

令和 3 年 6 月 6 日現在

機関番号：17102
研究種目：基盤研究(C)（一般）
研究期間：2018～2020
課題番号：18K05905
研究課題名（和文）温室作物の光合成昼寝現象を引き起こす環境生理学的要因の動態解明と改善技術の確立

研究課題名（英文）Dynamic evaluation and improvement of environmental and physiological factors inducing midday depression of crop photosynthesis in greenhouses

研究代表者
安武 大輔（Yasutake, Daisuke）
九州大学・農学研究院・准教授

研究者番号：90516113
交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,400,000円

研究成果の概要（和文）：作物生産の最適化のためには、光合成の潜在力を最大限に発揮させることが重要である。しかし、晴天日であっても光合成速度が一時的に低下する昼寝現象がしばしば発生し、これは生産上のロスといえる。そこで、生産最適化に向けて、昼寝現象を引き起こす要因を把握し、それを改善することが極めて重要と考える。

光合成律速の要因として、葉肉・気孔に由来するCO₂拡散の律速が全体の約8割を占め、それは1日の中において一定ではなく大きく変動していることが示唆された。また、適切な葉面水噴霧が葉の局所的な水ストレスを回避して気孔開度（CO₂拡散）が維持されることで、昼寝現象が改善できることが示された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

昼寝現象に関わる既往の研究（文献）は多数あるものの、それらの文献の殆どのケースでは、昼寝現象を引き起こした要因をどれか単独のものに限定したり、詳細な調査が無いまま主要因の定説化も見られた。本研究成果では、昼寝現象の要因群を定量的に評価し、さらにそれらが動的に変化することを示したことが学術的意義を有する点である。

また、昼寝現象の主要因として特定したCO₂拡散律速が葉面水噴霧によって改善され、その結果、昼寝現象の回避と水利用効率の向上を実現した。これは、作物生産上のロス（昼寝現象）に対して、水噴霧という比較的容易な手段が有効であることを示した点で意義がある。

研究成果の概要（英文）： In order to optimize crop production, it is important to bring out the potential of photosynthesis. However, photosynthetic rate temporarily decreases around noon even on a sunny day, which is called as “midday depression of photosynthesis”, and this phenomenon can be regarded as a loss of crop production. Therefore, it is required to elucidate limiting factors of the midday depression and improve them.

The present study showed that approximately 80% of limiting factors was attributed to an insufficient CO₂ diffusion derived from mesophyll and stomatal behaviors and its ratio was not constant and changed dynamically during daytime. Furthermore, leaf wetting with an adequate mist spray improved the midday depression of photosynthesis through maintaining the CO₂ diffusion by avoiding leaf water stress.

研究分野：農業気象学，生物環境調節学

キーワード：昼寝現象 光合成速度 蒸散速度 気孔コンダクタンス 水ストレス CO₂拡散 水噴霧

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

作物生産の最適化のためには、成長の基幹プロセスである光合成と作物体内での光合成産物の移行(転流)の潜在力を最大限に発揮させることが肝要である。とくに温室での生産では、エネルギー・資源の投入に基づく高度環境調節(補光、CO₂施用など)により、光合成速度を通常レベルより高い状態に促進させることが積極的に試みられている。その一方で、(光合成に最も必要な環境要素の)日射量が豊富な晴天日であっても、正午前後の数時間にわたり光合成速度が日射量と並列に変化せず、一時的に低下する「昼寝現象」がしばしば発生する。昼寝現象は、環境調節の実施以前に、光合成速度を通常レベルより低下させる生産上の大きなロスであり、また環境調節の際には、エネルギー・資源の投入が十分に活かされない生産効率の制限要素にもなり得る。すなわち、昼寝現象を引き起こす要因を把握し、それを改善することが生産最適化において極めて重要である。

