九州大学学術情報リポジトリ
Kyushu University Institutional Repository

作物の群落構造と物質生産 : 受光およびCO_2拡散 : Ⅳ.葉の傾き,サイズおよび葉面積密度の垂直分布が群落光合成に及ぼす影響

広田, 修
九州大学農学部栽培学教室

武田, 友四郎
九州大学農学部栽培学教室

https://doi.org/10.15017/22257

出版情報：九州大學農學部學藝雜誌. 42 (3/4), pp.125-136, 1988-03. 九州大學農學部
バージョン：
権利関係：

KYUSHU UNIVERSITY

九大農学芸誌 (Sci. Bull. Fac. Agr., Kyushu Univ.)
第42巻 43・44 125-136 (1988)

作物の群落構造と物質生産—受光および CO_2 拡散—
Ⅳ. 葉の傾き，サイズおよび葉面積密度の垂直分布が群落光合成に及ぼす影響

広田　修・武田　友四郎
九州大学農学部栽培学教室
(1987年11月27日　受理)

Relationship between Canopy Architecture and Crop Production with Reference to Light and CO_2 Environments
Ⅳ. Effect of the Leaf Inclination, Size and Vertical Distribution on Foliage Photosynthesis

Osamu Hirota and Tomoshiro Takeda
Laboratory of Crop Husbandry, Faculty of Agriculture,
Kyushu University 46-06, Fukuoka 812

緒　　言

先に著者らは，熱収支法を用いて水稲と大豆個体群について群落光合成の推定を試み，群落構造と CO_2 拡散係数の構成要素との関係などを議論した〔広田・武田 (1987)〕．本報では CO_2 拡散に関与する群落の構造（葉の傾き，葉のサイズおよび葉面積の垂直分布）が群落光合成に及ぼす影響をシミュレーションによつて明らかにする．

材料および方法

1. シミュレーションに用いた個葉光合成

葉内への CO_2 の取り込みを電気抵抗のアナロジーで説明した Gaastra (1959) のモデルにしたがえば，全抵抗は葉面境界層抵抗，気孔抵抗および葉肉抵抗（残渣抵抗）によつて構成されている．これらのうち，葉面境界層抵抗 r_a は風速に支配されるので，植被内の風速と密接に関係している群落構造と直接のつながりがある．また，r_a は葉の大きさと関係がある．

ここでは，まず葉面境界層抵抗と風速および葉の大きさとの関係を述べる．また，気孔抵抗と葉肉抵抗は土壌水分が適切であれば，おもに光条件に支配される．自然条件下では，風速と光強度は任意に変化しているが，実験室では両者の簡単な組み合わせのもとでのみ光合成の測定を行つている．したがつて，まず風速と葉の大きさに支配される葉面境界層抵抗 r_a について述べ，つぎに実験室で得た光—光合成曲線をもとに，風速と光強度が同時に変化したときの個葉の光合成を導く方法について述べる．

（i）葉面境界層抵抗

葉面境界層抵抗の算出に必要なデータは以下の方法で求めた．

ロ紙で作つた模擬葉を同化箱に入れ，一部を外部に出して水溜につけた．同化箱にはファンをとりつけ，ファンの回転数を変えて風速を変化させた．同化箱に流す流量，入口と出口の湿度，ロ紙の温度および同化箱内の温・湿度の測定をおこなつた．湿度は絶対湿度計（芝浦電子，SM-310）で測定し，ロ紙温度は直径0.1 mm の銅—コンスタンタン熱電対で測定した．測定に用いた模擬葉は，細葉を模した巾 1 cm，長さ 9 cm の矩形のものと丸葉を模した直径 9 cm の円盤状のものである．

水蒸気に対する模擬葉の境界層抵抗はつぎに示すように，ロ紙からの蒸発速度とロ紙面の飽差から求めた．

$$E = \frac{([H_2O]_{co} - [H_2O]_{ci})V}{2A} \quad \cdots\cdots(1)$$

ただし，E，水の蒸発速度 $gH_2O/cm^2\,sec$；$[H_2O]_{co}$，$[H_2O]_{ci}$，それぞれ同化箱の出口と入口の空気湿度，gH_2O/cm^3；V，空気流量 cm^3/sec；A，面積 cm^2

$$r_a = \frac{[H_2O]_L - [H_2O]_{CO}}{E} \quad \cdots\cdots(2)$$

ただし，r_a，水蒸気に対する模擬葉の片面の境界層抵抗，sec/cm；$[H_2O]_L$，モデル葉の蒸発面における湿度，gH_2O/cm^3

模擬葉の水蒸気に対する境界層抵抗と風速との間には，Fig. 1 に示すように，

$$r_a = CU^{-1/2} \quad \cdots\cdots(3)$$

ただし，C，定数；U，風速 cm/sec

の関係がある．したがつて，CO_2 に対する境界層抵抗は，分子拡散係数を考慮して，

$$r_a' = 1.68CU^{-1/2} \quad \cdots\cdots(4)$$

ただし，r_a'，CO_2 に対する境界層抵抗，sec/cm

となる．定数 C と葉の大きさ（巾）W との関係を堀江（1981）の測定例を含めて Fig. 2 に示すと，

$$C = 0.384W + 1.356 \quad \cdots\cdots(5)$$

の関係がみられた．(4) 式と (5) 式から，CO_2 に対する境界層抵抗 r_a' は，

$$r_a' = 1.68(0.384W + 1.356)U^{-1/2} \quad \cdots\cdots(6)$$

のようになる．(6)式を用いて，任意の葉の大きさ（巾）と風速の組み合わせのもとで葉面境界層抵抗を求めることができる．

（ii）個葉光合成速度

圃場条件下では光強度および風速は自由に変化している．したがつて，個葉光合成を用いて群落光合成をシミュレートするには，光強度と風速が独立に変化したばあいの個葉光合成速度が求められなければならない．本研究では，個葉光合成は同化箱内の風速を 100 cm/sec に固定して，光条件を変化させて測定している．このようにして得られた光―光合成曲線を用いて，光強度と風速が任意に変化したばあいの個葉光合成速度を以下のようにして求めた．

粗光合成速度と純光合成速度および呼吸速度との関係は (7) 式で，

$$P_{gL} = P_{nL} + R_L \quad \cdots\cdots(7)$$

ただし，P_{gL}，個葉の粗光合成速度 $gCO_2/cm^2\,sec$；P_{nL}，個葉の純光合成速度 $gCO_2/cm^2\,sec$；R_L，個葉の呼吸速度 $gCO_2/cm^2\,sec$

