多次元センシングによる作物群落の生産機能・状態の非破壊非接触モニタリングに関する研究(2)

葉群温度の動態の解析および蒸散速度,気孔抵抗の推定手法

誌名	農業研究センター研究報告 = Bulletin of the National Agriculture Research Center
ISSN	02893207
著者名	井上,吉雄
発行元	農林水産省農業研究センター
巻/号	18号
巻号補足	
掲載ページ	p. 41-68
発行年月	1990年2月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat

AgriKnowledge

農業研究センター研究報告 18，41－68（1990）
（農研センター研報）

多次元センシングによる作物群落の生産機能・状態の非破壊非接触モニタリングに関する研究

第2報　葉群温度の動態の解析および蒸散速度，気孔抵抗の推定手法

井上吉雄

目　　次

I　緒言 ……41
II　葉群温度の動態の解析……43
1．微気象要因に対する葉群温度の反応……43
1）　材料と方法 ……43
2）　結果と考察 ……43
a）葉群の放射温度と気温，飽差およびＰＰＦＤの関係……43
b）赤外線放射温度センサの観測方向が葉群温度測定値に及ぼす影響……45
2．植被が未発達な圃場の表面温度の分布解析…46
1）材料と方法……46
2）結果と考察……47
III　作物の蒸散速度および気孔抵抗の遠隔的モニタリング……48
1．材料と方法……49
2．結果と考察……50
1）蒸散速度および気孔抵抗と微気象要因の関係の統計学的解析……50
2）熱収支モデルによる微気象生理学的解析ならびに遠隔手法による蒸散速度，気孔抵抗の評価モデル……51
a）評価モデルの展開とその微気象生理学的検討……51
b）蒸散速度および気孔抵抗の評価モデルの実験的検討……53
IV　蒸散速度からみた生理的活性の評価指標に関する理論的検討……59
V　摘要……62
VI　引用文献……63
Summary ……67

I　緒　　言

「稲と語る」といわれるように，篤農は作物の姿かたちを眺め，葉の色を見ながら作物の生育状態を見極め，それを栽培管理や作柄の判断基準として利用してきた．ここでいう「眺め」・「語る」とは，いいかえれば作物生体のもつさまざまな情報をセンシングし，モニタリングするということである．そこでは，単に可視光による色データだけでなく，繁茂のしかたなどを含む多様な情報がよみとられ，総合的な生育診断が行われている．

生育診断は，本来作物の生育調節技術の要に位置するだけでなく，栽培管理の計画化と適正化あるいは収量予測や作付計画などの基礎をなすものである．このような意味で，生育の診断や予測技術は，品種や様々な個別技術とはやや異なったソフトウェアとしての側面を持っている．そして，診断や予測のためには単に気象・土壌情報だけでなく，作物自身の実時間的（リ

平成元年5月1日受付　平成元年11月27日受理

アルタイム）な生体情報がきわめて有用な情報源となる．特に，土地利用型作物の栽培は時々刻々変動する自然環境条件のもとで行われるため，気象等環境要因の予測と同時に作物の生育状況，機能活性などを的確に把握し，技術的処方せんに結びつけることが重要な意味をもつ．情報関連技術の発達を背景として，農業現場にもパーソナルコンピュータが普及し，またニューメディア等を利用した情報システム化が進みつつある現在，数式モデル等による定量的な診断・予測技術の利用はますます活発になるものと予想される．

このような背景の中で，作物生体のセンシング技術およびモニタリング手法は，作物の生理的あるいは生態的な機能と状態を的確に把握するための方法として，「眺め」・「語る」を超えて高度に展開されるべき研究分野であると考えられる．

ところで，従来の作物調査法は，抜き取りなどの破壊的あるいは接触的な調査がほとんどで，同一対象を経時的に追跡することは不可能であった．また，このような方法は調査に時間がかかるだけでなく，群落を代表するデータを得るためには多くの労力を要し，さらに調査行為そのものが作物に与える影響を必ずしも無視できないなどの問題点をかかえていた．そして，測定項目も乾物重，茎数，草丈など外部形態的なものが主であった．作物調査法や生育診断に関連する手法としては，葉色板[45]や葉身の透過光を利用した葉緑素計[79]などが実用化されており，広域的にはリモートセンシング技術を活用した作目判読や植物体現存量・繁茂度・生育ステージなどの推定が試みられている[1,2,46,48,67,69,78]．また，分光反射特性だけでなくレーダやマイクロ波を利用して土壌水分を推定する方法に関する研究なども行われており[73,74]，多面的な広がりを見せている．しかし，人工衛星などによる従来のリモートセンシング研究では，生体などを含む複雑な構造をブラックボックスとしたまま，観測対象を単なる物体とみなして分光反射特性との相関係数のみを手がかりにしている傾向があった[7]．そして，そのことが推定精度の向上と結果の普遍化を妨げてきたようにみえる．

圃場における[作物群落－環境系][25]を構成する諸要因は単に数が多いだけでなく，互いに極めて複雑に関係している[26,75]．しかも，これらが時々刻々ダイナミックに変化しているのが圃場における現象の実態であろう．栽培管理や予測においてはこのような[作物群落－環境系]のダイナミクスを連続的に把握し，作物生体のストレス反応や光合成・蒸散速度等を定量的に監視（モニタ）することが基礎技術となる．

以上のような背景に立って，本研究においては作物の環境生理生態的な動態を中心に据え，作物からの電磁波的生体情報と微気象データを総合的・多変量的に利用することによって，その機能と状態を非破壊非接触的に診断するために必要な基礎的知見を得ることを目標とした．なお，本研究では従来型の調査手法の欠点を回避すること，および情報のシステム化を図るという二つの観点から，前提条件として，作物－環境系に対して調査による攪乱を与えないよう非接触であること，同一対象を経時的，追跡的にモニタできるよう非破壊であること，迅速・省力的にモニタできること，などを必要条件として設定した．

前報[28]では，作物群落の熱画像解析によって葉群温度の分布を明らかにし，また熱電対と赤外線温度センサによって測定した葉群温度を比較検討し測定上の基礎的知見を得た．これに基づいて，本論文では，赤外線温度センサによる葉温の特性と微気象要因との関係を種々の圃場条件下で検討し，さらに，蒸散速度および気孔抵抗と微気象要因の関係を解析するとともに，これらの生理的機能を遠隔的に推定するための方法を提示し，実験的検証を行った．また，環境生理学的な活性の評価指標について若干の理論的検討を行った．

謝辞：本研究を遂行するにあたって，京都大学農学部の堀江　武教授から考え方や実験上の諸点についての貴重な助言とあたたかい激励を頂くとともに，御校閲を賜った．こころより感謝申上げる．また，本研究を進めるにあたって，御教示を仰ぎ，有益な助言と激励を頂いた棟方　研博士（現 東北農業試験場研究部長），岩切　敏博士（農業研究センター研究室長），ならびに高見晋一博士（現 北陸農業試験場研究室長），さらに，筆者が米国留学中（1986～1987年）に関連分野での御指導を頂き，有益な討議と共同研究を行うことのできたアメリカ合衆国U. S. Water Conservation LaboratoryのDr. Ray D. Jackson，同研究グループのDr. Robert J. Reginato，Dr. Paul J. Pinter, Jr.，Dr. Sherwood B. Idso，Dr. Susan M. Moran ならびにDr. Bruce A. Kimballの各氏にこころから感謝の意を表する．また，この間研究室長であった田辺　忍博士と石井忠雄博士からはあたたかい御支援を受け，石井室長ならびに小濱節雄耕地利用部長には本報の御校閲を頂いた．ここに記して各位に深謝します．

II　葉群温度の動態の解析

1．微気象要因に対する葉群温度の反応

赤外線放射温度センサは作物温度を非破壊非接触的，かつ瞬間的に把握できるため，今後モニタリングのための手段として利用できる可能性が大きい．本章では，作物群落の放射温度（輝度温度）のもつ特性を実験的に検討するために，葉群温度と同時計測した気温，大気飽差，PPFD（光合成有効光量子束密度）との相互関係等についての定量的な検討を行った．また，群落の放射温度測定値に対する観測方位の影響と，植被が未発達な圃場における表面温度の分布についても検討を行った．

1）材料と方法

測定対象としては3月から6月にかけて播種したトウモロコシ数品種の圃場群落（農業研究センター実験圃場，つくば市）および12月に播種されたコムギの圃場群落（USDA実験農場，アメリカ合衆国Phoenix）を用いた．各作物とも標準的な栽培方法により正常に生育し，植被はよく発達していた．葉群温度は赤外線センサによって，気温，飽差，PPFD等と同時に群落近辺に設置した多次元センシングシステム（前報[28]参照）によって観測された．センサの設置は俯角10～20°，距離5～8mの範囲で行った．

2）結果と考察

a）葉群の放射温度と気温，飽差およびPPFDの関係

一般に，群落上層の葉群はおもに活動中心葉で構成されており，群落全体の光合成・蒸散作用などにおける役割は大きい．そして，その動態は放射温度センサによって観測される群落上層の葉群温度の動態にも強く反映されると推察された．

そこでまず同時測定された葉群温度と微気象要因の関係について検討した．図1に気温に対する葉群温度の応答例を示す．これは，気温以外の要因が比較的安定的に変化した場合の応答例で，葉群温度が気温よりも2～5℃低い状態を保ったまま，きわめて相似な変動パターンをとっていることがわかる．また同一時刻における両者の値の相関係数が0.989と高いことからも，他の要因が影響しない条件下では，雰囲気気温に対する葉群温度の変化の時定数は気孔開度などのそれ[19]に比べて短く，ほとんど即時的に応答すると推定された．

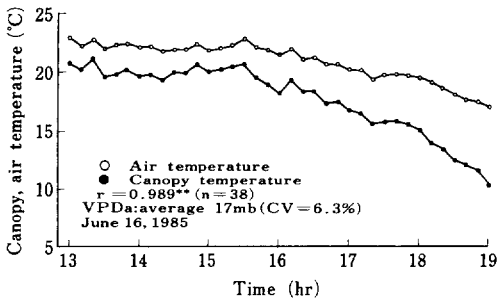


Fig.1. A typical response of canopy temperature to air temperature in a corn canopy under relatively monotonic conditions.
Notes ; ** Significant at 1% level.

群落表面温度と気温の差を群落の水ストレス状態の指標にする試みは乾燥地帯を中心にかなり行われており[53]，マクロな推定には葉－気温差を直接利用したり[23,41]，あるいは能力的に可能な最大の蒸散を行っているときの葉－気温差を基準にして水ストレスの程度を指標化したCWSI（Crop Water Stress Index）[24,36]などが提出され成果をあげている．本実験で得られたトウモロコシにおける葉群温度－気温差と飽差の関係は図2のようであった．相関係数は約0.8で，飽差が大きくなるにつれて温度差が大きくなり，葉群温度の低下程度が大きくなることがわかる．これは，蒸散が基本的には飽差に比例して増大し，蒸散による冷却効果によって葉温と気温との温度差が大きくなるためと考えられる．したがって，水欠乏が気孔抵抗に影響しないような条件下では，このような関係がさらに明確に成立する可能性があり，飽差の変動幅が特に大きい地帯ではStress-Degree-DayやCWSIのような評価法[23,49]の基礎となりうる．しかし，葉－気温差はあくまで光や風，蒸散機能などに基づいたエネルギー収支の結果のひとつにすぎないため他の要因による変動幅が大きく，特に日本のように湿潤で飽差の変異幅が小さい地帯では，予測や診断のためには他の要因も含めた多変量モデルを構築する必要があると思われる．

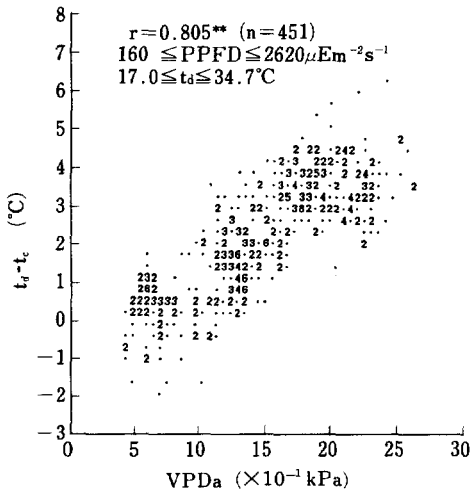


Fig.2. Relationship between air−canopy temperature difference $t_d - t_c$ and vapor pressure deficit of ambient air VPDa in a corn canopy.

Notes ; Each number plotted in the figure represents the number of points.** Significant at 1% level.

つぎに，作物群落の機能や状態を推定する上で特に重要と考えられる気温，PPFD，および大気飽差が葉群温度に及ぼす影響について検討した．通常の作物学的な実験手法としては，着目する2つの要因以外を一定にして両者の関係を解析する方法がとられるが，特殊な施設等を必要としたり，結果を圃場へ還元する際などに問題があるため，本実験ではあくまで圃場における実態を多次元計測によってそのまま解析する方法をとった．表1は葉群温度と微気象3要因すなわち気温，飽差，PPFDとの関係を回帰分析によって検討したものである．まず単相関でみると，いずれの場合にも葉群温度 t_c は気温 t_d およびPPFDとの関係が深く大気飽差 VPD_a とはほとんど関係していないようにみえる．しかし，説明要因どうしの相関が高いので単相関ではそれぞれの関係を十分把握することは難しい．これらの関係を重回帰分析の偏相関係数でみると，どの実験においても葉群温度 t_c はPPFDとの間にきわめて強い正の関係をもち，VPD_a との間には強い負の関係をもっていることが明らかである．そして，t_c の全変動に対する各要因の寄与程度を標準偏回帰係数でみると，気温 t_d が平均で0.86と最も強く影響し，PPFDと VPD_a がそれ

Table 1 Regression analysis on the relations between corn canopy temperatures and meteorological factors t_d, VPD_a and PPFD.

