

群落光合成の半経験的評価法の改良

第2報 とくに水稻個体群植被内における光と個葉光合成の 光飽和値 P_{max} の分布について*

矢 島 正 晴**・武 田 友 四 郎

(九州大学農学部)

前報¹⁵⁾で報告したように、水稻個体群における葉群は、葉令、個葉光合成速度の光飽和値 P_{max} 、及び light-curve の型を異にした個葉から構成されており、より正確な群落光合成理論を展開して行くためには、単に葉群を活動中心葉均質と仮定するのみにとどまらず、植被内において、葉令を異にする葉の空間的配置及び P_{max} の分布をも考慮する必要があると思われる。

この植被内における P_{max} の分布について、水稻では内島¹⁷⁾が村田¹⁰⁾のデータから推定し、 P_{max} が積算葉面積指数 F の増加に対し直線的に減少すると仮定している。またヒマワリ群落において、Horie and Udagawa⁴⁾ は P_{max} と F との関係を求め、これを2次式で近似している報告はあるが、 P_{max} の植被内における分布に関する知見は極めて少ない。

そこで前報¹⁵⁾の材料を用いて、水稻個体群の葉群内における P_{max} の分布及び光の減衰を分げつ期から登熟期にかけて測定し、あわせて数学モデル¹⁷⁾による群落光合成量と Biomass 法による実測値との比較検討を行つた。

材料および方法

供試材料及び栽培方法は前報と同じである。1/5000 a ワグナーポットに移植し、栽植密度が20株/m²の模擬群落として育て、分げつ期の8月7日から登熟期の10月5日まで、10日間隔に全乾物重と LAI を調査した。試料採取した日から2~4日後に、模擬群落から平均的な数個体を取り出し、各葉位葉について平均4点の光-光合成関係を測定し、各葉位葉の P_{max} の平均値を求めた。次いで群落内から代表的な株を2つ選び、葉位別に層別刈取りを行ない、各葉位葉の各高さにおける葉面積の頻度分布を求めた。葉位別の刈取りは、刈取前にあらかじめ葉の裏の中肋に、同伸葉ごと色別にマジックインキで着色しておき、層別刈取りをし

た後、各高さごとに同伸葉を分けるという方法を用いた。群落内の光の減衰は CdS を感部とする群落照度計¹¹⁾を用いて測定した。実験期間中、ゴルチンスキー型日射計で全短波放射を測定し、多点記録計で連続記録して、日射量の1時間平均値ならびに日合計を求め、数学モデルによる群落光合成の数値計算に供した。

結果および考察

I. 植被内における各葉位葉の垂直分布とその経時変化

分げつ期から登熟期までの植被内における各葉位葉の垂直分布とその経時変化を fig. 1 に示した。これは従来の層別刈取法⁹⁾による同化器官の垂直構造を葉位別に分解したものであるが、各葉位葉の垂直分布の特徴及びその消長がよく示されている。

すなわち、節間伸長の緩慢な8月中旬などでは、上位葉と下位葉では空間を占める葉の垂直分布の差は比較的小さいが、節間伸長が著しくなる8月下旬以降になると、この差が大きくなつていつた。

なお、止葉は他の葉位葉に比べ、これの占める空間が狭く、生育が進むにつれて、この傾向は顕著となつた。これは穂へ同化産物が転流し、穂重が増加するとともに稈の上部がたわみ、止葉が水平葉化すること起因しているものと思われる。

次に、植被上面からの積算葉面積指数 F の垂直分布を fig. 2 に示した。これは群落内の高さ Z を草高 H に対する相対値 $(1-Z/H)$ で、また積算葉面積指数 F をその時の LAI に対する相対値で示したものであるが、両者の関係は3次式で近似でき、分げつ期から登熟期まで、生育時期の違いにもかかわらず、ほぼ一本の曲線で表わされた。これは植被内での葉の空間的配置のパターンが経時的にあまり大きな変化をしないことを意味している。この関係から、高さ Z の関数として表わされている諸量(たとえば CO_2 濃度、温・湿度、風速など)を積算葉面積指数 F の関数に変換でき、群落光合成に及ぼす各環境要因の影響を推定する際に利

