

植生の過渡的応答特性（蒸散－吸水のタイムラグ）に関する 流体力学的アプローチ

Hydrodynamical Approach to the Characteristics of Transient Response of Water Movement in plant
(Time Lag Between Transpiration and Water Uptake)

神田 学*、日野 幹雄**

by Manabu KANDA and Mikio HINO

Basic equations of plant system (leaf-stem-root) have been developed from a view point of fluid mechanics based on the bio-meteoro-hydrological process. From these equations, the characteristics of transient response of plant for the water movement have been investigated both analytically and numerically.

1) From a mathematical analysis of the linearized plant-system equations, the lag between transpiration and water flux in stem and lag between water flux in stem and water uptake by roots shown to be governed respectively by one nondimensional parameter which is composed of physical constants of plant.

2) A nonlinear numerical simulation suggests that lag between transpiration and water uptake by roots is extremely delayed when plant is under the 'water stress' condition, while under ordinary condition, plant shows the response as given by the linearized analysis.

Key Words: leaf, time lag, transpiration, water uptake, SPAM

1 はじめに

1-1 本研究の目的

大気－植生－土壌系を一体化して取り扱おうとする場合、植生部が最大のネックとなる。植生に関する今までの理論的アプローチの多くが電気回路アナロジーであり、大気・土壌のような基礎物理方程式が存在しないからである。そこで著者らは植物生理学の知見および風洞実験結果に基づき、流体力学的観点から「根・茎・葉一体の植生方程式」を提案し、外的因子に対する植生の定常的な応答性を調べた¹⁾。

実際の植物の蒸散、樹液流、吸水量は外的因子の変動に対して時間遅れをもつ。そのような過渡応答特性を把握することは大気－植生－土壌系の枠組みの中で非常に重要であるにも関わらず、いまのところほとんど理論的に扱われていない。本研究の目的は我々が提案した植生方程式をもとにして、植生の応答遅れ時間を植物物性値などの既知の物理量と対応させて流体力学的観点から説明することである。このことはヒートパルス法等の測定の理論的サポートにもなると考えられる。

1-2 過渡応答特性に関する知見

過渡応答性に着目したいいくつかの事例的研究はある²⁾³⁾が、それらの解釈は統一性を欠いている。たとえば、植物体の各部位の水分移動に対する抵抗値（電気回路アナロジー）を比較すると根の通導抵抗

* 学生会員 工修 東京工業大学博士課程 工学部土木工学科

* 正会員 工博 東京工業大学教授 工学部土木工学科

(〒152 東京都目黒区大岡山2-12-1)

(特に土壌面と接する根膜抵抗)が最も大きいことがわかっている⁴⁾。そのため植物生理学では植物内の水分の移動速度や時間遅れはほぼ根の部分のみで決まっていると解釈されている場合が多い。にもかかわらず、植性高の低い苗木の方が丈の高い成木よりも時間遅れが小さいという傾向がかなり多くの観測結果において報告されており(例えば森川³⁾)、このことは植生の時間遅れに茎部がかなり支配的に関与しているという事実を予想させるものである。

1-3 植物反応の遅れ—流体力学的遅れと生理学的遅れ

植物の応答遅れに大きく二つのメカニズムが存在すると考える。一つは、植物の気孔開閉操作の持つ時間遅れ、すなわち「生理学的な時間遅れ」である。いくつかの実験によれば(例えば堀江⁵⁾)気孔開閉の時間遅れ時定数はわずか5分程度であり、日変動程度の長周期応答に関してはほとんど無視できると考えられる。もう一つは「流体力学に基づく機械的な時間遅れ」である。例えば降雨に対する流出の時間遅れのように、水分移動通路としての植物体も生理作用とは無関係な遅れを持つと考えられる。この遅れは特に日変動の応答を考える際に重要となろう。

