

# 光・温度・CO<sub>2</sub>濃度がトマト幼植物の乾物生産に及ぼす影響 の量的解析

誌名	野菜試験場報告. A = Bulletin of the Vegetable and Ornamental Crops Research Station. Series A
ISSN	03875407
著者	長岡, 正昭 小林, 和彦 高橋, 和彦
巻/号	13号
掲載ページ	p. 55-70
発行年月	1985年12月

# 光・温度・CO<sub>2</sub>濃度がトマト幼植物の乾物生産 に及ぼす影響の量的解析†

長岡 正昭\*・小林 和彦\*\*・高橋 和彦\*\*\*

## I 結 言

野菜の生長や収量に及ぼす環境要因の影響を明らかにするためには、物質生産の観点からの研究が不可欠と考えられる。著者らは前報(長岡ら, 1984)において、光・温度・湿度・CO<sub>2</sub>濃度がトマト・キュウリの光合成・蒸散に及ぼす影響について報告した。しかし光合成等の生理的プロセスは、作物の生長の基本的な要素ではあるが、それがすべてではない。また生長といった、一定の期間に生じる現象を、いわば瞬時的なプロセスの挙動のみで論じられるわけでもない。環境要因が野菜の生長や収量に及ぼす影響の全ぼうを把握するためには、環境要因が時々刻々の生理的諸プロセスにどのように影響し、その結果として生長量にどう影響するかを生長の全期間にわたって明らかにすることが必要である。しかしながら、それを実験的に行うためには、手法・装置にしてもなお解決すべき点が残されている。そこで著者らは、とりあえず環境要因が野菜の初期生長にどのように影響し、それは主としてどのようなプロセスへの影響の結果であるかを、制御環境下で、トマト幼植物を用いて検討し、乾物生産と葉面積の生長についての量的解析によって明らかにしようとした。これは、生長の結果からの解析と、生長のプロセスの解析が結合されて初めて、生長の全体像が浮かび上がってくると考えたからである。

著者らが以下で行った解析は、生長解析(Growth Analysis)の範ちゅうに入る。しかし従来の生長解析法は主として、

$$RGR = \frac{1}{W} \cdot \frac{dW}{dt} = \frac{1}{A} \cdot \frac{dW}{dt} \cdot \frac{A}{W} = ULR \times LAR$$

$$\text{又は、} = \frac{1}{A} \cdot \frac{dW}{dt} \cdot \frac{A}{L} \cdot \frac{L}{W} = ULR \times SLA \times LWR$$

ただしW:全乾物重, A:葉面積, L:葉の乾物重

RGR: Relative growth rate, ULR: Unit leaf rate,

LAR: Leaf area ratio, SLA: Specific leaf area,

LWR: Leaf weight ratio

といった分解を行い、環境要因がULAやSLAあるいは、LWRに及ぼす影響を評価するものであった(例えば、Hunt, 1978)。しかしULRは別としても、LAR、SLA及びLWRなどは、いわば生長の結果として生じる量に過ぎず、それへの環境要因の影響が生じてくるプロセスについては、何ら定式化していなかった。

著者らの以下の解析においては、ULRで主として表される物質生産だけでなく、物質の分配や、葉面積の拡大についても微分方程式の形で記述することを試みた。それによって、そうした生理的プロセスへの環境要因の影響を量的に評価し、今後の発展に役立てようとしたのである。著者らはまた、生長の各パラメータへの環境要因の影響の解析だけでなく、各パラメータへの影響が結果的に個体の生長への影響にどの程度の寄与をしたかの評価も試みた。

本報告の取りまとめに当たって、九州大学農学部教授武田友四郎博士、京都大学農学部教授堀江 武博士に御指導と御校閲を賜った。ここに深甚な感謝の意を表する。

## II 材料及び方法

### 1 材 料

トマト品種‘たのも’を用い、園芸培土(具羽化学)を詰めた15cmポリ鉢で育苗した。処理はすべて人工光の人工気象室(高橋ら, 1980)4~5室を用いて行った。使用したチャンバーは、大きさが295×392×221(H)cmで、光源にはメタルハライド灯(陽光ランプ0.4kW, 40

\* 施設栽培部(元栽培部)

\*\* 農業環境技術研究所(元栽培部)

\*\*\* 静岡大学(元栽培部)

† 本報告の一部は昭和56年秋季及び昭和57年春季園芸学会大会において発表した。

個)と高圧水銀灯(1kW, 12個)を使用している。なお光強度は照度を測定して表示したが、30klxは390 $\mu$ E/m<sup>2</sup>・secに相当し、寒冷しゃを用いて遮光した場合もその比率は変わらなかった。光強度の処理は、黒寒冷しゃを1又は2枚被覆することにより行った。CO<sub>2</sub>濃度の処理は、液化炭酸ガスを用いて、明期の12時間行った。処理開始後1〜3回にわたり各区数個体ずつ抜き取り、生育調査を行った後、葉面積、器官別の乾物重を測定した。

#### a 実験一 光強度・明期時間の影響

1980年4月24日にガラス室内では種し、5月1日に人工気象室に搬入し、明期時間12時間、明一暗期温度23—18°Cの条件下においた後、は種後11日目の5月5日から9日間、数段階の光強度及び明期時間にさらす処理を行った。光強度は強光区31.4klx、中光区16.3klx、弱光区9.4klxの3水準とした。明期時間は16, 14, 12, 10, 8時間の5水準で、24時間サイクルとした。明一暗期温度は23—18°Cとした。したがって、明期時間が異なることにより積算温度は異なった。相対湿度は70%とした。処理終了時に各区15個体ずつ抜き取り、調査した。

#### b 実験二 光強度・夜温の影響

1980年5月24日にガラス室内では種し、は種後18日目の6月11日に人工気象室に搬入し、直ちに処理を開始し、14日間で処理を終了した。光強度は強光区31.4klx、中光区16.3klx、弱光区9.4klxの3水準とした。暗期温度は20, 15, 10, 5°Cの4水準とした。明期時間は12時間で、明期温度は20°C、相対湿度は70%とした。処理開始後、7, 14日目の2回、各区14個体ずつ抜き取り、調査した。

#### c 実験三 光強度・昼温の影響

1981年3月30日に人工気象室内では種し、は種後7日目の4月6日より21日間処理を行った。光強度は強光区34.4klx、中光区16.7klx、弱光区9.6klxの3水準とした。明期時間は12時間で、暗期温度は18°C、相対湿度は70%とした。処理開始後7, 14, 21日目の3回、各区8個体ずつ抜き取り、調査した。

#### d 実験四 光強度・CO<sub>2</sub>濃度の影響

1981年7月13日に人工気象室内では種し、は種後7日目の7月20日より21日間処理を行った。光強度は強光区31.9klx、中光区17.3klx、弱光区11.4klxの3水準とした。CO<sub>2</sub>濃度は300, 1,000, 1,500, 2,000ppmの4水準とした。明期時間は12時間、明一暗期温度は23—18°C、

相対湿度は70%とした。処理開始後7, 14, 21日目の3回、各区8個体ずつ抜き取り、調査した。

## 2 データの解析法

### 1) 乾物重に及ぼす環境要因の影響

実験1〜4をそれぞれ、光強度×日長、光強度×夜温、光強度×昼温及び光強度×CO<sub>2</sub>濃度の2要因実験として分散分析を行い、乾物重に及ぼす各環境要因の影響を解析した。ただし、施設上の制約から反復が無いため、交互作用を誤差とみなした。また分散分析に当たって、乾物重はあらかじめ対数変換を行った。

### 2) 生長パラメータに及ぼす環境要因の影響

一定の期間におけるトマト幼植物の生長すなわち、葉の乾物重、葉面積及び全乾物重の時間当たりの増加量が次の微分方程式で記述できるものとする。

$$\frac{dL}{dt} = \alpha \cdot \frac{L}{W} \cdot \frac{dW}{dt} \quad (1)$$

$$\frac{dA}{dt} = \beta \cdot \frac{A}{L} \cdot \frac{dL}{dt} \quad (2)$$

$$\frac{dW}{dt} = E(t) \cdot A \quad (3)$$

ここに、t:時間、W:全乾物重、L:葉の乾物重、A:葉面積、 $\alpha$ 、 $\beta$ :定数、E(t):単位葉面積当たり生長速度(U LR)である。

