水稻多収性品種の乾物生産特性の解析

第5報 個体群光合成速度のシミュレーションによる比較

斎藤 邦行*・下田 博之*・石原 邦

(東京農工大学農学部)

1991年7月31日受理

要 旨: 既報において、収量、乾物生産特性の比較を行った早生、中生水稻それぞれ2品種について、測定した個体群構造、吸光係数、個葉光合成特性をもとに、個体群光合成速度(P_g)のシミュレーションモデルを作成した。この個体群光合成モデルを用いて、各品種の幼穂発育期、登熟初期の光- P_g 関係、および全天日射の日量(J_{TD})と個体群光合成の日量(P_{gday})との関係を検討した。その結果、いずれの品種、生育時期においても、散乱光比率が小さくなるのに伴って光- P_g 関係の傾きは小さくなった。また、 J_{TD} が大きくなるのに従って散乱光比率は小さくなるので、 J_{TD} が15 MJ・m⁻²以上になると P_{gday} の増加割合は小さくなった。このことから、光条件では、散乱光比率が P_{gday} すなわち乾物生産力の上限を規定していることがわかった。また、1989年の J_{TD} の推移を基に、本モデルを用いて推定した個体群生長速度(CGR)の品種間の相対的關係は実測値とよく一致した。

個体群構造、受光態勢、個葉光合成特性を早生、中生それぞれ2品種間で交換して個体群光合成速度を計算することにより、乾物生産に品種間差の生じた要因を解析した。南京11号はアキヒカリに比べ幼穂発育期には葉面積指数が大きいことによりCGRが高く、登熟初期には個葉光合成速度が小さいことにより両品種間のCGRの相違が小さくなること;密陽23号は日本晴に比べ、幼穂発育期には個葉の光-光合成関係の初期勾配が大きいことによりCGRが高く、登熟初期には良好な受光態勢と、これを高い P_g に結びつけられる個体群構造をもつことによりCGRが著しく高いことが明らかとなった。

キーワード: 乾物生産、個体群光合成速度、個体群構造、個体群生長速度、シミュレーション、多収性水稻品種。

Characteristics of Dry Matter Production Process in High Yielding Rice Varieties V. Model simulation of canopy photosynthesis: Kuniyuki SAITOH, Hiroyuki SHIMODA and Kuni ISHIHARA (*Faculty of Agriculture, Tokyo University of Agriculture and Technology, Fuchu, Tokyo 183, Japan*)

Abstract: Canopy photosynthesis was simulated by using the modified Horie's model (1981) on the basis of measured canopy structure (Fig. 1), light intercepting characteristics (Fig. 2, 3, 4, Table 1) and leaf photosynthetic characters (Table 2) to explain the differences of dry matter production between the two early and medium varieties, which were used in the previous paper, in the stage of panicle development and early ripening.

By estimating the diurnal changes of direct and diffuse light intensity, diurnal change of canopy gross photosynthetic rate (P_g) and the daily sum of P_g , daily gross photosynthesis (P_{gday}), were calculated. From these calculations, the relations between total light intensity (L) and P_g , and also between daily solar radiation (J_{TD}) and P_{gday} were obtained. The percentage of diffuse light (DQ%) influenced markedly on P_g . As with the decrease in DQ%, slopes of L - P_g curve were decreased. P_{gday} increased with increase in J_{TD} , but decreased at the higher level of J_{TD} from 20 to 25 MJ・m⁻² due to decrease in DQ%. Relative differences of simulated crop growth rate (CGR) among varieties coincided with those of measured CGR.

In order to clarify the varietal difference of dry matter production, P_{gday} was recalculated by the substitution of canopy structure, light intercepting characteristics and leaf photosynthetic characters between the early and the medium varieties, respectively. In the early varieties, Nanjing 11 showed higher P_{gday} at the panicle development stage as compared with Akihikari owing to larger leaf area index in spite of smaller leaf photosynthetic rate. In the medium varieties, higher rates of P_{gday} in Milyang 23 as compared with Nipponbare were due to higher value of slopes in the light-photosynthesis curve of single leaf at the panicle development stage, and due to mutual acceleration of P_{gday} among canopy structure and light intercepting characteristics at the early ripening stage.

Key words: Canopy photosynthesis, Canopy structure, Crop growth rate, Dry matter production, High yielding rice variety, Simulation.

第1報から第3報^{13,14,15)}において、水稻多収性

品種の乾物生産特性を比較し、高い乾物生産をもたらす要因を受光態勢および個葉光合成特性から解析した。さらに、第4報¹⁶⁾では収量の品種間の相違

* 附属農場。

Fig. 1. Canopy structures of the early maturing varieties; Akihihikari (A) and Nanjing 11 (Na), and the medium maturing varieties; Nipponbare (Ni) and Milyang 23 (M), at the panicle development (1) and the early ripening (2) stages.

Canopy structures are composed of the leaf area index in the different leaf position on the stem. Roman numbers and zero show the leaf position numbered from the top and the expanding leaf, respectively.

を乾物の分配、収穫指数から検討した。これらの研究を通じ、早生品種の南京 11 号はアキヒカリに比べて出穂前の乾物生産は高いが、出穂後の乾物生産はやや小さく、出穂前に貯蔵した多量の炭水化物が大きいシンクに移行することによって収量、収穫指数が高いこと；中生品種の密陽 23 号は日本晴に比べて幼穂発育期から登熟初期にかけての乾物生産が高く、出穂前、出穂後に蓄積した炭水化物の全てが大きいシンクへ移行することによって収量、収穫指数の高いこと；が明らかになった。シンクが大きい南京 11 号と密陽 23 号とではこのように乾物生産過程が異なるので、両品種が高い乾物生産をあげている要因を解析することは、多収品種の育成やさらなる多収理論を構築する上で極めて重要である。

そこで、本報告ではこれまで測定した個体群構造、吸光係数、個葉光合成速度などのパラメータを用いて、個体群光合成速度のシミュレーションモデル（以下、個体群光合成モデルという）を作成した。このモデルを用いて、これまで比較を行ってき

た水稻品種の個体群光合成速度を 1989 年における全天日射の日量の推移から推定し、実測した個体群生長速度との比較を行った。さらに、乾物生産の品種間の相違が、各パラメータのどのような相互関係、量的関係によってもたらされているかを検討した。

乾物生産の基礎である個体群光合成速度を数式化する試みは、門司・佐伯¹⁰⁾に始まり、以来多くの研究者によって数式の改良、修正がなされてきた。堀江¹¹⁾はこれまでの結果を総合して、様々な傾斜角度の葉群からなる作物個体群の光合成モデルを作成した。このモデルでは葉群を構成する葉身の光-光合成関係はすべて等しいと仮定されているが、すでに報告したように、個葉の光-光合成関係は葉位・エイジにより異なる¹⁵⁾。本研究では、堀江の個体群光合成モデルに、葉位別の個葉光合成の相違を考慮することを通じて、より実態に近い個体群光合成速度の推定を試みた。

Fig. 2. Frequency distribution of leaf area with different inclination angle within a foliage layer in the four rice varieties.

