

令和 3 年 6 月 3 日現在

機関番号：24403

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18H02307

研究課題名(和文)植物のバイオマス分配に及ぼす物理環境の複合影響の解明とフェノミクス研究への応用

研究課題名(英文) Evaluation of interactive effects of environmental factors on biomass allocation of plants and its application to plant phenomics research

研究代表者

渋谷 俊夫 (Shibuya, Toshio)

大阪府立大学・生命環境科学研究科・准教授

研究者番号：50316014

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,730,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、チャンバーとフィールド間での植物の環境影響の違いには、植物のバイオマス分配を介した物理環境の複合影響が関与していると仮説を立て、光環境とストレス要因が成長パラメータに及ぼす複合影響、さらには成長パラメータ間の関係を調べた。その結果、赤色/遠赤色光比が低い光照射下では、バイオマス分配の変化を介して塩分ストレス、強風ストレス、高い蒸散要求および個体群密度が成長に及ぼす影響が、太陽光と同じ赤色/遠赤色光比の光照射下よりも過小評価されることが明らかとなった。これらの結果から、異なる実験で得られた環境影響を比較するには、光源の遠赤色光の割合を考慮する必要があることが示された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

フェノミクス研究における解決すべき課題のひとつとして、環境要因と表現型との関係がグロースチャンバーとフィールド間で異なることが挙げられるが、どのような複合要因がどのようなプロセスで植物生育の差異をもたらしているのかは十分に解明されていない。本研究で得られた知見は、その隠れた複合要因の一部を、光環境に対する植物のバイオマス分配から明らかにしたものであり、植物生態生理学、植物生産科学など、植物の環境調節に関わる学問分野に広く波及性を持つものである。

研究成果の概要(英文)：In this study, we hypothesized that the differences in the environmental impact on plant growth between controlled environment chambers and field are caused by the interactions of the physical environmental factors on the biomass allocation of plants, and investigated the interaction effects between light quality and stress factors on the growth parameters. Under light with a low red to far-red ratio, the effects of salinity, wind-induced stress, and planting density on plant growth are underestimated through changes in biomass allocation compared to light containing far-red light at approximately the same red to far-red ratio as in sunlight. These results indicate that the proportion of far-red light is considerable to interpret the results obtained in different experiments.

研究分野：生物環境調節学

キーワード：グロースチャンバー ストレス応答 光質 成長解析

1. 研究開始当初の背景

プラントフェノミクスとは、ストレス耐性など優れた遺伝的形質を探するために、環境要因と植物の表現型との関係を網羅的・包括的に調べる手法であり、欧米を中心に学際的な取り組みが行われている。フェノミクス研究における解決すべき課題のひとつとして、環境要因と表現型との関係がグロースチャンバーとフィールド間で異なることが挙げられる。例えば、チャンバーで起こるストレス応答がフィールドでは起こらない、もしくはその逆の現象が生じるということである。このことは、遺伝資源の選抜を実験室スケールで効率的に行う際の大きな障壁になっている。現在この課題に関して、大量の生育データをもとにメタ解析を行うことで、チャンバーとフィールド間での植物生育の違いを探ることが試みられている。しかし、どの要因がどのようなプロセスで植物生育の差異をもたらしているのかは十分に解明されていない。その理由として、植物の成長過程が複雑であり、隠れた複合要因を十分に把握できていないことが挙げられる。本課題では、隠れた複合要因のひとつとして、申請者がこれまで明らかにしてきた植物のバイオマス分配に対する光や水分環境の複合影響に着目する。これら環境要因はチャンバーとフィールドで異なることが指摘されているが、それらが複合的に環境影響の差異をもたらす可能性については検討されていない。

2. 研究の目的

本研究では、チャンバーとフィールド間での植物の環境影響の違いには、植物のバイオマス分配を介した物理環境の複合影響が関与していると仮説を立て、チャンバーとフィールドの各条件において、光・水分環境を中心とした環境要因と成長パラメータの関係、さらには成長パラメータ間の相互関係を調べ、それらをモデルによって説明することで、チャンバーとフィールド間での環境影響の差異をもたらす要因を明らかにする。この解析結果から、フィールドに近い環境影響を得ることができる環境条件を明らかにする。