Experiment No.		I (June 1985)				II (July 1985)				III (August 1985)			
Range (℃)		17.0≦ t_d ≦23.1				27.8≦ t_d ≦34.5				30.3≦ t_d ≦34.7			
Range (×10⁻¹kPa)		4.7≦ VPD_a ≦14.0				10.1≦ VPD_a ≦26.5				11.6≦ VPD_a ≦25.2			
Range (μEm⁻²s⁻¹)		263≦PPFD≦2615				211≦PPFD≦1932				158≦PPFD≦1945			
Data No.		n=165				n=180				n=135			
		t_c	t_d	VPD_a	PPFD	t_c	t_d	VPD_a	PPFD	t_c	t_d	VPD_a	PPFD
Single corr. coef.	t_c	1				1				1			
	t_d	0.68**	1			0.70**	1			0.65**	1		
	VPD_a	0.34**	0.62**	1		−0.08	0.52**	1		0.1	0.61**	1	
	PPFD	0.57**	0.25**	0.65**	1	0.54**	0.21*	0.11	1	0.77**	0.34**	0.12	1
Multiple regression A) Equation		$t_c=4.06+0.858t_d-0.447VPD_a+2.45\times10^{-3}PPFD$				$t_c=0.24+0.990t_d-0.223VPD_a+1.28\times10^{-3}PPFD$				$t_c=5.20+0.772t_d-0.150VPD_a+1.31\times10^{-3}PPFD$			
B) Corr.coef.		r=0.907**				r=0.959**				r=0.923**			
C) Partial corr. coef.	t_d	0.870**				0.940**				0.795**			
	VPD_a	−0.742**				−0.876**				−0.609**			
	PPFD	0.817**				0.811**				0.817**			
D) Standard partial reg. coef.	t_d	0.975				0.935				0.681			
	VPD_a	−0.818				−0.607				−0.378			
	PPFD	0.860				0.403				0.585			

Notes ; t_d : dry bulb temperature, VPD_a : vapor pressure deficit of air, PPFD : photosynthetic photon flux density. A) : Multiple regression equation, B) : Multiple correlation coefficient, C) : Partial correlation coefficient, D) : Standard partial regression coefficient. Variety of corn used in each experiment : I) JX167, II) TX41, III) TX41. **Significant at 1% level.

ぞれ平均0.60，0.62とほぼ同程度で逆向きに作用することがわかる．また，重相関係数は3回の平均が0.93とどの場合も極めて高いので，葉群温度の変動はこれらの3要因でほぼ説明されることがわかる．回帰による推定値と実測値の関係の一例（実験II分）を図3に示した．各微気象要因の変動幅は3回の実験で気温17.0～34.7°C，飽差VPD_a0.47～2.65kPa，光合成有効光量子束密度PPFD158～2615$\mu Em^{-2}s^{-1}$と広いので，ここで得られた傾向は一般的に成立するものと考えられる．

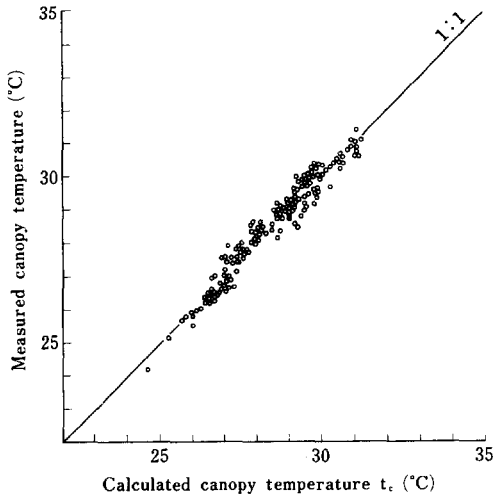


Fig.3. Relationship between measured corn canopy temperatures and those estimated from the climatic factors t_d, VPD_a, and PPFD using a multiple regression equation.

これらの諸関係は気孔の挙動および葉面における熱収支過程を反映したものである．すなわち大気飽差が大きくなることによって蒸散がさかんになる過程，日射エネルギーが高くなることによって気孔開度が大きくなると同時にエネルギー供給量が増加して蒸散がさかんになる過程，気温の上昇によって葉温が上がり葉面飽差が大きくなり蒸散がさかんになる過程，蒸散によって葉が冷却されて葉温が下がり飽差も低下する過程などのほか，体内の水状態に応じて気孔開度が調節される機構が複合的に関与している．ここではこれらの過程にかかわる一つの作物生体情報としての葉群温度の変動について，気象3要因との関係を一応定量的に評価した．しかし，気象3要因および気孔はすべて相互に関連して動いており，しかも自然条件下では一つの要因だけが独立に変化することはほとんどないため，次章以下に展開するように，熱収支過程やガス交換過程を中心とした機構的多変量モデルによる蒸散速度，光合成速度などの直接的定量的推定がより望ましいと考えられた．

なお，本実験では光環境を光量子センサによるPPFD（$\mu Em^{-2}s^{-1}$）と日射量センサによる日射量（Wm^{-2}）の2つの方法で測定したが，両者の間には次式のように密接な関係が確認された．

$$Rs = -46.2 + 0.535PPFD$$
$$r = 0.997^{**} \quad (n = 574) \qquad (1)$$
$$200 \leqq PPFD \leqq 2600 \mu Em^{-2}s^{-1}$$

このPPFDの範囲は曇った日の夕方の値から快晴の日の最高値にほぼ相当し，広い範囲で上記のような関係が成立した．したがって，一方から他方を推定でき，エネルギー収支に使うデータもPPFDを用いて推定され得ると考えられた．

b）赤外線放射温度センサの観測方向が葉群温度測定値に及ぼす影響

群落表層に分布する葉群の受光状態は，太陽の方位によって変動する．また，ダイズやヒマワリなどでは葉の調位運動も関係すると考えられる．Nielsenら[51]はダイズについての実験結果から，放射温度センサによる観測値はセンサの観測方位と太陽方位との相対的位置関係に依存して，約±0.3°C程度の範囲で変動することを報告している．そして，現実には1方向からしかデータをとれないことが多いため，真値に最も近いと思われる4方向からの平均値とある特定の1方位から測定した値の差を太陽とセンサの方位角の差の関数として表わせれば有益であろうと述べている．実際，圃場区画の関係，あるいは測定時刻の同時性を保てないなどの理由で，ひとつの観測点に対して1個のセンサで4方向からのデータをとるのは困難である．

そこで，本節ではコムギ群落について，観測方位が測定値に及ぼす影響を確認するとともに，最も信頼性の高い測定値を得るための方法について若干の考察を加えた．図4に測定時刻別の東西両方向からの放射温度測定値を示した．なお，コムギ群落は南北畦であった．また，ここで用いたデータはコムギの全生育期間においてほぼ隔日に測定された放射温度測定値である．太陽南中時に近い13:30では両方向からの測定値はほぼ一致した．一方，午前中の10:30には東側からの観測値が西側からのものより20°C付近で約0.5°C高く，逆に午

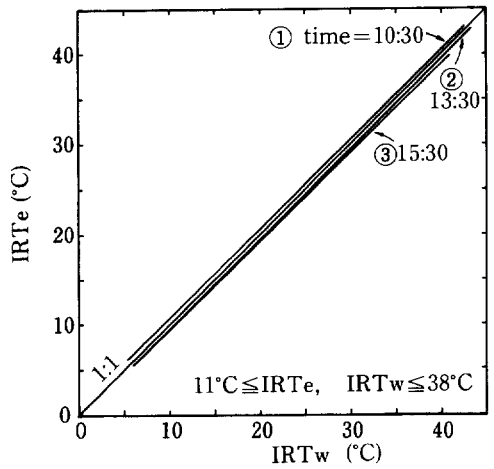


Fig.4. Effects of view direction and time of measurement on the infrared canopy temperatures in a wheat canopy.

Notes ; IRT_e and IRT_w are infrared canopy temperatures measured from east and west directions respectively.
Regression equations :
① time=10:30 $IRT_e = 0.664 + 0.994IRT_w$ r=0.986(n=360)
② time=13:30 $IRT_e = -0.512 + 1.004IRT_w$ r=0.982(n=360)
③ time=15:30 $IRT_e = -0.496 + 0.986IRT_w$ r=0.986(n=360)

後の15:30では東側からの観測値が西側からのそれよりも同じく20°C付近で約0.7°C低くなっていることがわかる．すなわち，放射温度の測定値はそれぞれの時刻の太陽方位に依存して約±0.5°C程度変動しており，太陽方位と観測方位の差が小さいほど測定値は平均値よりも高くなり，方位の角度差が大きくなるにつれて低くなっている．この変動は直射光を受けた葉面と陰の葉面の相対的な比率などに依存しており，一般に太陽を背にして測定する場合に最も高い値をとることを示している．以上のことから，太陽の方位に関係なく群落表層葉群の真値に近い値を推定するためには，4方向あるいは向合う2方向からの測定値の平均値を利用する方法が最も真値に近い値を与えると考えられた．さらに，1方向からの観測しかできない場合には，太陽方位と直角方位から測定した値が群落表面温度の平均値に最も近いと推定される．ただし，前報[28]で検討したような群落表面の面的な不均一性を考慮すれば，解析の目的によってはこれらの値は誤差範囲に入っているとみなせる．また，群落を構成する葉のなかでも，最良の環境にあると思われる直射光を受けた葉がおもな関心の対象であるような場合には，太陽を背にして測定するのが最も妥当な値を与えるものと推定された．

2．植被が未発達な圃場の表面温度の分布解析

前節で検討したように，地上では分光センサあるいは放射温度センサによって，圃場から作物生体だけについての情報を測定することが可能である．しかし，上空あるいは宇宙から圃場に存在する作物生体のみの情報を抽出することは，現状では極めて困難である．特に，植被が未発達な場合には，観測視野の中に常に土壌がはいり，観測値は作物の植被率によって大きく影響される．これに関してJacksonら[35]とHeilmanら[17]は，圃場の表面温度（土壌，作物およびその影の領域の面的な平均温度で，以下混合温度と呼ぶ）から作物温度のみを算出するモデルを提出している．しかし，これらのモデルは適用範囲や精度だけでなく，さらに多くの補足データの測定を必要とするなどの問題点が残されている．観測された混合温度から，作物生体のみの温度を推定する方法はなお今後の課題である．

本節では，この問題を考えるための基礎として，植被が未発達な圃場（植被率約22%）における作物温度と圃場の混合温度の関係についてその実態を調べた．また，混合温度を決定する構成成分である作物，日射を受けた土壌，および日陰の土壌のそれぞれの面積比率について調べるとともに，若干の考察を加えた[27]．

1）材料と方法

実験はアリゾナ大学付属農場（アメリカ合衆国Phoenix）のワタ圃場で行われた．測定対象のワタは南北畦で栽培され，発育ステージは栄養生長中期，草丈約40 cm，植被率が約22%，葉面積指数は約0.44であった．測定には携帯用放射温度センサ（Everest, Model-100, 前報[28]参照）をデータロガにつないで用いた．図5に示したような測定手順で，圃場の直径約30mの範囲からそれぞれ混合温度を100回×2人＝200反復，作物のみを50

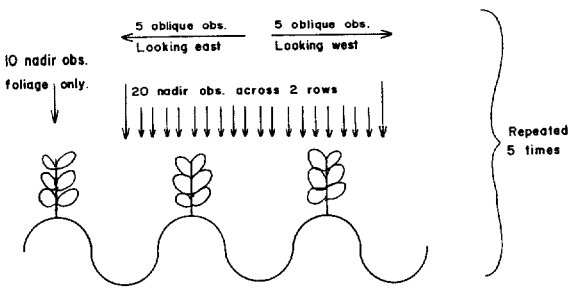


Fig.5. Diagram of soil and plant temperature measurements with infrared thermometers.

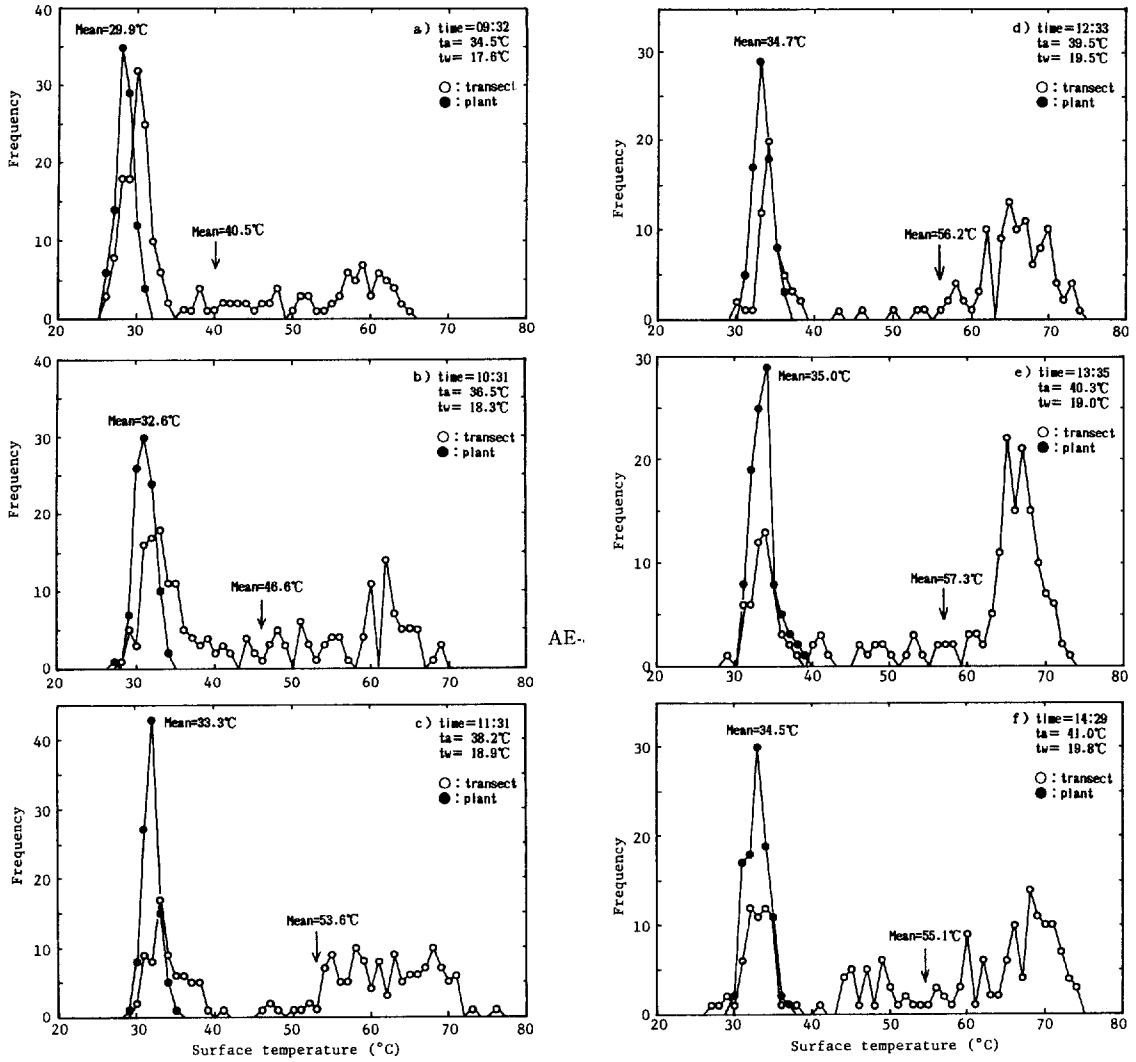


Fig.6. Diurnal change in the frequency distribution of surface temperatures in an incomplete cotton canopy under clear sky conditions.

Notes; t_a:dry bulb temperature. t_w:wet bulb temperature. Each symbol ○ and ● means the surface temperatures measured on the entire field surface and plants only, respectively.
Measurements were made on the day 164 of the year.

