トウモロコシの物質生産に関する研究

第6報 数学モデルによる個体群光合成量の計算*

秋 山 侃・武田友四郎**

(農林省草地試験場・**九州大学農学部)

前報までは乾物生産を追跡することによつて得られた値をもとに、生産速度を律する要因について検討を加えてきた。その結果、生育時期の進展に伴い、葉面積、草型、個葉光合成能力等の群落光合成に関与する因子同志が相互に作用しつつ変化していくことが確認された。しかし物質生産に関与する因子は、これまで取り上げたほかに多数存在していると考えられる。そこで本報では、前報¹⁾で示したポット個体群を用いた試験の結果得られた各光合成構成因子の値や、実際の圃場における光強度を、個体群光合成を表わす数学モデルに代入し、得られた個体群光合成量と実測された乾物生産量とが、どの程度一致しているかについて検討した。

個体群光合成のシミュレーションは、Monsi ら²⁾にはじまつて以来、多数発表されている^{2), 3)}。その結果、より複雑な個体群の生長シミュレーションも可能になつてきた³⁾。しかし本論文の主たる目的は、各光合成構成因子の、物質生産に対する相対的な貢献度について生育時期別に調べることにあるので、比較的単純な門司・佐伯の式³⁾に従つて計算した。Monsi らは基本となる個葉の光・光合成曲線を、最も光合成能力が旺盛と思われる展開直後の若い葉に求めているが、著者らは葉層を2~3層に分け、それぞれの層で得られた光・光合成曲線をもとに計算を行なつた。

材料および方法

門司・佐伯の式における個体群光合成に関与する各パラメーターの値は、前報¹⁾のポット植個体により構成した個体群の生育過程で得られた実測値を用いた。従つて耕種概要その他については前報を参照されたい。また供試品種については、前報では4品種としたが、交7号と長交161号の生育は互いに類似しているうえ、葉面積、草型、個葉光合成能力等の相違も僅少であつたので、本報では交7号とゴールデンクロスバンタム T-51 及び交7号の3品種のみを対象とした。

個体群光合成量の測定は、栄養生長初期(6月)、栄

養生長旺盛期(7月)、及び登熟期(8月)に各1回ずつ行なつた。

なお前報にも示したようにポットの間隔を調節することにより、各品種間の LAI に差が生じないようにした。

A. 個葉の光・光合成曲線の数式へのあてはめ

従来、個葉の総光合成量(純光合成量+暗呼吸量)と光強度の関係は次の双曲線式によく適合することが知られている。

$$P_G = \frac{bI}{1+aI} \dots\dots\dots (1)$$

P_G : 総光合成量

I : 光強度

a, b : 定数

本実験においては、各葉層における代表的な光・光合成曲線を得るために、連続した3葉位の葉をそれぞれ3個体ずつ合計9点測定してその平均を求めた。そして、それぞれの品種の各葉層に対応する $1/I$ と $1/P_G$ の関係を取り、回帰直線式から定数 a, b を定めた。この結果は table 1 に掲げた。

この双曲線式において、定数 a の値が小さい程、陽葉タイプの光合成曲線を有し、逆に定数 b の値が大きい程、陰葉タイプ、すなわち弱光域での光合成曲線の立上り角度が急であり、この光域における光利用効率が高いことを意味する。どの品種についても、上位葉よりも下位葉(古い葉)の方が a, b の値とも大きい傾向が認められるが、これは被陰によつて下位葉の光合成能力が弱光に適応した結果と考えられる。一方、品種間で比較すると、ゴールデンクロスバンタムの下位葉は、他の2品種の下位葉よりも定数 b の値が常に小さく、被陰に対する適応性に乏しいことを示している。

B. 群落吸光係数 K' と葉の光透過率 m

群落吸光係数 K' (註) は一つの個体群の内部では一定であると仮定した。また生育時期、品種等による違い

註) ここに用いた群落吸光係数 K' は1日当りの草冠上の日射量と群落内透過日射量から求めたものであり、従来の K とは多少異なるものなので記号で区別した。

* 昭和50年1月25日受理

Table 1 Values of the parameters in Monsi-Saeki model determined for several varieties of corn belonging to different layers

