

作物葉の総光合成と純光合成における同化細胞層 CO₂移動に関する理論的一考察

小森友明・池本良子
(金沢大学工学部土木建設工学科)

An Analytical Investigation for the CO₂ Mass Transfer of the Assimilation Cell Phase in Gross and Net Photosynthesis Processes of the Crop Leaf

Tomoaki KOMORI and Ryoko IKEMOTO

(Department of Civil Engineering, Kanazawa University, Kanazawa, 920-8667 Japan)

Abstract

The CO₂ mass transfer problem of the assimilation cell phase of the crop leaf in the gross photosynthesis process was solved by the use of analytical procedures for net photosynthesis in the previous investigation (Komori and Ikemoto, 1999).

The solutions were applied to evaluate the CO₂ gross mass transfer coefficient k_{L0} , the gross photosynthetic reaction rate constant k_{10} and the CO₂ concentration profile $\hat{C}_A(z,t)$ in the assimilation cell phase with a constant respiration rate k_0 for the case of rice. The summary is as follows:

1) Exact solutions for $\hat{C}_A(z,t)$, the CO₂ flux N_{A0} , k_{L0} and the gross photosynthetic rate R_{AT0} are simplified to Eq. (13) through Eq. (16). These approximate solutions are available to obtain the relation of the CO₂ mass transfer mechanism between the gross and the net photosynthesis in the assimilation cell phase.

2) Equation (22) or Eq. (39) gives the correlation of the gross and the net photosynthesis with the CO₂ mass transfer rate. Equation (22) suggests that k_0 has no influence on the gas phase CO₂ mass transfer coefficient k_G and for the over-all CO₂ mass transfer coefficient, Eq. (39) provides Eq. (40). Moreover, Eqs. (22) and (39) indicate that the graphical method (Komori and Ikemoto, 1999) is appropriate for estimation of k_L and k_G .

3) Figure 3, generated from Eq. (22) or Eq. (39), shows the relationship between k_{10} and the net photosynthetic reaction rate constant k_1 , and is also the graphical method to estimate k_{10} from the net photosynthetic rate R_{AT} and k_0 . Following the analytical discussion of Eq. (21) through Eq. (29) the $k_{10}-R_{AT}$ curve in Fig. 3, shows that for assimilation of the crop leaf, the practical gross photosynthesis is biophysically different from the substantial net photosynthesis.

4) In order to quantitatively evaluate the characteristics of the photosynthetic reaction, the assimilation cell effectiveness factor E_{j0} (Bird *et al.*, 1960; Ohtake, 1963), defined by Eq. (50), was introduced. The E_{j0} curve in Fig. 9 indicates the equilibrium point, $k_{Gb}=k_{Gs}$, the transition point, $k_L=Hk_G$ for the CO₂ mass transfer resistance and the terminal point of R_{ATmax} at the maximum R_{AT} in the region of $0 \leq R_{AT} \leq R_{ATmax}$. In addition, E_{j0} suggests that the photosynthetic reaction is very fast and can be performed near the surface of the assimilation cell phase.

Key words: Gross photosynthesis, CO₂ mass transfer coefficient, Film thickness of the CO₂ diffusion resistance, Assimilation cell effectiveness factor.

キーワード: 総光合成, CO₂移動係数, CO₂拡散抵抗境膜厚み, 同化細胞層有効係数

1. 緒 言

作物葉の光合成は総光合成と純光合成に区別されるが、これら2つのCO₂移動機構を理論的に明確にし、両者の相似点と相違点を機構のうえから論理的に説明した報告はほとんど見当たらない。

一般に定義上で言われる総光合成は、純光合成速度に呼吸速度(とくに「暗呼吸」)を加算した形で純光合成と区別されているが、純光合成速度と総光合成速度との接点は明らかではなく、実際の光合成過程で実測が可能な純光合成速度をもって「光合成現象」の説明に代えることがしばしば試みられる。

しかし、一つの光合成系において「質量保存の法則」を踏まえると、両者の間には物理的に厳然としたCO₂移動機構上、あるいは現象上の違いは明らかである一方で、相互に相関をもつとしてよいことから、本報では総光合成における作物葉のCO₂移動について理論解を導き、既報(Komori and Ikemoto, 1999)の純光合成速度に関する解析結果と比較して、両者の相似点と相違点を理論的に検討することとした。

2. 理 論

気相側CO₂移動抵抗を構成する「葉面CO₂濃度境界層」と「通気細胞層」では「光合成反応」も「呼吸反応」もないので、同化細胞層側の純光合成速度に釣り合うCO₂移動が維持され、そこでは2つの光合成機構の違いはなく、現象的にもとくに差異があるとは考え難い。

しかし、同化細胞層では上述の2つの反応が平行して起こることから、総光合成における同層でのCO₂移動は純光合成におけるそれとは根本的に異なる。

したがって、総光合成における系内のCO₂移動の解析は同化細胞層側のみがその取り扱いの対象となる。

さて、本報は2つの光合成におけるCO₂移動形態を明確にするのが目的なので、既に取り扱われている純光合成速度に関する一連の理論解(Komori and Ikemoto, 1999)との比較を前提に、ここでも対称葉(もしくは「遮断葉」)について理論的な取り扱いを試みるが、解析にあたり次のような仮定を設定する。

(1) 純光合成速度の解析にあたって設定された既報(Komori and Ikemoto, 1999)の諸仮定は、この場合も同様に設定される。ただし、前報の「正味光合成反応」

は「純光合成反応」に読み替える。

(2) 同化細胞層内では、呼吸によりCO₂が一様、かつ一定量 k_0 [mol/(m³・s)]で発生、呼吸反応は擬0次反応で近似できる。

(3) 総光合成系におけるCO₂移動機構は純光合成の場合と同様に「浸透-2重境膜拡散モデル」に従うとし、同化細胞層内CO₂拡散問題としての境界条件と初期条件は純光合成問題のそれらと同じに設定される。

以上の各項に基づき、純光合成における任意の時間 t での系内CO₂濃度分布モデルを描くとFig. 1のように図示され、同化細胞層のCO₂拡散方程式、境界条件、初期条件は

$$\frac{\partial \phi_{A0}}{\partial \tau} = \frac{\partial^2 \phi_{A0}}{\partial \xi^2} - \gamma_0^2 \phi_{A0} + k^* \quad (1)$$

$$\phi_{A0} = 1 \quad (\xi = 1) \quad (2)$$

$$\frac{\partial \phi_{A0}}{\partial \xi} = 0 \quad (\xi = 0) \quad (3)$$

$$\phi_{A0} = 0 \quad (\tau = 0) \quad (4)$$

ただし、(1)~(4)式の各無次元変数は次のようである。

$$\phi_{A0} = \frac{\hat{C}_A - C_{A0}}{\Delta \hat{C}_{Ai}}, \quad \xi = \frac{z}{l}, \quad \tau = \frac{D_A t}{l^2}, \quad \gamma_0^2 = \frac{k_{10} l^2}{D_A},$$

$$k^* = \frac{k_0 l^2}{D_A \Delta \hat{C}_{Ai}}, \quad \Delta \hat{C}_{Ai} = \hat{C}_{Ai} - C_{A0} \quad (5)$$

ここで、 \hat{C}_A , \hat{C}_{Ai} は[mol/m³]は呼吸速度 k_0 による

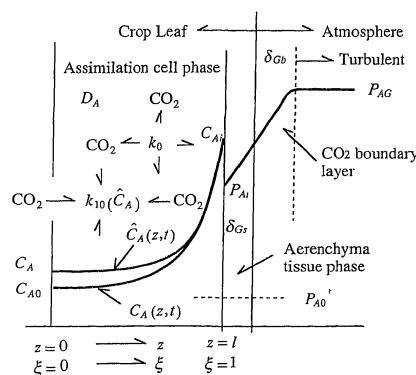


Fig. 1. Schematic representation of CO₂ concentration profiles within the crop leaf for gross and net photosynthesis (for the case of a symmetric tissue leaf).

CO₂ 発生量を含む同化細胞層, 通気~同化細胞層界面の CO₂ 濃度, D_A [m²/s] は同層の CO₂ 拡散係数, t [s] は時間, l と z [m] は同化細胞層片側厚みとその中心からの距離, k_{10} [1/s] は総光合成反応速度定数, C_{A0} [mol/m³] は CO₂ 補償点 P_{A0}^* [Pa] における同化細胞層の CO₂ 平衡濃度で, Henry の法則によりそれぞれ次のように与えられる。

$$\hat{P}_{Ai} = H\hat{C}_{Ai}, \quad P_{A0}^* = HC_{A0} \quad (H: \text{Henry 定数}) \quad (6)$$

ただし, \hat{P}_{Ai} [Pa] は \hat{C}_{Ai} と平衡な通気~同化細胞層界面における通気細胞層側 CO₂ 分圧である。

(2)~(4) 式を満足する $\phi_{A0}(\xi, \tau)$ の一般解は,

$$\begin{aligned} \phi_{A0}(\xi, \tau) = & \frac{k^*}{\gamma_0^2} + \left(1 - \frac{k^*}{\gamma_0^2}\right) \frac{\cosh \gamma_0 \xi}{\cosh \gamma_0} \\ & - \frac{4}{\pi} \sum_{n=0}^{\infty} \frac{(-1)^n}{(2n+1)} F_n(\tau) \cos \frac{2n+1}{2} \pi \xi \end{aligned} \quad (7)$$

