 論 文

作物群落内におけるエネルギーとガスの交換に関する研究 (1)[†]

— トウモロコシ群落内の炭酸ガス環境 —

内島 善兵衛*・宇田 川 武 俊**・堀 江 武*・小 林 勝 次*

(*農業技術研究所気象科, **同生理第二科)

Studies of Energy and Gas Exchange within Crop Canopies (1)

—CO₂-environment in a corn plant canopy—

Z. UCHIJIMA*, T. UDAGAWA**, T. HORIE* and K. KOBAYASHI*

(*Div. of Meteorology, **Div. of Plant Physiology, National Institute of Agricultural Sciences, Tokyo)

1. は し が き

植物群落の乾物生産に関する研究は最近いちぢるしく進歩し、群落構造や光の質と乾物生産との関係が理論的にも実験的にも討論されるようになってきた。また、実際の植物群落の光合成活動が野外でどのようになっていのかを明らかにするために農業気象学の分野でもCO₂の輸送が研究されるようになってきた。

植物群落内外での炭酸ガス輸送の問題は光合成活動の実態ならびに収量形成の過程を明らかにするうえに非常に大切である。CO₂の輸送強度(植物による炭酸ガスの固定強度に相当する)は群落内外での空気の乱れの状態、群落構造、植物の光合成強度、ならびに地表面からのCO₂の放出などに関係しているので、この問題の研究はきわめて困難である。最近、空気力学的な方法の農業気象への導入や赤外線ガス分析器の使用によつて、群落条件下で植物の光合成活動も研究できるようになってきた(例えば、井上ら 1958, LEMON 1960, MONTEITH 1962)。著者らもトウモロコシ群落の光合成活動を野外で研究し、その予備的結果を報告したが(内島・小林・伊藤 1966)、まだ断片的なものであつた。

群落条件下にある植物の光合成活動を明らかにするには、群落環境下で生活している植物の一機能として、他の生活機能との関連において、その光合成活動を取扱うことが必要である。このためには植物の光合成活動を群落内でのエネルギーとガスの交換過程の一環として研究

しなければならない。われわれは以上のような観点から、作物群落の光合成活動を総合的に研究するために、1964年よりトウモロコシ群落の光合成に関する総合調査を行なつている。

群落内外でのCO₂輸送に密接にむすびついているCO₂環境については若干の報告がなされているが(例えば WRIGHT・LEMON, 1966, Карпушкин, 1966), それらの多くは作物の生育の一時期についてのもので、群落の形成過程での模様はまだ報告されていない。1966年に、トウモロコシの播種より収穫(青刈り)にいたる間において、約15日間隔で2~3日ずつ計7回の観測を行なつた。これらの資料はトウモロコシ群落の形成過程におけるCO₂環境を明らかにするうえに利用できる。これらのデータを用いて、トウモロコシ群落の炭酸ガス環境を明らかにするとともに、炭酸ガス環境と群落構造(葉面積密度分布と光の消衰係数)・光強度ならびに土壌呼吸との関係を数値的に解析することを試みた。それらの結果を、作物群落内でのエネルギーとガスの交換に関する研究の第1報として発表したいと思う。

2. 観測地と観測方法

トウモロコシ群落での微細気象観測は埼玉県北本町にある農事試験場畑作部の圃場で行なつた。観測圃場の概況は著者の1人(UDAGAWA, 1966)が報告したように、約4haの平坦な耕地の中央にあり、広さは1ha(56×180m²)のトウモロコシ畑であつた。西・北は開けているが、南および東には約200mの距離で屋敷林があつた。

† 昭和42年3月23日関東支部例会で発表

トウモロコシは畦幅 75 cm で南南東—北北西の方向に株間 23 cm で、1966年の6月5日に播種された。トウモロコシ群落の栽植密度は 5.9 本/m² であった。観測は播種直後から約 2 週間間隔で青刈り直後まで 7 回 (June 18~19, June 30~July 2, July 14~15, 26~27, August 8~10, 19~21, Sept. 13~14) 行なつた。温湿度・炭酸ガス・風速の垂直分布測定用のマストは出来るだけ長いトウモロコシ畑上の wind fetch がえられる場所に設置した。生育期間の主風向は S~SSW であるので、100~130m の wind fetch がえられるように、観測マストは圃場の北側よりに設置した。

高さ 3 m の支柱に 9 個の通風乾湿計 (熱電対温度計) をセットした。各乾湿計の通風には長さ 20 m のビニールホースを経て、真空掃除器を用いた。通風量は乾湿球温度測定部の風速が 250~270 cm/sec に達するほどであった。各熱電対からの電気出力は切換スイッチを通して mV 指示計でよみとつた。30 cm までの深さに 6 点の熱電対温度計を埋設して地温の変化を測定した。また、葉温—気温の差を測定するために、0.1 mm の直径の熱電対を葉の裏側にセロテープ (0.5 × 0.5 cm²) で密着して使用した。

群落内外の CO₂ 濃度を測定するには、東芝-Beckman 社の赤外線ガス分析器 (IR-215, 0~500 PPM) を使用した。各高さからの試料空气の採取には通風乾湿計用の吸気装置を使用した。各高さから引いたビニールホースと真空掃除器との間に分流装置を設けて、吸気した空气の一部を自由にガス分析器に導くことができるように工夫した。ガス分析器への通気は約 1 l/min にコックで調節した。ガス濃度の測定は 10 分間に 2 回行ない、その平均値を採用した。