示される．粗光合成速度と光強度との間には (8) 式の

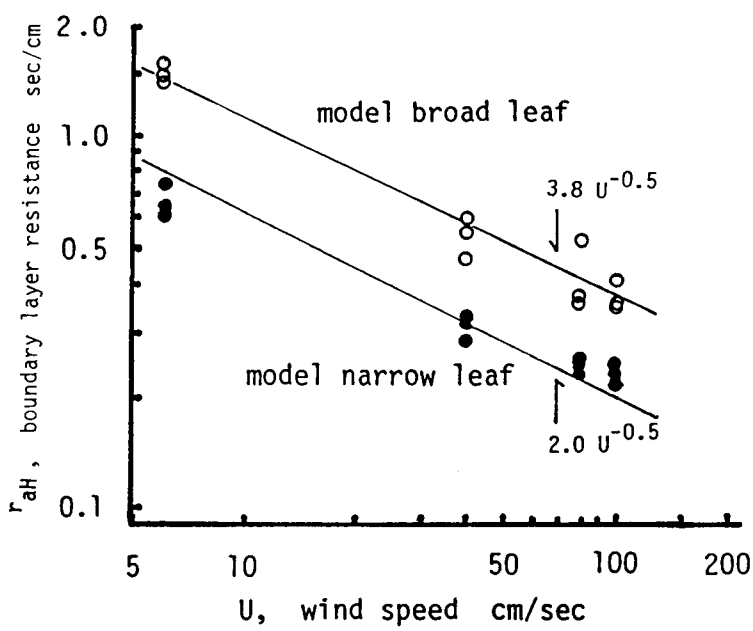

Fig. 1. Effect of wind speed diffusion on water vapour transfer at the boundary layer on model narrow and broad leaves. The size of model narrow leaf is 1.0 cm in width and 18 cm^2 in area and these of broad leaf 9 cm and 63.6 cm^2, respectively. The model leaves are placed horizontally in a chamber with midrib perpendicular to wind.

関係が成り立つことが知られている．

$$P_{gL}=\frac{bI}{1+aI} \quad \cdots\cdots(8)$$

ただし，a，b，定数で単位はそれぞれ，cm^2 sec/cal(PhAR)，gCO_2/cal(PhAR)；I，光強度 cal(PhAR)/cm^2 sec

一方，Gaastra (1959) によると，光合成速度と CO_2 濃度の関係は，(9) 式で表わされている．

$$P_{nL}=\frac{[CO_2]_{CO}}{(1/2)r'_{a100}+(1/2)r'_S+r_M} \quad \cdots\cdots(9)$$

ただし，$[CO_2]_{CO}$，チャンバー内の CO_2 濃度 gCO_2/cm^3；r'_{a100}，風速 100 cm/sec における葉面境界層抵抗 sec/cm；r'_S，r'_M，それぞれ気孔抵抗，葉肉抵抗 sec/cm

ここでの主題は (7)，(8) および (9) 式を用いて，光強度と CO_2 濃度が同時に変化したばあいの個葉光合成速度を導くことにある．

まず，(8) 式の係数 a，b を導くために，(7) 式において呼吸速度 R_L を決定する．一般に呼吸速度は光合成速度に比例する部分と乾物重に比例する部分から成り立つており，この関係は (10) 式で表わされている（広田・武田，1978：McCree, 1970, 1974；Thornley, 1970）．

$$R'_P=(1-Y_G)P'_{gP}+mY_GW_{cP} \quad \cdots\cdots(10)$$

ただし，R'_P，個体の一日当りの呼吸量 gCO_2/plant day；Y_G，乾物生産効率(Thornley, 1970)；P'_{gP}，個体の一日当りの粗同化量 gCO_2/plant day；m，一日当りの維持呼吸係数 1/day；W_{cP}，個体あたりの乾物の CO_2 当量 gCO_2/plant

(10) 式では一日あたりの呼吸速度が求められているので，日長を 12 時間とし昼夜間ともに呼吸量を同じとすると，個体あたり単位時間あたりの呼吸速度は (10)′ 式で表わされる．

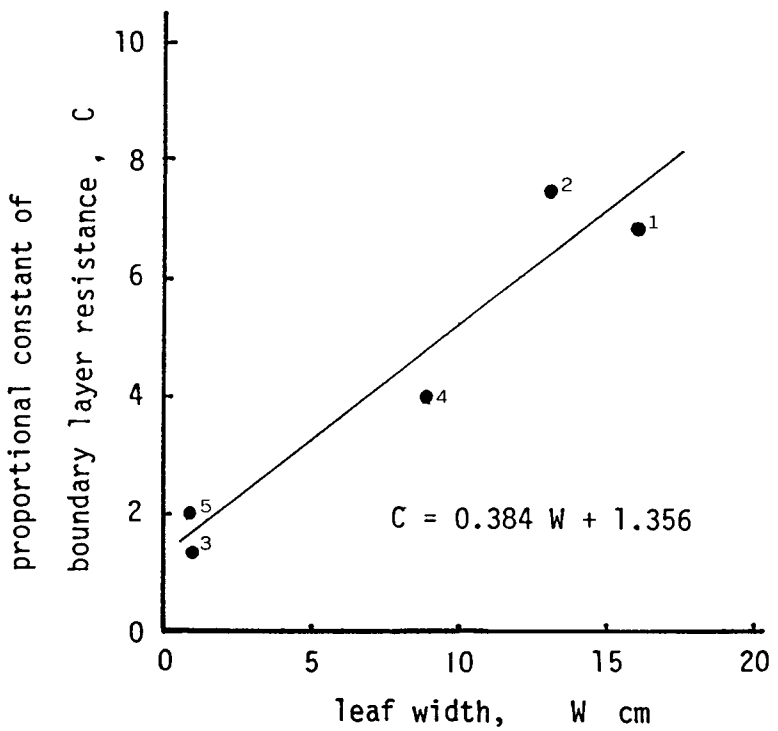

Fig. 2. Relationship between a leaf width and proportional constant of boundary layer resistance in Eq. 3.

1. model leaf of sunflower
2. 〃 cucumber
3. 〃 rice

} from Horie (1981)

4. broad leaf
5. narrow leaf

} from Fig. 1

$$R_P = \frac{1-Y_G}{2}P_{gP} + \frac{m}{T}Y_G W_{cP} \quad \cdots\cdots(10)'$$

ただし，R_P，個体あたり単位時間あたりの呼吸速度，$gCO_2/cm^2\,sec$；P_{gP}，個体あたり単位時間あたりの粗光合成速度，$gCO_2/cm^2\,sec$；T，一日あたりの秒数，sec

ここで，個体あたりの葉面積を A_P とすれば，(10)′式は，

$$R_P = \frac{1-Y_G}{2}P_{gL}A_P + \frac{m}{T}Y_G W_{cP} \quad \cdots\cdots(11)$$

ただし，A_P，個体あたりの葉面積，cm^2

となる．また，生育中期における葉身部と非同化部の呼吸量はほぼ等しいと考えられるので（広田・武田，1978），葉身部の呼吸は全体の呼吸量 R_P の 1/2 になる．また，同時期の葉身部乾物重は全乾物重の 1/3 とみなすことができる（広田・武田，1978）．これらのことを考慮すると，単位葉面積あたり単位時間あたりの呼吸速度 R_L は（11）式より，（12）式が得られる．

$$R_L = \frac{1}{A_P}\frac{R_P}{2} = \frac{1}{4}(1-Y_G)P_{gL} + \frac{3m}{2T}Y_G\frac{W_{cL}}{A_P} \quad \cdots\cdots(12)$$

