

1 以下論文の最終提出原稿です。出版社様の許可を得て公開します。

2 生物学 (2012 年) 63 (2), 75-82 出版社：農山漁村文化協会

3 題名：「生命現象における比例関係の起源は相似とアフィン-キクイ  
4 モの成長と光合成を例にして」

5 著者：小山耕平（こやま こうへい）

6  
7 要約

8 第一に、葉の集団が指数関数的に成長する理由は、葉量が2倍に増

9 えたとき光合成能力の高い葉も低い葉も2倍に増える、つまり葉群

10 全体が相似形（アフィン）に拡大するからである事を発見した（ア

11 フィンモデル）。ここから、指数成長する不均質な系には全て幾何学

12 的相似性・アフィンが存在すると推論する。第二に、曲線として表

13 される光合成反応に於いて光—光合成曲線の相似性から各葉の日受

14 光量と日光合成量の間には比例関係が出現する事を実験的に示した。

15 最後に、上記2つの結果から推論して非線形現象一般における比例

16 関係の起源は相似とアフィンである事を提案する。

17 キーワード：非線形現象、線形関係、指数成長、光合成、affine

18 はじめに：葉の集団の成長

19 草本キクイモの苗の成長を考えてみよう。キクイモ (*Helianthus*  
20 *tuberosus*) はキク科ヒマワリ属で地上部の形態はヒマワリとほぼ同じ  
21 である。植物1個体の光合成速度は、1枚1枚の葉の光合成速度の  
22 合計値である。葉の集まりを葉群 (ようぐん、foliage) という。ここ  
23 で2つの問題がある。第1の問題は、個葉の光環境と光合成能力の  
24 点で葉群が不均質な事である。個体上部の葉には光がよく当たる。  
25 下部の葉は、特に個体が密集している場合ほど、上の葉の陰になり  
26 やすい。明るい場所の葉を陽葉 (sun leaf)、暗い場所の葉を陰葉 (shade  
27 leaf) という。同じ個体内でも陽葉と陰葉では受光量が異なるだけで  
28 なく、同じ強さの光を実験的に当てた場合でも光合成速度が異なる  
29 (つまり葉の能力が異なる) (図1)。実際にはこの陽葉・陰葉の違  
30 いは連続的である。以下、実験的にある一定の強さの光を当てた場  
31 合の光合成速度を「光合成能力」、葉が実際に野外の光環境下で行う  
32 1日の光合成速度を単に「光合成速度」と呼ぶ。受光量の違い、光  
33 合成能力の違いにより1個体のキクイモでも陽葉と陰葉では光合成  
34 速度が異なる。

35 第2の問題は、葉の老化である。成長するキクイモやメマツ

36 ヨイグサの先端を観察すると、日を追って新しい葉が次々に出て開  
37 葉する。新葉は急速に大きくなり、十分に展開した後には各葉の大  
38 きさは余り変わらない。各葉の光合成能力は誕生から展葉完了まで  
39 急速に上昇し、その後次第に低下して「へ」の字型カーブになる（図  
40 2）。篤農家が「自然現象はへの字」と述べた通りである（井原 1991）。  
41 1枚の葉は成熟してから移動せず、同じ場所に留まる。固定された  
42 葉は次第に老化し、その上に若い葉が展開する。個葉の絶対的な位  
43 置は変化しないが、その集団内に於ける相対的な位置は変化するの  
44 で、古い葉ほど集団内の下部に位置する。最下部の最も古い葉は次  
45 第に落葉していく。成長期は開葉が落葉より多く、葉の数は時間と  
46 共に増加していく。これはちょうど小さな村の人口動態である。よ  
47 って葉群の事を leaf population (Harper 1989) とも呼ぶ。植物1個体  
48 の光合成速度を考える事は、いわば小さな村の労働生産人口の推移  
49 を考える事である。ある集団が齢の異なるものから構成される時、  
50 齢構成 (age structure) を持つという。キクイモに限らず、草本の葉  
51 群は一般に齢構成を持つ。コマツナやネギを見ると、先端には若い  
52 葉、末端には茶色く変色した古い葉がある。

53 キクイモの様に垂直に伸びる草本の場合、個体上部と下部にそ

54 それぞれ存在する陽葉と陰葉の違いは葉の若さ (age) の違いと対応す  
55 る。つまり若い頃陽葉だった葉も老いては陰葉となる。実は、この  
56 様に陽葉から陰葉へと葉の性質が変化する時古い葉の栄養 (特に窒  
57 素) が若い葉へと移動する事が知られている (彦坂 1998)。これは  
58 草本に限らず、落葉樹 (Yasumura et al. 2005; Ueda et al. 2011) やユズ  
59 リハなどの常緑樹 (Katahata et al. 2007) に於いても報告されている。

60       その他の常緑樹(Mizusaki 2015 Photosynthetica)

61       キクイモの葉の寿命は短く数ヶ月程度だが、ユズリハは数年掛  
62 けて古い葉が代々新しい葉へと窒素を譲るのである。お正月に子孫  
63 繁栄を願ってユズリハの葉を飾るのも (神崎 2005) うなずける。葉  
64 は窒素含有量が多いほど酵素タンパク質を多く作ることが出来るの  
65 で光合成速度が高くなる (Evans 1989)。つまり葉の老化の意義とは、  
66 葉群の外側のより高く明るい所に開いた新葉へと栄養を送る事であ  
67 る (Oikawa et al. 2008)。その証拠に、アサガオの茎を水平に這わし  
68 て古い葉にも十分に光が当たるようにした場合、葉の窒素は低下し  
69 ない (彦坂 1998)。枝の伸長に伴う葉の入れ替わりによって、葉群  
70 はより高く移動する。そうしないと周りの植物の陰になって枯れて  
71 しまう (Givnish 1982)。

