植物群落における光要因と光合成の理論的解析 (1)*

— 葉層構造と直射光, 散光および自然光との関係 —

黒岩澄雄・門司正三

(東京大学理学部附属植物園)

Theoretical Analysis of Light Factor and Photosynthesis in Plant Communities. (1)
Relationships between Foliage Structure and Direct, Diffuse and Total Solar Radiations.

S. KUROIWA and M. MONSI

植物の代表的な生理機能である光合成の機作については、生理学的にかなり古くから研究されてきたが、群落の炭酸同化と光との関係が生態学的に研究されだしたのは最近のことで、今世紀のはじめ Boysen Jensen によつてはじめて着手された²⁾。群落内での光の強さの低下のため群落状態での炭酸同化と光との関係は一枚の葉での光一同化関係と非常に異なることが彼の研究で明らかにされた。門司・佐伯は 1953 年一枚の葉の光一同化関係から群落としての光一同化関係を理論的に導き出し、群落の物質生産を群落葉層の吸光係数と結びつけて定量的に解析した¹⁷⁾。

気象要因のなかでも、光要因は緑葉の光合成に対して密接な関係をもっている。他方、緑葉の光合成は高等植物の物質代謝を代表する生活機能である。それ故、群落の光合成、物質生産および生長の解析には群落としての受光状態の理解が必要である。この理解が十分でないままに環境要因と代謝機能とを結びつけた^{3,6,7,13,17,20,24,26,27)}のでは、群落代謝量を正しく把握することはできない。また、十分な理解がないままに群落代謝量を分析した^{15,16,21,27)}のでは、要因と機能を定量的に知ることにはできない。このような認識のもとに群落の受光状態の研究は群落代謝量の解析と相俟つて近年ようやく活発になってきた^{3~5, 8~10, 12~14, 17, 18, 23, 28, 29)}。しかし実験的には勿論、理論的にも満足できる成果はでていない現状である。例えば、この方面の研究に輝かしい業績を残した門司・佐伯の解析も均一な強さの光がすべての方向から群落葉層に入射するという条件、所謂散光条件で、また別な見方をすれば群落内に入射した光は完全に散乱光に変化するという条件で進められた。また Brougham は、シロツメクサ (*Trifolium repens* L.) やライグラス (*Lolium perenne* L.) の群落内水平相対照度が、晴の自然条件下で日変化することを観測し、太陽高度の日・季節変化と結びつけて群落葉層が受けとめる光の量や群落

光合成量を論じたが、理論的には解析しなかつた³⁾。最近、磯部は水稻群落における水平照度の低下現象を理論的に解析し、自然条件下の観測結果と比較検討して成功を収めたが、彼の解析では葉層が斜葉からなる群落の直射光に関する照度に研究の中心がおかれた¹²⁾。

ここでは、自然光を散光と直射光の和として考え、この自然光についての群落の受光状態が群落の葉層構造によつてどのように異なるかを解析することにした。すなわち、葉を太陽に直面させる群落の葉層や、葉を斜めに茎につけている群落の葉層の光吸収率を葉を水平に茎につけている群落のそれと対比させて、葉の受光角度とその水平面投影面積との関係の理論的解析にもとづいて群落内光分布を定量的に明らかにすることを試みた。

1. 吸光係数

理論的には、すべての入射角度からの、そしてすべての方位からの入射光について光の強さ一定という条件での全光に関する群落内水平照度が、実験的には散光条件下での群落内水平照度が、葉面積指数と結びつけて門司・佐伯によつて 1953 年にはじめて解析された³⁷⁾。しかし、このような条件設定で得られた吸光係数を直射光を含む自然光下での群落内照度や群落光合成量の理論的解析に対して無批判に利用した場合が多かつた^{6,13,17,24,27)}。葉層構成葉が水平状態でランダム分布していないかぎり従来の吸光係数と直射光に関するそれとは異なるので散光と直射光からなる自然光に関する吸光係数を論じる場合は従来の吸光係数ではすまされない。

ここでは、直射光に関する吸光係数を群落構成葉の特徴と太陽高度とに結びつけて理論的に導き出し、散光に関する吸光係数の理論的考察は門司・佐伯¹⁷⁾にしたがつた。そして両種の吸光係数のほかに直射光と散光の割合をも考慮して自然光に関する吸光係数を考察した。

直射光に関する吸光係数 門司・佐伯は群落構成葉が葉層にランダム分布している群落にすべての方位から均一な強さの光が入射する場合の群落内水平相対照度を入射角 θ の函数として $\phi(\theta)$ で示し、葉面積指数

* 昭和 37 年 6 月 22 日関東支部例会において発表

F と関係づけて次式で表現した¹⁷⁾。

$$s/S \neq 0 \text{ では } \phi(\theta) = \exp(-n\bar{s}/S) \dots\dots(1)$$

s , 葉層構成葉の平均葉面積; S , 群落内単位土地面積; $\bar{s}$, 葉層構成葉の水平面投影面積の葉の方位に関する平均値; n , 葉層を構成している葉の数。

太陽高度 H は θ と余角の関係にあるので, 上式を H の函数におきかえ, さらに $F = ns/S$ の関係を導入すると次式が成立する。

$$s/S \neq 0 \text{ では } \phi(H) = \exp(-F\bar{s}/s) \dots\dots(2)$$

したがって, 直射光に関する吸光係数 K_D は次式のように葉層構成葉の平均葉面積とその水平面投影面積の葉の方位に関する平均値との比で示される。

$$K_D = \bar{s}/s \dots\dots(3)$$

それで, 太陽に直面するように葉を日運動させるヒマワリ (*Helianthus annuus*²⁵⁾) キクイモ (*H. tuberosus*), シロツメクサ (*Trifolium repens*)³⁾, ヤエナリ (*Phaseolus aureus*) 等の K_D は次式のように示される。

$$K_D = \bar{s}/s = \operatorname{cosec} H \dots\dots(4)$$

上式での K_D と H との関係は1図(a)に鎖線で示した。この図から明かなように H がへるとともに K_D は非常に大きな値となる。

Fig. 1. Extinction coefficient for direct solar radiation (K_D) as a function of sun elevation (H) in foliage consisting of leaves orientating at right angles to the sun, and as a function of H and of leaf inclination (α) in foliage with random arrangement of leaves.

