

マメガキの果実数に及ぼす分枝構造の影響

城田徹央, 孝森博樹, 岡野哲郎

信州大学農学部

Effects of Branching Architecture on
the Reproduction Properties of *Diospyros lotus* L.

Tetsuoh SHIROTA, Hiroki KOHMORI, Tetsuo OKANO

Faculty of Agriculture, Shinshu University

Summary: We investigated size and number of *Diospyros lotus* L. fruits on 3 years old branches from the view point of module construction. The fruits were found on the current shoot which has intermediate shoot length. On the other hand, number of fruits on the branch depends on the number of current shoot, which has positive correlation with the branch diameter and negative one with the current branch length. These reproductive properties of *D. lotus* on the shoot and branch levels support the concept on functional differentiation of vegetation and reproduction growth.

キーワード：マメガキ, 果実生産, 当年枝, 樹形, 機能分化

Keywords: *Diospyros lotus* L., fruits production, current shoot, tree architecture, functional differentiation

1. はじめに

マメガキ (*Diospyros lotus* L.) は古く中国から渡来したといわれ、シナノガキと呼ばれることがある(柴田ら 1957)。柿渋採取のために栽培された落葉高木である(村田 1989)。なお、干したものが食用に供されるという記載がある一方で(柴田 1957)、渋くて生食できないとする記載もある(橋本 2001)。雌雄異株であり(村田 1989)、信州大学農学部構内ではヒノキ林の林縁部に雌株1個体のみが認められているだけであるが、2015年秋に着果が確認されていることから近隣に雄株があるか、もしくは単性でも着果が可能かのいずれかであると考えられる。

マメガキの雌花は葉腋に単生するため(村田 1989)、当年枝のみに観察される。果実は径約 1.5cm の球形で、当年枝に1から3個が着生し(橋本 2001)、秋に黄色に熟し、さらに霜に会うと黒紫色に変化する(柴田 1957, 村田

1989)。一般に、樹木は当年枝などの基本構成単位(モジュール)が反復構成されることで成長する複合的生物である(Halle *et al.* 1978, 石井ら 2006, 城田 2011)。モジュールには自律性や局所性が認められることが多く、着花から登熟に至る過程においても、実の登熟には主にその当年枝から物質分配が行われる(Hasegawa *et al.* 2003, 長谷川 2003)。このため、当年枝に着果するマメガキにおいても、着果の有無、数、サイズには当年枝の属性が反映されることが考えられる。

ただし、ヤマハンノキの例では、大きなサイズの当年枝では栄養成長に特化しているため繁殖への投資を行っておらず、むしろ中程度の大きさの当年枝でより多くの着果が認められることが報告されている(Hasegawa and Takeda 2001)。これらの先行研究から着果の有無、果実のサイズのいずれも当年枝の特性を強く受けると考

えられる。本研究の最初の目的は、マメガキにおいても当年枝のサイズに依存して着果の有無や果実のサイズや形状の特性が規定されているかどうかを明らかにすることである。

一方で、樹木、灌木を問わず、より大きな枝のレベルで考えたとき、着果量は枝の太さと正のアロメトリー関係にあることが知られている (Peters *et al.*, 1988)。一般に、樹木の枝の太さは当年枝数と強い相関を示すことが知られており (Suzuki 2003)、当年枝の数が着果数と関係があることを示唆している。本研究の第二の目的は、マメガキにおいて3年生枝を対象に着果数に及ぼす枝のサイズや当年枝数の影響を調べ、当年枝レベルで調査したサイズと着果の有無との関係との整合性を考察することである。

2. 供試個体と方法

農学部構内に自生する樹高 10.1 m、胸高直径 11.7 cm のマメガキ 1 個体を供試個体とした。2015 年 11 月 11 日に着果当年枝のサイズ計測と果実サイズの計測を、同年 11 月 12 日に3年生枝の果実数の計測を行った。いずれの計測においても、供試されたサンプルは高さ 3 m から 5 m の樹冠下部から中部の範囲から得られた。それぞれのサンプルは林縁側および林内側、樹冠先端および樹冠内部など異なる樹冠部位からランダムに採取した。

