植物生育のプロセス同定とその最適制御 (IX)

葉温と光合成との関係

橋 本 康・桑原典和・野中佳昭・船田 周*

杉 二 郎**

愛媛大学農学部*

東京農業大学総合研究所**

制御環境下では蒸散、気孔開度が葉温で同定されることは既に報告した。光合成は蒸散や気孔開度と密接に関係することから、光合成もまた葉温で同定できないか、を検討した。その結果、光照射で立上りは約12分くらいから、最大葉温値までは光合成速度は葉温と対応して増加し、最大葉温以後は葉温が下れば、それだけ光合成速度はふえるという逆対応がみられた。つぎに小さな水ストレスを周期的に加えると葉温は振動し、光合成速度もまた振動したが逆対応であった。さらに大きな水ストレスでも、やはり同様の逆対応であった。以上、光合成速度と葉温との関係は一部明らかになった。以上の特性をコンピュータに記憶させ、モニタした葉温で判断することにより、光合成や水ストレスに対する最適な生育制御が容易に実現する。

1980年7月3日受付

緒 言

既報(Ⅷ報)¹⁾で、画像処理で求めた葉温分布パターン²⁾を用いて葉温と気孔開度との関係を検討した。その結果、葉温の低下と気孔開度は水ストレスにより生じた過渡的な振動状態以外では強い相関があることがヒマワリおよびミカンについて明らかになった。そこでつぎの段階として気孔開度との関係をふまえて、葉温と光合成との関係を調べることとした。なぜならば、この研究の目的である植物生育の最適制御は光合成を評価関数と考え、環境を変えて植物の応答を同定し、短時間の最適生育を追求してゆくことにある。そのための方法論探索として行ってきた茎内水分、蒸散、葉温、葉温分布、気孔開度分布の相互間の関係がある程度明らかになった現時

点では、光合成との結びつきを検討することは重要な課題である。

光合成の植物体レベルでの生理学的な研究³⁾、生理生態学的な研究^{4,5)}は数多く行われている。しかし環境制御に役立つような環境条件を明確にしつつ生育レベルで行った報告は少ない。風速と光合成との関係⁶⁾、気孔開度と光合成との関係⁷⁾、蒸散と光合成との関係^{8,9)}、さらに蒸散、呼吸と光合成との関係^{10,11)}、などは一部明らかになりつつあるが、われわれが進めてきたダイナミックな葉温分布を含む葉温と光合成の関係についての報告は全くない。しかし非破壊で連続測定が容易である、いいかえると経時的にダイナミックな計測が容易に実現する葉温に注目し、葉温変動から蒸散、気孔開度の同定を行った報告¹²⁾、さらに葉温変化と気孔開度の走査電頭による観察¹³⁾、そして、最初に述べた葉温分布と気孔開度の研究¹⁾の結果はいずれも葉温と光合成との密接な関連を暗示している。

材料および方法

植物材料としてはヒマワリ (*Helianthus annuus* cv. Large Russian) とタバコ (*Nicotiana tabacum* cv. MC) を用いた。両者とも温度 25°C、相対湿度 70% のガラス室で播種育苗後、1/5,000 のワグナーポットに移植し、そ

Yasushi HASHIMOTO,* Norikazu KUWAHARA,* Yoshiaki NONAKA,* Shu FUNADA* and Jiro SUGI** : Process Identification and Optimal Control of Plant Growth (IX). Relationship between Leaf Temperature and Photosynthesis.

* Faculty of Agriculture, Ehime University, Matsuyama 790, Japan.

** Tokyo Agricultural University, Setagaya, Tokyo 156, Japan.

Fig. 1 Schematic layout of experimental system.