ただし，R_L，単位葉面積あたり単位時間あたりの呼吸速度，$gCO_2/cm^2\,sec$；W_{cL}，葉身の CO_2 当量，$gCO_2/leaf$

ここで，(12) 式における W_{cL}/A_P は単位葉面積あたりの CO_2 当量である．

さて，粗光合成速度 P_{gL} は（7）式と（12）式より個葉光合成の実測値を用いて，

$$P_{gL} = \left(4P_{nL} + 6\frac{m}{T}Y_G\frac{W_{cL}}{A_P}\right)/(3+Y_G) \quad \cdots\cdots(13)$$

で与えられる．ここで得られた P_{gL} を用いて（8）式における係数 a および b は決定することができるので，純光合成速度 P_{nL} は（8）と（13）式より導かれる〔(14) 式〕．

$$P_{nL} = \frac{bI}{1+aI}\frac{3+Y_G}{4} - \frac{3m}{2T}Y_G\frac{W_{cL}}{A_P} \quad \cdots\cdots(14)$$

ここで，簡単のため，

$$J = \frac{3+Y_G}{4},\ K = \frac{3m}{2T}Y_G\frac{W_{cL}}{A_P} \quad \cdots\cdots(A)$$

とすると，(14) 式は (14)′式で表わされる．

$$P_{nL} = \frac{bI}{1+aI}J - K \quad \cdots\cdots(14)'$$

さて，ここで (9) と (14)′式から，同化箱を用いて測定したばあいの気孔抵抗と葉肉抵抗の和は，チャンバー内の CO_2 濃度と光強度によって（15）式で示される．

$$\frac{1}{2}r_S' + r_M = [CO_2]_{co}\Big/\left(\frac{bI}{1+aI}J - K\right) - \frac{1}{2}r_{a100}' \quad \cdots\cdots(15)$$

したがって，植被内の CO_2 濃度を $[CO_2]_a$ とすると，そこでの個葉光合成速度は，

$$P_{nL} = \frac{[CO_2]_a}{1/2(r_a'+r_S')+r_M} = \frac{[CO_2]_a}{\frac{1}{2}r_a' + [CO_2]_{co}\Big/\left(\frac{bI}{1+aI}J-K\right) - \frac{1}{2}r_{a100}'} \quad \cdots\cdots(16)$$

で表わされる．

ここで，(16) 式におけるパラメータを求める．a，b は（13）式で求めた粗光合成より（8）式で求めることができる．(13) 式の計算に用いた m，Y_G は水稲と大豆のデータ（広田・武田，1978）を参考にして，

$m = 0.006/day$，$Y_G = 0.75$

とした．また，K の計算に必要な単位葉面積あたりの CO_2 当量 W_{cL}/A は，単位葉面積あたりの乾物重を 0.004 g(D.W)/cm^2，乾物の CO_2 換算率を 1/0.62 gCO_2/g(D.W) (Watanabe, 1975) として計算し，6.45 $\times 10^{-3}$ gCO_2/cm^2 とした．なお，(16)式における r_{a100}' は同化箱で光合成を測定した際の葉面境界層抵抗であり，これは (6)式で個葉光合成測定時の風速 U(= 100 cm) とその葉の巾 W を代入して求められるものである．r_a' は植被内の風速が与えられると同様に求められる．群落光合成のシミュレーションは C_3 植物として大豆（玉錦），C_4 植物としてグレインソルガム（Plainsman，長稈系統）の個葉光合成を用いた (Fig. 3, 4)．両作物の（16）式における定数は，大豆は a= 547 cm^2 sec/cal(PhAR)，$b = 0.441 \times 10^{-4}$ gCO_2/cal(PhAR) であり，グレインソルガムは a=33.8，b= 0.235×10^{-4} である．

2.　群落光合成のシミュレーション

ここでは葉面積の垂直分布，葉の傾斜および葉の巾が群落光合成に及ぼす影響について述べる．まず，1. で得られた個葉光合成を使つて群落光合成をシミュレートする方法を述べる．次に本報の主題である群落の構成要素と群落光合成の関係を述べる．最初に葉面積の垂直分布の違いが群落光合成に及ぼす影響を調べる．次に葉の傾斜角と葉幅の簡単な組み合わせを作り，これらが群落光合成におよぼす影響を調べる．特に，

葉の傾斜角は受光との関係もあるので，このことも同時に議論する．

（i）群落光合成のシミュレーションの方法

群落光合成のシミュレーションは以下で述べる「ねらい打ち法」(内島，1962)を用いた．ねらい打ち法とは次のような方法である．まず，植被上に基準高度を設け，その高さの CO_2 濃度をきめ，ここを CO_2 の湧源とする．つぎに，地面からの CO_2 放出と，地表面の CO_2 濃度を初期値（任意）として与え，層ごとの光合成速度，呼吸速度および CO_2 拡散係数を考慮して，植被内を順次上層に向つて CO_2 フラックスおよび CO_2 濃度を計算して行き，最後に，初めに設定した基準高度における CO_2 濃度を計算する．このときの値と最初に設定した基準高度の CO_2 濃度のあいだに一定以上の開きがあると，この開きを情報として地表面における CO_2 濃度を修正して，再び上記の計算を繰返し，最終的には基準高度における計算で求めた CO_2 濃度と最初に設定した値をある誤差の範囲で一致させる．以下で，Fig. 5 に従つて順を追つて説明する．まず，基準高度 CH(=10 m) の CO_2 濃度 C_{CH} を 0.650×10^{-6} gCO_2/cm^3(=320 ppm) として，この層を CO_2 湧源として設定した．つぎに植被を適当な層に分け，最下層の CO_2 濃度 $CO_2(1)(=CO_{2S})$ と地面からの CO_2 放出速度 P_S を境界条件として設定する．ここでは最下層の CO_2 濃度の初期値として $CO_{2S}=C_{CH}$ とした．最下層の CO_2 濃度と CO_2 フラックスの関係は，

$$\left.\begin{aligned} CO_2(1) &= CO_{2S} \\ P_f(1) &= P_{S30}Q_{10S}^{(t_S-30)/10} \end{aligned}\right\} \quad \cdots\cdots(17)$$

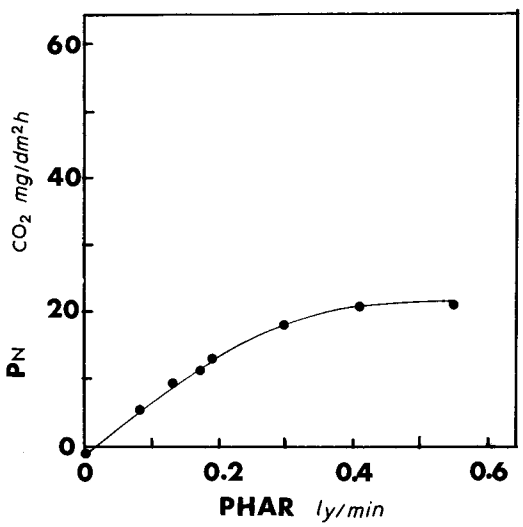

Fig. 3. Net photosynthesis of soybean leaf (var. Tamanishiki).