着果当年枝と果実形態の計測には3年生枝 3 本を供した。これらの枝の枝長および基部の枝径は、それぞれ 37, 52, 48 cm および 7.0, 7.2, 9.9 mm である。まず、それぞれの枝に着生する全ての当年枝 48 本を対象として、当年枝長と着果数を計測した。次に、着果していた全ての果実 20 個を対象に2方向の果実直径と果実長をデジタルノギスによって計測した。果実の2方向の直径の幾何平均を求め果実径とし、果実長をこの果実径の平均値で除した値を果実形状比とした。

3年生枝の着果数の計測では、25本の枝を対象とした(以下、枝と称する)。全ての枝について、基部の直径をデジタルノギスで計測し枝径とした。また枝の基部から先端までの長さを折れ尺で計測し、枝長とした。それぞれの枝について当年枝数と果実の数をカウントし、さらにもっとも長い当年枝の長さをその枝の最大当年枝長とした。

当年枝レベルでは、当年枝を着果の有無によって区別し、当年枝長の違いをヒストグラムによって比較した。また着果の認められる当年枝については、当年枝長と果実サイズとの相関関係を分析した。

枝レベルでは、まず当年枝数を推定するアロメトリー

モデルを、AIC を判断基準に選択した。目的変数は当年枝数の対数値であり、説明変数は枝径、枝長および最大当年枝長の対数値とその組み合わせである。RM1 から RM3 が単回帰であり RM4 から RM6 が2変数の重回帰である。同様に果実数を推定するアロメトリーモデルを、AIC を判断基準に選択した。目的変数は果実数の対数値であり、説明変数は枝径、枝長、最大当年枝長および当年枝数とその組み合わせである。RM7 から RM10 が単回帰であり RM11 から RM16 が2変数の重回帰である。

3. 結果

3.1. 果実のサイズと形状

図-1 に果実径と果実長との関係を示した。一部、果実径のみが大きくなっている外れ値のある散布図となったが、概ね直線関係が成立していた。果実径の平均値 (95%信頼区間) は 16.6 cm (15.6~17.8 cm)、果実長の平均値 (95%信頼区間) は 15.2cm (14.4~16.1 cm) であり概ね球形であるといえた。ただし、図1において大半の果実が 1:1 ラインを下回っており、果実径と果実長を対応のある t 検定によって比較すると、果実長が有意に小さかった ($t=3.997$, $p<0.001$)。その程度は図1からは 1:1 関係をやや下回る程度であった。

さらに、図-2 に果実の形状比のヒストグラムを示した。全体の 75%にあたる 15 個の果実が 0.9 から 1.0 の範囲にあり、果実形状比の平均値は 0.918、その 95%信頼区間は 0.880~0.954 と 1.0 を下回っていた。すなわち、今回調査したマメガキの果実形状はほぼ球形ではあるものの、果実幅が若干下回っていたといえる。