2. 研究の目的

(1) 昼寝現象の環境生理学的要因の内訳・影響度とそれらの動態を解明する

昼寝現象による光合成速度の低下において、前述した複数の環境生理学的要因のうち、どの要因がどの程度、単独あるいは複合的に関与しているのか定量的に解明する。さらに、それら環境生理学的要因の内訳・影響度が、温室の変動環境下において時間経過とともにどのように変化するのかについても光合成プロセスと関連付けて明らかにする。

(2) 葉面水噴霧によって昼寝現象の環境生理学的要因を回避・緩和する

昼寝現象が起こる以前(午前)から、断続的に水噴霧で葉面を濡らすことで、葉近傍の湿度上昇と葉温低下を通じた蒸散抑制によって気孔閉鎖を回避・緩和することで、昼寝現象を改善する技術を確立する。

3. 研究の方法

(1) 昼寝現象の環境生理学的要因の内訳・影響度とそれらの動態を解明する

制御一定環境下における環境生理学的要因の動態評価

材料植物として、ポリポット(容量 1.2 L)で栽培した第 4 葉期のキュウリ(*Cucumis sativus* L., ‘夏すずみ’)を用いた。また、材料植物は実験前日の日没後から暗処理した。環境条件(気温 25 °C、大気飽差 2.5 kPa、CO₂濃度 400 μmol mol⁻¹)を一定に保ちつつ、暗黒下でのガス交換特性を 30 分計測した後、LED 光源(LLM031, スタンレー)により光合成有効光量子束密度(PPFD) 2000 μmol m⁻² s⁻¹の光を照射した。その際、携帯型光合成測定装置(LI-6400, LI-COR)により、光合成速度、蒸散速度、気孔コンダクタンスを計測し、携帯型 PAM クロロフィル蛍光測定器(MINI-PAM, WALZ)を用いて、照光下における量子収率を計測した。さらに、Kauwe et al. (2016)の手法を用いて最大カルボキシレーション速度(V_{cmax})を、Muraoka et al. (2000)の手法を用いて昼寝現象を引き起こす要因における拡散律速(CO₂拡散に関する律速)の影響度の指標 IDL (Index of Diffusional Limitation) を評価した。

温室内の変動環境下における環境生理学的要因の動態評価

九州大学農学部内の試験温室において、トマト(*Solanum lycopersicum*, ‘ハウス桃太郎’)を対象に実験した。昼寝現象が顕著に発生すると考えられる晴天日において、1 時間ごとに 5 サンプルずつ、携帯型光合成測定装置(LI-6400, LI-COR)を用いて(葉チャンバ内の PPFD は 1500 μmol m⁻² s⁻¹、CO₂濃度は 400 μmol mol⁻¹に制御、気温と湿度は外気追従)、光合成速度(A)、蒸散速度(Tr)、気孔コンダクタンス(g_s)、葉内 CO₂濃度(C_i)、量子収率(F_v/F_m)を計測した。同時にプレッシャーチャンバー(PUC, PMS Instrument Company)を用いて植物の水ポテンシャル(ψ_w)を計測した。昼寝現象の複合的かつ動的要因の評価には、Grassi et al. (2009)の CO₂拡散律速モデルを用いて、光合成低下に寄与する各々の律速要因(生化学反応による律速(BL)、葉肉コンダクタンスによる律速(MCL)、気孔コンダクタンスによる律速(SL))を算出した。

(2) 葉面水噴霧によって昼寝現象の環境生理学的要因を回避・緩和する

午前と午後における評価

材料植物として、ポット(容量 8 L)で栽培した第 10 葉期のトマトを用いた。全ての葉表面に蒸留水を噴霧する Wet 区と噴霧しない No-wet 区を設け、春季晴天日の午前(11:00)と昼寝現象が観察されると予測される午後(14:00)にガス交換特性を計測した(チャンバ内環境は PPFD を 850 μmol m⁻² s⁻¹(第 6 葉付近の高さで計測)、気温 30 °C、相対湿度 50%)。ガス交換の計測には、濡れた植物でもガス交換(蒸散速度、葉面の水滴の蒸発速度、葉コンダクタンス、光合成速度)を評価できる開放型植物個体チャンバシステムを用いた。

