農業気象 *(J. Agric. Meteorol.)* 56 (3): 181-193, 2000

光合成葉の葉面 CO_2 濃度境界層および通気細胞層側 CO_2 移動係数の解析的推算法

小森友明・池本良子
(金沢大学工学部土木建設工学科)

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

Tomoaki KOMORI and Ryoko IKEMOTO
(Department of Civil Engineering, Kanazawa University, Kanazawa, 920-8667 Japan)

Abstract

Analytical solutions of two gas phase CO_2 mass transfer coefficients in the photosynthetic process, k_{Gb} for the CO_2 boundary layer and k_{Gs} for the aerenchyma tissue of crop leaves, were obtained by solving the diffusion problem of a composite slab.

By the application of the solutions and analytical procedure to the net photosynthetic rate, R_{AT} of "rice" (Yabuki, 1992), a summary of the results is shown below:

1) In order to estimate k_{Gb} and k_{Gs} from the over-all gas phase CO_2 mass transfer coefficient k_G obtained by the graphical method (Komori and Ikemoto, 1999), the CO_2 boundary layer parameter μ was introduced. μ is also available for evaluation of the CO_2 boundary layer thickness δ_{Gb} and the effective CO_2 diffusivity D_{Gs} of the aerenchyma tissue. Theoretically, μ takes the numerical region of $1 \leq \mu \leq \infty$. However, it is related mutually to the environmental conditions.

2) δ_{Gb} has a maximum at $R_{AT}=R_{ATf}$ where D_{Gs} is equivalent to the CO_2 diffusivity D_A in the assimilation cell phase. Moreover, to evaluate k_{Gb} and k_{Gs} for $0 \leq R_{AT} \leq R_{ATf}$ or $0 \leq D_{Gs} < D_A$, δ_{Gb} interpolation method was proposed. The maximum figure of D_{Gs} is 10^{-7}. It lies in the region of the figure between the CO_2 diffusivity in the air, D_{Gs} and D_A. Both D_{Gs} and δ_{Gb} approach zero as R_{AT} decreases.

3) Diffusion impact parameters, H and σ, defined by $\beta=D_{Gs}/D_{Gb}$ and $\eta_0=D_{Gb}/D_A$ respectively, are useful to evaluate the role of the aerenchyma tissue to the CO_2 mass transfer in photosynthesis.

For the case of "rice", the aerenchyma tissue relieves almost CO_2 diffusion impact at the assimilation cell surface. Therefore, the aerenchyma tissue of "rice" would not be necessarily a CO_2 transfer barrier in photosynthesis.

4) The remarkable change of D_{Gs} with R_{AT} would be related to the stomatal aperture. The relationship between D_{Gs} and the stomatal aperture may be investigated quantitatively by the concept of "Kinetic theory of gases", taking into account "Knudsen flow", diffusion and permeation of gases through a septum with multi-micro pores.

5) The average CO_2 concentration of the aerenchyma tissue, ϕ_{2av} is given by Eq. (53), and the relationship between ϕ_{2av} and μ_{av} can be expressed by Eq. (54). These equations and the observation of ϕ_{2av} of the aerenchyma tissue would be available to obtain the correlation of μ and the environmental conditions for crop growth.

Key words: Photosynthesis, CO_2 mass transfer coefficient, CO_2 boundary layer, Diffusivity, Diffusion impact.

キーワード: 光合成, CO_2 移動係数, CO_2 濃度境界層, 拡散係数, 拡散衝撃

1998年7月30日　全国大会にて発表
1999年6月8日　受付, 2000年4月17日　受理

1. 緒　　言

光合成葉の系内 CO_2 物質移動収支を表わす光合成速度式は生育環境条件の変動があっても成立する普遍式で，同式中の各層 CO_2 移動係数（＝コンダクタンス），もしくはその逆数である CO_2 移動抵抗，そしてそれらを構成する変数，要因もまた物理的な意味において普遍性をもつ。

農業気象学的な見地から，最終的な結果となるこれらの普遍的な変数，要因と生育環境である気象条件との関係を得るにあたり，光合成速度式中で対象となる変数と要因は，既知で決定的な系内の物性値と温度を別とすれば，光合成反応速度定数 k_1 [1/s]，気液平衡定数（＝Henry 定数）H [Pa・m^3/mol]，通気細胞層厚み δ_{Gs} [m] と同層内 CO_2 有効拡散係数 D_{Gs} [m^2/s]，葉面 CO_2 濃度境界層厚み δ_{Gb} [m] の 5 項である。そして，これらの変数が光合成速度式とともに普遍性を具備するための基本原則は次の 3 項である。

1) 系構成各層の CO_2 濃度分布を拡散方程式（＝Fick の拡散第 2 法則）を解いて求め，その解に基づき CO_2 移動流束＝吸収速度（Fick の拡散第 1 法則）表示とすること
2) 光合成系を構成する最寄り層は，葉面 CO_2 濃度境界層（葉外＝大気側），通気細胞層（葉内側，以上の 2 層は気相），同化細胞層（液相，CO_2 溶解及び光合成反応層）の「3 層 2 相系」で，2 相（＝異相）を一括して CO_2 物質収支を表わすこと
3) 異相間の物質移動となる気-液接触界面（通気-同化細胞層界面）において CO_2 溶解度を表わす気液平衡関係，同化細胞層側 CO_2 拡散方程式に反応項を導入すること

以上のうち第 1) 項は 3 層の CO_2 移動係数の物理的定義を明確にし，拡散理論上の整合性＝普遍性を与えることを意味し，第 2), 3) 項については，もし，原則の不備，欠落，曖昧等々の背景があれば，物質移動係数の意味亡失に止まらず，推算値の信頼性にまで波及する恐れを示唆するので，基本的に光合成速度式，各 CO_2 移動係数ともに拡散理論上の整合性をもたせることを意味する。

この観点に立てば，既報の農業気象分野における光合成速度式とその導出に至る解析の手順（例えば，Brown and Escombe, 1900; Penman and Schofield, 1951; Gaastra, 1959; Yabuki, 1992; 1995）などにいくつかの疑問が浮上するが，前出の 5 変数に理論的整合性を付すもう一つの必然性は，それらの物理的な本質を検討することにある。前報（Komori and Ikemoto, 1999）で取り扱った k_1 については説明を割愛するが，普遍的な，D_{Gs}，δ_{Gb} の値を得ることによって通気細胞層の CO_2 移動機構，物質移動現象の特性，および役割等についてはさらなる「D_{Gs} 解析」，また光合成速度実測値 R_{AT} [mol/(m^2・s)] から得られる δ_{Gb} があくまで平均値でしかないことに留意すれば，境界層理論の適用，拡張を図った「δ_{Gb} 解析」へと進展させる背景が与えられる（Komori, 1999）。

そこで，本報では気相側 2 層の CO_2 濃度（＝分圧）分布とそれに基づいて得られる葉面 CO_2 濃度境界層と通気細胞層の CO_2 移動係数 k_{Gb}, k_{Gs} の理論解を提示し，その結果を前報（Komori and Ikemoto, 1999）で取り扱ったイネ（Yabuki, 1992）の気相複合 CO_2 移動係数 k_G の k_{Gb}，k_{Gs} 分離に適用するとともに δ_{Gb} と D_{Gs} を求め，それらの部分的な定量的評価と特徴の検討を試み，さらなる，解析の基盤を与えた。

2. 理　　論

気相側に該当する「葉面 CO_2 濃度境界層＋通気細胞層」の 2 層構成系拡散問題は，気液接触界面となる通気-同化細胞層界面の CO_2 濃度（＝分圧）P_{Ai} [Pa] が与えられれば，同化細胞層側と切り離して解析的に両層の CO_2 濃度（＝分圧）分布解を求めることができる（Komori, 1998）。

差し当り，同化細胞層側 CO_2 移動係数 k_L [m/s] の解析で設けた仮定の全項をここでも設定し（Komori and Ikemoto, 1999），通気細胞層が (1) 気孔，気孔腔，(2) 表皮，細胞空間隙と通気道の構成で，かつ時間 $t=t_1$ から $t=t_2$ の任意の時間間隔 Δt [s] で，気液界面 CO_2 平衡濃度（＝分圧）P_{Ai} [Pa] および 2 層の拡散係数 D_{Gb}, D_{Gs} が

$$P_{Ai}=\frac{1}{\Delta t}\int_{t_1}^{t_2}P_{Ai}(t)\,dt \tag{1}$$

$$D_{Gm}=\frac{1}{\Delta t}\int_{t_1}^{t_2}D_{Gm}(t)\,dt \quad (m=b,\ s) \tag{2}$$

のような“定数化処理”が可能とすると，系の CO_2 濃度（＝分圧）分布モデルは光合成過程の任意の時間 t において Fig. 1 のように描かれる。

そして，系内では理想気体の法則が成り立ち，光合成が $t=0$ で，CO_2 補償点 P^*_{A0} [Pa] から始まるとすれば，Fig. 1 に基づき時間 $t=t$ [s] における 2 層の拡散方程式，境界条件，初期条件は

$$\frac{\partial\phi_1}{\partial\tau}=\frac{\partial^2\phi_1}{\partial\xi^2} \quad (-\xi_1<\xi<0) \tag{3}$$

$$\frac{\partial\phi_2}{\partial\tau}=\beta\frac{\partial^2\phi_2}{\partial\xi^2} \quad (0<\xi<\xi_2) \tag{4}$$

