

水理学的考察に基づく植物気孔の蒸散

・CO₂ 吸収・光合成の非定常モデル

A HYDRAULIC MODEL ON THE TEMPORAL CHANGES OF TRANSPIRATION,
CO₂ ABSORPTION AND PHOTOSYNTHESIS IN STOMATA

日野幹雄¹

Mikio HINO

1 正会員 工博 (〒251-0033 藤沢市片瀬山 4-20-6)

A phenomenological model (Hino 2003,2004) on the stomatal mechanisms has been applied to calculate the daytime changes of transpiration, sensible and latent heats, CO₂ absorption and photosynthetic products.

The model is constituted of the several plant-physiological processes such as water storage changes in plant cell, water uptake from soil through root and trunk, osmotic pressure change due to photosynthesis, CO₂ absorption through stomata and CO₂ concentration change in plant cell.

Finally, the recently found phenomenon of 'noon's nap of leaves' is explained from the present model.

Key Words : Transpiration, CO₂ absorption, Photosynthesis, Sensible and latent heats, Osmotic pressure, Leaves noon nap

1. はじめに

植物が果たす顕熱、潜熱・CO₂ 吸収・光合成作用は、水文学、水資源にとって重要な課題である。これまでは、農学、植物生理学、気象学などで研究¹⁻¹⁷⁾が行われてきたが、著者は前論文⁷⁾において水理学的ないしは流体力学的思考からの2つの理論モデルを提案した。本研究では前論文⁷⁾のマクロ・モデルを発展させ、これら現象の非定常特性を論じた。近年話題の「葉っぱ(木)の昼寝」現象も説明できた。

個々葉と植生層全体の違い：ここでは、個々葉が果たす顕熱、潜熱・CO₂ 吸収・光合成作用について、取り扱う。これは、通常水文学などで論じられる植生層全体としての顕潜熱、CO₂ フラックス、光合成とは異なる。後者は、前者(つまり本論文の結果)に、植生層内の葉面積の密度分布を考慮したものになる。

一体とし作動する蒸散・潜熱フラックス・CO₂ 吸収・光合成作用：普通 植生層の熱的環境の効果は、蒸散作用による潜熱・顕熱として Penman-Monteith 式(Jones)³⁾や bulk 式(近藤)¹⁰⁾などにより計算される。しかし、植物は蒸散作用だけを行っているわけではなく、蒸散は光合成に関わる植物生理の一要素に過ぎず、植物はむしろ自ら生長し自らを養うために、光合成により有機物の生産を行うのが目的であって、そのために次のような一連の機構を働かせて

いる。①まず、日射エネルギーの増加に反応して気孔の開口が始まり、②それに伴って全く物理的な作用である分子拡散による蒸散(植物細胞内の水分の気孔から大気中への拡散)が起こり、③これに伴って潜熱フラックスの放出が行われる。④同時に気孔へは大気中から光合成に必要な CO₂ が取り込まれる。(気孔からは、光合成の産物の一つである O₂ が大気中に放出さる。) ⑤光合成により植物細胞内に炭水化物が生産され、⑥その濃度が高まり浸透圧として作用し、⑦その結果光合成のために必要な水分と栄養分を根から吸収する負圧を生み出す吸引力を起動させる。

本論文はこうした一連の植物生理の機構を、時間発展連立微分方程式系により記述し、日中に日射エネルギーの変化に伴う個々葉における潜・顕熱フラックス、CO₂ フラックス、光合成産物量の変化を説明しようとするものである。

2. 従来の計算式による蒸散と本モデルとの関連

まず、植生葉面の気孔作用を考慮した潜熱、顕熱の従来の計算式について考える。比較的分かり易い bulk 式(近藤 1933)¹⁰⁾に従って述べると、植生層(葉面)からの蒸散による潜熱は

