新しょうが発生することが望ましい。スパー枝齢と果台枝の発生、長さ、太さの関係について検討した（第3-3表）。果台枝の発生割合はいずれのスパーにおいても 80 % 以上であり、スパー枝齢によって発生率に違いはなかった。また、えき芽の果台からも同程度の果台枝が発生した。果台枝の長さ太さは、長さの平均が‘ふじ’ 9.8 cm, ‘王林’ 9.1 cm, ‘ジョナゴールド’ 10.7 cm, 太さの平均が‘ふじ’ 2.2 mm, ‘王林’ 3.0 mm, ‘ジョナゴールド’ 2.7 mm であった。果台枝の長さは全ての品種においてスパー枝齢により違いは認められなかった。果台枝の太さは、‘ふじ’ では年齢の進んだ果台の方が細くなったが、‘王林’ と ‘ジョナゴールド’ では違いが認められなかった。

スパーに着果させ、その果台から発生した果台枝の頂芽とえき芽における花芽形成にスパーの継続年数の違いが影響するかどうかを検討した。花芽形成の割合を開花率で表した（第3-4表）。果台枝頂芽の開花率は、‘王林’ と ‘ジョナゴールド’ は 60 % 以上で、平年並みの値が得られたが、‘ふじ’ は 35 % 程度で低かった。しかし、継続年数が 1 年と 2 年以上のスパーの間には、いずれの品種とも違いは認められなかった。果台枝にえき生する芽の開花率をみると、枝齢 1 年のスパーが高く、2 年以上のスパーが低い傾向がみられた。

2. 1, 2, 3 および 4 年生以上のスパーの比較

1 では、スパー枝齢が 2 年以上のスパーを平均して 1 年のスパー及びえき芽と比較したが、樹内にはさらに多くの年数を経て形成されたスパーが存在している。そこで、2 年以上のスパーを 3, 4 年以上に分けて比較した。果実品質における違いを示したのが第3-5表である。果実重、硬度、滴定酸含量はスパー枝齢によって違いはみられなかった。ただ、果実重では、4 年以上のスパーに小さい果実が多い傾向がみられた。糖度は、2 年と 3 年のスパーが 4 年以上のスパーより高かった。しかし、Ca 含量は 4 年以上のスパーがそれより年数の少ないどのスパーより高かった。

スパー枝齢の多いスパーは、太い枝に近い位置で他の若い枝と離れて存在しており、果実周辺の葉が少ないと

第3-6表 リンゴ‘ふじ’におけるスパー枝齢と一果そう葉及び果実周辺の葉面積の関係

スパー枝齢	一果そう葉面積 (cm ²)	果実周辺の葉面積 ^z (cm ²)
1 年	46.8	307.1a ^y
2 年	53.3	250.0a
3 年	43.3	250.0a
4 年以上	43.8	130.0b

^z 果台から 10 cm 以内の距離にある枝の総葉面積

^y 異なる文字の付いた処理間には Fisher's PLSD の多重検定により 5 % で有意差がある

みられる。そこで、一果そう葉と周辺の葉の量について比較した。なお、果実周辺の葉は果台から枝の長さで 10 cm までの距離に着生している当年枝に着生している葉とした。結果を第3-6表に示した。果そう葉面積はスパー年齢により違いが認められなかった。果実周辺の葉面積は、4 年以上のスパーが 130 cm² と少なく、他の年齢のスパーの約半分の葉面積しか存在していなかった。

考 察

結果枝となるスパーは、太枝の中でさまざまな形で存在する。強く伸長した若枝にえき生する場合があり、何年も短い生長を繰り返した後に形成される場合もある。そのため、スパーに着生する果実の生長条件が、スパーに養分を供給する通導組織とのつながり、あるいは同化養分を供給する葉の存在などに違いがあると考えられる。それらの違いが果実の生長と品質に影響するとすれば、良品果の生産にとって好ましいスパーを増加させる樹体管理をする必要がある。本研究では、えき芽果の果実品質がスパー果より果実肥大が劣ることが認められた。

この結果は、これまでの報告と一致する (Jackson, 1967; Jackson, 1970)。果実肥大が劣る理由としては、果そう葉が少なく、小さいことが関係していると考えられた。‘王林’ のスパー着生果のなかでは、1 年生スパー果が 2 年生以上のスパー果より大きかった。しかし、‘ふじ’ と ‘ジョナゴールド’ では、スパー枝齢により果実肥大が影響されなかったが、4 年生以上の果実が小さくなる傾向がみられた。4 年生以上の果実の周辺に存

在する葉面積が小さいことが関係していると推察される。しかし、「スパー枝齢」の古い果実は光条件が劣るとされるため (Robinson ら, 1983), 違いをもたらす要因についてはさらに検討する必要がある。‘ふじ’では, 4 年生以上の古いスパーの果実の糖度が低くなったが, 平均 13.9 % を含んでおり, 販売上問題はないと考えられる。

Ca 含量は 4 年以上のスパーで多くなった。Volz ら (1994) は, 果実周辺の葉面積が増大するほど, 果実の Ca 含量が増加することを示し, 本試験とは逆の結果を得ている。果実への Ca の移行は蒸散流の強さだけでなく, 貯蔵形態の Ca の動きについても考慮する必要がある, 今後さらに検討を要する。

本研究の結果は, 「スパー枝齢」が増すにつれて果実肥大と糖度が減少するとした Robison ら (1983) の報告とは類似した結果を得た。また, ニホンナシでは, ある程度年数を経た側枝上の短果枝の方が良品果を生産するとされる (田村ら, 1990)。リンゴでは, 枝齢の多いスパーでもいわゆるショウガ芽ほどのスパーの集塊を形成しない。同じ結果枝齢でも, リンゴとナシでは果実周辺における枝葉の着生や養水分の供給体制が異なると考えられる。

連年安定生産のためには, 毎年枝を発生させ, それに花芽を形成させることが必要である。スパー枝齢の多いスパーは太枝の先端部に位置する若いスパーに比べ, 生長力が劣ると考えられる。従って, 果実を着生することによって果台枝や周辺の芽の発生率が抑制されること, また発芽しても花芽形成が抑制される可能性がある。しかし, 本試験の結果, 果台枝の発生率とその頂芽の花芽分化率はスパー枝齢によって違いが認められなかった。2 年以上のスパーは周辺の葉面積が小さいにも関わらず, 若いスパーと同様の果台枝発生と花芽形成を示したのは, 同化養分が比較的広い範囲から供給されているためと考えられた。以上の結果は, スパー枝齢が 3 年以内のスパーであれば, 果実品質にほとんど差がなく, 連年生産が可能であることを示すものである。

摘 要

スパーを形成する年数 (スパー枝齢) の違いが, 果実品質と果台枝の発生及び花芽形成に及ぼす影響を明らかにするため, ‘ふじ’, ‘王林’, ‘ジョナゴールド’を供試し, 検討した。

スパー枝齢が 1 年と 2 年以上のスパーで違いのみられた果実品質は, ‘ふじ’の硬度, ‘王林’の果実肥大であり, 1 年スパーが 2 年以上のスパーより優れていた。えき芽果はスパー果に比べ, ‘ふじ’と‘ジョナゴールド’において果実肥大が劣り, ふじで硬度が高く, ‘ジョナゴールド’で着色が劣った。果そう葉数と大きさは, 3 品種ともえき芽果そうがスパー果そうより小さかった。

果台枝の発生率と果台枝頂芽の開花率は, 3 品種ともスパー枝齢による違いがなかった。果台枝のえき芽の開花率は, スパー枝齢 1 年が同 2 年以上より高かった。‘ふじ’のスパー枝齢 4 年以上の果実は, 同 3 年以下のスパーより糖度が低く, Ca 含量が多かった。また, 果そう周辺 (10 cm 以内) の葉面積も, 同 4 年以上のスパーのみ小さかった。

第 4 章 無せん定樹におけるスパーの発生部位別構成割合と栄養・生殖生長および果実生産性の関係

緒 言

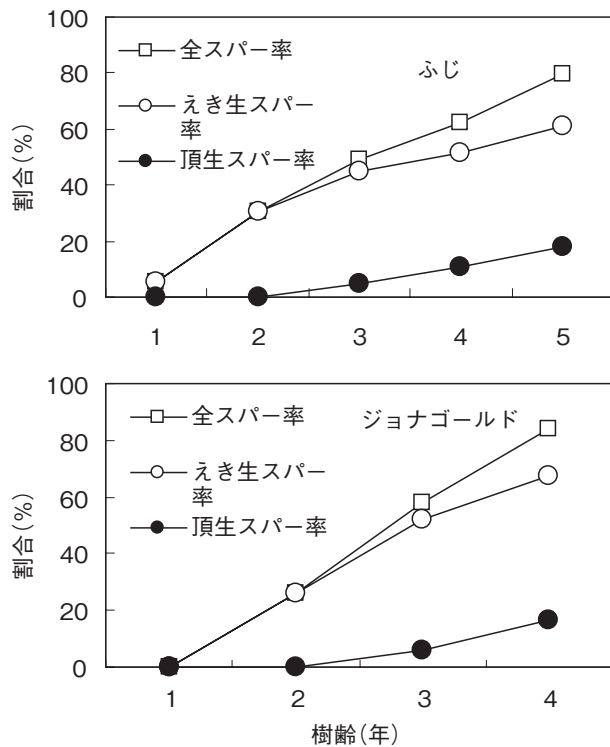
第 2 章では, せん定樹における種類別スパーの構成割合が栄養生長と生殖生長に密接に関係していることを明らかにした。しかし, 種類別スパーの構成割合と両生長との関係は, せん定などの人為的操作が加えられていないリンゴ樹において確認しておくことと, どのような基本的関係が存在するかを明らかにしておく必要がある。

最初に, 発生部位別スパー率の枝齢による変化を明らかにしようとした。一つは若木における栽植時からのスパー率の変化であり, もう一つは無せん定主幹形樹の側枝の位置と枝齢に伴う変化を調査した。スパー率が増加する要因は, 樹齢が進むこと, 受光量の減少, 着果過多, 無せん定にすること, 土壌の過剰な乾燥など多数存在する。これらの要因は, 樹勢を低下させる要因として共通している。Thompson (1966) は, リンゴの樹が年を経て樹勢が低下するとき, ほとんど全ての新しょうがスパーになると説明している。しかし, スパー率の増加が, 頂生スパーとえき生スパーのどのような変化を伴って生じるかは明らかでない。そこで, 枝齢による全スパー率, 頂生スパー率, えき生スパー率の相互関係について検討した。

発生部位別スパー率と栄養生長および花芽形成の関係については, せん定樹と同様に検討した。無せん定樹では, 樹冠内部に極めて弱い新しょう生長がみられる。原因は加齢と日照不足が考えられる。加齢に伴う生長の減少は植物に共通する性質である (Gatsuk ら, 1980)。果樹においても, 分枝能力が年齢を経るとともに衰退していくことが知られている (Ouellette・Young, 1995)。頂生とえき生の各スパー率が, 生長の衰退とどのように関係にあるかを知るために, 3 年間継続した頂端生長の総長が 1.5 cm の芽を弱小枝とし, 両者の関係を検討した。

材料および方法

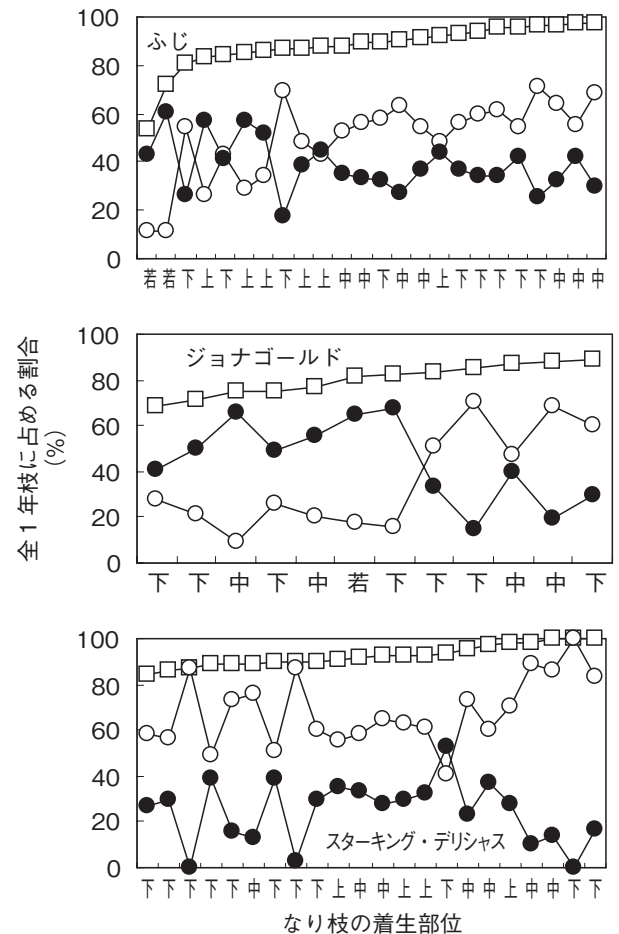
弘前大学農学生命科学部生物共生教育研究センター付属藤崎農場植栽のリンゴ ‘ふじ’, ‘ジョナゴールド’, ‘スターキング・デリシャス’ (以下, ‘SD’ と称す) の



第4-1-1図 リンゴ無せん定樹における全スパー率と種別スパー率の経年変化

3品種を供試した。供試樹数は、‘ふじ’と‘ジョナゴールド’が9年生無せん定樹1樹、5年生無せん定樹2樹、‘SD’は9年生無せん定樹1樹である。台木はいずれもマルバカイドウで、土壌は沖積土である。無せん定樹は植栽以来せん定を行わず無摘果としたが、その他の管理はせん定樹と同様に青森県の標準的な管理を行った。調査用の枝については、主幹に着生する全ての側枝、調査は新しょう生長の停止した8月以降に行った。

側枝の発出角度については、垂直を0度とし、0～60度を上向き、60～120度を水平、120～180度を下向きとした。枝齢と長さの区分けについては、1年枝を前年生長した枝とし、10.1 cm以上、5.1～10 cm、5 cm以下に分け(小原, 1984)、それぞれ長枝(長果枝より長い発育枝を含む)、中果枝、スパーと呼称することにした。また、調査枝の各長さ別と発生部位別の1年枝数の割合は1年枝総数で除して算出した。2～当年生の枝長は、3年継続して頂端生長した枝の各年枝の平均値で表した。頂生とえき生については、それぞれ2年枝の頂芽とえき芽から発生した枝とした(Asada, 1999)。なお、‘ふじ’と‘ジョナゴールド’の9年生無せん定樹では、隔年結果性の現象がみられ、2000年と2002年に多くの果実が着果した。‘SD’については隔年結果性がみられなかった。



第4-1-2図 リンゴ3品種の無せん定樹における全スパー率と発生部位別スパー率の相互関係。若は5年生樹の平均値、上中下は主幹上の着生位置、シンボルは第4-1-1図を参照。

