鉢花 5 種の茎頂部クチクラ抵抗値の測定

清水 浩・森泉昭治

茨城大学農学部 300-0393 茨城県稲敷郡阿見町中央 3-21-1

Cuticle Resistances of Shoot-tip for Five Floral Crops

Hiroshi SHIMIZU and Shoji MORIIZUMI

Ibaraki University, School of Agriculture, Ibaraki 300-0393, Japan

Abstract

Plant shoot-tip temperature is one of the major factors that influence plant morphogenesis, and plant development, can be predicted more accurately using plant shoot-tip temperature instead of air temperature. We developed and reported a model that predicts plant shoot-tip temperature using five environmental factors, such as drybulb temperature, wetbulb temperature, glazing temperature, air velocity, and shortwave radiation.

Although the model contains cuticle resistance of shoot-tips for specific plant species, the value of cuticle resistance of plants have been little reported. In the present study, we measured cuticle resistances of plant shoot-tip for five greenhouse crops (*Geranium dalmaticum* 'Album', *Campanula* 'Birch Hybrid', *Campanula carpatica* 'Blue Clips', *Viola* $\times$ *wittrockiana*, and *Kalanchoe blossfeldiana*). The measured cuticle resistance varied from 57.8 s/m for *Geranium dalmaticum* 'Album' to 524.9 s/m for *Campanula* 'Birch Hybrid'. The highest cuticle resistance was 9.5 times that of the lowest resistance.

The wide variation of cuticle resistance indicates that one typical cuticle resistance cannot be used as the representative in the shoot tip temperature model for any plant species and that the cuticle resistance of each species is required to predict the shoot-tip temperature of plants.

Keywords : cuticle resistance, environmental factor, greenhouse climate control, shoot-tip temperature

緒 言

植物の形態的特長量, つまり節間長, 葉数などは花卉などの鑑賞植物にとっては, 市場価値を決定する上で非常に重要な要因の一つである。この形態的特長量は茎頂部の温度によって大きな影響を受けることが報告されている¹⁻⁶⁾。一方, 茎頂部温度と環境温度(温室内空気の乾球温度)は一般的に異なっている。つまり, 温室の気温をいくら精度よくコントロールしても, 形態的な特徴量に大きな影響を与える茎頂部の温度がその気温になって

いる保証はない。

そこで, 著者らはポインセチアを対象として温室の環境条件, つまり乾球温度, 湿球温度, 短波長放射量, 長波長放射量, 風速から茎頂部温度を予測するモデルを構築した⁷⁾。このモデルを用いたポインセチア茎頂部の予測値は実測値とよく一致し, その有効性が確認された。しかしながら, モデルの中に茎頂部のクチクラ抵抗値という植物依存のパラメータがあり, 対象とする植物のクチクラ抵抗値が既知でなければモデルによる予測が不可能となる。そこで, 著者らは植物の茎頂部クチクラ抵抗値を測定する方法を開発した⁸⁾。本研究では, 茎頂部のクチクラ抵抗値の品種間差を定量的に把握すること目的とし, 開発した測定法を用いた 5 種の鉢花を対象に茎頂部のクチクラ抵抗値を測定し種依存性などを考察した。

2002 年 4 月 2 日受付

2002 年 6 月 7 日受理

測定法の概略

植物茎頂部のクチクラ抵抗値を測定するための式の詳細については文献⁸⁾を参照されたい。ここでは、結果だけを記載する。クチクラ抵抗値は以下の式で実験的に求めることができる。

$$r_c = \left[\frac{\frac{\Delta VPD}{\Delta h} - \frac{5327}{(T_{air} + 273.15)^2}}{\exp \left(19.0177 - \frac{5327}{T_{air} + 273.15} \right)} * \frac{1}{\left(\frac{4\epsilon_p \sigma (T_{air} + 273.15)^3}{\rho C_p} + 1 \right) \gamma} - 0.93 \right] r_H \quad (1)$$

