

水ストレス及び塩ストレスがダイズの茎内流量に与える影響

浅井 修*・伊藤健吾**・千家正照**

Influence of Water and Salt Stress on Stem Flow Rate of Soybean Plant (*Glycine max* Merrill)

Osamu ASAI*, Kengo ITO** and Masateru SENGE**

* United Graduate School of Agricultural Science, 1-1 Yanagido, Gifu 501-1193, Japan

** Faculty of Applied Biological Sciences, Gifu University, 1-1 Yanagido, Gifu 501-1193, Japan

Abstract

The objective of this research is to examine the influence of water and salt stress on the stem flow rate of soybean planted in sandy clay loam, loamy sand, and rock wool. The experiments of water stress in sandy clay loam and loamy sand showed that the daily stem flow rate was influenced by soil moisture potential than difference of soil texture when the soil water content changed in the range of available soil moisture. The experiment of salt stress in rock wool showed that if the electrical conductivity of water in rock wool was the same, the daily stem flow rates became different due to the history of liquid fertilizer addition. Furthermore, the daily stem flow was constant under less than 2kPa of osmotic potential, but decreased abruptly when osmotic potential increased more than 2kPa. If the matric and osmotic potentials were low, the stem flow rates became a maximum at 6 hours later after light period started. However, as the matric and osmotic potentials increased, the daily stem flow decreased and the peak of stem flow rate did not become clear.

Key words : Water Stress, Salt Stress, Heat Balance Method, Stem Flow Rate, Soybean

1. はじめに

植物の蒸散過程においては、土壤中の水移動、根による吸水、植物体中の水移動、そして葉から大気への蒸散という諸過程が連続しており、部分的な流れの停滞によって全体の流れが制約を受ける。したがって、作物体を取り巻く水移動を把握するには、土壌・植物・大気一つのシステムとして考えていくことが必要となる。これは土壌-植物-大気水連続体、いわゆる SPAC (Soil-Plant-Atmosphere Continuum) と呼ばれ、電気回路のアナロジーとして理解されている。

本論では、この連続系における根に向かう土壌水の流れの制約が植物体中の水移動に与える影響についてダイズを用いて検討した。土壌水の流れの制約に対しては、

土壌水分の減少(水ストレス)と栄養塩類の濃度増加(塩ストレス)の2つの要因に着目した。なお、水ストレスでは土性の違いによる影響について検討し、塩ストレスでは養液濃度の履歴による影響について検討した。畑作物は一般に多肥が必要とされ過剰施肥による塩類の増加が起こりやすい。そこで、過剰施肥による培地の塩類が蓄積していく状況を養液濃度を徐々に増加させていく方法により再現した。また、植物体中の水移動に対しては、茎熱収支法を用いて測定し、単位時間当りの蒸散量(茎内流量)として評価した。茎熱収支法は、簡便さと信頼性が両立した方法であり、非破壊で数日間の連続測定が可能という長所がある(桜谷, 1991; Baker and Van Bavel, 1987)。

* 岐阜大学大学院連合農学研究所 〒501-1193 岐阜市柳戸 1-1

** 岐阜大学応用生物科学部 〒501-1193 岐阜市柳戸 1-1

キーワード: 水ストレス, 塩ストレス, 茎熱収支法, 茎内流量, ダイズ

表-1 試験区の土性

試験区	真比重	仮比重	粒度分布 ($\text{kg} \cdot \text{kg}^{-1}$)				固相率 ($\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$)	容易有効水分量 ($\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$)*	有効水分量 ($\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$)**	透水係数 ($\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$)
			砂	シルト	粘土	礫				
砂質埴壤土	2.631	1.036	0.596	0.186	0.208	0.010	0.440	0.156	0.223	5.5×10^{-4}
壤砂土	2.664	1.470	0.687	0.044	0.052	0.217	0.549	0.095	0.131	1.5×10^{-3}