本論文では二つの遅れ時間のうち、日変動に重要な「機械的時間遅れ」について理論的に検討する。

2 根・茎・葉一体の植生過程のモデル化

本モデルの詳細については文献¹⁾を参照されたい。ここではその植生方程式系のうち、本論文の解析に関係する水分移動の定式化の基本的概念についての簡単な述べることにする。

2-1 葉系

(a) 物質(水蒸気)交換

$$E = \kappa_H u s (H_s - H) \quad (1)$$

$$\kappa_H = \beta u^{-1/2} O_p^{2/3} \quad (2)$$

E : 水蒸気交換量($\text{g}/\text{cm}^2/\text{min}$), H, H_s : 気流、気孔内水蒸気量(g/cm^3),
 u : 風速(cm/min), O_p : 気孔開度(cm), β : 気孔形状による定数,
 s : 葉面積密度(cm^2/cm^3), κ_H : 水蒸気交換率。

蒸散作用は気胞という一種のキャビティーと、気孔を介してその上を通り過ぎる気流との間で交わされる機械的な拡散現象であると考えることができる(図-1)。従って水蒸気交換量は式(1)のように飽差・風速・交換率の積で表すことができる。またキャビティーと気流の境界面に介在する気孔の開閉によっても拡散効率はコントロールされるから、交換係数は風速、気孔開度の関数となる。気孔幅が1mm以下で拡散が粘性底層内で起こるものとして理論的に式(2)が導かれている(近藤⁶⁾)。

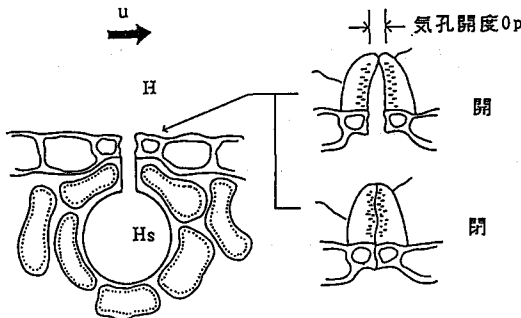
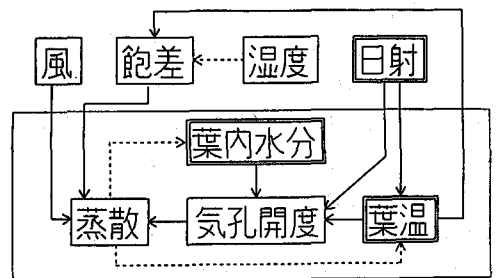


図-1 水蒸気交換の概念



A → B Aの増加がBを促進

A - -> B Aの増加がBを抑制

図-2 気孔開閉の概念

(b) 気孔開度

植物生理学的知見にもとづく気孔開閉メカニズムの概念を図-2に示す。葉は気孔から CO_2 を摂取し、光合成活動によって同化する働きを持つ。日射量の増加は光合成活動を促進し細胞内の CO_2 濃度を減少させ、気孔をさらに開かせる。一方日中葉温が必要以上に高くなれば、葉内の水分が不足をきたさない限り、気孔を開き蒸散にともなう潜熱を放出することによって葉温を下げようとする自己調節機能が働く。しかしながら、吸水が蒸散に間に合わず、植生内の水分量が不足をきたすような場合には逆に気孔を閉じて自らの

‘しおれ’を防ごうとする。以上の植物生理を踏まえると気孔開度は日射、葉温、葉内水分によって直接規定される(式(3))と考えることができる。気温、飽差等は葉温・葉内水分等への間接的因子であるといえる。上述の考察と既存の実験結果(例えば堀江¹⁵⁾ Zur⁷⁾)もとずき各関数形はそれぞれ(4)(5)(6)式ようになる。

$$O_p = O_{pmax} f(R_n) f(T_L) f(\theta_v) \tag{3}$$

$$f(R_n) = R_n / (c_1 + c_2 R_n) + c_3 \tag{4}$$

$$f(T_L) = c_4 T_L + c_5 \tag{5}$$

$$f(\theta_v) = \exp(-c_6 \cdot \theta_v) \tag{6}$$

$$\left. \begin{array}{l} R_n: \text{日射量}(\text{W/m}^2), O_{pmax}: \text{最大の気孔開度}(\text{cm}), \\ T_L: \text{葉温}(\text{K}), \theta_v: \text{葉内水分}(\text{cm}^3/\text{cm}^3), \\ f(R_n), f(T_L), f(\theta_v): \text{気孔開度への影響関数}, \\ c_1 \sim c_6: \text{定数} \end{array} \right\}$$