ここで、

r_c : クチクラ抵抗値(s/m), VPD: 飽差(kPa),
 T_{air} : 乾球温度(°C), h : $T_{air} - T_p$ (°C), ϵ_p : 茎頂部の放射率, ρ : 空気の密度(kg/m³), C_p : 空気の比熱(J/kg), γ : 乾湿計定数(Pa/K), r_H : 対流熱伝達における境界層抵抗(s/m)

さて、(1)式において、 ϵ_p , C_p , γ は定数として既知であるので、残る $\frac{\Delta VPD}{\Delta h}$, T_{air} , T_p , r_H を実験から求めればよいことになる。

材料および方法

ガラス温室の乾球温度を 26°C 一定に維持し、スチームの ON/OFF 制御によって湿度をコントロールし、飽差を 0.5~2.0 kPa の範囲で 4 段階に設定した。飽差 1 段階の継続時間は 2 時間とした。

また、実験では飽差以外の環境条件の変動が茎頂部温度へ与える影響を可能な限り排除するため、短波長放射量や温室の天井ガラスや壁面からの長波長放射量の変動が激しい日中は避け、午後 10 時から翌日の午前 6 時間の間に上記の飽差の制御およびデータ収集を行なった。

乾球温度、湿球温度は熱電対 (Type E, Omega Engineering 社) により測定した。また、植物茎頂部温度も熱電対で測定したが、熱電対そのものを植物の茎頂部に挿入する方法を採用したので、極細の熱電対 (TT-T40, Omega Engineering 社) を用いた。温室の天井ガラスおよび壁面からの長波長放射量は、赤外線熱電対 (IRTC, Apogee 社) を用いて測定し、Stefan-Boltzmann の法則から輻射エネルギーを計算した。短波長放射量は夜間であることおよび補光ランプを使用していないことから理想的にはゼロであるが、温室の周辺施設からの漏光の有無を確認するため、温室内のベンチ上に日射計 (Precision Spectral Pyranometer, Eppley 社) を設置した。風速は、供試植物のキャノピー高さに風速計 (Air Velocity Transducer 8475, TSI 社) を設置して測定した。測定項目およびセンサーについてまとめたものを表 1 に示す。

データはデータロガー (Campbell Scientific, CR10X) によって 10 秒毎に取込み、さらに 10 分の平均値をコンピュータに保存した。また、飽差を制御するためのスチームの ON/OFF 制御もデータロガーによって行なったが、10 秒毎に取込んだ乾球温度、湿球温度からガラス温室内の飽差を計算し、設定値と比較することでスチームバルブを制御した。実験は 11 月 25 日から 11 月 30 日の 6 日間行なった。

供試植物はゼラニウム ‘ダルマティカムアルバム’ (*Geranium dalmaticum* ‘Album’), カンパニュラ ‘バーチハイブリッド’ (*Campanula* ‘Birch Hybrid’), カンパニュラ カルパティカ ‘ブルークリップス’ (*Campanula carpatica* ‘Blue Clips’), パンジー (*Viola* × *wittrockiana*), カランコエ (*Kalanchoe blossfeldiana*) の 5 種で、各種とも 3 個体を供試し、茎頂部温度および直径を測定した。茎頂部直径は実験開始前と終了後に各植物の茎頂部直径をデジタルノギスを用いて 1 個体 10 回ずつ測定し、その平均値を用いた。

Table 1 Variables measured and sensors used in the experiments

Variable	Unit	Sensor
Drybulb temperature	°C	Type E thermocouple, Omega Engineering
Wetbulb temperature	°C	Type E thermocouple, Omega Engineering
Shoot-tip temperature	°C	TT-T40 thermocouple, Omega Engineering
Cealing glass temperature	°C	IRTC, Apogee
Shortwave radiation	Wm ⁻²	Precision Spectral Pyranometer, Eppley
Air velocity	ms ⁻¹	Air Velocity Transducer 8475, TSI

