



Title	草本群落の生産構造と群落光合成モデル
Author(s)	及川, 真平
Description	2章 個体・環境の測定 2. 個体から群落スケールのCO ₂ ガス交換 b. 群落の物質生産 b-1
Relation	光合成研究法. 北海道大学低温科学研究所, 日本光合成研究会共編
Citation	低温科学, 67, 103-112
Issue Date	2009-03-31
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/39107
Type	departmental bulletin paper
File Information	67-018.pdf



2. 個体から群落スケールの CO_2 ガス交換

b. 群落の物質生産

b-1. 草本群落の生産構造と群落光合成モデル

及川 真平¹⁾

群落の構造（器官のサイズや位置）は群落内の環境（特に光強度）に強い影響を及ぼし、よって群落の生産を規定している。一方で、群落の構造は生産の影響を受ける。本稿では、こうした植物群落の構造と群落内部の光環境の関係を解析する手法を概説する。

Structure of herbaceous plant stands and canopy photosynthesis models

Shimpei Oikawa

Canopy photosynthesis models are useful to analyze photosynthetic processes in a plant stand on physical and physiological bases. Development of those models are reviewed with particular emphasis on light and nitrogen use.

2.b-1.1 はじめに

草本群落の生産の中心は、葉が行う光合成である。葉の光合成速度は、葉をとりまく環境によって規定される。なかでも光は群落内で最も大きく変動する環境要因である。群落に降り注いだ光は群落の内部で大きく減衰する。群落内の光強度の分布は、その群落の構造、例えば葉や枝の位置、大きさや形、それらが向いている方向などの影響を受ける。さらに太陽は季節変化、日変化し、それに伴い群落内の光の分布は時々刻々と変化する。それゆえ、群落内の光分布を知ることは容易ではない。この節では、群落の構造と群落内の光分布の関係、そして群落光合成速度を推定する数学モデルについて概説する。

れているように、水平に置かれた1枚の葉の光合成速度は、光強度とともに増加しやがて飽和する。すなわち、葉は受ける光の量が極度に多い場合、その全てを使い切ることができない。一方、群落内には複数の葉が存在しており、適度な強さの光が全ての葉にまんべんなく行き渡る場合、光合成速度は光強度の増加とともに飽和せず、直線的に増加する（図1）。少数の葉にのみ強い光が当たるよりも、多数の葉に適度な強さの光がいきわたるほうが、群落の光合成速度は高くなるのである。このように、群落の光合成速度の決定においては、群落内の光の分布が重要な役割を果たしている¹⁾。

群落の構造と群落内の光の分布、そして光合成の関係

2.b-1.2 草本群落の構造と光合成生産

2.b-1.2.1 草本群落の生産構造

群落内部の光の分布は、群落がもつ葉の量と配置の仕方によって決まる。葉の傾斜角が水平（地面と平行）のとき、群落の最上部に着いている葉は強い光を受け取ることができるが、群落内部の葉はわずかな光しか受け取れない。一方、葉が傾斜していると、光は群落の内部まで射し込むことができ、多くの葉にまんべんなく光が行きわたる。そのため、水平な葉をもつよりも、傾斜した葉をもつほうが、群落全体の生産は大きい。先に述べら

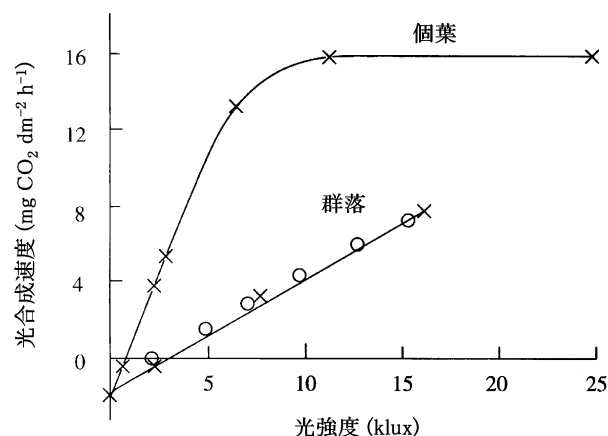


図1：シロガラシの個葉の光—光合成関係と、群落の光—光合成関係（×）。○は M. Monsi と T. Saeki²⁾ の群落光合成モデルによる推定値を示す。P. Boyesen Jensen¹⁾ を改変。

1) 日本学術振興会 特別研究員

を解析する強力なツールが、M. Monsi と T. Saeki²⁾ によって考案された「層別刈り取り法」である。彼らは、植物群落を垂直方向に一定の厚さで層状に刈り取り、光合成器官（葉）と非光合成系器官（茎や葉柄、繁殖器官など）の生重、乾重および葉面積の垂直分布を測定した（図2）。併せて、器官の生重（あるいは乾重、葉面積）と群落内の相対光強度（群落上の光強度を1としたときの相対値）の対応を示し、この図を「生産構造図」と呼んだ。広葉型草本の群落では、群落上層に葉が多く、この層で相対光強度が急激に低下する。イネ科型草本の群落では、群落下層に葉が多い。イネ科型草本の葉は広葉型草本の葉に比べてより垂直に近い傾斜角を持ち、光が群落の下層まで行き渡るためであろう。このように、生産構造図を使うことによって、群落内の光の垂直分布が、葉の量やその分布によって決定されていることが分かる。層別刈り取り法の重要なポイントは、植物を葉とそれ以外の器官に分けたことである。それらを分けずに重量を測定すると、後者（とくに茎）の重量が大きいため、しばしば光と葉の分布の関係は明瞭でなくなる。

2.b-1.2.2 群落内部の光分布

M. Monsi と T. Saeki²⁾ は、群落内部の光の減衰と葉の量の測定結果に基づき、両者の関係が、均質な溶液中を透過する光の減衰とよく似ており、Lambert-Beer の法則で近似できることを示した。

$$I_i = I_0 \exp(-KF_i) \quad \text{式(1)}$$

I_i は群落内のある層 i における水平面の光強度（単位時間あたり単位葉面積あたりの光量子束密度）、 I_0 は群落上における水平面の光強度、 K は吸光係数、 F_i は群落上から層 i までの葉面積指数（単位土地面積あたりの葉面積、LAI）の合計（積算 LAI と呼ぶ）である。 F_i は、群落上で0、最下層部で最大となり群落の LAI と同じ値となる。層 i における相対光強度 (I_i/I_0) の対数と F_i は直線関係となり、その勾配が K である（図3）。

