

令和 6 年 5 月 25 日現在

機関番号：12601

研究種目：挑戦的研究（萌芽）

研究期間：2019～2023

課題番号：19K22343

研究課題名（和文）植物は自らが過去に経験した光環境の情報をどのように処理・利用しているのか？

研究課題名（英文）How do plants process and utilize the light environmental information that they have experienced?

研究代表者

松田 怜（Matsuda, Ryo）

東京大学・大学院農学生命科学研究科（農学部）・准教授

研究者番号：20547228

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 4,900,000円

研究成果の概要（和文）：地表面における太陽光の光合成有効光量子束密度（PPFD）の日内変動を含む、種々の時間スケールでのPPFD変動光を実験室内に作出し、それらが植物の生育および光順化応答に及ぼす影響を調べた。PPFD日内変動が生育に及ぼす影響は、照射開始後1週程度の間には見られるものの、その後は小さくなること、またPPFDの日間変動に対する光順化応答の程度を、直近のPPFDをより大きく重み付けする加重平均PPFDを用いて定量的に推定し得ることなどを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

施設や露地圃場など、太陽光のPPFDが種々の時間スケールで変動する条件において、植物がそのPPFD変動の情報をどのように認識・利用して自身の「体づくり」に活かしているのかという基本的な知見が得られた。また将来的には、例えば施設園芸において、植物の生育・収量をより正確に予測すること、さらには光環境制御によって望ましい形質をあらかじめ植物に付与することなどに貢献する可能性がある。

研究成果の概要（英文）：We reproduced light in which photosynthetic photon flux density (PPFD) fluctuates at various time scales, including sunlight at the ground surface, in a laboratory and investigated its effects on the growth, development, and light acclimation responses of plants. We observed that diurnal PPFD fluctuations initially affected growth and development, but the effects became smaller after prolonged irradiation. We also proposed an estimation method for the degree of light acclimation responses to PPFD that changed day to day using a time-weighted average of daily PPFDs.

研究分野：生物環境工学

キーワード：光合成有効光量子束密度（PPFD） 変動光 光順化 光合成能力 LMA LED

1. 研究開始当初の背景

植物は、自身の置かれた光環境の情報を感知して、自らの生理的・形態的特性を、その光環境下での生育に適したものとなるよう変化させることが知られている。最もよく知られているものの1つは、植被面あるいは葉面の光合成有効量子束密度 (PPFD) レベルに対する応答である。低 PPFD 条件下で生育した植物は、薄く広い葉を形成して光の獲得量を可能な限り高めるため、葉面積あたり葉乾物重 (LMA) の小さい(あるいは比葉面積の大きい)葉を持つ。他方、高 PPFD 条件下で生育した植物は、豊富な光を効率よく利用するため、葉面積あたりの最大純光合成速度(光合成能力、 A_{max})を高める。これらの応答は光順化応答(あるいは陰葉化・陽葉化)と呼ばれる。

温室や露地圃場などのフィールドでは、太陽光の PPFD は日内でも日間でも、さまざまな時間スケールで変動する。そのような PPFD の時間変動の情報を、植物がどのように感知・処理して、上述のような自身の「体づくり」に活かしているのかについては、いまだ不明な点も多い。既往の研究では、日内で PPFD が変動する光に対する応答を、PPFD が一定の光に対するそれと比較すると、一部は低 PPFD への順化に類似すること (Morales and Kaiser, 2020) や、植物が経験した過去数日間の日平均 PPFD を用いることで、現在の植物の光順化応答の程度を一定程度の精度で推定可能であること (Grassi and Bagnaresi, 2001; Poorter et al., 2019) などが報告されている。種々の時間スケールで変動する PPFD に対して植物が示す応答をさらに深く理解し、さらにはその応答の程度を精度よく推定できれば、施設園芸において植物の生育・収量を予測し、さらには光環境制御によって望ましい形質をあらかじめ植物に付与することなどに貢献する可能性がある。

