植物群落における光要因と光合成の理論的解析 (3)*

——散光下光合成と比較しての、平行光線下葉群光合成——

黒 岩 澄 雄

(京都大学 理学部 附属植物生態研究施設)

Theoretical Analysis of Light Factor and Photosynthesis in Plant Communities (3)

Total photosynthesis of a foliage under parallel light in comparison
with that under isotropic light condition

Sumio KUROIWA

(Laboratory for Plant Ecological Studies, Faculty of Science, Kyoto University, Kyoto)

1. ま え が き

光要因は植物の生活に影響を与える重要な環境要因の一つであるが、特に緑色植物の光合成に対しては直接関与しているので非常に重要視されている。緑色植物の光合成量は、入射してくる光の強さだけでなく、光の与え方によつても変化する。それは光の与え方によつて植物が受けとめる光の量が変化するからである。第一報³⁾では、植物群落の直射光に対する吸光係数やそれを用いて算出された群落内光強度の相対値などが太陽高度によつて変化し、またこの相対値は天空光の割合の少ない光条件(晴天時の日中)と天空光の割合の多い光条件(朝・夕、曇天)との間で異なることを理論的に明らかにした。

植物群落内の光は葉によつて強く吸収される。それで群落に散光だけが入射するときは、下層葉ほど弱い光を受ける。つまりこの場合には、一般に鉛直方向にだけ光環境の差異が生じる。一方、群落への入射光に直射光が加わると、この直射光をまともに受ける部分とまともに受けない部分とが生じるので、地上高が同じ葉の間に光強度の差ができる。つまりこの場合には、さらに水平方向の光環境の差異が加わる。しかし入射した直射光の一部は群落内部で散乱光になるので、直射光だけが群落に入射するときにも、水平と鉛直の両方向に光環境の差異が生じる。このような散光だけの光条件と直射光だけの光条件の間での群落の受光状態のちがいが、群落光合成にどのような差異を与えるのかをしらべることは、群

落光合成の仕組みの解明をめざす理学分野においても、また作物や林木の生産向上をめざす農学分野においても重要な研究課題である。

直射光条件下の群落光合成に関する理論的研究は、最近になつて、鉛直と水平の両方向についての群落受光状態の解析結果にもとづいて進められるようになったが^{1,4,5,7,11,12,16)}、直射光に由来する群落内部の散乱光の群落光合成に対する関係についてはまだ十分には解析されていない。本論文においては、葉の集合体つまり葉群が入射角一定の平行光線を受けるときの受光状態を、前報³⁾と同様に直射光に由来する散乱光も含めて解析し、この結果を単葉の光—光合成曲線と結びつけて葉群光合成量を算出した。そしてこの結果を、門司・佐伯⁹⁾の理論式で与えられる入射光が等方性の散光の場合の葉群光合成量と比較した。以上については、葉を水平につける水平型と、斜めにつける傾斜型と、鉛直につける直立型の三種類に葉群を分け、これらの中で比較しながら考察した。

2. 平行光線下の葉群内光環境

葉群に平行光線をあてると各葉層のなかに平行光線をまともに受ける部分(日なた部)とまともに受けない部分(日陰部)とが生じる。そしてこの日なた部にあたる平行光線は葉によつて吸収される光線と吸収されない光線とに分けられる。この吸収されない光線というのは、葉面で乱反射される光線と葉の組織を透過する光線とであり、ともに散乱光である。それで平行光線だけを葉群が受ける場合でも、日陰部はこの平行光線に由来する散乱光を受け、日なた部はこの散乱光と入射した平行光線の両方を受ける。

* 昭和42年11月12日 近畿支部大会で発表。京都大学理学部附属植物生態研究施設業績第5号・JIBP-PP 業績。

各葉層における日なた部の葉面積と日陰部のそれとの合計値をつくり、この合計値に対する日なた部の葉面積の割合を f_d とし、日陰部の割合を f_s とする。葉群が入射角一定の平行光線だけを受けるとすれば、 f_d と f_s の値は、葉の光反射・光透過がない場合の平行光線に関する吸光係数 K (磯部²⁾, 黒岩・門司³⁾) を用い積算葉面積指数 F をパラメータとして、つぎのように求る (黒岩^{4,5)})。

$$f_d = \exp(-KF) \dots\dots\dots (1)$$

$$f_s = 1 - f_d = 1 - \exp(-KF) \dots\dots\dots (2)$$

それで、任意の F 値までの葉群全体としての日なた部合計面積を葉群が占める土地面積で割った値 f_d^{sum} は、式(1)の F について定積分して得られる次式で与えられる。

$$f_d^{\text{sum}} = \{1 - \exp(-KF)\} / K \dots\dots\dots (3)$$

また、葉群全体としての日陰部合計面積の土地面積に対する比率 f_s^{sum} は次式で与えられる。

$$f_s^{\text{sum}} = F - f_d^{\text{sum}} = F - \{1 - \exp(-KF)\} / K \dots\dots (4)$$

葉量が非常に多い葉群の f_d^{sum} と f_s^{sum} は、式(3)と(4)の F をそれぞれ無限大として与えることができる (例えば f_d^{sum} の値は $1/K$ となる)。

太陽の視半径は季節によつてわずかに変化する。そしてその年平均値は約16分の角度であるから、厳密には太陽の直射光を完全な平行光線として扱うことはできない。例えば日陰部についてみれば半影部の本影部に対する割合は葉層の上方部で小さく、葉層の下方部で大きい。しかし丈のあまり高くない草木群落では、この割合は全葉層にわたつて無視できるほど小さい。それで、本論文の平行光線条件に対する解析結果を太陽の直射光条件のものにあてはめる場合には、丈の低い群落のときはそのままでもよいが、森林のように丈の高い群落のときは太陽斑点のにじみ現象が考慮されねばならない。

平行光線が葉にあたつて生じた反射光と透過光の合計 (散乱光) 強度を、その下向き成分光の強度と上向き成分光の強度とに分ける。そしてこの下向き成分光強度を葉にあたる平行光線強度で割った値を全葉について平均して m_s とする。一方、平行光線に関する葉群の吸光係数を、葉での光反射と光透過の影響を含めた場合の係数 K_a と、影響を含めない場合の係数 K とに区別すると、

$$K_a = (1 - m_s)K \dots\dots\dots (5)$$

葉群内光強度は K_a で算出した値が K で算出した値より大きい。これは葉での光反射と光透過による下向き散乱光のためであるとして、この下向き散乱光の水平面強度 I_s と F の関係は次式で示すことができる (黒岩^{4,5)})。

$$I_s = I \{ \exp(-K_a F) - \exp(-KF) \} \dots\dots\dots (6)$$

ただし、 I は葉群に入射する平行光線の水平面強

度である。

葉群内における全光の水平面強度 I_t は、この I_s と葉群内に入射できた平行光線による光強度 I_d との和からなりたつていて、それぞれ次式で示される。

$$I_t (= I_s + I_d) = I \exp(-K_a F) \dots\dots\dots (7)$$

$$I_d = I \exp(-KF) = I f_d \dots\dots\dots (8)$$

平行光線に由来する散乱光の生産は日なた部だけでなされるのに対し、その消費ともいえる散乱光吸収は日陰部も含めた全葉層でなされる。このような散乱光の生産と消費のそれぞれの過程を理論的に解明し、その結果を組合せて式(6)をつくつたのではないが、式(6)は散乱光の生産と消費の決算値を与える。式(8)の I_d は、葉群に与えられた全平行光線のうち葉群内に入射できた平行光線の合計値であり、その相対値 I_d/I は式(8)で明らかのように f_d で与えられる。このように、平行光線下の葉群内光斑の面積合計値から求まる光強度は I_d であつて I_t ではない。また、いわゆる群落内相対光強度を求めるような場合には、 I_s と I_d に分けて求めることなく式(7)を用いて I_t を直接求める方が容易である。

葉に散乱光があつたときの反射光と透過光の下向き成分だけを合計した値を、葉にあたつた全散乱光の下向き成分値で割った値を $\bar{m}_r$ (全葉についての平均値) とする。一方、葉群での下向き散乱光に関する吸光係数を、葉での反射光と透過光の影響を含めた場合の係数 k_a と、影響を含めない場合の係数 k (門司・佐伯⁶⁾) とに区別すれば、

$$k_a = (1 - \bar{m}_r)k \dots\dots\dots (9)$$

葉群内の下向き散乱光に関しての、葉の表面での光強度 i_s は k を用いて、葉の吸光量 i_a は k_a を用いてそれぞれ式(10)と(11)に示すように求めることができる。この場合、 i_s も i_a も葉の向軸面と背軸面とでの光強度の合計値である。

$$i_s = k I_s \dots\dots\dots (10)$$

$$i_a = k_a I_s \dots\dots\dots (11)$$

葉群内の日陰部には、 i_s と i_a をそのままあてはめることができる。日なた部の値は、これらに平行光線による光強度が加わつたものとなる。葉での反射光や透過光の波長構成は葉群への入射光のそれと異なり、近赤外部に富んでいる。このことは、 i_s と葉群光合成との関係をしらべる際には特に考慮されねばならない。

