

第5章 幼木の整枝法の違いが器官別乾物分配および ^{13}C 光合成産物の転流に及ぼす影響

緒言

著者は、ニホンナシ‘ゴールド二十世紀’の植え付け後の早期増収を目的として、幼木の主枝本数を3~12本に設定し、樹体成長、収量および果実生産効率に及ぼす影響について比較した。その結果、主枝本数が多い樹体ほど樹冠拡大が早く、初期収量が多いこと、および樹冠面積当たり、あるいは葉量当たりの果実生産量が多いことを報告している(第1章、第2章)。また著者は、主枝本数が多い樹体ほど果実への乾物分配率が高いことを明らかにし、その要因として主枝本数の多い樹体ほどせん定強度が低くなり、新梢成長が相対的に少なくなることを挙げている(第3章)。そして、これらの結果を通じて、主枝本数の多い整枝法は、初期収量の確保を目的とする間伐樹に適するとしている。しかし、これら一連の報告では、同一樹の幼木期から若木期まで、連年に渡り継続して調査を行う必要があったために、地上部の調査のみを行い、掘上げによる地下部の調査を行っていない。そこで本章では、幼木の整枝法の違いが、地下部を含めた器官別の乾物重に及ぼす影響を明らかにするとともに、 ^{13}C をトレーサーとして用い、光合成産物の転流についても比較した。

材料および方法

実験は、鳥取県園芸試験場において、マンシュウマメナシ台のニホンナシ‘ゴールド二十世紀’を材料にして行った。

1998年に、60 Lポットに植えた2年生樹を2群に分け、1群は2本主枝区とし、苗木(主幹)から最初に発生した1年生枝の内、2本だけを主枝として残して他を切除した。もう1群は多主枝区とし、1年生枝を5~6本の範囲で残した。残した1年生枝は、枝の充実程度に応じて枝長の1/5~1/3を切り返した(後年も同様)。これらのせん定は1月下旬に行い(後年も同様)、地上部の現存量に対する切除された枝の割合(乾物重比)としたせん除率は、2本主枝区では28.1%、多主枝区では6.7%であった。なお、せん除率の分母となる地上部乾物重は、第3章に示した推定法で求めたものである。翌年(1999年:3年生時)も、両区の主枝数を維持したまま主枝先端の1年生枝1本のみを残して主枝を延長し、他は切除した。

実験1 整枝法の違いが生育期間中の新梢長と葉数の推移に及ぼす影響

この年に(1999年:3年生時)、整枝法の違いが新梢伸長と葉数に及ぼす影響を明らかにするため、2本主枝区6樹、多主枝区7樹について生育期間を通じての新梢長、葉数、主幹断面積の推移を継続的に調査した。新梢長は長さ10cm以上に伸びたものを対象として計測し、葉は完全に展葉したものを対象としてカウントした。また主幹断面積は、接ぎ木部の上10cmの位置にペイントでマークを着け、この位置の主幹径を東西方向、南北方向で計測し、この値を長短径とする楕円の面積を主幹断面積とした。これらの樹体は、さらに次の実験に供試した。1月のせん定におけるせん除率は、2本主枝区で25.6%、多主枝区で8.8%であった。

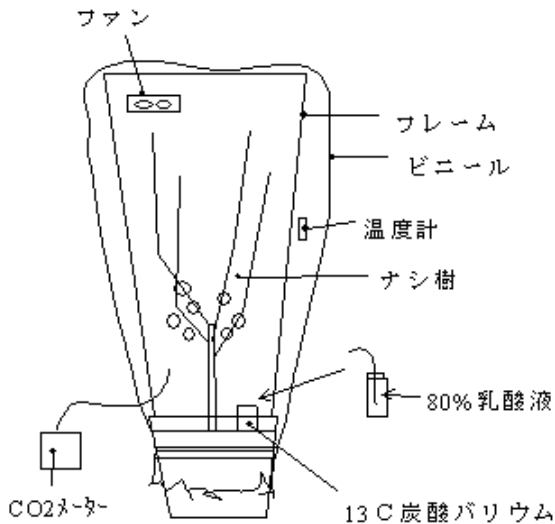
実験2 整枝法の違いが器官別乾物分配と ^{13}C 光合成産物の転流に及ぼす影響

