

蒸散抵抗に関与する因子とその変化の予測

長 智男*・田中 明*・中野芳輔*
小谷佳人**・矢野友久**

The Effects of Environmental Factors on the Estimation of Stomatal Diffusion Resistance

Tosio CHO*, Akira TANAKA*, Yoshisuke NAKANO*,
Yoshihito KODANI** and Tomohisa YANO**

Summary

A physical mathematical model of water transportation in the soil-plant-atmosphere continuum have been developed recently. To predict daily actual transpiration, much more detailed studies on the behavior of stomata are needed.

To make a behavior model of stomatal resistance, concurrent measurements of irradiance, leaf water potential, air temperature, leaf temperature, net radiation, CO₂ concentration, humidity, wind speed and stomatal resistance were obtained in cucumbers under wet soil conditions. The same measurements were made in soybeans under dry and wet conditions. The results indicated that light is likely to have an important role on stomatal behavior under any soil water status. The relationship between stomatal resistance and light fits a hyperbolic curve as shown in Fig. 2. But the diurnal change in leaf water potential did not measurably affect stomatal resistance.

緒 言

作物の消費水量を予測する方法として SPAC によるシミュレーションモデルを用いる場合、水の輸送に関与する土壌・作物・気象因子の諸データを入力しなければならない。これらの中でとくに作物の生理的活動に基づく気孔開閉運動は、蒸散量を直接規

定する重要な因子であるが、これには日射量・葉面純放射量・気温・湿度・葉温・CO₂濃度・葉の水ポテンシャル・風速・土壌水分・葉齢等の諸因子が多様に関連していることが知られている。この気孔調節機構の実態ははまだ十分明らかにされていないが、その動態について何らかの関数形を定めることは蒸散量の推定にあたって必須不可欠の条件である。

* 九州大学農学部灌漑利水工学研究室

** 砂丘利用研究施設水文かんがい部門

* *Laboratory of Irrigation Engineering, Faculty of Agriculture, Kyushu University*

** *Division of Hydrology and Irrigation, Sand Dune Research Institute*

筆者らは1978年10月、砂丘利用研究施設アリドトロンにおいてキュウリを試体とした実験を行ない、さらに1978年から1979年にかけて九州大学貝塚園場でワタおよび大豆を用いた実験を試み、2・3の知見を得たので報告する。

実験の方法

ポット (1/1000a) に栽培したキュウリ16本をアリドトロン内に設置し、日射量・気温・湿度の制御下で、蒸散抵抗とそれに関する因子の測定を行なった。日射量・気温・湿度・風速・葉温・CO₂濃度は常時自記記録し、さらに葉面純放射量・葉の水ポテンシャル・蒸散抵抗を7時から18時にわたって1時間毎に測定した。葉の水ポテンシャルは Wescor 社の Dewpoint microvoltmeter および Sample chamber を使用し、蒸散抵抗は Lambda 社の Autoporometer を使用して測定した。観測には最上位の水平葉を選び、受光量が日射計と同一になるように注意した。キュウリの丈は約150cm、葉面積は2個体のサンプリングにより5519cm²、7293cm²を得た。ポットには観測前日に十分なかん水を行ない、土壤水分を湿潤な状

態に設定した。日蒸発散量はそれぞれ8.7mm、9.7mmを示した。またアリドトロン内の測定と並行して、蒸散抵抗の日周期性の有無を検討するために、暗室内に置いたキュウリについて蒸散抵抗と葉温の測定を試みた。

以上は土壤水分が潤沢な条件における測定であったが、乾・湿両条件下で示す蒸散抵抗の動態を調べるために、ガラス室内に栽培した大豆を用いて CO₂濃度を除く8因子の測定を行なった。試験葉は個体差を除くため同一の葉を用いた。また露地栽培したワタを用いて乾燥条件下で蒸散抵抗・葉の水ポテンシャルの日変化の測定を行なった。

結果および考察

Fig. 1は蒸散抵抗とこれに関与する8つの因子について、7時から18時までの変化を示したものである。日射量・気温・湿度は制御下に置いたが、ガラス室であるため、とくに日射量は外部の影響を受けている。8つの因子のうち、日変動の無い風速を除く7因子を説明変量に用い、蒸散抵抗を目的変量とする重回帰分析を行なった。Table 1は因子間の単

