

## 連載ミニレビュー

# 作物群落の日射利用効率の推定

白岩立彦・川崎洋平・本間香貴

(京都大学大学院農学研究科)

群落の乾物生産量は、いうまでもなく作物収量のもっとも重要な構成要素であり生理的諸過程を総合的に反映する。新たに解明あるいは開発された生理機能も、その収量形成上の意義は圃場での乾物生産量の評価を経て明らかになる。乾物生産の解析には、古典的には群落の乾物重増加速度 (Crop Growth Rate, CGR)、相対成長速度 (Relative Growth Rate, RGR)、純同化速度 (Net Assimilation Rate, NAR) などの時間ベースの指標が用いられてきた。しかし近年では、光エネルギーベースの生長解析、すなわち生産量を受光量と受光量当たり乾物生産量 (日射利用効率) の積として捉える見方を用いるのが主流になってきた。これは、日射利用効率が生育時期や気象条件に対して比較的安定しており、それゆえ葉群の光合成能や呼吸消耗といった生理的形質と関係づけやすいといった利点による。しかし、その評価方法の実際を取り上げた国内の文献は少ない。本稿では、日射利用効率の意義、解釈上の留意点、ならびに最近用いられる比較的簡便な測定法について、著者らの経験を含めながら述べる。なお、日射利用効率は、日射乾物変換効率や光利用効率とよばれることも多いが、ここでは作物学用語集 (井上 2010) に準拠している。また略語として、近年頻用されている RUE (Radiation Use Efficiency) を用いる。単位は g/MJ である。RUE を詳細かつ総合的に扱った総説に Sinclair and Muchow (1999) がある。

## RUE の定義

RUE は、次式に示すように、ある期間の乾物生産量  $W$  を同期間の積算受光量  $S_i$  で除したものである。そして  $S_i$  は日々の日射量 ( $S_0$ ) と群落による日射受光率 ( $F$ ) の積の期間中の積算値である。

$$\begin{aligned} RUE &= W / S_i \\ &= W / \sum_0^d (S_0 \cdot F) \end{aligned}$$

ただし、 $d$  は測定期間の日数。

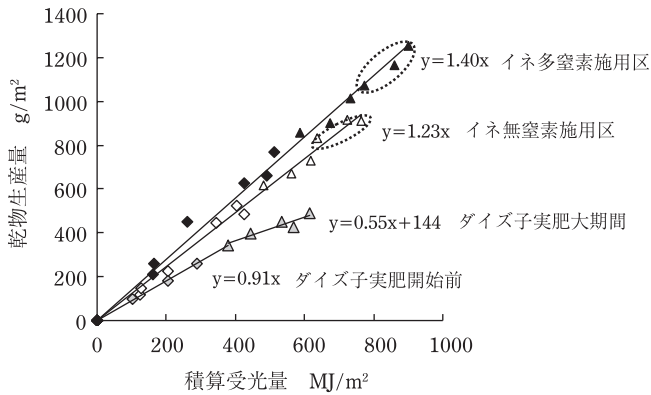
作物群落における生産のエネルギー利用効率の指標としては、かねてから入射エネルギーに対する収穫エネルギーの比 (太陽エネルギー利用効率) があり、その種間差と個葉光合成能力との対応を論じた村田 (1981) など、群落の物質生産能力の評価に用いられてきた (黒田 2003)。RUE は生産力指標としては同じ意味をもつが、乾物生産量を比率の分子に用いるので、エネルギー効率そのものを示すものではない。しかし、収量生産の効率を直感的に理解する上で有用であり、農学研究において多用されている。

RUE を求める方法は研究によってしばしば異なっている。まず分母として、全短波放射 (日射量) を用いる場合と光合成有効放射 (PAR) を用いる場合がある。この違いはデータを参照する際に必ず留意すべき点である。PAR は日射の一部に過ぎないので、PAR ベースの RUE の値は日射量ベースでの値よりも大きくなる。日射量のデータを PAR に変換する係数としては、0.5 が妥当な数値として提

案されている (Sinclair and Muchow 1999)。分母についてはさらに、受光量と吸収日射の両方が用いられ、RUE の値としては後者の場合の方が高くなる。その違いについては RUE 推定の項で後述する。分子すなわち乾物生産量については、上述の定義からすれば地下部を含めた全乾物重で表されるべきである。しかし、地下部の調査は多労であるため、多くの研究において、地上部乾物重のみでもって代用されており、ほとんど文献ではそのことが断られている。このようにいくつかの異なる方法で数値化されるため、RUE のデータを参照あるいは比較する場合にはそれがどのように定義されているかを確認することが必要である。

