

群落光合成の半経験的評価法の改良

第1報 とくに光-光合成曲線のとりあつかいかた*

武田 友四郎・矢 島 正 晴**

(九州大学農学部)

Monsi u. Saeki⁹⁾により、植物群落の全光合成量を評価する数学モデルが提出されて以来、作物における光合成・物質生産の過程に関する理解はさらに深まり、その後、群落光合成を評価する数学モデルが数多く提出されている^{4,7,11,17)}。

しかしながら、これらモデルの多くは、群落を代表するような1枚の葉について求めた光-光合成曲線が、全群落についても適用できるという仮定に立つたものである^{4,10,11,17)}。

ところが実際の個体群は光-光合成曲線を異にする多くの個葉から成り立っている。すなわち、各個葉の光-光合成曲線の型は、葉令が進むにつれて変化することが明らかとなっており、したがって葉群は様々な葉令の、様々な光-光合成曲線の型をもつ葉から成り立つといえるのである。

そのため、より正確な群落光合成理論を樹立するためには、まずこのように変化する光-光合成関係に十分対応できるような近似式を作成し、この式を用いて群落光合成を評価する数学モデルを構成し、さらにこれを検討、改良して行くことが必要と思われる。

著者らは以上のような観点から、水稻個体群を構成する各個葉の光-光合成曲線の特性を調べ、これを表わす近似式について検討した結果、若干の知見を得たので、報告する。

材料および方法

実験材料として水稻品種農林 18 号を用いた。1972 年 5 月 20 日に苗床に播種し、6 月 20 日に 1/5000 a ワグナーポットに移植した。1 ポットに 1 株、3 本立とし、それらを配列して栽植密度が 25 株/m² となる模擬群落を作った。基肥として 1 ポットに N, P₂O₅, K₂O 各 0.3 g を施用し、追肥は移植後 3~4 週間ごとに 1 回の割合で各要素を 0.1 g ずつ分施した。

* 昭和 50 年 2 月 3 日受理

第 155 回講演会 (昭和 48 年 4 月) において発表

** 現在、農林省農事試験場

穂ばらみ期から登熟期にかけて、約 10 日間隔に各葉位の葉身の光-光合成曲線を求めた。用いた光合成測定装置と同化箱の概要を fig. 1 及び fig. 2 に示した。光源として、同化箱 1 台につき 500 W 白熱ランプ 6 箇所照射し、光源からの熱線は、光源直下に置いた厚さ約 10 cm の水フィルターで吸収させた。葉面上の光強度は寒冷紗を組合せて調節し、光強度は東芝 5 号照度計で測定した。

同化箱は透明なアクリル製で、葉温を制御するため、同化箱の上面にウォータージャケットを取り付け、通常は葉温を 31~27°C の範囲内に制御し測定した。さらに風速のちがいが光合成速度に及ぼす影響をとりのぞくため、同化箱内にファンを取り付けた¹²⁾。ファンの回転数はストロボスコープで決定し、通常 400~600 rpm とした。

同化箱への通気は、まず建物の屋上 (地上 40 m) で屋外空気を採集し、これをガス混合器 (容積 1.5 m³ でブローア内蔵) で攪拌し、光合成室に送り込み、この一部を空気ポンプ (イワキ製, AP 240 型) で同化箱に導いた。同化箱には同伸葉^{註)} 2 枚を入れ、通気量は 5 l/min を標準とし、湿式ガスメーターで測定した。同化箱の空気の入口と出口の CO₂ 濃度差は差動型赤外線 CO₂ 分析計 (日立堀場製, LIA-2A 型) で測定した。