回×2人＝100反復測定した．また，東西方向に斜め上からも，群落を見下ろすようにして100反復測定した．以上の測定を2地点で，ほぼ1時間毎に行った．一方，作物，日射を受けた土壌，および日陰の土壌の面積占有率の測定には，地上3mの高さに設置したカメラで，鉛直方向から撮影した写真を用いた．反復数は一点につき10回とした．面積占有率は，写真にメッシュをかけ，各成分の比率を求める方法によった．

2）結果と考察

上記のようにして測定したワタ圃場の表面温度の頻度分布を図6に示した．作物温度，混合温度とも日射量の変化と同様のパターンで変化した．作物温度の変

異幅は前節で明らかにした結果と同様，幅のせまいピークを示した．一方，作物温度と圃場の混合温度の差は11～22℃で，最も差の大きい日中には約22℃もあった．さらに日射を受けた土壌と作物の温度差は日中には33℃にも達した．しかしこの間，作物温度は一貫して気温よりも低く，葉温が気温よりも3.9～6.5℃低く推移した．このことは日射強度が約1000Wm^{-2}と極めて高く，かつ乾湿球温度差が20℃もあったことからみて，きわめてさかんに蒸散が行われていたためと推定された．混合温度は南中時前後には作物温度と日射を受けた土壌温度に対応して2極分化した．そして，それ以外の時には，陰の土壌部分に相当する中間域が存在した．これらのことから，鉛直方向から圃場を観測する場合には，圃場温度を構成する成分として作物，日射を受けた土壌，日陰の土壌の3成分に分ければよいと考えられる．

そこで，つぎにこれら3成分の時間的変化を写真データで調べた結果を図7に示した．日射を受けた土壌と受けない土壌の各面積についての回帰式は，作物の立毛を角柱とみなすモデルから導かれた次式

$$Y = a\tan^2\{15(X-b)\} \qquad (2)$$

Y：陰の面積，X：時刻，aとb：定数，を当てはめて得られた．式中の係数15は太陽が移動する角速度であり，12.5と12.6はそれぞれ極値をとる時刻を意味する．この結果から，南中時である12:30前後には作物部分と日射を受けた土壌の部分のみとなり，温度分布の傾向と合致した．したがって，この限られた時間帯においては，混合温度と作物温度の関係は次式で表わされる．

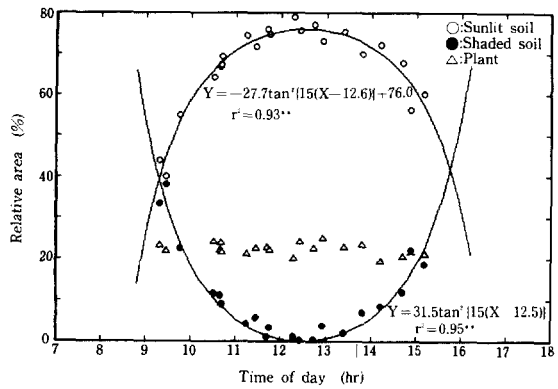


Fig.7. Diurnal change in the percent areal coverage of each component of an incomplete cotton canopy.
Note; ** Significant at 1% level.

$$t_{plant} = t_{mean}/a_p - t_{soil}(1-a_p)/a_p \qquad (3)$$

ここで，t_{plant}：作物温度(℃)，t_{mean}：混合温度(℃)，a_p：植被率，t_{soil}：土壌温度(℃)．かりにa_p=0.24，t_{mean}=56.2℃，t_{soil}=65℃として試算するとt_{plant}=32℃となり，実測値に近い値になる．もし，植被率がVI（Vegetation Index）のように分光的データから推定され，土壌温度も裸地温度として上空から測定されれば，圃場の混合温度から作物体だけの温度を推定できる可能性がある．ただし，このような限られた設定でも，太陽高度の季節的変化，裸地温度をそのまま利用できるかどうかなどの点も問題で，理論的・実験的モデルの開発などを含め今後の研究に待つところが多い．

III　作物の蒸散速度および気孔抵抗の遠隔的モニタリング

作物体の水分含有率は，成熟期や枯死に至るような極端な乾燥状態を除けば極めて安定しているため，水分含有率そのものは作物の水分状態の指標とはなりにくい．一方，蒸散機能は作物生体の水分収支および養分吸収においてきわめて重要な役割を担っている．

実際，圃場からの水消費量すなわち蒸発散と収量あるいはバイオマスの間には極めて密接な比例関係が認められている[13,15,56]．そして，要水量または水利用効率（Water Use Efficiency）に関する研究が数多く積み重ねられている[14,60,62,64,65,81]．

蒸散すなわち葉面における水蒸気の輸送・交換過程は，主として気孔を介して行われるため，蒸散速度は基本的には気孔の開閉に連動して変化する．ただし，蒸散速度は気孔抵抗だけに支配されているのではなく，葉面飽差にも支配されている．すなわち，大気の乾燥程度すなわち蒸発要求強度（Evaporative Demand of Atmosphere）[21]に比例して蒸散速度は変化する．気孔抵抗は作物自体の状態値のひとつにすぎないが，実際に水の消費量を決定するのは蒸散速度そのものである．このように蒸散速度は単に作物側の状態だけでなく，

作物とそれを取りまく微気象環境によって構成されている作物－環境系の物質生産における環境生理的な活性を極めて端的に表現しているものと考えられる．したがって，もし蒸散速度がリアルタイムで遠隔推定されれば，水管理に有用なだけでなく，作物の生理的な活性や生産性の評価などにもきわめて有用な情報となる．

一方，気孔抵抗は作物個体の体内水分状態によって強く制御されると考えられており，体内水ポテンシャル等の測定が多数行われてきた[71]．基本的には，個体の体内水分状態は，土壌－作物－大気系における水の移動と収支の結果として決まるものである．しかし，一方では気孔が大気湿度に直接的に反応する可能性も示されている[3,8,43]．さらに近年，気孔が土壌の水分状態に直接反応して開閉運動を起こすのではないかと推定する実験結果が増えている[12,66,71]．このことは，気孔の挙動が単に体内の水分輸送や水ポテンシャルによって決っているのではなく，根からなんらかの情報（制御情報）を受け取ることによって調節されることを示唆している．

いずれにせよ，気孔抵抗は土壌，微気象を含む多くの要因の影響を受けながら変動している作物生体側の，しかも，生産性に大きく関与するパラメータのひとつである．したがって，気孔抵抗がリアルタイムでモニタリングできれば，蒸散速度と同様に作物生理状態の診断指標として，また，作物の反応を通した環境ストレスの検出と評価のための情報源として利用できる．さらに，自然条件下における気孔の動態と変動機構を解析するための手段となる可能性も持っている．

本章においては，前章までの基礎的検討をふまえて，葉群（または個葉）温度および気象要因の多次元センシングデータと作物群落の蒸散速度，気孔抵抗の関係を実験的に解析した．さらに，これらのデータと物理学的諸法則を利用したモデルによって蒸散速度および気孔抵抗をリアルタイムで遠隔的に監視する方法について検討した[39,31,33]．

1．材料と方法

上記目的のために，ここではトウモロコシを対象とした実験Ⅰおよびワタを対象とした実験Ⅱの二つの実験を行った．両実験とも基本的には，放射温度計による葉温，飽差，温湿度，日射量，PPFD(光合成有効光量子束密度）等と蒸散速度および気孔抵抗が同時測定されている．各実験の詳細は以下のとおりである．

実験Ⅰ：　測定対象として，農業研究センター実験圃場（つくば市）において3月から6月にかけて播種され，標準的な栽培方法で管理されたトウモロコシ数品種の群落を用いた．微気象データなど圃場における作物－環境系からの多変量センシングデータは前報[28]に詳述したようなセンシングシステムによって観測した．葉温（葉群温度）はこのシステムによって，群落から遠隔的に直接得られた．使用したセンサは赤外線放射温度センサ（Barnes，Model PRT-5）であった．なお，葉温の測定は，センサの俯角10～20°，観測距離5～8mの範囲で行った．

そのほかに，群落近辺における乾球温度，湿球温度，日射量，PPFD，風速が同時計測され，データロガに記録された．本システムでは任意の時間間隔でデータを自動記録できるが，本実験では原則として10分間隔とした．測定は5～8月にかけて行い，各測定日における測定時刻は7:00～18:00の範囲内であった．解析にはこのうち8:00から17:00までの範囲のデータを用いた．なお，測定時期におけるトウモロコシの発育ステージは，栄養生長中期～後期であった．

本実験では，以上のような微気象要因および葉群温度の計測と同時に，定常ポロメータ(Li-Cor，LI-1600)を用いて蒸散速度および気孔抵抗を実測した．ポロメータによる測定は1～2時間おきに行った．蒸散速度の測定にあたっては，放射温度が観測されている視野内の群落表層の平均的な数葉について少なくとも5反復以上の測定を行った．なお，反復間の標準偏差は大きくなかったのでモデル等の計算には平均値を用いた．

実験Ⅱ：　測定対象として，US－Water Conservation Lab.（Phoenix，USA）の実験圃場のワタ群落を用いた．ワタは4月に播種され，標準的な栽培方法で管理された．なお，この圃場では，土壌乾燥程度（乾湿）の処理および窒素施用量（多少）の処理を行い，測定はこれら処理群落すべてを対象として行った．ワタ群落－環境系からの多変量センシングデータの測定記録システムとしては，基本的に実験Ⅰと同様なセンシングシステムを用いた．葉温はこのシステムによって，群落から遠隔的に直接得られた．使用したセンサは赤外線放射温度センサ（Everest　Interscience，Model 100）であった．なお，本実験における葉温測定は，センサと葉面の角度70～90°，距離20～50cmの範囲で行った．

そのほかに，群落近辺における乾球温度，湿球温度，日射量，正味放射，風速を同時計測し，データロガに

記録した．本システムでは任意の時間間隔でデータを自動記録できるが，今回の測定では原則として30秒間隔とした．解析にはポロメータでの測定に同期したすべてのスキャンデータを用いた．実験は7～9月にかけて行い，各測定日における測定時刻は8:00から18:00までの範囲内で，2～3時間おきに反復計測した．この時期のワタの発育ステージは栄養生長後期～生殖生長中期であった．

実験Ⅰと同様，以上の計測と同時並行的に定常ポロメータ（Li-Cor, LI-1600）を用いて蒸散速度および気孔抵抗を実測した．蒸散速度の測定にあたっては，群落表層の平均的な数葉について少なくとも5反復以上測定し，同じ葉について赤外線放射温度センサで葉温を観測した．なお，ポロメータ測定値，葉温とも反復間の標準偏差は小さかったので，モデル等の計算には平均値を用いることとした．

2．結果と考察

1）蒸散速度および気孔抵抗と微気象要因の関係の統計学的解析

本項では，トウモロコシについての実験Ⅰの結果を用いて，統計学的な関係をモニタに利用できるかどうかを主眼に以下の検討を行った．まず，表2に蒸散速度Tr，気孔抵抗r_{sv}と葉群温度t_c，大気飽差VPD_a，PPFDとのそれぞれ個別の相関関係を示した．個別にみると蒸散速度と葉群温度，飽差，PPFDとの間にはそれぞれかなり高い正の相関がみられる．しかし，他の条件による変動もかなり大きく，有意でない場合もある．これらの3要因が蒸散速度に対して正の関係を持っていることは明らかであるが，全体でみると0.6程度の低い相関係数しか得られない．

一方，気孔抵抗r_{sv}のほうはt_c，PPFDとの間にはかなり高いマイナスの相関があるものの，飽差との相関は比較的低いことがわかる．これらの結果から，飽差は蒸散速度には強く影響するけれども，気孔抵抗への影響は比較的小さいといえる．そして，気孔抵抗に対しては，葉群温度よりもPPFDがつねに強くマイナスに関係することがわかる．この結果は，気孔抵抗がPPFDと逆比例的な関係にあるという環境制御下実験[20,70]の結果と一致している．そして，このことは光強度が気孔の開閉に対して，葉温の変化をとおしての影響以外に，なんらかの直接的な作用をしていることを示唆している．しかし，気孔抵抗の場合にも全体での相関係数は0.6～0.7程度で，そのままモニタリングに使えるような関係ではないと考えられる．

圃場条件で得られた以上の結果は，PPFDが大きくなると気孔が開いて気孔抵抗が小さくなり蒸散速度が大きくなる過程，蒸散速度は理論的には飽差に比例するという関係，および葉温が上がれば気孔抵抗が小さくなって蒸散がさかんになるという過程をきわめて如実に反映していることがわかる．

そこで次に，蒸散速度Trと気孔抵抗r_{sv}が，葉群温度t_c，大気飽差VPD_a，PPFDを説明変数とする重回帰式で，どの程度まで表わせるかをみた．まず，蒸散速度Trについては次式が得られた．

$$Tr = -26.0 + 0.695\,t_c + 5.34VPD_a + 3.23\times10^{-3}PPFD \quad r = 0.843^{**} \qquad (4)$$

この回帰式の標準偏回帰係数は，それぞれt_c：0.275，

Table 2 Correlation of transpiration rate Tr and stomatal resistance r_{sv} with canopy temperature t_c, VPD_a, and PPFD.

No.	Date	Var.	n	Tr			r_{sv}		
				t_c	VPD_a	PPFD	t_c	VPD_a	PPFD
1	Jul. 16	TX41	19	0.90	0.91	0.94	−0.83	−0.63	−0.77
2	Jul. 18	TX41	27	0.95	0.40n. s.	0.95	−0.86	−0.19n. s.	−0.93
3	Jul. 19	TX41	20	0.88	0.61	0.92	−0.85	−0.64	−0.92
4	Aug. 5	TX120	7	0.33n. s.	0.89	0.50n. s.	−0.57n. s.	−0.77	−0.67
5	Aug. 6	TX120	14	0.86	0.08n. s.	0.83	−0.82	0.12n. s.	−0.74
6	Aug. 13	TX41	19	0.90	0.40n. s.	0.95	−0.82	−0.26n. s.	−0.83
7	Aug. 14	TX41	21	0.67	0.72	0.60	−0.73	−0.16n. s.	−0.89
8	Aug. 15	TX41	19	0.79	0.80	0.56	−0.73	−0.38n. s.	−0.78
	Total	−	146	0.56	0.57	0.69	−0.59	−0.20	−0.74

Notes; Single correlation coefficients without n.s. are significant at 1% or 5%.
Tr : transpiration rate (mg m^{-2} s^{-1}) , r_{sv} : stomatal resistance (s m^{-1}) ,
t_c : canopy temperature (°C) , VPD_a : vapor pressure deficit of air (kPa) ,
PPFD : photosynthetic photon flux density (μE m^{-2} s^{-1}) .

