

蒸散作用を水理学的に考える

Considering the stomatal transpiration from a viewpoint of hydraulics

日野幹雄¹

Mikio HINO

¹ 正会員, 工博 (〒251-0033, 藤沢市片瀬山 4-20-6)

The phenomenon of transpiration and latent heat release in stomata of plants is important in relation to the water resources, the suppression of CO₂ increase and global warming. Hitherto, the phenomenon is treated by either the Penman-Monteith theory and stomatal conductance or the bulk formula.

In this paper, the writer proposes two theories from a standpoint of hydraulics. One is a 1D model of a hydraulic system of water-uptake from roots to stomata of leaves, considering the osmotic pressure change resulting from transpiration and photosynthesis. The other is the numerical computation of flow, heat and energy, CO₂ and vapour around leaf surface, and in stomata and leaf cells. The theoretical computation explains the micro-mechanisms of transpiration, latent heat release, CO₂ assimilation, and would further give a foundation for the conventionally used formulae.

Key Words : *Evapotranspiration model, Latent heat, CFD of plant physiology,*

1. はじめに

(1) 蒸発散と水工学・水資源

水資源と地球環境は今世紀の主課題の一つであり, これには水工学が深く関わっている. 降雨のうちのかかなりの部分は地表および植生からの蒸発散として失われる. したがって, 気象・気候の変化のもとで植物の蒸散作用を精度良く見積もることは, 水文学・水資源学の上から重要なテーマである.

一方, 植物の蒸散作用は光合成, 温暖化気体である CO₂ の吸収に必要なものであり, それに伴う潜熱放出は環境緩和効果に大きな役割を果たしている.

これまでに, 蒸散の機構の解明や計算には, 植物生理学や林学, 気象学の分野において多数の研究が行われており, われわれはその成果を利用する立場であった^{1)~10)}. しかし, 上に述べたような水工学, 水文・水資源学との関連の重要性を考えると, 水理学・水工学の立場からもう少し深く蒸散機構を考えてみようとするのが本論文の目的である.

本論文の第一部は, 植物の「土壌—根—幹—枝—葉—大気」系での水の流れを, 水理学における管路系のようによってモデル化しようとするものである. こうした研究には, 神田・日野 (1990a,b)⁹⁾や吉田・端野・村岡

(1993)¹⁰⁾がある. 以下の第一部の理論モデルは神田・日野 (1990) の延長上にある. 本論文の第二部では分子拡散, 分子熱伝達のレベルで気孔内の流れと CO₂, 水分, 熱・エネルギー輸送の数値解析を試みる.

(2) なぜ2つのモデルを提出するか

現代水文学が今日の形にまで発展し, 確立されて行く過程を省みると, まず初期段階(20C の中位からしばらくは)単位図法, 貯留関数法などの種々の一次元モデルないしは black box モデル研究の時代があった. このうち最も成功したのがタンク・モデルである. こうして単純なモデルによる降雨—流出過程の予測の精度が向上するにつれて, より基礎的に現象の物理過程(降雨浸透, 表面流出, partial source area 等)を研究する段階へと進み, 水文過程の理解と精密な計算が可能となった. 現在では, このような水文の素過程の積み上げとして分布モデルによる実流域の水文計算は, 極く当たり前のこととなっている.

本論文が以下に述べる概念的 black-box 的な一次元モデル(マクロモデル)と精密な偏微分方程式系の数値シミュレーション(ミクロモデル)という2つの方法を採用したのは, このような流出水文学の発展過程に学んでのことである.

2. 植物の蒸散作用の一モデル

(1) 発想

林内環境を求めることは林内の微気象は太陽エネルギーと熱の heat balance 式、光量変化式(two way method/近藤⁹⁾参照)、微気象式(乱流輸送式)を解いて得られる。植物の蒸散は普通は、(1)Penman-Monteith の理論⁹⁾と電気回路アナロジーによる気孔コンダクタンス、あるいは(2)バルク式(近藤 1993)により計算される。これらの式に含まれる諸係数(気孔コンダクタンス、蒸散係数)は、様々な条件下で得られる実験データや Jarvis の実験公式³⁰⁾によって見積もられている。こうした蒸散係数(ce , α_e)や気孔コンダクタンスがどう決まるのか気になって、私なりの考えで新たなモデル式を立てた。

(2) 従来の理論式と何処が違うか ?