Letters indicate the same as those in Fig. 1. The inclination of slashed lines in the each bar show the actual leaf inclination angles measured at $\pi/18$ radian interval.

材料と方法

実験には早生品種アキヒカリ、南京11号、中生品種日本晴、密陽23号を用いた。幼穂発育期、登熟初期の各生育時期に測定した個体群構造、吸光係数、および個葉の光-光合成関係を基に、個体群光合成モデルを作成した。

1. 個体群光合成モデルのパラメータとその測定方法

個体群構造: 個体群を10 cm 間隔で層別に刈取り、葉位別葉面積の層別分布を求めた (第1図)。また、葉身を傾斜角度に分けて同様な層別刈取りを行い、傾斜角度別葉面積の割合を求めた (第2図)。

吸光係数: 積算葉面積指数と、早期の散乱光下で測定した個体群内相対光強度 (光合成有効波長域) との関係から散乱光下吸光係数 (k) を求めた (第1表)。時刻の進み、すなわち太陽の運行に伴って変化する直達光下吸光係数 (K) は、堀江^{1,2)}にしたがって、日時によって決まる太陽の高度 (h)、方位 (ψ) と個体群を構成する全葉身の傾斜角度別葉面積の分布密度 ($G(\alpha)$, 第3図) とから次式により求めた (第4図)。

$$K = \int_0^{2\pi} \int_0^{\pi/2} 1/2\pi G(\alpha) |\cos\alpha + \sin\alpha \cot h \cos(\beta - \psi)| d\alpha d\beta \quad (1)$$

ここで、 β は葉身の方位角度 (北を0とし、南を π とした) で、全方位に均一に分布すると仮定した。

個葉の光-光合成関係: 各品種の幼穂発育期、登熟初期の2回、既報¹⁵⁾と同様な方法により、光合成有効光量子フラックス密度 (i , $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 以下単に光強度と呼ぶ) を段階的に変化させて、展開完了した上位5枚の葉身のみかけの光合成速度を測定した。このみかけの光合成速度に暗呼吸速度を加えた総光合成速度 (P_r , $\text{mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) を用いて光-光合成関係を求め、この関係を次式により近似した。なお、光-光合成関係は従来の双曲線式よりも、下記の修正指数曲線式の方がより高い精度で近似できた。

$$P_r = a \{1 - \exp(-bi)\} \quad (2)$$

ここで、 a ($\text{mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、 b ($\mu\text{E}^{-1} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}$) は光-光合成関係のパラメータで、 a は光合成の光飽和値、 $a \cdot b$ の大小は光-光合成関係の初期勾配の大小を表す (第2表)。

Fig. 3. Frequency distribution of leaf area with different inclination angle within the whole canopy foliage.

Letters indicate the same as those in Fig. 1.

2. 個体群光合成速度の計算方法

(1) 個体群上の直達, 散乱, 全天日射強度の日変化の推定と光合成有効光量子フラックス密度への換算

まず, 早生, 中生品種それぞれ幼穂発育期, 登熟初期の各生育時期の1日を設定し, 全天日射の日量 (J_{TD}) が 2.5, 5, 10, 15, 20, 25, $\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ の6段階の日があると仮定し, 以下の推定をおこなった。

① 全天日射強度の日変化の推定: 計算を行う日が快晴の場合, 全天日射強度 (J_T , $\text{J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) の日変化は次式によって決まる⁸⁾。

$$J_T = J_0 P^{\cos \theta} \sinh \left\{ \frac{1}{2} J_0 \sin \theta (1 - P^{\cos \theta}) / (1 - 1.4 \ln P) \right\}$$

$$J_0 = J_k \{ 1 + 0.033 \cos(360 X / 370) \}$$

ここで, J_0 : 大気圏外法線面日射強度 ($\text{J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), P : 大気透過率 (0.7), J_k : 太陽常数 ($1353 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), X : 1月1日からの通日を示し, 太陽高度は測定点の緯度と時刻, 太陽の赤緯とから常法⁸⁾により算出した。

上式により求めた快晴の1日の全天日射強度を積算して全天日射の日量 (J'_{TD}) とし, 設定した6段階の J_{TD} に対する J'_{TD} の割合を J_T に乗じて, 全天

Table 1. Diffuse light extinction coefficients (k) of the four rice varieties at the panicle development and the early ripening stages.

variety	Extinction coefficient (k)	
	Panicle development stage	Early ripening stage
Early maturing		
Akihikari	0.47	0.76
Nanjing 11	0.52	0.60
Medium maturing		
Nipponbare	0.50	0.85
Milyang 23	0.38	0.35

Extinction coefficient were measured under diffuse light condition in the early morning.

Fig. 4. Direct light extinction coefficients of the early and the medium maturing varieties, as a function of sun altitude at the panicle development (A) and the early ripening (B) stages.

Lines indicate Akihikari (—), Nanjing 11 (---), Nipponbare (····), and Milyang 23 (— · — ·), respectively.

