

学 位 論 文 題 名

Mathematical analysis of heat
and gas flux dynamics on a plant leaf

（植物葉における熱・ガスフラックス動態の数理解析）

学位論文内容の要旨

将来の環境変動が可能性として考えられる現在、生物圏－大気圏相互作用についての深い理解が求められている。本研究は、生物圏モデルで用いられる熱・ガスフラックス推定モデルにおける、分・秒単位的环境変動に対する時間的応答特性を研究した。

従来、二酸化炭素濃度や地表面アルベドが変化した場合の、地表面フラックスの変化についてのシミュレーション実験が行われてきた。しかし、生物学(生理生態学)分野で近年明らかにされているように、植物は短い時間スケールの環境変動に、ある特徴を持って応答する。生物圏モデルにおいて、このような時間スケール変動がフラックス推定にどのような影響を与えるかに注目した。対象とする範囲が大きいので、本研究では、環境変動の要因として光を、植物応答として熱・ガスフラックスとそれに影響する気孔伝導度を選んだ。比較的単純でよく受け入れられている物理生物過程についての個葉モデルをもとに、これらを扱う葉レベルのモデルを構築し、その応答の時間的特性を解析した。解析方法として周波数応答解析と平均値出力解析を用いた。生物圏モデルにおいては、植物葉ベースのモデル(big leaf model)かそれを複層化したモデルが植生モデルとして現在通常、用いられている。従って、本研究のこのような単純化は妥当であると考えられた。

まず、光応答に対する周波数応答解析を行うに当たり、解析に用いる個葉モデル(Simple Leaf モデル)を構築した。これは、光を入力として、出力の葉温(実際には葉温気温差)と気孔伝導度(葉面伝導度)を予測する。その他の環境・植物パラメーターは一定とおいている。気孔伝導度の遷移応答は、ある平衡値(環境条件によって決まる)へ時定数と呼ばれるパラメーターでスケールされた時間遅れで変化する、一次遅れ系で近似した。次に Simple Leaf モデルを線形化し、ラプラス変換することによって、その入力周波数と出力振幅の関係、周波数応答関数を得た。その後、温帯を想定した環境・植物パラメーターを代入して実際の応答曲線を得た。その結果、植物の光応答において、モデルの時定数と比較して高い周波数の光変動には応答せず、光変動の周波数が低くなるに従って出力振幅が大きくなり、ある一定の値に収束するという傾向があった。気孔応答に関して、Cardon ら(1994)の実験報告と比較を行い、Simple Leaf モデルにおける気孔挙動の妥当性が確認された。また、条件によって、応答にピークが生じることがあった。ピークが生じるのは 10^{-3} Hz(約 10 分オーダーの周期)であり、気温や湿度などを変化させても、ピークがほぼ同じ周波数にあることが示された。また時定数

を変化させた場合は、その周波数は比較的大きく変化するが、そのオーダーはほぼ 10^{-3} Hz であった。この値は、一定の環境で観察される気孔伝導度の振動現象における報告値、約 10 分から数十分というものと近く、植物がこの周波数帯の光変動によく影響されているということが示唆される。周波数と振幅における応答曲線においてピークが存在するという事は、ある周波数より周波数が低くなるに伴って応答振幅も小さくなることを示す。これは、一日周期の光変動より、10 分周期の光変動の方が、フラックス変動の振幅が大きいこと示し、1 時間程度の時間スケールでのフラックス推定には場合によって問題があることが示唆された。

