

令和 6 年 6 月 2 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2021～2023

課題番号：21H02328

研究課題名（和文）CO₂環境と栄養状態の相互作用がもたらす植物水分経済の新機軸研究課題名（英文）New opportunities for plant water economy through the interaction of CO₂ environment and nutrient status

研究代表者

矢野 勝也（Yano, Katsuya）

名古屋大学・生命農学研究科・准教授

研究者番号：00283424

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,800,000円

研究成果の概要（和文）：倍増したCO₂濃度環境下では気孔開度が低くてもCO₂の取り込みが可能になり、蒸散量の増加なしでもバイオマス生産能を倍増させることを実証した。ただし、そのためには植物の栄養状態の制御がこれまで以上に重要で、需要量が増す窒素・リン・カリウムを過不足なく供給することが水利用効率の増加につながり、その増加がバイオマス生産能に直結することを明らかにした。また、高CO₂環境は昼間の蒸散を抑制しても夜間の蒸散抑制には至らないこと、光合成を伴わない夜間の蒸散にはバイオマス生産に直結しない無駄な水消費が含まれており、その抑制がバイオマス生産を低下させずに水消費量を抑制させる可能性があることを示唆した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物のバイオマス生産能は蒸散量と水利用効率の積で表現でき、蒸散量・水利用効率あるいはその両方の増加がバイオマス生産能を向上させる。ただし、バイオマス生産能と水利用効率の間には負の相関関係が成立する場合が多いため、蒸散量の増加が重要とされてきた。これに対して本研究では、この従来の考え方が現在の相対的に低いCO₂濃度では成立しても、CO₂濃度が上昇する将来では必ずしも成立しない可能性を示した。高CO₂環境下では水利用効率が増加しやすくなるが、この水利用効率増加が栄養状態（リン・カリウム・窒素）に強く依存すること、そして利用効率の増加が植物のバイオマス生産能をに直結しやすいことを明らかにできた。

研究成果の概要（英文）：The study demonstrated that under doubled CO₂ concentrations, CO₂ uptake is possible even at low stomatal aperture, and that biomass production capacity can be doubled without an increase in transpiration. However, it is more important than ever to control the nutritional status of plants in order to achieve this, and it was clarified that the supply of nitrogen, phosphorus, and potassium, whose demand is increasing, without excess or deficiency, leads to an increase in water use efficiency, which is directly related to biomass production capacity. The study also suggested that a high CO₂ environment suppresses daytime transpiration but not nighttime transpiration, and that nighttime transpiration without photosynthesis includes wasteful water consumption that is not directly related to biomass production, and that suppression of such transpiration may reduce water consumption without reducing biomass production.

研究分野：環境農学

キーワード：高CO₂環境 水利用効率 蒸散 窒素 リン カリウム

1. 研究開始当初の背景

植物は気孔を介してCO₂を獲得すると同時に、不可避免的に水を失う(蒸散)。このため、植物のバイオマス生産量(=光合成量-呼吸量)と蒸散量の間には緊密な関係が存在し、バイオマスを積算蒸散量(水消費量)と水利用効率の積として表現できる。ここで水利用効率とは、蒸散量当たりのバイオマス生産量を示す。

水利用効率が高いと少量の水消費でバイオマス生産が可能となり、乾燥耐性の指標となっている。例えば、ダイズ・イネ・コムギなどのC₃植物よりもトウモロコシ・サトウキビなどのC₄植物の方が乾燥に強いのは水利用効率の違いによる。C₄植物の乾燥耐性をC₃植物に付与するため、C₃植物の水利用効率の向上を目指した試みも多く行われてきた。しかしその結果は、バイオマス生産能が低い、農業的には価値の乏しい植物しか創出できなかった。なぜなら、水利用効率の向上は常に気孔閉鎖を伴い、水消費の抑制と同時にCO₂獲得能も低下させるためである。このように、水利用効率とバイオマス生産との間には負の相関関係(トレードオフ)があるため、バイオマス増加に水利用効率は貢献せず、蒸散量の増大こそが重要というのが従来の定説であった(Blum 2009; Sinclair 2018)。