コムギの群落やトウモロコシの群落での葉層構成葉の方位分布は均一で, 葉の傾きの角度も一定地上高度の葉層内では同じだが葉層の上部は下部よりもこの角度が大

きいという報告²²⁾や, 先述のシロツメクサ群落での葉の傾きの角度の垂直分布では葉層上部が水平葉で占められ葉層下部が垂直葉で占められているという報告³¹⁾もある。しかし, ここでの理論的な解析には単純な葉層構成を考え, 葉の方位分布は均一で, 葉の水平面となす角度 (α) はすべての葉について同じとすれば (3) 式にもとづいて, この場合の K_D は次式 [門司・佐伯¹⁷⁾, (6) 式参照] で示すことができる。

$$H \geq \alpha \text{ では } K_D = \bar{s}/s = \cos \alpha \dots\dots(5)$$

$$H < \alpha \text{ では } K_D = \bar{s}/s = \{ \cos \alpha \cdot \sin^{-1}(\cot \alpha \cdot \tan H) + (\sin \alpha \cdot \cot H) \sqrt{1 - \cot^2 \alpha \cdot \tan^2 H} \} / 2\pi \dots\dots(6)$$

$$\alpha = \pi/2 \text{ では } K_D = (\cot H) / 2\pi \dots\dots(6')$$

1図(a)に(5), (6)式から得られた K_D と H との関係を各 α 値について示し, 1図(b)に K_D と α との関係を各 H 値について示した。 $H \geq \alpha$ では, すなわちすべての方位の葉が葉表面に光を受ける状態では K_D は α で決定され, α 値が増すほど K_D 値は減少するが, $H < \alpha$ では, すなわちある方位の葉が葉裏面から光を受ける状態になると K_D は H の減少とともに急激に増加する。そして H が小さい場合は α の増加で K_D 値は増加し, この増加は H が小さい場合ほど急激だが H が

大きい場合は α の増加で K_D 値は減少し, この減少は H が大きい場合ほどいくらか大きい。(5) 式から明かなように葉層構成葉が水平葉の場合 ($\alpha = 0$) の K_D は H と無関係に定数1である。そして (5) 式で得られる $H = \pi/2$ の場合の $K_D : \alpha$ 曲線も H 値が $\pi/2$ に近い場合ほどその H 値での $K_D : \alpha$ 曲線と重複している部分が多くなっている(1図, b)。

葉面積は同じだが α 値と葉数 (n) とに関して差異のある2種類の葉 ($\alpha_1, n_1; \alpha_2, n_2; \alpha_1 > \alpha_2$) で葉層が構成されていると $H \geq \alpha_1$ では (5) 式から $K_D = \bar{s}/s = (n_1 \cos \alpha_1 + n_2 \cos \alpha_2) (n_1 + n_2)^{-1}$ が成立する。同様にして $H < \alpha_2$ では (6) 式についての $\bar{s}/s$ の評量算術平均値で,

$$\alpha_1 > H > \alpha_2 \text{ では } \bar{s}/s = [\{ \cos \alpha_1 \cdot \sin^{-1}(\cot \alpha_1 \cdot \tan H) + (\sin \alpha_1 \cdot \cot H) \sqrt{1 - \cot^2 \alpha_1 \cdot \tan^2 H} \} 2 n_1 / \pi + n_2 \cos \alpha_2] \times (n_1 + n_2)^{-1} \text{ の式で } K_D \text{ が決まる。}$$

散光に関する吸光係数 (1) 式が成立するような群落葉層に、一様な強さの光がすべての方向から入射する場合には、葉層内水平照度 (I_s) と入射光の葉層上での水平照度 I_s^0 との比 (I_s/I_s^0) は α と F との函数として次式で表わせることが門司・佐伯によつて理論的に示された¹⁷⁾。

$$\frac{I_s}{I_s^0} = \cos^2 \alpha \cdot \exp(-F \cos \alpha) + \int_{\cos^2 \alpha}^1 \exp\left[-\frac{2F}{\pi} \times \left\{ \cos \alpha \cdot \sin^{-1} \left(\sqrt{\frac{1-u}{u}} \cot \alpha \right) + \sin \alpha \sqrt{\frac{u}{1-u} - \cot^2 \alpha} \right\} \right] du \quad \dots\dots (7)$$