群落上での全短波放射強度の測定にはゴルチンスキー日射計、純放射量の測定には Beckman 純放射計、群落内の全短波放射量の測定には太陽電池式日射計、群落内の純放射量には手製の小型純放射計 (参照、内島ら、1966) を使用した。各測器からの電気出力は多点 mV 記録計で記録した。深さ 2 cm に埋設した地中熱流計で地中伝導熱量を測定した。

群落上の風速分布の測定には小型ロビンソン風速計を、群落内の風速測定には熱電対式風速計を使用した。熱電対風速計の電気出力は直立式電磁オシログラフ (Visicorder) で 5 分間記録し、5 秒ごとに読取って基礎資料を求めた。以上説明した各測器による 10 分間観測が大体 0500 から 2100 まで、1 時間間隔で行なわれた。

以上の気象観測のはかに、播種直後 (June 18~19) と青刈後 (Sept. 13~14) とを除く各観測期に、トウモロ

コシ群落の構造調査を行なつた。まずランダムに 40 本の個体の草高を測定して平均草高を求め、つぎに平均草高の 10 個体を圃場のなかでえらんで、個体の構造を軌跡法 (参照、内島ら 1966) で解析した。これらのデータを平均して、群落構造図を明らかにした。10 本の個体は抜きとつて葉身・茎・根・穂とわけて乾物重を測定した。群落構造ならびに乾物重の生育に伴う変化はつぎの機会に発表する予定である。

3. 炭酸ガス濃度の日変化

植物群落近くの CO₂ 濃度が植物の光合成活動ならびに呼吸活動に応じて大きな日変化を示すことは、すでに HUBER (1952) によつて報告されている。わが国でも水稲群落上での CO₂ 濃度変化が観測され、日変化と日射強度との間に密接な関係のあることが報告されている (堀部 1964)。著者らがえた長期観測の資料から、群落上面近くの CO₂ 濃度の日変化を示すと第 1 図のようになる。第 1 図には、それぞれの観測時における葉面積指数 (F_t) も示されている。図にみられるように、播種直後ならび

Fig. 1. Diurnal variation of CO₂-concentration in the air near corn canopy top.

に葉面積指数が 0.05 の時期には、CO₂ 濃度の日中低下は 20~30 PPM で、最低値も約 300 PPM に維持されている。最低濃度の出現する時刻は約 15 時頃で、最大の光合成活動の予想される 12 時から若干おくられている。これは植被の繁茂のほとんどない時期における地面附近の CO₂ 濃度が圃場をとりまいてる周辺の影響によつて主として決定されているためと考えられる。

群落の繁茂がすすんで葉面積指数がましてくると、群落上面近くの CO₂ 濃度は群落の光合成活動の影響をうけるようになってくる。 $F_t=0.56$ の時期には、ガス濃度の日中低下量は約 30~40 PPM であるが、 $F_t=2.5$ で 70~80 PPM, $F_t=4.2$ で約 100 PPM と増加している。葉面積指数の増加に伴う、群落上面の CO₂ 濃度の日中低下量の増

加は最初は急激であるが、しだいに緩やかになってくる。これは群落光合成量 (P_t) と葉面積指数とに関する理論的關係から予想されることである。

CO_2 濃度の日変化の形は8月の8日と9日とでは著しくちがつていた。8日には、早朝には350PPMもあつた炭酸ガス濃度は太陽の高まりにつれて急減し、12時すぎには250PPM以下に下つている。午後になると、時間とともに急増して19時頃には再び350PPMに回復した。日変化の形はV字状で、その低下量は約100PPMという大きな値に達している。一方、9日には同じトウモロコシ群落上であるにもかかわらず、日中低下量は50PPMほどで前日の約半分にしかすぎない。そして、日中の最低値も約270PPMに維持されていた。

このような日変化の差異は日射量の若干の差にも原因しているが、その主な原因は群落上の風速の違いにあるように思われる。すなわち、8日の0600~1300の期間の $z=245\text{cm}$ の風速は9.0~40.0cm/secという低い範囲に変化していた。一方、9日のそれは54~92cm/secの間にあつて、ほぼ2倍の風速であつた。気層内の積分交換係数は風速に比例して大きくなることが知られているので、風速が2倍になると CO_2 濃度傾度が半分でも、ほぼ等しい炭酸ガス量が運搬される。MONTEITH・SZEICZ (1960) は群落上の CO_2 濃度差が風速に逆比例することを報告しているが、8月8、9日の結果とよく一致している。このことは植被上気層での CO_2 -profile の関係式から予測できることである。

$$C_o - C_z = \frac{P_H}{\kappa V_*} \ln \frac{z-d}{z_o}, \quad (1)$$

ただし C_o , C_z , $d+z_o$ の高さ z での CO_2 濃度 (gCO_2/cm^3); P_H , 群落上面での CO_2 流束 ($\text{gCO}_2/\text{cm}^2\text{sec}$); κ , カルマン常数; V_* , 摩擦速度 (cm/sec); d , 群落の地面修正量 (cm); z_o , 群落の粗さ (cm)。(1)式からわかるように、群落の光合成活動に相当する P_H が一定なら、濃度差 ($C_o - C_z$) は V_* に逆比例的に変化する。

群落上での CO_2 濃度の日変化と群落内のそれとの関係を見るために、気象条件が非常に対照的であつた8月8、9日の CO_2 濃度のイソプレットを示すと第2図のようになる。8日には、晴天で太陽放射は規則正しい日変化を示し、その最大値は1.2 ly/minに及んだ。一方、風速は14時頃までは40~50 cm/sec以下できわめて弱く、その後は増加して約90 cm/secで経過した。午前6時頃に $70 \cdot 10^{-8} \text{gCO}_2/\text{cm}^3$ の濃度であつた炭酸ガスは日射強度の強まりにつれて急減して、13時頃には $40 \cdot 10^{-8} \text{gCO}_2/\text{cm}^3$ 以下という非常に低い濃度域が群落中層に形成されている。この低濃度域は14時頃には消失している。午後

Fig. 2. Isopleths of CO_2 -concentration within corn canopy. Stippled area denotes short-wave radiation over the canopy.

