植物生体情報の計測手法の開発とその応用に関する研究

(第2報) 植物体内水分動態の諸特性

岩 尾 憲 三・高 野 泰 吉*

中部電力総合技術研究所・*名城大学農学部

Studies on Measurements of Plant Physiological Informations and Their Agricultural Applications

(2) Dynamics of Water Content in Plants such as Several Crops and Trees under Natural Conditions

Kenzo IWAO and Taikichi TAKANO*

*Central Technical Research Laboratory, Chubu Electric Power Co., Inc.,
Midori-ku, Nagoya 459, Japan*

**Faculty of Agriculture, Meijo University, Tenpaku-ku, Nagoya 468, Japan*

This paper reports the characteristics of daily variations of water content of several crops and trees, that is, plant water dynamics under natural conditions. They were obtained by the measurements as the application of our non-invasive and continuous measurements of water content in plant. Those methods were reported in previous report (No. 1).

The main results obtained through the measurements were as follows.

- (1) Daily variations of plant stem diameter as the index of water content under various weathers.
- (2) Relationship between stem diameter and water potential in plant tissue.
- (3) Relationship between the daily variations of stem diameter and stomatal aperture of a plant.
- (4) Transient responses of the water content in a plant to the watering.
- (5) Plant stem shrinkage according to the drought of soil.
- (6) Oscillation in stem diameter observed in its daily variation.

(Received June 10, 1988)

1988年6月10日受付

緒 言

植物体内水分の測定は古くから行われている。しかし、含水率の測定など植物体のサンプリングを伴う方法では長期にわたって測定を行うには限界がある。また、含水率の日変化や灌水による含水量の増加などの連続的な変化をとらえることが困難である。

そのため、自然環境下あるいは人工環境下のいずれの場合でも、植物の体内水分状態を長期にわたって非破壊で連続測定する技術が各方面から要望され、多くの研究が行われてきた¹⁻¹⁹⁾。

本論文はその一例として第1報²⁰⁾で述べた手法のうち、茎径変化の測定による体内水分動態推定の手法を実地適用し、その結果から植物の体内水分動態について再現性があり、一般的な植物の水分生理特性と考えられる特性についてまとめた。

種々の植物の中から代表的に認められる特性の例を示すことにしたため、供試材料の説明は「結果および考察」の各項目ごとに行う。

方 法

植物の体内水分変化を推定するための茎径変化の測定は第1報で述べた方法により行った。

日射強度、照度、土壌水分などの環境要素は植物生体情報を測定する際、環境条件として記録することが必要と考えられたため、必要に応じて以下に述べる方法で測定を行った。

1. 日射強度の測定法

本論文で示した日射強度のデータは農試電試型日射計により測定した。

同日射計は直径約 8 cm の半球帽のガラスカバー内の中心に受光部があり、20 対のマンガン-コンスタンタンの熱電対を薄片状とした平面受熱素子（熱電堆）がある。内部抵抗は約 25 Ω である。出力は 0.1 W/cm² (1.43 cal/cm²·min) の日射強度で 12 $\pm$ 0.06 mV になるように並列抵抗で調整されている。

2. 照度の測定法

照度の測定にはセレン光電池照度計を利用した。セレン光電池は外部電源を必要とせず、単に電流計に接続するだけで受光面の照度にほぼ比例した光電流が測定できる。光電池は高照度のときおよび外部抵抗が大きい場合には、照度と光電流の比例性が悪くなる傾向がある。高照度まで測定する場合はレンジの切換えのために倍率フィルターを用いた。

3. 土壌水分張力の測定法

土壌水分状態については電気式圧力変換器の付いたテンションメータを用いて土壌の水分張力を測定・自記した。

テンションメータは土壌水が受けている張力（一般には負圧）を測定するために使用される。すなわち、水を充填した多孔質磁管内の負圧を圧力計により、測定するが、この負圧は土壌水分張力あるいは水分吸引圧と呼ばれるものである。

なお、テンションメータの測定範囲は比較的狭く、理論的に可能な最高限度は大気圧（1 気圧、pF 3.0）であるが、実際には、磁管内への空気の侵入があり、測定限度は pF 2.9 程度までであった。

4. 温湿度の測定法

温湿度の測定は抵抗温度計型の乾湿球温度計により行なった。

測定の原理は白金抵抗温度計により乾球温度および湿球温度を検出し、電気回路で等湿曲線の関係に基づき演算を行って、温度および湿度を測定・自記するものである。

湿球温度の感温部は一定の風速（3 m/s）で送風できるように小型の送風機が内蔵されている。検出器（サイクロメータ）の下側半分は湿球計のガーゼを常に湿すための水溜めになっている。

Table 1 Liquid for infiltration method and score of stomatal aperture.