本論文が従来の研究と大きくことなるのは、光合成率(photosynthetic rate)の取り扱いである。蒸散のための水分は植物の葉の光合成作用の結果発生する大きな負圧により根から吸い上げられる。葉の細胞組織内の水分量変化が、気孔開口部の膨圧(turgor pressure)として蒸散を制御している。それゆえ、本論文では葉組織内の光合成生成物の濃度に着目した。

従来の論文では、光合成率 A は葉に接する大気中の CO_2 濃度と気孔コンダクタンス(g) の関数としている(例えば、Koike(2003)⁷⁾).

$$\text{Photosynthetic rate} = A = f_n(C_{\text{air-}CO_2}, g) \quad (1)$$

ここに、 $C_{\text{air-}CO_2}$ は大気中の CO_2 濃度、 g は気孔コンダクタンス。しかし、 g がいかに決まるのかは、実験値や実験式(Jarvis 1976)によっている。この式は気孔コンダクタンス g を次の形で与える経験式である³⁴⁾。

$$g = f(Q)f(T_{\text{air}})f(D)f(h_s) \quad (2)$$

ここに、 Q = 光合成有効放射、 T_{air} = 大気温度、 D = 飽差、 h_s = 土壌水ポテンシャル。

本論文では、光合成には、 CO_2 と水とエネルギーが必要なこと、 CO_2 フラックスと蒸散 E は共に気孔開度により制御されること、光合成に必要な水分は極く微量であることなどから、次のように考える。

$$\text{photosynthetic rate} = dPh/dt$$

$$= f_n(C_{\text{plant}}, C_{\text{plant-}CO_2}, E, (S), R) \quad (3)$$

ここに、 $Ph(t)$ は光合成生産物量、 $C_{\text{plant}}(t)$ は植物組織内の光合成生産物濃度、 $C_{\text{plant-}CO_2}$ は植物組織内の CO_2 濃度、 $E(t)$ は蒸散量、 $S(t)$ は植物細胞中水分量。葉組織内の光合成生成物の濃度(C_{plant})は浸透圧による負圧を発生させ根系からの吸水作用として働く。

本論文では、蒸散は気孔開度($O(t)$)、飽差、風速により決まると考えた。気孔開度は葉の水貯留量(S)の関数。 S は根-幹-葉系の流路系から流体力学的に決まる。葉の水ポテンシャルは、葉における光合成産物の濃度で

決まる。

T_{leaf} を熱収支式(以下の(12)式)の時間微分形式で、非定常問題として記述する。こうすることで葉の熱容量を考慮できるが、それが目的ではない。最大の理由は、植物による蒸散作用を定常問題として解く場合に遭遇する熱収支式式の 4 乗根を求める困難さを避けるためである。

(3) 基礎方程式

植物の蒸散作用を次のような系でモデル化する。

- ① 植物の根-幹-葉系の水分輸送: これは閉管路内の水流として水理学的に記述される。
- ② 上記の植物の水分輸送系の駆動力となる葉での負圧と光合成生産物濃度の関係。
- ③ 植生細胞系: 植物細胞の水分量 S と、細胞の光合成生成物量 Ph の時間変化。
- ④ 植生組織の熱エネルギー収支式。

[水分輸送系]

[葉内水分貯留(S)系]

$$dS/dt = qf(t) - qs(t) - E(t) \quad (4)$$

[根-幹枝-葉水分輸送]

$$\begin{aligned} qf(t) &= a_{qf}(h_s(t) - h_{\text{root}}(t)) \\ &= a_{qf}(h_{\text{root}}(t) - h_{\text{canopy}}(t))/lL \end{aligned} \quad (5)$$

[葉細胞からの水流量]

$$qs(t) = a_{qs}(S(t) - S_{\text{min}}) \quad (6)$$

[吸水水ポテンシャルと光合成産物濃度]

$$h_o(t) = a_{hc} C(t) \quad (7)$$

ここに、 qf : 根系からの吸水量、 qs : リターン流、 E : 蒸散(式(14))。また、 a , α などは係数、続く小活字はその説明。

[植物細胞光合成系]

[光合成率/ $C_{\text{plant}}(t) \rightarrow C(t)$ として]

$$dPh/dt = a_{ph}(C_{\text{max}} - C(t))R(t)E(t)f_n(C_{\text{plant-}CO_2}) \quad (8)$$

