

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 8 月 22 日現在

機関番号：14301

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2014～2016

課題番号：26711025

研究課題名(和文)植物の形質多様性の原理の解明

研究課題名(英文)Principles underlying plant trait diversity

## 研究代表者

小野田 雄介 (Onoda, Yusuke)

京都大学・(連合)農学研究科(研究院)・助教

研究者番号：70578864

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,600,000円

研究成果の概要(和文)：本研究の目的は、植物多様性の主要軸と見なされる葉の光合成能力の多様性と、植物の高さの多様性に着目し、それぞれのトレードオフとその物理的・生化学的基盤の解明した。光合成能力の多様性については、数百種の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、(1)光合成タンパク質の割合が少ない、(2)細胞壁が厚いためにCO<sub>2</sub>拡散抵抗が大きい、という2つの要因により、光合成効率が低いことが明らかになった。植物の高さの多様性については、気候帯によらず、共存樹種間では、樹高とともに光獲得効率が増加し、光利用効率が低下するという一貫した傾向を見出した。

研究成果の概要(英文)：The aim of this project was to understand the physiological and structural mechanisms underlying the variation of photosynthetic capacity and plant height.

Regarding the variation of photosynthetic capacity, we investigated the mechanisms underlying the leaf economics spectrum (tradeoff between photosynthetic efficiency and leaf longevity). We found long-lived leaves had high fraction of leaf mass in cell walls, which was accompanied by more allocation of leaf nitrogen to cell walls rather than to the photosynthetic proteins. Furthermore long-lived leaves had thicker cell wall of mesophyll tissues, which reduced CO<sub>2</sub> conductance.

Regarding plant height, we analyzed growth strategy of individual trees in relation to light competition in natural matured forests. Regardless of the site, under one-sided light competition, taller trees were more efficient in term of light interception but less efficient in term of light use.

研究分野：植物生態

キーワード：多様性 光合成 植物高 トレードオフ 光競争 進化

## 1. 研究開始当初の背景

植物は生育する物理的環境(温度、降水量、光など)や生物間の相互作用を通して多様に進化している。形質は、それぞれの種の生活史戦略に密接に関わっており、形質の多様性の理解は、種の適応や多様性の創出機構の理解に欠かせない。特に葉形質、植物高(シュートを含む)種子サイズの3つは、植物の多様性を理解する上で主要な軸と見なされている(Westoby et al. 2002)。

近年、世界規模での解析が進み、形質値のレンジ、形質間の相関、気候などの環境要因と関係が明らかになってきた。しかしこれらの研究のほとんどは、パターンの記載に留まっており、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。

形質の違いにはなんらかのコストとベネフィットが関わっており、多様性の原理を理解するには、形質間の主要なトレードオフを見つけ出し、そのトレードオフを規定する物理的・生化学的な基盤を明らかにする必要がある。

## 2. 研究の目的

植物多様性の主要軸と見なされる葉の光合成能力の多様性と、植物の高さの多様性に着目し、それぞれのトレードオフとその物理的・生化学的基盤の解明を目指す。

## 3. 研究の方法

### (1) 光合成能力の多様性について

光合成効率(ここでは、葉の窒素含量あたりの光合成速度と定義する)と葉寿命の間にはトレードオフがあることが知られ、その原因として、大きく2つのメカニズムが考えられる。1つは葉の細胞壁と光合成タンパク質間の窒素(N)分配のトレードオフである(Onoda et al. 2004)。もう1つは、葉肉細胞壁厚と葉内CO<sub>2</sub>拡散のトレードオフである(Terashima et al. 2010)。細胞壁厚の増加は葉寿命に貢献する一方、これらの2つのメカニズムを介して、光合成効率を低下させていると考えられる。しかし、これまで両者を同時に測定した例はなく、その相対的な重要性については全く分かっていなかった。そこで、京都市内の上賀茂試験地において、様々な植物においてこれらの測定を行うとともに、その一般性を検証するために、国際研究チームを組織し、これらに関連するデータを収集・メタ解析を行った。

