

Development of transpiration stream sensor and stress responses in plants

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2017-10-05 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: Ueno, Hisanori メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.24517/00034845

This work is licensed under a Creative Commons
Attribution-NonCommercial-ShareAlike 3.0
International License.



植物内の蒸散流計測用センサーの開発と 吸水量制御による水ストレスへの影響

(研究課題番号 09650181)

平成9年度～平成11年度科学研究費補助金(基盤研究(C)(2))研究成果報告書

平成12年3月

金沢大学附属図書館



8000-89068-2

表者 上野 久儀
(学・工学部・教授)

植物内の蒸散流計測用センサーの開発と 吸水量制御による水ストレスへの影響

(研究課題番号 09650181)

平成9～平成11年度科学研究費補助金（基盤研究(C)(2)）研究成果報告書

平成12年3月

研究代表者 上野久儀
(金沢大学・工学部・教授)

著 者 寄 贈

平成9～平成11年度科学研究費補助金（基盤研究(C)(2)） 研究成果報告書

研究課題番号：09650181

研究課題：植物内の蒸散流計測用センサーの開発と吸水量制御による水
ストレスへの影響

はしがき

葉、茎、根の3器官に生育機能を分担している陸生高等植物の水分・養分移動のメカニズムは、植物生理学や農学の観点から興味を持たれ、そのミクロな基本的挙動は明らかにされてきた。即ち、葉部における蒸散機構・気孔の開閉、水分・養分・イオン等の能動および受動的輸送など、細胞レベルでの電気、物理化学的挙動が理論的に解明されつつある。一方、植物と水要因に関する定量的なマクロ的研究は、作物の生育・収量に直接関連するため、蒸発散量に及ぼす環境条件の影響が詳細に調べられている。しかしながら、この研究遂行の一つの隘路として、自然環境下における簡便で高精度な蒸散量の計測法の欠如が挙げられる。このため、高精度で同時測定による蒸散・吸水量の定量的データが不足しており、これらのマクロなデータと植物細胞のミクロ挙動の連結により、水分移動を検討することが重要であると思われる。

本研究では、2台の電子天秤を用いた同時測定により、蒸散量および吸水量の瞬間流量を計測する簡単な手法を提案し、環境変化に対する蒸散・吸水量の微視的な応答解析に応用した。特に、光照度や気温のステップ変化に対する吸水量と蒸散量の相互関係や流量脈動、葉部や根部切断による影響、植物の葉部・根部の吸水圧や各部の流動抵抗の実測およびそれに基づく概略的な吸水モデルの構築、根部が水中と土壌中にある場合の特性比較、環境変化に対する蒸散・吸水量の定常特性などについて検討した。

これらは、応答性の良い吸水・蒸散の同時測定法と良好な測定精度により実験的に明確にされたものである。

以上、本研究は、植物の蒸散量・吸水量の高精度な同時測定法を開発し、環境応答への応用を通して、高等植物の水分移動に関する基礎的研究を行ったものであり、平成9、10、11年度科学研究費補助金（基盤研究(C)(2)）の援助を受けた。

研究組織

研究代表者 : 上野 久儀 (金沢大学工学部教授)
研究分担者 : 岡島 厚 (金沢大学工学部教授)
研究分担者 : 木村 繁男 (金沢大学工学部教授)
研究分担者 : 木綿 隆弘 (金沢大学工学部助教授)

研究経費

平成 9 年度	1, 6 0 0 千円
平成 1 0 年度	7 0 0 千円
平成 1 1 年度	3 0 0 千円
計	2, 6 0 0 千円

口頭発表

(1) H.Ueno, A.Okajima

Measurement and Modeling for Water Flow in a Plant

JSME CENTENNIAL GRAND CONGRESS, International Conference on Fluid Engineering, Vol.3, Tokyo, Japan, pp.1825-1829 (1997.7).

(2) 上野久儀、長谷川勝、神谷浩平

植物の蒸散・吸水量特性

日本機械学会北陸信越支部第 3 6 期総会・講演会講演論文集, No.997-1, pp.55-56, (1999-3、富山)

(3) 上野久儀、神谷浩平

植物の蒸散・吸水量の同時計測と応答

日本機械学会流体工学部門講演会講演論文集、No.99-19, pp.459-460, (1999-10、鳥取)

(4) 上野久儀、神谷浩平、大前圭

植物の蒸散・吸水量の同時計測と応答

日本機械学会北陸信越支部第 37 期総会・講演会講演論文集, No. 007-1, pp.317-318, (2000-3、柏崎)

研究成果

目 次

第1章 総括	1
第2章 定常状態における吸水量モデル（1）	3
2. 1 実験装置と実験方法	3
2. 2 結果および考察	4
2. 3 結論	8
第3章 吸水量・蒸散量の同時計測法の開発と環境応答実験	20
3. 1 計測原理（2、3）	20
3. 2 光照度、気温のステップ変化に対する吸水・蒸散量の過渡 および定常応答（2）	24
3. 3 根部が土壌にある場合の吸水・蒸散量の測定（3、4）	41
付 録（口頭発表原稿）	48

第1章 総 括

葉、莖、根の3器官に生育機能を分担している陸生高等植物の水分・養分移動のメカニズムは、植物生理学や農学の観点から興味を持たれ、そのミクロな基本的挙動は明らかにされてきた。即ち、葉部における蒸散機構・気孔の開閉、水分・養分・イオン等の能動および受動的輸送など、細胞レベルでの電気・物理化学的挙動が理論的に解明されつつある。一方、植物と水要因に関する定量的なマクロ的研究は、作物の生育・収量に直接関連するため、蒸散量におよぼす環境条件の影響が詳細に調べられている。しかしながら、この研究遂行の一つの隘路として、自然環境下における簡便で高精度な蒸散量の計測法の欠如が挙げられる。蒸散・吸水量の通道組織である道管直径は $20 \sim 30 \mu\text{m}$ 程度と小さく輸送速度が小さいことや、計測系が生態へ影響を与えやすいことなどが測定を困難にしている。この結果、植物各部のミクロ的挙動とマクロ的挙動を連結する定量的なデータや考察が不十分となっているものと考えられる。

本研究では、2台の電子天秤による同時測定により、蒸散および吸水の瞬間流量を計測する簡便な手法を提案し、環境変化に対する蒸散・吸水量の微視的な応答解析に応用した。特に、過渡応答として、光照度のステップ変化に対し吸水量は蒸散量に対し位相が遅れ、蒸散量は定常値をオーバーシュートすること、根を切断した場合や渇水状態において十分な水分を根部に与えるとき、吸水量が蒸散量より位相が進むことを明らかにした。

一方、定常特性として、植物の成長が盛んなとき吸水量が蒸散量を上回ること、蒸散量は以前の履歴に依存すること、根部が土壌中にある場合、蒸散や吸水量が脈動しやすいこと、植物のしおれの影響、根部が水中および土壌中にある場合の比較などを実験的に明らかにした。

これらの結果は、過渡応答計測や長時間自動計測に有効な吸水・蒸散の同時測定法の開発によって明確にされたものである。

また、吸水量をポトメータ法により測定し、根がある植物および根を切断した植物に対し根部の静水圧を減少させ吸水量が零となる静水圧の測定、莖部の流動抵抗の測定、莖部断面の道管の顕微鏡撮影の結果から、葉部の吸水圧（駆動圧）、根部吸水圧、葉・莖・根の各流動抵抗を実測し、吸水力の和が流動抵抗の和と釣り合うとする簡単な吸水モデルを構築した。従来、葉および根の吸水力や各流動抵抗の直接測定による値はほとんど公表されてない。

本実験により、供試植物（ピレア）の葉部、根部の吸水圧の比が9：1であり、植物器官の流動抵抗比は葉：莖：根が1：1：1.5であった。このモデルを用いて、吸水力は葉の枚数に依存せず一定であり、吸水量は葉の枚数（表面積）に比例するのではないことを明らかにした。さらに、根部の静水圧が大気圧以上になると、過剰な吸水流量となるため、根は吸水力源でなく内部抵抗源となることを見い出した。

第2章 定常状態における吸水圧・流動抵抗測定と吸水モデル

緑色植物は地球上のバイオマスの99%を構成し、太陽光、根から吸収される水分、大気中の炭酸ガスによる光合成を通して、植物の生命活動のエネルギーを取得し、その同化物は動物の唯一のエネルギー源として利用されている。植物の生命活動を維持するために必須な植物内の水分輸送は、植物生理学や農学の観点からもっとも重要な事項の一つであり、以前から、多くの研究が行われてきた。

特に、100mを超す巨木頂上部までの吸水力の原動力や通導組織である道管における水分の抗張力性に疑問が払われた。現在、蒸散凝集力説が認められ、葉肉細胞壁面からの水分の蒸散を主たる吸水力源であるとし、死細胞である道管は水の凝集力と道管壁面付着力により抗張力性を示すといわれている。現在、土壌～根～茎～葉～大気への水分移動系に対し、水ポテンシャルの勾配を用いて種々の理論的・実験的研究がなされている。特に、作物収量の関連から、灌漑の設計に対し、蒸発散量の環境条件による影響の定量的把握が重要な事項となっている。

しかしながら、従来の研究では、自然条件下における簡便な各種計測装置の開発や測定精度の問題もあり、吸水力や流動の内部抵抗の具体的な測定例は比較的少なく、細胞挙動によるミクロな視点と蒸散量・吸水量・膨圧などのマクロな物理量との関連に対し、十分な検討がなされていないと思われる。

本研究では、植物における三つの器官、すなわち葉、茎、根の各内部流動抵抗および葉部の蒸散力、根圧を直接的に測定して、それを基に、概略的な吸水モデルを構築した。さらに、そのモデルに基づき、葉の表面積の吸水量に及ぼす影響などを考察した。

2.1 実験装置と実験方法

供試植物として、刺草科の観用植物であるピレアを用いた。地上高さは18cmである。蒸散量（吸水量）の測定は、ポトメータ法を用いた。実験装置概略を図1に示す。密封した吸引びん内部に挿入した植物の根部は、外部水槽から静水圧ヘッド h によって加圧または減圧が可能である。吸水流量は、ヘッド設定用の内径0.47mmのガラス細管に気泡を注入し、その移動量より算出する。なお、気温、湿度、採光の実験条件をできるだけ同じくするため、供試

植物は室内に設置し、夜間に白熱電球により照明した。また、吸引びんは別の水槽に浸し、びん内の水温を一定に保つようにした。気温、水温は22℃、湿度は約60%に保った。

実験項目として

- ①根部（有り、切断）に加える静水圧ヘッドに対する吸水量の関係
- ②吸水量が零となる静水圧（吸水圧）
- ③茎部の抵抗
- ④葉の枚数と吸水量の関係
- ⑤茎部の道管および気孔の顕微鏡観察

の5項目の測定および観察を行った。なお、③の実験は、根と葉を切断した茎部全体を水槽に浸して植物のしおれを回避した状態で静水圧ヘッドを加え、流量を測定した。また、④で葉の切断面にはワセリンを塗布し、シールした。

2. 2 結果および考察

葉の枚数と吸水流量：図2に、根部静水圧ヘッドが大気圧下（ $h=0$ ）で、切断により葉の枚数を変化させた場合について、1分間当たりの吸水流量 Q を示す。葉の枚数 n の減少につれ、流量は減少する。流量の変動は主として気泡移動の読み取り誤差だと思われるが、葉の枚数の減少に伴い、流量変動が多くみられた。同図（d）は、葉が無く根部に正ヘッドを加えた場合を示すが、この場合でも流量が存在し、小さな変動を示した。これから、流量の変動は根でなく、葉に起因することがわかる。さらに、流量の存在事実から、根部から正の静水圧の付与により茎の一部からも蒸発散が可能であると思われる。

測定には誤差が含まれるため、以後、流量は10分以上の平均値を用いた。

平均流量に及ぼす根部静水圧ヘッドの影響：図3には、2体の植物についての実験結果を示す。その内の一体は根を実験途中から切断し、根なし植物の吸水量を測定した。同図より、吸水量は静水圧ヘッドにほぼ比例している。流量には個体差が若干見られるものの、その勾配は一致している。また、静水圧が高くなると、流量が飽和するようである。

また、根を切断すると、吸水量が零となる静水圧ヘッドが増加するが、これは根圧の存在を実証している。この場合、ヘッドの増加に対する吸水量勾配は増加しており、 $h=0$ 近傍では根を切断した場合の方が根が存在する場合

より吸水量が大きくなる。吸水量が大きくなると、根圧の存在に関わらず、逆に根の内部抵抗が大きくなるためと解釈される。花瓶に差した切り花は、根腐れの発生ばかりでなく、吸水作用を活性化させていることは興味深い。

蒸散による葉部吸水力：根部静水圧を減少させたとき流量が零となる静水圧は、流動抵抗がない場合であるので、ポンプと同様、吸水のための駆動力（吸水圧）と見なせる。図4は、吸水量を零とした場合の葉の枚数と吸水圧の関係を示す。葉の枚数（表面積）や植物の個体差による変化が見らず、根が無い場合と比べ、根のある場合は吸水圧が高い。ただし、葉が無い場合、その吸水圧は予想されるように零である。根のある植物の吸水圧は、主に、葉部の蒸散作用に基づく浸透圧に依るものであり、根を切断した場合の吸水圧より、根圧の分だけ高くなると解釈される。

流量を零から求めた吸水圧は、蒸散量との対応や吸水量が変化する場合も一定としてよいか疑問が残るが、葉の枚数が減れば流量が減少する事実から、気温や照度等の気象条件に対応する一定の特定値を有すると考えられる。

吸水モデル：周囲条件（気温、照度、湿度、水温）が一定のとき、葉部、根部による吸水圧が一定であり、さらに吸水流量は根部に加えた静水圧ヘッドに比例した。これは、葉部浸透圧、根圧、静水圧ヘッドによる総計した水駆動圧力が根、茎、葉の層流内部抵抗が釣り合っているものと考えられる。図5にモデル図を示す。基礎式の導出に当たり、次の仮定を置く。

(i) 流れは定常であり、根から吸い込まれた水は道管を移動し、すべてが気孔から蒸散する。

(ii) 各道管は一定直径の円管で、葉肉細胞に導かれる。

(iii) 道管内流れはポアズイユ流れである。

(iv) 道管内液体を真水とする。

植物の水分移動系を根、茎、葉の3器官に別け、それぞれの流量と水ポテンシャルの関係式を求める。

(a)葉部

気孔からの水分の蒸散によって溶質濃度が増加し、半透膜の浸透圧によって溶媒の水が順次吸い上げられる。1本当たりの道管に対応する流量 q は

$$q = L a (\psi_1 - \psi_2)$$

ここで、 L ：等価の水透過度、 a ：半透膜表面積、

ψ ：水ポテンシャル $= P - \pi$ 、 P ：膨圧、 π ：浸透圧である。

$\psi_1 = P_1 - \pi_1 = P_1$ 、 $\psi_0 = P_0 - \pi_0$ であるから、

$$q = L a (P_1 + \pi_0 - P_0) \quad (1)$$

一方、浸透圧は、 $\pi_0 = mRT$

ただし、 m ：モル濃度、 T ：絶対温度である。

(1)式を書きかえると、

$$P_1 + \pi_0 = P_0 + r_0 q \quad , \quad \text{ただし、} r_0 = 1 / L a \quad (2)$$

(2)式は、浸透圧が内部抵抗を持つ昇圧源であることを示している。実際の植物の水分移動は、数段の葉肉細胞半透膜を経て蒸散するため、内部抵抗は段数に比例して増加する。(1)式の L はそれらの等価値である。

(b)茎部

道管の上下の圧力を P_1 、 P_2 とし、その長さを l 、水の密度を ρ とすれば、

$$P_1 = P_2 - \rho g l - r_1 q \quad (3)$$

ここで、 $r_1 = 128 \mu l / \pi d^4$

(c)根部

根の外皮は水中に没しており、その圧力を P_3 とする。生細胞である根の通導組織も葉部と同様に昇圧作用があると見なせば、

$$P_3 + \pi_2 = P_2 + r_2 q \quad (4)$$

ここで、 π_2 は根圧、 r_2 は根の流動抵抗係数である。

ただし、葉の場合は気孔からの蒸散作用があるので、浸透圧作用による連続吸水が可能であるが、根の場合は、本モデルでは浸透作用による根圧の発生は説明できず、他の吸引源となる能動作用があるものと考えられる。

P_3 は、静水圧による押し込みヘッドを h とすると次式で与えられる。

$$P_3 = P_{\text{atm}} + \rho g h \quad (5)$$

(2)～(5)式より

$$q = (1 / R) [(\pi_0 - P_0) + \pi_2 + \{P_{\text{atm}} + \rho g(h - l)\}] \quad (6)$$

ただし、 R は水分移動の総抵抗であり、 $R = r_0 + r_1 + r_2$

(6)式が吸水のモデル式であり、流量は葉部の吸水圧 ($\pi_0 - P_0$)、根圧 π_2 、根部の押し込み圧 ($P_{\text{atm}} + \rho g(h - l)$) の和である駆動圧が葉、茎、根部の流動抵抗と釣り合うことを示している。全流量 Q は道管本数 n を掛ければ、 $Q = nq$ で与えられる。(6)式は、図3の実験で示したように、流量 Q が押し込みヘッド h に比例することを示している。