れぞれ約 50cm に生育したものをグロースキャビネット (コイトロン KG-208HLS) に 2 日間入れ、植物が安定してから実験を行った。タバコは土耕としたが、ヒマワリは 1/5,000 のワグナーポットを改良し水耕とした。水耕の溶液がすみやかに排水されたり給水されたりするためのオン・オフ調節ができるように電磁弁とポンプを設置している。

光合成はコイトロン中に同化箱 (305×345×100 mm³) を置き、(見かけの) 光合成速度を CO₂ ガス分析計 (日立・堀場 ASSA-2S 形) で測定し、そのときの葉温を放射温度計 (National ER2005) と赤外線カメラ (JTG-MD) で同時測定した。なお、茎内水分の変動は静電容量計 (横河 HGR-21S) でチェックした。Fig. 1 にその概略図を示す。

葉温分布は赤外線カメラの出力をコンピュータ (MELCOM-70) に入力させ、いわゆる画像処理を行い、結果はキャラクターでプリントさせた。実験の前には少なくとも植物に 5 時間の暗条件を与え、明条件は 30 klux の人工光 (白色蛍光灯, 東芝 110W×32; 白熱灯, 東芝 150W×8) を照射した。

さらにアブジン酸 (ABA) の 10⁻⁴ M 水溶液を葉面散布し、気孔閉鎖状態を設定した。なお、実験はおのおの 2~3 回反復した。

実験結果

1. 葉温・葉温分布パターンと光合成との関係

Fig. 2 に 5 時間の暗条件の後、光照射した場合のヒマワリの葉の中心部 30 mmφ の平均葉温と葉全体の光合成速度との関係を示す。葉の位置での環境条件は図に表示のとおりである。ABA 散布のほうは気孔閉鎖効果

Fig. 2 Difference in leaf temperature due to ABA treatment on the leaf surface of sunflower. Temperature kept at $25 \pm 0.1^\circ\text{C}$, relative humidity at $40 \pm 2\%$. —, Average temperature by infrared thermometer within 30 mm in diameter in the central part of the leaf without ABA (Control); ●, photosynthetic rate of the same leaf; ---, average temperature in similar part with ABA treatment; ○, photosynthetic rate of the same leaf; A, B, ..., and A', B', ..., The point where the distribution pattern of leaf temperature was detected by thermal camera and processed by digital computer.

Fig. 3 Quaternary display in characters of distribution pattern of leaf temperature.

A, The distribution pattern of leaf temperature of sunflower (control) displayed in quaternary characters. Refer to Fig. 2 for A, B, C and D.

B, The distribution pattern of leaf temperature of sunflower treated with ABA displayed in quaternary characters. Refer to Fig. 2 for A', B', C', and D'.

のため葉温が水処理をした対照に比較して高く、たとえば C, C' 時点ではその差は 3.4°C であった。光合成速度は逆に低く、同様に C, C' 時点では約 0.4 倍になっている。図中 A, B, ... および A', B', ... は葉温の分布パターンを求めた時点を示す。Fig. 3 A に対照における A, B, C, D 各時点の葉温分布パターンを示す。C では葉面全体にわたり葉温が低く、Fig. 2 のグラフからも光合成速度が C の近くで最も大きいことがわかる。D は葉が一度水欠乏になった後の時点のため、葉への給水などの影響も受け複雑であるが、光合成速度はやはり大きい。これに対して ABA 処理の A', B', C', D' 各時点の葉温分布パターンを Fig. 3 B に示す。A', B', C', D' とも中心部からその下方にかけて葉温が高く気孔が閉じぎみなのがわかる。したがって Fig. 2 で光合成速度が対照の約 1/3 に落ちていることがよく理解できる。

2. 光に対する光合成の追従性

Fig. 2 の実験では 5 時間の暗条件の後、光照射を行った。そのとき、光合成速度を 10 分間の平均値として計算したが、光照射後の光合成速度の立上がり特性が不明であった。そこで、光に対する追従性を実験した結果を

