

令和 6 年 4 月 19 日現在

機関番号：17102

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2022～2023

課題番号：22K20603

研究課題名（和文）温室内環境の最適化に向けた温室作物の光合成制限要因の定量的解析

研究課題名（英文）Quantitative limitation analysis of photosynthesis in greenhouse crops for the optimization of greenhouse environments

研究代表者

横山 岳（Yokoyama, Gaku）

九州大学・農学研究院・助教

研究者番号：80962472

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 2,200,000 円

研究成果の概要（和文）：本研究では温室イチゴを対象に光合成を構成するプロセスである、葉面境界層抵抗、気孔抵抗、葉肉抵抗、生化学プロセスが光合成速度をどの程度制限し得るかを様々な環境条件の下で光合成制限要因の定量的解析手法を用いて調査した。その結果、相対的に弱い環境ストレス条件では、気孔が光合成の主な制限要因であるが環境ストレスが強まると葉肉抵抗による制限も増加することを明らかにした。また、従来の研究では評価されていない葉面境界層抵抗による光合成制限を初めて評価した。その結果、葉面境界層は、二酸化炭素の拡散に対する抵抗としてのみならず、葉温への影響を介した間接的影響により温室作物の光合成制限要因となり得ることを示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

温室作物生産においては、作物の生育および収量を決定づける生理生態反応である光合成を、環境調節によって効率よく通常レベルより高い状態に促進させることが試みられている。本研究の社会的意義は、温室作物の主要な光合成制限要因、すなわちボトルネックとなっているプロセスを定量的に示すことで、効率的な光合成の改善方法に資する情報を提供したことである。また、学術的意義としては、これまで光合成の制限要因の解析手法において考慮されてこなかった葉面境界層抵抗による制限の評価方法の構築と評価を初めておこなったことである。

研究成果の概要（英文）：In this study, the potential limiting factors of photosynthesis; leaf boundary layer resistance, stomatal resistance, mesophyll resistance, and biochemical processes; were investigated in greenhouse strawberries under various environmental conditions using quantitative limitation analysis. The results revealed that under relatively mild environmental stress conditions, stomata are the main limiting factor for photosynthesis, but as environmental stress increases, limitations due to mesophyll resistance also increase. Additionally, this study was the first to evaluate the photosynthetic limitation caused by leaf boundary layer resistance, which has not been assessed in previous research. It was found that the leaf boundary layer can act as a limiting factor for photosynthesis in greenhouse crops, not only due to its resistance to carbon dioxide diffusion but also through its indirect effect on leaf temperature.

研究分野：農業気象学

キーワード：光合成 環境調節 イチゴ モデル 定量的評価

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

温室作物生産においては、作物の生育および収量を決定づける生理生態反応である光合成を、環境調節(補光, CO<sub>2</sub> 施用 etc.)によって通常レベルより高い状態に促進させることが試みられている(Hidaka et al., 2016, Environ. Control Biol.). 同時に、営農コストや環境負荷削減の観点から効率的に光合成を促進する環境調節技術の開発も求められている(Hidaka et al., 2022, Sci. Hortic.). 効率的に光合成速度を向上させる手段として、光合成を構成する各プロセス(上図左)のうち、光合成速度を最も制限しているプロセス(ボトルネック)を最適化することが挙げられる。そのためには、光合成を構成する各プロセスがそれぞれの程度光合成速度を制限しているかを定量的に評価する必要がある。そこで申請者は、先行研究では屋外で生育している植物を中心に適用されてきた光合成制限要因の定量的解析手法(e.g., Grassi et al., 2005, Plant Cell Environ.)に着目した。光合成制限要因の定量的解析手法は、光合成を構成する各プロセスのうち、光利用、気孔抵抗、葉肉抵抗、CO<sub>2</sub> 固定反応の4つのプロセスによって光合成速度がどの程度変化しているかを評価可能な方法である。一方で、種々の環境調節が稼働することで屋外とは異なる独自の環境(例: 高CO<sub>2</sub> 濃度, 低風速)が形成される温室において、光合成制限要因の定量的解析手法を用いた研究例は極めて少ない。また、従来の光合成制限要因の定量的解析手法を温室作物に適用する際の課題点として、葉面境界層抵抗を考慮していない点がある。温室内などの低風速環境において、葉面境界層抵抗が光合成速度に大きな影響を及ぼすことが報告されている。

