

トマトの葉の気孔拡散伝導度および蒸散速度に対する 環境要因の影響

稲田秀俊・水野（山邊）あずさ・中原正一

Effects of Environmental Factors on Stomatal Diffusive Conductance and
Transpiration Rate of Leaves of Tomato Seedlings

Hidetoshi INADA, Azusa YAMABE-MIZUNO and Masaichi NAKAHARA

Summary

In order to clarify the effects of environmental factors on the stomatal aperture of tomato leaves, we measured the stomatal diffusive conductance to water vapor (G_s) and transpiration rate (E) of leaves of the Japanese tomato 'Reiyo', which was grown in phytotrons under natural sunlight. A highly positive correlation was found between the G_s and E of the leaves under all environmental conditions. Under the present experimental conditions, the G_s was significantly increased in conditions of high temperature, high vapor pressure deficit (VPD), low relative humidity, high photosynthetic photon flux density (PPFD), and low CO_2 concentration. Furthermore, high temperature and high VPD also induced an increase in G_s under low PPFD conditions. These results suggest that a relatively high VPD might induce stomatal opening of tomato leaves.

キーワード：気孔開度，水蒸気気孔拡散伝導度，蒸散速度，トマト，飽差

I. 緒言

我が国における施設野菜栽培では、高品質・高収益を目標とした野菜の安定的生産技術の開発が進められている。野菜の施設栽培では、環境調節により作物体の生育を制御するため、作物体の環境応答性を迅速かつ簡便に、さらには非破壊で必要な生理・生態情報を把握する研究が進められている（Omasaら，1987；中原・井上，1997；高木ら，2006；久枝ら，2007）。

葉面における CO_2 の吸収や蒸散は葉の気孔開度に大きく依存する。生産性向上に向け光合成を促進させるためには、気孔の開閉状況を迅速に把握し、最適な環境下で作物体を栽培する必要がある。しかしなが

ら、気温や日射量、 CO_2 濃度などの環境条件がトマトの生育や果実収量に及ぼす影響（矢吹，1985；渡邊ら2006；鈴木ら，2009）や葉のガス交換能力に及ぼす影響（矢吹，1985；Yelleら，1989）についての報告はあるが、飽差や湿度の変化がトマトの葉の気孔特性に及ぼす影響については報告例が極めて少なく（矢吹，1985；Xuら，2007）不明な点が多い。

そこで、葉の気孔開閉機構がどのような環境要因の影響を強く受けるのかを解明するために、ポロメーターを用いて葉の気孔開度と環境要因との関連性を調べた。本報で得られた結果は、高生産性施設の開発に向けた環境調節技術の確立に大きく貢献できると思われる。

Table 1. Daily mean, photoperiod mean, darkperiod mean, daily minimum and daily maximum of air temperature, relative air humidity, vapor pressure deficit and concentration of CO₂ in the phytotron during the experimental period.

Factors	24-h mean	Photoperiod mean ¹⁾	Darkperiod mean ²⁾	Min. value-Max. value
Air temperature (°C)	18.5	19.7	17.2	15.5 - 30.5
Relative humidity (%)	79.7	78.2	81.2	50.0 - 94.0
Vapor pressure deficit (hPa)	4.5	5.1	3.8	1.2 - 20.2
Concentration of CO ₂ (ppm)	461.6	412.5	511.5	183.0 - 1106.0

