HOKKAIDO UNIVERSITY

| | |
|---|---|
| Title | 気象環境要因に対するダイズの生育反応の解析およびモデリングに関する研究 |
| Author(s) | 鮫島, 良次 |
| Citation | 農業研究センター研究報告, 32, 1-119 |
| Issue Date | 2000-02 |
| Doc URL | https://hdl.handle.net/2115/68282 |
| Type | journal article |
| File Information | 2010610446.pdf |

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

# 気象環境要因に対するダイズの生育反応の解析およびモデリングに関する研究


| | |
|---|---|
| 誌名 | 農業研究センター研究報告 = Bulletin of the National Agriculture Research Center |
| ISSN | 02893207 |
| 著者 | 鮫島, 良次 |
| 巻/号 | 32号 |
| 掲載ページ | p. 1-119 |
| 発行年月 | 2000年2月 |



農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波事務所
Tsukuba Office, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat

農業研究センター研究報告　32, 1－119 (2000.2)
(農研センター研報)



# 気象環境要因に対するダイズの生育反応の解析およびモデリングに関する研究

鮫島良次*

## 目　次

1. 緒　　論…… 3
1.1. はじめに…… 3
1.2. 既往の研究…… 4
1.3. 本研究の概要…… 6

2. 発育過程の解析とモデリング…… 7
2.1. はじめに…… 7
2.2. 発育過程の解析…… 8
2.2.1. 実験および解析方法…… 8
(1)発育過程の表現法…… 9
(2)発育過程解析のための人工気象室実験……10
2.2.2. 結果および考察……15
(1)播種日から開花期まで……15
(2)開花期から子実の生長開始期まで……16
2.3. 発育過程のモデリング……23
2.3.1. 実験およびモデリング方法……23
(1)播種日から開花期までの期間のモデル……23
①モデルⅠ(日長時間別直線モデル)…… 23
②モデルⅡ(立体モデル) ……24
(2)開花期から成熟期までの期間のモデル……25
(3)開花期から子実の生長開始期までの期間のモデル
……25
(4)実効日長時間に関する検討……25
(5)平滑化されたデータの使用に関する検討…… 26
2.3.2. 結果および考察……26
(1)播種日から開花期までの期間のモデル……26
①モデルⅠ(日長時間別直線モデル)…… 26
a)日長時間の効果……26
b)早晩性の品種間差…… 28
c)開花期の推定……29
d)有効積算気温に関する検討…… 30
②モデルⅡ(立体モデル)…… 31
(2)開花期から成熟期までの期間のモデル……32
(3)開花期から子実の生長開始期までの期間のモデル
……34
(4)実効日長時間に関する検討……35
(5)平滑化されたデータの使用に関する検討…… 38
2.4. まとめ……40

3. 乾物生産過程の解析とモデリング…… 41
3.1. はじめに……41
3.2. 乾物生産のモデリングのための予備実験
……42
3.2.1. 実験方法……42
(1)乾物生産と土壌・施肥・水分の関係……42
(2)群落の吸収日射量の評価に関する検討……43
3.2.2. 結果および考察……44
(1)乾物生産と土壌・施肥・水分の関係……44
(2)群落の吸収日射量の評価に関する検討……48
①透過率…… 48
②疎な群落の透過率を評価するモデル…… 50
③反射率と吸収率……51
3.3. 乾物生産速度のモデリング……54
3.3.1. 実験およびモデリング方法……54
(1)栽培試験…… 54
(2)モデリングおよびパラメタリゼーション…… 54
(3)乾物生産に影響する土壌水分の影響……56
3.3.2. 結果および考察……56
(1)日射利用効率…… 56
(2)吸収日射量と乾物生産量の関係図に関する検討
……59
(3)双曲線モデルのパラメータの検討…… 60
(4)乾物生産速度と日射利用効率の日射強度依存性
……61

平成10年12月10日受付　平成11年11月26日受理
＊北海道農業試験場
本論文は北海道大学に提出した学位論文の体裁を修整したものである.

(5)モデルに影響する土壌水分 ……62
3.4. まとめ……65

4. 乾物分配・子実生産過程の生育解析とモデリング ……65
4.1. はじめに……65
4.2. 乾物分配・子実生産過程の生育解析 ……66
4.2.1. 実験方法……66
4.2.2. 結果および考察……67
(1)栽植密度を異にするダイズ群落の乾物分配 ……67
(2)播種期を異にするダイズ群落の乾物分配 ……68
(3)入射光強度を異にするダイズ群落の乾物分配 …72
4.3. 子実の生産過程のモデリング……75
4.3.1. 実験方法……75
4.3.2. 結果および考察……76
(1)子実の乾物重増大 ……76
(2)子実粒数 ……77
4.4. まとめ……78

5. 葉の生長過程の解析とモデリング ……79
5.1. はじめに……79
5.2. 葉の生長過程の解析……79
5.2.1. 実験方法……79
5.2.2. 結果および考察……79
(1)主茎部平均, 分枝部平均, 個体平均の比葉面積 …79
(2)播種期を異にするダイズの個葉の生長過程 ……81
①葉面積 ……81
②出葉間隔 ……84
(3)遮光処理が個葉の生長に及ぼす影響……84
(4)栽植密度が個葉生長に及ぼす影響 ……85
5.3. 葉面積増加過程のモデリング……86
5.3.1. 実験およびモデリング方法……86
5.3.2. 結果および考察……88
5.4. まとめ……90

6. 生育シミュレーション ……92
6.1. はじめに……92
6.2. 実験方法……92
6.3. 結果および考察……93

7. まとめ ……98

引用文献 ……100

Summary……109

付 表……116

# 1. 緒　論

## 1. 1. はじめに

作物の生長は生育期間中における気象条件の変動により大きく左右され，その最終収量はこれら気象条件に対する作物自体の反応の総合的，累積的結果として実現される．したがって，作物の生育と気象条件との相互関係，すなわち気象反応特性を再現できる生育モデルの確立は，高度な栽培計画の策定のためにきわめて重要である．特に近年，地球環境問題が顕在化し，持続型農業が標榜されており，21 世紀における環境変動に対処して食料を安定確保する上でも生育モデルは不可欠である．

気象条件に対する反応，すなわち気象生態反応は種に固有の特性であるが，作物の中でもダイズはイネ科作物などに比べ気象条件に対して特に敏感に反応する．例えば晩生品種と早生品種のダイズを早い季節に同時に播種すると，晩生品種の栄養生長量の方が大になる．ところが遅い季節にこの両品種を同時に播種すると，晩生品種の栄養生長量は大きくならず，両品種の栄養生長量はほぼ同程度になる．このように，気象条件に対する生育反応は品種によって著しく異なっている．

ダイズ生産においては，種に備わった気象反応特性を巧く利用して高い収量を安定的に得るために，栽培地に適した品種を好適な作季で栽培する必要がある．品種選択や作季の策定作業には，ダイズの気象反応特性を再現できる生育モデルの利用が有効である．

ある地点において栽培試験を繰り返すことにより経験的事例データを蓄積し，これを重回帰すれば生育モデルを導出することができる．しかし，重回帰モデルが精度よく適用できる範囲は，モデリングに使用した事例データを収集した地域内で，かつ異常な気象条件でない場合に限られる．その理由の１つは，モデルの説明変数として使用される複数の気象要素の間に相関関係が存在する場合，各要素が生育に及ぼす効果を統計的に分離して評価できないことである．

例えば，重回帰モデルでは，ある期間の平均気温および日射量がしばしば説明変数に採用されるが，この２要素の間には高い相関関係が認められる場合が多い．このようなデータを使用して導出された重回帰モデルを使用する場合，入力する気象要素の間にモデル導出時と同じ相関関係が存在することが必要である．しかし，異常気象年や，事例を収集した地域外においては，上述の相関関係の存在は期待できず，この場合には重回帰モデルは適用できない．重回帰モデルの適用範囲が限られるもう１つの原因は，説明変数のパラメータが生育ステージではなく単純に暦日に依存するようにモデリングされることである．ダイズ生育の気象条件に対する反応性は生育ステージにより変化する．それゆえ，異常気象年においては，平年と同じ暦日でも生育ステージが異なるので，このモデルで生育を予測・解析することは不可能である．以上のような短所はあるものの，適用範囲を限れば精度が確保できるため，統計的な生育モデルの実用的な必要性は存在し，現在もこの手法は多く用いられている．

上述の経験的・統計的な手法と対照的に，作物生理のミクロなメカニズムや，環境要因と生育反応の因果関係を詳細に追求する研究が多く行われており，これらは現象の本質の理解を目的とするものである．作物生育の全体像は，複数のミクロな生理過程が複雑に積み重なって構成される系である．この系を，計算機上でメカニスティックに再現する事を目的とするモデルもいくつか開発されている．このタイプのモデルが，重回帰モデルと異なる特徴は，入力要因と出力結果の因果関係の理解を基礎とし，究極的には生体のコピーを計算機上に実現することを目指すことである．しかし，作物生育の全体像を表現する系をミクロな過程の積みあげで再現するためには膨大な数のサブモデルやパラメータを要する．そして，入力要素と出力結果の因果関係が未だ解明されていない過程に関しては仮説的なモデリングとせざるを得ない．また，系の挙動に影響する複数の入力要素の効果が，複雑な相互関係を持っている場合が多く，このため単一の要素に対する系の反応を他の要素の値を一定とする条件で実験的に定量したとしても，その結果が他の要素の値が刻々変動する現実の条件で再現性を持つとは限らない．これらのことから，メカニスティックなモデルは，現段階では研究目的で使用されるべきもので，生育・収量の絶対値の予測という実際的応用を目的とする場合に，こ

れを使用するのは現実的でないと考えられる.

一方, 上述のメカニスティックなモデルを単純化した形のモデルが近年多く研究されるようになった. 単純化の方法は, 複数のミクロな過程をひとまとめにして1つのマクロな過程として扱うことである. 1日当たりの群落の乾物生産量を評価するサブモデルを例に, 単純化について述べると以下のようになる. メカニスティックなモデリングにおいては個葉の光合成速度を空間 (葉層全体) および時間で積分して日光合成量を計算し, そこから呼吸による損失を減じて乾物生産量が計算される. 個葉の光合成速度は個葉に照射する光強度に依存するため, これを計算するためには群落表面への入射光の強度, 高度, 方位角, および群落を構成する個葉の配置 (位置, 傾斜) を考慮する必要があり, 多くのパラメータが必要となる. 単純化したモデルでは, 以上のプロセスを次式で計算する.

日乾物生産量

＝群落の日射吸収率×日日射量×日射利用効率

このモデルにおいては, 群落は一枚の大きな葉と仮定され, 日射吸収率がその大きさを表している. 入射光は平均化されて全天日射量の日量で代表され, さらに日射量と乾物生産速度の関係が直線近似されて, その比例定数である日射利用効率が使用される. 単純化したモデルではあるが, 要因と反応の因果関係, すなわち乾物生産に支配的に影響する群落の繁茂度と日射量の効果が定式化されており, 上述の重回帰モデルの欠陥が克服されている. そのためこのタイプのモデルの適用範囲には地域性が無く, さらに冷害などの異常気象条件への適用も可能である.

本研究の目的は, ダイズの生育を一日単位・群落レベルで再現する, 単純化したメカニスティックなモデルの構築であり, わが国におけるダイズ生育・収量の解析・予測への応用を想定している. わが国は降雨に恵まれトいるため, 干ばつによる水ストレスは比較的少なく, さらに転換畑であれば土壌条件が良好であり, しかも施肥が十分に行える経済的背景もある. したがって, これら要素に対する反応性は単純化した扱いで十分であろう. もちろん地域により地力差は存在する筈であるが, これは経験的なパラメータの導入により修正することが可能と考えられる. また, わが国で栽培される品種は有限生長型がほとんどで, 生育の様相が無限生長型に比較して単純であるという事情も, モデルの単純化に有利に働く.

一方, わが国では, 狭い耕地を効率的に利用するために, 最適な圃場利用計画を緻密に策定する必要があり, 僅かな気象条件の変化に対して敏感に反応するダイズの発育の挙動に注目してモデルを開発する必要がある. また, 冷害の解析・安全作期策定への応用を可能とするために, モデルがカバーする気温, 日射強度範囲を広げ, 起こりうる環境変動の幅に対応させておく必要もある. 本研究においては, 気温と日長時間が発育に及ぼす影響, 日射量が乾物生産に及ぼす影響に重点的に注目して生育の解析およびモデリングを行った.

本研究は著者が農林水産省農業技術研究所, 農業環境技術研究所, 農業研究センターに在籍している間に行なったもので, その一部は学会誌などで公表したものである[152],[153],[154],[155],[156],[157]. 研究室長の内島立郎, 阿部亥三, 岩切敏, 桜谷哲夫, 真木太一, 井上君夫の各博士には御理解と御指導そして御激励をいただいた. 各研究所の業務科職員の方々には多大の御協力をいただいた. 本論文のとりまとめにあたり北海道大学堀口郁夫教授には御懇切な御指導と御校閲をいただき, 同松田豊教授, 中世古公男教授には有益な御助言と御校閲をいただいた. 以上の方々に, 衷心より御礼申し上げる次第である.

## 1.2. 既往の研究

作物は1つのシステムとしてモデル化される. このシステムは次の3つの機能を持つ. すなわち, (1) 発育の進行, (2) 乾物生産, (3) 生産された乾物の各器官への分配である. 多くの作物生育モデルは, これらの各機能を記述する3つの過程から構成される. モデリングの作業は, 各過程における生育反応を定量的に解析し, それらを統合して再構築することにより行われる.

発育過程に関しては, 開花や出穂の早晩に支配的な影響を及ぼす要因が日長時間と気温であることは, Garner and Allard[41] 以来多くの研究で明らかにされた (Steinberg and Garner[186], Borthwick and Parker[15], 笹村[158], 竹島[197], Blaney and Hamner[14], Brown[17], Johnson *et al.*[70], Criswell and Hume[22], Lawn and Byth[98], Thomas and Raper[200],[201]). 日長時間の影響を考慮しない積算気温あるいは有効積算気温による発育の評

価も多く試みられた（Arnold[10]，Wang[208]，岩田・大久保[68]，Mikkelsen[108]）．しかし，本研究でも述べるように，日長反応性の強い作物品種に積算気温法を利用する場合，適用範囲が地域的に限られるのが欠点である．そのため積算気温法の改良が試みられ，羽生・内島[46]のように，気温の効果の非線形性を取り込む試みもなされたが，日長時間に強く依存する発育現象を気温のみで説明しようという点に無理があった．

日長時間の影響を定量的に取り扱うには，発育速度および生育ステージの表現方法の進歩が必要である．開花期や着莢期など視覚的に認識可能なイベントや，莢の長さや厚さを指標にして生育ステージを記述する方法は（Fehr *et al.*[31]），早晩性の分類（福井・荒井[34]）や日長反応性の定性的な評価（Agudelo *et al.*[3]）には応用できるものの，発育の進み方の定量的・連続的記述ができない欠点がある．この欠点を克服するため，生育ステージの数値表現が試みられた（Robertson[141], de Wit *et al.*[25], Major *et al.*[104], Hammer *et al.*[44], Hodges and French[53], 金野[91], Summerfield[190]）．この中で，de Wit *et al.*[25]の提案した生育ステージの記述法を採用する研究が近年増えつつある（鮫島・岩切[152]，川方・岡田[76]，Sinclair *et al.*[175]）．これを発展させて日長反応性の生育ステージへの依存性（Borthwick and Parker[15]，Ikeda[61]，Kiniry *et al.*[82]）をモデルに組み込み（堀江・中川[59]，川方・矢島[77]），さらに気温と日長時間の効果の相互作用を考慮する（Sameshima[153]）など，この分野の研究は進みつつある．発育モデルの応用も，作期の策定や品種の早晩性の解析にとどまらず，気象データベースとの組み合わせによる生育予測や冷害解析（矢島ら[216]），さらには，古文献中の開花時期から該当時代の気温を推定するなど（青野・小元[7]），応用分野は広がりつつある．

乾物生産過程に関しては，作物の群落光合成あるいはバイオマス生産の解析・予測は以下のような手法により行われてきた．すなわち，①相対生長率や純同化率を使用する生長解析法，②個葉光合成を空間・時間で積分する群落光合成モデル（以下，門司・佐伯型モデルと呼称する）を使用する手法（Monsi and Saeki[111]，黒岩・門司[95]，Monteith[112]，黒岩[97]，玖村[93]，広田・武田[50]，Murata[118]，中世古・後藤[124]），③群落により遮へいあるいは吸収された日射量の乾物への変換効率を使用する手法（Williams *et al.*[213]，Shibles and Weber[167]，Baker and Meyer[12]，Monteith[113]，広田・武田[50]，広田ら[51]，中世古・後藤[123]，堀江・桜谷[57]，白岩・橋川[179]），④葉内のガス拡散過程を考慮する手法（Lommen *et al.*[99]）などである．

生長解析法は現在でも使用される手法であるが，相対生長率には指数的な生長が，純同化率には葉面積指数と日射吸収率の比例関係が暗に仮定されているなど制約が多く，IBPプロジェクト（International Biological Programme）以後これを応用した研究は下火となった（Monteith[114]）．一方，吸収日射量の変換効率を用いる手法はこれらの制約がないため，その有効性が多く指摘されている（中世古・後藤[124]，矢島[215]，Monteith[114]，Arkebauer *et al.*[9]，Kiniry[81]）．なお，吸収日射量と乾物生産量の直線的関係の妥当性に関しては疑問も提示されたが（Russel *et al.*[143]，Demetriades-Shar *et al.*[26], [27]），本研究でも検討されるように，統計的解釈を誤らなければ有効な手法である．門司・佐伯型モデルは理論的背景が確固であり，群落構造の光合成速度に及ぼす影響（黒岩[97]）など，理論的応用が可能であるが，煩雑な計算を必要とし，パラメータの値も多い．Lommen *et al.*[99]のモデルも気孔抵抗の影響を取り込むなど応用範囲は広いが（Meyer[107]），同様に多くのパラメータを必要とする．吸収日射量の変換効率を使用するモデルは取り扱いが容易であり，近年生育予測モデルに応用される例が増加している（MacKerron and Waister[103], Sinclair[172], Spaeth *et al.*[185], Horie[58], Russel *et al.*[143]，川方・矢島[78]）．本研究においてもこの手法を用いて乾物生産の解析・モデリングを試みた．

分配過程に関しては，器官間の物質移動の機構はソースとシンクの相互作用として解析された（北条[55]，Streeter[189]，Meyer *et al.*[107]，Kokubun and Watanabe[88]，赤尾ら[4]）．ソース強度とシンク容量の関係も調べられ，Kokubun and Watanabe[88]によると遮光処理を施して人為的にソース強度を変化させると，ダイズは光合成速度に応じてシンク容量（子実粒数）を自ら調節することが示された．ただし，強度の物理的処理（莢の除去など）を施した場合は，この調節作用は働かない（Malone and Caviness[105]）．器官生長を量的にとらえるためには，生産された乾物の各器官への分配量，あるいはこれを相対化した分配率が用いられた（Kokubun and Watanabe[88]，

MacKerron and Waister[103], Egli and Leggett[29]. 分配率を生育ステージに対応させると分配過程の単純なモデリングが行える (Wilkerson *et al.*[212], 阿部・桃谷[1], 高柳・草薙[196]). しかし, 分配量は生育ステージのみの支配下にあるわけではなく, 光や水分など他の要因の影響を受けているが (Kuroiwa *et al.*[96], Furuhata and Monsi[39]), これら要因の影響を定量したデータはほとんど得られてない.

de Wit *et al.*[25] は, 個体の光合成速度 (ソース活性) および対象器官の相対生長率 (シンク容量) の双方が, 生育ステージに依存する寄与程度で器官の乾物重増加速度を律速する形のモデルを提案した. 一方, ソースとシンクの相互作用が生育ステージに影響するモデルも提案された (Sinclair and de Wit[170], Sinclair[172]). 彼らのモデルでは以下の自己破壊過程が表現される. すなわち登熟期間において子実の窒素要求量(子実の乾物増加速度と窒素濃度から定まる)が根からの窒素吸収量を上回るため, 葉から窒素が子実に転流し, その結果葉が老化枯死に至り子実生長も完了する. この考え方の妥当性は青立現象を例に理解される. すなわち, 子実生育開始時期のダイズがカメムシの食害を受けるとシンクが消失してしまい, そのような個体はいつまでたっても成熟せず緑葉を保っている.

葉面積の評価方法については, 従来, 以下の方法で葉面積が計算される場合が多かった. まず分配率に従った量の光合成生産物が葉に分配されて葉の乾物重が決定され, さらに比葉面積によって乾物重から葉面積が計算される. 比葉面積は Wilkerson *et al.*[212] のモデルでは子実の生長開始までは水ストレス以外の影響を受けず一定値である. また, Meyer *et al.*[107] および阿部・桃谷[1] のモデルでは比葉面積は発育の進行にともない変化し, van Keulen and Wolf[205] のモデルでは一定値が仮定されている. 高柳・草薙[196] は比葉面積を発育指標 (DVI) に対応づけることが可能と報告している. 一方, 堀江[56] は比葉面積は気象条件に敏感であり, 葉の乾物重と葉面積の増加を1つの過程として解析・モデリングすることは困難であると指摘し, 乾物生産過程と独立に葉面積の増大を扱うことを提案している. Sinclair[172] のモデルでは, 葉位 (プラストクローン指数) と個体の葉面積の相関が高いことを利用して葉面積が計算されており, この場合, プラストクローン指数は気温から推定されている (Hofstra *et al.*[54]). 本研究においても, 乾物生産過程と独立した葉面積拡大過程のモデリングを試みた.

ダイズの生育モデルは既に数例開発されているが, SOYMOD (Curry *et al.*[23]) と GLYCIM (Acok *et al.*[2]) では, 多くのミクロな生理過程を積み上げるモデリングが行われており, 水分ストレスによる気孔開度が光合成速度に及ぼす影響なども組み込まれている. SOYGRO (Wilkerson *et al.*[212]) では上記2モデルよりは単純化を進めたモデリングがされている. Sinclair[172] のモデルは, モデルの複雑化を避けるため炭素, 窒素, 水の収支という現象面に注目してモデリングを行い, 作物体内における物質の移動のメカニズムなど物理・化学的な詳細な過程のメカニズム取り込みを敢えて避けている. これらのモデルは土壌水分や日射強度の生育へ及ぼす影響の解析 (Muchow and Sinclair[115], Spaeth *et al.*[185]), 地球温暖化の生育に及ぼす影響の予測評価 (Curry *et al.*[24]) に応用されている. また, SOYGRO は IBSNAT プロジェクト (International Benchmark Site Network for Agrotechnology Transfer) を通して広く使用されている (Tsuji and Balas[202]).

### 1. 3. 本研究の概要

本論文は全7章から成り, 2章から6章においてダイズの生育の解析およびモデリングを行った. 2章は発育過程の解析とモデリングである. 2.2 節において人工気象室を用いて, 主として一定の気温および日長時間を設定する実験を行い, 発育速度の気温と日長時間への反応性を調べた. 複数の気温, 日長時間条件における結果を統合すれば, 気温, 日長時間に対する反応速度のパターンを把握することができる.

圃場条件において栽培されるダイズは, 人工気象室の実験条件ではカバーしきれない広い範囲の気温, 日長時間の組み合わせに遭遇する. 加えて気温は日変化, 季節変化し, 日長時間も季節により増減するため, 人工気象室実験で得られた結果が直ちに圃場条件に適用可能とは言えない. そこで, 2.3.1 および 2.3.2 節の (1) では圃場条件における栽培データを解析することにより, 播種日から開花期に至る期間の発育速度のモデル化を試みた. まず発育速度を気温から直線回帰するモデル (直線モデル) を導出し,

回帰直線の挙動から日長時間が発育速度に及ぼす効果，および早晩性の品種間差を考察した．次に気温と日長時間が発育速度に与える効果の独立性を仮定しない手法で立体モデルを導出し，日長時間と気温の相互作用を調べた．

2.3.1 および 2.3.2 節の (2) では開花期から成熟期まで，(3) では開花期から子実の生長開始までの期間における発育速度のモデリングを試みた．2.3.1 および 2.3.2 節の (4) と (5) では，発育モデルの計算上の技術的な 2 つの問題，すなわちダイズが明期と感受して日長反応する実効日長時間をどのように推定するか，および気象条件が平年的に推移した場合の発育速度の期待値をどのように求めるかを考えた．

3 章では乾物生産過程の解析とモデリングを行った．3.2 節においてはモデリングに使用した栽培データの解析に先立って，栽培試験に供試した個体の乾物生産が，肥料・土壌水分条件など，気象以外の要因による制限を受けずに供試圃場における最適な条件で行われたことを確認した．次に吸収日射量の評価方法について検討した．まず，従来詳細に検討されることなく多くの乾物生産モデルで採用されてきた，「生育期間を通して消散係数の値は変化しない，また，うね幅や栽植密度は消散係数の値に影響しない」という単純化の仮定の妥当性を検証した．次に，群落上面および下面の反射率の値を必要としない群落の日射吸収率の計算式を導出した．さらに，植被率から日射吸収率を推定する計算式を提案した．

3.3 節においては乾物生産速度と吸収日射量の間の非線形な関係を表わすモデルを導出し，それを用いて乾物生産速度と日射利用効率の日日射量に対する反応を解析した．次に乾物生産速度に及ぼす土壌水分の影響を評価するために，圃場条件において過湿，乾燥の両土壌水分処理を行い蒸散速度を測定し，さらに蒸散速度と乾物生産速度の関係を調べた．

4 章は乾物分配と子実生産過程の解析とモデリングである．4.2 節においては，器官構成比（ある時点における，ある器官の全乾物重に対する割合）を指標にして，栽植密度試験，播種期移動試験の結果から，様々な気象条件下で生育するダイズの乾物分配に及ぼす気象条件の影響を調べた．4.3 節では栄養生長から生殖生長への切り替わりがどのように行われるのかを調べ，その結果を利用して子実の乾物重増加過程を再現するシンプルなモデルを導出した．さらに，個体当たり子実粒数の推定方法を検討した．

5 章では葉面積の増加過程を扱った．5.2.1 および 5.2.2 節の (1) において比葉面積の推移を調べ，比葉面積を生育ステージと対応させることによる葉面積拡大過程のモデリングの可否を検討した．次に，個葉レベルの生長の積み重ねで個体の葉面積をモデリングするための基礎として，5.2.1 および 5.2.2 節の (2) では複数の播種期で栽培することにより，(3) では遮光処理を行うことにより，(4) では栽植密度を数レベル設定することによりさまざまな環境条件に遭遇するダイズ群落を作り，個葉の葉面積増加速度，比葉面積，出葉間隔を解析した．

5.3 節においては群落の葉面積の増加過程を推定する簡略型のモデルについて検討した．これは乾物生産モデルのサブモデルとして日射吸収率を計算する場合に使用するために十分な精度を持つことを目的とした．

6 章では，以上の結果を統合して生育モデルを計算機上にプログラムし，応用の一例として今後予想される地球規模気象環境の変化，すなわち $CO_2$ 濃度増大および温度上昇によるダイズ生育・収量の変化の予測を，シミュレーション実験により試みた．

# 2. 発育過程の解析とモデリング

## 2. 1. はじめに

作物生育は，エネルギーを固定する光合成と，光合成産物をどのように分配して生育を進めるかを決める制御系に二分して考えられる．制御の様子は，作物の生育ステージを数値化した発育指標を使用してモデル化することができる．本研究では，後の 3，4，5 章において乾物生産過程，乾物分配過程，葉面積拡大過程のモデリングを行うが，これらの過程を記述するモデルへの入力要素として発育指標が使用される．本章では，播種，出芽，開花，子実の生長開始，成熟という生育ステージに注目して発育指標を設定し，発育指標の変化を推定するモデルの

導出を目的とした.

はじめに2.2節において人工気象室実験により発育速度に及ぼす気温と日長時間の影響を解析し，発育モデルにどのような関数の採用が適当かを調べた.次に，2.3節において関数のパラメータを圃場実験から決定して実際的なモデルを導出した.

2.3.1および2.3.2節の(1)では播種日から開花期に至る期間について，(2)では開花期から成熟期に至る期間について発育速度のモデル化を試みた．従来，開花期が栄養生長期と生殖生長期の概略の境界時期を示す重要なステージと考えられてきたが，開花期から子実の生長開始までには1～3週間程度の時間が経過し，後の4.3節で論述されるように葉面積の増加は子実の生長開始まで続く．したがって，葉面積の増加過程や子実の生長過程のモデリングのためには，子実の生長開始のタイミングを予測する必要があり，そのためには子実の生長開始を発育現象としてとらえ，発育速度をモデル化する必要がある．しかし，子実の生長開始は開花のように視覚的に認識の容易な現象ではないため，Kiyosawa and Kiyosawa[85], Guiame't and Nakayama[43]が開花後の莢の生長と日長時間の関係について調べた以外，これに注目した研究例は少ない．そこで2.3.1および2.3.2節の(3)では子実の生長開始期に注目し，開花から子実の生長開始期に至る期間における発育速度を調べた.

2.3.1および2.3.2節の(4)においては以下に述べる実行日長時間について検討した．植物は，ある一定以上の照度を明期として感受し，その長さに対して日長反応性を示す（Forster *et al.*[32], Borthwick and Parker[15], Withrow and Benedict[214], 笹村[158], 吉田[217], Takimoto and Ikeda[198]）．さらにフィトクロム反応の波長選択性を考慮すれば，日射の波長組成も併せて検討する必要があるが，本研究では波長組成は考慮せず光強度のみを対象とする．朝の薄明照度がある値（以下，明暗期境界照度と称する）を超えてから，夕方の薄明照度が明暗期境界照度以下になるまでの時間が，作物が明期と感受する期間であり，以下本論文ではこれを実効日長時間と称する.

従来，発育モデルへの入力データとしての日長時間に実効日長時間が用いられることはなく，太陽高度を基準とする計算値が用いられた．高須[195], Francis[33]は薄明時の太陽高度と照度の関係を，さらに岸田[84]は天候の影響も考慮した薄明期の照度を調べているが，彼らの結果によると，例えば100luxを与える太陽高度は晴天時と雨天時では約6.5°異なり，これを1日当たりの実効日長時間に換算すると約50分程度の差が生じることが示されている．日長時間を，天候を無視して太陽高度のみから計算する場合には，平均的な曇天が仮定されていることになる．このような仮定の下では，平均的な気象条件における発育の評価は可能であるが，例えば連続する悪天候による寡照条件のような，異常な気象条件下における発育の評価の精度には疑問が生じる．そこで，天候の影響を考慮した実効日長時間の評価方法について検討した.

2.3.1および2.3.2節の(5)においては，モデルへ入力する気象データについて以下の検討を行った．発育モデルの応用場面は大まかに(a)作物が実際に遭遇した気象条件を入力し，ある時点におけるその作物の発育指標（DVI）を推定する，(b)平均気象条件を入力し，平均気象条件下での発育指標（DVI）の推移を推定する，の2つが考えられる．ここでは(b)の場合，すなわち気象条件が平均的に推移した場合の発育速度の期待値をどのように求めるか，という問題を考えた．毎日の気象データとして，平年値，あるいは数年間の平均値を入力する方法が最も単純な方法である．しかし，平年値は毎日の変動を消去して季節的なトレンドを抽出したものであるため，現実の（実際に作物が遭遇すると期待される）気象要素の値の分布に較べて，分布幅が狭くなっている．そこでこの分布を，より現実に近づける方法を考案した．そのためには気象シミュレータの使用（Richardson[138],[139], Pickering *et al.*[133], Meinke *et al.*[106], Wallis and Griffiths[207]）も考えられるが，ここではさらに簡易な手法を提案した.

## 2.2. 発育過程の解析

### 2.2.1. 実験および解析方法

実験は茨城県つくば市の農林水産省農業研究センター（北緯36°01分，東経140°07分，海抜25m）の施設および試験圃場において実施し，特に記す場合以外は，気象データは隣接する農業環境技術研究所気象観測露場における観測値を使用した.

圃場での栽培実験では，播種1ヵ月前に土壌消毒(1,3ジクロロプロペン，ただし1987年以前は消毒実

施していない）を実施し，その後苦土石灰 100kg・10a$^{-1}$ を施した後に，深度 20cm でプラウ耕起を行った．播種前日を目途に N，$P_2O_5$，$K_2O$ 各成分を 3，10，10kg・10a$^{-1}$ および殺虫剤（ダイアジノン粒剤）を散布した後，耕深約 5cm でドライブハローにて土壌混和，整地した．播種前に殺菌剤（チラウム・ベノミル水和剤）を種子粉衣して紫斑病対策した．

播種方法は，うね幅 0.6m，株間 0.2m，播種深度 3cm で 2 粒播きを標準とした．覆土後，除草剤（プロメトリン・ベンチオカーブ粒剤）を散布した．初生葉展開まで防鳥網を全面に設置した．出芽後，本葉展開時頃に間引きし 1 株 1 本立てとし，中耕培土実施した．必要に応じて殺菌剤（トリアジメホン水和剤），殺虫剤（フェンバレレート・MEP 水和剤），殺ダニ剤（ケルセン乳剤，テトラジホン・ケルセン乳剤）を散布した．灌水は実施しなかった．

なお，ポット実験においては，1/5000a ポットを使用し，播種前にポット 1 個当たり苦土石灰 2g，N，$P_2O_5$，$K_2O$ 各成分を 0.06，0.2，0.2g ずつ土壌混和した．播種は 1 ポット当たり 4 粒とし，出芽後 1 本立てとした．

(1) 発育過程の表現法

出芽期，開花始，開花期，子実生長開始期，成熟期を，それぞれ以下の基準で判断した．

- 出芽期：播種粒数の 40 ～ 50% が出芽（子葉の一部が地上に表れる）した日．
- 開花始：初めて開花を認めた日．
- 開花期：全健全株数の 40 ～ 50% が開花始めに達した日．
- 子実生長開始期：個体の子実乾物重が 0.01g に達した日．
- 成熟期：全健全化部の莢のほとんどが変色し，振って音のする日．

なお，子実生長開始期は，従来慣行的に採用されてきた莢の触感による判断方法とは異なるが，4.3 節で述べるように，葉面積拡大の終了と一致する時期として上記の乾物重による判断基準を採用した．

主茎節数は子葉節展開時（概ね出芽翌日）の節数を 1.0 とし，(n+1) 節の葉の展開程度を基準として以下のように節数を定義した．

n+0.0：次の節の葉が視覚的にほとんど認められない．

n+0.2：次の節の葉の存在が視覚的に十分大きく認められる．

n+0.5：次の節の葉の“開くきざし”が見えてきたとき．

n+0.8：次の節の葉がかなり開いてくる．

n+1.0：次の節の葉が完全に開いたとき．

発育過程は de Wit[25] の提唱した発育速度（DVR）および発育指標（DVI）を用いて表現した．この方法は，ある発育現象の起日と完了日の生育ステージを，0.0 および 1.0 という数値（発育指標：DVI，用語は堀江・中川[59] による）で表す．発育現象の起日と完了日は，研究の目的によって設定されるが，開花現象を対象とする場合，播種日と開花日に設定される場合が多い．発育指標（DVI）の 1 日当たりの増分として発育速度（DVR）が定義される．

播種から開花までの期間を例に，従来多く用いられてきた有効積算気温法と，上記の発育速度（DVR）を用いる手法の関係は以下のようになる．すなわち，開花に要する有効積算気温（AET）は次式により表される．

$$AET=\sum_{i=n}^{n}(Ti-Tb) \tag{2.1}$$

ここで，Ti，n，Tb はそれぞれ，播種から i 日目の日平均気温，開花に要する日数，基準温度．従来，AET と Tb が，試行錯誤的に求められる事が多かったが，(2.1) 式を次のように変形する事により容易に求められる．

$$AET = n\cdot\overline{T}-n\cdot Tb \tag{2.2a}$$

$$\therefore\frac{1}{n}=\frac{1}{AET}(\overline{T}-Tb) \tag{2.2b}$$

(2.2b) 式から明らかなように，開花までの日数の逆数を，開花までの期間平均温度に対してプロットして，回帰直線を求めれば，AET と Tb はその直線の傾きの逆数および x 切片として直ちに求められる．ただし，1 / n と T が直線的関係にない場合は，有効積算気温法は不適当である．この場合，以下に示すように 1/ n は開花まで期間平均の発育速度であるから，曲線回帰により気温と対応づけてモデル化することができる．

(2.1) 式の両辺を AET で除して相対化すると次式を得る．

$$1 = \sum_{i=1}^{n} \frac{(Ti - Tb)}{AET} \quad (2.3)$$

(2.3) 式において (Ti–Tb) / AET は第 i 日目の 1 日当たりの発育の相対的な増分であるから，これを第 i 日目の発育速度（DVRi）と定義できる．

$$DVRi = \frac{1}{AET}(Ti - Tb) \quad (2.4)$$

(2.2b) 式と (2.4) 式の比較から，1 / n が播種から開花まで期間平均の発育速度であることがわかる．

さらに，第 k 日までの毎日の発育速度の積算として，発育指標（DVI）を定義すると，de Wit (1970) による表現法に到達する．すなわち，第 k 日における DVI は次式で表される．

$$DVIk = \sum_{i=1}^{k} DVRi \quad (2.5)$$

多くの場合，発育速度（DVR）は気温（T）と日長時間（DL）の関数（f (T) と g (DL)）として表現され，次式で表される．

$$DVR = f(T) \cdot g(DL) \quad (2.6)$$

(2) 発育過程解析のための人工気象室実験

本実験では，次の 2 つの人工気象室を使用した．

(1) 1 室の幅，奥行き，高さがそれぞれ 1.0m, 1.0m, 1.5m で，温度の制御範囲が 10 ～ 35℃ の自然光型人工気象室（以後，グロースキャビネットと略称する）．

(2) 1 室の幅，奥行き，高さがそれぞれ 3.0m，3.0m，約 2m ～ 3m（傾斜屋根）で，夏条件における温度の制御範囲が 20 ～ 40℃（昼）および 15 ～ 30℃（夜），湿度の制御範囲が 60 ～ 80% の人工気象室（以後，ファイトトロンと略称する）．

グロースキャビネットは温度制御のみ可能で，1 棟 3 室から成る施設を 2 棟使用した．ファイトトロン施設は 3 室から成り，各室は明室と暗室に分かれている．供試ポットを載せた台車がこの 2 室間を移動し，日長制御が可能である．明室は自然光条件で，暗室はメタルハライドランプによる 30,000Lux の補光が可能である．両施設とも気温は自動制御されるが，適宜通風気温計を使用してチェックし，設定気温になるように調整した．

発育速度（DVR）と気温および日長時間の関係を調べるために，これら人工気象室を使用する実験を 9 回実施した（以後，実験 1 ～実験 9 と呼称する）．実験 1 から実験 5 までは，播種日から開花期までの期間を対象とした実験で，出芽日と開花期および主茎節数を記録した．実験 6 から実験 9 までは開花から子実の生長開始までの時期を対象とした実験である．なお，実験 1 から実験 5 までのうち，実験 1，実験 2，実験 3 は，栽培期間中一定温度を保つ条件で栽培実験を複数回実施し，発育速度の温度反応性を調べた．実験 5 は補光せずに自然光を使用して人工気象室で栽培実験を行う場合，人工気象室内の日長時間が室外の日長時間と同一であるかを確認するために行われた．実験 6，実験 7，実験 8 では，莢の厚さを測定し，これを子実の生長の進み方の指標として子実の生長に及ぼす開花後の気温，日長，および開花以前の履歴の影響を調べた．実験 9 では子実の乾物重を測定し，これを子実の生長の進み方の指標とした．

以下に各実験の方法を記す．なお，特に記していない場合は，品種キタホマレ，エンレイ，タマホマレを供試し，品種で 1 処理当たり 3 ポット栽培した．

①実験 1

実験 1 では，播種日からグロースキャビネット内でダイズを栽培し，日長処理は行わず自然日長条件とした．実験期間中気温は Table 1 に示される設定気温で一定に保った．エンレイとタマホマレは 2 回の時期に播種した（早い播種時期から順に A 区，B 区と略称する）．

この実験期間中における人工気象室外の自然光の実効日長時間は 14.7 ～ 14.9 時間であった．しかし，人工気象室内の実効日長時間は 2.2.2 節の (1) で検討するようにこれよりさらに短縮していると考えられた．熱電対と小型シロッコファンを使用して自作した通風気温計とデーターロガー（英弘精機，SOLAC Ⅲ）およびコンピュータ（NEC，PC98LT）を組み合わせて人工気象室内気温を連続測定（30 秒に 1 回スキャンし，その値を 30 分間平均して記録）した．

②実験 2

実験 2 ではグロースキャビネットを 6 室使用し，播種日から室内でダイズを栽培した．播種日および設定気温は Table 2 に示されている．各室の気温は実

Table 1 Experimental conditions of Experiment 1

| plot name | air temp[a]. (℃) | seeding (day of year in 1987) | emergence (day of year in 1987) | flowering (day of year in 1987) | DVR[b] ($day^{-1}$) | number of node[c] |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Kitahomare | 22 | 154 | 158 | 190 | 0.0278 | 4.3 |
| Kitahomare | 26 | 154 | 158 | 183 | 0.0345 | 5.6 |
| Kitahomare | 30 | 154 | 158 | 180 | 0.0385 | 5.0 |
| Enrei (A) | 22 | 136 | 140 | 176 | 0.0250 | 5.8 |
| Enrei (A) | 26 | 136 | 140 | 170 | 0.0294 | 7.0 |
| Enrei (A) | 30 | 136 | 140 | 171 | 0.0286 | 8.5 |
| Enrei (B) | 22 | 154 | 158 | 195 | 0.0244 | 6.0 |
| Enrei (B) | 26 | 154 | 158 | 190 | 0.0278 | 7.0 |
| Enrei (B) | 30 | 154 | 158 | 190 | 0.0278 | 8.0 |
| Tamahomare (A) | 22 | 128 | 132 | 169 | 0.0243 | 5.5 |
| Tamahomare (A) | 26 | 128 | 132 | 165 | 0.0270 | 7.0 |
| Tamahomare (A) | 30 | 128 | 132 | 166 | 0.0263 | 9.1 |
| Tamahomare (B) | 26 | 148 | 151 | 188 | 0.0250 | 7.8 |
| Tamahomare (B) | 30 | 148 | 151 | 187 | 0.0256 | 9.0 |

Day length was not controlled. Natural "effective day length" in this experimental period was 14.7~14.9hours.
[a] Air temperature was kept constant.
[b] DVR is the reciprocal of the number of days from seeding to flowering.
[c] Number of node is measured at flowering.

験期間を通して一定に保持した.

グロースキャビネット内に 100W 白熱電灯を 2 つ吊り下げ，タイマーを用いて朝 4 時から 7 時まで，および夕方 16 時から 19 時まで補光して日長時間の長さを 15 時間に固定した.

③実験 3

実験 3 は実験 2 より高温域における発育速度を調べるために行われた．グロースキャビネットを 5 室使用し，実験 2 と同じく播種日から室内でダイズを栽培した. 各室の気温は Table 3 に示す 5 水準を採用し，実験期間を通して一定に保持した．なお，日長時間を，実験 2 と同じ方法により 15 時間に固定した.

④実験 4

実験 4 は低温域（10, 12, 14℃）における気温と発育速度（DVR）の関係を調べるために行った．このような低温域における DVR は低く，開花まで期間が極めて長期間に渡ることが予想されたため，次に述べる方法を用いて低温域における DVR を評価した.

a．はじめに 25℃ の定温に保たれたグロースキャビネット内でポットに播種し，栽培する.
b．次に生育期間中の n 日間，低温条件 (LT℃). を保つ別のグローキャビネットで栽培する.
c．その後，再び 25℃ のグロースキャビネットに戻して栽培し，開花させる.

その他に，低温条件に遭遇させない対照区を設けた．以上の操作により得られた，処理区と対照区での開花までの日数を $N_T$ および $N_{25}$ とする．低温期間に遭遇させた処理区と対照区での DVR は次式から算出できる.

$$DVR_T = 1 / N_T \quad (2.7a)$$

$$DVR_{25} = 1 / N_{25} \quad (2.7b)$$

LT℃ における DVR を $DVR_{LT}$ とすると，開花期における DVI（$= \Sigma DVR$）が 1.0 であることから次式が成立する.

$$(N_T - n) \cdot DVR_{25} + n \cdot DVR_{LT} = 1.0 \quad (2.8)$$

したがって，次式から DVRLT を算出する事ができる.

$$DVR_{LT} = \frac{1 - (N_T - n) \cdot DVR_{25}}{n} \quad (2.9)$$

品種はエンレイとキタホマレを使用した．Table 4 に示すように，上記 b の低温処理を施す期間はエンレイは 1 回，キタホマレは 2 回設定した（キタホマレは処理時期の早い順に A 区，B 区と略称する）. 人工気象室内の日長時間は実験 2 と同様に白熱電球による補光で 15 時間に保持した. 上記 b の低温処理が，各試験区に施された期間は Table 4 のとおりであ

る．なお，11月10日（DOY315）以後は，14℃に設定した人工気象室の温度制御が不能となり，この温度での実験を中止した．

⑤実験5

実験5は，補光を行わない人工気象室内の実効日長時間（実効日長時間については2.3.1および2.3.2節の(4)で検討される）が，室外自然条件における実効日長時間と同一と見なせるか否かを調べるために行った．Table 5に示す条件に設定したグロースキャビネット4室を使用して，次の4条件で播種時から人工気象室内で栽培した．

a. 補光による日長処理を行わないで，設定気温は20℃とした実験．

b. 補光による日長処理を行わないで，設定気温は25℃とした実験．

c. 戸外自然条件の実効日長時間と同じ日長時間を補光し，設定気温は20℃とした実験．

d. cと同じ補光を行い，設定気温は25℃とした実

Table 2 Experiment 2

| plot name | air temp[a]. (℃) | seeding (day of year in 1987) | emergence (day of year in 1987) | flowering (day of year in 1987) | DVR[b] ($day^{-1}$) |
|---|---|---|---|---|---|
| Kitahomare | 16.0 | 275 | 283 | 346 | 0.0141 |
| Kitahomare | 17.5 | 275 | 282 | 332 | 0.0175 |
| Kitahomare | 19.0 | 275 | 277 | 322 | 0.0213 |
| Kitahomare | 20.5 | 275 | 277 | 319 | 0.0227 |
| Kitahomare | 22.0 | 275 | 276 | 313 | 0.0263 |
| Kitahomare | 23.5 | 275 | 276 | 308 | 0.0303 |
| Enrei | 16.0 | 275 | 283 | 367 | 0.0109 |
| Enrei | 17.5 | 275 | 282 | 366 | 0.0110 |
| Enrei | 19.0 | 275 | 277 | 342 | 0.0149 |
| Enrei | 20.5 | 275 | 277 | 334 | 0.0169 |
| Enrei | 22.0 | 275 | 276 | 327 | 0.0192 |
| Enrei | 23.5 | 275 | 276 | 325 | 0.0200 |
| Tamahomare | 16.0 | 275 | 283 | 377 | 0.0100 |
| Tamahomare | 17.5 | 275 | 282 | 368 | 0.0108 |
| Tamahomare | 19.0 | 275 | 277 | 347 | 0.0139 |
| Tamahomare | 20.5 | 275 | 277 | 341 | 0.0152 |
| Tamahomare | 22.0 | 275 | 276 | 332 | 0.0175 |
| Tamahomare | 23.5 | 275 | 276 | 328 | 0.0189 |

Day length was controlled to 15.0 hours.
[a] Air temperature was kept constant.
[b] DVR is the reciprocal of the number of days from seeding to flowering.

Table 3 Experiment 3

| plot name | air temp[a]. (℃) | seeding (day of year in 1987) | emergence (day of year in 1987) | flowering (day of year in 1987) | DVR[b] ($day^{-1}$) |
|---|---|---|---|---|---|
| Kitahomare | 24 | 25 | 27 | 56 | 0.0323 |
| Kitahomare | 26 | 25 | 26 | 52 | 0.0370 |
| Kitahomare | 28 | 25 | 25 | 52 | 0.0370 |
| Kitahomare | 30 | 25 | 25 | 52 | 0.0370 |
| Kitahomare | 32 | 25 | 25 | 53 | 0.0357 |
| Enrei | 24 | 25 | 27 | 77 | 0.0192 |
| Enrei | 26 | 25 | 26 | 76 | 0.0196 |
| Enrei | 28 | 25 | 25 | 77 | 0.0192 |
| Enrei | 30 | 25 | 25 | 77 | 0.0192 |
| Enrei | 32 | 25 | 25 | 78 | 0.0189 |
| Tamahomare | 24 | 25 | 27 | 80 | 0.0182 |
| Tamahomare | 26 | 25 | 26 | 77 | 0.0192 |
| Tamahomare | 28 | 25 | 25 | 81 | 0.0179 |
| Tamahomare | 30 | 25 | 25 | 82 | 0.0175 |
| Tamahomare | 32 | 25 | 25 | 96 | 0.0141 |

Day length was controlled to 15.0 hours.
[a] Air temperature was constant.
[b] DVR is the reciprocal of the number of days from seeding to flowering.

Table 4 Experiment 4

| plot name | air temp. (℃) | seeding (day of year in 1988) | emergence (day of year in 1988) | treatment (day of year in 1988) | flowering (day of year in 1988) | $DVR_{LT}$* ($day^{-1}$) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Kitahomare (A) | 25 | 293 | 301 | (control) | 326 | 0.0303 |
| Kitahomare (A) | 10 | 293 | 301 | 305–315 (10days) | 334 | 0.0061 |
| Kitahomare (A) | 12 | 293 | 301 | 305–315 (10days) | 332 | 0.0121 |
| Kitahomare (A) | 14 | 293 | 301 | 305–315 (10days) | 333 | 0.0091 |
| Kitahomare (B) | 10 | 293 | 301 | 318–329 (11days) | 337 | 0.0000 |
| Kitahomare (B) | 12 | 293 | 301 | 318–329 (11days) | 335 | 0.0061 |
| Kitahomare (B) | 14 | 293 | 301 | 318–329 (11days) | did not flower | |
| Enrei | 25 | 293 | 299 | (control) | 338 | 0.0222 |
| Enrei | 10 | 293 | 299 | 303–319 (16days) | 361 | −0.0100 |
| Enrei | 12 | 293 | 299 | 303–319 (16days) | 358 | −0.0055 |
| Enrei | 14 | 293 | 299 | 303–319 (16days) | did not flower | |

Day length was controlled to 15.0 hours.
In this experiment, air temperature was 25℃ without the "treatment" period when it was kept at the temperatures shown in the "air temp" column.
* $DVR_{LT}$ at each "air temp" were calculated by Equation(2.9), where $N_T$ is the number of days from seeding to flowering in the plot, $DVR_{25}$ is DVR in the control plot, n is the number of days of treatment.

験.

なお, 補光は100Wの白熱電球2個をグロースキャビネット上部に設置して行った.

⑥実験6

実験6では, 開花後の日長時間が子実の生長に及ぼす影響, 併せて開花期の相違がその後の子実の生長に及ぼす影響を調べた. 開花期の相違するダイズは, 開花期における状態（生長量）が異なる.

複数回の時期に播種して開花期の相違する供試ダイズ個体を作り, 開花後の莢の生長を測定した.

Table 6に示した6回の時期に播種した（早い播種期から順にA, B, C, D, E, F区と略称する）. これは, 2.3.2節の(1)で導出された発育モデルを使用し, 1988年7月20日（DOY201）から9月9日（DOY252）

Table 5 Experiment 5

| plot name | lighting[c] | air temp[a]. (℃) | seeding | emergence | flowering | DVR[b] ($day^{-1}$) | averaged day length[d] (hours) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | (day of year in 1988) | | | | |
| Kitahomare | − | 20 | 141 | 147 | 187 | 0.022 | 15.0 |
| Kitahomare | + | 20 | 141 | 147 | 187 | 0.022 | 15.0 |
| Kitahomare | − | 25 | 141 | 146 | 171 | 0.033 | 14.9 |
| Kitahomare | + | 25 | 141 | 147 | 171 | 0.033 | 14.9 |
| Enrei | − | 20 | 141 | 147 | 193 | 0.019 | 15.0 |
| Enrei | + | 20 | 141 | 147 | 206 | 0.015 | 15.0 |
| Enrei | − | 25 | 141 | 146 | 177 | 0.028 | 14.9 |
| Enrei | + | 25 | 141 | 147 | 189 | 0.021 | 14.9 |
| Tamahomare | − | 20 | 141 | 147 | 196 | 0.018 | 15.0 |
| Tamahomare | + | 20 | 141 | 147 | 213 | 0.014 | 15.0 |
| Tamahomare | − | 25 | 141 | 146 | 179 | 0.026 | 14.9 |
| Tamahomare | + | 25 | 141 | 147 | 193 | 0.019 | 14.9 |

[a] Air temperature was kept constant.
[b] DVR is the reciprocal of the number of days from seeding to flowering.
[c] (+): with supplemental illumination by incandescent lamp to control day length as the same as the effective day length outside.
(-): without supplemental illumination.
[d] The above supplemental illumination was controlled to follow the averaged effective day length outside shown in this column.

Table 6 Growth record of soybeans used in Experiment 6

| plot name | seeding | emergence | flowering | main stem | branch |
|---|---|---|---|---|---|
| | (day of year in 1988) | | | (number of node*) | |
| Kitahomare (A) | 159 | 166 | 199 | 6.0 | 0 |
| Kitahomare (B) | 177 | 184 | 213 | 5.3 | 0 |
| Kitahomare (C) | 192 | 198 | 224 | 7.0 | 1.0 |
| Kitahomare (D) | 203 | 207 | 232 | 6.0 | 1.2 |
| Kitahomare (E) | 212 | 215 | 241 | 6.0 | 1.0 |
| Kitahomare (F) | 223 | 227 | 251 | 5.0 | 0 |
| Enrei (A) | 136 | 144 | 202 | 10.6 | 6.3 |
| Enrei (B) | 160 | 166 | 212 | 10.0 | 3.1 |
| Enrei (C) | 182 | 187 | 223 | 6.8 | 5.0 |
| Enrei (D) | 193 | 198 | 231 | 8.3 | 2.0 |
| Enrei (E) | 211 | 214 | 244 | 6.0 | 1.0 |
| Enrei (F) | 220 | 224 | 249 | 6.0 | 1.6 |
| Tamahomare (A) | 127 | 136 | 202 | 11.6 | 6.0 |
| Tamahomare (B) | 151 | 155 | 209 | 10.5 | 4.9 |
| Tamahomare (C) | 174 | 178 | 221 | 8.4 | 3.7 |
| Tamahomare (D) | 193 | 198 | 232 | 9.0 | 3.5 |
| Tamahomare (E) | 207 | 211 | 242 | 7.0 | 2.5 |
| Tamahomare (F) | 218 | 222 | 249 | 7.0 | 1.7 |

Air temperature was controlled to follow the changes of the pentad mean air temperature in Tsukuba averaged over four years from 1982 to 1985.
* Number of node was couted at flowering.

までの期間に，10日間隔で開花することを期待して開花期から逆算して播種日を決定した．1処理区当たり5ポットを供試し，全ての処理区のポットは開花期までは屋外の自然条件下で栽培され，開花期にファイトトロン内に移動した．

ファイトトロンを3室使用し，それぞれの日長時間を12.5，13.5，14.5時間に設定した．温室内気温(3室同一)は週2回調節し，つくばにおける日平均気温の推移(1982年から1985年の平均値をさらに1週間移動平均したもの)に近似させた．なお，相対湿度は70%に保った．

出芽期，開花期，および開花期における主茎節数と分枝節数を測定し，開花後は，莢の厚さおよび莢の長さを測定してこれらを子実の生長の指標とした．莢の厚さは，個体の全ての莢の茎側の位置で測定し，平均値を求めた．なお，測定は週2～3回行った．

⑦実験7

実験7は，莢の厚さを指標として子実の生長に及ぼす開花後の気温の影響を調べるために行った．品種はタマホマレを使用し，播種は1987年6月4日(DOY155)から7月12日(DOY193)までの4回の時期に行った(Table 7)．播種から開花までの期間は屋外の自然条件下で供試個体を栽培し，開花期にグロースキャビネットへ移動した．グロースキャビネットを3室使用し，各室の気温は実験期間を通して一定で，それぞれ22℃，26℃，30℃とした．莢の厚さを，実験6と同じ要領で週2～3回測定した．

⑧実験8

実験8は，実験7と同様に開花後の気温が子実の生長に及ぼす影響，および開花期の相違が子実の生長に及ぼす影響を調べるために行った(Table 8)．供試個体は播種から開花までの期間は屋外の自然条件で栽培し，開花期にファイトトロンに移動した．3室を使用し，各室の気温は実験期間を通して一定で，それぞれ20℃，24℃，28℃に保持した．日長時間は朝5時から夕方19時までの14時間とし，相対湿度は70%に保持した．莢の厚さを実験6と同じ要領で週2～3回測定した．

⑨実験9

実験9は，子実の生長開始時期と気温の関係を日長時間別に調べるために行った．この実験では莢の厚さではなく，子実乾物重の測定を行った点が実験6～実験8と異なる．品種はエンレイを使用し，Table 9に示す4回の時期に播種した．播種から開花までの期間は戸外で供試個体を栽培し，開花期にファイト

Table 7 Growth record of soybeans used in Experiment 7

| plot name | seeding | emergence | flowering |
|---|---|---|---|
| | (day of year in 1987) | | |
| Tamahomare (A) | 151 | 155 | 209 |
| Tamahomare (B) | 155 | 159 | 210 |
| Tamahomare (C) | 174 | 178 | 221 |
| Tamahomare (D) | 193 | 198 | 232 |

These samples were grown outside until flowering, then moved into artificial climate rooms where air temperature was kept at 22, 26, 30℃. Day length was not controlled.

Table 8 Growth record of soybeans used in Experiment 8

| plot name | seeding | emergence | flowering |
|---|---|---|---|
| | (day of year in 1988) | | |
| Kitahomare | 166 | 171 | 203 |
| Enrei (A) | 137 | 144 | 195 |
| Enrei (B) | 214 | 218 | 245 |
| Tamahomare (A) | 137 | 144 | 200 |
| Tamahomare (B) | 208 | 214 | 244 |

These samples were grown outside until flowering, then moved into artificial climate rooms where air temperature was kept at 20, 24, 28℃. Day length was controlled at 14 hours.

Table 9 Growth record of soybeans used in Experiment 9

| plot name | seeding | flowering | initiation of seed growth[b] | | | air temperature[a] |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | (day of year in 1990) | | | | | (℃) |
| | | | (DL=13.0) | (DL=14.0) | (DL=15.0) | |
| Tamahomare (A) | 176 | 217 | 231 | 233 | 239 | 23.5 |
| Tamahomare (B) | 194 | 228 | 242 | 244 | 239 | 23.0 |
| Tamahomare (C) | 206 | 237 | 251 | 252 | 260 | 20.5 |
| Tamahomare (D) | 223 | 253 | 265 | 265 | 265 | 19.0 |

These samples were grown outside until flowering, and then moved into three artificial climate rooms where day length (DL) was controlled, and temperature of the three rooms were the same.

[a] Mean air temperature from flowering to the initiation of seed growth.

[b] Initiation of seed growth is occured when seed dry weight became 0.01g・plant$^{-1}$ ( the reason is discussed in Chapter 4.3)

トロンに移動した．3室を使用し，各室の日長時間は実験期間を通して一定で，それぞれ13時間，14時間，15時間に保持した．気温は3室同一で，最低18℃，最高30℃ の間を30日周期のサインカーブで変化するように週2回変化させた．室内の相対湿度を70% に保持した．各処理とも6ポットずつを供試し，週に1度，1ポットをサンプルとして取り出し，子実粒の乾物重を測定した．

### 2. 2. 2. 結果および考察

(1) 播種日から開花期まで

実験1から実験4までの各実験の結果の数値はTable 1 ～ Table 4 に示されている．実験1の期間中に行った連続温度測定の結果，人工気象室内の気温の日変動の標準偏差は± 0.5 ～± 1.1℃ であった．Table 1 から Table 4 に示される実験1から実験4までの結果をまとめると，Fig.1 に示す気温と発育速度（DVR）の関係が得られた．発育速度（DVR）は25℃ 以下の範囲ではほぼ直線的に気温に依存し，この直線的関係は発育速度がゼロとなる低温域まで成立した．25℃ 以上の温度範囲では発育速度は一定または減少する傾向が見られた．特にタマホマレの実験3では，高温域で発育速度が減少する傾向が認められた．van Schaik and Probst[209]とWarrington and Kanemasu[209]も高温域で発育速度が一定あるいは減少することを報告している．

キタホマレでは約10℃ で発育速度（DVR）がゼロとなった．エンレイでは約13℃ で発育速度がゼロとなり，13℃ 以下の温度で発育速度が負の値となった．これは低温により発育指標（DVI）の値が減少する方向に発育が逆行したのではなく，低温により生理的に障害を受け，その後の発育速度が低下したために，見かけ上，低温遭遇期間の発育速度が負の値になったものと考えられる．

図中の破線は，後の2.3.2節の(1)にて導出された発育モデル（モデルⅡ）で計算した発育速度を示している（15.3時間日長における値）．ここに示した実験2，3，4では15時間の一定日長時間のもとで栽培されているため，2.3.2節の(1)の圃場実験と日長時間がほぼ等しく，結果の比較が可能である．キタホマレでは，圃場実験と人工気象室実験の結果が一致した．一方，エンレイとタマホマレでは，15℃ から25℃ 程度の温度範囲では圃場実験と人工気象室実験の結果はほぼ一致したが，それ以上の気温範囲において実験3の結果が小さい値を示した．実験3を行ったのは冬期であり日射強度が弱く，夏・秋期に実施した実験1および実験2と設定気温が同一でも，植物体温が低く推移した可能性が考えられた．しかし，キタホマレでは，夏期と冬期の人工気象室の実験結果が一致しており，この事は発育の進み方に影響するだけの植物体温差が生じなかった事を示している．したがって他の要因がエンレイとタマホマレの発育速度の低下に関与したと推察される．冬期には日射強度が低下するため，これが影響したことも考えられた．しかし，80% の強い遮光処理を行っても開花が遅延しなかった実験結果（後の3.3節において示される）を考慮すると，日射強度の影響とは考えられない．結局，実験3の結果が他の実験と相容れない原因は明らかとはならなかった．

以上の播種日から開花期までの時期に注目した実験1から実験4までの結果は次の2点に要約される．

①播種日から開花期までの期間においては，発育速度は気温に比例したが（25℃ 以下），高温部では発育速度が一定になる傾向も認められた．

②キタホマレとエンレイは，それぞれ10℃ と13℃ の気温で発育速度がゼロとなった．エンレイは13℃ 以下の気温で発育速度が見かけ上，負の値になった．

これらのことから，日長時間を一定とした場合の気温と発育速度の関係は，直線あるいは折れ線を用いて対応づけられる事が明らかとなった．

実験5を実施した期間の日長時間はおよそ15時間であった（Table 5）．Fig.2 は実験5の結果を示すが，この図中には，後の2.3.1および2.3.2節の(1)で実施した圃場での日長処理実験から得られた14.3時間日長と15.3時間日長における発育速度が，それぞれ破線と実線で描いてある．補光を行った人工気象室内（戸外の実効日長時間と同じ日長時間条件）では，補光を行わない自然光型人工気象室内より発育速度が小さかった．したがって補光を行わない人工気象室内では自然光条件より実効日長時間が短くなっていたことになる．補光の有無による発育速度の差と，図中に実線と破線で示される14.3時間日長と15.3時間日長における発育速度の差の比較から推定すると，人工気象室内では実効日長時間が約1時間短縮していたと判断された．

この実効日長時間の短縮の原因の一部は人工気象室内の照度の低下であると推察される．しかし，人工気象室の日射透過率を50%と仮定して，実行日長時間の短縮程度を概算してみると，岸田[84]のデータから50%の照度減少は約1°程度の太陽高度差に相当するに過ぎず，人工気象室内外の実効日長時間の差は朝夕合わせても10分程度にしかならない筈である．したがって，照度低下以外の要因も実行日長時間の短縮に寄与したと考えられた．自然光型の人工気象室実験においては実効日長時間の変化に留意する必要があり，補光により日長時間を調節する必要があることが明らかとなった．

(2) 開花期から子実の生長開始期まで

実験6における実際の開花期はTable 6のようになった．Table 6には，開花期における主茎節数および分枝節数も併せて示した．キタホマレを除き，開花期の早いダイズ（早い時期に播種されたダイズ）ほど，播種から開花に至る期間が長く，開花期における生長量（節数）が大であった．

Fig.3は莢の厚さの推移を開花期別に示したものである（キタホマレA，B区は測定を行わなかったので図を描いていない）．エンレイは12.5時間と13.5時間日長では差が認められなかったが，14.5時間日長で莢の厚さの増大が遅れた．遅延の程度は遅い開

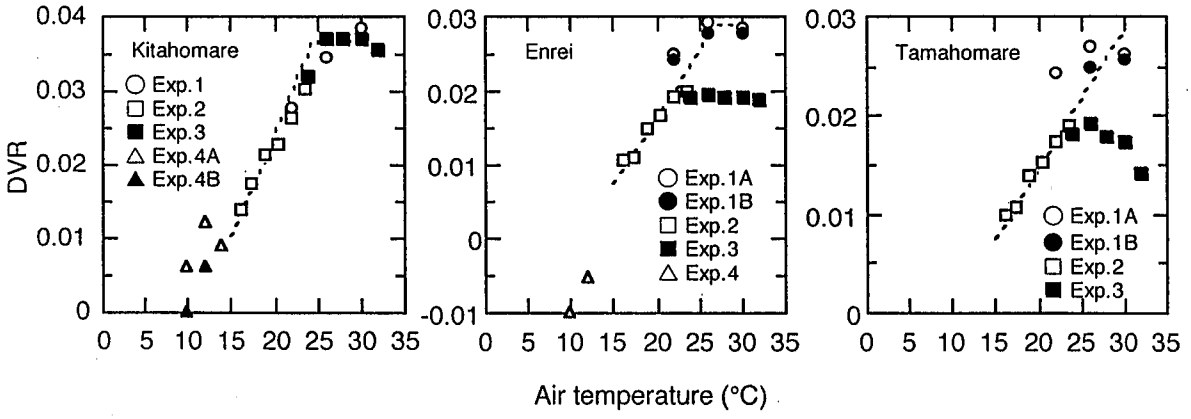



Fig. 1 Air temperature and developmental rate (DVR) in the period from seeding to flowering

Lines show the models derived from the field experiments under day length of 15.3 hours (Chapter 2.3.2 (1)–②).