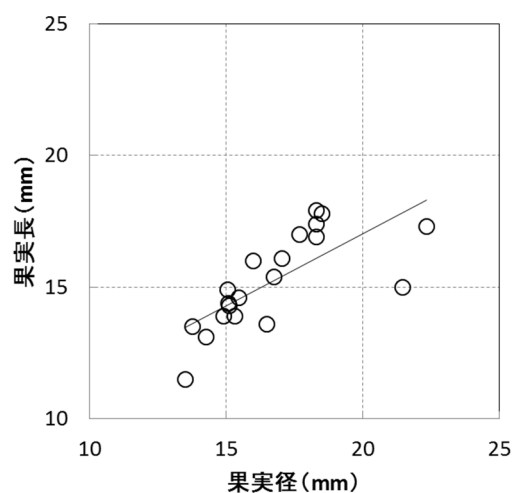


図-1. マメガキの果実径と果実長の関係

相関係数は 0.7288 ($p<0.001$)であった。

3.2. 果実が着生している当年枝の長さ

図-3 に 3 本の枝に含まれる全ての当年枝の長さの頻度分布を示した。当年枝の長さの最小値、最大値および平均値は、それぞれ 1.2 cm, 17.2 cm および 7.2 cm であった。このなかで着果が認められたのは、それぞれ 3.0 cm, 14.9 cm および 7.4 cm と比較的広い範囲にあった。全体の当年枝数 50 本のうち着果が認められたのは 20 本と 40%であったが、着果率は当年枝のサイズによって異なっていた。すなわちサイズが小さいところで低く、12-14 cm のサイズクラスでピークを示した。ただしこのサイズクラスでは得られた当年枝のサンプル数そのものが小さいので、その前後のサイズクラスの状態を考慮しての判断である。また着果率の分布は左に裾野を引くものであった。

図-4 に着果の認められる当年枝について、当年枝長と果実長および果実径の関係を示した。いずれについても当年枝長との相関は認められなかった。なお、着果の認められる全ての当年枝において、サイズに関わらず着果数は 1 であった。

3.3. 枝のサイズと当年枝長および果実数の関係

図-5 に枝径、枝長および最大当年枝長の関係を示した。それぞれ高い正の相関を示しており、さらにアロメトリ係数は 1 に近い値を示していた。図-6 に枝径、枝長および最大当年枝長に対する当年枝数の関係を示した。有意な正の相関関係が得られたが、図-5 に示した関係と比べると相関は相対的に低かった。表-1 に当年枝数の対数値を目的変数とする回帰モデルの諸統計量を示した。AIC が最小となったのは RM5 であり、このモデルでは枝径と最大当年枝長の対数値が説明変数として選ばれた。一方、次に AIC が小さかったのは枝径の対数値を説明変数とする RM1 であった。両者の AIC の差は 2.34 であり、RM5 は RM1 よりも優れたモデルであると判断された。表-2 に各モデルの係数の値を示した。選択された RM5 の説明変数のうち、枝径の係数の推定値はプラスであり 0.1%水準で有意であった。一方、最大当年枝長の係数の推定値はマイナスであり、p 値は 0.053 と 5%水準では有意ではなかった。

図-7 に枝径、枝長、最大当年枝長および当年枝数に対する果実数の関係を示した。当年枝数との相関係数が最も高く ($p < 0.001$)、有意ではなかった最大当年枝長との相関係数が最も低く ($p = 0.053$)、これらの相関係数の間には有意な差が認められた ($p = 0.001$)。表-1 に果実数の対数値を目的偏とする回帰モデルの諸統計量を示した。AIC が最小となったのは RM10 であり、そして RM16, RM13 の順となった。RM10 と RM16 および RM13 と

