

砂丘土壌における多量要素の供給欠除が ヒマワリの蒸散量に及ぼす影響

長井武雄*・藤山英保*・磯田英夫*

The Effect of Deficiency of Macroelement on the Transpiration of Sunflower Grown on a Sand Dune Soil

Takeo NAGAI,* Hideyasu FUJIYAMA* and Hideo ISODA*

Summary

The relation between the inorganic nutrient contents of leaves and the transpiration rates in sunflowers (*Helianthus annuus* L. cv. Large Russian) grown on sand dune soils which were deficient in nitrogen, phosphorus, potassium, calcium and magnesium respectively was determined by a pot experiment.

As compared to the total transpirations (g H₂O/pot), which were measured for 48 hours from the 30th of September, complete supply of fertilizer and -Ca were largest; -P was second; next in order were -K, -Mg, and -N. They were arranged in ascending order of the leaf area or the shoot dry weight. The rates of transpiration (g H₂O/dm²), however, were larger in the plants inferior in shoot dry weight.

The transpiration rate was given by

$$Y = -0.35N - 0.31P_2O_5 - 0.65K_2O + 2.63CaO - 4.17MgO + 54.88$$

(R² = 0.8559)

where, N, P₂O₅, K₂O, CaO and MgO = accumulated amounts (mg/dm²) of nitrogen, phosphoric acid, potash, lime and magnesia in the leaf, respectively.

緒 言

砂丘畑で水管理の適正を期するためには、適切を
欠く施肥あるいは水管理によってもたらされる作物

の栄養状態が、さらに其後の水消費量にどのよう
な影響を与えるかを検討することも必要である。

このような考えから、前報⁹⁾ではポット試験によ
って砂丘畑土壌にヒマワリを栽培し、これにチッソ

*鳥取大学農学部作物栄養学研究室

*Laboratory of Crop Nutrition, Faculty of Agriculture, Tottori University

(N), リン(P), カリウム(K), カルシウム(Ca), マグネシウム(Mg)などの無機要素をそれぞれ4段階のレベルで施用して、これによる葉中の無機要素集積量と乾物重量当たりの水消費量との関係について検討した。その結果は、葉中の要素濃度(乾物%)と蒸散速度との間には密接な関係のあることが認められた。晴天の日中(最高気温、27.3℃)に蒸散速度が測定されたが、その値は葉中NやCaO含有率が高く、MgO含有率が低い葉で大きかった。したがって、Mg無施用区はP不足区とともに地上部重/蒸散速度・比が著しく低下していた。このことから、MgはPの場合と同様に不足すると蒸散量測定の時点において現生育を維持するのに必要とされる水分量が他の区より多く、これらの区の乾物生産に対する水の効率は低いものと推定された。しかし、Pの場合は別としてもMgについて言えば、このような効果は従来二、三の作物について得られている要水量^{5,15)}から予期されるものとは多少趣を異にするものである。

この供試土壌はMgのヒマワリに対する天然供給量が小さく、栽培試験においてはMgが生育の制限因子として働き、Mg不足区はいわゆる栄養ストレスを受けて乾物生産が劣ったものである。同化器官たる葉に集積する物質の質および量は栄養の供給条件によって異なるので、その条件によっては単位面積当たりの葉重にかなりの差を生ずることになる。前報⁹⁾の試験では蒸散速度を葉乾物重量当たりで表示しているので、もし、葉のMgO含有率が低くとも単位面積当たり乾物重量が小さいのであれば、単位重量当たり単位時間内に一定量の水分を蒸散するためにはより多くの葉面積を必要とし、また、もし乾物重量が大きければその面積は少なく済むはずである。

したがって、無機要素供給条件が作物の蒸散速度に及ぼす影響を比較するにあたっては、葉面積に基づいた蒸散速度についての検討もなされなければならない。

以上の観点から、本研究においては前報⁹⁾の栽培試験後、引き続きN, Pをそれぞれ生育途中から欠除する区、あるいは当初からそれぞれK, Ca, Mgを無施用とする区を設けて、再びヒマワリをポット栽培し、これらの処理が単位葉面積当たりの蒸散量に

