柿の起源と品種分化

神 崎 真 哉

近畿大学農学部

The Origin and Cultivar Development of Japanese Persimmon (*Diospyros kaki* Thunb.)

Shinya Kanzaki

Faculty of Agriculture, Kindai University, 3327-204 Nakamachi, Nara, Nara 631-8505

Persimmon (*Diospyros kaki* Thunb.) is a hexaploid ($2n=6x=90$) that originated in southern China through polyploidization from a diploid ancestor. The exact ancestor of persimmon has not been clarified yet though much research has been conducted to elucidate it. Recent studies showed that *D. glandulosa* and *D. oleifera* have a close relationship with the diploid ancestor. Many persimmon cultivars have been developed through the long history of cultivation. Based on the nature of loss of astringency of the fruit, persimmon cultivars are classified into four types. There are two non-astringent types, PVNA and PCNA, and the mechanism of astringency loss is different between them. Furthermore, Chinese PCNA cultivar (C-PCNA) was proven to have a different physiological nature from Japanese PCNA cultivars. Though the gene conferring the PCNA or C-PCNA trait has not been identified yet, the nature of astringency loss has been gradually elucidated at the molecular level. (Accepted Apr. 20, 2016)

Keywords : *D. oleifera*, tannin, molecular marker, natural astringency-loss

キーワード : アブラガキ, タンニン, 分子マーカー, 甘渋性

1. はじめに

柿 (*Diospyros kaki* Thunb.) はカキノキ科 (Ebenaceae) カキノキ属 (*Diospyros* 属) に分類される中国原産の温帯性落葉果樹で, 中国, 朝鮮半島, 日本など東アジアで古くから栽培されてきた。近年ではブラジルやイスラエル, イタリア, スペインなどアジア以外の地域にも栽培が拡大しており, 果樹としての重要性は高まっている。*Diospyros* 属には700種以上が属するとされるが, その多くは熱帯・亜熱帯地域に分布し, 温帯域に分布する種は少ない。また, *Diospyros* 属植物には黒檀 (*D. ebenum*, *D. malabarica* など) のように木材として利用される種が多いものの, 果実を食用にする種は少ない。よって, 温帯に分布し果樹として栽培される柿は *Diospyros* 属植物の中では異質な存在であると言える。温帯に分布するマメガキ (*D. lotus*) やアブラガキ (*D. oleifera*) など柿の近縁種とされる *Diospyros* 属植物はいくつか知られているが, *D. kaki* という種が成立した過程については不明な点が多い。

一方, 柿には多様な栽培品種が数多く存在している。明治時代末期の報告には日本の柿品種として約千品種が記載されており, また, 中国原産の柿品種も千品種近くあると

される。柿は栽培の歴史が長いので, 栽培品種の形態的・生理的特性の変異は幅広く, 果実形質に関しても大きさや形, 成熟期などは品種ごとに様々である。果実の味に関して, 柿果実の特徴的な味覚である「渋味」に着目すると, 「甘柿」と「渋柿」に分けられることは広く知られているが, 「甘柿」にもいくつかのタイプが存在することはあまり知られていない。近年, 柿のタンニン合成に関与する遺伝子の解析が進み, また, 中国と日本の甘柿の遺伝様式の違いが明らかになるなど, 甘柿の脱渋機構について遺伝学や生理学的なアプローチから研究が進められている。

本稿では, 柿の起源を探るこれまでの研究について解説するとともに, 柿の品種分化について脱渋性の観点から述べる。

2. 柿の起源

柿は染色体数 $2n=90$ の六倍体であり, その遺伝様式から同質六倍体であると推測されている¹⁾。柿の起源を探ることは, すなわち, 高次倍数化する前の二倍体種を明らかにすることであるが, 残念ながらこれまでに柿の起源種は明確になっていない。

近年, 分子系統学的手法により東アジアおよび東南アジア

図 1 柿 (*D. kaki*) の起源に関わる近縁種および柿品種分化の過程

PCNA, 完全甘柿; C-PCNA, 中国型完全甘柿; PVNA, 不完全甘柿; PVA, 不完全渋柿; PCA, 完全渋柿.

に分布する *Diospyros* 属の類縁関係が解析されている²⁾³⁾. その結果, 温帯に分布するマメガキとアブラガキは柿と近縁であることが裏付けられ, 特に柿はアブラガキと近い関係にあることが明らかとなった. さらに, 熱帯~亜熱帯地域に分布する *D. glandulosa* もアブラガキおよび柿と近縁であることが示された²⁾³⁾. *D. glandulosa* は *D. roxburghii* と異名同種 (synonym) であり, かつて柿の起源種と推測された二倍体種である⁴⁾. Ng は柿と *D. roxburghii* が形態的に類似していること, *D. roxburghii* の分布域が柿の原産地とされる中国南部に隣接していることなどから, *D. roxburghii* が倍数化の過程を経て分布を温帯域に拡大していくことで柿が成立したとする仮説を提唱した. しかし, 分子系統学的研究から *D. glandulosa* が柿の近縁種であることは確認されたものの, 直接の起源種であることは示されなかった²⁾³⁾. 一方, アブラガキは主に中国東部に分布するが, *D. glandulosa* の分布域に近いベトナム北部にもアブラガキが多く存在していることが最近の調査で確認されている. アブラガキと *D. glandulosa* は, ① 柿と形態的に類似している, ② 分布域が柿原産地に隣接する, ③ 分子系統学的に柿と近縁であることが確認されている, ことなどから, 柿の起源種に近い種であることは間違いないが, 起源種の特定にはさらなる調査が必要であろう.