また、 $q = 0$ のとき、(6)式より

$$(\pi_0 - P_0) + \pi_2 = - \{P_{atm} + \rho g(h-l)\} \quad (7)$$

また、この場合、根を切断したとき、

$$(\pi_0 - P_0) = - \{P_{atm} + \rho g(h-l)\} \quad (8)$$

図4の実験結果を(7)、(8)式と対応させれば、葉および根の吸水圧が推定できる。また、図4の根ありと根切断実験の流量勾配より、全抵抗 ($r_0 + r_1 + r_2$)、および ($r_0 + r_1$) が算出できる。

茎の流動抵抗係数と顕微鏡観察：茎の流動抵抗係数測定のため、図6のように、茎の一端に静圧ヘッド $h=1200 \text{ mmAq}$ を加えて、その流出流量を測定した。その実験結果を図7に示す。

また、根に近い部分における茎の横断面の顕微鏡観察により、供試植物の環状維管束における道管直径および道管個数を計測した。図8に、道管の直径に対する個数の頻度分布を示す。図より、道管個数は40本、ポアズイユ流れであるので、各道管直径の4乗根平均を取ると、一本の道管平均直径 $d=33 \mu\text{m}$ であった。

一方、図7の茎流量実測値と道管個数、茎長さ、静圧ヘッドを用いて、ポアズイユ流れの仮定のもとに道管直径を算出した結果、 $d=30 \mu\text{m}$ であった。道管直径の計測値と流量から算出した直径がほぼ一致することにより、植物道管内流れはポアズイユ流れであり、管長方向にもほぼ道管直径が一定な円管である仮定が基本的には正当であると判断できる。

道管の測定値を用いて、押し込み静水圧 $h=0$ における道管の速度 v およびレイノルズ数 Re を求めると、それぞれ $v=0.075 \text{ cm/s}$ 、 $Re=0.024$ であった。これらの値は従来の公表値とほぼ一致している。

(3)式または $r_1=128 \mu\text{l}/\pi d^4$ より、茎部の抵抗係数 r_1 が推定できる。

以上の結果から、植物器官の流動抵抗係数および吸水圧が推定できる。その結果を表1に示す。葉部と根部の吸水圧の比は9:1であり、葉、茎、根の流動抵抗比は1:1:1.5 であった。流動抵抗比を求めた実験は少ないが、Boyerが「ひまわり」で間接的な方法で推定した1:1:2の比とほぼ一致した。

従来、葉の浸透圧は、一般に、0.5~20 Mpa と言われているが、本実験による草本植物の葉部における吸水圧 ($\pi_0 - P_0$) = 23.2 kpa は非常に小さな値である。この違いは、膨圧 P_0 が高い値となっているためと単純解釈が可能であるが、数段連結される葉肉細胞内の圧力分布、濃度分布など、圧力計測法の開発をも含め、今後の課題である。

また、根部減圧によって吸水量が零であるとき、蒸散量も零であることが暗黙の了解事項であるが、葉回りの気象条件が一定であるので気孔が閉鎖していただければならない。その実験的な確認は行っていない。さらに、減圧時間の増加につれ植物の弱りがみられ吸水量も減少するで、植物組織の阻害の中でのデータであるかもしれない。いずれにせよ、根部減圧による吸水圧推定は抵抗のバランスにおいて矛盾しない特徴を持つが、さらに詳細な検討が必要と考えられる。

本モデルは、葉肉細胞壁面と大気圧との飽差 (vapor-pressure deficit) による水分蒸散に基づく細胞浸透力を駆動力と仮定しているが、浸透圧は主たる駆動力で無く、直接的に飽差による細胞壁間隙の水分拡散が支配的である可能性がある。その場合では、形式的に (2) 式が成立すると考えられる。ただし、 $(\pi_0 - P_0)$ は飽差、 r_0 は葉肉細胞間隙および気孔の抵抗和に対応する。

葉表面積の吸水量に及ぼす影響：吸水量は(1)式のように、葉部における等価の水透過度 L と半透膜表面積 a に比例する。半透膜表面積は気孔の存在する葉の表面積 A に比例すると考えられる。葉の切断により表面積が sA に減少したとすれば、葉の流動抵抗係数 r_0 は La に反比例するので、 r_0 は切断後、 (r_0/s) に増大すると考えられる。それゆえ、(6)式より葉の切断時と切断しないときの吸水量の比は

$$Q/Q_t = nq/nq_t = (r_0 + r_1 + r_2) / \{(r_0/s) + r_1 + r_2\} \quad (9)$$

となる。

図 9 は葉の表面積に対する吸水流量の関係を示した。実測値と計算値がほぼ一致していることにより、本モデルの妥当性が示された。

2. 3 結 論

高等陸上植物の吸水機構を調べるため、葉部と根部の吸水圧および葉・茎・根の各器官の流動抵抗係数を計測し、実験結果を基に、概略的な吸水モデルを与えた。

- (1) 葉と根による吸水圧は葉数に依存せず一定である。
- (2) 吸水流量は根部に加えられた静水圧に比例する。
- (3) 葉の流動抵抗係数は葉表面積に反比例する。
- (4) 葉、茎、根の流動抵抗比は、ピレアの場合、1 : 1 : 1.5 であった。

(5)葉、根の吸水圧比は9 : 1であった。

(6)葉の表面積と吸水量の関係が明らかにされた。吸水量は、葉の表面積に完全には比例しない。

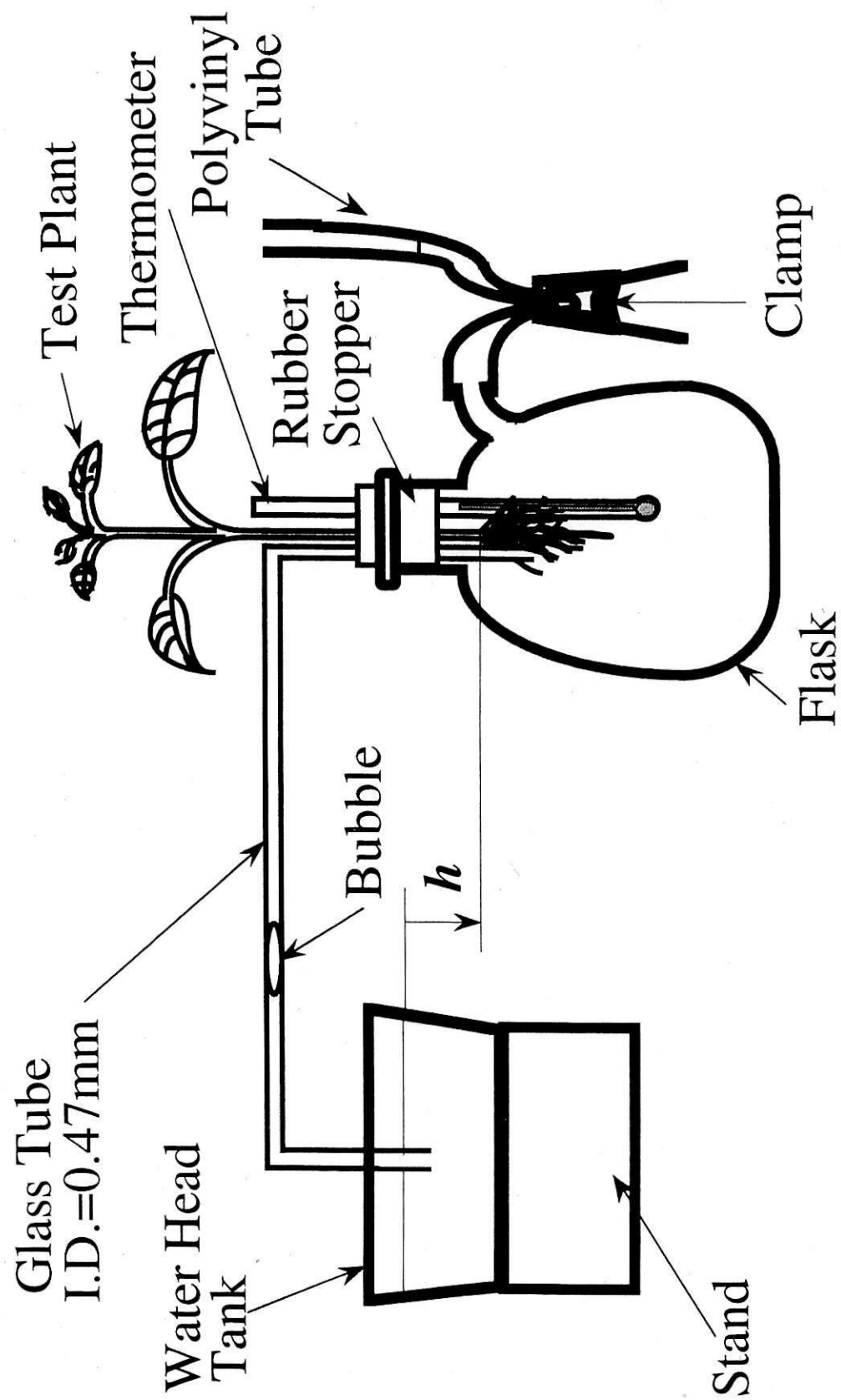


Fig.1 Schematic of experimental apparatus

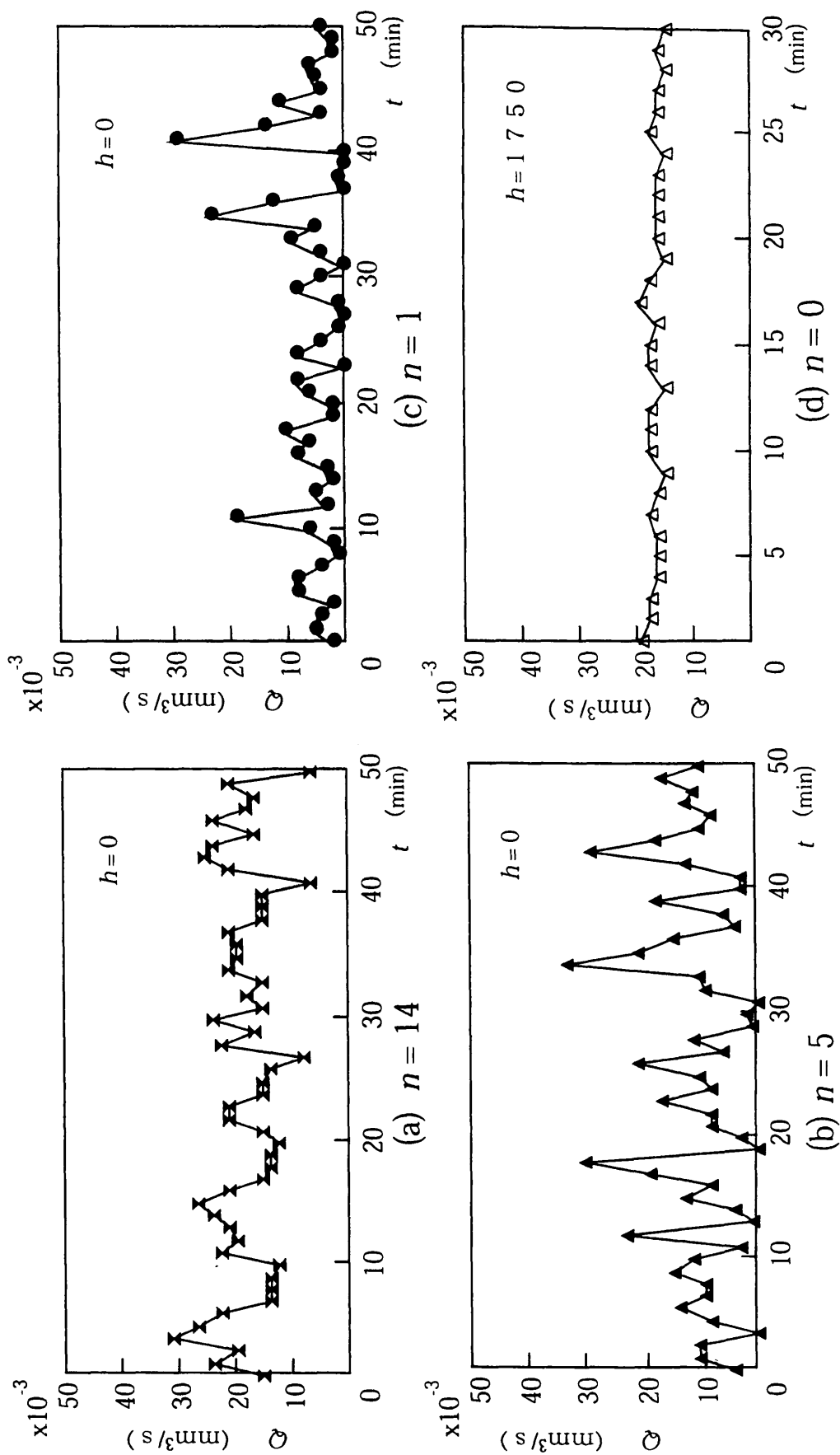


Fig.2 Flow rate of water absorption per one minute

(Water and atmospheric temperature : 22 C, Relative humidity : 60 %)