K と K_a を常数として式(6)を F で微分する。そしてこの微分した式を零にする F 値を $F_{(I_s)\text{opt}}$ とすれば、これが I_s と F との関係において I_s を最大にする F 値であつて、次式で示される (黒岩⁴⁾)。

$$F_{(I_s)\text{opt}} = \frac{\log(1-m_r)}{-K m_r} \dots\dots\dots (12)$$

それで $F_{(I_s)\text{opt}}$ を式(6)の F に代入して得られる I_s 値は、その最大値 $I_{s\text{max}}$ を与える（黒岩⁴⁾）。すなわち、

$$I_{s\text{max}} = \frac{I m_r}{1-m_r} (1-m_r)^{1/m_r} \dots\dots\dots (13)$$

式(12)の $F_{(I_s)\text{opt}}$ は i_s と i_a についてもあてはまるので、 $I_{s\text{max}}$ に k または k_a を乗じることによつて i_s または i_a の最大値が、それぞれ求まる。式(12)で明らかなように $F_{(I_s)\text{opt}}$ は K と m_r の値で決まり、 K が小さいほど $F_{(I_s)\text{opt}}$ は大きい（図1参照）。この場合、 K は f_d の分布つまり日なた部の分布を介して、 m_r はこの日なた部での光透過と光反射による散乱光生産率を介して $F_{(I_s)\text{opt}}$ 値の決定に関与している。一方、 $I_{s\text{max}}$ は式(13)で示されるように K には関係なく m_r だけで決まる。つまりこの場合は、日なた部での散乱光生産率が重要なのである。

3. 単純葉群の光環境と光合成

1) 葉群構造と光環境

葉群を十分に小さな葉の集合体とし、その構造をつぎのように単純にして解析を容易にした。(1) 葉群内での葉の空間的位置に関する分布はランダムである。(2) 葉群内での葉が面している方位角 β の分布はユニホームである。この β は、つぎのような角度測定法による値とする。葉の鉛直断面をつくり、葉の向軸面の側を鉛直断面の表側とし、葉の背軸面の側を裏側とする。そして葉の鉛直断面と、放射に対する法線面の鉛直成分(受光)面とのなす角度を測定し、葉の鉛直断面の表側が放射に面している場合は測定値をそのまま β とし、葉の鉛直断面の裏側が放射に面している場合は測定値の π に対する差を β とする（黒岩⁴⁾）。(3) 葉群内での葉の傾角 α （水平面と張る角度）は全葉について一定である。(4) m_r と $\bar{m}_r$ は葉群内の全葉についてそれぞれ一定で（本論文では両者とも光波長と無関係に 0.2 とする）、 m_r は葉に対する光入射角によつても変化しない。

葉の光反射率や光透過率は、葉の形態的性質だけでなく葉に対する光入射角によつても変化する（S.V. TAGEEVA & A.B. BRANDT¹⁴⁾）。しかし、反射光が多くなるときの光入射角においては透過光が少なくなり、反射光が少なくなるときの光入射角においては透過光が多くなる場合が多い。それで葉での反射光と透過光の合計値の入射光強度に対する割合を求めるならば、この割合は光の入射角によつてあまり変化しないとみなせる。そして、反射光は葉の表側に透過光は葉の裏側にと分離しているので、合計値扱いをした方が葉でつくられる散乱光

の等方性も増す。このような理由から C.T. DE WIT¹⁶⁾ と同様に、葉への光入射角と無関係に下向き成分と上向き成分を等量とみなして m_r や $\bar{m}_r$ を全方向に対する葉の光散乱率の半分としても大きな誤りではない。このように m_r は葉への光入射角によつて変化しない値とみなせるので、条件(4)は成立することになる。

前述の4つの条件を満足するところの単純葉群においては、 θ を平行光線の入射角とすれば、

$$\frac{\pi}{2} - \theta \geq \alpha \text{ では、}$$

$$K = \cos \alpha \dots\dots\dots (14)$$

$$\frac{\pi}{2} - \theta < \alpha \text{ では、}$$

$$K = \frac{2}{\pi} \{ \cos \alpha \cdot \sin^{-1}(\cot \alpha \cdot \cot \theta) + \sin \alpha \cdot \tan \theta \sqrt{1 - \cot^2 \alpha \cdot \cot^2 \theta} \} \dots\dots\dots (15)$$

であり（黒岩・門司⁹⁾）、式(5)は、 θ や α と無関係に成立する。一方理論的には $\alpha \neq 0^\circ$ ならば、 α が 90° に近いときほど k は F の増加とともに減少する（門司・佐伯⁶⁾）が、ここでは門司・佐伯⁶⁾によつて群落内の光の実測結果を用いて示されたように k を F に関する定数として扱う。そして k と α との関係も彼らの実測結果にしたがつて、 $\alpha = 0^\circ$ （水平葉葉群）で $k = 1.0$ 、 $\alpha = 45^\circ$ （傾斜葉葉群）で $k = 0.8$ 、 $\alpha = 90^\circ$ （直立葉葉群）で $k = 0.5$ とする。

式(14)と(15)を式(3)に代入した式から、 $f_d\text{sum}$ と θ との関係を考察することができる。 F を無限大にしたときの $f_d\text{sum}$ 値と θ との関係を図1に示す。…この $f_d\text{sum}$ 値は、 $\theta = 0 \sim \left(\frac{\pi}{2} - \alpha\right)$ では一定（この一定値は α の増加とともに増す）で、 $\theta > \left(\frac{\pi}{2} - \alpha\right)$ では θ の増加とともに減少して $\theta = \frac{\pi}{2}$ で零になる（ θ の 0 から $\frac{\pi}{2}$ までの変化に対し、 F を無限大にしたときの $f_d\text{sum}$ 値は $\alpha = 0^\circ$ の場合だと 1 であり、 $\alpha = 90^\circ$ の場合だと無限大から零へと変化する（図1の a 参照））。式(14)と式(15)を式(12)に代入した式での $F_{(I_s)\text{opt}}$ と θ との関係は、 m_r を θ と無関係な定数としているため、前述の F を無限大にしたときの $f_d\text{sum}$ 値と θ との関係によく似ている（図1の b 参照）。

2) 平行光線下の葉群光合成量

式(14)と(15)で示される K 値を式(1)と(2)にそれぞれ代入して、 f_d や f_s の F に対する関係を、 α が 0° 、 45° 、 90° の場合について求め、図2に示す。この図でも $\alpha > 0^\circ$ ならば θ が大きいほど平行光線は葉群内に入りにくいことが明らかである。

式(14)と(15)で示される K 値を式(6)に代入して I_s/I

Fig. 1. **a**; Total sunlit leaf area (f_d^{sum}) of a foliage with the infinite LAI value. **b**; Cumulative leaf area index ($F_{(I_s)}^{\text{opt}}$) giving the maximum of relative intensity of the scattered light fraction I_s/I .

Solid, broken, chain lines; 0° , 45° , 90° of leaf inclination angled to the horizontal, respectively. θ , incident angle of parallel light.

Fig. 2. Sunlit leaf area (f_d) relative to the sum of sunlit and shaded leaf areas. F , cumulative leaf area index. α , leaf inclination angled to the horizontal. θ , incident angle of parallel light.

と F との関係を求め図3に示す。直立葉葉群では、 θ が小さいときには下層部ほど I_s/I 値が大きい。それで α と LAI の大きい葉群では、 I_s/I の葉群合計値は θ が小さいときの方が θ が大きいときよりかなり大きい。同様なことが i_s/I や i_a/I についてもあてはまることか、式(10)と(11)を参照して明らかである。なお、葉群光合成の算出に必要な i_s は、ここで得られた I_s を式(10)に代入して求めた。

一方、日なた部が受ける平行光線の葉面強度 i_d は F とは無関係に次式で求めることができる(黒岩^{4,5})。

$$i_d = I_D \times |\cos \alpha \cdot \cos \theta + \sin \alpha \cdot \sin \theta \cdot \cos \beta| \cdots \cdots (16)$$

ただし、 I_D は平行光線(光合成有効放射)の法線面強度である。

Fig. 3. Horizontal intensity of the scattered light fraction (I_s) relative to horizontal intensity of incident parallel light (I). θ , F and α are the same as in Fig. 2.

Fig. 4. Light intensity on leaf surface i_a (upper) and gross photosynthesis of leaf p (lower) in relation to leaf orientation β . θ is incident angle of parallel light (its intensity is 100 klux on a plane perpendicular to the rays). Leaves are inclined at 45° to the horizontal. When $\left(\frac{\pi}{2} - \theta\right) \geq 45^\circ$, exposure of leaves is limited to adaxial surfaces for any β value. When $\left(\frac{\pi}{2} - \theta\right) < 45^\circ$, leaves are exposed adaxially in the range of $\beta \leq \frac{\pi}{2} + \sin^{-1}(\cot 45^\circ \cot \theta)$, and abaxially in the range of $\beta > \frac{\pi}{2} + \sin^{-1}(\cot 45^\circ \cot \theta)$.

