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 (2)†

—トウモロコシ群落内外の炭酸ガス流束—

井 上 栄 一*・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 (2)

—CO₂ flux within and above a corn plant canopy—

E. INOUE*, 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

太陽エネルギーをより効率的に光合成に利用しうる群落構造の解明は、農業生産を安定向上させるための重要な課題である。それゆえ、実験的にも理論的にも多くの研究が群落構造と全光合成量についてなされている。これらの研究によつて、群落を構成する植物の葉の大きさ・配置などが重要な意義をもっていることが判り、光合成器官である葉の配置を育種・栽培的に制御することも工夫されている。

群落光合成と群落構造との関係を明らかにするには、群落内での炭酸ガス吸源の分布と構造とがどのように関連しているかをしらなければならない。野外条件下において、群落内の吸源強度分布を研究するには、現在作物学の分野で広く利用されているチャンパー法は余り適していない（葉同化箱を群落内で使用する方法や半葉法は強度分布の推定に利用できる）。農業気象の分野で蒸発散の研究に広く利用されている空気力学の方法を応用すると、群落内の環境ならびに植物に著しい乱れを与えないで、群落光合成に相当する CO₂- 流束を求めることができる。

この方法で群落光合成を求める仕事が1958年に井上らによつて発表されて以来、これはLEMON (1960), MONTEITH (1962), MONTEITH・SZEICZ (1960) によつて利用された。群落内の乱流拡散係数の推定法が提出されてから（内島 1962, 斎藤 1962）、空力法は群落内へも適用

されるようになってきた。LEMON(1965), 内島ら(1966), WRIGHT・LEMON (1966) は群落内の炭酸ガス流束と吸源強度分布の研究にこの方法を利用し興味ある結果をえている。しかしながら、群落内外における CO₂- 流束の実態に関するわれわれの知識はまだ極めてかぎられている。これは群落光合成と構造との関係、ならびにより効率的な群落構造の研究を若干おくらせているように思われる。

野外条件下で群落光合成を明らかにするために、著者らは農業気象学的立場から群落内でのエネルギーとガスの交換過程の一つとして群落光合成を研究している。このために、1964年よりトウモロコシ群落において総合調査を行なつている。その結果の一部はすでに発表されたが（内島・小林・伊藤1966, 内島・宇田川・堀江・小林1967）、本報告では炭酸ガス分布と熱収支に関するデータを基礎にして空気力学の方法で求めた群落内外の CO₂- 流束に関する結果を第2報として発表したいと思う。

2. 観測地と観測方法

実験に供したトウモロコシ圃場は埼玉県北本町の農事試験場畑作部のもので、その詳細は UDAGAWA(1966) にのべられている。トウモロコシ品種交7号が畦幅 75 cm で SSE-NNW の方向に株間 23 cm で1966年6月5日に播種された。群落の栽植密度は 5.9本/m² であつた。圃場の広さは 1 ha (56×180 m²) であつた。観測期間 (June 18~Sept. 14) を通じて約2週間おきに2~3日間の観測を行なつた。この間の主風向は S~SSW であ

† 昭和42年4月7日全国大会にて発表

Table 1. Heights of instruments located within and above the corn crop.

Date	Elements	1	2	3	4	5	6	7	8	9	H cm	F _t
		cm										
June 30~July 2	T_a, e_a S_z u	2	30	60	100	115	138	170	185	209	13	0.05
July 14, 15	T_a, e_a S_z u	6	16	70	106	130	158	186	208	240	52	0.56
July 26, 27	T_a, e_a S_z u	10 10 40	30 40 70	85 70 100	110 100 120	135 120	155	175	200	260	140	2.53
August 8~10	T_a, e_a S_z u	8 50 50	28 100 120	80 140 200	120 170 245	150 200	175 240	205	205	255	225	4.23
August 19~21	T_a, e_a S_z u	10 50 50	50 100 150	90 150 250	125 200 300	160 250	215 300	245	295	330	275	4.18

るので、100~130 m の吹走距離がえられる地点に観測塔を設置した。

塔の高さは 3 m で、これに 9 個の通風乾湿計（熱電対温度計）をつけた。通風乾湿計の設定高度を示すと第 1 表のようになる。さきに説明したように、通風乾湿計の通気には内径 1 cm、長さ 20 m の塩化ビニールホースを経て真空掃除器を用いた。各高度からのビニールホースと真空掃除器との間に分流器を設け、一部の空気（約 1 l/min）を自由に採取して赤外線ガス分析器（Beckman IR-215, 0~500 PPM）に導き分析できるようにした。なお、赤外線ガス分析器のまに塩化カルシウムの除湿管をおいて除湿した空気を分析器に通した。除湿管は 1 日に数回とりかえた。群落内の純放射量の垂直分布の測定には手製の小型ポリエチレン被覆純放射計を利用した。各観測期における純放射計の設定高さが第 1 表に示されている。その他さきの報告で説明したような各種測器を使用した。

各観測期において大体 0500 から 1900 にかけて、約 1 時間隔で 10 分間観測を行なった。10 分間の記録を平均して基礎データを求めた。この基礎データをつぎに説明するような空気力学的方法で処理して、群落内外の炭酸ガス流束の資料を求めた。平均化期間 10 分間が群落光合成の研究において妥当であるかについては、まだ検討の余地が残っているように思われる。

3. 炭酸ガス流束の評価法

空気力学的方法によつて群落外の CO_2 - 流束の決定にはつぎの関係が一般に利用されている：

$$P = D_{1-2} (C_1 - C_2), \quad (1)$$

ここで P , CO_2 - 流束 ($\text{gCO}_2/\text{cm}^2 \text{ sec}$) ; D_{1-2} , 群落上の高さ 1 と 2 の間の積分交換係数 (cm/sec) ; C_1, C_2 , 高さ z_1 と z_2 の炭酸ガス濃度 (gCO_2/cm^3)。群落上気層内で炭酸ガス濃度差を測定し、交換係数 D_{1-2} がわかれば、群落光合成量に相当する CO_2 - 流束を容易に求めることができる。交換係数は一般につぎのように与えられる

$$D_{1-2} = \frac{1}{\int_1^2 \frac{dz}{K(z)}},$$

ここで $K(z)$, 気層内での乱流拡散係数 (cm^2/sec) の垂直分布。欧米で広く使用されている拡散抵抗 (r_a) と D との間には $r_{1-2} = 1/D_{1-2}$ という関係がある。作物群落上の気層内の交換係数はつぎのように表わされる：

$$D_{1-2} = (1 - \sigma \bar{R}_i) \frac{\kappa^2 (u_2 - u_1)}{\left(\ln \frac{z_2 - d}{z_1 - d} \right)^2}, \quad (2)$$

