

環境変化による木本植物の水分動態の応答の計測とそのモデル化

Measurment and Modeling for Response of Water Contents of Woody Plant to Environmental Changes

丁 雅 柳^{*1}

Yaliu DING

見 目 喜 重^{*2}

Yoshishige KEMMOKU

榎 原 建 樹^{*2}

Tateki SAKAKIBARA

Abstract

The plants are able to fix CO₂ to photosynthesize organic material. The process of the photosynthesis is affected by environmental conditions among which water and illuminance are most important. An on-line measurement and control system was constructed in order to obtain physiological informations (transpiration, stem diameter and leaf temperature) of woody plants. The physiological informations were measured under various illuminances, room temperatures, humidities and soil moistures over a long period. An electrical circuit model is proposed for modeling the water movement. In this model, electrical potential, current, resistance and capacitance were corresponded to water potential, water flow-rate, fluid resistance and water storing capacity in woody plant, respectively. The variations of water contents calculated on the basis of this model agreed well with the measured.

キーワード：木本植物，環境変化，水分動態，計測システム，電気回路モデル

1. まえがき

緑色植物は、太陽の光エネルギーを受けることによって根から吸収した水と空気から取り込んだ二酸化炭素とで炭水化物を合成（光合成）し、生長する。生長中の植物では、生重量の約90%は水である。植物は盛んにその体内に水を通し、その一部分を構成細胞の生長のために用いる。例えば、生育した1株のトウモロコシは約2ℓの水を含んでいるが、その生長中、200ℓもの水を土壤から吸収し、蒸発させる⁽¹⁾。その際、光の強さや気温等の環境条件によって、葉からの蒸散速度が、根からの給水速度を上回り、植物体内の水分平衡が崩れたとき、植物体内では水不足が生じる。そうすると、植物は気孔開度を減少させることによって、光合成速度を減少させる⁽²⁾。このように、植物の体内水分動態は光合成と密接な関係があり⁽³⁾、これを

把握することは植物の生長を制御する上で重要である。

植物の水分動態に関しては、従来、植物生理学の立場から詳細な実験がなされてきており、その結果に対して、種々の定性的な解釈がなされてきている。しかしながら、水分動態の様相を定量的に説明できる理論はいまだ少ない。

本研究は、環境によって複雑に変化する植物の水分動態を電気回路論的立場から解釈しようとするものである。まず、木本植物の生体情報を長時間にわたって計測するシステムを構築し、照度、温度、湿度及び土壤水分などの種々の環境変化に対する水分動態を計測する。次に、水分動態を解析するために、電気回路モデルを用いる⁽⁴⁾。その際、水分動態に関する水ボテンシャル、水分流量、流動抵抗、貯水能力に対応させて、電気回路の電位、電流、電気抵抗、キャパシタンスを探る。最後に、水分動態に関し、このモデルを用いて計算した結果と実験結果を比較した。

* 原稿受付 平成 年 月 日

*1非会員、豊橋技術科学大学工学部

*2会員、豊橋技術科学大学工学部

2. 実験

2.1 実験対象及び実験方法

実験対象植物として、ゴムノキ（学名：*Ficus elastica* Roxb. 'Decora'）、高さ：350mm、茎径：12mm、葉数：10枚）を採用した。その概観を図1に示す。鉢を含めた全体の重量をロードセルによって計測し、その変化量から蒸散量を求めた。但し、気孔以外からの蒸散を防ぐため、鉢全体をビニールシートで覆った。茎径の変化はあらかじめ、出力電圧-変位の関係を校正しておいた歪ゲージを用いて計測した。光源としては、蛍光灯（白色、40W）16本を用い、それらをゴムノキの周りに等間隔で配置した。点灯する蛍光灯の本数や中心からの距離を変えることにより照度を調整した。照度は、ゴムノキの中心位置で水平面に置いた照度計によって計測した。土壤水分は鉢の中の土に差し込んだテンションメータで、葉温は放射温度計で計測した。これらのすべてを恒温恒湿室の中に入れ、計測及び制御はすべて外から行った。