及ぼす影響について検討した。

材料および方法

(1) 供試土壌および施肥量

ヒマワリ (*Helianthus annuus* L. cv. Large Russian) のポット栽培に供した砂丘畑土壌は前報のものと同じである。

試験区は完全、-N, -P, -K, -Ca, -Mgの6区である。完全区に対する施肥量は1ポット当たりN0.8, P₂O₅0.6, K₂O0.6, CaO0.2, MgO0.2gとし、それぞれを化学試薬(一級)のNH₄NO₃, NaH₂PO₄·2H₂O, KCl, CaCl₂·2H₂O, MgSO₄·7H₂Oで与えた。Nは1/4(0.2g), P₂O₅とK₂Oは1/3(0.2g), CaOとMgOは全量(0.2g)を基肥とし、三要素の残りはN3回, P₂O₅とK₂Oは2回に分けて、それぞれを0.2gずつを7日ごとに追肥として施用した。

-Nと-P区は当該要素量0.2gを完全区と同様に基肥のみで施用した。-K, -Ca, -Mgはそれぞれ当該要素を全く与えず、他の要素については完全区の場合と同様に施用した。

各区とも土壌4kgを5千分の1アールのポットに詰め、1980年8月21日に基肥を液肥として施用すると同時に種子4粒を播種した。発芽後に適宜間引いて1本立てとした。

(2) 蒸散量の測定と収穫物の分析法

9月30日(完全区の第16葉が展開)の午後5時から10月2日午後5時に至るまでの各処理区の蒸散量をこの間における各ポットの重量減から求めた。

各ポットの排水口からかん水が流出しはじめるまで十分の水を与え、直ちに排水口をゴム栓で閉じ、土面からの水分蒸発を防ぐためにビニール・シートで土壌表面を覆い、さらにその上に乾燥石英砂を2cmの厚さに置き、直ちにポットの総重量を測定した。ポットは日中は屋外に、降雨時および夜間はガラス室内に置き、48時間後再び重量を測定した。

同一処理を行った9ポットのうち、それぞれ3個は全葉蒸散量、他の3個は下位8葉(子葉を除く)を残して上位葉を摘み下位葉蒸散量、残り3個は下位8葉を摘み上位葉蒸散量の測定に供した。

測定期間中の気象状況は、9月30日は夜一時雨、最低気温12.3℃、10月1日は晴、日照10.1時間、最

高～最低気温22.0℃～10.6℃，10月2日は晴，日照9.3時間，最高気温22.8℃であった。

葉面積は葉長と葉幅の積 (X) と葉面積 (Y) との間に，

$$Y = 0.691X - 0.42 (r = 0.998^{**})$$

の関係が得られたので，試料葉の葉長と葉幅を測り，この回帰式を用いて算出した。

蒸散量の測定後，植物体の地上部を取獲して葉(葉柄を除く)と茎に分け，60℃で通風乾燥して乾物重を測定した。葉について乾燥物を粉碎後，ケルダール法あるいは混酸による湿式分解法によって得た分解液につき，N, P₂O₅, K₂O, CaOおよびMgOの含有率を求めた。

実験結果および考察

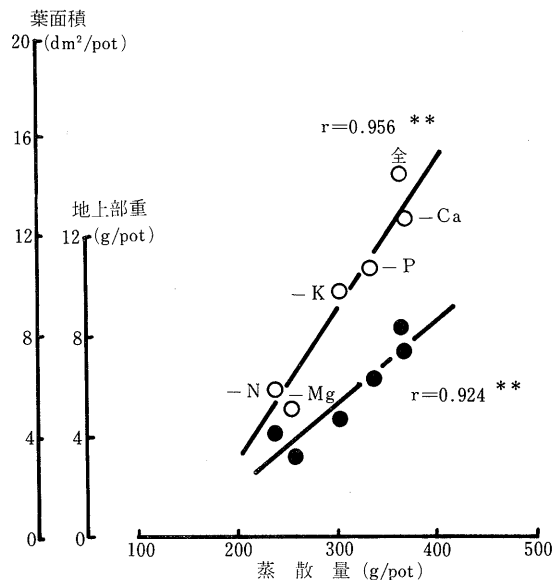
全葉蒸散量の測定によって得られた48時間1ポット当たり全蒸散量，葉面積1dm²当たり蒸散量，葉乾物1g当たり蒸散量を第1表に，また全蒸散量と地上部重および総葉面積との関係を第1図に示した。

