

土壌温度と作物の生育

山田 一郎・森脇 勉・長谷川 浩

(京都大学農学部作物学研究室)

太陽から副射された熱エネルギーの大部分は土壌に吸収され土壌の温度を上昇させている。土壌に吸収された熱の一部は地下に伝わり、また一部は接地気温を高めている。土壌温度は同じ副射条件の下でも土壌の色・構造・水分含量・傾斜の方向・角度・植生などにより変化する。したがって土壌温度は耕耘・畦立・灌がい・マルチングなど耕種技術的にある程度制御可能である。一方土壌温度はこれから述べるように、作物の生育に対し独立的に、あるいはまた気温と関連して強く作用するものであるから土壌温度のもつ農学的な意義はきわめて大きい。

さて、作物が土壌温度の影響を直接受ける部位は根部、および莖基部であり、とくにイネ科作物のように栄養生長期に生長点が莖基部内に含まれている作物では、生長点の分化発達に土壌温度の強い影響をうける。

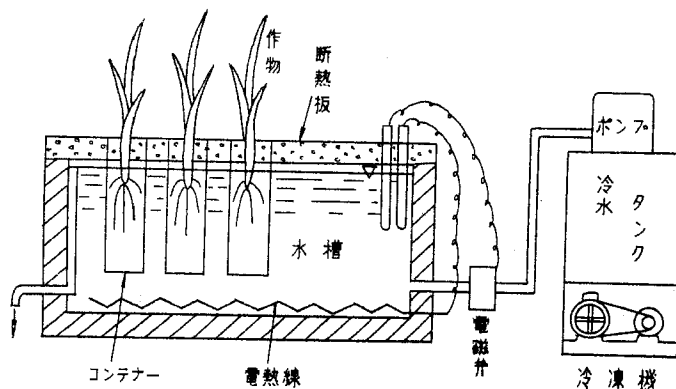
われわれの研究室では1957年以来、土壌温度が作物の各種形質におよぼす影響、その生理機構、また作物全体を一つの循環系であるとする考え方から、気温と土壌温度の作物生育におよぼす相互補償的な効果を究明し、あわせて農学的立場から、土壌温度の制御による生産性向上の問題に検討を加えている。以下実験装置、および研究結果の概要を述べたいと思う。

なお、ここに土壌温度というのは作土、すなわち地表面下約15cmまでの作物の根が最も多く分布している地積における温度を指しており、従来慣例的に地温、地下部温度、根部温度、根圏温度などと使われていた言葉の概念規定をおこなった。

I 実験装置

小型土壌恒温水槽 (第1図)

この装置はガラス室内に設置し、水耕、または土耕実験用に設計されている。断熱的に構造された水槽は内法長さ45cm、巾35cm、深さ20cmで、その底部に100Wの電熱線を配し、所定温度まで加温できるようにし、冷凍機で作られた冷水(5°~10°C)を電磁弁を介して自動的に注入できるようにしてある。

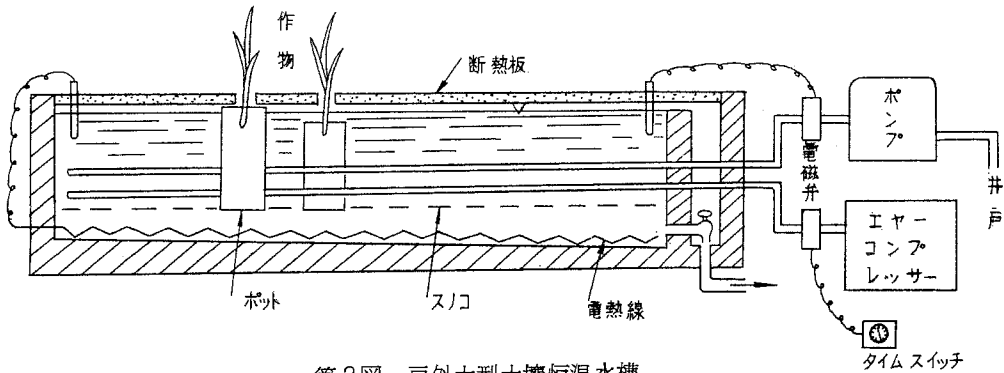


第1図 小型土壌恒温水槽

温度の調節範囲は $10^{\circ}\sim 40^{\circ}\text{C}$ で、精度は $\pm 0.5^{\circ}\text{C}$ である。作物栽培用のコンテナは縦 33cm 、横 5cm 、深さ 13cm のホーロー鉄器製で、コンテナの上縁は水耕、および畑作の場合は水面上に、水稲の土耕では水面下に位置する。水槽の上面は全面にわたって厚さ 2.5cm のスチロール系合成樹脂断熱板で覆われており、作物はこれにあけた穴をとおし生育させる。なお1台の水槽は6個のコンテナを収容できる。