実験期間をT日とし、T日間にn回の調査を行ったとする。そして処理開始時を $t_0(=0)$ 、第i回調査日を $t_i$ と記す(したがって $t_n=T$ )。いま、 $t_{i-1}$ と $t_i$ の間で(1)、(2)、(3)式が成り立ったとすると、 $t_i$ の時のW、L、Aを $W_i$ 、 $L_i$ 、 $A_i$ とし、同じく $t_{i-1}$ の時を $W_{i-1}$ 、 $L_{i-1}$ 、 $A_{i-1}$ と表すことにして、

$$L_i = L_{i-1} \cdot (W_i/W_{i-1})^\alpha \quad (4)$$

$$A_i = A_{i-1} \cdot (L_i/L_{i-1})^\beta \quad (5)$$

したがって $r = \alpha \cdot \beta$ として、

$$A_i = A_{i-1} \cdot (W_i/W_{i-1})^r \quad (6)$$

(4)、(5)、(6)式を対数変換すると、期間 $[t_{i-1}, t_i]$ におけるパラメータ $\alpha$ 、 $\beta$ 、 $r$ は、

$$\alpha = \ln(L_i/L_{i-1})/\ln(W_i/W_{i-1}) \quad (7)$$

$$\beta = \ln(A_i/A_{i-1})/\ln(L_i/L_{i-1}) \quad (8)$$

$$r = \ln(A_i/A_{i-1})/\ln(W_i/W_{i-1}) \quad (9)$$

また、(6)式を(3)式に代入して、 $[t_{i-1}, t_i]$ の間で平均すると、この期間のULRの平均値 $\bar{E}$ は、

$$\begin{aligned} \bar{E} &= \frac{1}{t_i - t_{i-1}} \int_{t_{i-1}}^{t_i} E(t) \cdot dt \\ &= \frac{W_{i-1}^r}{A_{i-1} \cdot (1-r) \cdot (t_i - t_{i-1})} \cdot (W_i^{1-r} - W_{i-1}^{1-r}) \quad (10) \end{aligned}$$

で与えられる。以上の操作を  $i = 1$  から  $n$  まで繰り返すと、各調査日の期間に対応するパラメータが  $n$  組得られる。それらを以下、 $\alpha_i, \beta_i, \gamma_i, \bar{E}_i$  と記す。

環境要因が  $\bar{E}_i$  等のパラメータに及ぼす影響は前項の乾物重への影響と同様の方法によって解析した。

上記の(4), (5), (6)式は生長についてのアロメトリー関係を表しており、HUXLEY (1924) や PEARSALE (1927) 以来、生物の生長現象の広い範囲にわたって成り立つことが認められている。

CAUSTON ら (1981) の解析によれば、アロメトリー指数 (ここでの  $\alpha$  等) は、生理的には個体の中の異なる sink 間の同化物要求度の比とみなされるといふ。

アロメトリー指数が一定の場合を、直線アロメトリー関係といい、時間とともにアロメトリー指数が連続的に変化してゆく場合を曲線アロメトリー関係という。本実験では、調査回数が少ない (最大3回) ため、実験期間全体にわたって、どのようなアロメトリー関係が成り立つかを明らかにすることは困難と考えられたので、上記のように、各調査期間ごとに一定と仮定した。たとえ、全体としては曲線アロメトリー関係になっているとしても、調査期間の長さに比べてアロメトリー指数の変化が小さければ、上のような近似が可能と思われる。なお、WHITEHEAD ら (1962) は既に同様の解析を行い、全乾物重と葉面積の関係が次のように表し得ると考えた。

$$W = C + kA^d$$

ただし、 $C, k, d$  は定数

ここで  $C$  が無視できる程度に小さいものとして、

$$W = kA^d$$

において、パラメータ  $d$  や ULR を求めた。本実験における方法は本質的にはこれと同一であるが、 $\gamma$  を  $\alpha$  と  $\beta$  に分けた点異なる。

### III 結 果

各環境要因が、個体当たりの全乾物重に及ぼす影響を

Fig. 1 に各処理平均 (すなわち日長、夜温、昼温及び CO<sub>2</sub>濃度の各水準ごとの、光強度3水準の平均、又は光強度各水準ごとの平均) で示した。日長は、長くなると乾物重が増加した。夜温も、高くなると乾物重が増加した。これに対して昼温は、各サンプリング時とも 23°C で乾物重が最も大きくなり、これより低温又は高温になると低下した。CO<sub>2</sub>濃度は、300ppm に対して、1,000ppm で乾物重が増加したが、それ以上 CO<sub>2</sub>濃度が高くなっても、乾物重はほとんど変わらなかった。光強度は、強くなると各処理とも、顕著に乾物重が増加した。

このような生長への各要因の影響を、葉への乾物分配 ( $\alpha$ )、葉面積の拡大 ( $\beta$ )、及び単位葉面積当たりの生長速度 ( $\bar{E}$ ) に分けて解析した。パラメータ  $\alpha$  は、Fig. 2 に示したように、光強度が強くなるとやや大きくなり、昼温が高くなると減少する傾向が認められた。しかし、いずれにしてもその変化は少なく、パラメータ  $\alpha$  は環境要因の影響はほとんど受けないといえる。また調査時期が異っても、 $\alpha$  の値は余り変化しなかった。

次に、パラメータ  $\beta$  は、Fig. 3 に示したように、環境要因の影響を強く受けた。日長が長くなると、 $\beta$  は低下する傾向であったが、有意ではなかった。夜温は、高くなると  $\beta$  が増加した。一方昼温の影響は、調査後期に明きらかで、33°C の高温で  $\beta$  は著しく低下した。CO<sub>2</sub>濃度は初期においてのみ 1,000~2,000ppm で  $\beta$  が低下した。光強度の影響を見ると、初期において、光強度の増大によって  $\beta$  が低下した。調査時期との関係を見ると、 $\beta$  は後期に低下する傾向が見られた。

Fig. 4 に  $\alpha$  と  $\beta$  の積、 $\gamma$  を示したが、これは単位生長量当たりの、葉面積の増加量を意味する。 $\alpha$  の変動に比べて、 $\beta$  の変動がずっと大きいので、 $\gamma$  の変動はほとんどの場合  $\beta$  によって支配されていることがわかった。

単位葉面積当たり生長速度  $\bar{E}$  への、各環境要因の影響を、各処理平均で Fig. 5 に示した。 $\bar{E}$  は強光・長日長、高 CO<sub>2</sub>濃度で有意に増大したが、夜温と昼温の影響は少なかった。また調査時期によって異なり、後期には低下した。

