



Title	ウダイカンバ苗木の生長モデルとこれによる被陰試験：炭素収支シミュレーションによる
Author(s)	坂上, 幸雄
Citation	北海道大學農學部 演習林研究報告, 42(4), 985-1006
Issue Date	1985-10
Doc URL	<a href="http://hdl.handle.net/2115/21161">http://hdl.handle.net/2115/21161</a>
Type	bulletin (article)
File Information	42(4)_P985-1006.pdf



[Instructions for use](#)

# ウダイカンバ苗木の生長モデルと これによる被陰試験

— 炭素収支シミュレーションによる —\*

坂上 幸雄\*\*

A Simulation Model for Dry Matter Production of *Betula maximowicziana* Seedling and its Application to the Estimation of Dry matter Growth Under Some Relative Light Intensities\*

By

Yukio SAKAGAMI\*\*

## 目 次

I. 緒 言 .....	985
II. シミュレーション・モデルの構成と設けた仮定 .....	986
1. 初期パラメータ値の調整 .....	986
2. 設定した仮定条件 .....	988
3. パラメータの修正とモデルの構成 .....	990
III. シミュレーション・モデルによる結果と考察 .....	993
IV. モデルによる被陰の生長に与える影響の検討 .....	998
V. 結 言 .....	1001
参考文献 .....	1002
Summary .....	1002

## I. 緒 言

生長期間が長く、かつ個体変動の大きい広葉樹のような研究対象では、様々な環境条件に対する生長反応の研究に、多くの時間と規模の大きい実験が必要である。しかし、これら制約のため、精細で統一性のある結果を得る実験計画が実行困難である場合が多い。それゆえ広葉樹類の環境条件に対する生長反応の研究結果は地域的、年次的に限定されたものが多く、現在も多くの生態的特性が未解明のまま残されている。それにかかわらず最近、広葉樹の更新保育が森林施業上の重要な課題として提起され、広葉樹の生理、生態的特性の把握が望まれている。

\* 1984年12月10日受理 Received December 10, 1984.

\*\* 林業試験場北海道支場

\*\* Hokkaido Branch, Forestry and Forest Products Research Institute.

実験上、制約の多い研究対象の研究を進めるには、生長シミュレーション・モデルを活用することが、生長特性の生長量に与える影響解明に有利な一手段となるであろう。シミュレーション・モデルの研究は、多くの要因の量的相互関係を明らかにできるため、電算機が容易に利用できるようになった1970年代初めから活発になった。これらの研究は作物を中心に物質生産過程の生理、生態、生化学的現象を組織的に統合し、収量予測のモデルを提案している。1978年以降、シミュレーションの手法についての教科書<sup>1),2)</sup>や解説書<sup>3)</sup>も出され、一つの研究分野として定着しはじめている。

林木については、作物関係にみられるような代謝系、環境系の相互作用をシミュレートできる研究成果の基盤が不十分なため遅れているが、単木の生長解析資料を用いて生長モデル作製を目標とした研究<sup>4),5),6)</sup>が着手され、光合成・呼吸の炭素収支によるシミュレーション・モデル作製をねらったと思われる研究<sup>7),8),9),10)</sup>もみられる。

著者らも北海道で生育するトドマツ、アカエゾマツ<sup>11)</sup>、カンバ類<sup>12),13)</sup>の光合成・呼吸に関する資料を蓄積してきた。またウダイカンバ苗木の生長についての詳細な調査結果<sup>14)</sup>も得ている。一方、パーソナルコンピュータの普及によって大量の気象資料によるシミュレーションも可能となり、これまでの資料をもとにして、ウダイカンバ苗木の炭素収支による重量生長シミュレーション・モデルを検討することとした。しかし前述のように炭素代謝系や、生長にとりなり環境変化などを取り入れたモデルではなく、個体の純生産量<sup>15),16)</sup>を光合成法によって求める単純モデルである。モデルは実測された重量生長量に、光合成法で得られる炭素増加量を苗木重量に換算し、これを実測値に近似させるようにパラメータ値を修正したものである。このようにして作られたモデルは、ほぼ毎月の重量生長量に近似する推定値を算出した。さらに、このモデルを用いて各種相対照度のもとに1カ月間から4カ月間生育させた時のウダイカンバ苗木の重量生長をシミュレートした。この結果はウダイカンバ苗木の育成や天然更新林分の保育に興味ある提言のできる可能性のあるものであった。

今後は、このシミュレーション・モデルがより複雑な環境条件に対応した生長反応をシミュレートできるものに組み立てることが必要であり、さらに本論文で推測された遮光条件と重量生長の関係を圃場試験で検証する必要がある。

## II. シミュレーション・モデルの構成と設けた仮定

### 1. 初期パラメータ値の調整

前述のように、呼吸・光合成量から重量生長を推定して行くため、呼吸器官、光合成器官の量や光合成・呼吸速度など多くのパラメータが必要である。これらのパラメータは実測値によって、その値が決められるが、測定誤差や材料の個体変動などによって、絶対的値として用いることは困難である。また計算に必要な季節変動の値も、光合成速度のように数日前の気象条件によって影響され、季節変動の大きな動きから、部分的にはずれた値を求めている危険性

もある。そこで、これら実測値は、初めの段階で連続した季節変化をし、局部的な大きな変動をしないものとして下記のように調整した。

(1) 器官別重量, 葉面積, 純光合成速度, 呼吸速度, 光合成産物配分率の調整

1年生ウダイカンバ苗木を1983年4月中旬に植栽し, 5月中旬から10月中旬まで15日間隔で掘り取って器官別重量および葉面積の生長経過を調べた資料<sup>14)</sup>と光合成速度, 呼吸速度の季節変化の資料<sup>12), 13)</sup>を基礎資料とした。生長資料の数値は個体変動が大きく, 生長が少ない時期では個体群の中央値でも増減する結果になっていた。このため部分重は標本30個体の中央値をプロットし, 季節変化をフリーハンドで近似させた線上の点として求めた。このため, 実測値とパラメータ値として用いた器官別重量および葉面積は5%の範囲内で差異がある。このようにして求めた器官重量および葉面積は, 最終の計算モデルまで修正を加えず固定した値として用いた。

純光合成速度は20°C, 46 k luxの条件で得られた資料を, 呼吸速度は20°Cにおける値を用いた。これらの値も重量の場合と同じく近似曲線上から各時期の速度を求め, 最初のパラメ

表-1 設定したパラメータの初期値

Table 1. Summary of initial parameter values obtained from the measured values

月 日 Month/ Day	葉面積 Leaf Area (cm <sup>2</sup> )	乾 重 Dry Weight (g)			純 光 合 成 速 度 Net photo- synthetic rates (CO <sub>2</sub> mg/h·dm <sup>2</sup> )	呼 吸 速 度 Respiratory rates of leaves (CO <sub>2</sub> mg/h·dm <sup>2</sup> )	光合成産物配分率 Distribution ratio of photosynthates		
		葉 Leaves	幹・枝 Stem + Branch	根 Root			葉 Leaves	幹・枝 Stem + Branch	根 Root
5/ 1	0	0.00	0.46	0.41	4	4.0	0.00	0.00	0.00
15	22	0.17	0.46	0.41	5	3.5	0.00	0.00	0.00
6/ 1	75	0.30	0.60	0.51	7	4.5	1.00	0.00	0.00
15	152	0.64	0.76	0.60	5	4.5	0.46	0.39	0.15
7/ 1	352	1.39	0.98	0.75	6	4.5	0.54	0.23	0.23
15	873	3.22	2.09	1.81	8	4.0	0.60	0.25	0.15
8/ 1	1731	5.52	4.83	2.71	10	3.5	0.48	0.36	0.16
15	1935	6.45	6.77	4.00	13	3.5	0.38	0.42	0.20
9/ 1	3119	8.18	14.09	7.03	16	3.5	0.27	0.50	0.23
15	3118	8.21	17.10	7.95	15	3.0	0.20	0.55	0.25
10/ 1	3270	10.11	27.06	12.81	16	3.0	0.10	0.64	0.26
15	0	0.00	27.57	12.81	4	3.0	0.00	0.00	0.00

幹・枝の呼吸速度は葉の1/2, 根の呼吸速度は葉の1/3

Respiratory rate of stem and branches are 1/2 of leaves and of root is 1/3.

