

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 26 日現在

機関番号：18001

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2012～2014

課題番号：24580224

研究課題名(和文) 琉球列島に分布する有用樹木の繁殖資源の配分と安定同位体による豊凶メカニズムの解明

研究課題名(英文) Use of the stable isotope technique to investigate the mechanism underlying variation in fruit production and the allocation of reproductive resources in evergreen tree in the Ryukyus Islands

研究代表者

谷口 真吾 (Taniguchi, Shingo)

琉球大学・農学部・教授

研究者番号：80444909

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：亜熱帯に分布する常緑樹のリウキュウコクタンにおいて、果実の豊凶が発生するメカニズムを検討した。リウキュウコクタンの豊作年と並～凶作年の2年間とも、繁殖モジュールの葉を全摘葉した枝は無摘葉の繁殖枝と比べて、ほぼ同数、同サイズの果実が生産された。このため、当年葉での光合成産物が樹体内をどのように転流するのかを¹³C安定同位体のトレース実験で追跡した。同時に葉、枝、果実に含まれる可溶性全糖などを定量した。その結果、常緑樹では結実の年変動の違いによって、当年葉で生産された光合成産物の転流パターンが異なった。さらに、果実生産に配分される当年生ならびに貯蔵性の炭水化物の利用形態が異なることが判明した。

研究成果の概要(英文)：We investigated the mechanism underlying variation in fruit production in the subtropical evergreen tree *Diospyros ferrea*. During a year of abundant fruit production and during 2 years of moderate fruit production in *Diospyros ferrea*, a fully defoliated reproductive module branch produced the same number of fruit and of the same size as did an undefoliated reproductive branch. Therefore, we tracked the transport of the photosynthesis product within the branch, using ¹³C stable isotope tracer experiments. We also quantified total soluble sugar, in the leaves, branches, and fruit. Our results suggested that, in evergreen trees, the pattern of the transportation of the photosynthesis product generated by the leaves in a year differs according to the differences in annual fruiting fluctuation. Similarly, the fate of the photosynthesis product differs as stored carbohydrate and current-year carbohydrate allocated to fruit production.

研究分野：繁殖生理生態学、森林生態学、造林学

キーワード：開花結実 繁殖資源 光合成産物 転流 安定同位体 果実生産 豊凶周期 リウキュウコクタン

1. 研究開始当初の背景

樹木の生活史において次世代を残す開花、結実、樹木の適応度が最大となるように有限の繁殖資源を配分し、受粉や種子散布が効率的に行われるように繁殖器官の数と配置を決定している(菊沢, 1995; 矢原, 1995)。繁殖資源の配分と豊凶現象に関する研究動向として、樹木のシュート(生育期間中の伸長部分)の器官ごとに貯蔵同化物量と当年葉の光合成産物量をめぐる相互作用に関する研究に集約される。Stoll and Schmid (1998)、Takenaka (2000)、Henriksson (2001)は、樹木内の光合成産物の流れを日当たりの良い枝と光不足である日陰の枝で比較した結果、有機物は日当たりの良い枝に優先的に流れており、日陰の枝に有機物は供給されず、むしろ乏しい同化物まで吸い上げられ枯死したとしている。Miyazaki *et al.* (2002)は、豊作年には繁殖枝内に蓄積されたデンプン量が減少するが、非繁殖枝ではデンプンの蓄積量に変化がないことを明らかにし、貯蔵資源の利用にユニット間での独立性を示唆している。このように、余剰の有機物は資源の足りないところに優先的に流れないことから、樹体を構成する枝単位のユニット(モジュール)は自律的あるいは独立の単位と考えられる。そして、繁殖段階でもモジュールはある程度自律した単位であり、この範囲内の光合成産物を優先的に繁殖器官へと配分する傾向が推察される。

ところが、Tuomi *et al.* (1988)は繁殖器官を着ける当年枝の葉の切除率と繁殖器官重量の減少量の間に関連がないことを示している。この結果は、他の枝からの光合成産物すなわち、繁殖資源の流入の可能性を示唆するものである。これは、繁殖時に他のモジュールからの資源配分も皆無でなく、同化物の配分パターンは枝葉の位置関係や他の諸条件によって大きく変わる可能