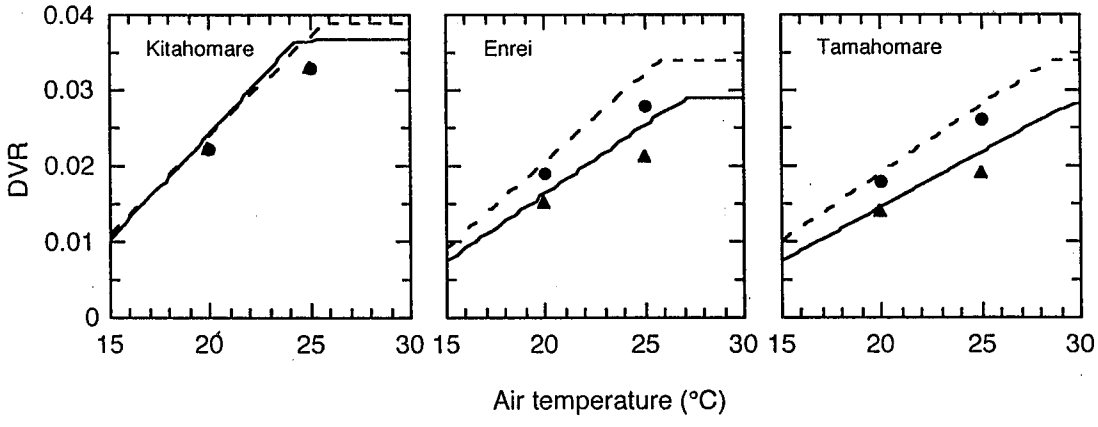



Fig. 2 Relationship between air temperature and developmental rate (experiment 5) in the period from seeding to flowering (● without supplemental light ▲ with supplemental light)

Lines show the models derived from the field experiments with photo period treatments (Chapter 2.3.2 (1)–②).

---------- in 14.3-hour day length

———— in 15.3-hour day length

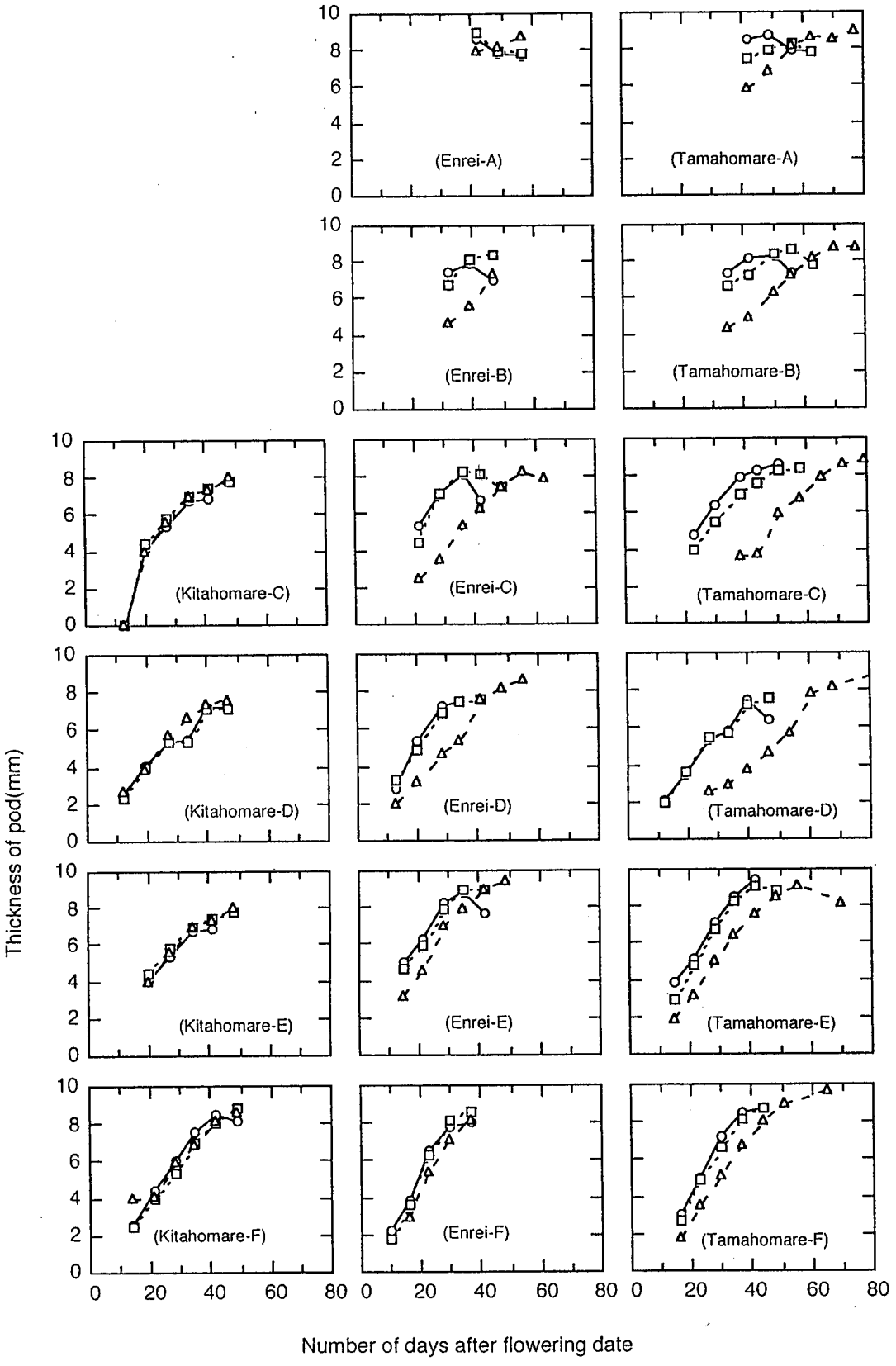



Fig. 3 Changes in thickness of pod after flowering (Experiment 6)

Samples were grown in the field conditions before flowering, then moved to artificail climate room.
(A)～(F) are different in seeding dates (Table 6).
○ in 12.5-hour day length
□ in 13.5-hour day length
△ in 14.5-hour day length

花期の区ほど小さく，F区ではほとんど遅延しなかった．タマホマレもエンレイと同様の傾向を示したが，遅延程度はエンレイより大きく，14.5時間日長では12.5時間日長より最大20日程度子実の生長が遅れていた．F区でも長日による子実の生長の遅れが認められた．このように，莢の厚さの増大の日長反応性は，開花期の早晩により変化した．エンレイ，タマホマレのA，B，C，D，E，F区それぞれの開花後30日間の平均気温は24.0，24.9，25.2，25.1，24.9，23.0℃であった．B，C，D，E区では気温はほとんど同じであったが，E区の日長反応性が明らかに少なく，しかもE区とF区で莢の厚さの増大の推移がほぼ一致することから（Fig.3の14.5時間日長の図のE区とF区の比較による），莢の厚さの増大の日長反応性は気温ではなく，開花時の個体の状態が影響したものと判断された（E区とF区は開花まで日数がほぼ同じで，開花後に遭遇する気温が異なる）．

Fig.4に莢の厚さの推移を日長時間別に図示した．キタホマレは日長時間の影響を受けず，どの処理区でも莢の厚さの増大は同様の経過を辿った．エンレイとタマホマレでは長日条件（14.5時間日長）で開花期の違いによる莢の厚さの増大の差が大きかった．以上から，開花期が早く（栄養生長量が大きく），かつ日長時間が長い条件で，子実の生長開始が遅延する事が明らかとなった．

Fig.5は実験7の結果を示している．ダニの発生のためC区の22℃ 処理は実験を中止したため，欠測となっている．22℃処理と26℃処理では莢の厚さの増加の推移はほぼ同じであった．A区とB区の30℃処理では22，26℃処理より遅れて莢の厚さが増加を開始した．各区の26℃処理における莢の厚さの推移を比較すると，C区の莢の厚さの増加が早かった．これらの結果から，22℃から26℃の範囲では子実の生長は相違しないが30℃になると遅延すること，開花期（あるいは開花期までの履歴）の相違が子実の生長に影響することが示された．

Fig.6は実験8の結果である．エンレイとタマホマレは，遅い開花期の方が莢の厚さの増加が早かった．キタホマレとエンレイでは莢の厚さの増加は28℃でも24℃とほぼ同じ経過を辿ったが，タマホマレは28℃で遅延した．このようにタマホマレは高温で子実肥大が遅延する傾向が認められた．

Fig.7は実験9における開花後の子実乾物重の推移である．この実験の各処理の開花期から子実の生長開始までの平均気温はTable 9に示されている．A，B，C区では日長時間の影響が明らかである．13時間日長と14時間日長の差より14時間日長と15時間日長の差の方が大きかった．

D区では日長の影響が認められなかった．既に実験6，7，8によって，開花期が遅い（開花まで日数が短く繁茂量の小さい）個体では，長日による子実肥大遅延程度が少ないことが示された．そして本実験のC区とD区の開花まで日数はほぼ同じであるが，D区では他の区に較べて開花直後に遭遇する気温が低くなっていた．これらのことから開花直後に低温に遭遇すると長日による子実の生長の遅延効果が現われてこない事が示唆された．

各試験区の子実の生長開始はTable 9に示されるとおりであったが，開花から生長開始時期に至る期間における発育速度をこの期間の日数の逆数として求め，気温との関係を見るとFig.8のようになった．短日条件下では，発育速度は温度の影響をほとんど受けないが，長日条件下では低温の方が速度が大であった．この関係は次式で近似することができる．

$$DVR = \{a \cdot (DL)\} \cdot T + b \qquad (2.10)$$

ここでa,bは定数，DL，Tは日長時間と気温．ただし(2.10)式には開花期の影響が考慮されていないことに注意を要する．すなわち，既に述べたように開花期の早晩が開花後の発育の進み方に影響することが明らかであり，Fig.8に示される関係を開花後の発育予測に単純に適用すると予測誤差を生む危険性がある．

Nagata[121]は花芽分化後（開花前7日～開花初め）に短日処理を行うと開花期間（開花の継続する期間）が短縮することを報告しているが，このことは，開花までの前歴（特に花芽分化時期に遭遇する日長時間）が開花期後の発育の遅速に影響することを示している．本実験においては，遅い開花期の個体で子実の生長が促進される結果が得られた．遅い開花期の個体は，開花まで期間を短日条件で過ごしており，花芽誘導期に短日に遭遇している．これが子実の生長に影響した可能性がある．

開花後の日長時間の影響に関しては，Johnson *et al.*[69]，Kiyosawa and Kiyosawa[85]も，莢の生長（長さ，厚

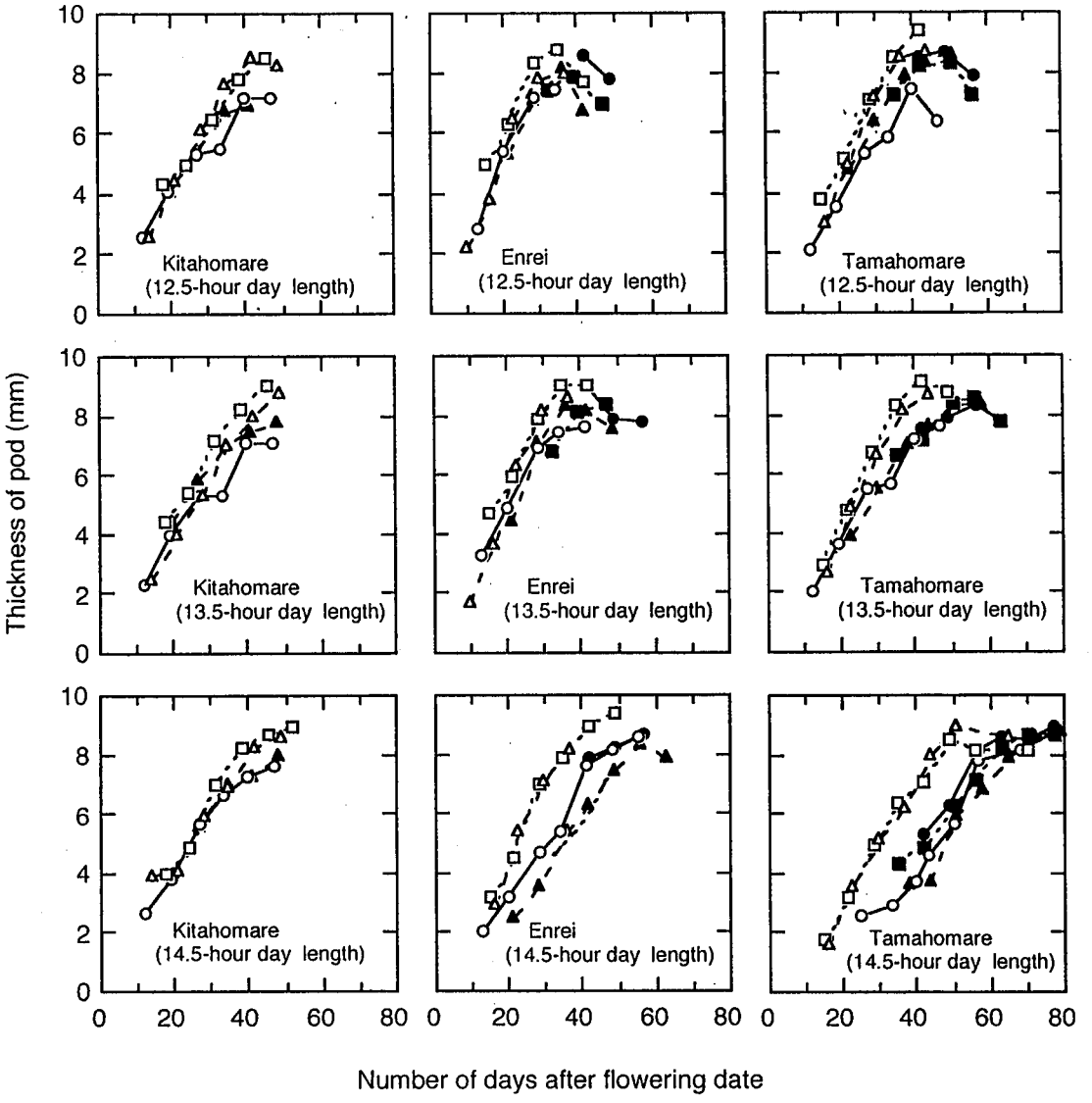
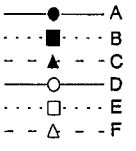



Fig. 4 Changes in thickness of pod (Experiment 6)

In these figure, the same data as in Fig. 3
were plotted for each day length treatment.
(A)～(F) are different in seeding dates (Table 6).



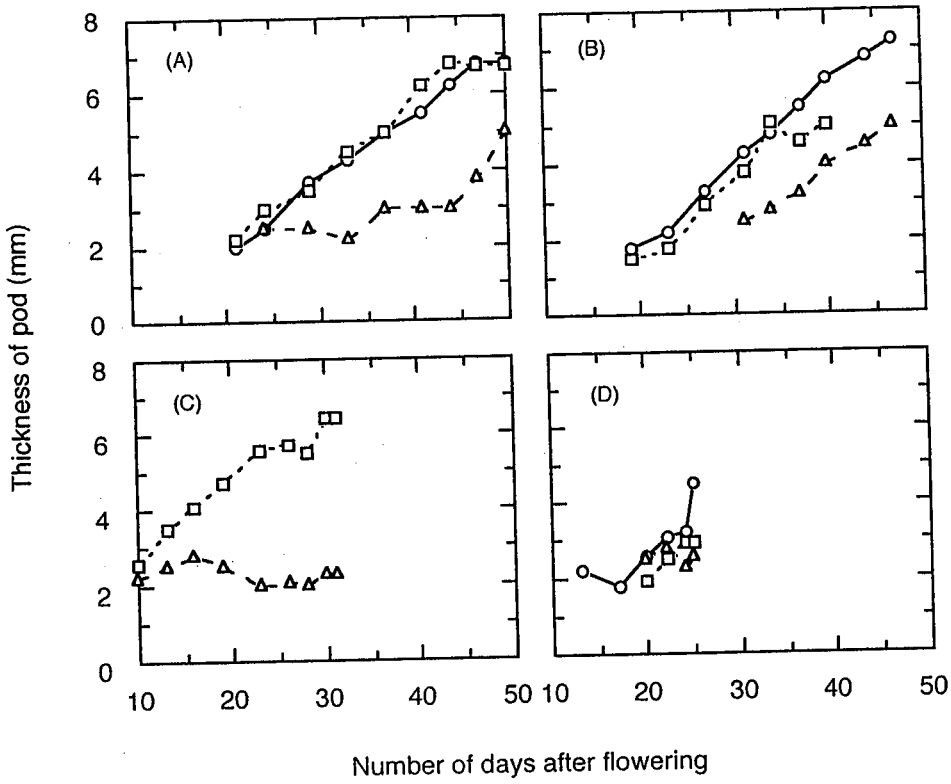



Fig. 5 Changes in thickness of pod (Experiment 7)

Samples were grown in the field conditions before flowering, then moved to artifical climate room.
(A)～(F) are different in seeding dates (Table 7).

—○— 22℃
···□··· 26℃
--△-- 30℃

さを指標としている）が，開花後の日長時間に影響されることを見出している．van Schaik and Probst[206]のデータからは，開花から着莢までの日数は，短日（12時間）条件だと高温で短縮，長日条件(16，20時間）だと高温で短縮しない，あるいは僅かに遅延する様子が読みとれ，本実験と同様の傾向を示している．

以上の開花期から子実の生長開始までの期間に注目した実験5から実験8までの結果は，次の3点に要約される．

①開花後の日長時間は子実の生長の促進・遅延に影響し，短日は子実の生長を促進した．

②気温は子実肥大開始に対して強い影響は持たないが，長日条件下では高温で子実の生長開始が遅延する．この遅延効果には品種間差が認められ，日長反応性の高いタマホマレで顕著であった．

③開花期が遅い場合，日長効果（長日により子実生長開始が遅延する）が減少あるいは消失し，子実の生長開始が促進された．

以上の2.2節で行った人工気象室実験の結果から，播種日から開花期までの時期においては，発育速度と気温は直線あるいは折れ線で対応づけられ，日長時間がその対応関係を移動させるようにモデル化できること，開花期から子実の生長開始期までの時期においては(2.10)式でモデル化することができることが判明した．今後は，本実験において検討を加えなかった昼夜気温差の影響について研究を深化させる必要がある．

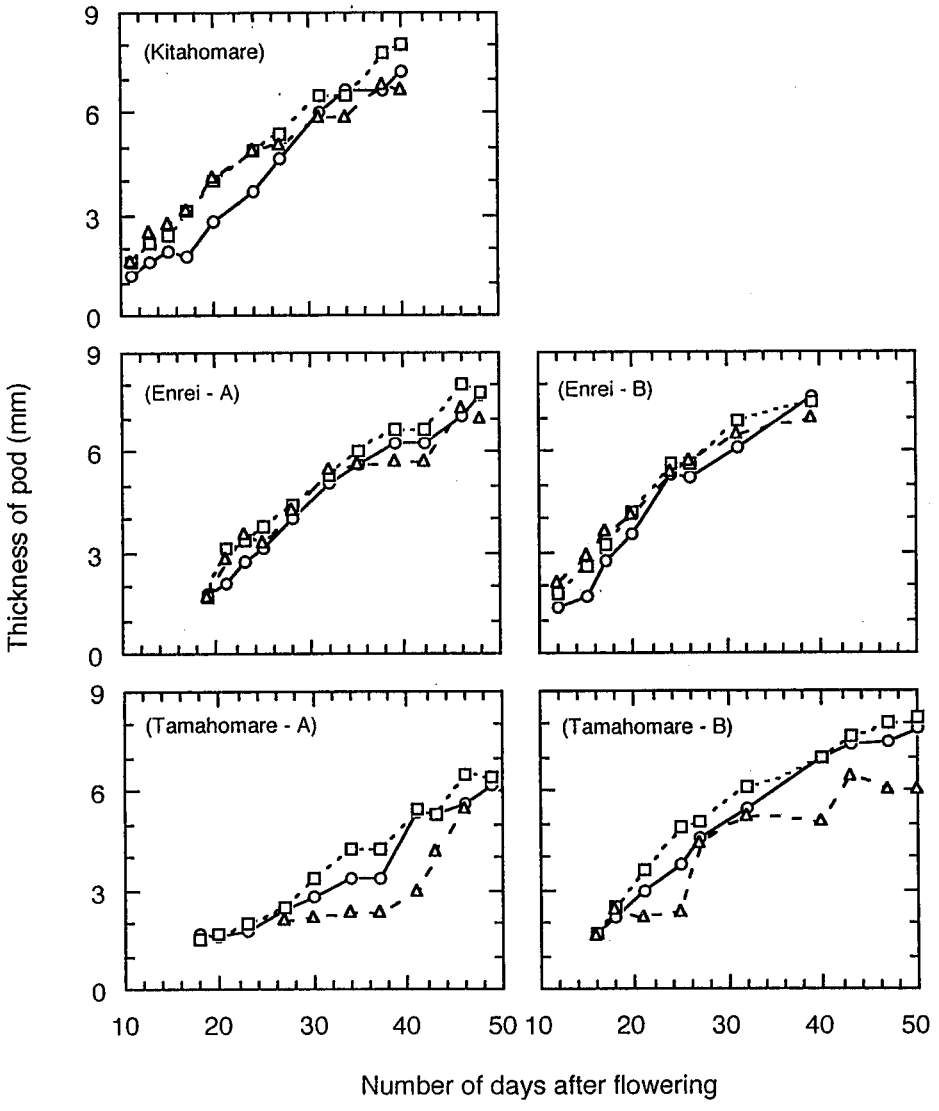



Fig. 6 Changes in thickness of pod (Experiment 8)

—○— 20℃
····□···· 24℃
- - △ - - 28℃

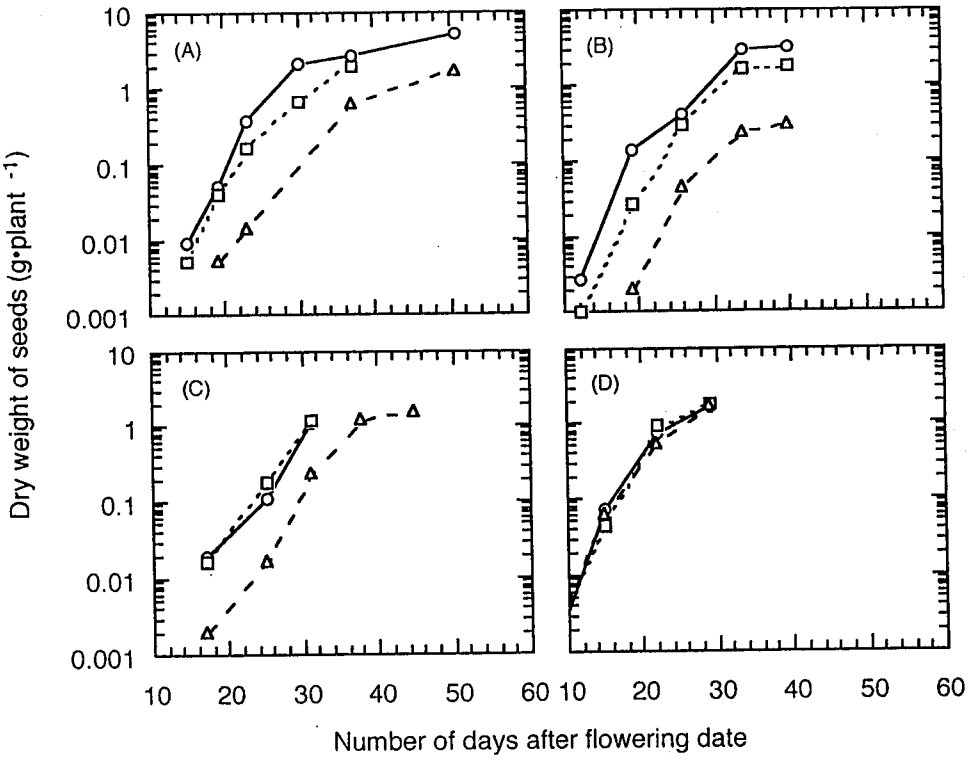



Fig. 7 Changes in dry weight of seed (Experiment 9)

—○— 13-hour day length
····□···· 14-hour day length
- - △ - - 15-hour day length

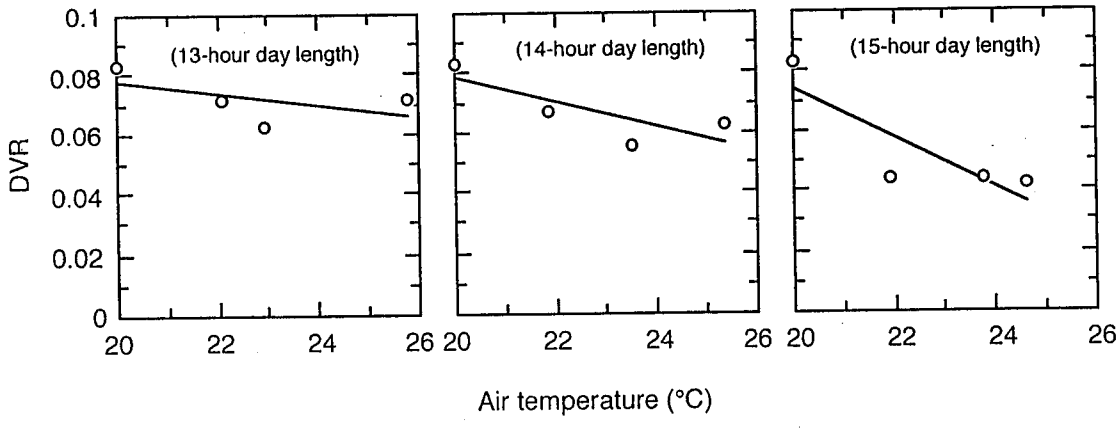



Fig. 8 Dependence of DVR on air temperature (Experiment 9)

DVR is the reciprocal of the number of days from seeding to the initiation of seed growth, when seed dry weight reached 0.01g·plant$^{-1}$.

## 2. 3. 発育過程のモデリング

2.2 節において人工気象室実験により発育速度に及ぼす気温と日長時間の影響を解析し，発育モデルにどのような関数の採用が適当かを調べた．しかし人工気象室実験は，自然な気象条件を完全には再現できないこと，ポット栽培が行われるなどの制約があるため，得られた結果が直ちに圃場条件に適用可能とは限らない．そこで，2.3 節において関数のパラメータを圃場実験から決定して実際的なモデルを導出した．2.3.1 および 2.3.2 節の (1) −①では播種日から開花期に至る期間の平均発育速度を，その期間の平均気温から直線回帰するモデル（直線モデル）を導き，このモデルで開花期の予測が行えることを示した．次に 2.3.1 および 2.3.2 節の (1) −②において，気温と発育速度の間に折れ線関係を仮定して，一日単位の気温と発育速度を関係づける立体モデルを導出し，日長時間と気温の間に相互作用が存在することを示した．

2.3.1 および 2.3.2 節の (2) では開花期から成熟期まで，(3) においては開花期から子実の生長開始までの期間における発育速度をモデル化した．(4) と (5) では，発育モデルの計算上の技術的な 2 つの問題，すなわちダイズが明期と感受して日長反応する実効日長時間をどのように推定するか，および気象条件が平年的に推移した場合の発育速度の期待値をどのように求めるかを検討した．

### 2. 3. 1. 実験およびモデリング方法

(1) 播種日から開花期までの期間のモデル

①モデル I （日長時間別直線モデル）

キタホマレ，スズユタカ，ライデン，エンレイ，タマホマレ，アキヨシの 6 品種のダイズを，Table 10 に示す 6 回の播種期で栽培した（播種期の早い順に A, B, C, D, E, F 区と略称）．耕種方式は 2.2.1 節に記したものと同じである．多くの時期に播種して栽培したのは，栽培期間中にダイズが遭遇する気温の範囲を広げるためである．各播種期とも 4 処理区を設け，それぞれの日長時間を 13.3, 14.3, 15.3 時間，および無処理（自然日長）とした．なお，無処理区にはキタホマレ，エンレイ，タマホマレのみを栽培した．試験区の大きさは 1m × 1m で，この試験区内に 0.6m × 0.6m の正方形状に 0.1m 間隔でダイズ種子を播種した．同一処理区内に上記 6 品種を各 16 粒ずつ播種した．

日長時間は，一辺 0.9m の暗箱を試験区に被せる遮光，および白熱電球による補光を行い調節した．これらの処理は毎日夕方に行った．暗箱は日没の約 1 時間前に設置し，薄明終了後速やかに撤去した．処理区間の温度，湿度差を極力少なくするため，暗箱には光を遮断する構造を持った換気窓（幅 0.05m × 高さ 0.75m）を設け，箱の上面および西側の面の内部には断熱材を設置した．熱電対を使用した自作の通風乾湿計を暗箱の内外に設置して乾湿球温度を測

Table 10　Seeding and flowering stage in daylength-controlled experiment the in field conditions

| seeding (day of year) | variety | flowering (day of year) | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | (DL*=13.3) | (DL=14.3) | (DL=15.3) | (natural) |
| 130 | Kitahomare | 183 | 183 | 183 | 182 |
| 130 | Enrei | 180 | 190 | 203 | 196 |
| 130 | Raiden | 180 | 190 | 204 | |
| 130 | Suzuyutaka | 180 | 191 | 207 | |
| 130 | Akiyoshi | 189 | 208 | 225 | |
| 130 | Tamahomare | 182 | 196 | 208 | 200 |
| 144 | Kitahomare | 189 | 191 | 191 | 190 |
| 144 | Enrei | 190 | 196 | 205 | 201 |
| 144 | Raiden | 190 | 195 | 206 | |
| 144 | Suzuyutaka | 190 | 198 | 209 | |
| 144 | Akiyoshi | 196 | 209 | 229 | |
| 144 | Tamahomare | 191 | 198 | 209 | 205 |
| 158 | Kitahomare | 197 | 198 | 199 | 198 |
| 158 | Enrei | 201 | 203 | 209 | 206 |
| 158 | Raiden | 201 | 203 | 209 | |
| 158 | Suzuyutaka | 201 | 204 | 216 | |
| 158 | Akiyoshi | 205 | 215 | 237 | |
| 158 | Tamahomare | 202 | 207 | 218 | 211 |
| 172 | Kitahomare | 205 | 205 | 206 | 205 |
| 172 | Enrei | 206 | 209 | 217 | 212 |
| 172 | Raiden | 206 | 209 | 215 | |
| 172 | Suzuyutaka | 207 | 210 | 220 | |
| 172 | Akiyoshi | 210 | 220 | 240 | |
| 172 | Tamahomare | 208 | 212 | 224 | 217 |
| 186 | Kitahomare | 214 | 214 | 215 | 214 |
| 186 | Enrei | 216 | 218 | 226 | 220 |
| 186 | Raiden | 215 | 217 | 222 | |
| 186 | Suzuyutaka | 216 | 219 | 227 | |
| 186 | Akiyoshi | 221 | 229 | 249 | |
| 186 | Tamahomare | 218 | 221 | 231 | 223 |
| 200 | Kitahomare | 227 | 226 | 226 | 227 |
| 200 | Enrei | 230 | 230 | 235 | 232 |
| 200 | Raiden | 229 | 229 | 232 | |
| 200 | Suzuyutaka | 230 | 234 | 250 | |
| 200 | Akiyoshi | 235 | 242 | 245 | |
| 200 | Tamahomare | 232 | 235 | 241 | 236 |

* day length (hours).

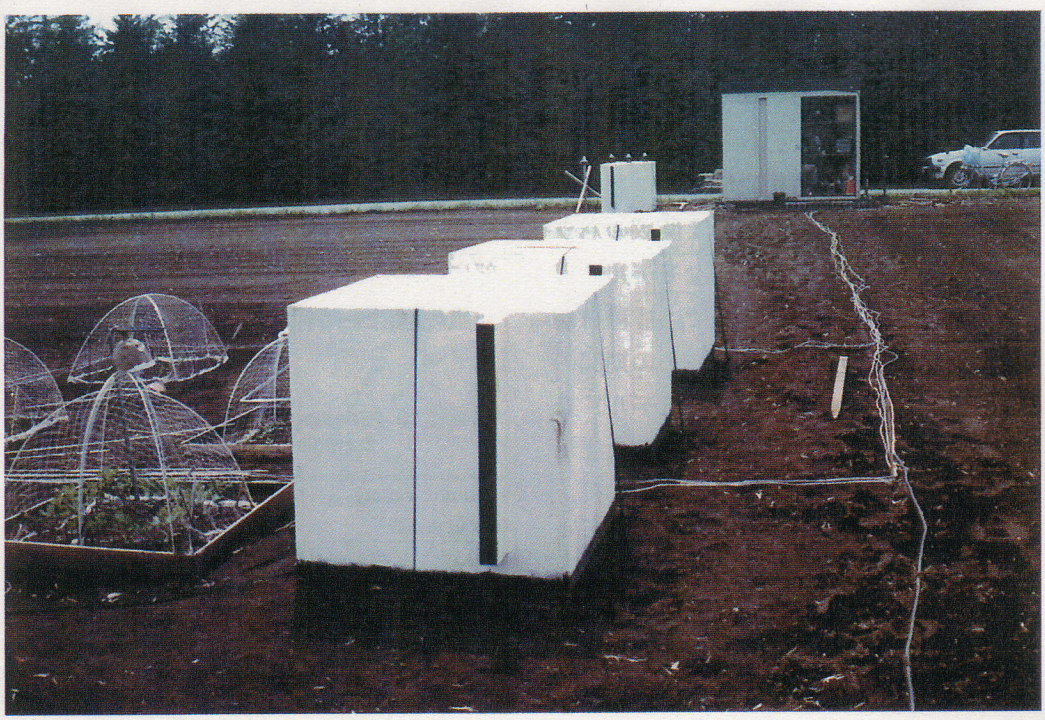


Fig. 9 Controlled-day-length experiment using light-shield boxes with a vent
Heat insulation materials were attached on the top and west side of the boxes.

定した．

補光は，試験区の中央の地上約1.0mの位置に100W白熱電球を設置して行った．笹村[159]の実験結果（白熱電球からの距離と照度，日長効果に関しての実験）を考慮すれば，この方法で日長反応性を見るのに十分な照度を確保していると言える．実験風景をFig.9に示す．

日長処理を行う前に，ダイズ個体がどの程度以上の明るさの期間を明期として感受しているのかを明らかにしておく必要がある．Takimoto and Ikeda[198]によると，明け方と夕方で明期と暗期の境界を与える照度が相違し，夕方に比べて明け方の方が相対的に暗い薄明照度でも，ダイズは明期として感受することが示唆されている．ここではTakimoto and Ikeda[198]のデータから判断して，明期と暗期の境界を与える朝夕の照度はそれぞれ10luxと200lux，その照度を与える太陽高度として−4°，−2°が適当と判断した．ただし，本実験では夕方の明るい時点から暗箱を用いて日長時間を調節したので，この夕方の明暗着境界照度の値はデータの解析結果に影響しない．夕方の明暗期境界照度に関しては2.3.1および2.3.2節の(4)でさらに詳細に検討する．

この期間平均の発育速度を，播種日から開花期に至る期間の日数の逆数として定義した．各処理日長時間毎に，発育速度を平均気温に対してプロットすることにより気温と発育速度を関係づけるモデルを導出した．このモデルの検証のために，各地で行われた奨励品種決定試験のデータ（後出のTable 12に示されている）を使用して，推定開花期と実測開花期の比較を行った．気温データは最寄りの気象官署の観測値を使用した．

②モデルII（立体モデル）

2.2.2節の(1)で得た結果（Fig.1）を参考にして，気温と発育速度の間に折れ線関係を仮定した．処理日長時間別（13.3，14.3，15.3時間）に気温と発育速度の関係を対応づける折れ線を求め，得られた3本の折れ線を連結して，気温と日長時間から発育速度を算出するモデルを導出した．パラメータの値は，モデルによる推定開花日と実測開花日の間の誤差の最小値を与える値を採用した．

モデリングの具体的な作業手順を次に示す．ある日長時間(DLi)における気温(T)と発育速度($DVR_{DLi}(T)$)の関係は，次の折れ線で表されると仮定した．

$$\begin{cases} DVR_{DLi}(T) = 0.0 & (T < a) \quad (2.11a) \\ DVR_{DLi}(T) = \dfrac{c}{(b-a)} \cdot (T-a) & (a \leq T < b) \quad (2.11b) \\ DVR_{DLi}(T) = c & (T \geq b) \quad (2.11c) \end{cases}$$

上式のパラメータセット（a, b, c）は13.3，14.3，15.3時間の処理日長時間毎に求めることができる．任意の日長時間（$DL_1 < DL < DL_2$とする）の発育速度($DVR_{DL}$)は，2本の折れ線の間を比例配分する次式により計算される．

$$DVR(T,DL) = DVR_{DL1}(T) + \frac{(DL-13.3) \cdot \{DVR_{DL2}(T) - DVR_{DL1}(T)\}}{(DL2-DL1)} \quad (2.12)$$

(2.11)式のパラメータは，モデルIを検討するために使用したものと同一の実験データから，日長時間別に次の作業により求めた．

任意のパラメータを使用して，播種日（SDi）以後について毎日の発育速度（DVR）の値を計算し((2.11)式および(2.12)式)，それを積算して発育指標（DVI）の増加を計算した((2.14)式)．DVIが始めて1.0を超える日を推定開花日とした．パラメータの値を変更しながらこの作業を繰り返し，実測開花期（AFD）と推定開花期（PFD）の間の誤差二乗和（$e^2$）を最小にするパラメータの値を捜した．実際の作業は，シンプレクス法のコンピュータプログラム（小林[86]）を使用して行った．

$$e^2 = \sum_{i=1}^{6} (AFDi - PFDi)^2 \quad (2.13)$$

$$DVIx = \sum_{DY=SDi}^{x} DVR_{DY} \quad (2.14)$$

(2) 開花期から成熟期までの期間のモデル

開花から成熟期に至る時期の発育速度（DVR）を気温と日長時間から算出するモデルについて検討した．品種エンレイ，タマホマレを供試して複数の時期（後出のTable 15に示されている）に播種して栽培した．その他，以下の農業試験場での奨励品種決定試験のデータを使用した．

エンレイについては茨城県農業試験場（水戸市，1980, 1984年），群馬県総合農業試験場（前橋市，1979, 1981, 1982年），埼玉県農業試験場（熊谷市，1979, 1985年），長野南信農業試験場（飯田市，1979, 1980, 1981, 1984年），長野県農業試験場（長野市，1984年），静岡県農業試験場（浜松市，1980, 1981, 1982, 1983年），千葉県農業試験場（千葉市，1979, 1982年）のデータで，総数は83個である．

タマホマレについては群馬県総合農業試験場（前橋市，1982, 1983, 1984, 1985年），長野県南信農業試験場（飯田市，1981年），静岡県農業試験場（浜松市，1982, 1983, 1984年），愛知県農業総合試験場（名古屋市，1983年），岐阜県農業試験場（岐阜市，1984年），三重県農業技術センター（津市，1983, 1984年）のデータで，総数は41個である．

気温データは，気象月報に記されている最寄りの気象官署のデータを使用した．次の(2.15)式で表される形のモデルを採用し，開花期と成熟期の発育指標(DVI)をそれぞれ1.0と2.0とした．パラメタリゼーションには2.3.1節の(1)と同じく，モデルによる計算値と実測値の間の誤差を最小にするパラメータを繰り返し計算により求める手法を用いた．

$$DVR = f(T) \cdot g(DL) \quad (2.15)$$

ただし，DVR，T，DLはそれぞれ発育速度，気温，日長時間である．

(3) 開花期から子実の生長開始期までの期間のモデル

15回の時期（後出のTable 17に示されている）にダイズ（品種エンレイ）を播種した．

週に2～3回の頻度で，群落の中で中庸の生育量を示す5個体を抜き取り生重を測定し，そのうち中央値を示す1個体を選抜した．抜き取りに際しては，直径0.2m，深さ地下0.2mの範囲から掘り起こした．選抜個体の子実を莢から取り出して乾物重を測定した．Fig.7と同様の図を描き，子実生長開始日を個体当たり子実乾物重が0.01gとなる日として読み取った（この値の根拠は4.2節で検討）．開花期から子実の生長開始期に要した日数の逆数として発育速度を定義し，発育速度と気温，日長時間，開花期，播種から開花に要した日数の関係を調べた．

(4) 実効日長時間に関する検討

従来，作物の日長反応性を論ずる際に，日長時間

は天候を考慮せず太陽高度のみから計算されていた．この場合平均的な曇天が仮定されていることになる．このような仮定の下では，平均的な気象条件における発育の評価は可能であるが，例えば連続する悪天候による寡照条件のような，異常な気象条件下における発育の評価の精度には疑問が生じる．そこで，天候の影響を考慮した実効日長時間の評価方法について検討した．

以下の方法により明暗期境界照度を推定した．明暗期境界照度として5水準の値を仮定し，それらの値を使用して発育モデルによる開花期予測を行った．予測開花日と実測開花日を比較し，予測誤差の最小値を与える明暗期境界照度を捜した．農業研究センターにおいて品種エンレイを供試して実施された26回の栽培試験のデータを使用した（Table 10 のデータのうち自然日長時間のもの，および後出の Table 15, Table 17 に示されている開花期のデータを使用した）．

具体的な作業手順は以下のとおりである．

①各年次の毎日の実効日長時間を5水準（10, 25, 50, 100, 200lux）の明暗期境界照度を用いて計算した．日日射量が Rsfine 以上の日は雲量5以下の晴天日，Rsrain 以下の日は降雨の観測された雨天日と仮定した．実効日長時間（DLact）は，晴天日と雨天日の実効日長時間（DLfine, DLrain）をもとに次のように計算した．なお，農業環境技術研究所における長期間の雲量の観測データが得られなかったため，気象庁月報に示される東京における日射量の観測値を使用して Rsfine と Rsrain を推定した．

$$\left.\begin{array}{ll} DL_{act} = DL_{fine} & (Rs \geq Rs_{fine}) \\ DL_{act} = DL_{rain} + (DL_{fine}) \cdot \dfrac{(Rs - Rs_{rain})}{(Rs_{fine} - Rs_{rain})} & (Rs_{rain} \leq Rs < Rs_{fine}) \\ DL_{act} = DL_{rain} & (Rs < Rs_{rain}) \end{array}\right\} \quad (2.16)$$

②以上の操作で得られた5セットの日長時間データを用いて開花予測を行った．実測開花日との誤差が最も小さくなる日長時間セットを与える明暗期境界照度を最適値として選んだ．

③開花日の予測には 2.3.2 節 (1) で導出したモデルを使用した．

(5) 平滑化されたデータの使用に関する検討

気象条件が平均的に推移した場合の発育速度の期待値を求める際に，発育モデルに入力する毎日の気象データとして，平年値，あるいは数年間の平均値を入力する方法が最も単純な方法である．しかし，平年値は毎日の変動を消去して季節的なトレンドを抽出したものであるため，現実の（実際に作物が遭遇すると期待される）気象要素の値の分布に比べて，分布幅が狭くなっている．

この節ではまず，平年値データの使用の可否について検討した．次に毎日の気象要素の値のばらつきを考慮したリアリティーある入力データを発育モデルに与える方法について検討した．実効日長時間は 2.3.2 節の (4) で述べたように日射量から計算可能であるので，発育モデルでの使用を目的とするならば気温と日射量について検討すれば十分である．農業環境技術研究所の気象観測露場における 1981 年から 1987 年の7年間の気温と日射量のデータを使用して，各年の日平均気温の5日間の移動平均をさらに7年間平均し，それを平年値の代用とした．平年値からの偏差の同時分布を調べ，これをモデルに与える方法を検討した．

### 2. 3. 2. 結果および考察

(1) 播種日から開花期までの期間のモデル

①モデルⅠ（日長時間別直線モデル）

a）日長時間の効果

実験期間中の気温と日長時間の推移を Fig.10 に示した．この図には品種エンレイの播種から開花期ま

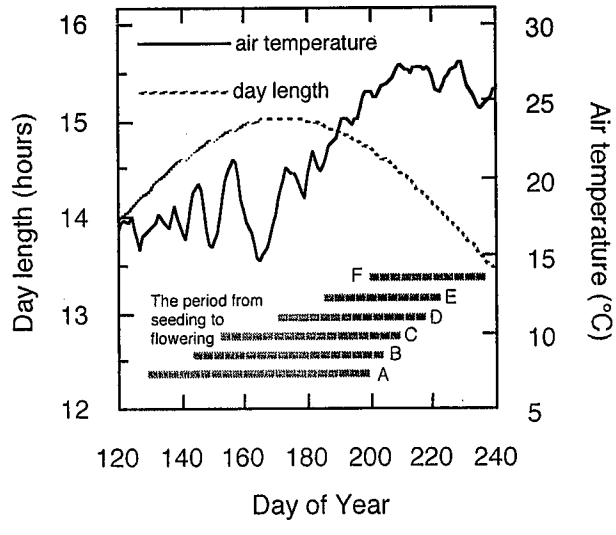



Fig. 10 Air temperature and day length
(At Tsukuba, 1985)

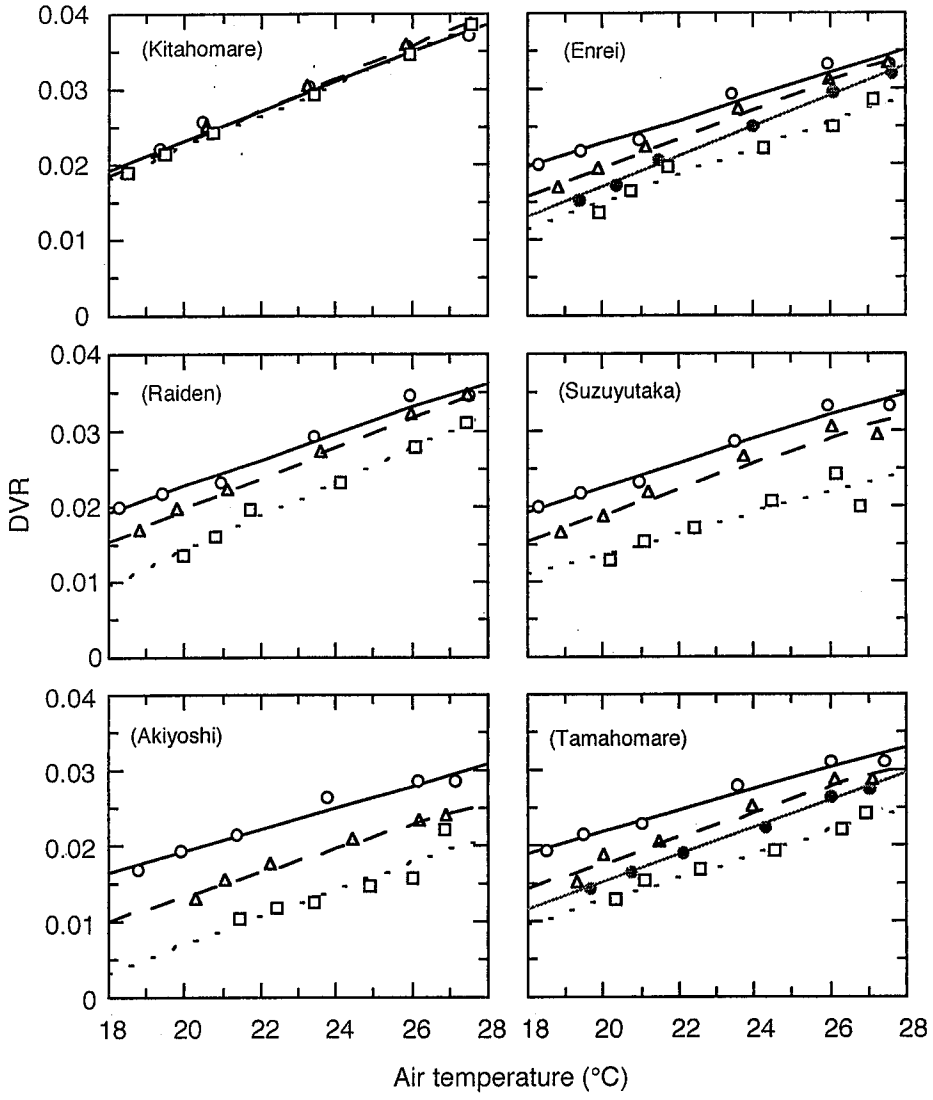



Fig. 11　Relationship between developmental rate (DVR) and air temperature

での期間を併せて示してある．

暗箱の中の気温と外気温はほぼ等しかった．湿度は最大10%程度暗箱内が高い値を示したが，後述するように，暗箱内外の環境差は開花には影響を及ぼしていなかった．

各処理区の開花期はTable 10に示したとおりである．Fig.11は，播種日から開花期までの平均気温と発育速度の関係である．ここでは出芽，花芽分化，花芽発達という各過程を区別せず，播種期と開花期の発育指標（DVI）をそれぞれ0.0と1.0として，その間の平均発育速度を求めた．日長時間別に整理すると，気温と発育速度は直線的な関係を示したので，両者を直線で回帰して考察を進めた．以後この直線を気温－発育速度直線と呼称する．Table 11に，各品種，各処理日長時間における気温－発育速度直線を表す式を示した．

Fig.11に示されるように，早生品種のキタホマレには日長処理区間に差が認められず，本実験の処理日長時間範囲内では発育速度は気温のみに依存し，日長時間反応性は認められなかった．キタホマレでは，無処理区も含めて各処理区の気温－発育速度直線に差が見られなかったことから，暗箱の使用に起因する処理区間の環境の相違（既述のように湿度差が実測された）は発育速度に影響を及ぼさなかったと判断された．このことから，キタホマレ以外の品種で見られた気温－発育速度直線の相違は日長処理

Table 11 Regression of developmental rate (DVR) from air temperature

| variety | DVR ($day^{-1}$) | | |
|---|---|---|---|
| | (DL[a]=13.3) | (DL=14.3) | (DL=15.3) |
| Kitahomare | −0.016 + 0.0020×T[b] | −0.020 + 0.0022×T | −0.020 + 0.0021×T |
| Enrei | −0.009 + 0.0016×T | −0.019 + 0.0019×T | −0.021 + 0.0018×T |
| Raiden | −0.012 + 0.0017×T | −0.021 + 0.0020×T | −0.031 + 0.0023×T |
| Suzuyutaka | −0.009 + 0.0016×T | −0.015 + 0.0017×T | −0.014 + 0.0014×T |
| Tamahomare | −0.007 + 0.0020×T | −0.020 + 0.0022×T | −0.020 + 0.0021×T |
| Akiyoshi | −0.010 + 0.0015×T | −0.019 + 0.0016×T | −0.029 + 0.0018×T |

[a] day length (hours).
[b] air temperature (℃).

のみの影響と考えられる.

自然日長条件での気温と発育速度の関係にも直線的関係が認められ, 直線回帰が可能であった. 既に述べたように, この直線の傾きの逆数が有効積算気温, y 切片を有効積算気温で除した値が基準温度である. この事から明らかなように, 幅広い作季による試験結果を, 単純な有効積算気温法で説明することが可能である. このことについては以下でさらに検討する.

b) 早晩性の品種間差

ダイズの早晩性の品種間差は花芽誘導の時期, 花芽の生長の日長と気温に対する反応性の差に起因する. しかし, 早晩性に関する現行の品種分類法は, 実際にダイズを栽培してその生育期間の長短から品種特性を評価する手法が採用されており (福井[34], 1951), 日長と気温に対する反応性が明確に分離されていない. Fig.11 に示される本実験の結果を用いると, 早晩性に関する品種特性の理解が容易になる. Fig.11 や Table 11 に見られるように, 気温－発育速度直線の傾きには, 14.3 時間日長におけるエンレイおよび 15.3 時間日長におけるライデンで若干勾配が急になっていることを除くと, 品種間であまり大きな差は見られなかった. このことは発育速度の気温に対する反応性に顕著な品種間差が存在しない事を示唆している. 一方, 日長時間を変化させると気温－発育速度直線が移動した. その移動程度には顕著な品種間差が認められ, 早生のキタホマレでは移動量が少なく, 晩生のアキヨシでは大きかった. これらのことはダイズの早晩性の品種間差は主に日長時間に対する反応性の差に起因するという従来の説 (福井[34]) を発育速度の面から説明するものである.

ダイズの発育速度の気温と日長に対する反応の様相が複雑であるため, 従来多くの用語を用いて開花現象が解析されてきた. 以下にこれらの用語の意味を気温－発育速度直線を用いて考察した. まず用語を概観すると (Fig.12 参照), 「開花限界日長 (critical day length for flowering)」は開花可能な最長の日長時間である. 「最適日長 (optimum day length)」は開花まで日数が最小となる日長時間で, 品種の早晩性に関係していると言われている (昆野[90]). 「最適日長」の値には幅があり, その最長のものが最適日長の限界時間と呼ばれる. 日長時間が短縮すると気温－発育速度直線は上方向に移動する. しかしダイズの発育速度には上限があるために, ある一定の日長時間以下になると移動しなくなり, その時の日長時間が「最適日長の限界時間 (supraoptimal)」である. キタホマレは日長時間を 15.3 時間以下に短縮しても気温－発育速度直線が移動しないことから, 最適日長の限界時間は 15.3 時間以上であることがわかる. 他の品種では 14.3 時間と 13.3 時間日長における気温－発育速度直線に差が見られるので, 最適日長の限界時間は 14.3 時間以下に存在する.

本実験で得られた最短の開花まで日数は, 7 月 19

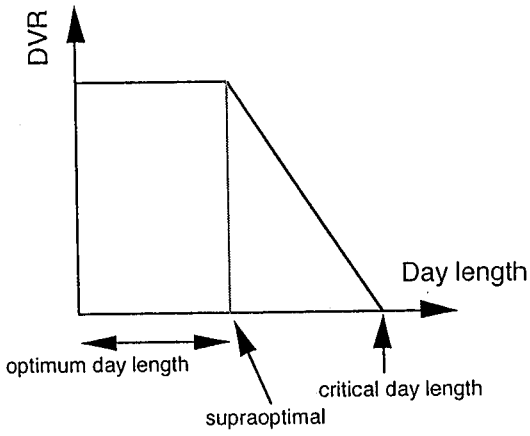



Fig. 12 Explanation of optimum, supraoptimal and critical day length for flowering

日（DOY200）播種のキタホマレの26日であった．既往の栽培試験データに見られるダイズの開花までの日数は，最短が25日程度であるから（Garner and Allard,[41]），このキタホマレの発育速度がダイズの発育速度の上限に近いものと判断される．ダイズは12時間程度以下の短日条件で栽培するとほぼ同時に開花し，温度反応性に品種間差が見られなくなることが報告されている（Steinberg and Garner[186], Criswell and Hume[22]）．これらを考慮すると，任意のダイズ品種を最適日長下で栽培すれば，その気温－発育速度直線はキタホマレで得られたものに近いものになると推察される．

c）開花期の推定

Table 12とFig.13は，モデルによる推定開花期と実測開花期の比較を示したものである．実測と推定の間の標準誤差は3.4日であったが，実測と推定の間の差が大きいものも含まれている．その原因の1つは，播種日前後に無降雨期間があり土壌水分不足のために出芽が遅れたためと推定できる．出芽後は土壌水分の多寡が開花に及ぼす影響はほとんど無い（昆野[89]）．

Table 12　Comparison of actual and calculated flowering date

| location | year | cultivar | seeding | actual flowering | calculated flowering |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | (day of year) | | |
| Yamagata-Shi | 1980 | Raiden | 147 | 205 | 204 |
| Yamagata-Shi | 1980 | Raiden | 167 | 220 | 222 |
| Yamagata-Shi | 1980 | Suzuyutaka | 147 | 216 | 209 |
| Yamagata-Shi | 1980 | Suzuyutaka | 167 | 226 | 225 |
| Yamagata-Shi | 1981 | Raiden | 148 | 206 | 209 |
| Yamagata-Shi | 1981 | Raiden | 166 | 212 | 213 |
| Yamagata-Shi | 1981 | Suzuyutaka | 148 | 210 | 212 |
| Yamagata-Shi | 1981 | Suzuyutaka | 166 | 214 | 216 |
| Sinjo-Shi | 1980 | Raiden | 134 | 203 | 206 |
| Sinjo-Shi | 1980 | Raiden | 166 | 217 | 225 |
| Sinjo-Shi | 1980 | Suzuyutaka | 134 | 210 | 211 |
| Sinjo-Shi | 1981 | Raiden | 140 | 206 | 213 |
| Sinjo-Shi | 1981 | Raiden | 166 | 214 | 215 |
| Sinjo-Shi | 1981 | Suzuyutaka | 140 | 212 | 216 |
| Sinjo-Shi | 1981 | Suzuyutaka | 166 | 219 | 216 |
| Tsukusino-Shi | 1980 | Akiyoshi | 201 | 241 | 239 |
| Tsukusino-Shi | 1980 | Akiyoshi | 211 | 247 | 245 |
| Tsukusino-Shi | 1981 | Akiyoshi | 200 | 243 | 242 |
| Tsukusino-Shi | 1981 | Akiyoshi | 212 | 251 | 252 |
| Tsukusino-Shi | 1981 | Akiyoshi | 221 | 259 | 259 |
| Fukuoka-Shi | 1980 | Tamahomare | 162 | 205 | 203 |
| Fukuoka-Shi | 1980 | Tamahomare | 191 | 224 | 225 |
| Fukuoka-Shi | 1980 | Tamahomare | 206 | 239 | 238 |
| Fukuoka-Shi | 1981 | Tamahomare | 193 | 232 | 227 |
| Fukuoka-Shi | 1981 | Tamahomare | 206 | 238 | 238 |
| Takamatsu-Shi | 1984 | Enrei | 186 | 218 | 217 |
| Takamatsu-Shi | 1984 | Tamahomare | 186 | 222 | 220 |
| Takamatsu-Shi | 1984 | Akiyoshi | 186 | 232 | 225 |
| Matsuyama-Shi | 1984 | Tamahomare | 165 | 207 | 205 |
| Matsuyama-Shi | 1984 | Tamahomare | 179 | 217 | 215 |
| Matsuyama-Shi | 1984 | Tamahomare | 184 | 222 | 218 |
| Matsuyama-Shi | 1984 | Tamahomare | 194 | 230 | 226 |
| Matsuyama-Shi | 1984 | Akiyoshi | 165 | 221 | 213 |
| Matsuyama-Shi | 1984 | Akiyoshi | 179 | 227 | 221 |
| Matsuyama-Shi | 1984 | Akiyoshi | 184 | 227 | 224 |
| Matsuyama-Shi | 1984 | Akiyoshi | 194 | 237 | 231 |
| Sapporo-Shi | 1980 | Kitahomare | 136 | 199 | 200 |
| Sapporo-Shi | 1981 | Kitahomare | 142 | 205 | 209 |
| Sapporo-Shi | 1982 | Kitahomare | 140 | 204 | 208 |

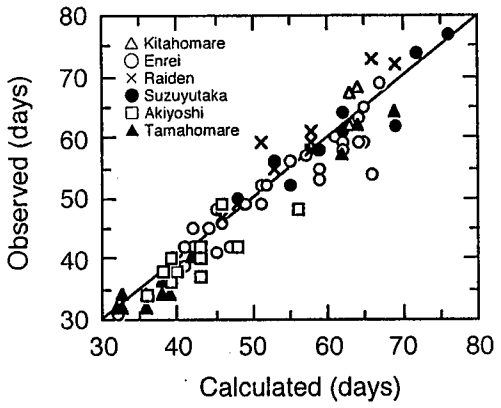



Fig. 13 Comparison of observed and calculated number of days from seeding to flowering

d) 有効積算気温に関する検討

作物の温度反応は簡便な有効積算気温を用いて論じられる場合が多い．それには対象となる現象が気温のみに依存すると見なされる事が必要である．ダイズの開花には日長時間が強く影響するため，有効積算気温を用いて開花期を精度良く推定することは本質的には不可能である．しかし，適用範囲（地域，作期）を限れば，日長時間と気温の間に相関関係が存在するため，発育速度が見かけ上気温のみに依存すると見なされる場合がある．Fig.10 に見られたように，一般的なダイズの播種から開花までの期間，すなわち6月上旬から8月上旬にかけては，気温の上昇にともない日長時間が減少する傾向がある．地域・期間を限れば，気温と日長時間の間に相関関係が存在する．例えば，前橋市，熊谷市，水戸市，新潟市，千葉市，つくば市の6月5日から8月14日までの平年の半旬平均気温と日長時間をプロットすると（つくば市データは農業環境技術研究所気象露場における10年間平均値，他の地点は気象官署の観測値），Fig.14 のような相関関係が存在し，次式を用いて日平均気温から日長時間が推定できる．

$$DL = h\,(T) \qquad (2.17)$$

(2.17) 式と (2.6) 式と組み合わせることにより，結局次のように，気温のみから発育速度を推定する事が可能となる．

$$DVR = f\,(T) \cdot g\,(DL) = f\,(T) \cdot g\,(h\,(T)) \qquad (2.18)$$

エンレイ，タマホマレについて，Fig.11 と Fig.14 の関係を組み合わせると，Fig.15 の曲線（直線的である）で示される気温と発育速度の関係が得られ，この曲線を直線近似すると，有効積算気温とその基準温度を求めることができる．基準温度と有効積算気温はエンレイ，タマホマレそれぞれ 12.9℃ と 441degree・day，12.0℃ と 443degree・day であった．これらの値を用いて Table 12 と同じデータを用いて開花期の推定を行ったところ，気温と日長時間を独立に与えた場合と同じ精度（標準誤差 3.4 日）が得られた．しかし，気温と日長時間の間に相関関係の見られなくなる8月以降に開花する場合や，感光性の高い品種の開花期の推定を行う際には有効積算気温法を用いても十分な精度は期待できない．さらに，有効積算気温法は，気温と日長時間の間に，平年的な関係が成立することを前提としているので，異常

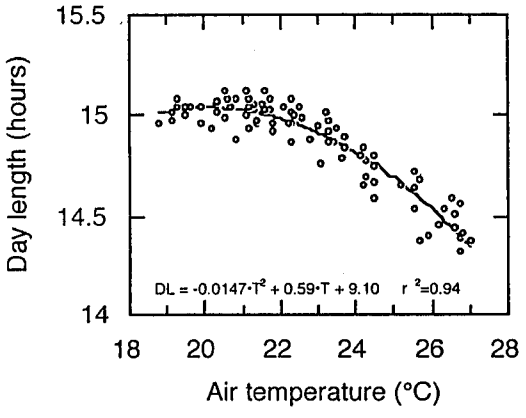



Fig. 14 Relationship between day length and air temperature

Pentad-mean values from Jul.5 to Aug. 14 in Maebashi, Kumagaya, Mito, Niigata, Chiba, Tsukuba.

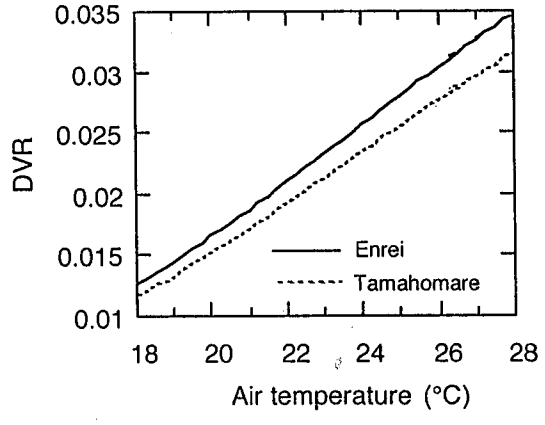



Fig. 15 Dependence of DVR on air temperature

DVR is calculated by Eq.(2.18). The effect of day length is implied through the relationship between air temperature and day length by Eq.(2.17).