72 垂直に伸びる草本とは対照的に、サクラやブナのような落葉樹  
73 の葉群は全ての位置の葉が春先のほぼ同時期に出現する。これを一  
74 斉開葉型という（菊沢 2005）。この場合葉群は齡構成を持たない。  
75 先述のユズリハに代表される温帯性常緑樹は葉群が齡構成を持つ代  
76 表的な例である。またハンノキは落葉樹だが春から晩夏に掛けて  
77 順々に新しい葉が開いていく順次開葉型である（菊沢 2005）。この  
78 様に葉群は齡構成を持つ場合と持たない場合とがある。しかしいず  
79 れの場合でも同じ時期に開いた葉を比べると個体上部の陽葉は下部  
80 の陰葉より光合成能力が高い（図 1）。より正確には同じ高さでも明  
81 るい外縁部分の葉ほど光合成能力が高い（Iio et al. 2005）。樹木の場合  
82 合でも、個体内で限られた栄養をどの葉に配分するかという問題は  
83 同じである（Niinemets 2010）。

84 個体の光合成速度を求める為には上記 2 つの問題、葉群の空  
85 間的不均一性と個葉の時間変化の 2 つの問題を考える事が必要であ  
86 る（広瀬 2002; Hikosaka 2005; Ito et al. 2006; 小山 2009; 2010）。著者  
87 の研究は、葉の集団の複雑な挙動になんらかの簡単なルールを見い  
88 だし、そこから植物 1 個体の光合成速度を簡単な方法で求めようと  
89 するものである。本稿では最近の 2 つの研究「植物の指数成長とア

90 フィンモデル」と「光—光合成曲線の相似形モデル」について解説  
91 する。その両者に共通する概念は、幾何学で用いられる「相似」と  
92 「アフィン」である。2つの図形が相似であるとは、全方向に同じ  
93 倍率で拡大・縮小して大きさや向きを揃えたときに、両者が同じ図  
94 形になることを意味する（図3）。アフィン（affine）とは「より広い  
95 意味での相似」であり、縦方向・横方向に異なった倍率で拡大・縮  
96 小した場合に同じ図形になる場合をも含む（図3）。最後にまとめと  
97 して、上記2つの結果から推論し、自然現象一般に於いて「非線形  
98 現象から線形現象（比例関係）が発生するとき、相似とアフィンが  
99 存在する」という仮説を提唱する。

100

## 101 第1章：植物の指数成長とアフィンモデル

102 キクイモと草本メマツヨイグサの葉群動態に、簡単なルールが見つ  
103 かった。成長して葉が2倍に増えたとき、光合成能力の高い葉が2  
104 倍、低い葉も2倍に増えた（Koyama & Kikuzawa 2006; 2009）。つ  
105 まり、葉の集団は1枚1枚の葉について見れば複雑な挙動をするが、  
106 全体として見れば形と機能はアフィン変換によって拡大していたの  
107 である（図4）。その結果、全ての葉に光資源が十分に与えられた場  
108 合の個体の光合成速度は、個体の葉量に比例した（図5）。

109 植物 1 個体の葉面積は、成長初期に指数関数的に成長する。  
110 この指数成長はこれまで約 100 年間、以下の様に当然の事であると  
111 考えられてきた。最初に、全葉の光合成速度は同じと仮定する。す  
112 ると葉群の光合成速度は葉量に比例する。光合成産物の一定割合が  
113 新しい葉の生産に使われるとすると、葉の増加速度は現在の葉量に  
114 比例する。その結果、葉群は時間と共に指数関数的に成長する。  
115 (Blackman 1919; Gregory 1921)。しかし最初の仮定は、葉群が不  
116 均質であるという事実と矛盾する。アフィンモデルは、この矛盾を  
117 解決し、葉群の生産構造が相似形（アフィン）に拡大すれば、不均  
118 質な葉群であっても光合成能力は葉量に比例する。これは、光資源  
119 が全く不足しない成長初期の条件に於いて葉群の初期成長が指数関  
120 数的となる事を意味する。もちろん、葉の能力だけでなく光合成速  
121 度についても調べてみると、葉が利用できる光資源の量は葉の量に  
122 比例せず、次第に頭打ちとなった。これは、土地面積当たりの葉の  
123 重なりが増え、葉面積当たりの受光量が減少していく為である。こ  
124 こから、実際の葉群の光合成速度も葉面積に比例ではなく飽和型の  
125 曲線と成った。すなわち葉の光合成速度は資源飽和条件下では葉量  
126 に比例し、葉量の増加に伴い資源不足の効果により増加が緩やかに

127 なっていくロジスチック式として表現される (Koyama & Kikuzawa  
128 2009)。

129 ヒトも含めた動物の個体群の成長 (人口増加) もまた、資源  
130 が不足しない初期に於いては指数関数的であり、次第に資源不足の  
131 効果が現れてロジスチック式の形となる (Pearl & Read 1920)。と  
132 ころで動物の個体群にも若齢個体や老齢個体が混在するはずである。  
133 実はこの場合でもキクイモ葉群と同様に、個体数が2倍に成長した  
134 とき、さかんに子供を産む若齢個体が2倍に、老齢個体も2倍に・・・、  
135 という様に齢構成を保ったまま拡大成長すれば、その集団は指数的  
136 に成長する事が容易に示される。これを安定齢分布という (Lotka  
137 1956; 稲葉 2002; 嶋田ら 2005)。但し、動物個体群に於いて安定齢  
138 分布はその成立を仮定した研究例は多いが (Leslie & Ranson 1940  
139 のハタネズミ等)、データにより直接示した例は私の調べた限りでは  
140 見当たらない。御存じの方は是非ご教授下さい。指数成長するのは  
141 生物だけでは無い。高分子の膜も指数的に成長する (Picart et al.  
142 2002)。これらの膜の界面は、必ずしも空間的に均質であるとは限ら  
143 ないはずである。キクイモの結果から推論すれば、これら全ての現  
144 象を説明する一般仮説に至る。指数的に成長する集団には、必ず何