$R(t)$ の効果は飽和型関数であるが、ここでは線形近似とした。

[植物細胞内の $CO_2(C_{\text{plant-}CO_2})$]

蒸散 E と同種の関係式を考える。(ただし、光合による消費分を差し引く。)

$$\begin{aligned} dC_{\text{plant-}CO_2}/dt &= a_{\text{plant-}CO_2}O(t)U(t)(C_{\text{air-}CO_2} - C_{\text{plant-}CO_2}(t)) \\ &\quad - a_{ph}(C_{\text{max}} - C(t))R(t)E(t)f_n(C_{\text{plant-}CO_2}) \end{aligned} \quad (9)$$

[植物組織内の光合成産物濃度]

$$C(t) = Ph(t)/S(t) \quad (10)$$

[気孔開度]

$$O(t) = a_o f_n(S(t), T_{\text{leaf}}(t)) \quad (11)$$

水利用効率(A/E) = $f_{inc}(C_{\text{plant-}CO_2})$ は植生種間では異なるものの同じ植生種では変化が少ないとの実験結果を考慮して、ここでは $f_n(C_{\text{plant-}CO_2})$ 項を一定とする。パラメータ値の設定にもよるであろうが、(2)式に $f_n(C_{\text{plant-}CO_2})$ 項の効果を検討する場合でも $E(t)$ 項を含めた方が妥当な結果を与えた。この点については更に検討したい。

[放射エネルギー関係]

$$R(t)=H(t)+\lambda E(t)+\sigma T_{leaf}^{**4}+dVe/dt \quad (12)$$

ここに、Ve は葉の熱容量。

[顕熱]

$$H(t)=\alpha_h U(t) (T_{leaf}(t)-T_{air}(t)) \quad (13)$$

[潜熱]

$$\lambda E(t)=\alpha_e O(t) U(t) (q_{sat}(T_{leaf})-q_{air}(t)) \quad (14)$$

(4)計算結果とその解釈

日射量、風速を一定とし、また根茎からの水分補給が十分あるとして、ある初期条件のもとに上述の方程式系(式(3)~(14))を解いて求めた結果の例を図-1に示す。

この図を参照すれば、次のプロセスで光合成・蒸散機構が次々と起動し、変化が起こることが理解できる。

(a)日射により光合成が始まり、植物細胞中の光成生産物Pが増加し始める。

(b)同時に、気孔からの蒸散により組織中の水分量が少

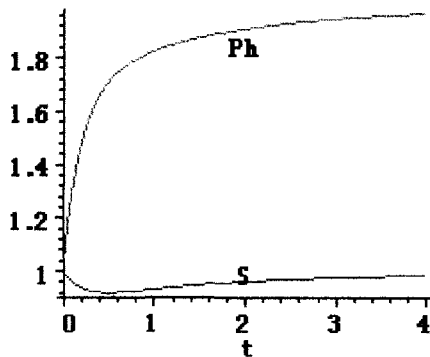
しずつ減少する。

(c) それらの結果、光合成物の濃度 P/S が増加し、浸透圧の作用により葉の負圧が大きくなり根から水分の補給が増加し、S の減少に歯止めがかかる。

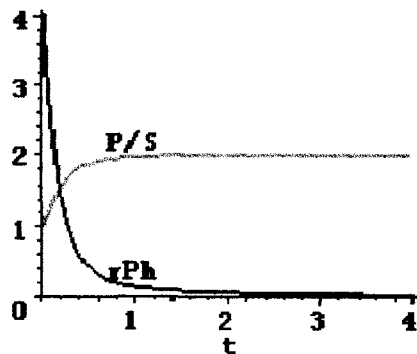
(d) これらの過程で、潜熱放出(λE)、葉温の低下、気孔開口幅の自動調節が生じている。

(5)定常解と従来の表示式・Jarvis 式との関連

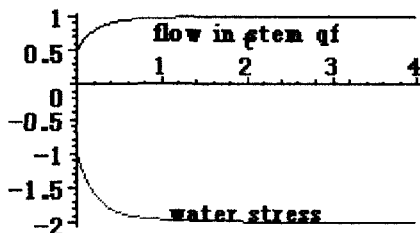
気孔コンダクタンスに関しては、従来は実験データに基づく Jarvis 式(1976)が用いられている。これを本モデルの定常状態の方程式系と比較した。本モデルは 11 個の変数に対する 11 個の方程式で表されているが、時間 t に関する微分項を 0 として、数式処理言語 Maple を用いて解いてみると、解けることは解けるが物凄く長い式になってしまう(結果の式は 1 頁に亘るので省略)。しかし、Jarvis 式のように様々なパラメータの関数同士の積の形 $f(R)f(T_{air})f(\cdot)f(\cdot)$ とはならない。