¹⁾ Photoperiod: 6:00-18:00

²⁾ Darkperiod: 18:00-6:00

II. 材料および方法

1. 植物材料と育成方法

トマト‘麗容’（台木：がんばる根3号）を2009年5月14日にプランター（容積約10L）に定植した。所内圃場の作土層（深さ約30cm）から採取した土壌（黒ボク土）にピートポットVを混和した。平成21年茨城県野菜栽培基準（トマト）に基づき、個体あたりの窒素施肥量が1gになるように複合肥料（N:P₂O₅:K₂O=5:15:5）を土壌混和した。土壌は給水マットを底面に敷いたプランターに詰め、灌水は底面吸水方式とした。供試個体数は2個体/プランター、計12個体/人工気象室×2反復とした。夏季の野外ガラス温室では気温が35℃を超え気孔開閉機能に影響を及ぼす可能性があるため、供試個体は所内の自然光型人工気象室（コイトロンS-308A, 小糸工業）内で育成し、気温は昼（6:00-18:00）20℃/夜（18:00-6:00）16℃に設定した。試験期間における人工気象室内の気温、相対湿度、飽差およびCO₂濃度の変動をTable 1に示す。

2. 水蒸気気孔拡散伝導度および蒸散速度の測定方法

トマトの葉の気孔開度を評価する指標のひとつとして水蒸気気孔拡散伝導度（Gs）、およびGsと密接な関係がある蒸散速度（E）の測定を行った。GsおよびEの測定は、各果房直下の葉の先端の小葉を対象として、6月4日から7月13日までの間の7:00-13:00に、ポロメーター（Li-1600, Li-Cor社製）を用いて行った。なお、ポロメーターによるGsおよびEの測定は非破壊で行うことが可能であり、携帯型であるので野外圃場での測定も可能である。1試料あたりの測定所要時間は短く、約30秒である。また計測器本体に葉温センサおよび光量子センサを搭載し、測定データは他の記憶装置に転送することも可能である。測定時は光量子センサおよび葉面が人工気象室のフレームの影に入らないようにした。一般に葉の光合成速度は葉齢や葉位により異なる（宍戸ら, 1991）ことが知ら

れているため、本報では出葉後8-28日目の第3果房および第4果房直下の葉の気孔特性について解析を行った。

III. 結果および考察

1. 葉の水蒸気気孔拡散伝導度（Gs）と環境要因の関係

トマト‘麗容’について、出葉後8-28日目の果房直下葉の水蒸気気孔拡散伝導度（Gs）と人工気象室内気温、相対湿度、飽差、光合成有効光量子束密度（PPFD）およびCO₂濃度との相関関係をTable 2に示した。Gsと気温との相関係数が最も高く、次いで飽差もしくはPPFDであった。GsとCO₂濃度および相対湿度との関係では負の相関を示した。すなわち、気温の上昇や飽差、日射量の増大、相対湿度の低下に伴って「気孔が開く」する傾向にあり、CO₂濃度の上昇に伴い「気孔が閉鎖」する傾向にあることが明らかになった。

これらの各環境要因とGsとの関係性の詳細をFig. 1に示した。今回、Gsの測定を行った17-24℃の間では気温が高い程、直線的にGsも高くなることが認められた（Fig. 1a）。本報では17℃以下および24℃以上の環境下でのGsの測定は行っていないため、これらの気温域におけるGsについては不明である。しかし、トマトの生育可能な気温域はおおむね10-30℃であり、一般に25℃付近で光合成速度およびGsが最大になること（矢吹, 1985）を考慮すると、今回の結果はこれらの報告とよく一致したと考えられた。

相対湿度の低下（Fig. 1b）および飽差の増大（Fig. 1c）によりGsは上昇した。葉の光合成速度やGsに対する湿度や飽差の影響に関する研究例は極めて限られており（矢吹, 1985; Xuら, 2007）、我が国の慣行のトマト品種については、光合成速度やGsといった葉のガス交換能力に注目した最適な湿度および飽差条件は不明である。本報の結果から、湿度が低下する環境条件・飽差が増大する環境条件下で「気孔開度が増加する」ことが明らかになった。しかし、極端な低湿

Table 2. Correlation between environmental factors in the growth cabinet and stomatal diffusive conductance to H₂O (G_s) of leaf of tomato.

