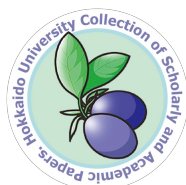




Title	豆類の乾物生産特性に関する研究
Author(s)	中世古, 公男; NAKASEKO, Kimio
Citation	北海道大学農学部邦文紀要, 14(2), 103-158
Issue Date	1984-10-18
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/12011
Type	departmental bulletin paper
File Information	14(2)_p103-158.pdf



豆類の乾物生産特性に関する研究

中世古公男

(北海道大学農学部食用作物学講座)

(昭和 58 年 11 月 4 日受理)

Studies on Dry Matter Production, Plant Type and Productivity in Grain Legumes

Kimio NAKASEKO

(Laboratory of Field Crops, Faculty of Agriculture,
Hokkaido University, Sapporo, Japan)

目 次

緒 論	103
第 1 章 初期生長の作物間差異と種子重および 子葉の機能との関係	104
材料および方法	105
結果および考察	105
論 議	109
摘 要	109
第 2 章 草型の品種間、作物間差異と形態的 諸形質との関係	110
材料および方法	110
結果および考察	110
論 議	114
摘 要	114
第 3 章 疎植条件下における乾物生産過程から みた生育特性と生産力	115
材料および方法	115
結果および考察	115
論 議	119
摘 要	121
第 4 章 群落条件下における乾物生産特性と 密度反応性	121
材料および方法	122
結果および考察	122
大豆について	122
小豆について	129
菜豆について	133
論 議	136

摘 要	139
第 5 章 エネルギー吸収量ならびにその乾物生産 効率からみた生産力の作物間差異	140
材料および方法	140
結果および考察	141
論 議	146
摘 要	146
総 合 論 議	147
引 用 文 献	149
英 文 摘 要	154

緒 論

わが国で栽培されている畑作物のうちで、大豆、小豆、菜豆は、トウモロコシやばれいしょに比べその栽培の歴史は古く、日本人の食生活に欠くことのできない農作物である。とりわけ、大豆は五穀の一つに数えられ、古来から豆腐、納豆、油揚げ、味噌、醤油などの形で食卓を賑わし、日本人の蛋白源としても重要な地位を占めてきた。また、小豆や菜豆はいわゆる食糧としての地位は低いものの、和菓子の原料として古くから親しまれ、我が国固有の食文化の形成に重要な役割を演じている。

明治以降における大豆の栽培・生産状況は、我が国が近代国家として歩み始めるとともにその国策の影響を大きく受け、とくに昭和 36 年から始まった輸入の自由化によって著しく変貌した。

大豆の栽培面積は、明治初期から大正末期にかけて 40 万 ha 台に推移し、その生産量も大正 9 年には最高 (55 万 t) に達したが、明治後期から朝鮮、満州の植民地化が進められると、大陸から大量の大豆が移入され、国内での

栽培は第2次大戦直後まで減少の一途をたどった。終戦によって輸入が途絶すると大豆栽培は復活し、昭和29年には栽培面積は43万haまで回復したが、昭和36年に入り輸入が自由化されると、アメリカ産を中心とする大豆が輸入され、国内での栽培は急減した⁵⁸⁾。近年、大豆の栽培には増加の兆しが見えるものの、昭和54年における栽培面積はわずか13万ha、生産量も約19万tに過ぎず、426万t(昭和53年)にも及ぶ大豆が輸入されている⁶⁹⁾。

一方、小豆、菜豆の栽培は、小豆では明治末期、菜豆では第2次大戦直前まで増加傾向にあり、最盛期における栽培面積は小豆約14万ha、菜豆約9万haであったが、その後減少傾向に転じた¹⁰⁸⁾。昭和20年代後半には一時的な回復が認められたものの、その後漸減し、昭和54年における栽培面積は小豆6.2万ha、菜豆2.1万ha、その生産量は小豆8.8万t、菜豆4.1万tに過ぎない。また、これらの作物の栽培は、近年も減少傾向にあり、昭和53年には小豆で4.1万t、菜豆で3.3万tが輸入されている⁶⁹⁾。

このように、近代における豆類栽培の変遷は、麦類⁸⁰⁾やトウモロコシ⁶⁵⁾など他の畑作物と同様、我が国の農業政策によって大きく左右されてきたといえるが、一方、栽培面積の減少の原因にはその低収性が大きく関与していることは否めない。昭和54年における大豆、小豆、菜豆の全国平均反収(10a当たり収量)は、それぞれ、147 kg, 141 kg, 193 kgで、いずれも近年増加する傾向にあるが、第2次大戦後飛躍的に反収が増加した水稻の482 kg(昭和54年)に比ぶべくもなく、そのレベルはいずれも水稻の1/2にも達していないのが現状である⁶⁹⁾。

近年、世界で著しく反収が向上した作物の例として我が国の水稻、アメリカにおけるトウモロコシがあげられるが、これらは基本的には多肥密植、草型の改良によって達成され^{83,95)}、その成功は密植条件下における栽培技術の確立、および受光体制の改善や耐倒伏性の強化などを目的とした品種改良に負う所が大きい。しかし、これらの成功の背景には、第2次大戦後急速に発展した作物の光合成、呼吸、群落構造など生理生態の特性の解明を中心としたいわゆる作物の物質生産(乾物生産)に関する膨大な研究の蓄積¹⁰⁵⁾があり、これらの基礎的研究なしには今日の成功は望み得なかったであろう。

大豆の物質生産に関する研究は、我が国では玖村⁴⁸⁻⁵⁴⁾、小島^{21,73-79)}、渡辺¹¹¹⁻¹¹³⁾、による一連の研究があるほか、アメリカ、カナダを中心に幾多の研究^{9,15,18,19,35,46,47,72,107,125)}がなされているが、その低収要因は必ずしも明らかではない。一方、菜豆においては田中⁹⁸⁻¹⁰⁴⁾、

WALLCE^{ら34,109,110)}の研究があるに過ぎず、小豆においてはこの面での研究は皆無である。このように、豆類に関する物質生産面での研究は、水稻、トウモロコシに比べ著しく立ち後れており、したがって、低い収量レベルに低迷する豆類の生産性の向上を図るには、物質生産面からみた低収要因の解明が急務であろう。

大豆、小豆、菜豆の間には、生育習性、開花習性などその生理生態の特性にはいくつかの相異点が認められるが、茎葉の外部形態や収量の成立過程はきわめて類似した作物である。本論文はこの点に着目し、各作物、品種を同一栽植条件下に栽培し、個体、あるいは群落としての生態反応を比較作物学的観点から検討を加え、豆類における生産阻害要因を解明しようとしたものである。また、その解明に当たっては、生産力を単に乾物生産面からのみ究明するのではなく、光合成の場である葉や葉の空間的配列を規制する葉柄と茎の構造を生産生態としてとらえ、形態的、生態的諸特性と乾物生産との関係(形態と機能)、ならびにその物質生産上の意義を明らかにすることにより、生産力を把握しようとした。解析は、従来群落条件下における生産力の解明に広く用いられてきた生長解析法¹¹⁶⁾によって行ったが、この解析法についても検討を加え、光エネルギーの吸収に関する要因を組み込むことにより、その欠点を補う新たな解析法の導入を試みた。

第1章 初期生長の作物間差異と種子重 および子葉の機能との関係

大豆、小豆、菜豆の生育特性にみられる大きな違いの一つに初期生長性の差異があげられる。菜豆は出芽直後から旺盛な生長を示すが、大豆と小豆は菜豆に比べ葉面積の拡大速度が遅く、初期生長はきわめて緩慢である。

初期生長は、一般には出芽期や出芽直後の気温に左右される面が強いが、気温が制限要因でない場合は、種子の重さ、貯蔵養分の成分構成、種子および幼植物体の形態的、生理生態の特性などの違いによって異なる。なかでも、種子重が初期生長を支配する主要な要因であることは多くの作物について報告されており^{1,4,5,6,11,20,25,37,55,70,93,97)}、一般に個体間(品種内)、品種間でも種子重の大きなものは旺盛な初期生長を示すことが知られている。また、筆者⁶⁷⁾は、この関係は特性を大きく異にする作物間でも原則的に存在することをみている。

大豆、小豆、菜豆は、種子重の品種間差異が大きい作物であるが、平均的にみると、種子重は菜豆が最も大きく、ついで大豆、小豆の順になるといえる。また、大豆

と菜豆は地上子葉植物で、このうち大豆の子葉は出芽直後から活発に光合成作用を営んでおり⁸⁾、一方、小豆は地下子葉植物である。さらに、大豆は脂肪や蛋白の含有率が高く、成分構成比も小豆、菜豆と異なる。

本章では、このような特性の異なる作物における初期生長性の差異を解明するため、各作物につき大粒から小粒まで種子重を異にする5品種を供試し、出芽後30日目までの生育特性を比較、検討した。

材料および方法

Table 1に示すように、各作物につき種子重の異なる5品種(系統)を供試し、5月18日に圃場に播種した。栽培様式は、40 cm×20 cm、1本立てで、肥料は10アール当たりN 2 kg、P₂O₅ 6 kg、K₂O 5 kgの割合で施用した。区制は3反復乱塊法とした。また、出芽の整一性を期するため、播種後ただちにスプリンクラーによりかん水を行った。

60% 出芽期は、菜豆、大豆では、種子重の小さい2品種は5月29日、大きい3品種は5月30日であったが、小豆はやや遅く、最も種子重の大きい暁大納言が5月31日、他の4品種は6月1日であった。

Table 1. Initial seed weight

Variety (Code)	Seed weight (mg/seed)	
	Ave.	Range
Kidney bean (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.)		
Fukushirokintoki (K 1)	775	660-930
Fukuryūchūnaga (K 2)	718	640-800
Taishōkintoki (K 3)	653	530-790
Gintebō (K 4)	387	340-440
Kotebō (K 5)	196	160-240
Soybean (<i>Glycine max</i> Merr.)		
Toiku No. 179 (S 1)	516	470-600
Toiku No. 180 (S 2)	426	400-440
Kitamusume (S 3)	341	310-390
Koganejirō (S 4)	250	210-280
Tokei No. 421 (S 5)	154	120-180
Azuki bean (<i>Vigna angularis</i>)		
Akatsukidainagon (A 1)	217	180-250
No. 2,000 (A 2)	172	160-180
Kotobukishōzu (A 3)	137	120-160
Chagarawase (A 4)	111	90-120
Buchishōryūkei (A 5)	63	50- 80

調査は、60% 出芽期を基準(0)に、5、10、20、30日目に行い、各反復区より5個体、計15個体について子葉を含む部位別乾物重(80°C、48時間乾燥)および葉面積を測定した。また、大豆については子葉の面積も測定した。

各品種の平均種子重は、播種前に供試種子の1粒重(10 mg 単位)を測定して求めた。また、種子の一部(20粒)を80°Cで72時間乾燥して乾物率を求め、平均種子重との積から平均種子乾物重を算出した。

結果および考察

1. 種子(子葉)乾物重の減少過程からみた貯蔵養分の消費特性

Fig. 1は、播種後における種子(子葉)乾物重の減少パターンを示したものである。図から明らかなように、菜豆および小豆では、いずれの品種も出芽後10日目までに貯蔵養分はほとんど消費されることがわかる。特に種子重の最も小さい小手亡(菜豆)、斑小粒系(小豆)は10日目には子葉はまったく消失していた。

一方、大豆では各品種とも出芽後10日目までに一定量が消費されるが、その後乾物の減少は緩慢となり、10～20日目までの減少量はきわめて少ない。種子重の大きい3品種ではその後30日にかけて子葉はほとんど脱落したが、種子重の小さい2品種は30日目まで子葉が着生

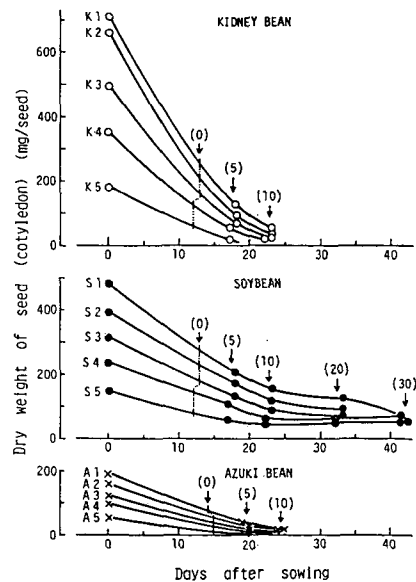


Fig. 1. Decreasing patterns of seed (cotyledon) dry weight during the pre-emergence and early post-emergence period.

Note. (): the days after emergence.

しており、乾物重も若干増加する傾向が認められた。

以上のように、大豆では貯蔵養分のすべてが消費されるわけではないが、種子乾物重の減少パターンからみると、各作物ともほぼ出芽後10日目を境に従属栄養期から独立栄養期へ転換するものと考えられる。

そこで、Table 2に出芽後10日目までの貯蔵養分の消費特性、ならびに形成された幼植物体の乾物重および

葉面積について検討してみると、消費量および消費速度は、いずれの作物においても種子重の大きい品種ほど大きく、播種前の種子乾物重（以後種子乾物重とのみ表示）との間には $r=0.993^{**}$ 以上の強い正の相関が認められた。一方、消費割合は小豆では種子重の小さい品種ほど高い傾向が認められ、品種間差異はいずれの作物においても有意であったが、その差は比較的小さく、平均消費

Table 2. Consumption attributes of reserve food (dry matter) and seedling performance during the period from sowing to the 10 days after emergence

Crop/Variety	Initial	Consumed	Decreasing	Consumed	Seedling		Economic ratio (C/B)
	seed dry weight (A)	dry matter (B)	rate per seed	ratio (B/A)	dry weight (C)	leaf area (D)	
	(mg/seed)	(mg/seed)	(mg/day)	(%)	(mg/pl.)	(cm ² /pl.)	
Kidney bean							
Fukushirokintoki	707	646	29	91.3	903	118	1.4
Fukuryūchūnaga	657	625	28	95.1	958	128	1.5
Taishōkintoki	593	559	25	94.5	841	112	1.5
Gintebō	353	330	16	93.6	483	53	1.5
Kotebō	180	180	9	100.0	267	34	1.5
Average	498	468	21	94.9	690	89	1.5
Significance	—	**	**	**	**	**	ns
<i>r</i>	—	0.999**	0.999**	ns	0.988**	0.978**	ns
Soybean							
Toiku No. 179	479	323	15	67.5	381	48	1.2
Toiku No. 180	395	273	12	69.1	355	47	1.3
Kitamusume	317	225	10	71.0	297	38	1.3
Koganejiro	233	169	8	72.5	237	30	1.4
Tokei No. 421	144	100	5	69.4	164	18	1.6
Average	313	212	10	69.9	287	36	1.4
Significance	—	**	**	*	**	**	*
<i>r</i>	—	0.999**	0.997**	ns	0.990**	0.973**	−0.946*
Azuki bean							
Akatsukidainagon	191	172	7	89.9	158	24	0.9
No. 2,000	157	144	6	91.5	143	22	1.0
Kotobukishōzu	124	118	5	95.2	93	13	0.8
Chagarawase	101	98	4	96.7	96	14	1.0
Buchishōryūkei	58	58	2	100.0	51	8	0.9
Average	126	118	5	94.6	108	16	0.9
Significance	—	**	**	**	**	**	ns
<i>r</i>	—	0.999**	0.993**	−0.994**	0.976**	0.961**	ns

Note. A: values dried at 80°C for 72 hr.. C and D: values at the days after emergence.

r: the correlation coefficient with the initial seed dry weight.

Statistical significance is indicated as follows: *=0.05, **=0.01, ns=Not significant.

割合は、菜豆、小豆が約95%、大豆が約70%であった。大豆では、出芽後7日目において子葉は光合成作用を営んでいることが報告⁸⁾されており、前述したように、子葉乾物重は10日目以降ほとんど減少しないことから、貯蔵養分のすべてが幼植物体の形成にふりむけられるのではなく、約30%は子葉の機能維持に利用されるものと考えられる。

出芽後10日目における幼植物体の乾物重および葉面積は、いずれの作物においても種子重の大きい品種ほど大きく、両者と種子乾物重の間には、1%水準で有意な正の相関が認められた。また、この関係は消費割合が異なる作物を込みにしても同様に存在する(相関係数はいずれも $r=0.961^{**}$ 以上)が、消費量との相関係数がより高い(両者とも $r=0.990^{**}$ 以上)ことから、幼植物体の乾物重や葉面積は、基本的には種子重というよりも消費された貯蔵養分量に比例するといえる。

消費された乾物量に対する幼植物体の形成割合(転換率)は、品種間差異が小さく、菜豆1.5、大豆1.4であったが、小豆はやや低く0.9であった。また、大豆では種子重の小さい品種ほど転換率が高いのが特徴である。暗黒条件下で測定された真の転換率は、貯蔵養分の一部が呼吸により消費されるため、0.65~0.85の範囲にあり、作物により若干異なることが指摘されている¹²⁴⁾。本試験での値は、圃場条件下で得られたもので、あくまでもみかけの値であるが、菜豆、大豆では各品種とも1以上の値を示しており、これらの作物では出芽後10日目までの間で幼植物体は光合成活動を開始しているものと推察される。

2. 幼植物体の生育特性と種子重との関係

Fig. 2は、出芽後10日から30日目までの幼植物体乾物重の推移(A)と、種子乾物重との関係(B)を作物を込みにして示したものである。出芽後10日目では、貯蔵養分の消費割合や転換率の差を反映して、作物間では異なるものの、幼植物体の乾物重は、各作物とも種子重の大きい品種ほど大きく、この関係は出芽後30日目においてもほぼ同様に認められた(B)。一方、対数目盛で示した乾物重の推移は、各作物、品種ともほぼ直線的に増加しており、その勾配(相対生長率)は作物・品種間差異が著しく小さく、出芽後10日目における乾物重の順位は30日目においてもほとんど変らなかった(A)。

以上のように、幼植物体乾物重に対する種子重の影響は出芽後30日目まで継続してみられるが、独立栄養期に入った植物体の生長は、植物体自体の特性によって左右されるものと考えられるので、まず幼植物体の乾物生長

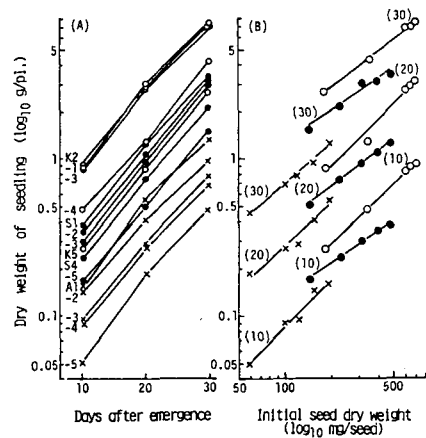


Fig. 2. Changes of seedling dry weight (A) and its relationship with the initial seed dry weight (B) during the period from 10 to 30 days after emergence.

Note. (): the days after emergence.

Symbols are the same as those in Fig. 1.

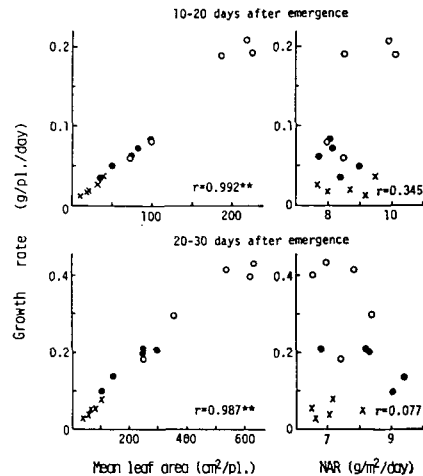


Fig. 3. Growth rate as related to mean leaf area and net assimilation rate (NAR) during the early vegetative stage.

Note. ○: kidney bean, ●: soybean, ×: azuki bean.

速度とその支配要因である純同化率、および平均葉面積との関係を Fig. 3 に示した。これについてみると、乾物生長速度は純同化率とは相関がみられず、平均葉面積と作物を込みにして $r=0.992^{**}$ の正の相関を示した。また、Fig. 4 に明らかなように、各調査時期における幼植物体の乾物重と葉面積との間には、作物、時期を込み

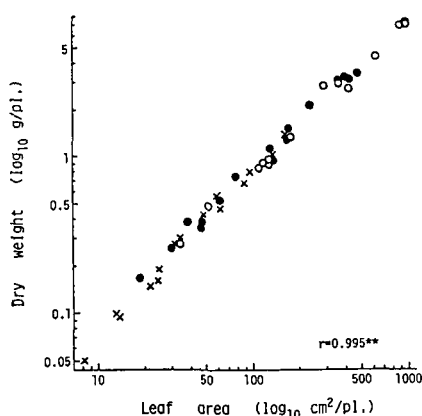


Fig. 4. Relation between leaf area and dry weight of seedling during the early vegetative stage (10 to 30 days after emergence).

Note. ○ : kidney bean, ● : soybean, × : azuki bean.

にして $r=0.995^{**}$ の相関関係が認められた。このことから、出芽後10日から30日目における幼植物体の生長は、作物、品種に関係なく、葉面積の大きさによって支配されていることがわかる。

つぎに、同期間における各生長パラメータの作物間差異を Table 3 について検討してみると、乾物生長速度および平均葉面積は、各作物とも種子乾物重と有意な正の相関を示すほか、作物間では平均種子重の大きい作物ほど大きい。一方、相対生長率は、菜豆では有意な品種間差異が認められるものの、Fig. 2(A) からも推察されるように品種間、作物間差異はきわめて小さく、種子重との相関もほとんど認められなかった。また、葉面相対生長率の支配要因である純同化率、葉身への乾物分配率および比葉面積も種子重とほとんど相関を示さなかったが、調査期間によっては、品種間に有意差が認められるほか、作物間差異はいずれの場合も5%水準で有意であった。しかし、葉面相対生長率自体は、相対生長率と同

Table 3. Growth parameters {growth rate (GR), mean leaf area (MLA), net assimilation rate (NAR), relative growth rate (RGR), relative leaf growth rate (RLGR), distribution ratio of dry matter to leaf (DL), specific leaf area (SLA)} and its relationship with the initial seed dry weight during the early vegetative stage

Parameter	Crop	Period (days after emergence)	
		10-20 days	20-30 days
GR (g/pl./day)	Kidney bean	0.147** (0.981**)	0.347** (0.982**)
	Soybean	0.061** (0.999**)	0.171** (0.906*)
	Azuki bean	0.023** (0.947**)	0.049** (0.981**)
MLA (cm²/pl.)	Kidney bean	161** (0.985**)	477** (0.996**)
	Soybean	68** (0.991**)	208** (0.959**)
	Azuki bean	26** (0.975**)	70** (0.981**)
NAR (g/m²/day)	Kidney bean	9.00*	7.39 ns
	Soybean	9.17 ns	8.59** (-0.900*)
	Azuki bean	8.63 ns	7.08 ns
RGR (g/g/day)	Kidney bean	0.111*	0.099** (-0.909*)
	Soybean	0.096 ns	0.101 ns
	Azuki bean	0.110 ns	0.090 ns
RLGR (cm²/cm²/day)	Kidney bean	0.113**	0.112 ns
	Soybean	0.114 ns	0.110 ns
	Azuki bean	0.093 ns	0.112 ns
DL (%)	Kidney bean	65.6 ns	61.4 ns
	Soybean	62.6*	48.7 ns
	Azuki bean	71.4**	65.5*
SLA (cm²/g)	Kidney bean	200**	228*
	Soybean	225**	247**
	Azuki bean	182* (-0.967**)	204*

Note. All the values are the average of five varieties. The stars and ns are the significance of varietal differences (* = 0.05, ** = 0.01, ns = Not significant). Values in parentheses are the correlation coefficients with the initial seed dry weight.

Table 4. Effects of the initial seed dry weight on area of cotyledon (CA), specific cotyledon area (SCA) and net assimilation rate (NAR) during the early vegetative stage (10 to 30 days after emergence) in soybean

Variety	CA (cm ² /pl.)		SCA (cm ² /g)		NAR (g/m ² /day)	
	10 days	20 days	10 days	20 days	10-20 days	20-30 days
Toiku No. 179	7.8	7.1	51	57	8.89	6.95
Toiku No. 180	6.2	6.1	51	67	8.94	8.43
Kitamusume	5.7	5.7	62	67	8.36	3.36
Koganejiro	5.3	5.0	84	84	10.04	9.78
Tokei No. 421	5.0	4.8	115	107	9.63	9.44
Significance	**	**	**	**	ns	**
<i>r</i>	0.928*	0.852	-0.940**	-0.949**	-0.620	-0.900*

Note. *r*: the correlation coefficient with the initial seed dry weight.

Statistical significance is indicated as follows: *=0.05, **=0.01, ns=Not significant.

様、品種間、作物間差異はきわめて小さかった。

論 議

以上のように、初期生長は、作物、品種に関係なく葉面積の大きさによって左右されるが、相対生長率や葉面相対生長率は、品種や作物による差が著しく小さいため、その差は主として種子重の違いによって生じる従属栄養終了期の乾物重や葉面積の差に起因することがわかる。

作物間では、種子重以外に貯蔵養分の消費割合や転換率の違いによる差が認められ、貯蔵養分の一部が子葉の機能維持に利用される大豆は、菜豆に比べ種子重に対する幼植物体の形成割合が小さい。また、このことによる差は、Fig. 2(B)に明らかなように、出芽後30日目まで継続して認められることから、子葉が光合成作用を営むことは、旺盛な初期生長を確保するうえでかならずしも有利に作用しているとは思えない。しかし、大豆では、種子重の小さい品種ほど転換率が高く、子葉の着生期間も長いほか、子葉乾物重は独立栄養期に入って若干増加する傾向が認められる。また、Table 4に示されているように、種子重の小さい品種は子葉乾物重当たりの面積割合が大きく、子葉を薄くすることにより面積の拡大をはかる傾向が認められることから、大豆では、種子重の小さい品種の子葉は、大きい品種のものに比べ光合成器官としての属性を強くそなえているように思われる。また、種子重の小さい2品種は、純同化率が高く推移しているが、BURRISら⁸⁾が同一品種内では、種子重の小さいもののほど子葉や初生葉の光合成速度が高いことを報告していることから、この関係は品種間にも存在するの

も知れない。一方、地下子葉植物である小豆は、菜豆や大豆に比べて転換率が小さかったが、小豆は出芽直後の初生葉展開速度が遅く、幼植物体の光合成作用が活発となり始める時期は菜豆や大豆に比べ遅いものと推察され。

以上のように、初期生長は作物間では、子葉の機能の違いなどによる差が認められるものの、種子重に大きく影響される。種子重はまた、出芽後1カ月の間では幼植物体の乾物重や葉面積のほか、初生葉面積、主茎長および生体重とも高い正の相関を示し、初期生長の優れた系統を選抜する場合、これらの形質を指標とすることは、種子重の大きい系統を選抜する危険性がある。したがって、種子重の影響を除いて初期生長を評価するには、種子重とほとんど相関を示さない相対生長率や葉面相対生長率のほか、純同化率、比葉面積、葉身への乾物分配率などを指標とする必要があろう。

摘 要

初期生長の作物間差異と種子重との関係を明らかにするため、大豆、小豆、菜豆につき種子重を異にする5品種を供試し、出芽後30日目までの生育と種子重との関係について比較、検討した。

1. 菜豆および小豆では、出芽後10日目までに種子乾物重の約95%が消費されたが、大豆では約70%が消費され、その後20日目にかけて子葉乾物重はほとんど変化しなかった。

2. 出芽後10日目までに消費された乾物量に対する幼植物体の形成割合(転換率)は、品種間差異が小さく、

菜豆 1.5, 大豆 1.4 であったが, 小豆はやや低く 0.9 であった。また, 大豆では種子重の小さい品種ほど転換率が高い傾向が認められた。

3. 幼植物体の乾物重および葉面積は, 各作物ともいずれの調査時期においても, 種子乾物重と 1% 水準で有意な正の相関を示した。また, この関係は, 作物, 品種を込みにしても同様に存在したが, 消費量との相関係数がより高かった。

4. 調査期間中の乾物生長速度は, 純同化率とは相関を示さず, 葉面積とは作物, 品種を込みにして $r=0.99^{**}$ の正の相関を示した。また, 幼植物体の乾物重と葉面積との間には, 作物, 時期を込みにして $r=0.995^{**}$ の正の相関が認められた。

5. 純同化率, 比葉面積および葉身への乾物分配率は調査期間によっては, 品種間, 作物間に有意な差が認められたが, 相対生長率, 葉面相対生長率の品種間, 作物間差異は著しく小さかった。また, これらのパラメータは種子重とほとんど相関を示さなかった。

6. 大豆では, 種子重の小さい品種は, 子葉の着生期間が長く, 子葉乾物重も若干増加するほか, 子葉を薄くすることにより面積の拡大をはかる傾向が認められた。また, 種子重の小さい 2 品種は純同化率が高かった。

第2章 草型の品種間, 作物間差異と形態的諸形質との関係

作物の生長は, 葉面積の大きさや, 光合成能力のほかには受光効率を左右する草型の良否によっても大きく影響され, 一般に豆類は光利用のうえで効率の悪い受光体制をそなえているといわれている。玖村⁴⁹⁾は繁茂度の高い大豆個体群にみられる光飽和現象は, 投射される光の強さが増しても, 光飽和点をこえる強い光を受けるのは一部の葉のみで, かなり多くの葉は依然として光飽和点以下の照度にとどまることによることを明らかにし, 受光のしかたが個体群光合成を高める上で障壁になっていることを指摘している。

豆類の光合成系を形造っている茎や葉の外部形態については, これまでも個々にいくつかの研究^{3,14,62,63,64,96,106,114)}があるが, これら外部形態と葉の分布状態との関係など, その草型に関する研究は比較的少なく, 豆類の受光体制上の特徴に関しては不明な点が少なくない。とくに小豆や菜豆では, この面での研究がほとんどみられないのが現状である。

そこで本章では, 大豆, 小豆, 菜豆の受光体制に関する基礎的知見を得る目的で, 各作物につき伸育性, 早熟

性, 生態型, 形態的形質を異にする品種を供試し, 品種特性がよく現われる疎植条件下で, 茎葉の諸形質と葉群構造について調査を行った。

材料および方法

大豆については, 十勝長葉 (有限型) および Harosoy (無限型), 小豆については, 宝小豆 (中生), 円葉 1 号 (晩生) および蔓小豆 (晩生, 蔓性), 菜豆については, 大正白金時 (矮性), 十勝白金時 (半蔓性), 改良大手亡 (無限型, 叢性) および大福 (無限型, 蔓性) を供試し, 畦間 60 cm, 株間 45 cm (1 本立) に栽培した。播種期, 施肥量, その他栽培管理は慣行法にしたがって行ったが, 大福については 2.5 m の支柱を使用した。調査は, 第 1 回目は, 大豆, 小豆では幼莢期 (8 月 2 日), 菜豆では開花期 (7 月 8 日) に行い, 第 2 回目はいずれの作物についても最頂葉展開期 (大豆—8 月 23 日, 小豆—8 月 30 日, 菜豆—8 月 2 日) に行った。

調査方法について述べると, まず各品種につき生育中庸な 10 個体の主茎長, 主茎節数, 分枝数および各分枝の葉数を測定し, このうちから最も平均的な 2 個体を選んだ。これらについて立毛状態で各節位の地表面からの高さ (節位高: H), 葉柄長 (PL), 葉柄先端部 (頂葉の葉脚部) の地表面からの高さ (本試験では葉柄高と名付けた: H') および複葉面積を測定した。また, これらの測定値を基に, 各葉柄の水平面からの傾斜角度 ($\sin H' - H/PL$), および葉柄高を規準として分けた高さ 10 cm ごとの層別葉面積を算出した。

資料の検討は, 各品種とも個体ごとに行ったところ, 両個体とも各形質の値や傾向はきわめて類似していたが, 落葉等により葉数に若干の差が認められたので, その後の検討は葉数の多い 1 個体を中心に行った。

結果および考察

1. 葉群構造の品種間, 作物間差異

Fig. 5 は, 最頂葉展開期 (大豆—8 月 23 日, 小豆—8 月 30 日, 菜豆—8 月 2 日) における葉面積の垂直分布 (葉群構造) を示したものである。大豆についてみると, 十勝長葉 (有限型) は, 上層部に葉群の主力があり, 葉は下層になるにしたがって漸減する逆三角形構造を示す。無限型 Harosoy も, 最大葉層は十勝長葉と同様 50~60 cm 層にあり, 20~60 cm の高さの範囲では, 葉は各層で比較的均等に分布しているものの, 上層部に葉が集中する傾向を示し, その構造は逆三角形に近い。両品種とも最下層は, 下位葉の落葉によって葉はほとんど分布して

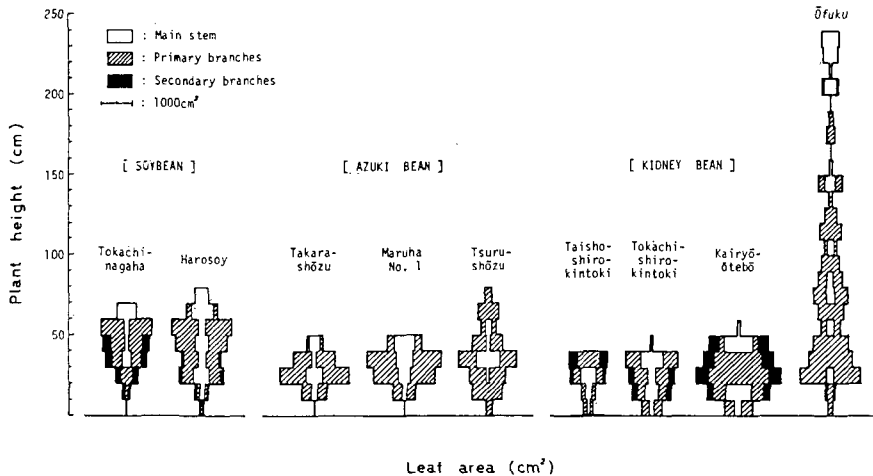


Fig. 5. Vertical distribution of leaf area at the topmost-leaf-expanding stage.