日射の日量6段階それぞれの時刻の全天日射強度 (J'_T) を求めた。

$$J'_T = J_T (J_{TD} / J'_{TD})$$

② 散乱日射強度の推定: 下記の堀江の回帰式^{1,2)}から全天日射の日量 (J_{TD} , $\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2}$) に占める散乱日射の日量 (J_{DD}) の割合 (J_{DD} / J_{TD}) を求めた。

$$J_{DD} / J_{TD} = 1.0 - 4.78 \cdot 10^{-3} J_{TD} - 11.42 \cdot 10^{-4} (J_{TD})^2$$

通常全天日射強度に占める散乱日射強度の割合は朝夕高く日中低くなるが³⁾, 本研究では一日を通じて一定と仮定し, J'_T にこの割合を乗じて散乱日射強度, J'_T と散乱日射強度の差を直達日射強度とした。

③ 日射強度から光合成有効光量子フラックス密度への換算: ② で求めた直達, 散乱日射強度の内, 直達日射強度の45%, 散乱日射強度の55% が光合成有効光量子フラックス密度 ($\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) と仮

Table 2. Values of photosynthetic parameters (a , b) as a function of light intensity, regressed by the equation (2), in the different leaf position on the stem of the four rice varieties at the panicle development and early ripening stages.

Leaf position	Early varieties						Medium varieties					
	Akihikari			Nanjing 11			Nipponbare			Milyang 23		
	a	b^*	$a \cdot b^*$	a	b^*	$a \cdot b^*$	a	b^*	$a \cdot b^*$	a	b^*	$a \cdot b^*$
Panicle development stage												
I	1.12	0.35	0.39	0.91	0.37	0.34	1.18	0.22	0.26	1.18	0.28	0.33
II	1.33	0.25	0.33	1.17	0.27	0.32	1.01	0.22	0.22	1.04	0.24	0.25
III	1.06	0.31	0.33	0.70	0.36	0.25	0.93	0.27	0.25	0.86	0.30	0.26
IV	0.67	0.44	0.29	0.60	0.40	0.24	0.67	0.44	0.29	0.56	0.58	0.32
V	0.49	0.59	0.29	0.39	0.55	0.21	0.38	0.59	0.22	0.46	0.58	0.27
Early ripening stage												
I	0.93	0.33	0.31	0.79	0.36	0.28	0.96	0.31	0.30	0.78	0.37	0.29
II	0.66	0.37	0.24	0.53	0.57	0.30	0.65	0.35	0.23	0.68	0.46	0.31
III	0.39	0.90	0.35	0.37	0.78	0.29	0.45	0.49	0.22	0.46	0.61	0.28
IV	0.23	0.75	0.17	0.11	0.70	0.08	0.28	0.59	0.17	0.37	0.59	0.22
V	0.21	1.04	0.22	0.09	0.58	0.05	0.23	0.75	0.17	0.10	0.65	0.07

Roman numbers represent the leaf position numbered from the fully expanded leaf.

a ($\text{mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), $b^* = b \cdot 10^2$ ($\mu\text{E}^{-1} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}$).

定して¹⁾, 次式により直達光強度 (SQ), 散乱光強度 (DQ), 全天光強度 (TQ) を求めた.

$$SQ = 4.096 \cdot J'_T \cdot (1 - J_{\text{DB}}/J_{\text{TD}}) \cdot 0.45$$

$$DQ = 4.096 \cdot J'_T \cdot J_{\text{DB}}/J_{\text{TD}} \cdot 0.55$$

$$TQ = SQ + DQ$$

ここで, 4.096 は日射強度から光量子フラックス密度への換算係数である.

以上のような計算方法により, 早生品種, 中生品種それぞれの幼穂発育期, 登熟初期の光強度の日変化を求めた. その一例の第5図は早生品種幼穂発育期7月25日における全天日射の日量 $2.5 \sim 25 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ における光強度の日変化である.

(2) 個体群内における直達, 散乱光強度の分布

直達光: 個体群最上層から積算した葉面積指数 (F) の水平面における直達光の透入は, 直達光の吸光係数 (K) を用いて, 次式により表わされる¹⁾.

$$S(F) = \exp(-KF)$$

上式において, $S(F)$ は積算葉面積指数 F の水平面内, 直達光を受けている日向面積の割合で, $1 - S(F)$ は日影面積の割合である.

散乱光: 積算葉面積指数 (F) の位置における散乱光強度は, 散乱光の吸光係数 (k) を用いて次式¹⁰⁾より求めた.

$$DQ(F) = DQ \exp(-kF)$$

(3) 葉面光強度の計算

層別刈取りを行ったときの高さ i までの積算葉面積指数を F_i とすると, i を中心とした 10 cm の層で

は, $SQ(F_i)$ は直達光を受けている葉面積, $1 - SQ(F_i)$ は日影の葉面積である.

日影の葉身の葉面光強度は次式¹²⁾により求めた.

$$DQ_{i1} = DQ \cdot k \exp(-kF_i) / (1 - m)$$

m は光合成有効放射の反射率で, $0.1^{11)}$ とした.

日向の葉身の葉面光強度 (SQ_{i1}) は直達光強度に DQ_{i1} を加えて, 次式¹⁾により求めた.

$$SQ_{i1} = SQ_i |\cos \alpha + \sin \alpha \cot h \cos \beta| + DQ_{i1}$$

ここで, i 層の葉身は様々な傾斜角度を持つので, 直達光強度は堀江²⁾にしたがって各層の $G(\alpha)$ で加重平均した.

(4) 葉位別の光合成速度の計算

i 層における日向の葉面光強度 SQ_{i1} と日影の葉面光強度 DQ_{i1} とを各葉位の光-光合成関係の回帰式 (2) に代入して, 日向 (P_{sj}) と日影 (P_{dj}) の葉身の葉位別総光合成速度を求めた.

$$P_{sj} = a_j \{1 - \exp(-b_j SQ_{i1})\}$$

$$P_{dj} = a_j \{1 - \exp(-b_j DQ_{i1})\}$$

ここで, j は葉位 (抽出葉~第 VI 葉, $0 \sim 6$) を示す. なお, 光合成速度の測定は第 I 葉~第 V 葉について行ったが, 抽出葉については第 II 葉と等しいと仮定し, また第 VI 葉については第 IV 葉から第 V 葉に低下するのと同じ割合で第 V 葉の光合成速度が小さくなると仮定して a , b 値を求めた.