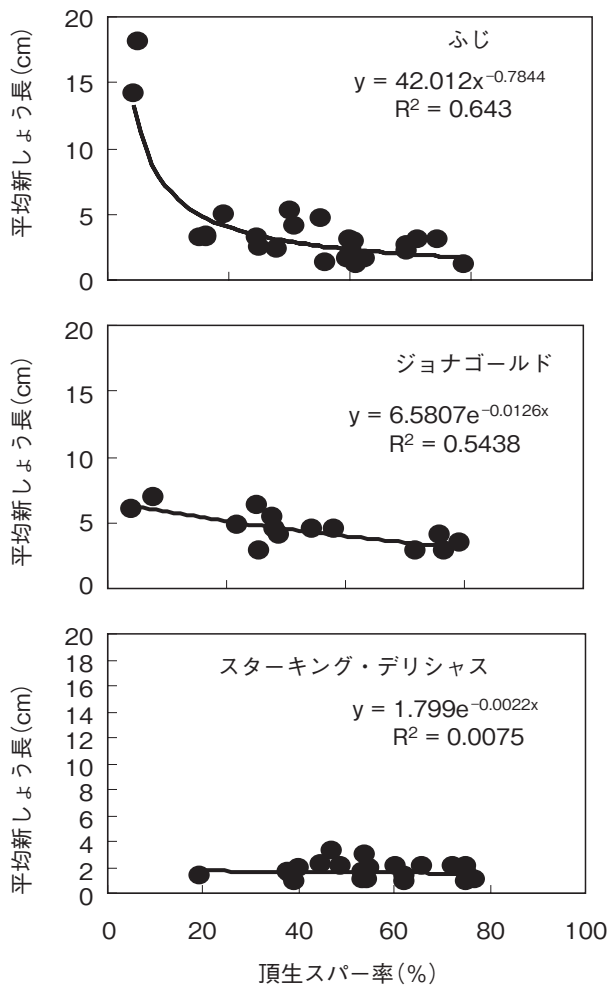
結果および考察

1. 発生部位別スパー率の樹齢による変異および樹内変異

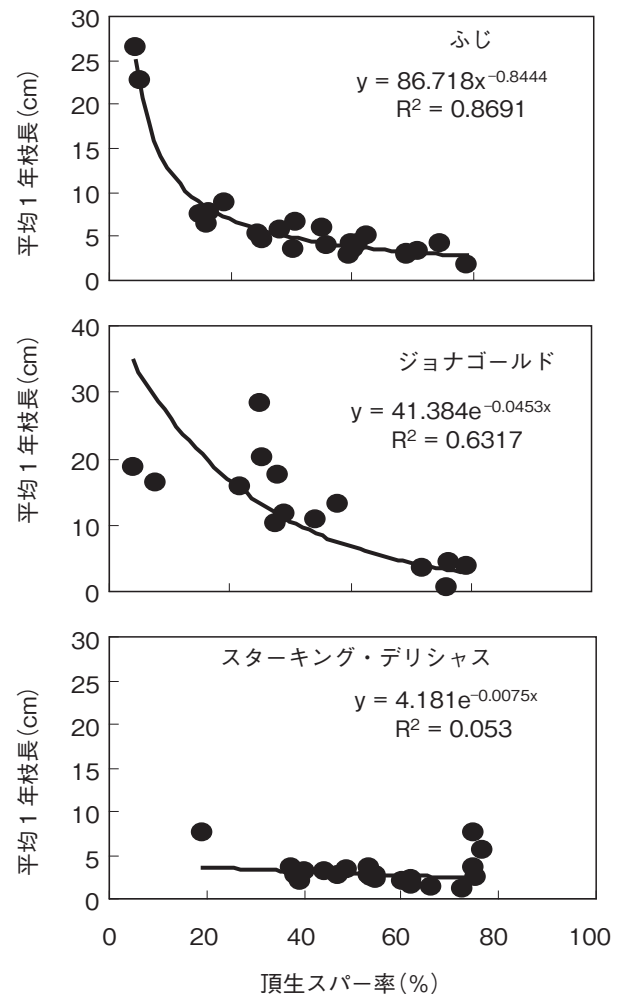
5年生樹における栽植後の4年間の全スパー率、頂生スパー率、えき生スパー率の経年変化を第4-1-1図に示した。2年目から全スパー率が形成され始め、5年目には約80%に達した。2年目までは、えき生スパーだけが存在し、頂生スパーは存在しなかった。頂生スパーはえき生スパーの形成開始から1年遅れて、すなわち3年目から形成され始めた。両スパーとも数は次第に増加したが、全スパーの中では、えき生スパー率の増加率が低下して頂生スパー率が増加した。

9～10年生無せん定樹の主幹から発生している太枝を単位として、全スパー率の低い枝から高い枝までの頂生スパー率とえき生スパー率の変化について検討した。結果を第4-1-2図に示した。

全スパー率は、‘ふじ’と‘ジョナゴールド’では約50%から、‘SD’では約85%から約100%までの幅で



第4-2-1図 リンゴ3品種の無せん定樹における頂生スパー率と平均新しょう長の関係。



第4-2-2図 リンゴ3品種の無せん定樹における頂生スパー率と平均1年枝長の関係

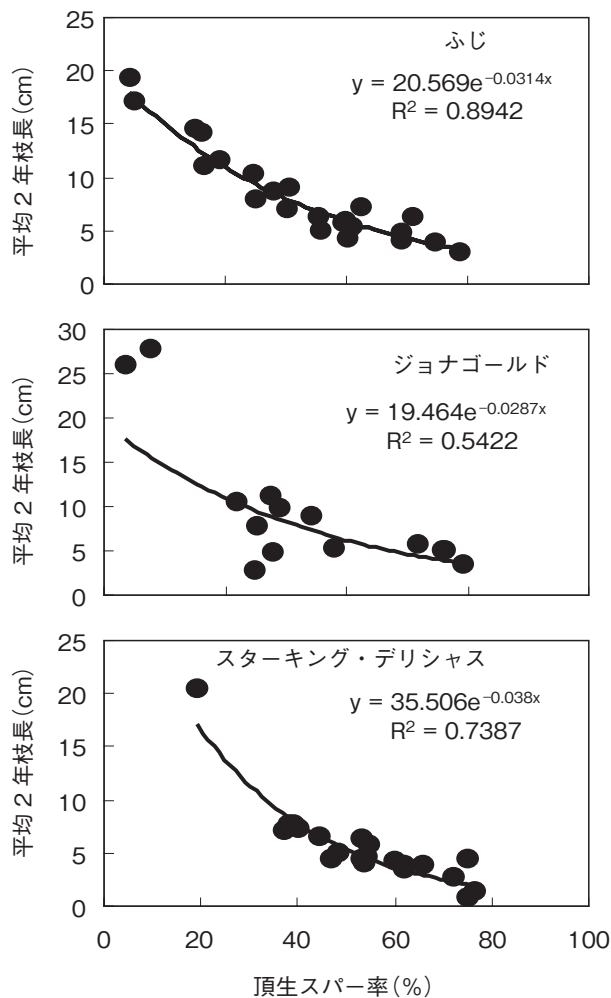
変異があった。ただ、'ジョナゴールド'は最高全スパー率が90%と低かった。各スパー率の変化をみると、'ふじ'と'ジョナゴールド'では、全スパー率が低い枝ではえき生スパー率が頂生スパー率より高く、全スパー率が高い枝では逆になった。全スパー率の増加に伴ってえき生スパー率より頂生スパー率が高くなった。両者が逆転する全スパー率は、'ふじ'で約90%、'ジョナゴールド'で約80%であった。'SD'では、他の2品種と異なり、ほとんどの太枝においてえき生スパー率より頂生スパー率の方が高かった。しかし、全スパー率約95%以上になると、両スパー率の違いがより大きくなった。全品種に共通する変化は、全スパー率が高くなると、えき生スパー率が低くなり、頂生スパー率が高くなることであった。

栽植後の若木は栄養生長が強いために、全スパー率がゼロから徐々に増加する。種類別スパー率をみると、最初に形成されるのがえき生スパーで、そのえき生スパーから1年遅れで頂生スパーが形成される。頂生スパーの増加率がえき生スパーのそれより大きいため、全スパーに占める頂生スパー率が次第に増加する。無せん定樹で

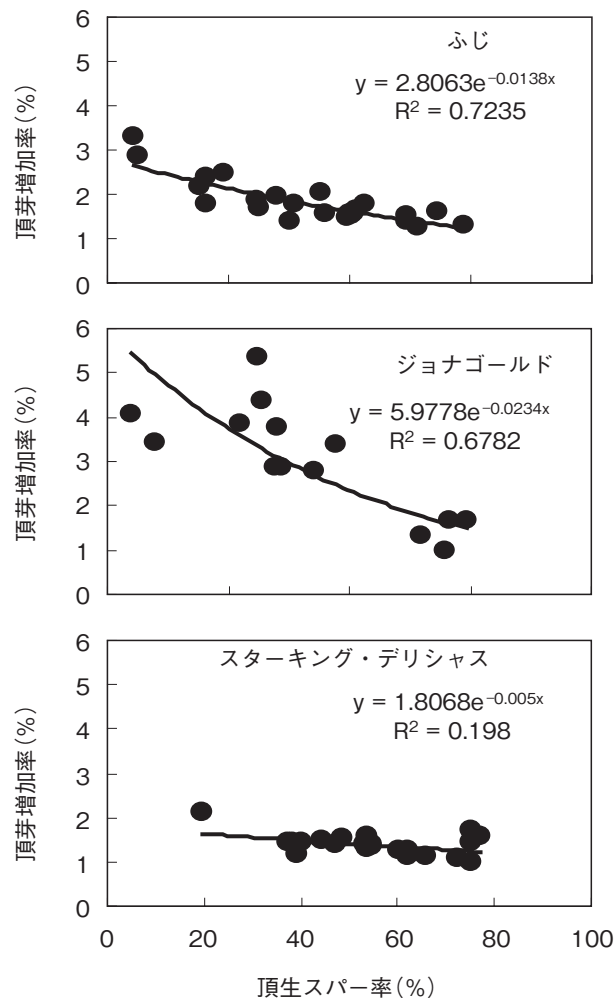
は、樹齢が進むにつれ、栄養生長力の低下とともに樹冠内の光環境が悪化する。9～10年生樹になると、樹冠内の太枝は、さまざまな全スパー率をもつ枝で構成される。本調査の結果では、すでに'ふじ'と'SD'で全スパー率100%近い太枝が存在した。それらの枝に共通する性質は、全スパーのうち頂生スパーが大半を占めることであった。この結果は、樹齢の進行に伴う衰弱が頂生スパーの形成とともに生じることを示している。

また、本調査は、無せん定樹の下枝では、栽植後の若木時代に頂生スパー率がえき生スパー率を越える転換期が存在することを示している。この転換期は、全スパー率が80～90%に達した時期に生じると考えられるが、'ふじ'と'ジョナゴールド'で違いがみられたので、さらに検討する必要がある。

'SD'については、栽植直後の各スパー率の変化を調査していないため、えき生スパー率の高い期間については不明であるが、他の2品種に比べ、全スパー率と頂生スパー率が極めて高い品種特性を有するとみられた。この違いは、スパー形成能力(Warringtonら、1990)に基づくと考えられたが、さらに詳細な検討が必要である。



第4-2-3図 リンゴ3品種の無せん定樹における頂生スパー率と平均2年枝長の関係



第4-2-4図 リンゴ3品種の無せん定樹における頂生スパー率と頂芽増加率の関係

2. スパーの発生部位別構成割合と栄養生長の関係

(1) 平均新しょう長, 1・2年枝長および頂芽増加率

1年枝の頂生スパー率と平均新しょう長, 1年枝長, 2年枝長および頂芽増加率との関係について検討した。

頂生スパー率と平均2年枝長, 平均1年枝長および平均新しょう長の関係をそれぞれ, 第4-2-1～3図に示した。これらの図にみられるように, 頂生スパー率と栄養生長の間には負の相関関係が確認された。ただ, 品種によって両者の関係の強さは異なった。‘ふじ’が最も強い関係を示し, 次いで‘ジョナゴールド’, ‘SD’は最も弱い, 相関のみられない関係もあった。その理由としては, ‘SD’は品種の特性として高い頂生スパー率を有する(第2章第2項参照)ために, 平均1年枝長と2年枝長の変異の幅が極めて小さいことによると考えられた。

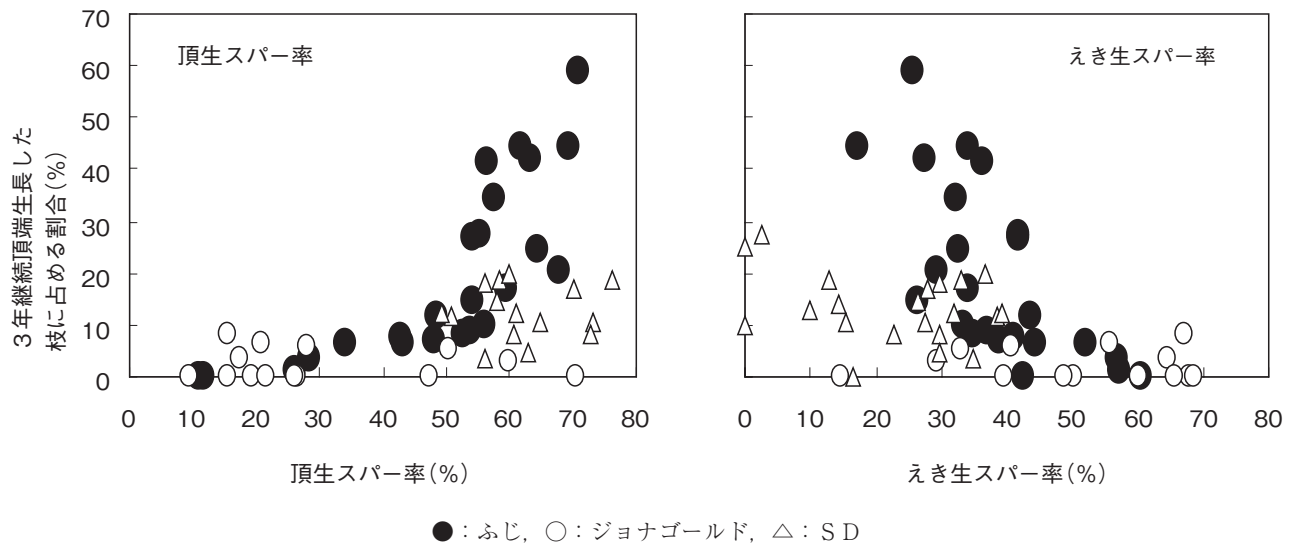
第4-2-4図に頂生スパー率と頂芽増加率(BPR)の関係を示した。BPRは栄養生長の強さの指標でもあるが, 第2章第2項で検討したように葉面積当たり果数, すなわち果実の生産性と関係する要素である。BPRは頂生スパー率の増加とともに低下した。ただ, ‘SD’は

第4-2-1表 リンゴ無せん定樹とせん定樹における弱小枝の発生 (%)

太枝の発出角度	無せん定	せん定*
ふじ		
若木	0.0	—
上向き	9.6±13.6 ^z	0.0
水平	20.0±10.6	13.1±7.4
下向き	30.8±17.3	12.3±10.2
ジョナゴールド		
若木	1.9±2.3	—
上向き	4.2±4.2	0.0
水平	1.3±3.3	1.4±1.7
下向き	4.3±2.8	0.0
スターキング・デリシャス		
上向き	11.7±15.8	0.0
水平	14.4±5.5	1.1±1.7
下向き	10.4±8.0	0.0

^z 平均 ± 標準偏差

* せん定の供試樹については, 第5章の材料および方法を参照



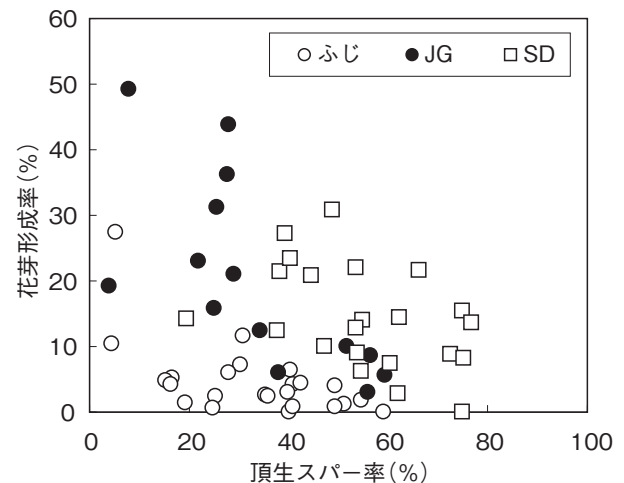
第4-2-5図 リンゴ無せん定樹における種類別スパ率と3年継続頂端生長した枝の総長が1.5cmの枝の割合との関係