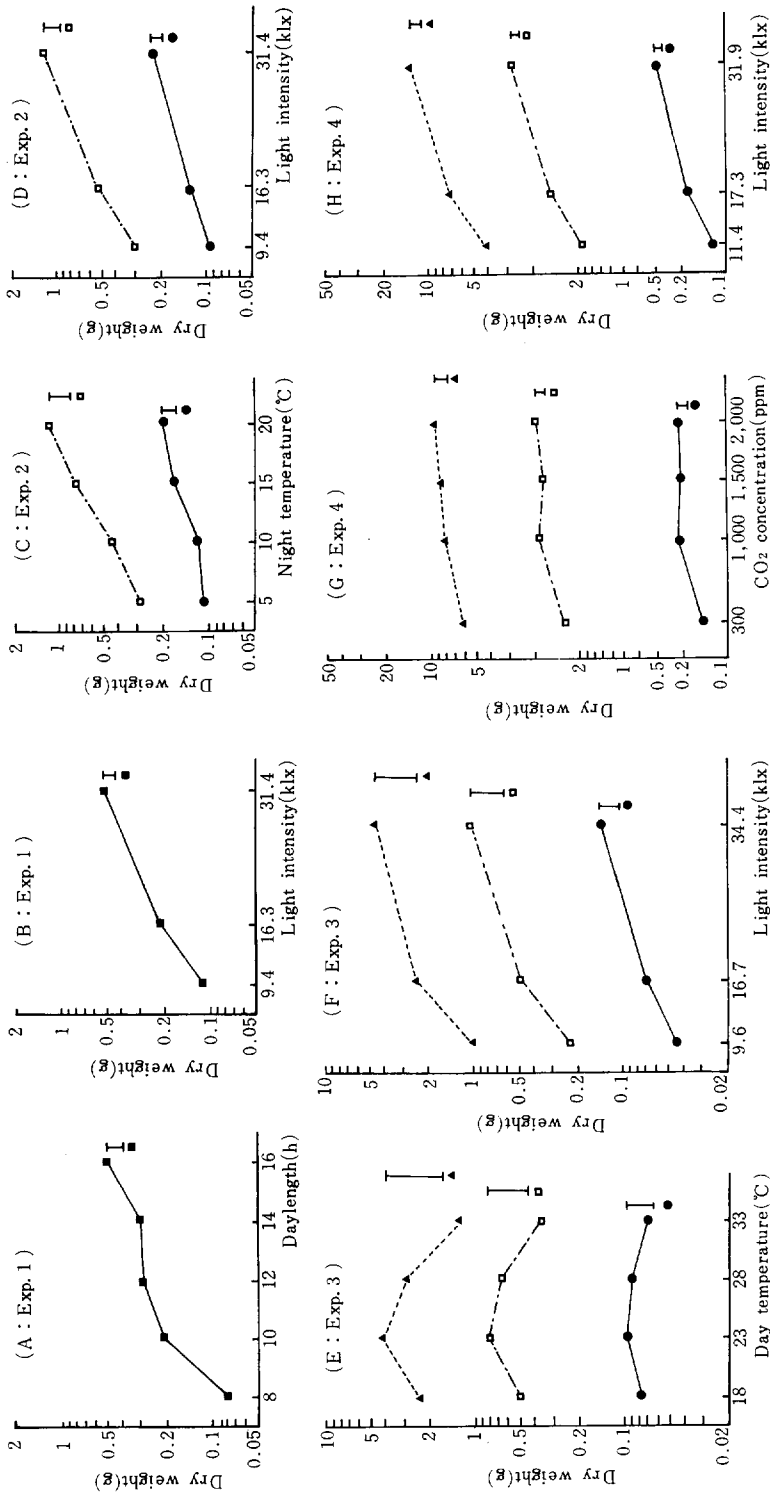


Fig. 1 The effect of day length (A), night temperature (C), day temperature (E), CO<sub>2</sub> concentration (G) and light intensity (B, D, F, H) on dry weight

L.S.D. is calculated by the tukey's method and shown by vertical line

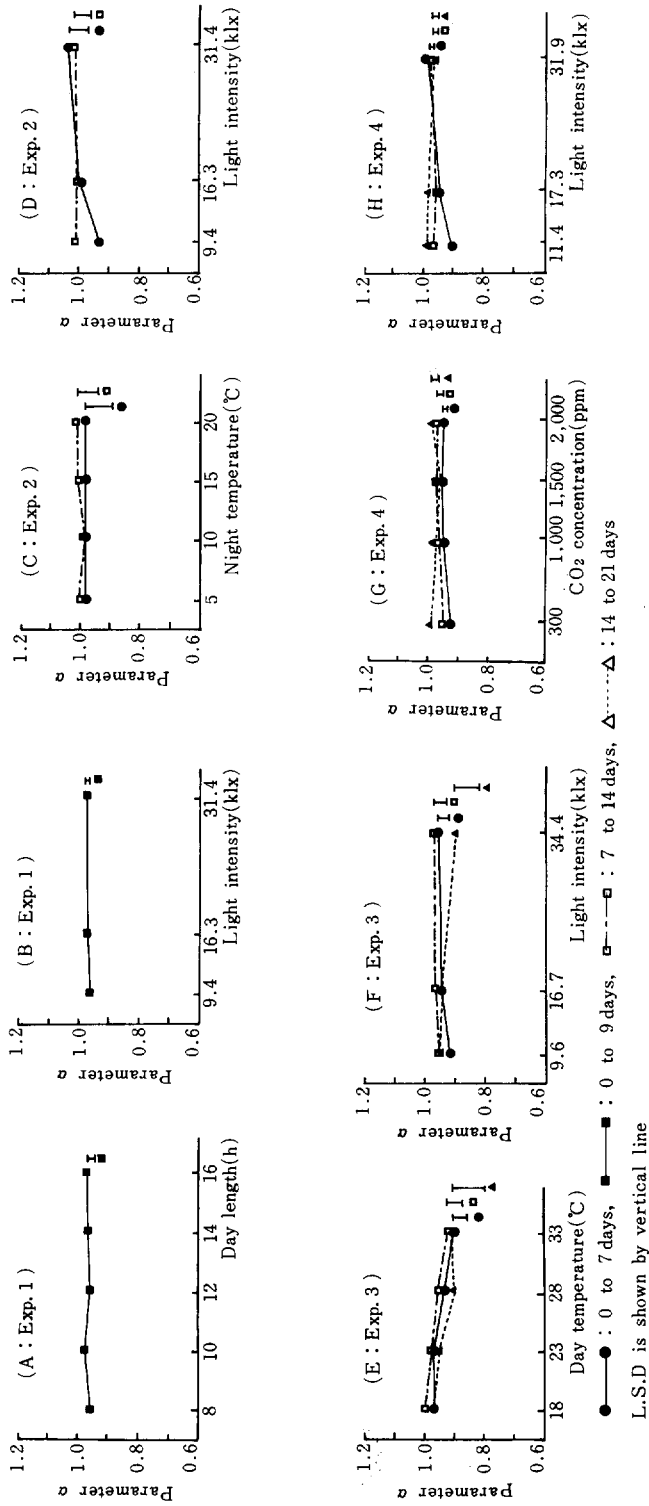


Fig. 2 The effect of day length (A), night temperature (C), day temperature (E), CO<sub>2</sub> concentration (G) and light intensity (B, D, F, H) on parameter  $\alpha$

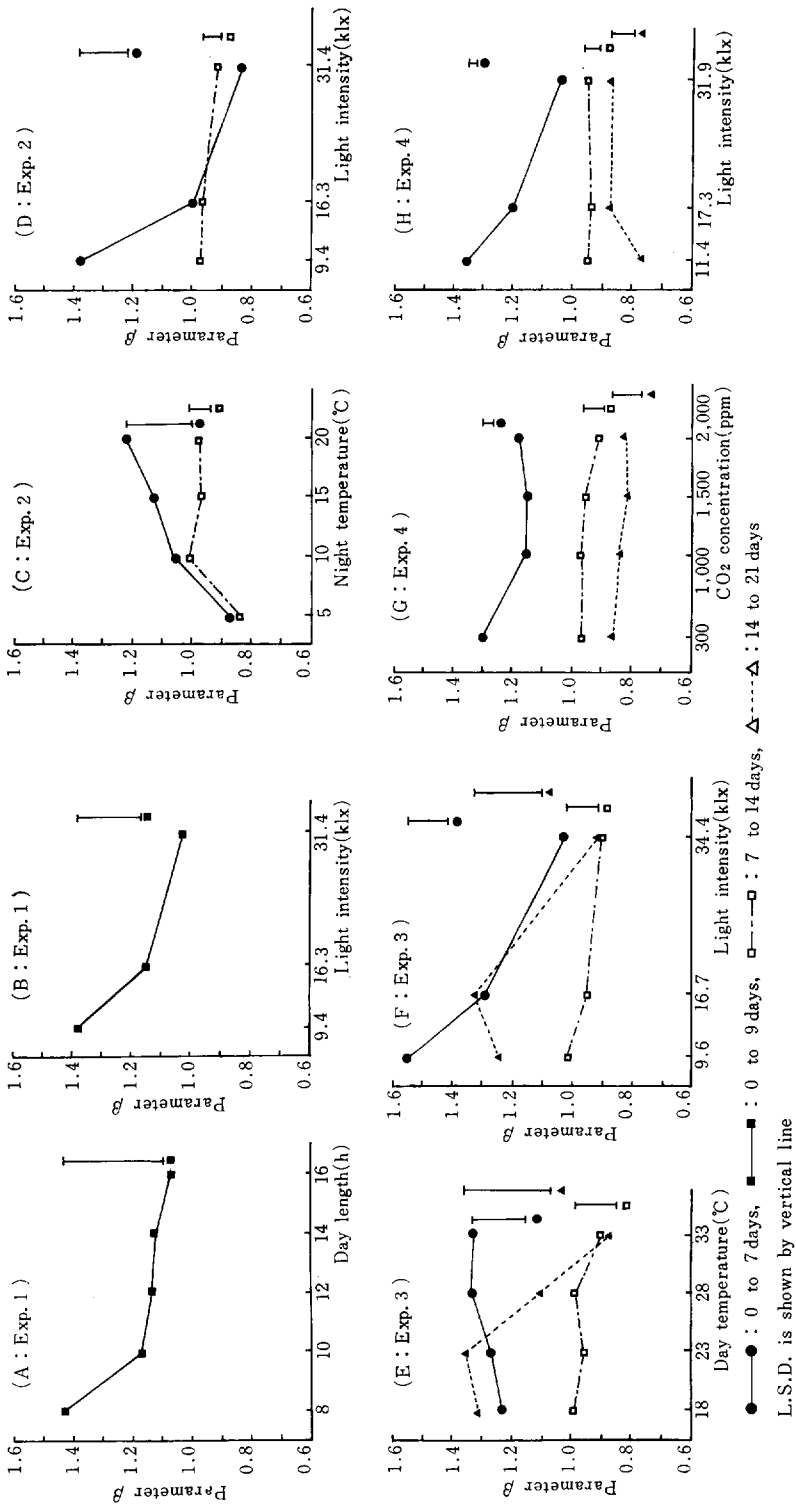


Fig. 3 The effect of day length (A), night temperature (C), day temperature (E), CO<sub>2</sub> concentration (G) and light intensity (B, D, F, H) on parameter  $\beta$

