

わい性および半わい性台木を利用したリンゴ‘スターキング・デリシャス’樹の根成長に及ぼす栽植密度の影響

黒田治之*・千葉和彦

農業・生物系特定産業技術研究機構北海道農業研究センター 062-8555 札幌市豊平区羊ヶ丘

Effect of Planting Density on Root Growth in ‘Starking Delicious’ Apple Trees Grafted on Dwarfing and Semi-dwarfing Rootstocks

Haruyuki Kuroda* and Kazuhiko Chiba

National Agricultural Research Center for Hokkaido Region, NARO, Hitsujigaoka, Toyohira-ku, Sapporo 062-8555, Japan

The effect of planting density on root growth was studied in 11 to 13-year-old ‘Starking Delicious’ apple trees (*Malus domestica* Borkh.) grafted on M.9, M.26, M.7 and MM.106 without pruning. At the 330 trees/ha plot the root system was composed of major lateral roots with few vertical sinkers, but at the 3178 trees/ha plot it was mainly of lateral roots. The root spread decreased as planting density increased, but the degree of intermingling of adjacent root systems increased. At the 3178 trees/ha plot the adhesion phenomenon between adjacent root systems was observed. The root/canopy spread ratio decreased as planting density increased, indicating that root spread was more strongly inhibited than canopy spread by an increase of plant density. The distribution ratio of root weight with depth was not affected by planting density, but the root dry weight per tree in each depth decreased as planting density increased, particularly in the major (>15 mm) root of the 0–30 cm layer. On all rootstocks, the root dry weight per tree (R) decreased as planting density (ρ) increased. The relationship between R and ρ could be represented by the reciprocal equation: $1/R = A_R\rho + B_R$ —(1), where A_R and B_R are the coefficients depending on the tree age and rootstock. The relationship between root dry weight per tree (R) and trunk cross-sectional area (θ) could be represented by the relative growth equation with $h > 1$: $R = H\theta^h$ —(3), where H is the coefficient depending on rootstock. The root dry weight per hectare in each depth increased as planting density increased, and the increase was markedly in the fine (<1 mm) and small (1–5 mm) roots. On all rootstocks, the root dry weight per hectare ($\bar{R}$) increased as planting density (ρ) increased. The relationship between $\bar{R}$ and ρ well fitted the theoretical equation obtained from $R = H\theta^h$ (equation 3), $1/\theta = A\rho + B$ (equation 4) and $\bar{R} = R\rho$ (equation 5): $\bar{R} = H\rho/(A\rho + B)^h$ —(6), where A and B are the coefficients depending on the tree age and rootstock. The planting density (ρ_{Rpk}) that $\bar{R}$ becomes the maximum is given by $\rho_{Rpk} = B/A(h - 1)$ —(7). These results indicated that root dry weight per hectare increases as planting density increases, while it starts to decrease at the ρ_{Rpk} .

Key Words: apple trees, dwarfing and semi-dwarfing rootstocks, logistic theory, planting density, root growth.

緒 言

著者らは既報（黒田・千葉, 1999, 2000, 2004; 黒田ら, 1996, 1997）において、わい性および半わい性台木を利用した‘スターキング・デリシャス’リンゴ樹 (*Malus domestica* Borkh.) における幹断面積、果実収量、葉成長、花芽形成および枝幹成長と栽植密度の関係について検討し、それらの関係が植物成長に関するロジスチック理論 (Shinozaki・Kira, 1956, 1961) によって記述できることを

明らかにした。しかし、わい性および半わい性台木利用リンゴ樹における密度効果の全体像を明らかにするためには、地下部における密度効果の解明が必要である。

Atkinson ら (1976) はリンゴ‘ゴールデン・デリシャス’/M.9 を用いて、(2.4 m)², (1.2 m)², (0.6 m)², (0.3 m)² の4段階で栽植密度試験を行い、1樹当たり根重は栽植密度の増加に伴って減少したが、根密度は増加したことを報告している。また、Kaufmann ら (1972) はオレンジ‘ワシントン・ネーブル’を用いて、2.7×4.5 m ~ (6.6 m)² の間で9段階の栽植密度試験を行い、根密度や隣接樹根との交差深度が栽植密度の増加に伴って増加すること明らかにし、Boswell ら (1975) もオレンジ‘ワシントン・ネーブル’を用いて、222~890 樹/ha の間で5段階の栽植密

2004年12月1日受付。2005年7月8日受理。

* Corresponding author (E-mail: kurodah@agri.kagoshima-u.ac.jp).
現在：鹿児島大学農学部附属農場 890-0065 鹿児島市郡元。

度試験を行い、栽植密度の増加に伴って根系幅や根の太さおよび長さが減少したことを報告している。しかし、根の成長と栽植密度の関係をロジスチック理論に基づいて解析した報告は見当たらない。もし、根成長と栽植密度の関係がロジスチック理論によって記述できれば、根成長の生態学的特性はもとより、根成長が関係する多くの成長現象をロジスチック理論の立場から解析できるようになるものと考えられる。

そこで、本試験では、わい性および半わい性台木に接ぎ木したリンゴ‘スターキング・デリシャス’樹の根成長に及ぼす栽植密度の影響を調査し、根の成長に対するロジスチック理論の適合性について検討した。

材料および方法

1. 栽植密度試験圃，樹体管理および肥培管理

1975年5月にM.9, M.26, M.7およびMM.106台木に接ぎ木したリンゴ品種‘スターキング・デリシャス’1年生苗木を等比級数 ($L_n = \alpha + a(1-r)^n / (1-r)$), ただし, $\alpha = 9.55$, $a = 1.75$, $r = 7/6$, $n = 0 \sim 9$) に従って放射状(中心角 9° , 40列)に栽植した。栽植密度は, M.9とM.26台木樹では453, 623, 858, 1185, 1642, 2281, 3178樹/haの7段階, M.7とMM.106台木樹では330, 453, 623, 858, 1185, 1642, 2281, 3178樹/haの8段階とし, 各密度区は1密度区4樹2反復で, 計8樹をもって構成した(黒田ら, 1996)。