結果および考察

個葉の光-光合成曲線は、直角双曲線によりほぼ近似されることが報告され^{6,7,8,15,16)}、群落光合成を評価する数学モデルの中でも使われている^{4,7,10,11,17,18)}。この双曲線の表わし方はいろいろあるが、一般には次のように表わされる。

$$P_g = \frac{P_{\infty} K I}{1 + K I} \dots \dots \dots (1)$$

註) 同伸葉は植被内における葉の空間的配置が等しいと同時に、光-光合成関係もほぼ同様の型を示すと考えられる。

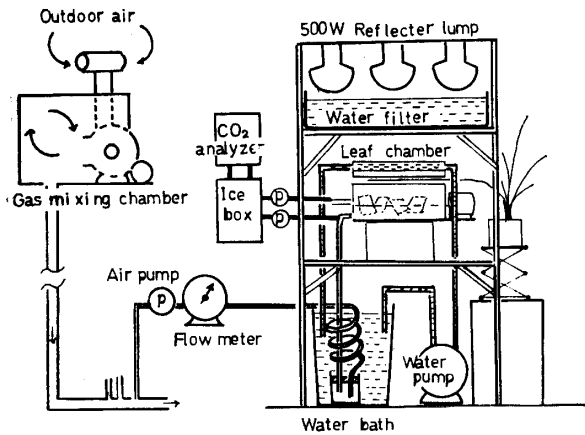


Fig. 1 Diagram of the apparatus for photosynthesis measurement.

ここで, P_g : 暗呼吸 R_d を加えた光合成速度, P_∞ : 光強度 I が無限大の時の光合成速度の光飽和値, KP_∞ : 光-光合成曲線の初期の傾き, K : 定数.

(1) 式のパラメータを容易に求めるため, $\alpha=1/K \cdot P_\infty$, $\beta=1/P_\infty$ とおくと, (1) 式は

$$P_g = \frac{I}{\alpha + \beta I} \quad (2)$$

となり, 次のような回帰直線式に書き換えることができる.

$$\frac{I}{P_g} = \alpha + \beta I \quad (3)$$

そこで各葉位葉について求めた光合成速度の測定値を I と I/P_g との関係に整理して, 最小二乗法により直線近似し, 各個葉について係数 α , β を決定して光-光合成曲線にあてはめた. その一例を示すと (fig. 3), 止葉から -4 葉 (止葉を 0 葉とする) までの葉身について, 光-光合成関係は 直角双曲線 でよく近似された. なお測定したすべての個葉について, I と I/P_g との関係を調べた結果, 両者の間に相関係数が 0.990 ± 0.012 という高い正の相関関係が認められた.

次に, $I \rightarrow \infty$ のときの双曲線の光飽和値 $P_\infty (=1/\beta)$ と, 光-光合成曲線の初期の傾きであり光化学反応の効率に対応する $KP_\infty (=1/\alpha)$ との関係を見ると (fig. 4), 初期の傾きは多少の変動を示すが, 光飽和値 P_∞ とは関係なくほぼ一定であり, 平均値として $0.986 \pm 0.454 \text{ mg/dm}^2/\text{hr/Klx}$ が得られた. しかし, 葉令が進み P_∞ が小さい個葉では, 弱光下における測定例が不足したためと思われるが, KP_∞ の値は変動した.

この光-光合成曲線の初期の傾きについて, Heskesteth⁵⁾ は種々の作物について調べ, 作物の間で有意な差の認められないことを報告している. また Horie and Udagawa⁷⁾ もヒマワリの葉令を異にする個葉間で, 同様のことを見出している.

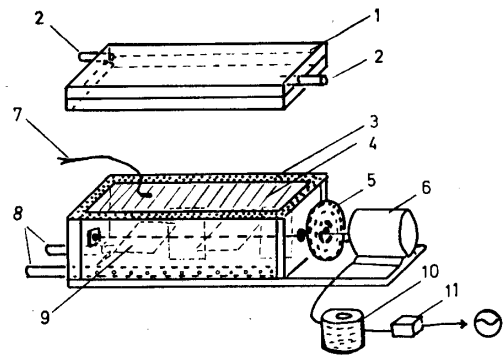


Fig. 2 A scheme of the leaf chamber with temperature control using water jacket. 1: water jackets, 2: water inlets, 3: nylon net support, 4: foam silicon rubber, 5: stroboscope, 6: DC motor, 7: thermopile, 8: air inlets, 9: fan, 10, 11: slide trans and rectifier to control the fan or wind speed in the chamber.