$$\phi E = \phi \rho c_e U (q_{SAT}(T_{leaf}) - q_{air}) \quad (1)$$

ここに、U：風速、 q_{air} ：大気流の比湿、 $q_{SAT}(T_{leaf})$ ：

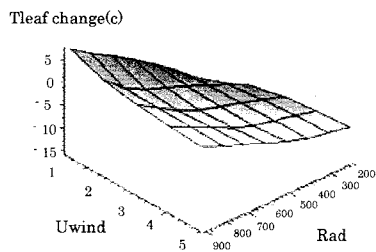


Fig.1(a) : Tleaf change_Radiation & Wind Velocity

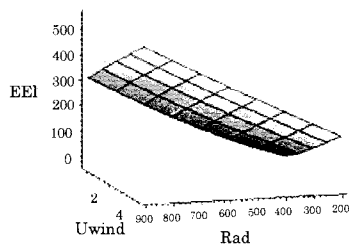


Fig.1(b) : Evapotranspiration_R & Uwind

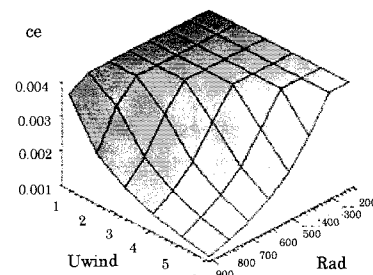


Fig.2(a) : Change of ce(evaporation coefficient) against Radiation & Uwind

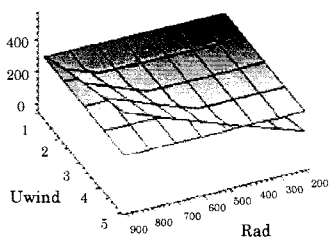


Fig.1(c) : Upper limit of Evapotranspiration

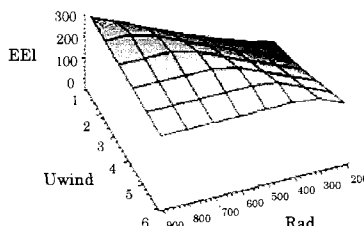


Fig.1(d) : Limited Evapotranspiration

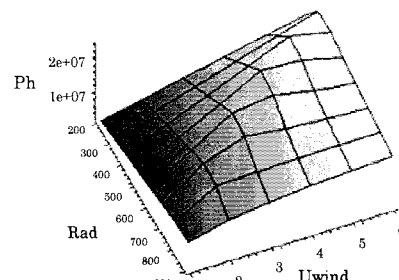


Fig.2(b) : Optimal photosynthetic production for Radiation & Uwind

Fig. 1: Relation between R (radiation), U (wind velocity), Tl (leaf temperature) and EEl (transpiration) by standard theory

Fig. 2: Relation of R, U and ce and Ph under limited transpiration

葉温 T_{leaf} に対する飽和比湿, ℓ : 水の気化潜熱, ρ : 水の密度.

また, 顕熱は

$$H = \rho c_H U (T_{leaf} - T_{air}) \quad (2)$$

と表される. C_e , C_H は潜熱, 顕熱パラメータ.

熱エネルギーの収支式は,

$$Rn = H + \ell E + \sigma T_{leaf}^4 \quad (3)$$

ここに, Rn : 葉が単位面積当たりを受け取る正味の放射エネルギー, σ : Stefan-Boltzmann 定数.

顕熱・潜熱フラックス係数の $C_H \cdot C_e$ および大気温度 T_{air} を固定し, 正味放射 Rn と風速 U をパラメータとして変化させると, 各 Rn, U に対する葉温 T_{leaf} が求まる. これから式(1)により蒸散 E を求めると, 例えば, Fig.1(b) のようになる. 計算上は Rn, U の増加とともに蒸散 E は次第に大きくなるが, 実際には植物の根からの水分の吸い上げ能による限界があり, ある E で頭打ちとなるはずである (Fig.1c,d). このことは, 式(1)の蒸散係数 (気孔コンダクタンス) c_e が初めに仮定した値では大きすぎることを意味している. Fig.1c の関係から各 Rn, U について c_e の値を逆算すると, Fig.2(a) のようになる. 実験により求められる c_e の値が種々の条件により大きくバラつく原因がここにある. しかし, この蒸散限界値が幾らかは, 従来の理論ではわからない. 本論文は, 一連の植物生理機構を関連づけて顕熱, 潜熱フラックス, 蒸散, CO_2 吸収, 光合成を説明しようとするものである.