2-3 茎系

植物の導管は死んだ細胞であり、水分移動に使われるだけの一本のパイプとみなせる。蒸散によって葉の水分量が低下すると植物下方との間にポテンシャル差が生じ、その圧力差が駆動力となって導管内の水移動、さらには根からの吸水が促進されると考えることができる(以前は、根圧の作用というものも考えられていたが、現在ではほぼ否定されている(田崎⁸⁾)。同じ高さに存在する茎と葉、茎と根の水分ポテンシャルは(計算の便宜上)等しいと仮定して、蒸散・根の吸水によるシンク・ソース項と接続することによって、茎内の水分移動式は(7)式のように表すことができる。表-1は主な植物の茎内透水係数であるが、太い導管を有するものほど大きな透水係数を与える。層流管路の理論式が導管内にも適用できるとすれば茎内の透水係数は導管径の2乗に比例すると考えることができる(式(8))。

表-1 主な透水係数

($\times 10^{-3} \text{ cm/s}$)

針葉樹	0.6
常緑広葉樹	0.4 ~ 1.3
落葉広葉樹	1.8 ~ 3.5
つる植物	6.5 ~ 34.5

$$A_p \rho C_p \frac{\partial \Psi_p}{\partial t} = A_p \rho \frac{\partial}{\partial z} \left(K_p \frac{\partial (\phi_p - z)}{\partial z} \right) - A_L S_p \tag{7}$$

$$S_p = -\rho \left(\theta' / \theta_s \right)^n \xi \iota (\Psi_s - \Psi_r) \quad z < 0: \text{土壌内の根} \tag{7a}$$

$$S_p = \kappa_{HUS} (H_s - H) \quad z > 0: \text{大気中の葉} \tag{7b}$$

$$K_p \sim d^2 \tag{8}$$

A_p : 茎断面積(cm^2), A_L : 単位高さの葉、根の存在面積(cm^2), C_p : 植生の比水分容量($\text{cm}^3/\text{cm}^3/\text{cm}$), K_p : 植生内の透水係数(cm/min), S_p : 根の吸水あるいは葉の蒸散($\text{g}/\text{cm}^3 \cdot \text{min}$), z : 高さ(cm), d : 導管径(cm)。

2-2 根系

根からの吸水は根の浸透膜を介した土壌・植生根の間の浸透現象として理解することができるから、吸水量は浸透率と根-土壌のサクション差に比例する(図-3)。ただし、根周囲の土壌水分が不飽和である場合は根に接している摂取可能な水分の実質的な表面積は減少するからその補正が必要となる。不飽和時の飽和時に対する接触水分表面積の比(面積比)は土壌含水率の飽和土壌含水率に対する比(体積比)の n 乗と考えることができる。ここで n は土壌構造の表面積/体積の比を与える。以上より根の吸水量は式(9)で表される。Herkelrath⁹⁾らのroot contact modelは本モデルの $n=1$ の場合に相当し、単純に体積と表面積の比をとると $n=2/3$ となる。

$$S_p = -\rho \left(\theta' / \theta_s \right)^n \xi \iota (\Psi_s - \Psi_r) \tag{9}$$

$$\theta' = \theta - \theta_r \tag{9a}$$

θ_s, θ : (飽和,) 土壌水分量(cm^3/cm^3), θ_r : 根が吸水可能な土壌水分量の下限(cm^3/cm^3), Ψ_s, Ψ_r : 土壌、根内のサクション(cm), S_p : 根からの吸水量($\text{g}/\text{m}^3/\text{min}$), ξ : 単位根長の膜浸透率($\text{cm}^2/\text{cm}/\text{min}$), ι : 単位体積土壌中の根長(cm/cm^3)。