ただし $u = \cos^2 H$

上式で明らかのように、 $[\alpha \neq 0]$ では I_s/I_s^0 は F に関する指数函数とはなりえない。散乱光の強さの方向分布は近似的に一樣とみなせるので、上式は散光に関する群落内水平相対照度と F や α との関係を示していることになる。他方、門司・佐伯は散光下での群落内水平照度を種々の群落で実測して次式 (K_s , 散光に関する吸光係数)

$$\ln(I_s/I_s^0) = -K_s F \quad \dots\dots (8)$$

の成立する場合の多いことや、 α の増加で K_s 値が減少することをたしかめた¹⁷⁾。

理論で得られた (7 式) は門司・佐伯による作図で示されるように α が大きいほど K_s が F に関して定数となりえない¹⁷⁾が、経験的には α が大きい場合も K_s が定数となりうるのはどうしてだろうか。一般に α が大きい群落では、その代表とみなされるイネ科植物の群落でみられるように、葉層構成葉と同じ遮光率をもつた

茎が葉層下部ほど非常に多いため、経験的に得られた I_s/I_s^0 が理論的に得られた I_s/I_s^0 よりも葉層下部ほど小さくなるためと考えられる。チカラシバ (*Pennisetum japonicum* Trinius) 群落の生産構造図 (門司・佐伯の論文¹⁷⁾ の 1 図) から葉層の厚み (l)、茎数 (n)、茎の合計生重量、直円柱とみなした茎の平均半径 (r)、およびその合計垂直断面積 ($2\pi n l$) の葉面延面積に対する比 (F_s) を葉面延面積の単位量 ($2,500 \text{ cm}^2$) 当りに葉層上部から算出し、 F に対応させて作図し、2 図 (a) に示した。単位容積当りの生重量の値を $0.5 \text{ (g/cm}^3\text{)}$ として直円柱とみなした茎の生重量から茎の体積を算出した。また、単位葉面延面積 ($2,500 \text{ cm}^2$) 当りの葉の生重量を 46 g として葉の生重量の垂直分布から l と F の関係を求めた。この図で明らかのように F の増加とともに F_s は急激に増加している。 F の小さな値のところで F_s 値が少し大きいのは、茎が、葉層上方にまで分布している穂の発達期の群落だからである。このため光の測定値も $F \approx 2$ で急激に低下している。そして I_s/I_s^0 については $F > 2$ で (8) 式が成立し、 $K_s \approx 0.41$ である (2 図, b 参照)。しかし、理論にしたがひ、(7) 式にもとづいて、散光下での $\ln(I_s/I_s^0)$ と F の関係を $\alpha = 90^\circ, 75^\circ$ について算出し、さらに、2 図 (a) に示される $F:F_s$ 曲線に近似させた $F_s = 0.05 + \{\exp(1.13F)\} \times 10^{-4}$ を用いて $\alpha = 90^\circ$ としての茎の遮光をも加えた場合の $\ln(I_s/I_s^0)$ と F の関係を算出し、2 図 (b) に示した。この図で明らかのように茎の遮光を加えた方が $\ln(I_s/I_s^0)$ と F との曲線関係が目立たなくなる。この傾向は葉の α が小さいときほど顕著である。このことから、 F_s が

Fig. 2. a: Relations of leaf area index F to the thickness of foliage l (cm, Δ), the number of stems n ($\bullet$), fresh weight of stems (g, $\circ$), average radius of stems r (cm, $\circ$) and $F_s = (2\pi n l / F_a)$, (cm^2/cm^2 , $\bullet$), per unit summation of unilateral leaf area F_a ($2,500 \text{ cm}^2$), in productive structure of *Pennisetum japonicum* community after Monsi and Saeki (1958).

b: Relation of F to relative light intensity under isotropic light condition. Solid lines, light depression by leaves; broken lines, by leaves and stems; solid circles, observed by Monsi and Saeki (1953).

葉層下部で、かなり大きい群落では $\ln(I_s/I_s^0)$ と F との直線関係が、したがって K_s の定数扱いの可能性が予想される。 α 値の異なる 2 種類の遮光物質 (例えば葉と茎) で葉層が構成されている場合の I_s/I_s^0 は、 $H \geq \alpha_1, \alpha_1 > H \geq \alpha_2, H < \alpha_2$ における各 s/s 値を求める式 (前章の終り参照) を基礎にして、門司・佐伯による α 値の定ま

つた群落での (5), (6) 式から (7) 式へとの式の展開と同様な方法で展開させて求めることができる。しかし、非常に複雑な式となるので、この論文では I_S/I_S^0 を F_f に対してと F_s に対してと別々に算出し、両者の積を F_f と F_s の両方の遮光にもとづく I_S/I_S^0 とした。

すでに報告された生産構造図をみると、単位葉層当りの茎量は広葉型群落でもイネ科型群落と同様に葉層下部により多く分布している^{13,17)}が、この場合は、葉層下部における茎の遮光量の葉層遮光量に対する割合はさほど大きくはないと思われる。それは、広葉型群落では、一般に葉では $\alpha=0^\circ$ 、茎では $\alpha=90^\circ$ として (7) 式で I_S/I_S^0 が示されるように茎の遮光率は葉の遮光率に比してかなり低いからである。

自然光に関する吸光係数 自然光を直射光と散光の和と考えるならば、前述のごとく K_D は一般に存在しても、 K_S は葉層構成葉が水平でないかぎり存在しない。さらに、(8) 式で示されたように観測照度にもとづく K_S の存在を前提としても次式が成立しないかぎり自然光に関する吸光係数 (K_T) は存在しない。

$$I_T = I_D^0 \exp(-K_D F) + I_S^0 \exp(-K_S F) \\ \div I_T^0 \exp(-K_T F) \quad \dots\dots(9)$$

I_T , 群落内水平自然光照度; I_D^0 , 群落上水平直射光照度; I_S^0 , 群落上水平散光照度; $I_T^0 (= I_D^0 + I_S^0)$, 群落上水平自然光照度。