式(16)を用いて得られた $\alpha = 45^\circ$ の場合の i_a と β との関係を図4・上に示す。

太陽の直射光線に空からの散乱光が加わった場合ではあるが、大島¹⁰⁾は傾葉をつけたてん葉の孤立個体について実測し、葉が受ける放射の強さおよび葉の光合成速度が β によつて変化することをたしかめた。本論文では、葉の光合成速度 p と β との関係をつぎのようにして求めた。(1) 葉が向軸面で受ける光合成有効放射の強さ i とその葉の p との関係は、次式で示した(門司・佐伯⁶⁾ 参照)。

$$p = bi / (1 + ai) \quad \text{.....(17)}$$

ただし、 $a = 0.168/\text{klux}$, $b = 0.196\text{g(乾量)}/\text{m}^2/\text{時}/\text{klux}$ (ケイトウ (*Celosia cristata*) の光—光合成

曲線(佐伯¹³⁾より求めた)。本論文では、これらの値は光合成有効放射の波長域で同じとした。

(2) 葉が背軸面で放射を受けても式(17)が成立するとして、式(16)の i_a を式(17)の i に代入した式を p と β との関係を示す式とした。この式を用いて得られた $\alpha = 45^\circ$ の場合の計算例を図4・下に示す。 i_s と p との関係については、後述されるように向軸・背軸いずれかの面だけで葉が放射を受けるときとその放射を両面に分けて同時に受けるときとは厳密には異なるが、後者の場合にも両面の放射の合計強度を式(17)の i に代入して p を算出することにした。式(17)のように葉が受ける放射の強さを関数とした光合成の式を葉群光合成算出のための基本式として使用する場合には、葉の光吸収率が葉群の全葉にわたつて同じという条件が必要である。つまり葉が受ける光の強さから葉群のどの葉についても必然的にその吸光量が決まることが必要である。本論文では、前述のように単純葉群ということで、葉の光散乱率が光入射角や波長と無関係に一定でしかも全葉について同値ということがすでに決められているので、葉の光吸収率が常に一定という条件が満足されることになり式(17)を基本式としても差支えないことになる。

i_s は β とは無関係だが F で変化する。それで各 F 値での i_s を式(17)の i に代入すれば各 F 値での日陰部光合成速度 p_s は求まる。しかし、日なた部の受ける光の強さ (i_s と i_a との和) のうち i_a は β によつて変化し(図4参照)、 i_s は F 値によつて異なるので、各 F 値での日なた部の光合成速度についての葉の方位に関する平均値 $\bar{p}_a$ は次式のように β に関する積分平均値として求めることができる(黒岩^{4,5)})。

$$\bar{p}_a = \frac{1}{\pi} \int_0^\pi \frac{b(i_a + i_s)}{1 + a(i_a + i_s)} d\beta \quad \text{.....(18)}$$

$\frac{\pi}{2} - \theta \geq \alpha$ の場合にはどの β 値にある葉も向軸面で i_a を受ける(図4参照)ので、式(18)は次式のようにまとめられる。

$$\bar{p}_a = \frac{b}{a} [1 - \{(1 + ai_s + aI_D \cos \alpha \cdot \cos \theta)^2 - (aI_D \sin \alpha \cdot \sin \theta)^2\}^{-1/2}] \quad \text{.....(19)}$$

$\frac{\pi}{2} - \theta < \alpha$ の場合には、 $\beta \leq \frac{\pi}{2} + \sin^{-1}(\cot \alpha \cdot \cot \theta)$ にある葉は向軸面で i_a を受け、 $\beta > \frac{\pi}{2} + \sin^{-1}(\cot \alpha \cdot \cot \theta)$ にある葉は背軸面で i_a を受ける(図4参照)。それで、次の式(20), (21), (22)のいずれかを用いて各 F 値での $\bar{p}_a$ を求めることができる。

$$\bar{p}_d = \frac{b}{a} \left[1 - \frac{1}{\pi} \left[\frac{2}{\sqrt{A^2 - B^2}} \tan^{-1} \left\{ \sqrt{\frac{A-B}{A+B}} \tan \left(\frac{\pi}{4} + \frac{\tau}{2} \right) \right\} + \frac{2}{\sqrt{A'^2 - B^2}} \tan^{-1} \left\{ \sqrt{\frac{A'-B}{A'+B}} \tan \left(\frac{\pi}{4} - \frac{\tau}{2} \right) \right\} \right] \right] \dots (20)$$

$$\bar{p}_d = \frac{b}{a} \left[1 - \frac{1}{\pi} \left[\frac{2}{\sqrt{A^2 - B^2}} \tan^{-1} \left\{ \sqrt{\frac{A-B}{A+B}} \tan \left(\frac{\pi}{4} + \frac{\tau}{2} \right) \right\} + \frac{1}{\sqrt{B^2 - A'^2}} \log \frac{\sqrt{B+A'} + \sqrt{B-A'} \tan \left(\frac{\pi}{4} - \frac{\tau}{2} \right)}{\sqrt{B+A'} - \sqrt{B-A'} \tan \left(\frac{\pi}{4} - \frac{\tau}{2} \right)} \right] \right] \dots (21)$$

$$\bar{p}_d = \frac{b}{a} \left[1 - \frac{1}{\pi} \left\{ \frac{1}{\sqrt{B^2 - A^2}} \log \frac{\sqrt{B+A} + \sqrt{B-A} \tan \left(\frac{\pi}{4} + \frac{\tau}{2} \right)}{\sqrt{B+A} - \sqrt{B-A} \tan \left(\frac{\pi}{4} + \frac{\tau}{2} \right)} + \frac{1}{\sqrt{B^2 - A'^2}} \log \frac{\sqrt{B+A'} + \sqrt{B-A'} \tan \left(\frac{\pi}{4} - \frac{\tau}{2} \right)}{\sqrt{B+A'} - \sqrt{B-A'} \tan \left(\frac{\pi}{4} - \frac{\tau}{2} \right)} \right\} \right] \dots (22)$$

ただし、 $A=1+ai_s+aI_D \cos \alpha \cdot \cos \theta$, $A'=1+ai_s-aI_D \cos \alpha \cdot \cos \theta$, $B=aI_D \sin \alpha \cdot \sin \theta$, $\tau=\sin^{-1}(\cot \alpha \cdot \cot \theta)$

もしも $A=B$ または $A'=B$ ならば、つぎの積分式を用いて $\bar{p}_d$ は算出される。

$$\frac{1}{B} \int \frac{d\beta}{1+\cos \beta} = \frac{1}{B} \tan \frac{\beta}{2} + C \dots (23)$$

① I_D 一定での光合成— θ 関係とその α による差異

I_D を一定にして θ を変化させるときには、 I は $I \cos \theta$ に正比例して変化する。このような光条件下での光合成算出値と θ との関係は、 $F=0$ での $\bar{p}_d$ と LAI が 5 と 10 の場合の P_t について考察する。 $F=0$ での $\bar{p}_d$ は、葉の傾き α が一定で、葉の方位角 β に関して均等分布した葉の小集団の全葉が平行光線にさらされているときの小集団平均光合成速度に相当する。

$F=0$ での $\bar{p}_d$

$\alpha=90^\circ$ と $\alpha=45^\circ$ の $\bar{p}_d$ は、式(18)~(23)で $i_s=0$ とし求め、 $\alpha=0^\circ$ の $\bar{p}_d$ は、次式

$$\bar{p}_d = bI_D \cos \theta / (1 + aI_D \cos \theta) \dots (24)$$

で求め、 θ — $\bar{p}_d$ 曲線として図 5 に示す。 $\alpha=0^\circ$ の θ — $\bar{p}_d$ 曲線は、式(24)でも理解されるように、 $\theta=0^\circ$ で最大である $\bar{p}_d$ 値は θ の増加とともに減少して ($\bar{p}_d$ は θ が小さいときに徐々に、 θ が大きいときに急速に減少する) $\theta=90^\circ$ で零となる。 $\alpha=90^\circ$ の θ — $\bar{p}_d$ 曲線は、 $\alpha=0^\circ$ の曲線と逆な傾向で、 $\bar{p}_d$ は $\theta=0^\circ$ で零で $\theta=90^\circ$ で最大である。これはつぎのように説明される。 $\alpha=90^\circ$ の場合は、 β 間での i_d 値の均等度が θ の増加によつて減少する (式(16)参照) 点では $\bar{p}_d$ 増加に抑制的であるが、この抑制以上に θ の増加による β 平均での i_d 値 ($\bar{i}_d$) の増大が $\bar{p}_d$ を増加させるためである。この $\bar{i}_d$ 増加は、つぎに示す一般式(25) (この式は β に関する i_d の積分平均値を与えるものとして式(16)より得られた) から求める式(26)で明らかである。

Fig. 5. θ vs. $\bar{p}_d$ at F (cumulative leaf area index) $=0$, under constant I_D . $\bar{p}_d$ (given by Eq. 18) is mean gross photosynthesis of sunlit leaf area for angle of leaf orientation β ranging from 0 to π (see, Fig. 4). I_D , intensity of incident parallel light on a plane perpendicular to the rays. θ and α are the same as in Fig. 2.

$$\bar{i}_d = \frac{I_D}{\pi} \int_0^\pi |\cos \alpha \cdot \cos \theta + \sin \alpha \cdot \sin \theta \cdot \cos \beta| d\beta = IK \dots (25)$$

$\alpha = \frac{\pi}{2}$ ならば、

$$\bar{i}_d = \frac{2}{\pi} I_D \sin \theta = IK \dots (26)$$

$\frac{\pi}{2} - \theta \geq \alpha$ ならば、

$$\bar{i}_d = I_D \cos \theta \cdot \cos \alpha = IK \dots (27)$$

$\alpha=45^\circ$ の θ — $\bar{p}_d$ 曲線では、 $\bar{p}_d$ は θ の増加に対して最初は徐々に θ の 35° 附近からは急速に減少し、 45° を越すと徐々に増加する。これについては、つぎのように説明される。 $\theta=0^\circ \sim 45^\circ$ のときは、 θ の増加によつて $\bar{i}_d$ が減少し (式(27)参照) 同時に β 間での i_d 値の均等度も減る (式(16)と図 4 参照)。他方 $\theta=45^\circ \sim 90^\circ$ のときは、 θ の増加に対して $\bar{i}_d$ はあまり変化せず同値の i_d