一方, Boysen Jensen⁸⁾, Björkman and Holmgren²⁾ らは陰葉の光合成特性として, 強光下の光合成特性は低いのに, 弱光下でのそれがしばしば高い値を示すことがあるとし, 玖村⁹⁾ も大豆個葉について同様の事実を認めている. しかし必ずしもこの傾向は普遍的なものとすることはできないとし, 強光下の光合成速度が高い葉が弱光下の光-光合成曲線の傾きにおいても高い値を示す場合も多いと報告している^{8,9)}. Osman¹⁰⁾ も小麦個葉について, 光合成の光飽和値は葉令の増加につれて減少するが, 曲線の初期の傾きもわずかながら小さくなる傾向のあることを見出している. しかしながら, いずれの場合も, 曲線の立ち上がりのわずかの差が光-光合成曲線全体に与える影響は小さく, 光飽和値によりその型が決定され则认为てよいようである.

そこで, もし仮に光-光合成曲線の初期の傾き ($1/\alpha$) が一定であると仮定し, $1/\alpha$ として各個葉について求めた平均値を用いると, 光-光合成曲線は光強度 I と P_∞ の函数として表わすことができる. この方法は Horie and Udagawa⁷⁾ により用いられている. ただし彼らは, P_∞ が実際に実験的に得られる光飽和値よりも大きいので, 光強度が 1.0 ly/min の時の光合成速度を事実上の光飽和値 P_m として, その場合の K の値を求め, 光-光合成曲線を近似している. しかし, この方法によると, 光強度が 1.0 ly/min 以下ではやや過大評価となり, 1.0 ly/min 以上では過小評価となるようである.

一方, 内島¹⁸⁾ は村田¹⁸⁾ の水稻個体群の各葉位葉の光-光合成曲線の測定結果を引用して, 各光合成曲線

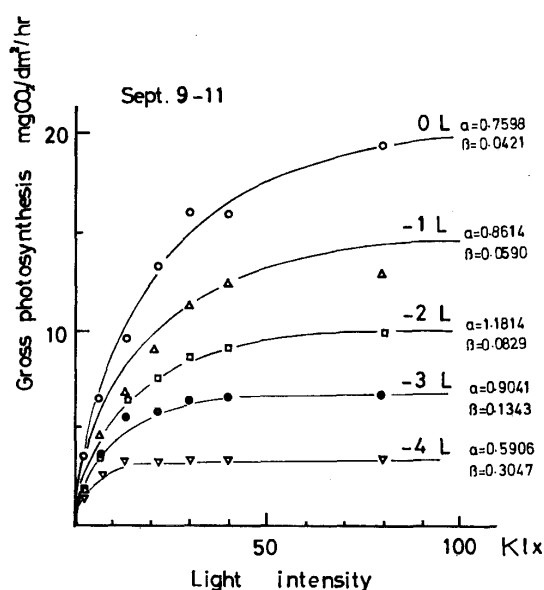


Fig. 3 Examination to the fitness of the data to the rectangular hyperbola $P_g = I/(\alpha + \beta I)$. Numbers under each curve indicate the positions of leaves (flag leaf is 0). P_g : gross photosynthetic rate (net photosynthesis plus respiration in the dark), I : light intensity, α and β : parameters of the curve, respectively.

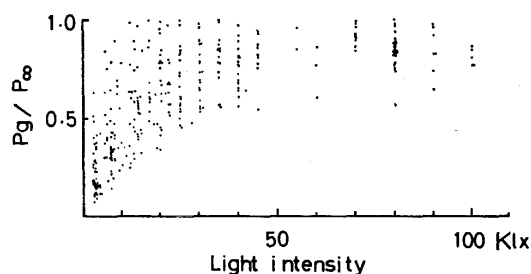


Fig. 5 Relationship between light intensity and relative photosynthetic rate (P_g/P_∞).