いない。また最上層は、主茎葉のみによって占められているのが特徴である。

小豆の葉群構造は、品種により大きく異っている。すなわち、宝小豆では20~30 cmに最大葉層があり、上・下層ほど葉の分布は少なくなるが、円葉1号は上層ほど葉の分布が多くなる傾向を示し、その構造は逆三角形に近い。また蔓小豆は中層に最大葉層があり、上・下層になるにしたがい葉が漸減する典型的な楕円形構造を示した。また、宝小豆および円葉1号では、最下層は落葉により葉はまったく分布していなかった。

菜豆についてみると、矮性型大正白金時では葉はほとんど上層に集中している。とくに最上層は分枝葉で構成されており、大豆2品種と傾向を異にした。また、十勝白金時も逆三角形構造を示し、大正白金時と同様上層に葉が集まりやすい傾向を示した。これに対して、改良大手亡は中層に最大葉層があり、上・下層になるにしたがって葉の分布は少なくなるが、最上・下層を除くと、葉は各層に比較的均等に分布しており、その構造は樽型に近い。また、中層部は分枝葉によって構成されており、主茎葉は上・下層に片によって分布している。大福は2.5 mの支柱を使用したため、葉群構造は多分に人工的なものであるが、葉の分布は下層に多く上層になるほど少なくなる。最上層に主茎葉が多く分布しているのは、2.5 m以上に伸長した主茎がやや下方にたれ下っていたことによる。

最頂葉展開期における葉群構造を第1回目の調査のもの(大豆および小豆—8月2日、菜豆—7月8日)と比較してみると、第1回目では、一般に蔓性を示す品種(蔓

小豆、改良大手亡、大福)は中層部に、他の品種は上層部に葉が集中する傾向が認められ、両時期における各品種の構造上の特徴は、宝小豆を除くと比較的類似していた。

2. 葉柄の配列とその傾斜角

Fig. 6 は、大豆2品種の主茎および最も旺盛な生長を示した1次分枝における葉柄の配列を、模式的に示したものである。

同図から明らかなように、水平面からの葉柄の傾斜角

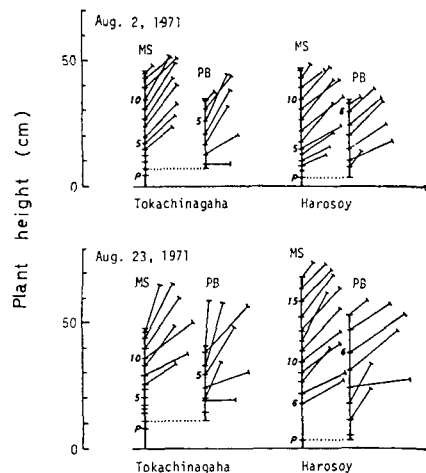


Fig. 6. Arrangement of petioles on main stem and a vigorous primary branch.

Note. The petiole length is indicated by the same scale in plant height. MS: main stem, PB: primary branch, P: primary leaf node, Number: leaf position.

度は、一般に下位節のものが小さく、上位節のもののほど大きくなる傾向が認められる。調査時期別に両品種の葉柄の配列を比較してみると、8月2日では、十勝長葉は最上位2, 3節の葉柄傾斜角は、それより下位のものに比べてやや小さく、上位節の葉柄は葉が生長点の上層に集まるような配列の仕方を示した。また Harosoy では、主茎第4節から第11節の葉柄では、偶数節位の傾斜角が奇数節位のそれに比しやや大きく、葉が2節ごとに同一平面上に分布するような配列を示した。8月23日についてみると、有限型品種十勝長葉では、茎のその後の伸長は認められないが、葉柄長は8月2日に比べて長く、かつ上位節の葉柄ほど立ちあがり角度が大きく、配列の仕方は前期と大きく傾向を異にした。一方、無限型品種 Harosoy は、茎や葉柄にその後の伸長は認められるものの、葉柄の配列は8月2日とほぼ同様な様相を示した。これらの傾向は、別の測定個体についてもほぼ同様に認められた。

以上の結果から明らかなように、大豆の葉柄の配列は、生育時期や品種により若干異なるが、節位と葉柄傾斜角との間には一定の対応関係が存在することがわかる。そこで各作物、品種における葉柄の垂直的な位置と、葉柄

傾斜角との関係を明らかにするため、最頂葉展開期の資料を基に、大福を除く8品種について、各節位を高さ10 cm ごとに類別し、その葉柄の傾斜角(水平面からの角度)の層別頻度分布を Fig. 7 に示した。

同図についてみると、葉柄はマイナスの傾斜角を示すもの(たれさがるもの)から $+90^\circ$ を示すもの(垂直なもの)まで、様々な傾斜角をもつものが分布しているが、傾斜角の層別頻度分布には一定の傾向が認められる。すなわち、大豆では主茎、分枝とも下層部では傾斜角の小さいものが多く分布し、上層ほど傾斜角の大きいものが多くなる傾向が認められ、この傾向はとくに十勝長葉で顕著である。このような傾斜性を示す品種では、葉は上層部に集まりやすいといえよう。一方、小豆の蔓小豆、円葉1号、および菜豆の十勝白金時、改良大手亡の4品種では、大豆と逆の傾向が認められ、下層部ほど傾斜角の大きいものが多くなる。とくに、蔓化程度の大きい蔓小豆や改良大手亡では、下向き(マイナス角)を示すものが各層に分布しているが、下層ほど上向きを示すものが多く、葉は中層に集まりやすい傾向を示す。矮性型品種大正白金時も上記4品種とほぼ同様な傾向を示すが、最下層では逆に傾斜角の大きいものが少ない。また、宝小豆

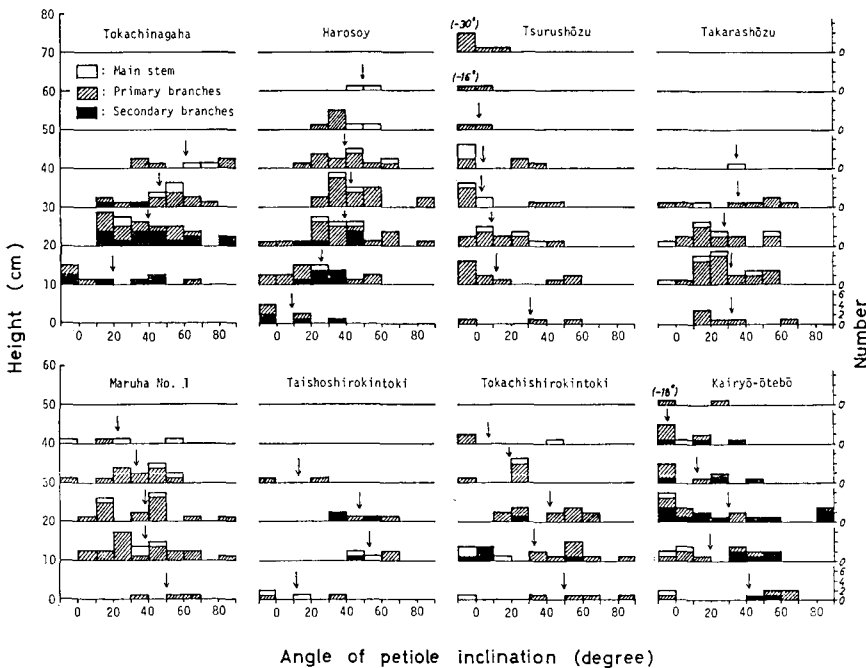


Fig. 7. Frequency distribution of angles (angle of elevation) of petiole inclination at each layer.

Note. All petioles showed downward inclination are contained between 0° and -10° . Arrows or values in parentheses indicate the average values at each layer.

では、各層の平均角度はいずれも $30^{\circ}\sim 40^{\circ}$ の範囲にあり、その分布の型は各層で比較的類似していた。以上の結果が示すように、葉柄傾斜角の分布の様相は作物、品種により大きく傾向を異にしているが、その傾斜特性と Fig. 5 に示した葉群構造との間には密接な関連がうかがえる。

3. 節位と葉柄長および複葉面積との関連

Fig. 8 は各節位の葉柄長と複葉面積を示したものである。図は最頂葉展開期の資料を基に示したが、落葉した下位節位のは第 1 回目の測定資料からおぎなった。

葉柄長および複葉面積の節位との対応関係は、いずれの品種においても比較的類似しており、Table 5 に示す

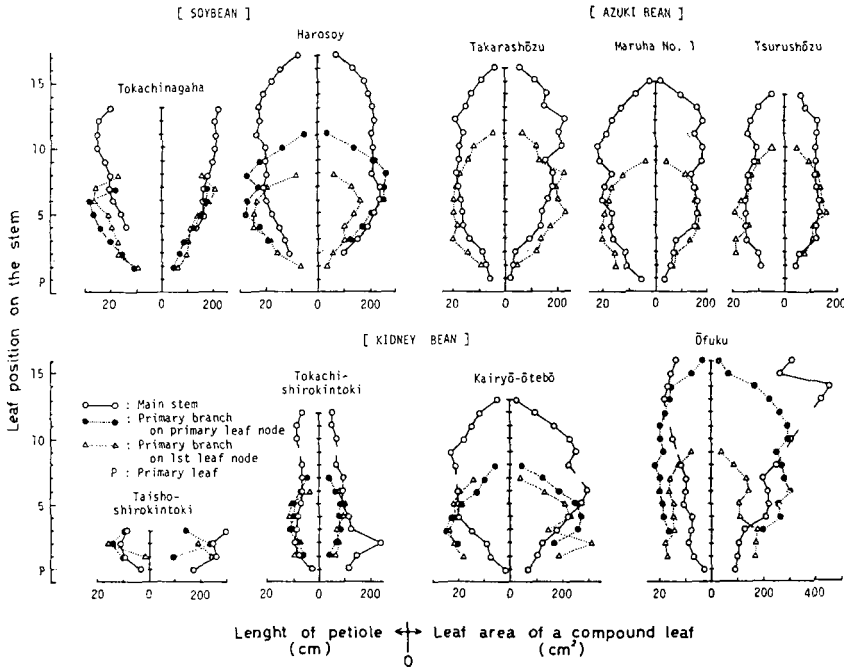


Fig. 8. Length of petiole and leaf area of a compound leaf of each node on main stem and some vigorous primary branches.

Table 5. Correlation coefficients between length of petiole and leaf area of a compound leaf

Variety	Main stem	Primary branches	Secondary branches
	r (n)	r (n)	r (n)
Soybean			
Tokachinagaha	0.154 (7)	0.690*** (31)	0.892*** (23)
Harosoy	0.873*** (13)	0.783*** (61)	0.793*** (18)
Azuki bean			
Takarashōzu	0.877*** (11)	0.670*** (42)	—
Maruha No. 1	0.888*** (10)	0.715*** (49)	—
Tsurushōzu	0.283 (9)	0.678*** (42)	—
Kidney bean			
Taishōshirokintoki	0.840 (4)	0.252 (8)	0.994** (4)
Tokachishirokintoki	0.531 (11)	0.719*** (27)	0.782 (6)
Kairyō-ōtebo	0.922*** (10)	0.757*** (34)	0.614*** (26)
Ōfuku	0.874*** (10)	0.798*** (76)	—

Note. **: 1%; ***: 0.1% level of significance.

ように、節位ごとの葉柄長と複葉面積との間には一部を除くと高い正の相関関係が存在する。両者の節位との位置の対応関係を作物、品種別にみると、大豆では、十勝長葉は葉柄長および複葉面積ともほぼ下位節から上位節に向かって大きくなる傾向を示すが、Harosoy では中間節位のものが大きく、上・下節位に行くにしたがって小さくなる。また、1次分枝では、下位節の葉柄長が主茎に比べ長いのが特徴である。

小豆では、各品種とも葉柄長および複葉面積は、いずれも中間節に位置するものが大きく、上・下節位のものほど小さくなり、その対応関係は品種の間できわめて類似している。また、蔓小豆は葉柄長および複葉面積とも他の2品種に比べやや小さい。

菜豆では両者の対応関係は品種により傾向を異にした。すなわち、大正白金時では、葉柄長および複葉面積は上位節ほど大きい、十勝白金時では第2本葉の複葉面積だけが極端に大きく、他の節位の複葉面積や葉柄長は、中間節位でやや大きいものの、節位間差は比較的小さい。また、第2本葉の複葉面積を除くと、葉柄長および複葉面積は、他の品種に比べきわめて小さいのが特徴である。改良大手亡では、両者とも主茎では中間節位で大きく、上・下位節ほど小さくなるが、一次分枝では下位節のものは、主茎のものに比べて大きく、上位節では急激に小さくなっている。また、大福は、主茎では両者とも上位節ほど大きくなるが、一次分枝では改良大手亡とほぼ同様の傾向を示した。

論 議

大豆の葉が投射光線の方向や強度に応じて、傾斜方向や角度をかなり敏感に変化させることはよく知られており(本試験において、菜豆や小豆の葉も大豆と同様な動きを示すことが観察された)、川嶋^{38,39)}は、このような葉の位置を環境に応じて調節する作用を調位運動と名づけている。Fig. 6 および Fig. 7 に示されたように、葉柄はその傾斜角を生育時期により大きく変動させること、また、最頂葉展開期においては、葉柄はマイナスの傾斜角を示すもの(たれさがるもの)から $+90^\circ$ を示すもの(垂直なもの)まで、様々な傾斜角をもつものが分布しているが、垂直方向への傾斜角の分布には規則性が認められることから、葉柄もまた、一種の調位運動を行っているものと考えられる。このような葉柄の運動は、葉の運動が太陽の動きに応じた日変化的な運動であるのに対し、葉群構造の発達にともなう群落内部の光環境の変化に誘発されたものと考えられる。また、葉柄の傾斜特性

は、作物、品種により異なるが、これはおそらく光に対する感受性の差異に起因するものであろう。

このような葉柄傾斜角の垂直方向への動きは、一方では葉柄の長さや複葉面積の大きさと相まって、葉の垂直方向への分布を大きく変動させているものと考えられる。Fig. 7 に示されたように、各品種の葉柄は、菜豆の大正白金時や十勝白金時を除くと、いずれも15~25 cmの長さを持つものが多く、これらの葉柄が $+90^\circ$ から -90° まで傾斜角を変動させるとすると、葉の垂直方向への可動範囲は30~50 cmである。前述したように、葉柄の傾斜特性は作物、品種により異なり、大豆は下層部では傾斜角(水平面からの角度)の小さいものが多く分布し、上層部に行くにしたがって傾斜角の大きいものが多くなる傾斜特性を示し、葉は上層部に多く分布していた。また、大豆とはほぼ逆の傾斜特性を示した小豆、菜豆では、蔓小豆と改良大手亡は中層部に葉が集中しており、これらの品種では葉群構造と葉柄の傾斜特性との間に密接な関連が認められた。

葉群構造は、これまでみてきた葉柄の傾斜特性や葉柄長および複葉面積などの形態的形質以外に、茎の骨格を形成する枝状の形によっても大きく左右される。本試験においても、小豆の宝小豆、円葉1号、および菜豆の十勝白金時の葉群構造は、葉柄の傾斜特性よりもむしろ、分枝数や各分枝の伸長程度の違いによって特徴づけられた。本試験では、枝状の形についての詳細な調査は行わなかったが、枝状の形態は栽培、環境条件によってかなり変化することが知られている^{26,57,71)}ことから、枝状の形と葉群構造との関係については、栽植密度との関連において第4章で述べる。

摘 要

大豆、小豆、菜豆の受光体制に関する基礎的知見を得るため、競合の少ない疎植条件(60 cm×45 cm)下で栽培された各作物数品種について、葉群構造(葉面積の垂直分布)と葉、葉柄および茎の形態的形質との関係について検討した。

1. 最頂葉展開期における葉群構造についてみると、大豆では十勝長葉(有限型)およびHarosoy(無限型)とも葉は上層部ほど多く分布する逆三角形に近い構造を示した。一方、小豆、菜豆では品種間差が認められ、小豆の円葉1号および菜豆の大正白金時、十勝白金時は逆三角形型の構造を示したが、小豆の宝小豆、蔓小豆および菜豆の改良大手亡では葉は中層部に最も多く分布していた。また、支柱を使用した大福では下層部ほど多かった。

2. 葉柄の垂直方向への傾斜角は生育時期や品種により異なるが、節位との間には一定の対応関係が存在した。各節位における葉柄傾斜角（水平面からの角度）の垂直方向への分布の様相を最頂葉展開期についてみると、大豆では下層部では傾斜の小さいものが多く分布し、上層部ほど傾斜角の大きいものが多くなる傾斜特性を示したが、小豆、菜豆では各層で分布の様相が類似していた宝小豆を除くと、いずれの品種も大豆とはほぼ逆の傾斜特性を示し、下層部ほど傾斜角の大きいものが多くなった。

3. 各節位の葉柄長と複葉面積との間には強い正の相関関係が認められた。両者の節位との位置的対応関係をみると、一般に主茎、一次分枝とも中間節位のものが大きく、上・下節位で急激に小さくなるものが多いが、十勝長葉では上位節のものほど大きくなる傾向が認められたほか、十勝白金時では第2本葉の複葉面積だけが極端に大きかった。

第3章 疎植条件下における乾物生産過程からみた生育特性と生産力

作物や品種の生産力は、植物体が生産した乾物量や収量で示されるが、群落条件下では個体間に光競合が生じるため、その生産量は光合成の場である葉の展開能力や光合成機能以外に、受光効率を左右するいわゆる受光体制によって大きく規制される。したがって、乾物生産量や収量を規制する要因は、孤立条件下と群落条件下とは必ずしも同じではなく、作物や品種の生産力の実態を把握するためには、個体および群落の両面から究明する必要がある。

そこで、本研究では、まず疎植条件下における乾物生産過程と諸特性との相互関係から個体としてみた場合における生産力の実態を明らかにし、ついで個体から群落へと栽植密度を変動させた場合における諸特性の変化と生産量との関係から個体群としての生産力を把握しようとした。

本章では、各作物につき生態型を異にする数品種を比較的競合の少ない疎植条件下に栽培し、器官別乾物重や葉面積の推移、ならびに収量構成要素について調査を行い、各作物、品種の個体としてみた場合における生産力と諸特性との相互関係を明らかにしようとした。

材料および方法

試験は1971年および1972年に北海道大学農学部附属農場で行った。1971年には大豆、菜豆について行い、大豆では十勝長葉（有限型）および Harosoy（無限型）の2

品種、菜豆については大正白金時（矮性）、十勝白金時（半蔓性）、改良大手亡（無限型、叢性）および大福（無限型、蔓性）の4品種を供試し、いずれも5月19日に播種した。また、1972年度には小豆について行い、茶穀早生（早生）、宝小豆（中生）、暁大納言（晩生）、円葉1号（晩生）、黄金大納言（中生、蔓性）および蔓小豆（晩生、蔓性）の6品種を5月24日に播種した。栽植様式、施肥法、栽培管理および調査方法等は特筆しない限り、各作物、各年次とも共通である。栽植様式は畦間60 cm、株間45 cm（3,704個体/10 a）で播種時2粒播、発芽後2週間目に1本立てとした。施肥量は、10アール当たりN 4 kg（大豆は3 kg）、 P_2O_5 8 kg、 K_2O 10 kgの割合で全量基肥として施用した。反復は2反復とし、各区にサンプリング用として6～8のサブプロットを設けた。なお、大福については2.5 mの垂直な支柱を使用した。

これらの材料について、出芽後2週間間隔で6～8回掘取調査を行い、主茎、分枝別に器官別乾物重および葉面積を測定した。調査方法について述べると、まず、各区より10個体について主茎長、主茎節数および分枝数（1枚でも展開葉を着生したものは分枝とした）を測定し、このうち平均的な5個体（2反復で10個体）を掘取り、主茎、分枝別に葉身、茎（葉柄を含む）、莢実、根に分け、80°Cで48時間熱風乾燥後乾物重を秤量した。枯葉の測定は行わなかった。根は株の生育領域30 cm×20 cmの広さを深さ20 cmまで掘り起こし、水洗後、乾物重を測定した。また、各反復区より代表的な1個体、計2個体の全葉面積（自動面積測定装置による）と葉身乾物重を測定し、比葉面積（ cm^2/g ）を算出した。なお、各作物、品種の個体当たり葉面積は、比葉面積と平均葉身乾物重との積による値を用いた。また、生長解析に用いた純同化率（NAR）および相対生長率（RGR）はWATSONによって示された式¹¹⁷⁾から算出した。

結果および考察

1. 供試品種の特性と生育経過

1971年度7月中旬に一時的な低温にみまわれたものの、各作物、品種の生育は両年度ともきわめて順調に推移した。Table 6に示したように、大豆、菜豆では主茎長、主茎節数および一次分枝数はいずれも無限型品種ほど大きく、とくに菜豆では主茎長は20 cm～4 m、主茎節数は5～24節にわたり、草型の変異もきわめて大きかった。小豆では、蔓性品種を除く4品種の間では各形質とも品種間差が小さいのが特徴である。また、蔓性品種のうち黄金大納言は、主茎節数が少なく、一次分枝数が

Table 6. Some characteristics of the varieties at the full leaf expanding stage under the low population density (60 cm×45 cm, singling)

Variety	Code number	Earliness and/or type	Stem length (cm)	No. of node on main stem	No. of branch Pri- mary	Secun- dary	First flower- ing stage	Matu- rity date
Soybean (<i>Glycine max</i> Merr.)								
Tokachinagaha	S-I	Determinate	45.3	14.9	8.9	9.1	July 23	Oct. 8
Harosoy	S-II	Indeterminate	84.8	22.1	12.1	9.1	July 15	Oct. 9
Kidney bean (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.)								
Taishōshirokintoki	K-I	Determinate, dwarf	20.2	5.0	4.6	2.8	July 7	Sept. 1
Tokachishirokintoki	K-II	Determinate, bush	93.9	13.6	5.6	3.6	July 10	Sept. 7
Kairyō-ōtebo	K-III	Indeterminate, short viny	184.7	22.1	7.9	4.6	July 9	Sept. 15
Ōfuku	K-IV	Indeterminate, viny	394.4	23.7	8.2	3.3	July 14	Sept. 20
Azuki bean (<i>Vigna angularis</i>)								
Chagarawase	A-I	Early	30.0	15.5	7.0	0	July 23	Sept. 13
Takarashōzu	A-II	Medium	34.5	16.2	7.3	0	July 26	Sept. 20
Akatsukidainagon	A-III	Late	37.0	17.3	8.8	0	July 28	Oct. 15
Maruha No. 1	A-IV	Late	39.4	16.9	6.9	0	July 28	Sept. 30
Koganedainagon	A-V	Medium, viny	61.6	10.5	9.5	0	July 26	Oct. 8
Tsurushōzu	A-VI	Late, viny	86.4	15.1	8.4	0	July 29	Oct. 4

逆に多くなっているが、これは、各節にほぼ2本の分枝を着生したことによる。各作物、品種の生育は、改良大手亡を除くといずれも隣接個体との接触が少なく、ほぼ個体植えに近い状況下に経過した。

2. 乾物重の推移

Fig. 9 は、茎葉（葉柄を含む）ならびに莢実乾物重の推移を示したものである。同図に明かなように、茎葉乾物重は各作物とも開花直後から次第に品種間差が現われ、その差は茎葉最大期にかけて明確となるが、一般に大豆、菜豆では無限型品種が、小豆では晩生品種が旺盛な生長を示した。茎葉乾物重が最大に達する時期は、大豆、小豆では品種間差が小さく、いずれの品種もほぼ8月下旬に最大となったが、菜豆では無限型品種ほど最大期が遅れる傾向が認められた。また、菜豆は、大豆や小豆に比べ初期生長が旺盛で開花始、茎葉最大期が早く、生育期間が短かいのが特徴である。

最大期における葉と茎の乾物重比は、作物、品種を込みにしてみるとほぼ1対1（茎/葉=1.05±0.16）に近かったが、葉への乾物分配率は生育初期に最も高く、生育にともなって漸減しており、同化産物が葉の造成に使われる割合は生育初期ほど大きい。とくに初期生長の旺盛な菜豆は、大豆や小豆に比べ生育初期での葉への乾物分配率が高かった。

莢実乾物重は、各作物ともいずれの品種もほぼシグモイド型の推移を示した。菜豆や小豆では、有限型や早生品種は、無限型や晩生品種に比べ早期から旺盛な増加を示すが、増加が緩慢となる時期も早い。

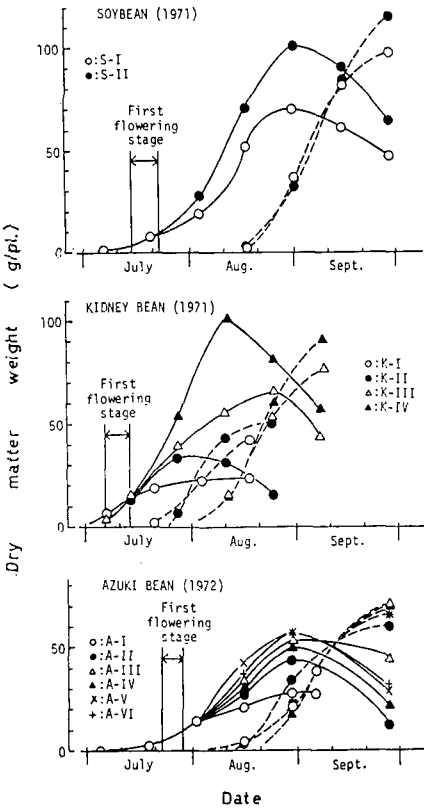


Fig. 9. Seasonal changes of dry matter weight under the low population density (60 cm×45 cm, singling).

Note. — : leaf + stem + petiole, ... : pod + seed. Code numbers in figures are illustrated in Table 6.

Table 7. Varietal differences in the distribution ratio of dry matter to vegetative and to reproductive portions during the overlapping period of vegetative and reproductive growth

Variety	Distribution ratio (%)			
	L+St+Pe	Se+Po	L+St+Pe	Se+Po
Soybean (Period)	(Aug. 5-Aug. 18)		(Aug. 19-Sept. 1)	
Tokachinagaha	85 (33.1)	8 (2.9)	35 (18.8)	62 (33.7)
Harosoy	85 (43.0)	7 (3.4)	50 (30.1)	48 (28.9)
Kidney bean (Period)	(July 15-July 28)		(July 29-Aug. 11)	
Taishōshirokintoki	50 (9.9)	46 (9.1)	10 (2.3)	88 (20.8)
Tokachishirokintoki	73 (19.5)	25 (6.9)	6 (2.4)	93 (36.7)
Kairyō-ōtebe	97 (25.6)	1 (0.2)	54 (19.3)	44 (15.7)
Ōfuku	98 (38.1)	— (0)	75 (47.3)	24 (14.9)
Azuki bean (Period)	(Aug. 3-Aug. 17)		(Aug. 18-Aug. 30)	
Chagarawase	55 (6.8)	38 (4.7)	26 (6.6)	68 (17.1)
Takarashōzu	70 (12.6)	22 (4.0)	34 (15.9)	64 (30.4)
Akatsukidainagon	85 (21.5)	8 (2.0)	45 (18.0)	49 (19.5)
Maruha No. 1	88 (17.7)	3 (0.7)	50 (17.5)	43 (15.1)
Koganedainagon	78 (27.9)	17 (6.0)	37 (10.4)	60 (16.8)
Tsurushōzu	74 (20.9)	20 (5.6)	47 (20.2)	48 (20.5)

Note. L=leaf, St=stem, Pe=petiole, Se=seed, Po=pod.

Values in parentheses are the increased dry matter weight (g/pl.) during the experimental period.