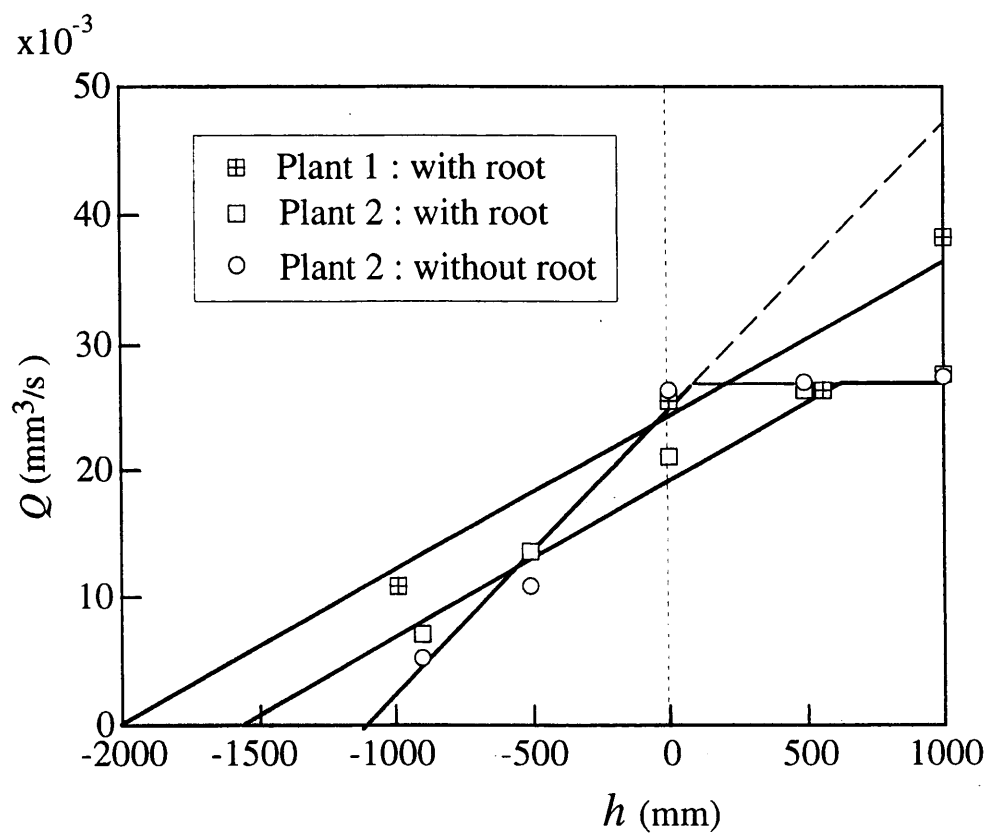


Fig.3 Flow rate vs. hydrostatic pressure head

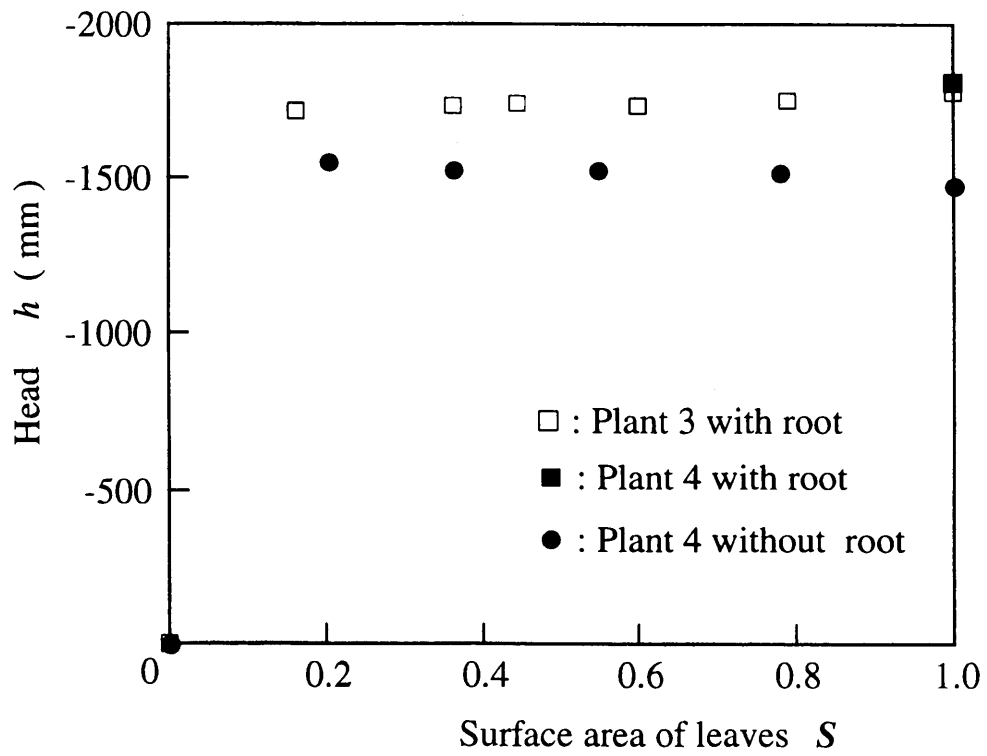


Fig.4 Hydrostatic pressure head of zero-flow vs. surface area of leaves

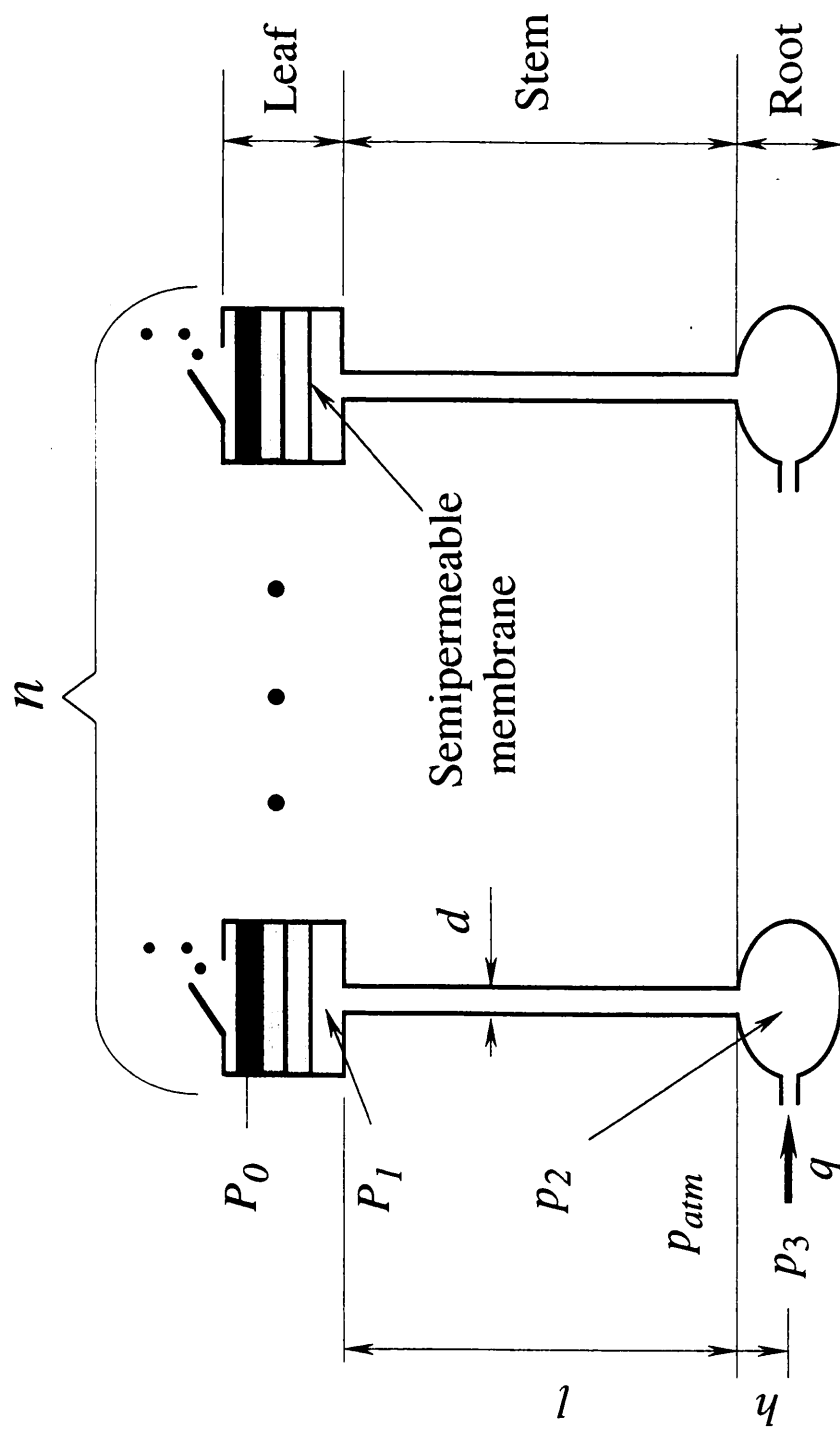


Fig.5 Water absorption model

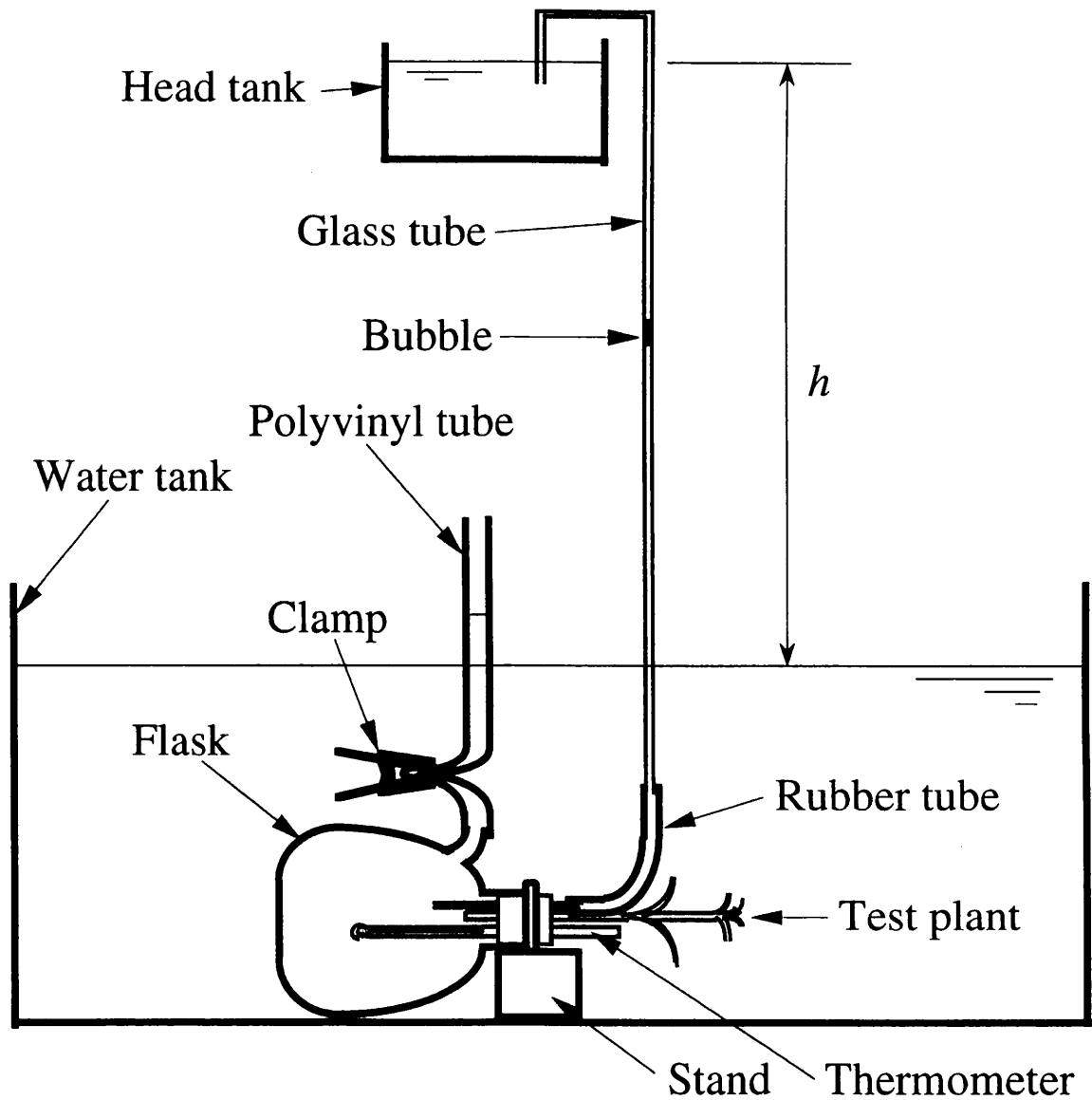


Fig.6 Measurement of the stem resistance

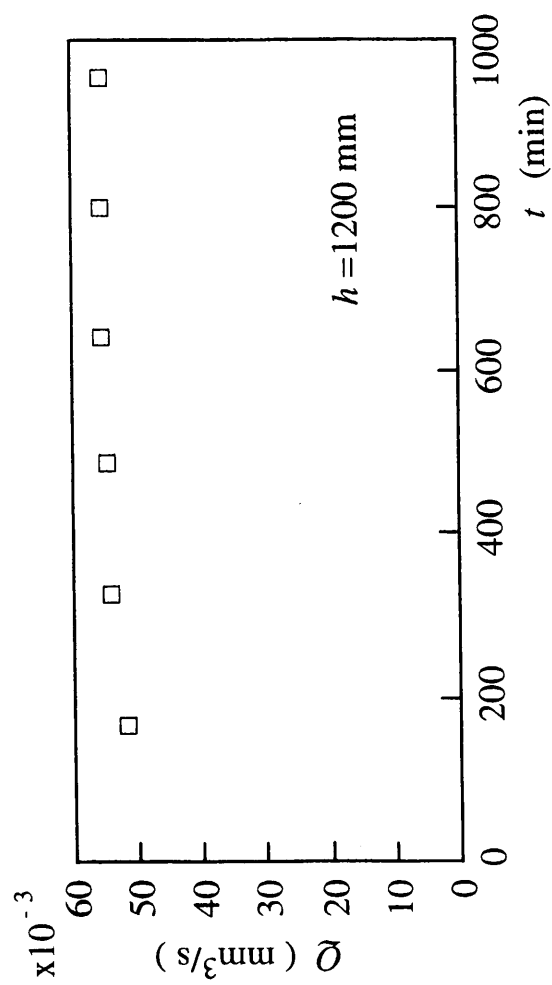


Fig.7 Flow rate of the stem cut off all leaves and roots

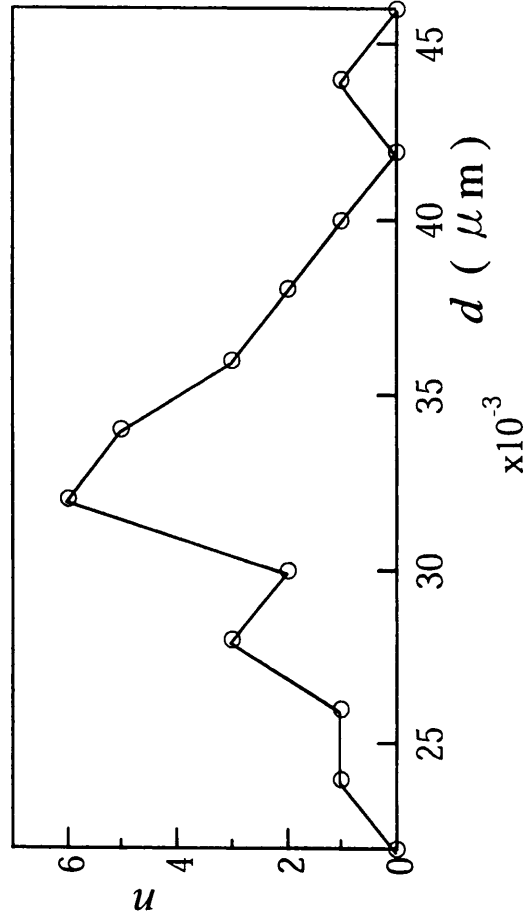


Fig.8 Distribution of diameters of xylem vessels in the stem (total number of the vessels, $n = 40$)

○ Flow in a xylem vessel in normal condition

Mean diameter : $d = 33 \mu m$ (Calculated value : $30 \mu m$)

Velocity : 0.075 cm/s

Reynolds number : 0.024

Water absorption rate through a xylem conduit

$$q = \{(\pi_0 - P_0) + \pi_2 + \rho g (h - l)\} / R \quad (1)$$

$$R = (1/La) + r_1 + r_2 = r_0 + r_1 + r_2$$

Estimation of resistances and suction pressures

- Without roots : $r_2 = 0$, $\pi_2 = 0$
- Stems only : $r_0 = r_2 = 0$, $\pi_0 - P_0 = \pi_2 = 0$
- no flow conditions with and without roots : $q = 0$

Table Flow resistance coefficients r (Pa s/m³)
and suction pressures (kPa)

Leaves	Stems	Roots
$r_0 = 2.35 \times 10^{14}$	$r_1 = 2.13 \times 10^{14}$	$r_2 = 3.21 \times 10^{14}$
$\pi_0 - P_0 = 23.2$		$\pi_2 = 2.7$

Leaves area area of semipermeable membrane, a

Resistance coefficient of leaves, r_0 (l/a)

By leaves cutting, the resistance of leaves = r_0/s

$$\frac{Q}{Q_t} = \frac{nq}{nq_t} = \frac{r_0 + r_1 + r_2}{r_0/s + r_1 + r_2}$$

$$= \frac{1 + \frac{r_1}{r_0} + \frac{r_2}{r_0}}{\frac{1}{s} + \frac{r_1}{r_0} + \frac{r_2}{r_0}}$$

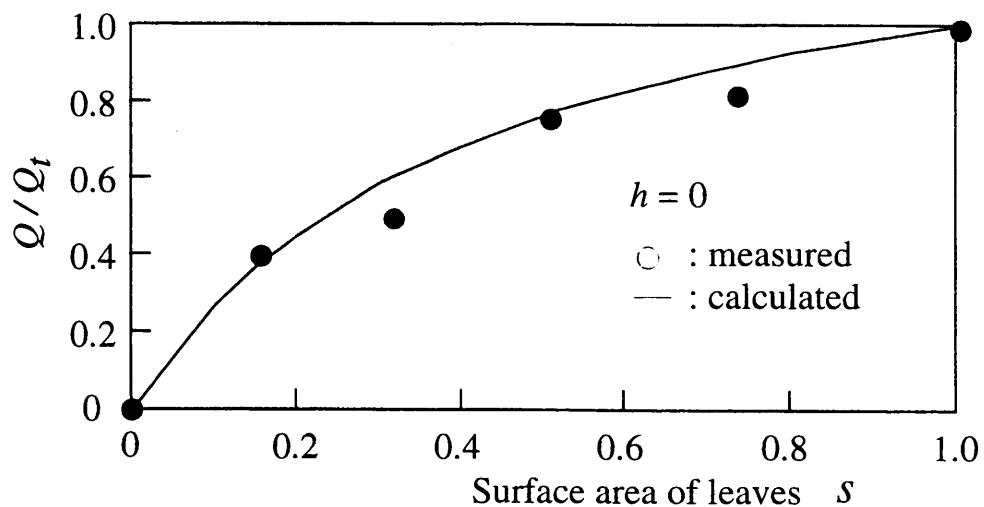


Fig.9 Flow rate of water absorption vs. surface area of leaves

第3章 吸水量・蒸散量の同時計測法と環境応答実験

3.1 計測原理

根部が水に浸されている水栽培植物の吸水量の簡易測定法として、ポトメータ法がよく用いられるが、気泡の移動速度の瞬時測定や長時間測定が困難であり、また、気温変化や吸引びん圧力変化に対し吸引びん内の水容積が変化しやすいため、計測精度が悪い。これに替る簡便で精度良い測定法として、近年、植物全体の重量を計測し、その体積減少率を蒸散流量とする秤量法が用いられている。根部まわりの土壌や水を含めた植物全量を計測するため、大型植物の計測は無理であるが、近年の電子技術を取り入れ、高精度で長時間の蒸散流量測定が可能である。一方、吸水流量は、水栽培の場合には細管液柱の高さの変化から直接的に水の減少量を測定する方法、または、水栽培・土壌栽培の一般の場合では、蒸散流量に植物生体重の増加率を加える方法を採用している。但し、植物生体重の測定は、その都度、水中または土壌から取り出すため、連続計測が行われず、付着物等による誤差が見込まれる。

本研究で提案する方法は、2台の電子天秤を用いて蒸散・吸水量の同時計測を行うことにより、両者の瞬間流量の計測が可能である。従来の秤量法と比較して、具体的な測定法を述べる。