気象年の発育解析・予測への応用は危険であり避けるべきである．

②モデルⅡ（立体モデル）

モデルのパラメータは Table 13 に示す値であった．日長時間別に得られた折れ線を連結して Fig.16 に示す立体モデルを得た．右側の各図はそれぞれ左側の立体図を真上から見た場合の等値線図である．Fig.16 から明らかなように，キタホマレには日長反応性が

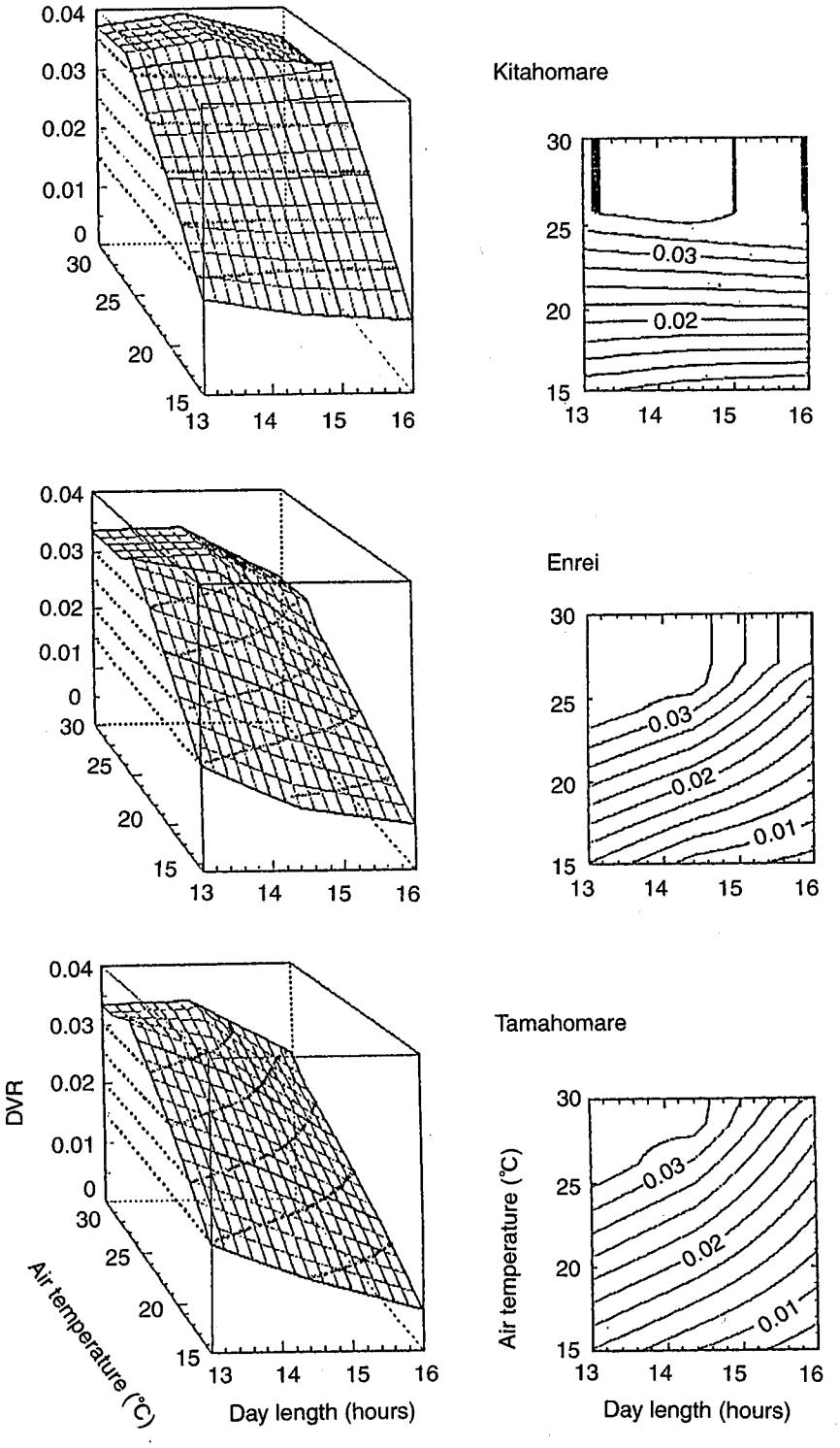



Fig. 16　Dependence of DVR on air temperature and day length

Model-Ⅱ, calculated by Eq.(2.11a,b,c) and Eq.(2.12).
The right-hand figures show the contour lines of the respective left-hand figures.

無いので，グラフ上で日長時間軸方向に発育速度は変化せず，等値線図上には日長時間軸に平行な線が並ぶ．キタホマレ以外の品種では日長反応性の存在が明らかである．日長時間軸方向の発育速度の変化に注目すると，高温側では日長時間の影響が強い．逆に低温側では日長時間に対する発育速度の反応が鈍くなっている．気温軸に沿った発育速度の変化について見ると，温度上昇にともなって発育速度は直線的に上昇するが，ある閾値温度に達すると発育速度は最大値に達し，もはや上昇しない．閾値の温度は日長時間により相違している．閾値の温度における発育速度の最大値は各品種とも0.035付近であった．以上のように，発育速度に対する気温と日長時間の効果は独立ではなく，相互作用が存在することが明らかとなった．従来，発育速度と気温および日長時間を関連づけるモデルでは，(2.6)式のように気温と日長時間の効果の独立性を仮定していたため，ここで行ったような解析ができなかった．

福井[37]は，ダイズの開花までの発育に及ぼす気温と日長時間の影響を形態的に追跡している．彼の結果からは高温は主茎節全体の花芽の生長を一様に促進し，短日は特に下位節の花芽生長を促進する傾向が読みとれる．このことから長日は下位節の花芽生長を遅延・阻害する事が示唆される．一方，永田[120]は開花までに要する日数と，第一着花節位に極めて強い相関があると報告している．これらの結果から，高温による開花期の促進は単純な温度反応であり，一方長日による開花期の遅延は，第一着花節位を上げ，開花まで日数を延長して下位節から発生する分枝数を増加して栄養生長量（繁茂量）を稼ぐ戦略ととらえられる．そのため，特に晩生品種の高温側で日長時間による発育速度の抑制が強く現れているものと推察される．

次に，出芽期で播種日から開花期を二分した場合のモデリングについて述べる．気温と出芽速度（播種から出芽に要した日数の逆数として定義した）の関係をFig.17に示した．一見するとばらつきの大きなプロットに見えるが，出芽までは日数が短く，1日の差が図上で見かけ上大きな差となって現れている．20℃ 以上の気温範囲では，約4.5日で出芽し，気温の影響は小さかった．気温の高い部分で低い出芽速度を示しているデータがあるが，これは土壌の乾燥が原因と考えられた．出芽期を0.0，開花期を1.0とする発育指標を設定し，(2.11a), (2.11b), (2.11c)各式で表わされるモデルのパラメータをもとめたところ，Table 14に示す値を得た．

(2) 開花期から成熟期までの期間のモデル

各試験区の開花期，成熟期はTable 15に示すとおりであった．既にFig.5で見られたように，子実生長は，ある気温までは気温上昇によりわずかに促進され，高温条件下で遅延する．また，日長時間が短縮すると促進される．2.3.2節の(1)で明らかにしたように，開花までの期間においては，最適日長の限界時間以下では日長時間が短縮しても発育は促進されな

Table 13 Parameters for the Model–II (Eq.(2.11)and (2.12) for the period from seeding to flowering

| variety | a | b | c |
|---|---|---|---|
| Kitahomare (DL*=13.3) | 9.8 | 25.7 | 0.038 |
| Kitahomare (DL=14.3) | 10.9 | 25.7 | 0.039 |
| Kitahomare (DL=15.3) | 11.4 | 24.3 | 0.037 |
| Enrei (DL=13.3) | 9.1 | 24.4 | 0.034 |
| Enrei (DL=14.3) | 11.2 | 25.9 | 0.034 |
| Enrei (DL=15.3) | 10.8 | 27.1 | 0.028 |
| Raiden (DL=13.3) | 9.6 | 24.3 | 0.035 |
| Raiden (DL=14.3) | 12.3 | 25.1 | 0.035 |
| Raiden (DL=15.3) | 14.3 | 26.7 | 0.033 |
| Suzuyutaka (DL=13.3) | 9.6 | 24.1 | 0.034 |
| Suzuyutaka (DL=14.3) | 10.7 | 25.3 | 0.032 |
| Suzuyutaka (DL=15.3) | 9.4 | 30.7 | 0.028 |
| Akiyoshi (DL=13.3) | 11.5 | 23.5 | 0.030 |
| Akiyoshi (DL=14.3) | 12.5 | 29.1 | 0.029 |
| Akiyoshi (DL=15.3) | 9.5 | 36.3 | 0.025 |
| Tamahomare (DL=13.3) | 7.7 | 26.1 | 0.034 |
| Tamahomare (DL=14.3) | 9.4 | 28.9 | 0.034 |
| Tamahomare (DL=15.3) | 9.8 | 30.3 | 0.028 |

* day length (hours).

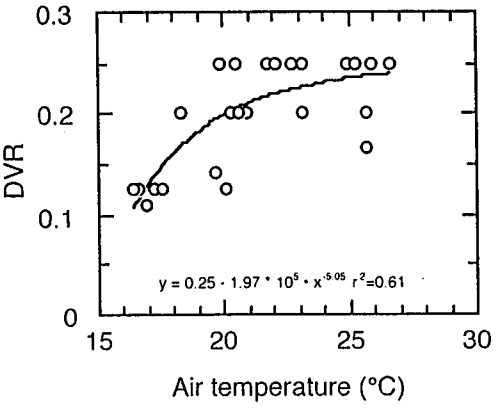



Fig. 17 Air Temperature and DVR (in the period from seeding to emergence).

い．これらの現象が登熟期間にも成立すると仮定し，その様子を表現できるように，発育速度の気温（T）と日長時間（DL）に対する反応性を表すf(T)とg(DL)に，それぞれ2次曲線とロジスチック曲線を採用した．

$$\left.\begin{aligned} f(T) &= -a \cdot T^2 + b \cdot T + c \\ g(DL) &= 1 - \frac{1}{1 + h \cdot \exp(-k \cdot DL)} \end{aligned}\right\} \quad (2.19)$$

f(T)，g(DL)各関数の最適なパラメータの値はTable 16に示すとおりであった．f(T)，g(DL)を図示するとFig.18に示されるようになり，今回検討した日長時間の範囲では日長時間と発育速度は直線的関係にあった．

Fig.19は，登熟日数の実測値と(2.19)式で示されるモデルによる計算値の比較である．実測値と計算値の間の標準誤差はエンレイ，タマホマレそれぞれ4.3，4.9日であった．モデルにより計算された登熟日数は，早い開花期（長い登熟日数）で過小評価，遅い開花期（短い登熟日数）で過大評価される傾向が認められた．このことは，図中に破線で示したプロット点の回帰直線が，実線で示される実測値と計算値の一致を示す直線とずれていることからも明らかである．登熟期間全体を通して，f(T)およびg(DL)が一定であるという仮定が，このずれの原因の1つであると考えられた．開花期から子実生長開始までの発育の進み方は2.2.2節の(2)で示したように，気象条件の影響を強く受ける．しかし，子実の生長開始期以降は，炭水化物や窒素の転流という物質収支が発育指標の進行を支配すると考えられる（Sinclair and de Wit[170]）．したがって，登熟期間の長さを気象要素のみを入力する発育モデルによって予測することに無理があると考えられる．開花期から成熟期までを，子実の生長開始期で二分してモデリングする必要がある．

なお，登熟期間の長さと収量は，相関が高いことが報告されている（Hanway and Weber[45]，Egli and Leggett[29]，Dunphy *et al.*[28]）．登熟期間の日長時間も

Table 14　Parameters for the Model-II (Eq.(2.11) and (2.12)), for the period from emergence to flowering

| variety | a | b | c |
|---|---|---|---|
| Kitahomare (DL*=13.3) | 8.4 | 27.5 | 0.047 |
| Kitahomare (DL=14.3) | 8.5 | 26.7 | 0.044 |
| Kitahomare (DL=15.3) | 8.1 | 26.4 | 0.042 |
| Enrei (DL=13.3) | 9.1 | 23.3 | 0.038 |
| Enrei (DL=14.3) | 10.0 | 24.0 | 0.034 |
| Enrei (DL=15.3) | 13.9 | 25.5 | 0.031 |
| Raiden (DL=13.3) | 8.7 | 26.1 | 0.044 |
| Raiden (DL=14.3) | 9.7 | 25.2 | 0.037 |
| Raiden (DL=15.3) | 14.4 | 26.9 | 0.035 |
| Suzuyutaka (DL=13.3) | 8.9 | 24.1 | 0.039 |
| Suzuyutaka (DL=14.3) | 9.1 | 27.2 | 0.036 |
| Suzuyutaka (DL=15.3) | 10.5 | 30.8 | 0.032 |
| Akiyoshi (DL=13.3) | 8.2 | 25.1 | 0.037 |
| Akiyoshi (DL=14.3) | 11.6 | 25.8 | 0.034 |
| Akiyoshi (DL=15.3) | 12.0 | 31.6 | 0.035 |
| Tamahomare (DL=13.3) | 9.8 | 24.4 | 0.033 |
| Tamahomare (DL=14.3) | 12.8 | 29.3 | 0.033 |
| Tamahomare (DL=15.3) | 9.3 | 36.1 | 0.026 |

* day length (hours).

Table 15　Records of the experiments to derive DVR in the period from flowering to maturity

| variety | year | seeding | flowering | maturity |
|---|---|---|---|---|
| | | (day of year) | | |
| Enrei | 1984 | 130 | 196 | 276 |
| Enrei | 1984 | 163 | 212 | 272 |
| Enrei | 1984 | 182 | 222 | 278 |
| Enrei | 1984 | 192 | 227 | 283 |
| Enrei | 1984 | 212 | 243 | 299 |
| Enrei | 1985 | 144 | 201 | 275 |
| Enrei | 1985 | 158 | 206 | 276 |
| Enrei | 1985 | 172 | 212 | 282 |
| Enrei | 1985 | 186 | 220 | 285 |
| Enrei | 1985 | 200 | 232 | 291 |
| Tamahomare | 1984 | 130 | 200 | 306 |
| Tamahomare | 1984 | 182 | 226 | 305 |
| Tamahomare | 1984 | 192 | 229 | 305 |
| Tamahomare | 1984 | 212 | 247 | 314 |
| Tamahomare | 1985 | 144 | 205 | 303 |
| Tamahomare | 1985 | 158 | 211 | 301 |
| Tamahomare | 1985 | 172 | 217 | 304 |
| Tamahomare | 1985 | 186 | 223 | 306 |
| Tamahomare | 1985 | 200 | 236 | 306 |

Table 16　Parameters of the model of Eq.(2.19)

| variety | a | b | c | h | k | RMSE |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Enrei | 0.000119 | 0.00467 | -0.020 | 1093 | 0.52 | 4.3 |
| Tamahomare | 0.000127 | 0.00449 | -0.020 | 748 | 0.45 | 4.9 |

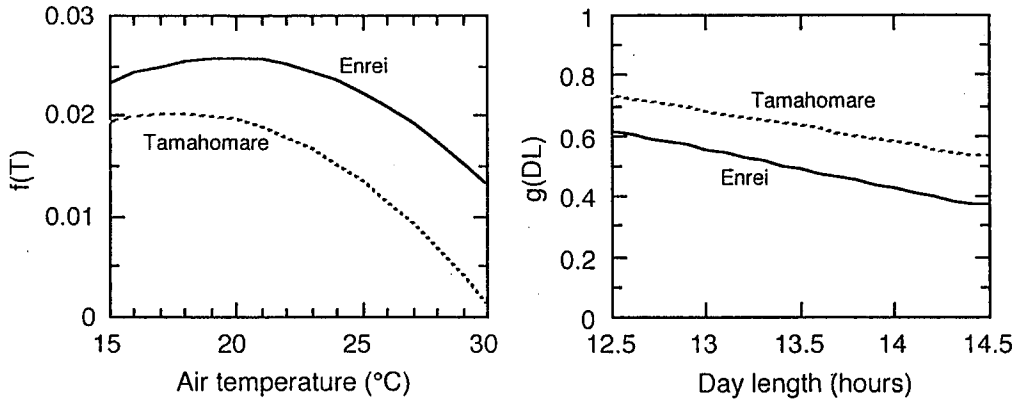



Fig. 18 Effect of air temperature and day length on developmental rate in the period from flowering to maturity.

(f(T) and g(DL) in Eq.(2.19))

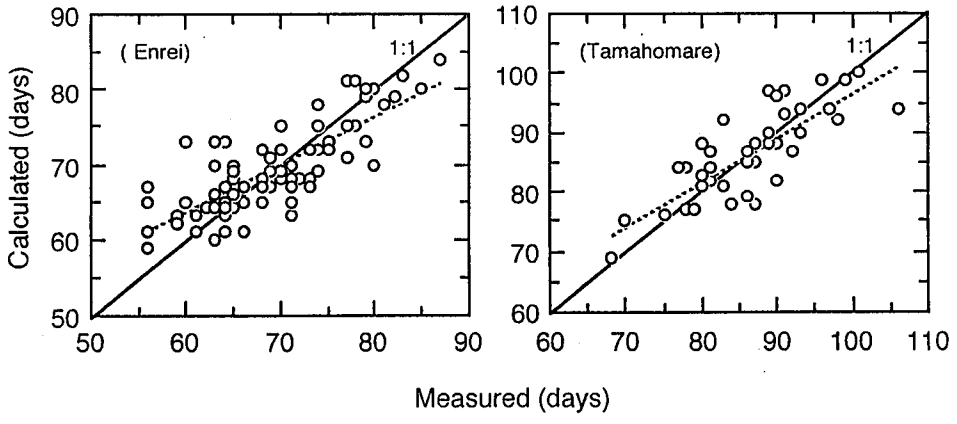



Fig. 19 Comparison of calculated and measured days from flowering to maturity by the model of Eq.(2.19)

Regression of data points

収量に影響を与えることが報告されているが(福井・鎗水[35], Guiamet and Nakayama[43], Thomas and Raper[200]), これは日長時間が登熟期間の長さに影響し（福井・鎗水[35], 福井・後藤[36], Criswell and Hume[22], Niwa *et al.*[126]), 登熟期間の長さが収量に影響したものと考えられる. このように登熟期間の長さは収量を論ずる上で重要であり, その長さを気象条件との関係で評価することは, 収量の解析のために有効である.

(3) 開花期から子実の生長開始期までの期間のモデル

各試験区の子実の生長開始期は Table 17 に示すとおりであった. 開花期, 播種日から開花期までの日数, および開花期から子実の生長開始に至る期間の平均気温と, 発育速度の関係は Fig.20(a), (b), (c) に示すとおりである. 開花期が遅いほど発育速度は大であった（Fig.20(a)). 播種から開花に要した日数も発育速度と負の相関を示した（Fig.20(b)). このことは発育速度が開花期以前に遭遇した気象条件に依存する可能性を示唆している.

2.2 節における人工気象室実験では開花後の日長時間を一定に保ったため, 開花期の相違は開花時における個体の状態の相違（この原因は播種から開花に至る時期にダイズが遭遇した気象条件の相違である）と考えることができた. しかし本実験は圃場条件で行ったため, 開花後の日長時間が開花期によって相違する. この実験における開花期は全て夏至を過ぎた時期であったため, 開花期の遅れにともなって日長時間は単調に減少し, 開花期と開花期における日長時間は1対1に対応する. このため, 発育速度に支配的に影響する要因が開花期における日長時間であるのか, あるいは開花期における個体の状態であるのか, 本実験からは判断できなかった. 気温は発育速度に強く影響しなかった（Fig.20(c)). これ

は，26℃ 程度以下の気温範囲で子実の生長が気温に鈍感であるという 2.2.2 節の (2) で示した人工気象室実験の結果と一致する．なお，28℃ 以上の範囲では子実生長が遅延する人工気象室における 2.2.2 節の (2) における実験結果を考慮すると，高温範囲でのみ気温の効果が現れるようにモデリングすればよいであろう．

本実験のデータのみを用いて開花期から子実の生長開始期に至る期間の発育速度をモデリングすることはできなかった．ただし，この時期における発育モデルとしては，2.2.2 節の (2) の Fig.8 に示される関係の使用が可能であり（これには開花までの履歴が考慮されていない欠点があることに注意する必要があるが），これを 6 章で述べる生育シミュレーションモデルに便宜的に使用した．

Table 17　Developmental rate (DVR) and averaged air temperature in the period from flowering to initiation of seed filling

| year | seeding | flowering | IS[a] | DVR[b] | Tave[c] |
|---|---|---|---|---|---|
| | (day of year) | | | | |
| 1988 | 130 | 193 | 214 | 0.048 | 19.9 |
| 1988 | 161 | 212 | 229 | 0.059 | 24.0 |
| 1988 | 192 | 233 | 242 | 0.111 | 25.6 |
| 1988 | 216 | 249 | 258 | 0.111 | 22.0 |
| 1989 | 130 | 197 | 221 | 0.042 | 24.4 |
| 1989 | 165 | 213 | 229 | 0.063 | 24.2 |
| 1989 | 195 | 228 | 240 | 0.083 | 24.6 |
| 1989 | 205 | 237 | 245 | 0.125 | 24.6 |
| 1989 | 214 | 243 | 252 | 0.111 | 24.6 |
| 1989 | 219 | 247 | 257 | 0.100 | 24.3 |
| 1989 | 227 | 254 | 265 | 0.091 | 23.4 |
| 1990 | 162 | 204 | 219 | 0.067 | 26.0 |
| 1990 | 191 | 225 | 238 | 0.077 | 27.5 |
| 1990 | 201 | 229 | 243 | 0.071 | 26.6 |
| 1990 | 212 | 245 | 256 | 0.091 | 24.5 |

[a] initiation of seed filling
[b] reciprocal of the number of days from flowering to the initiation of seed growth.
[c] averaged air temperature

開花期から子実の生長開始期に至る期間における発育速度のモデリングには，以下の条件を複数組み合わせて設定した実験を今後行う必要がある．実験に際しては子実乾物重の変化を連続的にサンプリングする必要があるため，供試個体を多く使用する必要がある．

(1) 播種から開花までの気温，日長時間
(2) 開花後の日長時間
(3) 開花後の気温
(4) 実効日長時間に関する検討

はじめに本実験で採用した 5 水準の照度レベルにした根拠を述べる．なお，明け方の明暗期境界照度は，Takimoto and Ikeda[198] の実験結果から 10lux が適当であると判断されたため，本研究では夕方の明暗期境界のみを検討した．夕方の明暗期境界照度は，Takimoto and Ikeda[198] の以下の実験結果を参考にすると 10 ～ 200lux の間にあると判断できる．すなわち，彼らは次の実験 (a) と実験 (b) を行っている．

実験 (a)：12 時間の明期（明るい自然光）に加えて 1, 10, 50, 200, 500lux の強度の補光を蛍光灯により 3 時間与える処理を 14 日間継続した．補光を与える時間は次の 2 つを設定した．すなわち，自然光による 12 時間明期の前（明け方に相当）と明期の後（夕方に

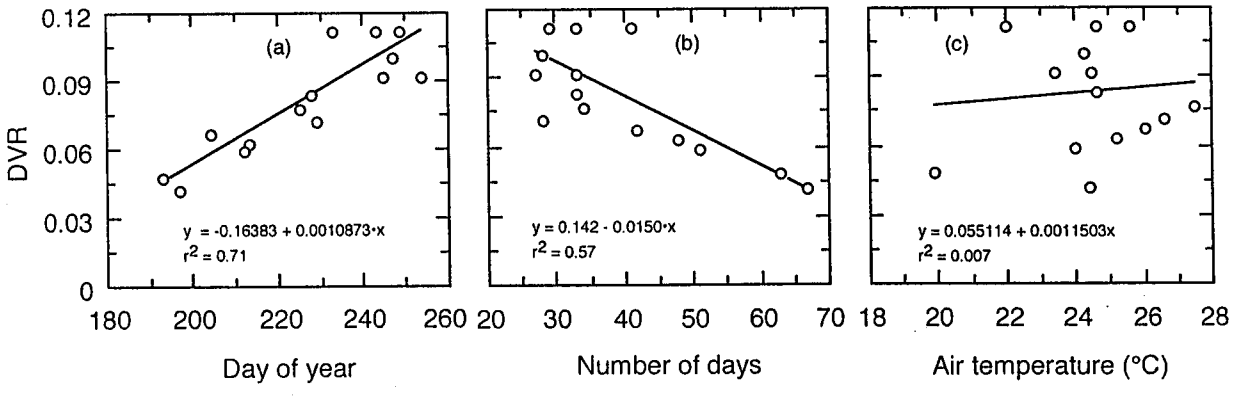



Fig. 20　Dependence of developmental rate (DVR) on
(a) flowering date
(b) number of days from seeding to flowering
(c) averaged daily mean air temperature.
(DVR is the reciprocal of number of days from flowering to the initiation of seed growth)

相当). 処理期間以外は24時間明期で栽培した. 形成された花芽の数を測定した. その結果, 明け方は10luxで花芽形成されないが, 1luxだと花芽形成される. 夕方は, 200luxで花芽形成されず, 1lux, 10, 50luxの順に, 形成される花芽が多かった.

実験(b):自然条件で栽培し, 明け方あるいは夕方の薄明照度が1, 10, 50, 200luxになったときに暗箱を被せる処理を行い, 開花期を調べた. その結果, 明け方は照度が低いほど開花期は早くなるが, 特に1luxと10lux, 10luxと50luxでの差が大きい. 夕方は処理の効果が認められなかった.

これらの結果をもとに, Takimoto and Ikeda[198]は実効日長時間は明け方の10luxから夕方の200luxに至る時間より短い程度と結論している. しかし, 上の結果を詳細に検討すると明け方の明暗期境界として10luxを採用するのは妥当と判断されるが, 夕方の明暗期境界照度については, 上記実験(a)と(b)の結果が一致しない. ただし, 夕方の明暗期境界照度が10luxから200luxの間に存在することはわかる. そこで, 10, 25, 50, 100, 200luxの5水準を採用した.

Fig.21(a), (b)は, 雨天日(降水量が記録された日)と雲量が5以下の晴天日の日日射量の度数分布であるが, 雨天日および晴天日の日日射量はそれぞれ5MJ・$m^2$・$day^{-1}$以下と20MJ・$m^2$・$day^{-1}$以上に集中していた. このことから, (2.16)式のRsfineとRsrainの値に20MJ・$m^2$・$day^{-1}$と5MJ・$m^2$・$day^{-1}$を採用した. 岸田[84]の観測結果を参考にして, 10, 25, 50, 100, 200luxの各照度を与える薄明時の太陽高度は, 雲量5以下の晴天日は-5°, -4.5°, -4.2°, -3.5°, -2.8°, 雨天日は-2.2°, 0°, +1.5°, +3°, +4°とした.

Table 18に示すように, 夕方の明暗期境界照度として25luxを採用して実効日長時間を計算し, 開花期を推定した場合が最も実測開花期との誤差が最も小さかった. したがって25luxが, 夕方の明暗期境界照度と考えられる. 結局, 晴天日および雨天日の明暗期境界照度を与える朝・夕の太陽高度はそれぞれ-5°(朝)から-4.5°(夕)まで, および-2.2°(朝)から0°(夕)までとすればよいことがわかった.

Fig.22に, つくば市における1987, 1988, 1989年, および1981年から1989年までの9年間平均の実効日長時間の計算結果を示した. 梅雨期間(関東甲信の平均で6月9日(DOY160)から7月18日(DOY199))の日長時間が短くなる様子が再現されている. この半年間平均の実効日長時間は, 9年間平均すると14.02時間であった. 毎日の天候を考慮せず, しかも朝晩の明暗期境界照度が等しいとした場合, 半年間平均でこの日長時間を与える明暗期境界の太陽高度は-2.7°であった. これが平均曇天を与える明暗期境界の太陽高度であり, 天候を考慮しない簡略計算を行う場合はこの値を採用すれば良いことになる.

Table 18 Determination of the threshold light intensity between light and dark period for soybean photoperiodic response

| threshold light intensity | 10 | 25 | 50 | 100 | 200 |
|---|---|---|---|---|---|
| standard error | 0.46 | 0.45 | 0.48 | 0.54 | 0.66 |

Standard errors are differences between actual and calculated days from seeding to flowering by the DVR model using the respective threshold light intensity.

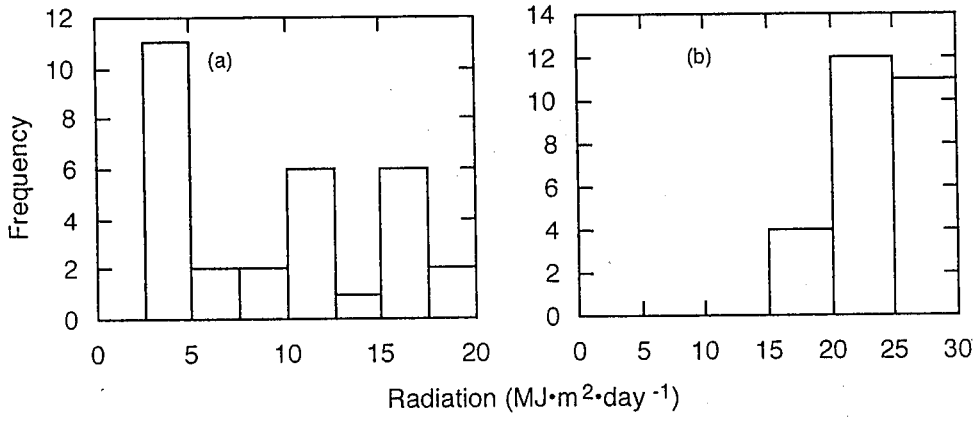



Fig. 21 Frequency distribution of daily solar radiation
(a) rainy day
(b) fair or partly cloudy day with the cloudiness of less than five
(from May 1 to Aug. 31, 1987 in Tokyo (35°41'N, 139°46'E))

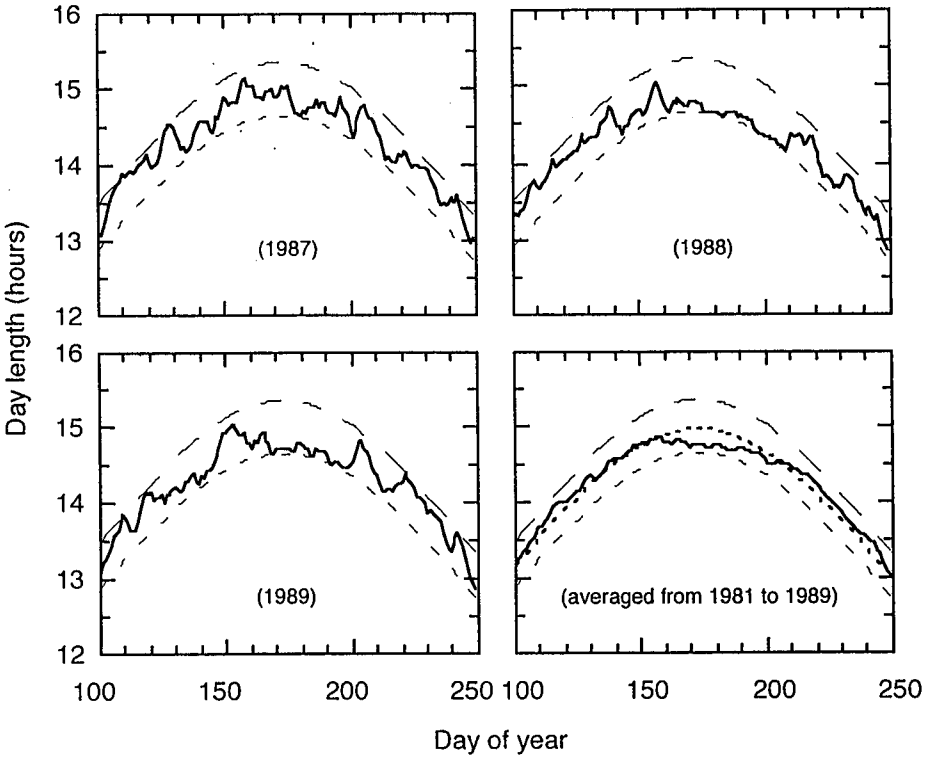



Fig. 22 Effective day length for some weather conditions

Day length was calculated using the daily radiation of
——— actual data
— — fair or partly-cloudy day with the cloudiness of less than five
– – – rainy day
– – – – cloudy day with the averaged cloudiness over the period

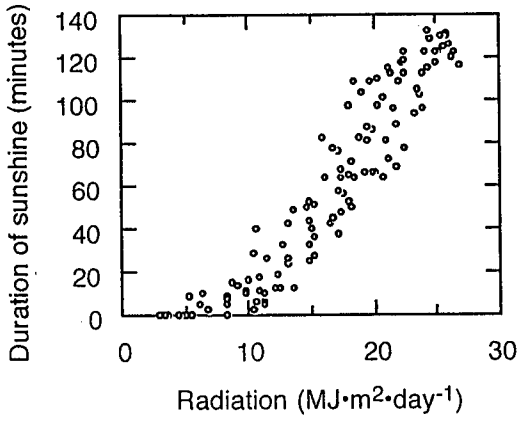



Fig. 23 Daily solar radiation and the duration of sunshine

天候を考慮した実効日長時間の計算（(2.16) 式）の際に，使用するデータとして日射量よりも日照時間の方が多くの地点でデータが得やすく，しかもFig.23 に示すように日日射量が 10MJ・$m^2$・$day^{-1}$ 以上の範囲では日照時間との相関も高い事から，日照時間で代用することも可能と考えられる．しかし日日射量が 10MJ・$m^2$・$day^{-1}$ 以下の日は概ね日照時間はゼロとなっており，雨天日を判定する閾値日日射量が 5MJ・$m^2$・$day^{-1}$ であることを考慮すると，実行日長時間の計算には日照時間より日日射量の使用が適していると考えられた．

次に，実効日長時間を使用した発育の解析例を述べる．1988 年の 7 月は特に低温・寡日照に推移した．つくば市では，1981 年から 1987 年までの平均値よりも，気温は 4.1℃ 低温，実効日長時間は 0.29 時間短かった (Fig.22)．低温は発育を遅延させるが，一方，短日は発育を促進する方向に働く．このような低温・寡日照条件が発育の進み方に及ぼした影響を実効日長時間を考慮しないモデルで評価すると，低温の影響のみ考慮されるため，誤差が生じると考えられる．1988 年 6 月 10 日に播種したダイズ（品種エンレイ）の開花期を，次の 2 つの方法により推定して結果を比較した．①実測気温と，天候を考慮しない平均曇天（太陽高度–2.7° ～–2.7°）を仮定して算出した日長時間を使用した場合，②実測気温と，天候を考慮した実効日長時間を使用した場合．実際の開花期は 7 月 30 日であり，①，②それぞれの方法により推定した開花期は，8 月 4 日，8 月 1 日であった．天候を考慮

した開花期の推定法の方が精度が高く，特に冷害(冷害時は寡照条件が多いと考えられる）の解析に際しては，天候を考慮した実効日長時間を用いて，気温の影響と併せて実効日長時間の影響も評価する必要があることを示している．

(5) 平滑化されたデータの使用に関する検討

ある日 (i) の気象条件 (WAi) が，平滑化によって得られる季節的トレンド (WTi) と，トレンドからの偏差 (WEi) の和として次のように表される場合の，n 日間における発育指標の増分 (ΔDVI) を計算することにより，平滑データの使用の妥当性を検討した．

$$WAi = WTi + WEi \tag{2.20}$$

平年的な気象条件であれば，対象とする期間 (n 日間) について，次式の成立が期待される．

$$\sum_{i=1}^{n} WEi = 0 \tag{2.21}$$

ある日 (i) の発育速度 (DVRi) は，関数 (f) を用いて次式で表わされる．

$$DVRi = f(WAi) = f(WTi + WEi) \tag{2.22}$$

今，f が，次の一次関数である場合を考える．

$$f(W) = a \cdot W + b \tag{2.23}$$

この場合 ΔDVI は次式により与えられる．

$$\begin{aligned} \Delta DVI &= \sum_{i=1}^{n} DVRi = \sum_{i=1}^{n} (a \cdot (WTi + WEi) + b) \\ &= \sum_{i=1}^{n} a \cdot WTi + \sum_{i=1}^{n} a \cdot WEi + \sum_{i=1}^{n} b \end{aligned} \tag{2.24}$$

(2.21) と (2.24) 式から次式を得る．

$$\Delta DVI = \sum_{i=1}^{n} (a \cdot WTi + b) \tag{2.25}$$

したがって，f が (2.23) 式の形の場合，平滑データをモデルに入力しても，結果は毎日のバラツキを含む実データを入力した場合と一致する．一方，モデルが非線形の場合は，(2.25) 式が成立しないため，誤差が生じる危険性がある．すなわち，n 日間における平滑データおよび実データの平均値が同じでも，分布幅が異なれば発育指標の増分 (ΔDVI) が異なる場合があり得る．Richardson[138] も，彼の開発した気象データジェネレータ (Richardson[139]) を使用して，平均値データ (1 ヵ月平均) の使用の危険性を示している．

次に，実データのバラツキを簡単に与える手法について検討した．平滑化されたデータからの偏差 (WEi) の分布を m 階級の離散分布で表した場合の各階級平均値を DWEj ($1 \le j \le m$)，その相対度数を P (DWEj) とすると，ある日の DVR の期待値 (EDVRi) は，次式により与えられる．

$$EDVRi = \sum_{j=1}^{m} \{f(WAi + DWEj) \cdot P(DWEj)\} \tag{2.26}$$

発育モデルに 2 つの気象要素を入力する場合は，それらの同時分布を用いればよい．

Fig.24 は，農業環境技術研究所の気象観測露場で観測されたデータを用いて求めた，日平均気温と日日射量の平滑化データからの偏差の分布である．平滑化データは 1981 年から 1987 年までの 7 年間平均値をさらに 5 日間移動平均して作成した．平滑化データからの毎日の実データのバラツキの標準偏差は，気温と日日射量でそれぞれ 2.3℃ と 6.2MJ・$m^2$・$day^{-1}$ であった．気温と日長時間の分布は独立ではなく，低温の場合は悪天候の場合が多いため実効日長時間が短く，逆に高温の場合は好天で実効日長時間が長くなるという相互作用が認めらた．気温および実効日長時間の平滑データからのバラツキをそれぞれ 5 階級に分けたて各階級の出現確率を求めたところ Table 19 のようであった．ある日 (i) の発育速度の期待値 (EDVRi) は次式から計算できる．

$$EDVRi = \sum_{k=-m}^{m} \sum_{j=-m}^{m} \{f(TAi + \Delta T \cdot k, DLAi + \Delta DL \cdot j) \cdot P(k,j)\} \tag{2.27}$$

TAi と DLAi は，i 日の気温と日長時間の平滑化されたデータである．DT，DDL はそれぞれ 2.5℃，0.25 時間とした．m = 2 である．

(2.27) 式を使用した場合，および単純に EDVRi = f (TAi, DLAi) として開花期の推定を行った結果の比較を Table 20 に示した．(2.27) 式を使用した計算値は，平滑化されたデータをそのまま使用して計算した結

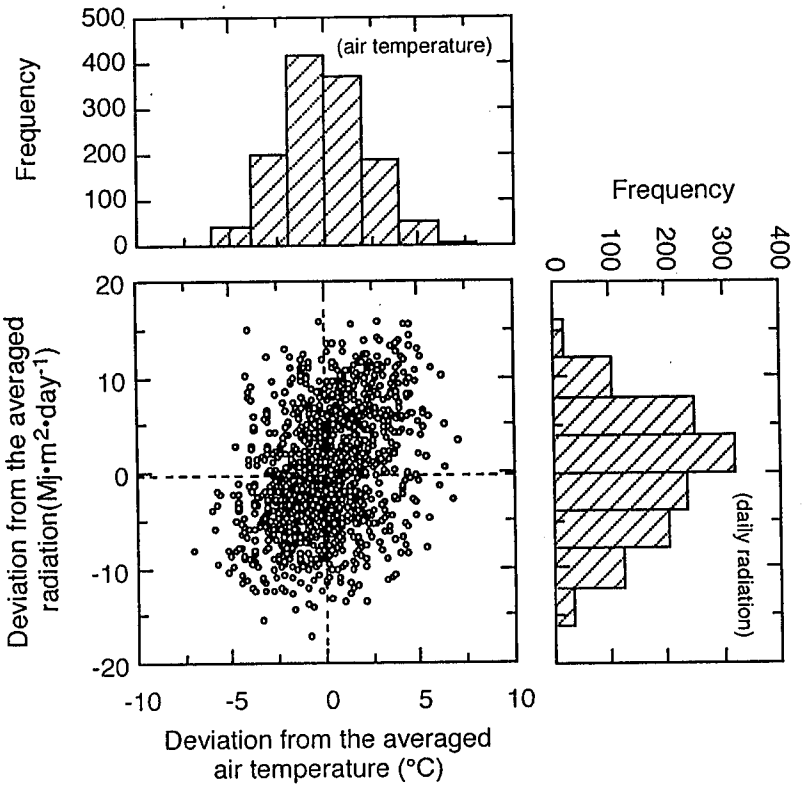



Fig. 24 Distribution of deviation from the averaged values

(daily mean temperature and daily radiation)
Average was calculated over the seven years (1981～1987) from Apr. 1 to Sep. 30 in Tsukuba.

Table 19 Probability distribution of deviations from the normal-year data
(This Table is used with Eq. (2.27))

| $\Delta DL^a \backslash \Delta T^b$ | ($\Delta T$<–3.75) | (–3.75 ≤ $\Delta T$ < –1.25) | (–1.25 ≤ $\Delta T$ < 1.25) | (1.25 ≤ $\Delta T$ < 3.75) | ($\Delta T$ ≥ 3.75) |
|---|---|---|---|---|---|
| ($\Delta DL$ < –0.375) | 0.011 | 0.023 | 0.012 | 0.003 | 0.000 |
| (–0.375 ≤ $\Delta DL$ <–0.125) | 0.026 | 0.137 | 0.140 | 0.048 | 0.009 |
| (–0.125 ≤ $\Delta DL$ < 0.125) | 0.011 | 0.070 | 0.140 | 0.048 | 0.009 |
| (0.125 ≤ $\Delta DL$ < 0.375) | 0.002 | 0.025 | 0.071 | 0.081 | 0.030 |
| ($\Delta DL$ ≥ 0.375) | 0.002 | 0.006 | 0.031 | 0.050 | 0.023 |

[a] deviation of day length.
[b] deviation of air temperature.

Table 20 Comparisons of predicted days of flowering

| seeding | flowering (a)[a] | flowering (b)[b] |
|---|---|---|
| 130 | 193 | 194 |
| 152 | 203 | 204 |
| 171 | 213 | 214 |
| 191 | 224 | 226 |

[a] calculated with 10-year averaged data year in Tsukuba.
[b] calculation by the proposed method of Eq.(2.27)

果より，1日から2日推定開花期が遅かった．このことから，平年的条件における開花期（あるいは発育の進み方）の予測評価の信頼性を高めるためには(2.27)式のような手法により毎日の気象条件の平年的条件からのバラツキを考慮する必要があること，平滑化されたデータを単純にモデルに与えて計算すると数日の誤差が生じる危険性があることが明かとなった．この誤差の原因は発育速度モデルが線形でないので(2.25)式が成立しないためである．

## 2.4. まとめ

本章では，はじめに有効積算気温法から発育速度（DVR）と発育指標（DVI）を用いる発育の記述方法が導かれることを示した．

次に2.2節において，人工気象室を使用して，主に一定気温および一定日長時間条件で栽培実験を行い，発育速度の気温と日長時間に対する反応性を調べた．品種キタホマレ，エンレイ，タマホマレを供試して9回の人工気象室実験を行い，ダイズの発育の進み方が気温と日長時間にどのように反応するかを調べた．実験1から実験4では播種日から開花期までの時期を対象として発育速度と気温の関係を，実験6から実験9では開花期から子実の生長開始期までを対象として発育速度と気温，日長時間，開花期までの履歴の関係を調べた．実験5は人工気象室内に透過する自然光による日長時間が人工気象室外と同じであるか否かを確認するために行った．

播種日から開花期までの期間においては，発育速度は気温に比例した．キタホマレとエンレイは，それぞれ10℃と13℃の気温で発育速度がゼロとなった．エンレイは13℃以下の気温で発育速度が見かけ上，負の値になった．

開花期から子実生長開始期までの期間においては，日長時間が発育速度に影響し，短日条件で子実の生長が促進された．気温は発育速度に対して僅かな影響しか持っていなかったが，28℃以上の気温で子実の生長が遅延した．開花期が遅いほど，発育速度は大であった．開花期における個体の状態がその後の発育に影響したものと考えられた．

自然光型人工気象室内の実効日長時間は，人工気象室外の実効日長時間に較べて約1時間短縮していたが，この原因は明らかにならなかった．

2.3節では，2.2節の結果を基礎として，圃場条件で行った栽培試験データを用いて発育速度のモデリングを行った．モデリングは次の3期間それぞれについて行った．(1) 播種日から開花期に至る期間，(2) 開花期から成熟期に至る期間，(3) 開花期から子実の生長開始期に至る期間．

播種日から開花期に至る期間における発育速度のモデリングのために，圃場条件下で3水準の日長処理区を設定した実験を行った．2つの方法でデータ解析を行い，モデルⅠとモデルⅡを導出した．

モデルⅠは，単純に播種日から開花期に至る期間の平均気温と平均発育速度を図上にプロットして得た．発育速度は気温上昇にともない直線的に増加した．日長時間別に気温と発育速度の関係を示す，気温－発育速度直線を得た．気温－発育速度直線の傾きには品種や処理日長時間による差が少なかった．気温－発育速度直線の挙動から早晩性の品種間差を解析し，それが主として日長反応性に起因することを示した．気温と日長時間の間に相関関係の存在する地域や作期範囲内に限れば，発育速度は気温のみの関数で評価可能であった．この関数関係を直線近似したものが有効積算気温法であることを示した．

モデルⅡでは，発育速度に及ぼす気温と日長時間の効果の独立性が仮定されていない．このことを利用して発育速度の気温と日長時間に対する依存性を立体的にとらえて解析し，両者の相互作用を調べた．その結果，高温域と低温域でDVRの日長反応性が異なること，長日域と短日域でDVRの温度反応性が異なることが見出された．

開花期から成熟期までの期間においては，発育速度は日長時間に対して直線的に反応した．およそ25℃以上（エンレイ），22℃以上（タマホマレ）の温度域では，温度上昇にともない発育速度は低下した．この期間の発育速度は，気象要素に加えてダイズ個体内の物質収支も考慮する必要がある．

開花期から子実の生長開始期に至る発育速度の気温依存性は小さかった．開花期および播種から開花に要した日数と発育速度の相関は高かった．しかし，この原因が開花期における個体の状態であるのか，開花期以前に遭遇した気象条件の影響であるのか，本実験からは明らかにならなかった．

実効日長時間（この時間の長さに対してダイズは日長反応する）の計算法を提案した．ダイズが明暗期の境界として感受する薄明期照度を調べた．この照度を与える朝夕の太陽高度を，晴天日と雨天日について定めた．天候は日日射量で判断した．実効日長時間を用いると，低温・寡日照条件での発育予測の精度が向上した．

気象データの平年値（平滑化データ）を発育モデルに入力して発育予測を行うと，評価誤差が生じる危険性がある事を指摘した．入力データの分布幅が狭まる事が原因である．平滑化データに毎日のバラツキを与える簡易な手法を提案し，発育予測の実行例を示した．

以上のように，本章ではまず人工気象室実験によりダイズの発育速度の気温，日長時間に対する反応性を定性的に調べ，次に圃場における栽培試験データから発育速度を定量的にモデリングした．さらに発育モデルにより発育の進行を計算する場合に注意すべき若干の問題点について検討した．

# 3. 乾物生産過程の解析とモデリング

## 3. 1. はじめに

3章では，乾物生産を日射エネルギー利用の観点からとらえて解析するために，複数回の栽培実験を同一の施肥・管理条件で行った．栽培にあたっては十分な施肥を行い，施肥条件が生育の制限要因とならないようにする必要がある．そこで，3.2.1 および 3.2.2 節の (1) においては，栽培実験で採用した施肥量および試験圃場の土壌の肥沃度が十分で，生育の制限要因になっていないことを確認した．その後，(1) 吸収日射量の評価方法を検討し，(2) 乾物生産モデリングを行い，さらに (3) 個体群の土壌水分に対する反応を調べた．

(1) 吸収日射量の評価

作物群落による乾物生産を，群落が受光する日射量との関連で議論する場合，従来，日射遮へい率と日射吸収率の2つが用いられてきた．この両者の相違点は，遮へい率は群落上面による反射を無視していることである．したがって作物群落によるエネルギー利用・変換という観点からの研究であれば，日射吸収率を用いて受光量を評価するのが適当であろう．群落による吸収日射量（Ra）は次式により与えられる．

$$Ra = Rs \cdot \alpha \tag{3.1}$$

ここで，$R_s$ は全天日射量，$\alpha$ は日射吸収率で次式から計算される（岸田[83]）．

$$\alpha = 1 - r - (1 - r_0) \cdot \tau \tag{3.2}$$

ここで r，$r_0$ は群落表面および土壌表面の反射率，$\tau$ は群落の日射透過率である．本研究では (3.2) 式に基づいた $\alpha$ の評価方法を検討した．

均一な群落内の光強度の垂直分布を記述するためには，Beer の法則から導かれた次式（Monsi and Saeki[111]）が用いられることが多い．

$$\tau = \exp(-k \cdot LAI) \tag{3.3}$$

ここで k は消散係数，LAI は葉面積指数である．消散係数は個葉の配置や入射光条件によって変化する（黒岩・門司[95]）．したがって，群落の日射吸収率の厳密な評価を目的として (3.3) 式を使用する場合，対象群落の生長にともなう植被の形状や個葉配置の変化が，消散係数に及ぼす影響を考慮する必要がある．しかし，もし以下に示す仮定が成立すれば，群落による日射吸収率の計算を単純化することができる．

「生育期間を通して消散係数の値は変化しない．畦幅や栽植密度は消散係数の値に影響しない」．

いくつかの既存の生育モデルでは，この仮定の成立を前提として日射透過率の計算が行われた（Sinclair[172]，Horie[58]）．しかし，この仮定に対して，以下の問題点がある．すなわち，作物群落の構造（植被の形状や葉の密度）は作物の生長にともなって変化するが，群落構造が群落内の光環境に影響を与えることが Oikawa[129]，Kokubun and Watanabe[87] によって示されている．

したがって消散係数の値も群落を形成する作物の生長にともなって変化すると予想される．うね方向が群落内光環境に影響することも既知である（Baker and Meyer[12]，Allen[5]，蔵田ら[94]）．この事実もうね方向が消散係数に影響する可能性を示唆している．黒岩・門司[95]，Hipps *et al.*[49] は，入射光の条件により群落内光環境が変化することを報告したが，このことは天候（日射強度）が消散係数に影響する可能性を示している．以上のことから，(3.3) 式を一定値の消散係数を用いて生育期間全体に適用する（このような用法がされているモデルが多い）のは危険であり，十分なデータに基づいた検討が必要である．

日射吸収率の計算上のもう1つの問題点は，(3.2) 式において群落表面および土壌表面の反射率の値（r および $r_0$）が必要となることである．乾物生産予測

を実行する場合, r および $r_0$ の推定のためのサブモデルやパラメータの数が増加せざるを得なくなる. さらに, 日射計を用いて $r_0$ を測定する場合, 群落を構成する葉が障害となり実測が困難であり, r および $r_0$ を必要としない日射吸収率の推定法の必要性が生じる. そこで, 3.2.1 および 3.2.2 節の (2) では, (3.2) 式の適用性の検討, および日射吸収率を推定するための簡易式を提案し, その妥当性の検討を行った.

(2) 乾物生産速度のモデリング

既に述べたように, 作物による吸収日射量と乾物生産量の間の比例関係を用いる研究は近年多く行われており, その比例係数が日射利用効率である. 日射利用効率は乾物生産の評価の際に使用される有効な指標であり, 作物生育モデルの中での利用も多い (MacKerron and Waister[103], Sinclair[172], Muchow and Sinclair[115], 川方・矢島[78]). 従来この種の研究においては, 日射利用効率が日射強度に影響されず一定値であると仮定されていた. この場合, 乾物生産速度は日射強度 (本研究の時間単位は1日であるので日日射量で代表される) に比例することになる. このタイプのモデルを, 以下, 比例モデルと略称する.

比例モデルと相容れない実験結果も報告されている. 例えば, Murata[118], 中世古・後藤[124], 堀江・桜谷[57] は, 日射利用効率が日日射量に依存して変化することを示しており, また, Sinclair *et al.*[176] は日日射量の増大にともない日射利用効率が減少することを理論的に示している. 村田・猪山[119], 玖村[92], Sakamoto and Shaw[146], Ingram *et al.*[63] はダイズの群落光合成速度が日射強度に対して曲線的に反応することを示している.

これらの研究結果は, 乾物生産速度と日日射量の関係が非線形で, 比例モデルが広い日射強度の範囲で乾物生産速度と日日射量の真の関係を表現していない事を示唆している. それゆえ比例モデルを用いて寡照による障害の解析を行うと, 評価誤差を生む危険性がある. 3.3.2 節の (3) と (4) においては乾物生産速度と吸収日射量の間の非線形な関係を表わすモデルを導出し, それを用いて乾物生産速度と日射利用効率の日日射量に対する反応を解析した.

(3) 個体群の土壌水分に対する反応

蒸散速度は乾物生産速度の指標となりうる (Tanner[199]). そのため, ダイズ群落の蒸散速度を指標に, ダイズ個体群の土壌水分に対する反応を調べた. この種の研究において, 最終的な目的が生育の予測や解析である場合, 圃場条件で栽培されたダイズの群落蒸散速度を直接測定して当該圃場の土壌水分との関係を論ずることが必要である. しかし従来自然条件下でのこのような測定は行われず, ポロメーターによる個葉蒸散速度測定 (Inoue *et al.*[64]) や, ポットを用いた秤量法 (Sinclair and Ludlow[173]) による評価が行われている. ライシメーターを用いれば群落蒸発散速度が測定できるが (Ritchie[140]), この場合, 根圏の状況が自然の圃場条件と同一であるか疑問である. 自然条件で水収支法 (Cox and Jolliff[21]) あるいはチャンバー法 (Reicosky *et al.*[137]) を用いれば群落蒸発散速度が求められるが, この手法では蒸散に加えて土壌表面からの蒸発が含まれるため, 作物反応のみを定量していない. Sakuratani[147] の開発した蒸散測定プローブを用いれば圃場条件での群落内のダイズ個体の蒸散速度の測定が容易に行える. その測定値に栽植密度を乗ずれば群落の蒸散速度が推定できる (Sakuratani[148]). さらに土壌水分を併せて連続測定すれば土壌水分と蒸散速度の関係が求められることになる.

3.3.2 節 (5) では, 土壌水分条件がダイズの蒸散速度に及ぼす影響を, 圃場に栽培されたダイズ群落を用いて上述の方法で検討した. なお, 従来土壌水分とダイズの生育反応に関しては, 乾燥条件に注目した研究が多いが, 過湿条件に注目したものは少ないため, 過湿条件にも注目して実験を行った.

## 3. 2. 乾物生産のモデリングのための予備実験

### 3. 2. 1. 実験方法

(1) 乾物生産と土壌・施肥・水分の関係

本研究において実施した栽培実験にあたっては十分な施肥を行い, 施肥条件が生育の制限要因とならないようにした. 3.2.1(1) 節の実験1および実験2においては, 後の節で行うデータの解析に先立って, そのことを確認した. 実験3は, 降水だけで十分な土壌水分が保たれ, 土壌水分の不足が生育を制限していなかったことを確認するために行われた.

①実験1

1990年7月10日 (DOY191) にダイズ (品種エンレイ) を播種した. 耕種方式は 2.2.1 節で述べた方法と同じであるが, 施肥量を以下の4水準とした: (N, $P_2O_5$, $K_2O$) 各成分の組み合わせ ($kg \cdot 10a^{-1}$) を (0,

0, 0) (1.5, 5, 5) (3, 10, 10) (6, 20, 20). 試験区の大きさは6m × 13 mで，3反復を設けた.

週2～3回，各試験区から1個体をサンプリングし（2.3.1節の(3)に記した方法による），器官別乾物重（葉，葉鞘，莢，子実，茎，根），葉面積（林電工AAC－400型葉面積計），各節の複葉の中央葉の葉色（ミノルタSPAD－502型葉緑素計）を測定した.

②実験2

この実験には根粒着性の有無のみ異なる同系統種，すなわちT201（根粒非着性）とT202（根粒着性）を1991年6月12日（DOY163）に播種した．耕種方式は2.2.1節で記したとおりである.

器官別乾物重を実験1と同じ方法で測定し，乾物重測定後に各器官を粉砕して，窒素濃度をケルダール法により測定した．窒素含有量は，窒素濃度に乾物重を乗じて算出した.

③実験3

ダイズ圃場からの蒸発散量を評価するため，1991年6月12日（DOY163）にダイズ（品種エンレイ）を40m × 40mの大きさの試験圃場に播種した．施肥は実験2と同じである．圃場の中央部で全天日射（英弘精機，MS42），純放射（英弘精機，CN11），乾湿球温度（植被直上および植被上0.5m，Cu-Cc熱電対を使用した自作通風乾湿計），地中熱流（英弘精機，CN9）を測定した．これらセンサからの出力はデータロガー（英弘精機，SOLAC Ⅲ）とパーソナルコンピュータ（NEC，PC98LT）を組み合わせた装置で，30秒に一回スキャンし，その値を30分間平均して記録した．この値を用いて熱収支ボーエン比法により蒸発散速度を計算した．次に，1985年から1990年までの農業環境技術研究所気象観測露場における降水量の観測値を用いて，ダイズの栽培期間の土壌水分の多寡について検討した.

(2) 群落の吸収日射量の評価に関する検討

群落の吸収日射量を評価するため，1986, 1987, 1988年に，ダイズ（品種エンレイ）をTable 21に示す条件で栽培した．いずれの試験区もうね幅は0.6mで，株間を0.05, 0.1, 0.15, 0.20, 0.25mとすることにより，Table 21に示す栽植密度となるように調節した．試験圃場の大きさは，1986年は8m × 11m，1987年は5m × 17m，1988年は10m × 15mであった．その他の耕種方式は2.2.1節で記したとおりである.

①群落内外の日射量の観測

Table 21　Records of the experiments to estimate the absorptivity of solar radiation of canopies

| Year | seeding (day of year) | row direction | planting density (plants·m$^{-2}$) |
|---|---|---|---|
| 1986 | 154 | SW–NE | 33.3 |
| 1986 | 154 | SW–NE | 16.7 |
| 1986 | 188 | SW–NE | 33.3 |
| 1986 | 188 | SW–NE | 16.7 |
| 1986 | 188 | SW–NE | 8.3 |
| 1987 | 181 | SW–NE | 33.3 |
| 1987 | 181 | SW–NE | 16.7 |
| 1987 | 181 | SW–NE | 11.1 |
| 1987 | 181 | SW–NE | 8.3 |
| 1987 | 181 | SW–NE | 6.7 |
| 1988 | 162 | S–N | 8.3 |
| 1988 | 162 | E–W | 8.3 |
| 1988 | 162 | SW–NE | 8.3 |

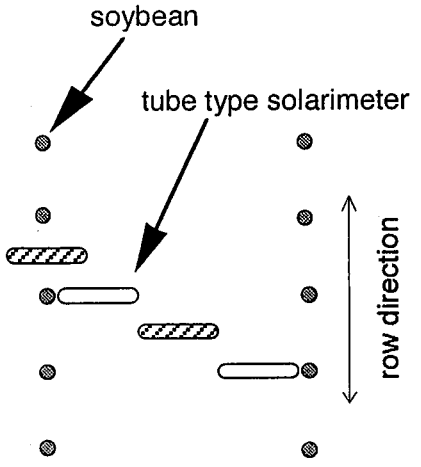



Fig. 25　Locations of the tube type solarimeters to measure transmitted radiation through the soybean canopy

Measured at two shaded points in 1986, All four points in 1987.

日射量および群落を透過する日射量を，全天日射計（英弘精機，MS－42）およびFig.25に示す位置に配置した管型日射計（英弘精機，MS－33）で測定した．農試電試式日射計又は管型日射計を群落上0.7m～1.0mの位置に下向きに設置して，群落からの反射日射量を測定した．データ収録装置は上記の実験3と同一である.

群落下の地表面の反射率（$r_0$）の測定は，群落を構成する葉が邪魔になり実施不可能であったため，以下の経験式を用いて推定した.

$$r_0 = L \cdot r_L + (1 - L) \cdot r_D \qquad (3.4)$$

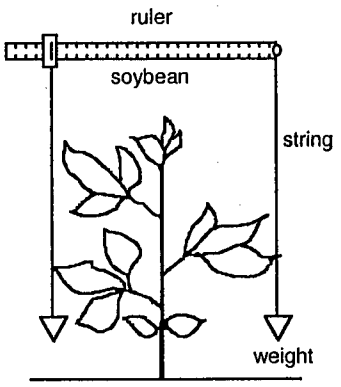



Fig. 26 Measuring the foliage width

ここで, $r_L$ と $r_D$ はそれぞれ完全に湿潤あるいは乾燥した土壌表面の反射率. L は湿潤な土壌表面の割合で, 目測した.

1986年に, 裸地上 1.2m の位置に農試電試型日射計を下向きに設置して, $r_L$ と $r_D$ を測定した.

1986年と1987年に週2～3回の頻度で植被幅の測定を行った. 植被の幅 (Fig.26) をうね方向に沿って10回測定し, 平均値を求めた. 植被幅をうね幅で除して植被率を算出した. この場合, 植被の投影面積中に空隙が無いことが仮定されるが, 実際には若干の空隙が存在し, 後で述べるような誤差が生じた.

②簡易式の導出

群落上面反射率 (r) は次式から計算できる (蒸発散研究グループ[75]).

$$r = r_f \cdot C' + r_0 \cdot (1 - C') \quad (3.5a)$$

$$C' = 1 - \exp(-h \cdot LAI) \quad (3.5b)$$

ただし, $r_f$ は群落を上から見た場合に地面が見えない程度に繁茂した群落の反射率, $r_0$ は群落下地表面の反射率, h と C' はパラメータである. ここで, (3.5a) 式が「r は群落を真上から見て, 植被部分と裸地部分が占めるそれぞれの面積割合に, $r_f$ と $r_0$ を乗じたものを加え合わせて求まる」ことを示していると仮定すると, (3.5a) 式の C' は群落の植被率に相当すると考えられる.

Steaven *et al.*[188] は, 葉の水平とのなす角度が 40° 以下の場合に, 植被率 (C) と $\tau$ の間に, 以下の式が成立することを示している.

$$C = 1 - \tau \quad (3.6)$$

大部分のダイズの葉の水平角は 40° 以下であり (川嶋[79], 伊藤・宇田川[67], 広田・武田[52]), したがって, (3.6) 式はダイズ群落で一般的に成立すると考えられる. (3.3) 式を (3.6) 式に代入すると, $C = 1-\exp(-k \cdot LAI)$ を得る. この式と (3.5b) 式の比較, および C' が植被率に相当するという上記の考察から次式の成立が予想される.

$$h = k \quad (3.7)$$

(3.7) 式が成立している場合, これと (3.5b) 式, (3.5a) 式, (3.3) 式を組み合わせることにより, 日射吸収率 (a) は次式により計算することができる.

$$\alpha = (1 - r_f) \cdot (1 - \tau) \quad (3.8)$$

$r_f$ は完全繁茂した群落の反射率で, 一定値と見なせるから, (3.8) 式を用いると群落日射吸収率が容易に計算される.

### 3. 2. 2. 結果および考察

(1) 乾物生産と土壌・施肥・水分の関係

①実験1

実験1で7月10日 (DOY191) に播種されたダイズは, 7月15日 (DOY196) に出芽期, 8月13日 (DOY225) に開花期に達した. 全乾物重, 葉面積指数, 葉の乾物重, 子実の乾物重の推移を Fig.27 に, 全乾物と子実乾物重の値が小さい時期に注目して拡大した図を Fig.28 に示した. 全乾物, 葉面積, 葉重ともに DOY240 (8月28日) 頃までは施肥量の影響を受けず, 4区とも同程度であったが, その後, 無施肥区の値が他の3区を下回るようになった.

Fig.29 は個体全葉平均の葉緑素計の読み値の推移である. DOY240 頃から無施肥区の葉緑素計の読み値が他の区を下回るようになった. この時期は Fig.27.(d) から明らかなように子実の生長が開始される時期である. 土壌からの窒素供給のみでは, 子実からの要求量を満たせないために, 葉の窒素が子実へ転流して, 葉緑素計の読み値が低くなったものと考えられる. その他の区では施肥量の多少に関わらず, 葉の葉緑素計の読み値は, ほぼ同一の推移を示した.