ここで $\sigma = 8 \sim 10$, 経験常数 ; $\bar{R}_i = g z (T_1 - T_2) / U^2 \bar{T}$, 平均 Richardson 数 ; g , 重力の加速度 (cm/sec^2) ; $T_1, T_2, \bar{T}$, z_1 と z_2 の気温の絶対値とそれの平均値 ($^\circ\text{K}$) ; $z = z_1 + 0.5 (z_2 - z_1)$; $\bar{u}$, z の風速 (cm/sec) ; $\kappa = 0.4$, カルマン常数 ; u_1, u_2, z_1 と z_2 の風速 (cm/sec) ; d , 地面修正量 (cm , 群落の密度と高さの空気の流れに対する影響を特徴づけている)。

(1) 式に上の関係を代入して CO_2 - 流束を求めるのが、一般にいわれている空気力学的方法である。地面修正量 (d) の決定には温度成層が中立の場合の風速分布データを利用することが必要である。

多くの研究から明らかなように (谷1960, UDAGAWA, 1966), 群落の d は作物の密度・高さのみならず風速によつて著しく変化する。それゆえに, 風速分布データから交換係数を求めるには, 対象とする作物群落上で長期の風速観測を行なつて, d と風速との関係をいろいろな生育時期について明らかにしておくことが必要である。群落上で風速分布の観測は対象としている作物群落の影響を受けて発達した境界層内で行なわなければならないことはいうまでもない。また, 風速分布からの交換係数の決定では, つぎの仮定が用いられている:

$$K_m \approx K_c.$$

風速分布から交換係数を求めるには, 風速と d との関係をすることが必要になつてくるので比較的に不便である。われわれは一般に使用されている熱収支観測のデータから交換係数を求め, これに炭酸ガス濃度差を乗じて CO_2 流束を求める方法を用いた。接地気層内において熱と水蒸気の乱流拡散係数 (K_h, K_w) とがひとしいと仮定すると, 接地気層内の高さ z_1 と z_2 との間の積分交換係数はつぎのように表わされる:

$$D_{1-2} = \frac{S-B}{l(1+\beta)\Delta a}, \quad (3)$$

ここで S , 群落上で測定した純放射量 (ly/sec); B , 地中伝導熱量 (ly/sec); $l=580 \text{ cal/gH}_2\text{O}$, 蒸発の潜熱, $\Delta a = a_1 - a_2$, z_1 と z_2 の間の絶対湿度差 ($\text{gH}_2\text{O/cm}^3$); $\beta = 0.5 \Delta T_a / \Delta e$, z_1 と z_2 の間で求めたボーエン比; $\Delta T_a = T_1 - T_2$, 気温差 ($^{\circ}\text{C}$); $\Delta e = e_1 - e_2$, 水蒸気圧力差 (mmHg). MONTEITH・SZEICZ (1960) は耕地面から空気中へ放出されている顕熱と潜熱の和は湿球温度差に比例するという関係式から求めた次式を交換係数の計算に利用している:

$$D_{1-2} = \frac{S-B}{C_p \rho \left(1 + \frac{\varphi}{\gamma}\right) (T_1' - T_2')}, \quad (3a)$$

ここで C_p , ρ 空気の定圧比熱 (cal/g air) と密度 (g/cm^3); $\varphi = de_s/dT$, 平均湿球温度での飽和水蒸気圧力曲線の傾度 (mmHg/ $^{\circ}\text{C}$); γ , 乾湿計常数 (mmHg/ $^{\circ}\text{C}$); T_1', T_2' , 高さ z_1 と z_2 の湿球温度 ($^{\circ}\text{C}$). 群落光合成の研究では, 単に CO_2 - 流束のみならず水蒸气流束の決定も非常に大切なので, われわれは(3)式を(1)式に代入した次式を CO_2 - 流束の決定に使用した。

$$P = \frac{S-B}{l(1+\beta)\Delta a} (C_1 - C_2). \quad (1a)$$

上式からわかるように, 光合成のさかんな日中には $C_1 < C_2$ であるのでフラックス P は負の符号をとり, 夜間には逆に正の符号をとる。日射強度の強い日中時には, 純放射量は地中伝導量に比較して十分大きいので, 交換係

数の決定誤差は比較的に小さいが, 日没・日出時には誤差の大きくなることを注意する必要がある。交換係数を熱収支法で求めて CO_2 - 流束を計算する場合には, つぎの仮定が採用されている:

$$K_h \approx K_w \approx K_c,$$

ここで K_c , 接地気層内での CO_2 の乱流拡散係数 (cm^2/sec)。この仮定の妥当性を確める資料はえられていない。

群落内には顕・潜熱の吸・湧源が分布し, 純放射量も著しく垂直変化しているのので, 上に説明した方法をそのまま適用することはできない。内島 (1962) は群落内の熱収支式にもとづいて, 群落内のある高さの乱流拡散係数 (K_z) はつぎのように与えられることを明らかにした。

$$K_z = \frac{S_z - B}{-C_p \rho \left(\frac{dT}{dz} + \frac{l}{C_p} \frac{dq}{dz} \right)}, \quad (4)$$