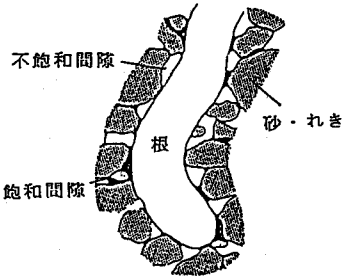


図-3 根の吸水の概念
 (Herkelrath⁹⁾より引用)

3 植生の過渡応答特性への理論的アプローチ

式(1)～(9)よりなる非線形偏微分方程式群は解析的には解けない。そこでまず平均化された植物体を考えることによって簡単な常微分方程式に帰着させ、問題としている遅れ時間量を理論的に導出することを試みる。次に非線形偏微分方程式群を数値解析的に解き非線形効果について検討する。

3-1 線形方程式による理論解(タイムラグの基本的特性)

(a) 植生方程式の簡略化

基礎方程式を鉛直方向に積分した平均的な植物体を考えることにする。その概念を図-4に示す。これによれば式(7)は式(10a, b, c, d)のような常微分方程式系で表すことができる。式

(10a)は大気部にある植生の平均的な水分ポテンシャルの時間変化、式(10b)は土壌部にある植生の平均的な水分ポテンシャルの時間変化を表す。なお、簡単のため植生高と根深さは同じと仮定してある。

$$\bar{A}_L \rho \bar{C}_p \frac{\partial \bar{\Psi}_L}{\partial t} = -\bar{A}_p \bar{E} + \bar{A}_L \bar{Q} \quad (10a) \quad \bar{A}_L \rho \bar{C}_p \frac{\partial \bar{\Psi}_r}{\partial t} = -\bar{A}_L \bar{Q} + \bar{A}_p \bar{S}_p \quad (10b)$$

$$E = \kappa_H \bar{u} \bar{s} (\bar{H}_s - \bar{H}) \quad (10d) \quad \bar{Q} = \bar{K}_p (\bar{\Psi}_L - \bar{\Psi}_r) / h^2 \quad (10e)$$

$$S_p = -\rho (\bar{\theta}' / \bar{\theta}_s) \bar{F}_L (\bar{\Psi}_s - \bar{\Psi}_r) \quad (10c)$$

$\bar{\Psi}_L, \bar{\Psi}_r$: 葉・根の平均水ポテンシャル(cm), E, Q, S_p : 平均蒸散・樹液・吸水量(g/cm³/min),

h : 植物高さ(cm)。

ここで上付 $\bar{}$ は物理量の鉛直的な平均量を意味し、記号は2章と同じである。

(10)式は κ_H などの非線形項を含んでいるためそのままでは解けない。そこでまず、線形化を行い蒸散変動に対する植生内水分変動の基本的な過渡応答性を理論的手法で調べることを試みる。

(b) 蒸散に対する樹液速度の遅れ時間

蒸散に対する樹液速度の遅れ時間を調べるため、ここでは蒸散量を外的強制力と考えて式(11a)のように正弦関数で表し、それに対する植生内水分量 $\bar{\Psi}_L$ の応答性を調べることにする。その際、根内水分量 $\bar{\Psi}_r$ は変化しないものとする。すると式(10a)は $\bar{\Psi}_L$ に関する線形常微分方程式となり、容易に式(11bc)のような解析解がもとまる。式(11c)は植生の流体力にもとづく蒸散-樹液流間の時間遅れが1)高さ2)茎内透水係数、3)比水分量の3つの植物物性と4)外部振動の振動数で表現される、ただ一つの無次元パラメータに依存することを示している。すなわち植生の丈が長いほど、導管の透水係数が小さいほど、また植生の比水分容量が大きいくほど植物応答の時間遅れが大きくなることがわかる。図-5に式(11c)を用いて計算した日変動($\omega = 24(\text{hr})/2\pi$)に於ける蒸散-樹液流の遅れ時間と透水係数、植生高さの関係を記す。