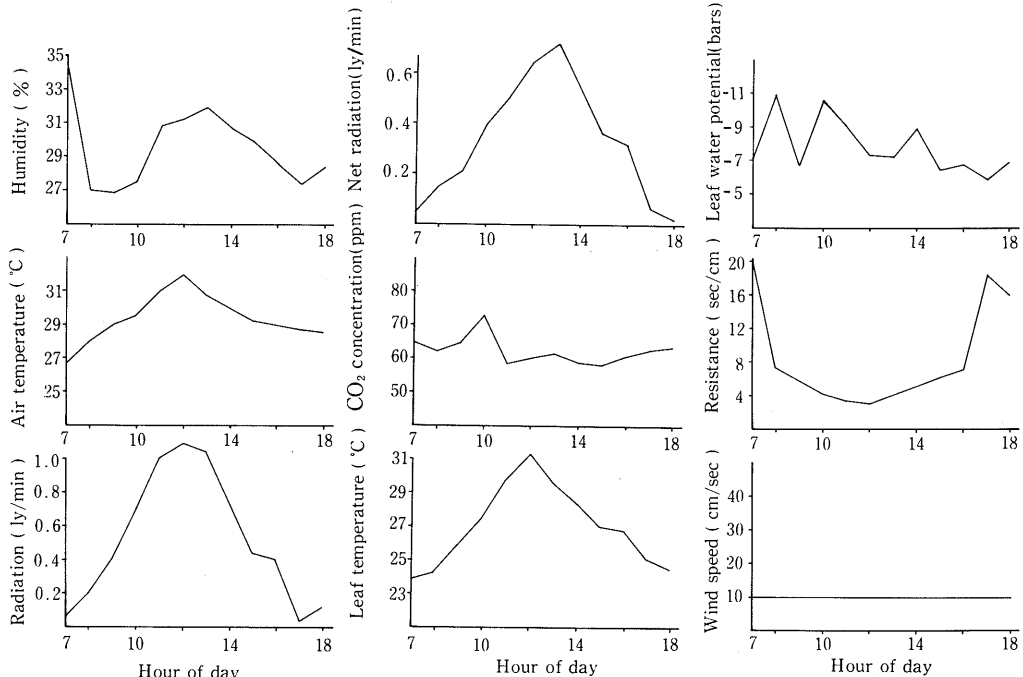


Fig. 1. Diurnal variations of factors.

Table1. Correlation coefficients between the factors in cucumbers under wet soil conditions

		<i>H</i>	<i>Ta</i>	<i>I</i>	<i>Rn</i>	<i>C</i>	<i>Tl</i>	ψ_l	r_s
<i>H</i>	Humidity	1.00	0.06	0.26	0.29-0.13	0.25-0.04	0.15		
<i>Ta</i>	Air temperature		1.00	0.92	0.90-0.39	0.97	0.10-0.76		
<i>I</i>	Radiation			1.00	0.97-0.26	0.98	0.31-0.82		
<i>Rn</i>	Net radiation				1.00-0.34	0.95	0.26-0.84		
<i>C</i>	CO ₂ concentration					1.00-0.31	0.33	0.28	
<i>Tl</i>	Leaf temperature						1.00	0.20-0.77	
ψ_l	Leaf water potencial							1.00-0.40	
r_s	Resistance								1.00

相関係数を示している。諸因子と蒸散抵抗の相関の強さは、葉面純放射量>日射量>葉温>気温>葉の水ポテンシャル>CO₂濃度>湿度の順であった。ここで蒸散抵抗をYとし、以下湿度(X₁)、気温(X₂)、日射量(X₃)、葉面純放射量(X₄)、CO₂濃度(X₅)、葉温(X₆)、葉の水ポテンシャル(X₇)とするときの重回帰式は次式のとおりである。

$$Y = -164 + 1.72X_1 + 5.82X_2 - 8.67X_3 - 1.35X_4 + 0.303X_5 - 2.07X_6 - 0.0676X_7 \dots\dots\dots(1)$$