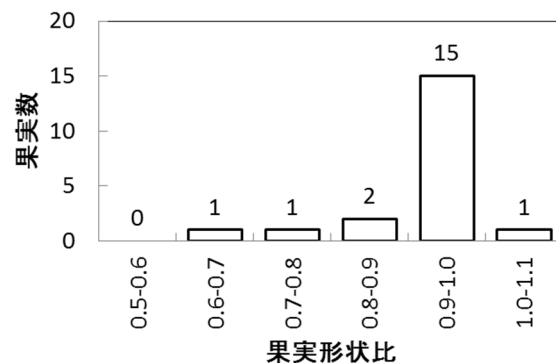


図-2. マメガキの果実形状比の頻度分布

全サンプル数は 20 個である。果実形状比の平均値とその 95%信頼区間は、それぞれ 0.918 および 0.883~0.954 であった。

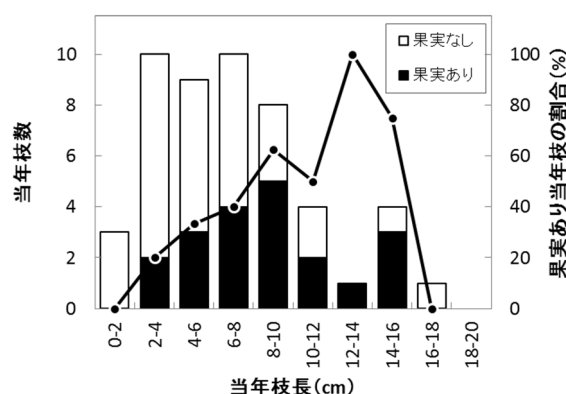


図-3 果実の有無で区分した当年枝長の頻度分布

全サンプル数は 50 本であり、うち 20 本に果実が着生していた。折れ線は各サイズクラスにおける果実あり当年枝の割合を示している。

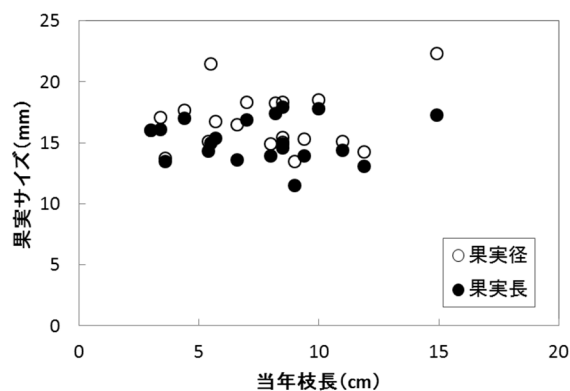


図-4 当年枝長と果実径および果実長の関係

当年枝長と果実径および果実長の間には有意な相関は認められなかった。果実径: $r = 0.179$, $p = 0.449$, 果実長: $r = 0.008$, $p = 0.971$ 。

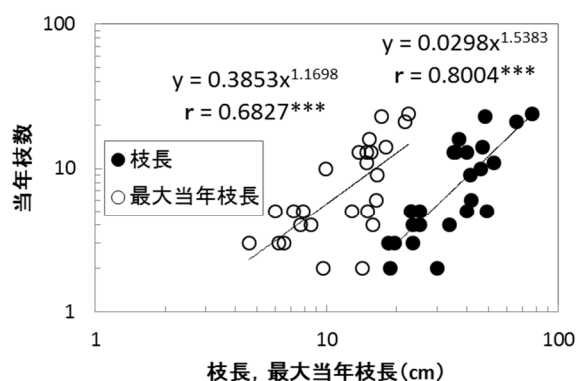
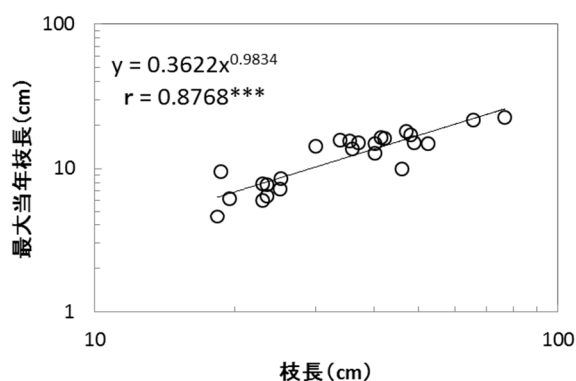
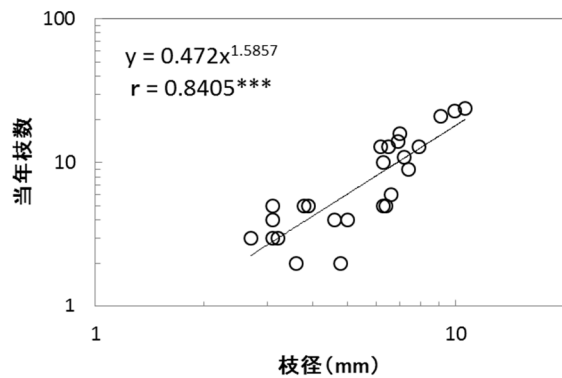
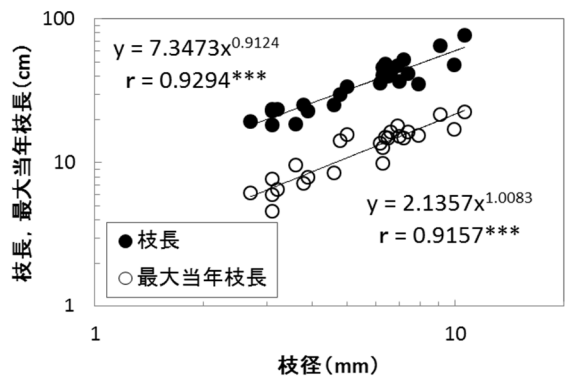


