

## 植物—水関係の環境的側面

—SPACの水の流れに対する数値モデル的アプローチ—

高 見 晋 一\*

Environmental Aspects of Plant-Water Relationships

—A Modelling Approach to the Water Flow Through the Soil-Plant-Atmosphere Continuum—

Shinichi TAKAMI

Faculty of Agriculture, Kyoto University

## 1. 緒 言

植物は水界から陸上への進出に伴って、豊富な光エネルギーと速やかな炭酸ガス拡散という陸上環境の利点に適応して多様なかつ高度の進化をとげてきた。しかし水界からの部分的あるいは完全な離脱は同時に植物が不断に水分ストレスにさらされる宿命を負わされたことを意味する。そのため、環境の水分状態は温度状態とならんでマクロな植生分布を規定する最も重要な要因となっている。農業上においても世界各地の作物生産を限定する最大の要因はその地域の土壌ならびに大気の水状態であることが知られている。植物の生活、作物生産に対する“水分環境”のこのような重要性のためにこれまで“植物—水関係”については多くの分野で様々な立場から膨大な研究が積み重ねられてきた。

このような研究の一つの成果はこの20年ほどの間に植物の生長、収量を直接支配するのは“土壌の水分状態”ではなくて“植物体の水分状態”であるという認識へ到達したことである<sup>1)</sup>。そしてこの認識にもとづいて、生産過程を形成する光合成、転流ならびに生長などの重要な生理的機能に対する“植物体水分状態”の影響が研究されはじめた<sup>2)</sup>。環境からの水分ストレスが生産を大きく阻害することは古くから知られながら、これまでの研究の多くは再現性の乏しい事例報告にとどまり生理的機構への立ち入りは極めて不十分であった。それ故、この方面の研究は今後、“植物—水関係”における最も重要な分野の一つとしてその発展が期待される。

これまでの研究のもう一つの重要な成果は上述の“植物体の水分状態”が単に“土壌の水分状態”、大気環境条件、あるいは植物の種やageのみによってきまるのではなく、土壌—植物—大気という一つの系 (soil-plant-atmosphere-continuum, SPAC) における一連の水の動きのなかで決定されるということが明らかにされてきたこ

とである<sup>3)4)</sup>。

それ故、“植物—水関係”の主要な柱として、種と環境とに応じて“植物体水分状態”がどのように決定されるかを明らかにしようとする環境的側面と、そのようにして決定された“植物体水分状態”に応じて主要な生理的過程がどのように影響されるのかを明らかにしようとする生理的側面とを考えることができよう。もち論、このような分け方は極めて図式的であり、主要な生理的機能 (例えば同化、転流、生長) は植物体の水分状態によって一方的に規定されるのではなく、同時に水分状態を左右するという相互依存関係にあることが留意されなければならない。

湿潤な温帯モンスーン域に属し水田稲作を農業の中心とする我国に於てはこれまで上に述べた二つの面での“植物—水関係”は余り重視されず、耕地の水収支ならびに土壌の水分状態の把握に立脚する水利的側面に研究の重点がおかれてきた。従ってそこでは土壌水分定数の定義にみられるように、植物的要因の果す役割が過少評価されてきたきらいがあるように思われる。一方、そのようななかで細々と続けられてきた水分生理学的研究の大部分においては環境要因の評価が極めて不十分であったといえよう。そこでは物理的メカニズムをふまえず、単に統計的に蒸散、あるいは“植物体水分状態”と環境要因との相関をもとめようとするいき方が広くみられるからである。

これらの欠陥はいづれも細分化された系 (対象) に研究がとどまっているためにもたらされたように思われる。それ故、細分化された系を SPAC という野外の実際により即した系に再構成することによってこれらの欠陥をある程度、克服することが期待できよう。そこで、本稿では SPAC における水の流れを統一的に取り扱う半経験的モデルを紹介し、それに基づいて植物の水交換機能がどのように決定され、さらにはその機能が耕地の水循環に於てどのような役割を果すのかを考察してみよう。

\* 京都大学農学部

## 2. 個葉からの蒸散とそれに基づく吸水

主として根の根毛帯から吸収された土壤中の水は木部維管束の導管あるいは仮導管を通して茎から葉へと運ばれる。葉では葉脈となって枝分れした維管束からそれを取り囲む維管束鞘に移り、ついで葉肉組織や表皮に移行する。葉肉細胞に達した水はその細胞壁面で気化し、細胞間隙を通してそれに続く気孔から葉外へ輸送される。一方、表皮細胞に達した水はその細胞壁外面とそれを覆うクチクラを通して葉外へ気化する。葉外へ達した水蒸気は葉面に形成される境界層を通過して周辺大気中へ運び去られる。

このような流れは葉面での蒸発に伴うポテンシャルエネルギーの低下が葉から根へ順次伝わることによって引き起こされるのであり、呼吸エネルギーの消費を伴った積極的な吸水、輸送過程は殆んど関与していない<sup>5)</sup>。