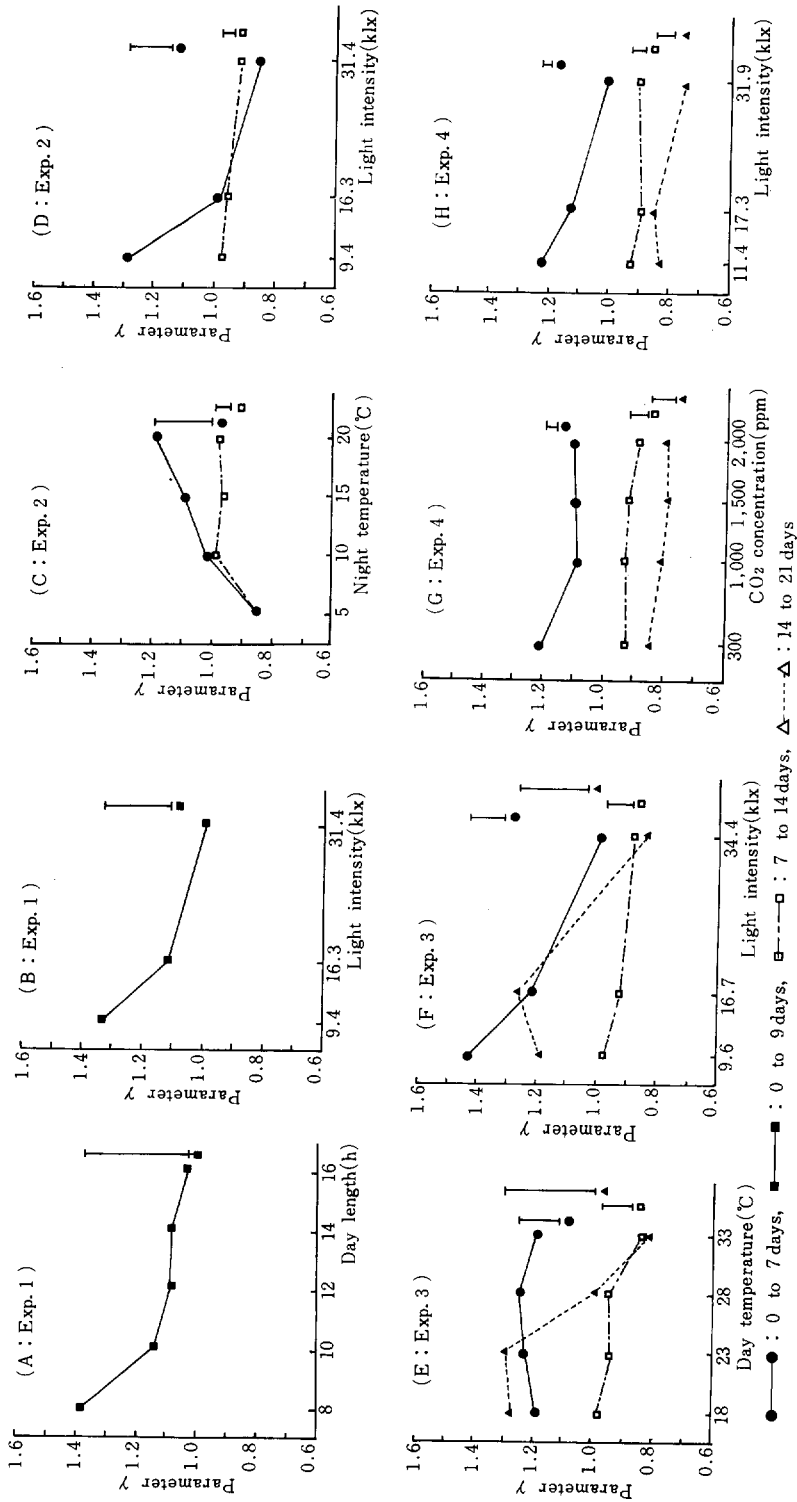


Fig. 4 The effect of day length (A), night temperature (C), day temperature (E), CO<sub>2</sub> concentration (G) and light intensity (B, D, F, H) on parameter  $\gamma$



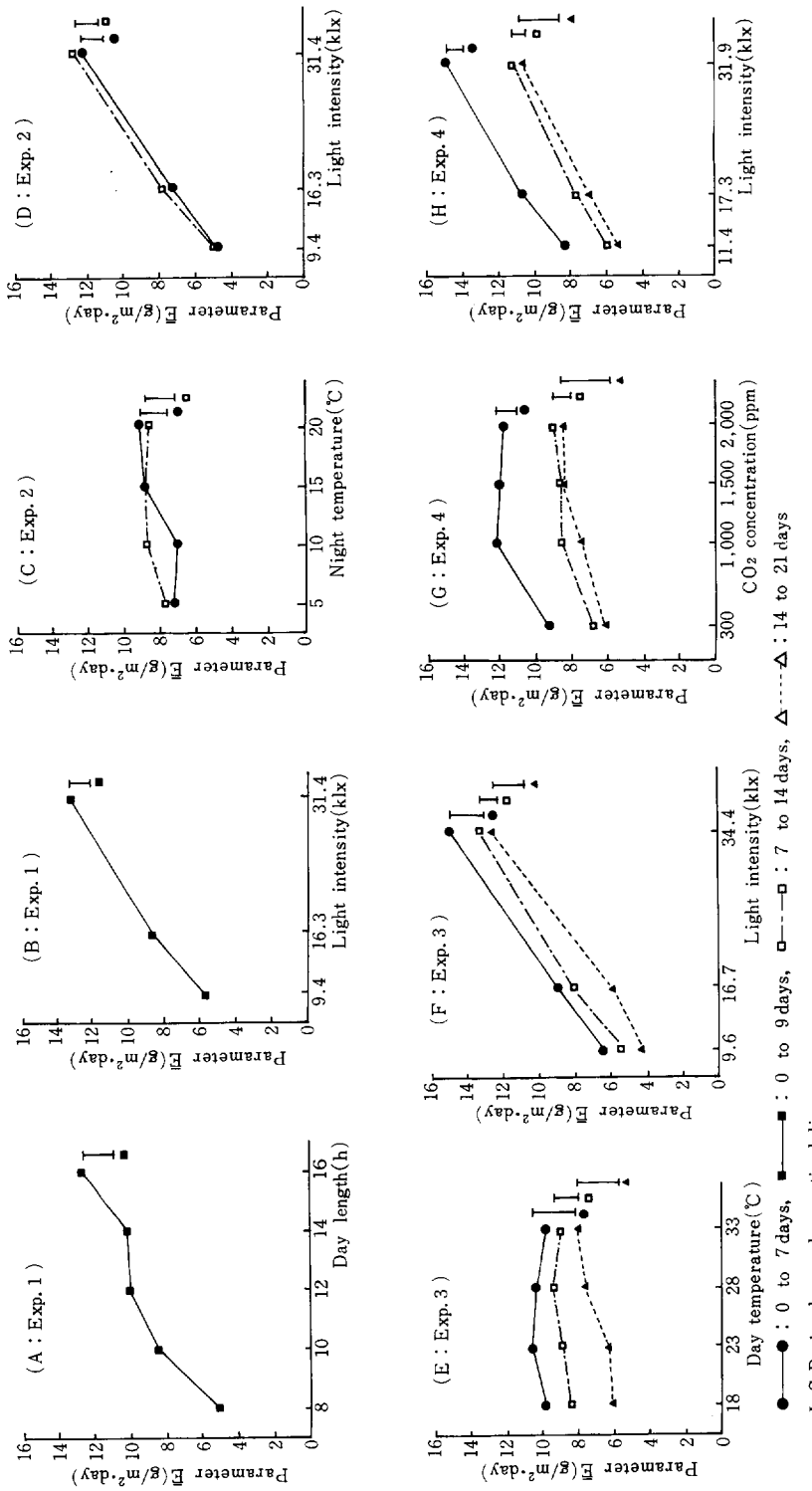


Fig. 5 The effect of day length (A), night temperature (C), day temperature (E), CO<sub>2</sub> concentration (G) and light intensity (B, D, F, H) on parameter E

