

リンゴ‘ふじ’の側枝葉群における葉温と気象要因を用いた 光合成有効光量子フラックスおよびみかけの 光合成速度のリモートセンシング

山本 隆儀・吉 成正 明
山形大学農学部生物生産学科農業生産学講座
(平成12年9月1日受理)

Remote Sensing of Photosynthetic Photon Fluxes at Leaf Surface and Apparent
Photosynthetic Rates of Leaves on Lateral Branches in Apple ‘Fuji’
Trees Using Leaf Temperatures and Some Meteorological Factors

Takanori YAMAMOTO and Masaaki YOSHINARI
Section of Agricultural Production, Department of Bioproduction,
Faculty of Agriculture, Yamagata University, Tsuruoka, 997-8555, Japan
(Received September 1, 2000)

Summary

Leaf temperature (LT), air temperature (AT), total solar radiation (SR), wind velocity (WV) and vapor pressure deficit (VPD) within an apple ‘Fuji’ tree were measured. The multiple regression analyses for photosynthetic photon flux at leaf surface (LPPF) were done by the SAS-REG procedure (the method of STEPWISE, $n=2083$) using the powers to the cubes of both these variables and their interaction terms. The coefficient of the multiple regression reached 0.79 when LT, AT and SR were used as the variables. Therefore, it seemed that the remote sensing of the LPPF would be possible if leaf temperatures would be obtained by a radiation thermometer remotely, because AT and SR could be easily obtained. Apparent photosynthetic rate (P_n), dark respiration rate (R_d), relative concentration of chlorophyll (SPAD), LT, AT, LPPF, CO_2 concentration, relative humidity and stomatal diffusive resistance within two apple ‘Fuji’ trees were measured. As the results of the multiple regression analyses for P_n , the coefficient of the multiple regression reached 0.75 when LPPF, LT, AT, the number of days after the full bloom, the time difference from noon and their powers to the cubes were used as the variables which were easily obtained. Using the radiation thermometer the leaf temperatures of the leaves on the 13 3-year-old branches in two apple ‘Fuji’ trees were measured remotely, and the distributions of LPPF and P_n were estimated by the methods mentioned above. As the result, the estimated values of LPPF and P_n existed in the appropriate ranges on anyway, and the distributions reflected the differences of light environments between the branches.

Key words : apparent photosynthetic rate, apple ‘Fuji’ trees, leaf temperature, photosynthetic photon flux, remote sensing.

緒 言

農業をはじめとする多くの産業に、環境保全型技術へ

の切り換えと持続的生長が要求される今日、わが国果樹栽培と果実生産もその例外ではない。肥料や農薬の投入量の削減とともに、果樹農家の経営・後継者問題を解決し、果実の生産・提供の場としての果樹産業の安定的生長が要求される。加えて、外国からの果実輸入や価格破壊に対応するためには、生産資材量の節減、省力化によ

キーワード：みかけの光合成速度、リンゴ‘ふじ’、葉温、
葉面PPF、リモートセンシング

る生産コストの低減を行い、なおかつ高品質果実の多収・安定生産をもたらすことのできる栽培管理と果実生産の技術開発が望まれる。さらに、女性を含む若者が将来の果樹産業を担うためには、これまでの重過酷集約的なものから人にやさしい農作業への脱皮が望まれる。これらの課題は互いに関連し、その実現には困難が多い。解決方策として、園地規模の拡大と生産法人への移行に伴う機械化と共同化の推進、従来の高投入集約的技術から光や水などの環境保全型天然資源利用技術への切り換え、品種・台木・結果枝・葉群などの機能発掘と有効利用、進歩著しい情報技術の導入とこれに見合う情報の収集・蓄積などが考えられる。これらは、果樹園設計、園地管理、樹管理の範疇に属するが、具体的には、1) 樹冠内光環境の改善、低樹高化、機械化対応などを目的とした栽植方式と台木の選択および整枝剪定の工夫、2) 樹光合成作用と光合成産物の果実への効率的転流を増進させる樹管理、3) 果実増収と品質向上を目的とした結果枝管理、4) 吸収・代謝・生長および成熟などの植物の生理諸機能を合理的に調節するための水管理、樹体への物理的（外科的）処理、低投入肥培管理などがあり、いずれも生産に直結した具体的かつ重要なものばかりである。将来は生物的防除あるいは物理的防除に対応した園地管理や樹管理なども含まれるであろう。

上記の果樹園設計、園地管理、樹管理の試験研究はフィールドワークであり、成木果樹を扱わねばならない。しかし、果樹は大型作物で、樹冠構造が複雑である。樹形の改良、光環境の改善および光合成作用の評価に必要なデータ、たとえば、多数の枝の空間座標、多数の葉の受光量や光合成速度などの入手は極めて困難である。上記の材料の扱いと情報入手の難しさがこの方面の調査研究を進める上での共通の障害物になっている。そのため、筆者らは成木樹冠の諸情報を効率的に入手するための手法の検討を幾つか試みてきた（山本・山口，1989；山本ら，1990；山本・島，1991；山本ら，1992；山本・高野，1994；山本ら，1995；山本・伊藤，1996；山本，1998a，1998b，1999；山本・豊島，2000）。本研究もこの一環であるが、研究着手の直接的なきっかけは、 ^{13}C を用いた実験において、3ないし4年生側枝の炭素収支が総じて閉鎖経済的であることが見出された（山本ら，1999）ことである。これは、結果部周辺の光環境の改善を重視した整枝剪定が重要であるという一つの指針を導く。結果部周辺の光環境を評価するには、数百葉の葉面受光量を敏速に測定する必要がある。しかし、このため

の直接測定は、葉に近づいて光センサを葉面に平行に当てねばならないので、高所あるいは密集部位では困難であり、また、長時間を要する。携帯用の個葉チャンバ装置による光合成速度の測定にも上記同様なことが当てはまる。後述するように、葉の熱収支式には葉面受光量が含まれる。葉の熱収支理論とその延長解析の中に用いられている変数の多くは敏速に測定できないが、気温、日射量、風速、相対湿度などの一般的気象要素に関連するから、葉面受光量、葉温および他の気象要素のデータを多数入手することにより、葉面受光量の重回帰式の作成が可能と思われる。

一方、葉のみかけの光合成速度の推定は葉面受光量や葉温などの情報により可能であると考えられる（山本ら，1993）。上記の方法で葉面受光量やみかけの光合成速度の推定が可能ならば、ある程度離れた所からの照準測定方式の放射温度計による葉温測定と、簡易な計器による気象要素測定とを結合することにより、光環境と光合成作用を極めて効率よく評価できるものと考えられる。

作物群落の生産機能および状態の非破壊非接触診断（リモートセンシング）の研究として、これまでも作物のキャノピー温度を直接水ストレスの判別に使おうとする試み（Ehrler et al., 1978；Kirkham et al., 1983）、キャノピー温度あるいは葉気温差を水ストレスの指標にする試み（Idso et al., 1981；Keener et al., 1983）、赤外線放射測温と作物の光合成や気孔コンダクタンスを結びつけた生理的な活性の遠隔的推定の試み（Inoue et al., 1994）などが報告されたが、葉温や気象要素から葉面受光量あるいは光合成速度を推定したという報告はない。

上記のリモートセンシング法の開発が本研究の目的であるが、本報告は、そのための基礎的調査の結果とその検討結果を書き留めたものであり、主として以下の3部分から構成される。すなわち、リンゴ‘ふじ’における葉面の光合成有効光量子フラックス（以下、葉面PPF）の重回帰分析、リンゴ‘ふじ’の葉のみかけの光合成速度（以下、 P_n ）の重回帰分析、および、これらの検討をふまえて実施したリンゴ‘ふじ’生産樹の3年生枝葉群の葉面PPFと P_n のリモートセンシングの結果である。

材料および方法

1. 葉面PPFの重回帰推定

山形大学農学部実験圃場栽植の18年生リンゴ‘ふじ’

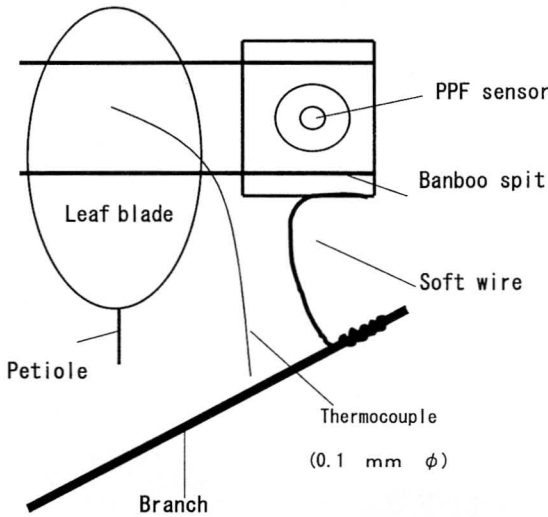


Fig. 1. A diagram showing the PPF sensor which was placed by two bamboo spits in order to become parallel to a near leaf blade of which temperature was measured by a thermocouple.

(M26台) 1 樹を用い、その葉面 PPF と葉温ならびに同樹に隣接した空き地における気温、全天日射量、風速および水蒸気圧不足量を測定し、これらの相互関係の解析とともに、葉面 PPF を目的変数とした重回帰分析を行った。なお、上記の‘ふじ’樹の周辺土壌についてはテンションメータ（地表から 30cm 下に埋設）で監視し、適宜灌水を施し、土壌水分張力を約 20kPa 以下に保った。

1 樹内の日向部 3 枚および日陰部 2 枚の葉に 0.1mm 径の銅・コンスタンタン熱電対を取り付け、その葉面に平行に位置するように自作の光合成有効光量子センサ（以下、PPF センサ）を取り付けた（第 1 図）。なお、この PPF センサは、シリコンフォトダイオード（シャープ社製、SBC-102）、0.1mm 厚の UV カットフィルム（三菱、農ビカットエース、400nm 以下の波長域をカット）、5 mm 厚の熱線吸収ガラス（小原工学、700nm 以上の波長域をカット）および黒色塗装を施した 30メッシュの真鍮製金網（減光用）を組み合わせて作成した（山本、1988）。実験に用いた 5 個の PPF センサを水平に並べ、晴天下の日中から日没まで 10分おきに市販の光合成有効光量子計（LI-185B+LI-190SB, Licor）とともに PPF の同時測定を行い、両者の出力の関係を調査した。自作の各 PPF センサと市販光量子センサの両者の電圧出力値および市販光量子センサの電圧～PPF 変換係数

とから葉面 PPF を求めるための計算式を作成した。

上記の葉面 PPF と葉温のほか、測定樹に隣接した空き地における相対湿度（自作の通風乾湿計による）、風速（MODEL 6141, 日本カノマックス）および全天日射量（農試電試型）を計測記録した（TR 2723, タケダ理研）。水蒸気圧不足量は、通風乾湿計の乾球温（気温）および湿球温から 1 式により算出した（理科年表, 1974）。

$$\text{水蒸気圧不足量 (hPa)} = (\text{乾球温における飽和水蒸気圧} - \text{湿球温における飽和水蒸気圧}) \times 13.5951 \times 980.665 \times 0.0001 / 1.013 \quad (1)$$

測定は、1998年 5 月下旬から 10 月上旬にかけて、10 分おきに 24 時間連続で行い、雨天および薬剤散布時は測定装置を止めた。

なお、自作の通風乾湿計からの気温出力値がファンモータの加熱により若干上昇したことが判明し、1999 年に通風乾湿計の温度出力値と近隣の樹冠日陰部の気温との間の較差を別途調査し、通風乾湿計の乾球温と湿球温の出力値を補正し、1998 年の測定結果を修正した。

葉温測定葉と PPF センサの距離が約 3 cm 離れていたため（第 1 図）、日向部に設置した装置においては、太陽の方位と高度によっては周辺の枝葉の陰が投影し、たとえば、その陰に入った葉で測定された葉温と日向部にある PPF センサの出力値とが同時刻のデータ組として混入したことが予想されたので、上記の実験で得られた約 1 万組のデータの中から、このような時間帯のデータを全て削除した。また、夜間のデータは不要である、変数の分布の偏りをなくす、および葉温におよぼす強風の影響をできるだけ小さくするなどの理由から、日没 1 時間後から日の出 1 時間前までの時間帯（夜間）のデータ、似たような天候の日が連続した場合および強風日のデータも削除した。

最終的に約 2 千組のデータについて、測定値（変数）間の相関行列の計算および葉面 PPF を目的変数とした重回帰分析を行った（SAS の CORR および REG の各プロシジャによる）。第 1 表に測定項目の一覧を示した。この場合、葉温と気温を独立変数として用いたことから、葉气温差を独立変数から除外した。

重回帰推定値と実測値との関係を調査するため、1999 年と 2000 年に同じリンゴ‘ふじ’の葉について、市販の光量子計により葉面 PPF を実測するとともに、葉面 PPF 測定部位の葉温を携帯用放射温度計（MP 1000, チノ）で測定した。また、1998 年と同様な方法で気温、日射量を測定し、重回帰式のための説明変数データを

Table 1. The variables in the multiple regression for photosynthetic photon flux at leaf surface, their units and abbreviations.