ここで dT/dz , dq/dz , 高さ z での気温の垂直傾度 ($^{\circ}\text{C/cm}$) と絶対湿度の垂直傾度 ($\text{gH}_2\text{O/cm}^3/\text{cm}$); S_z , 高さ z の純放射量 (ly/sec). 上式右辺の分母の括弧内の項は通風乾湿公式を用いると, つぎのようになるので

$$\left(1 + \frac{\varphi}{\gamma}\right) \frac{dT'}{dz}$$

(4) 式はつぎのように単純になる:

$$K_z = \frac{S_z - B}{-C_p \rho \left(1 + \frac{\varphi}{\gamma}\right) \frac{dT'}{dz}}. \quad (4a)$$

(4, 4a) 式からわかるように, 群落内のあるレベルでの純放射量, 湿度・気温傾度または湿球温度の垂直傾度がわかると, 水蒸気や炭酸ガスの垂直輸送を支配している乱流拡散係数を容易に求めることができる。すると, 群落内の CO_2 - 流束ならびに吸・湧源の強度は次式から決定することができる。

$$\left. \begin{aligned} P_z &= -K_z \frac{dC}{dz}, \\ Q_p(z) &= \frac{dP_z}{dz} = -\frac{d}{dz} \left(K_z \frac{dC}{dz} \right). \end{aligned} \right\} \quad (5)$$

以上の熱収支法のほかに, 群落内の乱流拡散係数の評価には運動量収支法 (UCHIJIMA・WRIGHT 1964) や乱れの構造函数法 (INOUE 1968) なども提出されている。最近, WRIGHT・BROWN (1967) はトウモロコシ群落内の K_z の評価に熱収支法と運動量収支法を利用し, 両者の結果がほぼ一致することを報告している。われわれは群落上気層内の CO_2 - 流束ならびに植被下の CO_2 - 流速 (これは地面からの炭酸ガス放出量に相当すると考える) を (1a) 式で求めるにあつて, z_1, z_2 としてはつぎの測定高度を用いた。表にみられるように, 群落上の CO_2 -

流束の決定に使用した z_2 と群落の高さとの差は 50 cm 以内であるので、観測はトウモロコシ群落上に形成された境界層内で行なわれたと考えることができる (L/H) ≥ 100 ならば平均的にいつて、それ固有の境界層内でなされたということが許される。 L は吹走距離 (cm), H は $z_2 - d$ である)。群落下の地面からの CO_2 - 流束の決定には $z_1 = 10$ cm, $z_2 = 20$ cm が用いられているので、求めた流束が正しく地面放出量であるかについては若干の疑問がある。雑草や下葉が 0~20 cm 層内にみられる 6, 7 月には差が大きくなるだろう。

	above canopy		under canopy	
	z_1	z_2	z_1	z_2
July 14, 15	60	120	—	—
July 26, 27	140	200	10	20
August 8~10	225	255	10	20
August 19~21	250	300	10	20

4. 群落上の炭酸ガス流束

以上説明したような方法で処理してえたトウモロコシ群落上の CO_2 - 流束の日変化が第 1 図に示されている。群落の葉面積指数 (F_t) が 0.56~4.2, 高さが 52~275 cm と変化するにつれて、群落上の CO_2 - 流束は次第に増加している。 $F_t = 0.56$ で茂りの悪い群落上の CO_2 流束は茂りのよくなった群落上のそれと異つた日変化を示している。 P_H は日射強度につれて増加するが、日射強度の最大になる 13 時頃にはかえて減少し、15 時頃に再び増加している。一方、 $F_t > 2.5$ の群落上の CO_2 - 流束は全短波放射量の日変化にほぼ似た日変化を示している。 CO_2 - 流束は日出後しばらく経てから正から負へ、すなわち上向きから下向きへと変化し、日没前に下向きから上向きへと変化している。同化箱での測定で報告されているような明瞭な光合成の日中低下は 7 月 14 日を除いてはみられない。7 月 14 日の日中低下は太陽高度の高まりに伴う吸収放射量の減少に起因しているように思われる。8 月 8 日の P_H の日変化が午前中に低く、午後高い値を示しているのは、あとで説明されるように、群落上の風が午前中に極端に弱かつたことに原因している。

$I_H = 1.0$ ly/min の時刻における P_H は、 $F_t = 0.56$ での約 -6×10^{-8} g CO_2/cm^2 sec から $F_t = 2.5$ での約 -20 , $F_t = 4.2$ での -35×10^{-8} g CO_2/cm^2 sec へと増加している。 $F_t = 4.2$ での下向きの CO_2 - 流束は LEMON (1963) がよく繁茂したトウモロコシ畑でえた値 (-32×10^{-8} g CO_2/cm^2 sec) とよく一致している。一方、単位葉面積

Fig. 1. Diurnal change of CO_2 -flux above the corn crop.

あたりの光合成強度の指標と思われる P_H/F_t は、7 月 14 日の 10.7×10^{-8} g CO_2/cm^2 sec から群落の繁茂につれて次第に低下し、8 月 8 日には 6.4×10^{-8} g CO_2/cm^2 sec になつている (今後、単位葉面積を示すには cm^2 を使用する)。この傾向は現在まで作物学分野でえられた結果とよく一致している。耕地上に生育している作物群落の純炭酸ガス吸収量 (P_N , g CO_2/cm^2 sec) はつぎの炭酸ガス収支式で表わされる：

$$P_N = (R_r + R_t) - P_g = P_H - P_s, \quad (6)$$

ここで P_g , 群落による炭酸ガス吸収強度; R_r, R_t 群落の地上部と地下部の呼吸強度; P_s , 地面からの炭酸ガス放出強度。(6) 式の各項は g CO_2/cm^2 sec という単位をもっている。上式からわかるように、群落による炭酸ガスの純吸収量 (群落の乾物生産に対応する) を求める

には、群落上の CO_2 -流束 P_H と群落下の CO_2 -流束 P_s とをすることが必要である。さきに説明した傾度法で求めた P_s と P_H とを用いて群落の炭酸ガス純吸収強度 (P_N) を求めた。これらの値と全短波放射量 (I_H) との

Fig. 2. Net photosynthesis as function of short-wave radiation (I_H).