本研究で使用した測定機器の概要を表1に示す。

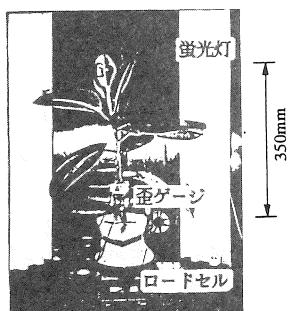


図1 実験の対象としたゴムノキの概観

表1 実験器具

	Maker	Type
Load cell	MINEBEA CO. LTD	UL-20GR
Fluorescent lamp	NATIONAL	FA42278
Illuminance meter	HIOKI	3422
Tension meter	TAKEMURA	PNX-00A
Temperature sensor	MINOLTA	TR-0506C

2.2 計測システム

前節で述べたような各種のセンサーから成る生体情報計測システムを図2に示す。センサーからの出力信

号を増幅器及びA/Dコンバータを介して、コンピュータの画面上でモニターしながら、フロッピーディスクに記録した。また、コンピュータからリレーボードを介して、蛍光灯をオン・オフした。この計測システムを用いることにより、植物の生体情報を非接触、非破壊で1週間や1ヶ月のような長時間にわたって計測することができる。

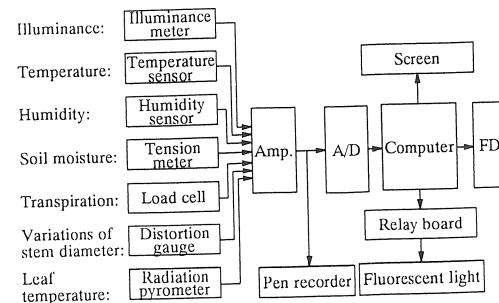


図2 木本植物の生体情報の計測・制御システム

3. 蒸散量・茎径変化及び葉温の計測

3.1 計測方法

照度、温度、湿度及び土壤水分をパラメータとして、蒸散量、茎径変化及び葉温の経時変化を計測した。そのうち、温度を25°C、湿度を80%、また土壤水分をpF2.0一定として、照度5.6kIxの光を6時間照射した場合の計測結果を図3に示す。照射中には葉から水分が蒸散し、そのため土壤水分が減少する。蒸散によって減少した土壤水分を照射開始ごとに一定にするために、蒸散した分の水分を暗期の途中で土壤に注水した。その水分が土壤へ均等に浸透するように暗期の中で3時間放置してから次の光を照射した。

蒸散量は、初期では直線的に増加し、6時間で約90gに達している。暗期にも、若干、増加している。茎径は、初期では指数関数的に収縮し、6時間で約120μm減少している。暗期では膨張し元の状態に戻っている。葉温は初期では約1.9°C上昇し、暗期では室温に戻っている。

図3は暗期と初期との繰り返しを3回行った結果であり、ほぼ再現性が見られる。但し、茎径変化は初期・暗期を繰り返すごとにその変化量は少しづつ減少している。

以後、蒸散量、茎径変化及び葉温の値は3回の平均値で表すこととする。

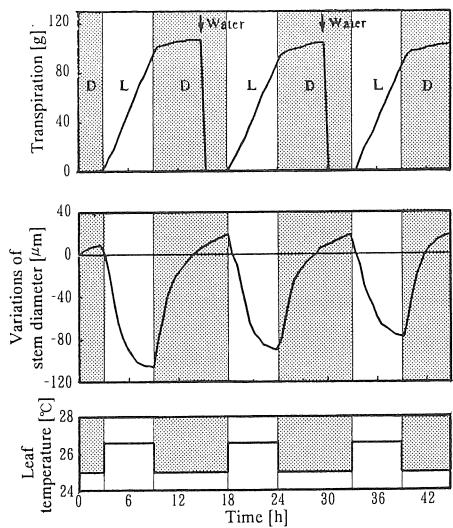


図 3 明期と暗期とを繰り返した時の蒸散量
・茎径及び葉温の変化

3.2 照度依存性

温度25°C、湿度70%及び土壤水分pF2.0の下で種々の照度で照射したときの蒸散量及び茎径変化を図4に示す。図中のプロットは計測結果を、実線は指數関数で回帰した曲線を表している。照度の増加に伴い、始めのうちは蒸散量及び茎径変化量は急激に増加するが、次第に飽和する傾向にある。