ータ値とした。光合成産物の各器官への配分率は該当する月日の15日前の個体総重量から該当月日の個体総重量を差引いた期間重量生長量の各器官への配分率を用いた。この配分率も近似曲線によって各時期の配分率を求め、光合成速度などと同じく最初のパラメータ値とした。

以上の操作によって設定したパラメータの値と初期値を表-1に示す。

(2) 毎時平均気温、毎時平均照度、地温の調整

気象資料は1982年3月20日から1983年3月31日まで、5分毎に気温と日射量を、それぞれ白金測温抵抗体、全天日射計で検出し穿孔紙テープに記録したもののうち、1982年5月1日から10月31日までの分を用いた。この期間の紙テープを電算機にかけ毎時平均値を求め、平均値を手作業でフロッピーディスクに記憶させた。日射量から照度への変換は理論上ではできないが、日中太陽光下での経験的係数  $1 \text{ lux} \doteq 0.84 \mu\text{Wcm}^{-2}$  を用いて日射量を照度に変換して記憶させた。

地温は実測値がないため札幌市の地中10cmの地温を基準にして、地中15cmの値を想定した表-2の値を用いた。

表-2 深度15cmにおける地温の季節変化  
Table 2. Seasonal trend of soil temperature at 15 cm depth

Month Day	V		VI		VII		VIII		IX		X	
	1	15	1	15	1	15	1	15	1	15	1	15
Soil temperature	10	10	12	14	16	18	18	18	18	16	14	12

2. 設定した仮定条件

炭素収支の計算は総光合成速度 ( $P_gR$ ) と温度 ( $T$ )、照度 ( $I$ ) との関係および呼吸速度 ( $RR$ ) と温度との関係が基本になる。これらの関係は次の一般式で表わされる。すなわち呼吸速度  $RR$  と温度との関係は

$$RR = RR_0 \exp(KT)$$

であり、総光合成速度 ( $P_gR$ ) と照度 ( $I$ ) とは

$$P_gR = bI/(1+aI)$$

である。総光合成速度と温度との関係は種、生育相、生育環境などによって影響され、一般式の形では表現されていない。しかし極端な低温または高温域を除いては広い温度範囲にわたって、ほぼ一定の総光合成速度を示している<sup>13),16)</sup> ことから、本報では総光合成速度は温度に影響されないとの前提をおいた。以上の前提のもとで、呼吸速度については次の仮定を用いた。

仮定 1: カンパ類もトドマツ、アカエゾマツ、スギ<sup>7),11)</sup>と同様に20°C付近を境にして呼吸速度と温度との関係 ( $Q_{10}$ ) が変化する。 $Q_{10}$ の値は季節によって変化<sup>11),12)</sup>するが、ここでは季節に関係なく20°C以下では $Q_{10}=2.4$ とし、20°C以上の温度域では $Q_{10}=1.6$ とする。この関

係は葉と同様に、幹、枝、根の非同化器官でも変わらないとした。

仮定 2: 非同化器官の呼吸速度は単位重量当りで表現すると供試材料の直径が大きくなるにつれて減少する<sup>17)</sup>ので表面積当りで表現した方が都合がよい。しかしウダイカンバ苗木の非同化器官の表面積当り呼吸速度の資料がないため、幹、枝は葉の 1/2, 根は 1/3 と仮定した。

仮定 3: 仮定 2 で表面積当りの呼吸速度をパラメータとするため、非同化器官表面積の推定をする必要がある。そこで強引ではあるが次の操作によって非同化器官の表面積とした。幹と枝を含めた部分と根系をそれぞれ根元半径を底面半径とする円錐とすると、円錐の体積と底面積を除いた円錐の表面積の比は

$$V/S = (rh/3)\sqrt{r^2+h^2}$$

である。ウダイカンバ苗木の場合、根元半径に対する苗高の比は生育初期で 100 以上、生育後期で 300 以上となり、根系の長さも苗高と同じとすると上式の分母の  $r$  は無視できる。それゆえ  $V/S \doteq r/3$  となり、非同化器官の比重を 0.5 とすると  $S \doteq (6/r)W$  で近似できる。しかし、想定した地上部または地下部の円錐は、それぞれ円錐をなす一本一本の枝や根の集合した円錐であるので、地上部表面積 ( $S_{S+B}$ ) は  $2S$ , 地下部表面積 ( $S_R$ ) は  $3S$  と仮定した。

仮定 4: 炭素収支の計算結果は  $\text{CO}_2$  重量で得られるため、 $\text{CO}_2$  重量から表面積に換算する操作が必要である。葉については、比葉面積を用い、非同化器官については重量から根元半径を求め、仮定 3 にしたがって表面積を求めた。重量と根元半径との関係 (図-1) は

$$r_{S+B} = 0.22091 \cdot (\log W_{S+B}/2.30259) + 0.20155$$

$$r_R = 0.26312 \cdot (\log W_R/2.30259) + 0.22994$$

である。

仮定 5: 5月から10月までの日射がある時の気温は総光合成速度 ( $P_gR$ ) に影響を与えない温度範囲であったと仮定する。

仮定 6: 単葉の純光合成速度 ( $P_nR$ ) 光補償点は 2 klux とし、これは季節によって変化しないと仮定する。

仮定 7: 葉温は気温と等しいと仮定する。この仮定は、無風の時間が長いとき葉温は気温より高くなり、炭素収支の結果をプラス側に過大に算出する結果になる。

仮定 8: 根系の温度は設定した地温 (表-2) と同じに推移すると仮定する。

仮定 9: 苗の各器官とも対乾重炭素含有率は 50%<sup>7)</sup> とする。

仮定 10: 樹冠内の葉は、日射を 100% 受ける葉と、まったく受けない葉の 2 種類に分けた。日射を 100% 受ける葉の単位地表面積当り葉面積を有効葉面積指数 ( $ALAI$ ) とし、有効葉面積指数以上の葉は日中も暗呼吸だけをしていると仮定する。

以上、10 の仮定のうち炭素収支結果に大きく響く仮定は 3 と 10 であるが、これらの影響と仮定の適否についてはシミュレーション・モデルによる計算結果から検討する。

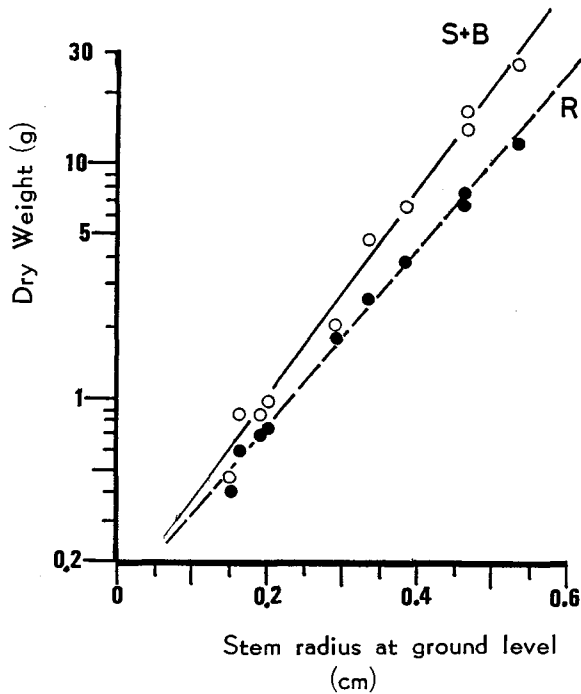


図-1 概元半径と幹枝重量, 根重量の関係

Fig. 1. The relationship between the stem radius at ground level and dry weight of stem+branches (S+B) and of root (R).