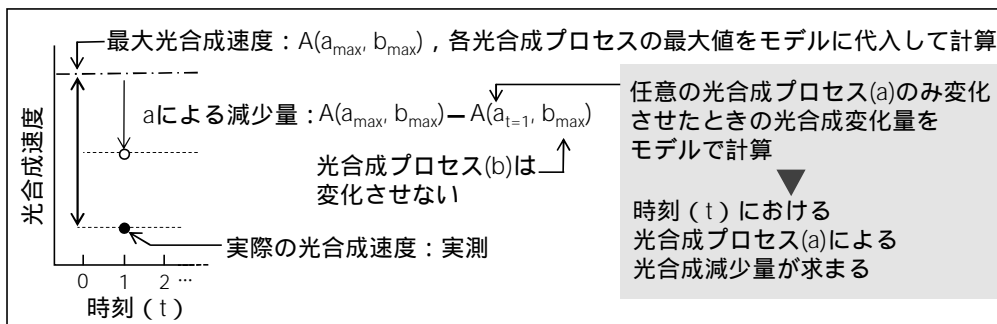
### 2. 研究の目的

既存の光合成制限要因の定量的解析手法を、葉面境界層抵抗の影響を加味した評価手法に拡張し、温室イチゴを対象として光合成が“どのような要因”で“どの程度”制限されているかを定量的評価することを試みた。

### 3. 研究の方法

葉面境界層抵抗による光合成制限を加味した光合成制限要因の定量的解析手法を構築するためには、葉面境界層抵抗を実測する必要がある。本研究では、葉を模した真鍮薄板(模擬葉)における熱収支から葉面境界層抵抗を計測可能なセンサを自作した(Kimura et al., 2019, Agric. For. Meteorol.). 模擬葉は、加熱葉(内蔵したマイクロヒーターにより加熱)と非加熱葉により構成される。加熱葉と非加熱葉の熱収支式を解くことで、葉面境界層抵抗を評価した。

光合成制限要因の定量的解析手法の概念図を下図に示す。任意の光合成プロセス(a, b)の最大値を( $a_{max}$ ,  $b_{max}$ )とすると、ある時刻(t)における光合成プロセス(a)による光合成速度の減少量は、光合成モデル(Farquhar et al., 1980, Planta)においてaのみを時刻(t)におけるaの実測値( $a_t$ )に変化させた場合の光合成の減少量より求まる。これを各光合成プロセスにおいて順番に繰り返すことで、各光合成プロセスによる光合成減少量が求まる。異なる季節と異なる環境調節装置の稼働条件下において、数十分間隔で各光合成プロセスの実測値を計測することで、温室作物の光合成速度が“どのような要因”で“どの程度”制限されているのかを“定量的に”評価した。



### 【予備実験】

九州大学園場内の高軒高温室で栽培したイチゴ (*Fragaria × ananassa*, 品種: 福岡 S6 号) を材料植物として用いた. ガス交換特性 (光飽和光合成速度  $A_{max}$ , 気孔コンダクタンス  $g_s$ , 最大カルボキシル化速度  $V_{cmax}$ , 電子伝達速度 ETR) は携帯型光合成測定装置 (LI-6400XT, LI-COR) を用いて異なる完全展開葉で一点法 (De Kauwe et al., 2016) により日の出から日の入りにかけて約 30 分毎に測定した (光合成有効光量子束密度 PPFD は  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , チャンバー内  $\text{CO}_2$  濃度は  $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$  に制御). 葉肉コンダクタンス ( $g_m$ ) は variable J method (Harley et al., 1992) を用いて算出した.