を向軸面と背軸面で受ける葉の組合せが増加する（このように、 $\theta=45^\circ$ のときよりも β 間での光配分が均等化される）ためである。 $\alpha=0^\circ\sim 90^\circ$ にわたって要約すると、つぎのとおりである。 $90^\circ-\theta\geq\alpha$ では、 θ の増加による i_d の均等度の減少のため $\bar{p}_d$ は減るが、 α が小さいと $\bar{i}_d$ の減少も加わり $\bar{p}_d$ 減少が顕著になる。 $90^\circ-\theta<\alpha$ では、 θ の増加により一般に i_d の均等度が増し、 $\bar{p}_d$ は増すが、 α が大きい場合には $\bar{i}_d$ の増加も加わり $\bar{p}_d$ 増加が顕著になる。

I_D と θ とをそれぞれ同値にしての $\bar{p}_d$ を α 間で比較するならば、 $\theta=0^\circ$ のときは $\alpha=0^\circ$ の $\bar{p}_d$ が $\alpha=45^\circ$ のよりやや大きく、 $\theta=90^\circ$ のときは $\alpha=90^\circ$ のが $\alpha=45^\circ$ のよりやや大きい。また $\alpha=45^\circ$ の $\bar{p}_d$ を I_D を同値にして θ 間で比較するならば、 $\theta=0^\circ$ の $\bar{p}_d$ は $\theta=90^\circ$ の値よりやや大きい。これらの差が生じる理由についても、前述のように β 間での i_d 値の均等性および $\bar{i}_d$ 値の大小と関連づけて説明される。

LAI=5, 10 の p_i

klux 単位で 100, 60, 30 の各 I_D 値について、 10° または 5° きざみの θ 値ごとに、そして 0.5 または 1.0 きざみの F 値ごとに、式(18)~(23)を用いて $\bar{p}_d$ を算出した。そして $\bar{p}_d$ と f_d (式(1)参照) との積をつくり、この積と F との関係を各光入射条件についてしらべた (図6参照)。 α が小さい葉群では、 F の増加とともに $\bar{p}_d \cdot f_d$ 値は激減し、この激減傾向の θ 間差異は少ない。しかし α が大きい葉群では、 α が小さい葉群にくらべて、 $\bar{p}_d \cdot f_d$ 値の F の増加による減少が θ が大きいときには顕著であるが、 θ が小さいときには目立たない ($\alpha=90^\circ$, $\theta=5^\circ$, $I_D=30$ klux のときの $\bar{p}_d \cdot f_d$ 値は $F=0\sim 10$

Fig. 6. Amount of photosynthate contributed only by sunlit leaf area. Calculated as the product of $\bar{p}_d$ in Eq. 18 and f_d in Eq. 1. In g of dry matter per sq. m of the sum of sunlit and shaded areas. Signs are as in Figs. 2 and 5.

の間で大差ない)。 i_d 値は β では異なるが F では変化しない。そして一般には $\bar{i}_d \gg i_s$ であるから、ほとんどの場合 F 間 $\bar{p}_d$ 差は小さい。それで、上述の $\bar{p}_d \cdot f_d$ 値と F との関係の α による差異は、特殊な場合をのぞいて f_d と F との関係の α による差異に帰せられる。

各 I_D 値と各 θ 値における $\bar{p}_d \cdot f_d$ 値をそれぞれ F に関して数値積分すれば (ここでは、図6に示すような $\bar{p}_d \cdot f_d - F$ 曲線をつくり、面積を合計した)、その光入射条件下の葉群全体としての日なた部光合成量 P_d が求まる。葉群全体としての日陰部光合成量 P_s も、 $p_s \cdot f_s$ をつくって同様にして求まる。しかし本論文の場合のように、単葉光合成を飽和させる放射の強さよりも i_s がかなり小さな場合には、まず日陰部の受光強度の葉群全体としての合計値 $\sum i_s f_s$ を次式で求める。

$$\begin{aligned}
 \sum i_s f_s = & \frac{k}{K} \int \left[\frac{\exp \{ (m_r - 1) K F \} - 1}{m_r - 1} \right. \\
 & - \frac{\exp \{ (m_r - 2) K F \} - 1}{m_r - 2} \\
 & \left. + \exp (-K F) - \frac{1}{2} \exp (-2 K F) - \frac{1}{2} \right] \\
 & \cdots \cdots (28)
 \end{aligned}$$

つぎに、単葉が受ける放射の単位量あたり光合成量を各光入射条件下の葉群内最大 i_s 値から $i_s=0$ までの間で平均し、そしてこの平均値と $\sum i_s f_s$ との積を P_s とすれば、数値積分で求めるよりも容易に算出することができる (黒岩^{4,5)})。本論文では、この平均値を、式(17)の $i=0\sim 8$ klux での値として 0.11 g 乾量/m²/時/klux とさため、どの光入射条件に対してもまた LAI が 5 のときも 10 のときも用いて P_s の算出をさらに簡単にした。そしてこの P_s と前述の P_d との和を、平行光線下葉群総光合成速度 P_t とした。

以上の算出値を用いて、 α が 0° , 45° , 90° の場合について I_D 一定での $\theta - P_t$ 曲線をつくり、図7にまとめた。 $I_D=30\sim 100$ klux における $\alpha=90^\circ$ の P_d は LAI=5 のとき $\theta=12^\circ\sim 20^\circ$ で、LAI=10 のとき $\theta=7^\circ\sim 12^\circ$ で最大で、この θ 値は I_D が大きいときに小さい。一方、 P_s の最大値を与える θ 値も存在し、この θ 値も LAI が大きい方が小さいが (LAI=5 のとき約 35° , LAI=10 のとき約 32°)、式(28)でも分かるように I_D 値とは無関係である。上述の $\theta - P_d$ 関係と $\theta - P_s$ 関係の結果として $I_D=30\sim 100$ klux における P_t は LAI=5 のとき $\theta=20^\circ\sim 25^\circ$ で LAI=10 のとき $\theta=12^\circ\sim 15^\circ$ で最大で、この θ 値は I_D が大きいときにやや小さい。 P_s が最適の θ 値をもつのは、 θ が大きくなると f_s sum は増すが、ほとんどの葉層で i_s が激減し、また θ が小さくなると下層部で i_s が増加することはあつても f_s sum がそれ以上

に減少するためである (図1, 3参照)。 P_d が最適の θ 値をもつのは、 θ が大きくなると各 F 値での $\bar{p}_d$ は増すが $f_{a\text{sum}}$ が激減し、また θ が小さくなると $f_{a\text{sum}}$ は増すが $\bar{p}_d$ が激減するためである (図1, 5, 6参照)。しかし θ が小さいときでも、 I_D さえ大きければ i_a は飽和光合成が可能な強さとなるので $\bar{p}_d$ は減少しない。このことが、 P_d のひいては P_t の最大値を与える θ 値が I_D 強度で変化する理由となつている。 $\alpha=0^\circ$ の場合、各 I_D 値において、 θ の増加に対し、 P_s は比較的徐々に減少し、 P_d はかなりの θ 値までほぼ一定でそのあと激減する。…この θ 値は、 $\text{LAI}=5\sim10$ で $I_D=100\sim30\text{klux}$ のとき約 70° であるが、 I_D が大きいほどやや大きい。その結果 P_t は θ の増加に対し、 θ が小さいときに徐々に、 θ が大きいときに急激に減少する。 $\alpha=0^\circ$ の場合の $f_{a\text{sum}}$ と $f_{s\text{sum}}$ の値は θ と無関係に一定である。それで

θ の増加による P_s の減少は、 θ の増加にともなう I_s そのものの低下で i_s が減少するためである。一方、 I_D が大きいほどかなりの θ 値まで θ が増加しても P_d があまり減少しないのは、 I_D が大きいときは θ が少々増加しても i_a は飽和光合成が可能な強さに維持されるからである。 $\alpha=45^\circ$ の場合の P_d 、 P_s 、 P_t の θ に対する関係は、 θ の小さい範囲では $\alpha=0^\circ$ の場合に、 θ の大きい範囲では $\alpha=90^\circ$ の場合にかなり似た傾向である。これ

Fig. 7. θ vs. P_t at $\text{LAI}=5$ (left) and $\text{LAI}=10$ (right), under constant I_D . Gross photosynthesis of foliage P_t (solid lines) is the sum of sunlit part photosynthesis (broken lines) and shaded part photosynthesis (chain lines). Signs are as in Figs. 2 and 5.