の光飽和値で無次元化した光合成曲線は、一つの曲線でほぼ近似できると述べている。そこでこの関係を著者らの結果を用いて示したのが fig. 5 である。図では8月中旬から10月初旬までに測定した各葉位葉の光合成速度の測定値をその葉の P_∞ の比として表わしてあるが、内島が示したような1本の曲線では表わし難かった。この原因としては、fig. 3にもみられるように、下位葉では20~30 Klx程度の比較的弱光で事実上の光飽和に達するのに対し、上位葉はこの程度の光強度ではまだ光飽和に至らず、 P_g/P_∞ 比が下位葉に比べ小さいことがあげられる。

さて、再び fig. 3 の各個葉の光-光合成特性を検討しよう。前述のごとく、 P_∞ の大きい上位葉では事実

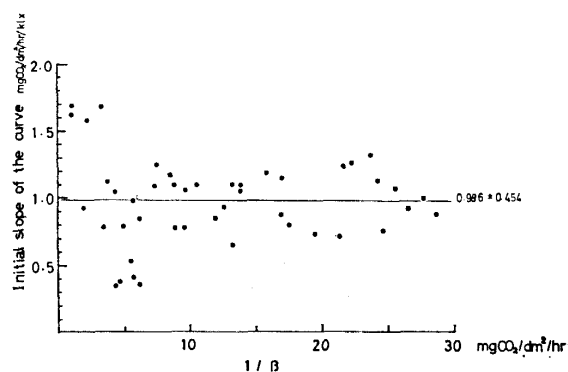


Fig. 4 Relationship between light saturated photosynthetic rate ($1/\beta$) as $I \rightarrow \infty$ and the slope of the response curve as $I \rightarrow 0$.

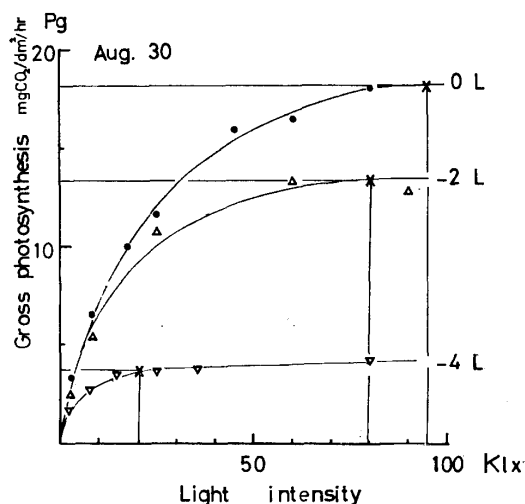


Fig. 6 Relationship between light intensity and gross photosynthesis of leaves. The cross on the curve is the point when the slope of the curve (dP_g/dI) is $0.03 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{hr/Klx}$ and indicates the actual light saturating point in this paper.

上の光飽和に達する光強度が大きく、葉令が進み P_∞ が小さい下位葉では、その光飽和する光強度は小さい。いま仮に(1)式にあてはめた光-光合成曲線の傾き dP_g/dI が $0.03 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{hr/Klx}$ となつた時の光合成速度を事実上の光飽和値 $P_{\max}$ とし、この時の光強度を $I_{\max}$ と名付けることにする。 $I_{\max}$, $P_{\max}$ は次のようにして求められる。

(2) 式を I について微分すると

$$\frac{dP_g}{dI} = \frac{\alpha}{(\alpha + \beta I)^2}$$

よつて

$$I_{\max} = \frac{\alpha + \sqrt{\frac{\alpha}{dP_g/dI}}}{\beta}, \quad P_{\max} = \frac{I_{\max}}{\alpha + \beta I_{\max}} \quad \dots\dots\dots (4)$$

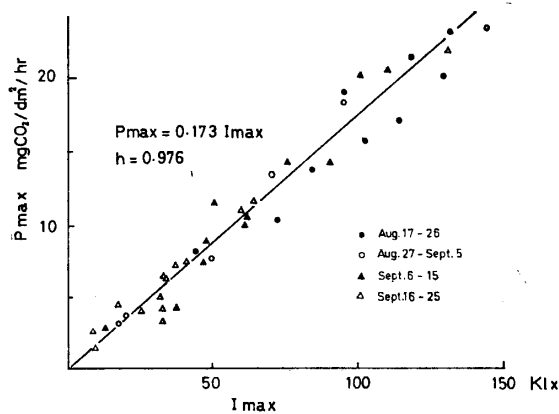


Fig. 7 Relationship between light intensity ($I_{\max}$) and actual light saturating rate ($P_{\max}$) when a slope of the curve dP_g/dI is $0.03 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{hr/Klx}$.