145 らかの相似・アフィンが隠れている。

146

## 147 第2章：「光—光合成曲線の相似形モデル」

148 葉群の日光合成速度を求める際、前述の様に個体内の各葉は受光量

149 が異なり、同時に光合成能力が異なる。実は、これらの問題を同時

150 に解決してしまう素晴らしいモデル、その名も **Big leaf model**（大葉

151 モデル）が提唱され、各葉の日光合成速度は各葉の日受光量（より

152 正確には葉が吸収した光量）に比例する（つまり各葉の受光量さえ

153 分かれば、葉の性質の違いを計算しなくて良い）という、驚くべき

154 理論が提出された。葉群の光合成速度が単に吸収光量に比例するな

155 らば、例えば人工衛星から太陽光の反射・吸収量を計測し、葉群の

156 光合成速度を推定する事（リモートセンシング）が出来る（Sellers et

157 al. 1992）。大葉モデルの元になるアイデアは Farquhar (1989)によっ

158 て提唱され、Sellers et al. (1992)によって完成した。しかし、大葉モデ

159 ルには理論的欠陥があった。それは de Pury & Farquhar (1997)（つま

160 り Farquhar 自身）によって提示されたものである。大葉モデルでは

161 葉群下部の葉は一日中暗いと仮定されている。しかし、実際の葉群

162 は内部まで直達光（ちよくたつこう）が入り込み光環境は時々刻々

163 と複雑に変化する。この点から、彼らは実際の葉群に於ける大葉モ

164 デルの成立を疑った。この批判を解決したのが著者らの最近の実験  
165 結果であり、実際の葉群で大葉モデルが正しく成立するプロセスを  
166 データにより実証した (Koyama & Kikuzawa 2010)。

167 Farquhar (1989)が予言し、著者らが発見した光—光合成曲線  
168 (以下、曲線)の相似性を解説する。その為、ここからの議論では  
169 葉群全体の光合成速度の議論から一度離れて、先ず葉1枚ずつの曲  
170 線について議論する。図1に示した各葉の回帰曲線は非直角双曲線  
171 (non-rectangular hyperbola) と呼ばれるものである。

172

$$173 \quad P = \frac{\Phi I + P_{\max} - \sqrt{(\Phi I + P_{\max})^2 - 4\theta\Phi I P_{\max}}}{2\theta} \quad (\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}) \quad (\text{式1})$$

174

175 (式1)で、 $P$ は各葉の面積当たり総光合成速度(純光合成速度+  
176 呼吸量)(図1の縦軸の値)、 $I$ は各葉の面積当たり受光量(図1の横  
177 軸)、 $P_{\max}$ はそれぞれの曲線の漸近線の高さを表す。 $\phi$ と $\theta$ は各曲線  
178 の形を決めるパラメータで、それぞれ初期勾配と曲率(凸度)と呼  
179 ばれる(彦坂 2003)。各葉のデータに対して3つのパラメータ( $P_{\max}$ 、  
180  $\phi$ 、 $\theta$ )を推定する事で、それぞれの光—光合成曲線が決定する。  
181 前述の様に、陽葉と陰葉とで曲線の形は異なる(図6A)。しかし、  
182 これは実は見かけ上の問題で、これらの曲線は同じ形で大きさのみ

183 が異なる、つまり相似な曲線であると考える (図 6 B)。もしそうな  
184 らば、2つの曲線は大きさを揃えれば同一の曲線に重なるはずであ  
185 る (図 6 C)。そこで図 1 に示した3種の葉の光—光合成曲線を、漸  
186 近線の高さが1に揃うように正規化した。ここで、相似の定義 (図  
187 3) により、例えば高さが10の曲線は縦方向だけでなく、横方向に  
188 も10分の1に縮尺して重なるかどうかを検証した。その結果、図 1  
189 に示した曲線はそれぞれの種内に於いて、陽葉から陰葉に至る葉群  
190 内の全ての葉の曲線が1本の曲線に重なった (図 7)。さらに驚くべ  
191 き事に、これら3種の全ての葉群の全ての葉の曲線が1本の曲線に  
192 重なった (図 7 右下)。これまで環境や種によって多種多様に変化す  
193 るものと思われてきた光—光合成曲線は、その全てが相似形であり、  
194 観測される曲線の多様性 (図 1) は大きさの異なる同じ曲線の異な  
195 る部分を見ているに過ぎない、という驚くべき結果である。

196       ここで各瞬間の受光量と光合成速度との関係について考える。  
197 図 1 を見ると曲線は曲がっているので各葉の瞬間の光合成速度は受  
198 光量に比例しない。すなわち受光量が大きくなるほど受光量当たり  
199 の光合成量 (光合成の効率) は小さくなる。この効率を24時間単  
200 位で考える。各葉の日光合成量を日受光量で割った値を光吸収利用

201 効率 (LAUE: light absorption and use efficiency) という (Koyama &  
202 Kikuzawa 2010)。これは、光利用効率 (light use efficiency) と呼ばれ  
203 るものの1つであるが、光利用効率の定義は人によって異なるので、  
204 より詳細に定義したものである。より強く、より頻繁に光飽和した  
205 条件下で光を利用している葉ほど、光吸収利用効率は下がるはずで  
206 ある。一般に葉群上部の葉は直射日光を受けて頻繁に光飽和し、葉  
207 群下部の葉は光不足の状態にあると考えられている (Kull 2002)。そ  
208 れならば、葉群上部の葉ほど光吸収利用効率は低いのだろうか？

209       そこでキクイモについて快晴日の24時間の間にどのような  
210 光強度の推移を受けているかを調べた。実際の葉群では、下部の葉  
211 は直達光を受け光環境は複雑に変化した (図8A)。つまり、これま  
212 での大葉モデルの仮定 (暗いところの葉は一日中暗い) は間違いで  
213 あった。次に陽葉と陰葉に於ける光飽和の程度の違いを調べた。結  
214 果、24時間の間に各葉に降り注ぐ光エネルギーは、平均して相似  
215 な光—光合成曲線の「同じ位置」で使われていることを発見した。  
216 つまり、陽葉・陰葉で光—光合成曲線が相似であるだけでなく、こ  
217 れらの相似な曲線上に於いて「光が使われる位置」も相似であった。  
218 (2倍大きい曲線では、2倍の強さの光強度の点が、日変動する光