結果および考察

温室環境の制御結果の一例を図1に示す。図1には1日分の実験時間内の乾球温度、湿球温度、赤外線熱電対による天井ガラスを視野とした温度、短波長放射量、風速、飽差の設定値および実測値を示す。乾球温度は目標値 25°C の $\pm 1^{\circ}\text{C}$ の範囲内にコントロールされていることがわかる。天井ガラスなど温室の構造物から植物に放射される長波長放射量を計算する基礎データとなる赤外線熱電対の値は $15\sim 18^{\circ}\text{C}$ の範囲において若干の変動はあったもののほぼ一定であった。

飽差については、目標値 $0.5, 1.0, 1.5, 2.0[\text{kPa}]$ に対して、それぞれ $0.6 \pm 0.1, 1.0 \pm 0.05, 1.4 \pm 0.06, 1.6 \pm$

Fig. 1 Typical example of time course of environmental conditions during the experiment period.

$0.1[\text{kPa}]$ となり、目標値 1.5 および $2.0[\text{kPa}]$ において、実際の飽差が目標値を大きく下回っている。これは

Fig. 2 Typical example of time course of shoot-tip temperature in five floral crops.

飽差を減少させる方向にはスチームを温室内に放出して積極的にコントロールできるが、飽差を増加させる方向、つまり湿度を低下させる方向は成行きとなっていることが大きな原因であると考えられる。

各供試植物の茎頂部温度の測定結果の一例を図2に示す。これらの図より乾球温度、長波長放射量、短波長放射量の成育環境が一定であっても飽差が変化すれば植物の茎頂部温度が変化すること、また、茎頂部温度をよく観察してみるといずれの場合も温室の乾球温度よりも低くなっておりその低下の大きさは植物の種によって異なることがわかる。この現象をエネルギーバランスの観点から考えてみる。エネルギーバランス式は(6)式に示すとおり、輻射熱伝達、対流熱伝達、蒸散による熱伝達の平衡式である。

$$R + C + \lambda T = 0 \quad (6)$$

ここで、

R: 輻射熱伝達, C: 対流熱伝達, λT : 蒸散による熱伝達

本研究の実験条件では、短波長放射量はゼロであり、長波長放射量は計測期間(午後10時から翌朝午前6時の期間)においてほぼ一定であった。ガラスと茎頂部の放射率に大きな差がないこと、および茎頂部の温度のほうが天井ガラス温度よりも高くなっていることから、長波長のエネルギーバランスは茎頂部が負、つまり茎頂部はエネルギーを失っていることがわかるが、試算の結果、天井ガラスの温度変化だけでは茎頂部の温度変化が説明できないことが判明した。また、長波長の輻射エネルギー収支は対象物の形状の影響を受けるが、本研究で観察された茎頂部温度変化に種による温度差を、形状の影響だけで説明することはできない。

対流熱伝達は茎頂部近傍の空気と茎頂部との熱伝達であり、(7)式で計算される。

$$C = \frac{\rho C_p (T_{air} - T_p)}{\Gamma_H} \quad (7)$$

ρ , C_p , r_H はいずれも正の値であり、計測期間を通じて乾球温度のほうが茎頂部温度よりも高くなっていることから、対流熱伝達による熱エネルギーの移動方向は近傍の空気から茎頂部へとになっている。つまり、茎頂部は空気からエネルギーを得ていることになる。これらのことから、茎頂部温度が低下する原因は(8)式で表される蒸散による熱伝達であることになる。

$$\lambda T = \frac{-\rho C_p (e_s(T_p) - e(T_{air}))}{\gamma r_v} \quad (8)$$

ここで、

$e_s(T_p)$: T_p における飽和蒸気圧, $e(T_{air})$: T_{air} に

おける蒸気圧, r_v : 蒸散抵抗

(8)式において、植物に依存する変数は蒸散抵抗(r_v)である。蒸散抵抗は境界層抵抗値とクチクラ抵抗値の合成抵抗であるが、特に各々の植物に固有の値であるクチ

Fig. 3 Relation between vapor pressure deficit and difference between drybulb temperature and shoot-tip temperature.