らの傾向の生じる理由についても、それぞれの場合とはほぼ同様に図1, 3, 5, 6を参照しながらつぎのように説明される。 θ の増加に対して、 θ が小さい範囲では f_{dsum} は一定で各 F 値で $\bar{p}_d$ だけがやや減少し、 θ が大きい範囲では $\bar{p}_d$ の増加以上に f_{dsum} が激減して P_d の漸減をもたらす。他方、 θ の増加に対して θ が小さい範囲では f_{ssum} は一定で各 F 値で i_s が徐々に減少し、 θ が大きい範囲では f_{ssum} の増加以上に各 F 値で i_s が激減して P_s の漸減をもたらす。

P_t を占める P_d と P_s の割合は、図7で分かるように、 θ , α , I_D で異なるが、一般に $P_d > P_s$ である。ただ α が 0° と 45° の葉群では、 $I_D = 100 \text{ klux}$ で θ が小さいときに $P_d < P_s$ である。この傾向は $\alpha = 0^\circ$ の場合が $\alpha = 45^\circ$ の場合より顕著で（ $\alpha = 0^\circ$ では $I_D = 60 \text{ klux}$ のときも、あまり顕著ではないが $P_d > P_s$ である）、また $\text{LAI} = 10$ のときの方が $\text{LAI} = 5$ のときよりいくらか顕著である。これは、すでに述べたように $\alpha = 0^\circ$ では $\theta = 0 \sim 90^\circ$ にわたって $\alpha = 45^\circ$ では $\theta = 0 \sim 45^\circ$ にわたって f_{dsum} と f_{ssum} の値は一定なため、 I_D が 100 klux 位強いときは θ の減少で i_d が増しても P_d は光過飽和の状態になつてしまうが、もともと弱光である i_s が増すとそれだけ P_s は漸増するからである。そしてこの P_s の漸増の度合が α や LAI の大小で異なるのは、 θ が小さいときに下層部を占める日陰部の割合は α の小さい葉群の方で大きく、またこの葉群の日陰部の割合は下層部ほど大きいためである。このように $P_s > P_d$ が可能なのは、 α が小さくて LAI の大きい群落が I_D が大きくて θ が小さいという光条件におかれたときであると要約される。以上の結果は $m = 0.2$ とし、各光波長間で $i-p$ 関係を同じとした場合であるが、 P_s は P_d に比してあまり小さくなく条件次第では、 $P_s > P_d$ であることは平行光線だけが入射するときの葉群光合成であるだけに注目すべきことである。

図7を用いて、 I_D ($100 \sim 30 \text{ klux}$)一定での P_t ($\text{LAI} = 5 \sim 10$)と α ($= 0^\circ \sim 90^\circ$)との関係を考察する。 $\theta = 40^\circ \sim 60^\circ$ の P_t は α によつて大きくは変化しない。この大きな理由は、この θ 範囲では K の α による差がさほど大きくないことである。 $\theta = 55^\circ$ では各 α 値で $K \approx 1$ であるから、この θ 値での P_t の α による差は小さい。 $90^\circ < \theta < 60^\circ$ での P_t は α の増加ではじめかなり多く、あとでわずかに減少する。 $\text{LAI} = 5$ で $\theta = 20^\circ \sim 25^\circ$ のとき $\text{LAI} = 10$ で $\theta = 10^\circ \sim 15^\circ$ のとき（これらの θ 域では、すでに述べた理由で I_D が大きいとき θ は小さい） P_t は α の増加でわずかに増加し、そして $\alpha = 90^\circ$ で最大 P_t 値に達する。 θ がこれらの値よりも小さいときの P_t 値は、

α の増加に対して徐々に増加し 90° より少々小さい α 値で最大値に達する。この場合、 θ が小さいときほど最大値に達したあとの P_t の減少が急激である。

② I —光合成曲線と I 一定での光合成— θ 関係

水平面光強度 I を規準にした光合成曲線には2種類がある。 I_D 一定条件下の曲線と θ 一定条件下の曲線とである。 I が増加するときに、 I_D 一定の条件ならば式 $\theta = \cos^{-1}(I/I_D)$ にしたがつて θ が減少し、 θ 一定の条件ならば式 $I_D = I \sec \theta$ にしたがつて I_D が増加することになる。これら両種の光条件下での I —光合成曲線を、 $F = 0$ での $\bar{p}_d$ 値、つまり前述の葉の小集団の平均光合成速度についてと LAI が5と10のときの P_t 値について考察する。なお、各 θ 値で得られた θ 一定条件下の I —光合成曲線を用いて、 I 一定条件下の θ と光合成との関係、つまり式 $I_D = I \sec \theta$ （ただし I を定数とする）にしたがつて θ と同時に I_D も変化するときの光合成と θ との関係も考察する。

$F = 0$ での $\bar{p}_d$

式(18)~(22)の i_s を零として、 α が 45° と 90° の場合の $\bar{p}_d$ を算出し、 $I-\bar{p}_d$ 曲線として図8に示す（ $\alpha = 0^\circ$ の $I-\bar{p}_d$ 曲線は、式(17)の i を I に置換した式で示される）。図8を用い、主として θ 一定での $I-\bar{p}_d$ 曲線に注目して考察する。 $\alpha = 90^\circ$ では $\theta = 0^\circ \sim 90^\circ$ にわたつて、 $\alpha = 45^\circ$ では θ の約 50° から 90° にわたつて θ が大きいほど $\bar{p}_d$ の大きな $I-\bar{p}_d$ 曲線である。これは $\theta-\bar{p}_d$ 曲線のところで述べたそれぞれの α での I_D 一定下の θ と $\bar{p}_d$ との関係に、 I を一定とするための I_D と θ との関係を加えて説明される。 $\alpha = 45^\circ$ で θ が約 50° 以下のときには、 θ の減少とともに $\bar{p}_d$ の大きい $I-\bar{p}_d$ 曲線となる。この θ 間 $\bar{p}_d$ 差は、 θ が小さいときほど I_D も小

Fig. 8. I (horizontal intensity of incident parallel light) vs. $\bar{p}_d$ at F (cumulative leaf area index) = 0. Thick lines, under constant I_D . Thin dotted lines, under constant θ . $I = I_D \cos \theta$. Signs are as in Figs. 2 and 5.

さい。つまり放射の供給量が少ない場合の現象であるだけに注目される。 $\alpha=45^\circ$ の場合は $\theta=0^\circ\sim45^\circ$ にわたって K は一定だから、式(27)でわかるように I が同値ならば $\bar{i}_d$ も同値である。それで、この θ 域での θ 間 $\bar{p}_d$ 差は β 間での i_d 値の均等度が θ の減小とともに増すためである。つぎに $\alpha=45^\circ$ の $\bar{p}_d$ を I を同値にして $\theta=0^\circ\sim90^\circ$ にわたって比較すると、 I が小さい場合には θ が 90° に近いときの $\bar{p}_d$ が $\theta=0$ のときより大きい。これは両 θ 間での I_D の大差が光合成の大差をもたらすためである。 I が大きい場合には、逆に $\theta=0$ の方が大きいと予測される。それは、 $\theta=0$ のときは β 値の全域にわたって i_d は同値のため全葉の光合成が光飽和となるのに対し、 θ が 90° に近いときは $\bar{i}_d$ は非常に大きい β 間での i_d 値の不均等度も大きいから、葉によつて全く光を受けなかつたり光合成が飽和する光強度より非常に強い光を受けたりするからである。

LAI=5, 10 の p_t

式 $\theta=\cos^{-1}(I/I_D)$ から I_D 一定での I に対する θ を求め、その θ に対する P_t を I_D 一定での θ — P_t 曲線(図7)から求めた。そして I と P_t とを対応させて、 I_D 一定での I — P_t 曲線を I_D が 30, 60, 100klux の場合

について作図し、図9に示す($I_D=15\text{klux}$ の場合も求めたが図には出さなかつた)。つぎに、これら I_D の異なる4種の I — P_t 曲線で、 θ が同じ点をつないで θ 一定での I — P_t 曲線を作図し図9に示す。図9を用い、主に θ 一定での I — P_t 曲線に注目して考察する。

$\alpha=0^\circ$ のときは、 I さえ同値ならば、 I_D と θ のどのような組合せの場合でも P_t は同値である。これは、 $\alpha=0^\circ$ の葉群では $K=1$ が常に成立するからである。 $\alpha=90^\circ$ のときは、 I を同値にして θ 間で(もちろん、 θ に応じて I_D が変化する場合であるが) P_t を比較すると P_t を最大にする θ 値が存在する。この θ 値を最適入射角 θ_{opt} とすれば、 I についてのかんりの光強度域にわたって θ_{opt} は一定で、この値は LAI が大きいときに小さい。例えば図9からわかるように、約20klux 以上の I 値から 100klux を少々越した I 値まで LAI=5 のとき $\theta_{\text{opt}}=20^\circ$ 、LAI=10 のとき $\theta_{\text{opt}}=10^\circ$ である。そして、この I 値の範囲以下に I が小さいときには I が小さいほど θ_{opt} はより大きくなり、範囲以上に I が大きいときには I が大きいほど θ_{opt} はより小さくなる。 θ_{opt} が存在しそれが I によつて変化する理由については、 I_D 一定下の θ — P_t 曲線で述べた最大 P_t 値を与える θ の

Fig. 9. Horizontal light intensity I —gross foliage photosynthesis curves under various light conditions. Solid (I_D , constant) and broken lines (θ , constant), under oapallel light conditions. $I=I_D \cos \theta$. Chain lines, under isotropic light conditions. Signs are as in Figs. 2 and 5.

