

桑個体群の受光態勢と光合成に
関する生産生態学的研究

1995年

伊 藤 大 雄

桑個体群の受光態勢と光合成に関する
生産生態学的研究

1995年

伊藤 大雄

桑個体群の受光態勢と光合成に関する生産生態学的研究

目 次

緒 言	1
第 I 章 桑個体群における生産構造と受光態勢の実態評価	4
第 II 章 桑個体群における樹型の計測とモデル化	12
II-1 樹型関連形質の品種間差異	12
II-2 樹型関連形質の生長に伴う変化	18
II-3 桑樹幾何学モデルの構築	29
II-4 要 約	35
第 III 章 桑個体群における個葉の光合成及び呼吸特性	38
III-1 測定方法の検討	38
III-2 個葉の光合成能とその加齢変化	47
III-3 個葉の維持呼吸速度とその加齢変化	54
III-4 光斑による間欠照射が個葉の光合成に及ぼす影響	58
III-5 要 約	65
第 IV 章 シミュレーションによる桑個体群の受光状態及び光合成の解析	67
IV-1 シミュレーションモデルとプログラム	67
IV-2 日射環境と受光状態及び光合成	76
IV-3 栽植密度と受光状態及び光合成	84
IV-4 中間伐採の時期・強度と伐採後の受光状態及び光合成	91
IV-5 畦方位と受光状態及び光合成	97
IV-6 要 約	105
第 V 章 受光態勢改善による桑園の生産性向上の試み	108
V-1 枝条開張度の制御と生長・収量	108
V-2 畦交互収穫と生長・収量	111
V-3 要 約	117
総合考察 —— 密植桑園の栽培技術について ——	118
引用文献	122
Summary	131

緒言

1971年におけるわが国の桑園面積は17万ha、繭生産量は10.8万tにおよんでいたが、1992年現在、桑園は遊休・放棄されたものを含めても5万haにすぎず、繭生産量も1.5万tに減少した。養蚕業がこのように急激に衰退した背景には、極めて労働集約的な作目であるため省力・機械化が容易に進展しなかったこと、末端の和装絹需要が伸び悩んだ上に発展途上国から格安の絹製品が輸入され、繭価格が下落したことなどが挙げられる。しかし養蚕は一部の中山間地域において今なお換金作物の一つとして位置付けられ、市場には国産高級生糸に対する根強い需要も見られることから、厳しい社会情勢の中で地域特化を強めながらも、営み続けられると考えられる。

ところでわが国桑園の収穫体系は、樹型を維持するために不可避な全枝条の基部伐採を3月に行うか5～6月に行うかで、古くから春切法と夏切法に大別されてきた。この体系は現在も基本的に変更されていないが、春切・夏切後の具体的な収穫方法については、上述の厳しい情勢の下、省力・機械化という時代の要請によって近年著しく変化した。すなわち、葉を1枚1枚手で摘み取る摘葉収穫や枝(条桑)を1本1本間引く間引収穫から、全ての枝を一定の高さで刈り取る中間伐採収穫へと変遷し、更にその伐採高は、機械収穫を導入するために徐々に低められる傾向にある。また、蚕飼育施設を年間に何度も使用して生産効率をあげる「多回育」の奨励に対応し、桑はあらゆる時期に収穫されるようになってきた。このように現在の桑樹は、春切り・夏切り後も再々わたって生長点の全てと同化器官の大半を失うことになり、極めて過酷な収穫環境にさらされていると言ってよい。もちろん省力化の必要上、中間伐採収穫自体を否定することはできないが、近年桑園の土地生産性は低下傾向にあり、桑樹の生理生態的側面を軽視した無秩序な収穫法には一考を要する時期に來ていると言えよう。

桑樹の中間伐採収穫法については、すでに岩田(1981)のほか、各県において実証的研究がなされてきた。また、中間伐採後の葉と根の生理機能の変化については、それぞれ佐藤(1981)と大山(1970)が、一連の研究を發表している。しかし、岩田、佐藤及び大山の研究は主としてポット植えの幼木を用いて行われており、圃場における物質生産機能の基礎的研究は必ずしも十分に進展していない。そこで本研究では、とりわけ受光態勢と光合成の関わりから桑園の物質生産機能を解析し、望ましい栽植形態や中間伐採の時期、回数及び強度について、群落生態学的視点に立って具体的提言を行うことにより、合理的で秩序ある桑園管理に資することを目的とした。

さて、近年における作物個体群の光合成研究の多くは門司・佐伯理論(Monsi und Saeki, 1953)を利用して進められてきた。本理論は、葉面積指数、吸光係数と個葉の光-光合成曲線の3者から個体群光合成速度を計算・解析するもので、桑個体群でも本間(1959)、秋山(1963)、高野(1975)や増田・高野(1979)が葉面積指数や散光下での吸光係数を測定している。一方、直達光と散光に対する吸光係数は異なり、直達光に対する吸光係数は日変化すること(黒岩・門司, 1963a, b)、その日変化パターンは葉の「配置函数」によって理論的に決定できること(内嶋ら, 1968)などが指摘されると、「配置函数」を得

ようとして個葉の傾斜角と方位角が精力的に測定され（宇田川ら，1968；宇田川・内嶋，1969；伊藤，1969；伊藤・宇田川，1971；Horie and Udagawa, 1971；伊藤ら，1973）測定結果を門司・佐伯理論にあてはめて各種作物の個体群光合成が解析された（Horie and Udagawa, 1971；宇田川ら，1974；堀江，1981）。また門司・佐伯理論は水稻や麦の草型育種にも指針を与え（Tsunoda, 1959），吸光係数の小さい短稈直立型品種の育成を促すこととなった（林，1975）。

このように門司・佐伯理論は作物個体群の光合成研究に大きく貢献したが，葉群が水平方向にランダムに分布するという，厳密には有り得ない前提条件が，しばしば問題にされてきた。特に桑のように広畦の作物では，葉群の分布が生長初期に著しく不均一となるため，門司・佐伯理論を無条件に利用するのは不可能と言ってよい。また門司・佐伯理論は個葉の光—光合成曲線が全ての葉で変わらないものとしているが，実際には同一層位内でも葉位や葉齢に応じて著しく異なるのが実情である。近年ではこのような門司・佐伯理論の欠点を克服する解析方法の一つとして，擬似乱数等を利用したコンピュータ・シミュレーションが試みられるようになり，これまでタバコ個体群（田中，1969），桑個体群（伊藤，1984a），サボテン個体（Geller and Nobel, 1984; 1986）や仮想の植物個体群（Oikawa and Saeki, 1977; Oikawa, 1977a,b）に応用されてきた。しかしこれらの研究の多くは，葉群の空間配置が実測データによらず適当に定められている上，個体群光合成速度の算出も行われていない。精度の高いシミュレーションを行うには，個葉の空間配置と光合成能を実地で詳細に測定してシミュレーションモデルに組み込むこと，計算された個体群の生産構造，受光状態や光合成速度を再び実測データと比較し，一致を確認することなどが必要となる。

以上の点を踏まえ，本研究では初めに桑個体群の生産構造と受光状態を圃場で体系的に調査する（Ⅰ章）。続いて個体群内で枝葉の樹型関連形質を計測し，桑樹幾何学モデルを構築する（Ⅱ章）とともに，開葉時期や葉齢に応じて個葉の光合成能と維持呼吸速度がどのように変化するか明らかにし（Ⅲ章），シミュレーションのための基礎データを得る。そしてⅣ章では，Ⅱ・Ⅲ章の結果を組み込んでシミュレーションプログラムを構築し，プログラムの計算結果を実測データ（Ⅰ章）と比較してその有用性を確認した後，様々な角度から桑個体群の受光状態と光合成を評価・解析する。更にⅤ章では受光態勢改善による生産性向上の具体的な試みについて報告し，最後に総合考察において，群落生態学的視点から密植桑園の栽培技術について論議する。

なお，本研究では旧来の方法で枝葉の樹型関連形質を計測したが，研究の遂行中に画像解析手法（山本・山口，1989；Oka and Hinata, 1989）や磁気センサーを用いた効率的な方法（Shibayama et al., 1989）が報告された。本研究では質的，量的に必ずしも満足できる計測が行われていないことを付記しておく。

本報告は著者らが1984年から1992年にかけて誌上（伊藤，1985；1986；1987；1992a,b；岡部ら，1988；伊藤・及川，1989；伊藤ら，1989；1992）あるいは口頭（伊藤，1984b；1993a,b；伊藤・角田，1987；伊藤・塩川，1990；高橋・伊藤，1990）で発表したものに，未発表のデータを加え，とりまとめたものである。圃場実験はすべて蚕糸試験場及び蚕糸・昆虫農業技術研究所（茨城県つくば市）で行ったが，シミュレーションの一部は筑波大学

の大型電算機システムを利用して実施した。

一連の研究の遂行に当って、元蚕糸試験場栽培研究室長小野松治博士並びに岡部融博士，元蚕糸・昆虫農業技術研究所桑生理研究室長山下忠明博士並びに川内郁緒氏，筑波大学生物科学系教授及川武久博士からは常に温かいご指導と激励を頂いた。また，元蚕糸・昆虫農業技術研究所主任研究官塩川晴寿氏並びに高林菊次氏，群馬県蚕業試験場主任角田浩文氏並びに同技師岡喜久男氏，神奈川県蚕業センター技師高橋恭一氏から多大なご協力を受けるとともに，橋野恵子氏にはデータの集計や図表の製作をお願いした。これらの方に厚く御礼申し上げます。最後に，本論文を御校閲下さり，有益な御助言と御指導を頂いた京都大学農学部教授堀江武博士に心より感謝します。

第 I 章 桑個体群における生産構造と 受光態勢の実態評価

生産構造をもとに個体群光合成量を求める理論が Monsi und Saeki (1953) によって確立されると、様々な作物個体群で生産構造の測定が試みられるようになった。桑個体群の生産構造は、生長とともに「広葉型」から「イネ科型」に変わること等が本間 (1959) によって報告された後、秋山 (1963)、高野 (1975) や増田・高野 (1979) により、栽植密度との係わりが検討されてきた。また最近では、日射エネルギー利用効率に主眼を置いた研究 (小林ら, 1976; 小林・菊池, 1984; 四方ら, 1984a, b; 南ら, 1984; 1985) の中で、生産構造が併せて調査されている。しかし現在のところ、複数の栽植密度と収穫法を組合せて生産構造の経時的変化を比較した報告はない。また桑個体群は葉群分布が不均一なため、受光状態の測定法や評価法自体にも多くの問題点が残されている。

本章では、新たな測定・評価法を導入し、6種類の桑個体群で経時的・体系的に生産構造の調査を行う。

材料及び方法

(1) 圃場

1979年植付、畦間2.0m×株間0.6mの普通密度桑園 (株高約35cm, 以下普通植個体群と言う) と1980年植付、畦間1.0m×株間0.5mの密植桑園 (株高約20cm, 以下密植個体群と言う) を供試し、それぞれ夏切り、春切りまたは中間伐採を行った後、生長過程を追って受光状態と生産構造の調査を4回づつ実施した。調査は1984年から87年にかけて行ったが、調査実施月日と供試個体群の桑品種は第1表の通りである。供試個体群では夏切り、春切りあるいは中間伐採時に桑を個体ごとに秤量し、予め生育中庸と認められる連続した3個体 (密植個体群では4個体, 以下同じ) を4カ所選定して、それぞれ第1~4回の調査に供用した。なお1985年は台風と天候不良に見舞われたため、春切り後の普通植個体群では第2回調査を中止し、その後もやむなく枝折れが多発した個体を供用した。また夏切り後の密植個体群でも7月1日から約5日間冠水し、生育の遅れが認められた。

(2) 測定方法

直達光の受光状態を測定するため、供用する3個体 (4個体) の周囲に予め第1図Bのような構造物を組み立てた。そして支持棒X, Yを任意の高さに固定し、1から40 (20) まで5cmおきに番号が付されている日向面積測定棒 (伊藤・宇田川, 1971) Zを畦に垂直に差し込んで、直達光を受けている番号を観察・記録した。そして測定棒の差し込み位置を10cmづつ畦に沿って移動させて延べ18回 (20回) の測定を行った後、支持棒X, Yを別の高さへ移動し、さらに測定した。なお、測定は畦方位と直達光の入射方位がほぼ一致する晴天日の午前10時30分頃に実施した。

生産構造の調査は、受光状態の調査終了後、以下の通り行った。すなわち株を除く供用個体の全地上部を層別に収穫し、これを更に同化器官 (葉身) と非同化器官 (葉柄及び枝)

第1表 供試個体群の桑品種と調査年月日

Table 1 Investigated variety and dates of investigation

	夏切り後 After summer pruning		春切り後 After spring pruning		中間伐採後 After intermediate pruning	
	普通植 Normal planting	密植 Dense planting	普通植 Normal planting	密植 Dense planting	普通植 Normal planting	密植 Dense planting
	一ノ瀬 Ichinose	一ノ瀬 Ichinose	改良鼠返 * *	一ノ瀬 Ichinose	改良鼠返 * *	一ノ瀬 Ichinose
桑品種 Mulberry variety	一ノ瀬 Ichinose	一ノ瀬 Ichinose	改良鼠返 * *	一ノ瀬 Ichinose	改良鼠返 * *	一ノ瀬 Ichinose
試験実施年 Year of experiment	1984	1985	1985	1986	1986	1987
第1回調査月日 Date of 1st investigation	7月17日 Jul 17	7月25日 Jul 25	6月6日 Jun 6	6月11日 Jun 11	7月29日 Jul 29	7月28日 Jul 28
第2回調査月日 Date of 2nd investigation	8月1日 Aug 1	8月8日 Aug 8	欠測 Not made	7月1日 Jul 1	8月12日 Aug 12	8月11日 Aug 11
第3回調査月日 Date of 3rd investigation	8月23日 Aug 23	8月26日 Aug 26	7月15日 Jul 15	7月23日 Jul 23	8月26日 Aug 26	8月27日 Aug 27
第4回調査月日 Date of 4th investigation	9月11日 Sep 11	9月26日 Sep 26	7月30日 Jul 30	8月9日 Aug 9	9月18日 Sep 18	9月18日 Sep 18
備考 Remarks	5月29日 夏切り Pruned on May 29	6月7日 夏切り Pruned on Jun 7			7月3日地上 60cmで伐採 Pruned at 60 cm on Jul 3	7月2日地上 60cmで伐採 Pruned at 60 cm on Jul 2

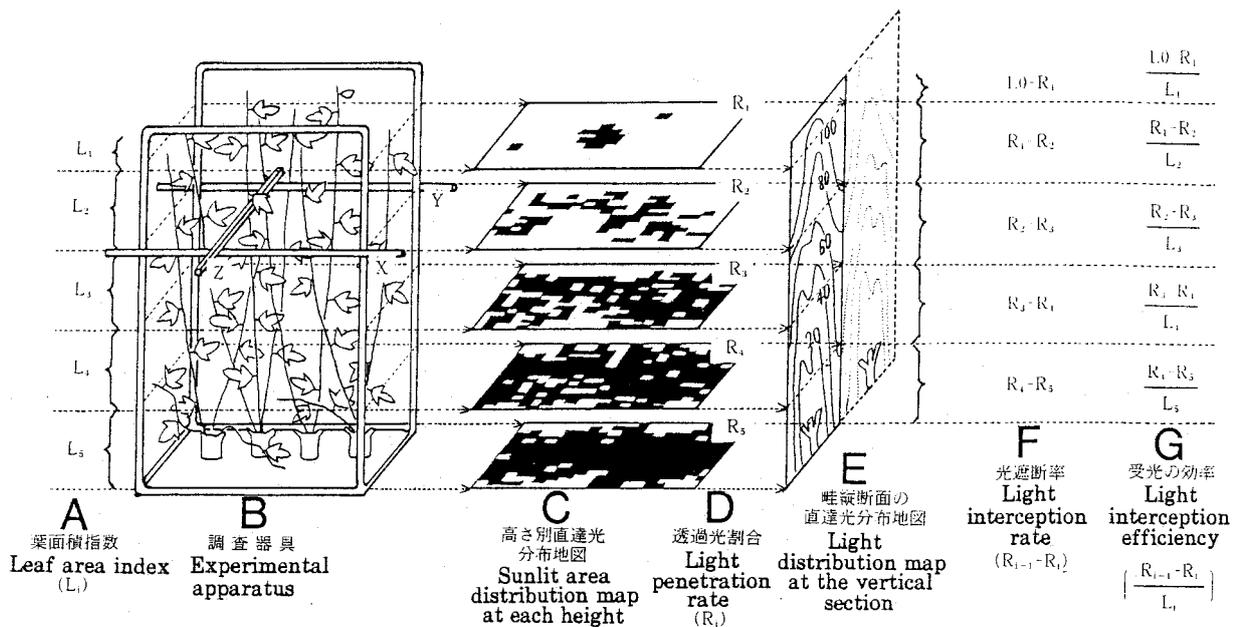
* Kairyō-nezumigaeshi

に分類の上乾燥させて、それぞれの乾物重を求めた。また同化器官については乾燥させる前に葉面積を測定し、葉面積指数 L_i (第1図A)を算出した。

(3) 解析方法

日向面積測定棒の測定結果を、日向を白、日陰を黒として高さ別に2次元表示すると、直達光分布地図 (第1図C) が得られる。この分布地図を用い、白色部分の割合から透過光割合 R_i (第1図D) を、上境界面の透過光割合 R_{i-1} から下境界面の透過光割合 R_i を差し引いて第*i*層の光遮断率 (第1図F) を、それぞれ算出した。また、透過光割合を畦縦断面上にプロットし、透過光割合の等しい地点を線で結ぶことにより、畦縦断面の直達光分布地図 (第1図E) を作成した。さらに本論文では、光遮断率 $R_{i-1} - R_i$ を葉面積指数 L_i で除した値を受光の効率 (第1図G) と定義し、葉面上の光環境を表わす指標として利用した。次式に示すように、受光の効率は、第*i*層における葉面上と個体群上の光強度比 (いわゆる葉面の相対受光量) に他ならない。

$$\begin{aligned}
 \text{受光の効率} &= \frac{\text{光遮断率}}{\text{葉面積指数}} = \frac{\text{光遮断率}}{\frac{\text{葉面積}(\text{m}^2)}{\text{個体群占有面積}(\text{m}^2)}} = \frac{\frac{\text{個体群上受光量}(\text{MJ}) \times \text{光遮断率}}{\text{葉面積}(\text{m}^2)}}{\frac{\text{個体群上受光量}(\text{MJ})}{\text{個体群占有面積}(\text{m}^2)}} \\
 &= \frac{\text{葉面上光強度}(\text{MJ}/\text{m}^2)}{\text{個体群上光強度}(\text{MJ}/\text{m}^2)}
 \end{aligned}$$



第1図 調査器具及び解析方法の概要

Fig.1 Outline for experimental apparatus and analytical procedure

結果

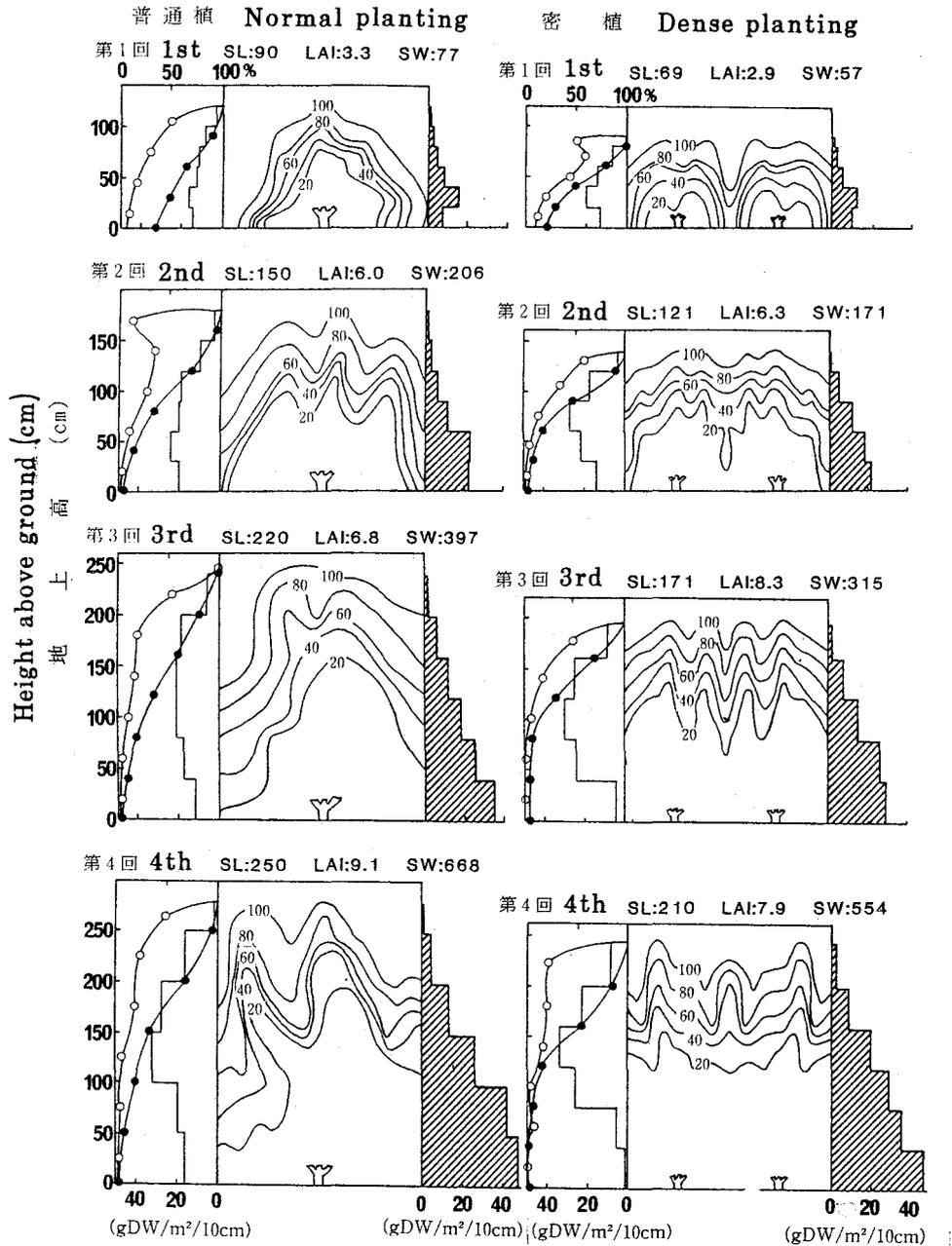
(1) 夏切り後の経時変化

夏切り後の調査結果を第2図に示した。第1回調査時には、普通植では、直達光分布地図にも描かれているように葉群が畦間中央まで伸展しておらず、地面への透過光は35%にのぼった。これに対して密植では、最長枝条長や葉面積指数が普通植より小さいのに、すでに葉群の一部が畦間中央にまで伸展し、地面への透過光も21%と少なかった。普通植では第2回調査においてようやく地面への透過光が10%を下回り、入射光をほぼ完全に利用できる態勢となった。

第3回調査以降を見ると、密植では下層に全く直達光が透入しなくなって、最下層では受光の効率がゼロを示した。そして最下層の同化器官も第2回調査時より減少し、第4回調査では痕跡程度となった。これに対して普通植では畦間が光の取り入れ口となることがうかがわれ、最下層でも受光の効率が最後まで数%に保たれたほか、最下層の同化器官も第4回調査に到るまでほとんど減少しなかった。

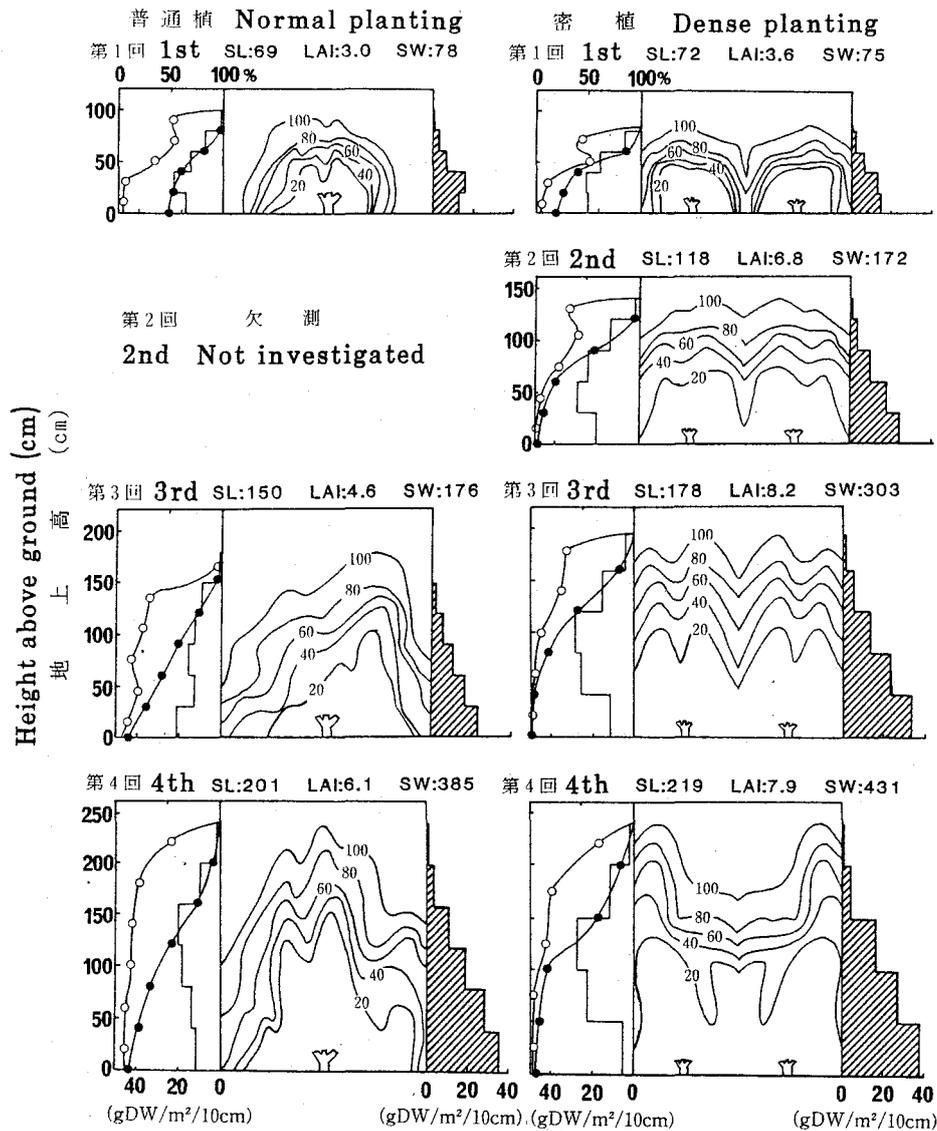
(2) 春切り後の経時変化

春切り後の調査結果を第3図に示した。第1回調査時において、普通植では約50%の光が地面へ透過しているが密植では約20%と少なく、第2回調査以降、密植では最下層の同化器官が減少してゆくが普通植ではあまり減少しないなど、夏切り後と完全に一致する結果が得られた。しかし最下層の受光の効率は、第1回調査時には普通植、密植共に約5%と夏切り後を下回る反面、第3、4回調査時には普通植(9~11%)、密植(2~5%)共に夏切り後を上回った。春切り後の普通植個体群は、台風等により樹姿が乱れ枝折れが多発した事情を特に配慮しなければならないが、生長と共に低下すると考えられる最下層の受光の効率が経時的に微増しており、興味深い。



第2図 普通植及び密植個体群における夏切り後の直達光受光状態と生産構造
Fig.2 Productive structures and light intercepting conditions in normally/densely planted population after summer pruning

左側 Left □; 同化器官重。Leaf weight. ●; 透過光割合。Light penetration rate. ○; 受光の効率。Light interception efficiency.
中央 Center..... 畦縦断面の直達光分布地図。数字は透過光割合(%)。Direct sunlight distribution map at the vertical section. Numerals indicate light penetration rate(%).
右側 Right..... ▨; 非同化器官重。Stem weight.
SL..... 最長枝条長 (cm)。Longest shoot length (cm).
LAI..... 葉面積指数。Leaf area index.
SW..... 非同化器官の総重量 (gDW m⁻²)。Total stem weight (gDW m⁻²)。)



第3図 普通植及び密植個体群における春切り後の直達光受光状態と生産構造
第2図の脚注参照。

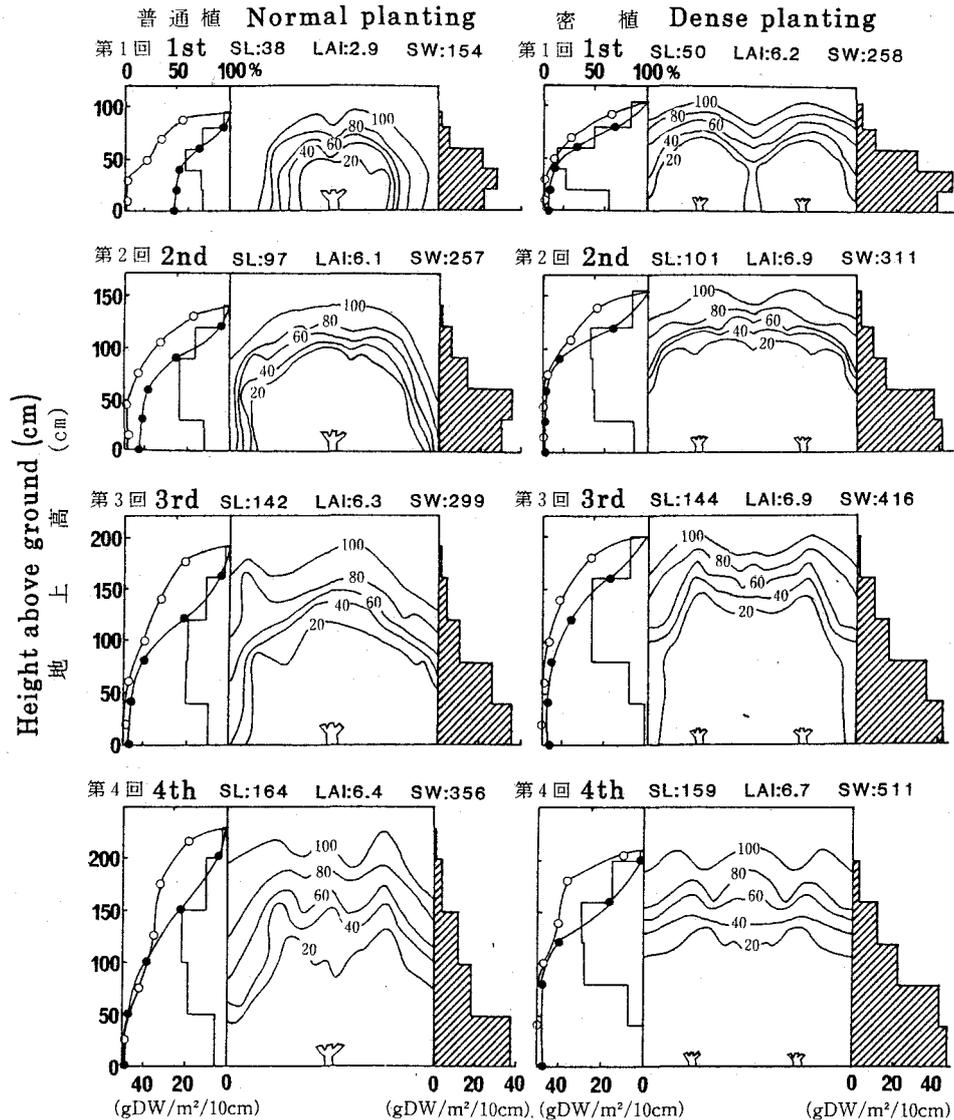
Fig.3 Productive structures and light intercepting conditions in normally/densely planted population after spring pruning

See the notes in Fig. 2.

(3) 中間伐採後の経時変化

中間伐採後の調査結果を第4図に示した。ここでも第1回調査時において、普通植では葉群の展開が充分でなく約50%の光が地面に透過していたが、密植ではすでに大部分の光が群落に利用されており、夏切り、春切り後と同様の傾向が認められた。ただし、普通植、密植とも再生枝が母条上部に密に着生したため、同化器官が地上高40~80cmの層位に集中したほか、母条が太いので非同化器官が極めて多いなど、生産構造は夏切り、春切り後の場合とかなり異なっていた。また群落最下層での受光の効率は3~4%と低い値を示した。

第2回調査以降の結果を概観すると、密植では最下層の受光の効率が第2回調査で早くもゼロを示したほか、最下層の同化器官も第1回調査以降一貫して減少し、第4回調査で皆無となるなど、夏切り後やび春切り後でも認められた光不足と落葉が、より早く顕著に



第4図 普通植及び密植個体群における中間伐採後の直達光受光状態と生産構造
第2図の脚注参照。

Fig.4 Productive structures and light intercepting conditions in normally/densely planted population after intermediate pruning

See the notes in Fig. 2.

進展した。また、普通植でも第3回調査以降に最下層の同化器官の減少が認められた。更に群落全体の葉面積指数に着目すると、夏切り、春切り後では葉面積指数が順調に増加する（普通植）か、あるいは8を超えて初めて頭打ちとなった（密植）のに対し、中間伐採後はより早く6.4あるいは6.9で頭打ちとなっており、着生可能葉量が少ないことがうかがわれた。また、第3回から第4回調査にかけて最長枝条が1日当たりわずか0.7cm~1.0cmしか伸びておらず、8月末以降の伸長生長が夏切り後に比べて著しく劣ることも特徴的であった。

第2表 生長初期と後期における各個体群の光遮断率と受光の効率

Table 2 Light interception rate and efficiency at the earlier and later growth stage in populations of different densities

		夏切り後 After summer pruning		春切り後 After spring pruning		中間伐採後 After intermediate pruning	
		普通植 Normal planting	密植 Dense planting	普通植 Normal planting	密植 Dense planting	普通植 Normal planting	密植 Dense planting
生長初期	個体群の光遮断率(%) L.I.Rate of the population	64.9	78.5	51.7	80.2	53.5	95.0
Earlier stage	最下層の受光の効率(%) L.I.Eff. at the lowest stratum	10.4	10.2	4.6	5.2	3.7	2.8
生長後期	群落の光遮断率(%) L.I.Rate of the population	97.5	98.0	87.8	94.2	96.7	94.2
Later stage	最下層の受光の効率(%) L.I.Eff. at the lowest stratum	4.3	0.0	8.7	4.6	4.0	0.0

考 察

桑園のように不均一な個体群の受光態勢の優劣は、ランダム個体群のように吸光係数の大小から判断することは難しく、捕捉できる光の量とその分配様式を直接検討することが必要となろう。このうち捕捉できる光の量は個体群の光遮断率、すなわち個体群各層の光遮断率の合計で評価でき、言うまでもなく物質生産上はこの値が高いほど好ましい。一方光の分配様式に関しては、Verhagen et al. (1963)が理想葉群という概念を提唱し、光強度や葉面積がいくつであれ、各葉の葉面相對受光量（すなわち受光の効率）がすべて等しい葉群が最も物質生産力が高いことを理論的に明らかにしている。現実の個体群では下層に行くに従ってどうしても受光の効率が減少するが、最下層でも受光の効率が高く保たれる個体群ほど、理想葉群に近いので物質生産上好ましいと考えられる。このような観点から、供試した6種桑個体群における生長初期（第1回調査）及び生長後期（第4回調査）の個体群光遮断率と最下層の受光の効率を再度第2表に集約した。

第2表において、まず栽植密度間の差異に着目すると、密植は生長初期には個体群の光遮断率が高い上、最下層の受光の効率も普通植と同等であることから、受光態勢は普通植より良いと判断できる。しかし生長後期になると光遮断率が普通植と同等になる一方、最下層の受光の効率はしばしばゼロにまで低下するので、受光態勢は普通植より劣悪である。このように密植の受光態勢が初期に良好、後期に劣悪となるのは、狭い畦間が葉群の早期均一化に役立つ反面、生長と共に光を下層へ取り入れる機能を失うためと考えられる。

ところで密植桑園では、地上部乾物重と葉面積指数が生長初期に急増するが、後期には鈍化、停滞ないし減少することが認められている（増田・高野，1979；菊池，1981）。また枝条伸長速度に関しても、生長初期は普通植桑園より勝るが後期には劣ることが報告されている（菊池，1979）。既報にみられる密植桑園のこのような物質生産特性も、本実験で明らかにされた初期に良好、後期に劣悪な受光態勢の実態に起因するものであろう。

次に第2表において収穫法間の差異に着目すると、中間伐採後の個体群は生長の初期、後期を通じて他の個体群より最下層の受光の効率が低く、受光態勢が最も劣悪である。これは、生長初期から再生枝が母条上部を密に覆いつくし、光の透入を妨げるためと考えられる。中間伐採後の個体群では葉面積指数が早期かつ低レベルで頭打ちとなったほか、秋季の枝条伸長も極めて緩慢であったが、これらも劣悪な受光態勢が続いた結果であろう。

また、夏切り後と春切り後を比較すると、すでに指摘したように、栽植密度に関係なく生長初期は夏切り後、後期は春切り後の受光の効率が勝り、受光態勢の優劣が生長段階によって異なることが示された。このような差異は受光態勢関連形質、いわゆる樹姿の違いに基づくのか、単に調査時の太陽高度の違いによってもたらされたのか不明であり、今後の課題である。

要 約

畦間が2 m（普通植）あるいは1 m（密植）の桑個体群に夏切り、春切りまたは中間伐採を行い、その後の受光状態と生産構造を経時的に調査して次の結果を得た。

1. 夏切り、春切り、中間伐採後のいずれにおいても、密植は生長初期には普通植より光遮断率が高く、受光態勢が良好であるが、生長後期には最下層の受光の効率がしばしばゼロとなるなど、受光態勢が悪かった。これは密植の狭い畦間が葉群の早期均一化に役立つ反面、生長と共に光を下層に取り入れる機能を失うためと考えられた。密植では生長後期に葉面積指数の頭打ちや、最下層の同化器官の経時的減少が認められた。

2. 栽植密度の疎密に関係なく、中間伐採後の個体群は生長の全期間を通じて最下層の受光の効率が夏切り、春切り後より低かった。これは、再生枝が母条上部を覆いつくすためと考えられた。中間伐採後は葉面積指数が早く低レベルで頭打ちとなり、秋季の伸長生長も極めて悪かった。また夏切り後と春切り後を比較すると、生長初期は前者、後期は後者の受光態勢が優れていた。

第Ⅱ章 桑個体群における 樹型の計測とモデル化

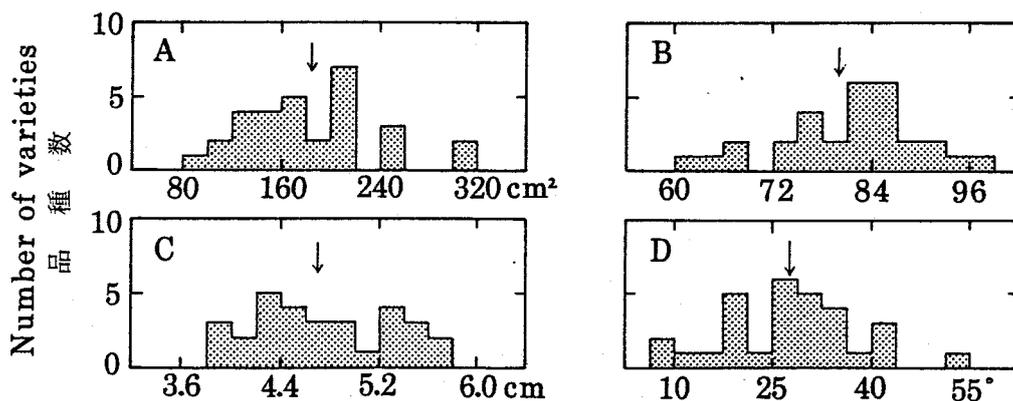
Ⅱ-1 樹型関連形質の品種間差異

桑樹の「樹形」に関しては研究事例が乏しく、現時点では数量的な知見が得られていない。これは、普遍性の高い桑樹幾何学モデルを作成し、シミュレーションによって受光態勢の研究を推進する上で大きな障害となる。

本節では、桑樹の受光態勢に関与する諸形質の品種間差異と層位別変化を明らかにすることを目的として、30品種を対象に葉面積、長幅率、節間長および葉の傾きを調査する。また、冬季に行った30品種の枝条長と枝条数のデータと併せ、形質間の相関関係を検討するとともに主成分分析を試みる。

材料及び方法

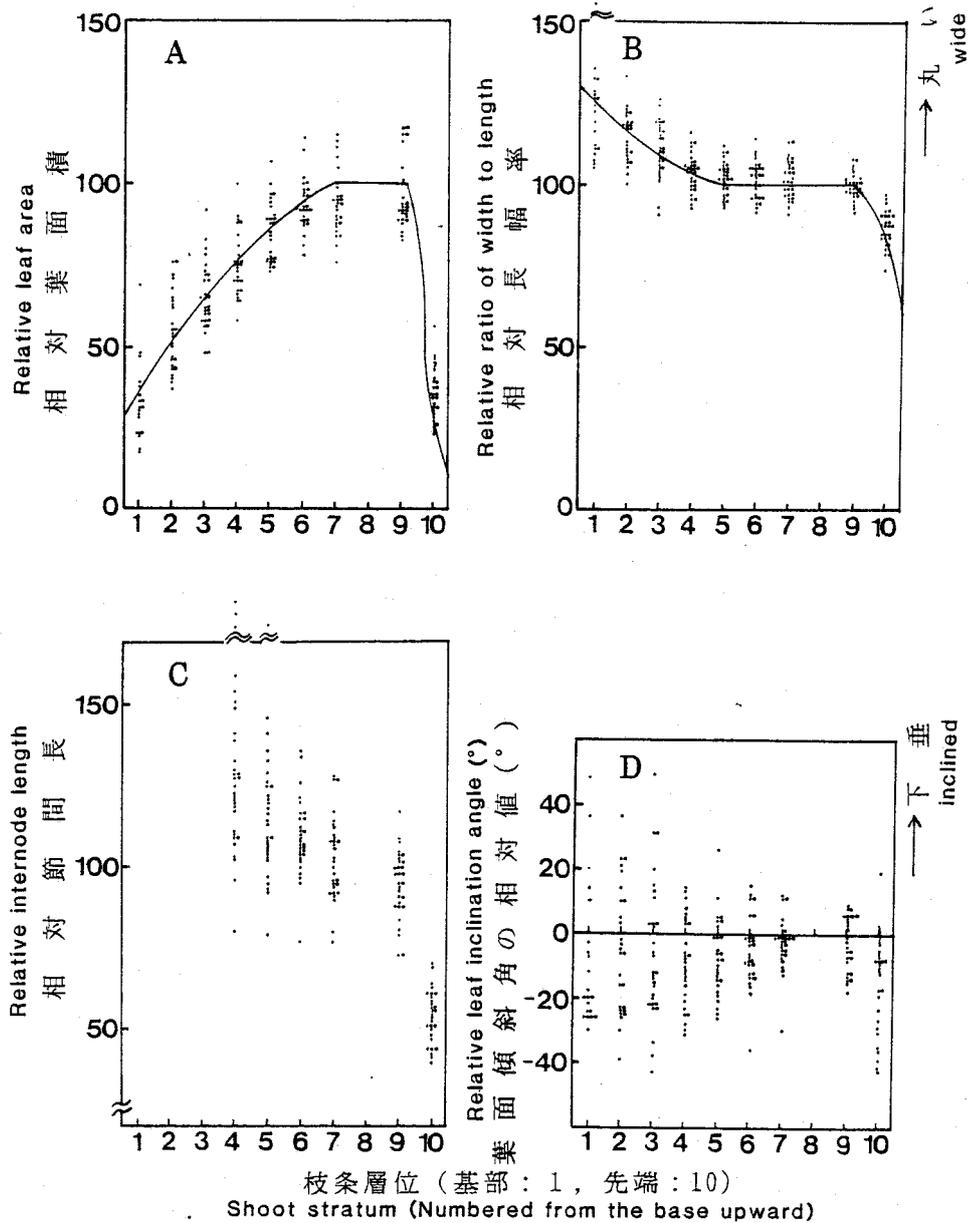
桑品種保存園（1979年植付け、畦間2.5m×株間0.7m、株高約40cm）に栽植・保存されていた195品種の中から、1983年に第3表に示した30品種を対象として、葉長、葉幅、節間長及び葉面傾斜角を調査した。調査は春切り後、最長枝条がおよそ140~230cmに伸長した7月18日から27日にかけて、各品種とも最長枝条またはそれに準ずる比較的直立した枝条を2個体から1本ずつ選定し、それらの全着生葉について行った。なお本節では、節間長の測定に際して脱落葉を無視し、調査当日に隣接して着生していた2葉間の長さを節間長と見なした。従って、最下位の節間長の測定値は、節間長ではなく、いわゆる「すそ上り長」を示していることになる。また、葉の傾きの測定には、葉クリノメーター（伊藤・宇田川，1971）を用い、葉身の基部（葉底）と葉先を結ぶ直線が地面となす角度（+90° ~ -90°；下垂葉がプラス）を15°きざみの12段階で測定した。



第5図 葉面積 (A)，長幅率 (B)，節間長 (C) 及び葉面傾斜角 (D) の平均値における品種間差異

Fig.5 Varietal differences in the mean values of leaf area(A), ratio of width to length(B), internode length(C) and leaf inclination angle(D)

↓: 品種間平均値。 Mean values among the varieties.



第6図 調査30品種における葉面積 (A) , 長幅率 (B) , 節間長 (C) 及び葉面傾斜角 (D) の層位別変化

Fig.6 Vertical changes in leaf area(A), ratio of width to length(B), internode length(C) and leaf inclination angle(D) for the investigated 30 varieties

一方, 平均枝条長及び枝条数の調査は1983年2月および1984年1~2月に, 生育中庸な個体を品種ごとに2個体選定して行い, 両年の平均値を解析に供した。カナダ産桑Aは1984年には調査が不可能であったため, 1983年の調査結果をそのまま解析に供した。

結果及び考察

(1) 葉面積

有賀 (1966) の方法に従って (葉長×葉幅×0.7) により葉面積を推定し, 全着生葉の

第3表 葉の傾きの層別変化による調査品種の分類

Table 3 Classification of the investigated varieties by the pattern of vertical changes in leaf inclination angle

	品 種 Varieties				
下層下垂型 Lower leaf inclining	黒ドウ木 Kurodogi 耐霜No35-600 Taiso No35-600	白芽荊桑♂ Shiromekeiso♂ 長沙 Chosa	新桑2号 Shinso 2 米国13号 Beikoku 13	陣座 Zinza	陣場 Zinba
上層下垂型 Upper leaf inclining	伊藤早生 Itowase	晩生白皮魯桑 Okute- shirokawaroso	春日(黒) Kasuga(kuro)	杭州1号 Kosyu 1	カナダ産桑A Kanasanso-A
S字型 Sigmoid type	あつばみどり Atsubamidori 白皮荊桑 Shirokawakeiso	淡海野桑 Awamiyaso 田中奥州 Tanakaoushu	伊選K Isen-K 鶴桑 Tsuruguwa	大島桑 Ooshimaso 中沢桑 Nakazawaso	改良魯桑 Kairyo-roso
一定型 Constant type	大広丸 Oohiromaru	改良秋田 Kairyo-akita	弓浜1号 Kyuhin 1	熊谷桑 Kumagayaso	鼈甲桑 Bekkoguwa
その他 Others	赤芽熊鷹 Akamekumataka	岩瀬 Iwase	アルジェリア厚葉 Algeria-atsuba		

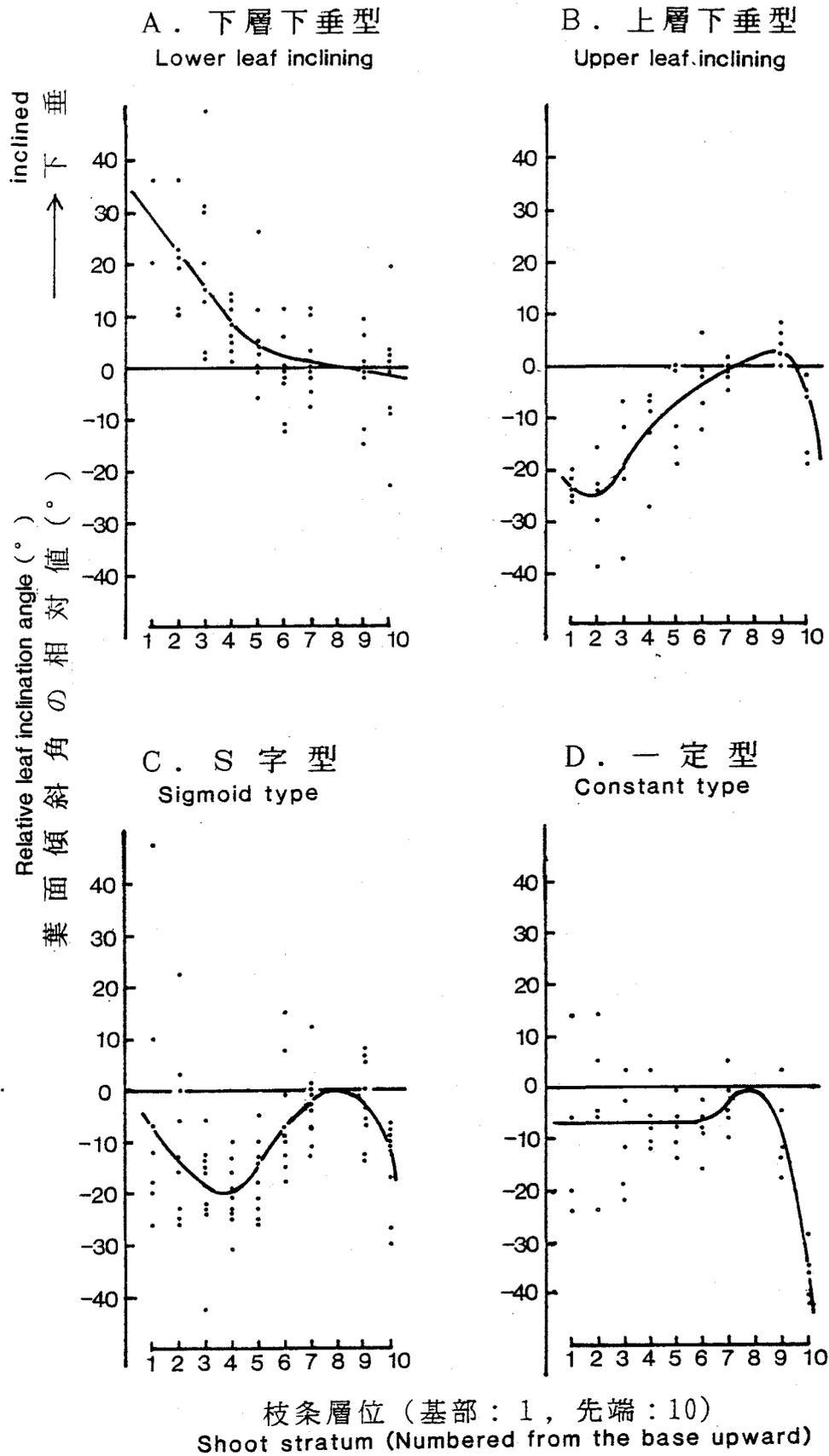
平均葉面積を品種ごとに求めてその頻度分布を第5図Aに示した。それによれば、葉面積の品種間平均値は183cm²で、最高310cm²（陣座）から最低90cm²（米国13号）までほぼ正規的な分布を示した。

次に各品種とも枝条を基部（第1層）から先端（第10層）に等分し、枝条層位（ x ）と相対葉面積（ y_1 ；第8層の葉面積を100とした指数）の関係を求めて第6図Aに示した。相対葉面積は枝条基部から先端へ向けて増加し、第7層でほぼ一定値に達した後、未成葉が含まれる第10層で急減する傾向が明らかに認められた。第1層から第7層までの x と y_1 の関係は2次式でよく近似できた。佐藤（1981）は葉数約40枚のポット植えの桑で葉位と葉面積の関係を調査し、同様な結果を得ている。なお、赤芽熊鷹及び田中奥州は他の品種と若干異なる傾向を示したので第6図Aからは除外した。

（2）長幅率

本論文では岩田（1955）及び飯塚・荒川（1979）にならい、葉幅を葉長で除して100を乗じた値（葉幅/葉長×100）を長幅率と定義する。第5図Bに示したように、全着生葉の平均長幅率は80前後を示す品種が最も多く、98（伊選K）から61（田中奥州）までほぼ正規的に分布していた。この結果は飯塚・荒川（1979）が20品種を対象に枝条中部の葉について調査した結果（平均83.0，標準偏差6.38）とよく一致している。

次に枝条層位（ x ）と相対長幅率（ y_2 ；第8層=100）との関係を第6図Bに示した。相対長幅率は枝条基部から上方へ向けて漸次減少し、第5層で一定値に達した後、未成葉が含まれる第10層で再び減少する傾向が明らかに認められた。第1層には葉が極端に丸い品種もいくらか存在するが、第1層から第5層までの x と y_2 の関係は2次式でよく近似



第7図 葉面傾斜角の層位別変化における4つのタイプ
Fig.7 Four types of vertical changes in leaf inclination angle

第4表 調査6形質の形質間相関係数

Table 4 Correlation coefficients among the investigated 6 characters

	平均枝条長 Mean shoot length	節間長 Internode length	枝条数 Shoot number	葉面積 Leaf area	長幅率 Ratio of width to length	葉の傾き Leaf inclination angle
平均枝条長 Mean shoot length		-0.031	-0.025	-0.153	-0.283	-0.184
節間長 Internode length	-0.031		-0.149	0.081	-0.009	-0.209
枝条数 Shoot number	-0.025	-0.149		-0.695***	-0.554**	-0.500**
葉面積 Leaf area	-0.153	0.081	-0.695***		0.638***	0.419*
長幅率 Ratio of width to length	-0.283	-0.009	-0.554**	0.638***		0.280
葉面傾斜角 Leaf inclination angle	-0.184	-0.209	-0.500**	0.419*	0.280	

***: 0.1%レベルで有意 Significant at 0.1% level

**: 1%レベルで有意 Significant at 1% level

*: 5%レベルで有意 Significant at 5% level

できた。

(3) 節間長

先に述べたように、本節では落葉を無視し節間長を測定した。そこで落葉が著しい枝条基部での測定結果を除外し、第4～10層における節間長の平均値を品種ごとに求め、その頻度分布を第5図Cに示した。それによると、節間長は5.6cmのもの（伊藤早生、岩瀬）から3.8cmのもの（伊選K）まで存在するが、その分布様式は正規分布とはやや異なっており、5.3cm程度の長節間品種群と、4.3cm程度の短節間品種群に分類できるようなも思われた。

次に、第4～10層における枝条層位と相対節間長との関係を第6図Cに示した。相対節間長は枝条の中～上層部で一定値を示さず、先端へ向けて減少し続ける傾向がうかがえ、相対葉面積や相対長幅率の層位別変化とは異なる傾向を示した。ただし、相対節間長の層位別変化は、相対葉面積や相対長幅率の場合に比べて分布がばらついている。これは第4～5層にまで落葉の影響が及び、測定値が著しく大きくなっている品種が見られたことも一因であろう。今後、落葉の影響を除いた真の節間長の層位別変化を、枝条基部から先端にわたって明らかにすることが必要である。

(4) 葉面傾斜角

全着生葉の平均葉面傾斜角を品種ごとに求め、その頻度分布を第5図Dに示した。葉面傾斜角は品種間差が著しく、52.7°（藍甲桑）から6.4°（新桑2号）まで幅広く分布しているが、25°～35°の品種が比較的多く、正規的な分布を示した。佐藤ら（1981）は、葉が比較的立っているもの、葉が垂れるもの、およびこれら中間タイプの3型に分類できる

第5表 調査6形質による主成分分析

Table 5 Principal component analysis by the investigated 6 characters

形 質 Character	主 成 分 Principal component		
	第 1 1st	第 2 2nd	第 3 3rd
平 均 枝 条 長 Mean shoot length	0.175	0.196	0.901
節 間 長 Internode length	-0.024	-0.856	-0.206
枝 条 数 Shoot number	0.523	0.191	-0.301
葉 面 積 Leaf area	-0.539	-0.124	0.063
長 幅 率 Ratio of width to length	-0.491	-0.032	-0.177
葉 面 傾 斜 角 Leaf inclination angle	-0.403	0.419	0.144
寄 与 率 (%) Ratio of contribution(%)	43.7	19.0	17.2

ことを示唆しているが、本節の結果からは必ずしも明らかではなかった。

次に枝条層位と葉面傾斜角の相対値（第8層の傾きを0°に基準化して表示）との関係を第6図Dに示した。図によると、未成葉を含む第10層の葉が第8層に比べて水平（あるいは上向き）であることはほぼ全品種に共通しているものの、枝条基部から先端を通じての、全品種に共通した傾向は認められない。そこで、供試品種を第3表に示す4タイプに分類の上、タイプごとに層位別変化を検討した。

まず、第7図Aに示した下層下垂型は、光が上層の水平な葉に捕捉されやすく、下層の葉は下垂している上、透過光量も少ないため光を受けにくいタイプといえよう。この型に属する品種はすそ上り長が平均33.9cmと4型中最も大きかった。これに対して第7図Bの上層下垂型は、上層の葉が下垂しているため光は下層まで透過しやすい上、下層の葉は比較的水平和で透過光を捕捉しやすいタイプといえる。この型に属する品種のすそ上り長は平均9.4cmで、4型中最も小さく、下層下垂型との間に0.1%水準の高い有意差が認められた。これは光条件の差が下位葉の落葉に反映したものと考えられる。次に第7図CのS字型は、曲線の形から上層下垂型の変型と考えることができ、すそ上り長も平均15.0cmと、上層下垂型に次ぐ低い値を示した。また、第7図Dの一定型は第10層以外は層位別変化が少ないのが特徴といえる。一定型品種は、よく調べると葉が下垂するものが多く（データ省略）、そのすそ上り長は平均22.7cmで、上層下垂型とS字型の中間の値を示した。なお、赤芽熊鷹、岩瀬及びアルジェリア厚葉の3品種は特異な層位別変化を示し、4タイプのいずれにも分類することができなかった。

(5) 形質間相関

上述の4形質に平均枝条長と枝条数を加えた6形質について、形質間相関係数を第4表にとりまとめた。表によると、平均枝条長と節間長は、それぞれ他の5形質との間に有意な相関関係が一切認められず、独立性の高い形質であると判定できる。これに対して枝条数、葉面積、長幅率及び葉面傾斜角の4形質相互間には、1例を除いてすべて5%水準の有意な相関関係が存在しており、この4形質は互いに関連があると考えてよい。

そこで供試品種の類型化を試みるため、第4表を用いて主成分分析を行った(第5表)。第1主成分では枝条数の係数が正の、また葉面積、長幅率及び葉面傾斜角の係数が負の大きな値を示しており、供試品種は多条・小、長、水平葉品種と、少条・大、丸、下垂葉品種とに分類できることが示唆される。このように受光態勢に関与する上記4形質が互いに関連していることは、受光態勢を考える上で、また桑樹のモデル化を図る上で考慮すべき重要事項である。また第1主成分に比べれば寄与率はかなり低い、第2主成分では節間長の係数が、さらに第3主成分では平均枝条長の係数が、それぞれ極めて大きな絶対値を示しており、節間長の長短、平均枝条長の長短に着目した分類の可能性も示唆される。

II - 2 樹型関連形質の生長に伴う変化

II - 1では樹型関連形質を多数の品種について調査した。しかしこの調査は一生長過程で、最長枝条についてのみ行われたものであり、全ての枝条を対象に全生長過程にわたって調査を行うことが必要である。また、受光態勢を決定づける重要な要因である枝条の空間配置については、II - 1では全く調査が行われなかった。

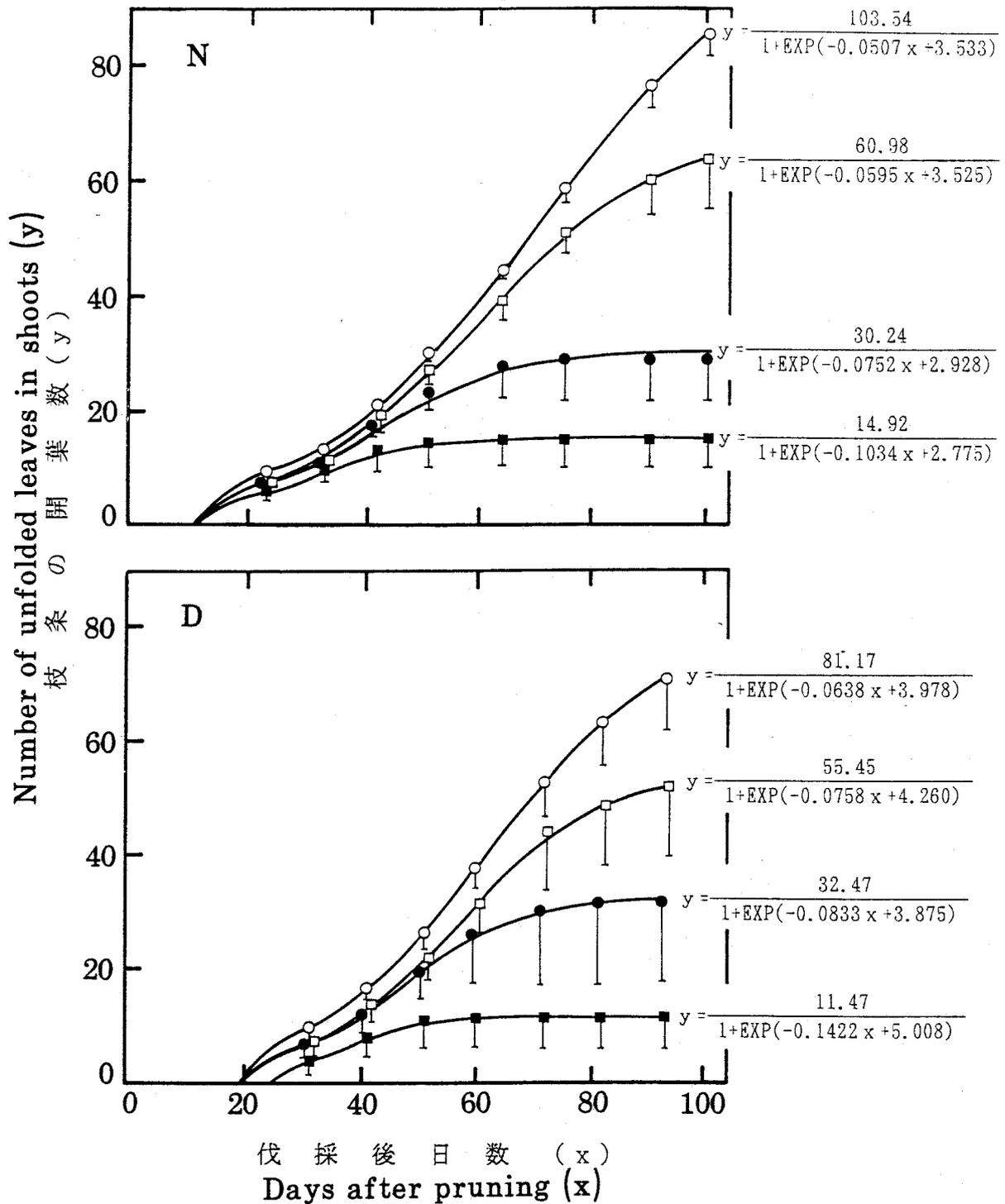
そこで本節では品種を1品種に限定する一方、栽植密度の異なる2つの桑園を供試して、受光態勢に関与する枝と葉の諸形質を生長を追って調査する。そして調査結果は次節(桑樹幾何学モデルの構築)で活用することを前提に、できる限り数式化を試みる。

材料及び方法

1984年には5月29日に夏切りした畦間2.0m×株間0.6mの普通植個体群(株高約35cm、品種は一ノ瀬)を、1985年には6月7日に夏切りした畦間1.0m×株間0.5mの密植桑個体群(株高約20cm、品種は一ノ瀬)を供試した。両個体群とも予め生育中庸な3個体を選定し、発芽(萌芽)直後に整芽を行って、株面からの再発枝数を個体当たり30本(1984年)または15本(1985年)とした上、9月上旬まで約10日おきに次の要領で調査を行った。

まず、調査個体を中心とする10°刻みの放射線と10cm刻みの同心円を描いた板を地面に敷き、株を原点とする極座標の座標値が読み取れるようにした。そして全枝条について、生長点の地上高と生長点直下の座標値を測定し、その方位角と傾斜角を算出するとともに、開葉数並びに落葉葉位を併せて調査した。なお、調査の進行とともに、開葉数の著しく異なる枝条が同一個体中に混在するようになった。そこで同一個体中の枝条を最終調査日における開葉数の多い順に3、6、9、12本(1984年)または2、3、4、6本(1985年)に分け、それぞれタイプI~IVとして分類の上、必要に応じてタイプ別に検討を加えた。

また、調査枝条中から予め8本(1984年)あるいは10本(1985年)の枝条を選定し、毎



第8図 普通植个体群 (N) 及び密植个体群 (D) における枝条の開葉数の経時変化
 垂線は標準偏差を示す。

Fig.8 Time course changes in number of unfolded leaves in shoots of mulberry
 populations planted normally(N) and densely(D)

Vertical bars indicate standard deviations.