注) *は土壤水分吸引圧 9.8~98.1 kPa, **は土壤水分吸引圧 9.8~1554.7 kPa を示す

2. 試験方法

2.1 試験区の概要

ダイズは、晩生目黒白大豆を用いた。ガラス室において72穴セルトレイに培養土を充填し、第3複葉が展開するまで生育させた。その後、砂質埴壤土、壤砂土、ロックウール（日東紡製）を充填したそれぞれのワグネルポット（断面積 0.02 m^2 、高さ 0.19 m ）に定植し、第6複葉が展開するまで生育させた。砂質埴壤土と壤砂土は国際土壌学会の分類によるものであり、それぞれの土性を表-1に示す。ロックウール区では市販されている液肥（N:P:K=6:10:5, Hyponex）を用いた点滴灌漑による養液栽培を行った。茎内流量の測定には、フローゲージ（SGA5, Dynamax Inc）を用いた。ゲージを子葉節に設置し（茎径 4.8 mm ）、データログ（CR23X, Campbell Scientific）で自動計測した。また、光量を熱型全天日射計（PCM-01, Prede）、温湿度を電気抵抗式温湿度計（TR-71, T and D）を用いて測定した。なお、各測定値は1分間の平均値として記録した。

試験は人工気象器（LPH-500-NC, 日本医化器械製作所、容積：高さ 1.0 m 、幅 1.0 m 、奥行き 0.9 m ）内で行った。環境設定は、明期を9時~18時の9時間とし、温度 28°C 、相対湿度 60%、光強度 44 klx で一定とした。また、暗期を18時~翌日9時の15時間とし、温度 15°C 、相対湿度 90%、光強度 0 klx で一定とした。測定結果から人工気象器の精度は、温度 $\pm 0.5^\circ\text{C}$ 、相対湿度 $\pm 10\%$ （明期のみ、暗期はほぼ一定）、光強度は明期開始直後の1~2時間は $0.332 \text{ (kw} \cdot \text{m}^{-2})$ であり、その後は $0.284 \text{ (kw} \cdot \text{m}^{-2})$ で一定であった。試験期間は、2004年11月25日から12月24日までとし、この間に2回の測定期間を設けた（15日間と12日間）。砂質埴壤土区と壤砂土区は、両期間とも測定を行い反復2回として結果を統合した。ロックウール区は、15日間で「ストレス弱」を、12日間で「ストレス強」の測定を行った。また、フローゲージの長期連続測定は植物組織に形態的变化を引き起こす恐れがあるため、途中2日間ゲージを外した。

砂質埴壤土区と壤砂土区は試験開始前に圃場容水量（土壤水分吸引圧：9.8 kPa）になるよう調節し、その後

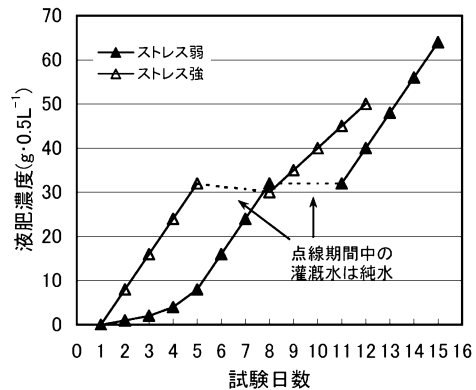


図-1 試験日数と液肥濃度の関係

は灌漑を行わなかった。また、毎日明期の直前と直後にポット全体の重さを電子天秤で測定し、明期の時間平均値として含水比を算出した。さらに、この秤量法から得られた減少量と茎熱収支法から求めた茎内流量を比較し、回帰式から茎内流量を補正した。ロックウール区は、毎日1回明期が始まる20分前に灌水し（灌水量 0.5 L 、灌水強度 $12.5 \text{ mm} \cdot \text{h}^{-1}$ ）、根群域を湿潤状態に保った。試験中の点滴灌漑は1回目に純水を用い、その後は液肥の添加によりその濃度を徐々に高くした。望ましい畑土壌の性質（岡崎ら, 2001）における電気伝導度（EC）は、砂丘未熟土及び岩屑土において $0.1 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$ 以下、その他黒ボク土や褐色森林土、褐色低地土など多くの土において $0.2 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$ 以下となっている。そこで、ECが $0.2 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$ 以下の範囲内になるよう液肥の添加を調節した。初期の液肥濃度が低い試験区「ストレス弱」と高い試験区「ストレス強」を設け、図-1に示す濃度の液肥を与えた。ゲージを外した間は純水を与えた（図-1の破線部）。また、毎日明期の終了後に排水を回収し、そのECを測定した（Cyber Scan PC10, Eutech）。なお、各試験区は土壤面蒸発を抑制するためにビニールで土壤表面を覆った。

