

水分吸収モデルにおけるポテンシャルモデルと水分率モデルの接点を考える

農業環境技術研究所 長谷川周一

1. はじめに

根の水分吸収を表現するために、水ポテンシャルは非常によく用いられている。その理由の1つは、ポテンシャルを用いることにより水移動を簡潔に表現出来ること、他は、植物がしおれる水分を水分率で表示すると土壌により差があるが、水ポテンシャルで表すと土壌の差異を消去できることにあつたと考えられる。水ポテンシャルを用いた吸水モデルは非常に発展した反面、ポテンシャルの実測が困難であるという大きな壁は依然として残されている。例えば、一年生作物の作土中の水はせいぜい 2~3 mm 移動して根に吸収される。このような狭い範囲の水ポテンシャルを根からの距離別に測定することは非常に困難である。そのため、実測による検証が困難なポテンシャルモデルに代わって、再び水分率で吸水現象を考える研究者もいる。しかし、根の吸水がポテンシャル差によって生じるのは事実であり、巧みな方法を用いて根やその近傍の水ポテンシャルを測定した例も見られる。そこで、本小論では、水ポテンシャルで表現される根の吸水を単純化し、吸水を水分率の函数として表すことを試みる。

2. ポテンシャルモデル

土壌-植物系における水の移動を van den Honert (1948) は次式で表現した。

$$E = \frac{\Phi_s - \Phi_r}{R_s} = \frac{\Phi_r - \Phi_1}{R_p} = \frac{\Phi_s - \Phi_1}{R_s + R_p} \quad (1)$$

ここで、Eは蒸散量、 Φ_s 、 Φ_r 、 Φ_1 はそれぞれ土、根、葉の水ポテンシャル、 R_s 、 R_p は土、植物の流動抵抗である。(1)式は電気分野で使われるオームの法則と類似の表現法であり、植物体の水移動は定常状態と仮定し、流動抵抗は直列の回路によって上式右端のように和で表されると考えている。

(1)式は個体を対象とした式であるが、個々の根の吸水についても同様に考えることが出来る。単位時間に単位長さの根が吸水する量を吸水率、qとすると、土壌から根の木部までの水移動は次式で表される。

$$q = \frac{\phi_s - \phi_{rx}}{r_s + r_r} \quad (2)$$

ここで、 ϕ_s は隣合う根までの距離の半分の地点の土の水ポテンシャル、 ϕ_{rx} は根の木部の水ポテンシャル、 r_s は土の流動抵抗、 r_r は根の吸水抵抗である(図1)。(2)式は土壌水分吸収モデルの吸水項として最もよく用いられる式の一つである。議論を単純化するため、ポット栽培のように全根長Lの根が均一に分布し、土の水ポテンシャルも深さによらず一定と考えると、蒸散量は $E=Lq$ で表現される。

3. 土と根の接触モデル

土壌水分が減少するにつれ、土壌中の水と接触する根の表面積は低下する。Cowan and Milthorpe (1968) は、水溶液中の根の水伝導度が ρ の場合、体積水分率が θ の土壌中では、根の水伝導度が $\rho\theta$ となることを提起した。