### 2.1. 葉面からの蒸散

葉面からの蒸発即ち蒸散に限らず、一般に蒸発が生じるためには三つの条件：(i)蒸発の潜熱 ( $\lambda, J_0^{-1}$ ) が供給されること、(ii)周辺大気の水蒸気圧が蒸発面より低く、この水蒸気圧傾度に沿って拡散あるいは対流によって水蒸気が輸送されること、そして(iii)蒸発面へ水が供給されることが必要である。

これらの条件のうち (i) と (ii) とはある大気環境 (放射, 気温, 湿度, 風速) のもとで蒸発面に水の供給が制限されなければその面から単位面積, 単位時間当たりどれだけの蒸発 ( $E_0, \text{gm}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) が可能であるか (可能蒸発, potential evaporation) を決定する。また、この条件が“主として”大気の状態によってきまるところから大気の蒸発要求 (atmospheric demand) ともよばれる。要するに大気の“渇き”の程度を表す尺度と考えることができる。

(1) 葉のポテンシャル蒸散 以上のことを念頭においてまず葉のポテンシャル蒸散を考えてみよう。蒸発のエネルギー (蒸発条件 i) をもとめるには葉面でのエネルギー収支が出发点となる。

葉面に与えられる放射エネルギーは主として短波長域の太陽放射 ( $S, \text{Wm}^{-2}$ ) と長波長域の向下き ( $L_d, \text{Wm}^{-2}$ ) 並びに向上き ( $L_u, \text{Wm}^{-2}$ ) の赤外放射である。但し太陽放射の一部は反射・透過するので葉の吸収率を  $\beta$  とすれば実際に吸収される放射フラックスは  $\beta S \text{Wm}^{-2}$  となる。従って、外部から与えられる全放射エネルギー ( $R_t, \text{Wm}^{-2}$ ) は  $R_t = \beta S + L_d + L_u$  でこれが葉から対流によって失われる熱 ( $H, \text{Wm}^{-2}$ )、蒸発によって失われる熱 ( $\lambda E, \text{Wm}^{-2}$ )、赤外放射によって失われる熱 ( $L_L, \text{Wm}^{-2}$ ) に使われるので

$$R_t = L_L + \lambda E + H \quad (1)$$

という収支が成立する。 $H$  や  $\lambda E$  はもち論、葉に与えられる場合もあるが、その時は負の符号をとるので上式はそのまま成立する。与えられたエネルギーはこの他、葉の温度変化と光合成にも用いられるがそれらは通常無視できる程小さい。ここで  $(R_t - L_L)$  を  $R$  とすれば  $R$  は葉に与えられる正味の放射エネルギー (純放射) で、(1) 式は次のようになる

$$R = \lambda E + H \quad (1-a)$$

蒸発条件(ii)は次のように表わされる

$$E = 2(e_0 - e_a) / r_a \quad (2)$$

ここに  $r_a \text{sm}^{-1}$  は葉面積 (葉の片面の面積) 当りに対する葉面境界層抵抗で、ここでは簡単のために葉の両面でも等しいと仮定した。葉面境界層は主流の速さ, 性質 (層流か乱流か), 葉の形状と主流に対する角度, 葉が固定されているか否かなどによってその厚さ, 性質が変る。ここでは葉が固定され葉面に平行に風が吹くという最も簡単な場合を考えると、葉面境界層は層流とみなすことができ、その厚さ ( $d, \text{m}$ ) は、 $d \sim U_a^{-1/2} L^{1/2}$  となる<sup>6)</sup>。ここで  $U_a \text{ms}^{-1}$  は主流速,  $L \text{m}$  は葉の長さである。層流境界層の  $r_a$  は  $d$  だけでなく分子拡散係数にも依存するので、輸送される物理量によって異なる。しかし、ここでは簡単のためにこれらの違いも無視すると一例として  $r_a = 252 / \sqrt{U_a / L}$  のように与えることができる。なお、 $e_0, e_a$  はそれぞれ葉面と大気の水蒸気濃度 ( $\text{gm}^{-3}$ ) である。 $H$  に対しても同様の関係が成り立つ：

$$H = 2C_V(T_L - T_a) / r_a \quad (3)$$

ここで  $C_V$  は空気の容積熱容量 ( $\text{Jm}^{-3}\text{C}^{-1}$ )、 $T_L, T_a$  はそれぞれ葉と大気温度 ( $^{\circ}\text{C}$ ) である。

一般に飽和水蒸気圧 (あるいは水蒸気濃度) は温度  $T$  の関数として決定できる：

$$\text{飽和水蒸気濃度} = f(T) \quad (4)$$

従って、葉面を飽和しているとみなせば (ポテンシャル蒸散の条件),  $e_0$  は

$$e_0 = f(T_L) \quad (4-a)$$

となる。実際の関数形は複雑なのでここでは  $f$  で記した。実用上はより簡単な式<sup>9)</sup>、あるいは表<sup>9)</sup>を用いればよい。