Items	Units	Abbreviations
Photosynthetic photon flux at leaf surface	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	LPPF
Air temperature	$^{\circ}\text{C}$	AT
Leaf temperature	$^{\circ}\text{C}$	LT
Solar radiation	Wm^{-2}	SR
Wind velocity	ms^{-1}	WV
Vapor pressure deficit	hPa	VPD

た。1999年の測定は7月中旬～8月下旬まで約70葉について、2000年の測定は5月中旬から7月下旬まで約180葉について、種々の光環境下で行った。

2. 葉のみかけの光合成速度の重回帰分析

山形大学農学部実験圃場栽植の18年生リンゴ‘ふじ’ (M26台) 2樹を供試した。樹に着生した状態で、発育枝葉における P_n 、暗呼吸速度（以下、 R_d ）および葉緑素相対濃度 SPAD 値（以下、SPAD）を測定した。 P_n は、携帯用光合成蒸散測定装置（LI-6200, Licor, 測定面積 6.8cm^2 ）を用いて測定した。個々の葉の P_n 測定直後に、LI-6200のチャンバーに黒布をかけて暗黒条件にし、炭酸ガス放出速度（ R_d ）を測定した。SPAD は携帯用葉緑素計（SPAD-502, ミノルタ, 測定面積 6mm^2 ）を用いて、 P_n 測定葉の内部4ヶ所について測定した。1個の P_n 観測値は約10秒間のLI-6200の計測内部データから算出される平均値であった。1個の P_n 観測値に付随してLI-6200から出力されたものの中には、葉面 PPF、葉温および葉の拡散抵抗値およびチャンバ

内大気の炭酸ガス濃度、気温および相対湿度の約10秒間のそれぞれの平均値が含まれ、これらも重回帰分析用のデータに用いた。第2表に測定項目の単位、略号および葉あたりの反復観測値数の一覧を示した。上記の測定は1998年9月～10月および1999年5月～8月に、できるだけ多様な気象条件を選んで行った。なお、土壌水分の減少による葉の水ストレスの悪影響を緩和するため、上記2樹の周辺土壌については、テンションメータ（地表から30cm下に埋設）で監視し、適宜灌水を施し、土壌水分張力を20kPa以下に保った。したがって、本実験結果に基づく以下の P_n 推定は、土壌水分の減少に起因する水ストレスの影響を受けないリンゴ‘ふじ’の葉群、

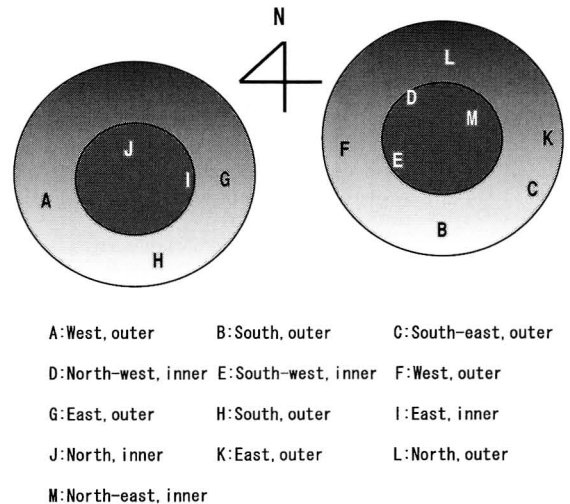


Fig. 2. The positions of the 13 3-year-old branches (A-M) within the two apple ‘Fuji’ trees.

Table 2. The variables in the multiple regressions for apparent photosynthetic rate, their units and abbreviations, and the number of the observations per leaf.

Items	Units	Abbreviations	No. of observations per leaf
Apparent photosynthetic rate	$\text{mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$	P_n	3
Dark respiration rate	$\text{mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$	R_d	3
Relative concentration of chlorophyll (SPAD)		SPAD	4
Photosynthetic photon flux at leaf surface	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	LPPF	3
Air temp. in the LI-6200 chamber	$^{\circ}\text{C}$	AT	3
Leaf temp. in the LI-6200 chamber	$^{\circ}\text{C}$	LT	3
CO_2 conc. in the LI-6200 chamber	%	CO_2	3
Stomatal diffusive resistance	scm^{-1}	R_s	3
No. of days after full bloom	d	NODAY	
Time difference from noon	min	APRATT	

いわば、灌水管理の行き届いた場合に限定されることをことわっておく。

3. リンゴ‘ふじ’生産樹における3年生枝上の葉群を対象にした葉面PPFとPnのリモートセンシングの実験方法

山形大学農学部付属高坂農場栽植の24年生開心形仕立てのリンゴ‘ふじ’（マルバカイドウ台）2樹から、樹冠内の方角や内側・外側の違いによる光条件の異なった13本の3年生枝を選び（13区）、1区につき100葉の葉温を7月6日（昼）、8月9日（朝、昼および夕）および9月29日（昼）の計5回、携帯用放射温度計を用いて測定した。また、上記の各測定時間帯の平均気温および平均全天日射量には、同農場の局地気象観測装置による記録値を用いた。なお、13区（A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L および M区）の樹冠内の位置関係を第2図に示した。

結果および考察

1. 片面気孔葉の熱収支理論から見た葉面PPFのリモートセンシングの検討

葉面受光量を決定するには、日向部の葉では少なくとも放射ビームと葉のなす角度を考慮せねばならないし、日陰部の葉では、葉に到達した散乱光強度の計算のために、そこまでの積算葉面積指数などを考慮せねばならない。葉の傾斜角度分布と葉量の空間分布のリモートセンシングに基づく葉面受光量の推定には、樹冠が大きく、不定形であるなどの難題が多い。これとは異なり、葉面受光量の違いが、結果として何らかの生体情報、たとえば、葉温の違いに反映し、この反映のしかたを数量化できれば、葉温の遠隔測定結果を用いた葉面受光量のリモートセンシングが可能であろう。そこで、葉の熱収支理論から葉面PPFのリモートセンシングの可能性を検討したい。新編農業気象ハンドブックの中で要約されている葉の熱収支理論と葉気温差の解析は以下の通りである。なお、以下において原文とは表現上の多少の違いがあることをことわっておく（単位および係数は原文のまま）。両面に気孔のある水平葉の表面（上面）には全短波放射（ $Q+q$ ）と大気放射 F_1 が入射し、裏面（下面）には地面反射 $a_s(Q+q)$ と地面からの熱放射 F_2 が入射している。一方、葉の両面は葉温（絶対温度）の4乗に比例する熱放射 U_{f1} および U_{f2} を射出するとともに、周辺空気との間で顕熱（ L_1 および L_2 ）と潜熱（ $1E_{T1}$ および $1E_{T2}$ ）の交換を行っている。以上の関係は葉表面

の熱収支式（2式）および葉裏面の熱収支式（3式）であらわされる。

$$(1 - a_f)(Q+q) + F_1 - U_{f1} = 1E_{T1} + L_1 \quad (2)$$

$$(1 - a_f)a_s(Q+q) + F_2 - U_{f2} = 1E_{T2} + L_2 \quad (3)$$

ここで、 a_f と a_s は葉面と地面のアルベド、 E_T は蒸散速度（ $gH_2Ocm^{-2}sec^{-1}$ ）、 L は顕熱伝達（ $lysec^{-1}$ ）、 1 は水の気化熱、添字1および2は、それぞれ、葉の表面および裏面を示す。また、葉全体の熱収支式は4式のようになる。

$$(1 - a_f)(1 + a_s)(Q+q) + F_1 + F_2 - (U_{f1} + U_{f2}) = 1E_{T1} + 1E_{T2} + L_1 + L_2 + Q_p + B_f \quad (4)$$

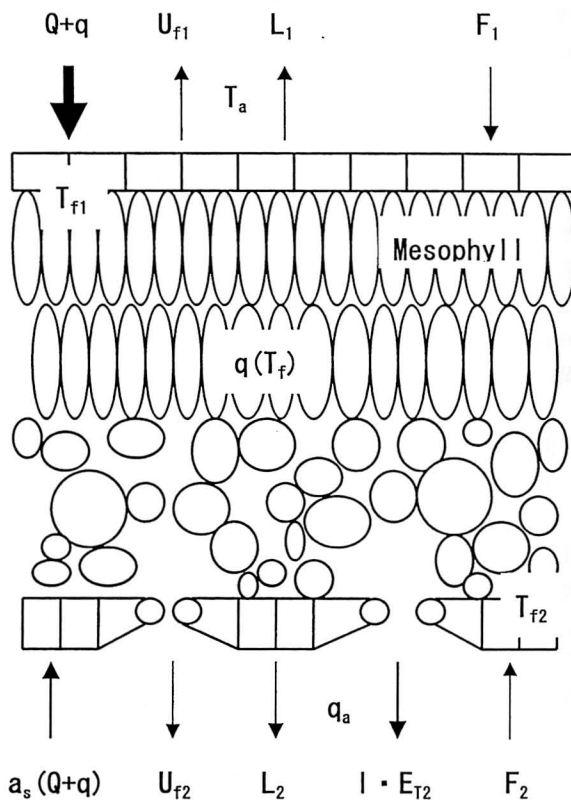


Fig. 3. A diagram showing several items in heat balance at an upper face and a lower one of a uni-stomatal leaf. $Q+q$: Total short-wave radiation. a_s : Albedo of ground surface. F_1 : Heat radiation from air. F_2 : Heat radiation from ground surface. U_{f1} : Heat radiation from upper leaf face. U_{f2} : Heat radiation from lower leaf face. L_1 : Sensible heat from upper leaf face. L_2 : Sensible heat from lower leaf face. E_{T2} : Transpiration rate at lower leaf face. l : Heat of vaporization of water. T_f : Leaf temperature. T_a : Air temperature. $q(T_f)$: Saturated specific humidity at leaf temperature. q_a : Specific humidity at air temperature.