従来の蒸散流の測定法 : 図1(a)のように、植物の生体重は、水を介して容器に直接的に加わっている。

時刻 $t=t$ のとき

植物の生体重 : G_{G0}

水の重さ (または、土壌の重さ) : G_{w0}

茎の断面積 : a

水槽断面積 : A

とすると

天秤の指示値 : $W_0 = G_{w0} + G_{G0}$

時刻 $t=t + \Delta t$ のとき

吸水量の重さ : Δw_a

蒸散量の重さ : Δw_t

とすると

天秤の指示値 : $W = (\text{水の重さ}) + (\text{植物の重さ})$

$$= (G_{w0} - \Delta w_a) + (G_{G0} + \Delta w_a - \Delta w_t)$$

$$= W_0 - \Delta w_t \quad \text{----- (1)}$$

$$\text{但し、} \Delta w_a = \rho g (A - a) \Delta x \quad \text{----- (2)}$$

蒸散流量 $\Delta w_t / \Delta t$ は、(1) 式より、

$$\Delta w_t / \Delta t = (W_0 - W) / \Delta t \quad \text{----- (3)}$$

それゆえ、天秤の重量減より、蒸散流量は測定できる。吸水量は(2)式より算出できるが、土壌の場合を含め、瞬間測定や長期間測定が困難である。

提案する蒸散流・吸水量の測定法

[水栽培の場合]

図 1 (b) のように、水の重さと植物の重さをそれぞれ 2 台の天秤で同時測定するものである。ただし、浮力の補正は検討しなければならない。

水槽の重さ測定用天秤の指示値： W_1 、植物の生体重測定用天秤の指示値： W_2 とする。

時刻 $t=t$ のとき

$$W_{10} = G_{w0} + \rho g a x_0$$

$$W_{20} = G_{G0} - \rho g a x_0$$

時刻 $t=t + \Delta t$ のとき

$$W_1 = (\text{水の重さ}) + (\text{浮力}) = (G_{w0} - \Delta w_a) + \rho g a (x_0 - \Delta x)$$

$$= W_{10} - \Delta w_a - \rho g a \Delta x$$

$$= W_{10} - \Delta w_a (1 + a / (A - a))$$

$a / (A - a) \ll 1$ であるから、

$$W_1 \doteq W_{10} - \Delta w_a$$

それゆえ、吸水流量は

$$\Delta w_a / \Delta t \doteq (W_{10} - W_1) / \Delta t \quad (4)$$

$$W_2 = (\text{植物の重さ}) - (\text{浮力}) = (G_{G0} + \Delta w_a - \Delta w_t) - \rho g a (x_0 - \Delta x)$$

$$= W_{20} + \Delta w_a (1 + a / (A - a)) - \Delta w_t$$

$$= W_{20} + W_{10} - W_1 - \Delta w_t$$

ゆえに、

$$W_1 + W_2 = W_{10} + W_{20} - \Delta w_t$$

蒸散流量は、浮力の補正は必要とせず

$$\Delta w_t / \Delta t = \{(W_{10} - W_1) + (W_{20} - W_2)\} / \Delta t \quad (5)$$

(4), (5) 式から、蒸散流量、吸水流量の同時測定が可能である。実際、浮力の影響は無視できるので、天秤 1 では水の重量変化、天秤 2 では植物の生体重変化を測定していることになる。

[土壌栽培の場合]

土壌の存在は、前記の植物を吊り下げ生体重を計測する方式は意味がなく、 W_1 は吸水ではなく蒸散量に対応する。

土壌の場合も、吸水、蒸散の同時測定を行うため、土壌を含む根部全体を容器に入れ、水槽に浮かせる前記と同様な方式で測定が可能である。この場合、容器が大きくなるため、吸水量に対し、浮力の影響を考慮せねばならない。環境変化の過渡応答では、容器内の土壌の水分濃度が時間的に変化するため本手法は用いられないが、定常応答の測定は可能である。一方、蒸散量の計測は、土壌水分濃度変化によらず、二つの天秤の和から求められる。一般に、水栽培では、水の環流や養分・酸素の添加が必要であるため、長時間測定では根の呼吸作用を阻害し、植物の弱りが見られる。土壌を用いて同時測定を行う本方法では、長時間測定が可能である。

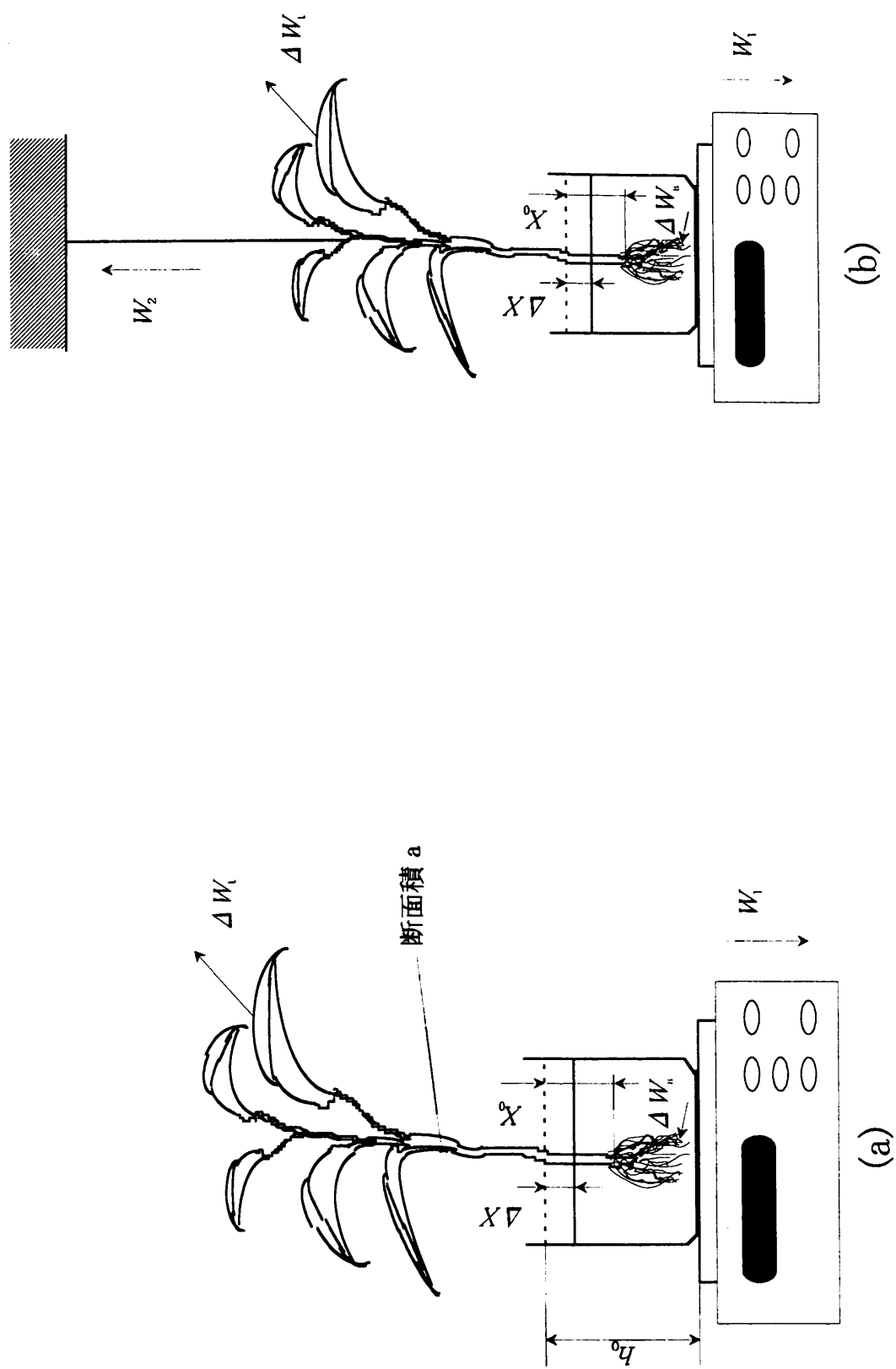


図1 蒸散, 吸水量測定法説明図

3. 2 光照度・気温のステップ変化に対する吸水・蒸散量の過渡および定常応答

(1) はしがき

吸水量や蒸散量の環境変化に対する応答や流量脈動の現象を知り理解することは、植物生理の観点や園芸・農業の関わりから重要で興味あることである。前章で述べた2台の電子天秤による計測法を用いて、照度や気温などの環境変化に対する吸水量および蒸散量の応答および定常応答を調べた。

(2) 実験装置および実験方法

蒸散・吸水量測定装置と供試植物：装置概略を図1に示す。恒温槽内はエアコンにより温度制御ができる。照度は、天井の電球形蛍光灯10個の点灯個数と植物からの距離を変化することにより調整可能である。電子天秤は2台を用い、天秤Aに水の入った水槽を乗せ植物根部を水槽に入れ、水重量（吸水量）を測定する。植物は天秤Bに乗せたスタンドに固定し、植物の生体重を測定する。なお、水槽表面には植物油を浮かせ、水槽水の蒸発散を押さえた。なお、蒸散・吸水量の測定に当たり、土壌で栽培中の植物を水槽に入れてから、流量が定常となる5時間後から測定を開始した。照度は1000～20000 ルックス、気温は20℃～33℃の範囲で実験を行った。

植物の根部の静水圧の影響を調べる場合は、図2のように供試植物根部を密封した小型容器に入れ、その容器をチューブを介し外部水槽と連結することにより根部の静水圧を変化させた。外部水槽の重量の計測から、吸水量が測定できる。

供試植物は、蒸散量はシソ科「スイートハーブメキシカン」を用い、図2の装置では「スイートハーブメキシカン」、「千両」を用いた。それらの植物の体長、根長さ、重量、葉の表面積を表1に示す。

流量 Q は、電子天秤A、Bのある時間の読みを W_{A0} 、 W_{B0} とし、 Δt 時間後の読みを W_A 、 W_B とすれば、蒸散および吸水流量は次式で与えられる。ただし、茎断面積は水槽表面積に比べて小さいので、吸水量測定における浮力の影響は無視できる。

蒸散流量 : $\{W_{A0} + W_{B0} - (W_A + W_B)\} / \Delta t$

吸水流量 : $(W_{A0} - W_A) / \Delta t$

なお、天秤 2 台の測定値 W はパーソナルコンピュータで自動計測した。

(3) 実験結果と考察

照度、気温変化に対する蒸散、吸水量の応答：植物を土壌から水中へ植えかえると、蒸散量および吸水量は減少する。また、植物の弱りも進行する。図 3 に、2 体の植物に対し、照度 1,000 ルックス、気温 30℃における経過時間と蒸散流量および吸水流量の関係を示す。植物を土中から水中へ移す直後、蒸散量、吸水量とも急激に上昇し、その後、減少し始め、5 時間程度ではほぼ一定値を示している。そこで、環境変化に対する蒸散・吸水量の比較に当たり、5 時間経過後、測定を行った。初期の吸水量の増加は、根部の十分な水分により生細胞の膨圧が増加することに起因すると考えられるが、吸水量の増加に伴い、蒸散量も増加することが注目される。細胞が十分に湿潤されれば、土壌での流量に留まらず約 5 時間の間、急激な流量減少が見られる。これは、根の呼吸作用の障害に原因するものと考えられる。

図 4 (a), (b) には、光照度を 1,000 ルックスから 5,000、10,000、15,000、20,000 ルックスとステップ的に変化させ、その後、1,000 ルックスに戻した場合の応答を示す。照度変化に対し、蒸散流量は吸水流量と比べ、位相が早まり、流量変化の立ち上がり、立ち下がりが急である。また、過渡状態の流量勾配は照度変化の大きさによらずほぼ一定であった。さらに、照度の増加に伴い、蒸散量の大きなオーバーシュートが見られる。吸水量のオーバーシュートは小さい。オーバーシュートの原因は照度変化に伴う葉温上昇や気孔開度の遅れに起因すると思われる。

図 5 (a), (b) に、照度変化を繰り返した場合の応答を示す。繰り返しごとに流量の差異は見られるが、基本的な違いはなく再現性はあるといえる。

図 6 (a), (b) には、温度を 20℃からステップ的に上昇させ、20℃に戻した蒸散・吸水量を示す。照度変化と同様な結果が得られた。

図 7 に、4 体の植物について定常に達したときの照度および気温に対する吸水量（≡蒸散量）を示す。吸水量は照度 1,000 Lux、気温を 20℃を基準とした相対的な吸水量の増加率を示す。植物の個体差と植物の弱りにより、かなりのばらつきが見られるが、照度および気温の上昇につれ吸水量は増加する。吸水量の頭打ちの個体も見られる。原則として、吸水量の小さな個体は吸水量の増加も小さいようである。

根の切断による蒸散・吸水量：通常の植物（根あり）の根部を切断した後（根なし）の蒸散および吸水流量応答を図 8 (a), (b) に示す。根部の切断によって蒸散量は少し増加するが、すぐに定常値に達し、切断前の蒸散値より僅かに増加する。

一方、吸水量は根の切断直後、数倍に急増し、その後、ゆるやかに減少し、根がない場合の蒸散量とほぼ等しい定常値に達する。根部の切断により根部抵抗が消滅するため、吸水量が増加し、植物生細胞に水分が取り込まれる。その結果、短期間の急激な吸水量増加がおこるが、膨圧の増加により水分移動が減少するにつれ吸水量は減少し、約 2 時間後、蒸散量とほぼ等しい一定の吸水量に落ち着く。根の切断直後の吸水流量の異常な増加は、植物内の生細胞における膨圧が吸水量の大きさによって、かなり変化することを示唆している。

過渡状態において、照度や気温上昇は葉の蒸散流量変化が吸水量を支配し、根の切断は根の吸水量増加が蒸散流量を直接支配すると考えられる。

渇水状態後の蒸散・吸水量：植物を空中に取り出し渇水状態にした後、再び水中に浸した場合の蒸散・吸水量の過渡的波形を図 9 に示す。蒸散量は前後で変化しないが、吸水量は水中に入れた後急激に増加し、約 20 分で渇水前の定常状態に戻る。吸水量の過渡的増加は、細胞内の膨圧の増加に使われるためと考えられる。

根部の静水圧ヘッドによる吸水量：根部に加えた静水圧ヘッド変化に対する吸水流量を根切断の場合と対比し、図 10 に示した。この場合、負圧の付与は植物を弱らせたので、その実験順序を示した。最初は通常の根の有る場合の実験を再現性を見ながら繰り返し、その後、根を切断した。静水圧が負圧になると、吸水量は減少することおよび根切断は吸水量を増加させる。しかし、植物の弱りがあることおよび根有りでは $h = -1.5 \text{ m aq}$, 根なしでは $h = 2 \text{ m aq}$ 付近で植物体内から根部を包むアクリル容器に気泡の流入が顕著に見られ、吸水量が急激に低下した。気泡の発生は実験装置による吸水量の読み値を大きく低減させるため、計測値の信頼性は少ない。以前のピレアを用いた実験では静水圧の減少につれ吸水量はほぼ直線的に降下したが、気泡の発生はこれを阻害している。また、根ありと根無しの場合の静水圧に対する吸水量勾配の違いは小さく、前章で述べた吸水量が零となる値から吸水圧を推定する手法はその根拠が怪しくなる。これらの原因は気泡の発生や植物の弱りに大きく関わるものと判断され、今後の検討事項である。また、供試植物の影響も考えられ、植物の選

定も重要になるものと考えられる。

(3) 結 論

- 1) 2 台の天秤を用いる瞬間測定法により、水栽培植物の蒸散流量および吸水流量の高精度な長時間同時測定を行い、環境変化に対する過渡応答を明らかにした。
- 2) 照度・気温のステップ変化に対し、吸水流量は蒸散流量に対し位相が遅れ、蒸散流量は最終定常値を大きくオーバーシュートし、その後、減少し吸水流量とほぼ一致する。
- 3) 根の切断により、蒸散量は変化は少なく微増する。吸水量は切断直後、数倍に急増し、その後ゆるやかに減少し蒸散量と一致する。
- 4) 渇水状態から通常水分状態に戻すと、蒸散流量は変化しないが、過渡状態で吸水量は急増する。
- 5) 根部まわりの静水圧の低下により吸水量は減少するが、約 1.5 m 以上の真空圧では、植物体内から空気が逆流する。
- 6) 植物の蒸散・吸水流量は個体差があり、植物の弱り・しおれにも大きく左右される。
- 7) 照度、気温の増加につれ、蒸散量および吸水量は増加する。