T ¹⁾	RH ²⁾	VPD ³⁾	PPFD ⁴⁾	CO ₂ ⁵⁾
(°C)	(%)	(hPa)	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	(ppm)
0.750 ^{***6)}	-0.421 ^{***}	0.631 ^{***}	0.629 ^{***}	-0.585 ^{***}

1) Air temperature

2) Relative air humidity

3) Vapour pressure deficit

4) Photosynthetic photon flux density

5) Concentration of CO₂

6) The number indicates correlation coefficient of each environmental factor with stomatal diffusive conductance to H₂O (G_s); significant at 0.1% level (***).

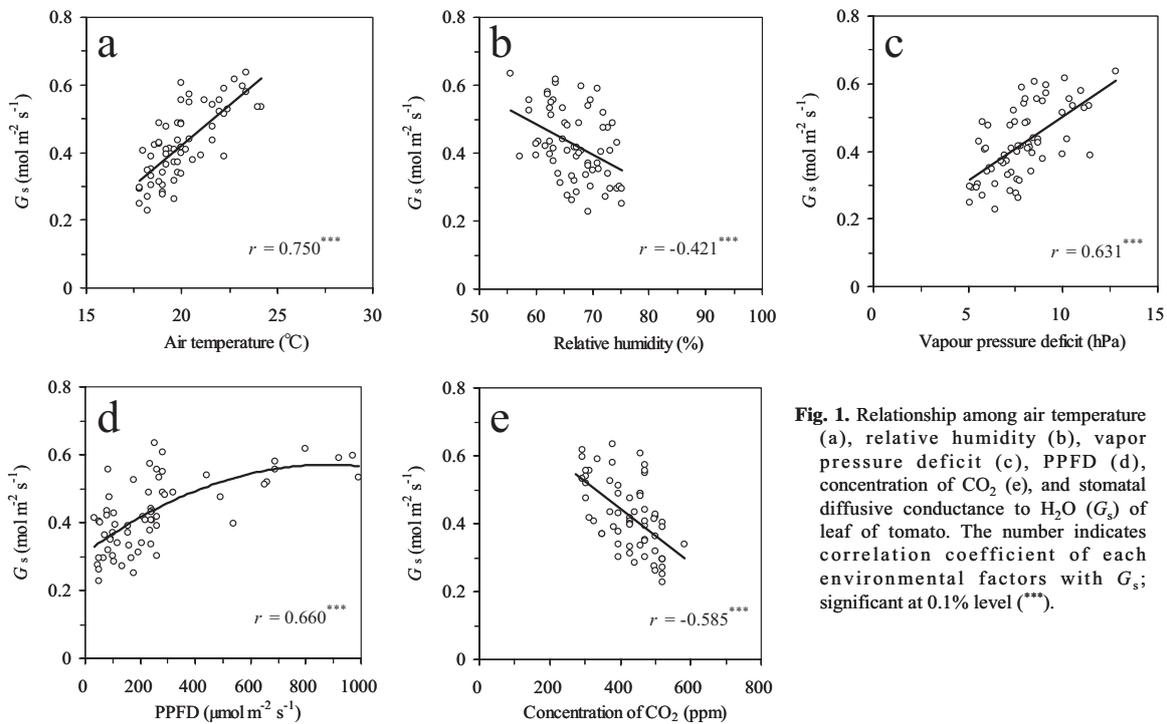


Fig. 1. Relationship among air temperature (a), relative humidity (b), vapor pressure deficit (c), PPFD (d), concentration of CO₂ (e), and stomatal diffusive conductance to H₂O (G_s) of leaf of tomato. The number indicates correlation coefficient of each environmental factors with G_s ; significant at 0.1% level (***).