樹形は主幹形とし, 剪定は徒長枝の剪去程度で, ほぼ無剪定状態とした。摘果は4頂芽1果を基準に行った。

土壌管理は定植後, 樹齢4年生までは清耕法とし, 5年生以降は除草剤散布による裸地無耕起とした。肥料は4年生までは無施肥としたが, 5～7年生の3年間は1ha当たり成分量でN: 46 kg, P_2O_5 : 33 kg, K_2O : 50 kgを, 7年生以降はN: 62 kg, P_2O_5 : 40 kg, K_2O : 82 kgを栽植密度に関係なく, 植栽部の土壌表面に均等に施用した。

2. 試験圃場の土壌特性

試験圃場の土壌は概ね4層に区分され, 第1層は地表から18 cmまでの樽前火山灰が混入した腐植に富む黒褐色(10YR2/3)の埴壤土であり, 第2層は恵庭火山灰を主体とする厚さ37 cmの腐植が少ない褐色(10YR4/6)の粘着性の高い埴壤土であった。深さ55～90 cmまでの第3層は第2層と同様に恵庭火山灰を主体とする褐色(10YR4/6)の粘土に富む壤土であった。この層は透水性が悪く, 春先の融雪期の一時的な過湿の原因となっていた。深さ90～120 cm層は羊蹄, その他の火山灰によって構成された褐色+暗灰黄色(10YR4/6+2.5Y4/2)の土壌硬度25 mm(山中式硬度計)の砂壤土層であった。

3. 根系分布の調査

1987年7月に, 樹齢13年生M.7台木樹における330, 865および3178樹/ha区から, それぞれ隣接する2樹を選び, 洗堀によって根系分布を調査した。まず, 地上部

を除いた後, 洗堀で流れ出す土砂を受けるための溝を, 株から50 cm離し, 樹列横断面に沿って掘った。次に, その溝から株に向かって奥行き100 cmの土壌を地表から順次洗堀し(深さ100 cmまで), 露出した根を適宜, 写真撮影して樹列横断面の根系分布図を描いた。

根系幅は根系分布図を基に, 幹から根の最先端までの距離を測り, この値から根系分布を左右対称形と仮定して求めた。根系の交差深度は, (根系幅-樹列間距離)で計算した。樹冠幅は地上部を切り倒す前に, 南北と東西方向に拡がった樹冠の端から他方の端までを測定し, その平均値として求めた。

4. 1樹当たり根重の垂直分布調査

1樹当たり根重の垂直分布は, 1986年の6月上旬から7月下旬にかけて, 前年に生産構造の調査を行った樹齢11年生M.26台木樹(黒田・千葉, 2002)の根部を対象に, 1樹毎掘り上げて調査した。掘り上げ面積は隣接樹からの侵入根はお互いに相殺されると仮定し, 樹間における中間線と樹列間における中間線で囲まれた四角形とした。根は地表面から深さ120 cmまでの土壌を30 cm間隔で順次掘り上げ, それを篩にかけて採取した。採取した根は1 mm以下(細根), 1～5 mm(小根), 5～15 mm(中根), 15 mm以上(大根)および根幹の5段階に分別し, 水洗後, 80℃の通風乾燥機で1週間乾燥させて乾物重を測定した。

5. 1樹および1 ha当たりの根重調査

M.9とMM.106台木樹(樹齢12年生)の根重は1987年の6～7月に, M.7台木樹(13年生)の根重は1988年の6月に, それぞれ前年の10月中旬に枝幹重の調査を行った樹(黒田・千葉, 2004)の根部を対象に, 1樹毎掘り上げて調査した。掘り上げ面積は上述と同様に設定し, 根は地表から深さ120 cmまでの土壌を掘り上げ, それを篩にかけて採取した。採取した根は一括して水洗後, 80℃の通風乾燥機で1週間乾燥させてから乾物重を測定した。また, 1987年の6月に, 13年生M.9台木樹の根重を同様の方法で調査した。M.26台木樹における1樹当たり根重は, 垂直分布の値を合計して求めた。

1 ha当たり根重は, 1樹当たり根重に栽植密度(1 ha当たりの樹数)を乗じて算出した。

6. 幹断面積の調査

幹断面積は接ぎ木部より20 cm上の幹周を測定し, この値から幹の断面を正円形と仮定して計算した。

なお, 本試験の計数値は, すべて2樹の平均値である。根の各種測定値の栽植密度間差については, 一元配置分散分析を行った後, Duncanの多重検定法によって有意差を検定した。