3. 栄養生長と生殖生長との関係

豆類は、一般に栄養生長と生殖生長の併進期間が長いといわれている。開花始から莢葉乾物重が最大に達するまでの期間を栄養生長と生殖生長の併進期間とすると、Fig. 9 から明らかなように、この期間は品種により多少異なるが約 30～40 日にわたる。また、前述したように、この期間は生態型による莢葉生長量の品種間差が明確となる時期である。そこで、この間における莢葉の生長と莢実の生長との相互関係を明らかにするため Table 7 に莢葉最大期前 4 週間における莢葉ならびに莢実への乾物分配率と乾物増加量を示した。大豆についてみると、8 月 5 日から 8 月 18 日においては、莢葉、莢実とも Harosoy の乾物増加量が大きい、その分配率には差が認められない。しかし、8 月 19 日から 9 月 1 日にかけては、有限型の十勝長葉は無限型の Harosoy に比べ莢葉への乾物分配率や乾物増加量はともに小さく、莢実への乾物分配率や乾物増加量は逆に大きくなっている。この傾向は、菜豆においても品種の生態型間に顕著に認められる（莢葉最大前 4 週間を通じて認められる）ほか、小豆においても品種の早晚性間にはほぼ同様な対応関係が存在しており、栄養生長と生殖生長の併進期間においては、大豆、菜豆では無限型品種、小豆では晩生品種ほど同化産物を莢葉の造成にふり向ける傾向が強く（拡大再生産の継続）、

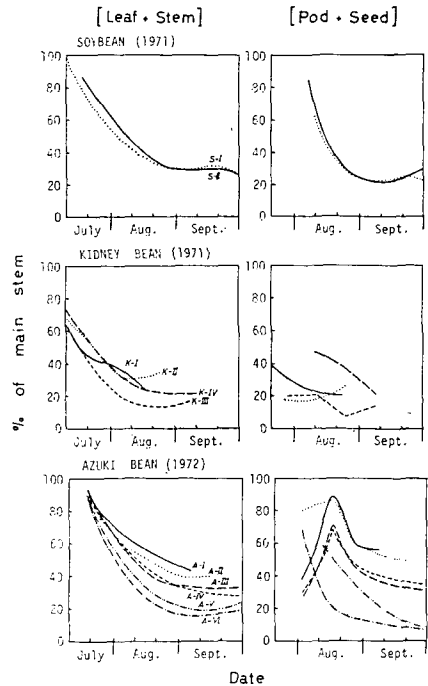


Fig. 10. Changes of the main stem ratio (main stem dry wt./main stem+branches dry wt.) in leaf+stem and pod+seed.

Note. Code numbers in figures are illustrated in Table 6.

同化産物の茎葉および莢実への分配は、品種の伸育習性や熟性と密接に関連しているといえる。

4. 分枝性と乾物生産力

各品種の主茎、分枝別乾物重の推移を検討してみると、分枝は伸長開始とともに急激に増大し始め、いずれの品種も2~3週間で主茎を上回る生長量を示した。そこで、品種の分枝性と乾物生産力との関係を明らかにするため、生育にともなう茎葉ならびに莢実における乾物重の主茎割合の推移を Fig. 10 に示した。

大豆では、主茎および分枝の乾物重はいずれも Haro-soy が大きく推移したが、図に明らかなように、その主茎割合は茎葉、莢実とも両品種ではほぼ同様に推移して

おり、乾物重量比からみた分枝性には品種間差が認められなかった。菜豆では、改良大手亡は他の品種に比べ茎葉、莢実とも主茎割合は低く推移しており、その生長は分枝に依存する割合が高い。また、莢実における推移の様相は品種により大きく傾向を異にしたが、収穫期に近づくにつれて品種間差がなくなった。

これに対し、小豆では、分枝の伸長とともに次第に品種間差が明瞭となり、その主茎割合は茎葉、莢実とも早、中生品種が高く、次いで晩生品種、蔓性品種の順に小さく推移した。これを茎葉最大期における茎葉の主茎、分枝別乾物重について比較してみると、主茎における乾物重は、主茎節数の最も少ない黄金大納言を除くと比較的

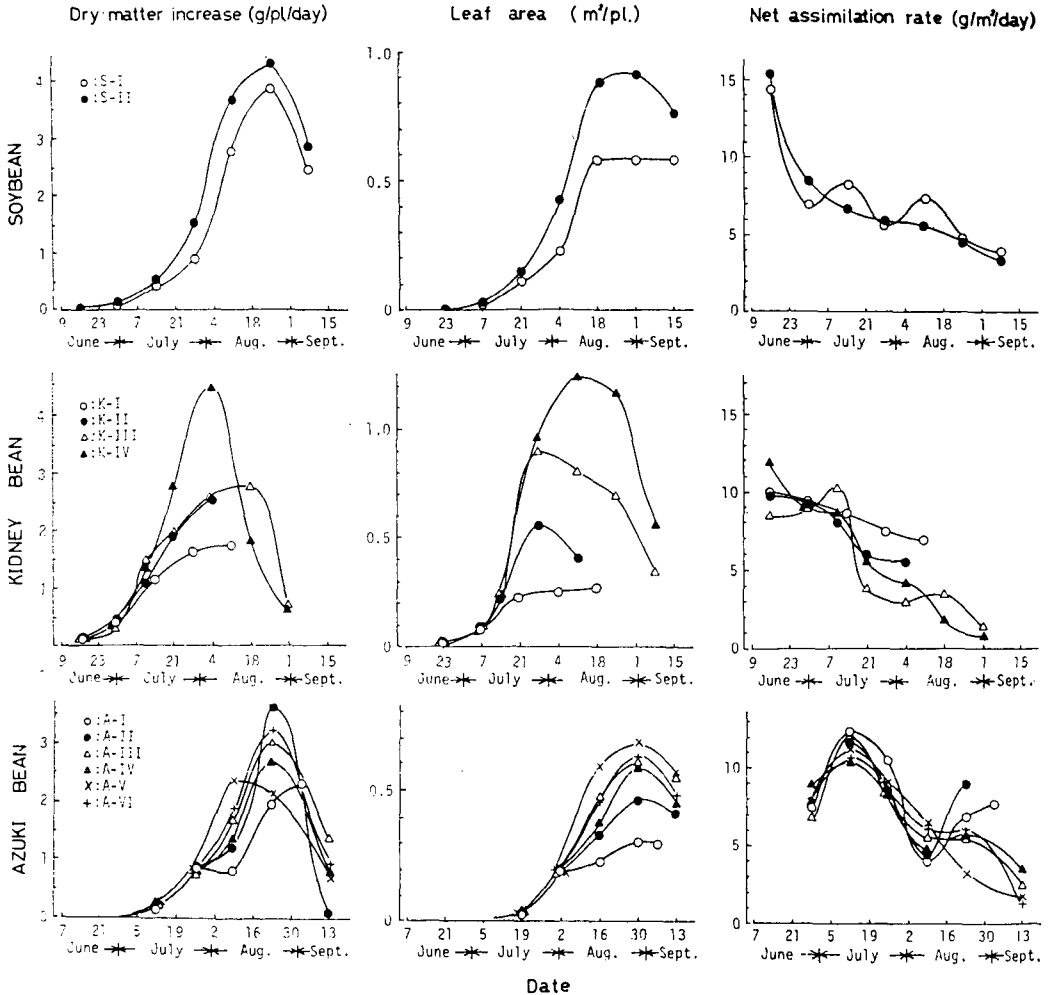


Fig. 11. Time trend of three growth parameters (crop growth rate per plant, leaf area per plant, net assimilation rate) in three crops under the low population density (60 cm x 45 cm, singling).

Note. Code numbers in figures are illustrated in Table 6.

品種間差が小さく、主茎割合は分枝の莖葉乾物重と強い負の相関($r=-0.953^{**}$)を示した。また、この関係は収穫期における莢実乾物重においてもほぼ同様に認められた。

5. 生長パラメータの推移

Fig. 11 は、個体当たり乾物増加速度、個体当たり葉面積および純同化率の推移を作物別に示したものである。

個体当たり乾物増加速度（以下乾物増加速度）は、大豆ではほぼ葉面積の最大期に、小豆では最大期直前に、菜豆では大福を除く3品種は最大期直後に最大となる一頂曲線型の推移を示した。乾物増加速度は大豆や菜豆では、各生育時期とも葉面積の大きい品種ほど大きかったが、小豆ではこの関係は認められず純同化率の差が大きく反映していた。また、最大期を中心とする前後の値は、小豆、菜豆に比べ大豆が大きかった。

個体当たり葉面積（以下葉面積）についてみると、小豆は大豆、菜豆に比べ開花が始まる7月下旬までの葉面積が小さく、生育前期での葉面拡大能力がきわめて低い作物である。また、8月2日以降品種間差が明瞭となるが、これは主に分枝における葉面積の差を反映したものである。一般に、最大葉面積は各作物とも総節数の多い品種ほど大きく、総節数と最大葉面積との間には、作物、品種を込みにして $r=0.961^{***}$ の相関が認められた。

純同化率における推移の様相は、品種間では比較的類似していたが、作物間で大きく傾向を異にした。すなわち、大豆は出芽直後に高く、6月下旬にかけて急速に低下し、その後はゆるやかに減少した。また、十勝長葉では7月中旬および8月上旬に一時的なピークが出現するのが特徴である。菜豆も生育初期に高く、生育にともなって減少するが、矮性型大正白金時を除く3品種は開花後急激に低下し、その後は無限型品種ほど低く推移した。また大豆と同様、7月上旬に無限型2品種に一時的なピークが認められる。これに対し、小豆ではいずれの品種も出芽直後に低く、7月前半に一時的に上昇しその後急速に低下するが、8月後半に黄金大納言を除く5品種は再び上昇した。

大豆では、開花期および嫩莢期において純同化率に一時的なピークが出現することが報告^{15,46,125)}されているが、前述したように、この現象は菜豆や小豆においても認められる。ピークの出現期についてみると、7月上旬に現われた第1回目のピークは、いずれの作物においても開花期というよりも、開花直前の分枝の伸長が旺盛となり始める時期（分枝伸長開始期）に現われており、第2回目のピークは、大豆は嫩莢期、小豆では莢実の肥大が旺盛となり始める時期である。これらの時期における純

同化率と、各器官の乾物増加速度および分配率との関係を検討してみると、各作物に共通した対応関係は認められなかったが、第1回目のピークの出現期は、菜豆において純同化率と葉への乾物分配率との間に有意ではないが $r=0.851$ の正の相関が認められるほか、小豆にみられた第2回目のピークの出現期では、純同化率は開花速度の早い早生や中生品種⁶⁸⁾で高く、主茎における莢実乾物増加速度および乾物分配率とそれぞれ $r=0.834^{*}$ および $r=0.952^{**}$ の強い正の相関を示した。このことから、ピークの出現は、これまでも指摘されているように⁷²⁾、sinkの増大が葉の光合成作用を刺激した結果によるものと推察されるが、分枝や莢実は同化産物のsinkとなり得る反面、sourceとしての機能を有していること（大豆、菜豆では莢はわずかながら光合成を行う^{12,48)}）から、ピークの出現機構についてはさらに検討を要するものと考ええる。

6. 収量および収量構成要素

Table 8 に個体当たり子実収量、収量構成要素ならびに最大葉面積に対する子実重の割合を示した。子実収量は、大豆や菜豆では無限型品種、小豆では晩生品種ほど大きく、Fig. 12 に示すように、作物、品種を込みにして生育日数ときわめて高い正の相関を示した。収量構成要素のうち子実収量と最も密接な関係を示した要素は、菜豆では一莢内粒数($r=0.953^{*}$)、小豆では着莢数($r=0.931^{**}$)であったが、作物、品種を込みにした場合は、着莢数のみが有意な正の相関($r=0.738^{**}$)を示した(Fig. 12)。また、莢実重のうち子実重の占める割合は、小豆（品種平均83.3%）に比べ大豆（69%）や菜豆（73.5%）で低く、大豆や菜豆が小豆と同量の子実を生産するためには、10～20%余分の同化産物を莢実の生長にふり向ける必要がある。光合成器官である葉の子実生産に対する貢献度を示す指標である最大葉面積に対する子実重の割合は、品種平均でみると、大豆は100.5 g/m²、小豆は109.3 g/m²と比較的差が小さいが、菜豆は68.8 g/m²ときわめて低く、Fig. 12 にみられるように葉面積の大きい無限型品種ほど効率が低下する傾向が認められた。また、同様な関係は総節数との間にも認められ、節当たり平均着莢数は、大豆（品種平均2.2）や小豆（1.3）に比べ菜豆できわめて少なく（0.6）、節数の多い無限型品種ほど少なかった。

論 議

全乾物重および子実重は、いずれの作物においても総節数や最大葉面積と高い正の相関関係を示すことから、個体としてみた場合の生産力は総節数が多く、最大葉面

Table 8. Yield and yield components

Variety	Dry seed yield (g/pl.)	No. of pod per plant	No. of seed per pod	1000 seed weight (g)	Seed/Max. LA (g/m ²)	Seed/seed+pod (%)	No. of pod per node
Soybean							
Tokachinagaha	65.8	168.6	2.3	185	111	67	2.21
Harosoy	82.6	220.1	2.5	153	90	71	2.12
Kidney bean							
Taishōshirokintoki	27.4	18.2	3.3	461	108	72	0.95
Tokachishirokintoki	36.6	20.2	3.8	484	71	76	0.44
Kairyō-ōtebo	50.6	58.2	4.0	216	72	73	0.65
Ōfuku	54.6	26.3	4.1	503	44	73	0.23
Azuki bean							
Chagarawase	31.8	53.4	5.5	108	102	83	1.67
Takarashōzu	58.6	78.6	7.5	100	123	83	1.33
Akatsukidainagon	74.4	80.2	6.1	153	121	84	1.04
Maruha No. 1	64.2	71.6	7.5	119	110	82	1.21
Koganedainagon	60.8	75.4	5.1	159	89	84	1.00
Tsurushōzu	69.5	81.2	7.5	114	111	84	1.26

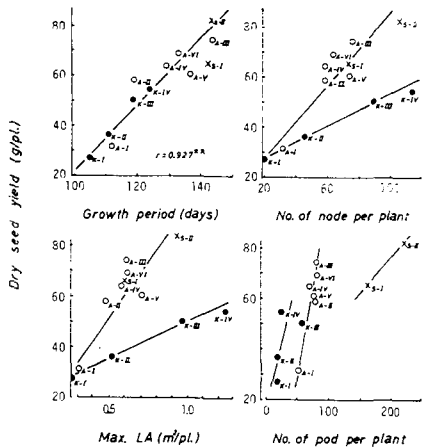


Fig. 12. Relations between dry seed yield and growth period, no. of node, maximum leaf area, and no. of pod.

Note. × : Soybean. ○ : Azuki bean ● : Kidney bean.
Code numbers in figures are illustrated in Table 6.
** : significant at 1% level.

積の大きい無限型品種や晩生品種で大きいといえるが、Fig. 12 に明らかなように、菜豆では乾物生産力の大きい無限型品種(蔓性種)ほど節数や最大葉面積に対する子

実生産効率が低下するのが特徴である。
前述したように、豆類は栄養生長と生殖生長の併進期間が長く、この間に生態型や早晩性による品種間差異が明確になるが、特に菜豆では、この間における無限型品種の茎葉乾物増加速度や葉面積拡大速度が著しく大きく(Fig. 9, Fig. 11), 開花始後4週間に生産された乾物の大半(75~85%)が茎葉の生長にふり向けられている(Table 7)。

豆類は、基本的には各節に光合成器官(葉)と生殖器官(莢実)とが併存する作物であるが、菜豆は結莢率の悪い作物とされており^{28,29,30}, 井上³⁰)は、花芽分化数に対する開花数の割合は20~30%, さらに着莢割合は5~10%であると報告している。本試験においても、無限型品種では、上・下位節の落花が多いほか、上位節では着花をみない節がかなりみうけられた。結莢率の悪い原因として、植物体の栄養状態の不均衡^{28,31,87}、高温の害^{28,29,33})が指摘されているが、田中⁹⁸)は、茎葉の生長と花芽の分化や莢の伸長が重複して行われる半蔓性品種では、葉における光合成産物に対して、栄養器官と生殖器官との間に競合が存在することを示唆していることから、無限型品種にみられる子実生産効率の低下の原因の一つは品種の生態型に基づく併進期間の乾物分配特性に起因しているものと考えられる。

また、調査期間中の最大着莢数と収穫期の着莢数の差

から、落莢率について検討してみると、大豆および小豆では、品種間に差がみられるものの、いずれの品種も10%以下であったが、菜豆では大正白金時18%、十勝白金時46%、改良大手亡24%、大福37%で、登熟期間中の落莢が生産効率の低下に大きく影響していることが示唆された。Fig. 11 から明らかなように、最大葉面積の大きい無限型品種は、その後の葉の枯れ上がりが早く、純同化率も開花期頃から急激に低下しており、最大葉面積に対する子実重割合と最大期後4週間における葉面積の減少量との間には、 $r = -0.951^*$ の負の相関が認められた。菜豆は出芽後急速に窒素を吸収し、開花直後に窒素の一時的飢餓が認められ、この頃から葉色が急速に褪色して下位葉から黄化が始まるということが指摘されている^{31, 87)}。また、開花終期以後根粒数が急減し、窒素集積速度が低下することが報告されており⁸⁷⁾、無限型品種にみられる純同化率の低下や落葉は、開花後の窒素栄養状態の悪化による葉の急速な老化によるものと考えられ、このことが落莢につながっているものと推察された。

一方、小豆は、大豆や菜豆と異なり、主茎節数の品種間差異が小さいうえ、主茎の莖葉、莢実乾物重もほとんど差がなく、生産量の差は主として分枝における差によって生じていた。このことから、小豆における生産力の品種間差異は、分枝性に左右される面が強いといえる。

このほか、大豆、小豆は、菜豆に比べ、生育初期における葉面積の拡大速度がきわめて緩慢で、栄養生長完了期が遅く、生育期間も長いのが特徴である。栄養生長完了期と収穫期における莢実乾物重を比較してみると、大豆や小豆では栄養生長が完了する8月下旬から9月上旬での莢実乾物重は、収穫期の55~22%に過ぎず、その収量は9月以後における登熟後期の生長に依存する割合が高い。星野ら²⁷⁾は、北海道で栽培されている子実作物のうちで大豆、小豆が最も安定性に欠けると指摘しているが、この原因の一つは、前述した特性とも密接に関連しているものと考えられた。

摘 要

大豆、小豆、菜豆について、生態型を異にする数品種を疎植条件下に栽培し、個体としてみた場合における乾物生産特性ならびに収量性について比較、検討した。

1. 莖葉乾物重は各作物とも開花直後から莖葉最大期にかけて品種間差が明確となり、大豆、菜豆では無限型品種が、小豆では晩生品種が旺盛な生長を示した。また、莖葉乾物重が最大に達する時期は大豆、小豆では品種間差が小さかったが、菜豆では無限型品種ほど遅れる傾向

が認められた。

2. 葉への乾物分配率は、各作物、品種とも生育初期に最も高く、生育にともなって漸減するが、とくに初期生長の旺盛な菜豆は大豆、小豆に比べ高い値を示した。

3. 栄養生長と生殖生長の併進期間（開花始～莖葉乾物重最大期）は、各作物とも比較的長く、約30~40日にわたるが、この間における莖葉への乾物分配率は無限型や晩生品種ほど大きく、莢実への乾物分配率はこれと逆の傾向を示した。

4. 莖葉および莢実乾物重の主茎割合は、大豆、菜豆では品種間差が小さかったが、小豆では早、中生品種が高く、次いで晩生品種、蔓性品種の順に小さくなり、個体としてみた乾物重の差は、主に分枝における差異を反映していた。

5. 純同化率における推移の様相は、作物間で大きく傾向を異にした。また、分枝伸長開始期、嫩莢期（大豆）および莢実肥大初期（小豆）に一時的に純同化率が上昇する品種が認められた。また、菜豆では分枝伸長開始期に、純同化率と葉への乾物分配率との間に有意ではないが $r = 0.851$ の正の相関が認められたほか、小豆においても莢実肥大初期に純同化率と主茎の莢実乾物増加速度および乾物分配率との間に、それぞれ $r = 0.834^*$ および $r = 0.952^{**}$ の相関が認められた。

6. 個体当たり子実収量と生育日数、総節数および最大葉面積との間には、いずれも有意な正の相関が認められた。しかし、菜豆では総節数や最大葉面積の大きい無限型品種ほど最大葉面積に対する子実重割合が低下した。

第4章 群落条件下における乾物生産特性と密度反応性

第3章では、個体としてみた場合における生産力と生理生態的諸特性との相互関係について述べたが、本章では、個体から群落へと栽植密度を変動させた場合における諸特性の変化と生産力との関係について解析した結果を報告する。

作物は、通常孤立条件下で栽培されることはまれで、一般には個体群として栽培されるが、第3章でも述べたように、群落条件下では個体間に強い光競合が生じるため、その生産力は受光効率を左右する草型の良否によっても大きく規制される^{81, 82)}。とくに、大豆、小豆、菜豆の光合成系は、長い葉柄をもつ広葉で構成され、受光効率が悪い作物とされていることから、群落での生産力は、イネ科作物などに比べ、受光特性に規制される面が強いものと考えられる。

そこで、本章では、5段階の栽植密度に栽培した場合における各作物の乾物重、葉面積、受光率の密度反応性を明らかにするとともに、群落条件下における乾物生産特性を把握しようとした。

材料および方法

試験は、菜豆については1972年、大豆、小豆については1973年に行った。栽培条件および調査方法は特筆しない限り各作物とも共通である。

供試材料として、大豆では十勝長葉(有限型)、Harosoy(無限型)、小豆では宝小豆(中生)、暁大納言(晩生)、菜豆では大正金時(矮性)、十勝白金時(半蔓性)を用い、大豆、小豆は5月18日、菜豆は5月23日に播種した。栽培密度はTable 9に示すように、 m^2 当たり4.0, 8.2, 16.0, 25.0, 44.4個体の5段階である。栽植様式は、個体間競合が等しく生じるように正方形植えとし、播種時2~3粒播き、出芽後2週間目に1本立てとした。施肥量は、10アール当たり硫酸25kg、過磷酸石灰40kg、硫酸カリ20kg、ヨウリン15kgの割合で播種前に全量を圃場に散布し、すき込んだ。反復は、2反復で、各反復区にサンプリング用として8つのサブプロットを設けた。また兩年とも乾燥条件下に経過した6, 7月に、4回スプリンクラーによるかん水を行った(いずれも10mm程度)。

調査は、播種後約5週間目から収穫期まで2週間間隔で8回行い、主茎、分枝別に器官別乾物重および葉面積を測定した。調査方法について述べると、まず、反復当たり10個体について主茎長、主茎節数および分枝数(1枚でも展開葉を着生したものは分枝とした)を測定し、このうち平均的な5個体(2反復で10個体)を掘り取り、主茎、分枝別に葉身、茎(葉柄を含む)、莢実、根に分け、 $80^{\circ}C$ で48時間熱風乾燥後乾物重を秤量した。ただし、収穫調査は反復当たり10個体、計20個体について行った。枯葉の測定は行わなかった。根は個体の生育領域(Table 9 参照)を深さ約20cmまで掘り起こし、水洗後

乾物重を測定した。葉については、各反復区より代表的な1個体、計2個体の全葉面積(自動葉面積測定装置による)と全葉身乾物重を測定し、比葉面積(cm^2/g)を算出した。本試験で用いた葉面積指数(LAI)は、 m^2 当たりの平均葉身乾物重と比葉面積との積によって求めた。また、生育中期に、群落相対照度計を用い、正方形植え個体のほぼ対角線交点における地際相対照度(20点)を測定するとともに、大豆と小豆については最頂葉展開期に葉群構造と枝状の形態について調査した。

解析は、主として生長解析法¹¹⁶⁾によって行ったが、あわせて植物体が吸収した光合成有効放射量(PAR)〔遮蔽率 $\times$ 日射量 $\times 0.444$ (全放射のうち $0.4\sim 0.7\mu$ の波長域の比率)¹²¹⁾〕を算出し、これと乾物生産との関係についても検討した。調査期間中に植物体が吸収したPARは、葉面積指数(LAI)の平均変化率($\ln LAI_2 - \ln LAI_1 / t_2 - t_1$)から求めた1日ごとのLAIと、門司・佐伯の式⁵⁹⁾で近似したLAI-地際相対照度の関係式から遮蔽率(100-地際相対照度, %)を算出し、これに1日ごとの日射量および定数(0.444)を乗じたものを積算して得た。また、調査期間中における全乾物重増加量をPARで割った植物体が吸収した単位有効放射量当たりの乾物生産効率(E_{PAR} , mg/kcal)を算出した。なお、日射量は北海道大学農学部気象月報によった。

結果および考察

I. 大豆について

1. 乾物重に及ぼす栽植密度の影響

単位面積当たりの全乾物重は、Fig. 13に示すように、両品種ともいずれの密度においても9月14日(播種後約120日目)に最大となり、その後収穫期(10月11日)にかけて漸減した。各密度区の乾物重は、最大期2週間前(8月31日)までは密植区ほど大きかったが、その後は中植区がややまざり、最大乾物生産は十勝長葉ではD区(25個体/ m^2)、HarosoyではC区(16個体/ m^2)で得られ、それぞれ1,205, 1,123 g/ m^2 であった。また十勝長葉は、最も密度の低いA区での乾物重が小さく、密度による変動幅がHarosoyに比べて大きいのが特徴である。

Fig. 14は、個体当たり乾物重に及ぼす密度の影響(密度効果)⁴⁰⁾を明らかにするため、密度-乾物重の関係を対数目盛で示したものである。密度の影響は、分枝が伸長を開始する7月6日からB区より密植側で現われ、生育とともに顕著となる。最大期(9月14日)の乾物重は、密度とともにほぼ直線的に減少し、C区より密植側では両品種とも勾配は 45° に近づいたが、全密度区を通し

Table 9. Population densities

Density code	No. of plant per m^2	Plant spacing* (cm)	Field area per plant (cm^2)
A	4.0	50	2,500
B	8.2	35	1,225
C	16.0	25	625
D	25.0	20	400
E	44.4	15	225

Note. *: equidistant square pattern and singling.

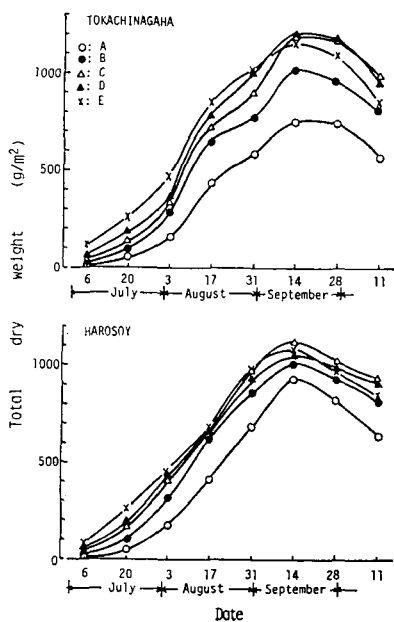


Fig. 13. Changes of total dry weight at five population densities during growing season.

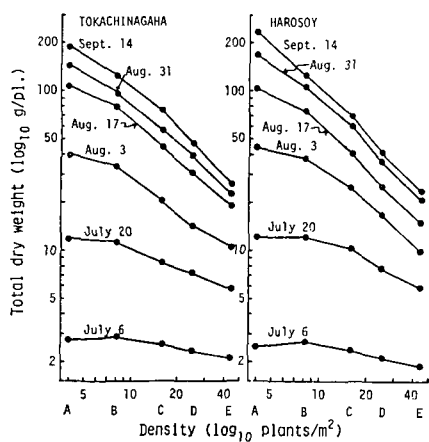


Fig. 14. Effect of population density on total dry weight per plant.

た減少勾配は十勝長葉がやや小さかった (十勝長葉: -0.82 , Harosoy: -0.94).

ところで、第3章で指摘したように、豆類は孤立個体に近い条件下で栽培した場合、分枝は伸長開始とともに急速に増大し、最大期には主茎の2~3倍に達する生長量を示すが、生長の旺盛な分枝は主に下位節から発生する分枝であること、またその伸長過程では主茎を軸に斜め

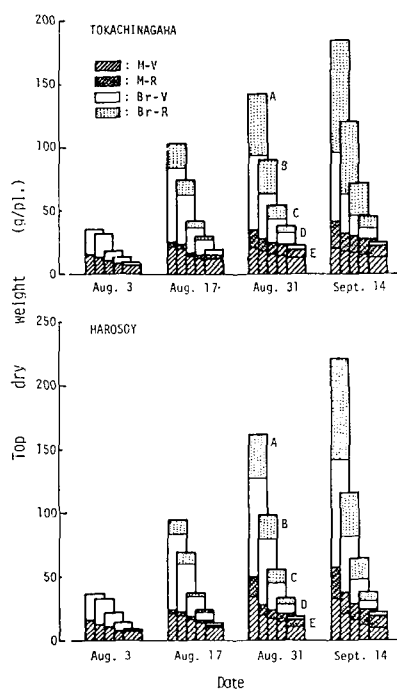


Fig. 15. Differences of dry matter accumulation between main stem and branch at five population densities.

Note. M: main stem, Br: branch, V: vegetative parts, R: reproductive parts (pod + seed).

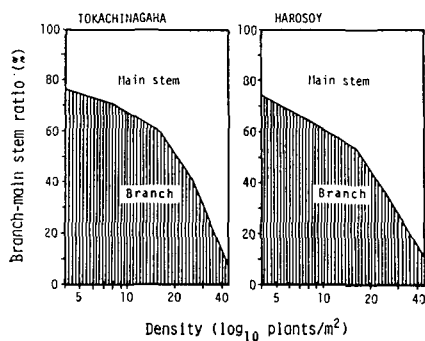


Fig. 16. Effect of population density on branch-main stem ratio (%) of top dry weight (Sept. 14).