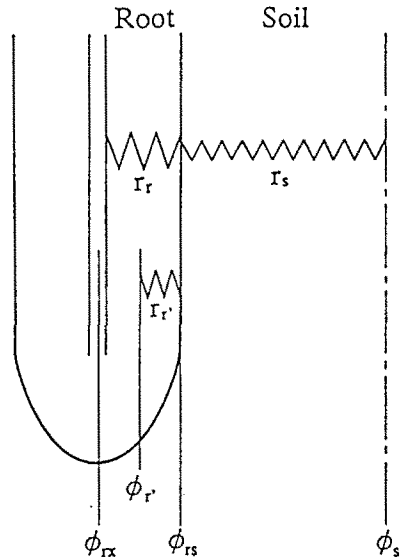


図1. 水ポテンシャルと流動抵抗の概念図

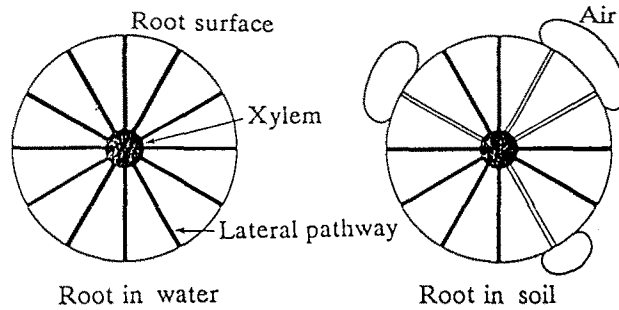


図 2. 根の表皮から木部までの吸水経路

このように、土壤水が減少し根との接触面積が低下することに起因する抵抗を接触抵抗と言う。透水性の異なる2種の土壤で根を挟み吸水試験を行うと、根の近傍の土の水ポテンシャルは同一とならない (Hasegawa and Sato, 1985)。そこで、表皮から木部までの水は同心円上では平均化されないとすると、吸水経路は同心円上での横のつながりはなく、独立した水みちが放射状に発達していると考えることが出来る (図2)。このような水みちが n 本あるとすると、水溶液中では全ての水みちが有効に働くが、体積水分率が θ の土壤では $n\theta$ の水みちが水移送に参与する。そのため、水を移送している個々の水みちの抵抗は一定であっても、根全体の吸水を考えると、吸水抵抗は増大する。

4. ポテンシャルモデルから水分率モデルへ

Blizzard and Boyer (1980) はポットにダイズを栽培し、葉、根、土の水ポテンシャルをサイクロメータで測定した。根の水ポテンシャルは、根に付着している土をふるい落としてから測定した値で、彼らは、木部から根の表面までの距離の58%の点の水ポテンシャルとみなしている。一方、土の水ポテンシャルは培地の平均水ポテンシャルである。(2)式に準じて式で表現すると(3)式のようになる。

$$q = \frac{\phi_s - \phi_{r'}}{r_s + r_{r'}} = \frac{\phi_{r'} - \phi_1}{r_{p'}} \quad (3)$$

上式の水ポテンシャルおよび流動抵抗の位置は図1に示すとおりである。

図3は Blizzard and Boyer の測定結果である。図は土壤が湿っている場合を除き、 $|\phi_s - \phi_{r'}|$ 、 $|\phi_{r'} - \phi_1|$ は一定であることを示している。一方、蒸散量は、土の水ポテンシャルの低下と共に減少している。この原因として、彼らは、土および植物の流動抵抗、根と土との接触抵抗の増大を指摘している。なお、Adeoye and Rawlins (1981) の測定したトウモロコシの葉、根の木部および土の水ポテンシャル差の関係も図3とほぼ同様の傾向を示す。

土や植物の流動抵抗は、土の水ポテンシャルが低下することにより増加することが知られている。土の流動抵抗は不飽和透水係数の逆数に比例するため、土壤が乾燥するにしたがって急激に増大する (Gardner, 1964)。それでも、植物が生育する通常の水分領域では、土の抵抗は植物の抵抗と比較してほとんど無視し得るとい報告が多い (Newman, 1969; Lawlor, 1972; Reicosky and Ritchie, 1976)。土の抵抗が植物の抵抗に比べて有意になるのは、透水係数にして $10^{-11} \text{ cm s}^{-1}$ のオーダー、水ポテンシャルにして $-10 \sim -15 \text{ bar}$ 以下と言われている。土の抵抗が無視出来るということは、また、根の表面の土と隣合う根の中心の水ポテンシャル差が小さいことも意味している。植物の抵抗のうち主要な部分は、根の吸水抵抗と考えられている (Jensen et al., 1961; Nuemann et al., 1974)。根の吸水抵抗を図2のように考えると、抵抗の増大は、土壤の水分率の函数としてつぎのように表される。ただし、土壤中の根を対象とするため、吸水率(蒸散量)が低下し始める土壤水分、 θ_t で有効に働く全ての水みちの吸水抵抗 (3)式の $r_{r'}$) を r_0 とする。