結果および考察

1. 根系分布に及ぼす栽植密度の影響

樹齢13年生M.7台木樹の330, 865および3178樹/ha

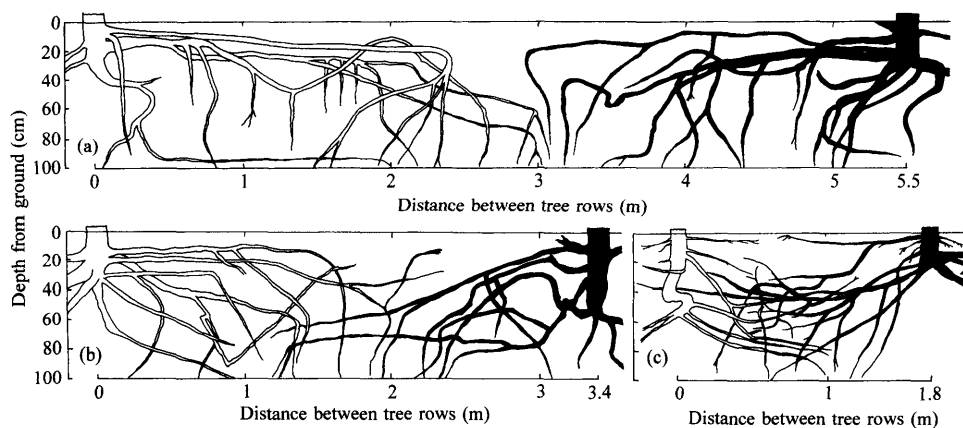


Fig. 1. Typical root system depending on planting density in 13-year-old 'Starking Delicious' apple trees grafted on M.7. (a), 330 trees/ha; (b), 865 trees/ha; (c), 3178 trees/ha.

Table 1. Effect of planting density on root spread, overlapping of root systems, canopy spread and root/canopy spread ratio in 13-year-old 'Starking Delicious' apple trees grafted on M.7.

Planting density (trees/ha)	Distance between tree rows (m)	Root spread ^z (m)	Overlapping of root systems ^y (m)	Canopy spread ^x (m)	Ratio of root spread to canopy spread
330	5.51	5.70a ^u	0.19a	6.80a	0.84a
858	3.41	4.45a	1.04b	6.25ab	0.71ab
3178	1.77	2.90b	1.13b	4.30b	0.67b
Significance ^w		**	**	**	*

Values are means of two trees.

^z Calculated as: $2 \times \text{half-root spread}$ measured from Fig. 1.

^y Calculated as: $\text{root spread} - \text{distance between tree rows}$.

^x Calculated as: $(\text{east-west width} + \text{north-south width})/2$.

^w Significant at the 5% (*) and 1% (**) by the F analysis.

^u Different letters represent significant differences ($P < 0.05$) by Duncan's multiple range test.

区における典型的な根系分布を第1図に、根系幅、根系の交差深度、樹冠幅および根系幅/樹冠幅比を第1表に示した。330樹/ha区の根系は、根幹から水平に発出した太い側根と、そこから適度の間隔をおいて下方に伸長した下垂根で構成されていた。また、この区では隣接樹どうしの根系が接するところで、根が下方に方向を変え、接触を回避する傾向が認められた。このような結果は、Atkinsonら(1976)も認めており、粗植リンゴ樹における根系分布の一般的様相と考えられる。

858樹/ha区の根系は330樹/ha区とはほぼ同様の形態であったが、その分布域は330樹/ha区より狭く、隣接根系に対して接触回避する根と、交差する根が混在していた。3178樹/ha区では、水平に伸長した太い側根はみられなくなり、根幹から発出した側根が隣接根系と相互に侵入しあい、深い交差深度と高い根密度の値が得られた。同様の結果は、リンゴ(Atkinsonら, 1976)だけでなく、オレンジ(Boswellら, 1975)でも認められている。

一方、3178樹/ha区では隣接根系間で根が組織的に癒着する現象が散見された(第2図)。根組織の癒着は養水分吸収の共有を意味することから、癒着で繋がった2個体は1個体のような性質をもつものと思われる。既報



Fig. 2. The tissue fusion between adjacent roots observed at 3178 trees/ha of 13-year-old 'Starking Delicious' apple trees grafted on M.7.

(黒田・千葉, 2000)で観察した高密度域における背揃い現象は、根組織の癒着現象と関連しているのかもしれない。

以上のように、リンゴ根系は栽植密度の増加に伴って接触回避、相互侵入そして組織癒着へと変化することが認められた。このことは根成長における反発・融合というべき現象であり、リンゴ根系が示す密度効果における

生態的特性の一つと考えられる。また、根系幅が樹冠幅と同様に、栽植密度の増加に伴って減少したのは、栽植密度は水平方向の成長には抑制的に作用するという密度効果の性質によるものと考えられる(黒田・千葉, 2004)。

なお、本試験では根系幅/樹冠幅比が栽植密度の増加に伴って低下することが認められ、樹冠幅に比べて、根系幅の方が栽植密度の抑制を受けやすいことが示された。このことには言及していないが、Atkinson (1978) が示した図を見ると、根系幅は栽植密度の増加に伴って樹冠幅より狭くなっており、本試験と同様の結果であると推測される。樹冠幅より根系幅の方が密度効果を受けやすいという事実は、密度効果が根部から始まって樹冠部に及ぶことを意味するもので、密度効果現象の一つとして興味をもたれる。

2. 1樹当たり根重の垂直分布に及ぼす栽植密度の影響

樹齢 11 年生の M.26 台木樹において調査した 1 樹当たり根重の垂直分布と栽植密度の関係を第 2 表に示した。まず、垂直分布比率では、0~30 cm 層において 72.1~78.6%, 30~60 cm 層において 15.7~16.8%, 60~90 cm 層において 4.2~8.6% と土壌が深まるに伴って減少したが、この比率は概して栽植密度に関係なく類似していた。このように根重の垂直分布比率は、栽植密度の影響を受けにくいこと、また根系は栽植密度に関係なく、浅根性であることが明らかとなった。

次に、層毎に根重を比較すると、いずれの層の根重も栽植密度の増加に伴って減少することが認められた。特に、0~30 cm 層での減少量が大きく、3178 樹/ha 区の根

重 (4.08 kg) は 623 樹/ha 区の 14.19 kg に比べて、10.11 kg の減少を示した。この減少量のうち、大根の占める量が 4.24 kg で、最も大きかった。さらに、太さ別比率においては、中根と根幹では栽植密度間における差は認められなかったが、大根比率は栽植密度の増加に伴って 31.4% から 25.3% に減少し、逆に小・細根比率は増加する傾向が認められ、根の太さ別構成が栽植密度によって変化することが示された。