2.2 茎熱収支法

茎の一部に植物組織に影響を与えない微少の熱量を加

え、その部位に成立する熱収支式を解くことにより茎内流量を求めることができる。その熱収支式は次式で表される。

$$Q = q_r + q_{up} + q_{dn} + q_r + S \quad (1)$$

ここで、 Q は茎に与える熱量 (W)、 q_r は茎内流によって上方に運ばれる熱量 (W)、 q_{up} と q_{dn} はそれぞれ茎を伝わって上方と下方に失われる熱量 (W)、 q_r は加温部から周囲の空气中に失われる熱量 (W)、 S は茎に貯留される熱量 (W) である。式(1)では、一般的に S は定常状態と仮定し考慮しない。 q_r は茎内流量 F ($kg \cdot s^{-1}$) と加温部上下の温度差 ($T_{up} - T_{dn}$) の関数として次式で表される。

$$q_r = c_w F (T_{up} - T_{dn}) \quad (2)$$

ここで、 c_w は水の比熱 ($J \cdot kg^{-1} \cdot ^\circ C^{-1}$) である。式(2)を式(1)に代入すると茎内流量 F が求められる。

$$F = (Q - q_{up} - q_{dn} - q_r) / \{c_w (T_{up} - T_{dn})\} \quad (3)$$

ここで、温度差 ($T_{up} - T_{dn}$) が 0 に収束すると茎内流量 F が限りなく大きくなる。Senock and Ham の報告 (1993) によると、 50 ($g \cdot h^{-1}$) 以上の茎内流量が発生している時のデータを用いて温度差を $0.1^\circ C$ として試算すると、茎内流量は 15% の過大評価になるとしている。Sakuratani *et al.* (1999) は、絶対値 $0.2^\circ C$ 以上の測定値を用い、それ以外は理論上茎内流量がないとしている。本試験においても同様に、絶対値 $0.2^\circ C$ 以上の測定値を用い、それ以外は茎内流量がないものとした。また、茎内流量を求めるにあたり重要となるのが、 q_r を決定する際に必要となるゲージ係数 k_{sh} ($W \cdot V^{-1}$) である。このゲージ係数は、式(3)において $F=0$ として q_r を解き、サーモパイルの起電力 (V) で除すことにより求められる。すなわち、次式で表される。

$$q_r = k_{sh} E \quad (4)$$

$$k_{sh} = (Q - q_{up} - q_{dn}) / E \quad (5)$$

本試験では、茎内流量が確認されず ($F=0$) かつ夜間の呼吸量が少なくなる午前 3~4 時 (Yamagishi *et al.*, 1990) の 1 時間の平均値を用い、茎の肥大等の経日変化を測定値に反映させるためその値は毎日更新した。

測定期間中の式(3)の温度差 $T_{up} - T_{dn}$ は、砂質壇壤土区で $0.0 \sim 5.0^\circ C$ 、壤砂土区で $-1.1 \sim 3.3^\circ C$ 、ロックウール区では $0.0 \sim 4.0^\circ C$ であった。これらの日変化について見ると、暗期では $0 \sim 1^\circ C$ の間で変化し、明期では 10 時頃に日最大値をとり、その後は緩やかに減少した。同様にゲージ係数 ($W \cdot mV^{-1}$) の日最小値は、それぞれ $0.21 \sim$

