

異なる光，温度条件下で生育したブドウ属植物の葉の形態変化

白石，眞一
九州大学農学部果樹生産学研究室

熊，同銓
九州大学農学部果樹生産学研究室

白石，美樹夫
九州大学農学部果樹生産学研究室

北崎，真紀子
九州大学農学部果樹生産学研究室

<https://doi.org/10.15017/23577>

出版情報：九州大學農學部學藝雜誌. 51 (1/2), pp.25-31, 1996-11. 九州大學農學部
バージョン：
権利関係：

異なる光，温度条件下で生育した ブドウ属植物の葉の形態変化

白石 眞一・熊 同 銓
白石 美樹夫・北 崎 真紀子

九州大学農学部果樹生産学研究室
(1996年7月31日受理)

Changes in the Leaf Morphology of *Vitis* Grown under Different Temperature and Light Conditions

Shin-ichi SHIRAISHI, Tung Chuan HSIUNG,
Mikio SHIRAISHI and Makiko KITAZAKI

Fruit Science Laboratory, Faculty of Agriculture,
Kyushu University, Fukuoka 811-23

緒 言

多くの植物において，異なった生育条件下で生育させると，その生理反応や葉の形態，組織構造が変異することが報告されている (Falis *et al.*, 1982; Kappel and Flore, 1983; Nobel, 1976). また，植物の光合成を行なう主体である葉における葉面積の大小，葉肉組織構造，クロロフィルおよび窒素含量，ロウ物質，綿毛，繊毛の有無は，その植物の光合成能力に密接に関係し (Goisewski *et al.*, 1982; Sasahara, 1984), また，気孔密度，気孔長は光合成，樹勢の強弱と密接な関係がある (Ceulemans *et al.*, 1980).

本研究では，施設栽培品種の選択及び施設栽培に関する基礎資料を得るために，自然光及び人工照明下で生育したブドウ属植物の葉の形態の変異について調査を行った。

材料および方法

供試したブドウ属植物は，野生種の *Vitis coignetiae*, *V. cordifolia*, *V. longii*, *V. aestivalis*, *V. ficifolia*, *V. arizonica*, 栽培品種の 'ネオ・マスカット', 'Muscat of Alexandria', 'Delaware', 四倍体の '巨峰', '巨鯨', 'ピオーネ', 欧州種の 'Italia', 'Nyunai', 'Chasselas rose', 'ネオ・マ

スカット', 欧米雑種の 'めぐみ', 'Delaware', 'DK-151', 'Scalet' で，全て1種・品種各々3反復で，鉢植えの自根苗3年生を用いた。ブドウ属植物の種・品種の3年生幼木は，1985年8月上旬に，自然光ファイトトロン及び人工照明グロースキャビネットに搬入した。1986年1月上旬にそれぞれの葉の厚さ，単位葉面積当たりの乾物重，乾物率，気孔長径，気孔密度及び葉緑素含量を調査した。乾物重，乾物率の測定は常法で行い，気孔長，気孔密度は，陰刻法により葉の裏面の葉先，中央部，葉脚の3箇所を対象所とし，市販のマニキュア液を薄く塗って陰刻を取り光学顕微鏡下で算出した。葉緑素含量の測定は Holden (1965) および南出 (1981) の方法によった。自然光ファイトトロン及び人工照明グロースキャビネットの環境条件は以下のとおりであった。

(自然光ファイトトロン)

Growth chamber	Temperature (°C)	Relative humidity (%RH)
A 1	30 ± 2	70 ± 10
A 2	25 ± 2	70 ± 10
A 3	20 ± 2	70 ± 10

(人工照明グロースキャビネット)

chamber	Growth Temperature (°C)	Relative humidity (%RH)	Day-length (hrs)	Light intensity (Klx)
GL-3	15	70	12	10
GL-1	20	70	12	10
GL-2	20	70	12	25
GM-1	25	70	12	10
GM-2	25	70	12	25
GM-3	30	70	12	10
GH-1	30	70	12	25
GH-2	35	70	12	25