$$E = E_0 \sin \omega t \quad (11a)$$

$$\bar{\Psi}_L = \frac{E_0 \exp j(\omega t - \delta_1)}{\sqrt{(K_p/h^2) + (C_p \omega)^2}} \quad (11b)$$

$$\delta_1 = \tan^{-1} \frac{\bar{C}_p \omega}{K_p/h^2} \quad (11c)$$

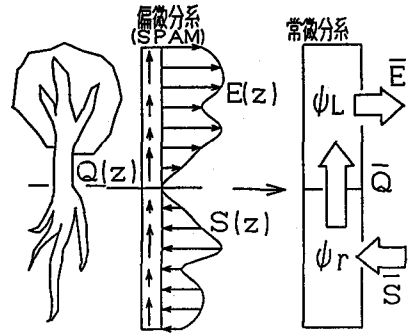


図-4 植生方程式の簡略化

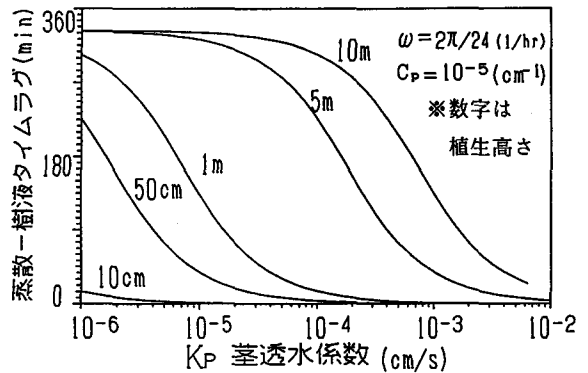


図-5 蒸散-樹液の時間遅れ

(c) 樹液速度に対する吸水速度の遅れ時間

こんどは樹液流を外的強制力として式(12a)のようにおき、土壌水ポテンシャルは変化しないものとする。すると式(10b)は Ψ_r に関する線形常微分方程式になるから、やはり容易に解析解(12b, c)がもとまる。式(12c)は吸水-樹液流間の遅れ時間が1)膜浸透率、2)根密度、3)比水分量および4)導管面積-根領域面積の比で表現される無次元パラメーターで説明されることを意味する。ここで ξ の逆数が単体としての根の抵抗値を表しているのに対し、 (A_L/A_0) は導管面積に対する根の積分量の比を表している点に注意されたい。すなわち前者が根の各部位で決まる局所的な値であるのに対して、後者は茎部のCAPACITYに対して根部のネットワークがどの程度拡充しているかを表しており、植生構造から決定されるいわばグローバルな指標であると言えるであろう。このことは根・茎・葉の各部位の局所抵抗ばかりをおもに問題にしてきた従来の考え方に対して、根・茎・葉を一体化し、それを総体として扱うことの重要性を示唆していると考えられる。図-6に、式(11c)を用いて計算した日変動に於ける樹液流-吸水量の遅れ時間と透水係数の関係を記す。図-5と比較してわかるように根による遅れ時間は意外に小さい。

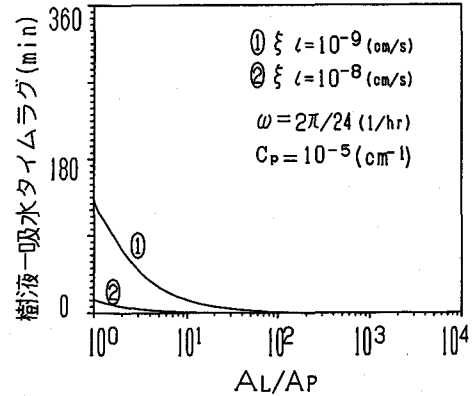


図-6 樹液-吸水の時間遅れ

$$Q = Q_0 \sin \omega t \quad (12a)$$

$$\Psi_r = \frac{Q_0 \exp j(\omega t - \delta_2)}{\sqrt{(K'/h^2) + (C_p \omega)^2}} \quad (12b)$$

$$\delta_2 = \tan^{-1} \frac{C_p \omega}{K'/h^2} \quad (12c)$$

ここで $k' = (\bar{A}_L/\bar{A}_P) \rho (\bar{\theta}'/\bar{\theta}_s)^n \bar{\xi} \bar{t}$