Golden Cross Bantam				Koh No. 3			Koh No. 7			
	Upper layer	Middle layer	Lower layer	Upper layer	Middle layer	Lower layer	Upper layer	Middle layer	Lower layer	
Initial vegetative stage										
Photosynthetic parameter	a	0.014	—	0.026	0.019	—	0.024	0.012	—	0.032
	b	2.632	—	2.711	2.577	—	2.543	2.339	—	2.844
K'	0.75	—	0.75	0.77	—	0.77	0.64	—	0.64	
m	0.10	—	0.10	0.10	—	0.10	0.10	—	0.10	
LAI	{	0—	—	0.996—	0—	—	0.942—	0—	—	0.658—
		0.996	—	1.800	0.942	—	1.650	0.658	—	1.650
Active vegetative stage										
Photosynthetic parameter	a	0.026	0.028	0.056	0.023	0.030	0.051	0.023	0.031	0.044
	b	2.826	2.270	2.393	2.660	2.344	2.633	2.830	2.311	2.489
K'	0.46	0.46	0.46	0.32	0.32	0.32	0.24	0.24	0.24	
m	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	
LAI	{	0—	0.227—	2.331—	0—	0.802—	3.020—	0—	1.221—	4.061—
		0.227	2.331	4.150	0.802	3.020	4.850	1.221	4.061	4.900
Ripening stage										
Photosynthetic parameter	a	0.045	—	0.068	0.039	0.037	0.068	0.032	0.036	0.068
	b	3.033	—	3.070	3.189	2.917	3.238	3.182	3.016	3.631
K'	0.48	—	0.48	0.51	0.51	0.51	0.40	0.40	0.40	
m	0.10	—	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	
LAI	{	0—	—	0.451—	0—	0.224—	1.285—	0—	0.430—	1.369—
		0.451	—	2.250	0.224	1.285	2.800	0.430	1.369	2.800

LAI was expressed as the mean of LAI at the start and the final samplings

は考慮する必要があると考えたので、前報¹⁾で得られた実測値を引用した。

個葉の光透過率 m については、広田ら⁴⁾が栽植密度を変えた場合のトウモロコシ葉で経時的に測定している。これによれば、透過率は8~13%の間に含まれ、大きな差はないと思われる。そこで本実験においては、全生育時期、全品種を通じて10%と仮定した。

C. 葉層の分け方

トウモロコシの出葉間隔は、夏季の間は普通3.5日強である。従つて、ある葉を中心として上下1~2枚の葉における光合成能力の差は比較的小さいものと考えられる。この仮定のもとに、1つの光・光合成曲線で代表されるような範囲内で、トウモロコシ個体群を水平な層に分断した。個体群は約4葉間隔にすると、栄養生長初期には2層、その他の生育時期では3層に区分できる。これをもとに、それぞれの層に現存する葉面積を調べた。しかしトウモロコシは完全な水平葉型の植物とは異なり、1枚の葉がかなり上下幅をもつて存在しているため、2~3葉に分けた場合、必ずしも葉位別に分離したことにはならない。そこであらかじめ葉位別に層別刈取りを試み、代表として光合成の測

定に供した3枚の葉がその葉層において占める葉面積の割合について調べたところ、ほとんどすべての区で70%以上という結果を得た。唯一の例外は、栄養生長初期におけるゴールデンクロスバンタム下層部で、ここに分布する全葉面積に対する主稈の第3, 4, 5葉の合計葉面積の割合が50%を下まわつた。これはゴールデンクロスバンタムが、生育初期に多くの分けつを生じ、光合成能力を測定した主稈葉に対する分けつ葉の割合が高いことによつていと考えられる。以上の結果から、この分断方法で、各層に分布する葉位群をほぼ把握できるものと考えた。

LAIは実験開始日と終了日の平均値とし、これと各層の葉面積割合とによつて、各層における葉量を決定した。

以上、門司・佐伯の式で用いるパラメーターは、まとめてtable 1に掲げた。

D. 光強度の日変化と平均気温

ポット植個体で構成した個体群のCGRを測定した3つの生育期における日・日射量と平均気温をtable 2に掲げた。データは福岡管区気象台によるものである。7月中旬には日射量が安定して豊富な日が続いた。

Table 2 Daily radiation (cal/cm²) and mean temperature (°C) at 3 different growth stages

