

樹冠形の違いおよび樹冠形の部分的変形処理が 果樹園光合成に及ぼす影響 —モデル手法と純光合成速度推定式を用いた解析例—

山 本 隆 儀

山形大学名誉教授

(平成29年9月7日受付・平成29年10月12日受理)

Effects of Canopy Shapes and Their Partial Deformations on Photosynthesis in Orchards :
Analytical Results Using Model Methods and Formulas to Estimate Net Photosynthetic Rate

Takanori YAMAMOTO

Professor Emeritus, Yamagata University, Tsuruoka, 997-8555, Japan

(Received September 7, 2017 · Accepted October 12, 2017)

Summary

Photosynthesis in orchards were compared between 528 canopy shapes of an apple 'Fuji' in which all conditions except for the canopy shapes were exactly fixed. This simulation experiments were pursued using a formula to estimate net photosynthetic rates of leaves and a model method. The model method consisted of the three dimensional virtual grid and the orchard light environment analyzing system (OLEAS, Yamamoto, 1999). As the results, improvement of orchard photosynthesis was found owing to difference of the canopy shape. The order of the orchard photosynthesis among the 29 prototypes of canopy shapes was almost similar to that of the light environment (Yamamoto, 2016). The same tendency also existed for the other two fruit tree species (Japanese persimmon and cherry). A close relation between daily mean of leaf PPFD (DMPPFD) and daily mean of net photosynthetic rate (DMPN) was found, but the relation was like a zonation and was not like one-track. The coefficient of variation of DMPN in the 528 canopy shapes was smaller than that of DMPPFD. The light saturation curve of the photosynthesis which was different at every hour in the daytime was considered as a cause. The effects of partial deformation treatments on photosynthesis in orchards were investigated using the 528 canopy shapes of 'Fuji'. The order of improvement of the orchard photosynthesis among the 14 types of deformation treatments was almost similar to that of the light environments (Yamamoto, 2017).

Key words : daily frequency distribution of net photosynthetic rate, leaf PPFD, light environment in orchard, simulation, three dimensional virtual grid

緒 言

高品質多収果実の安定的生産にとって、葉量の確保とともに樹冠内光環境の改善が極めて重要である。樹冠内光環境の改善は果実の着色を促進し、病虫害発生を減らす、なかでも光合成作用の増進効果が大きい。果実着色改善を目的とする反射フィルムには、樹冠内光環境を改善する効果も期待され（田中, 1975）、フィルム反射光

による葉の光合成増大効果も僅かながら認められている（Yamamoto・Miyamoto, 2004）。ただし、管理作業の都合上、反射フィルム設置期間は着色期間に限定されている。果樹の光合成作用を高めるための上記以外の栽培管理として、肥培管理（Ferree, 1978）や灌水（Gergely・Erdélyi, 1985）がある。肥培管理や灌水の効果は要素欠乏や水ストレスによる光合成作用の低下からの回復効

キーワード：純光合成速度の日頻度分布、葉面PPFD、果樹園光環境、シミュレーション、3次元仮想グリッド

果であって、それ以上のものではない。また、植物成長調節物質の散布処理（Ferree, 1978）や台木（Barden・Ferre, 1979）には光合成作用の増進効果は無く、夏季剪定は樹冠内光環境を改善する一方、葉量が減ることによる光合成産物量の減少が危惧される。

上述のように果樹の光合成を積極的に高めるための栽培管理方法が極めて乏しい中、葉量を確保し、なおかつ、樹冠内光環境を良好に保つこと、すなわち、受光態勢の改善こそ、このための最も有効な方法であると考えられる（山本, 2014；山本, 2015；山本, 2016；山本, 2017）。とは言え、以下に記すように、果樹の樹冠内光環境と樹冠まるごとの光合成との関係についてはこれまでほとんど研究されていない。

光合成の分子機構や生理生態については古くから研究されてきた（古谷ら, 1971；Mohr・Schopfer, 1998）。また、地球環境や農業にとって重要である植物群落の物質生産についても盛んに研究され、植被による放射エネルギーの吸収、光合成、呼吸、分配、消費などの解明に農業気象学的研究手法や植物生態学的研究手法が用いられた（Duncanら, 1967；岩城, 1973；玖村, 1968；黒岩, 1990；Monsi・Saeki, 1953；田中, 1972；堤, 1973）。さらに、環境要因の変化に対応した物質生産プロセスと生長解析のためのシステム生態学的手法が導入されるなど、この方面の研究は大きく進展した（堀江, 1981；黒岩, 1990）。ただし、上記研究は主としてバイオマスや光強度などの垂直分布を扱ったため、その研究対象が水平方向に連続した植被あるいは畝方向に連続した植被に限られた。その後、上記手法に代わる種々な計測実験が行われ、例えば、植物群落の一部を大型同化箱で蔽う方法などにより、小型植物の群落光合成の実態が明らかになった（黒岩, 1990）。

上記研究対象は小型の植物個体からなる連続型植被であったのに対し、中型植物あるいは大型植物などの離散型植被の光合成研究例は多くない（伊藤, 1995；松本ら, 1982；Oikawa, 1977）。とりわけ、自然植生、耕種型作物、林木などと異なり、毎年大量の枝剪除を行う栽培果樹においては、樹冠内の葉層分布が乱雑、人工的かつ多様であったため、上述の手法を適用することは一層困難であった。ちなみに、栽培果樹における生産構造図なるものを取り上げても、光環境解明におけるその役割を見出すことは困難であろう。果樹園光合成の研究は始まったばかりと言えよう（山本, 2014）。

果樹の光合成研究例は多いが（天野ら, 1972；Barden, 1974；Dejong・Doyle, 1985；Denholm・Conner, 1982；During, 1988；倉橋・高橋, 1995；Lakso・Barnes, 1978；Myers・Ferree, 1983；Victor, 2006）、そのほとんどが個葉あるいは樹体の一部を用いた計測実験であった。また、樹冠まるごとの調査を研究目的に掲げたものでも、計測部位、時刻、測定葉などが限定され、これらの抽出測定結果を用いた断片的なプロフィール図の作成にとどまった（Chalmersら, 1975；Cohenら, 1987；小野, 1985；Porpiglia・Barden, 1980）。樹体まるごと収納する巨大同化箱法を用いても、実験目的や実験材料などの点で大きな制約があるだろう。

上述の背景には、樹冠内光環境の全時刻・全葉の計測が非常に困難であることに加え（山本, 2014；山本, 2015；山本, 2016；山本, 2017）、樹冠内光合成の全時刻・全葉の計測が一層困難であることが存在する。このような困難を打開すべく、本研究では2つの実験手法の併用、すなわち、モデル手法（3次元仮想グリッドを用いた葉層の空間配置と果樹園光環境解析システム（以下、OLEAS, 山本, 1999）による全葉・全時刻の光環境のシミュレーション手法）および重回帰式による全葉・全時刻の純光合成速度の推定方法を併用したものである。筆者はこれまで樹冠内葉層分布の3次元構造と果樹園光環境の関係（山本, 2016）、樹冠形の部分的変形と果樹園光環境の関係（山本, 2017）などを明らかにしてきた。本報では、これらの研究成果を踏まえ、日平均葉面PPFDと日平均純光合成速度の関係を多種多様な樹冠形を用いて明らかにしようとした。このほか、上記日平均値（集計値）の元になっている葉面PPFDデータと個葉の純光合成速度データの関係を詳細に解析しようとしたものである。

本報における実験の柱は、①樹冠形の違いが純光合成速度の日平均値に及ぼす影響、②樹冠形の部分的変形処理が純光合成速度の日平均値に及ぼす影響、③樹冠内大気条件（気温、飽差、CO₂濃度など）の僅かな乱れによる影響の吟味、および④個葉レベルにおける光環境と光合成の関係に関する解析である。

材料および方法

1. 樹冠形および部分的変形処理

本研究の実験対象には、樹冠形の違いと果樹園光環境

に関する研究（山本，2016）で扱った合計528種類の樹冠形（樹冠原形は26類型）をそのまま用いた。また，上記528種類の樹冠形に多種多様な部分的変形処理を組み合わせた果樹園光環境の比較研究（山本，2017）で扱った約5万種類の樹冠形を本研究に用いた。このようなことから，樹冠形や部分的変形処理についてはある程度説明しておく必要がある。ただし，紙幅の関係から，ここでは樹冠原形の類型および部分的変形処理の類型に限り，その名称，略号および極く簡単な説明を記した。これらの詳細については既報（山本，2016；山本，2017）を参照されたい。なお，以降の文中，3次元仮想グリッドを構成するブロックのうち葉が含まれるブロックを葉ブロックとよぶ。

樹冠原形の類型は以下の26種類であった。すなわち，棚状連続体（類型略号はA，以下，同様），単純な回転体状連続体（B），単純な非回転体状連続体（C），葉層断面形の輪状連続体（G），葉層断面形のらせん状連続体（E），単位葉層の各段回転開始角度が同じ輪状散在体（Q），単位葉層の各段回転開始角度をずらした輪状散在体（H），単位葉層の傾きが乱雑な輪状散在体（S），単位葉層の大きさが乱雑な輪状散在体（V），単位葉層の傾きと大きさが乱雑な輪状散在体（X），単位葉層の各周開始角度が同じらせん状散在体（F），単位葉層の各周開始角度をずらしたらせん状散在体（Z），単位葉層の傾きが乱雑ならせん状散在体（T），単位葉層の大きさが乱雑ならせん状散在体（W），単位葉層の傾きと大きさが乱雑ならせん状散在体（Y），樹冠中心部からの放射状散在体（P），樹冠底部からの放射状散在体（N），大型単位葉層の少数分離散在体（O），上下組み合わせによる樹冠原形（I），南北組み合わせによる樹冠原形（J），細形樹冠モデル4個からなる樹冠原形（R），扁平樹冠モデル2個からなる樹冠原形（U），CACOAS（山本ら，2004）起源の樹冠原形（L），等間隔散在体（D），無作為的散在体（K）およびその他の特殊な樹冠原形（M）であった（第1表）。各類型に属する個々の樹冠形の表現は，樹冠原形の類型略号（大文字アルファベット）+ 樹冠形番号（2桁の数字）+ 葉ブロック数調節処理記号（z, wあるいはtのいずれか1個）を用いた。なお，樹冠原形の類型間比較の際，樹冠形番号を省略したことを断わっておく。

部分的変形処理の類型は以下の14種類であり，以下列举すると，指定領域内葉ブロック数の減少（類型略号はh，以下同様），中心部葉ブロックの削除（k），底部

葉ブロックの削除（p），底部あるいは中心部から放射状に形成される領域内葉ブロックの削除（e），北側一部，下側一部あるいはこの両者の領域内葉ブロックの削除（r），南側，北側あるいはこの両者を斜めに切り取る領域内葉ブロックの削除（u），グリッド網目に沿ったスライス状領域あるいは格子状領域における葉ブロック

Table 1. The classifications of canopy shapes as prototype.

Codes	Contents
A	Trellis
B	Body of revolution
C	Body of non-revolution
G	Annular continuum of a cross section of foliage
E	Helix continuum of a cross section of foliage
Q	Annular scatter of an unit foliage (starting angle was same in all stairs)
H	Annular scatter of an unit foliage (starting angle was shifted in each stair)
S	Annular scatter of unit analogous foliages with disordered inclination angle
V	Annular scatter of unit analogous foliages with different size
X	Annular scatter of unit analogous foliages with disordered inclination angle and different size
F	Helix scatter of an unit foliage (starting angle was same in all circuit)
Z	Helix scatter of an unit foliage (starting angle was shifted in each circuit)
T	Helix scatter of unit analogous foliages with disordered inclination angle
W	Helix scatter of unit analogous foliages with different size
Y	Helix scatter of unit analogous foliages with disordered inclination angle and different size
P	Radial scatter of foliages from the canopy center
N	Radial scatter of foliages from the canopy bottom
O	Disconnected scatter of large foliages
I	Top canopy and bottom one were different
J	Southern canopy and northern one were different
R	Canopy composed of four slender canopies
U	Canopy composed of two flat canopies
L	Canopy which CACOAS constructed
D	Canopy in which each foliage scatters with same distance
K	Canopy in which each foliage is randomly distributed
M	Special canopy which did not belong to A-L

Table 2. The classification of partial deformations of canopy shapes. The eliminated leaf blocks were finally relocated to another empty blocks within original canopy as prototype using random number in order to keep the total leaf block number.

Codes	Contents
h	Contraction of number of leaf blocks in a set area in the grid
k	Elimination of leaf blocks in a central area in the grid
p	Elimination of leaf blocks in a bottom area in the grid
e	Elimination of leaf blocks in a radiate area in the grid
r	Elimination of leaf blocks in a northern area, a southern area or the both in the grid
u	Elimination of leaf blocks in an oblique downward area in the northern side, an oblique upper area in the southern side or the both
q	Elimination of leaf blocks in several stairs, several rows or the both in the grid
s	Elimination of leaf blocks in the lengthwise area cut off using several cross section in the grid
j	Elimination of leaf blocks within simple formed solids with regularly-interval distributing in the grid
i	Relocation of leaf blocks to delete large agglomerates after diagnosis of the foliage distribution
b	Relocation of leaf blocks to rise proportion of surface leaf blocks after diagnosis of the foliage distribution
m	Relocation of leaf blocks to decrease proportion of light leakage to ground after diagnosis of the foliage distribution
g	Relocation of leaf blocks to avoid simultaneous being of under-population of leaf blocks and the overcrowding after diagnosis of the foliage distribution
x	Rotation of whole canopy

の削除 (q), 様々な断面形を用いて垂直状に切り取ってできる領域内葉ブロックの削除 (s), 等間隔に散在した単純形立体内の葉ブロックの削除 (j), 大きな葉ブロック塊の除去 (i), 樹冠表層部における葉ブロック数割合の増大処理 (b), 地面漏れ投射光割合の減少処理 (m), 葉ブロックの過疎過密状態の部分的解消処理 (g) および様々な回転角度を用いた樹冠形まるごとの回転処理 (x) であった (第2表). 変形処理を施した樹冠形の表現は上述の樹冠形略号 (4個の記号) に続き, 変形処理の類型略号 (1個の小文字アルファベット) と個々の変形処理方法の番号 (2桁の数字) を追加したもの (合計7個の記号) であった.