日射強度が低下してくると、群落下の地面附近の CO_2 濃度が次第に増加しはじめ、その増加は下層より上層へと拡げてくる。そして、18時頃には群落下層から上層へと CO_2 濃度は減少している。

等値線図上にえがかれている鎖線は最低濃度高 (z_m) をつらねたものである。この z_m の高さでは $dC/dz=0$ となり、この高さの上下では炭酸ガスの流れは逆方向になつている。図にみられるように、早朝、群落上面にあつた z_m は日射強度の強まりにつれて群落内へと移動し、約100cmまでに低下している。午後は再び増加して17時すぎには群落上面にもどつている。 z_m の問題はつぎで詳細に説明する。

観測データを用いてトウモロコシ群落内外の CO_2 濃度の日変化を説明したが、つぎに、この問題を単純なモデルを用いて考えてみよう。いま、葉面積指数が F_t で、高さが H なる植物群落を対象として、この群落の炭酸ガス収支を考えると、それはつぎのようになる：

$$H \frac{d\bar{C}_c}{dt} = \frac{\kappa V_*}{\ln \frac{z-d}{z_o}} (C_a - \bar{C}_c) + P_s - P_N, \quad (2)$$

ここで $\bar{C}_c$, 群落全層についての平均 CO_2 濃度 (gCO_2/cm^3); P_s , 地表面からの CO_2 放出強度 ($\text{gCO}_2/\text{cm}^2\text{sec}$); P_N , 群落の単位断面あたりの純光合成量 ($\text{gCO}_2/\text{cm}^2\text{sec}$)。群落の純光合成量（一般には見掛けの光合成とよばれる量であるが、以下純光合成量という）は次式で与えられるが、

$$P_N = \frac{p_{\infty}}{bk} \left\{ \ln \frac{a+bI_H}{a+bI_H \exp(-kF_t)} \right\} - F_t \cdot r_p, \quad (3)$$

これの日中変化をつぎのように近似しよう

$$P_N \approx \frac{\bar{C}_c}{C} P_{N_0} \sin \omega t, \quad (3, a)$$

ここで p_∞ , トウモロコシの葉の光-光合成曲線の光飽和値 ($g \text{ CO}_2/\text{cm}^2 \text{ sec}$); r_p , 葉の呼吸強度 ($g \text{ CO}_2/\text{cm}^2 \text{ sec}$); I_H , 群落上面での全短波放射強度 (ly/min); C , 標準炭酸ガス濃度 ($=300 \text{ PPM} = 56 \cdot 10^{-8} g \text{ CO}_2/\text{cm}^3$), P_{N_0} , 群落の純光合成量の正午の値; k , 群落内での放射の減衰を特徴づけている消衰係数。 a と b は葉の光合成強度 (p) と放射強度との関係をつぎのように近似した時の常数である:

$$p = \frac{p_\infty I}{a + bI}.$$

これらの関係を考慮すると, (2)式はつぎのようになる:

$$H \frac{d\bar{C}_c}{dt} = D_a (C_a - \bar{C}_c) - \frac{\bar{C}_c}{C} P_{N_0} \sin \omega t + P_s, \quad (2, a)$$

ただし $D_a \equiv \kappa V_*/\ln \left(\frac{z_a - d}{z_0} \right)$, 積分交換係数 (cm/sec)。上式の右辺第2項にかかる $\bar{C}_c/C$ は群落光合成への CO_2 濃度の影響を表わしている (Еудаговский ら, 1964)。いま, 積分を容易にするために, $\bar{C}_c/C \approx 1.0$ として省略すると, つぎの関係式が容易にえられる:

$$C_a - \bar{C}_c = \frac{P_s}{D_a} - \frac{P_{N_0}}{D_a} \sin \omega t. \quad (4)$$

上式は群落近くの空気中の CO_2 濃度差 ($C_a - \bar{C}_c$) の日中変化が, $P_H = P_{N_0} - P_s$ で与えられる群落上面での, CO_2 flux に比例し, 積分交換係数 (D_a) すなわち風速 ($V_* \propto u_z$) に逆比例することを示している。

(4)式を用いて CO_2 濃度差 ($C_a - \bar{C}_c$) に対する積分交換係数, 葉面積指数, 全短放射強度の影響をしらべた結果が第3図に示されている。(3)式で群落光合成量を求めるにあたって, HESKETH・MUSGRAVE (1962) が報告しているトウモロコシの葉の光合成曲線を利用した。それによると, 光合成曲線の常数はつぎのようであった:

$$a = 0.17, b = 0.67, p_\infty = 10.7 \times 10^{-8} g \text{ CO}_2/\text{cm}^2 \text{ sec}.$$

なお, 本計算では D_a , P_s , r_p は日中期間を通じて一定であると仮定した。第3図の上段には, CO_2 濃度の日中低下の最大値 ($C_a - \bar{C}_c$) の群落上気層内の積分交換係数による変化が示されている。 ($C_a - \bar{C}_c$) は交換係数につれて最初は急減するが, $D_a > 4 \text{ cm}/\text{sec}$ の範囲での変化は緩やかになってしまう。 $2 \text{ cm}/\text{sec}$ より D_a が小さい範囲では, 最大日中低下量の変化は非常に著しい。すなわち, $D_a = 2 \text{ cm}/\text{sec}$ より $1.0 \text{ cm}/\text{sec}$ へ減少すると, ($C_a - \bar{C}_c$) は約2倍になり, $F_t = 4.0$ という比較的茂った植物群落上では, 最大低下量は $20 \cdot 10^{-8} g \text{ CO}_2/\text{cm}^3 \approx 108 \text{ PPM}$ におよぶことがわかる。一方, 群落の茂りの不良な

Fig. 3. Top: Dependence of $(C_a - \bar{C}_c)_{\max}$ on leaf area index and integral exchange coefficient.