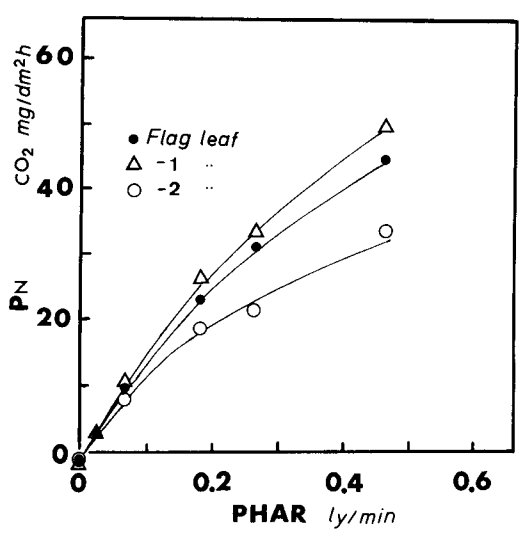

Fig. 4. Net photosynthesis of grain sorghum leaf (var. Plainsman, tall type).

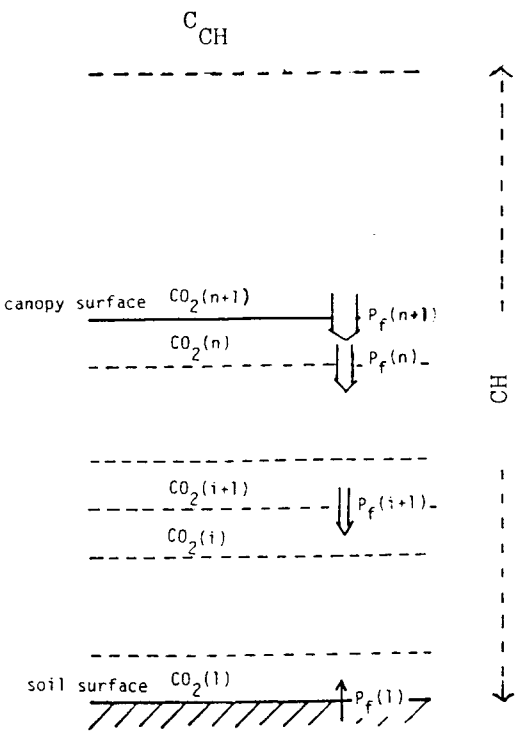

Fig. 5. Schematic illustration for the numerical simulation of CO_2 concentration and flux in the canopy.

ただし，P_{s30}，30°C における地面からの CO_2 放出速度，0.8×10^{-8} gCO_2/cm^2sec；Q_{10s}，P_s の温度係数，3.0；t_s，地面温度，°C

で表わされる．

つぎに，群落の i 層と i+1 層での CO_2 濃度 ($CO_2(i)$, $CO_2(i+1)$) と CO_2 フラックス ($P_f(i)$, $P_f(i+1)$) の関係は層の厚みを dZcm とすれば，内島・井上(1970) に従つて (18) 式，

$$\left.\begin{aligned} CO_2(i+1) &= CO_2(i)-P_f(i)/D(i)\cdot dz \\ P_f(i+1) &= P_f(i)+R_c(i)-P_{gc}(i) \end{aligned}\right\} \cdots(18)$$

ただし，$D(i)$，拡散係数 cm^2/sec；$R_c(i)$，呼吸速度 gCO_2/cm^2 sec；$P_{gc}(i)$，粗光合成による CO_2 フラックス gCO_2/cm^2 sec

で表わされる．ここで，拡散係数 $D(i)$ が与えられなければならないが，これは後に説明する．

呼吸速度 $R_c(i)$ は乾物重に比例する部分と光合成に比例する部分に分けて，比例定数をそれぞれ r_1 と r_2 とすると (19) 式で，

$$R_c(i) = r_1 Q_{10P}{}^{(t_c-30)/10} DMW(i)dz + r_2 P_{gc}(i) \cdots\cdots(19)$$

ただし，Q_{10P}，呼吸の温度係数；t_c，植被内の温度，°C；$DMW(i)$，乾物の CO_2 当量 g/cm^3

表わされる．ここで，定数 r_1 と r_2 は便宜的に水稲のデータ（広田・武田，1978）を用いた．乾物量に比例する呼吸係数 r_1 は秒単位に換算した ($r_1=0.006/(86400\times0.62)gCO_2/g(D.W)sec$)．また，光合成速度に比例する呼吸係数 r_2 は通常は一日当りの光合成量と呼吸量の関係から求められているので，ここでは昼夜間の呼吸量が等しいとして $r_2=0.25/2$ とした．

葉層 i の粗光合成速度 $P_{gc}(i)$ は個葉光合成速度とその層における葉面積から，

$$P_{gc}(i) = P_{gL} LAD(i)dz \cdots\cdots(20)$$

ただし，P_{gL} 個葉光合成速度〔(8)式〕gCO_2/cm^2 sec；$LAD(i)$，葉面積密度，cm^2/cm^3；dz，層の厚さ cm

となる．ここで，i 層における P_{gL} を導く (8) 式における葉面の放射強度（光合成有効放射）$I(i)$ は (21) 式で，

$$I(i) = \{EXEF/(1-0.1)\}0.5SWCH \exp(-EXEF\ SLAD(i)) \cdots\cdots(21)$$

ただし，$EXEF$，光合成有効放射の消散係数；$SWCH$，全短波放射，$SLAD(i)$，植被面から葉層 i までの積算葉面積指数

与えられる．日射強度は通常は全短波放射で与えられることが多いので，ここでは光合成有効放射に変換するために 0.5 倍している．

さて，(17) 式と (18) 式を用いて，植被の最下層から順次上層に計算して行くと植被面での CO_2 濃度 $CO_2(n+1)$ および CO_2 フラックス $P_f(n+1)$ が得られる．この植被面での CO_2 フラックス $P_f(n+1)$ は基準高度 CH と植被面の間では変化しない．したがつて，CH と植被面の間の拡散速度 DS が決まれば基準高度 CH の CO_2 濃度の推定値 CRE は (22) 式，

$$CRE = CO_2(n+1) - P_f(n+1)/DS \cdots\cdots(22)$$

ただし，CRE，基準高度における CO_2 濃度 gCO_2/cm^3；DS，植被上の拡散速度 cm/sec

で与えられる．もし，ここで求められた CRE と最初に設定した基準高度 CH での CO_2 濃度 C_{CH} との差が許容範囲を超えているならば，この差を情報として入力し，再び計算を繰返して一定の誤差に収斂させる．

ここで基準高度 CH と植被面の間の拡散速度 DS を求める．いま，適当な高さ（ここでは 4 m とした）での風速 U_{UH} を与える．植被上の風速分布が対数分布にしたがうとすれば (Monteith, 1973)，(23) 式から摩擦速度が得られる．

$$U_* = \frac{\kappa U_{UH}}{\ln\left(\dfrac{UH-d}{Z_0}\right)} \cdots\cdots(23)$$