結 果

自然光ファイトトロン20℃, 25℃, 30℃室で生育させた6種のブドウ野生種の葉の形態をTable 1に示した。葉の厚さ, 単位葉面積当たりの乾物重および乾物率では *Vitis longii* と *V. aestivalis* は30℃で最大値を示し, 他の品種は20℃でそれらの値が大きかった。 *V. coignetiae*, *V. longii* 及び *V. aestivalis* の気孔密度は20℃で, また *V. cordifolia*, *V. ficifolia* 及び, *V. arizonica* で25℃で最大であった。

気孔長径は *V. cordifolia* のみが20℃で最大値を示したが, 他は25℃の値が大きかった。葉緑素含量は

V. coignetiae では20℃で, *V. cordifolia* は25℃で, 他は30℃でそれぞれの最大値を示した。生育させた温度環境における葉緑素 b/a 値の差は, いずれの種においても僅かであった。これらの葉の諸形質を表す値が最大値となった生育温度は, *V. longii* と *V. aestivalis* で30℃であり, *V. ficifolia* と *V. arizonica* では20℃であった。

自然光ファイトトロンまたは人工照明グロースキャビネット内で生育させた欧州種の‘ネオ・マスカット’の葉の形態調査結果をTable 2に, ‘Muscat of Alexandria’をTable 3に, 欧米雑種の‘Delaware’をTable 4に, 四倍体欧米雑種‘巨峰’をTable 5にそれぞれ示した。

葉面積当たりの乾物重は, ‘ネオ・マスカット’において自然光の中・高温区で大きく, 10klx区が小さく, 25klx区がその中間の傾向を認めた。‘Muscat of Alexandria’もほぼ同様の傾向であった。温度処理区別では, 全ての供試品種において15℃区で小さく, 次いで35℃, 30℃の温度区が続いた。

葉の厚さの調査では, 全ての供試品種において25klx区が大きく, 自然光区, 10klx区間では一定の傾向を認めなかった。気孔密度は, 各品種とも低温度区において高く, 高温度区で低くなる傾向が認められた。光条件では, 自然光区, 高照度区がやや高く,

Table 1. Effect of temperature on the leaf characteristics in *Vitis*.

Species	Temp. (°C)	Leaf thickness ($\times 10^{-2}$ cm)	Special leaf weight ($\times 10^{-3}$ mg/cm)	Dry weight (%)	Stomata density (1 mm ²)	Length of stomata (μ m)	Chlorophyll content (mg/dm ²)	Ratio of Chlorophyll b/a
<i>Vitis coignetiae</i>	20	4.43	1.50	29.53	180.57	22.6	3.81	0.29
	25	3.53	1.22	26.91	166.44	24.1	3.57	0.30
	30	3.18	1.18	26.95	158.20	22.5	3.52	0.28
<i>V. cordifolia</i>	20	5.29	1.43	37.00	232.72	25.8	3.55	0.26
	25	5.05	1.30	38.28	294.28	25.2	4.51	0.29
	30	4.25	1.24	34.15	220.29	25.4	4.46	0.27
<i>V. longii</i>	20	4.08	1.36	30.07	186.17	27.0	3.15	0.30
	25	4.05	1.39	29.22	167.02	28.7	4.28	0.28
	30	4.68	1.40	33.33	183.81	26.3	4.68	0.30
<i>V. aestivalis</i>	20	3.70	1.10	22.97	178.21	24.2	3.17	0.32
	25	4.16	1.19	34.97	150.24	27.2	4.05	0.27
	30	4.92	1.24	39.58	126.67	26.6	4.44	0.26
<i>V. ficifolia</i>	20	4.66	1.26	37.08	169.68	22.1	3.48	0.32
	25	3.99	1.21	32.95	231.53	22.9	3.96	0.29
	30	3.65	1.08	33.72	162.89	22.3	4.41	0.30
<i>V. arizonica</i>	20	4.67	1.43	32.77	149.95	25.9	3.29	0.26
	25	4.25	1.34	31.63	217.11	27.1	3.30	0.29
	30	3.58	1.23	28.99	123.28	26.2	3.37	0.27

Table 2. Effect of temperature and light intensity on the leaf morphological characteristics in grape cultivar, 'Neo Muscat'.