総光合成における同化細胞層への CO₂ 移動流束 (= 吸収量) $N_{A0}(t)$ [mol/(m²·s)] は次式で同層の総光合成 CO₂ 移動係数 $k_{L0}(t)$ [m/s] を定義して

$$\begin{aligned} N_{A0}(t) = D_A \frac{\partial \hat{C}_A}{\partial z} \Big|_{z=l} &= \frac{D_A \Delta \hat{C}_{Ai}}{l} \frac{\partial \phi_{A0}}{\partial \xi} \Big|_{\xi=1} \\ &= k_{L0}(t) \Delta \hat{C}_{Ai} [\phi_{A0}(1, \tau) - \phi_{A0}(0, \tau)] \end{aligned} \quad (8)$$

$$\begin{aligned} N_{A0}(t) = N_{A0}(\tau) &= \frac{D_A \Delta \hat{C}_{Ai}}{l} \left[\left(1 - \frac{k^*}{\gamma_0^2}\right) \gamma_0 \tanh \gamma_0 \right. \\ & \left. + 2 \sum_{n=0}^{\infty} F_n(\tau) \right] \end{aligned} \quad (9)$$

$$\begin{aligned} k_{L0}(t) = k_{L0}(\tau) &\approx \frac{D_A}{l} \left\{ \gamma_0 \tanh \gamma_0 + \frac{2\gamma_0^2}{(\gamma_0^2 - k^*)} \right. \\ & \left. \times \sum_{n=0}^{\infty} \left[1 - 2 \frac{(-1)^n}{(2n+1)\pi} \gamma_0 \tanh \gamma_0 \right] F_n(\tau) \right\} \end{aligned} \quad (10)$$

また, 総光合成速度 $R_{A70}(t)$ (= $R_{A70}(\tau)$) [mol/m²·s) は

$$\begin{aligned} R_{A70}(t) &= \frac{D_A \Delta \hat{C}_{Ai}}{l} \gamma_0^2 \int_0^1 \phi_{A0}(\xi, \tau) d\xi \\ &= \frac{D_A \Delta \hat{C}_{Ai}}{l} \left[k^* + \left(1 - \frac{k^*}{\gamma_0^2}\right) \gamma_0 \tanh \gamma_0 \right. \\ & \left. - \frac{8\gamma_0^2}{\pi^2} \sum_{n=0}^{\infty} \frac{F_n(\tau)}{(2n+1)^2} \right] \end{aligned} \quad (11)$$

$$\begin{aligned} F_n(\tau) = & \frac{[(2n+1)^2 \pi^2 + 4k^*]}{[(2n+1)^2 \pi^2 + 4\gamma_0^2]} \exp \left\{ - \left[\left(\frac{2n+1}{2} \pi \right)^2 \right. \right. \\ & \left. \left. + \gamma_0^2 \right] \tau \right\} \end{aligned} \quad (12)$$

が得られるが, 特別の場合として (7), (9), (10), (11) 式に $k^*=0$ を代入すると, それらの各式はいずれも純

光合成の場合の解となる。

さて, 既報 (Komori and Ikemoto, 1999) のごとく, D_A が CO₂-H₂O 系の値で近似でき, かつ l が小さいとき, 上式の各式の非定常項 $F_n(\tau)$ は無視できるので, (7), (9), (10), (11) 式は擬定常化が許されて

$$\phi_{A0}(\xi, \tau) \approx \phi_{A0}(\xi) = \frac{k^*}{\gamma_0^2} + \left(1 - \frac{k^*}{\gamma_0^2}\right) \frac{\cosh \gamma_0 \xi}{\cosh \gamma_0} \quad (13)$$

$$N_{A0}(\tau) = N_{A0} = \frac{D_A \Delta \hat{C}_{Ai}}{l} \left(1 - \frac{k^*}{\gamma_0^2}\right) \gamma_0 \tanh \gamma_0 \quad (14)$$

$$k_{L0}(\tau) \approx k_{L0} = \frac{D_A}{l} \gamma_0 \tanh \gamma_0 \quad (15)$$

$$\begin{aligned} R_{A70}(\tau) \approx R_{A70} &= \frac{D_A \Delta \hat{C}_{Ai}}{l} \left[k^* + \left(1 - \frac{k^*}{\gamma_0^2}\right) \right. \\ & \left. \times \gamma_0 \tanh \gamma_0 \right] \end{aligned} \quad (16)$$

ここで, (14) 式と (16) 式を比較すると $N_{A0} < R_{A70}$ で, 純光合成の場合の CO₂ 移動流束 N_A と純光合成速度 R_{AT} との等値, $N_A = R_{AT}$ は成立しない。

そこで, 総光合成と純光合成とがどのような関係で継るかを理論的に裏付けるため, 同化細胞層内の反応物質収支を考えることにする。

いま, 総光合成と純光合成におけるそれぞれの拡散方程式において, 成立する同化細胞層局所の反応物質収支は微分表示として

$$k_{10}(\hat{C}_A - C_{A0}) - k_0 = k_1(C_A - C_{A0}) \quad (17)$$

同化細胞層内の全反応物質収支は, (17) 式の両辺を $z=0 \sim z=l$ まで z について積分すれば, 純光合成では $\gamma^2 = k_1 l^2 / D_A$, $\Delta C_{Ai} = C_{Ai} - C_{A0}$ として

$$\begin{aligned} & \frac{D_A \Delta \hat{C}_{Ai}}{l} \left[\gamma_0^2 \int_0^1 \phi_{A0} d\xi - k^* \int_0^1 d\xi \right] \\ &= \frac{D_A \Delta C_{Ai}}{l} \gamma^2 \int_0^1 \phi_A d\xi \end{aligned} \quad (18)$$

あるいは, R_{AT} [mol/(m²·s)] を純光合成速度とすると

$$\begin{aligned} R_{A70} - k_0 l &= \frac{D_A \Delta \hat{C}_{Ai}}{l} \left(1 - \frac{k^*}{\gamma_0^2}\right) \gamma_0 \tanh \gamma_0 \\ &= \frac{D_A \Delta C_{Ai}}{l} \gamma \tanh \gamma = R_{AT} \end{aligned} \quad (19)$$

ただし, k_1 [1/s] は同化細胞層内純光合成反応速度定数で, C_{Ai} [mol/m³] は通気~同化細胞層界面における純光合成の同化細胞層側 CO₂ 濃度で, 通気細胞層側 CO₂ 分圧 P_{Ai} [Pa] と Henry の法則で与えられる。

(19) 式は $N_{A0} = N_A$ を意味し, 気相側 (葉面 CO₂ 濃度境界層+通気細胞層) との CO₂ 物質収支を考えると, P_{AG} [Pa] を大気側 CO₂ 分圧 (=濃度), k_G [mol/(m²·

s・Pa)] を気相側複合 CO₂ 移動係数 (Komori and Ike-
moto, 1999) として、

$$N_{A0} = N_A = k_G(P_{AG} - P_{Ai}) = R_{AT} \quad (20)$$

ところで、(19) 式の $\Delta \hat{C}_{Ai}$ は前出の各式では不明である。そこで、(13) 式と (13) で $k^* = 0$, $\gamma_0 \rightarrow \gamma$ とおいた純光合成の場合の CO₂ 濃度分布解 $\phi_A(\xi)$ において、 $\xi = 1$ のときの両者の比をとると

$$\frac{\phi_{A0}(1)}{\phi_{A0}(1)_{k^*=0}} = \frac{\phi_{A0}(1)}{\phi_A(1)} = \frac{\Delta \hat{C}_{Ai}}{\Delta C_{Ai}} = 1 \quad \therefore \hat{C}_{Ai} = C_{Ai} \quad (21)$$

すなわち $\Delta \hat{C}_{Ai} = \Delta C_{Ai}$ なので (19) 式は次式

$$\left(\gamma_0 - \frac{k^*}{\gamma_0}\right) \tanh \gamma_0 = \gamma \tanh \gamma \quad (22)$$

となり、 γ_0 と γ の関係が得られる。そして、通常は $k_{10} > k_1$ で $\gamma_0 > \gamma$ だから $\gamma > 3$ のとき (22) 式は以下のように簡略化されて、 γ から γ_0 を求めることができる。

$$\gamma_0 = \frac{\gamma}{2} \left(1 + \sqrt{1 + \frac{4k^*}{\gamma^2}}\right) \quad (\gamma > 3) \quad (23)$$

以上はいずれも純光合成速度 $R_{AT} > 0$ の領域であるが、 $R_{AT} = 0$ もしくは $R_{AT} \rightarrow 0$ の場合、総光合成における同化細胞層 CO₂ 濃度 $\hat{C}_A(\xi)$ には、呼吸反応速度 k_0 による CO₂ 発生の影響が徐々に現れて、 $0 \leq \xi \leq 1$ において $\hat{C}_A(\xi) > C_A(\xi)$ 。もちろん、 $R_{AT} = 0$ では $R_{AT0} > 0$ で 2 つの光合成が全く異なることを示す。

差し当たり、2 つの光合成を理論的に明確にするため、 $R_{AT} \rightarrow 0$ (もしくは $R_{AT} = 0$) のときの同化細胞層 CO₂ 濃度分布特性を比べるが、 $R_{AT} \rightarrow 0$ は $\gamma \rightarrow 0$ であるから、(22)、(23) 式の関係は

$$\left(\gamma_0 - \frac{k^*}{\gamma_0}\right) \tanh \gamma_0 = \lim_{\gamma \rightarrow 0} \gamma \tanh \gamma \approx \gamma^2 \rightarrow 0 \quad (24)$$

$$\gamma_0 \approx \lim_{\gamma \rightarrow 0} \frac{1}{2} \left(\gamma^2 + \sqrt{\gamma^4 + 4k^*}\right) \rightarrow \sqrt{k^*}, \quad \therefore \gamma_0 \neq 0 \quad (25)$$