ただし，U_*，摩擦速度 cm/sec；κ，カルマン定数 0.4；U_{UH}，高さ UH での風速 cm/sec；d，地面修正量 cm；Z_0，粗度長 cm

地面修正量 d および粗度長 Z_0 は Monteith (1973) によつて指摘された植被の高さ h との関係式，

$$d = 0.63h,\ Z_0 = 0.13h \cdots\cdots(24)$$

ただし，h，植被面の高さ cm

から求めた．ここでは，地上 4 m の高さでの風速を決定すれば，(23)式で与えられる摩擦速度は高さに対して変化しないので，基準高度 (CH cm) の CO_2 湧源から植被面への CO_2 の拡散速度は，

$$DS = \frac{\kappa U_*}{\ln\left(\dfrac{C_{CH}-d}{h-d}\right)} \cdots\cdots(25)$$

ただし，DS，拡散速度 cm/sec

で与えられる．

さて，葉層 i における拡散係数 $D(i)$ は

$$D(i) = U(i)i(i)l_m(i) \cdots\cdots(26)$$

で表わされる．すなわち，拡散係数 $D(i)$ は風速 $U(i)$ 相対乱流強度 $i(i)$ および混合距離 $l_m(i)$ の積で表わさ

れる．ここで，風速 $U(\mathrm{i})$ は前報〔広田・武田（1987）〕の Fig. 14 に示したように，LAI とその個体群の構造によつて決まる減衰係数 β に支配される．したがつて，β はシミュレートの対称とする群落ごとに LAI とその個体群の特徴を考慮して，前報〔広田・武田（1987）〕の Fig. 8 より決定した．相対乱流強度 $i(\mathrm{i})$ は報告例も少ないし，いまのところ群落構造との対応があきらかでないので 2，3 の例（Cionco, 1972；斎藤ら，1970；武田・広田，1983）から判断して 0.5 の値を用いた．混合距離 $l_m(\mathrm{i})$ は以下のようにして求めた．植被面では，植被上の風速の対数分布より導かれる（27）式（Monteith, 1973），

$$l_m(\mathrm{i}) = \kappa(h-0.63h) \quad \cdots\cdots(27)$$

から求めた．植被内の中間層では Kondo & Akashi (1976) による，

$$l_m(\mathrm{i}) = \frac{4\kappa^3}{C_d f_L} \quad \cdots\cdots(28)$$

から求めた．植被の下層では地面の影響を考慮した（29）式（Kondo and Akashi, 1976），

$$l_m(\mathrm{i}) = \kappa Z(\mathrm{i}) \quad \cdots\cdots(29)$$

ただし，$Z(\mathrm{i})$，地面から層 i までの距離 cm

から求めた．なお，（28）式における抵抗係数 C_d および葉面積密度 f_L は想定した群落構造に応じて，それぞれ，前報〔広田・武田（1987）〕の Fig. 12, 13 および Fig. 1～6 から決定した．

次に，群落の純光合成速度 P_{nc} を求める．Fig. 5 において，CO_2 の上向きフラックスを正，下向きフラックスを負としているので，P_{nc} は植被上での下向きフラックス $P_f(\mathrm{n}+1)$ の絶対値と地面での上向きフラックス P_f の和として，（30）式，

$$P_{nc} = |P_f(\mathrm{n}+1)| + P_f(1) \quad \cdots\cdots(30)$$

ただし，P_{nc} 純群落光合成速度 $gCO_2/cm^2\,sec$

から求められる．

結果および考察

1　葉面積密度の垂直分布と群落光合成

葉面積密度の垂直分布が異なつた個体群として，葉面積が紡垂型に分布している個体群と，上層に集中している個体群の 2 種類を想定し，Fig. 6 にそれぞれの葉面積密度と乾物密度の垂直分布を示した．草高は両個体群ともに 100 cm とし，LAI＝5，全乾物重＝600 g/m^2 とした．

群落光合成のシミュレーションに用いた風速の減衰係数 β は前報〔広田・武田（1987）〕の Fig. 8 を考慮して，葉面積の分布が紡垂型の群落で 2.88，上層に集中している個体群で 3.4 とした．また，両個体群とも抵抗係数 C_d は 0.1，光の減衰係数は 0.8，葉の巾は 10 cm とした．なお，このシミュレーションにもちいた個葉光合成は Fig. 3 に示した大豆の光一光合成曲線である．

群落光合成のシミュレーションは高さ 4 m の風速が 400 cm/sec と 100 cm/sec の場合について行つた．シミュレーションによつて求めた拡散係数および葉面境界層抵抗を Fig. 7 に示す．拡散係数は葉面積が紡垂型に分布するイネ型群落では上層部で高く，下層にな

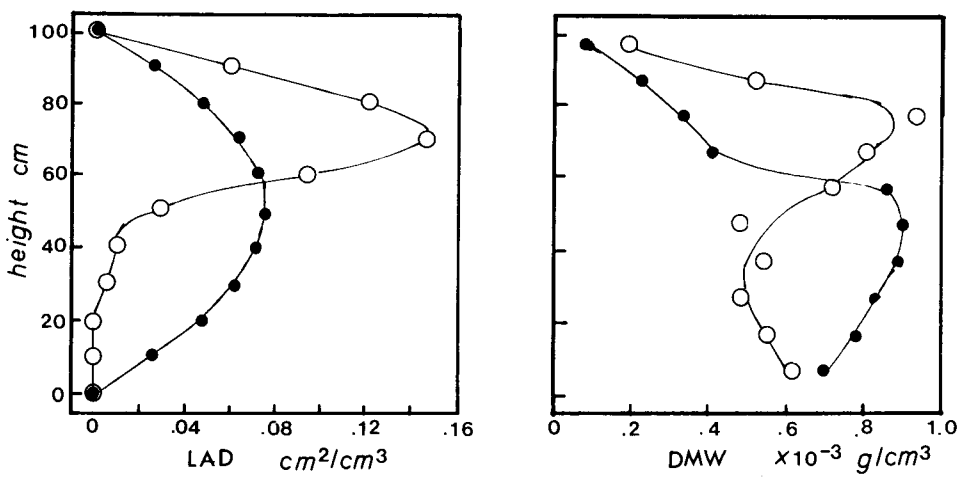

Fig. 6. Vertical distribution of leaf area density and dry matter weight of the foliage with different canopy architectures such as spindle-shaped (●) and mushroom- shaped (○) profiles.