Light	Temp. (°C)	Special leaf weight ($\times 10^{-3}$ mg/cm)	Leaf thickness ($\times 10^{-2}$ cm)	Dry weight (%)	Stomata density (1 mm ²)	Length of stomata (μ m)	Chlorophyll content (mg/dm ²)	Ratio of Chlorophyll b / a
Nature	15	3.96	1.56	25.30	135.21	25.4	3.23	0.24
	20	5.00	1.51	33.08	108.41	25.5	3.59	0.23
	25	4.15	1.39	25.26	150.83	24.3	3.64	0.25
	30	4.26	1.40	30.45	112.23	23.1	4.57	0.25
10Klx	15	3.33	1.41	23.65	131.68	24.2	3.06	0.25
	20	3.08	1.34	22.94	112.22	23.9	3.66	0.24
	25	4.16	1.64	25.37	101.04	24.1	4.87	0.26
	30	3.87	1.51	25.63	105.60	23.6	5.69	0.25
25Klx	20	3.48	1.51	23.02	128.02	23.5	3.48	0.24
	25	4.87	1.80	27.01	142.77	23.3	4.57	0.24
	30	5.11	1.84	27.75	171.74	23.4	5.03	0.25
	35	4.00	1.64	24.45	131.07	22.7	4.60	0.26

Table 3. Effect of temperature and light intensity on the leaf morphological characteristics in grape cultivar, 'Muscat of Alexandria'.

Light	Temp. (°C)	Special leaf weight ($\times 10^{-3}$ mg/cm)	Leaf thickness ($\times 10^{-2}$ cm)	Dry weight (%)	Stomata density (1 mm ²)	Length of stomata (μ m)	Chlorophyll content (mg/dm ²)	Ratio of Chlorophyll b/a
Nature	15	3.02	1.15	26.18	130.06	27.0	2.62	0.26
	20	4.22	1.39	30.36	99.12	25.0	3.11	0.26
	25	3.02	1.04	29.05	145.52	25.4	3.03	0.24
	30	3.09	1.11	27.82	136.09	23.8	3.57	0.26
10Klx	15	2.93	1.24	23.60	100.16	27.5	3.02	0.27
	20	2.98	1.23	28.29	129.03	26.1	3.24	0.31
	25	2.83	1.41	20.12	119.30	25.4	3.71	0.27
	30	2.56	1.32	19.45	148.12	24.9	3.79	0.29
25Klx	20	4.24	1.48	28.61	182.40	26.0	1.84	0.27
	25	3.50	1.46	23.97	169.41	25.4	2.74	0.25
	30	3.53	1.63	21.62	155.36	23.4	6.29	0.28
	35	3.24	1.32	24.58	164.37	23.5	4.29	0.32

低照度区において低い傾向にあった。二倍体品種と四倍体品種との比較では、四倍体品種の気孔密度が低いことを認めた。気孔長径は品種間差異を認めたが、生育中の温度、光条件による変異は認められなかった。

葉緑素含量は、供試全ての品種において光強度の違いを問わず、温度条件が高くなるにつれて高くなり、30°Cで最大の値を示した。しかし、25klx人工照明区の35°C区でやや低下することを認めた。葉緑素 b/a

比の調査では、処理間に差が認められなかった。

Table 6 にブドウ品種における葉の気孔長径と気孔密度の調査時期による変動を示した。ブドウの気孔長径は5月～7月より10月～11月に観察したほうが約1.02 (Delaware, Chasselas rose) ~1.20倍 (Italia, 巨峰, ピオーネ) 大きく、気孔密度は約0.98 (巨峰) ~0.5倍 (Delaware) 小さく、葉令による気孔の形態及び密度はともに違いのあることがみられた。

Table 4. Effect of temperature and light intensity on the leaf morphological characteristics in grape cultivar, 'Delaware'.