私たちは、CO₂濃度倍増時のバイオマス生産=蒸散量×水利用効率の関係を個体レベルで解析し、興味深い結果を得た。それは、CO₂濃度倍増でジャガイモのバイオマス生産は最大1.5倍も増加したにもかかわらず、それに伴って蒸散量は増加しなかったことである(図1)。一方、CO₂濃度とリン栄養状態の交互作用(CO₂×P)は水利用効率に強い影響を与え(P=0.010)、高CO₂環境下でのバイオマス生産能を向上させたのは水利用効率であることが判明した。

水利用効率とバイオマス生産の間にはトレードオフの関係が存在するため、夜間の蒸散抑制の例を除き(CoupeL-Ledru et al 2016)、この両者を同時に増加させるのは困難と考えられていた。さらに、水利用効率は保守的な安定した形質で、栄養状態ではほとんど変動しないと考えられていた(Sinclair et al 1984)。事実私たちのデータでも、400 ppm CO₂濃度では水利用効率の変動は小さかった(図1)。ところが、高CO₂環境ではリン栄養状態に応じて3倍も水利用効率が変動し、それがバイオマス生産能の向上に寄与していた(図1)。この結果は、従来の定説が現在の大気CO₂濃度では有効であっても、今後CO₂濃度が上昇した場合には修正が必要となる可能性を示唆する。

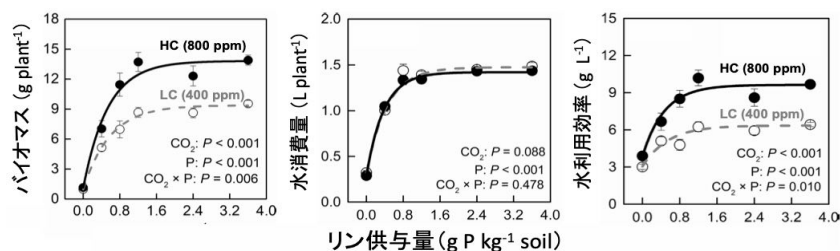


図1 リン供与量に対するジャガイモバイオマス生産の水分経済解析(Yi et al 2019を改変)。

2. 研究の目的

以上の背景を踏まえて、本研究課題では以下の問いに答えることを目的とした。

- ・CO₂濃度の上昇が植物個体の水分経済(バイオマス=蒸散量×水利用効率の関係)をどのように変化させるか?
- ・この水分経済の変化に植物栄養状態(窒素・リン・カリウム)はどのような影響を与えるか?
- ・気候変動(温度・土壌水分など)はこの水分経済にどのような影響を与えるか?

3. 研究の方法

(1) 温度・湿度・CO₂濃度を制御可能なグロースチャンバー内で、窒素・リン・カリウムの施肥レベルを数段階、CO₂濃度を2段階(400・800ppm)設けてジャガイモを成長させた。経時的にポット重量を測定して水消費量(蒸散量)を記録しつつ、減少した水分を補うことで土壌水分量を一定に保った。サンプリングした個体の乾燥重量(バイオマス)を積算蒸散量で除して、水利用効率を算出した。

(2) 温度・湿度・CO₂濃度を制御可能なグロースチャンバー内で、C₃植物(コムギ・イネ・ジャガイモ)およびC₄植物(ギニアグラス・アマランサス)を育成した。施肥窒素形態を2段階(硝酸・尿素)、CO₂濃度を2段階(400・800ppm)設けて、植物の成長と水分経済を解析した。さらに、CO₂濃度を2段階(400・800ppm)で硝酸供与レベルを8段階設けてコムギ・ギニアグラスを供試し、成長解析を実施した。