時間分解能を向上させた日変化の評価

材料植物には 8 L ポットで栽培した第 10 葉期のトウモロコシ (*Zea mays* L., 'P2307) を用いた。処理区としては、9~16 時の間に 1 時間に 1 回の頻度で水噴霧により濡らした植物 (水噴霧区) と濡らしていない通常の植物 (対照区) を設けた。材料植物を開放型植物個体チャンバシステムに設置して、人工光源を用いて快晴日の気象環境の日変化を創出した条件下において、植物個体のガス交換特性 (光合成速度、蒸散速度、気孔コンダクタンス) の日変化を計測した。

4. 研究成果

(1) 昼寝現象の環境生理学的要因の内訳・影響度とそれらの動態を解明する

図 1 に、制御一定環境下におけるガス交換速度と関連パラメータの経時変化を示す。計測開始 2 時間後から光合成速度は低下し始めた。この昼寝現象の要因として、低下の前半部では g_s が高い水準で一定である一方、 C_i が上昇して $V_{C_{MAX}}$ が低下したことから光阻害などの非気孔的要因が支配的であったと考えられた。後半部では、 g_s が低下し始めたことから、葉の局所的な水分ストレスによる気孔閉鎖 (気孔的要因) が主要因として光合成の低下が引き起こされたと考えられた。このように、制御一定環境下でも昼寝現象の要因が変化することが示された。

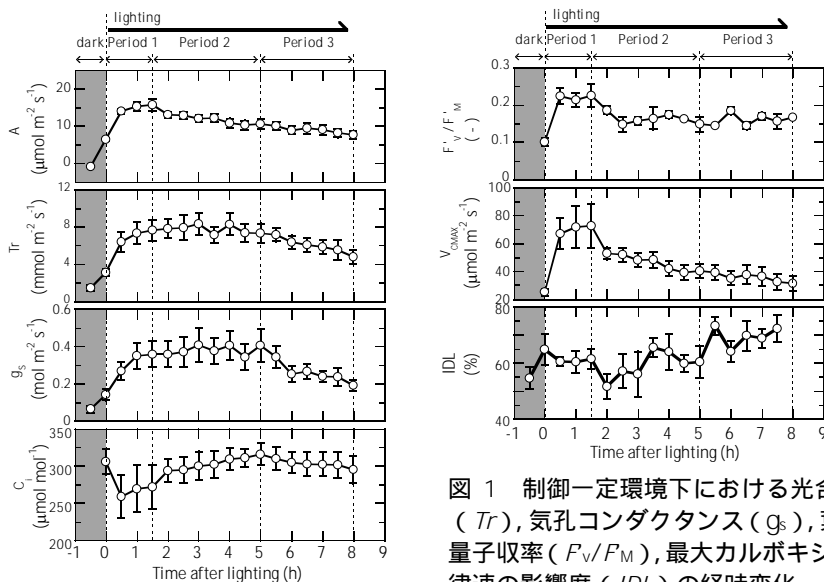


図 1 制御一定環境下における光合成速度 (A)、蒸散速度 (Tr)、気孔コンダクタンス (g_s)、葉内間隙 CO_2 濃度 (C_i)、量子収率 (F_v/F_m)、最大カルボキシル化速度 ($V_{C_{MAX}}$)、拡散律速の影響度 (IDL) の経時変化。

図 2 に、温室内の変動環境下における光合成速度とその律速要因の経時変化を示す。光合成速度は 8 時に最大値に達し、その後は低下を続けて 14 時頃に最小値となった。光合成速度の律速要因に関しては、 MCL が 9 時頃から増加し、 SL は 14 時頃から増加した。一方で、 BL に大きな変化は無かった。1 日を通して、 SL と MCL を合計した CO_2 拡散律速の影響度が常に卓越していたが、その中でも MCL による律速が最も大きく、また 1 日の中における変化量も最大であった。それぞれの要因の影響度は光合成速度の変化量に対して、平均して BL : 6.5%, MCL : 25.1%, SL : 20.4% 程度で推移した。このように、環境ストレスに由来する CO_2 拡散の欠乏が昼寝現象を引き起こす要因として全体の 8 割を占め、それは 1 日の中において一定ではなく大きく変動していることが示唆された。