説明に I を一定とするための I_D と θ との関係を加えて考察することができる。この考察はつぎのように要約される。 I が小さくても θ が大きいと葉層上部の一部分ではあるがかなりの強さの i_d を受ける ($\alpha=90^\circ$ での $I-\bar{p}_d$ 曲線の説明, 参照) ため, また I と θ が小さいと葉層の大部分が日なた部であつても i_d が非常に小さいため, I を同値にしての P_t 値の比較では前者の方が後者より大きい。他方, θ が小さく I が大きいと葉群の大部分を占める日なた部のほとんどの葉が光合成を飽和させる光強度を受けるため, また θ も I も大きいと葉層上部の一部分だけが極端に強い i_d を受けるにすぎない (葉群の大部分を占める日陰部は非常に弱い放射を受ける) ため, I を同値にしての P_t 値の比較では前者の方が後者より大きい。 $\alpha=45^\circ$ のときは, $\theta=0^\circ\sim45^\circ$ では θ が小さいほど P_t がわずかに大きい $I-P_t$ 曲線となる。この θ 域では K は一定だから I が一定だと P_s (式(28)参照) も $\bar{i}_d$ (式(27)参照) も一定であるが, β 間での i_d 値の均等度は θ の増加で減少する。それで, θ の増加で P_d が減少し, この P_d 減少が P_t を減少させる。一方, $\alpha=45^\circ$ のときも $\theta=45^\circ\sim90^\circ$ では, $\alpha=90^\circ$ の場合と同じ理由で, I の零から零よりわずかに大きい I 値までの狭い弱光域に θ_{opt} が存在し, この θ_{opt} は I の減少で増加する。

$\alpha=0^\circ\sim90^\circ$ にわたつての α と P_t ($LAI=5\sim10$, $I=0\sim100\text{klux}$) との関係を, 図9に示す結果を参照し, 4の2)で述べられる $K-P_t$ 関係と $\alpha-K$ 関係 (黒岩, 門司³⁾) を考慮しながら, 推測的に考察する。 α の減少に対して, θ_{opt} の存在する I の弱光域は零の側によつた狭い弱光域となる ($\alpha\ll45^\circ$ では, この弱光域は無視できるほど狭くなる)。そして, α が 90° に近いときをのぞけば I 規準での P_t が $\theta=0$ の P_t とほぼ同値になる θ 範囲は α の減少で広くなる。 α が 90° に近い値でも $\alpha\neq90^\circ$ ならば, $\theta=0$ のとき $P_t>0$ で, そして, この P_t 値は I と LAI が大きいほど大きい, 一般には θ が零よりやや大きいときの P_t 値より小さい。つぎに, $\theta=0$ や $\theta=\theta_{opt}$ で与えられる各 I 値での最大 P_t 値を α 間で比較すると, $LAI>10$ では勿論, $LAI=10$ でもこの最大 P_t 値は α が大きいほど大きい。…… LAI が5に近い値に減るとこの傾向は不顕著になる。このことはつぎのように換言できる。直立葉葉群は I の強さに応じて θ さえ加減してやれば, 葉群は受けた放射を有効に利用して光合成を高めることができる。そして, α が 90° に近いときほど θ が零に近い角度範囲をのぞけば, θ を大きくすることは (I を減少させないために I_D を増加させても) 一般に P_t が小さくなるので, 葉群光合成にとつて

非能率的であると結論できる。

図9を中心にし, 図7を参照して, LAI の増加による P_t の増加について考察する。 $\alpha=0^\circ$ の場合は, LAI が5から10に増加しても各 I 値において P_t はあまり増加しない。これは, F の増加とともに f_d も i_s も激減し, そのため F の大きいところで $\bar{p}_d f_d$ も (図6参照) $p_s f_s$ も非常に小さな値になるためである。 $\alpha=90^\circ$ の場合は, θ が小さいときと大きいときに分けて考える。(1) θ が小さいとき; I_D さえ十分に大きければ, θ が小さいほど (ただし, $\theta>0^\circ$), LAI の増加で P_t は増加する。たとえば, $\theta=10^\circ$, $I_D=100\text{klux}$ のときに LAI が5から10に増せば, P_t は LAI が5のときの値の約2倍になる。これは, θ が小さいため F が増しても, f_d は低下せず, また I_D が大きい日なた部ではどの葉も光合成に対し効果的な強さの i_d を受けるからである (図6参照)。この場合, θ をもつと小さくし同時に I_D をもつと大きくするならば, LAI の大きな葉群でもほとんどの葉が強い i_d を受けるので, VERHAGEN ら¹⁵⁾ の提出した ideal foliage のような受光態勢が直立葉葉群では LAI が大きくても得られることになる。(2) θ が大きいとき; α が 90° に近いほど F の増加とともに f_d と i_s が $\alpha=0^\circ$ の場合よりも極端に激減するため, LAI が増加しても P_d も P_s もそれで P_t がほとんど全く増加しない。これほど極端ではないが同様なことが, 同じ理由で $\alpha=45^\circ$ の場合も θ が大きいときに生じる。 $\alpha=45^\circ$ の場合でも θ が小さいときには, LAI が5から10に増せば, P_t は各 I_t 値で少しは増す。これは, F の増加による f_d と i_s の減少が $\alpha=0^\circ$ の場合のように極端でないからである (図6, 3参照)。

4. 散光下葉群光合成との比較

1) 葉群光合成量

葉群への入射光が等方性の散光 (光合成有効放射) の場合の葉群光合成は, 次に示す門司・佐伯⁶⁾の理論式を用いて算出した。

$$P = \frac{b}{ak_a} \log \frac{1+akI}{1+akI \exp(-kaF)} \dots\dots\dots(29)$$

この P を散光下葉群総光合成速度とした。 α が $0^\circ, 45^\circ, 90^\circ$ のとき k をそれぞれ 1, 0.8, 0.5 とし, $\bar{m}_r$ を 0.2 として, LAI が5と10の場合の P を算出し, $I-P$ 曲線をつくつて図9に示す。この図で, I を同値にして P と P_t とを比較することにする。

$\alpha=0^\circ$ では $I=0\sim100\text{klux}$ にわたつて $LAI=5\sim10$ の P は P_t の1.6~1.3倍である。…… P/P_t 値は LAI が10のときの方がやや大きい, LAI が10以上に増しても P

も P_t もさほど増加しないので P/P_t 値も $LAI=10$ のと大差ないと予測される。3の2)の②で述べたように α の大きい葉群の P_t を I を同値にして θ 間で比較すると P_t は I が大きいときには θ が大きいほど小さく、 I が小さいときには大きい。さて $\alpha=45^\circ$ の場合は、 θ の0から約 40° までの範囲の P_t 値を P 値と比較するならば、 I が極端に小さいときをのぞけば、 P は P_t より少々大きい (P/P_t 値とその LAI に対する関係は $\alpha=0^\circ$ の場合と大体同じ)。 I の極端な弱光域では P は θ_{opt} での P_t より大きくはない。 $\alpha=90^\circ$ の場合も、 θ_{opt} での P_t は I の弱光域では勿論、 I の強光域でも条件次第では P より大きくなる。例えば $LAI=10$ 、 $I=100$ klux での θ_{opt} ($\approx 12^\circ$) による P_t 値は P よりわずかであるが大きい。それで、 $LAI>10$ の直立葉葉群では、 θ_{opt} での P_t は I の全域にわたって P と大差なく I 値によつては P よりかなり大きいと予測される。

2) 葉群光合成に有利な受光態勢

葉群内での葉の位置分布がランダムなときは、主として k は α で変化し、 K は α と θ で変化する。 k は α の増加で、 $\alpha=0^\circ$ の $k=1$ から $\alpha=90^\circ$ の $k \approx 0.5$ まで変化する (門司・佐伯⁶⁾。 K は θ の減少で、 α が大きくて θ が大きいときの $K \approx \infty$ から α が大きくて θ が小さいときの $K \approx 0$ まで極端に変化する (磯部²⁾、黒岩・門司²⁾)。このような $k-\alpha$ 関係と $K-\theta-\alpha$ 関係をもとに、3の2)の②で説明された I 規準での $P_t-\theta-\alpha$ 関係を門司・佐伯⁶⁾ による $P-k$ 関係と対比させて考察する。そして葉群光合成を高めるための葉群全体としての受光態勢を検討し、あわせて4の1)で述べた P と P_t との差の原因を論じる。

入射光が等方性の散光のときは、 k が大きいと葉群内各葉の光吸収率は大きいと同時に葉群下層への分配光は少なく、 k が小さいとこの逆になる。それで、 I さえ強ければ k は小さい方が各葉の受光強度を光合成の光飽和に近い値に維持しながら下層葉にかなりの光を分配できるので、 k が大きい場合よりも P は大きい。そして、 I が弱ければ k は大きい方が葉群の光吸収が十分になるので、 k が小さい場合より P は大きい。他方、平行光線が入射するときは、 $K \approx \infty$ では $\bar{f}_d$ が非常に大きくて (β 間での $\bar{f}_d$ 値の均等度は小さい) f_{asum} は小さく、このように葉群下層への分配光は非常に少ない。反対に $K \approx 0$ では $\bar{f}_d$ が非常に小さくて (β 間での $\bar{f}_d$ 値の均等度は大きい) f_{asum} は大きく、このように葉群下層への分配光も非常に多い。それで I さえ大きければ K は小さい方が、ほとんどの葉が光飽和に近い $\bar{f}_d$ を受ける日なた部になるので、 K が大きい場合より P_t は大きい。そして、 I

