

氏名	モハンマド アキク ビン ザハー <b>MD AKIK BIN ZAHER</b>
本籍（国籍）	バングラデシュ人民共和国
学位の種類	博士（農学）
学位記番号	連研 783 号
学位授与年月日	令和 3 年 3 月 23 日
学位授与の要件	学位規則第 5 条第 1 項該当課程博士
研究科及び専攻	連合農学研究科 生物生産科学
学位論文題目	<b>Effects of elevated atmospheric carbon dioxide concentration on growth, photosynthesis, morphology and corm germination in eddo at different air temperatures（異なる気温下の大気中の高濃度二酸化炭素がサトイモの成長、光合成、形態および球茎発芽に及ぼす影響）</b>
学位審査委員	主査 弘前大学准教授 松山 信彦 副査 熊谷 悦史(岩手 客員教員),大河 浩(弘前 准教授),佐々木 由佳(山形 准教授),川崎 通夫(摂南大学 教授)

### 論文の内容の要旨

Agriculture is being done under increasing atmospheric CO<sub>2</sub> concentration ([CO<sub>2</sub>]) and temperature in tandem at present. It is important for the future agricultural development to understand the responsiveness of crops to elevated [CO<sub>2</sub>] at different air temperatures. However, the responses of taro plant species, including eddo, to [CO<sub>2</sub>] at different air temperatures remain largely unknown. To determine the effective strategies for eddo cultivation under the future climatic change, it is important to understand how eddo responds to elevated [CO<sub>2</sub>] at different air temperature and what kind of mechanisms occurs the responses. There is a hypothesis that sink constraints limit the CO<sub>2</sub> fertilization effect, and root and tuber crops may have a more significant response to elevated [CO<sub>2</sub>] than the other plant types because their sink size is often unlimited. Eddo has a large sink capacity in the corms. Therefore, this study was carried out with the purpose to clarify the characterizations of effects of elevated [CO<sub>2</sub>] on growth, photosynthesis, leaf blades morphology and corm germination in eddo at two different air temperatures in comparison to rice and soybean.

In chapter 2, the responses of plant growth and photosynthesis in eddo and rice plants to elevated [CO<sub>2</sub>] (ambient [CO<sub>2</sub>] + 200 μmol mol<sup>-1</sup>) were investigated at low and high temperatures during the early-to-intermediate growth stage in temperature gradient chambers (TGCs) in 2018 and 2019 at The National Agriculture and Food Research Organization (NARO) at Morioka city. In this experiment, the dry weights (DWs) of the eddo leaf blades, petioles, roots, and above-ground parts as well as the DWs of the rice leaf blades, leaf sheaths and stems, above-ground parts, and whole plants significantly increased under elevated [CO<sub>2</sub>]. The number of leaves, leaf area, and SPAD value of eddo

significantly increased under elevated  $[\text{CO}_2]$ , whereas the leaf area and SPAD value of rice did not. The net photosynthetic rates of eddo and rice increase under elevated  $[\text{CO}_2]$ . The increasing ratio of the total DW in elevated vs ambient  $[\text{CO}_2]$  was significantly higher in eddo than in rice. The result indicates that elevated  $[\text{CO}_2]$  increases the eddo biomass more than the rice biomass, possibly because of the increasing eddo leaf area and SPAD value induced by elevated  $[\text{CO}_2]$ . Thus, this finding may support the hypothesis that plants with a large sink capacity, such as root and tuber crops, are more responsive to elevated  $[\text{CO}_2]$  than the other plants with a limited sink capacity. The total DW of rice increased significantly in response to the high air temperature under elevated  $[\text{CO}_2]$  conditions. However, the effect of  $[\text{CO}_2]$  on the total DW of eddo was similar at both temperatures, reflecting the non-significant interaction between  $[\text{CO}_2]$  and temperature.

In chapter 3, the effects of elevated  $[\text{CO}_2]$  on leaf blades morphology of eddo at two different air temperatures to compare with rice were investigated in the same experiment conditions as described above the paragraph. Both bright-field optical microscopy and scanning electron microscopy were used to investigate the inner structure of leaf blade tissues and, stomatal density and size in eddo and rice. In eddo, the thickness of the whole leaf blade, number of chloroplasts per mesophyll cell in palisade layer, number of chloroplasts per unit profile area of mesophyll at both palisade and sponge layers, and stomata density were higher in elevated  $[\text{CO}_2]$  than in ambient  $[\text{CO}_2]$ . On the other hands, the thickness of the whole leaf blade, and the number of chloroplasts per unit profile area of mesophyll were higher in elevated  $[\text{CO}_2]$  than in ambient  $[\text{CO}_2]$  in rice. Considering both the results of chapter 2 and 3, it was concluded that the higher sensitiveness to elevated  $[\text{CO}_2]$  of the leaf area, SPAD values and stomata density may contribute to the higher increasing rate of biomass in eddo than in rice under the elevated  $[\text{CO}_2]$  conditions.