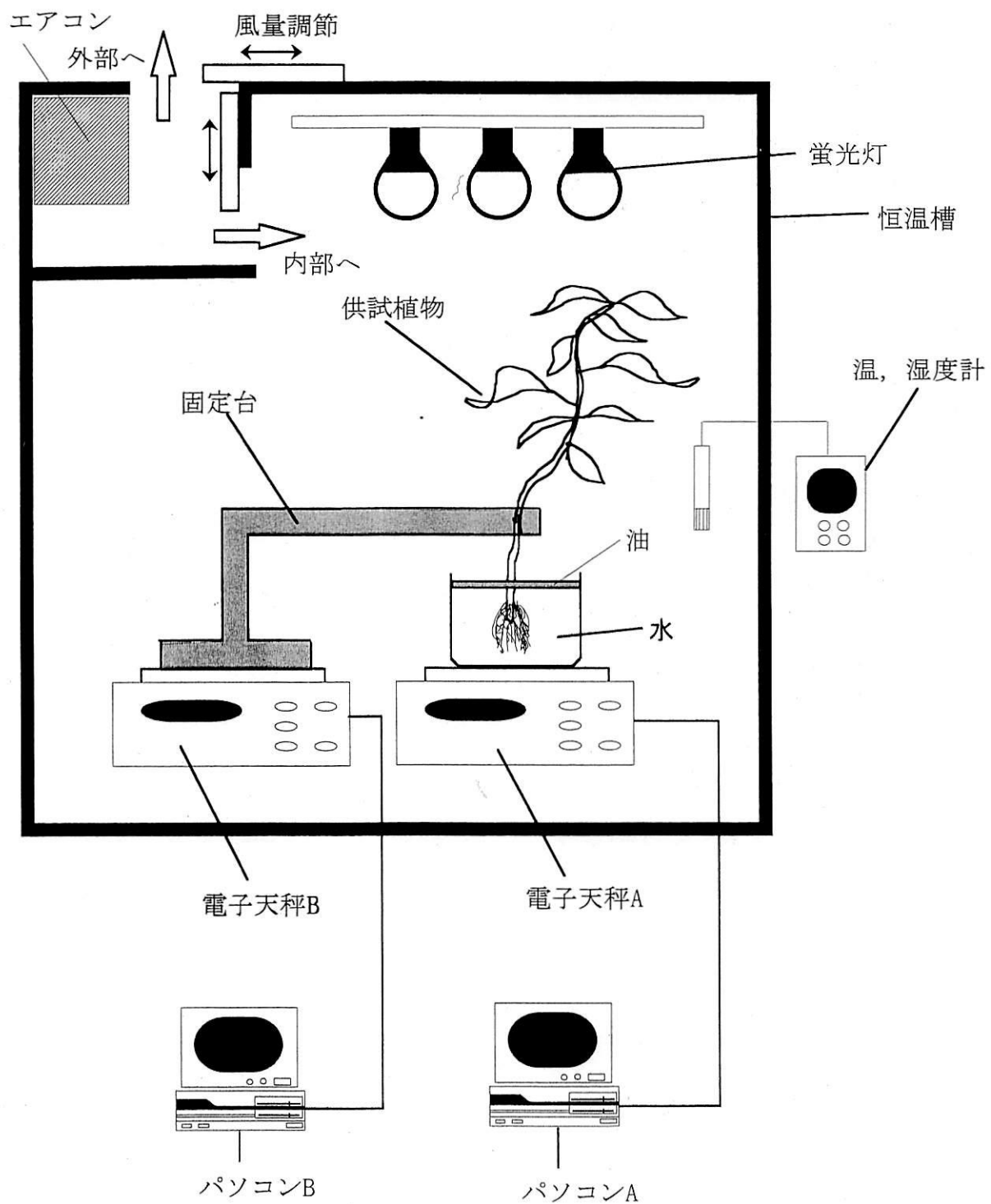


図1 蒸散量，吸水量測定装置

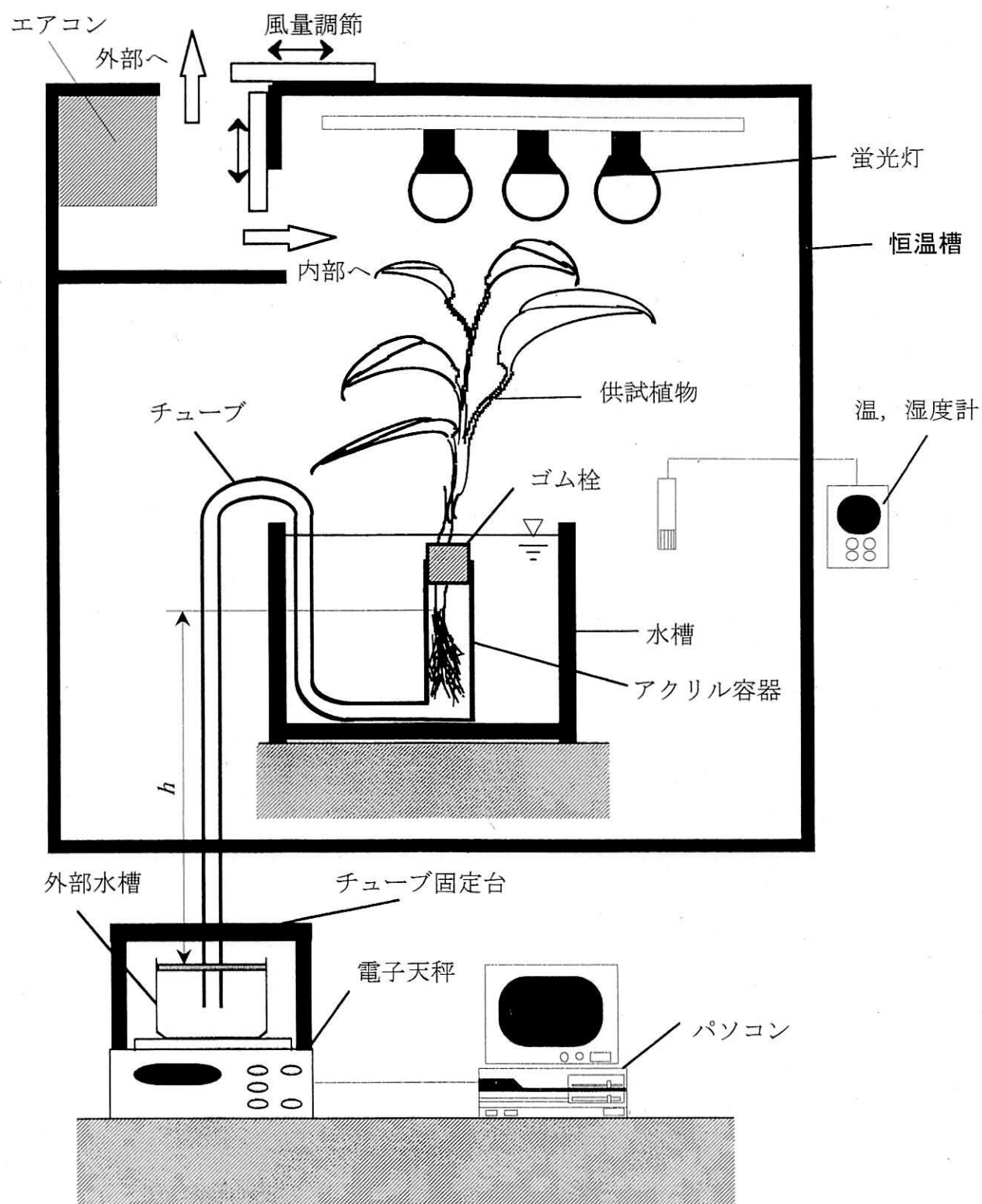


図2 加圧・減圧装置

表 1 植物の詳細

○スイートハーブメキシカン

	体長 (cm)	根の長さ (cm)	重量 (g)	葉の表面積 (cm ²)
植物 1	36	11	13.69	73
植物 2	30	10	17.33	78
植物 3	45	10	12.65	74
植物 4	37	9	11.32	76
植物 5	46	12	17.33	71
植物 6	42	10	15.22	73
植物 7	31	10	13.56	77

○千両

	体長 (cm)	根の長さ (cm)	重量 (g)	葉の表面積 (cm ²)
千両 1	23	15	19.11	318

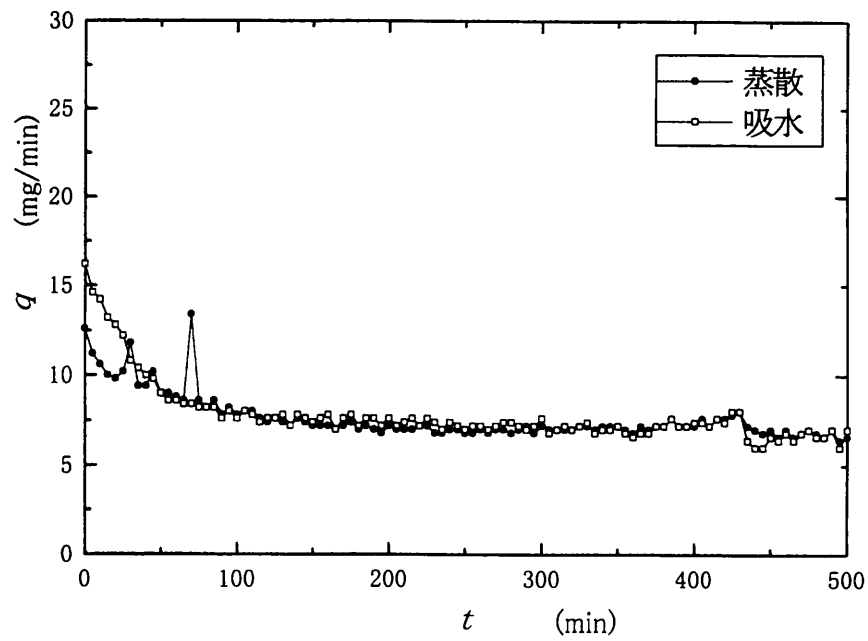


図3(a) 初期状態からの蒸散, 吸水量 (植物 2)
(照度1000Lux, 温度30℃)

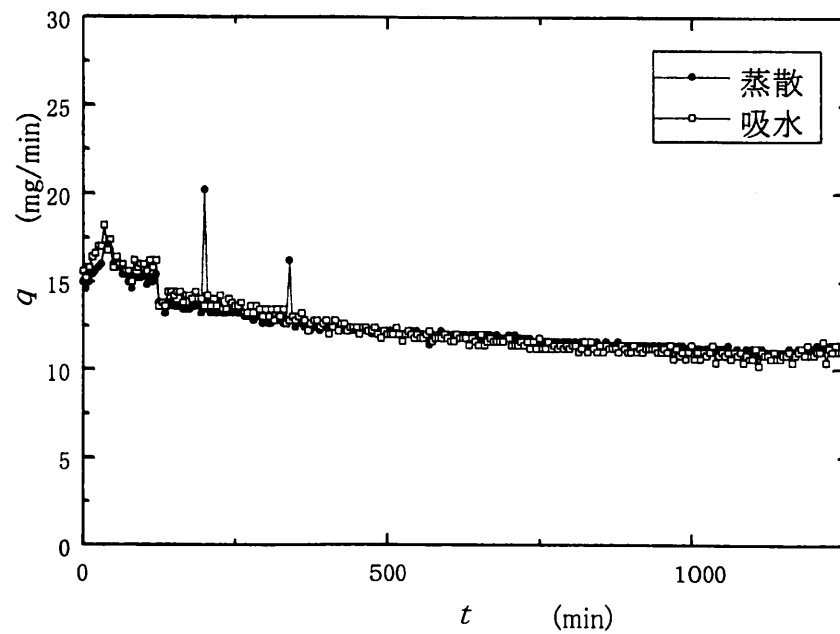


図3(b) 初期状態からの蒸散, 吸水量 (植物 3)
(照度1000Lux, 温度30℃)

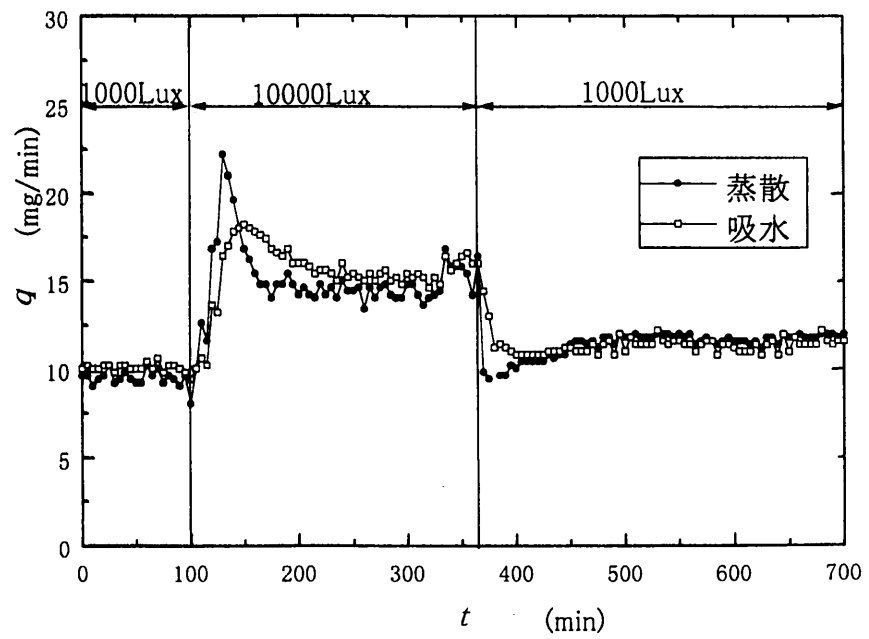
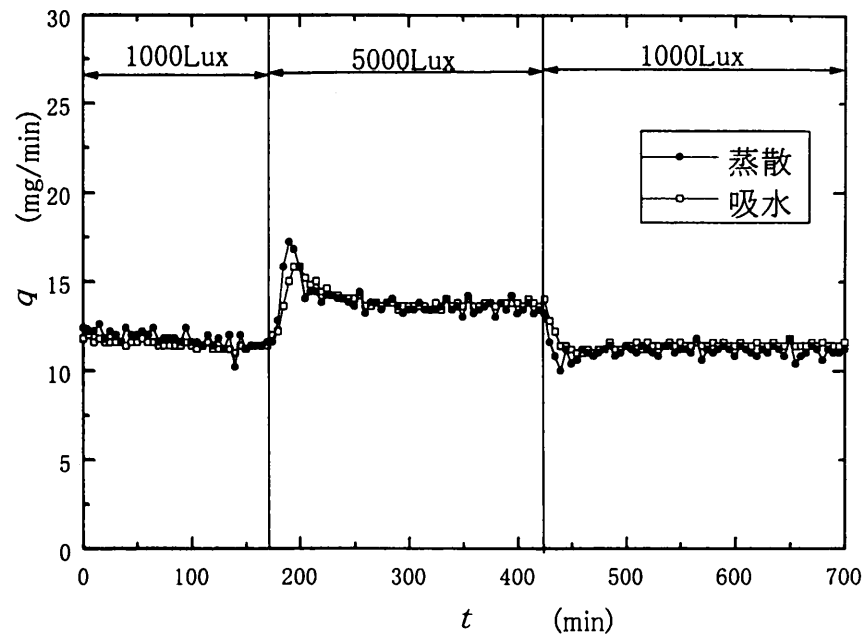


図4(a) 照度を変化させた時の蒸散, 吸水量
(植物2, 温度30℃)

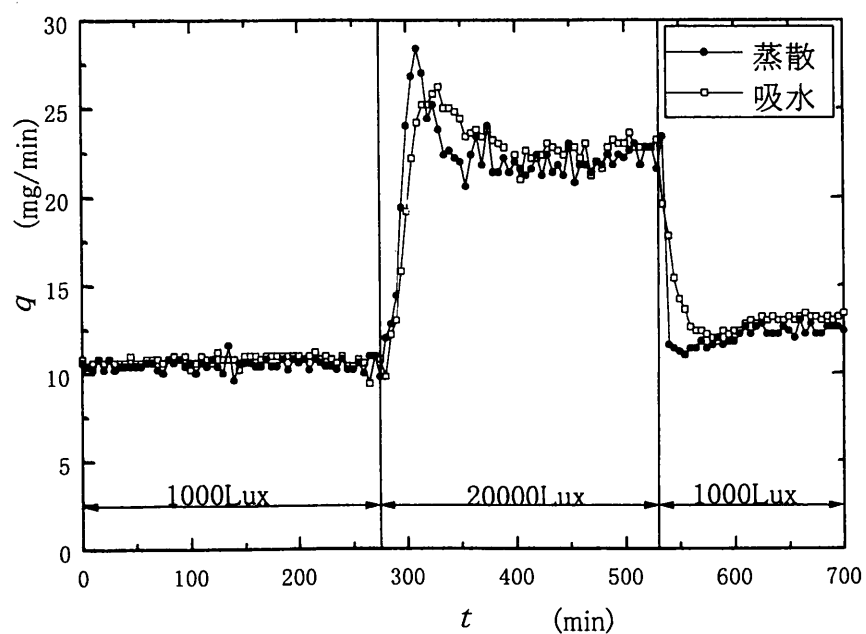
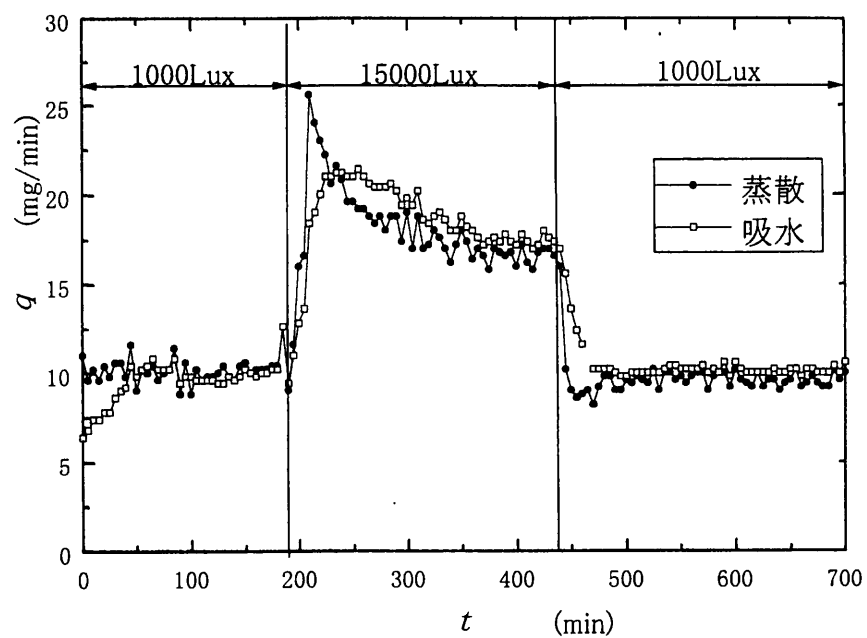