3.3 温度依存性

照度を5.6klx、湿度を70%、土壤水分をpF2.0に維持し、室温が15°C、25°C、30°Cの下で実験したときの蒸散量と茎径変化量とを図5に示す。室温の上昇とともに、蒸散量は直線的に増加し、茎径の収縮量は直線的に増加している。

3.4 湿度依存性

温度を15°C、照度を5.6klx、土壤水分をpF2.0に維持して、湿度が70%、80%、90%の下で実験したときの蒸散量及び茎径変化を図6に示す。湿度の上昇に伴い、蒸散量は減少し、茎径の変化量も減少している。

3.5 土壌水分依存性

温度を15°C、湿度を70%、照度を5.6klxに維持し、土壤水分をpF2.05からpF3.70まで変えて実験したときの蒸散量と茎径変化との計測結果を図7に示す。pF値は土壤の乾燥の度合を示すものであり、その値が増加するほど、土壤の水分が少なくなることを意味している。土壤が乾燥するにつれて、蒸散量も茎径変化量も減少している。すなわち、土壤が乾燥するに従って、

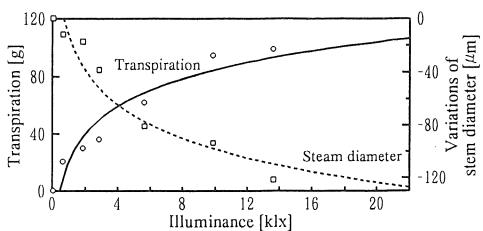


図 4 蒸散量及び茎径変化の照度依存性

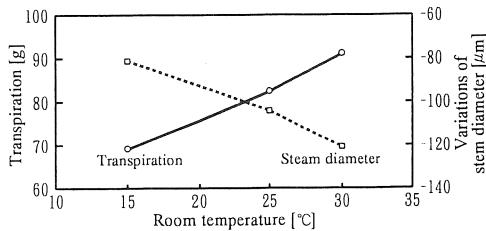


図 5 蒸散量及び茎径変化の温度依存性

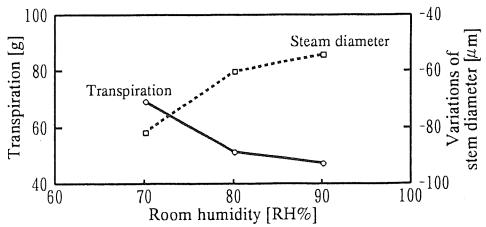


図 6 蒸散量及び茎径変化の湿度依存性

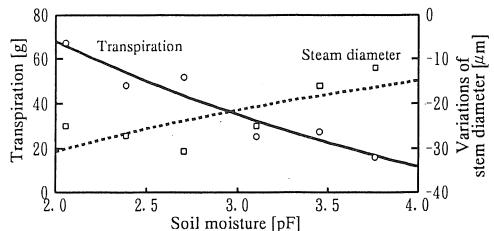


図 7 蒸散量及び茎径変化の土壤水分依存性

蒸散活動が低下することを示している。

3.6 葉温と照度との関係

図3に示したように、葉に光を当てると葉温が上昇する。温度を25°C、湿度を70%、土壤水分をpF2.0に維持して、照度を0.6klxから13.6klxまで変えた時の葉温の上昇の計測結果を図8に示す。葉温は照度の増加とともにほぼ比例的に上昇している。