Fig. 4 に示す。明条件をオン、暗条件をオフと呼ぶことにする。3 分オン-3 分オフ、6 分オン-6 分オフ、12 分オン-12 分オフ、の 3 通りの実験を行なった。Fig. 4 には葉温と光合成速度と光のオン-オフ とが時間軸で並記してある。葉温計の時定数は数 10 秒と速いが、CO₂ ガス分析計の時定数は数分と遅い。この実験を行ったシステムの CO₂ ガスのトータル時定数は約 6 分であった。そこで葉温と光合成速度とをこのグラフで狭義に判断することは避けたい。しかし、Fig. 4 から、12 分オン-12 分オフでは葉温と光合成速度とが対応している傾向が明確にみられる。なお、暗条件で光合成速度がマイナスにならぬことなど今後の検討が必要であるが、明条件になってから約 12 分以後では葉温と光合成速度との対応は十分に意味のあるものといえそうである。

3. ストレスをかけた場合の葉温と光合成

Fig. 5 の実線に弱い水ストレスをかけた場合のヒマワリの葉温と光合成速度との関係を示す。点線は対照である。弱い水ストレスとしては根への水耕液の給排水を周期的に行うことによった。葉温と CO₂ ガスの測定の時定数が大きく異なるため、Fig. 5 から互いの位相差を求

Fig. 4 Characteristics of the rise in photosynthetic rate and leaf temperature affected by on-off lighting.

めて厳密に論議しても、あまり意味はないが、葉温と光合成速度とは逆の対応をしている傾向が把握できる。なお、ここで注目したいのは、Fig. 5のように葉温が振幅約 2°C にもわたり、はっきりとした振動をする場合は、

Fig. 5 Effects of weak water stress on photosynthetic rate and leaf temperature of sunflower.

対照に比較して光合成速度が低下するということである。次に Fig. 6 でしだいに強い水ストレスをかけていった場合のヒマワリの葉温と光合成速度との関係を示す。すなわち水耕液を排水することにより water deficit を設定し、その約 45 分後に水耕液を給水し、それから約 45 分間の応答をみたものである。さらにその 4 時間後に排水し 1 時間 30 分そのままに放置した場合の応答である。光照射直後は別にして、Fig. 5 と同様、葉温と光合成速度とは逆の応答をしている傾向がみられる。Fig. 7 にはタバコを用いて、しだいに大きなストレスをかけていった場合の葉温と光合成速度との関係を示す。タバコは土耕であるため、ストレスは根の切断、葉柄の切断という順序で行った。まず光照射後約 3 時間で約 30

Fig. 6 Effects of strong water stress on photosynthetic rate and leaf temperature of sunflower.

Fig. 7 Effects of strong water stress on photosynthetic rate and leaf temperature of tobacco plant.

%の根を切断しその後8時間の暗条件を保ち、切断後約24時間後再び光照射し2時間後暗条件とし、その3時間後葉柄を茎から切断し、その約40分後光照射した場合である。ストレスが加わるごとに葉温が上昇し、光合成速度はそのつど減っていく傾向がわかる。なお根はポット上面に円弧を設定し、そこから垂直に切断し、実験終了後切断された根と残った根とを乾重比で示した値である。

考 察

光合成が環境条件と密接に関係することは多くいわれてきている。ただ実験方法や測定方法により、環境要因が必ずしも分離できない場合があり、また植物のストレス状態や、ある条件下に置かれた後作用が重なって現象を複雑にしているため、われわれが環境制御を行うにあたっての明確な指針は今のところない。環境制御といっても、やはり植物生育を対象とするものである以上、植物の経時的な特性に逆らっている短い時間では、たとえ光合成が最大になりえたとしても、収穫を含めたうえでの最適制御は期待しえない。そこで、温度・湿度・光・風速等の環境条件と植物生体の茎内水分・葉の含水量・気孔開度・蒸散および葉温などがどのような対応関係にあるか、そして何を变えたとどういうふうにより上記の関係が変わり、そして光合成速度はどうなるのかということが知りたいわけである。