これらの仮定のもとに、後述する第I法の計算を実行し、最初に設定したパラメータの修正を繰返した。次いで第II法によって日炭素収支を求めたが、さらに次の仮定を加えた。

仮定11: 半月毎のパラメータ値をもとに内挿法によって日当りのパラメータ値を求め、これを用いてシミュレーションを行った。

### 3. パラメータ値の修正とモデルの構成

パラメータ値の修正は3段階に分けて行った。まず初期値の調整によって得られた5月から10月までの1日、15日における総光合成速度 ( $P_gR$ )、呼吸速度 ( $RR$ )、現存非同化器官別重量 ( $W_{S+B}$ ,  $W_R$ )、現存葉面積 ( $LA$ ) および有効葉面積指数 ( $ALAI$ ) が15日間変化しない場合の炭素収支を苗1本当たりについて毎月求めた。これを第I法とする。これによって得られた月毎の炭素収支結果と、実測値の調整値から得られた月間重量生長量の  $CO_2$  重量換算値を対比しながら、両者の値が近似するように  $P_gR$ ,  $RR$ ,  $ALAI$  を変化させた。変化させる単位は、それぞれ  $1 CO_2mg$ ,  $0.5 CO_2mg$ ,  $0.1$  とし、値は連続した季節変化をするようにした。

第II法は第I法によって修正されたパラメータおよび葉面積 ( $LA$ )、各器官重量、地温のパラメータを期間毎に内挿法によって日単位のパラメータ値とし、第I法と同様の計算を繰返しながら総光合成速度、呼吸速度、有効葉面積指数の再修正を行った。

以上によって第II法に関連するパラメータ値の修正を終え、これらのパラメータを基本に

して生長シミュレーション (第III法) を行った。

第III法は6月1日時点における各器官重量および葉面積を持つ苗木について、毎時の気温、照度にもとづき日単位の  $P_gR$ ,  $RR$ ,  $ADAI$  値で時単位の炭素収支を計算し、これらの合計した純光合成量を器官別光合成産物配分率 ( $DR$ ) によって各器官に配分した。この操作を行い日単位の器官別重量生長を6月1日から9月30日まで計算機内でさせ9月末のウダイカンバの各器官重量を求めた。第III法では、光合成産物の各器官への配分率と、葉重量生長分を

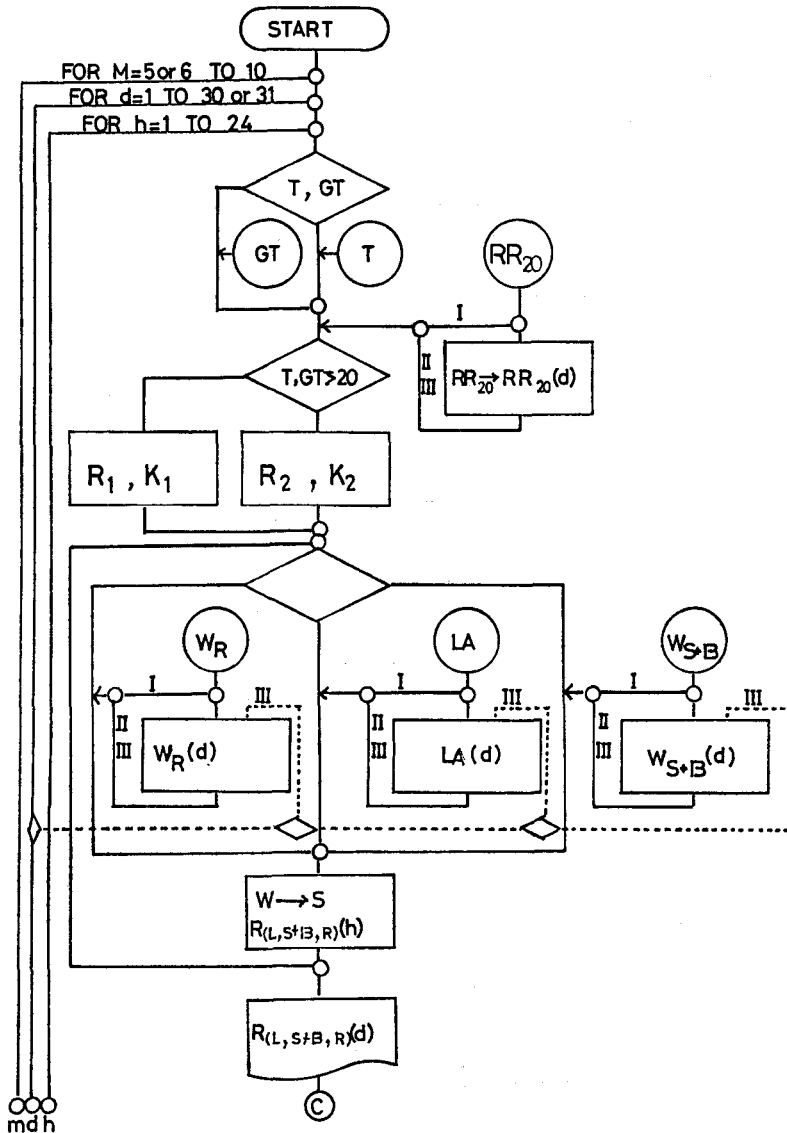


図-2-1 ウダイカンバ苗木の重量生産の呼吸部分の模式図

Fig. 2. 1. Schematized relation diagram of respiration module for dry matter production of *Betula maximowicziana* seedling.



葉面積に換算するための比葉面積 (SLA) が新しいパラメータとして加えられた。これらのパラメータ値修正は各月末の調整された器官別重量および葉面積に近似するように計算を繰り返しながら修正した。修正のために変化させる単位は配分率は5%、比葉面積は5であった。

計算の流れは図-2に示した模式図にしたがった。まず各時刻毎の各器官別呼吸量 ( $R_{L(h)}$ ),

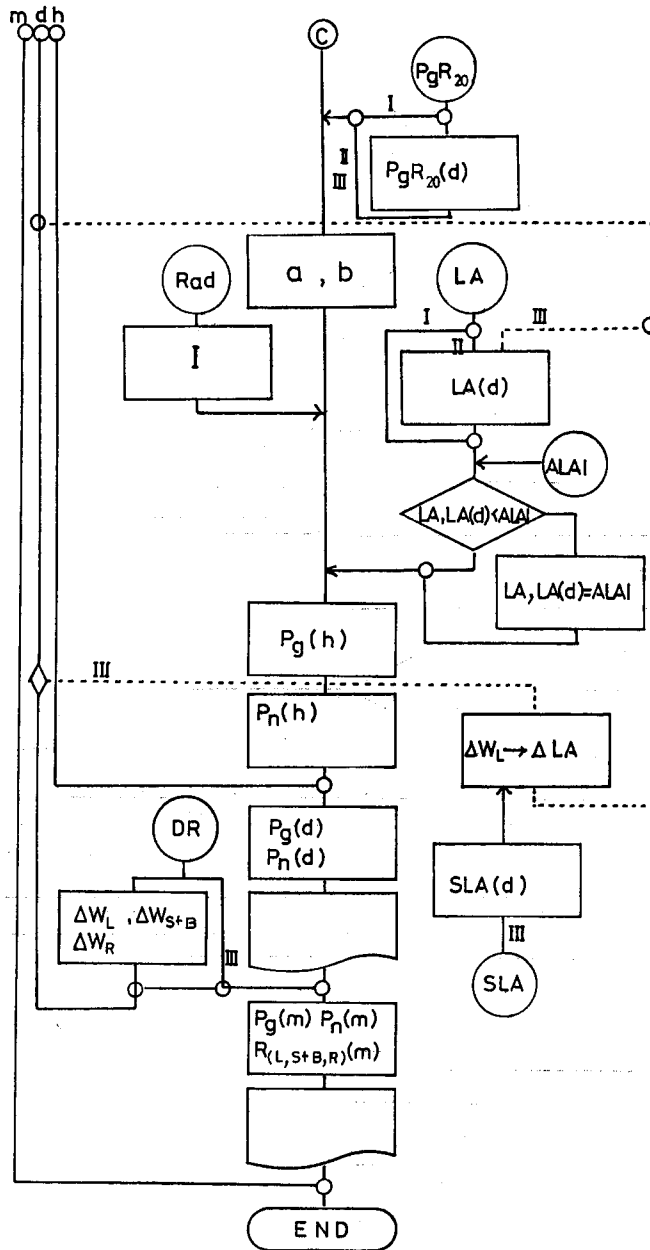


図-2-2 ウダイカンバ苗木の重量生産の光合成部分の模式図

Fig. 2. 2. Schematized relation diagram of photosynthetic production module for dry matter production of *Betula maximowicziana* seedling.