2. 果樹園光環境および果樹園光合成のシミュレーション実験方法

光環境関連データについては, 既報 (山本, 2016; 山本, 2017) で得られたものをそのまま本実験用データに用いた. そのゆえに, 果樹園光合成の比較実験における設定条件には, 果樹園光環境の比較実験のときの設定条件 (山本, 2016; 山本, 2017) と全く同じものを用いたが, 読者への便宜をはかって, ここで簡単に記しておきたい. つまり, 等しい大きさの割り当て空間 (樹高制限約3.5m, 樹冠底部制限高約0.6m, 東西樹幅制限4mおよび南北樹幅制限4m), 等しい葉量, 樹列方向は南北方向, 樹間距離4mおよび樹列間距離6mの栽植距離, 同一時期同一天候 (鶴岡市の7月下旬の典型的な晴天日と曇天日の投射光データ, 詳細は3. を参照) などの条件をそのまま用いた. 用いた3次元仮想グリッドは4m×4m×4mの立方体, 1辺を21分割したもので, 樹高制限は18ブロック高 (3.428m), 樹冠底部制限高は3ブロック高 (≒0.571m) であった. それから, 園地LAI (LAIo = 1.186), 7月下旬のリング‘ふじ’の葉ブロック内葉密度の平均値および同品種の個葉面積の3者から算出し, 割り当て空間内に656個の葉ブロックを配置した (山本, 2016). OLEASに用いたパラメータについては3. を参照されたい. 比較時期を7月下旬に設定したのは, リング‘ふじ’のこの時期, 葉量がほぼプラターに達し, 光環境が最も厳しくなることに加え, 果実肥大最盛期に当たると考えたためである (山本, 2014).

果樹園光環境の指標については既報 (山本, 2016; 山本, 2017) に記したが, 本報でも数多く用いたことから, ここで簡単に説明しておきたい. 主要な指標は樹冠

内全葉の葉面PPFDの日平均値であり, 晴天日にはCDMPFDFの略号, 曇天日にはODMPFDFの略号を用いた. 単位は $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ であった. そして, 樹冠内光環境の均一性, いわゆる‘明るさのむらの程度’を比較するために, 葉面PPFDの毎時分布における変動係数の13時刻 (6時~18時の各時刻) の平均値 (平均変動係数, 略号はDMPFDFCV) を用いた. この場合, 晴天日にはCDMPFDFCV, 曇天日にはODMPFDFCVの略号を用いた. 単位は%で, 数値が小さいほど光環境の均一性が高いことを示した (山本, 2016). なお, 既報 (山本, 2016) では‘明るさのむらの程度’の指標としてCDMCVとODMCVの略号を用いたが, 本報では混同を避けるため, これらを上記略号に変更したことを断わっておく.

果樹園光合成のシミュレーション実験方法については, 既報 (山本, 2014) で一部紹介した. ただし, 本報では果樹園光合成の指標や供試品種などの点で新しい内容を含んだため, ここで補足説明しておきたい. つまり, OLEASによるシミュレーション計算過程で個々の葉の葉面PPFDが算出されたことから, このときの葉面PPFD, 時期, 時刻, 気温, 飽差などを説明変数に用いて個葉の純光合成速度 (以下, Pn) を重回帰推定したものである. なお, 重回帰分析結果および推定式の詳細については3. を参照されたい. 得られた個葉Pnについて全葉・全時刻について集計し, 純光合成速度の日平均値 (DMPN, 単位は $\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) を算出した. ちなみに, 晴天日にはCDMPNの略号, 曇天日にはODMPNの略号を用いた. さらに, 樹冠内のPnの均一性, いわゆる‘Pnのむらの程度’を比較するために, Pnの毎時分布における変動係数の13時刻 (6時~18時の各時刻) の平均値 (平均変動係数, 略号はDMPNVCV) を用いた. なお, 晴天日にはCDMPNVCVの略号, 曇天日にはODMPNVCVの略号を用いた. 単位は%で, 数値が小さいほどPnの均一性が高いことを示した.

本報では日平均純光合成速度 (DMPN) の単位として $\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ を用いた. この単位を用いた理由は, 果樹研究者で最も多く使用されてきたからであり, これ以外の理由はない. 1樹当たり1日当たりの純光合成量 ($\text{gCO}_2 \cdot \text{tree}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$) あるいは園地10a当たり1日当たりの純光合成量 ($\text{kgCO}_2 \cdot (10\text{a})^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$) に換算するには (1) 式あるいは (2) 式を用いることができた. 1樹当たり1日当たりの純光合成量 = $\text{DMPN} / 1000 \times$

個葉面積 (cm²) × 総葉数 (枚) / 100 × 13 (1)

10a 当たり 1 日当たりの純光合成量 = (1) 式の値 × 1000 / (4 × 6) / 1000 (2)

ここで、(1) 式における個葉面積と総葉数は用いた品種に特有な数値であった。ちなみに、1 日当たりとは午前 6 時から午後 6 時までの 13 時刻分としたものである。

3. OLEAS によるシミュレーション実験に用いたパラメータ、純光合成速度の推定に用いた重回帰式および気象データ

OLEAS 用パラメータ、すなわち、葉面傾斜角度のベータ分布のパラメータ (λ と ν)、葉面積に対する枝の断面積の比率 (AR)、枝の直射光減衰係数推定用パラメータ (RS (1) ~ RS (6))、葉の 2 次散乱光減衰係数推定用パラメータ (D1 ~ D6) および個葉面積については、既報 (山本ら, 1990; 山本・畠, 1991; 山本・奥山, 2004; 山本ら, 2009) に記載されたものから、供試品種における推定時期 (7 月 22 日) に最も近い時期の数値を引用したものである (第 3 表)。また、OLEAS に用いる太陽赤緯として 7 月 22 日の数値 (20.38 度) を用いた。

OLEAS に用いた晴天および曇天の投射光データ、すなわち、天空からの全投射光水平面 PPFD 値 (total light) および太陽光線を遮って測定した投射光水平面 PPFD 値 (sky light) については、鶴岡市 (緯度は 38.75 度) において 7 月下旬の典型的な晴天日と曇天日に計測されたデータをもとに、午前と午後が対称的になるように修正したものであった (第 4 表、山本, 2014)。

筆者らはこれまで、様々な研究目的のもと、複数の落葉果樹における純光合成速度の重回帰分析実験を行ってきた (山本ら, 1991; 山本ら, 1993; 山本ら, 1995; 山本・宮本, 2001; 山本・吉成, 2001; Yamamoto ら, 2005)。上記実験において、携帯用光合成蒸散測定装置 (LI6200, 盟和商事) を用いて、湿潤土壌条件下、微風条件下および様々な天候のもとで、時期 (満開後日数)、時刻 (正午との時間差) および樹冠内部位を変えながら、着生葉の純光合成速度を多数測定した。また、上記の測定ごと、葉面 PPFD、葉温、着生葉周辺の気温、相対湿度、風速などの気象要素および土壌水分張力を計測した。しかも、実験によっては葉形質 (相対的葉緑素濃度 SPAD や葉厚)、気孔抵抗、葉の水ポテンシャルなどの生体情報も入手した。そのうえで、これらを説明変数に用いて純光合成速度の重回帰分析 (SAS, Version 6 の STEPWISE 法)

を行ったものである。作成された重回帰式の数はいくつも及んだが (山本ら, 1991; 山本ら, 1993; 山本ら, 1995; 山本・宮本, 2001; 山本・吉成, 2001; Yamamoto ら, 2005)、本報における実験の性格上、葉形質 (SPAD や葉厚)、気孔抵抗、葉の水ポテンシャルなどの生体情報を説明変数に用いることはできない。そこで、‘ふじ’ と ‘平核無’ では説明変数として、推定時期と時刻、葉面 PPFD (OLEAS によるシミュレーション結果)、推定時刻ごと

Table 3. The parameters for OLEAS of the three cultivars, namely, the parameters of the Beta distribution function for leaf inclination angle (λ and ν), the ratio of total area of longitudinal section of stems to total leaf area (AR), the parameters to estimate extinction coefficient of stems (RS (1)~RS (6)), the parameters to estimate extinction coefficient of derived diffused light within disorder distributed leaves (D1~D6) and the mean leaf area. The latitude of the measuring point and the declination of the estimation time was 38.75 degree and 20.38 degree, respectively.

Items	Cultivars	Fuji	Hiratanenashi	Napoleon
λ		2.98	2.84	2.85
ν		4.01	3.89	3.33
AR		0.0198	0.0262	0.0365
RS(1)		0.127	0.316	0.164
RS(2)		0.26	0.257	0.247
RS(3)		0.201	0.15	0.097
RS(4)		0.195	0.114	0.277
RS(5)		0.097	0.081	0.048
RS(6)		0.12	0.082	0.167
D1		-0.362	-0.0456	0.0738
D2		0.296	0.606	-0.451
D3		-1.11	2.66	-0.134
D4		2.17	4.11	3.24
D5		0	0	0
D6		0	0	0
Mean leaf area (cm ²)		28.45	95.95	56.93

Table 4. The meteorological data, namely, photosynthetic photon flux density at horizontal plane on a clear day and on an overcast day, air temperature (Temp), relative humidity (RH) and vapor pressure deficit (VPD) at the 13 times in the daytime in the end of July.

Times in the daytime	Clear day					Overcast day				
	Total light	Sky light	Temp	RH	VPD	Sky light	Temp	RH	VPD	
Units	$\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	°C	%	10 ³ Pa	$\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	°C	%	10 ³ Pa	
6	166	125	25.0	81	234.0	80	23.6	95	173.0	
7	399	257	26.7	72	326.4	274	24.0	92	271.5	
8	701	346	28.0	70	574.2	270	25.7	82	439.3	
9	1012	417	29.3	58	709.2	365	26.0	78	564.3	
10	1405	463	30.8	54	824.1	445	27.4	70	725.8	
11	1802	468	31.8	59	827.4	650	29.0	61	754.8	
12	1941	447	32.3	58	855.7	725	29.4	57	842.4	
13	1802	468	31.6	54	891.0	650	29.1	56	940.5	
14	1405	463	31.6	49	912.0	445	29.3	56	932.8	
15	1012	417	31.1	54	904.5	365	29.0	57	880.0	
16	701	346	30.4	53	885.8	270	28.4	61	846.3	
17	399	257	29.8	54	822.9	274	27.4	62	759.5	
18	166	125	29.6	57	841.2	80	26.1	62	689.7	

の気温、飽差、風速および土壌水分張力を用いた（山本ら、1993；山本ら、1995）．‘ナポレオン’の場合、このときの研究の性格上、上記の説明変数のほかに葉温を用いた（Yamamotoら、2005）．だが、本研究の性格上、葉温データについては独立して与えられない．そこで、‘ナポレオン’については気温と葉温による葉面PPFDの重回帰分析結果（Yamamotoら、2005）を利用して、葉温

を逆推定したうえで、これを説明変数に加えたものである．飽差は各時刻における気温と相対湿度から算出した．風速は微風条件（風速 1ms^{-1} ）、土壌水分張力は湿潤条件（ 0.01MPa ）と見なし、この両者には時刻変化を与えなかった．

これら重回帰分析における各説明変数の略号と単位を第5表、重回帰分析結果および重回帰式を第6表に示した．また、飽差については、表中の英文略号としてVPDを用いた．なお、第5表では、説明変数の単位を全ての重回帰式に共通なものとして表示したことから、一部の偏回帰係数の小数点の位置が引用文献（山本ら、1993；山本ら、1995；Yamamotoら、2005）に記載したものからずれていることを断わっておきたい．

Table 5. The explanatory variables and their units (upper) and the abbreviations of the statistic data and their units (lower).

Contents	Codes	Units
Net photosynthetic rate (leaf Pn)	PN	$\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$
Leaf PPFD	PPFD	$\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
Air temperature	AT	$^{\circ}\text{C}$
Leaf temperature	LT	$^{\circ}\text{C}$
Number of days from full bloom	NDL	d
Time difference from noon	TDN	h
Vapor pressure deficit	VPD	10^4Pa
Soil water potential	Ψ_s	MPa
Wind velocity	WV	ms^{-1}
Daily mean of leaf PPFD on a clear day	CDMPPFD	$\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
Daily mean of leaf PPFD on an overcast day	ODMPPFD	$\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
Daily mean of coefficient of variation of CDMPPFD	CDMPPFDCV	%
Daily mean of coefficient of variation of ODMPPFD	ODMPPFDCV	%
Daily mean of leaf Pn on a clear day	CDMPN	$\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$
Daily mean of leaf Pn on an overcast day	ODMPN	$\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$
Daily mean of coefficient of variation of CDMPN	CDMPNCV	%
Daily mean of coefficient of variation of ODMPN	ODMPNCV	%

4. 樹冠内大気条件（気温、飽差、風速および CO_2 濃度）

のわずかな乱れが光合成に及ぼす影響に関する実験

上述のように、本実験においては各時刻の大気条件（気温、飽差、風速および CO_2 濃度）を樹冠内部位に関係無く一律に設定した．だけど、同一時刻でも、気温、飽差、風速、 CO_2 濃度などは樹冠内部位によって多少異なる傾向が見られている（Proctor, 1978；鈴木ら、1973；大東ら、1981）．そこで、この乱れ要因が光合成の日集計値に及ぼす影響を吟味するため以下の実験を行った．すなわち、‘ふじ’に限り、樹冠各部の大気条件（気温、飽差、風速および CO_2 濃度）の設定値に対する一定範囲

Table 6. Coefficients of variables (R^2), residue (Re) and F value (F) from the results of the multiple regression analysis and their formulas to estimate the net photosynthetic rate (Pn) for the three cultivars (1, 2 and 3) and to estimate leaf PPFD in 'Napoleon' (4).