ここで、 Q_p は光合成・呼吸熱量 (lysec^{-1})、 B_f は葉の貯熱変化量 (lysec^{-1}) を示す。 Q_p と B_f は小さいので無視し、薄い葉では $T_{f1} \div T_{f2}$ となる (以下、 T_f は葉温を示す)。また、 $(U_{f1} + U_{f2}) \div 2U_f$ および $L_1 + L_2 \div 2L$ であるから、5式が成り立つ。

$$(1 - a_f)(1 + a_s)(Q + q) + F_1 + F_2 - 2U_f = 2IE_T + 2L \quad (5)$$

5式の関係の片面気孔葉 (第3図) に相当する果樹葉に当てはめると、6式がえられる。

$$(1 - a_f)(1 + a_s)(Q + q) + F_1 + F_2 - 2U_f = 1E_T + 2L \quad (6)$$

次に、葉気温差 ($T_f - T_a$) の解析の要約は以下の通りである。潜熱伝達量 ($1E_T$) および顕熱伝達量 (L) を拡散速度 (輸送係数) あるいは拡散抵抗を用いて、それぞれ、7式および8式で表現する。

$$1E_T = 1 \rho D_{eff}(q(T_f) - q_a) = 1 \rho (q(T_f) - q_a) / (r_f + r_s) \quad (7)$$

$$L = c_p \rho D_f(T_f - T_a) = c_p \rho (T_f - T_a) / r_f \quad (8)$$

ここで、 $D_{eff} = D_f D_s / (D_f + D_s)$ は有効拡散速度、 D_f は葉面境界層拡散速度、 D_s は気孔拡散速度、 r_f は葉面境界層拡散抵抗 ($= 1/D$)、 r_s は気孔拡散抵抗 ($= 1/D_s$) であり、 $q(T_f)$ と q_a は、それぞれ、葉温での飽和比湿と周辺空気の比湿である。Magnusの近似式 (9式) および6式の左辺を S_f で表現した10式を用いると、片面気孔葉の葉気温差 ($= T_f - T_a$) は11式で表現される。

$$e(T_f) = e(T_a) + \psi (T_f - T_a) \quad (9)$$

$$S_f = (1 - a_f)(1 + a_s)(Q + q) + F_1 + F_2 - 2U_f \quad (10)$$

$$T_f - T_a = (S_f - 1 \rho a D_{eff} d) / (1 \rho D_{eff} \psi + 2c_p \rho D_f) \quad (11)$$

ここで、 $e(\quad)$ は (\quad) 内の温度の空気の飽和水蒸気圧、 d は飽差 (mmHg)、 c_p は空気の定圧比熱、 ψ は温度~飽和水蒸気圧力曲線の気温での傾度 ($\text{mmHg}^\circ\text{C}^{-1}$)、 $a = 0.622/P$ 、 P は大気圧 ($= 760\text{mmHg}$) である。11式から①葉気温差は S_f (葉への全短波放射、大気放射および地面放射の入射の合計から葉の熱放射を差し引いたもの) に比例する。②葉気温差は葉面境界層拡散速度 D_f (したがって風速) に反比例する。③日中では葉気温差は飽差 d が増す (したがって湿度が低下する) と減少する。④気温上昇 (したがって温度~飽和水蒸気圧力曲線の気温での傾度 ψ の増大) につれて葉気温差は減少する。⑤葉の水蒸気有効拡散速度 D_{eff} の減少 (したがって気孔開度の減少) につれて葉気温差は増大するとされている。葉気温差の解析は作物葉温の異常低下や異常上昇の要因解析として、霜害、強光害、高温害、風害、乾燥害などの農業気象災害の研究において重要である。さらに、葉気温差はその性格上リモートセンシングのための格好の情報種であると考えられる。

11式および上記の①~⑤に記した特徴から、本研究目的である葉面受光量あるいは葉面 PPF のリモートセンシングの可能性を検討したい。11式の S_f について葉面受光量に相当する部分である $(1 - a_f)(1 + a_s)(Q + q)$ を左辺に移し、右辺を多項式に変える (12式)。

$$(1 - a_f)(1 + a_s)(Q + q) = T_f 1 \rho D_{eff} \psi - T_a 1 \rho D_{eff} \psi + T_f 2c_p \rho D_f - T_a 2c_p \rho D_f - F_1 - F_2 + 2U_f + 1 \rho a D_{eff} d \quad (12)$$

12式の右辺には葉温 (T_f) のほかに、リモートセンシングの容易さでは入手困難な個々の葉に関連した数値量である D_{eff} 、 D_f 、 F_1 、 F_2 および U_f が含まれるとともに、大気の状態に関連した数値量である気温 (T_a)、 d および ψ が含まれる。これらの数値量のうち、 D_f は風速、 ψ は気温、 D_{eff} は風速と葉の水分不足の程度の両者、 U_f は葉温、 F_1 と F_2 は気温、 d は気温と相対湿度の両者と、それぞれ、間接的に関係する。さらに、両辺の項の多くが全日射量と間接的に関係するものと考えられる。 D_{eff} 、 D_f 、 F_1 、 F_2 および U_f のそれぞれを一般気象要素と個々の葉温とに関連付けて関数表現することで、一般気象要素と個々の葉温だけを用いた葉面受光量の物理式を完結するためには、生理的因子である気孔の開閉程度に関連する D_{eff} をどう扱うかなどの多くの解決すべき課題がある。

上記のアプローチとは異なり、葉気温差が S_f に比例すること、ならびに、 S_f の変動量に占める葉への全短波放射 $(1 - a_f)(1 + a_s)(Q + q)$ の変動量の割合が高いことから、葉気温差に注目した葉面受光量 (全短波放射) の重回帰推定が原理的に可能であると考えた。ただし、葉気温差に影響する強風条件あるいは気孔閉鎖をもたらす水不足条件を避けることが必要である。樹冠あるいは結果枝の光環境の改善を目的とした樹形や樹冠形を検討する場合に限れば、強風や水不足は必ずしも必要でない。さらに、Pnのリモートセンシングにとって、推定する葉面受光量が全短波放射量より光合成有効波長領域光量、すなわち、葉面 PPFの方が好ましい。そこで、葉面 PPF、葉温、上記の気象要因のデータを多数組入手したうえで、葉面 PPF を目的変数とし、葉温、上記の気象要因およびこれらの交互作用項のべき乗を説明変数とする重回帰分析が構想された。このアプローチは、関連する気象要因の全てを用いなくても重回帰式が得られるから、敏速・簡便が要求されるリモートセンシングには都合が良い。ただし、重回帰式は経験式なので、たとえば、葉厚の大きく異なる他の樹種や気象が大気候レベルで違う地方には当てはまらないことが考えられる。

Table 3. Coefficients of correlation between the variables. The abbreviations of the variables refer to Table 1.

Variables	AT	LT	SR	WV	VPD	LPPF
AT	1					
LT	0.9188 ^{***z}	1				
SR	0.6828 ^{***}	0.7277 ^{***}	1			
WV	0.0523	0.0835	0.2232 ^{*z}	1		
VPD	0.9136 ^{***}	0.8635 ^{***}	0.8010 ^{***}	0.1335	1	
LPPF	0.3427 ^{***}	0.6145 ^{***}	0.5727 ^{***}	0.1596	0.4190 ^{***}	1

^{z***}and ^{*}: Significant level at 0.1% and 5%, respectively.

2. 葉温,その他気象要因の測定結果およびこれらを用いたリンゴ‘ふじ’の葉面PPFの重回帰分析結果

自作 PPF センサの出力電圧 ~PPF の検定試験結果から作成した PPF 計算式の決定係数が 5 個とも 0.98 を超えたことから, これらを測定に用いることができるものと判断した (データ省略). ただし, PPF センサの出力が約 0.27V 以上 (PPF として約 $2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上に相当) で推定誤差が大きくなる傾向が見られたこ

とから, 以下の解析では, 推定した葉面 PPF が $2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上となったデータ組 (全体で約 40 組) を全て削除した.

測定値間の相関の高低を比較すると, 葉面 PPF (略号:LPPF) と葉温 (略号:LT) あるいは日射量 (略号:SR) との間の相関が高く, 風速 (略号:WV) との相関は低かった (第 3 表). 1. に記したように葉温は強風に大きく影響されるが, 強風日の測定を避けたため, 測

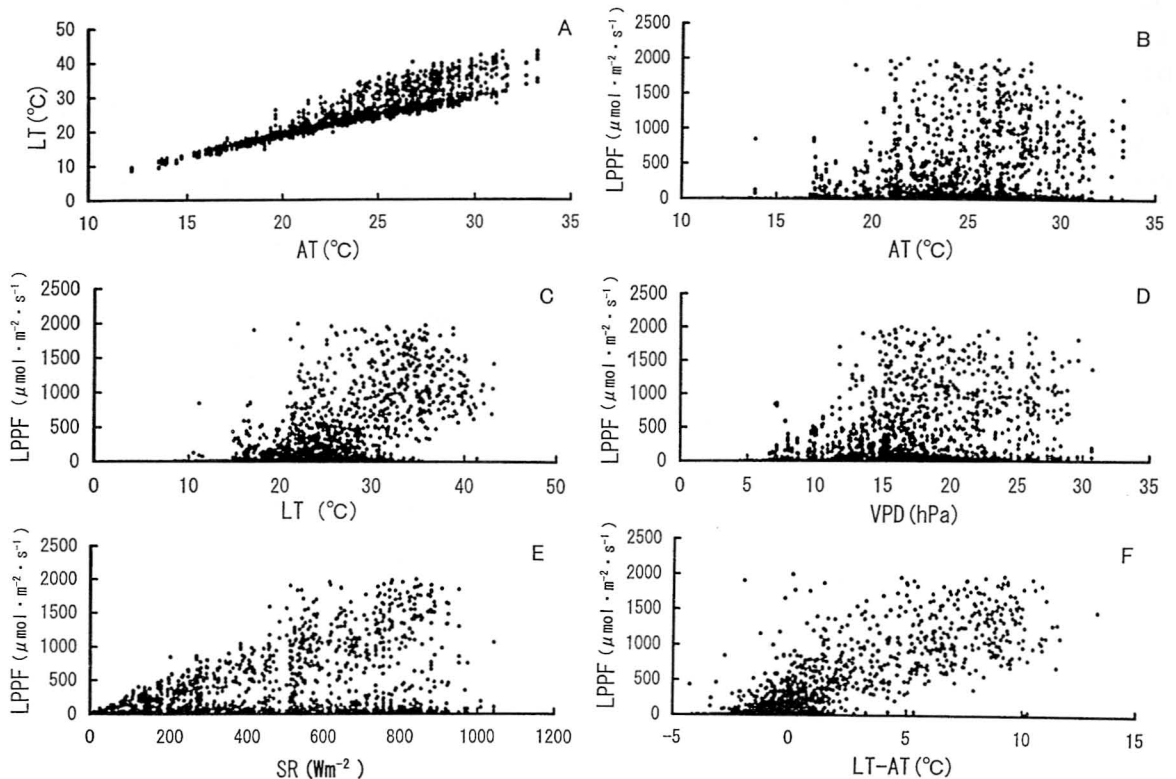


Fig. 4. The relationship between leaf temperature (LT) and air temperature (AT, A) and the relationships between photosynthetic photon flux at leaf surface (LPPF) and several factors, namely, AT (B), LT (C), vapor pressure deficit (VPD, D), solar radiation (SR, E) and LT-AT (F) in the apple ‘Fuji’ tree.