もし  $R$  とその他の環境条件 ( $T_a, e_a, U_a$ ) 並びに葉の寸法 ( $L$ ) を与えれば式 (1-a)~(4-a) は 4 つの未知変数  $E, H, e_0, T_L$  について解くことができる。有名な組合せ法<sup>10)11)12)13)</sup> は(4)式を一次式で近似し、さらに  $T_a$  ならびに  $T_L$  での  $df/dT$  が等しい ( $[df/dT]_{r_a} = [df/dT]_{r_L} \equiv \Delta$ ) と仮定した場合の解析解に他ならない。大気の飽差を  $d_a (= f(T_a) - e_a)$ 、 $\alpha \equiv \Delta \cdot \lambda / C_V$  とすれば  $\lambda E$  に対する解は

$$\lambda E = (\alpha \cdot R + \lambda(d_a/r_a)) / (\alpha + 1) \quad (5)$$

となる。この式で与えられる  $E$  がポテンシャル蒸散の厳密な定義であるが、 $R$  が葉の吸収率  $\beta$  に、 $r_a$  が葉の寸法  $L$  に依存するため環境条件のみならず葉の特性にも左右されることに注意しなければならない。

以上では蒸発面として葉面を考えたが、その他の面に対しては基本的には全く同様で、(5)式はやはり成立する。いいかえれば蒸散は蒸発一般と基本的には何らかわらないのである。但し、例えば水面や地面からの蒸発を考える場合には短い時間では蒸発面の貯留熱 ( $B \cdot Wm^{-2}$ ) が無視できないので(5)式において  $R$  の代りに  $(R-B)$  を用いることが必要である。また、蒸発面は片面だけであるから、式(2)、(3)の右辺を2倍する必要はない。

この式は数少ない環境条件 ( $R', e_a, T_a, U_a$ ) を蒸発面上近くの一高度で測定するだけで非常に高い精度で実測蒸発を予測しうる<sup>13)</sup>だけでなく、簡単な計算から多くの有益な情報を与えてくれる。例えば  $d_a = 0$  のとき、 $\lambda E = \alpha \cdot R / (\alpha + 1)$  となり  $\alpha / (\alpha + 1) \div 0.75$  であるから、純放射の約75%に相当する蒸発が生じることがわかる。即ち、大気が完全に飽和 (相対湿度 100%) していてもそれに接する面からは蒸発が起り得るのである。

しかし、Penman の組合せ法には一つの問題がある。それは純放射  $R$  が完全な外部変数 (環境あるいは境界条件) ではなく、葉温  $T_L$  に依存する  $L_L$  を含んでいることである。従って (5)式の右辺にもなお  $E$  が含まれていることになる。また、一般に我々のもとする予測式は系の存在によって影響されない環境条件とその環境によって左右されない系の特性を定義する定数 (システムパラメーター) のみからなることが望ましい。なぜなら、例えば (5)式で  $E$  を予測するとすれば右辺の  $R$  を蒸発面ごとに測定しなおさねばならず、任意の環境下での蒸発を予測することはできないからである。

この観点からポテンシャル蒸散をみなおすと境界条件としては  $R$  の代りに  $R_t$  を、従って (1-a) 式の代りに (1)式を用いるべきことがわかる。式(2)、(3)、(4-a) はそのまま、未知数として  $L_L$  がつけ加わるがそれは  $T_L$  に  $L_L = 2 \cdot \sigma (T_L + 273.18)^4$  で関係づけられる。ここに  $\sigma$  は葉の射出率、 $\sigma$  はステファン・ボルツマン定数である。従ってこの式をつけ加えて5つの方程式から未知数  $E$ 、 $H$ 、 $T_L$ 、 $e_0$ 、 $L_L$  を決定することができる。但し、この場合はもはや解析的に解くことはできず数値的にかねばならない。このようにして得られる  $E$  が一般化されたポテンシャル蒸散の定義であるが、それが(5)式からの結果とどれ程違うかについては全く資料が得られていない。生理実験の場面では今後、十分な検討が必要な問題のように思われる。

(2) 葉からの実際の蒸散 葉からの実際の蒸散では葉面を飽和しているとみなすことはできない。即ち (4-a) 式は成立せず  $e_0 < f(T_L)$  である。そこで葉内蒸発面の水蒸気濃度を  $e_L \text{ gm}^{-3}$  とすれば葉面までの水蒸気フラックス密度 ( $E, \text{ gm}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) は

$$E = 2(e_L - e_0) / r_L \quad (6)$$

で与えられる。ここで表皮抵抗または葉抵抗 ( $r_L, \text{ sm}^{-1}$ ) は気孔抵抗 ( $r_s, \text{ sm}^{-1}$ ) とクチクラ抵抗 ( $r_{cu}, \text{ sm}^{-1}$ ) の合成抵抗、即ち  $r_L = 1 / (1/r_s + 1/r_{cu})$  である。式(6)と(2)とか  $e_0$  を消去して

$$E = 2(e_L - e_a) / (r_L + r_a) \quad (2-a)$$

が得られる。表皮抵抗  $r_L$  も葉の両面で必ずしも等しくはないが、ここでは簡単のため等しいと仮定している。

(2)式の代りに (2-a) 式を (4-a) 式の代りに

$$e_L = f(T_L) \quad (4-b)$$

を用いれば(5)式の代りに直ちに

$$\lambda E = \frac{\alpha R + \lambda \cdot d_a / r_a}{\alpha + 1 + r_L / r_a} \quad (5-a)$$