No. of formulas	$R^2(\%)$	Re	F	Significance	Formulas	Cultivars
1	66.86	4.026	54.92	$P < 0.01$	$\text{PN} = 0.6129\text{NDL} - 0.005976\text{NDL}^2 + 0.0000167\text{NDL}^3 + 0.2508\text{Ta}$ $- 0.8602 (\text{PPFD}/1000)^3 + 17.43 (\text{PPFD}/1000)^{0.5} + 0.0000003187\Psi_s^3$ $- 0.01151\text{TDN} - 73.57 (\text{VPD}/10000) - 14.2365$	Fuji
2	76.00	3.590	110.50	$P < 0.05$	$\text{PN} = 0.096\text{NDL} - 0.00027\text{NDL}^2 - 3.644 (\text{PPFD}/1000)^2 + 24.1 (\text{PPFD}/1000)^{0.5}$ $- 0.00043\Psi_s - 0.0000088\Psi_s^2 - 0.497\text{WV} - 0.0000522\text{TDN}^2$ $- 58.4 (\text{VPD}/10000) - 3.829$	Hiratanenashi
3	73.79	3.906	168.10	$P < 0.001$	$\text{PN} = 20.74 (\text{PPFD}/1000) - 17.75 (\text{PPFD}/1000)^2 + 2.224 (\text{PPFD}/1000)^3$ $+ 0.001035\text{AT}^3 - 938.7/\text{LT} + 9.019 (\text{NDL}/10) - 0.9713 (\text{NDL}/10)^2$ $+ 0.02881(\text{NDL}/10)^3 + 11.08/(\text{NDL}/10) + 0.5792 (\text{PPFD}/1000)\text{AT}$ $- 0.5373 (\text{PPFD}/1000)\text{TDN} - 0.08747\text{LT} \cdot \text{AT} + 0.02209\text{LT} (\text{NDL}/10)$ $+ 54.08$	Napoleon
4	85.48	194.9	2049.00	$p < 0.00001$	$\text{PPFD} = -67.01\text{AT}^3 - 0.0270\text{AT}^2 + 2.435\text{LT}^2 + 1060$	Napoleon

内 ($\pm 5\%$ 以内, $\pm 10\%$ 以内あるいは $\pm 15\%$ 以内)の乱れを無作為的に生じる処理(以下, ランダム変動)を施してシミュレーション実験を行った。そしてランダム変動を与えなかった場合と比較したものである。

ところで, 上記乱れの一定範囲 ($\pm 5\%$ 以内, $\pm 10\%$ 以内あるいは $\pm 15\%$ 以内)に関しては明確な根拠が無い。なぜならば, 1グリッド内数千カ所に及ぶブロック内大気条件の瞬時分布調査は不可能であり, よって, これらの変動範囲を事前に把握できなかったためであった。ただし, 筆者らのこれまでの野外調査(山本ら, 1993; 山本ら, 1995; Yamamotoら, 2005)を通じて, 過繁茂でない栽培果樹においては, 微風条件下でほぼ同一時刻では, 樹冠内大気条件(気温, 飽差, 風速および CO_2 濃度)が極めて均一であったことを経験している。たとえば, 平均気温が 25°C のとき 1°C を超える較差は減多に見られなかった。この程度の較差から見て, $\pm 5\%$ 以内の設定は妥当と考えたものである。一方, $\pm 10\%$ 以内あるいは $\pm 15\%$ 以内の設定は上記より大きい乱れを想定したものであった。

次に, 設定値の $\pm 5\%$ 以内のランダム変動について具体的に説明しよう。ちなみに, ランダム変動は葉の有無に関係なく, グリッド内のブロック位置に関する決まった順番に沿って, ブロックの大気ごと与えたものである。この順番における最初のブロックにおいて, 乱数を2度発生させた。1個目の乱数値により正負の符号を決め, 2個目の乱数値と合わせて, 気温設定値に対して $\pm 5\%$ 以内のランダム変動を与えた。これに続く4個の乱数値を発生させ, 上記同様な手法で, 飽差と風速の設定値に対してそれぞれ $\pm 5\%$ 以内のランダム変動を与えた。これらのランダム変動で生じた説明変数値を用いて, 最初の葉ブロックにおける最初の1枚の葉の Pn を重回帰推定した。これを仮の Pn 値とする。ところで, CO_2 濃度は重回帰式の説明変数に含まれていない。通常レベルにある CO_2 濃度の狭い範囲では, Pn 値は CO_2 濃度に正比例すると見なされる(黒岩, 1990; 石井・長井, 1979)。それゆえ, 7個目と8個目の乱数値を用いて算出された $\pm 5\%$ 以内の係数(小数)を上記の仮 Pn 値に乘じ, 最終的な Pn 推定値としたものである。これらの計算処理を上述の葉ブロック内の残り全ての葉について繰り返した。次のブロックに移り, 葉が含まれなかった場合には8個の乱数値を発生させるだけにし, 葉が含まれた場合には, 上記同様な計算処理を繰り返した。 $\pm 10\%$

$\pm 15\%$ 以内のランダム変動の場合にも上記同様な処理を行った。グリッド内のブロック位置の順番に沿って発生させた乱数については, 実験対象であった樹冠形の計算処理が全て終わり, 次の樹冠形に移る際, これまでの乱数の続きとせず, 同じ乱数系列の乱数を最初から発生させた。つまり, 葉の有無に関係なくブロックごと8個の乱数を発生させたので, 別の樹冠形においても乱数の順序そのものは同じにできた。

5. 光環境関連データと光合成関連データの関係に関する詳細解析方法

日平均葉面PPFD (DMPPFD) あるいは日平均純光合成速度 (DMPN) の1個のデータは, 例えば‘ふじ’では合計127,920枚の個葉データの単純平均値であった。よって, このような4次元的变化量の平均値だけでは, DMPPFDとDMPNの間における数値的關係を詳細に説明することは困難である。そこで, 2. に用いたプログラムの他に, 上記データを詳細に解析する機能を付与したプログラム(以下, 詳細解析プログラム)を作成した。詳細解析プログラムは各時刻の全ての葉面PPFDデータおよび個葉 Pn データを逐一記憶保存できた。したがって, この保存データから葉面PPFDや個葉 Pn の日頻度分布, 時刻別頻度分布, 時刻別平均値および葉面PPFDと個葉 Pn の直接的關係を調査したものである。

結 果

1. 樹冠形の違いが純光合成速度の日平均値に及ぼす影響

1) 528樹冠形における光環境関連データの日平均値と光合成関連データの日平均値の關係

‘ふじ’528樹冠形におけるCDMPPFDとCDMPN, ODMPPFDとODMPN, CDMPPFDCVとCDMPNCVおよびODMPPFDCVとODMPNCVの關係図(散布図)を第1図に示した。なお, 上記データの略名が多岐にわたり混乱し易いので, これらの説明については第5表に一括表示したので参照されたい。また, 後に出てくる時刻別平均値の略号については, 第5表における各略名の中のD (daily)をH (hourly)に置き換えて参照されたい。

ODMPPFDCVとODMPNCVの關係を除く3種類の散布図において, 横軸データと縦軸データの間に密接な關係が認められた。これらの散布図から, 光環境関連デー

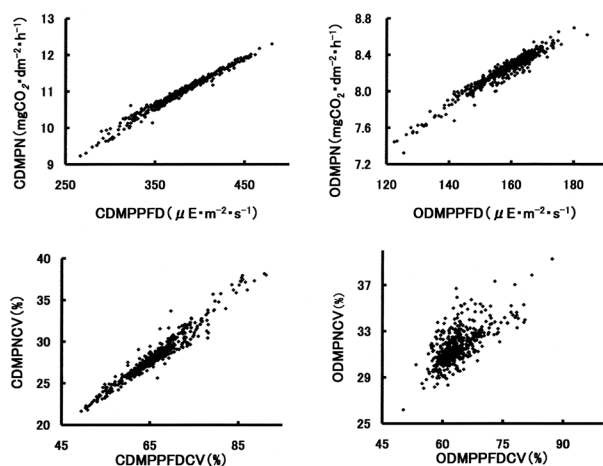


Fig. 1. Relations between CDMPPFD and CDMPN, that between ODMPPFD and ODMPN, that between CDMPPFDCV and CDMPPN and that between ODMPPFDCV and ODMPPN in the 528 canopy shapes of 'Fuji' trees. The abbreviations refer to Table 5.

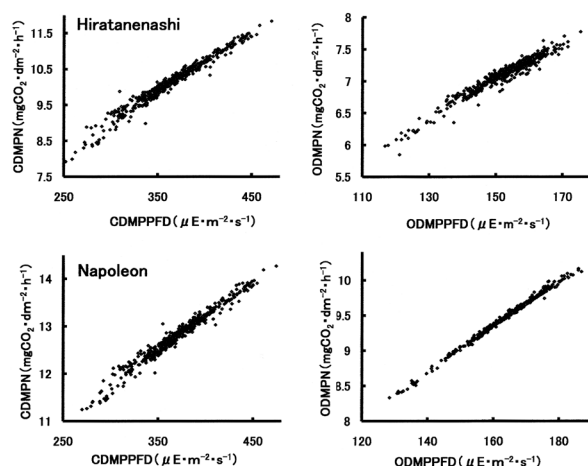


Fig. 2. Relations between CDMPPFD and CDMPN (left) and that between ODMPPFD and ODMPN (right) of the 528 canopy shapes in a Japanese persimmon (Hiratanenashi, upper) and a cherry (Napoleon, lower). The abbreviations refer to Table 5.

Table 7. Several statistic data of CDMPPFD, ODMPPFD, CDMPN and ODMPN in the 528 canopy shapes of the three cultivars. MAX, MIN, STD, MEAN, PLD and CV indicates the maximum value, the minimum one, the standard deviation, the average, the percent of largest difference and the coefficient of variation, respectively. The other abbreviations refer to Table 5.

Cultivars	Items	CDMPPFD (unit)	ODMPPFD (unit)	CDMPN (unit)	ODMPN (unit)
Fuji	MAX	480.4	184.3	12.30	8.70
	MIN	266.7	122.5	9.23	7.33
	STD	34.8	8.9	0.48	0.19
	MEAN	379.5	157.9	10.99	8.23
	PLD(%) ²	56.3	39.1	27.9	16.7
	CV(%)	9.2	5.6	4.4	2.3
Hiratanenashi	MAX	470.9	182.7	11.84	7.77
	MIN	252.2	116.8	7.93	5.85
	STD	36.6	9.3	0.63	0.28
	MEAN	364.9	152.4	10.15	7.11
	PLD(%)	59.9	43.2	38.5	27.1
	CV(%)	10.0	6.1	6.2	3.9
Napoleon	MAX	474.3	195.7	14.27	10.37
	MIN	270.1	128.4	11.25	8.33
	STD	34.3	9.8	0.50	0.31
	MEAN	371.7	164.4	12.83	9.49
	PLD(%)	54.9	40.9	23.6	21.4
	CV(%)	9.2	6.0	3.9	3.3

²(MAX-MIN)/MEAN×100

タの日平均値が大きいほど光合成関連データの日平均値も大きくなる傾向が認められた（第1図）。ただし、両者には厳密な単線状関係とは異なり、僅かな分散を伴った帯状の関係が認められた（第1図）。このことは葉面PPFDの平均値（DMPPFD）が同じでもPnの平均値（DMPN）が多少ばらついたことを意味する。上記データの統計値を比較したところ（第7表）、「ふじ」528樹冠形におけるCDMPNの変動範囲は9.23~12.30mgCO₂・dm⁻²・h⁻¹であり、ODMPNの変動範囲は7.33~8.70mgCO₂・dm⁻²・h⁻¹であった（第7表）。2式を用いてこれらの数値を10a

の園地面積当たり1日当たりの純光合成量に換算したところ、晴天日では13.9kg~18.6kgの変動範囲となり、曇天日では11.1kg~13.2kgの変動範囲になった。また、528樹冠形における光合成速度関連データの変動係数（CV）あるいは最大差の割合（=（最大値-最小値）/平均値×100%。以下、PLDと略す）は光環境関連データのCVやPLDの半分近くまでに減少した（第7表）。要するに、CDMPPFDやODMPPFDは樹冠形が違うことにより変動しやすかったのに比べ、CDMPNやODMPNは変動しにくかった。この原因および上述の帯状分布の原因については3.で解析した。

上記同様な関係がカキ「平核無」あるいはオウトウ「ナポレオン」にも見られた（第2図）。この2品種の統計値を比較したところ（第7表）、「平核無」のCDMPNとDMPNの変動範囲は、それぞれ、7.93~11.84mgCO₂・dm⁻²・h⁻¹と5.85~7.77mgCO₂・dm⁻²・h⁻¹であった（第7表）。また、「ナポレオン」のCDMPNとODMPNの変動範囲は、それぞれ、11.25~14.25mgCO₂・dm⁻²・h⁻¹と8.33~10.37mgCO₂・dm⁻²・h⁻¹であった（第7表）。また、「ふじ」と同様、これら2品種の光合成速度関連データのCVあるいはPLDは光環境関連データのCVあるいはPLDの約半分近くまでそれぞれ減少した（第7表）。

2) 「ふじ」の光合成関連データに関する樹冠原形の類型間序列

「ふじ」528樹冠形の光合成関連データ（CDMPN, ODMPN, CDMPPNおよびODMPN）について、

樹冠原形の類型ごとグループ分けし、グループ平均値の多重比較を行った。なお、平均値の多重比較表（第8表）における分離記号（小文字アルファベット）については、CDMPNとODMPNについては降順、CDMPNCVとODMPNCVについては昇順に示した。そして、第8表全体の行の配列はCDMPNの降順とした。CDMPNの類型平均値は、異なる樹冠原形の南北組み合わせ、棚状連続体、等間隔散在体などで大きく、CACOAS起源の樹冠形で最も小さかった。DMPNの類型平均値の大小関係はDMPPFDの類型平均値の大小関係（山本, 2016）にほぼ類似した。ちなみに、CDMPNは $Jw \approx Aw \geq Dz \approx Gz \approx Uz \geq Kz \approx Iz \approx Mz \approx Hz \approx Oz \approx Ez \approx Vz \approx Rz \approx Sz \approx Nz \approx It \approx Zz \approx Tz \approx Xz \approx Wz \approx Pz \approx Yz \approx Bz \approx Ct \approx Bt \approx Fz \approx Cz \approx Qz > Lz$ の大小関係にあったが（山本, 2016）、CDMPNは $Jw \geq Aw \approx Dz \approx Gz \approx Kz \geq Iz \approx Hz \approx Ez \approx It \approx Mz \approx Rz \approx Oz \approx Bt \approx Vz \approx Uz \approx Sz \approx Nz \approx Zz \approx Tz \approx$

$Wz \approx Cz \approx Xz \approx Yz \approx Ct \approx Fz \approx Pz \approx Qz \approx Bz > Lz$ の大小関係にあった（第8表）。なお、既報（山本, 2016）では各類型に含まれた個々の樹冠形の間の光環境比較結果も示したが、紙幅の関係から光合成に関するこの種の比較については省略した。

3) 樹冠内の大気条件(気温, 飽差, 風速およびCO₂濃度)にランダム変動を与えた場合のシミュレーション結果

‘ふじ’528樹冠形について、各時刻の大気条件を当初設定値のままで計算処理したときのDMPNを横軸に、樹冠各部の大気条件にランダム変動を与えて計算処理したときのDMPNを縦軸に取り、両者の関係を調査した（第3図）。その結果、晴天日と曇天日とも、設定値の±5%以内、±10%以内および±15%以内のランダム変動を与えたいずれのケースも極めて良好な直線関係が得られた（第3図）。ただし、厳密な1対1の関係とは言えず、直線回帰式の勾配は僅かに1より小さく、切片値は僅か

Table 8. The mean of CDMPN, the mean of ODMPN, the mean of CDMPNCV, and the mean of ODMPNCV in each prototype of canopy shape and the comparison of these means between the 29 prototypes. The maximum value (MAX) of CDMPN and ODMPN and the minimum value (MIN) of CDMPNCV and ODMPNCV were also shown. The abbreviations refer to Table 5.