このときの重相関係数は0.96と大きい値を示したが、1日の測定であるため標本数はわずかに12個であり(1)式の有意性が問題となる。そこで分散分析を行なったところF値は7.002が得られた。ここで5%の危険率を許すことができるとすればF-分布表より次式となる。

$$F(7.4; 0.05) = 6.094 \dots\dots\dots(2)$$

したがって(1)式の関係は有意であると言える。LAWOR and LAKE⁽²⁾は葉の水ポテンシャル、水蒸気圧差、気温、日射量等を単独あるいは組み合わせた場合の分析値より推定精度について検討を行なっているが、以上のような線形重回帰モデルを用いた蒸散抵抗の推定法は、個々の因子が有する物理的意味合いが希薄となり、また変量が多くなるほど実用性にも乏しくなる欠点をもっている。

ここで、(1)式に用いた説明変量相互の相関係数を見れば、日射量・葉面純放射量・葉温・気温は共に0.9以上での強い相関を有することがわかる。このうち、日射量はエネルギー源として他の変化をもたらす原因であることを考えれば、日射量だけを用いてもある程度蒸散抵抗の推定が可能であると思われる。Fig. 2は蒸散抵抗と日射量の関係を示したもので、人工光源下の実験であることもあって明りょうな双曲線状の関係を得ることができた。こうした関係はTURNER and BEGG⁽³⁾、SHAWCROFT et. al.⁽⁵⁾らによっても認められており、(3)式に類似した蒸散抵抗の推定が試みられている。

$$r_s = r_{min} + \beta / \{I + \beta / (r_c - r_{min})\} \dots\dots\dots(3)$$

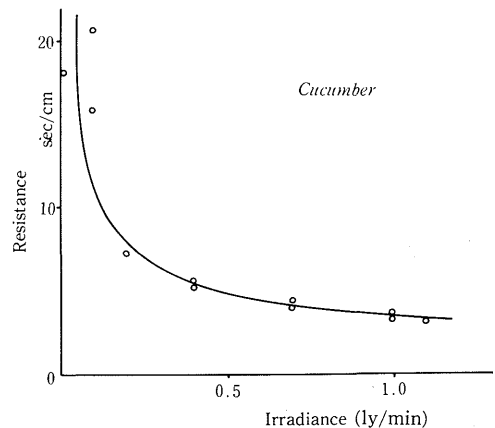


Fig. 2. Change of resistance with irradiance.

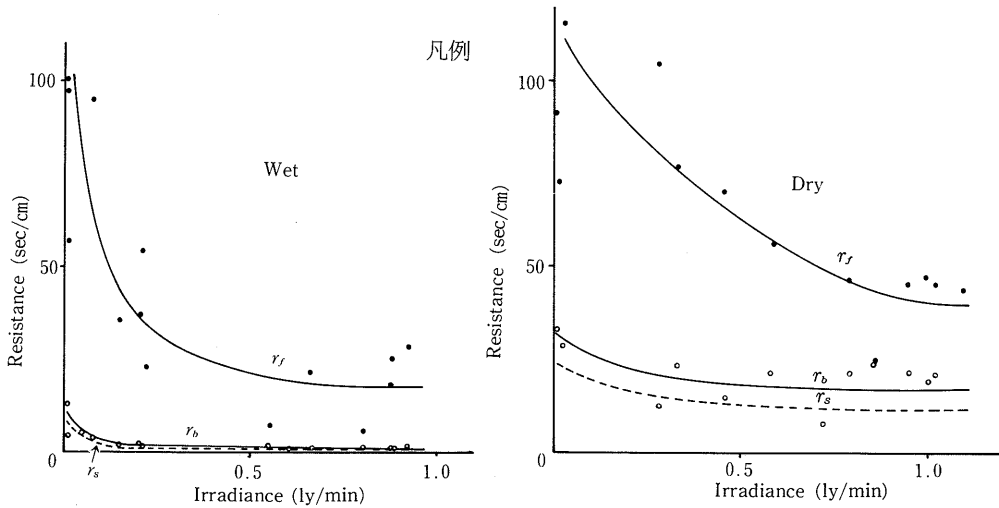


Fig. 3. Change of resistance with irradiance.