3. 研究の方法

(1) 光質と個体群密度の複合影響

植物は高密度で育成されると、光獲得競争が生じることで茎をより伸長させる。光獲得競争は個体群内での遠赤色光 (FR) の割合の増加によって促進され、これは自然生態系においては植物の高さを均一にし、個体群の構造を強固にするという利益をもたらす。しかし同時に、同化器官へのバイオマス分配を減少させることから、植物を個体群で育成した後に、移植して個体として独立して育成する場合には不利益をもたらす可能性がある。本研究では、照射光中の FR を減らすことで光獲得競争を抑制し、高個体群密度においても同化器官へのバイオマス分配の低下を抑制できると考え、個体群密度と FR 照射の有無がキュウリ実生のバイオマス分配および移植後の成長に及ぼす複合影響を調べた。

キュウリ実生を、子葉展開直後にパーミキュライト培地を含む育苗トレイ (セル 24 mm 角) に異なる密度で移植した。個体群密度は、101 plants m^{-2} (低密度)、886 plants m^{-2} (中密度)、1736 plants m^{-2} (高密度) の 3 段階とした。これらの個体群を、太陽光とほぼ同じ割合で FR を含む光照射下 (FR+)、もしくは FR をほとんど含まない光照射下 (FR-) で 4 日間育成した。共通の育成条件は光合成有効光量子束密度 300 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ 、気温 27°C、相対湿度 55%、CO₂ 濃度 400 $\mu mol mol^{-1}$ 、明期 16 h d^{-1} とした。光照射には LED パネルを用いた。育成終了時に葉、茎および根の乾物重および茎長を計測した。個体群状態での草高と個体として個体群から独立させた状態での草高の比を求め、これを茎自立度と定義した。一部の個体はプラスチックポットに移植し、FR+と同じ光照射条件下でさらに 4 日間育成した。移植時および移植 4 日後の乾物重から、移植後における相対成長速度を求めた。

(2) 光質と気流の複合影響

強い気流は植物成長を抑制することが知られているが、その影響は照射光中の遠赤色光 (FR) の割合によって異なる可能性がある。FR の割合が大きい光照射下では茎の伸長が促進され、それによって茎が受ける強い気流からの力が増大する。このとき、植物は茎の応力を増加させるために茎へのバイオマス分配を多くする。結果として、葉へのバイオマス分配が低下し、個体あたりの光合成速度が低下する可能性がある。本研究では、照射光中の FR の割合が異なる光源下における強い気流に対する植物応答を制御環境下において調べた。

キュウリをパーミキュライト培地に播種し、FR を含む光源 (FR+) または FR を含まない光源 (FR-) の下で育成した。光源には LED パネルを用い、両光源で共通して青色、緑色および赤色の割合をそれぞれ 30%、35% および 35% とした。FR+ の試験区は R/FR 比が太陽光と同じ割合の 1.2 となるように調節した。子葉展開直後にキュウリ実生を培養液が充填されたプラスチックポットに移植して、2 水準の気流速度 (0.5 もしくは 6.5 ms^{-1}) の下で育成した。気流速度の調節には自作の風洞を用いた。共通の育成条件は、気温 28°C、相対湿度 70%、葉面での光合成有効光量子束密度 300 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ 、明期 16 h d^{-1} とした。移植日と育成終了日に茎長、葉面積、葉、

茎および根の乾物重を計測し、葉面積と乾物重を用いて相対成長速度、純同化速度、および葉面積比を求めた。育成終了日の全乾物重に対する葉、茎、根の乾物重の割合を各部位へのバイオマス分配割合の指標として用いた。これと同様の実験を、胚軸を支柱で固定して育成を行う条件でも行った。

(3) 光質と塩分濃度の複合影響

植物のストレス応答についてさまざまなスケールでの研究が行われているが、グロースチャンパーを用いた制御環境下における結果が必ずしもフィールドに当てはまらないことが指摘されている。本研究では、その要因として人工光源と太陽光における遠赤色光の割合の違いに注目し、植物成長に対する塩分ストレスとの複合影響を調べた。グロースチャンパーには、遠赤色光をほとんど含まない光源が用いられることがある。遠赤色光に起因するフィトクロム反応は塩分ストレスと複合的に作用する可能性があることが知られており、このような遠赤色光と塩分との複合影響は、制御環境下とフィールドで塩分ストレス応答に違いをもたらす一因となる可能性がある。