219 強度の分布の中心となった)。その位置は、高さを1に揃えたカーブ  
220 (図7)でおよそ0.7-0.8の高さの位置だった。つまり陽葉・陰葉  
221 共に、その最大能力(漸近線の高さ)の7-8割程度の光合成速度  
222 が実現される様な光強度の元で、最も多くの光エネルギーが変換さ  
223 れていた(図8B)。換言すると、葉に当たる光エネルギーは、主に  
224 葉にとって「腹八分目」の強さで炭水化物へと変換されていたので  
225 ある。曲線上の同じ位置で光合成をしているという事は、光-光合  
226 成曲線の原点から曲線上の光合成をする位置に引いた直線の傾きが  
227 等しくなる。この時、その瞬間の受光量当たりの光合成量は等しく  
228 なる。もちろん各葉の受光量は時々刻々と変化するのだが、その分  
229 布の中心の曲線上での位置(24時間で見た光飽和度)が、葉群上  
230 部の葉と下部の葉でほぼ同じ値(0.7-0.8)だったのである。その結果、  
231 葉群内で光吸収利用効率は等しくなり、各葉の日光合成量は日受光  
232 量に比例した(図8C)。また、下部の陰葉に降り注ぐエネルギーが  
233 平均的に「腹八分目」の元で変換されているのは、下部の陰葉がい  
234 つでも暗いからではなくて、直達光が入り込む事で上部の葉と同程  
235 度に光飽和するからであった。すなわち、直達光により日内変動す  
236 る現実の光環境下で大葉モデルは誤りである(上述の de Pury &

237 Farquhar の批判) のでは無く、光環境が変動するからこそ大葉モデル  
238 は正しかったのである。以上により、著者らは大葉モデルを直達光  
239 が存在する現実の葉群に適用できる様に拡張し (Extended big leaf  
240 model)、実際の葉群で矛盾無く成立する事を初めてデータにより示  
241 した (Koyama & Kikuzawa 2010)。以上はクワイモについての結果  
242 だが、クワイモ・ハンノキ・ブナの陽葉・陰葉の曲線全てが相似形  
243 である事は (図7)、この結果が種間をまたいで拡張できる可能性を  
244 示唆する。すなわち、異種混合群落の日光合成量は、日受光量に単  
245 に比例するという予想となる。しかしながら、樹木の葉は草本より  
246 も水ストレスを受けやすく、光合成速度が受光量のみ依存してい  
247 るとは限らないので (鍋島・石井 2008, Koyama & Kikuzawa 2011)、  
248 この仮説は今後慎重に検証していく必要がある。

249

## 250 まとめ

251 第1章で、不均質な葉群が指数成長する理由 (それは成長初期にお  
252 いて葉群全体の光合成速度が葉量に比例する理由と等価である) を  
253 解明し、そこから推論して指数成長する不均質な系は全て相似・ア  
254 フィンが存在する事を提案した。第2章で、曲線として表される光  
255 合成反応に於いて、相似性から比例関係 (線形関係) が出現する事

256 を発見した。これらは共に、複雑な非線形現象から単純な線形関係  
257 が見られたもので、その背後には相似・アフィンが有った。非線形  
258 な関数同士が相似（アフィン）であれば、それらをまたぐ関係は線  
259 形関係となる。単純な数式から複雑な現象が出現する例は、フラク  
260 タル（今野 1998; 松下 2002）が有る。私の発見はそれと逆で、複雑  
261 な現象から単純な結果が出て来るものであった。最後に、これらの  
262 結果を非線形現象一般に拡張する事を提案する。生命現象には、そ  
263 の成立過程が不明な線形関係が多く存在する（例えば、葉の窒素含  
264 有量と葉の光合成速度の比例関係（Evans 1989）等）。私の仮説は、  
265 これらの線形関係の起源もやはり相似・アフィンであるというもの  
266 である。

267

## 268 謝辞

269 審査員 2 名の方からは有益なコメントを頂いた。実験を支援して下さった石川  
270 県立大学農場、石川県林業試験場の皆様に感謝する。

271

## 272 引用文献

273 Blackman, V. H. 1919 *Ann Bot* **os-33**: 353-360.

274 de Pury, D.G.G. & Farquhar, G.D. 1997 *Plant Cell Environ* 20:537-557.