VPD_a：0.486，PPFD：0.403で，飽差とPPFDが同程度に関与することがわかる．一方，気孔抵抗r_{sv}については次式が得られた．

$$r_{sv}=10.20-0.173\,t_c-2.33\times10^{-3}PPFD$$
$$r=0.734^{**} \qquad (5)$$

すなわち，気孔抵抗の方は単相関（表2）にその傾向が表われていたように，飽差が落ちて葉群温度とPPFDの2つの要因の重回帰式で表わされた．標準偏回帰係数はt_c：−0.124，PPFD:−0.642で，特にPPFDが強くマイナスに作用していることが再確認された．

しかし，式（4），（5）における相関係数はそれぞれ0.84および0.73と重相関係数としてはあまり高いとはいえない．これは他の要因の影響による変動があることや，要因間の関係が線形でないことによると推察される．したがって，上記のような重回帰分析によって要因間の関係を定性的に把握することは可能であったが，定量的モニタリングに用いるにはやや困難があると思われた．

作物に対する灌漑方法の違いが葉温に反映されることは，いろいろな作物について明らかにされている[23,42]．そして，作物群落の水ストレス状態を簡便に評価するための試みとして，葉群温度－気温差と大気飽差を利用した水ストレス指標が提出され[23,36,41,53]，乾燥地帯を中心に実用化に及んでいる．しかし，これらの指標は日射量と風速の影響をともに考慮することができない．実際，葉－気温差はあくまで光や風，蒸散機能などに基づいたエネルギー収支の結果のひとつにすぎず，またこれらの各要因も独立に変化することはない．したがって，特に日本のように湿潤で飽差の変異幅が小さい地帯では，予測や診断のためには他の要因も含めた多変量モデルによって，蒸散速度，光合成速度などの基本的機能を直接推定する方がより汎用的であると思われる．

2）熱収支モデルによる微気象生理学的解析ならびに遠隔手法による蒸散速度，気孔抵抗の評価モデル

a）評価モデルの展開とその微気象生理学的検討

そこでつぎに，群落を構成している葉面の熱収支と熱輸送の一般理論[20,47,52,63]に基づいたモデルによって蒸散速度ならびに気孔抵抗を推定する方法について検討した．以下にモデルについて記述する．

まず，葉身における熱収支は次式のように表わせる．

$$2\lambda Tr=R_n-H \qquad (6)$$

ここで，λ：水の気化潜熱（J mg^{-1}），Tr：蒸散速度（両面平均値，mg $m^{-2}sec^{-1}$），H：顕熱のフラックス（W m^{-2}）．R_n：葉身に対する正味の放射フラックスで，全短波および長波域における入射・反射・放射を含んだもの（Wm^{-2}），である．すなわち，

$$R_n=a\,R_s-R_l \qquad (7)$$

ここで，a：葉面の短波吸収率，R_s：全短波放射（波長0.3〜3μm）のフラックス（Wm^{-2}），R_l：長波放射（波長3μm以上）のフラックス（Wm^{-2}）．なお，上式には葉身内への貯熱量の項は入っていない．葉身内への貯熱量は，葉温変化によるエネルギーの変化量および光合成過程に使われる光エネルギー量の和である．しかし，これらはともに絶対量が日射量の1％程度ときわめて小さいために，通常無視できる[52]．

一方，葉面境界層における熱輸送の過程からHは次のように表わせる．

$$H=2\rho C_p\,(t_l-t_a)/r_{ah} \qquad (8)$$

ここで，ρ：空気の密度（kg m^{-3}），Cp：空気の定圧比熱（J $kg^{-1}°C^{-1}$），t_l：葉温（°C），t_a：気温（°C），r_{ah}：熱についての葉面境界層抵抗（sec m^{-1}）．式（8）のうち，熱の境界層抵抗r_{ah}を数式的に表わすことは，流体力学的には簡単ではない．それは，実際の葉においては葉端での気流の巻き込み，乱流への遷移，気流に対する葉の角度，葉のはためきなどが影響するためである[20]．しかし，このような場合の境界層抵抗値は理論値よりもかなり小さい値になるとされており，特に野外条件下では境界層抵抗の影響はあまり大きくないことがわかっているので，風が葉幅方向に吹くものと仮定して，ここでは簡単のため次のような理論式を用いた．

$$r_{ah}=3.00\times10^2\,(L/u)^{1/2} \qquad (9)$$

ここで，L：葉幅の代表値（m），u：風速（m sec^{-1}）．なお，これは気流方向に対して十分幅の広い平板の，しかも層流境界層における拡散抵抗の理論式である．

さらに，長波放射フラックスの収支R_lはStefanの放射則から基本的には次式で表わされる．

$$R_l=2\sigma\{\varepsilon_l(t_l+273)^4-\varepsilon_a(t_a+273)^4\} \qquad (10)$$

ここで，σ：Stefan-Boltzmann定数，t_l：葉温（°C），t_a：気温（°C），ε_l：葉の放射率，ε_a：周囲環境の放射率である．なお，式（10）は，葉に入射する放射エネルギーはすべて周囲温度と平衡した物体からの放射エネルギーに等しいと仮定して得られたものである．しかし，本実験で対象にしている群落上層の葉については，上方の片面を天空にさらしており，他の葉群からの放射エネルギーを受けているのは，基本的には下方の片面のみである．このことを考慮するために，天空

放射に関する次の経験式[6,58]を導入した．

$$R_l=\sigma\{2\varepsilon_l(t_l+273)^4-\varepsilon_l(t_a+273)^4-\varepsilon_e(t_a+273)^4\} \quad (11)$$

$$\varepsilon_e=1.24\{e_a/(t_a+273)\}^{1/7} \quad (12)$$

ここで，R_l：長波放射（波長3μm以上）のフラックス（Wm^{-2}），σ：Stefan-Boltzmann定数，t_l：葉温（℃），t_a：気温（℃），ε_l：葉の放射率，ε_e：天空放射率，e_a：大気の水蒸気圧（kPa）．

以上のような諸要因間の関係を分析することによって，蒸散速度と気孔抵抗の微気象生理的な動態を考察することができる．エネルギー収支に関する以上の式（6）～(12) より，蒸散速度は葉－気温差および他の要因によって次のように表わされる．

$$Tr=\{R_n-6.67\times10^{-3}\rho C_p(u/L)^{1/2}(t_l-t_a)\}/2\lambda \quad (13)$$

この式から明らかなように，もし葉温が気温とほぼ同値，すなわち$t_l-t_a\approx0$が保たれるならば，上式は

$$Tr=R_n/2\lambda=aR_s/2\lambda \quad (14)$$

となり，他の条件のいかんにかかわらず，葉によって吸収された放射エネルギーR_nがすべて蒸散のための気化熱として使われる．すなわち蒸散速度は吸収エネルギーに明に比例することになる．なお，式 (10) に示したように，正味放射にもt_lの項が含まれているが，$t_l\approx t_a$ならば長波放射の収支$R_l\approx0$となる．また，葉面の短波吸収率aは葉に固有な定数とみなせるので，上記のように葉温が気温に等しい場合を仮定すれば，蒸散速度は日射エネルギーによって一義的に支配されることがわかる．

一方，もし正味放射R_nと風速uが一定の状態ならば，上式はk_1，k_2を正の定数として，

$$Tr=-k_1(t_l-t_a)+k_2 \quad (15)$$

のように表わされ，蒸散速度Trと葉－気温差(t_l-t_a)は負の比例関係にある．したがって，もし晴天日の日中のように光条件が比較的一定の場合だけについて考えるならば，葉－気温差は蒸散速度と負の線形関係にあり，葉－気温差は極めて明確に蒸散速度の指標になり得る．

ところで，蒸散速度は葉面における水蒸気の輸送過程として次のようにも表わすことができる．

$$Tr=k_v(e_s^*-e_a)/(r_{sv}+r_{av})=k_v\,VPD_l/(r_{sv}+r_{av}) \quad (16)$$

ここで，k_v：水蒸気圧から水蒸気濃度への変換係数（$kgm^{-3}kPa^{-1}$），e_s^*：気孔内の飽和水蒸気圧（kPa），e_a：大気の水蒸気圧（kPa），r_{sv}：水蒸気についての気孔抵抗（sm^{-1}），r_{av}：水蒸気についての境界層抵抗（sm^{-1}），VPD_l：葉面飽差（kPa）．したがって，2つの式から

$$-k_1(t_l-t_a)+k_2=Tr=k_vVPD_l/(r_{sv}+r_{av}) \quad (17)$$

が得られる．一般に，光が強く比較的一定の条件下でかつ十分水が供給されているときには，作物の蒸散抵抗（$r_{sv}+r_{av}$）は非常に小さくかつ一定である．これは気孔が全開の状態に相当する．このとき，

$$t_l-t_a=-k_1'\ VPD_l+k_2' \quad (18)$$

となり，葉－気温差は葉面飽差と負の比例関係にある．そして水ストレスがかかってくると，両者の関係は気孔抵抗の変化に伴ってこの式からシフトする．そのシフトの度合いを水ストレスの指標にしたのがJacksonら[23,36]のCWSIである．彼らは多くの作物について水ストレスのかかっていない条件下で，大気飽差の変化に対する葉－気温差の曲線を実験的に求め，これをBase Lineと呼んでCWSIを算出するための基準にしている[23,38]．ただし，ここでは日射量と風速の変化はまだ考慮されていない．しかし，晴天日が多くかつ飽差の変化幅が広い乾燥地帯では，CWSIの適用可能性は高いものと考えられる．実際，このような地帯でこそ水ストレスが多発し，またその評価法が実用的な意義をもつからである．また，計算に必要とされる測定変量の個数が少ないことは，実用的な見地からは極めて大きな利点である．このことは，有効情報を得るために必要な最小データ[9]といったデータ経済の観点からも，今後の研究において考慮されるべき点であろう．

しかし，実際には多くの地域において，圃場条件下で日射量R_sと風速uが一定に近いという前提条件を設けることは難しい．したがって，ダイナミックに変化する日射量と風速をも取込んだモデルがより汎用的である．また，より生理的な意味をもつ蒸散速度や気孔抵抗の直接的推定の方が利用場面が多いものと考えられる．

そこで，上記のエネルギー収支関係に基づいた蒸散速度の遠隔的推定の可能性について検討した．まず，式（6）～(13) の変数のうち，葉温t_lは葉群温度t_cとして遠隔推定されることについては前報[28]および第2章ですでに検討した．また，乾球温度t_a，全短波放射フラックスR_s，および風速uはセンシングデータとして自動的に観測される．さらに，長波放射R_lは式（7）によって他の実測値から計算され，短波吸収率aは定

数 (0.5) [11]として与えられる．また，前報[28]の検討結果より葉の放射率ε_lは0.98とし，ε_aについても周囲物体表面が空気と平衡状態にあるとして1と仮定した．

なお，実際的なエネルギー量からみて式（6）における熱収支過程はおもに純放射フラックスR_nと蒸散による潜熱損失$2\lambda T_r$に支配されていることがわかっている[55,67]．したがって，式（8）や式 (10) における誤差の影響は上記2要因のそれに比べて比較的小さいものと考えられる．また，葉幅の代表値Lは各作物によってほぼオーダーが決まっており，大きくは変化せずその影響も小さいため，各作物についての推定値を用いることができる．一方，そのほかの係数は定数あるいは近似値としてはじめから与えることができる．

以上のことから，上記のモデルに作物の葉群放射温度を含む多次元センシングデータを入力することによって，非接触的にしかもリアルタイムで蒸散速度を推定することが理論的には可能となる．

さらに，上記で検討したモデルと葉面における水蒸気の輸送過程に基づいて葉の気孔抵抗を推定するモデルについて述べる．

蒸散速度は葉面における水の輸送モデルから

$$Tr = k_v (e_s^* - e_a) / (r_{sv} + r_{av}) \qquad (16')$$

と表され，したがって蒸散の気孔抵抗r_{sv}は

$$r_{sv} = k_v (e_s^* - e_a) / Tr - r_{av} \qquad (19)$$

によって与えられる．ここで，k_v：水蒸気圧から水蒸気濃度への変換係数(kg $m^{-3}ppm^{-1}$)，e_s^*：気孔内の飽和水蒸気圧 (kPa)，e_a：大気の水蒸気圧 (kPa)，r_{av}：水蒸気の境界層抵抗(sec m^{-1})，r_{sv}：蒸散の気孔抵抗 (sec m^{-1}) である．ここで，すでに蒸散速度は遠隔的な手法で推定されることが示され，また，葉面飽差（$e_s^* - e_a$）の値は乾球温度t_a，湿球温度t_w，葉温t_lから決まるので，残るr_{av}を与えれば蒸散の気孔抵抗r_{sv}が得られることになる．ところで，葉面境界層における水蒸気と熱の拡散は相似であることから，水蒸気の境界層抵抗r_{av}と熱の境界層抵抗r_{ah}とはつぎのように関係づけられる．

$$r_{av} = (\varkappa / D_v)^{2/3} r_{ah} = 0.921\, r_{ah} \qquad (20)$$

ここで，D_v：水蒸気の分子拡散係数，$\varkappa$：熱の拡散係数．したがって，式 (20) を式 (19) に代入すれば水蒸気の境界層抵抗r_{av}が決まり，水蒸気についての気孔抵抗r_{sv}が求められる．このモデルが実際に適用可能であれば，多次元センシングデータによって蒸散速度だけでなく気孔抵抗をも遠隔的にモニタできることになる．

b）蒸散速度および気孔抵抗の評価モデルの実験的検討

ここでは前項で導かれたモデルを実験データに適用し，モデルの有効性を検証するとともに計測上の諸問題について論議する．

まず，実験Ⅰでトウモロコシについて得たデータを用いて，上記モデルによる推定値と実測値を比較検討した．結果を図8に示した．remote-Trは多次元センシングデータを上記モデルに代入して求めた蒸散速度の推定値を示し，porometry-Trは定常ポロメータを用いて同時に実測した蒸散速度を示す．両者は1：1からはやや離れているが，両者の間には0.95**という高い相関係数をもつ直線回帰が得られており，本報で展開したようなモデルを利用して，蒸散速度に関する情報をリアルタイムで遠隔的に推定できる可能性があると考えられた．なお，ここで示した例は品種TX41についての結果で，両日とも平均風速が1.6m s^{-1}であったが，他の条件下でもほぼこの直線上に分布した．

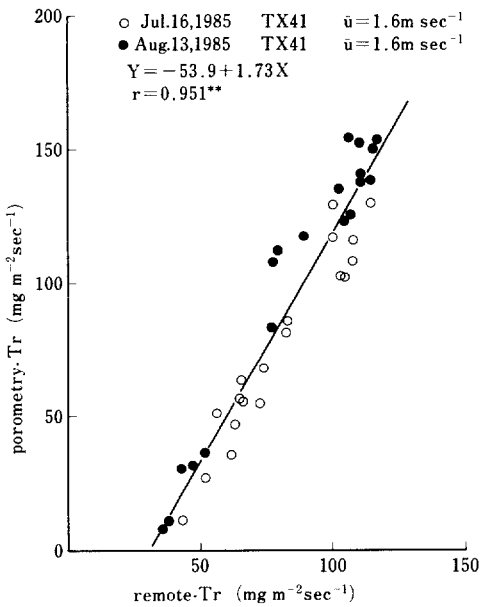


Fig.8. Comaprison between the transpiration rates estimated from the energy-balance model (remote-Tr) and measured with a steady state porometer (porometry-Tr)

Notes; u:windspeed. ** Significant at 1% level.