上方に展開し、早期に隣接個体との接触が始まることなど、群落条件下では光競合面で不利な位置の関係にあることから、密度の影響は分枝に強く現われることが予想される。そこで、この点を明らかにするため、Fig. 15に地上部乾物重の推移を主茎、分枝別に分けて示した。

図に明らかなように、密植にともなう乾物重の減少率

は、主茎に比べ分枝で著しく大きい。この関係を乾物重最大期と比較してみると、最も密度の高いE区の生長量は、A区に比べ、主茎では3/5(十勝長葉)~2/5(Harosoy)程度であったが、分枝では1/40~1/50まで減少しており、密度の影響は、主茎と分枝で著しく異なることがわかる。このため、群落の主茎一分枝の構成割合は、Fig. 16に示すように密度により大きく異なっている。大豆では主茎葉と分枝葉とで光合成能力に差があり、主茎葉の光合成能力がより高いことが指摘されていることから⁴⁸⁾、主に分枝によって構成されている疎植群落と、ほぼ主茎によって構成されている密植群落では、光合成能力に差が生じているものと推察される。

栽植密度の影響は、また単に個体の生長量ばかりでなく、品種によっては生長パターンにも認められる。Fig. 15を詳細に検討してみると、茎葉乾物重は、十勝長葉では主茎、分枝ともいずれの密度区においても8月17日にほぼ最大に達したが、Harosoyでは、その時期(増加停止期)が疎植区ほど遅れる傾向が認められ(この傾向はとくに分枝で強い)、無限型品種は、疎植条件下ではかなり長期間にわたって栄養生長を継続することがわかる。また、密植区では、茎葉の乾物増加が早期に停止するほか、主茎節数、平均複葉面積の減少が認められ、後述するように、葉面積の推移の様相は栽植密度により著しく異なった。

2. 生長パラメータの推移

Fig. 17に個体群生長速度(CGR)、葉面積指数(LAI)

および純同化率(NAR)の推移を示した。

CGRは、両品種とも生育前期は密植区ほど高く推移するが、開花期(7月20日ころ)以降、A区を除くと密度間差異は比較的小さい。しかし、生育にともなう推移の様相は品種により大きく異なり、十勝長葉では各区ともLAI最大期直前の8月前半に急激に増大し、その後急減するが、登熟中期(9月上旬)に疎植側3区(A, B, C区)で再び増大する傾向を示した。これに対し、Harosoyでは、生育にともなうゆるやかに増大し、B区を除くといずれも8月後半に最大となった。また、最大CGRの品種間差異はきわめて大きく、Harosoyの21.6 g/m²/day(8月17日~31日, C区)に対し、十勝長葉では29.6 g/m²/day(8月3日~17日, D区)で、この値は、IBP/PP班で得られた最大値(26.7 g/m²/day)³⁶⁾よりやや大きかった。

LAIは、十勝長葉では密植区ほど高く、いずれの密度区においても8月17日に最大となる一頂曲線型の推移を示したが、Harosoyでは、小島ら⁷⁴⁾の報告と同様、密植区ほど最大期が前にずれる傾向が認められ、前述したように、密植により栄養生長が著しく抑制されることがわかる。また、最大値は、十勝長葉では、最も密度の高いE区で得られ、約6.2であったが、Harosoyでは中植区のLAIが大きく、最大値はC区の6.1であった。

NARは、両品種とも生育初期に高く、生育にともなう減少するが、疎植区ほど高く推移する傾向が認められてる。また、第3章で指摘したと同様、十勝長葉では各区

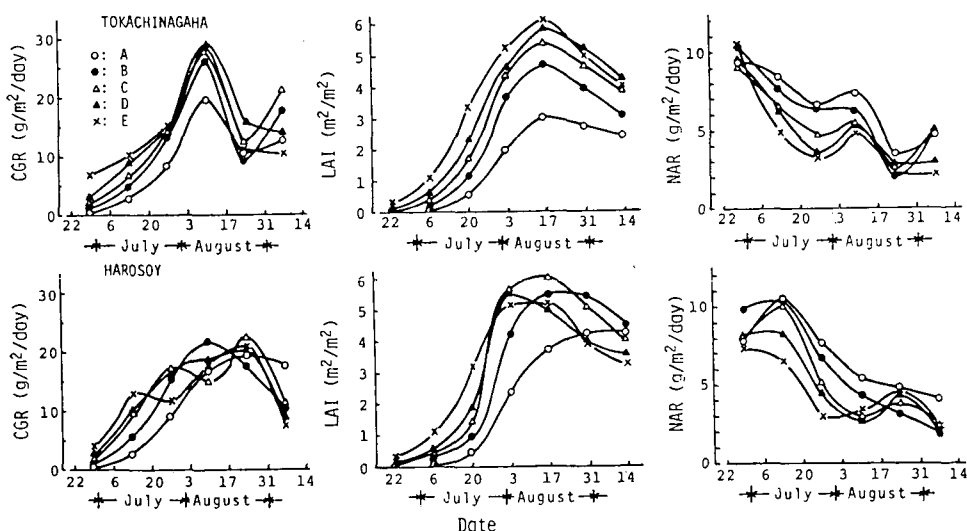


Fig. 17. Changes with time in growth parameters (CGR, LAI and NAR) at five population densities.

とも嫩莢期(8月3日～17日)に一時的なピークが出現しており、この時期はCGRの最大期と一致した。さらに、NARの急激な上昇は、8月31日～9月14日に至る間、疎植側3区で認められるほか、Harosoyにおいても、8月17日～31日に密植側3区で出現した。

以上のように、密度による各生長パラメータの推移の様相は、品種により異った傾向を示すが、これは主に品種の伸育特性を反映したものと考えられる。

3. 葉面積指数と地際相対照度との関係

Fig. 18は、7月6日、20日および8月3日における各区のLAIと地際相対照度との関係を示したものである。図に明らかなように、両者の間には群落内部における光の減衰過程と葉面積との間にみられるのと同様な対応関係が認められ、その関係は門司・佐伯の式⁵⁹⁾で近似することができる。

この式より算出した帰係数の値は、群落最下層部の光の状態のみを反映したものであること、および密度による草型の差異も反映しているものと考えられることから、いわゆる吸光係数(K_s)と意味合を異にするが、その値(以下吸光係数と区別するため K_s として表示)は、ある程度群落内部における光透過の難易を反映しているものとみなして差し支えなからう。

図中に示されているように、 K_s 値は、生育が進むにつれて大きくなる傾向が認められるが、いずれの時期においても、円葉のHarosoyが長葉の十勝長葉に比べてやや大きい。大豆における吸光係数の報告例は比較的少な

いが、7月6日における K_s 値は、玖村⁵³⁾が測定した K の値とはほぼ同程度であった。また、95%の光が吸収されるLAIの値は、3～4の範囲にあるものと推定される。

4. 葉群構造と枝状の形態変化

Fig. 19は、密植にともなう大豆の葉群構造(X)と枝状(Y, Z)の変化を示したものである。葉群構造は、疎植側(A, B区)では品種により大きく異なり、有限型品種十勝長葉が典型的な逆三角形構造を示すのに対し、無限型のHarosoyでは葉は各層に均等に分布している。これらの差は、密植になると次第に消失し、両品種とも葉は各層にはほぼ均等に分布するようになる。また、十勝長葉では、主茎葉が上層に多く分布し、草高は密植にともなって高くなるのが特徴である。

枝状の変化(Z)についてみると、葉群構造と同様、品種間に大きな違いが認められる。すなわち、十勝長葉では、茎は密植にともなって長くなり、分枝はいずれの密度においても比較的主茎に沿って展開するが、Harosoyでは下層部で大きく側方に展開し、上層部で立ち上る彎曲型を示し、主茎長は密度によってほとんど変化しない。また、両品種とも最も密植のE区を除くと、各分枝は主茎とはほぼ同程度の高さまで伸長していた。

密植にともなう草型の変化を大豆調査基準^{13,114)}に照らして分類してみると、十勝長葉は、短茎分枝開張型から長茎主茎閉鎖型へ、Harosoyは長茎分枝開張型から長茎主茎閉鎖型へと変化しており、密植にともなう変化は、基本的には分枝開張型から主茎閉鎖型への変化であることがわかる。

葉柄の着生状態の変化(Y)は、基本的には枝状の変化と一致しているが、十勝長葉では、葉柄は密植にともなって立ち上る傾向を示すのに対し、Harosoyでは、彎曲した分枝に着生する葉柄は、いずれの密度においてもほぼ垂直に立ち上っており、葉柄の傾斜角は密度によってほとんど変化しなかった。このように、葉柄の傾斜特性は品種により著しく異っており、十勝長葉にみられる葉群構造の変化には、葉柄傾斜角の変化も大きく関与している。

5. 最適葉面積指数と最大個体群生長速度の推定

群落条件下における作物の生産力を理解する上で最も重要な点は、最適葉面積指数および最大個体群生長速度と、これに関与している諸要因との相互関係を明らかにすることにある。

小島ら⁷⁴⁾は、葉の相互遮蔽によるNARの低下は、大豆ではLAIが1を越えた時点から認められると指摘している。また、BUTTERY⁹⁾はLAIが0.3～1.0の範囲

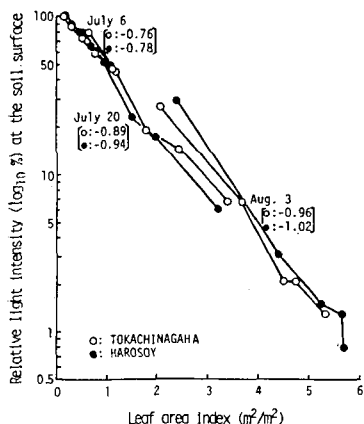


Fig. 18. Relations between leaf area index and relative light intensity at the soil surface in the canopies.

Note. Numbers in parentheses are the regression values (K_s).

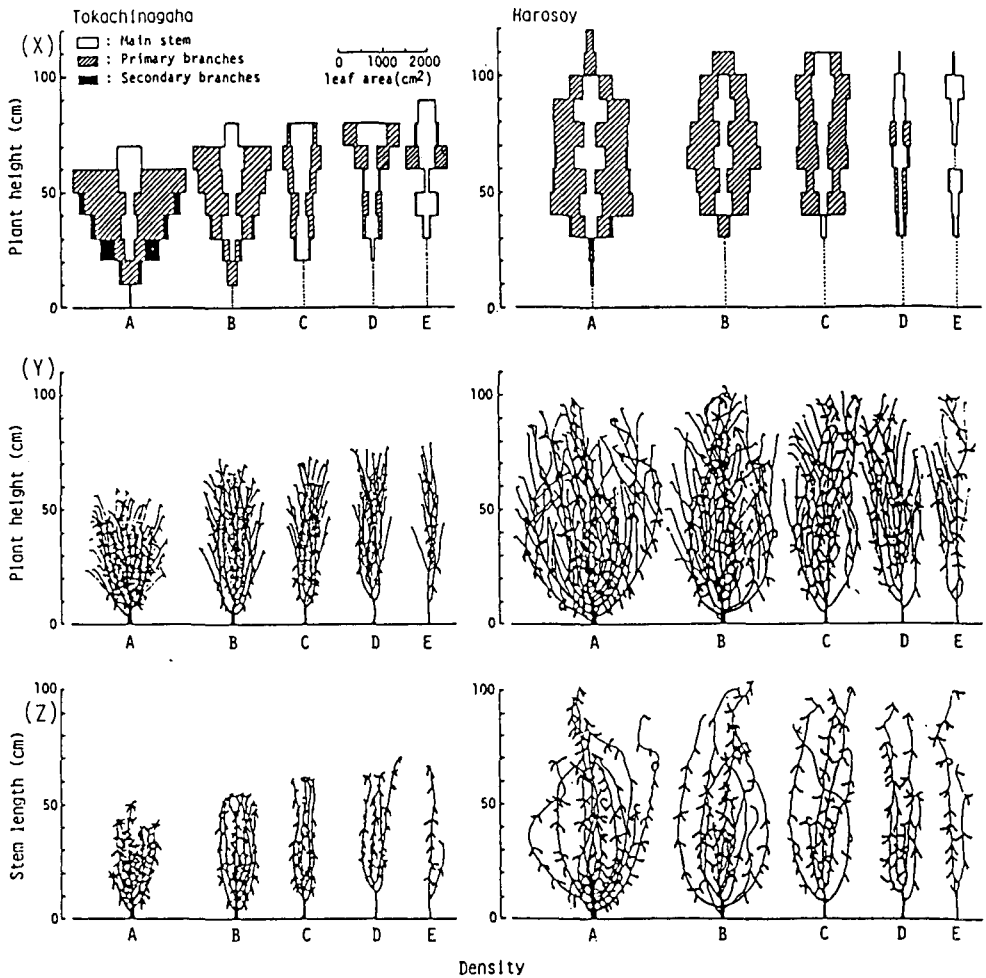


Fig. 19. Vertical distribution of leaf area and stem structure for soybean plant at various population densities at the full stem-length stage (Tokachinagaha: Aug. 8, Harosoy: Aug. 31).

Note. The density code is indicated in Table 9.

においてさえ、LAI の増加にともなう NAR が顕著に低下したと報告している。Fig. 20 に明かなように、本試験においても、LAI の増加にともなう NAR の低下は、LAI が 0.3 付近から認められるほか、 K_s 値の大きい Harosoy では、LAI が 0.06~0.58 (6 月 23 日~7 月 6 日) の範囲においてさえも、LAI と NAR との間には強い負の相関($r = -0.813$)が認められ、検討の結果、LAI がほぼ 0.3 を越えたときから NAR が低下し始めることが確認された。

このように、大豆では、葉の相互遮蔽による NAR の低下は、LAI がきわめて小さいときから始まるため、

CGR は、出芽後約 40 日目の 7 月 7 日ころから LAI の増加にともなう放物線を描いて増加し始める。しかし、その後の生育時期においては、Harosoy では小島ら⁷⁴⁾の報告と同様、最大 CGR をもたらす LAI が認められたが、十勝長葉では、stage V においてはこのような LAI が存在しないほか、stage III においては、SHIBLES ら⁹¹⁾の指摘と同様飽和曲線型となり、LAI 最大期前後の CGR-LAI の対応関係は、品種、生育時期により著しく異なった。しかしながら、NAR-LAI の関係は、十勝長葉の stage V を除くと、いずれの stage においてもほぼ直線的対応関係を示すことから、CGR が最大とな

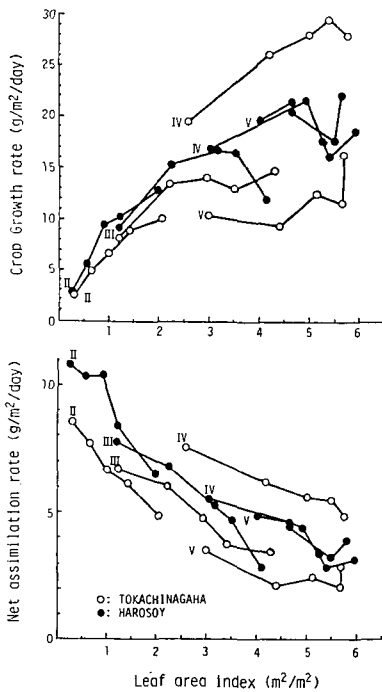


Fig. 20. Relation between leaf area index and crop growth rate and net assimilation rate.

Note. II: July 7-July 20, III: July 21-Aug. 3, IV: Aug. 4-Aug. 17, V: Aug. 18-Aug. 31.

る LAI が存在するものと仮定して、WATSON の方法¹¹⁷⁾により最適葉面積指数 ($LAI_{opt.}$) および最大個体群生長速度 ($CGR_{max.}$) を算出し、Table 10 に示した。

表に明らかなように、 $LAI_{opt.}$ の値は、生育にともな

って大きくなる傾向が認められる。葉面積最大期前後の $LAI_{opt.}$ は、小島ら⁷⁴⁾ が測定した値 (4.7~5.3) と比較的類似しており、十勝長葉で約 6, Harosoy で 4.5~5.0 の範囲にあった。しかし、これらの値は、いずれも 95% の光を吸収する LAI の値 (3~4) よりかなり大きいことが注目され、この原因には、葉の調位運動^{38,39)} や下層葉の陰葉化^{51,52)} が関与しているのかも知れない。また、stage II を除く各 stage の値は、いずれも K_s 値の小さい十勝長葉で大きいことから、 $LAI_{opt.}$ の品種間差異は、受光効率の差によるものと考えられる。一方、 $CGR_{max.}$ の値も、 $LAI_{opt.}$ と同様生育にともなって大きくなる傾向が認められ、十勝長葉では stage IV, Harosoy では stage V で最大となるが、stage IV を除くといずれも Harosoy が高かった。

以上のように、 $LAI_{opt.}$ および $CGR_{max.}$ の値は、品種や生育時期によりかなり変動することがわかる。 $LAI_{opt.}$ および $CGR_{max.}$ は門司・佐伯の理論式⁵⁹⁾ から明らかなように、吸光係数および光合成、呼吸、光の強さなどによって左右されるが、本試験では、両者と日射量との間に明確な対応関係が認められないほか、NAR は相互遮蔽や日射量の影響を含み、光合成能力そのものの指標とならないことから、生長解析法のみでは $LAI_{opt.}$, $CGR_{max.}$ の差の原因を説明することは困難である。そこで、植物体が吸収した光合成有効放射量 (PAR) と CGR との関係からさらに検討を試みた。

6. CGR と光合成有効放射量および単位エネルギー当乾物生産効率との関係

WILLIAMS ら¹²¹⁾ は、トウモロコシにおいて、CGR と植物体が吸収した PAR との間には、ある範囲内で生育

Table 10. Optimum LAI and maximum CGR at various growth stages

Stage	Period	Var.	r	Equation between CGR (Y) and LAI (X)	Opt. LAI (m ² /m ²)	Max. CGR (g/m ² /day)	Mean temp. (°C)	Mean solar radiation (cal/cm ² /day)
II	July 7-	T	-0.991**	$Y = -2.02X^2 + 8.96X$	2.22	9.93	20.3	404
	July 20	H	-0.956*	$Y = -2.63X^2 + 11.85X$	2.26	13.37		
III	July 21-	T	-0.975**	$Y = -1.17X^2 + 8.24X$	3.53	14.53	22.5	356
	Aug. 3	H	-0.975**	$Y = -1.59X^2 + 10.02X$	3.15	15.77		
IV	Aug. 4-	T	-0.992**	$Y = -0.81X^2 + 9.64X$	5.99	28.85	25.3	391
	Aug. 17	H	-0.920*	$Y = -0.92X^2 + 8.37X$	4.54	19.00		
V	Aug. 18-	T	-0.651	$Y = -0.35X^2 + 4.24X$	6.13	12.99	21.4	299
	Aug. 31	H	-0.872	$Y = -0.83X^2 + 8.28X$	4.92	20.59		

Note. T: Tokachinagaha, H: Harosoy, r : correlation coefficient between NAR and LAI.

*: 5%; **: 1% level of significance.

時期を越えてほぼ直線関係が存在することを報告している。そこで、調査期間中に植物体に吸収された PAR の平均値 ($\text{cal}/\text{cm}^2/\text{day}$) と CGR との関係を示したのが Fig. 21 である。

図に明らかなように、CGR は、stage V を除くと、PAR の増加にともなってほぼ直線的に増加する傾向を示すが、品種、stage により若干勾配が異なるほか stage III および IV の Harosoy では、ある PAR の値を境に CGR は減少している。このことは、植物体が吸収した単位光エネルギー当たりの乾物生産効率、品種や生育時期、密度によって異なることを意味している。そこで、この点を明らかにするため、乾物生産量を PAR で割った単位当たりの乾物生産効率を算出し、その生育にともなう推移を Fig. 22 に示した。

E_{PAR} の推移は、両品種ともいずれの密度においても、生育にともなって上昇し、葉面積最大期前後を最高に急減するパターンを示し、生育にともなって漸減する NAR の推移と著しい対照を示す。また、Harosoy では十勝長葉に比べ、最大期が遅れて現われるほか、十勝長葉では8月31日～9月14日の間で疎植側3区で再び上昇するのが特徴である。

ところで、 E_{PAR} は、LAI の違いによる受光量の差の影響は消去されていることから、主に群落を構成している各葉身の光合成能力と光エネルギーを各葉身へ分配するしかたによって左右されるものと考えられる。したがって、その値は、調査期間中に群落の各葉身が実際に行

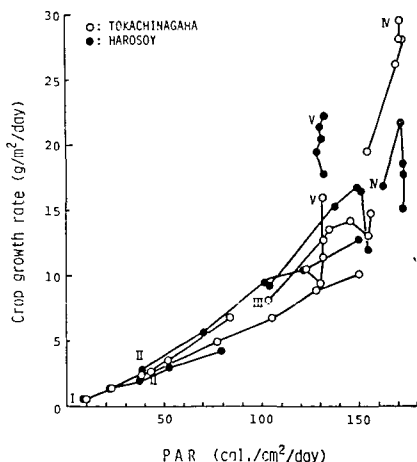


Fig. 21. Relation between photosynthetically-active radiation (PAR) intercepted and crop growth rate.

Note. Roman numbers are the same as those in Fig. 20. I: June 23-July 6.

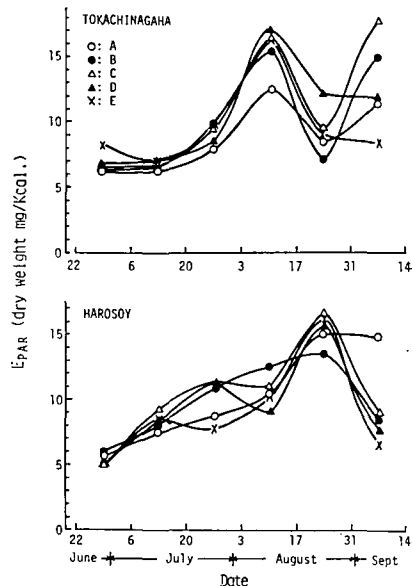


Fig. 22. Changes with time in the efficiency of dry matter accumulation per unit PAR intercepted ($E_{\text{PAR}} = \text{CGR} / \text{PAR}$ intercepted, dry weight $\text{mg}/\text{kcal.}$).

った見かけの光合成の平均的な値に近いものと考えられる。また、 E_{PAR} の推移は、玖村⁴⁸⁾が個葉の光合成能力を積算して得た全葉の光合成能力の推移（生育にともない増大し、葉面積のほぼ最大となる稔実初期ころ最高に達し、以後成熟とともに減少する）ときわめてよく一致することから、群落の平均的な光合成能力の季節的推移を反映しているものとみて差し支えなからう。

E_{PAR} は、生育が進んだ段階では、光合成系に対する非光合成系の比など呼吸に関与する要因によっても影響されるものと考えられるが、大豆では、全個体の呼吸能力（呼吸能率に重量を乗じたもの）のうち茎および根の占める割合は、生育期間を通じて小さく、その大部分は生育前半においては葉、後半においては葉と莢によって占められることから⁴⁸⁾、生育前半の E_{PAR} に及ぼす呼吸要因の影響は、比較的小さいものと思われる。

そこで、莢実肥大開始後の stage V を除く各 stage の $\text{LAI}_{\text{opt.}}$ 、 $\text{CGR}_{\text{max.}}$ と密度を込みにした平均 E_{PAR} との相関を計算したところ、Table 11 に示すように、3者の間には1%水準で有意な正の相関が認められた。しかし、偏相関係数は $\text{CGR}_{\text{max.}}$ と E_{PAR} との間でのみ有意であった。このことから、少なくとも、生育前半における $\text{CGR}_{\text{max.}}$ の品種や生育時期による差異は、主に群

Table 11. Correlation coefficients between $LAI_{opt.}$, $CGR_{max.}$ and E_{PAR} (stage II, III and IV, $n=6$)

Simple correlation coefficient	
$LAI_{opt.}-CGR_{max.}$	0.958**
$LAI_{opt.}-E_{PAR}$	0.942**
$CGR_{max.}-E_{PAR}$	0.996**
Partial correlation coefficient	
$LAI_{opt.}-CGR_{max.}: E_{PAR}$	0.675
$LAI_{opt.}-E_{PAR}: CGR_{max.}$	-0.490
$CGR_{max.}-E_{PAR}: LAI_{opt.}$	0.971**

Note. **: 1% level of significance.

落の平均的な光合成能力の違いによるものと考えられる。また、 $CGR_{max.}$ は、日射量によっても異なるが、十勝長葉の stage IV および Harosoy の stage V における $CGR_{max.}$ の差は、両者の平均 E_{PAR} にほとんど差がない(十勝長葉: 15.6 mg/kcal. Harosoy: 15.4 mg/kcal.) ことから、日射量の差 (Fig. 11 参照) によるものと推察された。十勝長葉にみられた生育後半の疎植側 3 区における E_{PAR} の上昇 (NAR にも同様な傾向が認められる) については、その原因は明らかではないが、 E_{PAR} と分枝の莢実増加速度との間に、 $r=0.928^*$ の高い正の相関が認められることから、sink 側の要因が関与しているのかも知れない。

II. 小豆について

1. 乾物重に及ぼす栽植密度の影響

Fig. 23 は、 m^2 当たり全乾物重の推移を示したものである。単位面積当たりの全乾物重は、両品種とも生育期間を通じて密植区ほど大きく推移するが、8月3日以降は、密植側 3 区 (C, D, E 区) の差は小さい。とくに暁大納言では、7月20日から8月3日に至る間の D, E 区における増加速度が小さく、その後 C 区より密植側ではほとんど差がなく推移した。全乾物重が最大となる時期は、密度に関係なく宝小豆では8月31日、暁大納言では9月14日であった。しかし、最大期における密植側 3 区的全乾物重は、密度間および品種間差異がきわめて小さく、いずれも約 $620 g/m^2$ であった。また、この値は、大豆に比べかなり低い (53%)。

個体の生長量に及ぼす密度の影響は、Fig. 24 に示すように、大豆と同様、主茎に比べ分枝で著しく大きい。とくに分枝性の強い暁大納言は、最も疎植の A 区では、分枝乾物重が大きいので、地上部乾物重は宝小豆に優る

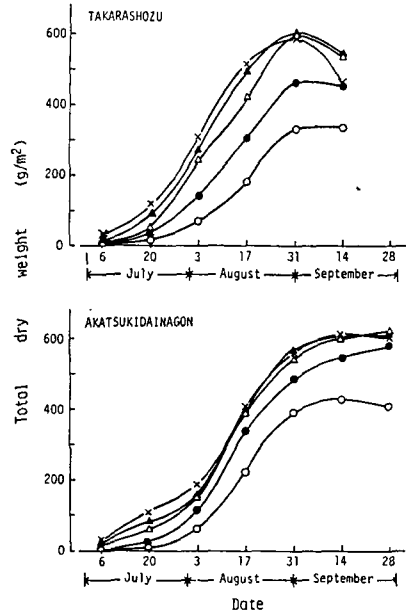


Fig. 23. Changes of total dry weight at five population densities during growing season.

Note. ○: A, ●: B, △: C, ▲: D, ×: E.

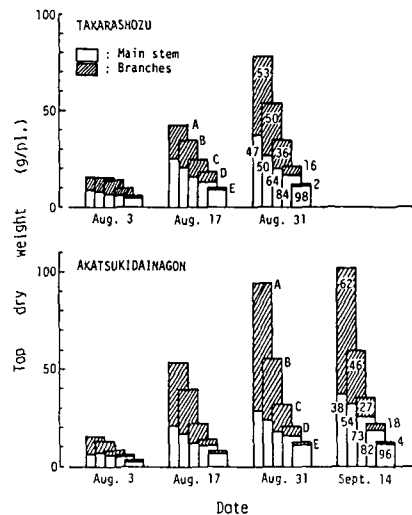


Fig. 24. Differences of dry matter accumulation between main stem and branch at five population densities.

Note. Numbers in figure are the branch-main stem ratio (%) at each population density.

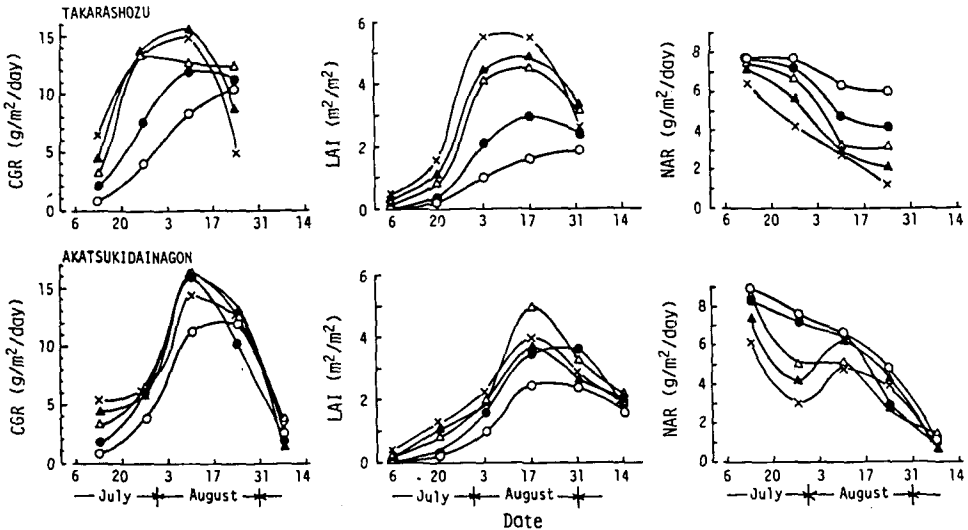


Fig. 25. Changes with time in growth parameters (CGR, LAI and NAR) at five population densities.

Note. Symbols are the same as those in Fig. 23.

が、分枝乾物重は密度とともに急減し、C区より密植側の地上部乾物重にはほとんど品種間差が認められなかった。

また、上述のように、密度効果は、分枝に強く現われるため、地上部乾物重の主茎一分枝割合は密度により大きく異なる。図中に示されているように、乾物重最大期においては、疎植側 A, B 区では、地上部乾物重のうち約 50~60% が分枝によって占められているが、分枝割合は密度とともに減少し、最も密植の E 区では地上部はほぼ主茎のみとなった。

2. 生長パラメータの推移

Fig. 25 は、個体群生長速度 (CGR)、葉面積指数 (LAI) および純同化率 (NAR) の生育にともなう推移を示したものである。これについてみると、各パラメータの推移には顕著な品種間差異が認められる。

各密度区の CGR のパターンは、両品種とも LAI のパターンと比較的類似しており、いずれもほぼ一頂曲線の推移を示すが、宝小豆では密植区ほど大きく推移し、密植側 3 区と疎植側 2 区との差が大きい。これに対して、暁大納言では、生育期間を通じて密度間差が小さいのが特徴である。最大 CGR は、両品種とも 8 月 3 日~17 日に現われ、宝小豆では 15.5 g/m²/day (D 区)、暁大納言では 16.6 g/m²/day (C 区) であった。

LAI は、宝小豆では密植区ほど大きく推移するほか、その最大期が密植区で前にずれる傾向が認められるが、暁

大納言では各区ともほぼ 8 月 17 日に最大となり、密度間差異は比較的小さい。最大 LAI は、宝小豆では 5.4 (8 月 3 日, E 区)、暁大納言では 5.1 (8 月 17 日, C 区) であった。

一方、NAR は、生育にともなう漸減し、疎植区ほど高く推移する傾向を示すが、宝小豆では生育が進むにしたがって密度間差異が拡大するのに対し、暁大納言ではこれと逆の傾向が認められるほか、7 月 20 日~8 月 3 日に、密植側 3 区で著しい低下が認められた。

3. 葉面積指数と地際相対照度との関係

LAI と地際相対照度との関係は、Fig. 26 にみられる

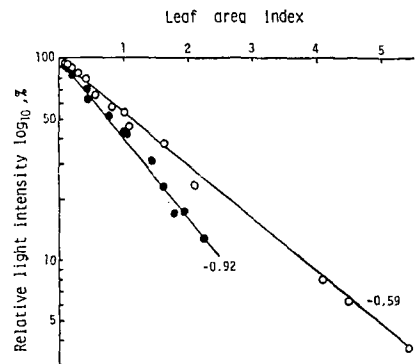


Fig. 26. Relation between leaf area index and relative light intensity at the bottom of the canopy.

Note. ○: Takarashōzu, ●: Akatsukidainagon.