* 昭和50年2月3日受理

第155回講演会(昭和48年)において発表

** 現在、農林省農事試験場

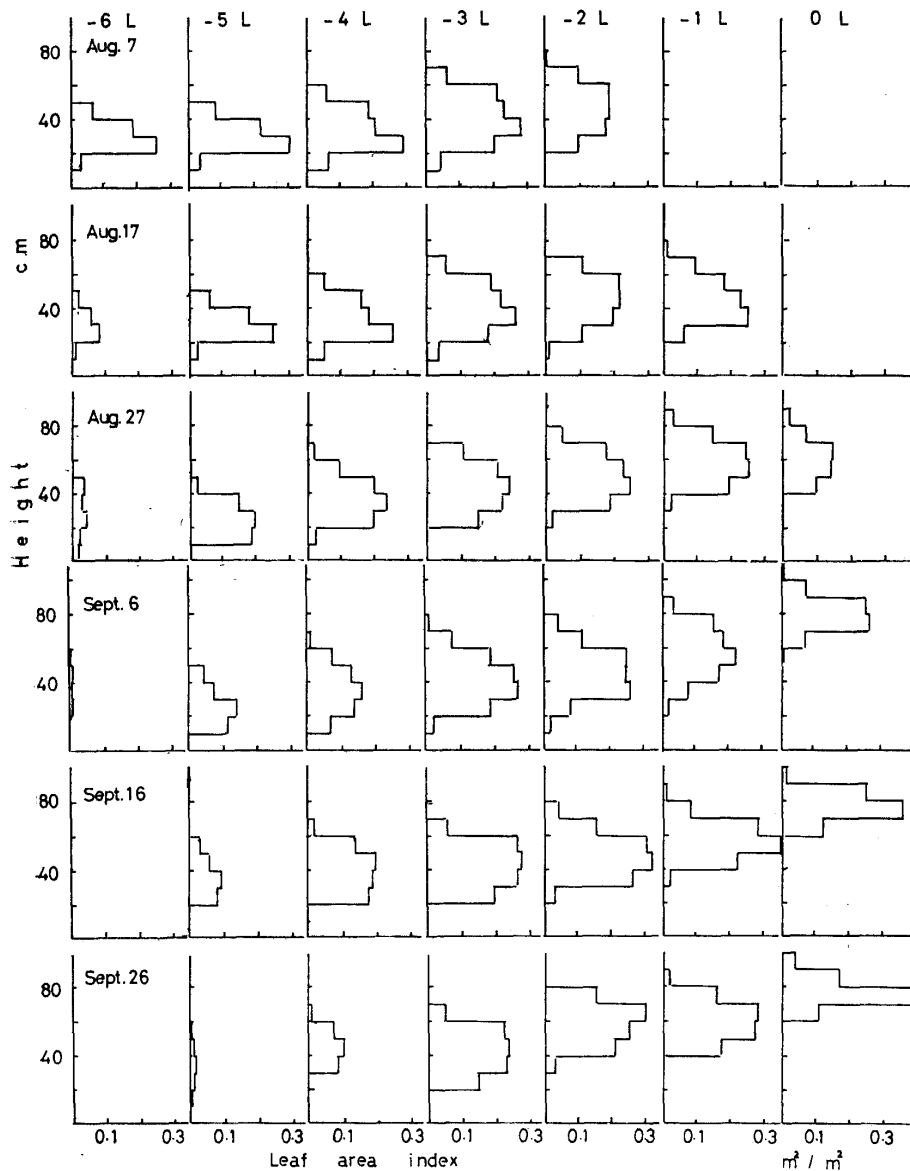


Fig. 1 Vertical distribution of each synchronously emerging leaf in the canopy (flag leaf is 0).

用することが可能となる。

II. 植被内における P_{max} の分布とその経時変化

P_{max} の植被内における垂直分布は、各葉層における各葉位の葉面積の頻度と P_{max} の値により決定されるが、これらの知見は極めて少ない。

そこで、葉位別にみた個葉光合成速度の光飽和値 $P_{max, j}$ の経時変化を table 1 に示した。 P_{max} の添字 j は止葉を 0 とした時の葉位を示す。多くの報告により明かなように^{1, 4, 10, 12, 15}、いずれの時期も、一般に葉令の若い葉ほど P_{max} が高く、葉令が進むにつれ低くなっている。