図-5 枝径, 枝長および当年枝長の関係(対数軸)
*** : $p < 0.001$

図-6 枝径, 枝長, 当年枝長に対する当年枝数の関係
(対数軸)
*** : $p < 0.001$

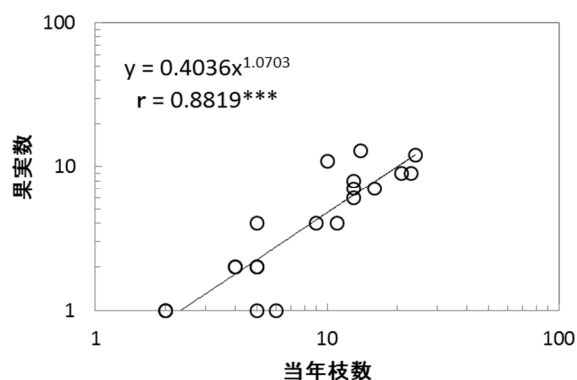
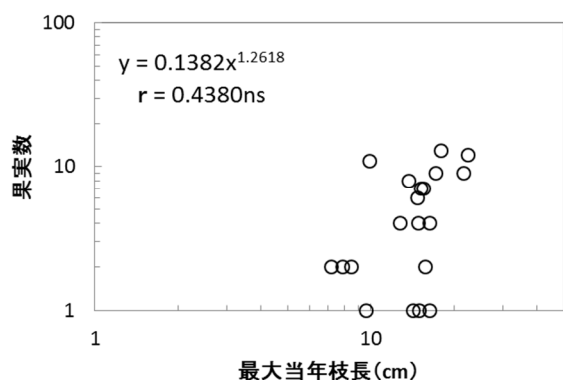
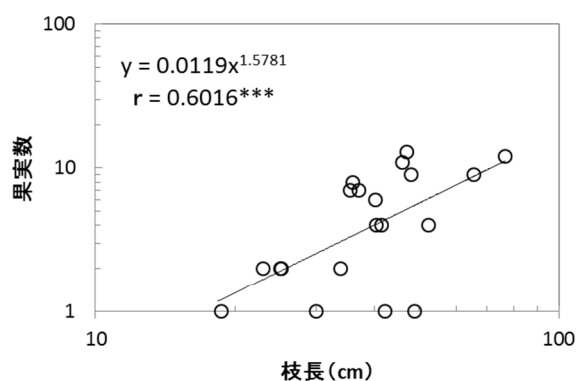
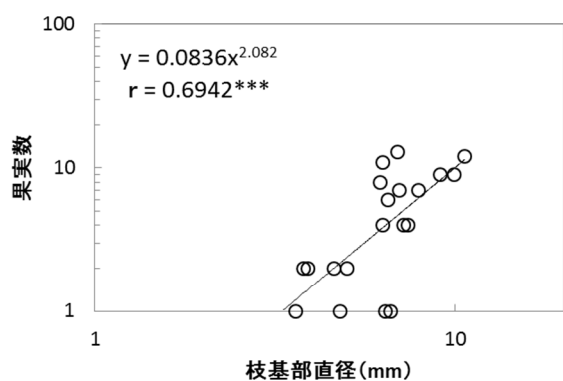