れている。

$$r_s = r_0 \exp(-a \psi_l) \dots\dots\dots(7)$$

ここで、 r_0 は気孔が最大に開いた時の抵抗で $\psi_l = 0$ のときの値であり、 a は定数である。蒸散抵抗と葉の水ポテンシャルとの間には MCCREE⁽³⁾, TURNER⁽⁹⁾, THOMAS et. al.⁽⁷⁾のように(7)式の関係が得られる場合と、TURNER and BEGG⁽⁸⁾のようにこのような関係が見られない場合とがあり、(7)式を用いる際にはその適用範囲について検討を要する。一般に土壌水分が多い場合には蒸散抵抗は葉の水ポテンシャルと無関係に変動するが、乾燥するにつれ(7)式のような指数関係が生じてくるようである。Fig. 4はアリドロンにおけるキュウリを用いた r_s と ψ_l の測定結果であるが、土壌水分ポテンシャルは-0.02bars とかなり湿潤であったため、両者の間には何等の関係を認めることができなかつた。一方大豆を用いた乾燥時の葉の水ポテンシャルも、Table 2で見られるように期待に反し相関が弱かつた。ただし、この測定に用いた葉面固定型の Leaf phychrometer は、固定点において、測定後葉の変色が認められたため、得られた値が正常で無かつたことも考えられる。Fig. 5はキュウリと同様サンプル式の装置によるワタにおける r_s と ψ_l の野外観測例である。土壌水分の測定は行

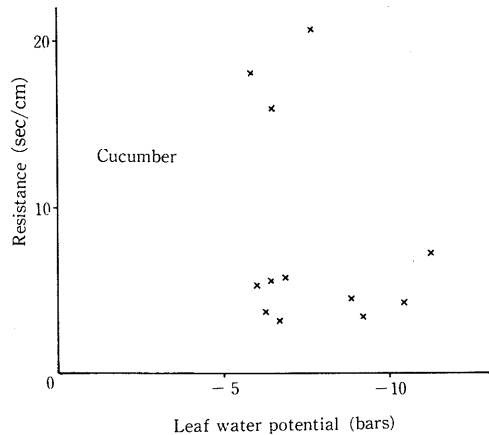


Fig. 4. Change of resistance with irradiance and leaf water potential.

なっていないが、早朝時の葉の水ポテンシャルは根群域内の土壌水分とほぼ平衡に達することから約 - 8 bars と推定され、かなり乾燥状態にあったことがわかる。しかし図で見ると、日射量の強弱によってA・Bの2グループに分かれるため、両者を1つの曲線で表わすことは不可能であった。

気孔開閉運動には先に述べた諸因子の他に24時間周期のリズムが関与していることが古谷ら⁽¹⁾によって報告されている。Fig. 6は暗室中に置いたキュウリの蒸散抵抗の測定値であるが、午後の葉温上昇に伴って若干の低下が見られたが、これが周期性に依存

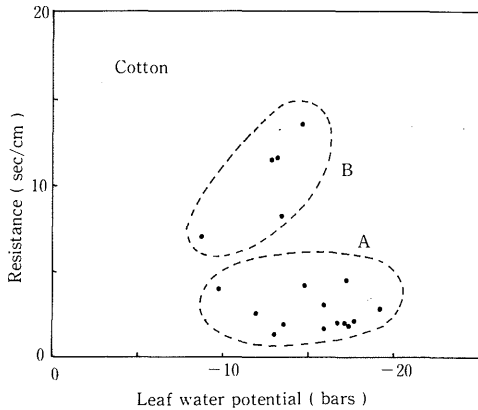


Fig. 5. Change of resistance with leaf water potential. A, B indicate high and low irradiant intensity, respectively.

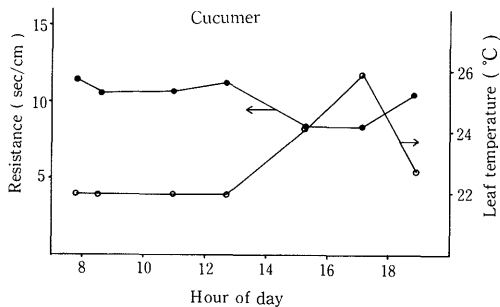


Fig. 6. Diurnal variation of leaf resistance and temperature in darkness.