翌年(2000年:4年生時)にも、主枝先端の1年生枝のみを残して他を切除し、発芽期(3月)に60 Lポットから100 Lポットに移植した。この年には、両区ともに主枝に短果枝が着生しており、着果可能となった。この年の開花期の供試樹の姿を図5-1(A)に示した。5月上旬に摘果を行い、着果数を旧枝長25 cm当りに1果とした。

両区の供試樹の内、生育のそろった4樹ずつを用いて ^{13}C をトレーサーとして用い、光合成産物の転流と分配を調査した。 $^{13}\text{CO}_2$ の同化処理は、晴天または薄曇りの日を選んで、新梢伸長盛期に当たる6月8日および19日(同一樹に2回繰り返し処理)と果実肥大盛期に当たる8月2日(1回処理)に、両区ともにそれぞれ2樹ずつを供試し、Tengら(1999)の方法に従って行った(図5-1(B))。すなわち、高さを2.5 mとして容量2.2 m^3 となるようにしたフレームでポットごと樹体を囲い、この上から農業用ビニルで作製した袋をかぶせて密封した。フレーム内には小型のファンと透明ビニルのダクトを設置し、内部の空気を上下に循環させた。 $^{13}\text{CO}_2$ は、純度99% ^{13}C 炭酸バリウム($\text{Ba}^{13}\text{CO}_3$)を入れたビーカーに80%乳酸液を注入して発生させた。 $\text{Ba}^{13}\text{CO}_3$ は1樹当たり6 gを、3つのビーカーに2 gずつ分けて使用し、最初のビーカーへの乳酸液注入後は、ビニル内の CO_2 濃度が概ね200 ppm以下に低下したのを確認してから、順次2、3番目のビーカーから $^{13}\text{CO}_2$ を発生させた。また、最後のビーカーからの $^{13}\text{CO}_2$ の処理後、 CO_2 濃度が低下



A 供試樹の開花期の様子（左：多主枝樹，右：2本主枝樹） ^{13}C 処理状況



B ^{13}C 処理の概要

- 1 樹につき 6 g の ^{13}C 含有炭酸バリウムを 3 回に分けて処理
- CO_2 濃度の低下をモニターしながら処理を行った

図 5-1 ^{13}C 処理試験の概要

した後、 ^{13}C を含有しない炭酸バリウム (BaCO_3) から CO_2 を発生させ、 $^{13}\text{CO}_2$ の完全な吸収を促した。なお、 CO_2 濃度は携帯型光合成蒸散測定装置 (LI-COR, LI-6400P) で測定した。 $^{13}\text{CO}_2$ の同化処理におけるビニル被覆の時間は、6月および8月の処理ともに、午前6時から10時までの4時間とした。6月の処理では、処理日が薄曇りでありビニル内の温度が最高でも33°Cを超えなかったが、8月の処理では午前9時の時点で33°Cに達したため、フレームの上から遮光率50%の寒冷紗をかけた。これにより、最高温度は35°C以下に維持された。いずれの処理でも施用後速やかに CO_2 の濃度低下がみられたことから、これらの温度条件は $^{13}\text{CO}_2$ の吸収に支障なかったと判断された。なお、8月の処理を1回としたのは、6月の2回処理で樹体に取り込まれた ^{13}C が、器官別の

差を検出するのに十分に高い濃度であったためである。

供試樹は、 $^{13}\text{CO}_2$ 同化処理後にビニルを除去して静置し、6月処理では2回目処理6日後の6月25日に、8月処理では処理6日後の8月8日に解体し、新梢葉、果そう葉、旧枝、主幹、根冠、太根 (直径10mm以上)、中根 (直径2-10mm) および細根 (直径2mm以下) の各器官に分け、分析試料とした。この際、新梢は長さ10cm以上の枝とし、旧枝長、新梢本数および新梢長を調査した。

器官別に試料を細かく切断した後、通風乾燥機を用いて90°Cで15日間乾燥後、乾物重を測定した。この乾燥試料の中から5g程度を無作為に4組取り出し、振動試料粉碎器 (藤原製作所, TI-200) で、それぞれ微粉末になるまで粉碎した後、 ^{13}C アナライザ (日本分光, EX-130