(5) 葉層別の光合成量の計算

(4) で求めた P_{sj} , P_{dj} に, i 層における葉位別葉面積 (F_{ij}) を乗じて, i 層の光合成量 (P) を求めた.

$$P_1 = \sum_{j=0}^6 F_{1j} [P_{sj} \exp(-KF_1) + P_{dj} \{1 - \exp(-KF_1)\}]$$

(6) 個体群光合成速度の計算

(5) で求めた P_1 を高さ 5 cm から 10 cm おきに最上層まで積算して単位土地面積当りの個体群光合成速度 ($\text{mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) を求めた。

$$P_g = \sum_{i=1}^{\text{Top}} P_1$$

3. 個体群生長速度の推定

上述した個体群光合成モデルと、実測したある期間の全天日射の日量とを用いて、各品種の幼穂発育期、登熟初期における、ある期間の個体群総光合成量を求めることができる。これを利用して、比較的天候の安定していた 1989 年について、それぞれの生育時期に測定した全天日射の日量を使って、各品種ごとに個体群光合成の日量を求め、これを乾物重に換算して（換算係数、0.68）積算し、ある時期の個体群生長速度（CGR）を求めた。この計算によって求めた CGR と同一時期の乾物重の変化から求めた CGR の値とを比較し、個体群光合成モデルの妥当性を検討した。なお、個体群光合成モデルのパラメータのうち、個体群の平均葉面積指数は 1989 年の値を用いたが、葉位別葉面積の層別分布、葉身傾斜角度の層別分布、吸光係数、葉位別の光-光合成関係は 1987 年に測定した値を使用した。

また、個体群光合成速度から個体群生長速度を求めるには、総生産量から呼吸量を差し引かなければならない。本研究では、茎、穂の呼吸速度の測定を行っていないため、堀江のイネの呼吸に関する計測値⁹⁾を基に、次式により呼吸速度を求めた。なお、呼吸速度は各生育時期とも気温 25°C 一定と仮定した。

$$R = R_g + R_m \\ = (1 - K') P'_g + K' MW \quad (3)$$

ここで、 R : 呼吸速度 ($\text{gCH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$)、 R_g : 生長呼吸速度、 R_m : 維持呼吸速度、 K' : 光合成産物の転換効率 ($0.77 \text{ gDW} \cdot \text{gCH}_2\text{O}^{-1}$)、 P'_g : 総光合成速度 ($\text{gCH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$)、 M : 維持呼吸率 ($0.012 \text{ gCH}_2\text{O} \cdot \text{gDW}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$)、 W : 現存乾物重 ($\text{gDW} \cdot \text{m}^{-2}$)。

4. 品種間の個体群光合成速度の比較

個体群光合成モデルを用いて、早生、中生品種の幼穂発育期（それぞれ 7 月 25 日、8 月 8 日）、登熟初期（それぞれ 8 月 14 日、8 月 28 日）に、全天日射の日量 2.5~25 $\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ を仮定して、早期 5 時か

Fig. 5. Diurnal changes of light intensity on July 28, with assuming 6 levels of daily solar radiation; 2.5, 5, 10, 15, 20, and 25 $\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$, respectively.

ら夕方 19 時まで 1 時間おきの、光-個体群光合成関係を品種間で比較した。また、個体群光合成速度の日変化を積算して、個体群総光合成の日量 ($P_{g\text{day}}$, $\text{gCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$) を求め、全天日射の日量と個体群光合成の日量との関係を品種間で比較した。

さらに、早生、中生品種それぞれの個体群光合成速度に品種間差を生じた要因を解析するため、個体群光合成モデルのパラメータのうち、葉位別葉面積の層別分布、吸光係数と葉身傾斜角度の層別分布、葉位別の光-光合成関係それぞれを、石原ら⁴⁾の方法と同様に早生、中生品種それぞれ 2 品種間で交換して個体群光合成速度を計算し、全天日射の日量と個体群光合成速度の日量との関係を検討した。なお、個体群光合成モデルのパラメータの交換に際しては、早生品種ではアキヒカリを基準としてアキヒカリのパラメータを 1 つずつ南京 11 号と交換し、中生品種では日本晴を基準として日本晴のパラメータを 1 つずつ密陽 23 号と交換して個体群光合成の日量を求めた。

結 果

1. 光-個体群光合成 (P_g) 関係

全天日射の日量 (J_{TD}) を 15, 25 $\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ に仮定して求めた早生、中生品種それぞれの幼穂発育期

Fig. 6. Varietal differences of the relations between light intensity and simulated gross canopy photosynthetic rate at the panicle development (1) and the early ripening (2) stages of the early (A) and the medium (B) maturing varieties, on days being assumed that the daily solar radiation and the percentage of diffuse light were $15 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ and 67% (L), $25 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ and 17% (H), respectively. Solid and broken lines indicate Akihikari and Nanjing 11 (A), Nipponbare and Milyang 23 (B), respectively.

(7月27日, 8月8日), 登熟初期 (8月10日, 8月28日) における光- P_g 関係を第6図に示した。なお, $J_{TD} 15, 25 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ の条件下における全光強度に占める散乱光強度の割合 (DQ%) はそれぞれ 67, 17% であった。

早生品種: 幼穂発育期 (A-1) は両品種ともに, $J_{TD} 15 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ では光強度の増加とともに P_g は直線的に増加したのに対し, $J_{TD} 25 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ では DQ% が著しく小さいので, P_g の増加割合は小さくなり, 光- P_g 関係は高い光強度で飽和する傾向が認められた。いずれの J_{TD} においても, P_g はアキヒカリに比べ南京 11 号で大きく, その相違は光強度が高いほど著しかった。登熟初期 (A-2) には, 両品種ともに光- P_g 関係の傾きは幼穂発育期に比べて小さくなり, 傾きが小さくなる程度は $J_{TD} 15 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ に比べ $25 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ で著しかった。光- P_g 関係の品種間の相違は小さかったが, いずれの光強度においてもアキヒカリに比べ南京 11 号で小さかった。

中生品種: 幼穂発育期 (B-1) には, 両品種とも光- P_g 関係は直線的で, その傾きは $J_{TD} 15 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ に比べ $25 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ で小さかった。光- P_g 関係の傾きは両日射条件とも日本晴に比べ密陽 23 号で大き

Fig. 7. Varietal differences of the relations between daily solar radiation and daily gross photosynthesis, at the panicle development (1) and the early ripening (2) stages of the early (A) and the medium (B) maturing varieties.