定樹に隣接した空き地で測定された風速は高くても約 4 ms^{-1} であり、測定数の約95%以上が約 2 ms^{-1} 以下であった（データ省略）。したがって、樹冠内測定部位の風速はかなり低かったものと考えられる。葉面 PPF と葉気温差との間の高い相関 ($r=0.8217^{***}$, 第4図F) は1. の①に記した葉気温差が S_f に比例することに起因している。日中の日陰部では葉気温差は小さく、弱光の時間帯では葉気温差は負になる場合が多かったが（第4図F）、日中の日向部では葉温は気温よりも最大約 15°C も高くなることが見られた（第4図A）。この葉気温差の大小は気温の高低などの間接的影響を受けながら、葉面 PPF の大小と密接であると考えられる（第4図F）。葉気温差と他の気象要因の散布図（図は省略）からは1. の②～⑤に記した傾向が基本的に推察できたが、自然条件下の測定結果であったため分散が大きかった。1. の②～⑤に記した傾向は、他の要因を一定に保ちながら、1つの要因と葉気温差を測定した場合に明瞭になるものと考えられる。葉面 PPF と気温、葉温、蒸気圧不足量（略号：VPD）および全天日射量のそれぞれの散布図にも、上記同様の理由から複雑になった（第4図B, C, DおよびE）。また、散布図から判断した限りでは、これらは少なくとも直線的関係ではないと思われた。

測定値の種類を組み合わせ、測定値および交互作用項の3次までのべき乗を説明変数に用い、葉面 PPF の8

種の重回帰分析（いずれも逐次変数選択法、 $n=2083$ ）を行った結果、変数の範囲を葉温および気温に限定した場合の寄与率は0.7315、変数の範囲を葉温、気温および風速に限定した場合の寄与率は0.7434、変数の範囲を葉温、気温および水蒸気圧不足量に限定した場合の寄与率は0.7541、および、変数の範囲を葉温、気温、風速および水蒸気圧不足量に限定した場合の寄与率は、0.7570になった（第4表）。しかし、全天日射量を新たに加え、変数の範囲を葉温、気温および全天日射量の3者に限定した場合、その寄与率は0.7916に達し、これよりも変数の範囲を広げても、寄与率の上昇はわずかであった（第4表）。いずれの場合も、重回帰式の有意水準は0.01%以下であり、また、全重回帰式の全ての偏回帰係数はSASのREGプロシジャの偏回帰係数に関する標準的有意水準 ($p<0.15$) を満足していた（第4表）。なお、重回帰式の記述は冗長にすぎるので、第4表にはリモートセンシングに採用したもののだけを示し、残りは省略した。

リモートセンシングに用いる情報は、その入手が容易なものでなくてはならない。本実験結果は、放射温度計による葉温の遠隔測定を行えば、気温および日射量の単独値を用いることにより、重回帰式の寄与率が約0.8の条件下で、葉面 PPF のリモートセンシングが可能であることを示唆する。偶然誤差をもたらす要因を説明変

Table 4. Coefficients of variables (R^2), residue (Re) and F value (F) in the multiple regression of the photosynthetic photon flux at leaf surface (LPPF) using all variables, their interaction terms and their powers in the 8 combinations of categories of the variables. The abbreviations of the variables refer to Table 1. Their formulas except the one which was adopted in the remote sensing were omitted. The unit of the SR was kWm^{-2} in the formula.

Combination of categories of the variables	R^2	Re	F	Significance
LT+AT	0.7315	235.5	942.6	$p<0.0001$
LT+AT+WV	0.7434	230.5	545.5	$p<0.0001$
LT+AT+VPD	0.7541	225.4	1061	$p<0.0001$
LT+AT+VPD+WV	0.7571	224.1	923.9	$p<0.0001$
LT+AT+SR	0.7916	207.7	715.5	$p<0.0001$
Formula ^z : $LPPF=1.646LT^2-0.09804LT^3-0.08225AT^3+4213SR-1586SR^3+0.005331(LT \times AT)^2-0.000001261(LT \times AT)^3+262.1LT \times SR-0.03214(LT \times SR)^3-404.1AT \times SR+0.09693(AT \times SR)^3+32.81$				
LT+AT+SR+WV	0.7951	206.2	573.1	$p<0.0001$
LT+AT+SR+VPD	0.7964	205.5	578.1	$p<0.0001$
LT+AT+SR+WV+VPD	0.8031	202.6	365.0	$p<0.0001$

^z The all partial regression coefficients were selected by the significant level of the SAS REG's standard ($p<0.15$).

数に数多く使えば、寄与率は1に近づくが、重回帰式の有用性は損なわれる。重回帰式の寄与率が0.5程度でも、このためのデータの入手効率と推定精度を勘案しながら、その有用性の検討がなされているが(奥野ら, 1974), 推定精度が高いことに越したことは無い。第4表の重回帰式で説明できなかつた葉面 PPF 変動量の残り約20%をもたらす要因は、説明変数に用いなかかつた風速や水蒸気圧不足量などの気象要因、蒸散速度や葉厚などの葉個体差および測定装置による誤差であると考えられる。測定装置による誤差の原因として、1) 葉温計測葉と PPF センサとの間に約3 cm の位置のずれがあり、両者の測定面が完全な平行関係に保たれていないこと、2) 測定樹冠より少し離れた樹冠の気温を測定したこと、3) 自作の PPF センサ自体の誤差などが考えられる。これらは太陽の方位・高度の変化あるいは時刻の推移に伴い、葉温、葉面 PPF、気温の各データに影響したものと推察される。一方、風速あるいは水蒸気圧不足量を説明変数に取り込んだ場合の寄与率の上昇はわずかに0.026であった(第4表)。

したがって、現段階では、測定装置に起因する誤差が、葉面 PPF の変動の残り約20%の多くを占めるものと考えられる。これらは偶然誤差であるので、推定値を中心にその回りにほぼ同等の確率で分布するものと考えられる。今後、重回帰式を改良するためには、重回帰分析用のデータを入手する際、今回の無人方式の測定装置を使う代りに、放射温度計により葉温を測定した直後に

同じ部位の葉面 PPF を市販の PPF 計で測定すること、さらに、その周辺の気温を測定することが必要であると考えられる。

重回帰式による推定葉面 PPF と実測した葉面 PPF の関係を第5図に示した。全体的に直線的関係であったが、分散が大きかつたうえに、1999年の実験結果(第5図A)では PPF 値が大きい所の推定値が実測値に比べて小さかつた。この理由として、1) 重回帰式作成の元になったデータの中の気温が、12℃~33℃の範囲にあり、しかも、その大半が30℃以下であったのに対し、検定のための測定を行った1999年の7月下旬~8月上旬が、例年にない猛暑であったこと、2) 気温が測定樹冠より少し離れた別の樹冠内の気温であり、測定葉付近の気温とは異なつたこと、などが考えられる。第5図Bは前年の調査の反省の上に立って、2000年の冷涼な時期に測定した結果であり、推定葉面 PPF 値と実測葉面 PPF 値の1対1の対応関係は良かつたが、葉面 PPF 値の中間領域で分散が大きかつた。この原因として、上記2)の理由による重回帰式が理想的でないことに加え、常時日向あるいは日陰にある葉とは異なり、日向と日陰を行き来する葉では葉温の上昇・低下に時間を要し、葉面 PPF 測定値と葉温測定値の関係が不正確になる恐れがある。その後の補足調査によると、気温が約30℃のもとで、葉面 PPF が約1600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ の日向から約70 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ の日陰に人工的に変えた時の葉温は、日向部の安定葉温の36℃から日陰部の安定葉温の26.5℃

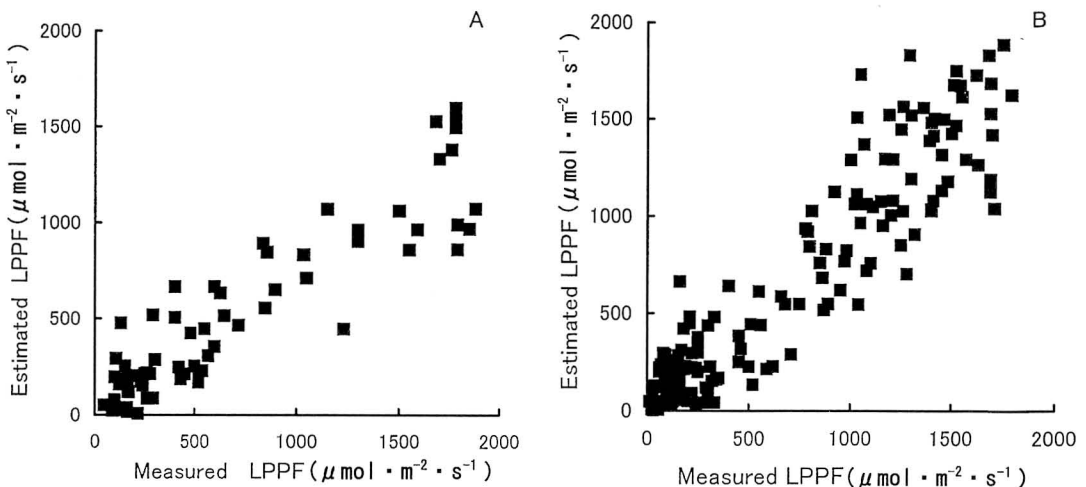


Fig. 5. The relationship between the measured photosynthetic photon flux at leaf surface (LPPF) and the estimated LPPF by the multiple regression formula (Table 4) in the apple ‘Fuji’ tree. A: From the middle of July to the end of August in 1999. B: From the middle of May to the end of July in 2000.

までに低下するのに平均約3分を要した。逆に、日陰部から日向部に変えた時は安定葉温になるまで平均約2分を要した。したがって、葉面 PPF が中間領域にある葉を選ぶ際、日陰にある葉の斑光部分を選ぶと、葉温の変化途中のものを測定する危険性が大きい。むしろ、常時日向部にある葉に限定して葉の傾きで葉面 PPF の中間領域を選ぶことが望ましい。いずれにしても、第5図の分散の大きさを考慮すれば、葉面 PPF の重回帰式はなお改良の余地があるものと考えられる。

3. リンゴ‘ふじ’の葉の光合成速度の重回帰分析

1) LI-6200による測定中のチャンバ内環境条件の範囲および供試葉の形質等の季節変化

Pn 測定中の LI-6200 チャンバ内気温は、最高約38℃、最低は約22℃であり、この中には1999年夏の猛暑の測定値が含まれていた。リンゴ‘ふじ’の光合成における最適温度は約20℃であることが報告されている（石井・長井, 1978）。ただし、本実験の主たる実験期間（6

月～9月）の日中の気温は日の出直後を除くと20℃を下回することは少ない。また、葉面 PPF の範囲は約25～2500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、葉温の範囲は約20～40℃、CO₂ 濃度の範囲は約0.03～0.046%およびRsの範囲は約0.7～8.8 scm^{-1} であった。全期間を通じて、供試葉の葉緑素相対濃度 SPAD 値（SPAD）は約25～60に分布した。また、測定日の範囲は満開後16～168日であった。測定時刻の正午との時間差の範囲は-106～292分であった。これは、LI-6200の稼動準備時間のため早朝の測定が不足したためであった。

SPAD は満開後約60日で飽和値に達し、その後約130～150日の間（9月）に少し低下したが、全体的には飽和曲線状の季節的变化が見られた（第6図B）。気孔拡散抵抗（Rs）は満開後約40日間（5月～6月上旬）は幼葉のためか日中でも高い値が見られたが、その後から初夏において最も低く、この間の気孔のガス拡散機能が高いことを示唆した。しかし、満開後約120日頃（8月下旬）に、おそらく葉の水ストレスの影響と思われる気孔の部分的閉鎖による拡散抵抗の上昇が見られ、9月には低い値に戻り、以後、葉の老化に伴い少し上昇した（第6図C）。暗呼吸速度（Rd）値は光合成速度の目減り要因の一つであるが、幼葉の段階では10 $\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ を超えたものも見られ、全体的に大きかった（第6図A）。これはこの時期の涼やかな天候にも関わらず、葉生長のための構成呼吸が盛んであったことの反映であろう。これ以後、Rd 値は漸減し、秋に幾分大きくなった（第6図A）。