## RUE の特質

作物群落の乾物生産は光合成を基点とする有機物生産なので、生産量は葉群の日射吸収量に大きく依存する。第 1 図に例を示すように、乾物蓄積量と受光量との間に直線的な関係が存在し、そのことは多くの作物でみとめられている (Shibles and Weber 1966, Monteith 1977, 堀江・桜谷 1985)。例えばダイズの乾物生産過程は、幅広い栽植密度および畦幅の組合せ処理で栽培した場合でも受光量に対する一つの回帰直線で表され、乾物生産量の差異はもっぱら受光量の差異によっていた (Shibles and Weber 1966)。また土壌の肥沃度条件や播種期による RUE の変異も比較的限られたものであった (白岩ら 1991, 白岩・橋川 1993)。このような特性から、RUE は葉面積展開量と日射量によって変化する CGR に比べてより安定的な乾物生産力指標と



第1図 受光日射量と乾物生産量の直線回帰による RUE の評価  
イネは分けつ期, ダイズは開花1週間前を起点にして, 各測定時期までの積算値がプロットされている。イネの測定結果の◆および◇は出穂期前, ▲および△はイネの出穂後の値。図中の点線で囲んだ部分は登熟後期の値。ダイズの測定結果の◇は子実肥大開始前, △は子実肥大期間の値。RUE の値は図中の直線回帰係数で表されている。  
(白岩 1996 および白岩ら 1994 のデータをもとに作成)

なる。作物モデルにおいても生産速度を決めるパラメータとしてしばしば用いられる。

一方, RUE には作物間差異が存在する。主なものとして,  $C_4$  作物と  $C_3$  作物間の差異および  $C_3$  作物内における禾穀類とマメ科類とくにイネやコムギとラッカセイ・ダイズとの差異などがよく知られている (Sinclair and Muchow 1998)。前者は光合成能力の種間差に, 後者は生産される物質の成分含有率の種間差に依存する。すなわち, トウモロコシに代表される  $C_4$  作物は  $C_3$  作物に比べて, 一般に  $CO_2$  固定効率がよく光合成速度が高いために RUE が高い。一方, マメ科類では, 禾穀類に比べて子実中の脂質, タンパク質が高く, これらの物質を光合成産物から合成するにはより多くのエネルギーが必要とされることから, その RUE は低くなりがちである。

RUE は, 上述の子実の蓄積成分の影響により, ダイズやラッカセイにおいては子実肥大始期の前と後で異なると思われる (Benneett ら 1993)。第1図にこのことが現れており, 受光量に対する乾物生産量の回帰直線の傾きは, イネでは生育期間を通じてほぼ一定であるがダイズでは子実肥大期間に入るとそれまでよりも明らかに小さくなった。

さらに, いわゆる環境ストレスが発生しない条件であっても, RUE は日射強度とその散乱光比率の影響を受け, 強い日射あるいは直達光が卓越する条件のもとでは低下する (中世古・後藤 1983, Sinclair ら 1992)。これは光強度に対する個葉光合成反応および群落内の光分布の違いによる。また, あらゆる作物で葉群の光合成活性は生育の全期間を通じて一様とは考えにくい。例えばダイズの RUE は生育前半には徐々に増加する傾向があり, 一般に知られている生育の進行にともなう光合成活性の変化と符号する (白岩・橋川 1993)。これらのことをふまえた上でという条

件がつくものの, RUE は好適な条件で栽培された場合の乾物生産の効率を安定的に表現する。そして, 生育期間中に何らかのストレスが生じ, 群落の生理活性ひいては群落光合成能が損なわれるとそれに応じて低下する。

RUE を左右する要因を直接取り上げた研究に Sinclair and Horie (1989) がある。彼らは, RUE におよぼす葉面窒素の影響を, 群落の乾物生産モデルに個葉光合成速度の窒素濃度反応を組み入れることによって評価し, RUE が葉面面積当たりの窒素含有量に対して, 飽和曲線型の応答を示す様相を説明するとともに, その種間差異を明らかにした。その後も, 光合成活性もしくは窒素栄養と RUE の関係は多くの研究で示されてきた (Muchow and Sinclair 1994, 白岩ら 1994, Hall ら 1995, Dreccer ら 2000)。