Initial vegetative stage											
	June	18	19	20	21	22	23	24	25		Mean
Radiation (cal/cm ²)		182	381	230	332	491	400	571	505		386.5
Temperature (°C)		22.0	22.9	23.2	23.5	23.5	23.5	22.8	24.3		23.21
Active vegetative stage											
	July	9	10	11	12	13	14	15	16	17	Mean
Radiation (cal/cm ²)		525	488	488	457	475	359	525	432	425	463.8
Temperature (°C)		27.2	28.1	27.7	27.7	28.8	28.0	28.7	29.5	29.6	28.37
Ripening stage											
	August	8	9	10	11	12	13	14	15	16	Mean
Radiation (cal/cm ²)		465	439	391	414	372	385	314	336	375	387.9
Temperature (°C)		28.6	28.8	28.7	29.2	28.9	29.0	29.3	28.2	30.1	28.98

他の2回も、かなり日射量は豊富であつた。

次にそれぞれの時期から、平均日射量に最も近い1日を選び、その日変化曲線をもつてその期間の代表とした。fig. 1 がこれである。計算にあたっては、7.5分間隔の値をチャート紙から読みとり、30分(4点)毎の平均値をもとめてこれを草冠上の光強度 I_0 とした。

気温も個葉の光合成速度に影響する要因ではあるが、6月中旬から8月中旬までの2カ月を対象とした本実験では、各時期間の大きな差はないと思われる。また光合成はその時の外気温に近い状態で測定した。

E. 呼吸量の推定

個体群総光合成量から、葉身、葉鞘、稈、根等による CO₂ ガス放出量を差し引けば純光合成量を得ることができる。葉の呼吸については、暗黒下と光条件下での値が異なることが近年報告されている³⁾が、C₄ 植物であるトウモロコシについては、この差が小さいとみなせるため暗呼吸量をもつて代用した。

結果および考察

table 3-a は、品種別、生育時期別の葉身呼吸量を示している。一般に下位葉の呼吸量は上位葉に比べ少ない。更にゴールデンクロスバンタムに比較して、他の2品種の呼吸速度は低かつた。特に葉が最も薄いと思われる交7号は、葉面積当りで表示した呼吸量は一番少なかつた。葉鞘と稈の呼吸については今回は測定していないが、1968年に著者らが交7号で測定した値を table 3-b に掲げた。

雌雄穂の呼吸速度も測定していないが、Tanaka ら⁷⁾によれば、どちらも抽糸直後は稈の呼吸よりやや高く、登熟中期にはほぼ稈と同じ 1.5 mg CO₂/g·dw·hr 付近まで低下し、その後も徐々に減衰することを報告している。そこで生育時期を通じて考えれば、稈や葉鞘の呼吸速度と大差がないものとみなし、非同

Fig. 1 Fluctuation of solar radiation on June 19 (381 cal/cm²·day), July 12 (457 cal/cm²·day) and August 13 (385 cal/cm²·day) in 1973 at Fukuoka.

化部分(稈、葉鞘、雌雄穂)については同一の値を与えた。なお根については、本実験では乾物生産の場面でも追跡していないので、CO₂ ガス収支の場面でも無視した。

個体群光合成量は、すでに述べた7つの要素、すなわち、光・光合成曲線を表わす定数 a と b 、群落吸光係数 K' 、個葉の光透過率 m 、葉面積指数 F 、草冠上での光の強さ I_0 、個体群内部の光の強度 I から求めることができる。 I と I_0 の間には

$$I = I_0 e^{-K'F} \dots \dots \dots (2)$$

という関係があり、先に示した個葉の光・光合成曲線の式(1)から、個体群光合成量 P_g について

Table 3-a Dark respiration rate of leaf blade (mgCO₂/dm²·hr) belonging to different layers

Stage	Golden Cross Bantam			Koh No. 3			Koh No. 7		
	Upper layer	Middle layer	Lower layer	Upper layer	Middle layer	Lower layer	Upper layer	Middle layer	Lower layer
Initial vegetative stage	6.2	—	5.9	4.8	—	4.8	4.3	—	4.2
Active vegetative stage	4.3	4.5	4.0	3.7	3.5	3.6	3.2	3.1	3.2
Ripening stage	4.9	—	4.6	4.5	4.0	3.6	4.3	3.7	4.1