$R_{S+B(h)}$ ,  $R_{R(h)}$  から始めた。毎時平均気温 ( $T$ ) または半月平均地温 ( $GT$ ) と  $20^{\circ}\text{C}$  における呼吸速度 ( $RR_{20}$ ) から温度に対する呼吸速度の関係式  $RR = RR_i \exp(K_i \cdot T)$  の  $RR_i$ ,  $K_i$  を決める。一方、入力された非同化器官重量 ( $W_{S+B}$ ,  $W_R$ ) は表面積 ( $S_{S+B}$ ,  $S_R$ ) に換算され、上記の関係式によって各時刻の呼吸量 ( $R_{L(h)}$ ,  $R_{S+B(h)}$ ,  $R_{R(h)}$ ) を算出する。この過程が終ると光合成量の算出に移る。 $20^{\circ}\text{C}$  における総光合成速度  $P_g R_{20}$  と照度との関係式の係数  $a$ ,  $b$  を決定したあと、毎時平均照度 ( $I$ ) と有効葉面積指数 ( $ALAI$ ) から各時刻の総光合成量 ( $P_{g(h)}$ ) を算出する。その後、毎時純光合成量 ( $P_{n(h)}$ ) を出し、1時間当りの炭素収支計算を終了する。

この計算でパラメータがすべて15日間、固定されるのが第I法で、図中では(I)の記号が計算の流れの方向につけられている。第II法はパラメータがすべて日単位に変化し、模式図上ではパラメータ記号に(d)がつけられた処理を通過し、(II)の記号がつけられた流れを移動する。以上の時刻毎の計算を24回繰り返して、日呼吸量 ( $R_{S+B(d)}$ ,  $R_{R(d)}$ ,  $R_{L(d)}$ ) および日純光合成量 ( $P_{n(d)}$ ) を算出記録し、さらに月単位の月呼吸量 ( $R_{S+B(m)}$ ,  $R_{R(m)}$ ,  $R_{L(m)}$ ) と月純光合成量 ( $P_{n(m)}$ ) を算出記録する。

第III法では葉面積 ( $LA$ ),  $75 \text{ cm}^2$ , 幹枝重量 ( $W_{S+B}$ )  $0.60 \text{ g}$ , 根重量 ( $W_R$ )  $0.51 \text{ g}$ , 葉重量 ( $W_L$ )  $0.30 \text{ g}$  を持つ6月1日のウダイカンバ苗木で6月1日の日純光合成量を求める。この日純光合成量を6月1日の器官別光合成産物配分率 ( $DR_L$ ,  $DR_{S+B}$ ,  $DR_R$ ) で配分したあと、 $\text{CO}_2$  重量から苗木乾重量に換算し、各器官の日重量増加 ( $\Delta W_L$ ,  $\Delta W_{S+B}$ ,  $\Delta W_R$ ) を6月1日の各器官重量に加える。葉重量増加分 ( $\Delta W_L$ ) は比葉面積 ( $SLA_{(d)}$ ) から葉面積増加分 ( $\Delta LA$ ) とし、同じく加える。6月2日は6月1日の増加分を加えられた器官重および葉面積を持つウダイカンバ苗木について実行する。図-2では第III法の流れ部分に(III)の記号をつけた。以上の操作を9月30日までの4カ月間について行い、ほぼ一生長期間の生長シミュレーションをした。

### III. 生長シミュレーション・モデルによる結果と考察

前記のシミュレーション・モデルによって得られた苗木1本当りの月間重量増加分を、実測された重量生長量の調整値と比較したのが図-3である。第II法、第III法ともに、調整された重量生長量に収斂させることができた。また月別の器官重量生長経過も調整された実測生長量にほぼ一致している(図-4)。

最終パラメータは純光合成速度 ( $P_n R$ ), 呼吸速度 ( $RR$ ), 比葉面積 ( $SLA$ ), 有効葉面積指数 ( $ALAI$ ) および光合成産物の各器官への配分率 ( $DR$ ) の5種となり、これらのパラメータが相互に作用しあって重量生長を決定している。このモデルの最終パラメータ値を表-3に示した。

このシミュレーション・モデルは前記の仮定条件のもとに組み立てたものであり、また重量生長の実測資料は1983年に得たものであるのに対し、気温、日射量の資料は1982年のものであった。これらの仮定条件や年次の違う資料によって組み立てたモデルが妥当なものであるかについて検討する。

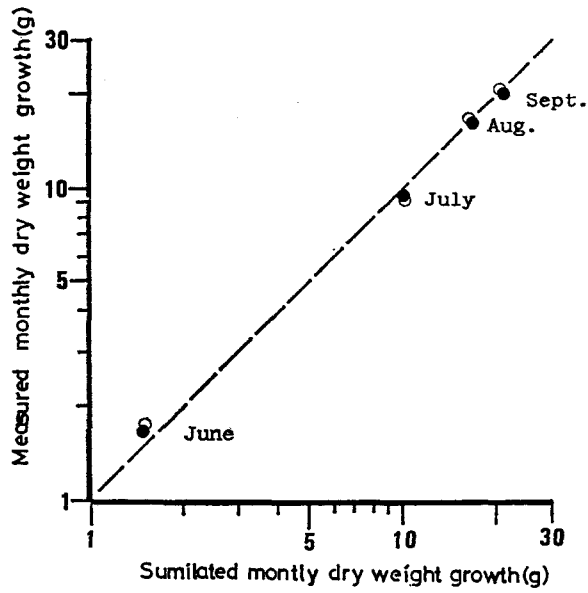


図-3 調整された実測月別重量生長量と推定値の比較

Fig. 3. Simulated and measured monthly dry weight growth of *Betula maximowicziana* seedling.  
(○; the II method; ●; the III method)

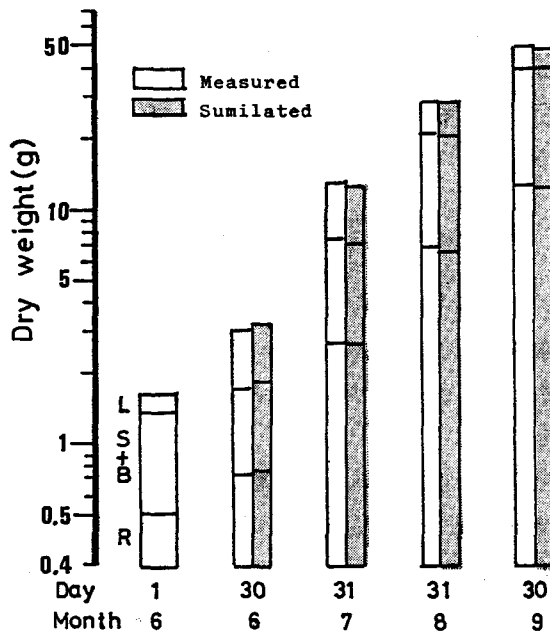


図-4 器官別実測重量生長と推定値の比較

Fig. 4. Simulated and measured dry weight growth course of leavers (L), stem plus branches (S+B) and root (R) of *Betula maximowicziana* seedling.

表-3 シミュレーション・モデルの最終パラメータ値

Table 3. Summary of final parameter values of simulation model

月 日 Month/ day	純 光 合 成 速 度 Net photo- synthetic ratio (CO <sub>2</sub> mg/h·dm <sup>2</sup> ) <i>P<sub>na</sub>R</i>	呼 吸 速 度 Respiratory rate of leaves (CO <sub>2</sub> mg/h·dm <sup>2</sup> ) <i>RR</i>	比葉面積 Specific leaf area (cm <sup>2</sup> /g) <i>SLA</i>	有 葉 指 効 積 数 Available leaf area index <i>ALAI</i>	光合成産物の配分率 Distribution ratio of photosynthates		
					Leaves	Stem Branches	Root
					<i>DR L</i>	<i>DR<sub>S+B</sub></i>	<i>DR R</i>
6/ 1	8	4.5	225	3.5	0.95	0.00	0.05
15	5	4.5	230	3.5	0.65	0.15	0.20
7/ 1	6	4.5	235	3.5	0.65	0.20	0.15
15	8	3.5	350	3.7	0.65	0.20	0.15
8/ 1	10	3.0	350	4.3	0.30	0.45	0.25
15	16	3.0	365	4.3	0.15	0.60	0.25
9/ 1	17	3.5	380	4.9	0.15	0.65	0.20
15	16	3.0	360	4.9	0.05	0.65	0.30
10/ 1	14	0.0	325	4.9	0.00	0.70	0.30

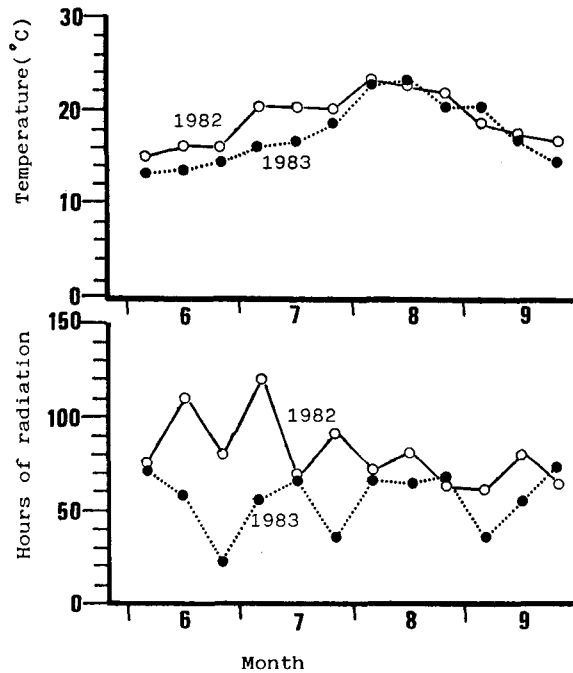


図-5 1982年および1983年の旬別平均気温, 日照時間の比較

Fig. 5. Comparison of mean temperatures and total hours of radiation during ten days from June to September on 1982 with on 1983.