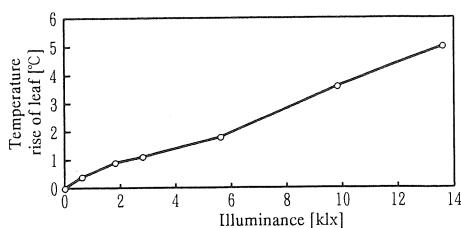


図 8 葉温の温度上昇と照度との関係

4. 水分動態のモデル化

4.1 植物体における水の流れ

植物体内における水の流れの起動は、葉の表面での水の蒸発、すなわち蒸散によって始まる。葉の表皮にある気孔に接した内部の葉肉組織の細胞表面から水が水蒸気として失われ、これにより隣接する細胞から水を引き出す。この結果、葉脈、葉柄の導管、更にこれにつながった茎の導管から水を引き上げ、根の導管、柔組織、そして最後に表皮、根毛に吸収が及び、これによって土壤中の水を吸収する。この間、水管は部分的に細くなったり、太くなったりするが、連続した水管となって葉の表面から導管を通り、土壤までつながっている⁽⁵⁾。

また、水管の途中の主に茎の柔組織では水をいったん蓄えておくことができる。このような植物体内における水の流れ、すなわち水分動態は電気回路における電流の流れに似ており、図9のようにモデル化することができます。その際、植物系の物理量と電気系の物理量との対応は表2のようになる。このようなモデルは、人体の血液の流れを解析する手法としても採用されている⁽⁶⁾。

水の化学エネルギーのことを、特に、水ポテンシャル

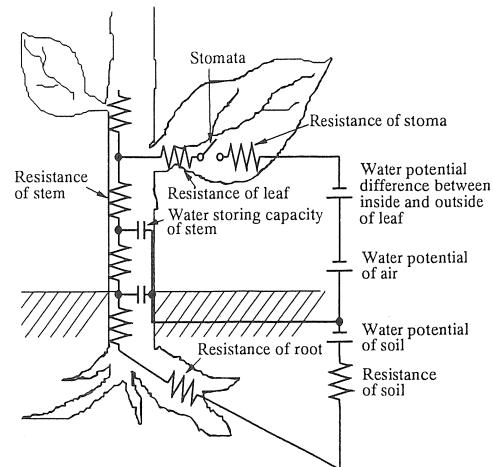


図 9 木本植物の水分動態を模擬する電気回路モデル

ルと呼び、単位は圧力に等しい。大気圧の下では、純水の水ポテンシャルは0で、大気や土壤の水ポテンシャルは0より低い、すなわちマイナスの値になる⁽⁷⁾。大気の水ポテンシャルは、絶対湿度と相対湿度とから、土壤の水ポテンシャルはpF値から求まる。葉の内外の水ポテンシャルの差は、光照射、水蒸気圧、温度、風の状態などの要因が複雑に絡み合った関係から決まる⁽⁸⁾。本研究では、光照射以外の条件は一定とし、葉の温度上昇を計測し、葉内部の湿度を100%、葉外部の湿度を70%（実験条件）として、照度と葉の内外の水蒸気圧差の関係を式数化することにより葉の内外の水ポテンシャルの差を求めた。

水が土壤、根、茎及び葉を通過する際、それぞれの箇所で流体抵抗を受ける。蒸散は主として気孔を通じて行われるから、気孔の開閉をスイッチで模擬する。また、気孔開度は照度によって変化するので、ここでは、気孔の流体抵抗を可変抵抗として考える。

4.2 電気回路モデルと水ポテンシャル

図9の中の電気回路の部分のみを取り出すと図10(a)となる。但し、明期の時と暗期の時とでは気孔の流体抵抗は異なるものとした。従来は暗期の時には気孔は閉じ、蒸散が行われず、従ってスイッチはオフされるとしてきたが⁽⁹⁾、本研究では、図3から分かるように、暗期でもわずかの蒸散があることにかんがみ、暗期のときの気孔の流体抵抗を新たに設けた。実際には、気孔ではなくて、クチクラ層を通じて行われる蒸散に対応している。

表2 植物系と電気系との物理量の対応

Plant	Electricity
Water potential[bar]	Potential[V]
Water flowrate[cm ³ /h]	Current[A]
Amount of water[cm ³]	Electric charge[C]
Fluid resistance [bar·h/cm ³]	Resistance[Ω]
Water storing capacity [cm ³ /bar]	Capacitance[F]
Stomata	Switch