戸外大型土壌恒温水槽（第2図）

この装置は戸外における土耕、または水耕実験の目的で作られたものである。水槽は内法長さ 320cm 、巾 90cm 、深さ 45cm のコンクリート製で、大部分は地中にあつて、地上には 5cm 現われているにすぎない。水槽の底面近くに 500W の温床用電熱線を $1\sim 3$ 本配し、所定水温に上昇させ、一方、井戸水（夏季 17° 、冬季 12°C ）を電磁弁を介して自動的に注入して水温の上昇を抑えている。またコンプレッサーを用いて圧縮空気を 15 分間隔で水槽底部のパイプに送り、気泡として放出させ水を攪拌し、水槽内の温度の均整化に効果をあげている。



第2図 戸外大型土壌恒温水槽

水槽の上面は厚さ 6mm の耐水ベニヤ板に厚さ 2.5cm のスチロール系合成樹脂板を接着した断熱板で覆われている。水温は夏期 $20^{\circ}\sim 40^{\circ}\text{C}$ 、冬期 $5^{\circ}\sim 15^{\circ}\text{C}$ の範囲内で調節可能であり、精度は $\pm 1.0^{\circ}\text{C}$ である。作物栽培用コンテナは土耕用では直径 15cm 、または 25cm 、深さ 30cm のホーロー鉄器製ポットで、水耕用には特殊なコンテナを考案使用している。コンテナに栽培され水槽に浸漬された作物は水槽上面の断熱板にあけられた穴をとおして生育する

II 出葉速度（生長速度）

水稲の主稈出葉速度は片山⁽¹⁾によると移植期、苗代日数、栽植密度、施肥量などの差異によつては殆んど影響をうけないとされているが、植木⁽²⁾は掛流し灌がいによって、また木村⁽³⁾は早期移植によつて出葉速度の低下することを報告し、出葉速度は環境の影響をうけることを示している。

この出葉速度を生産的な立場からみると、その意義はきわめて大きい。すなわち出葉速度が大であれば、分けつ発現の時期が早まり、かつ分けつ発現の場が増加するため、分けつ数が増加することは片山⁽¹⁾

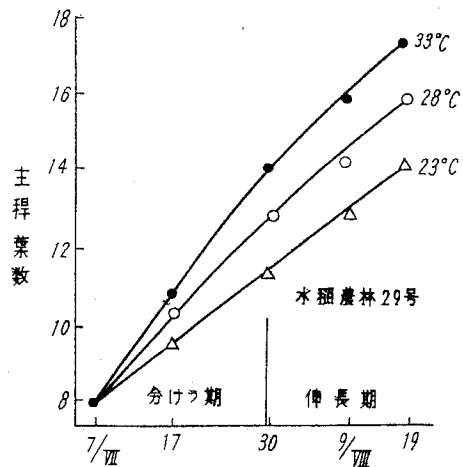
の同伸葉の理論から明らかであり、また早期に出現した分けつほど有効化しやすいことが知られているので、生育初期における出葉の遅速は結局穂数の確保に関係することになる。

また、これまで作物の生長速度を示すのに乾物重や草丈の増加率が用いられているが、前者は肥大生長の、後者は伸長生長の増加率を示すにすぎない。これに反して出葉速度は器官形成の速度、すなわち作物の生長にとって最も重要な光合成の場である葉の増加率を示すものであるから、作物の生長速度を表わすにはより適当なものと考えられる。