度・飽差大の条件下では、蒸散速度が著しく上昇し気孔から過剰に水分が失われる可能性もある。そのため、各環境要因と G_s との関係性だけでなく、後述の蒸散速度に対する影響も踏まえ最適な湿度・飽差条件を明らかにする必要がある。

G_s は PPFD の増大に伴って有意に上昇し、PPFD がおむね $600 \mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上で G_s は頭打ちとなった (Fig. 1d)。この値は、葉齢および葉位を考慮した上で一般的なトマトの葉の光-光合成曲線と比較しても、おむね妥当であると考えられた (宍戸ら, 1991; 高山ら, 2006; 久枝ら, 2007)。しかし、PPFD が $400 \mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ 未満の場合でも G_s が $0.4 \text{ molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上と比較的高くなることも認められた (Fig. 1d)。そこでこの要因を調べるため、PPFD が $400 \mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ 未

満の値のみを用いて各環境要因と G_s との関係性を調べた (Fig. 2)。その結果、 G_s は気温 (Fig. 2a) および飽差 (Fig. 2c) と正の相関関係を示し、相対湿度 (Fig. 2b) および CO₂ 濃度 (Fig. 2d) とは負の相関関係にあった。これらのことから、PPFD が $600 \mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上の光条件下では「気孔が開口」し、PPFD が $400 \mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以下の光条件下では気温や飽差が気孔の開閉に重要であることが示唆された。

葉周辺の CO₂ 濃度も気孔開度に大きな影響を及ぼす。人工気象室内の CO₂ 濃度が $290\text{-}580 \text{ ppm}$ の範囲では、CO₂ 濃度の上昇に伴い G_s は有意に低下した (Fig. 1e)。この傾向は既往の研究からも明らかであり、難波ら (2004) はポトスを用いて、 $100\text{-}1000 \text{ ppm}$ の CO₂ 濃度条件下に短時間置かれた葉では 100 ppm の低濃度

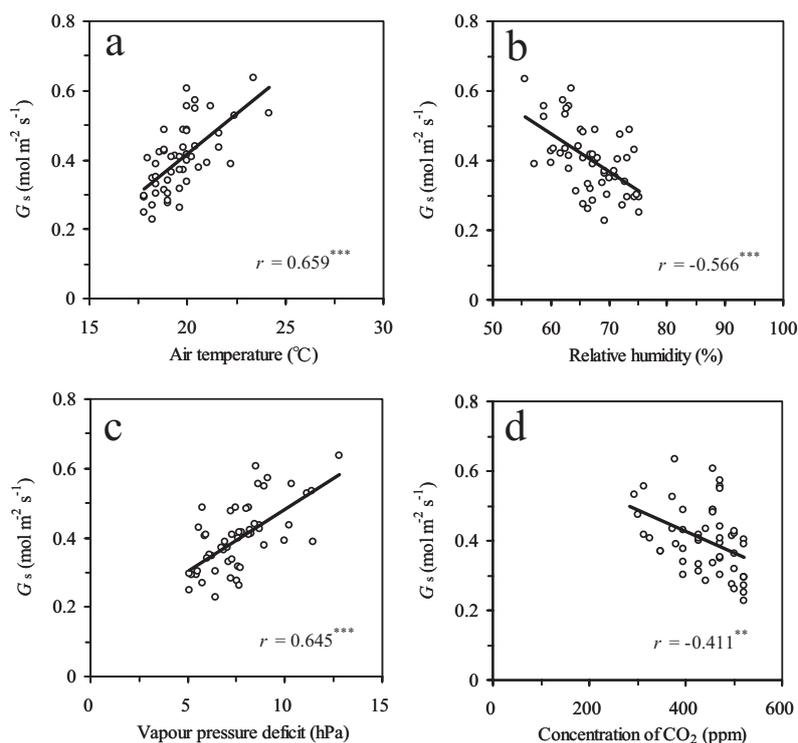


Fig. 2. Relationship among air temperature (a), relative humidity (b), vapor pressure deficit (c), concentration of CO₂ (d), and stomatal diffusive conductance to H₂O (G_s) of leaf of tomato under the condition below 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD. The number indicates correlation coefficient of each environmental factors with G_s ; significant at 0.1% level (***), 1% level (**).