第1表 各処理区の蒸散量および蒸散速度 (48時間)

試 験 区	蒸散量 (g/pot)	蒸 散 速 度	
		g H ₂ O/dm ² 葉*	g H ₂ O/g 葉**
完全 区	363	25.1	65.9
-N 区	240	40.1	124.4
-P 区	338	31.2	105.5
-K 区	305	30.5	102.3
-Ca 区	368	28.8	73.2
-Mg 区	253	47.6	153.0
LSD (0.05)	22	2.0	9.7
LSD (0.01)	31	2.8	13.6

* 単位葉面積当たり ** 単位葉乾物重量当たり

1ポット当たり蒸散量は240～368gであった。かん水直後の水分量を最大容水量(約25%)¹⁷⁾の80%と仮定すれば，初期しおれ点(2.5%)¹⁶⁾までの1ポット当たり4kgの土壌が保有する有効水分量は700gと



第1図 全蒸散量と地上部重および総葉面積との関係

なるから，処理期間中に34～53%が利用されたことになる。これらの蒸散量を処理区によって比較すると，完全，-Ca>-P>-K>-Mg，-Nの順となっているが，蒸散量と総面積あるいは地上部乾物重との間の相関係数はそれぞれ0.956**および0.924**と高く，水分消費が地上部の生長量に対応していることが示される。

他方，葉面積1dm²当たりの蒸散量は-Mg>-N>-P，-K>-Ca>完全となっており，地上部の生育が劣った区で大きい。また，地上部乾物1g当たりの水分消費量を求めると，-Mg>-K>-N，-P，-Ca>完全の順で，この値も-Mg区が大きくなっている。しかし，葉単位面積当たり蒸散量とこの地上部1g当たり蒸散量との関係を示した第2図によると，蒸散速度(gH₂O/dm²葉)の増大が地上部単位重量当たり消費水分量の増加に結び付いていることが分かる。

蒸散速度(gH₂O/dm²葉，あるいはgH₂O/g葉)と葉の各種無機多量要素集積量(mg/dm²葉，あるいはmg/g葉)との相関係数を第2表に示した。

5種要素のうち，いずれか2種の組み合わせで，最も高い重相関係数を示したのものについて，蒸散速度に対する重回帰を求めると，

$$Y_1 = -6.01MgO - 1.25K_2O + 79.2 \dots\dots\dots ①$$

(R²=0.8815)

$$Y_2 = -3.47MgO + 6.20CaO + 43.2 \dots\dots\dots ②$$

(R²=0.5929)

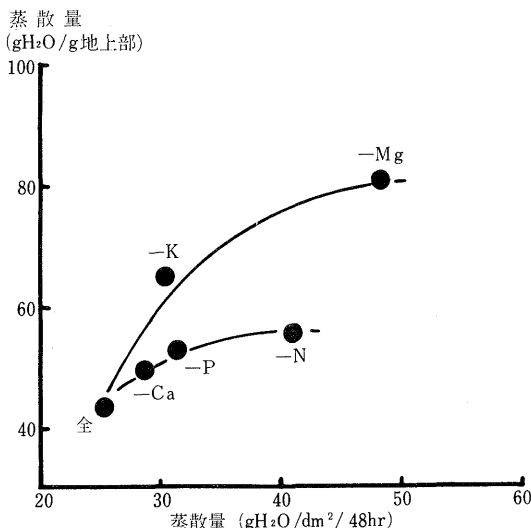
となる。

これらによれば、蒸散速度が葉面積 (Y₁) または

葉重量 (Y₂) のいずれに基づいた場合にも、MgO集積量は蒸散速度に対する制限変数として機能している。とくにY₁の場合には、重相関係数が有意水準5%における値を超えており、単位面積当たりMgO集積量が少ないと、蒸散速度が増大する傾向のあることが明らかである。

第2表 蒸散速度(Y)と葉中無機要素集積量(X)との相関係数

Y	X				
	N	P ₂ O ₅	K ₂ O	CaO	MgO
葉面積(Y ₁)	-0.863*	-0.244	0.034	0.111	-0.772*
葉乾物重(Y ₂)	-0.338	-0.003	0.211	0.512	-0.367