Fig. 6 は個葉の光-光合成曲線上に、その傾きが $0.03 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{hrKlx}$ となる点を記入した一例であるが、この点に至るまでの各葉位ごとの光-光合成曲線の型に、ほぼ相似的な傾向がみられる。そこで測定したすべての個葉についての $I_{\max}$ と $P_{\max}$ との関係を調べると (fig. 7), 両者の間には次式のような直線関係が見出された。

$$I_{\max} = \gamma P_{\max} \dots\dots\dots (5)$$

γ は $I_{\max}$ と $P_{\max}$ との関係を示す比例係数で、本実験の場合、 $\gamma = 1/0.173$ であった。

次に、それぞれの葉について測定した光強度とその光強度における光合成速度を、その葉の $I_{\max}$, $P_{\max}$ で無次元化して整理した光-光合成曲線を fig. 8 に示したが、相関指数^{註)}が $h = 0.998$ と極めて高く、次式に示される一本の双曲線で表わすことができた。

$$\frac{P_g}{P_{\max}} = \frac{\left(\frac{I}{I_{\max}}\right)}{\alpha' + \beta' \left(\frac{I}{I_{\max}}\right)} \dots\dots\dots (6)$$

本実験の場合、 $\alpha' = 0.168$, $\beta' = 0.844$ であった。

以上のことから、群落を構成する名個葉の光合成の光反応において、事実上の光飽和値 $P_{\max}$ に至るまでの型は、どの葉も相似的であることが確認された。

この関係を利用すると、分けつ期以降、各個葉の光-光合成曲線を I と $P_{\max}$ の関数として統一的に表わすことができる。すなわち、 $I_{\max}$ と $P_{\max}$ との間には (5) 式に示される関係があるので、これを (6) 式に代入して整理すると次式が得られる。

註) 重回帰モデルにおける重回関係数にあたる。農林水産技術会議事務局監修 1968. 農林水産試験のための統計的方法。農林統計協会 p. 44 参照。

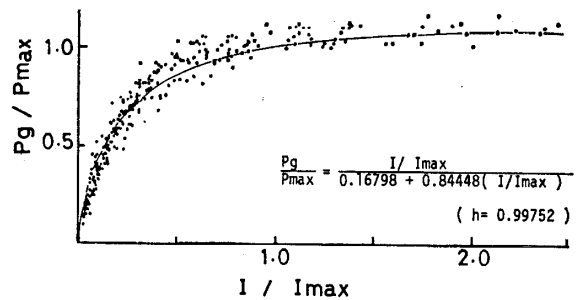


Fig. 8 The standardized light curve, expressed the values relative to $I_{\max}$ and $P_{\max}$ of each leaf.

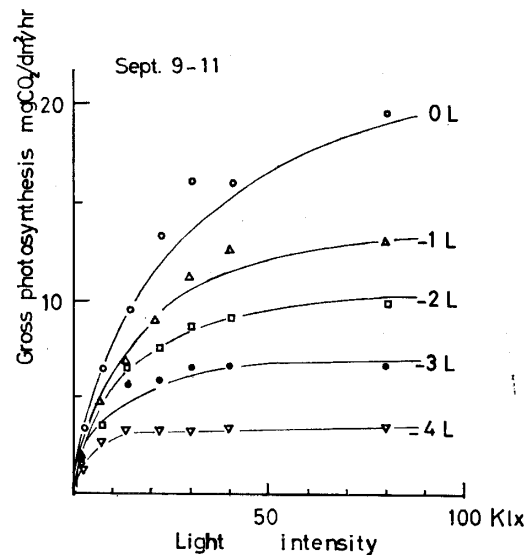


Fig. 9 Examination to the fitness of the data to the equation (7), obtained from the relations in fig. 7 and fig. 8.