図-7 枝径, 枝長, 当年枝長に対する当年枝数の関係(対数軸)
*** : $p < 0.001$, n.s. : $p > 0.05$

のAICの差は、それぞれ0.79, 0.94と2.0未満であった。また調整済み決定係数はそれぞれ0.765, 0.766および0.764と大差なかった。それぞれのモデルの説明変数を見るとRM10は当年枝数の対数値のみを説明変数とする単回帰, RM16は当年枝数と最大当年枝長の対数値を説明変数とする重回帰, RM13は当年枝数と枝径の対数値を説明変数とする重回帰である(表-2)。すなわち当年枝数を説明する最尤モデルであるRM5における説明変数である最大当年枝長と枝径が、それぞれRM10の説明変数に加わってRM16とRM13になっているだけである。ただしRM16およびRM13における最大当年枝長および枝径の係数は有意ではなかった(それぞれ $p=0.318$ および $p=0.349$)。なおRM10の当年枝数の対数値の係数は1.070であることから、着果数は当年枝数にほぼ比例しているといえる(表-2, 図-7)。

4. 考察

4.1. 当年枝サイズと着果特性

マメガキの球果は直径約1.5cmの球形とされるが(橋本2001), 本研究ではやや大きく、また果実径が果実長をやや上回った(図-1, 図-2)。また、橋本(2001)によると、当年枝に1個から3個が着生するとされるが、本研究で

は当年枝に1個のみが着生しており、複数個が着生しているケースはなかった。本研究のサンプルが樹冠下部から中部の限定的な範囲からしか得られなかったことに起因するのか、個々のサイズが大きめであったことによるのか、あるいは他の要因が関与しているのかは不明であり、今後の課題である。

着果率は当年枝サイズに対して均一ではなく、Hasegawa and Takeda (2001)と同様に小さな当年枝サイズと大きな当年枝サイズで着果率が低くなった。ただし本研究において着果率は左に裾野を引く曲線を描いたため(図-3), 大きなサイズクラスにおける抑制的な影響よりも、小さなサイズクラスでの抑制的な影響の方が相対的に顕著に顕れていると考えられる。

一方で、着果サイズおよび果実形状は当年枝サイズに影響を受けていなかった(図-4)。いずれの当年枝サイズにおいても一つの果実のみが着生しており、着果している当年枝サイズは比較的広く(図-3), 加えて当年枝のみから登熟に必要な物質が分配された(Hasegawa *et al.* 2003, 長谷川 2003)と仮定すると、着果した当年枝のうちサイズが大きなものは残りの物質を翌年の成長に貯蔵しているか、他のシュートへと転流させていると考えられる。

4.2. 枝サイズと着果数の関係

着果数を推定するモデルとしてAICが最も低かったのは当年枝数のみを説明変数とするRM10であった。しかしながらRM10のAICはRM16およびRM13のそれと大きく異ならなかった。これらの違いは変数に最大当年枝長や枝径を含むことであるが、これらの変数は当年枝数を推定するモデル(RM5)の説明変数でもある。すなわち最大当年枝長や枝径によって当年枝数が推定される(RM5), 当年枝数によって果実数が推定される(RM10)。一方で、RM16やRM13の位置づけとしては、RM5からRM10への一連の流れの中で、果実数を補足的に説明