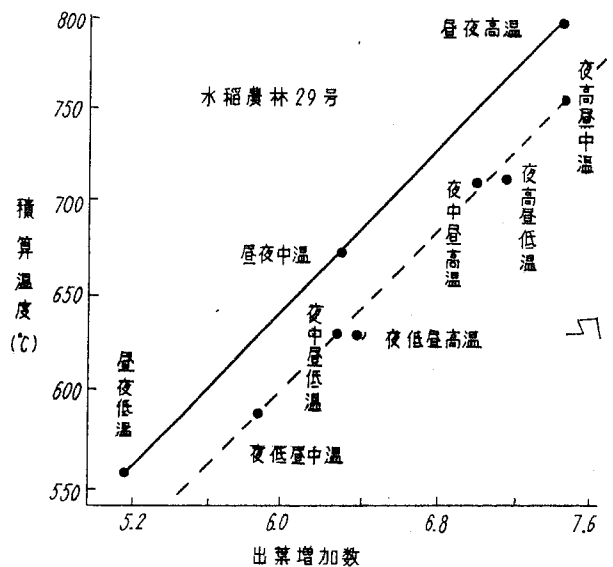
そこで土壌温度は水稻の出葉速度にどのような影響をおよぼすか、いいかえると、水稻の生長速度に如何なる影響を与えているかその一事例を示したのが第3図である⁽⁴⁾ すなわち23°、28°、33°の温度区間では土壌温度が高くなるに

したがい出葉は促進されており、出葉速度の区間差の認められるのは分けつ期であり、とくにその前半期において著しいことが認められる。なお、トモロコシ(23°、28°、33°)、コムギ⁽⁵⁾(6°、11°)、エンバク(5°、15°)についても、水稻の場合と同様、高温で出葉は促進し、促進程度は生育初期において大であることが認められ、土壌温度がこれら作物の生長速度に強く影響することが判明した。

このような出葉速度の土壌温度に対する敏感な反応は根部、および莖基部の受ける熱量に比例するであろうことが予想されたので、この点を詳細に検討する目的で水稻幼植物を用いて土壌温度を1日の内それぞれ0、2、5、8時間33°の高温条件下におき、他の時間は23°の低温条件に処理してみた。また昼夜の土壌温度を23°、28°、33°の間で、種々に組合せ処理したところ、(第4図)出葉は根部や莖基部がうけた熱量(積算温度)が大となるのに比例して増加することが判った。ただ同一積算温度の場合に恒温区と変温区を比較すると、変温の効果が認められ、出葉がやゝ増加して



第3図 土壌温度と出葉速度



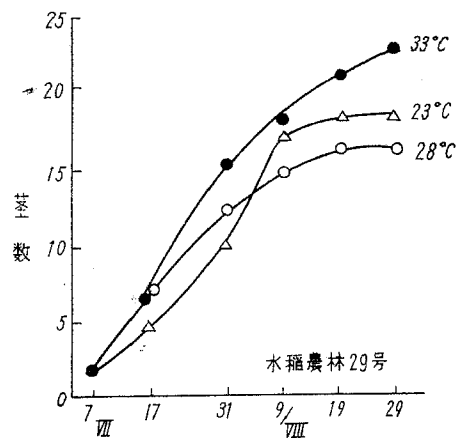
第4図 土壌温度の昼夜変温と出葉

いる。これは高温区では一日中の最低温度は低い、最高温度の高いことが葉の分化発達に好影響を与え、かつその効果が累積されてたものと考えられる。

つぎに水稻の湛水栽培では土壤中に根部および莖基部がまた灌がい水中に葉鞘部がおかれている。これらの部位をそれぞれ独立的に温度処理できる装置を考案し、それぞれの部位の出葉速度におよぼす温度効果を検したところ⁽⁴⁾莖基部のそれが最も大きく、根部はこれより僅かに劣り、葉鞘部は影響力が微弱なことが認められた。莖基部の温度効果の最も大なることは生長点があるため土壤温度が直接に生長点の細胞の分裂活性、ならびに葉始原体の伸長に影響したためと考えられる。また土壤温度は根部においては養水分の吸収、移行、根における蛋白合成などに、葉鞘部では主として物質転流に対する影響を通して、それぞれ栄養的な面から出葉に関与しているものと考えられる。