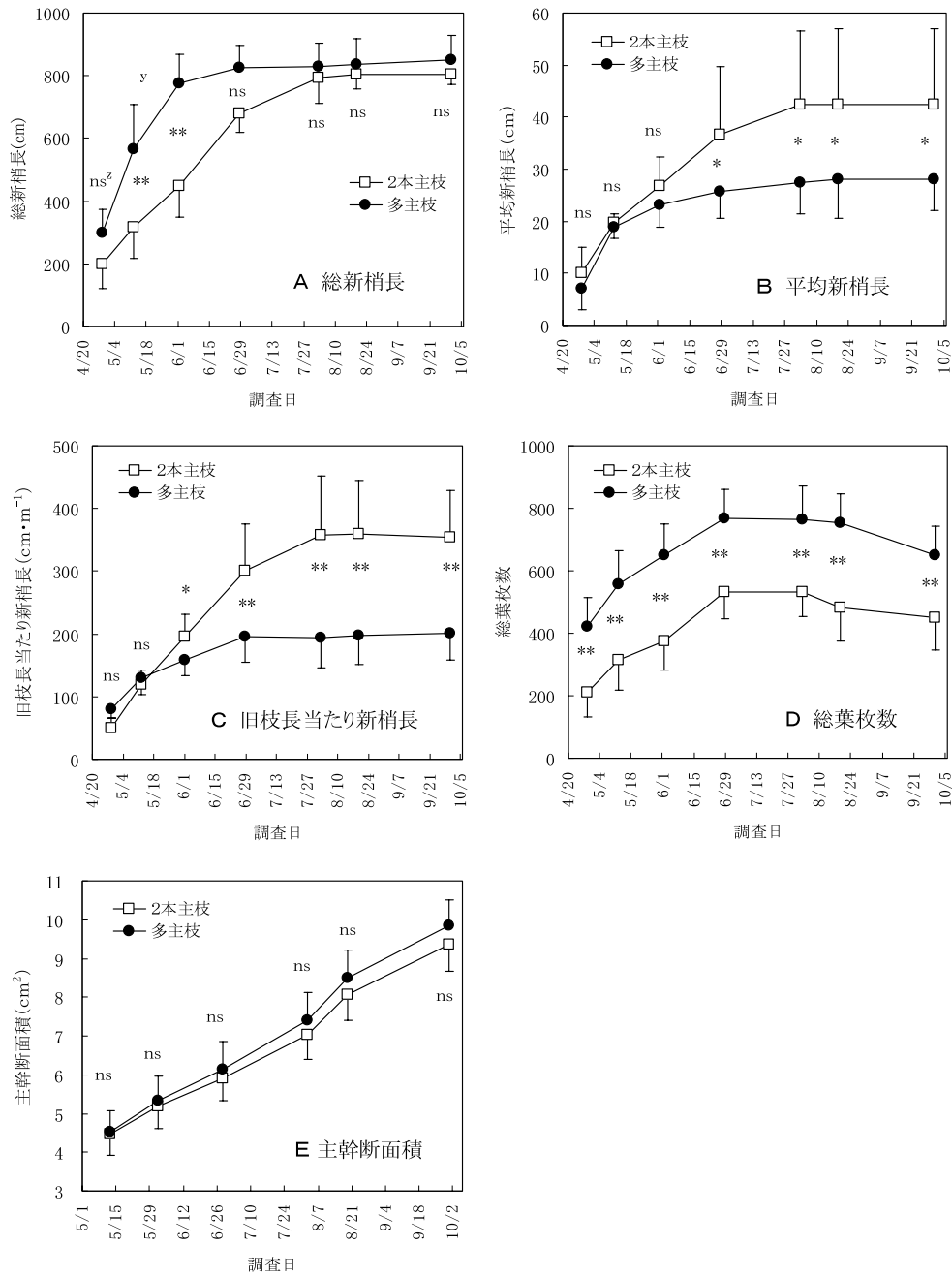


図5-2 整枝法の違いが未着果幼木の新梢成長，葉枚数，主幹断面積に及ぼす影響

⁽⁽, ⁽⁽⁽はそれぞれt検定により1%水準，5%水準で有意差があることを，nsは有意差がないことを示す

⁽縦線は標準偏差を示す

S) を用いて各試料の¹³C atom %を測定した。得られた¹³C atom %から，¹³C無処理樹の同一器官の¹³C atom %を差し引いて¹³C atom % excessを求め，各器官の¹³C含有量は¹³C atom % excessと炭素率，乾物重を乗じて求めた。