### RUE の推定

RUE の推定では, 群落の受光量  $S_i$  を求めるために日々の受光率  $F$  を測定する必要がある。 $F$  は, 群落吸光係数 ( $k$ ) と葉面積指数 ( $LAI$ ) から次式で求めることができる。

$$F = 1 - \exp(-k \cdot LAI)$$

ただし,  $LAI$  の変化の測定は誤差が大きい上に, 群落吸光係数を求めるのにも多大の労力を要する。また採取調査時の間の日々の受光率は, 通常内挿により求められるが, これにより, 葉面積が指数関数的に増加する生育初期においては過大評価をまねく恐れが大きい。もちろん  $LAI$  の変化がごく小さい群落を対象にしている場合はその必要はないが, 生育初期など  $LAI$  が変化しているときなどは,  $F$  はできるだけ実測することが望ましい。

$F$  の測定方法には光環境の瞬間値を求める方法と, 固定したセンサーによって連続測定を行う方法がある。瞬間値の測定には, 主に数 10 cm から 1 m の長さを有しその間の平均光強度を出力するロング光量子センサー (Li-Cor 社製 LI-191SA など) や管型日射計 (Delta-T 社 TSL など) を用いる。群落底部 (または地際部) と群落上の上向き面における光強度 ( $I_t$  および  $I_0$ ) を測定し, その差を  $I_0$  で割って値を求める。入射光強度は, 天候によりその程度は異なるが, 短時間に变化するのが通常である。よって  $I_t$  と  $I_0$  は機材を複数用いて同時測定するのが望ましい。それがかなわない場合は, 群落底部にセンサーを差し込んで  $I_t$  を測定した後, すばやくセンサーを群落上に移動させて  $I_0$  を測定する。群落は実際には受光した量の一部を反射するので, 反射光強度すなわち群落上部における下向き面の光強度 ( $I_r$ ) を測定し, それを減じた値 ( $I_0 - I_t - I_r$ ) を  $I_0$  で割る場合もある。この値は日射吸収率と呼び受光率とは区別される。光強度の測定にあたっては, 条間の光強度の平均値を得るために, 通常センサーの長さと同様に条間に応じてセンサーを条に対して斜め方向に置く。

瞬間値の測定では, 以下の2点がよく問題となる。一つは, 測定時の条件によって生ずる変動を避けられないことである。とくに群落が未発達な場合には群落底部の光環境が不