が得られる。これが一般化された組合せ法<sup>12)</sup>で  $r_L = 0$  のとき(5)式に帰着し、その時の  $E$  がポテンシャル蒸散  $E_0$  である。従って

$$\frac{E}{E_0} = \frac{\alpha + 1}{\alpha + 1 + r_L / r_a}$$

となり、実際の蒸散はポテンシャル蒸散より常に小さく、その低下の程度は主として  $r_L$  と  $r_a$  の相対的大きさによって決ることがわかる。

## 2. 葉内への水の輸送

以上では蒸発面が飽和しているとみなして話を進めてきた。これは蒸発条件(iii)が満足されていると仮定することを意味する。そのためには根で吸収された水が絶えず葉内へ到達しなければならない。この水の流れは土壌中の水の流れと同じく、水ポテンシャルの傾度に従う。植物体の透水抵抗を  $r_p \text{ bar sm}^2\text{g}^{-1}$  とすれば

$$E = (\psi_R - \psi_L) / r_p \quad (7)$$

で与えられる。ここに、 $\psi_R$ 、 $\psi_L$  はそれぞれ根の表面と葉肉の水ポテンシャル (bar) である。この水の流れが生じるためには  $\psi_L < \psi_R$  とならなければならないがこれは蒸散に伴って葉肉組織が水を失うことによりもたらされる。

一方、根圏土層から根の表面への水の輸送は

$$E = (\psi_s - \psi_R) / r_{so} \quad (8)$$

に従う。ここに  $\psi_s$  は根圏土層の“平均的”な水ポテンシャルで、 $r_{so}$  はこの土層の透水抵抗 ( $\text{bar sm}^2\text{g}^{-1}$ ) である。

$r_{so}$  は  $10^{-5} \text{ bar sm}^2\text{g}^{-1}$  のオーダー<sup>14)</sup>であるのに対して、 $r_p$  は  $10^{-1} \sim 10^2 \text{ bar sm}^2\text{g}^{-1}$  の大きさである<sup>15)</sup>。従って、定常状態では  $r_{so}$  は無視できて式(7)と(8)から次の関係が得られる：

$$E = (\psi_s - \psi_L) / r_p \quad (9)$$

式(5-a)と(9)から、ある環境条件 ( $R', d_a, r_a, \psi_s$ ) のもとで  $r_L$  ならびに  $r_p$  で特徴づけられる系が与えられると(5-a)よりまず  $E$  がきまり、その値に等しい  $E$  を与えるような  $\psi_L$  が(9)から決ることがわかる。この2つの式で記述される系の例としては植物水分生理の古典的計器であるアトモメーターをあげることができよう。例えばふきつける風を強くして  $E$  を大きくすれば、 $\psi_L$  はそれに応じていくらでも低下していく。

しかし、実際の葉ではそのようなことはおこらない。 $E$  の増加によって  $\psi_L$  が低下すると気孔開度が減少し  $r_L$  が増大するためである。即ち、式(5-a)と(a)とに加えて  $\psi_L$  と  $r_L$  との関係を同時に満足するように  $r_L, \psi_L$  として  $E$  がきまるのである。

### 3. 気孔の開閉による水輸送の調節

気孔開閉の操作は非常に複雑でまだ完全には解明されていない。しかし、気孔開閉が直接には孔辺細胞の膨圧の変化やこの細胞をとり囲む表皮細胞の水分状態に依存することは明らかである。その操作には立ち入らず、この関係を実験的にもとめると、次のように近似できる<sup>16)</sup>：

$$r_s = r_{\min} \cdot \exp(-a\psi_L) \quad (10)$$

ここで  $r_{\min}$  は  $\psi_L = 0$ 、即ち気孔が最大に開いた時の抵抗で  $a$  は  $\psi_L$  に伴う  $r_s$  の変化のしやすさ、いいかえれば気孔開閉の鋭敏さを表わしている。これら2つの量は葉の水分生理特性と形態とに応じて決めるパラメーターで  $r_s$  と  $\psi_L$  の平行測定から求めることができる<sup>16)</sup>。 $r_L$  は  $r_s$  とクチクラ抵抗  $r_{cu}$  との並列合成抵抗であるから、(10)式を介して  $\psi_L$  と関係づけられたことになる。