No. of liquid	I	II	III	IV	V	VI
Ethylene glycol (%)	10	20	30	40	50	60
iso-Buthyl alcohol (%)	90	80	70	60	50	40
Score of infiltration	I	II	III	IV	V	VI
Stomatal condition	close $\longleftarrow$ $\longrightarrow$ open					

5. 気孔開度の測定方法

浸潤液としてイソブチルアルコールとエチレングリコールをおのおの 10% 刻みで混合した溶液を用いた。すなわち、イソブチルアルコール 90%，エチレングリコール 10% を I 液とし、イソブチルアルコール 40%，エチレングリコール 60% を VI 液とした（Table 1）。

気孔開度の判定は、浸潤液を葉面（おもに裏面）に塗布した際、葉内部が液の浸潤により変色したかどうかを I から VI までのグレードで表示することにより行った。

結果および考察

1. 茎径の日変化特性

トマトはポット土耕栽培、播種後 4 ヶ月の品種「ファースト」を用いた。草丈約 120 cm、基部茎径 15~18 mm であった。なお、茎径変化と蒸散流量との関係を把握するため、ロードセルを用いて鉢総重量の変化も連続測定した。測定年月は図中に示した。

Fig. 1 にトマトの茎径の日変化を晴天、曇天、雨天に分けて示した。参考のため、照度およびロードセルで測った鉢の総重量変化を微分して求めた蒸散速度を併記した。

茎径変化の測定はトマトのほか、ゴムノキ、ケヤキ、ミカン、ナシ、ダイズなど多くの草本、木本植物について行ってきた。いずれの植物も基本的にその水分動態は類似していることがわかったので、代表例として Fig. 1 を示した。すなわち、茎は一般的に昼間収縮し、夕方から夜にかけて回復する。この特性は上述のすべての植物について共通であった。しかし、その程度やパターンは天候、気温、土壌の乾燥など環境によって著しく異なることが特徴的であった。

図から明らかなように、晴天日の例では蒸散流量は日の出とともに増加し、ほぼ南中時に最大に達したあと午後には減少に転じ、日没後は著しく減少した。一方、茎径は日の出とともに収縮を始め南中の約 2 時間後に茎径は最も収縮し、その後、午後には回復してゆくことが認められた。夜間はほぼ一定の勾配でゆるやかに増加し、

Fig. 1 Daily variation of stem diameter and transpiration of tomato under various weathers.
SD, Stem diameter; TR, transpiration; IR, irradiation.

日の出前に最大値を示すことがわかった。成長期には、茎は前日に比べ数十 μm 肥大することを認めた。すなわち、日々の肥大量が把握できることがわかった。ただし、後述するようにこれは土壌の乾きなどにより肥大とは逆に、萎縮してゆく場合もあることがわかった。茎径の最大収縮量は約 $100 \mu\text{m}$ であった。

雨天日には茎径にはほとんど収縮はみられず、蒸散量もわずかであった。

曇天日の例として、午前中晴天で、午後から急に曇った日の例を示した。午前中の茎径変化および蒸散流量の変化は晴天日のそれらと同じ傾向を示したが、日射の減少とともに蒸散流量は減少し始め、同時に茎は膨張してゆくことを認めた。

以上の結果から、蒸散流量、茎径変化とも日射に強く影響されることが示唆された。

さらに、茎径変化は蒸散流量の変化により生じていることが推察された。

2. 植物の体内水分状態と茎径の関係

材料として露地栽培 10 年生のブドウ (巨峰) を供試した。樹高は約 1.8 m、一文字仕立てで第一主枝、第二主

Fig. 2 Daily variation of stem diameter (SD) and water potential in plant (WP) (vine tree).