(3) 温度・湿度・CO₂濃度を制御可能なグロースチャンバー内で土壌水分を湛水から乾燥まで

8段階、CO₂濃度を3段階（400 ppm: LC・600 ppm: MC・800 ppm: HC）設けて、イネ5品種（日本晴・IRAT109・NERICA1・T65・DV85）を成長させた。経時的にポット重量を測定して水消費量（蒸散量）を記録しつつ、減少した水分を補うことで土壌水分量を一定に保った。サンプリングした個体の乾燥重量（バイオマス）を積算蒸散量で除して、水利用効率を算出した。サンプリング1週間前から、個体当たり蒸散量を昼間と夜間とに分けて計測した。

4. 研究成果

(1) ジャガイモを 400 (aCO₂) または 800 ppm (eCO₂) CO₂濃度環境下で、窒素・リン・カリウムの施肥レベルを変化させて水分経済を解析した (図2)。リン施肥量を変化させた場合、いずれの CO₂ 条件下においても水利用効率の増加がバイオマス生産を直線的に増加させた。それに対して、バイオマス生産の水消費量に対する回帰は直線的でなく、特にバイオマスが閾値 (10 g 個体⁻¹) を超えると水消費量に依存せず増加した。この結果は、リン欠乏で植物バイオマスが小さい場合には蒸散量を規定する葉面積と葉面積当たりの CO₂・H₂O ガス交換速度を反映する水利用効率の両方がバイオマス生産に重要であること、しかしリン欠乏が解消されて植物バイオマスが大きい場合には蒸散量には依存せず、水利用効率の向上がバイオマス生産に重要となることを示唆する。

同様に、カリウム施肥量を変化させた場合、バイオマス生産能は水消費量には依存せず、水利用効率に強く依存した。ここでは、ほぼ全ての個体のバイオマスが閾値 (10 g 個体⁻¹) を超えていたことも、バイオマス生産能が水利用効率に強く依存させた可能性がある。逆に、窒素施肥量を変化させた場合では、ほぼ全ての個体のバイオマスが閾値 (10 g 個体⁻¹) を下回り、この場合のバイオマス生産能は水利用効率に依存せず、水消費量に強く依存する結果となった。そして、CO₂濃度上昇に伴う水利用効率の向上は水消費量を抑制する結果となった。ただし、リン・カリウム栄養状態の変動に伴い水利用効率が増加するとバイオマス生産も直線的に増加する一方で、窒素栄養状態の変動による水利用効率の変化はバイオマス生産に与える影響は限定的であることがわかった。

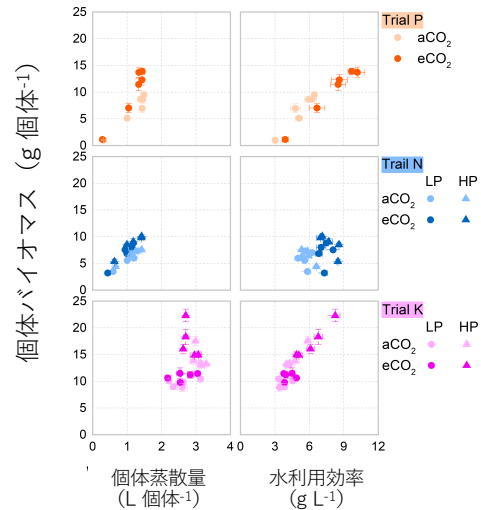


図2 400 (aCO₂) または 800 ppm (eCO₂) CO₂ 濃度環境下において、リン・窒素・カリウム供与量を変化させて育成したジャガイモ

(2) CO₂ 濃度の上昇は光合成速度の増加を介して、潜在的には植物の乾物生産 (バイオマス) 能を向上させる。ただし、その向上程度は期待よりも低い場合が多く、高 CO₂ 環境が植物の窒素欠乏を助長するためだと考えられている。その原因として、

- (1) 植物体内の硝酸還元能が阻害されて有機態窒素濃度が低下するため (Rachmilevitch et al 2004; Bloom et al 2010, 2012; Rubio-Asensio et al 2015))、
- (2) 蒸散量が抑制されるため蒸散を駆動力にした硝酸イオン獲得量が低下するため (Conroy 1992; Taub and Wang 2008; McGrath and Lobell 2013; Feng et al 2015)、
- (3) 植物バイオマス量の増加に対して窒素獲得量の増加が追いつかず、バイオマス当たり窒素濃度が低下するため (Poorter et al, 1997; Gifford et al, 2000; Taub and Wang, 2008)、の3つの仮説が提唱されていた。

