

平成 30 年 6 月 5 日現在

機関番号：14301

研究種目：国際共同研究加速基金（国際共同研究強化）

研究期間：2015～2017

課題番号：15KK0255

研究課題名（和文）植物の形質多様性の原理の解明（国際共同研究強化）

研究課題名（英文）Principles underlying the diversity of plant traits(Fostering Joint International Research)

研究代表者

小野田 雄介（Onoda, Yusuke）

京都大学・農学研究科・助教

研究者番号：70578864

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 8,800,000円

渡航期間： 6ヶ月

研究成果の概要（和文）：本研究では、国際共同研究として、3つの課題を遂行した。(1) 葉の光合成に関連する形質に関するトレードオフの解明する研究では、これまであまり注目されていなかった細胞壁や分配、CO₂拡散抵抗などの詳細な形質のデータベースを整備し、これらを組み込んだモデルを構築し、葉の寿命と光合成効率が両立しない原因を解明した。(2) 植物高に関わるトレードオフの研究では、植物の光競争と森林の生産性について新しい概念を構築した。(3) ハワイ島において適応放散しているハワイフトモモを用いた研究では、形質多様性の網羅的調査を行い、形質多様性の創出・維持機構を明らかにした。

研究成果の概要（英文）：This project had three subjects. (1) The mechanisms underlying the tradeoff between leaf photosynthetic efficiency and leaf longevity, (2) the cost-and-benefit related to tree height, and (3) eco-evolutionary study on phenotypic diversity of *Metrosideros polymorpha*. The following achievements were made: (1) we made a novel data compilation incorporating rarely considered traits such as cell walls, nitrogen allocation and mesophyll CO₂ diffusion, and clarified the general mechanisms underlying the tradeoff between leaf photosynthetic efficiency and leaf longevity. (2) We have made a new concept to understand how light competition drives forest structure. (3) We established 52 study sites over the island of Hawaii and did intensive trait measurements for more than 2000 individuals to get insights how phenotypic diversity has been formed and maintained over the island.

研究分野：植物生態学

キーワード：光合成 樹高 進化 ハワイフトモモ メタ解析

1. 研究開始当初の背景

本研究課題の究極の目的は、植物の形質の多様性に着目し、その多様性がどのような原理に基づき生じているのかを明らかにすることである。近年、植物形質データの集積と解析が進み、形質生態学という一大分野が生まれつつある。しかし、その研究のほとんどは、パターン解析に留まっており、多様性を規定する原理そのものの理解には至っていない。そこで、本研究では、植物の形質多様性の中でも、生態学的に特に重要であると見なされている、(1) 葉の光合成に関連する形質と(2) 植物高に注目し、これらの形質の多様性に介在するトレードオフとその機構を明らかにしようとした(課題1、2)。また、形質多様性の新たな研究展開として、しばしば種固有の値と見なされがちな形質データにおいて、形質は動的であるということを示すために、ハワイ島において極めて多様に適応放散しているハワイフトモモを材料に用いて、形質調査を行う(課題3)。これらの研究により、植物の形質多様性の原理とその進化プロセスの理解が飛躍的に増すことが期待され、また国際的にも研究者同士の強いネットワークが構築できると考えた。

2. 研究の目的

本研究の目的は、以下の3つである。

- (1) 葉の光合成に関連する形質の多様性に介在するトレードオフとその機構を明らかにする。
- (2) 植物高に注目し、高さに伴うコストとベネフィットを考慮し、森林構造の違いを説明する概念を構築する。
- (3) 多様性を静的ではなく、動的なものとして捉える(進化プロセスを明らかにする)ために、ハワイ島において極めて多様に適応放散しているハワイフトモモの形質多様性の網羅的調査を行い、形質多様性の創出・維持機構を明らかにする。

3. 研究の方法

- (1) 葉の光合成と寿命のトレードオフ

葉の光合成と構造の重要性を研究しているオーストラリア、ドイツ、エストニア、日本など各国の著名な研究者に呼びかけ、国際共同研究チームを組織した。各研究者から、光合成や葉寿命、葉のN濃度などの基本的な形質だけでなく、これまでのメタ解析では注目されてこなかった細胞壁やN分配、CO₂拡散抵抗などの詳細データまで、幅広くデータを集約し、新規のデータベースを構築した。構築したデータベースをもとに、長寿命の葉ほど光合成効率が悪い原因として、葉のN分配のトレードオフと、葉内CO₂拡散抵抗の2