3. 柿の品種分化

柿果実中にはタンニン細胞と呼ばれる特殊な細胞があり, この細胞に可溶性タンニンが高濃度で蓄積するため, 一般に柿果実は強い渋味を呈する. しかし, 品種によっては果実の成熟に伴って樹上で自然に渋味を消失するものがあり, その様な柿は甘柿と呼ばれる. 成熟しても強い渋味が残るものが渋柿である. 甘柿には脱渋過程で果肉に褐斑を生じるタイプと褐斑が出ないタイプの2種類がある. 渋柿にも果肉の褐斑の程度で2つのタイプが存在する. 果肉の褐斑は, 種子で生産されるアセトアルデヒドにより可溶

性タンニンが不溶化する際に発生するもので, 脱渋性に関連する形質である. こうした脱渋性の違いに基づいて柿品種を分類すると以下の4つのタイプに分かれる⁵⁾: ① 完全甘柿 (Pollination Constant and Non-Astringent: PCNA), ② 不完全甘柿 (Pollination Variant and Non-Astringent: PVNA), ③ 完全渋柿 (Pollination Constant and Astringent: PCA), ④ 不完全渋柿 (Pollination Variant and Astringent: PVA).

柿の原産地である中国では, 20世紀後半に甘柿である‘羅田甜柿’が報告されるまでは, PCA品種しか存在しないと考えられていたのに対し, 日本では古くからPCNAやPVNAの甘柿品種が知られていたため, 甘柿品種は日本特有のもので独自に分化したと考えられていた. 日本の甘柿品種で最も古いものはPVNAの‘禅寺丸’とされており, 13世紀に発見されている. 一方, PCNA品種では17世紀に報告された‘御所’が最初の品種であり, PCNAはPVNAより後に成立したとされる.

PVNAの果実では, 種子で生産されるアセトアルデヒドによって脱渋が進行する. PVNAの果実に蓄積される可溶性タンニン含量はPCAやPVAと同程度であるが, PVNAでは果実発育後期に可溶性タンニンを不可溶化するのに十分な量のアセトアルデヒドが種子で作られ, それにより脱渋が進む. この形質は量的遺伝する形質で比較的后代に遺伝しやすいため, PVNA品種は日本各地に広がり多くの品種が存在している. 一方, PCNAの脱渋機構はPVNAとは全く異なっている. PCNAでは果実発育初期に可溶性タンニンの蓄積が停止し, その後果実が肥大して可溶性タンニンが希釈されることにより脱渋が進む⁶⁾. 言い換えると, PCNA品種はタンニンを蓄積する能力を欠損した変異体であるといえる. また, PVNAが複数の遺伝子に支配される量的形質であるのに対し, PCNAは一遺伝子支配の質的形質である⁷⁾. ここで, PCNAは劣性形質であるため, PCNA同士の交雑による後代ではPCNAのみが生じるが,

PCNA と PCNA 以外の品種を交雑した場合には、後代では PCNA が生じないことが多い。前述の通り柿は六倍体であるため、後代で劣性形質が表現型として現れる割合は二倍体の場合よりも低くなる。このため、PCNA 品種は PCNA 同士の交雑から生じたものが多く、品種間の多様性は低い。育種を進める上でも、PCNA 同士の交雑が繰り返されることによって生じる近交弱勢が問題となっているが、多様性を広げて近交弱勢を回避するために PCNA 以外の品種を用いた交雑育種が進められており、PCNA 個体選抜のための DNA マーカーも開発されている⁸⁾。

中国の湖北省羅田県では、数百年前から甘柿品種である‘羅田甜柿’が栽培されていたが、その存在は長い間他の地域ではほとんど知られていなかった。1982年に中国原産の甘柿品種として‘羅田甜柿’の存在が報告され⁹⁾、その後、すぐに日本に導入されて形質調査が行われ、脱渋特性が PCNA に分類されることが明らかになった¹⁰⁾。しかし、その脱渋機構および遺伝様式は日本の PCNA 品種とは異なるものであった。以降、本稿では‘羅田甜柿’の脱渋型を C-PCNA と表記し日本の PCNA と区別する。まず、遺伝様式については、C-PCNA も PCNA と同様に一遺伝子支配の質的形質であったが、PCNA が劣性形質であるのに対し、C-PCNA は優性形質として遺伝することが明らかにされた¹¹⁾。また、PCNA では果実発育初期にタンニン合成系のうちフラボノイド合成に関わる遺伝子の発現が低下するのに対し、C-PCNA ではこれらの遺伝子は発育後期まで発現し続けることが明らかとなった¹²⁾。一方、C-PCNA ではタンニンの蓄積に関わる遺伝子の発現が低下することが報告されている¹³⁾。このように C-PCNA と PCNA は異なる遺伝子によって支配されていることが明らかであり、中国と日本でそれぞれ独自に分化したと考えられる。現在 PCNA と C-PCNA を交雑することにより、両方の脱渋特性を併せ持つ品種の開発が進められている¹⁴⁾。PCNA および C-PCNA 形質を付与する変異遺伝子は未だ同定されていないが、近い将来原因遺伝子が解明され、甘柿育種へ利用されることが期待される。