以上のように、根系は栽植密度に関係なく浅根性を示し、また各層の根重は栽植密度の増加に伴って減少し、その減少は 0~30 cm 層の大根で著しいことが明らかになった。これらの結果は、穂積ら (1958) が述べているように、占有面積の減少に伴う無機塩類、炭酸ガス、光、土壌水分などの成長要因の供給量制限によって生じたものと思われるが、これら以外の要因の関与も考えられる。例えば、低密度域で大根が発達しているのは、独立樹ゆえに風圧に対する耐性が必要なためであり、高密度域で太い根が少ないのは、密植による減風効果によって倒伏防止に関わる太い根の必要性が低下するためと考察できる。密度効果は個体を取り巻く全ての環境要因に対する適応現象と解釈すべきであろう。

なお、リンゴ樹の根群分布は土壌や台木によって差を生じるが (Coker, 1958), 整枝剪定によっても変化することが知られている (三浦, 1950)。本試験において無剪定状態としたのは、栽植密度の影響が剪定によって攪乱されてしまい、密度効果の実態が浮かび上がってこないことが懸念されたからである。剪定や間伐を行う実際栽

Table 2. Effect of planting density on root distribution in 11-old-year 'Starking Delicious' apple trees grafted on M.26.

Planting density (trees/ha)	Depth from ground (cm)	Dry wt. of root (kg/tree) ²					
		Diameter of root (mm)				Root crown	Total
		<1	1-5	5-15	>15		
623	0 ~ 30	1.54	1.93	2.56	5.30	2.86	14.19 (78.6) ^y
	30 ~ 60	0.65	1.27	0.55	0.37	—	2.84 (15.7)
	60 ~ 90	0.19	0.52	0.05	—	—	0.76 (4.2)
	90 ~ 120	0.09	0.18	—	—	—	0.27 (1.5)
	Total	2.47 (13.7)	3.90 (21.6)	3.16 (17.5)	5.67 (31.4)	2.86 (15.8)	18.06 (100)
1185	0 ~ 30	0.93	1.37	1.44	3.25	1.78	8.77 (76.5)
	30 ~ 60	0.34	0.72	0.62	0.21	—	1.89 (16.5)
	60 ~ 90	0.17	0.35	0.08	—	—	0.60 (5.2)
	90 ~ 120	0.07	0.14	—	—	—	0.21 (1.8)
	Total	1.51 (13.2)	2.58 (22.5)	2.14 (18.6)	3.46 (30.2)	1.78 (15.5)	11.47 (100)
3178	0 ~ 30	0.50	0.72	0.71	1.26	0.89	4.08 (72.1)
	30 ~ 60	0.25	0.30	0.23	0.17	—	0.95 (16.8)
	60 ~ 90	0.08	0.33	0.08	—	—	0.49 (8.6)
	90 ~ 120	0.04	0.10	—	—	—	0.14 (2.5)
	Total	0.87 (15.4)	1.45 (25.6)	1.02 (18.0)	1.43 (25.3)	0.89 (15.7)	5.66 (100)

Values are means of two trees.

² Digging of root system was carried out in early June~late July, 1986. Digging area is a quadrangle enclosed by the midline between tree rows and the midline between trees within a row. Roots were gathered from the soil at 0~30, 30~60, 60~90 and 90~120 cm depths. Roots at each depth were divided into diameter classes (<1 mm, 1 to 5 mm, 5 to 15 mm and >15 mm) and then they were washed, dried at 80°C for one week and weighed.

³ Values of parenthesis are the percentage of the total values.

培における密度効果則の適用は、将来の課題である。

3. 1樹当たり根重と栽植密度のロジスチック関係

1 樹当たり根重は各台木樹とも、栽植密度の増加に伴って減少した (第 3 表)。同様の結果は、Atkinson ら (1976) も報告しており、根成長に関する密度効果の一般的現象と考えられる。

また、栽植密度の増加に伴う 1 樹当たり根重の抑制率 ((623 樹/ha 区の 1 樹当たり根重 - 3178 樹/ha 区の 1 樹当たり根重) / 623 樹/ha 区の 1 樹当たり根重 × 100) を樹齢 12 年生の M.9 と MM.106 台木樹において計算すると、それぞれ 60.4% と 72.4% となり、MM.106 台木樹のような、わい化度の弱い台木樹で抑制率が高く、密度効果が強く現れることが示された。

以上のような 1 樹当たり根重と栽植密度の関係をロジスチック理論に基づいて解析した。その結果、1 樹当たり根重の逆数 (1/R) と栽植密度 (ρ) との間には、各台木樹とも正の高い相関係数が得られ、次のような逆数式の成立が認められた (第 3 図)。

$$1/R = A_R \rho + B_R \quad (1)$$

ただし、 A_R と B_R は樹齢や台木によって変化する係数。

逆数式 (1) は、 R と ρ を両側対数目盛でプロットすると、十分に栽植密度が低いと 1 樹当たり根重は栽植密度に関係なく一定であるが、ある程度以上栽植密度が高

くなると根の成長が抑えられることを示している。この場合、1 樹当たり根重の抑制が急になる栽植密度、すなわち密度効果が著しくなる栽植密度 (ρ_{Rspec}) は、次式で

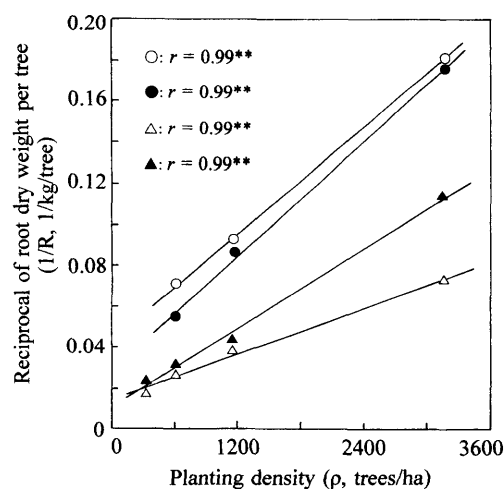


Fig. 3. Linear regression between reciprocal of root dry weight per tree (1/R) and planting density (ρ) in 'Starking Delicious' apple trees grafted on M.9, M.26, M.7 and MM.106. ○, M.9 trees (12-year-old); ●, M.26 trees (11-year-old); △, M.7 trees (13-year-old); ▲, MM.106 trees (12-year-old). ** Significant at the 1% level.