ように、門司・佐伯の式⁵⁹⁾で近似されるが、その勾配(K_s)は宝小豆(-0.59)に比べ暁大納言(-0.92)で大きい。 K_s 値は、吸光係数の大きいものほど大きいと考えられることから、暁大納言は、宝小豆に比べ受光効率の悪い草型をそなえているものと推察される。回帰式より求めた95%の光を吸収するLAIの値は、宝小豆5.0, 暁大納言3.3であった。

4. 葉群構造と枝状の形態変化

Fig. 27 に葉群構造と枝状の形態変化についてみると、葉群構造は最も疎植のA区のみ品種間差異が明確で、宝小豆は上層部に、暁大納言では中層部に葉が多く分布していた。B区より密植側では、両品種とも分枝葉の占める割合が急速に減少し、逆三角形構造に近い分布を示した。また、草高は密度によりほとんど変化せず、主茎葉は、比較的上層部に多く分布するのが特徴である。

密植にともなう枝状(Z), ならびに葉柄着生状態(Y)の変化は、品種による差が小さく、両品種ともきわめて類似していたが、大豆と著しく異った特徴が認められる。

すなわち、品種の特性が最もよく現われる疎植区(A区)では分枝は側方に大きく彎曲し、いずれも主茎頂部よりかなり低い位置に分布する、いわゆる倒傘型形状を示すことである。この傾向は分枝数が急減する密植でもほぼ同様でとくに暁大納言で顕著であった。また、主茎における葉柄の平均角度は、両品種とも密植にともなって大きくなる傾向が認められたが、上位節では葉柄角度が小さく、開張気味となるのが特徴である。このため、主茎長より上層に分布する葉は大豆に比べて少なかった。

5. 生長パラメータの相互関係、ならびに最適葉面積指数および最大個体群生長速度

Fig. 28 に示されているように、NAR は、いずれのstageにおいても、LAIの増加にともなってほぼ直線的に減少した。大豆では、LAIがほぼ0.3を越えたときからNARが低下し始めることが確認されたが、NARの低下は、LAIが0.2~1.0の範囲(stage II)で認められることから、相互遮蔽によるNARの低下は、小豆においても、ほぼLAI 0.3付近から生じるものと推察さ

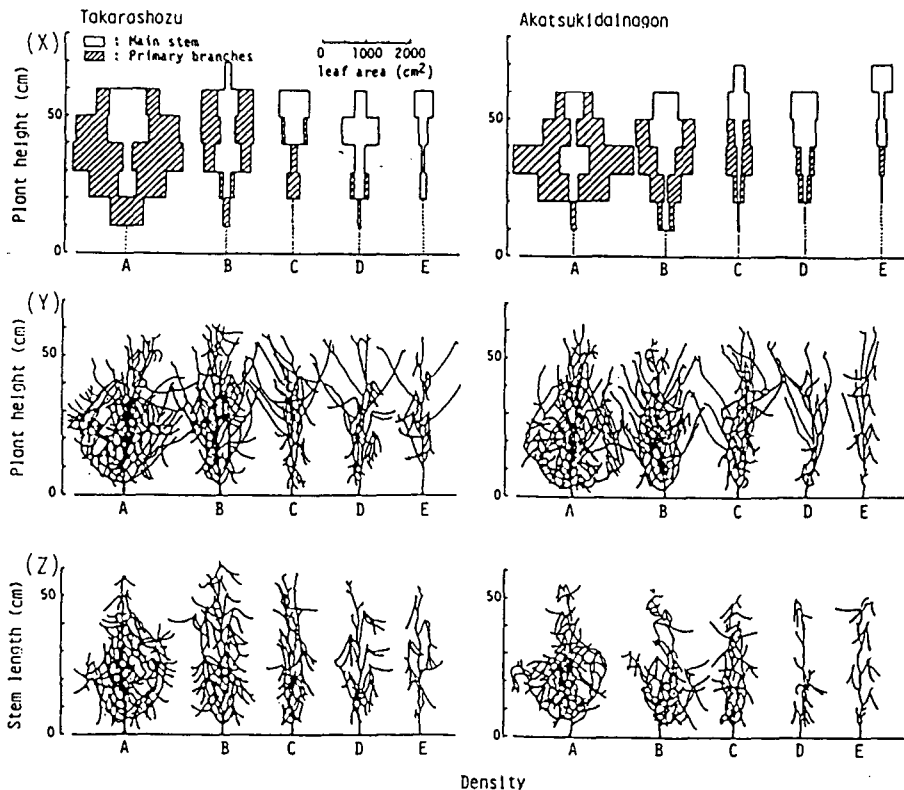


Fig. 27. Vertical distribution of leaf area and stem structure for azuki bean at various population densities at the full stem-length stage (Aug. 31).

Note. The density code is indicated in Table 9.

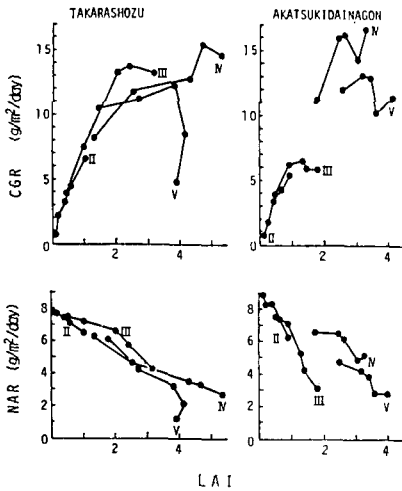


Fig. 28. Relation between leaf area index, and crop growth rate and net assimilation rate.

Note. II: July 7-July 20, III: July 21-Aug. 3, IV: Aug. 4-Aug. 17, V: Aug. 18-Aug. 31.

れる。

LAI の増加にともなう NAR の減少勾配は、宝小豆では比較的 stage 間差異が小さいが、曉大納言では、stage II と III および IV と V の間で著しく異なるのが特徴である。しかし、減少勾配は、いずれの stage においても K_s 値の大きい曉大納言で大きかった。

CGR は、宝小豆では、stage II~IV においては、LAI の増加にともなってほぼ 2 次曲線的に増加したが、曉大納言では、stage III では LAI 約 1 以上では CGR は

増加せず、これより LAI の大きい stage IV との間で非連続的な対応関係が認められた。前述したように、曉大納言では、stage III において密植側 3 区で著しい NAR の低下が認められており、LAI 1~2 の範囲 (密植側 3 区) にみられる CGR の停滞は、相互遮蔽以外に、光合成率の低下が大きく関与しているものと考えられる。

WATSON の方法¹¹⁷⁾ によって算出した最適葉面積指数 ($LAI_{opt.}$) および最大個体群生長速度 ($CGR_{max.}$) の値は、Table 12 に示すように、stage や品種によってかなり異なる。宝小豆では、 $LAI_{opt.}$ の値は stage IV で、 $CGR_{max.}$ の値は stage III で最高となり、いずれも前後の stage で若干小さく、その変異の幅は $LAI_{opt.}$ で 2.6~4.1, $CGR_{max.}$ で 10.7~14.7 g/m²/day であった。一方、曉大納言では、 $LAI_{opt.}$ および $CGR_{max.}$ の値は、stage II と III および IV と V の間で著しく異なる。すなわち、stage II および III においては、 $LAI_{opt.}$ 約 1.4, $CGR_{max.}$ 6.5 g/m²/day ときわめて低い値を示したが、stage IV では、 $LAI_{opt.}$ 3.7, $CGR_{max.}$ 16.7 g/m²/day と著しく高くなり、その後の stage でも stage II, III の約 2 倍の値を示した。

6. CGR と PAR との関係ならびに E_{PAR} の推移

Fig. 29 は、CGR と PAR との関係を示したものである。CGR は、stage V を除くと、いずれの stage においても PAR の増加にともなってほぼ直線的に増加しており、CGR は、基本的にはエネルギー吸収量に比例することがわかる。しかし、その勾配は品種や stage によって異なるほか、stage IV では飽和曲線型の対応関係が認められ、植物体が吸収したエネルギー単位量当たりの乾物生産効率 (E_{PAR}) は、大豆と同様品種や stage、密

Table 12. Optimum LAI and maximum CGR at various growth stages

Stage	Period	Var.	r	Equation between CGR (Y) and LAI (X)	Opt. LAI (m ² /m ²)	Max. CGR (g/m ² /day)	Mean temp. (°C)	Mean solar radiation (cal/cm ² /day)
II	July 7-	T	-0.984**	$Y = -1.50X^2 + 8.01X$	2.67	10.69	20.3	404
	July 20	A	-0.960**	$Y = -3.29X^2 + 9.26X$	1.41	6.54		
III	July 21-	T	-0.968**	$Y = -1.26X^2 + 8.61X$	3.41	14.74	22.5	356
	Aug. 3	A	-0.978**	$Y = -3.68X^2 + 9.76X$	1.33	6.51		
IV	Aug. 4-	T	-0.972**	$Y = -0.86X^2 + 7.11X$	4.13	12.96	25.3	391
	Aug. 17	A	-0.864	$Y = -1.25X^2 + 9.12X$	3.65	16.65		
V	Aug. 18-	T	-0.926*	$Y = -1.69X^2 + 8.84X$	2.62	11.60	21.4	299
	Aug. 31	A	-0.937*	$Y = -1.36X^2 + 8.28X$	3.04	12.57		

Note. T: Takarashozu, A: Akatsukidainagon, r : correlation coefficient between NAR and LAI.

*: 5%; **: 1% level of significance.

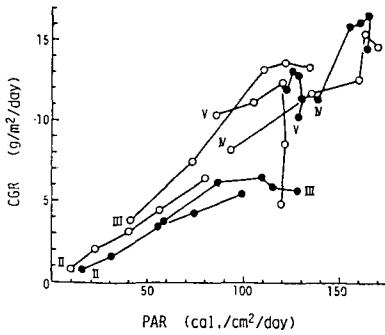


Fig. 29. Relation between photosynthetically-active radiation (PAR) intercepted and crop growth rate.

Note. ○ : Takarashozu, ● : Akatsukidainagon. Roman numbers are the same as those in Fig. 28.

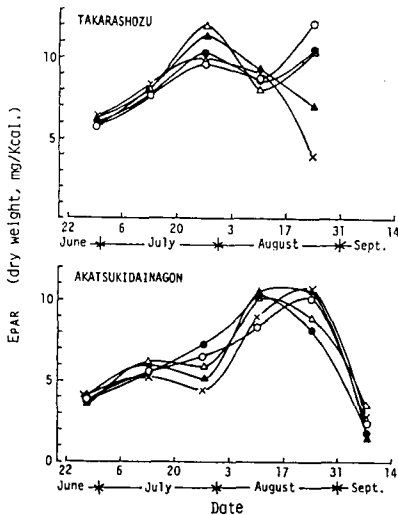


Fig. 30. Changes with time in the efficiency of dry matter accumulation per unit PAR intercepted (E_{PAR} , dry weight mg/kcal.).

Note. Symbols are the same as those in Fig. 23.

度によって異なることがわかる。

E_{PAR} は、Fig. 30 に示すように、両品種ともいずれの密度においても生育にともなって上昇し、LAI 最大期前後を最高に、急減するパターンを示すが、その最大期は、暁大納言に比べ宝小豆で早いほか、宝小豆では stage V において疎植側 3 区で再上昇するのが特徴である。また E_{PAR} は、生育前半では宝小豆が、生育後半では暁大納言が高く推移するほか、stage III では暁大納言の密植側 3 区で一時的な低下が認められた。

Table 13. Correlation coefficients between $LAI_{opt.}$, $CGR_{max.}$ and E_{PAR} (stage II-V, $n=8$)

Simple correlation coefficient	
$LAI_{opt.}-CGR_{max.}$	0.906**
$LAI_{opt.}-E_{PAR}$	0.850**
$CGR_{max.}-E_{PAR}$	0.931**
Partial correlation coefficient	
$LAI_{opt.}-CGR_{max.}: E_{PAR}$	0.594
$LAI_{opt.}-E_{PAR}: CGR_{max.}$	0.048
$CGR_{max.}-E_{PAR}: LAI_{opt.}$	0.719

Note. **: 1% level of significance.

ところで、 $LAI_{opt.}$ および $CGR_{max.}$ の値は、大豆の場合と同様、品種や stage によって大きく変動した。そこで、各 stage の平均 E_{PAR} を光合成能の指標とみなして、 $LAI_{opt.}$ および $CGR_{max.}$ との相関をとったところ、Table 13 に示すように、3 者の間にはきわめて高い正の相関が認められ、 $LAI_{opt.}$ および $CGR_{max.}$ の変異には光合成能の違いが大きく関与していることが示唆された。また、 $LAI_{opt.}$ は、宝小豆で大きい傾向が認められるが、これは、両品種の受光効率の違いを反映したものと考えられる。

III. 菜豆について

1. 乾物重に及ぼす栽植密度の影響

Fig. 31 に明らかなように、単位面積当たりの全乾物重は、両品種とも全生育期間を通じて密植区ほど大きく推移し、大正金時は 8 月 9 日 (播種後 78 日目) には最大に達したが、十勝白金時は 8 月 9 日以降増加は緩慢となるものの、A 区を除き収穫期 (9 月 6 日) まで増加を継続した。最大期における全乾物重は、両品種とも C 区より密植側では差が小さいが、これらと B, A 区との差が大きく、密度による変動幅が大きいのが特徴である。最大乾物生産は、両品種とも E 区で得られ、大正金時 641 g/m^2 (8 月 23 日)、十勝白金時 734 g/m^2 (9 月 6 日) であった。

個体の生長量に及ぼす密度の影響は、Fig. 32 に示すように、7 月 12 日頃から現われ、密植区ほど小さくなるが、この傾向は生育にともなって顕著となった。また、密度効果は、大豆や小豆の場合と同様主茎に比べ分枝に強く現われ、密植にともなう乾物重の減少率は分枝で著しく大きい。しかし、最も密度の高い E 区では、最大期の地上部乾物重は約 1/2 が分枝によって占められてお

り、ほぼ主茎のみとなった小豆と異った傾向を示した。

2. 生長パラメータの推移

Fig. 33 は、個体群生長速度 (CGR), 葉面積指数 (LAI)

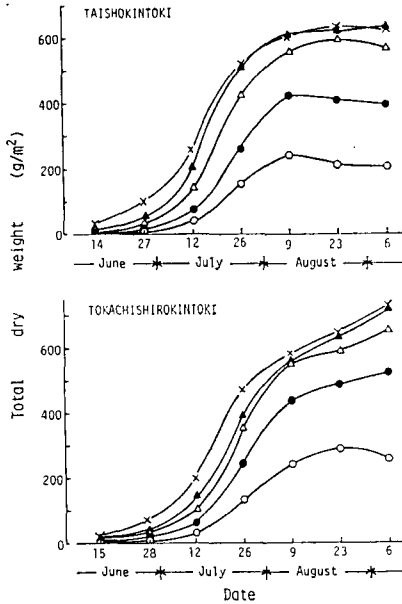


Fig. 31. Changes of total dry weight at five population densities during growing season.

Note. $\circ$: A, $\bullet$: B, $\triangle$: C, $\blacktriangle$: D, $\times$: E.

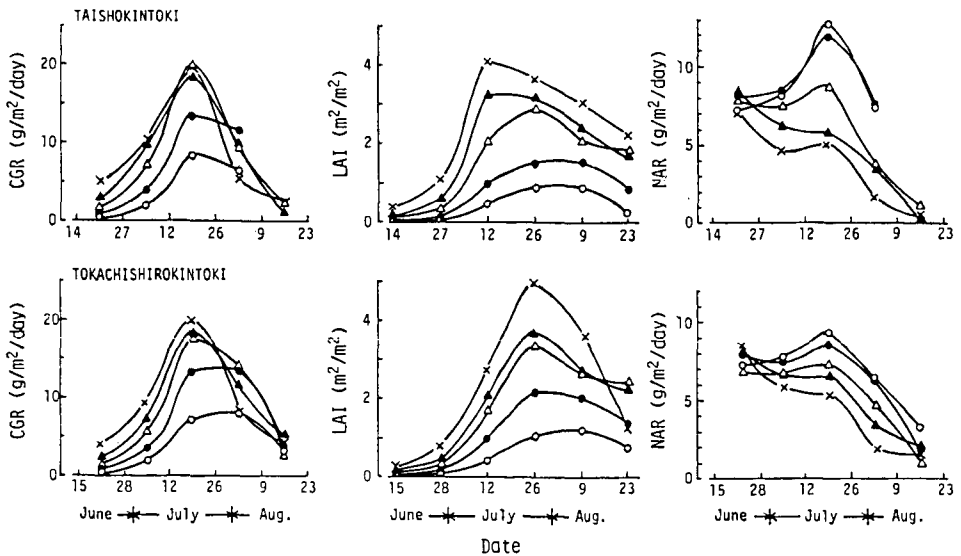


Fig. 33. Changes with time in growth parameters (CGR, LAI and NAR) at five population densities.

Note. Symbols are the same as those in Fig. 31.

および純同化率 (NAR) の推移を示したものである。

各密度区の CGR のパターンは、両品種ともきわめて類似しており、いずれも 7 月 12 日～26 日に最大となる一頂曲線型の推移を示した。最大期までは密植区ほど大きく推移するが、その後は密度間差異が小さく、特に大

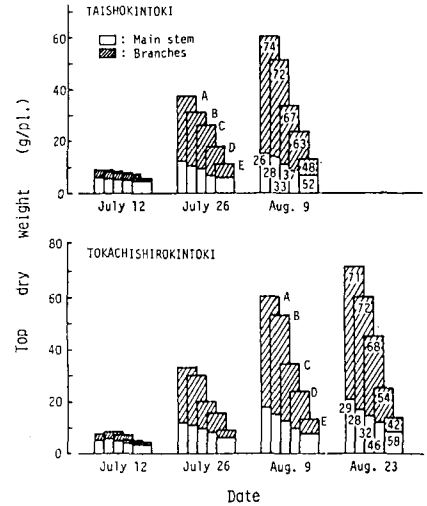


Fig. 32. Differences of dry matter accumulation between main stem and branch at five population densities.

Note. Numbers in figure are the branch-main stem ratio (%) at each population density.

正金時では、8月9日～23日では疎植側2区(A, B区)の乾物生産がマイナス側に転じた(図には示されていない)のが特徴である。最大CGRは、大正金時20.0 g/m²/day(C区)、十勝白金時19.7 g/m²/day(E区)でほとんど差がなかった。

LAIは、両品種とも生育期間を通じてほぼ密植区ほど大きく推移するが、その最大期は、大正金時には密植区ほど前にずれるのに対し、十勝白金時には各密度区とも7月26日に最大となった。最大LAIは、大正金時4.1、十勝白金時5.0で、同一栽植密度ではいずれも十勝白金時が大きかった。

NARの推移は、基本的には生育初期に高く、生育にともなって減少し、疎植区ほど高く推移する傾向を示すが、開花期に相当する7月12日～26日に一時的上昇が認められ、その程度は大正金時の疎植側で著しく大きかった。開花期では、品種によってはNARが一時的に上昇することは第3章でも指摘したが、本試験の場合この時期は好天に恵まれ、前後の時期に比べ日射量が著しく多かった(Table 14 参照)ことから、その上昇には日射量の違いが大きく関与しているものと推察される。

3. 生長パラメータの相互関係と受光特性

Fig. 34 に示すように、NARは、LAIの増加にともなってほぼ直線的に減少し、その減少はLAI 0.5付近から認められる。また、NAR-LAIの対応関係は、両品種ともstage IIとIVではほぼ同一線上に回帰するが、これらとstage III(NARが一時的に上昇した時期に相当する)との間には、著しい差が存在するのが特徴である。しかし、その減少勾配はいずれのstageにおいても十勝白金時で小さく、相互遮蔽の程度に品種間差異が存在することがうかがえる。

そこで、両品種の受光特性を明らかにするため、大豆、

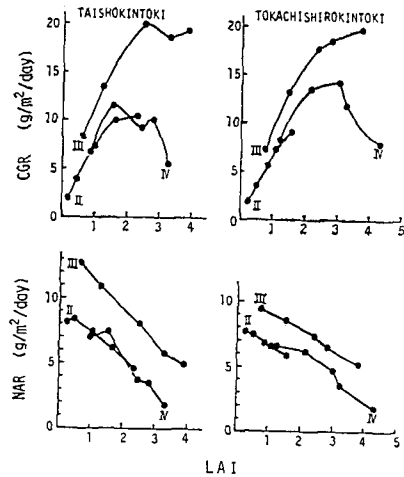


Fig. 34. Crop growth rate and net assimilation rate as related to leaf area index.

Note. II: June 28-July 12, III: July 13-July 26, IV: July 27-Aug. 9.

小豆と同様、地際相対照度(対数)とLAIとの間に直線関係が存在することを確かめた上で(両者の相関係数は大正金時 $r = -0.925^{***}$ 、十勝白金時 $r = -0.964^{***}$)、門司・佐伯の式⁵⁹⁾をあてはめたところ、その勾配(K_s)は、大正金時 -1.02 、十勝白金時 -0.72 、また95%の光を吸収するLAIの値は、大正金時2.9、十勝白金時4.2と推定された。このことから、十勝白金時は、大正金時に比べ受光効率の良い草型をそなえているものと考えられる。

一方、CGRは、LAIの増加にともなって2次曲線的に増加するが、NAR-LAIの対応関係と同様、stage II, IVおよびstage IIIとの間に非連続的対応関係が認められるほか、CGRが最大となるLAIの値は、品種やstageにより若干異った。

Table 14. Optimum LAI and Maximum CGR at various growth stages

Stage	Period	Var.	r	Equation between CGR (Y) and LAI (X)	Opt. LAI (m ² /m ²)	Max. CGR (g/m ² /day)	Mean temp. (°C)	Mean solar radiation (cal/cm ² /day)
II	June 28- July 12	Ta	-0.980**	$Y = -1.88X^2 + 9.07X$	2.41	10.94	18.9	331
		To	-0.991**	$Y = -1.40X^2 + 8.03X$	2.86	11.50		
III	July 13- July 26	Ta	-0.995**	$Y = -2.44X^2 + 14.09X$	2.89	20.35	21.9	543
		To	-0.996**	$Y = -1.42X^2 + 10.62X$	3.75	19.90		
IV	July 27- Aug. 9	Ta	-0.959**	$Y = -2.48X^2 + 10.24X$	2.07	10.67	21.9	348
		To	-0.959**	$Y = -1.62X^2 + 9.14X$	2.81	12.85		

Note. Ta: Taishokintoki, To: Tokachishirokintoki, r : correlation coefficient between NAR and LAI.

** : 1% level of significance.

4. 最適葉面積指数および最大個体群生長速度

Table 14 に示すように、 LAI_{opt} の値は、両品種とも stage II および IV ではほとんど差が認められず、大正金時 2.1~2.4、十勝白金時約 2.8 であったが、stage III ではかなり高く、大正金時は 2.9、十勝白金時 3.8 を示した。また、品種間では、各 stage とともに十勝白金時が大きな値を示すが、その差は前述した受光特性の差を反映したものであろう。一方、 CGR_{max} も LAI_{opt} と同様な傾向が認められ、両品種とも stage II および IV ではほとんど差が認められなかった（大正金時約 11 g/m²/day、十勝白金時約 12 g/m²/day）が、stage III では両品種とも約 20 g/m²/day と著しく高い値を示した。しかし、 LAI_{opt} と異なり、各 stage とともに品種間差異は小さかった。

5. CGR と PAR および E_{PAR} との関係

Fig. 35 に明らかなように、CGR は、stage I~III では、PAR の増加にともなってほぼ直線的に増加しており、これらの stage では、CGR はエネルギー吸収量に比例することがわかる。stage IV では CGR は、ある PAR の値を境に減少したが、この stage では、CGR と E_{PAR} の間に有意ではないが強い正の相関 ($r=0.8$ 以上) が認められ、CGR はエネルギー吸収量より、むしろその効率によって支配されているものと考えられる。

E_{PAR} の生育にともなう推移は、Fig. 36 に示すように、大正金時では LAI がほぼ最大となる 7 月後半にやや高まるものの、両品種とも比較的季節変動が小さく、9 月中旬に急激に低下し、そのパターンは、顕著なピークを示す大豆、小豆と傾向を異にした。

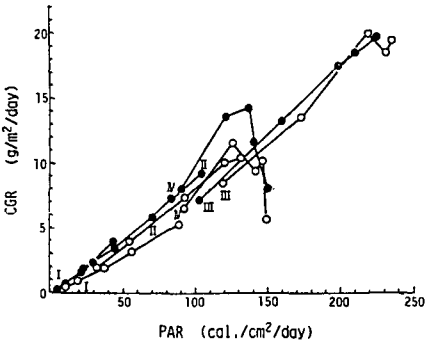


Fig. 35. Relation between photosynthetically-active radiation (PAR) intercepted by the canopies and crop growth rate.

Note. ○ : Taishokintoki, ● : Tokachishirokintoki. I : June 15-June 27. Other roman numbers are the same as those in Fig. 34.

LAI_{opt} および CGR_{max} は、開花期に相当する 7 月後半 (stage III) に著しく高い値を示した。Table 15 に示すように、stage II~IV における平均 E_{PAR} は、品種間、stage 間差異が著しく小さいことから、その stage 間差異は、光合成能力によるものではなからう。Table 14 に示されているように、平均日射量は、stage II および IV ではほとんど差がなく (331 および 348 cal/cm²/day)、stage III で著しく高い (543 cal/cm²/day) ことから、stage 間差異は、主として日射量の差に起因するものと考えられる。また、 LAI_{opt} は、いずれの stage においても大正金時で小さいが、 K_s 値に品種間差が認められることから、受光特性の違いによるものと推察される。

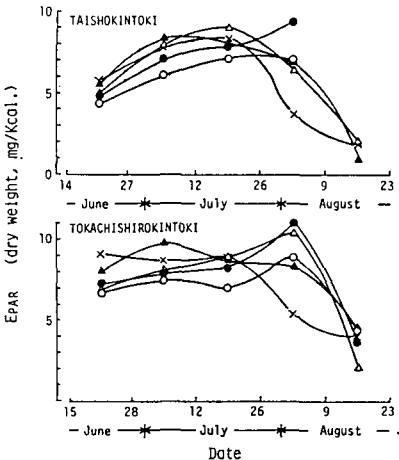


Fig. 36. Changes with time in the efficiency of dry matter accumulation per unit photosynthetically-active radiation intercepted.

Note. Symbols are the same as those in Fig. 31.

Table 15. Mean E_{PAR} (mg/kcal) at stage II, III and IV

Variety	Stage			Average
	II	III	IV	
Taishokintoki	7.4	8.0	6.8	7.4
Tokachishirokintoki	8.0	8.2	8.9	8.4
Average	7.7	8.1	7.9	7.9

論 議

農学的立場からみた栽植密度問題は、最高収量をあげ得る栽植密度 (様式) の究明、および生長・収量-密度関係にみられる生態反応の解明にあるが、本研究では、そ

の目的が豆類の生産力の解明にあることから、主として後者の立場から、豆類の密度反応性にみられる特徴、ならびに群落条件下における乾物生産特性について考察する。

1. 豆類の密度反応性について

豆類の密度反応性にみられる最も大きな特色は、分枝が生育領域に対してきわめて高い補償機能的役割を演じている反面、密植によりその生長が著しく抑制されることにある。このため、各作物、品種ともほぼ m^2 当たり 16 個体より密植側では乾物生産量はほとんど増加しない。とくに長期にわたって栄養生長を継続する大豆の無限型品種 Harosoy や小豆の晩生品種暁大納言は、疎植側 (4~8 個体/ m^2) では高い生産力を示すものの、8 個体/ m^2 より密植側では生産量はほとんど変らなかった。

密度効果が分枝に著しく強く現われる原因は、基本的には豆類の光合成系が長い葉柄をもつ広葉で構成されているため、生育の早い段階からきわめて強い光競合が生じること、分枝は主茎に遅れて伸長を開始し、主茎を軸に側方に展開するため、主茎上位葉の遮蔽効果を受けるほか、早期に隣接個体との接触が始まること、および光吸収が飽和に達した生育後期では光はほとんど群落上面で吸収されることなど、分枝は主茎に比べ、時間的にも、空間的にも不利な条件下に生育することに起因しているものと考えられる。

分枝に対する密度効果は、各作物とも分枝が側方に展開する傾向の強い品種で大きい。また、作物間では菜豆で小さく、大豆、小豆の順に強く現われる傾向が認められた。本試験で用いた菜豆 2 品種は、矮性、半蔓性で主茎長も小さく、分枝性も弱い、これらの品種は、第 2 章で述べたように、分枝は比較的主茎に添って伸長し、その葉も群落上面に多く分布する。また、大豆や小豆に比べ葉面積展開速度が早く、生育期間も短い。一方、大豆の枝状は、品種により大きく異なり、十勝長葉の分枝は主茎に添って伸長するが、Harosoy は彎曲した分枝を着生する。しかし、両品種とも、分枝は群落上面まで達する旺盛な伸長を示すのが特徴である。これらに対して、小豆の枝状は、水平方向に大きく展開する倒傘型構造を示し、分枝葉は中・下層部に分布しており、とくにこの傾向は暁大納言で強い。

以上のような形態的特徴から、一般に分枝が水平方向へ展開する傾向の強い作物や品種は、垂直方向へ伸長するタイプに比べ、生育領域に対する補償能力は大きい、密植への適応性が小さいことがわかる。したがって、豆類の密度反応性は、枝状の形態と密接に関連しているも

のと考えられ、草型が主茎閉鎖型を示すタイプは、分枝開頂型のものに比べ密植適応性が高いと推察された。また、小豆はその枝状の形態からみて、密植による抑制効果が分枝に現われやすい特性をそなえているといえる。第 3 章でも指摘したように、個体としての生産力は、小豆では早晩性と関連する分枝性に強く依存していることから、晩生品種暁大納言が密植でその能力を発揮できなかった理由は、枝状の形態によるものと推察された。

2. 群落条件下における乾物生産特性について

個体群生長速度は、各作物、品種とも開花期頃を境にそれ以前では LAI と、それ以後では NAR と強い正の相関を示し、乾物生産は、他の作物と同様、生育にともない LAI 支配型から NAR 支配型へと移行する。しかしながら、 LAI_{opt} および CGR_{max} の値は、作物、品種間に差が認められるものの、いずれも LAI の小さい生育前期で小さく、生育が進むにつれて次第に高くなるのが特徴である。前述したように、この原因は、生長解析法のみでは解明することはできないことから、本試験ではエネルギー吸収量とその効率の面からあわせて解析を行った。

乾物生産量とエネルギー吸収量との関係を単純化して表わすと、CGR は、植物体が吸収したエネルギー量 (PAR) と単位エネルギー当たりの乾物生産効率 (E_{PAR}) の積 ($\text{CGR} = \text{PAR} \times E_{\text{PAR}}$) として表わされる。CGR, PAR, E_{PAR} および LAI の相互関係を Table 16 の小豆の例についてみると、 E_{PAR} と PAR および LAI との間には、宝小豆の stage I, II を除くと有意な相関が認められない。また、このような対応関係は、大豆、菜豆についてもほぼ同様に認められ、エネルギー吸収量を中心とした解析法では、生長解析法と異なり乾物生産の支配要因 (PAR と E_{PAR}) はほぼ独立要因として取り扱うことができる。これは、 E_{PAR} が LAI のほかに、受光係数 (K_s) および日射量を組み込むことによって得られたエネルギー吸収量 (PAR) をベースに算出されたことから、LAI と NAR との間に介在していた受光要因の影響が消去されたことによるものと考えられる。したがって、 E_{PAR} は主として群落を構成している各葉身の光合成能と光の分配の仕方、すなわち吸光係数 (K) によって変動するものと考えられ、その値は群落が実際に行った見かけの光合成速度の平均値に近く、NAR に比べ葉の生理的活性レベルをよりよく表現しているものと思われる。

CGR と PAR および E_{PAR} との関係を検討してみると、CGR の支配要因 (PAR と E_{PAR}) は、各作物、品種

Table 16. Correlation coefficients between CGR, PAR, LAI and E_{PAR} at various growth stages

Variety		Stage I June 23- July 6	Stage II July 7- July 20	Stage III July 21- Aug. 3	Stage IV Aug. 4- Aug. 17	Stage V Aug. 18- Aug. 31	Stage VI Sept. 1- Sept. 14
Takarashozu	CGR-PAR	0.999***	0.999***	0.964**	0.950*	-0.245	—
	CGR- E_{PAR}	0.892*	0.975**	0.545	0.305	0.897*	—
	PAR- E_{PAR}	0.891*	0.978**	0.304	-0.009	-0.648	—
	LAI- E_{PAR}	0.879*	0.955*	0.167	0.063	-0.736	—
Akatsukidainagon	CGR-PAR	0.999***	0.996***	0.684	0.836	-0.266	0.239
	CGR- E_{PAR}	0.336	0.454	-0.251	0.928*	0.965**	0.978**
	PAR- E_{PAR}	0.297	0.390	-0.873	0.575	-0.509	0.033
	LAI- E_{PAR}	0.301	0.301	-0.914*	0.472	-0.549	0.076

Note. *: 5%; **: 1%; ***: 0.1% level of significance.