Light	Temp. (°C)	Special leaf weight ($\times 10^{-3}$ mg/cm)	Leaf thickness ($\times 10^{-2}$ cm)	Dry weight (%)	Stomata density (1 mm ²)	Length of stomata (μ m)	Chlorophyll content (mg/dm ²)	Ratio of Chlorophyll b/a
Nature	15	3.68	1.29	28.48	167.02	25.0	2.77	0.29
	20	3.90	1.22	31.84	118.43	25.1	3.23	0.28
	25	3.87	1.15	33.55	148.76	25.0	3.29	0.30
	30	3.68	1.17	31.53	125.19	23.3	3.65	0.31
10Klx	15	2.75	1.13	24.25	114.00	24.2	2.93	0.28
	20	2.97	1.16	25.54	129.91	24.3	3.88	0.29
	25	3.17	1.16	27.36	104.56	25.1	4.51	0.27
	30	2.68	1.07	25.06	98.97	25.3	4.86	0.34
25Klx	20	3.56	1.34	26.51	147.59	23.3	3.01	0.27
	25	3.77	1.36	27.70	133.40	25.4	4.13	0.29
	30	3.95	1.35	31.60	134.92	25.4	4.75	0.29
	35	4.12	1.44	28.72	108.99	26.1	4.40	0.28

Table 5. Effect of temperature and light intensity on the leaf morphological characteristics in grape cultivar, 'Kyoho'.

Light	Temp. (°C)	Special leaf weight ($\times 10^{-3}$ mg/cm)	Leaf thickness ($\times 10^{-2}$ cm)	Dry weight (%)	Stomata density (1 mm ²)	Length of stomata (μ m)	Chlorophyll content (mg/dm ²)	Ratio of Chlorophyll b/a
Nature	15	4.21	1.41	29.96	91.02	33.1	3.25	0.26
	20	3.99	1.45	27.49	108.70	32.4	3.72	0.27
	25	3.53	1.40	25.16	112.22	32.8	3.78	0.28
	30	3.17	1.26	25.10	93.37	30.4	3.91	0.29
10Klx	15	4.51	1.54	29.68	102.79	33.3	2.86	0.27
	20	4.35	1.63	24.52	80.70	33.9	4.08	0.27
	25	4.75	1.88	25.29	70.10	32.6	4.86	0.29
	30	4.61	1.67	27.57	80.12	33.6	5.13	0.28
25Klx	20	5.58	1.88	29.67	112.52	33.5	2.74	0.29
	25	4.59	1.78	25.88	77.76	34.4	3.98	0.28
	30	4.62	1.72	26.80	92.21	33.1	5.33	0.28
	35	3.93	1.71	23.02	95.15	34.8	4.27	0.30

考 察

植物の生理ならびに生態反応は、生育環境の光あるいは温度条件に対応して変化することが知られている (Boardman, 1977; 稲田, 1984)。一般に弱光条件下で生育した植物の光補償点は低くなる。同一温度であれば弱光生育区のほうが光補償点は低いことが多くのブドウ品種にみられる。この光補償点の低下は、弱光を有効に利用し光合成産物を蓄積するのに有利になると考えられる。一般に、植物は極端な低温または高温を除き、生育温度の変動に対応することができる。

Pearcy (1976) 及び Fryer and Ledig (1972) は光合成作用において、温度適応性を示す温度範囲は、同一種の植物でも原生地の温度環境の違いによって異なることを報告している。ブドウ樹において原生地の温度変化が大きい種・品種は、光合成の適応温度範囲も広いと考えられる。

これに対し、冷涼な地域に分布する *V. coignetiae* では高温条件下で生育させると光合成適温も幾分高くなるものの、温度が25℃を越えると光合成速度は急速に低下する (熊, 1984)。即ち *V. coignetiae* のような原生地の気温が低い地域に分布する種・品種は、光

Table 6. Difference in the density and length of the stomata in two leaf ages in grape cultivars.