そのようなことを実現するためには、まず、再現性の高い条件で、PPFD 変動光に対する植物の応答を定量化し、モデル化を図る必要がある。しかし、特に日内の太陽光の PPFD 変動を秒スケールで実験室内に正確に再現することは、従来用いられてきた蛍光灯等の光源では不可能であった。本研究では、応答速度の高い LED を用いることでこの課題を解決し、太陽光の地表面 PPFD 変動を含む任意の PPFD 変動を実験室内に作出して、それに対する植物の応答を解析し、モデル化を図った。

2. 研究の目的

本研究の目的は、脳という記憶・情報処理器官を持たない植物が、いかにして自身が経験した環境の情報、特に PPFD の時間変動の情報を処理し、自身の「体づくり」、すなわち環境に応じた生理的・形態的特性の変化に利用しているのかを明らかにすること、さらにはその変化の程度を数理モデルで表すことである。日間および日内の PPFD 変動の両方を考慮し、次の3つのサブテーマを遂行した。

(1) 太陽光の日内 PPFD 変動が個体の生育に及ぼす影響の解析 (Matsuda et al., 2023a)

ある1日の地表面における太陽光の PPFD 変動を実験室内に再現し、その生育への影響を、特に植物が PPFD 変動に対して積極的な順化応答を示すか否かという観点から調べた。

(2) 種々の日間 PPFD 変動パターン条件下での個葉の光順化応答の推定モデルの構築 (Yu et al., 2022a, b)

さまざまな日間 PPFD 変動パターン条件下で生育した植物の生理的・形態的特性の光順化応答の程度を、従来の手法よりも精度よく説明可能な推定法を検討した。

(3) 日内 PPFD 変動が日間 PPFD 変動に対する個葉の光順化応答に及ぼす影響の解析 (Matsuda et al., 2023b)

(2) において見出した光順化応答の推定式が、PPFD が日間のみならず日内でも変動する条件に適用可能かどうかを検証した。

3. 研究の方法

(1) 太陽光の日内 PPFD 変動が個体の生育に及ぼす影響の解析

2020年9月25日に東京都文京区で30sごとに計測した太陽光のPPFD変動パターン(約12h)を、実験室のグロースチャンパー内に再現した。再現には、蛍光灯利用白色LEDパネル、直流電源装置、マイクロコンピュータ等からなるPPFD制御装置を用い、事前に得たLEDパネルへの供給電流-植被面PPFD曲線を用いることで、30sごとの太陽光PPFD変動を再現した。

播種後7日目のキュウリ苗(‘北進’)を、次に述べる14日間の処理に供した。すなわち、照射光として、太陽光のPPFD変動を再現したPPFD変動光(CPL、明期12h d⁻¹)と、CPLと平均PPFD(250 μmol m⁻² s⁻¹)および明期の等しいPPFD一定光(FPL)の2つを用意した。14日間の処理期間のうち、前半7日間の照射光をCPLまたはFPLとした(それぞれ、C区およびF区)。後半7日間の照射光も、前半7日間の処理区によらずCPLまたはFPLとして、前後半の照射光を組み合わせた計4処理区(CC区、CF区、FC区、およびFF区)を設定した。処理開始後7および14日目に、一部の苗を抜き取り、生育程度の破壊測定に供した。得られたデータから、相対生長速度(RGR)、純同化速度(NAR)、葉面積比(LAR)、葉重比(LMR)および比葉面積(SLA)