0.23 , $0.20 \sim 0.21$, $0.19 \sim 0.23$ であった。

3. 結果と考察

3.1 茎内流量の経時変化

図-2 に茎内流量の経時変化と吸引圧及び浸透圧の関係を示す。砂質壇壤土区及び壤砂土区の含水比は、別途行った室内実験から土壌水分特性曲線を用いて吸引圧に換算した。また、ロックウール区では EC が溶液中のイオン総量と密接な関係にあることから、便宜的な換算方法である次式により浸透圧を算出した (日本土壤肥料学会, 1997)。

$$\text{浸透圧 (kPa)} = 28 \times \text{EC} \quad (dS \cdot m^{-1}) \quad (6)$$

各試験区の茎内流量は、明期開始直後の 9~10 時に急激な変化が確認され、その後は明期開始 6 時間後となる 15 時付近に最大値をとる凸型の曲線となった。しかし、吸引圧及び浸透圧の増加に伴い茎内流量は減少し、最大値を有する凸型の変化は徐々に確認できなくなった。水ストレスによる茎内流量の減少ならびに凸型の変化が確認できなくなることは、Inoue *et al.* (1994) の報告においても示されている。明期開始直後の茎内流量の急激な増加は、吸引圧及び浸透圧に関係なく各試験区ともほぼ一定量のピークを示した。砂質壇壤土区と壤砂土区の暗期の秤量法による重量減と、明期の 9~10 時における積算茎内流量はほぼ同じであった。この明期初期における茎内流量の増加は、陽光ランプの点灯により暗期の呼吸による消費水分を一時的に吸水し回復したことによるものと考えられる。また、人工気象器内の温湿度が 10 分程度で暗期から明期の設定値 (温度 $28^\circ C$ 、相対湿度 60%) に移行し蒸散能の高い環境下に置かれたが、茎内流量は増加直後に一時的に減少した。これは水が取り込まれ孔辺細胞の体積が増大するまで気孔が開かないという気孔開閉の機構が制限要因になっていると考えられる (寺島, 2001)。しかし、これらのことは推測の域を出ず詳細なメカニズムは不明である。

本試験では、より詳しく茎内流量の変化を観察するため測定間隔を 1 分とした。その結果、各試験区における茎内流量の振幅 (1 分間の変化量) は、吸引圧及び浸透圧が低いほど大きく、吸引圧及び浸透圧の増加に伴い徐々に小さくなった。この振幅は、砂質壇壤土区及び壤砂土区では容易有効水分域である吸引圧 $9.8 \sim 98.1$ kPa において大きく、吸引圧 $98.1 \sim 1554.7$ kPa では小さかった。ロックウール区では、「ストレス弱」は浸透圧 3.6 kPa 以上、「ストレス強」は浸透圧 2.3 kPa 以上になると茎内流量の振幅は明確に小さくなった。なお、測定期間すべての振幅は実測の茎内流量の 1 割以下であった。