第2図 葉単位面積当たり蒸散量と地上部単位重量当たり蒸散量との関係

他の要素と蒸散速度とのかかわりを知るために、上位葉および下位葉について求めた蒸散速度 (gH₂O/dm²/48hr., n=12) に対する無機要素集積量 (mg/dm²) の回帰を求めると、

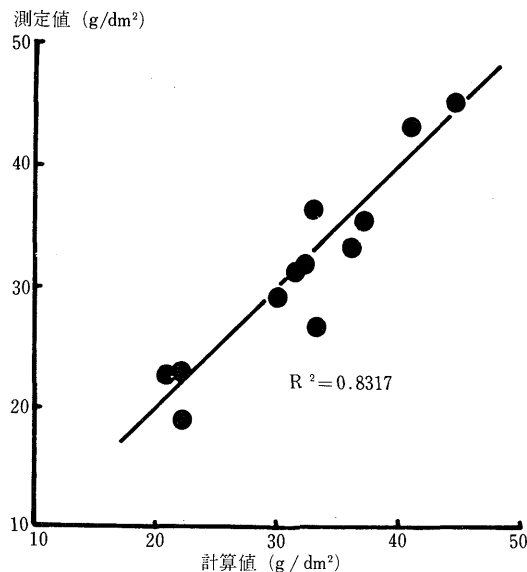
$$Y = -0.28MgO + 45.75 \quad (r^2=0.6435) \dots\dots\dots ③$$

$$Y = -0.60K_2O + 3.15CaO - 4.48MgO + 45.16 \quad (R^2=0.8317) \dots\dots\dots ④$$

$$Y = -0.35N - 0.31P_2O_5 - 0.65K_2O + 2.63CaO - 4.17MgO + 54.88 \quad (R^2=0.8559) \dots\dots\dots ⑤$$

となる。

これらのうち、④式によって求めた計算値と測定値との相関図を示すと第3図のとおりである。



第3図 計算値と測定値の間の相関図

これらの式から葉中K₂OやMgO集積量が低く、CaO集積量の高い区で蒸散速度が大きくなっていることが指摘される。

⑤式について各要素の偏回帰係数を標準化し、その割合を求めて比較すると、

- MgO (50.41%) > K₂O (22.11%) >
- CaO (16.91%) > N (7.20%) >
- P₂O₅ (3.37%)

となる。この結果から面積当たり蒸散速度に対する各種要素集積量のかかわりは、MgOやK₂Oで大きく、NやP₂O₅で小さいことが指摘される。

前報⁹⁾の結果では、蒸散速度 (gH₂O/g葉) はNやCaO含有率が高く、MgO含有率の低い場合に大きいことが認められた。そして、蒸散速度に対する要素集積量 (mg/g葉) のかかわりは、

$$\begin{aligned} \text{CaO (30.15\%)} &= \text{N (30.01\%)} > \\ \text{MgO (28.04\%)} &> \text{P}_2\text{O}_5 \text{ (11.80\%)} \end{aligned}$$

であった。本研究においても、上・下両位葉について同様に重量当たり蒸散速度に対する各種要素集積量の重回帰を求めると、

$$\begin{aligned} Y &= 0.27N + 0.88P_2O_5 + 0.07K_2O \\ &+ 1.49CaO - 1.50MgO - 1.52 \\ (R^2 &= 0.8227) \dots\dots\dots \textcircled{6} \end{aligned}$$

となり、標準回帰係数の割合を比較すると、

$$\begin{aligned} \text{MgO (40.20\%)} &> \text{CaO (23.36\%)} \\ &> \text{P}_2\text{O}_5 \text{ (21.19\%)} > \text{N (9.68\%)} \\ &> \text{K}_2\text{O (5.57\%)} \end{aligned}$$

となる。これらを前報⁹⁾の結果と比べると、MgOの割合がCaOを超えて大きくなっている。蒸散速度が面積、重量のいずれに基づいて計算された場合でも、MgOが制限変数として結果に影響を与えているが、重量に基づくとき、K₂Oは前報の場合と同様に蒸散速度に対するかかわりが5要素中最も小さく、決定係数 (R²) にはほとんど影響を与えていない。