他の2品種と異なり、頂生スパ率が増加してもBPRがほとんど変化しなかった。

(2) 発生部位別スパ率と弱小枝の発生との関係

3年間伸長した枝の総長は1.5cm(弱小枝)から245cmの長い枝まで広い範囲で存在した。そのなかの弱小枝の割合を第4-2-1表に示した。‘ふじ’と‘ジョナゴールド’の5年生樹では、無せん定でも弱小枝は存在しなかった。無せん定9年生樹の弱小枝率をみると、‘ふじ’は、上向き枝から下向き枝へと次第に増加し、下向き枝で約30%に達した。弱小枝率の増加は全体のスパ率に比例した。‘ジョナゴールド’では、弱小枝率は5%以下と低く、太枝の角度による違いはなかった。全体のスパ率が85%と高かった下向き枝も弱小枝率が4.3%と低かった。‘SD’では、太枝の角度にかかわらず10~15%と前2品種の中間の弱小枝率を示した。弱小枝の発生の仕方に品種間差異があるとみられた。‘ふじ’の無せん定樹では、独立樹であるにもかかわらず樹冠内が暗く、頂生スパが何年も継続して形成された後に、小さな葉だけを着生する貧弱な頂生スパが多くみられた。菊池(1975)は、‘国光’の無せん定樹が‘SD’より過繁茂による光不足になりやすいと報告している。‘国光’は‘ふじ’の片親であるため、‘ふじ’も‘国光’と類似した特性を有すると考えられた。一方、せん定樹では、‘ふじ’の場合、弱小枝率が水平枝と下向き枝で12~13%存在したが、無せん定樹より少なかった。‘ジョナゴールド’と‘SD’の弱小枝率は、せん定樹でほとんど認められなかった。以上の結果は、いずれの品種においても、せん定が弱小枝率の発生を抑制していることを示している。

無せん定樹における弱小枝の割合と頂生・えき生のスパ率との関係を示した(第4-2-5図)。「ジョナゴ



第4-3-1図 リンゴ3品種の無せん定樹における頂生スパ率と花芽分化率の関係。JGはジョナゴールド、SDはスターキング・デリシャス
 ふじ: $Y = 11.9 - 0.22X$ ($r = -0.57^{**}$),
 JG: $Y = 39.9 - 0.59X$ ($r = -0.694^{**}$),
 SD: $Y = 26.9 - 0.23X$ ($r = -0.44^{*}$)

ルド’と‘SD’では、弱小枝率が低く、両者の間に明確な関係がみられなかったが、‘ふじ’では、弱小枝率が頂生スパ率の増加とともに増え、逆にえき生スパ率とともに低下する関係が認められた。

頂生スパとえき生スパの相反する弱小枝率との関係は、前述の栄養生長との関係と同じ結果になった。すなわち、栄養生長が強いえき生スパ率の高い枝では、弱小枝が少なかった。

以上の結果は、リンゴ樹では、頂生スパが連続して形成されることが、栄養生長の減衰の結果であること、同じスパでもえき生スパ率が高いと強い栄養生長の状態にあることを示している。

3. 頂生スパー率と花芽形成の関係

1年枝の頂生スパー率と1年枝頂芽の花芽形成率との関係をみたのが、第4-3-1図である。

3品種とも隔年結果の状態にあり、花芽形成率が低かった。従って、頂生スパー率と花芽形成の関係を検討するのに適切な状態とは考えられなかったが、頂生スパー率の増加に伴って最大花芽形成率が低下するという両者の関係は、せん定樹と同様に確認された。

摘 要

リンゴ3品種の無せん定樹を供試し、栽植から5年までと、9～10年生樹の主幹に着生するさまざまな年齢の太枝における全スパー率、えき生スパー率、頂生スパー率の相互関係について検討した。

‘ふじ’と‘ジョナゴールド’では、2年生樹から全スパー率が形成され始め、5年生樹では約80%に達した。えき生スパーは2年生樹から、頂生スパーは3年生樹から形成された。全スパー率の増加につれてえき生スパー率が減少し、頂生スパー率が増加した。えき生スパー率と頂生スパー率の逆転する全スパー率は、‘ふじ’で約90%、‘ジョナゴールド’で約80%であった。9年生‘SD’では、どの全スパー率の太枝でもえき生スパー率より頂生スパー率の方が高かった。全品種に共通する変化は、全スパー率が高くなると、えき生スパー率が低くなり、頂生スパー率が高くなることであった。

無せん定樹における頂生スパー率と栄養生長との関係については、‘ふじ’と‘ジョナゴールド’において頂生スパー率と平均新しょう長の間に負の強い指数関係が認められ、頂生スパー率が増加するにつれて平均新しょう長が減少した。同2品種では、頂生スパー率は平均2年枝長、1年枝長および頂芽増加率とも同様の指数関係を示し、同スパー率の増加に伴って各枝長および頂芽増加率が減少した。‘SD’では、頂生スパー率の増加とともに平均2年枝長が減少する関係が認められた。3年継続頂端生長の総長が1.5cmの枝（弱小枝）は、‘ふじ’と‘ジョナゴールド’の5年生樹では無せん定でも弱小枝は存在しなかった。9年生樹では、‘ふじ’は、上向き枝から下向き枝へと次第に増加し、下向き枝で約30%に達した。弱小枝の増加は全体のスパー率と正の相関が認められた。‘ジョナゴールド’では、弱小枝は5%以下と低く、太枝の角度による違いはなかった。‘SD’では、太枝の角度にかかわらず10～15%と前2品種の中間の弱小枝を示した。‘ふじ’の無せん定樹では、弱小枝率が頂生スパー率の増加とともに増え、逆にえき生スパー率とともに低下した。‘ジョナゴールド’と‘SD’では、弱小枝率が低く、両者の間に明確な関係がみられなかった。

花芽形成率は頂生スパー率の増加とともに最大形成率が減少する傾向が3品種に共通して認められた。

第5章 スパー形成要因およびせん定によるスパー率の調整

緒 言

えき生スパーと頂生スパーの形成に必要な条件を明らかにし、両スパーの構成割合を調整するせん定方法を確立することが大切である。そのため、無せん定樹とせん定樹を供試し、各スパーを形成する母枝の形質について、また、せん定樹の枝構成を無せん定樹のそれと比較することにより、せん定が発生部位別スパー率にどのように影響したか、そしてどのような枝をせん除すれば各スパー率が変化するか等について検討した。全スパー率は、毎年5cmより長い枝のみが形成されると0%になるため、長枝の発生により左右される。えき生スパーも、長枝がなければ形成されないの、長枝の発生により左右される。頂生スパーは、えき生スパーの頂芽から形成されるのが最初で、その後の主な形成位置は、頂生スパーの頂芽になる。従って、頂生スパーの形成を左右する要因は、えき生スパー形成数と頂芽からのスパー形成率である。頂芽からのスパー形成率はスパーになるか長枝になるかの割合と頂芽から新しょうが発生しない割合によって左右されるので、 $(100 - (\text{長枝率} + \text{生長停止率}))$ の式により求められる。ただ、各種スパー率は相互に関連して変化するため、1種類のスパー率のみ変化させることはできない。従って、どのような操作により全体として各種スパー率がどう変化するかを把握する必要がある。

これらの考えに基づき、枝モデルを使用し、全、頂生およびえき生スパー率の経年変化を推定し、各スパー率を左右する要因を確認するとともに、各種スパー率を調整するせん定方法を確立するための知見を得ようとした。

材料および方法

供試した無せん定樹は第4章と同じである。無せん定樹との比較を行うため、無せん定樹と同じ弘前大学農学生命科学部生物共生教育研究センター附属藤崎農場植栽のリンゴ‘ふじ’と‘ジョナゴールド’および同農場に隣接するS氏園植栽の‘スターキング・デリシャス’（以下、‘SD’と称す）の3品種を供試した。‘ふじ’と‘ジョナゴールド’は22年生開心形各4樹で、‘SD’は約30年生開心形3樹である。発出角度の異なる太枝を1樹当たり3本選出した。調査方法は第4章と同じである。なお、当年枝および1年枝の形成における母枝というのは、それぞれ1年枝および2年枝を指している。

第5-1-1表 発生えき生枝数と母枝長, 母枝直径, 母枝角度の相関関係における決定係数

樹番号	母枝の 生長年	母枝長	単相関 母枝直径	母枝角度	重相関 3変数
1	2001	0.861	0.679	0.035	0.869
1	2002	0.801	0.355	0.053	0.805
2	2001	0.810	0.677	0.010	0.856
2	2002	0.811	0.346	0.031	0.883
平均		0.821	0.514	0.032	0.853

第5-1-2表 発生スパー数と母枝長, 母枝直径, 母枝角度の相関関係における決定係数

樹番号	母枝の 生長年	母枝長	単相関 母枝直径	母枝角度	重相関 3変数
1	2001	0.709	0.521	0.021	0.711
1	2002	0.697	0.341	0.051	0.778
2	2001	0.796	0.618	0.003	0.825
2	2002	0.878	0.334	0.030	0.879
平均		0.770	0.454	0.026	0.798

結果および考察

1. スパー形成要因

(1) えき生スパーの形成要因

えき生スパーは主に2年枝のえき芽に形成される。従って、2年枝のスパーを形成する形質について検討した。せん定の有無がスパー形成に影響すると考えられるため、無せん定樹とせん定樹の両樹について比較検討した。

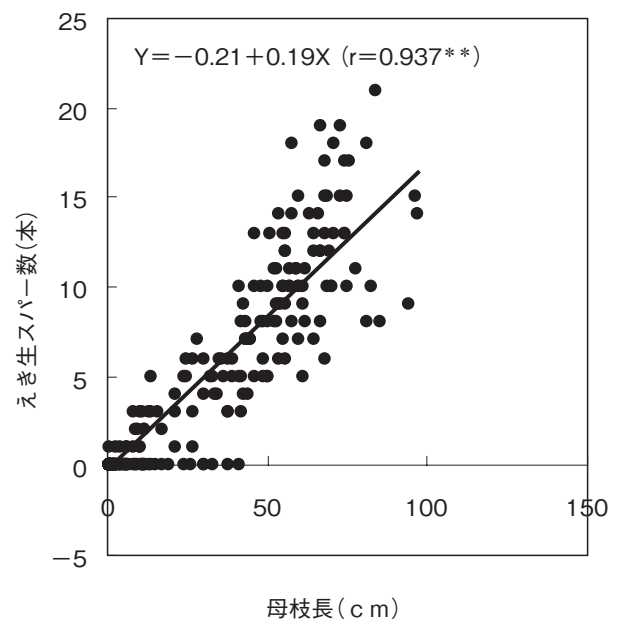
①無せん定‘ふじ’5年生樹における発生えき生枝数およびスパー数を左右する母枝形質

母枝の形質として、長さ、母枝直径、発出角度をとりあげ、全えき生枝およびスパー発生数との関係について検討した。単相関および重相関分析の結果を第5-1-1表に示した。

全えき生枝発生数との関係では、母枝の長さ、直径、発出角度のなかで最も密接に関係する変数は母枝長であった。3変数を用いた重回帰分析を行った結果、母枝長との単相関における決定係数0.82を大きく上回ることとはなかった。この結果は、全えき生枝発生数が主に母枝の長さにより左右されることを示している。

次に、発生スパー数と母枝の形質の関係を検討した。結果を第5-1-2表に示した。最も寄与率の高い変数は、全えき生枝発生数と同様母枝長であった。重回帰分析では、母枝長との単相関で得られた関係とほぼ同じ決定係数しか得られなかった。従って、発生スパー数は母枝長で決まると考えられる。第5-1-1図に母枝長とえき生スパー発生数の単相関関係を示した。

得られた回帰式から、1本と5本の全えき生枝およびえき生スパーを形成するのに必要な母枝長は、それぞれ



第5-1-1図 リンゴ‘ふじ’の無せん定若木における母枝長とえき生スパー発生数の関係(2002)

第5-1-3表、第5-1-4表のようであった。

全えき生枝1本と5本を形成するのに必要な母枝長は、それぞれ8 cmと34 cmであった。また、えき生スパー1本と5本を形成するのに必要な母枝長は、それぞれ9 cm、40 cmであった。

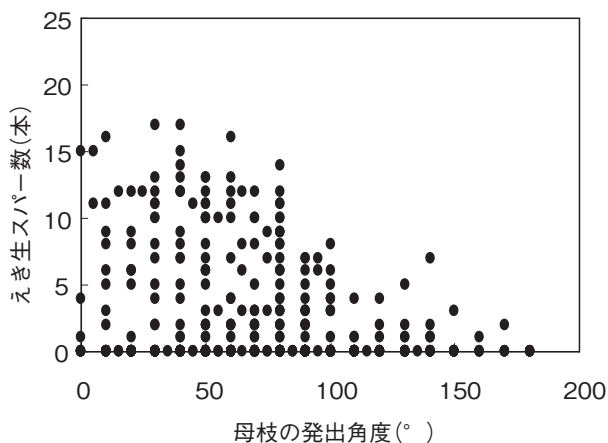
母枝の発出角度は、全えき生枝数およびえき生スパー数と単相関で密接な関係は得られなかったが、両者の散布図(第5-1-2図)をみると、発出角度が大きくなり、枝が下を向くほどえき生枝の最大発生数が減少した。母枝の発出角度がえき生枝発生の上限を決定する要因である可能性が認められた。しかし、母枝の発出角度が大き

第5-1-3表 リンゴ‘ふじ’の無せん定5年生樹における母枝長と発生えき生枝数の回帰係数

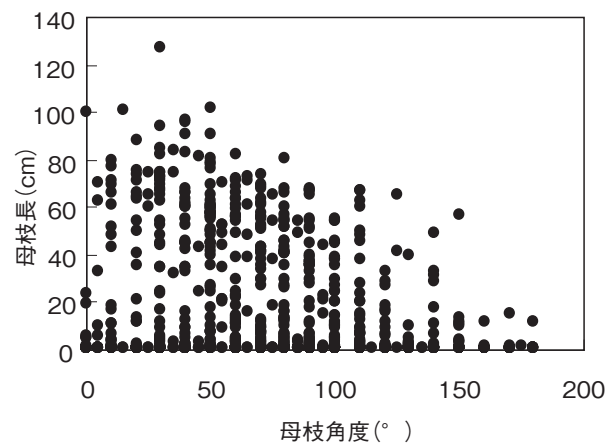
樹番号	母枝の 生長年	定数項	傾き	決定係数	n	母枝長 (cm) スパー本数	
						1本	5本
1	2001	- 0.023	0.135	0.860	190	7.6	37.2
1	2002	- 0.116	0.153	0.801	650	7.3	33.4
2	2001	- 0.460	0.133	0.854	172	11.0	41.1
2	2002	- 0.212	0.194	0.878	689	6.2	26.9
平均		- 0.203	0.154	0.848		8.0	33.8

第5-1-4表 リンゴ‘ふじ’の無せん定5年生樹における母枝長と発生えき生スパー数の回帰係数

樹番号	母枝の 生長年	定数項	傾き	決定係数	n	母枝長 (cm) スパー本数	
						1本	5本
1	2001	0.127	0.090	0.710	190	9.7	54.1
1	2002	- 0.084	0.140	0.775	650	7.7	36.3
2	2001	- 0.251	0.107	0.824	172	11.7	49.1
2	2002	- 0.189	0.171	0.876	689	7.0	30.3
平均		- 0.099	0.127	0.796		9.0	40.2



第5-1-2図 リンゴ‘ふじ’の無せん定若木における母枝の発出角度とえき生スパー発生数の関係



第5-1-3図 リンゴ‘ふじ’の無せん定若木における母枝長と母枝の発出角度の関係

くなると、母枝長が短くなるためにえき生枝の発生が減少することも考えられるため、母枝の発出角度と母枝長の関係を検討した結果、第5-1-3図にみるように、母枝角度が大きくなるにつれて母枝長の最大値が減少した。

以上の結果から、母枝角度はえき生枝発生数の上限を決める要因ではなく、母枝長の上限を決める要因であることが認められた。

②無せん定9年生樹と成木せん定樹における全えき生枝およびえき生スパーの発生数と母枝長の関係

前項において、えき生枝の発生数に最も密接な関係を有する要因が母枝長であることを5年生無せん定樹の調査により明らかにした。そこで、無せん定とせん定の成

木樹においても母枝長とえき生枝発生数の関係が5年生の若木と同様であるかどうかを検討した。母枝長と全えき生枝発生数およびえき生スパー数との関係をそれぞれ第5-1-5表、第5-1-6表に示した。母枝長と全えき生枝発生数の関係は、いずれの品種においても、せん定の有無にかかわらず2次曲線としてよく当てはまった(第5-1-5表)。決定係数は0.81から0.96と高く、母枝長によりえき生枝発生数が決定されることを示した。