キュウリ実生を、NaCl濃度、遠赤色光の割合および相対湿度の異なる条件で、播種後5日目から人工気象器で6日間育成した。育成は湛液水耕で行い、NaClを添加しない培養液(OATハウスA処方)またはNaClを 2 g L^{-1} 添加した培養液の2条件を設けた。光照射にはLEDパネルを用い、光照射条件は、遠赤色光を太陽光と同程度含む条件(FR+)またはFRを含まない条件(FR-)の2条件とし、光合成有効量子束密度は $300\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 、明期時間は 16 h d^{-1} とした。気温は 28°C 、 CO_2 濃度は $400\ \mu\text{mol mol}^{-1}$ とした。育成最終日に第1本葉の気孔コンダクタンスを計測した。播種後5日目および育成終了日における乾物重および葉面積を計測し、それらから相対成長速度、純同化速度および葉面積比を求めた。以上のNaCl濃度と遠赤色光の有無を組み合わせた実験を、相対湿度50%および80%の2条件で行った。

(4) 光質と蒸散要求の複合影響

グロースチャンパーとフィールドにおいて植物の環境応答の違いをもたらす要因として、人工光源と太陽光における遠赤色光の割合の違いに注目し、遠赤色光の異なる光照射下で蒸散要求の増大に対する植物の水分ストレス応答を調べ、ストレス応答が異なる要因を検討した。

キュウリ実生をグロースチャンパー内で、遠赤色光を含む照射光(FR+)もしくは遠赤色光を含まない照射光(FR-)で育成した。光照射にはLEDパネルを用いた。発芽後、本葉展開までの育成環境は、気温 28°C 、相対湿度90%とし、本葉展開後に相対湿度を30%に低下させ、蒸散要求を増大させた。

4. 研究成果

(1) 光質と個体群密度の複合影響

茎長は個体群密度が高いほど大きくなり、その影響はFR+で大きかった。FR+では中密度と高密度との間で茎長に差がみられなかった。しかし、茎長/シュート乾物重が高密度において高かったことから、植物サイズに対する伸長の程度は高密度でより大きかったと考えられる。FR-では個体群密度が高くなっても茎の伸長が起こりにくかった。これは、照射光にFRを含まないことで、個体群密度が高くなっても光獲得競争が起こりにくかったためである。茎自立度は、FR+において中・高密度で低下した。これは、高い個体群密度において引き起こされた茎の伸長によって、個体として独立したときのシュートの構造が弱くなったことを意味する。全乾物重は個体群密度が高いほど小さく、その影響はFR+に比べてFR-で小さかった。これはFR-では葉が拡大しにくく、個体群密度によって受光面積の制約を受けにくかったためと考えられる。FR+では個体群密度が高いほど乾物割合が茎で増加し、葉および根で減少した。他方、FR-では個体群密度がバイオマス分配に及ぼす影響は小さかった。これらの実生を移植した結果、移植後の相対成長速度は、移植時の同化器官へのバイオマス分配が低いほど小さくなる傾向がみられた。これらの結果は、高い個体群密度で育苗することによるバイオマス分配の変化は、移植後において不利益をもたらすが、それはFRの少ない光照射下で光獲得競争を抑制することによって緩和できることを意味する。

(2) 光質と気流の複合影響

強い気流による成長抑制はFR+でみられたが、FR-ではみられなかった。遠赤色光と気流速度の複合影響は、相対成長速度と純同化速度で似た傾向であった。よって、FR+で強い気流が相対成長速度を低下させた原因は、純同化速度の低下であると考えられる。本研究では、FR+では、強い気流によって茎へのバイオマス分配が増大することで、葉へのバイオマス分配、ひいては葉面積比が低下すると予想した。FR+では、強い気流は葉へのバイオマス分配を低下させたが、葉面積比は低下しなかった。その原因として、強い気流による葉へのバイオマス分配割合の減少が葉面積比に影響を与えるほど大きくないことや、葉乾物重あたりの葉面積が増加することで、強い気流による葉へのバイオマス分配割合の減少が相殺されたことが考えられる。FR+において、強い気流が純同化速度を低下させた理由は不明であるが、FR+に順化した葉はFR-よりも薄く、そのような葉では、葉内の通水コンダクタンスが低下する可能性がある。このような通水コンダクタンスの違いが、強い気流によって蒸散要求度が大きくなることによる影響を増大させた可

能性がある。胚軸を支柱で固定した場合は、強い気流速度はFR+においてもバイオマス分配割合を変化させなかったが、相対成長速度および純同化速度は、支柱で固定しない場合と同じように減少させた。このことから、FR+において、強い気流によって生じる各部位へのバイオマス分配割合が変化することは、強い気流による成長抑制の主な原因ではないことが確認された。