図4(b) 照度を変化させた時の蒸散, 吸水量
(植物2, 温度30°C)

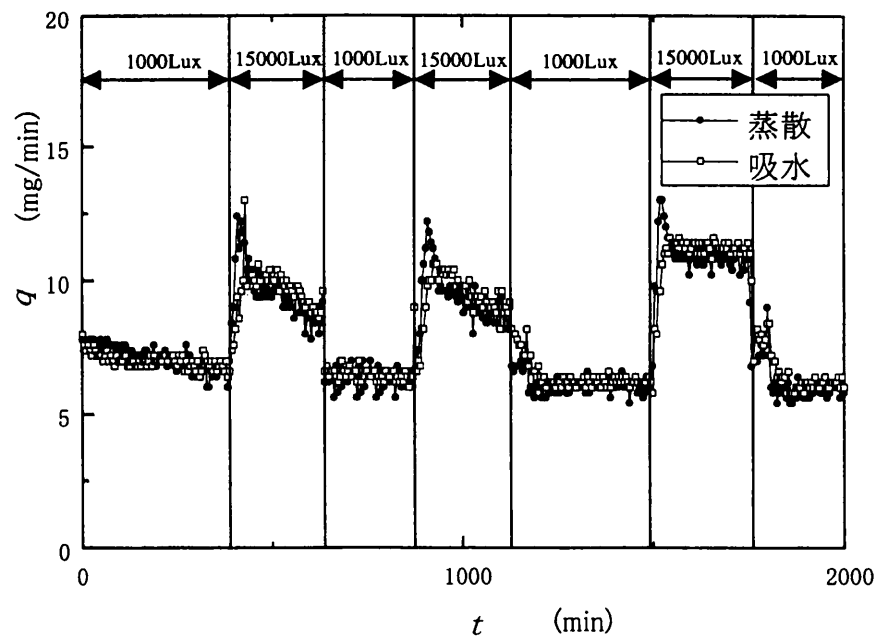


図5(a) 繰り返し照度を変化させた時の蒸散,吸水量
(植物2, 温度30℃)

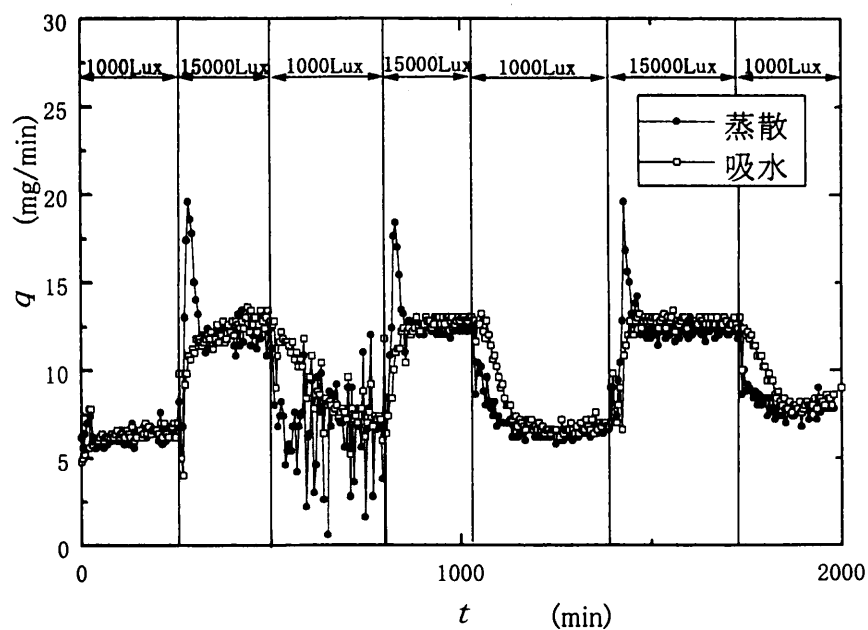


図5(b) 繰り返し照度を変化させた時の蒸散,吸水量
(植物4, 温度30℃)

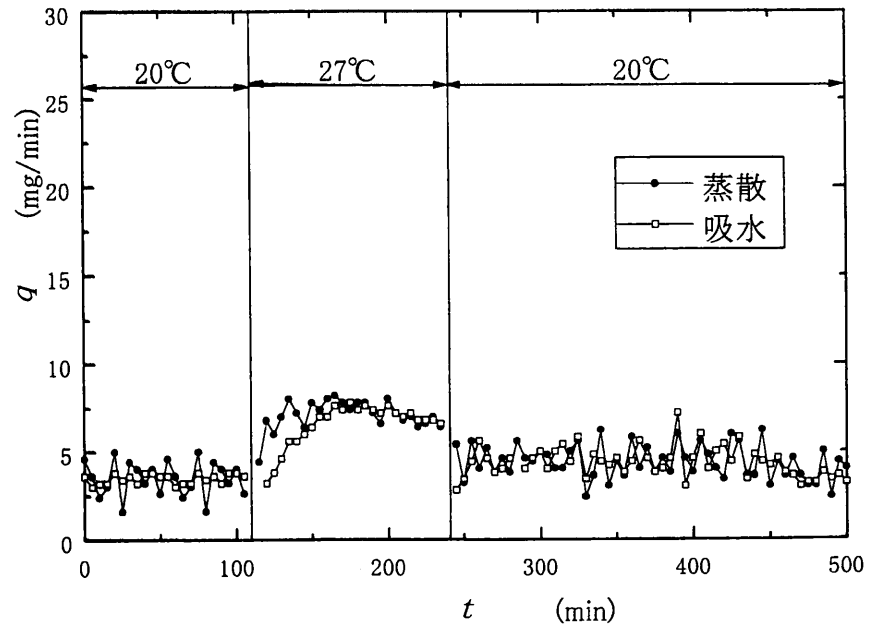
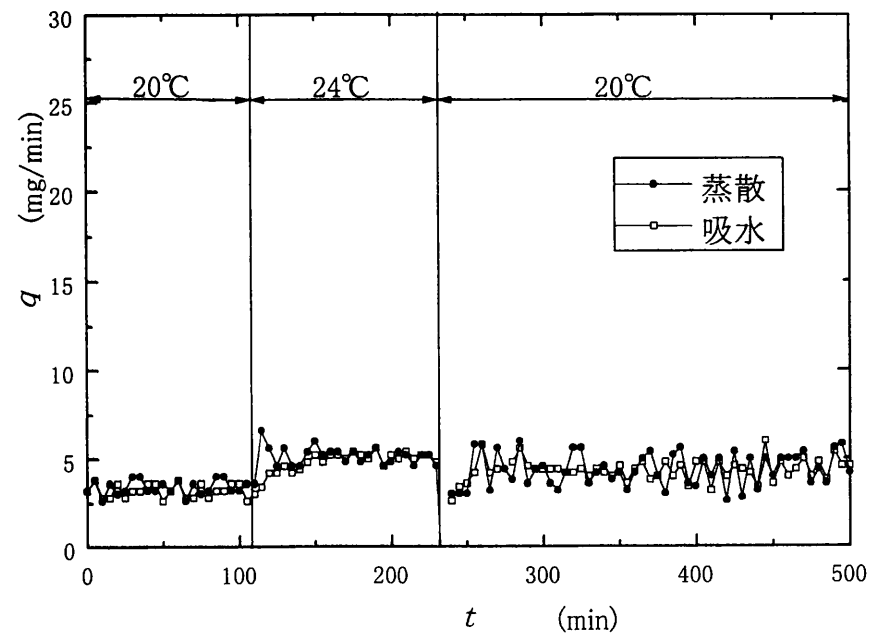


図6(a) 温度を変化させた時の蒸散, 吸水量
(植物2, 照度1000Lux)

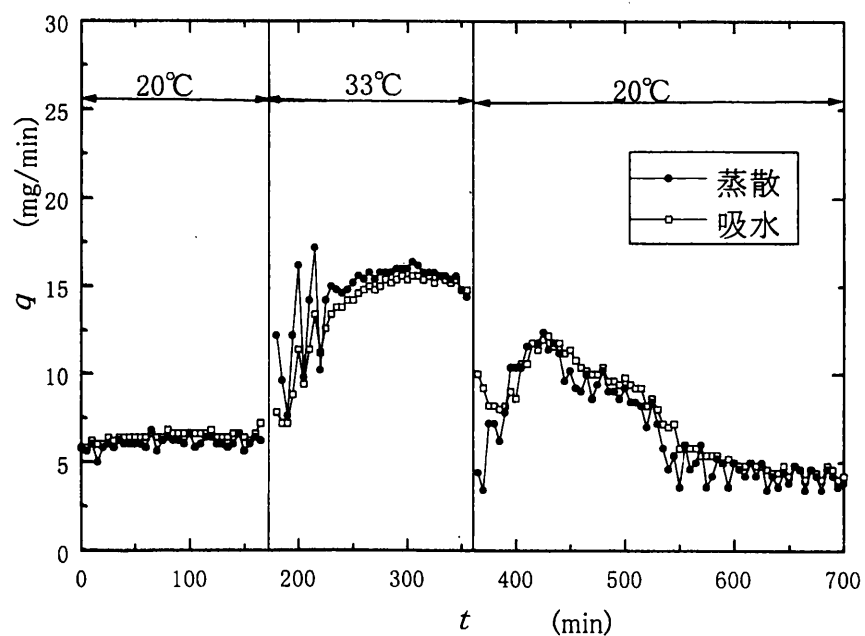
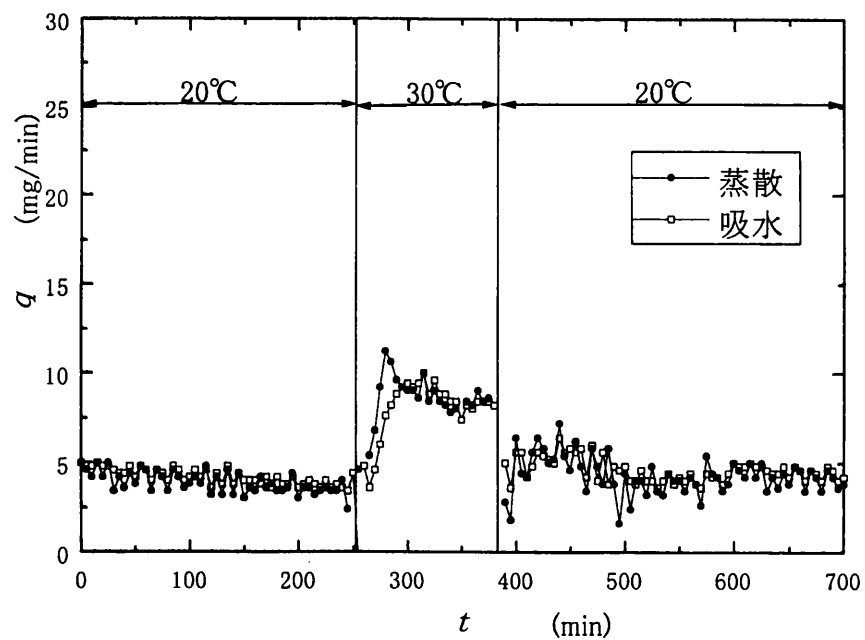


図6(b) 温度を変化させた時の蒸散, 吸水量
(植物2, 照度1000Lux)

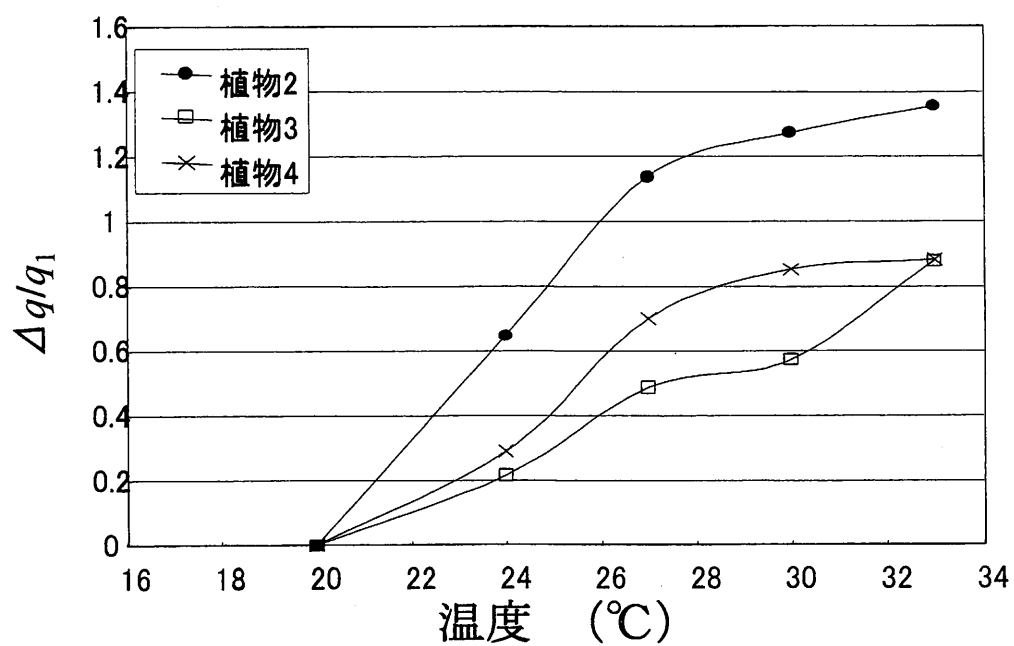
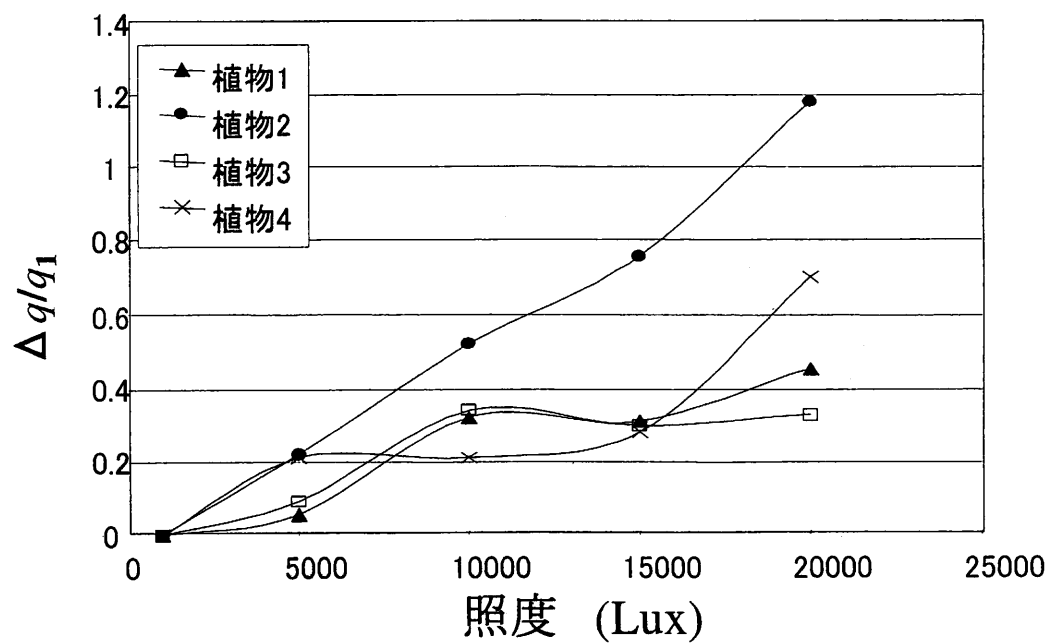