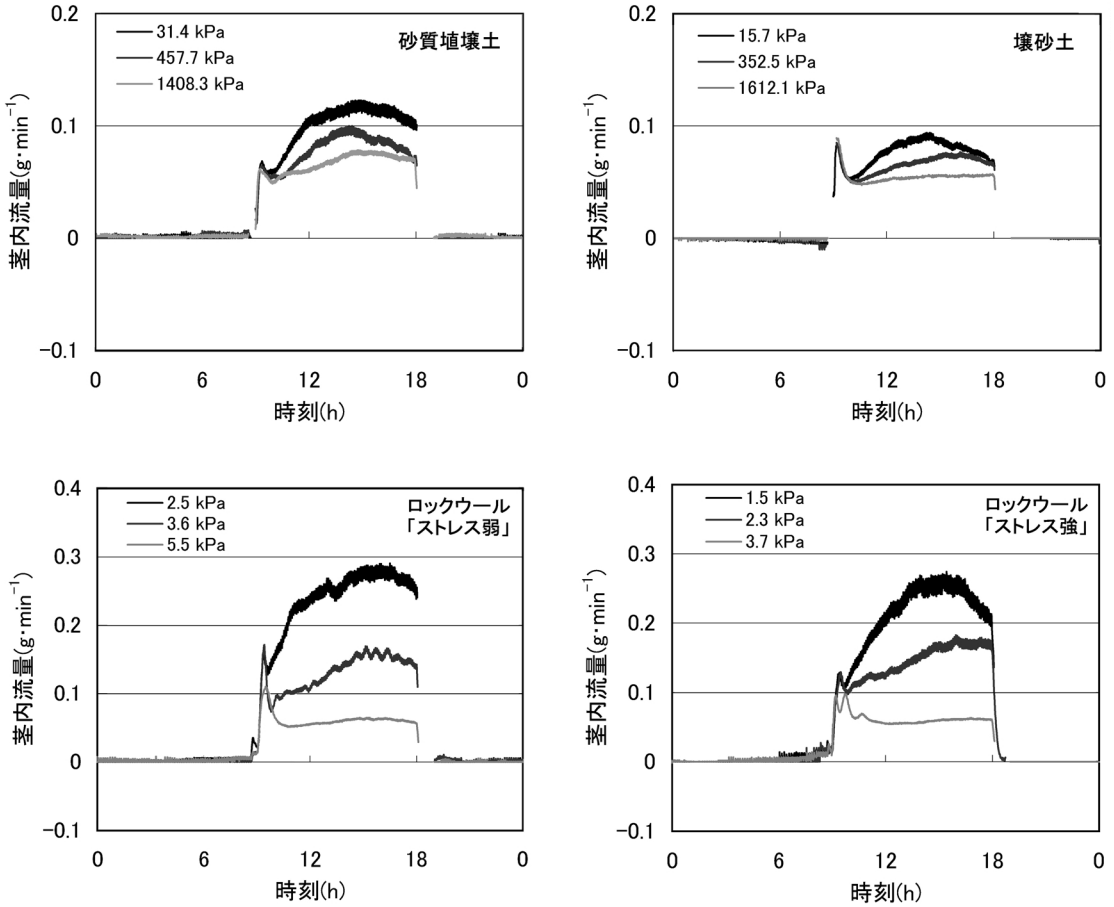


図-2 各試験区の茎内流量の経時変化と浸透圧及び吸引圧の関係

3.2 茎内流量と水ストレス

図-3 に砂質埴壤土区及び壤砂土区の日茎内流量と含水比の関係を示す。有効水分域 (9.8~1,554.7 kPa) における日茎内流量は、砂質埴壤土区で 31.6~54.1 (g・day⁻¹)、壤砂土区で 30.5~41.5 (g・day⁻¹) となった。有効水分域の下限値における日茎内流量は、試験区間に差がないことから土性による影響は小さく水ポテンシャルの低下が日茎内流量の減少要因となっていると考えられる。一方、有効水分域の上限値における日茎内流量は、試験区間に差があり壤砂土区より砂質埴壤土区において多くなったが、これは試験区間の作物の個体差による影響と考えられた。そこで図-4 に単位葉面積指数 (LAI: 砂質埴壤土区 2.2, 壤砂土区 1.8, 反復 2 回とも同値) 当りの日茎内流量と含水比の関係を示す。なお、LAI は試験直後に破壊サンプリングにより測定した。有効水分域における単位葉面積指数当りの日茎内流量は、砂質埴壤土区で 14.4~24.6 (g・day⁻¹・LAI⁻¹)、壤砂土区で 16.9