(3) 光質と塩分濃度の複合影響

遠赤色の割合の低下および塩分濃度の上昇は、それぞれ相対成長速度を減少させ、塩分濃度の上昇による相対成長速度の減少は、FR-においてFR+よりも小さかった。このことは、FRの割合の低下および塩分濃度の上昇は、植物成長に拮抗的に作用したこと意味する。このような傾向は相対湿度50%および80%の両方においてみられたが、拮抗作用は相対湿度80%においてより顕著であった。本実験では、FR+とFR-において、塩分濃度の増大によって相対成長速度を減少させた主要因は異なっていた。FR+においては、塩分による純同化速度の減少、つまり単位葉面積あたりの同化速度の減少が主要因であった。一方で、FR-においては、塩分濃度の増大による葉面積比の減少、つまり単位個体重あたりの葉の拡大抑制が相対成長速度を減少させた主要因であった。純同化速度と気孔コンダクタンスには相関がみられなかったことから、FR+での塩分濃度の上昇によって純同化速度が低下した原因は、水ストレスに起因する気孔開度の低下ではなく、葉内の光合成能力の低下と考えられる。以上、遠赤色光の割合の低下および塩分濃度の上昇は、ともに植物成長を抑制するが、それらは拮抗的に作用し、遠赤色光の割合が少ない光照射下では塩分ストレスの影響が小さくなることが示された。したがって、白色蛍光灯など遠赤色光をほとんど含まない光源下では、自然光下よりも塩分ストレスの影響を過小評価する可能性がある。

(4) 光質と蒸散要求の複合影響

FR+のキュウリ実生は、蒸散要求増大後に大きな萎れが観察されたが、FR-ではそのような萎れは観察されなかった。そのような違いが生じた理由を調べるために、第1本葉の気孔コンダクタンスおよび水ポテンシャルを、ポロメータおよびサイクロメータを用いてそれぞれ測定した。その結果、気孔コンダクタンスは、FR-においてFR+よりも大きい傾向であったが、葉内水ポテンシャルはFR+においてFR-よりも大きく低下した。これはFR-では気孔がより開いていて水分が失われやすい状態であったにも関わらず、葉の水分状態を維持できたことを意味する。このような各光照射下における気孔コンダクタンスと葉内水ポテンシャルの傾向から、FR-では葉内の通水性が高くなることで、蒸散による水損失の増大に対して木部から葉肉細胞により円滑に水を供給できたと推察された。本研究では、因果関係は十分には明らかにできなかったが、このことが遠赤色光の割合の異なる光照射下における塩ストレスや強風ストレスに対する植物応答の違いをもたらした可能性がある。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件）

| | |
|---|----------------------|
| 1. 著者名 Shibuya, T., Kishigami, S., Endo, R., Matsuda, R. | 4. 巻 248 |
| 2. 論文標題 Interaction between red to far-red ratio of light and vapor-pressure deficit on extension growth of cucumber seedlings | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 Scientia Horticulturae | 6. 最初と最後の頁 98-104 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.21273/HORTTECH04061-18 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|--|-----------------------|
| 1. 著者名 Tsuruyama J., Shibuya, T. | 4. 巻 28 |
| 2. 論文標題 Growth and flowering responses of seed-propagated strawberry seedlings to different photoperiods in controlled environment chambers | 5. 発行年 2018年 |
| 3. 雑誌名 HortTechnology | 6. 最初と最後の頁 453-458 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.scienta.2018.12.049 | 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 Shibuya, T., Tsuchida, M., Endo, R., Kitaya, Y. | 4. 巻 55 |
| 2. 論文標題 Far-red light interacts with plant density to change photosynthate allocation of cucumber seedlings and their subsequent early growth after transplanting | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 HortScience | 6. 最初と最後の頁 1433-1437 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.21273/HORTSC115159-20 | 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13件（うち招待講演 0件/うち国際学会 5件）