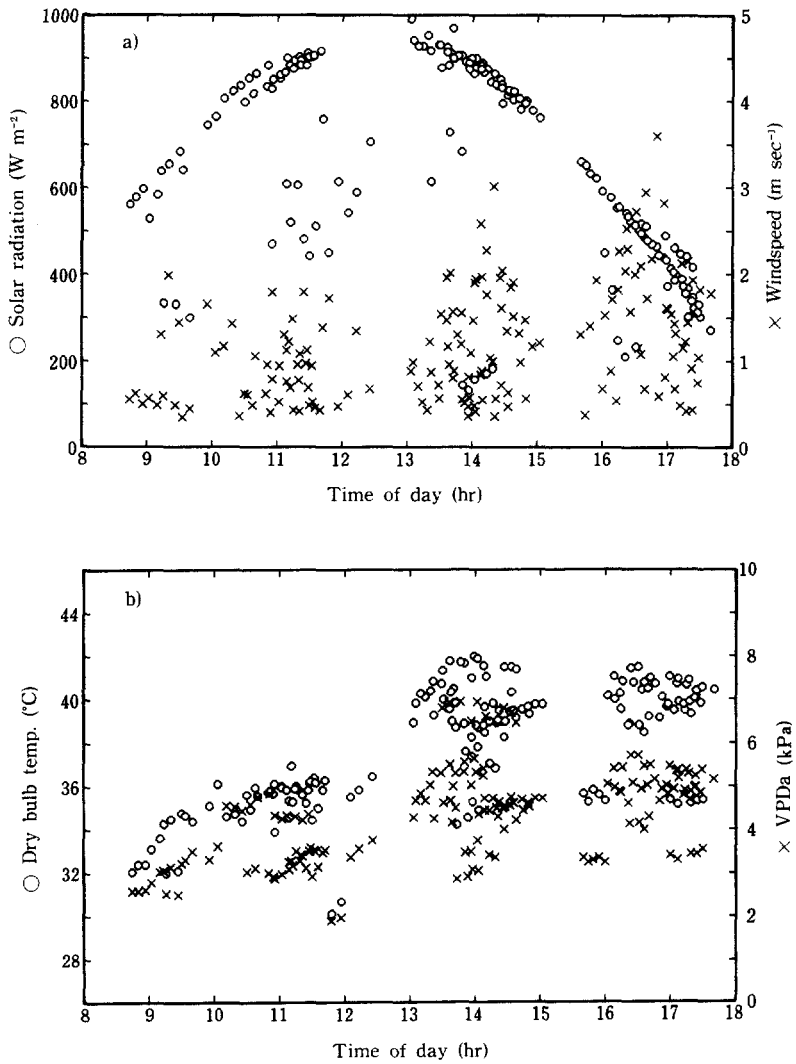


Fig.9. Micrometeorological conditions and time of the measurements; a) Solar radiation and windspeed, and b) air temperature and vapor pressure deficit.

つぎに，実験IIにおいて得られたワタのデータについても同様の検討を行った．まず，実験IIにおける測定時刻およびそのときの各微気象要因の変動範囲について図9に示した．測定時刻は8時30分頃～17時30分頃までのほぼ11時間であった．全短波放射エネルギーは約150～1000Wm^{-2}の範囲で，150Wm^{-2}は曇天時の日中，1000Wm^{-2}は快晴時の日中の値で，晴天の夕方には300～400Wm^{-2}程度の値をとった．風速の範囲は約0.3～3.6m s^{-1}であった．この実験で用いた風速計は風杯型のもので測定下限値は0.5m s^{-1}であったにもかかわらず，測定下限以下の値を含んでいるのは図中の点がポロメータによる測定期間（約3～5分間）の平均

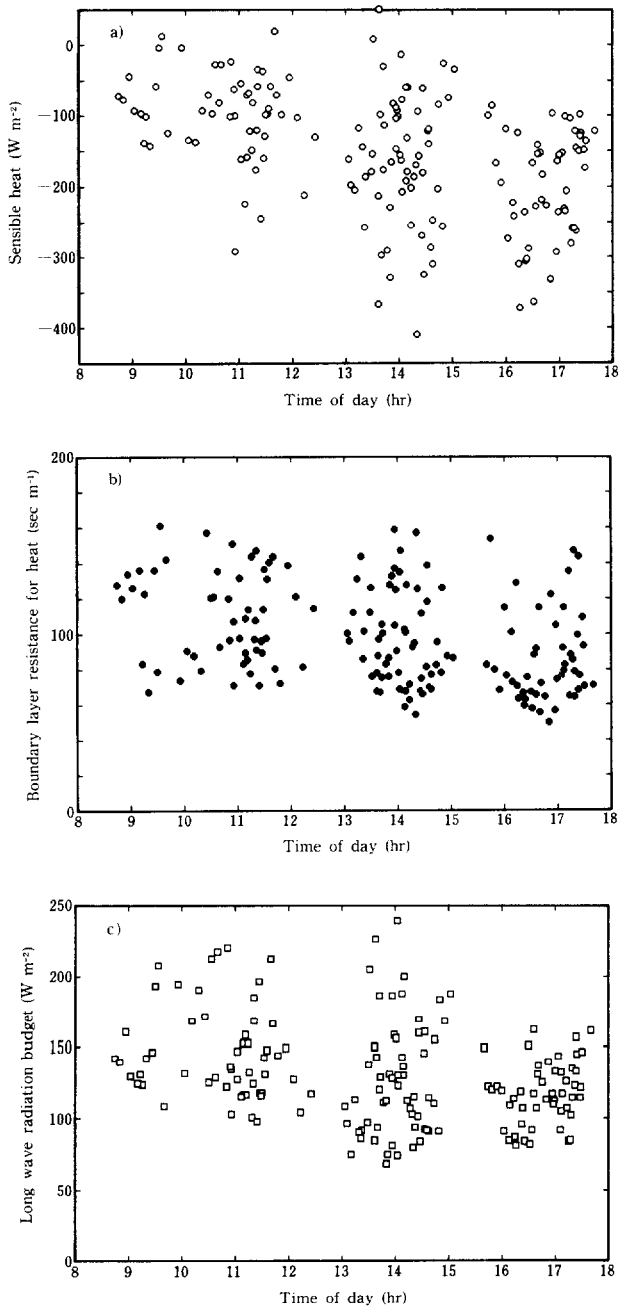


Fig.10. Estimated values of a) sensible heat, b) boundary layer resistance for heat, and c) longwave radiation budget, from an energy-balance model.

値であるためである．しかし，この風速計の指示値が0 m s^{-1}の場合にも実際には微風があることや，風速の変動を均平化する意味でも，平均値が0.3m s^{-1}程度の範囲までこのデータが利用できるものと判断された．気温は30～42℃の範囲であった．一方，大気飽差の変動範囲も約2～7 kPaと広かった．

以上のような条件下で測定されたセンシングデータを蒸散速度の推定モデルに入力して，熱収支の各構成成分ならびにワタの蒸散速度を試算した．まず図10に葉面における熱収支過程に関与するおもな成分である顕熱，長波放射エネルギー収支，および境界層抵抗を示した．顕熱は葉－気温差と風速に依存して，約50～－400Wm^{-2}の範囲で変動しており，ほとんどの場合に符号が負，すなわち外気から葉身への熱伝達が起こっている．しかも全短波放射エネルギーが平均600Wm^{-2}程度であることからみて，その20～50%に相当する比較的大きい顕熱輸送が行われていることがわかる（図10－a）．境界層抵抗は，風速に依存して60～160s m^{-1}の範囲で変動した．境界層抵抗は気孔抵抗に比べて一桁小さいとされており[19]，ポロメータによる気孔抵抗の変動範囲が50～1500s m^{-1}であることからみてほぼ妥当な範囲にあると考えられる．しかし，十分灌水され気孔が全開に近い状態では，境界層抵抗と気孔抵抗はほぼ同程度のオーダーになっており，境界層抵抗の支配力が相対的に大きくなっている（図10－b）．長波放射エネルギー収支は葉温，気温および空気湿度によって支配されており，その範囲は60～250Wm^{-2}であった．この値が正であることは葉身から外部へエネルギーが流出していることを意味しており，本実験ではほとんどの場合，顕熱の流れと逆方向でその大きさは顕熱の約半分程度であった．すなわち，長波放射の全体的なエネルギー収支に対する影響は，顕熱の変化の約半分で，かつ方向が逆で相殺するため，結局全体的なエネルギー収支を最も強く支配しているのは全短波放射エネルギーと蒸散の潜熱であることがわかる（図10－c）．つぎに，モデルによる蒸散速度の試算値と，ポロメータによる測定値の比較を図11と図12に示した．図11に示したある一日（通日，DOY＝212）の例においては相関係数が0.71**，一方，図12に示した2か月にわたる12日間の全データでは0.79**であった．相関係数はいずれもあまり高くないが，実験Ⅰのトウモロコシについて得られた結果と同様一定の直線関係が認められた．また，ほぼ原点は通るものの1：1からはかなり外れており，常にポロメータによる測定値の方が大きかった．この点も前節でトウモロコシについて得られた結果と同一傾向にある．なお，実験ⅠとⅡに適用したモ

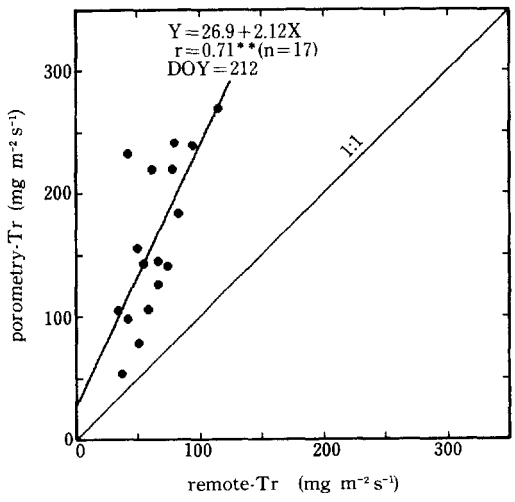


Fig.11. The "remote-Tr" compaired with the measured Tr with a steady state porometer in a cotton canopy on a typical stable day. ** Significant at 1% level.

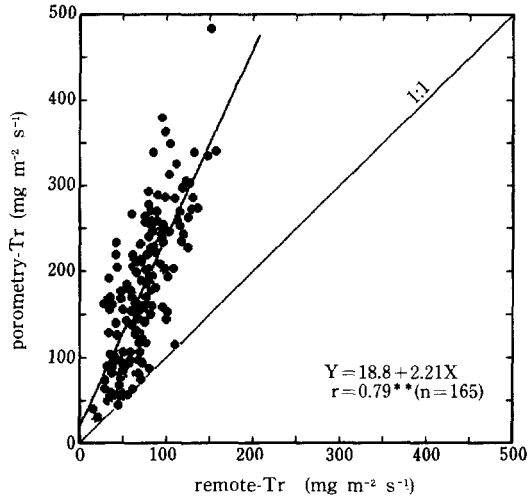


Fig.12. A comparison between the "remote" transpiration Tr estimated by the model and the measured Tr with a steady-state porometer. **: Significant at 1% level.

デルは長波放射の収支に関する式が部分的に異なっており，トウモロコシのデータについては式(10)，ワタのデータについては式（11）が用いられた．この違いはトウモロコシで得られた直線（図8）が原点を通過しなかったことに関係しており，天空放射を考慮した式（11）を用いる方がより妥当であることが確認された．

ところで，以上に示した結果（図8，図11および図12）における点のバラツキや回帰直線が1：1の直線上にのらない原因として，以下のような共通的な問題点が考えられる．まず，実測値側の問題としては以下の点があげられる．(1) ポロメータによる実測値は葉の裏側だけの値であることや，反復数が限られていることなどのために，ポロメータで得た値が群落上層の葉群の蒸散速度を完全には代表し得ないと考えられる．(2)ポロメータによる実測値が葉の裏側だけの値であるのに対して，モデルによって推定される値は表裏両面の平均値である．このため，葉の両面に気孔がどのような比率で分布しているかによって，両者の比較結果が大きく異なる可能性がある．ただし，表裏の気孔密度が等しくないとしても，片面の気孔抵抗の挙動は葉全体の動態を代表しているものとみなしてさしつかえないと考えられる．(3) ポロメータの葉チェンバ内の微気象条件が外気のそれと異なり，したがって外気条件下での蒸散速度とチェンバ内のそれは必ずしも等しくない．実際，葉チェンバ内外の空気湿度の比較を図13に示した．ほとんどの場合，葉チェンバ内の空気湿度は外気のそれよりも低く，したがって大気飽差はチェンバ内の方が大きい．蒸散の駆動力が飽差であるため，チェンバ内の条件では蒸散速度は外気でのそれよりも高められると推定される．また，葉チェンバ内外の葉温を比較すると(図14)，両者は平行的に変化するものの常にチェンバ内の葉温の方が高く，これも，蒸散速度を増加させる方向に作用すると推定される．すなわち，ポロメータによる蒸散速度は実際よりも高めに出ることが多く，ポロメータによる測定値を用いるにあたっては葉チェンバ内の微気象と外気微気象との関係に注意を要する．一方，モデル側の問題として，(1)各変数の時定数の違いをほとんど考慮しておらず瞬間的な値をおもに利用している，(2) 境界層抵抗の与え方を単純化したが，特に風速が小さい場合など実際の現象とは異なっている可能性がある，(3) 計算の簡易化のため気温や大気の水蒸気圧によって変化する定数や放射率などを25°C付近の定数として与えた，などの点がある．しかし，実際に圃場群落において葉からの蒸散だけを厳密に測定することは既存の方法では実現されていないし，各変数の時定数をすべて考慮することも現状ではきわめて困難である．また，影響の

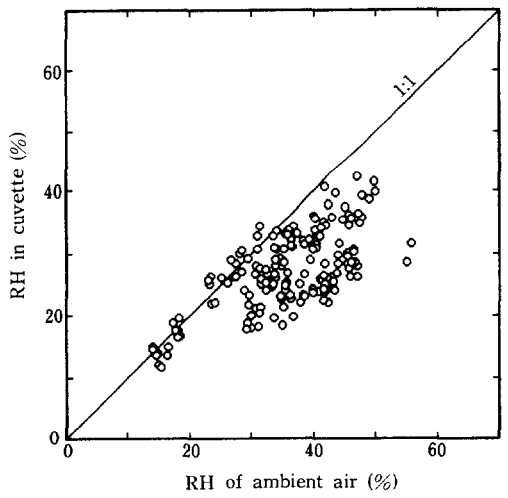


Fig.13. Comparison between the humidity in the porometer-cuvette and that of ambient air.