2) みかけの光合成速度（Pn）とその他の要因との関係

Pn は葉面 PPF に対し有意な高い相関を示し（ $r = 0.7181^{***}$ ）、葉温、気温、気孔拡散抵抗、満開後日数、SPAD、正午との時間差およびCO₂濃度に対しては有意ながらも低い相関を示した（第5表）。1)に記した暗呼吸速度、SPAD および気孔拡散抵抗はいずれも Pn 値に影響する。したがって、これらの季節変化（第6図A、BおよびC）および日射量のレベルの季節変化は7月上旬にピークをもつ山カーブ状の Pn の季節変化をもたらしたものと推察される（第7図D）。ただし、満開後約120日頃（8月下旬）に Pn 値の大きな上下動が見られた（第7図D）。気温および葉温に対し、Pn 値は分散が大きかったが、おおよそ負の2次曲線状に分布する関係が推察された（第7図BおよびC）。また Pn 値の大きいものは、葉面 PPF に対して飽和曲線状に分布する関係が推察された（第7図A）。しかし、葉面 PPF が大きかった

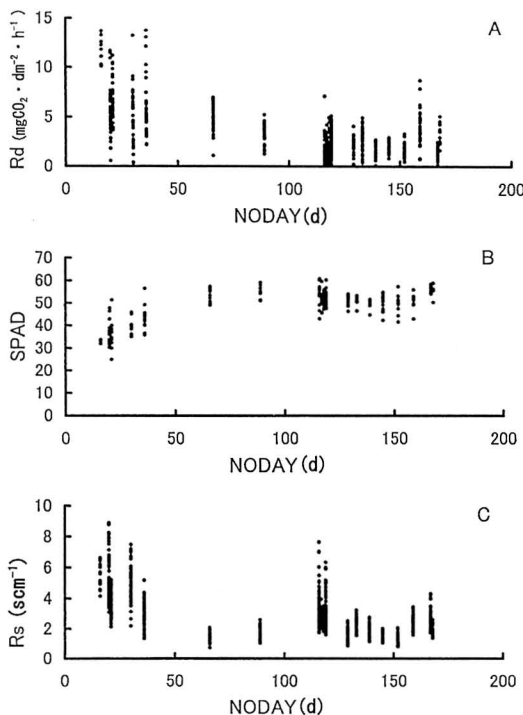


Fig. 6. Seasonal changes in the dark respiration rate (Rd, A), the relative concentration of chlorophyll (SPAD, B) and the stomatal diffusive resistance (Rs, C) of the leaves in the apple 'Fuji' trees. NODAY denotes number of days after full bloom of the apple 'Fuji' trees.

Table 5. Coefficients of correlation between the variables. The abbreviations of the variables refer to Table 2.

Variables	NODAY	APARTT	LPPF	AT	LT	CO ₂	Rs	SPAD	Pn
NODAY	1								
APARTT	-0.1042 ^{***}	1							
LPPF	-0.4064 ^{***}	0.0502	1						
AT	-0.0448	-0.3404 ^{***}	0.1831 ^{***}	1					
LT	-0.2499 ^{***}	-0.2813 ^{***}	0.4518 ^{***}	0.9155 ^{***}	1				
CO ₂	0.0628	0.0823 [*]	-0.1252 ^{***}	-0.2462 ^{***}	-0.2846 ^{***}	1			
Rs	-0.5767 ^{***}	0.0338	0.0064	-0.0499	0.0811 [*]	0.1053 ^{**}	1		
SPAD	0.7255 ^{***}	-0.1439 ^{***}	-0.2033 ^{***}	0.1796 ^{***}	0.0093	-0.1494 ^{***}	-0.6003 ^{***}	1	
Pn	-0.1331 ^{***}	-0.0795 [*]	0.7181 ^{***}	0.3156 ^{***}	0.4291 ^{***}	-0.0806 [*]	-0.2796 ^{***}	0.1237 ^{***}	1

^{***}, ^{**} and ^{*}: Significant level at 0.1%, 1% and 5%, respectively.

にも関わらず、Pnが大きくならなかった場合が多数認められ、全体として分散が大きかった（第7図A）。その理由として葉面PPFが大きい日時（あるいは季節）の高気温と高葉温の悪影響（第7図BおよびC）、および葉の老化によるPn値の減少が考えられた。その原因の一つとして、灌水処理を施したとはいえ高気温と高葉温による葉の水ストレスがPn値を減少させたことが考

えられる。夏季のセイヨウナシやリンゴの葉水分は、土壌が湿潤でも高温や大気乾燥によりかなり低下したことが見出されている（山本・渡部, 1982；山本, 未発表）。このほかに強光時および高温時の光呼吸の昂進によるPn値の目減りも考えられる（石井・長井, 1979；山本・佐々木, 2000）。いずれにしても、これらの散布図すべてに、たとえば気温とPnの散布図を例にとると

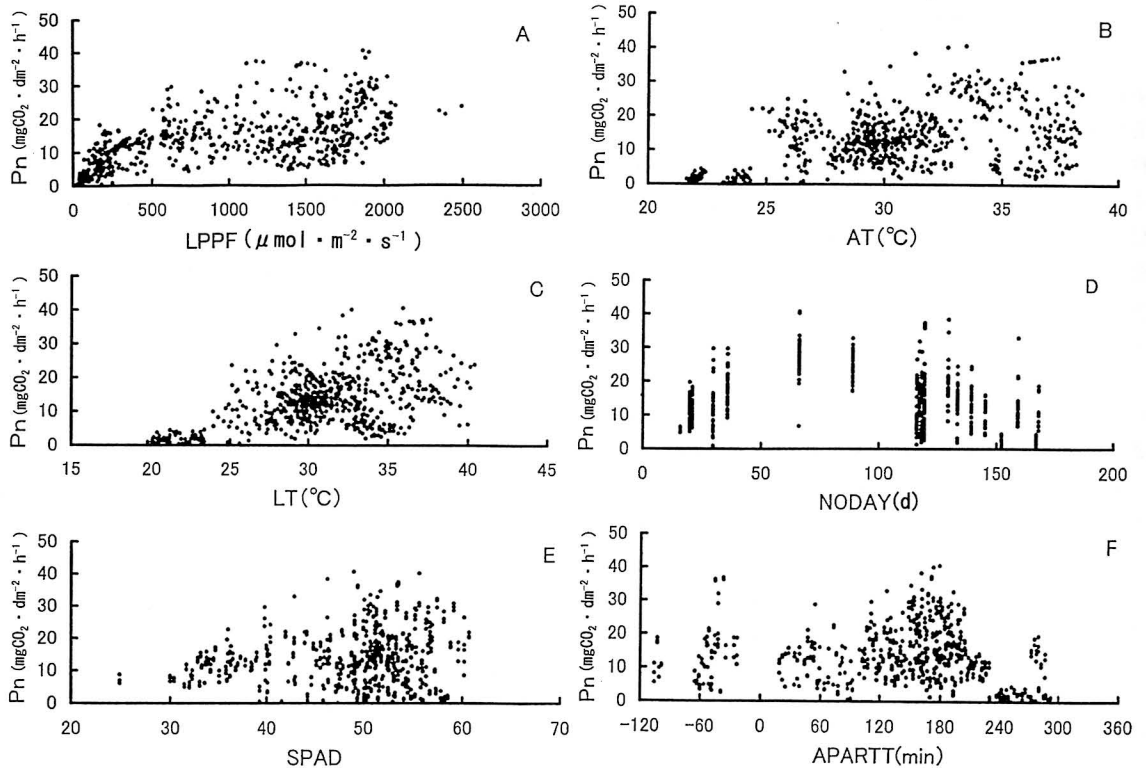


Fig. 7. The relationships between the apparent photosynthetic rate (Pn) and several factors, namely, LPPF (A), AT (B), LT (C), number of days after full bloom (NODAY, D), SPAD (E) and time difference from noon (APARTT, F) in the apple ‘Fuji’ trees.

Table 6. Coefficients of variables (R^2), residue (Re) and F value (F) in the multiple regression of the apparent photosynthetic rate (P_n) using all variables and their powers in the 7 combinations of categories of the variables. The abbreviations of the variables refer to Table 2. Their formulas except the one which was adopted in the remote sensing were omitted.

Combinations of categories of variables	R^2	Re	F	Significance
NODAY+APARTT+LPPF+AT+LT+CO ₂ +Rs+SPAD	0.7723	4.703	166.0	$p<0.0001$
NODAY+APARTT+LPPF+AT+LT+CO ₂ +SPAD	0.7661	4.768	160.3	$p<0.0001$
NODAY+APARTT+LPPF+AT+LT+CO ₂ +Rs	0.7654	4.767	184.8	$p<0.0001$
NODAY+APARTT+LPPF+AT+LT+Rs+SPAD	0.7597	4.826	179.0	$p<0.0001$
NODAY+APARTT+LPPF+AT+LT+CO ₂	0.7572	4.851	176.6	$p<0.0001$
NODAY+APARTT+LPPF+AT+LT+Rs	0.7538	4.878	205.5	$p<0.0001$
NODAY+APARTT+LPPF+AT+LT	0.7452	4.965	196.3	$p<0.0001$

Formula^z: $P_n=0.8477NODAY-0.007798NODAY^2+0.00001965NODAY^3-0.006691APARTT+0.02743LPPF-0.000008731LPPF^2-27.77AT+1.001AT^2-0.01163AT^3-0.06943LT^2+0.001209LT^3-103.2$

^z The all partial regression coefficients were selected by the significant level of the SAS REG's standard ($p<0.15$).

(第7図B), 気温が高くても葉面 PPF が小さければ P_n 値は小さいところにプロットされるなど, 他の要因の影響が重複してあらわれるため, 全体として分散が大きく, 中には傾向の読み取りが困難なものもあり(第7図EおよびF), これらの散布図の多くは省略した。

3) P_n の重回帰式

上記の P_n 値に対する各測定値の関係は, その多くが直線的ではなかったため, 測定値の種類を組み合わせ, 測定値の3次までのべき乗を説明変数として, P_n の7種の重回帰分析(いずれも逐次変数選択法, $n=648$)を行った(第6表)。全ての変数を用いた結果, 寄与率は0.7723, 変数の範囲を満開後日数, 正午との時間差, 葉面 PPF, 気温, 葉温, CO₂ 濃度および SPAD にした場合の寄与率は0.7661, 変数の範囲を満開後日数, 正午との時間差, 葉面 PPF, 気温, 葉温, CO₂ 濃度および気孔拡散抵抗にした場合の寄与率は0.7654, 変数の範囲を満開後日数, 正午との時間差, 葉面 PPF, 気温, 葉温, 気孔拡散抵抗および SPAD にした場合の寄与率は0.7597, 変数の範囲を満開後日数, 正午との時間差, 葉面 PPF, 気温, 葉温および CO₂ 濃度にした場合の寄与率は0.7572, 変数の範囲を満開後日数, 正午との時間差, 葉面 PPF, 気温, 葉温および気孔拡散抵抗にした場合の寄与率は0.7538であった(第6表)。さらに説明変数を満開後日数, 正午からの時間差, 葉面 PPF, 気温および葉温の, いずれも容易に入手できる変数に限定して重回帰分析を行った結果, 寄与率は0.7452と上記6種の重回帰分析結果に比べても大きく低下することはなかった(第6表)。いずれの場合も, 重回帰式の有意水準は0.01%以下で, 全重回帰式の全て

の偏回帰係数は SAS の REG プロシジャの偏回帰係数に関する標準的有意水準 ($p<0.15$) を満足していた(第6表)。なお, 重回帰式の記述は冗長にすぎるので, 第6表にはリモートセンシングに採用したものだけを示し, 残りは省略した。