基本となった生長資料，気象資料の年次の違いについてまず検討する。1982年と1983年の6月から9月までの旬平均気温と旬日照時間<sup>18)</sup>を比較した(図-5)。図にみられるように1983年6,7月の旬平均気温は前年に比べ、やや低く経過しているが、8,9月は大差なかった。しかし旬日照時間は1982年に比べ6,7月とも極端に少なくなっている。日照時間の減少が、このモデルでどの程度、重量生長に影響するかを検討するため、1982年6月および7月の日射量を半分にしてシミュレートした。この結果は図-6にみられるように9月30日の器官別重量、苗木総重量とも全光条件でのシミュレーション値と大差なかった。逆に1983年6,7月の実測された重量生長は日照時間不足のため小さい値となっている可能性も考えられる。そこでモデルの生育期前半の純光合成速度のうち6月15日および7月1日の純光合成速度  $5 \text{ CO}_2\text{mg/h.dm}^2$  および  $6 \text{ CO}_2\text{mg/h.dm}^2$  をともに  $8 \text{ CO}_2\text{mg/h.dm}^2$  とし、ほかのパラメータ値はそのままにして計算した。その結果は図-6にみられるように9月末の現存量は生育初期の純光合成速度を高めても大差なく、生育初期に生長速度の大きい条件は、生育後期の生長速度を小さくする結果となった。このような結果になる原因は、シミュレーション・モデルにおける6,7月の葉への

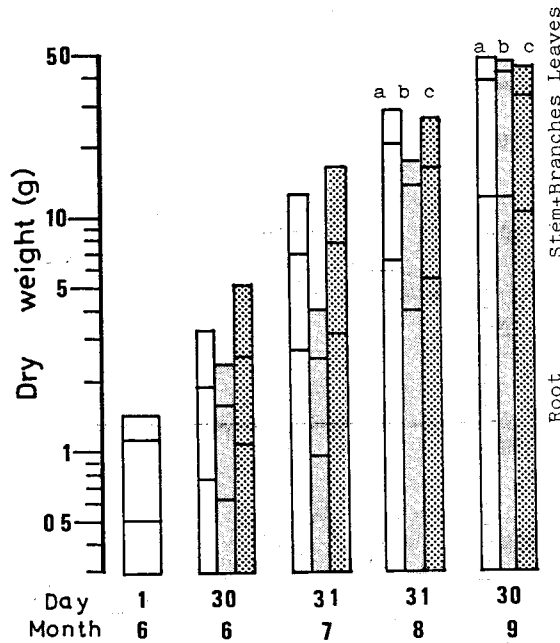


図-6 初期生長を制御された苗木の推定重量生長

Fig. 6. Simulated dry weight growth courses of *Betula maximowicziana* seedlings controlled growth rate in the first half of growth period.

- a ; control
- b ; Simulated under condition which solar radiation intensity in June and July decreased to 50%.
- c ; simulated under condition which net photosynthetic rate in June and July increased to  $8 \text{ CO}_2\text{mg/hr.dm}^2$ .

光合成産物配分率が大きいことと、8、9月の有効葉面積指数にある。生育期前半の環境条件および光合成速度が生長に極めて有利な条件にある時には、光合成産物の葉への配分率が大きいため葉重、葉面積の生長が促進される。このため7月以降の純光合成量が大きく、葉面積が有効葉面積指数に達する時期が早まり、有効葉面積指数以上の葉面積の比率が高まるため、純光合成量にマイナスに作用する。本報のモデルでは葉面積と有効葉面積との比が8月4日に150を越え、6、7月の純光合成速度を大きくしたときは7月20日に150を越えた。しかし6、7月の日照を50%にした場合には10月1日でも115の値となり、ほとんどすべての葉が物質生産に有効に働いた結果になった。

生育期前半の被陰が、その後の生長に与える影響について谷本<sup>18)</sup>は3月または4月から各種の被陰をし、途中で全光条件に変える実験をスギ、アカマツで行い、11月に生長量の比較をした。スギでは相対照度48%に8月5日までおき、その後、全光条件に移した苗木でさえ、全期間全光条件で生育した苗木の重量の90%に達している。アカマツでも9月13日まで相対照度63%で生育させた苗木の重量は対照の98%を示した。

谷本の結果と、本報のシミュレーション・モデルの結果は一致しており、モデルのパラメータ値は年次の違う生長資料と気象資料から得られたものではあるが、大きくゆがめられた値ではないと考える。

次に前述した仮定条件について検討を加える。仮定1において呼吸速度と温度との関係を20°Cを境にして高温側で $Q_{10}=1.6$ 、低温側で $Q_{10}=2.4$ とし全温度域にわたって $Q_{10}=2$ とした場合より呼吸量が小さくなるように設定した。この結果は上述の6、7月に純光合成速度を高く設定した結果とまったく同じになり、呼吸量の減少による純光合成量の増加が葉面積の拡大を促し、結果的には個体当りの呼吸量を増加させて、9月末における個体重量は $Q_{10}=2$ の場合より1%多くなるにすぎなかった。これゆえ、仮定1は生長終了時の重量を比較する時は必要ないが、生長経過をシミュレートする時は意味を持ってくる。呼吸量を少なくする温度係数の場合、7月の重量生長率は379%を示すのに対し $Q_{10}=2$ の場合には244%にすぎない。しかし8月の重量生長率は、それぞれ231%、438%と逆転する。この意味で、仮定1は、今後シミュレーション・モデルを活用する時、生長の季節変化に影響する項目と考えられ、今後、呼吸速度と温度の関係の季節変化資料を検討する必要がある。

仮定2と3は対応させて考察する研究結果がないが、広葉樹林の純生産/総生産の値は0.44~0.70<sup>20)</sup>を示している。本報のモデルでの計算結果では、この比が0.41であった。前者の値はいずれも10年生以上の林分で推定したものであり、林分状態での葉量は、本報の資料として用いたウダイカンバ苗木を $m^2$ 当りに換算した葉面積指数9以上より小さいと考えられるので、苗木での純生産/総生産は小さくなるであろう。このように考えると、本モデルにおける呼吸量の総光合成量に占める割合は不適切でないと思われる。6月から9月までの非同化器官呼吸量の総呼吸量に占める割合は幹枝が6%、根が3%であった。この値は過少に評価されてい

る可能性があり、仮定2, 3は今後、実測値によって修正する必要がある。しかし苗木全体としての総光合成量に占める呼吸量の比は0.59で、異常な数値とは思われないので、重量生長シミュレーションに支障をきたす仮定条件ではないであろう。

仮定4は非同化器官の呼吸速度資料がないための便宜的なものであり、仮定3との関連でモデル自体への影響は小さいと考える。仮定5から仮定9までのものは小池ら<sup>12,13)</sup>の資料などから、仮定として不適当なものではないと考える。

仮定10として設定した有効葉面積指数は、有効葉面積指数以下の葉面は、すべて全光条件のもとにあり、有効葉面積指数以上の葉面は暗黒条件にあるとする仮定である。この仮定はシミュレーション・モデルを単純化するには有効であるが実態から著しく離れた仮定である。現在、葉面積密度や葉傾角など多くの光に対する葉の位置関係から群落の葉群構造と生長速度<sup>21),22)</sup>が論じられているが、ウダイカンバ苗木での葉群構造が不明であるため、このような仮定を設けた。黒岩<sup>21)</sup>は剰余生産速度(本報の日純光合成量に相当)は葉面積密度が小さいほど大きく、最適葉面積指数も大きくなることを紹介している。ウダイカンバ苗木の8月下旬からの葉面積平均密度は、おおよそ $0.15 \text{ cm}^2/\text{cm}^3$ であり、最適葉面積指数が大きいと想像される。本モデルでの有効葉面積指数が5に近い値の時、実測重量生長に推定重量生長が最も近似することは林分で得られている葉面積指数と矛盾したものであったが、苗木と林分状態では葉面積密度が違うことに原因があるのであろう。

以上の本モデルに対する仮定条件の検討から、一生長期を経たウダイカンバ苗木の重量は、おおよそシミュレーションできると考えられるものであった。そこで各種の被陰条件で生育させた時のウダイカンバ苗木の重量生長シミュレーションを行ってみた。