CO₂環境下で最大の気孔開度を示すことを顕微鏡を用いた直接観察により明らかにした。また, Yelleら, (1989) は 900 ppm の高濃度 CO₂環境下で長期間栽培したトマトでは葉の G_s や光合成速度が低下することを報告している。高濃度 CO₂環境下で長期間栽培した作物は乾物生産量が増大するものの光合成活性が次第に低下することも報告されている (矢吹, 1985)。一方, 果菜類を用いた過去の研究例では高濃度の CO₂環境下で葉の気孔開度が増大する報告もあり, 高濃度の CO₂環境に対する植物の応答性は作物種や品種, 処理期間などにより大きく異なる (矢吹, 1985)。現在我々は, 高濃度の CO₂環境下にてトマトを栽培し葉のガス交換能力について調べている。

2. 様々な環境条件下での葉の水蒸気気孔拡散伝導度と蒸散速度との関係

各環境要因における G_s と蒸散速度 (E) との関係を図 3 に示す。人工気象室内の気温が 17-19°C, 19.1-20°C, 20.1-24°C の場合 (Fig. 3a), 相対湿度が 55-65%, 65.1-70%, 70.1-75% の場合 (Fig. 3b), 飽差が 5-6 hPa, 7-8 hPa, 9-12 hPa の場合 (Fig. 3c), PPFD が 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以下, 201-400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,

401 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上の場合 (Fig. 3d), CO₂ 濃度が 380 ppm 以下, 381-500 ppm, 501 ppm 以上の場合 (Fig. 3e) に分けて G_s と E の関係性を調べた。いずれの環境要因についても G_s と E は高い正の相関を示した。PPFD の変化 (Fig. 3d) や相対湿度の変化 (Fig. 3b) は G_s と E との関係性 (回帰直線の傾き) に顕著な影響を及ぼさなかった。また, CO₂濃度が 380 ppm 以下 (Fig. 3e) の条件では回帰直線の傾きが急であることから, 低濃度の CO₂環境下では積極的に「気孔を開口」して CO₂を取り込むが, 同時に蒸散も促進されやすく, 一方高濃度の CO₂環境下では「気孔が閉鎖」して, その結果蒸散も抑制されたと考えられた。気温が 17-19°C (Fig. 3a) および飽差が 5-6 hPa (Fig. 3c) の条件下ではいずれも回帰直線の傾きが緩やかであり, G_s の変化に伴う E の変動幅は小さかった。すなわち, 比較的気温が低く, 飽差が小さい環境条件下では過度の蒸散が抑制されるが「気孔が閉鎖」し, 飽差が大きくなるような環境条件下では「気孔が開口」し蒸散が促進されると考えられた。このように「気孔開度」と空気の乾燥度との関係性を評価する場合には, 相対湿度を指標として用いることは厳密には正確ではなく, 気温および飽差を指標として用いるべきである。荒木