クラ抵抗値が図2に示した各植物における茎頂部温度の変化の程度差に与える影響が大きいと考えられる。

図2の結果より、飽差の設定値が2.0 kPaの環境では、蒸散によるエネルギー損失で茎頂部温度の低下が観察されるが、茎頂部温度が安定していないことが判明したので、これ以降の解析ではこの部分を除いたデータを用いた。それぞれの種について、飽差の変化分と、乾球温度と茎頂部温度の差との関係を直線回帰により求めた結果を図3に示す。回帰直線の傾きが(1)式の $\frac{\Delta VPD}{\Delta h}$ に相当する。また、各植物の茎頂部直径の測定結果、および以上で求められたデータを(1)式に代入して得られたそれぞれの種のクチクラ抵抗値を表2に示す。

表2より明らかなようにクチクラ抵抗値は植物の種によって大きな差があることが認められる。本実験で供試した5種の植物では、クチクラ抵抗値が最小値であったゼラニウム‘ダルマティカム アルバム’57.8 s/mと最大値であったカンパニュラ‘バーチハイブリッド’524.9 s/mとの間でじつに9倍の差があった。このクチクラ抵抗値は茎頂部温度を予測するモデルでは蒸散抵抗の中に現れる。この蒸散抵抗は(9)式に示したようにクチクラ抵抗値(r_c)と蒸散における境界層抵抗値との合成抵抗である。

$$r_v = r_c + 0.93 r_H \quad (9)$$

この蒸散における境界層抵抗は、熱伝達における境界層抵抗(r_H)の0.93倍であることが理論的にわかっている¹¹⁾。0.93 r_H の値が r_c の値に比較して非常に大きければ r_c の値が種によって異なっても r_v の値に結果的には大きな変化はないことになる。0.93 r_H の値は環境条件によって異なるが、本研究の実験条件では2桁のオーダーであった。一方、表2に示したように各種の r_c は2桁から3桁のオーダーであるので、 r_c は r_v の値に大きな影響を与えることになり、植物の茎頂部温度を予測する場合には植物毎に求めておくことが必要となる。

クチクラ抵抗値はすでに述べたように植物のクチクラ層から水分が蒸発するときの抵抗を指す¹²⁾が、葉のクチクラ抵抗値についてはその測定値が報告されている。その理由は、夜間に気孔が閉じている期間における蒸散量

を定量的に論じるためである。

Tyree¹³⁾らは葉における水蒸気の流れを解析する過程で、非気孔的な機構の存在を指摘している。また、Fiscus¹⁴⁾は、植物の水システムを繊維基質の中空チューブであるとして考察し、よく灌水された温室植物については気孔抵抗とクチクラ抵抗値とを考慮する必要があると述べている。Assaf¹⁵⁾はキクを対象として夜間の蒸散抵抗が温室の加温方法によって影響を受けるか否かを実験的に調べ、赤外線ヒーターを用いた場合が従来型のスチームヒーターに比べて蒸散抵抗が2.5倍大きくなることを報告している。一方、Panter¹⁶⁾らは*Calceolaria*を対象として、昼間の気孔抵抗には加温方法による大きな差がないことを見出している。

Hanan¹⁷⁾は、クチクラ抵抗値は気孔が全開したときの抵抗よりも10倍から100倍ほど大きいことを指摘して、9種類の植物のクチクラ抵抗値を要約した。たとえば、キュウリのクチクラ抵抗値が310~1350 s/m、トマトは1220 s/m、キクは4200 s/mであると記述している。