### (2) 植物が高さの多様性について

植物が高さ成長する究極要因は光獲得であり、光獲得とトレードオフ関係にある形質

を把握することが、植物高の多様性を理解する上で鍵になると考えられた。申請者の先行研究で、森林内で共存する樹木の成長を、光獲得効率(=個体重あたりの光獲得量)と光利用効率(=光獲得量あたりの成長量)に分けて、解析する方法を開発し、両者にはトレードオフがあることを報告した。この方法を熱帯、暖温帯、冷温帯の3つの異なる成熟林に適用し、そのトレードオフは普遍的に成り立つかどうかを検証した。

## 4. 研究成果

### (1) 光合成能力の多様性について

京都大学の上賀茂試験地において、15種の常緑広葉樹、落葉広葉樹、草本について、ガス交換測定と同時にクロロフィル蛍光測定を行い、光合成能力と葉肉コンダクタンスを測定した。また採取した葉を用いて、葉の窒素画分の測定を行った。さらに、オーストラリア・マッコリー大学のIan Wright博士らなど、世界4カ国8人の研究者と連携し、光合成能力や葉のN分配、葉肉コンダクタンスに関するデータを収集しデータベースを構築し、光合成能力の多様性に関する解析を行った。

図1に示すように、世界各地のデータを収集した結果、葉の窒素含量あたりの光合成速度(光合成効率)は、葉の厚さ(面積あたりの重量)と負の相関があり、厚い葉ほど光合成効率が低いことがわかった。一方で、葉の寿命は厚い葉のほうが長いつまり、これまで言われているように、光合成効率と葉の寿命の間にはトレードオフがあることを確認した。

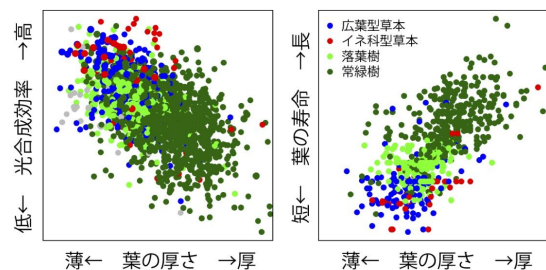


図1. 世界各地の2000種を超える植物について、葉の厚さと光合成効率や寿命との関係性(Wright et al. 2004と本研究データから作成)。

葉の細胞壁量に注目したところ、厚い葉ほど面積あたりの細胞壁量は多く、また葉重に占める細胞壁の割合も多くなることがわかった(図2)。つまり厚い葉ほどより頑強にできていることを意味する。生育型ごとにみると、草本や落葉樹は細胞壁の割合は小さいが、常緑樹は細胞壁の割合が高い。イネ科型草本は、葉が薄いわりに細胞壁の割合が高い傾向があり、これはイネ科型草本の葉が茎の支持も兼ねていることと関連していると考えられる。

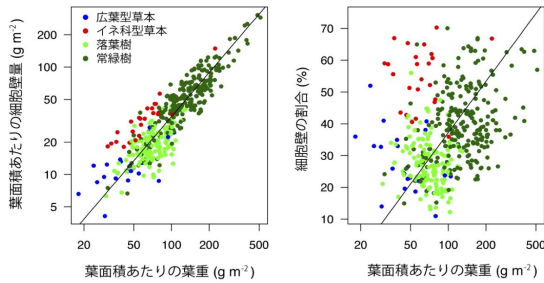


図2. 葉面積あたりの細胞壁量と、葉重に占める細胞壁の割合を葉面積あたりの葉重に対してプロットしたものの。

長寿命で、細胞壁を多くもつ厚い葉が、葉の窒素分配、特に光合成タンパク質へ分配が、どう異なっているかを明らかにするために、細胞壁への窒素分配率と光合成の鍵酵素であるルビスコへの窒素分配率のデータを収集・解析した。その結果、厚い葉ほど、細胞壁への窒素分配率が高く、一方で、ルビスコへの窒素分配率が低いことがわかった(図3)。また細胞壁への窒素分配率とルビスコへの窒素分配率の間には有意な負の相関があり、両者には分配のトレードオフがあることが明らかになった。