るにつれて減少している．これにたいして，大豆型の葉面積の分布をする群落では葉の分布が少ない下層で大きくなつている．境界層抵抗は風速に直接影響を受けるものであるが，群落の上層では両個体群で大きな差はみられない．しかしながら下層では大豆型の個体群では境界層抵抗が大きくなつている．また，大豆型の個体群では Fig. 8 に示したように，植被の上層で CO_2 濃度の低下が生じている．

さて，群落光合成を Fig. 9 でみると，わずかにイネ型の個体群で群落光合成が大きくなつている．これは上層に葉が集中した大豆型個体群では上層における拡散係数の低下〔Fig. 7(A)〕とそれに伴う CO_2 濃度の低下が原因となつたものと考えられる．しかしながら Fig. 9 に示すように，葉面積の垂直分布の違いが群落光合成に及ぼす影響は極くわずかであるといえる．

2　葉の傾きおよび葉幅の群落光合成

葉の傾きが光の減衰係数に関係していることはよく知られている．また，葉の傾きは前報〔広田・武田(1987)〕の (16) 式に示したように，抵抗係数を媒介として風速の減衰係数とも関係している．立ち型の葉は風速の減衰係数を大きくしているので，このことは群落光合成にはマイナスの要因となる．一方，このことは光の減衰係数を小さくするので，受光の面では群落光合成にはプラスとなる．このように，葉の傾きは

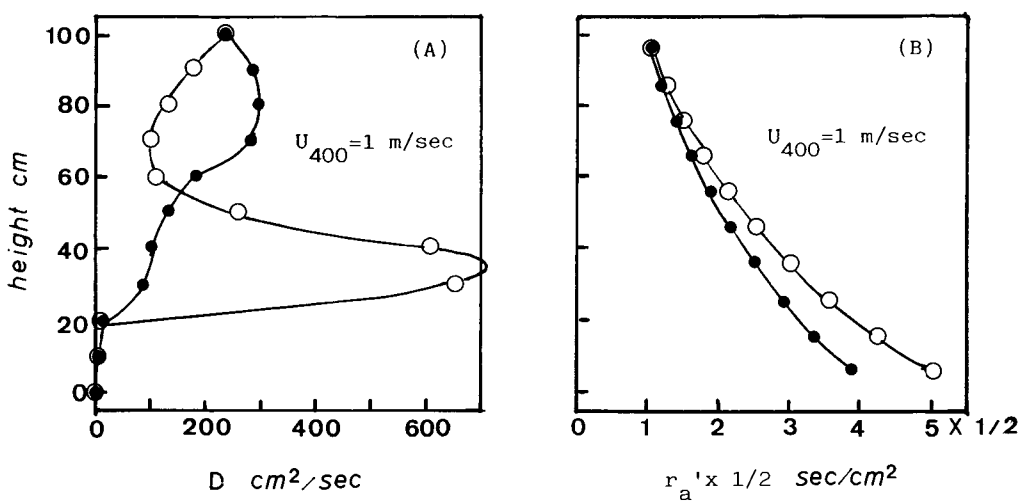

Fig. 7. Vertical distribution of turbulent diffusion coefficient (D) and boundary layer resistance in the foliage with different canopy architectures such as spindle-shaped (●) and mushroom-shaped (○) profiles.

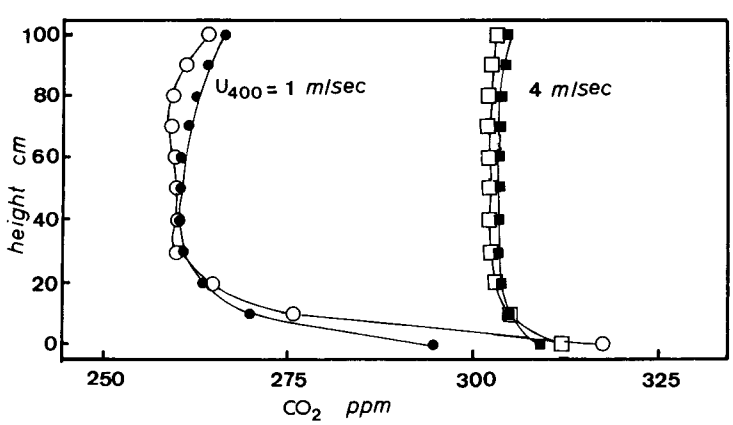

Fig. 8. Vertical distribution of CO_2 in the foliage with different canopy architectures such as spindle-shaped (●) and mushroom-shaped (○) profiles.

CO_2 拡散と受光の両者に対して相反して作用する．この二つの条件（CO_2 拡散と受光）の最適な組み合わせを知るためには，葉の傾きが CO_2 拡散を媒介として群落光合成に及ぼす影響と受光を媒介とする影響の両者を比較することが必要である．このために，Table 1 に示したように，直立葉型と水平葉型の個体群について光の減衰係数と風の抵抗係数のいくつかの組み合わせを設けた．すなわち，直立葉型の個体群ではその典型的な例として，光の減衰係数を0.4，風の抵抗係数を0.2，葉幅を 1 cm とした（I-2）．水平葉型の個体群ではその典型的な例として，光の減衰係数を 0.8，抵抗係数を 0.1，葉幅を 10 cm とした（II-2）．

これ以外に，I-1 に示した，葉が立ち型で抵抗係数が小さい個体群，あるいはII-1 に示したその逆の組み合わせの個体群を設けた．この両者の個体群は実際にはありえないのであるが，抵抗係数が群落光合成に与える影響を知るために，あえてこのような組み合わせを設けた．水平葉型の個体群においても，同様に葉が水平型でありながら，風の抵抗係数が大きい個体群（II-3）を設けた．

さて，葉の傾きと群落光合成の関係を議論するさいに見落してならないことは，シミュレーションに用いる個葉の光—光合成曲線である．Fig. 3, 4 に示したように，C_3 植物の大豆とは異なり，C_4 植物のグレインソルガムは光不飽和型である．このことは，いいかえると光が強ければ強いほど個葉光合成が増大するということであり，水平葉型の群落であつても強い光で照射される個々の葉の光合成により群落光合成を高く維持することができることを予想させる．このことを考慮して C_3 植物（Fig. 3）と C_4 植物の（Fig. 4）の個葉光合成を用いて，光の減衰係数と風の抵抗係数の組み合わせをそれぞれ 0.4 と 0.2 および 0.8 と 0.1 として群落光合成をシミュレートした．なお，葉幅は 1 cm とした．光条件は 2×10^{-2} cal(SW)/cm^2 sec，風速は高さ 4

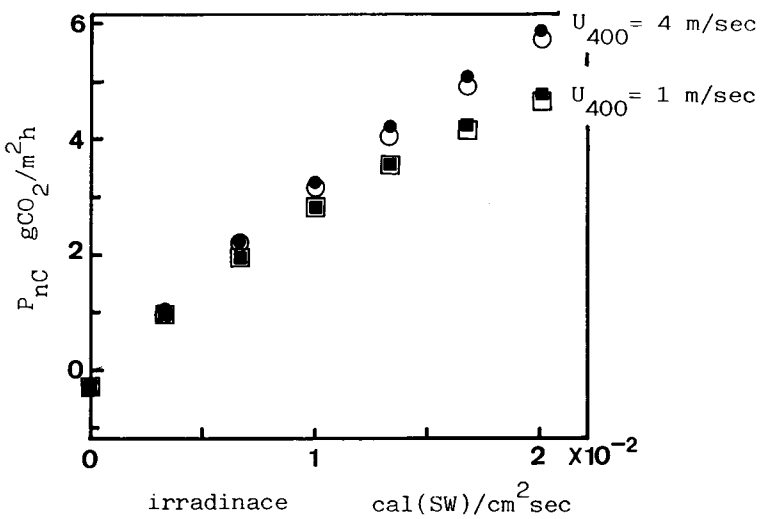

Fig. 9. The photosynthesis of the foliages with different canopy architecture such as spindle-shaped (●) and mushroom-shaped (○) profiles.