そして、純光合成の場合は

$$\lim_{R_{AT} \rightarrow 0} \frac{d\phi_A}{d\xi} = \gamma \tanh \gamma \xi \approx \gamma^2 \xi \rightarrow 0, \quad \therefore C_A(\xi) \rightarrow C_{A0} \quad (26)$$

となり、層内は ξ に無関係に $C_A(\xi) = C_{A0}$ で一定であることを示す。(26) 式の結果は層内の CO₂ 濃度分布が一様で濃度勾配がないことを意味するが、前出の仮定のごとく、呼吸速度が層内一様一定としているから、総光合成の場合も $R_{AT} = 0$ では層内 CO₂ 濃度分布が一様でなければならない。すなわち

$$\lim_{R_{AT} \rightarrow 0} \frac{d\phi_{A0}}{d\xi} = \left(1 - \frac{k^*}{\gamma_0^2}\right) \gamma_0 \tanh \gamma_0 \xi \rightarrow 0, \quad \therefore \frac{k^*}{\gamma_0^2} = 1 \quad (27)$$

(27) 式は (25) 式と等値であるが、 $\gamma_0^2 = k^*$ のときの呼吸反応発生相当 CO₂ 濃度を $\hat{C}_A(\xi) = C_{AR}(\xi)$ とすると

$$\lim_{\gamma_0^2 \rightarrow k^*} \phi_{A0}(\xi) \rightarrow 1, \quad \therefore C_{Ai} \rightarrow C_{AR}(\xi) = \text{const.} \quad (28)$$

$$\frac{k^*}{\gamma_0^2} = \frac{k_0}{k_{10} \Delta C_{AR}} = 1, \quad k^* = \frac{k_0 l^2}{D_A \Delta C_{AR}},$$

$$\Delta C_{AR} = C_{AR}(\xi) - C_{A0} \quad (29)$$

ここで、(22)~(29) 式の結果を要約すると

(1) $R_{AT} \rightarrow 0$, もしくは $R_{AT} = 0$ は、純光合成にあっては $\gamma (= k_1) \rightarrow 0$, 総光合成にあっては反応釣り合い項: $(1 - k^*/\gamma_0^2) \rightarrow 0$ となることで、2 つの光合成の物理的意味は全く異なる。

(2) $0 \leq R_{AT} \leq R_{AT\text{max}}$ ($R_{AT\text{max}}$: R_{AT} 最大値) において実質的に営まれるのは総光合成であるから、物理的には R_{AT0} , $\hat{C}_A(\xi)$ は実質的、 R_{AT} , $C_A(\xi)$ は見掛け上の意義を持つが、前者は潜在的であるため実測不可能、後者は実測、もしくは検証可能である。

(3) $R_{AT} \rightarrow R_{AT\text{max}}$ では $\gamma_0 \approx \gamma$ となり、2 つの光合成は他の一方でも説明が可能となる (一般的には純光合成で代表)。

のようにまとめられるが、(29) 式にいう $k^*/\gamma_0^2 = 1$ には k_{10} と $C_{AR}(\xi)$ の 2 つの未知数が含まれるので、それらを理論的に求めることはできない。

ただ、(24)~(29) 式までの議論はあくまで (22) 式からの理論展開であることに留意すると、 k_{10} , k_1 対 R_{AT} 曲線を描き、 k_{10} 曲線を $R_{AT} \rightarrow 0$ に内挿して $R_{AT} = 0$ の k_{10} 値を読み取る「 k_{10} 図解法」を採用することができる。もちろん、(22) 式右辺の γ 値は既報の「図的試行法」(Komori and Ikemoto, 1999) により k_1 を求めれば決定することができる。

以上のごとく速度論的な取り扱いにより、総光合成速度解析の理論解が得られるが、もし、光呼吸反応を擬一次か擬 0 次の反応形で近似できれば、導かれた一連の理論解は特に暗呼吸に限らず、これらの各解は総光合成と純光合成の CO₂ 移動について、さらに一般化した相違点と共通点、および相互の関係を理論的に明確にする。なお、これまでの計算結果は農業気象分野で一般的とされてきた「 R_{AT} 計算式」(例えば、Gaastra, 1959; Yabuki, 1992; 1995) が総光合成と純光合成の如何を問わず、 R_{AT} 解析に適用し得るものではないことも裏付ける。

3. 理論解の適用結果と考察

3.1 「図的試行法」の適用

「Fick の拡散第 2 法則」で得られる系内 CO₂ 濃度分布の解から、「Fick の拡散第 1 法則」を適用して導かれ

系の CO_2 物質収支式 = CO_2 吸収速度式は, R_{AT} 実測値を解析するうえで, 重要な意義を持つが, (22) 式が示す総光合成と純光合成の両光合成接続関係は総光合成においても「ガス呼吸理論」に準拠して, 系の CO_2 物質収支が書かれ, 両光合成の接続が可能であることを示す。

いま, 既報 (Komori and Ikemoto, 1999) に倣って「ガス吸収理論」に従い, 総光合成における系内 CO_2 物質収支を書けば

$$\begin{aligned} N_{A0} &= k_{L0} [C_{Ai} - \hat{C}_A(0)] = k_G (P_{AG} - P_{Ai}) \\ &= K_{L0} [C_{Ai}^* - \hat{C}_A(0)] = K_{G0} [P_{AG} - \hat{P}_A^*(0)] \end{aligned} \quad (30)$$

ここで, K_{L0} [m/s] は同化細胞層側基準総光合成総括 CO_2 移動係数, K_{G0} [mol/(m²・s・Pa)] は気相側 (葉面 CO_2 濃度境界層 + 通気細胞層) 基準総光合成総括 CO_2 移動係数, k_G [mol/(m²・s・Pa)] は気相側複合 CO_2 移動係数 (Komori and Ikemoto, 1999), $\hat{C}_A(0)$ [mol/m³] は $z=0$ の総光合成時同化細胞層 CO_2 濃度, P_{AG} [Pa] は大気 of CO_2 分圧 (= 濃度) $\hat{P}_A^*(0)$ [Pa] と C_{Ai}^* [mol/m³] はそれぞれ $\hat{C}_A(0)$, P_{AG} と平衡な CO_2 分圧および CO_2 濃度で, Henry の法則により次式で表される。

$$P_{AG} = H C_{Ai}^*, \quad \hat{P}_A^*(0) = H \hat{C}_A(0) \quad (31)$$

また, k_G は葉面 CO_2 濃度境界層と通気細胞層の CO_2 移動係数を k_{Gb} , k_{Gs} [mol/(m²・s・Pa)] とすると次式で与えられる (Komori and Ikemoto, 1999)。

$$\frac{1}{k_G} = \frac{1}{k_{Gb}} + \frac{1}{k_{Gs}} \quad (32)$$

さて, (30) 式の C_{Ai} , P_{Ai} は実測不可能な未知数なので, 同式からそれらの未知数を消去すると,

$$\begin{aligned} \frac{1}{K_{L0}} &= \left[\frac{\gamma_0^2}{k_{L0}(\gamma_0^2 - k^*)} + \frac{1}{H k_G} \right] \\ &\times \left(1 - \frac{\Delta C_{Ai}}{\Delta C_{Ai}^*} \cdot \frac{k^*}{\gamma_0^2} \right) \end{aligned} \quad (33)$$

$$\frac{1}{K_{G0}} = \left[\frac{1}{k_G} + \frac{H \gamma_0^2}{k_{L0}(\gamma_0^2 - k^*)} \right] \left(1 - \frac{\Delta \hat{P}_A^*(0)}{\Delta P_{AG}} \right) \quad (34)$$

ただし

$$\begin{aligned} \Delta C_{Ai}^* &= C_{Ai}^* - C_{A0}, \quad \Delta P_{AG} = P_{AG} - P_{A0}^* \\ \Delta \hat{P}_A^*(0) &= \hat{P}_A^*(0) - P_{A0}^* \end{aligned} \quad (35)$$

であるが, (33) 式では C_{Ai} と k^*/γ_0^2 , (34) 式は $\hat{P}_A^*(0)$ が消去されずに残る。しかし, $R_{AT} \rightarrow R_{AT\max}$ (= R_{AT} 最大値) のとき $k^*/\gamma_0^2 \rightarrow 0$, $\Delta C_{Ai}/\Delta C_{Ai}^* < 1$, $\Delta \hat{P}_A^*(0) \rightarrow 0$, 逆に $R_{AT} \rightarrow 0$ では (26) 式により $\Delta C_{Ai} \rightarrow 0$, $\Delta \hat{P}_A^*(0)/\Delta P_{AG} \ll 1$

すなわち,

$$\frac{\Delta C_{Ai}}{\Delta C_{Ai}^*} \cdot \frac{k^*}{\gamma_0^2} \ll 1, \quad \frac{\Delta \hat{P}_A^*(0)}{\Delta P_{AG}} \ll 1 \quad (36)$$

結局 (33), (34) 式は

$$\frac{1}{K_{L0}} \approx \frac{\gamma_0^2}{k_{L0}(\gamma_0^2 - k^*)} + \frac{1}{H k_G} \quad (37)$$

$$\frac{1}{K_{G0}} \approx \frac{1}{k_G} + \frac{H \gamma_0^2}{k_{L0}(\gamma_0^2 - k^*)} \quad (38)$$