Fig. 3 Relationship between stem diameter (SD) and water potential in plant (WP).
 $Y = 0.091 X + 3.6$.

Fig. 4 Lag correlation coefficient between stem diameter variation and water potential (vine tree).

枝とも約 10 m であった。茎径変化と体内水ポテンシャルは共に主枝先端で測定し、両者の関係を検討した。

Fig. 2 はブドウ巨峰の茎径の日変化と葉柄部における水ポテンシャルの同時記録を示したものである。両者は類似した変化を示した。両者の相関関係は Fig. 3 のとお

りで、その回帰式は $Y=0.083X+0.86$ 、相関係数は $r=0.89$ であった。

水ポテンシャルの変化に対し、茎径変化には時間的な遅れが認められた。その遅れ時間を確かめるため、時差相関を求めた。その結果は Fig. 4 に示すとおりで、約 0.9 hr の遅れが認められた。また、その場合には $r=0.98$ という高い相関係数を示すことがわかった。長野ら²¹⁾はブドウについて葉の水ポテンシャルと茎径の関係を報告しているが、これと類似の結果であった。

さらに、彼らは、水欠差と茎径収縮量についてヒマワリを供試して両者がほぼ比例関係にあることも報告している。

以上述べた結果から、茎径変化を測定することによって植物の体内水分量の変化を非破壊で、連続的に推定できることがわかった。したがって、ハウスや圃場での作物の水管理や水分生理学的研究において有用な手法になると考えられた。

3. 気孔開度の日変化と茎径の日変化

供試材料として、露地植えのカマボチポプラ、挿木後 3 年生、基部茎径 22 mm、樹高 130 cm のものを用いた。茎径の日変化と気孔開度の日変化を比較することにより、両者の関係を検討した。気孔開度はブチルアルコール

Fig. 5 Daily variation of stem diameter (SD), stomatal aperture (SA), soil moisture (SM) and irradiation (IR) (*Populus nigra*, 1978).

とエチレングリコールの混合液を用いた浸潤法により測定した。土壌水分張力は土中 15 cm の深さで測定した。

Fig. 5 にポプラの浸潤度（気孔開度）と茎径の日変化の測定結果を示す。気孔開度に対応する浸潤度は日の出とともに増加した。午後には次第に減少し、日射に強く依存することを認めた。土中の 15 cm の深さにおける土壌水分張力はほぼ pF 2.6 で一定に推移した。

特徴的なことは、浸潤度が約Ⅲにまで増加してから茎径の収縮開始が認められるとともに、夕方にもやはり約Ⅲに減少した時点で茎径の膨張開始が認められる点であった。

土壌水分張力はポット栽培の場合とは異なり、有意な日変化は認められなかった。

なお、気孔開度の最大値はほぼ南中の前後に対応しているが、茎径が最も収縮する時刻は日没直前であり、両者の出現する時刻は一致しなかった。

4. 茎径の日変化と土壌水分張力の日変化

供試材料として尺鉢植え、土耕栽培のケヤキを用いた。基部茎径は 23 mm、樹高 120 cm にせん定した。茎径の日変化、すなわち体内水分動態と土壌の水分状態の変化を測定し、両者の関係を検討した。葉温はサーミスタ葉温計により、測定・自記した。

Fig. 6 に茎径、土壌水分張力、日射強度の日変化を示す。茎径は日の出とともに収縮を開始し、日中単調に減少し続け、15:30 に最小値（ $-120 \mu\text{m}$ ）に達した後、回復に転じた。

土壌水分張力は日の出前は pF 1.7 でほぼ一定であったが日の出後、次第に増加してゆき、12:00 から 16:00 にかけてその増加率は最も高くなり、その後緩やかな増加に転じた。24:00 には pF 2.9 に達した。

鉢の内部の土壌水分張力のこのような著しい増加は、ケヤキの蒸散と鉢からの蒸発に伴う土壌からの吸水によるものと考えられた。また、茎径は最終的に前日のレベルには回復できず、約 $20 \mu\text{m}$ 前日より細った。これは土壌の水ポテンシャルの低下によるものと考えられた。