275 Evans, J.R. 1989 *Oecologia* **78**:9-19.

276 Farquhar, G.D. 1989. *Phil Trans Roy Soc Lond B* 323:357-367.

277 Givnish, T. J. 1982 *Am Nat* **120**:353-381.

278 Gregory, F. G. 1921 *Ann Bot* **os-35**: 93-123.

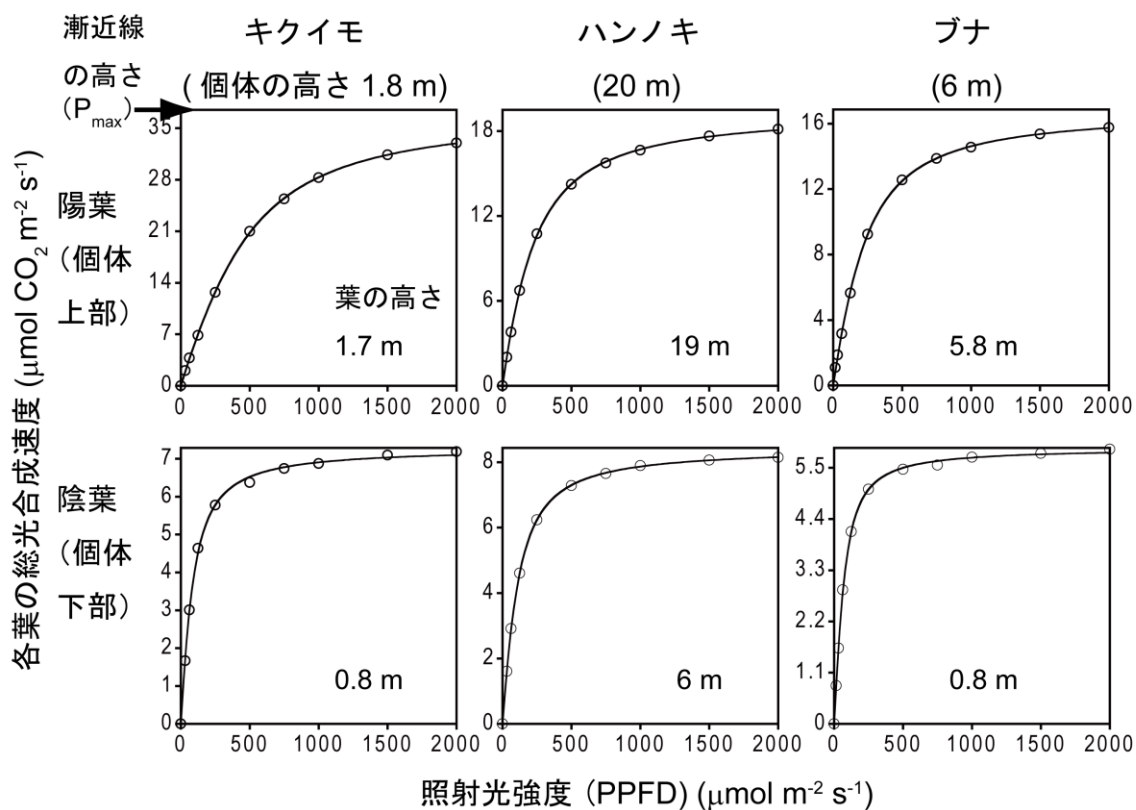
279 Harper, J.L. 1989 In: *Plant canopies: their growth, form and function*. (Russell, G,

- 280 Marshall, B., Jarvis, P.G. eds.), pp. 105-128. Cambridge University Press,  
 281 Cambridge.
- 282 彦坂幸毅 1998 科学 **68**:88-93.
- 283 彦坂幸毅 2003 『光と水と植物のかたち』, pp 57-84. 文一総合出版
- 284 Hikosaka, K. 2005 *Ann Bot* **95**:521-533.
- 285 広瀬忠樹 2002 『光合成』 pp150-162. 朝倉書店
- 286 井原豊 1991 『写真集 井原豊への字型イネづくり』 農山漁村文化協会
- 287 Iio, A. et al. 2005 *Tree Physiol* **25**:533-544.
- 288 稲葉寿 2002 安定人口モデルとその拡張 『人口大事典』 培風館.
- 289 Ito, A. et al. 2006 *Ecol Res* **21**:137-149.
- 290 神崎宣武 2005 『「まつり」の食文化』 角川選書 pp34-37.
- 291 Katahata S. et al. 2007. *Trees* **21**:619-629.
- 292 菊沢喜八郎 2005. 『葉の寿命の生態学：個葉から生態系へ』 共立出版
- 293 今野紀雄 1998. 『複雑系』 ナツメ社
- 294 小山耕平 2009. 葉群動態（葉の出現・老化・死亡）が個体光合成速度に果たす  
 295 役割の解明 京都大学大学院農学研究科学位論文
- 296 小山耕平 2010. 形の科学会誌 **25**:258-259.
- 297 Koyama, K & Kikuzawa K. 2006 第53回日本生態学会全国大会講演要旨集 pp453.
- 298 Koyama, K & Kikuzawa, K. 2009 *American Naturalist* **173**:640-649.
- 299 Koyama, K & Kikuzawa, K. 2010 *Oecologia* **163**:53-63
- 300 Koyama, K & Kikuzawa, K. 2011 *Ecol. Res.* **26**:999-1006
- 301 Kull, O. 2002 *Oecologia* **133**:267-279.
- 302 Leslie, P.H. & Ranson, R.M. 1940 *J Anim Ecol* **9**:27-52.
- 303 Lotka, A. J. 1956 『Elements of Mathematical Biology』 Dover Publications, New York.
- 304 松下貢 2002 『フラクタルの物理』 裳華房
- 305 鍋島絵里, 石井弘明 2008. 日本森林学会誌 **90**:297-305.
- 306 Niinemets, Ü. 2010 *Ecol Res* **25**:693-714.
- 307 Oikawa, S. et al. 2008 *New Phytol* **178**:617-624.
- 308 Pearl, R & Reed, L. J. 1920 *Proc Natul Acad Sci USA* **6**:275-288.
- 309 Picart, C. et al. 2002 *Proc Natul Acad Sci USA* **99**:12531-12535.
- 310 Sellers, P.J. et al. 1992 *Remote Sens Environ* **42**:187-216.
- 311 嶋田正和, 粕谷英一, 山村則男, 伊藤嘉昭 2005 『動物生態学』 新版 pp 37-92, 海  
 312 遊舎
- 313 Ueda, MU et al. 2011 *Ann. Bot.* **108**:169-175.
- 314 Yasumura, Y. et al. 2005 *Plant Ecol* **178**:29-37.