Solid and broken lines indicate, Akihikari and Nanjing 11 (A), Nipponbare and Milyang 23 (B), respectively. The percentage of diffuse light decreased with increase in the daily solar radiation.

く, P_g の品種間差は光強度が高いほど大きくなった。登熟初期 (B-2) になると, 両品種ともに光- P_g 関係の傾きは小さくなったが, その程度は $J_{TD} 15 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ に比べ $25 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ で著しかった。品種間でみると, 光- P_g 関係は密陽 23 号では直線的であったのに対し, 日本晴では高い光強度で飽和する傾向が認められ, 光強度が高いほど日本晴に比べ密陽 23 号の P_g は大きく, $J_{TD} 15, 25 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ の最大値は, 日本晴に比べそれぞれ 29, 41% 大きかった。

2. 全天日射の日量と個体群総光合成の日量との関係

早生, 中生品種それぞれの幼穂発育期と登熟初期に $2.5 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$, $5 \sim 25$ を $5 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ ごとの 5 段階, 計 6 段階の J_{TD} の日を仮定し, 各日の光強度の日変化から P_g を計算し, 1 日中の P_g を積算して個体群光合成の日量 (P_{gday}) を求め, J_{TD} と P_{gday} との関係を品種間で比較した (第7図)。

早生品種: 幼穂発育期 (A-1) は, 両品種ともに, P_{gday} は J_{TD} が $0 \sim 15 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ に増加するのに伴って直線的に大きくなったが, J_{TD} が $15 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ 以上に増加すると, DQ% が急速に低下する影響で, P_{gday} の増加割合は小さくなり, $20 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ 以上に

Table 3. Comparisons of crop growth rate between measured and simulated value of the four rice varieties at the panicle development and early ripening stages in 1989.

Items	Panicle development stage				Early ripening stage			
	Akihikari	Nanjing11	Nipponbare	Milyang23	Akihikari	Nanjing 11	Nipponbare	Milyang23
Measured value								
LAI ($\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$)	4.72	7.37	6.66	6.46	4.49	5.95	6.18	6.07
GGR ($\text{gDW} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$)	23.6	25.6	21.1	25.5	21.4	14.1	11.4	18.8
Simulated value								
Daily gross photosynthesis ($\text{gCH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$)	36.1	43.8	38.9	42.9	32.3	28.6	24.9	29.3
Daily total respiration ($\text{gCH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$)	14.7	18.9	18.9	19.3	16.5	17.8	17.3	18.4
Daily net production ($\text{gCH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$)	21.4 (91)	24.9 (97)	20.0 (95)	23.6 (93)	15.8 (74)	10.8 (76)	7.6 (66)	10.9 (58)

Numerals in the parenthesis show the % of the simulated value to the measured value.

なると P_{gday} は逆に小さくなった。品種間でみると、 P_{gday} はいずれの J_{TD} においてもアキヒカリに比べ南京 11 号で大きく、 $20 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ では 68.9 、 $73.6 \text{ gCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ と 6.8% 南京 11 号が大きかった。登熟初期 (A-2) は幼穂発育期に比べ、両品種ともに J_{TD} の増加に伴う P_{gday} の増加割合が小さくなり、 $J_{\text{TD}} 15 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ 以上では、 P_{gday} はほとんど増加しなくなった。 P_{gday} の品種間の相違は、幼穂発育期に比べて小さかったが、いずれの J_{TD} においてもアキヒカリに比べ南京 11 号がやや小さかった。

中生品種: 幼穂発育期 (B-1)、登熟初期 (B-2) とともに、 J_{TD} と P_{gday} との関係を示す曲線の傾向は早生品種と同様に J_{TD} が $0 \sim 15 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ では、直線的で、それ以上の J_{TD} では P_{gday} の増加割合が小さくなり、 $25 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ では逆に減少した。また、両品種の P_{gday} はいずれの J_{TD} においても幼穂発育期に比べ登熟初期で小さかった。品種間でみると、両生育時期のいずれの J_{TD} でも、日本晴に比べ密陽 23 号の P_{gday} が大きく、その相違は幼穂発育期より登熟初期で大きかった。 $J_{\text{TD}} 20 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ で比較してみると、密陽 23 号の P_{gday} は日本晴に比べ幼穂発育期で 9.7% 、登熟初期で 20.8% 大きかった。

3. 個体群光合成モデルによる CGR の推定

1989 年の実測値をみると (第 3 表)、早生品種の南京 11 号はアキヒカリに比べ、葉面積指数 (LAI) が大きく、CGR は幼穂発育期には大きかったが、登熟初期には逆に小さかった。中生品種の密陽 23 号は日本晴に比べ、LAI はほぼ等しいにもかかわらず、幼穂発育期、登熟初期の CGR はそれぞれ 21 、

65% 大きかった。

総光合成の日量から暗呼吸の日量を差し引いた純生産の日量 (P_{nday}) の推定値は、全品種とも幼穂発育期で $20 \sim 25 \text{ gCH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ で、登熟初期には $7 \sim 16 \text{ gCH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ と小さくなった。実測値に対する推定値の割合で比較してみると、幼穂発育期は全品種で $91 \sim 97\%$ とやや小さいものの、かなりの精度で推定値は実測値と一致した。一方、登熟初期には $58 \sim 76\%$ で推定値は実測値より小さく、乾物生産を過小に推定する結果となった。しかし、早生、中生品種間の相対的關係は実測値と推定値とでよく一致したので、このモデルを用いて品種間の乾物生産過程の相違を、個体群光合成およびその要因に分けて比較することとした。