(1) 式が成立するような群落葉層が水平葉で構成されている場合には $K_S=1^{17)}$ 、また、前述のごとく $K_D=1$ でもあるから、このような群落では $K_T=1$ である。そして $I_D^0 \div 0$ で $K_T \div K_S$ 、 $I_S^0 \div 0$ で $K_T \div K_D$ も一般に成立する。

2. 群落内水平相対照度

曇のような天気では、従来通り群落内水平相対照度を F に対応させて理論的には (7) 式を用いて、経験的には K_S を (8) 式に用いて表わせる。それで、自然光を散光と直射光の和とみるときの散光成分についての群落内水平相対照度 (I_S/I_S^0) についても (7) 式や (8) 式が適用される。葉が茎に斜めについている植物では (7) 式がそのまま適用され、葉を太陽に直面させる植物では (7) 式の α に $[(\pi/2)-H]$ を代入した式が適用される。直射光成分についての群落内水平相対照度 (I_D/I_D^0) は (4), (5), (6) 式に示された K_D を用いて次式で表わせる。

$$I_D/I_D^0 = \exp(-K_D F) \quad \dots\dots(10)$$

前述のごとく、 K_D は、葉を太陽に直面させる群落でも、葉が茎に斜めについている群落でも、ともに H の函数であるから I_D/I_D^0 は H と F の函数である。

直射光成分の和としての自然光に関する群落内水平相対照度 (I_T/I_T^0) は理論的には (7) 式と (10) 式それぞれにもとづいて得られる I_D/I_D^0 と I_S/I_S^0 との和として次式で表わせる。

$$\frac{I_T}{I_T^0} = \left[\frac{I_D^0}{I_S^0} e^{-K_D F} + \cos^2 \alpha \cdot e^{-F \cos^2 \alpha} + \int_{0.2}^1 e^{-\frac{2F}{\pi} \left\{ \cos \alpha \sin^{-1} \left(\sqrt{\frac{1-u}{u}} \cot \alpha \right) + \sin \alpha \sqrt{\frac{1-u}{u}} - (\cot^2 \alpha) \right\}} du \right] \\ \times \left(\frac{I_D^0}{I_S^0} + 1 \right)^{-1} \quad \dots\dots(11)$$

ただし $u = \cos^2 H$

(8) 式に示されるように、 I_S/I_S^0 が K_S を用いて表わせるならば I_T/I_T^0 は次式で示することができる。

$$\frac{I_T}{I_T^0} = \frac{\left(\frac{I_D^0}{I_S^0} \right) \exp(-K_D F) + \exp(-K_S F)}{\left(\frac{I_D^0}{I_S^0} + 1 \right)} \quad \dots\dots(12)$$

I_D^0/I_S^0 は H のほかに大気透明度でも変化するが、一般にこの変化は小さいので I_D^0/I_S^0 の変化も H による変化に比して非常に小さい。それで、 I_D^0/I_S^0 は H のみの函数とみなしてもよい。 K_D は前述のごとく、 I_D^0/I_S^0 は今述べたごとく H の函数であるから、(11) 式での I_T/I_T^0 は H , α , F の函数となる。 $H=90^\circ, 60^\circ, 30^\circ, 15^\circ$ のときの $\ln(I_T/I_T^0)$ と F の関係を、 $\alpha=0^\circ, 15^\circ, 30^\circ, 60^\circ, 90^\circ$ の場合、それに葉を太陽に直面させる場

Fig. 3. Relations of sun elevation to solar radiation and time of day in summer season at latitude 40.5°S . I_S^0 , I_D^0 , I_T^0 , diffuse, direct, total solar radiation, respectively.

Fig. 4. Relation between leaf area index and relative light intensity (the ratio of the incoming light to the incident light), within foliage under natural light condition where the ratio of the diffuse to the direct solar radiation is variable with sun elevation (H) as shown in Fig. 3. α , leaf inclination; broken thick lines with mark of Pt, phototropic leaves.

合について、3図に示された大気透明度 0.7 のときの I_D^0/I_S^0 と H の理論的関係¹¹⁾を用い (11) 式にもとづいて算出し 4 図に示した。 H は日・季節変化するので、この図は I_T/I_T^0 の日変化や季節変化の解析に用いることができる。

4 図において、葉を太陽に直面させる群落でも、葉が斜めに茎についている群落でも、 H が大きいとき $\ln(I_T/I_T^0)$ と F は近似的に直線関係に、 H が小さいとき曲線関係にあつて、 α が大きいほど曲線関係が顕著である。これは、 H が大きいときは I_D^0/I_S^0 が大きい (3 図) ので、 $K_T \approx K_D$ (9 式参照) が成立するからで、また、 H が小さいときは I_D^0/I_S^0 が小さい (3 図) ので I_T も I_S で支配され (9 式参照)、 $\ln(I_S/I_S^0)$ と F は曲線関

係 (7 式) にあつてこの曲線関係が α が大きいほど顕著だからである。4 図において斜葉で構成されている群落では、 $\alpha \leq H$ の成立範囲内で $\ln(I_T/I_T^0) \approx K_T F$ で、 K_T 値は H の値でさほど変化しない α に個有な値であることが分る。これは、 $\alpha \leq H$ では K_D が H と無関係な α に個有な定数 (5 式) で、 H 値が少し小さくても I_D^0/I_S^0 がかなり大きい (3 図) ので、かなりの H 値まで前述の $K_T \approx K_D$ が成立するからである。 $\alpha=0$ では H と無関係に $K_D=K_S=1=K_T$ であるから図において $\ln(I_T/I_T^0)$ と F は常に直線関係にある。また、この図において、葉を太陽に直面させる群落と $\alpha=90^\circ$ の群落での I_T/I_T^0 は、 $F > 2.25$ で $H=30^\circ$ のとき最小値を示している。 $H=30^\circ$ では I_D^0/I_S^0 が大きい (3 図) ので、前述のごとく $K_T \approx K_D$ で、そして $H=30^\circ$ での K_D 値は両群落ともかなり大きい (1 図 a) ので I_T/I_T^0 が小さくなる。他方、 $H=90^\circ, 60^\circ$ のように H が大きいときは $K_T \approx K_D$ が成立し、 K_D 値は