$$P_g = \frac{P_{\max} I}{\alpha' \gamma P_{\max} + \beta' I} \dots\dots\dots (7)$$

(7) 式による計算値と、光-光合成関係の実測値との適合性を調べた一例を fig. 9 に示したが、各葉位葉の実測値に対して、ほぼ満足するものと考えられる。

ところで、実際に測定された個葉の光-光合成の関係を、(1) 式のような直角双曲線にあてはめる場合、 KP_{∞} および P_{∞} の値として、機械的に実測された光-光合成の立ち上がり、光飽和値を代入したのでは、その近似度があまりよくないことが知られており、これについて最近いろいろな改良が試みられている^{1,7,14)}。この近似度が悪い理由として、実験室で得られた光飽和値よりも双曲線の $I \rightarrow \infty$ のときの P_{∞} が大きいことが考えられる。本実験では、光飽和値として双曲線の傾きが事実上光飽和を示すような $0.03 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{hr/Klx}$ という時の光合成速度 $P_{\max}$ を選んだのであり、この $P_{\max}$ は実験室内で得られる光飽和

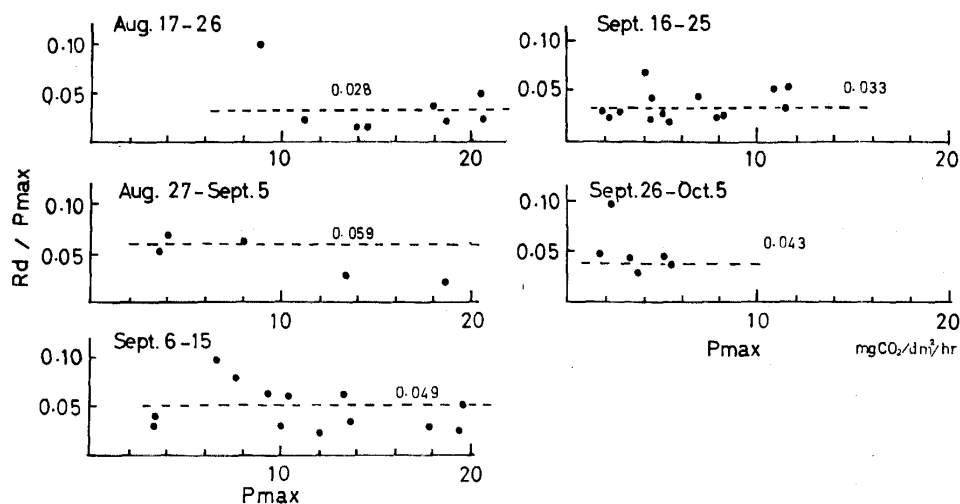


Fig. 10 Relationships between $P_{\max}$ and the ratio of the dark respiration to $P_{\max}$.

値にかなり近く、(7)式の $P_{\max}$ の値として強光下で実験的に得られた光飽和値を $P_{\max}$ として用いても實際上さしつかえないものと思われる。

さらに、本報で新たに提唱した光-光合成曲線の近似法を用いて、Akita et al.¹¹⁾ の水稻個葉で求めた光-光合成関係の実測値について検討したところ、2~3の例外を除いて、ほぼ光合成の光反応における相似性が認められ、この近似法の妥当性が確認された。

しかし、より簡単に光-光合成関係を得るため、(7)式の $P_{\max}$ として、実測の光合成速度の最大値 (50 Klx 付近) を用いた場合、上位葉においては近似値が実測値をわずかに下まわった。これはこの葉の $I_{\max}$ が 50 Klx よりも高かったことによる。