K は、その値が大きいほど群落内部の光減衰が急であることを意味する。太陽光が群落の真上から降り注ぐ場合、水平に展開する葉は垂直方向に傾いた葉に比べて多くの光を受け取るため、葉の傾斜角が低い（＝水平に近

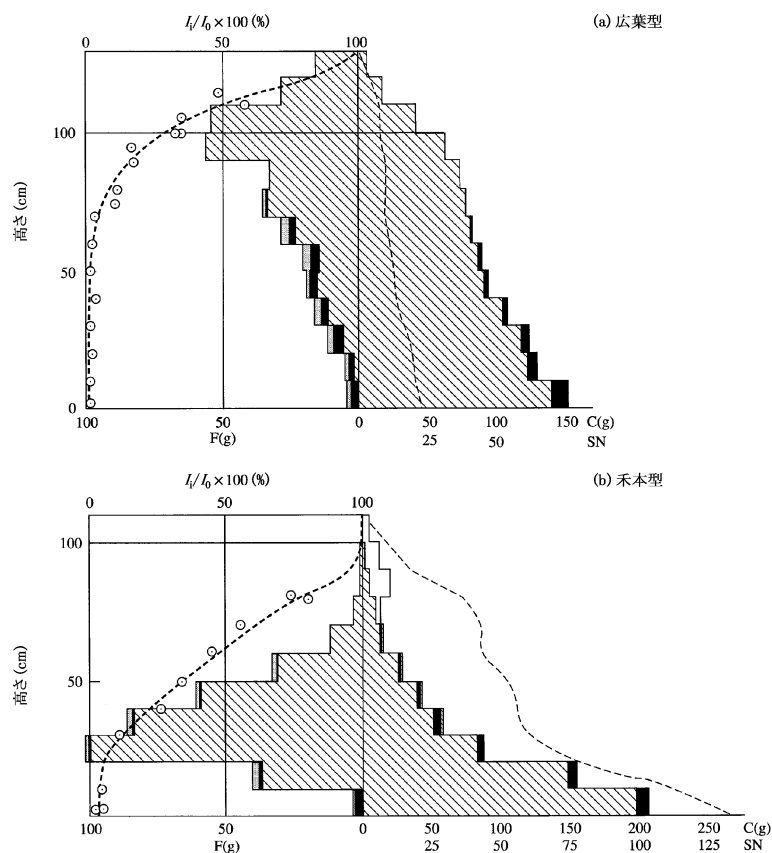


図2：広葉型群落(a；アカザ群落)と禾本型群落(b；チカラシバ群落)の生産構造図。Fは、50 cm×50 cm 区画内の同化器官(葉)の生重、Cは非同化器官の生重を示す。太い破線は群落内の相対照度 ($I_i/I_0 \times 100$)、細い破線は50 cm×50 cm 区画内の茎の数(SN)を示す。斜線部は優占種、白色部は亜優占種、黒色はその他の植物を示す。M. Monsi と T. Saeki²⁾ を改変。相対照度と相対光強度は互いによく似た値を示すが、厳密には同じではない。詳細は村岡⁴⁹⁾ を参照。

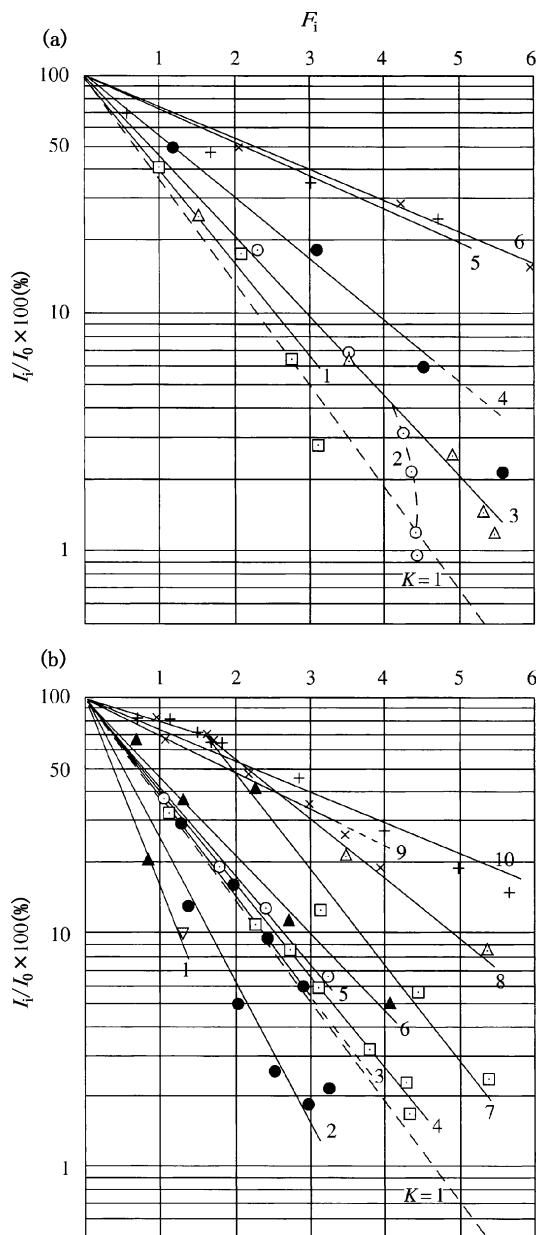


図3：(a)霧ヶ峰山地草原の群落における、相対照度 ($I_i/I_0 \times 100$) と積算葉面積指数 (F_i) の関係。回帰直線の傾きが吸光係数 (K) を示す。直線に付記された数字は、種を示している。1：ミヤコザサ・ワラビ群落 (1949年9月15日)、2：ミヤコザサ群落 (1951年8月29日)、3：ミヤコザサ群落 (1949年9月14日)、4：ミヤコザサ群落 (1949年8月7日)、5：ススキ群落 (1949年9月15日)、6：ススキ群落 (1949年7月6日)。(b) 1：キカラスウリ群落 (1949年9月30日)、2：フキ群落 (1950年4月28日)、3：アカザ群落 (1949年6月28日)、4：ノウルシ群落 (1951年5月5日)、5：クイモ群落 (1949年5月26日)、6：キャラボク群落 (1949年6月13日)、7：オギ・ノウルシ群落 (1950年4月30日)、8：ヨシ・ナガボノシロワレモコウ群落 (1949年6月3日)、9：オギ群落 (1949年6月15日)、10：ヨシ・ノカラムツ群落 (1949年7月27日)。M. Monsi と T. Saeki²⁾ を改変。