Bottom: Dependence of $(C_a - \bar{C}_c)_{\max}$ on leaf area index and radiation intensity.

$F_t = 0.5$ では, 日中低下量の最大値は $3.8 \cdot 10^{-8} g \text{ CO}_2/\text{cm}^3 \approx 20 \text{ PPM}$ と約 $1/4$ に減少している。このような日中低下量は第1図に示されている観測結果とよく一致している。

同じく下段には, 図に示されているような条件を仮定して求めた全短波放射強度と ($C_a - \bar{C}_c$) の最大値との関係が示されている。群落が茂っている時には, 低下量 ($C_a - \bar{C}_c$)_{max} は放射強度にはほぼ比例して増加し, $I_H = 0.8 \text{ ly}/\text{min}$ では $16 \cdot 10^{-8} g \text{ CO}_2/\text{cm}^3 = 86 \text{ PPM}$ に及んでいる。逆に, 繁茂のわるい $F_t = 0.5 \sim 1.0$ という群落では, 光りの光合成への利用率が光強度とともに急減するために, 光強度に伴う CO_2 濃度の低下はいわゆる飽和状態になり, $I_H > 0.4 \text{ ly}/\text{min}$ では ($C_a - \bar{C}_c$) は余り変化しない。このことから, 粗な群落上の CO_2 濃度の変化はゆるやかな底の浅い平皿状であるが, 密な群落上の

それは底の深いV字状になることがわかる。以上の予測は第1図の結果と大体一致している。

4. 群落内の炭酸ガス濃度分布

植物の光合成活動が群落内でどのように形作られているかを明らかにするには、群落内でのCO₂の同化固定を群落構造ならびに群落環境との関連で研究することが必要である。この場合、まず始めに群落光合成の立体構造を明らかにしなければならない。群落内における炭酸ガスの流束をつぎのように表わすと

$$P_z = -K \frac{dC}{dz},$$

群落各層の光合成によるCO₂吸収強度は次式で与えられる（内島，1962）：

$$Q_p(z) = \frac{dP_z}{dz} = -\frac{d}{dz} \left(K \frac{dC}{dz} \right), \quad (5)$$

ただし P_z , $Q_p(z)$, 群落内の高さ z でのCO₂流束 ($g\text{CO}_2/\text{cm}^2\text{sec}$) と吸収強度 ($g\text{CO}_2/\text{cm}^3\text{sec}$); K , z での拡散係数 (cm^2/sec)。それゆえ、群落内のCO₂濃度と拡散係数の垂直分布がわかると、CO₂流束ならびに炭酸ガス吸収の強度の高度変化を求めることが可能である。

トウモロコシ群落の葉面積指数が0.56から4.2までに増加した期間での4観測日における群落内外のCO₂濃度の垂直分布が第4図に示されている。第4図には各観測期における葉面積密度(L. A. D.)の垂直分布も示されている。草高が約50cmで葉面積指数が0.56の粗な群落しか形成されていなかった7月14日には、群落内外の濃度傾度は余り発達せず、早朝・夕刻には地面近くの濃度が高くなり、群落上下で $2 \times 10^{-8} g\text{CO}_2/\text{cm}^3$ の差が生ずる程度である。空気中の乱れが強くなる日中には、群落内でのガス濃度の変化はかえって減少している。

草高が140cm、葉面積指数が2.5になって、80~120cmの層内に多くの葉面積が分布していた7月26日にはCO₂の垂直分布は7月14日の分布にくらべて顕著になっている。特に、光合成活動のさかんな日中には最低濃度域が群落下部に明瞭に形成されている。早朝、群落上面にあつた最低濃度層は日射の強まりにつれて、群落内へと移動し、11時35分には約50cmに達している。その後は最低濃度層は再び群落上面へと移動している。群落上面と最低濃度層との濃度差は $2 \sim 3 \times 10^{-8} g\text{CO}_2/\text{cm}^3$ となり、かなり大きいCO₂濃度傾度が形成されるようになってくる。しかしながら、早朝・夕刻時にはCO₂分布は余り発達しなかつた。

全短波放射量が多くて光合成活動がさかんで、しかも群落上の風速の弱かつた8月8日には、群落 ($H=225$

Fig. 4. CO₂-profiles in and above corn crop. Numerals on curves denote the time of observation.

cm, $F_t=4.2$) 内の CO_2 -profile は非常によく発達し、典型的な形となつた。図にみられるように、早朝に群落上面とほとんど一致していた最低濃度高 (z_m) は時間の経過につれて急減し、南中時に近い11時35分には100cmの高さまで低下し、群落上面との濃度差は $5 \times 10^{-8} \text{gCO}_2/\text{cm}^3 = 27\text{PPM}$ に達している。午後5時頃になると、 z_m は再び H に接近してくる。(7, a) 式からわかるように z_m ではつぎの関係が満足される。

$$P_H = \int_{z_m}^H \frac{dF}{dz} \left(\frac{C}{C_a} \frac{p_{\infty} I}{a+bI} - r_p \right) dz.$$