両群落とも小さい (1 図 a) ので I_T/I_T^0 は大きくなる。そして、 $H=15^\circ$ のように H が小さいときは I_T は I_S で支配され (3 図)、葉が太陽に直面する群落では H が小さいときほど、そして葉が斜めの群落では α が大きいほど I_S/I_S^0 は大きいので、 $F < 2.25$ での I_T/I_T^0 は $H=15^\circ$ のときが $H=30^\circ$ のときより大きくなる。

Brougham はシロツメクサ (*T. repens*) や、ライグラス (*L. perenne*) などの群落で快晴下の水平相対照度が日変化することを観測したが、日変化の起る原因については解析を進めなかつた⁹⁾。そこで、我々はこの原因を明らかにするため、前述の群落内相対照度に関する理論的解析に彼の観測データーを導入して日変化の理論値を求め、彼の観測値と比較検討した。彼の観測が夏に行な

われているので、大気透明度 0.7 のときの I_D^0 や I_S^0 の H に対する関係 (3 図) を理論値算出に用いた。 $F=3$ のシロツメクサ群落では葉層の上半分 ($F=1.5$) は葉を太陽に直面させる運動が盛んな若い葉で、葉層の下半分 ($F=1.5$) はこの運動を行なわない水平状態の老葉で構成されているとみなして、群落内地表面での水平照度の絶対値や相対値を各太陽高度について算出し、太陽高度と時刻の関係 (3 図) からこれら理論値を午前の各時刻に対応させた (5, 6 図)。他方、ライグラス群落については、群落内照度算出の基礎となる α を、朝早い時刻 (ほぼ散光状態とみなせる (3 図)) における F と I_T/I_T^0 の測定値と (7) 式を用いて求めた。 $F=3.94$ のライグラス群落における群落内地表面での I_T/I_T^0 についての 5 時 15 分の測定値は 11.8% で (7) 式に $\alpha=80^\circ$ $F=3.94$ を代入して得られた理論値は 13% であつたがこの理論値に前章で述べた茎の遮光を加えると測定値とほぼ同値になると予想されるので、ライグラス群落では $\alpha=80^\circ$ とした。直射光成分については (5), (6), (10) 式を、散光成分については (7) 式を、自然光については (11) 式を用いて群落内地表面での水平照度の絶対値や相対値を各太陽高度について算出してから、シロツメクサの場合と同様に 3 図を用いてこれら理論値を午前の各時刻に対応させ、さらに $\Sigma F_s=0.1 \Sigma F_f$, $\alpha=90^\circ$ とした場合の茎の遮光が葉による遮光に加わった場合の理論照度値の日変化を同様にして算出した (5, 6 図)。Brougham の報告では午前に比し午後の方が観測値がふれているので、ここで得られた理論値との比較は午前だけについてなされた (5 図)。Brougham の午後の観測値がふれた理由は明らかでないが、平山⁽¹¹⁾によると午前と午後とで大気透明度に大差がないので I_D^0/I_S^0 と H の関係も、それで I_T/I_T^0 と H の関係も午前と午後の間で大差がないと一般的には考えてよいだろう。5 図で明らかなように、シロツメクサの場合もライグラスの場合も群落内地表面での水平相対照度の理論日変化曲線は Brougham の観測曲線と、かなりよく一致している。このことは葉や茎の遮光性についての理論的な解析が正しかつたことを裏付けるものである。

シロツメクサとライグラスでは I_T/I_T^0 の日変化の傾向はよく似ていて、両群落とも日出と正午の中間よりやや早い時刻に (午後だと正午と日没との中間よりやや遅い時刻に) I_T/I_T^0 は日最低値を示した。既述のごとく葉の遮光性質がシロツメクサとライグラスでは直射光についても散光についても異なるが I_T/I_T^0 の日変化は同じ傾向を示した理由を考察してみよう。4 図の説明の終りに葉を太陽に直面させる植物と $\alpha=90^\circ$ の植物における

Fig. 5. Diurnal variation of relative light intensity (the ratio of the incoming light to the incident light) at the ground level of the three stands in summer morning at latitude $40^\circ 30' S$. Solid lines, observed by Brougham, 1953 (closed circles, Dec. 19; open circles, Jan. 23). Broken lines, calculated by the authors (thick lines, $F=\Sigma F_f$; thin lines, $F=\Sigma(F_f+F_s)$: $\Sigma F_f=3.94$ and 3.0 on Dec. 19; $\Sigma F_f=2.49$ on Jan. 23).