Table 3. Effect of planting density on trunk cross-sectional area (TCA), root dry weight per tree and per hectare in 'Starking Delicious' apple trees grafted on dwarfing and semi-dwarfing rootstocks.

Root stock	Age (ys)	Planting density (trees/ha)	TCA ^z (cm ² /tree)	Dry wt. of root per tree ^y (kg/tree)	Dry wt. of root per hectare ^x (t/ha)
M.9	12	623	96.29a ^u	13.94a	8.68b
		1185	82.46a	10.73a	12.72ab
		3178	52.34b	5.52b	17.54a
Significance ^w			*	*	*
M.26	11	623	144.60a	18.06a	11.25b
		1185	102.95ab	11.47b	13.59b
		3178	60.00b	5.66c	17.99a
Significance			*	**	*
M.7	13	330	282.56a	50.03a	16.51c
		623	211.75b	38.02b	23.69c
		1185	160.19b	25.51c	30.23b
		3178	96.27c	13.41d	42.62a
Significance			**	**	**
MM.106	12	330	242.30a	41.01a	13.53b
		623	190.97ab	31.25b	19.47ab
		1185	151.29b	22.45c	26.60a
		3178	66.40c	8.62d	27.39a
Significance			*	**	*

Values are means of two trees.

^z Measured at 20 cm above the graft union in October of 1985 for trees on M.26, 1986 for trees on M.9 and MM.106 and 1987 for trees on M.7.

^y Digging of root system was carried out in June–July 1986 for trees on M.26, June–July 1987 for trees on M.9 and MM.106 and June 1988 for trees on M.7. At each planting density digging area and depth are the same as Table 2.

^x Calculated as: root dry weight per tree × planting density.

^w Significant at the 5% (*) and 1% (**) by the F analysis.

^u Different letters represent significant differences ($P < 0.05$) by Duncan's multiple range test.

表される (Shinozaki・Kira, 1961).

$$\rho_{Rspec} = B_R/A_R \quad (2)$$

この式で同一樹齢の M.9 と MM.106 樹における ρ_{Rspec} を計算すると, M.9 台木樹では 1009 樹/ha, MM.106 樹では 331 樹/ha が得られる. この結果は, MM.106 台木樹の 1 樹当たり根重に関する密度効果が M.9 台木樹より約 3 倍早く進んだことを示している. 前述のわい化度が弱い台木樹ほど密度効果が強く現れるという事実は, 式 (2) によっても立証される.

4. 1 樹当たり根重と幹断面積の相対成長関係

幹断面積 (θ) と 1 樹当たり根重 (R) における相対成長関係を第 4 図に示した. θ の常用対数値と R の常用対数値との間には, 各台木樹とも高い相関係数が得られ, 相対成長係数 $h > 1$ をもつ次の相対成長式の成立が認められた (第 4 表).

$$R = H\theta^h \quad (3)$$

ただし, H は台木によって変化する係数.

幹断面積と部分重との間における相対成長係数 h は, 器官固有の値として, 果実重では $h > 1$ (黒田ら, 1997), 葉重では $h \approx 1$ (黒田・千葉, 1999), 幹重では $h < 1$ (黒田・千葉, 2004), 枝重では $h \approx 1$ (黒田・千葉, 2004) の値が得られている. 本試験の根重の場合は $h > 1$ で, 果実重と同様の相対成長係数を示すことがわかった. したがって, リンゴ樹の根重は果実重と同様に, 全体重に占める割合が高いという特性を有しているものと考えられる.

森林樹木では幹断面積や幹直径などから, 相対成長関係を利用して, 各器官の乾重推定が行われているが, この推定法の適用には相対成長関係が年によって変化しないことが条件とされている (依田, 1971). そこで, この点を確認するために, 樹齢 12 年生と 13 年生の M.9 台木樹における幹断面積と 1 樹当たり根重の相対成長関係を調べた. その結果, 12 年生と 13 年生を込みにした幹断面積と 1 樹当たり根重の相対成長関係は, 高い相関係数 ($r = 0.99$, 1% 水準で有意) で, 同一回帰線上に乗ることが認められ (データ省略), 幹断面積と 1 樹当たり根重の相対成長関係は 2 年程度の期間では変化しないことが示された. したがって, 1 樹当たり根重は現存量調査の前後 1 年以内であれば, 式 (3) に幹断面積を代

入することにより推定可能と考えられる.

5. 1 ha 当たり根重の垂直分布に及ぼす栽植密度の影響

第 5 図は, 第 2 表の 1 樹当たり根重の垂直分布を 1 ha 当たりに換算して示したものである. 1 ha 当たり根重の垂直分布は 1 樹当たりのそれと異なり, 各層とも栽植密度の増加に伴って増加することが認められた. このことは, Atkinson ら (1976) と Kaufmann ら (1972) が述べているように, 栽植密度の増加に伴って根密度が増加した結果と考えられる.