このように近似値が実測値を下まわることに對しては、次のような方法により改良できるであろう。すなわちまず活動中心葉について光-光合成の関係を求め、 α , β を決定する。次いで、実験室内で得られる最大の光強度を仮に $I_{\max}$ とし、(4)式からこの光強度における曲線の微係数 dP_g/dI を求め、曲線の傾きがこの値を示す時の光合成速度を、逆に $P_{\max}$ とする。以下各葉位葉について、光合成曲線上で、この dP_g/dI 値における光強度を $I_{\max}$ 、光合成速度を $P_{\max}$ とし、整理して α' , β' , γ を決定する。この結果、上位葉の $I_{\max}$ 付近の光強度下で、各葉位葉の光合成速度を各葉について1点測定しておくだけで、ほぼその個葉の光-光合成曲線を近似することができるであろう。

さて、いままでは双曲線にあてはめる関係上、みかけの光合成速度 P_{net} に暗呼吸速度 R_d を加えた光合成速度 P_g について論じてきた。そこで、光-光合成曲線を P_{net} で表わすため、 R_d と $P_{\max}$ との関係を調べた。その結果、fig. 10 に示されるように、 $R_d/P_{\max}$

比は生育時期により多少の変動はあるが、 $P_{\max}$ に関係なくほぼ一定であつた。換言すれば、暗呼吸速度は光合成の光飽和値にほぼ比例することが認められたのである。この比 ϵ' をとすると、 R_d は次式で示される。

$$R_d = \epsilon' P_{\max} \dots \dots \dots (8)$$

したがって、 P_{net} は (7) 式から (8) 式を差し引くことにより得られる。

R_d と $P_{\max}$ とが比例することは他の報告においても認められているが^{7,9,13)}、それらの結果と比較してみると、本実験で得られた $R_d/P_{\max}$ 比はやや小さく、また生育時期によつても多少変動している。この関係については、今後さらに環境要因との関連をも含めて検討して行く必要がある。

摘 要

水稻個体群の光合成に関するより正確な理論を組み立てることを目的として、集団状態で鉢栽培した材料を用いて、水稻個葉の光-光合成関係を測定し、これを表わす近似式について検討した。

1. 各葉位の個葉の光-光合成の関係は、 $P_g = I/(\alpha + \beta I)$ という双曲線によく近似された。この双曲線の係数 α , β は最小二乗法による直線回帰で求めることができる。

2. 光-光合成曲線の初期の傾き ($1/\alpha$) は、多少の変動はあるが、光飽和値 P_0 とは関係なく、ほぼ一定であつた。

3. 各個葉の光合成の光飽和値で無次元化した光-光合成曲線は、一本の曲線で近似することは困難であつた。

4. そこで、双曲線の傾きが $dP_g/dI = 0.03 \text{ mg CO}_2$

/dm²/hr/Klx となるような光合成速度を事実上の光飽和値 $P_{\max}$ とし、この時の光強度を $I_{\max}$ とすると、 $I_{\max}$ と $P_{\max}$ の間に直線関係がみられ、さらに各光合成曲線の光強度および光合成速度をそれぞれの葉の $I_{\max}$, $P_{\max}$ で無次元化した場合の光合成曲線は、分けつ期以降、一本の双曲線で統一的に表わされた。すなわち、各個葉の光合成の光反応において、 $P_{\max}$ に至るまでの光-光合成曲線の型は、どの葉も相似的事であることが認められた。