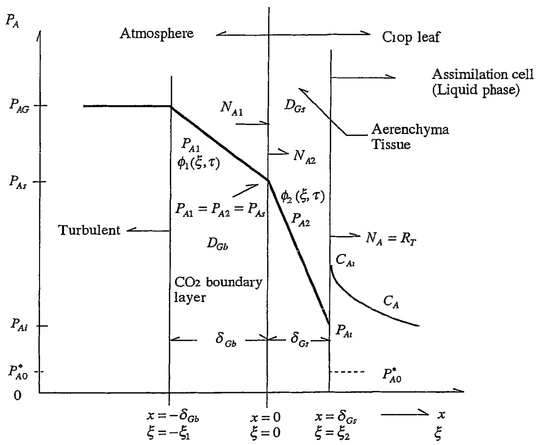

Fig. 1. Schematic representation of the CO_2 partial pressure (=concentration profile in the aerenchyma tissue of a crop leaf and the CO_2 boundary layer (a composite slab diffusion problem).

$$\phi_1=1 \quad (\xi=-\xi_1) \tag{5}$$

$$\phi_1=\phi_2 \quad (\xi=0) \tag{6}$$

$$\frac{\partial\phi_1}{\partial\xi}=\beta\frac{\partial\phi_2}{\partial\xi} \quad (\xi=0) \tag{7}$$

$$\phi_2=\varepsilon \quad (\xi=\xi_2) \tag{8}$$

$$\phi_1=\phi_2=0 \quad (\tau=0) \tag{9}$$

ただし，(3)～(9) 式の無次元変数は

$$\phi_m=\frac{P_{Am}-P_{A0}{*}}{P_{AG}-P_{A0}{*}}=\frac{P_{Am}-P_{A0}{*}}{\varDelta P_{AG}} \quad (m=1,2),$$

$$\xi=\frac{x}{\delta_{GT}},$$

$$\xi_1=\frac{\delta_{Gb}}{\delta_{GT}},\quad \xi_2=\frac{\delta_{Gs}}{\delta_{GT}},\quad \tau=\frac{D_{Gb}t}{\delta_{GT}^2},\quad \beta=\frac{D_{Gs}}{D_{Gb}}$$

$$P_{At}=HC_{Ai},\ \delta_{GT}=\delta_{Gb}+\delta_{Gs},\ \varepsilon=\frac{P_{Ai}-P_{A0}{*}}{\varDelta P_{AG}} \tag{10}$$

であり，P_{A1}，P_{A2} [Pa] はそれぞれ葉面 CO_2 濃度境界層と通気細胞層側の CO_2 分圧，D_{Gb} [m^2/s] は大気中における CO_2 拡散係数，δ_{Gs} [m] は通気細胞層厚み，H [Pa・m^3/mol] は Henry 定数，C_{Ai} [mol/m^3] は P_{At} に平衡な同化細胞層表面の CO_2 濃度である。

この問題の一つの特徴は $D_{Gs}<D_{Gb}$，もしくは $D_{Gs}\ll D_{Gb}$ であると予想され，一般的には物性値の異なる 2 枚の板が接着された“バイメタルの熱伝導問題”と同じく，複合平板拡散問題=Composite Slab Diffusion Problem であり，広義には Sturm-Liouville 型問題でもあるが，解法として Laplace 変換法を用いるのが最も妥当と判断される (Churchill, 1958; Carslaw and Jaeger, 1959)。

したがって，ここでも Laplace 変換法により，(5)～(9) 式を満足する (3)，(4) 式の一般解 (=厳密解) ϕ_1，ϕ_2 を求めるが，それらの解は実用計算上では相当に煩雑で不都合なことから，Laplace 逆変換演算過程で $\xi_2<\xi_1$，かつ $\xi_2\ll 1$ であることに着目して近似解を導くと

$$\phi_1(\xi,t)=\frac{[\xi_2+\beta\varepsilon\xi_1-\beta(1-\varepsilon)\xi]}{(\beta\xi_1+\xi_2)}$$
$$+2\sum_{n=1}^{\infty}\frac{\exp(-\beta\alpha_n^2\tau)}{\alpha_n[(\beta\xi_1+\xi_2)C(\xi_1)C(\xi_2)-\sqrt{\beta}S(\xi_1)S(\xi_2)]}$$
$$\times\{\sqrt{\beta}[\varepsilon\sin\sqrt{\beta}\alpha_n(\xi+\xi_1)-C(\xi_2)\sin\sqrt{\beta}\alpha_n\xi]$$
$$+S(\xi_2)\cos\sqrt{\beta}\alpha_n\xi\} \tag{11}$$

$$\phi_2(\xi,t)=\frac{[\xi_2+\beta\varepsilon\xi_1-(1-\varepsilon)\xi]}{(\beta\xi_1+\xi_2)}$$
$$+2\sum_{n=1}^{\infty}\frac{\exp(-\beta\alpha_n^2\tau)}{\alpha_n[(\beta\xi_1+\xi_2)C(\xi_1)C(\xi_2)-\sqrt{\beta}S(\xi_1)S(\xi_2)]}$$
$$\times\{\sin\alpha_n(\xi_2-\xi)+\varepsilon[\sqrt{\beta}S(\xi_1)\cos\alpha_n\xi$$
$$+C(\xi_1)\sin\alpha_n\xi]\} \tag{12}$$

ただし，(11)，(12) 式の α_n は

$$\sqrt{\beta}\alpha_n\xi_1\cot\sqrt{\beta}\alpha_n\xi_1+\frac{\beta\xi_1}{\xi_2}=0 \tag{13}$$

の正根であり $S(\xi_1)$，$S(\xi_2)$，$C(\xi_1)$，$C(\xi_2)$ はそれぞれ次のようである。

$$S(\xi_1)=\sin\sqrt{\beta}\alpha_n\xi_1 \qquad S(\xi_2)=\sin\alpha_n\xi_2$$
$$C(\xi_1)=\cos\sqrt{\beta}\alpha_n\xi_1 \qquad C(\xi_2)=\cos\alpha_n\xi_2$$

さて，ガス吸収理論にいう物質収支でもある (7) 式に基づけば，R_{AT} と各層の CO_2 移動流束 N_{A1}，N_{A2} [mol/(m^2・s)] から，k_{Gb} と k_{Gs} は次のように定義される。

$$R_{AT}=N_{A1}=N_{A2} \quad (x=0) \tag{14}$$

$$N_{A1}=-\frac{D_{Gb}}{RT}\frac{\partial P_{A1}}{\partial x}\bigg|_{x=0}=k_{Gb}(P_{AG}-P_{A1}|_{x=0}) \tag{15}$$

$$N_{A2}=-\frac{D_{Gs}}{RT}\frac{\partial P_{A2}}{\partial x}\bigg|_{x=0}=k_{Gs}(P_{A2}|_{x=0}-P_{Ai}) \tag{16}$$

ここで，R [Pa・m^3/(mol・K)] は気体定数，T [K] は系の温度である。

(15)，(16) 式に (11)，(12) 式を適合させると

$$k_{Gb}\left\{(1-\varepsilon)-2\frac{\xi_2}{\beta\xi_1}\sum_{n=1}^{\infty}[1-\varepsilon C(\xi_1)]\right.$$
$$\left.\cdot\frac{\exp(-\beta\alpha_n^2\tau)}{C(\xi_1)}\right\}$$
$$=\frac{D_{Gb}}{RT\delta_{GT}\xi_1}\left\{(1-\varepsilon)+2\sum_{n=1}^{\infty}[1-\varepsilon C(\xi_1)]\right.$$

$$\cdot \frac{\exp(-\beta\alpha_n^2\tau)}{C(\xi_1)}\Bigg\} \tag{17}$$

$$k_{Gs}=\frac{D_{Gs}}{RT\delta_{GT}\xi_2}=\frac{D_{Gs}}{RT\xi_{Gs}} \tag{18}$$

以上のごとくであるが，(17) 式の両辺には時間 t の項が含まれ，それらの値は等しくない。しかし，同式右辺の係数項である D_{Gb}, T, δ_{Gb} の 3 変数で時間 t の関数となるものはない。すなわち，

$$k_{Gb}=\frac{D_{Gb}}{RT\delta_{Gb}}\neq f(t) \tag{19}$$

よって，(17) 式の両辺が等値となるのは，非定常項が相殺され，{ } の値が一定値となる場合なので，

$$\frac{1}{2}\left\{2(1-\varepsilon)+2\left(1-\frac{\xi_2}{\beta\xi_1}\right)\sum_{n=1}^{\infty}\frac{1-\varepsilon C(\xi_1)}{C(\xi_1)}\right.$$

$$\left.\cdot\exp(-\beta\alpha_n^2\tau)\right\}=(1-\varepsilon)\quad\therefore\frac{\xi_2}{\beta\xi_1}=1 \tag{20}$$

もちろん，(20) 式右辺の値は (11)，(12) 式を (7) 式に適合させた両辺とも同じでなければならないので，非定常項の値が十分小さいことが要件となる。

したがって，(17) 式の非定常項の値が十分小さければ，$\xi_2/\beta\xi_1$ とおいて，

$$\delta_{Gb}=\frac{D_{Gb}}{RTk_{Gb}} \tag{21}$$

$$D_{Gs}=RT\delta_{Gs}k_{Gs} \tag{22}$$

そして，$P_{A1}|_{x=0}=P_{A2}|_{x=0}=P_{As}$ とおけば，(14)～(16) 式より

$$R_{AT}=k_{Gb}(P_{AG}-P_{As})=k_{Gs}(P_{As}-P_{Ai})$$
$$=k_G(P_{AG}-P_{Ai}) \tag{23}$$

$$k_G=\frac{D_{Gb}\beta}{RT\delta_{GT}(\beta\xi_1+\xi_2)}=\frac{D_{Gs}}{RT\delta_{GT}(\beta\xi_1+\xi_2)} \tag{24}$$

もしくは

$$\frac{1}{k_G}=RT\left(\frac{\delta_{Gb}}{D_{Gb}}+\frac{\delta_{Gs}}{D_{Gs}}\right)=\frac{1}{k_{Gb}}+\frac{1}{k_{Gs}} \tag{25}$$