母枝長とえき生スパー発生数との関係は、若木の場合と同様、直線関係としてよく当てはまった(第5-1-6)。「SD」は全えき生枝発生数と同程度の決定係数を示したが、「ふじ」と「ジョナゴールド」では決定係数が0.70から0.81と小さかった。回帰式の傾きをみると、「SD」の傾きが「ふじ」と「ジョナゴールド」の傾きより大き

第5-1-5表 リンゴ3品種の9年生無せん定樹と成木せん定樹における1年枝長と全えき生枝発生数の関係

品種	せん定の有無	回帰式	決定係数
ふじ	無	$y = 0.20 + 0.20x - 0.0003x^2$	0.81
	有	$y = -0.11 + 0.16x - 0.0005x^2$	0.94
JG ^z	無	$y = 0.35 + 0.15x - 0.0006x^2$	0.90
	有	$y = 0.11 + 0.17x + 0.0003x^2$	0.85
SD	有	$y = -0.28 + 0.30x - 0.0015x^2$	0.86
	無	$y = -0.32 + 0.13x - 0.0011x^2$	0.96

^z JG はジョナゴールド, SD はスターキング・デリシャス

第5-1-7表 リンゴ‘ふじ’と‘ジョナゴールド’の無せん定9年生樹と5年生若木および‘スターキング・デリシャス’の9年生無せん定樹におけるえき生スパー頂芽からの1年目の生長(%)

木(枝)の種類	頂生スパー	≥ 5 cm	不発芽 ^z
ふ じ			
若木	45.8c	54.2	0.0
上向き枝	70.8b	29.2	0.0
水平枝	86.7a	13.3	0.0
下向き枝	85.8a	14.2	0.0
平均 ^x	81.1	18.9	0.0
ジョナゴールド			
若木	92.9	7.1	0.0
水平枝	64.2	35.8	0.0
下向き枝	89.3	9.4	1.3
平均 ^x	76.8	22.6	0.7
スターキング・デリシャス			
上向き枝	97.4	1.0	1.6
水平枝	99.5	0.0	0.5
下向き枝	97.7	2.3	0.0
平均	98.2	1.1	0.7

^z 芽の不発芽と枯死を含む^y 異なる文字の付いた木(枝)間にはFisher's PSLDにより5%水準で有意差がある^x 若木を除く平均値

い傾向を示した。この違いは, ‘SD’ が他の2品種よりスパーを形成しやすい性質を有していることによると考えられた。えき生スパー1本を発生させるに要する母枝枝長は, ‘ふじ’ のせん定樹を除いて約5 cmあるいはそれ以下(‘SD’ のせん定樹)と短かった。若木より成木の方がスパーを形成しやすいかどうかについてさらに検討する必要がある。

(2) 頂生スパー形成要因

頂生スパーは, いろいろな長さを持つ母枝の頂芽から形成されるが, 主としてえき生スパーの頂芽から形成されるものと頂生スパーの頂芽から形成されるものが大部分を占める(第2章)。しかし, 両頂芽から形成される新

第5-1-6表 リンゴ3品種の9年生無せん定樹と成木せん定樹における1年枝長とえき生スパー発生数の関係

品種	せん定の有無	回帰式	決定係数	1本発生に要する枝長(cm)
ふじ	無	$y = 0.26 + 0.19x$	0.78	5.0
	有	$y = 0.05 + 0.11x$	0.70	8.4
JG ^z	無	$y = 0.16 + 0.16x$	0.81	4.8
	有	$y = 0.25 + 0.13x$	0.71	5.2
SD	無	$y = -0.07 + 0.24x$	0.84	4.5
	有	$y = -0.60 + 0.25x$	0.95	0.9

^z JG はジョナゴールド, SD はスターキング・デリシャス

第5-1-8表 リンゴ3品種のせん定樹におけるえき生スパー頂芽からの1年目の生長(%)

太枝の種類	頂生スパー	≥ 5 cm	不発芽 ^z
ふ じ			
上向き枝	72.0	28.0	0.0
水平枝	70.1	29.9	0.0
下向き枝	74.3	25.7	0.0
平均	72.1	27.9	0.0
ジョナゴールド			
上向き枝	80.0	20.0	0.0
水平枝	71.4	28.6	0.0
下向き枝	67.6	29.7	2.7
平均	73.0	26.1	0.9
スターキング・デリシャス			
上向き枝	91.6	8.4	0.0
水平枝	95.6	4.4	0.0
下向き枝	95.0	5.0	0.0
平均	94.1	5.9	0.0

^z 芽の不発芽と枯死を含む

しょうはすべてスパーになるとは限らず, その長さを決める要因があると考えられる。そこで, 無せん定樹とせん定樹におけるえき生スパーと頂生スパーの頂芽に形成される長さ別新しょうの割合について検討した。

① えき生スパーからの頂生スパーの形成

リンゴ‘ふじ’, ‘ジョナゴールド’および‘SD’の木あるいは太枝におけるえき生スパー頂芽の1年目の生長を第5-1-7表に示した。

頂芽が発芽しないえき生スパーはいずれの品種においてもほとんどみられなかった。頂生スパーを形成するえき生スパーの割合の平均値は, ‘ふじ’, ‘ジョナゴールド’, ‘SD’でそれぞれ, 81.1, 76.8, 98.2%であった。‘ふじ’では, 5年生樹, 9年生上向き枝, 同水平枝と下向き枝の順で次第に高くなった。水平枝と下向き枝では, 約85%が頂生スパーになった。すなわち, 頂生スパーの形成率は樹勢の弱い太枝ほど高くなった。‘ジョナゴールド’では, 水平枝を除いて, 89%以上と高かつ

第5-1-9表 リンゴ3品種におけるせん定の有無とえき生スパー頂芽からの1, 2年後における生長のタイプ (%)

1年目 の生長	2年目 の生長	ふじ		ジョナゴールド		SD ^z	
		NP ^y	P	NP	P	NP	P
TS ^x	TS	76.4a ^w	31.5a	67.9a	31.4a	85.1a	61.0a
〃	≥ 5 cm	4.4bc	11.2bc	7.4b	22.0ab	5.5b	27.5b
〃	なし ^v	0.3c	29.5a	7.3b	12.5b	8.2b	5.5c
≥ 5 cm	TS	13.4b	7.8c	2.9b	6.2b	0.1c	4.1c
〃	≥ 5 cm	5.4bc	17.2b	13.2b	15.7b	0.3c	1.9c
〃	なし	0.1c	2.8d	1.4b	4.2b	0.8c	0.0c
せん定の有無 ^u		**				*	

^z SD はスターキング・デリシャス^y NP は無せん定, P はせん定あり^x TS は頂生スパー^w 異なる英文字はタイプ間に Fisher's PLSD により 5 %水準で有意差がある^v 芽の不発芽+枯死^u **, * はそれぞれ 1 %, 5 %水準で有意差がある

た。水平枝は、本章次項の第5-2-1表で示すように、平均枝長が特に長い枝であったことを考慮すると、同じ5年生樹でも‘ふじ’より頂生スパー率が高いことから、‘ジョナゴールド’は‘ふじ’より頂生スパーを形成しやすい品種特性を有していると推察される。‘SD’では、他の2品種と異なり、どの発出角度の太枝でも97%以上の頂生スパー形成率を示し、特に頂生スパーを形成しやすい品種の性質を有していると考えられた。

第5-1-8表にせん定樹におけるえき生スパー頂芽から形成される頂生スパーの割合を示した。頂芽から新しょうが形成されない不発芽率はどの品種においてもほとんどみられなかった。全枝の平均頂生スパー形成率は、‘ふじ’、‘ジョナゴールド’、‘SD’でそれぞれ、72.1, 73.0, 94.1%であった。頂生スパーの形成率は、‘ふじ’と‘ジョナゴールド’ではほぼ等しく、両品種とも太枝の発出角度による差異は認められなかった。せん定樹の頂生スパー形成率は、無せん定樹の値と比較して、低い傾向がみられた。‘SD’では、せん定樹においても太枝の発出角度にかかわらず90%以上頂生スパーを形成し、他の2品種より頂生スパーを形成しやすい品種特性を示した。

②えき生スパーの頂芽から2年後に頂生スパーを形成する割合

結果を第5-1-9表に示した。2年後に頂生スパーを形成する割合は、‘ふじ’、‘ジョナゴールド’、‘SD’がそれぞれ無せん定樹で89.8%, 70.8%, 85.2%, せん定樹で39.3%, 37.6%, 65.1%であった。無せん定樹のえき生スパーの頂芽からは2年後に極めて高い割合で頂生スパーが形成された。

頂生スパー形成の過程をみると、えき生スパーから連続して頂生スパーを形成する場合と、えき生スパーから5cm以上の新しょうを生長させた翌年頂生スパーを形

成する場合とがあり、前者が頂生スパーの主要な形成過程であった。3品種のうち‘ふじ’と‘SD’においてせん定樹の方が無せん定樹より頂生スパー形成率が明らかに低かった。また、せん定樹では、えき生スパーから1年目に頂生スパーが形成された後、次の年に長い新しょうを生長させる割合が無せん定樹より高かった。この結果は、せん定が頂生スパー形成率を左右する要因の1つであることを示している。

2年目に新しょうが発生しない枝の割合(TS + ≥ 5 cm)は、‘ふじ’、‘ジョナゴールド’、‘SD’それぞれ、無せん定樹で0.4, 8.7, 9.0%, せん定樹で32.3, 16.7, 5.6%であった。‘ふじ’と‘ジョナゴールド’では、無せん定樹よりせん定樹の方が生長を停止する頂芽が高い傾向を示した。なお、タイプ別分布割合は品種間に有意な違いが認められなかった。

頂生スパーは、主にえき生スパーあるいは頂生スパーの頂芽から形成される。頂芽からはスパーの他に5cm以上の新しょうが伸びる場合と新しょうが伸びず生長を停止する場合がある。従って、5cm以上伸びる新しょうの割合と生長を停止する割合により頂生スパー形成率が左右される。

本研究の結果では、えき生スパー頂芽の1年目における生長は、新しょうを発出させない芽が‘ふじ’、‘ジョナゴールド’、‘SD’の3品種ともせん定の有無にかかわらずほとんど無く、5cm以上の新しょうになるかどうかで頂生スパー形成率が左右された。5cm以上の新しょうになる割合は、‘ふじ’の5年生樹と9年生無せん定樹の上向き枝および‘ジョナゴールド’の9年生無せん定樹の水平枝で、それぞれ54.2, 29.2, 35.8%と高かったが、他は15%以下であった。5cm以上の新しょうを多く形成した木あるいは太枝は樹勢が強かった(第5章第2項の平均枝長参照)。従って、えき生スパーから頂生スパーを形成することに影響する要因は栄養生長の

第5-2-1表 リンゴ3品種のせん定樹と無せん定樹の平均枝長^z(%)

品種	せん定樹			無せん定樹（9年生）			分散
	2年枝	1年枝	当年枝	2年枝	1年枝	当年枝	分析
上向き枝 ^y							
ふじ	35.2a ^x	31.4	37.7	11.5	10.8a	6.7a	* * ^w
JGv	21.6a	27.0	35.5	9.1	13.7a	8.0a	*
SD	4.2b	7.7	19.5	6.6	4.6b	2.3b	*
水平枝							
ふじ	9.2ab	10.6a	12.9ab	5.2	4.6b	3.2b	* *
JG	12.9a	13.5a	18.3a	5.5	19.3a	12.8a	ns
SD	4.3b	4.7b	7.7b	5.1	2.9b	2.0b	* *
下向き枝							
ふじ	6.8	9.1a	7.6	5.2	5.2a	4.0	* *
JG	8.6	10.5a	11.3	4.5	2.8b	3.5	* *
SD	4.8	4.3b	5.7	6.5	3.8b	2.4	ns
(5年生)							
ふじ	—	—	—	18.6	43.5	43.7	
JG	—	—	—	26.1	40.5	24.8	

^z 平均枝長は、せん定樹と9年生無せん定樹では太枝・側枝単位、5年生無せん定樹では樹単位に算出

^y 垂直を0°として、上向き枝は0～60°、水平枝は60～120°、下向き枝は120～180°に発出した枝

^x 異なる文字の付いた品種間に、Fisher's PLSDにより5%水準で有意差あり

^w せん定樹と9年生無せん定樹の間に、**は1%、*は5%で有意差あり、nsは差なし

^v JGはジョナゴールド、SDはスターキング・デリシャスの略

強さと考えられた。ただ、'SD'は太枝の発出角度にかかわらず1.0～2.3%と低く、えき生スパー頂芽からほとんど全て頂生スパーを形成する性質を有していた。さらに、せん定樹における5cm以上の新しょう発生率は、太枝の発出角度にかかわらず、'ふじ'と'ジョナゴールド'で20～30%と、無せん定樹より高かった。一方、'SD'は4.4～8.4%と無せん定樹よりは高いが、他の2品種より低く、'SD'固有の性質と考えられた。以上の結果は、'ふじ'と'ジョナゴールド'では、せん定が樹勢を強くし、頂生スパー形成率を減少させることを示唆している。

次に、えき生スパー頂芽の2年目の生長、すなわち頂生スパーから頂生スパー形成の要因についてみると、1年目に頂生スパーを形成した場合、2年目の頂生スパー形成率は5cm以上の新しょうになる割合だけでなく、生長を停止する割合によっても左右された。2年目には、せん定樹の場合'ふじ'、'ジョナゴールド'、'SD'でそれぞれ29.5、12.5、5.5%の高い割合で生長を停止した。特に'ふじ'と'ジョナゴールド'はせん定樹の方が無せん定樹より生長停止率が高かった。よって、せん定が5cm以上の新しょうを増加させ、さらに生長停止率をも高くし、頂生スパー形成率を低下させることが示唆された。

以上の結果、えき生スパーと頂生スパーの形成に最も強く影響する要因は樹勢と品種の性質であり、特に、せん定のし方が種類別スパーの構成割合に重要な役割を果たすことが認められた。よって、各品種についてせん定

のし方と種類別スパーの構成割合の関係を明らかにすることが必要と考えられる。

2. せん定が発生部位別スパー率に及ぼす影響

(1) せん定樹と無せん定樹における枝長の経年変化

本研究で用いたせん定樹と無せん定樹は樹齢が異なっている。樹齢の違いに伴って樹勢が異なると、枝構成にも影響を及ぼすと考えられるため、3年間にわたる枝長の変化を比較した。せん定樹では、'SD'の平均枝長が'ふじ'と'ジョナゴールド'より短く、品種による違いがみられた(第5-2-1表)。この差異は、次項で述べるように、'SD'が他の2品種よりもスパー率が高いことによると考えられた。無せん定樹では、5年生全樹と9年生'ジョナゴールド'を除いて、2年枝から当年枝へと樹齢が進むにつれて長さが減少し、無せん定樹の1年枝および当年枝の長さは、せん定樹と比較して同程度かあるいは短かった。'ふじ'と'SD'については、9年生無せん定樹が樹齢の高いせん定樹と同程度からやや弱い樹勢を有しており、枝構成の比較に供し得ると判断した。ただ、9年生'ジョナゴールド'については、樹勢の強さを考慮し、上向き枝と下向き枝は結果に含め、水平枝は参考とした。

(2) 1年枝の長さ別構成割合

1年枝の本数における長さ別構成割合を第5-2-2表に示した。せん定樹における長枝率とスパー率の全平均は、'ふじ'では25.3%および66.3%、'ジョナゴール

第5-2-2表 リンゴにおける1年枝の長さ別分布に及ぼす品種とせん定の影響(%)