が弱ければ K は大きい方が日なた部の葉で十分な光を受け止めるので、 K が小さい場合より P_t は大きい。以上のように、 k や K の大きさと葉群内光配分や葉群の光吸収との関係を通じて葉群光合成量を解析的に評価することができる。そして、葉群光合成の能率化についてもつぎのような見通しをたてることができる。葉群光合成速度を高めるには、入射光が強いときには (吸光係数を小さくして) 光配分の方を優先させて全葉の受光強度を均等にし、そして入射光が弱いときには (吸光係数を大きくして) 光吸収を優先させて葉群外に光を逃がさないようにしなければならない。

太陽に直面するように葉を日運動させる葉群の K は、式 $K = \sec \theta$ で与えられる³⁾。… θ の増加に対し、 $\theta=0^\circ$ の $K=1$ から $\theta=90^\circ$ の $K=\infty$ まで変化する。この K を、本論文ですでに解析された β の分布がユニホームな葉群の K と θ を同値にしてくらべると、どのような α 値をもつ葉群の K でも θ の全域で小さい。それで葉群光合成についても、葉を光線に直面させる葉群の方が I と LAI が小さいときには高能率の、しかし I と LAI が大きいときには低能率の受光態勢といえる。

葉群への入射光が等方性の散光の場合と平行光線の場合とでは、すでに述べたように吸光係数の変化域が非常に異なる。 $\alpha=90^\circ$ の場合に、 $LAI=10$ の θ_{opt} における P_t が、 I の強光下で P より少し大きいのは $K < k$ のためであり (I と LAI が大きいほど顕著)、 I の弱光下で P より大きいのは ($\alpha=45^\circ$ の場合も含めて) $K > k$ のためである (I と LAI が小さいほど顕著)。このように P と P_t との差を k と K との差としてみる場合でも、入射光が等方性の散光の場合と平行光線の場合とでは、つぎに述べるような $k=K$ の場合の P と P_t との差、つまり両種光条件間での基本的な受光状態の差異にもとづく P と P_t との差が存在することを知らねばならない。

$\alpha=0^\circ$ の葉群では $k=K=1$ 、 $\alpha=45^\circ$ の葉群では $\theta=55^\circ$ の $K \approx k (=0.8)$ 、 $\alpha=90^\circ$ の葉群では $\theta=40^\circ$ の $K \approx k (=0.5)$ として、葉群光合成 ($LAI=5, 10$) を比較すると、図9に示すように常に $P > P_t$ である。これは、両種光条件間で葉群の光吸収量は同じであるが葉群内光配分がつぎのように異なるからである。平行光線下では鉛直と水平の両方向に光配分差が生じ、散光下では鉛直方向にだけ光配分差が生じる。この理由のために、 I の極端な弱光域では $P \approx P_t$ であつても常に $P > P_t$ で、この傾向は LAI が大きいほどやや顕著となる。

5. 上向き散乱光

ヒマワリ人工群落でその内部の散乱光を下向き成分と

上向き成分に分けてマツダ5号照度計で測定し、それぞれの鉛直分布を求めた。その結果を図10に示す。群落への入射光が天空光だけのときの群落内下向き散乱光は、従来の他の人達による報告結果と同様に F の増加とともに指数関数的に減少した。上向き散乱光もこれとほぼ似た傾向であるが、群落下層部で非常に急激に減少する場合が多かった⁹⁾。この傾向については、測定資料が少なかつたため群落へ天空光だけが入射するときと直射光と天空光の両方が同時に入射するときとの差異や太陽高度との関係を明らかにすることはできなかった。日なた部の割合は葉群の上層部ほど多いので（図2参照）この日なた部での光反射と光透過によつて直射光から散乱光へと変えられる光の量も上層部ほど多い。一方、上向き散乱光を吸収する葉層はそれぞれの散乱光をつくりだした日なた部の上方にある葉層である。これらのことが、上向き散乱光を F の増加に対して急激に減少させていると考えられる。この上向き散乱光を受けての葉面光強度は、式(10)を代用して上向き散乱光の水平面強度から求めることができる。

葉群内上向き散乱光（相対値）の鉛直分布が図10に示すような場合に、これを無視したために生じる葉群光合成の過少評価を考察する。葉群への入射光が弱いときは、入射光が等方性の散光の場合も平行光線の場合も葉群のほとんどの葉が弱い下向き成分光を受けていて、こ

Fig. 10. Relative intensity of diffuse light within a sunflower plant community (mean height, 110 cm), as related to F (cumulative leaf area index). The uppermost line, the downward component measured under cloudy sky. Lower three lines, the upward component (solid and chain lines, under cloudless sky; broken line, under cloudy sky).

れに弱い上向き成分光が加わつても合計光強度は光合成の飽和光強度よりも低いので葉の光合成は光強度に正比例的に増加する。それで、葉群への入射光が弱いときは上向き散乱光も弱いので、無視しがちであるが、無視した上向き散乱光の分だけ葉群光合成は過少に評価される。しかし葉群への入射光が強いときの葉が受ける下向き成分光の強さは、散光条件では葉層上部ほど、そして平行光線条件では葉層上部ほど多くを占めている日なた部で飽和光強度またはそれ以上の光強度である。それで両種の光条件とも、葉層上部では上向き成分光が加わつても光合成は増加しない。これに対し葉層下部の光合成は、散光条件では下層の全葉が上向き散乱光を受けるために、また平行光線条件では下層の大部分を占める日陰部の葉が上向き散乱光を受けるために正比例的に増加する。しかしこの上向き光が非常に弱いため、これによる光合成の増加量は葉群全体の光合成量に対して無視できる値である。それで強光が入射するときには、上向き散乱光による葉群光合成の増加量は葉層上部についても葉層下部についても無視できる値といえる。

6. 葉の両面受光

本論文では、葉が向軸と背軸の両面で受光しても、両面での合計光強度を片面だけで受光したとして葉群光合成量を算出した。この算出値の過少評価について、図11に示す D.N. Moss⁸⁾ によるサトウキビの葉の光—光合成曲線を基礎にして考察する。この曲線は、葉の向軸面を照射しても背軸面を照射してもほぼ同じで、また式(17)に大体あてはまる。この葉が片面だけで光を受けるときの光合成量とそのときの照射光を両面で分けて（背

Fig. 11. Photosynthesis of sugar cane leaf lighted on the adaxial (○) or the abaxial surface (●), in comparison with that lighted on both surfaces (×). Based on Moss's data (1964)⁸⁾.

軸面が受ける光強度の約1.8倍を向軸面が受ける)両面が同時に受けるときの光合成量を比較すると図11に示すように、照射光が弱いときには弱いほどまた強いときには強いほど両者間での光合成量の差は小さいが、中程度の光強度では片面照射の光合成量の方が小さい。このような傾向差の生じる原因についてはつぎのように説明される。

強光ほど同値になるのは、葉の片面だけを光照射してもその光が非常に強ければ、両面に強光を与えたと同じように葉の組織の全層にわたつてどの葉緑体も光飽和の光合成を示すためである⁸⁾。また照射光が弱いときほど同値になるのは、葉の組織のどの葉緑体も光不足の状態なので、照射方法とは無関係に与えられる光の強さに比例した光合成量を示すためである。これに対し、葉が片面だけから中程度の強さの光を受けると、この面の葉緑体はかなりの光飽和の状態であるが、その裏側までは光が到達せず光不足の状態になつている。それでこの裏側に表側のありあまつた光の分をまわしてやるとつまり葉の表と裏から照射すると、葉の組織の葉緑体のすべてが過不足のない光状態になり葉全体の光合成量は増加する(D.N. Moss⁸⁾ 参照)。

本論文のように、上向き散乱光を含めず下向き散乱光だけを扱つても、 $\alpha \neq 0^\circ$ であるかぎり葉群内の葉は一般に向軸と背軸の両面で光を受ける。平行光線条件下では、一般に日陰部も日なた部ともに葉群内下向き散乱光を葉の両面で受ける。しかし本論文では i_s が常に弱光の場合であつたから、 P_s の算出値は過少な評価値ではない。これに対し、 P_d は i_s と i_d の合計値から算出されるので、 i_d 値が中程度の強さのときには、それが葉のどちらの面にあたつていても P_d の算出値は過少な評価値となつている。散光条件下でも、入射光が強いときには葉群上層(入射光が非常に強いときには葉群下層)の葉は中程度の強さの光を受け、一般には両面で分けあつて受けるので、 P の算出値は過少な評価値となつている。