結果

実験1 整枝法の違いが生育期間中の新梢長と葉数の推移に及ぼす影響

図5-2に，生育期間を通じて継続調査した1樹当たりの総新梢長(A)，平均新梢長(B)，旧枝長当たり新梢長(C)，1樹当たりの総葉枚数(D)，および主幹断面積(E)の推移を示した。

総新梢長は、多主枝区では6月中旬にはほぼ増加が止まったのに対して、2本主枝区では7月末ごろまで増加が続き、1樹当たりの最終的な総新梢長には大きな差がなくなった(A)。また、2本主枝区では新梢伸長期間が長かったことを反映して平均新梢長も長くなった(B)。

新梢成長の程度を、旧枝（主幹と主枝）長当たりの新梢長として比較した(C)。多主枝区の新梢長が6月下旬には旧枝長のほぼ2倍に達して横這いとなったのに対し、2本主枝区の新梢長は、7月下旬まで増加し、旧枝長の3.5倍となった。

1樹当たりの葉枚数は、多主枝樹の方が終始多く推移した(D)。主幹断面積には、両区の値に有意な差がみられなかったが、多主枝区の増加量が大きい傾向が認められた(E)。

実験2 整枝法の違いが器官別乾物分配と13C光合成産物の転流に及ぼす影響

1. 新梢発生、旧枝長、着果量の比較

表5-1に整枝法の違いによる樹体成長と着果数を生育時期別に示した。6月および8月ともに、旧枝長は2本主枝区に比べ多主枝区で長く、それに応じて着果数も多かった。1樹当たりの新梢数は両区間で顕著な差がみ

られなかったが、総新梢長は2本主枝区の方が長く、結果的に旧枝長当たりの新梢数および新梢長はともに、2本主枝区の方が多かった。平均新梢長は、新梢伸長の盛んな6月には2本主枝区で長かったが、新梢伸長停止後の8月には有意な差がみられなかった。

2. 器官別の乾物重

表5-2に整枝法の違いによる器官別の乾物重を生育時期別に示した。6月には、多主枝区の果そう葉、果実および大根の乾物重が2本主枝区より大きく、新梢および新梢葉の乾物重は、逆に2本主枝区で大きかった。8月には、多主枝区の果実および主幹の乾物重が2本主枝区より大きく、新梢および新梢葉の乾物重は、2本主枝区で大きかった。旧枝、根幹、細根および総乾物重は6月および8月ともに、整枝法の違いによる有意な差が認められなかった。

3. 器官別の乾物分配

表5-3に整枝法の違いによる器官別の乾物分配率を生育時期別に示した。6月には、多主枝区の果実、旧枝および大根の乾物分配率が2本主枝区よりも大きく、新梢および根幹の乾物分配率は、逆に2本主枝区で大きかっ

表5-1 整枝法および生育時期の違いによる‘ゴールド二十世紀’幼木(4年生)の樹体成長と着果量の比較

| 処理区 | | 旧枝長 ^z (m) | 新梢数 ^y (本/樹) | 総新梢長 (m) | 平均新梢長 (cm) | 旧枝長当たり 新梢数 (本・m ⁻¹) | 旧枝長当たり 新梢長 (m・m ⁻¹) | 着果数 (個/樹) |
|------|------|-------------------------|---------------------------|-------------|---------------|---------------------------------------|---------------------------------------|--------------|
| 生育時期 | 整枝法 | | | | | | | |
| 6月 | 2本主枝 | 2.86 | 27.5 | 11.98 | 43.6 | 9.6 | 4.2 | 10.5 |
| | 多主枝 | 5.84 | 23.0 | 5.41 | 23.5 | 4.0 | 0.9 | 23.5 |
| 有意性 | | ** | ns | * | ** | * | * | * |
| 8月 | 2本主枝 | 3.04 | 22.5 | 11.24 | 50.0 | 7.4 | 3.7 | 11.5 |
| | 多主枝 | 5.63 | 17.0 | 7.93 | 46.6 | 3.0 | 1.4 | 24.5 |
| 有意性 | | * | ns | * | ns | ** | * | * |