い)ほど群落の K は高くなる。例えば、広葉型草本の群落では $K=0.7 \sim 1.0$ 、イネ科型草本の群落では $K=0.3 \sim 0.5$ 程度である²⁾。

2.b-1.2.3 群落光合成速度の推定

層 i の葉が吸収する光の強さ ($I_{L,i}$) は、 I_i を F について微分することで得られる。

$$I_{L,i} = \frac{I_0 K}{1 - K} \exp(-KF_i) \quad \text{式(2)}$$

K は葉の光透過率である³⁾。

M. Monsi と T. Saeki²⁾ は、葉の単位葉面積あたりの光合成速度 ($p_{N,i}$) を、葉が受ける光の強さ ($I_{L,i}$) の関数として求めた。

$$p_{N,i} = \frac{bI_{L,i}}{1 + aI_{L,i}} - r_D \quad \text{式(3)}$$

a と b は定数、 r_D は暗呼吸速度である。 b/a は光飽和光合成速度、 b は光—光合成曲線の初期勾配を意味する。式(2)を式(3)に代入して得られた $p_{N,i}$ を F について積分することで、群落の光合成速度が得られる。P. Boysen Jensen¹⁾ がシロガラシ群落とオートムギ群落で実測した群落光合成速度は、このモデルで推定したそれとよく一致しており (図1)、モデルによる推定が妥当であることが示された。

2.b-1.2.4 Monsi & Saeki モデルの問題点

M. Monsi と T. Saeki²⁾ の群落光合成モデルは非常に単純化された推定法であり、著者自身も指摘しているように重要な単純化が2つある。ひとつは、群落内の全ての葉が同じ生理的特性 (a , b , r_D) をもつという仮定である。実際には、群落下層にある葉ほど光合成能力 (飽和光下における光合成速度) は低く、同じ量の光が当たった場合でも達成される光合成速度は異なる^{4,5,6)}。もうひとつの単純化は、群落に降り注ぐ光は全て散乱光であると仮定していることである。晴天日には、太陽の方向からほぼ完全な平行光線 (直達光) が群落や地表に到達する。以下に、これらの仮定が群落光合成の推定にどのような影響を及ぼすのか、そしてそれらはどのように克服されてきたのかを述べる。

2.b-1.3 窒素分布と群落光合成

2.b-1.3.1 群落内部の窒素の分布

群落内の葉は同じ生理的特性をもつわけではなく、強い光が当たる場所に着いている葉の光合成能力は高い。全ての葉の光合成能力が同じではない理由について、H. A. Mooney と S. L. Gulmon⁷⁾ は以下のように説明している。葉の光合成能力と窒素含量の間には強い正の相関

がある⁸⁾。これは、葉がもつ窒素の半分以上が光合成系の酵素タンパク質に含まれるためである^{9,10)}。それゆえ、葉の酵素タンパク質含量を高くすれば、光合成能力を高くすることができる。しかし、同時に、酵素タンパク質を合成、維持するにはコストがかかる。光が十分に当たっている葉では、コストに見合った利益すなわち高い光合成速度を実現できるが、群落下層など、光が光合成の律速要因になる場所では、たとえ葉が多量の窒素をもっている高い光合成速度を実現できない。そのため、明るい場所に着いている葉ほど高い窒素含量と高い光合成能力をもつというように、群落内には葉窒素含量と光合成能力の勾配ができる。C. B. Field¹¹⁾はこのアイデアに基づいて、ある量の窒素をもつ群落の炭素獲得が最大となるときの、葉間の窒素勾配を以下の式で表した。

$$\frac{\delta p_{\text{day}}}{\delta n_L} = \lambda \quad \text{式(4)}$$

p_{day} は個葉の日炭素獲得量、 n_L は葉面積あたりの窒素含量、 λ は定数である。この式は、 n_L の変化に伴う p_{day} の変化が群落内の全ての葉で同じになるときに、群落の光合成速度が最大となることを意味している。

2.b-1.3.2 窒素分布を考慮した群落光合成モデル

T. Hirose と M. J. A. Werger¹²⁾ は、群落内の窒素含量そして光合成速度の勾配を群落光合成モデルに組み込んだ。彼らはまず、葉が受け取る光の強さと光合成速度の関係を、非直角双曲線で近似した。M. Monsi と T.

Saeki²⁾ では直角双曲線が用いられていたが、非直角双曲線による近似のほうが光合成速度の実測値をより正確に反映する^{13,14)}。

$$p_{N,i} = \frac{\varphi I_{L,i} + p_{\text{max}} - \sqrt{(\varphi I_{L,i} + p_{\text{max}})^2 - 4\theta \varphi I_{L,i} + p_{\text{max}}}}{2\theta} - r_D \quad \text{式(5)}$$

φ は光—光合成曲線の初期勾配、 p_{max} は飽和光下における単位葉面積あたりの光合成速度、 θ は曲度、そして r_D は暗呼吸速度である。次に、彼らは光—光合成曲線を測定した葉の窒素含量を測定し、これらのパラメーターを単位葉面積あたりの窒素含量 (n_L) の関数として表した。

$$\begin{aligned} \varphi &= a_p + b_p n_L \\ p_{\text{max}} &= a_m + b_m n_L \\ \theta &= a_t + b_t n_L \\ r_D &= a_r + b_r n_L \end{aligned} \quad \text{式(6)}$$

a と b は回帰係数である。セイタカアワダチソウにおける測定の結果を図4に示す。 n_L と p_{max} 、 n_L と r_D の間には強い正の相関がある。同様の結果が多くの種で報告されているが、 n_L の増加に対して p_{max} が飽和することもある¹⁵⁻¹⁷⁾。 φ と n_L の間にも正の相関が見られるが、多くの場合相関は低い¹⁷⁻²¹⁾。 θ と n_L の間には、弱い負の相関が見られる。他の種でも、相関は低い^{17,19)} が見られない^{18,20,21)}。また、これらの関係は、同じ種であっても季節によって変わる²²⁻²⁶⁾。