以上の結果から, 本実験での使用圃場においては,

無施肥条件以外では施肥量の影響は認められず，この実験以外の実験条件の標準とした施肥量（3－10－10化成肥料を100kg・10a$^{-1}$）の半分の施肥条件でも肥料欠乏による生育の制限が生じない程度に肥沃であったと判断された．

②実験2

根粒着性の異なる両系統の全乾物，窒素含有量はFig.30のように推移し，DOY240（8月28日）前後に

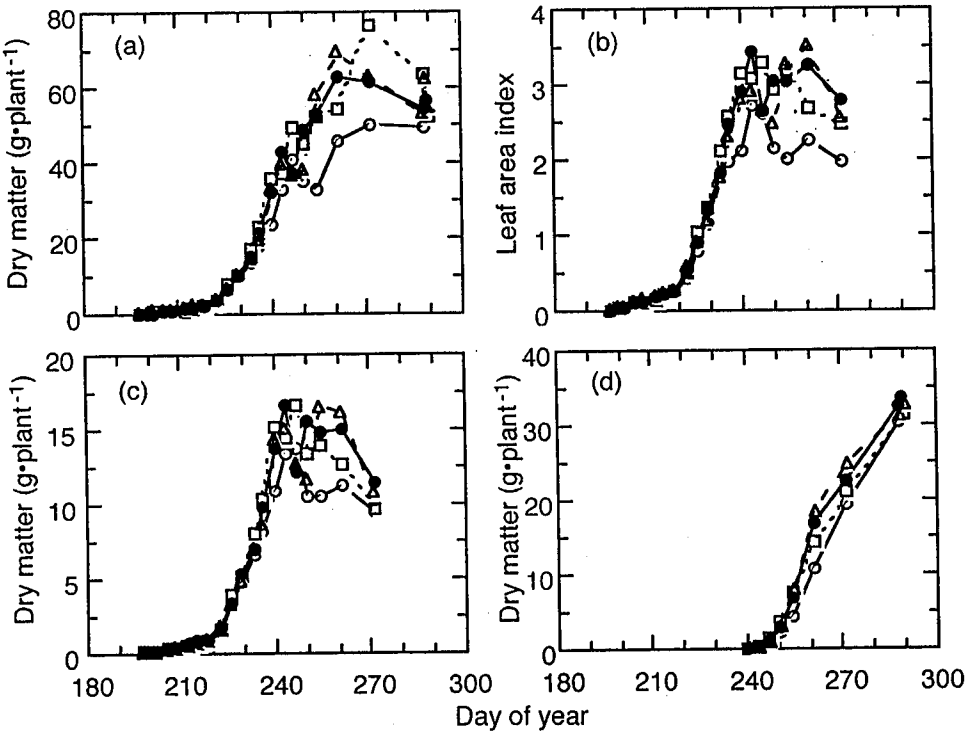



Fig. 27　Changes in
(a) dry matter of a whole plant
(b) leaf area index
(c) dry matter of leaf
(d) dry matter of seed

Fertilizer application (compound fertilizer of 3-10-10% N, P, K)
—○—　0kg·ha$^{-1}$
··□··　500kg·ha$^{-1}$
- △ -　1000kg·ha$^{-1}$
—●—　2000kg·ha$^{-1}$

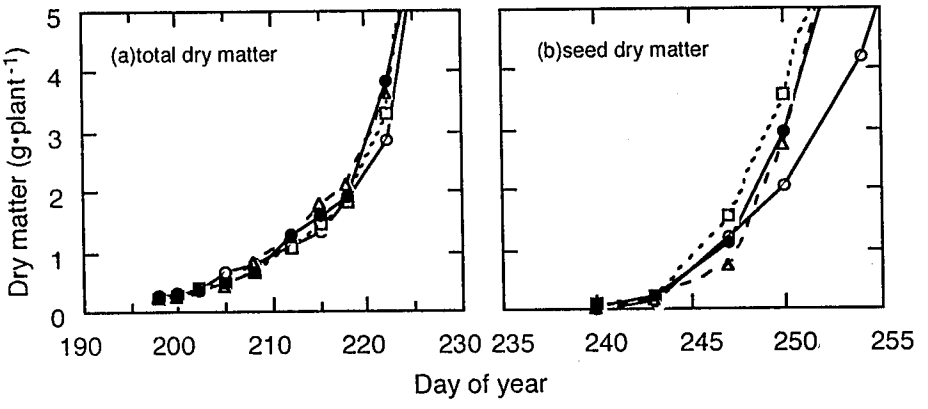



Fig. 28　Changes in total dry matter, seed dry matter

fertilizer application (compound fertilizer of 3-10-10% N, P, K)
—○—　0kg·ha$^{-1}$
··□··　500kg·ha$^{-1}$
- △ -　1000kg·ha$^{-1}$
—●—　2000kg·ha$^{-1}$

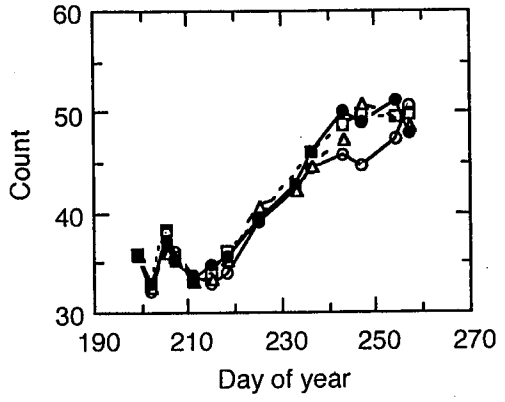



Fig. 29 Changes in the count of chlorophyll meter (SPAD-501, MINOLTA)

fertilizer application (compound fertilizer of 3-10-10% N, P, K,)
—○— 0kg·ha$^{-1}$
· · □ · · 500kg·ha$^{-1}$
– △ – 1000kg·ha$^{-1}$
—●— 2000kg·ha$^{-1}$

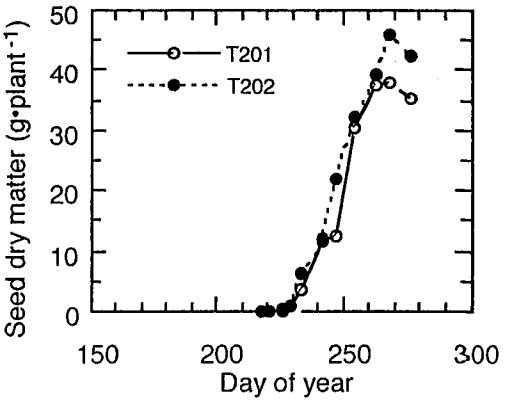



Fig. 31 Changes in dry matter of the seed

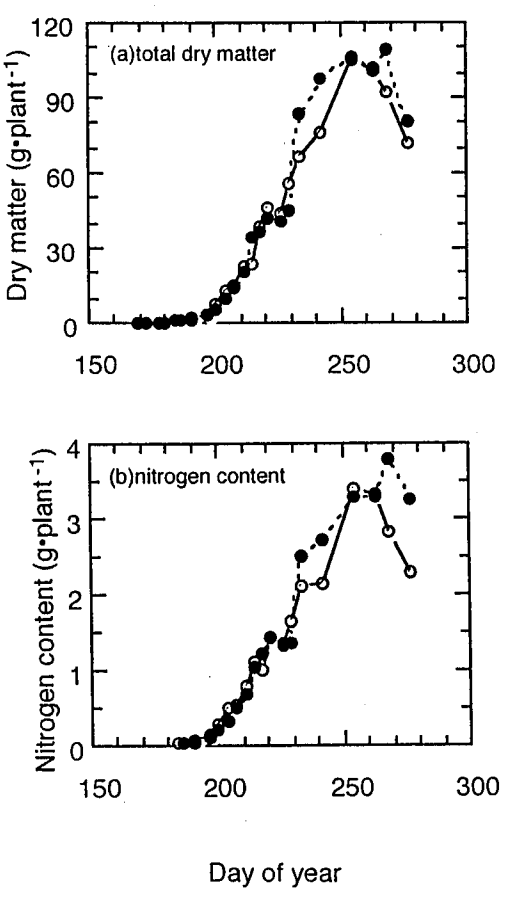



Fig. 30 Changes in total dry matter and nitrogen content

—○— T201
· · ●· · · T202

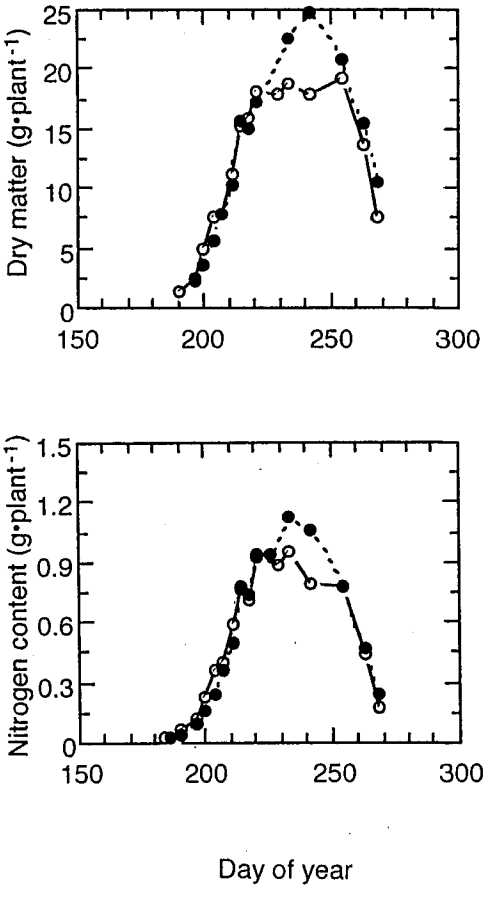



Fig. 32 Changes in dry matter and nitrogen content of leaf

—○— T201
· · ●· · · T202

全乾物，窒素含有量ともに根粒着性系統の T202 の方が大きな値を示した．Fig.31 は子実の乾物重の推移を示すが，この図から明らかなように DOY240 頃は子実肥大の初期に相当する．この時期に，根粒非着性系統では子実への窒素供給が満たされないために，着性系統との差が見られるようになったものと推定される．Fig.32 は，葉の乾物重および葉内窒素含有量の推移を示すが，T202 で多く取り込まれた窒素は葉に蓄えられていた．このような系統間の差は認められるものの，Fig.30 から読みとった値から換算すると根粒非着性系統の窒素含有量は最大 3.5g・plant$^{-1}$ (29.2kg・10a$^{-1}$) 程度であり，この全量が土壌から吸収されたものである．施肥窒素量が 3kg・10a$^{-1}$ であったことを考慮すると，使用した圃場の土壌中には多量の利用可能な窒素が含まれており，肥料欠乏による生育の制限が生じない程度に肥沃であったと考えられる．

③実験 3

Fig.33 に，蒸発散量，日射量，降水量および葉面積指数の推移を示した．日蒸発散量は，群落の繁茂量が大きくかつ降雨後の晴天日（例えば DOY237 すなわち 8 月 25 日）でも最大も 5mm・day$^{-1}$ 程度であった．したがって，栽培期間中平均 5mm の降水があれば，水分不足による生育への影響は無いと判断される．

Fig.34 には 1985 年から 1990 年までの各年の積算降水量が示されている（1 月 1 日から起算している）．この図中に破線で示した直線は，傾きが 5mm・day$^{-1}$ で DOY120 すなわち 4 月 30 日において，実測積算降水量と一致するようにして描いたものである．1990 年と 1987 年以外は，概ね平均 5mm 程度の降水量が得られていた．したがって，本研究で行った実験で栽

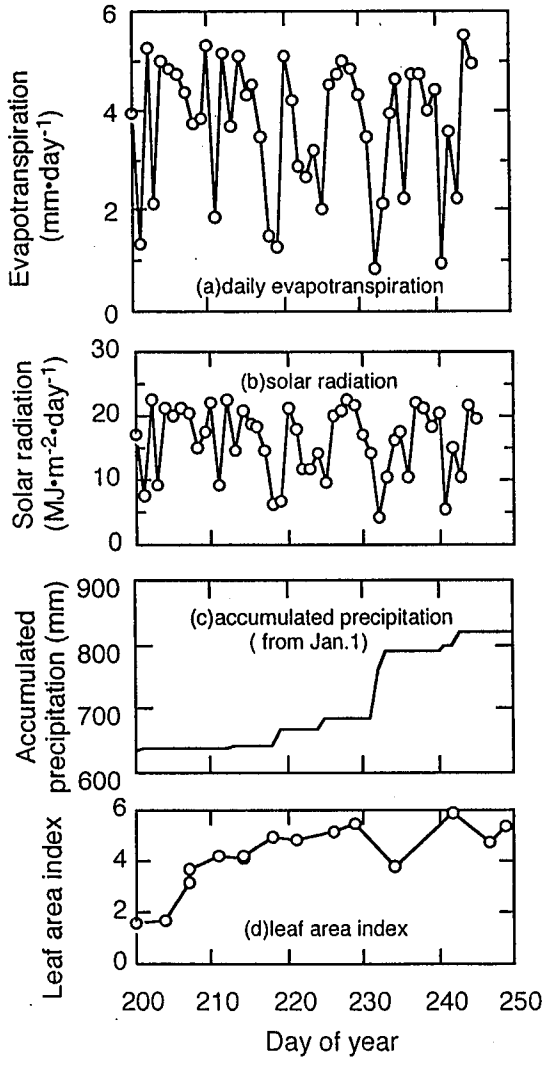



Fig. 33　Changes in weather conditions

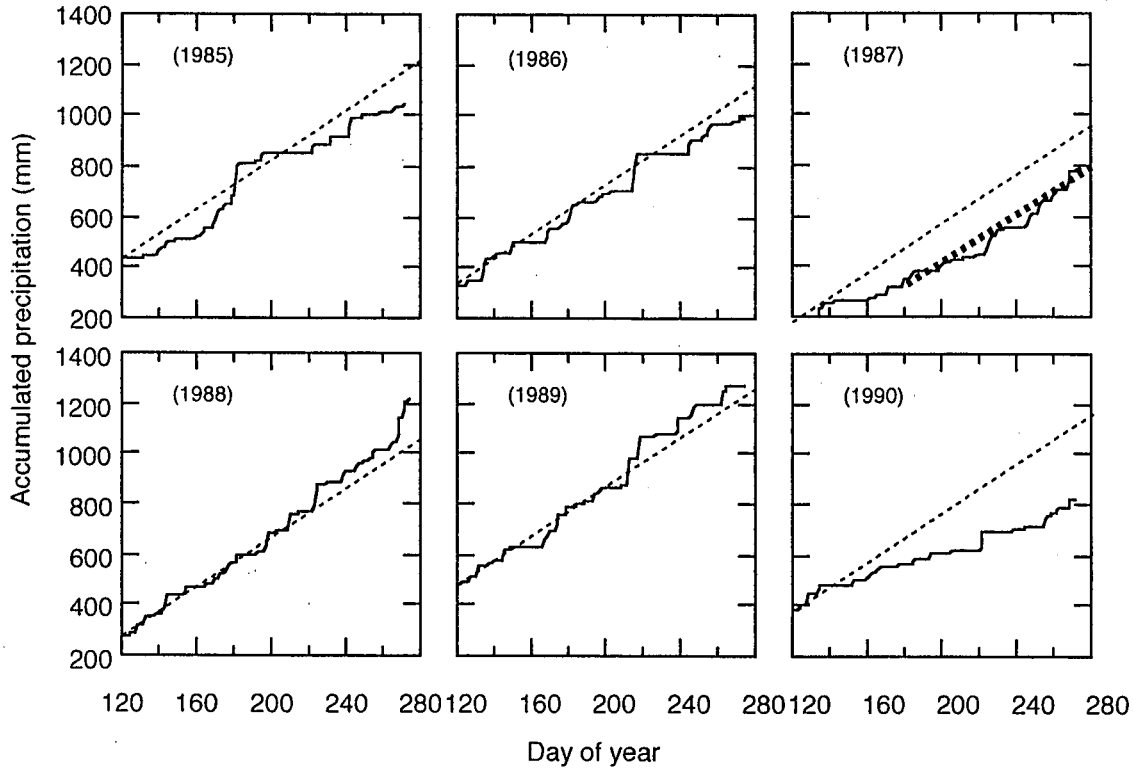



Fig. 34 Changes in the accumulated precipitation from Jan. 1

The slope of the straight broken lines indicate evapotranspiration of 5mm·day$^{-1}$ which observed on a day in the middle of summer just after plenty of precipitation

培されたダイズは, 1990年と1987年以外は水ストレス（土壌水分不足による）の影響を受けていなかったものと判断された．ただし，1987年は，DOY180(6月29日)以後に限ってみると(図中の太線の破線)水不足とはなっていなかったと判断されたため，1990年のデータのみを解析に使用しないこととした．

(2) 群落の吸収日射量の評価に関する検討

①透過率

Fig.35に，4組の一日違いでしかも日射強度が顕著に異なる条件（晴天と曇天）で得られたダイズ群落の透過率(τ)と全天日射の日変化を示した．なお，この図には南北うねと東西うねにおける測定結果を併せて示してある．これらの図から，ほぼ同じ葉面積指数で，うね方向と日射強度が異なる場合の日射透過率の日変化を比較することができる．うね方向と日射強度は群落の透過率（τ）にはほとんど影響せず，したがって日射透過率の計算においては，これらの影響を考慮する必要のないことがわかった．

Fig.36は株間を5水準設定し，栽植密度の大きさを変化させた実験結果である．図はこれらの試験区の日平均透過率と葉面積指数の関係を示したものであるが，株間は日射透過率にほとんど影響しない．Hipps[49]も冬小麦群落の栽植密度が日射透過率に顕著に影響しない事を示している．以上の議論から，うね方向，日射強度，栽植密度はダイズ群落の日平均の日射透過率に影響せず，したがって(3.3)式の消散係数（k）の値はこれら要因に依存しないことがわかった．うね幅の日射透過率に及ぼす影響については本実験結果からは明らかでないが，Shibles and Wever[167]は0.5m以下のうね幅で栽培されるダイズ群落の場合，うね幅は群落光環境にほとんど影響しないことを報告している．

Fig.37は，Table 21に示される全ての試験区の全てのデータをプロットした．日射透過率は葉面積指数の増加にともない指数的に減少するが，葉面積指数がある閾値に達すると，それ以上は日射透過率は減少しない．しかし，繁茂量の大きな群落は，風雨に遭うとその個葉配置などの群落構造が物理的に乱される．そのような群落を上方から観察すると植被に隙間が認められ，この隙間から光が下方へ透入する

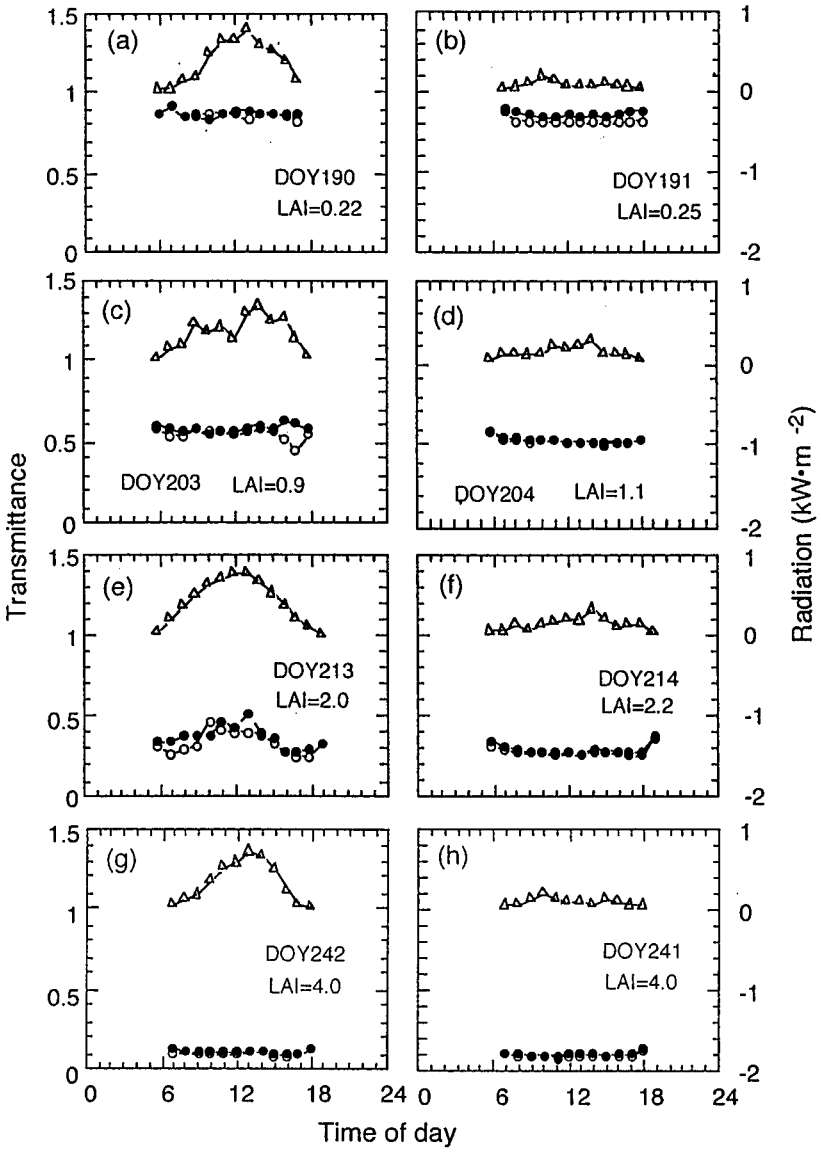



Fig. 35　Daily time course of transmittance and solar radiation
○ transmittance in S-N rows
● transmittance in E-W rows
△ solar radiation

These figures consist of four sets, *i.e.* (a) vs. (b), (c) vs. (d) (e) vs. (f), (g) vs. (h). Data in each set was obtained on adjacent days with different radiation levels *i.e.* clear and cloudy days.

ために，自然条件では繁茂量が増えてもゼロに漸近しないと考えられる．本実験においては群落構造の乱れを矯正する措置は一切とらなかったため，本実験の結果は，現実的な群落条件での葉面積指数と日射透過率の関係を表わしていると言える．以上を考慮すると，(3.3) 式は次のように修正される．

$$\tau = \exp(-k \cdot LAI) \qquad (LAI < LAIs) \quad (3.9a)$$

$$\tau = \exp(-k \cdot LAIs) = \text{constant} \qquad (LAI \geq LAIs) \quad (3.9b)$$

ここで，$\tau$は日射透過率，$LAI_s$は上に述べた葉面積指数の閾値である．Fig.37(a) は葉面積指数と日射透過率の実測値であるが，この図から明らかなように，(3.9a) 式によって葉面積指数から計算される日射透過率は実測値と良く一致した．日射透過率の実測値と計算値の間の誤差二乗和を最小にする，最適な消散係数とLAIsの値はそれぞれ0.57と3.8であった．消散係数の値には品種間差があることが知られており（中世古[125]），本実験で供試した品種エンレイ以外の品種については今後調べる必要がある．Lee[100] は本

研究と同様の手法により，品種 Paldalkong の消散係数の値として 0.53 を見出している．

なお，本研究においては，群落全体の葉面積指数と群落下の地表面上で計られる日射透過率との関係を調べたが，これは乾物生産モデル内での使用を目的としているからである．多くの群落構造の研究において採用される手法は，ある一時点における群落の群落内光プロファイルの垂直分布の，層別刈り取り法による測定である．

Fig.37(b) は，葉面積指数が小さな値の時の葉面積指数と日射透過率の関係を調べるために，Fig.37(a) の左上の部分を拡大した図である．実測値のばらつきは大きいが，(3.9a, b) 式による計算値は葉面積指数が 0.1 から 1.0 の範囲においても概ね実測値を回帰している．生育初期の生育解析あるいは生育予測のためには，葉面積指数が 0.1 以下の繁茂量の小さな群落についても透過率を知る必要があるが，群落が疎なため実測は困難である（植被の大きさが小さく不連続なので平均値を得難い）．そのため次の②で疎な群落の透過率について考察した．

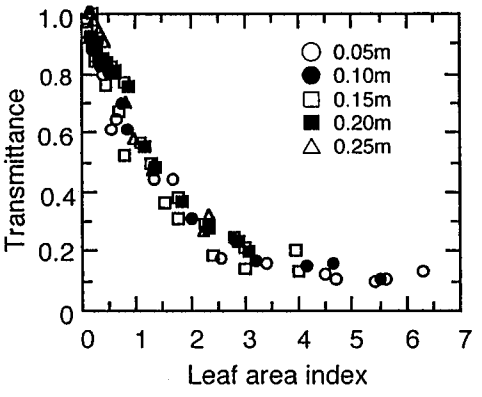



Fig. 36 Relationship betrween daily mean transmittance and LAI

Symbols denote plant spacings.

②疎な群落の透過率を評価するモデル

疎な群落として，ダイズの生育初期（第一本葉展開後）の生育について考えた．すなわち，Fig.38 に示すように，モデル群落の葉層は 2 層（葉層 A および B）とした．これは生育のごく初期に群落が初生葉（葉層 A）と第一本葉（葉層 B）から成る状況を模したものである（子葉は無視した）．目視によると，初生葉はお互いに重なり合うことが無く，また，第一本葉もお互いに重なり合う葉はほとんど無かったので，各層を一枚の大きな葉と仮定してモデリングした．以下，群落が真上からの直達光のみを受ける場合を考える．Fig.38 によると，2 つの層の間で重なり合う部分の割合（D）は (3.10) 式で与えられる．

$$D = \frac{T - P}{P} \qquad (3.10)$$

ここで τ は単位面積上（U）の全葉面積で，P は植被の地上への投影面積である．植被率 (C) と葉面積指数 (LAI) は次のように表される．

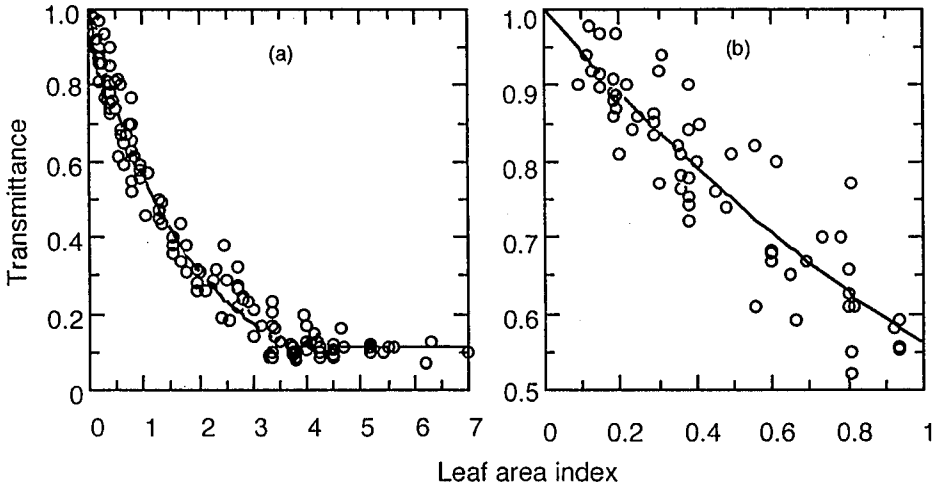



Fig. 37 (a) Relationship between leaf area index and daily mean transmittance
(b) Enlarged figure of the upper left part of (a)

Curves are calculated transimittance by equations (3.9a, b).

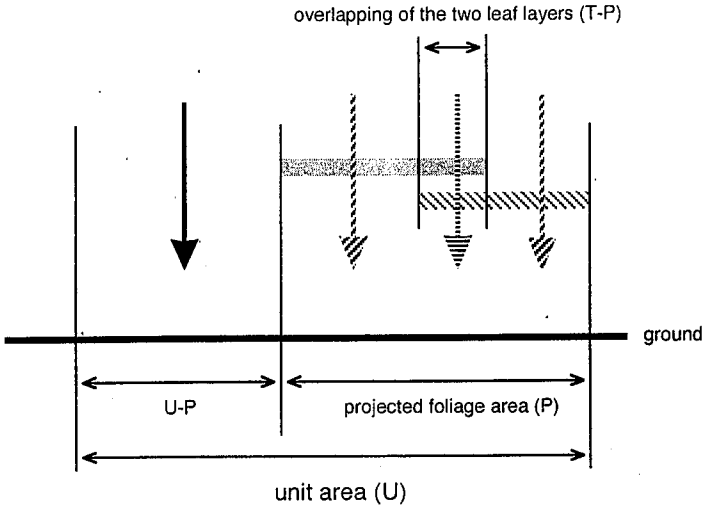



Fig. 38　Schematic illustration of the model to estimate transmittance of a sparse canopy
Assumptions :
1) The canopy of the model consists of two leaf layers with primary leaves and first leaves (cotyledons are neglected here).
2) Leaves are horizontal to the ground.
3) A canopy receives only direct radiation perpendicularly to the leaves.

leaf layer-A (primary leaf)
leaf layer-B (first trifoliolate leaf)
direct radiation
radiation passing through one leaf layer (=direct radiation x $\tau_0$)
radiation passing through two leaf layers (=direct radiation x $\tau_0^2$)

$$C = \frac{P}{U} \qquad (3.11)$$

$$LAI = \frac{T}{U} \qquad (3.12)$$

(3.11) 式と (3.12) 式を (3.10) 式に代入すると次式を得る.

$$D = \frac{LAI}{C} - 1 \qquad (3.13)$$

(3.13) 式を用いると，D は後出の Fig.42 に示される曲線で，葉面積指数がゼロにおける接線として求められ，0.43 であった.

ダイズ葉による光透過に波長選択性が無いと仮定すると，透過率（τ）を求める (3.14) 式が Fig.38 から導かれる.

$$\tau = \frac{1}{U}[(U-P) + P \cdot \{(1-D) \cdot \tau_0 + D \cdot \tau_0^2\}] \qquad (3.14)$$

ここで，$\tau_0$ はダイズ個葉の透過率である．管型日射計（英弘精機 MS − 33）に隙間無く葉を巻き付けて，透過する日射量を測定することにより，$\tau_0 = 0.25$ を得た．Monteith[112] が大麦について示した個葉透過率の値も，ほぼこれと同じ値である．ところで，Fig.35 に示したように，ダイズ群落の日射透過率は，LAI が小さい時期は日射強度に関わらず 1 日中ほぼ一定である．したがって，このモデルは晴天日の南中時刻付近（先に仮定した，真上からの直達光に相当する条件）だけでなく，より広い天候・時刻において成立すると考えられる.

このモデルにより葉面積指数が 0.1 以下の繁茂量の小さな群落の透過率を計算した．その結果，Fig.39 に示すように，(3.9a) 式により計算された透過率と，このモデルにより評価された透過率は良く一致した．以上の結果から，(3.9a, b) 式は，一定値の消散係数を用いて極初期を含む生育期間全体を通して，うね方向，日射強度，栽植密度にかかわらず成立することが確認された.

③反射率と吸収率

Fig.40 は，群落上面反射率と葉面積指数との関係を，2 種類の土壌表面の状態（目視により土壌表面が乾燥している場合と湿っている場合に二分した）の群落下地表面の反射率（$r_0$）を示したものである．Fig.40 中に○で示される測点は土壌が比較的乾燥している条件（$0.08 \leq r_0 \leq 0.11$）で観測されたもの，●は比較的湿潤な条件（$0.05 < r_0 \leq 0.08$）のものである．$r_0$ の計算は (3.4) 式を使用した．濡れた土壌表面の反射率（$r_L$）と乾いた土壌表面の反射率と（$r_D$）の実測値はそれぞれ 0.05 と 0.11 であった．明らかに $r_0$ は r

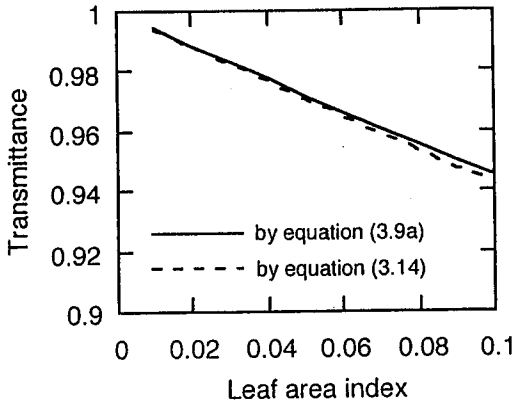



Fig. 39 Comparision of transmittance calculated by equations (3.9a) and (3.14)

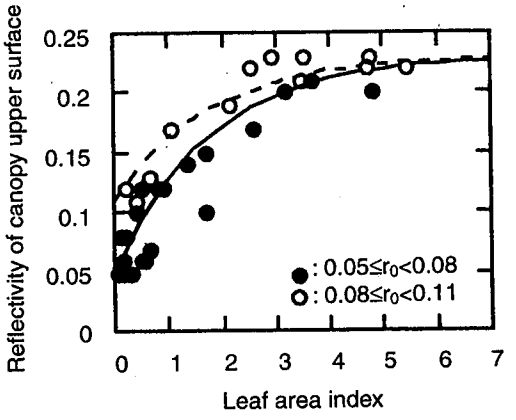



Fig. 40 Dependence of canopy reflectivity on LAI and reflectivity of soil surface ($r_0$)

The two curves were calculated with Eq. (3.5) using the following value of $r_0$ representing wet and dry soil surface, respectively.
——— $r_0 = 0.05$
- - - - - - $r_0 = 0.11$

に影響していた.

Fig.41 は反射率の実測値と (3.5a,b) 式による計算値を比較したものである. 両者は良く一致することから, (3.5a, b) 式は妥当であることが確認された. (3.5b) 式の h の最適値は 0.5 であった. Fig.41 には, (3.9a) 式に使用されている k (消散係数 = 0.57) をこの h として使用して計算された群落上面反射率も併せて示しているが, どちらもほぼ同じ値を示した. したがって, 群落上面反射率の計算において, k を h に代用して使用する事が可能である. Lee[101] も, (3.5a, b) 式と消散係数から群落上面反射率が計算可能であることを示している (彼の測定は光合成有効放射ベースであるが). 以上の検討から, (3.8) 式の導出に要した唯一の仮定, すなわち実用上 h と k を等しいと見なせる事が確認され, (3.8) 式の実用的な適用性が確認されたことになる. (3.8) 式の rf は品種に固有と考えられる定数であるから, (3.8) 式と (3.9a, b) 式の組み合わせは生育解析・予測上での使用に便利である.

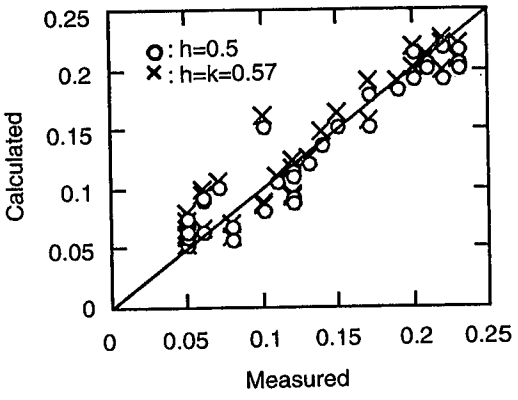



Fig. 41 Comparison between measured and calculated reflectivity of canopy surface

Symbols denote the values of the parameters.

(3.6) 式は (3.8) 式の成立の根拠となるが, Fig.42 は (3.6) 式の妥当性を確認するための図である. 植被率と (1–τ) の値を比較するために (τ は群落の日射透過率), 実測の植被率と葉面積指数の回帰曲線および, (3.9a) 式を用いて計算した (1–τ) と葉面積の関係が, それぞれ実線と破線で示してある. Fig.42 から明らかなように, 植被率と (1–τ) は一致せず, 植被率の方が最大で約 5% 大きな値を示した. 本実験における植被率は植被幅をうね幅で除して求めたので, 植被幅の中に含まれる空隙が誤差として含まれる. すなわち植被の地面への投影中に存在する空隙を含んでいる. この誤差を考慮すると植被率と (1–τ) の間の真の誤差は Fig.42 に示されるものより小さいことになる. したがって, 誤差の正確な評価は不可能であるが, (3.8) 式による近似の誤差は 5% 以内である. (3.6) 式を (3.8) 式に代入すると次式を得る.

$$\alpha = C \cdot (1 - rf) \qquad (3.15)$$

従来, 多くの栽培試験データの解析において, 日

射利用効率を使用する解析が行われる場合は少なかった．その一因は，透過率や葉面積の頻繁な測定が煩雑であり，測定のための機材も必要であるが，本研究で用いた植被率の測定は簡易であるため，(3.15) 式と併せて用いれば，上記の解析が容易に行えるようになる．Fig.43 は次の２つの方法により計算された日射吸収率の比較である．すなわち，本研究で提示した植被率の計算法を用いて (3.15) 式から計算したものと，(3.2) 式と r, $r_0$, τ（群落上面反射率，群落下の地表面反射率，日射透過率）の実測値から計算したものである．どちらも 1986 年の測定データを使用した．植被率から計算した日射吸収率が，r, $r_0$, τ の実測値からの計算値より大きな値を示しているデータ点の一群があるが（株間 0.05m），これは栽植密度の高い試験区のダイズが雷雨により倒伏したために，茎と垂直のなす角度が増大して，植被の幅が広がったためである．この場合，植被の幅は広がったが，真上から見ると植被内に認められる空隙が増大しており，真の植被率は増加していなかったと推察される．このように，倒伏するなど極端に乱れた

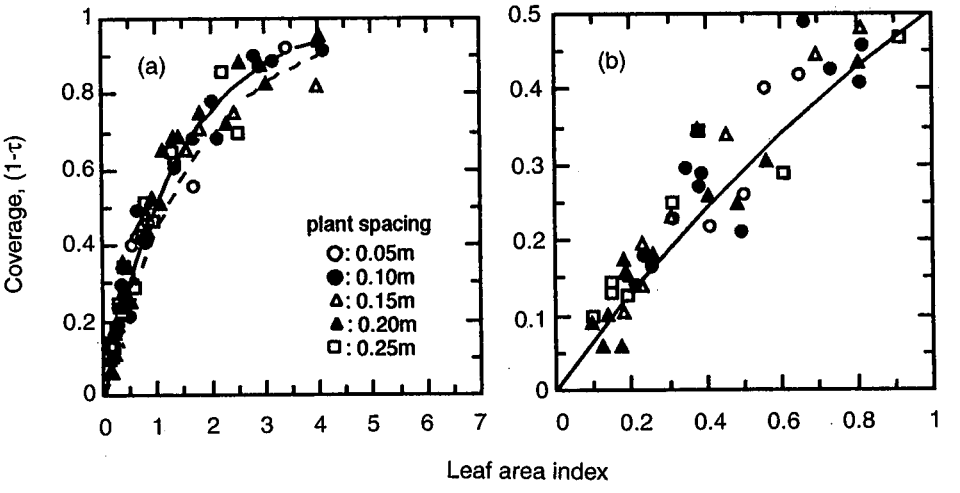
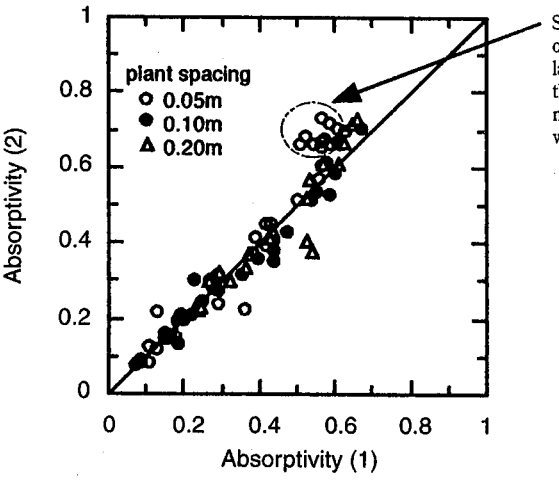



Fig. 42　(a) Coverage and fraction of intercepted radiation (1-τ) as affected by leaf area index
(b) Enlarged figure of the lower left part of (a)

——— fitted curve for Coverage
- - - - (1-τ) calculated by equation (3.9a)




Soybeans lodged by rains and the angle of the stems from the vertical become larger. The foliage width increased in this case, while the real coverage has not incleased as much because of the wider gaps between the leaves.

Fig. 43　Validating Eq.(3.15)

Absorptivity (1) is calculated by Eq.(3.2) with the measured reflectivity of canopy surface and ground surface, and transmittance of the canopy. Absorptivity (2) is calculated by Eq.(3.15) with the measured coveragfe of the canopy.

群落には，植被幅からの植被率推定は適さない．倒伏した場合以外は，上記2つの方法で計算された日射吸収率は良く一致している．したがって，本実験で採用した植被率測定法および(3.15)式から日射吸収率を評価可能であると判断される．

以上のように本節においては，日平均の日射透過率は生育期間を通して消散係数の値は変化しないと仮定して，(3.3)式から計算できること，うね幅や栽植密度は消散係数の値に影響しないという単純化が可能であることが判明した．群落上面および下面の反射率の値を必要としない群落の日射吸収率の計算式（(3.8)式）を導出し，その妥当性を検証した．さらに，植被率から日射吸収率を推定する計算式を提案した．

## 3. 3. 乾物生産速度のモデリング

### 3. 3. 1. 実験およびモデリング方法

(1) 栽培試験

乾物生産速度と吸収日射量の関係を知るために栽培試験を行った．各試験区の名称，大きさ，播種期，開花期，成熟期をTable 22に示した．耕種方式は2.2.1節で記したとおりである．

日日射量を調節するため，寒冷沙を地上1.2mの位置に張ることによる遮光処理を行った（Fig.44, Table 22）．1987年は8月7日，1988年は6月30日に遮光処理を開始し，成熟期まで行った．1988$b_{sh}$区ではダイズ個体が徒長して自立できなくなったため，直径5mmのグラスポールで支えをした．

サンプリングは週に2～3回の頻度で実施した．サンプリング方法は2.3.1節の(3)と同一である．なお，繁茂後には群落内での個体の大きさの判断が困難になるので，予め中庸の生育量を示す個体に印を付けておき，以後のサンプリングに備えた．

葉面積計でサンプル個体の葉面積を測定し，個体葉面積に栽植密度（8.33 plant・$m^{-2}$）を乗じて群落の葉面積指数を算出した．また，比葉面積（SLA, $cm^2 \cdot g^{-1}$）を次式により算出した．

$$SLA = (\text{個体の全葉面積}) / (\text{個体の全葉の乾物重}) \quad (3.16)$$

これらの測定を出芽期から葉が黄葉して落葉開始するまで続けて行った．遮光区内外の条件を比較するために，1987a, 1987$a_{sl}$, 1988b, 1988$b_{sl}$, 1988$b_{sh}$各試験区内外の，地上1.0mの位置で気温と全天日射（農試電試型日射計）を測定し，遮光率は次式から計算した．

$$\text{遮光率} = (\text{遮光区の中で測定した日日射量}) / (\text{全天日日射量}) \quad (3.17)$$

実測した葉面積指数を使用して(3.3)式と(3.8)式から吸収日射量を計算した．吸収日射量に対して乾物生産量をプロットすることにより両者の関係を調べた．なお，この解析法の妥当性に関しては疑問も提示されているが（Russel *et al.*[143], Demetriades–Shar *et al.*[26],[27]），その問題に関しても考察した．

(2) モデリングおよびパラメタリゼーション

次の形の乾物生産モデルを考えた．

Table 22 Seeding, flowering, and maturity, shading ratio, and size of each experimental plot

| Plot no. | plot name | seeding | flowering | maturity | shade ratio | plot size |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | (day of year) | | | | (m) |
| 1 | 1987a | 181 | 219 | 278 | unshaded | 10×20 |
| 2 | 1987asl | 181 | 218 | 278 | 0.48 | 5×20 |
| 3 | 1988a | 131 | 194 | 278 | unshaded | 10×20 |
| 4 | 1988b | 162 | 213 | 280 | unshaded | 10×20 |
| 5 | 1988bsl | 162 | 212 | 280 | 0.48 | 5×20 |
| 6 | 1988bsh | 162 | 212 | 275 | 0.78 | 5×20 |
| 7 | 1988c | 193 | 234 | 291 | unshaded | 10×20 |
| 8 | 1988d | 217 | 250 | 305 | unshaded | 10×20 |
| 9 | 1988e | 237 | 270 | × | unshaded | 10×20 |
| 10 | 1988f | 252 | 302 | × | unshaded | 10×20 |

× did not reach maturity.

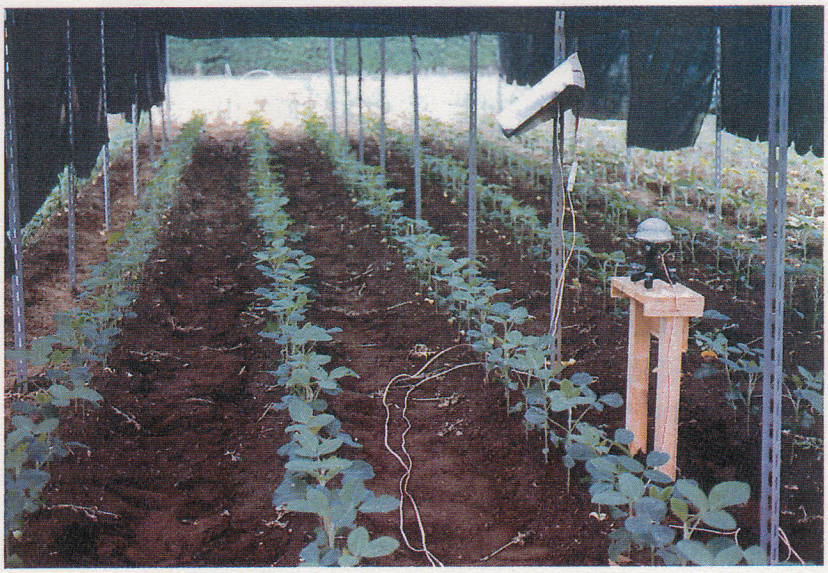


Fig. 44　Shading experiment with cheese cloth

$$DMPR = DMPR_{max}(Rs) \cdot g(\alpha) \quad (3.18)$$

ただし，DMPR は乾物生産速度（$g \cdot m^{-2} \cdot day^{-1}$），$DMPR_{max}$ は完全に日射を吸収した時の DMPR で，日射吸収率（α）が 1.0 の仮想的な群落の乾物生産速度，g (α) は乾物生産速度に及ぼす日射吸収率の影響を表す関数．$DMPR_{max}(Rs)$ および g (α) の最も単純な形は次式である．

$$DMPR_{max}(Rs) = RUE \cdot Rs \quad (3.19a)$$

$$g(\alpha) = \alpha \quad (3.19b)$$

ここで $R_s$ は日日射量，RUE は比例定数．(3.19a) 式と (3.19b) 式を (3.18) 式に代入し，一定値の RUE を用いた場合にこのモデルは比例モデルと一致する．このように比例モデルは，(3.18) 式で表されるモデルの 1 つの特殊形である．

3.1 節で既に述べたように，ダイズの光合成速度が日射強度に対して双曲線的に反応することは多く報告されている．これらの報告は 1 時間あるいは，それ以下の時間スケールの $CO_2$ 交換速度で光合成速度を評価しているものであるが，その結果は，日日射量と乾物生産速度（日単位）の間にも双曲線的な関係が存在することを示唆するものである．Saeki[145] はケイトウ（Celosia cristata）群落を対象として日光合成速度を計算し，それが日日射量に双曲線的に関係していることを示している．これらを考慮すると，以下に示す個葉の光強度－光合成速度関係を表す一般式の使用が考えられる．

$$DMPR_{max}(Rs) = \{a \cdot (Rs - c)\} / \{b + (Rs - c)\} \quad (3.20)$$

ここで，a, b, c はパラメーターである．c は光補償点を表すが，玖村 [92] によると極めて小さな値であるので，ここでは無視してゼロとした．

Pearce *et al.*[131]，Wells[210] はそれぞれダイズ群落，小麦群落の光合成速度が，その群落による遮へい日射量に比例することを示した．このことを参考にして，ここでは次式を採用することにした．

$$g(\alpha) = \alpha \quad (3.21)$$

(3.18)，(3.20)，(3.21) の 3 式から構成されるモデルを以後，双曲線モデルと呼称する．

モデルのパラメータの値は，2.3.1 節の (1) －②と同じ方法で求めた．その際，乾物生産量の実測値およびモデルによる計算値（ADMP, CDMP）の間の誤差二乗和は，(3.22) 式により計算した．実測値は Table 22 に示される栽培試験のものを使用し，気象データは農業環境技術研究所気象観測露場における観測値を使用した．なお，この作業において，日射吸収率は実測葉面積指数から (3.8) 式により計算した．

$$e^2 = \sum_{i=1}^{10} \sum_{j=1}^{Ni} (ADMPi,j - CDMPi,j)^2 \quad (3.22)$$

ここで，iは試験区ナンバー（Table 22），$N_i$はi区で行ったサンプリング回数を示す．

(3) 乾物生産に影響する土壌水分の影響

大きさが40m × 50mの圃場を使用し，1992年6月13日（DOY165）に播種した．耕種方式は2.2.1節に記した通りである．圃場内に降雨遮断を目的として，幅5m，長さ15m，高さ2.5mのハウスを2棟建て，ハウスの上部（地上1.2m以上の部分）のみにポリエチレンフィルムを張った．また，ハウス周囲にプラスチック板を深度0.3mで埋設し，周辺土壌からの水の侵入を軽減させた．各ハウス内に，3試験区(5m × 5m)を設定し，隣接する試験区の間には幅0.2m，深度0.6mの溝を掘り，水分の移動を防いだ．

各試験区とも処理開始までは適宜灌水を行い，深度0.4mに設置したテンシオメーターにて測定した土壌マトリックポテンシャルの値が，-39kPa（pF = 2.6）以下にならないようにした．その後，適湿，過湿，乾燥の3レベルの土壌水分処理を行った（Table 23）．実験1，実験2にはそれぞれ1つのハウスを使用し，各実験とも処理は生育初期と子実生長期間の2時期に行った（以後，実験1，実験2と称する）．実験1においては灌水処理はDOY219に終了し，その後過湿障害により低下した蒸散速度の回復過程を調べるため，蒸散速度の変化を追跡した．

各試験区のダイズ3個体の茎の地上5cmの位置に，茎流センサー（Sakuratani[147]，Steinberg *et al.*[187]）を取り付けた．これら測定個体は7～10日後にサンプリングされ，別の個体にセンサーを取り付け，測定を続行した．なお，個体の蒸散速度は測定位置における汁液流速に等しいと仮定した．データ収録装置は3.2.1節の(1)－③と同一である．

各試験区で，深度0.2mの土壌の熱伝導率を15分間隔でヒートプローブセンサー(ESD－SP11およびGreenKit DL / 100Mシステム)により測定した．さらに嶋田ら[168]と同様の方法によりキャリブレーションカーブを作成し，熱伝導率の値を体積土壌水分率に換算した．

実験1の開始時に，各処理区で中庸の生育を示すダイズ1個体を選び，実験終了までの間，週に一度全ての複葉の頂小葉の葉長を測定した．葉長は，別に求めた経験式を用いて葉面積に変換した．全ての複葉面積を合計して個体葉面積を算出した．

### 3. 3. 2. 結果および考察

(1) 日射利用効率

Fig.45に，1988年の気温と降水量の推移，および各試験区の播種からサンプリング終了日までの期間を示した．また，Fig.46は，1988年の栽培データを用いて作図した吸収日射量と乾物生産量の関係図である．吸収日射量は，日日射量およびLAIの実測値から3.2.2節の(2)で導出した方法により計算した．その回帰直線の傾きが日射利用効率である．なお，吸収日射量と乾物生産量の関係図にプロットされている各点は独立ではないため（Russel *et al.*[143]，Demetriades-Shah *et al.*[26]），後で検討するように（次の(2)参照）この図の相関係数に関して議論することは合理的でない．Fig.46から明らかなように，この5つの試験区での日射利用効率は，ほぼ同じ値であり平均1.36g・$MJ^{-1}$であった．

Table 23 Treatment in each experimental plot

| | plot name | period of treatment (day of year) | treatment |
|---|---|---|---|
| Experiment 1 | adequate-water | 203–219 | IG[a], irrigated[b] |
| | excess-water | 203–219 | IG, flooding[c] |
| | deficient-water | 203–219 | IG, no irrigation |
| | control | | natural condition |
| Experiment 2 | adequate-water | 234–248 | IG[a], irrigated[b] |
| | excess-water | 234–248 | IG, flooding[c] |
| | deficient-water | 234–248 | IG, no irrigation |

[a] conducted in a green house (film was placed only on the upper part to intercept precipitation).
[b] water potential of the soil at 0.4m depth was kept over -39kPa (PF2.6).
[c] 200mm·$day^{-1}$ of water was given.

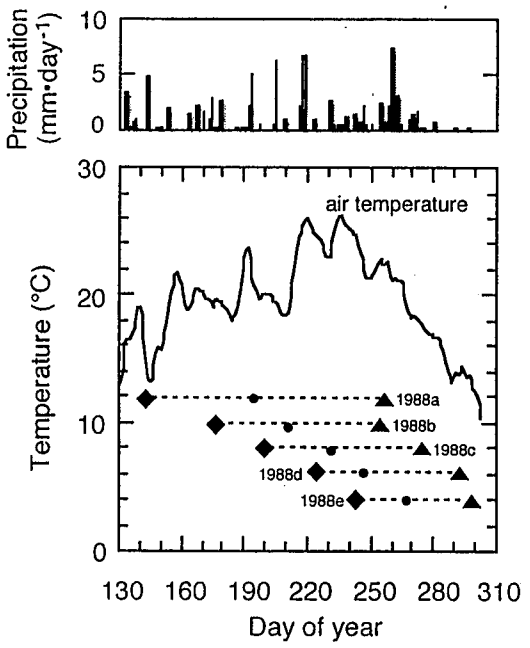



Fig. 45　Air temperature and precipitation in 1988

◆,●,▲ indicate seeding, flowering, and end of the sampling of each plot, respectivity.
Changes in five-day average temperatures is also illustrated.

中世古・後藤[123]はダイズ（品種 Harosoy，トカチナガハ）の日射利用効率を遮へい光合成有効放射を用いて評価し，それぞれの品種について 11.1mg・kcal$^{-1}$ と 11.8mg・kcal$^{-1}$ という値を報告している．Spaeth *et al.*[185] の検討を参照すると，これらの値がダイズの乾物生産効率の最大値であると考察される．この値を，本研究で得られた日射利用効率と比較するためには次の 3 つの変換が必要である．

①単位の変換（1mg・kcal$^{-1}$ = 0.238g・MJ$^{-1}$）．

②全短波と光合成有効放射の変換（全短波放射量に 0.44 を乗じて光合成有効放射に変換した）．

③遮へい率と吸収率の変換（(3.8) 式による）．

以上の計算を行った結果，上記の中世古・後藤[123]の日射利用効率の値は 1.48，1.59（g・MJ$^{-1}$）に相当し，本研究で得られた日射利用効率は，この値の 86 ～ 92% であった．既に述べたように，本実験においては施肥・水分条件が制限要因となっておらず，乾物生産速度は使用した試験圃場の可能最大値を示していたものと考えられるため，この日射利用効率の値の差は圃場の地力差が原因と判断される．

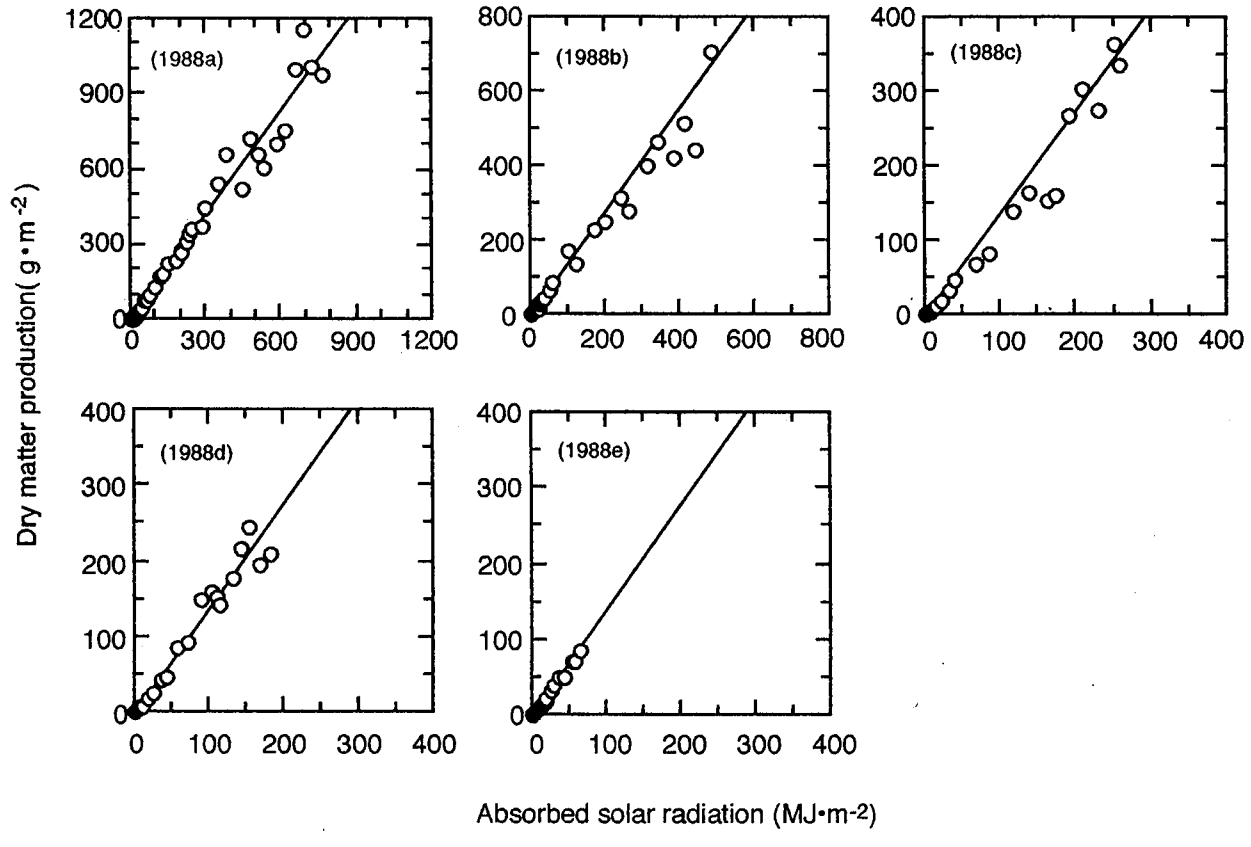



Fig. 46　Relationship between the absorbed radiation and dry matter production

The lines in the figures indicate radiation use efficiency of 1.36g・MJ$^{-1}$

乾物生産速度および日射利用効率の温度依存性については本研究では解析を行わなかった．しかし福井ら[38]，村田・猪山[119]はダイズの光合成速度が温度の影響をほとんど受けないことを，それぞれ15℃から30℃，25℃から35℃の温度範囲で示している．また，Jones *et al.*[74]，Muchow *et al.*[117]も，それぞれ光合成速度および日射利用効率が温度に依存しないことを報告している．本実験期間中の気温は，ほぼこの15～35℃の範囲に入っており（Fig.45）したがって本実験で得られた乾物生産速度および日射利用効率は，ほとんど気温の影響を受けていなかったものと判断される．

Fig.47は，Fig.46と同じデータを用いて，特に生育初期に注目して吸収日射量と乾物生産量の関係を見たものである．この時期の日射利用効率は，明らかに生育全期間の平均値（＝1.36g･MJ）よりも小さな値であった．中世古・後藤[123]，白岩・橋川[179]も，日射利用効率が生育ステージの進行にともない変化することを示している．Fig.48は日射利用効率の値の変化を調べるために，全ての試験区のデータを含めてプロットしたものであるが，乾物重が20g・$m^{-2}$（2.4g・$plant^{-1}$）の時期に日射利用効率の値が急激に変化していた．

同じ日に播種し，遮光処理の有無や遮光の強度のみ異なる1988b，1988$b_{sl}$，1988$b_{sh}$各区の乾物重，葉面積指数，比葉面積の推移をFig.49に示した．これら3試験区の間には気温の差は認められなかったが，Table 22に示すように，1988$b_{sl}$区と1988$b_{sh}$区は，1988b区よりも開花日が1日早かった．これはダイズ発育の日長時間依存性によるものであり，遮光処理により実効日長時間が短縮したためと考えられる．乾物生産と葉面積指数の増大は遮光処理区，特に1988$b_{sh}$で顕著に少なかった．1988$b_{sh}$区の比葉面積は1988b区のものとほぼ同じ，あるいは若干大きい値を示した．一方，1988$b_{sl}$の比葉面積は1988bより小さかった．1988$b_{sl}$区の比葉面積が小さな値を示したのは，遮光にともない下層の比葉面積の大きな薄い葉に十分な光が到達せず，その結果落葉することにより，比葉面積の平均値が小さくなったものと推察された．一方，1988$b_{sh}$区では遮光率は大きいものの，繁茂量が小さいために群落下部まで光の透過が良く，下層葉の脱落が少なかったものと考えられた．生育期後半（DOY215以後）になるとこれらの試験区間の差は小さくなった．Fig.50はこれら3試験区の吸収日射

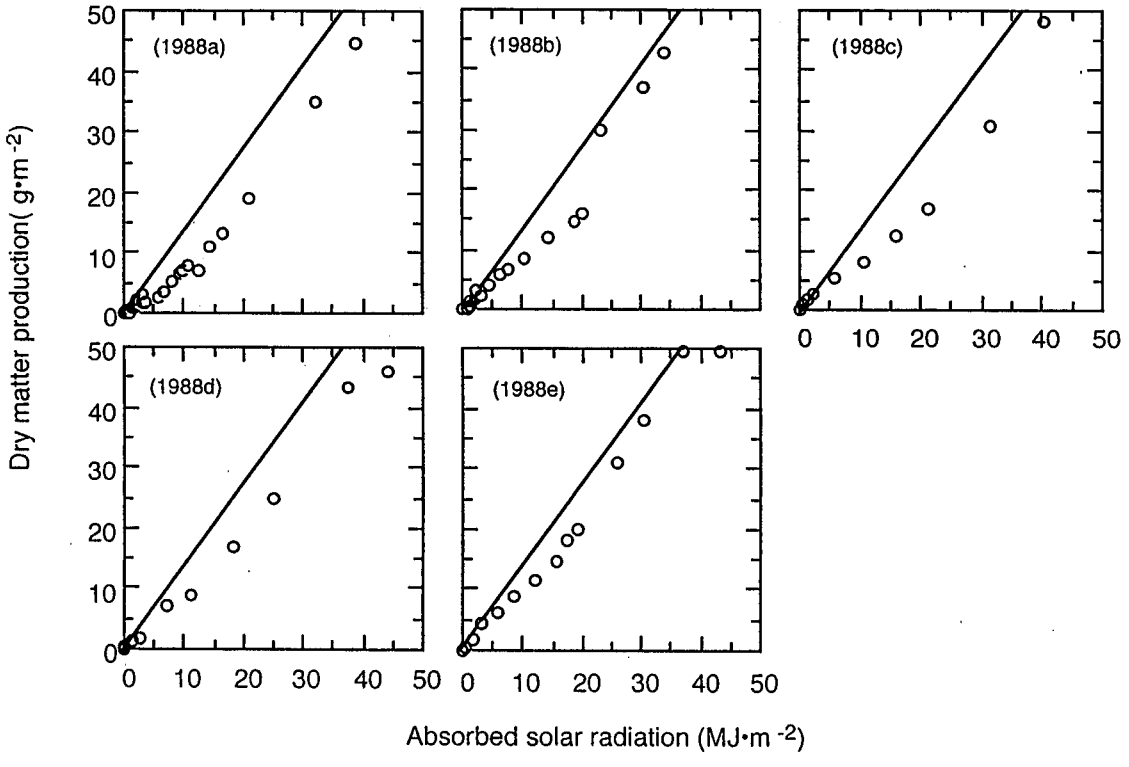



Fig. 47 Relationship between the absorbed radiation and dry matter production

The lines in the figures indicate radiation use efficiency of 1.36g･$MJ^{-1}$

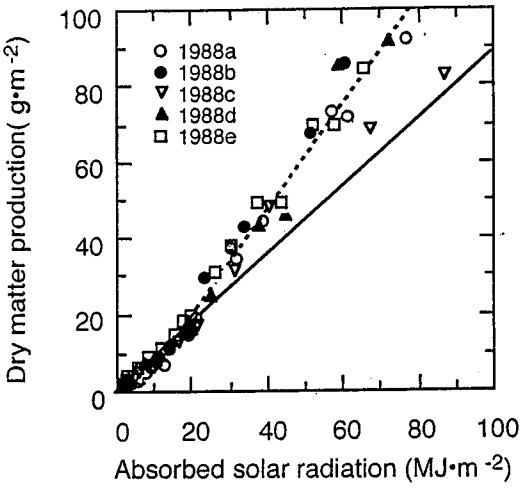



Fig. 48　Relationship between the absorbed radiation and dry matter production

—— shows radiation use efficiency of 1.36g · MJ$^{-1}$
····· shows radiation use efficiency of 0.88g · MJ$^{-1}$

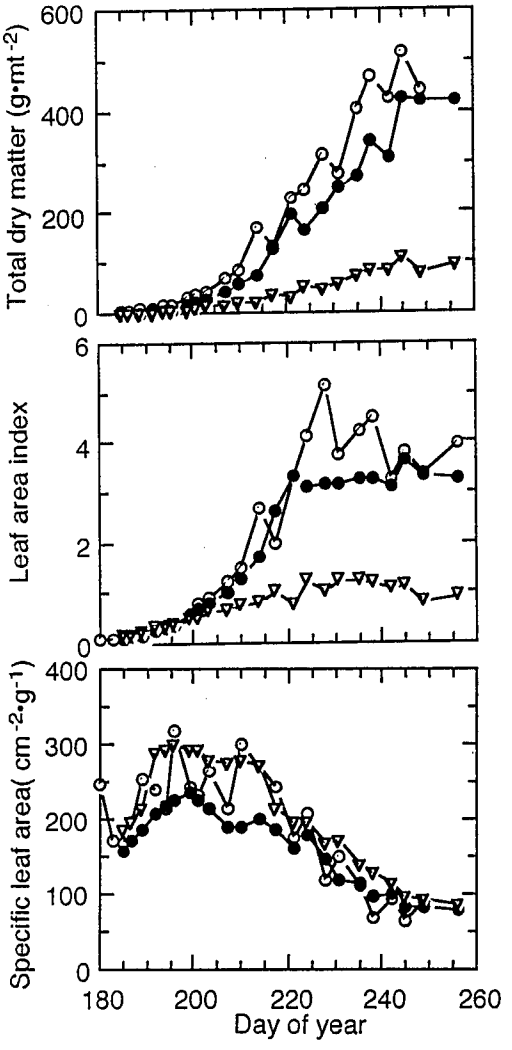



Fig. 49　Changes in dry matter, leaf area index and specific leaf area

—o— 1988b
—•— 1988b$_{sl}$
—▽— 1988b$_{sh}$

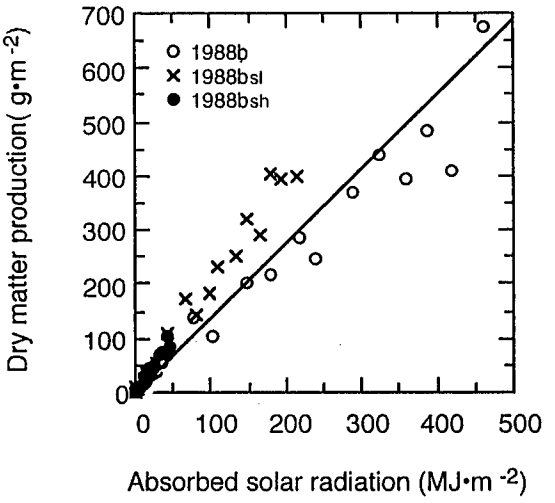



Fig. 50　Relationship between the absorbed radiation and dry matter production in shading experiments

量と乾物生産量の関係図である．遮光処理により，明らかに日射利用効率が増大した．

(2) 吸収日射量と乾物生産量の関係図に関する検討

吸収日射量と乾物生産量の間に比例関係があるものと仮定して，その間の相関の強さを吸収日射量と乾物生産量の関係図を用いて論ずることの合理性を考察した．サンプル個体のバラツキに起因する誤差が無い条件での日射利用効率を $RUE_0$ とする．第 k 回目と第 (k–1) 回目のサンプルの乾物重，およびその間の積算吸収日射量の差をそれぞれ $\Delta DMP_k$, $\Delta Rab_k$ とすると，この両者の間には次の関係がある．

$$\Delta DMP_k = RUE_0 \cdot \Delta Rab_k + e_k \qquad (3.23)$$

$e_k$ はサンプルのバラツキ（平均からの偏差）を表し，その母集団は正規分布で平均値はゼロ，標準偏差は $\sigma$ とする．このデータから得られる日射利用効率の実験値（$RUE_k$）は (3.24) 式で表される．

$$RUE_k = \frac{\Delta DMP_k}{\Delta Rab_k} = RUE_0 + \frac{1}{\Delta Rab_k} \cdot e_k \qquad (3.24)$$

ところで，k 番目のデータを吸収日射量と乾物生産量の関係図で作図した場合のデータ点の位置は，次のように表される．

$$\left( \sum_{i=1}^{k} \Delta Ra_i,\ RUE_0 \cdot \sum_{i=1}^{k} \Delta Rab_i + \sum_{i=1}^{k} e_i \right) \qquad (3.25)$$

この点と原点を結んで得られる日射利用効率

(RUEk') は,

$$RUEk = \frac{\left(RUE_0 \cdot \sum_{i=1}^{k} \Delta Rabi + \sum_{i=1}^{k} ei\right)}{\sum_{i=1}^{k} Rabi} \quad (3.26)$$

$$= RUE_0 + \frac{\sum_{i=1}^{k} ei}{\sum_{i=1}^{k} \Delta Rabi} \quad (3.27)$$

$$= RUE_0 + \frac{1}{\Delta Rab} \cdot \frac{1}{k} \cdot \sum_{i=1}^{k} ei = RUE_0 + \frac{1}{\Delta Rab} \cdot e'k \quad (3.28)$$

ここで, $\overline{\Delta Rab}$ は ΔRabi の i = 1 から k までの平均値. e'k は, ei の k 個の平均値であるから, その標準偏差は $\sigma / \sqrt{k}$ となり, (3.24) 式から求まる $RUE_k$ よりも, $RUE_0$ からの偏差の期待値が小さくなる. このように, 吸収日射量と乾物生産量の関係図はサンプルのばらつきを相殺するので, この図のプロット点の直線性の強さから, 吸収日射量と乾物生産量の相関の大きさについて議論するのは合理的でないことがわかる. ところで, (3.26) 式から了解されるように, 吸収日射量と乾物生産量の関係図を用いると, 任意の2時点間の日射利用効率の平均値がその2点を結ぶ直線の傾きから求まるので, 日射利用効率の値がある生育段階で変化する場合, 吸収日射量と乾物生産量の関係図はこの変化を追跡するのに適している.