Proto- types	Mean of CDMPN		MAX of CDMPN	Mean of ODMPN		MAX of ODMPN	Mean of CDMPNCV		MIN of CDMPNCV	Mean of ODMPNCV		MIN of ODMPNCV	n
Jw	11.86	a ^z	12.02	8.30	abcde	8.52	23.5	a	22.2	32.9	bcd	31.3	8
Aw	11.65	ab	12.30	8.26	bcdef	8.65	25.0	ab	21.8	33.5	d	26.2	29
Dz	11.43	abc	11.82	8.57	a	8.70	25.5	abc	24.8	30.4	ab	28.8	5
Gz	11.34	abc	11.81	8.40	ab	8.48	26.0	abc	24.0	31.8	bc	30.1	19
Kz	11.22	bc	11.41	8.40	ab	8.49	26.8	abc	25.8	30.8	ab	30.5	17
Iz	11.16	c	11.34	8.28	bcdef	8.32	27.3	bcd	26.7	31.7	bc	30.5	15
Hz	11.13	c	11.56	8.31	abcd	8.42	27.6	cd	25.8	31.7	b	30.3	24
Ez	11.10	c	11.58	8.33	abcd	8.41	27.1	bc	24.9	31.5	ab	29.5	20
It	11.09	c	12.18	8.24	bcdef	8.62	28.3	cde	21.7	32.0	bcd	30.9	10
Mz	11.08	c	12.01	8.09	ef	8.51	27.9	cde	23.0	33.2	cd	30.7	30
Rz	11.05	c	11.66	8.38	abc	8.54	27.1	bc	24.9	30.5	ab	28.1	17
Oz	11.05	c	11.71	8.19	def	8.41	28.5	cde	24.8	32.1	bcd	30.9	24
Bt	11.04	c	11.40	8.14	ef	8.49	28.8	cde	25.9	32.8	bcd	30.4	13
Vz	11.03	c	11.66	8.28	bcdef	8.41	27.9	cde	25.2	31.7	b	28.9	24
Uz	11.03	c	11.61	8.18	def	8.31	27.7	cde	25.4	31.3	ab	28.3	10
Sz	10.99	c	11.21	8.33	abcd	8.44	28.0	cde	26.7	30.7	ab	29.5	24
Nz	10.96	c	11.27	8.28	bcdef	8.42	27.8	cde	25.9	30.6	ab	30.3	8
Zz	10.88	c	11.38	8.27	bcdef	8.40	28.7	cde	26.3	31.0	ab	30.1	24
Tz	10.85	c	11.27	8.23	cdef	8.41	28.9	cde	27.0	31.1	ab	30.1	24
Wz	10.85	c	11.38	8.26	bcdef	8.44	28.6	cde	26.7	30.8	ab	29.1	24
Cz	10.85	c	11.36	8.11	ef	8.47	30.0	de	26.6	31.3	ab	28.5	13
Xz	10.83	c	11.33	8.15	ef	8.36	29.3	cde	26.6	31.9	bc	29.6	24
Yz	10.81	c	11.33	8.21	def	8.35	29.0	cde	26.9	31.1	ab	29.2	24
Ct	10.80	c	11.46	8.18	def	8.49	28.3	cde	25.9	31.7	bc	29.7	12
Fz	10.78	c	11.47	8.25	bcdef	8.37	28.6	cde	26.0	30.8	ab	28.2	24
Pz	10.76	c	11.33	8.12	ef	8.39	30.2	de	26.6	32.2	bcd	31.1	9
Qz	10.75	c	11.42	8.29	bcde	8.41	28.4	cde	26.3	30.3	a	28.4	24
Bz	10.70	c	11.38	8.06	f	8.32	30.5	e	25.1	32.2	bcd	30.1	14
Lz	9.85	d	10.27	7.69	g	8.02	35.9	f	31.2	33.8	d	30.9	15

^z Different letters indicates significance at 5% level by Tukey's multiple range test.

に0より大きかった（第3図）。そのうえ、ランダム変動が $\pm 5\%$ 以内、 $\pm 10\%$ 以内および $\pm 15\%$ 以内の順に、勾配は1に近く、切片値は0に近かった（第3図）。

2. 樹冠形の部分的変形処理が光合成関連データの日平均値に及ぼす影響

1) 変形処理効果の概要

1. に記した‘ふじ’528樹冠形のCDMPN, ODPN, CDMPCVおよびODMPNCVのデータ名に、部分的変形処理前の意味としての添字“b”を付け、それぞれ、CDMPNb, ODPNb, CDMPCVbおよびODMPNCVbと表現した。一方、部分的変形処理後のデータについては添字“a”を付け、それぞれ、CDMPNa, ODPNa, CDMPCVaおよびODMPNCVaとした。そのうえで、両データ間の関係を調査したものである。1例として、変形処理m（地面漏れする投射光割合の減少処理）に限り、変形処理前データに対する変形処理後データの関係図（散布図）を第4図に示した。ODMPNCVを除く3種類の散布図は、いずれも光環境に関する変形処理mの散布図

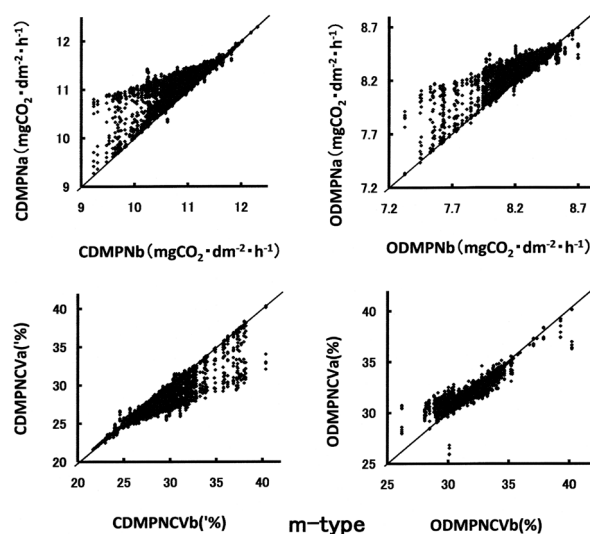


Fig. 4. Relationships between photosynthetic data before the m-type of partial deformation and that after. The slant lines indicate 1:1 relations. The suffix “b” and “a” shows the value before the partial deformation and that after, respectively. The abbreviations refer to Table 5.

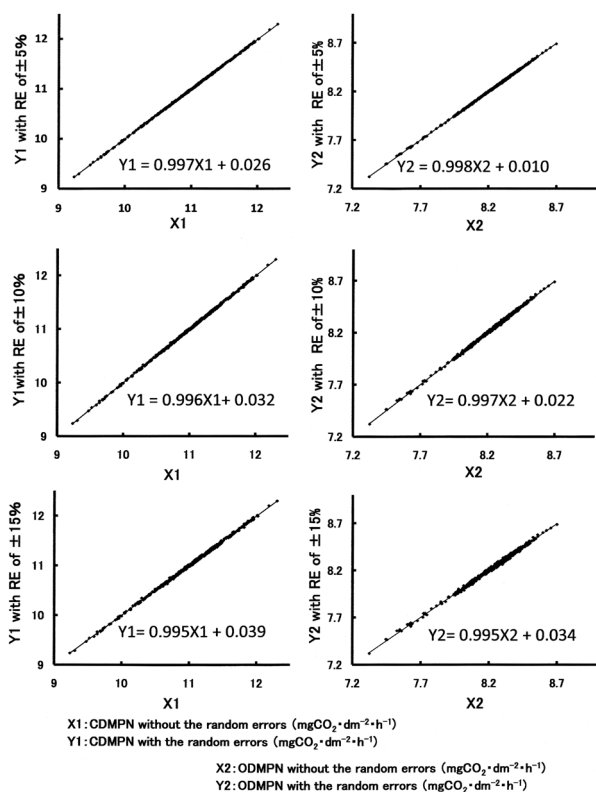


Fig. 3. Comparisons of CDMPNs (left) between the simulation without random errors (REs) in the atmosphere condition and that with the random errors and that of ODPNs (right). The abbreviations refer to Table 5.

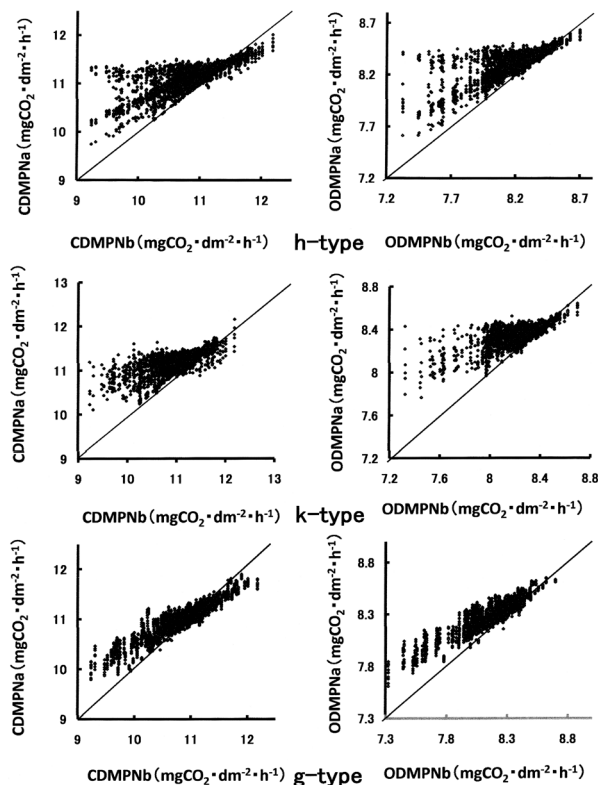


Fig. 5. Relationships between CDMPCVa and CDMPCVb (left) and ODPNa and ODPNb (right) of the partial deformations of h-type (upper), k-type (middle) and g-type (lower). The abbreviations refer to Fig. 4.

(山本, 2017) に似ていた (第4図). すなわち, 光環境に及ぼす変形処理の効果の特徴であった (山本, 2017), 頭打ち現象と挽回現象が光合成においても明瞭に見られ (第4図), CDMPNbが大きいたちではCDMPNaは1:1線 (斜線) 近辺あるいはこれ以下に分布し, CDMPNbが小さいところではCDMPNaは1:1線 (斜線) より上に分布した. この傾向はODMPNについても上記同様な傾向が認められた (第4図). 他の変形処理の効果については, 紙幅の関係からCDMPNとODMPNに絞る第5図 (変形処理h, kおよびg), 第6図 (変形処理b, rおよびu), 第7図 (変形処理x, eおよびi), 第8図 (変形処理j, pおよびq) および第9図 (変形処理s) にそれぞれ示した. 変形処理の種類によって強弱が認められたものの, いずれの散布図においても上述の頭打ち現象と挽回現象が認められた (第5, 6, 7, 8および9図).

2) 光合成改善効果に関する変形処理類型間の序列

‘ふじ’528樹冠形における光合成関連データの変形処理前に対する処理後の比率を比較するために, R1 (=

CDMPNa/CDMPNb), R2 (= ODMPNa/ODMPNb), R3 (= CDMPNcVa/CDMPNcVb) およびR4 (= ODMPNcVa/ODMPNcVb) を算出した. そのうえで, R1, R2, R3およびR4について, 変形処理類型ごとグループ分けし, グループ平均値の多重比較を行った (第9表). なお, 平均値の多重比較表 (第9表) における分離記号 (小文字アルファベット) については, R1とR2については降順, R3とR4については昇順で表示した. また, 第9表の行全体の配列はR1の降順とした. その結果, 上記比率の序列は, 既報における光環境改善効果に関する変形処理類型間の序列 (山本, 2017) にほぼ似ていた (第9表). 例えば, R1 (= CDMPNa/CDMPNb) の類型平均値は $h > k > m > g \geq b > r \approx u > e \geq x \approx i > j \approx p > q > s$ の大小関係にあり (第9表), 一方, CDMPPFDに関する同様な比率R1 (= CDMPPFDa/CDMPPFDb) の類型平均値は $h > k > m > g \geq b \approx r \approx u > x > e \approx i > j \approx p > q > s$ の大小関係にあった (山本, 2017). ゆえに, 両者はほぼ類似したと言えよう. ただし, 第9表のR1とR2の数値自体は前報の光環境の場合のR1とR2の数値 (山本, 2017) に比べ

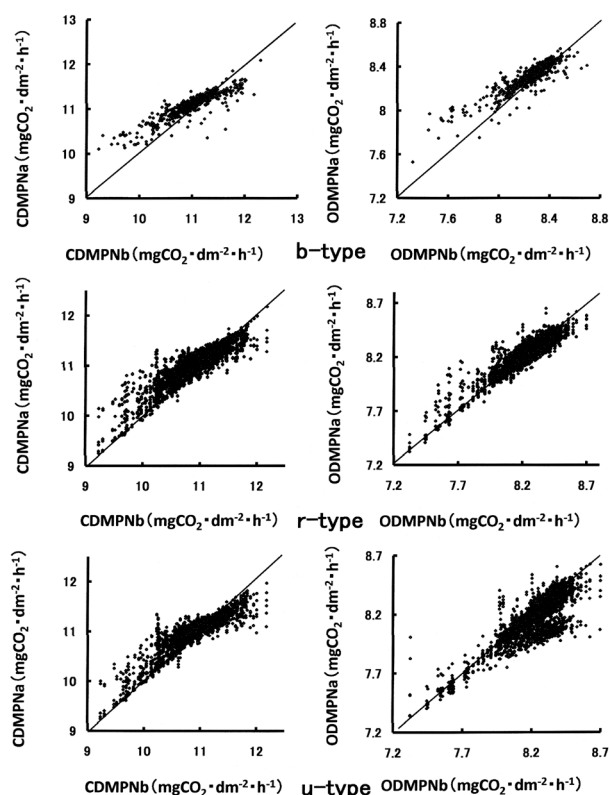


Fig. 6. Relationships between CDMPNb and CDMPNa (left) and relationships between ODMPNb and ODMPNa (right) of the partial deformations of b-type (upper), r-type (middle) and u-type (lower). The abbreviations refer to Fig. 4.