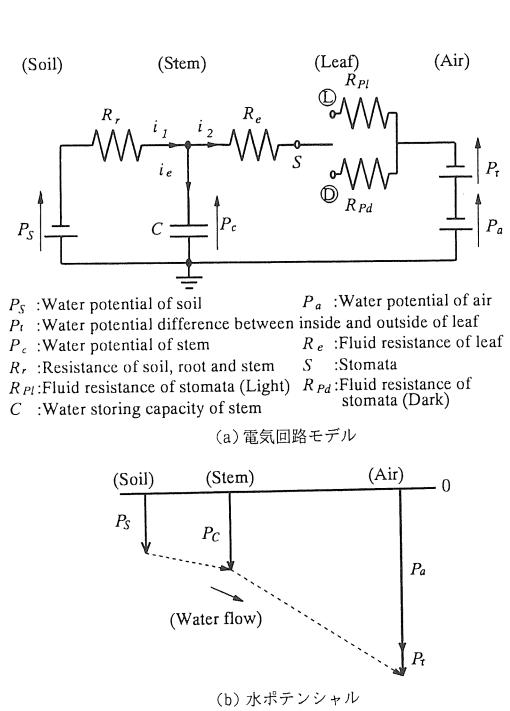


図10 電気回路モデルと水ポテンシャルとの関係

図10(b)は、土壤、茎及び大気の水ポテンシャルの関係を示し、水が土壤から茎を介して大気に流れる様相を説明している。照度、室温、湿度及び土壤水分が変わると、主として土壤及び大気の水ポテンシャルが変わることが原因となって、蒸散及び茎径変化が影響を受ける。

4.3 明期における蒸散量の経時変化

明期と暗期とが繰り返されるごとに、図10(a)においてスイッチ S は‘明’側と‘暗’側とに交互にオンされることになる。それに伴って、蒸散流量 $i_2(t)$ 及び茎の水ポテンシャル P_c は過渡的に経時変化する。

まず、 $t = 0$ で暗期から明期に移った時の蒸散量の経時変化を求めてみる。蒸散流量の初期値を $i_2(0)$ 、定常値を $i_2(\infty)$ 、時定数を τ とすれば、蒸散流量 $i_2(t)$ は次式で与えられる。

$$i_2(t) = \{i_2(\infty) - i_2(0)\} \cdot (1 - e^{-t/\tau}) \quad \dots\dots\dots(1)$$

但し、

$$i_2(\infty) = \frac{P_s - (P_a + P_t)}{R_r + R_e + R_{p_l}} \quad \dots\dots\dots(2)$$

$$\tau = \frac{R_r \cdot (R_e + R_{p_l})}{R_r + R_e + R_{p_l}} \cdot C \quad \dots\dots\dots(3)$$

蒸散量 $Q_2(t)$ は、

$$Q_2(t) = \int_0^t i_2(t) dt \\ = \{i_2(\infty) - i_2(0)\}(t - \tau + \tau \cdot e^{-t/\tau}) \quad \dots\dots\dots(4)$$

で求められる。

4.4 明期における茎径変化の経時変化

茎の水ポテンシャルの定常値は、明期では

$$P_{c_l}(\infty) = \frac{R_{2l} \cdot P_s + R_r \cdot (P_a + P_t)}{R_r + R_{2l}} \quad \dots\dots\dots(5)$$

$$(R_{2l} = R_e + R_{p_l})$$

暗期では

$$P_{c_d}(\infty) = \frac{R_{2d} \cdot P_s + R_r \cdot (P_a + P_t)}{R_r + R_{2d}} \quad \dots\dots\dots(6)$$

$$(R_{2d} = R_e + R_{p_d})$$

で与えられる。

従って、明期と暗期との水ポテンシャルの差 ΔP_{1d} は

$$\Delta P_{1d} = P_{c_l}(\infty) - P_{c_d}(\infty) \quad \dots\dots\dots(7)$$

となる。よって、茎の水分量の変化の経時変化 $\Delta Q_{c_l}(t)$ は時定数 τ を用いて

$$\Delta Q_{c_l}(t) = C \cdot \Delta P_{1d} \cdot (1 - e^{-t/\tau}) \quad \dots\dots\dots(8)$$