また，(17) 式の成立要件 $\xi_2/\beta\xi_1=1$ より

$$\delta_{Gb}=\frac{D_{Gb}}{2RTk_G} \tag{26}$$

$$D_{Gs}=2RT\delta_{Gs}k_G \tag{27}$$

$$P_{As}=\frac{P_{AG}+P_{Ai}}{2} \tag{28}$$

なお，以上の計算は Fig. 1 のモデルが葉片側についての図示なので，葉の組織構造等の対称性に関係なく適用できるが，対称葉として取り扱われるイネに関する以下のデータ解析は葉片側の結果で，各計算値は葉の表裏でともに等しい。

3. 解適用の予備検討

3.1 葉面 CO_2 濃度境界層パラメータ μ の導入と解の簡略化

(17) 式左辺 { } 第 2 項のパラメータ $\xi_2/\beta\xi_1$ は k_{Gb} と k_{Gs} の案分比を表わし，$\xi_2/\beta\xi_1=1$ のとき $k_{Gb}=k_{Gs}$ で両層の CO_2 移動抵抗は等しく，葉面 CO_2 濃度境界層はその抵抗が最大，葉側は最小という葉には最も有利な状態，もしくは理想的状態を意味する。

しかし，自然条件下に限らず，多分に不規則で独立的な気象条件は作物の生理状態とも複雑に絡み，$\xi_2/\beta\xi_1$ の値を変動させるはずで，恒常的に $\xi_2/\beta\xi_1=1$ なる状態は何らの保証もなく，余りにも一義的かつ非現実的でさえある。

そこで，このような背景も踏まえ，理論解の一般化を図る目的で，以下のようにさらに理論的検討を進める。

いま，必ずしも $\xi_2/\beta\xi_1=1$ にとらわれないとすると，(23) 式より

$$\frac{k_{Gb}}{k_{Gs}}=\frac{\xi_2}{\beta\xi_1}=\frac{(P_{As}-P_{Ai})}{(P_{AG}-P_{As})}=\mu \tag{29}$$

(29) 式の μ を用いて (26)～(28) 式を書き換えると

$$\delta_{Gb}=\frac{D_{Gb}}{RT(1+\mu)k_G} \tag{30}$$

$$D_{Gs}=RT\delta_{Gs}\left(\frac{1+\mu}{\mu}\right)k_G \tag{31}$$

$$P_{As}=\frac{\mu P_{AG}+P_{Ai}}{(1+\mu)} \tag{32}$$

ここでは，便宜上，μ に「葉面 CO_2 濃度境界層パラメータ：CO_2 Boundary Layer Parameter」の定義を物理的に与えることとする。

一般に通気細胞層の組織構造は細孔もしくは多孔性材料と見做してよく，$D_{Gb}\gg D_{Gs}$ の可能性を考慮すると，$1/k_{Gb}>1/k_{Gs}$ は物理的に無理があるので，$1/k_{Gb}\leq 1/k_{Gs}$，すなわち，$1\leq\mu\leq\infty$ の範囲を設定するのが妥当である。

ただし，$\mu>1$ の設定は実質的に (11)，(12) 式右辺第 2 項 $\phi_t(\xi,\tau)$ (＝非定常項) が数値上で，同第 1 項 $\phi_s(\xi)$ (＝定常項) に比べ無視し得る程度に小さく，解の定常化近似 (＝擬定常化) をできることが前提となる。

さて，この場合，$\mu>1$ で μ の値が極端に大きくない限り，$\delta_{Gb}\ggg\delta_{Gs}$ で $\delta_{GT}\approx\delta_{Gb}$ とおけるから，(13) 式の $\beta\xi_1/\xi_2$ と μ の関係は $\xi_1\approx 1$ とおいて

$$\frac{\xi_2}{\beta\xi_1}\approx\frac{\xi_2}{\beta}\approx\mu\rightarrow\delta_{GT}\approx\delta_{Gb}\approx\frac{\delta_{Gs}}{\beta\mu} \tag{33}$$

(33) 式を用いれば，(11)，(12) 式右辺 $\phi_t(\xi,\tau)$ の「冪

Table 1 Comparison of the steady solution $\phi_s(\xi)$ and the transient solution $\phi_t(\xi, \tau)$ in Eq. (11) or Eq. (12) at $\xi=0$ with the positive root α_1 in Eq. (13).

	$\sqrt{\beta}\alpha_1$	α_1	$\delta_{GT}\times10^{-2}$ [m]	$\exp(-\beta\alpha_1^2\tau)$	$\phi_s(0)$	$\phi_t(0, \tau)$
$\mu=1$	2.0288	179.03	15.58	5.52×10^{-5}	0.550	-4.25×10^{-5}
$\mu=2$	1.8352	161.95	7.79	1.16×10^{-14}	0.733	-1.10×10^{-14}
$\mu=5$	1.6887	149.02	3.12	1.80×10^{-74}	0.917	$\to0$
$\mu=10$	1.6300	143.84	1.56	$\to0$	$\to1.0$	$\to0$
$\mu=\infty$	1.5708	$\to\infty$	$\to\delta_{Gs}$	$\to0$	$\to1.0$	$\to0$

数」は

$$\beta\alpha_n^2\tau=\frac{\delta_{Gs}D_{Gb}\alpha_n^2 t}{\mu\delta_{GT}^3} \tag{34}$$

一方，(13) 式の正根 α_n は $\beta\xi_1/\xi_2=1/\mu$ をパラメータに $n=1\sim n=6$ までとすると，$\sqrt{\beta}\alpha_1=1.5708$ ($\mu=\infty$)～2.0288 ($\mu=1$)，$n\geq2$ では$\sqrt{\beta}\alpha_n\geq4.7124$ である（例えば，Carslaw and Jaeger, 1959; Komori, 1996)。

したがって，$n\geq2$ の α_n の値が α_1 に比して大きくなることから，実質的な数値計算は α_1 のみについて行えばよいが，差し当り，(11)，(12) 式の $\phi_t(\xi, \tau)$ が無視小とならないのは，(34) 式の値が小さい場合であることに留意し，いくつかの例を計算すると Table 1 のようになる。

ただし，上表の値はここで取り扱った R_{AT} データの範疇にある試算で，計算諸元は以下のようである。

$D_{Gb}=1.605\times10^{-5}$ [m²/s],

$D_{Gs}=2.061\times10^{-9}$ [m²/s]

($=D_A$, $\beta=1.2841\times10^{-4}$, $T=301.0$ [K])

$\varepsilon=0.1$, $\delta_{Gs}=2.0\times10^{-5}$ [m], $t=3600$ [s]

ただし，D_A は同化細胞層 CO_2 拡散係数である (Komori and Ikemoto, 1999)。

Table 1 の結果は，$\phi(\xi,\tau)\approx\phi_s(\xi)$ で擬定常とする近似が成り立ち，数値計算上の簡便化と (29)～(32) 式の妥当性を裏付ける。また，とくに $\mu\to\infty$ のとき，$\delta_{GT}\to\delta_{Gs}$ となるので，(34) 式の値は

$$\lim_{\mu\to\infty}\frac{\delta_{Gs}D_{Gb}\alpha_n^2 t}{\mu\delta_{GT}^3}\to\frac{D_{Gb}\alpha_n t}{\delta_{Gs}^2}\to\infty \tag{35}$$

となり，やはり $\phi(\xi,\tau)\approx\phi_s(\xi)$ が成り立つ。

3.2 R_{AT}実測値の選択と，k_G，k_{Gb}，k_{Gs}データ

前報では同化細胞層側 CO_2 移動係数 k_L [m/s] と正味光合成反応速度定数 k_1 [1/s] の解析に主眼を置いたので，Yabuki (1992) によるイネの R_{AT} 実測値のうちでも，最も不規則かつ不連続に日変動する 8 月 31 日のデータのみを用いたが (Komori and Ikemoto, 1999)，ここでは前報で提示した解析法の普遍性を検証することも兼ねて，8 月 30 日，9 月 20 日，9 月 29 日の R_{AT} 実測値をデータ解析に加えた。

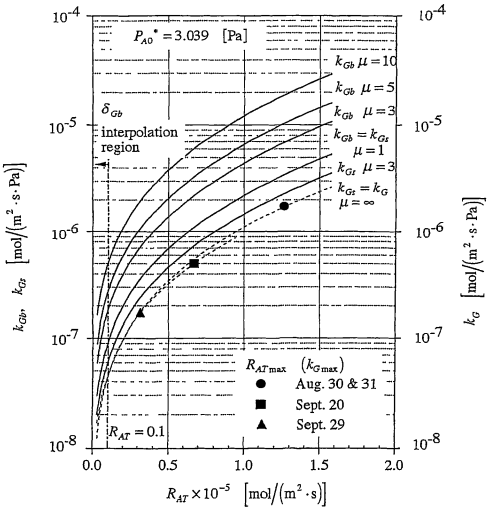

Fig. 2. CO_2 mass transfer coefficients, k_{Gb}, k_{Gs} and k_G with the net photosynthetic rate R_{AT} (for the case of "rice": where μ is the CO_2 boundary layer parameter).