ここで, (15) 式, (19) 式もしくは (22) 式に留意すること

$$\begin{aligned} k_{L0} \left(1 - \frac{k^*}{\gamma_0^2} \right) &= k_L, \quad \left(\gamma_0 - \frac{k^*}{\gamma_0} \right) \tanh \gamma_0 \\ &= \gamma \tanh \gamma \end{aligned} \quad (39)$$

だから, (37), (38) 式は各側基準純光合成総括 CO_2 移動係数 K_L , K_G と K_{L0} , K_{G0} の関係について

$$K_{L0} = K_L, \quad K_{G0} = K_G, \quad K_{L0} = H K_{G0}, \quad K_L = H K_G \quad (40)$$

を与える。

すなわち, 総光合成と純光合成は理論的には同化細胞層 CO_2 濃度は異なるが「Fick の拡散第 1 法則」である系の CO_2 物質収支についてはとくに両光合成の区分を付す必要はなく, 既報の「図的試行法」(Komori and Ikemoto, 1999) は総光合成の R_{AT0} 解析にも適用できることを裏付ける。

因みに, 「ガス拡散抵抗モデル」に「Ohm の法則」を適用して導かれた農業気象分野で一般的な「既存の R_{AT} 式」(Gaastra, 1959; Yabuki, 1992; 1995) と上述の結果を比較するとき, 「既存の R_{AT} 式」は同化細胞層のみに着目しても

(1) 通気-同化細胞層界面 (= 気液接触界面) における CO_2 溶解を表す気液平衡関係 = 「Henry の法則」の導入欠落

(2) 光合成反応速度項 k_{10} , k_1 , 同化細胞層 CO_2 移動抵抗境膜厚み δ_L [m] の不確定に伴う k_L の曖昧定義

(3) (1), (2) 項による全 CO_2 移動抵抗 $1/K_L$, $1/K_G$ の物理的定義の誤り

等々いくつもの重大な欠陥を持つことが指摘され, 拡散理論上でも不整合性を見ることになる。

したがって, 理論上の不整合は当然の結果として, 別途 Yabuki が提起した同式による “ R_{AT} 計算値と実測値の不一致” (1995) の問題に継るが, 既報の作物光合成 CO_2 移動抵抗値の求め方と妥当性は別としても, 「既存の R_{AT} 式」は根本的に見直すべき背景をもつ。もちろん, 気孔, 気孔 + 葉面 CO_2 濃度境界層, いわゆる気相側のみを対象とした光合成葉 CO_2 移動の取り扱い (Brown and Escombe, 1900; Penman and Schofield,

1951), 光合成現象を必ずしも正しく表現していないことに留意すべきである。

3.2 解析結果と考察

既得の光合成速度データは、圧倒的に純光合成速度 R_{AT} に関するものが多く、総光合成速度 R_{AT0} の実測値については、極端に報告例が少なくなるが、「イネ」に関しては R_{AT} と k_0l を重ね合わせた R_{AT0} の最大実測値が文献 (Noguchi, 1983) に掲載されており、前者の R_{AT} については Yabuki (1992) のデータ、そして既報での R_{AT} 解析結果が得られていることから (Komori and Ikemoto, 1999), ここでは「イネ」について総光合成と純光合成を比較することを試みる。

さて、文献 (Noguchi, 1983) によれば「イネ」の R_{AT0} 最大値は葉片側で $R_{AT0} = 1.357 \times 10^{-5}$ [mol/(m²·s)] (葉全厚みで $2\bar{R}_A = 4.3$ [g/(m²·h)], $\bar{R}_A = 44 \times 3,600 R_{AT}$), 他方の R_{AT} 最大値は Yabuki (1992) が実測した 8 月 30 日, 8 月 31 日のデータにあって、やはり葉片側に換算すると $R_{AT} = 1.263 \times 10^{-5}$ [mol/(m²·s)] (葉全厚みで $2\bar{R}_A = 4.0$ [g/(m²·h)]) である。

便宜上、2つのデータは品種が相似的で同等とし、気象条件等も Yabuki の実測値、および計算上で必要な物性値、葉の寸法諸元等は既報 (Komori and Ikemoto, 1999) の値と同じで、呼吸発生 CO₂ は暗呼吸のみで $R_{AT} = 0 \sim R_{AT} = 1.263 \times 10^{-5}$ [mol/(m²·s)] の間において一定とすると、(19) 式により $k_0l = 0.0947 \times 10^{-5}$ [mol/(m²·s)], $k_0 = 0.947 \times 10^{-2}$ [mol/(m³·s)] が得られる。これらの値と Yabuki (1992) の R_{AT} 実測データに基づき、 \bar{R}_A をはじめ、 R_{AT} , R_{AT0} , k_0l/R_{AT} を Table 1 のように設定し、2つの光合成に関する解析結果の比較を試みる。なお、計算に必要な各諸元は既報と同じく次の値を用いる (Komori and Ikemoto, 1999)。

$T = 301$ [K], $H = 32.11 \times 10^2$ [m³·Pa/mol], $D_A = 2.06 \times 10^{-9}$ [m²/s], $P_{AG} = 30.39$ [Pa] (=大気側 CO₂ 分圧), $P_{A0}^* = 3.039$ [Pa], $C_{Ai}^* = 0.946 \times 10^{-2}$ [mol/m³], $C_{A0} = 0.0946 \times 10^{-2}$ [mol/m³], $l = 10^{-4}$ [m]

ただし、 C_{Ai}^* は P_{AG} に平衡な同化細胞層 CO₂ 濃度で、Henry の法則から求められる。

まず、「図的試行法」によって R_{AT} から k_L , k_G を分離し、 k_L を R_{AT} に対して点綴すると Fig. 2 のようになる。

また、 k_L の推定過程では同時に ΔC_{Ai} も得られるので、Fig. 2 には ΔC_{Ai} 対 R_{AT} の関係も描いてある。

(22) 式は 2つの光合成における任意の R_{AT} に対し N_{A0} と N_A は等しいが、 $k_1 \neq k_{10}$ であることを与えているので、分離された k_L は k_{10} を、 ΔC_{Ai} は k^* の推算に用いられる。とくに、この場合は $\gamma > 27.6$ ($R_{AT} \geq 0.0316 \times 10^{-5}$) で大きい値となるので、 k_{10} の推算には (23) 式

Table 1. Data of R_{AT} , R_{AT0} and k_0l/R_{AT} for the illustrative calculation (for the case of “rice”).

\bar{R}_A [g/(m ² ·h)]	$R_{AT} \times 10^{-5}$ [mol/(m ² ·s)]	$R_{AT0} \times 10^{-5}$ [mol/(m ² ·s)]	k_0l/R_{AT}
2.00	1.263	1.357	0.075
1.50	0.947	1.042	0.100
1.00	0.631	0.726	0.150
0.50	0.316	0.410	0.300
0.20	0.126	0.221	0.750
0.10	0.063	0.158	1.500
0.05	0.032	0.126	3.000

Respiration rate: $k_0 = 0.947 \times 10^{-2}$ [mol/(m³·s)].
Thickness of the assimilation cell phase: $l = 1.0 \times 10^{-4}$ [m].

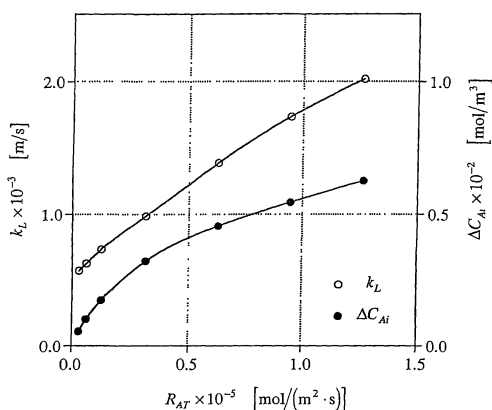


Fig. 2. k_L and ΔC_{Ai} estimated by the graphical method (for rice plant, R_{AT} Data: Aug. 30 and 31) [obtained by Yabuki (1992)].

が使用できる。

Fig. 3 は (22)~(27) 式の両光合成接続手順に基づき、Fig. 2 の k_L , ΔC_{Ai} を用いて得られた k_{10} と k_1 を R_{AT} に対し点綴した結果である。Fig. 3 の結果は純光合成→総光合成へと変換する一種の「翻訳シート」ともなり、(25) 式に該当する $k_1 = 0$ ($R_{AT} = 0$) の特別な状態も、 k_{10} 曲線を $R_{AT} \rightarrow 0$ に内挿することで、対応する総光合成反応速度定数 $k_{10} = 0.166 \times 10^3$ [1/s], $\Delta C_{AR} = 0.0057 \times 10^{-2}$ [mol/m³], $\gamma_0 = 28.4$ が得られる。 k_{10} , k_1 は CO₂ を同化産物に転換する頻度と解してもよいが、その逆数は反応速度を表すことに留意すると、 $R_{AT} = 0$ のとき $1/k_{10} \approx 6.0 \times 10^{-3}$ [s]。この速度は R_{ATmax} 時の約 1/12 ($k_{10} \approx k_1 \approx 2.0 \times 10^3$ [1/s]) だから、イネは $R_{AT} = 0$ でも光合成反応そのものは非常に速いことを示唆する。

また、同図に点綴した k_{10} の増加率によれば、 $R_{AT} \geq$

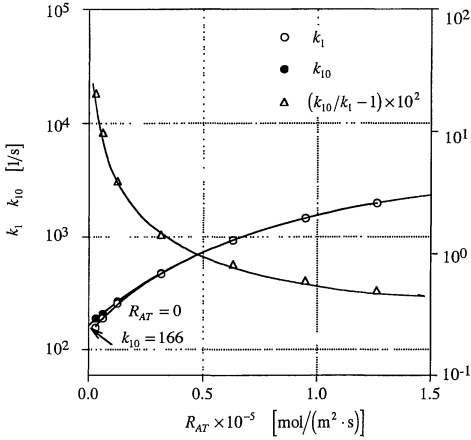


Fig. 3. Plots of k_{10} and k_1 with R_{AT} by Eq. (22).