Ⅲ 生育と収量

分けつ：出葉が早まれば分けつの発現が早まり、分けつ数が増加するであろうことは前述のごとくであるが、水稻を用いた実験の結果をみると（第5図）、予測どおり土壤温度が高く、出葉速度の早い区ほど分けつの発現が早く、莖数の増加速度が大となっている。またコムギ⁽⁵⁾やエンバクについても全く同様の事実が認められた。なお水稻については一般に挿秧後20日間の気温が高い年次ほど最高分けつ期の莖数が多く、かつ坪当たり穂数の多いことが知られており、作況予想の上に応用されているが⁽⁶⁾気温の高い場合には当然土壤温度も上昇するので、生育初期の高土壤温度が出葉を促進し、分けつの増加を結果したのと考えられる。



第5図 土壤温度と莖数増加

なお、中温（28°C）区においては比較的早期に分けつ数の増加が停止しているのが、伸長期の稈を組織化学的に調べたところ、中温区では莖基部の木化が最も進んでおり、これが伸長期に発生する分けつ芽を休眠させたものと思われる。

また低温（23°C）区において見られる生育後期の莖数増加については、榎本⁽⁷⁾が冷水灌がいの研究で認めている。

出穂：土壤温度が出穂期におよぼす影響の品種間差異をみたところきわめて興味ある結果が得られた。すなわち土壤温度が高まることによって出穂期の早まる程度は従来感温性が高いとされた品種群で高く、感温性の低いとされた品種群で低くなっている。幼穂形成時の生長点は土壤中に位置していることから考えて、幼穂形成に対しては気温より、むしろ土壤温度が主導的な役割を果たしているものと思われる。なおエンバクにおいても、従来感温性が高いと考えられている早生穂ほど高土壤温度による出穂促進の程度は大であった。

つぎに水稻の出穂曲線（日別出穂頻度）をみると⁽⁸⁾（第6図）、莖数の比較的少ない中温区の出穂期

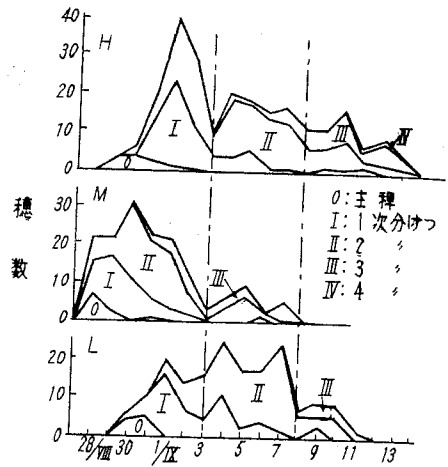
間が最も短く、高温(33℃)区は最高出穂日が遅れ、かつ高次位の分けつが長く出穂を続けている。一方低温区は最高出穂日が明瞭でなく、長期にわたりだらだらと出穂を続けている。低温区にみられるこのような現象は数多くの冷害研究、榎本(7)の冷水灌がい研究でも認められている。

以上のごとくに土壌温度が水稻の出穂におよぼす影響の第一は出穂期にみられ、これはその品種の土壌温度に対する幼穂形成感応度の差異によって現われ、第二は出穂期間にみられ、これは主として莖数増加度の差異を通して現われていることが判明した。

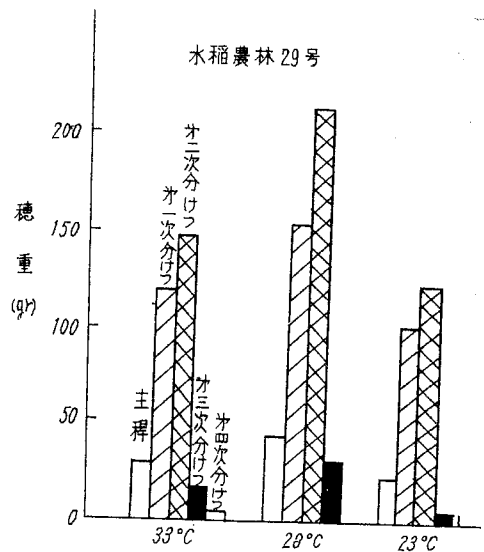
穂の一穂中における開花順序や開花期間には土壌温度の影響が全く認められないが、高温区の弱勢な穂で奇型穎花ならびに不開穎花が認められた。