これら 4 日の R_{AT} 実測値から k_L，k_G を分離する手順，仮定，物性値および寸法諸元等は前報に準ずるので記述を割愛するが，分離した k_G を R_{AT} に対して点綴すると Fig. 2 の破線のように描かれる。

Fig. 2 には k_G のほか (29) 式に基づき，μ をパラメータに，k_{Gb}，k_{Gs} も同時に点綴してあるが，k_{Gb} については $2\leq k_{Gb}/k_G\leq\infty$，$k_{Gs}$ は $1\leq k_{Gs}/k_G\leq2$ で前者の変動は発散的であるのに対し，後者のそれは 2 倍でしかない。

この結果は後述する δ_{Gb}，D_{Gs} にも現れるが，仮に作物種ごとに μ の上限値があるとしても，一種の外乱的パラメータである μ の発散形変動を，わずか 2 倍の変動に収束させる通気細胞層の制御能力は非常に興味深い。

なお，Fig. 2 も含め，以下の各図に示される細実線は，ここで提示した理論の一般化と考察の普遍性を目的として，実測の R_{AT} 値を延長した計算拡張領域の結果である。

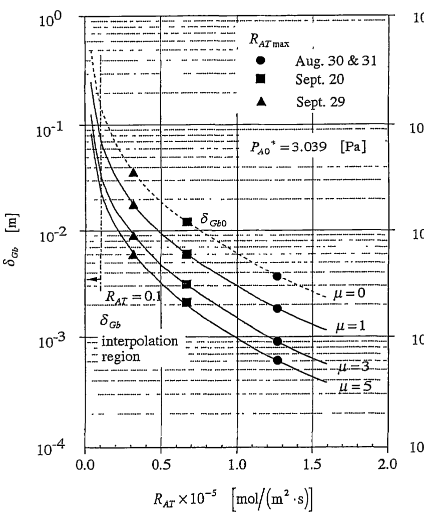

Fig. 3. Change of the CO_2 boundary layer thickness δ_{Gb} with R_{AT}.

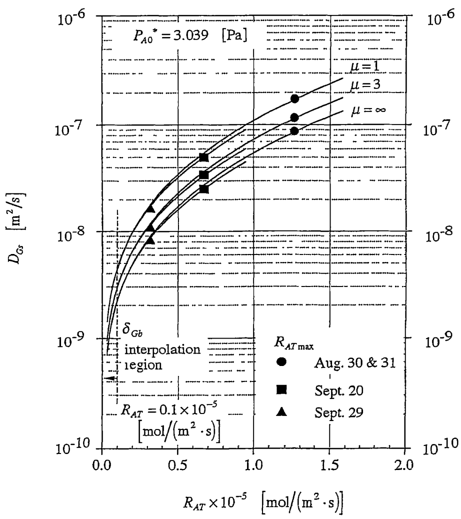

Fig. 4. Correlation of the effective CO_2 diffusivity in the aerenchyma tissue D_{Gs} and R_{AT}.

4. 解析結果と考察

4.1 δ_{Gb} と D_{Gs} の解析結果

(30) 式で δ_{Gb}，(31) 式により D_{Gs} を求め，R_{AT} に対して点綴した一例を示すと Figs. 3，4 のようになる。

とくに Fig. 3 には，$\mu=0$ とした δ_{Gb0} 曲線も同時に描いたが，$\mu=0$ は通気細胞層がなく，大気側葉面 CO_2 濃度境界層が同化細胞層と直接気液接触する場合で，Fig. 2 の k_G 線の値に重なる。そして，Figs. 3，4 の結果は以下のように要約される。

1) δ_{Gb} について (Fig. 3)

(1) δ_{Gb}，δ_{Gb0} は R_{AT} に対して一つの規則的かつ連続的な変化を示す。また，R_{AT} との間に逆比例相関があり，理論的に $R_{AT}\to0$ で $\delta_{Gb}\to\infty$ となる。

(2) 実測最大 R_{AT} 値: $R_{AT\max}=1.26263\times10^{-5}$ でも $\delta_{Gb}\approx2.0\times10^{-3}$ [m]，$\delta_{Gb}/\delta_{Gs}\approx10^2$。$\delta_{Gb}$ は圧倒的に厚く，$\delta_{Gb}\gg\delta_{Gs}$ となる。

(3) $\delta_{Gb}/\delta_{Gb0}\leq1/2$ で常に $\delta_{Gb}<\delta_{Gb0}$。通気細胞層の介在は任意の k_G において，葉面 CO_2 濃度境界層の CO_2 移動抵抗を相対的に軽減する。

2) D_{Gs} について (Fig. 4)

(1) D_{Gs} は R_{AT} と比例相関があり，規則性ある連続変化を示し，$1\leq\mu\leq\infty$ で任意の R_{AT} においてその変動幅は 2 倍に止まる。

(2) D_{Gs} 最大値は 10^{-7} で，D_{Gb} と同化細胞層 CO_2 拡散係数 D_A との中間的位数である。

(3) $0\leq R_{AT}\leq R_{AT\max}$ の過程では，$D_{Gb}\gg D_{Gs}>D_A\to D_{Gs}=D_A\to D_{Gs}<D_A\to D_{Gs}=0$ の収束軌跡を辿る。

以上の各項にいう D_{Gs} の変化の特徴は気孔の開閉とも深い関係をもつとしてよいが，巨視的に見て構造上ではルーバー型調整弁 (Louver Damper)，動作上ではサーボ系制御 (Servo Control system) の範疇で，プロセス構成機器としては一端末機器でしかない気孔の開閉のみに，これら一連の変化の特徴，特性が依存するとは考え難いところがある。

そして，以上の各項は新たに次のような問題も提起する。

(Ⅰ) 通気細胞層の役割と機能評価

(Ⅱ) $0\leq D_{Gs}\leq D_A$ 領域の CO_2 移動現象特性

(Ⅲ) $\delta_{Gb}<\delta_{Gb0}$ と D_{Gs} との関係，$D_{Gs}\to0$ 軌跡に関する CO_2 移動機構の解析

上記の各項で，第 (Ⅰ) 項は代表的物性である各層拡散係数の定量的な比較相対評価，第 (Ⅱ) 項は μ と δ_{Gb}，もしくは μ と k_{Gb} の相関を求めること，第 (Ⅲ) 項は気孔開口寸法と密接な拡散機構 (例: 細孔拡散，Knudsen 拡散，その他) を解析することが挙げられるが，第 (Ⅲ) 項は前 2 項と根本的に異なる取り扱いとなるので，ここでは第 (Ⅰ)，(Ⅱ) 項について検討を試みる。

なお，δ_{Gb} と D_{Gs} の解析にあたり，D_{Gb} 値は Chapman-Enskog の式 (Bird *et al.*, 1960; Jost, 1960) を用いて推算し，通気細胞層厚みについては，前報 (Komori and Ikemoto, 1999) の生葉密度比値に基づき $\delta_{Gs}=2.0\times10^{-5}$ [m] とした。

4.2 通気細胞層の新評価指標 H, σ

例えば，$T=298$ ［K］における CO_2 の気液相拡散係数比は $D_{Gb}/D_A \approx 8208$，水対 CO_2 のモル密度比は $\rho_{LM}/\rho_{GM} \approx 1360$ である。

極端に大きいこれらの相対比は，もし通気細胞層がなく，CO_2 が同化細胞層へ直接接触して拡散するとすると，気相側の CO_2 分子にとって液相への拡散は固体壁衝突，固体層内浸入強行に匹敵する程の拡散移動難を予測させる。

もし，液相における溶質ガス拡散係数も，気相におけるそれと同様に気体分子運動論による取り扱い範疇に置けるとすれば (Sato, 1980)，媒体 j 成分中を拡散する溶質 i 成分（＝2 成分系）の拡散係数 D_{ij} [m^2/s] は多くの場合，次のような形で表わせる（Bird *et al.,* 1960; Jost, 1960; Mizushina and Ogino, 1981).

$$D_{ij}=\frac{Bg(T)}{f_{ij}(\Omega_{ij},\lambda_{ij})}\sqrt{\frac{1}{M_i}+\frac{1}{M_j}} \tag{36}$$

ここで，M_i, M_j [g/mol] は成分 i, j の分子量，B は Boltzmann 定数 k ［J/molecule・K］などを統括整理した係数，g (t) は温度関数項，$f_{ij}(\Omega_{ij}, \lambda_{ij})$ は拡散活性化エネルギー［J/mol］(もしくは［J/molecule］) を分子相互の衝突エネルギーに置き換えた一つのエネルギー関数項で，ともに Lennard-Jones 定数値表から求められる 2 分子間の力の関数パラメータ Ω_{ij} と衝突直径 λ_{ij} の関数でもある（Bird *et al.,* 1960; Nakagawa and Kanbe, 1964; Mizushina and Ogino, 1981).

差し当たり，系の温度が一定で，(36) 式右辺の分子量項の値はほぼ等しいが，互いに D_{ij} の異なる 2 層が接しており (層間の遮断はなし)，一方の層から他方の層への溶質ガス i 成分が拡散するとすれば，エネルギーの強さでもある (36) f_{ij} (Ω_{ij}, λ_{ij}) 式の変化を要することになる。そして，その変化量が大きいほど 2 層界面における分子エネルギー変化は衝撃的であるから，2 層の D_{ij} 比は概念的な意味での拡散難易度指標＝拡散衝撃度を表わすとしてよい。

いま，一つの光合成系において CO_2 移動方向に沿い，下流側基準で拡散衝撃度 η: Diffusion Impact Intensity を定義すると，

$$\eta_0=\frac{D_{Gb}}{D_A},\eta_G=\frac{D_{Gb}}{D_{Gs}}=\frac{1}{\beta},\eta_L=\frac{D_{Gs}}{D_A}, \tag{37}$$

もちろん，η_0 は通気細胞層がない場合で，気液接触界面で全衝撃を受けることになるが，光合成系では葉面 CO_2 濃度境界層–通気細胞層界面＝第 1 拡散壁，通気–同化細胞層界面＝第 2 拡散壁があるので，各壁の分担する衝撃割合＝拡散衝撃分担率: Fraction of Diffusion Impact Assignment H_G, H_L は

$$H_G=\frac{\eta_G}{\eta_G+\eta_L}=\frac{1}{1+\beta^2\eta_0} \quad \text{（第1拡散壁）} \tag{38}$$

$$H_L=\frac{\eta_L}{\eta_G+\eta_L}=\frac{\beta^2\eta_0}{1+\beta^2\eta_0} \quad \text{（第2拡散壁）} \tag{39}$$