この重回帰式では説明できない葉面 PPF の約25%の変動をもたらす要因は, 調査に供した葉の光合成活性の個体差, および測定装置(LI-6200)による誤差であると考えられる。LI-6200のチャンバに葉を挟み, たとえば, 10秒間の平均 P_n 値を連続3回読み取った場合, 測定者の操作の習熟度によっては, ガス循環パイプとチャンバの中の炭酸ガス濃度の平衡状態が測定中(約30秒間)に等しくならず, 同一葉の3個の P_n 観測値の間にも数 $mgCO_2 \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$ の違いを生じることがある。また, 葉の個体差(葉厚, クロロフィル濃度, 気孔の状態など)や光合成活性の1日あるいは短周期の自律的変動による P_n 値の違いも大きい。したがって, 通常, P_n の調査に当たっては, 数多く測定し, 平均するのが普通である。しかし, 重回帰分析に用いたデータは個々の観測値であった。上記のことを考慮すると, 重回帰式で説明できない P_n の変動量の約25%の多くが偶然誤差からなり, 推定値を中心にその回りにほぼ同等の確率で分布するものと考えられる。重回帰式で推定した P_n 値は, いわば, 観測値の平均値に相当すると考えられる。

以上の結果, 葉温だけを放射温度計により遠隔測定すれば, 2. で示した方法で, まず最初に葉面 PPF を推定し, 次の段階で, この推定葉面 PPF に加え, 上記の葉温測定値, 携帯用測器により入手した気温の単独値および時期・時刻要因とを用いて, 果樹葉層の P_n を推定す

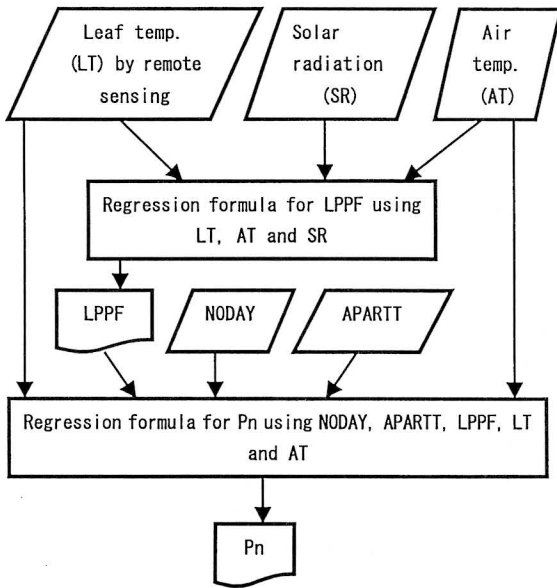


Fig. 8. The flow chart of the remote sensing of LPPF and Pn in apple 'Fuji' trees.

ることが可能であると考えられる (第8図)。

なお、本報告では Pn の推定方法を記したが、このた

めの調査段階で、Pn といっしょに暗呼吸速度 (Rd) も測定した。また、Pn の場合とほとんど同じ手法で重回帰分析を行い、有意な Rd 推定式を得た。したがって、Rd のリモートセンシングも原理的に可能であると考えている。ただし、Rd の重回帰式の寄与率は Pn の場合より低く、なお、改良する余地が大きいと判断し、本報告から削除した。

4. リンゴ‘ふじ’生産樹における3年生枝上の葉群を対象にした葉面 PPF および Pn のリモートセンシング

7月6日の昼、8月9日の朝、昼および夕および9月29日の昼の5つの時間帯の各区100葉の葉温測定結果および測定中の平均気温と全天日射量とを用いて重回帰推定した葉面 PPF の分布を、それぞれ、第9、11、13、15 および17図に示した。また、この推定された葉面 PPF、上記の葉温測定結果と平均気温、満開後日数および正午との時間差を用いて重回帰推定した Pn の分布を、それぞれ、第10、12、14、16および18図に示した。日射の強かった7月6日の昼の推定葉面 PPF は A、B、C、F、G、H および K のような樹冠外側の区で広い範囲に分布し、推定葉面 PPF の平均値は大きかった (第9図)。逆

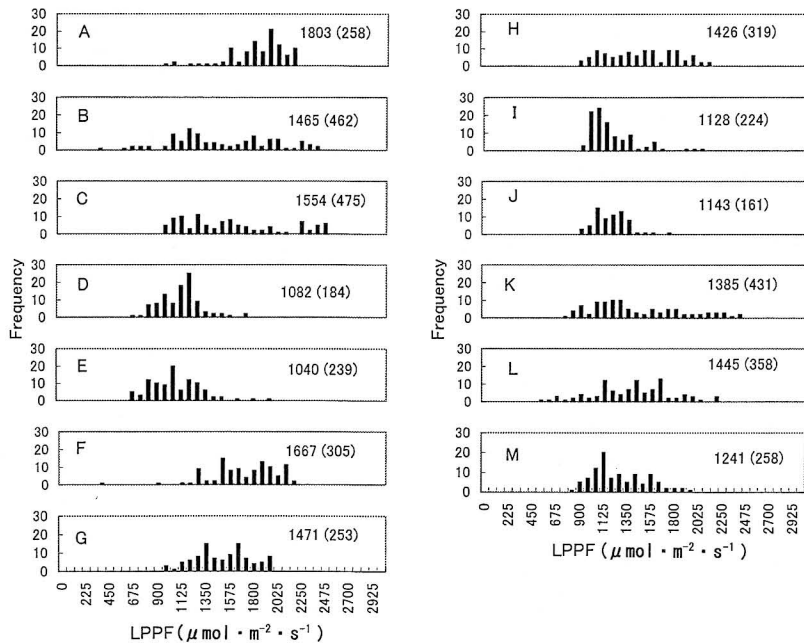


Fig. 9. The distributions of estimated photosynthetic photon flux at leaf surface (LPPF) of the 13 3-year-old branches within the two apple 'Fuji' trees. Numerals: Mean LPPF (its standard deviation) at the noon on July 6.

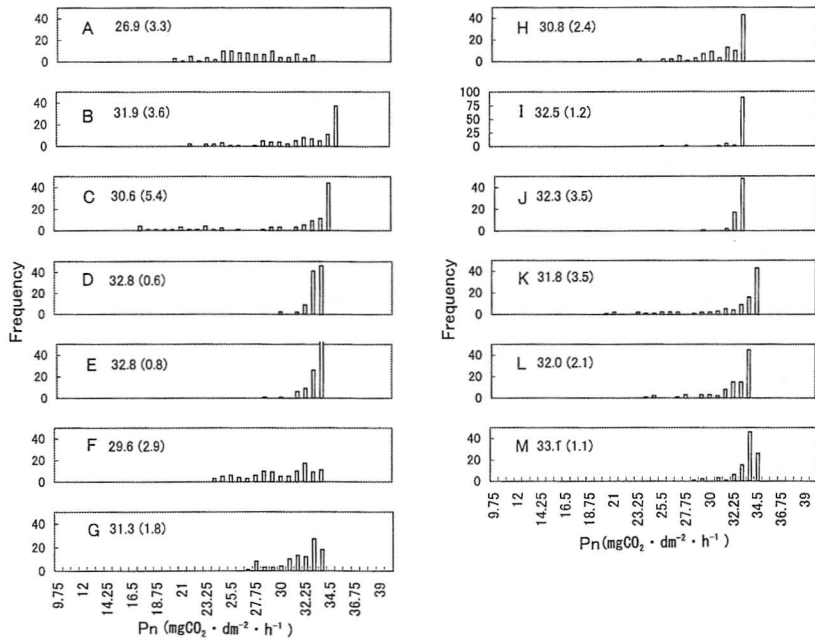


Fig. 10. The distributions of estimated apparent photosynthetic rate (Pn) of the 13 3-year-old branches within the two apple 'Fuji' trees at the noon on July 6. Numerals: Mean Pn (its standard deviation).

に D, E, I, J および M のような樹冠内側の区では推定葉面 PPF の平均値は小さく、かつ狭く分布した (第 9 図)。7 月上旬の昼と 8 月上旬の昼あるいは 9 月下旬の昼との間に、光の強さ、葉量、太陽高度および枝の下垂の程度の違いが存在したが、8 月上旬の昼あるいは 9 月下旬の昼の推定葉面 PPF の分布についても、樹冠の外側と内側の違いについては 7 月上旬の昼にほぼ似た傾向が見られた (第 13 および 17 図)。また、推定葉面 PPF の範囲はこの時期の実測値の範囲 (第 5 図および第 7 図 A) にほぼ相当した。ただし、樹冠北部外側の L 区については、7 月 6 日昼では樹冠外側の特徴を有した広い分布が推定されたが (第 9 図)、日射の弱かった 8 月 9 日の昼および 9 月 29 日の昼では樹冠内側の葉面 PPF 分布に類似した狭い分布が推定された (第 13 図および第 17 図)。これは、葉量や太陽高度の季節的違いによるほかに、強光条件下では樹冠外側の区においては方角を問わず、よく光が当たっている葉とその陰になっている葉の間に葉面 PPF の大きな差が生じやすいが、弱光条件下では北部外側ではその差が生じにくいことを示唆する。また、8 月 9 日の朝には A 区および F 区のような樹冠西部では樹冠外側においても推定

葉面 PPF は低くかつ狭い範囲に分布した (第 11 図)。また、夕方のきわめて弱い光のもとでは、推定葉面 PPF の範囲は極めて狭かった (第 15 図)。なお、わずかであったが、樹冠内位置から判断しても推定葉面 PPF が低い区があった。この理由として、1 つの区の葉温測定に約 5 分要し、全区の測定を終了するのに約 1 時間が経過したので、薄曇りの天候ではその間の雲の動き、夕方では太陽高度の変化の影響が生じたものと考えられる。

葉面 PPF に対する Pn の飽和曲線の関係 (第 7 図 A) を反映してか、推定葉面 PPF が小さい領域では推定 Pn は大きく変化したのに対し、推定葉面 PPF が大きい領域では推定 Pn は小さく変化した。さらに、強光時の Pn 値の減少 (第 7 図 A) を反映してか、推定葉面 PPF が極めて大きくなると Pn 値はむしろ幾分小さく推定された。したがって、推定 Pn の分布形 (第 10, 12, 14, 16 および 18 図) は、推定葉面 PPF の分布形 (第 9, 11, 13, 15 および 17 図) と異なった。たとえば、日射がとりわけ強かった 7 月 6 日の昼では、推定葉面 PPF の大きい領域 (第 9 図) に対応して推定 Pn は狭く分布したことに加え、推定葉面 PPF が約 $1300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 付近では大きい Pn 値が推定され、約 $2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 付

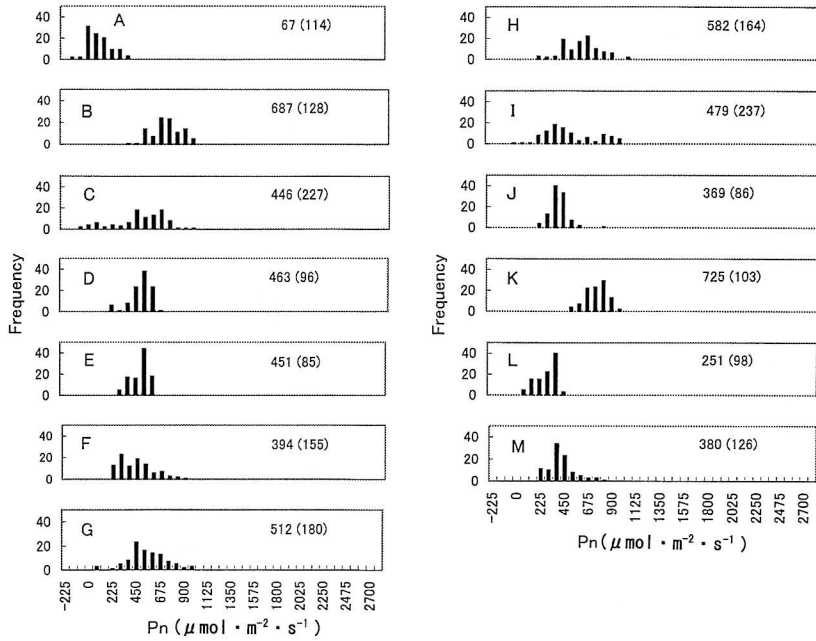


Fig. 11. The distributions of estimated LPPF in the morning on August 9. The explanations of the figure refer to Fig. 9.