$F>2.25$ での I_T/I_T^0 を $H=90^\circ, 60^\circ, 30^\circ, 15^\circ$ のときについて比較し、 $H=30^\circ$ のとき最小値になることを考察したが、これと全く同様な理由で葉層の上半分の葉を太陽に直面させる $F=3$ のシロツメクサ群落も $\alpha=80^\circ$ で $F=2.49, 3.94$ のライグラス群落も $H=30^\circ$ にあたる時刻に、すなわち 7 時頃に I_T/I_T^0 の日最小値を示すのである。 $H=30^\circ$ の時刻では I_D^0 が I_T^0 をかなり支配しているので、 $K_T \approx K_D$ が成立し (9 式参照)、他方、この K_D 値が大きい (1 図, a) ので、 I_D/I_D^0 や I_D は勿論 (6 図 A, B), I_T/I_T^0 も小さい値となるのである。シロツメクサ群落では、葉層構成葉の半分が太陽に直面する運動をするとして I_T/I_T^0 を考察したが、構成葉の全部がこの運動をするときも I_T/I_T^0 の理論日変化曲線の傾向や日最低値の出現時刻は同じだが、全時刻にわた

Fig. 6. Diurnal variation of the light intensity at the ground level in the three stands in summer morning at latitude $40^{\circ}30'$ S.

Thick lines, $F = \Sigma F_f$; thin lines $F = \Sigma(F_f + F_s)$. $\Sigma F_f = 3.94$ and 3.0 on Dec. 19; $\Sigma F_f = 2.49$ on Jan. 23. P.R., Perennial Ryegrass; W.C., White Clover. **A**: Absolute (klux); I_s , I_D , I_T , diffuse, direct, total solar radiation due to the incoming. Solid lines, $I_T (=I_D + I_s)$; broken lines, I_D . **B**: Relative (%); I_s/I_s^0 , I_D/I_D^0 , where I_s^0 , I_D^0 , diffuse, direct solar radiation due to the incident. Chain lines, I_s ; broken lines, I_D .

つて値が非常に小さくなると理論的に予測される。

5図によるとシロツメクサ群落では、 F がライグラス群落よりも小さいが I_T/I_T^0 はすべての時刻にわたって小さくライグラス群落に比して正午の I_T/I_T^0 が日出時の I_T/I_T^0 よりも大きくない。これは、シロツメクサの方が F がより大きいライグラスよりも、 I_D/I_D^0 は、特に正午に近いほど非常に小さく、また I_s/I_s^0 もすべての時刻にわたって、特に正午に近いほどいくらか小さいからである(6図, B)。両植物での I_D/I_D^0 や、 I_s/I_s^0 の差異は直射光についてや散光についての遮光性質の違いに

原因がある。すなわち、シロツメクサの葉層の上半分では正午で K_D は1よりやや大きく正午からずれるほど $K_D \gg 1$ の傾向は顕著になるが、ライグラス群落では正午で $K_D \ll 1$ で $H=30^{\circ}$ の時刻にやつと $K_D=1$ となり、日出時に向かつて $K_D \gg 1$ となる(1図参照)。また、 I_s/I_s^0 はライグラスでは H と無関係に一定であるが、シロツメクサの葉層の上半分では葉が太陽に直面するため H の減少で増加し(ただし(7)式での $\alpha=90^{\circ}$ の時の値より大きくはならない)、葉層の下半分は水平葉で構成されているため葉層全体としての I_s/I_s^0 は $\alpha=80^{\circ}$ のライグラスにくらべてかなり小さいのである。

Warren Wilson はシロツメクサ群落が葉層上部ほど水平葉で下部ほど斜葉で構成されていると報告した³¹⁾。測定群落の管理や測定時の光環境についての報告がないので、葉が太陽に直面する運動をしたかどうかは不明であるが、この運動をしないで α が H と無関係に一定の場合について考察してみよう。群落内地表面での照度は F_f 間での光吸収率の差異とは無関係に ΣF_f の光吸収の全量で決定される。それで、 F_f に関する α の平均値で K_D 値や I_s/I_s^0 値の日変化を求めて照度の日変化をしらべても大きな誤りではない。この α の平均値が 60° とすれば4図を用いて次のように予測することができる。群落内地表面での I_T/I_T^0 は $H \geq 60^{\circ}$ では日変化少なく、 $H=30^{\circ} \sim 15^{\circ}$ でかなり減少し、この減少を $H=30^{\circ}$, 15° で比較すると、 $F < 4$ では $H=15^{\circ}$ 方が、 $F > 4$ では $H=30^{\circ}$ の方が顕著である。

(1) 式の前式である $\phi(\theta) = [1 - (s/s)]^n$ は太陽斑点部の合計面積の単位土地面積に対する相対値を示しこれは相対照度に比例していて、また太陽斑点部の水平照度とその合計面積および日影部の水平散光照度とその合計面積を考慮して得られる平均水平照度の相対値は散光条件下で得られる水平相対照度と同値という主張が、門司・佐伯の群落内相対照度の理論的解析¹⁷⁾の中になされている。そして実験的な裏付けとして、ヨシ・ノカラムツ群落 (*Phragmites-Thalictrum*) での群落内水平相対照度について散光下で観測された値と晴天下で観測された値との一致が彼等によつて報告されている¹⁷⁾。しかし、我々の理論によると、この式は I_D/I_D^0 に等しいだけであつて、自然状態ではこのような照度は存在しない。しかも太陽高度や大気透明度の値によつては I_D^0/I_s^0 値が非常に小さく(3図参照)太陽斑点部もかなりの散光成分を含み、群落内の日影部分でも散光によつてある程度の照度になっている。太陽斑点部の散光成分に関する照度は日影部の照度と同値でこの照度の相対値は(7)式で決定される。それで、門司・佐伯による理論式(1式