### 【本実験】

九州大学内の高軒高温室で栽培したイチゴ (*Fragaria × ananassa*, 品種: 福岡 S6 号) を材料植物として用い, 晴天日 (2024 年 1 月 14 日) に実験を行った. 処理区としてファンにより送風する強風区 (W) および無風区 (NW) を設け, 各処理区の異なる完全展開葉における気孔コンダクタンス ( $g_{sc}$ ) を, 携帯型光合成蒸散測定装置 (LI-6400XT, LI-COR) を用いて日の出から日の入りにかけて約 5 分毎に測定した. また, 事前に取得した葉面境界層コンダクタンス ( $g_{ac}$ ) と風速の関係に基づき (Kimura et al., 2020), 両処理区における  $g_{ac}$  の変化も取得した. これらと併せて, 温室中央部で測定した温室内  $\text{CO}_2$  濃度, 各処理区で測定した光合成速度 ( $P_n$ ) を用いて葉面境界層内における  $\text{CO}_2$  濃度を計算し, それに基づきチャンバ内の  $\text{CO}_2$  濃度を制御した (その他は外気追従). また, 事前に異なる葉温 ( $T_{leaf}$ ;  $15^\circ\text{C} - 35^\circ\text{C}$ ,  $5^\circ\text{C}$  毎,  $n = 7$ ) における葉肉コンダクタンス ( $g_m$ ) 最大カルボキシル化速度 ( $V_{cmax}$ ), 最大電子伝達速度 ( $J_{max}$ ) をアレニウス式により回帰し, それらに基づき両処理区で測定した  $T_{leaf}$  を用いて  $g_m \cdot V_{cmax} \cdot J_{max}$  (Bio) の変化を取得した. 取得した W 区の各要素に対して NW 区を基準とした数値積分法 (Buckley and Diaz-Espejo, 2015) を行い, 風が  $P_n$  の各制限要素に対してどのように影響したかを解析した.

## 4. 研究成果

### 【予備実験】

本研究では, まず, 予備実験として葉面境界層抵抗を考慮しない従来の光合成制限要因の定量的解析手法 (e.g., Grassi et al., 2005, Plant Cell Environ.) を環境ストレスの程度が異なる日 (Fig.1) において温室イチゴを対象に適用した. その結果, 相対的に環境ストレスの程度が弱かった日 (May 22) においては, 気孔抵抗が光合成の主要な制限要因であったが, 相対的に環境ストレスが強まった日 (May 23, 30) においては, 日射量の増加と気温の上昇する午後にかけて葉肉抵抗による制限も増加することを明らかにした. 以上の結果から, 温室作物における光合成の制限要因は, 環境条件の変化に伴って日内で変動することを定量的に示した (Fig.2). これらの成果は, Yokoyama and Ono et al., 2023, *photosynthetic* として論文が掲載されるに至った.