いま、 $R$  を一つのレベルからより高いレベルへ急に変化させたとしよう。すると  $E$  は一たん上昇し(5-a)、 $\psi_L$  はそれにみあうだけ低下する(9式)。しかし、 $\psi_L$  の低下により  $r_L$  は増大する(10式)ので  $E$  はそれに応じて前より若干低い値に修正される。これが水輸送に対する気孔の負のフィードバック調節作用に他ならない。葉はこの過程をくり返しながら通常20~30分後には新しい  $R$  に応じた新しい状態( $\psi_L, r_L, T_L, e_L$ )に落ち着きこれに対応した  $E$  が周辺環境と交換される。式(5-a)、(9)そして(10)の連立解はこの最終的な定常状態の値を与えるものである。

以上、葉一枚の非常に単純化した植物体についてその水輸送機能を考察し、それが式(5-a)、(9)ならびに(10)によって記述できる<sup>16)</sup>ことを明らかにした。いいかえれば植物の水交換機能は土壌—植物—大気を一つの系として取り扱うことによりはじめて理解できることを示した。以下、式(5-a)、(9)ならびに(10)を葉機能モデル (leaf action model, LAM) とよぶ。モデルとしては作物生産上、もう一つの重要な機能である炭酸同化作用を同時に

取り扱ってはじめて完全なものとなる<sup>16)17)</sup>が、ここでの主題からは少しはずれるので省略した。

## 3. 群落による水の交換

作物生産上、より重要なのは生態レベル、即ち群落の機能である。それに対しては2つの異ったアプローチがとられてきた。

### 3.1. Whole canopy concept とその拡張

すでに述べたようにポテンシャル蒸発を与える組合せ法の式は葉面に限らず植表面に対しても成り立つ。むしろ、歴史的には Penman は最初この考え方を水面や植表面に対して提出した<sup>10)</sup>。Penman はさらにポテンシャル蒸発以下の場合を扱うために、半経験的にポテンシャル蒸発の式を拡張した<sup>11)</sup>。さらに Monteith は群落全体 (whole canopy) を一枚の葉と類推的に考えることにより、群落蒸発の取り扱いに一定の理論的根拠を与えた<sup>12)</sup>。

植被全体を一枚の大きな葉とみなすと、直ちに植被全体に対しても(5-a)式の成立することがわかる。但し、この場合  $E$  は単位土地面積当りのフラックスとなり、葉面境界層抵抗の代りに植被面境界層抵抗を用いなければならない。それと同時に  $r_L$  も  $r_c = r_L / LAI$  (片面気孔植物)、又は  $r_c = r_L / (2LAI)$  (両面気孔植物) で定義される植被抵抗 (canopy resistance,  $r_c$ ,  $sm^{-1}$ ) で置きかえられる。ここで葉面に相当する群落の能動面は対数分布を外挿して風速がゼロとなる面と仮定されている。

以上が whole canopy concept の骨子<sup>12)</sup>であるが、土壌水分がある程度豊富な特定の群落に対しては  $r_c$  の推定が比較的容易なので実用上の有用性は大きい。しかし、蒸発要求にみあう程充分な水が土壌から供給されず気孔がある程度閉じてくるとは  $r_c$  の値を簡単に与えることはできなくなる。

この問題を解決する一つの方法は式(5-a)のみならず(9)並びに(10)が群落に対してもなり立つと考えることである。もち論、植物体の透水抵抗も植被に対して定義しなすねばならない。こうするとこれら3つの式から個葉の場合と全く同様に、環境条件とシステムパラメーターに応じた植被抵抗、植被水ポテンシャル並びに群落蒸散率が決定できる。これが whole canopy concept を拡張した群落機能モデルであり、ここへ到った道筋はポテンシャル蒸散式から出発して LAM へ到った個葉の場合と全く同様である。

### 3.2. 層別モデル

(1) **地上部植被の層別化** 植物群落の水交換に対する第2のアプローチは植被を垂直方向に密度もその配置の

仕方も変化する葉の層の集りとみなすことである。植被をこのように葉層の集りとして捉えることは whole canopy concept のもつ簡明さを失うことになるが、その物理的難点<sup>18)</sup>を除き我々が実際に経験する群落の実態をより忠実に反映するものといえよう。群落のこのような捉え方は門司・佐伯<sup>19)</sup>の群落光合成理論において初めて導入され多大の成果を収めてきた。

葉層の集りとみなした群落をそこでは垂直方向にも均質とみなせるようないくつもの薄い水平な層に切ると、この各層は既に述べた個葉と全く同様に取り扱うことができる。いいかえればこれら各層の機能はその環境が与えられれば LAM (式5-a, 9, 10) から決定できる。群落全体の環境 (SPAC の境界条件) から群落内の環境を決定するモデルを群落環境モデル (crop-environment model, CEM) とよべば群落の機能は

環境条件→CEM→LAM→群落機能  
のように決定される。即ち、群落機能モデル (crop action model, CAM) はCEMとLAMを結合したものに他ならない。

その典型的な例は門司・佐伯にはじまり、Duncan<sup>20)</sup>によって完成された光環境—群落同化モデルにみることができる。そこでは植被面での光フラックス密度 (環境条件) と群落の幾何学的構造ならびに葉の光学的特性 (システムパラメーター) から群落内光環境 (CEM に相当) が決定される。この群落内光環境を入力として光—同化関係 (LAM に相当) から群落の機能である層別の炭酸ガス吸収率 (同化速度) が計算される。