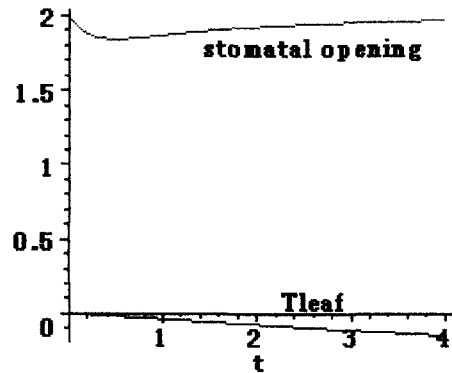
(a) Photosynthetic product and water storage



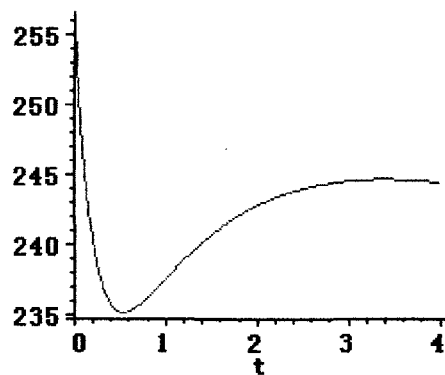
(b) Photosynthesis rate and P/S



(c) water stress and water flow in stem, qf



(d) Stomatal opening and T_leaf



(e) change of latent heat

図-1 : Model-I (光合成物質濃度モデル) による種々の計算量

3. 蒸散の数値シミュレーション

(1) 目的と従来の蒸発散の取り扱い

植物の光合成・蒸散・潜熱放出の作用は葉面の表面や裏面にある無数の微細な気孔において行われる。普通はCO₂の吸収と蒸散作用は植生層全体として、高々単体葉として扱われ、バシレク式やPenman-Monteith式で表される (Jones 1998, 近藤 1994)。しかし、これらの式中の蒸散係数や気孔コンダクタンスは実験データや実験式 (Jarvis式) で見積もられ、その詳細な機構は明らかではない。

したがって、蒸散、光合成、気孔内の流れ場、CO₂濃度場、水分量・温度分布を任意の係数を必要としない理論的解析から求めることは、蒸散機構の理解を深める上からも有義である。3では、一つの気孔レベルで植物による蒸散やCO₂吸収作用の流体力学的な数値解析を試みる。

(2) 基礎方程式

a) 流れの方程式

植生からの蒸散は、葉の裏面・表面に無数にある気孔空間の内壁からの水分の蒸発により行われる。気孔の開閉は気孔出入り口細胞の水分量の多寡による膨圧 (turgor pressure) の変化によっている。気孔断面形状はフラスコ形で、開閉部はガマロ状の細長い切れ目であり、2次元として解析する。気孔のスケールは10 μmオーダーで、流れのReynolds数は極めて小さいので層流として解析する。

$$\frac{\partial u}{\partial t} + u \frac{\partial u}{\partial x} + v \frac{\partial u}{\partial y} = - (1/\rho) \cdot (\partial p / \partial x) + \nu (\partial^2 u / \partial x^2 + \partial^2 u / \partial y^2) \quad (15)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} + u \frac{\partial v}{\partial x} + v \frac{\partial v}{\partial y} = - (1/\rho) \cdot (\partial p / \partial y) + \nu (\partial^2 v / \partial x^2 + \partial^2 v / \partial y^2) \quad (16)$$

$$\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} = 0 \quad (17)$$

ここに、(u, v)は(x, y)方向の流速成分、pは圧力、ρは気体および植生組織内の液体の密度、νは動粘性係数。気層と液層のそれぞれについてνを区別する。

b) CO₂変化の基礎方程式

気孔におけるCO₂の変化は次の式で記述される。

$$\frac{\partial C}{\partial t} + u \frac{\partial C}{\partial x} + v \frac{\partial C}{\partial y} = D_c (\partial^2 C / \partial x^2 + \partial^2 C / \partial y^2) - C_{s,ink}(x, y) \quad (18)$$