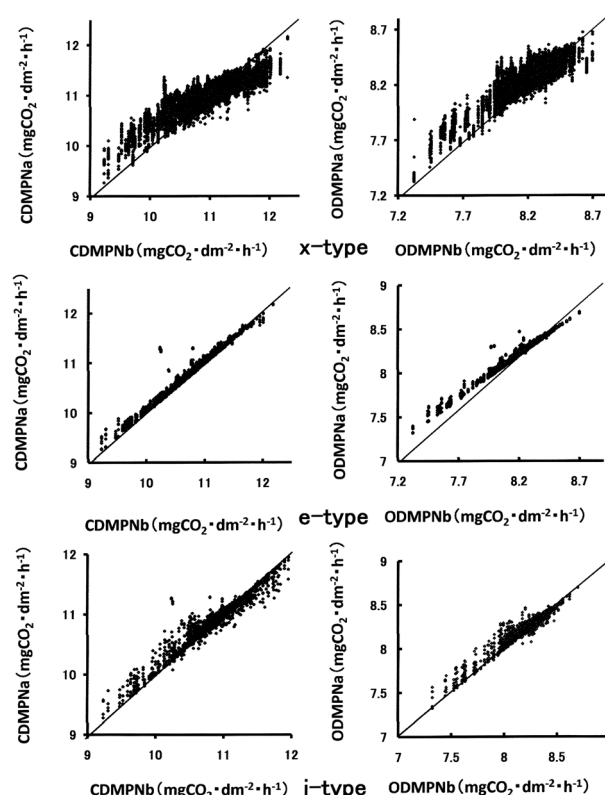


Fig. 7. Relationships between CDMPNb and CDMPNa (left) and relationships between ODMPNb and ODMPNa (right) of the partial deformations of x-type (upper), e-type (middle) and i-type (lower). The abbreviations refer to Fig. 4.

減少し、反対にR3とR4の数値自体は増大した（第9表）。この原因については考察に記した。なお、各変形処理類型内における個々の変形処理方法間の比較については紙幅の関係から省略したことを断っておきたい。

3. 光環境関連データと光合成関連データの関連性に関する詳細解析結果

結果の1. および2. に記したDMPNなどのデータは日平均値であったことから、これらの平均値計算に使用

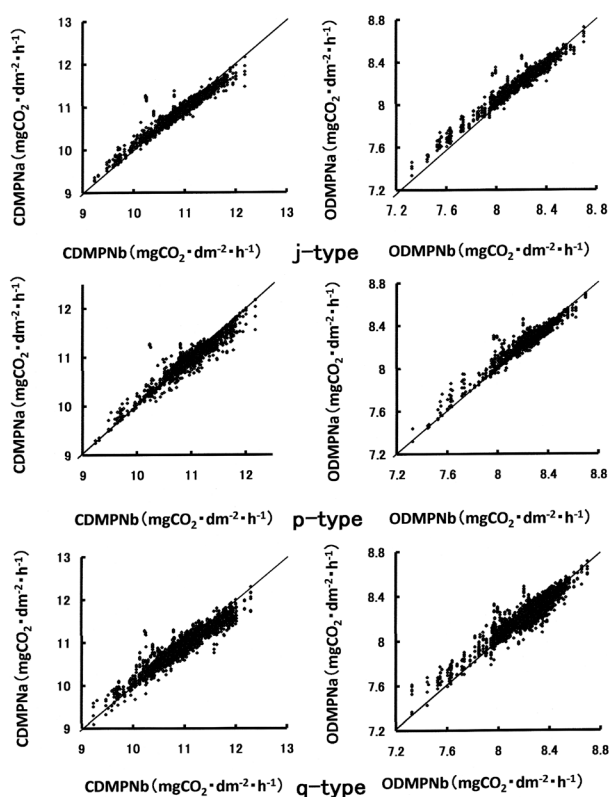


Fig. 8. Relationships between CDMPNb and CDMPNa (left) and relationships between ODMPNb and ODMPNa (right) of the partial deformations of j-type (upper), p-type (middle) and q-type (lower). The abbreviations refer to Fig. 4.

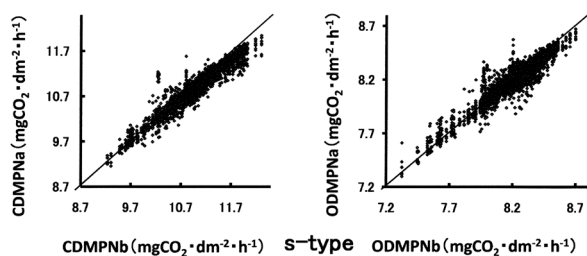


Fig. 9. Relationships between CDMPNb and CDMPNa (left) and relationships between ODMPNb and ODMPNa (right) of the partial deformations of s-type. The abbreviations refer to Fig. 4.

された光環境関連データや光合成関連データの中味あるいは両者の直接的関係については不明であった。そこで、材料および方法に記した詳細解析プログラムを用いて、リンゴ‘ふじ’の葉面PPFDと純光合成速度 (Pn) の日頻度分布、時刻別平均値および時刻別頻度分布を算出するとともに、葉面PPFDデータと個葉Pnデータの間の相互関係を解析したものである。ただし、紙幅の関係から、528樹冠形のうち、光環境不良の樹冠形L05z01、光環境中位の樹冠形V44z01および光環境良好の樹冠形J03w01の3個を事例的に選んで解析したものである。ここで、L05z01、V44z01およびJ03w01は、それぞれ、CACOAS起源の開心形の樹冠原形の一つ、回転角度を72度として単位葉層を配置するたびにその大きさを乱雑に変化させた輪状散在体の一つおよび水平棚と双曲線状棚の南北組み合わせであった。さらに、上記3樹冠形になんらかの変形処理を施したものを事例的に選んで解析した。この場合、光環境不良なL05z01に対して光環境の挽回効果の大きかった変形処理h01を施したもの (L05z01h01)、光環境中位のV44z01に対して挽回効果が中位の変形処理u03を施したもの (V44z01u03) および光環境良好なJ03w01に対して光環境の挽回効果の小さかった変形処理q02を施したもの (J03w01q02) の3樹冠形について解析したものである。ここで、変形処理のh01、u03およびq02は、それぞれ、楕円球下半分

Table 9. The R1 (=CDMPNa/CDMPNb), R2 (=ODMPNa/ODMPNb), R3 (=CDMPNCVa/CDMPNCVb) and R4 (=ODMPNCVa/ODMPNb) in each type of partial deformation and the comparison these ratios between the 14 types of partial deformations. The MEANs of R1 and R2 were separated in the descending order, and the MEANs of R3 and R4 were separated in the ascending order. The types of the partial deformations were arranged in the descending order of the MEAN of R1 in the table. The abbreviations refer to Table 5.

Codes	R1		R2		R3		R4		n				
	MEAN	MAX	MEAN	MAX	MEAN	MIN	MEAN	MIN					
h	1.023	a ²	1.227	1.012	b	1.149	0.962	a	0.641	0.999	f	0.786	4560
k	1.020	b	1.212	1.014	a	1.151	0.961	a	0.642	0.995	d	0.787	2687
m	1.017	c	1.170	1.007	d	1.087	0.976	b	0.791	1.007	h	0.861	5280
g	1.011	d	1.124	1.011	c	1.079	0.975	b	0.796	0.987	a	0.908	4561
b	1.009	de	1.118	1.008	d	1.069	0.986	c	0.828	0.988	ab	0.889	528
r	1.008	e	1.112	1.000	f	1.061	0.999	ef	0.819	1.011	i	0.897	2690
u	1.006	e	1.108	0.994	g	1.093	0.998	e	0.725	1.008	h	0.812	2736
e	1.003	f	1.106	1.002	e	1.042	0.993	d	0.854	1.001	g	0.944	4560
x	1.002	fg	1.110	1.002	e	1.110	1.002	g	0.843	0.991	b	0.812	8332
i	1.001	g	1.101	1.002	e	1.040	0.996	e	0.861	0.998	ef	0.928	3337
j	0.999	h	1.101	1.001	e	1.044	1.002	fg	0.852	0.998	ef	0.939	2243
p	0.999	h	1.101	1.001	e	1.042	0.999	ef	0.852	0.997	de	0.916	2327
q	0.996	i	1.102	1.001	e	1.045	1.008	h	0.858	0.997	de	0.912	3450
s	0.992	j	1.098	0.999	f	1.050	1.012	i	0.841	0.993	c	0.902	5087

²Different letters indicates significance at 5% level by Tukey's multiple range test.

びOMHPNは、いずれも多く時刻で増大した（第11表）。一方、変形処理を施さないままの樹冠形（J03w01）に比べて、変形処理q02を施した樹冠形（J03w01q02）の上記数値は、いずれも多く時刻で僅かに減少した（第11表）。これに加え、6樹冠形におけるDMPPFDやDMPN（第10表）の大小関係が時刻別平均値にも現われた（第11表）。つまり、日平均値に現われた違いは各時刻における平均値の違いを集積した結果であり、特定の時刻における並はずれた違いによるものではなかった。

次に、上記数値を、たとえば6時と18時のように、午前と午後で比較したとき、CHMPPFDとOHMPPFDでは大差が見られなかったが、CHMPNとOMHPNでは午後の数値が午前より小さかった（第11表）。この原因については3) および4) の結果をふまえ、考察のところで明らかにしたい。

2) 葉面PPFDと個葉Pnの日頻度分布

上述の‘ふじ’ 6樹冠形における晴天日および曇天日の1樹当たり総葉数の13時刻分、つまり、合計127,920枚（= 9840 × 13枚）のデータを母数とした葉面PPFDと個葉Pnの日頻度分布を、それぞれ、第11図および第12図

に示した。第11図（晴天日）の左横軸（PPFD）には変域0~2000 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ を50分割した級間を用い、第11図の右横軸（Pn）には変域0~25mgCO₂ · dm⁻² · h⁻¹を50分割した級間を用いた。また、両者の縦軸（頻度）には0~18%の変域を用いた。第12図（曇天日）の横軸には第11図横軸と同じ変域、級間数、級間を用いたが、縦軸（頻度）には0~30%の変域を用いた。ところで、葉面PPFDおよび個葉Pnの日頻度分布形は、いずれも正規分布形とは大きく異なったものの、晴天日あるいは曇天日とも大まかに眺めれば、総じて6樹冠形互いに似ているように思えるかもしれない。しかし、細部を観察すると少しずつ異なり、6樹冠形間のDMPPFDやDMPNの大小関係に対応した日頻度分布形が見出された。これら細部の違いを列挙すると以下の通りである。晴天日におけるL05z01の葉面PPFDの多くが弱光域に分布した。これに反し、晴天日におけるJ03w01の葉面PPFDは弱光域分布が減少し、強光域分布が増えた（第11図）。上記2樹冠形の晴天日における個葉Pnの日頻度分布を比較すると、L05z01の個葉Pnの多くは中間領域に分布したのに対し、J03w01の個葉Pnの頻度は中間領域で減少し、大

Table 11. Hourly means of the light environmental data (CHMPPFD and OHMPPFD) and that of the photosynthetic data (CHMPN and OHMPN) of the six canopy shapes. The units refer to Table 10. The abbreviations refer to Table 5. n=9840.