なお、本実験で得られた P_{max} は、かつて報告され

た値¹⁰⁾に近く、イネで最近報告されている値¹⁾よりも低い。これは農林 18 号という品種によるものか、鉢栽培によるものか、今後さらに検討を要する。

次に fig. 1 の結果を整理し、植被内の任意の層 (i) に存在する葉位 (j) の葉面積の存在頻度 L_{ij} を求めると、この層における平均的な光合成速度の光飽和値 $\bar{P}_{max, i}$ は次式により得られる。

$$\bar{P}_{max, i} = \sum_{j=1}^n P_{max, j} \times L_{ij} \quad (1)$$

(1) 式に従って、植被内各層における P_{max} の平均値を算出し、これを植被上面からの積算葉面積指数 F について整理したものが fig. 3 である。内島¹⁷⁾は水稻の群落光合成を評価する数学モデルの中で、光飽

Table 1 Time course of the light saturation value of gross photosynthesis ($P_{\max, j}$) of synchronously emerging leaf in each leaf position (j).
Suffix, j indicates the number of leaf position (flag leaf is 0).

number of leaf position (j)	light saturation value of gross photo synthesis, $P_{\max, j}$					
	Aug. 7—16	Aug. 17—26	Aug. 27—Sept. 6	Sept. 7—16	Sept. 17—26	Sept. 27—Oct. 5
	(mg $\text{CO}_2/\text{dm}^2/\text{hr}$)					
0			18.3	20.0	11.9	5.1
—1		19.5	21.8	13.5	7.8	5.4
—2	21.5	18.2	13.8	10.2	5.1	3.5
—3	11.6	14.4	8.5	7.4	4.4	2.4
—4	9.8	10.0	4.1	4.1	2.3	1.7
—5	7.0	5.7	3.7	1.5	1.0	1.0
—6	7.0	4.0	3.0	1.5		

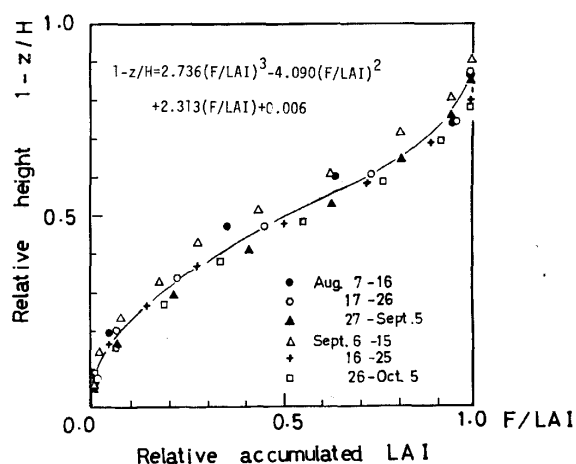


Fig. 2 Relationship between relative height ($1-z/H$) and relative accumulated LAI (F/LAI). H : canopy height, Z : height in the canopy.

和時における CO_2 拡散速度 D_c (cm^2/sec) と F との関係を、村田の結果¹⁰⁾を引用して、(2)式で示されるような直線関係にあると仮定した。

$$D_c(F) = D_{c,H} - b'F \quad (2)$$

ただし $P_{\infty} = C \cdot D_c$

ここで、 $D_{c,H}$: 植被上の個葉の光飽和時における CO_2 拡散速度 (cm^2/sec), b' : 植被内の D_c の減衰を特徴づける係数 (cm^2/sec), C : 葉の周辺の CO_2 濃度 ($\text{mg CO}_2/\text{cm}^3$ air), P_{∞} : 個葉の光合成速度の光飽和値 ($\text{mg CO}_2/\text{cm}^2 \cdot \text{sec}$).

本実験の場合、光合成速度の光飽和値 $P_{\max}$ ($\text{mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{hr}$) は CO_2 濃度 320 ppm におけるものとして表わしているが、内島が仮定した通り、群落葉層内で $P_{\max}$ は F に対し次式で示される様に、直線的

に減少することが実証された。

$$P_{\max}(F) = P_{\max,H} - bF \quad (3)$$

ここで、 $P_{\max,H}$: 植被上 ($F=0$) における $P_{\max}$, b : 植被内における $P_{\max}$ の分布を特徴づける係数。