すなわち、群落上気層からの CO_2 の供給は $H \sim z_m$ 層内の葉の純光合成量に相当している。そして、 z_m を界として CO_2 流束は逆になつている。葉面積指数が一定ならば、 $P_H = P_N - P_s$ は k が小で I_H の大きくなるほど大きくなるので、当然 z_m は小さくなることが予想される。8月の8, 9, 19, 20日の資料から求めた z_m と I_H との関係が第5図に示されている。群落上の全短波放射量の増加につれて、 z_m は最初はやや急にあとは緩やかに減少し、 $I_H = 1.0 \text{ly/min}$ では $z_m/H \approx 0.5$ となることがわかつた。これは次式で近似できる。

$$z_m = H \exp(-0.59 I_H).$$

Fig. 5. z_m and I_H relationships.

WRIGHT ら (1966) も Corn 群落内での z_m の変化を報告しているが、変化の幅は若干すくないようである。図上の点線は、つぎに説明される CO_2 -profile 計算式と8月8, 9日の観測時の葉面積密度分布函数を用いてえた z_m と I_H との関係である。実験的に求めた z_m の関係に傾向としてはよく似ているが、計算で求めた z_m の

変化は最初はより急激で、あとは一層ゆるやかになることがわかつた。

群落下の地面近くでは、 CO_2 濃度は地面からの高さとともに減少し、 CO_2 が地面から群落内へ常に流れていた。夕刻になると、地面近くと群落上面との CO_2 濃度差は $8 \sim 10 \times 10^{-8} \text{gCO}_2/\text{cm}^3 \approx 50 \text{PPM}$ に達している。また、地面近くの CO_2 -profile は z 軸に対して convex であつた。これは WRIGHT ら (1966) の結果とよく一致している。INOUE (1965) は地面近くでは $K = \text{一定}$ という仮定から CO_2 拡散式を解いて、 CO_2 -profile は z 軸に対して concave になるだろうといっている。

植物群落内の CO_2 -profile の理論的研究は INOUE (1965) と Будыко・ГАНДИН・ЕФИМОВА (1966) とによつて行なわれている。INOUE は (5) 式の左辺をつぎのように近似して

$$p_N = \epsilon I - r_p,$$

群落上層での CO_2 濃度の分布のために指数法則をえている (ϵ は光合成のエネルギー利用率)。一方、Будыко らは群落内での CO_2 の輸送を表わす非線形微分方程式を計算機で数値的に解いて、 CO_2 濃度分布を求め CO_2 流束の計算に利用している。

さきに説明した (5) 式と単位葉層の純光合成強度の関係式とを組みあわせると、つぎの関係がえられる：

$$Q_p(z) = \frac{dP_z}{dz} = \frac{dF}{dz} \left(\frac{p_{\infty} I}{a+bI} - r_p \right), \quad (6)$$

ここで dF/dz 、葉面積密度 (cm^2/cm^3)。純光合成強度に対する CO_2 濃度の影響を考慮すると、(6) 式はつぎのようになる：

$$\frac{dP_z}{dz} = \frac{dF}{dz} \left(\frac{C}{C_a} \frac{p_{\infty} I}{a+bI} - r_p \right). \quad (6, a)$$

植物群落内での放射強度の減衰はつぎの指数法則で近似される：

$$I = I_H \exp \left(-k \int_z^H \frac{dF}{dz} dz \right).$$

この関係を (6, a) 式に代入して、 $z=H$ で、 $P_z=P_H$ という条件で積分すると次式がえられる：

$$P_z = P_H - \int_z^H \frac{dF}{dz} \left(\frac{C}{C_a} \frac{p_{\infty} I}{a+bI} - r_p \right) dz. \quad (7)$$

一方、 $P_z = -K \frac{dC}{dz}$ なる関係を考えると、上式はつぎのようになる：

$$K \frac{dC}{dz} = - \left[P_H - \int_z^H \frac{dF}{dz} \left(\frac{C}{C_a} \frac{p_{\infty} I}{a+bI} - r_p \right) dz \right]. \quad (7, a)$$

いま、非常に粗い近似として葉の光合成に対する CO_2

濃度の影響を無視すると、 $C/C_a=1.0$ となる。そこで、 $z=H$ で $C=C_H$ という条件で上式を積分すると、次式がえられる：

$$C(z) = C_H - \int_z^H \left\{ \frac{P_H - \int_z^H \frac{dF}{dz} \left(\frac{p_\infty I}{a+bI} - r_p \right) dz}{K(z)} \right\} dz \quad (8)$$

ある植物群落において、葉面積密度分布 (dF/dz)、葉の光合成曲線、呼吸強度、乱流拡散係数の分布 ($K(z)$)、および P_H が与えられるならば、(8) 式の右辺第2項の積分は数値的に行なうことができる。すると、群落内の CO_2 -profile が容易に求められる。