^z旧枝長には主幹を含む

^y長さ10cm以上の枝を新梢とし、これに満たないものは新梢数のカウントおよび新梢長の積算に含めない

^xF検定により*, **, はそれぞれ5%水準, 1%水準で有意差があることを, nsは有意差がないことを示す

表5-2 整枝法の違いが異なる生育時期における‘ゴールド二十世紀’幼木(4年生)の器官別の乾物重(g)に及ぼす影響

| 処理区 | | 新梢葉 ^z | 果そう葉 | 果実 | 新梢 ^z | 旧枝 ^y | 主幹 | 根幹 | 大根 | 中根 | 細根 | 総乾物重 |
|------|------|------------------|-------|-------|-----------------|-----------------|-------|-------|-------|-------|-------|---------|
| 生育時期 | 整枝法 | | | | | | | | | | | |
| 6月 | 2本主枝 | 133.4 | 85.1 | 24.2 | 101.5 | 337.9 | 333.8 | 189.4 | 72.9 | 52.5 | 61.9 | 1,392.7 |
| | 多主枝 | 99.8 | 185.6 | 65.5 | 51.5 | 612.4 | 321.7 | 157.4 | 206.2 | 130.4 | 101.1 | 1,931.7 |
| 有意性 | | ** | * | * | * | ns | ns | ns | * | * | ns | ns |
| 8月 | 2本主枝 | 193.8 | 138.0 | 151.6 | 190.8 | 474.3 | 312.9 | 230.9 | 236.1 | 110.0 | 74.9 | 2,113.3 |
| | 多主枝 | 143.2 | 254.3 | 353.9 | 116.7 | 809.2 | 467.3 | 313.0 | 269.1 | 151.9 | 105.7 | 2,984.4 |
| 有意性 | | * | ns | * | * | ns | ** | ns | ns | ns | ns | ns |

^z長さ10cm以上に伸長したものを新梢とした(これに満たないものは枝部分を短果枝として旧枝の乾物重に含め、葉は果そう葉とした)

^y旧枝には主幹を含まない

^xF検定により*, **, はそれぞれ5%水準, 1%水準で有意差があることを, nsは有意差がないことを示す

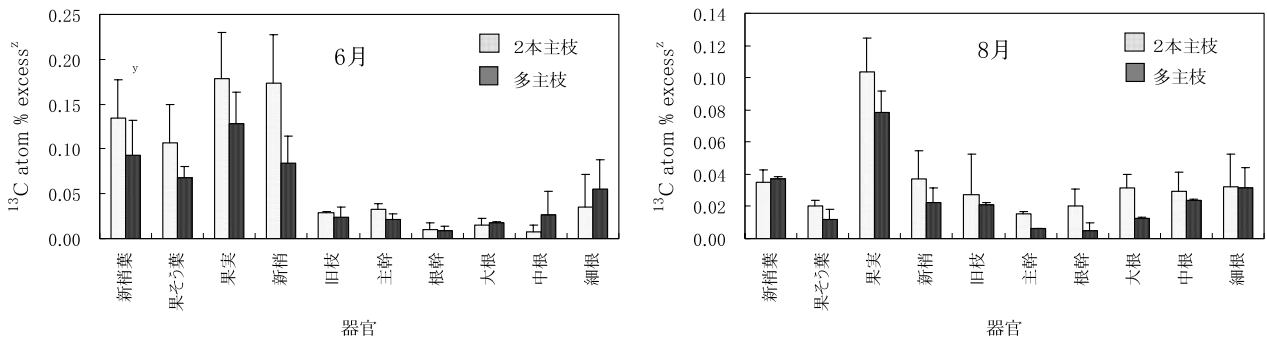


図5-3 整枝法および生育時期の違いによる‘ゴールド二十世紀’幼木(4年生)の器官別¹³C atom % excess
¹³C atom % excessは各器官の¹³C含有率から¹³C無処理樹の同一器官の含有率を引いて求めた値
^y誤差線は標準偏差を示す

表5-4 整枝法の違いが異なる生育時期における‘ゴールド二十世紀’幼木(4年生)の器官別の¹³C分配率(%)に及ぼす影響

| 処理区 | | 新梢葉 ^z | 果そう葉 | 果実 | 新梢 ^z | 旧枝 ^y | 主幹 | 根幹 | 大根 | 中根 | 細根 |
|------|------|------------------|------|------|-----------------|-----------------|------|-----|------|-----|-----|
| 生育時期 | 整枝法 | | | | | | | | | | |
| 6月 | 2本主枝 | 22.3 | 13.8 | 5.3 | 22.0 | 13.8 | 15.7 | 2.9 | 1.3 | 0.7 | 2.3 |
| | 多主枝 | 15.7 | 14.8 | 12.5 | 7.0 | 18.0 | 10.8 | 3.4 | 6.9 | 5.6 | 5.3 |
| 有意性 | | ** | ns | * | ** | ns | * | ns | * | * | ns |
| 8月 | 2本主枝 | 10.9 | 4.6 | 23.4 | 11.4 | 13.8 | 7.7 | 8.0 | 12.0 | 4.7 | 3.5 |
| | 多主枝 | 12.1 | 5.8 | 36.6 | 3.2 | 21.6 | 3.4 | 1.5 | 4.5 | 2.3 | 7.1 |
| 有意性 | | ns | ns | * | * | * | * | ns | * | ns | ns |