LAM に必要な群落内環境条件は風速、純放射、気温、湿度である。このうち風速は葉面積の垂直分布をパラメーターとして指数モデルから比較的簡単にもとめることができる。しかし、他の3つは簡単ではない。いずれもLAMの出力である葉温に依存するからである。即ちCEM→LAM という一方的な情報の流れではなく LAM から CEM へのフィードバックループが存在する。これは LAM と CEM を連立させて解くことを意味し、ほう大な計算を要する。しかし気温、湿度の垂直方向の変化は比較的小さい。またその変化の程度では蒸散への影響は少ない。従って、第一近似としてはこの2つの垂直変化は無視できる。一方、純放射の垂直変化は大きい。しかし群落内二層間の正味の長波放射交換は非常に小さいので、純放射の垂直分布は殆んど短波放射の垂直分布によってきまる。これは Duncan のモデルから計算できる。

それ故、CEM の内容としては風速ならびに放射の垂直分布のみとなり、これを LAM と組み合わせることによりここに層別化にもとづいた群落機能モデル<sup>21)</sup>が得られたことになる。

(2) 根圏層の層別化 以上でなお残された問題は根圏層のとり扱いである。LAM で導入された“平均的”な土壌水分ポテンシャル  $\psi_s$  は他の環境条件と違ってどこで測定しどのように平均すれば求められるのかが明らかでなかった。根系ならびに土壌水分ポテンシャルの垂直分布を考慮すると次のようにとり扱うことができる<sup>22)</sup>。

いま根圏土層を厚さ  $L(J)$  cm の水平な  $N_s$  個の層に分ければ各層の根系密度  $D(J)$  cm<sup>-1</sup> は  $\sum_1^{N_s} \{D(J) \times L(J)\} = 1$  で定義される。1 は  $N_p$  個の層の  $J$  番目の層を意味する。各層の土壌水分ポテンシャルを  $\psi_s(J)$  cm とすれば“有効”土壌水分ポテンシャル  $\psi_s$  cm は次のように定義される：

$$\psi_s = \sum_1^{N_s} \{\psi_s(J) \times D(J) \times L(J)\} \quad (11)$$

故に、地上部各層の蒸散率  $E(I)$  cm hr<sup>-1</sup> は(9)式の  $\psi_s$  を  $\bar{\psi}_s$  でおゆかえた次式から得られる：

$$E(I) = \{\bar{\psi}_s - \psi_L(I)\} / r_p \quad (9-a)$$

地上部も  $I=1$  から  $N_c$  にまで層別化されている。これに対応して根圏各層での吸水率 (cm hr<sup>-1</sup>) は次式で与えられる：

$$E_r(J) = \frac{\{\psi_s(J) - \bar{\psi}_L\} \times D(J) \times L(J)}{r_p} \quad (12)$$

ここで  $\bar{\psi}_L$  は

$$\bar{\psi}_L = \sum_1^{N_c} \{\psi_L(I) \times E(I)\} / \sum_1^{N_c} E(I) \quad (13)$$

で定義される“有効”葉ポテンシャルである。

初期条件として土壌水分含量の分布とそれに対応したポテンシャルの分布並びに  $D(J)$  が与えられると(11)式より  $\bar{\psi}_s$  が計算される。これを他の環境条件並びにシステムパラメーターとともに、式(9)の代りに (9-a) を用いたCAMに入力として与えると、各層の  $\psi_L(I)$  と  $E(I)$  が得られるので(13)式から  $\bar{\psi}_L$  がもとまる。これを(12)式に与えると  $E_r(J)$  が計算される。これから土壌水分含量の時間的変化が計算できるので次の時刻に対する土壌水分含量、従って  $\psi_s(J)$  が得られる。この  $\psi_s(J)$  とこの時刻の気象条件を入力として与え前述の計算をくり返す。

このモデルを用いて Van Bavel & Ahmed<sup>22)</sup> は一例として、十分に発達した (LAI=3.5) ソルガム群落の水消費のようすが20日間の無降水期間中、どのように変化するかを数値的に調べた。その結果、ソルガムは表層の大部分の水を急速に消費し、その後は根圏下層の水とそれ以下の層から上向きに流れる水とを利用した。この上向きの流れは20日間では計4.5cmに達し、これはこの期間の蒸発散量14.4cmの約30%に相当した。蒸散率ははじ

めの3日間程ほぼ一定でその後単調に減少したが、土壌面蒸発は終始一定であった。

最近、土壌水の運動を蒸発散との関連においてとらえ、それによっていわゆる“土壌水分定数”を再定義しようとする試みがなされるようになってきた<sup>23)</sup>。Van Barel & Ahmed のモデル<sup>22)</sup>はそのような試みに対して一つの有力な方法を与えるものといえよう。例えば圃場含水量を「土面蒸発を抑えた条件下での植生の蒸散率と根圏土層から下方への排水率が等しくなった時の根圏土層の水分状態<sup>24)</sup>」と動的に定義し得たとしても実際にこれをもとめるのは容易ではない。実測のみに頼れば無数といってもよいほどの測定を行なわなければならないからである。しかし、上述のモデルを用いれば対象とする土壌の物性ならびに植生の特性に応じて、任意の環境下の圃場含水量を推定することができる。