Hours	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
CHMPPFD													
L05z01	54 e ^z	118 d	210 d	306 d	418 d	552 e	603 d	555 e	424 d	310 d	208 d	119 d	54 e
V44z01	68 d	148 c	254 c	395 c	555 c	723 d	804 c	720 d	546 c	395 c	250 c	147 c	67 d
J03w01	76 a	167 a	277 a	443 a	645 a	869 a	970 a	876 a	648 a	448 a	274 a	167 a	76 a
L05z01h01	69 c	150 c	255 c	392 c	559 c	745 c	822 c	747 c	555 c	393 c	254 c	149 c	69 c
V44z01u03	68 cd	148 c	254 c	392 c	550 c	718 d	810 c	729 cd	549 c	385 c	248 c	147 c	68 cd
J03w01q02	73 b	159 b	268 b	421 b	603 b	808 b	888 b	818 b	607 b	426 b	264 b	158 b	73 b
OHMPPFD													
L05z01	32 d	103 d	127 e	121 d	148 c	213 d	233 d	212 c	146 d	119 d	128 d	103 e	33 e
V44z01	41 c	133 c	164 cd	144 ab	172 ab	251 ab	270 abc	253 a	173 ab	146 a	164 c	133 d	41 d
J03w01	46 a	152 a	182 a	142 bc	168 b	241 c	262 c	240 b	167 c	140 bc	184 a	153 a	47 a
L05z01h01	41 c	134 c	167 bc	148 a	176 a	253 a	273 a	253 a	176 a	147 a	167 c	136 c	42 c
V44z01u03	41 c	133 c	162 d	143 bc	169 b	246 abc	262 bc	246 ab	169 bc	143 ab	164 c	133 cd	42 cd
J03w01q02	44 b	143 b	171 b	140 c	168 b	245 bc	270 ab	243 b	168 c	139 c	175 b	144 b	45 b
CHMPN													
L05z01	5.9 e	8.1 d	9.2 d	10.6 d	12.0 d	13.6 e	14.4 d	13.4 e	11.7 d	10.0 e	7.9 d	5.9 d	3.1 d
V44z01	6.5 cd	9.0 c	10.3 c	12.2 c	14.1 c	15.8 cd	16.8 c	15.5 d	13.6 c	11.5 c	9.0 c	6.8 c	3.7 c
J03w01	6.9 a	9.5 a	10.7 a	13.0 a	15.2 a	17.3 a	18.4 a	17.1 a	14.9 a	12.3 a	9.5 a	7.3 a	4.1 a
L05z01h01	6.6 c	9.0 c	10.3 c	12.2 c	14.1 c	15.9 c	16.9 c	15.7 c	13.7 c	11.5 cd	9.0 c	6.8 c	3.7 c
V44z01u03	6.5 d	9.0 c	10.2 c	12.2 c	14.0 c	15.7 d	16.8 c	15.5 d	13.6 c	11.3 d	8.9 c	6.8 c	3.7 c
J03w01q02	6.7 b	9.3 b	10.5 b	12.6 b	14.7 b	16.7 b	17.6 b	16.5 b	14.3 b	12.0 b	9.3 b	7.1 b	3.9 b
OHMPN													
L05z01	4.9 d	7.5 d	8.0 e	8.2 d	8.6 d	10.5 c	11.2 b	9.8 c	7.9 d	6.9 c	6.6 d	5.8 d	3.1 e
V44z01	5.4 c	8.4 c	9.0 cd	8.8 ab	9.1 ab	11.1 a	11.7 a	10.5 a	8.5 ab	7.6 a	7.5 c	6.7 c	3.6 d
J03w01	5.6 a	9.0 a	9.4 a	8.5 c	8.8 cd	10.6 c	11.2 b	9.9 c	8.1 cd	7.2 b	8.0 a	7.3 a	3.9 a
L05z01h01	5.4 c	8.5 c	9.1 bc	8.9 a	9.2 a	11.1 a	11.7 a	10.4 a	8.5 a	7.6 a	7.6 c	6.8 c	3.6 c
V44z01u03	5.4 c	8.4 c	9.0 d	8.7 b	9.0 b	11.0 a	11.5 a	10.3 a	8.4 b	7.5 a	7.5 c	6.7 c	3.6 cd
J03w01q02	5.5 b	8.7 b	9.1 b	8.5 c	8.9 c	10.8 b	11.6 a	10.1 b	8.2 c	7.2 b	7.7 b	7.0 b	3.8 b

^zDifferent letters indicates significance at 5% level by Tukey's multiple range test.

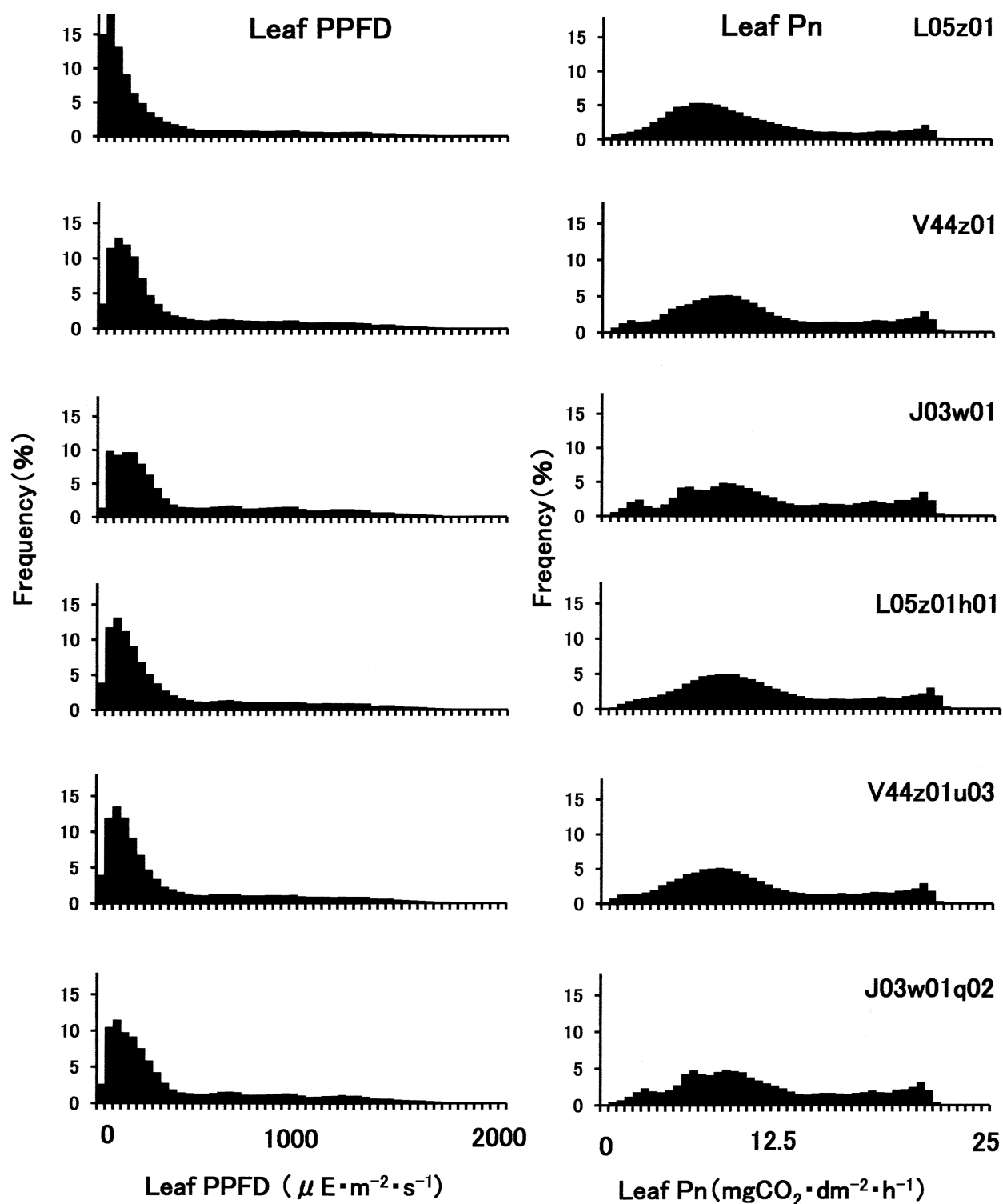


Fig. 11. Daily frequency distribution of leaf PPFD (left) and that of leaf Pn (right) of the six canopy shapes on a clear day.

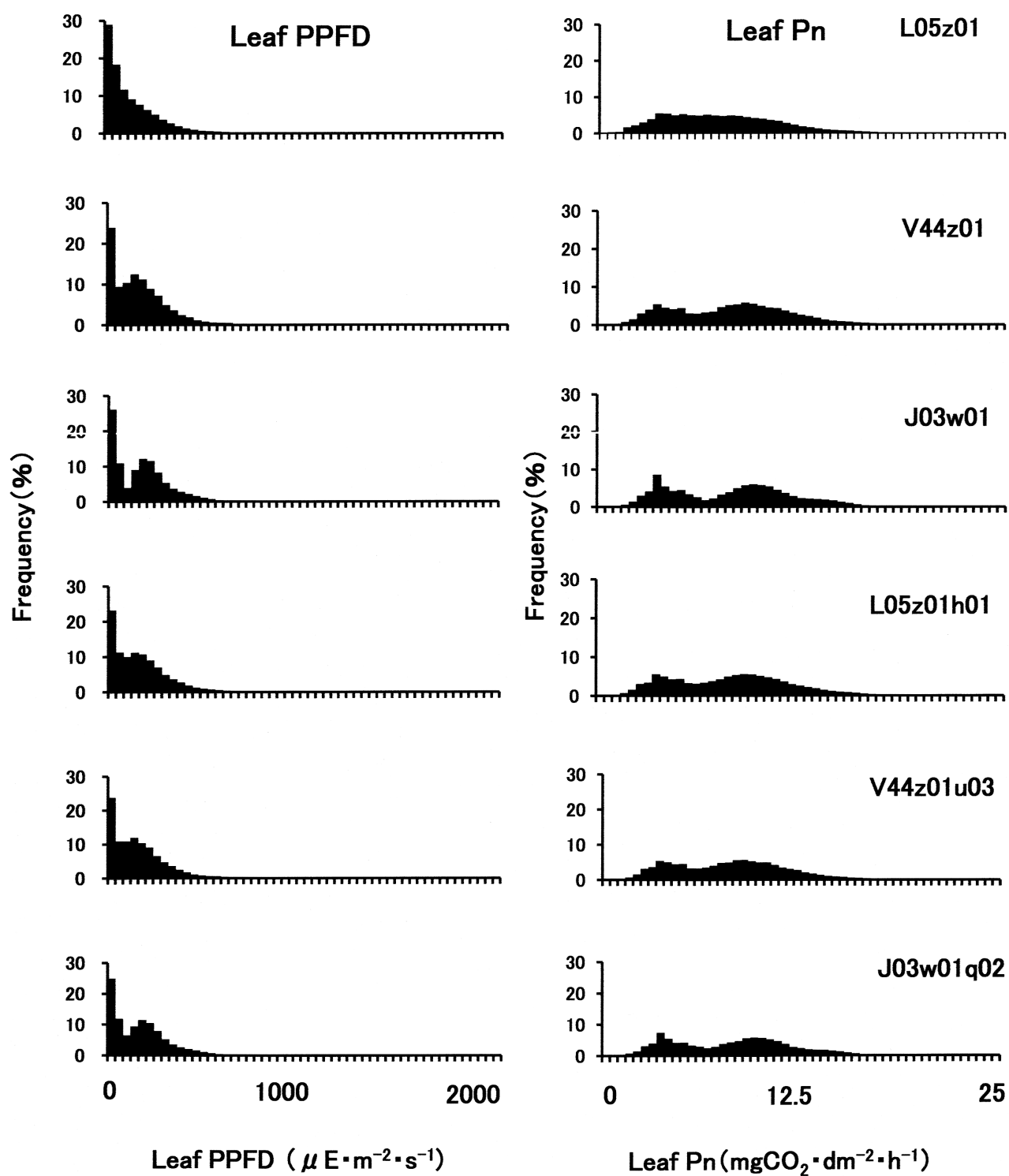


Fig. 12. Daily frequency distribution of leaf PPFD (left) and that of leaf Pn (right) of the six canopy shapes on an overcast day.

さい領域で増えた（第11図）。さらに、L05z01に比べ、Lo5z01h01の個葉PPFDの頻度は弱光域で減少し、強光域で増大した。また、L05z01に比べ、Lo5z01h01の個葉Pnの頻度は中間領域で減少し、大きい領域で増えた（第11図）。曇天日についてもほぼ上記同様な傾向が認められた（第12図）。他方、J03w01とJ03w01q02を比較したとき、上記とは逆の傾向が認められたものの極めて微弱なものであった（第11図および第12図）。また、V44z01とV44z01u03の間には、これらの日頻度分布形の違いはほとんど認められなかった（第11図および第12図）。

ところで、7月下旬の午前6時や午後6時における投射光強度は光補償点を超えたため、マイナス符号の純光合成速度は算出されなかった。

特筆すべきこととして、第11図および第12図の全体を眺めたとき、葉面PPFDの日頻度分布と個葉Pnの日頻度分布の間に分布形の大きな違いが認められたことである。この原因については3) および4) の結果をふまえ、考察のところで明らかにしたい。

3) 葉面PPFDと個葉Pnの直接的関係

1. に記したように、528樹冠形におけるDMPPFDとDMPNの関係（第1図および第2図）は単線状ではなく帯状であった。加えて、528樹冠形におけるCDMPNやODMPNの変動係数（CV）および平均値に対する最大差の割合（PLD）はCDMPFDやODMPFDのCVやPLDに比べて小さかった（第7表）。これらの原因を明らかにするため、‘ふじ’1樹から各時刻300枚の葉を選び、葉面PPFDと個葉Pnの直接的関係を調査した。第13図および第14図は、それぞれ、晴天日および曇天日の13時刻のうち7時、9時、11時、13時、15時および17時の葉面PPFDと個葉Pnの直接的関係を示したものである。なお、僅か6時刻と300枚に限定したのは、これらが多すぎると図中シンボルが重なり、判別が困難だったためである。その結果、葉面PPFDに対して晴天日、曇天日とも、時刻により異なるレベルの光飽和曲線状のPn散布図が得られた。すなわち、晴天日、曇天日とも、Pnの変化は強光域で緩慢になり、弱光域では急峻であった。加えて、時刻によって光飽和曲線が少しずつ異なり、Pnのレベルは15時や17時に比べ、7時や9時の方が高かった（第13図および第14図）。

4) 葉面PPFDの時刻別頻度分布と個葉Pnの時刻別頻度分布の事例調査結果

紙幅の関係から、1つの樹冠形（V44z01）、晴天日お

よび上述の6時刻に限定して、葉面PPFDの時刻別頻度分布と個葉Pnの時刻別頻度分布を第15図に示した。葉面PPFDの時刻別頻度分布は朝夕に比べて昼間付近で広がったが、午前と午後の間に分布形の大きな違いは認められなかった（第15図左）。これに反し、個葉Pnの時刻別頻度分布形では、午前と午後の間に違いが認められ、例えば、分布形は15時より9時の方が、また、17時より7時の方が大きい方にずれた（第15図右）。

考 察

本報では2つの実験手法、つまり、モデル手法と純光合成速度の重回帰推定法を併用した。モデル手法、すなわち、3次元仮想グリッドを用いた葉ブロックの空間配置とOLEASによる光環境のシミュレーションを組み合わせた手法の近似性については既報（山本、2016；山本、2017）で詳しく考察したので、ここでは純光合成速度の重回帰推定法の近似性について以下考察したい。

OLEASによるシミュレーションから得られた樹冠各部1枚1枚の葉面PPFD値を除けば、時期要因、時刻要因、土壤水分張力、各時刻の大気条件（気温、飽差、風速など）などの説明変数値（第4表）には絶えず同じ数値を用いた。また、言うまでもなく同一品種に対して同じ重回帰推定式を用いた。要するに、樹冠形が異なったときに付随して変わったものは葉面PPFDのみであった。以上のことから、CDMPNやODMPNなどの樹冠形間比較における主な誤差源は、重回帰式の推定精度が考えられる。ただし、本実験に用いた重回帰式の決定係数はいずれも高く（第6表）、良好な推定精度を保持したものと考えられる（奥野ら、1974）。