本研究の費用の一部は文部省特定研究「生物圏の動態」による。

引用文献

- 1) DUNCAN, W.G., LOOMIS, R.S., WILLIAMS, W.A. & HANAU, R. 1967. A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia* **38**, 181.
- 2) ISOBE, S. 1962. Preliminary studies in physical properties of plant communities. *Bull. Natl. Inst. Agric. Sci. Japan*, ser. A, No. 9, 29.
- 3) KUROIWA, S. & MONSI, M. 1963. Theoretical analysis of light factor and photosynthesis in plant communities. (1): Relationship between foliage structure and direct, diffuse and total solar radiations. (In Japanese with English summary.) *J. Agric. Met.*, **18**, 143.
- 4) — 1965. A new calculation method for total photosynthesis of a plant community under illumination consisting of direct and diffused light. In *Proceedings of the Copenhagen symposium on ecosystems*. F.E. ECKARDT ed., Paris: Unesco. (In Press)
- 5) — 1966. 植物の物質生産. 現代の生物学(岩波書店) 9巻, 4章, 71.
- 6) MONSI, M. & SAEKI, T. 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.* **14**, 22.
- 7) MONTEITH, J.L. 1965. Light distribution and photosynthesis in field crops. *Ann. Bot., N.S.* **29**, 17.
- 8) MOSS, D.N. 1964. Optimum lighting leaves. *Crop Sci.* **4**, 131.
- 9) NILISK Kh. 1964. トウモロコシ群落内のスペクトル放射状態ならびに光合成有効放射の計算. *Izb. AN. ESSR, seriia fiz-mat. i tekhn. Nauk.* **3**, 177.
- 10) OSHIMA, E. 1962. Studies on photoassimilation of CO_2 by sugar beet, with regard to situation of leaves for light receiving. (In Japanese with English Summary. Hokkaido Nat. Agr. Exp. Sta., Rep. No. 59, 59 pp.
- 11) ROSS Iu. K. 1964. 植物群落光合成の数学的理論について. *Dokl. AN. USSR*, **157**, 1239.
- 12) — 1966. 群落光合成活動にける太陽放射の役割. In *Photosynthetic systems of high productivity*. A.A. NICHIPOROVICH ed., Moscow: Nauka. 57.
- 13) SAEKI, T. 1960. Interrelationships between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. *Bot. Mag., Tokyo* **73**, 55.
- 14) TAGEEVA, S.V. & BRANDT, A.B. 1960. Study of optical properties of leaves depending on the angle of light incidence. In *Progress in photobiology*. B.C. CHRISTENSEN et al. ed., Amsterdam: Elsevier. 163.
- 15) VERHAGEN, A.M.W., WILSON, J.H. & BRITTEN, E.J. 1963. Plant production in relation to foliage illumination. *Ann. Bot., N.S.* **27**, 627.
- 16) WIT, C.T. DE. 1965. Photosynthesis of leaf canopies. *Agric. Res. Rep.* **663**, 57 pp.

Summary

When parallel light comes into foliage, a part of it is scattered by reflection and transmission of leaves. A foliage exposed to parallel light is divided into two parts: 1) sunlit part receiving both parallel and scattered light and 2) shaded part receiving only scattered light. Leaves of foliage were assumed to be inclined at a fixed angle (α) against the horizontal, and distributed at random as to leaf position and angle of leaf orientation (β).

The gross photosynthesis of a foliage (P_t) exposed only to parallel light with a constant angle of incidence (θ) was calculated by the author's method^{4,5}, for a horizontal-leaf ($\alpha=0^\circ$), an oblique-leaf ($\alpha=45^\circ$) and a vertical-leaf ($\alpha=90^\circ$) foliage (LAI=5 and 10). On the other hand, the gross photosynthesis of a foliage under isotropic light conditions (P) was calculated by using the equation given by MONSI and SAEKI⁶, and the results were compared with P_t .

1) Mean gross photosynthesis $\bar{p}_d$ of sunlit part at F (cumulative leaf area index)=0.

When $\left(\frac{\pi}{2}-\theta\right) \geq \alpha$, exposure of leaves to a parallel light in sunlit part is limited to adaxial leaf surface for any β value. When $\left(\frac{\pi}{2}-\theta\right) < \alpha$, the sunlit part is exposed adaxially in the range of $\beta \leq \frac{\pi}{2} + \sin^{-1}(\cot \alpha \cdot \cot \theta)$, and abaxially in the range of $\beta > \frac{\pi}{2} + \sin^{-1}(\cot \alpha \cot \theta)$. $\bar{p}_d$ was calculated as the average for β ranging from 0 to π .

θ - $\bar{p}_d$ relation was considered for fixed values of I_D (intensity of incident parallel light on a plane perpendicular to the rays). The increment of θ decreases $\bar{p}_d$ when $\left(\frac{\pi}{2}-\theta\right) \geq \alpha$, and increases $\bar{p}_d$ when $\left(\frac{\pi}{2}-\theta\right) < \alpha$. Furthermore, the θ - $\bar{p}_d$ relation was discussed also for the light condition where the value of I (horizontal intensity of incident parallel light) is kept at a fixed by varying the θ value according to the change of I_D as shown by $I = I_D \cos \theta$.

2) Relationships between θ and P_t under constant I_D .

When $\alpha=0^\circ$, the increment of θ diminishes the intensity of light received by leaves both in sunlit and shaded parts, and hence reduces P_t . When $\alpha=90^\circ$, however, P_t has its maximum at a certain value of θ which becomes somewhat small with increasing I_D and LAI. This variation of θ giving the maximum P_t depends theoretically upon the ratio in area between the sunlit and the shaded part and upon the photosynthetic rate in each part. The decreasing tendency of P_t at $\alpha=45^\circ$ with increment of θ is similar to that at $\alpha=0^\circ$ in the θ range of 0° to about 30° , and similar to that at $\alpha=90^\circ$ in the θ range of about 60° to 90° .

3) $I (=I_D \cos \theta) - P_t$ curves under constant I_D or under constant θ .

When $\alpha=0^\circ$, P_t is fixed for a constant value of I , even if I is given by any combination of I_D and θ . When $\alpha=45^\circ$ and 90° , $I - P_t$ curves under a constant value of I_D are different from those under a constant value of θ .

From these curves, $\theta - P_t$ relation was deduced for the light condition of fixed I values which are decided by changing the θ value according to the variation of I_D . When $\alpha=45^\circ$, P_t for a fixed value of I is smaller at higher value of θ than at its lower value except in extremely low values of I . When $\alpha=90^\circ$, P_t for a fixed value of I has its maximum at a certain value of θ (θ_{opt}). This θ_{opt} is about 10° at LAI=10 and about 20° at LAI=5 except in extremely low I range. When the I value approaches to zero in this low I range, the value of θ_{opt} becomes larger at each LAI value.

4) P_t compared with P for the same value of I .

When $\alpha=0^\circ$, P is considerably higher than P_t over the whole range of intensity I . When $\alpha=45^\circ$, such a discrepancy increases with increasing θ except in extremely low values of I . When $\alpha=90^\circ$ and LAI ≥ 10 , however, P_t at θ_{opt} under a high intensity of incident light was theoretically deduced to be higher than P .

It was concluded that a high efficiency of foliage photosynthesis is caused by the perfect absorption of incident light by leaves of foliage when I is low and by the uniform distribution of light among leaves when I is high.

5) Diffuse light measured within a foliage.

When measured by using two photocells within a sunflower plant community, the light intensity was divided into a downward and an upward component. The downward component of diffuse light decreases

exponentially with increase of F . As compared with this, the decreasing tendency of the upward component is remarkable in the lower leaf layers. Relative amount of photosynthate increased by the upward component was deduced to be negligible when the intensity of incident light is strong but it is not the case when the intensity is weak.

Even if leaves of foliage receive light on both adaxial and abaxial surfaces, it was assumed that the total amount of light coming to both surfaces is received only by the adaxial surface. So that, the calculated amounts of P_t and P for a high intensity of incident light were deduced to be somewhat underestimated.

賛助会員名簿

五十音順

会 員 名	郵便 番号	所在地 (電話番号)	会 員 名	郵便 番号	所在地 (電話番号)
飯 尾 電 機 株 式 会 社	151	東京都渋谷区代々木2～27 (371)4115	宝 工 業 株 式 会 社	226	横浜市港北区鴨居町 211 045(931)3321
池 田 計 器 製 作 所	174	東京都板橋区宮本町35 (969)6611	千 野 製 作 所	171	東京都豊島区西池袋1～22～8 千歳ビル (986)2111
池 田 理 化	101	東京都千代田区岩本町2～15～12 (861)6211	電力中央研究所農電研究所	270-11	千葉県東葛飾郡我孫子町妻子原1634 0471(67)4114
ウ イ ジ ン 工 業 社	158	東京都世田谷区玉川用賀1～22 (701)0531	東 亜 技 術 セ ン タ ー	130	東京都墨田区江東橋4～11～5 (631)0158 (633)1084
英弘精機産業株式会社	100	東京都千代田区大手町2～4, 新大手町ビル327号 (211)6691	中 浅 測 器 株 式 会 社	103	東京都中央区日本橋通3～4 (271)6925
小 笠 原 計 器 製 作 所	152	東京都目黒区中央町1～5～12 (714)3551	中 野 製 作 所	518	三重県上野市東三田1525 05952(2)1597
小 糸 工 業 株 式 会 社	166	東京都杉並区大宮前1～30 (398)2286	日 研 化 学 株 式 会 社	103	東京都中央区日本橋通1～4 (254)3751
佐 野 屋 鉄 工 所	322	栃木県鹿沼市白桑田 515 0289(62)7101	日 本 製 線 株 式 会 社	105	東京都港区新橋2～20～15 駅前ビル1号館 (572)3471
静 岡 計 器 商 会	421-01	静岡県静岡市用宗石部 419 静岡(59)2331	日 本 電 波 株 式 会 社	144	東京都大田区古市町99 (732)2221
島 津 製 作 所	604	京都府京都市中京区西ノ京桑原町18 京都(81)1111	富 士 化 成 薬 株 式 会 社	101	東京都千代田区神田須田町1～26 (254)2587
太 陽 社	143	東京都大田区山王1～2～6 (774)6111	牧 野 応 用 測 器 研 究 所	165	東京都中野区沼袋3～19～4 (387)6241
大 起 理 化 工 業 株 式 会 社	116	東京都荒川区町屋2～16～2 (802)2191			