## Ⅳ 考 察

### 1 乾物重に及ぼす環境要因の影響

トマトは冬期には日照不足が生育の主な制限因子とされ(堀, 1971), 低日照に見合った他の環境条件(特に夜温)の管理の重要性が指摘されており, また光合成量の不足を補うため, CO<sub>2</sub>施用も試みられている。これらのことは育苗時にも同様であって, 育苗時の環境条件についての検討がなされてきており, 光・温度・CO<sub>2</sub>濃度などの環境要因が, トマト幼植物の乾物生産に及ぼす影響を検討した例も多い(例えば, HURD, 1968)。

著者らも, 温室内で, は種後29日目から23日間, 光・温度・CO<sub>2</sub>濃度の処理を行い, トマト幼植物の乾物生産について検討し, 強光・高夜温・高CO<sub>2</sub>濃度により乾物生産が促進されることを認めた。その原因として, 強光・高CO<sub>2</sub>濃度では, ULRの増加によりRGRが増加するが, 高夜温ではULRは余り変化せず, LARの増加によりRGRが増加することを認めた(長岡ら, 1976)。

今回の実験は, 制御環境下において, 光・温度・CO<sub>2</sub>濃度などをできる限り精密に制御して行ったものであるが, 乾物生産に対する影響としては, 温室の実験とほぼ同様の結果が得られた。すなわち, 強光・高夜温・高CO<sub>2</sub>濃度により乾物生産が増加した。また今回は, 日長や昼温についても検討した。長日長により乾物重が増加したが, これには長日長区ほど積算温度が高かったことも関係していたと考えられる。昼温については, 23°C区で乾物重が最大となり, それより高温又は低温になると低下した。このように, 従来の結果(堀ら, 1971)より, やや低めに昼温の適温が見られたが, これは人工気象室の光源の特性から, 葉温が気温より2~3°C高くなる(中島ら, 1980)ためと考えられる。

### 2 生長パラメータに及ぼす環境要因の影響

以上の結果について, パラメータ $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\bar{E}$ に分けて解析したが,  $\alpha$ ,  $\beta$ は従来の生長解析に用いられてきたパラメータと異なるので, 従来用いられてきたパラメータとの直接の比較はできない。しかし $\alpha$ は葉への乾物分配を示すパラメータであり, 葉重比(LWR)と関連が深く, また $\beta$ は葉に分配された乾物当たりの葉面積の拡大を示すパラメータで, 相対葉面積(SLA)と関連が深いと考えられる。EVANS(1972)はハウセンカを用いて, LWRは温度・日長・光強度の影響を受けにくいこ

とを示している。トマトについても, HURD(1968)は, CO<sub>2</sub>濃度を変えても葉への乾物分配は変わらなかったとしている。これに対してSLAは大きく変動することが知られており, 著者ら(長岡ら, 1976)の温室の実験でも, SLAは高日照・高CO<sub>2</sub>濃度で小さく, 高夜温で大きくなることを認めている。

ここで, 温度と転流との関係が注目されるが, 高温により転流速度が速くなる(吉岡ら, 1981)ことは広く認められているが, 乾物の, 葉, 茎, 根への分配割合については必ずしも一致していない。

今回の実験においても,  $\alpha$ は光強度, 昼温の影響が見られたもののその程度は小さく, また時期による変動もほとんど見られなかった。このように $\alpha$ は, 比較的変動しにくいパラメータと考えられる。これに対して $\beta$ は, 環境要因の影響が大きく, 高夜温で増加し, 高CO<sub>2</sub>濃度, 強光によって低下した。また $\beta$ はその多くが後期に低下した。

以上の $\alpha$ と $\beta$ の結果から, 各環境要因の葉面生長への影響は, 次のように要約できる。

日長は, 長くなるとやや $\beta$ が増加したが有意ではなく, 葉面生長への影響は少ない。

夜温は, 高くなると葉への乾物の分配割合は変わらないが, 葉面生長が促進されて葉が広がり, 葉面積が拡大する。逆に低夜温では糖やでん粉が葉に蓄積し, SLAの小さい葉となる。

昼温は, 高くなると夜温とは逆に $\beta$ が小さくなり, 葉面生長が抑制される。ただ本実験は, 比較的高温域で試験しており, 23°Cより低温域では昼温が低くなると $\beta$ が小さくなることも考えられる。

CO<sub>2</sub>濃度は, 高くなると $\beta$ が小さくなり, 葉に分配される乾物の割には葉面積は拡大せず, 低夜温の場合と同様に, 葉に糖やでん粉が蓄積し(高橋ら, 1981), SLAが小さくなると考えられる。

光強度は, 強くなると $\alpha$ が大きくなり, やや葉への乾物分配が増加する。しかし $\beta$ は, 弱光下で大となり, 高夜温と同様に葉が広がり, SLAが大となると考えられる。

なお $\beta$ は, 後期になるほど低下したが, これは葉面積が展開した後も, 乾物は葉に蓄積し, SLAが小さくなってゆくと考えられる。

生長パラメータ $\bar{E}$ で表されるULRは, 葉面積当たりの乾物の増加割合を示しており, 当然, 強光・長日長の光量の多い条件で増加した。CO<sub>2</sub>濃度は, 1,000ppmま

ではULRが増加し、それ以上はCO<sub>2</sub>濃度が高くなっても増加しなかったが、これは光合成のCO<sub>2</sub>飽和点が1,000 ppm付近であること(長岡ら, 1984)と一致している。夜温はPOTTERら(1977)、長岡ら(1976)の場合と同じく、ULRにほとんど影響しなかった。夜温は10°C以下となると翌日の光合成を低下させるが(長岡ら, 1980)、同時に夜間の呼吸も抑制するため、ULRは変化しないのではないかと考えられる。昼温も、ULRにほとんど影響しなかった。生育は、高温になると抑制されたが、光合成の適温は、28~33°Cとかなり高温側の測定例(長岡ら, 1984)もあり、ULRは昼温33°Cでは、ほとんど低下しないと考えられる。またULRは後期に低下した。この原因としては相互遮への増加、C/F比(非光合成系/光合成系)の増加による光合成に対する呼吸割合の増加、葉の光合成能力の低下などが考えられ、今後光合成と呼吸の実測により明らかにしたい。

### 3 生長パラメータを通して、環境要因が乾物重に及ぼす影響の評価

前項2では、 $\alpha$ 、 $\beta$ 、 $\bar{E}$ といった生長パラメータに及ぼす環境要因の影響を解析したが、それらは結果として、1で解析した乾物重への影響となって表れたと考えられる。そこで、調査終了時の乾物重に及ぼす環境要因の影響における、生長の各パラメータの寄与を量的に評価するために、小林ら(1985)がイネの乾物生産に及ぼす施肥窒素の効果について開発した方法を拡張して適用した。この方法の詳細と意義については別の機会に論じる予定であるので、以下必要最小限の記述をする。

パラメータとしては、 $r$ と $\bar{E}$ とを考える。というのは、

$$r = \alpha \cdot \beta$$

であるが、 $\alpha$ と $\beta$ は共に1に比較的近いと考えられるので、 $r$ を $\alpha = \beta = 1$ のまわりでテーラー展開して2次以上の項を無視すれば、

$$r \approx \alpha + \beta - 1 \text{ と書ける。したがって } r \text{ の変動には、}$$

$\alpha$ と $\beta$ のうち、より変動の大きな方のパラメータが効くと推察されるので、ここでは $\alpha \cdot \beta$ の代わりに $r$ を用い、 $\bar{E}$ との関係を解析する。

調査期間  $[t_{i-1}, t_i]$  について、(9)式、(10)式で得られる $r$ と $\bar{E}$ を $r_i$ 、 $\bar{E}_i$ と表し、(10)式を $W_i$ について解くと、

$$W_i = \left[ W_{i-1}^{1-r_i} + (t_i - t_{i-1}) \cdot \bar{E}_i \cdot A_{i-1} \cdot (1-r_i) / W_{i-1}^{r_i} \right]^{1/(1-r_i)} \quad (11)$$