の生長解析パラメータを算出した。この実験を3反復した。

(2) 種々の日間 PPFD 変動パターン条件下での個葉の光順化応答の推定モデルの構築

供試植物にはキュウリ苗（‘北進’）を用いた。播種後 11 日目の苗を、以下に述べる処理期間 6 日間の実験 1~3 に供した。処理はグロースチャンパー内で行い、光源には (1) と同じ白色 LED パネルを用いた。実験 1 では、6 日間のうち前期、中期、および後期の各 2 日間の明期 PPFD を、それぞれ 100、400、または 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ のいずれかとしたものを組み合わせた計 27 区を設けた。実験 2 では、6 日間の日ごとの明期 PPFD を 100、200、……、700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の中からランダムに割り当てて組み合わせた 12 区を設けた。実験 3 では、基準となる明期 PPFD を 100、400、または 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ のいずれかとし、6 日間のうち 4、5、または 6 日目のいずれかの明期 PPFD のみを、基準 PPFD とは異なるレベル（例えば、基準 PPFD が 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の場合、400 または 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ のいずれか）とした計 18 区を設けた。いずれの実験でも、明期を 16 h d^{-1} 、明期中の PPFD を一定とした。処理終了後の播種後 17 日目に、第一本葉の LMA と、光合成能力のパラメータとして、 A_{max} （実験 1 を除く）および A_{max} を規定する内的要因である、最大カルボキシル化速度（ V_{cmax} ）および最大電子伝達速度（ J_{max} ）を測定した。

播種後 17 日目の処理区間の測定値の差異を説明する変数として、現在に近い日の PPFD をより大きく重み付けする加重平均 PPFD（ Q_w ）を用いた。これは、6 日間の処理期間のうち、直近の PPFD ほど現在に及ぼす影響がより大きいとの仮説に基づく。対照として、既往の研究で用いられた、6 日間の単純平均 PPFD（ Q_m ）を用いた。

(3) 日内 PPFD 変動が日間 PPFD 変動に対する個葉の光順化応答に及ぼす影響の解析

供試植物にはキュウリ苗（‘北進’）を用いた。播種後 11 日目の苗を、以下に述べる処理期間 6 日間の実験に供した。まず、明期（16 h d^{-1} ）中の PPFD が 100、400、または 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の PPFD 一定光（それぞれ、C-L、C-M、および C-H 区）と、明期中の平均 PPFD が 100、400、または 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で、振幅 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、周期 1 min、およびデューティ比 50% で PPFD が周期的に変動する矩形の PPFD 変動光（それぞれ、F-L、F-M、および F-H 区）の計 6 種類を用意した。PPFD 一定光および変動光のそれぞれのグループ（C グループおよび F グループ）において、(2) の実験 1 と同様に、6 日間の処理期間のうち前期、中期、および後期の各 2 日間の明期平均 PPFD を、それぞれ 100、400、または 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ のいずれかであり、かつ 6 日間の明期平均 PPFD が 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ となる 7 処理区を設けた。処理終了後の播種後 17 日目に、第一本葉の LMA を測定した。また、(2) と同様に、播種後 17 日目の処理区間の測定値の差異を説明する変数として、6 日間の加重平均 PPFD および単純平均 PPFD を用いた。

4. 研究成果

(1) 太陽光の日内 PPFD 変動が個体の生育に及ぼす影響の解析

播種後 7~14 日目（処理開始後 0~7 日目）の RGR には C 区と F 区間に有意な差は認められなかったものの、C 区の NAR は F 区のそれより大きい傾向にあり、反対に C 区の LAR は F 区のそれより有意に小さかった。C 区では SLA も F 区より小さい傾向にあり、既往の研究と同様に、FPL 照射下で生育した植物では、低 PPFD に順化した葉に類似した性質を示した。他方、これらの処理開始初期に見られた試験区間の生長解析パラメータの差は、播種後 14~21 日目（処理開始後 7~14 日目）には認められなくなった。この一因として、個体群における葉の相互遮蔽により、FPL が植物生育に及ぼす影響が低減した可能性が考えられる。また、処理最終日である播種後 21 日目（処理開始後 14 日目）における、地上部乾物重および葉面積にも処理区間に有意な差は認められなかった。これらの結果から、FPL は平均 PPFD の等しい CPL と比較して、その照射初期には植物個体の生育に若干の影響を及ぼし得るものの、葉の相互遮蔽の生じるような個体群のレベルにおける影響は必ずしも大きくなかったといえる。今回の実験条件においては、植物が PPFD の変動そのものに対して、その PPFD 変動光下での生長に正の影響を及ぼすような積極的な順化を示すとは必ずしもいえないものと結論した。