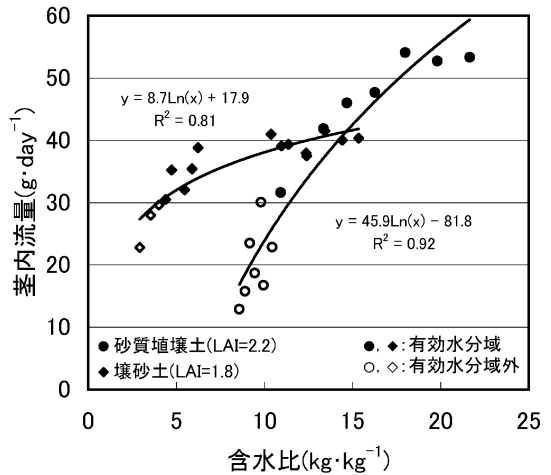


図-3 日茎内流量と含水比の関係

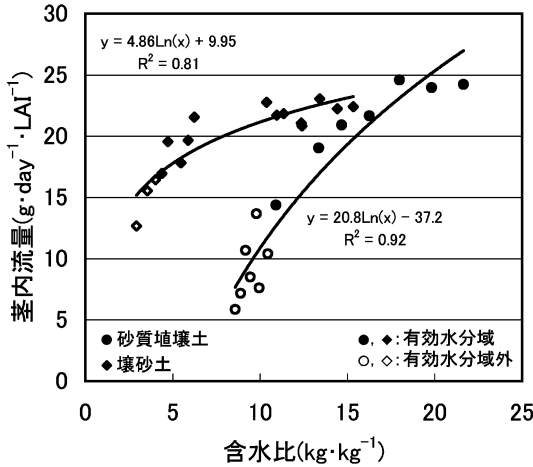


図-4 単位 LAI 当りの日茎内流量と含水比の関係

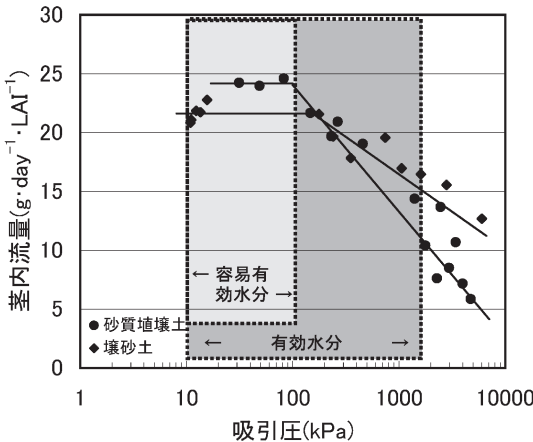


図-5 単位 LAI 当りの日茎内流量と吸引圧の関係

～23.1 (g・day⁻¹・LAI⁻¹) となり試験区間の差は小さいと考えられる。以上のことから、有効水分域の日茎内流量の変化は、土性による影響は小さく水ポテンシャルの影響が主要因となっていると考えられる。

図-5に単位葉面積指数当りの日茎内流量と吸引圧の関係を示す。砂質壇壤土区及び壤砂土区とも、容易有効水分域では一定の日茎内流量が観測できた。吸引圧が高くなり容易有効水分域を超過すると、両試験区とも日茎内流量は徐々に減少した。この減少傾向は、壤砂土区よりも砂質壇壤土区で顕著であった。また、容易有効水分域の茎内流量を平均した値をポテンシャル蒸散量とし、この茎内流量に対するその他の茎内流量の比を求めた。この比は用水計画（農林水産省構造改善局，1997）にお

いて計画蒸発散量を求める際に用いる水分反応係数（一時的な低水分状態での土壌水分管理に対する作物固有の水分反応特性を考慮し、用水計画上にあって基準蒸発散位より少ない蒸発散量に修正する係数）と考えることができる。ただし、この係数は蒸散量が蒸発散量の大部分を占め、作物固有の特徴が明確に現れる生育期のみ適用される。設計基準に示されているダイズの水分反応係数は0.8であり、本試験では両試験区とも主に初期しおれ点（390.5 kPa）付近の吸引圧において0.8となった。