品種	せん定樹			無せん定樹（9年生）			検定 ^z
	長枝 y	中果枝	スパー	長枝	中果枝	スパー	
上向き枝 ^x							
ふじ	28.8	10.0a ^w	61.2	20.8b	5.0a	74.2b	ns
JG ^v	21.6	2.1b	76.3	36.7a	4.9a	58.5c	* *
SD	20.8	2.8b	76.4	10.3c	2.5b	87.2a	*
水平枝							
ふじ	21.3a	5.6	73.1b	15.4b	6.1a	78.6b	ns
JG	21.0ab	2.8	76.2ab	35.3a	2.3b	62.4c	* *
SD	11.2b	5.3	83.4a	7.4c	1.9b	90.6a	ns
下向き枝							
ふじ	18.5a	7.0	74.5ab	10.3	3.2	86.8	ns
JG	23.7a	4.7	71.6b	9.6	3.6	85.8	* *
SD	7.1b	6.4	86.5a	5.9	1.7	92.4	*
全平均							
ふじ	25.3a	8.3	66.3b	15.5b	4.9	79.6b	* *
JG	26.0a	3.1	70.9ab	29.0a	3.5	67.6c	* *
SD	13.5b	5.4	81.1a	8.8c	1.7	89.5a	* *
(5年生)							
ふじ	—	—	—	47.6	5.0	47.8	
JG	—	—	—	33.8	8.9	57.3	

^z せん定の有無による結果枝の長さ別分布割合の χ^2 検定, **, *はそれぞれ1%, 5%水準で有意差あり, nsは有意差なし

^y 長枝は10.1 cm以上, 中果枝は5.1~10 cm, スパーは5 cm以下

^x 垂直を0°として, 上向き枝は0~60°, 水平枝は60~120°, 下向き枝は120~180°に発出した枝

^w 異なる文字の付いた数値間に, Fisher's PLSDにより*は5%水準で有意差あり, nsは有意差なし

^v JGはジョナゴールド, SDはスターキング・デリシャスの略

ド'では26.0%および70.9%, 'SD'では13.5%および81.1%となり, スパー率の割合が高かった。せん定樹における品種間比較では, 'SD'は'ふじ'よりも水平枝と下向き枝で長枝率が低く, 水平枝でスパー率が高かった。'ふじ'と'ジョナゴールド'の間には有意な違いはみられなかった。無せん定樹では, 'SD'のスパー率が極めて高く, 水平枝と下向き枝で90%を越えた。

Lauriら(1995)は, 枝の生長と結実により分類したリンゴの3品種群の特性比較を行い, スパータイプは短果枝結実性品種, 'ふじ'は頂端結実性品種, 'ジョナゴールド'は両者の中間の性質を有する品種としている。本研究では, 'SD'はスパータイプでないものの短果枝結実性を示し, 他の2品種よりもスパー率が高かった。

'ふじ'と'ジョナゴールド'については両者に違いはみられず, さらに詳細な検討が必要と考えられる。

せん定樹と無せん定樹の比較では, 'ふじ'は全ての枝で, 'ジョナゴールド'は下向き枝で, 'SD'は上向き枝と下向き枝でせん定樹の方が無せん定樹よりもスパー率が低かった。しかし, 'ジョナゴールド'の上向き枝と水平枝では逆にせん定樹の方がスパー率が高かった。

'ジョナゴールド'のこれらの枝は前項で述べたように特に平均枝長の長い枝であった。

以上の結果から, せん定作業は結果枝構成においてス

パー率を低下させていることが示唆された。Maggs(1959)は, 1年生苗木ではせん定が強いほどスパーが減少することを報告しており, 本研究でもせん定が成木でも同様の現象を起こすことを示している。

(3) 長枝の発生部位別構成割合

えき生枝の数と長さは, スパータイプ品種の特徴や頂部優勢性の違いを表す重要な要素である。また, えき生枝の密度は樹冠内の光環境などを左右するため, せん定の対象になる重要な枝である。そこで, 長枝の頂生とえき生枝の本数における構成割合を太枝の発出角度別に検討した。

結果を第5-2-3表に示した。'ふじ', 'ジョナゴールド', 'SD'におけるせん定樹の頂生とえき生別長枝率の全平均は, それぞれ13.0%と12.4%, 13.2%と12.8%および9.8%と3.7%であった。せん定樹の水平枝と無せん定樹の上向き枝では品種間差異が認められ, 'SD'は他の2品種と比べて, 頂生とえき生の長枝率が低かった。'ふじ'と'ジョナゴールド'については, せん定樹の下向き枝と無せん定樹の上向き枝で'ジョナゴールド'の方がえき生枝率が高かったが, この違いは品種の違いによるものかさらに検討が必要である。

前項で述べたように, せん定によってスパー率は低下

第5-2-3表 リングにおける1年生長枝数の発生部位別分布割合に及ぼす品種とせん定の影響(%)

品種	せん定樹		無せん定樹（9年生）		χ ² 検定 ^z
	頂生	えき生	頂生	えき生	
上向き枝 y					
ふじ	8.2	20.6	11.7a ^x	9.1b	**
JG ^w	10.5	11.1	10.2a	26.5a	**
SD	13.3	7.5	7.4b	2.9c	ns
水平枝					
ふじ	13.9a	7.4a	8.9b	6.5b	ns
JG	13.3a	7.7a	20.3a	15.0a	ns
SD	8.3b	2.9b	5.8b	1.6b	ns
下向き枝					
ふじ	14.9	3.6b	5.9	4.4	**
JG	14.0	9.8a	5.9	3.7	ns
SD	6.5	0.6b	5.2	0.7	ns
全平均					
ふじ	13.0	12.4	9.4ab	6.1b	ns
JG	13.2	12.8	13.0a	16.0a	**
SD	9.8	3.7	6.6b	2.2b	ns
(5年生)					
ふじ	—	—	22.1	25.5	
JG	—	—	10.2	23.6	

^z せん定樹と9年生無せん定樹の間に**は1%, *は5%で有意差あり, nsは有意差なし

^y 垂直を0°として, 上向き枝は0~60°, 水平枝は60~120°, 下向き枝は120~180°に発出した枝

^x 異なる文字の付いた数値間に, Fisher's PLSDにより*は5%水準で有意差あり, nsは有意差なし

^w JGはジョナゴールド, SDはスターキング・デリシャスの略

し, 長枝率は増加したが, 頂生とえき生のどの長枝率が増加するか検討した。樹勢の強い5年生樹では, えき生長枝率が‘ふじ’で25.5%, ‘ジョナゴールド’で23.6%と極めて高い割合を示した。せん定は樹勢を強くするため, えき生長枝率を増加させると推察される。せん定の有無による違いをみると, ‘ふじ’の上向き枝と下向き枝および‘JG’の上向き枝以外では有意な差はなく, 太枝の発出角度によってもえき生長枝率も異なった。この理由としては, せん定によってえき生長枝が選択的に除去されていることなどが考えられるが, 今後の検討課題である。

(4) スパーにおける発生部位別構成割合

頂生スパーとえき生スパーの本数における構成割合の品種間およびせん定の有無による違いについて検討し, その結果を太枝の発出角度別に第5-2-4表に示した。‘ふじ’, ‘ジョナゴールド’, ‘SD’におけるせん定樹の頂生スパーとえき生スパーの構成割合の全平均は, それぞれ18.3%と48.1%, 21.9%と49.3%および46.1%と35.1%であった。せん定樹における両スパーの構成は品種により異なり, ‘ふじ’と‘ジョナゴールド’では, 太枝の発出角度にかかわらず頂生スパー率の方がえき生スパー率より低かった。しかし, ‘SD’では, 逆に頂生スパー率の方が高かった。また, ‘SD’は他の2品種より

頂生スパー率が高く, えき生スパー率が低い傾向がみられた。無せん定樹でも, せん定樹と同様に, ‘SD’が他の2品種より頂生スパー率が高かった。しかし, えき生スパー率については太枝の発出角度により異なった。この結果は, ‘SD’の生長特性がえき生スパーよりも頂生スパーの形成に特徴があることを示唆している。

スパーの発出部位別割合をせん定の有無で比較した結果, ‘SD’の水平枝以外の太枝で有意差が認められた。‘ふじ’と‘ジョナゴールド’では, 頂生スパー率については, せん定樹の方が無せん定樹よりも低く, えき生スパー率については, ‘ふじ’の上向き枝以外でせん定樹の方が高かった。‘SD’では, 下向き枝で他の2品種と同じ結果だったが, 上向き枝と水平枝では異なった。せん定樹の方が無せん定樹よりも頂生スパー率が低く, えき生スパー率が高かった理由として, 一つは, 強勢の5年生樹や9年生の上向き枝は水平枝や下向き枝より頂生スパー率が低いことにみられるように(第5-2-4表), せん定が樹勢回復の手段として行われていることが考えられる。もう一つは, 頂生スパーよりもえき生スパーに多く着果させるためと考えられる。

えき生スパーは主に長い2年枝のえき芽から発達し, 一方, 頂生スパーの大部分はスパーの頂芽から形成される。そのため, えき生スパーは“スパー枝齡”では若く, 頂生スパーは若いスパーから高齢のスパーまで存在する。

第5-2-4表 リンゴにおける1年生スパー数の発生部位別分布割合に及ぼす品種とせん定の影響(%)

品種	せん定樹		無せん定樹（9年生）		χ^2 検定 ^z
	頂生	えき生	頂生	えき生	
			上向き枝 ^y		
ふじ	12.3b ^x	48.9	24.1b	50.1a	* *
JG ^w	20.0b	56.3	24.5b	34.0b	* *
SD	46.2a	30.2	42.3a	44.9a	*
			水平枝		
ふじ	21.2b	51.9a	32.7b	45.9	* *
JG	21.0b	55.2a	33.8b	28.6	* *
SD	53.2a	30.2b	54.9a	35.7	ns
			下向き枝		
ふじ	28.8b	45.7	46.1b	40.7a	* *
JG	23.2b	48.4	53.8b	32.0ab	* *
SD	50.6a	35.9	63.6a	28.8b	*
			全平均		
ふじ	18.3b	48.1a	34.8b	44.9a	* *
JG	21.9b	49.3a	37.2b	33.1b	* *
SD	46.1a	35.0b	53.0a	36.5b	ns
			(5年生)		
ふじ	—	—	5.1	42.7	
JG	—	—	6.1	51.2	

注は、第5-2-3表を参照

一般に、“スパー枝齢”は果実品質に影響し、枝齢が高くなると果実重が減少する(Robinsonら, 1983; Volzら, 1994)。そのため、リンゴ生産現場では、若いスパーで生産する方がよいという考えがせん定者にあることが推察される。ニホンナシでは、4～5年生側枝上の短果枝に形成される果実が最もよく発育するとされる(田村ら, 1990)。本研究の結果は、リンゴでは若いスパーを重視したせん定がなされていることを示しており、ニホンナシとは異なっている。この違いをもたらす原因については今後の課題である。

リンゴのせん定作業では、上向き枝などの強勢の枝ではスパーの着生を促し、下向き枝などの弱勢の枝では結果枝の伸長を図るなど樹勢の調節を目的として行いが、翌年の果実品質の向上や均質化も同時に意図して行っている。本研究では、せん定作業には、長枝とスパーの発生部位別の構成割合の調節も含まれ、せん定が長枝率を増加させ樹勢を維持させていることを明らかにした。スパーについては、‘ふじ’と‘ジョナゴールド’では全スパー率を減少させる場合、頂生スパーを減らし、えき生スパーを増加させるようせん定を行っていることを明らかにした。‘SD’では、頂生スパー率が極めて高いため、下向き枝でのみ他の2品種と同様の操作を行っていることが認められた。今後さらに詳細な理論的解析を行う必要がある。

3. 枝モデルによる発生部位別スパー率の調整法の検討

せん定の方法を変えた場合に、全スパー率、頂生ス

パー率およびえき生スパー率の相互変化がどうなるかを調べるために、枝モデルを作り検討した。基本枝形成モデルを次のように設定した。

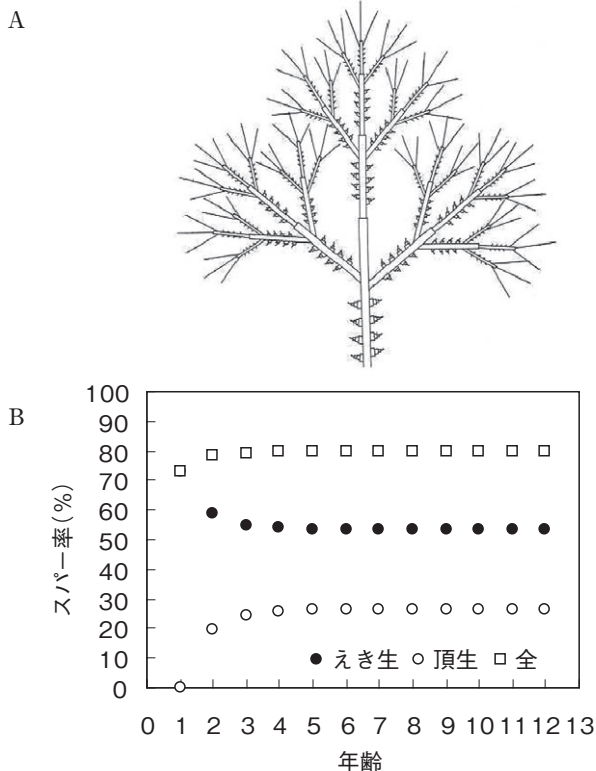
(1) 基本枝形成モデル

枝形成の基本的条件を以下のようにする。

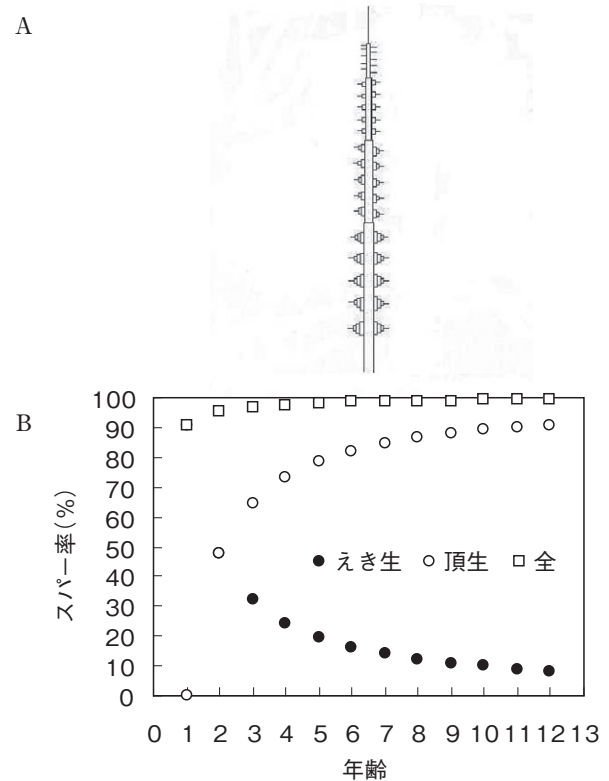
- ア. 長枝の頂端から長枝を形成する。
- イ. スパーの頂端からスパーを形成する。
- ウ. えき生枝を10本発生する。

著者(2005)は、マルバカイドウ台開心形‘ふじ’のせん定樹の全スパー率、えき生スパー率および頂生スパー率が、それぞれ約80%、50%および30%程度の値になると報告した。10本のえき生枝のうち長枝とスパーの本数をさまざま検討した結果、それぞれ2本と8本にした場合に一般的なせん定樹の構成割合になることが認められた。

枝モデルの樹姿と全、えき生および頂生の各スパー率の樹齢に伴う変化を第5-3-1図に示した。この枝モデルは、全スパー率、えき生スパー率および頂生スパー率がそれぞれ80%、53.3%および26.7%で、枝齢が進んでもほとんど変化しない。樹冠を構成する枝は、発出角度が異なっているためえき生と頂生のスパー率が枝により違いがある。しかし、長枝とスパーの構成割合は、2:8の割合が供試した‘ふじ’の平均値に近似した。



第5-3-1図 基本枝モデルにおける全、えき生および頂生の各スパー率の経年変化。A：樹姿，B：各スパー率の変化。えき生枝のえき生長枝2本，スパー8本



第5-3-2図 枝モデルの樹姿と全、えき生および頂生の各スパー率の経年変化。A：樹姿，B：各スパー率の変化。えき生枝のえき生長枝0本，スパー10本

(2) 頂生スパー率の増加方法

①主軸枝からえき生の長枝が1本も形成されず，スパーのみ形成される場合

枝モデルの樹姿と全，えき生および頂生の各スパー率の樹齢に伴う変化を第5-3-2図に示した。

主軸からえき生長枝が発生しない場合は，側方に伸びる枝が無く全てスパーになるため，12年を経過しても樹姿は一本棒状になる。これは，カラムナータイプと言われる樹姿である。全スパーと頂生スパーの割合が100%に，えき生スパー率が0%に漸近する。頂生スパー率は増加するが，樹冠を立体的に拡大することができない。