ところで、上述の重回帰推定法の推定精度の他に、性格が異なる誤差源について言及せねばならない。つまり、樹冠内各部位における大気条件（説明変数）に各時刻一律同じ数値（第4表）を用いたことによる近似性である。過繁茂状態の自然植生、葉面積指数が非常に大きくなる水田（Inoue, 1977）などの植被内部には、気温、飽差、風速、CO₂濃度などの微気象要素の特有な分布が形成されやすい。放任樹と異なり、栽培果樹のように葉がまばらな場合、微風条件下でも大気は滞留しにくく、樹冠内大気条件の部位差は僅かであろうが、これらが全く無いことは想定し難い。これまでに、果樹の樹冠内微気象の理論的研究（Proctor, 1978）や樹冠内の微気象分布の実態調査も行われている（鈴木ら、1973；大東

ら, 1981). しかし, 上記研究は限られた種類の樹冠形を対象にしたことから, 本研究のような多種多様な樹冠形にこれらの研究成果を当てはめることはできない. そこで, 上述の近似性の程度を間接的に吟味するために, 本報では各時刻の樹冠内大気条件（気温, 飽差, 風速および CO_2 濃度）を一律に設定した場合と上記条件に一定範囲のランダム変動を与えた場合とを比較したものである. その結果, CDMPNのような日平均値に対する上記ランダム変動の影響は僅かであった（第3図）. この理由として, 上述のランダム変動の影響は個葉の重回帰推定計算ステップで必ず発生したものの, 日平均値として集計する過程で, その影響は表面化しなかったものと考えられる. とはいえ, 樹冠内大気条件の変動は必ずしも上述のランダム変動ばかりではない. 大気の滞留が弱くても日向部葉温の上昇からもたらされる対流熱により気温も上昇し, そのため湿度も低下し, 一方, 日向部の盛んな光合成作用のため CO_2 濃度も低下し易いと考えられる. 一方, 日陰部ではこの逆の関係になることが予想される. ただし, このことが純光合成速度の部位間差異を一層拡大するとは思えない. なぜならば, 夏季において

は気温の上昇あるいは CO_2 濃度と湿度の低下はむしろ光合成を抑制する方向に働く可能性があるためである. いずれにしても, Pnの重回帰推定方法については, 樹冠各部の葉量や受光強度の違いに対する大気環境要素の応答などを組み込むなどの工夫による改善の余地があり, 今後検討したい.

結果の1. 1) に記したように, CDMPNやODMPNのCVとPLDはCDMPPFDやODMPPFDのそれらと比べて小さかった（第7表）. この原因として以下のことが考えられる. 第13図および第14図のように, 個々の葉面PPFDに対して個葉Pnは光飽和曲線状に分布したことから, 葉面PPFDが非常に大きくなっても個葉Pnはさほど大きくならなかったものと考えられる. 光飽和値を超えなかったことが第8表における樹冠原形類型別DMPNの最大値（MAX）にも反映したものと考えられる. 第9表におけるR1やR2の平均値（MEAN）と最大値（MAX）が光環境の場合（山本, 2017）に比べて小さかったことの背景にも, このことが関与したものと考えられる.

ところで, 葉面PPFDに対して個葉Pnが時刻によって

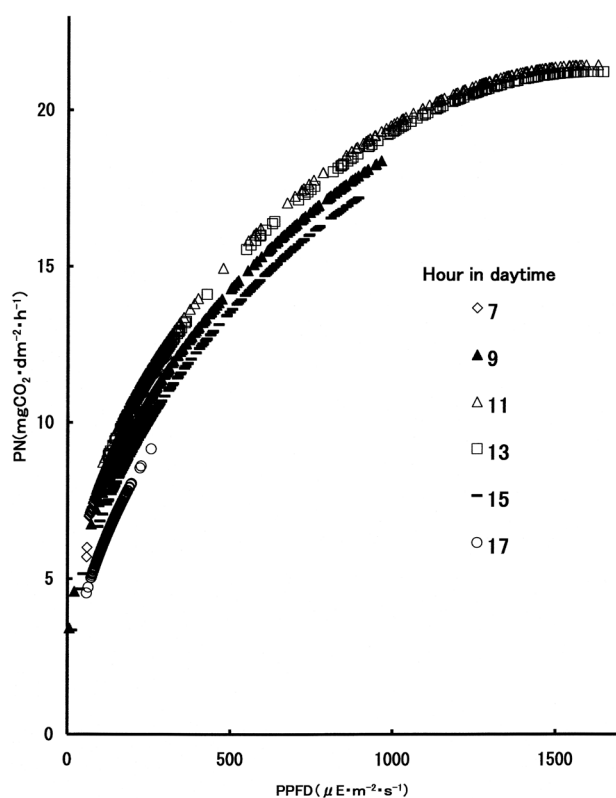


Fig. 13. Relations between leaf PPFDs and leaf Pns of 300 leaves chosen randomly at several times on a clear day.

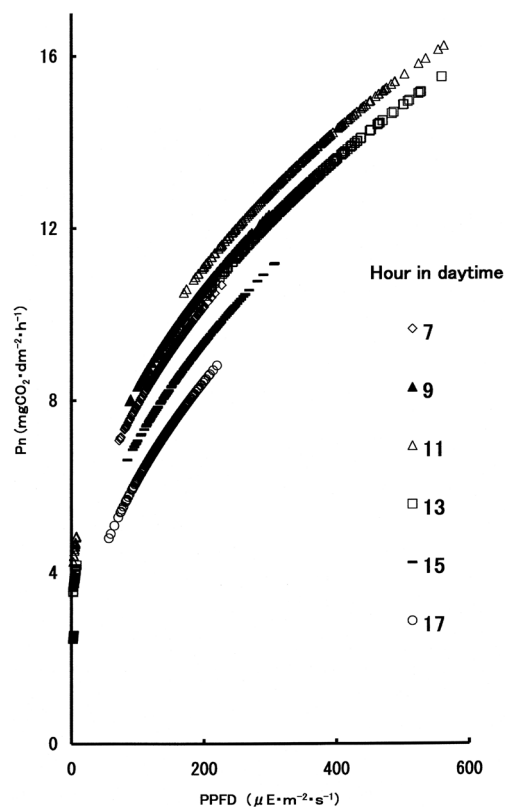


Fig. 14. Relations between leaf PPFDs and leaf Pns of 300 leaves chosen randomly at several times on an overcast day.

異なったレベルの飽和曲線上にプロットされた(第13図および第14図)。例えば、同じ葉面PPFD値に対しても、15時のPn値は9時のPn値より小さく、同様に、17時のPn値は7時のPn値より小さかった(第13図および第14図)。この影響は第15図の時刻別頻度分布にも現われたものと考えられる。すなわち、葉面PPFDの時刻別頻度分布形では、7時と17時の間、あるいは9時と15時の間に、さほど大きな違いは見られなかった(第15図左)。その反面、個葉Pnの時刻別頻度分布形では、7時より17時の方が、あるいは9時より15時の方が小さい領域に分布したことである(第15図右)。さらに、6樹冠形における時刻別平均値にもこの傾向が明瞭に認められた(第11表)。すなわち、CHMPPFDやOHMPPFDを午前(6時~11時)と午後(13時~18時)で比較したとき、午前と午後の間には大きな違いは見られなかったものの、CHMPNやOHMPNは午前より午後の方が小さかった(第11表)。CDMPNやODMPNの数値は13時刻における全葉の個葉Pnを単純平均したものである。よって、この平均計算に用いられたデータの中に、時刻によって異なった飽和曲線の関係にあるPn値が入り混じったことになる。このことが、結果の1. 1)に記したDMPPFDに対するDMPNの関係が単線状ではなく帯状になったこと(第1図および第2図)の原因と考えられる。ちなみに528樹冠形の中には樹冠の形態によって午前の光環境が午後より良好な場合もあれば、これとは逆の場合があろう。しかし、このいずれのケースにおいても、結果的に似たCDMPPFDが生じる場合もあろう。このとき、上述の機構が働き、CDMPNの小規模のばらつきをもたらす、帯状の散布図になったものと考えられる。

午後のPn値が午前より小さくなった主な原因として、‘ふじ’の重回帰推定式(第6表)の説明変数のうち、飽差の偏回帰係数が負であったことに加え、晴天曇天とも、7月下旬の午後の飽差が午前よりかなり大きかった(第4表)ことが考えられる。この飽差の違いは午後の気温が午前より高く、午後の相対湿度が午前より低かったことによる(第4表)。上記気象要因のほかに、植物生理的要因も考えられる。つまり、重回帰分析のための実験(山本ら, 1995)における観測データには、光合成作用の低下をもたらしたであろう以下の生理生態的要因や水分関係が存在したものと考えられる。すなわち、湿潤な土壌条件においても通常見られる、昼過ぎから午後にかけての気孔の日中閉鎖現象(Meidner・Mansfield,

1963)や強光・高温のもとでの光呼吸(黒岩, 1990)が考えられる。これらはPn値の減少をもたらしたかもしれない。このほか、湿潤な土壌条件でも起きる植物の水収支の日サイクル(Kramer, 1969; 山本ら, 1981)も無視できない。このサイクルにおいて、日の出直前に樹体の水ポテンシャルが最高に達した後、日の出とともに蒸散が始まるが、根の吸水や枝部分の水分通導が追いつかないため、樹体の水収支は徐々に悪化し、午後には水分欠乏のピークに達した後、夜中をかけて水分欠乏を取り戻すものである(Kramer, 1969; 山本ら, 1981)。

結果の3. 2)に記したように、個葉Pnの日頻度分布形は葉面PPFDの日頻度分布形と大きく異なった(第11図および第12図)。葉面PPFDデータと個葉Pnデータの間の性格の違いや横軸の変域のとり方の問題だけではこの違いを十分説明できない。そこで、この原因について、以下のように強光領域と弱~中間光領域に分けて考察したい。

強光領域では、上述の光飽和曲線の関係からPn値が緩慢に増大したため、日頻度分布形にもその影響が現われたものと考えられる。特に、晴天日に限定されたが、葉面PPFDが非常に大きくなっても個葉Pnは光飽和値を越えることができず、光飽和値周辺にデータが集積し、第11図右のように光飽和値付近の頻度が高まったものと考えられる。

弱光領域から中間光領域にかけて、個葉Pnの日頻度分布形と葉面PPFDの日頻度分布形の間に微妙な不対応が認められた(第11図および第12図)。日頻度分布を時刻別頻度に分解して検討したところ、この不対応の原因は以下に記すように単純なものであると考えられる。すなわち、第15図における両者の時刻別頻度分布を午前と午後で比較したとき、葉面PPFDの時刻別頻度分布形には大きな違いは存在しなかったものの、個葉Pnの時刻別頻度分布形は午前と午後の間でかなり異なり、午後の分布域が午前より小さい方にずれていた(第15図)。そもそも日頻度分布は時刻別頻度分布を集計し平均したものであるから、個葉Pnの日頻度分布形と葉面PPFDの日頻度分布形の間に不対応が発生することは当然と言える。

晴天曇天を問わず、葉面PPFDの日頻度分布形と個葉Pnの日頻度分布形は正規分布形からは著しくかけ離れ、いずれも特有な分布形になった(第11図および第12図)。よって、樹冠内光環境や光合成の研究において、このよ

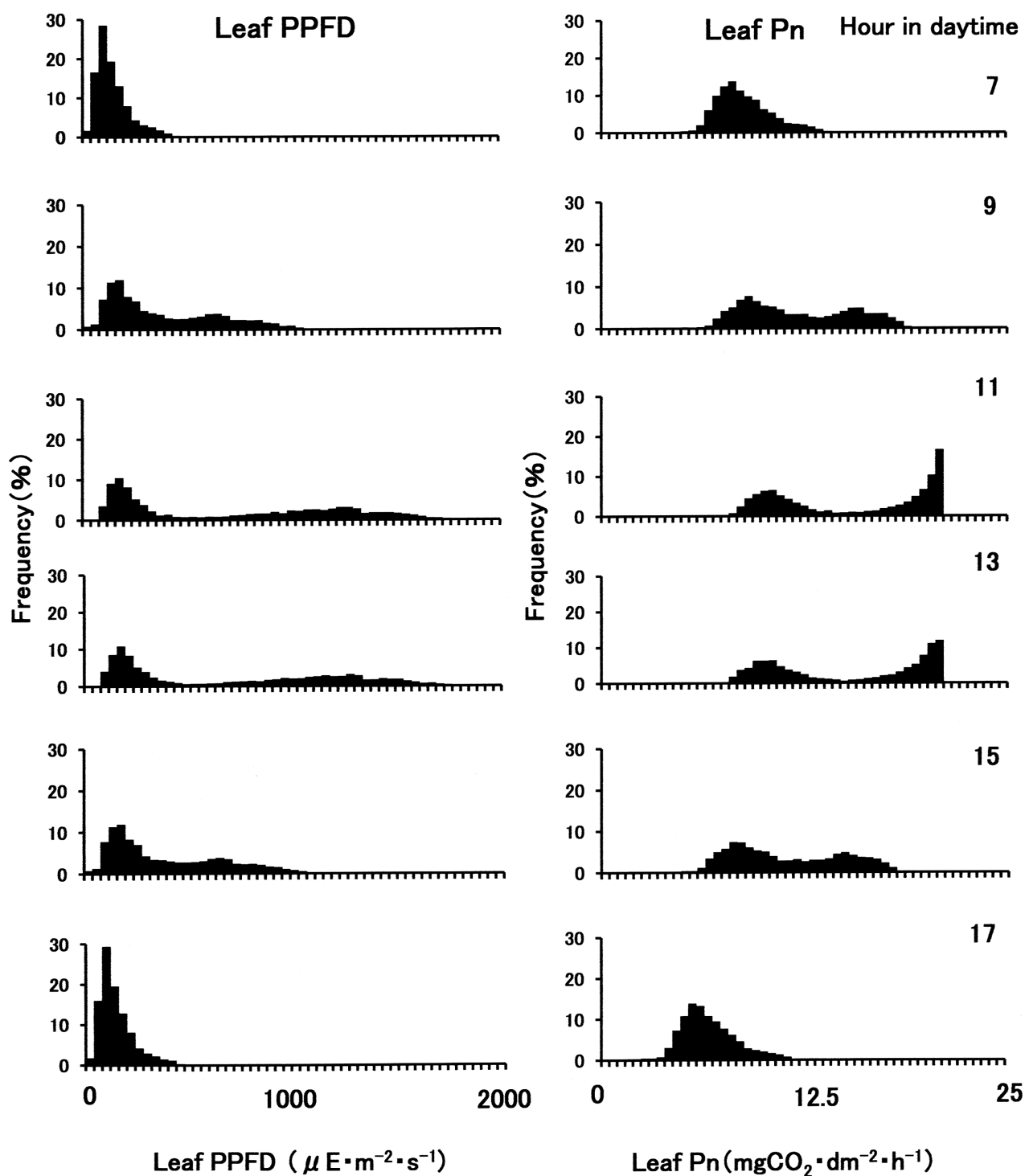


Fig. 15. Hourly frequency distributions of leaf PPFD (left) and that of leaf Pn (right) of the canopy shape (V44z01) on a clear day.