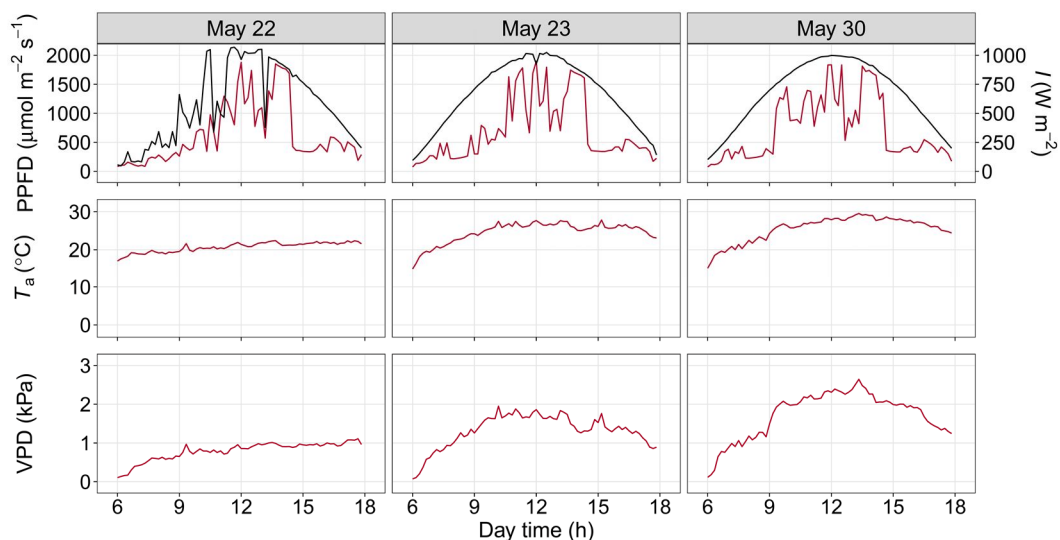


Fig.1. 各実験日 (A: 2021/5/22, B: 23, C: 30) における環境条件の日変化. 上段から温室内の光合成光量子束密度 (PPFD) と温室外の日射量 (I), 中段, 温室内気温 ( $T_a$ ), 下段, 空気飽差 (VPD).

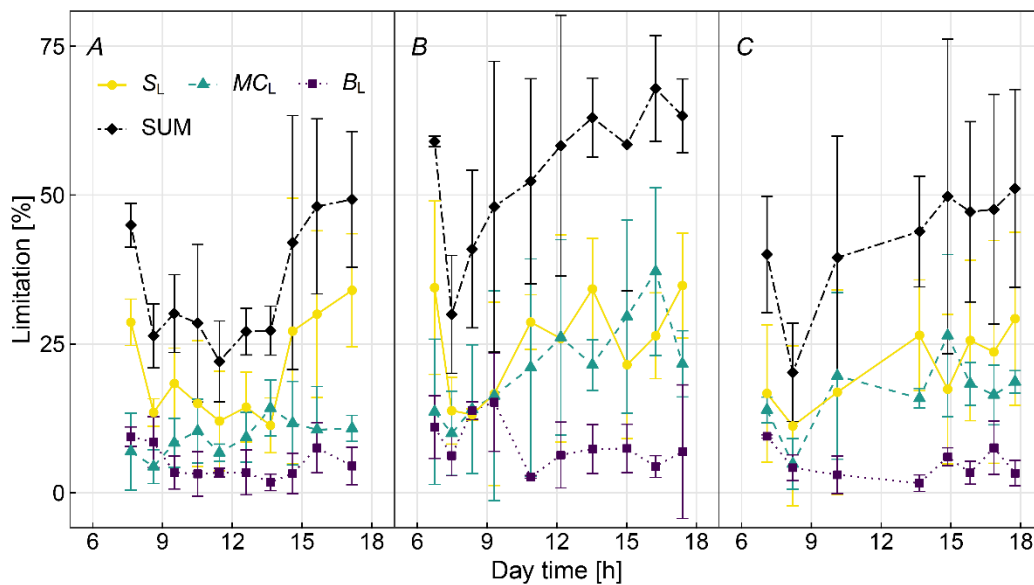


Fig.2 各実験日 (A: 2021/5/22, B: 23, C: 30) における生理的要因に起因する光合成制限の日変化 (丸は  $g_s$  による制限  $S_L$ , 三角形は  $g_m$  による制限  $MC_L$ , 四角形は  $V_{cmax}$  による制限  $B_L$ , 菱形は制限の合計値  $SUM$ ). それぞれの制限は各実験日で計測したガス交換特性における理論上の最大  $A_{max}$  (Chen et al., 2017) からの減少率. 平均値 $\pm$ SE ( $n=3-5$ ).