3.3 茎内流量と塩ストレス

図-6に養液栽培を行ったロックウール区における日茎内流量とECの関係を示す。なお、「ストレス弱」と「ストレス強」のLAIは共に2.9であることから作物の個体差は無視する。灌水回数が多く徐々にECを増加させた「ストレス弱」では0.1 (dS・m⁻¹)まで一定の日茎内流量が観測できた。一方、灌水回数が少なく急激にECを増加させた「ストレス強」では0.06 (dS・m⁻¹)まで一定の日茎内流量が観測できた。両試験区とも0.2 (dS・m⁻¹)までの間に日茎内流量は徐々に減少したが、同じECにおいて日茎内流量に大きな差が確認できた。これは液肥の添加履歴による影響と考えられ、初期の液肥濃度が高い「ストレス強」では「ストレス弱」と比較して日茎内流量は少なくなった。

図-7に日茎内流量と浸透圧の関係を示す。両試験区とも2 kPa以下では一定の日茎内流量が観測できたが、2 kPaを超過すると急激に日茎内流量は減少した。

4. まとめ

本試験では、茎熱収支法により水ストレス及び塩ストレスがダイズの茎内流量に与える影響について砂質壇壤土、壤砂土、ロックウールを用い検討した。その結果、水ストレスについては、砂質壇壤土区及び壤砂土区の有効水分域の日茎内流量は、土性による影響は小さく水ポテンシャルの影響が主要因となって変化していると考えられる。また、両試験区とも容易有効水分域では一定の日茎内流量が確認でき、容易有効水分域を超過すると日茎内流量は徐々に減少した。塩ストレスについては、ロックウール区において「ストレス弱」と「ストレス強」を比較すると、同じECにおいて日茎内流量に大きな差が観測された。これは液肥の添加履歴による影響と考えられ、初期の液肥濃度が高い「ストレス強」では「ストレス弱」と比較して日茎内流量は少なくなった。また、両試験区とも2 kPa以下では一定の日茎内流量が観測できたが、2 kPaを超過すると急激に日茎内流量は減少した。各試験区の茎内流量の経時変化は、吸引圧及び浸透圧が低い環境下では明期開始6時間後となる15時付近

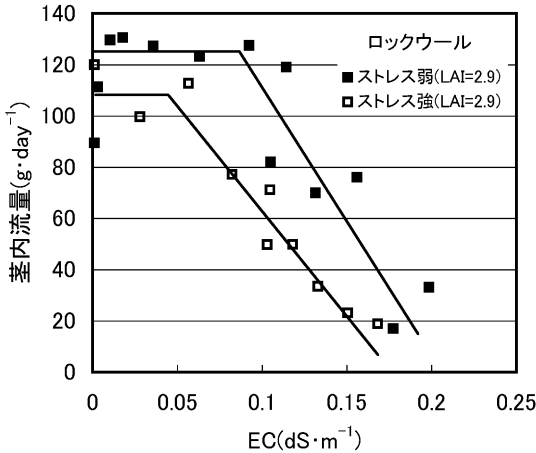


図-6 日茎内流量と EC の関係

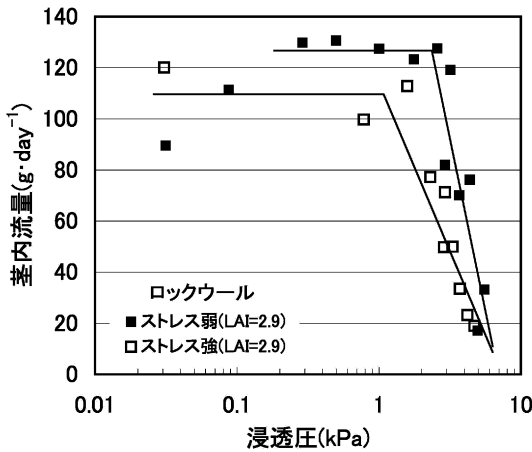


図-7 日茎内流量と浸透圧の関係

に最大値をとる凸型の曲線となった。しかし、吸引圧及び浸透圧の増加に伴い茎内流量は減少し、最大値を有する凸型の変化は徐々に確認できなくなった。

引用文献

荒木英樹 (2002) : 作物根系の水吸水パターン, 根の研究, **11** (2) : 51-56.