収量構成要素： 高温区は栄養生長の段階では生長速度が早く、旺盛な生育を示したが、生殖生長の段階では無効莖を増加し、穂は多くても、その多くは高次位の分けつで構成され、一穂粒数少なく、稔実歩合低く、したがって一穂重劣り、結局一株穂重(第7図)を低下させ、収量的に劣る結果をもたらしている。中温区はこれに反し、分けつの切上りが良好で、無効莖少なく、一株穂数はやや少ないが、穂の多くは低次位の強勢な穂で構成されているため、穂はよく揃い、一穂粒数多く、稔実歩合高く、一穂重が著しく大なるため、一株穂重は勝っている。一方低温区は遅発分けつによる穂数の増加は認められるが、これらの殆んどは不稔であり、収量構成要素の劣化が認められた。

以上の点を総合すると実際栽培の場では初期には土壌温度の上昇によって生長の促進、莖数の確保をはかり、気温の高まる盛夏季ではむしろ土壌温度をできるだけ低下することにより過剰な栄養生長を抑制することが良策と考えられる。



第6図 出穂曲線



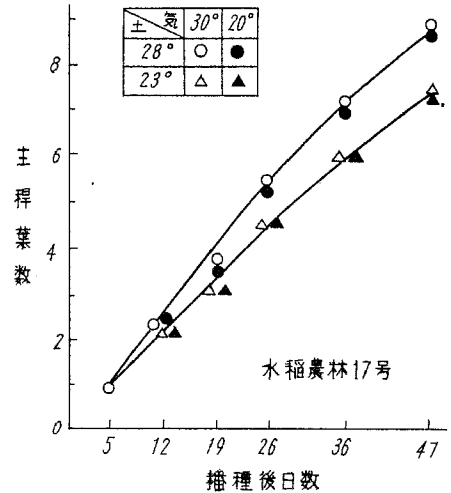
第7図 分けつ次別株当り穂重

IV 気温と土壤温度

気温、および土壤温度が作物の生育におよぼす独立的な効果、ならびに気温と土壤温度の補償的な効果を明らかにする目的で、つぎのような実験をおこなった。

水稻を20°、および30°Cの制御温室内で、それぞれ23°、および28°Cの土壤温度区を設けてたところ⁽⁴⁾ (第8図)、出葉速度は土壤温度のみの影響をうけ、気温の効果は殆んど認められなかった。この実験で地上部生体重には高気温下では土壤温度の影響はなかったが、低気温下では土壤温度の補償的な効果が認められた。一方地下部生体重は土壤温度に支配され、気温の効果は認められなかった。

つぎに高気温による生育上の不利が土壤温度の調節によってカバーできた実験事例を述べると、水稻の晩期栽培、とくに限界移植期(8月5日頃)に移植するような場合には、感温性の高い寒地型の早生品種の使用が考えられるが、このような品種は苗代日数感応性が高く、不時出穂の危険を伴う。そこで苗代の土壤温度を低く(23°C)してみたところ⁽⁹⁾ 不時出穂が抑制され、その結果苗代日数の延長が可能となり、生育日数が増大して、増収を期待しうることが判った。



第8図 気温と出葉速度

また、暖地では北方型の牧草の多くが夏季に生育衰ろえ、いわゆる夏枯現象をおこす。武田によると夏枯れは同化能力の差によるものではなく、高気温による呼吸量の増大によるとしているが、これを土壤温度の面から検討したところ、高土壤温度が根の発達を阻害し、根の生理機能を低下していることが明らかにされた。実験にはレッドクローバーを用い、6~7月(高気温)、10~11月(適気温)、11~12月(低気温)の候に、それぞれ土壤温度について30°、25°、20°C(適温)の3区を設けたところ、気温の高低に関係なく20°C区の生育は良好で、土壤温度が高くなるにしたがい生育が劣り、葉色淡く、枯上りが顕著で、根部の呼吸亢進、ならびにTTC反応の低下がみられ、夏枯れに類似した様相を呈した。したがって夏季の高気温下においても、土壤温度を何らかの方法、例えば圃場灌がいによって低下できれば、夏枯れはある程度軽減できるものと思われる。

以上2つの実験例はいずれも高気温の下で土壤温度を低下させることによって、高気温の害を軽減しえたものであるが、逆に低気温下で土壤温度を高めることによって、作物の生育を促進できることについては数多くの報告があり、われわれもコムギ、およびエンバクでそれを認めている。