なお, ついでながら, E の上限を考慮して光合成産物 $Ph(fn=(Rn, E))$ と Rn, U の関係を求めると,

Fig.2(b) のようになり, 一定の日射条件のもとで植物の生産に最適な風速があることも理論的に示される. 矢吹(1990)は植物生産に最適な風速について言及しているが, 理論的にも最適風速の存在がこのように示される.

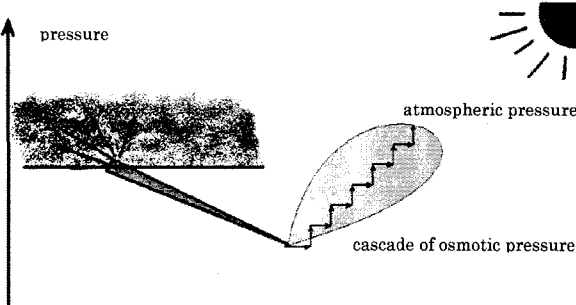
3. 浸透圧モデルの構築

浸透圧の大きさ

植物の根から吸収された水分が導管という植物組織を通して, 根-幹-枝-葉へと輸送されるのは, 葉面に無数にある気孔において光合成の結果, 浸透圧により 数 10~数 100 気圧の負圧を生じるためである. 浸透圧とは半透膜を介して, 溶質濃度の異なる溶液が接しているとき, 溶質の濃度差を解消するように水分のみが浸透しようとする圧力である.

浸透圧の理論は van't Hoff(1887)により提出されており, 次式のように表される (Van't Hoff の浸透

鍵は光合成による浸透圧



Hydraulic pipeline analogy of plant system (by mh.2004)

Fig. 3 : Hydraulics concept of plant system

圧 (osmotic pressure) 公式)¹³⁾.

$$\Pi = CRT / S \quad (4)$$

ここに、C：溶質のモル数、R：定数(8.314(J / K / mol))、T：温度(K)、S：体積。

浸透圧がいかに大きな値を取るかは、例えば、25℃で1ℓの水に1 mol の分子が溶けている場合には浸透圧(野並¹³⁾)は

$$\Pi = 2.378 \text{ Mp} = 23.78 \text{ (気圧)}$$

となる。これをわれわれに分かり易い水柱高さに換算すると、

$$\Pi = 252.58 \text{ (m)}$$

の負圧となる。

ついでながら、水ポテンシャル Ψ_w は種々のポテンシャルの和として次のように与えられる。

$$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_s + \Psi_m + \Psi_h \quad (5)$$

ここに、 Ψ_p ：膨圧、圧力ポテンシャル (pressure potential, turgor pressure)、 Ψ_s ：浸透圧、 Ψ_m ：マトリックスポテンシャル、 Ψ_h ：重力ポテンシャル。

モデルの概要

樹木は地面からまっすぐ上方に向かって伸びているが、水理学研究者にとっては、これを上下逆にして Fig.2 のように考えた方が分かり易い(Fig.3)。つまり、地下水面の位置に水槽の底があり、ここから斜めに管路が伸びており水路の端は(浸透圧)による負圧が生じている。しかし、葉の先端の葉脈を通して細胞へと分岐した気孔では大気圧でなければならない。この差を回復するポンプの役割が気孔からの蒸散により生じる浸透圧である。

この機構を単純化して次のように表す。

(1) Canopy 水貯留量 (S) の連続式

Canopy 水貯留は根元からの吸水 $q_f(t)$ によって補給され、葉面の気孔が $E(t)$ だけ蒸散し、余分が q_s (リターン・フロー) として師管を枝や根を通して下る。

$$dS / dt = q_f(t) - q_s(t) - E(t) \quad (6)$$

(2) 植物組織中の光合成生成物の微分方程式

植物細胞内の光合成量の時間的増加率は、日射量 $R(t)$ と CO_2 ガス量 (CO_2 レベルの大きな変動がなければ) に比例する。(CO_2 の極端な増加に対しては効果は飽和する。) また、光合成はいくらでも進むものではなく、合成分物質濃度 $C_{ph}(t)$ にはある上限値 C_{ph0} がありそれ以上には増加しないであろう。これを微分方程式で表せば式(2)となる。