Demetriades-Shar *et al.*[26] は, 屋外で飼育されている家禽について積算遮へい日射量と生長量の関係を例にとって, 乾物生産速度の吸収日射量への依存性および吸収日射量と乾物生産量の関係図の妥当性に疑問を提示している. しかし, Kiniry[81] が指摘するように, 既往の多くの実験的な知見から, 群落光合成速度あるいは乾物生産速度が日射強度に依存することは明らかである. 結局, 吸収日射量と乾物生産量の関係図は, 上述のように, そのプロットの解釈を誤らなければ有効なデータ解析手法と考えられる.

### (3) 双曲線モデルのパラメータの検討

Table 22 に示される全ての試験区の全てのデータを用いて, (3.20) 式の双曲線モデルのパラメタリゼーションを行った結果, Table 24 の P1 に示されるパラメーターセットを得た. なお, パラメタリゼーションに際して使用した日日射量データの度数分布は Fig.51 に示すとおりであった.

1988b 区の実測乾物重と双曲線モデルによる乾物重の計算値の比較を Fig.52(a) に示した. モデルによる計算値と実測値は, 一見すると良く一致しているように見える. しかし, この図の左下部分すなわち生育初期の部分を拡大してみると (Fig.52(b)), 明らかにモデルによる計算値は乾物重を過大評価している. このことは, 3.3.2 節の (1) で既に明らかにしたように生育初期に日射利用効率の値が低いことからも予測されることである. したがって, 全生育期間を生育初期とその後の期間に分けてパラメタリゼーションを行う必要がある. さらに, 白岩・橋川[179], Muchow *et al.*[117] は日射利用効率が子実肥大期間に低下することを示しているが, これは葉から生殖器官への窒素転流 (Sinclair and de Wit[169] にともなう葉内窒素濃度の変化や (小島ら[130], Lugg and Sinclair[102], Sinclair and Horie[174]), 子実のエネルギーが高いこと (Sinclair and de Wit[169], 農林水産技術会議[127]) が原因であろう. これらの知見を参考にすると, パラメタリゼーションは生育全期間を3期間, すなわち (1) 生育初期, (2) その後の栄養生長期間, (3) 子実生長期間, に分けて行う必要がある. ここでは前節での検討をもとに, 個体乾物重が 2.4g 以前の時期を生育

Table 24 Parameter sets for the hyperbolic model (Eq.3.20)

| name | a | b | |
|---|---|---|---|
| P1 | 63.2 | 29.6 | whole growth period |
| P2 | 30.3 | 30.0 | $TD^a > 2.4$ |
| | 40.6 | 12.9 | TD > 2.4 and $SD^b \leq 0.01$ |
| | 1644000 | 1462000 | SD > 0.01 |

P1: determined assuming the relationship between $DMPR_{max}$ and radiation intensiy does not change througout the whole growth period.
P2: the whole growth period was devided into three.
[a] dry matter of a whole plant ($g \cdot plant^{-1}$).
[b] dry matter of seed of a plant ($g \cdot plant^{-1}$).

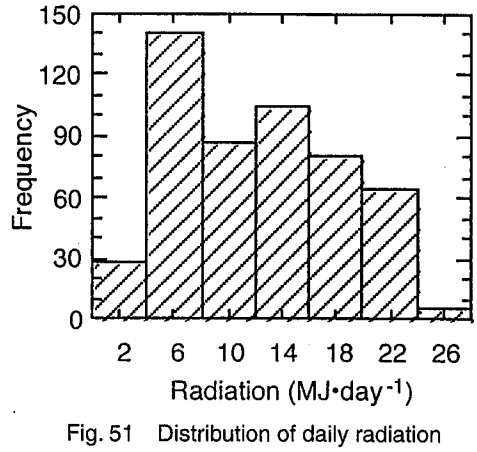



Fig. 51 Distribution of daily radiation

初期として扱った．このようにして得られたパラメーターセットがTable 24のP2である．パラメーターセットP2を使用して計算すると実測値との合致が向上した（Fig.52(b)）．

(4) 乾物生産速度と日射利用効率の日射強度依存性

Fig.53(a)は双曲線モデルで計算したDMPRmax（(3.20)式に現れる完全に日射を吸収する群落の乾物生産速度）と日日射量の関係を見たものである．栄養生長期間（全乾物重＞2.4g・plant$^{-1}$，子実乾物重≦0.01g・plant$^{-1}$）においては日日射量とDMPRmaxは非線形な関係であった．また，子実生育期間においては日日射量とDMPRmaxは直線的関係となったが，これは既往の知見（中沢・中山[122]）と一致する．

Fig.53(b)は，(3.19a)式と(3.20)式から，日射利用効率を計算し，その日日射量への依存性を見たものである．日射利用効率は日日射量の増大にともない減少した．中世古・後藤[124]，Sinclair *et al.*[176]も同様の傾向を報告している．しかし，玖村[93]が報告するようにダイズの光合成速度は放射強度が同一の場合でも散乱光割合によって変化する．これは日日射量が低いほど散乱光の割合が多く，散乱光においては全短波放射に占める光合成有効放射の割合が多くなる事が（内嶋ら[203]）一因と考えられる．本研究では，日射強度の影響のみを調べたが，それに加えて散乱光の割合も乾物生産速度や日射利用効率に影響する．Fig.53(a)に示されるようにDMPRmaxは日日射量と非線形的な関係を持つが，それにもかかわらず通常の気象条件においては，この両者の直線的関係を仮定する比例モデルを用いて乾物生産量を精度良く評価することが可能である（既に述べた理由により，全期間同一の日射利用効率を用いた場合は生育初期に誤差を生じるが）．日射利用効率を1.36g・MJ$^{-1}$に固定した比例モデルによって乾物重を計算したところ，Fig.52に実線で示される双曲線モデルにより計算された乾物重と，生育期間を通してほぼ一致した（図上では両者の区別がつかなかったため，図中には比例モデルによる計算結果を示していない）．したがって，通常の気象条件においては生育期間を通しての平均日日射量に対する平均日射利用効率を用いて乾物生産量の評価が可能と言えよう．しかし極端な寡照条件にこの方法を適用するのは危険である．Fig.54は双曲線モデルと比例モデル双方を用いて，遮光処理を行った1988bsl区と1988bsh区の乾物生産を計算した結果である．この図から明らかなように，連続する寡照条件では比例モデルは乾物重を過小評価した．一方，双曲線モデルを使用すれば強度の寡照条件下（1988bsh区）における乾物生産をも適切に評価することが可能であった．

本研究においてはFig.48を根拠として，モデルのパラメータの値がダイズ個体乾物重が2.4gの時期に不連続に変化すると仮定した．白岩・橋川[179]もダイズ（品種エンレイ）の生育初期に日射利用効率が低い値を示すことを報告しているが，日射利用効率の変化する時期は本研究におけるものよりかなり遅い

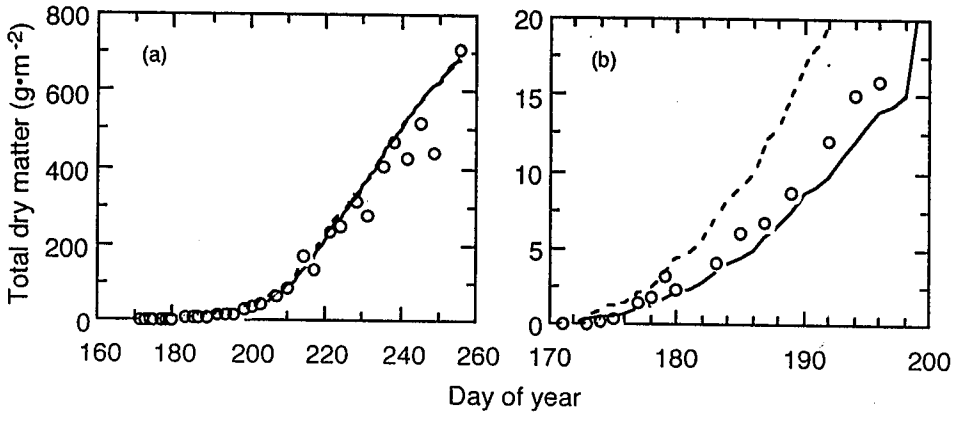



Fig. 52 Actual and calculated dry matter

(b) is the enlarged figure of the early growth period in (a).

○ actual

--------- calculated with the parameter set P1

——— calculated with the parameter set P2

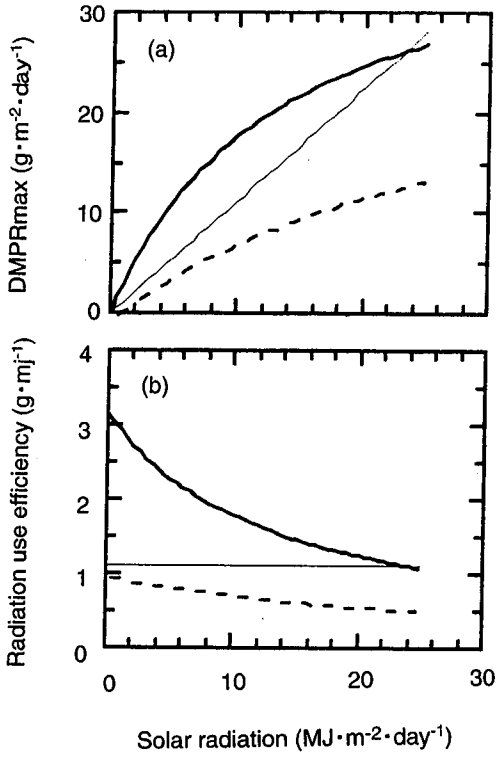



Fig. 53 Relationship between solar radiation and
(a) $DMPR_{max}$
(b) radiation use efficiency

- - - total dry matter ≤ 2.4g·plant$^{-1}$
——— total dry matter > 2.4g·plant$^{-1}$ and seed dry matter ≤ 0.01g·plant$^{-1}$
——— total dry matter > 2.4g·plant$^{-1}$ and seed dry matter > 0.01g·plant$^{-1}$

時期となっている．日射利用効率のさらに詳細なモデリングのためには，日射利用効率と葉内窒素濃度の関係を考慮する必要があろう (Sinclair[172] の手法がこれにあたる)．

双曲線モデルの実用的な利点の1つは取り扱いが容易である点である．Monsi and Saeki[111] によるモデルも作物群落の乾物生産の評価に多く使用されており，理論的バックグラウンドが確固であり幅広い日射強度範囲に適用可能であるが，パラメーターの数が多く計算が煩雑である．一方，比例モデルは取り扱い容易であるが，既に述べたような欠点を有する．本論にて提案した双曲線モデルは，比例モデル同様に取り扱いが容易であり，かつ幅広い日射強度範囲における乾物生産の解析および予測に応用可能である．

(5) モデルに影響する土壌水分

各試験区の土壌水分の推移を Fig.55 に示した．過湿区の体積土壌水分は，0.6 以上の値を保った．7月27日と8月3日 (DOY208 と DOY215) の両日は土壌水分が低下しているが，これは灌水装置の故障によるものである．適湿区と対照区では，灌水あるいは降雨の後，速やかに土壌水分が減少したが，乾燥区での土壌水分の減少は適湿区と対照区に較べて緩やかであった．この原因の一部は周囲土壌からの水の浸潤と考えられる (Clawson *et al.*[18])．このように土壌水分の減少速度は緩やかであったものの，乾燥区は実験1の全期間を通して他の試験区より5% 以上低い体積土壌水分を保っていた．

開花期は全ての試験区で7月27日 (DOY209) であった．このことから，試験区間には気温と実効日長時間の差が無く，さらに土壌水分が開花期には影響しなかったと判断される．葉長と葉面積の間には Fig.56 の関係があった．これを用いて実験1の各処理区のダイズの葉長を葉面積に換算したところ，Fig.57 のように過湿区で葉面積の増大が若干抑制されていた．

Fig.58 は，次式 (Sakuratani[148]) により計算された群落蒸散速度 (T,mm・day$^{-1}$) である．

$$T = n \cdot T_0 / \rho \qquad (3.29)$$

ここで $T_0$ は3個体の平均蒸散速度 (g·plant$^{-1}$·day$^{-1}$)，n は栽植密度 (= 8.3plant・m$^{-2}$)，ρ は水の密度 (= 1.0・10Mg・m$^{-3}$)．実験1の初期 (7月29日すなわち DOY210 頃まで) において，適湿区の体積土壌水分と群落蒸散速度は，共にハウス外の対照区とほぼ等しかった．このことはポリエチレンフィルムでハウス上部を被覆しても蒸散速度はほとんど影響されなかったことを示している．

適湿区の蒸散速度は他の試験区より大きな値を示す傾向が認められるが，変動が大きかった．蒸散速度の日変動によるばらつきを消去して土壌水分の影響を抽出するために過湿区，乾燥区および対照区における蒸散速度を，適湿区の蒸散速度で除した相対蒸散速度を算出した．Fig.59 は実験1および実験2のデータを使用して，相対土壌水分と相対蒸散速度の関係を示したものである．相対土壌水分 (RSM) は次式により定義した．

$$RSM = \frac{VWC - VWC_w}{VWC_f - VWC_w} \qquad (3.30)$$

ここで VWCw と VWCf は，それぞれ−1550kPa (シオレ点あるいは pF4.2) と−98kPa (圃場容水量あるいは

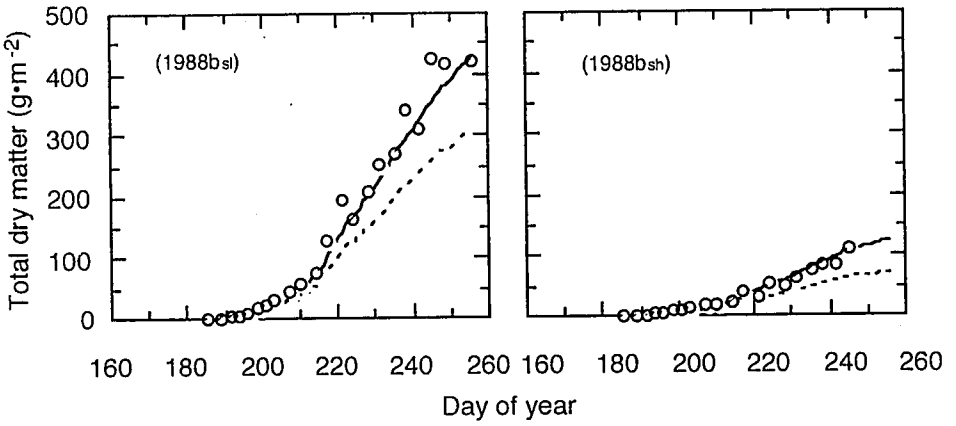



Fig. 54 Measured and calculated dry matter production of the shaded plots

—— by the hyperbolic-type model (Eq.3.20 with parameter set P2)
------ by the linear-type model (Eq.3.19a)
○ measured

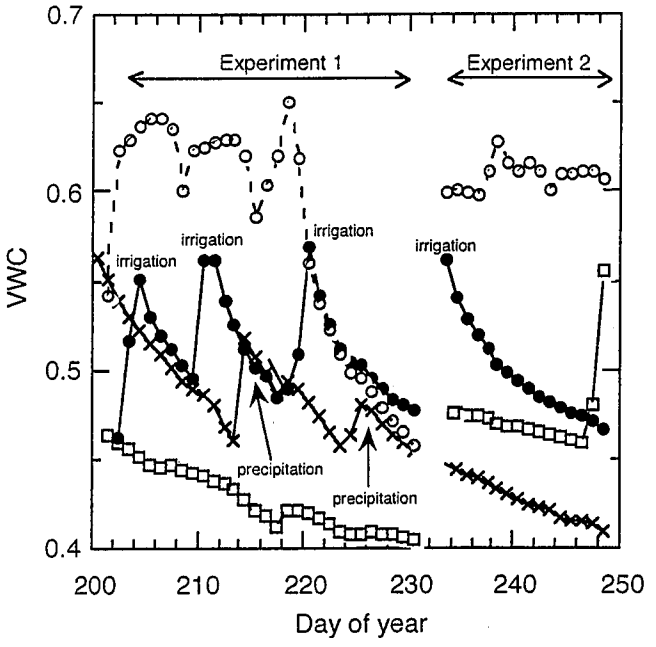



Fig. 55 Changes in daily mean volumetric soil water content (VWC)

Details are recorded in Table 23
◆ adequate-water plot
○ excess-water plot
□ deficient-water plot
× control-plot

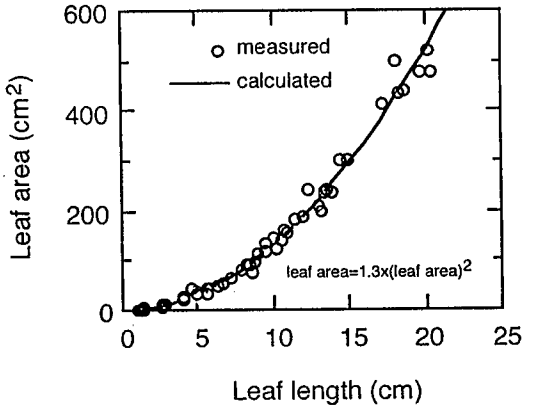



Fig. 56 Relationship between leaf area of a trifoliolate leaf and the length of its terminal leaf

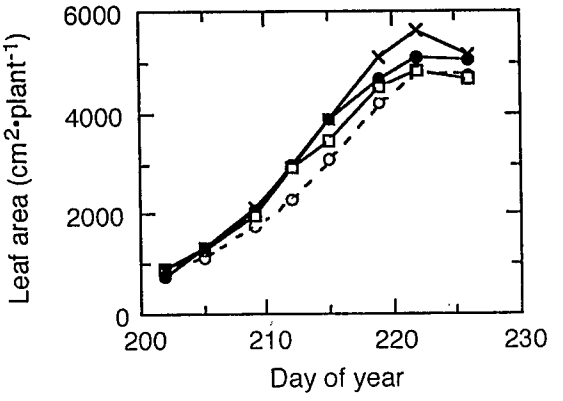



Fig. 57 Changes in leaf area

—●— sufficient-water
---○--- excess-water
—□— deficient-water
—×— control

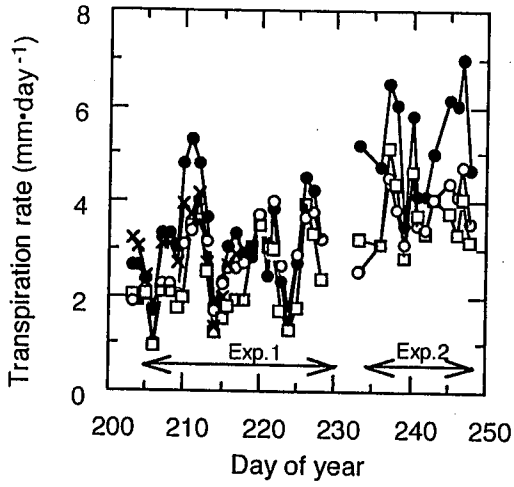



Fig. 58 Changes in transpiration rate

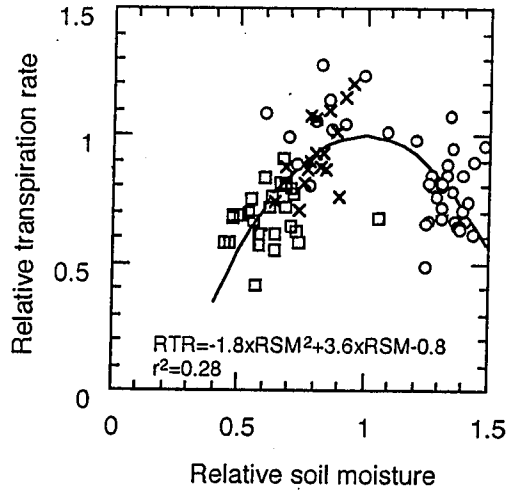



Fig. 59 Relationship between transpiration rate and soil moisture

pF2.0) に相当する体積土壌水分率である.

実際の計算作業では, RSM は (3.30) 式から導かれる次式を用いて計算した.

$$RSM = \frac{VWC - (VWCf - Wa)}{Wa} \qquad (3.31)$$

ここで Wa は体積土壌水分率で表わされる有効水分, すなわち Wa = VWCf – VWCw である. Wa の値は, 石井[66]が本実験と同じ農業研究センター試験圃場において測定したデータによると 0.23 で, 耕起法に関わらず安定している. VWCf は Fig.55 から, 灌水あるいは降雨の翌日の体積土壌水分を読み取り, 0.54 という値を採用した.

(3.31) 式の利点の 1 つは, Wa の値が正確であれば, VWCf の真の値を与えずに体積土壌水分の計算を行っても, その結果得られる体積土壌水分から導かれる RSM の値は VWCf の値の影響を受けない事である (計算上, 体積土壌水分の誤差が VWCf の誤差を相殺するため). Ratliff *et al.*[135] はアメリカ合衆国中の広い範囲の土壌を調査した結果, Wa が安定した値 (平均 13%) を示すと報告しており, Sinclair[172] のダイズ生長モデルではこの値を用いて RSM (Fraction of Transpirable Soil Water と呼称されている) が計算されている. 一方, わが国においては Wa は土壌によって変化する (美園ら[109], 鈴木[191]) が, 三枝ら[144] は東北および北海道の火山灰土 (クロボク土) の有効水分は–33kPa における水分量に比例することを示しており, これを利用した Wa の推定も可能であろう.

Fig.59 から明らかなように, 相対蒸散速度は相対土壌水分に依存して増減した. Fig.59 に示されるデータ点は, ばらつきが大きいが, 図中に示すような回帰曲線 (最大値を 1 とする放物線) を描くことができた. 相対土壌水分が 0.8 から 1.0 の範囲 (体積土壌水分の 0.49 から 0.54 に相当する) で相対蒸散速度は最大値を示した. Fig.55 に見られるように, 適湿区の土壌水分はこの値の範囲に保たれていた. したがって, 適湿区においてはダイズは水ストレスを受けておらず, Fig.59 に示される相対蒸散速度は, 水ストレスの無い条件での蒸散速度に対する相対値であると言える.

過湿区の相対蒸散速度で, 相対土壌水分が 1.0 より小さな値に位置するものは, 実験 1 において灌水処理を終了した後に得られたデータである. 灌水処理による過湿ストレスにより低い相対蒸散速度を示していた供試ダイズ個体は, 過湿ストレスが取り除かれると活発な蒸散を再開したことがわかる.

実験 2 の処理終了時における適湿区, 過湿区, 乾燥区の子実乾物重は, それぞれ 12.3, 9.4, 9.8g·plant$^{-1}$ であり, 適湿区を基準として過湿区および乾燥区の子実乾物重を相対値で示すとそれぞれ 0.76 と 0.80 であった. 後の 4.3 節で述べられるように, 子実肥大期間においては子実以外の器官の乾物重増加量は無

視できるので，上記の子実乾物重は，子実肥大期間における乾物生産量に等しいと見なせる．Table 25には，乾物生産量の相対値と，実験2期間の平均相対土壌水分，およびFig.59に示される曲線から求めた相対蒸散速度が示されている．それぞれの試験区で相対蒸散速度と相対乾物生産量は近い値となっており，このことは相対蒸散速度と相対乾物生産量の直線関係（Slatyer[180]，Tanner[199]）を示唆している．さらに多くのデータからの検証が必要であるが，Fig.59に示される関係を用いて水ストレスあるいは過湿障害による乾物生産減少を評価する事が可能であろう．しかし，Inoue *et al.*[65]は品種タチナガハを供試して，過湿状態が長く続くと一時的に低下していた蒸散速度が回復する事を報告している．このような場合，上述の関係を使用して乾物生産の減少を評価すると，評価誤差を生じる危険性がある．したがって，土壌水分条件への順化に関する品種間差に注意が必要である．

Table 25　Soil water content, transpiration rate, and dry matter production in Experiment 2

| | RSM[a] | RTR[b] | RDP[c] |
|---|---|---|---|
| excess-water plot | 1.30 | 0.82 | 0.76 |
| deficient-water plot | 0.69 | 0.81 | 0.80 |

[a] relative soil moisture.
[b] rerative transpiration rate.
[c] relative drymatter production.

### 3.4. まとめ

本章では，群落の日射透過率と日射吸収率の推定法について検討した．生育期間を通して一定値の消散係数を用いて，Monsi and Saeki[111]の式（均一な群落の，ある時点における光強度の垂直分布を既述する式）により，日射透過率の日平均値の推定が可能であることを明らかにした．また，うね方向，栽植密度，天候，生長にともなう葉群の形状の変化は消散係数に影響しないことも明らかにした．さらに，日射吸収率（$\alpha$）を推定する簡易式（$\alpha = (1-rf)\cdot(1-\tau)$）を導出して精度を検証し，aを植被率（C）から推定する式（$\alpha = C\cdot(1-rf)$）も導出した．

次に，日射利用効率を用いる乾物生産のモデリングを試み，(3.18)式の形のモデルを用いて群落乾物生産速度（DMPR）とRUEの日射強度依存性を解析した．遮光試験を含む圃場試験データからパラメータを決定したが，生育初期とその後の期間で異なるパラメータを使用する必要があること，DMPRmax(Rs)とRsが非線形な関係を示すことを明らかにした．日射利用効率の日射強度依存性を考慮しない従来のモデルでは，連続する寡照条件下で生育するダイズの生育を再現することが出来ないが，このモデルを使用すれば可能であった．

さらに，土壌水分が乾物生産モデルに及ぼす影響を圃場条件において調べ，適湿，乾燥両条件下で蒸散速度が減少すること，蒸散速度の減少率と，乾物生産の減少率はほぼ同じであることを明らかにした．

## 4. 乾物分配・子実生産過程の生育解析とモデリング

### 4.1. はじめに

群落あるいは個体全体の乾物生産は3章で検討した．乾物生産の予測のためには葉面積の増加過程の予測評価が必要であるが，これは5章で検討する．4章では，生産された乾物の各器官（葉，茎，葉柄，根，子実）への分配の様相を解析した．特に子実乾物重に注目し，その増大過程をシンプルに再現するためのモデリングを試みた．

まず4.2節で，各器官の構成比（ある時点における，ある器官の乾物重の，全乾物重に対する割合）を指標にして気象条件が乾物分配に及ぼす影響を調べた．乾物分配の様相は分配率（単位時間に生産された全光合成産物のうち，ある器官へ分配される割合）を使用しても記述できるが（Wilkerson *et al.*[212]，阿部・桃谷[1]），実測データをもとに分配率を計算してみると，サンプルの個体差に起因するばらつきが大きくなってしまう．そこで個体全体の乾物重と，対象とする器官の乾物重の比すなわち器官構成比を採用すれば，これは相対値であるからサンプル個体のサイズの差に起因するばらつきが少なくなると期待される．4.2.2節の(1)で，まずこのことを栽植密度を4水準に設定した実験により検証した．次に4.2.2

節の (2) において, 13回の時期に播種した播種期移動試験により, さまざまな気象条件に遭遇するダイズを栽培し, 生育ステージと器官構成比との関係を調べ, さらに子実の構成比と群落乾物生産速度の関係を解析した. 4.2.2 節の (3) では遮光試験を行い, 群落へ入射する日射強度が乾物分配に及ぼす影響を調べた.

4.3 節では子実の乾物重増加のモデリングを試みた. 本研究で対象としているのは有限生長型ダイズであり, このタイプのダイズでは栄養生長と生殖生長の併進期間が短い (昆野[90]). 生殖生長期間に子実の乾物重のみが増加すると仮定できれば, 子実乾物重増加過程の単純な取り扱いが可能となる. 莢と子実を込みにして生殖器官と扱われる場合もあるが, 収量を論ずる場合に対象とされるのは子実に限られ, この両者は区別して扱う必要がある. 4.3.2 節の (1) において子実と莢の乾物増大のパターンを比較して莢を子実と区別して栄養生長器官に含めて扱えるかを検討した. 次に栄養生長から生殖生長への切り替わりがどのように行われるのかを調べ, これらの結果を利用して子実の乾物重増大過程を再現するシンプルなモデルを導出した.

成熟期における子実の百粒重の比較的安定しているダイズでは, 子実の粒数が子実シンク容量の指標となり, 収量との相関が認められる (田口・大庭[192], Greer and Anderson[42], 浅沼ら[11], Schow *et al.*[163]). さらに, 高見[193] がイネについて示したように, 粒数をシンク容量の指標として使用して, モデルのパラメータとして使用することも考えられる. 4.3.2 節の (2) では個体当たり子実粒数の推定方法を検討した.

## 4. 2. 乾物分配・子実生産過程の生育解析

### 4. 2. 1. 実験方法

(1) 栽植密度を異にするダイズ群落の乾物分配

1987年6月30日にダイズ (品種エンレイ) を播種した. 耕種方式は 2.2.1 節に記した通りである. うね間は0.6mで株間を4水準設定して栽植密度を操作した (Table 26).

週に2～3回, 3.3.1 節の (1) に記した方法によりサンプリングを行った. 測定個体を主茎, 分枝部分に分け, さらに一葉, 葉柄, 茎, 根, 莢, 子実の器官別に分けて乾物重を測定した. 主茎第1節 (子葉節) より上位の部分を茎とし, それより下の部分を根として扱った. 莢から子実を取り出して, 乾物重と併せて粒数も測定した. 葉面積計により葉面積を測定し, これに栽植密度を乗じて葉面積指数を算出した. 葉面積を葉の乾物重で除して比葉面積を算出した.

(2) 播種期を異にするダイズ群落の乾物分配

播種期移動試験を行って, 播種期を異にするダイズ群落の乾物分配を調べた. 試験区の名称および播種期は Table 27 に示されている. サンプリング, 測定方法は上記 (1) と同じである.

(3) 入射光強度を異にするダイズ群落の乾物分配

Table 28 に示す条件で遮光処理実験を行って入射光強度を変えて乾物分配の様相を調べた (以下年度順に実験1, 実験2, 実験3と称する). 栽培方法, 施肥, 播種, サンプリング, 乾物重測定方法は上記 (2) と同じである. 実験1は時期別の遮光処理を組み合わせて実施したもの, 実験2は生育初期から生育期間を通して遮光処理を実施したもの, 実験3は莢

Table 26 Experiments to test the effect of plant spacing and planting density on dry matter distribution

| plot name | row spacing (m) | plant spacing (m) | planting density (plants・m$^{-2}$) |
|---|---|---|---|
| 1987a | 0.6 | 0.10 | 16.7 |
| 1987b | 0.6 | 0.15 | 11.1 |
| 1987c | 0.6 | 0.20 | 8.3 |
| 1987d | 0.6 | 0.25 | 6.7 |

Table 27 Experiments to investigate the difference of dry matter distribution among some seeding dates and developmental stages

| plot name | seeding | emergence | flowering | maturity |
|---|---|---|---|---|
| | (day of year) | | | |
| 1988a | 130 | 139 | 193 | 278 |
| 1988b | 161 | 168 | 212 | 279 |
| 1988c | 192 | 197 | 233 | 290 |
| 1988d | 216 | 220 | 249 | 304 |
| 1988e | 236 | 240 | 269 | * |
| 1989a | 130 | 138 | 197 | ** |
| 1989b | 165 | 173 | 213 | 282 |
| 1989c | 195 | 199 | 228 | 290 |
| 1989d | 205 | 209 | 237 | 294 |
| 1989e | 214 | 218 | 243 | 300 |
| 1989f | 219 | 223 | 247 | 303 |
| 1989g | 223 | 227 | 251 | 310 |
| 1989h | 227 | 231 | 254 | 324 |

* did not reach maturity before the first frost.
** did not mature (kept green leaves).

Table 28 Experiments to test the effect of light intensity

| name | year | seeding | emergence | flowering | shading treatment | shading ratio |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | (day of year) | | | | |
| Ex1(a) | 1986 | 154 | 161 | 207 | control | |
| Ex1(b) | 1986 | 154 | 161 | 207 | 209–223 | 0.5 |
| Ex1(c) | 1986 | 154 | 161 | 207 | 223–238 | 0.5 |
| Ex1(d) | 1986 | 154 | 161 | 207 | 238–282 | 0.5 |
| Ex1(e) | 1986 | 154 | 161 | 207 | 223–282 | 0.5 |
| Ex1(f) | 1986 | 154 | 161 | 207 | 209–282 | 0.5 |
| Ex2(a) | 1988 | 162 | 169 | 212 | control | |
| Ex2(b) | 1988 | 162 | 169 | 212 | 181–280 | 0.5 |
| Ex2(c) | 1988 | 162 | 169 | 211 | 183–280 | 0.8 |
| Ex3(a) | 1989 | 165 | 173 | 213 | 233–282 | 0.5 |
| Ex3(b) | 1989 | 165 | 173 | 213 | 233–282 | 0.5 |
| Ex3(c) | 1989 | 165 | 173 | 213 | 233–282 | 0.8 |

を開けて中に直径 1mm 程度の子実が確認できた時期から成熟期まで遮光処理を実施したものである．実験 1 においては，Ex1(b) 区は 8 月 11 日（DOY223）までは Ex1(f) 区と同一条件で栽培されるので，その期間は Ex1(b) 区のサンプリングは行わなかった．同様に Ex1(c) 区は 8 月 26 日（DOY238）までは Ex1(e) 区と，Ex1(d) 区は 8 月 26 日（DOY238）までは Ex1(a) 区と同一条件であるので，その期間は Ex1(c) 区と Ex1(d) 区の測定は省略した．いずれの実験においても遮光処理は寒冷沙を使用した．

### 4. 2. 2. 結果および考察

(1) 栽植密度を異にするダイズ群落の乾物分配

Fig.60(a) はダイズ個体の全乾物重の推移である（枯死脱落した葉は含んでいない）．最大繁茂期（9 月 17 日すなわち DOY260 前後）における a，b，c，d 各試験区の個体全乾物重は，それぞれ約 40, 60, 85, 85g・plant$^{-1}$ であり，栽植密度の最も大きな a 区と栽植密度の最も小さな d 区では約 2 倍の差があった．Fig.60(b) は，この個体乾物重に栽植密度を乗じて単位面積当たりの乾物重に換算したもので，最も栽植密度の小さい d 区以外は，ほぼ同じ値を示した．Fig.60(d) は葉面積指数で，この図に示されるように c 区の葉面積指数は a，b 区の葉面積指数より若干小さな値となっているが，最大繁茂期頃においては，a, b, c いずれの区も 3.5 以上の値となった．Fig.60(b) によると，d 区以外の 3 試験区は同様な乾物生産の推移を示しているが，この原因は 3.2.2 節の (2) で示したようにこの範囲の葉面積指数における日射吸収率が一定値となるため，乾物生産速度がほぼ同じ値となったためと考えられる．

Fig.60(c) は個体当たり葉面積であるが，c 区と d 区でほぼ同一，b 区が若干少なく a 区は最も少ない値を示した．このことから，本実験条件においては，11.1plant・m$^{-2}$ 以上の栽植密度では個体間競合のために葉面積拡大が制限され，一方，8.3plant・m$^{-2}$ 以下の栽植密度では競合による葉面積拡大の制限は生じていなかったと判断される．

Fig.60(e) は比葉面積の推移を示す．a 区と b 区の比葉面積は，DOY220（8 月 8 日）前後の期間において，栽植密度の小さい c, d 区に比較して大きい値を示した．この時期は葉面積が急激に拡大する期間である．

Fig.61 の各図は各器官の構成比の推移を示しているが，試験区間に大きな差は見られない．このように，試験区間の個体乾物重，葉面積，比葉面積には明確な相違が認められ，特に全乾物重には大きな相違があるにもかかわらず，器官構成比には差が見られなかった．このことは，各器官の構成比はサンプル個体のサイズのばらつきに影響されにくい安定した値であることを示している．

Fig.62 は個体の全乾物重を主茎と分枝部分に分けて，その比率（分枝部分の乾物重 / 主茎部分の乾物重）を見たものである．栽植密度の大きい a 区では生育後期の乾物重比率は 0.7 程度であるが，b，c，d 区では 1.8 前後の値を示し，栽植密度が分枝と主茎の乾物重比率に強く影響していた．

以上の検討から，同じ播種期で栽植密度の異なる条件で栽培した場合，各器官の構成比は栽植密度の

影響をほとんど受けない安定した値であるが，個体の乾物の主茎部と分枝部に占める比率は栽植密度の影響を受けて大きく変化することが明らかとなった．

(2) 播種期を異にするダイズ群落の乾物分配

播種期を異にした各試験区の播種日，出芽期，開花期，成熟期は Table 27 に示したとおりであった．Fig.63 に各試験区の全乾物重の推移を示した．播種期の相違による，これら生育量の差は極めて大きかった．Fig.64 は各試験区の器官構成比の推移である．茎の比率に注目すると，1988 年，1989 年両年共に遅い播種期ほど，生育期間全体を通して比率が低く推移する傾向が認められた．本実験では播種期の異なる試験区の比較を行っているので，前出の Fig.61 のような単純な重ね合わせによる試験区間の器官構成比の比較は不可能である．そこで同一の生育ステージにおける比較を行うために，子実生長開始期における各器官の構成比の値を Fig.64 から読みとって比較した結果が Table 29 に示されている．子実生長開始期は，Fig.64 上で子実の乾物重がゼロの時点を読みとった．Table 29 に見られるように，播種期が遅くなるほど繁茂期における茎や葉柄の比率が減少し，葉の比率が増大した．この結果は，生育ステージのみを独立変数とする器官構成比のモデル化が適当でないことを示している．

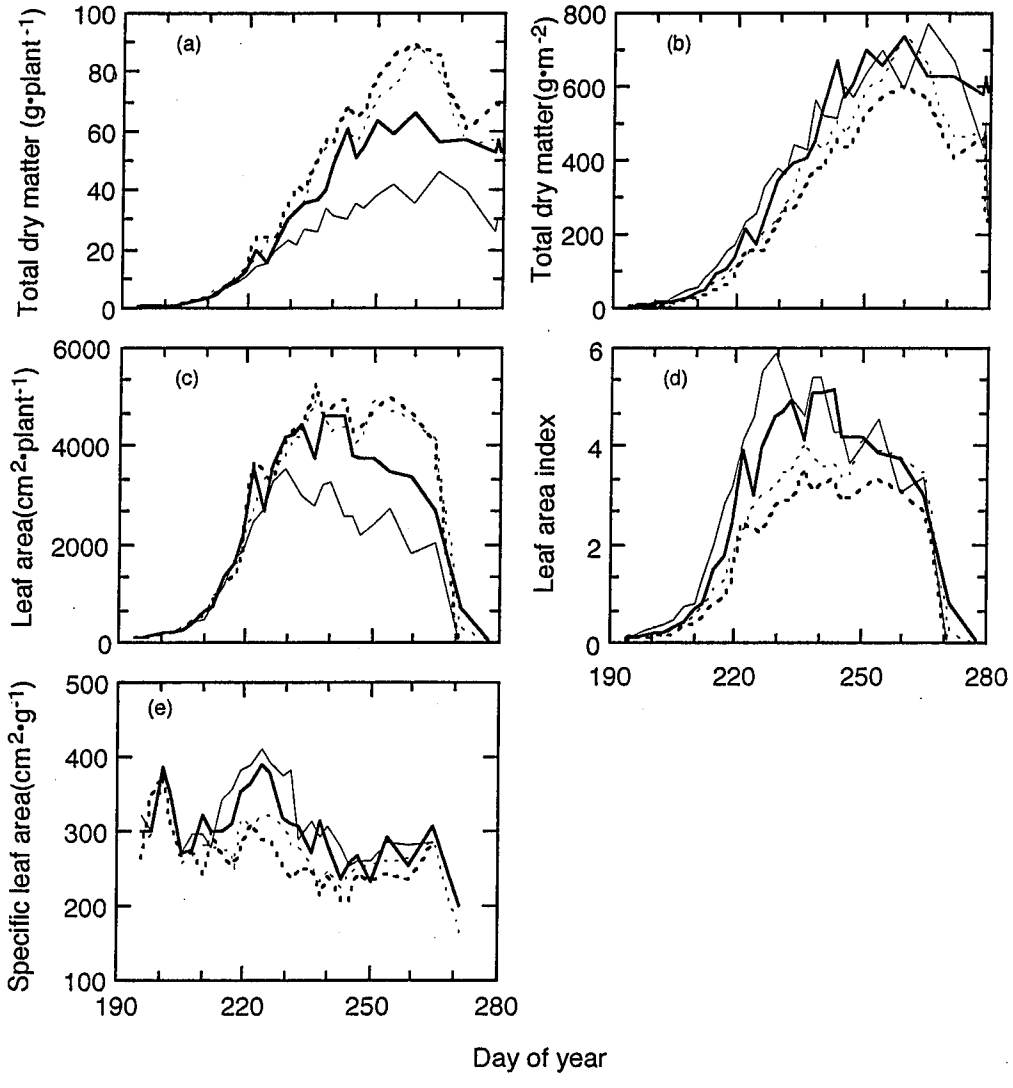



Fig. 60 Soybean growth for some planting densities

a (16.7plant·m$^{-2}$)
b (11.1plant·m$^{-2}$)
c (8.3plant·m$^{-2}$)
d (6.7plant·m$^{-2}$)

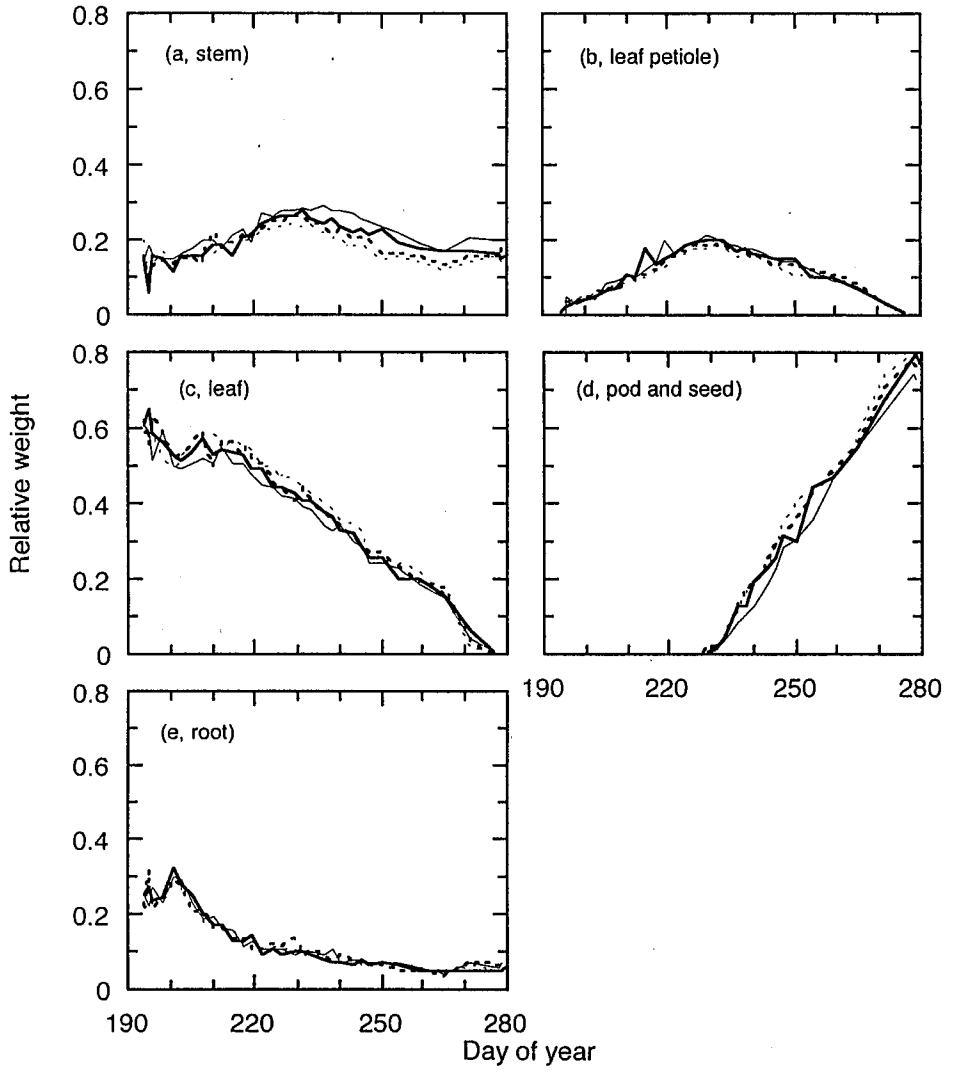



Fig. 61 Changes in relative weight of stem, leaf, leaf petiole and seed to total dry weight of a plant

a (16.7plant·m$^{-2}$)
b (11.1plant·m$^{-2}$)
c (8.3plant·m$^{-2}$)
d (6.7plant·m$^{-2}$)

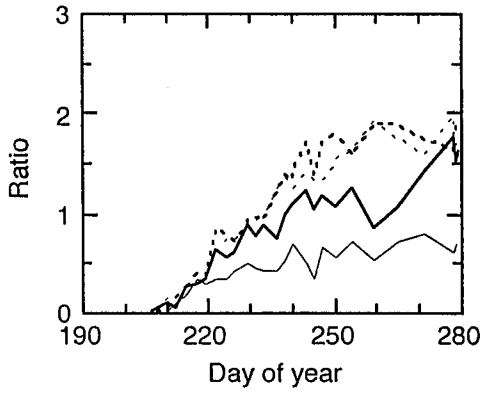



Fig. 62 Raito of dry matter on branches to that on the main stem

a (16.7plant·m$^{-2}$)
b (11.1plant·m$^{-2}$)
c (8.3plant·m$^{-2}$)
d (6.7plant·m$^{-2}$)

Table 29 Ratio of an organ to a whole plant at the initiation of seed filling (dry matter basis)

| plot name | root | leaf | petiole | stem |
|---|---|---|---|---|
| 1988a | 0.06 | 0.31 | 0.20 | 0.31 |
| 1988b | 0.10 | 0.32 | 0.17 | 0.27 |
| 1988c | 0.11 | 0.41 | 0.14 | 0.21 |
| 1988d | 0.09 | 0.40 | 0.11 | 0.19 |
| 1988e | 0.09 | 0.42 | 0.09 | 0.20 |
| 1989a | 0.09 | 0.32 | 0.20 | 0.31 |
| 1989b | 0.09 | 0.30 | 0.20 | 0.27 |
| 1989c | 0.10 | 0.37 | 0.19 | 0.20 |
| 1989d | 0.10 | 0.37 | 0.12 | 0.21 |
| 1989e | 0.09 | 0.40 | 0.12 | 0.19 |
| 1989f | 0.09 | 0.42 | 0.12 | 0.19 |
| 1989g | 0.08 | 0.42 | 0.12 | 0.19 |
| 1989h | 0.08 | 0.43 | 0.13 | 0.19 |

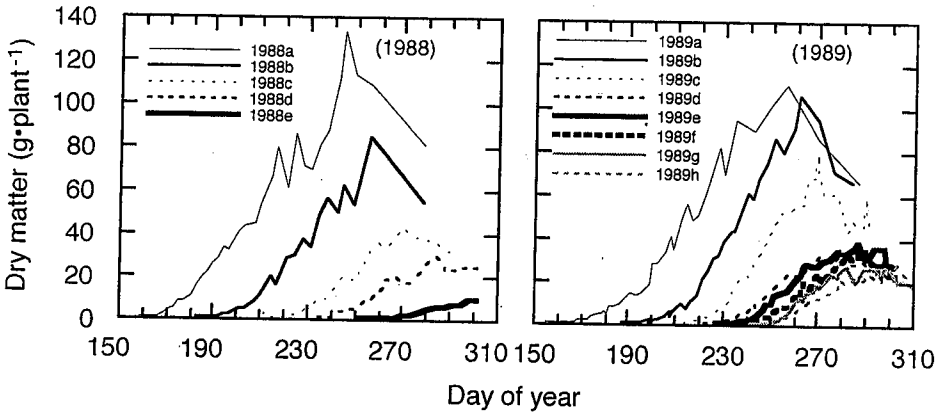



Fig. 63 Changes in total dry matter

播種期が異なると，同一の生育ステージにおいても構成比が異なる理由は，生育量が異なるためであると推察された．発育速度と葉面積の増加速度の気象要素に対する反応性は同一でなく，そのために異なる気象条件下で栽培されたダイズは，同一の生育ステージに至るまでの吸収日射量が異なり，その結果生育量が異なると考えられる．このように，器官構成比は生育量などの作物個体の状態の影響も受けているため，気象要素のみを説明変数としてこれをモデル化することは出来ない．

Fig.64 において，子実の構成比に注目すると，1988a, 1988e, 1989a, 1989h を除く 9 の試験区で子実の構成比は直線的に増加し，その増加率は 0.0154day$^{-1}$ で安定した値を示した．Spaeth *et al.*[181] と Spaeth and Sinclair[184] は，実測およびシミュレーション両面から子実構成比の増加率の安定性を示し，この値を用いた子実の乾物重のモデリングを提案している．Fig.64 の各図には太い点線で，それぞれの子実生育開始時期を始点として，傾きが 0.0154day$^{-1}$ の直線を描いてある．これら試験区では成熟期における子実の構成比の値はいずれもほぼ 0.6 であった．なお，成熟期における最終的な子実構成比は収穫指数と称され，栽培条件（播種期）や実験条件（土壌水分処理，日長処理）にかかわらず安定した値を示す事が既往の研究においても示されている（Wilcox[211], Johnson and Major[69], 佐藤・池田[162], Spaeth *et al.*[181], Spaeth and Sinclair[182]）．

Salado–Navarro *et al.*[150), (151)] は子実の構成比の増加率（以下，$IFDM_s$ と略称），収量，子実生長期間の長さ（以下，SFP と略称），子実乾物増加速度（以下，$DMPR_s$ と略称）の相互間の関係を調べ，$IFDM_s$ は SFP と高い負の相関があり，また，高収量品種では IFDMs が小で DMPRs が大であったと報告している．繁茂量の大きな群落では日射吸収率が飽和するために DMPRs に最大値が存在し，IFDMs が相対的に小になったのであろう．ダイズの収量と SFP に相関が存在するという測定事例は多いが（Hanway and Weber[45], Egli and Leggett[29], Dunphy *et al.*[28], Salado–Navarro *et al.*[149], Randall[134]），この現象は小さな IFDMs 値を持つ品種は DMPRs が高く（SFP は IFDMs と逆相関があるので大きな値となる），収量が大であると解釈できる．

本実験においては 1988a 区，1988e 区，1989a 区および 1989h 区では IFDMs の値が低かった．1988e 区と 1989h 区は子実の生長開始が 10 月以降となり気温が低かったため子実乾物重増大速度が低かったものと考えられる．1988a 区と 1989a 区は Fig.63 に示されるように栄養生長量が大であった．栄養生長量の大きい早い播種期の試験区で IFDMs が他の播種期を下回った理由の 1 つとして，以下のメカニズムが考えられる．IFDMs が安定した値である場合，子実生長が開始されてから n 日目の子実の構成比（FDMs）は次式から計算する事ができる．

$$FDMs = n \cdot IFDMs = \frac{DMPs}{DMPt} \qquad (4.5)$$

ただし，DMPt, DMPs はその日の全乾物および子実乾物重である．4.3 節で述べられるように，子実生長期間においては栄養諸器官の乾物重は増加せず，この期間においては全乾物増大速度（DMPR）と子実乾物増大速度（DMPRs）が等しいと仮定できる．この事と (4.5) 式から，全乾物増大速度（DMPR）は (4.7)

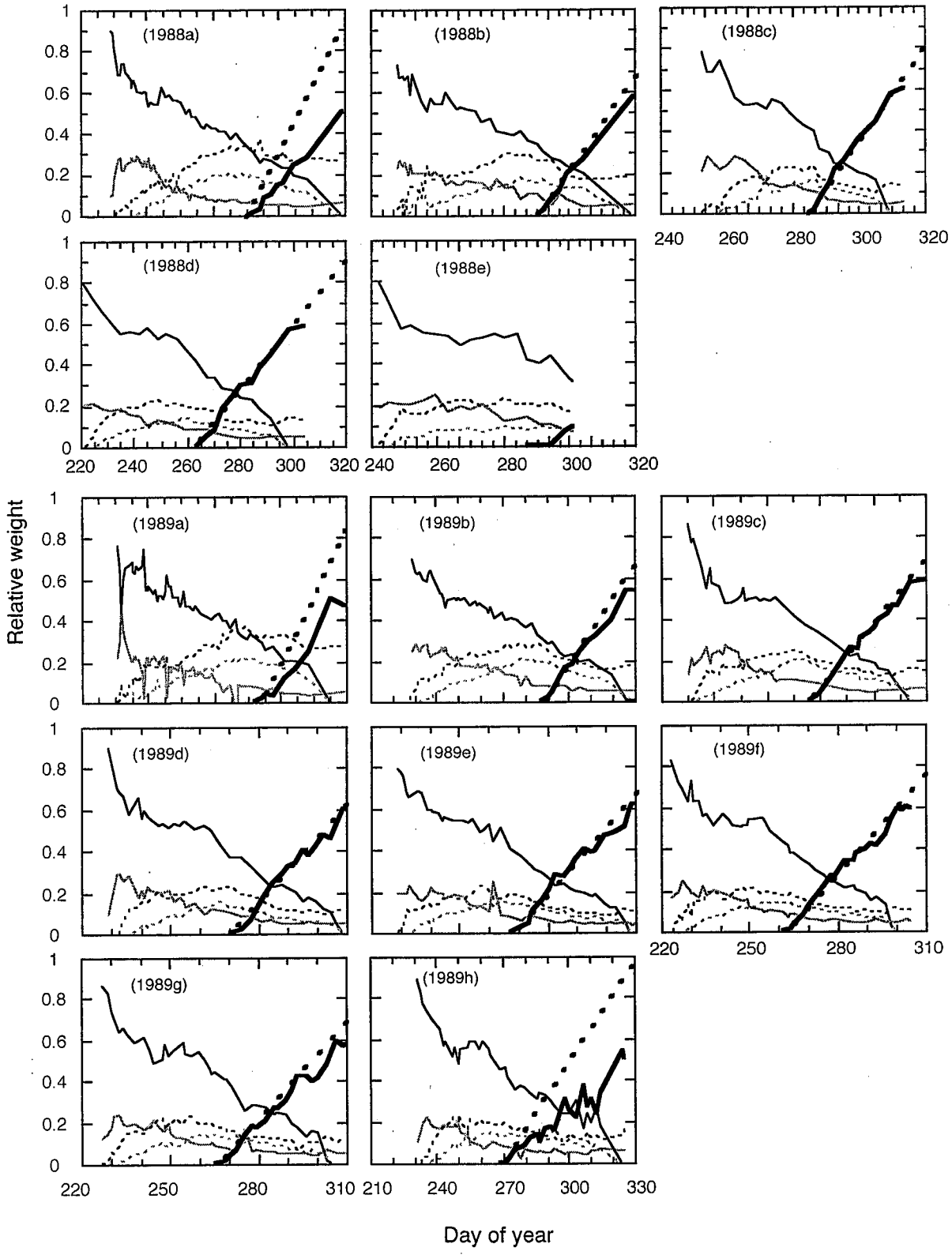



Fig. 64 Changes in relative weight of stem, leaf, leaf petiole and seed to total dry weight of a plant

式のように表される.

$$IFDMs = \frac{1}{n} \cdot \frac{DMPs}{DMPt} = \frac{DMPs}{n} \cdot \frac{1}{DMPt}$$

$$= DMPRs \cdot \frac{1}{DMPt} = DMPR \cdot \frac{1}{DMPt} \quad (4.6)$$

$$\therefore DMPR = IFDMs \cdot DMPt \quad (4.7)$$

3.3.2節の(4)で検討したようにDMPRは群落吸収日射量に依存する. さらに, 吸収日射量は葉面積指数に依存し, およそ葉面積指数が4で最大値に達するため, DMPRにも最大値が(MDMPR)が存在することになる. すなわち

$$DMPR = IFDMs \cdot DMPt \leq MDMPR \quad (4.8)$$

$$\therefore DMPt \leq \frac{MDMPR}{IFDMs} \quad (4.9)$$

(4.9)式から, あるIFDMsを与えるDMPtには最大値が存在することがわかる.

MDMPRに関しては, 3.3.2節の(4)に示されるFig.53(a)から, 日射を完全に吸収する仮想群落のDMPRmaxは25g・m$^{-2}$・day$^{-1}$程度である(夏季の平均日射量を18MJ・day$^{-1}$とした場合). 3.2.2節の(1)−①に示されるFig.36と(3.8)式および繁茂群落の反射率が0.22であることから, ダイズ群落の日射吸収率(α)の最大値は約0.7程度である. (3.18), (3.21)式およびαが0.7であることから, ダイズ群落のMDMPRは17.5 (g・m$^{-2}$)となる. ここで対象としている群落の栽植密度は8.3 (plants・m$^{-2}$)であるから個体のMDMPRは2.1 (g・plant$^{-1}$)である. IFDMsが0.0154 day$^{-1}$の場合, (4.9)式からDMPtの最大値は137 (g・plant$^{-1}$)であり, DMPtがこれ以上の値の場合はIFDMsの値が減少することになる.

以上のように, 乾物生産速度(ソース強度)が制限要因となってIFDMsが小さい値となることがあり得る. Schweitzer and Harper[164]は, 栄養生長器官の長い晩生品種に日長処理を行い栄養生長期間を短縮させると収穫係数が増大する事例を示したが, これも同じ傾向を示すデータと言える. ところがFig.63から明らかなように, 1988a, 1989aともに個体乾物重は137(g・plant$^{-1}$)を下回っており, 本実験で見られたIFDMsの低下の原因がソース強度不足ではないことになる. したがって, 1988a, 1989a両区で見られたIFDMsの低下はシンク容量(莢数, 粒数)の不足が原因と考えられる. それを裏打ちする事象として1988a区では莢先熟現象が観察された. これは子実のシンク容量が小さいために葉から子実への窒素転流量が小さく, 子実が生長完了してもなお葉内に十分な窒素が存在したため老化・枯死に至らなかったためと考えられる. しかし, シンク容量を制限した原因は明らかにできなかった.

以上の検討から, 器官構成比を単純に生育ステージと結びつける分配過程のモデリングは妥当でないこと, 子実の構成比の増加率が一定と仮定するモデリングも群落の繁茂度が大きい場合には適当でないことが明らかとなった.

(3) 入射光強度を異にするダイズ群落の乾物分配

①実験1

時期別に入射光強度を異にした各処理区の出芽, 開花, 成熟期はTable 28に示したとおりである. 実験1は期間中の1986年8月4, 5日(DOY216, 217)に熱帯低気圧(台風10号)による大雨(2日合計で249mm)のために, 全試験区とも倒伏したダイズ個体が多かった. 群落の形状を整えるため, 翌8月5日に倒伏個体を起こして細竹の支柱で支えた. これら倒伏個体はサンプリングから除外した. 9月初め頃(およそDOY250)より根腐れ病が蔓延し, 褐変する葉が多かった.