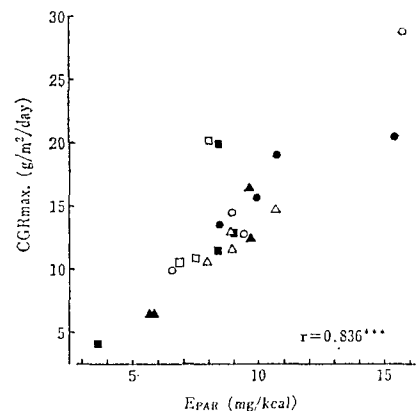
ともほぼ95%の光を吸収する LAI ($LAI_{.95}$) を境に PAR から E_{PAR} に転換している。 $LAI_{.95}$ の値は、 K_s によって定まり、この値の大きい品種ほど小さいが、一般に K_s 値の大きい品種は早期に $LAI_{.95}$ に達するため、乾物生産が E_{PAR} に支配される期間が長い。 K_s は、一般には吸光係数 K と密接に関連しているものと思われるが、 K が群落内部の光透過の良否を表わす係数であるのに対して、 K_s は上述のように $LAI_{.95}$ の値を与えるほか群落の LAI がこの値に至る間における投射エネルギーの植物体による吸収割合を規定することから、その意味合は異なるものと考えられる。

E_{PAR} の生育にともなう推移は、大豆、小豆では生育とともに上昇し、葉面積最大期頃をピークに以後急減するパターンを示したが、ピークの出現期は、無限型や晩生品種で遅れる傾向が認められた。しかし、菜豆では、推移の傾向は大豆、小豆と類似しているものの、ピークの出現期が明瞭でないほか、品種間差異が小さかった。大豆における E_{PAR} の推移は、玖村ら⁴⁸⁾ が個葉の光合成能力を積算して得た全葉の光合成能力の推移とよく一致していたが、小豆、菜豆における光合成特性に関する研究は比較的少なく、全葉の光合成能力の推移については明らかでない。しかし、大豆における個葉の光合成能力が葉位間で異なるほか、主茎葉と分枝葉とで差があることが指摘⁴⁸⁾ されているのに対し、菜豆の矮性品種や半蔓性品種では葉位間、品種間差が小さいことが報告¹⁰⁰⁾ されており、 E_{PAR} の推移にみられる違いは、このような光合成特性の違いを反映しているのかも知れない。

E_{PAR} の推移からみると、豆類の群落光合成能は、作物、品種間差異は存在するものの、いずれも生育にとも

なって大きく変動するものと推察される。Fig. 37 に示すように、密度を込みにした平均 E_{PAR} と CGR_{max} との間には、作物、品種、stage を含めて著しい高い正の相関が認められ、 CGR_{max} の差異や変動はその光合成特性に起因しているものと考えられた。また、 $LAI_{opt.}$ と平均 E_{PAR} との間にも正の相関が認められたが、 $LAI_{opt.}$ は各作物とも K_s 値の小さい品種で大きいことから、その変動には光合成能のほかには受光特性の差異が大きく関与しているものと推察された。

以上述べてきたように、群落条件下における豆類の乾物生産過程は、LAI がきわめて小さい段階から相互遮蔽

**Fig. 37.** Relation of CGR_{max} , calculated by WATSON's method with E_{PAR} (density mean) over crops, varieties and stages.

Note. ○: Tokachinagaha, ●: Harosoy, △: Takarashozu, ▲: Akatsukidainagon, □: Taishokintoki, ■: Tokachishirokintoki.

の影響が現われるほか、 $LAI_{opt.}$ や $CGR_{max.}$ も品種や stage によって異なり、きわめて複雑である。Fig. 37 に明らかなように、 E_{PAR} は $CGR_{max.}$ と密接な関係を示すほか、 $LAI_{opt.}$ と強い正の相関を示すことから、その乾物生産特性は、生育にともなって大きく変動する群落光合成能によって特徴づけられるといえよう。

摘 要

大豆、小豆、菜豆につき生態型を異にする2品種（大豆—十勝長葉、Harosoy、小豆—宝小豆、暁大納言、菜豆—大正金時、十勝白金時）を5段階の密度条件下（正方形植え、1本立て）に栽培し、密度反応性ならびに乾物生産特性を調査した。主な結果は次のとおりである。

大豆について

1. 最大乾物生産は十勝長葉では25個体/m²、Harosoyでは16個体/m²の密度区で得られ、それぞれ1,205 g/m² および1,123 g/m² であった。

2. 密植にともなう地上乾物重の減少は、主茎に比べ分枝で著しく大きかった。このため、群落の主茎—分枝の構成割合は密度により大きく異なった。

3. 地際相対照度（対数）と LAI との間には有意な負の相関が認められ、回帰係数は円葉の Harosoy が長葉の十勝長葉に比べやや大きかった。また、95%の光を吸収する LAI の値は3~4の範囲にあった。

4. 枝状の形態的特徴は品種により異なり、十勝長葉は分枝が主茎に添って伸長し、葉群構造は逆三角形構造を示すが、Harosoy は彎曲した分枝を着生し、葉の分布も粗散型となった。これらの特徴は、密植にともなって次第に消失し、密植側では葉は各層に均等に分布した。

5. LAI の増加にともなう NAR の低下は、LAI が約0.3に達したときから認められた。

6. $LAI_{opt.}$ および $CGR_{max.}$ の値は、品種や生育時期により異なった。葉面積最大期前後の $LAI_{opt.}$ は、十勝長葉で約6、Harosoy で4.5~5.0の範囲にあった。また、 $CGR_{max.}$ の最大値は、十勝長葉で28.9 g/m²/day、Harosoy で20.6 g/m²/day であった。

7. 植物体が吸収した光合成有効放射量（PAR）単位当たりの乾物生産効率（ E_{PAR} ）は、生育にともなって上昇し、葉面積最大期前後を最高に急減した。

8. CGR は、葉面積最大期を中心に、前期では主に PAR と、後期には E_{PAR} と有意な正の相関を示した。

小豆について

1. 最大期における全乾物重は、両品種とも16個体/m²より密植区ではほとんど差がなく、約620 g/m²であ

った。

2. 個体の生長量に及ぼす密度の影響は、主茎に比べ分枝で著しく大きく、分枝乾物重は密度とともに急減し、最も密度の高い44.4個体/m²区では地上部は主茎のみとなった。

3. 地際相対照度（対数）と LAI との間には負の相関が認められ、その勾配（ K_s 値）は宝小豆が小さかった。 K_s 値から求めた95%の光を吸収する LAI は宝小豆5.0、暁大納言3.3であった。

4. 枝状の形態的特徴は、品種による差が小さく、倒傘型形状を示すのが特徴である。また、主茎上位節の葉柄は下位節のものに比べ水平となる傾向を示した。

5. 生育にともなう CGR および LAI の推移は、宝小豆では密植区ほど高く推移したが、暁大納言では密度間差が小さかった。また、LAI と NAR との間には強い負の相関が認められ（ $r=0.9$ 以上）、LAI の増加にともなう NAR の低下は、LAI 0.3付近から認められた。

6. $LAI_{opt.}$ および $CGR_{max.}$ の値は、品種や stage によって大きく変動した。葉面積最大期前後の $LAI_{opt.}$ の値は宝小豆4.1、暁大納言3.7であった。また $CGR_{max.}$ の最大値は、宝小豆14.7 g/m²/day、暁大納言16.7 g/m²/day であった。

7. 植物体が吸収した光エネルギー単位量当たりの乾物生産効率（ E_{PAR} 、mg/kcal）は、生育にともなって上昇し、葉面積最大期前後を最大に、以後減少し、生育前半は宝小豆が、後半は暁大納言が高く推移した。

8. 各 stage の平均 E_{PAR} と $LAI_{opt.}$ および $CGR_{max.}$ との間には高い正の相関が認められ、 $LAI_{opt.}$ および $CGR_{max.}$ の変動は光合成能が大きく関与していることが示唆された。

菜豆について

1. 最大期における単位面積当たり全乾物重は、両品種とも25個体/m²より密植側ではほとんど差が認められなかったが、いずれも44.4個体/m²で最も高く、大正金時641 g/m²、十勝白金時734 g/m²であった。

2. 個体の生長量に及ぼす密度の影響は、主茎に比べ分枝で著しく大きかったが、最も密度の高い44.4個体/m²区でも約1/2が分枝によって占められていた。

3. LAI と NAR との間にはいずれの stage においても負の相関が認められ、LAI の増加にともなう NAR の低下は LAI 0.5付近から認められた。

4. 地際相対照度（対数）と LAI との間には負の相関が認められ、勾配は十勝白金時がやや小さかった。また、95%の光を吸収する LAI の値は大正金時2.9、十勝白

金時 4.2 と推定された。

5. LAI_{opt} および CGR_{max} の値は、日射量が多かった7月後半に著しく上昇した。また、 LAI_{opt} は各 stage とともに十勝白金時で大きかったが、 CGR_{max} はいずれの stage においても品種間差は小さかった。

6. 植物体が吸収した光合成有効放射量 (PAR) 単位量当たりの乾物生産効率 (E_{PAR}) は、大正金時では LAI が最大となる7月後半にやや高まるものの、両品種とも比較的季節変動が小さく、9月中旬に急激に低下した。また、生育中期における平均 E_{PAR} の品種間差はきわめて小さかった。

第5章 エネルギー吸収量ならびにその乾物 生産効率からみた生産力の作物間差異

従来、生長解析法で広く用いられてきた NAR は、光合成能と呼吸能 (生理的要因)、葉面積の大きさと吸光係数 (外部形態的要因) および光合成の一義的気象要因である日射量などによって変動するきわめて複雑なパラメータであり、群落条件下で測定された NAR を十分な考慮なしに要因解析に用いる危険性については、これまでも指摘されているところである^{32,84)}。また、武田⁹⁶⁾ の批判にもあるように、生長解析法で用いられる基本式、 $CGR = NAR \times LAI$ では、NAR と LAI との間に負の相関関係が存在し、両要因は独立要因として扱えないなどの問題がある。とくに豆類では、前章で明らかのように、NAR は LAI のきわめて低い段階 (0.3) から負の相関を示すことから、NAR の変化を植物体の生理的要因のみによるものとみなすことは危険である。

近年、生長要因をエネルギー吸収量やエネルギー利用効率の面から解析した例が多く報告されている^{2,16,17,22,23,32,61,90,120,121)}。エネルギー吸収量とその効率による解析法の基本的な考え方は、すでに林²⁴⁾ により示されているが、この方法は生長解析法と独立したかたちで応用される場合が多い。第4章で示したように、本研究では、生長解析法に受光係数 (K_s) と日射量を組み込むことにより、両解析法を関連づけて解析を行ったが、この解析法では2つの解析法で用いられるパラメータを、相互に関連させて解析できる利点があり、それぞれ独立して用いる場合に比べ、より詳細な検討が可能となる。

そこで、本章では、密度試験で得られた資料を基に、生産力の作物間差異を生長解析法とエネルギー吸収量を中心とする解析法とを関連させて解析した結果を報告する。

材料および方法

試験方法：試験方法の詳細は第4章に記載されているので、ここでは概要について述べる。試験は、1972年 (菜豆) および 1973年 (大豆、小豆) に行なわれ、菜豆については大正金時 (矮性) および十勝白金時 (半蔓性)、大豆については十勝長葉 (有限型) および Harosoy (無限型)、小豆については宝小豆 (中生) および暁大納言 (晩生) を供試した。

栽植密度 (Table 9)、施肥量、区制、調査方法は、各作物ともまったく同様な方法で行い、出芽後 2~3 週間目から収穫期まで 2 週間間隔で乾物重および葉面積を測定した。また、生育中期には 3 回にわたって各密度区の地際相対照度を測定した。

エネルギー吸収量の算出方法：前章と同様であるが、以下にその算出方法を詳細に述べる。

植物体が吸収した光合成有効放射量 (PAR) は、

$$PAR = 0.444 \times \text{日射量} \times \text{遮蔽率}^{121)} \quad (1)$$

(0.444: 全放射のうち $0.4 \sim 0.7 \mu$ の波長域の比率)

として算出される。このうち、遮蔽率は、葉面積指数 (LAI) と地際相対照度との関係が門司・佐伯の式⁵⁹⁾

$$\frac{I}{I_0} = e^{-K_s \cdot LAI} \quad (2)$$

(I_0 : 群落上面の光の強さ、 I : 地際の光の強さ、 K_s : 受光係数)

で近似されることから、

$$1 - \exp^{-K_s \cdot LAI}$$

として表わされる。したがって、日射量を S とすると、(1) 式は

$$PAR = 0.444 \cdot S \cdot (1 - \exp^{-K_s \cdot LAI}) \quad (3)$$

の形で表わすことができる。しかし、実際には投射された光エネルギーの一部は空中に反射されるので、反射されたエネルギー量を差し引く必要があるが、本試験では反射率は測定しなかったため、反射率は作物、品種間で大差がないものと仮定し、(3) 式をそのままの形で用いることとした。

調査期間中に植物体が吸収した光合成有効放射量 (ΔPAR) は、 LAI が比較的安定的に推移するのに対し、日射量は日によって大きく変動することから、1日ごとの値を積算して求めることが望ましい。

そこで、 ΔPAR は、まず調査期間 ($t_2 - t_1$) 中における1日ごとの葉面積指数 (LAI_i) を

$$\log LAI_i = \frac{\log LAI_2 - \log LAI_1}{t_2 - t_1} (i-1) + \log LAI_1 \quad (4)$$

より算出し、これと品種ごとに求めた K_s の値および各日の日射量 (S_i) をもとに次の式から算出した。

$$\Delta PAR = \sum_{i=t_1}^{t_2} 0.444 S_i (1 - \exp^{-K_s \cdot LAI_i}) \quad (5)$$

なお、生育期間中に吸収された全エネルギー量は、2週間ごとの値を積算して得た。

また、植物体が吸収した光合成有効放射量単位量当たりの乾物生産効率 (E_{PAR} , mg/kcal, 以下本文中では効率) を

$$E_{PAR} = \frac{\Delta W}{\Delta PAR} \quad (\Delta W: \text{乾物生産量}) \quad (6)$$

より算出した。

結果および考察

1. 乾物生産量とエネルギー吸収量および効率との関係

乾物生産量は、いずれの品種においても C 区 (16 個体/ m^2) より密植側ではほとんど差がなかったが、Table 17 には最大乾物生産量が得られた密度区における生産量、

葉積 (LAD), 平均純同化率 ($\overline{NAR}$), エネルギー吸収量 (ΔPAR), 平均 E_{PAR} ($\overline{E_{PAR}}$) を示した。

表に明らかなように、小豆、菜豆の乾物生産量は、大豆の 50~60% に過ぎず、生産力に著しい差が存在することがわかる。これらの差は、各密度を込みにした平均値についてもまったく同様に認められた。

生育期間中に実現された乾物生産量は、生長解析法では LAD と $\overline{NAR}$, エネルギー吸収量を中心とした解析法では ΔPAR と $\overline{E_{PAR}}$ の積として表わされるが、乾物生産量は LAD および $\overline{E_{PAR}}$ との相関 ($r=0.993^{***}$, $r=0.866^*$) を示し、生長解析法では受光の場合が、エネルギー吸収量を中心とした解析法ではその効率が乾物生産の支配要因であることを示唆しており、支配要因は解析法によってまったく異った。

ΔPAR は、品種間に差が認められたが、乾物生産量との相関は比較的低かった ($r=0.507$)。菜豆は、生育期間が短かく、LAD が小さい割には ΔPAR が大きい、これは菜豆の試験が行われた 1972 年では、生育盛期にあたる 7 月中旬の日射量が著しく多かったことによる。また、宝小豆の ΔPAR が小さい理由の一つは、 K_s が小さく (Table 18 参照)、光透過が良好なため、植物体に吸収されることなく地表に透過したエネルギーの割合が大き

Table 17. Dry matter production (maximum value of total dry weight during growing season), leaf area duration (LAD), mean net assimilation rate ($\overline{NAR}$), accumulated photosynthetically-active radiation intercepted (ΔPAR) and mean value of the efficiency of dry matter accumulation per unit PAR intercepted ($\overline{E_{PAR}}$) for the density which produced the maximum dry matter production

Crop/Variety	Dry matter production (g/m ²)	Period* (days)	LAD	$\overline{NAR}$ (g/m ² /day)	ΔPAR (10 ⁷ cal/m ²)	$\overline{E_{PAR}}$ (mg/kcal)	Accumulated solar radiation (10 ⁷ cal/m ²)
Soybean							
Tokachinagaha	1,205 (D)**	118	296	4.1	10.52 (26)***	11.5	40.62
Harosoy	1,123 (C)	118	289	3.9	9.94 (25)	11.3	40.62
Azuki bean							
Takarashozu	611 (D)	104	169	3.6	6.60 (18)	9.3	36.76
Akatsukidainagon	619 (E)	118	168	3.7	9.35 (23)	6.6	40.62
Kidney bean							
Taishokintoki	641 (E)	83	183	3.5	10.40 (32)	6.2	32.28
Tokachishirokintoki	734 (E)	97	184	4.0	9.66 (26)	7.6	37.25

Note. *: Preiod from emergence to the day when total dry weight attained the maximum value.

**: The code of density which produced the maximum dry matter production. The density code is A; 50 cm, B; 35 cm, C; 25 cm, D; 20 cm, E; 15 cm, equidistant square pattern and singling.

***: The ratio of accumulated PAR intercepted/accumulated solar radiation (%).

Table 18. The maximum values of crop growth rate (CGR), E_{PAR} and LAI during growing season for the density which produced the maximum dry matter production, and the leaf area index required for 95% light interception (LAI₉₅) and light-intercepting coefficient (K_s)

Crop/variety	Max. CGR (g/m ² /day)	Max. E_{PAR} (mg/kcal)	Max. LAI	LAI ₉₅	K_s
Soybean					
Tokachinagaha	29.6	17.2	6.06	3.44	0.87
Harosoy	22.2	16.8	6.15	3.28	0.91
Azuki bean					
Takarashozu	15.5	12.2	4.90	5.01	0.59
Akatsukidainagon	14.5	10.4	4.02	3.26	0.92
Kidney bean					
Taishokintoki	19.6	8.3	4.07	2.94	1.02
Tokachishirokintoki	19.7	8.8	5.00	4.15	0.72

かったことによる。生育期間中に投射された全エネルギーのうち光合成有効放射として吸収されたエネルギーの割合は、18～32%の範囲にあったが、本試験では空中に反射されたエネルギーは差し引かれていないので、真に有効な吸収エネルギーの割合はこの値をやや下回るものと思われる。

生育期間中における個体群生長速度 (CGR), E_{PAR} および LAI の最大値は、Table 18 に示すように、大豆が大きく、いずれも乾物生産量との間に $r=0.898^{**}$ 以上の正の相関が認められた。また、各品種の最大 LAI は、宝小豆を除くといずれも 95% の光を吸収する LAI (LAI₉₅) の値より大きく (宝小豆においても最も密植の E 区における最大 LAI の値は、LAI₉₅ の値より大きく、5.44 であった)、この傾向は特に大豆で顕著であった。

以上のように、CGR, LAI, E_{PAR} の最大値は、いずれも生産力の高い大豆で大きかったが、これらのパラメータは生育期間中に大きく変動すること、解析法によって乾物生産の支配要因が異なることから、生産力の差の原因は必ずしも明らかではない。そこで、さらに検討を進めるため、Fig. 38 に乾物生産量と LAD および $\overline{NAR}$, ΔPAR および $\overline{E_{PAR}}$ との関係を、作物、品種、栽植密度を込みにして示した。

図に明らかなように、乾物生産量は LAD と密接な正の相関関係を示すが、 $\overline{NAR}$ とは負の相関を示しており、生長解析法では乾物生産の支配要因は LAD であると結論される。しかし、Table 19 に示すように、 $\overline{NAR}$ は単相関および偏相関係数とも LAD と有意な負の相関を示し、両者は互いに逆相関関係にあることから、 $\overline{NAR}$ の

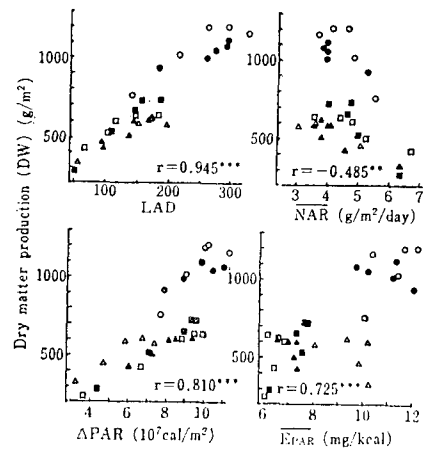


Fig. 38. Relation of dry matter production with LAD, and $\overline{NAR}$, and with ΔPAR and $\overline{E_{PAR}}$ over crops, varieties and densities.

Note. ○ : Tokachinagaha, ● : Harosoy, △ : Takarashozu, ▲ : Akatsukidainagon, □ : Taishokintoki, ■ : Tokachishirokintoki.

乾物生産に及ぼす影響を評価することはむづかしい。

一方、 ΔPAR と $\overline{E_{PAR}}$ は、両者とも乾物生産量と正の有意な相関を示すほか、生長解析法と異なり ΔPAR と $\overline{E_{PAR}}$ との単相関係数はきわめて低い (Table 19)。乾物生産量と $\overline{E_{PAR}}$ との相関は、ややばらつきが大きいが、詳細に検討してみると、 $\overline{E_{PAR}}$ が 9 mg/kcal を中心にそれ以上と以下の群では乾物生産量の ΔPAR に対する回帰が異なっており、 ΔPAR が同じでも $\overline{E_{PAR}}$ の高い群で

Table 19. Correlation coefficients between the parameters (DW, LAD, $\overline{NAR}$, ΔPAR , $\overline{E_{PAR}}$) shown in Fig. 38 ($n=30$)

Simple correlation coefficient	
DW-LAD	0.945***
DW- $\overline{NAR}$	-0.485**
LAD- $\overline{NAR}$	-0.665***
DW- ΔPAR	0.810***
DW- $\overline{E_{PAR}}$	0.725***
ΔPAR - $\overline{E_{PAR}}$	0.206
Partial correlation coefficient	
DW-LAD : $\overline{NAR}$	0.954***
DW- $\overline{NAR}$: LAD	0.593***
LAD- $\overline{NAR}$: DW	-0.726***
DW- ΔPAR : $\overline{E_{PAR}}$	0.980***
DW- $\overline{E_{PAR}}$: ΔPAR	0.973***
ΔPAR - $\overline{E_{PAR}}$: DW	-0.944***

Note. **: 1%; ***: 0.1% level of significance.

は乾物生産量が大きい。このことから、 $\overline{E_{PAR}}$ が各密度区ともほぼ 9 mg/kcal 以上を示す大豆 2 品種と宝小豆、およびそれ以下を示す菜豆 2 品種と曉大納言との生産力の差には、 ΔPAR のほか $\overline{E_{PAR}}$ の差異が大きく関与しているものといえる。

このように、エネルギー吸収量を中心としてみた場合、生産力の差にはエネルギー吸収量のほかに、その効率に関与していることが示唆された。しかし、Table 19 に示すように、 ΔPAR と $\overline{E_{PAR}}$ との間には高い負の偏相関が認められることから、両者の間にも因果関係が存在するものと考えられるが、この点については後述する。

2. 登熟期間中における乾物生産量の差異

Table 20 は、莢肥大開始後（登熟期間）における乾物生産量を示したもので、各品種とも全乾物生産量の 3/4 以上がこの期間に生産されている。登熟期間中に生産された全乾物重および莢実重は、Table 17 に示した乾物生産量におけると同様な順位で品種間差が存在し、両者と LAD、 ΔPAR 、 $\overline{E_{PAR}}$ との間には有意な（5% 以上）正の相関が認められ、これらの要素はいずれも大豆で大きかった。

Fig. 39 に、作物、品種、栽植密度を込みにした場合における登熟期間中の乾物生産量と莢実生産量、および ΔPAR と $\overline{E_{PAR}}$ との相互関係についてみると、両者は最大乾物生産量における場合と異なり、 ΔPAR とは曲線的対応関係を示し、エネルギー吸収量が約 7.5×10^7 cal/m² を越えると相関が認められなくなった。しかし、 $\overline{E_{PAR}}$ とは宝小豆を除くとほぼ直線的対応関係を示し、エネルギー吸収量が多くなると、乾物生産は主として $\overline{E_{PAR}}$ に支配されることがわかる。これは、LAI がほぼ 95% の光エネルギーを吸収する値を越えると、CGR は $\overline{E_{PAR}}$ とのみ有意な正の相関を示す（第 4 章）ことから、LAI

Table 20. Dry matter production, LAD, $\overline{NAR}$, ΔPAR and $\overline{E_{PAR}}$ during the grain filling period for the density which produced the maximum dry matter production

Crop/Variety	Dry matter production (g/m ²)			Period (days)	LAD	$\overline{NAR}$	ΔPAR	$\overline{E_{PAR}}$
	V	R	Total			(g/m ² /day)	(10 ⁷ cal/m ²)	(mg/kcal)
Soybean								
Tokachinagaha	282	727	1,009 (D)*	Aug. 3- Oct. 11 (69)	281	3.6	8.55	11.8
Harosoy	275	674	949 (C)	Aug. 1- Oct. 11 (72)	284	3.3	8.57	11.1
Azuki bean								
Takarashozu	102	341	443 (C)	Aug. 3-Sept. 14 (42)	136	3.3	4.99	8.9
Akatsukidainagon	208	385	593 (B)	Aug. 3-Sept. 28 (56)	134	4.4	6.48	9.2
Kidney bean								
Taishokintoki	133	352	485 (D)	July 18-Aug. 25 (39)	114	4.3	7.05	6.9
Tokachishirokintoki	156	536	692 (E)	July 21-Sept. 6 (47)	155	4.5	7.64	9.1

Note. V: Vegetative parts (leaf+stem+petiole+root), R: Reproductive parts (pod+seed).

*: The code of density which produced the maximum dry matter production. The density code is indicated in Table 17.

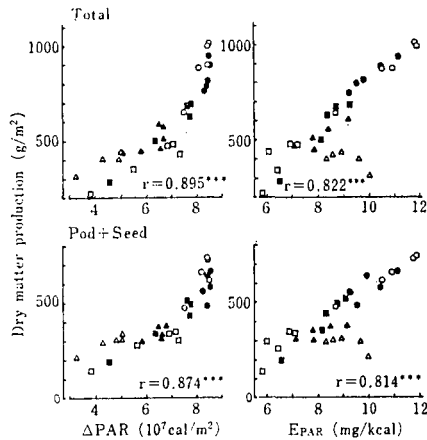


Fig. 39. Relation of dry matter production (total and pod+seed) with ΔPAR and $\overline{E}_{PAR}$ during the grain filling period over crops, varieties and densities.

Note. Symbols are the same as those in Fig. 38.

Table 21. Distribution ratio (%) of dry matter production to reproductive parts (pod+seed) during the grain filling period at various population densities

Density code	Variety					
	TN	H	T	A	TA	TS
A	74	60	66	66	68	70
B	75	65	73	65	74	73
C	75	71	77	66	70	69
D	72	80	71	68	73	75
E	70	74	75	74	69	77
Mean	73	70	72	68	71	73

Note. The density code is indicated in Table 17. TN: Tokachinagaha, H: Harosoy, T: Takarashozu, A: Akatsukidainagon, TA: Taishokintoki, TS: Tokachishirokintoki.

が高く推移する登熟期間では、乾物生産はエネルギー吸収量よりもその効率に支配される面が強いことによるものである。また、宝小豆では回帰よりずれて分布したが、これは、宝小豆の $LAI_{.95}$ の値が大きく、最も密植の E 区を除く各区の LAI は、生育期間を通じて $LAI_{.95}$ の値より低く推移したことによるものと考えられ、このような品種では乾物生産はエネルギー吸収量に左右される面が強いものと考えられる。

以上のように、大豆と小豆、菜豆との間にみられる子実生産力の差にも乾物生産力における同様の、効率の差が大きく関与していることが示唆された。しかし、豆類では、登熟期間中に生産された同化産物がすべて子実生産にふり向けられるわけではなく、子実への分配割合は、Table 21 に示すように、約 70% で密度間変異もかなり大きい。一般に分配特性は、作物、品種で固有の形質と考えられることから、子実生産力は (エネルギー吸収量 $\times$ 効率) $\times$ 分配率の形で表わし、乾物生産特性とその分配特性の両面から検討する必要がある。

3. $\overline{E}_{PAR}$ と日射強度との関係

前述したように、 ΔPAR と $\overline{E}_{PAR}$ との間では、単相関係数は低いものの、偏相関係数は著しく高い負の値を示すことから、両者の間に強い因果関係が存在することが示唆された。大豆では、個体群光合成速度は朝夕のみ日射の強さと並行し、日中は日射、気温の変化と無関係に一定の値を保つ⁶⁰⁾ ほか、繁茂した群落においては光飽和を示すことが知られている^{49,60)}。これらの事実から、上記の関係は群落光合成の光飽和現象にかかわる次の 2 つの理由によって生じるものと推察される。

すなわち、植物体によって吸収された光エネルギー量は、(3)式より明らかなように、葉面積指数、受光係数、日射量の 3 者により決定され、日射強度が高まるとによっても増加するが、日射強度が光飽和点を越えて高まると、1) 吸収されたエネルギーのうち光合成に貢献しないエネルギーの割合が増加する、2) 群落を構成している各葉身のうち、光飽和以上の光を受ける葉の割合が増加することにより、乾物生産量を吸収されたエネルギー量で割って算出した $\overline{E}_{PAR}$ は、調査期間中の日射強度、言

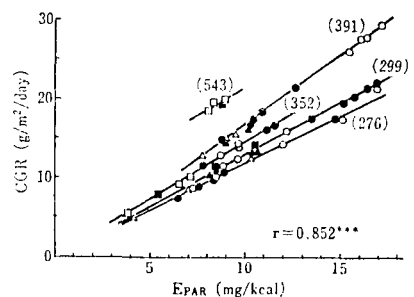


Fig. 40. Relation between CGR and $\overline{E}_{PAR}$ for which LAI is more than $LAI_{.90}$ over crops, varieties, densities and stages.

Note. $LAI_{.90}$: The LAI required for 90% light interception. (): Mean daily solar radiation ($cal/cm^2/day$). Symbols are the same as those in Fig. 38.