図 7 照度,温度の上昇による吸水量の増加率

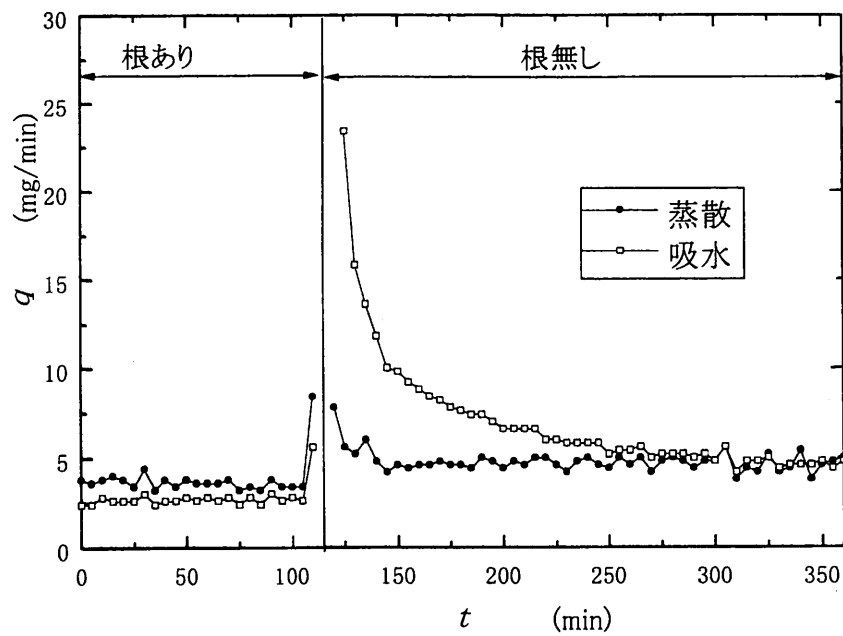


図8(a) 植物の根を切断した時の蒸散, 吸水量 (植物5)
(照度1000Lux, 温度27℃)

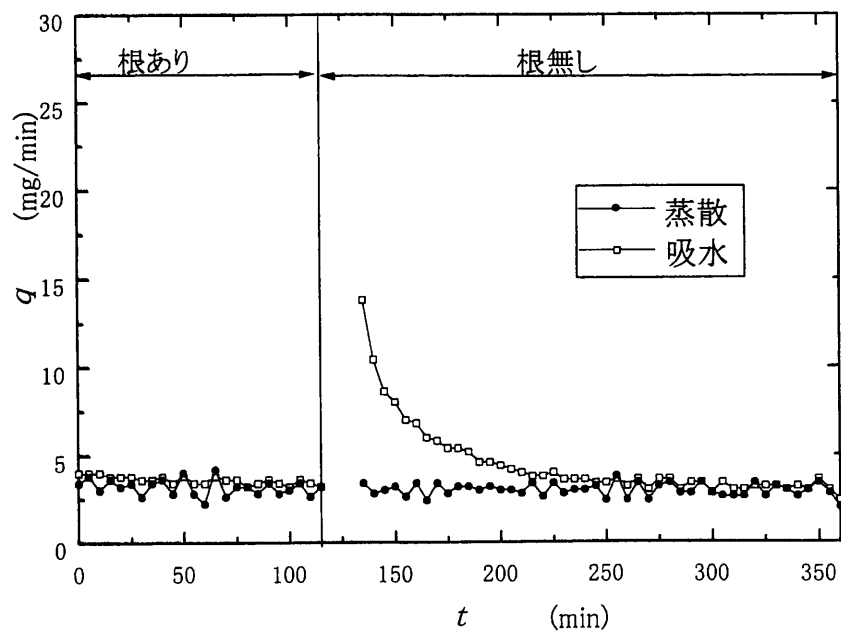


図8(b) 植物の根を切断した時の蒸散, 吸水量 (植物6)
(照度1000Lux, 温度27℃)

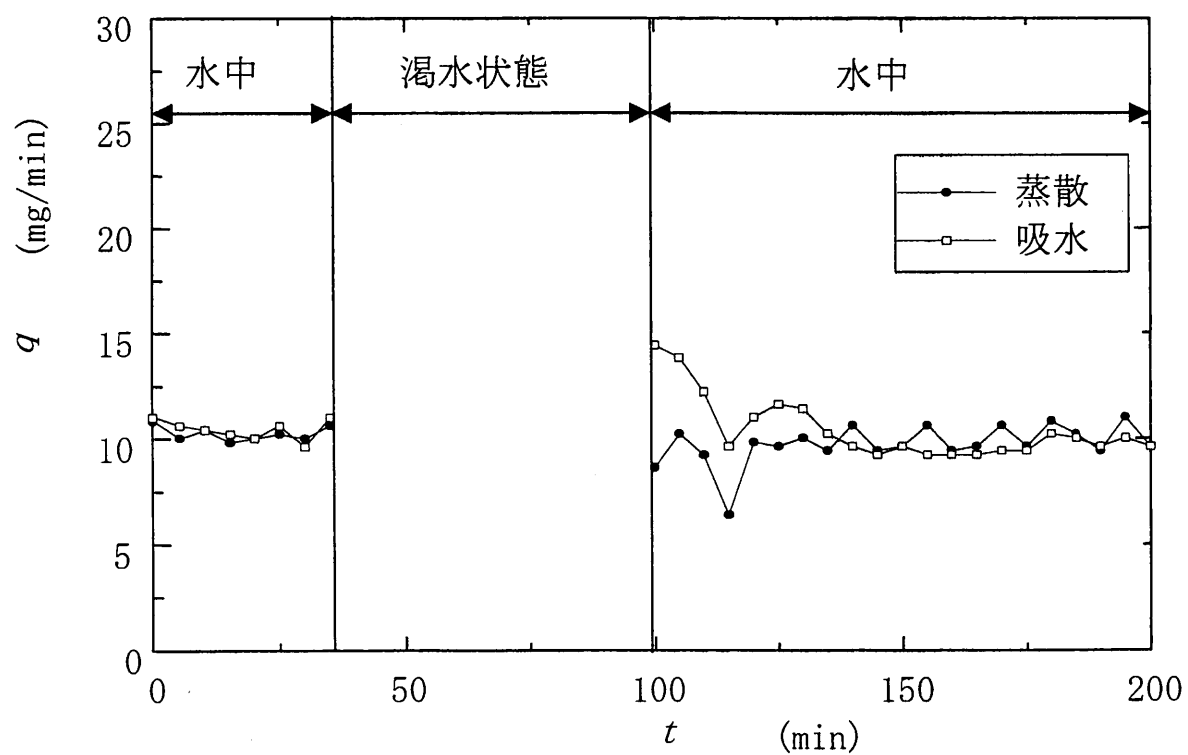
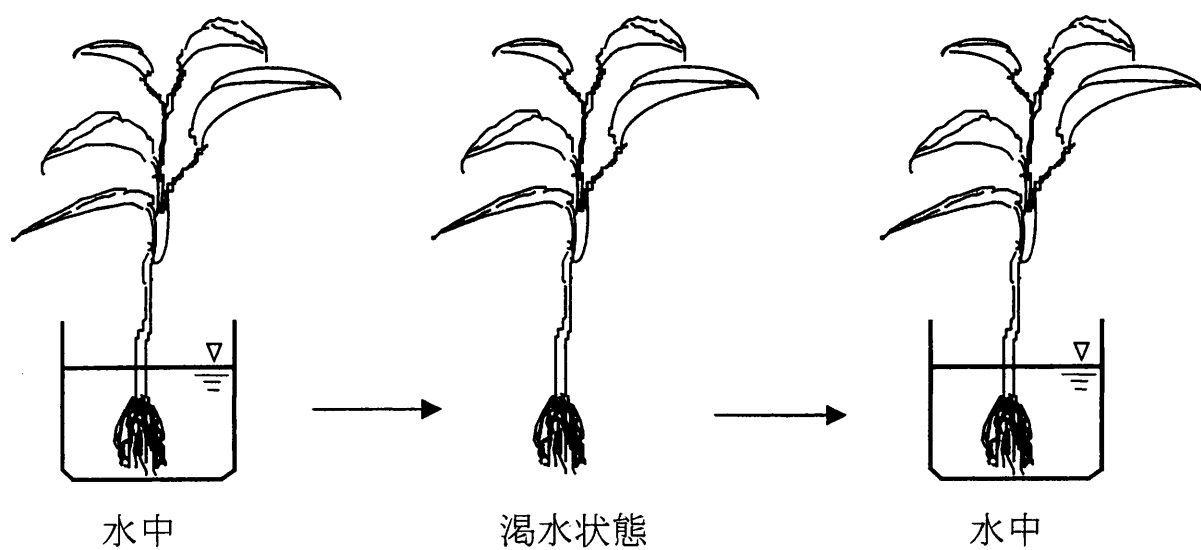


図9 渇水状態後の蒸散,吸水量 (植物8)
(照度1000Lux, 温度27℃)

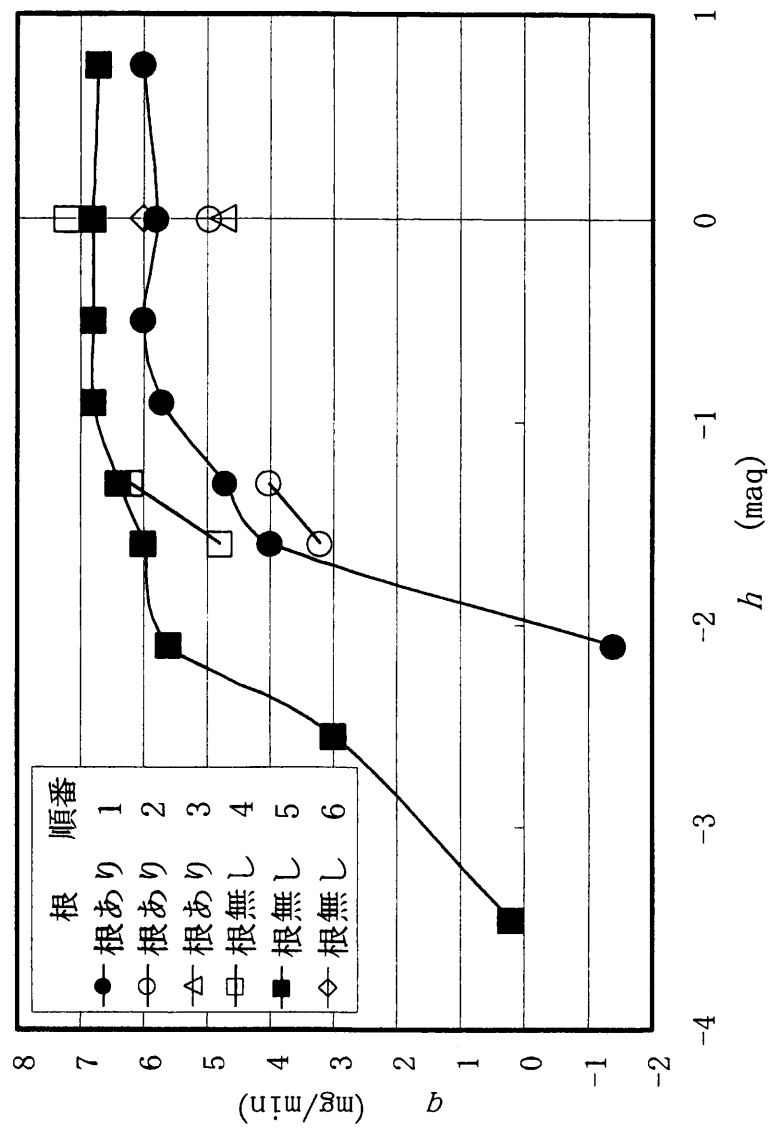


図10 根部に圧力をかけた時の水の移動量 (植物 7)
(照度1000Lux, 温度27°C)

3. 3 根部が土壌にある場合の吸水・蒸散量の測定

(1) はしがき

植物根部が水中にある場合、植物の弱りが発生するため、長期間測定や環境変化に対する蒸散・吸水量の比較は困難になる。通気性のよい土壌での実験であれば、この点は克服できる。

本実験では、根部が土壌中にある植物の蒸散量と吸水量を同時測定し、土壌と水中での差異や植物の弱りの影響を検討した。

また、供試植物として、蒸散量の測定精度向上のため大きな蒸散量を有するきゅうり（うり科）を用いた。さらに、90000 ルックスまでの高照度実験も行った。

(2) 実験装置と実験方法

実験装置概略を図1に示す。図中の装置1は前節の水中での同時計測（0～10000 Lux）、装置2は、土壌での同時計測、装置3は装置1と同様であるが、光源を高照度なためハロゲンランプに替え、熱を遮るためランプと植物間に水槽を設置してある（10,000～90,000 Lux）。

装置2を用いる土壌の計測では、植物を植えた土壌ごと容器に入れて恒温槽上部から吊り下げ、容器の底部を天秤Aに乗せた水槽に浸し、布を通して植物の吸水が可能としたものである。吊り下げ荷重は天秤Bで測定する。ただし、吸水流量は、容器の断面積が大きいので、浮力の補正が必要である。本装置では植物の弱りも少なく、自然の状態に近い測定が可能であるが、土壌中の水分量が一定でなければ吸水流量測定に誤差を与える。ただし、天秤A、Bの読み値の和の時間的変化率から算出する蒸散量は土壌水分量が変化しても正しい蒸散量を与える。

供試植物として、蒸散量が大きいことから、きゅうり（うり科）を用いた。

(3) 実験結果と考察

照度一定の場合の蒸散、吸水量：照度が1,000 Luxにおいて、きゅうり根部が水中にある場合を図2、土壌中にある場合の蒸散、吸水流量波形を図3に示す。

水中の場合、土壌から水中に入れた測定開始時は吸水量、蒸散量は若干増加し、その直後に急激な減少を始め 300 分経過後ほぼ一定値となる（300 分という値はスイートハーブメキシカンでも同じ値であることは興味深い）。約 1,500 分経過までは減少傾向にあり、蒸散・吸水量はほぼ同一値を示している。しかし、それ以後は吸水量の減少が大きくなり、蒸散量を大きく下回り、植物はしおれが始まり弱ってくる。2,500 分後には、蒸散量、吸水量は測定開始よりかなり低い値で一定値になった。このときの植物は、完全にしおれた状態である。

一方、図 3 に示す土壌中の場合、植物の弱りは見られず、時間経過しても蒸散量、吸水量とも減少しない。水中の場合と比較して、土壌中の場合は吸水量は蒸散量より大きく、植物の成長が盛んである。水中の場合で 1,500 分までの範囲のしおれがない場合、主に根の呼吸作用の障害により吸水量が低下したと思われるが、土壌中と比べ同程度の吸水量をもつのに関わらず生命活動が弱いといえる。

また、土壌中の場合、蒸散流量は 1 日、吸水流量は約 1 時間の脈動周期を示した。土壌中のミネラルや有機養分、根の呼吸作用が豊富で、蒸散作用が活発な場合、このような脈動が見られるようである。この脈動発生の条件と蒸散、吸水量の関連について、本同時計測法を用いて、さらに検討の予定である。

照度のステップ変化による蒸散、吸水量：1000 Lux から 10000 Lux への繰り返しの照度変化の応答を、図 4 に水中、図 5 に土壌中の場合を比較して示した。図 5 では、吸水量は過渡的に土壌中水分含有量が増加するため計測不能なため、蒸散量のみを示した。

両図を比較すれば、根部が水中にある場合、1,000 Lux を保つ時間の長さにかかわらず、照度上昇に対し同一の蒸散、吸水量値を繰り返して示す。一方、土壌中の場合、1,000 Lux の時間間隔が長ければ同一の蒸散量を示すが、短ければ高照度における元の値に復帰せず、小さな蒸散量を示した。また、定常に達した後も蒸散量は低下する。この原因として、同化作用が強く蒸散量が多い土壌中の場合は、照度が 10,000 Lux 程度以上になると、同化作用によるグルコースの転流が追い付かず、逆に同化作用を障害する結果、蒸散作用が低下するためと考えられる。10,000 Lux 以下の低照度の時間が長ければ、転流が可能であるため、続く照度増加に対し蒸散量は復帰することになる。高照度における蒸散作用の障害は、以下に示す高照度実験で確かめられた。

高照度における蒸散量：図 6 に、ステップ的に 1,000 Lux から 50,000 Lux へ

照度を変化した場合の蒸散流量の応答を示す。蒸散量の明瞭なオーバーシュートが観測された。図 7 に定常に達した時の照度に対する蒸散量増加率を示す。20,000 Lux 付近までは照度に比例して蒸散量は増加するが、それ以上に照度が増加すると蒸散量の増加率は飽和ないし低下する。これは同化作用の低下に起因するものと思われる。

(3) 結 論

- (1) 土壌中の植物の蒸散・吸水量の重量法による同時測定法を提案した。但し、吸水量の測定は、土壌水分含有量が変化する場合には用いられない。
- (2) 植物根部が水中にある場合と土壌中にある場合について比較し、土壌中では、吸水流量は蒸散流量より大きく、また、流量脈動が発生しやすいことを示した。
- (3) 高照度において、蒸散流量の飽和ないしは勾配低下が見られる。高い蒸散量を維持するには、その前の低照度の長い時間を必要とする。