- : タイプⅠ Type I □: タイプⅡ Type II
- : タイプⅢ Type III ■: タイプⅣ Type IV

第6表 各葉位における落葉期日（伐採日起算）

Table 6 Date of defoliation in each leaf order (Counted from the pruning)

葉位 (枝条基部より) Leaf order (From the shoot base)	普通植 Normal planting				密植 Dense planting			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV
1	44	41	43	40	44	52	50	47
2	50	49	48	48	54	61	58	63
3	58	59	53	55	62	66	64	69
4	67	71	64	65	68	71	70	76
5	80	87	76	87	73	78	82	88
6	69	62	64	69	62	65	64	69
7	78	73	78	85	69	73	70	76
8	85	82	89	*	73	79	77	81
9	91	92	*	*	80	86	86	93
10	100	*	*	*	94	*	*	*
11	76	63	70	76	73	79	74	72
12	87	81	96	89	79	90	91	△
13	*	*	*	*	85	*	*	△
14	*	*	*	*	93	*	*	△
15	*	*	*	△	*	*	*	△
16	101	91	80	△	83	88	77	△
17	*	*	*	△	94	*	*	△
18	*	*	*	△	*	*	*	△
19	*	*	*	△	*	*	*	△
20	*	*	*	△	*	*	*	△
21	*	*	86	△	*	*	92	△

I～IV：枝条タイプ。Shoot type.

*：調査終了時まで落葉せず。Not defoliated until last investigation.

△： " 開葉せず。Not unfolded "

回全着生葉の葉長，葉幅，節間長並びに葉面傾斜角を測定した。測定方法は前節と同様であるが，本節では直下の葉が落葉した後は節間長の測定を行わなかった。なお，選定された枝条にはI～IVの各タイプが2～3本ずつ均等に含まれていた。

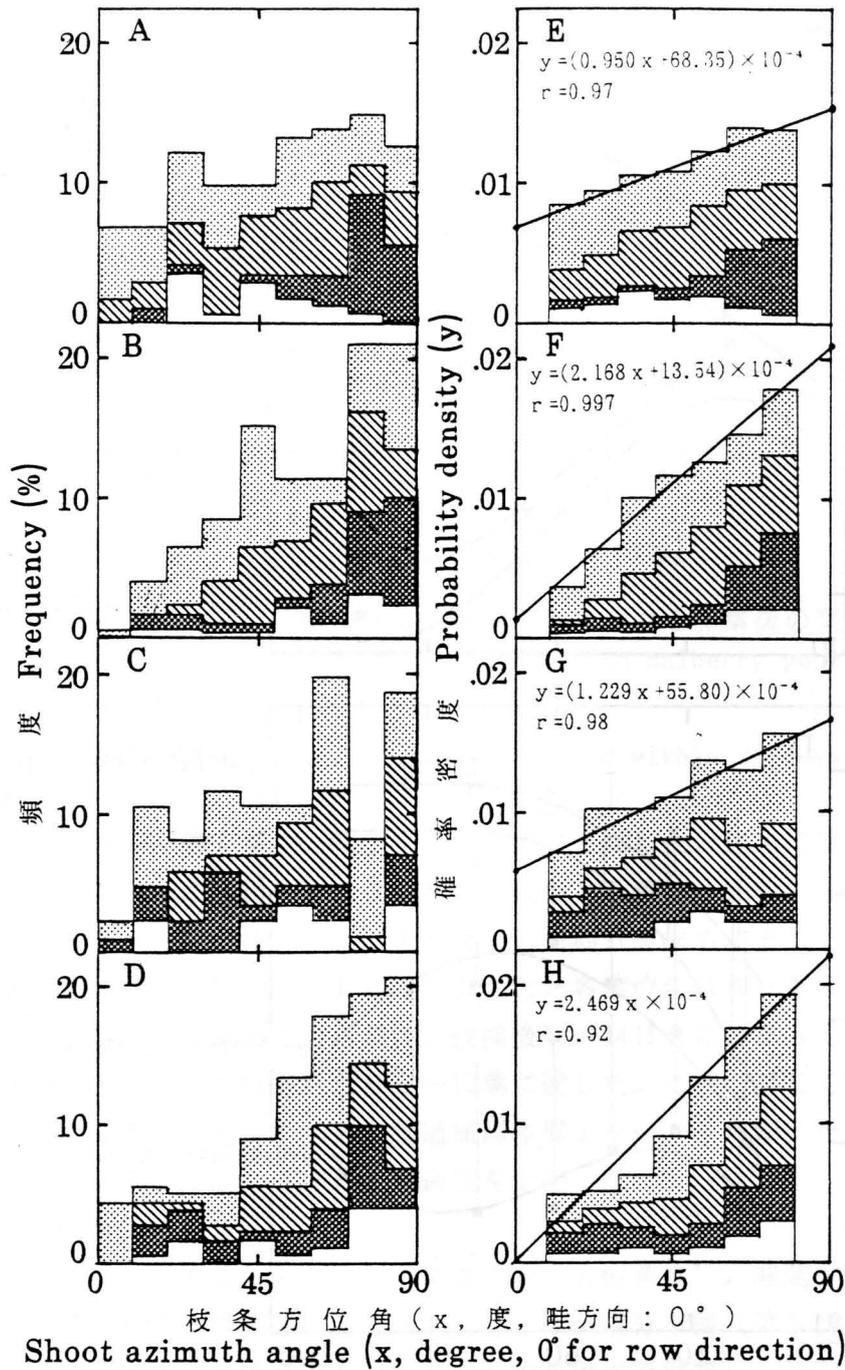
結果の解析に当って，各葉の開葉日は，調査日から次の調査日まで開葉速度が変化しないものと仮定して求めた。また，結果に対する折れ線回帰式のあてはめは，大塚（1978）のプログラムを利用した。

結果及び考察

（1）開葉数と落葉数

開葉数の経時変化を枝条タイプ別に第8図に示した。これによると，調査期間中の開葉数や開葉速度は，枝条タイプによって大きく異なるほか，栽植密度によっても若干異なるが，どの枝条も例外なく発芽後の約10日間は急速に開葉数を増し，その後は固有のS字型曲線を描きながら開葉を続けていくことがわかった。そしてS字型の部分はロジスティック曲線で極めてよく近似できた。

次に落葉日を検討するため，本報では調査葉を枝条タイプ別に基部から5葉位ごとにグループ分けし，グループ内の1，3，5，7，9割が落葉した期日を，それぞれグループ



第9図 普通植及び密植個体群における枝条の方位角別頻度分布

Fig.9 Frequency distributions of shoot azimuth angle in mulberry populations planted normally and densely

□ :タイプ I Type I ▨ :タイプ II Type II ▩ :タイプ III Type III
 ▤ :タイプ IV Type IV

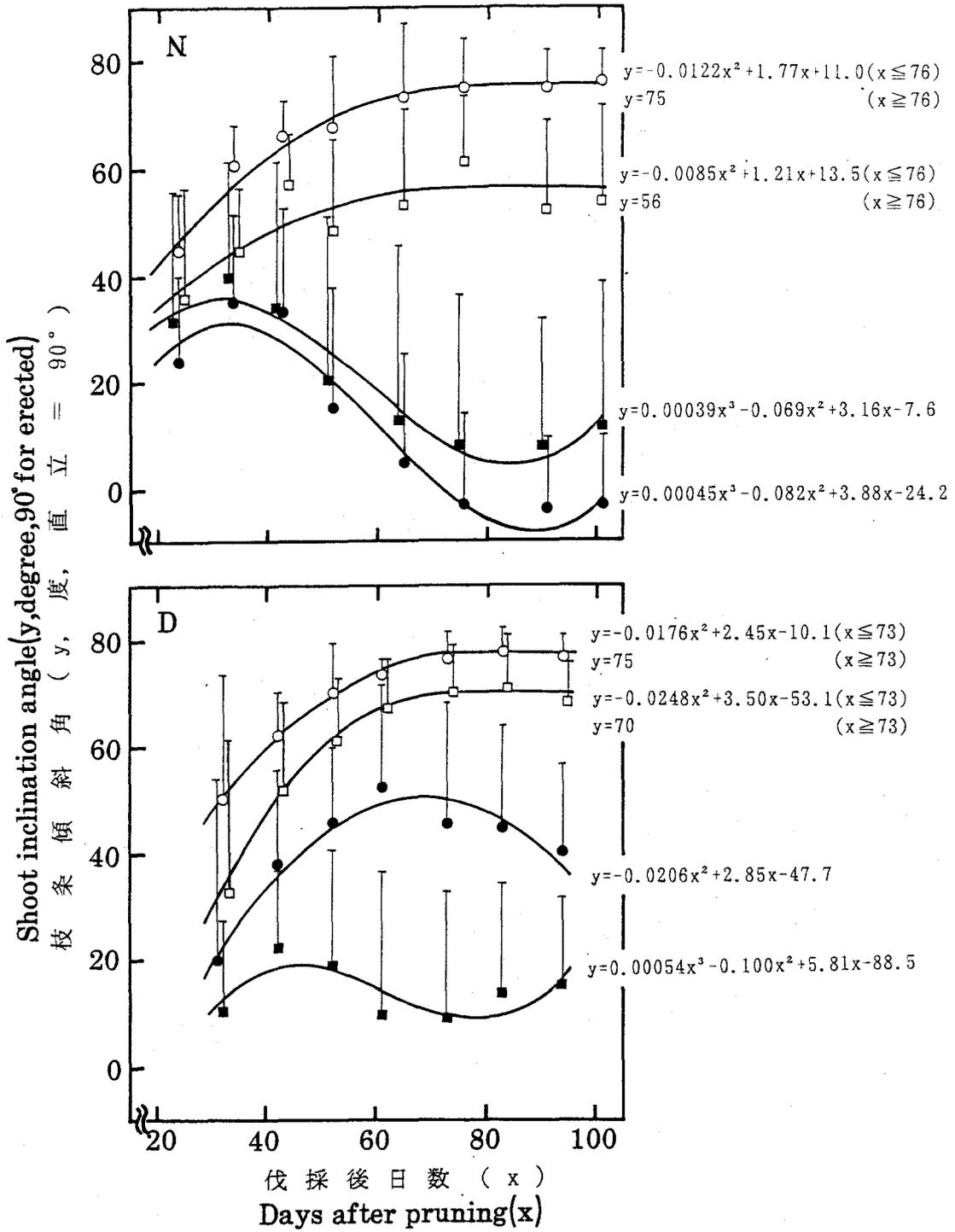
A:普通植・伐採50日目まで。 Normally planted, up to 50 days after pruning.

B:普通植・伐採50日目以降。 Normally planted, more than 50 days after pruning.

C:密植・伐採50日目まで。 Densely planted, up to 50 days after pruning.

D:密植・伐採50日目以降。 Densely planted, more than 50 days after pruning.

E~HはA~Dの30°ごとの移動平均を示す。 E-H indicate the moving averages of A-D, respectively.

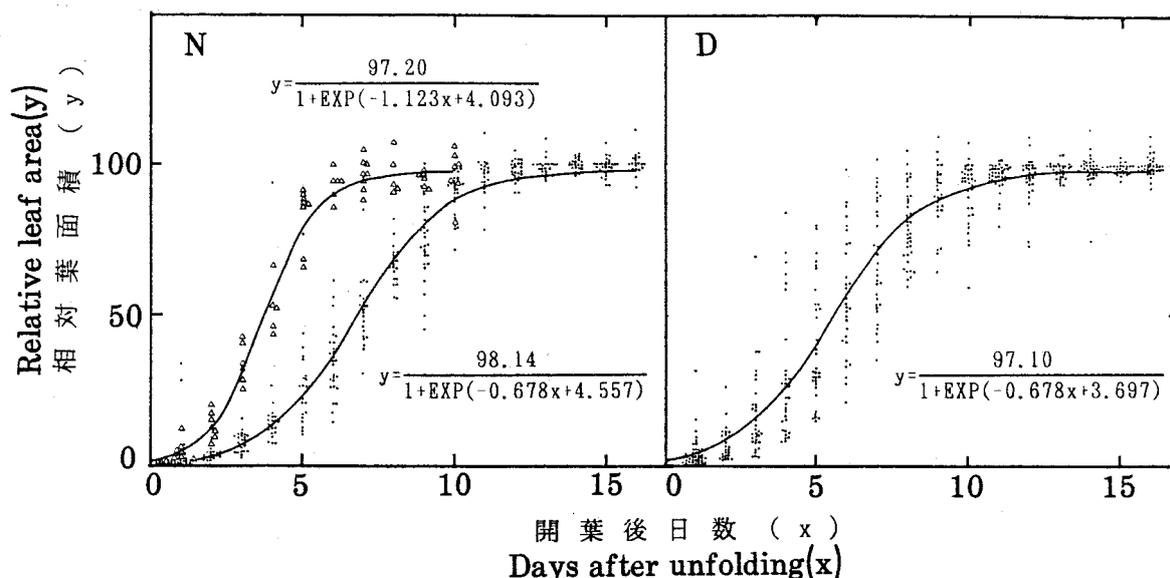


第10図 普通植個体群 (N) 及び密植個体群 (D) における枝条傾斜角の経時変化
 垂線は標準偏差を示す。

Fig.10 Time course changes in shoot inclination angle in mulberry populations
 planted normally (N) and densely (D)

Vertical bars indicate standard deviations.

- : タイプ I。 Type I。 □: タイプ II。 Type II。
 ●: タイプ III。 Type III。 ■: タイプ IV。 Type IV。



第11図 普通植個体群 (N) 及び密植個体群 (D) における開葉後の葉面積の増大
 Fig.11 Enlargement of leaf area after unfolding in mulberry populations planted normally(N) and densely(D)

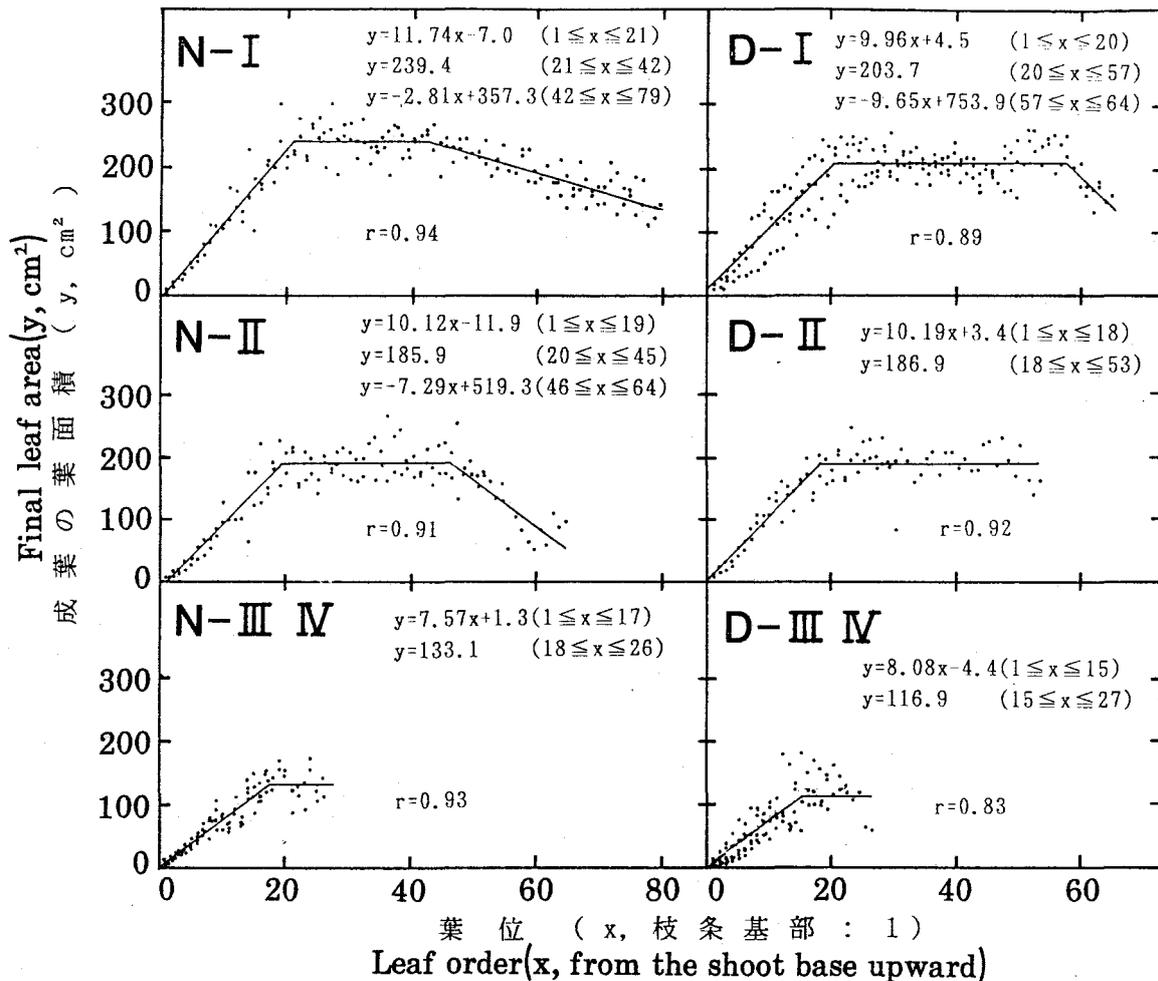
△: 伐採後22日以内に開葉した葉。 Leaves unfolded within 22 days from pruning.

の第1, 第2, . . . , 第5葉位の落葉日とみなすことにした。例えば普通植・タイプII・第6~10葉位のグループには調査葉は3個体×6枝条×5葉位=90葉あるが, 調査結果をもとに, このうちの9, 27, 45, 63, 81葉が落葉した期日を求め, それぞれ第6, 第7, . . . , 第10葉位の落葉日とした。こうして推算された各葉位の落葉日を伐採後の日数に換算して第6表に示した。普通植での落葉は, 伐採後40~44日目に始まって, 94日目(密植における最終調査日)には1枝条当たり9~12葉に達した。これに対して密植の落葉は伐採後44~52日目に始まり, 各タイプとも普通植個体群より遅かったが, その後落葉は速やかに進行し, 最終調査日には10~16葉と普通植を上回った。

(2) 枝条の方位角と傾斜角

枝条の展開方向を表現するため, 本節では畦方向を方位角0°, 畦間方向を方位角90°と定めた。普通植における枝条は, 方位角10°ごとの頻度分布図(第9図A, B)に見られるように伐採後50日目まではどの方位へも比較的等確率で展開したが, それ以降は総じて畦間方向へと移動し, その過半数が60°~90°の方位に位置するようになった。この傾向は30°ごとに移動平均をとると更に明瞭になり(第9図E, F), 方位角の頻度分布は図中に示すように, 伐採後50日目を境にそれぞれ傾きの異なる確率密度直線によって極めてよく近似できた(相関係数0.9以上)。以上述べた傾向は密植(第9図C, D, G, H)でもほぼ同様であった。

次に枝条傾斜角について, 直立する枝条を90°, 地面に水平な枝条を0°と定め, その経時変化を検討した(第10図)。枝条傾斜角の経時変化は, 枝条方位角(第9図)の場合と異なり, 明らかに枝条タイプ間に差が認められた。すなわち生長の旺盛なタイプIやIIは経時的に直立性を増し, 伐採後約70日目以降は一定値で推移した。これに対し, タイプ



第12図 普通植個体群 (N) 及び密植個体群 (D) における成葉葉面積の葉別変化
 Fig.12 Changes in final leaf area with respect to its order in mulberry populations planted normally (N) and densely (D)

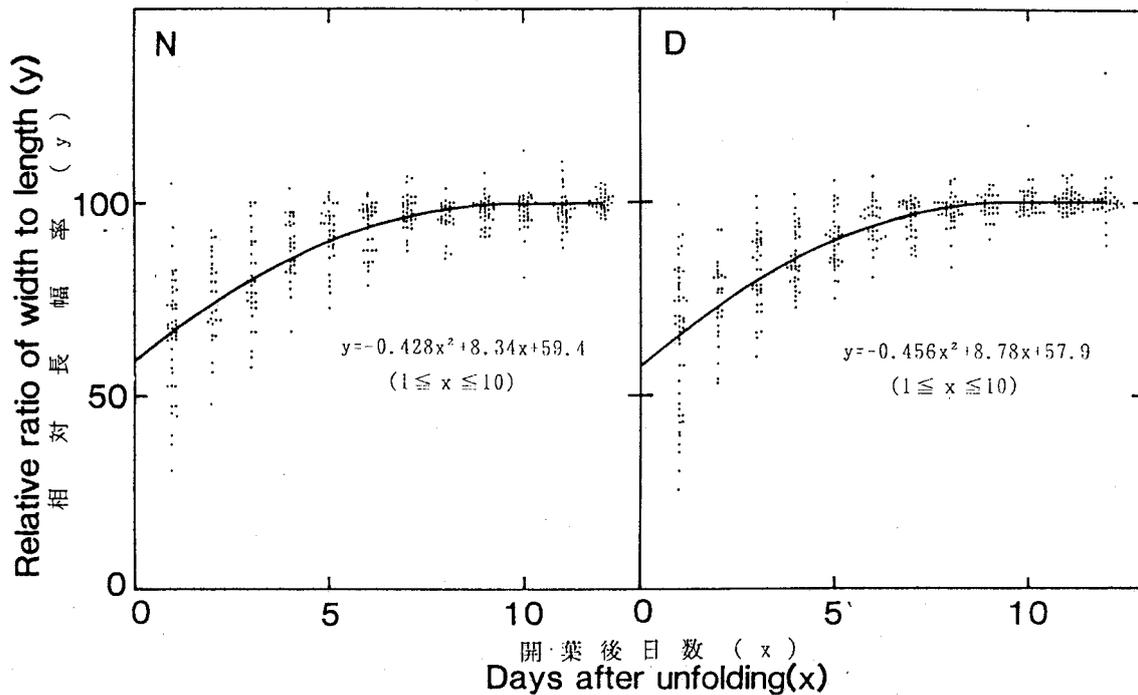
I ~ IV : 枝条タイプ。Shoot type.

r : 重相関係数。Multiple regression coefficient.

IVは逆に次第に横臥するようになり、伐採後約80日目で最小値に達した後、落葉に伴ってやや上向きになる傾向が認められたが、最後まで横臥しない枝条も一部含まれていたため、標準偏差が非常に大きな値を示した。更にタイプIIIの経時変化は栽植密度によって全く傾向が異なり、普通植ではタイプIV以上に横臥性が強まる傾向が見られたが、密植ではむしろタイプIやIIに似た変化を示した。タイプIIIの標準偏差もタイプIVと同様非常に大きかった。なお、密植では調査終了時の枝条傾斜角がどのタイプでも普通植を上回っており、最終的にはより直立性の高い個体群を形成すると言える。枝条の傾斜角の経時変化は、図中に示すような直線あるいは2次、3次曲線で便宜的にある程度近似することができた。

(3) 葉面積

前節と同様、葉面積は有賀 (1966) に従って (葉長×葉幅×0.7) により推定した。成熟時の葉面積を100とし、開葉から成熟までの葉面積の経時変化を第11図に示したが、葉は開葉後ロジスティック曲線を描きつつ面積を増し、栽植密度や枝条タイプに関係なく15



第13図 普通植个体群 (N) 及び密植个体群 (D) における開葉後の長幅率の変化
 Fig.13 Changes in the ratio of leaf width to length after unfolding in mulberry populations planted Normally (N) and densely (D)

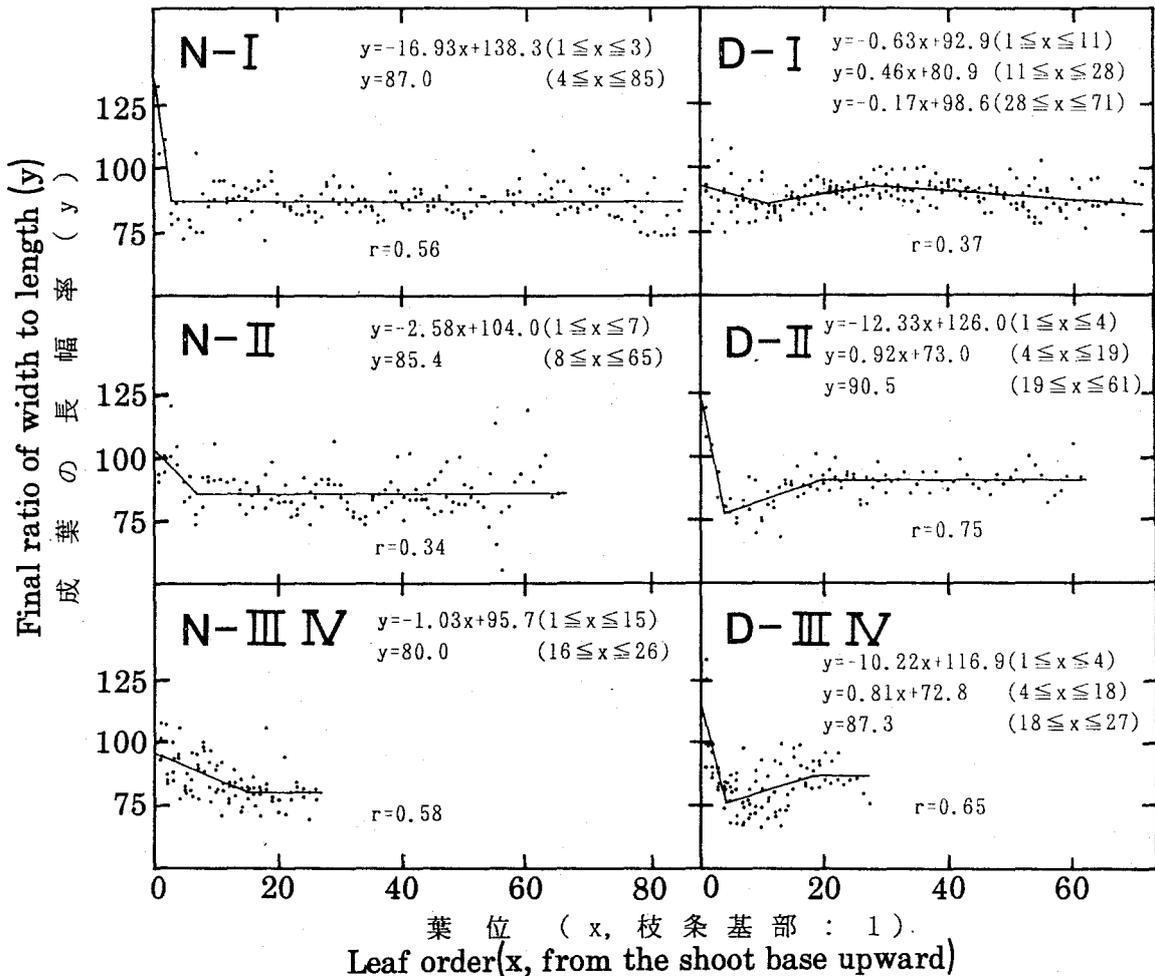
日目頃にはほぼ拡大を終了した。ただし、普通植において伐採後22日目までに開葉した枝条基部の数葉は余り生長せず、すぐに面積の拡大を終了したため、他の葉とは別のロジスティック曲線があてはまった。この現象は密植でもある程度認められたが、普通植ほど明瞭ではなかった。

次に成葉の葉面積を葉位別・枝条タイプ別に第12図に示した。成葉の葉面積は枝条の基部から上方に向けて第20葉位程度までは葉位とともに増加し、第50葉位程度まで一定値を保った後漸減する傾向が、栽植密度や枝条タイプに関係なく認められた。したがってその葉位別変化は、すべて図中に示すような同形の折れ線回帰式で極めてよく近似することができた (重相関係数0.83~0.94)。

(4) 長幅率

前節と同様、葉幅/葉長×100 を長幅率と定義した。成熟時の長幅率を100 に指数化し、開葉から成熟までの長幅率の経時変化を第13図に示したが、葉は開葉後、2次曲線に沿って経時的に長幅率を増し、栽植密度や枝条タイプに関係なく8~10日で一定の長幅率に達した。第11図と第13図を併せてみるにより、桑葉は開葉時には成熟時より細長い形をしているが、開葉後8~10日間は葉長よりも葉幅の増大を優先させながら面積を拡大し、更に約5日間、葉形を保ったままゆるやかに面積の拡大を続けた後、生長を完了することがわかる。岩田 (1955) は葉面積の拡大は開葉後約12日、長幅率の増加は約6日で終了するとしており、本調査結果もこれと概ね一致していた。

次に成葉の長幅率を葉位別・枝条タイプ別に検討したところ第14図のとおりであった。総じて長幅率は葉位による変化が少なく、一貫して85前後を示した。II-1 (第6図B)



第14図 普通植个体群 (N) 及び密植个体群 (D) における成葉長幅率の葉位別変化
 Fig.14 Changes in the final ratio of leaf width to length with respect to its order in mulberry populations planted normally (N) and densely (D)

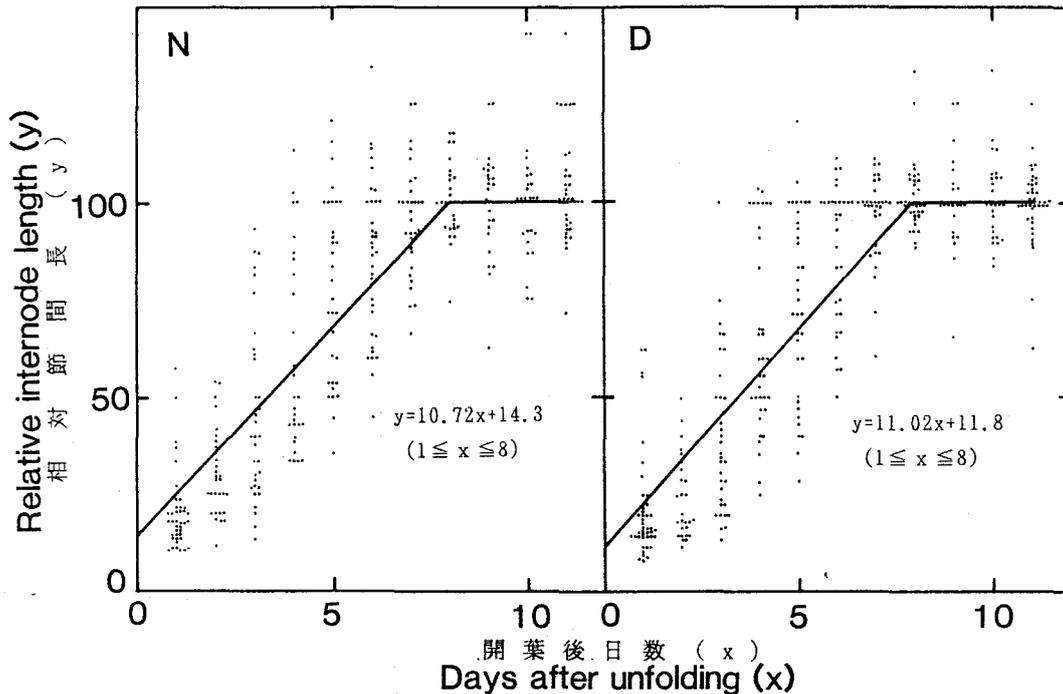
I ~ IV : 枝条タイプ。Shoot type.
 r : 重相関係数。Multiple regression coefficient.

では、ほとんどの品種で枝条基部の長幅率が上・中部より増大したが、本調査では基部の数葉についてのみ、わずかにその傾向が認められた。長幅率の葉位別変化の折れ線回帰式による近似を試みたが、図中に示すようにすべてを同形の折れ線で近似することは難しく、その重相関係数も0.34~0.75と極めて低かった。

(5) 節間長

節間長についても、伸長を停止した時点の値を100として、開葉後の節間長の経時変化を第15図に示した。節間長は葉面積や長幅率より早く、開葉後約8日目に伸長を停止した。8日目までの節間長の増加はロジスティック曲線で近似可能と思われたが、やや不明瞭なので直線による近似を行い、図中に示す回帰直線を得た。

次に、伸長停止時の節間長を葉位別・枝条タイプ別に検討した結果は第16図に示すとおりである。節間長は枝条基部から上方に向けて一旦急増して第10葉位で約5cmに達し、その後は緩やかに減少を続けて、約2cmに減じた後は一定値で推移する傾向が、枝条タイプ



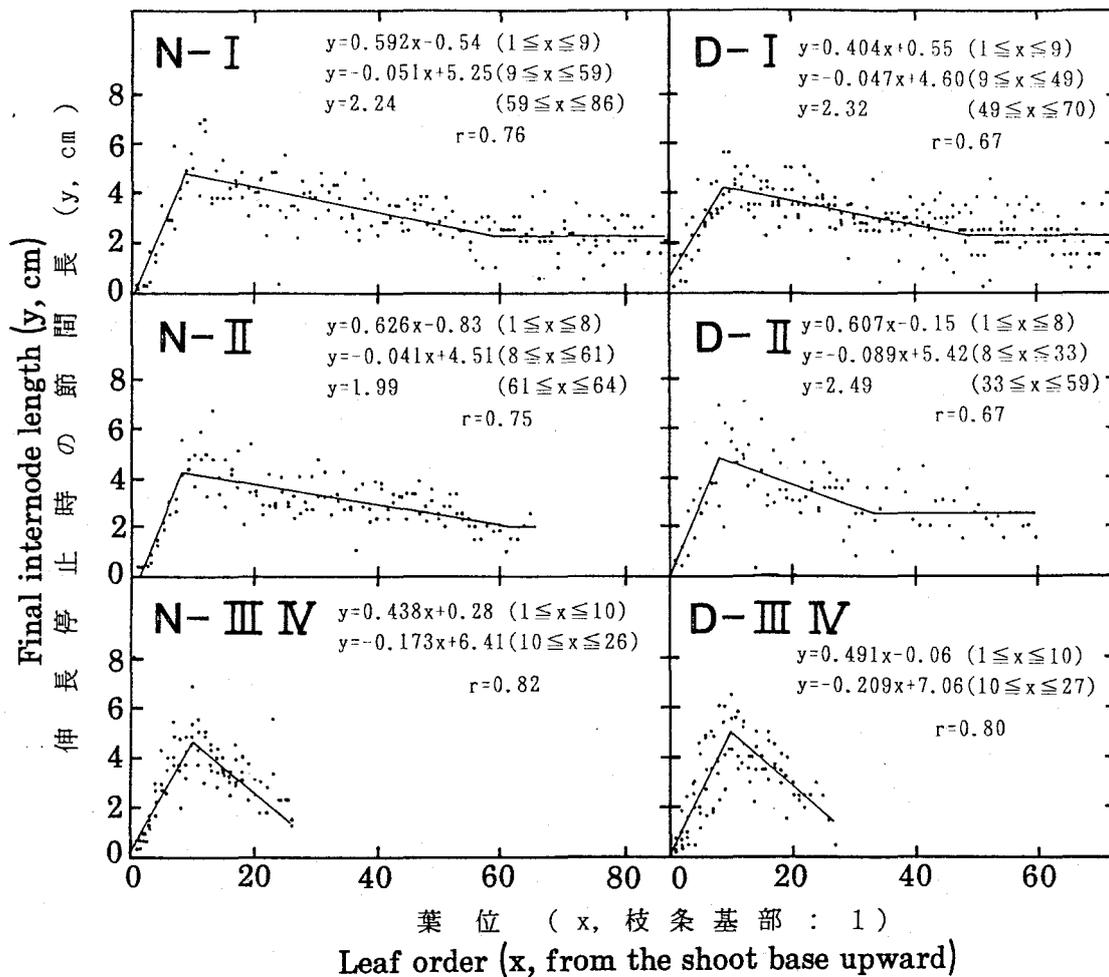
第15図 普通植个体群 (N) 及び密植个体群 (D) における開葉後の節間伸長
 Fig.15 Internode elongation after unfolding in mulberry populations planted normally (N) and densely (D)

や栽植密度に関係なく認められた。したがってその葉位別変化は、すべて図中に示す同形の折れ線回帰式でかなりよく近似できた (重相関係数0.67~0.82)。

(6) 葉面傾斜角

葉面積、長幅率や節間長は開葉後8~15日で一定値に達したが、葉面傾斜角は安定することはなく、枝条の方位角や傾斜角等の変遷に伴って変化を続ける例が多かった。また、II-1では品種によっては「下層下垂型」「上層下垂型」など葉面傾斜角の葉位別変化が認められたが、本調査に供した「一ノ瀬」はどの時期にも明瞭な葉位別変化は認められなかった。そこで、葉位別変化を無視し、全葉位を込みにして葉面傾斜角の平均値と標準偏差を求めて枝条タイプ別・生長段階別に検討した (第7表)。葉面傾斜角はどのタイプでも生長初期より後期の方が平均して3°~11°傾いていた。また、タイプIやIIでは栽植密度による差が少なく、いずれも初期に平均15°~20°、後期には23°~26°を示したのに対し、タイプIII, IVでは栽植密度によって全く値が異なり、全生育期間を通じて普通植では25°~33°とIやIIより下垂する葉が、密植では逆に11°~18°と水平な葉が多かった。

次に、全葉位を込みにした傾斜角15°ごとの頻度分布は第17図のようになった。宇田川 (1980) によれば、葉の傾斜角分布は作物によって著しく異なるばかりか、同じ作物でも生育とともに変化する。また堀江 (1981) は数種の草本性作物の葉の傾斜角分布について検討し、分布は総じて非対称であり正規分布関数よりもベータ分布関数の方が実測値によく適合することを明らかにしている。しかし本調査の場合、葉の傾斜角は-90°から90°



第16図 普通植个体群 (N) 及び密植个体群 (D) における伸長停止時節間長の葉位別変化

Fig.16 Changes in final internode length with respect to its order in mulberry populations planted normally(N) and densely(D)

I ~ IV : 枝条タイプ。Shoot type.

r : 重相関係数。Multiple regression coefficient.

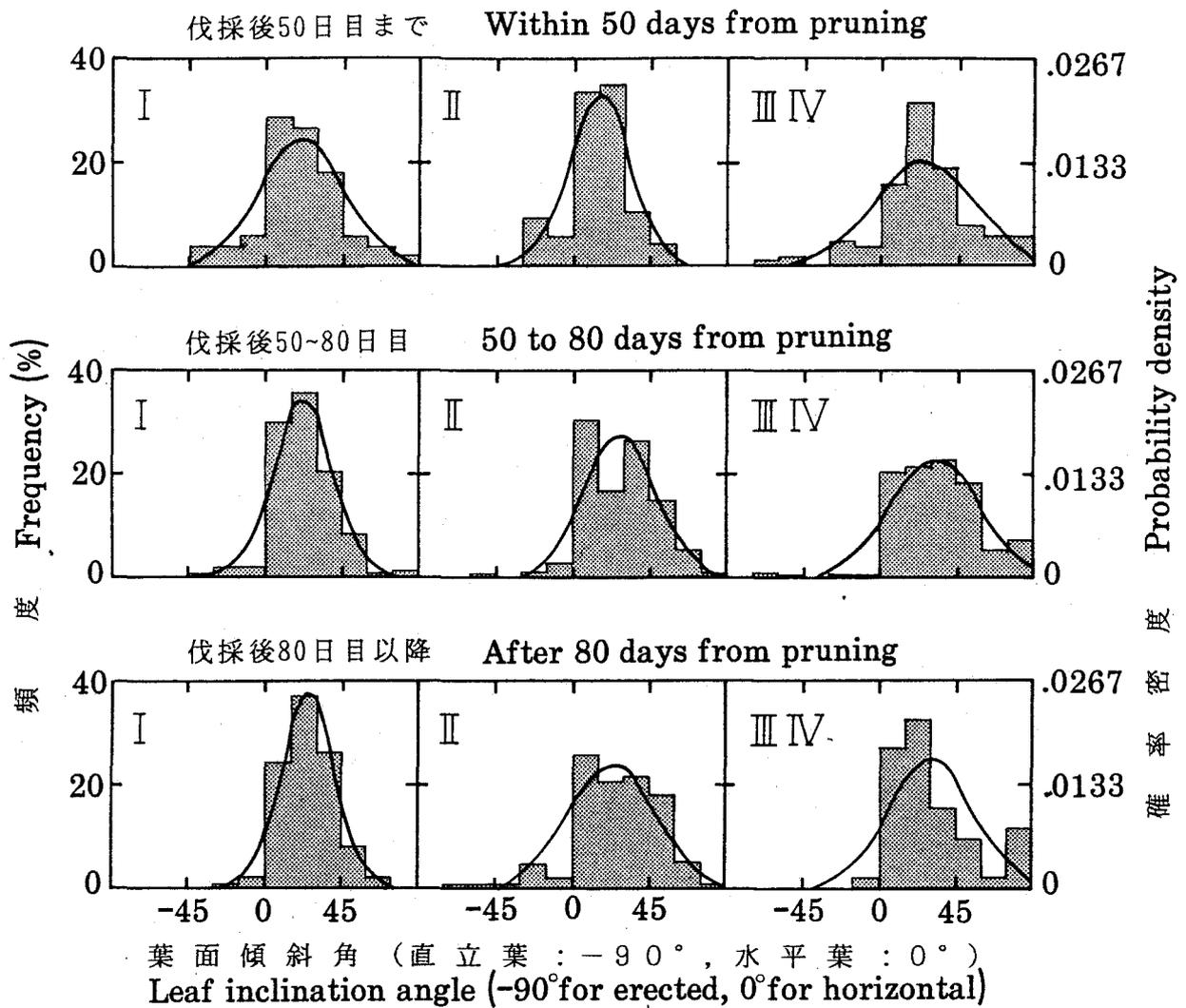
第7表 各生長段階における平均葉面傾斜角

Table 7 Mean leaf inclination angle in each growth stage

生長段階 Growth stage	普通植 Normal planting			密植 Dense planting		
	I	II	III・IV	I	II	III・IV
伐採後 50 日目まで Up to 50 days after pruning	19.7 ^o (24.8)	14.7 ^o (18.1)	25.4 ^o (29.7)	20.3 ^o (26.8)	19.9 ^o (19.5)	11.9 ^o (16.2)
伐採後 50 ~ 80 日目 50 to 80 days after pruning	22.6 (17.4)	27.8 (21.6)	33.4 (26.2)	19.4 (16.9)	15.8 (17.8)	18.0 (22.7)
伐採後 80 日目以降 More than 80 days after pruning	25.3 (15.9)	25.7 (24.9)	30.9 (24.4)	25.1 (19.0)	23.0 (19.8)	17.3 (16.0)

I ~ IV : 枝条タイプ。Shoot type.

() 内の数値は標準偏差を示す。Numerals in parentheses indicate standard deviations.



第17図 普通植個体群における葉面傾斜角の頻度分布
Fig.17 Frequency distributions of leaf inclination angle in mulberry populations of normal density

I ~ IV: 枝条タイプ。Shoot type.

まで、符号も考慮して測定したこともあって分布の対称性が高く、図中に示すように枝条タイプや生長段階に関係なく正規分布関数で結果をかなりよく近似できるように思われた。なお第17図は普通植についてのみ示したが、密植でも結果は同様であった。

II - 3 桑樹幾何学モデルの構築

シミュレーションによって受光態勢の解析を行うには、対象となる植物の形態を単純化・モデル化し、数式で表現することが必要となる。例えば田中 (1969) はタバコ個葉を4個の三角形の平面で表現し、Geller and Nobel (1984) はサボテンを星型断面を有する柱状の植物体とみなして受光態勢を解析している。また、仮定の植物個体群を想定したOikawa and Saeki (1977) の場合も、非同化器官は無視できる程度に少なく、同化器官(葉)は楕円形の平面である等の仮定を設けている。

本節では、シミュレーションによる受光態勢解析へのステップとして、II-2で得られた知見を最大限活用しつつ、株、枝、葉をそれぞれ円柱、円錐台、楕円形平面と見なした、普通植用と密植用の2種類の桑樹幾何学モデルを構築する。

モデルの概要

(1) 基本的構造

本桑樹幾何学モデルは、普通植用、密植用共に「株」「枝」及び「葉」の3つの要素から構成されている。

株は半径10cm（密植用は7cm。以下同じ）、高さ30cm（20cm）の円柱であり、その上縁には30本（15本）の枝が着生する。

枝は上部の半径が0.25cmで、基部の半径が枝条伸長1cm毎に0.0025cm増大する円錐台である。すなわち、

$$\text{基部半径 (cm)} = 0.25 + 0.0025 \times \text{枝条長 (cm)} \quad \textcircled{1}$$

枝はタイプI~IVに分類されるものとし、タイプ別の枝数は、II-2に従って3、6、9、12本（2、3、4、6本）と定めた。枝の長さ、開葉数及び落葉葉位はタイプ毎に一致するが、展開方位と傾斜角については1本1本異なるものとした。

葉は楕円形の平面で、長径の延長線上に直線状の葉柄を有し、実測データに照らして落葉期日に達していないもののみ、葉柄の先端で枝に着生している。葉柄長はいずれの葉でも長径の58%であるが、葉面積、長幅率、節間長、長径の方位角及び傾斜角は1枚1枚異なるものとした。

(2) 枝の方程式

以下の説明は、株面（円）の中心を原点とし、畦方向、畦間方向、鉛直上向き方向をそれぞれX、Y、Z軸とする直交座標系によって行う。

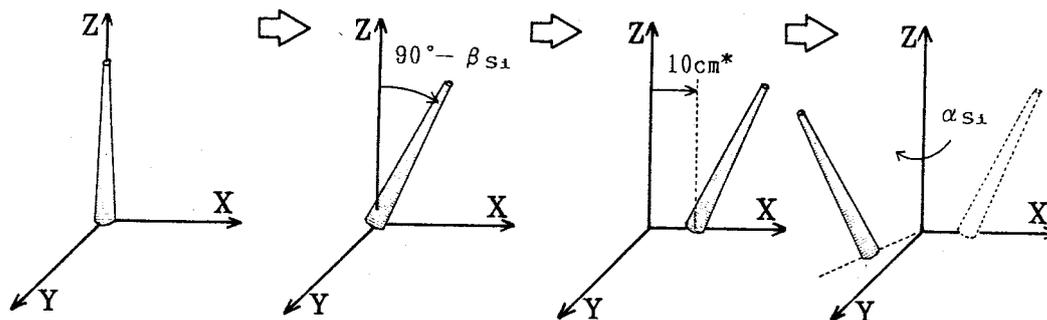
先に述べたように枝は円錐台であるから、円錐の頂部を切り取った図形と考えることができる。まず、Z軸を中心線、XY平面を底面とし、底面の半径が R_s 、高さが1cm増大する毎に半径が0.0025cm減少する円錐を考えると、その方程式は次の通りである。

$$X^2 + Y^2 - (R_s - 0.0025 \times Z)^2 = 0 \quad \textcircled{2}$$

第i枝を表わす円錐は、②式の円錐をY軸を中心に枝条傾斜角の補角($90^\circ - \beta_{s1}$)だけ回転移動し、続いてX軸方向に10cm（密植は7cm）だけ平行移動し、更にZ軸を中心に枝条方位角(α_{s1})だけ回転移動させると得られる（第18図）。具体的な計算過程は省略するが、②式に所要の移動を行うと、第i枝を表わす円錐の一般形として次式が得られる。

$$S_{11}X^2 + S_{21}Y^2 + S_{31}Z^2 + S_{41}XY + S_{51}YZ + S_{61}ZX + S_{71}X + S_{81}Y + S_{91}Z + S_{101} = 0 \quad \textcircled{3}$$

係数 S_{11} 、 S_{21} 、 \dots 、 S_{101} はいずれも第i枝の方位角、傾斜角と枝条長から計算できるのであるが、普通植モデルを例にとると、第d日（伐採日起算）における第i枝のこれら3形質はII-2の実測例に基づいて以下の手順で決定される。



第18図 モデル桑樹の第 i 枝の空間的位置を決定する手順

Fig.18 Procedure for defining spatial position of the i th shoot of a model mulberry tree

* : 密植用モデルでは7cm。 7cm for dense planting model.

α_{S1} : 第 i 枝の方位角。Azimuth angle of the i th shoot.

β_{S1} : 第 i 枝の傾斜角。Inclination angle of the i th shoot.

(a) 方位角・・・ $d \leq 50$ の時は第19図の太線、 $d > 50$ ならば同図の細線で示す確率密度に従う、0から360までの乱数を30回コンピュータに発生させる。コンピュータが第 i 番目に与えた数値を第 i 枝の方位角とする。

(b) 傾斜角・・・第10図によると、枝条の傾斜角は枝条タイプや d 値の大小に応じて、 Y_1 (④式) を平均値として標準偏差 $9^\circ \sim 27^\circ$ の分布を示す。

$$Y_1 = -0.0122d^2 + 1.77d + 11.0 \quad (\text{タイプ I, } d \leq 76)$$

$$Y_1 = 75 \quad (\text{タイプ I, } d > 76)$$

$$Y_1 = -0.0085d^2 + 1.21d + 13.5 \quad (\text{タイプ II, } d \leq 76)$$

$$Y_1 = 56 \quad (\text{タイプ II, } d > 76)$$

$$Y_1 = 0.00045d^3 - 0.082d^2 + 3.88d - 24.2 \quad (\text{タイプ III})$$

$$Y_1 = 0.00039d^3 - 0.069d^2 + 3.16d - 7.6 \quad (\text{タイプ IV})$$

} ④

そこで、該当する平均値と標準偏差を持つ正規乱数に従ってコンピュータに数値1個を発生させ、第 i 枝の傾斜角を決定する。

(c) 枝条長・・・枝条長は、開葉したすべての葉の節間長の総和から求める。節間長の求め方については後述する。

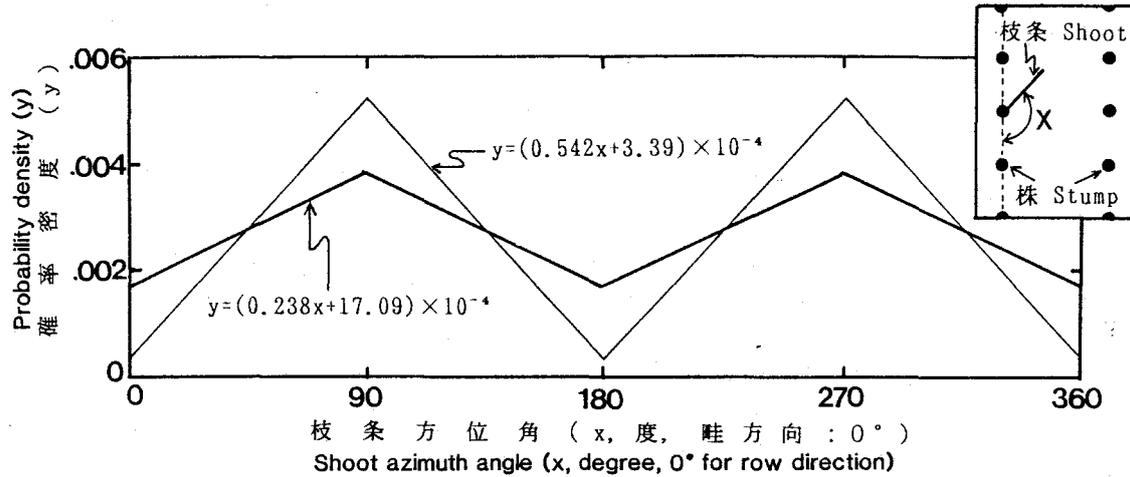
(3) 葉の方程式

葉は楕円形の平面であるから、楕円柱の断面と考えることができる。まず、 Z 軸を中心線とする長径 A 、短径 B の楕円柱 (⑤式) と、これに垂直な XY 平面 (⑥式) を考える。

$$X^2/A^2 + Y^2/B^2 = 1 \quad ⑤$$

$$Z = 0 \quad ⑥$$

第 j 葉を示す図形は、まず楕円柱を X 軸に沿って長径+葉柄長 ($1.58A$) だけ平行移動した後、楕円柱と XY 平面の両方を、 Y 軸を中心に傾斜角 (β_{Lj}) だけ回転移動し、続いて Z 軸を中心に長径の方位角 (α_{Lj}) だけ回転移動し、更に本来の着生位置 (X_j, Y_j, Z_j)



第19図 普通植用モデル桑樹において各枝条の方位角を設定するための確率密度分布
 Fig.19 Probability density distributions for defining azimuth angle of each shoot on a model mulberry tree of normal density population

- : 伐採50日目まで。Within 50 days after pruning.
- - - -: 伐採50日目以降。More than 50 days after pruning.

まで平行移動させた時の、平面による楕円柱の断面として表わされる（第20図）。具体的な計算過程は省略するが、⑤式と⑥式に所要の移動を行うと、その一般形は⑦式及び⑧式のようなになる。

$$L_{1j}X^2 + L_{2j}Y^2 + L_{3j}Z^2 + L_{4j}XY + L_{5j}YZ + L_{6j}ZX + L_{7j}X + L_{8j}Y + L_{9j}Z + L_{10j} = 0 \quad (7)$$

$$L_{11j}X + L_{12j}Y + L_{13j}Z + L_{14j} = 0 \quad (8)$$

ここで係数 $L_{1j}, L_{2j}, \dots, L_{14j}$ は、いずれも第 j 葉の長径, 短径, 方位角, 傾斜角及び着生位置から計算できるのであるが, 長径 A と短径 B については, 葉面積 (ARE) と長幅率 (RAT) から次のように算出される。

$$A = 10\sqrt{ARE / (\pi \cdot RAT)} \quad (9)$$

$$B = 0.1\sqrt{ARE \cdot RAT / \pi}$$

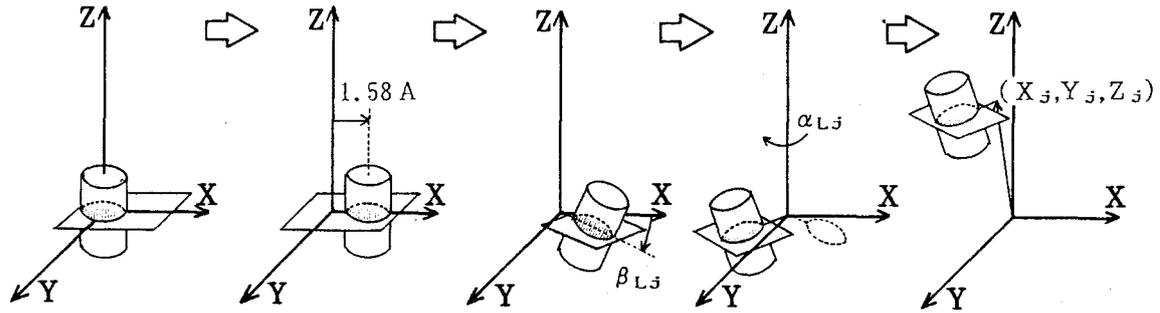
また着生位置の座標 (X_j, Y_j, Z_j) についても, 着生枝条の方位角 (α_{S1}) 及び傾斜角 (β_{S1}) と, 枝条基部から着生位置までの節間長の総和 (ΣINL) を用いて, 次のように算出される。

$$X_j = (\Sigma INL \cos \beta_{S1} + 10) \cos \alpha_{S1}$$

$$Y_j = (\Sigma INL \cos \beta_{S1} + 10) \sin \alpha_{S1}$$

$$Z_j = \Sigma INL \sin \beta_{S1} \quad (10)$$

結局 $L_{1j}, L_{2j}, \dots, L_{14j}$ は第 j 葉の葉面積, 長幅率, 下位節間長の総和, 方位角, 傾斜角と, 第 j 葉が着生している枝の方位角, 傾斜角から計算できることになる。



第20図 モデル桑樹の第j葉の空間的位置を決定する手順
 Fig.20 Procedure for defining spatial position of the jth leaf of a model mulberry tree

- A : 第j葉の長径。Major axis of the jth leaf.
- α_{Lj} : 第j葉の方位角。Azimuth angle of the jth leaf.
- β_{Lj} : 第j葉の傾斜角。Inclination angle of the jth leaf.
- (X_j, Y_j, Z_j) : 第j葉葉柄基部のX,Y,Z座標。X, Y and Z coordinates at the base of the jth leaf petiole.