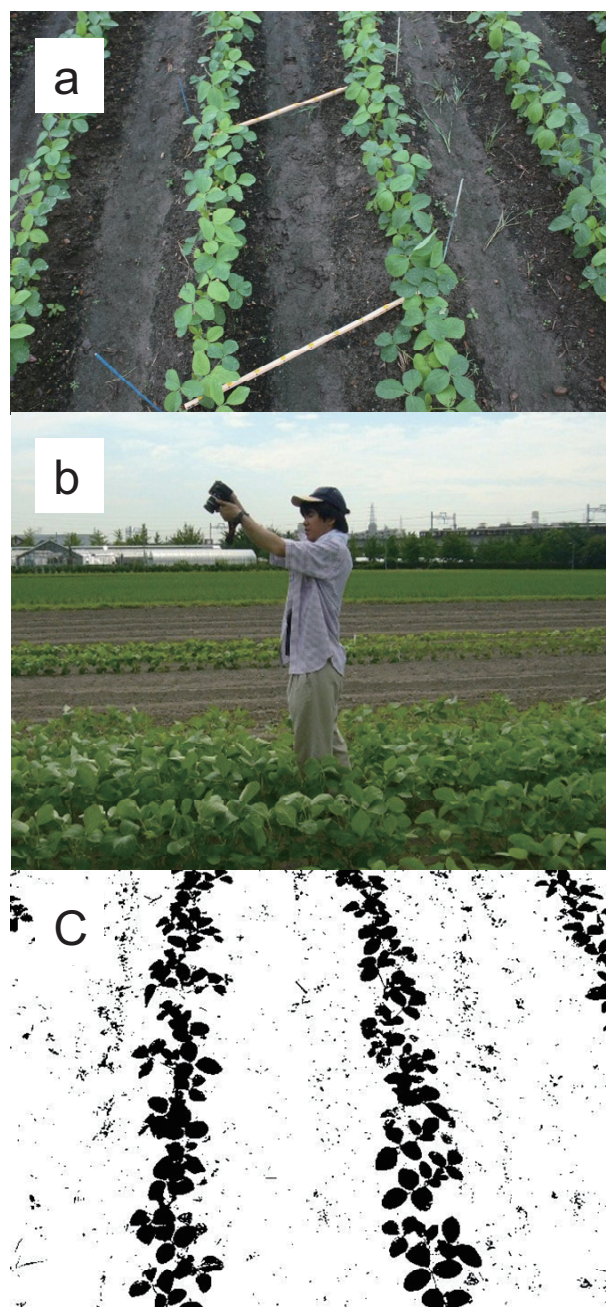
均一となり、センサーの位置の少しの違いにより  $I_t$  値が異なってしまう。また、晴天下で直達光が入射光の多くを占める条件では、強光を受ける日向部の割合が変われば  $I_t$  は大きく変化する。さらに雲の動きによって入射光強度が刻々変化する場合はなおさら  $F$  の値は変動しやすくなる。このため、群落の値を決定するためには、条件に応じて測定を数回繰り返し、空間的あるいは時間的な平均を求める必要がある。いま一つの問題は、群落内への光の透過程度の日変化である (Monteith 1994)。直達光の群落内への透過量は太陽高度が高いほど多くなる、すなわち葉群による受光割合としては小さくなる。これらのことから、ロング光量子センサーなどを用いる受光率の測定では、晴天時よりも曇天の散乱光が卓越する条件で行う、直達光が多い場合はセンサーの姿勢などによる変動を極力小さくするなどの配慮が必要である。また、晴天日の南中時における  $F$  の測定値 ( $F_n$ ) は、日中を通じた平均値 ( $\bar{F}$ ) に比べて低い値となる。 $F_n$  の  $\bar{F}$  への簡便な変換方法が Charles-Edwards and Lawn (1984) によって提案されている。

次に連続測定について述べる。上述の瞬間値の測定では、いずれにしても刻々変化する日射環境と群落の状態による値の変動を避けることができない。よって本来は、受光量を連続測定し、受光率の時間的な平均値を求めることが望ましい。そのためには、センサーを群落底部に固定しなければならないが、測定対象が多いとコストがきわめて大きくなる。そこで、展着色素の退色度によって数日から1週間程度の積算露光量を表す簡易積算日射計フィルム (Isoda ら 1992) を多数設置する方法が合理的であろう。第2図は、大成イーアンドエル社製簡易積算日射計フィルム Y1-W を使用し、その 10 mm × 15 mm の小片を幅 1.5 cm、長さ 90 cm の木製棒上に9ヶ所貼付した測定棒を条間斜めに設置した状況である。フィルムは7日後に回収しそれまでの退色度によりこの間の平均受光率を測定している。これは上述の瞬間値の測定に対して期間積算値の測定ということができ、手間はかかるものの信頼性の高い値を得ることができる。

RUE の算出は、2つのサンプリング時期の間の乾物重増加量を同期間の積算受光量で除して行ってもよいが、CGR とは異なり分母と分子の両方に誤差を含むために安定した値を得にくい。両者の関係には直線性がみられることから、ある期間における3回以上のサンプリング結果から乾物生産量の積算受光量に対する回帰係数を求め RUE とする場合が多い。

### デジタルカメラを用いた受光率の推定

受光率を瞬間値測定で求める場合でも、測定の簡便化によって頻度を増やすことで精度を高められる。近年は、上から撮影した群落の写真から植被率を求め、受光率に替える方法が用いられている (神田ら 1996, 岩谷ら 1999, Purcell 2000, 長谷川ら 2000)。Purcell (2000) に準拠して著者らが用いている方法を紹介すると次のようである。第



第2図 受光率の測定

a) 簡易日射計フィルムの設置状況。出芽・間引き後に、幅 1.5 cm、厚さ 1.5 cm、長さ 90 cm の木製棒上に 10 mm × 15 mm の日射計フィルムを9ヶ所貼付し、条間斜めに設置した。(b) 植被率推定のための画像の取得。得られる画像は (a) 図と同様で、幅 70 cm の畦2条分が含まれている。(c) 画像解析により2値化された画像の例。