315

316

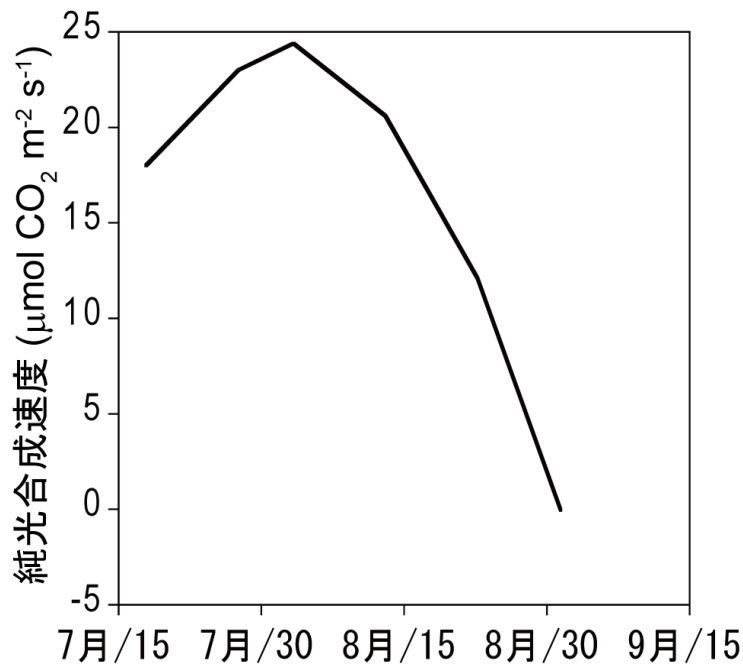


317

318

319 図1 キクイモ (*Helianthus tuberosus*)・ハンノキ(*Alnus japonica*)・ブナ(*Fagus*  
 320 *crenata*)の陽葉・陰葉の光—光合成曲線 縦軸は各葉の単位葉面積当たりの総光  
 321 合成速度=純光合成速度+呼吸速度、横軸は実験時の葉への照射光強度で単位  
 322 は PPFD (photosynthetic photon flux density) (Koyama & Kikuzawa 2010)。

323



324

325

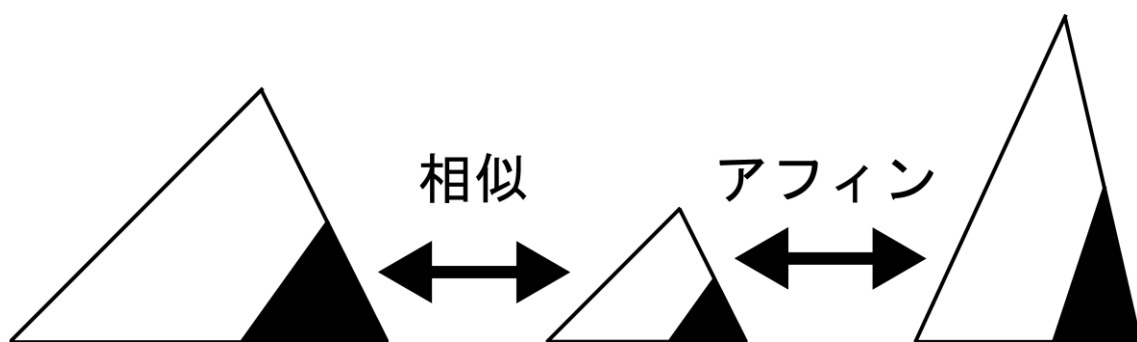
326 図2 メマツヨイグサ (*Oenothera biennis*) の葉1枚の老化曲線の例。縦軸は  
327 強光 ( $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) を照射した時の単位葉面積当たりの純光合成速度 (小  
328 山、未発表)。

329

330

331

332



333

334

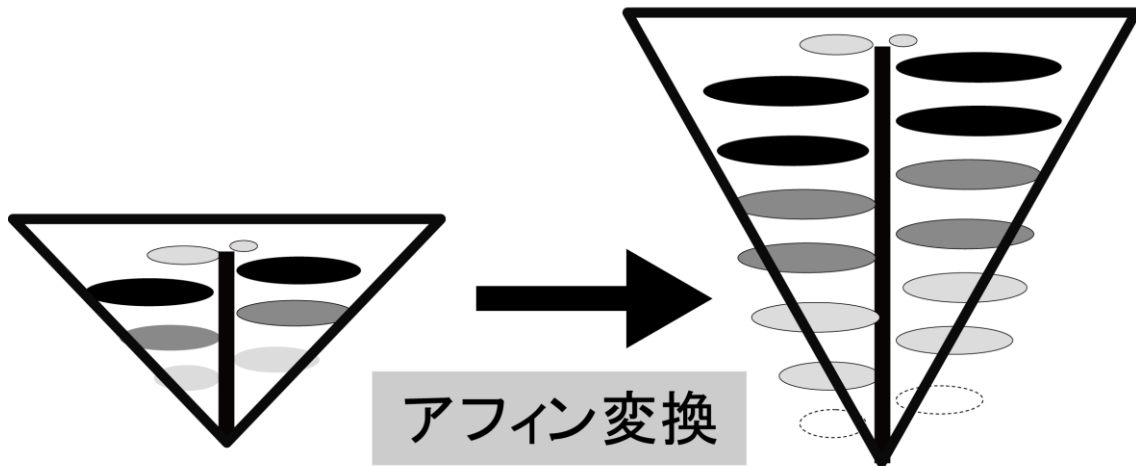
335

336 図3 相似とアフィン 相似は全方向に同じ倍率で拡大・縮小 (相似変換) し  
337 て図形が合同になる事を指す。アフィン(affine)は相似の拡張で、縦方向・横方  
338 向の拡大倍率が異なる場合を含む。

339

340

## 葉色の濃淡は光合成能力の違いを表す



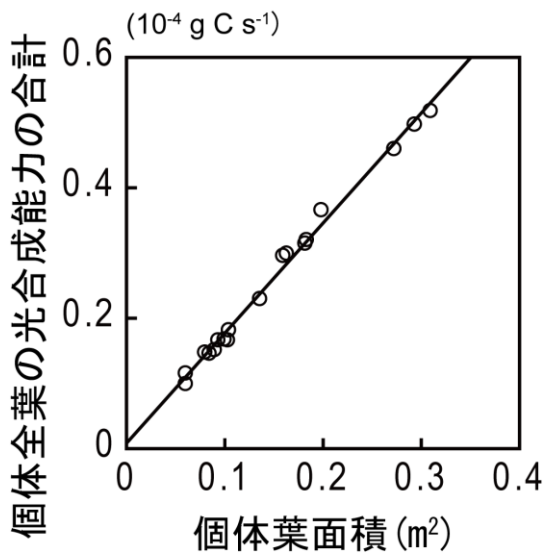
## 光合成能力の平均値は不変

341

342

343 図4 葉群成長のアフィンモデル (クワイモ、メマツヨイグサの場合)。Koyama  
344 & Kikuzawa (2006; 2009) の結果を図で表したもの。