普通植モデルのタイプIの枝条を例にとると、第d日における基部から第j葉の上記5形質は、第6表に照らして当該葉が落葉期日に達していないことを確認した後、以下の手順で決定される。

(a) 葉面積・・・第j葉の成葉時葉面積 Y_2 は第12図に準拠して⑩式で与えられる。

$$\begin{aligned}
 Y_2 &= 11.74j - 7.0 & (j \leq 21) \\
 Y_2 &= 239.4 & (21 \leq j \leq 42) \\
 Y_2 &= -2.81j + 357.3 & (j \geq 42)
 \end{aligned}
 \tag{10}$$

ただし、第j葉の葉齢 (AGE) が11日あるいは15日以下場合葉面積は拡大途上にあり (第11図)、成葉時に対する相対葉面積 Y_2' は⑪式で与えられる。

$$\begin{aligned}
 Y_2' &= 0.972 / \{1 + \exp(-1.123 \cdot \text{AGE} + 4.093)\} & (d \leq 22, \text{AGE} \leq 11) \\
 Y_2' &= 0.981 / \{1 + \exp(-0.678 \cdot \text{AGE} + 4.557)\} & (d > 22, \text{AGE} \leq 15)
 \end{aligned}
 \tag{11}$$

そこで成葉については Y_2 を、未成葉については $Y_2 \times Y_2'$ を葉面積とする。なお⑩式のAGEについては、第8図に従って⑩式から開葉日 d_0 (伐採日起算) を求めた後、dから d_0 を差し引いて計算する。

$$\begin{aligned}
 d_0 &= 1.35j + 11.0 & (j \leq 8) \\
 d_0 &= -\log(1/j - 0.0097) / 0.0507 - 21.833 & (j \geq 9)
 \end{aligned}
 \tag{12}$$

(b) 長幅率・・・第13図、第14図に準拠し、⑩式から成葉時長幅率 Y_3 を、⑪式から相対長幅率 Y_3' を求め、葉齢が10日以上ときは Y_3 が、10日未満のときは $Y_3 \times Y_3'$ が長幅率を示すこととする。

$$Y_3 = -16.93j + 138.3 \quad (j \leq 3)$$

$$Y_3 = 87.0 \quad (j \geq 4)$$

$$Y_3' = -0.00428 \cdot \text{AGE}^2 + 0.00834 \cdot \text{AGE} + 0.594$$

⑬

(c) 節間長・・・第15図，第16図に準拠し，⑬式から成葉時節間長 Y_4 を，⑭式から相対節間長 Y_4' を求め，葉齢が8日以上のはきは Y_4 が，8日未満のはきは $Y_4 \times Y_4'$ が節間長を示すこととする。

$$Y_4 = 0.592j - 0.54 \quad (j \leq 9)$$

$$Y_4 = -0.051j - 5.25 \quad (9 \geq j \geq 59)$$

$$Y_4 = 2.24 \quad (j \geq 59)$$

$$Y_4' = 0.1072 \cdot \text{AGE} + 0.1453$$

⑭

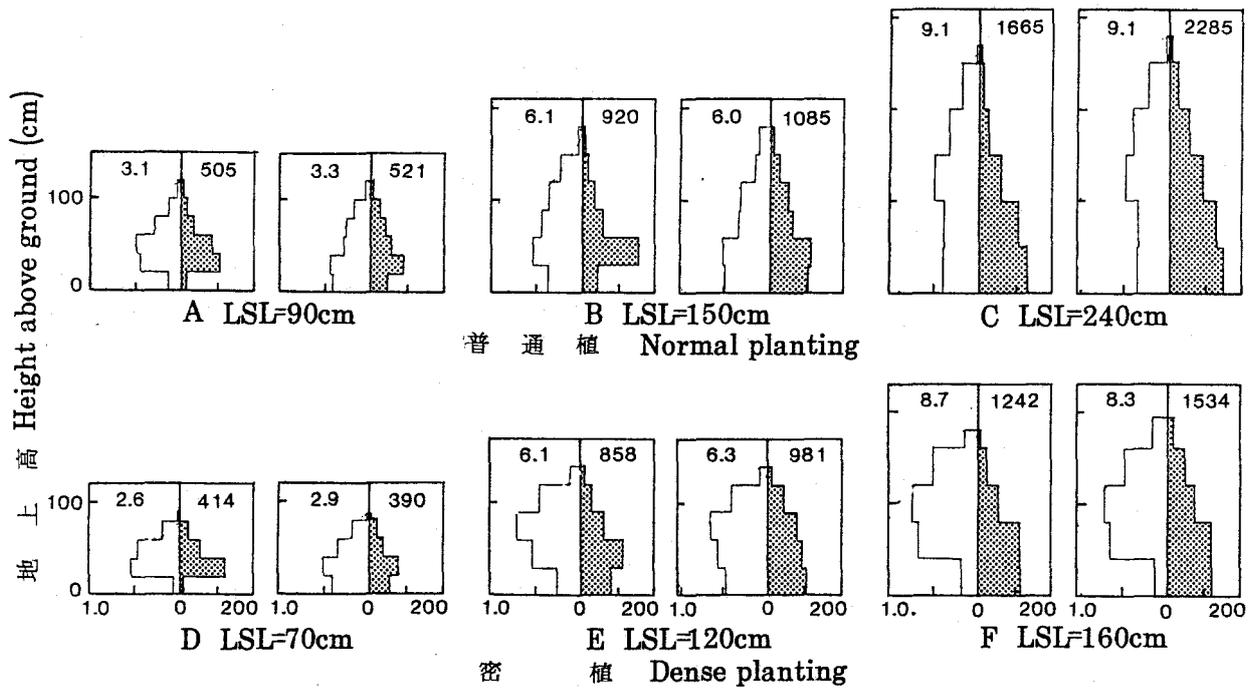
(d) 方位角・・・Ⅱ-2では葉面方位角の調査を行わなかったが，宇田川(1980)の調査によれば，作物個体群の葉面方位角の分布は，ダイズやヒマワリのように調位運動をする場合を除いて均一分布とみなすことができる。また桑樹の場合，枝条は一般に2/5の葉序を示すが，枝条基部の葉はしばしば対生する。そこで本モデルでは，第1葉位の方位角を 0° と定め，第10葉位までは葉位毎に方位角が 180° づつ，第11葉位以降は 144° づつ増加するものとして，下位葉から葉面方位角を順次設定する。

(e) 傾斜角・・・第7表及び第18図によると，葉面傾斜角は d 値に応じて固有の正規分布を示す。そこで第7表に従って該当する正規乱数をコンピュータに発生させ，コンピュータが第 j 番目に与えた数値を第 j 葉の傾斜角とする。

実測例との比較

前項では現在日 d (伐採日起算)をもとに最長枝条長(タイプI枝条の長さ)を決定したが，最長枝条長と d とは1対1に対応するので，最長枝条長から逆に d を決定することも可能である。すなわち，最長枝条長から d が， d から各枝・各葉の諸形質と方程式が，順次決定できることになる。そして，各枝・各葉が完全に方程式化できれば枝葉の垂直分布(生産構造)を明らかにすることができる(計算手順省略)。ここでは，最長枝条長が90cm，150cm，240cm(密植用では70cm，120cm，160cm)の場合についてモデル桑樹の枝葉の垂直分布を計算し，実際の測定例と比較した(第21図)。実際の測定例としては第I章の夏切り後のデータ(第2図)を使用し，枝容積は比重を0.9(塩川ら，1990)とみなして生重量から推定した。

第21図によると，モデル桑樹の葉面積指数は実測例と良く一致し，実測例との差は最高10%程度にとどまったが，枝容積は生長が進むにつれて実測例より少なく計算され，C，Fではそれぞれ19%，27%の過小評価となった。一般に枝は伸長停止後も少しづつ肥大を続け，基部半径も次第に増加すると思われるが，基部半径を決定する①式は経時的要因を全く考慮していないことが，生長後期における過小評価の主な原因であろう。しかし第IV章で実際にシミュレーションを行ったところ，枝に捕捉される入射光は高々2%程度にすぎなかった。したがって，枝容積が20~30%過小評価されても，個体群全体の受光状態や



第21図 モデル桑樹（左）と圃場桑樹（右）の生産構造の比較
 図中の数字は葉面積指数と枝容積(m^3/m^2)を示す。

Fig.21 Comparisons between productive structures of model trees(left) and those of field trees(right)

Numerals in the figure indicate leaf area index and shoot volume(m^3/m^2).

- : 葉面積密度($\text{m}^2/\text{m}^2/10\text{cm}$)。Leaf area density ($\text{m}^2/\text{m}^2/10\text{cm}$).
- ▨ : 枝容積密度($\text{m}^3/\text{m}^2/10\text{cm}$)。Shoot volume density ($\text{m}^3/\text{m}^2/10\text{cm}$).
- LSL : 最長枝条長。Longest shoot length.

物質生産量への影響は無視できると考えられる。また、モデル桑樹の枝葉の垂直分布を見ると、生長初期のAやDでは、最下層の枝葉が極端に少なく計算されている。本モデル桑樹は、発芽（萌芽）直後に整芽した個体での計測データに基づいて作成されたため、生長初期における株面付近の枝葉が過小評価されたものと思われる。しかしその他の点では、実測例とよく一致した。

以上のことから、本桑樹幾何学モデルは、概ね圃場桑樹の生産構造を再現できるものと考えられる。

II - 4 要 約

第II章では、桑個体群の受光態勢を実測データに基づいて数値解析するためのステップとして、個体群内で樹型に関連する枝葉の諸形質を計測すると共に、計測結果に基づいて、1個体の全ての枝葉の位置と形状を方程式によって表現する桑樹幾何学モデルを構築した。

(1) 樹型関連形質の品種間差異

30品種を対象とし、春切り後の枝条が140~230cmに達した7月下旬に伸長枝着生葉の葉

長，葉幅，節間長及び葉面傾斜角を，さらに冬期に平均枝条長と条数を調査し，品種間差異を検討した。

全着生葉の平均葉面積（葉長×葉幅×0.7）の品種間平均値は183cm²であり，310cm²から90cm²まで正規的分布を示した。葉面積はいずれの品種においても枝条基部（第1層）から先端（第10層）に向けて増加し，第7層で一定値に達した。また全着生葉の平均長幅率の品種間平均値は80であり，やはり98から61まで正規的分布を示した。長幅率はいずれの品種でも枝条基部から先端に向けて減少し，第5層で一定値に達した。一方，平均節間長の分布は正規分布とはやや異なり，5.3cm程度の品種と4.3cm程度の品種に分類できるようなにも思われた。

全着生葉の平均葉面傾斜角は53°から6°まで著しい品種間差が認められたが，25°～35°の品種が比較的多く，正規的分布を示した。葉面傾斜角の層位別変化パターンは品種によって異なり，調査品種は下層下垂型，上層下垂型，S字型，一定型の4タイプに分類された。

形質間の相関関係と主成分分析の結果から，平均枝条長と節間長は独立性の高い形質であるが，条数，葉面積，長幅率及び葉面傾斜角の4形質は相互に関連があり，供試品種は多条・小，長，水平葉品種と少条・大，丸，下垂葉品種とに分類できることが示唆された。

（2）樹型関連形質の生長に伴う変化

夏切り後の普通植及び密植桑個体群（一ノ瀬）において，発芽直後に枝条数が個体当たり30本（密植は15本）となるよう整芽した後，全枝条の開葉数，落葉数，方位角及び傾斜角と，代表的枝条に着生する葉の葉長，葉幅，節間長及び葉面傾斜角を，約10日間隔で測定した。枝条は調査終了時における開葉数の多い順に3，6，9，12本（密植は2，3，4，6本）に分け，それぞれタイプⅠ～Ⅳとして分類の上，タイプ別に検討した。

開葉数は，どのタイプの枝条でも発芽10日目以降固有のロジスティック曲線に沿って増加した。一方落葉は，普通植個体群では伐採後40～44日目に始まり調査終了時には9～12葉/枝条に達した。密植個体群では落葉開始は遅かったが，調査終了時の落葉数は普通植を上回った。

枝条方位角については，伐採後50日目までは比較的全方位に等確率で展開したが，それ以降は大多数が畦間方向へ移動した。またタイプⅠとⅡでは経時的に直立性が，タイプⅣでは横臥性が強まったが，タイプⅢの傾斜角は栽植密度により傾向が異なった。

葉面積は開葉後15日目までロジスティック曲線に沿って，長幅率は10日目まで2次曲線に沿って，また節間長は8日目まで直線的に増大し，その後は一定値で推移した。成葉葉面積及び伸長停止時節間長は葉位によって異なり，その葉位別変化は折れ線回帰式で良く近似できたが，成葉長幅率の葉位別変化は小さく，一貫して85前後を示した。

一方葉面傾斜角は長期間一定値で安定する例は少なく，明瞭な葉位別変化も認められなかったが，全葉位を込みにした葉面傾斜角の頻度分布は，どの時期にも正規分布関数でかなりよく近似できた。

（3）桑樹幾何学モデルの構築

「株」「枝」「葉」の3要素よりなり、最長枝条長に応じて枝と葉が適切な位置に配置される普通植用と密植用の桑樹幾何学モデルを考案した。

枝は上部半径0.25cmの円錐台で4タイプに分類され、円柱型の株の上縁から合計30本（密植では15本）展開する。各枝の方程式は、まず合同な（高さが枝条長に等しい）図形を基準となる位置に想定し、その方程式に、枝条方位角や傾斜角等に応じた回転及び平行移動処理を行うと得られる。一方葉は楕円形の平面で、実測データに照らして落葉期日に達していないものが、直線状の葉柄を介して枝に着生する。各葉を表す式も、まずZ軸を中心線とする楕円柱（長、短径は葉長、葉幅に等しい）とXY平面を想定し、これらの方程式に所要の回転及び平行移動処理を行うと得られる。なお枝条長、葉長、葉幅や方位角、傾斜角などの諸値は、実測データに基づいて与えられる。

本モデル桑樹の生産構造は、いずれの最長枝条長の下でも第I章で得た圃場桑樹のものと概ね一致した。

第三章 桑個体群における個葉の 光合成及び呼吸特性

III-1 測定法の検討

桑園における個葉の光合成能は、個体群全体の物質生産能力を決定づける重要な要因の一つである。これまで室内実験によって、個葉の光合成速度の葉位別変化や加齢変化が詳細に報告されている（村上，1978；1981）が、圃場桑樹の個葉光合成に関しては断片的な報告（矢口ら，1970；増田・矢口，1978）がなされてきたにすぎない。

しかし最近、圃場作物葉片をCO₂ 溶液に浸せきして光を照射し、O₂ 放出速度をメスピペットで読み取る新しい簡易光合成測定法（以下メスピペット法という）が示された（津野ら，1984；1986；津野・米田，1985）。また赤外線ガス分析計も極めて小型・軽量化され、同化箱を用いた携帯可能な光合成測定装置が発売された。そこで本節では、圃場桑葉の光合成能をメスピペット法と同化箱法の両方で測定するために一連の予備実験を行う。

一方、桑葉の暗呼吸速度に関しては室内実験（村上，1976；1983）がなされたにすぎず、圃場での測定例や、暗呼吸を「構成呼吸」と「維持呼吸」に分けて測定した報告は全く見当らない。そこで、桑葉の維持呼吸速度を圃場で測定するための予備実験として、被陰処理による呼吸速度の経時変化を検討する。

材料及び方法

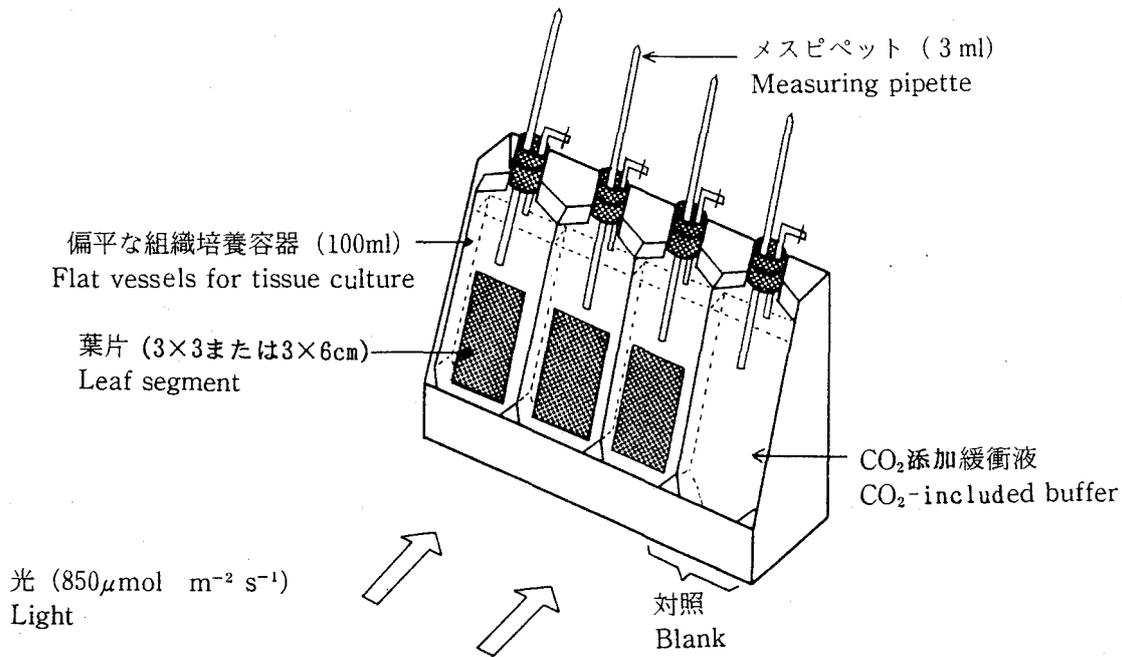
(1) メスピペット法の確立

第22図に示す器具を用いて一連の実験を次の要領で行った。すなわち、液体培地用の扁平なガラス製組織培養容器（容積100ml）に供試葉片を入れ、CO₂ を添加した0.2Mリン酸緩衝溶液（CO₂ 添加前のpHは7.6）を満たして密封した。この容器をガラス製水浴中に沈めて温度を一定に保ちつつ、正面から3個の陽光ランプ（各400W）で850 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の光合成有効放射を当て、メスピペットの水位の変化から、ガス排出速度（V）を測定した。また、対照として葉を入れずにCO₂ 溶液だけを満たした容器を作成し、Vから対照容器のガス排出速度を差し引いた値を供試葉のO₂ 放出速度と見なして、これよりCO₂ 交換速度を算出した。

実験1（CO₂ 交換速度の経時変化）・・・同一葉から採取した4葉片を、それぞれ溶液1（CO₂ 無添加）、溶液2（呼気吹き込み）、溶液3（60℃でCO₂ ガス吹き込み）及び溶液4（常温でCO₂ ガス吹き込み）に封じ、光照射開始後のメスピペットの水位を2分間隔で読み取った。

実験2（反応溶液の種類とCO₂ 交換速度）・・・同一葉から4葉片を採取し、それぞれ、40℃でCO₂ ガスを吹き込んだ溶液や、10～30mMのNaHCO₃ 及びKHNO₃ 溶液中に封じてガス排出速度を測定した。実験は異なる桑葉で6回行った。

実験3（液温とCO₂ 交換速度）・・・同一葉から7葉片を採取し、それぞれ29℃、32℃、35℃、36.5℃、38℃、39.5℃及び41℃の水浴中においてガス排出速度を測定した。溶液は常温でCO₂ ガスを吹き込んだものを用い、異なる桑葉で3回実験した。



第22図 水中での O_2 放出速度から光合成速度を測定する器具の概要
 Fig.22 Outline of the apparatus for determining photosynthetic rates by measuring the rates of O_2 exhaustion from leaf segments immersed in CO_2 -saturated water

実験4 (供試葉片の採取部位と CO_2 交換速度)・・・同一葉の異なる部位(第23図)より4葉片を採取し、それぞれのガス排出速度を測定した。溶液は常温で CO_2 ガスを吹き込んだものを用い、異なる桑葉で5回実験した。

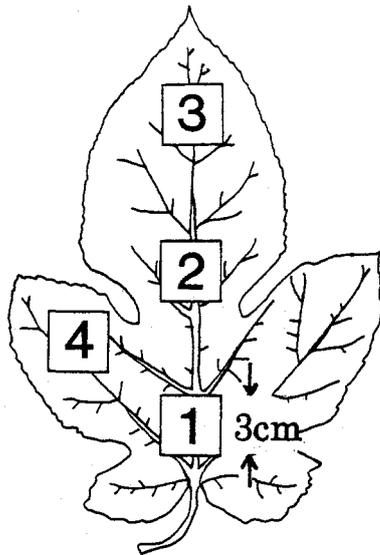
実験5 (葉片採取後の経過時間と CO_2 交換速度)・・・第23図に示す部位より4葉片を採取し、直ちに水を入れたビンに密封して暗所に保存した。そして、部位1については1時間後、部位2は3時間後、部位3は5時間後、部位4は7時間後に測定を行った。実験4と同一の測定条件の下で3回実験した。

(2) 圃場桑葉の光飽和点

畦間2.5m×株間0.6mの桑園(品種:しんいちのせ)において、携帯可能な赤外線ガス分析計(ADC社)を搭載した光合成測定装置(島津製作所,SPB-H2)を利用して圃場桑葉の光飽和点を調査した。本装置は、受光面が6.25 cm^2 のリーフチャンバーに葉を1枚ずつ挟み、所定の強度の自然光が当るように保持しつつチャンバー入口と出口の CO_2 濃度の差を測定するものであり、受光面の光合成有効放射とチャンバー内の気温も同時に計測される。チャンバーへの空気の供給速度は0.4 $l\ min^{-1}$ とした。なお、測定中の同化箱内の気温は33~37 $^{\circ}C$ 、 CO_2 濃度は290ppm~350ppmの範囲で変動したので、測定値は村上(1975)及び村上・武田(1973a)の式によって、すべて25 $^{\circ}C$ 、300ppmの下での期待値に補正した。

(3) 同化箱法とメスピペット法の比較

「しんいちのせ」を供試し、枝条の全部位から採取した23葉あるいは上部のみから採取した14葉について、同化箱法とメスピペット法の両者によって飽和光合成速度の測定を行った。全部位を対象にした実験では、まず供試葉を切り取って室内に持ち込み、温度や光



第23図 実験4及び5における葉片の採取部位
 Fig.23 Diagram showing sampling positions
 of leaf segments used for expt.
 4 and 5

強度が制御できる同化箱で測定した。桑葉は切り取ると直ちに気孔の閉鎖が起こるので、同化箱へは湿度の高い空気（相対湿度約80%）を送り、切り取ってから10分以内に測定を終了した。空気供給速度は 8 l min^{-1} 、同化箱直上の光強度は 460 w m^{-2} 、葉温は 27°C 前後に制御し、測定値は村上（1975）の式によって CO_2 濃度 300 ppm での期待値に補正した。また上位葉を対象とした実験は携帯型光合成測定装置を用いて、圃場で着生のまま測定した。測定中の光強度は $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 以上、気温は $31\sim 34^\circ\text{C}$ 、 CO_2 濃度は $310\sim 355 \text{ ppm}$ であった。測定値は村上（1975）及び村上・武田（1973a）の式によって、 25°C 、 300 ppm での期待値に補正した。

同化箱法での測定が終了後、直ちに葉片を採取して、メスピペット法による測定を（1）で述べた方法で行った。ただし、上位葉を対象とした実験では光強度を $1250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ に高めた。溶液は 30°C で CO_2 を吹き込んだものを用い、水浴の温度は 35°C とした。

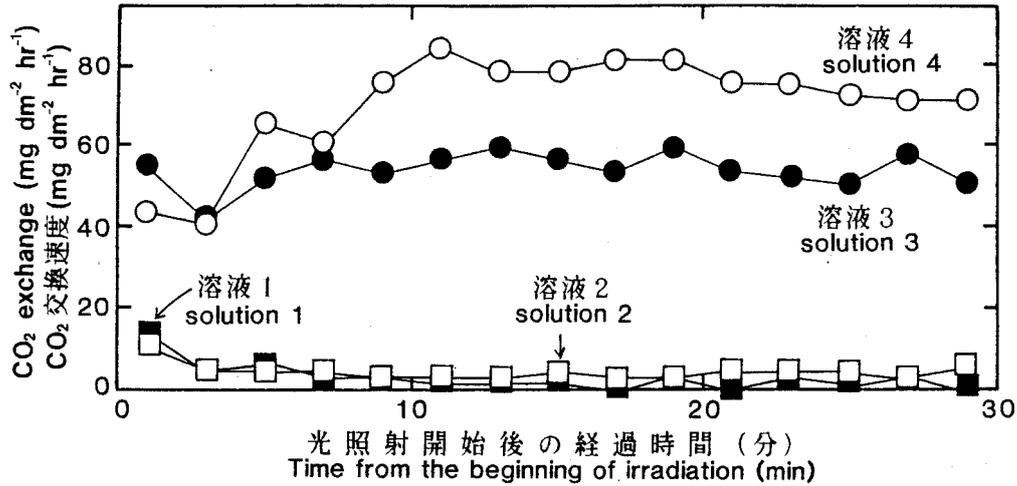
（4）呼吸速度の経時変化

畦間 2.0 m × 株間 0.6 m の桑園において「一ノ瀬」及び「あおぼねずみ」各2葉を供試して実験した。実験には携帯型光合成測定装置を用いたが、リーフチャンバーの代わりに容積約 0.6 l ($16 \text{ cm} \times 12 \text{ cm} \times 3 \text{ cm}$) の自作の暗箱（空気攪拌用ファン付き）を取り付け、これに供試葉全体を封入するように改造した。供試葉は、晴天日の午前11時～12時に呼吸速度を測定した後、直ちに黒色布袋（光透過率1%以下）で被陰を開始し、被陰開始から約1, 3, 6, 12, 24および48時間後にも、袋を一時的に除いて呼吸速度を測定した。そして48時間後の測定が終了した後、室内に持ち帰り、葉面積を測定した。暗箱への空気の供給速度は 0.6 l min^{-1} とした。また、測定中の気温は $19^\circ\text{C}\sim 26^\circ\text{C}$ まで変動したので、得られた呼吸速度は村上・武田（1973a）の式によって、 25°C での期待値に補正した。

結 果

（1）メスピペット法の確立

実験1・・・第24図に示したように、桑葉片の CO_2 交換速度とその経時変化は供試溶液によって著しく異なった。すなわち、 CO_2 無添加の溶液1では、溶存 CO_2 の欠乏により



第24図 光照射開始後における葉片のO₂ 放出速度の経時変化
 Fig.24 Time course of CO₂ exchange rate from the leaf segments after the initiation of light irradiation

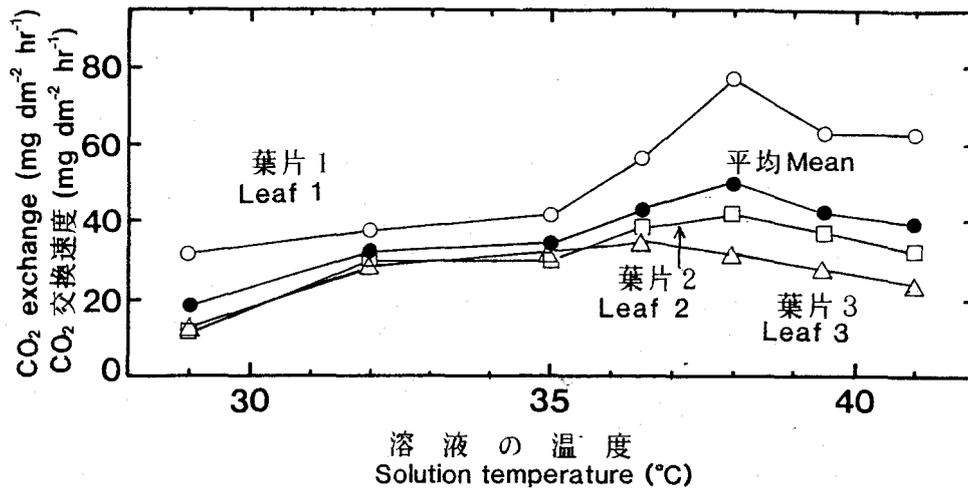
CO₂ was not added to solution 1, but added with breathed air at the room temperature to solution 2, with pure CO₂ gas at 60°C and room temperature to solutions 3 and 4, respectively.

第8表 メスピペット法における反応溶液の種類とCO₂ 交換速度
 Table 8 CO₂ exchange rate from the leaf segments immersed in various CO₂ solution

溶 液 Solution	CO ₂ 交換速度						平均 Mean
	桑葉1 Leaf 1	桑葉2 Leaf 2	桑葉3 Leaf 3	桑葉4 Leaf 4	桑葉5 Leaf 5	桑葉6 Leaf 6	
40°CでのCO ₂ ガス飽和溶液 Saturated CO ₂ gas at 40°C	35.8 (100)	35.5 (100)	42.8 (100)	52.8 (100)	52.3 (100)	40.3 (100)	(100)
30mM NaHCO ₃	4.8 (13)	9.8 (28)	4.8 (11)	12.5 (24)	9.2 (18)	5.4 (13)	(18)
30mM KHCO ₃	4.3 (12)	5.9 (16)	5.9 (14)	—	—	—	(14)
20mM NaHCO ₃	—	—	—	8.7 (17)	5.4 (10)	3.3 (8)	(12)
20mM KHCO ₃	4.0 (11)	3.6 (10)	2.9 (7)	—	—	—	(9)
10mM NaHCO ₃	—	—	—	4.9 (9)	4.9 (9)	2.9 (7)	(8)

()内は指数。Index numbers are shown in parentheses.

光照射開始10分後に光合成がほぼ停止したが、溶液2、3及び4では30分以上にわたって光合成が行われた。CO₂ 交換速度は溶液2 < 溶液3 < 溶液4の順であり、溶液のCO₂ 溶存量が多いほどCO₂ 交換速度も大きかった。溶液3や4の場合、光照射開始5分~10分後のCO₂ 交換速度はやや低い値を示したが、10分後から20分間のCO₂ 交換速度は極めて安定し



第25図 反応溶液の温度と葉片のO₂放出速度

Fig.25 CO₂ exchange rate from the leaf segments as affected by the solution temperature

The solution was filled with CO₂ gas. O₂ evolution was measured at 12 and 20 minutes after the initiation of light irradiation.

ていた。

実験2 NaHCO₃及びKHCO₃溶液中での桑葉片のCO₂交換速度は、第8表に示すように溶液の濃度が高まるにつれ増大したが、その値は極めて低く、CO₂ガスを吹き込んだ溶液の8~18%に過ぎなかった。

実験3 第25図に示したように、桑葉片のCO₂交換速度は温度によって著しい影響を受け、明瞭な最適温度が38°Cまたは36.5°Cに存在したが、3葉の平均値で見ると、最適温度は38°Cであった。しかし38°C付近ではCO₂交換速度の温度依存性が著しい場合があり、特に葉片1では液温が1.5°C上下することによりCO₂交換速度が18~27%変動した。

実験4 第9表に示したように、桑葉片のCO₂交換速度は採取部位によって最高30%程度異なっていた。最大のCO₂交換速度を示す部位は供試葉によって部位2、部位3と部位4にわかれ、必ずしも一定の傾向を示さなかったが、5葉の平均値で見ると葉の先端部に相当する部位3や部位4のCO₂交換速度が、葉の基部、中央部に相当する部位1や部位2を10%程度上回った。

実験5 供試した桑葉はいずれも採取5時間後に最大のCO₂交換速度を示し、7時間後がこれに次ぎ、採取1~3時間後は平均すると5時間後より20%以上少なかった(第10表)。1時間後、3時間後の測定にはそれぞれ部位1、部位2より採取した葉片を用いたので、葉片の光合成能がもともと劣っていたとも考えられるが、実験4の結果をもとに採取部位の影響を補正しても、なお5時間後より10%以上劣るものと計算された。

(2) 圃場桑葉の光飽和点

光飽和点は、供試葉の葉齢によって著しく異なっていた。すなわち、第26図の光-光合成曲線に示されているように、葉齢10日未満の葉の光飽和点は明瞭でないが、葉齢10~20日の葉では1200 μmol m⁻² s⁻¹、葉齢20~30日の葉では1000 μmol m⁻² s⁻¹、葉齢40日以上葉では600 μmol m⁻² s⁻¹程度で光飽和した。なお飽和光合成速度も葉齢によって異なっ

第9表 メスピペット法における葉片の採取部位とCO₂交換速度

Table 9 CO₂ exchange rate in CO₂ solution from the leaf segments sampled at various positions

採取部位 ¹⁾ Sampled position ¹⁾	CO ₂ 交換速度 CO ₂ exchange rate (mg dm ⁻² hr ⁻¹)					
	桑葉1 Leaf 1	桑葉2 Leaf 2	桑葉3 Leaf 3	桑葉4 Leaf 4	桑葉5 Leaf 5	平均 Mean
1	23.3 (69)	39.1 (97)	30.4 (105)	32.0 (100)	26.1 (72)	(89)
2	29.0 (87)	29.0 (71)	37.7 (130)	27.6 (87)	32.0 (88)	(93)
3	33.4 (100)	40.6 (100)	29.0 (100)	32.0 (100)	36.3 (100)	(100)
4	30.4 (91)	43.6 (107)	27.6 (95)	39.1 (123)	29.0 (80)	(99)

1) 第23図参照。See Fig.23.

2) ()内は指数。Index numbers are shown in parentheses.

第10表 メスピペット法における葉片の保存時間とCO₂交換速度

Table 10 CO₂ exchange rate in CO₂ solution from the leaf segments stored for various durations

葉片採取後の 保存時間 Hours from Sampling	採取部位 ¹⁾ Sampled position ¹⁾	CO ₂ 交換速度 CO ₂ exchange rate (mg dm ⁻² hr ⁻¹)			
		桑葉1 Leaf 1	桑葉2 Leaf 2	桑葉3 Leaf 3	平均 Mean
1	1	30.4 (81) ²⁾	26.1 (58)	33.4 (89)	(76)
3	2	—	37.7 (84)	26.1 (69)	(77)
5	3	37.7 (100)	45.0 (100)	37.7 (100)	(100)
7	4	33.4 (89)	39.1 (87)	36.3 (96)	(91)

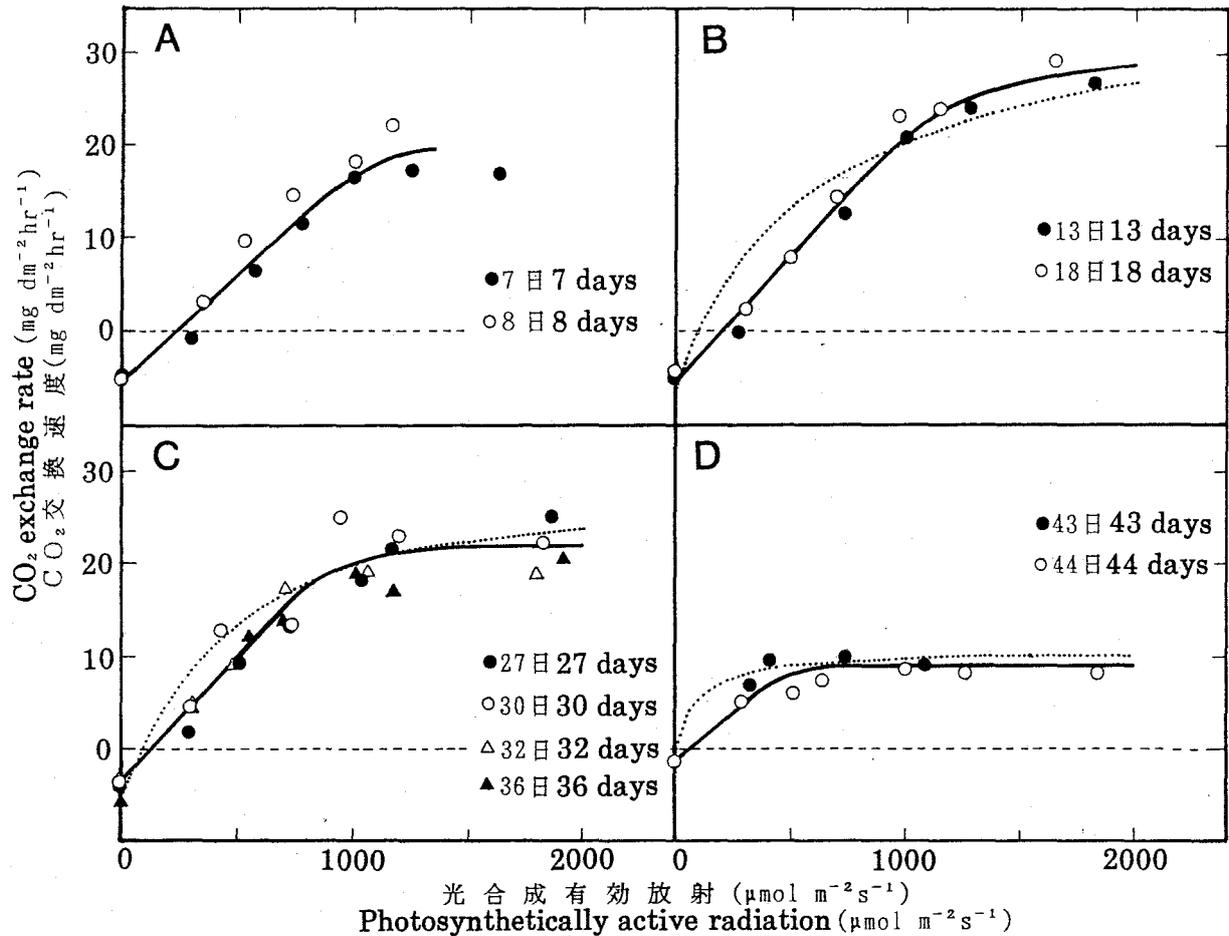
1) 第23図参照。See Fig.23.

2) ()内は指数。Index numbers are shown in parentheses.

おり、葉齢11~20日の葉が最も高く、20日目以降は加齢と共に低下する傾向であった。光—光合成曲線はしばしば直角双曲線で表現されるので、図中に点線で直角双曲線による近似例を併記したが、直角双曲線は弱光域での当てはまりがあまり良くなかった。

(3) 同化箱法とメスピペット法の比較

メスピペット法での測定値を横軸、同化箱での測定値を縦軸にとって両者の関係を第27図に示した。特に上位葉に限定した場合、両測定値は原点の近傍を通る回帰式でかなりよく近似でき(相関係数は0.86)、両者はほぼ比例関係にあると認められた。



第26図 桑個葉の光-光合成曲線

Aは葉齢10日以下、Bは葉齢11~20日、Cは葉齢21~40日、Dは葉齢41日以上。

Fig.26 Light-photosynthesis curves of mulberry single leaves

Leaf age less than 11 days in A, 11 to 20 days in B, 21 to 40 days in C, more than 40 days in D.

(4) 呼吸速度の経時変化

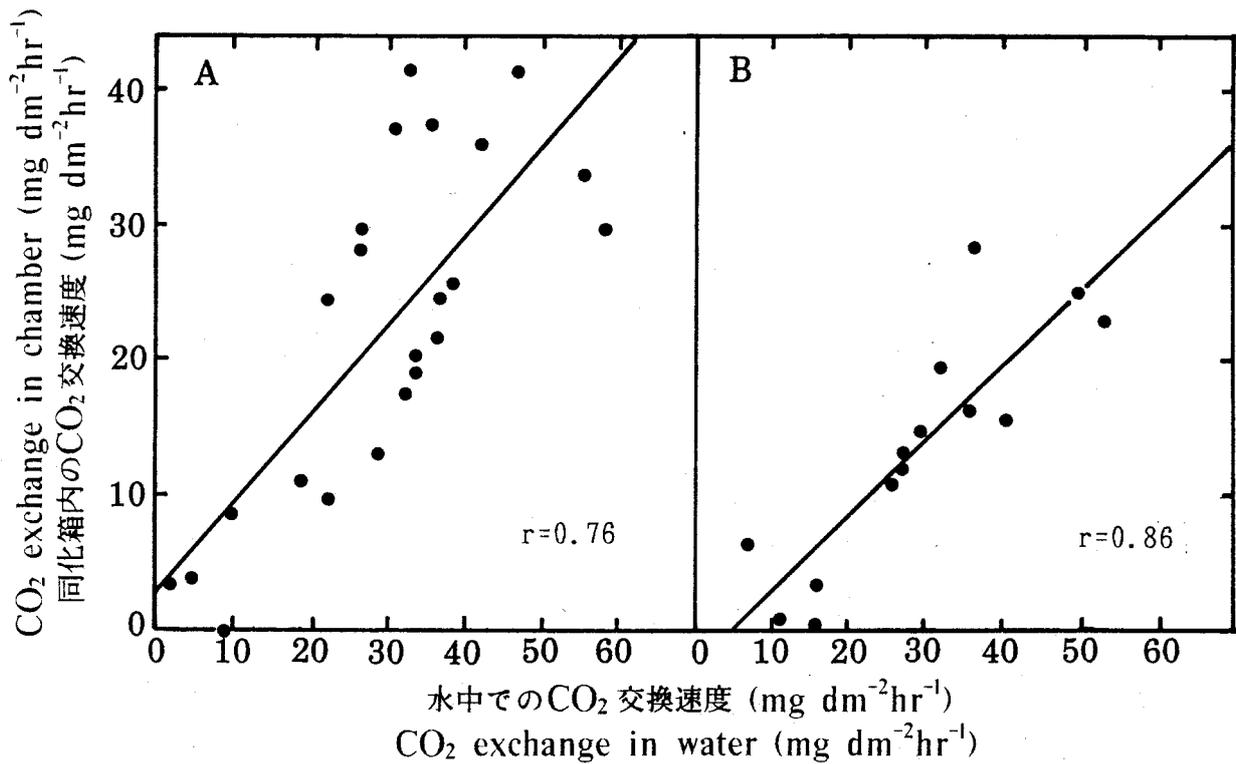
供試した4葉の呼吸速度は、第28図に示したように被陰開始時には $2.8 \sim 5.3 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$ と、葉によってかなり異なっていたが、いずれも被陰開始後速やかに減少し、12時間後には当初の約30%となった。24時間後には一時的に当初の約50%まで回復したが、48時間後には再び12時間後と同じレベルに戻った。

考 察

(1) メスピペット法の確立

一連の実験結果から、メスピペット法は以下の要領で行うのが適当であると考察される。

① 反応溶液の作成法・・・実験1において CO_2 交換速度は溶液の CO_2 溶存量に強く依存し、溶存量の少ない溶液では光合成がすぐに停止することが明らかにされた。したがって、反応溶液には CO_2 を定量的に、しかも多量に添加する必要がある。ところで水中植物葉やプロトプラスト等の O_2 放出速度を測定する「酸素電極法」においては、定量的な CO_2 源

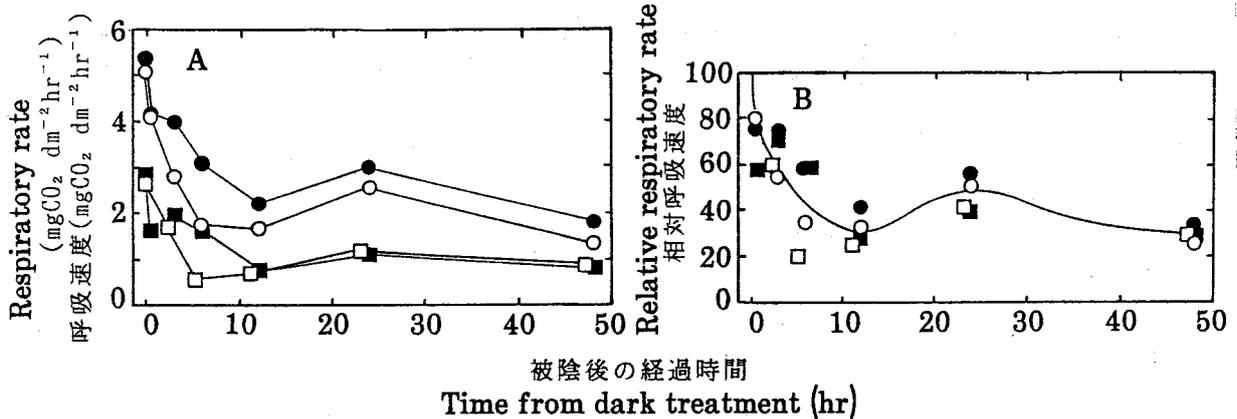


第27図 桑葉の水中でのCO₂交換速度と同化箱でのCO₂交換速度の関係

Aは枝条の全部位から、Bは上部のみからサンプリングした。

Fig.27 Relationship between CO₂ exchange rate in water and that in chamber in mulberry leaves

Leaves were sampled from whole part of the shoot in A, only from the upper part in B.



第28図 被陰処理後における桑葉の呼吸速度 (A) 及びその相対値 (B) の経時変化

Fig.28 Time course of respiratory rate(A) and its relative value(B) in mulberry leaves after the initiation of dark treatment

- : 「一ノ瀬」展開葉。 Expanding leaf of 'Ichinose'.
- : 「あおばねずみ」展開葉。 Expanding leaf of 'Aobanezumi'.
- : 「一ノ瀬」成熟葉。 Matured leaf of 'Ichinose'.
- : 「あおばねずみ」成熟葉。 Matured leaf of 'Aobanezumi'.

として NaHCO_3 や KHCO_3 が用いられる。そこで実験2でこれらの利用を検討したが、飽和溶存量(40℃で24mM)を超える HCO_3^- を添加しても CO_2 交換速度は極めて低く、20~30mMの NaHCO_3 添加で比較的高い測定値を得ているIshii et al. (1977), Yamashita et al.

(1978), 島崎ら(1979), 矢澤(1986)とは異なる結果が得られた。その原因として、本実験ではリン酸緩衝溶液に NaHCO_3 を添加して反応溶液を調整した時に、大部分の HCO_3^- が CO_2 として大気中に放出された可能性が考えられる。(「酸素電極法」では多くの場合、光合成速度の測定開始時に NaHCO_3 が添加される。)以上のことから、メスピペット法で高い測定値を得ようとするならば、使用する反応溶液は CO_2 ガスを温度一定の下で飽和するまで吹き込み、大気を遮断して保存するのが適当である。

②反応溶液の温度・・・反応溶液の最適温度としては30~35℃(青木, 1979)あるいは38℃(津野ら, 1984)等の報告がある。本実験では最適温度として38℃が得られたが、38℃付近は測定値が温度に極めて敏感であり、温度制御が不完全な場合には測定誤差が大きくなる可能性が示された。したがって反応溶液の温度としては、測定値が温度による影響を受けにくい35℃程度の方が良いと思われる。

③測定時間・・・実験1によれば、 CO_2 ガスが十分に添加された溶液中での CO_2 交換速度は照射開始直後は少ないが、照射開始10分後に安定し、30分後までは安定した値を示した。したがって測定は最低10分間の前照射を行った後、10~20分以内に行うのが適当である。なおYamashita et al. (1978)も前照射の必要性を指摘している。

④試料の調整方法・・・実験4によると葉の先端部と基部とでは CO_2 交換速度が10%程度異なるので、試料は同一部位から採取するべきである。また実験5で葉片を水に浸せきして暗所で保存したところ、5時間後には採取直後より10%程度高い値が示された。したがって、試料の短時間の保存は可能であるが、保存時間は一定に揃えることが望ましい。

(2) 圃場桑葉の光飽和点

桑葉の光合成には、 C_3 植物の特徴を反映して明らかな光飽和現象が見られ、光飽和点は葉齢20日から40日の間に $1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ から $600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ へと変動した。したがって、桑葉の飽和光合成速度を求めるには $1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以上の光合成有効放射の下で測定する必要がある。1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ を下回る条件下での若齢葉の測定値は、光強度による補正が必要である。村上・武田(1973b)によると、桑葉の光飽和点は若齢葉でも34 Klux(約700 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ に相当)であり、本実験結果とは若干異なる。

なお、加齢に伴って光飽和点や飽和光合成速度が低下する現象は「陰葉化」と呼ばれ、被陰に伴う作物葉の適応現象としてイネ(黒田・玖村, 1990), ダイズ(玖村, 1969), チャ(酒井, 1987)その他の作物で広く認められ、桑でも村上・武田(1973b)によって確認されている。

(3) 同化箱法とメスピペット法の比較

本実験結果の範囲では、メスピペット法と同化箱法の測定値間の相関係数は0.76~0.86であり、完全な比例関係にあるとはいえなかった。その原因として、メスピペット法は CO_2 飽和溶液中で測定されるために、供試葉が水ストレスや葉内 CO_2 不足から開放されている可能性が挙げられる。実際第27図の回帰直線の傾きは、同化箱法の $1 \text{mgCO}_2 \text{dm}^{-2} \text{hr}^{-1}$ がメスピペット法の $1.46 \sim 1.76 \text{mgCO}_2 \text{dm}^{-2} \text{hr}^{-1}$ に相当し、メスピペット法でより高い測定

値が得られることを示している。

以上のことから、本実験のメスピペット法では、同化箱法より好適な環境下で潜在的な光合成能が測定されると考えられる。もしメスピペット法を同化箱法の代替法として位置づけるならば、反応溶液のCO₂濃度をかなり低くする等して桑葉に空気中の測定と同程度のCO₂ストレスを与えた方が良いかもしれない。実際本実験より低いCO₂濃度の反応溶液で測定した結果（津野ら，1984；1986；津野・米田，1985）を見ると、測定値は本実験の10～20%にとどまるが同化箱法との相関は本実験より高い。

（4）呼吸速度の経時変化

呼吸速度は、トウモロコシ（Oota et al., 1992）では被陰後84時間で、またクローバー（McCree and Silsbury, 1978）やイネ（高梨ら，1989）では、被陰後48時間で安定すると報告されている。本実験でも、桑葉の呼吸速度は被陰12時間後まで減少を続け、24時間後に一旦上昇したが、48時間後には再び安定した。このことから桑葉でも48時間の被陰処理によって維持呼吸を測定することができると推察される。なお、減少していた暗呼吸速度が24時間後に一旦上昇する現象については、イネ（高梨ら，1989）でも同様のことが報告されているが、その原因は明らかでない。

III - 2 個葉の光合成能とその加齢変化

桑葉の個葉光合成能を測定する最初の試みはTazaki（1959）や田崎・牛島（1960）によってなされたが、CO₂をアルカリに吸収させ滴定するという手法上の制約から、測定された光合成速度は10mgCO₂dm⁻²hr⁻¹程度にとどまっていた。しかし、1970年代に入ると赤外線ガス分析計が導入され、同化箱内の空気を攪拌する等の改良もなされた結果、30mgCO₂dm⁻²hr⁻¹を超える光合成速度が記録されるようになり、光合成速度と温度（村上・武田，1973 a），光強度（村上・武田，1973 b），CO₂濃度（村上，1975）等外部環境との関係が定式化されるとともに、個葉光合成能の季節差や加齢変化も調査された（村上，1978；1981；増田・加藤，1983）。しかし、これらの実験は枝条伸長速度が圃場桑樹の50%程度しかないポット植えの幼木を用いて室内で行われたものであり、得られた結果を圃場桑樹の物質生産研究に無原則に利用することは出来ない。

本節では桑個葉の加齢に伴う光合成能の変化を圃場条件下で明らかにするため、III - 1の予備実験を踏まえつつ、栽植密度や品種の異なる桑園で、葉齢の判明している多数の葉の強光下光合成速度（以下P_{max}という）をメスピペット法及び同化箱法で測定する。

材料及び方法

（1）メスピペット法による測定

普通植桑個体群（畦間2.0m×株間0.6m）及び密植桑個体群（畦間1.0m×株間0.5m）を供試して、ともに1987年と1989年の2カ年にわたり実施した。1987年には「一ノ瀬」の個体群を用い、5月27日に枝条の基部伐採（夏切り）を行った。また1989年には「しんいちのせ」を用い、5月29日に夏切りした。普通植、密植個体群とも夏切り時の地上部生重量が中程度の12個体を調査個体とし、夏切り後の再発枝条6本について開葉数を約5日ご

とに調査して、光合成速度の測定時に供試葉の開葉日と葉齢が把握できるようにした。開葉数調査に際しては、葉長が目測で3 cmに達している葉までを開葉（葉齢=1日）したものと判定した。

サンプリングは6月下旬から10月中旬まで、約10日おきに延べ12回にわたって以下の要領で行った。すなわち、午前9時に普通植及び密植個体群のそれぞれより伸長枝と矮小枝を各1本、基部より伐採して室内に持ち帰り、直ちに2~14葉の葉底付近から供試葉片（原則として3 cm×6 cm）を採取した。なお、本節では個体中で最も伸長している枝条、あるいはこれに次ぐ枝条を伸長枝と称し、8月上~中旬に概ね25~40葉を展開して伸長を停止した枝条、あるいはその様に見込まれる枝条を矮小枝と称する。

P_{max} の測定は予備実験と同じ装置（第22図）で行った。予備実験の結果を踏まえ、反応溶液は30℃でCO₂ガスを吹き込んで作成するとともに、12分間の前照射を行い、その後8分間のガス排出速度を35℃水浴中で測定した。

（2）同化箱法による測定

畦間2.5 m×株間0.6 mの桑個体群（品種：しんいちのせ）を供試して1990年に実施した。供試個体群は6月4日に枝条の基部伐採（夏切り）を行い、地上部生重量が中程度の6個体を調査個体とした。その後、個体当たり3本の再発枝条について（1）と同じ要領で開葉数調査を行い、光合成速度の測定時に供試葉の開葉日と葉齢が把握できるようにした。

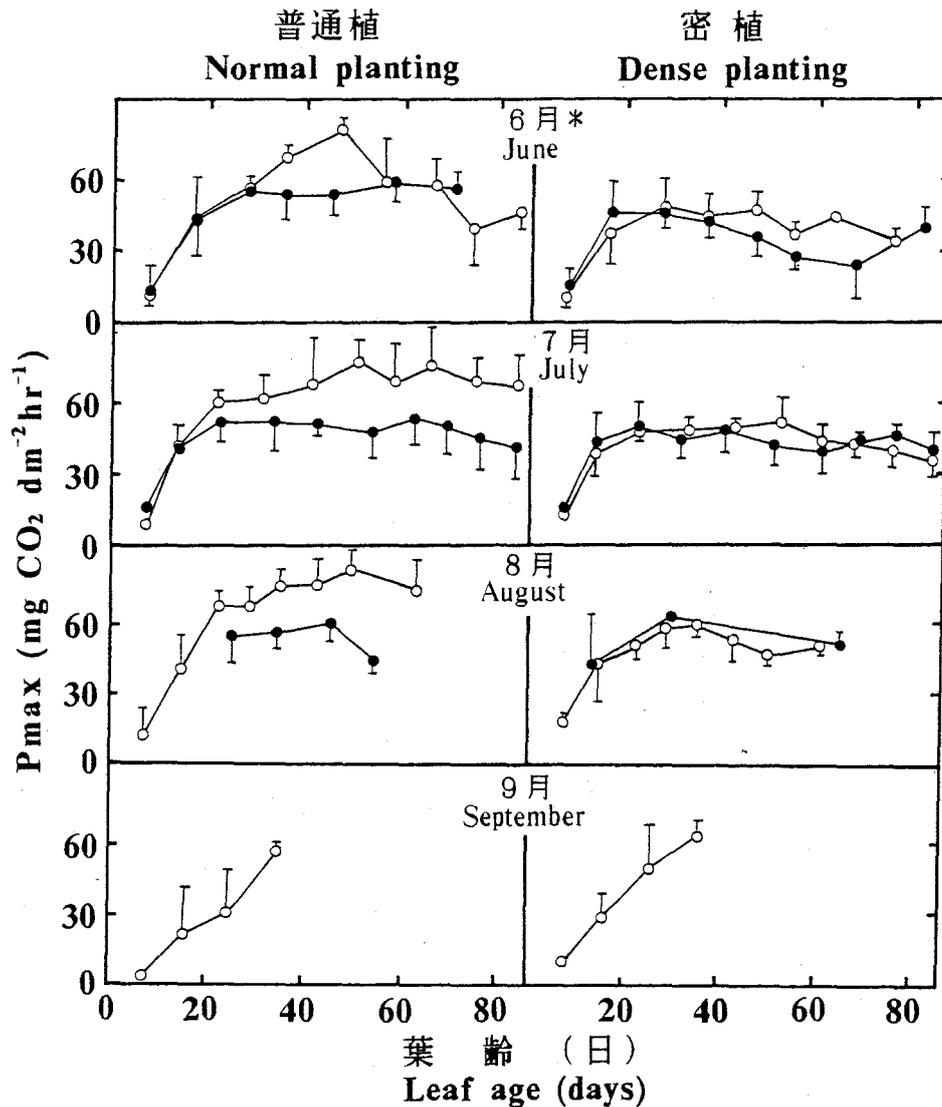
P_{max} の測定は6月下旬から10月下旬まで約7日おきに延べ19回にわたり、Ⅲ-1で述べた携帯型光合成測定装置（島津製作所）を用いて、伸長枝と矮小枝に分けて実施した。測定は、晴天日には午後 P_{max} が低下する（高・玖村，1973；石原・斉藤，1987；黒田・玖村，1989）とされている点を考慮して午前9時から12時の間に実施した。測定は4カ月に及び、同化箱内の気温は23℃から37℃、同化箱内のCO₂濃度は280 ppmから365 ppmの範囲で大きく変動したので、測定値はすべて村上（1975）及び村上・武田（1973 a）の式によって、25℃、300 ppmの下での期待値に補正した。なお、予備実験で若齢葉の光飽和点は1200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ に達したことから、測定は極力晴天日に行ったが、やむを得ず900 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ を下回る条件下で測定する場合もあった。このような測定値のうち、供試葉の葉齢が40日未満の場合については、予備実験で得た光-光合成曲線（第26図実線）に基づき、900 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ での期待値に補正した。

結 果

（1）メスピペット法による測定

「一ノ瀬」と「しんいちのせ」における P_{max} の加齢変化を、開葉時期、栽植密度及び枝条種類ごとに区分して第29図及び第30図に示した。なお、葉齢が近接する2~5葉の測定結果を平均し、1つのシンボルとして標準偏差とともに表示した（第31図以下も同様）。

第29図と第30図を概観することにより、メスピペット法で測定した桑個葉の P_{max} は開葉時期、栽植密度や枝条の種類に関係なく開葉後5日目までに正の値を示し、その後20~30日目まで急激かつ直線的に増加することがわかった。しかし開葉後30日目以降は、 P_{max} が減少に転じる事例、横ばいで推移する事例、少しづつ増加を続ける事例等が認められ、一



第29図 強光下光合成速度(Pmax)の加齢に伴う変化 (メスピペット法, 「一ノ瀬」)
 垂線は標準偏差を示す。

Fig.29 Changes with age in light saturation photosynthesis(Pmax)
 (In water; 'Ichinose')

Vertical bars indicate standard deviations.

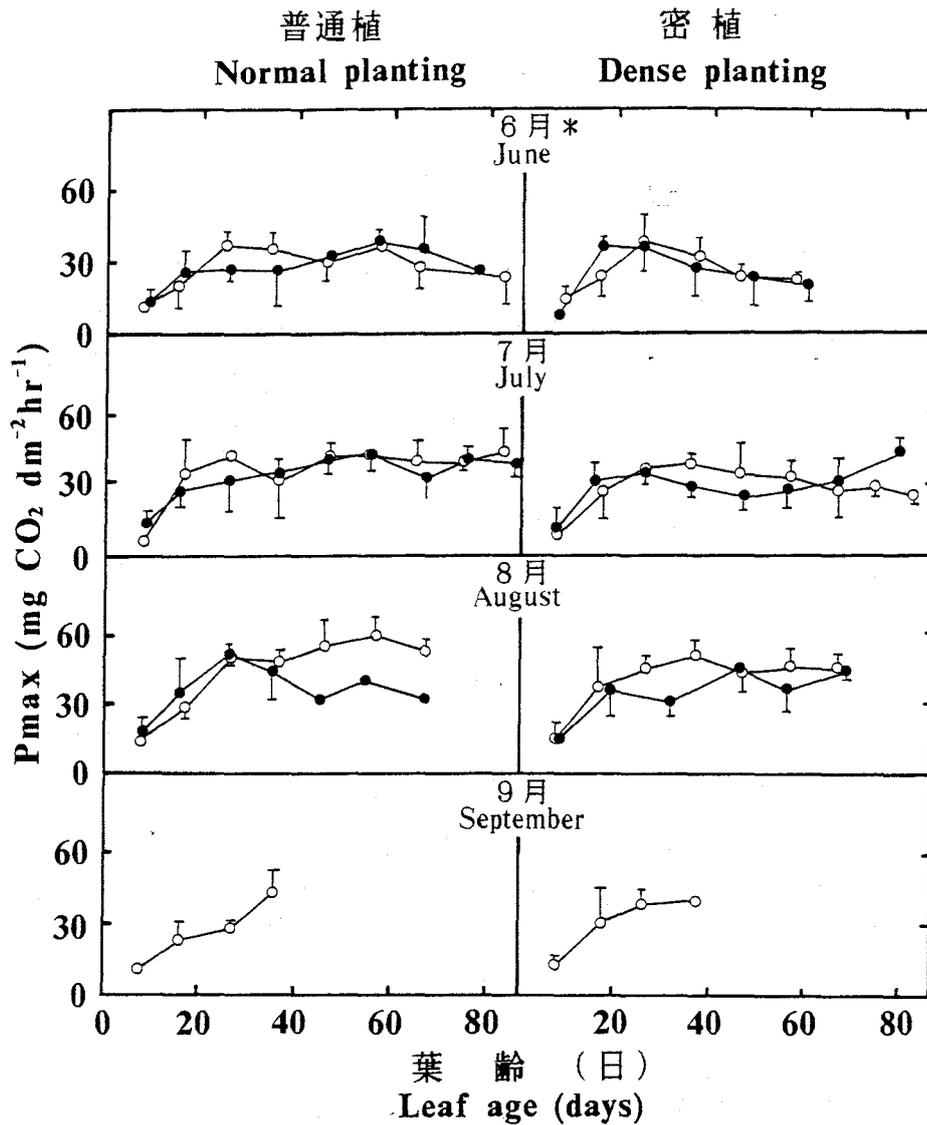
○ : 伸長枝の葉。Leaves of elongate shoots.

● : 矮小枝の葉。Leaves of dwarf shoots.

* : 開葉時期。 Time of unfolding.

定の傾向が見出せなかった。そこで「しんいちのせ」の全測定結果について、枝条の種類、栽植密度あるいは開葉時期の違いだけに着目して再度整理し、それぞれ加齢に伴う P_{max} の変化を検討した (第31図)。

まず枝条種類間の差異 (第31図A) を見ると、葉齢25日から70日までは矮小枝に着生する葉の P_{max} が伸長枝のそれを平均18%下回り、統計的解析 (t検定) の結果、両者には1%水準で有意差が認められた。しかし、葉齢25日未満あるいは70日以上の場合、枝条種類間に明瞭な差は認められなかった。



第30図 強光下光合成速度(P_{max})の加齢に伴う変化 (メスピペット法, 「しんいちのせ」)

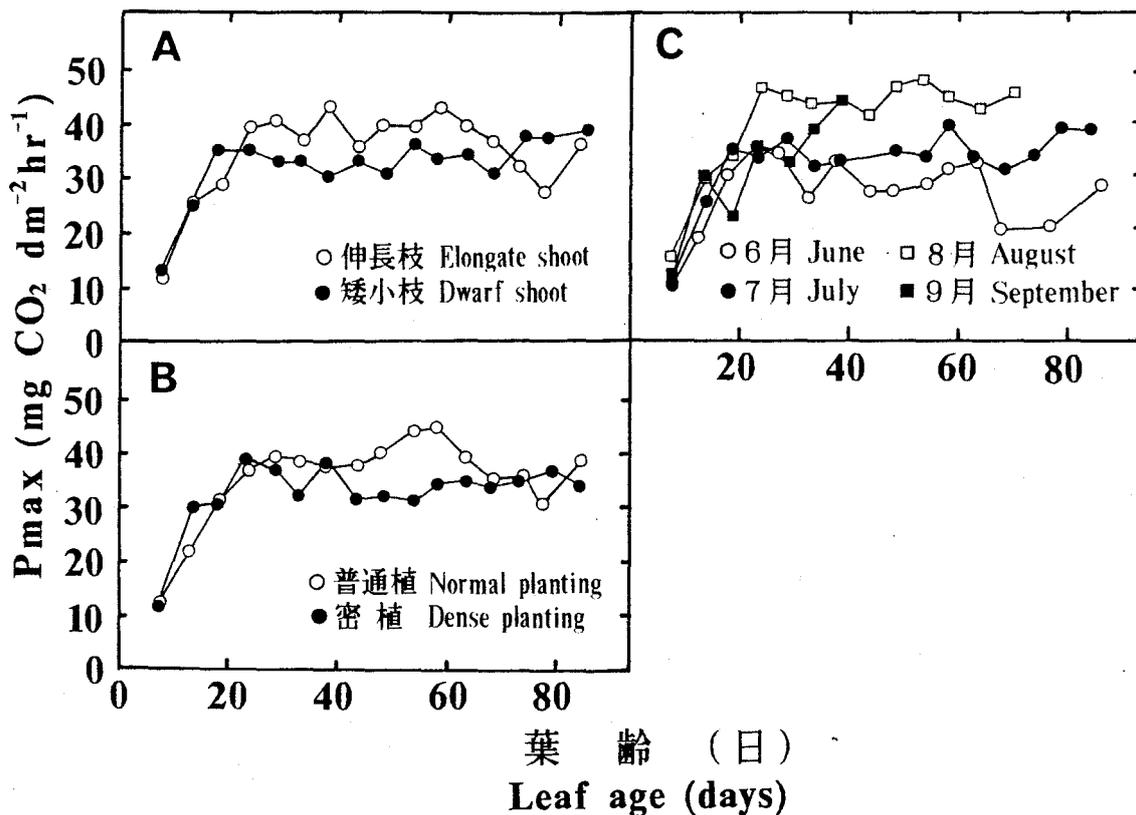
第29図の脚注参照。

Fig.30 Changes with age in light saturation photosynthesis(P_{max}) (In water; 'Shin-ichinose')

See the notes in Fig.29.