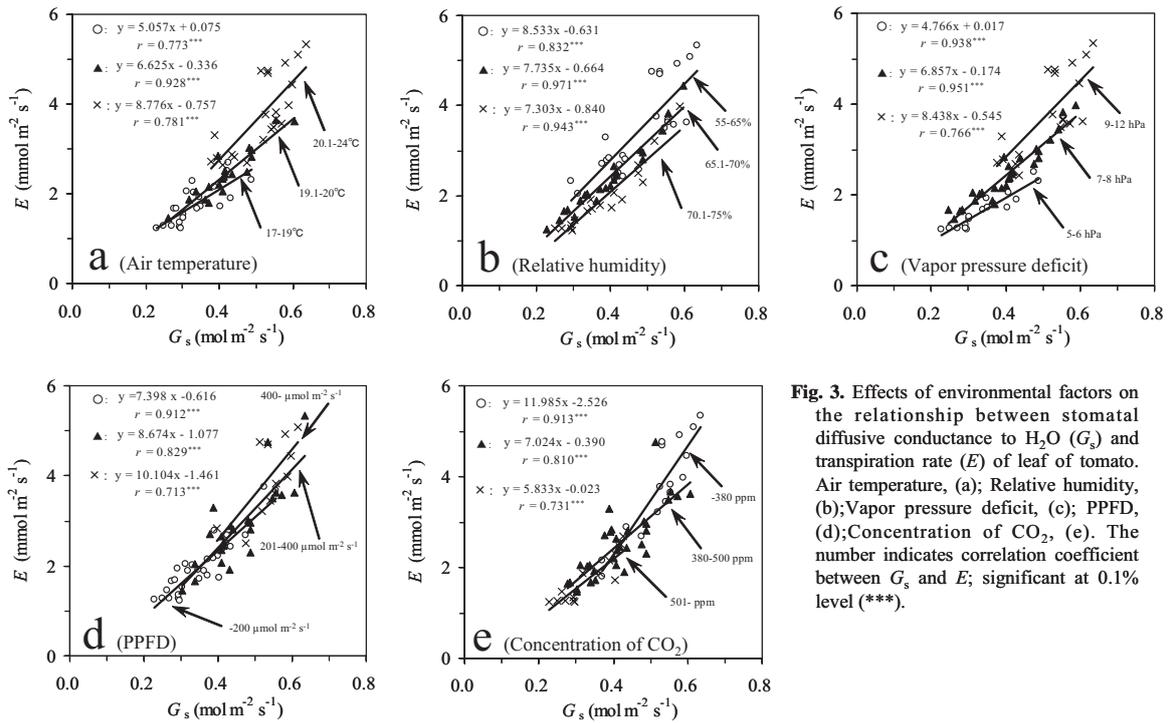


Fig. 3. Effects of environmental factors on the relationship between stomatal diffusive conductance to H₂O (G_s) and transpiration rate (E) of leaf of tomato. Air temperature, (a); Relative humidity, (b); Vapor pressure deficit, (c); PPFd, (d); Concentration of CO₂, (e). The number indicates correlation coefficient between G_s and E ; significant at 0.1% level (***)

(1993) は気温や相対湿度、照度などの環境条件を変化させながらトマトの葉の水ポテンシャルを測定し、葉の水分状態が飽差によって大きな影響を受けることを報告している。また、飽差が小さい環境条件に比べ飽差が大きい環境条件下ではトマトの葉の ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (ルビスコ) 活性やクロロフィル濃度などの光合成関連要素が高く維持され、高い光合成能力を示すことが報告されている (Xu ら, 2007)。さらに、ハウス内が高湿度・飽差小の条件下で蒸散が抑制されると、蒸散されるべき水分が果実内に流入しトマトの裂果の発生を著しく誘発することも報告されている (渡邊ら, 2006)。本報では人工気象室を用いて気温などの栽培環境を安定させ、トマトの葉の気孔特性を調べた。本報では光合成速度の測定ができなかったが、気孔開度に影響を及ぼす環境要因を明確にすることができた。しかし、春夏期における野外のガラス温室では気温が 35°C を超え飽差が 30 hPa を上回る日も多い。一方、冬春期においては温室を閉め切る時間帯が長く、植物が低濃度の CO₂ 環境や低温環境、飽差が小さい環境下に置かれることになる。現在我々は、これらの時期に野外のガラス温室内で栽培したトマトの葉の気孔特性を調べており、さらに各環境要因が成長や果実収量に及ぼす影響についても調査を進めている。