(2) 種々の日間 PPFD 変動パターン条件下での個葉の光順化応答の推定モデルの構築

実験 1 では、播種後 17 日目（処理終了日）の LMA と Q_m との間の線形回帰の決定係数（ r^2 ）0.58 であったのに対し、LMA と Q_w における r^2 は 0.85 に向上した。 V_{cmax} および J_{max} においても、 Q_w を用いることによる同様の r^2 の向上が認められた。実験 2 および 3 では、LMA については、実験 1 と同様に、 Q_w の方が単純平均 PPFD に比して若干高い線形回帰の r^2 を与える傾向にあった。他方、 A_{max} 、 V_{cmax} 、および J_{max} については、 r^2 は Q_m と Q_w とで同程度であった。これらの結果から、LMA の推定においては、いずれの PPFD 経日変化パターンでも Q_w を用いることの有効性が示されたものの、光合成能力パラメータの推定においては必ずしも有効でないことがわかった。実験 3 の結果の考察に基づき、 Q_w に加えて、日間の PPFD 変化量も説明変数に加えた新たな指標を用いたところ、実験 2 における線形回帰の r^2 が Q_m を用いた場合よりも若干向上した。このことから、過去の PPFD 経日変化に対する LMA と光合成能力パラメータの応答の機作は異なると推察され、それらの推定には異なる説明変数セットおよび推定式を用いる必要があると考える。

(3) 日内 PPFD 変動が日間 PPFD 変動に対する個葉の光順化応答に及ぼす影響の解析

F グループにおいても、C グループと同様に、播種後 17 日目（処理終了日）の LMA は、播種後 11～17 日目の Q_w によって線形に回帰された。このことから、PPFD が日内変動する場合における LMA の推定においても、現在に近い日の PPFD をより大きく重み付けして過去の PPFD の影響を評価するという考え方を適用し得ると考えられる。他方、C グループと F グループとの間では、LMA と Q_w と間の線形回帰式の係数が若干異なり、同じ Q_w あたりでは、F グループの LMA の方が C グループのそれより小さい傾向にあった。すなわち、(1) で観察された結果と同様に、PPFD が日内変動する場合の方が、PPFD が明期中一定の場合よりも LMA が小さくなった。PPFD が日内変動する条件では、このような影響をも考慮することで、日間の PPFD 変動が葉の形態的特性の光順化応答に及ぼす影響を、より正確に推定できると考えられる。

< 引用文献 >

- Grassi G, Bagnaresi U (2001). Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* saplings along a natural light gradient. *Tree Physiol* 21: 959–967
- Matsuda R, Shiba S, Chen Y, Kubo S, Yu L, Lee JY, Fujiwara K (2023a) Growth of cucumber seedlings under emulated sunlight with artificially reproduced fluctuations in photosynthetic photon flux density. *J Agric Meteorol* 79: 131–137
- Matsuda R, Shinohara M, Yu L, Fujiwara K (2023b) Responses of leaf mass per area of cucumber seedlings to light with diurnal and day-to-day changes in photosynthetic photon flux density. *J Agric Meteorol* 79: 138–141
- Morales A, Kaiser E (2020) Photosynthetic acclimation to fluctuating irradiance in plants. *Front Plant Sci* 11, 268
- Poorter H, Niinemets Ü, Ntagkas N, Siebenkäs A, Mäenpää M, Matsubara S, Pons TL (2019) A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. *New Phytol* 223: 1073–1105
- Yu L, Fujiwara K, Matsuda R (2022a) Estimating light acclimation parameters of cucumber leaves using time-weighted averages of daily photosynthetic photon flux density. *Front Plant Sci* 12: 809046
- Yu L, Fujiwara K, Matsuda R (2022b) Recent levels of daily photosynthetic photon flux density have a larger influence on light acclimation responses of cucumber leaves than earlier levels. *Hortic Environ Biotechnol* 63: 55–63

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5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 3件）