次に栽植密度間の差異 (第31図B) を見ると, 枝条種類間の差異と同様の事が認められた。すなわち, 密植個体群の葉の P_{max} は, 葉齢25日から70日まで普通植のそれを平均14%下回り, 両者の差は1%水準で有意であったが, 葉齢25日未満, あるいは70日以上葉の P_{max} は栽植密度による差が認められなかった。

更に P_{max} の開葉時期間の差異 (第31図C) においても, 葉齢25日以降において一層明瞭な差異が認められた。すなわち, 葉齢25日から70日まで, 6月及び7月に開葉した葉の P_{max} は8月に開葉した葉のそれをそれぞれ33%及び24%下回り, 8月開葉との差はいずれも1%水準で統計的に有意であった。また, 6月開葉と7月開葉の間の差も5%水準で有



第31図 Pmaxの加齢変化パターンの(A)枝条種類, (B)栽植密度及び(C)開葉時期での比較 (メスピペット法, 「しんいちのせ」)
 Fig.31 Comparisons of the changing patterns of Pmax with respect to the (A) shoot elongation type, (B)planting density and (C)time of unfolding (In water; 'Shin-ichinose')

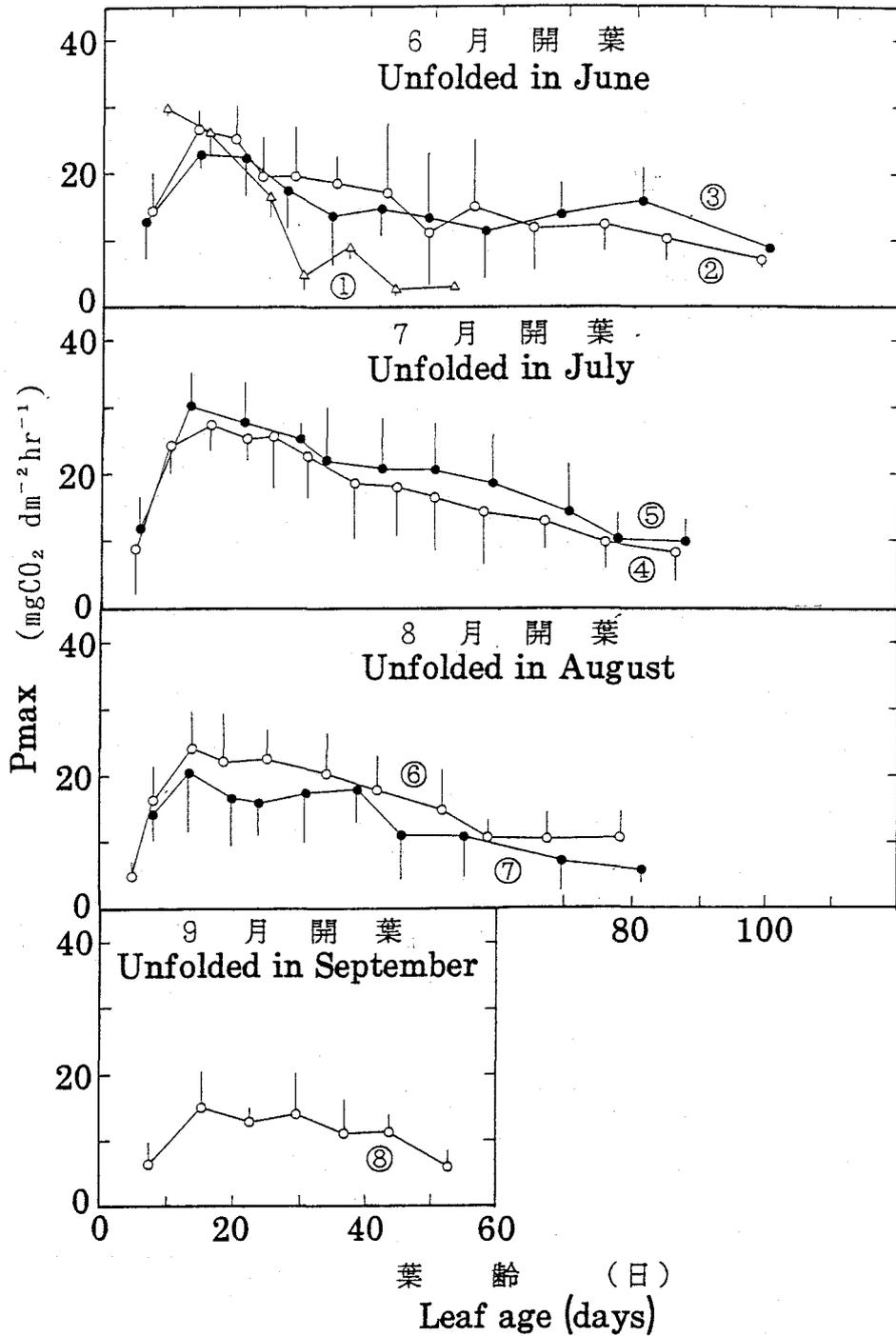
意であった。

なお、「一ノ瀬」の P_{max} についても同様の解析を行った結果、葉齢25日から70日まで矮小枝着生葉は伸長枝を23%、密植は普通植を26%、6、7月開葉は8月開葉を23、17%下回り、「しんいちのせ」と同様の傾向が示された。

(2) 同化箱法による測定

前項と同様、 P_{max} の加齢変化を開葉時期毎、枝条種類毎に分類して整理し、第32図に取りまとめた。第32図を概観することにより、 P_{max} は開葉後5日目までに正の値を示し、10~20日目まで加齢と共に急激、かつ直線的に増大して最大値に達した後、減少に転じることが認められた。しかし P_{max} の最大値や減少速度は開葉時期や枝条種類によって異なり、これらの違いに着目すると加齢変化パターンを以下の3型(第11表参照)に類別できるように思われた。

A再発芽直後型・・・再発芽(萌芽)直後に開葉する数枚の葉(第32図①)がこの型に属する。 P_{max} は葉齢10日で $30\text{mg CO}_2\text{dm}^{-2}\text{hr}^{-1}$ に達するが、その後急速に低下し、葉齢40日には $5\text{mg CO}_2\text{dm}^{-2}\text{hr}^{-1}$ 以下となり、葉齢50日以内に大半が落葉する。なおII-2で行った調査によると、枝条基部に着生するこれら数葉はあまり生長せずすぐに面積の拡大を終了し(第11図)、長幅率も他の葉より大きい(第14図)など、形態的にも他の葉と著しく



第32図 強光下光合成速度(P_{max})の加齢に伴う変化 (同化箱法, 「しんいちのせ」)
垂線は標準偏差を示す。

Fig.32 Changes with age in light saturation photosynthesis(P_{max})
(In chamber; 'Shin-ichinose')

Vertical bars indicate standard deviations.

Measured photosynthetic rates were adjusted to the expected rates under
25°C air temperature and 300ppm CO_2 .

○: 伸長枝の葉。Leaves of elongate shoots.

●: 矮小枝の葉。Leaves of dwarf shoots.

△: 再発芽直後の数葉。Leaves unfolded just after regeneration.

第11表 個葉光合成能の加齢変化にみられた3つの型

Table 11 Three types of changes with age in the photosynthetic ability of single leaves

型 Type	開葉時期 Time of unfolding	第32図において 該当する曲線 Corresponding curves in Fig. 32	最大値 Maximum ($\text{mgCO}_2 \text{dm}^{-2} \text{hr}^{-1}$)	最大値到達 時の葉齢 Leaf age at maximum (days)	最大値到達後の 減少速度 Decreasing rate after the peak ($\text{mgCO}_2 \text{dm}^{-2} \text{hr}^{-1} / \text{day}$)
A	再発芽直後 Soon after regeneration	①	30	10	0.86
B	伸長盛期 During vigorous elongation	② ③ ④ ⑤ ⑥	25	15	0.27
C	伸長停止期 Near the end of elongation	⑦ ⑧	15~20	15	0.23

異なる。

B伸長盛期型・・・伸長枝から6~8月に、矮小枝から6~7月に開葉した葉（第32図②~⑥）がこの型に属する。P_{max}は葉齢15日で最大値（25mg CO₂ dm⁻² hr⁻¹）となり、その後葉齢60日まで緩やかに減少する。P_{max}は60日以降横ばいで推移し、長期間光合成能力が保たれる。

C伸長停止期型・・・枝条の伸長速度が鈍化してから開葉した葉（第32図⑦，⑧）がこの型に属する。伸長盛期型と同様、P_{max}は葉齢15日で最大値となり、その後緩やかに減少するがP_{max}の最大値は20または15mg CO₂ dm⁻² hr⁻¹と低い。

考 察

メスピペット法と同化箱法によるP_{max}の加齢変化の測定結果は、共通する点も多いが、少なくとも以下に挙げる2つの相違点が認められた。

① P_{max}の最大値は、メスピペット法では葉齢25日前後に得られたが、同化箱法では葉齢15日前後に得られた。

② P_{max}は最大値に達した後、メスピペット法では総じて横ばいで推移したが、同化箱法では、開葉時期や枝条種類によって程度の差はあるものの、経時的に減少した。

このうち①については、測定環境の違いに起因すると考えられる。すなわちメスピペット法はCO₂飽和水溶液中で行われており、Ⅲ-1でも述べたように、供試葉は水ストレスやCO₂の不足からある程度開放されている。本実験結果は桑葉の光合成がより好適な環境下で行われるならば光合成能は葉齢15日を超えて25日まで増加し得ることを示唆している。

一方②の原因については必ずしも明らかでないが、Reich(1984)は飽和光合成速度が加齢によって減少する場合でも光不足の下での光合成速度は長期間維持されることを報告している。したがって本実験でもメスピペット法による測定で光強度が不足していた可能性がある。メスピペット法の光強度は津野ら(1984)や矢澤(1986)を参考に決定したも

のであるが、同化箱法では圃場桑葉の光飽和点が $1200 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ に達した(第26図)こと、高 CO_2 濃度下では光飽和点が更に上昇する(酒井, 1987)ことを考えると、本実験の光強度($850 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)は必ずしも充分ではない。

さて、同化箱法で得られた P_{max} の日当たり減少量は、再発芽直後型に属する数葉を除き $0.23 \sim 0.27 \text{mgCO}_2 \text{dm}^{-2} \text{hr}^{-1}$ であった。これは P_{max} の最大値の1~1.5%に相当する。この減少割合は、黄化・落葉直前まで日当たり0~0.5%程度しか減少しない森林内の木本植物葉(Jurik, 1986)よりは大きいものの、ポプラ葉(Reich, 1984)と同程度であり、水稻(黒田・玖村, 1990)、小麦(Wittenbach, 1979; Camp et al., 1982)、ダイズ(玖村・浪花, 1965)、ヒマワリ(Horie and Udagawa, 1971)等の1年生草本作物葉に比べるとかなり小さい。なお桑では増田・加藤(1983)によって本節とほぼ同様の減少割合が示されている一方、村上(1981)によって、葉齢20日目以降 P_{max} が日当たり2%以上減少して40日目までに半減する結果が得られている。村上の結果が草本作物的であるのは、植付け当年のポット植え幼木が供試されたこと等が原因と思われる。

一方、メスピペット法では、 P_{max} が枝条種類、栽植密度や開葉時期によって異なるという、注目すべき知見が得られた。このうち枝条種類による P_{max} の差については、同化箱法でも8月開葉の葉で認められている。また開葉時期による P_{max} の差は同化箱法ではあまり明瞭でなかったが、村上(1981)は同化箱法で同様の開葉時期差を報告している。桑園の物質生産を論ずる際、このような着生葉の能力差に留意することも大切である。

また、メスピペット法では「一ノ瀬」の6月開葉や「しんいちのせ」の7月開葉において、一旦減少した密植個体群の矮小枝の P_{max} が葉齢70日前後より再び回復する興味深い現象が認められた。このように一旦減少した P_{max} が回復する原因は明らかでないが、密植個体群の矮小枝は落葉が著しいことから、落葉後は部分摘葉処理を行った桑枝条と同様、残葉へ窒素やクロロフィルが集積し、光合成能力の増進がおこった(佐藤, 1981)可能性が考えられる。

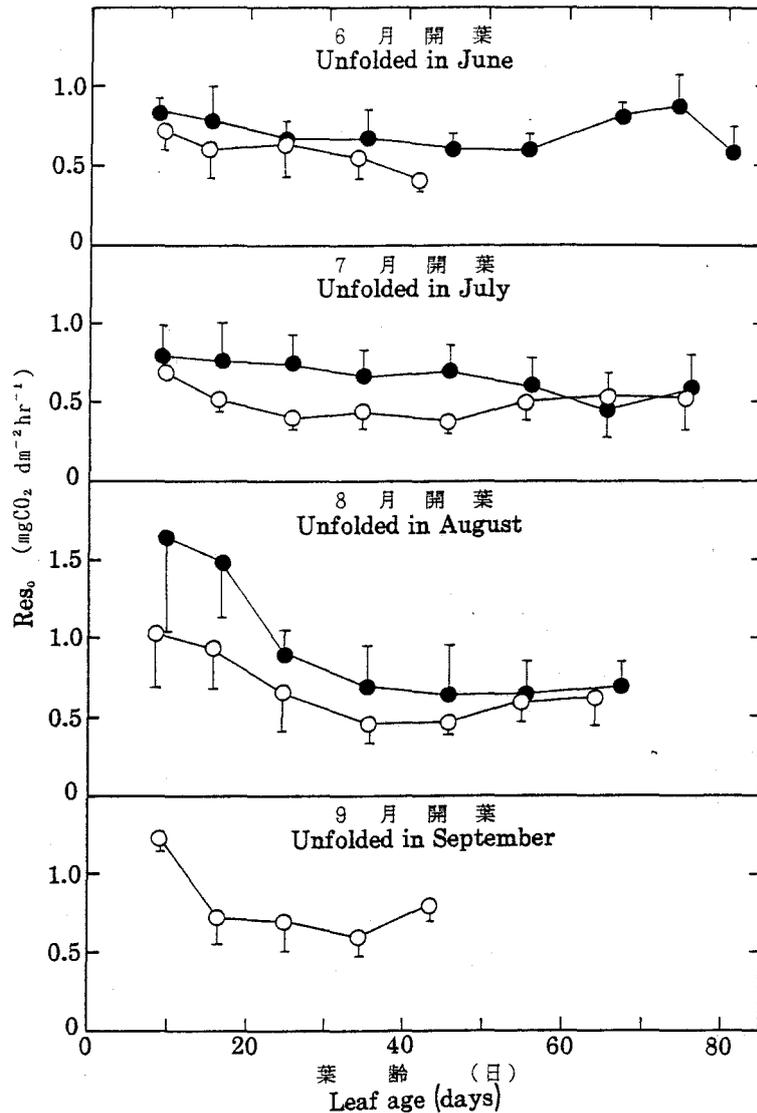
III - 3 個葉の維持呼吸速度とその加齢変化

暗呼吸速度は構成呼吸と維持呼吸という、性格の異なる2つの呼吸速度の和と見なすことができ(Thornley, 1970)、個体群の物質収支を解明する際、両者を別々に考慮する必要性が強調されるようになった(堀江, 1983)。しかし、桑葉の維持呼吸速度については測定例が全く見あたらない。

本節ではIII-1の予備実験を踏まえつつ、被陰処理2日後における圃場桑葉の呼吸速度を多数の葉について測定し、これをもとに維持呼吸速度の大きさと加齢変化について論ずる。

材料及び方法

実験は1991年に、「一ノ瀬」及び「あおばねずみ」の栽植された桑園(畦間2m×株間0.6m)において行った。供試個体群は5月29日に枝条を基部から伐採(夏切り)し、両品種とも地上部生重量が中庸な8個体を選んで調査個体とした。さらに、基部伐採より20



第33図 桑葉における被陰2日後の呼吸速度(Res₀)の加齢に伴う変化
垂線は標準偏差を示す。

Fig.33 Changes with age in respiratory rate of mulberry leaves 2 days after the initiation of dark treatment(Res₀)

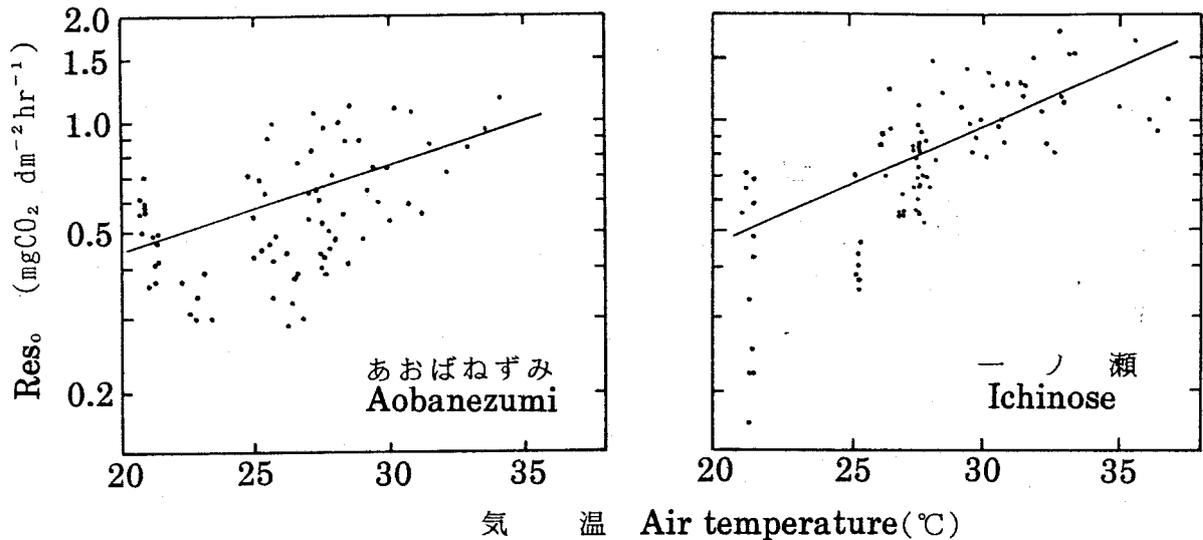
Vertical bars indicate standard deviations.

Measured respiratory rates were adjusted to the expected rates under 25°C.

○: 「あおばねずみ」. 'Aobanezumi'. ●: 「一ノ瀬」. 'Ichinose'.

日後、伸長良好な再発枝条を個体当り4本ずつ、計32本選定するとともに、以後これらの枝条の開葉数調査をⅢ-2と同じ要領で約5日おきに行い、全着生葉の開葉日と葉齢が把握できるようにした。

呼吸速度の測定は6月29日から10月17日まで約1週間おきに延べ17回にわたって行った。両品種とも、毎回開葉数調査が行われている枝条1本を対象とし、代表的な1~10葉を黒色布袋で被陰処理して2日後にその呼吸速度を測定した。測定方法はⅢ-1で述べた通りである。測定は原則として供試葉が枝条に着生した状態で行ったが、天候の都合で測定機器が搬出できない日は、供試葉を1枚ずつ切り取って室内に持ち帰り、切除後10分以内に



第34図 桑葉における被陰2日後の呼吸速度(Res_0)と気温の関係

Fig.34 Relationship between respiratory rates of mulberry leaves 2 days after the initiation of dark treatment(Res_0) and air temperature

Data of the leaves unfolded after July and less than 20 days of age were excluded. Q_{10} value was determined as 1.7(Aobanezumi) or 2.1 (Ichinose) by the regression analysis.

測定を行った。なお、測定は4ヵ月にわたり、同化箱に供給した空気の温度も21℃から37℃まで変化したので、得られた呼吸速度は村上・武田(1973a)の式より、25℃での期待値に補正した。

結 果

得られた呼吸速度(以下 Res_0 と記す)は供試葉の開葉時期別に葉齢が近接する2~5葉の測定結果を平均し、その標準偏差とともに第33図に示した。なお、「一ノ瀬」は8月下旬から9月にかけて枝条の先端が台風の被害を激しく受け、9月開葉の葉については満足な測定結果が得られなかった。また、「あおばねずみ」は枝条基部の落葉が著しく、6月に開葉した葉については葉齢50日以降の呼吸速度を明らかにすることができなかった。第33図によると、6月と7月に開葉した葉の Res_0 は、開葉直後から葉齢80日に至るまで、一貫して0.5~0.8(一ノ瀬)あるいは0.4~0.7 $mgCO_2 dm^{-2} hr^{-1}$ (あおばねずみ)を示し、明瞭な加齢変化は認められなかった。ただし、「一ノ瀬」の6月開葉や「あおばねずみ」の7月開葉では、開葉直後(葉齢20日以下)や老化過程(葉齢50日以上)において、 Res_0 が若干上昇する傾向が認められた。

一方、8月と9月に開葉した葉の Res_0 は、若干の加齢変化が認められた。すなわち、 Res_0 は開葉直後に限って1.6(一ノ瀬)あるいは1.0 $mgCO_2 dm^{-2} hr^{-1}$ (あおばねずみ)の高い値を示した。しかし、葉齢20日目以降は6、7月開葉のものと同じレベルで推移した。また、「あおばねずみ」ではここでも葉の老化過程において Res_0 が若干上昇する傾向が認められた。

以上のように Res_0 は、温度補正を行えば比較的一定値で推移することがわかったので、温度補正を行う前の値と気温との関係を改めて検討した（第34図）。ただし、一定値で推移しなかった事例（8, 9月開葉で葉齢が20日未満の場合）は解析対象から除外した。第34図によると、データには大きなバラつきが見られるが、 Res_0 が気温とともに上昇することが明らかである。そこで重みづけ回帰分析を行ったところ、回帰直線の傾きから Q_{10} の推定値として1.7（あおばねずみ）あるいは2.1（一ノ瀬）が得られた。

考 察

Thornley (1970) は、暗呼吸速度 (Res) が次式のように純光合成速度 (P_n) に比例する成分—構成呼吸速度—と乾物重 (W) に比例する成分—維持呼吸速度—で構成されると考えた。

$$Res = \frac{1 - Y_G}{Y_G} P_n + mW \quad \text{①}$$

ここで Y_G は光合成産物の転形率で、多くの文献を総合すると温度条件に関係なく約0.75となる（堀江, 1983）が、最近ヒノキ個体で Y_G がこれより大きく、しかも季節に依存するという報告（Paembonan et al., 1992）がなされている。 m は維持呼吸率である。また①式は総光合成速度 (P_g) を用いると次のように改めることができる（Thornley, 1970）。

$$Res = (1 - Y_G) P_g + Y_G m W \quad \text{②}$$

本実験で測定した被陰48時間後の暗呼吸速度 (Res_0) は、②式で P_g を0と置いた場合に相当する。すなわち

$$Res_0 = Y_G m W \quad \text{③}$$

③式から、維持呼吸速度 (mW) は本実験で測定された Res_0 を転形率 Y_G (0.75) で除すると得られることがわかる。

6, 7月に開葉した葉では、 Res_0 は葉齢に関係なく $0.4 \sim 0.8 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$ の範囲にあったほか、8, 9月に開葉した葉でも葉齢20日以降は同様のレベルで推移した。これは維持呼吸速度が葉齢に関係なく $0.53 \sim 1.07 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$ で推移することを意味する。木本植物葉の維持呼吸速度の加齢変化はほとんど報告されていないが、村上 (1983) は桑幼木葉の被陰10分後の暗呼吸速度を測定し、葉齢20~30日以降については葉齢に関係なく安定した値をとることを認めた。また、Furukawa (1973) もポプラ幼木葉で同様の結果を得ている。

しかし8, 9月に開葉した葉の開葉直後から葉齢20日までについては、 Res_0 は上記の値より高い値を示した。このことから、開葉直後については維持呼吸速度が高いことも想定されるが、開葉直後の葉は構成呼吸の影響を受けて Res_0 が高い値を示した可能性が高い。すなわち、本実験の場合、供試葉以外の葉では被陰処理が行われないので光合成が通常通り行われ、供試葉は、被陰処理を受けても周囲の葉から光合成産物の供給を受けて構成呼吸を継続することが可能である。実際枝条上部の葉は、光合成産物を専ら開葉直後の葉へ転流させることが知られている（Sato, 1974; Sato and Ohyama, 1975）。但し、何故構成呼吸の影響が8, 9月開葉の葉でのみ顕著に現われるかは不明である。

本実験では供試葉の面積重は調査されなかったが、第I章で述べた生産構造の調査の際

には平均 0.52gDW dm^{-2} であった。したがって桑葉の維持呼吸率 m は、実験で得られた維持呼吸速度を 0.52 で除することにより $0.97\sim 1.94\text{mgCO}_2\text{gDW}^{-1}\text{hr}^{-1}$ 、すなわち $17\sim 34\text{mgCH}_2\text{O gDW}^{-1}\text{day}^{-1}$ と推定することができる。この 25°C での維持呼吸率の値は、水稻個体（ $8\sim 16\text{mg}$ ；広田・武田，1978；堀江，1981）より大きいものの、トウモロコシ幼植物（ $27\sim 34\text{mg}$ ；Oota et al., 1992），サブタレニアンクローバ個体群（ 32mg ；McCree and Silsbury, 1978），シロツメグサ個体群（ $36\sim 53\text{mg}$ ；McCree and Kresovich, 1978）及びヒマワリ葉（ 50mg ；堀江，1981）に比べると小さかった。

ところで維持呼吸率は顕著な温度依存性を示し、温度上昇とともに指数関数的に増加することが知られている。本節では Res_0 における Q_{10} の推定値として 1.7 あるいは 2.1 を得たが、この値はそのまま維持呼吸率 m における Q_{10} の推定値となり得る。 Q_{10} の値としてサブタレニアンクローバでは 1.85 （McCree and Silsbury, 1978），ヒマワリでは 1.78 （堀江，1981）が得られており、本実験で得られた Q_{10} の推定値は妥当な値であるが、その精度は決して高いものではない。温度制御可能な同化箱を用いて幅広い温度域で実験を行い、更に正確な Q_{10} の値を知ることが今後の課題である。

III - 4 光斑による間欠照射が個葉の光合成に及ぼす影響

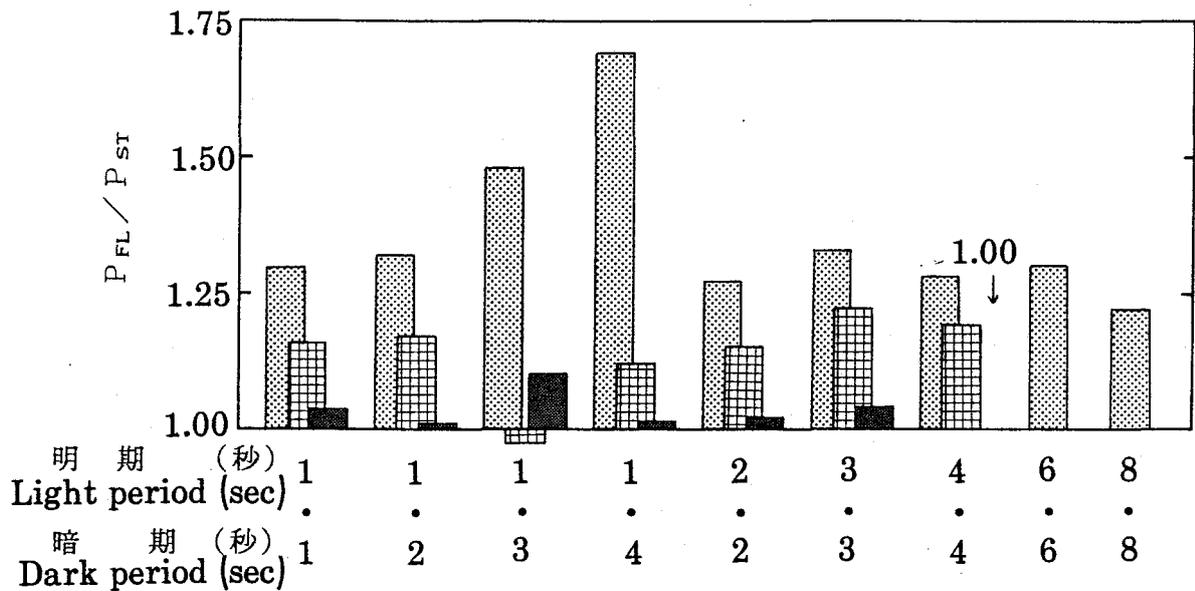
III - 2では、一定強度の連続光の下で、個体群条件下における桑個葉の光合成能を明らかにした。しかし、作物個体群内では風によって光斑の生成・消滅や移動が頻繁に起こり、個葉は直達光の間欠照射を受けることが報告されている（Desjardins et al., 1973；Kriedemann et al., 1973）。また、このように個葉に光が間欠的に与えられると、連続して与えられる場合より CO_2 同化量が増大することが、多くの実験（McCree and Loomis, 1969；Pollard, 1970；Kriedemann et al., 1973；Percy et al., 1985）により明らかにされてきた。したがって、III - 2において連続光下で測定された個葉光合成能だけから個体群の光合成を論じるのは危険であり、桑個体群内においても、間欠照射の実態とそれが個葉の光合成に及ぼす影響を事前に評価しておかねばならない。

本節では、室内において桑葉に様々な周期で明期と暗期を与え、間欠照射の下で光合成速度がどの程度増大するのか調査する。さらに、圃場において桑葉に微小な光センサーを貼布し、個体群内における直達光間欠照射の実態を明らかにする。

材料及び方法

(1) 間欠照射による光合成の増大

枝条1本仕立ての桑幼木（品種：しんいちのせ）を供試して7月中旬及び9月上旬に実験した。いずれの時期にも供試植物に1時間以上の前照射を行った後、枝条基部から約 50cm のところに着生する葉1枚を着生のままアクリル製同化箱に封じ、同化箱入口と出口の CO_2 濃度差を赤外線ガス分析計（ベックマン，モデル864）で測定して、光合成速度を計算した。同化箱へは屋外の空気を 2.75 l min^{-1} で供給するほか、同化箱内の空気の一部を 25°C 水浴中へ循環させることにより温度制御を図った。なお、この同化箱にはファンが取



第35図 間欠照射における明期，暗期の光強度と光合成の促進

Fig.35 Enhancement of photosynthesis in response to the fluctuated irradiation with various light-dark regimes

P_{FL}: Photosynthetic rate measured under fluctuated irradiation.

P_{ST}: Expected photosynthetic rate when light and dark periods are given separately and continuously.

◻: 270-7 w m⁻².

▨: 41-7 w m⁻².

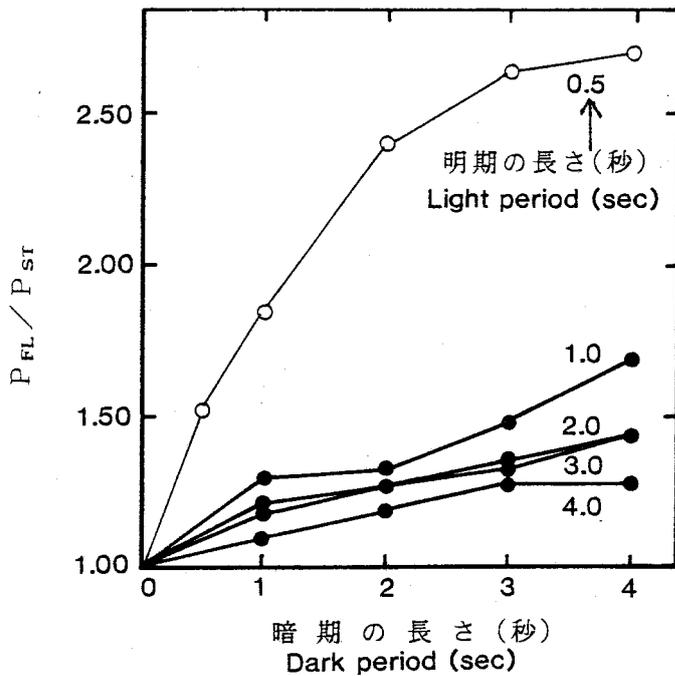
■: 270-69 w m⁻².

付けられていないため，供試葉の光合成速度は光強度270w m⁻² でほぼ飽和し，飽和光合成速度も8 mg (7月) 及び4 mg CO₂ dm⁻² hr⁻¹ (9月) にとどまったが，同化箱内の空気を充分攪拌すれば飽和光合成速度は倍増する(村上・武田，1973c) のものと考えられる。

供試葉への間欠照射は，時報を聞きながら黒色プラスチック板や黒色網目模様の透明アクリル板を，同化箱の直上で人手により0.5 ~ 8秒間隔で往復させることによって行った。いずれの明暗周期についても4分間づつ3回実験し，各回とも後半2分間の光合成速度を測定した。また実験中に供試葉の光合成能が変化することも考えられるので，各実験の直前と直後にそれぞれ明期または暗期に相当する光を4分間連続照射し，連続光下での光合成速度をチェックした。

(2) 個体群内における間欠照射の実態

畦間2 m × 株間0.6 m の夏切りした桑個体群(品種: しんいちのせ)を供試し，8月上旬から9月下旬における晴天日の日中，以下の要領で調査を行った。すなわち，感部が2.5 mm 四方の微小なシリコンフォトダイオード(浜松ホトニクス社) 2個を光センサーとして用い，これらを個体群中・下層に位置する別々の葉の表面にセロハンテープで固定した。そしてセンサーが受光の際に生ずる電位差を，オペアンプ回路で増幅しペンレコーダに直接記録するとともに，積算計(英弘精機産業)にも接続して積算日射量を併せて測定した。なお配線によって葉の運動が妨げられたり，傾きが変わったりしないよう，細い線を用いる等の工夫を施し，供試葉についても適宜別のものに取り換えた。またこの測定と



第36図

間欠照射における明期，暗期の長さ
と光合成の促進
(明期270，暗期 7 w m^{-2})

Fig.36

Enhancement of photosynthesis in
response to the fluctuated
irradiation with various dura-
tions of light and dark
(Irradiated at 270 and 7 w m^{-2}
in light and dark periods, res-
pectively)

●: 7月測定. Measured in July.

○: 9月測定. Measured in September.

併行して，管型日射計と積算計（ともに英弘精機産業）により群落上部の積算日射量を，供試圃場から150 m離れて設置されている風速計により風速を測定した。ペンレコーダの紙送り速度は通常 2 cm min^{-1} としたが，8月30日には 60 cm min^{-1} に上げ，間欠照射の継続時間の正確な測定を試みた。

結 果

(1) 間欠照射による光合成の増大

本節ではMcCree and Loomis (1969) やKriedemann et al. (1973) に習い，間欠光下で実測された光合成速度 P_{FL} と連続光下で期待される光合成速度 P_{ST} の比によって光合成の増大程度を判定することとした。ただし P_{ST} は次式により算出した。

$$P_{ST} = (P_L \cdot t_L + P_D \cdot t_D) / (t_L + t_D)$$

ここで P_L ， P_D はそれぞれ明期，暗期に相当する光を連続的に与えた時の光合成速度，また t_L ， t_D はそれぞれ明期，暗期の継続時間である。

はじめに1～8秒間の明期を，間欠的に与えた結果について第35図に示した。 P_{FL} / P_{ST} は，明期に光飽和点に達する強光 (270 w m^{-2})，暗期に光補償点を下回る弱光 (7 w m^{-2}) を与えた場合，どのような明暗周期の下でも明らかに1より大きく，平均1.35に達した。しかし，明期の光強度を 41 w m^{-2} に制限すると P_{FL} / P_{ST} は著しく減少し，平均1.14となった。さらに，暗期の光強度を 69 w m^{-2} に高めた実験では，比の値は平均1.03であり，間欠照射を行っても光合成の増加はほとんど起こらないことが示された。

次に間欠照射によって顕著な光合成促進が起こった 270 w m^{-2} と 7 w m^{-2} の組合せについて，明期と暗期の長さを0.5秒から4秒まで様々に変えて更に詳しく検討した（第36図）。

P_{FL} / P_{ST} は，明期が短く暗期が長い程大きく，7月には明期1秒－暗期4秒の組合せで

第12表 桑個体群の中・下層における葉面上の光環境

Table 12 Light environment on the leaf at the middle or the lower layer of mulberry population

月日	平均風速	センサー	相対葉面光強度	(a) 延観測時間	(b) 明暗交互	(c) 瞬間明	(d) 瞬間暗	R*
Date	Mean wind speed (m s ⁻¹)	Sensor (No.)	Relative light intensity (%)	Observation (min)	Fluctuation (sec)	Instant light (times)	Instant dark (times)	(%)
Aug. 6	1.86	1	26.4	366	0	1	1	0.03
	2.10	2	48.9	254	56	3	3	0.49
Aug. 7	3.58	1	63.1	120	94	0	25	1.65
Aug. 14	5.06	1	57.3	353	1,465	48	30	8.19
	4.95	2	18.9	264	2,300	52	3	16.18
Aug. 16	1.72	1	20.3	298	0	1	3	0.04
	1.72	2	14.3	298	0	0	0	0.00
Aug. 21	1.94	1	13.9	330	0	0	0	0.00
Aug. 22	4.39	1	11.7	163	0	9	0	0.46
	4.39	2	13.6	163	124	8	0	1.68
Aug. 24	1.86	1	13.7	290	0	2	0	0.06
	2.05	2	11.6	164	0	0	0	0.00
Aug. 25	2.13	1	52.5	352	754	6	28	3.84
	2.52	2	17.7	211	99	5	3	1.00
Aug. 28	4.69	1	52.6	324	3,017	46	31	16.86
	4.75	2	19.3	237	363	62	1	4.74
Aug. 29	7.18	1	83.4	233	4,398	34	119	33.53
Sep. 1	3.16	1	17.7	262	976	116	0	11.84
Sep. 4	2.86	1	19.5	269	2,388	81	9	17.36
Sep. 11	1.15	1	16.4	284	0	7	0	0.21
Sep. 22	1.74	1	10.7	214	132	13	0	1.53
	1.74	2	14.0	214	0	4	0	0.16
Sep. 24	2.11	1	9.8	153	0	0	0	0.00

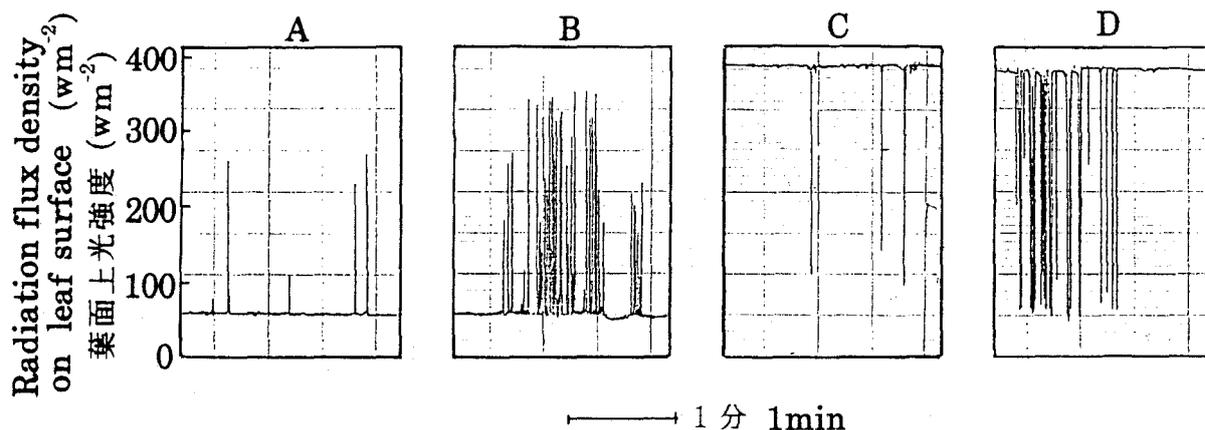
$$R = \{ (b + 5c + d) / 60a \} \times 100$$

最高1.69を示した。また9月の追加実験では、明期0.5秒-暗期4秒の組合せで更に大きな比の値(2.70)が得られた。

(2) 個体群内における間欠照射の実態

紙送り速度2 cm min⁻¹における晴天下での有効な観測(観測時間100分以上)は、測器の故障もあったが、第12表に示した通り延べ15日間、23例得られた。観測された光環境は極めて多様であり、連続して日向あるいは日陰になる場合のほか、第37図に示したように、日陰を基調としながらも瞬間的な直達光の照射を低頻度あるいは高頻度で受ける場合(A, B)や、日向を基調としながらも瞬間的な直達光の遮断が低頻度あるいは高頻度で起こる場合(C, D)等が観測された。そこで、便宜的にBやDでは光合成促進は連続して起こるが、Aでは瞬間的照射1回につき5秒間、またCでは瞬間的遮断1回につき1秒間だけ起こると仮定し、上記23例について、観測時間に対する光合成の促進が起こった時間の割合Rを計算した。

結果は第12表の右端に示したとおりであり、23例中17例においてRの値は5%未満の低い値となった。またRと観測日(8月1日起算)、観測時間中の平均風速及び葉面相對受光量との間の相関係数を計算したところ、風速との間に最も高い正の相関関係($r=0.78$)



第37図 光斑が引き起こす葉面上の直達光間欠照射の4つのパターン
 Fig.37 Four patterns of intermittent direct sunlight irradiation induced by sunflecks on the surface of mulberry leaves

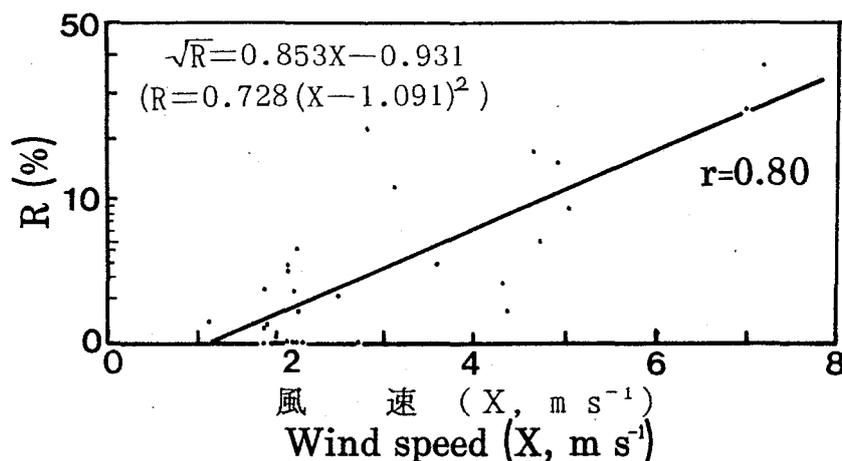
第13表 間欠照射割合 (R) と、平均風速、葉面上相対光強度及び観測日との相関関係
 Table 13 Correlation coefficients among R, mean wind speed, relative light intensity on the leaf and the date of observation

R	0.782	0.497	-0.038
	平均風速 Mean wind speed	0.458	-0.260
		相対光強度 Relative light intensity	-0.354
			観測日 Date of observation

R: Time ratio at which the photosynthetic enhancement is expected due to the intermittent direct sunlight irradiation. See the notes in table 12.

が認められ、相対受光量との間にも正の相関関係が認められたが、観測日との間には相関関係が認められなかった(第13表)。また、Rと風速の二乗との間には更に高い直線的関係($r=0.80$)があり、光合成促進時間は風速が 2.5 m s^{-1} 以下の時は4%以下であるが、風速の増大とともに急速に高まり、風速 7 m s^{-1} の下では30%にも達することが示された(第38図)。

次にペンレコーダの紙送り速度を上げて、直達光の瞬間的な照射または遮断の継続時間を読み取った結果を第39図に示した。継続時間の頻度分布はセンサーを貼付した葉によってかなり異なったが、平均継続時間は0.39秒であり、1秒以下の場合が98%を占めた。



第38図 風速と、直達光間欠照射による光合成の促進

Fig.38 Relationship between wind speed and enhancement of photosynthesis by intermittent direct sunlight irradiation

See the notes in tables 12 and 13.

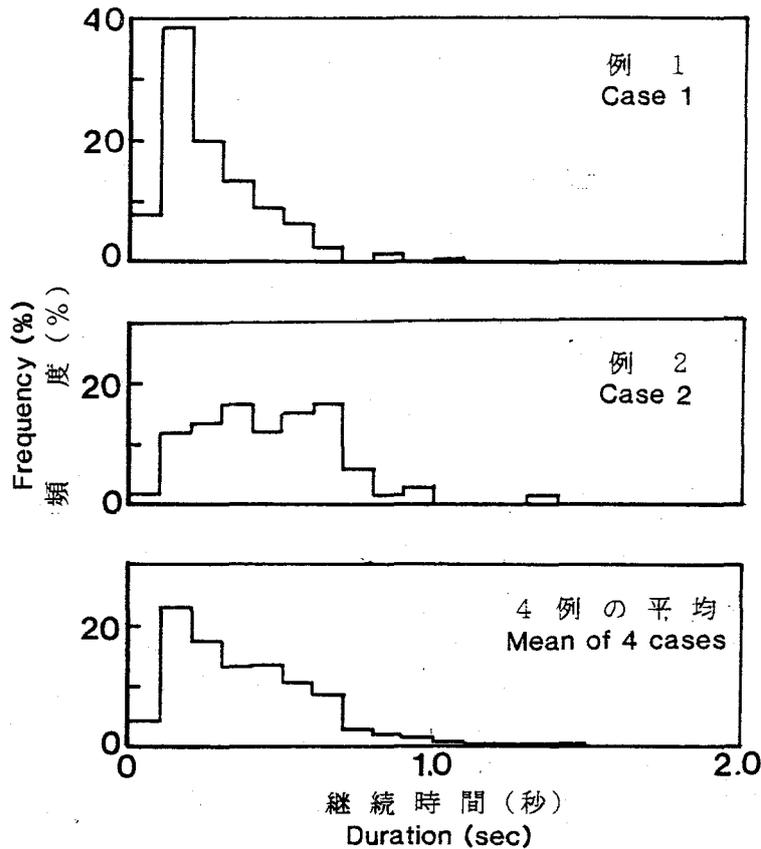
考 察

間欠照射によって光合成促進が起こる理由については、次のように説明することができる。すなわち、 CO_2 固定反応に必要な酵素は分子量が非常に大きいので、葉緑体の中では物理的にクロフィル分子300個に対して1個しか配置され得ず、どうしても CO_2 固定反応が光合成の律速要因となる (Sagar and Giger, 1980)。そのため、明期には光化学反応の生成物であるATP やNADPH が蓄積する。この時光の供給が短期間停止しても、葉緑体は持ち越されたATP やNADPH を使って CO_2 固定を継続することが出来る。

上記の説に従えば、室内実験の結果は矛盾なく説明できる。すなわち明期の光強度を $41 \text{ } \mu\text{m}^{-2}$ へ弱めることにより $P_{\text{FL}}/P_{\text{ST}}$ が平均1.35から1.14へと減少したのは、明期の光強度が弱まったために暗期に持ち越すべきATP やNADPH の蓄積が少なくなったものと解釈できる。また暗期の光強度を $69 \text{ } \mu\text{m}^{-2}$ へ高めることにより $P_{\text{FL}}/P_{\text{ST}}$ が1.03へと減少したのも、暗期の光強度が高まったために暗期中にもATPやNADPHが生成し、明期から持ち越した分を消費出来なくなったものと解釈できる。このように明期の光強度が光飽和点を超え、暗期の光強度が光補償点を下回る条件下でのみ光合成が増大することは、McCree and Loomis (1969), Pollard (1970) や Kriedemann et al. (1973) によっても確認されている。

また本室内実験の結果は、間欠照射による光合成の増大が極めて限られた時刻と場所でしか起こり得ないことを示している。すなわち、晴天日の日中以外は葉面上光強度がなかなか $270 \text{ } \mu\text{m}^{-2}$ に達しないので、光合成の増大は顕著でない。一方晴天日の日中には水平面散光強度が $140 \sim 180 \text{ } \mu\text{m}^{-2}$ に達する (農林水産技術会議事務局, 1985) ので、相対光強度が50%を超える群落の上層では暗期の葉面上光強度が $69 \text{ } \mu\text{m}^{-2}$ を上回ってしまい、間欠照射による光合成促進は起こらないことになる。

野外実験は上記の点に配慮し、晴天日の群落中・下層で実施されたものであるが、光合成の促進が起こった時間の割合 (R) は23例中17例で5%未満を示した。しかもRの値はなお過大に見積もられている可能性が高い。なぜなら、瞬間的遮断の継続時間は実際には



第39図 光斑が引き起こす瞬間的明(暗)状態の継続時間の頻度分布
 Fig.39 Frequency distributions of durations of instant light and dark induced by sunflecks

平均0.39秒(第39図)であるのに、便宜的に1回当たり1秒と見なしているし、0.5秒程度の瞬間的照射に対して光合成促進に有効な「暗」の期間はせいぜい3~4秒である(第36図)のに便宜的に5秒間有効であると見なしているからである。以上の論議により、晴天日における群落中・下層では、有効な間欠照射がほとんど起こっていないことが明らかである。従って桑個体群の光合成を考える際、直達光間欠照射の影響は通常ほとんど無視して良からう。このように桑園で間欠照射の頻度が低い原因の1つとして、桑樹が草本性作物より強固で風に揺れにくい事が考えられる。

しかし本野外実験では、平均風速が5mを上回る日にRが30%に達する事例が観測された。したがって強風下では直達光間欠照射による光合成の促進は決して無視できない。また、本実験では風速と中・下層位の相対受光量の間にも比較的高い正の相関(0.46)が認められ、強風下では樹体の揺れに伴って光が中・下層によく到達し、受光状態自体も改善される可能性が示唆された。トウモロコシ群落でも風速と間欠照射の頻度は密接に関連しており(Desjardins, 1973)、水稻群落では実際に風速増に伴う個体群光合成速度の増加が観測されている(矢吹ら, 1974)ので、桑個体群の光合成を論ずる際にも風速の影響に充分留意する必要がある。

III - 5 要 約

第III章では、幾何学的構造と並んで桑個体群の光合成を規定する重要な要因である桑個葉の光合成能並びに維持呼吸速度について広汎な測定を行い、特にその加齢変化に着目して検討を加えた。また、個体群内で起こる個葉への直達光の間欠照射が、光合成にどの程度影響を与えるのかを解明した。

(1) 測定方法の検討

まず強光下光合成速度 (P_{max}) と維持呼吸速度の測定方法に関する予備実験を行い、次のような指針を得た。

① CO_2 溶液中における桑葉のガス排出速度をメスピペットで測定し、 P_{max} を求める場合、溶液には CO_2 ガスを充分添加し、液温を $35^\circ C$ 前後に保ち、10分程度の前照射を行ってから測定する必要がある。また供試する葉片の採取部位と保存時間も一定にすることが望ましい。この方法(メスピペット法)で測定された P_{max} は同化箱法で測定された値との間に比較的高い相関があるが、測定値は50%程度大きい。これは、メスピペット法では供試葉が水ストレスや CO_2 ストレスから開放され、潜在的な光合成能が測定されるためと考えられる。

② 同化箱を用いて桑葉の P_{max} を測定する場合は、 $1200 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 以上の光合成有効放射を照射することが望ましい。

③ 桑葉の呼吸速度は被陰処理後48時間で安定し、維持呼吸速度の測定が可能となる。

(2) 個葉の光合成能とその加齢変化

夏切り後の普通植及び密植桑個体群より約10日毎に伸長枝と矮小枝を採取し、着生葉の P_{max} をメスピペット法で測定して、開葉時期別にその加齢変化を検討した。また普通植個体群では、携帯型同化箱により葉を切り取ることなく同様の測定を行った。

メスピペット法によると、 P_{max} は葉齢5日から20~30日まで直線的に増加した後、70日まで総じて横ばいで推移した。葉齢25日から70日にかけて、 P_{max} は矮小枝より伸長枝で、密植より普通植で、6・7月開葉より8月開葉の葉で、それぞれ有意に高い値を示した。

一方同化箱法によると、 P_{max} は葉齢15日で早くも最大値に達し、その後約60日まで減少を続けるなどメスピペット法とは若干異なる結果が得られた。 P_{max} の加齢変化パターンは最大値の大小によって伸長盛期型(最大値 $25 mg CO_2 dm^{-2} hr^{-1}$)と伸長停止期型(同 $15 \sim 20 mg CO_2 dm^{-2} hr^{-1}$)に大別できた。 P_{max} の減少速度はいずれの型でも日当たり1~1.5%にとどまり、1年生草本作物より小さかった。

(3) 個葉の維持呼吸速度とその加齢変化

夏切り後の普通植桑個体群において、6月から10月まで約7日毎に伸長枝着生葉を黒色布袋で被陰処理し、被陰2日後の呼吸速度 Res_0 を携帯型暗箱により着生のまま測定した。

6~7月に開葉した葉では Res_0 の加齢変化は少なく、落葉時まで終始 $0.4 \sim 0.7$ (あおばねずみ)あるいは $0.5 \sim 0.8 mg CO_2 dm^{-2} hr^{-1}$ (一ノ瀬)で推移した。このことから維持呼吸速度は終始 $0.5 \sim 1.1 mg CO_2 dm^{-2} hr^{-1}$ 程度($25^\circ C$ 下)と推定された。一方8~9月に開葉し

た葉の Res_0 は、葉齢30日以降は6～7月開葉の葉と同程度で推移したが、開葉直後にはしばしば $1.0\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{hr}^{-1}$ を超えた。しかし開葉直後の高い Res_0 は構成呼吸の影響を受けたため、維持呼吸速度は終始6～7月開葉の葉と同程度であると考察した。

維持呼吸速度の Q_{10} の推定値として、1.7（あおばねずみ）あるいは2.1（一ノ瀬）が得られた。

（4）光斑による間欠照射が個葉の光合成に及ぼす影響

ポット植え桑樹の個葉に0.5～8秒間隔で明期と暗期を交互に与えて光合成量 P_{FL} を測定し、明期と暗期を別々に与えた場合に期待される光合成量 P_{ST} と比較した。その結果、 P_{FL}/P_{ST} は光飽和点に達する強光と光補償点を下回る弱光の組合せの下で平均1.35に達し、明期を短く暗期を長くすれば更に大きな値が得られた。しかし明期の光強度を弱めたり暗期の光強度を強めると、 P_{FL}/P_{ST} は1に近づいた。このことから桑個体群では、直達光強度が強く散光強度が弱い晴天日日中の中・下層でのみ、直達光の間欠照射による光合成の促進が起こり得ると考えられた。

次に夏切り後の桑個体群において、晴天日の日中、中・下層葉に微小な光センサーを貼付し、センサーの受光によって生ずる電位差を測定・記録した。観測された葉面上の光環境は極めて多様であったが、基準を設けて、観測時間に対する間欠照射時間（光合成促進が起こり得る時間）の割合 R を計算したところ、23例中17例において R は5%未満の低い値となった。従って桑個体群の光合成を考える際、直達光間欠照射の影響は通常ほとんど無視してよいと結論した。ただし R は風速との間に高い相関関係が認められ、平均風速が 7m s^{-1} の日には R が30%に達する事例が観測された。

第IV章 シミュレーションによる 桑個体群の受光状態及び光合成の解析

IV-1 シミュレーションモデルと

プログラム

緒言でも述べたように、葉の空間配置が極めて不均一な植物群落に対しては、門司・佐伯の理論式 (Monsi und Saeki, 1953) の適用に限界があるため、様々な手法で受光態勢の解析が行われてきた。著者もシミュレーションによる桑の受光態勢の解析に着手した (伊藤, 1984 a) が、このプログラムには解析対象となるモデル桑樹個体群が計測データに基づいて作成されていないなど、不十分な点が多く残されていた。

本節では第II章に示した桑樹幾何学モデルを利用して現実性の高いモデル桑個体群を作成するとともに、第三章で得た光合成や呼吸に関するデータを組み込むことによって、新たにCO₂ 同化量の算出も可能なプログラム MORUS-LICS (Light Intercepting Condition Simulator) を開発する。

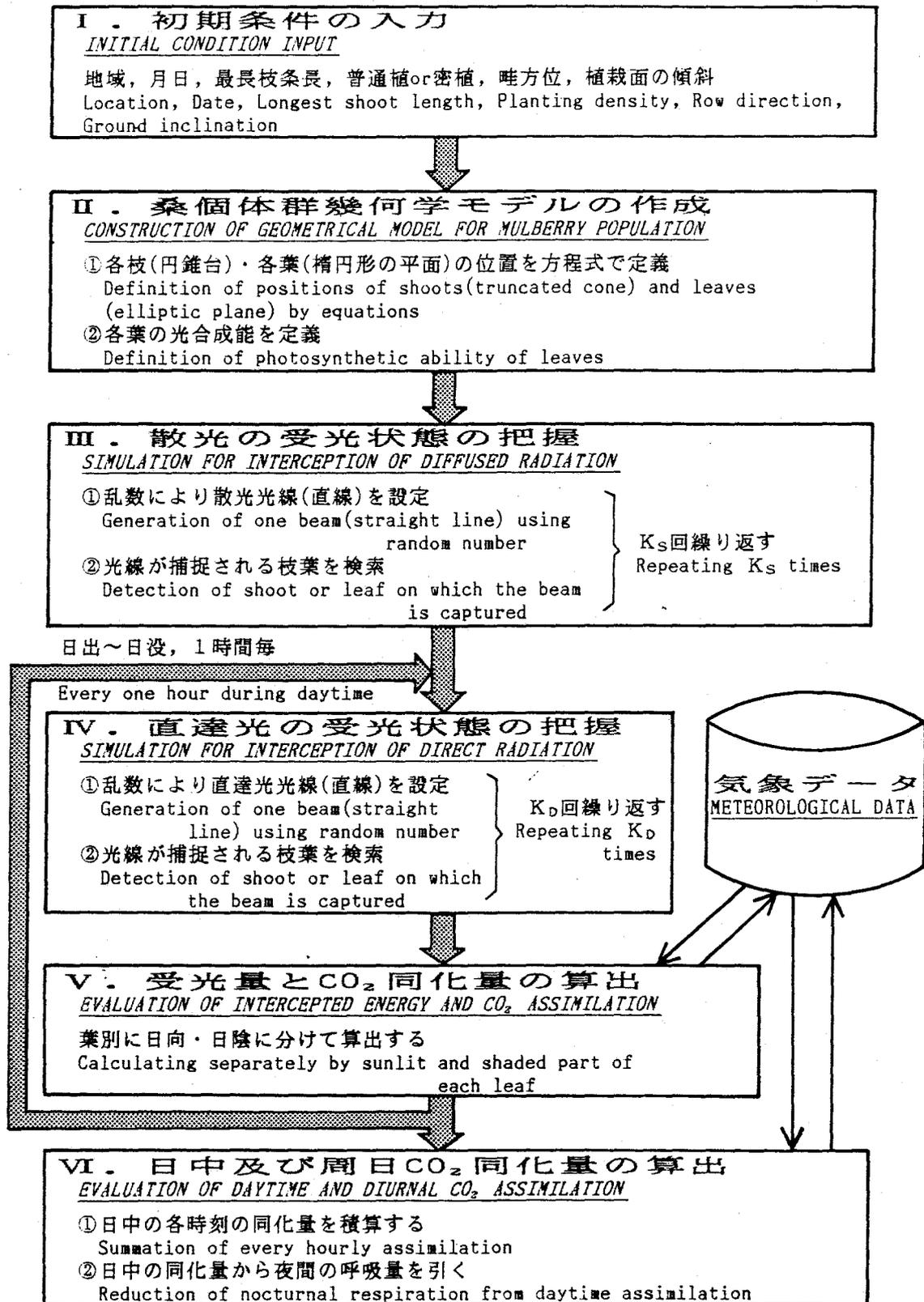
MORUS-LICSの概要

(1) 特徴と機能

MORUS-LICSはFORTRAN77言語で記述され、1個のメインプログラム (約1,100行) と、14個のサブルーチンあるいは関数副プログラム (約1,000行) とで構成されている。機能面から見れば、フローチャート (第40図) に示したように、①初期条件に応じて解析対象となる桑個体群の各枝 (円錐台)、各葉 (楕円形) を数式化した後、②多数の入射光線 (直線) をモンテカルロ法により設定し、光線と枝葉との連立方程式を解いて受光状態を明らかにし、③さらにCO₂ 同化量の計算も行うプログラムである。MORUS-LICSは初期条件として栽植密度 (普通植、密植)、畦の形式 (等高線畦、斜面畦) や方位をはじめ、現在の月日、植栽面の傾斜等を自由に指定することができる。また桑個体の生長段階として最長枝条長を5cmから240cmまで変更できるほか、一旦生長した個体を任意の高さで「刈り取る」ことも可能である。さらに気象データを交換し緯度を変更すれば、任意の地域でのCO₂ 同化量の算出も可能である。出力データとしては、光遮断率、受光の効率、光合成速度別の葉面積及びCO₂ 同化量等を、時刻毎・層位毎に得ることができる。

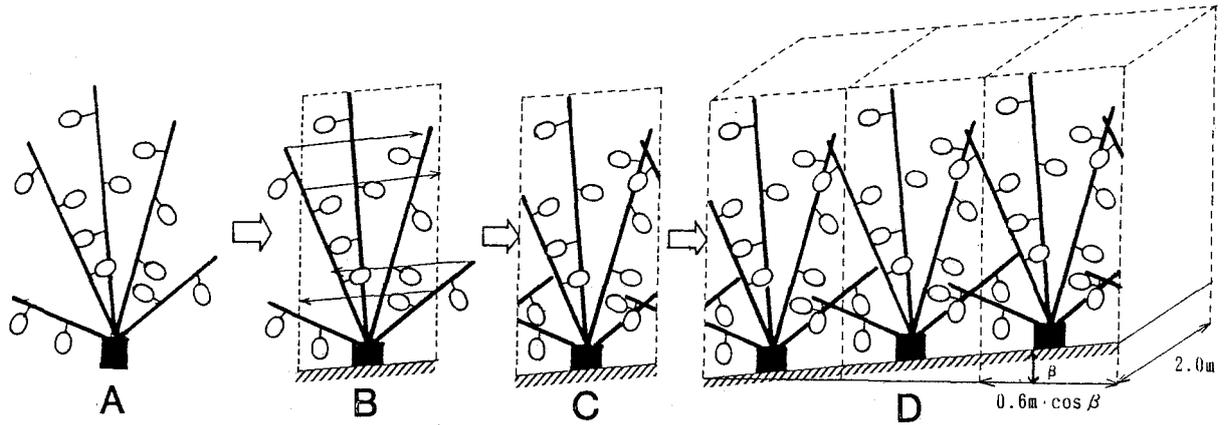
(2) モデル桑個体群の作成

MORUS-LICSのモデル桑個体群は、最長枝条長に応じ、II-3の桑樹幾何学モデルに準拠して作成される単一のモデル桑樹が、畦間2m (密植では1m。以下同じ) ×株間0.6m (0.5m) で整然と配列されたものである。II-3で述べたように、モデル桑樹の株面の中心を原点、畦、畦間、鉛直上向き方向をそれぞれX、Y、Z軸とする直角座標系のもとで、モデル桑樹の第i枝表面は円錐を表わす2次曲面 (①式) で、また第j葉表面は平面 (②式) 上にあり、かつ楕円柱を表わす2次曲面 (③式) の内側にある点の集合として表わされる。



第40図 MORUS-LICSが行う作業の概要
 Fig.40 General flow chart for MORUS-LICS

K_S : 散光光線の投射本数。Number of generated diffused beams.
 K_D : 直達光光線の投射本数。Number of generated direct beams.