IV. 摘要

本報では、葉の気孔開度に影響を及ぼす環境要因を調べるために気温などの環境条件を制御した人工気象室内でトマト ‘麗容’ を栽培し、果房直下葉の水蒸気気孔拡散伝導度および蒸散速度を測定した。その結果、検討した条件下では高温、飽差大、低濃度 CO₂ 条件下で水蒸気気孔拡散伝導度が有意に大きく、これらの条件下では蒸散速度も著しく大きかった。また、検討した相対湿度条件下では 55-65% の湿度条件下で水蒸気気孔拡散伝導度が大きかった。さらに、PPFd の上昇に伴い水蒸気気孔拡散伝導度が有意に増大したが、400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以下の光条件下では高温、飽差大の条件下で水蒸気気孔拡散伝導度が大きくなった。以上のことから、本報において検討した環境条件下では、飽差が比較的大きい条件でも気孔開度を増大させることができる可能性が高いと考えられた。

謝辞 当研究を実施するに当たり、茨城県農業総合センター園芸研究所長佐久間文雄博士に貴重なご助言を頂きました。また、同所野菜研究室の室員に有益なご助言を頂きました。そして、同センター管理部管理課水野 学氏に栽培および調査の協力を頂きました。ここに記して深く感謝の意を表します。なおこの研究は、新たな農林水産政策を推進する実用技術開発事業、

Cの動態に注目した高生産性施設環境調節技術の開発(課題番号 2050)の一環として実施しました。

引用文献

- 荒木陽一. 1993. 環境条件がトマトの体内水分状態に及ぼす影響. 園学雑. 61 : 827-837.
- 久枝和昇・高山弘太郎・仁科弘重・東 幸太・有馬誠一. 2007. 大規模トマト生産温室における生産性向上に関する研究 - トマト群落における光強度と CO₂ 固定量の垂直分布の解析 -. 植物環境工学. 19 : 19-26.
- 中原正一・井上吉雄. 1997. 赤外線放射测温によるトマトの水ストレス反応の検出. 農業気象. 53 : 191-199.
- 難波和彦・近藤 直・門田充司・笹尾 彰. 2004. CO₂ 濃度が植物気孔開度に与える影響の顕微画像計測. 植物工場学会誌. 16 : 41-49.
- Omasa, K., Shimazaki, K., Aige, I., Larcher, W. and Onoe, M. 1987. Image analysis of chlorophyll fluorescence transients for diagnosing the photosynthetic system of attached leaves. *Plant Physiology*. 84 : 748-752.
- 宍戸良洋・尹 千鐘・湯橋 勤・施山紀男・今田成雄. 1991. トマトにおける葉の光合成, 転流・分配の経時的变化と果実肥大に対する葉位別寄与度. 園学雑. 59 : 771-779.
- 鈴木隆志・野村康弘・嶋津光鑑・田中逸夫. 2009. 夏秋トマト雨よけ栽培における放射状裂果の発生に及ぼす着果制限, 果房被覆および二酸化炭素施用の影響. 園学研. 8 : 27-33.
- 高木弘太郎・石神靖弘・後藤英司・久枝和昇・仁科弘重. 2006. 大規模ガラス温室内のトマト群落におけるクロロフィル蛍光パラメータ (Fv/Fm), SPAD 値およびクロロフィル濃度の垂直分布の解析. 植物環境工学. 18 : 277-283.
- 渡邊聖文・志和地弘信・岩堀修一・高橋久光. 2006. 施設栽培におけるトマト果実裂果発生要因の解析. 東京農大農学集報. 50 : 106-111.
- Xu, H.-L., Iraqi, D. and Gosselin, A. 2007. Effect of ambient humidity on physiological activities and fruit yield and quality of greenhouse tomato. *Acta Horticulturae*. 761 : 85-92.
- 矢吹萬壽. 1985. 植物の動的環境. pp. 5-72. 朝倉書店. 東京.
- Yelle, S., Beeson, R.C.Jr., Trudel, M.J. and Gosselin, A. 1989. Acclimation of two tomato species to high atmospheric CO₂. I. Sugar and starch concentrations. *Plant Physiology*. 90 : 1465-1472.