またこのモデルは従来、それを定めるにあたって土壌の物性値に重点がおかれてきた“土壌水分定数”において植物側の要因の果す役割をより適切に評価する途を開いた。例えば根の吸水が停止する永久しおれ点は作物・土壌の如何にかかわらず約  $-15\text{bar}$  であるとされてきた<sup>25)</sup>が Van Bavel & Ahmed の結果ではソルガムの吸水は根圏の  $\psi_s$  が  $-21\text{bar}$  でもなお続いていた<sup>22)</sup>。しかも、この値は土壌の水分保持・輸送特性よりも植物の機能、特に気孔の水分生理特性に大きく支配されていることが明らかにされた<sup>22)</sup>。永久しおれ点が土壌の物性値よりも植物の特性値をより反映するものであるというこの結果は極めて重要である。それはすでに20年も前に Slatyer<sup>26)</sup> が実験的に認めたところであった。しかし、その後の多数の研究は前述のような永久しおれ点の定義<sup>25)</sup>を導くにいたった。私はいま、このように相反する結果が得られた原因を明らかにすることができないが、SPAC の認識の有無に最大の原因があるのではないかと考えている。

#### 4 結 語

植物による水交換(吸水, 輸送, 排出)機能を取り扱うために、SPAC 内に生じる様々な物理的、生理的過程を総合化する一つの方法(数値モデル化)を解説した。そしてこの方法に基づいて植物の水分状態ならびに水交換率はまず大気蒸発要求によって大わくが決定され、それが植物の水分生理特性値を介して土壌の水分状態の修正を受けることを明らかにした。また、土壌水分定数を例にとって耕地の水循環における植物要因の役割が従来考えられてきた以上に重要であり得ることを指摘した。

しかし、ここでとり上げたモデルの含むシステムパラ

メーター(特性値)は通常一日以内の短い時間においてしか系を特徴づけることはできない。それは植物群落が日々生長し変化していくからである。即ち、群落の特性値は遺伝的に定められた aging のプログラムに従うだけでなく、環境に左右される群落の機能に応じて変化していくからである。例えば乾燥条件下で生育すると根系の分布は浅くなって来る。また、地上部の発達が相対的によく制され、葉はいわゆる乾性葉の特徴を帯びてくる。いいかえれば、特性値はもはや定数ではなく、系の状態に応じて変化する状態変数とみなさねばならない。自然の実態にそり近いのは、また作物生産上より重要なのはむしろこのような場面であり、その解決は今後に残された大きな課題である。そして、この問題の進展には本稿では殆んどふれなかった“植物-水関係”の生理学的側面に対する我々の理解の深化が重要な鍵となるように思われる。こうして、“植物-水関係”の環境的側面と生理的側面の相互深化と統一化が進む時、それは他の環境要因の評価をも組み込んで physical & physiological crop ecology ともいべき新しい分野を形成していくであろう。

#### 文 献

- 1) Beggs, J. and Turner, N. C. 1976. *Advances in agronomy*, 28 : 161-127.
- 2) Boyer, J. S. and McPherson, H. G. 1975. *Advances in agronomy*, 27 : 1-23.
- 3) Gardner, W. R. 1960. *Soil Sci.*, 89 : 63-67.
- 4) Philip, J. R. 1966. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 17 : 245-268.
- 5) Slatyer, R. O. 1967. *Plant-Water Relationships*. Academic Press, New York.
- 6) 欠吹万寿, 宮川秀夫, 石橋惇. 1970. *農業気象*, 26 : 65-70.
- 7) Thom, A. S. 1968. *Quart. J. Met. Soc.*, 94 : 44-55.
- 8) Mvrray, F. W. 1967. *J. Appl. Meteorol.* 6 : 203-204.
- 9) List, R. J. 1966. *Smithsonian Meteorological Tables*, 6th rev. ed. Publication 4014, Smithsonian Institution, Washington, D. C.
- 10) Penman, H. L. 1948. *Proc. Roy. Soc. London*, A 193 : 120-146.
- 11) Penman, H. L. 1956. *Trans. Am. Geophys. Union*, 37 : 43-50.
- 12) Monteith, J. L. 1965. *State and movement of water in living organisms*, Symp. 19, Soc. Exp Biol, Cambridge Univ. Press.