性が考えられる。しかし、繁殖における資源配分の収支からみた繁殖現象の一般化に十分なデータ蓄積があるとは言えない。

これまでに、果実の豊凶現象(豊凶周期)を解明すべく様々な諸仮説が提起され多くの樹種で検証されてきた。その研究の多くは豊凶現象の適応的意義の論考であり、繁殖資源の配分収支の面からの議論は少なく、豊凶の発生メカニズムの十分な解明に至っているとは言えない。繁殖に投資できる炭素資源のソースは、樹木の肥大成長で二次木部(柔組織)に逐次蓄積された貯蔵資源と当年葉の光合成によって生産された同化産物である。毎年、開花量や結実量に大きな年変動(豊凶現象、豊凶周期)のある樹種では豊作の翌年にシュートあるいは枝、幹の肥大成長が落ち込む現象が広く観察されてきた(Koenig and Knops, 2000)。この原因は豊作年の果実生産に大量の貯蔵資源を消費するため、翌年の肥大成長量が減少するものである。この議論はシュートレベルの肥大成長と繁殖の両方が前年に貯蔵された同化物を利用することを前提としている。しかし実際には、花や果実の生産に当年葉の同化産物を利用している樹種は多い(Stephenson, 1981; Marquis, 1988)。

亜熱帯性の常緑亜高木であるリュウキュウコクタン(*Diospyros ferrea*)に環状剥皮と摘葉処理を行った結果、全摘葉(100%摘葉)したモジュールでも果実の生産が認められた(西原, 2009; 比嘉, 2012)。この現象は、繁殖モジュール以外の他の枝からの転流によって繁殖資源がもたらされた可能性を示唆される。すなわち、近隣の枝から摘葉された枝に対して、光合成産物が転流により供給されたためと推察するが研究例は乏しく、常緑樹に見られる普遍的な現象であるとは根拠が少ないために現時点でも言い難い。さらに、結実年に利用される炭水化物の資源利用の仕方についても常緑

樹では研究例が乏しく、未解明である。

2. 研究の目的

高木性の常緑樹において、繁殖モジュールでの当年の光合成産物が樹体内をどのように転流するのかを明らかにすることを研究目的とした。得られる研究知見として、繁殖前年の貯蔵デンプン量と繁殖当年の光合成産物の転流を指標とし、果実の豊凶が発生するメカニズムを解明することにある。

このため、豊作年と並～凶作年の繁殖枝と非繁殖枝別の柔組織に貯蔵された同化物量（貯蔵デンプン）の時期別変動と当年葉で同化された光合成産物の果実への転流経路を安定同位体 ^{13}C トレース法で追跡した。さらに、豊作年であった 2010 年（比嘉, 2012）と並～凶作年であった 2013 年の結実の年変動と転流の現象を比較することによって、未知である常緑樹の繁殖資源の転流について解明した。そして、常緑樹において、いつ生産された炭水化物が繁殖資源として結実に利用されるのかを考察した。これらの研究結果から、開花、結実、果実生産に必要な繁殖資源の配分量を推定し、繁殖資源の配分収支から、琉球列島に分布する有用樹木の果実豊凶の発生メカニズムを検証することを試みた。

3. 研究の方法

1. 調査地と試験区の設定

調査地は、沖縄県中頭郡西原町の琉球大学農学部構内の緑地帯に設定した。供試木は 33 年生（2013 年現在）の植栽木（平均樹高 $4.6 \pm 0.64\text{m}$ 、平均胸高直径 $15.0 \pm 3.9\text{cm}$ ）を用いた。供試体は試験地から抽出した雌株 6 個体（No.208、No.21、No.133、No.110、No.119、No.123）を用いた。供試体 6 個体の平均樹高は $4.93 \pm 0.49\text{m}$ 、平均胸高直径は $14.6 \pm 4.05\text{cm}$ であり、リュウキュウコクタン個体群から平均的な樹高と胸高直径の個体を抽出

した。試験区（無剥皮+0%摘葉区、無剥皮+50%摘葉区、無剥皮+50%葉面積切断区、無剥皮+100%摘葉区、剥皮+0%摘葉区、剥皮+50%摘葉区、剥皮+50%葉面積切断区、剥皮+100%摘葉区）の設定は、つばみ期のうちに行った。摘葉処理を 2013 年 4 月 26 日から 4 月 29 日にかけて行い、環状剥皮は同年 5 月 1 日に行った。