このように葉のクチクラ抵抗値についての報告は少なくはないのであるが、植物の茎頂部におけるクチクラ抵抗値については非常に少なく、Faust¹⁸⁾が茎頂部温度のエネルギーバランスとの関係で触れている程度である。Faust¹⁸⁾らは茎頂部温度を予測するためのモデルを構築する中で、ニチニチソウの茎頂部のコンダクタンスについて実験的に考察している。Faust¹⁸⁾らの実験方法は、本実験での方法と同様にニチニチソウの茎頂部に熱電対を直接挿入して茎頂部温度を測定しており、この値と環境条件との関係について検討を行い、茎頂部温度は光合成有効光量子束密度(PPF)の関数として説明することができるとしている。茎頂部コンダクタンスについては実験的に求めているが、報告には具体的な関数および茎頂部クチクラ抵抗値そのものが記載されていないので、PPFとコンダクタンスとの間にどのような関係が見出されたのかは不明である。しかしながら、葉のコンダクタンスであれば気孔が存在することによりPPFとの関係が密であることは想像できるが、茎頂部の場合にどのようなメカニズムでPPFとの関わりが説明できるのか

Table 2 Shoot-tip diameters and calculated cuticle resistances of five floral crops.

plant species	diameter(mm)	cuticle resistance(ms ⁻¹)
<i>Geranium dalmaticum</i> ‘Album’	3.56	57.8
<i>Campanula</i> ‘Birch Hybrid’	2.13	524.9
<i>Campanula</i> ‘Blue Clips’	2.62	157.2
<i>Viola</i> × <i>wittrockiana</i>	2.67	215.5
<i>Kalanchoe blossfeldiana</i>	1.57	157.8

よくわからない。もし、Faust らが指摘している茎頂部コンダクタンスというのが境界層抵抗も含めたトータルのコンダクタンスというのであれば、日の出とともに気温が上昇し風速など茎頂部近傍の物理的な環境変化が発生し、その結果として境界層抵抗が変化することは十分に考えられる。

本研究で測定した5種の花の茎頂部クチクラ抵抗値の妥当性については、上述のように測定例がほとんどないことから確かめる術がないが、葉におけるクチクラ抵抗値の値を参考に比較検討してみる。Hanan¹⁷⁾の報告では、クチクラ抵抗値は3桁から4桁のオーダーになっており、本研究での値よりも大きい。Larcher¹⁹⁾によれば、植物の生育する環境条件や種によってクチクラ層の発達が大きき影響を受け、乾燥土壌で育った植物の葉は、湿潤条件で育ったものよりも厚いクチクラ層やワックスで覆われている。したがって、本研究での茎頂部クチクラ抵抗値とHananの示している葉のクチクラ抵抗値の差は、種や葉と茎頂部という植物部位に起因するものであると考えるのが合理的であると思われる。

本研究では、5種の花について茎頂部のクチクラ抵抗値を測定した。その結果、種によってクチクラ抵抗値は大きな差があることが明らかとなった。すでに述べたように鉢花などの計画生産を行なうには、形態的な成長に大きな影響を与える茎頂部温度の管理が重要となる²⁰⁾が、この温度を予測するには茎頂部のクチクラ抵抗値が必要となる。もし、種によってこのクチクラ抵抗値に大きな差がなければある代表値を用いてモデルを構築することが可能であるが、種によって茎頂部クチクラ抵抗値に大きな違いがあることが判明し、茎頂部温度を予測するには対象とする植物のクチクラ抵抗値を事前に求める必要があることが明らかとなった。

摘 要

ゼラニウム‘ダルマティカムアルバム’(*Geranium dal-maticum* ‘Album’), カンパニュラ‘バーチハイブリッド’(*Campanula* ‘Birch Hybrid’), カンパニュラ カルパティカ‘ブルークリップス’(*Campanula carpatica* ‘Blue Clips’), パンジー(*Viola* × *wittrockiana*), カランコエ(*Kalanchoe blossfeldiana*)の5種の茎頂部クチクラ抵抗値を測定した。その結果、最小は*Geranium dal-maticum* ‘Album’の57.8(s/m), 最大は*Campanula* ‘Birch Hybrid’の524.9(s/m)となり、残りの3種はこれらの値の範囲内であった。