従来、要因をしぼり相関関係を明確にし、光合成を論じてきた報告は多いが、反面その短所として、当該要因以外は、あたかもあまり変動を考慮しなくてよいパラメータの地位に遠ざけていることが挙げられる。しかし環

境を制御する場合には、なんの要因がある時間に主変数になるか不確定である。いいかえると、いつ、パラメータと考えた変数が主変数とその地位を置換するかがわからない。そこで今の段階では定性的な傾向でもやむをえないが、前述したような環境要因と植物生体とのダイナミックスの把握にもとづく光合成の特性を知る必要がある。

この考えを前提として実験結果の考察に移る。まず Fig. 2 から植物に光照射をすると葉温が上昇するが、やがて気孔からの蒸散のため葉温が低下する。対照では既に報告したように暗条件でも気孔が若干開いている¹⁾が、図の A 点から B 点へと時間が経過するにつれて気孔が開き、蒸散が活発となり、C 時点で葉温の最小値となる。C 以後は葉面上の水条件の変化により蒸散の活発な部分が分布するが、これは Fig. 3 A の画像処理により明らかに説明されている。

光合成と蒸散との関係は武田⁹⁾、津野¹⁰⁾らが明らかにしているが、本実験では、葉温をモニタしているのも葉温と蒸散との関係を考えて、葉温を介して蒸散と光合成が密接な関係にあることがわかる。しかも ABA 処理により気孔を閉じさせると、Fig. 3 B に示されるように葉の中心部からやや先端部の蒸散が減少したため葉温が高く、したがって気孔が閉じている¹⁾と考えられ、このことが対照に比較して光合成速度を 1/3 に減じさせたと考えられる。

光合成と気孔開度との関係は石原¹¹⁾らが明らかにしているが、Fig. 3 B は、葉面温度分布上から証明していると考えられる。Fig. 3 B では、プランクスペースが全葉面の 2/3 より、はるかに少ない面積であることから、

光合成速度が対照の 1/3 減になった原因が、この部分にあるとするなら、この部分の光合成は葉面全体の中でとりわけ高いと推測される。非破壊で葉のエイジング、老化などとの対応で葉面のどの部分の光合成が高いかなどの問題の解明は、この方法論を展開すると可能であろうが今後の課題としたい。

葉温で光合成速度をモニタする場合、光照射後ある程度時間が経過してからは、葉温が高いと蒸散・気孔開度・光合成速度などは小さくなりまた逆に葉温が低いと、気孔開度¹⁾は大きくなるなどの理由で光合成速度が大となる傾向がみられることは前節でも触れたが、光照射直後は蒸散などの応答とは別の特性が考えられる。矢吹¹⁴⁾らは光の強さを変えた過渡状態での光合成の特性を求めており、30~40分の整定時間を報告しているが明条件・暗条件のオン・オフには触れてない。Fig. 4の結果では12分オン-12分オフの実験例で暗条件および、明条件ごとに葉温の変化に光合成速度が大きなズレなしに対応していることがわかる。一般に暗条件後、明条件に突然移行した場合、明反応活性との関係で光合成は40~100分の整定時間を要する¹⁵⁾といわれているので、12分などの短い時間で光合成速度の整定は問題にならないが、光による光合成の立上りについては12分くらいでも十分、葉温で同定することができることがわかる。このことは、光合成を考え制御に利用するうえで重要である。すなわち、光その他のステップ入力に対して光合成が飽和し整定されるには40~100分の時間を要するが、光の点滅などの追従性では約12分くらいでも光合成は再現性ある影響を受け、それは葉温で判定が可能である。すなわち、葉温で光合成を同定するには光照射後12分くらいから、第1の葉温のピークまでは、葉温と光合成は正に対応し第1のピーク（最大葉温点）からは蒸散、水ストレス等が影響し、葉温と光合成は逆の対応をする傾向がある。