5. この光-光合成曲線の相似性を利用した近似式は、実測値とよく適合した。

引用文献

1. AKITA, S., Y. MURATA and A. MIYASAKA 1968. On light-photosynthesis curves of rice leaves. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* **37**: 680—684.
2. BJÖRKMAN, O. and P. HOLMGREN 1963. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotype from exposed and shaded habitats. *Physiol. Plant.*, **16**: 889—914.
3. BOYSEN-JENSEN, P. 1932. *Die Stoffproduktion der Pflanzen*. Jena, Berlin.
4. DUNCAN, W. G., R. S. LOOMIS, W. A. WILLIAMS and R. HAHAU 1967. A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia*, **38**: 181—205.
5. HESKETH, J. D. 1963. Limitations to photosynthesis responsible for differences among species. *Crop Sci.* **3**: 493—496.
6. HESKETH, J. D. and D. N. MOSS 1963. Variation in the response of photosynthesis to light. *Crop Sci.* **31**: 107—110.
7. HORIE T. and T. UDAGAWA 1971. Canopy photosynthesis of sunflower plants. —Its measurements and modeling—. *Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. A* **18**: 1—56.
8. 玖村敦彦 1968. 大豆の物質生産に関する研究. 第4報 葉の発育時における光条件がその光合成特性に及ぼす影響. *日作紀* **37**: 583—588.
9. ——— 1969. 大豆の物質生産に関する研究. 第5報 個体群の光合成系について. *日作紀* **38**: 74—90.
10. MONSI, M. und SAEKI, T. 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. Jour. Bot.* **14**: 22—52.
11. MONTEITH, J. L. 1965. Light distribution and photosynthesis in field crops. *Ann. Bot.* **29**: 17—37.
12. 村上 毅・武田友四郎 1973. 通気法による個葉の光合成速度測定法に関する研究. 第1報 桑葉の光合成速度と通気量, 炭酸ガス濃度落差および攪拌との関係について. *日作紀* **42**: 170—177.
13. 村田吉男 1961. 水稻の光合成とその栽培的意義に関する研究. *農技研報告* **D9**: 1—169.
14. 及川武久 1972. 物質生産と気象. *農業気象* **28**: 45—51.
15. OSMAN, A. M. 1971. Dry matter production of a wheat crop in relation to light interception and photosynthetic capacity of leaves. *Ann. Bot.* **35**: 1017—1035.
16. RABINOWITCH, E. I. 1951. *Photosynthesis and related processes*. Vol. II, Part I. Interscience Publishers. New York.
17. SAEKI, T. 1960. Interrelationships between leaf amount, light distribution and total photogynthesis in a plant community. *Bot. Mag. Tokyo* **73**: 55—63.
18. 内島善兵衛 1966. 群落光合成の半経験的評価法の一改良. *農業気象* **22**: 15—22.

An Improvement of Semiempirical Method for Estimating the Total Photosynthesis of the Crop Population

I. On light-photosynthesis curve of rice leaves

Tomoshiro TAKEDA and Masaharu YAJIMA
(Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka)

Summary

Until none, only one light-photosynthesis (gross) curve which was obtained at an upper, active leaf was adopted in many mathematical models for estimating the total photosynthesis in the plant population. But, it is well-known that the shape of the light curve in individual leaf constituting the canopy shows some variance according to leaf age.

Therefore, in order to improve the semiempirical theory for evaluating the total photosynthesis of rice population, some experiments were made on the shapes of the light curves of individual leaves of rice plants grown under artificial population.

Results were summarized as follows:

1. The rectangular hyperbola $P_g = I/(\alpha + \beta I)$ could be fitted satisfactorily to every result of photosynthesis (net photosynthesis plus respiration in the dark) in this experiment, over a wide range of radiation intensity I , by determining the parameters α and β with linear regression in each leaf.

2. Initial slope of the light curve ($1/\alpha$) was almost constant and independent to the light saturated value ($P_\infty = 1/\beta$) which changed according to leaf age.

3. It was difficult to express the rate of photosynthesis relative to the P_∞ of each leaf with one curve.

4. Then, we defined that the actual light saturating rate of photosynthesis ($P_{\max}$) was the point where the slope of the light curve was $0.03 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{hr/Klx}$ and named this light intensity, $I_{\max}$. It was found that the relationship between $I_{\max}$ and $P_{\max}$ was linear.

The standardized light curve which was expressed the values relative to $I_{\max}$ and $P_{\max}$ of each leaf could be approximated well with one curve of rectangular hyperbola from tillering stage to ripening stage.

In other words, the shapes of the light curves to $P_{\max}$ were similar in various leaves of rice stand.

5. Using this similarity, the simple method to obtain the light curve showed good fitness to the observed values of photosynthesis.