また, 栽植密度の増加に伴う根重増加を太さ別でみると, 各層とも高密度区で小・細根の増加が目立っていた. Atkinson (1978) によると, 高密度区のリンゴ樹は養水分の吸収量が多く, 養水分不足が起りやすいとされている. 養水分の吸収は主に小・細根からの根毛が担っているもので, 高密度区で小・細根が多いのは, 制限された占有面積下で養水分を効率的に吸収するための適応的な現象と考えられる.

6. 1 ha 当たり根重と栽植密度のロジスチック関係

1 ha 当たり根重は 1 樹当たり根重とは逆に, 各台木樹とも栽植密度の増加に伴って増加した (第 3 表). この

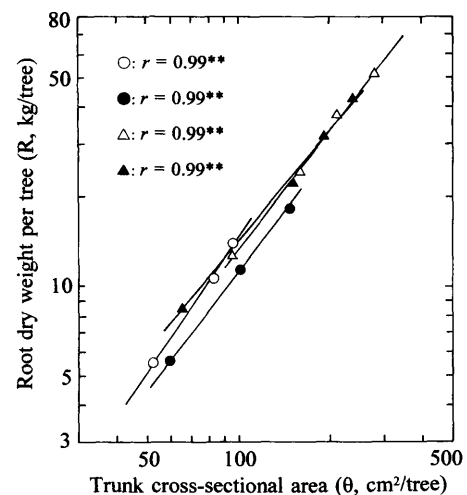


Fig. 4. Relative growth relationship between root dry weight per tree (R) and trunk cross-sectional area (θ) in 'Starking Delicious' apple trees grafted on M.9, M.26, M.7 and MM.106. The symbols are the same as Fig. 3. ** Significant at the 1% level.

Table 4. Characteristic values of logistic growth of root dry weight per tree and trunk cross-sectional area (TCA), and relative growth of root dry weight per tree in 'Starking Delicious' apple trees grafted on dwarfing and semi-dwarfing rootstocks.

Rootstock	Age (ys)	A_R^z	B_R^z	H^y	h^y	A^x	B^x
M.9	12	0.0000432	0.0436	0.0141	1.5067	0.0000034	0.0082
M.26	11	0.0000468	0.0286	0.0256	1.3181	0.0000037	0.0049
M.7	13	0.0000190	0.0148	0.0462	1.2442	0.0000023	0.0031
MM.106	12	0.0000326	0.0108	0.0538	1.2080	0.0000039	0.0026

^z Coefficients in the reciprocal equation (1) between reciprocal of root dry weight per tree and planting density.

^y Coefficients in the relative growth equation (3) between root dry weight per tree and TCA.

^x Coefficients in the reciprocal equation (4) between reciprocal of TCA and planting density.

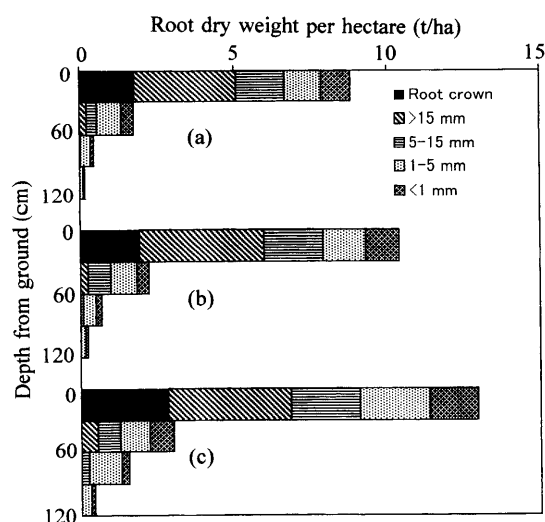


Fig. 5. Effect of planting density on vertical root distribution in 11-year-old 'Starking Delicious' apple trees grafted on M.26. Based on the data shown in Table 2, root dry weight per hectare at each depth was calculated as: root dry weight per tree at each depth $\times$ planting density. (a), 623 trees/ha; (b), 1185 trees/ha; (c), 3178 trees/ha.

ような1 ha当たり根重と栽植密度の関係をロジスチック理論に基づいて解析した。

まず、幹断面積 (θ) と栽植密度 (ρ) の逆数関係について検討した結果、 $1/\theta$ と ρ との間には、各台木樹とも1%水準で有意な相関係数が得られ、次の逆数式の成立が認められた (データ省略)。

$$1/\theta = Ap + B \quad (4)$$

ただし、 A と B は樹齢や台木によって変化する係数。

次に、1 ha 当たり根重 ($\bar{R}$) は、

$$\bar{R} = R\rho \quad (5)$$

と定義されるので、1 ha 当たり根重 ($\bar{R}$) と栽植密度 (ρ) の関係は、式 (3)、(4) および (5) から、

$$\bar{R} = Hp/(Ap + B)^h \quad (6)$$

が導かれる。

H , h , A および B は求められているので (第4表)、式 (6) の $\log \bar{R} \sim \log \rho$ 曲線が描ける。第6図は、樹齢12年生の M.9 と MM.106 台木樹における実測値に式 (6) で計算した曲線をあてはめたものである。両台木樹とも、式 (6) で描いた曲線は実測値の動きを良くあらわし、式 (6) が1 ha 当たり根重の密度効果式として適合性の高いことが認められた。