第41図 1本のモデル桑樹をもとに個体群の枝葉の空間配置を把握する手順
 Fig.41 Procedure for grasping spatial shoot and leaf distribution of a population from a single model plant

β : 植栽面の傾斜角. Ground inclination angle.

IPL: 株間距離. Inter plant length.

IRL: 畦間距離. Inter row length.

$$S_{11}x^2 + S_{21}y^2 + S_{31}z^2 + S_{41}xy + S_{51}yz + S_{61}zx + S_{71}x + S_{81}y + S_{91}z + S_{101} = 0 \quad (1)$$

$$L_{1j}x + L_{2j}y + L_{3j}z + L_{4j} = 0 \quad (2)$$

$$L_{5j}x^2 + L_{6j}y^2 + L_{7j}z^2 + L_{8j}xy + L_{9j}yz + L_{10j}zx + L_{11j}x + L_{12j}y + L_{13j}z + L_{14j} = 0 \quad (3)$$

ここで、傾斜角 β の斜面畦を例にとると、第41図Dに示すように、モデル桑個体群全体は幅 $IPL \cos \beta$ 、奥行 IRL なる側壁と、地面並びに地面に平行な上壁とで囲まれる六面体（以後単位個体群と呼ぶ）の繰り返しとして把握できる。したがって少なくとも1個の単位個体群内の枝葉の配置を完全に数式化することが必要であるが、この点については、モデル桑樹に六面体をかぶせ、側壁の外にでる枝条を対向壁の該当する位置に平行移動することで解決できる（第41図A～C）。そこでMORUS-LICSは、①式あるいは②、③式で記述されているモデル桑樹の全枝葉のうち、側壁外へ展開する枝は係数の一部を変更して所要の平行移動を行い、対向壁より侵入する枝として新たに追加するとともに、側壁外に位置する葉も係数の一部を変更して側壁内に平行移動する。この操作によって単位個体群内の枝葉が隣接個体のもも含めて完全に数式化される。

(3) 受光状態の解明

受光状態解明のため、まず散光あるいは直達光に相当する光線（直線）を1本設定する。その一般式は次の通りである。

$$(x-x_0) / A = (y-y_0) / B = (z-z_0) / C \quad (4)$$

ここで、 (x_0, y_0, z_0) は単位個体群上壁上の任意の一点で、光線設定のたびに一様乱

数を用いて決定する。また、(A, B, C)は光線の方向余弦で、散乱の場合は $0^\circ \sim 360^\circ$ の一様乱数を用いて方位角 ψ_s を、また確率密度曲線が三角関数 $Y = \sin 2\theta_s$ に従う $0^\circ \sim 90^\circ$ の乱数を用いて入射角 θ_s を求めた後、

$$A = \cos \theta_s \cos \psi_s \quad (5)$$

$$B = \cos \theta_s \sin \psi_s \quad (6)$$

$$C = \sin \theta_s \quad (7)$$

として決定する。一方直達光の方向余弦は同一時刻内では一定であり、

$$A = \cos h \cos D \cos \gamma - \cos h \sin D \sin \gamma \quad (5')$$

$$B = \cos h \cos D \sin \gamma + \cos h \sin D \cos \gamma \quad (6')$$

$$C = -\sin h \quad (7')$$

となる。ただし γ は畦の方位を示し、南北方向とのズレを時計回りで表示する。また、 h は直達光の太陽高度、 D は南北方向より計った直達光の方位角で、当該月日の太陽赤緯 ψ_{SUN} と緯度 σ を用いて時刻(T)ごとに次式で決定される。

$$\cos h \cos D = \sin \sigma \cos \psi_{\text{SUN}} \cos \{15^\circ \times (12 - T)\} - \cos \sigma \sin \psi_{\text{SUN}} \quad (8)$$

$$\cos h \sin D = \cos \psi_{\text{SUN}} \sin \{15^\circ \times (12 - T)\} \quad (9)$$

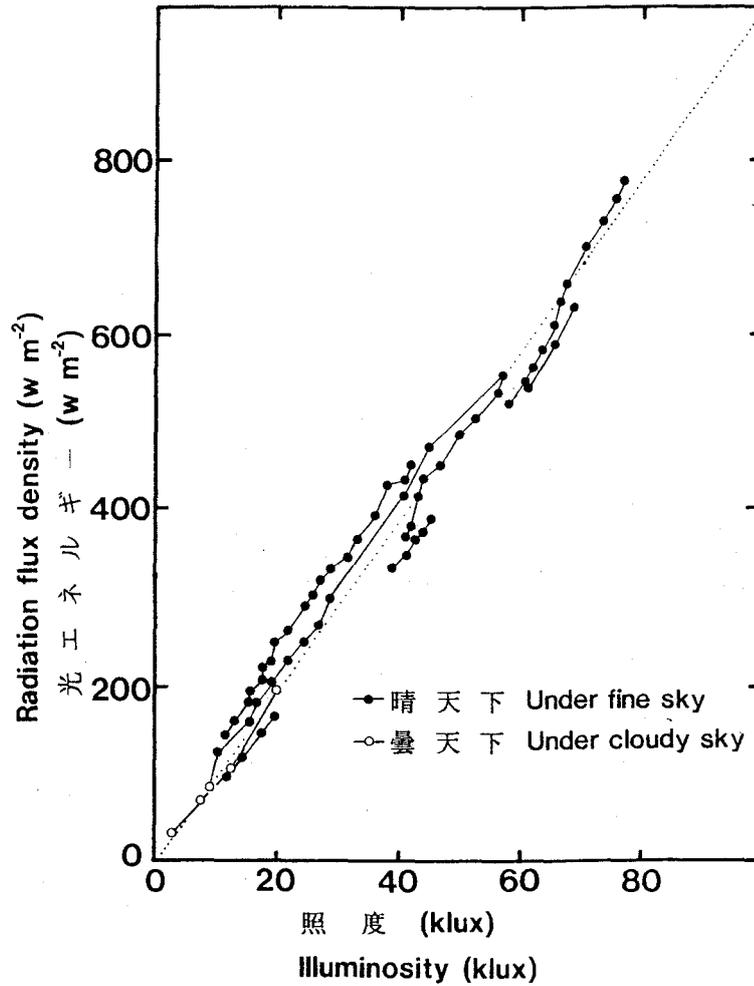
$$\sin h = \sin \sigma \sin \psi_{\text{SUN}} + \cos \sigma \cos \psi_{\text{SUN}} \cos \{15^\circ \times (12 - T)\} \quad (10)$$

さて、④式と①式の連立方程式を解き、実数解が得られれば、光線は第*i*枝と交わることになる。また④式と②式の連立方程式を解き、得られた解を③式左辺に代入したとき、その値が負になれば、光線は第*j*葉と交わることになる。そこでMORUS-LICSは上部に位置する枝葉から順に交点の有無を調べて行く。言うまでもなく、光線は最初に交点を持つ枝葉に捕捉されることになる。その際、光線がどの枝葉とも交点を持たぬまま単位個体群の側壁に達するときは、④式の (x_0, y_0, z_0) を変更して光線に対向壁の該当する位置に平行移動した後、判定作業を再開する。そして交点を得られぬかぎり、光線が地面に達するまでこの作業を繰り返す。

光線の設定と捕捉部位の判定を一定回数繰り返した後、光線の延捕捉回数を枝葉別あるいは層別に求めると、直ちに、受光状態が明らかになる。例えばある時刻に直達光を K_D 回投射したところ、第*n*層の枝と葉が光線をそれぞれ k_{ns} 回、 k_{ni} 回捕捉したとすれば、同層の直達光遮断率は枝で k_{ns}/K_D 、葉で k_{ni}/K_D 、層全体で $(k_{ns} + k_{ni})/K_D$ である。また、MORUS-LICS周辺の磁気ディスクファイルには、各地域の日射データが収められているので、当該地域・当該日時での水平面散光強度 I_{s0} 、直達光強度 I_{D0} を検索し、これを重みとして両光の結果を加重平均すれば、自然光下の受光状態も計算できる。

(4) 葉面上の光環境の解析

散光を K_S 回、またある時刻に直達光を K_D 回設定・投射したところ、第*j*葉が散光を k_{sj} 回、直達光を k_{Dj} 回捕捉したとする。この時第*j*葉上の散光強度 I_{sj} 、直達光強度 I_{Dj} 、日向葉面積 S_{Dj} が次式より計算される。



第42図 照度と光エネルギーの関係

Fig.42 Relationship between illuminosity and radiation flux density

Observations were made in Tsukuba, Ibaraki. According to the observation, The energy 1 w m^{-2} corresponded to 0.102 klux in the illuminosity.

$$I_{Sj} = I_{S0} \times IPL \times IRL \times k_{Sj} / (S_j \times K_S) \quad (11)$$

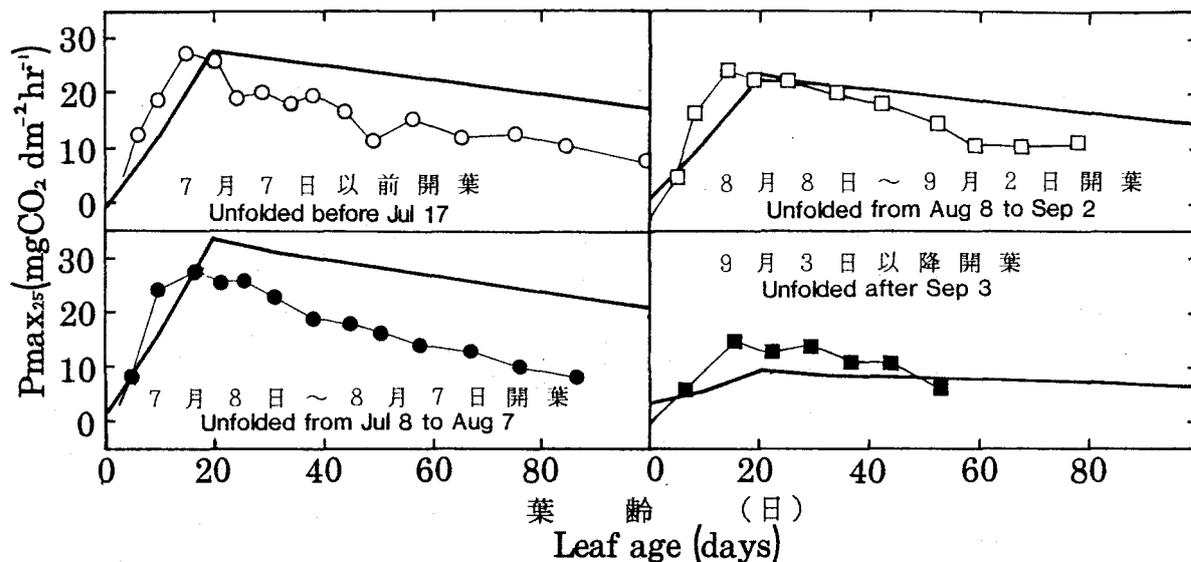
$$I_{Dj} = I_{D0} \times \sin \xi / \sin h \quad (12)$$

$$S_{Dj} = IPL \times IRL \times k_{Dj} \times \sin h' / (K_D \times \sin \xi) \quad (13)$$

ここで、 S_j は第j葉の葉面積、 h' は地面と直達光線のなす角。また ξ は直達光の葉面への入射角度で、平面(②式)の係数と直達光の方向余弦(⑤'~⑦'式)を用いて次のように計算される。

$$\sin \xi = L_{1j}A + L_{2j}B + L_{3j}C \quad (14)$$

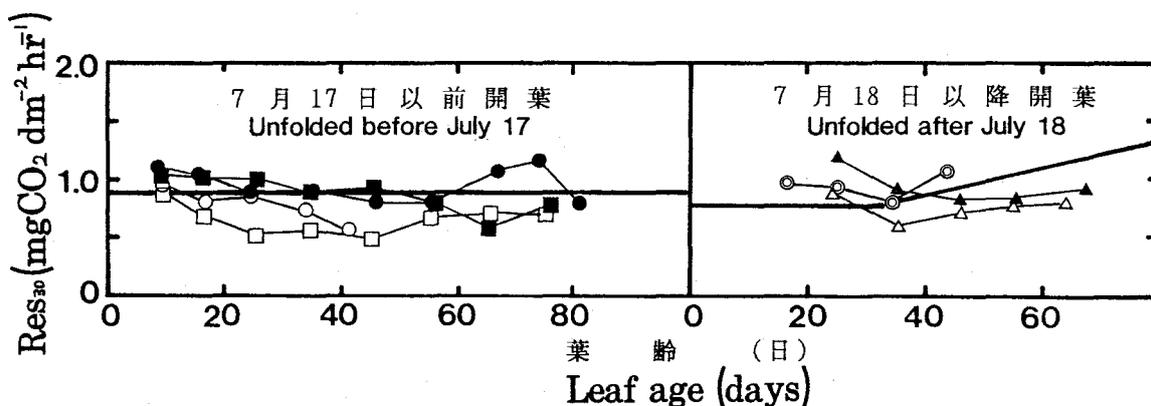
これらの諸値を用い、日向部分は面積が S_{Dj} で光強度が $I_{Dj} + I_{Sj}$ 、日陰部分は面積が $S_j - S_{Dj}$ で光強度が I_{Sj} と求められる。なお光強度は、⑬式(後述)に代入する必要上、筆者が行った観測結果(第42図)に基づき0.102を乗じて w m^{-2} からkluxに変換した。



第43図 MORUS-LICSに組み込まれている25°Cでの飽和光合成速度の加齢変化(太線) III-2で得られた, 伸長枝着生葉から6月(○), 7月(●), 8月(□)及び9月(■)に開葉した葉の強光下光合成速度を比較のため掲げる。

Fig.43 Changes with age in light saturation photosynthesis under 25°C air temperature employed in MORUS-LICS (thick lines)

○, ●, □, ■ denote the measurements on leaves of elongate shoots unfolded in June, July, August and September, respectively.



第44図 MORUS-LICSに組み込まれている30°Cでの維持呼吸速度の加齢変化(太線) III-3で得られた, 伸長枝着生葉から6月(○●), 7月(□■), 8月(△▲)及び9月(◎)に開葉した葉の維持呼吸速度を比較のため掲げる。

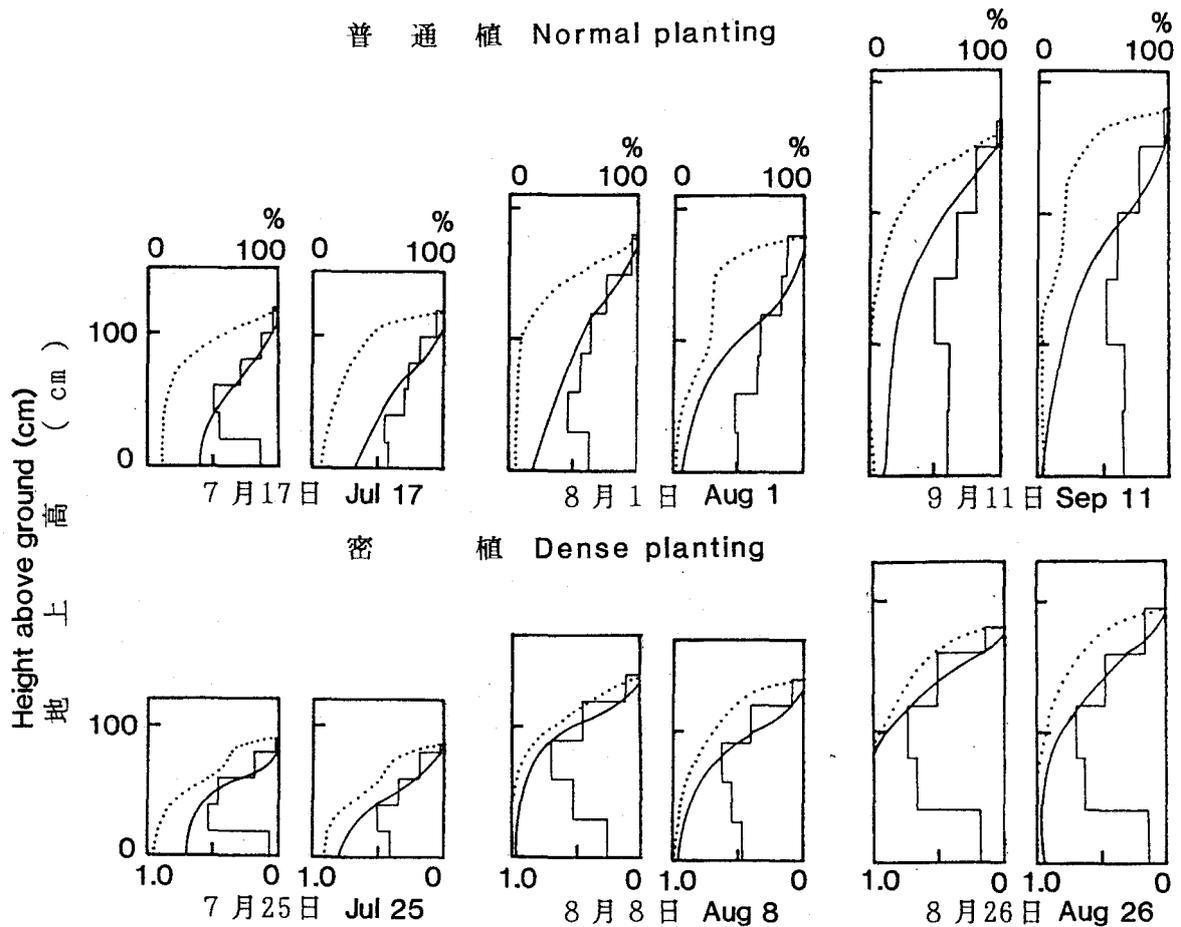
Fig.44 Changes with age in maintenance respiration under 30°C air temperature employed in MORUS-LICS (thick lines)

○●, □■, △▲, ◎ denote the measurement on leaves of elongate shoots unfolded in June, July, August and September, respectively.

(5) CO₂ 同化量の算出

MORUS-LICSでは, 個々の葉の純CO₂ 同化量の総和が葉群純CO₂ 同化量として, また葉群純CO₂ 同化量から枝の維持呼吸量を引いた値が地上部純CO₂ 同化量として算出される。

(本来の地上部純CO₂ 同化量は, これに転形率を乗じた値である。) また個々の葉の純CO₂ 同化量は, 日向部分と日陰部分の光合成量を別々に求め, 両者の和から維持呼吸量を



第45図 午前11時における個体群への光透過と受光の効率：MORUS-LICSによる計算値（左）と圃場における実測値（右）
 Fig.45 Light penetration and light interception efficiency of the population at 11AM: Simulated by MORUS-LICS(left) and measured in the field(right)

—: 直達光の透過割合 (%)。Rate of direct sunlight penetration (%).
: 受光の効率 (%)。Light interception efficiency (%).
 □: 葉面積密度 (m²/m²/10cm)。Leaf area density (m²/m²/10cm).

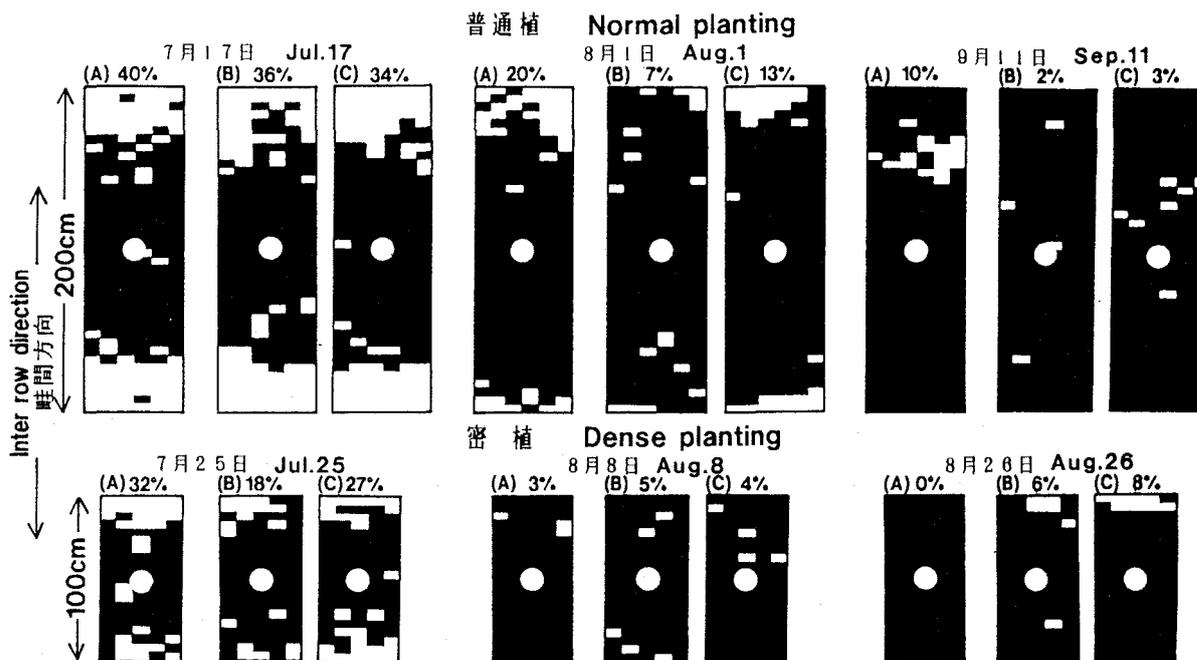
引いて算出される。光合成量と維持呼吸量の具体的な算出方法は以下の通りである。

(a) 葉の光合成量・・・葉の光合成量はⅢ-1でも認められた陰葉化現象を考慮し、村上・武田(1973b)を参考に、葉齢 a (日)に応じて次に示す3通りの式で決定する。

$$\begin{aligned}
 P &= P_{\max} \{I/(0.078+0.0084I)\} \times 10^{-2} \times S' \quad (a < 20) \\
 P &= P_{\max} \{I/(0.072+0.0086I)\} \times 10^{-2} \times S' \quad (20 \leq a < 40) \\
 P &= P_{\max} \{I/(0.058+0.0088I)\} \times 10^{-2} \times S' \quad (a \geq 40)
 \end{aligned}
 \tag{15}$$

ここで、I は日向あるいは日陰部の光強度 (Klux), S' は日向あるいは日陰部の葉面積 (dm²) である。

また P_{max} は飽和光合成速度 (mgCO₂dm⁻²hr⁻¹) で、開葉時期と葉齢に応じて第43図に従って25℃の下での値 P_{max25} を求めた後、これを次式(村上・武田, 1973a)で気温(t)補正して算出する。



第46図 午前11時における地表面への直達光透過：MORUS-LICSによる計算値(A)と圃場における実測値(B, C)

図上部の数字は直達光の平均透過割合を示す。

Fig.46 Direct sunlight penetration onto the ground at 11AM: Simulated by MORUS-LICS(A) and measured in the field(B, C)

Mean values of direct sunlight penetration are also given in percentage.

○：株。 Stump. □：日向。 Sunlit. ■：日陰。 Shaded.

$$P_{max} = P_{max25} (28.60 + 4.80t - 0.082t^2) / 97.35 \quad (16)$$

なお、第43図の P_{max25} は、葉齢20日までは村上(1978)の測定結果に基づいているが、それ以降については日当たり約0.5%減少することとし、Ⅲ-2で得られた結果(図中の折れ線)と定性的に一致するよう改めた。

(b) 葉の維持呼吸量・・・まず30℃の下での維持呼吸速度 Res_{30} を第44図に従って求めた後、 Res_{30} に葉面積 S (dm^2) を乗じ、更に村上・武田(1973a)に基づいて気温補正して算出する。すなわち、

$$Res = Res_{30} \times S \times \{18.45 \text{EXP}(0.054t)\} / 93.23 \quad (17)$$

なお第44図の Res_{30} は村上(1983)の測定した被陰直後の暗呼吸速度をベースに、夜間の呼吸速度がその50~80%を示す(村上, 1976)こと等を根拠として定めたものであるが、Ⅲ-3で推定した25℃下での維持呼吸速度(図中の折れ線)とも比較的一致する。

(c) 枝の維持呼吸量・・・枝の維持呼吸量 Res_s ($mgCO_2 \text{ hr}^{-1}$) は村上(1983)に基づき、気温に指数関数的に反応し、表面積 S_s (dm^2) に比例するものとして次式で求める。

$$Res_s = 0.240 \times \text{EXP}(0.089t) \times S_s \quad (18)$$

第14表 MORUS-LICSによる夏切桑園のCGRの計算値

Table 14 Estimated CGRs in summer-pruned mulberry populations by MORUS-LICS

月 日 Date	単位 Unit; g m ⁻² day ⁻¹						
	Jun 27 (30cm)	Jul 9 (60cm)	Jul 19 (90cm)	Jul 30 (120cm)	Aug 10 (150cm)	Aug 23 (180cm)	Sep 14 (210cm)
普通植 Normal planting	1.3	4.2	8.2	10.9	14.6	15.1	7.6
密植 Dense planting	0.9	4.6	8.9	10.2	13.1	13.4	10.0

()内は最長枝条長。Longest shoot lengths are shown in parentheses.

MORUS-LICSは以上の要領で受光状態と純CO₂ 同化量を日出から日没まで1時間ごとに計算した後、各時刻の結果を加重平均または合計し、日中を通じての結果を得る。さらに夜間の維持呼吸量を日中と同じ手法で求め、周日純CO₂ 同化量を計算した後、作業を終了する。

実測例との比較

第45図に、MORUS-LICSが計算した午前11時における直達光透過割合と受光の効率の垂直変化を、第I章で得た実測例と比較した。計算に当たっては実測地の実情に合わせて緯度を+36°，畦方位をN30° W，植栽面の傾斜を0° とした。また最長枝条長も実測例とほぼ等しい値を指定した。図を見る限り、計算結果は実測例とよく一致していると言える。

次に、上述の初期条件下で計算した地面への直達光の透過状況と平均透過割合を実測例と比較した(第46図)。ここでも計算結果は実測例と同じ傾向を示したが、普通植個体群や生長初期(7月25日)の密植個体群では、平均透過割合が実測例を上回る傾向があった。モデル桑樹では葉面の傾斜角・方位角や枝条の空間配置が数式や乱数によって決定されるため、これらが屈光性等によって巧みに調整される圃場桑樹に比べて受光能力が劣ることが主な原因と考えられる。また生長初期の場合は、モデル桑樹の最下層の葉が実際より乏しい(第45図)ことも原因の一つに挙げられよう。

次に夏切り後の各生長過程における周日純CO₂ 同化量を計算し、収量生長速度(CGR)を推定した(第14表)。いずれの場合も北緯35°，南北畦，植栽面の傾斜を0° とし、表に記載した期日におけるつくば市の日射データと土浦市の気温データ(平年値)を用いて計算した。また得られた周日純CO₂ 同化量は、一旦グルコースへの換算係数(180/264=0.68)を乗じ、さらに転形率0.75(堀江, 1983)を乗じてCGRの推定値とした。その結果、CGRの最高値として8月23日に普通植個体群で15.1g m⁻² day⁻¹，密植桑園で13.4g m⁻² day⁻¹ が得られた。既往の文献によれば、夏切り後のCGRの最高値は11gから19gにわたり(平均14.4g)，いずれも7~8月に得られている(第15表)ので、MORUS-LICSが算出したCO₂ 同化量は、概ね妥当な水準であるとみなすことができよう。ただし、密植個体群で普通植個体群より低く計算される理由は必ずしも明らかでない。

以上のようにMORUS-LICSの計算する受光状態とCO₂ 同化量は実測例と概ね一致することから、本シミュレーションモデルは妥当なものであると言えよう。

第15表 夏切桑園における最大CGRの実測値

Table 15 Maximum CGRs obtained in summer-pruned mulberry populations

文 献 Reference	最大CGR Maximum CGR	期 間 Period
小林ら (1976) Kobayashi et al.	$\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$ 10.7	Jul 16—Jul 27
小林・菊池 (1984) Kobayashi and Kikuchi	18	Aug 12—Aug 26
四方ら (1984) Shikata et al.	13.5	Jul 29—Aug 25
南ら (1984) Minami et al.	11.1	Jul 8—Aug 19
南ら (1985) Minami et al.	18.8	Jul 8—Jul 29
平 均 Mean	14.4	Aug 1

IV — 2 日射環境と受光状態及び光合成

桑樹の生長予測は、気温、降水量や日照時数との回帰式を用いた統計学的手法によって各地で試みられてはいるが（菅沢，1968；鈴木・金谷，1981），生産現場での広汎な活用に至っていない。そのため、桑樹の生理生態的反応に立脚した汎用性のある動的生長モデルの開発が望まれるが、日射環境と個体群光合成の係わりなど、モデル開発の基礎となる知見はほとんど得られていない。

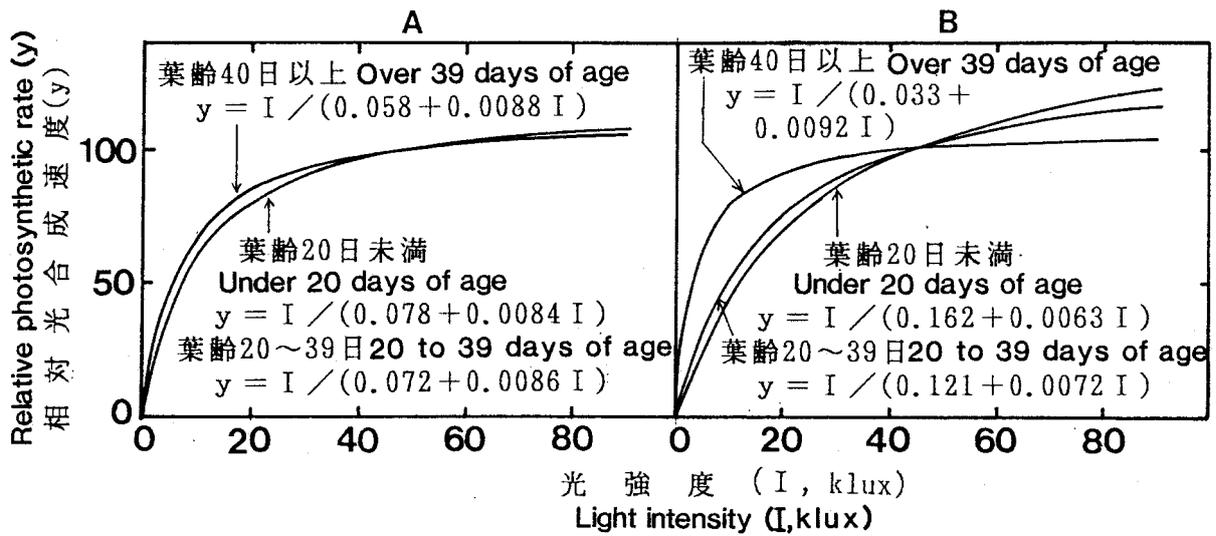
本節ではMORUS-LICSを利用し、5種類の日射環境のもとで桑個体群の光合成を計算し、日射量あるいは受光量と光合成量との関係を明らかにする。また、個体群の光—光合成曲線や光合成速度の日中低下現象についても検討する。

材料及び方法

シミュレーションはすべてMORUS-LICSを用いて行ったが、個葉の光合成に関してプログラムを次のように変更した。すなわち、MORUS-LICSでは村上・武田（1973b）に基づく3本の光—光合成曲線（第47図A）が用いられるが、本論文Ⅲ—1において、若齢葉の光飽和点がこれより高いことが示されたので、本論文で得た光—光合成曲線（第47図B）も選択できるようにした。

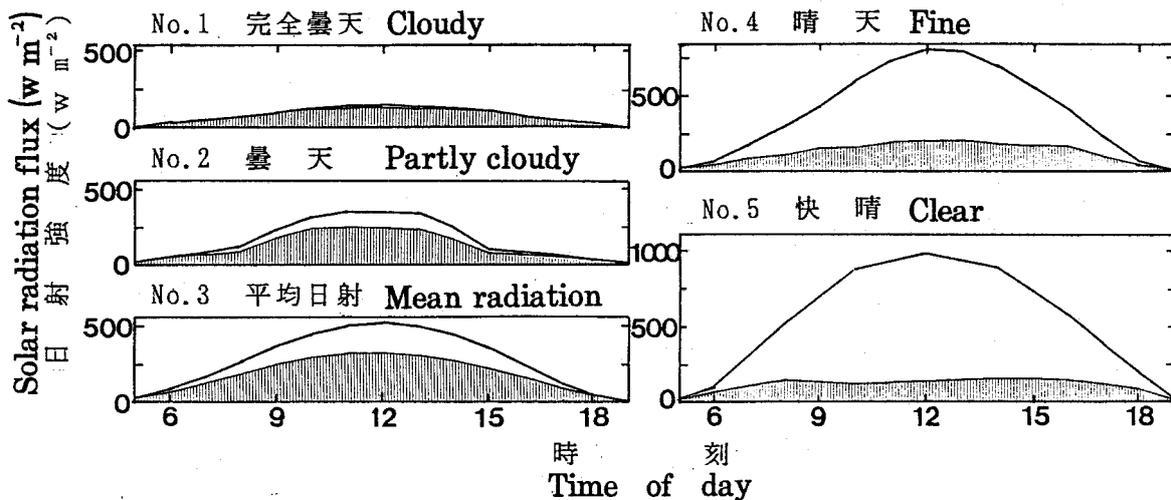
本節では第48図に示す5種類の日射環境を初期条件として用いた。このうち完全曇天、曇天及び晴天日については著者らにより、快晴日については岩崎ら（1985）によって、いずれも関東地域（茨城県つくば市，北緯36°）で観測されたものである。また平均日射日の日射環境は、つくば市における7月の5か年間（1979年～1983年）の平均値で、気象庁の観測による。

なお本節では気温を関東地域（茨城県土浦市）における7月15日の平年値，緯度を+36°，植栽面の傾斜を0°，枝条長を60，120 および180cm の3段階に固定するとともに、



第47図 シミュレーションに用いた2組の個葉の光-光合成曲線
 Fig.47 Two sets of light-photosynthesis curves of single leaves used for simulation

'A' is based on Murakami and Takeda(1973b), while 'B' is based on the author's experiment reported in III-1 of this paper.



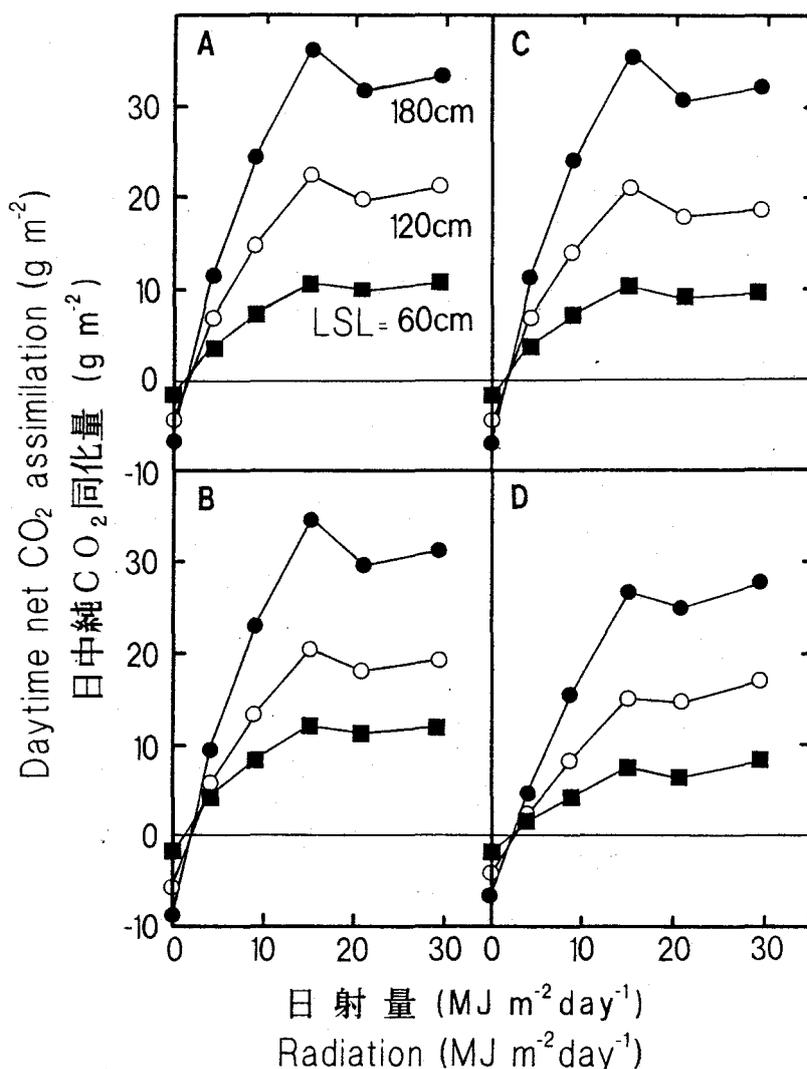
第48図 シミュレーションに用いた5種類の日射環境
 Fig.48 Five types of solar radiation environments used for simulation

□ : 直達光。Direct radiation. ▨ : 散光。Diffused radiation.

散光を1万本, 直達光を日出から日没まで毎時 3,000本投射してシミュレーションを行った。更に, 原則として栽植密度は普通(畦間2m×株間0.6m), 畦方位は南北, 個葉光-光合成曲線は第47図Aとしたが, 必要に応じてこれら3つのうち1つを別の値に変更した。

結果及び考察

はじめに周日日射量の異なる5種類の日射環境の下でシミュレーションを行って, 周日

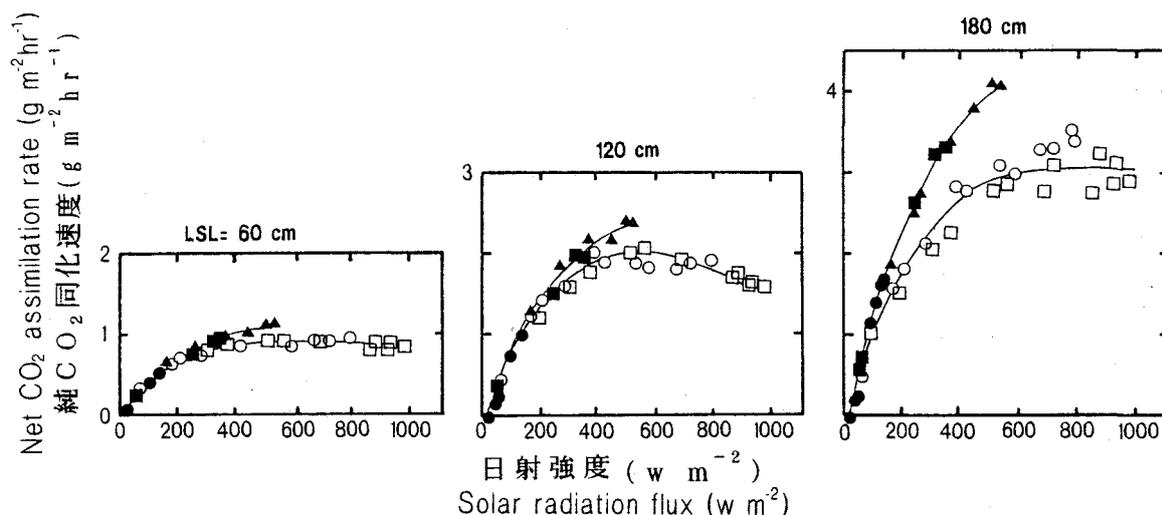


第49図 普通植个体群の各生長段階における1日当たり日射量とCO₂同化量の関係
 Aの初期条件は本文通り。Bは栽植密度を1m×0.5m, Cは畦方位を東西, Dは個葉光-光合成曲線を第47図Bに変更。

Fig.49 Relationship between daily solar radiation and CO₂ assimilation at three different growth stages in normal density populations
 Standard initial condition was used in A, while planting density, row direction and light-photosynthesis curves were substituted for 1m×0.5m, EW and Fig.47B in B, C and D, respectively.

LSL: 最長枝条長。Longest shoot length.

日射量と日中个体群純CO₂同化量の関係を検討した(第49図A)。また、初期条件のうち栽植密度を密植(畦間1m×株間0.5m), 畦方位を東西, あるいは個葉光-光合成曲線を第47図Bに置き換えた場合についても検討し, 結果を第49図B~Dに示した。第49図Aによると, CO₂同化量は枝条長に関係なく平均日射日, すなわち周日日射量が15MJm⁻²の時最大を示し, 周日日射量が15MJm⁻²を超える晴天・快晴日には頭打ちとなるか, 最高12%程度減少した。この頭打ちの傾向は, 栽植密度, 畦方位あるいは個葉光-光合成曲線を置き換えた場合(第49図B~D)にも認められた。



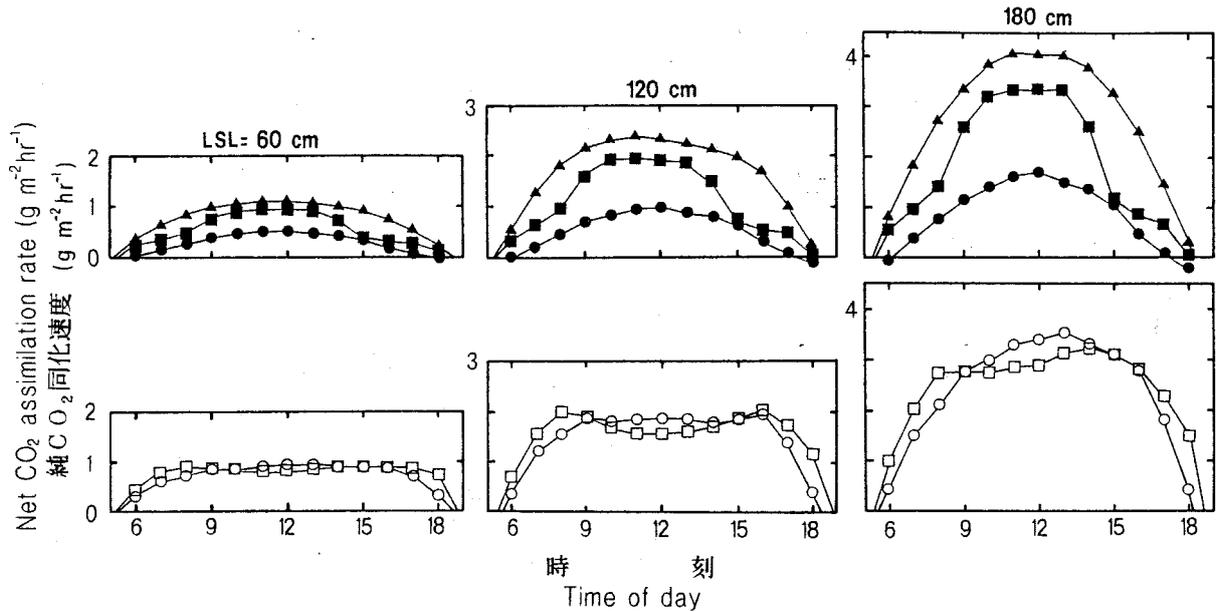
第50図 普通植个体群の各生長段階における日射強度とCO₂ 同化速度の関係
 Fig.50 Relationship between solar radiation flux and CO₂ assimilation rate at three different growth stages in normal density populations

● : 完全曇天。Cloudy. ■ : 曇天。Partly cloudy.
 ▲ : 平均日射。Mean radiation. ○ : 晴天。Fine. □ : 快晴。Clear.
 LSL : 最長枝条長。Longest shoot length.

次に、5種類の日射環境下における1時間ごとの日射強度と純CO₂ 同化速度の計算値をもとに、个体群の光-光合成曲線を作成した(第50図)。いずれの枝条長においても、个体群の光-光合成曲線は完全曇天・曇天・平均日射日と晴天・快晴日では明らかに異なっていた。すなわち、前者のCO₂ 同化速度は同一光強度の下では常に後者を上回り、明瞭な光飽和が認められないのに対し、後者のCO₂ 同化速度は枝条長が60~120cmの時約400w m⁻²、枝条長180cmの時も約600w m⁻²で光飽和を示した。このことから、晴天・快晴日にCO₂ 同化量が増大しない原因は、曇天日に比べて个体群光合成の効率自体が低く、しかも600w m⁻²以上の日射を有効に利用できない点にあると理解される。なお、斎藤ら(1992)もシミュレーションによって、水稻の个体群純CO₂ 同化量が周日日射量20MJm⁻²で頭打ちになることを予測し、その原因は晴天・快晴日における个体群光合成の効率が低いためであると述べている。

个体群の光-光合成曲線については、桑以外の作物で既に多くの実測例がある。それらを概観すると、光-光合成曲線は水稻(武田・丸田, 1956)やイグサ(今木, 1982)のような直立葉个体群では生長と共に飽和型から不飽和型になるが、サツマイモ(村田・猪山, 1960)、ダイズ(玖村, 1965)、茶(酒井, 1987)やウンシュウミカン(小野・大東, 1978)等の広葉个体群では飽和型かそれに近い型となる。桑は水平葉の卓越する広葉作物であるので、本節の結果は従来の知見に沿うものと言えよう。また、直達光比率の高い晴天日は曇天日より个体群光合成の効率が低い点についても、すでに門司・佐伯理論の下で究明され(黒岩, 1968; Horie and Udagawa, 1971; 堀江, 1981)、ウンシュウミカン(小野・大東, 1978)等で実験的に確認されている。

次に、个体群CO₂ 同化速度の日変化パターンが5種類の日射環境の間でどのように異なる



第51図 普通植个体群の各生長過程におけるCO₂ 同化速度の日変化
第50図の脚注参照。

Fig.51 Daily courses of CO₂ assimilation rate at three different growth stages in normal density populations

See the notes in Fig.50.

第16表 快晴日の正午と16時における普通植个体群の層位別の受光状態とCO₂ 同化速度

Table 16 Light intercepting conditions and photosynthetic rate for each stratum on a clear day at 1200 and 1600 in normal density population

層位 Stratum	株面からの高さ Height above ground (cm)	捕捉直達光フラックス Flux of intercepted direct radiation ($W m^{-2}$)		日向部LAI LAI of sunlit part		日向部CO ₂ 同化速度 CO ₂ assimilation in sunlit part ($g m^{-2} hr^{-1}$)	
		1200	1600	1200	1600	1200	1600
1	120 ~ 80	163	94	0.20	0.21	0.21	0.21
2	80 ~ 40	145	127	0.18	0.29	0.28	0.46
3	40 ~ 10	100	43	0.13	0.09	0.24	0.21
4	10 ~ -30	56	94	0.08	0.22	0.16	0.47
合計 Total		464	358	0.59	0.81	0.89	1.35

るのか検討したところ、やはり完全曇天・曇天・平均日射日と晴天・快晴日の間に基本的な違いが認められた(第51図)。すなわち、いずれの枝条長においても、前者の日変化は日射量の日変化をよく反映して正午を頂点とする山型を示すのに対し、後者の日変化は9時から15時まで同レベルに維持される高原型か、日中に低下するM型を示した。そして晴天・快晴日のCO₂ 同化速度は早朝と夕刻にのみ平均日射日を上回り、正午を中心とする数時間は平均日射日を下回った。このことから、晴天・快晴日に个体群光合成が増大しない原因は、強光下で光合成速度が飽和し、正午前後の豊富な日射量を有効に利用できない

第17表 様々な初期条件下における正午と早朝・夕刻の個体群同化速度の比 R
 Table 17 Ratio of CO₂ assimilation rate at noon to that in the morning and evening under various initial conditions

栽植密度 Planting density	畦方位 Row direction	L-P曲線 ¹⁾ L-P curve	R				
			完全曇天 ²⁾ Cloudy	曇天 ²⁾ Partly cloudy	平均日射 ²⁾ Mean radiation	晴天 ²⁾ Fine	快晴 ²⁾ Clear
LSL=60cm							
2×0.6	SN	A	2.23	2.40	1.37	1.18	<u>0.91</u>
1×0.5	SN	A	2.22	2.33	1.33	1.14	<u>0.89</u>
2×0.6	EW	A	2.24	2.59	1.48	1.36	<u>1.06</u>
2×0.6	SN	B	3.77	3.58	1.56	1.63	1.13
LSL=120cm							
2×0.6	SN	A	2.56	2.52	1.32	1.06	<u>0.78</u>
1×0.5	SN	A	3.17	3.27	1.59	1.41	1.06
2×0.6	EW	A	2.61	3.14	1.64	1.55	1.16
2×0.6	SN	B	7.47	3.89	1.44	1.09	<u>0.76</u>
LSL=180cm							
2×0.6	SN	A	2.65	2.93	1.54	1.37	1.02
1×0.5	SN	A	3.24	3.42	1.66	1.52	1.14
2×0.6	EW	A	2.67	3.11	1.63	1.51	1.13
2×0.6	SN	B	5.32	4.44	1.75	1.50	1.08

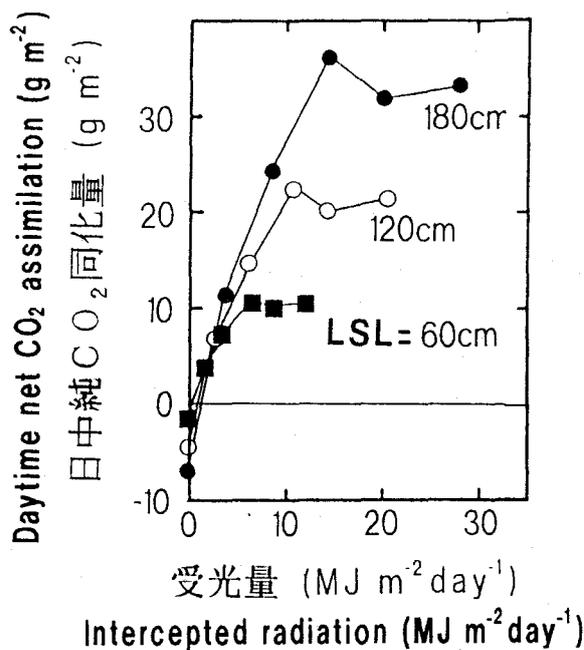
1) 第47図参照。 See Fig.47.

2) 第48図参照。 See Fig.48.

R = (Assimilation rate at 1200) / { (assimilation rate at 0800+that at 1600) / 2}

点にあることが明らかである。

ところで第51図では、枝条長が60および120cmの個体群において快晴日にCO₂同化速度が日中低下を起こすことが示された。この「ひるね」現象は他の作物個体群ではしばしば確認されており、その原因については、強光と高温の影響で気孔開度が低下し、これに連動して個葉光合成能が低下する(石原・斎藤, 1987, 黒田・玖村, 1989)点から説明されることが現在では多いように思われる。しかし第51図は個葉光合成能の日中低下を仮定することなく計算されたものであり、受光態勢の悪化に起因する「ひるね」の存在を示すものとして注目される。そこで、なぜ快晴日日中に受光態勢が悪化するのかを解明するため、枝条長120cmの個体群を4層に分け、正午と夕刻(16時)の捕捉直達光フラックス、日向部LAIおよび日向部CO₂同化速度を層別に比較した(第16表)。その結果、日向部分のCO₂同化速度の差は個体群全体で0.46g m⁻²hr⁻¹であり、日中低下量(0.48g m⁻²hr⁻¹)のほとんどが日向部分に起因すること、また0.46g m⁻²hr⁻¹のうち0.31g m⁻²hr⁻¹(67%)は第4層に、0.18g m⁻²hr⁻¹(39%)は第2層に起因することがわかった。そしてこれらの層の正午の受光状態に着目すると、第4層だけは捕捉直達光フラックスが16時より少なかった。第2層の捕捉直達光フラックスは16時を上回るものの、日向部LAIが16時に比べて著しく小さく、直達光が葉面の限られた部分に集中することがうかがえた。以上のことから、快晴日の正午には、①最下層への直達光透入が早朝・夕刻より少なく、②中層でも光の分配が著しく不均一となるためにCO₂同化速度の日中低下が起きるものと推察される。なお本シミュレーションでは、個体群全体の捕捉直達光フラックスは正午(464w m⁻²)



第52図 普通植个体群の各生長段階における1日当り受光量とCO₂同化量の関係
 Fig:52 Relationship between daily intercepted solar radiation and CO₂ assimilation at three different growth stages in normal density populations

LSL: 最長枝条長。Longest shoot length.

が16時 (358w m⁻²) を上回っており、矢吹 (1963) のように同化速度日中低下の原因を単に个体群受光量の日中低下に求めることはできなかった。

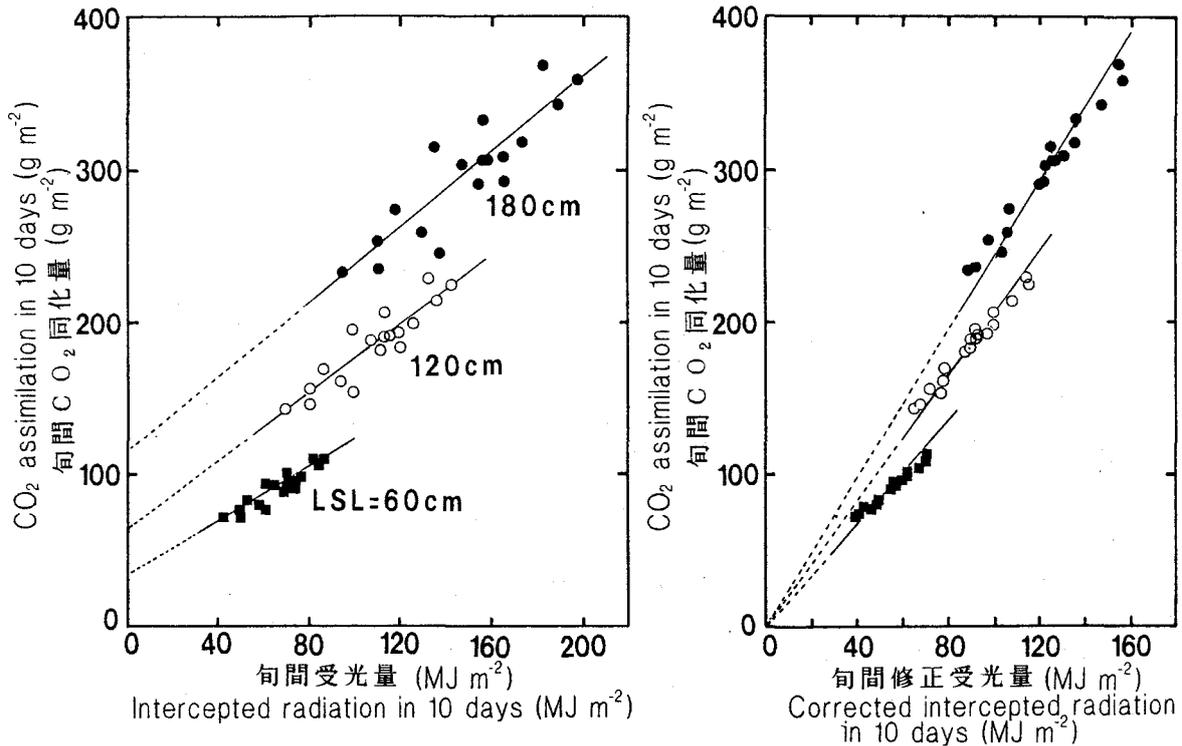
さて、CO₂ 同化速度の日中低下は果たして日常的に起こるのだろうか。この点を検討するため、日中低下程度を示す指標R (次式) を導入する。

$$R = (\text{正午の同化速度}) / \{ (8\text{時の同化速度} + 16\text{時の同化速度}) / 2 \}$$

すなわちRは早朝・夕刻の同化速度に対する正午の同化速度の比であり、R<1の時に日中低下が起こっていると見なすことができる。その上で、栽植密度、畦方位、個葉光-光合成曲線など初期条件の一部を変更しつつ、5種類の日射環境と3段階の枝条長のもとでRがどのような値をとるのか検討した (第17表)。表より、R<1となるのは快晴日であって、しかも枝条長が60~120cm (畦間2m) あるいは60cm (畦間1m) の場合に限定されることがわかる。また東西畦では常にR>1となり、日中低下は認められなかった。水稻 (村田, 1962), テンサイ (大島, 1958) やチャ (酒井, 1987) の个体群でも、光合成の日中低下が起こったのは日射が非常に強い日であって、しかも比較的生育の初期段階やせん枝直後であり、密植より疎植条件で顕著であったと報告されており、本節の結果はこれらの報告とよく符合する。

最後に、桑个体群に吸収日射量型の生長モデルを適用する可能性についてふれておきたい。堀江・桜谷 (1985) は、水稻个体群の日当り乾物生産量が、生育段階や日射環境に関係なく个体群受光量に比例することを見出し、个体群受光量に基づく生長モデルを提案している。そこで、5種類の日射環境下でそれぞれ个体群受光量を算出し、CO₂ 同化量との関係を検討したが (第52図), 日射環境の良化とともに个体群受光量が増大するのに対し、CO₂ 同化量は頭打ちとなるため、両者の間に比例関係はなかった。

しかし、1日単位でなく10日程度の単位で見ると異なる結果が得られる可能性がある。



第53図 普通植个体群の各生長段階における旬間の受光量とCO₂同化量の関係
修正个体群受光量については本文参照。

Fig.53 Relationship between intercepted radiation accumulated for 10 days and CO₂ assimilation at three different growth stages in normal density populations

In the calculation of corrected intercepted radiation, daily radiations over 15MJm^{-2} were regarded as 15MJm^{-2} .