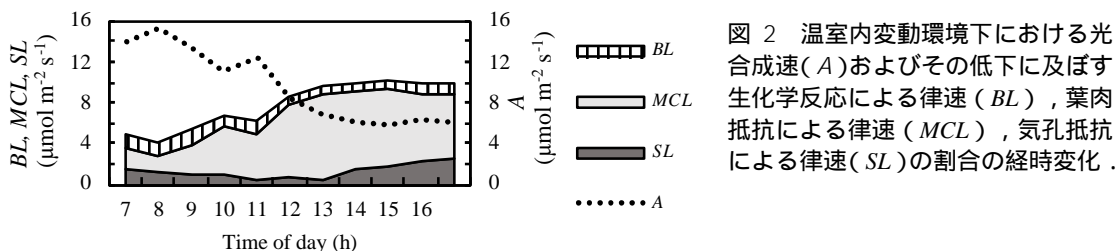


図 2 温室内変動環境下における光合成速 (A) およびその低下に及ぼす生化学反応による律速 (BL)、葉肉抵抗による律速 (MCL)、気孔抵抗による律速 (SL) の割合の経時変化。

(2) 葉面水噴霧によって昼寝現象の環境生理学的要因を回避・緩和する

図 3 に、葉の濡れの有無条件下 (Wet 区と No-wet 区) の植物個体における午前と (11:00) 午後 (14:00) のガス交換特性を示す。No-wet 区における午後の水蒸気圧 (e_A) は午前と比較して同程度であった。一方で、葉温 (T_L) は午前と比較して午後では有意に増加した。その結果、午後の葉面飽差 ($LAVPD$) は午前と比較して 1.5 倍増加した。午後の Tr は、午前と比較して 30% 減少した。これは昼間の過度な蒸散に伴う気孔の閉鎖が原因であった。それに伴い光合成速

度 (A) は午前と比較して午後では 20%減少し、昼寝現象が観察された。一方、Wet 区では、葉面への水噴霧による葉近傍の湿度上昇と葉温上昇の抑制により、過度な水分損失が抑制され、その結果、 T_r 、 G_L 、A は午後においても午前と同程度であった。また、昼寝現象が観察される午後において、Wet 区の G_L と A は No-wet 区と比較してそれぞれ 111%、40%増加した。以上の結果から、葉面への水噴霧により昼寝現象が回避し得ることが示された。