つぎに Fig. 5に移る。ここでは周期的な水ストレスにより生ずる葉温振動が光合成速度と強い関連にある結果がえられている。水ストレスは蒸散および気孔開度にも密接に影響を与えるので当然の結果といえるが、葉温で同定できるのが便利である。この葉温と光合成との対応は既報、Fig. 1のモデル¹⁵⁾におけるP₂点に光合成の伝達関数を1次遅れで付加することにより、シミュレーションからも同様の応答がえられ、実験結果の妥当性が確められた。前にも触れたが、2°Cにも及ぶ振幅をもつ強い葉温振動のため、光合成速度は対照に較べて大部小さいが、もっとおだやかな振動では、逆に対照よりも光合成が大きくなる。水ストレスで小さな刺激を約1週間与え、対照に比較して乾重比で約1.9倍ふえた例¹⁶⁾もあ

り、葉温を測定し光合成を制御する手がかりは、ここにも見いだされた。

最後に強いストレスとして、ヒマワリでは水耕液の排水、タバコでは根の切断、葉柄の切断を行った例では、葉温が上昇するとともに光合成速度は減少していった。これはHopmansの平均葉温と水ストレスとの結果¹²⁾とも一致している。大きなストレスに対しても光合成速度は葉温と逆の対応をしており、葉温の経時の変化や分布から光合成を推定することが可能である。

結 言

制御環境下においては葉温は茎内水分、蒸散および気孔開度分布とも対応し、葉温によってこれらの諸特性が同定されることが一部明らかになっている。そこで葉温と光合成の動的な対応関係を調べた結果つぎのことがらが結論としていえた。

1) 5時間の暗条件の後、光照射によって葉温が振動するが、第1の葉温極大値から以後では、葉温と光合成速度は逆の対応をした。すなわち、葉温が低下すると光合成速度は増大し、またその逆も同様であった。これは葉温の低下が蒸散・気孔開度の増大によって起こることから妥当である。

2) その際、葉面のどの部分で光合成が活発であるかは、画像処理でえられる葉温分布パターンから推測できる。ABA処理と対照の光合成速度の差はABAの作用により葉の中心から先端部の気孔が閉鎖ぎみになったためである。このように葉面上の光合成活性の分布がわかり、同化箱方式のみでは明らかにされなかった側面が葉温をモニタすることにより解明される。

3) 暗条件後の突然の明条件に対する光合成の応答は意外に速く、約12分周期の実験では、葉温と光合成速度に対応性がみられた。すなわち、明条件で葉温が上昇するとともに光合成速度も徐々に増え、暗条件で葉温が低下すると同様に光合成速度も非常に激減した。ちなみに光照射による光合成速度の飽和に到達する時間は40~100分といわれている。なお光に反応し上昇した葉温がピークに達した後は、前述1)のプロセスへ移行する。

4) ストレス、とくに水ストレスは気孔開度とも密接に関係するので光合成とも関係することが予想されたが、小振幅のストレスも大きなストレスとともに葉温で同定されることが判明した。しかも小振幅ストレスは光合成の最適制御のための操作変数として利用されることが予想され、葉温をモニタして環境を制御する栽培への応用が期待される。

5) 以上の水ストレス、気孔開度分布、光合成速度が

環境条件によって互いにどう変化していくかという短時間生育のプロセス同定が葉温でなされることが明らかになった。この非可逆過程の動的特性をコンピュータに記憶させ、モニタされる葉温情報をデータプロセッシングし、その時点の植物の生育状態をコンピュータで判断することにより、光合成、水ストレスなどの最適制御、やや広義には栽培管理が可能となる。