仮説 (1) の妥当性を検証した結果、イネ以外の4種の植物では、硝酸還元能阻害やそれに起因した植物体内硝酸濃度の増加を確認できなかった (図3)。硝酸還元能の有意な低下が認められたイネであっても、尿素を供与した個体との比較からその影響は軽微であり、バイオマス生産を低下させるものではないことが判明した。これらの結果、仮説 (1) は高 CO₂ 環境下での植物の窒素欠乏を助長する原因ではないことが示唆された。

仮説 (2) を検証した結果、イネ以外の4種の植

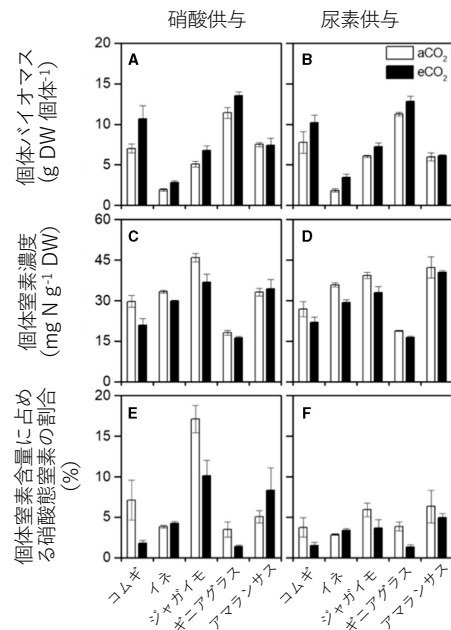


図3 400 (aCO₂) または 800 ppm (eCO₂) CO₂ 濃度環境下において、供与する窒素形態が個体バイオマス、窒素濃度、および硝酸態窒素の割合に与える影響 (Igarashi et al 2021 を改変)

物では CO₂ 濃度上昇で蒸散量は有意に低下した。それにも関わらず、個体当たりの硝酸獲得能は必ずしも低下しておらず、仮説 (2) を支持しなかった。仮説 (2) では蒸散量当たりの硝酸獲得量は変化しないことを前提としていたが、実際には蒸散量当たりの硝酸獲得量が高 CO₂ 環境で増加することを本研究が初めて立証した。

アマランサスを除き、4種の植物は CO₂ 濃度上昇でバイオマス生産が増加した。そして、アマランサス以外の全ての植物で窒素濃度が低下していた。この結果は、仮説 (3) を例外なく支持するものである。ただし、この窒素濃度の低下が実際にバイオマス生産を抑制するほどの窒素欠乏状態であったのかどうかを確認する必要がある。事実、葉身窒素濃度を調べると、重量当たりでは低下しても葉面積当たりでは変化していなかった。

ある植物が窒素欠乏 (窒素が制限要因となって成長が抑制されている) かどうかを知るには、窒素供給に対する植物成長速度の飽和曲線を定量化することが有効である。すなわち、窒素供給増に応じて成長速度も増加するところが窒素欠乏状態であり、窒素需要がすでに満たされたためにさらなる窒素供給の増加では成長速度が変化しないところは非窒素欠乏状態と判断できる。

そこで、コムギ (C₃ 植物) とギニアグラス (C₄ 植物) を用いて、窒素供給に対する相対成長速度 (RGR) の飽和曲線を各 CO₂ 濃度環境で定量化した (図4)。CO₂ 濃度上昇はコムギの RGR を有意に増加させたのに対して、ギニアグラスの RGR には有意な影響を与えなかった。コムギでは最大 RGR (非窒素欠乏状態) を達成するために、高 CO₂ 環境下では低 CO₂ 環境下の 1.3 倍の窒素供給量が必要で、それが達成された場合バイオマスは低 CO₂ 環境下の 2.2 倍となった。この結果は、低 CO₂ 環境下で窒素欠乏状態ではない最大 RGR を達成する窒素施肥レベルであっても、高 CO₂ 環境下では最大 RGR に達しないために窒素欠乏に陥り、それを解消するには窒素施肥量を 1.3 倍に増やさねばならないことを意味する。