In chapter 4, the effects of elevated  $[\text{CO}_2]$  on the seed corm germination in two eddo cultivars and seed germination in two soybean materials, and on the seedling growth of eddo and soybean were investigated at different temperatures. For eddo, the experiment was carried out in chambers at Fujisaki field of Hirosaki University and in TGCs of NARO at Morioka in 2019. The treatments in TGCs were conducted under two  $[\text{CO}_2]$  conditions: ambient (average  $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ) and elevated  $[\text{CO}_2]$  (ambient  $[\text{CO}_2]$  +  $200 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ) with low- and high-temperature regimes. The treatments in chambers of Fujisaki field were used under two conditions in a control chamber (ambient  $[\text{CO}_2]$  with low temperature) and an elevated  $[\text{CO}_2]$  and high temperature chamber (ambient  $[\text{CO}_2]$  +  $300 \mu\text{mol mol}^{-1}$  with high temperature), separately. The results suggest that the germination percentage of seed corms in eddo cultivars showed an

increasing trend under elevated  $[\text{CO}_2]$  conditions in the treatments of TGCs. In addition, it was suggested in this chapter that the seedlings of Dotare may have the positive sensitivity to elevated  $[\text{CO}_2]$  under high temperature. On the other hand, elevated  $[\text{CO}_2]$  had no significant effects on the seed germination percentage, and the growth and DW of the seedlings in soybean.

It was shown in the chapter 2 that the actual mean values of corm DW and the number of lateral plants in eddo in 2018 and 2019 were higher under elevated  $[\text{CO}_2]$  than under ambient  $[\text{CO}_2]$  and both values were the highest in elevated  $[\text{CO}_2]$  conditions under the high air temperature, although not significantly so. Regarding eddo, increases in the number of lateral plant parts are associated with increases in the number of corms. The tendency for eddo plants to respond positively to elevated  $[\text{CO}_2]$  in the early-to-intermediate vegetative growth stage might contribute to the final eddo yield in northern Japan. This study is one of case studies but shows first information related with elevated  $[\text{CO}_2]$  response of eddo at different air temperatures. These knowledges will be valuable case information for speculating of eddo response to the future's environment and for making the strategy of eddo cultivation in the future.

現在、農業生産は、大気中の二酸化炭素濃度（以下  $[\text{CO}_2]$  と記す）と気温の上昇する中で行われている。従って、異なる気温下での高  $[\text{CO}_2]$  に対する作物の反応性について理解することは、将来の農業の発展に対して重要である。しかしながら、サトイモを含むタロイモ類全体における高  $[\text{CO}_2]$  に対する反応性についてはよく分かっていない。将来の気候変動下においてサトイモ栽培に対する効果的な戦略を考えるために、サトイモが異なる気温下で高  $[\text{CO}_2]$  にどのように反応するのか、そしてその反応がどのようなメカニズムで起きるのかを理解することが重要である。近年、 $[\text{CO}_2]$  のポジティブな効果は、植物のシンク能を制限することで抑制され、大きなシンク能を有するイモ類は高  $[\text{CO}_2]$  に対してはポジティブな反応性を強く示すとの仮説がある。サトイモは球茎において大きなシンク容量を有する。これらのことから本研究では、異なる気温下でのサトイモの成長、光合成、葉身の形態および球茎の発芽における高  $[\text{CO}_2]$  の影響の特徴をイネやダイズと比較し、明らかにすることを目的として実施した。

本論文の第 2 章では、初期から中期までの栄養成長期のサトイモとイネにおける近自然気温（以下、低気温と記す）と高気温の条件下での自然  $[\text{CO}_2]$  と高  $[\text{CO}_2]$ （自然  $[\text{CO}_2] + 200 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 、4:00 to 20:00）に対する成長と光合成の各反応について、グラディオトロンチャンバー（以下 TGCs と記す）を用いて 2018 年と 2019 年に調査した。この試験では、サトイモ品種愛知早生と水稻品種ひとめぼれを用いた。その結果、サトイモにおける葉身、葉柄、根、地上部の各乾物重とイネにおける葉身、葉鞘+茎、地上部および植物全体の各乾物重は、高  $[\text{CO}_2]$  区で有意に増加した。また、サトイモの葉数、葉面積および SPAD 値は高  $[\text{CO}_2]$  区で有意に増加したが、イネの葉面積と SPAD 値は高  $[\text{CO}_2]$  区で有意に増加しなかった。純光合