文 献

- 橋本 康・五百木啓三・金子昌二・船田 周・杉二郎. 1980. 植物生育のプロセス同定とその最適制御(VIII). 葉温分布と気孔開度との関係. 生物環境調節 **18**: 57-65.
- 橋本 康・五百木啓三・船田 周・丹羽 登・杉二郎. 1979. 植物生育のプロセス同定とその最適制御(VI). 葉温の画像処理. 生物環境調節 **17**: 23-33.
- BASSHAM, J. A., *et al.* 1979. CO₂ Assimilation. In "Photosynthesis II" (Ed. by Gibbs, M., and E. Latzko) 1-396, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, and New York.
- GAASTRA, P. 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. Meded. Landbouwhoges. Wageningen, **59-13**: 1-68.
- BOYER, J. S. 1976. Water deficits and photosynthesis. In "Water Deficits and Plant Growth" (Ed. by Kozlowski, T. T.) IV: 153-190, Academic Press, New York.
- 矢吹万寿・宮川秀夫. 1970. 風速と光合成に関する研究(第2報) 風速と光合成との関係. 農業気象 **26**: 137-141.
- 石原 邦・佐合隆一・小倉忠治・牛島忠広・田崎忠良. 1972. 水稻葉における気孔の開閉と環境条件との関係. 第4報, 気孔開度と光合成速度との関係. 日本作物学会紀事 **41**: 93-101.
- 津野幸人. 1975. 数種作物における光合作用と蒸散作用の関連について. 日本作物学会紀事 **44**: 44-53.
- 武田友四郎・杉本秀樹・縣 和一. 1978. 作物の物質生産と水. 第1報, トウモロコシ葉における光合成と蒸散との関係. 日本作物学会紀事 **47**: 82-89.
- CHALLA, H. 1976. An analysis of the diurnal course of growth, carbon dioxide exchange and carbohydrate reserve content of cucumber. (A dissertation Agric. Univ., Wageningen). Agric. Res. Rep. **861**: 1-88.
- 高 清吉・玖村敦彦・村田吉男. 1978. コムギの光合成と物質生産に関する研究. 第5報, 低夜温の後作用の機作について. 日本作物学会紀事 **47**: 75-81.
- HOPMANS, P. A. M. 1971. Rhythms in stomatal opening of bean leaves. Meded. Landbouwhoges. Wageningen, **71-3**: 1-86.
- SHIRAISHI, M., Y. HASHIMOTO, and S. KURAISHI. 1978. Cyclic variations of stomatal aperture observed under the SEM. Plant Cell Physiol. **19**: 637-645.
- 矢吹万寿・清田 信. 1978. 光強度の変化にともなうキュウリ葉のCO₂吸収の過渡変化. 農業気象 **34**: 137-140.
- 橋本 康・森本哲夫・船田 周. 1977. 植物生育のプロセス同定とその最適制御(IV). 葉温のダイナミックスのモデル化とシミュレーション. 生物環境調節 **15**: 113-120.
- 船田 周・橋本 康・津村光男. 1977. 植物生体計測による水耕の研究(I). 常時液相ならびに気液二相方式における蒸散の同定. 農業施設 **8**: 21-26.

Summary

In previous papers, it was made clear that transpiration and stomatal aperture can be estimated by monitoring leaf temperature under controlled environments. Since the photosynthetic rate is closely related with transpiration and stomatal aperture, whether it is possible to determine the photosynthetic rate by monitoring leaf temperature under the controlled environment was examined.

The results of the experiments are as follows. When the light was switched on, leaf temperature and photosynthetic rate increased and after leaf temperature reached its maximum point it decreased though the photosynthetic rate continued to increase. Up to the maximum point of leaf temperature, the photosynthetic rate was closely related with the increase of leaf temperature. On the other hand, after the maximum point of leaf temperature was reached, the photosynthetic rate rose relevant to the decrease of leaf temperature. This relationship was not observed before 12 min after light-on. When either a weak or strong water stress was forced onto the root of the plant by turning the water culture supply on and off, leaf temperature and the photosynthetic rate began to oscillate in an inversely corresponding relation.

The relationship between photosynthetic rate and leaf temperature was investigated and partly elucidated. Computer control can be performed easily if the characteristics mentioned above are memorized by the computer and optimal manipulation of environment is selected by processing of the monitored leaf temperature.

(Received July 3, 1980)