(d) 蒸散量に対する植物総体としての過渡応答特性

上記(11c)(12c)の結果より蒸散-樹液流の遅れ時間(δ_1)および樹液流-吸水の遅れ時間(δ_2)との比を議論することができる。 δ_1 は植生高さに依存するのに対して δ_2 は依存しない。したがって草本類に対して木本類の遅れ時間が大きいという一般的傾向(例えば森川³⁾)はおもに δ_1 に起因したものであると予想される。図-7は二つの無次元数(11c)(12c)の比と透水係数、植物高との関係である。高さが短く、かつ、茎に対して根のネットワークがよほど貧弱(A_L/A_0 が小さいことを意味する)でない限り、 δ_2 は δ_1 より小さいことがわかる。一章で「根の抵抗(ξ の逆数に相当)が茎・葉よりかなり大きい」という生理学的知見が、「実際の遅れ時間が植物高、つまり茎部抵抗にかなり依存している」という事実と一見矛盾することを述べたが、上述した理論によればその両方の事実が矛盾なく説明されている。すなわち根単体の抵抗(ξ の逆数)は大きくてもネットワークとしてみた場合(A_L/A_0 に相当)は必ずしも大きな抵抗とはならず、むしろ茎部での時間遅れが大きいことがわかった。

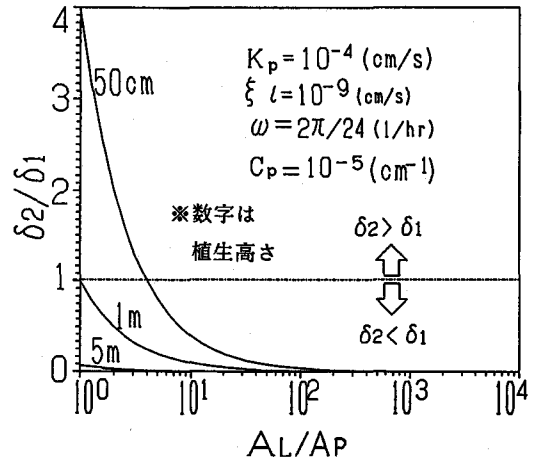


図-7 時間遅れの比(δ_1, δ_2)

かなり依存している」という事実と一見矛盾することを述べたが、上述した理論によればその両方の事実が矛盾なく説明されている。すなわち根単体の抵抗(ξ の逆数)は大きくてもネットワークとしてみた場合(A_L/A_0 に相当)は必ずしも大きな抵抗とはならず、むしろ茎部での時間遅れが大きいことがわかった。

3-2 数値解法による非線形効果の検討(植物の水ストレス)

非線形植生方程式群を数値解析法によって解くことにより、非線形効果が卓越する場合の解について検討

してみた。方程式(1)~(9)の他、熱収支、運動量収支を含んだ完全な1次元植生モデル(NEO SPAM)(文献¹⁾参照)により行った。(case1)、(case2)の違いは幹の透水係数だけである。これを見ると水ストレスを生じない(case1)は、ほぼ線形理論で与えられた時間遅れ($\delta 1 + \delta 2$ は約80min)と同程度の過渡応答性を示している。一方、透水係数が小さい(case2)は盛んな蒸散に水分供給が追いつかず、いわゆる水ストレス状態となり、蒸散量は午前中の早い時間にピークを向かえた後、減少していく。線形理論では $\delta 1 + \delta 2$ は約180minになるが、数値解析の結果ではピーク時間(図中矢印)の差で見る限り約360minとなっている。このように非線形作用が卓越する場合は蒸散-吸水のピーク遅れ時間は線形解より得られるものよりはるかに大きいものとなることに注意しなければならない。