一方，溶質分子（$=CO_2$）から見れば，一つの層において獲得した活性化エネルギーを拡散によって消散＝緩和することでもあるので（Nakagawa and Kanbe, 1964)，f_{ij} (Ω_{ij}, λ_{ij}) は一つのポテンシャル・エネルギーでもあり，異なる D_{ij} はポテンシャル・エネルギー差 Δf_{ij} (Ω_{ij}, λ_{ij})＝拡散障壁高差を表わすことに相当する。

便宜上，η の定義と同じようにその高差比を拡散衝撃緩和率＝Ratio of Diffusion Impact Relaxation と呼び，それぞれ σ_G, σ_L とおくと

$$\sigma_G=1-\frac{f_{Gb}(\Omega_{Gb},\lambda_{Gb})}{f_{Gs}(\Omega_{Gs},\lambda_{Gs})}=1-\beta \quad \text{（第1拡散壁）} \tag{40}$$

$$\sigma_L=1-\frac{f_{Gs}(\Omega_{Gs},\lambda_{Gs})}{f_A(\Omega_A,\lambda_A)}=1-\frac{1}{\beta\eta_0} \quad \text{（第2拡散壁）} \tag{41}$$

となる。

そして，通気細胞層がない場合の σ_0 は

$$\sigma_0=1-\frac{f_{Gb}(\Omega_{Gb},\lambda_{Gb})}{f_A(\Omega_A,\lambda_A)}=1-\frac{1}{\eta_0} \tag{42}$$

(40)，(41)，(42) 式より

$$\frac{\sigma_G}{\sigma_0}\approx 1-\left(\beta-\frac{1}{\eta_0}\right) \tag{43}$$

$$\frac{\sigma_L}{\sigma_0}\approx 1-\frac{1}{\eta_0}\left(\frac{1}{\beta}-1\right)\approx 1-\frac{1}{\beta\eta_0} \tag{44}$$

上の 2 式より，通気－同化細胞層界面＝第 2 拡散壁で拡散障壁高差が消滅するのは $D_{Gs}=D_A$ のときで，そのとき拡散障壁は葉面 CO_2 濃度境界層－通気細胞層＝第 1 拡散壁のみとなる。

ここで，(38)～(41) 式の一般化を考慮して，P_{A0}* を P_{A0}*＝0, P_{A0}*＝3.039, P_{A0}*＝6.422 [Pa] に設定，R_{AT} については $R_{AT} \approx 2.84\times10^{-5}$ [mol/(m^2・s)] まで，さらに計算領域を拡張して $1\leq\mu\leq\infty$ の範囲で D_{Gs} を求め，H および σ を D_{Gs} に対して点綴した一例を示すと Figs. 5, 6 のように図示される。

1) H 曲線について (Fig. 5)

(1) D_{GS} に対して H_G は逆比例，H_L は比例，一定値 D_{Gsc} で両曲線は交差，$D_{Gs}\leq D_{Gsc}$ で $H_G\geq H_L$ に逆転，H は第 1 拡散壁に移行，ただし $D_{Gsc}\approx 1.8\times 10^{-7}$ [m^2/s]

(2) $D_{Gs}<D_{Gsc}$ で $D_{Gs}\to 0$（$=R_{AT}\to 0$）は第 1 拡散壁での衝撃全面負担の方向となる。

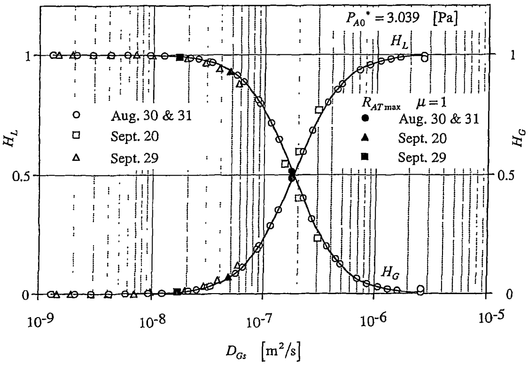

Fig. 5. Plots of H_G and H_L against D_{Gs}.

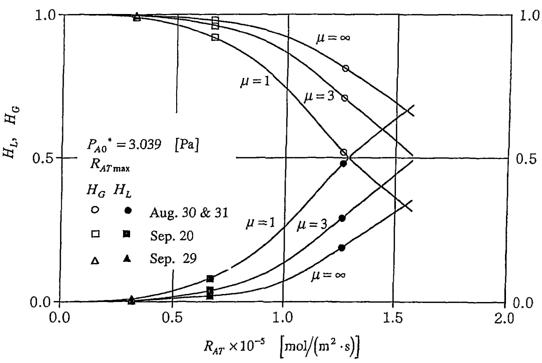

Fig. 7. Changes of H_G and H_L with R_{AT}.

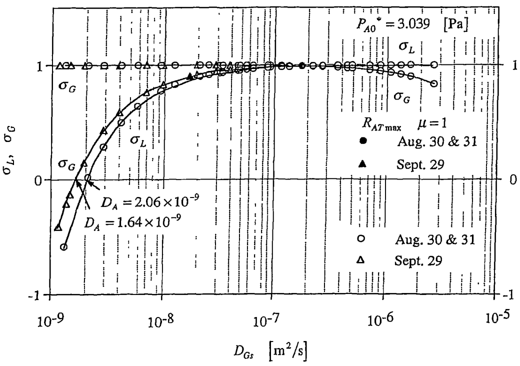

Fig. 6. Plots σ_G and σ_L against D_{Gs}.

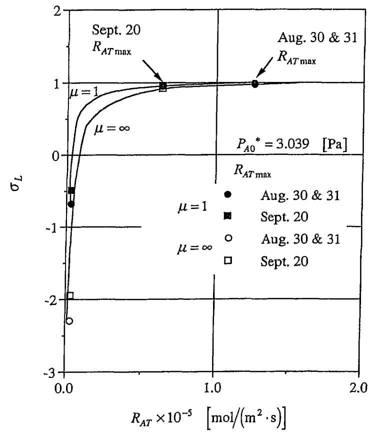

Fig. 8. Relation between σ_G and R_{AT}.

(3) $H_G<1, H_L>0$ のほぼ全域にわたり，D_{Gb} よりはるかに小さい D_{Gs} の値は CO_2 分子拡散の空間となる気孔開口，葉内細胞空間隙寸法とそれに相当する（36）式 λ_{ij} との関係を窺わせる。

2) σ 曲線について（Fig. 6）

(1) 第1拡散壁は $D_{Gs}>D_A$ の領域で，$D_{Gs}\to D_A$ に向け拡散障壁高差は低→高側への移動。$D_{Gs}<D_A$ 領域で $D_{Gs}\to 0$ のとき高差増となるが，β，$1/\eta_0$ の値が小さいので高差変動はほとんどない。

(2) 第2拡散壁は $D_{Gs}\approx D_{Gsc}$ から徐々に拡散障壁高差の低下が始まり，$D_{Gs}\to D_A$ に向かい低下割合が大となる。また，同壁は $D_{Gs}=D_A$ で消滅する。

(3) $D_{Gs}=D_A$ で両拡散壁は相対的に CO_2 移動抵抗としての役割を逆転。通気細胞層側が拡散難層に変転する。

のように要約されるが，イネについて H, σ を R_{AT} に対して点綴すると Figs. 7，8 のような例示となる。

(1) $D_{Gsc}\approx 1.8\times10^{-7}$ [m²/s] は $R_{AT\max}$ における D_{Gs} の最大値 D_{Gs} max とほぼ一致する。

(2) イネの場合，光合成過程のほぼ全域 $0\leq R_{AT}\leq R_{AT\max}$ において $H_G>H_L$，最大でも $H_G\approx H_L=0.5$ で，拡散衝撃のほとんどが通気細胞層側（＝第1拡散壁側）の負担で営まれる。

(3) イネの光合成過程では第2拡散壁は全面的に拡散障壁差低の方向となる。また，$D_{Gs}\leq D_A$ で $R_{AT}\to 0$ は通気細胞層が CO_2 移動遮断の方向となることを示唆する。

(4) $\sigma_G=0$ となる R_{AT} 値は系の温度が低いとき $R_{AT}\to 0$ 側へ，$\mu\to$ 大となれば $R_{AT}\to$ 大の側へ R_{AT} 軸上をわずかに移動する。

(5) 通気細胞層の拡散衝撃応答挙動＝D_{Gs} の変動は同層の可逆性と同化細胞層側の「拡散衝撃保護」，もしくは光合成過程中の「CO_2 軟拡散保持」の効果を示す。

(6) イネの場合，前（1），（2）項および $R_{AT}\to 0$（R_{AT} 低領域）の通気細胞層側 CO_2 移動抵抗負担を同化細胞層側の拡散衝撃軽減と見做せば，通気細胞層＝葉内 CO_2 拡散障壁とする評価には疑問があ

Table 2 Diffusivities D_{Gb}, D_A and diffusion impact intensity η_0.