0.2×10^{-5} では k_{10} の増加は k_1 の約+2.0%以下であるのに、 $R_{AT} \leq 0.1 \times 10^{-5}$ ではその増加が5.0%以上となる。

2つの光合成を区別する k_{10} の増加率限界をどこに設定するかの問題は残るが、Fig. 3の結果は R_{AT} の大きい領域で総光合成は純光合成の結果でも CO_2 移動機構を説明できる一方で、厳密には $R_{AT} \rightarrow 0$ 近傍領域では総光合成でしかそれを説明できないことを示す。

Fig. 4は k^* 、 k^*/γ_0^2 を k_0/R_{AT} 比に対して点綴したが、計算範囲 $R_{AT\max}/R_{AT\min} = 40$ の変化で k^* は約10倍に変化、 k^*/γ_0^2 は γ_0 の値が大きいため、その変化は100倍程度になる。

Fig. 5, 6は同化細胞層内 CO_2 濃度分布の比較例である。Fig. 5は R_{AT} が最大とき、Fig. 6は計算範囲最小 R_{AT} 値の場合である。 R_{AT} が最大とき、2つの光合成間における同化細胞層内 CO_2 濃度分布にはほとんど差異はないが、最小 R_{AT} 値の場合では、呼吸発生 CO_2 に相当する濃度分の割合が大きくなり総光合成と純光合成とは異なることが分る。なお、Fig. 5は CO_2 濃度変化が極めて $\xi = 1$ の近傍に限られることから、 ξ を拡大して描いてある。

Fig. 7は γ_0/γ 、同化細胞層 CO_2 平均濃度比 $\hat{C}_{A\text{av}}/C_{A\text{av}}$ の変化率と R_{AT} の関係を示す。 γ_0/γ はFig. 3にいう k_{10}/k_1 の1/2乗に相当するので、 $R_{AT} \leq 0.1 \times 10^{-5}$ の範囲は k_{10}/k_1 の増加率より小さいが、傾向は明らかに2つの光合成に CO_2 移動機構上でも差異があることを示す。

一方、 $\hat{C}_{A\text{av}}/C_{A\text{av}}$ は増加率がせいぜい+5.0%までで、 CO_2 濃度分布図に示される程に2つの光合成の違いを顕著にするには至らないところが窺われる。

なお、Fig. 5~7の CO_2 濃度分布、 CO_2 平均濃度は γ_0

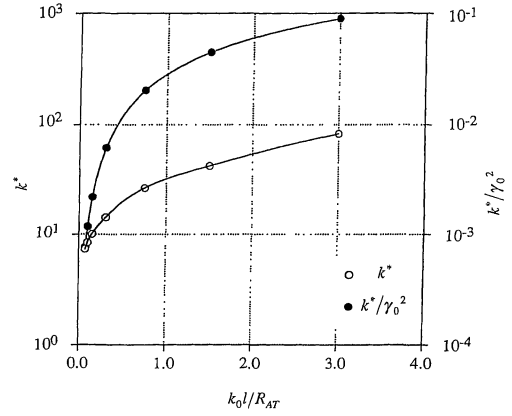


Fig. 4. Plots of k^* and k^*/γ_0^2 with k_0/R_{AT} .

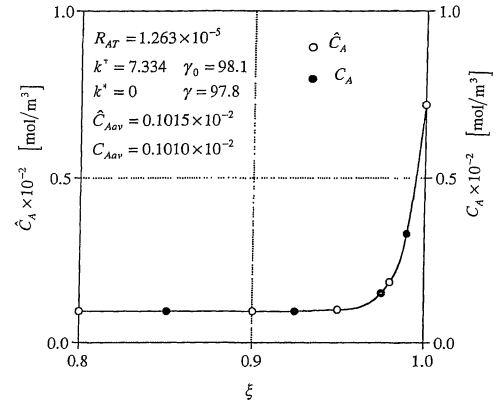


Fig. 5. CO_2 concentration profiles, $\hat{C}_A(\xi)$ and $C_A(\xi)$ within the assimilation cell phase at $R_{AT\max}$.

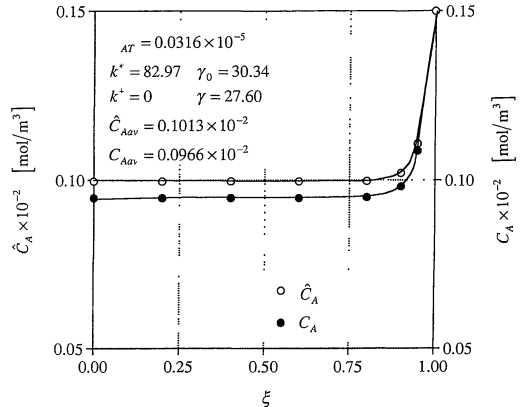


Fig. 6. CO_2 concentration profiles, $\hat{C}_A(\xi)$ and $C_A(\xi)$ within the assimilation cell phase at $R_{AT}/R_{AT\max} = 0.025$.

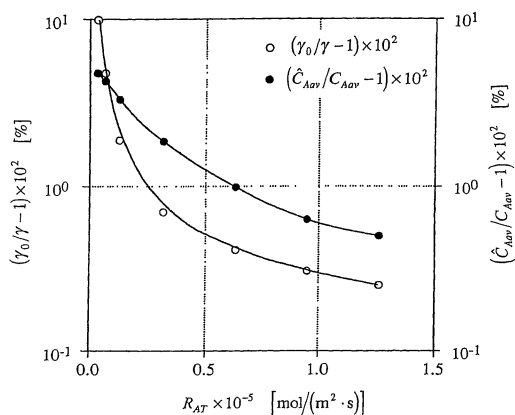


Fig. 7. Curves of $(\hat{C}_{Aav}/C_{Aav} - 1)$ and $(\gamma_0/\gamma - 1)$ with R_{AT} .

≥ 30.3 , $\gamma \geq 27.6$ と非常に γ_0, γ が大きい値をもつので、次のような近似式によって計算してある。

$$\phi_{A0}(\xi) \approx \frac{k^*}{\gamma_0^2} + \left(1 - \frac{k^*}{\gamma_0^2}\right) \exp[-\gamma_0(1-\xi)] \quad (41)$$

$$\phi_A(\xi) = \frac{\cosh \gamma \xi}{\cosh \gamma} \approx \exp[-\gamma(1-\xi)] \quad (k^*=0) \quad (42)$$

$$\hat{C}_{Aav} \approx \Delta C_{Ai} \left[\frac{k^*}{\gamma_0^2} + \left(1 - \frac{k^*}{\gamma_0^2}\right) \frac{1}{\gamma_0} \right] + C_{A0} \quad (43)$$

$$C_{Aav} = \frac{\Delta C_{Ai}}{\gamma} \tanh \gamma + C_{A0} \approx \frac{\Delta C_{Ai}}{\gamma} + C_{A0} \quad (k^*=0) \quad (44)$$

4. 同化細胞層における CO₂ 移動と 光合成反応の特徴

前述のごとくこの場合、理論的に $R_{AT} > 0.115 \times 10^{-5}$ の領域では、総光合成と純光合成とはほぼ同等か近似的に等しい CO₂ 移動機構であると見做してよいが、 $0 \leq R_{AT} \leq 0.1 \times 10^{-5}$ の範囲では、呼吸による CO₂ 発生の影響が顕在化して、Fig. 4~7 は必ずしも両者の間に「等値近似」が成り立たない背景を示している。

しかし、光合成下における同化細胞層内への CO₂ 移動は「拡散」と「光合成反応」の相関にあるとする本質には変わりなく、そこには「共通的な特徴」もあるとして過言ではない。この場合、同化細胞層内 CO₂ 拡散係数 D_A (=CO₂-H₂O 系で近似) が大気中の CO₂ 拡散係数 D_{Gb} の約 10⁴ 分の 1 (= $D_A/D_{Gb} \approx 10^{-4}$) でしかない事実を踏まえると、光合成反応速度が同層内の CO₂ 移動流束に影響を及ぼすか、あるいはその逆のことも考えられるので、ここでは同化細胞層側 CO₂ 移動抵抗境膜

厚み δ_L [m] に代えて同化細胞 (実質は「葉緑体」) を一種の「反応触媒層」と見做した「同化細胞層有効係数 E_f 」(Bird *et al.*, 1960; Ohtake, 1963; Shirotuka *et al.*, 1987) を検討指標に取り挙げて定量的評価を試みる。

一般に、「反応吸収」、「物理吸収」の如何を問わず、ガス吸収操作における液側 CO₂ 物質移動係数 k_L とその抵抗に相当する液側物質移動抵抗境膜厚み δ_L の関係は

$$k_L = \frac{D_A}{l} \frac{\partial \phi_A}{\partial \xi} \Big|_{\xi=1} = \frac{D_A}{\delta_L} \frac{\delta_L}{l} = \left(\frac{\partial \phi_A}{\partial \xi} \Big|_{\xi=1} \right)^{-1} \quad (45)$$