彼らは、2つの個体密度の異なるセイタカアワダチソウ群落からそれぞれ3個体ずつ採取し、そのうち約40枚

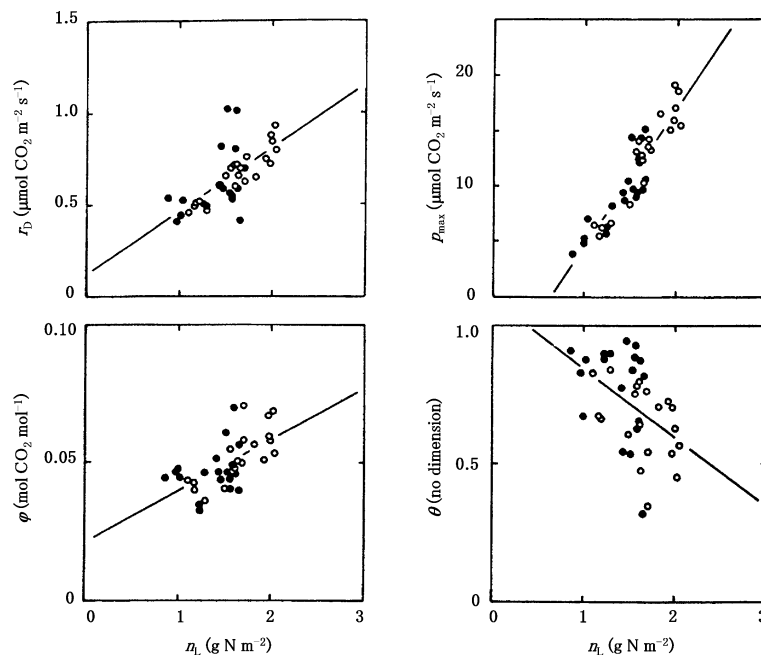


図4：セイタカアワダチソウ群落における、単位葉面積あたりの窒素含量 (n_L) と飽和光下光合成速度 (p_{max})、光—光合成曲線の初期勾配 (φ)、曲度 (θ)、暗呼吸速度 (r_D) の関係。●は高密度、○は低密度群落の、様々な層から採取した葉を示す。T. Hirose と M. J. A. Werger¹²⁾ を改変。

の葉について光—光合成曲線を測定した。それらの葉の窒素含量 (n_L) を測定し、係数 a と b を得た。次に、層別刈り取りを行い、式 (2) を用いて各層の葉の吸収光強度 ($I_{L,i}$) を求めた。層毎に窒素含量 ($n_{L,i}$) を測定し、式 (6) を用いて $n_{L,i}$ から $p_{\max}$, φ , θ , r_D を計算した。これらの葉の光合成を決定するパラメーターと $I_{L,i}$ を式 (5) に代入することで各層の単位葉面積あたりの光合成速度 ($p_{N,i}$) を求めた。そして、 $p_{N,i}$ に当該層の LAI を乗じて、全層にわたって積算することで、群落の光合成速度を得た。このようにして、群落内における光と光合成能力の勾配を反映した群落光合成速度の推定が可能となった。全ての葉が同じ量の窒素を持つと仮定した場合に比べて、実際の群落は 21% 高い群落光合成を実現していることがシミュレーションによって示された¹²⁾。

2.b-1.4 直達光を考慮した群落光合成モデル

2.b-1.4.1 散乱光だけを考慮したモデルの問題点

M. Monsi と T. Saeki²⁾ の群落光合成モデルでは、群落に降り注ぐ光はすべて大気中の粒子や水蒸気などによって散乱した光 (散乱光) であり、群落内の同じ高さ (同じ層) にある葉の吸収光強度は同じである、と仮定されていた。この仮定は、晴天日には必ずしも正しくない。晴天日には、直達光が群落内に射し込み、同じ高さにある層のなかに吸収光強度が大きい葉と小さい葉が混在する。直達光がどのように群落内に射し込み群落内の葉に照射されるのかは、太陽光の入射角、葉の傾斜角や方位角、サイズなどによって変わる。また、太陽光の入射角は日や時間とともに変化する。同じ層内の中の光環境が不均一であるにもかかわらず、全ての葉が同じ強さの散乱光を受け取ると仮定してしまうと、群落光合成速度は過大評価となる。なぜならば、光に対する光合成速度の応答は飽和型の曲線であり、極度に強い光があたった場合、光合成速度はさほど高くないからである。

2.b-1.4.2 直達光を考慮した群落光合成モデル

直達光を群落光合成モデルに組み込む試みは、黒岩と門司²⁷⁾ に始まり、その後同様のモデルが次々と発表された²⁸⁻³²⁾。ここでは N. P. R. Anten³²⁾ のモデルに基づいてその概要を紹介する。

- 1) 群落を垂直方向に複数の層に分ける。
- 2) 各層の葉が受けとる光の強さを計算する。直達光が当たっている葉は直達光と散乱光の両方を受け取り、直達光が当たっていない (すなわち他の葉の陰になっている) 葉は散乱光のみを受け取る。

層 i において、直達光が当たっている葉の吸収光強度 ($I_{s,i}$) は以下になる。

$$I_{s,i} = I_{sh,i} + \frac{OI_{odr}}{(\sin \beta_s)} \quad \text{式 (7)}$$

$I_{sh,i}$ は層 i の葉が受け取る散乱光、 O は太陽光の入射方向から見たときの葉の投影面積、 I_{odr} は群落上において水平面が受け取る直達光、 β_s は太陽高度である。上式の右辺第一項は葉が受け取る散乱光成分、右辺第二項は直達光成分を表している。

O は葉の傾斜角と太陽高度によって変化する (図 5) が、全ての組み合わせについて O を求めるのは労力的に困難である。J. Gourdriaan³³⁾ は、葉の傾斜角を 3 クラス (30° 刻み) あるいは 9 クラス (10° 刻み) に分けて群落光合成速度の推定を行い、この単純化が光合成の推定に及ぼす影響を比較検討した。群落光合成速度の推定精度は、 10° 刻み、 30° 刻みのいずれにおいても高く、葉の傾斜角は 3 クラスに分ければ十分であることが示された。 O は以下の式から求められる。

$$O = f_{15}O_{15} + f_{45}O_{45} + f_{75}O_{75} \quad \text{式 (8)}$$

$O_{15}O_{45}$, O_{75} は、それぞれ、傾斜角が $0-30^\circ$, $30-60^\circ$, $60-90^\circ$ (15 , 45 , 75 はそれぞれの平均値を表している) の葉の O である。 f_{15} , f_{45} , f_{75} は、各傾斜角クラスに属する葉の割合である (図 6)。 O_{15} は、以下の式から得られる。

$$O_{15} = \sin \beta_s \cos(15) \quad \text{式 (9a)}$$

$$O_{15} = \frac{2}{\pi} \left[\sin \beta_s \cos(15) \arcsin \left(\frac{\tan \beta_s}{\tan(15)} \right) + (\sin^2 \beta_s + \sin^2(15))^{0.5} \right] \quad \text{式 (9b)}$$