$$dPh / dt = aph \cdot (C_{ph0} - C_{ph}(t)) \cdot R(t) \cdot C_{CO_2}(t) \quad (7)$$

$$C_{ph}(t) = Ph(t) / S(t) \quad (8)$$

ここに、光合成効率係数 aph は植物生理学的に決まるパラメータである。

(3) CO_2 吸収の微分方程式：気孔(stomata)の CO_2 ガス濃度 $S_{CO_2}(t)$ の時間変化についても、気孔における CO_2 変化率は、大気と気孔内の CO_2 濃度差 ($C_{CO_20} - S_{CO_2}(t)$) と U の積に比例するという bulk 型の式形(近藤¹⁰⁾)を仮定できる。さらに、植物細胞内の CO_2 濃度の変化式では細胞内における光合成産物への変換分を差し引いておく必要がある。

[気孔内 CO_2 濃度]

$$dS_{CO_2} / dt = as_{CO_2} \cdot O(t) \cdot U(t) \cdot (C_{CO_20} - S_{CO_2}(t)) / C_{CO_20} - aph_{CO_2} \cdot (S_{CO_2} - C_{CO_2}(t)) \quad (9)$$

[細胞内 CO_2 濃度]

$$dC_{CO_2} / dt = aph_{CO_2} \cdot (S_{CO_2} - C_{CO_2}(t)) - aph \cdot (C_{ph0} - C_{CO_2}(t)) \cdot R(t) / R0 \cdot CO_2(t) / C_{CO_20} \quad (10)$$

ここに、気孔開口幅 $O(t)$ は植生生理学的変数である。

(4) 葉面におけるエネルギー収支式

$$R(t) = H(t) + \ell E(t) + \sigma T_{leaf}^4 + dVe / dt \quad (11)$$

ここに、 R ：葉面吸収放射量、 Ve ：葉面の蓄熱量。

(5) 顕熱・潜熱の関係式

これについては、バルク型の次の公式(近藤)を用いる。

$$H(t) = \alpha_h \cdot \rho U (T_{leaf}(t) - T_{air}(t)) \quad (12)$$

$$\ell E(t) = \alpha_e \cdot \rho U (q_{SAT}(T_{leaf}) - q_{air}(t)) \quad (13)$$

(6) 気孔開度

気孔開度 $O(t)$ は、植生細胞水貯留量 S に関係し、また植物といえども大気温度に対して適合限度の範囲があるであろうから

$$O(t) = a_o \cdot f_n(S(t), T_{leaf}(t), R_{short}) \quad (14)$$

と記号的には書ける。 f_n の関数型は不明であるが、大略 S に比例し、ある S_{max} で頭打ちになる飽和型の関数であろうと予測できる。例えば、

$$O(t) = a_o \cdot (S(t) - S_{cr}) / (aS0 \cdot S(t) + St0) \cdot (R_{shrt}(t) / (R_{short}(t) + R_{short0})) \cdot f_n(T_{leaf}(t)) \quad (15)$$

ここに、 S_{cr} ：萎れ限界水分量 ($S(t) < S_{cr}$ では、 $O(t) = 0$)、 $aS0$ 、 $St0$ と R_{short0} は飽和型関数のパラメータ。

(7) 流路(根-幹-枝-葉)系

根-幹系を流れる流量 $q_f(t)$ は、土壌(s:soil)と根(r:root)との水ポテンシャル差、また根と幹、枝(c:canopy)間の水ポテンシャル差に比例する。

$$q_f(t) = aqf1 \cdot (h_{soil}(t) - h_{root}(t)) = aqf2 \cdot (h_{root}(t) - h_{canopy}(t)) / fL \quad (16)$$

また、葉からのリターンフロー q_s は次式で仮定する。

$$q_s(t) = aqs \cdot (S(t) - S_{min}) \quad (\text{ここに、} S > S_{min}) \quad (17)$$