関係が第2図に示されている。第2図にはつぎの数学モデルを利用してえた光-光合成曲線も示されている。

$$P_N = \frac{p_\infty}{bk} \left\{ \ln \frac{a+b I_H}{a+b I_H \exp(-kF_t)} \right\} - F_t r_p, \quad (7)$$

ここで p_∞ , a , b , 光-光合成曲線の常数; k , 群落内での光の消衰を特徴づけている係数; r_p , 葉の呼吸強度 ($\text{gCO}_2/\text{cm}^2 \text{ sec}$). HESKETH・MUSGRAVE (1962) の報告に示されているトウモロコシの単葉の光-光合成曲線から $a=0.17$, $b=0.67$, $p_\infty=10.7 \times 10^{-8} \text{ gCO}_2/\text{cm}^2 \text{ sec}$ を求め、さらに $k=0.5$, $r_p=1.0 \times 10^{-8} \text{ gCO}_2/\text{cm}^2 \text{ sec}$ として計算を行なった。 p_∞ の測定値は $6.7 \sim 20.4 \times 10^{-8} \text{ gCO}_2/\text{cm}^2 \text{ sec}$ の間にあつた。4日間の観測値と全短波放射との関係は、数学モデルからの群落の光-光合成曲線と大体よく一致している。これは傾度法による CO_2 -流束の推定がほぼ妥当な結果を与えるという一つの根拠になるだろう。8月8日の観測値はモデル光合成曲線より下に、8月9日の値は上に分布するという違いは群落をとりまく気象環境(とくに風速と炭酸ガス濃度、前報

Fig. 3. Diurnal change of CO_2 -flux and related quantities.

参照)の差異に原因しているようである。また、全短波放射量が同じでも午前中の値は午後の値より若干高い傾向がみられた。これはトウモロコシ葉内の水分含量と光合成産物含量の変化のために葉の光合成機能が午後低下するためと考えられる(ЧМОНА 1966)。

群落上で求めた CO_2 -流束と気象条件との関係を明らかにするために、8月8、20日における観測結果が第3図に示されている。8月8日には一日を通じて晴天で、全短波放射量は滑らかな日変化を示した。また、20日も9時と15時頃に雲があつた以外は大体晴天であつた。最高値は約 1.2 ly/min に達した。図にみられるように、トウモロコシ群落のすぐ上の風速は、8月8日には13時までには約 30 cm/sec 以下で非常に低かつた。15時頃から次第に増加して 150 cm/sec 以上になつた。20日には風速が高く、11時頃までは 200 cm/sec 以上で、その後若干低下したが 100 cm/sec になることはなかつた。以上のような風速の日変化のために、群落上の交換係数も8日と20日とでは若干違つた日変化の形となつてゐる。8日には交換係数は早朝の約 3 cm/sec から次第に増大するが最大値(約 30 cm/sec)は15時すぎにみられ、その後は急減している。一方、20日には交換係数の最大値(約 35 cm/sec)は風の強かつた9時頃に出現した。トウモロコシ植被下の $10\text{--}20 \text{ cm}$ 間の交換係数は群落上のそれより小さく、その減少の割合は植被の繁茂につれて大きくなることがわかつた。 $F_t=2.5$ では D_{top}/D_{10-20} は大体 $2\sim 3$ であるが、 $F_t=4.2$ ではその比は $4\sim 6$ になつた。植被の繁茂に伴う植被下の交換係数の減少は、さきに著者の1人(UCHIJIMA 1961)が水稻群落下でえた結果とよく一致している。

P_H の日変化は全短波放射と交換係数の日変化によつて支配されていて、日出後しばらくたつと負となつて CO_2 は大気中から群落へ流れている。そして、日没前に上向きとなり、植物の呼吸などによつて発生した CO_2

Fig. 4. Downward CO_2 -flux and integral exchange coefficient relationships.

が逆に大気中へ放出されるようになってくる。 P_H の値と積分交換係数との関係をみると第4図のようになり、 P_H は D_{top} に比例して増加することがわかつた。これは群落上の CO_2 -流束が風速と温度差(すなわち全短波放射)の増大につれて増加することを示している。地面からの CO_2 -流束は一日を通じて正で、常に群落へ流れている。 P_s は朝・夕に小さく正午頃に大きくなるが、最大値は $5\sim 8 \times 10^{-8} \text{ g CO}_2/\text{cm}^2 \text{ sec}$ で、その時刻の P_H の約20%である。これは Moss *et al* (1961) がトウモロコシ畑でえた値(5%)より大きく、MONTEITH *et al* (1964) が Beans, Barley, Kale でえた値(11~40%)に近い。これは空気力学的方法でえた群落上の CO_2 流束が群落の純光合成量より常に小さいことを意味している。それゆゑ、空気力学的方法で群落光合成量を評価する場合には、地面からの CO_2 -流束を考慮することが必要である。日中期間(0600~1800)におけるトウモロコシ群落の炭酸ガス収支が第2表に示されている。日中期間に大気中より群落に流入した炭酸ガス量は $4.13\sim 7.07 \text{ mg CO}_2/\text{cm}^2$ 、地面から群落へ流れた量は $0.64\sim$

Table 2. Carbon-dioxide balance of the corn crop during the hours of daylight (0600—1800).

Date (1966)		ΣI_H ly/period	ΣP_H	ΣP_s	$\Sigma (P_H-P_s)$	ΣP_s	$\lambda \Sigma (P_H-P_s)$	E_T
			mg/cm ² period			$\Sigma (P_H-P_s)$	ΣI_H	$\alpha \Sigma (P_H-P_s)$
July	26	407.5	-4.13	+0.85	-4.98	0.171	0.031	51.2
"	27	455.1	-4.88	+0.92	-5.80	0.159	0.033	70.0
August	8	528.5	-5.73	+1.56	-7.28	0.214	0.035	92.6
"	9	208.8	-5.45	+0.64	-6.09	0.105	0.074	42.1
"	19	276.5	-6.06	+0.82	-6.88	0.119	0.063	49.7
"	20	450.7	-7.07	+1.83	-8.90	0.205	0.050	47.4

Notes. I_H , Short-wave radiation above the crop; P_H , CO_2 -flux in the air above the crop; P_s , CO_2 -flux from the soil; λ , the energy required to fix 1 g of CO_2 into plant (2550 cal); E_T , transpiration and α 0.66.