式 (9a) と式 (9b) は、それぞれ葉の表側と裏側から直達光が当たる場合を考慮している。 β_s が葉の傾

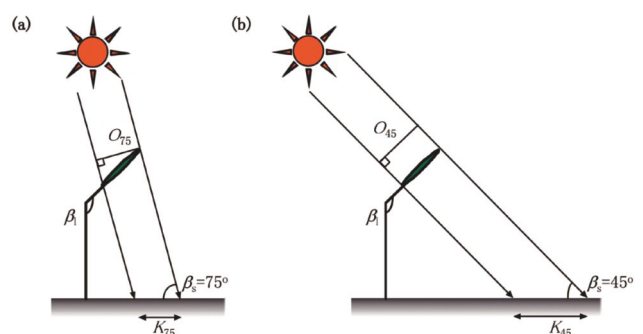


図 5：太陽の入射方向から見た葉の投影面積 (O) と、太陽高度 (入射角; β_s)、葉の傾斜角 (β_i)、吸収係数 (K) の関係の模式図。例として、 β_s が 75° (a) と 45° (b) の場合を示す。

斜角より大きい時には式 (9a) を、 β_s が葉の傾斜角より小さい時には式 (9b) を用いる。 O_{45} と O_{75} も同様に求める。

他の葉の陰になっている葉の吸収光強度 ($I_{sh,i}$) は以下ようになる。

$$I_{sh,i} = \frac{K_{df}}{(1-\sigma)^{0.5}} (I_{df,i} + I_{drdf,i}) \quad \text{式(10)}$$

K_{df} は散乱光の吸収係数、 σ は葉の散乱係数、 $I_{df,i}$ は層 i において水平面が受け取る散乱光の光強度、 $I_{drdf,i}$ は層 i において水平面が受け取る、直達光から派生した散乱光の光強度である。 K_{df} は、式 (1) の K と同じである。 $I_{df,i}$ は次式を使って求められる。

$$I_{df,i} = I_{0df} \exp(-K_{df} F_i) \quad \text{式(11)}$$

I_{0df} は群落上において水平面が受け取る散乱光の光強度である。

直達光が大気を通過するときや葉に当たったときにその一部は透過や反射によって散乱する。直達光由来の散乱光の光強度は、「葉に当たった光の一部は反射・透過される」と仮定して推定した直達光の光強度から、「群落内の葉は黒色で全く反射・透過をしない」と仮定して推定した直達光の光強度を差し引くことで推定できる^{31,34}。層 i における、直達光から派生した散乱光 ($I_{drdf,i}$) は次のように表される。

$$I_{drdf,i} = I_{dr,i} - I_{drdr,i} \quad \text{式(12)}$$

$I_{dr,i}$ は層 i において水平面が受け取る直達光の光強度、 $I_{drdr,i}$ は、層 i における、散乱しない直達光の光強度である。 $I_{dr,i}$ と $I_{drdr,i}$ は、それぞれ次式で求められる。

$$I_{dr,i} = I_{0dr} \exp(-K_{bi}(1-\sigma)^{0.5} F_i) \quad \text{式(13)}$$

$$I_{drdr,i} = I_{0dr} \exp(-K_{bi} F_i) \quad \text{式(14)}$$

K_{bi} は直達光の吸収係数で、以下の式によって求められる。

$$K_{bi} = O / \sin \beta_s \quad \text{式(15)}$$

以上のように、このモデルでは群落内の散乱光の減衰は M. Monsi と T. Saeki²⁾ が示したのと同様に Lambert-Beer の法則に従い、直達光は、光の強さは変わらず下層ほど直達光が当たる葉 (葉面積) の割合が減る、としている。

- 3) 各層の葉の光合成速度を計算する。層 i の葉の単位葉面積あたりの光合成速度 ($p_{N,i}$) は、次式で求められる。

れる。

$$p_{N,i} = f_{sl,i} p_{sl,i} + (1 - f_{sl,i}) p_{sh,i} \quad \text{式(16)}$$

$p_{sl,i}$ と $p_{sh,i}$ は、それぞれ太陽光が直接当たっている葉と、他の葉の陰になっている葉の単位葉面積あたりの光合成速度である。 $f_{sl,i}$ は、層 i における、太陽光が直接当たる葉 (葉面積) の割合である。

$$f_{sl,i} = \exp(-K_{bi} F_i) \quad \text{式(17)}$$

他の葉の陰になっている葉の割合は、 $1 - f_{sl,i}$ となる。このように、 $f_{sl,i}$ は太陽高度、葉の傾斜角、そして LAI の関数として求められる。葉の方位角も $f_{sl,i}$ に影響するが、計算を簡単にするために、ここでは葉の方位角は spherical (全ての方位角が同じ確率) であると仮定している。

- 4) $p_{N,i}$ に当該層の LAI を乗じ、それを全層にわたって積算すれば、単位土地面積あたりの群落の光合成速度が求められる。

C. J. T. Spitters⁴⁰⁾ はシミュレーションによって、直達光と散乱光の両方を考慮して推定した群落光合成速度に比べて、散乱光のみを考慮した群落光合成速度は最大で 4% 過大評価となることを示した。ただし、Spitters を含めほとんどのモデルでは、光合成の推定においていくつかの問題点がある。まず、群落内の位置による葉の生理的特性の違いが適切に組み込まれていないか、あるいは全く考慮されていない。そして多くの場合、光-光合成曲線の近似に直角双曲線が用いられている。また、葉の傾斜角は spherical であると仮定されている。N. P. R. Anten³²⁾ は、J. Goudriaan³³⁾ の方法に従って実測した葉の傾斜角を計算に組み込み、葉間の光合成特性の勾配を考慮して、両モデルを比較検討した。イネとパールミレット群落において、直達光を考慮した場合に比べて、散乱光のみを考慮した場合、群落光合成速度は最大で 30% 過大評価されることが示された³²⁾。この過大評価は、先に述べたように、葉が受け取る光の強さと光合成速度の関係が飽和型の曲線であるがゆえに生じたものである。

2.b-1.5 マニュアル：群落光合成速度の推定

ここでは、直達光を考慮した群落光合成速度の推定方法を紹介する。わかりやすさのために、同じサイズの個体からなる、単一種群落を対象として説明する。

[調査地での測定]