#### IV. モデルによる被陰の生長に与える影響の検討

第III法のプログラムに月単位で相対照度を70%, 50%, 30%にする係数を入れ、各種の被陰試験をシミュレートしてみた。被陰期間は6月から9月末までの1カ月間から4カ月間で、被陰処理期間以外は全光条件とした。処理は相対照度3種と被陰期間4種に月別処理を組み合わせた計46種である。これらの処理をしたウダイカンバ苗木の9月30日における総重量( $W_T$ )、葉重量( $W_L$ )、幹枝重量( $W_{S+B}$ )および根重量( $W_R$ )を図-7, 8に示した。

全生長期間のうち1カ月間だけ被陰処理をした時の苗木総重量生長経過は9月処理を除いて、いずれの相対照度処理でも最終苗木重量に大きな影響を与えなかった。連続または断続的な2カ月間の被陰処理になると相対照度70%および50%の処理と相対照度30%処理の影響のしかたが違っていた。相対照度70%, 50%の処理が8月に行われると最終重量は大きくなり、9月に行われると小さくなる。しかし相対照度30%処理の場合は、8, 9月に処理が行われるより6, 7月に処理が行われた方が影響が大きい。6月に処理されると小さくなり、7月に処理されると大きくなる傾向がある。相対照度50%以上の処理でみられた8, 9月の影響も認め

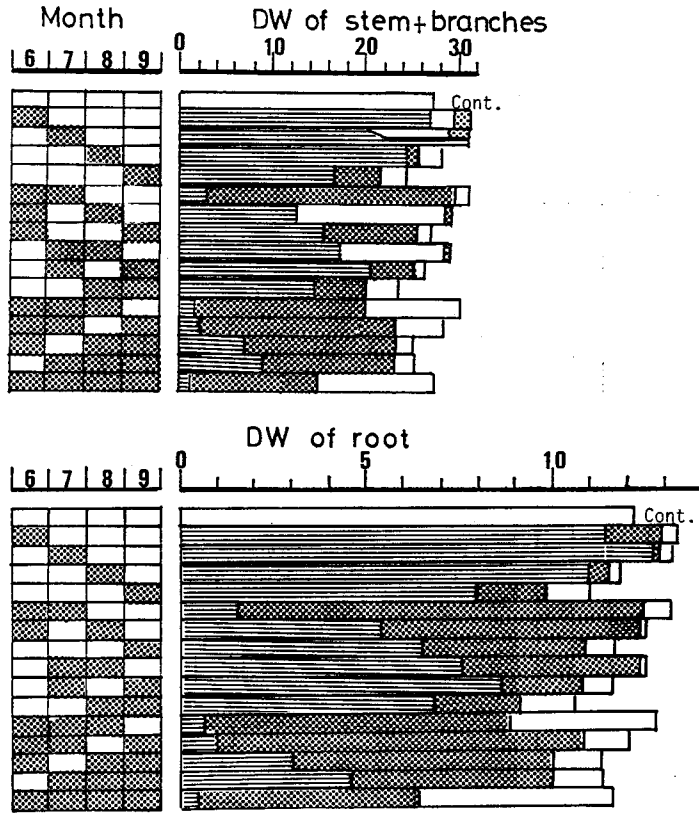


図-7 苗木総重量および葉重量に対する被陰の影響

Fig. 7. Influences of shade treatments to simulated dry weight growth of seedling and leaves.

- ; relative light intensity 70%
- ▨ ; relative light intensity 50%
- ▧ ; relative light intensity 30%

The brocks protted black points in lattice show the shaded months.

られるが、6、7月処理の影響より小さく、両者に処理月が重複する処理では相乗的に生長に作用していた。

連続または断続的に3カ月間の被陰処理をした場合、いずれの相対照度区でも6月に被陰処理されると最終重量は小さくなるが、そのほかの月の処理の影響は相対照度によって違っていた。

相対照度70%処理では6月処理と同程度に9月処理が重量生長を減少させ、8月処理が重量生長を増加させている。これらに対し7月処理の影響は小さい。相対照度30%処理では7月処理も6月に次いで重量生長を減少させるが、8、9月の処理の影響は小さい。これに対し相対照度50%処理の影響は、7、9月とも6月とほぼ同じ程度の影響を重量生長にあたえ、いずれの月の処理も重量生長を減少させる。8月処理の影響は重量を増加させる作用があるが、影響



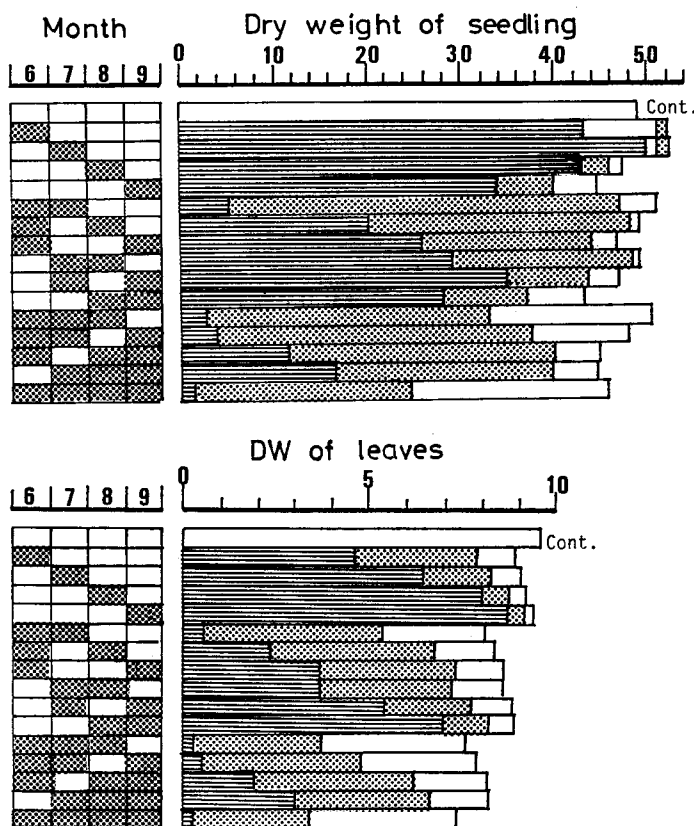


図-8 幹枝重量および根重量に対する被陰の影響

Fig. 8. Influences of shade treatments to simulated dry weight growth of stem plus branches and root.

- ; relative light intensity 70%
- ▨ ; relative light intensity 50%
- ▤ ; relative light intensity 30%

The brocks protted black points in lattice show the shaded months.

の大きさは、ほかの月の半分位と考えられる。このようにウダイカンバ苗木を連続または断続的に3カ月間被陰すると、生育初期の6月以外の月の影響の大きさは処理した相対照度によって変化する結果に、シミュレートされた。

6月から9月までの全期間、被陰された時は相対照度が小さくなるにつれ、重量生長も小さくなるが、相対照度70%では全光条件での重量生長とほとんど変わらない結果となった。この結果は原田<sup>23)</sup>の結果と一致している。

ウダイカンバは陽性の環境を好むとされているが、図-7にみられるように相対照度50%でも処理期間が3カ月以内であるなら全光下の苗の80%近い重量生長が期待され、ウダイカンバも苗木の時期は極端に光要求量の大きい樹種ではないと考えられる結果になった。

幹枝重量に対する相対照度および被陰期間の影響は苗木総重量に対する関係とまったく同

じであった。葉重量に対しては6月および7月の処理が同程度に葉重量生長に大きく影響し、8、9月の処理の影響は少ない。この関係は相対照度が低くなるにつれ、また被陰処理期間が長くなるほど明瞭になった。根重量生長に対する影響は幹枝重量生長と同じく個体総重量生長への影響と同じであった。

シミュレーション・モデルによって得られた被陰条件とウダイカンパ苗木の重量生長の関係を、保育技術にあてはめてみた。ウダイカンパ天然更新地の保育には下刈り、除伐が必要であろうが、下刈り、除伐の時期をシミュレーション結果から類推すると、下草や除伐対象木の生長速度が遅く、ウッペイ度が0.5以下にしかならないような植生の状況ならば、夏季に下刈り、除伐を実行した方が有利である。しかし下草の刈り払い後の生長が早く、更新したウダイカンパが下刈り後、1カ月位で再びウッペイされるような植生の状況であるならば、生長期の初期に下刈りの方が有利である。

また天然下種更新を期待する場合、更新面を完全な皆伐跡地とするよりは保残木が散在するような更新面をつくる方が有利であろう。保残木の更新木への影響は日射の面からみると大きな障害とはならない。かえって発芽、定着の更新初期には、保残木の日陰、落葉による土壤水分蒸発抑制による効果が有利に働くであろうと考える。このような推論は、圃場実験や現地試験によって実証されなければならない。