一方、CO₂ 濃度上昇で相対成長速度が有意に変化しなかったギニアグラスでは、最大 RGR (非窒素欠乏状態) に到達するのに必要な窒素供給量も CO₂ 濃度によって変化しなかった (図4)。この結果は、CO₂ 濃度上昇で成長速度が増加しない場合には、窒素に対する需要量も増加しないことを示唆する。コムギの結果も踏まえると、CO₂ 濃度上昇が成長速度を増加させる結果として窒素需要が高まり、窒素需要が十分に満たされなければ窒素が成長を制限すること、CO₂ 濃度上昇が成長速度を変化させない場合には新たな窒素需要は発生しないことを示唆している。

CO₂ 濃度倍増は C₃ 植物のコムギを C₄ 植物のギニアグラスと同等の成長速度まで向上させた。このとき、水利用効率も倍増し、倍増したバイオマスにも関わらず、水消費量はむしろ低 CO₂ 環境下よりも少なかった。この結果は、高 CO₂ 環境は CO₂ 獲得のための植物の水需要を強く抑制することを意味し、CO₂ 濃度上昇が植物の乾燥耐性に寄与する可能性を示唆する。

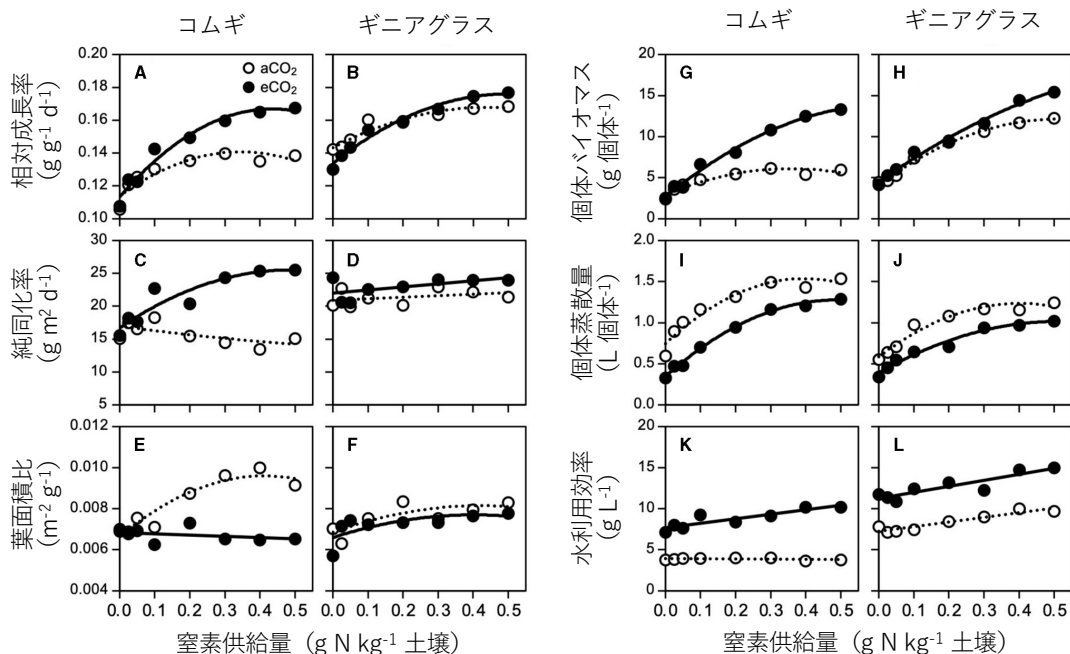


図4 400(aCO₂)または 800 ppm(eCO₂) CO₂ 濃度環境下において、硝酸態窒素供与量に対するコムギ(C₃)・ギニアグラス(C₄)の成長応答(Igarashi et al 2021 を改変)