Date	T [K]	$D_{Gb}\times 10^{-5}$ [m^2/s] (CO_2-Air)	$D_A\times 10^{-9}$ [m^2/s] (CO_2-H_2O)	η_0 [−]
Aug. 30 & 31	301.0	1.605	2.061	7788
Sept. 20	295.0	1.546	1.780	8685
Sept. 29	290.5	1.505	1.640	9177

(for the case of "Rice")

る。

(7) H, σ よる通気細胞層の機能評価は，H および σ ともに D_{Gs} を基準としているので，D_{Gs} についてさらに解析を試行する必要がある。

のごとく，Figs. 7，8 の考察はまとめられる。

なお，H と σ の計算にあたり用いた D_{Gs}, D_A の値は η_0 とともに Table 2 にまとめた。

4.3 $0\leqq D_{Gs}<D_A$ 領域の CO_2 移動現象特性

Figs. 3，4 によれば，$R_{AT}\to 0$ は，$\delta_{Gb}\to\infty$, $D_{Gs}\to 0$ の極限値に収束することを示す。

物理的かつ数学的な意味で δ_{Gb}，D_{Gs} の極限値収束は工学分野における境界層理論の範疇では $\delta_{Gb}\to\infty$ は合理的, $D_{Gs}\to 0$ は不都合となるが, 光合成では前者は非現実的で不都合, 後者は現象として現実的で, $R_{AT}\approx 0$ の近傍における CO_2 移動現象を従来の「境界層理論」の概念に基づいて説明することに無理がある。

そこで，ここでは $0\leq D_{Gs}<D_A$ の領域における CO_2 移動について理論的な考察を加えておく。

Figs. 6，7 結果は，$D_{Gs}=D_A$ で通気細胞層はその全面で拡散衝撃緩和力を失い，$D_{Gs}<D_A$ で CO_2 移動抵抗が増すことを示す。

この傾向は Figs. 2，4 と同じく $D_{Gs}=D_A$ に相当する R_{ATf} 以下の R_{AT} 領域では，任意の μ における k_{Gs}, D_{Gs} が $\mu=\infty$ の曲線に漸近し，$R_{AT}=0$ で $k_{Gs}=D_{Gs}=0$ となることを示す。もちろん，k_{Gs}, $D_{Gs}\to 0$ は $\varepsilon\to 0$ ($=P_{Ai}\to P_{A0}^*$) ともなるので，(29)，(32) 式は次のようになる。

$$\lim_{k_{Gs}\to 0}\frac{k_{Gb}}{k_{Gs}}=\lim_{\beta\to 0}\frac{\xi_2}{\beta\xi_1}=\lim_{\substack{P_{As}\to P_{AG}\\P_{Ai}\to P_{A0}^*}}\frac{(P_{AS}-P_{Ai})}{(P_{AG}-P_{As})}=\mu\to\infty \tag{45}$$

$$\lim_{\mu\to\infty}P_{As}=\lim_{\mu\to\infty}\frac{(\mu P_{AG}+P_{Ai})}{(1+\mu)}\to P_{AG} \tag{46}$$

上の 2 式から，(23)，(24) 式は

$$\lim_{k_{Gs}\to 0}k_{Gs}(P_{AG}-P_{A0}^*)=\lim_{k_G\to 0}k_G(P_{AG}-P_{A0}^*)\to 0 \tag{47}$$

$$\lim_{\beta\to 0}\frac{D_{Gs}}{RT\delta_{GT}(\beta\xi_1+\xi_2)}\to\frac{D_{Gs}}{RT\delta_{Gs}}=k_{Gs}=k_G\to 0 \tag{48}$$

とくに，(47) 式の関係は同化細胞層側との間でも成立して

$$\lim_{\substack{k_G\to k_{Gs}\\k_{Gs}\to 0}}k_{Gs}(P_{AG}-P_{A0}^*)=\lim_{C_{Ai}\to C_{A0}}k_L(C_{Ai}-C_{A0})\to 0 \tag{49}$$

ただし，上式の k_L [m/s] は同化細胞層側 CO_2 移動係数，C_{Ai}, C_{A0} [mol/m^3] は通気–同化細胞層界面および P_{A0}^* と平衡な同化細胞層側 CO_2 濃度である (Komori and Ikemoto, 1999)。

以上の計算は Fick の第 1 拡散法則で書かれる R_{AT} についての結果であるが，この裏付けは Fick の拡散第 2 法則から出発して導かれた (11)，(12) 式でも与えられなければならない。

前述のごとく，(11)，(12) 式の非定常項は数値計算上では無視できるので，(11)，(12) 式を簡略化し，かつ μ を用いて書き改め，$\mu\to\infty$ ($=\beta\to 0$) の極限値をとると，ϕ_1 については ξ に無関係に

$$\lim_{\mu\to\infty}\phi_1(\xi,\mu,\varepsilon)=\lim_{\mu\to\infty}\frac{1}{(1+\mu)}\cdot\left[\mu+\varepsilon-(1-\varepsilon)\frac{\xi}{\xi_1}\right]\to 1 \tag{50}$$

また，ϕ_2 は P_{Ai} が CO_2–H_2O 平衡線上を P_{A0}^* に向かうので (Komori and Ikemoto, 1999)

$$\lim_{\mu\to\infty}\phi_2(\xi_2,\mu,\varepsilon)=\varepsilon\to 0,\ \lim_{\mu\to\infty}\phi_2(0,\mu,\varepsilon)=\varepsilon\to 1 \tag{51}$$

一方，同化細胞層側は γ ($=\sqrt{k_l/D_A}\ l\cdot l$ [m] は同化細胞層厚み) が $\gamma\to 0$ に近づくので，同層に関する簡略解 (Komori and Ikemoto, 1999) の分子，分母を微分し $\gamma=0$ を代入すると $C_{Ai}\to C_{A0}$ で (49) 式と一致する。

そして，(7) 式の関係は $\mu\to\infty$ のとき

$$\lim_{\mu\to\infty}\frac{d\phi_1}{d\xi}\bigg|_{\xi=0}=\lim_{\beta\to 0}\beta\frac{d\phi_2}{d\xi}\bigg|_{\xi=0}\to 0,\quad \frac{d\phi_2}{d\xi}\neq 0 \tag{52}$$

以上の計算結果を要約すると，$R_{AT}\to 0$ のとき

(1) (50) 式，(52) 式の右辺は $\delta_{Gb}\to 0$ で減少，消滅の方向

(2) (51) 式，(52) 式左辺は通気細胞層に CO_2 濃度分布あり

(3) (51) 左式は (49) 式右辺とも一致して，同化細胞層側との整合性保持

となる。そして，実現象上で第 (1) 項は典型的な 1 日の R_{AT} 変動において必ず通過する $R_{AT}=0$ 点が，もう一つの $\mu\to\infty$ 要因: $\delta_{Gb}\to 0$ となる風速 $u\to\infty$ とは独立に起

こり，境界層理論との間に矛盾を来たさないこと，かつ，第（2），（3）項は系内の CO_2 収支成立の下では $R_{AT}=0$ が光合成-呼吸の釣り合い点で，通気細胞層側で起こることを示す「拡散 Paradox」を踏まえると $D_{Gs}=0$ は見掛け上の現象であり，$R_{AT}\approx 0$ 近傍の同層における CO_2 移動機構を一般に言う“拡散”のみでは説明できず，δ_{Gb} 減少開始点が何処かは上述の計算では求められないという問題を新たに提起する。すなわち，それらの問題提起に伴う対応は

1) $0\leq D_{Gs}\leq D_A$, $0\leq R_{AT}\leq R_{ATf}$ で $\delta_{Gb}\rightarrow 0$ の方向で減少，R_{ATf} で δ_{Gb} は最大となる。このことは $D_{Gs}=D_A$ における R_{ATf} が δ_{Gb} 変曲点となることを示すが（$R_{AT}<R_{ATf}$ で $\partial\delta_{Gb}/\partial R_{AT}>0$），同点は Fig. 8 の曲線でしか求められない。
2) R_{ATf} および R_{ATf} 値に対応する δ_{Gb} 変曲点：δ_{Gbf} は $D_{Gs}=D_A$,（33）式に $\beta_f=D_A/D_{Gb}$ を代入した δ_{Gb} で与えられる。また，$\delta_{Gb}<\delta_{Gbf}$ の領域については「別法」にて，δ_{Gb}, D_{Gs} を求めなければならない。
3) $0\leq R_{AT}<R_{ATf}$ では $R_{AT}\rightarrow 0$ に向け $1/k_{Gb}\rightarrow 0$, $1/k_{Gs}\rightarrow\infty$，かつ $k_G\rightarrow k_{Gs}$ となる。同時に，$P_{As}\rightarrow P_{AG}$, $P_{Ai}\rightarrow P_{A0}{}^*$ は通気細胞層の CO_2 分圧勾配 $\partial P_{A2}/\partial x\rightarrow$ 大なる方向とし，同層の CO_2 移動に関し「拡散 Paradox」を示唆する。よって，D_{Gs} について物理的意義の解析が必要となる。

のごとくである。

上述の第 3）項は前出第 4. 1 項で述べたように，別の理論的取り扱いとなるので，ここでは第 1），2）項について検討し，$\delta_{Gb}<\delta_{Gbf}$ 領域における δ_{Gb}, D_{Gs} の推算別法を検討する。

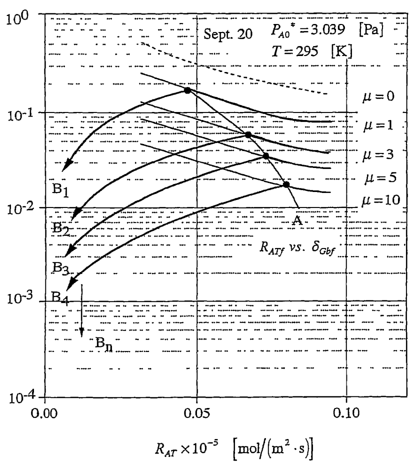

Fig. 9. An example of estimation of δ_{Gb} for $0\leq R_{AT}\leq 0.1$ by δ_{Gb} interpolation method.

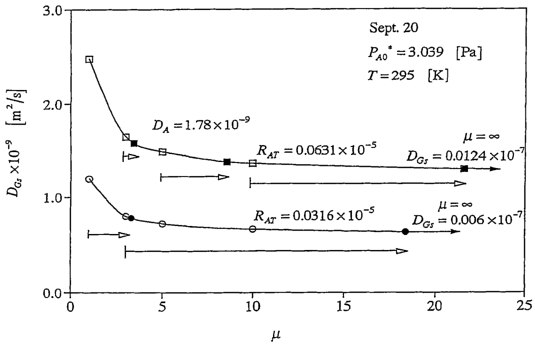

Fig. 10. Modification of D_{Gs} and μ by δ_{Gb} interpolation methods shown in Fig. 10.