成速度も、サトイモとイネにおいて高 [CO<sub>2</sub>] 区で増加した。自然 [CO<sub>2</sub>] 区に対する高 [CO<sub>2</sub>] 区の植物体の全乾物重の増加率は、イネよりもサトイモで有意に高かった。この結果は、高 [CO<sub>2</sub>] はイネよりもサトイモでよりバイオマスを増加させる可能性を示し、これは高 [CO<sub>2</sub>] 下のサトイモの葉面積や SPAD 値の有意な増加が起因していることが示唆された。この知見は、イモ類などの大きなシンク容量を有する植物が、シンク容量が小さな植物と比べて高 [CO<sub>2</sub>] に対してより強く反応するとする仮説を支持するものであると考えられた。また、高 [CO<sub>2</sub>] 下でのイネ植物体の全乾物重は、低温区よりも高温区で有意に増加した。一方、サトイモ植物体の全乾物重に対する高 [CO<sub>2</sub>] の影響は、今回の試験では両気温区との間で有意な差が認められなかった。

第 3 章では、高 [CO<sub>2</sub>] が低温区と高温区でサトイモとイネの葉身の形態に及ぼす影響について前章と同様の植物・処理条件で調査した。この調査では、明視野顕微鏡と走査型電子顕微鏡を用いた。サトイモでは、葉身の厚さ、柵状細胞当たりの葉緑体数、柵状組織と海綿状組織の各単位面積当たりの葉緑体数および背軸面の気孔密度が高 [CO<sub>2</sub>] の影響により増加した。一方、イネでは、葉身の厚さ、葉肉組織の単位面積当たりの葉緑体数が高 [CO<sub>2</sub>] の影響により増加した。第 2 章と第 3 章の結果を考慮すると、サトイモにおける葉面積、SPAD 値（クロロフィル含有量）および気孔密度における高 [CO<sub>2</sub>] に対するポジティブな反応が、高 [CO<sub>2</sub>] 下でバイオマスの増加率がイネよりもサトイモで高くなったことに貢献している可能性が示された。

第 4 章では、低温下と高温下での高 [CO<sub>2</sub>] がサトイモ球茎とダイズ種子の発芽率および両作物の幼植物体の生長に及ぼす影響について調査した。サトイモでは品種愛知早生と品種土垂を、ダイズでは青森県在来のエダマメ「毛豆」と品種秘伝を供試した。サトイモの試験を弘前大学農学生命科学部の藤崎農場のチャンバーと上記と同じ TGCs で 2019 年に行った。また、ダイズの試験を同 TGCs で 2019 年に 2 回実施した。TGCs では上記と同様の自然 [CO<sub>2</sub>] と高 [CO<sub>2</sub>] 条件を用い、それぞれ低温区と高温区を設けて処理した。藤崎農場の処理では、自然 [CO<sub>2</sub>] + 低温および高 [CO<sub>2</sub>] (自然 [CO<sub>2</sub>] + 300 μmol mol<sup>-1</sup>) + 高温の 2 つの区を設けた。その結果、TGCs の処理では 2 つのサトイモ品種において球茎の発芽率は高 [CO<sub>2</sub>] 下の低温区と高温区で共に高くなる傾向が示された。一方、ダイズ種子の発芽率では高 [CO<sub>2</sub>] 処理による有意な影響は認められなかった。サトイモ幼植物体の全乾物重は、土垂では高 [CO<sub>2</sub>] 下の高温区で有意に増加したが、愛知早生では認められなかった。ダイズの幼植物体では、高 [CO<sub>2</sub>] は種子発芽率と幼植物体の全乾物重に有意に影響を及ぼさなかった。

第 2 章で検討したように、サトイモの乾物重と側生の子イモ数は、有意ではなかったものの自然 [CO<sub>2</sub>] 区より高 [CO<sub>2</sub>] 区で高く、どちらの平均値も高 [CO<sub>2</sub>] 下の高温区で最も高いことが 2 か年の試験において認められた。このような初期から中期までの成長期における球茎の [CO<sub>2</sub>] と温度に対する数量的な増加傾向は、北日本において最終的なサトイモの収量増加に結びつくかもしれない。本研究では、異なる温度条件下における高 [CO<sub>2</sub>] に対するサトイモの成長、光合成、形態およ