また、第6図からは、1 ha 当たり根重を最大にする栽植密度 (ρ_{Rpk}) が存在することがわかる。 ρ_{Rpk} の存在は、相対成長係数 $h > 1$ から予測できるが (穂積・篠崎, 1960)、その値は式 (6) の微分形 $= 0$ から得られる次式で与えられる。

$$\rho_{Rpk} = B/A(h - 1) \quad (7)$$

以上の結果から、1 ha 当たり根重は栽植密度の増加に

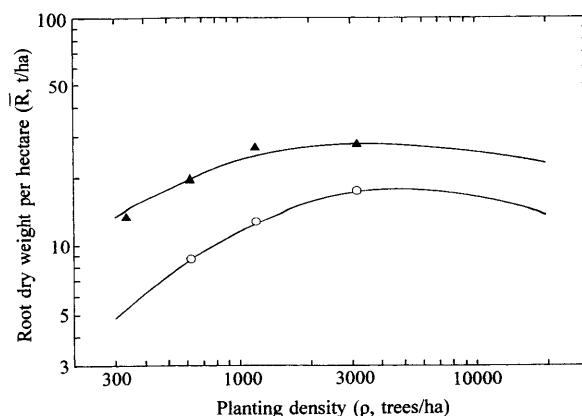


Fig. 6. Relationship between root dry weight per hectare ($\bar{R}$) and planting density (ρ) of 12-year-old 'Starking Delicious' apple trees grafted on M.9 ($\circ$) and MM.106 ($\blacktriangle$). The $\log \bar{R} \sim \log \rho$ relations on each rootstock are well fitted by the curves given by $\bar{R} = Hp/(Ap + B)^h$ (equation 6).

伴って増加するが、 ρ_{Rpk} を境にして減少に転じることが明らかになった。また、式 (7) によって樹齢12年生の M.9 と MM.106 台木樹の ρ_{Rpk} を計算すると、それぞれ4760 樹/ha と 3205 樹/ha が得られ、わい化度の弱い台木樹ほど ρ_{Rpk} が早く減少することが示された。

ところで、式 (6) で表される根の現存量と栽植密度の関係は、高密度域で一定化する枝の現存量や栽植密度の増加に伴って増加し続ける幹の現存量 (黒田・千葉, 2004) と明らかに相違していた。枝幹成長に関する密度効果については、既にパイプ・モデル説 (Shinozaki ら, 1964) によって解釈できることを報告した (黒田・千葉, 2004)。このような密度効果の生態学的解釈は、根の密度効果にもあてはまるものと考えられる。そこで、以下では、根成長に関する密度効果の生態学的解釈について考察することにする。

7. 根の成長に関する密度効果の生態学的解釈

リンゴ樹は忌地現象を起こす植物であり、その原因物質は根皮から分泌される phlorizin の分解物であるとされている (Börner, 1960)。したがって、 ρ_{Rpk} で根の現存量が低下し始めるのは、他感作用が関与している可能性が考えられる。事実、平野・中井 (1966) は高密植のモモ樹において、根の現存量が時間の経過に伴って減少することを認め、その原因が根から分泌される毒物質であることを報告している。

一方、植物はある限度以上の密度になると、個体間の競り合いにより劣勢個体が自然に間引かれる、いわゆる自己間引きを起こすことが知られている (依田, 1971)。しかし、本試験の高密度域では、背揃い現象 (黒田・千葉, 2000) や根の組織的融合など助け合い的な現象はみられたものの、自己間引きを起こすような競り合い現象はみられなかった。Koyama・Kira (1956) はダイズ個体群において、高密度状態でも自己間引きが起こり難い例

を観察し、このような個体群は大雨によって一斉に倒伏し、個体群が崩壊したことを報告している。一般に、自己間引きを起こさない個体群は共倒れ型個体群と呼ばれ、環境に対する抵抗性が弱いとされている(小川, 1980)。本試験でも、6～7月が低温・寡日照であった年に、高密度域の個体群では純生産量が著しく低下し、悪い環境に対して脆弱であったことが認められている(黒田ら, 1996)。

以上のことから、1 ha 当たり根重が ρ_{Rpk} を境に減少に転じるのは、リンゴ個体群が共倒れ型個体群としての生態的特性を有していることに起因し、その生態的特性は根分泌物由来の他感作用によるものと考えられる。すなわち、栽植密度が増加すると、根密度の増加に伴って根分泌物が蓄積し、やがて根成長の阻害が始まる栽植密度に達する。この栽植密度が ρ_{Rpk} であって、この密度から根の現存量が低下し始め、個体群の生育がしだいに脆弱化していくものと考えられる。これが式(6)が示す根成長に関する密度効果の生態学的解釈である。このように考えると、前述の M.9 と MM.106 台木樹における ρ_{Rpk} の差は、容易に理解できる。つまり、MM.106 台木樹の ρ_{Rpk} が M.9 台木樹のそれより低かったのは、MM.106 台木樹の根成長が M.9 台木樹よりおう盛なため(第3表)、その分、他感作用が早く現れた結果と考えられる。

わが国のリンゴわい化栽培では、 ρ_{Rpk} のような高密度での栽植様式は実在しないため、 ρ_{Rpk} が問題になるようなことはない。しかし、西ヨーロッパ諸国では、70000 樹/ha 植えのメドーオーチャードや 4000～8889 樹/ha 植えの超高密植栽培が重要な研究課題として検討されている(Jackson, 1989)。将来、このような超高密植栽培が実現した段階では、 ρ_{Rpk} が問題になってくるかもしれない。