1. 著者名 Ryo Matsuda	4. 巻 27
2. 論文標題 Effects of supplemental lighting with LEDs on physiological aspects of photosynthesis in crop plants	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Light & Engineering	6. 最初と最後の頁 42-48
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
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 Liyao Yu, Kazuhiro Fujiwara, Ryo Matsuda	4. 巻 63
2. 論文標題 Recent levels of daily photosynthetic photon flux density have a larger influence on light acclimation responses of cucumber leaves than earlier levels	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Horticulture, Environment, and Biotechnology	6. 最初と最後の頁 55-63
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s13580-021-00375-6	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 Liyao Yu, Kazuhiro Fujiwara, Ryo Matsuda	4. 巻 12
2. 論文標題 Estimating light acclimation parameters of cucumber leaves using time-weighted averages of daily photosynthetic photon flux density	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 809046
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fpls.2021.809046	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 Ryo Matsuda, Soichiro Shiba, Yunhao Chen, Shunsuke Kubo, Liyao Yu, Ji-Yoon Lee, Kazuhiro Fujiwara	4. 巻 79
2. 論文標題 Growth of cucumber seedlings under emulated sunlight with artificially reproduced fluctuations in photosynthetic photon flux density	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of Agricultural Meteorology	6. 最初と最後の頁 131-137
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.2480/agrmet.D-23-00019	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 Ryo Matsuda, Moe Shinohara, Liyao Yu, Kazuhiro Fujiwara	4. 巻 79
2. 論文標題 Responses of leaf mass per area of cucumber seedlings to light with diurnal and day-to-day changes in photosynthetic photon flux density	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of Agricultural Meteorology	6. 最初と最後の頁 138-141
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2480/agrmet.D-23-00021	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9件(うち招待講演 3件/うち国際学会 6件)

1. 発表者名 Ryo Matsuda
2. 発表標題 Engineering, physiology, and biotechnology: research efforts toward next-generation controlled environment agriculture
3. 学会等名 American Society for Horticultural Science 2019 Annual Meeting (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ryo Matsuda
2. 発表標題 Effects of supplemental lighting on crop photosynthesis: laboratory experiments on physiological aspects
3. 学会等名 International Scientific and Technical Greenhouses Lighting Conference (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 于 立堯・富士原和宏・松田 怜
2. 発表標題 人工光の葉面PPFDの経日変化がキュウリ葉の光順化応答に及ぼす影響
3. 学会等名 日本農業気象学会関東甲信越支部2019年度例会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Liyao Yu, Kazuhiro Fujiwara, Ryo Matsuda
2. 発表標題 Effects of daily changes in photosynthetic photon flux density on light acclimation responses of cucumber leaves
3. 学会等名 2020 Korea-Japan Joint Workshop on Plant Factory (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Liyao Yu, Kazuhiro Fujiwara, Ryo Matsuda
2. 発表標題 Recent levels of daily photosynthetic photon flux density have a larger influence on light acclimation responses of cucumber leaves than early levels
3. 学会等名 IX ISHS Symposium on Light in Horticulture (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Liyao Yu, Kazuhiro Fujiwara, Ryo Matsuda
2. 発表標題 Estimating leaf light acclimation parameters using time-weighted averages of daily photosynthetic photon flux density
3. 学会等名 The 9th Joint Symposium on Greenhouse Horticulture and Plant Factory in Asia (AGHPF 2021) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 久保俊介・富士原和宏・松田 怜
2. 発表標題 葉面PPFD変化がキュウリ葉の純光合成速度および気孔コンダクタンスの応答遅れに及ぼす影響
3. 学会等名 日本農業気象学会関東甲信越支部2023年度例会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Ryo Matsuda
2. 発表標題 Toward next-generation controlled environment agriculture using plant factories and greenhouses
3. 学会等名 KOSVFI Symposium Vertical Farm 2023 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 于 立堯・富士原和宏・松田 怜
2. 発表標題 明期PPFDの経日変化データを用いたキュウリ葉の光順化応答の推定
3. 学会等名 日本農業気象学会2024年全国大会
4. 発表年 2024年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 松田 怜 (分担執筆)	4. 発行年 2022年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 200
3. 書名 施設園芸学：植物環境工学入門 (2.2 呼吸と光合成)	

1. 著者名 松田 怜 (分担執筆)	4. 発行年 2022年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 200
3. 書名 施設園芸学：植物環境工学入門 (4.4 植物モデリング)	

〔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
---------	---------