出穂期 (9月6日) を過ぎると、 $P_{\max}(F)$ は全般に低くなり、 b の値も小さくなった。

一方、Horie and Udagawa⁴⁾ はヒマワリ群落における $P_{\max}$ と F との関係を次のような2次式で近似している。

$$P_m(F) = -\gamma(F-F_M)^2 + P_{mM} \quad (4)$$

ここで、 $P_m(F)$: F における光合成速度の光飽和値, P_{mM} : 植被内の P_m の最大値, F_M : P_{mM} が存在する所の F 値, γ : P_m の減少を特徴づける係数。

イネとヒマワリとの間にみられる植被内の $P_{\max}$ の分布のちがいは、(1) 新葉の展開時における群落内の空間的位置の差と、(2) 新葉の展開に伴う $P_{\max}$ の経時変化の差によるものと考えられる。すなわち、ヒマワリは葉の原基が群落最上部にあり、展開初期で $P_{\max}$ の小さい個葉が群落上部に存在するのに対し、イネの場合、葉の原基は群落下部にあり、新葉は葉鞘に包まれて伸長し、完全展開して群落上部に位置を占めた頃、 $P_{\max}$ は最も高い¹⁰⁾。このような違いが、両種の植被内の $P_{\max}$ の分布の差として反映されているものと考えられる。

III. 植被内における光の減衰とその経時変化

植被内における光強度は Monsi u. Saeki⁸⁾ により指数函数的に減少することが明らかにされた ((5)式)。

$$I = I_0 e^{-KF} \quad (5)$$

ここで I , I_0 : 葉層 F および植被上の光強度, K : 群落吸光係数。

一方、内島¹⁷⁾は、Budagovski (1964) がトウモロコシ植被内での観測資料から、植被内の光の減衰は指

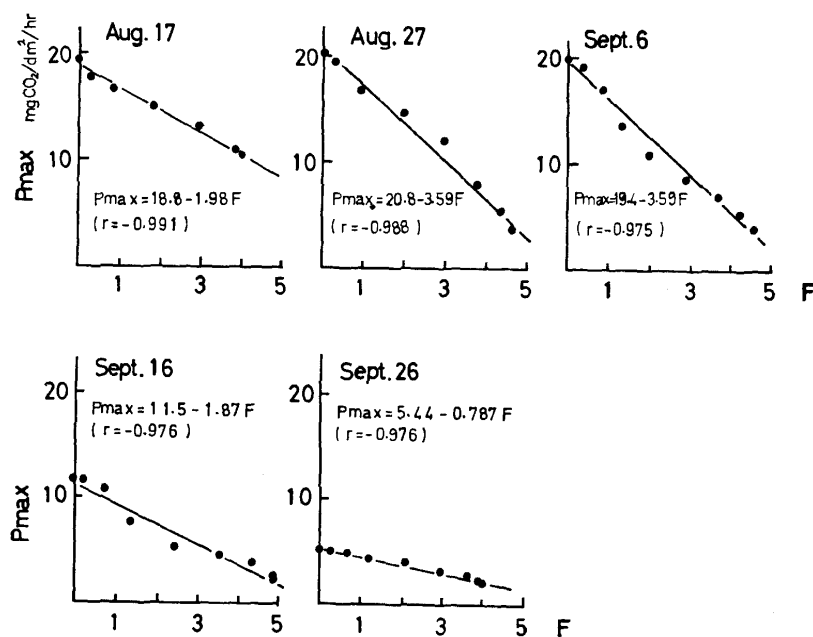


Fig. 3 Relation between P_{max} and accumulated LAI from the top of the canopy, F.

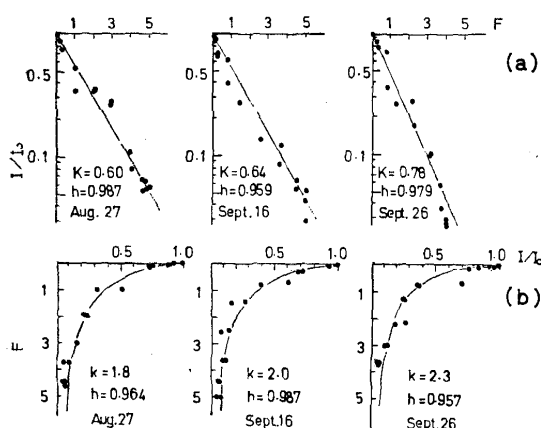


Fig. 4 Light attenuation in the canopy.