なぜなら、10日のうち5日前後は完全曇天、曇天あるいは平均日射日であり、个体群受光量が少ないこれらの日には第52図に示されているように比例的関係が成立するからである。そこで、まずつくば市における1991年及び1992年6～8月の日別个体群受光量あるいは修正个体群受光量（後述）を算出し、続いてその受光量に対応するCO₂同化量を第52図から読み取った。そして受光量、同化量とも旬別に積算の上、両者の関係を改めて検討した。なお个体群受光量は、著者らが観測した全天日射量に、シミュレーションで得た个体群の光遮断率を乗じて算出した。また修正个体群受光量については、全天日射量が 15MJm^{-2} を超える日は 15MJm^{-2} とみなした上、同様の要領で算出した。結果は第53図に示したとおりであり、旬間の受光量とCO₂同化量は、比例関係にあるとは言えないものの、直線的関係が成立した。また旬間の修正受光量とCO₂同化量には、かなり高い比例関係が認められた。以上のことから、桑个体群においても、10日以上を単位とすれば、気象変動が通常の範囲にある限り、受光量から生長が予測できると思われる。この点は、圃場試験等で追究する必要がある。

IV-3 栽植密度と受光状態及び光合成

後に総合考察でもふれるが、密植桑園は生産性の高さが圃場試験によって広く実証され、普及に移されている（農林水産省，1980）。しかし伐採・収穫については様々な方法が各地で試行されているのが現状である。これは、密植桑園の生態的特性が充分解明されていないことが最大の原因と考えられる。

本節ではMORUS-LICSを利用し、密植桑個体群の受光状態とCO₂同化量の変遷を、生長過程を追って普通植桑個体群と比較するとともに、これらの季節差、地域差についても検討する。

材料及び方法

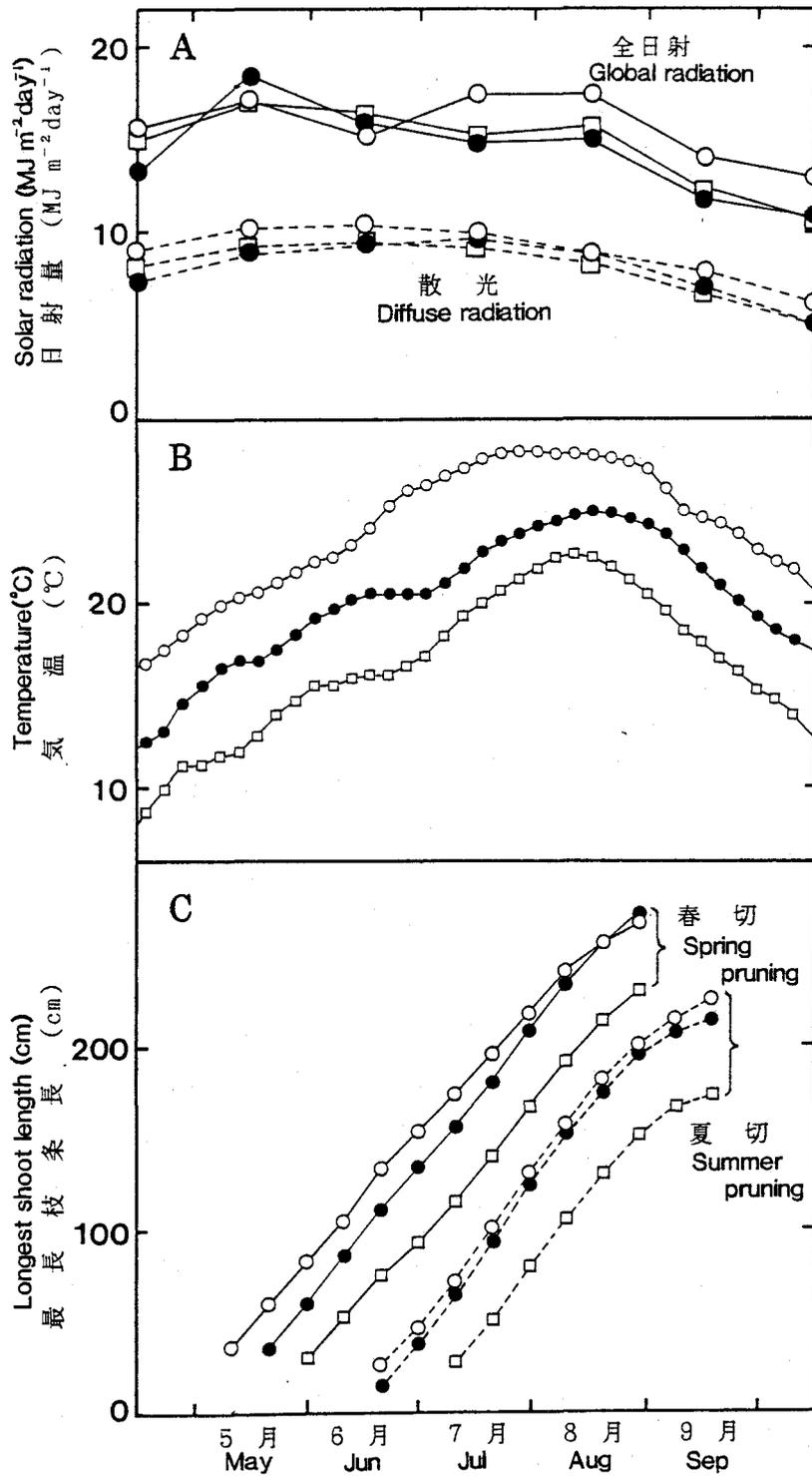
シミュレーションはすべてMORUS-LICSを用いて行った。すでにIV-1で述べたように普通植とは畦間2m×株間0.6mの個体群、密植とは畦間1m×株間0.5mの個体群である。本節ではいずれも畦方向を南北、植栽面の傾斜を0°に固定し、散光は1万本、直達光は日出から日没まで毎時3,000本投射することとした。またシミュレーションは九州（北緯32°）、関東（同36°）、東北（同40°）の3地域を想定して行ったが、時刻別日射量は鹿児島、つくば、宮古の、時刻別気温は鹿児島、土浦、宮古の平年値をそれぞれ採用した。なお平年値は気象庁による1980～85年（鹿児島、宮古）または1979～83年（つくば、土浦）の観測データから計算されたもので、各地域の1日当たり全天、散乱日射量ならびに日平均気温は第54図A、Bに示したとおりである。また各地域において、春切りあるいは夏切りされた桑樹が特定の枝条長に達する期日は以下の手順によった。すなわち、「一ノ瀬」（九州、関東）あるいは「改良鼠返」（東北）の枝条伸長曲線を、地域内3～6県の県立蚕業試験場等から公表されている最近6～10年間の「平年値」を平均して描き（第53図C）、この曲線に従って求めた。

結果及び考察

はじめに代表的事例として関東の7月15日を選び、最長枝条が60cm、120cmおよび180cmの場合について、普通植と密植の透過光割合、受光の効率、光合成速度別葉面積ならびにCO₂収支を第55図に、また地面への光透過状態を第56図に示した。

まず枝条長が60cmの段階を見ると、普通植（A、LAI=1.63）では地面への透過光割合が57%、特に畦間中央では約80%に達したのに対し、密植（D、LAI=1.98）の地面への透過光割合は39%、畦間中央でも約50%にとどまった。このように密植は多くの光を捕捉できるので、普通植に比べて各層の受光の効率が高く、地上部純CO₂同化量も9.9g m⁻² day⁻¹と普通植より13%勝った。

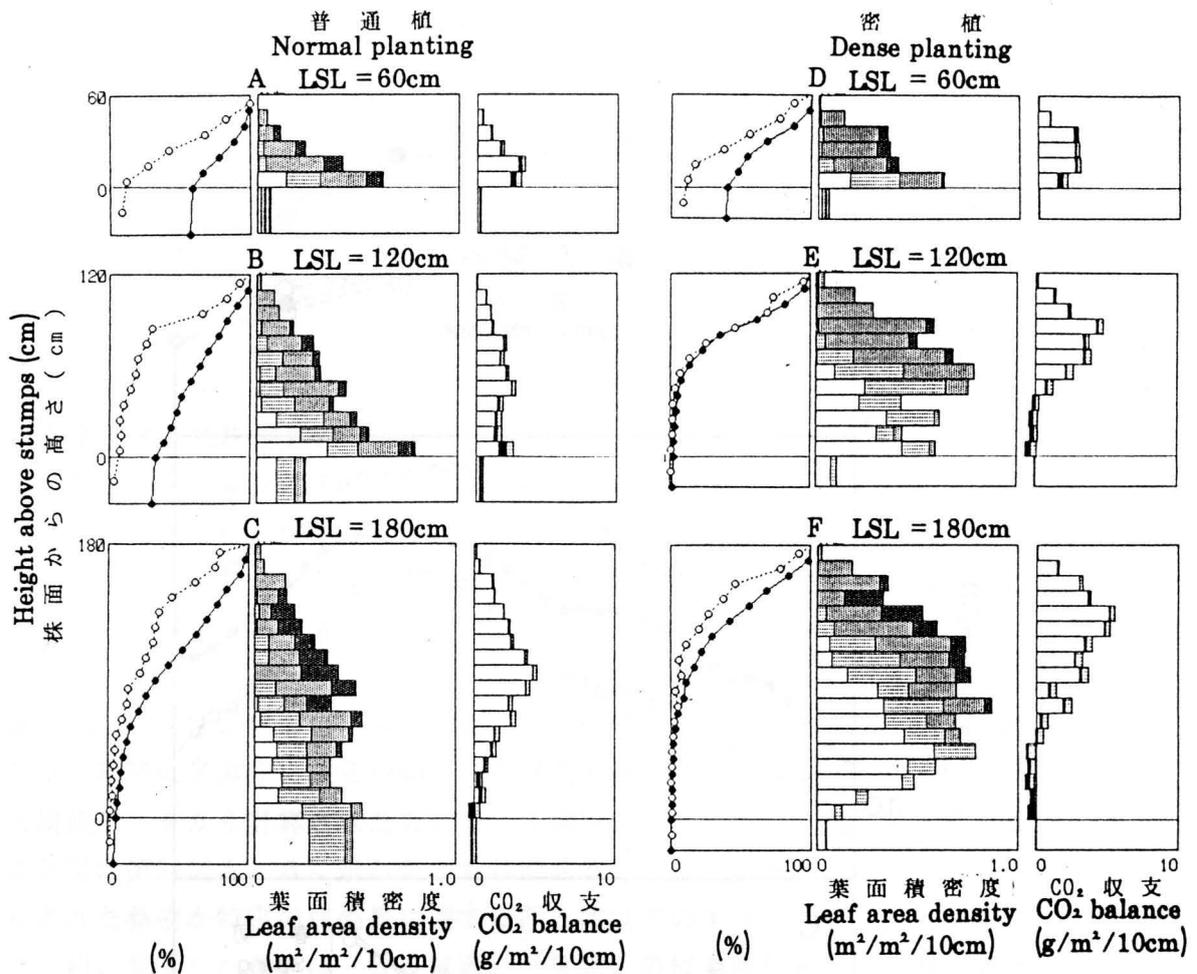
一方枝条長が120cmの場合、普通植（B）では地面への透過光割合が30%に減じたものの、その受光量は依然密植より劣った。しかし普通植では畦間が下層への光の取入れ口として機能するため、株面下でも受光の効率が4%を示し、すべての層位でCO₂収支が正に保たれた。これに対して密植（E）の株面下の受光の効率はわずか0.2%で、下層葉の多くで光合成速度が負になり、株面上40cmより下層ではCO₂収支が負に転じた。従って密植は上・中層で活発にCO₂同化を行っているものの、地上部全体の純CO₂同化量（15.1g



第54図 シミュレーションに用いた日射量(A), 日平均気温(B)及び春切・夏切後の最長枝条長の季節変化

Fig.54 Seasonal changes in solar radiation(A), daily mean temperature(B) and the longest shoot length after spring/summer pruning(C) used for simulation

○：九州。Kyushu. ●：関東。Kanto. □：東北。Tohoku.



第55図 普通植及び密植個体群の各生長過程における受光状態と光合成の垂直構造
 関東地域における7月15日の気温・日射条件で計算。

Fig.55 Vertical structures in light interception and photosynthesis at three growth stages in mulberry populations planted normally and densely
 Average temperature and solar conditions for July 15 in Kanto district were used for simulation.

LSL.....最長枝条長。Longest shoot length.

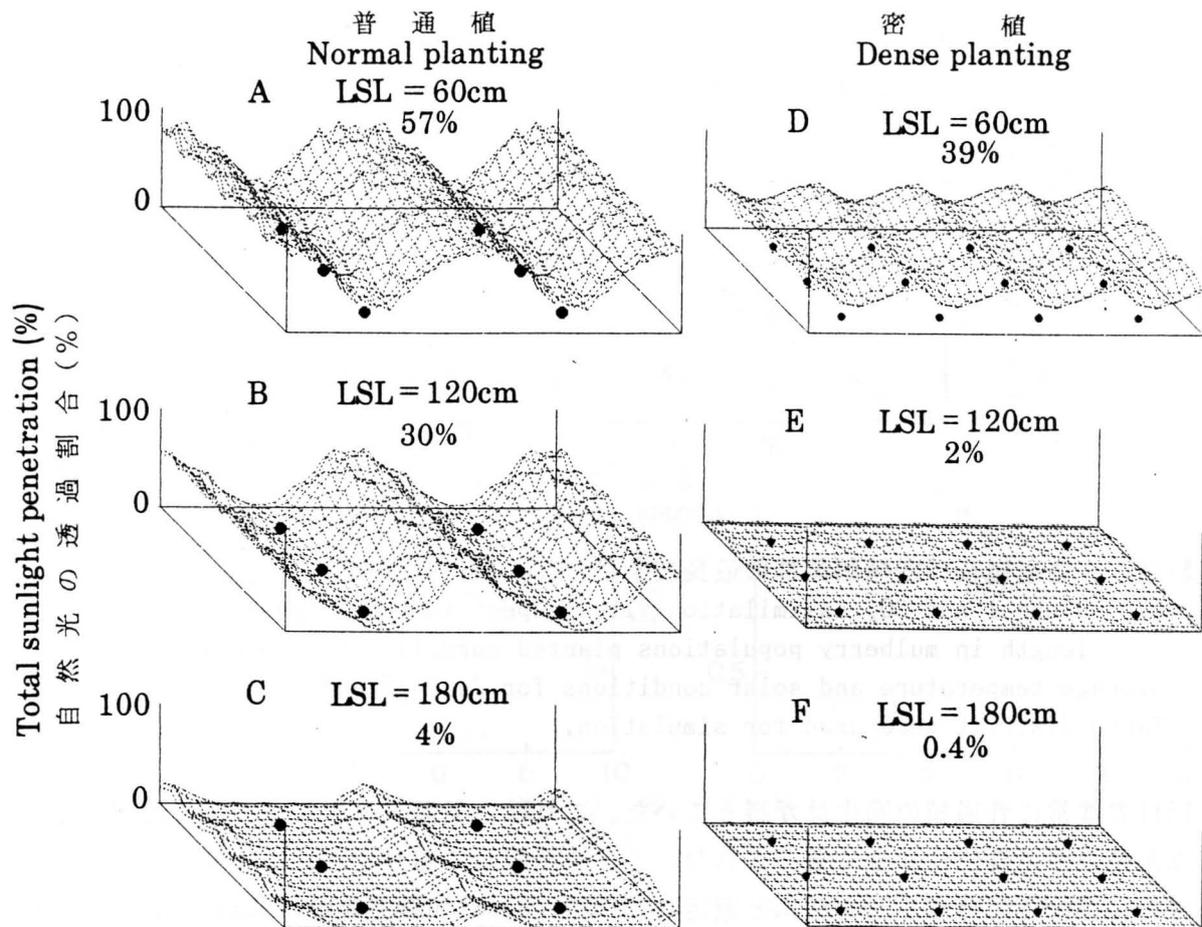
左側 Left.....●:日中平均透過光割合。Daily mean percentage of penetrated sunlight. ○:受光の効率。Light interception efficiency.

中央 Center...光合成速度の日中平均値別葉面積分布。Leaf area distribution classified by the daily mean photosynthetic rate.(□ < 0; ▨ 0-3; ▩ 3-9; ▪ 9-15; ▫ 15-21; ■ ≥ 21mgCO₂ dm⁻²hr⁻¹)

右側 Right... □:周日地上部純同化量。Diurnal top net assimilation. ▨:周日の枝の維持呼吸量。Diurnal stem maintenance respiration. ▩:夜間の葉の維持呼吸量。Nighttime leaf maintenance respiration.

m⁻²day⁻¹) は普通植を13%下回った。

さらに枝条長が180cm の場合を比較すると、普通植 (C) では地面への透過光割合がさらに減少したが、畦間はお光の取入れ口として機能していた。そのためCO₂ 収支は一部の層位で負に転じたものの、葉群純CO₂ 同化量は全層位で正に保たれた。しかし密植 (F)



第56図 普通植及び密植個体群の各生長過程における日中の地表面への自然光透過状態

- 1) 関東地域における7月15日の日射条件で計算。
- 2) 最長枝条長の下に数字は平均透過割合を示す。

Fig.56 Daily total sunlight penetration on the ground at three growth stages in mulberry populations planted normally and densely

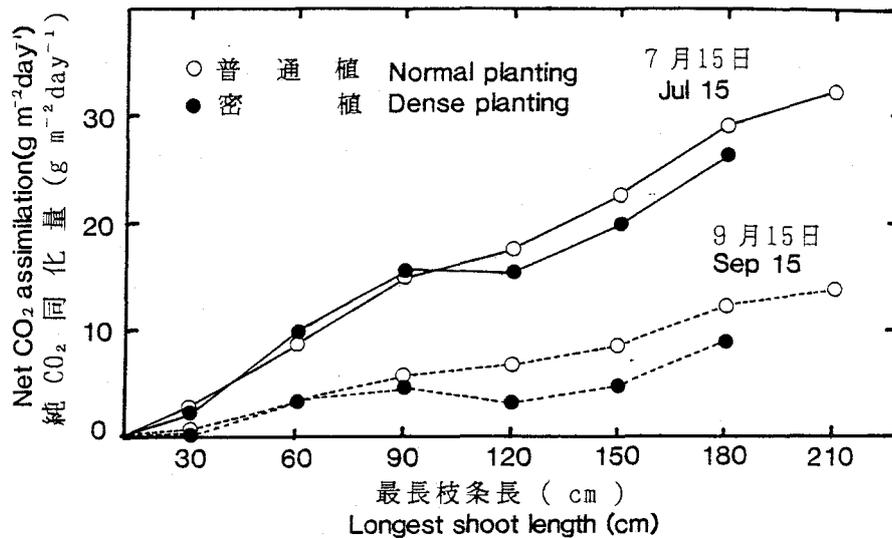
- 1) Average solar conditions for July 15 in Kanto district were used for simulation.
- 2) A mean figure at each field is also given in percentage.

LSL: 最長枝条長。Longest shoot length.

●: 株の位置。Positions of stumps.

では下層の光不足がますます進展し、光合成速度が負になる葉やCO₂ 収支が負になる層位が増加した。そのため同化生産は専ら上層で行われ、地上部純CO₂ 同化量 (26.2g m⁻² day⁻¹) も引続き普通植を10%下回るものと計算された。

次に、地上部純CO₂ 同化量の変遷について、枝条の伸長段階を30cm毎にとり、気温・日射条件が9月15日の場合も含めて検討した。第57図に示したように、いずれの密度、生長段階においても9月15日の同化量は7月15日より著しく小さく、気温・日射環境が個体群の同化生産に大きく影響することが示唆される。また7月15日には、第55図や第56図でも検討したように、生長の初期段階(枝条長40~100cm)には密植の同化量が勝ったが、9

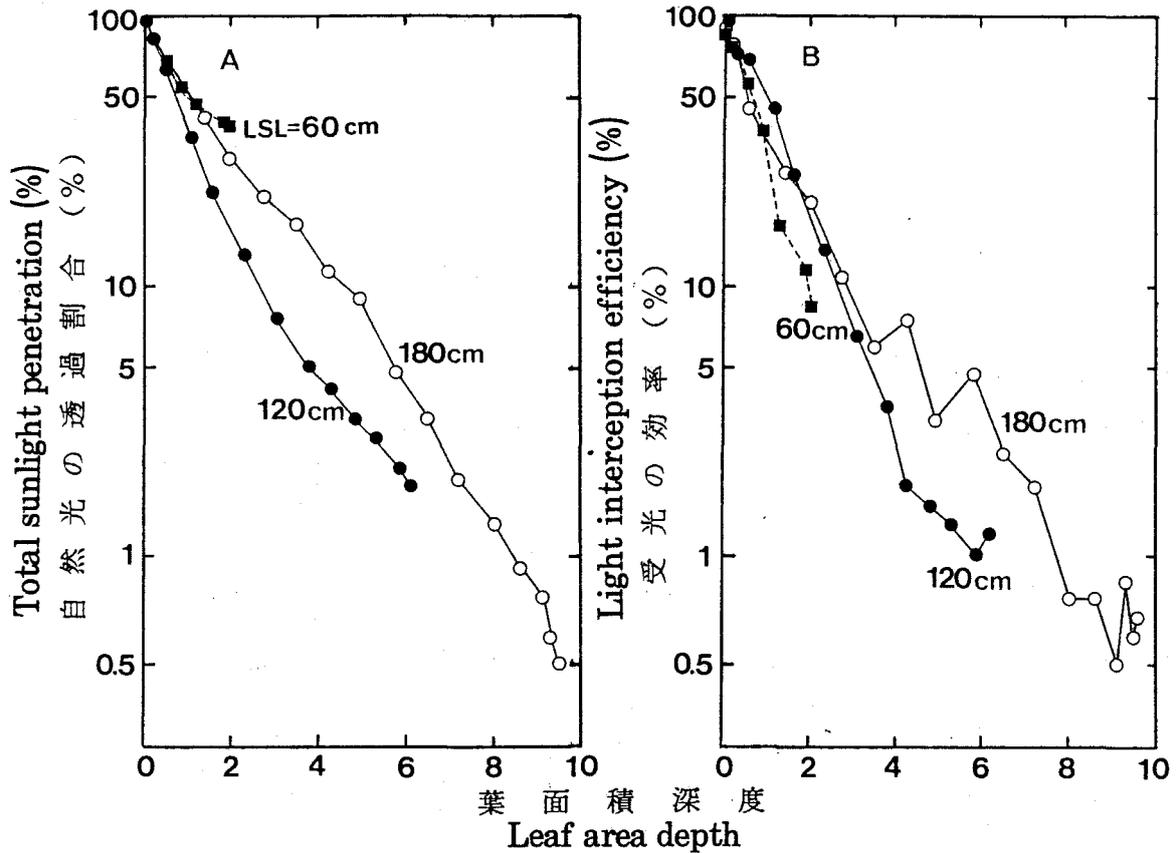


第57図 普通植及び密植個体群の最長枝条長とCO₂ 同化量(関東)
 Fig.57 Diurnal net CO₂ assimilation with respect to the longest shoot length in mulberry populations planted normally and densely
 Average temperature and solar conditions for July 15 and September 15 in Kanto district were used for simulation.

月15日では常に普通植の同化量が勝っていた。これは、気温・日射環境の劣る地域や季節では密植桑園の優位性が全く発揮されないことを示唆しており、注目に値する。

さて、葉の空間分布をランダムと仮定した理論 (Monsi und Saeki, 1953; Saeki, 1960) によると、個体群には必ず固有の最適葉面積指数が存在し、それ以上繁茂すると下層のCO₂ 収支が負に転じて個体群純CO₂ 同化量は減少する。しかし第57図によると、地上部CO₂ 同化量は普通植では生長とともに増大し、密植でも一時的に停滞するものの、やはり生長とともに増大する傾向を示した。このうち普通植については、最下層のCO₂ 収支が最後まで負に転じないことから、最適葉面積指数は枝条長210 cm (LAI8.5) 以上に存在すると解釈できるが、密植については、枝条長120cm で既に下層のCO₂ 収支が負に転ずるなど生長中・後期に明らかな過繁茂状態を示しており、純CO₂ 同化量が最後まで増加を続けることが一見不思議に思われる。そこで、密植の受光状態を、葉面積深度と透過光割合あるいは受光の効率との関係でさらに検討した。第58図Aに示したように、枝条長120cm の個体群の吸光係数K (折れ線の傾き) は上層で大きく (K=0.8) 下層で小さい (K=0.4) が、枝条長180cm の個体群は逆の傾向を示した。従って180cm の個体群は、最下層への光の透入量は120cm の個体群より少ないものの、同一葉面積深度で比較すると光の透過がはるかに改善されていた。また、中・下層の受光の効率も同一葉面積深度で比較すると180cm の個体群のほうが高かった (第58図B)。このことから、生長中・後期の密植個体群では個体群構造がしだいに改善され、これが過繁茂の進展と相殺するためにCO₂ 同化量が増大し続けるものと理解できる。このように生長に伴って光の透過が改善される現象はセイタカアワダチソウなどの自然群落でも認められている (佐伯ら, 1965) ほか、密植桑園でもすでに増田・高野 (1979) が報告している。

次に、九州、関東及び東北の3地域における普通植及び密植の純CO₂ 同化量と呼吸量を、



第58図 密植個体群の各生長過程における自然光の日中平均透過割合(A)と受光の効率(B)の葉面積深度による変化

関東地域における7月15日の気温・日射条件で計算。

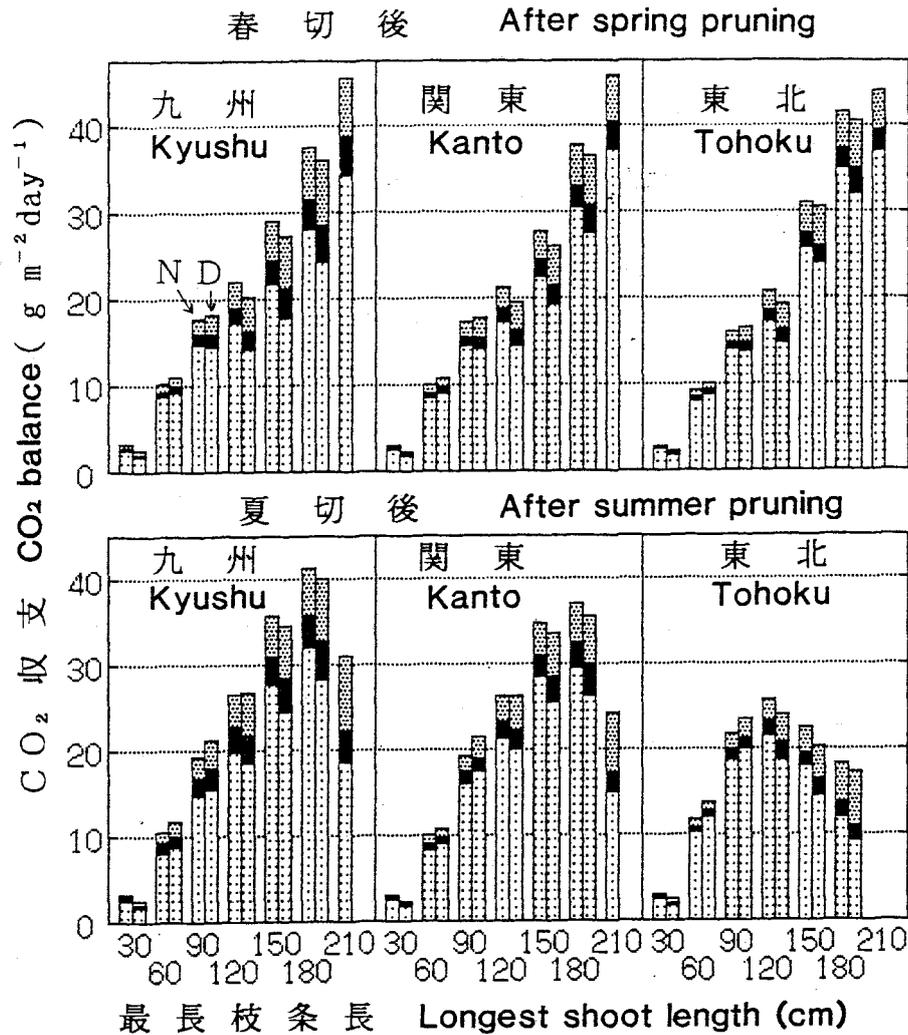
Fig.58 Daily mean percentage of penetrated total sunlight(A) and light interception efficiency(B) with respect to leaf area depth in mulberry population planted densely

Average temperature and solar conditions for July 15 in Kanto district were used for simulation.

LSL: 最長枝条長。Longest shoot length.

春切あるいは夏切後、枝条伸長30cm毎に計算して第59図に示した。なお東北では夏切後の枝条が180cmに達しないが、便宜的に9月16日に達するものとして計算した。まず春切後に着目すると、どの地域でも密植の純CO₂同化量は枝条長60cmの時のみ普通植を上回るなど、普通植と密植の優劣を比較する立場からは明瞭な地域差が認められなかった。なお、普通植と密植に共通する注目すべき地域差として、九州で純CO₂同化量が枝条長60~90cmの時に他地域より高く、150cm以上では他地域より低く計算された。村上(1972)の調査や第54図Cによると、九州の春切桑は実際に枝条が150cmに達する6月下旬以降、関東より伸長が鈍り、8月にはいと枝条長が逆転する。九州における高温期の純CO₂同化量の伸び悩みは興味深い現象であるが、別の機会に検討する。

次に夏切後を見ると、やはりどの地域でも密植の純CO₂同化量は枝条長60cmおよび90cmでのみ普通植を上回るなど、普通植と密植の優劣関係には明瞭な地域差が認められなかつ



第59図 九州，関東及び東北地域における普通植個体群(N)と密植個体群(D)のCO₂ 収支の比較

Fig.59 Comparisons of CO₂ balance between normally(N) and densely(D) planted population in Kyushu, Kanto and Tohoku district

- ☐ (stippled) : 周日地上部純同化量。Diurnal top net assimilation.
- (solid black) : 周日の枝の維持呼吸量。Diurnal stem maintenance respiration.
- ▨ (cross-hatched) : 夜間の葉の維持呼吸量。Nighttime leaf maintenance respiration.

た。なお，ここでも一般的な地域差として，九州で純CO₂ 同化量が枝条長60～120cm の時に他より低く，180cm 以上で他より高く計算された。また夏切後の場合，環境条件の悪化に反応して九州と関東では枝条長180cm，東北では90～120cm を境に純CO₂ 同化量が減少した。このような地域差は，いずれも村上の調査（1972）や第54図Cにおいて現実に枝条伸長速度の差として現れている。

以上のように，桑個体群のCO₂ 同化特性には様々な地域差が予測されたが，密植の優劣関係に地域差はなく，どの地域でも基部伐採時期に関係なく，密植の地上部純CO₂ 同化量は生長初期の限られた時期にのみ普通植を上回った。すでに本論文の第I章で，密植の受光態勢が普通植に比較して生長初期には良好，後期には劣悪となることが明らかにされた

が、本節の結果は、このような受光態勢の優劣が個体群CO₂同化量の大小に反映されることを、シミュレーションによって裏付けたものと言えよう。なお密植個体群が生長初期に多くの同化量を得ることは、有利な個体群構造を早く作り上げて引き続き優位を持続できる可能性を示唆しており、物質生産上重要なことと考える。また、桑園ではしばしば伐採が行われて繁茂状態が初期のレベルに引き戻されるが、このことも密植に有利に作用するであろう。

IV-4 中間伐採の時期・強度と

伐採後の受光状態及び光合成

緒言に述べたように最近では養蚕の多回育化が進み、桑樹は初秋蚕期（8月）や晩秋蚕期（9月）ばかりでなく、あらゆる時期に中間伐採* されている。また近年普及に移された密植桑園では、機械による収穫を可能にするため、一層強度の伐採を行う方針で指導されている（農林水産省，1980）。しかし、桑園における中間伐採の適期や許容される伐採強度について、受光態勢や群落光合成の観点から検討した研究は極めて少ない。とりわけ密植桑園の適切な中間伐採方法に関しては、IV-3でも述べたように、十分な結論が得られていないのが実情である。

そこで、本節では様々な時期・強度で中間伐採を行った普通植及び密植桑個体群を想定し、MORUS-LICSを用いて伐採後の受光状態とCO₂収支を計算、比較するとともに、その地域差についても検討する。

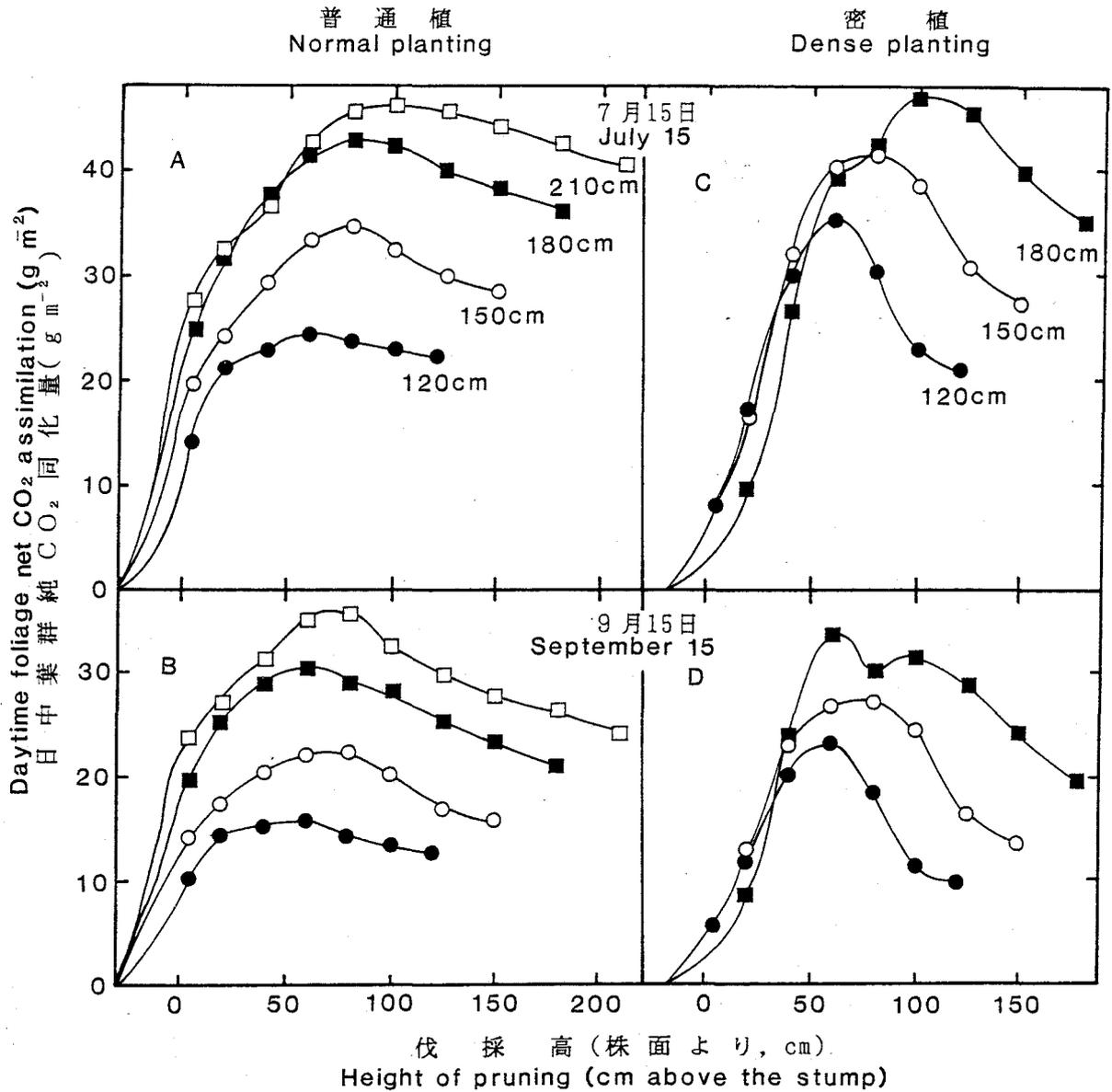
材料及び方法

シミュレーションはすべてMORUS-LICSを用いて行い、いずれの場合も畦方位は南北、植栽面の傾斜は0°に固定するとともに、散光は10,000本、直達光は日出から日没まで1時間毎に3,000本設定した。伐採後の桑樹個体群の数学モデルは、伐採前のモデルから、伐採高より上層の枝葉をすべて除去することにより作成した。なお、現実の桑個体群では伐採後に葉の光合成能が増加（佐藤，1981）あるいは減少（Yamashita，1984）する事が知られているが、本節では便宜上、枝葉の光合成・呼吸特性は伐採前と変わらないものとした。シミュレーションはIV-3と同様、九州、関東、東北の3地域を想定して行い、3地域の気温・日射条件や、春切、夏切桑樹が特定の枝条長に達する期日もIV-3に従った。

結果及び考察

はじめに、伐採時の最長枝条長として120、150、180及び210cmを、また伐採高として株面より5cm以上の様々な高さを想定して、普通植及び密植個体群における伐採後の日中葉群純CO₂同化量を、関東の7月15日と9月15日の気温・日射条件の下で計算し、第60図に示した。密植（C、D）では常に明瞭な最適伐採高（Hopt）が存在し、その高さは1例

*本論文では、株面から一定の高さで、伸長したすべての枝条を水平に伐採することを中間伐採と総称する。



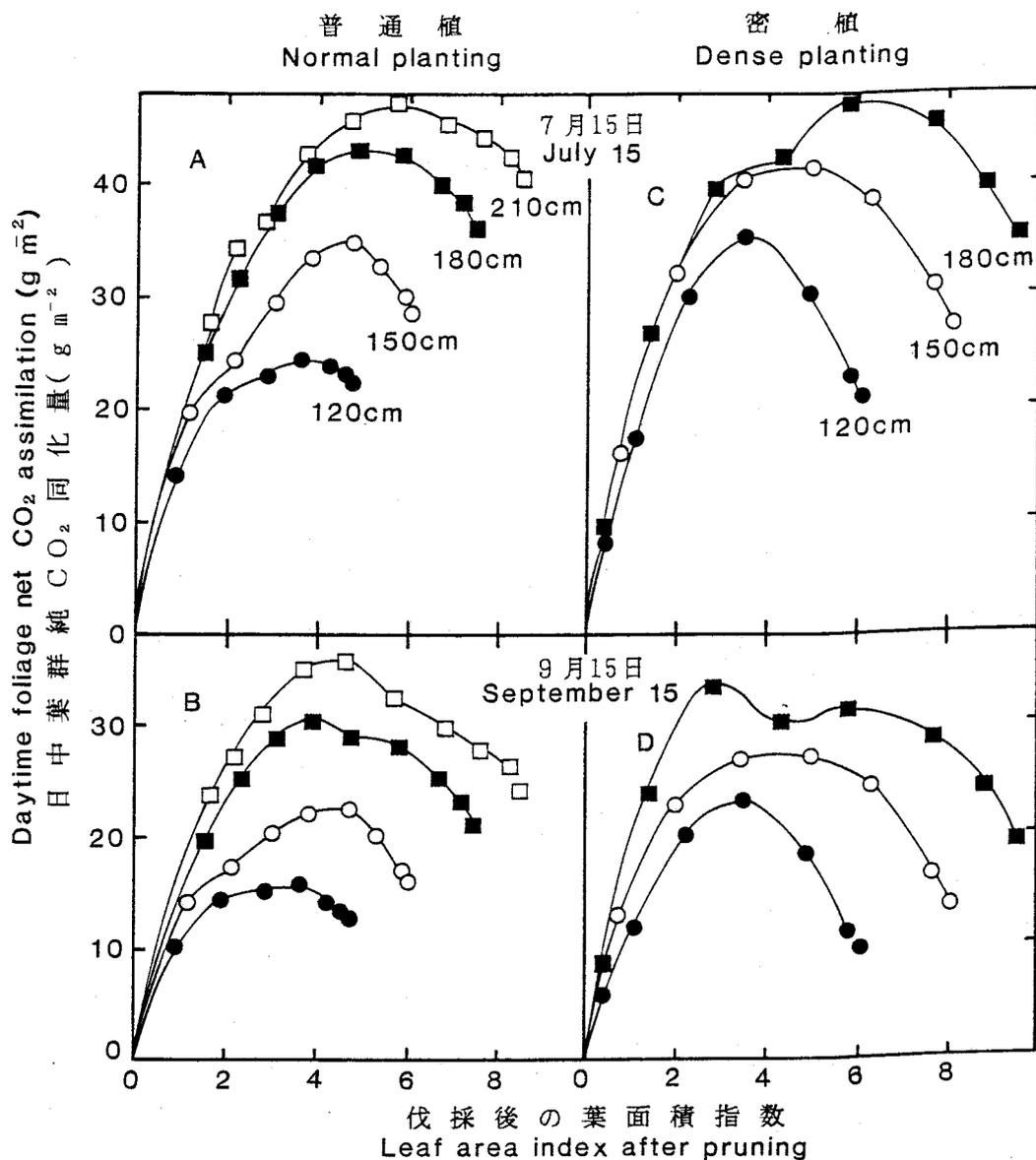
第60図 普通植及び密植個体群における中間伐採高と伐採後のCO₂ 同化量

- 1) 関東地域における7月15日及び9月15日の気温・日射条件で計算。
- 2) 図中の数字は伐採前の最長枝条長を示す。

Fig.60 The amount of CO₂ assimilation in populations planted normally and densely after intermediate pruning at various heights

- 1) Average temperature and solar conditions for July 15 and September 15 in Kanto district were used for simulation.
- 2) Numerals in the figure indicate longest shoot length before pruning.

(9月, 180cm)を除けば最長枝条長の約1/2であった。またHoptにおける同化量(Popt)は伐採前の同化量(P₀)より34~67%(7月)あるいは72~134%(9月)も増大するものと計算されたが,株面上5~20cmの深切りでは同化量が激減することも示された。一方,普通植(A,B)では枝条長120cmの時にはHoptが明瞭でなく,150cmを超えると60~100cmにHoptが存在するものの,PoptはP₀を10~44%上回るにとどまり,密植での増加率



第61図 普通植及び密植個体群における中間伐採後の葉面積指数とCO₂ 同化量
第60図の脚注参照。

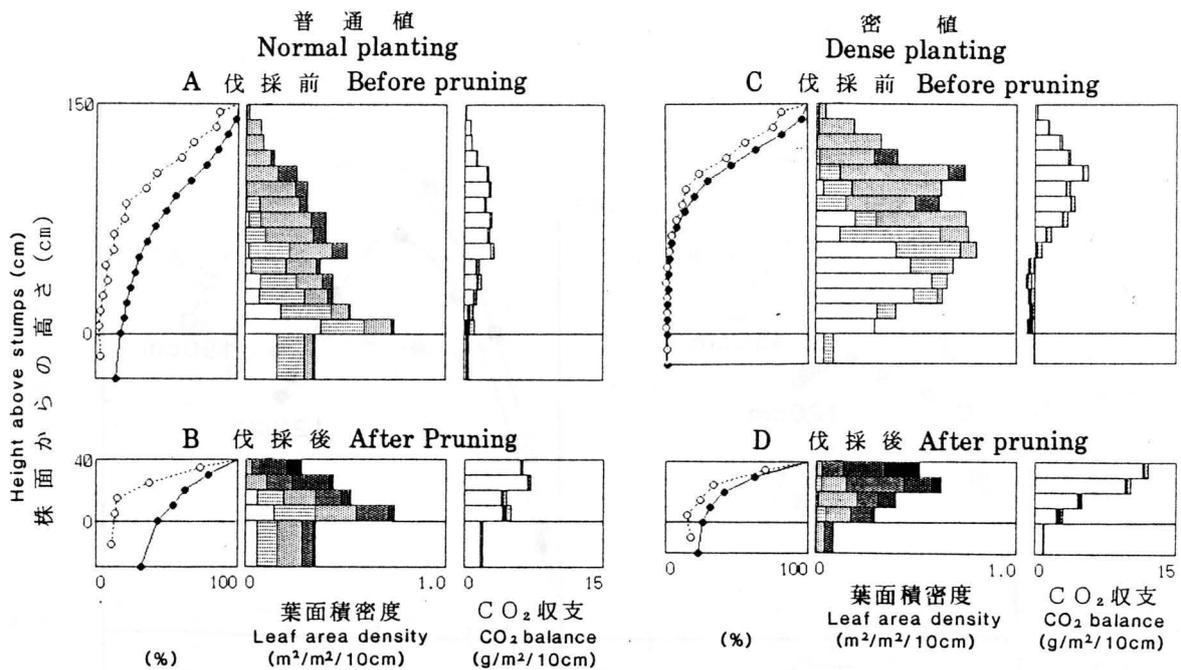
Fig.61 The amount of CO₂ assimilation for intermediately pruned populations planted normally and densely in relation to leaf area index after pruning

See the notes in Fig.60.

を大きく下回っていた。

次に、伐採後の葉面積指数と日中葉群純同化量の関係を第61図に示した。密植 (C, D) では常に明瞭な最適葉面積指数 (LAI_{opt}) が存在し、その値は上述の1例を除いて3.5~5.8で、伐採前葉面積指数の58~62%に相当した。一方普通植 (A, B) では、最長枝条長が150cmを超えると不明瞭ながらLAI_{opt}が存在するが、その値は3.7~5.7で、伐採前葉面積指数の53~78%の範囲にあった。

密植においてより明瞭なHopt, LAI_{opt}と高いPoptが存在する理由は次のように考えるこ



第62図 150cmの普通植及び密植個体群を40cmで中間伐採する場合の伐採前後における受光状態と光合成の垂直構造

関東地域における7月15日の気温・日射条件で計算。

Fig.62 Vertical structures in light interception and photosynthesis for 150cm long populations planted normally and densely before and after the pruning to 40cm

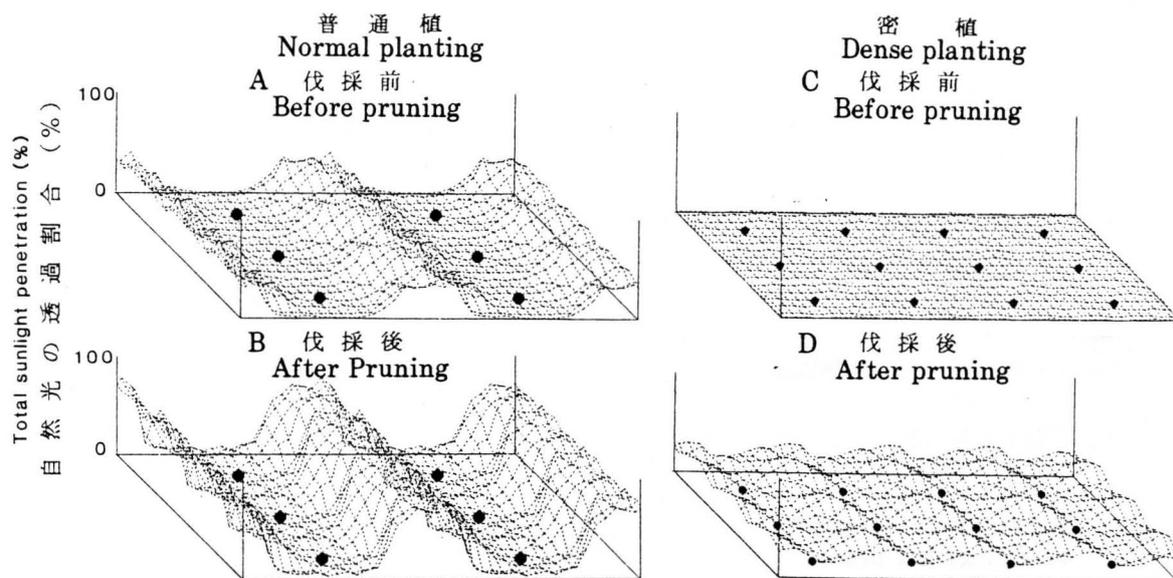
Average temperature and solar conditions for July 15 in Kanto district were used for simulation.

左側 Left.....●:日中平均透過光割合。Daily mean percentage of penetrated sunlight. ○:受光の効率。Light interception efficiency.

中央 Center...光合成速度の日中平均値別葉面積分布。Leaf area distribution classified by the daily mean photosynthetic rate. (□ <0; ▨ 0-3; ▩ 3-9; ▪ 9-15; ▣ 15-21; ■ ≥21mgCO₂ dm⁻²hr⁻¹)

右側 Right...□:周日地上部純同化量。Diurnal top net assimilation. ■:周日の枝の維持呼吸量。Diurnal stem maintenance respiration. ▨:夜間の葉の維持呼吸量。Nighttime leaf maintenance respiration.

とができる。IV-3において、密植は生長の初期段階には普通植より多くの光を捕捉できるが、枝条長が120cmに達する段階で過繁茂状態となって下層葉が光不足に陥り、以後受光状態を改善しつつ生長を続けるものの、日中の同化量はさほど増えずに普通植を下回ることが示された。したがって、枝条長120cm以上における適度な中間伐採は、個体群の過繁茂状態を解消して受光態勢を生長初期の良好な状態に戻すことになり、同化量の増大が期待できよう。一方普通植については、生長後期まで広い畦間を光の取り入れ口として機能させており、枝条長が200cmを超えても過繁茂状態にならないことが示された。したがって、中間伐採を行って葉面積を減ざると、広い畦間へ未利用のまま透過する光を増やすことになり、むしろ受光状態の悪化が想定される。



第63図 150cmの普通植及び密植個体群を40cmで中間伐採する場合の伐採前後における日中の地表面への自然光透過状態

関東地域における7月15日の日射条件で計算。

Fig.63 Distribution of daily total sunlight penetration on the ground for 150cm-long populations planted normally and densely before and after the pruning to 40cm

Average solar conditions for July 15 in Kanto district were used for simulation.

●：株の位置。Position of stumps.

上記の論議を検証するため、枝条長 150cmの普通植及び密植個体群が40cmの高さで中間伐採される場合をとりあげ、伐採前後の透過光割合、受光の効率、光合成速度別葉面積ならびにCO₂収支を第62図に、地表面への光透過状態を第63図に示した。計算は関東における7月15日の気温・日射条件下で行った。普通植では伐採前でも15%の光が、広い畦間を通過して地表面まで達する(第63図A)ため、40cmより下層であっても日中の光合成速度が負になる葉は37%にとどまり、すべての層位でCO₂収支が正に保たれている(第62図A)。その反面、伐採を行っても株面付近では受光状態があまり改善されず(第63図B)、光合成速度が負になる葉もいくらか残される(第62図B)。一方、密植は伐採前には地表面に全く光が届かない状態にある(第63図C)ため、40cmより下層では、81%の葉で日中の光合成速度が負となりCO₂収支も負に転じている(第62図C)。しかし、伐採後は畦間と株面付近の両方へ光が届くようになり(第63図D)、光合成速度が負の葉はなくなって、CO₂収支は著しく改善される(第62図D)ことが明らかである。

次に、前述の枝条長 150cmの個体群について、伐採の前後で着生葉の平均光合成能(個葉の飽和光下光合成速度の平均値)がどのように変化するか、桑樹数学モデルに基いて検討し第18表に示した。表によれば、伐採によって生長点の近くに着生する光合成能の低い若齢葉が取り除かれることにより、伐採後の個体群の光合成能は、参考として示した枝条長40cmの個体群はもちろん、伐採前の個体群をも上回る。伐採によって受光態勢が改善

第18表 最長枝条長 150cm の普通植及び密植桑個体群における伐採の有無と個葉の平均光合成能

Table 18 Mean photosynthetic ability of single leaves in 150cm-long mulberry populations planted normally and densely before and after the pruning to 40cm

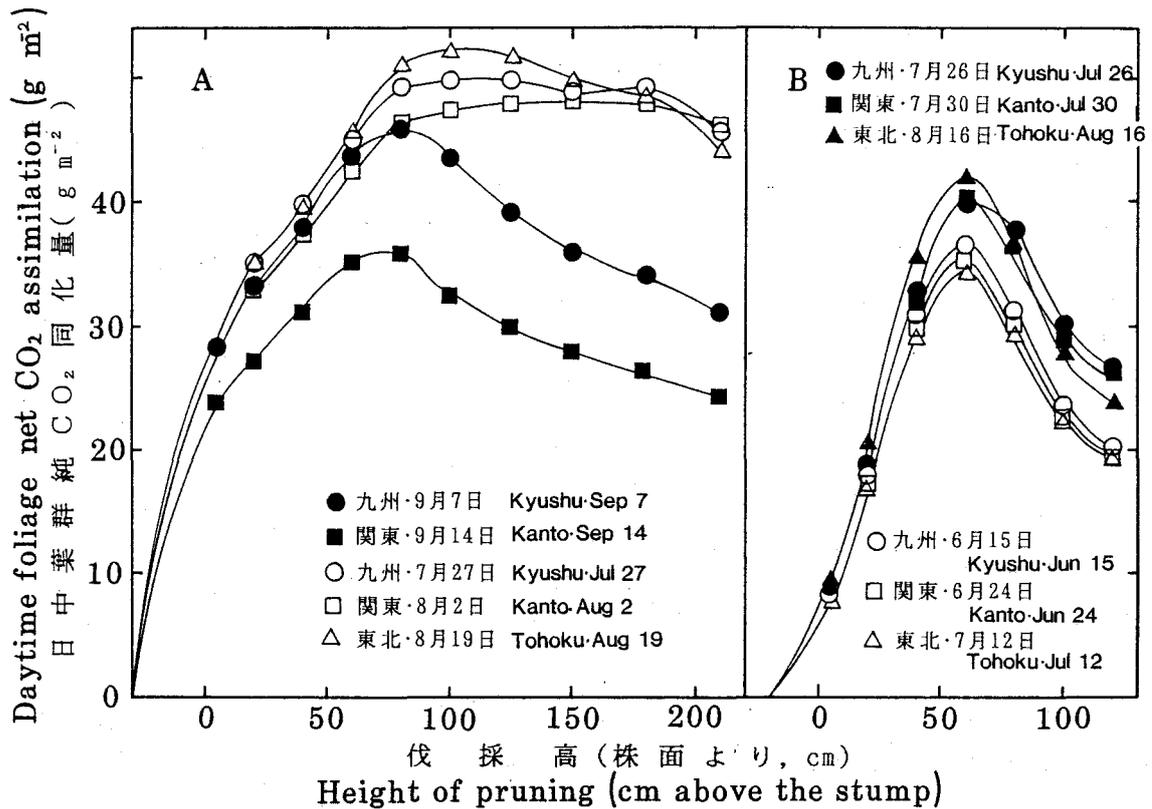
枝条長と伐採の有無 Shoot length and pruning	個葉の平均光合成能 Mean photosynthetic ability ($\text{mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{hr}^{-1}$)	
	普通植 Normal	密植 Dense
1. 最長枝条長 150cm, 無伐採 150cm-long, not pruned	21.7	21.5
2. 最長枝条長 150cm, 40cmで中間伐採 150cm-long, pruned at 40cm	24.0	25.0
3. 最長枝条長 40cm, 無伐採 40cm-long, not pruned	15.4	12.4

- 1) Photosynthetic ability of each leaf was decided according to the model described in II-3.
- 2) Mean photosynthetic ability in 40cm-long population was added for comparison with the population pruned at 40cm.
- 3) The date was assumed as July 15.

されない普通植においてさえ、適度な伐採により同化量がわずかに増加したのは、伐採後に個体群光合成能の相対的な増大が起こるためと考えることができよう。

以上の結果から、普通植及び密植桑園の望ましい伐採の時期や強度に関し、次のことが考えられる。普通植では、枝条長が200cmを超えるまで生長とともに同化量が順調に増加する上、120cmの時には、伐採しても同化量の増加がほとんど見込めないの、枝条長が少なくとも150cmを超えてから中間伐採するべきである。その際の伐採高は、本報のHoptから判断すると60～100cmが適当である。実際普通植・夏切桑園は、枝条が180～250cmに伸長した時60～80cmで伐採するのが最も一般的であり、物質生産の観点からも現行の伐採時期・強度が合理的と言えよう。これに対して密植は早くから過繁茂状態となり、150cmを超えると下層で収穫対象である葉が激しく落葉することが、第I章、あるいは増田・高野(1979)によって確認されている。したがって、枝条長が150cmに達する以前に中間伐採して落葉を回避するとともに、密植の特徴である伐採後の同化量増大を実現させるのが得策であろう。密植桑園の中間伐採方法は確立されているとはいえないが、早期中間伐採試験が宮崎県(宇都, 1983), 熊本県(秋山ら, 1987)や岩手県(寿ら, 1990)で2か年に亘って行われ、良好な成績が得られている。この点については総合考察で更に検討する。

最後にHoptやPoptの地域差を検討するため、枝条長210cm(普通植)あるいは120cm(密植)の春切あるいは夏切個体群における中間伐採後の日中葉群純CO₂同化量を、九州、関東及び東北地域の気温・日射条件下で計算し、比較した(第64図)。Hoptは、普通植の場合、春切桑では不明瞭であったが夏切桑では九州、関東とも80cmを示した。また密植ではHoptは常に60cmとなるなど、Hoptの地域差はあまり無いように思われた。一方、Poptについては地域差や季節差が認められるが、これはP₀の地域差や季節差に伴うものであり、P₀とPoptの比についてはあまり差が無いように思われた。



第64図 210cmの普通植個体群(A)と120cmの密植個体群(B)における中間伐採後のCO₂同化量

各地域の春切及び夏切個体群を想定して計算した。

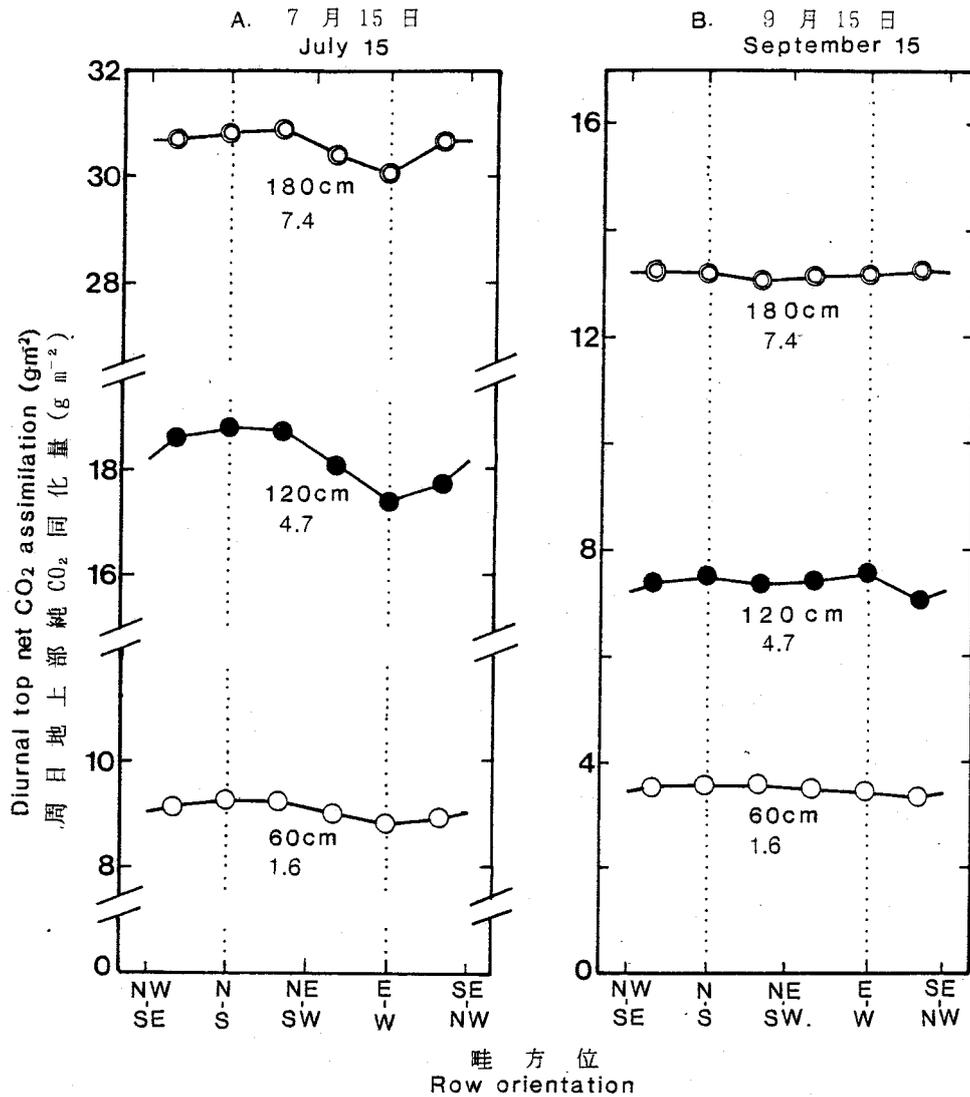
Fig.64 The amount of CO₂ assimilation after intermediate pruning for 210cm-long normally planted population(A) and 120cm-long densely planted population(B)

Simulations were made for spring and summer pruning populations of various districts.

IV-5 畦方位と受光状態及び光合成

桑園は畦間距離が1~2mと極めて大きく、葉群の分布が極めて不均一なため、受光状態やCO₂同化量は畦方位によって相当異なるものと予想され、有利な畦方位を究明して生産現場での栽植設計に反映させることが望まれる。一般に夏作物では南北畦が有利と報告されている(Allen, 1974; Mann et.al., 1980)ことから、南澤(1984)は桑でも南北畦が良いと述べているが、桑園における具体的な研究例は見当たらない。また他作物におけるこれまでの研究も、単に個体群受光量の大小を畦方位間で比較したにとどまっており、物質生産にまで言及した報告は見当たらない。

そこで、本節では様々な畦方位の普通植及び密植桑個体群を想定の上、MORUS-LICSを利用して、受光状態とCO₂収支を畦方位間で比較し、有利な畦方位を見出すとともに、その季節差や地域差についても解析する。



第65図 普通植個体群の各生長段階における畦方位とCO₂同化量の関係

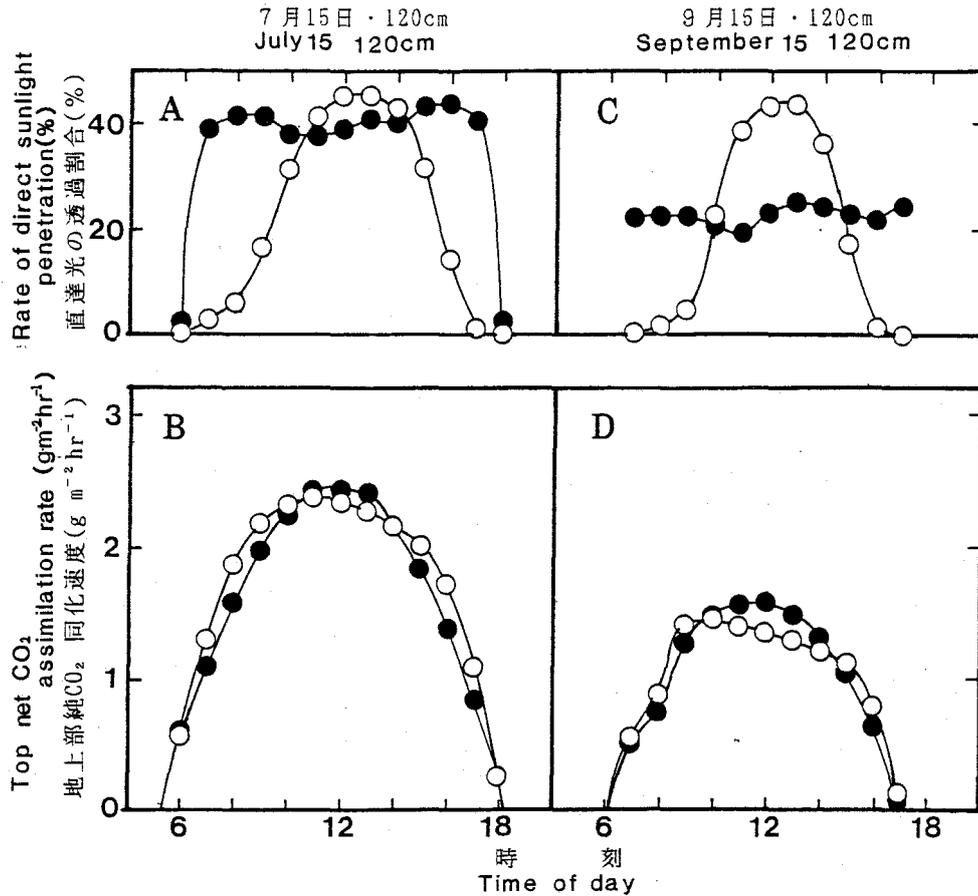
- 1) 関東地域における7月15日及び9月15日の気温・日射条件で計算。
- 2) 図中の数字は最長枝条長と葉面積指数を示す。

Fig.65 The amount of CO₂ assimilation as affected by row orientation at selected growth stages in normal density populations

- 1) The average temperature and solar conditions for July 15 and September 15 in Kanto district were used for simulation.
- 2) Numerals in the figure indicate the longest shoot length and leaf area index of the population.