4. 個体群光合成速度の品種間差におよぼす各パラメータの影響

本研究で作成した個体群光合成モデルを用いて、仮定して求めた J_{TD} に対する P_{gday} の関係は、品種、生育時期により異なった。そこで、各生育時期の P_{gday} に品種間差をもたらした要因を解析するため、個体群光合成モデルのパラメータのうち、葉位別葉面積の層別分布 (S, 個体群構造と呼ぶ)、吸光係数と葉身傾斜角度の層別分布 (K, 受光態勢と呼ぶ)、葉位別の光-光合成関係 (P, 個葉光合成と呼ぶ) を早生品種アキヒカリ、中生品種日本晴を基準として、それぞれ南京 11 号、密陽 23 号のパラメータ S, K, P と交換して、 J_{TD} と P_{gday} の関係を求めた (第 8 図)。

早生品種: 幼穂発育期 (A-1) アキヒカリの P_{gday}

は、アキヒカリの S を南京 11 号と交換するといずれの J_{TD} においても大きくなり、その程度は J_{TD} が大きいほど著しかったが、K を交換してもほとんど変化せず、P を交換するといずれの J_{TD} においても小さくなった。すなわち、幼穂発育期の P_{gday} がアキヒカリに比べ南京 11 号で大きいことには、南京 11 号の個葉光合成速度が小さいにもかかわらず個体群構造の有利性、すなわち葉面積指数が大きいことが関係することがわかった。

登熟初期 (A-2) アキヒカリの P_{gday} は、アキヒカリの S, K をそれぞれ南京 11 号と交換するとやや大きくなったが、P を交換するといずれの J_{TD} においても著しく小さくなった。すなわち、アキヒカリに比べ南京 11 号は個体群構造、受光態勢は乾物生産にとってやや有利な特徴をもつものの、個葉光合成速度が小さいことにより、南京 11 号の P_{gday} がやや小さいことがわかった。

中生品種: 幼穂発育期 (B-1) 日本晴の P_{gday} は、日本晴の S を密陽 23 号と交換してもほとんど変化しなかったが、K を交換すると高い J_{TD} でやや大きくなり、P を交換するといずれの J_{TD} でも大きくなった。すなわち、幼穂発育期の P_{gday} が日本晴に比べ密陽 23 号で大きいことには、主として個葉光合成速度の高いことが関係することがわかった。

登熟初期 (B-2) 日本晴の P_{gday} は、日本晴の S, K をそれぞれ密陽 23 号と交換すると大きくなり、P を交換すると低い J_{TD} においてやや大きくなった。さらに、S, K 両者ともに密陽 23 号と交換すると、日本晴の P_{gday} は S, K それぞれ単独で交換した場合よりもさらに大きくなった。すなわち、登熟初期の P_{gday} が日本晴に比べ密陽 23 号で大きいことには、個体群構造と受光態勢の両者が相互に関連することがわかった。

考 察

本研究においては、早生、中生水稻計 4 品種について、測定したパラメータをもとに個体群光合成速度のシミュレーションモデルを作成した。まず、このモデルの特徴について考えてみる。

作成した個体群光合成モデルは、① 全天日射の日量によって散乱光比率が変化する点、② 個体群各層の葉面光強度は、直達光、散乱光の吸光係数をもとに、様々な傾斜角度をもつ葉身の平均値として求めた点、③ 葉位別個葉の光-光合成関係をもとに個体群光合成速度を求めた点において、これまでの

Fig. 8. Effects of the canopy photosynthetic parameters; canopy structures (Fig. 1), light intercepting characteristics (Table 1, Fig. 2, 3, 4) and single leaf photosynthetic characters (Table 2), on the relations between daily solar radiation and daily gross photosynthesis at the panicle development (1) and the early ripening (2) stages of the early (A) and the medium (B) maturing varieties.

Daily gross photosynthesis (P_{gday}) of Akihi-kari (A, —), and Nipponbare (B, —) were recalculated by the substitution of canopy photosynthetic parameters in Nanjing 11 and Milyang 23, respectively. P_{gday} was recalculated by the substitution of canopy structure (·····), light intercepting characteristics (— · — ·), and single leaf photosynthetic characters (— · — ·), respectively. Especially in the Figure B-2, both canopy structure and light intercepting characteristics were substituted (— · — ·).

個体群光合成モデルに比べてより実態に近い個体群光合成速度を推定できたと考えられる。しかし、これまで多くの研究で指摘されているように、散乱光比率は早朝大きく、日中小さくなるが^{1,9)}、本モデルにおいては散乱光比率は1日を通じて等しいと仮定している。また、黒岩⁹⁾、堀江¹⁾のモデルでは、直達光が葉身を透過した派生散乱光を散乱光強度に加えているのに対し、本研究ではこの点を考慮していない。このように、本研究における個体群内の散乱光強度の分布については、なお改良すべき点が残っている。

散乱光が個体群光合成速度に及ぼす影響を本研究で作成したモデルを通じてみる。 $J_{TD} 15$ と $25 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$ の日射条件の日における散乱光比率はそれぞれ

67, 17% となるが、光- P_g 関係は全ての品種、生育時期で、散乱光比率が小さい日の方が、光強度の増加に伴う P_g の増加割合は小さかった（第6図）。さらに、1日の個体群総光合成の日量（ P_{gday} ）と比較すると、 J_{TD} が大きくなるほど散乱光比率は低下し、 J_{TD} が 15 から 25 MJ・m⁻² に増加すると P_{gday} はいずれの品種でも小さくなった（第7図）。すなわち、同じ日射強度であれば散乱光の割合が小さいほど個体群光合成速度は小さくなり、散乱光の割合が小さいと日射が 20 MJ・m⁻² 以上強くなっても個体群総光合成の日量は大きくならない、または逆に小さくなることがわかった。この結果は散乱光比率が水稻における個体群光合成速度、あるいは乾物生産力の上限を規定していることを示している。散乱光比率が個体群光合成速度に及ぼす影響が大きいことは、堀江¹¹⁾の個体群光合成モデルを用いた理論的研究、玖村⁷⁾、田中¹⁸⁾の大型同化箱を用いた実験的研究においても認められている。実際の圃場条件下で全天日射の日量が著しく高くなり散乱光比率が低下するのに伴って、 P_{gday} が小さくなるかどうかは、今後散乱光比率の日変化、派生散乱光の評価について検討し、モデルの改良を進めると同時に、ガス交換の測定による実験的解析が必要である。