②えき生枝の長枝数を減らした場合（主軸枝のえき生枝は不変）

主軸枝のえき生枝は発生するが，えき生枝のえき生枝において長枝が少ない場合である。長枝数を1本，スパー数を9本とする。枝モデルの樹姿と全，えき生および頂生の各スパー率の樹齢に伴う変化を第5-3-3図に示した。

第5-3-1図に比べ，樹冠内の枝の密度が低下している。全スパー率が10%増加し，約90%に達した。また，頂生スパー率も増加し，えき生スパー率が減少した。

両スパー率はほぼ同じ比率になり，約45%で一定になった。第5-3-2図と異なり，樹冠は立体化し，かつ頂生スパー率が増加した。この結果は，「主軸から発生するえき生長枝を発達させ，えき生枝のえき生長枝を減らす方法」が頂生スパー率の増加法として有効であることを示している。

(3) えき生スパー率の増加法

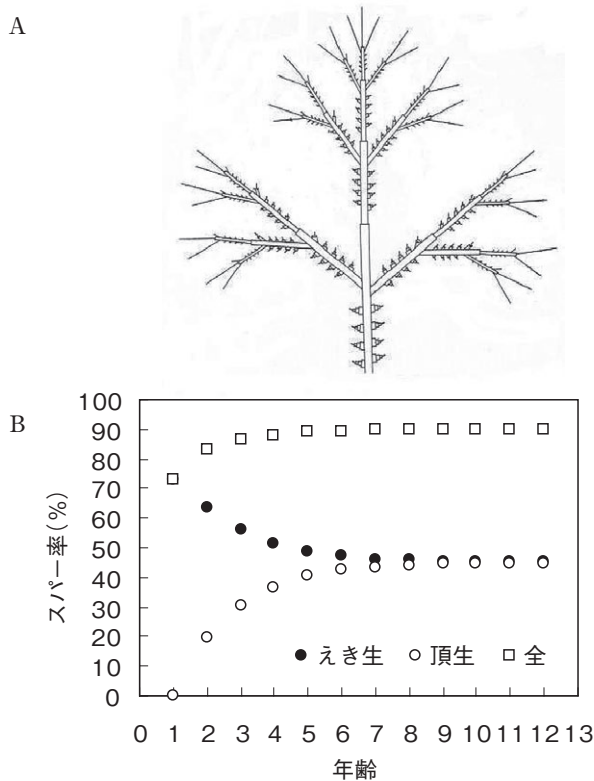
①えき生枝における長枝・スパー比を高める

えき生枝の長枝数を4本，スパー数6本にした場合の枝モデルの樹姿と全，えき生および頂生の各スパー率の樹齢に伴う変化を第5-3-4図に示した。

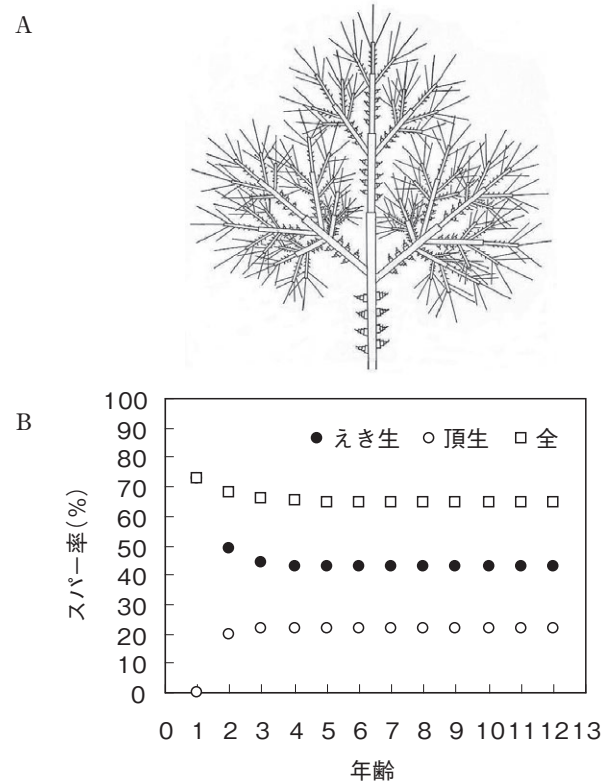
長枝・スパー比率が増加すると，全スパー，えき生スパーおよび頂生スパー率がそれぞれ64.3%，42.9%，21.5%となった。えき生スパーを形成する長枝の比率を高くすると，全スパー率が低下し，えき生と頂生の両スパー率とも減少する。また，第5-3-4図Aのように樹冠内の枝密度が極めて高い枝構造になる。この結果は，長枝上のえき芽からの長枝増加が，単純にえき生スパー率を増加させることにならないことを示している。

②えき生枝のスパーの頂芽から長枝が生長する

頂生スパーからはスパーが発生することが多いが，第



第5-3-3図 枝モデルの樹姿と全、えき生および頂生の各スパー率の経年的変化。A：樹姿，B：各スパー率の変化。えき生枝のえき生長枝1本，スパー9本



第5-3-4図 枝モデルの樹姿と全、えき生および頂生の各スパー率の経年的変化。A：樹姿，B：各スパー率の変化。えき生枝のえき生長枝4本，スパー6本

1項で検討したようにせん定樹では長枝が発生することも普通にみられる。そこで、8本の頂生スパーのうち2本から長枝が出る場合について検討した。樹姿と全、えき生および頂生スパー率の経年変化を第5-3-5図に示した。

全スパー率は74.7%で第5-3-4図の64.3%と比べて減少が少ない。また、頂生スパー率は17.9%に減少するが、えき生スパー率が56.8%と第5-3-4図の42.9%より大きく増加している。また、第5-5-4図Aに比べ、樹冠内の枝密度が低い。

以上の結果は、「スパーから長枝発生」が「長枝上のえき芽からの長枝増加」より、えき生スパー率を増加させる方法として有効であることを示している。スパーから長枝の発生を促すせん定は、いわゆる頂部優勢性を弱くし、枝の基部の生長を刺激するせん定と考えられる。栄養生長の弱い枝では、切り戻しなどのせん定が有効と考えられるが、その切り方等についてさらに検討する必要がある。

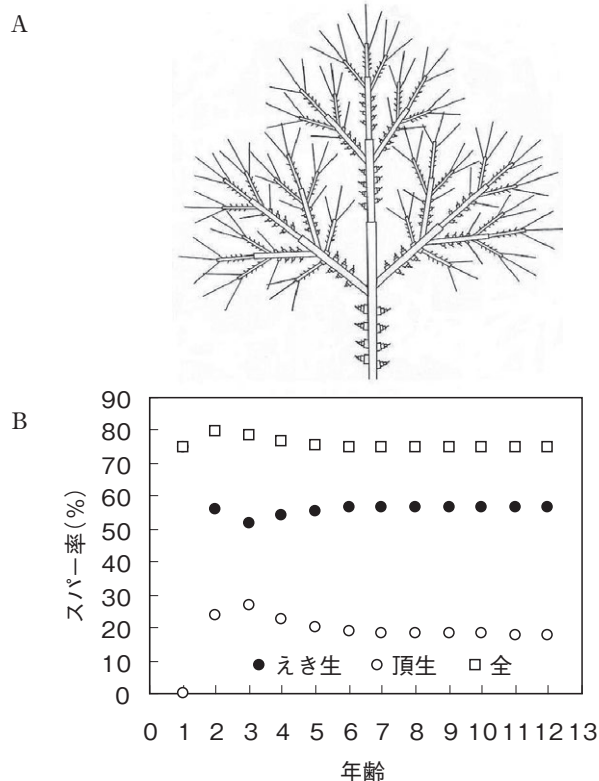
摘 要

リンゴ3品種の無せん定樹とせん定樹を供試し、えき生スパーと頂生スパーの形成要因およびせん定による調

整法について検討した。

無せん定の5年生‘ふじ’における2年枝のえき芽から生長する1年枝の総数と5cm以下のスパー数は、2年枝の長さ、直径、発出角度の3変量との重相関関係と2年枝長との単相関関係においてほぼ等しい決定係数がえられ、2年枝長により決まることを示した。2年枝長とえき生スパー数の関係は、 $Y = -0.099 + 0.127X$ ($R^2 = 0.80$)であった。スパー1本形成するのに必要な母枝長は9.0cmであった。‘ふじ’、‘ジョナゴールド’、‘SD’の9年生無せん定樹と成木せん定樹においても、母枝長と全えき生数およびスパー数の間に強い関係が認められた。‘SD’は回帰式の傾きが大きくスパー形成しやすい性質を示した。3品種がスパー1本形成する母枝長の長さは、約5cmあるいはそれ以下であり、5年生無せん定樹の長さより短かった。

‘ふじ’、‘ジョナゴールド’、‘SD’の頂生スパーは、えき生スパーの頂芽から形成される割合の平均値がそれぞれ、無せん定樹で81.1, 76.8, 98.2%で、せん定樹で72.1, 73.0, 94.1%であった。頂生スパー形成率は、無せん定樹がせん定樹より、また‘SD’が他の2品種より高かった。‘ふじ’と‘ジョナゴールド’の無せん定樹では、上向き枝より下向き枝の方が頂生スパー形成率が高く、樹勢に影響されることを示した。頂生スパーから形



第5-3-5図 枝モデルの樹姿と全、えき生および頂生の各スパー率の経年的変化。A：樹姿，B：各スパー率の変化。えき生枝のえき生長枝2本，えき生スパー8本のうち2本のスパーから長枝が出る

成される頂生スパーの割合は，‘ふじ’，‘ジョナゴールド’，‘SD’それぞれ，無せん定樹で89.8，70.8，85.2%，せん定樹で39.3，37.6，65.1%であった。せん定がえき生スパーの頂芽から2年後に形成される頂生スパーの割合を低下させた。

無せん定樹とせん定樹を供試し，スパーを中心とする結果枝の長さ別および発生部位別構成割合に及ぼす品種とせん定の影響について検討した。せん定樹における長枝（10 cm <）とスパー（5 cm ≧）の構成割合は，‘ふじ’，‘ジョナゴールド’，‘SD’でそれぞれ25.3%と66.3%，26.0%と71.0%および13.0%と81.1%であった。

‘SD’のスパー率は他の2品種より高く，無せん定樹では約90%に達した。‘ふじ’と‘SD’では，スパー率はせん定樹の方が無せん定樹より低かった。長枝の頂生とえき生別構成割合は，‘ふじ’，‘ジョナゴールド’，‘SD’でそれぞれ13.0%と12.4%，13.2%と12.8%および9.8%と3.7%であった。‘SD’では，他の2品種より頂生とえき生の長枝率とも低い傾向を示した。せん定樹における頂生スパーとえき生スパーの構成割合は，‘ふじ’，‘ジョナゴールド’，‘SD’でそれぞれ18.3%と48.1%，21.9%と49.3%および46.1%と35.1%であった。せん定樹は無せん定樹に比べ，‘ふじ’と‘ジョナゴールド’では，水平枝と下向き枝において，‘SD’

では下向き枝において頂生スパー率が低くえき生スパー率が高い構成になった。せん定作業が，長枝率を高めることにより樹勢を維持し，また頂生スパー率を下げたえき生スパー率を高めるように行われていることが示唆された。

全スパー率，えき生スパー率および頂生スパー率を調整する方法を明らかにするため，枝モデルを用いて検討した。全スパー率が80%で，えき生スパー率と頂生スパー率がそれぞれ53.3%，26.7%の枝は，えき生枝の長枝とスパーが8：2の比率で構成される枝であった。頂生スパー率を増加させるには，主軸枝からえき生長枝を生長させ，それ以外の枝のえき生枝の長枝を減少させることが有効であった。えき生スパー率を増加させるには，えき生長枝の発生を増加させることは全スパー率を低下させるとともにえき生スパー率がわずかしかならないので有効でなく，頂生スパーから長枝を発生させることが有効であった。

第6章 総合考察

リンゴ生産において利用される主要な結果枝は，長さ5 cm 以下のスパーである。スパーは発生部位により頂生とえき生の2種類に分けることができる。1年枝に占めるスパーの割合が高ければ，1年枝に占める頂生とえき生スパーの比率は相反する関係になる。実際のリンゴ樹に着生する太枝を単位として，1年枝に占める頂生とえき生スパーの比率の相互関係を調べた結果，両者は直線関係を示し，頂生スパー率が高くてえき生スパー率の低い枝からその逆の枝まで幅広く存在していることを認めた。これまで，スパーの分類については，着生する部位（セクション）の枝齢による分類がなされているが（Robinson ら，1983；田村ら，1990；Volz ら，1994），発生部位別構成割合に関する報告はみられない。そこで，本研究では，両スパーの構成比率の違いが太枝および木全体の生長とどのような関係にあるかを検討した。

第2章では，せん定樹における両スパーの比率と枝の生長，花芽形成率および果実の生産性との関係を検討した。しかし基本的な関係についてはせん定等の人為的操作の加わらない無せん定樹で明らかにしておく必要があると考え，無せん定樹についても検討した（第4章）。栄養生長との関係では，頂生スパー率が増加するにつれて栄養生長が弱くなるという関係が存在した。‘ふじ’のせん定樹の場合，頂生スパー率と2年枝の長枝率（10 cm <）の間に決定係数0.76～0.81で密接な負の相関関係が認められた。無せん定樹では，栄養生長の強さを平均新しょう長のほかに，1，2年枝長についても検討した結果，頂生スパー率との間にはせん定樹よりさらに密接な負の相関関係が得られている。例えば，せん定樹の頂生スパー率と1年枝の長枝率との関係では，決定係数が0.13～0.44と低く，かつ太枝によって変異が大きかった

のに対し、無せん定樹の頂生スパー率と平均1年枝長の間では0.87と高かった。頂生スパー率と平均新しょう長との関係においても、無せん定樹の場合0.64の決定係数を得ている。また、無せん定樹において、毎年0.5 cm程度の極めて生長の弱い枝の割合と両スパー率の関係をみたが、頂生スパー率の増加とともに枝の生長が弱くなる結果が得られている。一方、同弱小枝率とえき生スパー率の間では逆の関係を示し、えき生スパー率が増加するにつれてその割合が減少した。

以上の結果は、リンゴ樹の両スパー率と栄養生長の間に、頂生スパー率が増加すると栄養生長が弱くなり、えき生スパー率が増加すると栄養生長が強くなるという基本的な関係が存在することを示している。従来、スパー率の増加は、樹が衰弱に向かう変化として知られていた(Thompson, 1966)。しかし、本研究の結果によると、同じスパーでもえき生スパー率の増加は栄養生長の強化を伴うため、従来の理解が充分でないことが判明した。従って、リンゴ樹は頂生スパー率の増加に伴って衰弱に向かうと表現すべきものと考えられる。

頂生スパー率とえき生スパー率の高い枝で栄養生長に違いが生じる理由は次のように考えられる。長い新しょうは長い1年枝から発生する人が多い。えき生スパーは長い1年枝とともに形成されるので、長い新しょうと豊富な葉群に近い距離に位置する。従って、えき生スパー率の高い枝は、長い新しょうの多い栄養生長の盛んな枝となる。一方、頂生スパーは長い新しょうとは遠い距離に位置する。スパー枝齢が高いほどその距離は大きくなる。そのため、頂生スパー率の高い枝は長い新しょうの少ない栄養生長の弱い枝となる。