(3) いずれのイネ品種においても、土壌水分の低下が個体バイオマスを強く抑制したが、CO₂濃度の上昇はその抑制を緩和させる効果を示した。サンプリング直前の蒸散速度を見ると、CO₂濃度上昇は夜間の蒸散速度をほとんど変化させなかった(図5)。最も蒸散速度が小さかったのは土壌水分が30%のときの夜間の蒸散速度であり、この値はイネが最大気孔を閉鎖できた状態のものであろう。夜間の蒸散速度は土壌水分が増加に伴い直線的に増加した結果は、土壌水分が潤沢になると気孔閉鎖が緊密でなくなることを示唆している。一方、CO₂濃度上昇は昼間の蒸散速度を強く抑制し、特にLCとMCの差異が大きかった(図5)。蒸散速度の夜間/昼間の比に品種間差異を認めた。

サンプリング前1週間の昼間・夜間の蒸散量と個体バイオマスの関係を解析した(図6)。昼間の蒸散量の増加はバイオマスを直線的に増加させるが、夜間の蒸散量の増加は飽和曲線を描いた。この結果は、夜間の蒸散量の増加が個体バイオマスの増加に貢献せず、無駄に水を消費したことを示唆している。この無駄な水消費は土壌水分レベルが高いときに現れ、この無駄な水消費の抑制がバイオマス生産を低下させることなく水消費抑制に寄与すると考えられた。

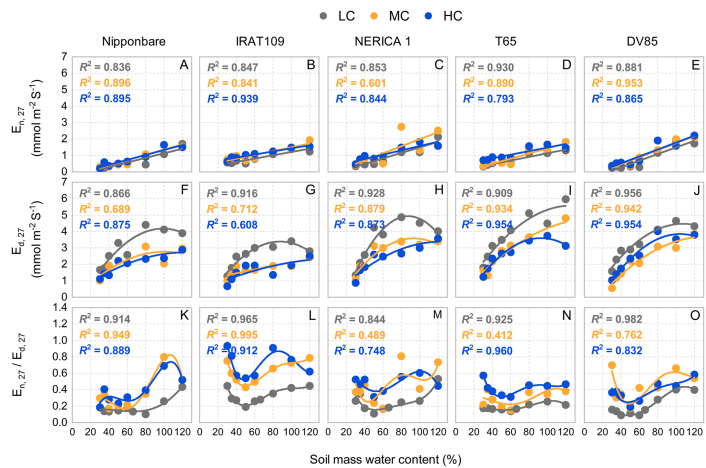


図5 400(LC)・600(MC)・800(HC) ppm CO₂濃度環境下、異なる土壌水分条件で育成したイネ5品種の夜間蒸散速度(E_n)・昼間蒸散速度(E_d)・夜間/昼間の比(E_n/E_d) (Yi & Yano 2023)

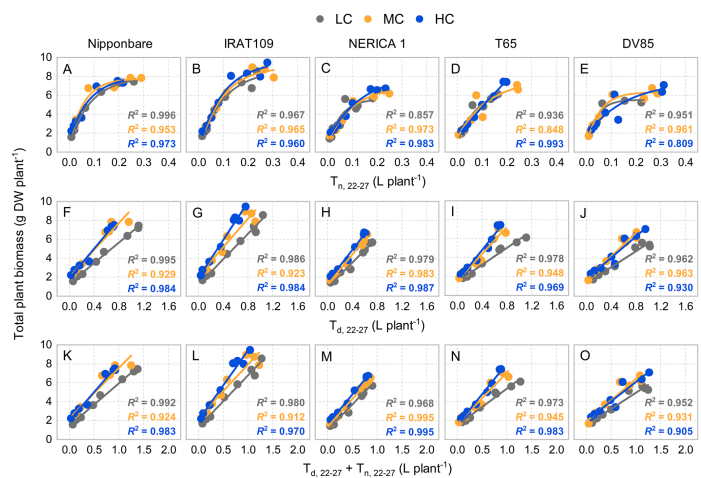


図6 400(LC)・600(MC)・800(HC) ppm CO₂濃度環境下、異なる土壌水分条件で育成したイネ5品種の夜間蒸散量(T_n)・昼間蒸散量(T_d)とバイオマス生産との関係 (Yi & Yano 2023)