収量を予測する上で乾物生産を高精度で推定することは不可欠であることから、近年水稻品種の乾物生産を予測するモデル^{1,3)}が開発されている。しかし、稲作期間を通じた連続的な乾物重の推移を予測するには多くの環境、生理生態的要因が関与することと関連して、実用段階には至っていない。本研究において、個体群光合成モデルを用いて推定した個体群生長速度と実測した個体群生長速度との品種間の相対的關係はよく一致した（第3表）。しかし、推定した個体群生長速度の絶対値は、幼穂発育期には実測値とよく一致したが、登熟初期には過小評価する結果となった。これには、本研究では暗呼吸速度の測定を行っておらず、生育、環境条件の変化に伴う暗呼吸速度の変化を正確に推定できなかったことが関係すると考えられる。今後、水稻品種の暗呼吸速度を、部位別に生育を追って、異なる温度条件の下で測定し、このパラメータを加えてモデルを改良していく必要がある。

本研究において、異なる日射条件下における個体群総光合成の日量（ P_{gday} ）を推定した結果、全天日射の日量と P_{gday} の関係は品種間で異なり、この相違には個体群構造、受光態勢、個葉光合成の各パラ

メータの品種間差が関係していることが明らかとなった。以下、早生、中生品種それぞれの特徴に着目しつつ、既報^{13,14)}で検討した乾物生産過程に品種間差を生じた要因を解析したい。

早生品種アキヒカリに比べ南京11号は、幼穂発育期の個体群構造の有利性、すなわち LAI が大きいことにより高い光強度での P_g が大きかった。しかし、登熟初期には個葉光合成速度の小さいことが P_g に大きく影響し、LAI は依然として大きいにもかかわらず南京11号の P_g はアキヒカリに比べ小さくなった（第8図）。この結果を基に従来の結果を参考にしてまとめると、南京11号はアキヒカリに比べ個葉光合成速度が小さいという特徴をもつが¹⁵⁾、栄養生長期には LAI が大きいことにより出穂期までの乾物生産量が大きく¹⁴⁾、葉鞘・稈に多くの貯蔵炭水化物を蓄積した¹⁶⁾。出穂期以降は LAI が大きく吸光係数も小さいという乾物生産に有利な性質を持っているが¹⁴⁾、個葉光合成速度が小さいという特徴に加えて、葉身の加齢に伴う個葉光合成速度の低下程度が大きく、その程度は下位葉ほど大きい特性¹⁵⁾によって乾物生産が抑制されるので、両品種間の乾物生産の相違は幼穂発育期に比べて小さくなることがわかった。

アキヒカリの個体群光合成速度のパラメータのうち、個葉光合成速度を南京11号と交換すると、アキヒカリの P_{gday} はかなり小さくなった（第8図）。すなわち、南京11号の個葉光合成能力の向上、もしくは加齢に伴う個葉光合成速度の低下の改善は、さらなる乾物生産の増大ひいては収量増をもたらすことが推定された。これまでに得られた水稻品種の乾物生産に影響する要因を解析した研究結果をみると、高い乾物生産は個葉光合成速度を大^{10,11,12)}、LAI を大^{12,17)}、草型を良¹⁷⁾、茎部の呼吸を小^{10,17)}とすることにより得られるとされている。しかし、これらの形質は相互に関連しており、本研究の早生2品種においても個葉光合成速度の増大と LAI の拡大とは両立していない。今後、水稻の生長と光合成に関連した形質の相関と、遺伝的背景を解析することが必要である。本研究のみならず、水稻の個体群光合成に関する多くのモデル実験^{1,12)}が示しているように、他の条件が変わらなければ個葉光合成速度の増大は P_g の増大をもたらすことから、生育を通じて個葉光合成速度を高く維持することの重要性が指摘できる。例えば、アケノホシ^{5,6)}のように葉身の老化に伴う光合成速度の減少程度が小さい品種で

は、登熟期の純同化率が大きいことを通じて乾物生産が高いことが明らかになっている。

つぎに、中生品種日本晴と密陽 23 号との LAI の相違は幼穂発育期、登熟初期ともに小さいので、密陽 23 号は幼穂発育期には主として個葉光合成速度が高いことにより P_g が高く、登熟初期には個体群構造と受光態勢の両者が相乗的に作用して P_g が著しく高かった (第 8 図)。個葉光合成速度を、葉位別の光-光合成関係から検討してみると (第 2 表)、幼穂発育期における光-光合成関係の光飽和値 (a) は日本晴と密陽 23 号では大きく違わないのに対し、初期勾配の大小を示す $a \cdot b$ はいずれの葉位においても日本晴に比べ密陽 23 号で大きかった。また、登熟初期においても $a \cdot b$ は第 II~IV 葉で大きく、日本晴の個葉光合成速度を密陽 23 号と交換すると、日本晴の P_g はやや大きくなった。したがって、日本晴に比べ密陽 23 号の P_g 幼穂発育期に大きいことには、個葉の光-光合成関係の初期勾配が著しく影響していると考えられた。

登熟初期における密陽 23 号の個体群構造をみると、上位葉が長く直立していること¹³⁾により個体群の高さが高く、葉群が個体群中層を中心として上層から下層まで均一に配置されているのに対し、日本晴では上位葉が水平に近くなること¹⁴⁾と関連して中層に葉面積が集中する傾向がみられた (第 1 図)。また、密陽 23 号は日本晴に比べ直立した葉群を有し (第 2 図)。受光態勢の指標となる吸光係数は小さかった (第 1 表)。全葉身の傾斜角度分布と太陽の高度とによって決まる直達光の吸光係数 (第 4 図) は、太陽の高度 (h) の増加に伴って急速に小さくなり、 h が小さいときには日本晴が小さく、 h が大きい時には密陽 23 号が小さく、両品種間の相違は h が大きいほど著しかった。すなわち、水平葉群の多い日本晴では太陽高度の低いときに；直立葉群の多い密陽 23 号では太陽高度の高いときに；直達光の個体群内への透入が良いことになる。このように、両品種間で著しく異なる個体群構造、受光態勢の 2 つのパラメータをそれぞれ日本晴と密陽 23 号で交換すると、日本晴の P_{gday} は大きくなるもののその程度は小さく、上述した 2 つのパラメータともに交換した場合、 P_{gday} は著しく大きくなった (第 8 図)。

そこで、この 2 つのパラメータの相乗的な影響を、8 月 28 日 (登熟初期, J_{TD} 20 MJ $\cdot$ m $^{-2}$) 12 時 (1806 μ E $\cdot$ m $^{-2}$ $\cdot$ s $^{-1}$) について、個体群層別の光合

Fig. 9. Effects of the canopy photosynthetic parameters of Milyang 23; canopy structures (S) and light intercepting characteristics (K) or the both (S·K), on the canopy photosynthetic profiles (every 10 cm layer) of the Nipponbare (C), at noon on Aug. 28 during the early ripening stage. Daily solar radiation was 20 MJ $\cdot$ m $^{-2}$ $\cdot$ day $^{-1}$. Values in the figure show the total gross canopy photosynthetic rates (mgCO $_2$ $\cdot$ m $^{-2}$ $\cdot$ s $^{-1}$) in each plot.