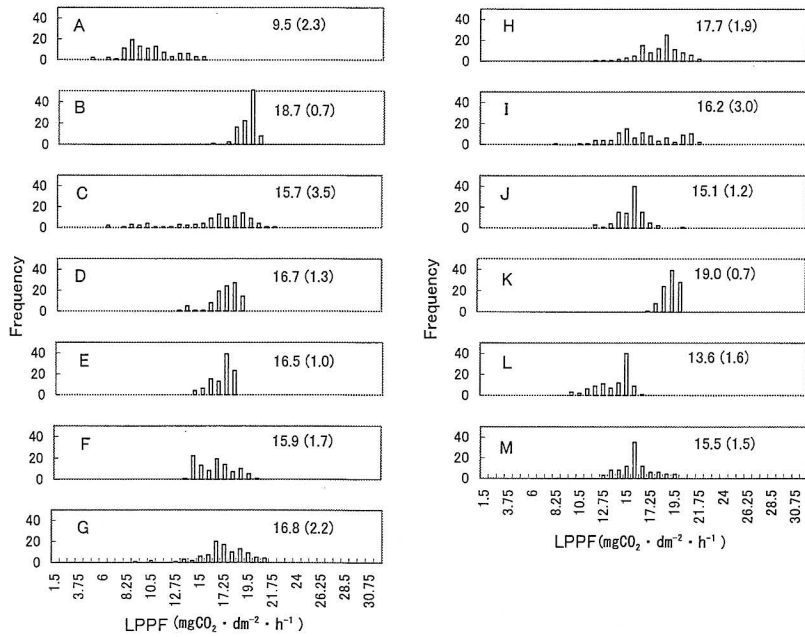


Fig. 12. The distributions of estimated Pn in the morning on August 9. The explanations of the figure refer to Fig. 10.

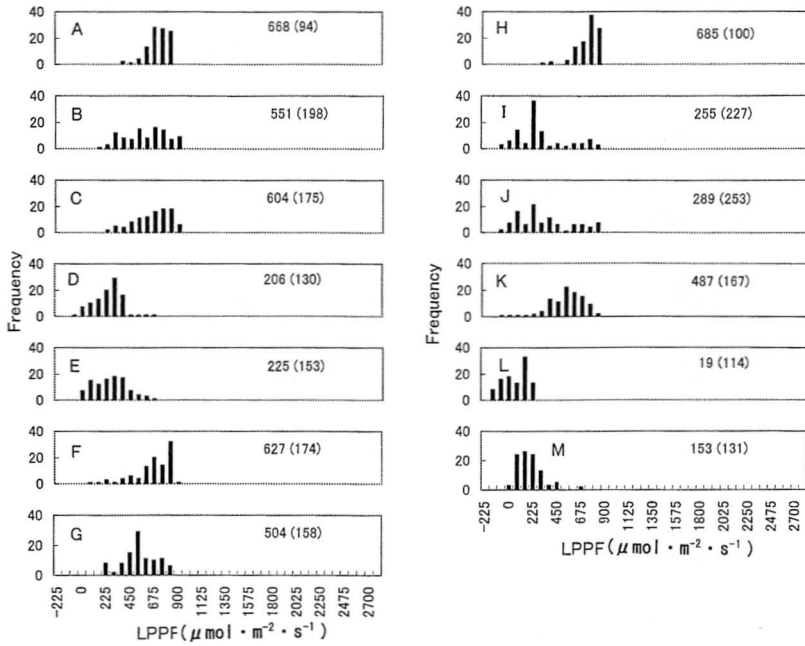


Fig. 13. The distributions of estimated LPPF at the noon on August 9. The explanations of the figure refer to Fig.9.

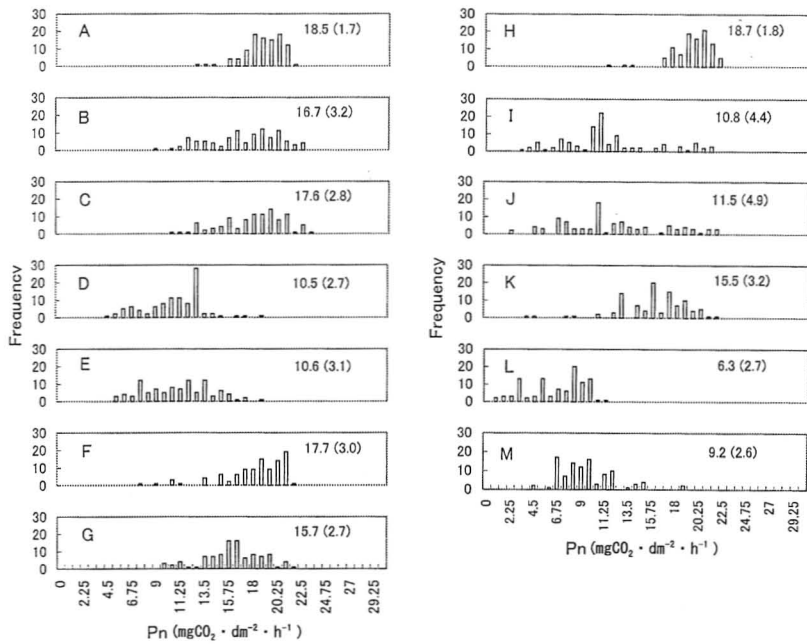


Fig. 14. The distributions of estimated Pn at the noon on August 9. The explanations of the figure refer to Fig. 10.

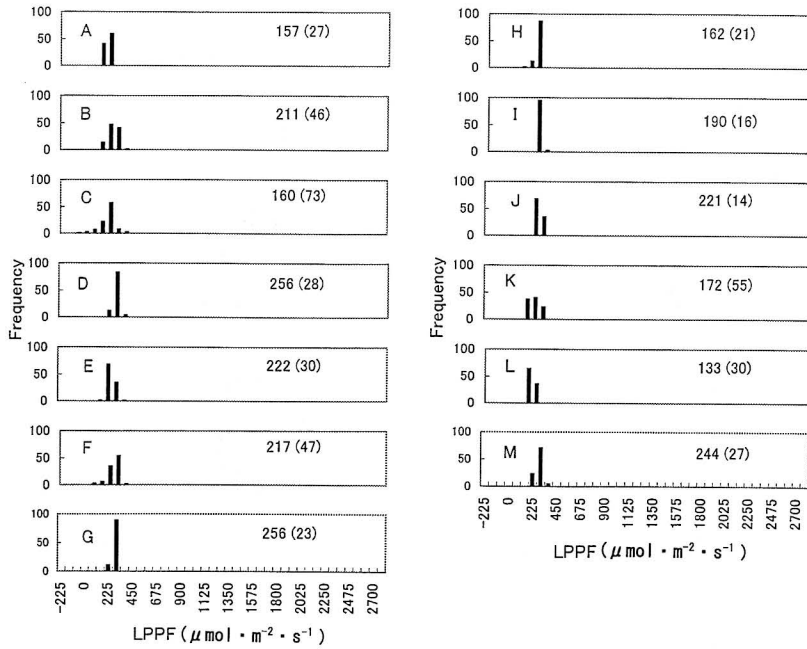


Fig. 15. The distributions of estimated LPPF in the evening on August 9. The explanations of the figure refer to Fig. 9.

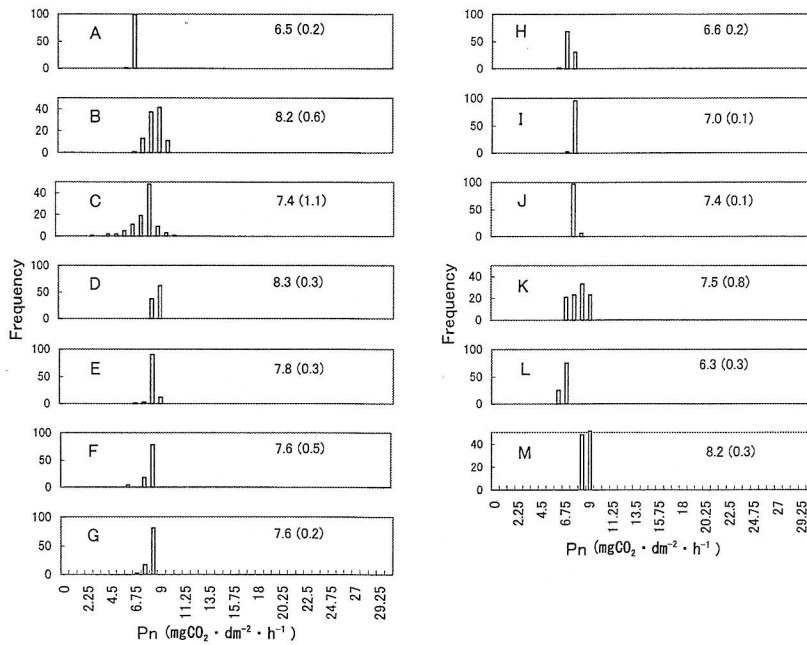


Fig. 16. The distributions of estimated Pn in the evening on August 9. The explanations of the figure refer to Fig. 10.

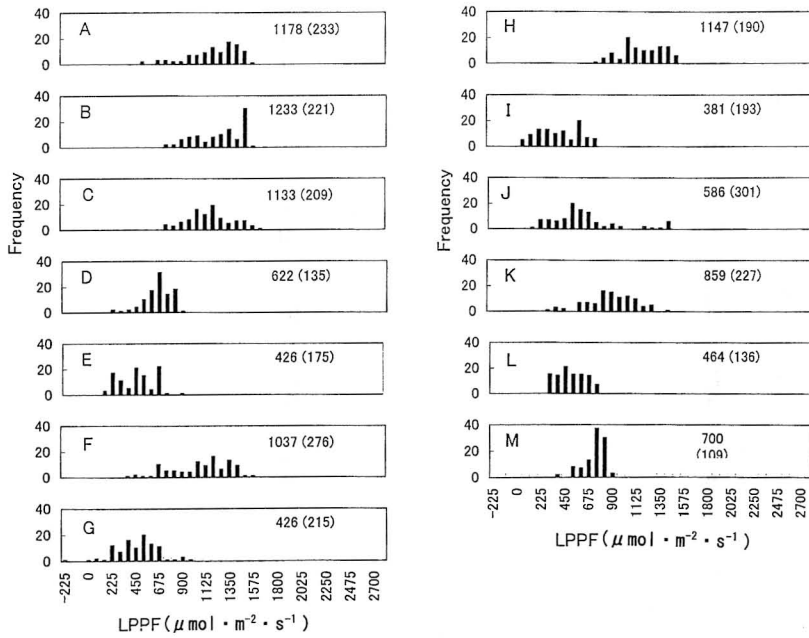


Fig. 17. The distributions of estimated LPPF at the noon on September 29. The explanations of the figure refer to Fig. 9.