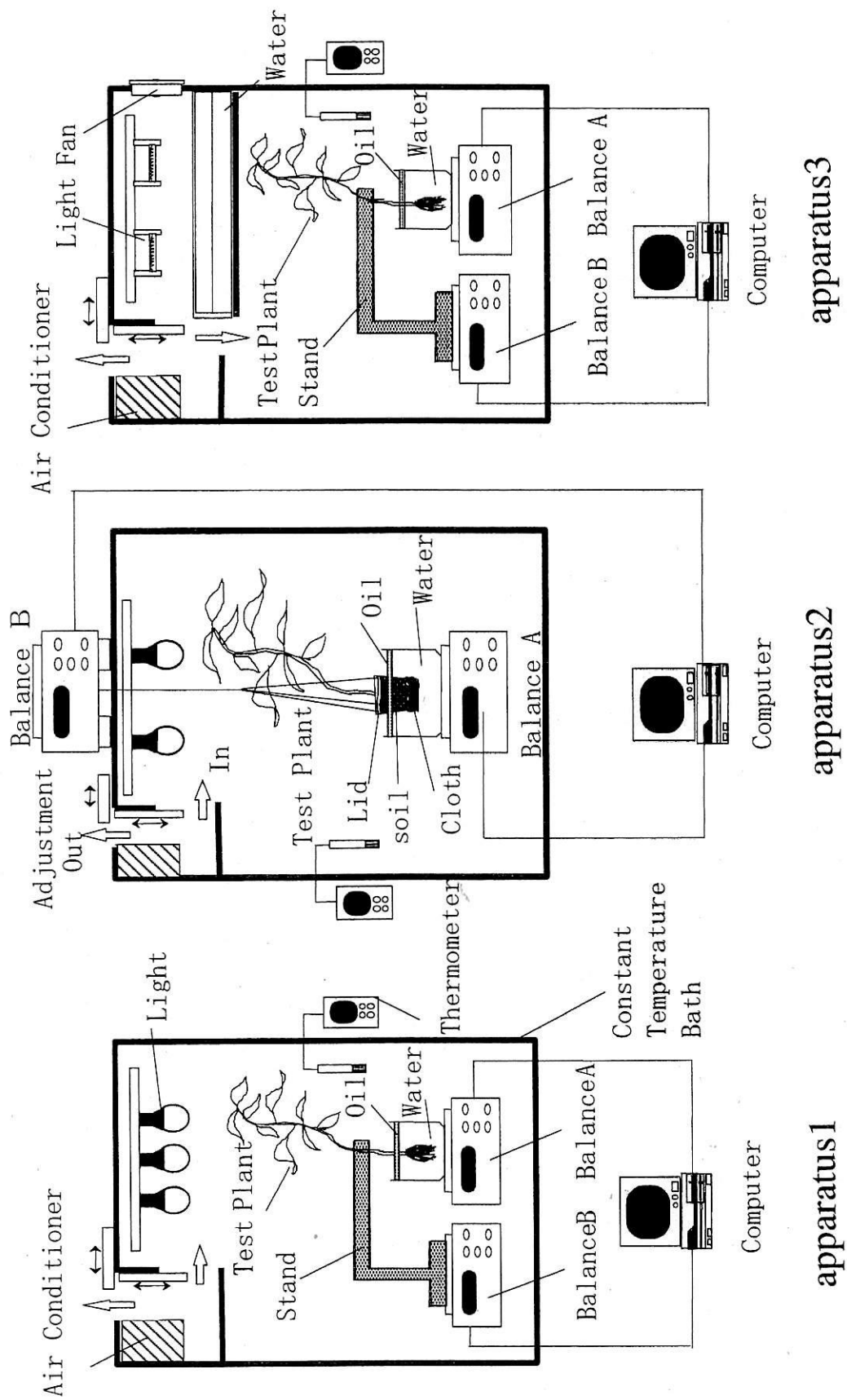


Fig.1 Schematic of experimental apparatus

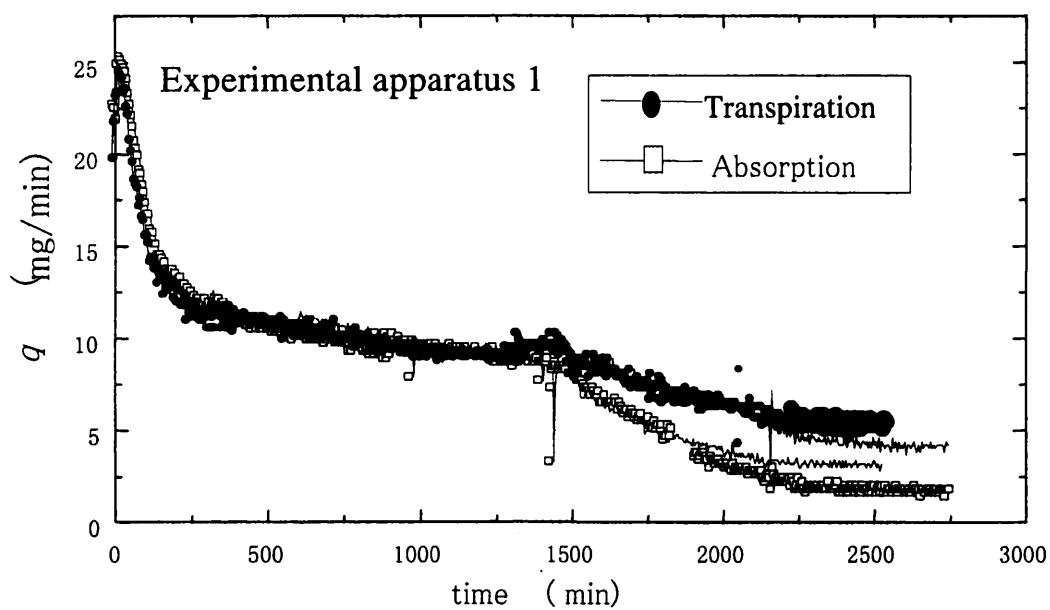


Fig.2 Variation of flow rate (root in the water)

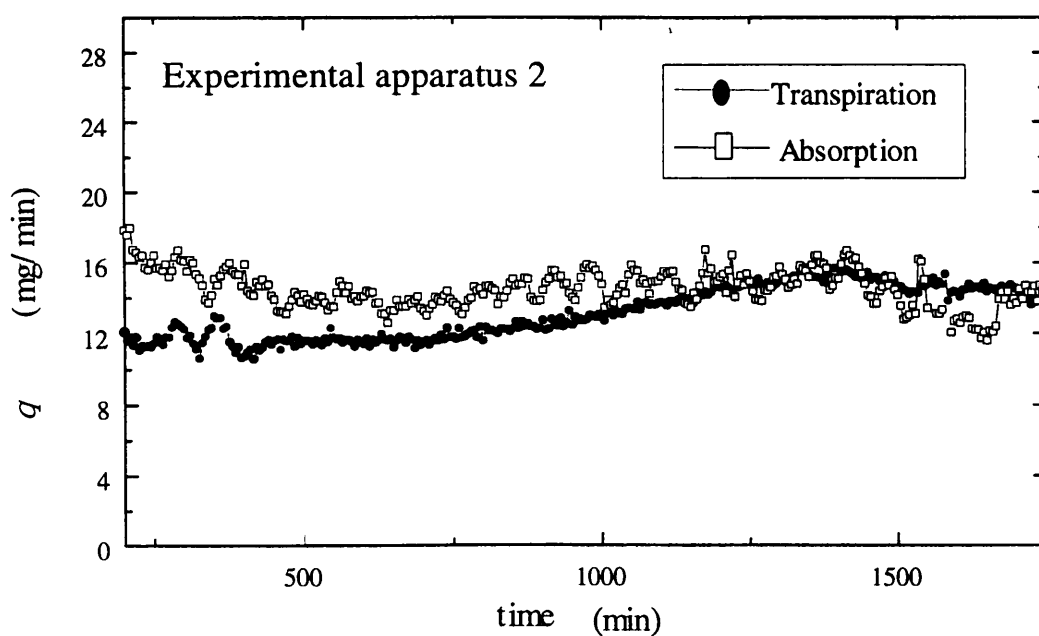


Fig.3 Variation of flow rate (root in the soil)

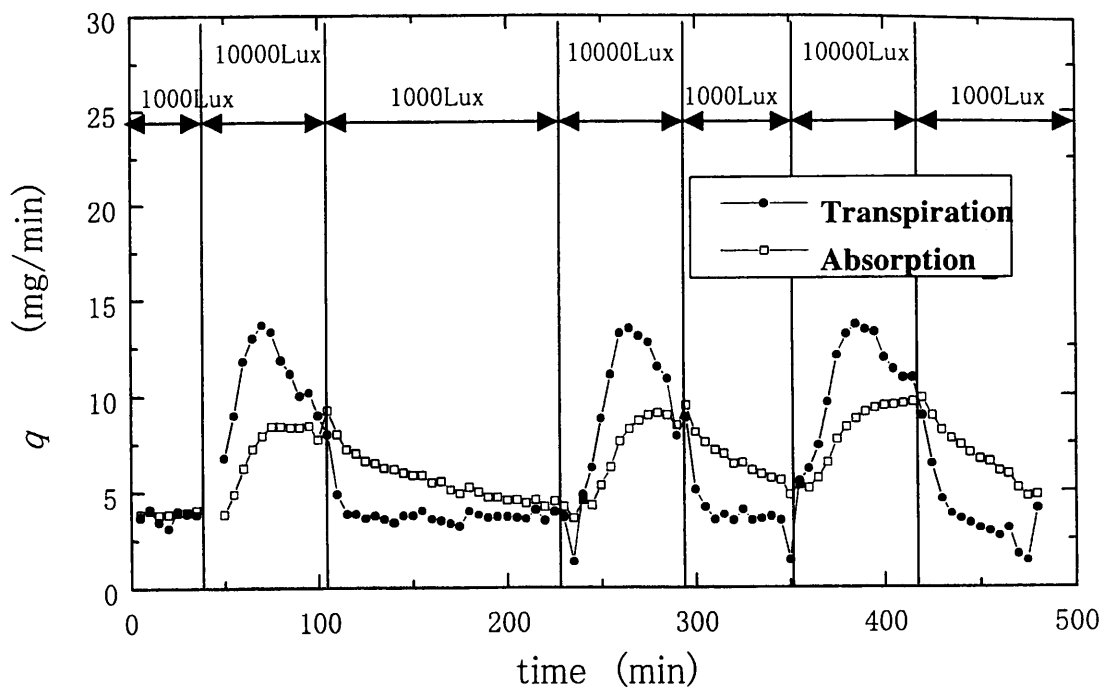


Fig4 Flow rate at repeated illumination measured by apparatus1

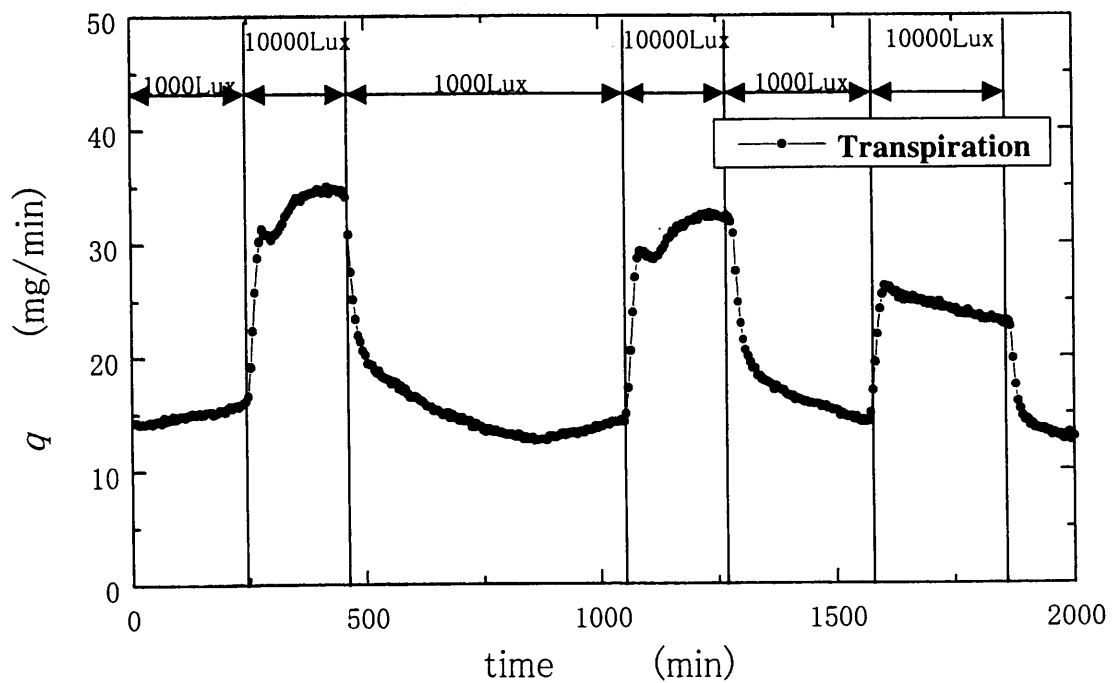


Fig5 Flow rate at repeated illumination measured by apparatus2

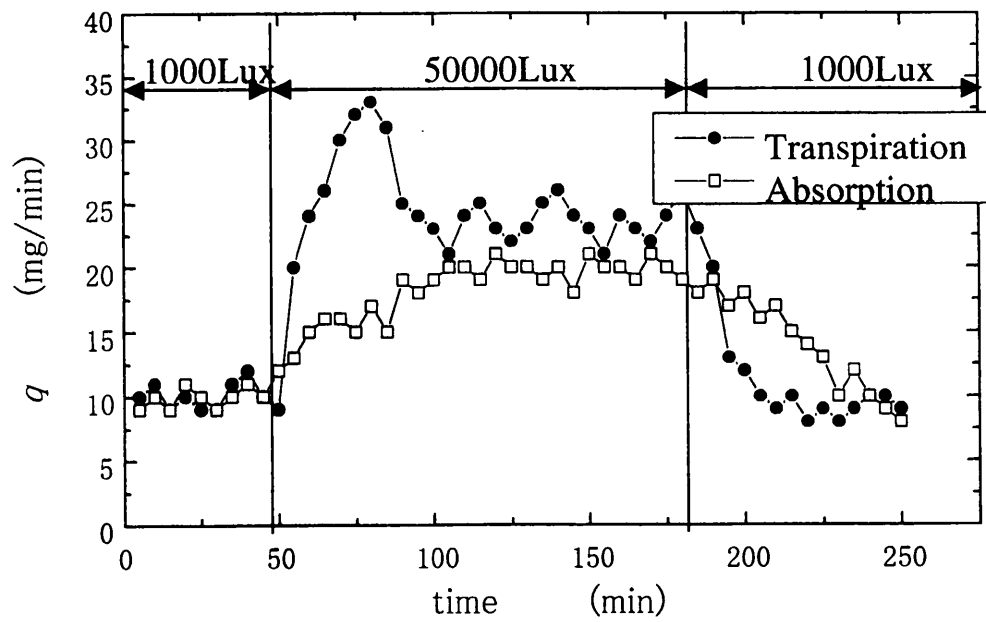


Fig6 Flow rate at high illumination measured by apparatus3

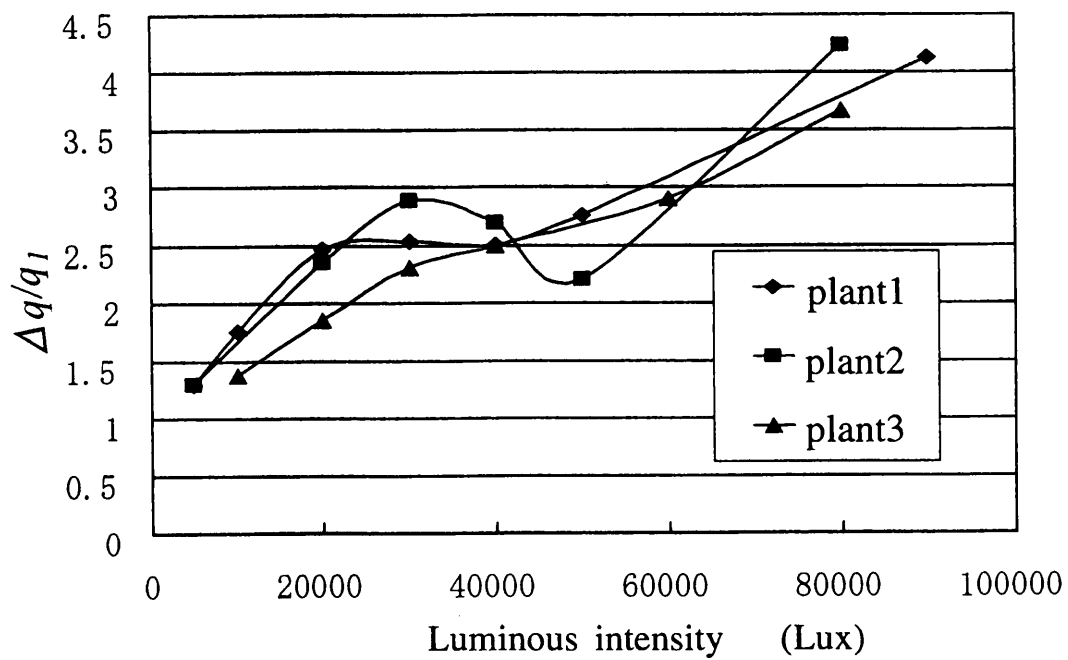


Fig7 increment of flow rate, $\Delta q/q_1$ vs. luminous intensity