一方、(9)式を $A_i$ について解くと、

$$A_i = A_{i-1} \cdot (W_i / W_{i-1})^{r_i} \quad (12)$$

が得られる。これに $t=0$ の時の $W_0$ と $A_0$ を与えて、 $i=1$ から $n$ まで繰り返し計算をすると、調査終了時の乾物重 $W_n$ が求まる。この $W_n$ は実測値より求めた $r_i$ 及び $\bar{E}_i$ を用いて逆計算したものであるため、当然実測値の $W_n$ と一致する。

いま、ある環境要因について $m$ 水準の処理を行うと、期間  $[t_{i-1}, t_i]$  について $m$ 通りの $r$ や $\bar{E}$ が得られる。これを、

$$\bar{E}_{ij}, r_{ij} \quad (i=1, 2, \dots, n, \cdot j=1, 2, \dots, m)$$

と記すことにして、各処理水準 $j$ に対応して $n$ 個の期間について求まる $\bar{E}_{ij}$ と $r_{ij}$ の組を、まとめて

$$\mathbf{E}_j = (\bar{E}_{1j}, \bar{E}_{2j}, \dots, \bar{E}_{nj}) \\ \mathbf{r}_j = (r_{1j}, r_{2j}, \dots, r_{nj})$$

と書く。最終調査時における乾物重 $W_n$ を $W$ と表すと、第 $j$ 処理水準の最終乾物重は $\mathbf{E}_j$ と $\mathbf{r}_j$ を用いて、前記のとおり(11)式、(12)式の繰り返し計算によって求められる。そこでこれを、

$$W_{j1}$$

と書く。ここで、

$$W_{jk}$$

という量を考えると、これは $\mathbf{E}_j$ と $\mathbf{r}_k$ すなわち第 $j$ 処理水準のULRと第 $k$ 処理水準の単位生長量当たり葉面積増加量を用いてやはり(11)式、(12)式から求められる最終乾物重の値になる(もちろん実際に得られたデータではない)。 $W_{jk}$ をすべての $j$ と $k$  ( $j=1, 2, \dots, m, \cdot k=1, 2, \dots, m$ )について求めると、次のような2元表ができる。

$r$	$\mathbf{r}_1$	$\mathbf{r}_2$	...	$\mathbf{r}_m$
$\mathbf{E}_1$	$W_{11}$	$W_{12}$	...	$W_{1m}$
$\mathbf{E}_2$	$W_{21}$	$W_{22}$	...	$W_{2m}$
...	...	...	...	...
$\mathbf{E}_m$	$W_{m1}$	$W_{m2}$	...	$W_{mm}$

この表の中で、対角成分 ( $W_{11}, W_{22}, \dots, W_{mm}$ ) のみが、実際に測定された値で、その他はいわば仮想的な値である。(11)式に見られるように $W_1$ 、したがって $W$ に及ぼす $\bar{E}$ と $r$ の効果は単純に加法的ではないが、非加法的性の程度が少なければ、上の2元表の分散分析を行うと、 $\mathbf{r}$ と $\mathbf{E}$ の効果それぞれ主効果の分散によって得られると考えられる。他方、非加法的性の程度が大きければ、 $\mathbf{r}$ と $\mathbf{E}$ の交互作用の分散が大きくなるであろう。

結局、 $\gamma$ と $\bar{E}$ の主効果が交互作用よりもはるかに大きければ、 $\gamma$ と $\bar{E}$ のそれぞれが最終乾物重に占める寄与の相対的な大きさは、各主効果の分散で測り得るものと考えられる。

以上の方法により、生長パラメータ $\gamma$ と $\bar{E}$ の各々を通して、各環境要因が最終乾物重に及ぼす影響の程度を、分散の大きさを示した。Fig.6~9には、日長、夜温、昼温、CO<sub>2</sub>濃度の効果を光強度別に、Fig.10には光強度の効果をCO<sub>2</sub>濃度別に示した。日長は、 $\gamma$ への効果は少なく、ほとんどULRの増加によって最終乾物重を増加させることが明らかとなった。一方、気温の効果は、強光下では $\gamma$ の影響が大きく、夜温と昼温では逆方向であるが、ほとんど葉面積の拡大を通して発現した。しかし光強度が弱くなると、気温のULRを通しての効果も、

$\gamma$ と同程度となった。

POTTERら(1977)は、葉面積分配係数(Leaf area partition coefficient: LAP)と、葉重分配係数(Leaf weight partition coefficient: LWP)というパラメータを

$$LAP = \frac{dA/dt}{dw/dt}$$

$$LWP = \frac{dL/dt}{dw/dt}$$

と定め、温度を変えて、ダイズなど9作物について算出し、RGRとの相関を求めている。その結果、LAPはRGRとの相関がNARより高いとして、葉面積の重要性を強調している。ここで、このLAPは、 $\gamma \cdot \frac{A}{W}$ に相当すると考えられる。

次にCO<sub>2</sub>濃度は、 $\gamma$ とULRを通しての効果がほぼ同

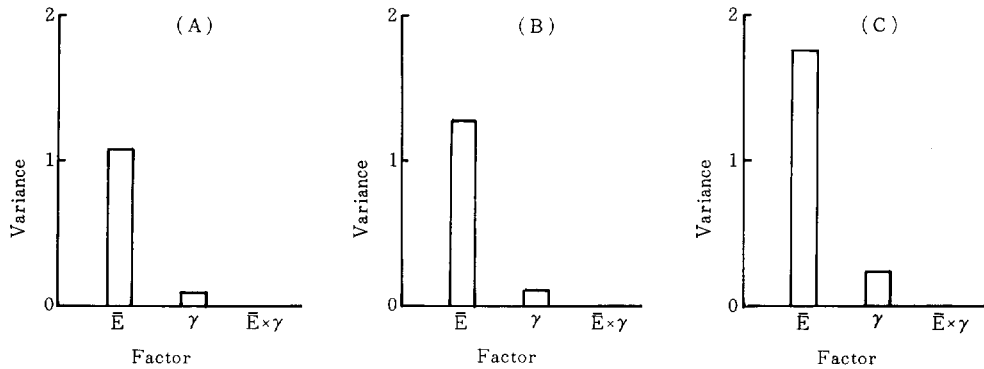


Fig. 6 The contribution of growth parameters:  $\bar{E}$  and  $\gamma$  to the effect of day length on total weight (Exp. 1). Light intensity is 31.4 klx (A), 16.3 klx (B), or 9.4 klx (C)

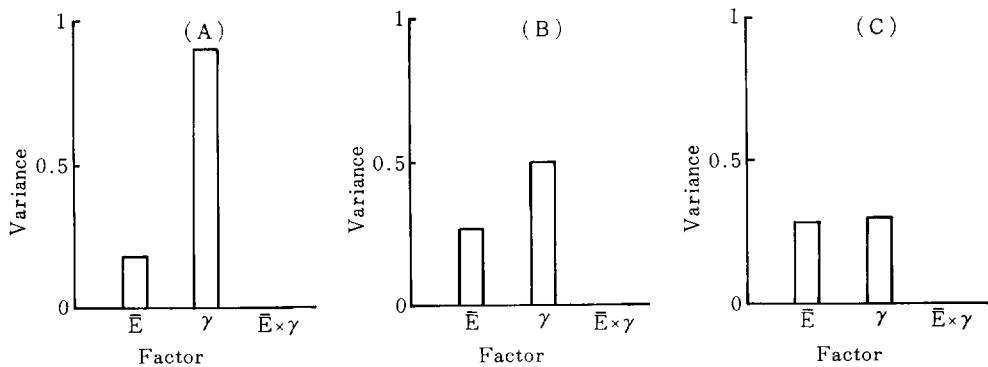


Fig. 7 The contribution of growth parameters:  $\bar{E}$  and  $\gamma$  to the effect of night temperature on total dry weight (Exp. 2). Light intensity is 31.4 klx (A), 16.3 klx (B), or 9.4 klx (C)