1.83 mg CO₂/cm² の間にある。そして、群落による炭酸ガスの純吸収量のなかで土壌面からの流束の占める割合は10~20%となり、割合に多くの炭酸ガスが地面から補給されていることがわかった。群落上下での傾度法から求めた地面流束の割合は、MONTEITH *et al* (1964) が乾物測定と Soda lime 吸収法とから求めた値と大体よく一致している。

図3にみられるように、土壌からの CO₂- 流束は地温の低い朝夕にすくなく、地温の高い正午頃に多くなる傾向をもっている。土壌からの CO₂- 流束は土壌微生物による有機物分解と根系の呼吸作用とにもとづいている。それゆえ、土壌面からの CO₂- 流束は地中温度に著しく影響されることが予想される。5日間の観測値から求めた土壌面からの CO₂- 流束と地表面温度との関係が第5図に示されている。群落下での傾度法によつて求めた CO₂- 流束は非常にばらついているが、 $T_s =$

Fig. 5. Soil CO₂-flux and soil surface temperature relationships. The curve 1 is $P_{so} Q T^{1/10}$ with $Q=3$ and $P_{so}=0.11 \times 10^{-8}$ gCO₂/cm² sec. The curve 2 is $P_{so} Q T^{1/10}$ with $Q=3.5$ and $P_{so}=0.05 \times 10^{-8}$ gCO₂/cm² sec.

25°C での約 1×10^{-8} gCO₂/cm² sec から $T_s=34^\circ\text{C}$ での 4×10^{-8} gCO₂/cm² sec へと4倍も増加している。曲線1は MONTEITH *et al* が 3~15°C の土壌温度範囲でえた下の関係を外挿したものである。

$$P_s = P_{so} Q T^{1/10},$$

ここで P_{so} , $T_s=0^\circ\text{C}$ での CO₂ 流束 (gCO₂/cm² sec); T , 土壌温度 (°C). 外挿曲線と測定値との差は若干あるが、傾向としてはよく一致している。群落下での熱収支観測ならびに炭酸ガス傾度測定を正確にすると、地面からの CO₂- 流束をかなり正しく評価できることを、上

の結果は物語っている。とくに、現在まで使用されている Soda lime 法とちがつて、比較的短い期間の流束変化をすることが出来る点と環境に擾乱を与えない点で勝れていると思われる。

第3図には次式を用いて求めた光合成における放射エネルギーの利用効率 (ϵ_I) の日変化が示されている。

$$\epsilon_I = \frac{\lambda(P_H - P_S)}{I_H},$$

ここで $\lambda=2550$ cal/gCO₂, 炭酸ガス 1g を固定するに要するエネルギー。風速が低くて群落内の CO₂- 濃度が著しく低下した8月8日には、 ϵ_I は2~4%の間にあるが、風速の強かつた20日には ϵ_I は大体4~5%となつてゐる。8日には午後風速の高まりにつれて、 $[\epsilon_I]$ も増加していることは群落による炭酸ガス吸収に空気中の乱れが大きな影響を及ぼしていることを明示しているといえよう。この結果は LEMON (1963) の結論とよく一致している。しかし、乾物増加量を基礎にして報告されている ϵ_I の値に比較してやや大きい。これは夜間の呼吸損失期間をふくまずに日中期間についてのみ計算したためと考えられる。日中期間の炭酸ガス吸収量を用いて計算した日中期間の平均 ϵ_I が第2表に示されている。 $\langle \epsilon_I \rangle$ は3~7%の間にあつて、日中期間についてみると群落上に到達する全短波放射量のかんりの量が光合成によつて植物体内に吸収固定されていることがわかつた。

第3図と第2表にはつぎの関係から求めた蒸散係数 (ϵ_T) も示されている。風速が弱くてエネルギー利用率の低かつた8月8日には、 ϵ_T は100~150の間に変化している。一方、8月20日には ϵ_T は50~70の間にあつてかなり小さい。

$$\epsilon_T = \frac{E_T}{\alpha (P_H - P_S)},$$

ここで E_T , 蒸散量 (g/cm² period); $\alpha = \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6/6\text{CO}_2 = 0.66$. 日中量で求めた ϵ_T も42~93の間にあつて現在まで報告されている値 (200~300) にくらべてかなり小さい値になつてゐる。このような差異の原因としては1) 測定環境の違い、2) 平均化期間の違い、3) 測定法の違いが考えられる。かなり広い群落のなかに生育している作物と孤立した作物とでは、移流効果ならびに放射のために蒸散量がかなり違うことが知られている。УСТЕХКО・ЯГНОВА (1966) はボルガ地区のトウモロコシ圃場で蒸散係数をしらべ、品種 VIR-156 で栽培期間平均として178, ウズベク白で132という若干低い値をえている。生長の最も旺盛な時期にはウズベク白の ϵ_T が90~100に低下することを報告している。乾物測定によつて求められた ϵ_T では夜間の呼吸損失が評価されて

いるのに反して、われわれの計算ではこれが考慮されていない。日中間での ε_T を一日期間の値に換算するには1.3~1.5倍すればよい(全呼吸損失量/全光合成量=40~50%と仮定する)。すると、われわれがトウモロコシ畑での CO_2 -流束測定から計算した ε_T は大体53~135となり、 YCTEHKO らが群落で求めた値に若干近くなる。しかし現在まで一般にいわれている蒸散係数とはまだ若干の違いがある。これらの差異の原因を解明し、群落状態における作物の蒸散係数の値を知ることは非常に重要なことである。このためには十分広い圃場で蒸発散と光合成に関する詳細な研究を同時に行なうことが必要である。

5. 群落内の CO_2 流束

前節においてトウモロコシ群落上下における CO_2 -流束について説明したが、ここでは群落光合成の成立機構を明らかにするうえで最も大切な群落内における CO_2 流束の変化ならびに CO_2 -吸・湧源強度の分布について説明する。基礎資料としては(4)式から求めた群落内の乱流拡散係数(K_z)に CO_2 -垂直傾度を乗じて求めた CO_2 -流束のデータを使用した。なお、吸・湧源強度の推定には(5)式に則つて、 CO_2 -流束の変化曲線を図式的に微分する方法を用いた。

第6図に、 $H=140\text{ cm}$, $F_t=2.5$ のトウモロコシ群落内の6高度における CO_2 -流束の日変化が示されている。群落表面から内部へ移動するにつれて、流束の日変化の幅は次第に減少するが、0, 20 cm になると流束の方

Fig. 6. Ten minute mean vertical flux of CO_2 at several heights within the corn crop. Negative (—) values indicate downward flux, positive(+) upward flux ($H=140\text{ cm}$, $F_t=2.5$, Kitamoto).