各試験区の全乾物重はFig.65に示すように推移した. Fig.66に器官構成比の推移を示したが, 遮光処理の構成比に及ぼす影響は小さかった. Fig.66には, 8月10日(DOY222)を始点として, 既に見出した子

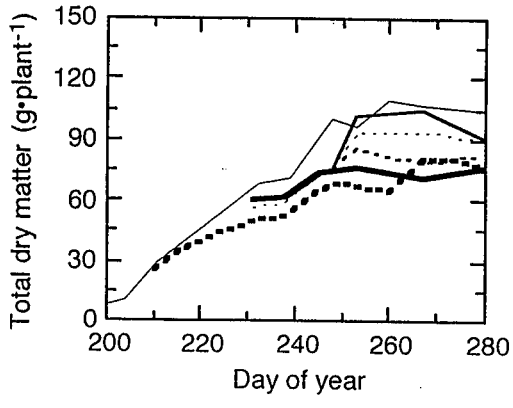



Fig. 65 Changes in total dry matter

Experiment 1(a)
Experiment 1(b)
Experiment 1(c)
Experiment 1(d)
Experiment 1(e)
Experiment 1(f)

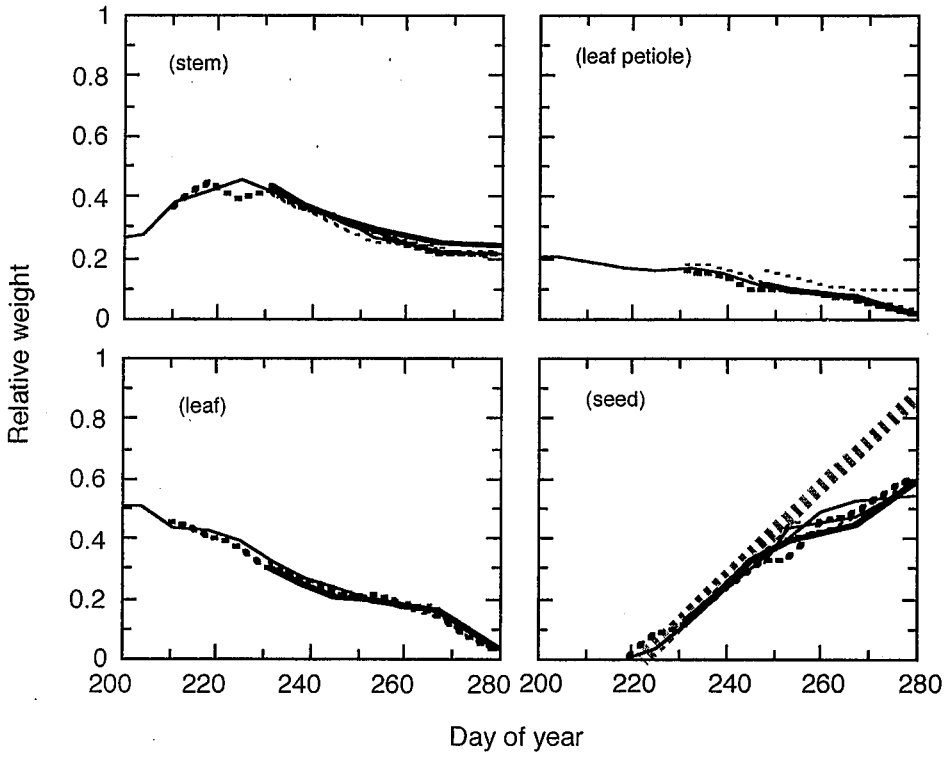



Fig. 66 Changes in relative weight of stem, leaf, leaf petiole and seed to total dry weight of a plant

実の構成比の増加率（0.0154day$^{-1}$）を示す直線を太線の点線で描いてある．いずれの試験区とも9月12日（DOY255）までは子実の構成比の増大率は0.0154day$^{-1}$と見なせ，この値は時期別に50%程度の遮光処理を行っても安定な値であることがわかった．その後子実の構成比の増大率が低下したのは根腐れ病により乾物生産速度が低下したためと考えられる．

②実験2

生育初期から遮光した各処理区の出芽，開花，成熟期はTable 28に示したとおりである．なお，この実験は3.3節において実施した実験と共通であり，乾物重および葉面積はFig.49に示したように推移した．

Fig.67は，各器官の構成比の推移を示す．80%遮光のEx2(c)区の茎および葉柄の割合は，無処理のEx2(a)区と50%遮光のEx2(b)区の値を顕著に下回った．莢と子実の割合はEx2(c)区が最も早く増加を始め，Ex2(b)区，Ex2(a)区と続き，遮光程度が大きいほど子実の割合の立ち上がりが早かった．遮光処理区で子実の生長が早かったのは，遮光処理により光強度が弱まるために実効日長時間が短縮して発育速度が増加したためと考えられる．しかしTable 28に見られるように，遮光の有無による開花期の差はわずかに1日であり，開花までの時期においては遮光処理はほとんど実効日長時間に影響していなかった．これらを考慮すると，開花後にダイズが明暗期の境界と感受する照度が変化したものと推察された．開花後の寡照条件が器官構成比に及ぼす影響を解析するためには，この時期の明暗期境界照度を明らかにする必要がある．

③実験3

子実の生育開始時期から遮光した各処理区の出芽，開花，成熟期はTable 28に示したとおりである．Fig.68は各試験区の全乾物重の推移を，Fig.69は各器官の構成比の推移を示している．全乾物重には試験区間で大きな差異が認められたが，各器官の構成比は遮光率が50%の遮光処理区（Ex3(b)区）と無遮光

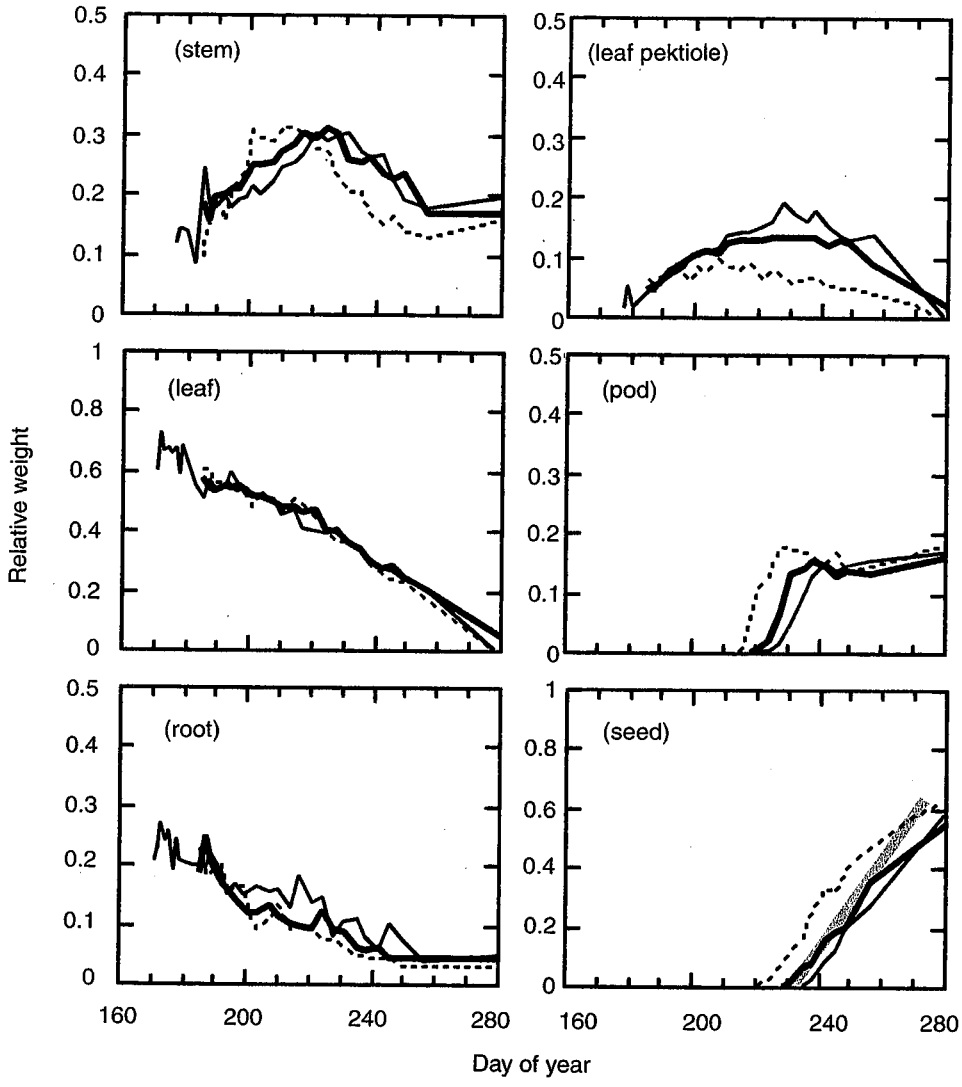



Fig. 67 Changes in relative weight of stem, leaf, leaf petiole and seed to total dry weight of a plant
(These experimental plots were shaded from early in the growth periods)

区（Ex3(a) 区）でほぼ同一の推移を示した．また，傾き 0.0154day$^{-1}$ の直線との比較から，Ex3(a) 区および Ex3(b) 区では子実の構成比の増大率は 0.0154day$^{-1}$ とみなせたが，Ex3(c) 区ではやや低く推移した．そのために Ex3(c) 区では子実以外の器官の構成比は若干他の試験区よりも大きい値を示した．Ex3(c) 区の子実の割合が低かったのは，対象群落が遮光処理開始までに十分繁茂して乾物重が大となっていたが，遮光処理が開始されると入射日射強度が少なくなり群落乾物生産速度が低下し，そのため子実割合の増大率が低下した（(4.6) 式参照）．

実験 1，実験 2，実験 3 の結果から，栽植密度は器官構成比に影響しないこと，遮光処理は，実効日長時間の減少による発育促進を通して器官構成比に影響する場合があること，繁茂後に強い遮光処理（80%）を行うと，群落の乾物生産速度が低下するために子実割合の増加率が低下し，子実の構成比も小さな値を示すことが明かとなった．

以上の 4.2 節における検討事項を要約すると，4.2.2 節の (1) および (3) において，器官構成比は栽植密度の相違や遮光率 50% の遮光処理の影響を受けず，日射強度の影響を受けにくい安定した値であると判断

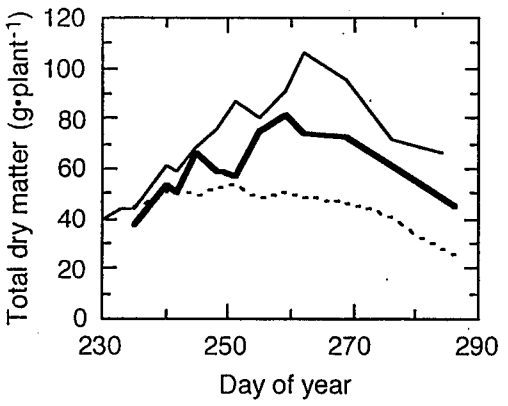



Fig. 68　Change in total dry matter (shading treatment was conducted from the initiation of seed growth)

——— Experiment 3(a)
——— Experiment 3(b)
-------- Experiment 3(c)

された．しかし 4.2.2 節の (2) では相違する播種期で栽培すると，同一の生育ステージでも構成比が異なり，器官構成比のモデル化には生育ステージに加えて気象要素の影響も考慮する必要が示されたが，現段階においては十分なデータが蓄積されていない．そこで，以下の 4.3 節においては，子実の乾物重の増加過程のモデリングを器官構成比とは別の観点からアプローチを試みた．

## 4. 3. 子実の生産過程のモデリング

### 4. 3. 1. 実験方法

1988 年と 1989 年に実施した栽培試験データを使用した．この実験の試験区は Table 27 および Table 28 に示されるものと共通であり，施肥，播種，耕種方式は 4.2.1 節に記したものと同じである．

週に 2 ～ 3 回，3.3.1 節の (1) と同一の要領でサンプリングを実施した．さらに，莢から子実を取り出して，乾物重と併せて粒数も測定した．粒数は健全に

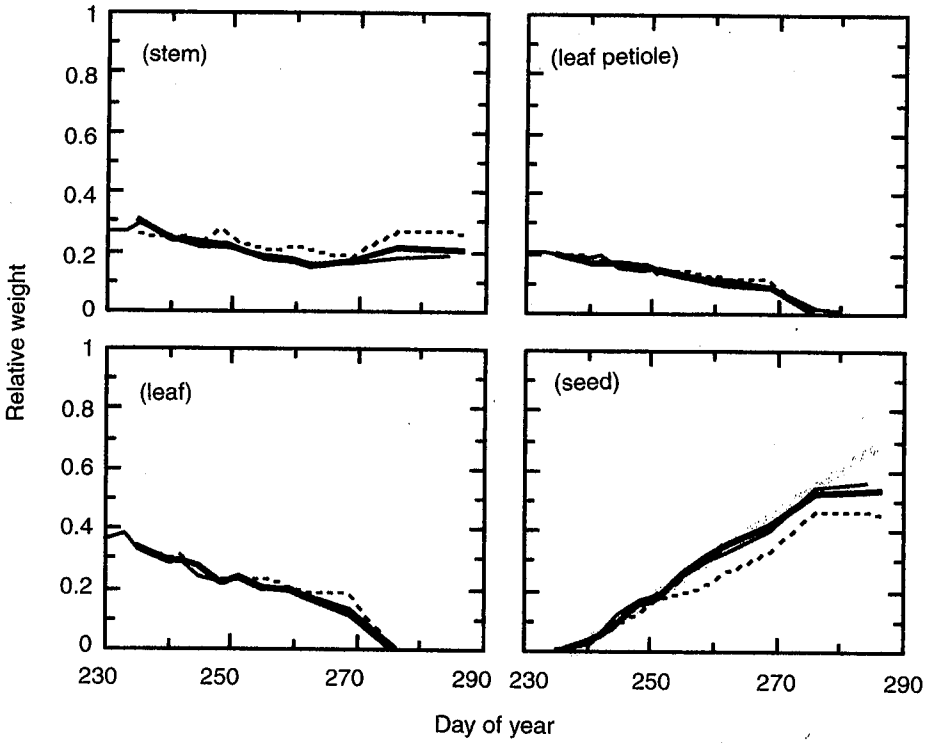



Fig. 69　Changes in relative weight of stem, leaf, leaf petiole and seed to total dry weight of a plant

——— Experiment 3(a)
——— Experiment 3(b)
-------- Experiment 3(c)
▒▒▒▒ shows a slope of 0.0154

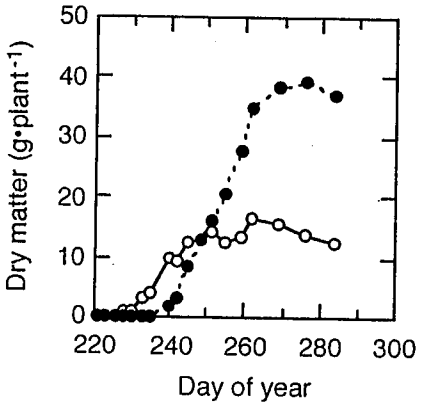



Fig. 70 Changes in dry matter of pod and seed (experimental plot of 1989b)

発育している直径およそ0.8mm以上の子実粒を対象として計数した．一粒重は，個体全体の子実乾物重を粒数で除して算出した．

### 4．3．2．結果および考察

(1) 子実の乾物重増大

Fig.70は莢と子実の乾物重増加の推移の一例である．この図から莢と子実の乾物重増大は，時期的にずれていることがわかる．子実の乾物重増加が開始された直後に莢の乾物重の増加が完了している．Hanway and Weber[45]も同様の傾向を認めている．本研究における他の試験区も同じ傾向を示した．ただし，遅い時期に播種した試験区（1989h区，1989i区）では子実の乾物重増加が開始された後も，並行して莢の乾物重増大が続いていた．このことから，極く遅い播種期で栽培される場合を除き，莢の生長が完了してから子実の生長が開始されると仮定してモデリングすることが可能と判断された．

Fig.71は子実乾物重，葉面積，葉の乾物重，栄養器官乾物重の推移の一例である（1989b区の例）．Fig.71の(a)と(b)が子実乾物重を示すが，これらの図は同じデータを普通目盛および対数目盛上にプロットしたものである．これらの図から，子実の乾物重は指数的に増加する時期（以下，指数的生長期と略称）と直線的に増加する時期（以下，直線的生長期と略称）の2期に分かれることがわかった．他の全ての試験区で同様の図を描いたところ同じ傾向が認められた．

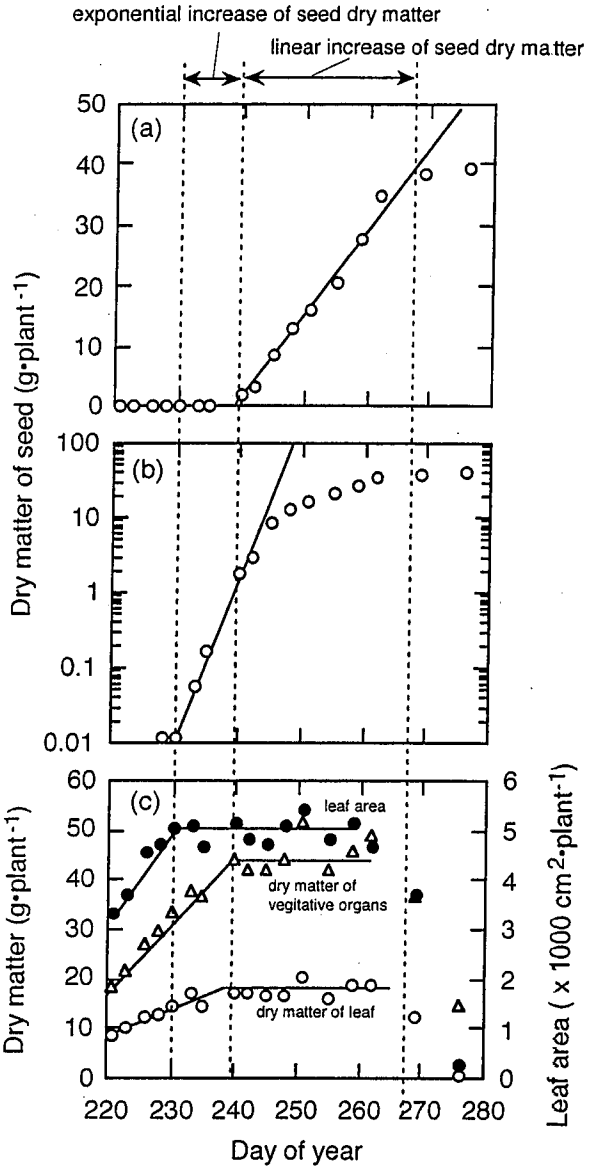



Fig. 71 Changes in dry matter and leaf area (experimental plot of 1989b)

(a) and (b) show the same data in a linear and a logarithmic scales, indicating that seed growth is separated into two phases.

このように子実の乾物重増加過程が2つに分かれるのは，指数的生長期ではシンク強度（子実の生長速度）が子実の乾物重増大速度を律速し，直線的生長期ではソース強度（光合成による乾物生産速度）が子実の乾物増加速度を律速するためと考えられる．指数的生長期では，一定の相対生長速度（RGRs, $day^{-1}$）で子実の乾物重は増大する．この場合の子実の乾物重の増大速度（DMPRs, $g \cdot day^{-1}$）は次式で表される．

$$DMPRs = DMs \cdot RGRs \quad (DMs \cdot RGRs \leq DMPR) \quad (4.10)$$

ただし，DMsは子実の乾物重である．他器官から子実への炭水化物の転流を無視すると，DMPRsは光合成による乾物生産速度（DMPR）を超えることはできないから，DMs・RGRs＞DMPRの条件になるとDMPRsは次式で表されるようになる．

$$DMPRs = DMPR \quad (DMs \cdot RGRs > DMPR) \qquad (4.11)$$

4.3節で述べるように，子実の生長期間においては葉面積の拡大はすでに完了しているため(4.10)式で表されるDMPRsは日射量に依存することになり，結局子実直線的生長期間において，子実の乾物重は対象とする期間の平均日射量に比例して直線的に増大することになる．

全ての試験区について，Fig.71と同様の図を描き，RGRsの平均値を求めたところ，0.53day$^{-1}$であった．1989i区，1988e区ではRGRsの値が低かったが，これらの試験区のダイズは指数的生長期において10℃～14℃の低温に遭遇しており，これが小さなRGRsの値の原因と考えられた．一方，その他の試験区では20℃から27℃の範囲にあり，この気温範囲ではRGRsはほぼ0.53day$^{-1}$で一定であった．

Fig.71から，個体当たり子実乾物重が0.01gの時点と葉面積拡大の終了がほぼ一致することがわかった．この現象は他の全ての試験区においても認められた．したがって，子実生長の開始時期を個体当たり子実乾物重が0.01gの時期に定めれば，葉面積拡大と子実生長を関連づけてモデル化することができる．

葉の乾物重および栄養器官合計（葉，葉柄，茎，根，莢）乾物重の増加は，指数的生長期の開始時以後もしばらく続いた．この時期の子実の乾物重増加速度は，光合成による乾物生産速度より小さいので，子実以外へ分配可能な光合成産物があり，これが子実以外の各器官に貯蔵されたと考えられた．ところで，普通目盛上にプロットした子実乾物重を直線回帰した場合のx軸との交点を直線的生長期の開始時と呼ぶことにすると，葉乾物重および栄養器官合計乾物重の増加終了時と直線的生長期の開始時がほぼ一致した．その後乾物重が増加する器官は子実のみとなり，このことから，子実の直線的生長期においては，生産された全ての乾物が子実の乾物重増加のために消費されると仮定してモデル化することが可能である．

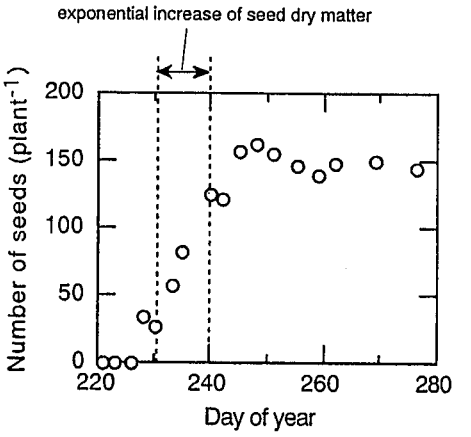



Fig. 72　Changes in the number of seeds (experimental plot of 1989b)

(2) 子実粒数

Fig.72は粒数の推移の一例であるが，他の試験区も同様の傾向を示していた．図の点線で区切られる期間は子実の指数的生長期間を示している．子実粒数はこの期間内に増加し，最終的な値に達していた．この期間内に落花，落莢（昆野[89]）により粒数が調節されたものと考えられる．

全ての試験区についてFig.71およびFig.72と同様の図を描き，子実の直線的生長の開始時における個体当たり子実乾物重，および粒数を読みとり一粒重を算出すると，0.013～0.02(g･grain$^{-1}$)の範囲にあった．Spaeth and Sinclair[182]は，一粒重が0.015(g･grain$^{-1}$)の時期が個粒の直線的乾物重増加開始時期であることを見出しており，この値は本研究の値にほぼ等しい．

一般に，繁茂量の大きな群落では子実粒数も多いことが観察される．そこで，子実乾物重の指数的増大期における葉面積指数と粒数の関係を調べたところFig.73(a)のようになった．Fig.73(a)には遮光試験データを除いて求めた回帰曲線が示されている．葉面積指数と粒数の間の相関関係は高かったが，遮光試験の結果（特に1989年に行った子実生育開始後の80%遮光の結果）はこの回帰曲線から大きく外れた．このことは粒数の決定には繁茂量のみならず，群落への入射日射量が影響することを示している．そこで，子実乾物重の指数的増大期における群落乾物生産速度を3.3節で導出した双曲線モデルから計算して粒数との関係を調べると，Fig.73(b)のように，遮光試験区も含めて強い相関関係が認められた．以上

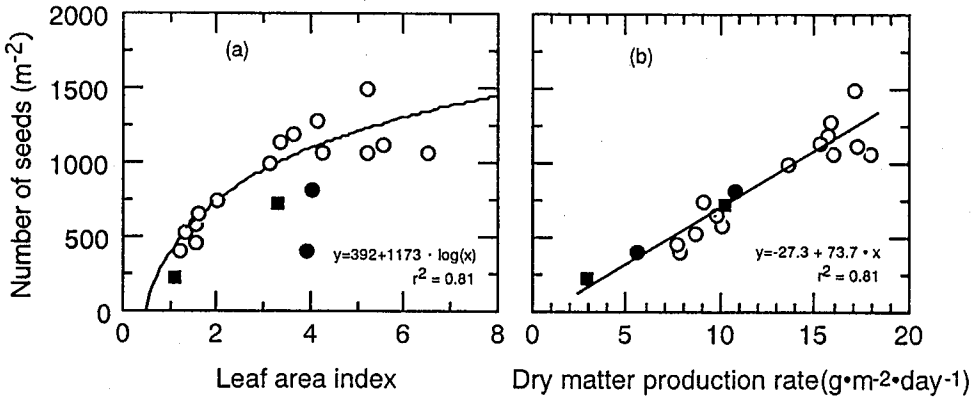



Fig. 73 Relationship between the number of seeds and
(a) Leaf area index at the initiation seed growth
(b) dry matter production rate averaged over the period of exponential increase of seed dry matter (see Fig.71)

■ shaded plot (1988)
● shaded plot (1989)
o unshaded

から，ダイズ（品種エンレイ）の子実粒数は，子実乾物重の指数的増大期における群落乾物生産速度の関数として計算可能であることが明らかとなった．

子実生長開始前の水ストレスが粒数に影響すること（Momen *et al.*[110]），開花から子実肥大初期の遮光が粒数を減少させること（Kokubun.and Watanabe[87]），炭酸ガス濃度上昇により粒数が増加すること（Baker *et al.*,[13]，Havelka *et al.*[47]，Sionit *et al.*[178]）など既往の知見も，群落光合成速度と粒数の関係として説明可能であろう．

## 4. 4. まとめ

4.2.2 節の (1) において，栽植密度の相違は，個体の大きさには強く影響するが，個体全体で見た器官構成比の値にはほとんど影響せず，したがって構成比は個体の大きさのばらつきに影響されにくい安定した値であることが確認された．ただし，主茎部と分枝部の乾物重の比率は栽植密度の影響を強く受けた．

4.2.2 節の (2) の播種期移動試験の結果，播種期が異なる個体の器官構成比には，同一ステージにおいても差が認められ，したがって構成比を単純に生育ステージと結びつける分配過程のモデリングは妥当でないことが明らかとなった．安定な値と言われている子実の構成比の増加率は概ね安定していたが，繁茂量の大きな群落では子実の構成比は小さい値を示した．ソース強度不足がその原因となり得ることを理論的に示した．

4.2.2 節の (3) では，まず実験 1 により，時期別に遮光率 50% の遮光処理を行っても器官構成率は影響を受けないことを明らかにした．実験 2 において生育初期から生育期間全体を通して遮光処理を行った場合，遮光程度が強いほど子実の開始時期が早くなり，そのために各器官の構成比が処理間で相違するが，この原因は光強度の低下に起因する実効日長時間の短縮であると推察された．実験 3 では生殖生長期間全体を通して遮光処理を行い，遮光率 50% の遮光であれば無遮光の場合と比較して構成比は変化しないことが明らかとなった．しかし，遮光率 80% の遮光を行うと，群落の乾物生産速度が低下するために子実の構成比の増加率が減少し，子実の構成割合も低下することを示した．

現段階においては器官構成比をモデル化するために十分なデータが蓄積されていないため，4.3 節においては構成比を使用しない以下の手法により子実の乾物重の増加過程をモデル化した．①子実の乾物重は初期値＝ 0.01 (g・plant$^{-1}$) および相対速度（RGRs）＝ 0.53day$^{-1}$ で，指数的に増加する，②子実の乾物重（DMs）が増加して，DMs・RGRs の値が光合成による乾物生産速度を超える値となった後は，子実の乾物重増加速度は個体の乾物生産速度に等しくなる．子実粒数は，子実乾物重の指数的増大期における群落乾物生産速度の関数として計算される．

# 5. 葉の成長過程の解析とモデリング

## 5. 1. はじめに

既往のダイズの生育シミュレーションモデルにおける葉面積拡大過程の扱いは，光合成により生産された乾物が葉に分配され，さらに比葉面積によって乾物重から葉面積が計算される場合が多かった．しかし既に4章で明らかになったように分配率を発育指標（DVI）の関数として扱うことは困難である．一方，川方・矢島[78]はイネの葉の乾物重は積算気温の関数として表されることを示しており，この方法によれば分配率を使用しなくても葉の乾物重を評価することが可能である．さらに，高柳・草薙[196]はダイズ（品種エンレイ）の比葉面積は発育指標（DVI）に対応づけることが可能と報告している．これらを組み合わせれば，分配率を使用しない葉面積の増加過程のモデリングが可能である．そこでこの章ではまず5.2.2節の(1)において比葉面積の推移を調べ，この方法によるモデリングの可否を検討した．

次に，個葉レベルの生長の積み重ねで個体の葉面積をモデリングするための基礎として，個葉の生長過程を解析した．5.2.2節の(2)では複数の播種期で栽培することにより，(3)では遮光処理を行うことにより，(4)では栽植密度を数レベル設定することによりさまざまな環境条件に遭遇するダイズ群落を作り，個葉の葉面積増加速度，比葉面積，出葉間隔を解析した．

5.3節においては個体の葉面積あるいは群落の葉面積指数を，気温のみを入力要素として計算する簡略型の方法について検討した．これは乾物生産モデルのサブモデルとして日射吸収率を計算する場合に使用するために十分な精度を持つことを目的とした．日射吸収率の評価のためには群落葉面積指数の絶対値でなく，対数値が精度良く評価できれば十分である．繁茂最盛期の増加速度は大きく，絶対値を予測することは難しいが，対数値で十分であれば簡略なモデリングの可能性がある．

## 5. 2. 葉の生長過程の解析

### 5. 2. 1. 実験方法

Table 30に示す時期にダイズ（品種エンレイ）を播種し栽培した．耕種方式は2.2.1節と同じである．1987年は同一の播種期に4水準の栽植密度で，また，1988$b_{sl}$, 1988$b_{sh}$, 1989$b_{sl}$, 1989$b_{sh}$ 各区では寒冷沙を用いた遮光処理を実施した（Table 30）．遮光率はそれぞれ50%, 80%, 50%, 80%である．

週に2～3回の頻度で，3.3.1節の(1)に示される要領でサンプリングを実施した．測定個体の葉面積を，すべての個葉（3枚の小葉から成る複葉）毎に測定し，その後乾物重を測定した．葉面積指数は個体の葉面積（$m^2$）を栽植密度で乗じて算出した．葉面積を葉の乾物重で除して比葉面積を算出した．主茎部平均，分枝部平均および個体平均の比葉面積は，それぞれの部分の合計の葉面積を合計の葉の乾物重で除して求めた．

### 5. 2. 2. 結果および考察

(1) 主茎部平均，分枝部平均，個体平均の比葉面積

各試験区の出芽日，開花期，成熟期はTable 30に示す通りであった．Fig.74は主茎部平均，分枝部平均および個体平均の比葉面積の推移の例である．各試験区の比葉面積の変化パターンは播種期によって異なっていたが，共通の傾向として，全ての試験区で分枝葉の方が主茎葉より大きな値を示し，主茎葉，分枝葉ともに子実の指数的生長期間に比葉面積が減少した．これは，子実の指数的生長期間は葉面積は増大せず，しかも群落乾物生産速度が子実乾物重増大速度を上回るため，葉内に光合成産物が貯蔵されたためであろう．

Fig.75は，同一の生育ステージにおける比葉面積

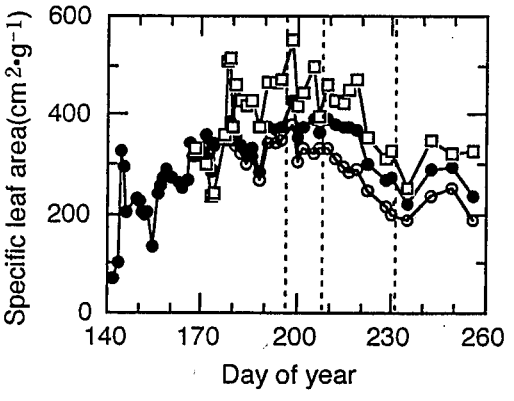



Fig. 74　Changes in specific leaf area (experimental plot of 1989a)

● average of main stem and branch
○ main stem
□ branch

Broken lines, from the left, indicate flowering, initiations of exponential and linear increase of seed dry matter, respectively.

の値を比較するため，全ての試験区についてFig.74と同じ図を描き，開花期，子実の指数的生長および直線的生長の開始時における比葉面積の値を読みとって作図したものである．同じ生育ステージでも播種期によって比葉面積の値は大きく異なった．

Fig.76は1988年の遮光試験（同じ播種期で栽培した1988b, 1988b$_{sl}$, 1988b$_{sh}$）の各試験区における比葉面積の推移を比較したものである．開花期前後の葉面積拡大速度が最も大きい時期に，遮光処理による比葉面積の差が大であった．

Table 30 Experiments for analyzing the leaf growth

| plot name | spacing[a] (m) | seeding | emergence | flowering | maturity | treatment[b] | shading ratio |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | (day of year) | | | | | |
| 1987a | 0.6×0.1 | 181 | 186 | 219 | 278 | no | |
| 1987b | 0.6×0.15 | 181 | 186 | 219 | 278 | no | |
| 1987c | 0.6×0.2 | 181 | 186 | 219 | 278 | no | |
| 1987d | 0.6×0.25 | 181 | 186 | 219 | 278 | no | |
| 1988a | 0.6×0.2 | 130 | 139 | 193 | 278 | no | |
| 1988b | 0.6×0.2 | 161 | 168 | 212 | 279 | no | |
| 1988bsl | 0.6×0.2 | 161 | 168 | 212 | 280 | 181–280 | 0.5 |
| 1988bsh | 0.6×0.2 | 161 | 168 | 212 | 275 | 183–280 | 0.8 |
| 1988c | 0.6×0.2 | 192 | 197 | 233 | 290 | no | |
| 1988d | 0.6×0.2 | 216 | 220 | 249 | 304 | no | |
| 1988e | 0.6×0.2 | 236 | 240 | 269 | –[c] | | |
| 1989a | 0.6×0.2 | 130 | 138 | 197 | –[d] | no | |
| 1989b | 0.6×0.2 | 165 | 173 | 213 | 282 | no | |
| 1989bsl | 0.6×0.2 | 165 | 173 | 213 | 282 | 233–282 | 0.5 |
| 1989bsh | 0.6×0.2 | 165 | 173 | 213 | 282 | 233–282 | 0.8 |
| 1989c | 0.6×0.2 | 195 | 199 | 228 | 290 | no | |
| 1989d | 0.6×0.2 | 205 | 209 | 237 | 294 | no | |
| 1989e | 0.6×0.2 | 214 | 218 | 243 | 300 | no | |
| 1989f | 0.6×0.2 | 219 | 223 | 247 | 303 | no | |
| 1989g | 0.6×0.2 | 223 | 227 | 251 | 310 | no | |
| 1989h | 0.6×0.2 | 227 | 231 | 254 | –[c] | no | |
| 1989i | 0.6×0.2 | 232 | 238 | 257 | –[c] | no | |

[a] row spacing × plant spacing.
[b] period of shading treatment.
[c] did not reach maturity before the first frost.
[d] did not mature (kept green leaves).

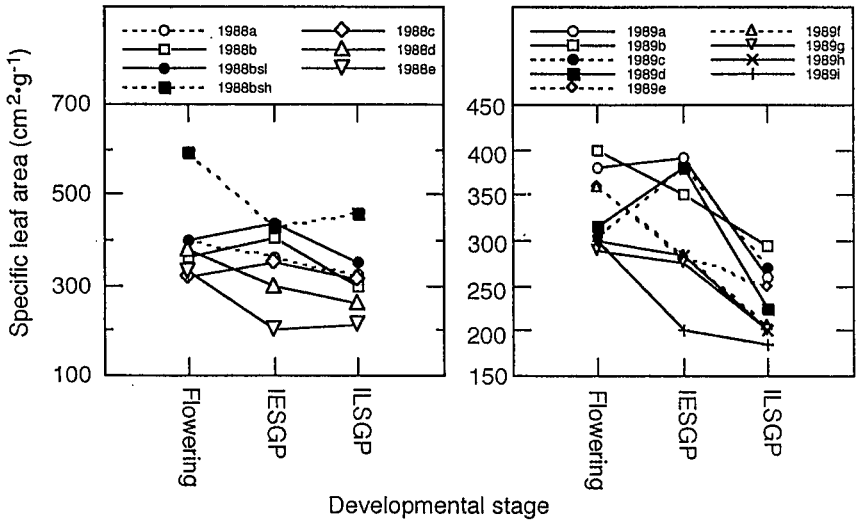



Fig. 75 Changes in specific leaf area

IESGP initiation of exponential increase of seed dry matter
ILSGP initiation of linear increase of seed dry matter

以上の結果から，比葉面積は播種期や日射強度の相違の影響を受けるため，単純に生育ステージと対応させてモデリングすることは困難であると判断された．

(2) 播種期を異にするダイズの個葉の生長過程

Fig.77 は個葉の葉面積および比葉面積の推移の例である（1988b 区の主茎第 6 葉）．同一個体の連続測定ではなく，多くの個体のサンプリング値であるため若干のばらつきはあるが，個葉の葉面積拡大は直線的で，最大値に達した後は一定値を保つ傾向が認められた．1987 年と 1988 年の全ての試験区の全ての個葉のデータを使用して Fig.77 と同じ図を描いたところ，同様の傾向が認められた．これらの各図から各個葉の生長開始時，葉面積拡大の終了時，完全展開後の個葉面積および比葉面積，葉面積の増加速度を読みとって後の解析に供した．

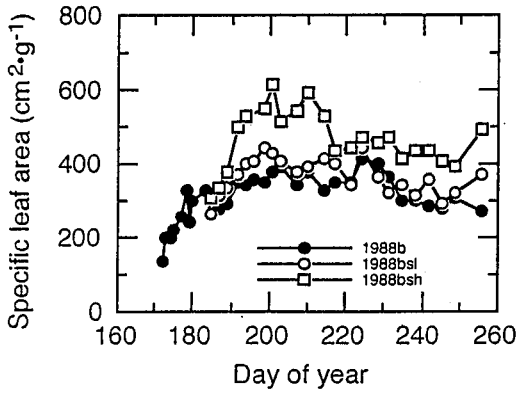



Fig. 76　Changes in specific leaf area (shade test)

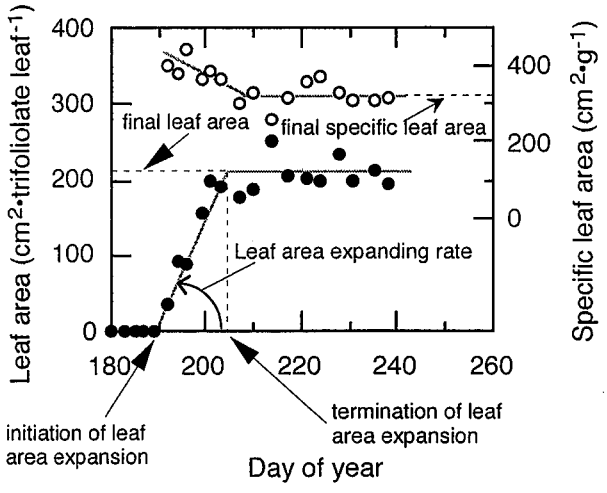



Fig. 77　An example of changes in leaf area and specific leaf area

(Six$^{th}$leaf of the main stem in experimental plot of 1988b)

①葉面積

Fig.78 は，個葉の生長開始および終了時期を示したものである（1988a 区の例）．1988a 区の子実乾物重の指数的増加の開始時は 7 月 28 日（DOY210）であったが，全ての個葉の葉面積の増加は，この時期に終了していた．

Fig.78 から主茎節，分枝節ともに個葉の生長開始から終了に至る期間の長さ（以下，個葉の生キ期間と称する）はほぼ同じか，あるいは上位節で若干短くなる傾向が認められた．Fig.79 は個葉の葉面積増加が終了した時点における個葉の葉面積（以下，展開後の個葉面積と称する）を示すが，展開後の個葉面積は上位節葉ほど大きな値を示した．これらの結果は，展開後の個葉面積の大きな上位節葉ほど葉面積の増加速度が大であったことを示している．そこで展開後の個葉の葉面積と葉面積の増加速度を比較

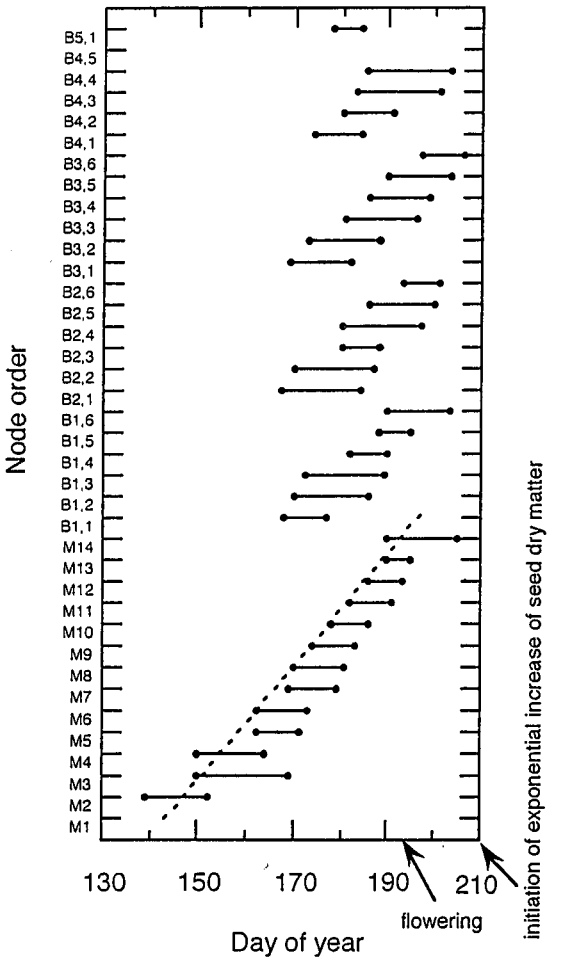



Fig. 78　Initiation and termination of leaf area expansion (experimental plot of 1988a)

'Mx' shows x$^{th}$ leaf of mainstem
'Bx,y' shows y$^{th}$ leaf of x$^{th}$ branch

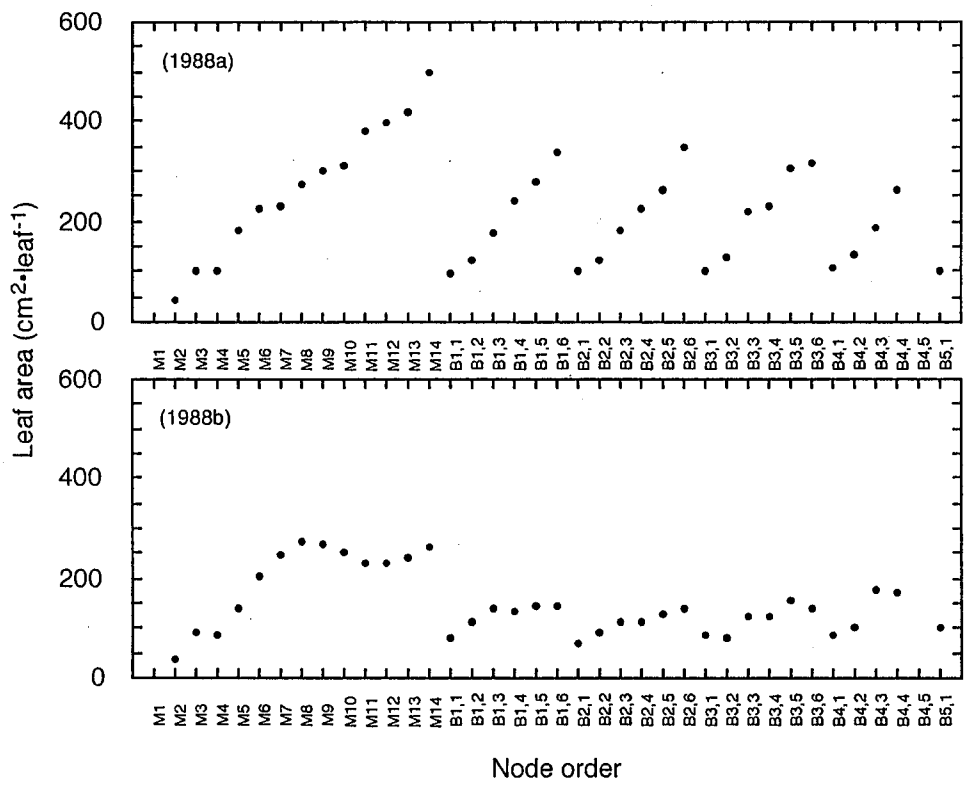



Fig. 79 Leaf area when leaves had completely expanded (experimental plot of 1988a and 1988b)

してみると，Fig.80 に示すような関係が認められた．Fig.79 から，主茎および各分枝の上位葉の葉面積は，1988b 区の方が 1988a 区より小さかったことがわかる．一方，Fig.81 は 1988a 区と 1988b 区の各個葉について Fig.77 と同じ図を描き，比葉面積の値を読み取ったものである．1988a 区と 1988b 区の主茎および各分枝の上位葉の比葉面積に注目すると，葉面積の小さい 1988b 区の方が概して小である（葉の密度が大きい）傾向が認められた．このことは，1988b 区の主茎および分枝上位節の個葉面積が 1988a 区より小であった理由が，光合成産物の不足に起因するものではないことを示唆している．以上の結果から，個葉はその生長途中で既に展開後の葉面積が決まっており，その大きさに依存した葉面積増大速度 (Fig.80) で生長すると考えられる．

Fig.82 は展開後の個葉の葉面積と乾物重の関係である．各試験区とも，葉乾物重 (DMi) と葉面積 (LAi) は次式で表わされる関係にあった．

$$LAi = a \cdot DMi^{b} \qquad (5.1)$$

ただし，a, b はパラメータ．葉面積の大小に関わらず葉の形状が相似（葉長，葉幅および葉厚の比が一定）であれば，葉面積は葉長の 2 乗，葉乾物重は葉長の 3 乗に比例するので，結局，葉面積が葉乾物重の 2/3 乗に比例する関係が存在することになる．Fig.82 に示される各回帰式の係数は各区とも 2/3 (= 0.67) に近い値となっており，同じ播種期であれば葉の形状はほぼ相似であると判断された．ただし，分枝葉の方が主茎葉より葉面積が大きく，1988a 区で

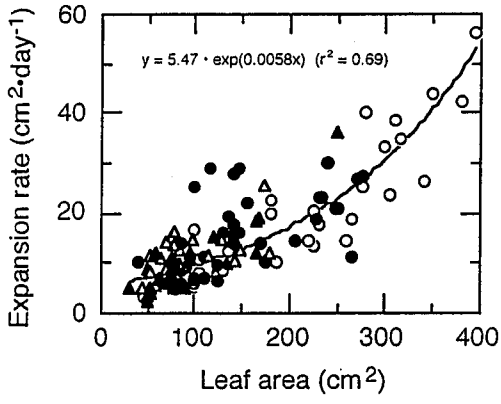



Fig. 80 Relationship between final leaf area and leaf area expansion rate

○ 1988a
● 1988b
△ 1988c
▲ 1988d

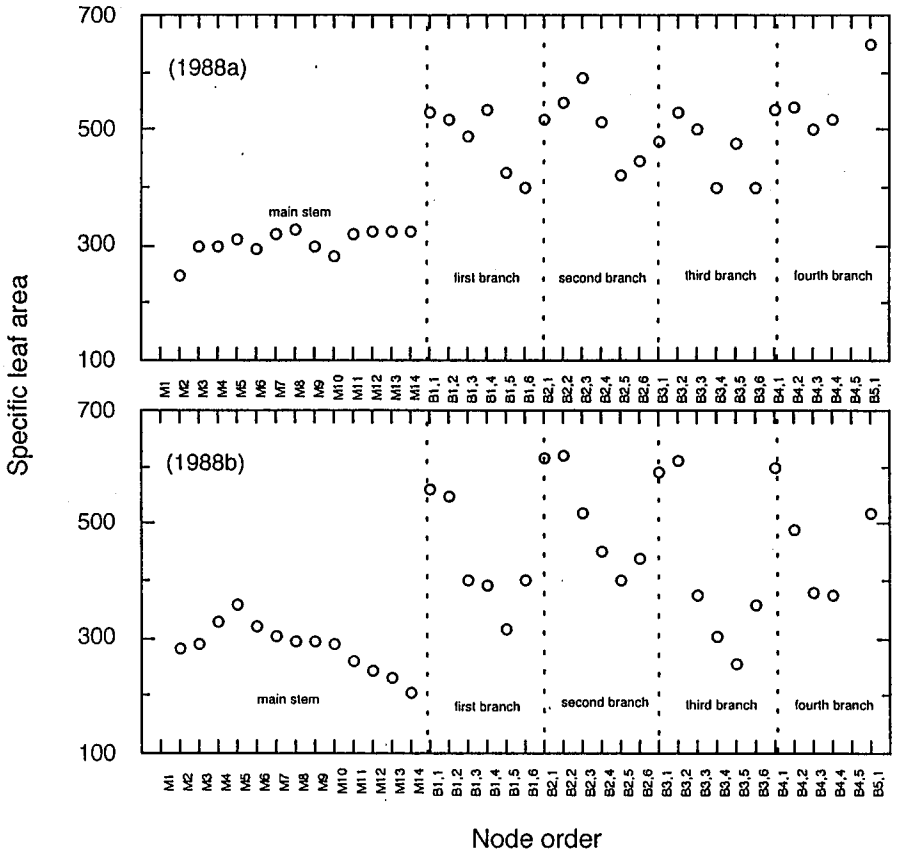



Fig. 81 Specific leaf area

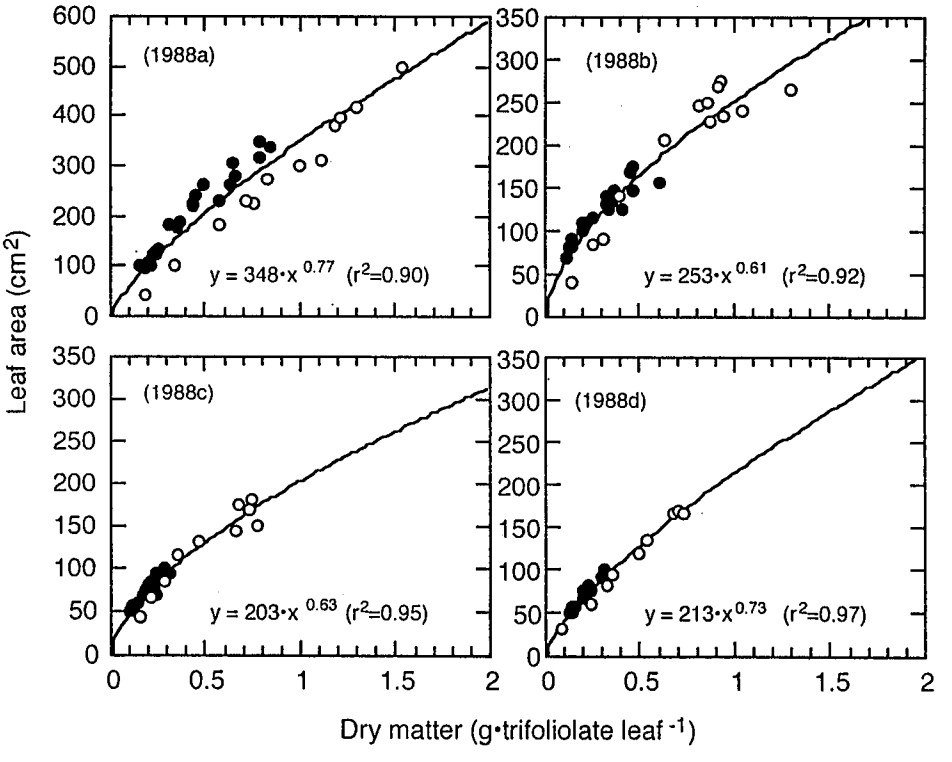



Fig. 82 Relationship between dry matter and leaf area
(these leaves had completely expanded)

○ main stem
● branch

特にこの傾向が顕著であった．播種期が違うと葉面積と葉乾物重の関係は大きく相違した．例えばFig.82に示される回帰式から明らかなように1988a, 1988b, 1988c, 1988d各試験区の個葉の1gの乾物重に対応する葉面積はそれぞれ348, 253, 203, 213cm$^2$である．既に述べたように，遅い播種期ほど展開後の個葉の葉面積が小さくなるため，相対的に葉が厚くなるものと考えられた．Fig.82の原点を通る直線を描くと，その傾きが比葉面積を表すことになるが，葉の乾物重と葉面積との関係は指数的であり，この各点と原点を結んで直線を引いて比葉面積を求めると，葉面積が小さいほど比葉面積が高くなり，相似な葉でも比葉面積の値が異なってしまうことになる．比葉面積の値を用いてダイズの生理状態を検討する場合，比葉面積の葉のサイズへの依存性に留意する必要がある．

②出葉間隔

Fig.78に示される主茎葉の生長開始時期に直線を当てはめて（図中の点線），平均出葉間隔を求め，その逆数を出葉速度と定義して解析を行った．

Hofstra *et al.*[54]はダイズの主茎葉の出葉間隔が有効積算気温に依存することを示し，Sinclair[171]はこれを変形して出葉速度（LER, day$^{-1}$）を次のように定式化した．

$$LER = a \cdot (T - Tb) \qquad (5.2)$$

ここでa, Tbはパラメータ．Sinclair[171]によると，この形にモデリングした場合のパラメータは，aは品種に関わらず0.018leaf・day$^{-1}$・℃$^{-1}$（Hesketh *et al.*[48]のデータから計算），Tbは品種に依存しており，品種Wayneでは6.1℃（Hesketh *et al.*[48]のデータから計算），品種Ransomでは9.4℃（Thomas and Raper[200]のデータから計算），品種ワセフリソデで9℃（佐藤[160]のデータから計算）である．1988a区に加えて1988b区，1988c区，1988d区についてFig.78と同じ図を描いて出葉速度を求め，平均気温に対してプロットすることによりFig.83を得，Tbは8.9℃，回帰直線の傾きは0.019leaf・day$^{-1}$・℃$^{-1}$であった．

(5.2)式においてaの値が品種依存せず一定であることと，日長時間が出葉速度に影響する（Hesketh *et al.*[48]）ことを併せて考慮すると，Fig.83に示される回帰直線の傾きは品種によらず一定であるが，品種の日長反応性の相違により回帰直線が平行移動することが予想される．これは発育速度の直線モデル(2.3.2節の(1)－①）と同じ傾向である．

(3) 遮光処理が個葉の生長に及ぼす影響

ここでは，同一の播種期で栽培し，遮光処理を行わなかった1988b区，遮光率50%の1988bsl区，および遮光率80%の1988bsh区の生育を比較した．

1988bsl区のダイズ個体の第1，第2分枝の発生位置には分枝の幼原基が認められたが，生長しなかった．1988bsh区でも全ての分枝発生位置に分枝の幼原基が認められたが，第5分枝が僅かに生長しただけで他の位置の分枝は生長しなかった．Fig.84は展開後の個葉面積を示すが，1988bsl区の主茎第7節より上位の主茎節葉面積は，無遮光の1988b区の同じ節位の個葉面積より大きな値となっていた．この原因はFig.85（個葉の葉面積増加開始と終了時期を示す図）に見られるように，遮光しない1988b区では第1分枝節葉と第2分枝節葉の生長期間は，主茎第7節より上位の主茎節葉の生長期間と重複していたのに対して，遮光した1988bsl区では第1，第2分枝節葉が生長しなかったために，補償的に主茎葉が大きくなったものと考えられた．

Fig.86は個葉の比葉面積を示している．無遮光の1988b区と50%遮光処理の1988bsl区の比葉面積を比較すると，1988bsl区の比葉面積は，低位の主茎節葉で1988b区より大であるが，7節より上位葉では比葉面積の大小関係は一定の傾向を示さなかった．第3，第4分枝の各節葉の展開後の個葉面積は1988b区の方がやや大きく（Fig.84），比葉面積は1988b区の方が小さな値であった．1988bsh区の全ての個葉の比葉

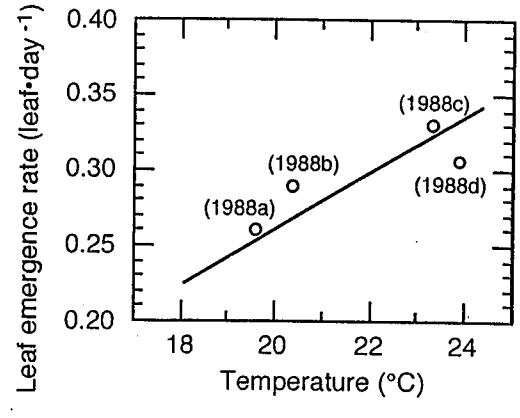



Fig. 83 Air temperature and leaf emergence rate

面積は 1988b，1988bsl 区より高かった．

以上の遮光処理実験の結果から，展開後の個葉面積および比葉面積は日射強度の影響を受けることが明らかとなった．

Fig.87 は展開後の個葉の葉面積と葉面積増加速度の関係を示したものである．図中には全データからの回帰曲線が描かれているが，各試験区別に回帰曲線を求めた場合も，ほぼこの曲線と一致し，処理区間の差は認められなかった．さらに Fig.87 に示される回帰曲線と Fig.80 に示される回帰曲線もほぼ同一の曲線となっており，展開後の個葉面積と葉面積増加速度の関係は日射強度の影響を受けないことが判明した．

無遮光の 1988b 区は主茎第 14 節が頂葉であったが 50% 遮光の 1988bsl 区では主茎第 13 節が，80% 遮光の 1988bsh 区では主茎第 12 節が頂葉となっており，受光強度の減少にともない頂葉の節位が低下した．Fig.85 の各図を重ね合わせて見ると，遮光区では主茎各葉の葉面積の増加開始時期が無遮光区に比して遅れる傾向が認められ，日射強度が弱いと個葉生長のタイミングが遅れた．Hesketh *et al.*[48] も日射強度が出葉速度に影響することを報告している．

Fig.88 は展開後における個葉の乾物重と葉面積の関係である．図中の曲線は全データ込みにした場合の回帰曲線である．同じ葉乾物重の場合，無遮光（1988b 区），50% 遮光（1988bsl 区），80% 遮光（1988bsh 区）の順に小さな葉面積となる傾向が認められた．

(4) 栽植密度が個葉生長に及ぼす影響

Fig.89 は，1987 年に行った 4 レベルの栽植密度の試験区（Table 30 参照）のデータから Fig.77 と同じ

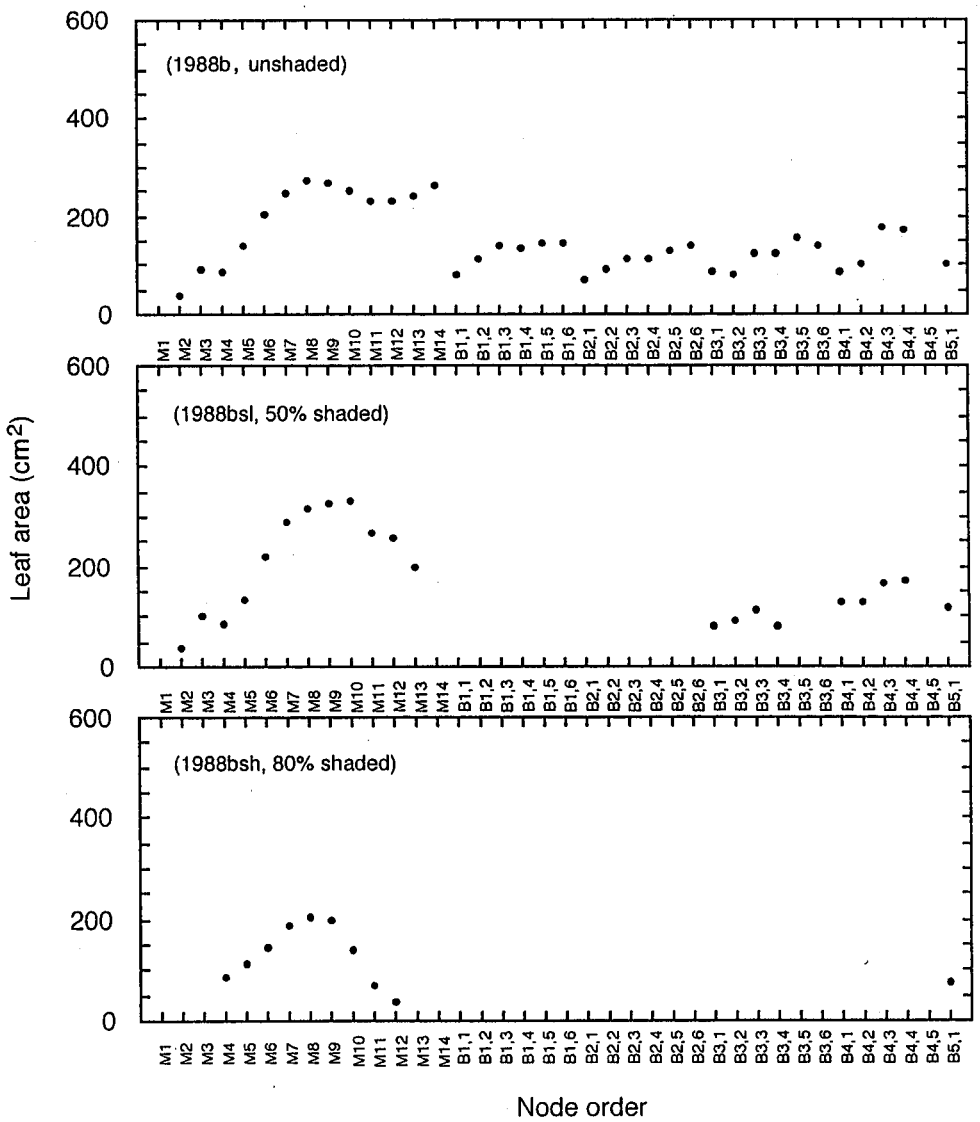



Fig. 84　Leaf area when leaves had completely expanded

(shade test)

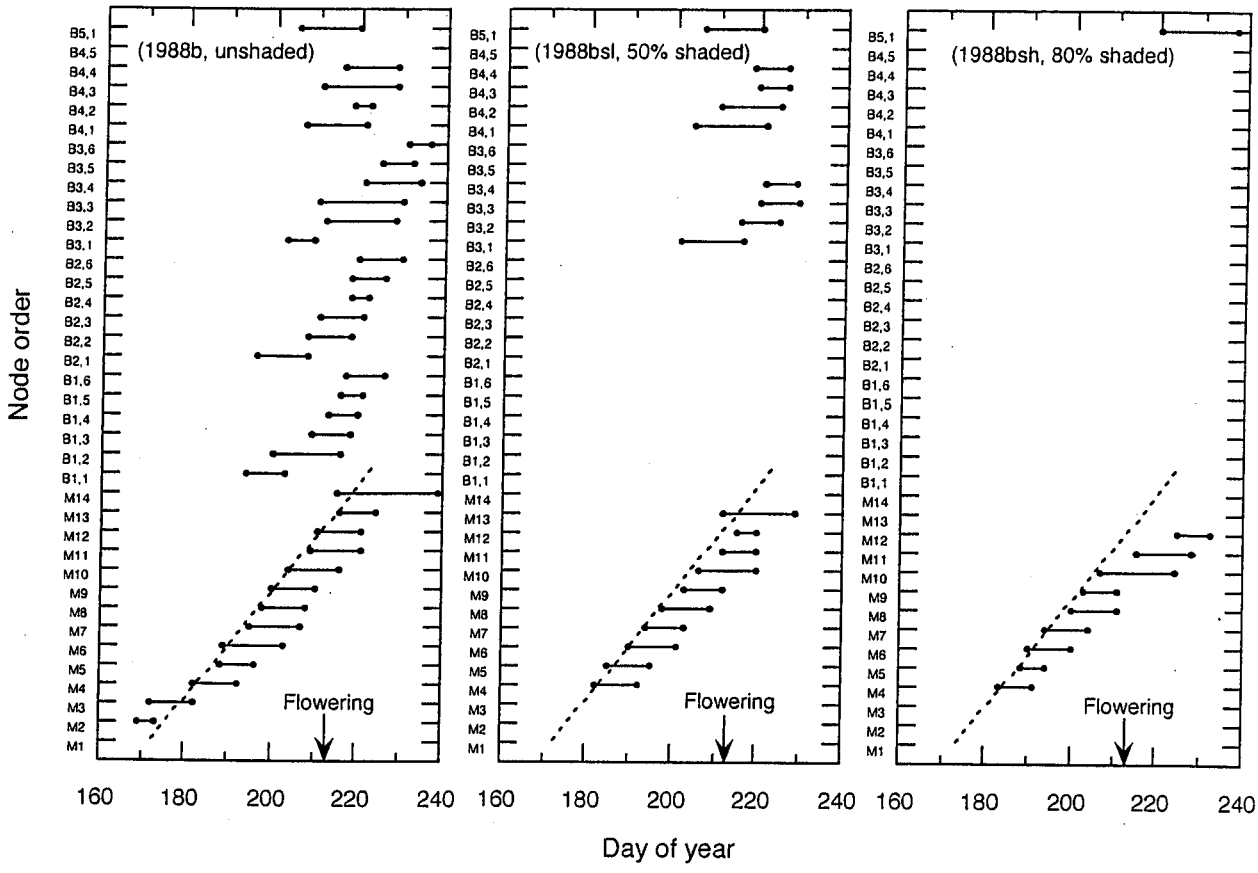



Fig. 85 Initiation and termination of leaf area expansion
(shade test)

図を描き，それらから読み取った展開後の個葉の葉面積と乾物重の関係である．1987a,b 区では分枝葉が主茎葉より薄かったが，1987c 区では差が小になり，1987d 区では差が認められなかった(Fig.89 には 1987a 区と 1987d 区の例のみ示した)．4 レベルの栽植密度の全試験区のデータを同じ図にプロットしてみると(Fig.89 の一番下の図)，1987b,c,d 区では葉乾物重と葉面積の関係はほぼ同一であったが，1987a 区は他の区より大きな葉面積を示した．これは強い遮光試験を行った場合の結果（Fig.88）と同様の傾向であり，大きな栽植密度あるいは強い遮光処理によって受光強度が弱くなった場合，葉が薄くなり同一の葉面積でも乾物重が小となった．

Fig.90 は展開後の個葉面積と葉面積拡大速度の関係を示している．両者の間の関係には栽植密度間の差が認められず，また，主茎と分枝の間にも差が見られなかった．したがって，葉面積増加速度は展開後の個葉面積のみに依存しており，遮光試験結果と同様に，この関係が日射強度の影響を受けず安定したものであることが示された．

以上のように 5.2 節においては，個葉の生長動態を解析し，出葉間隔，葉面積の増加速度を定量的に把握した．展開後の葉面積（その節の葉が生長するか否かということも含めて）が播種期や日射強度の影響を受けていることは明らかとなったが，これを定量的に把握することはできなかった．

## 5. 3. 葉面積増加過程のモデリング

### 5. 3. 1. 実験およびモデリング方法

従来行われてきた葉面積の増加過程のモデル化の試みは，光合成産物が生育ステージなどに依存する分配率(あるいは器官構成比)に従って葉の乾物プールに分配され，それがやはり生育ステージに依存する比葉面積により葉面積に変換されるように行われてきた．しかし，本研究においてこれまでに検討したように，器官構成比や比葉面積（個葉および群落レベルの）は気象条件や個体の生育状況に依存して複雑な変化を示し，これらを機構的にモデル化して