材料及び方法

シミュレーションはすべてMORUS-LICSを用いて行い、いずれの場合も植栽面の傾斜は0°に固定するとともに、散光は10,000本、直達光は日出から日没まで1時間毎に3,000本設定した。また、枝葉の空間配置は畦方位が変わっても影響を受けないものとし、畦方位に関係なく、N30°Wの桑園で計測した空間配置に基づくII-3の桑樹幾何学モデルを用いた。さらにIV-3と同様、九州、関東、東北の3地域を想定してシミュレーションを行い、3地域の気温・日射条件や、春切、夏切桑が特定の枝条長に達する期日もIV-3に



第66図 枝条長120cmの南北畦(○)あるいは東西畦(●)・普通植个体群における直達光透過割合とCO₂同化速度の日変化

関東地域における7月15日及び9月15日の気温・日射条件で計算。

Fig.66 Time course changes in direct sunlight penetration and CO₂ assimilation during daytime in N-S(○) or E-W(●) oriented normal density populations with 120cm shoot length

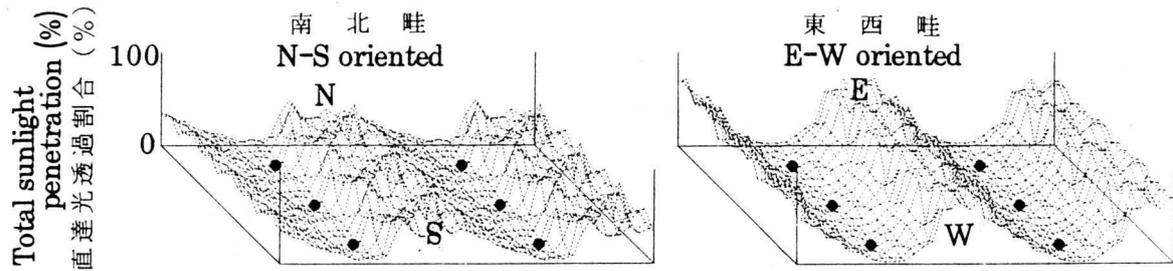
The average temperature and solar conditions for July 15 and September 15 in Kanto district were used for simulation.

従った。

結果及び考察

(1) 普通植个体群

最長枝条長が60, 120 あるいは180cm の普通植个体群について, 30° 刻みに6種類の畦方位を想定し, それぞれ周日地上部純CO₂同化量を計算して第65図に示した。シミュレーションには関東地方における7月15日と9月15日の気温・日射量を使用した。7月の条件下では, CO₂同化量は生長段階に関係なく南北畦で最高, 東西畦で最低となり, 両者の間には5% (60cm), 7% (120cm) あるいは3% (180cm) の差が認められた。但し9月の条件下では, CO₂同化量は必ずしも南北畦で最高, 東西畦で最低を示さず, CO₂同化量の畦方位による差も大幅に減少した。



第67図 枝条長120cmの南北畦及び東西畦・普通植个体群における地表面への自然光の透過状態（午前9時）

関東地域における7月15日の日射条件で計算。

Fig.67 Distribution of total sunlight penetration to the ground at 0900 in N-S or E-W oriented normal density populations with 120cm shoot length. The average solar condition for July 15 in Kanto district was used for simulation.

●：株の位置。Position of stumps.

南北畦と東西畦の違いを更に検討するため、代表事例として両者の CO_2 同化量の差が最も大きい7月・120cmと、差がほとんどない9月・120cmの2つを取り上げ、地表面への直達光透過割合と地上部純 CO_2 同化速度の日変化を畦方位間で比較した（第66図A～D）。7月には、東西畦では日出・日没時のわずかな時間を除けば、常に40%もの直達光が利用されることなく地表面に吸収されるのに対し、南北畦では早朝と夕刻のかなりの時間にわたり、直達光がほとんど个体群に捕捉されている（A）。このことは、午前9時における地表面への光透過状態（第67図）を比較しても明らかである。南北畦の CO_2 同化量が東西畦を上回るのは実際早朝と夕刻に限られる（B）ことも考えると、7月における南北畦優位の原因は早朝・夕刻の高い光捕捉であると判断して良いだろう。一方、9月になると東西畦の直達光透過割合は20%程度にまで減少する。そのため、早朝と夕刻の光捕捉は依然として南北畦に劣るものの、正午を中心とする数時間は、光捕捉、 CO_2 同化量ともに南北畦をかなり上回るようになる（C, D）。このことから、9月に畦方位による優劣が無くなるのは、太陽高度の低下に伴って東西畦の受光状態が改善されるためと考えられる。

先に述べたように、夏作物における南北畦優位の報告はすでに行われている。Allen (1974) は、ソルガム个体群（畦間1m, LAI=1.2）について、北緯40°における8月17日の日射条件下で、南北畦の受光量が早朝（10時前）と夕刻（14時以降）を中心に東西畦を19%上回ると計算しているし、Mann et.al (1980) もワタ个体群（畦間0.4m, LAI=0.2~1.6）で同様の結果を得ている。本節では、7月における畦間2mの桑个体群（LAI=1.6, 4.7, 7.4）において南北畦の受光量が早朝・夕刻を中心に5~14%上回ることを確認した上、新たな知見として、この受光量の差が3~7%の CO_2 同化量の差をもたらすことを示した。

一方、有利な畦方位は季節とともに変化することが施設栽培作物で報告されている。すなわち、岩切・稲山 (1974) は北緯35°におけるキュウリ个体群（畦間1.8m, 2条植, LAI=3.6）の受光量を数値解析して、夏季には南北畦が勝るが、冬季及び春・秋分には東

第19表 様々な地域と生長段階における普通植個体群の周日CO₂同化量の畦方位による違い

Table 19 Difference in daily CO₂ assimilation among row orientations at various stages and locations in populations of normal density

地 域	District	東西畦個体群の同化量 (指数) ¹⁾ Index number for assimilation in E-W population ¹⁾		
		60cm ²⁾	120cm	180cm
(春切後 After spring pruning)				
九州	Kyushu	95	92	96
関東	Kanto	94	92	98
東北	Tohoku	95	93	100
(夏切後 After summer pruning)				
九州	Kyushu	94	91	99
関東	Kanto	93	93	100
東北	Tohoku	95	95	99

- 1) (東西畦個体群の周日純CO₂同化量) / (南北畦個体群の周日純CO₂同化量) × 100.
(Daily CO₂ assimilation in E-W oriented population) / (That in S-N oriented population) × 100.
- 2) 個体群の最長枝条長。Longest shoot length of the population.

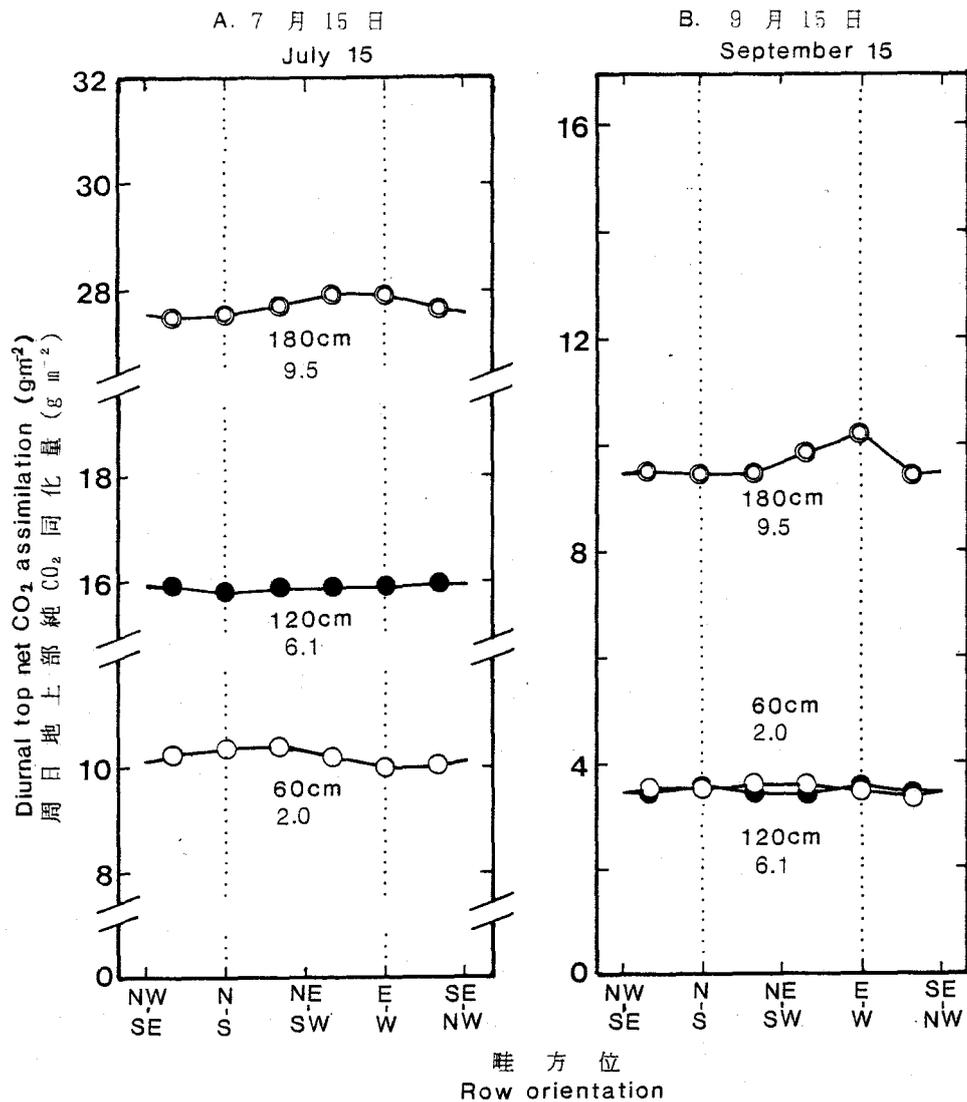
西畦が勝るとしており、蔵田ら (1988) も茨城県におけるトマト個体群 (畦間1.35~1.8m) の写真画像を解析して同様の結論を導いている。桑個体群では夏季 (7月) には南北畦が有利であり、秋分 (9月) には畦方位による優劣が不明となったが、9月は東西畦有利へと逆転する時期に当たっていると考えれば、ほぼ上述の知見に沿うものと言えよう。

最後に、日本各地における春切りあるいは夏切り後の普通植個体群を想定し、南北畦と東西畦のCO₂同化量の優劣を、当該地域、当該月日の気温・日射条件を入力して検討した (第19表)。夏切後の枝条長180cmの場合に限り、8月19日~9月16日の低い太陽高度の下で計算することもあって、東西畦と南北畦が比肩する結果となったものの、それ以外では基部伐採時期や地域に関係なく南北畦が東西畦を凌ぎ、とりわけ枝条長が120cmの時、両者のCO₂同化量の差は5~9%に達することが示された。

(2) 密植個体群

密植個体群でも30°刻みに6種類の畦方位を想定し、それぞれの周日地上部純CO₂同化量を計算・比較した (第68図)。これによると、畦方位によるCO₂同化量の優劣は、普通植の場合とは異なり、主として季節よりも生長段階 (最長枝条長) によって規定されるように思われた。すなわち、密植のCO₂同化量は、枝条長60cmの時には南北畦が東西畦を4% (7月) から2% (9月) 上回るが、枝条長120cmの時には畦方位による差が無く、枝条長が180cmに達すると東西畦が南北畦を1% (7月) から8% (9月) 凌ぐ結果が得られた。

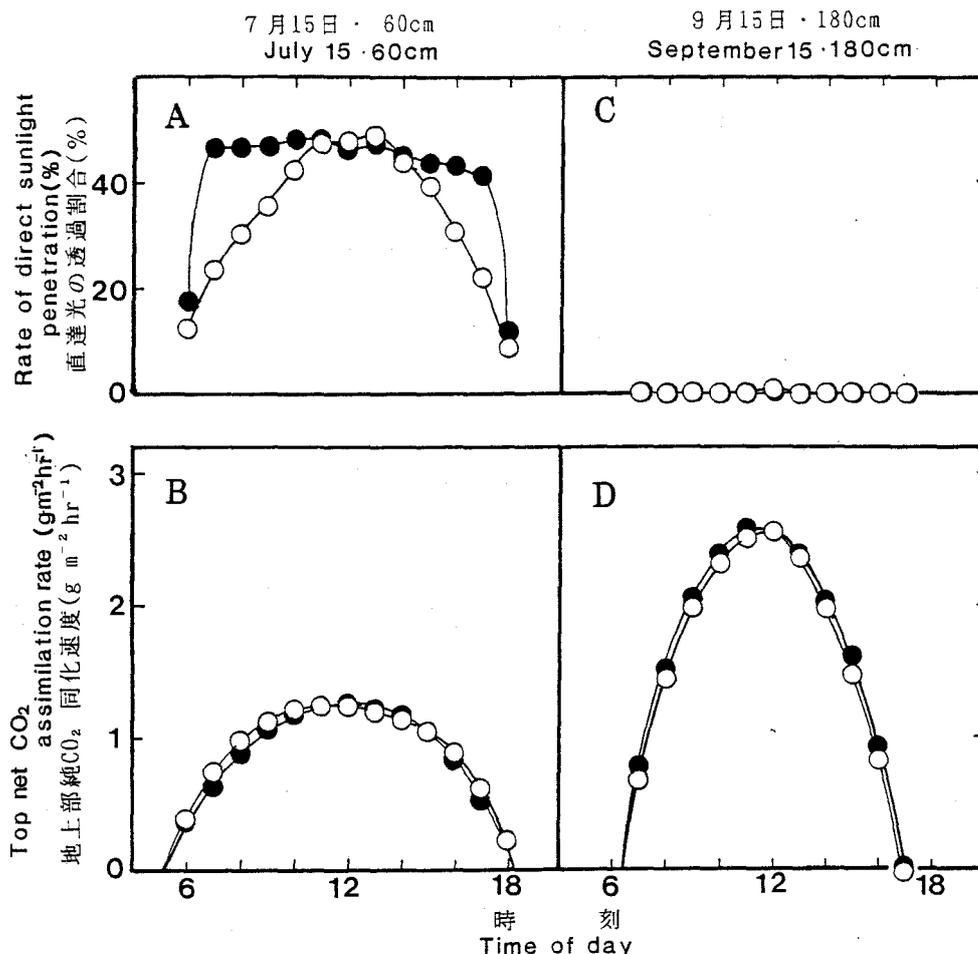
そこで密植では、南北畦が最も有利となる7月・60cmと、東西畦が最も有利となる9月・180cmを代表事例として取り上げ、南北畦と東西畦における地表面への直達光透過割合と地上部純CO₂同化速度の日変化を比較した (第69図A~D)。7月・60cmの密植個体群で



第68図 密植個体群の各生長段階における畦方位とCO₂ 同化量の関係
第65図の脚注参照。

Fig.68 The amount of CO₂ assimilation as affected by row orientation at selected growth stages in densely planted populations
See the notes in Fig.65.

は、同じ月の普通植個体群（第66図A, B）と全く同じ現象が認められた。すなわち、南北畦は早朝と夕刻に個体群受光量が多く、CO₂ 同化量もこれに対応して早朝・夕刻に東西畦を上回った。しかし、9月における枝条長180cmの密植個体群はLAIが9.5にも達し、入射光を周日100%捕捉できるので、東西畦と南北畦は個体群受光量に関して全く差がなかった。ところが東西畦のCO₂ 同化量は早朝と夕刻を中心に南北畦を凌ぎ、両者の差は9時に5%、15時には9%に及んでいる。そこで15時における直達光透過割合とCO₂ 同化量について、その層別変化を検討したところ（第70図）、東西畦の方が直達光が中・下層によく透入しており、光の分配様式に差があることがわかった。CO₂ 同化量も、株面から130cm以上の上層では南北畦がわずかに上回るものの、50~120cmの中・下層では東西畦が勝るなど、直達光の透入状態を反映する結果が示された。



第69図 枝条長60cmと180cmの南北畦(○)あるいは東西畦(●)・密植個体群における直達光透過割合とCO₂同化速度の日変化

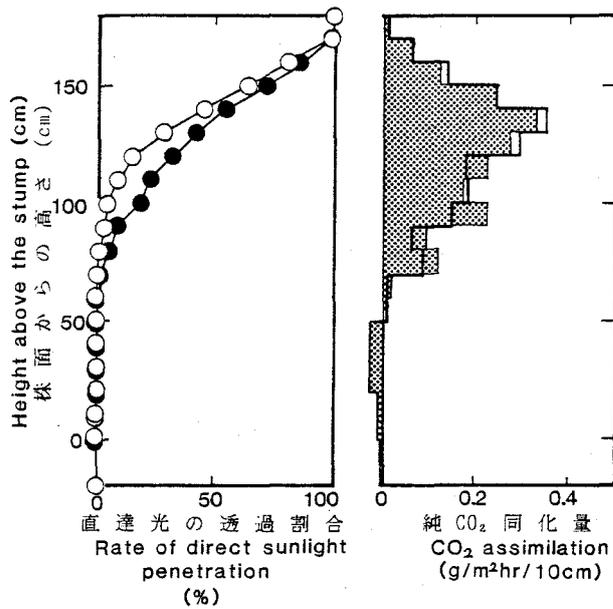
第66図の脚注参照。

Fig.69 Time course of direct sunlight penetration and CO₂ assimilation during daytime in N-S(○) or E-W(●) oriented densely planted populations with 60 or 180cm shoot length

See the note in Fig.66.

Verhagen et.al (1963) は、①葉群による完全吸光、②光の個葉間均等分配、が同時に達成される葉群を理想葉群と名付け、最もCO₂同化能力が高いことを理論的に明らかにした。彼らの理論に基づけば、完全吸光が達成されない枝条長60cmの個体群では、早朝・夕刻においてより完全吸光に近い(すなわち地面に届く光が少ない)南北畦が有利となるが、完全吸光が達成される枝条長180cmの個体群では、早朝・夕刻に光の分配がより均等な(すなわち中・下層に光が多く届く)東西畦が有利となることが理解できる。このようにLAIが9を超える極めて繁茂度の高い密植の個体群では夏季(7月)にも秋季(9月)にも東西畦が有利となる。これは単に個体群受光量の大小を比較して有利な畦方位を論じてきた従来の研究で明らかにされなかった点である。

最後に、日本各地における春切あるいは夏切後の密植個体群を想定し、南北畦と東西畦のCO₂同化量の優劣を比較した(第20表)。密植個体群では、基部伐採時期や地域に関係



第70図

枝条長180cmの南北畦(○, □)あるいは東西畦(●, ■)・密植個体群における光透過と光合成の垂直構造(15時) 関東地域における9月15日の気温・日射条件で計算。

Fig.70

Vertical structures of light penetration and photosynthesis at 1500 in N-S (○, □) or E-W (●, ■) oriented densely planted populations with 180cm shoot length

The average temperature and solar conditions for September 15 in Kanto district were used for simulation.

第20表 様々な地域と生長段階における密植個体群の周日CO₂同化量の畦方位による違い
Table 20 Difference in daily CO₂ assimilation among row orientations at various stages and locations in densely planted populations

地域	District	東西畦個体群の同化量(指数) ¹⁾ Index number for assimilation in E-W population ¹⁾		
		60cm ²⁾	120cm	180cm
(春切後 After spring pruning)				
九州	Kyushu	97	100	101
関東	Kanto	95	100	101
東北	Tohoku	96	100	101
(夏切後 After summer pruning)				
九州	Kyushu	96	101	103
関東	Kanto	96	100	104
東北	Tohoku	96	100	107

1), 2) 第19表の脚注に同じ。See notes in Table 19.

なく、畦方位間におけるCO₂同化量の大小関係は生長とともに逆転し、枝条長60cmでは南北畦が3~5%勝るが、枝条長が180cmに達すると東西畦が1~7%勝ることが示された。

以上のことから望ましい桑園の畦方位について考察すると次のようになる。普通植の場合は、基部伐採時期や地域によらず、南北畦のCO₂同化量は常に東西畦と同等以上と計算されたので、明らかに南北に植えつける方が有利と見られる。とりわけ夏季の日中に南風が卓越する地域では、群落のガス交換を促進する観点からも南北畦が良い。但し、早朝や夕刻に直達光が届かない桑園(例えば東西を山などの障害物で囲まれている場合)にあっては、早朝・夕刻の効率的な直達光の捕捉が期待できないので、必ずしも南北畦が有利と

は言えない。これに対して、密植の場合は枝条の伸長とともに有利な畦方位が変わるので、受光態勢の立場からはどの方位に植えつけるべきか判断しにくい。しかし、過繁茂状態を回避するために、IV-4で述べたような早めの中間伐採が励行され、枝条長が常に150cm以下に保たれるならば、やはり南北畦に植えつけるのが若干有利と考えられる。

IV-6 要 約

第IV章では、第II章で構築した桑樹幾何学モデルや第III章で明らかにした個葉の光合成・呼吸特性を組み込んで、桑個体群の受光態勢と光合成を評価するシミュレーションプログラムMORUS-LICSを開発した。続いて、MORUS-LICSを利用して日射環境に対する桑個体群の反応を計算し、桑樹生長のモデル化に向けての基礎データとした。更に桑個体群の栽植密度、畦方位や伐採程度に応じて、その受光状態と光合成がどのように異なるかを計算し、桑園の栽植設計や収穫管理に関する具体的な指針を得ようとした。

(1) シミュレーションモデルとプログラム

開発されたMORUS-LICSは、①解析対象となる桑個体群の各枝（円錐台）、各葉（楕円形）を初期条件に応じて数式化した後、②個体群に入射する直達光及び散光光線（直線）をモンテカルロ法により多数設定し、光線と枝葉との連立方程式を解いて受光状態を明らかにし、③さらにCO₂同化量の計算も行うプログラムである。本プログラムは初期条件として栽植密度（普通植、密植）、畦の形式（等高線畦、斜面畦）や方位をはじめ、現在の月日、植栽面の傾斜等を自由に指定することができる。また桑個体の生長段階として最長枝条長を5cmから240cmまで変更できるほか、一旦生長した個体を任意の高さで「刈り取る」ことも可能である。気象データを交換し緯度を変更すれば、任意の地域でのCO₂同化量の算出も可能である。なお、解析対象となる個体群は第II章の桑樹幾何学モデルを利用して1本のモデル桑樹から作成されるほか、個葉の光合成・呼吸に関する諸値についても、第III章の実験結果が組み込まれている。

MORUS-LICSの計算した個体群内及び地表面への光透過状態は第I章の実測例と概ね一致した。また個体群CO₂同化量の計算値から個体群生長速度を推定したところ、推定値は既報の実測値に照らして妥当な水準にあった。

(2) 日射環境と受光状態及び光合成

完全曇天日から快晴日まで5種類の日射環境を想定し、各々の環境下でシミュレーションを行った。気温条件は関東における7月15日の平年値、畦方位は南北とした。

普通植桑個体群の日中純CO₂同化量はいずれの生長段階においても平均日射日（15MJ m⁻² day⁻¹）に最大となり、周日日射量が15MJ m⁻²を超える晴天・快晴日には頭打ちとなるか、最高12%減少するものと計算された。この傾向は、密植個体群でも、東西畦個体群でも、あるいは若齢葉の光飽和点を高めて計算しても変わらなかった。晴天・快晴日にCO₂同化量が増大しないのは、個体群光合成速度が同一光強度の下では曇天日より劣り、しかも400~600 nm⁻²で光飽和を示すためであると考えられた。

生長初・中期の個体群では、快晴日の正午前後に最下層の受光量が減少し、中層でも層内の光の分配が著しく不均一となって個体群光合成速度の日中低下を引き起こすことが予測された。

桑個体群の日中純CO₂同化量と受光量の間には、1日単位で見ると比例関係はないが、10日以上を単位とすれば、気象変動が通常の範囲にある限り直線関係が成立するため、受光量から生長を予測できると考えられた。

(3) 栽植密度と受光状態及び光合成

MORUS-LICSを利用して密植個体群の受光状態とCO₂同化量を普通植個体群と比較した。畦方位は南北とした。関東における7月15日の気温・日射条件(平年値)の下で計算すると、生長初期には密植個体群の方が受光量が多く、CO₂同化量も勝ったが、生長後期には密植個体群が過繁茂状態を呈し、畦間が下層への光の取り入れ口として機能する普通植個体群の方がCO₂同化量が多かった。但し9月15日の条件下では全生長段階にわたって普通植の同化量が勝った。密植では群落構造が生長と共に光の透入を良くする方向へ変化することが認められ、そのCO₂同化量は過繁茂状態に陥った後も、LAIが9.5に達するまで増加を続けた。

春切り、夏切り後のCO₂同化量の経時変化パターンには地域的差異が認められたが、いずれの地域でも、密植の純CO₂同化量は生長初期にのみ普通植を上回った。

(4) 中間伐採の時期・強度と伐採後の受光状態及び光合成

120~210cmに伸長した普通植及び密植桑個体群を様々な高さで中間伐採した場合を想定し、MORUS-LICSにより伐採後の受光状態とCO₂同化量を検討した。畦方位は南北とし、枝葉の光合成・呼吸特性は伐採後も変わらないものとした。

関東地方における7月15日と9月15日の気温・日射条件(平年値)の下で計算したところ、密植個体群では伐採前枝条長の約1/2に明瞭な最適伐採高(Hopt)が存在し、伐採後のCO₂同化量は、Hoptで伐採すれば過繁茂状態が解消して1.3~2.3倍に増大すると計算された。このことから密植桑園では早めに中間伐採して過繁茂を解消するのが得策であると考察した。但し密植個体群を株面から5~20cmで深切りすればCO₂同化量は激減すると計算された。

一方普通植個体群では、伐採前枝条長が150cmを超えると不明瞭ながらHoptが存在するが、伐採により個体群受光量が低下するため、伐採後のCO₂同化量は伐採前の1.1~1.4倍にすぎなかった。

普通植、密植個体群共、最適葉面積指数は3.5~5.8であった。また、Hoptの地域差は比較的小さいものと思われた。

(5) 畦方位と受光状態及び光合成

普通植及び密植桑個体群について、畦方位による受光状態と純CO₂同化量の違いをMORUS-LICSを利用して検討した。枝葉の空間配置は畦方位によって変わらないものとし、N30°Wの桑園で得たデータに基づいて定めた。

普通植個体群のCO₂同化量は、関東における7月15日の気温・日射条件下では枝条長に関係なく南北畦で最高、東西畦で最低を示し、両者の差は3～7%に達した。これは、南北畦が早朝と夕刻により多くの光を捕捉できるためと考えられた。ただし9月15日の条件下では畦方位による差はほとんどなかった。普通植における南北畦の優位性は、いずれの地域の気温・日射条件下でも、春切り後、夏切り後の両場面で認められた。

一方密植個体群では、畦方位によるCO₂同化量の優劣は季節より生長段階に大きく左右され、枝条長60cmの時には光捕捉量の多い南北畦が東西畦を4%（7月）～2%（9月）上回るものの、枝条長180cm、LAI9.5の群落では光が中・下層まで透入する東西畦が南北畦を1～8%上回った。この傾向は、いずれの地域の気温・日射条件下でも、春切り後、夏切り後の両場面で認められた。

第V章 受光態勢改善による桑園の生産性向上の試み

V-1 枝条開張度の制御と生長・収量

多くの作物では耕種的に樹型(草型)を制御することがほとんどできない。したがって、受光態勢の改良は専ら品種育成にゆだねられる。そのため、既存の品種の草型をおもひやひもで人為的に改変して収量の増減を調査することによって、あるいは多収品種の草型を詳細に観察記録することによって、草型育種のあるべき方向を究明しようとする研究が、圃場における受光態勢研究の主流となってきた。

一方、桑は収穫することによって、樹型や受光態勢が大胆に、しかも極めて自在に制御できる。したがって、受光態勢の最適化は主として栽培学上の課題となるが、樹型(草型)育種による受光態勢の改良の可能性も残されている。例えば桑園の畦間距離は通常1~2mにも達するので、畦間が閉塞して群落が均一化するまでは、枝条開張度が高く、枝条が畦間方向へ展開しやすい品種の方が受光面で有利になると想像できる。このことは著者の行った簡単な桑樹モデルによるシミュレーション実験(伊藤, 1984a)でも明らかにされている。

本節では育種学的興味から、枝条開張度を物理的に改変する圃場実験を行い、枝条開張度と生長・収量の関わりについて検討する。

材料及び方法

実験は「しんいちのせ」が栽植された畦間2.0m×株間0.6mの桑園で1983年に行った。本桑園は1978年植付(植付6年目)で株高は約35cmであり、毎年10アール当たりN;30kg, P₂O₅;12kg, K₂O;12kgの施肥が行われてきた。

実験圃場は、はじめに5月19日に枝条を基部から伐採(夏切り)し、個体ごとに地上部生重量を秤量して圃場の均一性を検討したが、際立った不均一性は認められなかった。続いて6月29日に55°, 65°及び75°の3区を1区当たり24個体の2反復で設定し、以下のような処理を行って実験を開始した。すなわち、各区とも生育旺盛な再発枝条を個体当たり4本選び、これらの枝条が地面との間に各区所定の角度を保って畦間方向へ伸長するように、支柱への誘引を行った。以後、処理枝条の誘引を継続するとともに、各区とも6月29日現在で40cm前後に達していた誘引枝条12本と無誘引枝条6本について、実験終了直前(9月1日)まで5~7日おきに枝条長を調査した。

各区とも8月8日には半数に当たる12個体を、また9月5日には残りの12個体を基部から伐採し、収穫した。そして、個体ごとに地上部生重量と葉量を秤量するとともに、9個体についてはすべての枝条の枝条長を計測した。

結果

(1) 枝条伸長

実験開始日(6月29日)以降の、誘引枝条及び無誘引枝条の伸長量を、それぞれ第21表

第21表 誘引処理枝条における処理開始後の伸長量

Table 21 The elongation of treated shoots after the training treatment

区 Plot	伸長量 Elongation (cm)						
	Jul 4	Jul 14	Jul 24	Aug 3	Aug 16	Aug 22	Sep 1
55°	11	29**	54**	74*	108**	123**	147**
65°	11	31	61	86	126	144*	173*
75°	12	31	61	86	130	152	185

*, **: 75° 区との伸長量の差がそれぞれ5%, 1%水準で有意。
The elongation significantly different with 75° plot at 5% or 1% level, respectively.

第22表 無誘引処理枝条における処理開始後の伸長量

Table 22 The elongation of untreated shoots after the training treatment

区 Plot	伸長量 Elongation (cm)						
	Jul 4	Jul 14	Jul 24	Aug 3	Aug 16	Aug 22	Sep 1
55°	12	31	59	81	124	145	178
65°	11	31	59	83	127	148	181
75°	11	30	56	79	122	141	172

いずれの月日も区間に有意差なし。The difference among plots was not significant at any dates.

と第22表に示した。第21表によると、55° 区の誘引枝条の伸長は実験開始直後から75° 区に比べて劣り、両者の差は早くも7月14日に統計的に有意となった。両者の差はその後も拡大し、実験終了直前の9月1日における55° 区の伸長量は75° 区の80%にとどまった。65° 区の誘引枝条も8月下旬から75° 区より伸長が有意に劣り、9月1日の伸長量は75° 区の94%となった。一方、無誘引枝条の伸長に関しては第22表に示されているように9月1日まで区間に有意な差は全く認められず、いずれの区の無誘引枝条も75° 区の誘引枝条と同程度の伸長が認められた。

(2) 地上部生産量ならびに収葉量

8月8日及び9月5日における地上部生重量(条桑量)と収葉量(正葉量)について処理区毎に2反復の平均を求め、第23表に示した。調査期日に関係なく地上部生重量は55° 区<65° 区<75° 区の順に、また収葉量は65° 区<55° 区<75° 区の順になり、いずれの時期においても75° 区が最も大きな物質生産能力を持つことが示唆された。但し、分散分析を行ったところ、いずれの時期においても、地上部生重量、正葉量とも、処理区間に5%以上の有意な差は認められなかった。

(3) 枝条構成

8月8日及び9月5日における各処理区の枝条構成(枝条長別枝条数)を、10cm刻みに第71図に示した。なお、30~50cm刻みに分級した場合の枝条構成についても、それぞれの

第23表 各区の条桑量ならびに正葉量

Table 23 Shoot and leaf yield of each plot

区 Plot	単位 Unit; kg/10a			
	条桑量 Shoots		正葉量 Leaves	
	Aug 8	Sep 5	Aug 8	Sep 5
55°	1860	2939	1144	1461
65°	1900	2962	1129	1413
75°	1913	3032	1151	1607

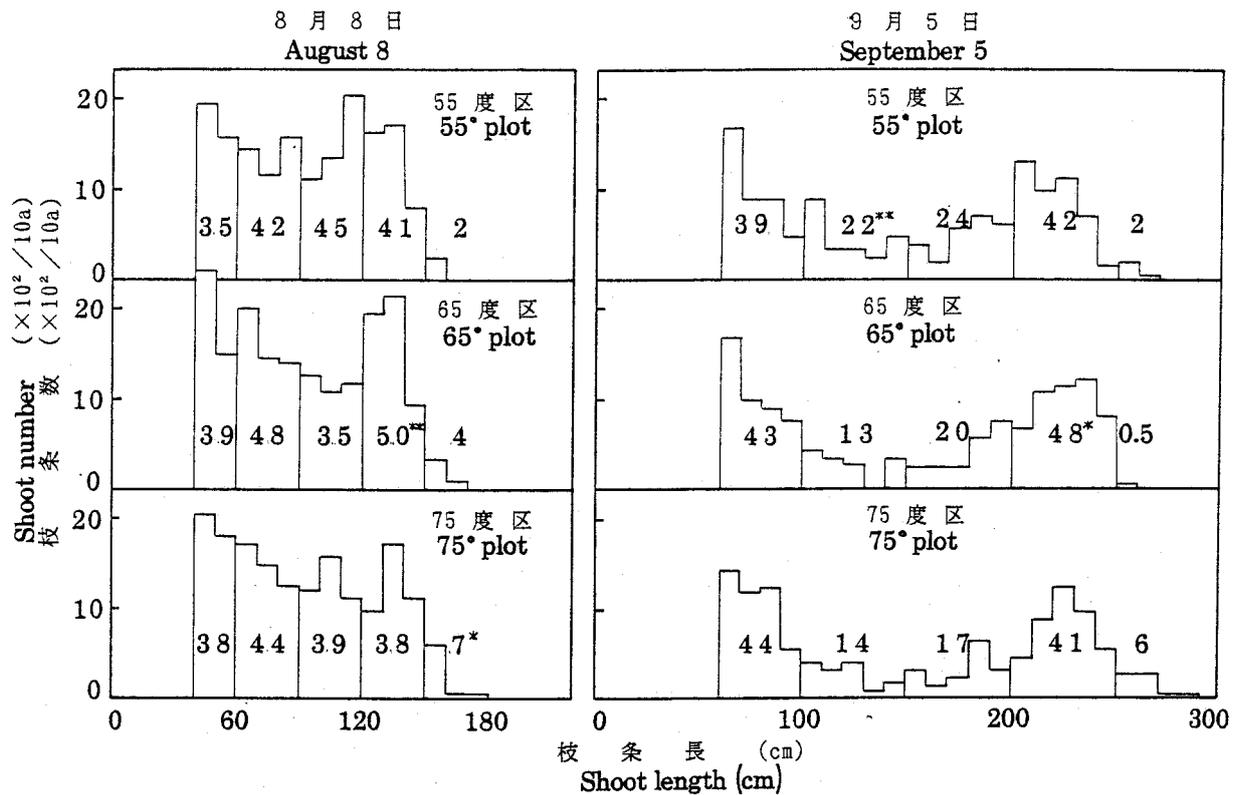
- 1) Shoots include both stems and leaves.
- 2) The difference among plots was not significant at any dates.

図中に数字で示した。8月8日には、150cmを超える枝条については75°区で、120~150cmの枝条は65°区で、そして90~120cmの枝条は55°区で最も多く認められるなど、枝条を傾けて誘引した区ほど短い枝が多くなる傾向を示した。この傾向は9月5日にも認められ、250cmを超える枝については75°区で、200~250cmの枝条は65°区で、そして100~200cmの枝条は55°区で最も多く認められた。最小有意差の検定を行ったところ、図中に*印で示したように、他の2区との差はしばしば統計的に有意であった。

考 察

本実験では全天日射量や透過光割合を測定しなかったため、吸収された日射量の大小を処理区間で比較することはできない。しかし第1章の測定例(第2図)を見ると、夏切りを行った畦間2mの桑園は、7月中旬になっても畦間中央に葉群が展開しておらず、地面へ透過する光は35%にも達する。従ってこの時期に枝条を畦間へ向けて開張させることは、桑個体群の受光量を高めることにつながると考えて間違いない。また、著者はかつて9本の伸長枝のみから成る簡単な桑樹モデルを作成し、そのうち畦間方向に伸長する6枝条の開張度を55°から75°まで変化させて個体群受光量と受光の効率を比較するモンテカルロ・シミュレーションを行った(伊藤, 1984a)。ここでも、枝条長が50~150cmの時、55°の個体群は散光条件下で75°の個体群より受光量が15~20%多く、中・下層の受光の効率も高いなど、枝条開張度の高い個体群ほど受光態勢がすぐれる結果が得られている。

しかし本実験では、地上部生重量と収葉量のいずれにおいても、有意な差はないものの、個体群受光量が最も少ないと考えられる75°区が最も勝った。すなわち、本実験の範囲では受光態勢の人為的改良が物質生産量増大に結びつかなかったことになる。このことは他作物での受光態勢改変実験の多くと結果を異にしている。例えばトウモロコシ個体群(Pendleton et al, 1968)では上位葉の直立化処理によって14%の増収が、ヒヨコマメ個体群(有原ら, 1991)でも莖葉の直立化処理によって25%の乾物生産増が得られたほか、水稻個体群(田中, 1972)では葉を湾曲させて受光態勢を悪化させることにより33%の減収が導かれている。本実験において予期した収量の変化が認められなかった原因の一つとして、葉の傾きでなく頂芽を持つ枝条の傾きを改変したことが考えられる。一般に樹木の枝は重力形態形成の結果、外力によって傾斜させられると頂芽優勢が弱まる(近藤, 1985)。



第71図 各処理区の枝条構成

図中の数字は枝条長30~50cm毎の枝条数を示す。

Fig.71 Shoot constitution in each plot

Numerals in the figure indicate numbers of shoots when classified with the interval of 30 to 50cm in shoot length.

*, **: 他の2区との間にそれぞれ5%, 1%水準で有意差があることを示す。

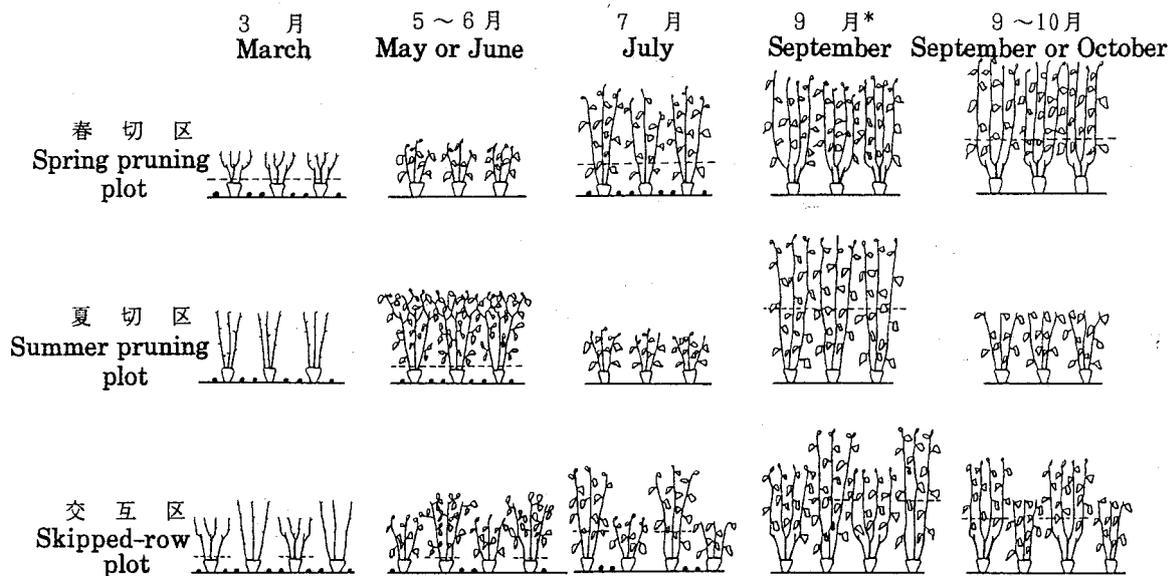
Significantly different from the other 2 plots at 5% or 1% level, respectively.

本実験でも55°区の誘引枝条は、他区の枝条より明らかに受光量が多いにも関わらず、処理直後から伸長が鈍化した。これは重力形態形成作用の影響と考えることもできる。桑園における生長初期の受光量の低さは、枝条開張度の改変でなく、第1章やIV-3で明らかにしたように、密植化によって克服するべきかもしれない。

最後に、本実験では枝条開張度の改変により、個体群の枝条構成が有意に変化することが認められた。この点は今後の育種に示唆を与えるものであると考える。

V-2 畦交互収穫と生長・収量

緒言に述べたように桑園の収穫体系は春切法と夏切法に大別され、それぞれ3月及び6月に、樹型を維持するために基部から伐採される。その際、桑園は葉面積の不足から物質生産機能が極端に低下する。その反面、第1章やIV-3で明らかにしたように、密植桑園などでは再生長過程で速やかに過繁茂状態に移行し、下層の激しい落葉やCO₂同化量の停



第72図 各区の収穫及び施肥方法の概要

Fig.72 Outlines of harvesting and fertilizing method in each plot

----- : 伐採位置。 Position of pruning.

..... : 化学肥料。 Chemical fertilizer.

* : 密植では7~8月。 Done in July or August for densely planted field.

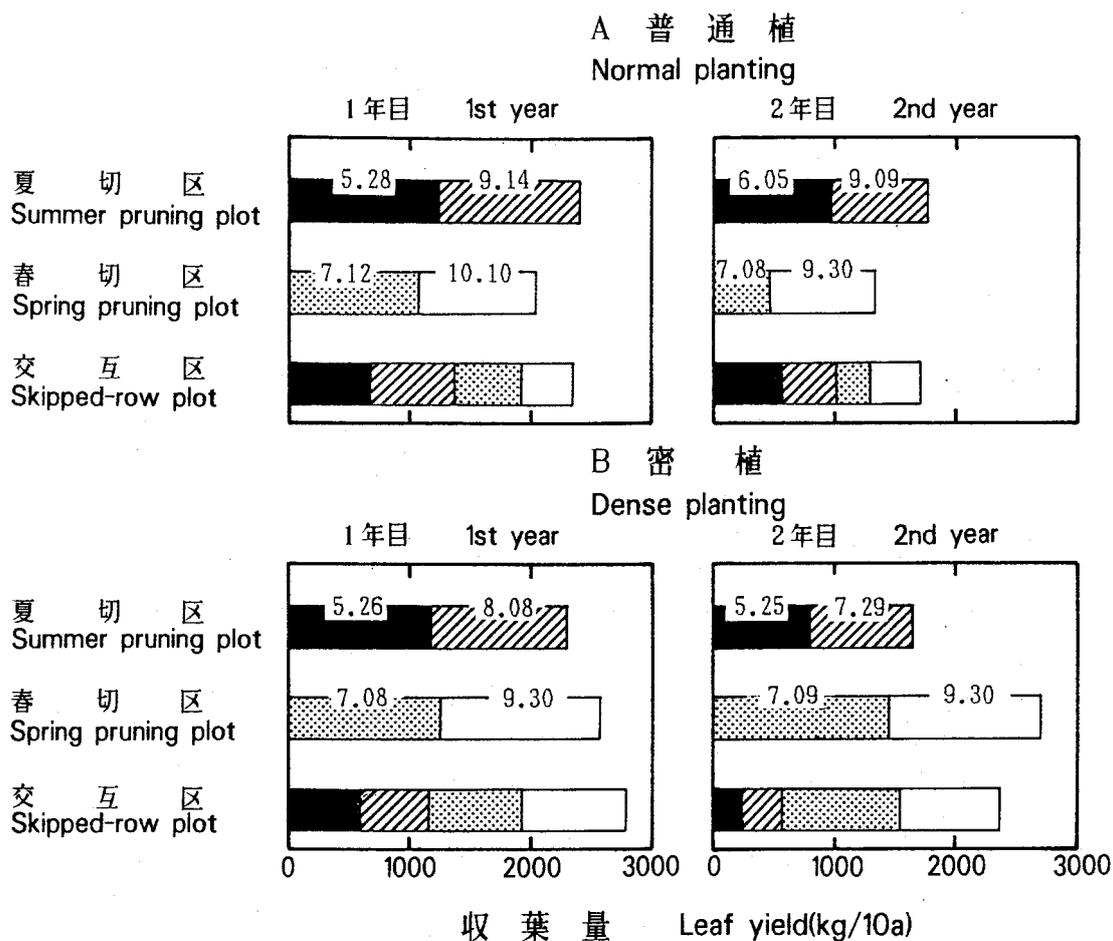
滞が起こる。

近年では多回育養蚕に対応し、様々な時期に桑葉を供給できるよう、夏切法ばかりでなく、春切法も積極的に取り入れられるようになった。そこで、一筆の桑園内に春切個体と夏切個体を適切に配置すれば、桑園全体として葉面積の不足や過繁茂状態を回避できると期待できる。

本節では、桑個体群の受光態勢を改善し、太陽エネルギーをより有効に利用する収穫体系を策定する観点から、隔畦に春切法と夏切法を取り入れた畦交互収穫桑園を設け、桑樹の生長並びに桑葉生産に関して従来の桑園と比較した。

材料及び方法

普通植桑園（畦間2 m × 株間0.6 m，以下普通植個体群という）では1985年から，密植桑園（畦間1 m × 株間0.5 m，以下密植個体群という）では1986年から，それぞれ2か年にわたって試験を行った。いずれの個体群も品種は一ノ瀬であり，試験開始前年は夏切り後無収穫で，樹齢は6年であった。普通植，密植個体群ともに第72図のように春切区，夏切区，交互区（春切畦と夏切畦を交互に配置し，畦交互収穫を行う）の3区を2反復で設け，次のような収穫を行った。すなわち普通植個体群第1年目の場合，春切区及び交互区春切畦（以下単に春切畦という）では発芽前（3月）に枝条を基部伐採し，その後伸長した条桑を7月12日に基部30cm残条で，更に10月10日に分岐部上20cmで中間伐採取穫した。夏切区及び交互区夏切畦（以下単に夏切畦という）では条桑を5月28日に基部伐採取穫し，さらに再生長した条桑を9月14日に基部80cm残条で中間伐採取穫した。2年目の収穫法は



第73図 各区の収葉量

図中の数字は収穫月日を示す。

Fig.73 Leaf yield in each plot

Numerals in the figure indicate the months and dates of harvesting.

1年目と同じであるが、収穫日は第73図に付記されているように天候等の都合で数日異なる場合もあった。

一方密植個体群1年目の場合、春切区、春切畦では発芽前伐採を行い、その後伸長した条桑を7月7日に基部30cm残条で、さらに9月30日に分岐部上30cmで中間伐採取穫した。夏切区及び夏切畦では条桑を5月26日に基部伐採取穫し、さらに再生長した条桑を8月8日に基部30cm残条で中間伐採取穫した。2年目は1年目に夏切畦が春切畦に被陰されて発育不良となった点を考慮して、春切区及び春切畦の第1回目中間伐採の高さを30cmから10cmに低めるとともに、夏切区及び夏切畦の第2回中間伐採時期を約10日早めて7月29日に変更した。その他の点については前年と同様とした。

試験桑園の施肥は慣行によった。すなわち発芽前に10アール当り堆肥1tと窒素16kg相当の固形肥料(N-10%, P₂O₅-4%, K₂O-4%)を与えた後、夏切区では基部伐採直後(6月上旬頃)、春切区では最初の中間伐採直後(7月中旬頃)に窒素24kg相当の固形肥料を追肥した。交互区へは、6月上旬と7月中旬の両時期に窒素24kg相当を隔畦で与えた。

第24表 各区における第2回伐採後の着葉数

Table 24 Number of remaining leaves in each plot after the 2nd pruning

区 Plot	第2回伐採後の枝当り残葉数 Number of remaining leaves per shoot after the 2nd pruning			
	普通植(1985年) Normal(in 1985)	普通植(1986年) Normal(in 1986)	密植(1986年) Dense(in 1986)	密植(1987年) Dense(in 1987)
春切区 Spring pruning plot	3.6	6.2	2.7	1.9
交互区春切畦 rows in skipped-row plot	4.2	7.7	7.9	4.5
夏切区 Summer pruning plot	8.9	13.5	3.8	4.9
交互区夏切畦 rows in skipped-row plot	11.3	16.0	5.8	6.6

数値はいずれも2反復の平均値。Each value indicates the mean for the 2 replications.

なお、収穫時の収葉量のほか、秋期収穫後の残葉数と春の先枯れについても調査した。

結 果

(1) 収葉量

普通植個体群の収葉量は第73図Aに示した。1年目、2年目ともに春切区に比べて夏切区が多かった。交互区は夏切畦から夏切区の半分以上の収量が得られる一方、春切畦からも春切区の半分程度の収量が得られた。したがって、夏切区、春切区の平均と交互区を比較すると交互区が1年目で7%、2年目においても10%の増収であった。

密植個体群の収葉量は第72図Bに示した。ここでは1年目、2年目とも夏切区に比べて春切区が多く、その傾向は夏切区が凍霜害を受けた2年目に顕著に現われた。交互区の収量を見ると、夏切畦では1年目は夏切区の半分程度であったが、2年目は夏切区の33%しか得られなかった。しかし春切畦からは、春切区の63%~66%相当の多収が得られた。したがって、夏切区、春切区の平均と交互区を比較すると交互区が1年目で14%、2年目で11%の増収を示し、収量差は両年とも5%水準で有意であった。なお、1年目の観察から、2年目以降における夏切畦の減収が充分予想されたので第2年目には収穫法を多少手直しし、第3年目の5月30日に基部伐採して収穫量を補完調査した。その結果、夏切区の対10a収葉量1,001kgに対して夏切畦のそれは406kg(41%)であって、両者の収葉量間には2年目ほどの大差は認められなくなった。

(2) 収穫後の着葉数

普通植及び密植個体群における第2回伐採後の各区の1枝条当り着葉数を第24表に示した。これによれば、春切畦及び夏切畦の着葉数は対応する春切区及び夏切区より明らかに多く、その傾向は密植個体群においてより顕著に認められた。特に密植個体群における春切区と春切畦の着葉数には2倍以上の著しい差があった。

第25表 夏切り個体における枝条の先枯れ

Table 25 The cold injury of shoot tips in summer-pruned plants

区 Plot	先枯れ長割合 (%)		
	Ratio of the length of cold injury at the shoot tip(%)		
	普通植(1986年) Normal(in 1986)	密植(1987年) Dense(in 1987)	密植(1988年) Dense(in 1988)
夏切区 Summer pruning plot	3.2	21.2	3.8
交互区夏切畦 Summer pruning rows in skipped-row plot	3.0	33.6	3.6

数値は2反復の平均値。Each value indicates the mean for the 2 replications.

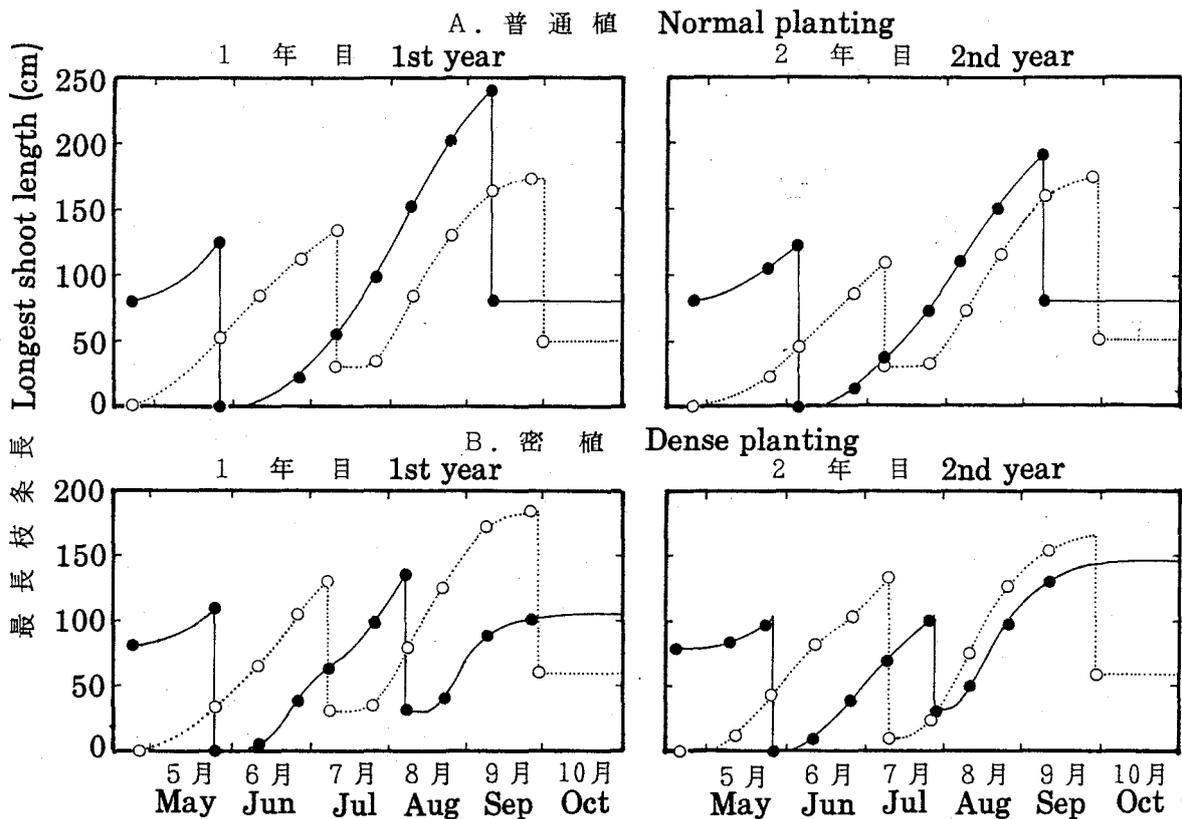
(3) 春の枝条先枯れ

夏切区及び夏切畦では、前年度に過度の伐採収穫を行うと翌春に枝条が先端から枯れ上がり、収量減を招く。そこで第2年目の春に先枯れ割合を調査した。結果は第25表に示したとおりである。これによれば普通植個体群においては、夏切区、夏切畦ともに先枯れは極めて少なく、区間に差はなかった。これに対し、密植個体群では1987年4月14日に凍霜害が発生し、その影響もあって、とりわけ夏切畦に先枯れが多発した。しかし、1988年に補完調査したところ夏切畦に先枯れはほとんどなく、夏切区との間にも差はなかった。

考 察

本実験を通じて、春切法と夏切法を隔畦に取り入れた畦交互収穫桑園の収量は、春切桑園と夏切桑園の平均収量を7~14%上回ることが、2か年にわたって実証された。この畦交互収穫桑園の増収の原因として第1に個体群がより適切な葉面積指数に長期間保たれたことが挙げられる。すなわち春切及び夏切桑園では収穫直後は同化器官が不足かつ偏在し、太陽エネルギーの大半を利用出来ない状態が起こる。とりわけ夏切桑園は5月下旬の基部伐採収穫から再発芽までの10日以上、同化器官が皆無となるが、畦交互収穫桑園は、隔畦に同化器官が無くなることはあっても、個体群全体の同化器官がゼロになる事はない。また密植の場合、春切及び夏切桑園は枝条長120cmで早くも過繁茂状態に移行して地上部純CO₂同化量が頭打ちとなり(IV-3)、下層葉が光不足になって激しく落葉する(第I章)が、畦交互収穫桑園は、隔畦に120cm以上に生長することはあっても、隣接畦の樹高が低いので下層葉にもある程度光が供給される。なお畦交互収穫桑園の下層葉の受光状態が良いことは、第2回伐採後まで落葉せずに着生している葉が多い(第24表)ことから推察される。このように収穫後の枝条に残葉が多いことは、その後の再生長に更に有利に作用することになる(佐藤ら, 1980; 坂本ら, 1986)。

増収の原因の第2点として、肥料の分施効果が考えられる。すなわち本実験では、春切及び夏切区へは年間2回の施肥が行われたが、交互区へは隔畦ではあるが年間3回に分けて施肥されたことになる。適切な分施は肥料の流亡を抑え、その利用効率を高めるものと考えられる。



第74図 交互区における最長枝条長の推移
 Fig.74 Seasonal changes in the longest shoot length in skipped-row plots

- : 春切畦。Spring pruning rows.
- : 夏切畦。Summer pruning rows.