(a): in the case of exponential law ($I/I_0 = \exp(-KF)$), (b): in the case of reciprocal law ($I/I_0 = I/(1+kF)$).

数法則 ((5)式) よりも, 次の逆数法則に従うことを明らかにしたことを引用し, 彼のモデルにこの関係を取り入れている.

$$I = I_0 / (1 + kF) \quad (6)$$

ここで k は植被内の光の減衰を特徴づける経験定数.

また Monteith⁹⁾ は葉の透光率も考慮に入れて次式を提出している.

$$I = I_0 \{S + (1-S)\tau\}^F \quad (7)$$

ここで τ : 葉の透光率, S : 草型を示す指標で, 光が単位葉層を通過する時の日向面積の割合.

(5) 式の K と (7) 式の間には次のような関係がある.

$$K = \ln \{S + (1-S)\tau\}^{-1} \quad (8)$$

従つて, 群落内の葉の透光率 τ を一定と仮定すれば, (5) 式と (7) 式は本質的に同じものとなる. また広田ら³⁾ により, 実際の個葉の透光率の変異内では, 群落内の光の透過に及ぼす τ の効果は小さいことが明らかにされている.

他にも群落内の光の減衰モデルはいくつかあるが^{4, 5, 7, 16, 18)}, パラメータが多くなり, 実測するのが容易でないので, 本報では (5) 式と (6) 式の適合性を検討した (fig. 4). 群落内の光の透過は, 図中の相関指数 h 数が示す通り, どちらもよく近似され, 優劣はつけ難かつた.

また, 生育が進むにつれて, 特に登熟後期になると k 及び K の値が大きくなり, 群落内での光の透過が悪くなる傾向がみられた. 同一品種内でも K は栽植密度や生育時期により変化することが知られているが^{2, 13, 14)}, 本実験の場合, fig. 1 に示されるように, 登熟が進み穂重が増加するに伴い, 稈の上部がたわみ, 上位葉の空間的配置が変化して K の値が変つたものと思われる.

IV. 数学モデルによる群落光合成の理論値と Biomass 法による乾物生産の実測値の比較

群落光合成の数値計算に先だち, まず植被上で測定

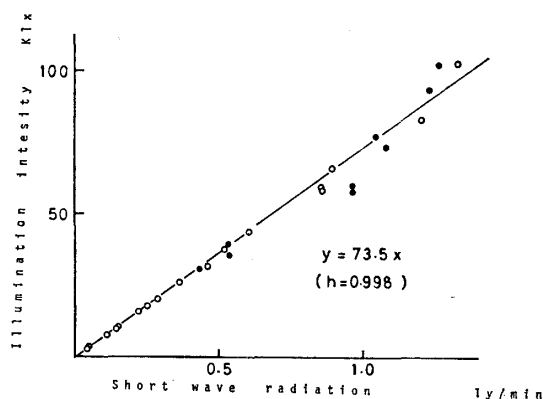


Fig. 5 Relationship between short wave radiation and illumination intensity.

• : solar radiation observed when sun altitude is above 70°.
○ : incandescent light passed through the water filter of 10 cm depth.

した全短波放射量 (ly/min) を、個葉の光一光合成関係を求めた際の光強度の表示法 (klx) に換算する必要がある。この全短波放射と水平照度の関係について、太陽高度が 70° 以上の時に観測した両者の関係と、約 10 cm の厚さの熱線吸収水槽を通過した後の白熱ランプ光について調べた結果を fig. 5 に示した。太陽高度を 70° 以上としたのは、照度計の角特性が悪く、光の入射角が 20° を越えると余弦則から大きくはずれるためである。太陽光と白熱ランプ光とで、光の波長特性がちがうにもかかわらず、両者はほぼ同一直線で表わされた。この結果は窪田ら⁶⁾により観測された関係にはほぼ近い。そこで fig. 5 の関係を用いて、全短波放射 (ly/min) を照度 (klx) に換算した。

群落光合成を評価する数学モデルとして、植被内における P_{max} の分布も考慮している内島の式¹⁷⁾を用いた。ただし、個葉の光一光合成関係は前報¹⁴⁾で新たに