1) 調査区(枠)の設置

まず、調査区を設置する。調査区内の物理的環境が広範囲にわたって均一な場所を選ぶ。対象とする材料や場所にもよるが、調査区(枠)の大きさは一辺が0.5~1.0 m程度の正方形をすすめる。このサイズならば、群落を破壊することなく、内部まで手や測定機材を入れることが可能である。調査枠の四隅に、目盛りを書いたポールを垂直に立てる。

2) 葉の傾斜角

分度器やクリノメーターを用いて、調査区内にある葉の傾斜角を測定する。葉の傾斜角とは、地面と平行な水平面と葉の間の角度である。それほど細かく読み取る必要はなく、30°間隔(図6)で良い³³⁾。30~50枚程度の葉について測定する。イネのように葉身が長くたわんでいる場合、葉を2、3の部位に区切って測定する。群落内に手を差し込む際に、葉の位置が大きく変わらないよう注意する。

3) 群落内の光の分布

群落内の散乱光の分布を測定する。光量子センサーを2つ用意し、片方のセンサーに対してもう片方のセンサーを校正しておく。ひとつは、全天下の光強度(I_0)を測定するため、群落よりも高い場所に水平に設置する。もうひとつは群落内の光強度(I_1)の測定に用いる。まず、地表面の I_1 を測定する。細長い棒などの先端に固定した光量子センサーを、群落内部に差し込み、地際に保持する。このとき、センサーを水平に保つよう注意する。 I_1 と I_0 の値を同時に読み取る。1人だと同時に読み取るのは難しいので、2人で行うと良い。センサーの高さを維持したまま、群落内で位置をずらし、同様の測定を数回行

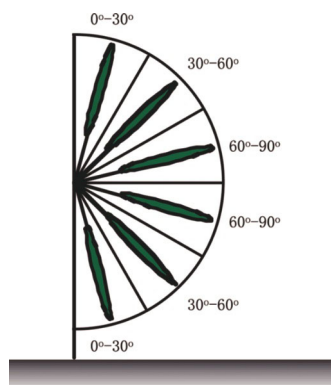


図6：葉の傾斜角の模式図。傾斜角を3つのクラス(0°-30°, 30°-60°, 60°-90°)に分けた場合の例。

う。複数の光量子センサーが配列された棒状の測定器(Decagon Devices社(Pullman, USA)の「AccuPAR LP-80」やLi-Cor社(Lincoln, USA)の「ロング光量子センサー」など)は、広範囲の光強度の平均値が得られるので、この測定に向いている。それが終わったら、センサーの高さを10~20 cm上げて同様の測定を繰り返す。測定は曇天日に行う。全ての光が散乱光であるだけでなく、光強度の変動が小さく2つのセンサーの値を同時に読み取るのが容易であり、誤差が小さくなる。

4) 層別刈り取り

剪定ばさみを用いて、調査枠内の植物体を、上から一定の厚さで層状に切り取っていく。ポールの間にロープやタコ糸を張って、切り取る位置(高さ)を明確にする。層の厚さは、群落の高さや目的にもよって異なる。群落の高さが1 m以上あるなら、層の厚さは20 cm、群落の高さが1 m以内ならば、層の厚さは10 cmを目安にする。群落全体の光合成速度を知りたいのであればおおまかな分け方で良いが、背丈の異なる種や個体間の比較を行いたい場合には細かく分ける必要がある。群落の高さを10あるいは20の倍数に設定すると、ちょうど地面が0 cmとなり区切りがよい。ある葉や枝を切り取ったときに、他の葉の角度や位置が変わってしまわないように注意する。一番上の層を刈り取ったら、その後、同様の手順で地面まで刈り取りを続ける。切り取った植物体は、乾燥して葉が縮むのを避けるため、ポリエチレン袋などに入れて実験室に持ち帰る。

種毎、個体毎に光合成を推定したい場合、細かく切り刻まれたサンプルから種や個体を区別するのは難しいことがある。この場合には、野外では層別刈り取りを行わず、地際で全植物を刈り取り、実験室に持ち帰ってから種や個体に選別し、層別に切り分けても良い。ただし、葉の高さや角度などについて、なるべく現地の状態を再現するよう注意を払う必要がある。

5) 葉の光合成特性

層別刈り取りを行った群落と隣接した場所で、なるべく物理的環境が似ている個体を選び、葉の光合成速度を測定する。携帯型光合成測定装置を用いて、光-光合成曲線が得られるように、葉に照射する光の強さを変えて測定を行う。様々な高さにある葉10~30枚程度を対象に同様の測定を行う。測定方法についての詳細は、多くの良書^{35,36)}が出版されているので、そちらを参照されたい。光合成速度の測定が終了したら、測定に用いた葉を切り取り、乾燥しないようにポリエチレン袋などに入れ、実

験室に持ち帰る。据え置き型の光合成測定装置を用いる場合は、植物を切り取り、水差しにして実験室に持ち帰り、上と同様の測定を行う。

【実験室での測定】

実験室に着いたらすぐに、層別刈り取りをしたサンプルを袋から出し、生きている部分と枯死した部分に分ける。層毎に、生きている部分の葉の葉面積を測定する。ペルト式の葉面積計を使うと、大量のサンプルを短時間で測定できる。また、スキャナーで葉の画像をパソコンに読み込み、画像解析ソフトで計測する方法もある。この方法は、測定精度は高いが若干時間と手間がかかる。サンプルを十分に乾燥させた後、乾燥重量と窒素濃度を測定する。種毎に光合成速度を推定したい場合、乾燥させる前に種毎に分けて別の袋に入れる。乾燥したサンプルから種を同定するのは難しい。光合成測定に用いた葉についても、同様に葉面積を測定し、十分に乾燥させたあと窒素濃度を測定する。

【群落光合成速度の計算】

1) 群落に降り注ぐ直達光と散乱光

まず、雲のない完全な晴天下において、群落にふりそそぐ直達光 (I_{odr}) と散乱光 (I_{odf}) の日変化を求める。はじめに、群落光合成速度を推定したい日の、太陽高度 (β_s) の日変化を次式を使って求める³⁷⁾。

$$\sin \beta_s = \sin \beta_{lat} \sin \beta_{dec} + \cos \beta_{lat} \cos \beta_{dec} \cos \left(2\pi \frac{(t_h - 12)}{24} \right) \quad \text{式(18)}$$