2. 果実の肥大成長の経過観察

以前にリュウキュウコクタンの果実の肥大成長が観察されたのは 2010 年であった。本研究では、2013 年における果実の肥大成長を経時的に観察した。果実の肥大成長のフェノロジー観察は、2013 年の果実成長が 2010 年とどう異なるかを比較し、安定同位体 ^{13}C トレーサー実験の実施時期を同一にするために行った。調査は雌株 6 個体（無処理個体 3 個体、処理個体 3 個体）に対して幼果実期（6 月）から果実成熟期（9 月）まで実施した。調査個体から、幼果実が十分に着果しているモジュールを 5 モジュール/無処理個体と 3 モジュール/処理区をランダムに抽出し、ナンバリングした。モジュールに着果しているすべて果実に対して、デジタルノギスを用いて高さと幅を測定した。測定日の間隔は 3～7 日であった。

3. 安定同位体 ^{13}C によるトレーサー実験と同位体分析

安定同位体 ^{13}C を指標に光合成産物の動きを追跡することで、果実成熟のステージにおいて光合成産物がどの枝にどれだけ転流しているかを把握するため、2013 年 6 月（幼果実期）、7 月（果実成長最大期）、9 月（果実成熟期）の 3 時期にトレーサー実験を実施した。供試体は雌株 3 個体である。また、天然同位体の測定には、これまでに環状剥皮および摘葉処理を施したことのない正常な雌株 3 個体を用いた。安定同位体 ^{13}C の添加には $\text{Ba}^{13}\text{CO}_3$ （炭酸バリウム 純度 98% Cambridge Isotope Laboratories 製

CLM-466-5, CLM-466-PK) を用いた。トレーサー実験は 2013 年 6 月 17 日 (幼果実期)、7 月 16 日 (果実成長最大期)、9 月 9 日 (果実成熟期) の午前 7 時 ~ 11 時 (光合成が活発である時間帯) にかけて実施した。安定同位体 ^{13}C によるトレーサー実験で得られたサンプルの炭素安定同位体存在比分析は、SI サイエンス株式会社への依頼分析によった。

4. 葉、枝、果実に含まれる可溶性全糖、デンプンの定量

葉、枝に含まれる可溶性全糖量とデンプン量が結実年ごと、あるいはフェノロジーごとにどのように変化して果実に供給されるかを把握するため、2010 年に実施した先行研究 (比嘉, 2010) のサンプルと 2013 年の本研究の葉、枝、果実に含まれる可溶性全糖とデンプンの定量を行った。なお、2013 年のサンプリングはフェノロジー (幼果実期、果実成長最大期、果実成熟期) ごとの可溶性全糖量とデンプン量を比較するため、6 月 (幼果実期)、7 月 (果実成長最大期)、9 月 (果実成熟期) に行った。可溶性全糖の定量は定法によった。デンプンの定量はデンプン抽出から定量に至るまで総デンプン定量キット (メガザイム社製 TOTAL STARCH ASSAY KIT K-TSTA) を用いて分析を行った。

4. 研究成果

【豊作年 (2010 年) と並 ~ 凶作年 (2013 年) の果実生産数、果実成長の比較】

果実 1 個あたりの大きさ (果実の高さ、幅、乾重量) は 2010 年と 2013 年で同程度であった。枝乾重量あたりに生産された果実数は 2010 年で 2013 年の約 3 倍であった。このことから、2010 年は豊作年であり、2013 年は並 ~ 凶作年であったと評価される。

果実 1 個あたりの大きさ (果実の高さ、幅) は無剥皮区と剥皮区で傾向に違いはなかった。両区の 100% 摘葉区でやや小さくなる傾向が見られた。果実 1 個あたりの乾重量は、50% 葉面積切断区では 0% 摘葉区よりも大き

かった。100% 摘葉区では 0% 摘葉区よりもやや小さかった。枝乾重量あたりに生産された果実数は 0% 摘葉区で最も多かった。50% 摘葉区、50% 葉面積切断区、100% 摘葉区では 0% 摘葉区よりも少ない値であったが、この 3 処理区では大きな違いはなかった。このことから、環状剥皮や摘葉処理の程度の違いにより果実成長が著しく減少するようなことはなかったと考えられる。枝乾重量あたりの果実の生産数は、処理区ごとで大きく変わらなかった。このことから、環状剥皮や摘葉処理は、果実の生産数を減少させないと考えられる。