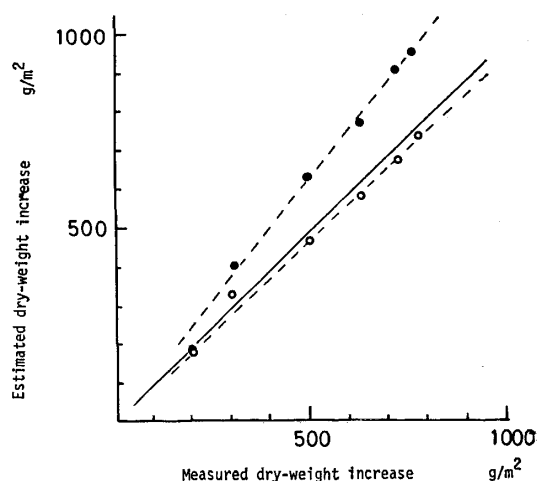


Fig. 6 Relationship between the accumulative estimated and measured dry-weight increases in the rice population. Open circles are the results obtained by Uchijima's model and black circles are the results when the light curve of an upper active leaf was used in the model.

提唱した式を用いた。

計算は九州大学大型計算機センター (FACOM 230-60) で行ない、内島の式による群落光合成速度は数値的に積分して求めた。内島のモデルは任意の光強度における群落光合成速度が得られるものなので、入力として実験期間中の全短波放射を 1 時間平均値として入れ、1 時間毎の群落光合成量を積算して、群落光合成量の理論値を得た。LAI の経時変化については、LAI の実測値にもとづき、時間に対して直線的に増減するものと仮定し、1 時間ごとに変化させた。数値計算に用いたパラメータを table 2 に示した。群落光合成の数値計算にあたり、これらのパラメーターは実

Table 2 Parameters used in the Uchijima's semiempirical model for evaluating the total photosynthesis of the rice plant population.

Parameters	Time of day						
	Aug.			Sept.			Oct.
	7	17	27	5	15	25	5
Light attenuation coefficient in the reciprocal model : k	1.8	1.8	1.8	1.9	2.0	2.3	
Light saturated value of photosynthesis at the top of the canopy (mg CO ₂ /dm ² /hr) : $P_{max, H}$	18.8	18.8	20.8	19.4	11.5	5.4	
Vertical gradient of P_{max} in the canopy (mg CO ₂ /dm ² /hr) : b	1.98	1.93	3.59	3.59	1.87	0.79	
Ratio of dark respiration to P_{max} : ϵ	0.028	0.028	0.033	0.059	0.043	0.049	
Growth rate of LAI (m ² /m ² /hr)	1.42 × 10 ⁻³	2.54 × 10 ⁻³	-0.38 × 10 ⁻³	1.46 × 10 ⁻³	-4.17 × 10 ⁻³	-1.38 × 10 ⁻³	

測値にもとづき10日ごとに変えた。

8月7日からの水稻個体群の現存量の実測値と数値計算による理論値の関係を fig. 6 に示したが、内島のモデルによる群落光合成量の理論値は乾物生産の実測値とよく一致した。

しかし、植被内の P_{max} の分布を考慮せず、葉群が活動中心葉均一と仮定した場合の理論値は、実測値に比べかなり過大評価する結果となった。このことは、内島も指摘するように、今後作物群落における生産生態学を進める上で、植被内の個葉の光合成機能の高度分布とその経時変化を考慮して行く必要性を暗示していると思われる。

本報告では単にパラメータを実測値にもとづき10日毎に変え、LAI も経時的に増減させて光合成量の実測値と理論値の一致をみたのであるが、今後の方向として、より生物的要素をモデルに加味し、単純に時間の関数として表わしていたパラメータをより理論的なものとする必要があろう。また、今回の実測値と理論値の一致が必然的なものなのか、偶然の帰結なのか、モデルによる群落光合成曲線と大型同化箱法によるそれとの比較検討も必要であろう。

摘 要

前報の材料を用いて、分げつ期から登熟期にかけ、水稻植被内における光の減衰と、個葉光合成速度の光飽和値 P_{max} の分布を求めた。同時に植被内における P_{max} の分布も考慮した内島の式により、数値計算による群落光合成量の理論値と実測値との比較を行ない、次の結果を得た。

1. 植被内の光の減衰は、指数法則、 $I = I_0 e^{-KF}$ 、及び逆数法則、 $I = I_0 / (1 + kF)$ 、のいずれを用いても、よく近似できた。また生育が進むにつれ、群落内での光の透過が悪くなる傾向がみられた。

2. 植被内において、 P_{max} と植被上面からの積算葉面積指数 F との間には直線関係がみられ、 P_{max} は F の増加につれ直線的に減少した。また出穂期以降、 P_{max} は小さくなると同時に、減衰の傾きも小さくなった。

3. 内島(1966)の式を修正した群落光合成量の理論値と実測値はほぼ一致した。しかし、群落を活動中心葉均一と仮定した時の理論値は、実測値に比べかなり過大評価する結果となった。

引 用 文 献

1. AKITA, S., Y. MURATA and A. MIYASAKA 1968.

On light-photosynthesis curve of rice leaves. Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 37: 680—684.