次に、短時間スケールの環境変動が、応答に比較的大きな変動振幅を生じるだけでなく、応答の時間平均値にも影響を与えるということを、平均出力解析で確かめた。

植物の気孔伝導度や光合成速度(二酸化炭素フラックス)が、以前に受けた光に影響され、その平均値が変化する Induction 応答というものが知られている。これは植物の、光の増加・減少に対する、気孔や光合成応答における時定数が非対称であることより説明されていた。実際、気孔開閉の時定数における非対称性は多数報告されている。しかし、このような Induction 応答についての数理的な手法を用いた説明がなされておらず、これを本研究で初めて行った。まず、入力の変化に対する応答の時定数(増加の・減少の時定数)が異なるような一次遅れ系を考える。このような非対称な時定数を持った一次遅れ系において、その入力が二つの値を交互に持ち、その継続時間が周期的な場合と確率的な場合(各継続時間は独立である)場合における、平均出力を数学的に求めた。出力の平衡値が入力値と等しいとすると、増加の時定数が小さい(増加スピードが速い)場合は、平均出力が平均入力を上回り、減少の時定数が小さい場合は、出力平均が入力平均を下回るという関係を示した。この結果を踏まえて、Simple Leaf モデルを拡張した Leaf Flux モデルを構築して、光に対する気孔開閉の時定数における非対称性が実際の気孔伝導度やフラックスに影響を与えるかどうか、シミュレーションにより検証した。気孔モデルは Kirschbaum ら(1988)のもの(一次遅れ系が直列に三段結合したものと等しい)を光合成モデルには Pearcy ら(1997)を用いた。その結果、平均の気孔伝導度、水蒸気・二酸化炭素フラックスは、開孔が速いような時定数を持った場合の方が、開閉とも同じ時定数を持つ場合より大きいことが示された。また光の強さが強弱を規則的に繰り返す場合の、平均伝導度とフラックスの平均値を求めた。光変動周期に伴う気孔伝導度と水蒸気フラックスの変化は、非対称遅れ系で求めた式で予測できた。しかし、二酸化炭素フラックスは、周期が 1~100 秒にかけて減少し、それ以上の周期で逆に増加に転じることが分かった。これは気孔の時定数の非対称だけでなく、光合成系の応答の非対称性(光合成に関わる酵素)とその非線形性によると考えられた。これら数理的手法による、変動光と平均伝導度・フラックスの定量的関係の報告は本研究が初めてである。

周波数応答解析と平均出力解析は、生物圏モデルではあまり考慮されていない、分・秒単位の環境変動が、植物応答に与える影響を定量的に示した。また、この結果は、確率過程の考慮等、生理生態学分野等での植物の光応答研究に新しい方法を提供していると考えられた。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 小 野 有 五

副 査 教 授 甲 山 隆 司

副 査 助 教 授 高 橋 英 紀

副 査 助 教 授 倉 茂 好 匡 (滋賀県立大学環境科学部)

学 位 論 文 題 名

Mathematical analysis of heat and gas flux dynamics on a plant leaf

(植物葉における熱・ガスフラックス動態の数理解析)

将来の環境変動が可能性として考えられる現在、生物圏—大気圏相互作用についての深い理解が求められている。本研究は、生物圏モデルで用いられる熱・ガスフラックス推定モデルにおける、分・秒単位の環境変動に対する時間的応答特性を研究した。

従来、二酸化炭素濃度や地表面アルベドが変化した場合の地表面フラックスの変化についてのシミュレーションモデル実験が行われてきた。しかし、生物学（生理生物学）分野で近年明らかにされているように、植物は短い時間スケールの環境変動に、ある特徴をもって応答する。生物圏モデルにおいて、このような時間スケールの変動がフラックス推定にどのような影響を与えるかに注目した。対象とする範囲が大きいので、本研究では環境変動の要因として光を、植物応答として熱・ガスフラックスとそれに影響する気孔伝導度を選んだ。比較的単純でよく受け入れられている物理生物過程についての個葉モデルをもとに、これらを扱う葉レベルのモデルを構築し、その応答の時間的特性を解析した。解析方法として周波数応答解析と平均値出力解析を用いた。生物圏モデルにおいては、植物葉ベースのモデル (big leaf model) かそれを複層化したモデルが植生モデルとして現在通常用いられている。従って、本研究における単純化は妥当と考えられる。

まず、光応答に対する周波数応答解析を行なうに当たり、解析に用いる個葉モデル (simple leaf model) を構築した。これは、光を入力として出力の葉温（実際には葉温気温差）と気孔伝導度（葉面伝導度）を予測する。その他の環境・植物パラメータは一定とおいている。気孔伝導度の遷移応答は、ある平衡値（環境条件によって決まる）へ時定数と呼ばれるパラメータでスケールされた時間遅れで変化する一次遅れ系で近似した。次に simple leaf モデルを線形化し、ラプラス変換することによって、その入力周波数と出力振幅の関係、周波数応答関数を得た。その後、温帯を想定した環境・植物パラメータを代入して実際の応答曲線を得た。その結果、植物の光応答において、モデルの時定数と比較して高い周波数の光変動には応答せず、光変動の周波数が低くなるに従って出力振幅が大きくなり、ある一定の値に収束するという傾向があった。気孔応答に関して Cardon ら