(8) Canopy 水ポテンシャル系

光合成物質濃度 $C_{ph}(t) = Ph(t) / S(t)$ に比例した吸水ポテンシャルが発生する。

$$h_{canopy}(t) = ahc \cdot C_{ph}(t) \quad (18)$$

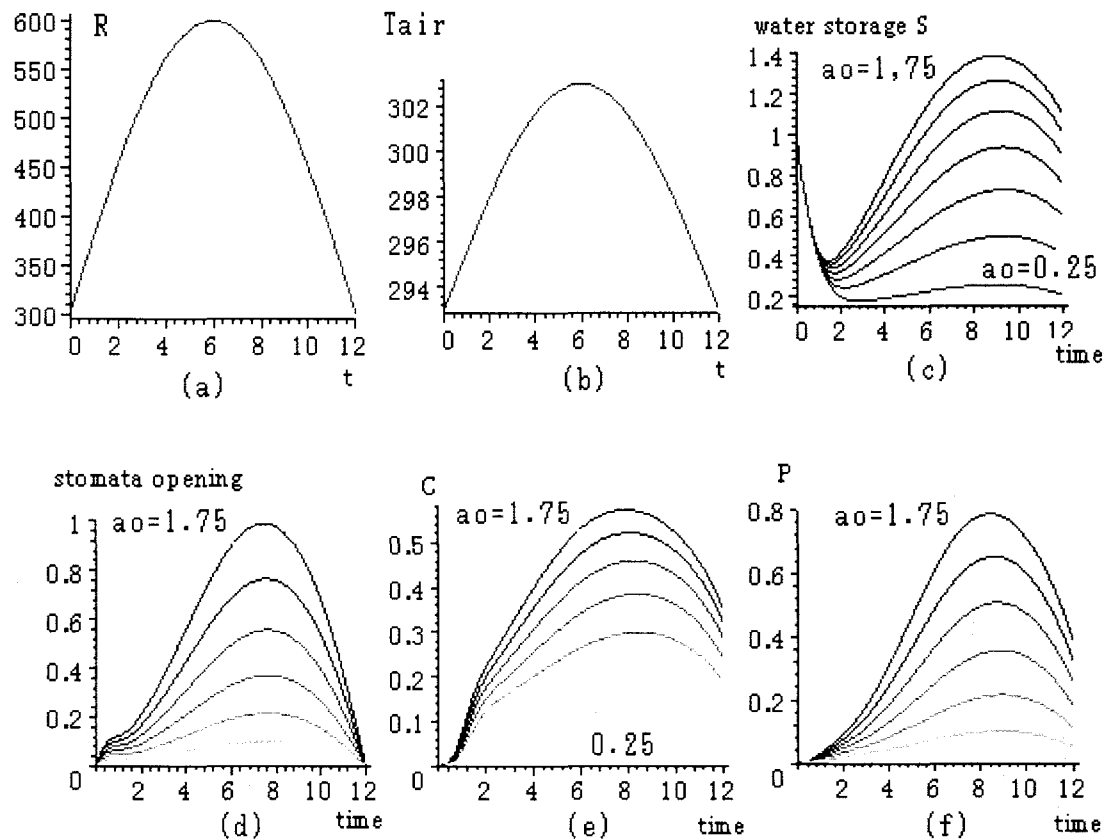


Fig.4: Temporal changes of (a) solar radiation, (b) air temperature, (c) water storage in cell, (d) stomatal opening, (e) concentration of photosynthetic product P, (f) total amount of P. The value of parameter ao changes from 0.25 to 1.85 every 0.25 spacing. Water supply $aqf=10$.

パラメータ値について:本論文の式に含まれるパラメータで値が同定できないものは、0 (式中には入れたが、計算では省略)か1 (パラメータを増やさないために)とした。そのパラメータの影響を調べる際には、1を中心に上下に振った。

使用単位について:工学部の教育においては、変数を無次元化すべきこと、現象に関する諸量から現象を支配する無次元パラメータを見出し定義することの重要性が繰り返し教えられる。しかし、本論文で取り扱うような複雑な現象では、基礎方程式や変数の数が多く安易に無次元化の方法を導入しても、むしろ現象の具体的な大きさがわからなくなり理解が進まないか、ないしは混乱する恐れがある。無次元化は「情報の欠落」をも生み出すという欠点がある。従って本論文では有次元の場合について計算し、他の比較しうるデータや資料がある場合にはそれらとの比較検討を行う。