以上の結果から、本節で説明した測定手法を用いることにより、土壌の水分状態が植物の体内水分の推移に及ぼす影響について圃場においても長期間にわたって解析できる見通しを得た。

5. 灌水による茎径の膨張

供試材料としてケヤキ（前節で既述）を用いた。灌水により体内水分量が回復・増加する過程を茎径の変化から測定し、評価した。土壌水分張力は鉢の内部 10 cm の深さにて測定・記録した。

Fig. 7 (a) には、午前中に灌水した場合、また (b) に

Fig. 6 Daily variation of stem diameter (SD), leaf temperature (LT), soil moisture (SM) in the pot and irradiation (IR) (*Zelkova serrata*, 1978).

Fig. 7 Swelling of stem by watering according to the different time of day (*Zelkova serrata*, 1978).

は午後に灌水した場合、ケヤキの茎径が吸水により膨張する過程を示す。(a)において灌水前の土壌水分は pF 2.9 で非常に乾燥した状態であるといえる。灌水によりただちに土壌水分張力は pF 1.5 まで回復したが、その後、再び増加してゆくことが認められた。これは、日中

にケヤキが蒸散のため土壌から水分を活発に吸水するためと考えられた。茎径は灌水によりただちに膨張に転じたが、夕方から見られる膨張とは異なり、途中で速度が低下し 11:30 以降収縮に転じた。そして、16:00 以後になって通常夕方から見られる膨張のパターンを示し、前夜の茎径まで回復した。葉温は (a) に示した 9 月 19 日の場合 23°C から 32.5°C の間で推移した。

一方、(b) にみられるように午後に灌水した場合、茎径はただちに勢いよく膨張することが認められた。そして、飽和域に達した後の茎径は早朝の収縮開始前のレベルよりも約 $100\ \mu\text{m}$ 増加したことが特徴的であった。これは前歴として乾燥した土壌で経過してきたため、すでに茎径が収縮していたことによる。吸水・膨張と成長・肥大の判別は新しい課題である。

灌水により土壌水分張力はただちに減少したが、午前中の場合にみられたような灌水後の増加すなわち土壌乾燥は認められなかった。

これはケヤキの吸水が、日射の低下に伴って少なくなったためと考えられた。なお葉温は (b) に示した 9 月 26 日の場合、 23°C から 28°C の間で推移した。

以上のことから、本節で述べた手法により茎径変化の測定により灌水時の植物の体内水分の取込みの特性が定量的に解析できるだけでなく、その状況を直接目視により確認できることがわかった。

6. 土壌の乾燥に伴う茎径の萎縮

供試材料は前節で述べた尺鉢植え土耕栽培のケヤキを用いた。灌水を断ち、土壌を乾燥状態に保った場合の体内水分状態の推移を茎径の変化、および基部の静電容量の変化を測定することにより把握し、検討した。

Fig. 8 Stem shrinkage of *Zelkova serrata* according to the drought of soil in the pot (1978). SM, Soil moisture; SD, stem diameter; C, electro-static capacity of stem; IR, irradiation.

静電容量の測定は、第1報で述べた方法により、樹幹基部で測定し、自記した。

Fig. 8 に灌水を断った後の日射強度、土壌水分張力、茎部静電容量および茎径の3日間にわたる推移を示す。

土壌水分張力は第1日目の昼間、ケヤキの蒸散により増加し、午後には、pF 2.8 に達した。その後はほとんど増加はみられず、pF 2.9 に向かって緩やかに増加した。

茎径は第1日目は前日のレベルには回復したが、第2日目は日中の収縮量が大きく、また回復は著しく制限された。第3日目はさらに日中の収縮量が増すとともに、日没後の回復がほとんど認められなかった。その変化パターンは減衰曲線を呈した。

第2日目の午後には葉のしおれがはっきりと認められた。土壌水分張力は必ずしも萎凋点に達していないが、蒸散と吸水の不均衡が現れたためと考えられる。

Fig. 9 Relationship between electro-static capacity of stem and shrinkage of stem diameter (*Zelkova serrata*, 1978).