本研究では、-K区の葉が他の区に比べて単位面積重が小さいため、葉1g当たりの面積が大きい。したがって、試料葉の単位重量当たりのK₂O集積量の変動係数 (σ/μ) が単位面積当たりの場合より小さい。また、重量当たりで算出した蒸散速度の場合K₂OとP₂O₅の内部相関が-0.755*と非常に高くなってくるので、これらが相いまって⑥式においてP₂O₅の寄与を大きくする一方、K₂Oのかかわりを小さくするのに効いてくるのであろう。

一般にN, P, Kの不足により葉の光合成活性は低下することが知られているが^{3,4,6,7)}、例えば、P欠乏のイネの葉が蒸散量を1/2以下に低下したり⁷⁾、あるいはトウモロコシのK欠乏の葉にKを供給すると蒸散が増えること¹⁰⁾から、光合成低下の要因の一つとして気孔開度の減少、あるいは気孔抵抗の増加が考

えられている^{3,4,7,10)}。

Scherer, H. W. ら¹⁴⁾は小麦幼植物に対するKの供給が十分でない、水分含有率と膨圧が低下し、これによって生長速度が減少することを報告し、またRadin, J. W. ら¹²⁾はワタの葉でN栄養が不十分であると、通常よりも高い水ポテンシャルで気孔が閉鎖することを明らかにしている。Radin, J. W. ら¹²⁾は気孔閉鎖の要因の一つとしてアブジジン酸 (ABA) に対する気孔の感受性がN不足によって増大することを挙げているが、カイネチンは低N葉のABAに対する気孔のレスポンスを低下することから、不十分なN栄養によってサイトカイニン-ABAバランスの変わることが気孔の閉鎖に寄与していると考えられている。

K⁺の孔辺細胞への取り込み、あるいは排出による浸透圧の変動にABAの動態が密接にかかわっていることが明らかにされており、このことから葉のKレベルが気孔の開閉、ひいては蒸散速度に大きな影響を与えていると考えねばならないが、重量当たり蒸散速度に対する回帰を求めた⑥式では、K₂Oのかかわりが極めて低くなるので、蒸散速度を重量当たりで示したのものについて考察するときには、この点における配慮が必要になる。

他方、これまでに述べた既往の諸研究の結果から明らかなように、多くの場合N, P, Kの欠乏によって蒸散速度が減少すると考えてよい。とくにヒマワリについて言えば、Nの欠乏は日中生長している葉の定常状態にある水ポテンシャルを低下させることが報告され¹¹⁾、さらに水ポテンシャルの低下は気孔抵抗の増大、蒸散速度の低下に結びついていることが明らかにされている²⁾。

それにもかかわらず、本研究の⑤式をみると、N, P, Kはともに制度変数として機能しており、これら要素の集積量が少ない試料で蒸散速度が増大する傾向のあることが示されている。第2表の相関係数をみてもNの場合負の値を示しており、上述した諸研究の結果とは一致が得られていない。また、本研究では葉面積当たりであるか、重量当たりであるかを問わず、MgO集積量の減少によって、蒸散速度の増大する現象が認められている。しかしトウモロコシについてAparico, P. M. ら¹⁾が行った試験では、Mg

の含量差は水ポテンシャルに影響を与えていない。これについてAparico, P.M.らは得られたデータよりMg含量の差が大きくならなければ、ポテンシャルに対する作物のレスポンスは見られないであろうと述べている。

本研究の要素欠除ヒマワリは、-N,-Pの場合、生育の初めに基肥として施用したNおよびPを利用することが可能であった。また-K,-Ca,-Mgについては、これらの要素を天然供給のみに依存したのであるが、すでに盛夏をすぎて比較的冷涼な条件下での栽培試験となったため、生長速度が遅く、各要素が十分に欠乏するまでには至っていない。これらのことも、従来の試験成績と一致しない原因の一つになっているかも知れない。葉中葉素集積量が蒸散速度に及ぼす影響については、温度条件の検討も含めてさらに詳細な研究が必要であろう。

要 約

砂丘畑土壌を供試して、5千分の1アールのポットでヒマワリを栽培し、それぞれN,P,K,Ca,Mgの供給欠除処理が葉単位面積当たり蒸散速度 ($\text{gH}_2\text{O}/\text{dm}^2$) に及ぼす影響について検討した。