の前式)で得られる相対照度は直射光と散光の和からなる自然光下の I_T/I_T^0 とは異なり、この差異は I_D^0/I_S^0 が小さいほど大きく、とくに、散光条件下で得られた値とは全く異なるはずである。Trapp の報告³⁰⁾では red beech の林内相対照度は晴天の自然光下での値が曇天の散光下での値より小さい(陽斑点部の照度を加えてもやや小さい)。Davidson と Philip⁶⁾は同様な結果を牧草群落で得て K_S 値は K_D 値より小さいと解釈した。Bau-mgartner の報告¹⁾ではトウヒの林内相対照度は日中の自然光下での値が日出時の散光下での値より大きい。これらの人達の I_T/I_T^0 についての報告結果は散光下と自然光下との間に定まった大小関係を与えない。理論的にも H と α との組合せで I_T/I_T^0 値が極端に変化し、散光下の値を上回ったり下回ったりする(本論文の4図と門司・佐伯¹⁷⁾の6図とを比較せよ)。例えば $\alpha=90^\circ$ での I_T/I_T^0 の値は散光下の値に比して $H=90^\circ, 60^\circ$ で大きく、 $H=30^\circ, 15^\circ$ で小さい。 $\alpha=30^\circ$ での I_T/I_T^0 の値は $H=90^\circ, 60^\circ$ でやや大きく、 $H=30^\circ$ で大差なく、 $H=15^\circ$ で小さい。このことから、高緯度地方での I_T/I_T^0 値は曇天時が晴天時より大きいという Tranquillini の観測結果²⁹⁾も、 α に応じて H が小さい場合などには逆の結果になりうる。また、 α と H の組合せによつては I_T/I_T^0 が散光下と自然光下とで同値の場合も起りうる。論理を明確にするため(8)式の成立を、したがって K_S の存在を前提として説明するならば、 $K_S \div K_D$ を成立させるような α と H の組合せの時に、例えば $\alpha=60^\circ$ では $H=45^\circ$ のとき $K_S \div K_D=0.64$ 、 $\alpha=30^\circ$ では $H=27^\circ$ のとき $K_S \div K_D=0.88$ (H と K_D との関係は1図aより求め、 K_S 値は門司・佐伯¹⁷⁾の論文中の6図から求めた)で、直射光下でも、散光下でも、また自然光下でも群落内相対照度は同値になる。門司・佐伯¹²⁾によるヨシ・ノカラマツ群落での I_T/I_T^0 の観測値が晴天下と曇天下で同値だったのもこのような理由によるのかも知れない。水平葉で葉層が構成されている群落では $K_S=K_D=1$ が常に成立し、光環境に無関係に I_T/I_T^0 が同値になるので特殊な例といえる。一般に葉層が完全水平葉で構成されている場合はまれで、また H は日・季節変化するので、晴天時の自然光下での I_T/I_T^0 の測定に際しては H や α の同時記録が必要である。

3. 葉の光透過率や光反射率と群落内照度との関係

葉層が水平葉で構成されている群落での内部水平照度に関する門司・佐伯の理論式¹⁷⁾によると、

$I = I_0 \exp(-ns/S) = I_0 \exp(-F) \cdots (I_0$; 群落の内と外での各全光水平照度)で、葉の光透過率が m の場合には

$$I = I_0 \exp\{n(m-1)s/S\} = I_0 \exp\{(m-1)F\} \text{ である。}$$

葉層が水平葉で構成されている群落では葉の光透過現象を無視すれば前述のごとく理論的に $K_D=K_S=1$ であるから前記二式間の比較で水平葉からなる群落では葉の光透過が K を1から $(1-m)$ に減少させることがわかる。このような K の変化は(1)式での $\bar{s}$ が葉の光透過のため $(1-m)\bar{s}$ に減少すると、すなわち葉の光透過のため葉の水平投影面積が $m\bar{s}$ だけ減少すると解釈すれば葉層構成葉が水平な場合も斜めの場合も理論的には同じ取扱いができて、直射光に関して K_D が $(1-m)K_D$ に減少することになり(3式参照)、(10)式の K_D の代りに $(1-m)K_D$ を代入した式で I_D は表わせる。葉層内部での葉による光反射は、直射光を散乱光に変える作用に役立ち群落内の光の強さを減少させる作用にはあまり関係がないと仮定しても大きな誤りではないだろう。それで、群落内照度の解析に葉による光反射をとりいれるときは葉層表面での光反射率(n)のみを(10)式に考慮し、しかも光の入射角の差異による値の変動は小さいと仮定して次式が成立する。 $I_D = (1-n)I_D^0 \times \exp(-K_D F)$ 。この式に m を考慮して理論式をつくると次のようになる。

$$I_D = (1-n)I_D^0 \exp\{m-1 K_D F\} \cdots (13)$$

m の値は葉の種類によつて差異があるが、一般に10%以下¹³⁾で、 n の値は葉層構造や葉層構成葉の種類によつて差異があるが一般に10%前後¹⁹⁾である。それで上式で示される I_D 値は n のみを考慮すると(10)式で示される I_D 値よりやや小さな、 m のみを考慮するとやや大きな値になるので、 n と m の両方を考慮すると(10)式で示される I_D 値と同じになる場合が多いだろう。すなわち、 n 、 m の両方を無視した理論式(10)式と n 、 m の両方を考慮した理論式(13)式とはほぼ等しい I_D 値を示すことになる。(13)式で示される I_D 値が真の値にもつとも近いわけであるからこれとの差異は n と m の両方を無視して得られた理論 I_D 値の方が、 n と m のどちらか一方のみを考慮して得られた理論 I_D 値の方よりも小さいと結論できる。