なお、茎部の静電容量の変化は茎径の変化と相似であり、日射の変化にも対応していた。

以上のことから、茎径変化の測定法あるいは茎部の静電容量の測定法を用いることにより、圃場において本実験に示すような乾ばつが作物の体内水分状態にどのように影響を及ぼすか、その過程を分析することが可能であると考えられた。また、その限界を直接作物側から評価できると考えられた。

なお、静電容量の単位 pF は土壌水分の pF と偶然一致するがピコファラドを意味し、まったく異なるものである。

7. 植物の茎径変化と茎部の静電容量の関係

供試材料として前節で述べたケヤキを用いた。茎径の変化と茎部の静電容量の変化を数日間にわたって同時記録し、両者を散布図(X-Y表示)の形式で把握し、両者の関係を検討した。

経験的に、両者は相似の変化を示すため、両者の関係は比例の関係にあり、ともに体内水分状態のモニターとして利用できるとみなしてきた。

しかし、Fig. 9 に示すように両者の関係は厳密には比例関係ではなく複雑であった。

橋本ら²²⁾が報告したタバコの葉の相対含水量と、茎部の静電容量の関係のデータからも茎部の静電容量と含水量の関係は単純ではないことが知られている。

しかしながら、茎部の静電容量測定による植物の体内水分状態の測定手法は、測定の操作がきわめて容易であるため、極端に乾燥した条件下での推移の把握や定性的な評価を行う場合に利用するなど、適用範囲を限定す

Fig. 10 Oscillation in stem diameter observed in daily variation of stem diameter of plants.
SD, Stem diameter; IR, irradiation.

ば利用できると考えられた。

8. 茎径の振動現象

供試材料として 1. と 4. で説明したトマトとケヤキを用いた。茎径の日変化の過程にみられる振動現象について検討した。

Fig. 10 (a) にケヤキの茎径の日変化を示す。図にみられるように茎径の収縮過程に日射の変動の影響とは異なり、茎径が膨張・収縮を繰り返す振動現象が連続して観測された。

この現象はケヤキに限らず、温州ミカン、トマト、ヒマワリ、タバコ、キクほか過去に供試材料として用いたほとんどの植物で観測された。ただ、イチジク、マツ、およびゴムノキでは現在までのところ観測されていない。

ケヤキ以外の例として、Fig. 10 (b) にトマトの茎径の収縮過程における振動現象を示しておく。

自然環境下では、快晴の日を除き、日中には日射の変動により茎径は絶えず脈動しており、この脈動の中で振動現象を区別することは困難であった。

したがって、次報で詳しく述べるが、この現象の解明は人工気象室を利用することにより検証を行った。その結果、この現象は気孔の開閉が振動的に繰り返され、蒸

散流量が脈動することにより生じることがわかった。

以上述べたように、本節に示す方法により気孔の開閉など、植物の自然環境下での実態をより詳しく把握できるとともに、植物の機能上の特性について新しい知見を得ることができると考えられた。

あとがき

本論文は、副題の示すとおり、植物の体内水分動態について主として日変化特性を中心にその諸特性をまとめたものである。種々の植物について約 10 年間にわたって行った測定事例のなかから、再現性があり一般的な植物の特性と認められる現象を整理して示した。代表例を示しながら説明を加えた結果、供試材料に一貫性を欠いたが、いずれの例も他の植物を通じ、共通性の認められるものである。