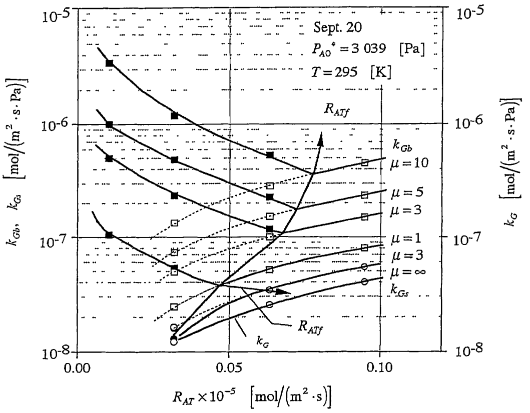

Fig. 11. Correlation of k_{Gb} and k_{Gs} modified by δ_{Gb} interpolation method.

$0\leq R_{AT}<R_{ATf}$ の領域は Fig. 2 の破線左側で，この領域は狭く，かつ $R_{AT}=0$ の近傍に限られて Figs. 3, 4 の破線左側とも重なる。

いま，Fig. 3 のこの部分を拡大し，（33）式に β_f を代入して δ_{Gbf} を求め，μ をパラメータとした δ_{Gb} 対 R_{AT} 曲線に δ_{Gbf} を落し，μ を横切って各 δ_{Gbf} 点を結べば Fig. 9 の A 線が描かれる。A 線は δ_{Gbf} と R_{ATf} を与え R_{AT} の左方 $R_{AT}\rightarrow 0$ 側は別法適用の範囲となることを示す。

Figs. 3, 9 はともに片対数点綴で $\delta_{Gb}=0$ を記入できないから，Fig. 9 の δ_{Gb}, R_{AT} をいったん普通方眼紙上に転描し，$0\leq R_{AT}<R_{ATf}$ が狭いことに留意して，各 δ_{Gbf} 点から $R_{AT}=\delta_{Gb}=0$ の原点に直線を内挿すれば，各 $\delta_{Gbf}\sim\delta_{Gb}=0$ の同直線は $0\leq R_{AT}<R_{ATf}$ における R_{AT} と δ_{Gb} を与える。

そして，このようにして得られた R_{AT}, δ_{Gb} データを Fig. 9 の図上で δ_{Gbf} 点から A 線左側に再点綴すると，$B_1\sim B_n$ 線となるが，B 線上の δ_{Gb} は全て異なった μ 値

をとる。

この領域における μ 値は，δ_{Gb} が得られているので，(30) 式から μ を逆算して推算され，その値を (31) 式に代入すれば D_{Gs} を求めることができる。

Fig. 10 は別法（以下「内挿法」と呼ぶ）による D_{Gs} の μ 移行を比較した図示例であるが，$0 \leq R_{AT} < R_{ATf}$ である $D_{Gs} < D_A$ では $\mu \to$ 大の方向へ移行，$D_{Gs} \to$ 小となることを示す。

Fig. 11 は「内挿法」による $0 \leq R_{AT} < R_{ATf}$ 領域の，k_{Gb}, k_{Gs} 対 R_{AT} 点綴例を図示するが，これらの結果は前出の理論と「内挿法」の妥当性を裏付ける。

以上の考察は作物葉の光合成過程における CO_2 移動現象特性を示すものであるが，日中の $R_{AT}=0 \to R_{AT\max}$（往路），そして $R_{AT\max} \to R_{AT}=0$（復路）において，δ_{Gb} がどのような経路を辿るかは，μ の決定も含め実験的手法により検証しなければならない。ただ，通気細胞層が CO_2 移動抵抗可変組織であるとすれば，その特性は非常に興味深いところがある。

4. 4　μ と CO_2 分圧分布

(29) 式によれば，μ は P_{As} を知ることで推定できるが，一般に P_{As} は理論的推定も，直接実測することも不可能で未知となる。

前述のごとく μ と δ_{Gb}, D_{Gs} との相関は実験的手法に依らざるを得ないが，前出の理論的取り扱いに基づけば，次の 2 方法が挙げられる。

1) δ_{Gb} を実測して (30) 式を適用（直接的方法）
2) 系構成 2 層，もしくは 1 層の CO_2 平均分圧（＝濃度）を実測，CO_2 平均分圧理論解適用（間接的方法）

いずれの方法を採るかは測定技術と作物葉の置かれる実験場の状況にも依るが，後者の方法では $1 \leq \mu \leq \infty$ の変動を 2 倍の変動幅に止めるので，通気細胞層 CO_2 平均分圧を実測する手法が最も妥当と考えられる。

いま，上述の方法を採るとして，既述のごとく数値計算上では擬定常化が許されることに留意すれば，(12) 式右辺定常項を μ を用いて書き改め，通気細胞層の CO_2 平均分圧（＝濃度）を求めると

$$\phi_{2av} = \frac{1}{\xi_2} \int_0^{\xi_2} \phi_2(\xi)\, d\xi = \frac{\mu_1(1+\varepsilon)+2\varepsilon}{2(1+\mu_t)} \qquad (53)$$

上式は比較的 μ が安定しているときの時間平均値 μ_t を与えるが，もし，μ が $\mu_i \sim \mu_j$ の間で横断的な変動を繰り返すような場合は，便宜的に

$$\left[\phi_{2av}(\mu_i, \varepsilon) + \phi_{2av}(\mu_j, \varepsilon)\right] = \frac{\mu_{av}(1+\varepsilon)+2\varepsilon}{(1+\mu_{av})} \qquad (54)$$

により，μ の平均値 μ_{av} を求めることができる。

因みに，$\mu_i=1$, $\mu_j=\infty$ の場合は $\mu_{av}=3$ で，μ と相関を持つ関連諸要因の組み合せや変動の度合によっては，任意の R_{AT} に対し $\mu_t \neq \mu_{av}$ となる場合があること，逆に一つの μ 値は必ずしも諸要因の固定的な組み合せに限らないことを意味する。

このことは，日中の光合成過程の往路と復路で，等しい R_{AT} 値を経るとしても，2 路の気象条件件が異なることでも理解できるが，もう一方の同化細胞層側正味光合成反応速度定数 k_1［1/s］と生育環境要因との相関推定も踏まえると，μ の推定は測定技術の問題と併せ，相当複雑にして煩雑な試行錯誤は避けられそうにない。

とくに，ここでは実測データの精度については言及しなかったが，いくつかの試算によれば，$\mu=20$ と $\mu=\infty$ では計算結果に最大約±5% の相違があるに過ぎないので，$\mu>20$ の領域は $\mu \to \infty$ として近似することに問題はなさそうである。

なお，Figs. 12, 13 には (11), (12) 式右辺定常項により計算した $P_A(x)$ 分布の一例を図示したが，$\delta_{Gs} \lll \delta_{Gb}$ なので，δ_{Gb} については縮尺 1/10 で描いてある。

5. 摘　　要

光合成過程における葉面 CO_2 濃度境界層と通気細胞層の CO_2 移動機構を理論的に取り扱い，導いた一連の理論解を Yabuki (1992) が実測したイネに関する正味光合成速度 R_{AT} データの解析に適用した結果は，概ね以下のように要約される。

1) 光合成過程における通気層（＝気相）CO_2 移動問題

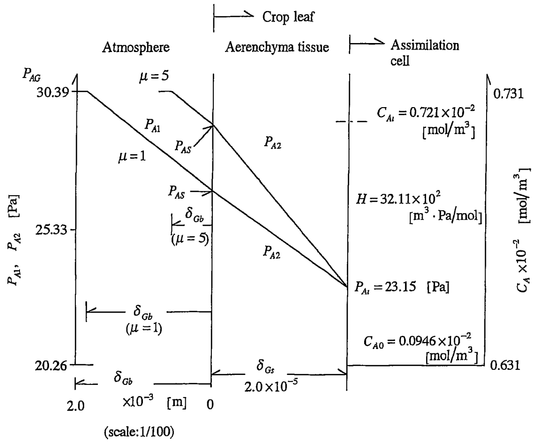

Fig. 12. An illustrative representation of the CO_2 partial pressure profile in the CO_2 boundary layer and the aerenchyma tissue phase for "rice" at 13: 00 hr, Aug. 30. ($R_{AT}=1.2626\times10^{-5}$ [mol/(m^2・s)], $T=301$ [K], $P_{A0}^*=3.039$ [Pa], $k_1=1.973\times10^3$ [1/s], $k_L=2.02\times10^{-3}$ [m/s], $k_G=0.1745\times10^{-5}$ [mol/(m^2・s・Pa)])

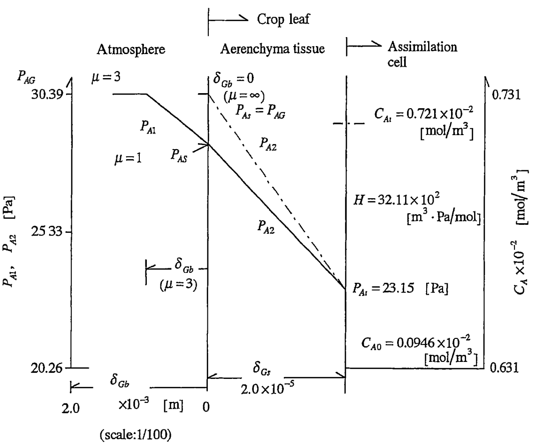

Fig. 13. An illustrative representation of the CO_2 partial pressure profile in the CO_2 boundary layer and the aerenchyma tissue phase for "rice" at 13:00 hr, Aug. 30. ($R_{AT}=1.2626\times10^{-5}$ [mol/(m^2・s)], $T=301$ [K], $P_{A0}^*=3.039$ [Pa], $k_1=1.973\times10^3$ [1/s], $k_L=2.02\times10^{-3}$ [m/s], $k_G=0.1745\times10^{-5}$ [mol/(m^2・s・Pa)])