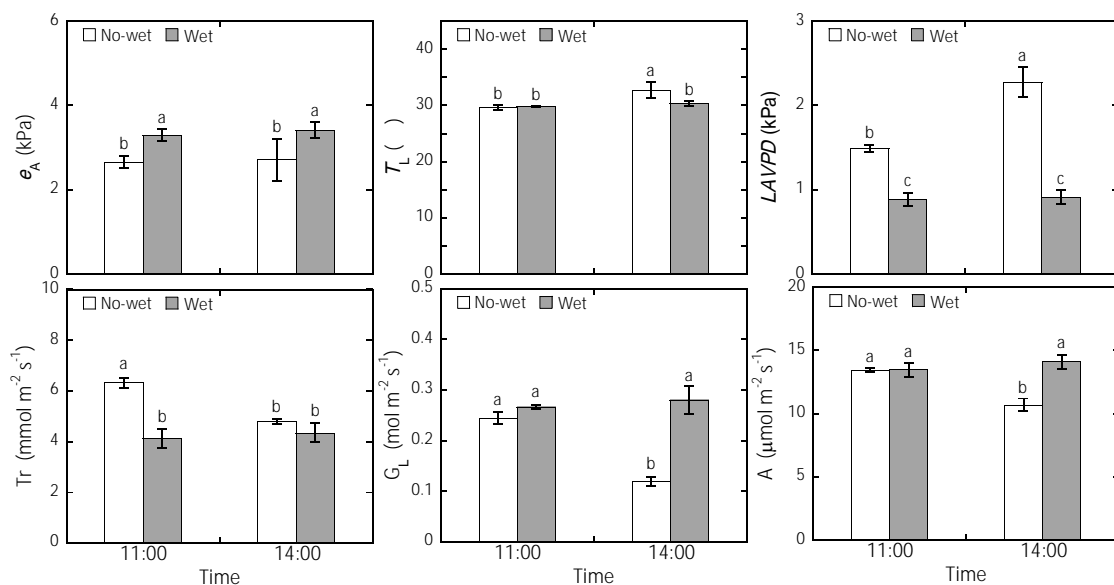


図3 葉の濡れがない通常の植物個体 (No-wet) と葉の濡れが有る植物個体 (Wet) における午前 (11:00) と午後 (14:00) の水蒸気圧 (e_A), 葉温 (T_A), 葉面飽差 (LAVPD) 蒸散速度 (T_r), 葉コンダクタンス (G_L), 光合成速度 (A)。

図4に、水噴霧区と対照区の植物個体のガス交換特性の日変化を示す。Aが光強度に応じて増加した。しかしながら、対照区では時刻8時をピークに減少へ転じ、12時以降は低い値で停滞した。対照区では、 T_r は一日を通して高い値を示し、気孔コンダクタンス g_s がAと同様の変動を示すことから、蒸散による過剰な水分損失が気孔閉鎖をもたらし、昼寝現象が発生したと考えられる。これにより8時以降の水利用効率 WUE が低下した。一方で、水噴霧区ではAの低下が見られず、光強度に応じて変化した。 T_r が低い値を維持していることから、蒸散抑制によって過剰な水分損失を防ぎ、昼寝現象を回避したと考えられる。 g_s の値は大きく振動し、これは水噴霧による濡れの影響と考えられる。葉面水噴霧による効果は1日を通して確認でき、日積算光合成量は約2倍に増加し、水利用効率は3倍に増加した(図5)。これによって、定期的な葉面水噴霧が植物のガス交換特性を大きく改善し、光合成の昼寝現象が回避できることが植物個体のガス交換特性の日変化から示された。

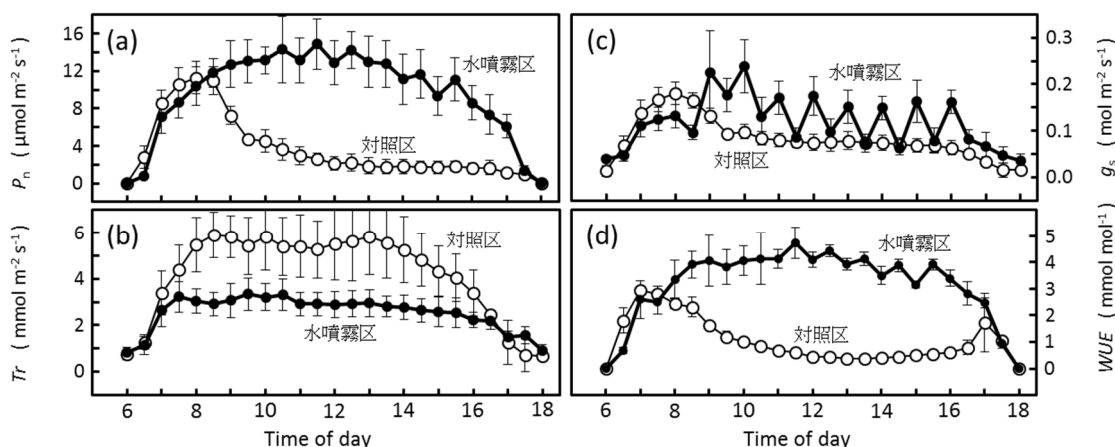


図4 対照区および水噴霧区における光合成速度 A (a), 蒸散速度 T_r (b), 気孔コンダクタンス g_s (c), および水利用効率 $WUE (=A/T_r)$ (d) の日変化。