(45) 式に従って、総光合成と純光合成の場合についてそれぞれ δ_{L0}, δ_L を表すと

(1) γ_0, γ がともに大きいとき ($\gamma_0, \gamma > 3$)

$$\frac{\delta_{L0}}{l} = \sqrt{\frac{D_A}{k_{10}}} \frac{1}{(1-k^*/\gamma_0^2)l} = \frac{1}{\gamma_0(1-k^*/\gamma_0^2)} \quad (46)$$

$$\frac{\delta_L}{l} = \sqrt{\frac{D_A}{k_{1l}^2}} = \frac{1}{\gamma} \quad (k_L = \sqrt{k_{1l} D_A}) \quad (47)$$

(2) $\gamma_0, \gamma \rightarrow 0$ のとき

$$\frac{\delta_{L0}}{l} = \frac{1}{\gamma_0^2(1-k^*/\gamma_0^2)} = \frac{1}{(\gamma_0^2 - k^*)} \quad (48)$$

$$\frac{\delta_L}{l} = \frac{1}{\gamma^2} = \frac{D_A}{k_{1l}^2} \quad (49)$$

その他 k^* の値によっては、 $\gamma \rightarrow 0$ でも γ_0 の大きい場合が考えられるが、その場合、 δ_{L0} は (46) 式、 δ_L は (49) 式の組み合わせとなる。

(46)~(49) 式の左辺 $\delta_{L0}/l, \delta_L/l$ は同化細胞層における抵抗境膜厚み割合を示すが、右辺は「拡散」と「反応」の比を表し、「光合成反応」が卓越するとき δ_{L0}, δ_L は薄くなり CO₂ 移動抵抗が減少する。

換言すれば、 δ_{L0}/l あるいは δ_L/l は同化細胞層において CO₂ 拡散 (=移動) に寄与する有効な厚み比でもあるから、この関係は同層 CO₂ 移動流束 N_{A0}, N_A を用いても表すことができる。

そこで、 N_{A0}, N_A を用いて $\delta_{L0}/l, \delta_L/l$ を表す「触媒有効係数」の定義に準拠し (Ohtake, 1963), 同化細胞層有効係数 E_{f0}, E_f を表すと

(1) 総光合成の場合

$$E_{f0} = \frac{D_A \frac{\partial \hat{C}_A}{\partial z} \Big|_{z=1}}{k_{10} \Delta C_{Ai}} = \left(\frac{D_A}{k_{10} l^2} \right) \frac{\partial \phi_{A0}}{\partial \xi} \Big|_{\xi=1} = \left(1 - \frac{k^*}{\gamma_0^2} \right) \frac{\tanh \gamma_0}{\gamma_0} \quad (50)$$

(2) 純光合成の場合

$$E_f = \frac{D_A \frac{\partial C_A}{\partial z} \Big|_{z=1}}{k_1 \mathcal{L} C_{Ai}} = \left(\frac{D_A}{k_1 l^2} \right) \frac{\partial \phi_A}{\partial \xi} \Big|_{\xi=1} = \frac{\tanh \gamma}{\gamma} \quad (51)$$

ここで、上記2式の右辺第1項の分母は、同化細胞層全厚み l にわたって CO_2 濃度が $\hat{C}_A = C_A = C_{Ai}$ で、各々 k_{10} , k_1 で光合成反応が起こるとする「理想的な光合成」、あるいは「完全光合成状態」を意味するが、Ohtake (1963: 「理想的な光合成」=「拡散の影響がない理想的な反応速度」) によれば、 γ_0 , γ が大きいとき $k^*/\gamma_0^2 \lll 1$ で(46)式は(50)式と近似的に、(47)式と(51)式は一致する。

また、 $\gamma \rightarrow 0$ のとき(50), (51)式はそれぞれ

$$E_{j0} = 1 - \frac{k^*}{\gamma_0^2} \rightarrow 0 \quad (R_{AT} \rightarrow 0, \frac{k^*}{\gamma_0^2} \rightarrow 1) \quad (52)$$

$$E_f = 1 - \frac{\gamma^2}{3} \rightarrow 1 \quad (R_{AT} \rightarrow 0, \gamma \rightarrow 0) \quad (53)$$

さらに、 $\gamma = 0$ でも k^* 値によって $\gamma_0 \gg 0$ のときには

$$E_{j0} = \left(1 - \frac{k^*}{\gamma_0^2}\right) \frac{1}{\gamma_0} \rightarrow 0 \quad \left(\frac{k^*}{\gamma_0^2} \rightarrow 1\right) \quad (54)$$

となる。

さて、Bird *et al.* (1960), Ohtake (1963), Shirotsuka *et al.* (1987) らによれば、反応-拡散系物質移動現象における反応、拡散を定量的に評価する基準として、

- (1) 反応が極めて速く、反応の場所が表面で起こる場合、 $E_{j0}, E_f \rightarrow 0$
- (2) 反応が非常に遅く、物質移動流束が反応速度に比べ無視できる場合、 $E_{j0}, E_f \rightarrow 1$
- (3) 反応速度が中速で、内部拡散抵抗が共存する場合、 $0 < E_{j0}, E_f < 1$, E_{j0}, E_f は曲線的に減少

とされているが、上記3項の定量的評価基準は(46)~(49)式の結果にも当てはまる。

Fig. 8 は $\delta_{L0}, \delta_L, E_{j0}, E_f$ を R_{AT} に対して点綴した結果である。

γ_0, γ が大きいとき δ_{L0} と δ_L, E_{j0} と E_f はともに重なる1本の曲線で示されるが、 $R_{AT} \rightarrow 0$ に向かって $\delta_L \rightarrow \infty, E_f \rightarrow 1$ となる。しかし、 δ_{L0} と E_{j0} は $R_{AT} = 0.5 \times 10^{-2}$ から δ_L, E_f 線よりずれはじめ、とくに E_{j0} は $R_{AT} < 0.1 \times 10^{-5}$ で E_f と全く異なった曲線を描き $R_{AT} \rightarrow 0$ では $E_{j0} \rightarrow 0$ に収束する。

R_{AT} に対する E_{j0}, E_f の相関は γ_0, γ が大きい領域では(46), (47)式の関係が満たされるので、 E_{j0} 対 γ_0^2, E_f 対 γ^2 の2曲線を描いた Fig. 9 もそれと同様な結果になるが、Fig. 8, 9の結果は $R_{AT} = 0$ の近傍を除き、前述の定量的評価基準第(1)項に該当することから、2つの光合成はいずれも「光合成反応卓越型 CO_2 移動」であることを示し、光合成反応の速さの関係とも一致する。

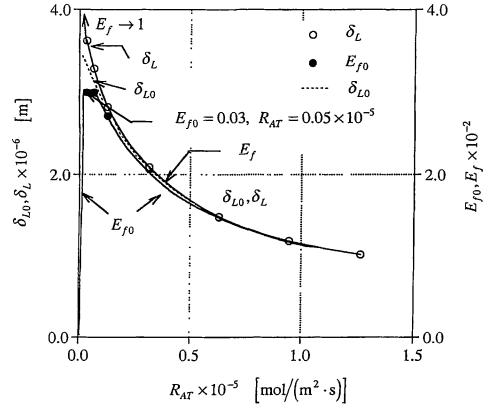


Fig. 8. Change of the assimilation cell effectiveness factors and thicknesses of CO_2 mass transfer resistance with R_{AT} .

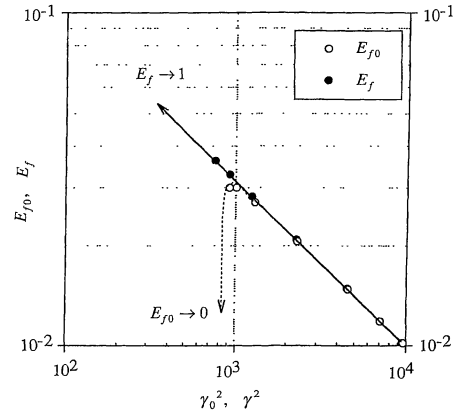


Fig. 9. Plots of the assimilation cell effectiveness factors, E_{j0} and E_f with dimensionless photosynthesis reaction rate constants.

Fig. 8, 9 は E_{j0} 曲線が $R_{AT} = 0.05 \times 10^{-5}$ で最大値 $E_{j0\text{max}} = 0.03$ をもつことを示すが、他の $\delta_{L0}, \delta_L, E_f$ 3曲線にこの傾向はない。 $R_{AT} \rightarrow 0$ のとき、(46)式もしくは(48)式と(49)式は $\delta_{L0}, \delta_L \rightarrow \infty$ しか与えず、 δ_{L0} と δ_L の発散は境界層理論上で物理的、かつ数学的に

$$\lim_{\gamma_0^2 \rightarrow k^*} \frac{\partial \phi_{A0}}{\partial \xi} = \lim_{\gamma \rightarrow 0} \frac{\partial \phi_A}{\partial \xi} \rightarrow 0 \quad (0 \leq \xi \leq 1) \quad (55)$$

を満たすことでは合理的であるが、実際は $0 \leq \delta_L, \delta_{L0} \leq l$ のはずであり、(55)式の意味と等しいもう一つの関係、(26), (27)式の $\delta_{L0}, \delta_L \rightarrow 0$ を(46), (49)式は表し得ない不都合から、 $0 \leq R_{AT} \leq R_{AT\text{max}}$ の光合成反応特性を δ_{L0}, δ_L 曲線で説明するには無理がある。

一方、 $\Delta E_{j0} = E_f - E_{j0}$ を R_{AT} に対して点綴すると

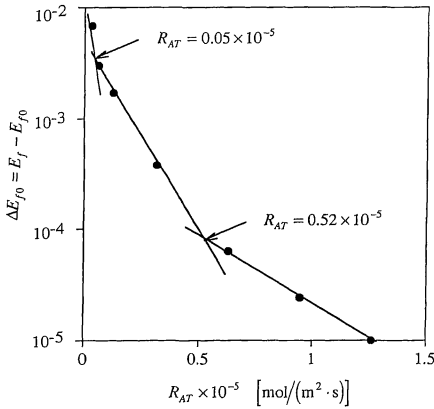


Fig. 10. Relationship between ΔE_{j0} and R_{AT} .