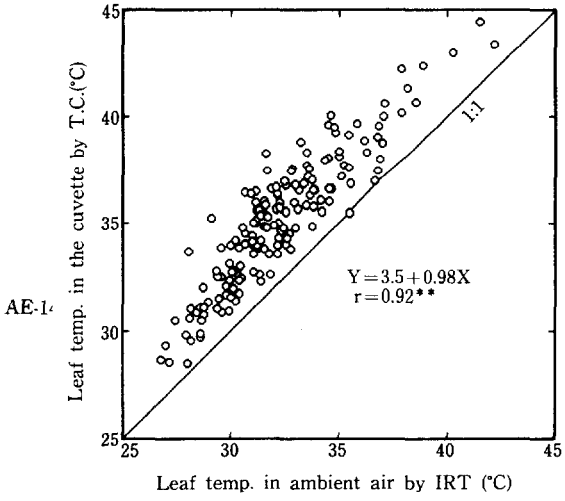


Fig.14. Comparison between the leaf temperatures in the porometer-cuvette and in the ambient air.

Note ; IRT : Infrared thermometer,
T.C. : Thermocouple.

比較的小さい項を厳密に算出することも本論では不必要であると思われたので省略した．

前述したように，このモデル計算では式（7）の全短波放射R_sを実測，長波放射R_lを式（9）によって他の実測値から計算，短波吸収率aを定数として与えている．しかし，純放射フラックス（R_n）センサを使えば群落レベルでの純放射はすべて一括して(7)式のR_nとして求めることができる．これを用いれば葉身レベルでの純放射フラックスを推定，あるいは補正することが可能であろう．また，ここでは近似値として与えた定数も，なんらかのモデル化によって変数として考慮することが可能である．さらに，各種の物理定数を気温等の関数として組み込むことも実際上は容易である．現在，計算機上ではほぼいかなる計算も短時間に処理することが可能であるので，実用的な装置化を図る場合には，このような方法により細部まで数式モデルとして与えることによって推定精度はさらに向上すると考えられる．

いずれにしても，2種類の方法で測定または推定された蒸散速度の間には，一定の対応関係があるため，圃場における作物の蒸散速度に関する情報を上記モデルによって把握できる．また，本論で示したモデルでは，作物に固有なパラメータを使っていないので，理論的には適用できる作物の範囲は広いと考えられる．

今後，このモデルに上述したようなセンシングデータの与え方などの若干の改善を加え，他の作物やより多様な条件下でデータの蓄積を進めることが必要である．しかし，基本的には本実験で検討したような手法によって，蒸散速度に関する情報を，リアルタイムで遠隔的に獲得できる可能性が明らかとなった．

なお，従来の蒸発散量，蒸散速度の測定法として，ライシメータを使う方法[56,76]，ボーエン比熱収支法[5,50]，ヒートバランス法[61]，ポロメータ法[4,40,57,77,80]などいくつかの確立された方法がある．しかし，いずれも特殊な装置や土壌状態での測定，接触的ないし破損的な測定，あるいは蒸発散全体のみの測定に限られている．一方，Jacksonら[38,58]は遠隔的に得られる葉群温度を群落における熱収支モデルに利用し，広域的な蒸発散を推定する試みを行っており，圃場表面からの蒸発散全体をかなり高い精度で遠隔的に推定している．本報では圃場群落における作物個体の活性診断の観点から，個葉および葉群における蒸散速度の推定を試みた．このようなモニタリング手法は従来の方法に比べて，遠隔的，非破壊非接触，広域的，瞬間的，省力的などの利点を持っており，栽培管理場面への適用がより容易であると考えられる．

一方，気孔抵抗についての結果を図14と図16に示した．相関係数はある1日についての結果（通日，DOY＝

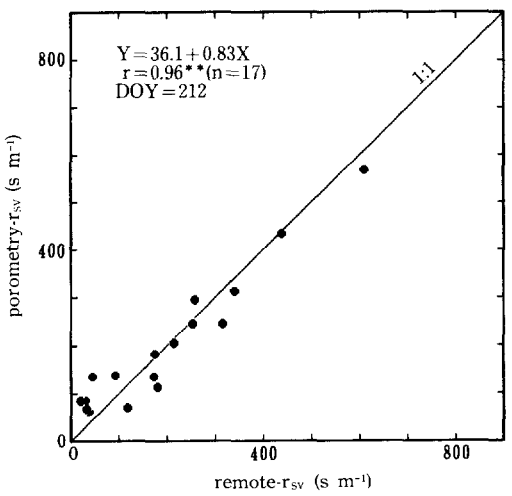


Fig.15. The "remote-r_{sv}" compared with the measured r_{sv} with a steady state porometer in a cotton canopy on a typical stable day. ** Significant at 1% level.

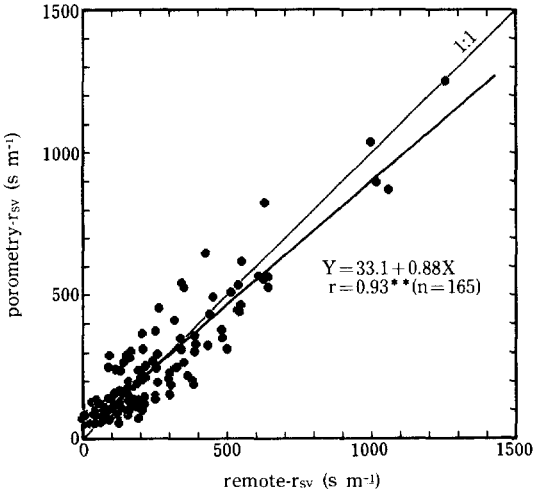


Fig.16. A comparison between the "remote" stomatal resistance r_{sv} by the model and the measured r_{sv} with a steady-state porometer. **: Significant at 1% level.

212)では0.96**，全データについても0.93**と，比較的高い値が得られた．しかも，気孔抵抗の場合には予測値と実測値が1：1の直線にきわめて近い回帰関係にあった．微気象変化に対する気孔抵抗の応答時間よりも測定に要する時間の方が短いことを考慮すれば，ポロメータによる測定値は外気における値を維持していると考えられる．すなわちポロメータ方式では，蒸散速度の測定値は葉チェンバ内の微気象変化の影響を大きく受けるのに対して，気孔抵抗はあまり変化しないため，気孔抵抗の測定値の方が信頼性が高いものと思われる．これらのことから，本モデルによって，実際圃場における気孔抵抗を推定できる可能性が大きい．なお，気孔抵抗の場合には蒸散速度よりもチェンバ封入の影響を受けにくいと考えられるが，両推定法を比較する上での問題点は，蒸散速度について検討したのと同様である．しかし，前述したように現段階で上記の諸問題を回避することは容易ではない．特に，蒸散速度については外気条件における値を定量することが重要で，蒸発散を蒸散と蒸発に分離して測定することが不可欠である．これは従来のライシメータのような方法では困難であるが，蒸散速度を重量変化で直接把握できるような，なんらかの実験系を作ることが望ましい．すくなくとも，手法間の相対的な比較が可能になるようなモデル葉実験系が必要であろう．それに基づいてモデルの改善を図る一方，さらに他の作物についても，広い条件範囲でデータ蓄積を進め，適用可能性等について検討することが必要である．

以上，本章では，作物からの電磁波的作物生体情報の一つである葉温を含む多次元センシングデータを環境生理学的な機構モデルに結びつけるという方法で，蒸散機能の遠隔的な推定を試みた．その結果，このような方法で蒸散速度および気孔抵抗に関する情報を遠隔的にモニタリングできる可能性のあることが明らかになった．

IV　蒸散速度からみた生理的活性の評価指標に関する理論的検討

前報[28]および第III章までにおいては，作物の生理状態をリアルタイムで遠隔的にモニタリングするための種々の基礎的検討を行った．このような方法によって，野外条件下で生育する作物のさまざまな状態値を検出・監視することが可能になったとき，それらの値を直接利用することはいうまでもなく，さらに高次元の評価基準へと結びつけていくことが必要であろう．本節では，野外における作物の物質生産的な活性度を，蒸散速度に基づいて評価する方法について，理論的検討を試みた．

第III章の結果から，葉における水蒸気・CO_2ガス交換を気孔抵抗が律速しているという前提が成立する場合には，気孔抵抗は作物自体の環境生理的状態の診断指標として最適であると思われる．実際，他の実験[30,32,34]からも広い範囲にわたってこの前提を置けることが示唆されている．したがって，気孔抵抗は作物生理機能の検出値として，作物・品種間の能力差，土壌乾燥など環境ストレスに対する反応特性の比較・評価などに利用できる可能性がきわめて高い．本研究で検討したような方法によって，気孔抵抗についての情報が迅速簡便に得られれば，上記のような多くの場面で利用できる可能性があると思われる．

しかし，各時点における物質生産的活動の指標としては，蒸散速度や光合成速度などの物質交換速度がより直接的であろう．実際，蒸散速度ならびに光合成速度は，外気の条件にも依存しつつ変動する．たとえば，かりに気孔抵抗が同一でも，気孔外の水蒸気圧差あるいはCO_2濃度差が2倍になれば，蒸散速度や光合成速度もそれに比例して増加するからである．いいかえれば，水がつねに過不足なくある場合には，水消費量は大気飽差の積算値と相関が高く，逆に水が不足してくると，気孔抵抗が収量性を強く支配し，したがって，水消費量と収量性の関係が密接になってくるものと考えられる．そして，多くの地域や環境条件下における相互関係の実態は，これら両極の間に分布しているとみなせる．

また，各作物品種の各時点における蒸散速度，光合成速度を絶対的基準に対して指標化できれば，同一実験のデータでなくても生産特性を比較できるはずである．なお，本研究で論議している蒸散・光合成に対する気孔抵抗は，いずれも葉抵抗 (leaf resistance) ともいうべきもので，クチクラ抵抗を含む見かけの気孔抵抗である[10,19,44]．そして，これらの論議では，蒸散速度・光合成速度がともに気孔抵抗と葉面境界層抵抗に律速

されていることを前提としてきた．いいかえれば，気孔内の水蒸気圧は飽和状態にあり[18]，また，葉肉抵抗などの内部抵抗は通常は小さく，細胞内CO_2濃度は気孔内のCO_2濃度に近い[8]ことを前提条件にしている．しかし，環境条件によっては気孔抵抗が蒸散速度や光合成速度の制限要因にはならず，内部抵抗や生化学的プロセスが律速する場合があることも指摘されている[8,39]．

ところで，第III章に詳述したように，蒸散速度は気孔抵抗と飽差の関数として表わされるだけでなく，葉身における熱の交換過程において成立するエネルギー保存式によって表わされる．これらのことから，エネルギー収支から求められる蒸散速度を直接指標化できれば，生理学的な仮説の前提を最小限にして，作物生理状態の評価に結びつけることができる．しかも，要水量の考え方に明らかなように，水消費と収量の間には密接な関係があり[15]，水利用効率の評価にも関連づけることができる．

気象学の分野では，蒸発能，蒸発散能という概念が一般に用いられ，それぞれ，十分湿った広い水面からの蒸発量ならびに完全植被状態の耕地からの蒸発散量と定義されている[55]．そして，これらを野外条件下で評価するために，飽差や気温との間に種々の経験式や解析式が提出されている[54,68,72]．しかし，いずれも自然環境の気候的特性の把握や灌排水計画のためのマクロな評価を目的としており，算出期間も1シーズン，1か月，短くても1日以上である[50]．また，群落からの蒸散量を蒸発能と葉面積指数LAIの関数として表わす経験式が提出されている[59]．しかし，実時間あるいは個葉での研究はみられない．

さて，蒸散速度は各時点の日射量，気温，飽差，風速などの微気象条件，ならびに気孔抵抗に代表される体内状態に依存しつつ時々刻々変動している．したがって，任意の微気象条件下における値の相対的比較を可能にするためには，これらの外的要因の影響を除去するための方策が必要である．ここではそのための基準として，葉と同一の微気象条件下における自由水表面からの蒸発速度E_0を考える．以下に仮想水面からの蒸発速度と蒸散速度との関係について論議する．

第III章で検討したように，葉身におけるエネルギー収支から蒸散速度を求める場合，気孔抵抗や葉肉抵抗など蒸散のメカニズムに関係なく，全体としての蒸散速度が直接求められる．一方，葉面における水蒸気の輸送モデルから，蒸散速度はつぎのように定式化することができた．

$$Tr = k_v (e_s^* - e_a) / (r_{sv} + r_{av}) \quad (16)$$

ここで，k_v：水蒸気圧から水蒸気濃度への変換係数，e_s^*：気孔内の飽和水蒸気圧，e_a：大気の水蒸気圧，r_{av}：水蒸気の境界層抵抗，r_{sv}：水蒸気の気孔抵抗である．なお，葉面飽差（$e_s^* - e_a$）は乾球温度t_a，湿球温度t_w，葉温t_lから決まる．

ここで，葉身と同一の形状をもった仮想の自由水面を考え，以下「葉モデル水面」と呼ぶ．同一の気温，風速条件下における葉身と同一の温度を持つ葉モデル水面からの蒸発速度は，式（16）で$r_{sv}=0$とおいて，

$$E_0 = k_v (e_s^* - e_a) / r_{av} \quad (21)$$

と定義される．ここで，E_0：葉身と同一温度のモデル葉からの蒸発速度（mg m^{-2} sec^{-1}）．水蒸気の境界層抵抗r_{av}は風速uと葉幅の代表値Lによって，式（9）と（20）から決められるが，実際には第III章で述べたように，蒸散速度に対する境界層抵抗の影響の仕方は複雑である．気孔のような微孔からの蒸発の場合，開口部の合計面積が同一ならば孔の径が小さいほど蒸発速度が大きいことが明らかにされている[22]．そして，境界層抵抗の違いがその原因であるとされている[52]．しかし，上記のような差を生み出すのも葉の特性の一つとみなせるため，ここではクチクラ抵抗の場合と同様に葉抵抗の一部とみなした．

式（21）によって，ある微気象条件下における作物葉身と同一の温度を持ち，同一の境界層抵抗をもつ葉モデル水面における蒸発量E_0を決めることができる．この値は各種センサによって測定可能な物理的微気象データによって一意的に決まるので，ある環境条件における蒸散速度を同じ条件下でのE_0と比較することによって，任意の環境条件での蒸散程度を相対的に評価することが可能になる．両者の比は次式のようになる．

$$Tr / E_0 = r_{av} / (r_{sv} + r_{av}) \quad (22)$$

この式から明らかなように，この比は水蒸気の葉面境界層抵抗と気孔抵抗の比の関数であり，蒸散効率[16]と呼ばれるものである．しかし，この比を任意の時点の任意の環境条件における蒸散速度の指数として用いるのは妥当ではない．それは，正味放射R_nと葉モデル水面の葉温を，実際の葉におけるそれらと同時に一致させることはできないからである．もし，正味エネルギー，気温，風速，葉温が同一であれば，次式のように顕熱も等しく，その結果，蒸発速度も必然的に等しくなる．

$$H = \rho C_p (t_l - t_a) / r_{ah} = \rho C_p (t_{l0} - t_a) / r_{ah} \quad (23)$$