2図bのように、地表から1.5 m以上の高さから俯角約 65°~70°の方向にデジタルカメラを向けて撮影する。画像解析ソフトを用いて、得られた画像を緑葉による遮蔽部とそれ以外の部分を分けて2値化し (第2図c)、緑葉部面積割合を算出する。著者らは、撮影には24 mm 広角レンズを持つ市販のデジタルカメラを使用し、画像をおよそ12万画素 (400 × 300) の PEG ファイルとして記録している。

植物が生長すると群落の上表面が上昇するが、著者らがカメラの垂直位置を変えて試みた結果では、群落上1 m～1.3 mの距離をとればほぼ同じ値が得られた。

画像解析による2値化では、3原色の赤、緑、青の各濃度値を組み合わせた場合があるが、著者らは、画像解析ソフトとしては米国衛生研究所によるImageJ (ver. 1.44)の色相 (hue)、彩度 (saturation) および明度 (brightness) の値を用い緑葉部分を判別している。まず彩度と明度に制限を加えずに、色相値の全範囲0～255のうち50～100の範囲 (緑の主要部分) を概括的に判別する。この時は地面からの反射光に含まれる緑など、植被と一致しない部分がノイズとして残っている。その結果を元の写真を比較しながら、彩度または明度の範囲を限定することによって除去する。

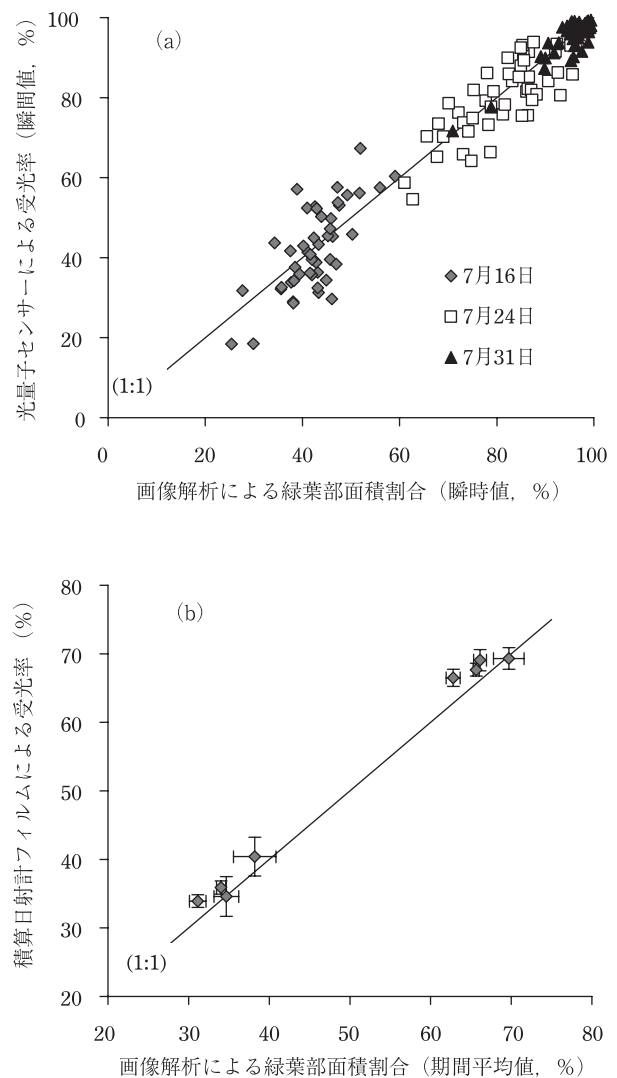
画像解析による受光率推定には、直達光の反射は画像解析時のノイズを大きくするため、できるだけ曇天かつ明るい条件で撮影することが望ましい、画像解析に一定の手間を要する、条間に雑草があると解析時に緑葉部面積から除外する必要が生じる、などの問題もある。しかしこれらはいずれも対処が可能なものである。一方で、第2図cに示すようにある程度広い範囲を対象にできる上に、画像の撮影はごく短時間ですみ適時の頻繁な測定が可能になる。