このように供試した5種の茎頂部クチクラ抵抗値は、

最大のものは最小のものの9.5倍もあり種間の差が非常に大きく、ある一つの代表値では評価できないことが判明した。このことにより、生産管理の上で重要な要因の一つである茎頂部温度を予測する場合に、その予測式の中に含まれている茎頂部クチクラ抵抗値を種毎に測定する必要があることが明らかとなった。

引用文献

- 1) Tardieu, F., Reymond, M., Hamard, P., Grainer, C. and Muller, B.: Spatial distributions of expansion rate, cell division rate and cell size in maize leaves: a synthesis of the effects of soil water status, wvaporative demand and tempeature, *Journal of Experimental Botany*, Vol. 51, No. 350, WD Special Issue: 1505-1514 (2000)
- 2) Gregory, P. J.: Response to temperature in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.) III. Root development, *Journal of Experimental Botany*, Vol. 34, No. 143: 744-756 (1983)
- 3) Ong, C. K.: Response to temperature in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.) IV. Extension of individual leaves, *Journal of Experimental Botany*, Vol. 34, No. 143: 1731-1739 (1983)
- 4) Gallangher, J. N. and Biscoe, P. V.: Field studies of cereal leaf growth, *Journal of Experimental Botany*, Vol. 30, No. 117: 645-655 (1979)
- 5) Clough, E. A., Cameron, A. C., Heins, R. D. and Carlson, W. H.: Growth and development of *Oenothera fruticosa* Is influenced by Vernalization duration, photoperiod, forcing temperature, and plant regulators, *Journal of American Society of Horticultural Science*, 126(3): 269-274 (2001)
- 6) Yuan, M., Carlson, W. H., Heins, R. D. and Cameron, A. C.: Effect of forcing temperature on time to flower of *Coreopsis grandiflora*, *Gail-lardia* × *grandiflora*, *Leucanthemum* × *superbum*, and *Rudbeckia fulgida*, *HortScience*, 33(4): 663-667 (1998)
- 7) 清水 浩: ボインセチアの茎頂温度モデルの構築, 日本植物工場学会平成11年度大会講演要旨, 302-303 (1999)
- 8) 清水 浩, Royal D. Heins: 植物の茎頂部クチクラ抵抗値測定法の開発, 植物工場学会誌, 12(3), 155-159 (2000)
- 9) 関 信弘編, 伝熱工学, 森北出版, pp. 42-108 (1988)
- 10) Pitts, D. R. and Sissom, L. E.: *Schaum's outline of theory and problems of Heat Transfer*, McGraw-Hill, pp. 160-215 (1977)
- 11) Bejan, A.: *Convection heat transfer*, A Wiley-

- Interscience Publication, pp. 307-338 (1984)
- 12) Jones, H. G., Plants and microclimate, Second Edition, Cambridge University Press, pp. 131-162 (1992)
 - 13) Tyree, M. T. and Sperry, J. S. : Vulnerability of xylem to cavitation and embolism, *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 40, pp. 19-38 (1989)
 - 14) Fiscus, E. L., Klute, A. and Kaufmann, M. R. : An interpretation of some whole plant water transport phenomena, *Plant Physiol.* 71, pp. 810-817 (1983)
 - 15) Assaf, G. : Night time transpiration in commercial greenhouses, *Acta Hort.* 287, pp. 495-504 (1991)
 - 16) Panter, K. K. and Hanan, J. J. : Stomatal resistance and water potential of calceolaria grown under two different heating system, *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 112, pp. 637-641 (1987)
 - 17) Hanan, J. J., Greenhouses -Advanced technology for protected horticulture, CRC press, pp. 343-372 (1998)
 - 18) Faust, E. J. and Heins, R. D. : Modeling shoot-tip temperature in the greenhouse environment, *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 123 (2) : 208-214 (1998)
 - 19) Larcher, W. 佐伯敏郎監訳：植物生態生理学, シュプリンガーフェアラーク東京, pp. 161 - 190 (1994)