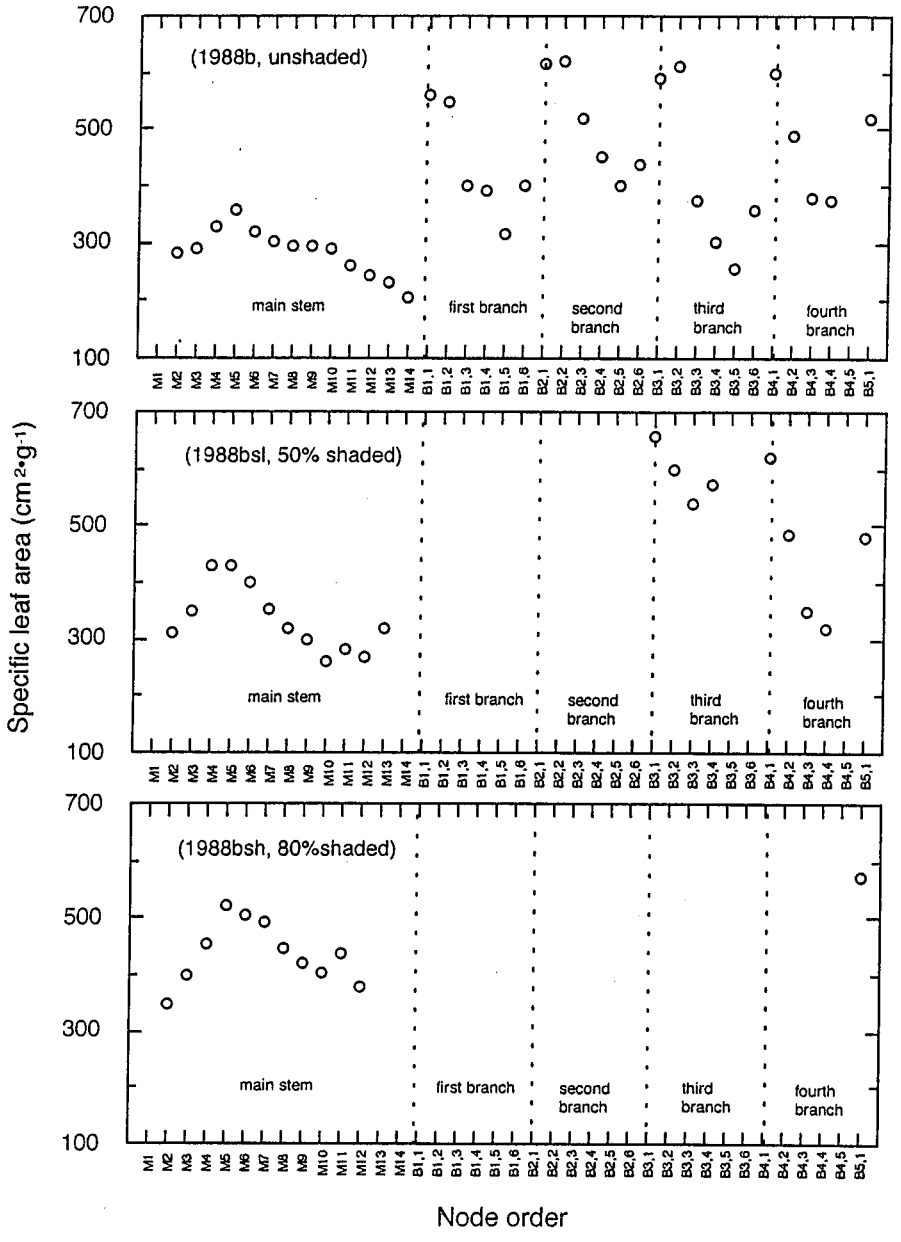



Fig. 86 Specific leaf area when the leaf had completely expanded

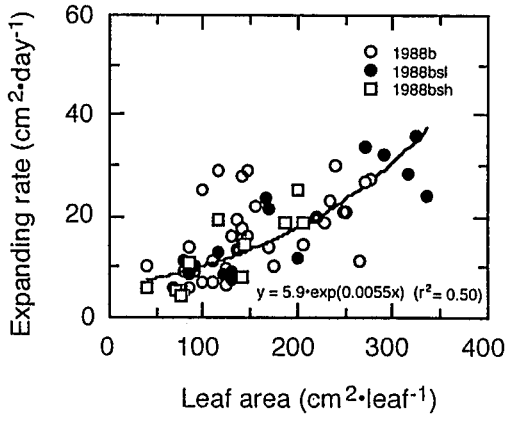



Fig. 87 Dependence of the leaf area expansion rate on the leaf area when it had completely expanded

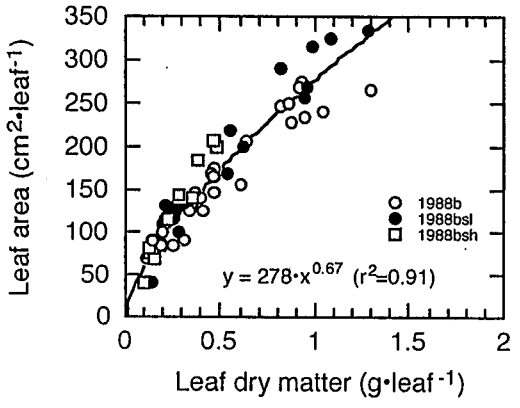



Fig. 88 Relationship between the dry matter and the area of completely expanded leaves

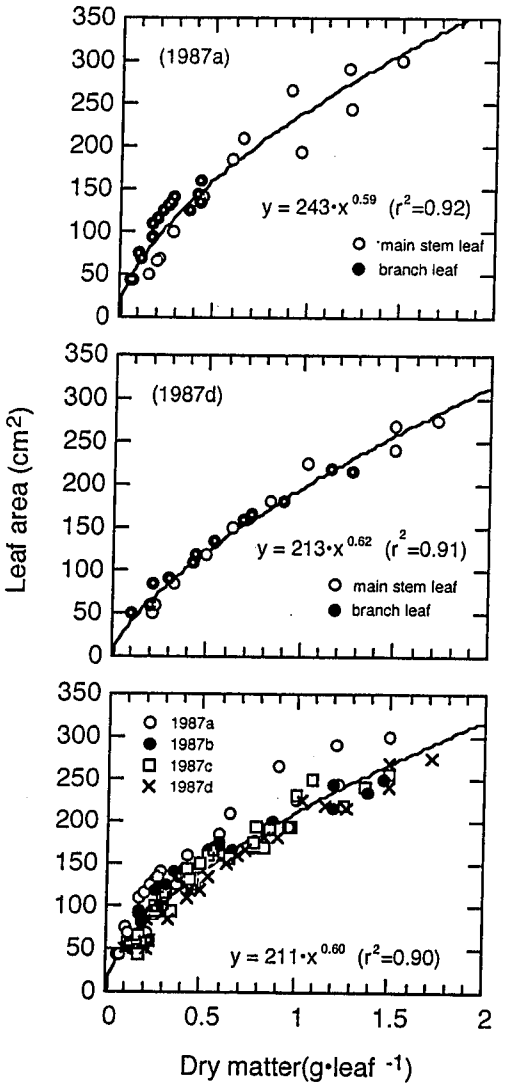



Fig. 89 Relationship between dry matter and area of completely expanded leaves

葉面積拡大過程を精度良く予測するのは困難であると考えられた．そこで，ここでは単純化を進めたモデリングを行った．

既に3.3節（Fig.49）において調べたように，遮光処理を施すと群落の乾物生産速度は低下するが，葉面積の増加速度は影響を受けにくく，群落葉面積はしばらくの間，無処理区と等しい値を保った．したがって，通常の気象条件下では長期間に渡って強度の寡日照条件が連続するような極端な条件以外，日射強度は葉面積拡大速度に影響せず，葉面積増加過程は乾物増大過程と独立にモデル化が可能である．5.3節では乾物生産とは独立して葉面積の増加過程を再現するモデリングを試みた．モデリングに使用した栽培データは，5.2節のTable 30に示される1988，1989年に実施した圃場試験のものを使用した．

### 5. 3. 2. 結果および考察

Fig.91の左側の図（(a), (c), (e)）は1988年，1989年の播種期移動試験の結果で，右側の図（(b), (d), (f)）は，それぞれに対応する左側の図と同じデータを対数グラフ上にプロットしたものである．

開花期までの葉面積増加過程は，対数グラフ上で2本の直線で概ね近似可能であり，直線の交点は，個体当たり葉面積がおよそ120cm²の時期であった．この直線の傾きには播種期間で差が認められ，気温の影響と考えられた．したがって，葉面積は指数的に増加し，その相対増加速度に温度が影響を与え，

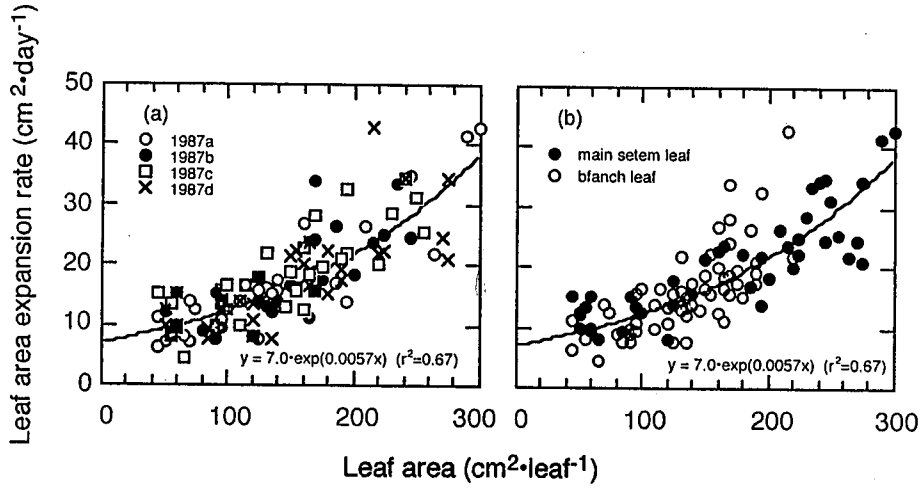



Fig. 90 Relationship between leaf area expansion rate and leaf area when leaves had completely expanded

((a) and (b) show the same data)

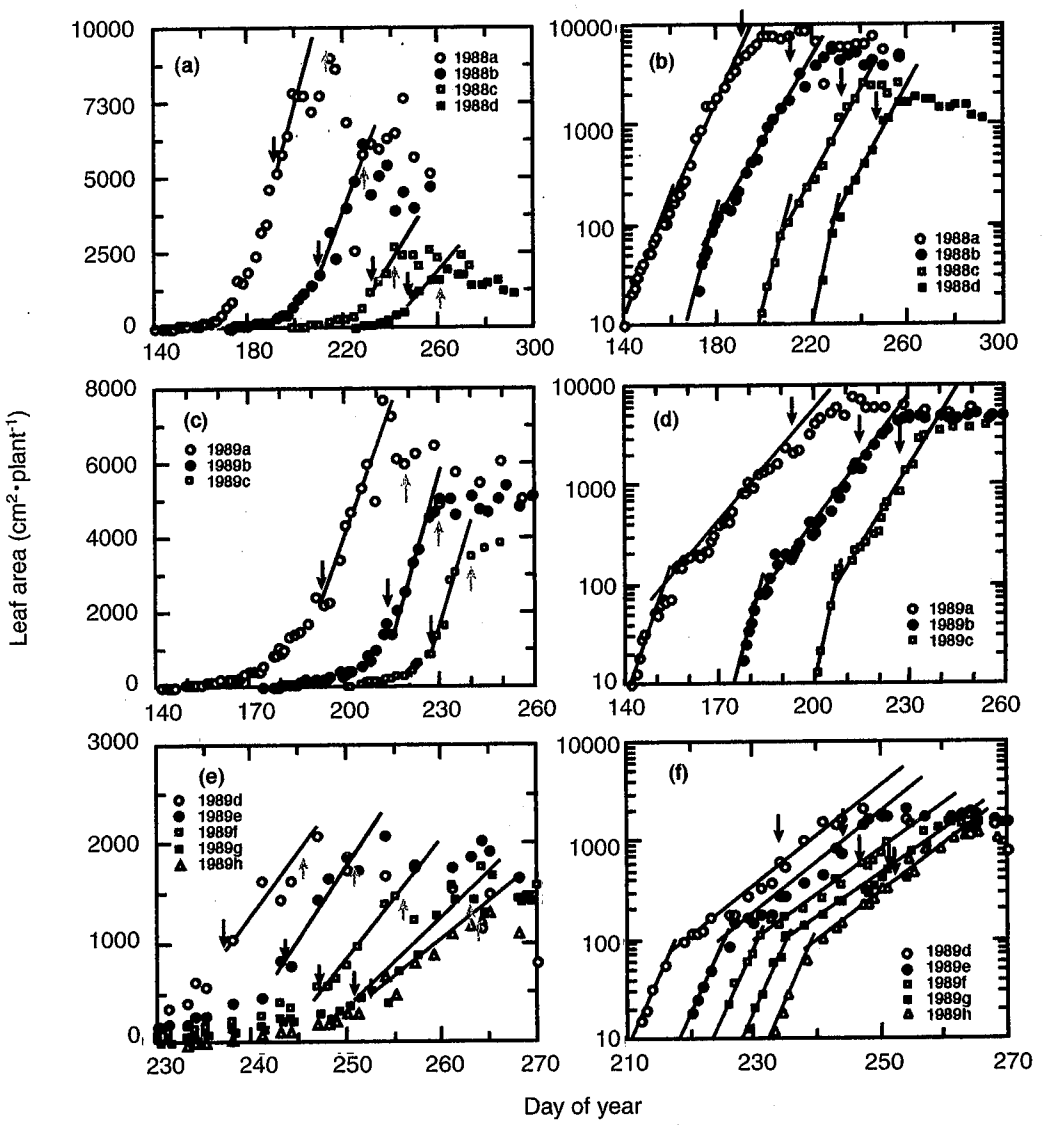



Fig. 91　Changes in leaf area

↓ flowering

↑ initiation of exponential increase of seed dry matter weight

Each of the three sets, (a) and (b), (c) and (d) and (e) and (f), shows the same data in different scales.

かつ温度反応性が生育の途中で変化するようにモデリングすれば良いことがわかった.

1988a,b,c,d 区および 1989a,b 区の葉面積の増加の様相を対数グラフ上で見ると，開花期後に直線からかい離して，葉面積増加速度が減少する傾向が見られた．同じ開花期後の葉面積増加の様相を普通目盛上で見ると，しばらくの間は直線的であったが，子実の指数的生長の開始期（図中に矢印で示してある）に近づくにつれて葉面積の増加が頭打ちとなった．これらを再現するために，開花期以後は葉面積の増加は直線的であり，しかも子実の生長開始に近づくに連れて徐々に葉面積増加速度が減少するようにモデリングする必要がある.

以上のことから判断して，以下のモデルを考えた．開花までの期間においては次式により個体葉面積（$LA_n$）を計算した.

$$LA_n = LA_e \cdot \exp\left(\sum_{i=1}^{n} RGR_i\right) \qquad (5.3)$$

$$RGR_{1i} = f(T_i) \qquad (5.4)$$

ここで，LAe，n，RGRli，Ti はそれぞれ出芽日における葉面積の初期値，出芽後の日数，出芽後 i 日目の葉面積相対拡大速度および気温である．f(T) には

次のロジスチック関数を使用した.

$$f(T) = \frac{a}{1 + \exp(-c \cdot (T-b))} \quad (5.5)$$

ここで, a,b,c はパラメータで, 上述の圃場実験結果を満たすために, 生育時期別に2セット求めた. 生育時期の境界は上述の理由により, 個体当たり葉面積が 120cm² となる時期とした.

開花期後 n 日目の葉面積は次式で計算した.

$$LA_n = LA_f + \sum_{j=1}^{n} \{\Delta LA \cdot h(DVI_j)\} \quad (5.6)$$

$$\Delta LA = RGR_{lf} \cdot LA_f \quad (5.7)$$

ここで $LA_f$, $RGR_{lf}$ はそれぞれ開花期における葉面積と相対葉面積拡大速度である. $DVI_j$ は開花後 j 日目の生育ステージで, 開花期を 1.0, 子実乾物重指数的生長開始期を 2.0 と設定した.

h (DVI) には, 上述の圃場実験結果を最も単純な形で満たす以下の式を採用した.

$$h(DVI) = 2.0 - DVI \quad (5.8)$$

1988 年および 1989 年のデータを使用して, 実測値と計算値の対数値の誤差二乗和が最小となるパラメータセット (a,b,c) を求めた. 対数値を用いたのは, このモデルは応用場面として, 乾物生産の予測・評価のための日射吸収率の推定を想定しており, 日射吸収率は葉面積指数の対数と比例関係にあるからである. この場合, 繁茂量が大きくなってからの葉面積指数の評価誤差は乾物生産予測・評価上大きな障害とはならず, 一方, 繁茂量の小さな時期には精度が要求される.

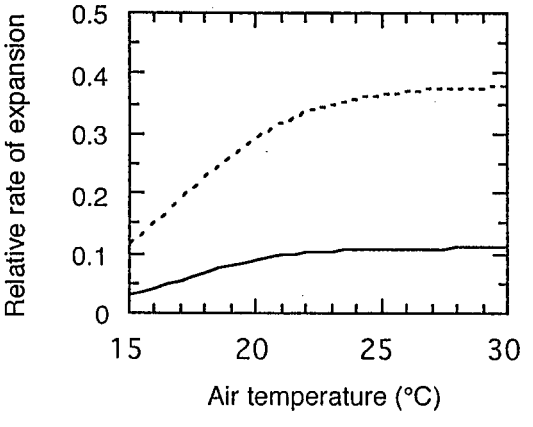



Fig. 92 Air temperature and leaf area expansion rate

——— Leaf area of a plant < 120cm²
------- Leaf area of a plant > 120cm²

パラメタリゼーションの結果, 生育初期 (個体葉面性が 120cm² 以下の時期) において a, c, b は 0.38, 17.0, 0.4, その後の期間における a, c, b は 0.11, 17.0, 0.5 という値を得た. 開花までの時期における葉面積の相対拡大速度が Fig.92 に示されている.

$LA_e$ の値は, Fig.91(b), (d), (f) から出芽日における個体当たり葉面積を外挿して読み取り, 6.4cm² という平均値を得た.

以上により導出したモデルを使用して個体葉面積を計算し, これに栽植密度を乗じて群落葉面積を求めると, 繁茂量の大きい群落において群落葉面積を過大評価する傾向が認められた. そこで, 群落がある閾値 ($LAI_t$) 以上の葉面積指数になると葉面積拡大速度が低下するように, (5.6) 式を次式のように修正した.

$$LA_n = LA_f + \sum_{j=1}^{n} \{\Delta LA \cdot h(DVI_j) \cdot g(LAI_j)\} \quad (5.9)$$

ここで, $LAI_i$ は出芽後 i 日目の対象群落の葉面積指数である. 群落の繁茂度が LAIt 以上で葉面積拡大速度が減少し, 最大繁茂量 (LAImax) に達すると葉面積拡大速度がゼロになると仮定し, 次式のように g(LAI) を定めた.

$$g(LAI) = \begin{cases} 1.0 & (LAI \le LAIt) \\ 1 - \dfrac{LAI - LAIt}{LAImax - LAIt} & (LAIt < LAI \le LAImax) \\ 0 & (LAI > LAImax) \end{cases} \quad (5.10)$$

群落葉面積の実測値との誤差を最小にする LAIt と LAImax の値は 3.8 および 8.0 であった. Fig.93 はパラメタリゼーションに使用したデータをこのモデルがどの程度再現しているかを見たもので, 既に述べた理由により対数で示してある. 1988e 区以外は実際の葉面積の推移に近いものとなっており, 本モデルによって乾物生産モデルのパラメータである葉面積指数を評価することが可能と考えられた.

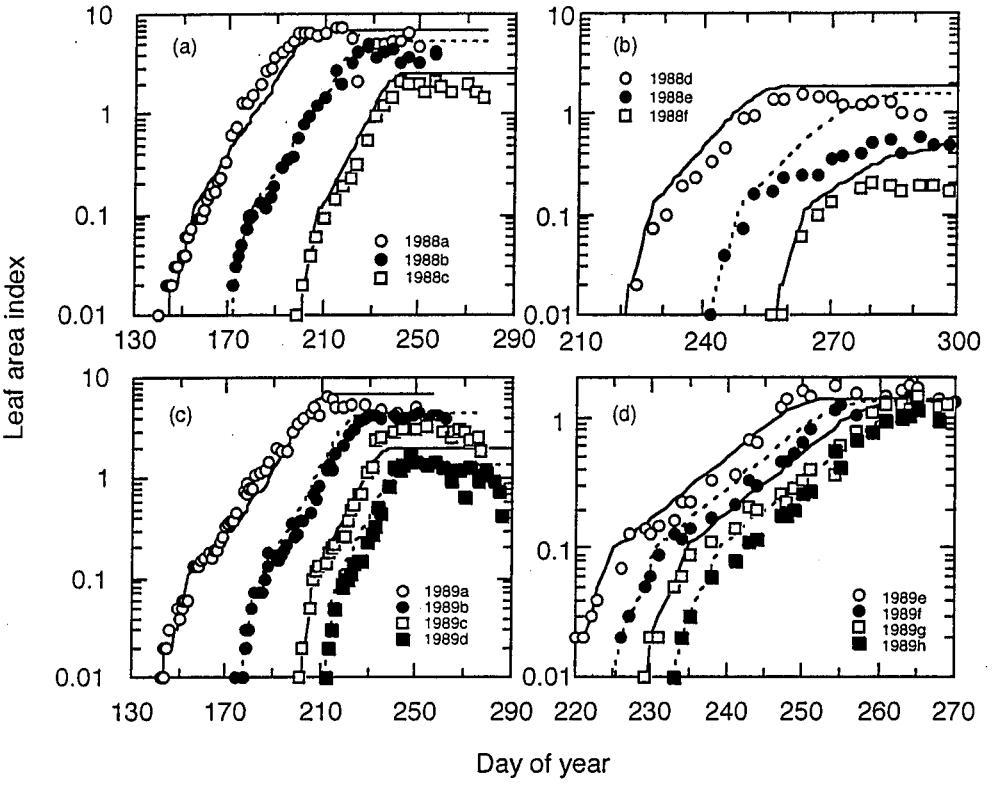



Fig. 93 Comparisons of calculated and measured leaf area index

## 5. 4. まとめ

比葉面積は，同じ生育ステージでも栽培条件（播種期や日射強度の相違）により様々な値を示すことが 5.2.2 節の (1) において示され，したがって比葉面積を単純に生育ステージと関連づけることは困難であることが明かになった．

次に 5.2.2 節の (2) における個葉の生長の測定結果から，個葉はその生長途中で既に展開後の葉面積が決まっており，葉面積増大速度は展開後の葉面積に依存することが明らかとなった．展開後の葉面積は，試験区間の差（播種期の相違に起因する）が大きかった．出葉間隔は気温に比例していた．

5.2.2 節の (3) では遮光処理試験の結果から，個葉の生長は日射強度の影響を強く受け，50% の遮光処理を行うと，低位の分枝の生長が抑えられ，主茎葉は若干大きくなり比葉面積は無遮光の場合とほぼ同じとなった．また，高位の分枝では葉面積が少なく比葉面積が高くなった．80% の遮光処理を行うと全ての個葉の比葉面積が無遮光区より大きな値となった．ただし，個葉の乾物重と葉面積の関係に及ぼす遮光処理の影響は，播種期の相違の影響より小さかった．

5.2.2 節の (4) では 4 レベルの栽植密度でダイズを栽培した結果，大きな栽植密度で栽培した場合，強い遮光処理によって受光強度が弱くなった場合と同様に，葉が薄くなり同一の葉面積でも乾物重が小となった．展開後の葉面積と葉面積増加速度の関係は遮光処理や栽植密度処理による日射強度の影響を受けず，安定した値であることが明らかとなった．

以上の解析の結果，出葉間隔，葉面積の増加速度は定式化が可能である．しかし展開後の葉面積（その節の葉が生長するか否かということも含めて）は播種期や日射強度の影響を受けていることが明らかとなった．これを定量的に把握し，さらに個葉の生長の積みあげとして個体あるいは群落葉面積を推定するモデルの開発を行うには至らなかった．

5.3 節では，次の流れで計算を行う簡略型の葉面積の推定モデルを開発した．開花期までの期間においては指数的に葉面積は増大するが，個体当たり葉面積が 120cm$^2$ の時期に増加速度の温度依存性が変化する．開花期以後は葉面積の増加は直線的で，かつ子実の生長開始に近づくにつれて徐々に葉面積増加速度が減少する．ある葉面積以上になると葉面積増加速度は徐々に低下する．

# 6. 生育シミュレーション

## 6. 1. はじめに

この章では，本研究の5章までにおける検討結果を統合して，ダイズ（品種エンレイ）の生育モデルを構築した．このモデルを利用するシミュレーション実験の一例として，今後予想される気象環境の変化，すなわち気温の上昇および$CO_2$濃度の増大がダイズの生育および収量にどのように影響するかを予測した．この種のシミュレーション実験は既にいくつか行われており，次のような結果が示されている．すなわち$CO_2$濃度の増大は，光合成速度の増加を通して収量を増大させる効果を持つが，一方で気温の上昇は生育期間を短縮させて収量を低下させる効果を持つため，収量の増減はこれらの効果のバランスにより決まる（Curry[24]，Horie[60]，清野[165]）．

本章におけるシミュレーション実験は，茨城県つくば市における栽培を想定し，気温が現在より上昇あるいは下降した場合の収量の変化を，気温変化に起因する発育の進み方の相違を通して調べることを目的に行われた．本研究で導出した生育モデルは，発育の進み方を詳細に扱っており，葉面積増加の終了時期や子実の生育開始時期を推定することができる．そこで，気温変化に起因するこれらの時期の変化が収量にどのように影響するかを調べた．

## 6. 2. 実験方法

①生育シミュレーションモデルのプログラミング

表計算ソフトWingz（Informix Software, Inc.）を使用し，同ソフトに付属するHyper Scriptと称するマクロプログラミング言語にて生育を計算する関数を記述した．以下の計算が1日単位で実行されるようにプログラムした（Fig.94にプログラムの流れの概要を示した）．

(1) 日長時間を計算する．

(2) 日長時間及び気温から発育速度を計算し，その積算値として発育指標を算出して次に挙げる現象の発現を予測する．(a) 出芽期，(b) 開花期，(c) 子実生長開始，(d) 子実の乾物重の増加の終了時期．なお，子実の乾物重の増加の終了時期の予測方法は前章までにおいて検討しなかったので，Table 27に示される1988a, 1988b, 1988c, 1988d, 1989a, 1989b, 1989c, 1989d各区の栽培データから，葉面積の増加の終了時期における葉面積（以後，最大葉面積と称する）と，子実の直線的な生長期間の長さの関係を求め，それを使用した．

(3) 発育指標と気温から，葉面積を計算する．葉面積の予測のために出芽期の予測が必要であるので，次のような操作を行った．

播種期をゼロ，出芽期を1.0とする発育速度モデル（2.3.2節の(1)－②）を利用する．発育速度に出芽時の葉面積($LA_0$)を乗じた値を，出芽期までの時期における計算上の葉面積とした．出芽期までの期間においては，日射を利用しての乾物生産は行われないので，葉面積(LA)が，$LA < LA_0$の時期においては日射吸収率がゼロとなるように，日射吸収率を計算する関数で操作した．なお，この過程で使用される播種日から出芽期に至る時期の発育速度モデルは，本プログラムにおいては他の過程には影響しない独立した過程である．

(4) 葉面積指数から日射吸収率を計算し，それと日射量から群落の乾物生産速度を計算する．

(5) 子実の乾物重増加速度を計算し，それを積算して子実の乾物重を算出する．

モデルの推定精度を検証するために，1991年6月11日（DOY163）にダイズ（品種エンレイ）を農業研究センター圃場に播種した場合を想定して，気象観測露場における実測気象データを使用して生育のシミュレーションを行い，同じ日に播種した実際の栽培データとの比較を行った．この実測データはパラメタリゼーションに使用されなかったものである．

②シミュレーション実験

本研究においては，$CO_2$濃度に対するダイズの反応の実験的検討は行わなかったので，既往の文献に示される実験結果から$CO_2$濃度が660ppmvに変化した場合に生じる変化を評価し，その効果をモデルに組み込んだ．

気温が変化した場合の影響をシミュレーション実験により調べるために，つくばにおける1981年から1990年までの10年間の平均気温（Fig.95）に–4.5℃, –3.0℃, –1.5℃, 0.0℃, +1.5℃, +3.0℃, +4.5℃を加えた気温データセットを与えた．以下，各データセットを与えたシミュレーション実験を–4.5℃区, –3.0℃区, –1.5℃区，基準区，+1.5℃区，+3.0℃

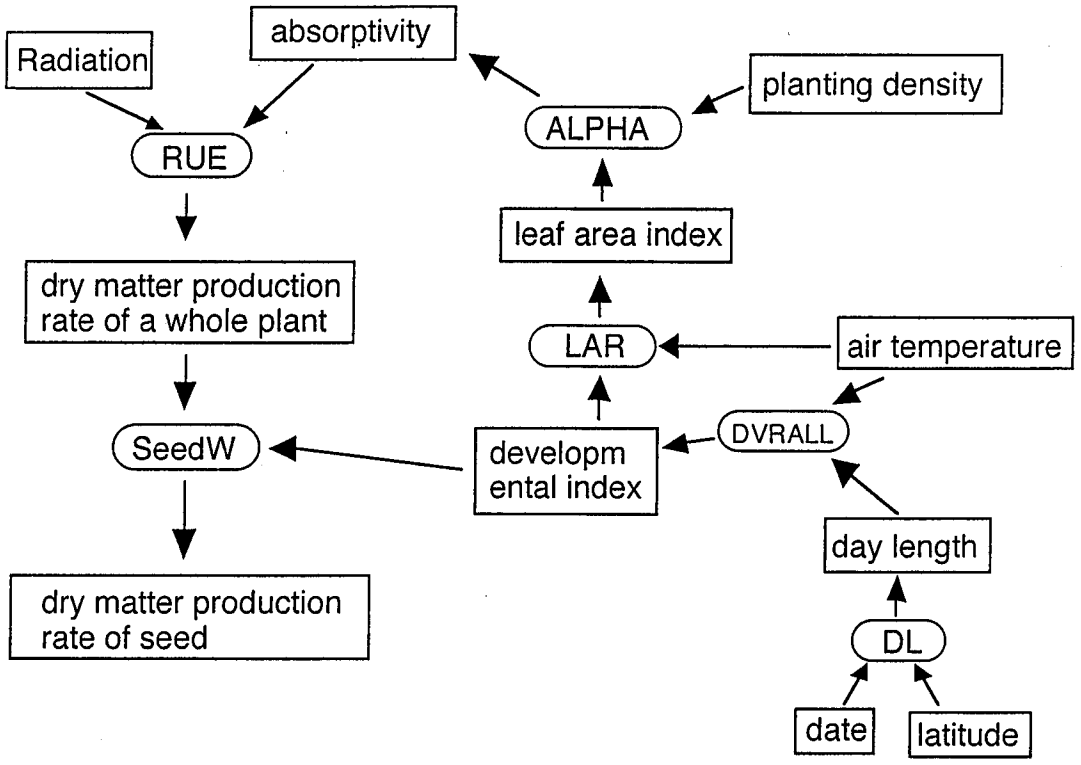



Fig. 94　Simplified flow diagram of the simulation program
shows the relevant function.

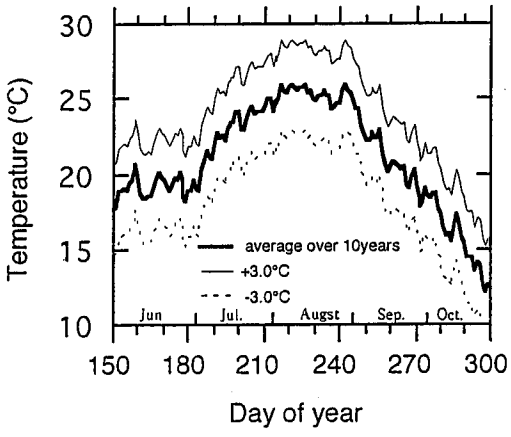



Fig. 95　Air temperature data used for the simulation

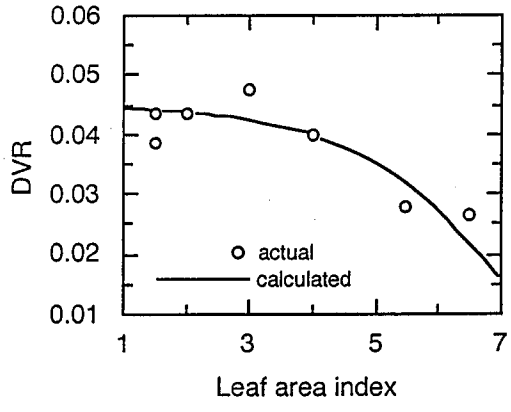



Fig. 96　Relationship between the maximum leaf area index and developmental rate (DVR) in the seed filling period

区，+4.5℃ 区と称する．いずれの区も，6 月 10 日に播種した場合を想定して生育を計算した．

### 6. 3. 結果および考察

①子実の生長の終了時期

Fig.96 は，子実の乾物重の直線的増加の開始時期から終了時期までの期間における発育速度（この期間の日数の逆数）を，最大葉面積指数に対してプロットした図である．

葉面積指数の大な群落ほど子実の生育期間が長く，発育速度が低くなっていた．この原因は葉面積指数の大きな群落ほど葉内の窒素含有量が多く，子実への転流が長く続けられたためと考えられる．窒素含有量が少ないと，子実への転流のために葉の窒素が早く枯渇するするために個体の老化・枯死が早くなる．この自己破壊現象を表現するモデリング

(Sinclair[172]) においては子実の乾物重の増加速度, 葉内の窒素の含有量が必要である. しかし, 葉面積当たりの窒素濃度が一定であれば窒素の含有量は葉面積指数の関数となり, 一方, 子実の乾物重の増加速度 (4章で述べたようにこれは群落の乾物生産速度に等しい) も葉面積指数の関数である. これらのことから, 自己破壊現象を最大葉面積指数のみの関数として単純化してとらえることができたものと考えられる.

②プログラミングおよびモデルの検証

Table 31 に示されるように, 表計算ソフトのワークシート上の一行に, ある日の気象データ (第3列, 第4列の気温と日日射量), およびその日の生育量 (生育ステージの進度, 乾物増加量) を計算するための関数を並べた (第6列～第15列). 対象地点の緯度, 栽植密度を予め与える必要がある (第2列の第1行, 第2行). シミュレーションの初日 (第5行) においては, 発育指標, 葉面積 (LA), 総乾物重 (TotalDW), 子実乾物重 (SeedW) に初期値が与えられる (TotalDW 以外の初期値はゼロである). 第2日目以降は同じ計算が繰り返されるので (Table 31 では記載が省略されている), 第2日目の行を下方向にコピーすることにより, シミュレーション計算が進められる. Table 32 に, プログラム内で使用される関数の名称と, パラメータの名称および値が示されている. Table 33 に各関数の引数のワークシート上での位置を示した. プログラムされた関数のリストは付表に示したとおりである.

Fig.97 は, モデルにより計算された予測値と実測値の比較である. 5章で述べたように, 本モデル内においては葉面積は群落の日射吸収率を計算するために使用される. そのためモデルによる葉面積の推定精度の検証には対数値を用いるのが適当である. Fig.97(a) に示されるように葉面積の計算値は, 実測値を概ね良好に再現した. Fig.97(b) に見れられるように, DOY260 以後に実測の全乾物重が減少したが, これは落葉のためである. 本モデルでは落葉を考慮していないので, この時期の全乾物重の精度は期待できない. しかし, Fig.97(b) と Fig.97(c) の比較から明らかなように, 落葉が顕著になる時期においては子実の乾物重は既に最終的な値に近くなっているため, 子実の乾物重の計算結果は落葉の影響を無視しても精度が保たれた. 実測の子実の乾物重はバラツキが大きいが, 概ね本モデルによる計算値の周囲に分布していた.

以上のように, モデルによる計算値は実測値の示す傾向を良好に再現しており, シミュレーション実験への応用が可能と考えられた.

③シミュレーション実験

実験に先立ち, $CO_2$ 濃度が 660ppmv に増大した場合のダイズ反応を生育モデルに組み込んだが, その際に参考にした既往の文献に見られる結果, およびモデルへの組み込み方法は以下に示すとおりである.

(1) 光合成速度は増大する (Jones *et al.*[71],[73], Raul *et al.*[136], Rogers *et al.*[142], Peet[132]), ただし変化しないとする結果も得られている (Sionit[177]). Kimball[80] は $CO_2$ 濃度が倍増した場合, 既往の文献から 37 種の作物についてのデータを収集し, $C_3$ 作物の収量増加は 33% と判断し, Allen *et al.*[6] はダイズ (品種 Bragg) を使用した実験から 32% の収量増大を報告している. 本モデルにおいては, $CO_2$ 濃度倍増時には乾物生産速度が 30% 増大すると仮定した.

(2) 出葉速度は促進し (Hesketh *et al.*[48]), 個体の葉面積も増大する (Jones *et al.*[71]). 本モデルにおいては, Jones *et al.*[71] のデータを参考にして $CO_2$ 倍増時には, 最大繁茂時における葉面積が 30% 増大すると仮定した.

(3) 発育速度に関しては増大するとする報告と (Rogers *et al.*[142]) 変化しないという報告がある (Baker *et al.*[13]). この矛盾する結果は, 次のように

Table 31 Calculation sheet of the simulation

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | latitude | 36.1 | | | | | | | | | | | | | |
| 2 | P.D. | 8.33 | | | | | | | | | | | | | |
| 3 | | | | | | | | | | | | | | | |
| 4 | date | DOY | Temp | Rs | DL | DVR | DVI | LArate | LA | Alpha | RUE | CGR | TotalDW | RGRs | SeedW |
| 5 | Jun.7 | 158 | 13.5 | 8.9 | (function) | (function) | 0 | (function) | 0 | (function) | (function) | (function) | InitialDW | (function) | 0 |
| 6 | Jun8 | 159 | 15.9 | 16 | (function) | (function) | (function) | (function) | (function) | (function) | (function) | (function) | (function) | (function) | (function) |

Table 32 Functions and parameters for the program (values of parameter are for cv. Enrei)

| function (name) | operation (calculated item) | parameter name | parameter value |
|---|---|---|---|
| DL | day length | TSE | −2.7 |
| DVRSF | developmental rate (DVR) in the period from seeding to flowering | DVRSFsa | 9.06 |
| | | DVRSFsb | 24.38 |
| | | DVRSFsc | 0.034 |
| | | DVRSFma | 11.20 |
| | | DVRSFmb | 25.94 |
| | | DVRSFmc | 0.034 |
| | | DVRSFla | 10.94 |
| | | DVRSFlb | 27.10 |
| | | DVRSFlc | 0.028 |
| DVRSE | DVR in the period from seeding to emergence | DVRSEa | 13 |
| | | DVRSEb | 21 |
| | | DVRSEc | 0.25 |
| DVRFSE | DVR in the period from flowering to the initiation of seed filling | DVRSEsx1 | 21.0 |
| | | DVRSEsx2 | 25.0 |
| | | DVRSEsy2 | 0.16 |
| | | DVRSEmx1 | 0.99 |
| | | DVRSEmy2 | 15.25 |
| | | DVRSEmx2 | 0.06 |
| | | DVRSElx1 | 15.37 |
| | | DVRSElx2 | 18.92 |
| | | DVRSEly2 | 0.04 |
| DVRSEGM | DVR in the period from the initiation to the end of seed filling | DVRSEGMa | 0.045 |
| | | DVRSEGMb | 0.7 |
| | | DVRSEGMc | 8.0 |
| DVRALL | select the appropriate function to calculate DVR depending on developmental index | | |
| DVI | developmental index (sum of DVR) | | |
| Alpha | radiation absorptivity of canopy | Ref | 0.22 |
| | | Extinctio | 0.57 |
| RUEi | radiation use efficiency (in initial growth stage) | RUEborder | 2.5 |
| | | RUEia | 30.25 |
| | | RUEib | 30.03 |
| RUEl | radiation use efficiency (untill the initiation of seed filling) | RUEla | 34.63 |
| | | RUElb | 8.48 |
| RUEr | radiation use efficiency (in seed filling period) | RUEra | 1644000 |
| | | RUErb | 1462000 |
| LARi | leaf area expanding rate (in initial growth stage) | LA border | 120 |
| | | LAia | 0.38 |
| | | LAib | 17 |
| | | LAic | 0.4 |
| LARl | leaf area expanding rate (in later growth stage) | LAla | 0.11 |
| | | LAlb | 17 |
| | | LAlc | 0.5 |
| LAsum | leaf area (sum of leaf area expanding rate) | InitialLA | 6.39 |
| SeedRGR | relative growth rate of seed dry matter | SeedRGR | 0.53 |
| SeeddW | seed dry matter | InitialSD | 0.01 |

解釈することができる．すなわち，$CO_2$ 濃度は発育には直接影響しないが，$CO_2$ 濃度の上昇にともなう気孔抵抗の増大（Jones *et al.*[71]，Rogers *et al.*[142]）により単位葉面積当たり蒸散速度が減少するために植物体温が上昇し，そのために発育速度が増大する．これらから，$CO_2$ 濃度は発育速度へは直接影響しないと判断し，モデリングにおいては $CO_2$ 濃度の発育速度に及ぼす影響は考慮しなかった．

(4) 収量は増加するが，これは乾物生産速度と収量の間に強い相関が存在するためであり（Jones *et al.*[72]），収穫指数は変化しない（Jones *et al.*[71]）．したがって，子実の乾物重の推定にあたっては特別な修正は行わなかった．

これらを参考にして，シミュレーション実験においては，3.3.2 節で得た値より 30% 大きな日射利用効率の値，および 5.3.2 節で得た値より 8% 大きな葉面

Table 33 Calculation in the sheet (example of the sixth line)

| | |
|---|---|
| DL = | DL (Latitude, R6C2) |
| DVR = | DVRALL (R6C3, R6C6, R6C8) |
| DVI = | DVI (R5C7, R5C8) |
| LArate = | LAR (PD, R6C10, R6C8, R6C3) |
| LA = | LAsum (R5C10, R5C9, R5C8) |
| ALPHA = | Alpha (R6C10, PD) |
| RUE = | RUE (R6C8, R6C14, R6C4) |
| CGR = | R6C4*R6C11*R6C12/PD |
| TotalDW = | R5C14 + R5C13 |
| RGRs = | SeedRGR (R6C8) |
| SeedW = | SeedW (R5C8, R6C8, R5C13, R5C15, R5C16) |

積増加速度の値（これにより最大繁茂した時点の葉面積指数が約30% 増大する）を使用した．以下の考察においては，これら $CO_2$ の直接影響については扱わず，温度変化がダイズの生育および収量の影響に及ぼす影響を検討する．

Fig.98 にシミュレーション実験の結果を示した．Fig.98(a) に見られるように，高温ほど栄養生長期間が短縮し，これは最大葉面積を減少させる効果を持つ．ところが，高温は葉面積の増加速度を増大させることにより最大葉面積を増加させる効果も併せ持つので，結局，高温により最大葉面積が増加するか減少するかは，栄養生長期間の短縮と葉面積の増加

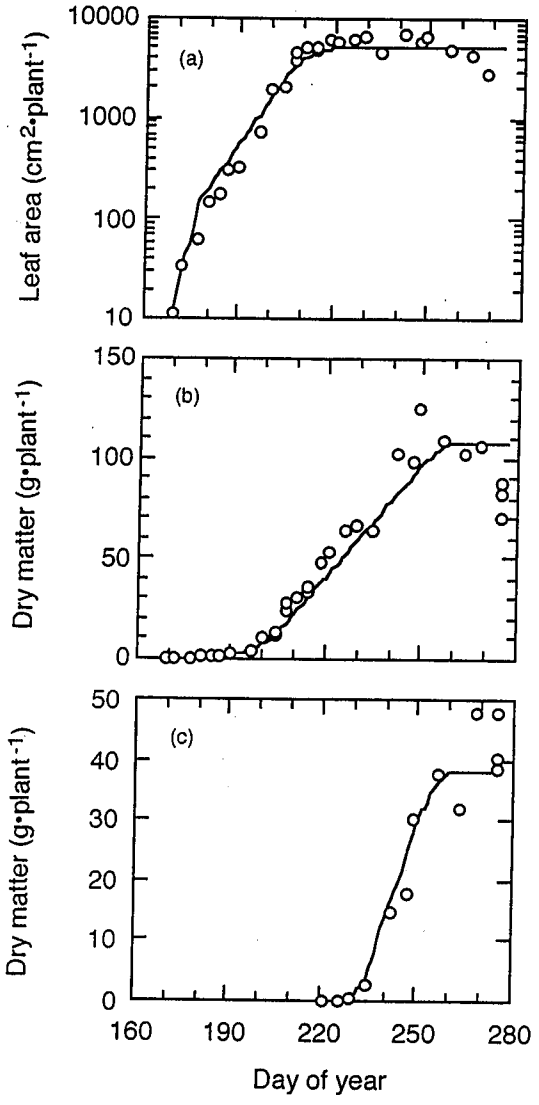



Fig. 97 Comparison between simulated and actual growth
(a) leaf area
(b) total dry matter
(c) seed dry matter

Seeding dates was Jun. 11, 1991 (cv. Enrei)

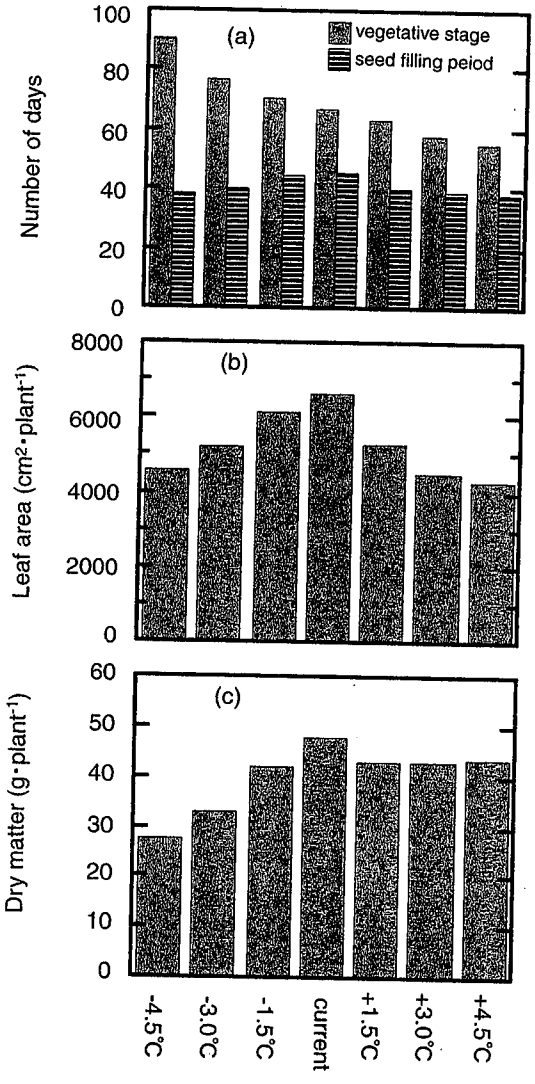



Fig. 98 Result of the simulation

(a) period length of vegetative and seed filling
(b) maximun leaf area
(c) seed dry matter

速度の増大の両効果の，どちらが卓越するかにより決定される．Fig.98(b) に示されるように，基準気温より低温の範囲（–4.5℃ 区, –3.0℃ 区, –1.5℃ 区）においては気温が上昇するほど最大葉面積が大となり，逆に平均気温より高温の範囲（+1.5℃ 区，+3.0℃ 区，+4.5℃ 区）においては気温が高くなるほど最大葉面積は減少した．Fig.99 は各区の葉面積の推移を図示したもので，この図から栄養生長期間の長さと葉面積の増加速度の効果の大小関係が読みとれる．すなわち，低温側（–4.5℃ 区, –3.0℃ 区, –1.5℃ 区）では温度が低いほど栄養生長期間は長いが，葉面積の増加速度が小さいために，大きな最大葉面積が得られない．一方，高温側（+1.5℃ 区，+3.0℃ 区，+4.5℃ 区）では高温ほど葉面積の増加速度が大であるものの栄養生長期間が短いために最大葉面積が大きくなれない．

Fig.98(c) に示されるように，低温側（–4.5℃ 区, –3.0℃ 区, –1.5℃ 区）では子実の乾物重は気温が高いほど増加するが，高温側（+1.5℃ 区, +3.0℃ 区, +4.5℃ 区）では温度が上昇しても乾物重が増加しなかった．この原因は，気温の違いにより子実の生育期間が相違し，遭遇する日射環境に差が生じるためである．盛夏以後，季節が進むほど日射強度は弱くなる．例えば，+4.5℃ 区と–4.5℃ 区における最大葉面積と子実の生長期間の長さは大差なかったが，+4.5℃ 区の子実の乾物重は–4.5℃ 区の子実乾物重より大きかった．これは Fig.100 に見られるように，+4.5℃ 区ではダイズの発育の進行が早く，真夏の日射強度の強い時期に子実が生長するが，これに対して–4.5℃ 区では日射強度が弱くなる 9 月以降に子実の生育期間の大半が位置するために子実の乾物が多く得られなかった．

以上のように，気温の上昇は葉面積増加速度の増大と，栄養生長期間の短縮の二つの効果を持ち，最大葉面積の増減はどちらの効果が卓越するかにより決まることが判明した．また，気温の変化は子実の生長期間のずれを通して，子実の生長期間の日射環境を変化させて子実の収量に間接的に影響することが見出された．

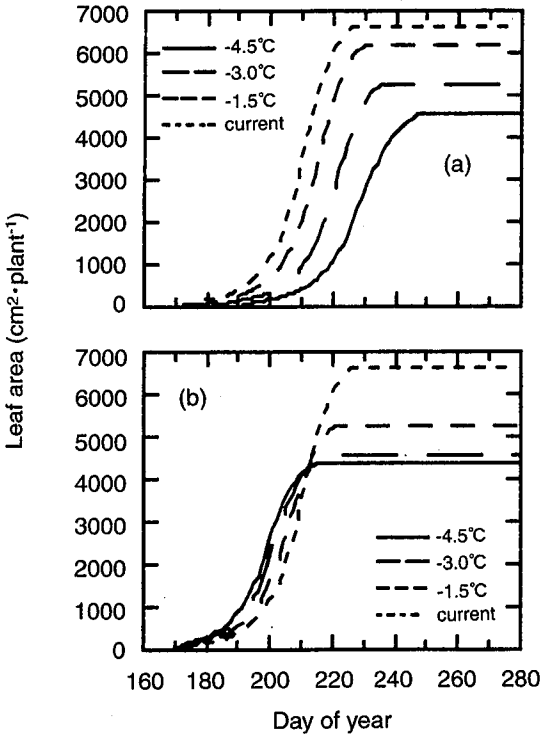



Fig. 99　Changes in simulated leaf area

(a) –4.5℃～current
(b) current～+4.5℃

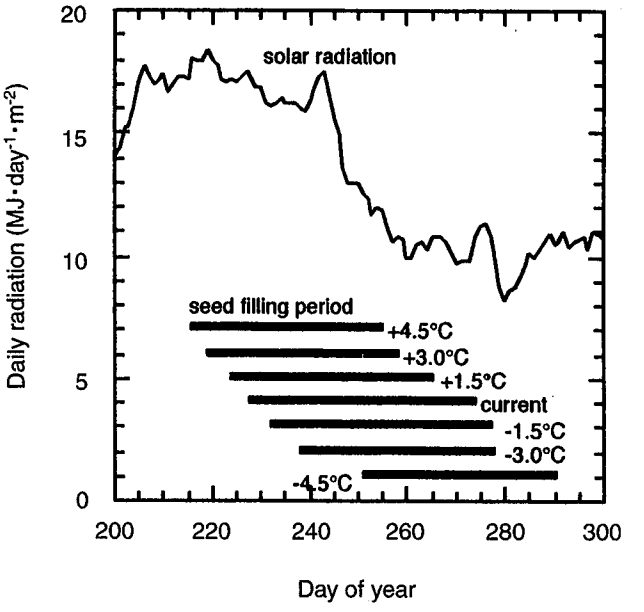



Fig. 100　Changes in solar radiation, 10-year average in Tsukuba, and simulated seed filling period

# 7. まとめ

本研究では，ダイズの生育を解析して気象要素の影響を抽出し，生育をモデル化した．モデリングにおいて，ダイズの生育は十分な精度を保ちかつ入力要素と出力の間に不自然な因果関係が生じない程度に単純化された．単純化の方法は，いくつかの微細な過程を1つのマクロな過程としてまとめることである．実際的応用を指向するモデルの構築を目的としたので，サブモデルやパラメータの多さに起因する煩雑さを避けるために単純化を進めた．一日単位，群落レベルで生育や収量を予測するモデルを導出することを最終的な目的とした．

はじめに，2章で発育過程を扱い，播種，出芽，開花，子実の生長開始，成熟という5つの現象を指標として発育の進み方をとらえた．2.2節においては，発育速度の気温と日長時間に対する反応性を人工気象室実験により調べ，発育モデルで採用する関数について検討した．2.3節では，発育速度のパラメータを圃場試験データを使用して決定した．2.3.1および2.3.2節の(1)において，播種日から開花期までの期間の平均の発育速度と気温の関係を，処理日長時間別に直線回帰してモデルを導出した．このモデルは，開花までの期間について全体の長い時間スケールで求められたものであるが，これに一日単位の気象データを入力しても良好な精度で開花期の予測が可能であった．これは，モデルが線形であるため，気温データの平均化時間の問題が生じなかったからである．

従来，発育速度の気温と日長時間に対する反応性が複雑なため，これらの影響を分離して解析できず，事例の定性的な解析しか行われてこなかったが，上記のモデルの使用により明快な解析が可能となった．また，早晩性に関する品種特性の相違が日長反応性の差に起因しており，気温に対する反応性の品種間差は小さいことが明らかとなった．従来多く用いられてきた有効積算気温法が，限られた地域内での予測精度を確保している理由も，直線モデルにより説明された．

次に，気温と発育速度を日長時間別に折れ線で対応づけ，この折れ線を連結することにより立体モデルを導出した．このモデルは気温と日長時間が発育速度に及ぼす影響の独立性を仮定していないので，この2要素間の相互作用を見出すことができた．葉面積を予測するためには，出芽のタイミングを知る必要がある．そこで，出芽期で播種日から開花期までの期間を二分して，それぞれの期間における発育速度を予測するモデルを導出した．

2.3.1および2.3.2節の(2)においては，開花期から成熟期までの期間における発育速度のモデリングを行った．リアルなモデリングのためには，個体の老化や枯死過程を，葉から子実への窒素転流による自己破壊過程として記述する必要があるが，データ蓄積が充分でないため，経験的なモデルを構築した．

収量は子実の生長期間の長さとの相関が高いため，収量を推定するためには子実の生長開始のタイミングを知る必要がある．そこで2.3.1および2.3.2節の(3)において，開花期から子実の生長開始時期までの期間における発育速度のモデル化を試みた．開花期，および播種日から開花期に要した日数と発育速度の相関が高いことが見出された．しかし，これらの効果を定量的にモデル化するまでは至らず，子実の生長開始時期の推定には2.2.2節の(2)で人工気象室実験で得られた結果を用いることにした．

2.3.1および2.3.2節の(4)と(5)では，発育モデルを使用して予測を実行する際に生じる問題点およびその解決方法を提案した．すなわち，実行日長時間(この時間の長さに対してダイズは日長反応する）の計算方法，および平滑化データに毎日のバラツキを与える手法である．

以上のように，2章ではまず人工気象室実験によりダイズの発育速度の気温，日長時間に対する反応性を定性的に調べ，次に圃場における栽培試験データから発育速度を定量的にモデル化した．さらに発育モデルにより発育の進行を計算する場合に注意すべき若干の問題点について検討した．

3章では乾物生産過程を扱った．まず，3.2節において群落の日射透過率と日射吸収率の推定法について検討した．吸収日射量の推定は，乾物生産の予測や解析において最も基礎的な事項である．しかし，従来この問題に関する研究例が少なく，門司・佐伯式の適用性に関する検討を経ないまま使用される例が多かった．本研究においてその使用の妥当性が確認された．さらに，簡易な吸収率（α）の推定式(α

$=(1-r_l)\cdot(1-\tau)$）を提案した．この式は，群落下の地表面反射率と群落上面反射率の値を要求しないので吸収率の計算が容易に行え，生育モデル内での使用に有効である．さらに，$\alpha$ を植被率（C）から推定する式（$\alpha = C\cdot(1-r_l)$）を得た．植被率の測定は容易であるので，この推定式を使用すれば日射利用効率を用いる生育解析に必要なサンプリング作業が軽減される．同式を用いれば遮へい日射量と吸収日射量の変換も容易に行え，両者を用いた既往のデータの相互比較が可能である．

3.3 節において，日射利用効率を用いる乾物生産のモデリングを試みた．日射利用効率を用いる生長解析は，葉群により吸収された日射量を基準としており，葉面積指数を基準とする純同化率 (NAR) を利用する解析を進化させたものと言える．

従来は日射利用効率は日射強度に依存しないと仮定される場合が多かった．しかし，遮光処理を行うと日射利用効率が増大することや，群落光合成速度が日射強度に対して双曲線型の反応を見せるという既往の知見は，日射利用効率の日射強度依存性を示唆する．3.3.2 節の (1) における実験の結果，日射利用効率に日射強度依存性があることが確認された．また，生育の進行にともなって日射利用効率の値は変化することも明らかとなった．これらの結果をもとに 3.3.1 節の (2) と 3.3.2 節の (3) において乾物生産モデルを構築した．モデルは遮光率 80% の極端な寡照条件における生育も再現することができた．

3.3.2 節の (4) では土壌水分が乾物生産へ及ぼす影響を検討した．土壌水分は蒸散速度に影響し，さらに，蒸散速度と乾物生産速度は比例関係にあった．この結果を応用して，乾燥および過湿ストレス条件下の乾物生産の解析・予測が可能である．

4 章では乾物分配・子実生産過程を扱った．器官別の乾物重を全乾物重で除して相対化した値を，本研究では器官構成比と称し，分配過程の解析に使用した．

4.2 節において，栽植密度，播種期，入射光強度を異にするダイズ群落の乾物分配を調べた．栽植密度の異なる群落でも，同一の播種期であれば，器官構成比の推移はほぼ同一であった．したがって，器官構成比は個体の大きさのばらつきに影響されにくい安定した値であることが確認された．ただし，乾物重の主茎部と分枝部の比率は栽植密度により異なっており，サイズの異なる個体が相似形をしているわけではない．

播種期が異なると，同一生育ステージであっても器官構成比の値が相違し，構成比が生育ステージのみに依存していないことが明らかとなった．栽植密度試験および遮光試験の結果から，日射強度の器官構成比に及ぼす直接的な影響は小さいが，寡照条件下では開花後の発育が促進され，結果的に器官構成比が影響されることが明らかとなった．子実の構成比の増加率は概ね安定していたが，繁茂量の大きな群落では子実の構成比は小さい値を示した．ソース強度不足がその原因となり得ることを理論的に示した．

以上の結果から，生育ステージと乾物分配パターンを結びつけるモデリング手法が妥当でないことが判明した．そこで，4.3 節においては，別の手法により子実の乾物重増加過程をシンプルに再現するモデルを提案した．次に示す測定結果を，モデリングの基礎とした．すなわち，(1) 子実の乾物重はまず指数的に増加し，その後直線的に増加した，(2) 子実の乾物重が直線的に増加する時期においては，子実以外の器官の乾物重は増加しなかった，(3) 子実の生長期間においては日射利用効率が低下した．

5 章では葉面積の増加過程を扱った．比葉面積は，同じ生育ステージでも栽培条件（播種期や日射強度の相違）により様々な値を示した．したがって，比葉面積を単純に生育ステージと関連づけ，これを利用して葉面積の増加過程をモデリングすることは困難であることが明らかとなった．

次に，個葉の生長を解析した．展開後の個葉の葉面積は，展開途中に既に決定されており，さらに葉面積の増加速度は展開後の個葉面積に依存することが見出された．展開後の葉面積（その節の葉が生長するか否かということも含めて）は，播種期や日射強度の影響を受けていることが明らかとなったが，これらを定量的に関係づけるまでは至らなかった．以上のことから，出葉間隔，葉面積の増加速度は定式化が可能であるものの，個葉の生長の積みあげとして群落の葉面積を推定することは困難であると判断された．

ダイズ群落の乾物生産を予測するためには，日射吸収率の値の算出ために葉面積指数が必要である．そこで，5.3 節において上記の 2 つの手法（比葉面積

の使用および個葉の積みあげ）とは異なるシンプルな方法により，群落の葉面積の推移を予測するモデルを提案した．日射吸収率の計算を目的とするならば，葉面積指数の対数値が正確に予測できれば十分であることを利用した．

7章では，以上の議論で明らかとなったダイズの生育の気象反応性を統合してシミュレーションモデルを構築し，その妥当性を検証した．次にモデルの応用として，今後予想される気象環境変化がダイズの生育に及ぼす影響の予測を試みた．

シミュレーションの結果，気温の上昇は葉面積増加速度の増大と，栄養生長期間の短縮の2つの効果を持ち，最大葉面積の増減はどちらの効果が卓越するかにより決まることが判明した．また，気温の変化は子実の生長期間のずれを通して，子実の生長期間の日射環境を変化させて子実の収量に間接的に影響することが見出された．

## 引 用 文 献


1 阿部吉克・桃谷 英（1987）大豆生育予測モデルの開発．山形県農試研報，2，131–150.

2 Acok, B, Reddy, V. R., Whisler, F. D., Baker, D. N., McKinion, J. M., Hodges, H. F. and Boote, K. J.（1985）The soybean crop simulator GLYCIM: Model documentation. USDA–ARS, Beltsville, MD, USA.

3 Agudelo, O., Green, D. E. and Shibles, R.（1986）Methods of estimating developmental periods in soybean. Crop Sci., 26, 1226–1230.

4 赤尾勝一郎・河内 宏・米山忠克（1987）生育時期別に同化された炭素のダイズ子実への転流と子実生産への寄与について，日作紀，56，18–23.

5 Allen, L. H. Jr.（1974）Model of light penetration into a wide–row crop. Agron. J., 66, 41–47.

6 Allen, L. H. Jr, Boote, K. J., Jones, J. W., Jones, P. H., Valle, R. R., Acock, B., Rogers,H.H. and Dahlman,R.C.（1987）Response of vegetation to rising carbon dioxide: Photosynthesis, biomass, and seed yield of soybean. Global Biogeochemical Cycles, 1, 1–14.

7 青野靖之・小元敬男（1993）サクラの開花史料による11世紀以降の京都の気温の推定．農業気象，49, 263–272.

8 有賀武典（1948）大豆品種の生態型．農園，23，617–620.

9 Arkebauer,T.J., Weiss,A., Sinclair,T.R. and Blum,A.（1994）In defense of radiation use efficiency: a response to Demetriades–Shah *et al.*（1992）. Agric. For. Meteorol., 68, 221–227.

10 Arnold, C. Y.（1959）The determintaion and significance of the base temperature in a linear heat unit system. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 74, 430–445.

11 浅沼興一郎・中澗三郎・木暮 秩（1977）秋ダイズにおける乾物生産と栽植密度との関係．香川大学農学部学術報告，29，11–16.

12 Baker,D.N. and Meyer,R.E.（1966）Influence of stand geometry on light interception and net photosynthesis in cotton. Crop Sci., 6, 15–19.

13 Baker, J. T., Allen, L. H., Boote, K. J., Jones, P. and Jones, J. W.（1989）Response of soybean to air temperature and carbon dioxide concentration. Crop Sci., 29, 98–105.

14 Blaney,L.T. and Hamner,K.C.（1957）Interrelations among effects of temperature, photoperiod, and dark period on floral initiation of Biloxi soybean. Bot. Gaz., 119, 10–24.

15 Borthwick,H.A and Parker,M.W.（1938）Effectiveness of photoperiodic treatments of plants of dfferent age. Bot. Gaz., 100, 245–249.

16 Borthwick,H.A. and Parker,M.W.（1939）Photoperiodic responses of several varieties of soybeans. Bot Gaz., 101, 341–365.

17 Brown,D.M.（1960）Soybean ecology I. Development–temperature relationships from controlled environment studies. Agron. J., 52, 493–496.

18 Clawson,K.L., Blad,B.L. and Specht,J.E.（1986a）Use of portable rainout shelters to induce water stress. Agron. J., 78, 120–123.

19 Clawson, K. L., Specht, J. E. and Blad, B. L.（1986b）Growth analysis of soybean isolines differing in pubescence density. Agron. J., 78, 164–172.

20 Cortes,P.M. and Sinclair,T.R.（1986）Water relation

of field-grown soybean under drought. Crop Sci., 26, 993–998.

21 Cox.W.J. and Jolliff.G.D. (1986) Growth and yield of sunflower and soybean under soil water deficits. Agron. J., 78, 226–230.

22 Criswell.J.G. and Hume,D.J. (1972) Variation in sensitivity to photoperiod among early maturing soybean strains. Crop Sci., 12, 657–660.

23 Curry, R. B., Baker, C. H. and Streeter, J. G. (1975) SOYMOD I: A dynamic simulator of soybean growth and development. Trans. ASAE, 18, 963–974.

24 Curry, R. B., Peart, R. M., Jones, J. W., Boote, K.J. and Allen,L.H.Jr. (1990) Simulation as a tool for analyzing crop response to climate change. Trans. ASAE, 33, 981–990.

25 de Wit,C.T.,Bronwer,R. and Penning de Vries, F. W. T. (1970) The simulation of photosynthetic systems. Proc.of the IBP/PP, Technical Meeting, Trebon (1969), PUDOC, Wageningen, 47–60.

26 Demetriades-Shar, T. H., Fuchs, M., Kanemasu, E.T. and Flitcroft, I. (1992) A note of caution concerning the relationship between cumulated intercepted solar radiation and crop growth. Agric. For. Meteorol., 58, 193–207.

27 Demetriades-Shar,T.H., Fuchs,M., Kanemasu,E.T. and Flitcroft, I. (1994) Further discussions on the relationship between cumulated intercepted solar radiation and crop growth. Agric. For. Meteorol., 68, 231–242.

28 Dunphy, E., Hanway, J. J. and Green, D. E. (1979) Soybean yields in relation to days between specific developmental stages. Agron. J., 71, 917–920.

29 Egli, D. B. and Leggett, J. E. (1973) Dry matter accumulation pattern in determinate soybeans. Crop Sci., 13, 220–222.

30 Egli,D.B., Guffy,R.D. and Leggett,J.E. (1985) Partitioning of assimilate between vegetative and reproductive growth in soybean. Agron. J., 77, 917–922.

31 Fehr,W.R., Caviness,C.E., Burmood,D.T. and Pennington, J.S. (1971) Stage of development descriptions for soybeans, Glycine max (L.) Merr. Crop Sci., 11, 929–931.

32 Forster, H. A., Tincker, M. A. H., Vaasey, A. J. and Wadham, S.M. (1932) Experiments in England, Wales and Australia on the effect of length of day on various cultivated varieties of wheat. Ann. App. Biol., 18, 378–412.

33 Francis,C.A. (1970) Effective day length for the study of photoperiod sensitive reactions in plants. Agron. J., 62, 790–792.