Table 22. Linear regression equation between CGR and E_{PAR} shown in Fig. 40

Stage	S (cal/cm ² /day)	r (n)	Equation between CGR (Y) and E_{PAR} (X)	$a: \left(\frac{CGR}{E_{PAR}}\right)$	$\frac{1}{a}$
I	276	0.999*** (9)	$Y = 0.07 + 1.19 X$	1.195	0.837
II	299	0.998*** (16)	$Y = -0.74 + 1.35 X$	1.287	0.777
III	352	0.989*** (12)	$Y = 0.20 + 1.43 X$	1.454	0.688
IV	391	0.998*** (14)	$Y = -1.16 + 1.79 X$	1.688	0.592
V	543	0.899 (4)	$Y = 9.06 + 1.22 X$	2.285	0.438

Note. S: Mean daily solar radiation during the experimental period.

r : Correlation coefficient between CGR and E_{PAR} .

***: 0.1% level of significance.

い換えれば、平均日射量が高くなるほど低下するものと考えられる。

ところで、(3)式から推察されるように、LAI が、光吸収の飽和となる値を越えて大きくなると、 ΔPAR は LAI, K_s に関係なく日射量 (S) のみによって決まる。そこで、この点を利用して日射強度 (調査期間中の平均日射量) との関係を示すために、各生育時期の資料から、各品種につき LAI が 90% の光を吸収する LAI の値を越える密度区を抽出して、その CGR と E_{PAR} の関係を示したのが Fig. 40 である。

図に明らかなように、CGR は同一 stage 内では、品種に関係なく E_{PAR} の上昇にともなって直線的に増加しているが、平均日射量が多い stage ほど勾配が大きい。各 stage における CGR- E_{PAR} の関係は、Table 22 に示すように、stage V を除くとほぼ原点を通る一次式で表わされる。stage V では切線が原点を通らなかったのは、おそらく供試点数が少なかったことによるものであろう。各 stage における CGR および E_{PAR} の平均値より求めた勾配 (a) と平均日射量との間には、 $r = 0.998^{***}$ の正の相関が認められたが、 E_{PAR} と平均日射量との間には $r = -0.939^{***}$ の強い負の偏相関が認められ、両者は逆相関関係にある。そこで、勾配の逆数 ($1/a$) を算出し、これと平均日射量との関係を求めたところ、Fig. 41 に明らかなように、 E_{PAR} は日射強度が高まるにつれて双曲線的に低下することが明らかとなった。

また、Fig. 40 に示した CGR と E_{PAR} との間にみられる正の相関関係は、Fig. 37 にみられたように、WATSON⁽¹⁷⁾ の方法によって算出した各 stage ごとの CGR_{max} と密度を込みにした平均 E_{PAR} との間にも存在しており、検討の結果、平均 E_{PAR} と平均日射量との間には Fig. 41 に示したとほぼ同様の双曲線的関係が存在することが確認された。

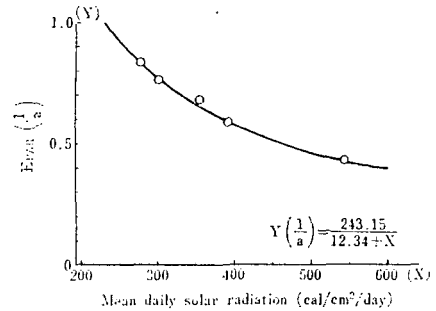


Fig. 41. Relation between $E_{PAR} \left(\frac{1}{a}\right)$ and mean daily solar radiation.

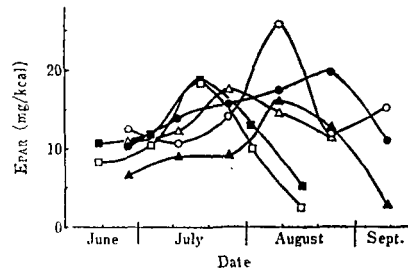


Fig. 42. Changes with time in E_{PAR} (density mean) of each variety on the assumption that the mean daily solar radiation is at the 230 cal/cm²/day constant during the growing season.

Note. Symbols are the same as those in Fig. 38.

ところで、 E_{PAR} の季節的变化は、大豆、小豆では葉面積最大期頃にピークとなる一頂曲線型の推移を示すが、菜豆ではピークが明瞭ではなく、ほぼ台形型の推移を示すことを指摘した (第 4 章)。 E_{PAR} はその値に関係なく、日射強度によって変化することが明らかになったことから、その季節的变化は、日射強度の影響をとり除いて評

価する必要がある。そこで、Fig. 41 に示した双曲線を用いて、生育期間中の日射強度を $230 \text{ cal/cm}^2/\text{day}$ ($1/a = 1.0$ の時の平均日射量) と仮定した場合における各品種の E_{PAR} (密度を込みにした平均値) を算出し、その推移を Fig. 42 に示した。

これについてみると、 E_{PAR} の推移は、第4章で示したものと若干異なり、菜豆においてもピークが出現しており、各作物、品種とも登熟初期に最大となる一頂曲線型の推移を示すことがわかる。最大 E_{PAR} は、十勝長葉で著しく高かったが、生育期間を通した平均値を比較してみると、十勝長葉 15.1, Harosoy 14.7, 宝小豆 13.3, 曉大納言 9.5, 大正金時 9.9, 十勝白金時 12.0 mg/kcal であった。前述したように、 E_{PAR} は主として吸光係数と光合成能によって変動するものと考えられるが、生育期間中の平均 E_{PAR} は、 K_s を考慮してもなお大豆が高いものと推察された。

論 議

エネルギー吸収量とその効率の面からみた場合、大豆と小豆、菜豆との間にみられる生産力の差には、効率の差が大きく関与していることが示唆された。本試験では、エネルギー吸収量は、調査期間中の LAI が生長解析法と同様、指数函数的に推移するものと仮定し、1日ごとの LAI、日射量および受光係数から算出したことから、効率を表わす E_{PAR} の内容は生長解析法との関連からとらえることができる。

いま、(6)式に単位時間 (dt) をとって、

$$E_{\text{PAR}} = \frac{dW}{d\text{PAR}} = \frac{dW}{dt} \cdot \frac{dt}{d\text{PAR}}$$

とすると、 $dW/dt = \text{CGR} = \text{NAR} \times \overline{\text{LAI}}$ であるから、 E_{PAR} はつぎのように表わされる。

$$\begin{aligned} E_{\text{PAR}} &= \text{NAR} \times \overline{\text{LAI}} \times \frac{dt}{d\text{PAR}} \\ &= \text{NAR} \div \frac{d\text{PAR}}{dt \cdot \text{LAI}} \\ \left[\overline{\text{LAI}} = \frac{\text{LAI}_2 - \text{LAI}_1}{\ln(\text{LAI}_2/\text{LAI}_1)} \right] \end{aligned} \quad (7)$$

(7)式から明らかなように、 E_{PAR} は NAR を単位時間、単位面積当たりの吸収エネルギー量で割ったもので、光合成に貢献することなく地表に透過したエネルギーは差し引かれていることから、主として、群落を構成している各葉身の潜在光合成能力と光エネルギーの各葉身への分配の仕方(吸光係数)によって規定されるものと考えられる。最近、村田⁶¹⁾ は、エネルギー利用効率 (E_u) と群落の見かけの光合成速度 P_0 との間に密接な正の相関

があることを指摘している。 E_{PAR} は、 E_u と同じ内容を含んでいる〔乾物 1 g が 4,000 カロリーを含むとすると、 E_{PAR} に 0.4 を乗じると吸収された PAR 当たりのエネルギー利用効率(%)となる〕ことから、その値は、NAR に比べ生理的活性レベルをよりよく反映しているものと推察され、群落光合成の指標となろう。一般には、光合成系に対する非同化系器官の割合 (C/F) が増加する生育後半では、呼吸能と関連して C/F が E_{PAR} の変動要因となることが予想されるが、本試験では、 E_{PAR} と C/F との間には有意な相関は認められなかった。

生育期間中の平均 E_{PAR} は、いずれの作物においても K_s の小さい品種が大きく、光透過が良好な品種で E_{PAR} が上昇することがうかがえた。しかし、宝小豆にみられるように、 K_s の小さい品種は、一方では光吸収が飽和に達する LAI が大きく、この LAI に達するまでの期間が長いため植物体に吸収されることなく地表に透過されるエネルギーの割合が大きい。一般には、 K と K_s との間には正の相関が存在するものと思われるが、前章で述べたように、両者はその意味合を異にし、 K_s は圃場に投射された光エネルギーの植物体による吸収割合を、 K は植物体に吸収されたエネルギーの利用効率を表わすものと考えられることから、今後群落構造と受光との関係は、 K と K_s の両面から解析する必要がある。光エネルギーの吸収と利用効率の観点からみると、 K_s が大きく、 K は逆に小さいことが望ましく、このような条件をみたす品種は、下位葉が大きく水平で、上位葉ほど葉が小さく、直立となる形態を示すものと考えられる。

以上述べてきたように、本研究で用いた解析法は、従来、生長解析法では困難であった群落光合成の乾物生産への影響を評価できることに特色がある。このことは、この解析法は、単に生産力の作物間比較だけではなく、環境、気象条件の異なる地域間、年次間の要因解析に応用できることを示している。また、その調査方法も比較的簡単なことから、今後、圃場試験における展開が期待される。

摘 要

第4章で報告した密度試験の資料を基に、生産力の作物間差異をエネルギー吸収量とその乾物生産効率の面から解析を行った。

1. 生産力は作物間に著しい差が認められたが、その差にはエネルギー吸収量のほかに、効率の差が大きく関与していることが明らかとなった。

2. エネルギー吸収量に対する乾物生産効率は、その

値に関係なく日射強度が高まるにつれて双曲線的に低下し、この原因は光合成の光飽和現象によって生じるものと推察された。

3. 圃場条件下における作物、品種の生産力は、従来広く用いられてきた生長解析法に受光係数および日射量を組み込むことにより、より詳細な解析が可能となることが明らかとなった。

総 合 論 議

以上で、乾物生産面からみた各作物、品種の生育特性、ならびに群落特性について明らかにしたが、ここでは得られた知見を基に豆類3作物における育種、栽培上の問題点について論議しておきたい。

1. 乾物生産過程からみた育種、栽培上の問題点

第3章で明らかにしたように、大豆および小豆は、初期生長が緩慢で、栄養生長完了期も遅く、生育期間が長いのが特徴である。子実生産は登熟後期の生長に依存する割合が高いことから、寒冷地帯においては、収量は春秋の不安定な気象条件に左右され易く、とくに栄養生長が長期にわたって継続する無限型品種や晩生品種でこの傾向が強いと考えられる。

このことは Table 23 に示すように、我が国の豆作地帯といわれる北海道の統計に如実に現われており、大豆、小豆は菜豆に比べ変動係数が大きく、最大年次と最小年次の収量差は、大豆で約 1.77 t/ha、小豆で 1.42 t/ha にも及ぶ。したがって、寒冷地帯では、収量安定性の観点から、初期生長と栄養生長の早期確保が重要で、ビニールマルチや育苗、移植等の検討が必要であろう。また、当然のことながら、初期生長の旺盛な品種の育成が重要となるが、第1章で指摘したように、初期生長は種子重と密接に関連している。したがって、その選抜に当たっては種子重の影響を取り除いて評価する必要がある、選抜指標については十分留意しなければならない。

Table 23. The average grain yield in Hokkaido during 1971 to 1980

Crop	Grain yield (t/ha)			C.V. (%)
	Average	Max.	Min.	
Soybean	1.84	2.77	1.00	23.5
Azuki bean	1.52	2.16	0.74	26.8
Kidney bean	1.81	2.11	1.49	12.6

(Statistical Yearbook of Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries)

一方、初期生長が旺盛で比較的生長期間の短い菜豆では、総節数が多く葉面積の拡大能力が高い無限型品種ほど子実生産効率が低下した。無限型品種は開花期頃から急速に葉面積を拡大するが、最大期以降の葉の枯れ上がり早く、純同化率も開花期を境に急激に低下する。この原因は、第3章でも指摘したように、開花後の急速な葉の展開に根からの窒素供給がともなわないことによる植物体内の窒素栄養条件の悪化にあると思われる。大豆、小豆、菜豆は根粒菌との共生窒素固定により、施肥窒素が少なくすむ作物であるが、菜豆は窒素固定量が少なく、根粒菌との適応度合も低いことが指摘されている⁵⁶⁾。また、菜豆は大豆、小豆に比べ浅根性で、特に無限型品種の根は、地表面からかなり浅い範囲(約5 cm)で側方に大きく広がる傾向が認められた。これらのことから、生態型による品種変異が大きい菜豆では、追肥も含め、品種の生態型に適した施肥法の検討が重要と考えられる。

2. 収量の密度反応性からみた育種、栽培上の問題点

第4章で明らかにしたように、豆類では、分枝が生育領域に対して調整的役割をはたしていることから、その密度反応性は枝状の形態と密接に関連している。

Fig 43 に子実収量の密植にともなう変化についてみると、大豆と小豆、菜豆との間には収量レベルに著しい差が認められるが、大豆、菜豆では 16 万個体/ha、小豆では 8 万個体/ha の密度で収量はほぼ最大となり、これより密植側ではやや減少するか、ほとんど差が認められ

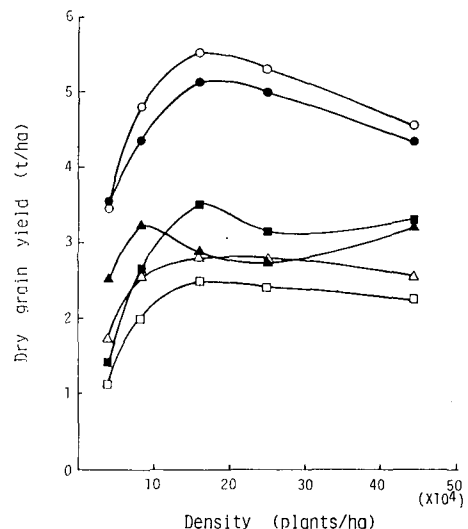


Fig. 43. Dry grain yield (t/ha) plotted against population density.

Note. Symbols are the same as those in Fig. 38.

ない。また、大豆2品種と菜豆の十勝白金時は収量が最大となる密度までの増加が大きいほか、個体としての生産力の高いもの(最も疎植区での収量)が、密植条件下でかならずしも多収を示さないことがわかる。

収量—密度反応を大豆の十勝長葉と小豆の宝小豆を例にとって主茎、分枝別にみると(Fig. 44)、主茎の収量は、宝小豆では25万個体/haで増加は頭打ちとなるが、十勝長葉は密植にともなってほぼ直線的に増加しており、他の4品種も、十勝長葉と同様の反応を示した。一方、分枝の収量は、十勝長葉は16万個体/ha、宝小豆は8万個体/haより密植側で急激に減少しており、一般に大豆、菜豆は16万個体/ha、小豆は8万個体/haを境に減少することが明らかとなった。これらの結果は、収量の密度反応も乾物生産と同様、分枝の反応によって特徴づけられることを示している。

豆類は、各節に生殖器官(莢実)と栄養器官(葉)が共存する作物であることから、上記の関係を面積当たりの節数との関係から検討してみると、主茎の収量と主茎の面積当たりの節数との間には、作物、品種、密度を込みにして $r=0.937^{***}$ の正の相関が存在し、両者の間には直線関係が認められた。一方、分枝では、各作物とも最大収量が得られた密度より密植側では面積当たりの分枝節数は減少するほか、節当たりの子実生産効率も低下する傾向が認められた。

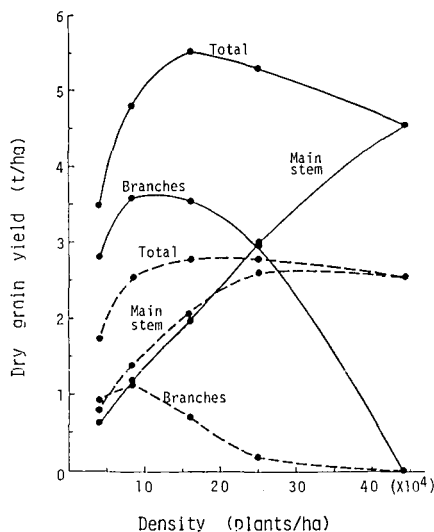


Fig. 44. Response of grain yield to population density in main stem and branches for Tokachinagaha (solid) and Takarashozu (broken).

以上の結果が示すように、垂直方向へ伸長する主茎は、密植にともなって節数はやや減少するものの、斜めに伸長する分枝に比べ密植条件下で節数を確保する上できわめて有利に作用している。国分ら^{43,44,45)}は、大豆において人為的に作出した主茎型(分枝切除)と分枝型(主茎の摘心)では、疎植では分枝型が、密植では主茎型が多収であることを報告しているが、これらの結果は、主茎、分枝の生育過程における時間的、位置的関係によって生じる密度効果の違いを反映したものと考えられる。

以上の結果を総合すると、節数を増加させることにより品種の収量性は高まるが、その増加を分枝に求めることは一面では密度に対する適応性を失うこととなり、面積当たりの収量はかならずしも増大しない。したがって、大豆、小豆、菜豆においては、密植適応性を高める上で主茎部の節数の増加、節当たりの着莢数の増加および分枝が群落上面に達する旺盛な伸長性を示すタイプ(特に小豆において)を選抜することにより垂直方向への生育領域を拡大させることが育種の指標となろう。また、栽培技術的には品種の草型に応じて栽植密度を選ぶ必要があり⁴¹⁾、主茎の生長の旺盛な長茎主茎閉鎖型品種は密植により多収が期待されよう。このほか、密植適応性は、群落内部の光透過を規制する葉群構造や葉の形態的特性によっても異なるものと考えられる。

3. 乾物生産特性からみた今後の問題点

武田⁹⁵⁾は、ARMY らの「作物増収の諸段階」をもとに、各発展段階相互に介在する物質生産上の諸問題について論じているが、最後に武田が示した3つの段階、すなわち「葉面積の拡大—第1段階」、「草型の改良—第2段階」および「光合成機能の増大—第3段階」にしたがって、大豆、小豆、菜豆の乾物生産特性からみた問題点について考察を加えておきたい。

生育期間中に投射された太陽エネルギーを効率よく吸収する意味で、いかにして葉面積指数を確保するかは、農業技術上の基本的課題であり、稲、麦、トウモロコシなどの作物では、多肥密植により葉面積が確保されてきた。しかしながら、大豆、小豆、菜豆では、第4章で明らかにしたように、分枝が密度(生育領域)に対して大きな補償機能の役割をはたしており、慣行の栽培条件下では瘠薄地や災害的な気象に遭遇しない限り、95%以上の光を吸収する葉面積指数(3~4)は比較的容易に確保される。また、これらの作物は根粒による窒素固定を行うことから肥料の効果も小さく、窒素の多用は、むしろ茎葉の過繁茂を招き相互遮蔽による子実生産効率の低下や倒伏により減収する危険がある。しかし、生育期間中に

吸収された光合成有効放射量の割合 (18~32%) は、ばれいしょの 33~40% (未発表) に比べて低く、初期生長の緩慢な大豆、小豆では早期に葉面積指数を確保することがきわめて重要であることが示唆される。

最近、渡辺¹¹⁵⁾ は、大豆において窒素追肥の重要性について論じている。大豆は、登熟期に入ると葉の老化にともなって光合成速度が急速に減少する^{48,73)} が、これは同時に葉中の窒素、クロロフィル、蛋白含量の消失をともなっており、葉は子実蛋白の重要な source であることが明らかにされている¹²²⁾。それ故、窒素の追肥は、登熟期間における葉の老化を遅らせることにより光合成速度を出来るだけ高く維持し¹²³⁾、加えて生育後半の大きな窒素要求量に應えること¹¹⁵⁾ に意義があるものと考えられる。登熟期における光合成速度の急激な低下は、 E_{PAR} の推移 (Fig. 42) からみて、小豆、菜豆にも共通した特性と考えられる。また、菜豆では葉面積拡大能力の大きい無限型品種は、生育後半に葉面積、純同化率とも急減することから、豆類における窒素追肥技術については今後さらに検討する必要がある。

玖村⁴⁹⁾ は、繁茂度の高い大豆個体群では受光のしかたが個体群光合成を高める上で障壁となっていることを指摘している。また、反射板⁸⁸⁾、人工光³⁵⁾、テープによる草型の変化⁴²⁾ などにより、群落内部の光条件を改善すると収量がかなり増加することが明らかにされている。これらのことから、光合成系の特徴が類似している大豆、小豆、菜豆では、受光要因が生産力を発揮する上での制限要因となっているものと考えられ、第2段階、すなわち草型の改良が収量性を向上させる上で最も大きな問題点と思われる。

第2章で明らかのように、豆類3作物は、その葉遷型⁶³⁾、葉柄の傾斜特性からみて群落中層から上層部に葉が集まりやすい特性をそなえており、光は、群落が光吸収の飽和となる葉面積指数に達するまでは周縁部で、その後は、群落上層部でほとんど吸収され、下層部への透過は著しく制限される^{7,89,92)}。

大豆では、近年育成された品種は、旧品種に比べ葉が小さく、葉形も中間葉や長葉の品種の割合が増えており⁸⁵⁾、育種面で草型の改良が進んでいることが示唆されている。しかし、光の吸収、利用の両面からみると、下位節の葉は水平で大きく、上位節ほど葉が小さくなり、立ち上る特性を示す品種が望ましい。ばれいしょは、上記の特性を示す作物の1つである⁶⁶⁾ が、Fig. 8に明らかのように、大豆、小豆、菜豆では、中間節位からやや上位の葉が大きいものが多い。しかし、菜豆の半蔓性品種

十勝白金時の葉は、下位節で大きく、上位節ほど小さくなり、収量の密度反応性も高かったことから、このタイプの品種が草型改良上の指標となろう。

葉形が光透過にどの程度影響するかについては豆類ではほとんど研究がなく、不明な点が多い。本試験においても、大豆について長葉 (十勝長葉) と円葉 (Harosoy) の品種を供試したが、十勝長葉は群落上層部の葉面積密度が高いため、 K_s 値は若干 Harosoy に比べ小さかったものの、長葉の効果は期待したほど大きくなかった。一般に、群落上層部に葉が集中しやすい豆類においては、光透過は葉の大きさや形よりもその角度に支配される面が強いものと考えられる。

マメ科作物では、葉の方位や角度は日変化することが知られており^{38,39,86,119,123)}、川嶋^{38,39)} はこのような葉の動きを調位運動となづけ、調位運動が群落光合成の光飽和現象の解消に役立っていることを指摘している。筆者は、最近、水田転換畑における多収大豆 (5.3 t/ha) の解析を行ったが、この群落では昼間上層の葉の著しい立上りが認められ、吸光係数は普通畑 (0.69~0.88) に比べ小さく (0.38~0.47)、登熟期間中の CGR、NAR および収穫指数が高かった。これらの結果は、草型を制御して群落内光条件を改善した国分⁴²⁾ の結果とほぼ一致しており、調位運動が光条件の改善にきわめて大きな効果を持つことが確認された。

しかし、群落条件下における調位運動の実態や受光との関係については不明な点が多く、今後、この面での研究が急務と考えられる。

生産力の作物、品種間差異には、光合成能力の差が大きく関与していることが示唆された (第5章) ことから、光合成能力の改善は、今後の重要課題であるといえる。大豆では、光合成能力に品種間差異が認められ^{15,76)}、品種の光合成能力と収量との間には正の相関が存在することが報告されている^{10,15)}。小島らは、一連の研究において^{77,78,79)}、大豆の光合成能力の改良が可能であることを示したが、最近、WIEBOLD ら¹¹⁸⁾ は光合成に対する直接的な選抜効果は期待できないと報告している。豆類の光合成能力の改善に関する研究は、かならずしも多くはなく、選抜効果が後代まで維持されるかどうかについては、今後の研究に待たねばならない。

引用文献

1. 秋山 侃・武田友四郎：トウモロコシの物質生産に関する研究、第1報 初期生育に及ぼす種子重の影響、日作紀、42: 97-102. 1973

2. ALLEN, E. J. and SCOTT, R. K.: An analysis of growth of the potato crop, *J. Agr. Sci. Camb.*, **94**: 583-606. 1980
3. 有賀武典: 草性に依る大豆品種の分類, *農及園*, **18**: 669-670. 1943
4. BEVERIDGE, J. L. and WISLSIE, C. P.: Influence of depth at planting, seed size and variety on emergence and seedling vigor in alfalfa, *Agron. J.*, **51**: 731-734. 1959
5. BLACK, J. N.: The influence of seed size and depth of sowing on pre-emergence and early vegetative growth of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.), *Aust. J. Agr. Res.*, **7**: 98-109. 1956
6. BLACK, J. N.: The early vegetative growth of three strains of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) in relation to size of seed, *Aust. J. Agr. Res.*, **8**: 1-14. 1957
7. BLAD, B. L. and BAKER, D. G.: Orientation and distribution of leaves within soybean canopies, *Agron. J.*, **64**: 26-29. 1972
8. BURRIS, J. S., EDGE, O. T. and WAHAB, A. H.: Effects of seed size on seedling performance in soybeans, II. Seedling growth and photosynthesis and field performance, *Crop Sci.*, **13**: 207-210. 1973
9. BUTTERY, B. R.: Analysis of the growth of soybeans as affected by plant population and fertilizer, *Can. J. Plant Sci.*, **49**: 675-684. 1969
10. BUTTERY, B. R., BUZZELL, R. I. and FINDLAY, W. I.: Relationships between photosynthetic rate, bean yield and other characters in field-grown cultivars of soybean, *Can. J. Plant Sci.*, **96**: 191-198. 1981
11. CARLETON, A. E. and COOPER, C. S.: Seed size effects upon seedling vigor of three forage legumes, *Crop Sci.*, **12**: 183-186. 1972
12. CROOKSTON, R. K., O'TOOLE, J. and OZBUN, J. L.: Characterization of the bean pod as photosynthetic organ, *Crop Sci.*, **14**: 708-712. 1974
13. 大豆調査基準: 大豆調査基準検討委員会, 農枝研生理第2科, 畑作第2研究室共編. 1974
14. DOMINGO, W. E.: Inheritance of number of seeds per pod and leaflet shape in the soybean, *J. Agr. Res.*, **70**: 251-268. 1945
15. DORNHOFF, G. M. and SHIBLES, R. M.: Varietal differences in net photosynthesis of soybean leaves, *Crop Sci.*, **10**: 42-45. 1970
16. DUNCAN, W. G., SHAVER, D. N. and WILLIAMS, W. A.: Insolation and temperature effects on maize growth and yields, *Crop Sci.*, **13**: 187-190. 1973
17. EASTIN, J. A. and GRITTON, E. T.: Leaf area development, light interception, and the growth of canning Peas (*Pisum sativum* L.) in relation to plant population and spacing, *Agron. J.*, **61**: 612-615. 1969
18. EGLI, D. B.: The rate of accumulation of dry weight in seed of soybean and its relationship of yield, *Can. J. Plant Sci.*, **55**: 215-219. 1975
19. EGLI, D. B. and LEGGETT, J. E.: Rate of dry matter accumulation in soybean seeds with varying source-sink ratios, *Agron. J.*, **68**: 371-374. 1976
20. EVANS, L. E. and BHATT, G. M.: Influence of seed size, protein content and cultivar on early seedling vigor in wheat, *Can. J. Plant Sci.*, **57**: 929-935. 1977
21. 福井重郎・小島睦男・渡辺 敏: 大豆の子実生産に関する研究, 第1報 温度が光合成に及ぼす影響, *日作紀*, **33**: 432-436. 1965
22. GALLAGHER, J. N. and BISCOE, P. V.: Radiation absorption, growth and yield of cereals, *J. Agr. Sci. Camb.*, **91**: 47-60. 1978
23. GARDINER, T. R., VIETOR, D. M. and CRAKER, L. E.: Growth habit and row width effects on leaf area development and light interception of field beans, *Can. J. Plant Sci.*, **59**: 191-199. 1979
24. 林 健一: 生産力の種間差・品種間差と多収品種論, 作物の光合成と物質生産, 戸荻義次監修, 養賢堂, 東京. 302-321. 1971
25. HENSON, P. R. and TAYMAN, L. A.: Seed weights of varieties of birds foot trefoil as affecting seedling growth, *Crop Sci.*, **1**: 306. 1961
26. 堀江正樹・獅子柴公人・萩原英雄: 作物の諸特性についての統計学的研究, 第10報 大豆諸形質の品種内個体変異についての考察, *日作紀*, **40**: 230-236. 1971
27. 星野達三・岡部四郎: 北海道における夏季気温の変動と作物収量の変動との関係, *北農試彙報*, **75**: 1-6. 1960
28. 井上頼数・渋谷正夫: 菜豆の生殖生理に関する研究 (第1報) 花芽分化及びその発育に就いて, *園学雑*, **23**: 9-15. 1954
29. 井上頼数・渋谷正夫: 菜豆の生殖生理に関する研