つの原因に注目し、解析フレームワークを構築し、それぞれの相対的重要性を評価した。

(2) 樹高成長のコストとベネフィット

樹高成長のコストとベネフィットを整理し、森林の構造の違いを理解し、概念を構築するために、オランダの研究者やオーストラリアの研究者と、データの解析や解釈について議論を行った。

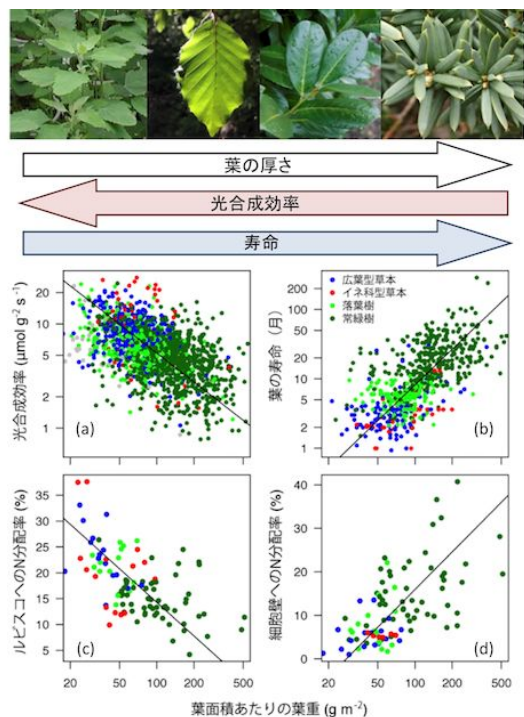
(3) ハワイフトモモの形質多様性

ハワイの優占種で、著しい適応放散を遂げているハワイフトモモに注目し、ハワイ島全土をカバーするように、52箇所において、総計2000個体以上について形質調査を行った(当初の予定の約30箇所を大幅に上回った)。またハワイ全土の詳細な気象や土壌条件データを利用し、各集団の形質の多様性が、気象や土壌とどう関係するのかを明らかにした。これにより、ハワイ島全体でのハワイフトモモの形質多様性がどのように創出・維持されているかを明らかにできる。

4. 研究成果

(1) 葉の光合成と寿命のトレードオフ

葉の光合成と細胞壁に関する世界規模のデータベースを構築した。数百種に及ぶ詳細なデータを解析した結果、長い寿命をもつ葉は、細胞壁の重量割合が高く、そのため、



写真は生物多様性の一例。葉の薄い順に、シロザ、フナ、セイヨウバクチノキ、キャラボク。世界各地の2000種を超える植物について解析すると、葉が厚い(葉面積あたりの葉重が高い)種ほど、光合成効率(窒素あたりの光合成速度)は低い(a)が、寿命は長い(b)という傾向がある。この原因は、葉が厚い種ほど、細胞壁が多いために、ルビスコ(光合成の鍵酵素)への窒素分配率が少なく、細胞壁への窒素分配率が高いためである。Onoda et al. (2017)から作成。

光合成タンパク質の割合が少ないこと、さらに細胞壁が厚いためにCO₂拡散抵抗が高まることにより、光合成の効率が低いことが明らかになった。これらの研究結果は、植物科学の一流雑誌である *New Phytologist* に掲載された。また生態学の権威である Reich 教授による論評も付けられた。この論文は発表後 12 ヶ月で、28 回の引用があり (2018/6/4 Google Scholar)、注目度の高い論文となっている。またプレスリリースも行い、ネット記事や子供向けの科学記事に掲載された。総説として、Wright 教授とともに、本のチャプターを執筆した。こちらは近々出版される予定である。

(2) 樹高成長のコストとベネフィット

苦小牧、屋久島、マレーシア・ランビルにおける天然の成熟林において、光の3次元分布測定と樹冠形状計測、胸高直径計測、樹木の成長量推定を行ったデータをもとに、ワーゲニンゲン大学の Anten 教授、マッコーリー大学の Westoby 教授らと、結果の解釈や概念化に向けて議論を行った。光をめぐる一方向競争では、樹高成長によって、光獲得効率は増加するが、光利用効率が徐々に低下するため、両者の積である相対成長速度はある程度の値で収束する。そのため、成熟林では異なる高さの個体が安定的に共存することが可能になると考えられる。この関係性は異なる気候帯でも成り立ち、また高さに伴うコストベネフィットの関係が、森林高を決めていると考えられ、これを概念として一般化する道筋をつけた。現在、論文を執筆中である。