34 福井重郎・荒井正雄 (1951) 日本における大豆品種の生態学的研究. 育雑, 1, 27–39.

35 福井重郎・鎗水 寿 (1952) 大豆の登熟に対する温度並びに日長の効果について, 日作紀, 21, 123–124

36 福井重郎・後藤虎男 (1959) 日長および温度が大豆子実の発達に及ぼす影響の品種間差. 育雑, 9, 219–226.

37 福井重郎 (1963) 日長感応度から見たダイズ品種の生態学的研究. 農事研報, 3, 19–78.

38 福井重郎・小島睦男・渡辺 巌 (1965) 大豆の子実生産に関する研究. 日作紀, 33, 432–436.

39 Furuhata,I.and Monsi,M. (1973) An analytical study on the ecophysiological adaptation of soybean plants to limited water supply. J. Fac. Sci. Univ. Tkyo, 11.

40 Gallo,K.P. and Daugtry,C.S.T. (1986) Techniques for measuring intercepted and absorbed photosynthetically active radiation in corn canopies. Agron. J., 78, 752–756.

41 Garner, W. W. and Allard, H. A. (1920) Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. J. Agr. Res., 18, 553–606.

42 Greer,H.A.L. and Anderson,I.C (1965) Response of soybean to triiodobenzoic acid under field conditions. Crop Sci., 5, 229–232.

43 Guiamet, J. J. and Nakayama, F. (1984) Varietal responses of soybeans (Glycine max (L.) Merr) to long day during reproductive growth. Jpn. J. Crop Sci. ,53, 35–40.

44 Hammer,G.L., Goyne,P.J. and Woodruff,D.R. (1982) Phenology of sunflower cultivars. Ⅲ. Models for prediction in field environment. Aust. J. Agric. Res., 33, 263–274.

45 Hanway, J. J. and Weber, C. R. (1971) Dry matter accumulation in eight soybean varieties. Agron. J., 63, 227–230.

46 羽生寿郎・内島立郎 (1962) 作物の生育と気象との関連に関する研究 第1報 水稲の出穂期と気温との関係 (1), 農業気象, 18, 109–117.

47 Havelka,U.D., Ackerson,R.C., Boyle,M.G. and Wittenbach,V.A. (1984) $CO_2$-enrichment effects on soybean physiology. I. Effects of long-term $CO_2$ exposure. Crop Sci., 24, 1146–1149.

48 Hesketh, J. D., Myhre, D. L. and Willey, C. R. (1973) Temperature control of time intervals between vegetative and reproductive events in soybean. Crop Sci., 13, 250–254.

49 Hipps, L. E., Asrar, G. and Kanemasu, E. T. (1983) Assessing the interception of photosynthetically active radiation in winter wheat. Agric. Meteorol., 28, 253–259.

50 広田 修・武田友四郎 (1978) 数種作物の太陽光利用効率に関する研究 第3報 水稲および大豆個体群における光合成有効放射転換効率と構成呼吸及び維持呼吸の関係. 日作紀, 47, 336–343.

51 広田 修・武田友四郎・村田祐治・木場明倫 (1978) 数種作物の太陽光利用率に関する研究 第2報 水稲並びに大豆個体群における短波放射と光合成有効放射の利用率及び転換率. 日作紀, 47, 133–140.

52 広田 修・武田友四郎 (1987) 作物の群落構造と物質生産－受光および$CO_2$拡散－I. 水稲・大豆個体群における葉の表・裏面受光. 九州大学農学部学芸雑誌, 41, 111–121.

53 Hodges,T. and French,V (1985) Soyphen: Soybean growth stages modeled from temperature, daylength, and water availability. Agron. J., 77, 500–505.

54 Hofstra,G., Hesketh,J.D. and Myhre,D.L. (1977) A plastochron model for soybean leaf and stem growth. Can. J. Plant Sci., 57, 167–175.

55 北条良夫 (1978) 物質分配過程における source と sink との相互関係, 農業技術, 33, 309–316.

56 堀江 武 (1981) 気象と作物の光合成, 蒸散そして生長に関するシステム生態学的研究. 農技研報, A28, 1–181.

57 堀江 武・桜谷哲夫 (1985) イネの生産の気象的評価・予測法に関する研究 (1) 個体群の吸収日射量と乾物生産の関係. 農業気象, 40, 331–342.

58 Horie,T. (1988) The effects on rice yields in Hokkaido. in The effect of climatic variations on rice yields in Agriculture. Vol.1. Int. Inst. Appl. Systems Anal., Luxenburg. Parry,M.L., Carter,T.R. and Konijn,N.T. (Ed.), Kluwer Academic Publishers, Dordre

59 堀江 武・中川博視 (1990) イネの発育過程のモデルサと予測に関する研究 第1報 モデルの基本構造とパラメータの推定法および出穂予測への適用. 日作紀, 59, 687–695.

60 Horie,T. (1993) Predicting the effects of climatic variation and elevated $CO_2$ on rice yield in Jpn. J. Agric. Meteorol., 48, 567–574.

61 Ikeda,K. (1975) Studies on initiation and subsequent development of floral bud in rice plants. Ⅲ. Appearance of photoperiodic sensitivity and its changes with plant age. Bull. Fac. Agric. Mie Univ., 48, 1–8.

62 稲田勝美 (1984) 光と植物生育, 養賢堂, 東京, 415pp.

63 Ingram,K.T., Herzog,D.C., Boote,K.J., Jones,J.W., and Barfield,C.S. (1981) Effects of defoliating pests on soybean canopy $CO_2$ exchange and reproductive growth. Crop Sci., 21, 961–968.

64 Inoue, Y, Jackson, R. D., Pinter, P. J. Jr, and Reginato, R.J.z (1989) Influences of extractable soil water and vapor pressure deficit on transpiration and stomatal resistance in differentially irrigated wheat. Jpn. J. Crop Sci., 58, 430–437.

65 Inoue,Y., Morinaga,S., Shibayama,M. (1993) Distinctive response of photosynthetic rate and water use efficiency in three soybean varieties to waterlogging and drought-stress. Jpn. J. Crop Sci., 62, 638–640.

66 石井和夫 (1988) 黒ボク土畑地における大型機械の導入が土壌物理性に及ぼす影響の解明. 農研センター研報, 11, 1–104.

67 伊藤綾子・宇田川武俊 (1971) 作物群落の計量植物学的研究 (1) －大豆群落の幾何学的構造と直達光の透入－, 農業気象, 26, 187–195.

68 岩田文男・大久保隆弘 (1969) とうもろこしの生育に関する生理生態的研究 第1報 生育期間の有効積算温度の一定性. 日作紀, 38, 91–94

69 Johnson,D.R. and Major (1979) Harvest index of soybeans as affected by planting date and maturity rating. Agron. J., 71, 538–541.

70 Johnson,H.W., Borthwick,H.A. and Leffel,R.C. (1960) Effects of photoperiod and time of planting on rates of development of the soybean in various stages of the life cycle. Bot. Gaz., 122, 77–95.

71　Jones, P., Allen, L. H. Jr., Jones, J. W. Boote, K. J. and Campbell,W.J. (1984) Soybean canopy growth, photosynthesis, and transpiration response to whole-season carbon dioxide enrichment., Agron. J., 76, 633–637.

72　Jones,P., Allen,L.H.Jr., Jones,J.W. (1985a) Photosynthesis and transpiration responses of soybean canopies to short- and long-term $CO_2$ treatments., Agron. J., 77, 119–127.

73　Jones,P., Allen,L.H.Jr., Jones,J.W. (1985b) Photosynthesis and transpiration responses of soybean canopies to short- and long-term $CO_2$ treatments., Agron. J., 77, 242–249.

74　Jones,P., Allen,L.H.Jr., Jones,J.W. (1985c) Seasonal carbon and water balances of soybeans grown under stress treatments in sunlit chamber., Trans. ASAE, 28, 2021–2028.

75　蒸発散研究グループ (1967) 水田の放射状態について，農業気象，22, 97–102.

76　川方俊和・岡田益巳 (1989) 発育指数を用いた水稲の幼穂形成始期と出穂期の推定．農業気象，45, 137–142.

77　川方俊和・矢島正晴 (1993) 日長および水温を考慮した水稲の出穂予測モデル．農業気象，49, 3–9.

78　川方俊和・矢島正晴 (1994) 積算気温に基づく水稲の葉重と地上部重の簡易モデル，農業気象，50, 115–120.

79　川嶋良一 (1969) 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, 718–727.

80　Kimboll,B.A. (1983) Carbon dioxide and agricltural yield: An assemblage and analysis of 430 prior observations., Agron. J., 75, 779–788.

81　Kiniry,J.R. (1994) A note of caution concerning the paper by Demetriades-Shah *et al.* (1992). Agric. For. Meteorol., 68, 229–230.

82　Kiniry,J.R., Ritchie,J.T., Musser,R.L., Flint,E.P. and Iwig,W.C. (1986) The photoperiod sensitive interval in Maize. Agron. J., 75, 687–690.

83　岸田恭充 (1973) 耕地の放射エネルギー利用に関する農業気象学的研究[1] 緒論および植物群落の波長帯別放射収支．九州農試報告，17, 1–79.

84　岸田恭充 (1986) 自然日長における薄明期の照度．農業気象，41, 359–363.

85　Kiyosawa,S. and Kiyosawa,K. (1961) Effect of day length on fruiting in soybean plant. Jpn. J. Crop. Sci., 30,342–345.

86　小林和彦 (1981) シンプレックス法により多変数関数の最小値を求めるためのサブルーチン．農林水産研究計算センター報告，A17, 51–71.

87　Kokubun,M and Watanabe,K. (1981) Analysis of the yield-determining process of field-grown soybeans in relation to structure. Jpn. J. Crop Sci., 50, 311–317.

88　Kokubun,M.and Watanabe,K. (1983) Analysis of the yield-determining process of field-grown soybeans in relation to canopy structure Ⅶ. Effects of source and sink manipulations during reproductive growth on yield and yield components. Jpn. J. Crop. Sci., 52 (2), 215–219.

89　昆野昭晨 (1976) ダイズの子実生産機構の生理学的研究．農技研報，D27, 139–295.

90　昆野昭晨 (1979) これからのダイズ作に関する諸問題[2]．農園，54, 374–380.

91　金野隆光 (1991) 気候資源評価への温度変換日数法の利用．気象研究ノート，171, 109–118.

92　玖村敦彦 (1965) 大豆の物質生産に関する研究　第2報　大豆個体群の光合成に及ぼす光の強さの影響 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.

93　玖村敦彦 (1969) 大豆の物質生産に関する研究　第5報　個体群の光合成系について．日作紀，38, 74–90.

94　蔵田憲次・岡田益巳・佐瀬勘紀 (1988) トマト群落の畝方位と直達光受光率－魚眼レンズ撮影による解析－．農業気象，44, 15–22.

95　黒岩澄雄・門司正三 (1963) 植物群落における光要因と光合成の理論的解析(1)－葉層構造と直達光，散光および自然光との関係－．農業気象，18, 143–151.

96　Kuroiwa,S., Hiroi,T., Takada,K. and Monsi,M (1964) Distribution ratio of net photosynthate to photosynthetic and non-photosynthetic systems in shaded plants. Bot. Mag. Tokyo. 77, 37–42.

97　黒岩澄雄 (1968) 植物群落における光要因と光合成の理論的解析 (3)－散光下光合成と比較しての平行光線下葉群光合成－．農業気象，24, 75–90.

98 Lawn, R. J. and Byth, D. E. (1973) Response of soybeans to planting date in south-eastern Queensland. Aust. J. Agric. Res., 24, 67–80.

99 Lommen, P. W., Schwintzer, C. R., Yocum, C. S. and Gates,D.M. (1971) A model describing photosynthesis in terms of gas diffusion and enzyme kinetics. Planta, 98, 195–220.

100 Lee,Y.S., Yun,S.H. and Im,J.N. (1990a) Characteristics of shortwave radiation absorption by soybean canopy. (1) Absorption of total shortwave radiation and its relation to dry matter production. Korean J. Crop Sci., 35, 151–155

101 Lee, Y. S., Yun, S. H. and Im, J. N., Park, Y. K. (1990b) Characteristics of shortwave radiation absorption by soybean canopy. (2). Absorption of photosynthetically active radiation and its relation to dry matter production. Korean J. Crop Sci., 35, 156–164.

102 Lugg,D.G., Sinclair,T.R. (1981) Seasonal changes in photosynthesis of field-grown soybean leaflets 2. Relation to nitrogen content. Photosynthetica, 15, 138–144.

103 MacKerron,D.K.L. and Waister,P.D. (1985) A simple model of potato growth and yield Part I. Model development and sensitivity analysis. Agric. For. Meteorol., 34, 241–252.

104 Major,D.J., Johnson,D.R., Tanner,J.W. and Anderson,I.C. (1975) Effects of daylength and temperature on soybean development. Crop Sci., 15, 174–179.

105 Malone,S.R. and Caviness,C.E. (1985) Cut-off, break-over, defoliation effects on a determinate soybean cultivar. Agron. J., 77, 585–588.

106 Meinke,H., Carberry,P.S., McCaskill,M.R., Hills,M.A., and McLeod,I. (1995) Evaluation of radiation and temperature data generators in the Australian tropics and sub-tropics using crop simulation models. Agric. For. Meteorol., 72, 295–316.

107 Meyer, G. H. Curry,R.B., Streeter,J.G. and Mederski,H.J. (1979) SOYMOD / OARDC a dynamic simulator of soybean growth, development and seed yield. OARDC Res. Bull. 1113, Wooster Ohio USA.

108 Mikkelsen,S.A. (1981) Predicting the date of vining peas by means of growing-degree-days models. Acta Hortic., 122, 211–221.

109 美園 茂・寺沢四郎・木下 彰・須藤清次 (1953) 火山灰土壌の土壌水分系に関する研究. 農技研報, B2, 95–124.

110 Momen,N.N., Carlson,R.E., Shaw,R.H. and Arjmand, O. (1979) Moisture-stress effects on the yield components of two soybean cultivars. Agron. J., 71, 86–90.

111 Monsi,M and saeki,T. (1953) Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellshaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jpn. J. Bot., 14, 22–52.

112 Monteith, J. L. (1965a) Light distribution and photosynthesis in field crops. Ann. Bot., 29, 17–37.

113 Monteith, J.L. (1977) Climate and the efficiency of crop production in Britain. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B., 281, 277–294.

114 Monteith,J.L. (1994) Validity of the correlation between intercepted radiation and biomass. Agric. For. Meteorol., 68, 213–220.

115 Muchow,R.C. and Sinclair,T.R. (1986) Water and nitrogen limitations in soybean grain production. II Field and model analysis. Field Crops Res., 15, 143–156.

116 Muchow,R.C. and Carberry,P.S. (1989) Environmental control of phenology and leaf growth in a tropically-adapted maize. Field Crops Res., 20, 221–236.

117 Muchow,R.C., Robertson,M.J., and Pengelly,B.C. (1993) Radiation use efficiency of soybean, mungbean and cowpea under different environmental conditions. Field Crops Res., 32, 1–16.

118 Murata,Y. (1981) Dependence of potential productivity and efficiency for solar energy utilization on leaf photosynthetic capacity in crop species., Jpn. J. Crop Sci., 50, 223–232.

119 村田吉男・猪山純一郎 (1961) 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.

120 永田忠男 (1956) 大豆編, 農学大系, 養賢堂, 59pp.

121 Nagata,T. (1958) Studies on the flowering and fruiting of summer vs. autumn soybean types. (5) Effects of the day length after flower primordia initiation to planting time in autumn soybean type. Jpn. J. Crop Sci., 27, 87–90.

122 中沢秋雄・中山兼徳 (1967) 関東地方における主要畑作物の晩播適応性に関する研究. 農事試研

報，10, 23–49.

123 中世古公男・後藤寛治（1981）大豆，小豆，菜豆の生産生態に関する比較作物学的研究 第3報 栽植密度を異にした場合における大豆の乾物生産，日作紀，50, 38–46.

124 中世古公男・後藤寛治（1983）大豆，小豆，菜豆の生産生態に関する比較作物学的研究 第7報，エネルギー吸収量ならびにその乾物生産効率からみた生産力の作物間差異．日作紀，52, 49–58.

125 中世古公男・野村文男・後藤寛治・大沼 彪・阿部吉克・今野 周（1984）水田転換畑多収ダイズの乾物生産特性．日作紀，53, 510–518.

126 Niwa,M., Schapovaloff,A. and Bogado,S.F.B. (1983) Photoperiodic response of soybean varieties in Paraguay as revealed by different sowing times. Japan. J. Breed. 33, 395–403.

127 農林水産技術会議事務局（1987）C3, C4, CAM 作物個体群における太陽エネルギー利用（資料集）．グリーンエナジー計画成果シリーズⅡ系（物質固定），No.13, 311.

128 Norman,J.M. and Arkebauer,T.J. (1991) Predicting canopy light–use efficiency from leaf characteristics. In Modeling Plant and Soil Systems, Agronomy Monograph No.31 (Ritchie,J.T. and Hanks,J ed.), American Society of Agronomy, Madison, WI, 125–143.

129 Oikawa,T. (1977) Light regime in relation to plant population geometry Ⅲ. Ecological implications of a square–planted population from the view point of utilization efficiency of solar energy. Bot. Mag. Tokyo, 90, 301–311.

130 小島睦男，福井重郎（1965）大豆の子実生産に関する研究 第2報 肥料養分および葉齢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.

131 Pearce, R. B., Brown, R. H. and Blaser, R. E. (1967) Photosynthesis in plant communities as influenced by leaf angle. Crop Sci., 7, 321–324.

132 Peet,M.M. (1984) $CO_2$ enrichment of soybeans. Effects of leaf / pod ratio., Physiol. Plant, 60, 38–42.

133 Pickering,N.B., Hansen,J.W., Jones,J.W., Wells,C.M., Chan,V.K. and Godwin,D.C. (1994) WeatherMan: A utility for managing and generating daily weather data. Agron. J., 86, 332–337.

134 Randall,L.N. (1986) Defining the seed–filling period in soybean to predict yield. Crop Sci., 26, 132–135.

135 Ratiliff,L.F., Ritchie,J.T., and Cassel, D.K. (1983) Field–measured limits of soil water availability as related to laboratory–measured properties. Soil Sci. Soc. Am. J., 47, 770–775.

136 Raul Valle *et al.* (1985) Photosynthetic responses of 'Bragg' soybean leaves adapted to defferent $CO_2$ environments. Crop Sci., 25, 333–339.

137 Reicosky,D.C., Deaton.D.E. and Parsons,J.E. (1980) Canopy air temperatures and evapotranspiration from irrigated and stressed soybeans. Agric. Meteorol., 21, 21–35.

138 Richardson, C.W. (1985) Weather simulation for crop management models. Trans. ASAE, 28, 1602–1606.

139 Richardson,C.W. (1981) Stochastic simulation of daily precipitation, temperature, and solar radiation. Water Resour. Res., 17, 182–190.

140 Ritchie,J.T. (1973) Influence of soil water status and meteorological conditions on evaporation from a corn canopy. Agron. J., 65, 893–897.

141 Robertson,G.W. (1968) A biometeoorological time scale for a cereal crop involving day and night temperature and photoperiod. Int. J Biometeorol., 12, 191–223.

142 Rogers,H.H. Thomas,J.F. and Bingham,G.E. (1983) Response of agronomic and forest species to elevated atomospheric carbondioxide., Science, 220, 428–429.

143 Russel,G., Jarvis,P.G. and Monteith,J.L. (1989) Absorption of radiation by canopies and stand growth. In Plant canopies: their growth, form and function (ed. by Russell,G., Marshall,B. and Jarvis,P.G.). Cambridge, New York, 21–39.

144 三枝正彦・庄司貞雄・中南 博（1987）加圧膜法による黒ボク土の15バール水分と有効水分量．土肥誌，58, 374–377.

145 Saeki,T. (1960) Interrelationship between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. Bot. Mag. Tokyo, 73, 55–63.

146 Sakamoto, C. M. and Shaw, R. H. (1967) Apparent photosynthesis in field soybean communities. Agron. J., 59, 73–75

147 Sakuratani,T. (1981) A heat balance method for measuring water flux in the stem of intact plants., J.

Agric. Meteorol., 37, 56–63.

148 Sakuratani,T. (1987) Studies on evapotranspiration from crops (2) Separate estimation of transpiration and evaporation from a soybean field without water shortage. J. Agric. Meteorol., 42, 309–317.

149 Salado–Navarro, L. R., Sinclair, T. R. and Hinson, K. (1985) Comparisons among effective filling period, reproductive period duration, and R5 to R7 in determinate soybeans. Crop Sci., 25, 1050–1054.

150 Salado–Navarro,L.R., Sinclair,T.R. and Hinson,K. (1986a) Yield and reproductive growth of simulated and field–grown soybean. I. Seed–filling duration. Crop Sci., 26, 966–970.

151 Salado–Navarro,L.R., Sinclair,T.R. and Hinson,K. (1986b) Yield and reproductive growth of simulated and field–grown soybean. II. Dry matter allocation and seed growth rates. Crop Sci., 26, 971–975.

152 鮫島良次・岩切 敏 (1987) 気象とダイズの生育動態に関する研究 (1) 開花までの期間における発育速度と日長・気温の関係. 農業気象, 42, 375–380.

153 Sameshima,R. (1991) A new method for predicting flowering stage in soybean. JARQ, 25, 149–153.

154 Sameshima, R. (1993) Assessing the effects of temperature increase on soybean development and growth. J. Agric. Meteorol., 48, 815–818.

155 Sameshima,R. (1995) Estimating the absorptivity of solar radiation in soybean canopies–for use in crop models–. J. Agric. Meteorol., 51, 37–45.

156 Sameshima, R., Sakuratani, T. and Takenouchi, A. (1995) Relationship between transpiration rate of soybean plants (Glycine max Merr. cv. Enrei) and soil water content estimated by stem heat balance and heat probe methods. J Agric. Meteorol., 51, 153–157.

157 Sameshima,R. (1996) Analysis and modeling of dry matter production rate by soybean community– Curvilinear response to radiation intensity–. J Agric. Meteorol., 52, 99–106.

158 笹村静夫 (1950) 生育温度の差異が早, 中, 晩生大豆の開花期に及ぼす影響. 農園, 25, 595–596.

159 笹村静夫 (1952) 大豆及びオナモミの薄明時に於ける日長感応に就いて. 宇都宮大学農学部学術報告, 1(3), 334–339.

160 佐藤 庚 (1976) 日長, 温度に対する大豆の生育反応 第1報 栄養生長について, 日作紀, 45, 443–449.

161 佐藤 庚 (1979) 日長, 度に対する大豆の生育反応 第3報 光合成器官の発達と構造に及ぼす日長・温度の影響, 日作紀, 48, 66–74.

162 佐藤 庚, 池田 武 (1979) 日長・温度に対する大豆の生育反応 第4報 登熟期間の温度が成熟種子の収量および諸形質に及ぼす影響, 日作紀, 48, 283–290.

163 Schow,J.B., Jeffers,D.L. and Streeter,J.G. (1978) Effect of reflectors, black boards or shades applied at different stages of plant development on yield on soybean. Crop Sci., 18, 29–34.

164 Schweitzer,L.E. and Harper,J.E. (1985) Effect of hastened flowering on seed yield and dry matter partitioning in diverse soybean genotypes. Crop Sci., 25, 995–998.

165 清野 豁 (1995) 気候温暖化が我が国の穀物生産に及ぼす影響. 農業気象, 51, 131–138.

166 Shehy,J.E. (1983) Relationships between senescence, photosynthesis, nitrogen fixation and seed filling in Soya bean Glycine max (L.) Merr. Ann. Bot., 51, 679–682

167 Shibles,R.M. and Weber,C.R. (1966) Interception of solar radiation and dry matter production by various soybean planting patterns. Crop Sci., 6, 55–59.

168 嶋田 純・川村隆一・谷口真人・辻村真貴 (1992) ヒートプローブ式土壌水分計による圃場内土壌水分変化の観測. 筑波大学水理実験センター報告, 16, 45–53.

169 Sinclair,T.R. and de Wit,C.T. (1975) Photosynthate and nitrogen requirements for seed production by various crops. Science, 189, 565–567.

170 Sinclair,T.R.and de Wit,C.T. (1976) Analysis of the carbon and nitrogen limitations to soybean yield. Agron. J.,86 ,319–324.

171 Sinclair,T.R. (1984) Leaf area development in field–grown soybeans. Agron. J., 76, 141–146.

172 Sinclair,T.R. (1986) Water and nitrogen limitations in soybean grain production I.Model development., Field Crops Res., 15, 125–141.

173 Sinclair,T.R., Ludlow,M.M. (1986) Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical

grain legumes. Aust. J. Physiol., 13, 329–341.

174 Sinclair, T. R. and Horie, T. (1989) Leaf Nitrogen, Photosynthesis, and crop radiation use efficiency: a review. Crop Sci., 29, 90–98.

175 Sinclair,T.R., Kitani,S., Hinson,K., Bruniard,J. and Horie,T. (1991) Soybean flowering date: Linear and logistic models based on temperature and photoperiod. Crop Sci., 31, 786–790.

176 Sinclair,T.R., Shiraiwa,T, and Hammer,G.L. (1992) Variation in crop radiation–use efficiency with increased diffuse radiation. Crop Sci., 32, 1281–1284.

177 Sionit,N. *et al.* (1984) Photosynthesis and stomatal conductance with $CO_2$–enrichment of container and field–grown soybeans., Agron. J., 76, 447–451.

178 Sionit,N., Strain,B.R. and Fling,E.P (1987) Interaction of temperature and $CO_2$ enrichment on soybean: Photosynthesis and seed yield. Can. J. Plant Sci., 67, 629–636.

179 白岩立彦・橋川　潮 (1993) ダイズ個体群の光エネルギー変換効率の変動要因の解析. 日作紀, 62, 1–8.

180 Slatyer,R.O. (1967) Plant–Water Relations. Academic Press, New York, 366pp.

181 Spaeth,S.C., Nomura,F., Gotoh,K. and Sinclair,T.R. (1982) Harvest index as a function of time: comparisons among soybean types. Jpn. J. Crop Sci., 51 (EX2), 107–108.

182 Spaeth,S.C. and Sinclair,T.R. (1984) Soybean seed growth. I. Timing of growth of individual seeds. Agron.J., 76, 123–127.

183 Spaeth,S.C., Randall,H.C., Sinclair,T.R. and Vendeland,J.S. (1984) Stability of soybean harvest index. Agron.J., 76, 482–486.

184 Spaeth,S.C. and Sinclair,T.R. (1985) Linear increase in soybean harvest index during seed–filling. Agron.J., 77, 207–211.

185 Spaeth,S.C, Sinclair,T.R., Ohnuma,T and Konno,S. (1987) Temperature, radiation, and duration dependence of high soybean yields: measurement and simulation. Field Crops Res. , 16, 297–307.

186 Steinberg,R.A. and Garner,W.W. (1936) Response of certain plants to length of day and temperature under controlled conditions. J. Agr. Res., 22, 943–960.

187 Steinberg,S.L., van Bavel,C.H.M., and McFarland, M.J. (1990) Improved sap flow gauge for woody, and herbaceous plants. Agron. J., 82, 851–854.

188 Steven,M.D., Biscoe,P.V., Jaggard,K.W. and Pauntu, J. (1986) Foliage cover and radiation interception. Field Crops Res., 13, 75–87.

189 Streeter,J.G. (1974) Growth of two soybean shoots on a single root: Effect on nitrogen and dry matter accumulation by shoots and on the rate of nitrogen fixation by nodulated roots. J. Expel. Bot., 25, 189–198.

190 Summerfield,R.J., Collinson,S.T., Ellis,R.H., Roberts, E.H. and Penning de Vries,F.W.T. (1992) Photothermal responses of flowering in rice (Oryza sativa). Ann. Bat. 69, 101–112.

191 鈴木義則 (1972) 畑土壌水分に関する研究. 九州農試報告, 16, 383–591.

192 田口啓作・大庭寅雄 (1958) 大豆の栄養生長と子実収量の関係. 東北農試研報, 14, 36–44.

193 高見晋一 (1988) 登熟期におけるイネの乾物生産と収量の関係, 農園, 63, 3–8.

194 高見晋一 (1991) 作物の生育・収量の予測に関する研究. 気象研究ノート, 171, 127–135.

195 高須謙一 (1977) 薄明について. 農学研究, 56, 75–83.

196 高柳　繁・草薙得一 (1990) ダイズ栽培条件下のメヒシバ個体群の乾物分配率および比葉面積の推移と発育ステージとの関係ーダイズ単植群落と比較してー. 雑草研究, 35, 144–154.

197 竹島博二 (1953) 大豆の高温短日処理の影響に就いて(1). 日作紀, 22, 99–100.

198 Takimoto,A. and Ikeda,K. (1961) Effect of twiglight on photoperiodic induction in some short day plants. Plant Cell Physiol., 2, 213–229.

199 Tanner,C.B. (1981) Transpiration efficiency of potato, Agron. J., 73, 59–64.

200 Thomas,J.F. and Raper,C.D.Jr (1976) Photoperiodic control of seed filling for soybeans. Crop Sci., 16, 667–672.

201 Thomas,J.F. and Raper,C.D.Jr. (1977) Morphological response of soybean as governed by photoperiod, temperature and age at treatment. Bot. Gaz. 138, 321–328.

202 Tsuji,G.Y., and Balas,S.(Ed.) (1993) The IBSNAT

decade. International Benchmarc Sites Network for Agrotechnology Transfer, Department of Agronomy and Soil Science, College of Tropical Agriculture and Human Resources, University of Hawaii, Honolulu, Hi., p

203 内嶋善兵衛・桜谷哲夫・奥山富子 (1981) 関東地方南部の日射気候. 農技研報, A27, 91–145.

204 Uchijima,Z. and Seino,H. (1985) Agroclimatic evaluation of net primary productivity of natural vegetations (1) Chikugo model for evaluating net primary productivity. J. Agr. Met., 40, 343–352.

205 van Keulen,H. and Wolf,J. (eds) (1986) Modelling of agricultural production: Weather, soils and crops. Pudoc, Wageningen.

206 van Schaik,P.H. and Probst,A.H. (1958) Effects of some environmental factors on flower production and reproductive efficiency in soybeans. Agron. J., 50, 192–197.

207 Wallis,T.W.R. and Griffiths,J.F. (1995) An assessment of the weather generator (WXGEN) used in the erosion/productivity impact calculator (EPIC). Agric. For. Meteorol., 73, 115–133.

208 Wang,J.Y (1960) A critique of the heat unit approach to plant response studies. Ecology, 41, 785–790.

209 Warrington,I.J., and Kanemasu,E.T. (1983) Corn growth response to temperature and photoperiod. I. Seedling emergence, tassel initiation and anthesis. Agron. J., 75, 749–754.

210 Wells,R. (1991) Soybean growth response to plant density: relationships among canopy photosynthesis, leaf area, and light interception. Crop Sci., 31, 755–760

211 Wilcox,J.R. (1974) Response of three soybean strains to equidistant spacings. Agron. J., 66, 409–412.

212 Wilkerson,G.G., Jones,J.W., Boote,K.J., Ingram,K.T., Mishoe,J.W. (1983) Modeling soybean growth for crop management. Trans. ASAE, 26, 63–73.

213 Williams,W.A., Looming,R.S., and Lepley,C.R. (1965) Vegetative growth of corn as affected by population density. I, Productivity in relation to interception of solar radiation, Crop Sci., 5, 211–215.

214 Withrow,R.B. and Benedict,H.M. (1936) Photoperiodic response of certain green-house annuals as influenced by intensity and wavelength of artificial light used to lengthen the daylight. Plant Physiol., 11, 225–245.

215 矢島正晴 (1988) 水稲の生育診断・予測—その現状と今後の課題—. 農園, 63, 1013–1018.

216 矢島正晴・日塔明弘・清野 豁 (1989) 発育モデルを用いた水稲不稔歩合推定法. 日本農業気象学会 1989 年度大会講演要旨, 58–59.

217 吉田鎮雄 (1952) 夜間補足照明の強さを異にした長日の下に於ける大豆の光週反応 (予報), 日作紀, 21, 127–128.

# Modeling soybean growth and development responses to environmental factors

Ryoji SAMESHIMA*

## Summary

## 1. Introduction

The response of soybean to weather conditions is complex. Selecting an appropriate variety and seeding date based on the knowledge of crop-weather relationships is essential for securing high and stable yield. Empirical knowledge possibly leads to improper decisions because of limited applicability. On the other hand, a simple-and-robust mechanistic growth model is a powerful tool for achieving such an objective.

The purpose of this study is to analyze and modeling soybean growth. The cv.Enrei was used for most of this study.

## 2. Developmental process

### *2. 1. Analysis of the developmental process*

The definition of the developmental stages in this study are is follows. Emergence: 50% of the plants emerged, Flowering: 50% of the plants began to flower (at least one flower in each plant), Initiation of seed growth: dry matter of seed per plant reached 0.01g (the basis for this figure will be discussed later), Maturity: most of the pods underwent browning (harvest maturity).

First, the developmental rate (DVR) and developmental index (DVI) were derived from the often used accumulated-effective-air-temperature method (Eq.(2.1)~(2.5)), where AET is the effective accumulated air temperature for n days from seeding to flowering, Ti and Tb are the daily mean and threshold air temperature. AET and Tb can be estimated as the reciprocal of the slope and the x-intercept of the regression line relating Ti and 1/n.

Nine experiments (abbreviated as Ex.1~Ex.9, summarized in Table 1~Table 9) were conducted in artificial climate rooms to test the response of DVR to air temperature (T) and day length (DL). In each experiment, T and DL were kept constant.

DVR from seeding to flowering was investigated in four experiments (Ex.1 ~ Ex.4).

Ex.5 was conducted to determine whether the day length in an artificial climate room (without any supplemental light) was the same as that under outside conditions. In this experiment, DVRs under the following two conditions were compared: (1)in an artificial climate room of natural-light type, (2)in the same type room with supplemental light during dawn and dusk to obtain exactly the same effective day length as that under open air conditions.

DVR during the period from flowering to maturity was investigated in the other four experiments (Ex.6~Ex.9). In Ex.6,7,8, the thickness of a pod was measured two to three times in a week and used as an index of seed growth. In Ex.9, the dry weight of seed grains was measured as the index.

* Hokkaido National Agricultural Experiment Station, 1 Hitsujigaoka, Sapporo, 062–8555 JAPAN

Fig.1 was obtained by integrating the results of Ex.1~Ex.4. DVR responded linearly to the air temperature during the period from seeding to flowering, and gave a negative response when the air temperature was lower than 13℃.

Fig.2 shows the results of Ex.5. DVRs of cv. Kitahomare, photoperiod-insensitive as discussed later, were not different between the treatments. DVRs of the other photoperiod-sensitive varieties in the plots without supplemental light were larger. These findings indicate that the effective day length in the artificial climate room was shorter (by about one hour based on the results obtained in the other experiments in this study) than that in open air.

During the period from flowering to the initiation of seed growth, DVR was large in the case of short day length (Fig.3, Fig.7, Fig.8). During this period, seed growth was delayed when the air temperature was higher than 28℃ (Fig.5, Fig.6). DVR was smaller with later flowering day (Fig.4). Plant conditions such as plant size at flowering possibly affected the development after flowering.

### *2. 2. Modeling the developmental rate during the period from seeding to flowering*

Field-grown soybean is exposed to a wider range of combinations of T and DL ,which can hardly be obtained in artificial-climate-room experiments. Furthermore, since the air temperature changes within a day and from day to day, and the day length also changes, the results obtained using artificial-climate-room experiments can not be applied directly to the field conditions. In this chapter, parameters for DVR models were derived from field experiments. Controlled day length experiments were conducted in the field using shading boxes (Fig.9). Day length was controlled at three levels of 13.3, 14.3, 15.3 hours. The growth record and weather conditions in these experiments are shown in Table 10 and Fig.10.

Two methods of modeling, *i.e.* Model–I and Model–II, were employed.

In deriving Model–I, the mean DVRs, reciprocal of the number of days from seeding to flowering, were plotted against the averaged air temperature over the period. A regression line which relates DVR to the air temperature for each day length was obtained (Fig.11, Table 11).

Earliness of a variety was analyzed by the shift of the line, which was caused by the sensitivity to day length. This shift explained visually the terminology which denotes varietal characteristics (Fig.12). DVR is maximum and the line does not shift within the range of "optimum day length", the longest of which is "supraoptimal". The line moves down with a longer day length and reaches a zero value at "critical day length", which depends on air temperature.

To test the accuracy of Model–I, measured and calculated flowering dates were compared (Table12, Fig.13). The relationship between the above mentioned DVR and accumulated-effective-air-temperature method was discussed. From June to early August, the temperature rises and day length decreases constantly (Fig.14). Under such limited regional and seasonal conditions, day length can be related to the air temperature(Eq.(2.17)). In this case, DVR can be modeled by the air temperature alone (Eq.(2.18)). When this relationship is linear as shown in Fig.15, the inverse of the slope gives the often used accumulated effective temperature (AET), and the product of AET and the intercept corresponds to the base temperature (Eq.(2.1),(2.2)).

Existing DVR models were usually derived assuming the independent effects of temperature and day length which were not assumed in the following procedure for developing Model–II. First, DVR at each of the three day lengths was related to the temperature (T) by an intersecting line (Eq.(2.11), a,b,c in this equation are parameters, T is the air temperature, and the subscript DLi indicates one of the three day lengths out of 13.3, 14.3 and 15.3hours employed in the experiment). Next, the three lines were connected also by intersecting lines so that DVR was related to T and the day length (Eq.(2.12)), where DL1 < DL < DL2. Interaction of temperature and day length was detected in the model (shown in Fig.16 and the parameters are listed in Table 13).

Another set of parameters for Model–II was obtained for the period from emergence to flowering (Table 14). In this case, the emergence was calculated based on the temperature only (Fig. 17).

### 2. 3. *Modeling the developmental rate during the period from flowering to maturity and from flowering to the initiation of seed growth*

A model was proposed for the period from flowering to maturity (Eq.(2.19), T, DL in this equation are the air temperature and day length, and a,b,c,h,k are parameters). Parameters of the model were obtained (Table 16) from the field experiments (Table 15). The DVR responded linearly to the day length (Fig.18). It decreased with the increase of the temperature in the temperature range of above 25℃. Actual and calculated days from flowering to maturity by this model were compared in Fig.19, in which a bias (the regression line did not agree with the 1 : 1 line) was noticed. It is generally recognized that the balance of carbohydrates and nitrogen in a plant affects DVR as well as weather factors during the grain filling period. Therefore, the grain filling period (flowering to maturity) should be separated into two phases, i.e. before and after the initiation of seed growth.

DVR during the period from flowering to the initiation of seed growth was studied based on field experiments (Table 17). DVR was related to the flowering day, but it hardly responded to the temperature (Fig.20). Further experiments should be carried out on this issue.

### 2. 4. *Effective day length*

"Effective day length" is expressed by the number of hours in a day with an illumination intensity higher than the threshold when soybean recognizes it as light period. A method was proposed to calculate the effective day length as follows. Firstly, the threshold intensity of illumination was detected (Table 18). The altitude of the sun required to give the threshold illumination was then determined for fine and rainy day conditions using data in the literature. Weather conditions in a day was estimated based on the daily radiation (Fig.21). The effective day length ($DL_{act}$) was calculated in proportion to the daily radiation (Rs) by Eq. (2.16), where $DL_{fine}$, $Rs_{fine}$, $DL_{rain}$, $Rs_{rain}$ are the day length and daily radiation of the relevant typical fine and rainy days ,respectively.

Instances of calculated effective day length are shown in Fig.22. By using the effective day length, accuracy of the prediction was improved particularly under unfavorable weather conditions for soybean growth, *i.e.* characterized by a combination of lower temperature and shorter light period. In this case, DVR decreased by the lower temperature, whereas it increased by a shorter light period. These phenomena can not be explained without introducing the concept of "effective day length".

The duration of sunshine tends to be zero on days with a daily radiation of less than 10 $MJ \cdot m^2$ (Fig.23). However, the threshold daily radiation to estimate a rainy day is 5 $MJ \cdot m^2$. Therefore, daily radiation is a better criterion to determine the weather of the day than the duration of sunshine which is easier to obtain.

### 2. 5. *Calculation of DVR using smoothed data*

Using smoothed data (ex. 30-year mean) for the DVR model can lead to some error. Smoothed data can be used without error only when the DVR model is linear as explained by Eq. (2.20)~(2.25), where WAi represents the weather conditions on day i, WTi indicates the smoothed trend data, WEi is the deviation from the trend, a and b are parameters.

A convenient method for obtaining the smoothed data with everyday's fluctuations was proposed and represented by Eq. (2.27), where EDVRi is the expected DVR on the *ith* day, f is the function used to calculate DVR from temperature and day length, TAi and DLAi are the temperature and day length of the ith day of the smoothed data, P is the probability distribution shown in Table 19 obtained from the data given in Fig. 24, and $\Delta T$ and $\Delta DL$ are

the class-interval.

This method was expected to improve the accuracy of prediction (Table 20).

## 3. Dry matter production process

First of all, it was confirmed that the standard application rate of fertilizer and the water content of soil in the experimental field were not limiting soybean growth (Fig.27 to Fig.34). Then, radiation absorptivity of soybean canopy and dry matter production rate were examined.

### *3. 1. Estimating the absorptivity of solar radiation of canopies*

The equation of Monsi and Saeki (Eq.(3.3) in which $\tau$, k, LAI are the transmittance, extinction coefficient and leaf area index) has often been used in crop growth models with a constant value of k throughout a growing season. However, the following questions arise about the above use of the constant value of k. Firstly, crops are usually planted in rows and form discontinuous canopies. The structure of the canopy (*e.g.*, foliage shape and leaf area density) changes as it grows. Secondly, the row direction affects the canopy light environment. Thirdly, the light environment of a canopy changes depending on the conditions of the incident light.

Transmitted radiation onto the soil surface and foliage width (to estimate the coverage) of canopies were measured in some experimental plots throughout the growth period (Table 21, Fig. 25, Fig. 26). The row direction and radiation intensity (Fig. 35), plant spacing (Fig. 36) hardly affected daily-averaged transmittance. The use of the above equation with a constant value of k throughout a growing season was validated with some adjustment because the canopy structure in terms of leaf distribution was disturbed after canopy closure (Fig. 37, Eq. (3.9)). The applicability of this equation to sparse canopies, with a LAI of less than 0.1, was also confirmed (Fig. 39) using a simple model given by Eq. (3.14), where U is the unit ground area, D is the fraction of overlapped leaves between the two layers, P is the projected foliage area on the ground, and $\tau_0$ is the transmittance of a soybean leaf as illustrated in Fig. 38.

Calculation of the absorptivity of a canopy ($\alpha$) by Eq. (3.2) requires r (reflectivity of a canopy surface) and $r_0$ (reflectivity of the soil surface beneath the canopy) . A simplified equation to estimate $\alpha$ without r and $r_0$ was derived (Eq. (3.8) and Eq. (3.15)) based on an assumption (Eq. (3.6) and Eq. (3.7) with Eq. (3.3)).

Figure 40 shows the dependence of r on LAI as influenced by the value of $r_0$ which was calculated by Eq.(3.4), where $r_L$ and $r_D$ are the reflectivity of the wet and dry soil surface. L is the wet portion of the soil surface which was determined by visual observation. Apparently $r_0$ affects r. Equation (3.5a,b) was verified in Fig.41 by comparing the calculated and actual canopy reflectivity. The optimum value for h in equation (3.5b) was 0.50. Fig.41 shows the calculated values of reflectivity by Eq. (3.5a,b) using k (extinction coefficient, =0.57, used in Eq.(3.9a)) instead of h. They were nearly equal to those calculated using h, and the average difference was as small as 0.005. Therefore, r can be calculated using k instead of h ,which verifies Eq.(3.7).

Validity of Eq. (3.6) was tested in Fig.42. C was larger than (1-$\tau$) by about 5 % at most.

Equation (3.15) successfully estimated the canopy absorptivity (Fig.43).

### *3. 2. Modeling the dry matter production rate*

Dry matter production rate (DMPR) was modeled by Eq.(3.18), where DMPRmax is the DMPR of a hypothetical canopy with an $\alpha$ value of 1.0, and $g(\alpha)$ accounts for the effect of $\alpha$. When functions in this model are given by Eq. (3.19), this model is virtually the same as the conventional one with a constant value of radiation use efficiency (RUE), irrespective of the radiation intensity or developmental stage.

Field experiments were conducted to investigate RUE (Table 22, Fig.44, example of weather conditions is shown in Fig.45). Dry matter production in the experiments on RUE was well explained by the RUE value of 1.36g・$MJ^{-1}$ (Fig.46). However, Fig. 47 and Fig. 48, obtained from the same data as those for Fig 46 focusing on the early growth period, showed that RUE was low at the early growth stage when the dry matter of the plants was less than 20g・$m^2$ (2.4g・$plant^{-1}$). Shading treatment decreased the dry matter production, but it increased RUE (Fig.49, Fig.50).

Based on the above results, Equation (3.20) was used. Two sets of parameters, P1 and P2, were determined from the field experiments (Table 24), the distribution of which is given in Fig.51. It appears that P1 successfully estimated the dry matter production throughout the growth period (Fig.52(a)). P1, however, greatly overestimated the initial growth (Fig.52(b)) ,showing a paradox of "First, the error was large, but it is gradually getting smaller as the plant grows". Therefore, P2 should be used for a model with reality.

Figure 53(a) shows the relationship between the $DMPR_{max}$ and the radiation intensity calculated by the model with parameter set P2. This model successfully simulated the dry matter production under extremely low radiation conditions (Fig.54).

### *3. 3. Effect of soil moisture on the dry matter production rate*

The effect of the water content of soil on the transpiration rate was investigated using three levels of soil moisture treatments in a field (Table 23, Fig. 55). Transpiration rate was measured by the stem heat balance method.

Leaf area development, estimated from the leaf length by the relationship shown in Fig.56, was slightly suppressed in the excess-water plot (Fig. 57).

Fluctuation of the transpiration rate was large (Fig. 58). Relative transpiration rate (RTR) was calculated (Fig. 59). In this figure, the soil moisture was also expressed by relative values (RSM, by Eq. (3.30) or Eq. (3.31) in which VWC, VWCf, Wa are the volumetric water content, VWC at field capacity, and available water, respectively).

RTR and relative dry matter production (RDP) were compared in excess-water and deficient-water plots (Table 25). In each plot, RTR and RDP showed similar values suggesting that there was a linear relationship between RTR and RDP, and that the relationship illustrated in Fig. 59 could be appied to estimate the decrease in dry matter production caused by water stress and waterlogging.

## 4. Dry matter partitioning and seed production process

### *4. 1. Analysis of the dry matter partitioning and seed production process*

Experiments were conducted to evaluate the effect of the planting density, seeding date and radiation intensity on dry matter partitioning (Tables 26, 27, 28). Relative weight of an organ in a whole plant was examined. Although the planting density exerted a considerable effect on the dry matter and leaf area (Fig. 60), it hardly affected the relative weight (Fig. 61). The ratio of dry matter for the main stem to that for the branches varied markedly depending on the planting densitiy (Fig. 62).

Relative weight at the same developmental stage varied among experiments with different seeding dates (Table 29), suggesting the difficulty in relating the distribution ratio to the developmental stage.

Total weight of dry matter in these experiments showed conspicuous differences (Fig. 63), but the increasing rate of harvest index (IFDM) was almost the same (Fig. 64) except for the large canopy (1988a and 1989a in Fig.64 sown in the early season) where source strength was not sufficient, being limited by the solar radiation, to meet seed growth by keeping IFDM as large as that in the other plots. The small IFDM in 1989h was due to the low temperature.

Shade treatment of 50% caused large differences in the total dry matter weight (Fig.65, Fig.68 and Fig.49 in the

previous chapter), but it had almost no effect on the relative weight (Fig. 66, Fig. 67, Fig. 69). Under the 80%-shaded conditions, the relative weight of the stem and petiole decreased and the initiation of seed growth occurred earlier (Fig. 67). This phenomenon is attributable to the increase in the developmental rate due to the shortened effective day length in the shade treatment. In the 80%-shaded plots, relative weight of seed was small after the initiation of seed growth (Fig. 69).

### *4. 2. Modeling the seed production process*

Based on the above results, It appears that it is difficult to model the partitioning process by simply relating the relative weight (or partitioning factor) to the developmental stage. Another approach was introduced to model the seed production process.

Firstly, the increase in the dry matter weight of seed ,pod, leaf and whole vegetative organs was compared (an example is shown in Fig. 71). Exponential increase in the weight of seed dry matter was initiated at nearly the same time as the termination of the leaf area expansion. The initial value and the relative increase rate were 0.01g・plant$^{-1}$ and 0.53day$^{-1}$, respectively, which accounts for the following definition: "The initiation of seed growth occurs when the seed dry matter weight reaches a value of 0.01g・plant$^{-1}$" in this study. After several days, seed growth became linear and the increase in the dry matter weight of the other organs ceased including pod (Fig. 70). From these results, the increase in the dry matter weight of seed was modeled by Equation (4.10), where DMPRs, DMs and RGRs are the seed-dry-matter production rate, dry matter weight of seed, relative increase rate of seed dry matter weight, respectively. DMPRs can not exceed the dry matter production rate of the whole plant (DMPR), and DMPRs is given by Eq. (4.11) after the product of DMs and RGRs exceeds the value of DMPR.

The above mechanism is considered to be valid for most of the soybean varieties in Japan because they belong to the determinate type such as cv.Enrei.

The number of seed grains was determined during the period of exponential increase of seed dry matter weight (Fig. 72), and it depended on the dry matter production rate during the period (Fig. 73).

## 5. Leaf area expanding process

### *5. 1. Analysis of the leaf area expanding process*

Effects of the seeding date, light intensity and plant density on leaf area expansion were examined (Table 30). An example of time course of the specific leaf area is shown in Fig.74.

There was a difference in the values of the specific leaf area at the same developmental stage (Fig. 75, Fig. 76), indicating the difficulty in modeling the leaf development using the relationship between the specific leaf area of a whole plant and the developmental stage. Then, the leaf area expansion was investigated on an individual trifoliolate leaf basis.

The initiation , termination and the rate of leaf area expansion, final leaf area and specific leaf area of individual leaves were examined (an example is shown in Fig. 77).

Upper-node leaves showed a short duration of leaf expansion and large final leaf area (Fig.78, Fig.79), indicating their large leaf expanding rate (which was confirmed by Fig.80).

It was considered based on the comparison of the leaf area and the specific leaf area in 1988a and 1988b (Fig.79, Fig.81) that the final leaf area was not limited by the source, and it was determined in the middle of its expansion.

In each experiment, individual leaf area and dry matter weight were correlated, but the relationship varied with the experiments (Fig.82).

Leaf emergence rate depended on the air temperature (Fig. 83).

The growth of individual leaves was markedly affected by the shading treatment (Fig. 84, Fig. 85, Fig. 86). On the other hand, the relationships between final leaf area vs. leaf expanding rate, and final leaf dry weight vs. leaf area were hardly affected by the shading treatment (Fig. 87, Fig. 88).

Although the leaves in the high planting density plots were relatively thin (Fig. 89), the planting density hardly affected the relationships between the final leaf area vs. leaf expanding rate, and the final leaf dry weight vs. leaf area (Fig. 90).

From the above results, it is possible to model the leaf emergence rate and leaf expanding rate. The final leaf area, however, varied depending on the seeding date and radiation intensity, and no quantitative relationship among them was obtained.

### *5. 2. Modeling the leaf area expanding process*

A simple empirical model was derived for the practical purpose from the observed data illustrated in Fig. 91.

Leaf area is assumed to increase linearly before the flowering time with an expanding rate (RGRl) which depends on the air temperature (Fig.92). After flowering, RGRl gradually decreased. RGRl also decreased when the leaf area index of the canopy exceeded LAIt and became zero at LAImax. In this model, the leaf area before flowering was calculated by Eq. (5.3), (5.4), (5.5), where LAe, subscript n, RGRl, i, Ti are the initial leaf area on emergence day, days after emergence, relative leaf expanding rate on the i th day, and a, b, c are parameters. After flowering, the leaf area on the nth day is given by Eq. (5.9), (5.7), (5.8), (5.10), where LAf and RGRlf are the leaf area and relative leaf area expanding rate at flowering, and DVIj and LAIj are the DVI and leaf area on the jth day from the flowering. Comparison between measured and calculated leaf area index showed a good agreement (Fig.93).

## 6. Growth simulation

A growth model was developed by integrating the results presented in Chapter 1 ~ Chapter 6 (Fig.94). An additional sub model was required to calculate DVR during the period from the initiation of seed growth to maturity (Fig.96). The model was programed in a spread sheet software (Wingz, Informix Software, Inc., Tables 31,32,33 and the Appendix table).

The model was validated using field data (Fig.97).

A simulation experiment was carried out to estimate the effect of the anticipated increase in $CO_2$ concentration and the concomitant rise in air temperature. The effect of doubled $CO_2$ concentration was modeled, assuming a 30% increase in the dry matter production rate and leaf area. Some scenarios of air temperature were used for the model (Fig. 95).

The maximum seed yield was 120% of the present level in spite of the 30% increase of the dry matter production rate. The 1.5℃-increase scenario gave the maximum yield, and higher temperature decreased the yield because of the smaller leaf area index associated with the shortened growth period (Fig. 98, Fig. 99). Changes in the air temperature affected the seed yield through the shifts of growth period and consequent changes in the radiation environment during the seed filling period (Fig. 100).

# 付　　表

## Appendix List of the functions for the simulation model

```
Function DVRALL(T,DL,DVI)                                   {for a whole growing period}
        Define DVRA
        Case
        When DVI<1                                          {from SD to FD}
                DVRA=DVRSF(T,DL)
        When DVI>=1 and DVI<2.0                             {from FD to seed IESGP}
                DVRA=DVRFSE(T,DL)
        Otherwise                                           {from ILSGP to TSGP}
                DVRA=DVRSEM()
        End Case
        Return DVRA
End Function

Function DL(Latitude,Day)                                   {Day Length}
        define BET,RAM,D,DEL,A,AA
        BET=EnreiParameter:TSE                              {Threshould sun elevation for actual day length}
        BET=BET/180*3.14
        RAM=Latitude/180*3.14                               {latitude of the place}
        D=Day
        DEL=-23.4*COS(2*3.14*(D+10)/365)
        DEL=DEL/180*3.14
        A=(SIN(BET)-SIN(RAM)*SIN(DEL))/(COS(RAM)*COS(DEL))
        AA=-ATAN(A/SQRT(-A*A+1))+3.14
        AA=AA*180/3.14/7.5
        Return AA
End Function

Function DVRSF(T,DL)                                        {from SD to FD}
        Define sa,sb,sc,ma,mb,mc,la,lb,lc,dvr1,dvr2,dvrx
        Define SD,MD,LD                                     {day length}
        SD=13.3
        MD=14.3
        LD=15.3
        sa=EnreiParameter:DVRSFsa                           {DL=13.3hours}
        sb=EnreiParameter:DVRSFsb                           {DL=13.3hours}
        sc=EnreiParameter:DVRSFsc                           {DL=13.3hours}
        ma=EnreiParameter:DVRSFma                           {DL=14.3hours}
        mb=EnreiParameter:DVRSFmb                           {DL=14.3hours}
        mc=EnreiParameter:DVRSFmc                           {DL=14.3hours}
        la=EnreiParameter:DVRSFla                           {DL=15.3hours}
        lb=EnreiParameter:DVRSFlb                           {DL=15.3hours}
        lc=EnreiParameter:DVRSFlc                           {DL=15.3hours}
        Case
        When DL<MD                                          {13.3hours < DL < 14.3hours}
                dvr1=(sc/(sb-sa))*(T-sa)
                If dvr1>sc
                        dvr1=sc
                End If
                If dvr1<0
                        dvr1=0
                End If
                dvr2=(mc/(mb-ma))*(T-ma)
                If dvr2>mc
                        dvr2=mc
                End If
                If dvr2<0
                        dvr2=0
                End If
                dvrx=dvr1-(DL-SD)*(dvr1-dvr2)
        Otherwise                                           {14.3hours < DL < 15.3hours}
                dvr1=(mc/(mb-ma))*(T-ma)
                If dvr1>mc
                        dvr1=mc
                End If
                If dvr1<0
                        dvr1=0
                End If
                        dvr2=(lc/(lb-la))*(T-la)
                If dvr2>lc
                        dvr2=lc
                End If
                If dvr2<0
                        dvr2=0
                End If
                dvrx=dvr1-(DL-MD)*(dvr1-dvr2)
        End Case
        Return dvrx
End Function
```

```
Function DVRFSE(T,DL)                                   {from FD to IESGP}
        define x,DVRX,DVR1,DVR2
        define sx1,sx2,sy1,sy2
        define mx1,mx2,my1,my2
        define lx1,lx2,ly1,ly2
        define SD,MD,LD
        SD=13
        MD=14
        LD=15
        DL=DL
        sx1=EnreiParameter:DVRFSEsx1                    {for DL=13}
        sx2=EnreiParameter:DVRFSEsx2                    {for DL=13}
        sy1=0.04                                        {for DL=13}
        sy2=EnreiParameter:DVRFSEsy2                    {for DL=13}
        mx1=EnreiParameter:DVRFSEmx1                    {for DL=14}
        mx2=EnreiParameter:DVRFSEmx2                    {for DL=14}
        my1=0.125                                       {for DL=14}
        my2=EnreiParameter:DVRFSEmy2                    {for DL=14}
        lx1=EnreiParameter:DVRFSElx1                    {for DL=15}
        lx2=EnreiParameter:DVRFSElx2                    {for DL=15}
        ly1=0.125                                       {for DL=15}
        ly2=EnreiParameter:DVRFSEly2                    {for DL=15}
        Case
        When DL<MD                                      {13hours < DL < 14hours}
                If T<sX2
                        DVR1=sy1+(sy2-sy1)*(T-sx1)/(sx2-sx1)
                else
                        DVR1=sy2
                End If
                If T<mX2
                        DVR2=my1+(my2-my1)*(T-mx1)/(mx2-mx1)
                else
                        DVR2=my2
                End If
                dvrx=dvr1-(DL-SD)*(DVR1-DVR2)
                If dvrx>ly1
                        dvrx=ly1
                End If
        Otherwise                                       {14hours < DL < 15hours}
                If T<mX2
                        DVR1=my1+(my2-my1)*(T-mx1)/(mx2-mx1)
                else
                        DVR1=my2
                End If
                If T<lX2
                        DVR2=ly1+(ly2-ly1)*(T-lx1)/(lx2-lx1)
                else
                        DVR2=ly2
                End If
                dvrx=dvr1-(DL-MD)*(DVR1-DVR2)
                If dvrx>ly1
                        dvrx=ly1
                End If
        End Case
        If DVRX<0.04                                    {minimum DVR}
                DVRX=0.04
        End If
        If DVRX>0.125                                   {maximum DVR}
                DVRX=0.125
        End If
        Return DVRX
End Function


Function DVRSEM()                                       {from IESGP to TSGP}
        {DVR is set zero through Seed Exponential Growth Period}
        define Damy,DVR,MaxLA,PD,MaxLAI,a,b,c
        Damy=EnreiParameter:Work2                       {from function SeedW() or DVI()}
        PD=EnreiParameter:PD
        MaxLA=EnreiParameter:Work3                      {from function LAsum()}
        MaxLAI=MaxLA*PD/10000
        a=EnreiParameter:DVRSEGMa
        b=EnreiParameter:DVRSEGMb
        c=EnreiParameter:DVRSEGMc
        If Damy<1.0                                     {in exponential seed growth period}
                DVR=0
        Else                                            {in linear seed growth period}
                DVR=a*(2/(1+exp(-b*(c-MaxLAI)))-1)
        End If
        If DVR<0
                DVR=0
        End If
        Return DVR
```

```
End Function

Function DVI(previousDVR,previousDVI)                    {sum up DVR to DVI}
        define DVIx,Tentative
        Tentative=previousDVI+previousDVR
        If Tentative<1.0                                 {untill flowering}
                DVIx=Tentative
        elseIf previousDVI<1.0 and Tentative>=1.0        {reset DVI to 1.0 for the next stage}
                DVIx=1.0
        elseIf Tentative>1.0 and Tentative<2.0           {untill exponential seed growth}
                DVIx=Tentative
                put 0.0 into EnreiParameter:Work2        {not yet linear seed growth phase}
        elseIf previousDVI<2.0 and Tentative>=2.0
                DVIx=2.0                                 {reset DVI to 2.0 for the next stage}
                put 0.0 into EnreiParameter:Work2        {not yet linear seed growth phase}
        else
                DVIx=Tentative
        End If
        Return DVIx
End Function

Function LAR(PD,LeafArea,DVI,T)                          {leaf expanding rate}
        define LA0,ia,ib,ic,Ia,Ib,Ic,border,LAR,LAI,Regist,LeafIncrement
        ia=EnreiParameter:LAia
        ib=EnreiParameter:LAib
        ic=EnreiParameter:LAic
        Ia=EnreiParameter:LAIa
        Ib=EnreiParameter:LAIb
        Ic=EnreiParameter:LAIc
        LA0=EnreiParameter:InitialLA
        border=EnreiParameter:LAborder
        Case
        When LeafArea<LA0                                {before emergence}
                LAR=DVRSE(T)*LA0                         {converting DVR int leaf expanding rate}
        When LeafArea>=LA0 and LeafArea<border           {initial period of leaf expansion}
                LAR=ia/(1+exp(-ic*(T-ib)))
        When LeafArea>=border and DVI<1                  {before flowering}
                LAR=Ia/(1+exp(-Ic*(T-Ib)))
                LeafIncrement=LAR*LeafArea               {daily increment of leaf area}
                put LeafIncrement into EnreiParameter:Work1
        When DVI>=1.0 and DVI<2.0                        {after flowering}
                LeafIncrement=EnreiParameter:Work1       {LeafIncrement just before flowering}
                LAR=Damy*(2-DVI)                         {effect of DVI}
        Otherwise
                LAR=0
        End Case
        LAI=LeafArea*PD/10000
        If LAI>4                                         {decrease LAR when LAI is large}
                Regist=1/4*(LAI-4)
                LAR=LAR*(1-Regist)
        End If
        If LAR<0
                LAR=0
        End If
        Return LAR
End Function

Function LAsum(PreviousLA,PreviousLAR,PreviousDVI)       {Leaf Area Calculation}
        define LA0,LA
        LA0=EnreiParameter:InitialLA
        Case
                When PreviousLA<LA0
                        LA=PreviousLA+PreviousLAR        {It has no realty}
                When PreviousLA>=LA0 and PreviousDVI<1.0
                        LA=PreviousLA*exp(PreviousLAR)   {exponential expansion}
                When PreviousDVI>=1.0 and PreviousDVI<2.0
                        LA=PreviousLA+PreviousLAR        {linear expansion}
                        put LA into EnreiParameter:Work3 {Max LAI calculate DVR in seed filling period}
                Otherwise
                        LA=PreviousLA
        End Case
        Return LA
End Function

Function Alpha(LA,PD)                                    {Radiation Absorptance}
        Define r,Alpha,k,LAI, LA0
        r=EnreiParameter:Ref
        k=EnreiParameter:Extinction
        Case
        When LA < LA0                                    {before emergence}
                Alpha=0
        Otherwise                                        {after emergence}
                LAI=LA*PD/10000
```

```
                Alpha=(1-r)*(1-exp(-k*LAI))
        End Case
        Return Alpha
End Function

Function RUE(DVI,DW,Rad)                                        {RUE}
        define ia,ib,la,lb,ra,rb,border,RUE
        ia=EnreiParameter:RUEia
        ib=EnreiParameter:RUEib
        la=EnreiParameter:RUEla
        lb=EnreiParameter:RUElb
        ra=EnreiParameter:RUEra
        rb=EnreiParameter:RUErb
        border=EnreiParameter:RUEborder
        Case
                When DW<border
                        RUE=ia/(ib+Rad)
                When DW>=border and DVI<2
                        RUE=la/(lb+Rad)
                Otherwise
                        RUE=ra/(rb+Rad)
        End Case
        Return RUE
End Function

Function SeedRGR(DVI)                                           {RGR of seed}
        Define RGR,SeedR
        RGR=EnreiParameter:SeedRGR
        Case
        When DVI<2
                SeedR=0
        Otherwise
                SeedR=RGR
        End Case
        Return SeedR
End Function

Function SeedW(previousDVI,DVItoday,previousCGR,previousSeedRGR,previousSeedW)      {Seed weight}
        Define InitialSD,DeltaSeed,SeedW                        {initial weight,daily increase,present weight}
        Define Damy
        InitialSD=EnreiParameter:InitialSD
        Case
        When previousDVI<2 and DVItoday<2
                SeedW=0
        When previousDVI<2 and DVItoday>=2                       {initiation of exponential seed growth}
                SeedW=InitialSD
        When previousDVI>=2 and previousDVI<3
                Damy=previousSeedW*exp(previousSeedRGR)
                DeltaSeed=Damy-previousSeedW
                Case
                When DeltaSeed<previousCGR                      {exponential growth}
                        SeedW=Damy
                Otherwise                                       {linear growth}
                        SeedW=previousSeedW+previousCGR
                        put 10.0 into EnreiParameter:Work2
                End Case
        Otherwise                                               {after termination of seed growth}
                SeedW=previousSeedW
        End Case
        Return SeedW
End Function

Function DVRSE(T)                                               {from Seeding to Emergence}
        define a,b,c,dvrx
        a=EnreiParameter:DVRSEa
        b=EnreiParameter:DVRSEb
        c=EnreiParameter:DVRSEc
        dvrx=c*(T-a)/(b-a)
        If dvrx>c
                dvrx=c
        End If
        If dvrx<0
                dvrx=0
        End If
        Return dvrx
End Function
```