第3図は、画像解析による緑葉部面積割合を、上述のロング光量子センサーによる受光率瞬間値の測定結果、ならびに積算日射計フィルムによる連続測定結果と比較したものである。ロング光量子センサーと画像解析による瞬間値の比較では (第3図a)、両者の間にはすべてをこみにすると密接な関係が、測定日ごとにみても  $R^2=0.52$  から0.80の関連性がみとめられた。測定日により平均二乗誤差にして $\pm 7.5\%$ から $\pm 2.4\%$  (測定結果の絶対値) のばらつきがみられるが、双方に誤差が生じることを考えれば許容すべき範囲であろう。一方連続測定の結果と比較しても (第3図b)、測定点数は少ないながら2つの方法による結果はよく一致していた。積算日射計フィルムよりも画像解析の結果が若干小さい値を示す傾向があるのは、前者が散乱光を含む受光量を直接測定しているのに対して後者は植被率のみを評価していることによると推察される。

このように、デジタルカメラを用いた植被率による受光率の簡易推定は、光センサーを用いた測定結果に対して若干の違いがみられるので結果には慎重な扱いが必要である。だが、光量子センサーの高価さや連続測定の多労さに対して、簡便性と機動性に優れることが大きな利点である。多数の計測を繰り返し行える利点をいかなる代替法として利用できる可能性は大きい。

### 若干の解析例

第1図は比較的肥沃な土壌で水稻品種日本晴を栽培したものである。乾物生産力に及ぼす窒素施肥の有無の影響がよく現れている。すなわち、点線で囲まれた登熟後期の値



第3図 画像解析によって求めた緑葉部面積割合と、(a) ロング光量子センサーによって求めた受光率瞬間値、および (b) 積算日射計フィルムによって求めた受光率の比較。

(a) は国内および米国産のダイズ 16 品種、(b) は同じく 4 品種を測定対象とした。画像解析の結果は、期間中の 3 回の測定の平均値と標準偏差。

(川崎ら 2010 のデータを下にな作成)。

に着目すると、窒素施肥を行うことによりそれまでの乾物生産量が平均 30% 増加したが、そのうちの 20% 弱が受光量の増加により、10% 強が図中の回帰係数すなわち RUE の増加により説明することができる。Katsura ら (2008) は、中国雲南省における水稻多収要因を連絡試験にもとづいて解析し、京都における粗粍収量 8.3 t/ha に対して、当地では 11.2 t/ha (いずれも全供試品種平均値) の高収量が得られたが、収穫指数や生育期間の平均 RUE の差異は小さく、収量の地域差の大部分が積算受光量の違いによるとした。無論、この結果のみでは、栽培条件による増収機構は明らかでなく、受光量を決めている要因が問題となる。少なくとも、乾物生産量を受光量と RUE の面から解析することは、生産過程の量的把握と主たる要因の明確化に資



するといえる。

一方, RUE の品種間差異もいくつか報告されている。上述の Katsura ら (2008) は, イネの RUE の地域間差異が小さい一方で, 顕著な多収性を示すタカナリの RUE が, 品種日本晴などに比べて明らかに高いことを報告している。ダイズでも RUE には新旧品種間差異がみとめられ, それは葉群の平均窒素濃度と正の相関を示した (白岩ら 1994)。そして, これらの RUE の品種間差異には個葉光合成能が関与することが示唆され, その支配要因の解明が行われている。

最後に, 作物群落の RUE のこれまでの報告値が, 好適な栽培条件のもとでは限られた範囲に収斂している傾向 (Sinclair and Muchow 1999) に注目したい。仮にある作物で従来にない高収事例が報告されたとしても, その乾物生産量が群落の受光量からみて既往の知見を大きくはずれるようであれば, 収量がどのように評価されたか慎重な吟味が必要である。その上で高い生産性を可能にする要因についての興味深い検討がなされよう。日射ベースの乾物生産の解析は, 言わば概括的なアプローチであり, 作物生産のマクロの視点からの評価や将来予測に適しているとされがちだが, 圃場レベルでの生産性の基本的な解析の手続きとしても有効と思われる。