^z長さ10cm以上に伸長したものを新梢とした(これに満たないものは枝部分を短果枝として旧枝の乾物重に含め、葉は果そう葉とした)

^y旧枝には主幹を含まない

F検定により, **, はそれぞれ5%水準, 1%水準で有意差があることを, nsは有意差がないことを示す

た。8月には、多主枝区の果そう葉および果実の乾物分配率が2本主枝区より大きく、逆に新梢および新梢葉の乾物分配率は、2本主枝区で大きかった。主幹、中根および細根には6月および8月ともに、整枝法の違いによる有意な差が認められなかった。

4. 器官別の¹³C atom % excess と分配率

図5-3に整枝法の違いによる器官別の¹³C atom % excessを生育時期別に示した。¹³C atom % excessは、2本主枝区および多主枝区ともに、6月には新器官で高く、8月には果実で特異的に高かったが、生育時期にかかわらずその他の器官では濃度差はいずれも小さかった。また、6月および8月のいずれの時期においても、ほとんどの器官の¹³C濃度は2本主枝区で高い傾向にあった。これは、2本主枝区では樹体が小さく、¹³Cが分配される器官の大きさが小さいためと考えられた。しかし、6月の細根および中根では、多主枝区の方が高い傾向にあった。

表5-4には整枝法の違いによる¹³Cの器官別分配率を生育時期別に示した。6月には、多主枝区の果実、大根および中根の¹³C分配率が高く、逆に新梢、新梢葉お

よび主幹の分配率は2本主枝区で高かった。8月の果実および旧枝の¹³C分配率は多主枝区で高く、新梢、主幹および大根の分配率は2本主枝区で高かった。果そう葉、根幹および細根は6月および8月ともに、整枝法の違いによる有意な差が認められなかった。

考 察

本実験の結果から、2本主枝樹における新梢の旺盛な成長と、多主枝樹における果実への乾物分配率の高さが特徴づけられた。供試樹に発生した新梢は、主枝先端の新梢が主枝の延長のために残されるもの以外は全て切除される。従って、新梢発生が多いにもかかわらず、残す新梢が少ない2本主枝樹では、新梢の多数を切除する強せん定が連年にわたって繰り返し加えられたことになる。幼木に対する強せん定が新梢成長を増大させ、果実生産力を低下させることが、多く報告されている(Bardenら, 1989; Cullinan・Baker, 1922; Elfving, 1990; Elfving・Forshey, 1976; Hibbard, 1948; 黒田・千葉, 1999; Mika, 1986)。また、光合成産物の転流と分配に関しては、新梢への分配が少ないほど、果実への分配率が高いことが、リンゴ(倉橋・高橋, 1995; Quinlan,

1971), ブドウ (高橋, 1986), イチジク (倉橋, 高橋 1989), キウイフルーツ (末澤・若林, 1993) などで報告されている。これらの報告は本実験の結果を支持している。

Hansen (1967) は, リンゴ新梢の基部葉と上部葉に $^{14}\text{CO}_2$ を同化処理した後に ^{14}C の動向を追跡し, 基部葉に処理した場合は果実へ移動するが, 上部葉に処理した場合, 新梢伸長中はほとんど他器官へ移動しないことを報告している。またTengら(2002)は, ^{13}C を用いてニホンナシ‘二十世紀’の果実, 果そう葉および新梢間の光合成産物の動向を調査し, 新梢葉による光合成産物の多くは, 伸長中の新梢自身が保持し, さらに伸長停止後も枝の肥大のために消費されるとしている。さらに吉田ら(1997)は, ‘ゴールド二十世紀’の9年生樹に対する7月上旬の新梢誘引処理により, 無処理樹に対して平均新梢重が27%小さくなり, 収穫果重が8.4%増加したことを報告し, これが新梢への光合成産物の分配が果実へシフトされたことによるとしている。