ここに、C: CO₂濃度、D_c: CO₂分子拡散係数で、気孔の大気相と植物組織内のCやD_cは区別される。植物組織内のCO₂の吸収項 (C_{s,ink})は、

$$C_{s,ink}(x, y) = f(R)C \quad (19)$$

と表す。ここに、Rは光合成に有効な放射の強さ、f(R)はRの効果を表す飽和型の関数である。

c) 温度および気孔内の水分量の変化方程式

温度および気孔内の水分量の変化を記述する方程式(18)のCO₂変化の基礎方程式とは異なりである。ただし、熱伝達係数や流速は相により異なる値を用いる。

d) 気孔内の細胞表面での物質輸送フラックス

植物組織と空気との接触面でのCO₂フラックス輸送としては、微分形式の表現とバシレク式型の表式が考えられる。風速項を加えた次の式形を想定する。

$$C_{flux} = (D + f_n(u)) \partial C / \partial n \quad (20)$$

ただし、実際の計算では、f_n(u)の関数形や係数が確定しないのでこの項は省略し実質的には微分型の表式を用いる。

e) 光放射の熱収支式

無数にある気孔の一つの近傍という微小部分を解析対象としているので、「熱収支式」を次のように書き改める。

$$\rho C_h \partial T / \partial t = dR - H - \lambda E - D_c \partial T / \partial y - \sigma T^4 \quad (21)$$

ここに、R: 放射量、dR: この格子内で吸収されて熱に変換する放射量、H: 葉表面からの顕熱、λE: 潜熱(葉の表面はクチクラで覆われており無視)、G: 地面への輸送能力、σ: ボルツマン定数、T: 葉温(K)、ρ: 葉の密度、C_h: 葉組織の比熱、D_c ∂T / ∂y: 葉の下部細胞組織への熱伝達、σT⁴: 葉面から大気空間への長波放射。

気孔内空洞表面での熱収支: ここでは、気孔表面からの長波放射は気孔内壁で乱反射を繰り返す、ちょうど空洞放射の状態に近いと考えられるので、長波放射は無視できる。逆に潜熱の放出を考慮しなければならない。

$$\rho C_h \partial T / \partial t = dR - \lambda E - (D_c \partial T / \partial n)_{air} - (D_c \partial T / \partial n)_{cell} \quad (22)$$

ここに、λE: 気孔内における蒸散による潜熱

f) 細胞組織内の熱収支式

放射表面をもたない植物組織内の熱収支式は、通常の熱伝達式に放射エネルギーの吸収項を加えたものになる。

$$\rho C_h \partial T / \partial t = dR - D_c (\partial^2 T / \partial x^2 + \partial^2 T / \partial y^2) \quad (23)$$

g) 放射エネルギーの減衰式

葉の細胞組織内を吸収されつつ透過する光は

$$\partial R / \partial y = -\alpha p R \quad (24)$$

と書かれる。 αp : 葉の細胞組織内での光の減衰率

(3) 境界条件その他

a) 流速の境界条件: 気孔内壁上の流れの境界条件は、ここで流速が零となることである。

b) CO_2 濃度の境界条件: 気孔大気と細胞組織との界面において、 CO_2 の大気から細胞内への CO_2 flux は、細胞内の CO_2 flux と光合成による CO_2 の消費の和に等しい。

$$CO_2 - \text{airside} = CO_2 - \text{cell} + C_{\text{ak}} \quad (25)$$

ここに、 $CO_2 - \text{airside} = \{ (D_c + f(u)) \partial C / \partial n \}_{\text{air}}$, $CO_2 - \text{cell} = \{ D_c \partial C / \partial n \}_{\text{cell}}$, $C_{\text{ak}} = f_n(R) \cdot C$ 。また、 $(D_c)_{\text{air}}$ および

$(D_c)_{\text{cell}}$ はそれぞれ 大気および細胞内の CO_2 の分子拡散係数、 R は細胞に達する光合成に有効な放射量、 $f_n(u)$ は細胞壁に平行な気孔内流れ成分の関数。

c) 蒸散・水分量の境界条件: 気孔内の大気-細胞壁境界の水分輸送フラックスの連続条件は次のようになる。

$$E = \{ (D_e + f(u)) \partial C / \partial n \}_{\text{air}} \quad (26)$$

ここに、 D_e は蒸散係数、 $f(u)$ は気孔内流速の効果関数。

d) 温度の境界条件

気孔-細胞間の温度の境界条件は次のようになる。

$$\{ (D_T + f(u)) \partial T / \partial n \}_{\text{air}} = \{ D_T \partial T / \partial n \}_{\text{cell}} + \lambda E \quad (27)$$

e) 光合成生産物 (Ph)