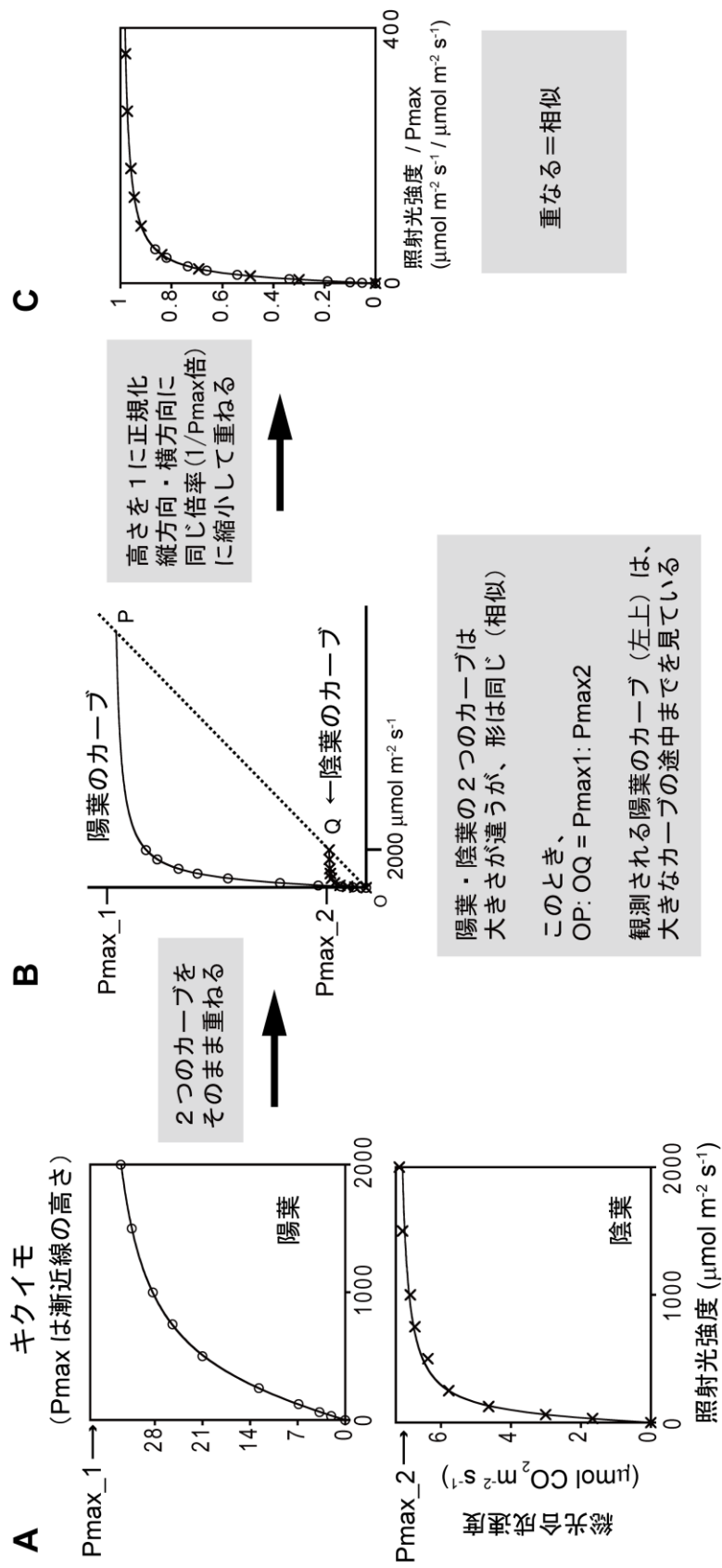
345



346

347

348 図5 クワイモの個体葉面積と個体全葉の光合成能力の合計値の関係。1個の記  
349 号は様々な成長段階 (サイズ) のクワイモ1個体を表す (Koyama & Kikuzawa  
350 2009)。