- 13) Van Bavel, C. H. M. 1966. Water Rater, Res., 2 : 455-467.
- 14) Newman, E. I. 1969. J. Appl. Ecology, 16 : 1-12.
- 15) Boyer, J. S. 1971. Crop Science, 11 : 403-407.
- 16) Van Bavel, C. H. M., DeMichele, D. W., and Ahmed, J. 1973. Texas Agricultura Experiment Station, Misc. Publ, 1078.
- 17) 高見晋一. 1977. 農業気象, 32 : 209-216.
- 18) Tanner, C. B., und Fuehs, M. 1968. J. Geophys. Res., 73 : 1299-1303.
- 19) Monsi, S., und Saeki, T. 1953. Jap. J. Bot., 14 : 22-52.
- 20) Duncan, W. G, Loomis, R. S., Williams, W.A., and Hanau, R. 1967. Hilgardia, 38 : 181-205.
- 21) Van Bavel, C. H. M. 1974. Oecol. Plant., 9 : 89-109.
- 22) Van Bavel, C. H. M., and Ahmed, J. 1976. Ecol. Modelling, 2 : 189-212.
- 23) 岩田進午. 1966. 農技研報 B16 : 149-176.
- 24) 伊藤実. 1969. 土壌物理 (山崎不二夫監修), p. 93, 養賢堂, 東京.
- 25) 八幡敏雄. 1975. 土壌の物理, p. 68. 東京大出版会, 東京.
- 26) Slatyer, R. O. 1957. Bot. Rev., 23 : 586-636.

$a$	bar <sup>-1</sup>	気孔開閉の鋭敏度
$r_{cu}$	sm <sup>-1</sup>	クチクラ抵抗
$r_p$	bar sm <sup>-2</sup> g <sup>-1</sup> ,hr*	植物体の透水抵抗
$r_{so}$	bar sm <sup>-2</sup> g <sup>-1</sup>	根圏土層の透水抵抗
$LAI$	m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup>	葉面積指数
$L(J)$	cm*	$N_s$ 個に分けた時の $J$ 番目の根圏層の厚さ
$D(J)$	cm <sup>-1</sup> *	$J$ 層の根系密度
$S$	Wm <sup>-2</sup>	短波放射フラックス密度(日射量)
$L_d$	//	下向き長波放射(大気放射)
$L_u$	//	上向き長波放射
$R_t$	Wm <sup>-2</sup>	全放射 (=βS+L <sub>d</sub> +L <sub>u</sub> )
$L_L$	Wm <sup>-2</sup>	葉からの長波放射
$H$	Wm <sup>-2</sup>	葉による対流熱交換量
$B$	Wm <sup>-2</sup>	蒸発体の貯留熱
$E_0$	gm <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	可能(ポテンシャル)蒸発(散)率
$E$	gm <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	蒸発(散)率
$E(t)$	cmhr <sup>-1</sup> *	地上部の $I$ 番目の層の蒸散率
$E(J_r)$	cmhr <sup>-1</sup> *	$J$ 層の吸水率
$U_a$	ms <sup>-1</sup>	境界層外の風速(主流速)
$d$	m	葉面境界層の厚さ
$r_a$	ms <sup>-1</sup>	葉面境界層抵抗
$T_a$	°C	気温
$T_L$	°C	葉温
$e_L$	gm <sup>-2</sup>	大気の水蒸気濃度(絶対湿度)
$d_a$	//	大気の飽差 (=f(T <sub>a</sub> )-e <sub>a</sub> )
$e_0$	//	葉面の水蒸気濃度
$e_L$	m	葉内蒸発面の水蒸気濃度
$\psi_s, \bar{\psi}_s^*$	bar, cm*	根圏土層の平均的な(有効な)水ポテンシャル
$\psi_s(J)$	cm*	$J$ 層の水ポテンシャル
$\psi_L, \bar{\psi}_L^*$	bar, cm*	葉の“有効な”水ポテンシャル
$\psi_L(I)$	cm*	地上部層の水ポテンシャル
$\psi_{pc}$	bar	根の表面の水ポテンシャル
$r_L$	sm <sup>-1</sup>	表皮抵抗
$r_s$	//	気孔抵抗
$r_c$	//	植被抵抗

付表 記号の定義と単位

記号	単位	定義
$\lambda$	Jg <sup>-1</sup>	蒸発の潜熱 (=2442)
$C_v$	Jm <sup>-3</sup> C <sup>-1</sup>	空気の容積熱容量 (=1005)
$\sigma$	Wm <sup>-2</sup> K <sup>-4</sup>	ステファン・ボルツマン定数
$f(T)$	gm <sup>-3</sup>	温度 $T$ での飽和水蒸気濃度
$\Delta$	gm <sup>-3</sup> C <sup>-3</sup>	$T_a, T_L$ での $df/dT$
$\alpha$	—	補助変数 (=Δλ/C <sub>v</sub> )
$\beta$	—	葉の短波放射の吸収率
$e$	—	葉の長波(赤外)放射の射出率
$L$	m	葉の長さ
$r_{min}$	sm <sup>-1</sup>	$\psi_L=0$ での $r_L$

注: 単位は kg の代わりに g を用いた他は SI システムによった。但し, 3.2.(2)では実用場面との対応上から実用的単位(\*)を用いた。