β_{lat} は調査地の緯度、 β_{dec} は当該日の赤緯 (β_{lat} と β_{dec} の単位はラジアン)、 t_h は太陽時である。 t_h を変えることによって、 β_s の日変化が得られる。

次に、次式を使ってエアマス (m) を計算する。

$$m = [(1229 + (614) \sin \beta_s)^2]^{0.5} - 614 \sin \beta_s \quad \text{式(19)}$$

エアマスは相対大気路程ともいい、ある太陽高度において太陽光が大気を通過する距離を示す尺度である。太陽が天頂にあるときに太陽光が大気中を垂直方向に横切る距離を1としたときの、相対値で表す。

式(18)と式(19)を次式に代入し、群落にふりそそぐ直達光 (I_{odr}) と散乱光 (I_{odf}) の日変化を求める。

$$I_{odr} = S_c \tau^m \sin \beta_s \quad \text{式(20a)}$$

$$I_{odf} = S_c (0.271 - 0.294 \tau^m) \sin \beta_s \quad \text{式(20b)}$$

S_c は太陽定数 ($2510 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、 τ は大気透過率で、0.7 程度を仮定すればよい³⁷⁾。

曇天日の場合、群落にふりそそぐ散乱光 (I_{odf}) の日変化は次式で近似できる²⁸⁾。

$$I_{odf} = 500 \sin \beta_s \quad \text{式(21)}$$

ここでは、空の明るさは一様であると仮定している。

群落に降り注ぐ太陽光のうち散乱光と直達光の比率は、Delta-T Devices 社 (Cambridge, UK) の「sunshine sensor」や、Climatec 社 (Tokyo, Japan) の「シャドウバンド」といった装置を用いて測定することができる。また、大気透過度やエアマスの関数として推定する方法もある³⁸⁻⁴⁰⁾。

2) 直達光と散乱光の群落内垂直分布

群落内の直達光と散乱光の分布を推定する。まず、図3のように、実測した各層の相対光強度 (I_i/I_0) の対数と LAI の関係を図式化し、回帰式の傾き (すなわち散乱光の吸光係数; K_{df}) を得る。次に、各層における、群落上からその層までの積算 LAI (F_i) を計算する。 F_i , K_{df} と I_{odf} を式(11)に代入し、層 i において水平面が受ける散乱光の光強度 ($I_{df,i}$) を層毎に計算する。

葉の傾斜角について、3つのクラス ($0-30^\circ$, $30-60^\circ$, $60-90^\circ$) に属する葉の割合 (それぞれ f_{15} , f_{45} , f_{75} とする) を計算する。これらの値を式(8)に代入し、太陽光の入射方向から見たときの葉の投影面積 (O) を計算する。 O と β_s を式(15)に代入し、直達光の吸光係数 (K_{bl}) を求める。

K_{bl} , I_{odr} と F_i を式(13)に代入し、層 i において水平面が受ける直達光の強さ ($I_{dr,i}$) を層毎に計算する。式(13)内の σ は葉の散乱係数で、0.2 程度を仮定すればよい³⁴⁾。 K_{bl} , I_{odr} と F_i を式(14)に代入し、各層における直達光のうち散乱しない光の強さ ($I_{drdr,i}$) を計算する。 $I_{dr,i}$ と $I_{drdr,i}$ の差から、直達光から派生する散乱光 ($I_{drdf,i}$) を求める (式(12))。

K_{df} と $I_{df,i}$, $I_{drdf,i}$ を式(10)に代入し、層 i の葉が散乱光のみを受け取る場合の吸収光強度 ($I_{sh,i}$) を層毎に計算する。

$I_{sh,i}$, O , I_{odr} , β_s を式(7)に代入し、層 i の葉が直達光と散乱光の両方を受け取る場合の吸収光強度 ($I_{sl,i}$) を層毎に計算する。

3) 各層の光合成速度

作図ソフトなどを用いて、光—光合成曲線の測定データを非直角双曲線 (式(5)) で近似する。回帰式から、光飽和光合成速度 (p_{max})、初期勾配 (φ)、曲度 (θ)、暗呼吸速度 (r_0) を得る。測定した全ての葉についてこれら

の値が得られたら、図4のように、各々の葉の単位葉面積あたりの窒素含量との関係式を得る(式(6))。層別刈り取りを行ったサンプルの、各層の単位葉面積あたりの窒素含量をこれらの関係式に代入し、各層の $p_{\max}$, ϕ , θ , r_D を求める。層毎に、 $p_{\max}$, ϕ , θ , r_D と $I_{sh,i}$ を式(5)に代入し、層内の全ての葉が散乱光のみを受け取ったときの単位葉面積あたりの光合成速度 ($p_{sh,i}$) を求める。同様に、 $p_{\max}$, ϕ , θ , r_D と $I_{sl,i}$ を式(5)に代入し、層内の全ての葉が直達光と散乱光の両方を受け取ったときの単位葉面積あたりの光合成速度 ($p_{sl,i}$) を求める。

K_{bl} と F_i を式(17)に代入し、層 i における直達光を受け取る葉の割合 ($f_{sl,i}$) を計算する。

$f_{sl,i}$, $p_{sl,i}$, $p_{sh,i}$ を式(16)に代入し、層 i の平均光合成速度 ($p_{N,i}$) を計算する。 $p_{N,i}$ に層 i の LAI を乗じ、全ての層にわたって積算すれば、単位土地面積あたりの群落光合成速度が得られる。

完全な曇天下における各層の葉の受光量は、式(10)によって求めることができる。ここで $I_{drdf,i}$ はゼロとして扱えばよい。

2.b-1.6 おわりに

本節で紹介したモデルの主目的は、植物と環境の間の相互作用を理解することである。これらのモデルは、群落全体の光合成速度だけではなく、群落を構成する個体^{17,41-43}や個葉^{25,44}の光合成速度を推定することができる。それゆえ、個体の炭素獲得量を最大にする植物の適応的な特性を知りたい場合や、複数の種がどのような機構で共存しているかを知りたい場合には、ここで紹介したモデルが活躍する⁴⁵⁻⁴⁷。また、光以外の環境要因(気温, VPD, CO₂ 濃度など)の群落内の変異が群落光合成に及ぼす影響や、環境変化に対する植物群落の応答を解析するモデルもある^{39,48}。これらは、進行しつつある地球環境変化に対する植物群落の応答を予測するうえで有効な手段になろう。