パラメーターおよび物理モデル:本モデルにはいくつかのパラメーターが含まれているが、従来の実験などによりパラメータ値ないしはその変動範囲が同定できるのは、顕熱・潜熱及び葉温に関わるものだけであり、特に植物生理に関するパラメータについては今

後の検討が必要である。こうした検討のためには任意のパラメーターは一切用いない物理モデルによる計算結果も参考にできるであろう。

4. 計算結果とその検討

日射エネルギーの変化に対する植物の水文・生理的非定常応答を、気孔開度調節パラメータ ao を1を中心に 0.25 から 1.75 まで 0.25 刻みで計算した (Fig4)。 ao は気孔コンダクタンス (蒸散係数) ce の値に対する補正である。吸水系パラメータ aqf は、 $aqf=10$ とした。

日射エネルギーの増加とともに気孔が開き、蒸散・光合成が始まる。同時に、葉細胞内の水貯留量は低下し、気孔開度増加の勢いは鈍り始める。しかし、葉細胞内の光合成産物濃度の増加による浸透圧が根・幹・枝系からの吸水力を増大させ、葉細胞内の水貯留量は急速に回復。増加に向かい、気孔開度も再び大きくなる。午後になり日射エネルギーの減少とともに植物活動は低下にむかう。

葉温の変化は気孔開度パラメータ ao の影響が大きい。 ao が極端に大きくなると、葉温が大気温より数度低い状態が続く。

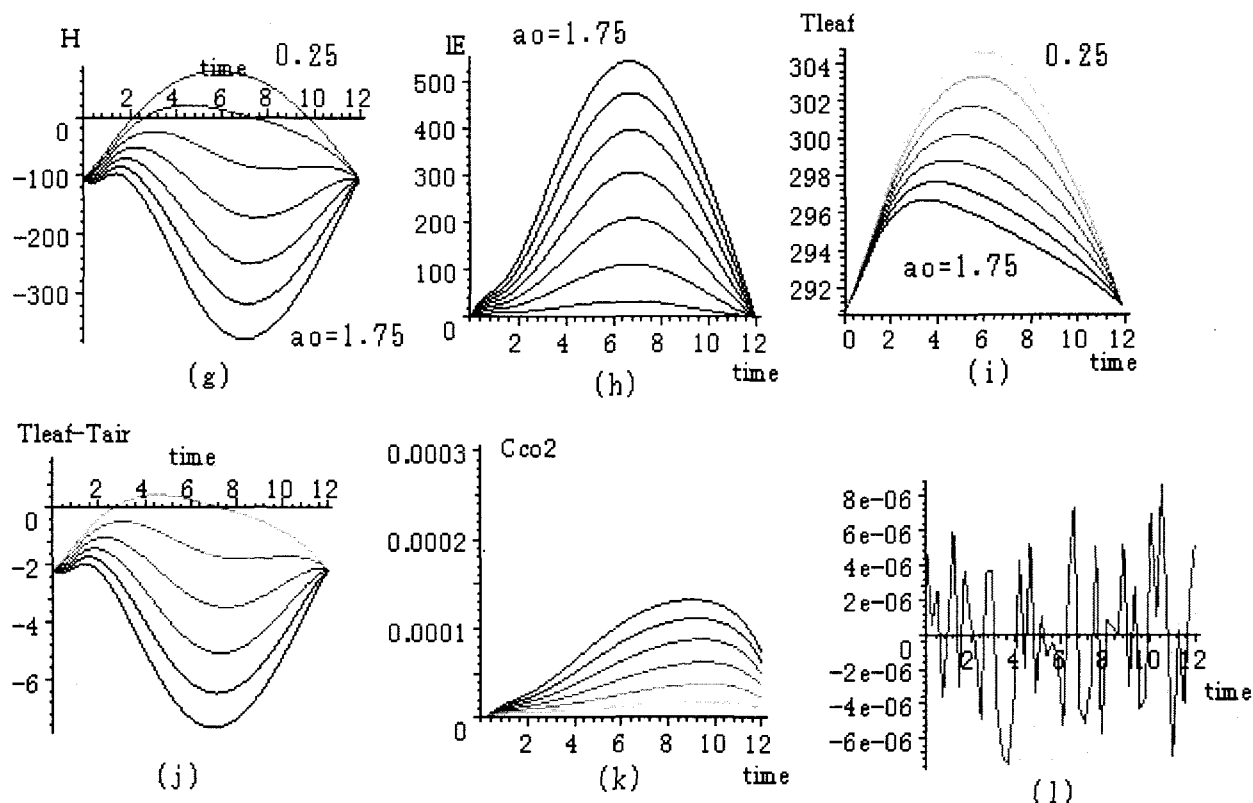


Fig.4: (continued) (g) sensible heat, (h) latent heat, (i) leaf temperature, (j) difference Tleaf and Tair, (k) CO2 concentration in cell, (l) computational accuracy of the energy balance equation (high precision for each term in the equation, R,H,IE etc.)

顕熱・潜熱フラックス変化について