Ph は植物細胞内 CO_2 濃度と光合成有効放射量 R の関数。

$$Ph = f_n(R) \cdot f_n(C_* - C) \quad (28)$$

ただし、Ph は CO_2 濃度の飽和型の関数、 C_* は飽和値。

f) 細胞内壁からの蒸発

濡れた面からの蒸発は、フックの法則 ($E = -D_e d\rho v / dy$) と水蒸気圧 e [hPa/m²] と比湿 q [kg/kg] の関係を用いて

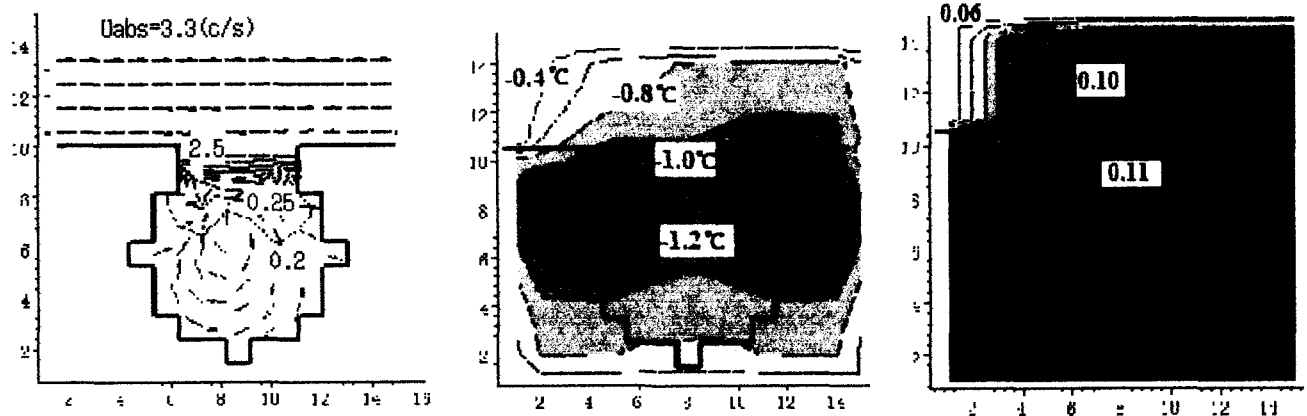


図 - 2 : 数値シミュレーションの結果。

- (a) : 気孔キョビティ内の循環流。外風速 $U_{\text{abs}} = 100$ (c/s), 計算領域境界 (jmax) 風速 = 3.3 (cs)。
- (b) : 気孔内の気温低下の等値線図 (気温低下の最大値 -1.8°C)。
- (c) : 水蒸気圧分布の等値線図 (最大値は 0.116, 最小値は 0.06)。

$$E = -(\alpha P/0.622) D_e \, dq/dy \quad (29)$$

ここに、 E ：蒸発率 $[\text{kg}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$ 、 ρ_v ：水蒸気の密度 $[\text{kg}/\text{m}^3]$ 、 D_e ：分子拡散係数、 $\alpha=(0.7 \sim 0.8) \cdot 10^{-3} [\text{kg}/\text{m}^3 \cdot \text{hPa}]$ 。
細胞組織の葉温の基礎方程式は次のようになる。

$$\begin{aligned} \partial T / \partial t = & (u(\partial T / \partial x) + v(\partial T / \partial y)) \\ & + D_h (\partial^2 T / \partial x^2 + \partial^2 T / \partial y^2) \end{aligned} \quad (30)$$

ここに、 ρ ：密度、 C_h ：定圧比熱、 $D_h = \lambda_w / (\rho C_h)$ 、 λ_h ：熱伝達率。

g) 葉面上の流れ

林内の風は乱流状態にあるが、葉の端部から発達する葉面上流れは、葉の長さが高々0.10mであることを考慮すると、Blasius型の層流境界層流れである。

(4) 数値解析法および計算結果

数値解析は、直交格子による差分方式とし標準的な方法の一つであるMAC法系列の fractional step法、時間差分は前進方式、advection termは風上差分によった。