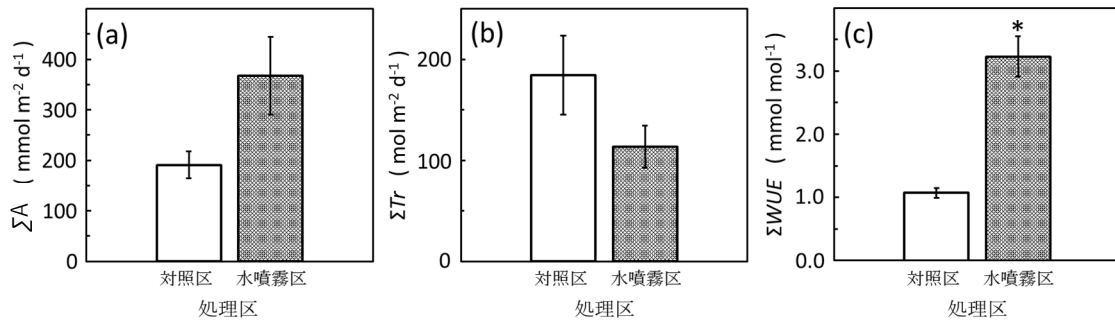


図5 対照区および水噴霧区における日積算光合成量 ΣA (a), 日積算蒸散量 ΣTr (b), および1日の水利用効率 ΣWUE (c). *は処理区間における有意差 ($p < 0.05$) を示す.

< 引用文献 >

- Grassi G., Ripullone F., Borghetti M., Raddi S. and Magnani F. (2009) Contribution of diffusional and non-diffusional limitations to midday depression of photosynthesis in *Arbutus unedo* L. *Trees*, 23, 1149 – 1161.
- Kauwe M., Lin Y., Wright I., Medlyn B., Crous K., Ellsworth D., Maire V., Prentice C., Atkin O., Rogers A., Niinemets U., Serbin S., Meir P., Uddling J., Togashi H., Tarvainen L., Weerasinghe L., Evans B., Ishida Y. and Domingues T. (2016) A test of the 'one-point method' for estimating maximum carboxylation capacity from field-measured, light-saturated photosynthesis. *New Phytologist*, 210, 1130 – 1144.
- Muraoka H., Tang Y., Terashima I., Koizumi H. and Washitani I. (2000) Contributions of diffusional limitation, photoinhibition and photorespiration to midday depression of photosynthesis in *Arisaema heterophyllum* in natural high light. *Plant, Cell and Environment*, 23, 235 – 250.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Yasutake D., Yokoyama G., Maruo K., Wu Y., Wang W., Mori M., and Kitano M.	4. 巻 64
2. 論文標題 Analysis of leaf wetting effects on gas exchanges of corn using a whole-plant chamber system	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant, Soil and Environment	6. 最初と最後の頁 233-239
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.17221/186/2018-PSE	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 該当する
1. 著者名 Yokoyama G., Yasutake D. and Kitano M.	4. 巻 56
2. 論文標題 A preliminary experiment on the effects of leaf wetting on gas exchange in tomato leaves	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Environment Control in Biology	6. 最初と最後の頁 13～16
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.2525/ecb.56.13	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 Yokoyama G., Yasutake D., Tanizaki T. and Kitano M.	4. 巻 57
2. 論文標題 Leaf wetting mitigates midday depression of photosynthesis in tomato plants	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Photosynthetica	6. 最初と最後の頁 740-747
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.32615/ps.2019.088	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 Yoneda A., Yasutake D., Hidaka K., Nur I. M., Miyoshi Y., Kitano M. and Okayasu T.	4. 巻 34
2. 論文標題 Effects of supplemental lighting during the period of rapid fruit development on the growth, yield, and energy use efficiency in strawberry plant production	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 International Agrophysics	6. 最初と最後の頁 233-239
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.31545/intagr/117623	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 Zhang Y., Yasutake D., Hidaka K., Kitano M. and Okayasu T.	4. 巻 179
2. 論文標題 CFD analysis for evaluating and optimizing spatial distribution of CO2 concentration in a strawberry greenhouse under different CO2 enrichment methods	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Computers and Electronics in Agriculture	6. 最初と最後の頁 105811 ~ 105811
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.compag.2020.105811	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 -