は，数学的に Sturm-Lioville 型複合平板拡散問題として，系構成 2 層の CO_2 分圧分布，各層 CO_2 移動係数，葉面 CO_2 濃度境界層厚み，通気細胞層側 CO_2 有効拡散係数の解析解を得ることができるが，葉側通気細胞層の厚みが極端に薄いことから，厳密解より近似解（11)，(12）式の方が実用的である。

2) R_{AT} から「図的試行法」によって分離された通気層（=気相）複合 CO_2 移動係数 k_G は，R_{AT} との間に比例相関をもち，1 本の連続的な曲線で表わされる。通常の光合成領域となる $0\leq R_{AT}\leq R_{AT\max}$ では，$R_{AT}\to0$ に向うにしたがって CO_2 移動は通気層側抵抗支配となる。なお，前報（Komori and Ikemoto, 1999）の「図的試行法」は，R_{AT} から k_G を分離する合理的，かつ普遍的な方法の一つである。

3) 気相側である通気層側 CO_2 移動機構の解明には，さらに k_G を葉面 CO_2 濃度境界層と通気細胞層の各 CO_2 移動係数 k_{Gb}，k_{Gs} に分離，k_{Gb} については葉面 CO_2 濃度境界層厚み δ_{Gb}，k_{Gs} に関しては通気細胞層側 CO_2 有効拡散係数 D_{Gs} を求め，それらを定量的に評価するのが妥当である。以下には通気層側 CO_2 移動機構について得られた知見，評価等を列記する。

（1）k_G を k_{Gb} と k_{Gs} に分離するため，新たに葉面 CO_2 濃度境界層パラメータ μ が導入された。μ は k_{Gb} と k_{Gs} の案分比パラメータであると同時に，両者の接続パラメーターでもあるが，その意義は理論的，かつ物理的に（13)，(29）式で定義される。

（2）μ は生育環境要因や作物側生理的要因と相関付けられるパラメータであるが，理論的にとり得る μ の値は $1\leq\mu\leq\infty$ である。この範囲は通気細胞層にとって理想的な $1/k_{Gb}=1/k_{Gs}$ から $1/k_G=1/k_{Gs}$ まで，同層が CO_2 移動抵抗を可変，自己調整し得ることを示唆する。

（3）μ 値の推定にかかわる諸要因との相関の取得は実験的手法に依拠せざるを得ないが，その手法の一つに通気細胞層内 CO_2 平均分圧（=濃度）ϕ_{2av} 測定が挙げられる。ただし，その実測値から（53）式により時間平均 μ 値: μ_t，あるいは変動平均 μ 値: μ_{av} を（54）式で求めるかは，実験要領と作物種等の実験的要件の制約により，使い分けを必要とする場合がある。なお，$1\leq\mu\leq\infty$ の理論的 μ 値変動域の場合，(54）式から $\mu_{av}=3$ が得られる。

（4）$\mu=0$ は通気細胞層がない系を意味するが，$\mu=0$ の場合の δ_{Gb}: δ_{Gb0} は $\delta_{Gb0}\geq2\delta_{Gb}$ で，常に通気細胞層が気液相間に介在する場合より大きく，光合成では通気細胞層の存在がむしろ有利となる。

（5）δ_{Gb} は R_{AT} に対して逆比例傾向で，任意の μ において R_{AT} と連続的な 1 本の曲線で表わされる。また，「イネ」の場合，$R_{AT\max}=1.26263\times10^{-5}$ [mol/(m^2・s)] でも $\delta_{Gb}/\delta_{Gs}\approx100$ で，$R_{AT}\approx0$ の近傍および $\mu\to\infty$ の範囲を除けば，系内で最も厚い CO_2 移動抵抗境膜となる。

（6）D_{Gs} は R_{AT} との間に比例相関があり，任意の μ において D_{Gs} 対 R_{AT} 関係は連続的な 1 本の曲線となる。また，$1\leq\mu\leq\infty$ で任意の R_{AT} における D_{Gs} の変動幅は 2 倍に止まる。

（7）イネの場合，最大 D_{Gs} 値: $D_{Gs\max}$ の位数は 10^{-7} で，同化細胞層 CO_2 拡散係数 D_A（$=10^{-9}$）と D_{Gb}（$=10^{-5}$）の中間的位数となる。また，$0\leq R_{AT}\leq R_{AT\max}$ で，D_{Gs} は $D_{Gd}\gg D_{Gs}>D_A\Leftrightarrow D_{Gs}=D_A\Leftrightarrow D_{Gs}<D_A\Leftrightarrow D_{Gs}=0$ の原点収束型軌跡を辿る。

（8）通気細胞層の別の役割機能について，D_{Gb}，D_{Gs}，D_A に基づく（37)～(41）式の拡散衝撃度 η，拡散衝撃分担率 H，拡散衝撃緩和率 σ を用いると，同層は同化細胞層の「拡散衝撃保護」，「CO_2 軟拡散保持」等の機能をもつことを示唆し，同層を必ずしも CO_2 拡散移動障壁とする評価には至らない。

（9）η，H，σ は，k_{Gb}，k_{Gs} 特性曲線の変曲点，特異点の判別指標としても適用でき，間接的には R_{AT} 特性を説明するパラメータとなる。就中，k_G も含め

て k_{Gb}, k_{Gs} の変曲点となる $D_{Gs}=D_A$ 点の判別に，これらの指標は重要な意義をもつ。

4) $\sigma<0$ となる $0\leq D_{Gs}<D_A$ 領域は，$D_{Gs}\geq D_A$ 領域の CO_2 移動現象とは異なる特徴を示すと考えられる。$0\leq D_{Gs}<D_A$ では (45)～(52) 式の理論的背景を踏まえ，(30)，(31) 式の逆適用となる「δ_{Gb} 内挿法」が提示される。この方法は $R_{AT}=0$ で $\delta_{Gb}\to\infty$ の非現実性を解消するが，$R_{AT}=0$ のとき，通気細胞層内の CO_2 分圧（＝濃度）勾配が最大値をとりながら，$D_{Gs}=0$ という一つの「拡散 Paradox」問題を提起する。

5) $\delta_{Gb0}\geq 2\delta_{Gb}$ も含め，D_{Gs} の変化特性は気孔の開閉動作とも密接に関連すると予想されるが，もし，通気細胞層の CO_2 移動が「分子拡散」の範疇にあるとするなら，前項の「拡散 Paradox」も考慮し，差し当り

(1) 気体分子運動論に立脚した「細孔内拡散」，「Knudsen 拡散」等の有無の確認

(2) 気孔開口面積と開閉動作関係の検討

などの 2 項を踏まえ，D_{Gs} のさらなる解析が必要となる。

なお，以上の各項は単一層である同化細胞層に比べ，2 層構成の通気層側は理論的取り扱いも相当複雑となり，同層における CO_2 移動はそれ程「単純ではない」ことを示唆するかたわら，イネに関する R_{AT} 実測値と同様な作物種ごとの日変動 R_{AT} 実測値は個葉，群落葉を問わず，光合成機構に関する非常に多くの知見を与える。

引 用 文 献

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.*, **B 193**, 220–291.

Bird, R. B., Stewart, W. E. and Lighfoot, E. N., 1960: *Transport phenomena.* John Wiley & Sons, New York, 780 pp.

Churchill, R. V., 1958: *Operational mathematics.* 2nd ed., McGraw-Hill Book Co., New York, 337 pp.

Carslaw, H. A. and Jaeger, J. C., 1959: *Conduction of heat in solids.* 2nd ed., Oxford University Press, London, 510 pp.

Gaastra, P., 1959: Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature, and stomatal diffusion resistance. *Meded. Landbouwho. Wageningen Nederland,* **59**, 1–68.

Jost, W., 1960: *Diffusion in solids, liquids, gases.* Academic Press, New York, 558 pp.

Komori, T., 1996: *Environments of crop growth and transport phenomena.* The Soc. of Agric. Meteorol. of Japan, Hokuriku Branch, Joetsu, 433 pp.（小森友明，1996: 作物生育環境と輸送現象．日本農業気象学会北陸支部，上越，433 pp.）.

Komori, T., 1998: Gas phase CO_2 mass transfer resistances of crop leaf in photosynthesis. *Proceeding of 1998th annual meeting, The Soc. of Agric. Meteorol. of Jpn.,* 472–473.

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, I., 1999: Boundary layer thicknesses on the crop leaf in photosynthesis and transpiration. *Proceeding of 1999th Hokuriku branch annual meeting, Hokuriku branch of the Soc. of Agric. Meteorol. of Jpn.,* 10–12.

Mizushina, T. and Ogino, F., 1981: *Transport phenomena.* Sangyotosho, Tokyo, 342 pp.（水科篤郎・荻野文丸，1981: 輸送現象．産業図書，東京，432 pp.）.

Nakagawa, T. and Kanbe, H., 1964: *Rheology.* Misuzushobo, Tokyo, 575 pp.（中川鶴太郎・神戸博太郎，1964: レオロジー．みすず書房，東京，757 pp.）.

Penman, H. L. and Schofield, R. K., 1951: Some physical aspects of assimilation and transpiration. *Symp. Soc. Exp. Biol.,* **5**, 115–129.

Sato, K., 1980: *Estimation of physical properties.* 8th ed., Maruzen, Tokyo, 377 pp.（佐藤一雄，1980: 物性定数推算法．第 8 版，丸善，東京，377 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.). Yokendo, 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）.