Fig. 10 のような関係が得られる。 $E_f \neq E_{j0}$ の R_{AT} 値を求める Fig. 10 は $E_f \neq E_{j0}$ の $\partial \Delta E_{j0} / \partial R_{AT}$ が大きく変わる $R_{AT} = 0.52 \times 10^{-5}$ で与え、多分に単調な E_f 曲線に比べれば E_{j0} 曲線は特徴ある形を描く。

このような曲線特性、また、それを裏付ける意味で実際に作物葉が営む光合成は「総光合成」であることを踏まえると、光合成反応特性は E_{j0} 曲線による説明が最も妥当であると判断されるが、イネの場合についてこれらの 2 特異点がどのような意味を持つのか検討を加えておきたい。

いま、 E_{j0max} 点の $R_{AT} = 0.05 \times 10^{-5}$ を気相側 2 層の CO_2 移動抵抗と対比させると、同点は $k_{Gb} = k_{Gs}$, $\mu = 1$ ($\mu = k_{Gb}/k_{Gs}$, μ : 葉面 CO_2 濃度境界層パラメータ, Komori and Ikemoto, 2000), また、 $E_f \neq E_{j0}$ 点の $R_{AT} = 0.52 \times 10^{-5}$ を気相側、同化細胞層側 CO_2 移動抵抗と対比すると、同点は $k_L/k_L = k_L/Hk_G = 0.5$, もしくは $k_L/Hk_G = \chi/H = 1$ (Komori and Ikemoto, 1999) に相当する。

便宜上、前者を $k_{Gb} - k_{Gs}$ 釣り合い点: $k_{Gb} - k_{Gs}$ equilibrium point, 後者を $k_L - Hk_G$ 転移点: $k_L - Hk_G$ transition point と呼ぶが、これらの各 2 点前後における光合成葉の光合成反応状態を要約すると

$$(1) 0 \leq E_{j0} \leq E_{j0max} \quad (0 \leq R_{AT} \leq 0.05 \times 10^{-5})$$

$1/k_L < 1/Hk_G$, $0 \leq D_{Gs} \leq D_A$ (D_{Gs} : 通気細胞層 CO_2 有効拡散係数), $1/k_{Gb} < 1/k_{Gs}$, $k_G = k_{Gs}$ ($\mu = \infty$, $1/k_{Gb}$: $1/k_{Gs} = 0$: ∞) $\rightarrow k_{Gb} = k_{Gs}$ ($\mu = 1$, $1/k_{Gb}$: $1/k_{Gs} = 1$: 1) E_{j0} 定量的評価基準: 第 (2) 項傾向, $R_{AT}/R_{AT0} \ll 1$, $R_{AT}/k_0 l \ll 1$, 総光合成 \neq 純光合成

$$(2) E_{j0max} > E_{j0} > 0.0166 \quad (0.05 \times 10^{-5} \leq R_{AT} \leq 0.52 \times 10^{-5})$$

$$1/k_L < 1/Hk_G \rightarrow 1/k_L = 1/Hk_G, D_A \leq D_{Gs} \ll D_{Gb}$$

(D_{Gb} : 葉面 CO_2 濃度境界層 = 大気 - CO_2 系 CO_2 拡散係数), $1 \leq \mu \leq \infty$ (葉側 μ 不規則変動対応領域), E_{j0} 定量的評価基準: 第 (3) 項傾向,

$$R_{AT}/R_{AT0} \ll 1 \rightarrow R_{AT}/R_{AT0} < 1,$$

$$R_{AT}/k_0 l < 1 \rightarrow R_{AT}/k_0 l > 1,$$

純光合成 \neq 純光合成 \rightarrow 総光合成 = 純光合成

$$(3) 0.0166 < E_{j0} < 0.01 \quad (0.52 \times 10^{-5} \leq R_{AT} \leq R_{ATmax})$$

$$1/k_L = 1/Hk_G \rightarrow 1/k_L > 1/Hk_G, D_A < D_{Gs} \ll D_{Gb} \rightarrow D_A$$

$$< D_{Gs} \ll D_{Gb}, 1 \leq \mu \leq \infty \text{ (葉側 } \mu \text{ 不規則変動対応領域)}$$

E_{j0} 定量的評価基準: 第 (3) 項傾向 \rightarrow 第 (1) 項

$$R_{AT}/R_{AT0} < 1 \rightarrow R_{AT}/R_{AT0} \approx 1,$$

$$R_{AT}/k_0 l > 1 \rightarrow R_{AT}/k_0 l \gg 1,$$

総光合成 = 純光合成 ($k_{10} \approx k_1$, $E_f \approx E_{j0}$)

のようであるが、Fig. 8, 9 が示すように E_{j0} 値の範囲はせいぜい $E_{j0} \leq 0.03$ で $E_{j0} \ll 1$ だから、総体的に光合成反応は「高速、表面反応」(= E_{j0} 定量的評価基準第 (1) 項): いわゆる「光合成反応卓越型 CO_2 移動」の情勢下で上記 3 項の状態が起きていると見做される。

ただし、葉側とは独立的な外乱要素でもある気象条件によって変動する μ 値を考えると、 E_{j0max} 点の実現象において $\mu = 1$ であるか、 $\mu \rightarrow 1$ での $\mu \approx 1$ なのかはなお検討の余地は残るが、通気細胞層が $R_{AT} \approx 0$ で同層に最も有利な「 $1/k_{Gs}$ 最小値」を指向する示唆は非常に興味深い。

なお、 E_{j0} 曲線自体、そして作物固有値 R_{ATmax} も含めれば、 E_{j0} 曲線上の 3 特異点は作物種、同一作物種でも生育過程で変わることは言及するまでもない。

Fig. 11(a)~(c) は $0 \leq R_{AT} \leq 0.1 \times 10^{-5}$ での同化細胞層内 CO_2 濃度分布例である。この領域は光合成過程を総光合成として取り扱うべき範囲で、Fig. 11(a) は (26), (27) 式の関係から $C_A(\xi) = C_{A0}$, $\hat{C}_A(\xi)$ は (29) 式で与えられる。

Fig. 11(b) は $k_{Gb} - k_{Gs}$ 釣り合い点直前、Fig. 11(c) は同点直後の場合で、 E_{j0} 値は両者ほぼ等しい値であるが、光合成反応特性を反映して 2 図の結果は全く異なる CO_2 濃度分布を示す。また、これらの 3 図には呼吸発生相当最大 CO_2 濃度差 $\Delta C_{AR} = \hat{C}_A(0) - C_{A0}$ が顕著に現れるが、 $R_{AT} \rightarrow R_{ATmax}$ に向かい ΔC_{AR} は漸減、Fig. 5 の総光合成 = 純光合成の方向となる。

この場合、 CO_2 濃度分布と E_{j0} 定量的評価基準の関係は Fig. 12 の濃度積分スキームのように CO_2 濃度区画面積比で R_{AT}/R_{AT0} , もしくは $R_{AT}/k_0 l$ を表せるので、「光合成反応特性 - CO_2 濃度分布 - R_{AT} 」の関係を図示すると Fig. 13 となり、3 者の相関をうまく表すことができる。

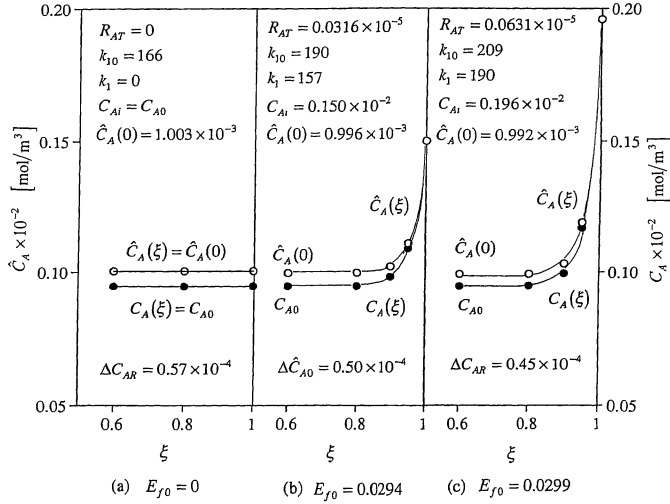


Fig. 11. Comparison of $\hat{C}_A(\xi)$ and $C_A(\xi)$ for $R_{AT} \rightarrow 0$ ($k_0 = 0.947 \times 10^{-2}$ [mol/(m³·s)], $C_{A0} = 0.964 \times 10^{-3}$ [mol/m³]).