Table 1. Combination of extinction coefficient, drag coefficient and leaf width used for simulation of canopy photosynthesis.

	Erectophile canopy I			Planophile canopy II		
	1	2	3	1	2	3
Extinction coefficient, *EXEF*	0.4	0.4	0.4	0.8	0.8	0.8
Drag coefficient, C_d	0.1	0.2	0.2	0.1	0.1	0.2
Leaf width, *W*	1.0	1.0	10.0	1.0	10.0	10.0

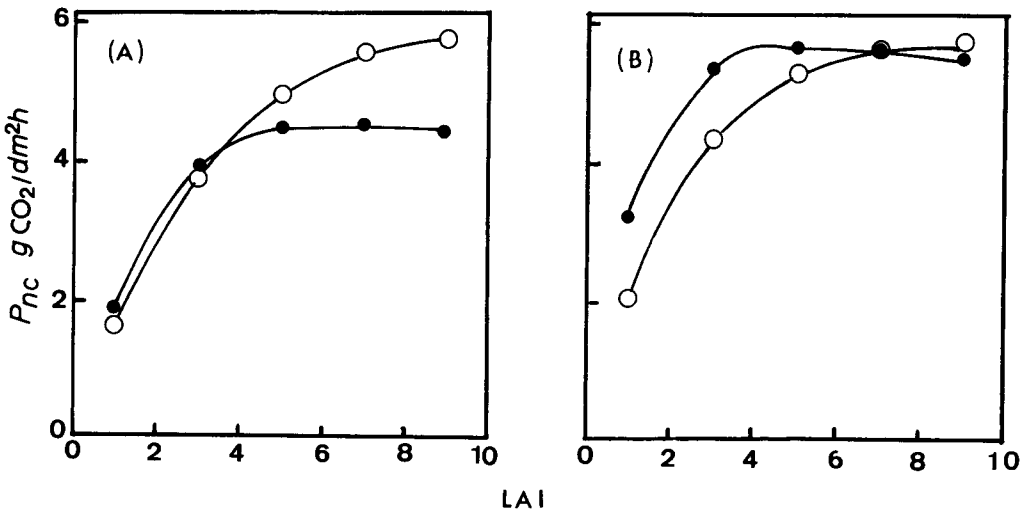

Fig. 10. Simulated canopy photosynthesis (P_{nc}) of the foliages with different extiction coefficient ($EXEF$) and drag coefficient (C_d).
(A) and (B) are obtained by using light curve shown in Fig. 3 and Fig. 4, respectively. Symbols ● and ○ are obtained by using $EXEF$ and C_d shown in Table 1. I-1 and II-1, respectively.

m で 100 cm/sec とした．Fig. 10(A) は大豆の個葉光合成を用いて得られた結果であるが，従来の報告によくみられるように，水平葉型の個体群では LAI が大きいときに直立葉型の個体群よりも群落光合成速度が低下している．一方，グレインソルガムの個葉光合成を用いたばあいには，Fig. 10(B) に示したように，LAI が大きくなると両者の差がみられなくなる．このことは，一言でいえば，C_3 型の光一光合成曲線をもつた作物では直立葉型が有利であり，C_4 型の作物では水平葉型が有利となる．C_4 型の光一光合成曲線を用いたばあいには水平葉型が有利であるということは，水平葉型の群落の風に対する抵抗係数が小さいことと関連して興味あることである．

個葉の光一光合成曲線と群落光合成の関係は以上のとおりであるが，Table 1 に挙げたモデル群落の光合成の検討は Fig. 3 の大豆（C_3 植物）の個葉光合成を用いて，シミュレーションにより行つた．LAI＝5 の群落でのシミュレーション結果を Fig. 11 に示す．Fig. 10(A) でも示したように，LAI＝5 の群落では直立葉型の群落（I）の方が水平葉型（II）よりも光合成速度は大きい．また，抵抗係数と葉幅が群落光合成に及ぼす影響は直立葉型の群落で強く現われている．

抵抗係数や葉幅が群落光合成に与える影響を調べるために，Table 1 の I-2 および II-2 に示した実在すると考えられる個体群の光合成に対して，I-1，I-3，

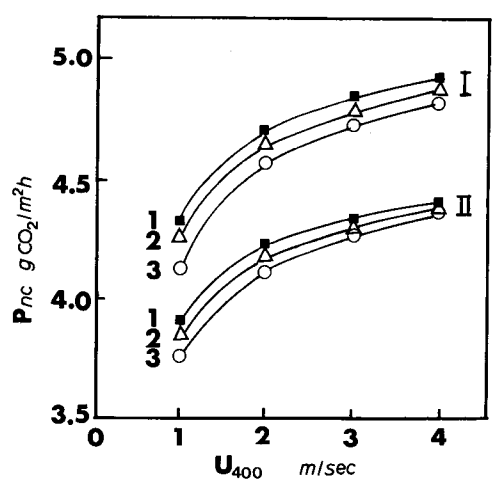

Fig. 11. Photosynthesis of the foliages with different canopy architectures shown in Table 1.
Irradiance, 1.67×10^{-2} cal(SW)/cm^2 sec.

II-1 および II-3 の仮想の群落の光合成を Fig. 12 に相対値で示した．直立葉型（I）と水平葉型（II）の両グループともに，抵抗係数は全体の光合成に対して，1.5%程度の影響を与えている．また，葉幅は 2〜3%の影響を与えている．つまり，抵抗係数と葉幅はともに単独ではわずかの影響を与えるにすぎないが，両者が

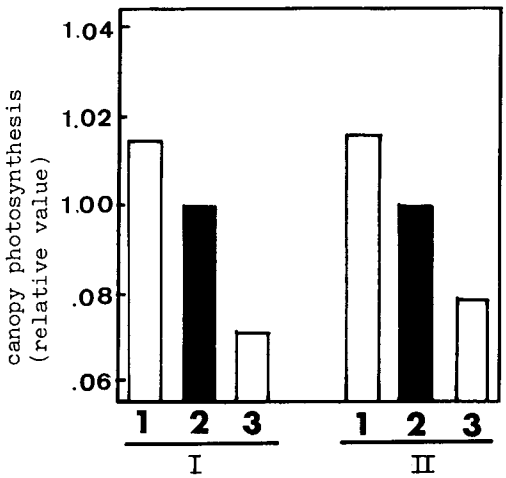

Fig. 12. Effects of drag coefficient (C_d) and leaf width (W) on canopy photosynthesis.