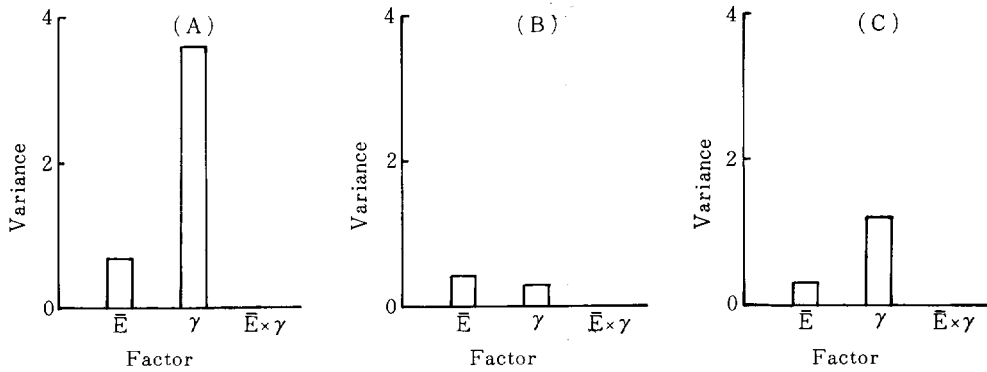


Fig. 8 The contribution of day temperatures:  $\bar{E}$  and  $\gamma$  to the effect of day temperature on total dry weight (Exp. 3). Light intensity is 34.4 klx (A), 16.7 klx (B) or 9.6 klx (C)

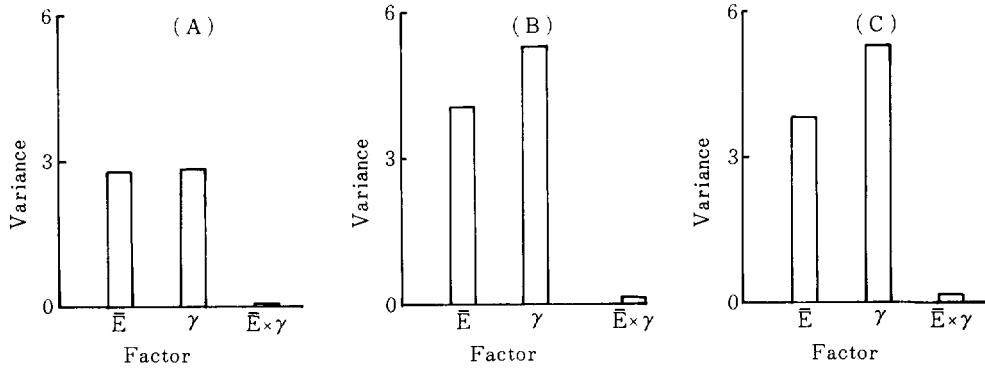


Fig. 9 The contribution of growth parameters:  $\bar{E}$  and  $\gamma$  to the effect of CO<sub>2</sub> concentration on total dry weight (Exp. 4). Light intensity is 31.9 klx (A), 17.3 klx (B) or 11.4 klx (C)

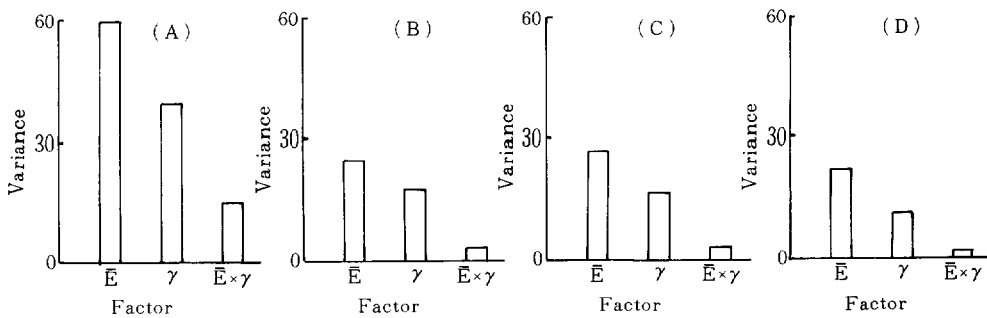


Fig. 10 The contribution of growth parameters:  $\bar{E}$  and  $\gamma$  to the effect of light intensity on total dry weight (Exp. 4). CO<sub>2</sub> concentration is 300ppm (A), 1,000ppm (B), 1,500ppm (C) or 2,000ppm (D)

程度であった。これは高CO<sub>2</sub>濃度により、葉面積の拡大が低下するため、ULRの増加の割には乾物重が増加しないことを示している。光強度の効果は、ULRを通して発現するが、 $\gamma$ を通しての効果も認められる。ただし交互作用も無視できない大きさであるため、 $\bar{E}$ と $\gamma$ の効果は単純には分離できないようである。

以上の考察によって、トマト幼植物の生長に及ぼす光、温度、CO<sub>2</sub>濃度の影響において、日長以外の要因、すなわち光強度・昼温・夜温・CO<sub>2</sub>濃度については、葉面積の拡大が重要な役割を果たしていることがわかった。同様の指摘は、古くHEATHら(1938)によって既になされておき、以来多くの報告がある(例えばWATSON, 1952; DUNCANら, 1968; POTTERら, 1977)。特にWATSON(1952)は、作物の収量の変動における葉面積の重要性を示した上で、葉面積とULRとの相互関係を明らかにすべきであるとした。著者らは(1), (2), (3)式のように、葉への物質分配や葉面積の拡大と、ULRとは独立なプロセスにおいて、その間の相互関係は特に定式化しなかった。しかしULRは相互遮へい及び、CAUSTONら(1981)が明示した、LARとの関係を通して、葉面積の影響を受けることがわかっている。今後、光合成、呼吸といった生理的プロセスとULRの間に介在するパラメータ、すなわち個葉の光合成特性、群落の光消散係数、CO<sub>2</sub>拡散抵抗、生長呼吸速度、維持呼吸速度等の挙動を、物質生産と関連づけながら実験的に明らかにしていく必要がある。そして、その結果を定式化し、本報告で用いた(1), (2), (3)式に組み込めば、ULRと、葉面積の拡大との生長における役割を、より正しく評価できるようになるであろう。

一方、葉面積の拡大への影響それ自体、解明を要することは、やはりWATSON(1952)がその総説の末尾で指摘しているところであるが、いまだにその生理的な機作の定式化は困難なようである。FRANCEら(1984)は今までに開発された作物生長モデル13種が、光合成、蒸散、転流、分配といったプロセスをどのように扱っているかについてまとめているが、葉面積の拡大は全部のモデルが実験的なアプローチによっているという。ようやく近年、CHARLES—EDWARDS(1979)、THORNLEYら(1981)及びLAINSONら(1982)によって、葉面積の拡大を記述するためのモデルが提案されている。今後そうしたモデルを取り込んだ解析法を開発することが必要であろう。本報告で著者らが提示した方法は、そのための基

本的なわく組みを与え得るものであると考える。

## V 摘 要

1) 制御環境下で、光・温度・CO<sub>2</sub>濃度がトマト幼植物の乾物生産に及ぼす影響を、生長解析法を用いて調べた。すなわち葉の乾物重、葉面積及び全乾物重の時間当たりの増加量を微分方程式で表し、これから誘導した式を用いて生長パラメータ $\alpha$ 、 $\beta$ 、 $\gamma$ 、 $\bar{E}$ を算出した。ここで $\alpha$ は、葉への乾物分配を示すパラメータ(定数)、 $\beta$ は葉に分配された乾物当たりの葉面積拡大を示すパラメータ(定数)、 $\gamma$ は、 $\alpha$ と $\beta$ の積で、単位生長量当たりの葉面積拡大を示すパラメータ、 $\bar{E}$ は、単位葉面積当たり生長速度(ULR)である。

2) 全乾物重は、長日長、高夜温、高CO<sub>2</sub>濃度、強光で増加した。昼温については、23°C区で乾物重が最高となり、昼温がそれより高温又は低温になると低下した。

3) 生長パラメータ $\alpha$ は、強光でやや増加し、高夜温でやや減少したが、その変化は少なく、比較的安定していた。

4) 生長パラメータ $\beta$ は、環境要因の影響を強く受け、高夜温で増加し、高CO<sub>2</sub>濃度・強光により減少した。高昼温でやや低下した。また後期に低下した。