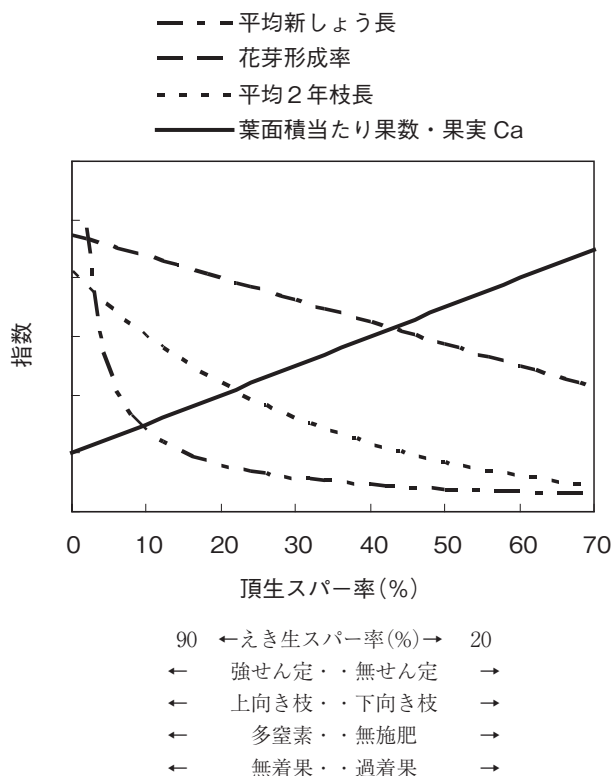
花芽形成と両スパー率との間には、負の相関関係が認められた。とくに、‘ふじ’のM. 26台主幹形樹において負の直線関係がみられた。開心形樹では、各頂生スパー率における最大花芽形成率が頂生スパー率の増加とともに減少するという関係であった。これらの結果は、頂生スパーが増えるにつれて花芽形成が困難になることを示している。前述のように、頂生スパー率の増加が樹勢の減少を伴うとすれば、頂生スパー率の増加によって花芽形成が増加すると推察される。しかし、結果は逆であった。この理由の一つとしては、頂生スパーとえき生スパーの花芽形成に異なる条件が存在するためと考えられる。えき生スパーが発出する芽はえき生であり、花芽を形成しても果実品質が劣るため、我が国では摘果する。従って、えき生スパーの頂芽における花芽形成は着果の影響を受けにくい。しかし、頂生スパーは20%から30%の芽が着果するため、着果の花芽形成阻害影響を受けるスパーが存在することになる。ただし、諸外国では、えき芽果も収穫の対象にされているので、えき生スパー率が高くて花芽形成率の低い場合がみられることも考えられる。頂生スパー率の増加に伴う花芽形成率の減少については、着果以外の要因も関与している可能

性があるが、今後の検討課題である。

次に、発生部位別スパー率と果実生産性との関係について検討した。果実の生産性は葉面積当たり果数で表した。葉面積当たり果数は、頂生スパー率が高くなるにつれて増加する関係が認められた(第2章第2項)。すなわち、頂生スパー率が高くなると、一定の範囲においては果実の生産性が向上するという関係である。この関係が成り立つ理由は次のように考えられる。頂生スパー率が増加することは、1年枝当たりの新しょう数(芽の増加数)が減少することであり、1年枝当たり葉面積の減少をもたらすことになる。以上の理由から、1果当たり頂芽数が同程度に維持される我が国の栽培では、頂生スパー率が高くなると葉面積あたりの果数が増加する。すなわち果実の生産性が向上することになる。

発生部位別スパー率と果実品質の関係について検討した(第3章)。果実品質は、頂生スパー率の増加につれて向上する形質と低下する形質が存在すると考えられる。スパーは毎年短い生長を継続し、何年かスパー形成を継続しても全体として短い結果枝状の枝になる場合が多いので、スパーが着生している領域(section)の年齢を“スパー枝齢”(spur age)と呼ぶ報告がある(Robinsonら, 1983; Volzら, 1994; 田村ら, 1990)。スパー枝齢の違いと果実品質の関係を調べた結果、スパー枝齢が果実の生長、糖度、酸度、Ca含量と密接な関係がみられている。Volzら(1994)は、1~2年生スパーの果実が3年枝以上のスパーの果実より大きいこと、果実内CaとMg含量が1年生枝の頂生果で最も多く、その他の年枝の果実間に違いはなかったと報告している。また、Robinsonら(1983)は、スパー枝齢が増すにつれて果実の長さ、重量、可溶性固形物含量が減少し、果実の硬さと滴定酸度が増加すると報告した。しかし、一方で3~4年枝に形成される‘Cox's Orange Pippin’リンゴ果実はそれより若い、あるいは古い枝に形成される果実より大きいとする報告もある(Jackson, 1967)。本研究では、4年生より古いスパーの果実が3年生より若いスパーの果実より可溶性固形物含量が少なく、果実が小さくなる傾向を示したのに対し、Ca含有量が増加することが認められた。

以上の報告に共通する関係は、5年生より古いスパーでは果実の発育や可溶性固形物含量が劣ることである。枝齢の大きいスパーで構成する太枝は頂生スパー率が高いとみなされるため、品質のよい果実を生産するには適度な頂生スパー率に維持することが必要と考えられる。発生部位別スパー率と果実品質の基本的な関係は、長い新しょうが着生する群葉の豊富な部位との距離で説明することができる(Tengら, 1998)。栄養生長の盛んな部位に位置するえき生スパー果は、同化養分の豊富な供給と新しょう生長との強い競合により発育のよい果実と不良な果実が幅広く存在する。一方、頂生スパー果は貯蔵養分と展開の早いスパー葉に恵まれ、速度は遅いがよく



第6図 頂生スパ率と栄養生長、花芽形成率および果実生産効率との相互関係を示す模式図

揃った発育をすると推察される。

以上の結果を模式的に示したものが第6図である。頂生スパ率の増加に伴って増加する形質と減少する形質とがある。前者は栄養生長に関する要素と花芽形成であり、後者は葉面積当たり果数と果実内Ca含量である。なお、Ca含量との関係についてはさらに詳細な検討を必要とする。これらの関係は、リンゴ生産においては、頂生スパ率の望ましい範囲が存在することを示唆している。その範囲については、頂生スパ率の最低限界点を葉面積当たり果数との関係でみるのが適切と考えられる。葉面積当たり果数(Y)と頂生スパ率(X)の関係が、開心形樹‘ふじ’の場合、 $Y = 0.1X + 3$ が平均的な関係となることから、葉面積当たり果数を4以上必要と考え、頂生スパ率は10%以上が望ましくなる。頂生スパ率10%は、栄養生長を平均新しょう長でみると、第4-2-1図のように急激に増加する転換点に当たっている。一方、頂生スパ率の最高限界点は、弱小枝率との関係から推定できる。‘ふじ’の無せん定樹では、老衰枝率が頂生スパ率の増加とともに増加する(第4章第2項)が、頂生スパ率が50%を越えると急増する。

以上より、‘ふじ’の頂生スパ率は、大枠として10%から50%の範囲が考えられたが、望ましい果実品質などの条件によりさらに限定された範囲が存在することも予想される。その他の品種における適正範囲も含めて

今後さらに検討が必要である。

頂生スパ率は人工的に調整され得る性質である。調整手段の一つはせん定であり、せん定が強くなると頂生スパ率の低下、えき生スパ率の増加につながる。せん定以外にも、施肥、着果程度、光条件などが影響すると思われるが、さらに検討が必要である。

頂生スパ率がせん定により調整が可能であること、またスパの着生状況を眼で識別できることから、頂生スパ率を用いて種々のせん定技術进行分析することや初心者用せん定マニュアルの作成などに利用することができると考える。そのため、せん定技術と密接に関係すると思われる発生部位別スパ形成要因および各スパ率の調整法について検討した。

えき生スパの形成は、前年枝の長さが最も重要な要因であった。‘ふじ’の無せん定若木の場合、えき生スパを形成するために必要な前年枝の長さは9cm以上であった。前年枝の長さが増すにつれてえき生スパの本数が増加した。前年枝の太さについても検討したが、長さほど密接な関係はみられなかった。発出角度が広い、すなわち前年枝が下を向くほどえき生スパの最大発生数が減少するが、その理由は下を向くほど前年枝の長さの最大長が減少するためであった。これらのことから、えき生スパの本数を増加させるためには、長い枝を形成することが条件となることが認められた。

頂生スパは、様々な長さの前年枝から形成されるが、とくにスパから形成される頂生スパが多くを占める。‘ふじ’の開心形せん定樹では、全頂生スパのうち平均83.3%がスパから形成されていた。頂生スパは、えき生スパに形成されるものから何年もスパを継続した後に形成されるものまで存在する。いずれにしてもスパ形成の条件は短い枝を形成することであるが、短い枝の頂芽の全てが頂生スパを形成するわけではない。長枝を発生したり、枯死するスパなど変異がある。えき生スパから頂生スパが形成されるのは、せん定樹の場合、‘ふじ’と‘ジョナゴールド’では、70.1～79.3%である。20.7～29.9%が5cmより長い枝になり、頂芽が枯死するものがほとんど無いためである。この割合は太枝の発出角度によって違いはみられなかった。また、えき生スパから頂生スパを形成した後、さらに翌年頂生スパを形成する枝の割合は、無せん定樹とせん定樹で違いが認められた。無せん定樹の方が76.4～85.1%とせん定樹の31.4～31.5%に比べ高かった。この違いは、せん定により5cmより長い枝と枯死する頂芽が34.5～40.7%と増加するためである。なお、このうち枯死する頂芽の割合は品種により違いが大きくさらに検討を要するが、約1/2を占めると考えられた。リンゴにおいてせん定が芽の枯死率を増加させることはLauriら(1995)も報告している。

以上の結果は、頂生スパを減少させる方法として、頂生スパを除去する方法の他に、スパから長枝を発

生させるせん定が行われていることを示唆している。長枝を発生させるせん定は、同時にえき生スパーを増加させることになる。また、頂生スパー率を高くする方法としては、長枝を減らすせん定が考えられる。ただし、樹勢を強くすると全スパー率が低下する可能性があるため、間引きせん定による長枝の減少が主なせん定方法になると考えられる。すなわち、主軸になる長枝でなく、えき生の長枝をせん去する間引きせん定である。なお、‘SD’はスパー形成率が極めて高く、前2品種とは違って頂生スパー形成にせん定の影響は認められなかった。

前述のように、頂生スパー率とえき生スパー率には適正範囲があると考えられるが、樹の生長状態により適正範囲に近づける方法が異なる。例えば、若木や若い枝では頂生スパー率を速やかに増加させるような、高齢樹や年数を経た枝ではえき生スパー率を高めるせん定が必要となる場合が多い（第5章第1項）。その際には、全スパー率の維持および増加を前提として、頂生スパー率とえき生スパー率の増減を計らなければならない。しかし、頂生スパーはえき生スパーから形成されるものが含まれることから、両スパー率は連動して変化する。そのため、全、頂生およびえき生スパーの相互変化をみながら種々のせん定法が各スパー率をどう変化させるかを知る必要がある。そこで、枝モデルを用いていくつかのせん定方法の比較を行った。長枝からえき生枝が、長枝2本、スパー8本計10本発達するモデルを基準として、長枝を1本に減らすと、えき生スパーが減少する一方で頂生スパーが増加し、両スパー率が約45%で一定となった。主軸となる長枝からのえき生長枝を無くすとカラムナータイプに近い形となるが、主軸に着生するえき生枝から発達するえき生長枝を減らすせん定は、頂生スパー率を増加させるのに有効である。また、えき生スパー率を高めるために、えき生枝における長枝／スパーの比を高めるせん定とえき生スパーの頂芽から長枝を発生させるせん定を比較した。その結果、長枝／スパー比を高めるせん定は、えき生スパー率は高く維持できるが、枝の密度が急増するとともに全スパー率が低下することになる。それに対し、一部のスパーから長枝を発達させるせん定は、全スパー率が高く維持され、えき生スパー率も増加させたため、えき生スパー率を高くするせん定法として有効であると考えられた。

本研究で得られた成果は、発生部位別スパー率を調整するせん定方法についてさらに詳細に検討することにより、初心者用のせん定マニュアルを作成すること、また、生産者の間で工夫されている種々のせん定技術を科学的に説明することにも利用できると考えられる。

第7章 総括

リンゴの生産を担う主要な結果枝はスパーである。スパーは、発生部位により頂生とえき生の2種類に大別す

ることができる。そのため、発生部位別スパーの全1年枝に占める比率をそれぞれ頂生スパー率、えき生スパー率とすると、スパー率がある段階に達したリンゴ樹では、高えき生スパー率・低頂生スパー率の太枝から低えき生スパー率・高頂生スパー率の太枝まで幅広くさまざまな枝が存在することになる。そこで、発生部位別スパー率の異なる太枝が、栄養と生殖の両生長においてどのような違いを示すかを明らかにし、両生長のメカニズムに関する情報を得ようとした。また、種類別スパーの形成要因について検討し、その成果に基づいて種類別スパー率の調整方法を確立しようとした。

栄養生長との関係では、頂生スパー率が高くなると栄養生長が弱くなり、えき生スパー率が増加すると逆に栄養生長が強くなる関係が認められた。頂生スパーが多いことは、主に短い枝の頂芽に形成されるので、短い生長を年々繰り返し、次第に衰弱することを意味する。一方、えき生スパーが多いことは、主に長い2年枝のえき芽から形成されるので、長い新しょうが距離的に近い位置に存在し、生長の盛んな部位が多いことを意味する。以上の形態形成上の違いが、両スパー率による栄養生長の相反する性質を特徴付けている。

生殖生長との関係では、頂生スパー率が増加するにつれ、花芽形成率が低下する関係が認められた。また、果実生産性との関係については、頂生スパー率がある程度高い方が効率よく果実生産できることを明らかにした。果実生産性、すなわち葉面積当たり果数は、1年枝当たり新しょう発生数（頂芽増加率）あるいは同葉面積が少ない方が大きくなるが、頂生スパー率の増加とともにそれらが減少することが果実生産性向上の理由と考えられた。

果実品質との関係では、頂生スパー率が高くなり、4年以上スパー形成を繰り返した頂生スパーが増加すると果実の大きさや可溶性固形物含量などの果実品質が低下するが、Ca含量は増加することが認められた。

発生部位別スパー率と栄養・生殖生長の関係は、無せん定樹とせん定樹について得られた結果であり、リンゴ樹において基本的に備わった法則性であることを明らかにした。頂生スパーとえき生スパーは、どちらか一方が良品生産のために貢献するのではなく、両スパー率ともある幅をもって維持される必要がある。その望ましい両スパー率の範囲は、品種、樹齢、土地条件および品質基準などによって違いがあるが、今後の課題としたい。

太枝を単位としてみると、頂生スパー率とえき生スパー率は、樹内変異が大きいことから、せん定により調整可能な性質と考えられる。そこで、無せん定樹とせん定樹の枝構成の違いを分析し、各スパーの形成要因を明らかにすることにより、せん定による各スパー率調整法を明らかにしようとした。せん定樹と無せん定樹の比較より、せん定樹はえき生スパー率を高くするよう調整されていることが示唆された。一般的には、えき生スパー形

成を促すことにより、若い枝で結果部位を構成するせん定が行われていると推察される。えき生スパーの形成を促すには、母枝の性質の中で枝長が最も重要であり、ある程度長い母枝を形成する必要がある。しかし、長い母枝を増加させると、樹勢が強くなり、全スパー率そのものを低下させる可能性がある。そこで、枝モデルを使用して、せん定方法と全、頂生およびえき生の各スパー率との相互関係を検討した結果、えき生スパー率を高めるには、頂生スパーから頂生スパーを形成する割合を低下させ、頂生スパーから長枝をある比率で発達させるせん定が有効であることが判明した。一方、若い樹などにおいて頂生スパーを増加させるには、主軸となる枝でなく、側方に発達するえき生長枝を減らす方法が有効であった。

これらの研究成果は、いろいろなせん定技術の特徴を発生部位別スパー率から解析することを可能にし、初心者用せん定マニュアル作成に活用できると考えられる。

謝 辞

本研究を遂行するに当たり、貴重な助言と校閲の労を賜った弘前大学農学生命科学部荒川修教授には衷心より感謝の意を表します。学位審査委員として本論文のご精査を賜った岩手大学農学部寿松木章教授、山形大学農学部平智教授、さらに本論文の審査ならびにリング樹の調査に便宜を図って頂いた弘前大学農学生命科学部附属生物共生教育研究センター塩崎雄之輔教授に深甚なる謝意を表します。本研究で行った調査は、弘前大学農学部果樹園芸学教室所属の学生であった駒井秋浩氏、工藤智氏、三上義勝氏、小笠原理高氏、鳴海東之氏、田端聡子氏、藤井亨氏、堀田拓人氏、佐藤透氏および佐々木拓氏の方々のご協力を得て行った。以上の方々に衷心より感謝を申し上げる次第である。