一般に、群落上面での CO_2 流束 (P_H) はつぎのように表わされるので

$$P_H = P_N - P_s, \quad P_H = D_a (C_a - C_H), \quad (9)$$

C_H は容易に次式から求まる：

$$C_H = C_a - \frac{P_H}{D_a} = C_a - \frac{P_N - P_s}{D_a}, \quad (10)$$

ただし P_N 、群落の純光合成量 ($\text{g CO}_2/\text{cm}^2 \text{sec}$)； P_s 、土壌面からの CO_2 放出量 ($\text{g CO}_2/\text{cm}^2 \text{sec}$)。(3) 式で P_N がわかり、地面からの炭酸ガス放出強度 P_s が与えられると、(9)、(10) 式から P_H 、 C_H は求められる。上の説明からわかるように、(8) 式による群落内の CO_2 -profile の評価は、群落光合成に対する CO_2 濃度の影響の無視ならびに群落の純光合成量の設定などの原因で、非常に粗いものといわざるをえない。しかし、群落構造と CO_2 濃度分布との定性的関係を明らかにするには、(8) 式は有効と思われる。そこで、(8) 式を用いて行なつた CO_2 濃度分布に関するモデル計算の結果を説明しよう。

葉面積指数 ($F_i=4.0$) ならびに葉面積密度分布がひとしい群落で、葉の配置だけが違っている場合の CO_2 濃度分布が第6図に示されている。モデル計算にあつては、つぎのような条件を用いた。

$$\begin{aligned} K &= 1000 - 4.95(H-z), \quad D_a = 4 \text{ cm/sec}, \\ p_\infty &= 10.67 \times 10^{-8} \text{ g CO}_2/\text{cm}^2 \text{ sec}, \\ P_s &= 6.2 \times 10^{-8} \text{ g CO}_2/\text{cm}^2 \text{ sec}, \\ r_p &= 1.5 \times 10^{-8} \text{ g CO}_2/\text{cm}^2 \text{ sec}, \\ a &= 0.17, \quad b = 0.67. \end{aligned}$$

上段には $k=0.5$ で比較的垂直な葉からなる群落内の炭酸ガス分布が、下段には $k=1.0$ で水平な葉からなる群落内のそれが示されている。 $k=0.5$ の群落においては、群落上放射強度が大きいと、最低濃度高 (z_m) は約 70cm となり、空気層からの炭酸ガスの流れが植被おく深くまで影響している。 I_H の減少につれて z_m は次第に増加し、 $I_H=0.2 \text{ ly/min}$ では 180cm と群落上面に近づ

Fig. 6. Change of CO_2 -profiles with canopy structure and radiation intensity.

いている。日射強度が弱い場合には、地面から放出される CO_2 が群落内で大きい役割を果たしている。日射強度に伴う z_m の日変化の様子はトウモロコシ群落内で観測されたそれと非常によく一致している（第1、4、5図参照）。群落上面と z_m とにおける CO_2 濃度差は K_H の値に逆比例することがわかった。

$k=1.0$ の場合には、日射強度に伴う z_m の変化はわずかである。すなわち、 $I_H=1.0 \text{ ly/min}$ で $z_m=145$ となり、 $k=0.5$ の時の約2倍の大きさである。そして 0.41 ly/min の日射量で群落上面に達している。また、 H と z_m との間の濃度差もわずかである。水平な葉の多い群落内では拡散係数の減衰ははげしいと考えられるので、実際の群落の濃度差は第6図の結果より大きくなるだろう。 $k=1.0$ の群落での計算結果は大豆群落での観測例（高須・木村，1967）とよく似ている。群落内の CO_2 濃度が下から上へと単調に減少しているような場合でも、群落上層では光合成活動が行なわれていることが計算からわかった。それゆえ、群落内の CO_2 分布型だけによつて、光合成活動の停止を判断することは困難である。

葉面積指数ならびに葉の配置がひとしくて、葉面積密度分布が変化したさいの CO_2 濃度の垂直分布が第7図に示されている。 $F_i=4.0$ 、 $k=0.5$ の群落について計算を行なつた。他の条件はまえにあげたものと同じである。上段に葉面積密度の分布曲線が、下には CO_2 -profile が示されている。1は一様分布を、2は上層に最高密度層のある分布を、3は上下対称な分布を、4は最高密度層が下部にある分布を示している。葉面積密度分布の影響は z_m の高さに最も明瞭にみられる。4の分布で z_m は最も低くなり、1、3、2の順になつており、4と2の

Fig. 7. Variation of CO_2 -profile with change of distribution curve of leaf area density.

分布では約 60cm の差がある。最高密度の葉層が下に移動するほど、 z_m は小さくなる傾向がみられた。群落上面と z_m との間の濃度差は、最高密度層が高いほど減少している。2 の分布での濃度差は 4 の分布の約 $1/2$ にすぎない。また、1, 2 の分布での群落上半分の炭酸ガス分布曲線は z -軸にわずかに convex であるが、3, 4 の分布では CO_2 -profile はほぼ直線から concave へと変化することがわかった。

群落内の CO_2 -profile には群落構造のみならず、地面から放出される CO_2 量も密接に関係している。特に、最低濃度層の高さ (z_m) は CO_2 の地面放出量によって大きく変化することが予想される。そこで、モデル計算によって CO_2 -profile に対する地面からの CO_2 放出の影響をしらべた。その結果が第 8 図に示されている。計算には図に示されている条件を用いた。地面放出量が 0 の時に

Fig. 8. CO_2 -profile and soil respiration intensity relationships.