Table 3-b Dark respiration rate of sheath and culm (mgCO₂/g·hr) measured with the variety of Koh No. 7 in 1968

Stage	Sheath and culm
Initial vegetative stage	5.33
Active vegetative stage	2.27
Ripening stage	1.66

$$P_G = \frac{b}{K'a} \ln \left\{ \frac{1 + aK'I_0}{1 + aK'I_0 e^{-K'F}} \right\} \dots\dots\dots (3)$$

が導かれる⁶⁾. 更にこれに個葉の光透過率 m を入れると

$$P_G = \frac{b}{K'a} \ln \left\{ \frac{(1-m) + aK'I_0}{(1-m) + aK'I_0 e^{-K'F}} \right\} \dots\dots\dots (4)$$

となる. 前述したように, 葉層を上・中・下と3分して, それぞれに(4)式を適用し, 日の出から日没まで積分したものが総光合成量にあたる. この値から前項で求めた総呼吸量を差し引き, 純光合成量が求められる. これらをまとめて table 4 に掲げた.

固定された CO₂ ガス量から乾物生産量への換算については, 6 モルの CO₂ が 1 モルの炭水化物 (C₆H₁₀O₅)_n に変化することとして, 純光合成量に 0.61 (≡162/264) を乗じた.

fig. 2 には, このような方法によつて求めた純乾物生産量 (計算値) と, CGR (実測値) の関係を示した. もし両者の値が一致するなら, 45° の直線上に集中するはずであるが, 実際には多少のズレを生じた. すな

Fig. 2 Relationship between observed crop growth rate and calculated dry matter production after Monsi and Saeki model
I : Initial vegetative stage, June 18~25
II : Active vegetative stage, July 9~17
III : Ripening stage, August 8~16

わち, 栄養生長初期の段階では, 計算値が約 10% 近く大きく出たのに対し, 栄養生長旺盛期には逆に 20% 近く過小評価していた. しかし登熟期には実測値と計算値はほぼ一致した. ズレが生じた原因としては, 稈, 雌雄穂等の呼吸を品種別に測定していないこと

Table 4 Gross photosynthesis, canopy respiration and surplus production rates among three varieties of corn at three different growth stages

Variety	G. C. B.			Koh No. 3			Koh No. 7		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Daily rate of gross production (gCO ₂ /m ² (ground) day)	79.63	92.49	63.28	69.08	100.34	84.43	66.20	99.88	86.95
Daily rate of canopy respiration (gCO ₂ /m ² (ground) day)	36.36	49.06	43.50	30.14	58.30	45.92	26.27	51.08	47.27
Daily rate of surplus production (gCO ₂ /m ² (ground) day)	43.27	43.43	19.78	38.94	42.04	38.51	39.93	48.80	39.68

I : Initial vegetative stage

II : Active vegetative stage

III : Ripening stage

や、葉身の呼吸量を、光合成時と夜間で等しく見積っていることが関係していると思われる。更に1週間に葉面積、葉の分布状況などが栄養生長期では異なってくる点を無視して、平均値で代用していたこと、日射の日変化を平均的な1日の値に代表させて計算したことなどもズレの原因となつたと考えられる。

また光合成活動が最も旺盛な展開直後の葉の光・光合成曲線を全葉層にあてはめて計算した場合と、今回のように各葉層に独自の光合成曲線をあてはめて計算した場合、前者は後者に対して1割位大きな値が得られた。

以上の計算結果をもとに、品種別、生育時期別に光合成構成因子と乾物生産との関係について述べたい。ただし、この実験においては、乾物生産に最も直接的に影響すると思われる葉面積を、ポット間隔を操作して各品種間で揃えたため、その影響が現れない。