結論

根-茎-葉を一体化した植生基礎方程式の提案を行い、

1) 植生方程式を積分化した線形常微分方程式を理論的に解くことにより、流体力に起因する蒸散-樹液流の遅れ時間および樹液流-吸水の遅れ時間が、それぞれ植物物性値(葉内比水分容量、導管内透水係数、植被高さ等)から構成される無次元パラメーターによって説明されることを示した。

2) 上記の無次元パラメーターの比較から蒸散-吸水間の遅れ時間には基部における遅れが大きく関与していることを示した。

3) 実際の時間遅れは線形解で得られた無次元パラメーターとともに非線形現象として植物体が受ける水ストレスの度合いが大きく関与していることを示した。

参考文献

- 1) 神田学・日野幹雄：大気-植生-土壌系モデル(NEO SPAM)による数値シミュレーション(1) 植生効果のモデリング、水文水資源学会誌, vol. 3, no. 3, pp. 37-46, 1990.
- 2) Shirazi, G. A.: Oscillatory transpiration in a cotton plant, J. Exptl. Bot., vol. 27, pp. 608-618, 1976.
- 3) 森川靖：檜の樹液の流れ-材木の水分収支と関連して-, 東京大学農学部演習林報告, vol. 66, pp. 251-297, 1974.
- 4) Boyer, J. S.: Free-energy transfer in plants, Science, Vol. 163, 48, pp. 1219-1220, 1969.
- 5) 堀江武：気象と作物の光合成、蒸散、そして生長に関するシステム生態学的研究、農技研報 A, vol. 28, 1981.
- 6) 近藤純正：大気境界層の科学、東京堂出版, 1984.
- 7) Zur, B. and Jones, J. W.: Model for the water relations, photosynthesis and expansive growth of crops, Water. Res. Resour., vol. 17, pp. 311-320, 1981.
- 8) 田崎忠良：植物生理学、朝倉書店, 1978.
- 9) Herkelrath, W. N., Miller, E. E. and Gardner, W. R.: Water up take by plant (The root contact model), Soil. Sci. Am. J., vol. 41, pp. 1039-1043, 1977.

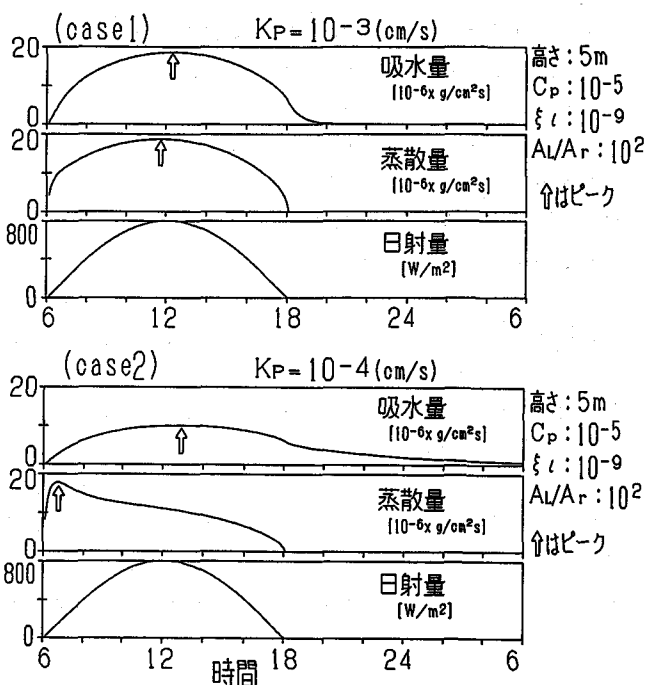


図-8 数値解による非線形効果の検討
(水ストレスの影響)