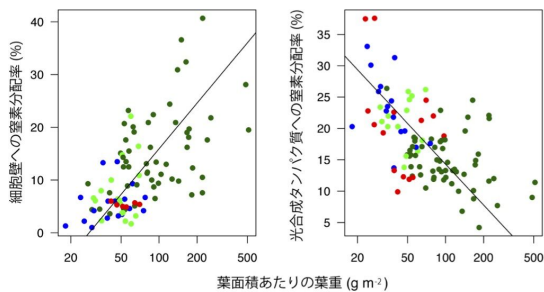


図3. 細胞壁への窒素分配率とルビスコへの窒素分配率を葉面積あたりの葉重に対してプロットしたものの。

細胞壁の厚さが、葉緑体へのCO<sub>2</sub>拡散にどのように影響しているかを評価するために、葉の解剖学的特性データを収集した。厚い葉は葉肉細胞が多いだけでなく、葉肉細胞の壁も厚かった。草本では0.1-0.2 μm程度であるのに対し、常緑樹では0.3-0.5 μm程度あり、長寿命の葉ほど厚い細胞壁をもつことがわかった。また細胞壁の厚さと、葉緑体表面積あたりの葉内CO<sub>2</sub>コンダクタンス(CO<sub>2</sub>の透過しやすさ)は、強い負の相関があり、細胞

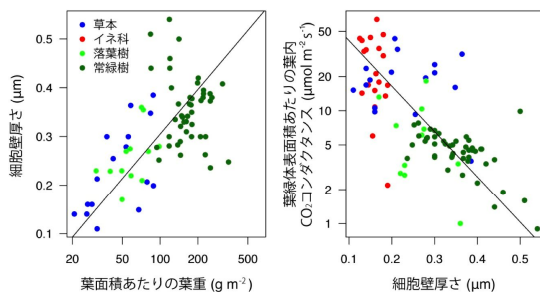


図4. 葉肉細胞の細胞壁の厚さと葉面積あたりの葉重の関係、および葉緑体表面積あたりの葉内CO<sub>2</sub>コンダクタンスと葉肉細胞の細胞壁の厚さの関係。

壁が厚いほど、葉緑体へのCO<sub>2</sub>供給に対する抵抗が増えることが明らかになった(図4)。

光合成効率と寿命のトレードオフにおいて、葉のN分配と葉内のCO<sub>2</sub>拡散抵抗の両方が重要であることがわかったが、どちらが相対的に重要であるかを評価するために、スケール解析を行った。その結果、葉の厚さの増加に伴うルビスコへの窒素分配率の低下よりも、CO<sub>2</sub>拡散コンダクタンスの低下のほうがより急激であることがわかり、葉内のCO<sub>2</sub>拡散抵抗のほうがより重要であることが明らかになった。これらの結果は Onoda et al. (2017)によって、New Phytologist 誌に報告した。またこの論文を発表した同じ巻において、生態学の権威である Peter Reich 教授らによる論評が載るなど、注目を集めた。

その他、ハワイ島におけるハウイトモモの葉の形質の変異や、葉トライコームが光合成に及ぼす影響についても研究した。

## (2) 植物が高さの多様性について

苫小牧、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(図5)、胸高直径計測を行った。苫小牧とマレーシアでは、樹高が高いため、林冠クレーンを用いて、ゴンドラから光量子センサーを垂れ下げることにより、光の垂直分布を測定した。これにより、樹高50mを超える森林での光の3次元分布を定量することができた。樹木の成長量は、直径成長量と樹高、材密度からアロメトリー式を用いて推定した。

樹木の成長解析の結果、いずれのサイトでも、樹高が高い個体の成長速度は、低い個体よりも高かった。一方で、個体重量あたりの成長速度(相対成長速度)で評価すると、高さの依存性はなく、成熟林では、サイズに関係なく、共存個体が同程度の割合で成長していることが示唆された。

相対成長速度(dM/M)を個体重量あたりの光獲得量(L/M)と光獲得量あたりの成長速度(dM/L)に分けて解析すると、同一林内においては、L/M(光獲得効率)は、樹高が高い個体で、より高く、またdM/L(光利用率)は