351  
352  
353

図6 光—光合成曲線の相似モデル

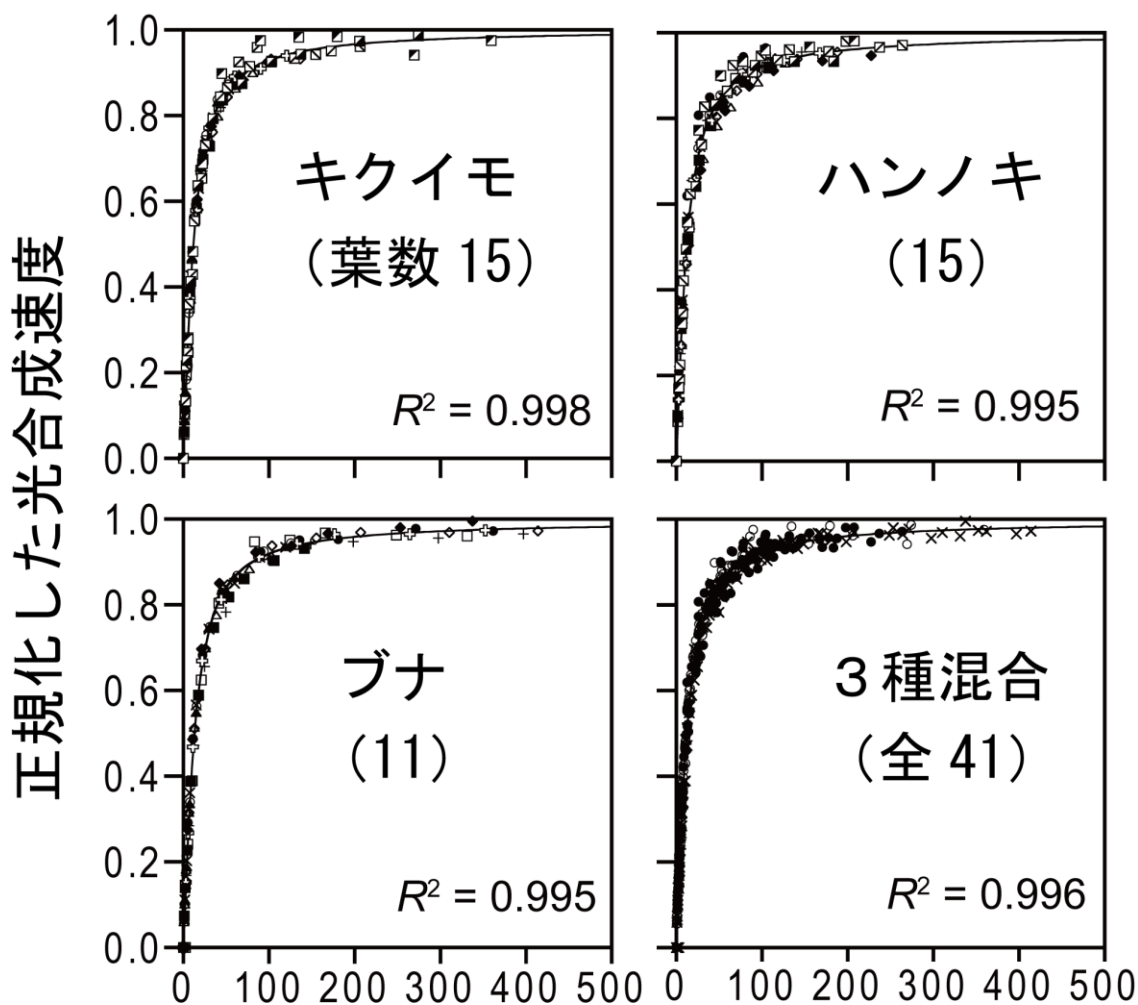


図 1 の横軸の光強度を、縦軸と同じ倍率  
( $1 / P_{\max}$  倍) で縮小した値 ( $\mu\text{mol } \mu\text{molCO}_2^{-1}$ )

355

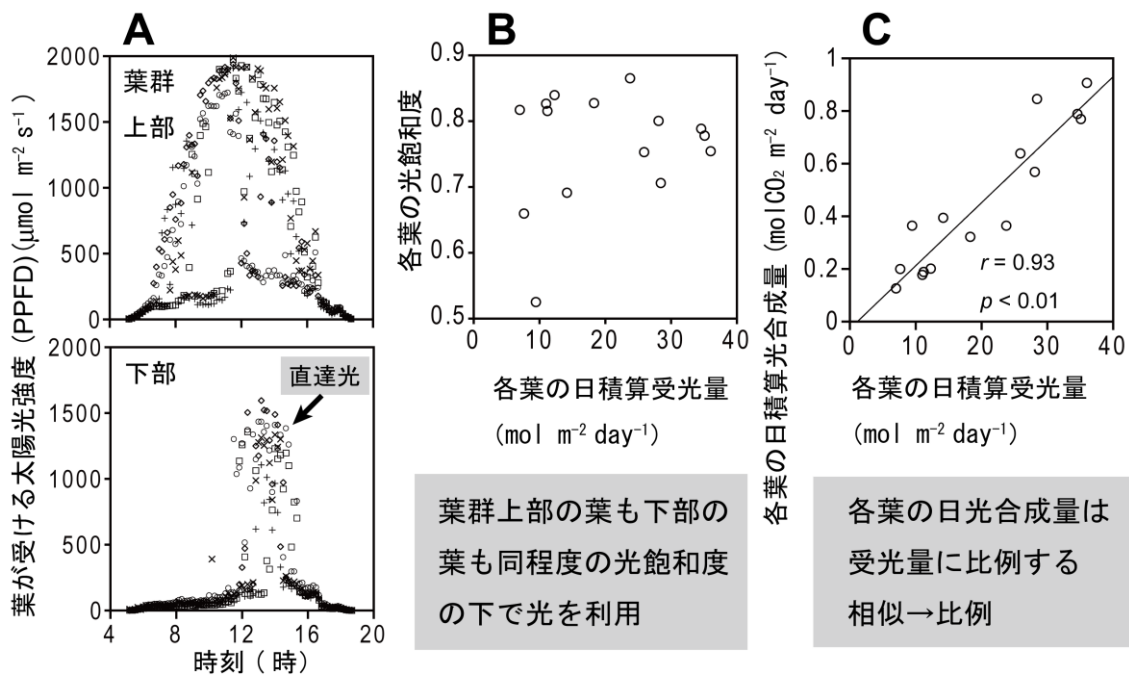
356

357

358 図 7 データによる光—光合成曲線の相似性の証明(Koyama & Kikuzawa 2010)。  
 359 異なる記号は異なる葉を表し、葉群内の陽葉から陰葉まで様々な葉を含む。3  
 360 種混合では、3種類の記号はそれぞれキクイモ・ブナ・ハンノキに対応する。  
 361 グラフの縦軸は単位無しの比率であり、図 1 の縦軸 (光合成速度) をそれぞれの  
 362 の曲線の漸近線の高さで割って正規化した値である。グラフの横軸は、図 1 の  
 363 横軸 (照射光強度) を各曲線についてそれぞれの漸近線の高さで割った値であ  
 364 る。つまり、相似性を確かめる為に図 1 の各曲線を横方向にも縦方向と同じ倍  
 365 率で縮小して、全ての曲線を 1 枚に重ねた図である。

366

367  
368



369  
370  
371

372 図8 キクイモ葉群に於ける (A) 受光量の日内変化。異なる記号は個体内の異なる葉を表す。図中で「直達光」とあるのは、直達光（直射日光）と散乱光（空  
373 の様々な方向から反射して来た光）を両方受けた瞬間である。それ以外の時刻  
374 では、散乱光のみを受けている。(B) 各葉の日積算受光量と各葉の光飽和度の  
375 関係。各葉の光飽和度とは、各瞬間に降り注ぐ光強度が、図7の光—光合成曲  
376 線のどの位置（縦軸の値）に対応するかを各時刻の受光量で重み付けして日平  
377 均した値を示す。例えばこの値が0.8ならば、各葉に降り注ぐ光エネルギーは平  
378 均して図7の高さ0.8の位置で利用されている事を意味する。(C) 各葉の日積  
379 算受光量と光合成量の関係。一つの白丸は1枚の葉を示す(Koyama & Kikuzawa  
380 2010)。  
381