これは要するに、作物の生育を総合的にみた場合には、気温と土壤温度は、お互に補償的な作用を持っており、土壤温度を調節することによってある程度まで生育を補いうるといえる。

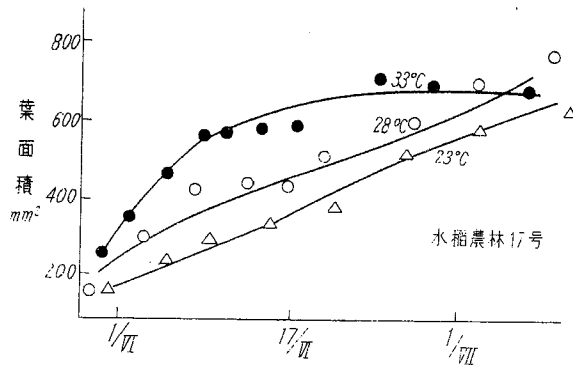
V 葉の形態と機能

水稻の出葉速度は土壤温度によって差異を生ずるが、単にそれだけにとどまらず、葉の伸長速度にも変化をおよぼしている。その結果、1日当りの葉面積の増加量は高温区ほど大となっており（第9図）、高温区でのこの急速な葉の伸長、拡大はかえって葉の実質（単位葉面積当り乾重）（第10図）を劣化させている。この葉の実質の低下には葉の厚さの減少が関与している。

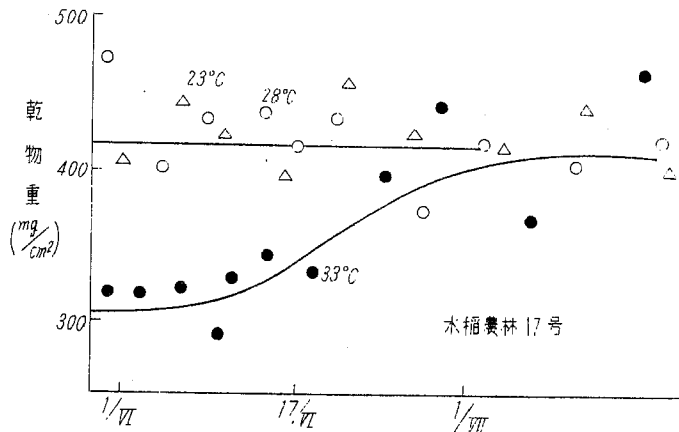
そこで、葉の細胞の大きさ、ならびに数を測定したところ、出葉速度の差の大きい時期においては、高温（33℃）区では細胞は小さいが、数が多く、低温（23℃）区では細胞は大きい、数の少くなる傾向が認められた。温度が細胞の分裂活性と密接な関係をもっていることはこれまで数多く報告されており、高土壤温度もまた生長点における細胞の分裂活性を促進しているが、個々の細胞の肥大には抑制的に作用している。これは個々の細胞の肥大生長時間が出葉間隔の短縮によって短くなったためと考えられる。

つぎに1個体当り総葉面積の増加をみると、高温区ほどまさり、施肥料の増大にもなり葉面積の増加と一見類似しているが、施肥料による場合は主として莖数の増加が関与し、土壤温度の場合は更に1莖当りの葉数の増加が加味されている。

このような葉を持つ作物体の乾物増加の推移をみると、低温区では乾物増加速度が低くなっているが、高温区と中温（28℃）区の間では大きな差異は認められない。総葉面積の大きな高温区で乾物生産がそ



第9図 出葉1日当り葉面積増加量



第10図 単位葉面積当り乾物重

れに伴っていないことをより明確にするために純同化率 (NAR) を求めたところ、生育初期ほど区間差が顕著で、低温区ほど高くなる傾向が認められた。気温と NAR の関係は作物の種類や実験の温度範囲にもよるが、研究者によって区々である。上記水稻の場合は地上部は温度的に同一条件下にあるが、高土壌温度区では葉の実質が劣り、また葉色の淡いことをあわせ考えると、葉の同化機能が劣っているものと思われる。

土壌温度と光合成機能の関係については、われわれも目下¹⁴CO₂同化室を用いて実験中であるが、Bur_r(¹⁰) がサトウキビの水耕実験で、気温は低くても根部温度の高い場合には気温の高い場合と比べ¹⁴CO₂の固定量、ならびに乾物生産に大差のないことを認めており、地上部の同化機能と土壌温度との間に何らかの関係のあることは疑いのないことである。