これらのことから, 直立して伸長が遅くまで続く長い新梢ほど, 光合成産物の分配における他器官との競争が大きいと考えられる。本実験において, 2本主枝樹は地上部の樹体量が少ないにもかかわらず, 1樹当たりの総新梢長が多主枝樹よりも大きく, この結果として新梢への乾物分配率および ^{13}C 分配率が多主枝樹よりも有意に高かった。そのために, 2本主枝樹で果実への分配率が低かったものと考えられた。

林(1960)および高橋(1998)は, ニホンナシ果実への光合成産物の分配を高めるためには, 全葉に対する果そう葉の占める割合(以下果そう葉率)を高めて, 果実の成長に直接寄与する葉数を早期に確保し, 枝などへの分配を少なくすることが大切であるとしている。また, 小豆沢・伊藤(1983)は, 果実生産性の異なる‘二十世紀’の成木を比較し, 高生産樹ほど全葉に対する果そう葉率が高かったとしている。これらに従えば, 果実生産効率を高めるためには, 単位面積当たりの純生産量を高めるのに必要な葉数を早期に確保した後, 枝・幹・根などの果実以外の他器官への光合成産物の分配率をできるだけ低くするような樹体管理が望ましいということになる。

本実験における整枝法の異なる両樹の果そう葉率(乾物重比)は, 6月および8月のいずれの生育時期においても, 2本主枝樹ではほぼ40%であったのに対して多主枝樹では64%前後であり, 多主枝樹の方が高かった。多主枝樹における果実への乾物分配率と ^{13}C 分配率が2本主枝樹より高いということには, 多主枝樹の果そう葉率の高さも深く関連しているものと考えられた。

整枝法の違いによる地下部器官の乾物分配率の差については, 6月には根幹への乾物分配率が2本主枝樹で高く, 大根の乾物分配率が多主枝樹で高かったほかは, その他の器官の間および8月の全器官の間に顕著な差は認められなかった。地下部器官の ^{13}C 分配率は, 6月には, 多主枝樹の大根および中根の分配率が高く, 8月には, 大根の分配率は逆に2本主枝樹で高かった。また, 6月には地上部新生器官の ^{13}C 濃度が2本主枝樹で高い傾向が認められたのに対し, 細根および中根については多主枝樹の方が高かった。一方, 8月には根幹, 大根および中根の ^{13}C 濃度が2本主枝樹で高くなっていた。これらのことから, 2本主枝樹の地下部の成長は, 新梢が旺盛に伸長している6月には抑制されており, 7月の新梢停止期以降に改めて成長した可能性が示唆される。

以上のことより, 幼木に対する強せん定は結果部位の形成を遅らせるのみならず, 新梢の旺盛な成長を招き, 果実への光合成産物の分配も少なくすることが明かとなった。また, 2本主枝整枝では, 骨格枝となるものを除いて多くの新梢がせん定時に切除されることから, 旺盛な新梢成長は光合成産物の大きなロスにつながる。逆に多主枝整枝のようなせん定量の少ない整枝法は, 結果部位の拡大が早いうえに新梢成長が相対的に少なく, 果実の光合成産物の分配率が高くなり, 幼木期の増収に結びつくと考えられた。このことは, 多主枝整枝法が初期収量の確保を目的とする間伐樹に適しているとする見解(第1章~第3章)を裏付けるものである。

摘 要

ポット植えのニホンナシ‘ゴールド二十世紀’2年生樹を, 主枝本数を2本に制限する2本主枝区と5~6本とする多主枝区の2群に分けた。これらの整枝法で4年生まで育成し, 6月と8月に ^{13}C をトレーサーとして炭酸同化させた後解体して, 器官別の乾物分配および光合成産物の転流について比較した。2本主枝樹は新梢成長が旺盛だったのに対し, 多主枝樹は新梢成長量が少なく, 着果数が多かった。器官別の乾物分配率は, 2本主枝樹では新梢で高く, 多主枝樹では果そう葉, 果実, 太根および細根で高かった。各器官の ^{13}C 分配率は, 多主枝樹では果実, 旧枝, 主幹および細根で高く, 2本主枝樹では新梢で高かった。以上の結果から, 幼木の主枝数を少数に制限せず多主枝とすることで, 光合成産物の新梢への分配を減らし, 果実への分配を高めることが可能となり, 1樹当たりの初期収量を高めることができると考えられた。