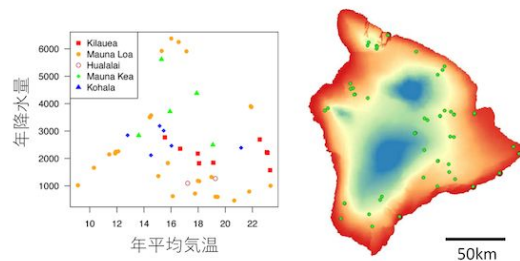
気候帯による森林構造の違いを説明する概念の構築。

その他、当初の計画にはなかった国際共同研究に関わることもでき、樹木形質と競争の関係に関する研究や、形質多様性の世界規模の評価なども行った。

(3) ハワイフトモモの形質多様性

アメリカ・ハワイ大学ヒロ校に研究拠点をおき、ハワイ島の多様な環境に適応放散しているハワイフトモモの形質調査を行った。この研究では、ハワイ島全体を網羅するように多くの地点に調査地を設置し、各地点に生育するハワイフトモモ 40 個体の枝葉をサンプリングしてきたが、今年度の調査では、新たに 24 箇所の調査地を設置した。これにより、昨年度からの総計で 52 地点に調査地を設定したことになり (当初の計画は 30 地点)、ハ

ワイ島全体を網羅することができたと考えている。



ハワイ島における52の調査地と気候条件

採取したサンプルは、葉の大きさ、含水率、トライコム量、窒素濃度、炭素濃度、同位体比、虫こぶ量など様々な形質測定に用いた。これらのデータをもとに、ハワイフトモモの機能形質の集団間・集団内多様性の評価を行った。その結果、気温や降水量、土壌年代を考慮すると、形質の集団平均値のばらつきの 6-7 割は説明できることがわかった。一方で、集団内の変異については、土壌深度や樹高などではほとんど説明できなかつた。しかし、集団レベルの多様性は、自然淘汰の強さや遺伝子流動の程度に強く依存しており、これらの要因を考慮すると、集団内の多様性の半分以上は説明できることがわかった。これらの研究結果について、Ostertag 教授や Cordell 博士らと議論を行い、現在、論文を執筆中である。本調査は学生を含めたチームで行っており、学生やポストドクの国際経験を上げることに寄与している。またハワイフトモモに関する生理機能に関する論文も発表し、学会でも多く発表している。

5. 主な発表論文等

(研究代表者は下線)
〔雑誌論文〕(計 8 件)

Kobayashi K, Kitayama K, Onoda Y (2018) A simple method to estimate the rate of the bamboo expansion based on one-time measurement of spatial distribution of culms. *Ecological Research* (in press). DOI : 10.1007/s11284-018-1626-9

Onoda Y, Wright IJ, Evans JR, Hikosaka K, Kitajima K, Niinemets Ü, Poorter H, Tosens T, Westoby M. (2017) Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytologist* 214: 1447 - 1463. <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.14496> / DOI: 10.1111/nph.1449

Izuno A, Kitayama K, Onoda Y, Tsujii Y, Hatakeyama M, Nagano AJ, Honjo MN, Shimizu-Inatsugi R, Kudoh H, Shimizu KK, Isagi Y (2017) The population genomic signature of environmental selection with gene flow in an ecologically divergent tree species *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae). *Molecular Ecology* 26: 1515-1532. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/mec.14016> / DOI: 10.1111/mec.14016

Amada G, Onoda Y, Ichie T & Kitayama K (2017) Influence of leaf trichomes on boundary layer conductance and gas-exchange characteristics in *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae). *Biotropica* 49, 482-492. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/btp.12433> / 10.1111/btp.12433

Butler EE, Datta A, Flores-Moreno H, Chen M, Wythers KR, Fazayeli F, Banerjee A, Atkin OK, Kattge J, Amiaud B, Blonder B, Boenisch G, Bond-Lamberty B, Brown KA, Byun C, Campetella G, Cerabolini BEL, Cornelissen JHC, Craine JM, Craven D, de Vries FT, Díaz S, Domingues TF, Forey E, González-Melo A, Gross N, Han W, Hattingh WN, Hickler T, Jansen S, Kramer K, Kraft NJB, Kurokawa H, Laughlin DC, Meir P, Minden V, Niinemets Ü, Onoda Y, Peñuelas J, Read Q, Sack L, Schamp B, Soudzilovskaia NA, Spasojevic MJ, Sosinski E, Thornton PE, Valladares F, van Bodegom PM, Williams M, Wirth C, Reich PB (2017) Mapping local and global variability in plant trait distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114: E10937-E10946. <http://www.pnas.org/content/early/2017/11/30/1708984114> / DOI: 10.1073/pnas.1708984114