で与えられる。茎径変化量 $\Delta D_l(t)$ は茎で蓄えられる水分の変化量に比例するとすれば、

$$\Delta D_l(t) = K_l \cdot \Delta Q_{c_l}(t) \quad \dots\dots\dots(9)$$

となる。

4.5 暗期における蒸散量及び茎径変化量の経時変化

明期から暗期に移る際も、4.3及び4.4節の式がそのまま適用できる。但し、明期状態のときの量を意味した添字 l (light)の変わりに、暗期状態のときの量を意味する添字 d (dark)を入れ換える、かつ、 R_{p_l} と R_{p_d} とを入れ換えなければならない。

4.6 水ポテンシャル及び流体抵抗の設定

水ポテンシャルは照度、温度、湿度及び土壤水分の関数であり、次式で与えられる⁽¹⁰⁾。

$$P_s = -0.1 \cdot (pF)^{6.32} \quad [\text{bar}] \quad \dots\dots\dots(10)$$

$$P_t = -(7.11 + 0.57 \cdot S) \quad [\text{bar}] \quad \dots\dots\dots(11)$$

$$P_a = 10.7 \cdot T \cdot \log\left(\frac{RH}{100}\right) \quad [\text{bar}] \quad \dots\dots\dots(12)$$

ここで pF : 土壌水分 [PF]、 S : 照度 [klx]
 T : 絶対温度 [K]、 RH : 湿度 [%]

式(10)及び式(11)は実験式である。各種の流体抵抗及び茎の貯水能力の値は計測することができないので、最終的に計算結果のオーダーが実験値に近づくように次のように設定した。

$$R_{p_l} = 18.1 / (1 - e^{-s/6.9}) \quad [\text{bar} \cdot \text{h}/\text{cm}^3] \quad \}$$

$$\begin{aligned}
 R_{pd} &= 348 \\
 R_r &= 10 \\
 R_e &= 1 \\
 C &= 0.26
 \end{aligned}
 \quad
 \left. \begin{aligned}
 &[\text{bar} \cdot \text{h}/\text{cm}^3] \\
 &[\text{bar} \cdot \text{h}/\text{cm}^3] \\
 &[\text{bar} \cdot \text{h}/\text{cm}^3] \\
 &[\text{cm}^3/\text{bar}]
 \end{aligned} \right\} \cdots (13)$$

5. 計算値と実験値との比較

温度を25°C、湿度を70%、土壤水分をpF2.0に維持し、照度のみを変えて、明期と暗期とを繰り返したときの蒸散量と茎径変化の経時変化を図11に示す。

実線が実験値で、点線が計算値である。蒸散量の変化は照度が低い場合には、明期と暗期とではそんなに差がないが、照度が上昇するにつれて、その差が明確となる様相など、実験値と計算値とはよく一致している。茎径変化も照度の低いときは、実験値と計算値とは多少一致しない箇所があるものの、照度が高くなるとほぼ一致するようになる。

照度を5.6klx、温度を25°C、湿度を70%に維持し、土壤水分のみを変えて、明期と暗期とを繰り返したときの蒸散量及び茎径変化の経時変化を図12に示す。実線は実験値で、点線は計算値である。蒸散量に関しては、実験値と計算値とは比較的よく一致しているが、