引用文献

- ABBOTT, D.L. 1960. The bourse shoot as a factor in the growth of apple fruits. *Ann. Applied Biol.* **48** : 434-438.
- 青森県. 2000. 平成12年りんご生産指導要項. 青森県農林部りんご課. 青森.
- ARASU, N.T. 1968. Spur-type sports in apple. *Rpt. E. Malling Res. Sta.* 1967. p. 113-119.
- 浅田武典. 1988. 開心形リング樹の果実生産性に関する研究. 第2報 葉面積指数, 単位葉面積当たり果数, 収量の相互関係. *弘大農報.* **50** : 46-54.
- 浅田武典. 1989. 開心形リング樹の果実生産性に関する研究. 第3報 収穫果の果径別分布と發育良果の多収について. *弘大農報.* **51** : 69-79.
- ASADA, T. 1999. Studies on yield efficiency of fruiting units in 'Fuji' Apple trees. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* **68** : 1084-1089.
- 浅田武典. 2004. 短果枝の発生部位別構成割合がリング樹の栄養および生殖生長に及ぼす影響. *園学雑.* **73** : 143-149.
- BARRITT, B.H. C.M. ROM, K.R. GUELISH, S.R. DRAKE, and M.A. DILLEY. 1987. Canopy position and light effects on spur, leaf, and fruit characteristics of 'Delicious' apple. *HortScience* **22** : 402-405.
- BARRITT, B.H. and B.J. SCHONBERG. 1990. Cultivar and canopy position effects on seasonal development of vegetative spurs of apple. *HortScience* **25** : 628-631.
- BRUNNER, T. 1990. Physiological fruit tree training for intensive growing. *Akademiai Kiado, Budapest.*
- CAIN, J.C. 1971. Effects of mechanical pruning of apple hedgerows with a slotting saw on light penetration and fruiting. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **96** : 664-667.
- COSTES, E., C. GODIN and Y. GUEDON. 1997. A methodology for the exploration of fruit tree structures. *Acta Hort.* **451** : 709-715.
- CHRISTOPHER, E.P. 1974. The pruning manual. Macmillan Publishing, New York, pp. 78-79.
- DENNE, M.P. 1963. Fruit development and some tree factors affecting it. *New Zealand Jour. Bot.* **1** : 265-94.
- CURRY, E.A. and N.E. LOONEY. 1986. Effect of cropping on shoot growth of spur-type 'Golden Delicious' trees. *HortScience* **21** : 1015-1017.
- DENNE, M.P. 1963. Fruit development and some tree factors affecting it. *New Zealand Jour. Bot.* **1** : 265-294.
- ERF, J.A. and J.T.A. PROCTOR. 1987. Changes in apple leaf water status and vegetative growth as influenced by crop load. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **112** : 617-620.
- FERREE, D.C. 1980. Canopy development and yield efficiency of 'Golden Delicious' apple trees in four orchard management systems. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **105** : 376-380.
- FERREE, D.C. and J.W. PALMER. 1982. Effect of spur defoliation and ringing during bloom on fruiting, fruit mineral level, and net photosynthesis of 'Golden Delicious' apple. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **107** : 1182-1186.
- FORSHEY, C.G. and D.C. ELFVING. 1977. Fruit numbers, fruit size, and yield relationships in 'McIntosh' apples. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **102** : 399-402.
- FORSHEY C.G. and D.C. ELFVING. 1979. Estimating yield and fruit numbers of apple trees from branch samples. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **104** : 987-900.
- FORSHEY, C.G. 1982b. Effects of fruiting, pruning, and nitrogen fertilization on shoot growth of 'Empire' apple trees. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **107** : 1092-1097.
- GATSUK L.A., SMIRNOVA O.V., VORONTSOVA L.I., ZAUGOLNOVA L.B., ZHUKOVA L.A. 1980. Age states of plants of various growth forms : a review. *J. Eco.* **68** : 675-696.
- 猪俣雄司・工藤和典・和田雅人・増田哲男・別所英男・鈴木邦彦. 2004. カラムナータイプリング 'メイポール' の樹体生育・果実生産効率・乾物生産特性に及ぼす整枝法の影響. *園学研.* **3** : 387-392.
- JACKSON, J.E. 1967. Variability in fruit size and color within individual trees. *Rpt. E. Malling Res. Sta.* 1966. p. 110-115.
- JACKSON, J.E. 1970. Individual fruit size in relation to age of bearing wood on 'Laxton's Superb' apple trees. *Rpt. E. Malling Res. Sta.* 1969. P. 83-85.
- 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.
- KIKUCHI, T. 1974. Growth and structure of the shoot system of apple trees as characterized by the frequency distribution of shoot lengths. Bull. Fac. Agric. Hirosaki Univ. **12** : 50-65.
- 菊池卓郎. 1975. せん定と生長・結実. 青木二郎編, 新編リンゴの研究. p. 273-293. 津軽書房. 青森.
- 小林章・吉村不二男. 1953. 遮光が果樹の苗木の生育に及ぼす影響. 園芸学研究集録. **6** : 64-68.
- 小池洋男・吉沢しおり・塚原一幸. 1990. リンゴわい性台樹の適正着果量と乾物生産の分配. 園学雑. **58** : 827-834.
- 熊代克巳・西村昇. 1984. 受光量がリンゴ樹の生育に及ぼす影響. 第2報. 遮光が樹体生育, 花芽形成および果実品質に及ぼす影響. 園学要旨. **昭61春** : 50-51.
- LAKSO, A.N. 1984. Leaf area development patterns in young pruned and unpruned apple trees. J. Amer. Soc. Hort. Sci. **109** : 861-865.
- LAPINS, K.O. 1974. Spur type growth habit in 60 apple progenies. J. Amer. Soc. Hort. Sci. **99** : 568-572.
- LAURI, P.E., E. TEROUANNE, J.M. LESPINASSE, J.L. REGNARD and J.J. KELNER. 1995. Genotypic differences in the axillary bud growth and fruiting pattern of apple fruiting branches over several years : An approach to regulation of fruit bearing. Scientia Hort. **64** : 265-281.
- LAURI, P.E., J.M. LESPINASSE and E. TEROUANNE. 1997. Vegetative growth and reproductive strategies in apple fruiting branches- an investigation into various cultivars. Acta Hort. **451** : 717-724.
- LAURI, P.E., J.M. LESPINASSE and F. LAURENS. 1997. What kind of morphological traits should be sought in apple seedling progenies in order to select regular bearing cultivars ? Acta Hort. **451** : 725-729.
- LAURI, P.E. and J.J. KELNER. 2001. Shoot type demography and dry matter partitioning : a morphometric approach in apple (*Malus × domestica*). Can. J. Bot. **79** : 1270-1273.
- LESPINASSE, J.M. and J.F. DELORT. 1986. Apple tree management in vertical axis: appraisal after ten years of experiments. Acta Hort. **160** : 139-155.
- LORETI, F. 1990. Structural manipulation for improved performance in woody plants. HortScience. **25** : 64-70.
- MAGGS, D.H. 1959. The pruning response of one-year apple trees. Ann. Bot. **23** : 319-330.
- MAGGS, D.H. 1960. The stability of the growth pattern of young apple-trees under four levels of illumination. Ann. Bot. **24** : 434-450.
- MAGGS, D.H. 1963. The reduction in growth of apple trees brought about by fruiting. J. Hort. Sci. **38** : 119-128.
- 望月武雄. 1962. りんご樹において惹起される樹勢衰弱現象の解明に関する研究. 弘大農報. **8** : 40-126.
- MULLINS, M.G. 1965. The gravitational responses of young apple trees. J. Hort. Sci. **40** : 237-247.
- MYERS S.C. and D.C. FERREE. 1983. Influence of time of summer pruning and limb orientation on yield, fruit size, and quality of vigorous 'Delicious' apple trees. J. Amer. Soc. Hort. Sci. **108** : 630-633.
- 小原信実. 1984. 整枝剪定. p. 53-88. 津川力編著. リンゴ栽培技術. 養賢堂. 東京.
- PALMER, J.W. 1989. Canopy manipulation for optimum utilization of light. p. 245-262. In : V. J. Wright (ed). Manipulation of fruiting. Butterworths, London.
- PORTER, J.R. and F.W.M. LLEWELYN. 1984. The architectural dynamics of pruned apple trees. J. Hort. Sci. **59** : 313-321.
- PRIESTLEY, C.A. 1969. Some aspects of the physiology of apple rootstock varieties under reduced illumination. Ann. Bot. **33** : 967-980.
- QUELLETTE D.V. And E. YOUNG. 1995. Lateral shoot development in six diverse seedling populations of apple. Fruit Varieties Journal. **49** : 248-254.
- QUINLAN, J.D. and K.R. TOBUTT. 1990. Manipulating fruit tree structure chemically and genetically for improved performance. HortScience. **25** : 60-64.
- ROBINSON, T.L., E.J. SEELEY, and B.H. BARRITT. 1983. Effect of light environment and spur age on 'Delicious' apple fruit size. J. Amer. Soc. Hort. Sci. **108** : 855-861.
- RUBINSTEIN, B. and M.A. NAGAO. 1976. Lateral bud outgrowth and its control by the apex. Botanical Review **42** : 83-113.
- ROM, C.R. and B.H. BARRITT. 1990. Spur development of 'Delicious' apple as influenced by position, wood age, strain and pruning. HortScience **18** : 585-587.
- SEELEY, E.J., W.C. MICKE, and R. KAMMERECK. 1980. 'Delicious' apple fruit size and quality as influenced by radiant flux density in the immediate growing environment. J. Amer. Soc. Hort. Sci. **105** : 645-657.
- 柴壽. 1994. 整枝せん定の基本用語. p. 39-52. 農耕と園芸編集部編. 落葉果樹の整枝せん定. 誠文堂新光社. 東京.
- 塩崎雄之輔・菊池卓郎. 1988. 開心形リンゴ園の収量経過と葉面積指数, 樹勢. 園学要旨. **昭63秋** : 120-121.
- SUZUKI, T. 1990. Apical control of lateral bud development and shoot growth in mulberry (*Morus alba*). Physiol. Plant. **80** : 350-356.
- 田村文男・田辺賢二・林真二・伴野潔. 1990. ニホンナシ '二十世紀' の側枝年齢と果実発育との関係. 園学雑. **59** : 91-98.
- 田村太郎. 1975. 全糖の定量法. 作物分析法委員会編 : 栄養診断のための栽培植物分析測定法. p. 289-293. 養賢堂. 東京.
- TENG, Y., K. TANABE, F. TAMURA and A. ITAL. 1998. Effect of spur age on translocation of assimilates from spurs of 'Nijisseiki' Pear. J. Japan Soc. Hort. Sci. **67** : 313-318.
- THOMPSON, C.R. 1966. Pruning apple trees. Faber and Faber Limited. London.
- TUSTIN D.S., F.M. HIRST and I.J. WARRINGTON. 1988. Influence of orientation and position of fruiting laterals on canopy light penetration, yield, and fruit quality of 'Granny smith' apple. J. Amer. Soc. Hort. Sci. **113** : 693-699.
- TOBUTT, K.R. 1985. Breeding columnar apples at East Milling. Acta Hort. **159** : 63-68.
- VOLZ, R.K., I.B. FERGUSON, E.W. HEWETT and D.J. WOOLLEY. 1994. Wood age and leaf area influence fruit size and mineral composition of apple fruit. J. Hort. Sci., **69** (2) : 385-395.
- WARRINGTON, I.J., D.C. FERREE, J.R. SCHUPP, F.G. DENNIS Jr., and T.A. BAUGHER. 1990. Strain and rootstock effects on spur characteristics and yield of 'Delicious' apple strains. J. Amer. Soc. Hort. Sci. **115** : 348-356.
- 山本隆儀・伊藤博祐. 1996. 広角レンズを用いた直角2側面写真による密植わい性リンゴ樹の樹形・葉群構造の計測. 園学雑. **64** : 729-739.

A Study of Differentially Located Apple Tree Spurs

Takenori ASADA

Laboratory of Pomology

SUMMARY

Fruiting twiglets, or spurs, are essential for the production of the fruits of the apple tree. Depending on their location on the branches, spurs can be classified into two types: terminal spurs and axillary spurs. Looking at the comparative percentages of terminal to axillary spurs among the total spurs on 1-year-old branches of apple trees in which the numbers of spurs have reached a specific stage, it can be seen that there is wide variety, with some large branches having a high percentage of axillary spurs and a low percentage of terminal spurs, and some having a low percentage of axillary spurs and a high percentage of terminal spurs. I therefore investigated the vegetative growth and reproductive growth in large braches with differing terminal/axillary spur ratios in order to elucidate the mechanisms of those two types of growth. I further investigated the formation of the two types of spurs and based on those results, tried to establish methods for controlling their ratios.

Regarding the relationship of vegetative growth with spur type, the current study confirmed that vegetative growth is decreased when the percentage of terminal spurs is higher, while it is increased when the percentage of axillary spurs is higher. High numbers of terminal spurs form mostly on terminal buds of short branches, show repeated annual short-lengths of growth, and eventually weaken. On the other hand, axillary spurs form mostly on axillary buds on longer 2-year-old branches where long new shoots are located at relatively close positions; therefore, they are usually located in areas of vigorous growth. These differences in composition and formation impart the disparate vegetative growth that depends on the terminal/axillary spur ratios.

As to reproductive growth, this study showed that higher percentages of terminal spurs are accompanied by a decrease in the formation of flowering buds, and also clarified that a relatively higher percentage of apical buds leads to more efficient production of fruits. The fruit productivity, i.e. the number of fruits per leaf area, is higher when there is a lower number of new shoots (increased rate of apical buds), or a lower leaf area, on 1-year-old branches. As with an increased rate of terminal spurs, lowered numbers of shoots or smaller leaf areas are thought to lead to higher fruit productivity.

In fruit quality, I confirmed that as percentages of terminal spurs become higher, and there are terminal spurs that have repeatedly formed over the course of four years or more, indicators of quality such as size and soluble solids contents become lower, whereas the calcium content increases.

The relationship between spur type ratios and vegetative and reproductive growth was similar in both pruned and un-pruned trees, indicating that this is an innate characteristic of apple trees. It is not true that only terminal spurs, or only axillary spurs, contribute to the production of good-quality fruit, rather, a continuously maintained ratio between the two types is necessary. What the optimum range of ratios is depends on various factors such as the particular cultivar, age of the tree, and soil conditions, as well as the quality standards for the apple variety in question, and these will be the subject of further study.

Looking at individual large branches, the terminal/axillary spur ratios vary greatly within each tree, indicating that it would be possible to control the ratios through pruning methods. I therefore analyzed

the formation of pruned and un-pruned branches to clarify the factors influencing the development of the two types of spurs and tried to establish pruning methods to control the spur ratios. Comparison of pruned and un-pruned branches suggested that pruned branches tend to develop a higher ratio of axillary spurs. Generally speaking, pruning to encourage the development of fruiting spurs on young branches through the promotion of the development of axillary spurs is commonly practiced. In regards to this promotion, the most important among the characteristics of the mother branch is the length; it is, therefore, necessary to grow mother branches of some length. However, if the number of long mother branches is increased, the tree becomes more vigorous, and the total number of spurs itself may be lowered. Using different pruning methods in a branch model, the total number of spurs, the terminal/axillary spur ratio, and the reciprocal relationship showed that to produce higher percentages of axillary spurs, the percentage of terminal spurs developing from terminal spurs should be lowered, and that a pruning method that facilitates a certain ratio of development of long branches from terminal spurs is effective. On the other hand, to encourage greater numbers of terminal spurs in young trees, it was more effective to decrease axillary long branches that develop laterally rather than the branches that will become leaders.

The results of the current study make possible analysis of characteristics of various pruning methods through the ratios of the spurs that develop on different parts of the trees, and should prove useful in the production of pruning manuals for beginners.