〔学会発表〕 計10件 (うち招待講演 2件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 安武大輔, 野村浩一, 岡安崇史, 尾崎行生, 北野雅治, 岩尾忠重, 斉藤雅彦, 山崎富弘
2. 発表標題 植物生産における光合成・成長の時空間変動の可視化に向けて
3. 学会等名 日本生物環境工学会2019年千葉大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小林海斗, 安武大輔, 井研吾, 野村浩一, 北野雅治
2. 発表標題 二上における光合成産物の分配特性について - 地上部の成長状態の影響 -
3. 学会等名 日本生物環境工学会九州支部2019年大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 長谷川美嘉, 安武大輔, 横山岳, 木村建介, 森牧人, 丸居篤, 北野雅治, 呉月茹, 王維真
2. 発表標題 乾燥地トウモロコシ畑における葉面結露の動態と微気象環境の関係解析
3. 学会等名 日本農業気象学会九州支部2019年大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 横山岳, 安武大輔, 王維新, 吳月茹, 丸居篤, 北野雅治, 長谷川美嘉, 森牧人
2. 発表標題 葉面結露水の葉からの直接吸収によるAir irrigation効果
3. 学会等名 日本生物環境工学会2018年東京大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 安武大輔, 横山岳, 長谷川美嘉, 木村建介, 丸居篤, 森牧人, 北野雅治, 吳月茹, 王維真
2. 発表標題 作物畑のH2O・CO2ガスフラックスを計測するための簡易な閉鎖型チャンバシステム
3. 学会等名 日本農業気象学会九州支部・日本生物環境工学会九州支部2018年
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 谷崎司, 安武大輔, 横山岳, 北野雅治
2. 発表標題 光合成の昼寝現象をもたらす複合的かつ動的要因の定量評価
3. 学会等名 日本農業気象学会2019年全国大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yasutake D. and Kitano M.
2. 発表標題 Evaluating and controlling eco-physiological characteristics of plants for effective and sustainable agriculture
3. 学会等名 The 1st International Conference on Agriculture and Rural Development (ICARD) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Zhang Y., Yasutake D., Hidaka K., Kimura K., Kitano M. and Hirota T.
2. 発表標題 Analysis of CO2 enrichment effects based on the spatial distribution of CO2 concentration and leaf photosynthetic rate in commercial greenhouses
3. 学会等名 The International Symposium on Agricultural Meteorology 2020 (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 中井鴻美, 井研吾, 木村建介, 小野信太郎, 日高功太, 安武大輔, 北野雅治
2. 発表標題 葉の炭素収支に基づく光合成産物のローディング動態の評価 - イチゴにおける日変化を対象として -
3. 学会等名 日本農業気象学会2020年全国大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 横山岳, 安武大輔, Wu Y., Feng J., Wang W., 広田知良, 北野雅治, 森牧人
2. 発表標題 乾燥地畑地における葉面結露の発生特性と気象環境の関係
3. 学会等名 日本農業気象学会九州支部2020年大会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

気象環境学研究室
<http://www-met.bpes.kyushu-u.ac.jp/index.html>

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
研究分担者	北野 雅治 (Kitano Masaharu) (30153109)	高知大学・教育研究部自然科学系農学部門・教授 (16401)	
研究分担者	森 牧人 (Mori Makito) (60325496)	高知大学・教育研究部自然科学系農学部門・教授 (16401)	

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