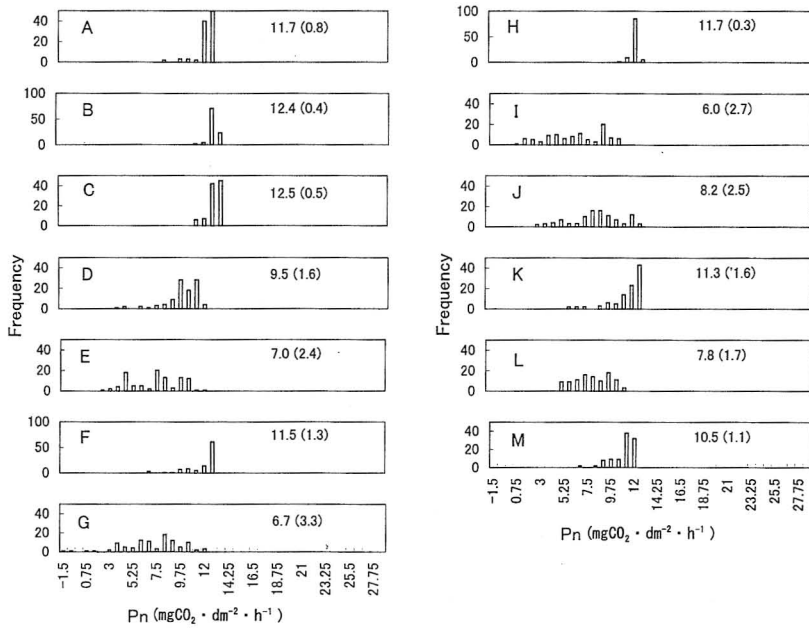


Fig. 18. The distributions of estimated Pn at the noon on September 29. The explanations of the figure refer to Fig. 10.

近では逆に小さいPn値が推定されたため、推定Pnの分布形(第10図)は推定葉面PPFの分布形(第9図)とは相当異なった。しかし、同じ昼でも推定葉面PPFがやや小さい領域に分布した8月9日(第13図)では、推定Pnはむしろ広く分布したことに加え、7月6日の昼のような強光・高温の悪影響は現われなかったため、13区全てにおいて推定葉面PPFのレベルに対応した推定Pn値の大小関係および分布形が見られた(第14図)。ただし、上記3時期の昼間の推定葉面PPF分布と推定Pn分布の関係には、このほかにも微妙な違いが見られた。この理由として、Pnの重回帰式には気温や満開後日数の要因が取り込まれており、したがって、葉面PPFの影響のほかに、気温の影響(第7図B)および満開後日数の影響(第7図D)が重複して影響したものと考えられる。日射が弱い朝(第11図)や夕方(第15図)に対応して、推定Pn値は小さかったが、相対的に広く分布した(第12図および第16図)。9月29日の昼の推定Pnのレベルは、推定葉面PPFが大きかったにもかかわらず少し低かった。この理由として、葉齢が高かったこと、気温が低かったことなどの条件が重なり、推定Pn値は大きくならなかったものと考えられる。なお、これまでの報告によると、リンゴの見かけの光合成速度光飽和値は、約 $24\text{mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ から $26\text{mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ の範囲(熊代ら,1990)、あるいは $30\text{mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ から $35\text{mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ の範囲(Schechterら,1994)が報告されている。今回のリモートセンシングによるPn推定値の最大値は後者の光飽和値の上限 $35\text{mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ より小さかった。

以上の結果、リンゴ生産樹内の多数の葉群を対象に、放射温度計により短時間に遠隔計測した葉温データと簡単な気象観測データだけを用いて推定した葉面PPFおよびPnの範囲はいずれも妥当な範囲に分布し、光環境の違いを反映したレベルと分布が得られたものと考えられる。

5. おわりに

葉面PPFおよびPnのリモートセンシングの実用化に向け、以下に記す改良が必要であろう。すなわち、リモートセンシングの立場から考えると、今回の実験のように気象観測所のデータを利用した場合には、リアルタイムの推定は難しい。むしろ、気温や全天日射量を簡単な計器でその都度計測する必要がある。リモートセンシングする葉群の近くの気温をデジタル温度計で1回測定する方が、葉温と気温の関係をより正確に把握できる

ものと思われる。また、日射計の代わりに低廉な携帯用光センサで近くの空き地の水平面光強度を測定すれば(重回帰式にもその光センサ出力値を反映させれば)、より簡易になる。また、本実験では、放射温度計のデジタル表示値を筆記する方式を採用したため、1葉の温度計測と記録とに約3秒の時間を要したこと、最終的な推定値を得るために幾つかに分けた計算を行ったことなど、必ずしも効率的ではなかった。また、1葉あたり1個のレーザービームスポットの葉温計測であった点も問題として残る。携帯用サーモグラフィーを用いれば、視野内の葉群の葉温の面的分布を瞬時(約数十分の1秒間)に計測できる。さらに、サーモグラフィーはデジタル画像データの保存および数値計算などの機能を有するので、重回帰式が入力されておれば、直ちに葉面PPFおよびPnの数値に変換出力するとともに、サーモグラフィー画面上に色分けして表示することも可能であろう。このように、サーモグラフィーの利用により、リモートセンシングの有用性は大きくなるものと考えられる。これらの技術が実用化すれば、光環境を改善する整枝剪定法の検索、側枝単位の果実生産を支える葉量や光合成活性の判定、着果量の調節のための診断技術などの面で、果樹葉群の生産的な情報を迅速、高精度かつ定量的にとらえることが可能になるものと考えられる。

摘 要

リンゴ‘ふじ’における葉面の光合成有効光量子フラックス(以下、葉面PPF)、葉温、気温、全天日射量、風速および水蒸気圧不足量を種々の環境条件下で測定し、各測定値およびこれらの交互作用項の3次までのべき乗を説明変数に用いた葉面PPFの重回帰分析(SASのREGプロシージャ使用、逐次変数選択法、 $n=2083$)を行った。その結果、説明変数の範囲を葉温、気温および全天日射量の3者に限定した場合でも、寄与率は約0.79に達した。気温と全天日射量のデータは容易に入手できるから、葉温を放射温度計で遠隔測定すれば、葉面PPFのリモートセンシングが可能であると思われた。リンゴ‘ふじ’の葉のみかけの光合成速度(以下、Pn)、暗呼吸速度、葉緑素相対濃度SPAD値、葉温、気温、葉面PPF、 CO_2 濃度、相対湿度および気孔拡散抵抗を測定し、Pnを目的変数とした重回帰分析を行った。説明変数を満開後日数、正午からの時間差、葉面PPF、気温および葉温のような容易に入手できる変数に限定した場合でも、寄与率は約0.75に達した。放射温度計を

用いて、リンゴ‘ふじ’生産樹の光環境の異なる13本の3年生枝上の葉群を対象にした葉温の遠隔測定を行い、上記の2つの重回帰式により葉面PPFおよびPnの分布を推定した。その結果、推定値はいずれも妥当な範囲にあり、その分布は樹冠内光環境の違いを反映した。

引用文献

- Ehrler, W. L., S. B. Idso, R. D. Jackson and R. J. Reginato (1978) Diurnal changes in plant water potential and canopy temperature of wheat as affected by drought. *Agron. J.* **70**: 999-1004.
- Idso, S. B., R. D. Jackson, P. J. Pinter, R. J. Reginato and S. Hatfield (1981) Normalizing the stress-degree-day parameter for environmental variability. *Agric. Meteorol.* **24**: 45-55.
- Inoue, Y., T. Sakuratani, M. Shibayama and S. Morinaga (1994) Remote and real-time sensing of canopy transpiration and conductance - comparison of remote and stem flow gauge methods in soybean canopies as affected by soil water status - . *Japan J. Crop Sci.* **63** (4): 664-670.
- 石井現相・長井晃四郎(1978)リンゴ樹の光合成能に関する研究(第2報). 単葉および新梢の光合成特性について. 園学要旨. 昭53秋: 28-29.
- 石井現相・長井晃四郎(1979)リンゴ個葉の光合成能測定方法と光合成特性. 果樹試報C. **7**: 65-81.
- Keener, M. E. and P. L. Kircher (1983) The use of canopy temperature as an indicator of drought stress in humid regions. *Agric. Meteorol.* **28**: 339-349.
- Kirkham, M. B., D. E. Jhonson, E. T. Kanemasu. and L. R. Stone (1983) Canopy temperature and growth of differentially irrigated alfalfa. *Agric. Meteorol.* **29**: 235-246.
- 熊代克巳・千葉直史・塚原卓郎(1990)リンゴ、ナシ、モモおよびブドウの葉の純光合成速度とその関連要因について. 信大農紀要. **27**: 15-26.
- 奥野 忠一・久米 均・芳賀 敏郎・吉澤 正(1974)多変量解析法. P. 149-152. 日科技連出版. 東京.
- Schechter, I. and J. T. A. Proctor (1994) Carbon exchange rate and accumulation in limbs of fruiting and nonfruiting apple trees. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **119**: 150-156.
- 新編農業気象ハンドブック編集委員会(1974)新編 農業気象ハンドブック. P. 117-119. 養賢堂. 東京.
- 東京天文台編集(1974)理科年表. P. 197. 丸善. 東京.
- 山本隆儀(1998a)果樹における葉面放射の樹冠内分布推定シミュレーションモデル. 山形大学紀要(農学)**10**(3): 583-612.
- 山本隆儀(1998b)ほぼ同一の葉量, 容積および占有土地面積を有する独立樹の樹冠内光環境に及ぼす樹冠形と葉群構造の影響に関するコンピュータ解析. 山形大学紀要(農学)**13**(1): 13-27.
- 山本隆儀(1999)果樹園光環境解析システム(OLEAS). 山形大学紀要(農学)**13**(2): 89-116.
- 山本隆儀・畠 良七(1991)果樹の樹形・葉群構造の季節的变化推定システム. 山形大学紀要(農学)**11**(2): 343-373.
- 山本隆儀・石嶋幸夫・鈴木計恵子(1992)同一樹齢のカキ‘平核無’の葉群構造, 日当たり及び果実生産性の同一園地内分布及びこれらに関する諸形質の相互関係. 山形大学紀要(農学)**11**(3): 501-521.
- 山本隆儀・伊藤博祐(1996)広角レンズを用いた直角2側面写真による密植わい性リンゴ樹の樹形・葉群構造の計測. 園学雑. **64**: 729-739.
- 山本隆儀・野堀秀明・佐々木宏・早坂康平(1999)オウトウ, セイヨウナシおよびカキの果実肥大最盛期における¹³C光合成産物の側枝間転流に及ぼす遮光の影響. 園学雑. **68**: 302-311.
- 山本隆儀・佐々木宏(1999)リンゴ葉の生理的形質と内部構造の変異および炭酸ガス拡散抵抗要因と光合成活性との関係. 山形大学紀要(農学)**13**(3): 199-216.
- 山本隆儀・佐藤吉雄・舟生卓磨・石嶋幸夫・鈴木計恵子(1993)カキ‘平核無’樹の推定純光合成速度および果実生産性との関係. 園学雑. **62**: 27-39.
- 山本隆儀・佐藤吉雄・舟生卓磨・石嶋幸夫・高野隆志(1995)リンゴ‘ふじ’樹の推定純光合成速度および果実生産性との関係. 山形大学紀要(農学)**12**(2): 155-166.
- 山本隆儀・高野隆志(1994)同一樹齢のリンゴのマルバカイドウ台‘ふじ’の葉群構造, 日当たり及び果実生産性の同一園地内分布及びこれらに関する諸形質の相互関係. 山形大学紀要(農学)**12**(1): 31-50.
- 山本隆儀・豊島紀子(2000)立体写真測量法を用いた果樹の枝の3次元座標と枝の太さの計測方法(予報). 園芸学会東北支部平成12年度発表要旨: 21-22.
- 山本隆儀・上田仁悦・小泉弘樹・西澤滝太(1990)落葉果樹の樹冠内放射の減衰係数とその推定パラメータ. 山形大学紀要(農学)**11**(1): 155-176.
- 山本隆儀・渡部俊三(1982)葉の水ストレス及び葉やけが‘パートレット’葉の光合成に及ぼす影響. 園学雑. **51**: 19-28.
- 山本隆儀・山口恵理(1989)果樹の樹形・葉群構造の簡易解析システム-二側面写真画像を用いた新システムの開発-. 山形大学紀要(農学)**10**(4): 869-901.