(1994)の実験報告と比較を行い、Simple leaf モデルにおける気孔挙動の妥当性が確認された。また、条件によって、応答にピークが生じることがあった。ピークが生じるのは 10^{-3} Hz (約 10 分オーダーの周期) であり、気温や湿度を変化させても、ピークがほぼ同じ周波数にあることが示された。また、時定数を変化させた場合は、その周波数は比較的大きく変化するが、そのオーダーはほぼ 10^{-3} Hz であった。この値は一定の環境で観察される気孔伝導度の振動現象における報告値、約 10 分から数十分と言うものに近く、植物がこの周波数帯の光変動によく影響されていると言うことが示唆される。周波数と振幅における応答曲線においてピークが存在すると言うことは、ある周波数より周波数が低くなるに伴って応答振幅も小さくなることを示す。これは一日周期の光変動より 10 分周期の光変動の方がフラックス変動の振幅が大きいことを示し、1 時間程度の時間スケールでのフラックス推定には場合によっては問題があることが示唆された。

次に短時間スケールの環境変動が、応答に比較的大きな変動振幅を生じるだけでなく、応答の時間平均値にも影響を与えるということを、平均出力解析で確かめた。

植物の気孔伝導度や光合成速度 (二酸化炭素フラックス) が、以前に受けた光に影響され、その平均値が変化する Induction 応答と言うものが知られている。これは植物の、光の増加・減少に対する気孔や光合成応答における時定数が非対称であることより説明されてきた。実際気孔開閉の時定数における非対称性は多数報告されている。しかし、このような Induction 応答についての数理的な手法を用いた説明がなされておらず、これを本研究で初めて行なった。まず、入力が増加・減少に対する応答の時定数 (増加の・減少の時の時定数) が異なるような一次遅れ系を考える。このような非対称な時定数を持った一次遅れ系において、その入力が二つの値を交互に持ち、その継続時間が周期的な場合と確率的な場合 (各継続時間は独立である) 場合における平均出力を数学的に求めた。出力の平均値が入力値と等しいとすると、増加の時定数が小さい (増加スピードが速い) 場合は、平均出力が平均入力を上回り、減少の時定数が小さい場合は、出力平均が入力平均を下回ると言う関係を示した。この結果を踏まえて Simple leaf モデルを拡張した Leaf Flux モデルを構築して、光に対する気孔開閉の時定数における非対称性が実際の気孔伝導度やフラックスに影響を与えるかどうか、シミュレーションにより検証した。気孔モデルは Kirschbaum ら (1988) のもの (一次遅れ系が直列に三段結合したものと等しい) を光合成モデルには Pearcy ら (1997) を用いた。その結果、平均の気孔伝導度、水蒸気・二酸化炭素フラックスは、開孔が速いような時定数をもった場合の方が、開閉とも同じ時定数を持つ場合よりも大きいことが示された。また光の強さが強弱を規則的に繰り返す場合の平均伝導度とフラックスの平均値を求めた。光変動周期にともなう気孔伝導度と水蒸気フラックスの変化は、非対称遅れ系で求めた式で予測できた。しかし、二酸化炭素フラックスは、周期が 1~100 秒にかけて減少し、それ以上の周期で逆に増加に転じることが分かった。これは気孔の字定数の非対称だけではなく、光合成系の応答の非対称性 (光合成にかかわる酵素) とその非対称せいによると考えられた。これら数理的手法による変動光と平均伝導度・フラックスの定量関係の報告は本研究がはじめてであり学術的な価値が高い。

周波数応答解析と平均出力解析は、生物圏モデルではあまり考慮されていない分、秒単位の環境変動が植物応答に与える影響を定量的に示した。またこの結果は、確立過程の考慮など、生理生態学分野などでの植物の植物の光応答研究に新しい方法を提供するものと評価される。

審査員一同は、これらの成果を高く評価し、また大学院課程における研鑽や取得単位なども併せ、申請者が研究者として誠実かつ熱心であり、博士（地球環境科学）の学位を受けるに十分な資格を有するものと判定した。