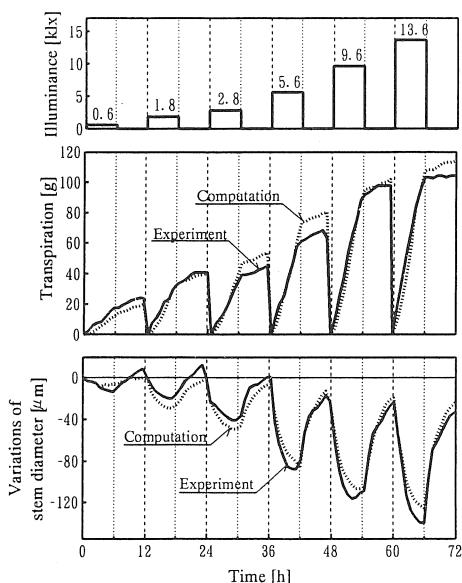


図11 蒸散量及び茎径変化の照度依存性の実験値と計算値との比較

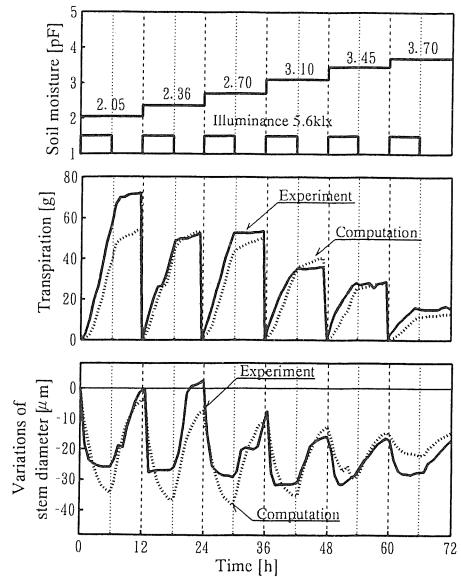


図12 蒸散量及び茎径変化の土壤水分依存性の実験値と計算値との比較

茎径変化に関しては、両者は72時間にわたるロングレンジの傾向は一致しているが、12時間レンジで見ると一致していない。実験値には非線形に変化している箇所が、所々、見られる。本計算手法は線型の電気回路モデルに基づいているため、このような非線形な現象には対応できない。

6. あとがき

植物は太陽エネルギーを受けることによって光合成を行う。植物の体内水分動態はこの光合成と密接に関係しているため、水分動態を把握することは植物の生長を制御する上で重要である。

木本植物が環境の変化に対してどのように応答するかを調べるために計測・制御システムを構築した。そのシステムを用いて、ゴムノキの葉からの蒸散量、茎径及び葉温が、照度、温度、湿度及び土壤水分などの環境変化によってどのように変化するかを計測した。植物の反応には、明期反応と暗期反応があるため、明期と暗期とを繰り返す環境変化を与えた。

次に、木本植物の水分の挙動、すなわち水分動態を解析するために、電気回路モデルを用いた。そのモデルにおいて、回路定数は実験値から、蒸散を引き起こす水ボテンシャルは環境からそれぞれ設定した。なお、

気孔の流体抵抗の値は明期のときと暗期のときとでは異なるとした。電気回路モデルに基づいて計算した蒸散量及び茎径変化の経時変化と、計測したそれらとを比較したところ、比較的よく一致した。但し、植物が非線形な振る舞いを呈するときには、この電気回路モデルではその細かい点まで再現できなかった。

植物は常に生長するものであり、従って、生長に伴って電気回路の定数を徐々に変えなければならない。しかしながら、極端な環境変化がない限り、木本植物の水分動態は電気回路モデルを用いて解析できることが明確となった。

文 献

- (1) 増田芳雄：「植物生理学」，培風館，p.125, 1977
- (2) 長野敏英 他：「農業気象・環境学」，朝倉書店，p.88, 1986
- (3) 橋本 康：「植物環境制御入門」，オーム社，p.15, 1987
- (4) 岩尾憲三 他：「植物生体情報の研究(IV) 植物蒸散、体内水分モデルについて(1)」，日本農業気象学会東海支部会誌，Vol.37, pp.37～42, 1980
- (5) 増田芳雄：「植物生理学」，培風館，p.126, 1977
- (6) 南畠 仁：「生体システム」，日刊工業新聞社，pp.80～81, 1975
- (7) 増田芳雄：「植物生理学」，培風館，p.127, 1977
- (8) 増田芳雄：「植物生理学」，培風館，p.129～130, 1977
- (9) 岩尾憲三：「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」，日本農業気象学会 1992 年度全国大会講演要旨，pp.469～474, 1992
- (10) 岩尾憲三：「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」，中部電力総合技術研究所，p.123, 1986