向は逆となり変化の幅も若干ましてくるようである。このことから、20~60 cm の間に流束日変化の最小になる層のあることがわかる。群落表面から内部へ移動するにつれて、 CO_2 -流束が正から負へ転換する時刻が遅くなり、また負から正へ転換する時刻は早くなっている。このような現象はさきの報告(内島・宇田川・堀江・小林1967)で指摘した最低濃度高(z_m)と放射強度との関係から予測されることである。

(5)式からわかるように、ある高さ z_1 と z_2 との間における CO_2 -流束の差は、その層内にある葉による CO_2 の吸収・放出量にひとしい。第6図からわかるもう一つの重要なことは約40~50 cm の高さ以下の葉層は CO_2 供給を主として土壌呼吸にたよっていることである。 $H=225\text{ cm}$, $F_t=4.2$ の群落では、大体 $z=100\sim 120\text{ cm}$ 以下の葉層は下からの CO_2 供給に頼っていた。これは $\text{WRIGHT} \cdot \text{LEMON}$ (1966) の結果とよく一致している。この高さを z_t とすると、これは大体 z_m と一致するだろうが、より厳密にはつぎのように表わされるだろう：

Fig. 7. CO_2 fixation at height intervals within the corn crop. Calculations based on total amounts during the hours of daylight.

$$\int_{\text{daytime}} K \frac{\partial C}{\partial z} dt = 0 \quad z = z_t$$

z_t/H は土壌呼吸強度によつてかなり変化するだろうが、群落の生長と繁茂につれて次第に増加する傾向がみられた。 z_t/H と群落構造などとの関係を明らかにするには群落内の CO_2 輸送に関する詳細な数値実験が必要である。多くの生産生態学に関する研究から、群落上層葉の役割の大きいことが広く知られている。最近、WRIGHT・LEMON (1966) は光合成の垂直構造の研究から、 $H=220$ cm のトウモロコシ群落で、175~200 cm の層の光合成量が全量の53~89%も占めているといっている。これらの関係を明らかにするために、日中期間の純 CO_2 -吸収量を基礎にして各葉層の寄与の割合をしらべた。その結果が第7図に示されている。図上におい

て、 $\Delta F/F_t$ は一般化した葉面積密度分布を、 $\Delta P/P_t$ は一般化した CO_2 -吸収源強度分布を、 $\Delta P \cdot F_t / \Delta P \cdot P_t$ は各レベルにある葉の単位面積あたりの光合成強度を一般化したものである。7月26日 ($H=140$ cm, $F_t=2.5$) においては、 $\Delta P/P_t$ と $\Delta F/F_t$ との形は大体よく似ているが、8月8日 ($H=225$ cm, $F_t=4.2$) では両者の形は非常に違っている。すなわち、 $\Delta F/F_t$ は群落下層を除いて大体均一分布に近いが、 $\Delta P/P_t$ は上層から下層へと著しく減少している。これは群落光合成に対する群落上層葉の寄与の大きいことを示すと共に、単位葉面積あたりの光合成強度が上層ほど大きいことを示している。右側の $\Delta P \cdot F_t / \Delta P \cdot P_t$ の分布からわかるように、7月26日には大体垂直であるが8月8日には上層の1.6から下層の0.2へと著しく減少している。特に、 $z/H=0.4\sim 0.6$

Fig. 8. Top. Profiles of the ten minute mean CO_2 -flux within the corn crop.
Bottom. Profiles of net assimilation rate of leaves within the corn crop.

の間で変化が大きい。生育時期によつて一般化した光合成強度の垂直分布の違いは今後一層検討を要する問題である。7月26日には、 $z/H=0.45\sim 1.0$ の間で約80%の CO_2 -吸収が行なわれているが、8月8日には $z/H=0.55\sim 1.0$ で約80%に達している。とくに $z/H=0.68\sim 1.0$ で約60%の吸収が行なわれていた。これらの結果は現在まで葉切断試験で認められている結果とよく一致している。しかし、WRIGHT・LEMONのように過度な集中は認められなかった。

上に説明した群落内での CO_2 -流束の変化をより詳細に検討するために、8月8日の資料を用いて各時刻における CO_2 -流束と葉の光合成強度の垂直分布を求めた。それが第8図に示されている。第8図において横線のある部分は上向きの CO_2 -流束を、無地の部分は下向きのそれを表わしている。 CO_2 -流束の群落内における変化の形は時刻によつて大きく変化することがわかった。これは太陽高度の変化に伴う日射の群落内への透入程度に関係している。太陽高度が低くて透入が不良で強度自身も弱い時には、流束の垂直変化はわずかで、しかも上向きの流束が広い範囲を占めている。放射強度の増加につれて透入もよくなり、著しい流束の垂直変化がみられるようになる。すなわち、下向きの流束は植被表面から急減するが、上向きの流束への変化は $z=100\text{ cm}$ で生じている。夕刻の1805に上向きの流束が地面から $z=150\text{ cm}$ 近くまで増加しているのは、この間の葉が呼吸によつて CO_2 を放出していたことを示している。しかしながら、ある程度の日射強度のある時刻においては $P_N=0$ となる補償点(z_c)はみられなかった。