- 究(第2報) 花粉の稔性について, 園学雑, **23**: 71-78. 1954
30. 井上頼数: 菜豆の生殖生理に関する研究(第4報) 花芽分化・開花・結実間の対応について, 園学雑, **24**: 56-58. 1954
31. 岩淵晴郎: 菜豆の生育過程における栄養生理学的試験, 第1報 無機成分の吸収について, 北海道立農試集報, **6**: 77-92. 1960
32. 岩城英夫: 植物群落の物質生産の理論的解析, 生物科学, **16**: 29-38. 1964
33. 岩見道明: 菜豆の生態的研究, 第1報 品種間の結実状況と気温との関係, 園学雑, **19**: 68-75. 1950
34. IZHAR, S. and WALLACE, D. H.: Studies of the physiological basis for yield differences, III. Genetical variation in photosynthetic efficiency of *Phaseolus vulgaris* L., Crop Sci., **7**: 457-460. 1967
35. JOHNSTON, J. J., PENDLETON, J. W., PETERS, D. B. and HICKS, D. R.: Influence of supplemental light on apparent photosynthesis, yield and yield components of soybeans (*Glycine max* L.), Crop Sci., **9**: 577-581. 1969
36. KANDA, M.: Maximal growth rate and climate, In Crop Productivity and Solar Energy Utilization in Various Climates in Japan (Ed.) Y. MURATA, JIBP SYNTHESIS, **11**: 67-71. 1975
37. KAUFMAN, M. L. and GUITARD, A. A.: The effect of seed size on early plant development in barley, Can. J. Plant Sci., **47**: 73-81. 1967
38. 川嶋良一: 大豆の葉の調位運動に関する研究, 第1報 調位運動と葉面受光, 日作紀, **38**: 718-729. 1969
39. 川嶋良一: 大豆の葉の調位運動に関する研究, 第2報 調位運動の基本型とその物質生産上の意義, 日作紀, **38**: 730-742. 1969
40. KIRA, T., OGAWA, H. and SAKAZAKI, N.: Intraspecific competition among higher plants, I. Competition-yield-density inter-relationship in regularly dispersed populations, J. Inst. Polytech. Osaka City Univ., **D4**: 1-16. 1953
41. 国分牧衛・渡辺和之: 大豆の群落構造と収量成立過程の解析, 第1報 栽植様式に対する生育反応の品種間差異, 日作東北支部会報, **22**: 101-102. 1979
42. KOKUBUN, M. and WATANABE, K.: Analysis of the yield-determining process of field-grown soybeans in relation to canopy structure, II. Effect of plant type alteration on solar radiation interception and yield components, Japan. J. Crop Sci., **50**: 311-317. 1981
43. 国分牧衛・渡辺和之: 大豆の群落構造と収量成立過程の解析, 第3報 草型, 栽植様式および密度と受光態勢との関係, 日作東北支部会報, **23**: 77-78. 1980
44. 国分牧衛・渡辺和之: 大豆の群落構造と収量成立過程の解析, 第4報 草型と密度が乾物生産とその分配に及ぼす影響(予報), 日作東北支部会報, **23**: 79-80. 1980
45. KOKUBUN, M. and WATANABE, K.: Analysis for the yield-determining process of field-grown soybeans in relation to canopy structure, VI. Characteristics of grain production in relation to plant types as affected by planting patterns and planting densities, Japan. J. Crop Sci., **51**: 51-57. 1982
46. KOLLER, H. R., NYQUIST, W. E. and CHORUSH, I. S.: Growth analysis of the soybean community, Crop Sci., **10**: 407-412. 1970
47. KOLLER, H. R.: Analysis of growth within distinct strata of the soybean community, Crop Sci., **11**: 400-402. 1971
48. 玖村敦彦・浪花 勲: 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. 1965
49. 玖村敦彦: 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 その1 天候によって光の強さが変わる場合の受光状態と光合成, 日作紀, **33**: 473-481. 1965
50. 玖村敦彦: 大豆の物質生産に関する研究, 第3報 投射光中散光の占める割合と個体群光合成, 日作紀, **37**: 570-582. 1968
51. 玖村敦彦: 大豆の物質生産に関する研究, 第4報 葉の生育時における光条件がその光合成特性に及ぼす影響, 日作紀, **37**: 583-587. 1968
52. 玖村敦彦: 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. 1969
53. 玖村敦彦: 大豆の物質生産に関する研究, 第6報 個体群葉層内における光の質的变化と個葉の光質-光合成関係, 日作紀, **38**: 408-418. 1969
54. 玖村敦彦: 大豆の物質生産に関する研究, 第7報 葉層各レベルに位置する葉の生産・消費状況について, 日作紀, 38巻別号 **2**: 47-48. 1969
55. 松田功夫: 大豆栽培に於て種子重が生育と収量に及ぼす影響について, 日作紀, **20**: 53-54. 1951
56. 松代平治: 野外での生物窒素固定, 中村道德編, 生物窒素固定, 学会出版センター, 東京, 213-256. 1980
57. 御子柴公人: ダイズのつくり方, 農文協, 東京. 1975

58. 御子柴公人: ダイズ栽培, 日本作物学会シンポジウム記事, 第10集 日本の畑作(その1) 歴史と現状, 日作紀, **46**: 440-444. 1977
59. MONSHI, M. and SAEKI, T.: Über die Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoff-Produktion, Japan. J. Bot., **14**: 22-52. 1953
60. 村田吉男・猪山純一郎: 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光合成の日変化と日射および気温との関係, 日作紀, **29**: 151-154. 1961
61. MURATA, Y.: Dependence of potential productivity and efficiency for solar energy utilization on leaf photosynthetic capacity in crop species, Japan. J. Crop Sci., **50**: 223-232. 1981
62. 永田忠男: 大豆品種の特性に関する研究, 日本大豆協会, 東京. 1950
63. 永田忠男: 農学大系作物部門, 大豆編, 養賢堂, 東京. 1956
64. 永田忠男: 大豆の葉形についての一考察, 神戸大農研報, **9**: 25-30. 1971
65. 中村茂文: トウモロコシ栽培, 日本作物学会シンポジウム記事, 第10集 日本の畑作(その1) 歴史と現状, 日作紀, **46**: 435-440. 1977
66. 中世古公男・由田宏一・吉田 稔: ばれいしょの生理生態学的研究, 第9報 栽植密度を異にする個体群における生産構造の品種間差異, 北大農邦文紀要, **8**: 182-187. 1972
67. 中世古公男・後藤寛治: 初期生長性の作物間差異と種子重との関係, 北大農邦文紀要, **12**: 302-308. 1981
68. 野村信史・浅沼興一郎: 生育時期別の低温処理が小豆品種の開花順序と開花速度に及ぼす影響, 北海道立農試集報, **20**: 73-79. 1970
69. 農林水産統計: 農林水産省統計調査部編, 農林水産統計協会. 1980
70. OEXEMANN, S. W.: Relation of seed weight to vegetative growth, differentiation, and yield in plants, An. J. Bot., **29**: 72-81. 1942.
71. OGBUEHI, S. H. and BRANDLE, J. R.: Influence of windbreak-shelter on soybean growth, canopy structure, and light relations, Crop Sci., **22**: 269-273, 1982
72. OGREN, W. L. and RINNE, R. W.: Photosynthesis and seed metabolism, In soybeans: Improvement, production, and Uses (Ed.) B. E. CALDWELL, Am. Soc. of Agron. Madison, Wis., 391-416. 1973
73. 小島睦男・福井重郎・渡辺 敏: 大豆の子実生産に関する研究, 第2報 肥料養分および葉令が光合成に及ぼす影響ならびに定温・定照度下における光合成の日変化について, 日作紀, **33**: 437-442. 1965
74. 小島睦男・福井重郎: 大豆の子実生産に関する研究, 第3報 乾物生産の特性について, 日作紀, **34**: 448-452. 1966
75. 小島睦男・福井重郎: 大豆の子実生産に関する研究, 第4報 乾物生産と収量との関係, 日作紀, **34**: 453-456. 1966
76. 小島睦男・川嶋良一: 大豆の子実生産に関する研究, 第5報 大豆の光合成能力の品種間差異とその安定性, 日作紀, **37**: 667-675. 1968
77. 小島睦男・川嶋良一: 大豆の子実生産に関する研究, 第6報 育成品種の光合成能力と両親の光合成能力との関係, 日作紀, **37**: 676-679. 1968
78. 小島睦男・川嶋良一・御子柴公人: 大豆の子実生産に関する研究, 第7報 F_1 および F_2 世代における光合成能力, 日作紀, **38**: 693-699. 1969
79. 小島睦男・川嶋良一: 大豆の子実生産に関する研究, 第8報 F_2 において光合成能力を異にした F_3 系統の光合成能力の比較, 日作紀, **39**: 440-445. 1970
80. 尾関幸男・佐々木宏・天野洋一: 北海道の畑作技術一麦類編, 農業技術協会, 北海道. 1978
81. PEARCE, R. B., BROWN, R. H. and BLASTER, R. E.: Photosynthesis in plant communities as influenced by leaf angle, Crop Sci., **7**: 321-324. 1967
82. RHODES, I.: Relationship between canopy structure and productivity in herbage grasses and its implications for plant breeding, Herb. Abstr., **43**: 129-133, 1973
83. RUSSELL, W. A.: Testcrosses of one- and two-ear types of Corn Belt maize inbreds, I. Performance at four plant stand densities, Crop Sci., **8**: 244-247. 1968
84. 佐伯敏郎: 植物の生長解析, Bot. Mag., **78**: 111-119. 1965
85. 斉藤正隆・橋本鋼二: 大豆栽培の基礎, 大久保隆弘・斉藤正隆編, 大豆の生態と栽培技術, 農山漁村文化協会, 東京, 37-93. 1980
86. 佐藤 肇・後藤寛治: インゲンマメの葉における屈光運動と品種間差異, 北海道教育大学紀要, **30**: 45-51. 1979
87. 佐藤辰四郎: 豆類の施肥法, 北海道立十勝農業試験場編, 日本豆類基金協会, 東京, 66-75. 1974
88. SCHOU, J. B., JEFFERS, D. L. and STREETER, J. G.: Effects of reflectors, black boards, or shades at different stages of plant development

- on yield of soybeans, *Crop Sci.*, **18**: 29-34. 1978
89. SHAW, R. H. and WEBER, C. R.: Effects of canopy arrangement on light interception and yield of soybeans, *Agron. J.*, **59**: 155-159. 1967
90. SHIBLES, R. M. and WEBER, C. R.: Leaf area, solar radiation interception, and dry matter production by soybeans, *Crop Sci.*, **5**: 575-577. 1965
91. SHIBLES, R. M. and WEBER, C. R.: Interception of solar radiation and dry matter production by various soybean planting patterns, *Crop Sci.*, **6**: 55-59. 1966
92. SIVAKUMAR, M. V. K., TAYLOR, H. M. and SHAW, R. H.: Top and root relations of field grown soybeans, *Agron. J.*, **69**: 470-473. 1977
93. 末次 勲・穴口市良：大豆における種子の大小と生産力との関係，*日作紀*，**22**: 117-118. 1954
94. 高橋良直・福山甚之助：大豆の特性に関する調査及び交配試験成績，*北農試報告*，**10**: 1-100. 1919
95. 武田友四郎：単葉の光合成速度をめぐる諸問題 (II)，*農業気象*，**25** (2): 49-53. 1969
96. 武田友四郎：光合成・物質生産を基礎とした栽培・育種理論の発展，作物の光合成と物質生産，戸荻義次監修，養賢堂，東京，296-302. 1971
97. 竹島淳二：大豆の子葉切除の影響に就いて，*日作紀*，**21**: 121-122. 1952
98. 田中 明・藤田耕之助：菜豆の栄養生理学的研究 (第1報) 光合成産物の転流よりみた Source-sink 関係，*土肥誌*，**46**: 157-166. 1975
99. 田中 明・藤田耕之輔・菊地清子：菜豆の栄養生理学的研究 (第2報) 矮性種および半蔓性種の生育経過，*土肥誌*，**47**: 499-505. 1976
100. 田中 明・菊地清子：菜豆の栄養生理学的研究 (第3報) 葉の生育経過と単葉の光合成能の変遷，*土肥誌*，**47**: 506-510. 1976
101. 田中 明・菊地清子：菜豆の栄養生理学的研究 (第4報) 莢または葉切除が単葉光合成能，光合成産物の転流におよぼす影響，*土肥誌*，**47**: 537-541. 1976
102. 田中 明・藤田耕之輔・浦山 勝：菜豆の栄養生理学的研究 (第5報) 品種比較よりみた収量性と各種形質との相互関係，*土肥誌*，**48**: 507-516. 1977
103. 田中 明・藤田耕之輔・押味清隆・岩柳春彦：菜豆の栄養生理学的研究 (第6報) 摘葉・摘芯・摘芽処理試験による収量構成要素の解析，*土肥誌*，**48**: 517-522. 1977
104. 田中 明・宇都木久夫・小野千文：菜豆の栄養生理学的研究 (第7報) 矮性種と半蔓性種の栽植密度反応の比較，*土肥誌*，**49**: 290-295. 1978
105. 田中孝幸：II. イネ 5. 光合成・物質生産，*日本作物学会 50 年の歩み*，日本作物学会，東京，64-72. 1977
106. TAZAKI, J.: Genecological studies in the Azuki-bean (*Phaseolus radiatus* L. var. *aurea* PRAIN) with spacial reference to the plant types used for the classification of ecotypes, *Japan. J. Breed.*, **13**: 168-180. 1963
107. THORNE, J. H. and KOLLER, H. R.: Influence of assimilate demand on photosynthesis, diffusive resistance, translocation, and carbohydrate levels of soybean leaves, *Plant Physiol.*, **54**: 201-207. 1974
108. 戸荻義次・菅 六郎：食用作物，養賢堂，東京. 1961
109. WALLACE, D. H. and MUNGER, H. M.: Studies of the physiological basis for yield differences, I. Growth analysis of six dry bean varieties, *Crop Sci.*, **5**: 343-348. 1965
110. WALLACE, D. H. and MUNGER, H. M.: Studies of the physiological basis for yield differences, II. Variation in dry matter distribution among aerial organs for several dry bean varieties, *Crop Sci.*, **6**: 503-507. 1966
111. WATANABE, I.: Mechanism of varietal differences in photosynthetic rate of soybean leaves, I. Correlations between photosynthetic rates and some chloroplast characters, *Japan. J. Crop Sci.*, **42**: 377-386. 1973
112. WATANABE, I.: Mechanism of varietal differences in photosynthetic rate of soybean leaves, II. Varietal differences in the balance between photochemical activities and dark reaction activities, *Japan. J. Crop Sci.*, **42**: 428-436. 1973
113. WATANABE, I.: Mechanism of varietal differences in photosynthetic rate of soybean leaves, III. Relationship between photosynthetic rate and some leaf characters such as fresh weight, dry weight area or mesophyll volume per unit leaf, *Japan. J. Crop Sci.*, **42**: 437-441. 1973
114. 渡辺 敏・昆野昭晨・田淵公清：「大豆調査規準」における「草型」の分類について，*日作紀*，**44**: 479-480. 1975
115. 渡辺 敏：大豆に窒素追肥は必要か，*農業技術*，**37** (11): 491-495. 1982
116. WATSON, D. J.: The physiological basis of variation in yield, In *Advances in Agronomy*, Academic Press, New York., **4**: 101-145. 1952
117. WATSON, D. J.: The dependence of net assimilation rate on leaf area index, *Ann. Bot.*

- N. S., 22: 37-54. 1958
118. WIEBOLD, W. J., SHIBLES, R. M. and GREEN, D. E.: Selection for apparent photosynthesis and related leaf traits in early generation of soybeans, *Crop Sci.*, 21: 969-973. 1981
 119. WIEN, H. C. and WALLACE, D. H.: Light-induced leaflet orientation in *Phaseolus vulgaris* L., *Crop Sci.*, 13: 721-724. 1973
 120. WILLIAMS, W. A., LOOMIS, R. S. and LEPLET, C. R.: Vegetative growth of corn as affected by population density, I. Productivity in relation to interception of solar radiation, *Crop Sci.*, 5: 211-215. 1965
 121. WILLIAMS, W. A., LOOMIS, R. S., DUNCAN, W. G., DOVRAT, A. and NUNEZ, A. F.: Canopy architecture at various population densities and the growth and grain yield of corn, *Crop Sci.*, 8: 303-308. 1968
 122. WITTENBACH, V. A., ACKERSON, R. C., GIACQUINTA, R. T. and HEBERT, R. R.: Changes in photosynthesis, ribulose biphosphate carboxylase, proteolytic activity, and ultrastructure of soybean leaves during senescence, *Crop Sci.*, 20: 225-231. 1980
 123. WOFFORD, T. J. and ALLEN, F. L.: Variation in leaflet orientation among soybean cultivars, *Crop Sci.*, 22: 999-1004. 1982
 124. YAMAGUCHI, I.: Respiration and the growth efficiency in relation to crop productivity, *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 59: 59-129. 1978
 125. ZHALLIBAEV, K. N. and KHOSENOV, E. K.: On the formation and productivity of the photosynthetic apparatus of soybean under varying irrigation conditions, *Sov. Plant Physio.*, 13: 146-149. 1966

Summary

During the past twenty years the average grain yields of the three grain legumes, soybean (*Glycine max* Merr.), azuki bean (*Vigna angularis*) and kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.), have increased about 9%, 24% and 36%, respectively, but their yield levels are only less than one half, when compared with the yield of paddy rice which have remarkably increased after the second world war.

There are little information at present to elucidate the reasons of low productivities for these crops, so that more fundamental and detailed experimental researches are required for breeding

high-yielding varieties and also for improving cultural practices. The objectives of these studies are to clarify the growth pattern of the whole plant during its ontogeny and the behavior in plant communities in terms of dry matter production and plant type, and to make clear the limiting factors for their grain productions. The main results obtained in each study were summarized as follows:

I. Differences in the early vegetative growth in relation to seed size and character of cotyledon

Differences in the early vegetative growth were analyzed in relation to their seed size (weight). Seeds of five varieties (strains) with different seed weight in each crop (Table 1) were sown under the field conditions (40 cm×20 cm, singling), and the dry matter decrease in seeds (cotyledon), and the increase of dry weights and leaf areas in seedlings were measured during the month after emergence.

1. Although kidney beans and azuki beans consumed reserve substance about 95%, on average, within the 10 days after emergence, soybeans consumed it only 70%, and the dry weights of their cotyledons changed little during the 10-20 days after emergence (Fig. 1 and Table 2).

2. The efficiency of conversion of reserve substance to active plant body (economic ratio) was 1.5, 1.4 and 0.9, on average, in kidney bean, soybean and azuki bean, respectively. In soybean, it was lower in the varieties with larger seed (Table 2).

3. Both the dry weights and leaf areas in seedlings at each sampling date showed highly positive correlations with the initial seed weights. The r value with the consumed dry weight, however, were higher than that with the seed weight itself. A highly positive correlation coefficient was also obtained between the dry weights and the leaf areas in seedlings over crops, varieties and sampling dates (Fig. 4).

4. Growth rate was closely related to the mean leaf area, but not to net assimilation rate during the month after emergence (Fig. 3).

5. Relative growth rate and relative leaf area growth rate differed little among varieties and/or crops. These parameters including net assimilation rate, specific leaf area and the distribution ratio of dry matter to leaf were not correlated with the initial seed weight (Table 3).

6. In soybean, the cotyledons of the two va-

rieties with smaller seed were maintained for longer period and their dry weights increased slightly during the 10-30 days after emergence (Fig. 1). In addition, specific cotyledon area (cm^2/g) and net assimilation rate were higher in these varieties than in other ones with larger seed (Table 4).

7. The compound interest law existed in the seed-seedling weight relationship during the month after emergence (Fig. 2). The differences in the early vegetative growth among varieties and/or crops depended mainly on their seed size, although there were the differences of the consuming ratio and the economic ratio of reserve substance among crops.

II. Relationships between vertical distribution of leaf area and some morphological characteristics

This study was aimed to clarify the differences of plant types and its relationship with morphological characteristics. The length and angle of petioles and the leaf area of trifoliolate leaves on each node were measured for two, three and four varieties in soybean, azuki bean and kidney bean, respectively, under the low population density ($60\text{ cm} \times 45\text{ cm}$, singling).

1. The varieties examined could be classified into three different plant types according to their mode of the vertical distribution of leaf area. The leaf area distributions for Tokachinagaha (determinate, soybean), Harosoy (indeterminate, soybean), Maruha No. 1 (late var., azuki bean), Taishoshiro-kintoki (dwarf, kidney bean) and Tokachishirokintoki (determinate bush, kidney bean) were a table type, but those for Takarashōzu (early var., azuki bean), Tsurushōzu (viny, azuki bean) and Kairyō-ōtebo (indeterminate viny, kidney bean) were oval or barrel types. On the other hand, Ōfuku (pole type, kidney bean) had a leaf area distribution which becomes greater towards the base (triangular type) (Fig. 5).

2. Angles of petioles changed throughout the growing season in all varieties (examples in soybean are indicated in Fig. 6). At the top-most leaf expanding stage, there were the specific trends in the frequency distribution of petiole angles at each layer. In soybean, number of petioles which showed an upward wider angle increased gradually from the base to the top. In contrast to this, almost all azuki beans and kidney beans except

Takarashōzu showed the opposite trend with soybeans, that is, petioles which had an upward wider angle were distributed more in the base than in the top. Takarashōzu showed the same mode of the distribution at each layer. The viny types, Tsurushōzu, Tokachishiro-kintoki and Kairyō-ōtebo, had more petioles which inclined downward than the non-viny types (Fig. 7.)

3. There were positive correlation coefficients between the petiole length and the leaf area of trifoliolate leaves on each node (Table 5). In almost all varieties, the petiole length and the leaf area both were greater on the middle nodes than on the base and the top, but those of Tokachinagaha became greater towards the top (Fig. 8).

4. The movement of petiole inclination was considered to play the significant role in the vertical distribution of leaf area in these crops.

III. Differences in dry matter accumulation patterns under the low population density

In order to know the potential productivity based on an individual plant and its relationships with the growth habits, dry matter accumulation patterns of the three crops including twelve varieties (Table 6) were compared under the low population density ($60\text{ cm} \times 45\text{ cm}$, singling),

1. Varietal differences in dry weight of vegetative portion became remarkably after the flowering stage in each crop. Indeterminate and late varieties produced more vegetative organs than determinate and early ones (Fig. 9).

2. The overlapping period of vegetative and reproductive growth were about 30 to 40 days, and the distribution of dry matter produced during this period was closely related to the determinancy and/or earliness; the percentage to vegetative portion was higher for indeterminate and late varieties, and that to reproductive portion was contrariwise higher for determinate and early ones (Fig. 9 and Table 7).

3. There were little differences in the number of leaves and dry weight of main stem among azuki beans. The total dry weights which were larger for late varieties were attributed mainly to the differences in branches so that the main stem ratio in dry weight (%) was lower for late varieties, especially for viny types (Fig. 10).

4. The leaf area expansion rate in the early vegetative stage was lower in soybean and azuki

bean than in kidney bean (Fig. 11). These two crops also had longer growing period and their grains were produced largely during the later reproductive stage (Fig. 9).

5. In kidney bean, the leaf area of indeterminate varieties increased rapidly during the overlapping period, but decreased hastily during the later growth stage. These decreases in leaf area were accompanied with the decreases in net assimilation rate (Fig. 11),

6. Two peaks of net assimilation rate appeared for some varieties of each crop. One occurred at the initial branch-elongation stage just before flowering in each crop, and the other at young pod stage in soybean and at pod filling stage in azuki bean, respectively (Fig. 11).

7. Grain yield per plant was positively correlated with the growth period, number of nodes per plant and the maximum leaf area (Fig. 12). The grain weight per maximum leaf area (g/m^2) was, however, lower for indeterminate varieties than for determinate ones in kidney bean (Table 8).
IV. Dry matter production at various population densities

In order to evaluate the potential productivities in plant community, the two main varieties in each crop, Tokachinagaha and Harosoy in soybean, Takarashozu and Akatsukidainagon in azuki bean and Taishokintoki (dwarf) and Tokachishirokintoki in kidney bean, were grown in the equidistant square pattern at five population densities (Table 9), and dry matter accumulation were analyzed.

Soybean;

1. The maximum dry matter production was $1,205 \text{ g}/\text{m}^2$ at $25 \text{ pls.}/\text{m}^2$ for Tokachinagaha and $1,123 \text{ g}/\text{m}^2$ at $16 \text{ pls.}/\text{m}^2$ for Harosoy at about 120 days after planting (Fig. 13).

2. With increase in population density, dry weight of branches decreased remarkably comparing that of main stem, and it resulted in varying the branch-main stem ratio in plant communities (Fig. 15 and Fig. 16).

3. The relative light intensity at the bottom of the canopy was associated closely with LAI, over varieties and stages. The regression values (K_s), however, became larger in the later growth stage, and those of Tokachinagaha (narrow leaf type) were slightly smaller than those of Harosoy (round leaf type). The LAI required for 95% light interception

was in the range from 3 to 4 (Fig. 18).

4. The leaf area distribution was an inverted triangular type for Tokachinagaha, but a uniform one for Harosoy at the lowest density. These were attributed to the differences in stem structure and petiole inclination. Tokachinagaha had the branches elongated relatively apeak along with the main stem and the petioles rose from the base to the top. But Harosoy had the inflexed branches and vertical petioles. These differences disappeared gradually with the decrease of branches with increase in population density (Fig. 19).

5. The decrease in NAR with increase in LAI initiated from LAI 0.3 (Fig. 20). This fact was also confirmed in the LAI 0.06 to 0.6 for Harosoy in the early growth stage.

6. $\text{LAI}_{\text{opt.}}$ and $\text{CGR}_{\text{max.}}$ varied with varieties and stages (Table 10).

7. CGR was closely related to the photosynthetically-active radiation (PAR) intercepted by plant canopy (Fig. 21). However, the efficiency of dry matter accumulation per unit PAR intercepted (E_{PAR} , mg/kcal) changed with the growth. E_{PAR} attained to a maximum at the young pod stage (near the maximum leaf area stage) and then decreased (Fig. 22).

8. Significant simple correlation coefficients were recognized among $\text{LAI}_{\text{opt.}}$, $\text{CGR}_{\text{max.}}$ and E_{PAR} , but a partial correlation coefficient was significant only between $\text{CGR}_{\text{max.}}$ and E_{PAR} (Table 11). CGR showed a highly positive correlation coefficient with E_{PAR} throughout the grain filling period.

Azuki bean;

1. The maximum dry matter production was not different in the densities over $16 \text{ pls.}/\text{m}^2$, irrespective of variety, and was about $620 \text{ g}/\text{m}^2$ (Fig. 23).

2. With increase in population density, dry weight of branches decreased remarkably as same as in soybean and disappeared at the highest density ($44.4 \text{ pls.}/\text{m}^2$) (Fig. 24).

3. CGR and LAI during the growing season shifted higher with higher densities in Takarashozu, but were relatively constant over densities in Akatsukidainagon (Fig. 25).

4. The K_s values differed between varieties, and the LAI required for 95% light interception was 5.0 and 3.3 for Takarashozu and Akatsukidainagon, respectively (Fig. 26).

5. Takarashozu had typical table type canopies

at each density. Contrary to this, Akatsukidainagon had the highest leaf area density at the middle of layers at the lowest density, but transformed into the table types with increase in population density. When compared with soybeans, azuki beans had the branches bended broadwise like an umbrella, and the number and biomass of branches decreased rapidly with increase in population density (Fig. 27).

6. The decrease in NAR with increase in LAI initiated from LAI about 0.3 in azuki bean (Fig. 28).

7. $LAI_{opt.}$ and $CGR_{max.}$ varied with varieties and stages. The maximum values of these were lower than those of soybeans (Table 12).

8. The changes of E_{PAR} with season progress resembled to those of soybeans, but the maximum values were lower in azuki bean (Fig. 30).

Kidney bean;

1. Total dry weight was highest at the highest density, although the differences between 25.0 pls./m² and 44.4 pls./m² (the highest density) were very little. The maximum dry matter production was 641g/m² and 734g/m² for Taishokintoki and Tokachishirokintoki, respectively (Fig. 31).

2. Dry weight of branches decreased remarkably with increase in population density, but the decreasing rates were smaller than those of the other two crops (Fig. 32).

3. CGR and LAI shifted higher with higher densities. The NAR which was lower in higher densities declined with season progress, but rose temporarily at the middle of July (Fig. 33).

4. The K_s value was lower for Tokachishirokintoki, and the LAI required for 95% light interception was 2.9 and 4.2 for Taishokintoki and Tokachishirokintoki, respectively.

5. The decrease in NAR with increase in LAI initiated from LAI 0.5. The decreasing rate was higher for Taishokintoki with higher K_s value (Fig. 34).

6. $LAI_{opt.}$ and $CGR_{max.}$ were higher at the middle of July with larger solar radiation. The values of $LAI_{opt.}$ were higher for Tokachishirokintoki, but the varietal differences in $CGR_{max.}$ were very little (Table 14).

7. E_{PAR} increased gradually up to the middle of July and then decreased for Taishokintoki, but were relatively constant for Tokachishirokintoki (Fig. 36). The mean E_{PAR} during the middle of

the growing season did not differ between varieties and stages (Table 15).

From the results mentioned above, the three grain legumes were suggested to have the following common characteristics; 1) The branches play the role of compensation for plant area, but the number and biomass of branches decrease drastically with increase in population density, 2) CGR is closely related to E_{PAR} after the canopies closed, and E_{PAR} decreased rapidly during the grain filling period.

V. An analysis of the productivity among the crops on the basis of radiation absorption and its efficiency for dry matter accumulation

The differences of the productivity among the three crops were analyzed in terms of radiation absorption and its efficiency for dry matter accumulation, using the data obtained in the dry matter production-population density experiments.

The photosynthetically-active radiation (PAR) intercepted by plant canopy (ΔPAR) during the experimental period ($t_2 - t_1$) was calculated as

$$\Delta PAR = \sum_{i=t_1}^{t_2} 0.444 \cdot S_i (1 - \exp^{-K_s \cdot LAI_i})$$

where 0.444 is the proportion of full spectrum radiation in the range 400 nm to 700 nm; S_i is daily solar radiation; K_s is the light-interception coefficient; LAI_i is daily value of leaf area index calculated assuming that LAI increased exponentially from t_1 to t_2 . The light-interception coefficient was given by

$$I/I_0 = \exp^{-K_s \cdot LAI}$$

where I_0 and I are the light intensities at the top and bottom of canopy, respectively, and the K_s value of each variety was estimated from the data measured three times for five population densities during the vegetative period.

The efficiency of dry matter accumulation per unit PAR intercepted (E_{PAR} , dry weight mg/kcal) during the experimental and/or the full growing period was defined as

$$E_{PAR} = \Delta W / \Delta PAR$$

where ΔW is dry matter production and ΔPAR is the amount of PAR intercepted. E_{PAR} also could be described as

$$E_{PAR} = NAR / (\Delta PAR / \overline{LAI} \cdot \Delta t)$$

$$\overline{LAI} = LAI_2 - LAI_1 / \ln(LAI_2 / LAI_1)$$

where NAR is net assimilation rate; $\overline{\text{LAI}}$ is the mean leaf area index; Δt is the number of days between t_1 to t_2 ; LAI_1 and LAI_2 are the leaf area indices at time t_1 and t_2 , respectively.

1. The maximum dry matter production in azuki bean and kidney bean were about 50-60%, on average, of that in soybean (Table 17). The maximum values for CGR, LAI and E_{PAR} during the growing season were higher in soybean (Table 18), indicating highly positive correlations with the maximum dry matter production ($r \geq 0.989^{**}$).

2. When plotted disregarding crops, varieties and densities, dry matter production had significantly positive correlation coefficients with ΔPAR and E_{PAR} , while it was related positively to LAD, and negatively to NAR (Fig. 38). A simple correlation coefficient between ΔPAR and E_{PAR} was not significant, but a partial correlation coefficient between them was highly negative (Table 19).

3. The differences in total and pod+seed dry weights produced during the grain filling period were in the same order as that exhibited in the maximum dry matter production (Table 20). During grain filling both total and pod+seed dry matter productions increased curvilinearly with increase in ΔPAR , but linearly with E_{PAR} . Takarashozu differed from this relation because it did not reach the LAI value required for 95% light interception

except under the highest density (Fig. 39)

4. The very close regressions of CGR on E_{PAR} were found among the stages with different mean solar radiation, disregarding crops, varieties and densities, for which LAIs are more than the value required for 90% light interception (Fig. 40 and Table 22).

5. E_{PAR} decreased curvilinearly with increase in light intensity (the mean solar radiation during the experimental period), regardless of the values of E_{PAR} (Fig. 41). The revised values of E_{PAR} were calculated from the equation shown in Fig. 41, assuming that the mean solar radiation is as constant 230 cal/cm²/day during the growing season. They increased with time, reached a peak at the young pod stage (near the maximum leaf area stage) and then decreased in all crops and/or varieties (Fig. 42). The mean values of E_{PAR} (the revised value) during the growing season were, on average, 14.9, 11.4 and 11.0 mg/kcal for soybeans, azuki beans and kidney beans, respectively.

From these results, the differences in productivity among crops and/or varieties were suggested to be partially due to the differences in E_{PAR} . E_{PAR} might be influenced by (1) the potential photosynthetic activity of leaves, and (2) the distribution of solar radiation over leaves (light extinction coefficient), of plant canopies.