### 【本実験】

次よう既存の光合成制限要因の定量的解析手法を, 葉面境界層抵抗の影響を加味した評価手法に拡張し, 温室イチゴを対象として光合成が “ どのような要因 ” で “ どの程度 ” 制限されているかを定量評価することを試みた. W 区における  $g_{ac}$  は 1 日を通して NW 区よりも高い値となった (平均値はそれぞれ  $1.25, 0.08 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; 図 3A). また, W 区における  $T_{leaf}$  は NW 区よりも低く推移した ( $28.49^\circ\text{C}, 30.91^\circ\text{C}$ ; 図 3B). これは風により, 顕熱・潜熱フラックスが増加したためだと考えられる. その結果,  $P_n$  は W 区の方が高く推移し ( $10.63, 6.56 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; 図 3C), 既往研究と同様の傾向が示された (Schymanski and Or, 2016). さらに, W 区では NW 区と比較して  $P_n$  が大きく促進され ( $+67.17\%$ ; 図 3D), 特に  $g_{ac}$  による制限は 1 日を通して大幅に改善された ( $+43.98\%$ ). 加えて, 各時間帯において風の制限要因に対する負の影響も一部検出され, 異なる  $T_{leaf}$  において  $g_{sc} \cdot Bio$  の風に対する応答が異なることが示唆された (図 3D). 以上, 本研究では微風速環境において, 風が  $P_n$  の各制限要因に及ぼす影響を解析し, 温室作物生産における風の効果を定量的に示した. 本実験の成果は, 原著論文として投稿準備中である.

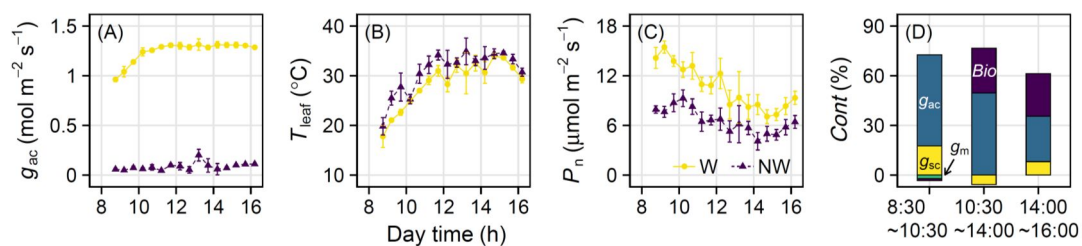


図 3. 葉面境界層コンダクタンス ( $g_{ac}$ ; A), 葉温 ( $T_{leaf}$ ; B), 光合成速度 ( $P_n$ ; C) の変化 (黄 | 強風区 W, 紫 | 無風区 NW), および各時間帯における風の  $g_{ac}$  (青),  $g_{sc}$  (黄), 葉肉コンダクタンス ( $g_m$ ; 緑), 生化学反応 ( $Bio$ ; 紫 | 最大カルボキシル化速度, 最大電子伝達速度, etc.) に対する影響 ( $Cont$ ; D). 平

上記の成果に加えて, 本研究課題を通して様々な環境条件における温室イチゴのガス交換および環境データを取得した. これらのデータを活用して多様な環境条件における光合成制限動態をモデルにより算出し, あくまで個葉の光合成速度という観点で葉はあるが, 光合成制限動態に基づく環境調節の最適化をシミュレーションすることも現在取り組んでおり, その成果は, 原著論文として投稿準備中である.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 YOKOYAMA G., ONO S., YASUTAKE D., HIDAKA K., HIROTA T.	4. 巻 61
2. 論文標題 Diurnal changes in the stomatal, mesophyll, and biochemical limitations of photosynthesis in well-watered greenhouse-grown strawberries	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Photosynthetica	6. 最初と最後の頁 1~12
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.32615/ps.2023.001	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 -

〔学会発表〕 計2件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 小野信太郎, 横山岳, 日高功太, 安武大輔, 広田知良
2. 発表標題 温室イチゴの光合成はどのような生理的要因に制限されるのか - あまおう（福岡S6号）を例に -
3. 学会等名 日本農業気象学会九州支部会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小野信太郎, 横山岳, 安武大輔, 中井鴻美, 日高功太, 木村建介, 野村浩一, 北野雅治, 広田知良
2. 発表標題 温室内の微風速環境において風がイチゴの個葉光合成速度に及ぼす影響 - 拡散抵抗と葉の熱収支に基づく解析 -
3. 学会等名 農業気象学会
4. 発表年 2024年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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
---------------------------	-----------------------	----

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
---------	---------