第8図下には $\Delta P/\Delta F$ の垂直変化が示されている。これは各時刻における葉面の純光合成強度の分布を表わしている。1030以前、1500以後の比較的に日射強度の弱い期間には $\Delta P/\Delta F$ は上層から下層へと単調に減少しているが、1030~1500の間においては分布曲線は中層に最大をもつ形になっている。これは強い光にさらされている上葉の光合成強度が低下していることを物語っている。ЧМОРА (1966) は水分供給の若干不足するトウモロコシ群落で、上層葉の光合成強度の日中低下を報告している。上層葉の体内水分の減少のために図のような結果がえられたものと考えられる。これらの関係を明らかにするために、各層別の蒸散係数($\Delta E_T/\alpha \Delta P$)を求めて作図したのが第9図である。層別蒸散係数の分布は時刻によつて変化するが、上層葉で高く、中層で低く、下層葉で再び高くなる傾向は共通している。とくに日射強度の大であった1235には、上層葉の蒸散係数は約300と非常に大きく、中層では40に減少し、下層で再び300近くにな

Fig. 9. Vertical profiles of transpiration coefficient ($\Delta E_T/\alpha \Delta P$) within the corn crop.

っている。これは上層と下層にある葉は非常に不経済に水分を消費するのに反して、中層葉はきわめて経済的に水を消費していることを物語っている。しかし、上層と下層との不経済な水分消費の原因が全く違っていることを注意しなければならない。上層葉では強い日射と風による葉内水分の減少に基づく光合成の低下が主因と考えられるが、下層葉では全短波放射に比較しての光合成有効放射の急激な減少による光合成の低下が原因と思われる。Тооминг (1966) の測定結果によると、 $F_t=4.0$ の深さでは光合成有効放射はそのレベルの全短波放射量の約1/5になつてしまう。このために蒸散強度に比較して光合成強度は急減すると予想される。

6. 要 約

トウモロコシ群落内外での微細気象ならびに炭酸ガスに関する観測データを空気力学的方法で処理して、群落内外における CO_2 -流束の実態を明らかにすることを試みた。えられた結果を要約すると下のようになる。

1. 群落上・下の CO_2 -流束の計算、ならびに群落内の流束の計算には熱収支法(3, 4式)で求めた積分交換係数を用いた。これは普通の熱収支観測データから容易に求められるので、風速分布資料を使用するより便利である。
2. 群落の純光合成量($P_H - P_S$)と全短波放射との関係は数学モデルの結果と大体一致することがわかった。群落の茂りの悪い時は、 P_H の日変化に日中低下現象がみられるが、よく繁茂してくると P_H は大体全短波放射の日変化に似ていることがわかった。

P_H は風速の変化に著しく支配され、風速が強いと増加する傾向がみられた。

3. 日中期間としてみると、地面からの CO_2 -流束はその期間の純光合成量の10~20%となり無視できない大きさであることがわかった。 P_s は日変化を示し、朝・夕に小で日中大きくなった。 P_s は地面温度につれて増加し、その関係は $P_s = P_{s0} Q^{T/10}$ で近似できることがわかった。 P_s の絶対値は MONTEITH らの関係を外挿したものと大体一致した。
4. 日中期間の純光合成量は $5 \sim 9 \text{ mg/cm}^2$ となり、現在まで報告されている値と一致している。エネルギー利用率は3~7%となり、日中期間の値としては妥当な値である。利用率は風の強い日に増加する傾向がみられた。日中期間の蒸散係数は40~90の間にあつて、現在までに報告されている値(200~300)よりかなり低くなった。この値を一日間に換算すると70~140となり、УСТЕНКО らが群落条件下でえた値に近いことがわかった。
5. 群落内における CO_2 -流束の変化から群落の下層は土壌から、上層は大気から CO_2 供給をうけていることがわかった。日中期間の流束合計値が0になる高さ z_L は群落の生長繁茂につれて次第に高くなることを見出された。各葉層の群落光合成への寄与をみるために第7図が作成された。 $F_L = 2.5$ で過度に繁茂していない群落では、光合成への各葉層の寄与は大体葉面積密度に比例するが、 $F_L = 4.2$ の群落では上層葉の寄与が卓越することがわかった。
6. 群落内の葉の光合成強度は日射強度の余り強くない時刻には上層から下へと大体単調に減少するが、日射強度の強い時には中層に最大強度がみられるようになった。これは上層葉の光合成機能が葉内水分の不均衡のために低下したためと思われる。葉層による蒸散係数の変化は上下で中で中層で小になる傾向となり、日射の強い時刻にはそれが顕著であつた。これは上層葉と下層葉とが水を不経済に消費していることを物語っている。

以上の説明からわかるように、空気力学的方法是群落内外の CO_2 -流束の決定および群落光合成の成立機構の研究にとつて非常に有効である。これらの方法による知識の集積は光合成の観点からよりすぐれた群落構造を解明するうえで非常に役立つものと思われる。最後に本研究をなすにあつて多大な便宜を与えられた谷信輝博士(農技研気象科)と一戸貞光博士(農試畑作部)に厚く感謝する。なお、本研究は文部省特定研究(生物圏の動態)の一部としてなされ、研究費の援助をうけたことを