するか否かは温度変動があるため確認できなかった。

総 括

作物群落の蒸発散量は熱収支法、空力法、ペンマン法などによって比較的容易に求めることが可能であるが、与えられた環境条件下でどの程度の値を示すかを前以って予測するためには蒸散抵抗の動態に関する植物生理学的知識を要し、きわめて難しい問題である。気孔調節機構に関与する因子として、今回は日射量・葉面純放射量・気温・湿度・葉温・CO₂濃度・葉の水ポテンシャル等を測定し、重回帰分析を行なったが、得られた線形結合式は試行毎に異なったものとなり普遍性を認めることは困難であった。しかし単相関係数をとれば、日射量および葉面純放射量は土壤水分が乾・湿両条件下にあったのに

もかわらず大きい値を示した。WAGGONER⁽¹⁰⁾, SHAWCROFT et. al.⁽⁹⁾がそれぞれ葉面純放射量、日射量を用いた蒸散抵抗の推定式を提案しているが、以上の結果から推して十分妥当と思われた。(3)式は日射量・土壤水分を変数とする推定式の一例であるが、これら2変数は測定が容易なこともあって実用的にはきわめて有効な式であると思われる。

葉の水ポテンシャルを変数として用いる提案もあるが、今回の実験では蒸散抵抗との間に(7)式のような指数関係を認めることはできなかった。

気孔の開閉は直接的には孔辺細胞とそれに隣接する副細胞の体積変化によってもたらされる。PENNING de VRIES⁽⁴⁾はこれらの細胞の圧力ポテンシャルの変化が日射量・CO₂濃度・葉内水分状態の複合的作用によるものと考え、システム的な気孔動態モデルを考案している。これは今後の研究の方向を示唆する有意な研究ではあるが、あまりにも複雑すぎて様々な特性をもつ葉の集合体としての作物群落への適用にあたり、実用性に難点がある。この点を今回行なった実験結果と合わせ検討し、SPACによるシミュレーションモデルに逐次導入する方針である。

謝 辞

本研究の一部は鳥取大学農学部附属砂丘利用研究施設の共同利用施設利用による共同研究によるものである。ここに関係者の御協力に対し謝意を表する。

また、本研究を遂行するにあたり助力をいただいた九州大学大学院生、梅津正史氏(現在、福岡県)および鳥取大学大学院生、野坂治朗氏(現在、日本工営 K.K.)に謝意を表する。

文 献

1. 古谷雅樹・宮地重遠・玖村敦彦. 1972. 物質の交換と輸送. 朝倉書店: 92-93.
2. LAWLOR D. W. and J. V. LAKE. 1975. Evaporation rate, leaf water potential and stomatal conductance in *Lolium*, *Trifolium* and *Lysimachia* in drying soil. *J. Appl. Ecol.* 12: 639-646.
3. MCCREE K. J. 1974. Changes in the stomatal response characteristics of grain sorghum

- produced by water stress during growth. *Crop Science*. 14 : 273—278.
4. PENNING DE VRIES F. W. T. 1972. A model for simulating transpiration of leaves with special attention to stomatal functioning. *J. Appl. Ecol.* 9 : 57—77.
 5. SHAWCROFT R. W., R. E. LEMON, L. H. ALLEN, D. W. STEWART and S. E. JENSEN. 1974. The soil - plant - atmosphere model and some of its predictions. *Agri. Met.* 14 : 287—307.
 6. 高見晋一. 1977. 植物—水関係の環境的側面—SPACの水の流れに対する数値モデル的アプローチ. *土壤物理性*. 36 : 27—33.
 7. THOMAS J. C. 1976. Stomatal resistance to leaf water potential as affected by preconditioning water stress in the field. *Agron. J.* 68 : 706—708.
 8. TURNER N. C. and J. E. BEGG. 1973. Stomatal behavior and water status of maize, sorghum, and tobacco under field condins. *Plant Phy.* 51 : 31—36.
 9. TURNER N. C. 1974. Stomatal behavior and water status of maize, sorghum, and tobacco under field conditions. *Plant Phy.* 53 : 360—365.
 10. WAGGONER P. E. 1968. Simulation of the temperature, humidity and evaporation profiles. *J. Appl. Met.* 7 : 400—409.