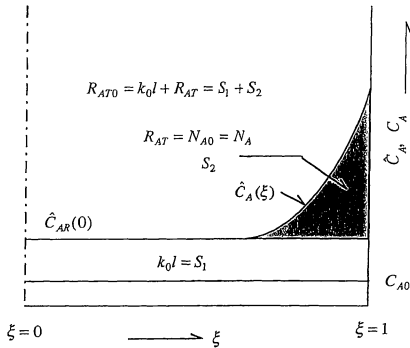


Fig. 12. Illustrative representation for simulation of the CO₂ concentration profile within the assimilation cell phase as a function of the characteristics of the photosynthetic reaction.

5. 結 言

葉の表裏でその組織構造が等しい「対称型作物葉」の総光合成について、同化細胞層 CO₂ 濃度分布、CO₂ 移動流束、総光合成反応速度定数、同層側 CO₂ 移動係数等の理論解が同層の CO₂ 拡散方程式を解いて得られた。

これらの理論解を既報の「イネ」に関する光合成速度実測値 (Noguchi, 1983; Yabuki, 1992) の解析に適用し、その結果を前報の純光合成速度についての解析結果 (Komori and Ikemoto, 1999) と比較したところ、2つの光合成の相互関係、相違および光合成反応の特徴に関し、以下に記すような理論解と解析手法の妥当性を確認し、いくつかの貴重な知見を得た。

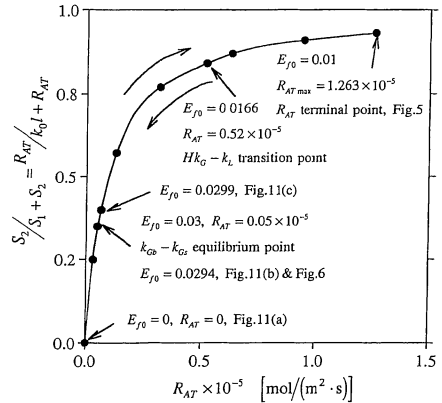


Fig. 13. Correlation of the characteristics of the photosynthetic reaction and R_{AT} .

(1) 総光合成における対称葉同化細胞層 CO₂ 濃度分布 $\phi_{A0}(\xi, \tau)$ は (7) 式で与えられる。(7) 式は呼吸反応項 $k^* = 0$ を代入すれば純光合成の解である。また、同式中の非定常項 $F_n(\tau)$ は一般に収束が速く消滅するので、(Komori and Ikemoto, 1999), 近似解 (13) 式となり、実用上では (41) 式の簡略式が用いられる。

(2) 総光合成における同化細胞層内 CO₂ 移動流束 N_{A0} は (14) 式、同層 CO₂ 移動係数 k_{L0} は (15) 式、総光合成速度 R_{AT0} は (16) 式で与えられる。そして、純光合成における同層の CO₂ 移動流束 N_A 、CO₂ 移動係数 k_L 、純光合成速度 R_{AT} とそれらの関係は、同化産物物質収支 (19) 式より、 $N_{A0} = N_A$ 、 $k_{L0} \neq k_L$ 、 $R_{AT0} \neq R_{AT}$ となるが、 $N_{A0} = N_A$ の関係は (22) 式による総光合成-純光

合成の接続を可能にする。なお、 $N_{A0}=N_A$ である(20)式は、気相側の CO_2 移動について総光合成=純光合成が成立することを裏付ける。

(3) 総光合成における同化細胞層側基準総光合成総括 CO_2 移動係数 K_{L0} 、気相側基準総光合成総括 CO_2 移動係数 K_{G0} はそれぞれ(37)、(38)式で与えられ、(39)式の関係が成立することによって、それらは(40)式のごとく純光合成の場合の各純光合成総括 CO_2 移動係数 K_L 、 K_G と等しくなる。また、(39)式は(22)式に代わる総光合成-純光合成接続式であり、「図的試行法」(Komori and Ikemoto, 1999)による R_{AT} から k_L 、 k_G の分離、 k_{L0} 推定の理論的整合性を与える。

(4) 総光合成-純光合成の接続式として(22)式と(39)式のいずれを用いてもよいが、これらの2式は $0 \leq R_{AT} \leq R_{ATmax}$ でFig. 3の k_{10} 、 k_1-R_{AT} 曲線、 k_{10} 線内挿法により両光合成の接続を可能にする。特に、 $R_{AT}=0$ の k_{10} 値推定に適用される k_{10} 線内挿法は、(22)式から出発する(24)~(29)式の理論的整合性が付された特別な図解法(= k_{10} 図解法)である。

(5) 一般に $R_{AT} \rightarrow 0$ のとき、同化細胞層内では呼吸による CO_2 発生のために同層 CO_2 濃度分布は純光合成の場合のそれよりも高く、厳密な意味で光合成現象を純光合成で説明することができない。しかし、 $R_{AT} \rightarrow R_{ATmax}$ では現象は総光合成、純光合成のいずれでも説明することができる。因みに、本稿の理論的解析手法によれば、イネの場合でライフ・サイクル中最大 R_{ATmax} を呈する時期(Noguchi, 1983; Yabuki, 1992)、近似的に総光合成=純光合成と見做しえるのは厳密には $R_{AT} \geq 0.52 \times 10^{-5}$ である。なお、 $R_{AT}=0$ のとき、 $k_{10}=0.166 \times 10^3$ [1/s]、 $\Delta C_{AR}=0.0057 \times 10^{-2}$ で総光合成反応速度は非常に速く、 $0 \leq R_{AT} \leq R_{ATmax}$ において呼吸発生 CO_2 相当濃度は最大となる。

(6) 光合成反応特性指標として(50)式で定義される「同化細胞層有効係数: E_{p0} 」が導入された。 E_{p0} 値もしくは $E_{p0}-R_{AT}$ 曲線は $0 \leq R_{AT} \leq R_{ATmax}$ の光合成反応挙動をよく表し、葉面 CO_2 濃度境界層、通気細胞層側の対応、それら2層(=気相)と同化細胞層の CO_2 移動抵抗の釣り合い関係とも接点をもつことを示す。なお、イネについてのFig. 8の結果は $0 \leq R_{AT} \leq R_{ATmax}$ において、その光合成反応が $k_{Gb}-k_{Gs}$ 釣り合い点(= $k_{Gb}-k_{Gs}$ equilibrium point)、 Hk_G-k_L 転移点(Hk_G-k_L transition point)の2特異点を持ち、全体として“光合成反応卓越型 CO_2 移動”であることを裏付ける。

(7) 農業気象分野において、「ガス拡散抵抗モデル」に基づき「Ohmの法則」を適用して導かれた「既存の R_{AT} 式」(Gaastra, 1959; Yabuki, 1992; 1995)は少なくとも

も次のような欠陥がある。(a) CO_2 溶解度=Henryの法則の欠落、(b) k_{10} 、 k_1 不確定、 k_L の定義の不明と誤り、(c) K_L 、 K_G の定義の誤り。これらの理論上の不整合は同式の根本的な見直しを示唆する。また、同化細胞層をも対象にしない光合成葉 CO_2 移動の取り扱い(=Brown and Escombe, 1900; Penman and Schofield, 1951)、光合成現象を必ずしも正しく表現し得ない。

References

- Brown, H. T. and Escombe, F., 1900: Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and transpiration in plants. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, **B193**, 223-291.
- Bird, R. B., Stewart, W. E. and Lighthfoot, E. N., 1960: *Transport phenomena*. John Wiley & Sons, New York, 780 pp.
- Gaastra, P., 1959: Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature, and stomatal diffusion resistance. *Meded. Landbouwh. Wageningen Nederland*, **59**, 1-68.
- Komori, T. and Ikemoto, R., 1999: Analytical procedure for estimation of the assimilation cell phase CO_2 mass transfer coefficient of crop leaf from experimental measurements of the net photosynthetic rate. *J. Agric. Meteorol.*, **55**, 145-153.
- Komori, T. and Ikemoto, R., 2000: Analytical solutions and procedures for evaluation of CO_2 mass transfer coefficients of the CO_2 boundary layer and the aerenchyma tissue of the crop leaf in photosynthesis. *J. Agric. Meteorol.*, **56**, 181-193.
- Noguchi, Y. (ed.), 1983: *Agriculture handbook*. Yohkendo, Tokyo, 1943 pp. (野口弥吉(編), 1983: 農学大事典. 養賢堂, 東京, 1943 pp.).
- Ohtake, T., 1963: *Chemical engineering III*. Iwanami book Co., Tokyo, 294 pp. (大竹伝雄, 1963: 化学工学III. 岩波書店, 東京, 294 pp.).
- Penman, H. L. and Schofield, R. K., 1951: Some physical aspects of assimilation and transpiration. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, **5**, 115-129.
- Shirotsuka, T., Hirata, A. and Murakami, A., 1987: *Transport phenomena for chemical engineer*. Ohmsha, Tokyo, 346 pp. (城塚 正・平田 彰・村上昭彦, 1987: 化学技術者のための「移動速度論」. オーム社, 東京, 346 pp.).
- Yabuki, K., 1992: *Wind and photosynthesis*. Nohbunkyo, Tokyo, 210 pp. (矢吹萬寿, 1992: 風と光合成. 農文協, 東京, 210 pp.).
- Yabuki, K., 1995: Introduction. In *Environment control handbook in biology* (ed. by Sugi, J. and Yabuki, K.). Yohkendo, Tokyo, pp. 4-10 (矢吹萬寿, 1995: 序論. 生物環境調節ハンドブック, 杉 二郎・矢吹萬寿監修. 養賢堂, 東京, pp. 4-10).