本論文の要点は次のとおりである。

(1) 茎径変化の測定から植物の体内水分動態を非破壊で連続的に測定できる。

(2) 茎径の収縮過程は脱水の過程を表し、逆に膨張過程は膨潤の過程を表す。

(3) 日射開始に伴う茎径の収縮曲線の勾配は蒸散能力を、夕方からの茎径の膨張、回復の勾配は根の吸水能力を表すと考えられる。

(4) したがって、適当なモデルを設定し、これらの茎径変化曲線を解析することにより、蒸散能力と吸水能力を定量的に表示することが可能と考えられる。

本論文で述べた振動現象等の解明を要する現象については人工気象室を用いて検証と解明を行った。その結果については続報で詳細に報告したい。

なお、本論文の投稿に当たり、愛媛大学農学部橋本教授より助言をいただいた。ここに感謝の意を記します。

文 献

- 1) KOZŁOWSKI, T. T. 1957. Diurnal variations in stem diameters of small trees. Bot. Gaz. **128**: 60–65.
- 2) KOZŁOWSKI, T. T., and C. H. WINGET. 1964. Diurnal and seasonal variation in radii of the tree stems. Ecology **45**: 149–155.
- 3) ニノ方兼武・宮里 満. 1959. 歪計による樹幹直径の日変化測定. 鹿児島大学農学部報告 76–88.
- 4) 長野敏英・島地英夫. 1976. 植物の水分生理に関する研究 (1). 水分状態の測定について. 農業気象 **32**: 66–71.
- 5) HUCK, M. G., and B. KLEPPER. 1977. Water relations of cotton. Continuous estimates of plant water potential from diameter measurements. Agron. J. **69**: 593–597.

- 6) So, H. B., D. C. REICOSKY, and H. M. TAYLOR. 1979. Utility of stem diameter changes as predictions of plant canopy water potential. *Agron. J.* **71**: 707-713.
- 7) KLEPPER, B., V. D. BROWNING, and H. M. TAYLOR. 1971. Stem diameter in relation to plant water status. *Plant Physiol.* **48**: 683-685.
- 8) 鈴木清太郎・大森福義. 1928. 樹木の電気電導度の日変化について. *日本学術協会報告* **4**: 424-429.
- 9) 関山哲雄・岡部勝美・羽生広道・岩尾憲三・藤野安朗・野口和揮. 1980. 植物生体情報の工学的計測と処理に関する研究(第2報). 茎の膨張特性ならびに葉身の電気特性と葉温振動. *電中研研究報告* 479011, 18 p.
- 10) 橋本 康・一条文二郎・野中金造・大政謙二・船田周. 1974. 植物生体内水分の電子的計測. *生物環境調節* **12**: 53-56.
- 11) 一条文二郎・橋本 康・佐野真一・為積良郎. 1975. 植物生体情報の電子的測定 (I). 試作高感度インピーダンス計の特性. 第14回 SICE 学術講演会予稿集 523-524.
- 12) 橋本 康. 1978. 作物生体情報の電子的測定 (II) 植物生体内水分の測定. 第14回 SICE 学術講演会予稿集 525-526.
- 13) 橋本 康. 1978. 作物生体情報の電子的計測とは(1). *農及園* **53**: 483-488.
- 14) 橋本 康. 1978. 作物生体情報の電子的計測とは(2). *農及園* **53**: 627-630.
- 15) 橋本 康. 1978. 作物生体情報の電子的計測とは(3). *農及園* **53**: 739-744.
- 16) 武智 修・泊 功. 1968. 柑橘の葉内水分と誘電率について. *農業気象* **24**: 109-113.
- 17) 関山哲雄・平間賢一・染谷 潤. 1973. 牧草生産量の電氣的測定法の改良開発に関する研究. *農林水産省特別試験研究費補助金による研究報告* 89.
- 18) KADOYA, K., K. KAMEDA, S. CHIKAIZUMI, and K. MATSUMOTO. 1975. Studies on the hydro physiological rhythms of citrus trees. Cyclic fluctuations of leaf thickness and stem diameter of natsudaikai seedling. *J. Jpn. Soc. Hort. Sci.* **44**: 260-264.
- 19) BARRS, H. D., and B. KLEPPER. 1968. Cyclic variations in plant properties under constant environmental conditions. *Plant Plantrum* **21**: 711-730.
- 20) 岩尾憲三・高野泰吉. 1988. 植物生体情報の計測手法の開発とその応用に関する研究. (第1報) 植物体内水分の非破壊連続測定法の開発. *生物環境調節* **26**: 139-145.
- 21) 長野敏英・島地英夫. 1978. 植物水分状態とその制御に関する研究 (2). 水分状態の測定とホストレスがヒマワリ葉の蒸散速度, 根の呼吸速度および ABA 生成におよぼす影響について. *生物環境調節* **16**: 93-99.
- 22) 橋本 康・福屋章博・安保文彰・船田 周. 1976. 植物生育のプロセス同定とその最適制御(II). 環境要因のステップ入力に対する植物生体内水分の動特性と植物生理情報との関係. *生物環境調節* **14**: 7-13.