は、 CO_2 濃度は上層から下層へと減少するが、50cm 以下の層内では分布曲線は直立に近くなってしまう。高須ら (1967) の観測によると水稲群落内の CO_2 -profile は下層ではほとんど直立になつてゐるが、これは水田土層からの CO_2 放出のすくないことを示しているようである。地面放出量がまずと地面近くの CO_2 濃度傾度は大きくなるが、最低濃度層の高さ (z_m) も次第に高くなつてくる。また、群落上面の濃度 (C_H) も次第に高くなることがわかった。

5. 要 約

作物群落内でのエネルギーとガスの交換過程を明らかにするために、1964年以來トウモロコシ群落について詳細な観測を行なつてゐる。ここでは1966年の6月から9月にかけての観測データを用いて、トウモロコシ群落内の炭酸ガス環境が研究された。また、非常に粗いモデルを用いて群落内の CO_2 環境と群落構造・全短波放射強度などとの関係が明らかにされた。えられた結果を要約するとつぎのようである。

1. 群落の上面近くの CO_2 濃度の日中低下は葉面積指数の増加につれて次第に増加してくるが、日射が強く風の弱い日には早朝・夕刻の値にくらべて日中は 100PPM も低くなることがわかった。日変化の型は浅い皿状から深いV字状へと変化した。

2. きわめて粗い仮定から、群落内の平均 CO_2 濃度の日中低下量は(4)式で近似できることがわかった。

(4)式によるモデル計算から最大低下量 $(C_a - C_e)_{\max}$ は群落上気層内の積分交換係数の増加につれて急減するが、 $D_a > 4\text{cm/sec}$ の範囲では絶対値の変化はわずかであることがわかった。観測された日中低下量は $D_a = 1.0 \sim 2.0\text{cm/sec}$ の場合に相当することがわかった。日射の増加に伴う日中低下量の増加は茂つた群落ほど著しく、粗な群落ではすくなかつた。

3. 群落内における CO_2 分布の発達は、群落が粗な場合には非常に弱く、茂りにつれて著しくなることがわかった。特に、日射が強くて風の弱い日には垂直分布の発達はよくなり、群落上面と最低濃度層との間には $5 \times 10^{-8}\text{gCO}_2/\text{cm}^3 = 27\text{PPM}$ の差がみられた。最低濃度層の高さ (z_m) は早朝・夕刻には群落の高さ (H) と大体一致しているが、日射が強くなると減少して南中時には 100 cm まで低下することがわかった。群落下層の地面近くには割合に大きい濃度傾度があつて、地面からの CO_2 放出が常にみられた。

4. 葉の光合成活動が、 CO_2 濃度に余り影響されないという仮定と群落上面での CO_2 流束を予め与えること

で、群落内の炭酸ガス濃度を数値的に求める式(8)を導いた。(8)式によるモデル計算から、CO₂の垂直分布は光りの透入しやすい群落($k=0.5$)ほど発達し、 z_m の日変化の著しいことがわかった。トウモロコシ群落で観測された z_m の日中変化は $k=0.5$ の群落でのそれによく似ていた。 $k=1.0$ でのCO₂分布の変化は大豆群落でのそれに近似していた。葉面積密度分布曲線の変化によつて z_m と濃度差($C_H - C(z_m)$)は変化し、最大密度層が下層にあると z_m は小さくなり濃度差は大きくなつた。

群落内のCO₂環境は群落光合成に密接な関係をもっている、以上のような研究を、構造の全くちがつた群落について行なうことが必要である。また、炭酸ガスの垂直分布の計算モデルを一層改良することがつぎの問題として残っている。本研究の遂行にあつて種々御指導をうけた井上栄一博士また多くの便宜を与えられた谷信輝博士ならびに一戸貞光博士に深く感謝する。なお、本研究は文部省特定研究「生物圏の動態」の一環としてなされ、研究費の援助をうけたことを記しておく。

引用文献

- 1) Будаговский А. И., Ничигорович А. А. и Росс Ю. К. (1964). Изв. Географическая, No. 6, 13-27.

- 2) Будыко М. И., Гандин Л. С. и Ефимова Н. Л. (1966). Метеорология и гидрология, No. 5, 3-10.
- 3) Hesketh, J. D. and Musgrave, R. B. (1962). Crop Science, **2**, 311-315.
- 4) 堀部淑子 (1964) 農業気象, **19**, 155-156.
- 5) INOUE, E. (1965) 農業気象, **21**, 137-140.
- 6) 井上・谷・今井・磯部 (1958) 農業気象, **13**, 121-125.
- 7) Каргушкин Л. Г. (1966) в Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности, 149-156, Изд-во Наука, Москва. [光合成と多収獲 (1967), 内島・岩切訳, 畑地農業振興会].
- 8) LEMON, E. R. (1960) Agronomy Journal, **52**, 697-703.
- 9) MONTEITH, J. L. (1962) Netherlands J. Agri. Science, **10**, 334-346.
- 10) MONTEITH, J. L. and SZEICZ, G. (1960) Quart. J. Royal Meteor. Society, **86**, 205-214.
- 11) 高須・木村 (1967) 各種陸上生態系の一次生産力の比較研究 (41年度報告), 26-28, JIBP/PP.
- 12) 内島善兵衛 (1962) 農業気象, **18**, 1-9.
- 13) 内島・小林・伊藤 (1966) 農業気象, **21**, 121-126.
- 14) UDAGAWA, T. (1966) 農業気象, **22**, 7-14.
- 15) WRIGHT, J. L. and LEMON, E. R. (1966) Agronomy Journal, **58**, 265-268.

Summary

During three seasons (1965, '66 and '67) of corn plants, as part of a wide-ranging study of problems on energy and mass transfer within plant communities, comprehensive measurements of CO₂ environment within a corn canopy were made with an infrared gas analyzer (Toshiba-Beckman IR-215) at Kitamoto experiment station near Tokyo. Ten-minute observation was carried out at an interval of about 1-hr over the period from 0600 to 1900. The gas analyzer was alternately supplied with air from nine heights within or above the canopy. In this paper, the data obtained in 1966 are mainly presented.