Aiba M, Kurokawa H, Onoda Y, Oguro M, Nakashizuka T, Masaki T (2016) Context-dependent changes in the functional composition of tree communities along successional gradients after land-use change. *Journal of Ecology* 104: 1347-1356. <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/1365-2745.12597> / DOI: 10.1111/1365-2745.12597

de los Santos CB, Onoda Y, Vergara JJ,

Pérez-Lloréns JL, Bouma TJ, La Nafie YA, Cambridge ML, Brun FG (2016) A comprehensive analysis of mechanical and morphological traits in one third of world seagrass species. *Marine Ecology Progress Series* 551:81-94. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v551/p81-94/> / DOI: 10.3354/meps11717

Kunstler G, Falster D, Coomes DA, Hui F, Kooyman RM, Laughlin DC, Poorter L, Vanderwel M, Vieilledent G, Wright SJ, Aiba M, Baraloto C, Caspersen J, Cornelissen JHC, Gourlet-Fleury S, Hanewinkel M, Herault B, Kattge J, Kurokawa H, Onoda Y, Peñuelas J, Poorter H, Uriarte M, Richardson S, Ruiz-Benito P, Sun IF, Ståhl G, Swenson NG, Thompson J, Westerlund B, Wirth C, Zavala MA, Zeng H, Zimmerman JK, Zimmermann NE, Westoby M. (2015) Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*. 529, 204-207. <https://www.nature.com/articles/nature16476> / DOI:10.1038/nature16476

[学会発表](計 6 件)

Onoda Y, Wright IJ, Evans JR, Hikosaka K, Kitajima K, Niinemets U, Poorter H, Tosens T, Westoby M. 光合成能力の種間差のメカニズムと生態学的意義. 日本植物学会第 80 回大会. 2016 年 09 月 16 日、沖縄

小野田雄介, 甘田岳, 小林慧人, 伊津野彩子, 北山兼弘、ハワイフトモモの形質多様性: 進化のモデル植物、日本生態学会第 64 回全国大会、2017 年 03 月 15 日、東京

Onoda Y. Phenotypic diversity of ohia: from local to the island, Hawaii Ecosystems Meeting (国際学会) 2017 年 6 月

Onoda Y. *Metrosideros polymorpha* in Hawaii; a model plant species for eco-evolutionary dynamics、横浜国立大学 形質-群集生態学セミナー(招待講演) 2017 年 12 月

甘田岳, 小野田雄介, 小南裕志, 北山兼弘、ハワイフトモモにおける葉トライコームの適応的意義 Part4 光合成における葉面保水効果、日本生態学会第 65 回全国大会、2018 年 3 月

小野田雄介、長田典之、饗庭正寛、黒川
紘子、樹木形質データベースの紹介と活
用、第129回日本森林学会大会(招待講
演)、2018年3月

〔図書〕(計 1 件)

Onoda Y, Wright IJ. The leaf economics
spectrum and its underlying
physiological and anatomical
principles. In: Adams W & Terashima I
(ed) The Leaf: A Platform for
Performing Photosynthesis. 2018 (in
press)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

取得状況(計 0 件)

〔その他〕

ホームページ

<https://sites.google.com/site/onodajp/>

プレスリリース「なぜ光合成効率が低い葉は
短命? - 植物の多様性のルールを紐解く - 」
[http://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research/re
search_results/2016/170307_1.html](http://www.kyoto-u.ac.jp/ja/research/research_results/2016/170307_1.html)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

小野田雄介 (ONODA, Yusuke)
京都大学・大学院農学研究科・助教
研究者番号: 70578864

(2) 研究協力者

〔主たる渡航先の主たる海外共同研究者〕

Ian J. Wright
マッコーリー大学・生物科学学科・教授

Mark Westoby
マッコーリー大学・生物科学学科・特別教
授

Niels P.R. Anten
ワーゲニンゲン大学・作物システム解析部
門・教授

Elizabeth Stacy
ハワイ大学ヒロ校・教授

Rebecca Ostertag
ハワイ大学ヒロ校・教授

〔その他の研究協力者〕

北山兼弘 (KITAYAMA, Kanehiro)
京都大学・大学院農学研究科・教授

北島薫 (KITAJIMA, Kaoru)
京都大学・大学院農学研究科・教授

井鷲裕司 (ISAGI, Yuji)
京都大学・大学院農学研究科・教授

伊津野彩子 (IZUNO, Ayako)
森林総合研究所・研究員

黒川紘子 (KUROKAWA, Hiroko)
森林総合研究所・研究員

饗庭正寛 (AIBA, Masahiro)
東北大学・大学院生命科学研究科・助教

彦坂幸毅 (HIKOSAKA, Kouki)
東北大学・大学院生命科学研究科・教授