うな分布形を有する母集団から樹冠内部位、時刻、葉などを抽出測定する方法は極めて不正確で危険なものと言えよう。

本報において、モデル手法と純光合成速度推定式を併用した。この研究手法により、樹冠形以外の諸条件を厳密に同じにしたまま、多数の実験材料を対象にした横並びの比較実験、ならびに全葉および全時刻の比較実験が初めて可能になったものと考えられ、実験手法の点で極めて意義深いものと考えられる。これらの比較実験結果から、一定のばらつきを伴いながらも、樹冠形の違いや変形処理による光合成改善効果が見出された。さらに、この効果が光環境改善効果（山本, 2016; 山本, 2017）にほぼ似ていたことが見出された。

上述のように、樹冠形の違いによる光合成改善あるいは変形処理による光合成改善のほとんどが光環境の改善を通じて起きると考えられる。このようなことから、光合成改善機構を考察するに当たり、光環境改善機構に関する考察部分（山本, 2016; 山本, 2017）、とりわけ、樹冠形状値を用いた考察部分（山本, 2016; 山本, 2017）と重複することになり、本報では紙幅の関係から、この考察部分を省略したことを断わっておきたい。

本報における研究成果は、緒言に記した高品質多収果実の安定的生産に必要な受光態勢を解明するうえで、極めて重要な情報を提供したものと筆者は考えている。ただし、本報およびこれまでの一連の研究（山本, 2016; 山本, 2017）で用いた樹冠形は、特殊な手法を用いて葉ブロックを機械的に空間配置させたもので、骨格枝や子枝の配置との関連性を無視したものであった。よって、受光態勢の改善を目的とした樹作りのためには今後整枝法に関連付けた研究を展開する必要性があらう。

摘 要

本報では、2つの研究手法、すなわち、純光合成速度の重回帰推定式を用いた研究方法およびモデル手法（3次元仮想グリッドとOLEASとの組み合わせた果樹園光環境のシミュレーション）とを併用した。これらの手法により、樹冠形以外の諸条件を厳密に一定にしたうえで、リンゴ‘ふじ’の528種類の多種多様な樹冠形における果樹園光合成の横並びの比較実験を行った。その結果、528種類の樹冠形における日平均葉面PPFD（DMPPFD）と日平均純光合成速度（DMPN）の間には密接な関係が認められた。また、樹冠原形の29類型における光合成良否

の序列は光環境良否の序列（山本, 2016）とほぼ似ていた。この傾向は他の2樹種にも存在した。しかし、両者には厳密な単線状関係とは異なり、僅かな分散を伴った帯状の関係が認められ、しかもDMPPFDの変動係数に比べてDMPNの変動係数は小さかった。これらの原因として、時刻によって異なった光合成作用の光飽和曲線性格が日平均値に反映したものと考えられた。次に、合計14種類の多種多様な変形処理が果樹園光合成に及ぼす影響を調査した。その結果、変形処理の違いによる光合成改善効果は光環境改善効果（山本, 2017）の場合とほぼ似ていた。例えば、変形処理前のDMPNに対する変形処理後のDMPNの比率を変形処理の類型間で比較したところ、DMPPFDの場合と似た大小関係が見出された。本実験では、各時刻、樹冠各部の大気条件を一律と見なし純光合成速度を推定したが、大気条件の乱れによる影響を吟味する必要があった。そこで、‘ふじ’に限り、樹冠各部の大気条件（気温、風速、飽差およびCO₂濃度）に僅かな乱れ（ランダム変動）を与えて吟味したが、この影響は極めて小さかった。

引用文献

- 天野勝司・日野 照・大東 宏・倉岡唯行. 1972. 果樹の光合成作用に関する研究. (第1報) 環境条件が光合成速度に及ぼす影響. 園学雑. 41 (2) : 144 - 150.
- Barden, J. A. 1974. Net photosynthesis, dark respiration, specific leaf weight, and growth of young apple trees as influenced by light regime. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 99 (6) : 547 - 551.
- Barden, J. A. and D. C. Ferree. 1979. Rootstock does not affect net photosynthesis, dark respiration, specific leaf weight, and translocation of apple leaves. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 104 : 526 - 528.
- Chalmers, D. J., R. L. Canterford, P. H. Jerie, T. R. Jones and T. D. Ugalde. 1975. Photosynthesis in relation to growth and distribution of fruit in peach trees. Aust. J. Plant Physiol. 2 : 635 - 645.
- Cohen, S., M. Fuchs, S. Moreshet and Y. Cohen. 1987. The distribution of leaf area, radiation, photosynthesis and transpiration in a Shamouti orange hedgerow orchard. Agricultural and forest meteorology. 40 : 145 - 162.
- Dejong, T. M. and J. F. Doyle. 1985. Seasonal

- relationships between leaf nitrogen content (photosynthetic capacity) and leaf canopy light exposure in peach (*Prunus persica*). Plant, Cell and Environment. 8 : 701 – 706.
- Denholn, J. V. and D. J. Connor. 1982. Potential photosynthesis in trellis – type orchard canopies. Aust. J. Plant Physiol. 9 : 629 – 640.
- Duncan, W. G. , R. S. Loomis, W. A. Williams, and R. H. Hanau. 1967. A model for simulate photosynthesis in plant communities. Hircardia. 38 (4) : 181 – 205.
- During, H. 1988. CO₂ assimilation and photorespiration of grapevine leaves : Responses to light and drought. Vitis 27 : 199 – 208.
- Ferree, D. C. 1978. Cultural factors influencing net photosynthesis of apple trees. HortScience. 13 : 650 – 652.
- 古谷雅樹・宮地重遠・玖村敦彦編. 1971. 植物生理学講座1. 光合成. 朝倉書店. 東京.
- Gergely, I. and G. Erdélyi. 1985. Relationship between water supply and assimilation in apple trees. Acta Agronomica Academiae Scientiarum Hungaricae. 34 : 47 – 54.
- 堀江 武. 1981. 気象と作物の光合成, 蒸散そして成長に関するシステム生態学的研究. 農技研報. A28 : 1 – 181.
- Inoue, K. 1977. Numerical experiments about three – dimensional transfer of CO₂ over a finite model rice field in relation to canopy photosynthesis. Bull. Natl. Inst. Agric. Sci. Ser. , A 24 : 19 – 44.
- 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C6 : 65 – 81.
- 伊藤大雄. 1995. 桑個体群の受光態勢と光合成に関する生産生態学研究. 蚕糸昆虫研報. 13 : 1 – 142.
- 岩城英夫. 1973. 陸上植物群落の物質生産II – 草原 –, 生態学講座6. 共立出版. 東京.
- Kramer, P. J. 1969. Plant and soil water relationships : A modern synthesis. McGraw – Hill Book Company. New York, San Francisco, London.
- 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 – 588.
- 倉橋孝夫・高橋国昭. 1995. Y字形棚整枝と主幹形整枝 リンゴ樹‘ふじ’の光環境と果実品質および光合成特性の比較. 園学雑. 64 (3) : 499 – 508.
- 黒岩澄雄. 1990. 物質生産の生態学 – 光合成から繁殖まで –, 東京大学出版会. 東京.
- Lakso, A. N. and J. E. Barnes. 1978. Apple leaf photosynthesis in alternation light. HortScience. 13 (4) : 473 – 474.
- 松本陽介・鋤柄直純・角張嘉孝・根岸賢一郎. 1982. 立木の光合成・呼吸速度の計測システムとブナ林での計測例. 日林誌. 64 (4) : 149 – 154.
- Meidner, H. and T. A. Mansfield. 1968. Physiology of stomata. McGraw – Hill. Berkshire.
- Mohr, H. , and P. Schopfer. 1998. 網野真一・駒峰 穆 訳. 植物生理学. シュプリンガー・ジャパン. 東京.
- Monsi, M. und T. Saeki. 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduction. Jap. J. Bot. 14 : 23 – 52.
- Myers, S. C. and D. C. Ferree. 1983. Influence of summer pruning and tree orientation on net photosynthesis, transpiration, shoot growth, and dry – weight distribution in young apple trees. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 108 : 4 – 9.
- Oikawa, T. 1977. Light regime in relation to plant population geometry. II. Light penetration in a square – planted population. Bot. Tokyo. 90 : 11 – 22.
- 奥野忠一・久米 均・芳賀敏郎・吉澤 正. 1974. 多変量解析法. 日科技連出版社. 東京.
- 小野祐幸. 1985. ウンシュウミカンの光合成および生産構造からみた収量構成要因に関する研究. 京都大学.
- 大東 宏・小野祐幸・富永茂人・森永邦久・工藤和典. 1981. ウンシュウミカンの栽植方式と樹形に関する研究 (第2報) 異なる樹形における着生部位別の日射量, 気温及び果実温の旬平均値の時期別変化と相互関係. 園学雑. 49 (4) : 523 – 533.
- Porpiglia, P. J. and J. A. Barden. 1980. Seasonal trends in net photosynthetic potential, dark respiration, and specific leaf weight of apple leaves as affected by canopy position. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 105 (6) : 920 – 923.
- Proctor, J. T. A. 1978. Apple photosynthesis : microclimate of the tree and orchard. HortScience.

- 13 (6) : 641 – 643.
- 鈴木鉄男・岡本 茂・関 徹夫. 1973. 温州ミカンの樹冠内における微気象要因の分布と着生部位の相違が枝葉・果実の発育に及ぼす影響. 園学雑. 42 (3) : 201 – 209.
- 田中 謙. 1975. 果樹に対する反射フィルムの利用と効果 (1). 農業および園芸. 50 : 1011 – 1015.
- 田中孝行. 1972. 水稻の光-同化曲線に関する作物学的研究-特に受光態勢制御との関係-. 農技研報., A19号 : 1 – 87.
- 堤 利夫. 1973. 陸上植物群落の物質生産 Ib-森林の物質循環-. 生態学講座5-b. 共立出版. 東京.
- Victor, M. R., J. Girona and J. Marsal. 2006. Effect of late defruiting on net CO₂ exchange and leaf area development in apple tree canopies. J. Hort. Sci. Biotech. 81 : 575 – 582.
- 山本隆儀・渡部俊三・阿部 豊. 1981. ナシ樹の水収支について. 園学雑. 50 : 297 – 305.
- 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 (3) : 155 – 176.
- 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・佐藤吉雄・舟生卓磨. 1991. 果樹の樹冠内葉群光合成の推定-カキ‘平核無’をはじめとする二, 三の落葉果樹葉の光合成推定パラメータ-. 園学雑. 60. 別2 : 132 – 133.
- 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・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. 1999. 果樹園光環境解析システム (OLEAS). 山形大学紀要 (農学) 13 (3) : 89 – 116.
- 山本隆儀・宮本健一. 2001. 葉温と気象要因を用いた数種落葉果樹の側枝葉群におけるみかけの光合成速度のリモートセンシング. 園学雑. 70. 別2 : 92.
- 山本隆儀・吉成正明. 2001. リンゴ‘ふじ’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. 山形大学紀要 (農学) 13 (4) : 287 – 306.
- Yamamoto, T. and K. Miyamoto 2004. Effects of reflective sheet mulching on net photosynthesis, leaf character and fruit quality of cherry and pear. Environ. Control Biol. 43 (2) : 71 – 82.
- 山本隆儀・宮田裕美・野口マキ・奥山定治. 2004. 樹冠情報の長期予測を目的とした果樹の樹形構築解析システム (CACOAS) の開発. 山形大学紀要 (農学) 14 (3) : 59 – 93.
- 山本隆儀・奥山紳哉. 2004. 果樹の乱雑な葉層内における派生散乱光由来の光合成有効放射束密度とその簡易測定法. 農業気象 60 (4) : 299 – 306.
- Yamamoto, T., K. Miyamoto and Y. Satoh. 2005. Rapid and simultaneous approximations of photosynthetic photon flux density and net photosynthetic rate in a cherry tree canopy by thermal imaging. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 74(2) : 101 – 108.
- 山本隆儀・麻生桃代・西沢滝太・庄司紀幸・佐藤健吾・小山智江・須田 慶. 2009. 数種落葉果樹の葉面傾斜角度分布に関する研究. 山形大学紀要 (農学) 15 (4) : 243 – 272.
- 山本隆儀. 2014. 二つのシミュレーションモデルと純光合成速度推定式を用いたリング園の光環境と光合成の動態に関する研究. 山形大学紀要 (農学) 17 (1) : 51 – 84.
- 山本隆儀. 2015. 仕立て方法および樹冠の形状に関する特性値の違いがリング園の光環境に及ぼす影響-モデル手法を用いた解析例-. 山形大学紀要 (農学) 17 (2) : 67 – 99.
- 山本隆儀. 2016. 樹冠内葉層分布の3次元構造と果樹園光環境の関係-モデル手法を用いた解析例-. 山形大学紀要 (農学) 17 (3) : 227 – 259.
- 山本隆儀. 2017. 葉量を変えない条件下の樹冠の部分的変形が果樹園光環境に及ぼす影響-モデル手法を用いた解析結果-. 山形大学紀要 (農学) 17 (4) : 333 – 363.