Baker, J.M. and Van Bavel, C.H.M. (1987) : Measurement of mass flow of water in the stems of herbaceous plants, *Plant, Cell and Environment*, **10** : 777-782.

Inoue, Y., Sakuratani, T. and Shibayama, M. (1994) : Remote and Real-Time Sensing of Canopy Transpiration and Conductance —Comparison of Re-

mote and Stem Flow Gauge Methods in Soybean Canopies as Affected by Soil Water Status—, *Japanese Journal of Crop Science*, **63** (4) : 664-670.

長野敏英・大政謙次 (2005) : 新農業気象・環境学, pp. 114-123, 朝倉書店, 東京.

日本土壤肥料学会 (1997) : 土壤環境分析法, pp. 202-203, 博友社, 東京.

農林水産省構造改善局 (1997) : 土地改良事業計画設計基準・計画「農業用水(畑)」, pp. 187-188, 農業土木学会, 東京.

岡崎正規・安西徹郎・加藤哲郎 (2001) : 新版土壤肥料, pp. 128-131, 全国農業改良普及協会, 東京.

Sakuratani, T., Aoe, T. and Higuchi, H. (1999) : Reverse flow in roots of *Sesbania rostrata* measured using the constant power heat balance method, *Plant cell and Environment*, **22** : 1153-1160.

Sakuratani, T., Clothier, B.E. and Green, S.R. (1997) : Measurements of Sap Flow in the Roots, Trunk and Shoots of an Apple Tree Using Heat Pulse and Heat Balance Methods, *J. Agr. Met.*, **53** (2) : 141-145.

桜谷哲夫 (1991) : 茎熱収支法に基づく蒸散流測定法に関する研究, *農業気象*, **46** (4) : 265-268.

Sakuratani, T. (1987) : Studies on Evapotranspiration from Crops (2) Separate Estimation of Transpiration and Evaporation from a Soybean Field without Water Shortage, *J. Agr. Met.*, **42** (4) : 309-317.

Sameshima, R., Sakuratani, T. and Takenouchi, A. (1995) : Relationship between Transpiration Rate of Soybean Plants (*Glycine max* Merr. Cv. Enrei) and Soil Water Content Estimated by Stem Heat Balance and Heat Probe Methods, *J. Agr. Met.*, **51** (2) : 153-157.

Senock, R.S. and Ham, J.M. (1993) : Heat balance sap flow gauge for small diameter stems, *Plant cell and Environment*, **16**, 593-601.

竹内真一・榎井和朗・矢野友久 (1996) : 茎内流測定に基づく作物蒸散量の測定, *農土論集*, **64** (6) : 119-126.

寺島一郎 (2001) : 環境応答, pp. 40-44, 朝倉書店, 東京.

Yamagishi, J., Akita, S. and Takanashi, J. (1990) : Time-course of Respiration and its Relation to Water Conditions in Various Plant Species, *Japan. Jour. Crop Sci.*, **59** (1) : 169-173.

要 旨

本試験では、茎熱収支法により水ストレス及び塩ストレスがダイズの茎内流量に与える影響について砂質埴壤土、埴砂土、ロックウールを用い検討した。その結果、砂質埴壤土区及び埴砂土区における水ストレスについては、有効水分域の日茎内流量は土性による影響は小さく水ポテンシャルの影響が主要因となって変化していると考えられる。ロックウール区における塩ストレスについては、ストレス強度の違いにより同じ EC において日茎内流量に大きな差が観測され、これは液肥の添加履歴による影響と考えられる。また、ストレス強度に関係なく 2 kPa 以下では一定の日茎内流量が観測できたが、2 kPa を超過すると急激に日茎内流量は減少した。茎内流量の経時変化は、吸引圧及び浸透圧が低い環境下では明期開始 6 時間後となる 15 時付近に最大値をとる凸型の曲線となった。しかし、吸引圧及び浸透圧の増加に伴い茎内流量は減少し、最大値を有する凸型の変化は徐々に確認できなくなった。

受稿年月日：2005 年 7 月 11 日

受理年月日：2005 年 12 月 26 日