ここで紹介した群落光合成モデルはいずれも、半影、雲や風の非規則的、偶然的な変動、それによる直達光と散乱光の群落内分布の変動は考慮していない。群落光合成に影響を及ぼす要因の全てをモデル化するのは難しく、現実的ではない。あくまでも、植物が置かれた環境のなかで、それらが互いにどのように関わり合うのかという因果律を解析するための手法であることに留意したい。

謝辞

本稿の執筆に当たって多くの助言を下さった廣瀬忠樹氏と Niels Anten 氏に深く感謝する。

引用文献

- 1) P. Boysen Jensen, Die Stoffproduktion der Pflanzen, Jena: Gustav Fischer (1932)
- 2) M. Monsi & T. Saeki, Japanese Journal of Botany **14** (1953) P.22
- 3) T. Saeki, Botanical Magazine, Tokyo **73** (1960) P.55
- 4) T. Saeki, Botanical Magazine, Tokyo **72** (1959) P.404
- 5) J. M. Hopkinson, Journal of Experimental Botany **15** (1964) P.125
- 6) R. H. Brown & R. B. Cooper & R. E. Blaser, Crop Science **6** (1966) P.206
- 7) H. A. Mooney & S. L. Gulmon, Topics in Plant Population Biology, eds O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson & P. H. Raven, New York, Columbia University Press (1979) P.316
- 8) L. Natr, Photosynthesis and Productivity in Different Environments, ed J. P. Cooper, London, Cambridge University Press (1975) P.537
- 9) J. R. Evans, Oecologia **78** (1989) P.9
- 10) J. R. Evans & J. R. Seeman, Photosynthesis ed W. R. Briggs, New York, Alan R. Liss, Inc. (1989) P.183
- 11) C. B. Field, Oecologia **56** (1983) P.341
- 12) T. Hirose & M. J. A. Werger, Oecologia **72** (1987) P.520
- 13) I. R. Johnson & J. H. M. Thornley, Journal of Theoretical Biology **107** (1984) P.531
- 14) I. Terashima & T. Saeki, Annals of Botany **56** (1985) P.489
- 15) D. G. Lugg & T. R. Sinclair, Photosynthetica **15** (1981) P.138
- 16) J. R. Evans, Plant Physiology **72** (1983) P.297
- 17) K. Hikosaka, S. Sudoh & T. Hirose, Oecologia **118** (1999) P.388
- 18) T. L. Pons, F. Schieving, T. Hirose & M. J. A. Werger, Causes and consequences in growth rate and productivity of higher plants, eds H. Lambers, M. L. Cambridge, H. Konings, T. L. Pons, The Hague, SPB Academic Publishing, (1989) P.175
- 19) F. Schieving, T. L. Pons, M. J. A. Werger & T. Hirose, Plant and Soil **142** (1992) P.9
- 20) N. P. R. Anten, F. Schieving & M. J. A. Werger, Plant and Soil **142** (1995) P.504
- 21) N. P. R. Anten, M. J. A. Werger & E. Medina, Plant Ecology **138** (1998) P.63
- 22) P. Egli & B. Schmid, Acta Oecologia **20** (1999) P.559

- 23) F. Schieving, M. J. A. Werger & T. Hirose, *Vegetatio* **102** (1992) P.173
- 24) A. Borjigidai, K. Hikosaka, T. Hirose, T. Hasegawa, M. Okada & K. Kobayashi, *Annals of Botany* **97** (2006) P.549
- 25) S. Oikawa, K. Hikosaka & T. Hirose, *New Phytologist* **172** (2006) P.104
- 26) Y. Matsumoto, S. Oikawa, Y. Yasumura, T. Hirose, K. Hikosaka, *Oecologia* **157** (2008) P.185
- 27) 黒岩澄雄, 門司正三, *農業気象* **18** (1962) P.143
- 28) C. T. de Wit, *Photosynthesis of leaf canopies. Agricultural Research Report No. 663*, Wageningen, Pudoc (1965)
- 29) W. G. Duncan, R. S. Loomis, W. A. Williams, & R. Hanau, *Hilgardia* **38** (1967) P.181
- 30) T. R. Sinclair & T. Horie, *Crop Science* **29** (1989) P.90
- 31) C. J. T. Spitters, *Agricultural and Forest Meteorology* **38** (1986) P.231
- 32) N. P. R. Anten, *Ecological Research* **12** (1997) P.77
- 33) J. Goudriaan, *Agricultural and Forest Meteorology* **43** (1988) P.155
- 34) J. Goudriaan, *Crop micrometeorology: a simulation study. Simulation Monographs*. Wageningen, Pudoc (1977)
- 35) S. P. Long & J.-E. Hällgren, *Photosynthesis and production in a changing environment. A field and laboratory manual*, eds D. O. Hall, J. M. O. Scurlock, H. R. Bolhar-Nordenkamp, R. C. Leegood & S. P. Long, London, Chapman & Hall (1993) P.129
- 36) 村岡裕由, 光と水と植物のかたち, 種生物学会編, 東京, 文一総合出版 (2003) P.229
- 37) D. M. Gates, *Biophysical Ecology*. Berlin, Springer-Verlag (1980)
- 38) C. J. T. Spitters, H. A. J. M. Toussaint & J. Goudriaan, *Agricultural and Forest Meteorology* **38** (1986) P.217
- 39) D. G. G. de Pury & G. D. Farquhar, *Plant, Cell & Environments* **20** (1997) P.537
- 40) M. L. Roderick, *Agricultural and Forest Meteorology* **95** (1999) P.169
- 41) N. P. R. Anten & T. Hirose, *Journal of Ecology* **87** (1999) P.583
- 42) N. P. R. Anten & T. Hirose, *Oecologia* **129** (2001) P.186
- 43) N. P. R. Anten & T. Hirose, *Ecology* **84** (2003) P.955
- 44) T. Hirose & M. J. A. Werger, *Physiologia Plantarum* **70** (1987) P.215
- 45) 彦坂幸毅, 光と水と植物のかたち, 種生物学会編, 東京, 文一総合出版 (2003) P.57
- 46) N. P. R. Anten, *Annals of Botany* **95** (2005) P.495
- 47) T. Hirose, *Annals of Botany* **95** (2005) P.483
- 48) R. Leuning, F. M. Kelliher, D. G. G. de Pury & E.-D. Schulze, *Plant, Cell & Environment* **18** (1995) P.1183
- 49) 村岡裕由, 光と水と植物のかたち, 種生物学会編, 東京, 文一総合出版 (2003) P.215