## 引用文献

- Bennett, J.M., T.R. Sinclair, M. Li and K.J. Boote 1993. Single Leaf Carbon Exchange and Canopy Radiation Use Efficiency of Four Peanut Cultivars. *Peanut Sci.* 20 : 1–5.
- Charles-Edwards, D.A. and R.J. Lawn 1984. Light interception by grain legume crops. *Plant Cell Environ.* 7 : 247–251.
- Dreccer, M., F. Schapendonk, A.H.C.M.; Slafer and G.A.; Rabbinge, R. 2000. Comparative response of wheat and oilseed rape to nitrogen supply: absorption and utilisation efficiency of radiation and nitrogen during the reproductive stages determining yield. *Plant and Soil* 220 : 189–205.
- Hall, A.J, D.J. Connor and V.O. Sadras 1995. Radiation-use efficiency of sunflower crops: effects of specific leaf nitrogen and ontogeny. *Field Crops Res.* 41 : 65–77.
- 長谷川正俊・加藤賢一・石垣孝男 2000. デジタルカメラ撮影画像からの水稻植被率の推定及び生育推定の可能性. *日作東北支部報* 43 : 81–82.
- 堀江武・桜谷哲夫 1985. イネの生産の気象的評価・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.
- Isoda, A., T. Yoshimura, T. Ishikawa, H. Nojima and Y. Takasaki 1992. Radiation interception in field grown soybeans measured by integrated solarimeter films. *Jpn. J. Crop Sci.* 61 : 124–130.
- 岩谷潔・山本晴彦・早川誠而 1999. デジタルカメラを用いた水稻個体群の植被率の推定. *日作紀* 68 (別 1) : 202–203.
- 神田英司・鳥越洋一・小倉昭男 1996. 画像解析によるダイズの生育指標の計測. *日作紀* 65 (別 1) : 176–177.
- Katsura, K., S. Maeda, L. Lubis, T. Horie, W. Cao, T. Shiraiwa 2008. The high yield of irrigated rice in Yunnan, China -a cross-location analysis-. *Field Crops Res.* 107, 1–11.
- 川崎洋平・田中佑・桂圭佑・Larry C. Purcell・本間香貴・田中朋之・白岩立彦 2010. ダイズの収量および乾物生産性における日米品種間差異-暖地における比較-. *日作紀* 79 (別 2) : 102–103.
- Monteith, J.L. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 281 : 277–294.
- Monteith, J.L. 1994. Validity of the correlation between intercepted radiation and biomass. *Agirc. For. Meteorol.* 68 : 213–220.
- Muchow, R.C. and Sinclair T.R. 1994. Nitrogen Response of Leaf Photosynthesis and Canopy Radiation Use Efficiency in Field-Grown Maize and Sorghum. *Crop Sci.* 34 : 721–727.
- Murata Y. 1981. Dependence of potential productivity and efficiency for solar energy utilization on leaf photosynthetic capacity in crop species. *Jpn. J. Crop Sci.* 50 : 223–232.
- 黒田栄喜 2003. 個体群における光合成と乾物生産 3. 乾物生産過程における日射吸収量および光エネルギー変換効率. 温故知新-日本作物学会創立 75 周年記念総説集, 日本作物学会, 東京. 97–99.
- 中世古公男・後藤寛治 1983. 大豆, 小豆, 菜豆の生産生態に関する比較作物学的研究. 第 7 報 エネルギー吸収量ならびに乾物生産効率からみた生産力の作物間差異. *日作紀* 52 : 49–58.
- Purcell, L. 2000. Soybean canopy coverage and light interception measurements using digital imagery. *Crop Sci.* 40 : 834–837.
- Shibles, R.M. and C.R. Weber 1966. Interception of solar radiation and dry matter production by various soybean planting patterns. *Crop Sci.* 6 : 55–59.
- 白岩立彦・山本孝司・岡本一浩・橋川潮 1991. 転換畑ダイズにおける堆肥施用効果 1. 乾物生長および窒素蓄積. *日作紀* 60 (別 1) : 37–38.
- 白岩立彦・橋川潮 1993. ダイズ個体群の光エネルギー変換効率の変動要因の解析. *日作紀* 62 : 1–8.
- 白岩立彦・橋川潮・高進吾・酒井綾子 1994. ダイズ品種の光エネルギー変換効率と受光態勢ならびに葉面窒素濃度との関係. *日作紀*. 63 : 1–8.
- 白岩立彦 1996. 作物の窒素利用効率を高める. 遠山明・橋川潮編「環境保全型農業へのアプローチ」第 2 章, 富民協会. pp.15–30.
- Sinclair T.R. and T. Horie 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: A review. *Crop Sci.* 29 : 90–98.
- Sinclair, T.R. and R.C. Muchow 1999. Radiation Use Efficiency. *Adv. Agron.* 65 : 215–265.
- Sinclair, T.R., T. Shiraiwa and L. Hammer 1992. Variation in crop radiation use efficiency in response to increased proportion of diffuse radiation. *Crop Sci.* 32 : 1281–1284.