葉層が水平葉で構成されている場合は、光の入射方向と無関係に葉の水平投影面積は一定であるから散光についても直射光についてと同じように(3)式で葉の光透過による K_S 値の減少が求まる。葉層が斜葉で構成されている場合は、前述の葉の光透過による水平投影面積減少の理を(7)式に用いて、すなわち、(7)式の F の代りに $(1-m)F$ を代入した式で I_S を求めることができる。さらに(7)式の I_S^0 の代りに $(1-n)I_S^0$ を代入した式で I_S を求める方がより解析的態度である

わけだが、 I_D の場合と同様な理由で (7) 式そのままから I_S を求めた方が真の測定値に近づくことになる。この様なことは直射光成分と散光成分の和からなる自然光についても当然いえることである。

引用文献

- 1) Baumgartner, A. (1956), Ber dtsch. Wetted. No. (5).
- 2) Boysen Jensen, P. (1932), Die Stoffproduktion der Pflanzen, Jena.
- 3) Brougham, R. W. (1958), Aust. J. Agric. Res. 9, 39.
- 4) Bula, R. J. *et al.* (1955), Bot. Gaz. 116, 271.
- 5) Coombe, D. E. (1957), J. Ecol. 45, 823.
- 6) Davidson, J. L. & Philip, J. R. (1958), In "Climatol. and microclimatol.", Proc. Camberra Symp.; UNESCO, Paris.
- 7) Donald, C. M. (1961), Soc. Exp. Biol. Symp. 15, 282.
- 8) Evans, G. C. (1956), J. Ecol. 44, 391.
- 9) ——— & Coombe, D. E. (1959), *ibid.* 47, 103.
- 10) ——— & Whitmore, T. C. (1960), *ibid.* 48
- 11) 平山 嵩 (1948), 建築設計理論.
- 12) Isobe, S. (1962), 農研報告 (A) 9 号, 29.
- 13) Kasanaga, H. & Monsi, M. (1954), Jap. J. Bot. 14, 304.
- 14) 小谷信矢 (1962), 9 回日本生態学会, 講演.
- 15) 松島省三 (1957), 農研報告 (A) 5 号, 1.
- 16) 三原義秋 (1961), 農業気象, 応用気象学大系 3 巻, 地人書館.
- 17) Monsi, M. & Saeki, T. (1953), Jap. J. Bot. 14, 22.
- 18) 本谷 勲 (1961), 8 回日本生態学会, 講演.
- 19) Müller, D. (1960), Handb. Pflanzenphysiol. V/2, Berlin.
- 20) 村田吉男 (1961), 農研報告 (D) 9 号別冊, 1.
- 21) ——— (1962), 農業気象 18, 81.
- 22) Nichiporovich, A. A. (1961), Fiziol. Rastenii 8, 536.
- 23) Rheinheimer, G. (1957), Mitteil. Staatsinst. allg. Bot. Hamburg 11, 89.
- 24) Saeki, T. (1960), Bot. Mag. Tokyo 73, 55.
- 25) Shibaoka, H. & Yamaki, T. (1959), Sci. Pap. Coll. Gen. Educ. Univ. Tokyo 9, 105.
- 26) Stern, W. R. & Donald, C. M. (1962), Aust. J. Agric. Res. 13, 615.
- 27) Takeda, T. (1961), Jap. J. Bot. 17, 403.
- 28) Tanner, C. B. *et al.* (1960), Agron. J. 52, 373.
- 29) Tranquillini, W. (1960), Handb. Pflanzenphysiol. V/2, Berlin.
- 30) Trapp, E. (1950), In "The climate near the ground" by H. Geiger, Harvard Univ. Press.
- 31) Warren Wilson, J. (1959), In "The measurement of grassland productivity" J. D. Ivins ed., London.

Summary

Under natural light conditions, the radiation impinging upon foliage from sky is composed of the direct and the diffuse radiation. The intensity of direct radiation within foliage is determined with the extinction coefficient for one beam, and the intensity of diffuse radiation with Monsi and Saeki's formula concerning the ratio of light intensity inside and outside of foliage in isotropic light beam.

Our theoretical extinction coefficient for one beam (K_D) corresponds to the ratio of the horizontal projection to the actual area in a leaf. In the foliage that consists of leaves orientating at right angles to the sun, $K_D = \text{cosec} H$ (H , sun elevation). In the foliage with random arrangement of leaves inclined at a fixed angle (α) to the horizontal, $K_D = \cos \alpha$ in $H \geq \alpha$, and in $H < \alpha$ $K_D = \{\cos \alpha \cdot \sin^{-1}(\cot \alpha \cdot \tan H) + (\sin \alpha \cdot \cot H) \sqrt{1 - \cot^2 \alpha \cdot \tan^2 H}\} / 2\pi$. Using these equations and Monsi and Saeki's formula, the relative light intensities under sunny conditions were calculated as a function of leaf area index and sun elevation. The calculated light intensity had a diurnal minimum at $H = 30^\circ$, in $\alpha = 80^\circ$ as well as in leaves with a phototropic movement. This result agrees with the observation of Brougham in perennial ryegrass community and in white clover community under sunny conditions. Disagreement among some observers as to the relative light intensity measurements was elucidated on the basis of our theoretical analysis of extinction coefficient for one beam. Light transmission of each leaf leads to the increase of light intensity within foliage, and light reflection from foliage surface results in the decrease of light intensity. Consequently, the theoretical equations whether which include or not the terms concerned with transmission and reflection bring about the same light intensities.