文 献

- 1) Akagi, T., Tao, R., Tsujimoto, T., Kono, A. and Yonemori, K., Fine genotyping of a highly polymorphic *ASTRINGENCY*-linked locus reveals variable hexasomic inheritance in persimmon (*Diospyros kaki* Thunb.) cultivars. *Tree Genet. Genom.*, **8**, 195–204 (2012).
- 2) Yonemori, K., Kanzaki, S., Parfitt, D.E., Utsunomiya, N.,

- Subhadrabandhu, S. and Sugiura, A., Phylogenetic relationship of *Diospyros kaki*, (persimmon) to *Diospyros*, spp. (Ebenaceae) of Thailand and four temperate zone *Diospyros*, spp. from an analysis of RFLP variation in amplified cpDNA. *Genome*, **41**, 173–182 (1998).
- 3) Yonemori, K., Honsho, C., Kanzaki, S., Ino, H., Ikegami, A., Kitajima, A., Sugiura, A. and Parfitt, D.E., Sequence analyses of the ITS regions and the *matK* gene for determining phylogenetic relationships of *Diospyros kaki* (persimmon) with other wild *Diospyros* (Ebenaceae) species. *Tree Genet. Genom.*, **4**, 149–158 (2008).
- 4) Ng, F.S.P., *Diospyros roxburghii* and the origin of *Diospyros kaki*. *Malays. For.*, **41**, 43–50 (1978).
- 5) 菊池秋雄, 果樹種類各論, 「果樹園芸学上巻」, (養賢堂, 東京), pp. 347–390 (1948).
- 6) 米森敬三, 松島二良, カキ果実のタンニン細胞の発育過程と自然脱渋性との関連について, 園芸学会雑誌, **54**, 201–208 (1985).
- 7) 池田 勇, 山田昌彦, 栗原昭夫, 西田三夫, カキの甘渋の遺伝. 園学雑誌, **54**, 39–45 (1985).
- 8) Kanzaki, S., Akagi, T., Masuko, T., Kimura, M., Yamada, M., Sato, A., Mitani, N., Utsunomiya, N. and Yonemori, K., SCAR markers for practical application of marker-assisted selection in persimmon (*Diospyros kaki* Thunb.) breeding. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.*, **79**, 150–155 (2010).
- 9) Wang, R., The origin of ‘Luo Tian Tian Shi’. *Chinese Fruit Tree*, **2**, 16–19 (1982). (In Chinese)
- 10) 山田昌彦, 佐藤明彦, 薬師寺博, 吉永勝一, 山根弘康, 遠藤融郎, 中国の完全甘ガキ‘羅田甜柿’の特性とその果実特性からみた日本原産甘ガキ品種との類縁性. 果樹試験場報告, **25**, 19–32 (1993).
- 11) Ikegami, A., Eguchi, S., Yonemori, K., Yamada, M., Sato, A., Mitani, N. and Kitajima, A., Segregations of astringent progenies in the F1 populations derived from crosses between a Chinese pollination-constant Nonstringent (PCNA) ‘Luo Tian Tian Shi’, and Japanese PCNA and Pollination-constant Astringent (PCA) cultivars of Japanese origin. *HortSci.*, **41**, 561–563 (2006).
- 12) Ikegami, A., Yonemori, K., Kitajima, A., Sato, A. and Yamada, M., Expression of genes involved in proanthocyanidin biosynthesis during fruit development in a Chinese pollination-constant Nonstringent (PCNA) persimmon, ‘Luo Tian Tian Shi’. *Amer. Soc. Hort. Sci.*, **130**, 830–835 (2005).
- 13) Ikegami, A., Akagi, T., Potter, D., Yamada, M., Sato, A., Yonemori, K., Kitajima, A. and Inoue, K., Molecular identification of 1-Cys peroxidase and anthocyanidin/flavonol 3-O-galactosyltransferase from proanthocyanidin-rich young fruits of persimmon (*Diospyros kaki* Thunb.). *Planta*, **230**, 841–855 (2009).
- 14) Sato, A. and Yamada, M., Persimmon breeding in Japan for pollination-constant nonstringent (PCNA) type with marker-assisted selection. *Breed Sci.*, **66**, 60–68 (2016).

(平成 28 年 4 月 20 日受理)