## V. 結 言

ウダイカンパ苗木の光合成・呼吸特性の研究と生長量調査の資料から炭素収支による重量生長シミュレーション・モデルをつくった。このモデルに必要なパラメータは生長開始時の葉面積、各器官重量、日単位の純光合成速度、呼吸速度、比葉面積、有効葉面積指数、光合成産物配分率であるが、これらのパラメータの基礎的値は15日間隔の資料で十分実測値と推定値を近似させることができた。針葉樹の場合のモデルをつくるには、生長速度が広葉樹より遅いので、基礎的値の資料採取は、さらに長い間隔の資料でも可能であろうと思われる。パラメータのうち生長量に影響の大きいものは葉面積に直接関与する比葉面積、有効葉面積指数、葉への光合成産物配分率であり、このパラメータに関する研究はシミュレーション・モデルをつくる上で重要と考えられる。

モデルによる被陰試験の結果は圃場試験によって実証されなければならないが、陽性の環境を好むとされているウダイカンパでも、苗木の段階では相対照度70%で、全光条件下での生長と変らなかつた。重量生長には相対照度30%の場合を除いて、生育期後半の光量が影響し、前半の光量は重量生長に対する影響が少ないと考えられる結果となった。

モデルによる数値実験は、圃場試験によって確認されなければならないが、圃場試験を計画する時、数値実験結果から効率的試験設計を組むことができ、今後の実験生態学的な手法による育林技術の試験研究には有効な手法となるであろう。

## 引用文献

- 1) de WIT, C. T., et al.: Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen (1978).
- 2) ドウイット, ハウドリアン (高倉 直監訳): 生物ダイナミクス, 生物科学におけるコンピュータ入門. 講談社, 東京 (1977).
- 3) PENNING de VARIËS, F. W. T. and LAAR, H. H. VAN (Eds): Simulation of plant growth and crop production. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen (1982).
- 4) 猪瀬光雄: 単木間の競合関係にもとづくトドマツの成長モデル (第1報), 樹冠の発達と材積成長量. 林試研報, 318, 103-127 (1982).
- 5) 猪瀬光雄: トドマツの単木生長モデル (I), 枝の生長と樹冠の発達. 日林誌, 63: 410-415 (1981).
- 6) 猪瀬光雄: トドマツの単木生長モデル (II), 断面別直径生長量の推定. 日林誌, 65: 224-228 (1983).
- 7) NEGISI, K.: Photosynthesis, respiration and growth in 1-year-old seedlings of *Pinus densiflora*, *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa*. Bull. Tokyo Univ. Forests, 62: 1-115 (1966).
- 8) 松本陽介, 根岸賢一郎: 林内および伐採跡地に生育するシラベ前生稚樹の光合成・呼吸. 日林誌, 64: 165-176 (1982).
- 9) 松本陽介: シラベ前生稚樹の光環境と光合成生産 (I), 季節的の生長, 樹冠の発達および純生産. 東大演報, 73: 199-228 (1984).
- 10) 松本陽介: シラベ前生稚樹の光環境と光合成生産 (II), 光合成と呼吸. 東大演報, 73: 229-252 (1984).
- 11) 坂上幸雄, 藤村好子: トドマツ, アカエゾマツ苗木の光合成速度, 呼吸速度の季節変化. 日林誌, 63: 194-200 (1981).
- 12) 小池孝良, 坂上幸雄: ウダイカンバとシラカンバの光合成速度, 呼吸速度の季節変化. 93回日林論, 229-230 (1982).
- 13) 小池孝良, 坂上幸雄: 北海道カンバ類三種の光合成・呼吸速度の季節変化. 94回日林論, 327-328 (1983).
- 14) 藤村好子: 未発表.
- 15) 依田恭二: 森林の生態学. 築地書館, 東京 (1971).
- 16) 吉良竜二編: 植物生態学 (II), 生態学大系 II-上. 朝倉書店, 東京 (1960).
- 17) NEGISI, K.: Respiration in forest trees. JIBP Synthesis, Vol. 16, 86-99, Univ. of Tokyo Press, Tokyo (1977).
- 18) 札幌管区気象台: 北海道気象月報, 昭和57年6月~昭和58年9月.
- 19) 谷本丈夫: 林木の生長に及ぼす人工庇陰の影響 (II), 1生長期間の途中で庇陰処理をやめたスギ, アカマツ苗木の生長. 日林誌, 58: 410-412 (1976).
- 20) 大政正隆監修: 森林学. 共立出版, 東京 (1978).
- 21) 岩城英夫編: 植物生態学講座 (3), 群落の機能と生産. 朝倉書店, 東京 (1979).
- 22) 小川房人: 植物生態学講座 (5), 個体群の構造と機能. 朝倉書店, 東京 (1980).
- 23) 原田 泰: 林学領域に於ける陽光問題と是に関連する二三の環境因子に関する研究並に育林上の処置に就いて. 帝室林野局北海道林試報, 1: 1-354 (1932).

## Summary

The simulation model for dry matter increment in every organs in *Betula maximowicziana* REGEL seedling was programed based on CO<sub>2</sub> budget.

The basic data in this model are leaf area and dry weights of leaf, stem plus branch and root a seedling at early period of growth period (from June to October).

The parameters are net photosynthetic rates, respiratory rates, leaf characteristic values

(specific leaf area, leaf area index and available leaf area index) and distribution ratios of photosynthate to every organs at every 15 days during growth period. The input meteorological data were hourly mean air temperatures and hourly mean solar radiation intensities during growth period in Sapporo on 1983.

The parameter values were obtained by the analysis of foliage growth and by the determination of photosynthesis and respiration in the seedlings on 1981-1982.

The results of simulation for dry matter production were compared with the actual growth of *Betula maximowicziana* seedlings which grown in nursery and coincided with the measured dry matter increase in every organs at every month.

The important parameters influenced to dry matter production are specific leaf area, available leaf area index and distribution ratio of photosynthates to leaves.

Author tried the simulation experiment by means of this model for the growth of *Betula maximowicziana* seedlings under various light conditions. The prepared light conditions are 48 kinds that combined 3 light intensities (relative light intensities are 30, 50, and 70%), 4 kinds of shading duration and 4 kinds of the month which began on the shading.

The results of this simulation experiment showed that the annual dry matter production was more influenced by the light conditions in the latter half of growth period than in the first half under all light conditions.

The light condition of 70% in relative light intensity during growth period does not affect to dry matter production in this species seedling as the results of artificial shading experiment in nursery.

```

100 '
110 '
120 ' Carbon Budget (Daily and Monthly)
130 '
140 ' Udaikanba May - October (Daily Accumulation)
150 '
160 ' File Name UDAI-3
170 '
180 ' Disket NO. 100-1
190 '
200 ' 1984.05.09
210 '
220 DIM T(31,24),FL(31,24),TC(31,24),FLC(31,24),PN(24),PG(24),R(24),LA(31),LAI(31),WL
(31),WS(31),WR(31),DS(31),DR(31),CR(24),RR(24),SPG(31),SR(31),SCR(31),SRR(31),SPN(31)
,SLA(31)
230 '
240 '
250 ' Preparation
260 AS="UDAI KANBA"
270 PA=1.956
280 U=1
290 RESTORE 1790
300 READ LA,LW,CW,RW
310 FOR X=1 TO 4
320 ON X GOTO 380,330,340,350
330 OPEN "1:DATA" FOR INPUT AS #2: GOTO 360
340 OPEN "1:DATA-7" FOR INPUT AS #2: GOTO 360
350 OPEN "1:DATA-8" FOR INPUT AS #2
360 INPUT #2,LA,LW,CW,RW
370 CLOSE #2
380 ON X GOTO 390,400,410,420
390 MM=6: LA(0)=LA: WL(0)=LW: WS(0)=CW: WR(0)=RW: GOTO 430
400 MM=7: LA(0)=LA: WL(0)=LW: WS(0)=CW: WR(0)=RW: GOTO 430
410 MM=8: LA(0)=LA: WL(0)=LW: WS(0)=CW: WR(0)=RW: GOTO 430
420 MM=9: LA(0)=LA: WL(0)=LW: WS(0)=CW: WR(0)=RW
430 ON X GOTO 440,450,460,470
440 OPEN "2:t-f1-6AAA" FOR INPUT AS #1: GOTO 480
450 OPEN "2:t-f1-7AAA" FOR INPUT AS #1: GOTO 480
460 OPEN "2:t-f1-8AAA" FOR INPUT AS #1: GOTO 480
470 OPEN "2:t-f1-9AAA" FOR INPUT AS #1
480 ON X GOTO 500,490,490,500
490 N=31: GOTO 540
500 N=30
510 '
520 ' -----
530 ' M-DATA input
540 ' -----
540 FOR K=1 TO N
550 FOR I=1 TO 24
560 INPUT #1,T(K,I),FL(K,I)
570 TC(K,I)=T(K,I)+.1995*T(K,I)
580 FLC(K,I)=FL(K,I)*16.5952
590 IF FLC(K,I)<0 THEN 600 ELSE 610
600 FLC(K,I)=0
610 NEXT I
620 NEXT K
630 CLOSE #1
640 '
650 ' -----
660 ' Pre treatment
670 ' -----
670 Z=1
680 SSR=0: SSCR=0: SSRR=0: SSPG=0: SSPN=0
690 WIDTH 80
700 FOR K=0 TO N: SPG(K)=0: SPN(K)=0: SR(K)=0: SCR(K)=0: SRR(K)=0: NEXT K
710 FOR Y=1 TO 2
720 IF Y=1 THEN 730 ELSE 740
730 NS=1: NE=15: GOTO 770
740 ON X GOTO 750,760,760,750
750 NS=16: NE=30: GOTO 770
760 NS=16: NE=31
770 ON X GOTO 780,830,880,930
780 ON Y GOTO 790,810
790 RESTORE 1810
800 READ UPN1(Y),UPN2(Y),URI(Y),UR2(Y), GT(Y),DRL1(Y), DRL2(Y), DRS1(Y), DRS2(Y)
, DRR1(Y), DRR2(Y),SLA1(Y),SLA2(Y),LAI1(Y),LAI2(Y):GOTO 980
810 RESTORE 1820
820 READ UPN1(Y),UPN2(Y),URI(Y),UR2(Y), GT(Y),DRL1(Y), DRL2(Y), DRS1(Y), DRS2(Y)
, DRR1(Y), DRR2(Y),SLA1(Y),SLA2(Y),LAI1(Y),LAI2(Y):GOTO 980