記しておく。

引用文献

- 1) ЧМОР, С.Н. (1966) в Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности, 142-148, Изд-во Наука, Москва [光合成と多収穫(1967), 内島・岩切訳, 畑地農業振興会].
- 2) HESKETH, J.D. and MUSGRAVE, R.B. (1962) Crop science, **2**, 311~315.
- 3) INOUE, E. (1968) in press.
- 4) 井上・谷・今井・磯部 (1958) 農業気象, **13**, 121-125.
- 5) LEMON, E.R. (1960) Agronomy Journal, **52**, 697-703.
- 6) — (1963) in Environmental control of plant growth edited EVANS, 55-78, Academic Press Inc., New York.
- 7) — (1965) in Plant Physiology, Vol 3, A, edited STEWARD, Academic Press Inc., New York.
- 8) MONTEITH, J.L. (1962) Netherlands J. Agri. Science, **10**, 334-346.
- 9) — and SZEICZ, G. (1960) Quart. J. Royal Meteor. Society, **86**, 205-214.
- 10) —, —, and YABUKI, K. (1964) J. appl. Ecol. **1**, 321-337.
- 11) MOSS, D., MUSGRAVE, R. and LEMON, E.R. (1961) Crop Science, **1**, 83-87.
- 12) 斉藤 (1962) 農業気象, **17**, 101-105.
- 13) 谷 (1960) 農業気象, **16**, 89-93.
- 14) ТСОМИНГ, Kh. (1966) в Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности, 126-141, Изд-во Наука, Москва [光合成と多収穫(1967) 内島・岩切訳, 畑地農業研究会].
- 15) USHIJIMA, Z. (1961) Bull. Nat. Inst. Agr. Sci., A, **8**, 243-265.
- 16) 内島 (1962) 農業気象, **18**, 1-9.
- 17) 内島・宇田川・堀江・小林 (1967) 農業気象, **23**, 99-108.
- 18) 内島・小林・伊藤 (1966) 農業気象, **21**, 121-126.
- 19) USHIJIMA, Z. and WRIGHT, J.L. (1964) Bull. Nat. Inst. Agr. Sci., A, **11**, 19-66.
- 20) UDAGAWA, T. (1966) 農業気象, **22**, 7-14.
- 21) УСТЕНКО, Г.П. и ЯГНОВА, С.Н. (1966) в Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности, 178-192, Изд-во Наука, Москва [光合成と多収穫(1967) 内島・岩切訳, 畑地農業振興会].
- 22) WRIGHT, J.L. and LEMON, E. R. (1966) Agronomy Journal, **58**, 265-268.
- 23) — and BROWN, K.W. (1967) Agronomy Journal, **59**, 427-432.

Summary

In order to determine the photosynthetic fixation of carbon dioxide by corn plants the carbon dioxide fluxes within and above the crop were calculated from CO_2 -profile data and integral exchange coefficients obtained by heat balance analysis. An infrared gas analyzer was used to measure the CO_2 -concentration at nine heights within and above the crop. All the measurements were made over 10 minute periods throughout the daylight hours (0600-1800). The observations were carried out seven times at the interval of about 2-weeks during summer of 1966.

The calculated flux of carbon dioxide of a ten minute mean basis is presented in Fig. 1. An important fact is that the time course of the downward CO_2 -flux (P_H) above the crop is in fairly good agreement in the phase with that of incoming short-wave radiation on each day except on July 14. The CO_2 -flux above the dense crop reached about $30 \times 10^{-8} \text{ g CO}_2/\text{cm}^2 \text{ sec}$ at the noon on a clear day, agreeing well with results reported by LEMON (1963). The total fixations for the hours of daylight were approximately between 4.98 and 8.90 $\text{mg CO}_2/\text{cm}^2 \text{ period}$.

The CO_2 -flux (P_s) from the soil beneath the crop was calculated using the carbon dioxide data and integral exchange coefficients in Eqn. (1) and found to be about 10-20% of the total fixation of CO_2 by the crop over the hours of daylight (see Table 2). This indicates that the soil beneath the crop is behaving as an important source of carbon dioxide. The values of CO_2 -flux were plotted against the temperature of the soil surface in Fig. 5. The points show a power relationship ($P_s = P_{s0} \cdot Q^{T/10}$).

It is evident from Fig. 2 that while the points are relatively scatter, the fixation of CO_2 and the radiation intensity relationship obtained by the bulk aerodynamic method is in accordance with that obtained from Eqn. (7). Photosynthetic efficiencies were calculated and found to range between 3 and 7 % with the mean value of 5.1 % (see Table 2). Transpiration coefficients ($\Sigma E_T/\alpha \Sigma P_T$) during the hours of daylight were between 40 and 90. The values presented here were considerably low comparing with those obtained from the measurements of the drymatter and the transpiration during a longer period. Elucidating the main cause for the discrepancy between them is an important problem in production ecology for which further investigations are needed.

The height distributions of the CO_2 -flux and of the photosynthetic fixation of the carbon dioxide at several heights within the crop were presented in Figs. 7 and 8. Fig. 7 demonstrates the importance of the upper leaves in the CO_2 -fixation, particularly in the crop with dense canopy. The 0.6-1.0 zone of z/H accounted for most of the CO_2 -fixation between 50 and 70 % of the total fixation during the hours of daylight. The midday profiles of the CO_2 -fixation intensity of the leaves were characterized by the establishment of a layer with the high intensity in the center of the crop. The relatively low intensity in the CO_2 -fixation of the upper leaves at the midday seems to be caused by the imbalance of water in the leaves exposed to high intensity radiation.

In order to characterize the efficiency in water use of the leaves, the height distribution of the layer's transpiration coefficient ($\Delta E_T/\alpha \Delta P$) was calculated and given in Fig. 9. The values of the transpiration coefficient decreased with the depth from the top to the middle level. Below the middle level the coefficients were found to go up again with the depth. The height distribution of the coefficient is thus concave to z -axis. This feature indicates that the water use of the upper and lower leaves has been inefficient than that in the middle leaves.

本 会 記 事

模型実験研究部会発足する

静岡県立カンキツ試験場の基盤整備に伴う防風土堤の構築に関する委託研究を推進するために表記のような研究会が組織された。研究部会の構成はつぎの通りである。

部会長：井上栄一（農技研）

部会員：谷 信輝（農技研）風洞実験と総括事務

中川行夫（園芸試）現地観測指導

岩崎 尚（〃）模型製作と実験

山中原実（静岡カンキツ試）現地観測

顧問：武田京一（九州大），根本茂（気象研），福田仁志（農業土木），山本良三（名古屋大）。

静岡カンキツ試附近の地形模型（ $1/1000$ ）を作成し，防風用の土堤・林の設置場所の選定や効果をしらべる。模型上で風向，風速の分布を測定するとともに，現地観測を行なつて照合し，より効果的な設置場所と形とを見出すよう努力する。最終報告は43年3月末日までに静岡県に提出するが，その成果は学会誌等上に広く公開する予定である。