なお、水稻の乾物生産におよぼす土壌温度の影響力が根部と莖基部のいずれでより強いかを調べたところ、両者とも影響するが、その力は莖基部においてより大であることが判った。これは後述する³²P吸収実験から明らかのように、莖基部の温度が生長点の生理活性を変化させ、その結果、根部で吸収、同化した物質、および地上部での光合成産物の生長点への転流が影響されることによるものと考えられる。

Ⅶ 根の形態と機能

根は土壌温度の直接的な影響を強くうけるとともに、土壌の物理・化学・生物的諸条件に対する影響を介して間接的な影響をうけている。根では短期間の土壌温度の変化による影響は直接的な機能の変化にとどまるが、長期にわたる土壌温度の変化の影響は根の形態変化を結果し、形態の変化は更に機能に差異をおこさせているはずである。

いま長時間にわたって高温 (33°)、中温 (28°)、低温 (23°C) の土壌温度条件で育てられた水稻の根を調べてみると、高温区では根群の発達が悪い、すなわち一次根数は多いが、側根が少く、総根数、乾重、根長、根径ともに劣り、鉄被膜量は多く、老化が最も進んでいる。これに反し、中温区では根群の発達良好で、養分吸収の尺度とみなされる総根数、および表面積指数⁽¹¹⁾でまさり、老化も進まず、一方低温区は根長、根径ではまさり、根は白く若々しいが、機能は不活発、停滞的であった。これらの結果は Stuckey⁽¹²⁾ が高土壌温度は根の成熟を早め、分岐が盛んになる以前に老熟するが、低温下のものは長く未熟の状態にあると述べている見解とよく一致している。

つきに前歴を等しくする根の異なる土壌温度に対する機能の差異につきみると、根の吸水については Kramer⁽¹³⁾ は低温下では細胞の水の透過性の減少と、水の粘性の増加により吸水が減少し、温度の上昇にもない増加すると述べており、同様の結果は数多く報告されているが、われわれもまた水稻根について同じよう事実を認めている。

上述のように土壌温度の一時的な変化は根の生理機能に強い影響を与えるが、長期にわたる場合には根の形態にも影響をおよぼし、それに伴ない機能に変化を与えている。

なお、Zhurb tzky と Shtrausberg⁽¹⁴⁾ は種々の作物を用いて、水耕液温と気温を組合せ³²Pの吸収をみているが、吸収量は温度に支配され、気温の影響少なく、高水温で吸収は増大している。このことは根の塩類吸収に根部の温度が支配的であることを示すものといえる。

更にわれわれは水稻の根部、および莖基部の温度が根における物質の吸収と、その地上部への移行に

どのような作用力を持つかをみるために根から ^{32}P を吸収させたところ、根部温度は根における吸収のほか、地上部への移行に対して影響をおよぼすものであり、莖基部の温度は生長点、および伸長葉への ^{32}P の転流に直接影響し、また葉から ^{32}P を吸収させたところ、生長点、および伸長葉への転流には莖基部温度が作用し、根部への転流、蓄積には根部温度が強く影響することも判明した。

主 要 文 献

- 1) 片山：稲麦の分けつ研究 養賢堂 (1951)
- 2) 植木・寺山：鹿児島大農報告 №3, 7 (1954)
- 3) 木村・関口：日作紀22, 65 (1954)
- 4) 高村・竹内・長谷川：日作紀29, 195 (1961)
- 5) 竹内・長谷川：日作紀27, 241 (1958)
- 6) 農林省統計調査部：試験研究資料別冊 №8 (1959)
- 7) 榎本：農業 №11 (1936)
- 8) 山田・長谷川：日作紀28, 157 (1959)
- 9) 山田・長谷川：近畿作・育会報 №7, (1962)
- 10) Burr: Radioisotopes in Scientific Reserch (1959)
- 11) 長井・俣野：日作紀28, 4 (1959)
- 12) Stuckey: Plant Physiol. 17, 116 (1942)
- 13) Kramer: Plant Physiol. 20, 30 (1945)
- 14) Zhurbitzky Shtrausberg: Radioisotopes in Scientific Reserch (1959)