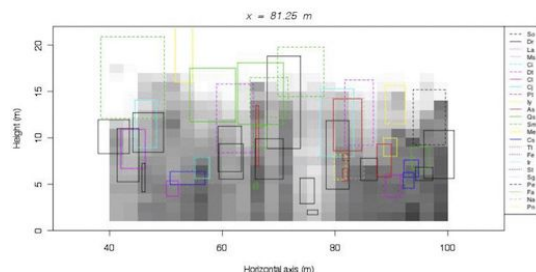


図5. 林内の光環境と樹冠分布の一例。森林を横から見た図。グレースケールは光の強さを示す(白いほど明るい)。長方形は、楕円柱と近似した樹冠の断面図を示す。

樹高が高い個体で低い傾向があった。ただし、ギャップなど、水平方向の光の不均一性が高い場合、水平方向の光の不均一性を考慮しなければ、光の一方競争における光獲得効率と光利用効率のパターンが捉えられないこともわかった。

光をめぐる一方競争では、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斂する。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ことが示唆された。

その他、国際共同研究に関わり、樹木形質と競争の関係に関する研究なども行った。

#### 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7件)

Onoda Y, Salunga JB, Akutsu K, Aiba S, Yahara T, Anten NPR. (2014) Tradeoff between light interception efficiency and light use efficiency –implication for species coexisting in one-sided light competition. *Journal of Ecology* 102: 167-175. DOI: 10.1111/1365-2745.12184

Onoda Y, Schieving F & Anten NPR. (2015) A novel method of measuring leaf epidermis and mesophyll stiffness shows the ubiquitous nature of the sandwich structure of leaf laminas in broad-leaved angiosperm species. *Journal of Experimental Botany* 66: 2487–2499. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erv024>

Tsujii Y, Onoda Y, Izuno A, Isagi Y & Kitayama K (2015) A quantitative analysis of phenotypic variations of *Metrosideros polymorpha* within and across populations along environmental gradients on Mauna Loa, Hawaii. *Oecologia* 180: 1049-1059. doi:10.1007/s00442-015-3416-1

Kunstler G et al. incld Onoda Y (2015) Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*. 529, 204–207. doi:10.1038/nature16476

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. DOI: 10.1111/1365-2745.12597

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* (in press). DOI: 10.1111/btp.12433

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. DOI: 10.1111/nph.14496

[学会発表](計9件)

Yusuke Onoda (2015). Ecophysiological approaches to understand plant diversity. 日本生態学会第62回全国大会。(鹿児島、3/19)

野村祐紀, 北山兼弘, 小野田雄介 (2015) 二次遷移系列における森林構造と樹木形質の変化. 日本生態学会第62回全国大会 (3/19, 鹿児島)

甘田岳, 小野田雄介, 市栄智明, 北山兼弘 (2015) ハワイフトモモにおける葉トライコームの適応的意義-光合成・水利用に注目して- (3/19, 鹿児島)

小野田雄介, Feike Schieving & Niels PR Anten (2015) 葉っぱ、薄いのになぜ丈夫? 新手法により明らかになった葉の超効率的な力学構造. 植物学会大会 (9/6-9/8, 新潟)

小野田雄介、市栄智明、田中憲蔵、中川弥智子、阿久津公祐、相場慎一郎、日浦勉(2016) 森林における樹木の光獲得効率と光利用効率の関係:異なる気候帯で比較する. 日本生態学会 (3/24、仙台)

甘田岳、小野田雄介、北山兼弘 (2016) ハワイフトモモにおける葉トライコームの適応的意義 熱収支に注目して 日本生態学会 (3/24、仙台)

小野田雄介、甘田岳、小林慧人、伊津野彩子、北山兼弘 (2017) 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(3/16、東京)

甘田岳、小野田雄介、小林慧人、北山兼弘 (2017) ハワイフトモモにおける葉トライコームの適応的意義 Part3 植物と昆虫の相互作用からの考察 . 日本生態学会第64回全国大会(3/16、東京)

小野田雄介 (2017) 葉の形質の気候傾度パターンとそのメカニズムの考察. 日本生態学会第64回全国大会(3/14、東京)

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

取得状況(計 0 件)

〔その他〕

特になし

## 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) 研究分担者

### (3) 連携研究者

### (4) 研究協力者