Cultivars	May — July		Oct — Nov	
	Stomata length (μm)	Stomata density (1 mm^2)	Stomata length (μm)	Stomata density (1 mm^2)
<i>Vitis vinifera</i>				
Italia	26.8	194.41	31.5	127.92
Nyunai	27.8	183.30	29.2	170.34
Chasselas rose	26.5	182.06	26.9	152.44
Neo Muscat	26.5	165.86	28.0	153.33
American hybrid				
Megumi	27.5	187.65	30.1	160.40
Delaware	25.2	234.47	25.8	118.64
DK-151	25.7	165.86	27.1	110.69
Scarlet	26.4	210.32	27.3	157.08
Kyoho	33.4	120.47	40.2	100.75
Kyogei	36.5	117.53	38.4	115.27
Pione	35.0	111.93	42.6	80.20

合成の温度適応範囲が狭いと思われる。

生育環境条件による植物の葉の形態の変化については一般に弱光条件下で生育させた場合に葉面積、葉緑素含量、葉緑素 a/b 値が増加し、葉の厚さ、柵状組織層数、乾物生産量が減少し、葉肉組織中の間隙が多くなると言われている (Syvertsen and Smith, 1984)。本研究においても殆どの種・品種において、25klx より10klx の弱光下で生育させたほうが葉は薄く、葉緑素含量が多くなることが認められた。このことは、葉の形態が変化することによって弱光の利用をより効率的に行なうようになっていることを示しているものと考えられる。しかしながら、光強度不足による光合成産物の生産が低下するために葉面積当たりの乾物重および乾物率はともに25klx より10klx 区のほうが低かった。

ブドウ属植物の気孔密度は生育環境によって異なることが報告されている (Düring, 1980)。本研究では弱光条件下で生育させたほうが気孔密度は低くなることが認められたが、光強度による気孔長の変化は品種間によって異なり、一定の傾向は認められなかった。また、同一品種においても葉令によって気孔形態に差異がみられた。即ち、葉令が進むにつれて気孔が大きくなり、気孔密度が低くなる傾向が認められた。これら気孔の変化は、葉肉細胞の拡張または表皮細胞の分化、分裂の違いに関連しており (Falis *et al.*, 1982)、気孔拡散伝導度及び光合成速度にも差異を生じている

と言われている (Crookston *et al.*, 1975)。このことから葉令または生育中の光環境によるブドウ属植物の光合成速度、気孔拡散伝導度の差異は、その気孔形態の変化と関連があると思われる。上記の葉の形質ならびに葉緑素含量以外の形態の温度環境による変化は、種・品種によって異なり、一定の傾向が認められなかった。従って、温度に対する葉の変化は、種・品種の固有の性質によって支配されているものと思われる。一方、同一品種においても生育環境の光条件によって、これら葉の形態の最大値を示す温度条件には差異がみられた。即ち、温度に対する葉の形態の変化は、生育環境の光強度に強く支配されているものと思われる。殆どの種・品種の葉緑素含量は、同一光条件下では生育環境温度が高いほど多くなった。25klx 区において、30℃を越えると葉緑素含量は再び低下した。これは低温条件下で生育した場合、原色素体から葉緑体へ転化の過程が遅れ、また高温条件下で生育させた場合には、逆に老化が促進され、葉緑素の分解が早まることに関係があると思われる。一方、*V. coignetiae* は冷涼な地域に原生するために低温条件下でも葉緑素合成やクロロプラストの活性が高いものと思われる。

栽培方式及び施設栽培による生育中の光、温度環境の変化は、ブドウの樹体の生長、果実の成熟、着色に密接な関係があることが知られている (Smart *et al.*, 1982)。本研究の結果からみると、光、温度環境によるこれら生育形態の差異は、光合成速度などの生

理的性質及び葉の形態の変化から、直接的に、あるいは間接的に影響を受けているものと考えられる。一方、生育環境による生理的諸性質及び形態的諸性質の変化の程度は、種・品種によって差異が認められたことから栽培における光、温度環境の管理も種・品種の特性に合わせて調節する必要があるものと考えられる。