び球茎の発芽の影響に関する知見を初めて報告した。これらの知見は、将来の環境に対するサトイモの反応を予測し、サトイモ栽培の戦略を検討する上で有意義な事例的情報になると考えられた。

#### 論文審査の結果の要旨

現在、農業生産は、大気中の二酸化炭素濃度（以下  $[\text{CO}_2]$  と記す）と気温の上昇する中で行われている。従って、異なる気温下での高  $[\text{CO}_2]$  に対する作物の反応性について理解することは、将来の農業の発展に対して極めて重要である。しかしながら、サトイモを含むタロイモ類全体における高  $[\text{CO}_2]$  に対する反応性については明らかになっていない。そこで本研究では、異なる気温下でサトイモの成長、光合成、葉身の形態および球茎の発芽における高  $[\text{CO}_2]$  の影響について検討した。

サトイモにおける葉身、葉柄、根、地上部の各乾物重とイネにおける葉身、葉鞘+茎、地上部および植物全体の各乾物重は、高  $[\text{CO}_2]$  区で有意に増加した。また、サトイモの葉数、葉面積および SPAD 値は高  $[\text{CO}_2]$  区で有意に増加したが、イネの葉面積と SPAD 値は高  $[\text{CO}_2]$  区で有意に増加しなかった。純光合成速度も、サトイモとイネにおいて高  $[\text{CO}_2]$  区で増加した。自然  $[\text{CO}_2]$  区に対する高  $[\text{CO}_2]$  区の植物体の全乾物重の増加率は、イネよりもサトイモで有意に高かった。これらの結果から、高  $[\text{CO}_2]$  はイネよりもサトイモでよりバイオマスを増加させることを明らかにした。また、サトイモの初期から中期までの成長期における球茎の  $[\text{CO}_2]$  と温度に対する数量的な増加傾向から、北日本において最終的なサトイモの収量増加に結びつく可能性が示唆された。

サトイモでは、葉身の厚さ、柵状細胞当たりの葉緑体数、柵状組織と海綿状組織の各単位面積当たりの葉緑体数および背軸面の気孔密度が高  $[\text{CO}_2]$  の影響により増加した。一方、イネでは、葉身の厚さ、葉肉組織の単位面積当たりの葉緑体数が高  $[\text{CO}_2]$  の影響により増加した。サトイモの葉面積、SPAD 値（クロロフィル含有量）および気孔密度において、高  $[\text{CO}_2]$  に対するポジティブな反応が、高  $[\text{CO}_2]$  下でバイオマスの増加に貢献していることを明らかにした。

グラディオトロンチャンバーを用いた実験では、2 つのサトイモ品種（土垂および愛知早生）において、球茎の発芽率は高  $[\text{CO}_2]$  下の低温区と高温区で共に高くなる傾向が示された。一方、ダイズ種子の発芽率では高  $[\text{CO}_2]$  処理による有意な影響は認められなかった。サトイモ幼植物体の全乾物重は、土垂では高  $[\text{CO}_2]$  下の高温区で有意に増加したが、愛知早生では認められなかった。ダイズでは、高  $[\text{CO}_2]$  は種子発芽率と幼植物体の全乾物重に有意に影響を及ぼさなかった。

本研究では、異なる温度条件下における高  $[\text{CO}_2]$  に対するサトイモの成長、光合成、形態および球茎の発芽の影響に関する知見を初めて報告した。これらの知見は、将来の環境に対するサトイモの反応を予測し、サトイモ栽培の戦略を検討する上で有意義な情報になると考えられた。

本審査委員会は、「岩手大学大学院連合農学研究科博士学位論文審査基準」に則り

審査した結果、本論文を博士（農学）の学位論文として十分価値のあるものと認めた。

学位論文の基礎となる学術論文

Md Akik Bin Zaher, Etsushi Kumagai, Takayuki Yabiku, Miyuki Nakajima, Toshinori Matsunami, Nobuhiko Matsuyama, Nguyen Cong Thinh, Toshihiro Hasegawa and Michio Kawasaki (2021)

Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on growth and photosynthesis in eddo at two different air temperatures

Plant Production Science (Published online: 10 Dec 2020)

(<https://doi.org/10.1080/1343943X.2020.1862682>, and will be in Vol.24, 2021)