共に働いたばあいの影響は5%程度になると考えても良いであろう．

本報では群落構造と群落光合成の関係を CO_2 拡散の観点から，シミュレーションモデルを使つて解析した．葉の傾斜角および葉幅が群落光合成に及ぼす影響は単独にはそれぞれ1.5～3%にすぎないが，これらの要素が複合されたばあいには5%程度の影響を受けることがわかつた．本研究は群落構造と CO_2 拡散の関係に注目したのであるが，群落構造は同時に受光と密接な関係をもつている．直立型の個体群では風の抵抗係数が大きく，群落内の風速を低下させることになるが，同時に光の減衰係数を小さくする．このことは C_3 植物の個体群では，よく指摘されているように群落光合成を大きくすることになる．しかしながら C_4 植物では光一光合成曲線が光不飽和であるため，葉面積指数が小さい段階では水平葉タイプの群落の光合成速度が大きいことがわかつた(Fig. 10)．また，葉が傾斜していることは風に対する抵抗係数が小さいことを意味する．したがつて，C_4 植物のばあいは葉がある程度傾斜している方が受光の面からも，CO_2 拡散の面からも有利であるといえる．一般に，C_3 植物である水稲では葉が立ち型の品種で収量が高い（林，1972；武田ら，1984)．一方，C_4 植物であるトウモロコシの収量が葉身の傾斜角とほとんど無関係であるという報告がある(Winter and Ohlrogge, 1973)．また，Trenbath and Angus (1975) がまとめた報告によると，葉を立ち型にしたときの収量に対する効果は C_3 植物においてより顕著であつた．このことは C_4 植物の群落構造と群落光合成の関係について，上に指摘したことと関係があるものと考えられる．

摘　　要

群落構造が CO_2 拡散を媒介として群落光合成に与える影響をシミュレーションによつて調べた．葉の傾き，葉の大きさ（葉幅）および葉面積の垂直分布などが群落光合成に及ぼす影響についてそれぞれモデル群落を想定してシミュレーションを行つた．結果は以下のとおりである．

1) 葉面積が紡垂型に分布しているイネ型個体群と，植被の上層に分布している大豆型個体群を想定し群落光合成の推定をした結果，風速の減衰係数がイネ型個体群で小さいため紡垂型の分布をした群落がわずか（約1%）に大きかつた．

2) 葉の傾斜角は光の減衰係数と風に対する抵抗係数の両者に関係している．すなわち直立葉型の群落は光の減衰係数は小さいが，風に対する抵抗係数は大きくなる．したがつて，群落光合成のシミュレーションに用いる個葉光合成に光飽和型の光一光合成曲線（C_3 型）を用いる場合と光不飽和型（C_4 型）を用いるばあいとで結果は異なつた．すなわち，光不飽和型を用いるばあいは，葉身がある程度寝ていても受光量に比例して光合成を行うことが可能であり，さらに風に対する抵抗係数が小さいので CO_2 拡散に有利である．ところが，光飽和型の個葉光合成を用いるばあいは葉身が寝ていると CO_2 拡散に有利となるが受光の面からは不利となつた．

葉身傾斜角が CO_2 拡散を通じて群落光合成に及ぼす影響は1.5%程度であつた．

3) 葉の大きさ（巾）が群落光合成に及ぼす影響は，細葉（1 cm）のほうが広葉（9 cm）よりも群落光合成は弱風・強光下で3%の増加を示した．

文　　献

Cionco, R. M. 1972 Intensity of turbulence within canopies with simple and complex roughness elements. *Boudary-Layer Meteor.*, **2**: 453-465

Gaastra, P. 1959 Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Mededel Landbouwhogeschool. Wageningen.* **59**: 1-68

林　研一　1972　水稲品種の日射エネルギー利用効率に関する研究．農技研報告　D**23**：1-67

広田　修・武田友四郎　1978　数種作物の太陽光利用率に関する研究．第三報　水稲及び大豆個体群に

おける光合成有効放射転換効率と構成呼吸及び維持呼吸の関係．日作紀 **47**：336-343

広田 修・武田友四郎 1987 作物の群落構造と物質生産一受光および CO_2 拡散 III．数種作物の群落構造と CO_2 拡散の構成要因 九大農学芸誌 **41**：171-184

堀江 武 1981 気象と作物の光合成，蒸散そして成長に関するシステム生態学的研究．農技研報告 **A28**：1-181

Kondo, J., and S. Akashi 1976 Numerical studies on the two-dimensional flow in horizontally homogeneous canopy layers. *Boundary- Layer Meteor.,* 10 : 255-272

McCree, K. J. 1970 An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. *In*: Proc. of the IBP/PP Technical Meeting (1969). Trebon, Wageningen. pp. 221-229

McCree, K. J. 1974 Equation for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum, as function of dry weight, photosynthetic rate, and temperature. Crop Sci., 14 : 409-414

Monteith, J. L. 1973 *Principles of environmental physics.* Edward Arnold, London.

斎藤隆幸・永井良典・磯部誠之・堀部淑子 1970 植物群落内部の気流の流れについて．農業気象 25：205-214

武田友四郎・広田 修 1983 作物個体群による太陽光利用の特性比較．農水省 GEP 計画 II-4-(2)-2. pp. 1-27

武田友四郎・岡 三徳・内村研一・県 和一 1984 暖地における水稲品種の物質生産に関する研究 第3報 本邦暖地品種と韓国新品種乾物生産特性の比較日作紀 53：22-27

Thornley, J. H. M. 1970 Respiration, growth and maintenance in plants. Nature 227 : 3044305

Trenbath, B. R., and J. F. Angus 1975 Leaf inclination and crop production. Field Crop Abstructs 28 : 231-244

内島善兵衛 1962 植物群落内の微気候に関する研究 (1)植被層内の乱流拡散係数について．農業気象 **18**：1-9

内島善兵衛・井上君夫 1970 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 (9) 群落内の炭酸ガス環境のシミュレーション．農業気象 **26**：5-18

Watanabe, I. 1975 Transformation factor from carbon dioxide net assimilation to dry weight in crops. I. Soybean. Proc. Crop Sci. Japan 44 : 68-69

Winter, S. R., and A. J. Ohlrogge 1973 Leaf angle, leaf area and corn (*Zea mays*) yield. *Agron. Jour., 65* : 395-397

Summary

We studied the effects of foliage architecture on crop photosynthesis through the CO_2 diffusion in the canopy by the following method.

The effect of different characteristics of foliage architecture (i.e., leaf inclination, leaf size in respect of width, leaf area profile) on crop photosynthesis was simulated by using each coefficient concerned with the CO_2 diffusion in a canopy described in our previous paper (Hirota & Takeda 1987).

The results of the study are summarized as following ;

Photosynthetic rate of the canopy which had spindle-shaped leaf area profile was about 1% higher than that of the canopy which had a mushroom-shaped.

The leaf inclination affected both the light extinction coefficient (k) and the wind speed attenuation coefficient (β) in the canopy. When the photosynthesis light response curve of the C_3 plant was used for simulating the crop photosynthesis, the erectophile canopy was superior in crop photosynthesis to the planophile canopy because of the former's smaller k. When the G-light curve was used, on the contrary, the planophile canopy was better in crop photosynthesis than erectophile canopy, because leaves having G-light curve (not saturated) had higher photosynthetic rates at a high light intensity; and the planophile canopy was also superior to the erectophile canopy in CO_2 diffusion.

Photosynthetic rate of a canopy with narrow leaves (1 cm wide) was about 3% higher than that of a canopy with broad leaves (9 cm diameter).