計算領域 $100 \times 100 \mu\text{m}$ 、格子網 21×21 、Reynolds 数 1 の流れについて数値計算を行った。時間差分間隔は、ノイマンの計算安定条件を参考にし、これより一桁小さい値を用いた。物理定数は、近藤(1994) や理化学辞典によった。図—2 は、その結果の一例($N=800$, 過渡状態)である。気孔キャビティ内には時計回りの循環流が発生している。しかし、層流状態のため分子拡散の作用下により物質や熱の交換は小さい。また、蒸散による気孔の温度低下はいち早く広がる。光合成物質(図は省略)は葉組織内全体で生産されている。

4. 結論

植物の蒸散作用について、水理学的考察に基づいた二次元モデルを提案し、これによる蒸散係数の計算法について述べた。次に、気孔細胞オーダのスケールで気孔周辺の流れ、熱、 CO_2 、水蒸気量、光合成生産物の数値計算を行い、これらの空間分布の一例を示した。

謝辞：研究は科学研究費基盤研究(A)(1)「各種陸上生態系における炭素・水・熱フラックスの相互関係の微気象生態学的解析」(課題番号 13308027)(研究代表者 及川武久 筑波大学教授)の補助を受けた。

参考文献

- (1) Farquhar, G.D., von Caemmerer, S. and Berry, J.A.: A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species, *Planta*, vol. 149, 78-90, 1980.
- (2) Idso, S.B. and Clawson, K.L.: Foliage temperature: Effects of environmental factors with implications for plant water stress assessment and the CO_2 /climate connection, *Water Resources Research*, vol. 22, no. 12, 1702-1716, 1986.
- (3) Jarvis, P. G.: The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field, *Phil Trans. R. Soc. Lond. B*, vol. 273, 593, 1976.
- (4) Jones, H.G.: *Plants and Microclimate*, Cambridge University Press, 1992.
- (5) 神田 学・日野幹雄：大気—植生—土壌系モデル (NEOSPAM)によるシミュレーション, (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.
- (6) 神田 学・日野幹雄：大気—植生—土壌系モデル (NEOSPAM)によるシミュレーション, (2)気候緩和効果の数値実験, 水文・水資源学会誌, vol. 3, pp. 47-55, 1990.
- (7) Koike, T.: Analysis of stomatal and non-stomatal regulation of the diurnal patterns of photosynthesis of dwarf bamboo grown under a balanced nutrient regime, (及川武久 (編): 各種陸上生態系における炭素・水・熱フラックスの相互関係の微気象生態学的解析, 科学研究費, 基盤研究(A)(1), 平成 14 年度成果報告書, 40-47, 2003.
- (8) 近藤純正(編著): 水環境の気象学, 朝倉書店, 1994.
- (9) 小杉緑子, 小橋澄治, 柴田昌三: 数種常緑広葉樹における気孔コンダクタンスのモデル化, 日本緑化工学会誌, 第 19 巻第 4 号, 245-255, 1994.
- (10) Larcher, W.: *Oekophysiologie der pflanzen*. (佐伯敏郎 (監訳): 植物生態生理学, シュプリンガー, 1999), 1994.
- (11) Mohr, H. and Schopfer, P.: *Pflanzenphysiologie*, (網野真一, 駒嶺穆 (監訳): 植物生理学, シュプリンガー, 1998), 1992.
- (12) 野並 浩: 植物水分生理学, 養賢堂, 2001.
- (13) Su, H.-B., Paw U, K.T. and Shaw, R.H.: Development of coupled leaf and canopy model for the simulation of plant-atmosphere-interaction, *J. Appl. Mete.*, vol. 35, 733-748, 1996.
- (14) 寺島一郎: 葉の光合成: 葉の内部の光環境と CO_2 環境, 種生物学会 (編): 光と水と植物のかたち 第 3 章, 文一総合出版, 2003.
- (15) 吉田 弘・端野道夫・村岡浩爾: ヒートパルス速度と微気象データ利用した林木蒸散量推定法の提案, 水文・水資源学会誌, vol. 6, no. 4, pp. 350-357, 1993.
- (16) Zur, B. and Jones, J.W.: A model for the water relations, photosynthesis, and expansive growth of crops, *Water Resources Research*, vol. 17, no. 2, 311-320, 1981.

(2003.9.30 受付)