| |
|---|
| 1. 発表者名 Shibuya, T., Tsuchida, M., Endo, R., Kitaya, Y. |
| 2. 発表標題 Far-red light interacts with plant density to change photosynthate allocation and early growth of cucumber seedlings |
| 3. 学会等名 Greensys 2019（国際学会） |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Endo, R., Matsuyama, R., Shibuya, T., Kitaya, Y. |
| 2. 発表標題 Correlation between stomatal conductance and plant growth rate that does not involve the net assimilation rate under water stress |
| 3. 学会等名 Greensys 2019 (国際学会) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Jishi T., Shoji K. |
| 2. 発表標題 PPFD-Pn curve of cucumber leaves measured under blue, green, and red LED light |
| 3. 学会等名 Greensys 2019 (国際学会) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 永田彩乃, 渋谷俊夫, 遠藤良輔, 北宅善昭 |
| 2. 発表標題 遠赤色光の割合が異なる光源下におけるキュウリ実生の塩分ストレス応答 |
| 3. 学会等名 日本農業気象学会 2020年全国大会 |
| 4. 発表年 2020年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 渋谷俊夫, 神藤慶紀, 遠藤良輔, 北宅善昭 |
| 2. 発表標題 強い気流に対する植物応答は遠赤色光の有無によって異なる |
| 3. 学会等名 日本農業気象学会 2020年全国大会 |
| 4. 発表年 2020年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Shibuya, T., Endo, R. |
| 2. 発表標題 Photosynthetic performance of cucumber transplants acclimatized to light with higher red to far-red ratio than sunlight. |
| 3. 学会等名 XXX. International Horticultural Congress (国際学会) |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 渋谷俊夫, 土田美月, 遠藤良輔, 北宅善昭 |
| 2. 発表標題 キュウリ実生の成長およびバイオマス分配に及ぼす遠赤色光の有無および個体群密度の交互作用 |
| 3. 学会等名 2018年度日本農業気象学会中国四国支部・近畿支部合同大会 |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 松山涼馬, 遠藤良輔, 渋谷俊夫, 北宅善昭 |
| 2. 発表標題 気孔コンダクタンスと成長速度の関係に介在する要因の解析 |
| 3. 学会等名 2018年度日本農業気象学会中国四国支部・近畿支部合同大会 |
| 4. 発表年 2018年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 渋谷俊夫, 土田美月, 遠藤良輔, 北宅善昭 |
| 2. 発表標題 個体群密度が植物のバイオマス分配に及ぼす影響は遠赤色光の有無によって異なる |
| 3. 学会等名 日本農業気象学会2019年全国大会 |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 遠藤良輔, 松山涼馬, 渋谷俊夫, 北宅善昭 |
| 2. 発表標題 異なる水分環境下で生じた気孔コンダクタンスと成長速度の関係に介在する要因の解析 |
| 3. 学会等名 日本農業気象学会2019年全国大会 |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 渋谷俊夫, 泉 美佑, 遠藤良輔, 北宅善昭 |
| 2. 発表標題 遠赤色光と相対湿度がペチュニアの花成と伸長成長に及ぼす複合影響 |
| 3. 学会等名 日本農業気象学会2021年全国大会 |
| 4. 発表年 2021年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 渋谷俊夫, 片岡千景, 遠藤良輔, 北宅善昭 |
| 2. 発表標題 照射光中に含まれる遠赤色光の割合の変化に対するキュウリ実生の形態的可塑性 |
| 3. 学会等名 日本農業気象学会2021年全国大会 |
| 4. 発表年 2021年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Shibuya, T., Nagata, A., Endo, R., Kitaya, Y. |
| 2. 発表標題 Interaction between far-red light and salinity on early growth of cucumber seedlings |
| 3. 学会等名 IX International Symposium on Light in Horticulture (国際学会) |
| 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 |
|-------|--|---|----|
| 研究分担者 | 遠藤 良輔 (Endo Ryosuke) (10409146) | 大阪府立大学・生命環境科学研究科・講師 (24403) | |
| 研究分担者 | 大山 克己 (Ohyama Katsumi) (20456081) | 大阪府立大学・人間社会システム科学研究科・教授 (24403) | |
| 研究分担者 | 植山 雅仁 (Ueyama Masahito) (60508373) | 大阪府立大学・生命環境科学研究科・准教授 (24403) | |
| 研究分担者 | 地子 智浩 (Jishi Tomohiro) (60816479) | 一般財団法人電力中央研究所・エネルギーイノベーション創 発センター・主任研究員 (82641) | |
| 研究分担者 | 三柴 啓一郎 (Mishiba Kei-ichiro) (70390888) | 大阪府立大学・生命環境科学研究科・准教授 (24403) | |

| | 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 |
|-------|-------------------------------------|--------------------------------------|----|
| 研究協力者 | 松田 怜 (Matsuda Ryo) (20547228) | 東京大学・大学院農学生命科学研究科・准教授 (12601) | |

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 |
|---------|---------|
|---------|---------|