ここで，t_l：葉温（℃），t_a：気温（℃），t_{l0}：葉モ

デル水面温度(℃)．いいかえれば，上記の比は，次式のように葉身のうける正味エネルギーが異なることを前提としていることになる．

$$2\lambda Tr = R_n - H = 2\lambda VPD_l / (r_{sv} + r_{av}) \quad (24)$$

$$2\lambda E_0 = R_n' - H = 2\lambda VPD_{l0} / r_{av} \quad (25)$$

以上の論議から明らかなように，葉と全く同一の微気象条件下での葉モデル水面の温度t_{l0}は，実際の葉温t_lよりも低いはずである．したがって，次式

$$t_l \neq t_{l0} \quad (26)$$

を前提として，次のように両者の比を決めるのが妥当である．

$$2\lambda Tr = R_n - H$$
$$H = \rho C_p (t_l - t_a) / r_{ah} \quad (27)$$
$$2\lambda E_0 = R_n - H'$$
$$H' = \rho C_p (t_{l0} - t_a) / r_{ah} \quad (28)$$

したがって，蒸散指数TIを次のように定義できる．

$$TI = Tr / E_0 = (R_n - H) / (R_n - H') = \frac{R_n - \rho C_p (t_l - t_a) / r_{ah}}{R_n - \rho C_p (t_{l0} - t_a) / r_{ah}} \quad (29)$$

ところで，エネルギー収支の式 (6) ～(12) と水蒸気の輸送過程の式 (16) を組合わせることによって，葉身からの蒸散速度は次のように表わせる．

$$2\lambda Tr = \frac{\Delta R_n + \rho C_p VPD_a / r_{av}}{\Delta + \gamma (1 + r_{sv} / r_{av})} \quad (30)$$

ここで，Δ：温度－水蒸気圧曲線の勾配，$\gamma = k_v^{-1}$．自由水表面である葉モデル水面における蒸発速度E_0は，この式で$r_{sv} = 0$とおくことによって，次式のように表わせる．

$$2\lambda E_0 = \frac{\Delta R_n + \rho C_p VPD_a / r_{av}}{\Delta + \gamma} \quad (31)$$

となる．気温と葉温とはマクロにみると相伴って変化しており，両者の絶対値は常に比較的近い．そのため，温度－水蒸気圧曲線の勾配Δは気温t_aでのΔの値を用いて近似させることができる．この式における他の変数r_{av}，R_n，VPD_a，t_aは実測値あるいはそれから求まる計算値として得られるので，結局，式 (31) によって葉モデル水面からの蒸発速度E_0を決めることができる．なお，正味放射R_nも次のように葉温によって影響される．

$$R_n = aR_s - 2\sigma \{\varepsilon_l (t_l + 273)^4 - \varepsilon_a (t_a + 273)^4\} \quad (32)$$

したがって，全短波放射R_sの測定だけでは若干誤差のでる可能性があるが，正味放射計の測定値を用いた補正によって，より正確に正味放射エネルギーR_nを推定できるものと考えられる．

つぎに，自由水表面である葉モデル水面の温度について考察する．葉－気温差も水蒸気の輸送過程の式とエネルギー収支の式を組合わせることによって，次のように表わせる．

$$t_l - t_a = \frac{r_{av} R_n}{\rho C_p} \cdot \frac{\gamma (1 + r_{sv} / r_{av})}{\Delta + \gamma (1 + r_{sv} / r_{av})} - \frac{VPD_a}{\Delta + \gamma (1 + r_{sv} / r_{av})} \quad (33)$$

ここで，Δ：温度－水蒸気圧曲線の勾配，$\gamma = k_v^{-1}$．自由水面である葉モデル水面温－気温差は，この式で$r_{sv} = 0$とすることによって，

$$t_{l0} - t_a = \frac{r_{av} R_n}{\rho C_p} \cdot \frac{\gamma}{\Delta + \gamma} - \frac{VPD_a}{\Delta + \gamma} \quad (34)$$

となる．葉温と気温の絶対値は比較的近いので，式 (33) と同様，温度－水蒸気圧曲線の勾配Δは気温t_aでのΔの値を用いて近似させることができる．同じく，他の変数r_{av}，R_n，VPD_a，t_aは実測値あるいはそれから求まる計算値として得られるので，葉モデル水面の温度t_{l0}を決定することができる．そして，この葉モデル水面の温度t_{l0}はある微気象条件下における可能な最低の葉温を意味している．

以上のように，蒸散速度Trを気孔抵抗$r_{sv} = 0$の葉モデル水面からの蒸発速度を基準として指数化したTI（0～1）を用いて評価することによって，作物間，品種間，条件間の絶対的比較が可能となる．したがって，生理的活性の診断のほか，品種選抜のスクリーニング，施肥効果などの早期検出，収量予測などにも利用できる可能性がある．また，葉温は微気象ならびに蒸散速度の変化に対する感度が極めて高いため，同一の安定した微気象条件下では，葉温のみを比較することによって品種のスクリーニングなどに応用できる可能性がある．

V 摘 要

本研究は，作物の生理生態的情報をリアルタイムかつ遠隔的に把握するためのモニタリング手法の開発を目的として行われたものである．本論文では，野外条件下における作物－微気象系の動態の基礎的検討をふまえ，蒸散速度と気孔抵抗の推定手法および生理的評価指標に関する実験的ならびに理論的検討が行われた．主要な結果は以下のように要約される．

第II章では，作物群落から遠隔的に得られる葉群温度と，同時計測された気温，大気飽差，PPFD(光合成有効光量子束密度）との相互関係について定量的な検討が行われた．また，群落の放射温度測定値に対する測定方位の影響を検討した．さらに，植被が未発達な圃場における作物温度および圃場の表面温度の実態を調べた．

1．気温以外の要因が比較的安定的に変化した場合，葉群温度と気温は相似的な変動パターンを示し同一時刻における両者の相関係数は0.989**と高かった．また，日射が急激に変化した時には葉温もただちに追随して変化した．これらのことから，葉群温度の雰囲気気温や日射に対する変化の時定数は極めて短い（数秒）と推定された．

2．気温，PPFD，および大気飽差が葉群温度に及ぼす影響について回帰分析を行った結果，広範囲の環境条件において，葉群温度は気温およびPPFDに対しては強い正の相関関係をもち，大気飽差に対しては強い負の関係をもっていることが明らかになった．

3．放射温度センサによる葉群温度は，測定時刻の太陽方位および観測方位に依存して約±0.5℃程度変動することがわかった．太陽の方位に関係なく群落表層葉群の真値に近い値を推定するためには，4方向あるいは向合う2方向からの測定値の平均値を利用するのが最も確からしいが，1方向からの観測値を用いる場合には太陽方位と直角方位から測定した値が群落表面温度の平均値に最も近いと推定された．ただし，日射を受けた葉群温度の推定値としては太陽方向からの測定値が最適と結論された．

4．植被率が低い圃場の表面温度の分布を解析した結果，作物温度は変異幅のせまいピークを示した．作物温度と混合温度（圃場表面の平均温度）の差は最も差の大きい日中には約22℃にもなり，さらに日射を受けた土壌と作物温度の差は日中には33℃に達するが，この間，作物温度は一貫して気温よりも3.9～6.5℃低く推移していることが観測された．鉛直方向から圃場を観測する場合，圃場温度を構成する成分として作物，日射を受けた土壌，日陰の土壌の3成分に分けることによって，混合温度，土壌温度および面積比率から作物温度を推定できるモデルを示した．

第III章では，野外における作物葉温（葉群温度）および微気象要因の多次元センシングデータと，蒸散速度・気孔抵抗の関係を実験的に解析した．さらに，熱収支など物理学的諸法則を組合せたモデルによって，蒸散速度および気孔抵抗をリアルタイムで遠隔的にモニタする手法を展開した．

1．トウモロコシにおける蒸散速度と，葉群温度，大気飽差，PPFDとの間にはそれぞれ明確な正の相関が認められたが，他の条件による変動も大きく，有意でない場合もあった．気孔抵抗は葉群温度，PPFDに対して強いマイナスの相関があったが，飽差との相関は低かった．すなわち，飽差は蒸散速度には強く影響するが，気孔抵抗に対する直接的影響は比較的小さいことがわかった．そして，気孔抵抗に対しては葉群温度よりもPPFDがつねに強くマイナスに作用することが明らかにされた．蒸散速度と気孔抵抗を推定する回帰分析の結果，蒸散速度は葉群温度，大気飽差，PPFDを説明変数とする重相関係数0.84**の重回帰式で表わされ，気孔抵抗は葉群温度，PPFDを説明変数とする重相関係数0.73**の重回帰式で表わされた．これによって，各要因間の定性的な相互関係は確認されたが，相関係数はいずれの場合にも0.6～0.8程度で，重回帰としては低く，そのままモニタリングに使うには困難があると考えられた．

2．葉面における熱収支と熱輸送過程に基づいて，蒸散速度を遠隔的にモニタするモデルを示した．さらに，このモデルに葉面における水蒸気の輸送過程を組合せることによって，気孔抵抗をもあわせて推定するモデルを提示した．葉温，日射量，気温などのセンシングデータをこのモデルに入力して得られた蒸散速度の推定値を，定常ポロメータによって測定した蒸散速

度と比較した結果，両者の間には高い相関係数（トウモロコシで0.95**，ワタで0.79**）をもつ直線回帰が得られた．ワタについて得られたセンシングデータを同様のモデルに入力して気孔抵抗を試算した結果，定常ポロメータによって実測した気孔抵抗の値と1：1の直線に沿う良好な推定値が得られた（r＝0.93**）．なお，このモデルは作物に固有なパラメータを用いていないため，他の作物にも適用可能であると考えられる．ポロメータによる実測値側の問題点も含め，今後さらに詳細な検討が必要であるが，本研究で開発された手法によって蒸散速度ならびに気孔抵抗をリモートかつリアルタイムでモニタできる可能性が示された．

第IV章では，蒸散速度にからみた作物の生理的活性の評価指標についての理論的検討を展開した．

1．葉と同一の微気象条件下における自由水面からの蒸発速度を比較基準として，葉からの蒸散速度を指数化した蒸散指数TIを提示した．これによって，作物間，品種間，条件間の蒸散速度の違いを絶対比較できることが示された．また，葉温は微気象や蒸散速度の変化に対する感度が高く，安定した微気象条件下では品種のスクリーニングなどに利用できる可能性が示された．

引　用　文　献

1) Ahlrichs, J. S. and M. E. Bauer (1983). Relation of agronomic and multispectral reflectance characteristics of spring wheat. Agron. J., 75：987-993.

2) Akiyama, T. (1985). Remote sensing techniques for grassland management and assesment of agricultural development. Tropical Agric. Res. Ser., 18：241-255.

3) Aston M. J. (1976). Variation of stomatal diffusive resistance with ambient humidity in sunflower. Aust. J. Plant Physiol., 3：489-501.

4) Bingham, G. E. and P. I. Coyne (1975). A portable, temperature-controlled, steady-state porometer for field measurements of transpiration and photosythesis. Photosynthetica, 11：148-160.

5) Bowen, I. S. (1926). The ratio of heat losses by conduction and by evaporation from any water surface. Phys. Rev., 27：779-787.

6) Brutsaert, W. H. (1975). On a derivable formula for long-wave radiation from clear skies. Water Resour. Res. 11：742-744.

7) Estes, J. E. (ed.) (1983). Manual of remote sensing II. American Soc. Photogrammetry., p2136-2228.

8) Farquhar, G. D. and T. D. Sharkey (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. Ann. Rev. Plant Physiol., 33：317-345.

9) 藤村貞夫 (1986). センシング技術III－多次元化－. 計測と制御, 25：151-158.

10) Gasstra, P. (1963). Climatic control of photosynthesis and respiration. In: Environmental control of plant growth (ed. L. T. Evans). Academic Press, New York. p113-140.

11) Gates, D. M. (1964). Characteristics of soil and vegetated surfaces to reflected and emitted radiation. Proc. 3rd. Int. Symp. Remote Sens. Environ., p573-600.

12) Gollan, T., J. B. Passioura and Rana Munns (1986). Soil water status affects the stomatal conductance of fully turgid wheat and sunflower leaves. Aust. J. Plant Physiol., 13：459-464.

13) Hanks, R. J., H. R. Gardner and R. L. Florian (1969). Plant growth-evapotranspiration relations for several crops in the central Great Plains. Agron. J., 61：30-34.

14) Hanks, R. J. (1974). Model for predicting plant yield as influenced by water use. Agron. J., 66：660-665.

15) Hanks, R. J. (1983). Yield and water-use relationships: An Overview. In: Limitations to efficient water use in crop production (ed. H. M. Taylor et al.). p393-411.

16) 長谷場徹也・伊藤代次郎 (1976). イネの葉面境界層における水蒸気輸送　I．層流気流中，葉形湿面の場合. 農業気象, 32：134-144.