摘 要

ブドウ種・品種は弱光下より強光下で生育させたほうが単位葉面積当りの葉の厚さ、気孔密度、乾物重および乾物率の値は大であったが、葉緑素含量は逆に弱光下で生育させたほうが高かった。

ブドウ種・品種では、生育温度が高いほど葉緑素含量が高くなるが、35℃程度の高温になると低下する傾向があった。葉の厚さ、単位葉面積当たりの気孔長、気孔密度乾物重および乾物率の生育温度条件による変化の程度は品種間によって異なり、一定の傾向を示さなかった。

文 献

- Boardman, N. K. 1977 Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 28: 355-377
- Ceulemans, R., J. Heursel and Gabris 1980 Comparative study of photosynthesis, transpiration, diffusion resistances and water-use efficiency of two azalea cultivars. *Scientia Hort.*, 13: 283-288
- Crookston, R. K., K. J. Treharne, P. Ludford and J. L. Ozbun 1975 Response of beans to shading. *Crop Sci.*, 15: 412-416
- Dring, K. 1980 Stomata frequency of leaves of *Vitis* species and cultivars. *Vitis*, 19: 91-98
- Falis, B. S., A. J. Lewis and J. A. Barden 1982 Light acclimatization potential of *Ficus benjamina*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 107: 762-766
- Fryer, J. H. and F. T. Ledig 1972 Microevolution of the photosynthetic temperature optimum in relation to the elevational complex gradient. *Can. J. Bot.*, 50: 1231-1235
- Goisewski, W., H. J. M. Nilwik and J. F. Bierhuizen 1982 The influence of temperature on photosynthesis of diggerent tomato genotypes. *Scientia Hort.*, 16: 109-115
- Holden, M. 1965 Chlorophylls. In "Chemistry and Biochemistry of Plant Pigments". ed. by T. W. Goodwin, Academic Press, London, pp.461-485
- 稲田勝美 1984 光と植物生育—光選択利用の基礎と応用—。養賢堂、東京
- Kappel, F. J. and F. Flore 1983 Effect of shade on photosynthesis, specific leaf weight, leaf chlorophyll content, and morphology of young peach trees. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 108: 541-544
- 南出隆久 1981 植物色素. 大阪府立大学農学部園芸学教室編, "園芸学実験・実験実習" 養賢堂, 東京, 178-180頁
- Nobel, P. S. 1976 Photosynthetic rates of sun versus shade leaves of *Hypopyrum emoryi* Torr. *Plant Physiol.*, 58: 218-223
- Pearcy, R. W. 1976 Temperature responses of growth and photosynthetic CO₂ exchange rates in coastal and desert races of *Atriplex lentiformis*. *Oecologia.*, 26: 245-255
- Sasahara, T. 1984 Varietal variation in leaf anatomy as related to photosynthesis in soybean (*Glycine mar (L.) Merr.*). *J. Breed.*, 34: 295-303
- 熊同銓・白石眞一・上本俊平 1984 ブドウ属植物の光合成能力の温度適応性 (予報). 園学要旨. 昭59春, 488頁
- Smart, R. E., N. J. Shaulis and E. R. Lemon 1982 The effect of concord vineyard microclimate on yield. I. The effects of pruning, training and shoot positioning on radiation microclimate. *Amer. J. Enol. Vitic.*, 33: 99-108
- Syvertsen, J. P., and M. L. Jr. Smith 1984 Light acclimation in citrus leaves. I. Changes in physical characteristics, chlorophyll, and nitrogen content. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 109: 807-812

Summary

Dry weight per unit leaf area, leaf thickness, the percentage of dry matter and the stomatal density of species and varieties grown under strong light conditions were higher than those grown under weak light conditions. However, the chlorophyll content of those grown under weak light was conversely higher.

The chlorophyll content of species and varieties grown under high temperature was high, but as the temperature reached at the level of 35°C, the content tended to be lower. The variation in leaf thickness, dry weight per unit leaf area, the percentage of dry matter, stomatal length and stomatal density, due to the growth temperature conditions, differed according to varieties, but there was no definite tendency.