$$r_{r'} = r_0 (\theta_t / \theta) \quad (4)$$
 また、 $r_s \doteq 0$ とすれば、(3) 式は次のようになる。

$$q = \frac{\phi_s - \phi_{r'}}{r_0} (\theta / \theta_t) \quad (5)$$

この式は Herkelrath et al. (1977) が用いた、接触を考慮したポテンシャルモデルと同一の表現法である。さらに、図3より蒸散量が低下する水分域では $|\phi_s - \phi_{r'}| = \text{一定}$ 、また、 $\theta = \theta_t$ のときの吸水率を q_0 とすれば、水分率を変数とした次式の吸水モデルが導かれる。

$$q = q_0 (\theta / \theta_t) \quad (6)$$

以上のようにして、非常に単純な吸水モデルが得られたが、そこにはいくつかの問題点が含まれている。まず第一に、実際の蒸散量 ($E = qL$) を見ると、蒸散速度は土壌水分が多い条件下では日射、風、湿度等の外的条件に支配される。したがって、(6) 式は外的条件に支配される蒸散を表現し得ない。蒸散が外的条件に支配される水分域は、図3の水ポテンシャル差が一定でない部分に一部相当すると考えられる。図4はよく引用される Denmead and Shaw (1962) の結果である。この図によると、蒸散速度は次式で近似される。

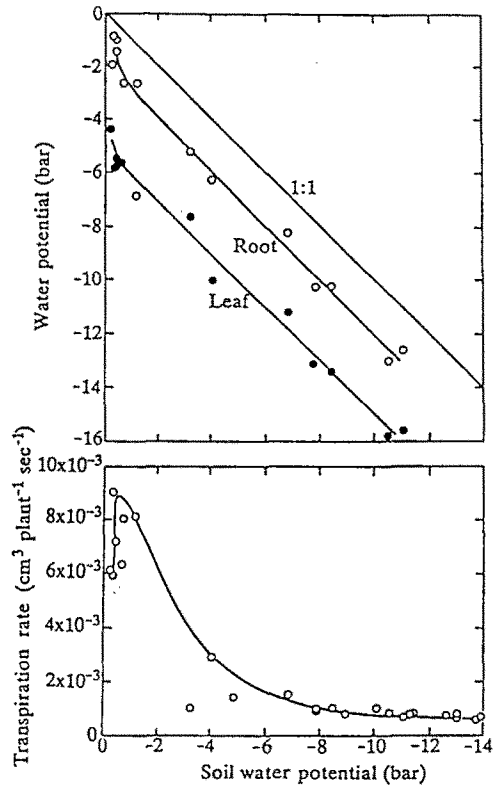


図3. ダイズの葉、根および土の水ポテンシャル (Blizzard and Boyer より改変)