【豊作年 (2010 年) と並 ~ 凶作年 (2013 年) の安定同位体 ^{13}C トレーサー実験の結果】

豊作年であった 2010 年は 7 月 (果実成長最大期) のみで実験を行った。その結果、 ^{13}C を吸収させた無剥皮+0% 摘葉区、剥皮+0% 摘葉区で高濃度の ^{13}C が検出された。さらに、無剥皮+100% 摘葉区、剥皮+100% 摘葉区でも ^{13}C が検出された。一方、2013 年は 6 月 (幼果実期)、7 月 (果実成長最大期)、9 月 (果実成熟期) の 3 時期で実験を行った。3 時期すべてで、 ^{13}C を吸収させた無剥皮+0% 摘葉区、剥皮+0% 摘葉区で高濃度の ^{13}C が検出された。しかし、他処理区で検出された ^{13}C 値は非常に小さい値で、大気中に存在する ^{13}C の自然同位体比とほぼ同値であった。

この結果、2010 (豊作) 年では、 ^{13}C を吸収させた 0% 摘葉区以外に 100% 摘葉区 (主に果実) で自然同位体比より明らかに高い濃度の ^{13}C が検出された。2013 (並 ~ 凶作) 年では、 ^{13}C を吸収させた 0% 摘葉区でのみ、高い濃度の ^{13}C が検出された。2010 (豊作) 年では 0% 摘葉区で合成された ^{13}C 光合成産物が 100% 摘葉区に転流したためと考えられる。一方で 2013 (並 ~ 凶作) 年では 0% 摘葉区で合成された ^{13}C の光合成産物が他の処理区に転流されることなく、0% 摘葉区内だけで消費、貯蔵されたためと考えられる。このこと

から、2010（豊作）年では100%摘葉区に当年の光合成産物の転流があり、2013（並～凶作）年ではどの処理区にも転流がなかったと判断できる。

【豊作年（2010年）と並～凶作年（2013年）の葉、枝、果実に含まれる可溶性全糖量とデンプン量】

2010（豊作）年、2013（並～凶作）年とも、剥皮区において可溶性全糖量が多く認められた。さらに100%摘葉区においては、他処理区より可溶性全糖量が減少する傾向であった。さらに、2010（豊作）年、2013（並～凶作）年とも、剥皮区においてデンプンが多く認められた。さらに、100%摘葉区でデンプン量が減少する傾向であった。この結果、可溶性全糖量は、2010（豊作）年、2013（並～凶作）年ともに剥皮区で多かった。環状剥皮を施し、光合成産物などの可溶性糖の移動を制限したことで資源が豊富になり、余剰の糖がデンプンとして貯蔵されたためと考えられる。さらに両年において無剥皮、剥皮区ともに100%摘葉区枝での可溶性全糖量が他処理区に比べて低い傾向が認められた。この傾向は剥皮区において顕著であった。これは、葉のない枝で果実を生産するために、枝に貯蔵されていた可溶性糖を利用したためと考えられる。

総合考察

【リュウキュウコクタンの結実の年変動が光合成産物の転流に及ぼす影響】

豊作年であった2010年の0%摘葉区、50%摘葉区では自身の葉で光合成を行い、生産された当年の光合成産物が結実に利用され、果実が成熟したと考えられる。豊作年では果実に多くの光合成産物が必要であるため果実のシンク能が強くなり、繁殖モジュールへの転流が起こったことで100%摘葉区にも当年の光合成産物が供給されたものと推察された。さらに、100%摘葉区では転流によって受け取った当年の光合成産物に加えて、自身

の枝に貯蔵されていた可溶性糖やデンプンが結実に利用され、果実が成熟したと考えられる。

並～凶作年であった2013年では果実のシンク能が弱かったため、どの処理区においても転流が認められなかった。しかし、枝内に貯蔵されていた可溶性糖やデンプンが果実の結実やその後の生育に利用され、果実が成熟したものと考えられる。

落葉樹であるハクウンボク（Miyazaki *et al.*, 2007）を供試した¹³Cのトレーサ実験では、繁殖シュートは繁殖器官に対する資源分配において独立して機能するのではなく、非繁殖シュートからも炭素資源が転流、集積されていることを報告している。すなわち、Miyazaki *et al.*（2007）らの¹³Cトレーサ実験によると、繁殖シュート内の葉で同化された炭素のほとんどは果実に転流し、非繁殖シュート内の葉で同化された炭素の大部分が隣接する繁殖シュートの果実に転流したことを明らかにしている。