成速度の分布から検討してみた (第 9 図)。まず、対照区の日本晴は高さ 70~90 cm で P_g が高いのに対し、これに比較して、密陽 23 号の個体群構造 (S) と交換した区では高さ 80~110 cm の上層で P_g が高くなり、密陽 23 号の受光態勢 (K) と交換した区では 80~20 cm の下層で P_g が高くなった。すなわち、密陽 23 号の個体群構造は個体群上層の P_g を高める特性をもち、密陽 23 号の受光態勢は個体群下層の P_g を高める特性をもつことが明らかとなった。さらに、密陽 23 号の S, K 両者ともに日本晴と交換した区では、対照区に比べ上層、下層ともに P_g が大きくなり、個体群全層を積算した P_g は対照区の 1.33 mgCO $_2$ $\cdot$ m $^{-2}$ $\cdot$ s $^{-1}$ に対し 1.98 mgCO $_2$ $\cdot$ m $^{-2}$ $\cdot$ s $^{-1}$ と 49% 大きくなった。このことは、密陽 23 号の受光態勢の有利性はその個体群構造と相まってより大きく発揮されることを示している。

以上の検討の結果、日本晴に比べ密陽 23 号の乾物生産が幼穂発育期にやや高いことには、個葉の光-光合成関係の初期勾配がやや大きいこと；登熟初期に著しく大きいことには、良好な受光態勢が発揮される個体群構造をもつこと；が関係することが明らかになった。既報¹⁵⁾において個葉光合成速度の比較を行った結果、老化に伴う光合成速度の減少程度は、実測値でみる限り大きく異ならなかった。したがって、早生品種において指摘したように、葉身

の老化を制御し登熟期間中高い光合成速度を維持することにより、密陽23号の乾物生産、ひいては収量をさらに高める可能性が指摘できる。

本研究において、既報¹⁴⁾で検討した乾物生産特性に品種間差をもたらした要因を、個体群光合成モデルを用いて検討した結果、早生、中生品種間それぞれで、個体群構造、受光態勢、個葉光合成速度の3つのパラメータそれぞれが、相互に関係しながら個体群光合成速度ひいては乾物生産に影響することが明らかとなった。今後は、これまで比較を行ってきた多収品種に、今日広く栽培される品種ならびにそれらと遺伝的に近縁な旧品種を加えて、乾物生産過程、収量および収穫指数を比較することを通じ、多収性品種の備えるべき生理生態的特性を品種改良の過程から考察して行きたいと考えている。

謝辞：本研究のモデル作成に際し、京都大学農学部堀江 武博士には貴重なご助言を頂いた。ここに深謝して、御礼申し上げる。

引用文献

- 堀江 武 1981. 気象と作物の光合成、蒸散そして生長に関するシステム生態学的研究. 農技研報 A28:1—182.
- 1983. 作物の物質生産と気象〔2〕—モデルとその測定法—. 農及園 58:978—984.
- 1991. 水稻の生育・収量と CO₂ 気候変化. 農及園 66:109—116.
- 石原 邦・瀧川佳秀・斎藤邦行 1987. 水稻の光合成、物質生産と草型. 育種学最近の進歩 23:11—19.
- 蔣 才忠・平沢 正・石原 邦 1988. 水稻多収性品種の生理生態的特徴について—アケノホシと日本晴の比較—. 第1報 収量および乾物生産. 日作紀 57:132—138.
- ・———・——— 1988. ————. 第2報 個葉光合成速度の相違とその要因. 日作紀 57:130—139.
- 玖村敦彦 1968. 大豆の物質生産に関する研究. 第3報 投射光中散光の占める割合と個体群光合成. 日作紀 37:570—582.
- 蔵田憲次・岡田益己 1984. 光. 松尾 陽編, パソコン環境工学入門. サイエンスハウス, 東京. 11—38.
- 黒岩澄雄 1968. 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—. 農業気象 24:75—90.
- Monsi, M. und T. Saeki 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. J. Bot. 15:22—52.
- Murata, Y., A. Osada, J. Iyama and N. Yamada 1957. Photosynthesis of rice plants (IV) Plant factors constituting photosynthetic ability of the rice plants grown on paddy field. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 25:133—137.
- Saeki, T. 1960. Interrelationships between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. Bot. Mag. Tokyo 73:55—63.
- 斎藤邦行・下田博之・石原 邦 1990. 水稻多収性品種の乾物生産特性の解析. 第1報 密陽23号と日本晴の受光態勢の比較. 日作紀 59:130—139.
- ・———・——— 1990. ————. 第2報 早生・中生数品種間の比較. 日作紀 59:303—311.
- ・———・——— 1991. ————. 第3報 個葉光合成速度の比較. 日作紀 60:35—74.
- ・柏木伸哉・木下孝宏・石原 邦 1991. ————. 第4報 穂への同化産物の分配. 日作紀 60:255—263.
- 武田友四郎・玖村敦彦 1957. 水稻に於ける収量成立過程の解析. (I) 窒素条件が葉面積, 同化能率及び呼吸能率に及ぼす影響. (II) 受光態勢並に物質生産過程に及ぼす窒素条件の影響について. 日作紀 25:165—175.
- 田中孝幸 1972. 水稻の光-同化曲線に関する作物学的研究. 農技研報 A19:1—100.