(1) 1980年9月30日(完全区の第16葉が展開)の夕刻から48時間にわたり、各区の蒸散量を測定したところ、1ポット当たり蒸散量は240~368gで、完全、-Ca>-P>-K>-Mg,-Nであった。しかし、葉面積1 dm^2 当たり蒸散量は-Mg>-N>-P,-K>-Ca,完全区で、生育の劣った区で大きかった。

(2) 蒸散速度 ($\text{gH}_2\text{O}/\text{dm}^2/48\text{hr.}$) に対するN, P_2O_5 , K_2O , CaO, MgO集積 (mg/dm^2) の重回帰式 ($n=12$) は、

$$Y = -0.35N - 0.31\text{P}_2\text{O}_5 - 0.65\text{K}_2\text{O} + 2.63\text{CaO} - 4.17\text{MgO} + 54.88$$

$$(R^2 = 0.8559)$$

であった。

参 考 文 献

1. A PARICO-TEIJO, P. M. and J. S. BOYER. 1983. Magnesium nutrition and grain yield of maize having low water potential. *Agron. J.* 75: 919-922.
2. BOYER, J. S. 1971. Recovery of photosynthesis in sunflower after a period of low leaf water potential. *Plant Physiol.* 42: 816-820.
3. 石原邦・飯田修・平沢正・小倉忠治・1979. 水稻葉身の窒素濃度と光合成速度との関係—気孔開度・気孔伝導度に着目して—. *日作紀.* 48: 543-550.
4. 石原邦・黒田栄喜・石井龍一・小倉忠治. 1979. 水稻葉身の窒素含量と光合成速度との関係—同化箱法と酸素電極法を用いての比較—. *日作紀.* 48: 551-556.
5. 石塚喜明. 1947. 小麦の生育と養分の吸収利用に関する肥料学的基礎研究. *寒地農学.* 1: 1-194.
6. 石塚喜明・田中明. 1969. 水稻の栄養生理 (増訂改版). PP. 81-83. 養賢堂.
7. 榎木信幸・坂倉・秋田重誠. 1979. 水稻の光合成およびRuBPカルボキシラーゼオキシゲナーゼ活性に及ぼす窒素, リン, カリ欠乏の影響. *日作紀.* 48: 378-384.
8. 小清水引一. 1983. 生物の生活と生理活性物質 (日本農芸化学会編). P. 155. 朝倉書店.
9. 長井武雄・藤山英保・磯田英夫. 1984. ヒマワリの葉中無機要素濃度と蒸散速度との関係. 鳥取大砂丘研報. 23: 65-71.
10. PEASLEE, D. E. and D. N. MOSS. 1968. Stomatal conductivities in K-deficient leaves of maize (*Zea mays*, L.). *Crop Sci.* 8: 427-430.
11. RADIN, J. W. and J. S. BOYER. 1982. Control of leaf expansion of nitrogen nutrition in sunflower—Role of hydraulic conductivity and turgor. *Plant Physiol.* 69: 771-775.
12. RADIN, J. W., L. L. PARKER, and G. GUINN. 1982. Water relation of cotton plants under nitrogen deficiency. V. Environmental control of abscisic acid accumulation and stomatal sensitivity to abscisic acid. *Plant Physiol.* 70: 1066-1070.
13. RYLE, G. J. A. and J. D. HESKETH. 1969.

- Carbon dioxide uptake in nitrogen-deficient plants. *Crop Sci.* 9:451-454.
14. SCHERER, H.W., S. SCHUBERT and K. MENGEL. 1982. Einfluß der Kalium-ernährung auf die Wachstumsrate, den Gehalt an Kohlenhydraten und die Wasserretention von jungen Weizenpflanzen. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 145:237-245.
 15. 玉井虎太郎. 1961. 水分生理編(作物生理講座, 第3巻). P.39. 朝倉書店.
 16. 遠山正瑛・林真二. 1954. 砂丘地の園芸的利用に関する研究(第1報). 灌水, 有機物施用及客土が砂丘土壤の水分に及ぼす影響. *鳥取農学報.* 10:19-35.
 17. 遠山正瑛・長智男. 1956. 砂丘地農業と畑地灌漑法(2). *農及園.* 31:1211-1214.