潜熱は日射エネルギーと同じような増減を示す。本モデルによる計算では、顕熱フラックスは大きなマイナス値を示している。これは正味放射 R を最大点で 600W と大きく与えたことに一因があるが、そもそも本モデルで示したのは個々の葉面についての顕熱フラックスであり、通常計測される林全体の顕熱ではないので留意されたい。

潜熱フラックスに較べて、顕熱フラックスがかなり小さいことは従来のほとんどの実測結果の一致するところであるが、それが負値をとることはあっても短い時間のみである。これは熱収支の測定が草地と芝生あるいは畑・稲田など高さの低い植生の場合が多いこともあろう。

5. 葉っぱの昼寝

最近「葉っぱの昼寝」という現象があることが指摘されるようになった。これは、日射エネルギーが十分あるにも関わらず、午前10時くらいないしは昼から午後にかけて樹木ないしは葉が光合成をしなくなる現象である。

大気温より低い葉温が観測されるのは多くの場合

午前中から昼位までであり、それ以後の時間は蒸散作用が不活発となることも「葉っぱの昼寝現象」である。これは、日射の増加による激しい蒸散のためある条件下では根からの吸水がそれに追いつかず植物が活動を中止ないしは減衰させるためと解釈されている。

そこで、本モデルでこの現象の check を試みた。パラメータ数を減らすために、気温、気孔開口係数などを一定とし、太陽の短波放射 R は sine 形で変化させ、根からの吸水係数 aqf をパラメータとして ($aqf=1$ から 6 まで) 変化させた場合の植生細胞内水分量 (S)、葉温 (T_{leaf})、潜熱 (E)、光合成産物累積量 (P)、植生細胞内の光合成産物の濃度 (C) の時間的変化を計算した (Fig.5)。

計算結果と比較すべき実測データが手元にないので定量的な検討はできないが、吸水能 aqf が小さい場合、 R の増加にも拘わらず植物活性が低下する「葉っぱの昼寝」現象の一応の説明はできる。さらにこの現象には、本モデルには考慮されていない(物理的でない)種類の植物生理作用による気孔開度の減少にも原因を求むべきかもしれない。