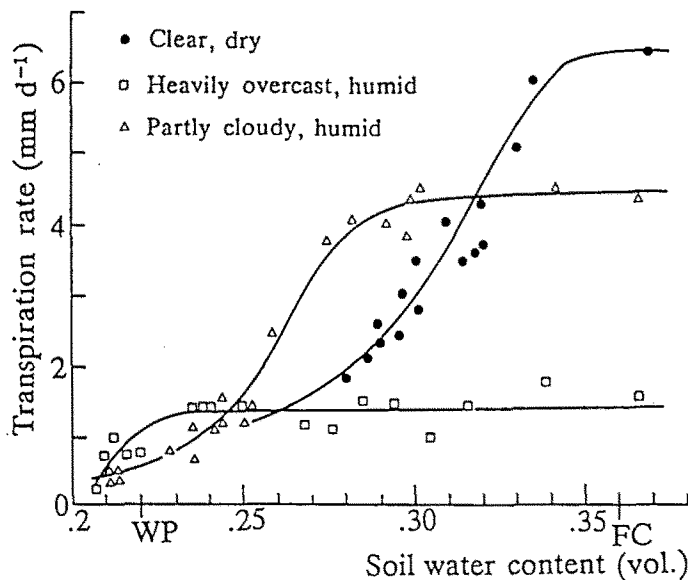


図4. 土壌水分量と蒸散速度との関係 (Denmead and Shaw より改変)
 WP: しおれ水分量、FC: 圃場容水量

$$E = E_0 \quad \theta_t \leq \theta \quad (7)$$

$$E = E_0 (\theta - \theta_r) / \theta_t \quad \theta < \theta_t$$

ここで、 θ_r は植物が吸収出来る土壌水分の下限値である。(7)式は Feddes et al. (1976) がすでに提案した水分率の函数としての吸水モデルである。第二は、図4をよく見ると、蒸散速度の低下は直線ではない。接触抵抗を水分率の一次函数としたのは、あまりにも単純化し過ぎると考えられる。第三に、 θ_t が外的条件によって異なる点については、土壌と根側からは説明出来ない。

なお、Blizzard and Boyer が示した $|\phi_r - \phi_1| = \text{一定}$ 、 r_p が土壌水分の低下と共に増大するという点についても、主たる抵抗が根にあり、 ϕ_r を測定した点から根の木部までの吸水経路は互いに独立と考えれば説明がつく。

根の水分吸収を非常に単純化して、ポテンシャルモデルから水分率モデルへと変形してきた。しかし、現在のところ測定がほとんど不可能な接触抵抗を用いて議論を進めた点については、今後更に検討を必要とする。

引用文献

- Adeoye, K.B., and S.L. Rawlins. 1981. A split-root technique for measuring root water potential. *Plant Physiol.* 68:44-47
- Blizzard, W.E., and J.S. Boyer. 1980. Comparative resistance of the soil and the plant to water transport. *Plant Physiol.* 66:809-914.
- Cowan, I.R., and F.L. Milthorpe. 1968. Plant factors influencing the water status of plant tissues. p.137-193. In T.T. Kozlowski (Ed.) *Water deficit and plant growth*. Academic Press, New York.
- Denmead, O.T., and R.H. Shaw. 1962. Availability of soil water to plants as affected by soil moisture content and meteorological conditions. *Agron. J.* 54:385-390.
- Feddes, R.A., P.J. Kowalik, K.K. Malinka, and H. Zarandy. 1976. Simulation of field water uptake by plants using a soil water dependent root extraction function. *J. Hydrol.* 31:13-26.
- Gardner, W.R. 1964. Relation of root distribution to water uptake and availability. *Agron. J.* 56:41-45.
- Hasegawa, S., and T. Sato. 1985. Soil water movement in the vicinity of soybean roots determined by root plane experiment. *Trans. Jpn. Soc. Irrig. Drain. and Reclam. Eng.* 117:17-24.
- Herkelrath, W.N., E.E. Miller, and W.R. Gardner. 1977. Water uptake by plants: II. The root contact model. *Soil. Sci. Soc. Am. J.* 41:1039-1043.
- Jensen, R.D., S.A. Taylor, and H.H. Wiebe. 1961. Negative transport and resistance to water flow through plants. *Plant Physiol.* 36:633-638.
- Lawlor, D.W. 1972. Growth and water use of *Lolium Perenne* I. Water transport. *J. Appl. Ecol.* 9:79-98.
- Neumann, H.H., G.W. Thurtell, and K.R. Stevenson. 1974. In situ measurement of leaf water potential and resistance to water flow in corn, soybean, and sunflower at several transpiration rates. *Can. J. Plant Sci.* 54:175-184.
- Newman, E.I. 1969. Resistance to water flow in soil and plant I. Soil resistance in relation to amounts of root: Theoretical estimates. *J. Appl. Ecol.* 6:1-12.
- Reicosky, D.C., and J.T. Ritchie. 1976. Relative importance of soil resistance and plant resistance in root water absorption. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 40:293-297.
- Van den Honert, T.H. 1948. Water transport as a catenary process. *Discuss. Faraday Soc.* 4:146-153.