本実験では畦交互収穫桑園の増収は栽植密度の疎密によらず認められたが、普通植個体群における増収は主として夏切畦によってもたらされたのに対し、密植個体群の増収は専ら春切畦によってもたらされた。この違いは主として夏切畦における中間伐採収穫時期の差に起因するものと考えられる。第74図は、交互区において、春切畦と夏切畦の枝条長を、脱苞時期から10月31日までの約200日間について示したものである。普通植では夏切畦の樹高が勝る期間が約130日間に及び、春切畦は長期間隣接畦の被陰を被るので増収しなかったものと理解できる。これに対して密植の1年目では現行栽培体系に従って夏切畦の中間伐採時期が普通植より1ヵ月以上早まっているため、夏切畦は樹高が勝る期間が105日に短縮された上、日射・温度条件の最も良い8月の大部分の期間、春切畦の被陰を受けることになった。夏切畦が夏切区よりも減収した原因はこのような点にあると考えられる。なお、2年目は次年度以降の夏切畦の減収を緩和するために、7月上旬における春切畦の伐採高を30cmから10cmに、これに続く夏切畦の伐採時期を8月上旬から7月下旬に変更した。この変更によって夏切畦の樹高が勝る期間が更に10日短縮されるものの、8月以降は春切畦の樹高が前年より20cm下がり、夏切畦の樹高が前年より約30cm上がるため、総体的に見れば夏切畦の光をめぐる競争力が増すと考えたためである。3年目(1988年)春の補充調査において夏切畦の先枯れが夏切区と同程度となり、減収も緩和されたことは、2年

目の収穫法変更が、所期の効果を上げたと見ることができよう。

以上、畦交互収穫法は今後の多回育に対応する収穫法になり得ると思われる。しかし、蚕飼育量に応じて伐採を見送ったり、伐採高を変更することが難しいばかりでなく、密植個体群においては、現行の伐採時期では夏切畦の被陰害が問題となった。それを回避し、密植個体群の交互収穫法を容易にするためには、2畦または3畦毎の交互収穫法の検討も必要と考えられる。

V - 3 要 約

第V章では、桑個体群の受光態勢を改善して桑園の生産性を向上させるための、2つの具体的な試み（生産性試験）について述べた。

(1) 枝条開張度の制御と生長・収量

普通植桑個体群の中に55度、65度、75度の3区を2反復で設定し、夏切り後40日目以降、個体当たり4本の生育旺盛な枝条が地面に対して各区所定の角度を保って畦間方向へ伸長するよう、支柱に誘引を続けた。実験期間中は誘引及び放任枝条の伸長を調査すると共に、8月上旬と9月上旬に半数の個体を基部から伐採し、生重量と枝条構成を調査した。

誘引枝条の伸長は、55度区においては実験開始直後から、65度区では8月下旬から、それぞれ75度区に比べて有意に劣り、実験終了直前の伸長量はそれぞれ75度区の80%、94%にとどまった。ただし無誘引枝条の伸長には区間差が認められなかった。地上部生重量についても、有意な差は無いものの、8月、9月とも個体群受光量が最も少ないと思われる75度区が勝っており、樹型的人為的改良が多収に結びつかない結果となった。

枝条誘引処理は個体群の枝条構成にまで影響を及ぼし、枝条を水平に誘引した区ほど長い枝が少なくなり、短枝多条の個体群を形成する傾向が認められた。

(2) 畦交互収穫と生長・収量

普通植、密植の両桑個体群の中に、隔畦に春切法と夏切法を取り入れた畦交互収穫桑園（交互区）を2反復で設定し、生長と収量を2か年にわたって従来の桑園（春切区及び夏切区）と比較した。

普通植の交互区では、春切畦から春切区の半分程度、夏切畦から夏切区の半分以上の収量が得られたため、全体として春切区と夏切区の平均より7~10%増収した。一方密植の交互区では、夏切畦が春切畦の被陰を受けて夏切区より生育が劣った。しかし春切畦の収量は春切区の63~66%に達したため、全体では春切区と夏切区の平均より11~14%増収した。交互区で増収した要因として、受光状態の良化と肥料の分施効果の2つが考えられた。

交互区では秋季収穫後の着葉数が対照区より明らかに多かった。また交互区夏切畦の春の枝条先枯れは、凍霜害年を除けば夏切区と同等であった。

総 合 考 察

—密植桑園の栽培技術について—

わが国桑園における畦間距離の変遷

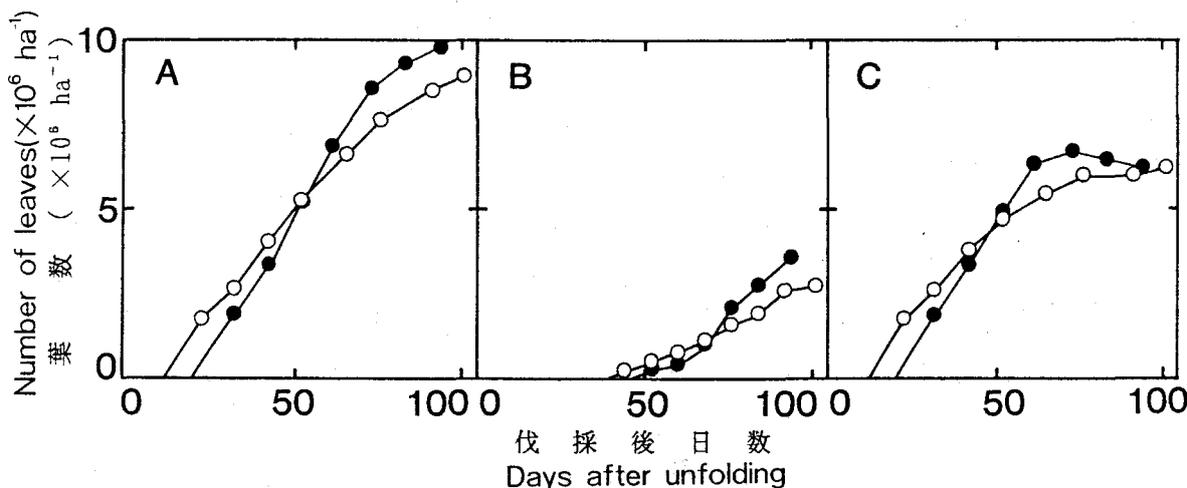
緒言において言及したように、わが国における桑の収穫方法は、省力化という時代の要請によって摘桑爪による摘葉収穫から剪定挾による中間伐採取穫へと変化をとげ、さらに現在、剪定挾による中間伐採から収穫機械による中間伐採へと移行しつつある。桑園の畦間距離についても従来は1.5 m程度が主流であったが、施肥、農薬散布や畦間耕耘を省力的に行うため、乗用型トラクターが乗り入れ可能な2.0 m程度の畦間が多く採用されるようになった。しかし機械収穫への期待が高まる今日、広畦の桑園では樹体が大きく生長するので、馬力の高い桑専用の収穫機が必要になる。実際にこのような高価な桑収穫機も市販されているが、わが国の養蚕農家数が減少しつつあり販売台数も極めて少ない現状を考えると、今後新型機が開発・販売される保証はない。

このような社会的背景から、畦間距離を1 m以下に抑え、株面を地際に形成させることによって樹体を思い切って小型化し、より安価な水稻収穫機、あるいはその改造機によって収穫を行おうとする「密植桑園」の考え方が生まれてきた。この密植桑園は、確かに桑園造成に多くの経費と労力を要する（瀬戸川ら，1977），畦間に乗用型トラクターを乗り入れることができない（田中，1981）などの欠点が指摘されている。しかし、密植桑園は収穫の機械化が容易な上、広畦の桑園より生産性が画期的に高いことが多くの圃場試験によって実証された。特に畦間距離0.8～1.0 mの密植桑園の収量を植付け2年目以降数年にわたって畦間距離1.8～2.0 mの対照桑園と比較した試験に限れば、宮崎県で28%（茶木ら，1982），熊本県で40%（田中，1981），大分県で23%（原田・江藤，1982），愛媛県で25%（平松・安部，1982），高知県で57%（内田，1981），京都府で52%（桑原ら，1984）埼玉県で26%（増田ら，1984）の増収が報告されており、減収の報告は皆無と言ってよい。また密植桑園は株面を低く仕立てるので、基部伐採直後であれば畦をまたいで乗用型トラクターを乗り入れ、施肥や薬剤散布を行うことができる。そのため密植桑園は、様々な問題点が指摘されながらも徐々に養蚕農家に取り入れられつつある。

密植桑個体群の生態学的特徴

著者は密植桑園がわが国栽桑体系の中に定着し得るとの認識から、本論文でも常に普通植個体群（畦間2 m）と密植個体群（畦間1 m）を対比しながら研究を進めてきた。その結果、群落生態学的に見れば両個体群の生長特性はかなり異なることが明らかにされた。ここでは両個体群の違いを端的に示す事例として、夏切り後における個体内各枝条の開葉数と落葉状況を経時的に調査したⅡ-2のデータ（第8図と第6表）を利用し、両個体群の土地面積当たりの開葉数、落葉数並びに着葉数を算出してみた。結果は第75図に示した通りであり、密植個体群の生長特性として次の3点を指摘することができる。

(a) 再発芽（萌芽）が遅い。



第75図 土地面積当たり開葉数 (A), 落葉数 (B) 及び着葉数 (C) の経時変化
 Fig.75 Seasonal changes in number of unfolded(A), defoliated(B) and attached(C) leaves per unit land area

○:普通植。 Normal planting. ●:密植。 Dense planting.

(b) 生長初期には開葉速度が非常に大きい。

(c) 生長後期には開葉速度が鈍化する一方で落葉数が急増し、着葉数が減少する。

このうち (a) の原因については、基部伐採直後の豪雨 (150mm) による一時的な冠水という特殊な要因のほか、密植個体の株・根が小さく貯蔵養分が少ないことや、前年に機械収穫を行った際の樹幹部切断の影響が考えられる。

一方 (b) 及び (c) については、第I章で明らかにされた密植個体群の生態的特徴、すなわち狭い畦間が生長初期には葉群の早期均一化に役立ち、光遮断率を高める反面、生長と共に光を下層に取り入れる機能を失ってゆく点を反映したものと考えることができる。密植個体群の受光態勢が生長初期に優れ、生長後期に劣化することはIV-3でも再確認され、群落CO₂ 同化量も生長初期には普通植個体群を10%程度上回るが後期には10%程度劣るものと計算されている。菊池 (1981) も密植桑園における地上部乾物生産が、生育初期には旺盛であるが後期には鈍化したことを報告している。

また第75図Cは、密植個体群を更に放置すると枝条基部の落葉が一層進み、着葉数が普通植個体群を下回ること示唆している。この点に関する詳しい研究は見当たらないが、春季から9月まで無伐採のまま放置した場合には、栽植密度の高い個体群ほど葉面積指数が小さく (仲野・山川, 1981) 収葉量も劣る (古性・餅田, 1982) ことが明らかにされている。

密植桑個体群の収穫方法

以上の論議で明らかなように、密植個体群の多収性は、狭い畦間が葉群の早期均一化と光遮断率の向上に貢献することによって、専ら生長初期に発現するものである。したがって瀬戸川ら (1977) の実験に見られるように、幅2mの畦間を残したまま寄畦や株間距離の短縮によって密植化を図っても多収穫を得ることは難しい。そして更に重要なことは、

密植個体群を生長後期まで放置すれば生長の鈍化、落葉の激増や着葉数の減少を招き、優位性が全く失われることから、早めに中間伐採を行う必要がある点である。

IV-4で述べたように、密植個体群は枝条長が150cmに達する以前に中間伐採し、葉面積指数を生長初期のレベルに引き戻すことにより、落葉が回避されるばかりでなく、計算上はCO₂同化量を伐採前よりかなり増大させることが可能である。密植桑園の中間伐採時期試験は、断片的ではあるが宮崎県（宇都，1983），熊本県（秋山ら，1987）や岩手県（寿ら，1990）で2か年に亘って行われ、いずれも早期中間伐採によって良好な成績が得られている。なお、枝条長を常に150cm以下に保つには、地域によっては夏切り後更に2回の中間伐採を行う必要が生ずるが、伐採回数が増加すると、生長の中断や根部へのダメージ（大山，1965；佐藤ら，1980；坂本ら，1988）が繰り返されることになる。にもかかわらず、年間2回の中間伐採により宮崎県ではより多収が、熊本県でも安定した収量が得られたほか、岩手県でも年間2回の中間伐採が可能とされており、注目に値する。これらの試験例では中間伐採高が30～50cmに設定されているが、第1回目の中間伐採で余り高く伐採するとすぐに過繁茂状態に戻ってしまうこと、また水稻収穫機タイプの収穫機を導入すれば、機械の構造上それ以上高く伐採できないことを考えると不適當とはいえない。しかしIV-4で計算したところによれば最適伐採高は60～80cmであり、深切りは同化量を激減させる（第60図）ので充分注意する必要がある。

なお密植個体群においても、春切畦と夏切畦を交互に設定し、畦交互収穫を行うことによって個体群がより適切な葉面積指数に長く保たれ、収葉量が1割以上増加することがV-2において実証された。しかし収穫時期毎の用桑量は蚕飼育数量によって予めある程度決まっており、しかも農家によって異なるのが実情である。したがって春切畦と夏切畦の交互設定にこだわらず、春切1畦-夏切2畦、あるいは春切2畦-夏切1畦などの応用を考えれば現場に取り入れることが出来よう。

密植桑個体群の望ましい畦方位

望ましい畦方位については、IV-5において受光態勢の視点から検討した。その結果、普通植個体群では他の夏作物と同様南北畦が有利であるが、密植個体群では有利な畦方位が生長と共に南北から東西に変わるのでどの方位に植え付けるべきか判定し難いこと、ただし早期中間伐採によって繁茂度の低い状態が長く保たれるならば南北畦が若干有利であることを明らかにした。しかし望ましい畦方位について考えるとき、受光態勢のほかに風通しについても併せて考慮しなければならない。例えば広田・武田（1988a, b）は、葉群の垂直分布及び葉身の幅・傾斜角が風通し（ガス拡散）に影響を与え、ガス拡散の悪い個体群内ではCO₂濃度が低下し葉面境界層抵抗も高まる結果、個体群光合成速度がそれぞれ1～8%及び1.5～3%劣ることをシミュレーションにより予測している。またIII-4では、風速が増加するほど樹体の振動によって下層葉が直達光の間欠照射を受けやすくなり、光合成の促進が期待できるばかりか、下層葉の受光量自体も増加する傾向があることがわかった。一方受光態勢から見た場合、密植桑個体群における南北畦の有利性は光合成量に換算して高々5%と計算されている（第20表）。桑個体群の畦方位がガス拡散の良否や樹体振動の多少を通じて個体群光合成に実際どの程度影響するのか、定量的な知見は得られ

ていないが、密植桑個体群では卓越する風向に沿って畦を設け、風通しを良くする方が良い場合も考えられる。

密植桑個体群に適する桑品種

以上の論議を踏まえ、密植個体群に栽植される桑品種の具備すべき形質として特に次の2点を挙げることができる。

第1は、中間伐採後腋芽が速やかに萌芽して伸長生長を再開すること、すなわち再発芽（萌芽）能力が高いことである。繰返し述べているように密植個体群では生態学的見地から早期中間伐採を行うことが望ましく、その結果年間伐採回数が従来より増加する可能性があるが、伐採のたびに「シンク」が無くなり伸長できない状態に長く置かれるならば多収は望めないと考えられるからである。しかし現在の桑品種の再発芽能力は決して高くない。それは主として、摘葉収穫や間引収穫の時代に再発芽能力が育種目標になりえなかったためであろう。また、伸長途上で腋芽が萌芽して側枝を形成する系統については、葉が小型化し樹姿も乱れるので摘葉作業や間引作業に支障があるとして選抜の初期段階で淘汰する方針がとられてきたが、これが現在まで受け継がれていることも見逃せない。今後は育種作業の見直しにより、再発芽能力の高い桑品種の作出を図っていく事が大切である。

第2は、個体群の下部落葉（すそ上がり）が少ないことである。密植個体群では、その生態的特徴として生長後期に激しいすそ上がりが起こる。すそ上がりは収量部分の減少を意味するばかりでなく、中間伐採後の着葉量が減少して物質生産機能が縮小することを意味しており、樹体生理上も好ましくない。もちろん生長後期のすそ上がりは、密植化に伴う当然の帰結とも言える現象であり、品種選択によって全面的に回避できるとは考えられない。しかしⅡ-1では、葉面傾斜角の層位別変化によって桑品種を分類することができ、「上層下垂型」品種のすそ上がり長は「下層下垂型」品種のわずか4分の1であったことが示されている。光の下層への透入に影響を与える葉面傾斜角や枝条傾斜角に着目して育種を進めるならば、すそ上がりの少ない品種の育成も可能であると期待される。

引用文献

- 秋山文司 (1963) 初秋期におけるうね間を異にする桑園の生産構造. 日蚕雑, 32: 1~7.
- 秋山文司・篠原公人・西口達郎・三原由美 (1987) 西南暖地における密植桑園の増収と樹勢維持対策試験 第5報 夏切桑の収穫適期. 熊本蚕試要報, (29): 71~78.
- Allen, L.H., Jr. (1974) Model of light penetration into a wide-row crop. Agron. J., 66: 41~47.
- 青木 智 (1979) 茶葉ディスクの ^{14}C 固定. 茶業技術研究, (56): 1~4.
- 有賀 孝 (1966) 桑園の生産構造の発達に関する生態学的研究. (1) 葉面積の間接測定法について. 日蚕雑, 35: 365~369.
- 有原丈二・田中教子・岡田謙介・阿江教治 (1991) ヒヨコマメ (*Cicer arietinum* L.) の受光態勢と子実収量. 日作紀, 60別1: 58~59.
- Camp, P.J., Huber, C.H., Burke, J.J. and Moreland, D.E. (1982) Biochemical changes that occur during senescence of wheat. I Basis for the reduction of photosynthesis. Plant Physiol., 70: 1641-1646.
- 茶木信夫・田代隆生・宇都明光・川口勝久 (1982) 暖地における速成密植機械化桑園に関する試験 第3報. 宮崎総農試蚕業部試験成績書, (11): 1~8.
- Desjardins, R.L., Sinclair, T.R. and Lemon, E.R. (1973) Light fluctuation in Corn. Agron. Jour, 65: 904~908.
- Furukawa, A. (1973) Photosynthesis and Respiration in Poplar plant in relation to leaf development. J. Jap. For. Soc., 55: 119~123.
- 古性和典・餅田繁蔵 (1982) 多雪地での密植桑園に関する試験. 秋田蚕指業務報告, 114~129.
- Geller, G.N. and Nobel, P.S. (1984) Cactus ribs: Influence on PAR interception and CO_2 uptake. Photosynthetica, 18: 482~494.
- Geller, G.N. and Nobel, P.S. (1986) Branching patterns of columnar cacti: Influences on PAR interception and CO_2 uptake. Amer. J. Bot, 73: 1193~1200.
- 原田順二・江藤喜好 (1982) 小型条桑収穫機導入の密植速成栽培による生産力増強試験. 大分農技蚕要録, (37): 1~9.
- 林 健一 (1975) イネ品種の受光態勢. 農業技術, 30: 490~493.
- 平松清志・安部健夫 (1982) 速成密植機械化桑園に関する試験 第2報. 愛媛蚕試要報, (4): 1~5.
- 広田 修・武田友四郎 (1978) 数種作物の太陽光利用率に関する研究 第3報 水稻及び大豆個体群における光合成有効放射転換効率と構成呼吸及び維持呼吸の関係. 日作紀, 47: 336~343.
- 広田 修・武田友四郎 (1988a) 作物の群落構造と物質生産—受光および CO_2 拡散—IV. 葉の傾き, サイズおよび葉面積密度の垂直分布が群落光合成に及ぼす影響. 九大農学芸誌, 42: 125~136.

- 広田 修・武田友四郎 (1988b) 作物の群落構造と物質生産—受光およびCO₂拡散—V. グレインソルガムの草高が群落光合成に及ぼす影響. 九大農学芸誌, 42: 137~151.
- 本間 慎 (1959) 桑園の生産構造に関する研究. 第1報 特に群落内の光条件について. 繊維学報, 3: 1~7.
- 堀江 武 (1981) 気象と作物の光合成, 蒸散そして生長に関するシステム生態学的研究. 農技研報, A28: 1~181.
- 堀江 武 (1983) 作物の物質生産と気象(3)—モデルと測定法— 農及園, 58: 1110~1114.
- 堀江 武・桜谷哲夫 (1985) イネ生産の気象的評価・予測法に関する研究 (1) 個体群の吸収日射量と乾物生産の関係. 農業気象, 40: 331~342.
- Horie, T. and Udagawa, T. (1971) Canopy photosynthesis of sunflower plants —Its measurements and modeling—. Bull. Nat. Inst. Agr. Sci, A18: 1~56.
- 飯塚隆治・荒川勇次郎 (1979) 桑品種の形質間相関. 蚕試彙, (109): 27~68.
- 今木 正 (1982) イグサの光合成に及ぼす光強度の影響. 日作紀, 51: 65~69.
- 石原 邦・斉藤邦行 (1987) 湛水状態の水田に生育する水稻の個葉光合成速度の日変化に影響する要因について. 日作紀, 56: 8~17.
- Ishii R., Yamagishi T. and Murata Y. (1977) On a method for Measuring photosynthesis and respiration of leaf slices with oxygen electrode. Jap. Jour. Crop Sci., 46: 53~57.
- 伊藤綾子 (1969) 水稻群落の葉群の構造と直達光の透入について. 日作紀, 38: 355~363.
- 伊藤綾子・宇田川武俊 (1971) 作物群落の計量植物学的研究. (1) 大豆群落の幾何学的構造と直達光の透入. 農業気象, 26: 11~19.
- 伊藤綾子・宇田川武俊・内嶋善兵衛 (1973) 作物群落の計量植物学的研究. (2) 品種・生育段階による水稻の群落構造の変化. 日作紀, 42: 334~342.
- 伊藤大雄 (1984a) 桑枝条の開張度と受光態勢に関する理論的解析. 日蚕雑, 53: 14~20.
- 伊藤大雄 (1984b) 桑枝条の開張度が生長、収量に及ぼす影響. 日蚕講要, 54: 11.
- 伊藤大雄 (1985) 桑における受光態勢関連形質の品種間差異と層位別変化. 蚕試報, 29: 731~745.
- 伊藤大雄 (1986) 普通植及び密植桑園における受光態勢関連形質の経時的変化. 蚕試報, 30: 323~340.
- 伊藤大雄 (1987) 桑園の受光態勢を評価するプログラムの開発. 日蚕雑, 56: 474~482.
- 伊藤大雄 (1992a) シミュレーションによる桑園の中間伐採の時期・強度と伐採後のCO₂同化特性. 日蚕雑, 61: 137~144.
- 伊藤大雄 (1992b) シミュレーションによる桑園の畦方位とCO₂同化特性. 日蚕雑, 61: 193~200.
- 伊藤大雄 (1993a) シミュレーションによる桑園の日射環境と個体群光合成. (1) 日射量及び受光量と光合成量の関係. 日作紀, 62別2: 99~100.
- 伊藤大雄 (1993b) シミュレーションによる桑園の日射環境と個体群光合成. (2) 光合成速度の日変化と日中低下現象. 日作紀, 62別2: 101~102.

- 伊藤大雄・及川武久 (1989) シミュレーションによる密植桑園の受光およびCO₂同化特性とその地域的差異の検討. 日蚕雑, 58: 131~139.
- 伊藤大雄・塩川晴寿 (1990) 桑園における個葉の光合成能とその加齢に伴う変化 1. 簡易法による大量測定. 日蚕関東講要, (41): 25.
- 伊藤大雄・角田浩文 (1987) 「木漏れ日」による直達光の間欠照射と光合成. 日作紀, 56 別1: 100~101.
- 伊藤大雄・山下忠明・塩川晴寿・岡喜久男 (1992) 圃場における桑葉の強光下光合成速度と光合成関連諸成分の加齢に伴う消長. 蚕糸昆虫研報, (4): 1~15.
- 伊藤大雄・小野松治・塩川晴寿・岡部融・高林菊次 (1989) 栽植密度及び収穫法の異なる桑園における受光態勢の時期的変動. 蚕糸昆虫研究, (1): 39~49.
- 岩切敏・稲山光男 (1974) 施設園芸作物の群落光合成に関する研究 (2) 畦栽培キュウリ群落内の日向葉面積率分布. 農業気象, 30: 17~26.
- 岩崎尚・桜谷哲夫・奥山富子 (1985) 関東地方における直達・散乱太陽放射の地理的・季節的变化. グリーンエネルギー計画成果シリーズ I-4 (農林水産技術会議事務局編) 57~74.
- 岩田益 (1955) 桑葉長幅率の変異について. 蚕糸研究, (14): 3~6.
- 岩田益 (1981) 桑枝条の伐採と再発枝の生長ならびにその栽培利用に関する研究. 蚕試報, 28: 297~398.
- Jurik, T.W. (1986) Seasonal patterns of leaf photosynthetic capacity in successional northern hardwood tree species. Amer. J. Bot., 73: 131~139.
- 菊池宏司 (1979) 桑の栽植密度に関する生態学的研究 第1報 枝条の伸長と根の分布. 日蚕雑, 48: 152~158.
- 菊池宏司 (1981) 桑栽植密度に関する生態学的研究 第3報 根・株・枝条および葉における乾物重の推移. 日蚕雑, 50: 465~471.
- 小林昭三・菊池宏司 (1984) 正方形植えの桑園における日射エネルギーの利用効率. 蚕試報, (120): 51~64.
- 小林昭三・佐藤光政・市橋隆壽・小野松治・大山勝夫 (1976) 桑園における日射エネルギーの利用効率に関する研究. 蚕試報, 26: 363~384.
- 高吉清・玖村敦彦 (1973) コムギの光合成と物質生産に関する研究 第1報 生育各期における個体群のCO₂交換の日変化の特徴. 日作紀, 42: 227~235.
- 高野稔 (1975) 桑の栽培型式・栽植距離及び仕立方に関する研究 第2報 栽植距離・仕立方を異にした桑園の春蚕期における光分布と層位別刈取法による生産構造について. 埼玉蚕試研報, (47): 1~7.
- 近藤民雄 (1985) 樹木における頂芽優勢. 農及園, 60: 1351~1356.
- 壽正夫・及川直人・藤沢巧 (1990) 年10回育に対応した密植桑園の機械収穫と生産性. 東北蚕糸研究報告, (15): 66~67.
- Kriedemann, P.E. Torokfalvy, E. and Smart, R.E. (1973) Natural occurrence and photosynthetic utilization of sunflecks by grapevine leaves. Photosynthetica, 7: 18~27.

- 玖村敦彦 (1965) 大豆の物質生産に関する研究 第2報 大豆個体群の光合成に及ぼす光の強さの影響. 日作紀, 33: 473~481.
- 玖村敦彦 (1969) 大豆の物質生産に関する研究 第5報 個体群の光合成系について. 日作紀, 38: 74~90.
- 玖村敦彦・浪花 勲 (1965) 大豆の物質生産に関する研究 第1報 生育に伴う植物体の光合成能ならびに呼吸能の推移. 日作紀, 33: 467~472.
- 蔵田憲次・岡田益己・佐瀬勘紀 (1988) トマト群落の畝方位と直達光受光率—魚眼レンズ撮影による解析—. 農業気象, 44: 15~22.
- 黒岩澄雄 (1968) 植物群落における光要因と光合成の理論的解析 (3) 散光下光合成と比較しての, 平行光線下葉群光合成. 農業気象, 24: 75~90.
- 黒岩澄雄・門司正三 (1963a) 植物群落における光要因と光合成の理論的解析 (1) 葉層構造と直射光, 散光および自然光との関係. 農業気象, 18: 143~151.
- 黒岩澄雄・門司正三 (1963b) 植物群落における光要因と光合成の理論的解析 (2) 吸光係数と光合成の日変化. 農業気象, 19: 15~21.
- 黒田栄喜・玖村敦彦 (1989) 圃場条件下における水稻個葉の光合成の実態とその解析 第3報 光合成速度の時刻による変動とその生理学的基礎. 日作紀, 58: 617~622.
- 黒田栄喜・玖村敦彦 (1990) 圃場条件下における水稻個葉の光合成の実態とその解析 第5報 上位葉の光合成の長期的にみた変動. 日作紀, 59: 113~119.
- 桑原秀樹・柏原幹雄・吉川正巳 (1984) 密植速成桑園確立試験. 京都蚕セ研報, (30): 31~58.
- Mann, J.E., Curry, G.L., DeMichele, D.W. and Baker, D.N. (1980) Light penetration in a row-crop with random plant spacing. Agron. J., 72: 131~142.
- 増田 裕・加藤 徹 (1983) 桑葉の葉齢に伴うみかけの光合成及び蒸散速度の変化に対する気孔の影響. 埼玉蚕試研報, (56): 6~12.
- 増田 裕・高野 稔 (1979) 栽植密度を異にする桑園の物質生産. 埼玉蚕試研報, (51): 8~12.
- 増田 裕・矢口宣明 (1978) 圃場における桑葉の光合成の測定について. 埼玉蚕試研報, (50): 1~5.
- 増田 裕・加藤 徹・江口 博・高野 稔 (1984) 砂質土における密植速成桑園に関する試験. 埼玉蚕試研報, (57): 1~5.
- McCree, K.J. and Kresovich, S. (1978) Growth and maintenance requirements of white clover as a function of daylength. Crop Sci., 18: 22~25.
- McCree, K.J. and Loomis, R.S. (1969) Photosynthesis in fluctuating light. Ecology, 50: 422~428.
- McCree, K.J. and Silsbury, J.H. (1978) Growth and maintenance requirements of subterranean clover. Crop Sci., 18: 13~18.
- 南 政邦・岩田 益・内田 信 (1984) 九州地方の夏切桑園における日射エネルギーの利用効率. 蚕試彙, (120): 77~90.
- 南 政邦・岩田 益・内田 信 (1985) 九州地方の夏切密植桑園における日射エネルギー

- の利用効率. 蚕試彙, (125): 67~75.
- 南澤吉三郎 (1984) 「栽桑学—基礎と応用—」鳴鳳社出版 (東京) 233pp.
- Monsi, M. and Saeki, T. (1953) Über den Lichtfactor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. J. Bot, 14: 22~52.
- 村上美佐男 (1972) 西南暖地における桑の生態特性と栽培法の改善に関する研究. 蚕試報, 25: 105~167.
- 村上 毅 (1975) 通気法による個葉の光合成速度測定法に関する研究 II 通気量, 炭酸ガス濃度および, かくはんが桑葉の光合成速度におよぼす影響について. 蚕試報, 26: 279~307.
- 村上 毅 (1976) 桑葉の暗呼吸速度の経時的変化について. 日蚕雑, 45: 161~165.
- 村上 毅 (1978) 桑の光合成速度に関する研究 I 生育時期および葉位と光合成速度の関係. 蚕試報, 27: 353~368.
- 村上 毅 (1981) 桑の光合成速度に関する研究 III 葉齢と光合成速度. 蚕試報, 28: 599~612.
- 村上 毅 (1983) 桑さし木における初期成長と光合成および貯蔵物質に関する研究. 蚕試報, 29: 1~164.
- 村上 毅・武田友四郎 (1973a) 桑葉の光合成速度および呼吸速度におよぼす葉温の影響について. 日蚕雑, 42: 157~163.
- 村上 毅・武田友四郎 (1973b) 桑葉の光合成速度におよぼす光の強さの影響について. 日蚕雑, 42: 417~424.
- 村上 毅・武田友四郎 (1973c) 通気法による個葉の光合成速度測定法に関する研究 第1報 桑葉の光合成速度と通気量, 炭酸ガス濃度落差および攪拌との関係について. 日作紀, 42: 170~177.
- 村田吉男 (1962) 作物のひるね現象について. 農業気象, 18: 81~82.
- 村田吉男・猪山純一郎 (1960) 畑作物の光合成に関する研究 第1報 8種の夏作畑作物における圃場の個体群の日変化と日射および気温との関係. 日作紀, 29: 151~154.
- 仲野英秋・山川隆平 (1981) 密植桑園の設定および収穫方法に関する試験. 山形蚕試要報, (17): 74~80.
- 農林水産技術会議事務局 (1985) 「太陽放射エネルギーの季節的・地理的变化」(グリーンエネルギー計画成果シリーズ I-4) 218pp.
- 農林水産省農蚕園芸局 (1980) 「密植速成桑園指導の手引き」日本蚕糸新聞社 (東京) 166pp.
- Oikawa, T. (1977a) light regime in relation to plant population geometry. II. light penetration in a square-planted population. Bot. Mag. Tokyo, 90: 11~22.
- Oikawa, T. (1977b) light regime in relation to plant population geometry. III. ecological implications of a square-planted population from the viewpoint of utilization efficiency of solar energy. Bot. Mag. Tokyo, 90: 301~311.
- Oikawa, T. and Saeki, T. (1977) Light regime in relation to plant population geometry. I. A monte carlo simulation of light microclimates within a random

- distribution forage. Bot.Mag.Tokyo, 90: 1~10.
- Oka, M. and Hinata, K. (1989) Comparison of plant type between new and old rice cultivars using computer image analysis. Jap.Jour.Crop Sci., 58: 232~239.
- 岡部 融・伊藤大雄・小野松治・塩川晴寿(1988) 密植桑園における畦交互収穫が再生長及び収葉量に及ぼす影響. 蚕糸研究, (141): 9~20.
- 小野祐幸・大東 宏 (1978) 温州ミカンの光合成作用および生産構造に関する研究 第2報 圃場における環境要因が成木の光合成速度に及ぼす影響について. 四国農試報, 32: 1~11.
- Oota, T., Wakabayashi, K. and Imai, K. (1992) Maintenance respiration in early growth stage of corn (*Zea mays* L.). Jpn.J.Crop Sci., 61: 131~135.
- 大塚雍雄 (1978) 折れ線モデルのあてはめ. 農林研究計算センター報告, A14: 1~31.
- 大島栄司 (1958) 甜菜の光合成に関する研究 第1報 圃場条件下に於ける甜菜同化能力の変化. 日作紀, 27: 141~142.
- 大山勝夫 (1965) 木本作物の生長と貯蔵物質. 日蚕雑, 34: 47~51.
- 大山勝夫 (1970) クワ枝葉の切除が根の機能におよぼす影響に関する研究. 蚕試報, 24: 1~132.
- Paembonan, S.A., Hagihara, A. and Hozumi, K. (1992) Long-term respiration in relation to growth and maintenance process of the aboveground parts of a hinoki forest tree. Tree Physiol., (10): 101~110.
- Pearcy, R.W., Osteryoung, K. and Calkin, H.W. (1985) Photosynthetic Responses to dynamic light environment by Hawaiian trees. Plant Physiol., 79: 869~902.
- Pendleton, J.W., Smith, G.E., Winter, S.R. and Johnston, T.J. (1968) Field Investigations of the relationships of leaf angle in corn (*Zea mays* L.) to grain yield and apparent photosynthesis. Agron.J., 60: 422~424.
- Pollard, D.F.W. (1970) The effect of rapidly changing light on the rate of photosynthesis in largetooth aspen (*Populus grandidentata*). Can.Jour.Bot., 48: 823~829.
- Reich, P.B. (1984) Relationships between leaf age, irradiance, leaf conductance, CO₂ Exchange, and water use efficiency in hybrid poplar. Photosynthetica, 18: 445~453.
- Sagar, J.C. and Giger, W.Jr. (1980) Re-evaluation of published data on the relative photosynthetic efficiency of intermittent and continuous light. Agric. Meteorol, 22: 289~302.
- Saeki, T. (1960) Interrelationships between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. Bot.Mag.Tokyo, 73: 55~63.
- 佐伯敏郎・岩城英夫・門司正三 (1965) 植物群落における光の垂直分布と物質生産との関係. 日本生態学会12回大会講演, 札幌.
- 齊藤邦行・下田博之・石原 邦 (1992) 水稻多収性品種の乾物生産特性の解析 第5報 個体群光合成速度のシミュレーションによる比較. 日作紀, 61: 62~73.

- 酒井慎介 (1987) 茶樹の光合成ならびに物質生産に関する研究. 茶試報, 22: 19~273.
- 坂本昌夫・吉井幸子・渡辺美江・石田久基 (1986) 密植桑園における晩秋期伐採の貯蔵養分への影響. 日蚕講要, (37): 14.
- 坂本昌夫・吉井幸子・内野 憲・渡辺美江・石田久基 (1988) 密植桑園における夏切時期と桑株中の炭水化物濃度の推移. 日蚕講要, (58): 12.
- Sato, M. (1974) Studies on photosynthesis and translocation of photosynthate in mulberry tree. III. Translocation of ^{14}C -photosynthetic product from leaves of different ages. Jap. J. Crop Sci., 43: 99~104.
- 佐藤光政 (1981) 桑の物質生産に関する研究, とくに収穫後における残葉の生理機能の変化と再生長への寄与について. 蚕試報, 28: 399~498.
- Sato, M. and Ohyama, K. (1975) Studies on photosynthesis and translocation of photosynthate in mulberry tree. VI. On the translocation of ^{14}C -photosynthetic product in partly defoliated plants. Jap. Jour. Crop Sci., 44: 263~268.
- 佐藤光政・松波達也・大山勝夫 (1980) 桑枝条切除時の残葉がその後の生長と貯蔵炭水化物の消長におよぼす影響. 日蚕雑, 49: 111~116.
- 佐藤光政・宇佐美洋三・関口治郎 (1981) 桑葉の枝条に対する着生角度について. 蚕糸研究, (119): 33~41.
- 瀬戸川喜多夫・有賀 孝・青木幸夫・児玉満明・酒寄健治 (1977) 桑園の密植栽培による養蚕技術確立に関する試験 I 各種桑苗等による密植桑園の造成管理試験. 茨城蚕試報, 31: 1~19.
- Shibayama, M., Sato, K., Okamoto, K. and Akiyama, T. (1989) Portable equipment for measuring three dimensional information of crop canopy using a magnetic field sensor. Jap. Jour. Crop Sci., 58: 750~752.
- 四方栄市・直井利雄・村上泰臣・中川 泉 (1984a) 山陰地方の桑園における日射エネルギーの利用効率 第1報 夏切り桑園の日射エネルギーの利用効率. 蚕試彙, (120): 51~64.
- 四方栄市・直井利雄・村上泰臣・中川 泉 (1984b) 山陰地方の桑園における日射エネルギーの利用効率 第2報 栽植密度を変えた桑園における日射エネルギーの利用効率. 蚕試彙, (120): 65~76.
- 島崎研一郎・伊藤久仁子・菅原 淳 (1979) ホウレンソウ葉の酸素交換反応とクロロフィルけい光の誘導期現象に及ぼす二酸化硫黄 (SO_2) 暴露の影響. 国立公害研報告, 10: 101~110.
- 塩川晴寿・小野松治・岡部 融・伊藤大雄・高林菊次 (1990) 樹齢及び収穫法を異にする桑樹の各器官の生長. 蚕糸昆虫研究, (3): 35~46.
- 菅沢春吉 (1968) 桑の収量予測法に関する研究. 蚕試報, 22: 329~349.
- 鈴木真雄・金谷 正 (1981) 晩秋蚕期における桑枝条長の予測. 山形蚕試要報, (17): 70~73.
- 高橋恭一・伊藤大雄 (1990) 桑園における個葉の光合成能とその加齢に伴う変化 2. 携帯型同化箱による測定. 日蚕関東講要, (41): 26.

- 高梨純一・斉藤幸一・秋田重誠 (1989) 光合成及び暗呼吸速度の変動と環境要因. グリーンエナジー計画成果シリーズⅡ-23「光合成活性を規制する生理的及び遺伝的要因の解析」農林水産技術会議事務局, 155~181.
- 武田友四郎・丸田 宏 (1956) 作物の瓦斯代謝作用に関する研究 VI 照度並びに栽植密度が移植後の水稻の光合成に及ぼす影響. 日作紀, 24: 331~338.
- 田中純生 (1969) モンテカルロ法によるタバコ群落内の葉面受光量 第I報 1株の直射光受光量の計算. 生物環境調節, 7: 12~16.
- 田中孝幸 (1972) 水稻の光-同化曲線に関する作物学的研究. 農技研報, A19: 1~100.
- 田中良典 (1981) 暖地における速成密植機械化桑園に関する試験. 熊本蚕試要報, (23): 75~79.
- Tazaki, T. (1959) Leaf age and unfolding season in the photosynthetic activity of cultivated mulberry plants. Bot. Mag. Tokyo, 72: 68~76.
- 田崎忠良・牛島忠広 (1960) 栽培グワのクロロフィル含量と炭酸同化能力特に光条件不足下の両者の関係について. 日蚕雑, 29: 327~333.
- Thornley, J.H.M. (1970) Respiration, growth and maintenance in plants. Nature, 227: 304~305.
- 津野幸人・米田千秋 (1985) 水中における葉身からのガス放出を利用した簡易光合成能測定法のダイズ葉およびナシ葉への適用. 日作紀, 54別2: 102~103.
- 津野幸人・片岡和則・梶原浩昭 (1984) 葉身からのガス放出を利用した簡易光合成能測定法-水稻葉への適用-. 日作紀, 53別1: 68~69.
- 津野幸人・山口武視・伊藤絵里子 (1986) 水中における葉身のガス排出量による光合成測定法の各種作物葉への適用. 日作紀, 55別2: 87~88.
- Tsunoda, S. (1959) A developmental analysis of yielding ability in varieties of field crops. II. The assimilation-system of plants as affected by the form, direction and arrangement of single leaves. Jap. J. Breeding, 9: 237~244.
- 内田浩治 (1981) 暖地における速成密植機械化桑園に関する試験. 高知蚕試研究要報, (11): 39~42.
- 内嶋善兵衛・宇田川武俊・堀江 武・小林勝次 (1968) 作物群落内におけるエネルギーとガスの交換に関する研究 (4) トウモロコシ群落内への直達光の透入と葉面光強度. 農業気象, 24: 141~151.
- 宇田川武俊 (1980) 作物個体群の葉群構造とそのモデル化. 農技研報, D31: 127~202.
- 宇田川武俊・内嶋善兵衛 (1969) 作物群落内におけるエネルギーとガスの交換に関する研究 (5) 大麦群落の幾何学的構造と直達光の透入. 日作紀, 38: 364~376.
- 宇田川武俊・伊藤綾子・内嶋善兵衛 (1974) 作物群落の計量植物学的研究 第4報 水稻群落の光合成の構成について. 日作紀, 43: 196~206.
- 宇田川武俊・内嶋善兵衛・堀江 武・小林勝次 (1968) 作物群落内におけるエネルギーとガスの交換に関する研究 (3) トウモロコシ群落の構造について. 日作紀, 37: 589~596.
- 宇都明光 (1983) 密植桑園の収穫法について. 九州蚕糸, (14): 8.

- Verhagen, A.M.W., Wilson, J.H. and Britten, E.J. (1963) Plant production in relation to foliage illumination. *Ann. Bot.*, 27: 627~640.
- Wittenbach, V.A. (1979) Ribulose biphosphate carboxylase and proteolytic activity in wheat leaves from anthesis through senescence. *Plant Physiol.*, 64: 884~887.
- 矢吹万寿 (1963) 植物の”ひるね”現象—同化の日中低下—の一考察. *農業気象*, 19: 11~14.
- 矢吹万寿・青木正敏・鯉谷 憲 (1974) 風速と光合成に関する研究 (5) 風速と水稻群落光合成の関係. *農業気象*, 30: 101~105.
- 矢口宣明・増田 裕・勅使河原司郎 (1970) 圃場における桑の光合成に関する研究 (IV) 光合成の葉位別日変化と一日当り光合成量について. *日蚕関東講要*, (21): 16.
- 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. *山形大学紀要 (農学)*, (10): 869~901.
- Yamashita, T. Kohda, H. Nanri, J. and Tomita, G. (1978) The simultaneous measurement of O_2 -evolving and CO_2 -fixing activities in fresh leaves. *J. Fac. Agr. Kyushu Univ.*, 22: 107~118.
- Yamashita, T. (1984) Effect of top pruning on stem carbohydrates reserves and foliar $^{14}CO_2$ assimilation in mulberry trees during autumn. *Plant & Cell Physiol.*, 25: 677~681.
- 矢澤盈男 (1986) 酸素電極法による桑葉片での光合成酸素発生速度の測定法. *日蚕関東講要*, (37): 16.

Summary

Ecological studies on light interception and photosynthesis of mulberry populations

by Daiyu Ito

Under the demand of labor-saving, the harvesting method of mulberry trees has been changed from leaf picking and shoot thinning to a shoot pruning in which all shoots are pruned intermediately at the same height, and now this height of pruning tends to be lower to introduce harvesting machines. Moreover, mulberry trees are now subjected to multiple harvests during the growing season in order to rear silkworms as many times as possible. Under these disordered conditions, the land yield of mulberry fields in Japan is slightly decreasing. The author therefore intended to re-evaluate the regimes of intermediate pruning in mulberry populations involving timing and height, along with planting densities, especially from the viewpoint of light interception and population photosynthesis.

Many studies on the photosynthesis of crop populations have been completed using Monsi and Saeki's theory. But at the first growing stage of a wide row crop population such as mulberry, the premise of Monsi and Saeki's theory that leaves should be distributed at random to the horizontal direction can hardly be satisfied.

In this paper, productive structures and light intercepting conditions of mulberry populations are first systematically investigated in the field (Section I). Next, as a step to producing a simulation method to replace Monsi and Saeki's theory, a geometrical model of a mulberry tree is developed by using light-interception-related characters measured in the field (Section II).

Analysis of photosynthetic ability and maintenance respiratory rates of single mulberry leaves are also given in Section III. Section IV outlines the Monte-Carlo simulation program developed using the results of the previous sections, along with the analysis of light intercepting characteristics and photosynthesis of mulberry populations utilizing this program. Attempts to increase productivity by improving light interception are covered in Section V.

Section I Evaluation of productive structures and light intercepting conditions of various mulberry populations

Productive structures and light intercepting conditions were investigated at

selected growth stages after spring, summer or intermediate pruning in a normally planted population(NPP) and densely planted population(DPP). NPP had trees planted 0.6m apart with an inter-row distances of 2.0m, whereas DPP trees were 0.5m apart with 1.0m between rows.

In DPP, light intercepting condition was better in the earlier growth stage compared with NPP because of the high light intercepting rate, but became worse in the later growth stage because light interception efficiency at the lowest layer often fell to 0%. At the later growth stage, leaf area index in DPP stopped to increase and the number of attached leaves decreased at the lowest layer. This was thought to be caused by the narrow inter-row space, which helps the foliage to cover the land quickly but soon loses the ability to lead light into the lower layer.

In both planting densities, light interception efficiency after intermediate pruning was lower compared with that after spring or summer pruning, regardless of the growth stage. This might be because the remaining shoots are soon severely shaded by newly regenerated shoots at the top layer. In the intermediately pruned population, leaf area index stopped increasing earlier for a lower value, and thereafter shoot elongation became very low.

Section II Tree shape measurement and its modeling in mulberry populations

II-1 Varietal differences in tree-shape-related characters

Thirty varieties of spring pruned mulberry trees were used to investigate tree-shape-related characters. In late July, the length, width, internode length and inclination angle of leaves attached to elongate shoots of between 140~230cm length were measured. Shoot length and shoot number of these trees were also investigated in winter.

Mean leaf area of all attached leaves showed a normal distribution between 310cm² and 90cm², with the varietal mean being 183cm². Regardless of the variety, the size of adult leaves gradually increased from the shoot base (1st layer) towards the top (10th layer), until it reached a constant value in the 7th layer. Mean width/length ratio of all attached leaves also showed a normal distribution between 98 and 61, with the varietal mean being 80. The width/length ratio of adult leaves gradually decreased from the shoot base towards the top, and reached a constant value in the 5th layer. On the contrary, mean internode length fell into 2 groups of varieties centered around 5.3cm and 4.3cm.

Mean inclination angles of all attached leaves was between 25°~35° in most varieties, with the overall distribution between 52.7° and 6.4°. By means of the vertically changing pattern of leaf inclination, the investigated varieties

could be broken down into 4 groups : lower leaf inclining type, upper leaf inclining type, sigmoid type and constant type.

Mean shoot length and internode length were highly independent characters, whereas the remaining 4 characters—shoot number, leaf area, leaf width/length ratio and leaf inclination angle were shown to be dependent on each other. The principal component analysis showed that the investigated varieties could be grouped into those which had many shoots with small, long, horizontal leaves and those which had a few shoots with big, wide, hanging leaves.

II-2 Changes in tree-shape-related characters with growth

In both NPP and DPP of 'Ichinose', regenerated buds were partly removed after summer pruning to adjust the shoot number to 30 per plant. Then, azimuth angle, inclination angle, number of unfolded leaves and order of fallen leaves for every shoot, as well as length, width, internode length and inclination angle of every attached leaf on selected shoots were measured every 10 days until early September. For the analysis, shoots were grouped into types I to IV based on the number of unfolded leaves at the final investigation, with type I having most leaves.

Number of unfolded leaves increased with a logistic curve after the 10th day from regeneration in every shoot type. Defoliation began 40 to 44 days after pruning in NPP, and 9 to 12 leaves per shoot had fallen by the final measurement. Defoliation began later in DPP, but was markedly higher at the end.

Shoots developed almost equally in every direction in the first 50 days after pruning, but thereafter most moved toward the inter-row direction. Shoots gradually became vertical in types I and II, and drooped in type IV, while type III varied depending on planting densities.

Leaf area, leaf width/length ratio and internode length increased with a logistic curve for 15 days, a quadratic curve for 10 days and linearly for 8 days from unfolding respectively, then stayed constant. After enlargement or elongation stopped, the leaf area and internode length varied depending on the order of leaves, and these changes with leaf order could be approximated fairly well by polygonal lines. But the width/length ratio of matured leaves was almost constant at 85 regardless of the leaf order.

Leaf inclination angles of leaves were not stable for the long term in most cases. But within any growth stage, the frequency distribution of leaf inclination angles throughout the leaf order could be approximated fairly well by a normal distribution function.

II-3 Development of a geometrical model of a mulberry tree

A geometrical mulberry tree model for NPP and DPP was developed. It consists of three elements ————stump, stem and leaf —— with stems and leaves arranged in the proper positions based on the longest shoot length.

Stems (30 for NPP or 15 for DPP) are regarded as circular truncated cones with an upper radius of 0.25cm and are divided into 4 types. They develop from the upper edge of the stump, which is regarded as a circular cylinder. To obtain equations for each stem, the equations for the congruent figure erected vertically at the center of the stump is first determined, and then subjected to rotation and parallel translation treatments according to the stump radius, stem azimuth and inclination angles, so that the figure is removed to the proper position. Next, leaves are modeled by elliptic planes and attach to the shoot with the straight line petiole, if they are not yet defoliated according to the measured data. Leaves are first determined as a horizontally intersected figure of a vertical elliptic cylinder, where the long and short radii of the cylinder are equal to the leaf length and width. Then, the equations of these cylinder and plane are subjected to parallel and rotation translation treatments so that the intersected figure is removed to the proper position. Length, azimuth angle, inclination angle, etc. of each shoot and leaf are given based on the measured data.

The productive structure of the model mulberry tree agreed fairly well with those obtained in the field at any growth stage.

Section III Photosynthetic and respiratory characteristics of single leaves in mulberry populations

III-1 Investigations of measuring procedures

Some preliminary experiments were made to clarify the optimum conditions for measuring the light saturated photosynthetic rate(P_{max}) and maintenance respiratory rate of mulberry single leaves. Guidelines were established as follows :

(1) To evaluate P_{max} by measuring the amount of evolved O_2 gas from a leaf segment in solution using measuring pipette, one should add CO_2 gas to saturation level in the solution, keep the solution temperature around $35^\circ C$ and make a pre-irradiation of light for at least 10 minutes. Sampled position of the leaf segments and time for preservation should also be constant. The P_{max} values measured by the pipette method correlated fairly well to that measured by assimilation chamber, but were consistently about 50% higher. This is probably because the pipette method, being measured in CO_2 saturated water and thus free from water and CO_2 stress, can draw out the latent photosynthetic ability.

(2) To evaluate Pmax using an assimilation chamber, radiation should be over $1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

(3) Respiratory rate becomes constant after 48 hours dark treatment, at which point the rate can be used to calculate the maintenance respiratory rate.

III-2 Changes in photosynthetic ability of single leaves during development through senescence

Regenerated elongate and dwarf shoots were sampled every 10 days from both NPP and DPP after the late May pruning, and the Pmax of some attached leaves were measured using measuring pipette. A similar measurement was also carried out under outdoor conditions by using a portable assimilation chamber in NPP.

In the measurements using measuring pipette, Pmax rapidly and linearly increased from the 5th day towards the 20th or 30th day after unfolding, and then remained approximately constant until the 70th day. From the 25th to the 70th day, the Pmax values of the leaves of dwarf shoots or leaves in DPP were significantly lower than those of leaves of elongate shoots or leaves in NPP. The leaves which unfolded in June and July also showed significantly lower Pmax values compared with those which unfolded in August.

However, in the measurement using assimilation chamber, the changing pattern of Pmax was slightly different : Pmax reached a maximum earlier, on the 15th day, and then gradually decreased until the 60th day. But the decreasing rate of Pmax was only 1~1.5% per day, which was smaller than that in annual herbageous crops. The patterns of changing could roughly be divided into two groups based on the value at the maximum; that of $25\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2}\text{hr}^{-1}$ for leaves unfolded during vigorous elongation and that of $15\sim 20\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2}\text{hr}^{-1}$ for leaves unfolded near the end of elongation.

III-3 Changes in maintenance respiratory rate of single leaves during development through senescence

A dark treatment was applied every 7 days to some attached leaves of a different regenerated elongate shoot in NPP and DPP after the late May pruning.

Then, two days after the dark treatment, respiratory rates of treated leaves (Res_0) were measured using a portable dark chamber under outdoor conditions.

For leaves unfolded in June and July, Res_0 hardly changed throughout the life span and ranged between 0.4 and $0.7\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2}\text{hr}^{-1}$ for 'Aobanezumi', or between 0.5 and 0.8mgCO_2 for 'Ichinose'. Thus their maintenance respiratory rate was expected to be between 0.5 and 1.1mgCO_2 at 25°C . For leaves unfolded in August and September, higher Res_0 values of over 1.0mgCO_2 were often recorded soon after unfolding, although after the 30th day from unfolding Res_0 stayed at the

same level as those of leaves unfolded in June and July. Supposing that the higher Res_0 values of young leaves were caused by growth respiration using the photosynthetate translocated from other leaves, their maintenance respiratory rate is almost the same level as those unfolded in June and July.

The Q_{10} value of the maintenance respiratory rate was estimated as 1.7 for 'Aobanezumi', 2.1 for 'Ichinose'.

III-4 Effect of fluctuating irradiation by sunflecks on the photosynthesis of single leaves

Using a leaf of a potted mulberry tree, the amount of photosynthesis under alternated light and dark periods of 0.5~8.0 seconds(P_{FL}) was measured, and compared with that expected when these light and dark periods were given in a single time period(P_{ST}). The mean P_{FL}/P_{ST} reached 1.35 when the irradiations beyond light saturation point and below light compensation point were combined. A larger P_{FL}/P_{ST} value was obtained for the combination of the shorter light period and longer dark period. But in cases where the irradiation in light periods was weaker, or the irradiation in dark periods was stronger, P_{FL}/P_{ST} came near to 1. Therefore in a mulberry population, the enhancement of photosynthesis by sunflecks was thought to be possible only on fine middays when the direct radiation is so intense, and at the lower layer where diffused radiation is so weak.

Next, radiation environments on mulberry leaves were observed on fine middays at the lower layer of NPP, using very small light sensors stuck on the leaf surface. As the observed radiation environment on the leaf was so complex, percentage of the observation time at which photosynthetic enhancement by intermittent irradiation was expected to occur was calculated under some assumptions. Results showed this rate(R) was less than 5% in 17 observations out of 23 observations. Therefore it was concluded that the effect of fluctuating irradiation is almost negligible in considering the photosynthesis of the mulberry population as a whole. But R did correlate well with wind speed and once exceeded 30% on a day with over $7m s^{-1}$ mean wind speed.

Section IV Simulation study on light interception and photosynthesis of mulberry populations

IV-1 Simulation model and program

The developed program, MORUS-LICS, is used to predict the light intercepting characteristics and photosynthesis of a model mulberry population through the method of numerical experiment: i.e., after defining the equation for each stem (circular truncated cone) and leaf (elliptic plane) of the model popula-

tion according to the initial conditions, the program generates many beams (straight lines) and solves simultaneous equations between beams and stems or leaves. The model population consists of the copies of a same tree defined by the geometrical model in Section II, with photosynthetic and respiratory characteristics defined by the corresponding data in Section III. The tree shape is based on the longest shoot length which can range from 50cm to 240cm. Planting density, row orientation, ground inclination, etc. are selected as the initial conditions. It is also possible to 'prune' the grown-up tree at any height.

Simulated percentage of penetrated light within the population and light distribution on the ground agreed fairly well with the field data from section I. The crop growth rates estimated by the simulated amount of CO₂ uptake were also in good agreement with measured rates.

IV-2 Light interception and photosynthesis in relation to radiation environment

Using MORUS-LICS, simulations were made under five radiation environments; cloudy, partly cloudy, mean-radiation, fine and clear. The average temperature condition on July 15 in Kanto district of central Japan (latitude; +36°) and a north-south orientation of rows were selected.

Daytime net CO₂ assimilation of NPP, regardless of the growth stage, was predicted to be at maximum on mean-radiation days (15MJ m⁻²day⁻¹), and did not increase any more or decreased at most 12% on fine or clear days. This trend also held for DPP, east-west oriented population and for higher light saturation point of single leaves. On fine and clear days, the photosynthetic rate of the population became saturated at 400~600w m⁻² and was always inferior to that on cloudy days when compared at the same light intensity. This might be the reason why the population photosynthesis is not superior on fine and clear days.

At the early and middle growth stage, photosynthetic rate of the population was predicted to show a temporal decrease around 1200 on clear days, accompanied by the decrease of intercepted light at the lowest layer and very uneven light distribution within the middle layer.

Simulated daytime CO₂ assimilation was not proportional to the intercepted radiation. However, there existed a linear relationship between the two when both of them were accumulated for more than 10 days based on the actual climate conditions. Thus it was thought to be possible to predict the growth of mulberry from the amount of intercepted radiation.

IV-3 Light interception and photosynthesis in relation to the planting density

Using MORUS-LICS, light intercepting characteristics and photosynthesis of DPP

were compared with those of NPP, where north-south orientation of rows was selected.

When the average solar and temperature conditions on July 15 in Kanto district were inputted, simulations predicted that DPP is able to catch more light and thus assimilate more CO₂ than NPP at the earlier growth stage. But in the later stage, DPP is over-luxuriant and NPP is able to assimilate more CO₂ because incident light is allowed to penetrate into the lower layer through the wide inter-row space. When simulated under the average conditions of September 15, CO₂ assimilation was greater in NPP even at the earlier growth stage. Even when in the over-luxuriant condition, simulated CO₂ assimilation in DPP increased with growth until the leaf area index reached 8.5~9.5 because its canopy structure was gradually improved to allow more light penetration.

Time course changes in simulated net CO₂ assimilation in spring and summer-pruned mulberry populations showed some difference depending on the radiation and temperature environment of the district. But net CO₂ assimilation in DPP was superior to NPP always at the earlier growth stage only, regardless of the district and pruning regime.

IV-4 Light interception and photosynthesis of the populations with intermediate pruning at various stages and heights

Using MORUS-LICS, the effects of pruning on light intercepting characteristics and photosynthesis were examined in both NPP and DPP, where north-south orientation of rows was selected. Model plants of 120~210cm shoot length were constructed and then were subjected to intermediate pruning at various heights.

The photosynthetic and respiratory characteristics of each leaf and stem were assumed to remain unchanged by pruning.

When average solar and temperature conditions for July 15 and September 15 in Kanto district were inputted, it was predicted for DPP that the optimum cutting height (Hopt) should exist at about half the original shoot length. The amount of predicted CO₂ assimilation increased by 1.3~2.3 times when plants were pruned at Hopt because over-luxuriant growth conditions were alleviated, but it decreased markedly when the plants were pruned at 5~20cm above the stump.

However in NPP, Hopt was not as clearly defined and could be determined only when the shoot length exceeded 150cm. Furthermore, it was predicted that CO₂ assimilation would only increase by 1.1~1.4 times maximum because the amount of interceptable light would inevitably decrease due to pruning.

The optimum leaf area index was estimated at 3.5~5.8 in both populations. Hopt did not vary appreciably among the districts.

IV-5 Light interception and photosynthesis in relation to row orientation

Using MORUS-LICS, light intercepting characteristics and photosynthesis were compared for various row orientations. Longest shoot length was fixed at 60, 120 and 180cm. The spatial distribution of shoots was assumed not to change with row orientation, and was defined by the data collected in a field oriented N30°W.

Diurnal net CO₂ assimilation for NPP, simulated under average temperature and solar conditions for July 15 in Kanto district, was biggest for N-S and smallest for E-W orientation regardless of growth stage, with a difference of 3~7% between the two. This superiority of N-S orientation was due to improved light interception in early morning and late afternoon. But for conditions of September 15, there was little difference in CO₂ assimilation among the row orientations.

However in DPP, superior row orientation depended more on growth stage than on season. For the 60cm shoot length, CO₂ assimilation in the N-S oriented population was greater by 4%(July) or 2%(September) than that in the E-W oriented population due to better light interception; but it was 1%(July) or 8%(September) lower at the over-luxuriant stage of 180cm(LAI=9.5), because of poorer light penetration into the lower layer.

Section V Attempts to increase productivity of mulberry populations by improving light interception

V-1 Growth and yield under controlled conditions of shoot inclination

Duplicate plots for 55°, 65° and 75° shoot inclination were set up in NPP and DPP in late June after the 40th day from summer pruning, and 4 vigorous regenerated shoots per plant were thereafter subjected to a continuous training treatment to force elongation towards the inter-row direction, while maintaining the fixed inclination angle with the ground. The elongations of treated and untreated shoots were regularly measured. In early August and early September, half of the plants in each plot were pruned from the base to investigate the constitution and fresh weight of shoots.

The elongation rates of trained shoots in the 55° and 65° plots were significantly lower than that in the 75° plot soon after the beginning of the treatment and from late August. Their total elongations during the experiment were 80% and 94% of that in the 75° plot, respectively. But for the elongation of untreated shoots, the difference among the plots was not significant. The fresh weight of shoots was also at maximum in the 75° plot in which the amount of intercepted light is thought to be the smallest, though not significantly different, in both August and September. This shows that the artificial tree-

shape improvement for better light interception did not result in high productivity.

The training treatment also affected the shoot constitution of the whole population: in a plot trained more horizontally, the population tended to consist of shorter but larger number of shoots.

V-2 Growth and yield of a population with skipped-row harvest

In both NPP and DPP, duplicate skipped-row harvest plots were set up in which one spring pruning row is alternated with one summer pruning row. The growth and yield were investigated for 2 years, along with duplicate spring pruning plots and summer pruning plots.

For NPP, the yield in the skipped-row plot increased by 7~10% compared with the average yield of the two control plots, because the summer pruning rows yielded more than half of the summer pruning plot, though the spring pruning rows were half as productive as the spring pruning plot. However in DPP, the summer pruning rows were shaded by the spring pruning rows and therefore less vigorous than the summer pruning plot. But since the spring pruning rows yielded as much as 63~66% of the spring pruning plot, total yield in the skipped-row plot was increased by 10~14% compared with the average yield of the two control plots. Possible cause for these higher yields in skipped-row plots might be improved light interception and split fertilizer application.

Number of attached leaves after the last harvest in skipped-row plots markedly exceeded that of the two control plots. The cold injury of shoots in spring for the skipped-row plots was about the same as that for the summer pruning plots.

Discussion ----On the cultivation of a densely planted mulberry field----

The general inter-row distance of mulberry fields in Japan was changed from 1.5m to 2.0m to introduce bigger tractors for fertilization, tillage or pesticide display. But to harvest mulberry shoots using modified rice harvester for further labor-saving, densely planted mulberry populations with an inter-row distance of about 1.0m and stumps just above the ground level have been proposed. Since then, many field experiments have proved that densely planted populations of this style are highly productive, although some management problems have been pointed out.

The author, thinking that dense planting would become more popular in Japan, examined densely planted mulberry populations and compared them with normally planted ones. As a result, both field and simulation studies have proved that a densely planted mulberry population is indeed more productive at the earlier growth stage because the foliage is uniform and can thus intercept more light.

But in the later stage, it becomes less productive and severe defoliation occurs because its narrow inter-row space loses the ability to lead light into the lower layer. These results indicate that the higher productivity of a densely planted mulberry population is solely attributed to its better light intercepting characteristics at the earlier growth stage, and therefore shoots must be pruned again earlier and more often in a densely planted population to avoid the over-luxuriant growth condition. Simulations in IV-4 also predicted that this earlier pruning in densely planted populations, if done at the proper height, can not only avoid the over-luxuriant growth but also improve light intercepting conditions and considerably increase CO₂ assimilation.

Now efforts must be made to breed mulberry varieties that sprout lateral buds sooner after pruning, because frequency of pruning might increase in densely planted fields. To overcome severe defoliation at the later stage, varieties of less defoliation, with the vertical leaf-inclination change being like the 'upper leaf inclining type' described in II-1, might also be desirable.