引用文献

- Blum A (2009) Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Res* **112**, 119–123. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.03.009>
- CoupeL-Ledru A, Lebon E, Christophe A, Gallo A, Gago P, Pantin F, Doligez A, Simonneau T (2016) Reduced nighttime transpiration is a relevant breeding target for high water-use efficiency in grapevine. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 8963–8968. <https://doi.org/10.1073/pnas.1600826113>
- Igarashi M, Yi Y & Yano K (2021) Revisiting why plants become N deficient under elevated CO₂: importance to meet N demand regardless of the fed-form. *Front Plant Sci* **12**, 726186. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.726186>
- Sinclair TR, Tanner C & Bennett J (1984) Water-use efficiency in crop production. *Biosci* **34**, 36–40.
- Sinclair, TR (2018) Effective water use required for improving crop growth rather than transpiration efficiency. *Front Plant Sci* **9**, 1442. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01442>
- Yi Y, Sugiura D & Yano K (2022) Quantifying phosphorus and water demand to attain maximum growth of *Solanum tuberosum* in a CO₂-enriched environment. *Front Plant Sci* **10**, 1417. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01417>
- Yi Y & Yano K (2022) Verification of water-use efficiency estimates via carbon isotope discrimination in potato under varying nutrient statuses and CO₂ conditions. *Physiol Plant* **174**, e13660. <https://doi.org/10.1111/ppl.13660>
- Yi Y & Yano K (2023) Nocturnal versus diurnal transpiration in rice plants: analysis of five genotypes grown under different atmospheric CO₂ and soil moisture conditions. *Agric Water Manage* **286**, 108397. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2023.108397>

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Yan Yi & Katsuya Yano	4. 巻 174
2. 論文標題 Verification of water-use efficiency estimates via carbon isotope discrimination in potato under varying nutrient statuses and CO2 conditions	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Physiologia Plantarum	6. 最初と最後の頁 e13660
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/ppl.13660	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Risako Ueda & Katsuya Yano	4. 巻 59
2. 論文標題 ndophytic N2 fixation in sweet potato: responses to N, P, and K inputs and visualization of 15N2 utilizing bacterial cells via Raman spectroscopy	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Biology and Fertility of Soils	6. 最初と最後の頁 275-283
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s00374-023-01698-5	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Yan Yi & Katsuya Yano	4. 巻 207
2. 論文標題 Plant growth and water economy of Solanum tuberosum in response to doubled CO2: Interaction between potassium and phosphorus	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Agronomy and Crop Science	6. 最初と最後の頁 901-912
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/jac.12507	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Maaya Igarashi, Yan Yi & Katsuya Yano	4. 巻 12
2. 論文標題 Revisiting Why Plants Become N Deficient Under Elevated CO2: Importance to Meet N Demand Regardless of the Fed-Form	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 726186
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fpls.2021.726186	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計3件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 Katsuya YANO
2. 発表標題 Why do plants become N deficient under elevated CO2?
3. 学会等名 第1回西昌農村振興フォーラム（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yan YI, Daisuke SUGIURA & Katsuya YANO
2. 発表標題 Nitrogen and water demands for maximum growth of Solanum tuberosum under doubled CO2: interaction with phosphorus based on the demands
3. 学会等名 The 10th Asian Crop Science Association Conference（国際学会）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Yano YI and Katsuya YANO
2. 発表標題 Growth responses of potato to elevated CO2 under different growth stages in open-top chambers: Interaction with phosphorus supply.
3. 学会等名 日本土壌肥料学会2021年度北海道大会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------