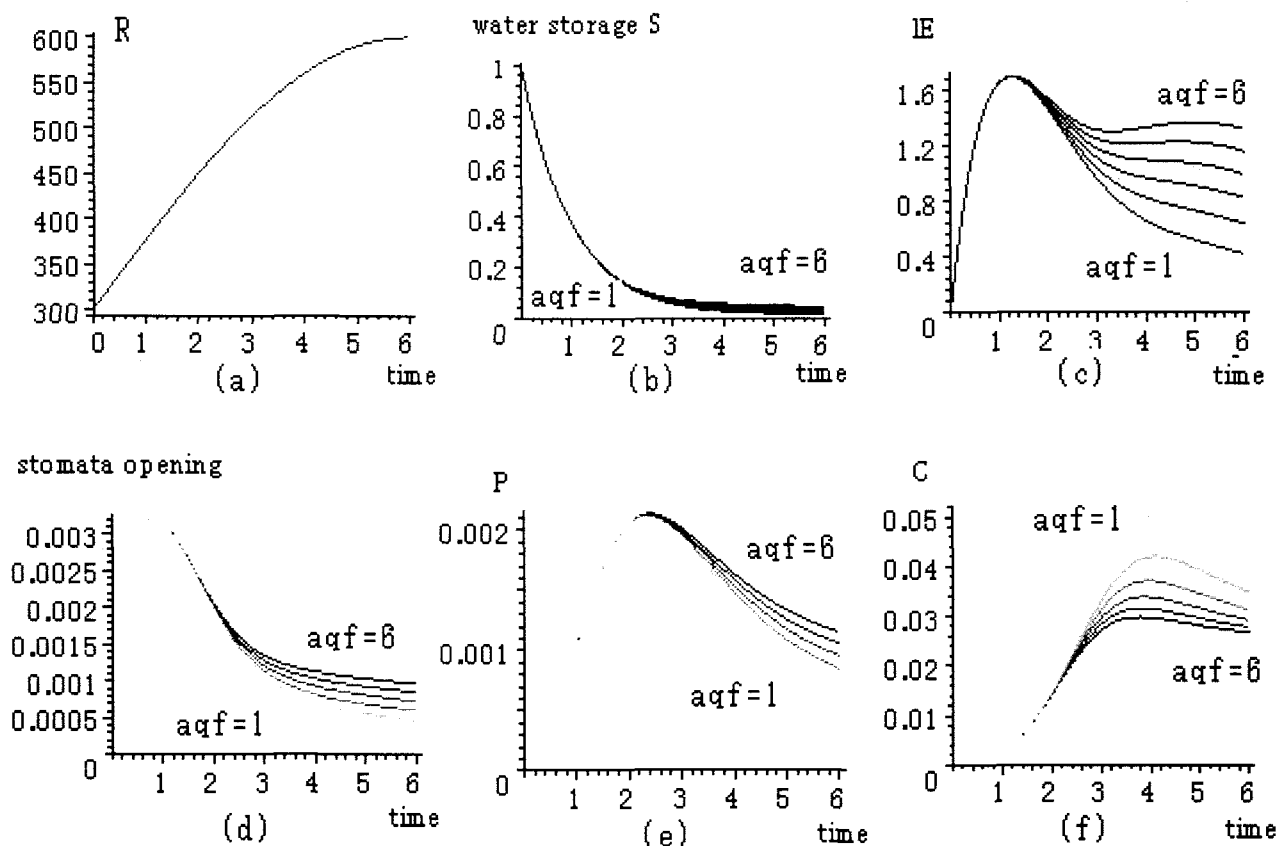


Fig.5: Afternoon nap of leaves in case of water supply shortage, $ao=0.25$, aqf from 1 to 6. (a) radiation, (b) water storage in cell, (c) latent heat, (d) stomatal opening, (e) P, (f) concentration of P.

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) 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.
- (3) Jones, H.G.: *Plants and Microclimate*, Cambridge University Press, 1992.
- (4) 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)植生効果のモデルリング, *水文・水資源学会誌*, vol.3, no.3, pp.37-46, 1990.
- (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, (2)気候緩和効果の数値実験, *水文・水資源学会誌*, vol.3, no.3, pp.47-55, 1990.
- (6) 日野幹雄: 数値流体力学シンポジウム, 2003.
- (7) 日野幹雄: 蒸散作用を水理学的に考える. *水工学論文集*, 第48巻, 土木学会, 115-1156, 2004.
- (8) 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.
- (9) 小池孝良: 熱帯樹木の生理生態的特性と炭素吸収, *科学*, vol.71, no.9, 岩波書店, 1205-1208, 2001.
- (10) 近藤純正 (編著): *水環境の気象学*, 一地面の水収支・熱収支, 朝倉書店, 1994.
- (11) 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.
- (12) Mohr, H. and Schopfer, P. (網野真一・駒嶺穆 監訳): *植物生理学*, シュプリンガー, 1998), 1992.
- (13) 野並 浩: *植物水分生理学*, 養賢堂, 2001.
- (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) 矢吹萬寿: *風と光合成*, 農文協, 1990.
- (16) 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.

(2004. 9. 30 受付)