2. 林 健一 1972. 水稻品種の日射エネルギー利用効率に関する研究. 農技研報 D 27: 1—67.
3. 広田 修・秋山 侃・武田友四郎・松井 健・相賀一郎 1974. トウモロコシ個体群における吸光係数の構成要素としての単葉の光透過率と草型の検討. 日作紀 43: 283—288.
4. HORIE, T. and T. UDAGAWA 1971. Canopy photosynthesis of sunflower plants. — Its measurements and modeling — Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. A 18: 1—56.
5. 伊藤綾子 1969. 水稻群落の葉群の構造と直達光の透入について. 日作紀 38: 355—362.
6. 窪田文武・梶 和一・鎌田悦男 1972. 牧草の乾物生産. 第7報 乾物生産の推定式(乾物生産式)の適合性および活用法の検討. 日草誌 18: 292—298.
7. 黒岩澄雄・門司正三 1963. 植物群落における光要因と光合成の理論的解析(1)——葉層構造と直達光・散光および自然光との関係——農業気象 18: 143—151.
8. MONSI, M. and T. SAEKI 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. J. Bot. 14: 22—52.
9. MONTEITH, J. L. 1965. Light distribution and photosynthesis in field crops. Ann. Bot. 29: 17—37.
10. 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 D 9: 1—169.
11. 西村修一・大久保忠且・星野正生 1965. 硫化カドミウム光導電体による作物群落内相対照度の測定法. 日作紀 34: 192—196.
12. 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.
13. PEARCE, R. B., R. H. BROWN, and R. E. BLASER 1967. Net photosynthesis of barley seedling as influenced by leaf area index. Crop Sci. 7: 545—546.
14. 武田友四郎・秋山 侃 1973. トウモロコシの物質生産に関する研究 第2報 密植栽培が幼植物の物質生産に及ぼす影響について. 日作紀 42:

- 302—306.
15. 武田友四郎・矢島正晴 1975. 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方. 日作紀 **44**: 343—349.
 16. 宇田川武俊・伊藤綾子・内島善兵衛 1974. 作物群落の計量植物学的研究 第3報 水稻群落内の光環境. 日作紀 **43**: 180—195.
 17. 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.
 18. 内島善兵衛・宇田川武俊・堀江 武・小林勝次 1968. 作物群落内におけるエネルギーとガスの交換に関する研究 (4)——トウモロコシ群落内への直達光の透入と葉面光強度——農業気象 **24**: 141—151.

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

II. On light attenuation and vertical distribution of $P_{\max}$ in rice plant population

Masaharu YAJIMA and Tomoshiro TAKEDA

(Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka)

Summary

The profiles of light intensity and light saturated value of photosynthesis, $P_{\max}$, in the rice canopy were observed from tillering stage to ripening stage.

Using the parameters obtained from the observation, the theoretical values of dry matter production estimated by the semiempirical model were compared with the values obtained by biomass method.

Results were summarized as follows:

1. Light attenuation in the canopy was approximated well using either exponential law ($I = I_0 e^{-kF}$) or reciprocal law ($I = I_0 / (1 + kF)$). Light attenuation coefficient k became larger with growth stage.

2. $P_{\max}$ decreased with accumulated LAI, F increasing and linear relation was found between $P_{\max}$ and F . $P_{\max}$ at the top of the canopy ($P_{\max, H}$) and vertical gradient of $P_{\max}$ in the canopy became smaller after the heading stage.

3. Using the Uchijima's model for estimating the total photosynthesis and dry matter production of rice stand, we found that the theoretical values almost coincided with the values obtained by biomass method.

But, assumed that the foliage was constructed with upper active leaves, the theoretical dry matter production was considerably overestimated.