```

```

830 ON Y GOTO 840,860
840 RESTORE 1830
850 READ UPN1(Y),UPN2(Y),UR1(Y),UR2(Y), GT(Y),DRL1(Y), DRL2(Y), DRS1(Y), DRS2(Y)
, DRR1(Y), DRR2(Y),SLA1(Y),SLA2(Y),LAI1(Y),LAI2(Y):GOTO 980
860 RESTORE 1840
870 READ UPN1(Y),UPN2(Y),UR1(Y),UR2(Y), GT(Y),DRL1(Y), DRL2(Y), DRS1(Y), DRS2(Y)
, DRR1(Y), DRR2(Y),SLA1(Y),SLA2(Y),LAI1(Y),LAI2(Y):GOTO 980
880 ON Y GOTO 890,910
890 RESTORE 1850
900 READ UPN1(Y),UPN2(Y),UR1(Y),UR2(Y), GT(Y),DRL1(Y), DRL2(Y), DRS1(Y), DRS2(Y)
, DRR1(Y), DRR2(Y),SLA1(Y),SLA2(Y),LAI1(Y),LAI2(Y):GOTO 980
910 RESTORE 1860
920 READ UPN1(Y),UPN2(Y),UR1(Y),UR2(Y), GT(Y),DRL1(Y), DRL2(Y), DRS1(Y), DRS2(Y)
, DRR1(Y), DRR2(Y),SLA1(Y),SLA2(Y),LAI1(Y),LAI2(Y):GOTO 980
930 ON Y GOTO 940,960
940 RESTORE 1870
950 READ UPN1(Y),UPN2(Y),UR1(Y),UR2(Y), GT(Y),DRL1(Y), DRL2(Y), DRS1(Y), DRS2(Y)
, DRR1(Y), DRR2(Y),SLA1(Y),SLA2(Y),LAI1(Y),LAI2(Y):GOTO 980
960 RESTORE 1880
970 READ UPN1(Y),UPN2(Y),UR1(Y),UR2(Y), GT(Y),DRL1(Y), DRL2(Y), DRS1(Y), DRS2(Y)
, DRR1(Y), DRR2(Y),SLA1(Y),SLA2(Y),LAI1(Y),LAI2(Y):GOTO 980
980 ON Y GOTO 990,1000
990 GOSUB *TITLE
1000 '
1010 '
1020 '
1030 DD=0
1040 FOR K=NS TO NE
1050 DD=DD+1
1060 UPN=(UPN2(Y)-UPN1(Y))/(NE-NS+1)*DD+UPN1(Y) 'Pn Rate a day
1070 IF UR2(Y)=UR1(Y) THEN 1080 ELSE 1090
1080 UR=UR1(Y): GOTO 1100
1090 UR=((UR2(Y)-UR1(Y))/(NE-NS+1))*DD+UR1(Y) 'R Rate a day
1100 PB=((PA*50/(UPN+UR))-1)/50 'PB a day
1110 WDRL=((DRL2(Y)-DRL1(Y))/(NE-NS+1))*DD+DRL1(Y) 'Distribution ratio a day
1120 WDRS=((DRS2(Y)-DRS1(Y))/(NE-NS+1))*DD+DRS1(Y)
1130 WDRR=((DRR2(Y)-DRR1(Y))/(NE-NS+1))*DD+DRR1(Y)
1140 SLA=((SLA2(Y)-SLA1(Y))/(NE-NS+1))*DD+SLA1(Y)
1150 LAI=((LAI2(Y)-LAI1(Y))/(NE-NS+1))*DD+LAI1(Y)
1160 WL(K)=SPN(K-1)*WDRL*2*(12/44)/1000+WL(K-1) 'Partial weight
1170 LA(K)=SPN(K-1)*WDRS*2*(12/44)*SLA/1000+LA(K-1)
1180 WS(K)=SPN(K-1)*WDRR*2*(12/44)/1000+WS(K-1)
1190 WR(K)=SPN(K-1)*WDRR*2*(12/44)/1000+WR(K-1)
1200 DS(K)=.22891*(LOG(WS(K)))/2.30259+.20155 'radius a day
1210 DR(K)=.26312*(LOG(WR(K)))/2.30259+.22994
1220 IF LA(K)*30>LAI*10000 THEN 1230 ELSE 1240
1230 LAI(K)=LAI*10000/30: GOTO 1250
1240 LAI(K)=LAI(K)
1250 FOR I=1 TO 24
1260 IF TC(K,I)>=20 THEN 1270 ELSE 1280
1270 RA=.02041: RB=(1.6*UR)/10^(RA*30): GOTO 1290
1280 RA=.03802: RB=(2.4*UR)/10^(RA*30)
1290 R(I)=(RB*10^(RA*TC(K,I)))*LA(K)/100 'respiration of leaves
1300 SAS=6/DS(K): SAR=6/DR(K)
1310 CR(I)=(RB*10^(RA*TC(K,I)))*(WS(K)*SAS/100) 'respiration of non-assimilative
part
1320 IF GT(Y)>=20 THEN 1330 ELSE 1340
1330 RA=.02041: RB=(1.6*UR)/10^(RA*30): GOTO 1350
1340 RA=.03802: RB=(2.4*UR)/10^(RA*30)
1350 RR(I)=(RB*10^(RA*GT(Y)))*(WR(K)*SAR/100) 'respiration of root
1360 IF UPN1(Y)<=0 AND FLC(K,I)<2 THEN 1370 ELSE 1380
1370 PG(I)=R(I): GOTO 1390
1380 PG(I)=(PA*FLC(K,I)*S/(1+PB*FLC(K,I)*S))*LAI(K)/100 'gross photosynthesis
1390 PN(I)=PG(I)-R(I)-CR(I)-RR(I) 'net photosynthesis
1400 SR(K)=SR(K)+R(I)
1410 SCR(K)=SCR(K)+CR(I)
1420 SRR(K)=SRR(K)+RR(I)
1430 SPN(K)=SPN(K)+PN(I)
1440 SPG(K)=SPG(K)+PG(I)
1450 IF I=24 THEN 1460 ELSE 1520
1460 PRINT USING "####";K;
1470 PRINT USING "#####";SR(K),SCR(K),SRR(K),SPG(K),SPN(K)
1480 LPRINT USING "####";K;
1490 LPRINT USING "#####";SR(K),SCR(K),SRR(K),SPG(K),SPN(K);
1500 LPRINT USING " #####";LA(K);
1510 LPRINT USING " ###.##";WL(K),WS(K),WR(K)
1520 NEXT I

```

Simulation