表-1 当年枝数および果実数の対数値を従属変数とする回帰モデルの統計量

Model	従属変数 (対数値)	独立変数 (対数値)	F値	p値	調整済み 決定係数	AIC
RM1	当年枝数	枝径	55.34	<0.001	0.694	-10.51
RM2	当年枝数	枝長	41.01	<0.001	0.625	-5.46
RM3	当年枝数	最大当年枝長	20.08	<0.001	0.443	-4.44
RM4	当年枝数	枝径, 枝長	26.82	<0.001	0.683	-8.75
RM5	当年枝数	枝径, 最大当年枝長	33.57	<0.001	0.731	-12.85
RM6	当年枝数	枝長, 最大当年枝長	19.75	<0.001	0.610	-3.57
RM7	果実数	枝径	16.75	<0.001	0.453	11.46
RM8	果実数	枝長	10.21	0.005	0.327	15.62
RM9	果実数	最大当年枝長	4.27	0.053	0.147	20.35
RM10	果実数	当年枝数	62.98	<0.001	0.765	-5.46
RM11	果実数	枝径, 枝長	8.03	0.004	0.425	13.31
RM12	果実数	枝径, 最大当年枝長	10.85	<0.001	0.509	10.16
RM13	果実数	枝径, 当年枝数	31.82	<0.001	0.764	-4.53
RM14	果実数	枝長, 最大当年枝長	4.97	<0.001	0.295	17.41
RM15	果実数	枝長, 当年枝数	31.07	<0.001	0.760	-4.15
RM16	果実数	最大当年枝長, 当年枝数	32.12	<0.001	0.766	-4.67

表-2 当年枝数および果実数の対数値を従属変数とする回帰モデルの係数

Model	従属変数 (対数値)	切片			枝径(対数値)			枝長(対数値)			最大当年枝長(対数値)			当年枝数(対数値)		
		推定値	s.e.	P値	推定値	s.e.	P値	推定値	s.e.	P値	推定値	s.e.	P値	推定値	s.e.	P値
RM1	当年枝数	-0.326	0.160	0.053	1.586	0.213	<0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-
RM2	当年枝数	-1.525	0.371	<0.001	-	-	-	1.538	0.240	<0.001	-	-	-	-	-	-
RM3	当年枝数	-0.414	0.283	0.157	-	-	-	-	-	-	1.170	0.261	<0.001	-	-	-
RM4	当年枝数	-0.562	0.544	0.313	1.337	0.588	0.033	0.272	0.599	0.654	-	-	-	-	-	-
RM5	当年枝数	-0.022	0.211	0.918	2.516	0.497	<0.001	-	-	-	-0.922	0.452	0.053	-	-	-
RM6	当年枝数	-1.588	0.428	0.001	-	-	-	1.678	0.510	0.003	-0.142	0.454	0.758	-	-	-
RM7	果実数	-1.078	0.409	0.017	2.082	0.509	<0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-
RM8	果実数	-1.924	0.786	0.025	-	-	-	1.578	0.494	0.005	-	-	-	-	-	-
RM9	果実数	-0.859	0.699	0.235	-	-	-	-	-	-	1.262	0.611	0.053	-	-	-
RM10	果実数	-0.394	0.130	0.007	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.070	0.135	<0.001
RM11	果実数	-0.788	0.918	0.402	2.474	1.223	0.059	-0.379	1.070	0.727	-	-	-	-	-	-
RM12	果実数	0.413	0.544	0.458	3.420	0.905	0.002	-	-	-	-1.519	0.869	0.099	-	-	-
RM13	果実数	-0.099	0.333	0.770	-0.613	0.636	0.349	-	-	-	-	-	-	1.281	0.257	<0.001
RM14	果実数	-1.936	0.805	0.028	-	-	-	1.879	0.860	0.043	-0.408	0.945	0.671	-	-	-
RM15	果実数	0.039	0.579	0.947	-	-	-	-0.341	0.444	0.453	-	-	-	1.188	0.205	<0.001
RM16	果実数	-0.021	0.385	0.958	-	-	-	-	-	-	-0.411	0.400	0.318	1.174	0.168	<0.001