摘 要

無剪定状態で管理した樹齢11～13年生のわい性および半わい性台木を利用したリンゴ‘スターキング・デリシャス’樹を用いて、根の成長に及ぼす栽植密度の影響について検討した。330樹/ha区の根系は太い側根と下垂根で構成されていたが、3178樹/ha区では主に側根であった。根系幅は栽植密度の増加に伴って減少したが、隣接樹の根系における交差深度は増加した。3178樹/ha区では隣接樹の根系間で根組織の癒着現象が観察された。根系幅/樹冠幅比は栽植密度の増加に伴って減少し、根系幅の方が樹冠幅より密度効果を受けやすいことが示された。根重の垂直分布比率は栽植密度による影響が認められなかったが、1樹当たり根重は各層とも栽植密度の増加に伴って減少し、その減少は0～30 cm層の大根で著しかった。1樹当たり根重(R)は各台木樹とも、栽植密度(ρ)の増加に伴って減少した。R と ρ の関係は、次の逆数式によって表された。

$$1/R = A_R \rho + B_R \quad (1)$$

ただし、 A_R と B_R は樹齢や台木によって変化する係数。幹断面積(0)と1樹当たり根重(R)の関係は各台木樹とも、 $h > 1$ である次の相対成長式で表された。

$$R = H\theta^h \quad (3)$$

ただし、H は台木によって変化する係数。1 ha 当たり根重は1樹当たり根重と異なり、各層とも栽植密度の増加に伴って増加し、その増加は小・細根で顕著であった。1 ha 当たり根重(R)は各台木樹とも、栽植密度(ρ)の増加に伴って増加した。 $\bar{R}$ と ρ の関係は、式(3)の $R = H\theta^h$ 、式(4)の $1/\theta = A\rho + B$ および式(5)の $\bar{R} = R\rho$ から導かれる式(6)によく当てはまった。R を最大にする栽植密度(ρ_{Rpk})は式(7)で与えられる。

$$\bar{R} = H\rho/(A\rho + B)^h \quad (6)$$

$$\rho_{Rpk} = B/A(h-1) \quad (7)$$

ただし、A と B は樹齢や台木によって変化する係数。以上の結果から、1 ha 当たり根重は栽植密度の増加に伴って増加するが、 ρ_{Rpk} において減少に転じることが示された。

謝 辞 本試験の実施に際して、多大のご援助を頂いた元農林水産省北海道農業試験場技官の佐藤忠治氏、谷口 諒氏および田中久夫氏に深く感謝の意を表します。

引用文献

- Atkinson, D. 1978. The use of soil resources in high density planting systems. *Acta Hort.* 65: 79–89.
- Atkinson, D., D. Naylor and G. A. Coldrick. 1976. The effect of tree spacing on the apple root system. *Hort. Res.* 16: 89–105.
- Börner, H. 1960. Liberation of organic substances from higher plants and their role in the soil sickness problem. *Bot. Rev.* 26: 393–424.
- Boswell, S. B., C. D. McCarty and L. N. Lewis. 1975. Tree density affects large-root distribution of ‘Washington’ navel orange trees. *HortScience* 10: 593–595.
- Coker, E. G. 1958. Root studies. XII. Root systems of apple on Malling rootstocks on five soil series. *J. Hort. Sci.* 33: 71–79.
- 平野 暁・中井滋郎. 1966. 果樹を密植した場合における根分泌物の影響. *園学雑.* 35: 1–7.
- 穂積和夫・吉良竜夫・篠崎吉郎. 1958. クサフヨウの生長におよぼす光の強さと個体密度の影響. ふたつの線型生長要因間の相互作用を中心とした解析. *生理生態.* 8: 36–49.
- 穂積和夫・篠崎吉郎. 1960. 植物生長のロジスチック理論. p. 272–304. 吉良竜夫編著. *生態学体系 2 上*. 古今書院. 東京.
- Jackson, H. E. 1989. World-wide development of high density planting in research and practice. *Acta Hort.* 243: 17–27.

- Kaufmann, M. R., S. B. Boswell and L. N. Lewis. 1972. Effect of tree spacing on root distribution of 9-year old ‘Washington’ navel oranges. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 97: 204–207.
- Koyama, H. and T. Kira. 1956. Intraspecific competition among higher plants. VIII. Frequency distribution of individual plant weight as affected by the interaction between plants. *J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. D7*: 73–94.
- 黒田治之・千葉和彦. 1999. わい性および半わい性台木利用リンゴ樹の葉量生長に及ぼす栽植密度の影響. *園学雑.* 68: 312–320.
- 黒田治之・千葉和彦. 2000. わい性および半わい性台木利用リンゴ樹における花芽形成に及ぼす栽植密度の影響. *園学雑.* 69: 298–307.
- 黒田治之・千葉和彦. 2002. M.26 わい性台木利用リンゴ樹における生産構造および光環境に及ぼす栽植密度の影響. *園学雑.* 71: 544–552.
- 黒田治之・千葉和彦. 2004. わい性および半わい性台木利用リンゴ樹における枝幹成長と栽植密度との関係. *園学雑.* 73: 250–258.
- 黒田治之・千葉和彦・西山保直. 1997. わい性および半わい性台木利用リンゴ樹における栽植密度と果実収量の関係. *園学雑.* 66: 35–43.
- 黒田治之・西山保直・千葉和彦. 1996. わい性および半わい性台木利用リンゴ樹における栽植密度と生長の関係. *園学雑.* 65: 227–236.
- 三浦小四郎. 1950. 樹形を異にせる苹果樹の根群. *園学雑.* 19: 85–88.
- 小川房人. 1980. 個体群の構造と機能 (植物生態学講座 5). 朝倉書店. 東京.
- Shinozaki, K. and T. Kira. 1956. Intraspecific competition among higher plants. VII. Logistic theory of C-D effect. *J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. D7*: 35–72.
- Shinozaki, K. and T. Kira. 1961. The C-D rule, its theory and practical uses. *J. Biol. Osaka City Univ.* 12: 69–82.
- Shinozaki, K., K. Yoda, K. Hozumi and T. Kira. 1964. A quantitative analysis of plant form—The pipe model theory. I. Basic analyses. *Jap. J. Ecol.* 14: 97–105.
- 依田恭二. 1971. 森林の生態学. 築地書房. 東京.