5) 生長パラメータ $\bar{E}$ は、強光、長日長、高CO<sub>2</sub>濃度で増加したが、夜温と昼温の影響は少なかった。また後期に低下した。

6) 調査終了時の乾物重に及ぼす環境要因の影響における、生長のパラメータ $\gamma$ と $\bar{E}$ の寄与の量的評価を試みた。

光強度や日長といった光の要因については、ULRに及ぼす影響が最終乾物重については大きい。光強度の場合には、葉面積拡大への効果も無視できない。

気温については、昼温と夜温では逆の効果であるが、いずれにしても葉面積拡大への影響が重要で、ULRの影響は小さかった。

CO<sub>2</sub>濃度は、ULRと葉面積拡大を通しての効果がほぼ同程度(しかし互いに逆方向)であった。

7) 以上のように、トマト幼植物の生長に及ぼす光・温度・CO<sub>2</sub>濃度の影響において、日長以外の要因すなわち、光強度・昼温・夜温・CO<sub>2</sub>濃度については、葉面積の拡大が重要な役割を果たしていることがわかった。

## 引用文献

- 1) CAUSTON, D.R. & J.C. VENUS (1981): The biometry of plant growth. Edward Arnold, London.
- 2) CHARLES—EDWARDS, D.A. (1979): A model for Leaf growth. *Ann. Bot.*, **44**, 523~535.
- 3) DUNCAN, W.G. & J.D. HESKETH (1968): Net Photosynthetic rates, relative leaf growth rates and leaf numbers of 22 races of maize grown at eight temperature. *Crop. Sci.*, **8**, 670~674.
- 4) EVANS, G.C. (1972): Quantitative analysis of plant growth. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- 5) FRANCE, J. & J.H.M. THORNLEY (1984): Mathematical models in agriculture. pp.164~165, Butterworth, London.
- 6) HEATH, O.V.S. (1938): The constancy of the mean net assimilation rate and its ecological importance. *Ann. Bot.*, **7**, 811~818.
- 7) 堀 裕 (1971): 施設の光環境と野菜の生育・位田藤久太郎編, 施設園芸の環境と土壌, pp.47~61, 誠文堂新光社・東京.
- 8) ———・新井和夫 (1971): 昼夜温とその組合せがそ葉の生育に及ぼす影響 I. 育苗時の昼夜温の組合せとトマトおよびキュウリ苗の生育, ならびにそれらを均一栽培に移した場合の収量・草型について. 園試報, A. **10**, 205~227.
- 9) HUNT, R. (1978): Plant growth analysis. Edward Arnold, London.
- 10) HURD, R.G. (1968): Effects of CO<sub>2</sub>-enrichment on the growth of young tomato plants in low light. *Ann. Bot.*, **32**, 531~542.
- 11) HUXLEY, J.S. (1924): Constant differential growth ratios and their significance. *Nature*, **114**, 895~896.
- 12) 小林和彦・許 一鳳・岡田益己 (1985): 水稻の光エネルギー利用に関する要因解析(2). 吸収日射量に対する施肥窒素レベルの影響. 農業気象学会昭60年大会, pp.146~147.
- 13) LAINSON, R.A. & J.H.M. THORNLEY (1982): A model for leaf expansion in cucumber. *Ann. Bot.*, **50**, 407~425.
- 14) 長岡正昭・高橋和彦・新井和夫 (1984): トマト・キュウリの光合成・蒸散に及ぼす環境条件の影響. 野菜試報, A. **12**, 97~117.
- 15) ———・伊森博志 (1980): 野菜の光合成に及ぼす低温の影響. 昭55年秋季園芸学会発表要旨, **464**.
- 16) ———・新井和夫・吉岡 宏 (1976): 光の強さ・夜温・CO<sub>2</sub>濃度の組合せが, トマト・キュウリ幼苗の生育に及ぼす影響. 昭51年秋季園芸学会発表要旨, 204~205.
- 17) 中島武彦・大野 元 (1985): レタス葉の生育に及ぼす明期間欠補光の影響. 昭60年春季園芸学会発表要旨, 238~239.
- 18) PEARSALL, W.H. (1927): Growth studies VI. On the relative sizes of growing plant organs. *Ann. Bot.*, **41**, 549~556.
- 19) POTTER, J.R. & J.W. JONES (1977): Leaf area partitioning as important factor in growth. *Plant Physiol.*, **59**, 10~14.
- 20) 高橋和彦・長岡正昭 (1980): 野菜試験場に新設の人工気象室内生理生態精密実験室の特性. 日本生物環境調節学会講要, **18**, 81~82.
- 21) ———・花田俊雄・吉岡 宏・金光勇 (1981): 光の強さ・夜温・CO<sub>2</sub>濃度の組合せが, トマトの生育・収量に及ぼす影響(その3). 野菜試栽培部研究年報, **8**, 103~111.
- 22) THORNLEY, J.H.M., R.G. HURD & A. POOLEY (1981): A model of growth of the fifth leaf of tomato. *Ann. Bot.*, **48**, 327~340.
- 23) WATSON, D.J. (1952): The physiological basis of variation in yield. *Adv. Agron.*, **4**, 101~145.
- 24) WHITHEAD, F.H. & P.J. MYERSCOUGH (1962): Growth Analysis of plants. The ratio of mean relative growth rate to mean relative rate of leaf area increase. *New Phytol.*, **61**, 314~321.
- 25) 吉岡 宏・高橋和彦 (1981): 果菜類における光合成産物の動態に関する研究 V. トマトにおける <sup>14</sup>C 同化産物の昼夜温の転流割合と, 転流・分配に及ぼす光・夜温の影響・野菜試報, A. **9**, 63~81.

## Quantitative Analysis of the Effect of Light, Temperature and CO<sub>2</sub> Concentration on Dry Matter Production of Young Tomato Plants

Masaaki NAGAOKA, Kazuhiko KOBAYASHI and Kazuhiko TAKAHASHI

### Summery

The effect of light, temperature and CO<sub>2</sub> concentration on the dry matter production of young tomato plants was studied under controlled environments by applying the growth analysis method.

1. Total dry weight of the plants increased by treatments of long day, high night temperature, high CO<sub>2</sub> concentration or high light intensity. In response to the day temperature, the total dry weight of the plants showed an optimum values under a 23°C regime (Fig. 1).

2. The growth of a young tomato plant was supposed to be described by the following equations.

$$\frac{dL}{dt} = \alpha \cdot \frac{L}{W} \cdot \frac{dW}{dt} \quad (1)$$

$$\frac{dA}{dt} = \beta \cdot \frac{A}{L} \cdot \frac{dL}{dt} \quad (2)$$

$$\frac{dW}{dt} = E(t) \cdot A \quad (3)$$

Where  $t$  is the time,  $W$  is the total dry weight,  $L$  is the leaf dry weight,  $A$  is the Leaf area,  $\alpha$  is a parameter of dry matter partitioning to leaves,  $\beta$  is a parameter of leaf area expansion per unit weight of dry matter distributed to the leaves, and  $E(t)$  is the net increase rate in total dry weight per unit leaf area, i. e. Unit Leaf Rate (ULR).  $\alpha$  and  $\beta$  were considered to be constant from one sampling time to the next.

Growth parameters  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\bar{E}$  which is the mean value of  $E(t)$  between two successive samplings were calculated from the total dry weight, leaf dry weight and leaf area in each sampling, and the effects of environmental factors on the paramerers were examined.

3. The variations of parameter  $\alpha$  due to environmental factors and growing stage were so small that  $\alpha$  could be regarded as a stable parameter (Fig. 2).

4. The value of parameter  $\beta$  increased with high night temperature, decreased with high CO<sub>2</sub> concentration, high light intensity or high day temperture, but did not change with day length. Since the variation of  $\beta$  was much larger than that of  $\alpha$ , the response of a growth parameter  $\gamma$ , which is deduced from the values of  $\alpha \times \beta$



and represents the leaf area expansion rate per unit weight of increase in total dry matter, to environmental factors was controlled by  $\beta$ . The value of  $\beta$  also decreased with growth (Fig. 3).

5. Under high light intensity, long day or high CO<sub>2</sub> concentration, the values of parameter  $\bar{E}$  increased. Neither night nor day temperature had a significant effect on the parameter.  $\bar{E}$  also showed a decreasing tendency with growth (Fig. 5).

6. We quantitatively evaluated the contribution of each growth parameter,  $\gamma$  and  $\bar{E}$ , in relation to the effect of environmental factors on the total dry weight at the final sampling (Fig. 6~10).

The effect of light environment factors, i. e. day length and light intensity, on total dry weight was mainly brought about by their effect on ULR, although the effect of light intensity due to its effect on  $\gamma$  (leaf area expansion) was not negligible.

As to air temperature, the effect on leaf area expansion largely contributed to the effect on total dry weight.

The effect of CO<sub>2</sub> concentration on  $\gamma$  and  $\bar{E}$  had the same extent of influence on total dry weight.