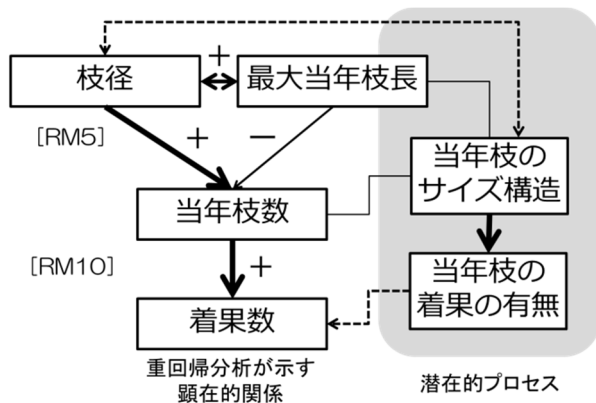


図-8 果実数を規定する要因

する変数として最大当年枝長や枝径が採択されていると解釈される。しかしながら RM5 で一度これらの変数が用いられていることを考慮すると、重複して説明変数が用いられることとなり、好ましいものとは言えない。したがって、複合的な共分散構造を持つモデルとしては、RM5 によって枝径と最大当年枝長から当年枝数を、RM10 によって当年枝数から果実数を推定するものが妥当であると考えられる (図-8)。

しかしながら、この重回帰モデルが示すプロセスは顕在的關係に過ぎずメカニズムを表現するものではない。潜在的プロセスとしては枝径と当年枝長が当年枝のサイズ構造を決定し、これと当年枝サイズと着果率との関係 (図-3) から当年枝の着果の有無が決定され、その枝の果実数が決定されるのであろう (図-8)。この場合、最大当年枝長と当年枝数は、いずれも当年枝のサイズ構造のパラメータとして位置付けられる。枝径が大きければ最大当年枝長が大きく (図-5)、また当年枝数も多いが (図-6)、同じ枝径であれば最大当年枝長と当年枝数は緩やかなトレードオフの関係にあると推察される。このことは、当年枝数が着果数を推定する最も良い指標であることを考慮すると、最大当年枝長と着果数が緩やかなトレードオフの関係にあることを示している。この最大当年枝長が大きくなるときに着果数が減少するというモデルは、大きな当年枝では着果が認められなかったこと (図-3) と整合性を持つと考えられる。その検証のためには、当年枝のサイズ構造を調べた上でシミュレーションを行うという厳密な手順が必要である。

謝辞

本研究を遂行するに当たり信州大学農学部 三木敦朗 助教にはフィールド調査にご助力いただいた。ここに記し感謝の意を表する。

【引用文献】

- 1) Halle, F.R., Oldeman, R.A.A., and Tomlinson, P.B. (1978) Tropical trees and forests: An architectural analysis. 441pp, Springer-Verlag, Berlin.
- 2) 長谷川成明(2003)「樹体内の光合成産物の移動と樹木のモジュール性」 生物科学 54, 147-153.
- 3) Hasegawa, S., Koba, K., Tayasu, I., Takeda, H. and Haga, H.(2003). Carbon autonomy of reproductive shoots of Siberian alder (*Alnus hirsuta* var. *sibirica*). J. Plant Res. 116(3). 183-188.
- 4) Hasegawa S. and Takeda H. (2001). Functional specialization of current shoots as a reproductive strategy in Japanese alder (*Alnus hirsuta* var. *sibirica*). Can. J. Bot. 79(1). 38-48.
- 5) 橋本郁三(2001)木の実・山菜事典1—木本・シダ編一, p.251, ほおずき書籍, 長野市.
- 6) 石井弘明・吉村謙一・音田高志(2006) 樹木生理学と森林群落動態をつなぐ樹形研究. 日本森林学会誌 88.290-301.
- 7) 村田 源(1989) カキノキ科, 佐竹義輔・亘理俊次・原 寛・富成忠夫 (編) 日本の野生植物. 木本II. p.165, 平凡社, 東京.
- 8) Peters, R.H., Cloutier, S. Dubé, D. Evans, A. Hastings, P. Kaiser, H. Kohn, D. Sarwer-Foner, D. (1988) The allometry of the weight of fruit on trees and shrubs in Barbados. *Oecologia* 74:612-616.
- 9) 柴田桂太 (編著) (1957)資源植物事典, pp.726-727, 北隆館, 東京.
- 10) 城田徹央(2011) 樹形づくりを観察する, 森林サイエンス 2, pp.14-33, 川辺書林, 長野市.
- 11) Suzuki, M. (2003) Size structure of current-year shoots in mature crowns. *Ann. Bot.* 92: 339-347.

(原稿受付 2016. 3. 7)