17) Heilman, J. L., W. E. Heilman and D. G. Moore (1981). Remote sensing of canopy temperature at incomplete cover. Agron. J., 73 : 403-406.
18) Holmgren, P., P. G. Jarvis and M. S. Jarvis (1965). Resistances to carbon dioxide and water vapor transfer in leaves of different plant species. Physiol. Plant., 18 : 557-573.
19) 堀江 武 (1981). 気象と作物の光合成，蒸散そして生長に関するシステム生態学的研究. 農業技術研究所報告, A28 : 1-181.
20) 堀江 武 (1983). 作物の物質生産と気象 [1]－モデルと測定法－. 農業および園芸, 58 : 853-858.
21) Howell, T. A. (1979). Evaporative demand as a plant stress. In: Modification of the aerial environment of plants (eds. B. J. Barfield and J. F. Gerber). ASAE monograph vol. 2, ASAE. p97-113.
22) Huber, B. (1923). Transpiration in verschiedener stammhohe I. Sequoia gigantea. Z. Bot., 15 : 465-501.
23) Idso, S. B., R. D. Jackson, P. J. Pinter, Jr., R. J. Reginato and J. L. Hatfield (1981). Normalizing the stress-degree-day parameter for environmental variability. Agric. Meteorol., 24 : 45-55.
24) Idso, S. B., R. J. Reginato and J. W. Radin (1982). Leaf diffusion resistance and photosynthesis in cotton as related to a foliage temperature based plant water stress index. Agric. Meteorol., 27 : 27-34.
25) 今西錦司 (1941). 生物の世界. 講談社, 東京. 194pp.
26. 井上吉雄(1987). トウモロコシ発育動態の定量的解析とそのモデル化. 農業研究センター研究報告, 7 : 41-68.
27) 井上吉雄 (1987). 作物群落の生産機能および状態の非破壊非接触診断に関する研究 第2報 赤外線放射センサによるトウモロコシキャノピー温度の特性および気象要因との関係. 日本作物学会紀事, 56 : 30-37.
28) 井上吉雄 (1987). 多次元センシングによる作物群落の生産機能・状態の非破壊非接触モニタリングに関する研究 第1報 熱赤外放射センサによる作物キャノピー温度の測定および熱画像解析. 農業研究センター研究報告, 7 : 69-81.
29) 井上吉雄 (1987). 作物群落の生産機能および状態の非破壊非接触診断に関する研究 第3報 群落放射温度と微気象データの多次元センシングによるトウモロコシ蒸散速度の遠隔推定. 日本作物学会紀事, 56 : 337-344.
30) 井上吉雄 (1987). 作物群落の生産機能および状態の非破壊非接触診断に関する研究 第4報 野外条件下における光合成速度と蒸散速度の定量的関係. 日本作物学会紀事, 56 : 474-481.
31) Inoue, Y., B. A. Kimball, R. D. Jackson, P. J. Pinter, Jr. and R. J. Reginato (1988). Remote estimation of transpiration rate and stomatal resistance in cotton with infrared leaf temperature and micro-met data. Proc. of American Society of Agronomy, 1988 : 21.
32) 井上吉雄, R. D. Jackson, P. J. Pinter, Jr. and R. J. Reginato (1988). 土壌水分および大気飽差が蒸散速度，気孔抵抗に及ぼす影響の解析と，それに基づく土壌水ストレスの検出. 日本作物学会紀事, 57 (別1) : 235-236.
33) 井上吉雄, R. D. Jackson, B. A. Kimball, P. J. Pinter, Jr. and R. J. Reginato (1988). 野外条件下における作物の蒸散速度，気孔抵抗の遠隔的モニタリング手法について. 日本作物学会紀事, 57 (別1) : 237-238.
34) 井上吉雄, B. A. Kimball, R. D. Jackson, P. J. Pinter, Jr. and R. J. Reginato (1988). 野外条件下における光合成速度と蒸散速度／飽差の関係－大気CO_2濃度，土壌水分，および土壌窒素を変えたワタについて－. 日本作物学会紀事, 57 (別2) : 141-142.
35) Jackson, R. D., R. J. Reginato, P. J. Pinter, Jr. and S. B. Idso (1979). Plant canopy information extraction from composite scene reflectance of row crops. Applied Optics., 18 : 3775-3782.
36) Jackson, R. D., S. B. Idso, R. J. Reginato and P. J. Pinter, Jr. (1981). Canopy temperature as a crop water stress indicator. Water Resour. Res., 17 : 1133-1138.
37) Jackson, R. D. (1982). Canopy temperature and crop water stress. In: Advances in irrigation vol. 1 (ed. D. I. Hillel). Academic Press, New York. p43-85.

38) Jackson, R. D, M. S. Moran, L. W. Gay and L. H. Raymond (1987). Evaluating evapotranspiration from field crops using airborne radiometry and ground-based meteorological data. Irrigation Science, 8 : 81-90.

39) Jones, H. G. (1973). Limiting factors in photosynthesis. New Phytol., 72 : 1089-1094.

40) Kanemasu, E. T., G. W. Thurtell and C. B. Tanner 1969. Design, calibration and field use of stomatal diffusion porometer. Plant Physiol., 44 : 881-885.

41) Keener, M. E. and P. L. Kircher (1983). The use of canopy temperature as an indicator of drought stress in humid regions. Agric. Meteorol., 28 : 339-349.

42) Kirkham, M. B., D. E. Johnson, Jr., E. T. Kanemasu and L. R. Stone (1983). Canopy temperature and growth of differentially irrigated alfalfa. Agric. Meteorol., 29 : 235-246.

43) Lange, O. L., R. Losch, E. D. Schulze and L. Kappen (1971). Responses of stomata to change in humudity. Planta., 100 : 76-86.

44) Ludlow, M. M. and G. L. Wilson (1971). Photosynthesis of tropical pasture plant. I. Illuminance, carbon-dioxide concentration, leaf temperature and leaf air vapor pressure difference. Aust. J. Biol. Sci., 24 : 449-470.

45) 松崎昭夫・刈谷国男・町田寛康・角田公正 (1980). 水稲の生育調節と栄養診断に関する研究　第1報 色票による葉色診断と単位面積当たり穎果数の推定. 日本作物学会紀事, 49 : 439-444.

46) Miller, G. P., M. Fuchs, M. J. Hall, G. Asrar, E. T. Kanemasu and D. E. Johnson (1984). Analysis of seasonal multispectral reflectance of small grains. Remote Sens. Environ., 14 : 153-167.

47) Monteith, J. L. (1973). Principles of environmental physics. Edward Arnold Publishers, London. 147 pp.

48) 棟方　研・芝山道郎 (1985). 作物群落反射スペクトル解析装置の開発　第1報　圃場作物用ダブルビーム分光測定装置の試作. 日本作物学会紀事, 54 : 15-21.

49) Mtui, T. A., E. T. Kanemasu and C. Wassom (1981). Canopy temperature, water use and water use efficiency of corn genotypes. Agron. J., 73 : 639-643.

50) Nakagawa, S. (1984). Study on evapotranspiration from pasture. Environ. Res. Center Papers, Univ. of Tsukuba., vol. 4 : 87 pp.

51) Nielsen, D. C., K. L. Clawson and B. L. Blad (1984). Effect of solar azimuth and infrared thermometer view direction on measured soybean canopy temperature. Agron. J., 76 : 607-610.

52) Nobel, P. S. (1983). Biophysical plant physiology and ecology. W. H. Freeman and Co., San Francisco. p291-519.

53) O'Toole, J. C., N. C. Turner, O. P. Namuco, M. Dingkhun and K. A. Gomez (1984). Comparison of some crop water stress measurement methods. Crop Sci., 24 : 1124-1128.

54) Penman, H. L. (1949). The dependence of transpiration on weather and soil conditions. J. Soil Sci., 1 : 74-89.

55) Penman, H. L. (1963). Vegetation and hydrology. Commonwealth Agricultural Bureaux, Bucks, 124 pp.

56) Pruitt, W. O. and D. E. Angus (1960). Large weighing lysimeters for measuring evapotranspiration. Trans. ASAE., 3 : 13-15.

57) Raschke, K. (1965). Eigung und Konstruktion resistrierende Porometer fur das Studium der Schliessgellen Physiologie. Planta, 67 : 225-541.

58) Reginato, R. J., R. D. Jackson and P. J. Pinter, Jr. (1985). Evapotranspiration calculated from remote multispectral and ground station meteorological data. Remote Sens. Environ., 18 : 75-89.

59) Ritchie, J. T. (1973). Influence of soil water status and meteorological conditions on evaporation from a corn canopy. Agron. J., 65 : 893-897.

60) Ritchie, J. T. (1983). Efficient water use in crop production: Discussion on the generality of relations between biomass production and evapotranspiration. In: Limitations to efficient water use in crop production (eds. H. M. Taylor et al.). p29-44.

61) Sakuratani, T. (1981). A heat balance method

for measuring water flux in the stem of intact plants. J. Agric. Meteorol., 34 : 9-17.
62) Stanhill, G. (1986). Water use efficiency. Advances in Agronomy, 39 : 53-85.
63) 高見晋一 (1977). 土－植物－大気系における物質とエネルギーの流れに対する一つのアプローチ. 農業気象, 32 : 209-216.
64) Tanner, C. B. (1981). Transpiration efficiency of potato. Agron. J., 73 : 59-64.
65) Tanner, C. B. and T. R. Sinclair (1983). Efficient water use in crop production. In: Limitations to efficient water use in crop production (ed. H. M. Taylor et al.). p1-27.
66) Termaat, A., J. B. Passioura and R. Munns (1985). Shoot turgor does not limit shoot growth of NaCl-affected wheat and barley. Plant Physiol., 77 : 869-872.
67) Thom, A. S. (1975). Momentum, mass and heat exchange of plant communities. In: Vegetation and the atmosphere vol. 1 (ed. J. L. Monteith). Academic Press, London. p93-100.
68) Thornthwaite, C. W. and J. R. Mather (1957). Instructions and tables for computing potential evapotranspiration and the water balance. Publ. in Climatol., 10 : 180-311.
69) Tucker, C. J. and E. L. Maxwell (1976). Sensor design for monitoring vegetation canopies. Photogramm. Eng. Remote Sens., 42 : 1399-1410.
70) Turner, N. C. and J. E., Begg (1973). Stomatal behavior and water status of maize, sorghum and tobacco under field conditions I. At high soil water potential. Plant Physiol., 51 : 31-36.
71) Turner, N. C. (1986). Crop water deficits: a decade of progress. Advances in Agronomy, 39 : 1-51.
72) 内嶋善兵衛 (1970). 耕地の水収支. 農業気象ハンドブック. 養賢堂, 東京. p44-62.
73) Ulaby, F. T. (1974). Radar measurement of soil moisture content. IEEE Trans. I A-22 : 257-265.
74) Ulaby, F. T., J. Cihlar and R. K. Moore (1974). Active microwave measurement of soil water content. Remote Sens. Environ., 3 : 185-203.
75) 梅棹忠夫 (1950). 生物の集団と環境. 岩波書店. 東京. p76-94.
76) van Bavel, C. H. M. (1961). Lysimetric measurements of evapotranspiration rates in the eastern United States. Soil Sci. Soc. Am. J., 25 : 138-141.
77) van Bavel, C. H. M. F. S. Nakayama and W. L. Ehrler (1965). Measuring transpiration resistance of leaves. Plant Physiol., 40 : 535-540.
78) Vinogradov, B. V. (1977). Remote sensing in ecological botany. Remote Sens. Environ., 6 : 83-94.
79) 渡辺 包・畑中 勇・稲田勝美 (1980). ディジタル葉緑素計の開発. 第1報 構造と性能. 日本作物学会紀事, 49 (別1) : 89-90.
80) Watts, W. R. (1977). Field studies of stomatal conductance. In: Environmental effects on crop physiology (eds. J. L. Landsberg and C. V. Cutting). Academic Press, London. p173-196.
81) Wit, C. T. de (1958). Transpiration and crop yields. Versel. Landbouwk. Onderz. (Inst. of Biol. and Chem. Res. on Field Crops and Herbage, Wageningen, The Netherlands), 64 : 1-88.

Remote-Monitoring of Physiological and Ecological Status of Crops by Means of Multi-Sensing

2. Remote Estimation of the Transpiration Rate and Stomatal Resistance Based on Analyses of Field Dynamics of the Canopy Temperatures

Yoshio INOUE

Summary

The objective of this work is to obtain basic information necessary to develop remote monitoring methods for evaluating the physiological and ecological status of crops under field conditions. In the present paper, interrelationships among the infrared canopy temperature, micrometeorological factors, transpiration rate, and/or stomatal resistance were analyzed both statistically and theoretically. On the basis of the analyses some models were proposed for estimating the transpiration rate and stomatal resistance, or physiological activity of crop plants.

Chapter I. Introduction

The objectives and the academic and practical background for this study are described.

Chapter II. Measurement and analysis of infrared canopy temperatures

Relationships between infrared canopy temperatures and micrometeorological factors such as air temperature, vapor pressure deficit (VPD) and photosynthetic photon flux density (PPFD) were analyzed. The effect of view azimuth on infrared canopy temperature was also examined experimentally.

1. The time constant in the response of the leaf temperature to solar radiation or ambient temperature changes was estimated to range from a few seconds to a few minutes.

2. A regression analysis showed that canopy temperatures were closely related to the air temperature, PPFD and VPDa, with the slope of the temperature-VPD relation being negative.

3. The infrared canopy temperature changed by ± 0.5°C depending upon view and sun azimuth. The most reliable estimate of a mean canopy temperature may be the average of values from two opposite directions or the four cardinal directions. However, a measurement from the direction of the sun will give the best estimate of the mean temperature of sunlit leaves.

4. The surface temperature of plants in an incomplete cotton canopy had a narrow peak distribution with a range of 1 °C. The soil surface temperature was higher than the plant temperature by as much as 33°C near midday, while the plant temperature remained at 3.9 to 6.6°C below air temperature. The plant temperature could, in particular cases, be estimated from composite canopy and bare soil temperature by

Received 27 December, 1989

use of data relating to the proportional area of plants, sunlit and shaded soil.

Chapter III. Remote estimation of transpiration rate and stomatal resistance of crops in the field.

Values of simultaneously measured infrared canopy temperature, micrometeorological factors, transpiration rate, and stomatal resistance were analyzed both statistically and mechanistically. On the basis of the analyses, a model for estimating the transpiration rate and stomatal resistance from remote measurements was constructed.

1. Although the transpiration rate for corn plants was closely correlated with the canopy temperature, VPD and PPFD, it fluctuated in response to other factors. The stomatal resistance was closely correlated (inversely) with the canopy temperature and PPFD, but showed little correlation with VPD. Apparently, VPD exerted a strong influence on the transpiration rate, but only a slight influence on the stomatal resistance. The regression equation for the prediction of the transpiration rate from the air temperature, VPD, and PPFD, had a correlation coefficient of 0.84**. The stomatal resistance could be predicted from the air temperature and PPFD with an equation whose coefficient was 0.74**.

2. A model to estimate the transpiration rate using remotely sensed canopy temperature and micrometeorological data was developed based on the energy budget of a leaf and heat transfer through the leaf boundary layer. The calculated transpiration rates for corn were closely correlated with the mean transpiration rate measured by steady state porometry ($r=0.95^{**}$).

3. By combining equations for the moisture exchange processes with the above model, the mean stomatal resistance of leaves and the transpiration rates were estimated simultaneously, using remotely sensed data. Calculated stomatal resistance and transpiration rates for cotton were closely correlated with mean values measured with a steady state porometer ($r=0.79^{**}$ and 0.93^{**}, respectively). The correspondence between the calculated and measured values was especially significant for the stomatal resistance. The results imply that transpiration rates and stomatal resistances can be monitored remotely and instantaneously under field conditions.

Chapter IV. An index for the physiological productivity based on transpiration rate

Relations between micrometeorological factors and physiological functions were examined theoretically as a basis for developing an index which represents the physiological activity of crop plants.

1. An index (TI) was defined as the ratio of the transpiration rate of a leaf to the evaporation rate from an imaginary free water surface having the same size and shape as the leaf and exposed to the same environmental conditions. The index should be useful for estimating the physiological activity for any crop species under a wide range of environmental conditions. Infrared leaf temperatures proved to be very sensitive to changes not only in solar radiation, air temperature and windspeed, but also to the transpiration rate. This implies that the infrared leaf temperature, by itself, could be a useful parameter for screening in plant breeding.