The absolute concentration of CO₂ in the air immediately above the canopy has a clear diurnal cycle (daytime depression). The depression of CO₂ concentration increased with the leaf area index and finally reached about 100 PPM at the time of LAI=4.2. Namely the absolute concentration decreased drastically from 370 PPM at early morning (0600) to 270 PPM at the time of southing (1135). It was also found that the depression is strongly affected by wind and radiation intensity above the canopy.

By making reasonable assumptions, the following expression was obtained as to the daytime CO₂ -cycle.

$$\bar{C}_c(t) = C_a + \frac{P_s}{D_a} - \frac{P_{N0}}{D_a} \sin \omega t,$$

where C_a and $\bar{C}_c$ are the CO₂ -concentration at a reference height at which no CO₂-cycle is observed and the mean CO₂-concentration in the canopy, respectively, P_s the soil respiration intensity, P_{N0} the net assimilation intensity of the community at the time of southing, D_a the integral exchange coefficient in the air above the canopy, $\omega = \frac{\pi}{T}$ the time angle for the cycle, and T the period of the cycle. Model computation shows that the depression decreases with the integral exchange coefficient, agreeing well with those presented in Fig. 1.

The smooth curves of Fig. 4 were drawn to show the diurnal change in CO₂ -profile shape. The change in absolute concentration was largest in a lower part of the canopy. CO₂ decreased with height from the soil surface upward showing that the soil was behaving as a source. From 0700 to 1700, concentration decreased with the depth of the canopy, suggesting the downward flux CO₂. CO₂-profile displacement to the right after dark reflects accumulation of CO₂ in the lower part of the canopy due

to the release of CO_2 from leaves and soil. The height of minimum concentration shows the diurnal cycle clearly. Although the height was near the top of canopy at early morning and evening, it decreases with radiation intensity.

CO_2 -profile was approximately calculated from the following relation:

$$C(z) = C_H - \int_z^H \left\{ \frac{P_H - \int_z^H \frac{dF}{dz} \left(\frac{p_\infty I}{a + bI} - r_p \right) dz}{K(z)} \right\} dz,$$

where C_H and P_H are respectively the concentration and the flux at the top of canopy, $K(z)$ the profile of turbulent diffusivity in the canopy, p_∞ , a and b the parameters in light-photosynthesis curve, I the radiation intensity, and r_p the leaf respiration. Model computation was made to show the influence of canopy structure, radiation intensity and soil respiration on CO_2 -profile shape (Figs. 6, 7 and 8). CO_2 profiles computed for the canopy with $F_l=4$ and $k=0.5$ were found to be in relatively good agreement with those in the corn canopy. Particularly, the diurnal cycle of the height of minimum concentration coincides well with that observed in the canopy. The height (z_m) was found to gradually decrease with displacement of the maximum level of leaf area density downward.

学界ニュース

1. 会員消息

吉野正敏会員は Univ. Heidelberg の客員教授として11月に渡独し、地理学と気候学の研究に約半年間従事することになった。

西沢利栄会員は Univ. of Milwaukee の客員講師として8月に渡米し、水文気象の研究に約1年間従事することになった。

佐橋謙会員はアメリカの Washington 大学での約10月間の微気象研究を終了して、10月に帰国した。

2. Mr. Geo W. Robertson 訪日

Canada の Plant Research Institute (Ottawa) の Agrometeorology section のチーフである Mr. Robertson が11月9日に農技研を訪れ、研究についての情報交換を行なった。WMO のマニラ会議への出席途中に日本へ立寄つたとのことである。なお、カナダの Meteorological Branch の Mr. MacHattie も12月に訪日することになっている。

3. 「作物群落の物質生産」に関するシンポジウム開かる

作物群落内での光合成活動をより多面的に正確に把握する目的で表記のシンポジウムが11月28日農技研でひらかれた。多くの人の熱心な討論があり、きわめて有益な会であつた。発表はつぎのようである。

1. 水稻幼植物による気象生産力の評価, 水落 勁美

(農技研); 2. 稲の光合成と多収穫栽培, 田中孝幸(農技研); 3. 作物の群落構造について, 宇田川武俊(農技研); 4. ヒマワリ群落の物質生産構造について, 堀江武(農技研); 5. 群落内における光の減衰と光合成の理論的取扱いについて, 磯部誠之(農技研)。なお、本会は農業技術研究会西ヶ原班と作物学会の物質生産懇談会とによつて企画された。

4. 第2回 IBP シンポジウム開かる

日本学術会議のIBP特別委員会の主催で、11月22日に京都大学基礎物理学研究所でひらかれ、多数参集して盛会裡に終了した。発表はつぎのようである。

1. IBP について, 田宮博(徳川研); 2. 陸上生態系での土壌動物の役割, 北沢右三(都立大); 3. 群落光合成の推定法の比較, 佐伯敏郎(東大); 4. 草原の火入れ, 飯泉茂(東北大); 5. 湖沼の基礎生産と物質生産, 坂本充(名古屋大); 6. 海洋生物群集の生産構造について, 畑中正吉(東北大); 7. 日本人の体力, 猪飼道夫(東大); 8. ミカン園のハダニと天敵, 中尾舜一(久留米大)。

6. 国際水科学10年計画(IHD)のシンポジウム開かる

水文学ならびに水利用の発展のための IHD 計画の一環として、水収文に関するシンポジウムが学術会議主催のもとに11月21日に学術会議でひらかれた。