栄養生長期初期には、群落吸光係数 K' が大きく、かつ光飽和時の個葉光合成能力が最大であるゴールデンクロスバンタムの CO_2 同化速度は他の2品種を上廻つた。葉群が充分発達していない個体群では、このようなタイプが効率的であるためと考えられる。しかし葉層が最も厚くなる栄養生長期旺盛期には、 K' の値が小さく、弱光域での光利用効率の高い交7号が最も高い生産性を発揮している。更に登熟期には、枯上りに伴い葉面積が減少するため、再び栄養生長期と同様、投下された光エネルギーを地面に逃してしまわないような草型が有利になる。この時点で、ゴールデンクロスバンタムの葉群は大きな K' 値を有している点は認められるものの、個葉の老化が進展し、光の強弱にかかわらず光合成能力が著しく低下し、個体群としての光合成量は低下した。交3号は60 Kluxの光のもとで測定した光合成能力はやや低く、 K' の値は大きい方に属した。そして計算から求めた個体群総光合成量はかなり高かつたが、呼吸量も大きく、純生産量は交7号より劣っていた。これらの計算結果は前報までに得られた乾物生産からの解析結果とよく一致している。

摘 要

前報まで、乾物生産に関与している各光合成構成因子について調べてきた。これに対し本報では、これまでに得られた各光合成構成因子のパラメーターを、門司・佐伯の式に代入し、栄養生長期、栄養生長期旺盛期、登熟期における乾物生産を数学モデルによつて再現し、実際の乾物生産と対比した。実際の乾物生産は、

前報¹⁾で示したポット個体群によつて得られたものであり、本報で用いた光合成構成因子のパラメーターはすべてこのポット個体群から得た実測値である。

得られた結果は以下の通りであつた。

1. 門司・佐伯の式に基づいて計算した推定乾物生産量と、実測した CGR とはかなりよく一致した。
2. ゴールデンクロスバンタムの葉は、横に水平に広がり、光飽和時の光合成能力は高い。このような品種は葉群がまばらな栄養生長期初期における乾物生産で有利である。

これに対し、群落吸光係数 K' の値が小さく、弱光域での光利用効率が高い交7号のような品種は、葉が密生する栄養生長期旺盛期に有利になることが数学モデルによつても証明できた。

引 用 文 献

1. 秋山 侃・武田友四郎 1975. トウモロコシの物質生産に関する研究. 第5報 個葉光合成能力と物質生産の関係. 日作紀 44: 269—274.
2. DUNCAN, W. G., R. S. LOOMIS, W. A. WILLIAMS and R. HANAU 1967. A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia* 38: 181—205.
3. FORRESTER, M. L., G. KROTKOV and C. D. NELSON 1966. Effect of oxygen on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. 1. Soybean. 2. Corn and other monocotyledons. *Plant Physiol.* 41: 422—431.
4. 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.
5. MONSI, M. und T. SAEKI 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. Jour. Bot.* 14: 22—52.
6. SAEKI, T. 1960. Interrelationship between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. *Bot. Mag. Tokyo* 73: 55—63.
7. TANAKA, A. and J. YAMAGUCHI 1972. Dry matter production, yield components and grain yield of the maize plant. *Jour. Fac. Agr., Hokkaido Univ.* 57: 72—132.

8. WIT, C. T. de 1965. Photosynthesis of leaf canopies. Agr. Res. Rept., Wageningen, **663**: 1—57.
9. ———, R. BROUWER, E. W. PENNING de VRIES 1970. The simulation of photosynthetic systems. In Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Proc. IBP/PP. Technical Meeting, Trebon, 47—70.

Studies on Dry Matter Production in Corn Plant

VI. Estimation of canopy photosynthesis by mathematical model

Tsuyoshi AKIYAMA* and Tomoshiro TAKEDA**

(*National Grassland Research Institute, Tochigi and

**Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka)

Summary

In the previous papers, plant factors constituting dry matter production had been investigated analytically. Then the authors compare the productivity applying mathematical model among three varieties of corn possessing different plant forms and different patterns of leaf photosynthetic reaction for light. That is, Golden Cross Bantam has a horizontal plant form and high leaf photosynthetic capacity under abundant radiation. While, Koh No. 7 has rather a vertical plant form and higher efficiency for light utilization under low level of radiation. Koh No. 3 is in-between type.

Applied values of photosynthetic parameters were quoted the values for imitated population by pots in the previous experiment.

Following results were confirmed mathematically among these varieties.

1. Surplus production calculated with Monsi-Saeki model agreed fairly well with the observed CGR acquired in the previous experiment.

2. Golden Cross Bantam is advantageous during initial vegetative stage having only sparse leaf layers. However, the surplus production in Koh No. 7 exceeds those of the other varieties in active vegetative stage. These facts agree with results obtained in the analysis of dry matter production.