繁殖に投資できる炭素資源のソースは、樹木の肥大成長で二次木部（柔組織）に逐次蓄積された貯蔵資源と当年葉の光合成によって生産された同化産物（光合成産物）である。常緑樹の場合、豊作年では当年の光合成産物が主に利用されて果実が成熟するが、並～凶作年では枝内の可溶性糖やデンプンなどの貯蔵性の炭水化物が主に利用されて果実が成熟する可能性が考えられる。豊作年より結実量が劣る並～凶作年では、貯蔵性の炭水化物が利用されて果実が成熟し、当年の光合成産物は枝の伸長成長や肥大成長に利用されている可能性がある。

落葉樹では、豊作年の果実生産に大量の貯蔵資源を消費するため、翌年の肥大成長量が減少することが報告されている。この議論はシュートレベルの肥大成長と繁殖の両方が前年に貯蔵された同化物を利用することを前提としている。しかし実際には、

花や果実の生産に当年葉の同化産物を利用して
いる樹種は多い (Stephenson, 1981; Marquis, 1988)。

以上の結果、常緑樹においては、豊作年は
主に当年の光合成産物由来の炭水化物を果
実成熟に費やすが、並～凶作年では果実成熟
に加え、個体自体の成長にも炭水化物を費や
すことが示唆された。落葉樹の資源収支モデ
ルで提唱されているように、繁殖資源がある
閾値に達すると豊作になるが、結実の翌年以
降は果実生産で消費した個体内の炭水化物
の貯蔵量が数年かけて回復するまでは結実
が起らず、光合成産物の蓄積が閾値を超え
た年に結実する落葉樹の豊凶と比べると、本
研究で得られた常緑樹の炭水化物の利用形
態が異なった。つまり、常緑樹の豊凶現象は、
落葉樹のように繁殖資源がある閾値に達す
ると繁殖するのではなく、繁殖資源の蓄積
とともに、それ以外の生理作用の周期等で
発現している可能性がある。つまり、果実
のシンク能が高い豊作年では当年の光合成
産物を果実に集中させ、果実のシンク能の
低い並～凶作年では当年葉での光合成産物
の転流が起らずに貯蔵性の糖を利用しな
がら受精した幼果実を成熟させることが示
唆された。これらの結果、落葉樹と常緑樹
では、豊凶の発現には、繁殖資源をめぐって、
まったく異なる生理的機能をともなった繁
殖戦略をとっている可能性が考えられる。

5. 主な発表論文等
(研究代表者、研究分担者及び連携研究者に
は下線)

〔雑誌論文〕(計 0 件)

〔学会発表〕(計 4 件)

1. 谷口真吾 (2015) リュウキュウコクタン
の果実成熟過程における未熟果実の脱落. 第
126 回日本生態学会 (北海道大学) 3 月 28
日～29 日
2. 谷口真吾・野口安佳里・松本一穂 (2015)
リュウキュウコクタンの結実変動が果実の
炭素含有量に及ぼす影響. 第 62 回日本生態
学会 (鹿児島大学) 3 月 21 日～22 日
3. 野口安佳里・谷口真吾・比嘉育子・松本

一穂 (2014) 環状剥皮、摘要処理したリュウ
キュウコクタンにおける結実の年変動が ¹³C
光合成産物の転流に及ぼす影響. 第 125 回
日本森林学会 (さいたま市大宮ソニックシ
ティ) 3 月 27 日～30 日

4. 谷口真吾・比嘉育子・諏訪竜一 (2013)
リュウキュウコクタン (*Diospyros ferrea*)
の環状剥皮、摘葉処理が繁殖資源の転流と
C/N 比に及ぼす影響. 第 124 回日本森林学
会 (岩手大学) 3 月 25 日～28 日

〔図書〕(計 1 件)

1. 日本樹木誌編集委員会・谷口真吾 (分担
執筆) (2016 刊行予定) リュウキュウコク
タン. 日本樹木誌 2. 日本林業調査会 (東京).
(印刷中)

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0 件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
出願年月日:
国内外の別:

取得状況 (計 件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
出願年月日:
取得年月日:
国内外の別:

〔その他〕
ホームページ等

6. 研究組織
(1) 研究代表者
谷口 真吾 (Taniguchi Shingo)
研究者番号: 80444909
琉球大学・農学部・教授

(2) 研究分担者
諏訪 竜一 (Suwa Ryuichi)
研究者番号: 30560536
琉球大学・農学部・准教授
松本 一穂 (Matsumoto Kazuho)
研究者番号: 20528707
琉球大学・農学部・准教授

(3) 連携研究者
()
研究者番号: