

ダイズ植物体における炭素と窒素の  
分配に関する研究

大矢 徹治

①

ダイズ植物体における炭素と窒素の分配に関する研究

Studies on the Partitioning of Carbon and Nitrogen in Soybean Plants

農学生命科学研究科 生産・環境生物学専攻

平成3年度博士課程進学

大矢徹治

指導教官 東京大学大学院教授 石井龍一

## 目次

略号一覧	1
緒言	2
第1章 ダイズの乾物分配・窒素分配に及ぼす栽植密度の影響	5
第1節 収量形成期における乾物生産の密度反応	7
材料と方法	7
結果	10
第2節 子実風乾収量における密度反応	19
材料と方法	19
結果	20
第3節 子実窒素収量における密度反応	26
材料と方法	26
結果	28
第4節 考察	33
第2章 ダイズの乾物分配・窒素分配に及ぼす窒素施肥の影響	38
第1節 子実の風乾収量および窒素収量における施肥反応	40
材料と方法	40
結果	42
第2節 子実窒素の由来に対する窒素施肥の影響	48
材料と方法	48
結果	49

第3章 ダイズ植物体における窒素の動態	5 4
材料と方法	5 6
結果	6 0
考察	6 4
第4章 根粒超多量着生変異系統ダイズの生長特性と窒素利用効率	6 6
第1節 根粒の着生と発達	6 7
材料と方法	6 7
結果	6 9
第2節 生長速度と光合成速度	7 3
材料と方法	7 3
結果	7 5
第3節 窒素分配様式と窒素利用効率	7 8
材料と方法	7 8
結果	7 9
第4節 考察	8 4
総合考察	8 6
摘要	9 0
謝辞	9 5
引用文献	9 6

## 略号一覧

LAR : 葉面積比 (Leaf Area Ratio)

NAR : 純同化率 (Net Assimilation Rate)

Nor 系統 : 品種エンレイの正常 (Normal) 系統

NUE : 窒素利用効率 (Nitrogen Use Efficiency)、窒素增加量に対する乾物増加量

PNUE : 光合成に関する窒素利用効率 (Photosynthetic Nitrogen Use Efficiency)

RGR : 相対生長率 (Relative Growth Rate)

Sup 系統 : 品種エンレイの根粒超多量着生 (Supernodulation) 変異系統、En6500

## 緒言

ダイズは、世界的に主要な穀物の一つであり、北米、南米、アジアの広い地域で栽培されている。我が国においても、1961年に始まったダイズの輸入自由化以前には30万ha以上作付けされていたが、その後激減し、1994年には過去最低の6万haにまでなってしまった。しかし、収量について見ると、自由化直後の1960年代初頭には全国平均で1t強／haであったものが、現在では2t弱／haにまで増加してきている。こうした多収を実現するために、ダイズにおいても従来、多肥密植栽培の方向がとられてきた。

そこで本論文では、まずダイズ収量の栽植密度に対する反応を検討することとした。ダイズには、開花期以降、主茎上の節数が増えない有限伸育型と、節数が増え続ける無限伸育型の2つの生育型がある。我が国で栽培されているダイズは有限伸育型が多い。有限伸育型は、分枝数の多少によって主茎型と分枝型とに分けられる。藤盛（1963）は、主茎型品種は密植栽培に適しているとしているが、主茎と分枝それぞれの密度反応、そして、その総合されたものとしての土地面積当たり子実収量の密度反応については、その操作も含めて十分な検討がなされていない。一方、ダイズは、我が国においては、タンパク質食品の原料としての利用価値が高い。したがって、子実風乾収量のみならず、子実室素収量を向上させることも重要な栽培目標となる。しかし、密植栽培が、子実室素収量をも向上させるかどうかは、まだ十分に検討されていない。そこで第1章においては、ダイズの子実風乾収量および子実室素収量の密度反応を、主茎と分枝それぞれの密度反応に分けて検討することとした。

次に本論文ではダイズ収量の窒素施肥反応を検討した。ダイズでは、乾物の収穫指数は約50%であるが、窒素の収穫指数は90%にもなるといわれている（Chapman and Muchow 1985, Cregan and Yaklich 1986, Muchow et al. 1993, Shiraiwa and Hashikawa 1995）。このことは、ダイズにおいては多量の窒素を子実に蓄積させる機構が必要であることを示唆している。しかしながらマメ科作物は、開花期以後、栄養生長と生殖生長とが並行して進むため、各器官の間で、特に葉と子実との間で、窒素に関して激しい競合が生ずる可能性がある。子実による窒素取奪が進むと、葉の窒素含量は低下し、光合成の低下をきたす（Sinclair and de Wit 1975, Lindoo and Noodén 1976, Sinclair and de Wit 1976, Derman et al. 1978）。したがって、その競合を軽減させることができれば、子実生産に有利に働くと考えられる。そこで第2章では、子実の窒素含有率が高く、子実における窒素要求度が大きい品種エンレイを用い、葉から子実への窒素の再転流の実体を調べるとともに、窒素施肥をすることによって、その再転流がどう変化するかを調べた。さらに第3章では、葉や莢に切除処理を加え、植物体の各器官の相対的な割合を人为的に変えることによって、植物体における窒素分配がどのように変化するか、そして、窒素のシンク切除により、ソースの老化を抑制することができるかどうかを検討した。

ところで、ダイズの窒素源としては、施肥窒素と根粒による固定窒素がある。もし根粒による固定窒素の量を多くすることができれば、肥料窒素の施用を節減できる可能性がある。そのため、最近、持続型農業への対応が検討される中、いくつかのダイズ品種から根粒超多量着生変異体が生み出された（Carroll et al. 1985a, Carroll et al. 1985b,

Gremaud and Harper 1989, 赤尾 1991, Akao and Kouchi 1992)。しかし、それら変異体の生育特性については十分に検討されていない。そこで本論文では、第4章において根粒超多量着生変異体の生育特性を検討した。

ダイズの多収栽培においては、十分なシンクとソース量を確保することが基本であり、そのために、面積当たりの個体数を確保する密植栽培が欠かせない栽培法と考えられて いる。

収量と栽植密度との関係については従来から多数の研究がある。両者の関係について は、主茎・分枝の密度反応から解析した研究が多い。個体当たりで見ると、密度に対する 反応が大きいのは分枝であり、それゆえ、分枝の子実収量が個体全体の子実収量を左 右するといわれている (Board et al. 1990, Carpenter and Board 1997a, Carpenter and Board 1997b)。密植により、分枝の生長は著しく抑制される (山内 1974, 中世古・ 後藤 1981)。ある品種について分枝をすべて除去した主茎型植物体と、主茎を取り除 いた分枝型植物体を作り、それらの収量を調べた結果、主茎型植物体が高密度に対し 適応性を有していることを観察した結果もある (国分・渡辺 1980a, 国分・渡辺 1980b, Kokubun and Watanabe 1982)。さらに、Boquet (1990) は、栽植密度が 6~51 本・ $m^2$  の範囲で、 $m^2$ 当たり主茎収量は密度の増加とともに増加し、分枝収量は密度の増加 とともに減少することを認めている。

本章では、日本で広く栽培され、標準的な分枝数を有する品種エンレイにつき、主茎 と分枝の密度反応、さらに、主茎・分枝それぞれのソースとシンクの密度反応を詳細に 検討することにより、エンレイにおける子実生産の密度反応を解明しようとした。第 1 節においては、収量形成期におけるソース側要因の密度反応を検討した。ソース側要因

としては、葉面積、光合成速度、1日当たり子実重増加量、有効登熟期間をとりあげた。

第2節においては、シンク側要因としての収量構成要素の密度反応を検討するとともに、

子実風乾収量の密度反応を検討した。ところでダイズ収量を考える場合、子実風乾収量

とともにタンパク質収量が重要であることを先に述べた。そこで第3節においては、子

実室素収量における密度反応を検討した。

## 第1節 収量形成期における乾物生産の密度反応

本節では、まず、ダイズの収量形成期間である開花盛期のR2から、粒肥大盛期のR6の間の乾物生産速度、および乾物生産速度を決定する形質、すなわち、葉面積、葉面積当たり光合成速度の密度反応を調べた。

### 材料と方法

#### 実験材料の育成

実験材料には、日本で広く栽培され、多肥密植栽培に適するとされる有限伸育型の標準的品種エンレイを供試した。播種密度は、関東地方における標準密度に近い $36\text{ cm} \times 36\text{ cm}$  ( $7.7\text{ 本 m}^2$ ) (大久保 1980) を疎植区とし、その4倍区の $18\text{ cm} \times 18\text{ cm}$  ( $30.9\text{ 本 m}^2$ ) を密植区とした。密植の効果は晚播きほど表れる (大久保 1978) ため、1995年7月3日に、極晩播きとして、東京大学農学部附属農場の圃場に播種した。1株に3粒を播種し、初生葉展開後に間引いて1株1本立とした。基肥として窒素、リン酸、カリを、それぞれ $6\text{ g m}^{-2}$ ずつ、硫安、過磷酸石灰、硫酸カリの形で全層施肥した。開花始期は8月8日であった。

#### 乾物重および葉面積の測定

開花盛期であるR2、粒肥大始期のR5、粒肥大盛期のR6の各生育時期 (Fehr et al.

1971) に、各区3個体ずつサンプリングした。まず、植物体を主茎と分枝とに分離し、それぞれについて葉身、葉柄、英実、茎の各器官に分けた。葉身については、主茎葉、分枝葉ごとに自動葉面積計(林電工社製)によって葉面積を測定した。80°Cで1週間以上乾燥させ、各器官の乾物重を測定した。また、粒肥大盛期に当たるR5とR6の間の1日当たり1粒子実重増加量を主茎、分枝別に求めた。

#### 炭素含有率の測定

乾物重を測定後、個体ごとに、各器官の乾物を電気粉碎器によって約1mm以下の粉末に粉碎した。その粉末を、再び80°Cで1日以上乾燥させた後、約10mgをとり、NCコーダー(スミグラフ NC-90A)によって粉末中の炭素含有率を測定した。

#### 子実炭素の由来についての解析

炭素含有率と乾物重の積から各器官の炭素含有量を求め、それらをもとに、R5からR6にかけての各器官の炭素量の増減を計算した。各器官の炭素量の増減をもとに、この期間内に同化された炭素の子実への分配量、および各器官に一旦蓄積され、子実へ再転流された炭素量を計算した。その際、主茎各器官からの再転流炭素は、主茎内のみで分配されるという仮定のもとに計算を行った。

#### 光合成速度の測定

R2、R5、R6の各生育時期に、主茎葉については第10葉で、また分枝葉につい

ては主茎第3節と第4節のそれぞれから発生した分枝の最上位展開葉で、光合成速度を測定した。測定には携帯用光合成測定装置（LC4、ADC社製）を用いた。測定は晴天日のみ行い、太陽光による飽和光下で、CO<sub>2</sub> 350ppm 条件で測定した。午前9時から午後1時までの時間帯に、それぞれの葉の中央小葉の先端部について測定した。各区3個体ずつ測定した。

#### 光合成測定葉の窒素含有率の測定

光合成を測定後、各葉個別に葉面積、乾物重を測定した。その後粉碎して、炭素含有率を測定したと同じ方法で、NC コーダー（スミグラフ NC-90 A）によって粉末中の窒素含有率を測定した。

## 結果

### 葉面積指数の密度反応

葉面積指数は、密植によって大きく増加したが、その増加程度はR2という生植生長の初期に大きく、R6では小さくなつた（第1表）。主茎、分枝別に検討してみると、疎植区では分枝の占める割合が大きく、密植区では分枝の占める割合が小さくなるといふ分枝型から主茎型への変化が見られた。また、生育が進むにつれ、疎植区においても密植区においても主茎の占める割合が低下した。それは、主茎は芯が止まり、葉面積が増加しないのに対して、分枝はまだ生長を続けて、葉面積が増加するためと考えられた。

### 光合成速度の密度反応

次に、主茎第10葉と分枝最上位展開葉の光合成速度の密度反応を検討してみた（第2表）。光合成速度は、いずれの時期においても、また、主茎葉でも分枝葉でも疎植区で高く、密植区で低い傾向を示した。そして疎植区と密植区の光合成速度の差は、生育にともない拡大したが、それは密植区では急激に低下が進んだためであった。このことから、光合成についてみると、密植によって老化が促進されることが示唆された。このことを主茎葉と分枝葉で比較すると、分枝葉においては、主茎葉よりもさらに激しく老化が促進されていた。密植によって、葉の窒素含量も低下したが、光合成速度の低下は窒素含量の低下に先んじて起こる傾向があった。

このように、光合成速度は密植によって低く抑えられたが、葉面積の密度反応が大き

第1表 主茎、分枝別葉面積指数の密度反応

生育時期	葉面積指数( $m^2 m^{-2}$ )					
	疎植区			密植区		
	主茎	分枝	全体	主茎	分枝	全体
R2	0.90±0.03 (47)	1.02±0.13 (53)	1.92±0.14 (100)	3.61±0.55 (68)	1.72±0.24 (32)	5.33±0.79 (100)
R5	1.04±0.01 (32)	2.24±0.12 (68)	3.27±0.12 (100)	3.66±0.18 (60)	2.47±0.43 (40)	6.14±0.61 (100)
R6	0.94±0.02 (29)	2.28±0.17 (71)	3.22±0.15 (100)	2.38±0.07 (55)	1.96±0.45 (45)	4.34±0.49 (100)

3個体の平均値±標準誤差を用い、面積当たりで表した。

疎植区、36cmX36cm; 密植区、18cmX18cm。

( )内に全体を100とした主茎、分枝それぞれの割合を示した。

第2表 主茎葉および分枝葉の単位葉面積当たり光合成速度と窒素含量の密度反応

生育時期		光合成速度		窒素含量	
		疎植区 ---mg CO <sub>2</sub> dm <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup> ---	密植区 ---mg CO <sub>2</sub> dm <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup> ---	疎植区 ---mg dm <sup>-2</sup> ---	密植区 ---mg dm <sup>-2</sup> ---
主茎葉	R2	40.1±3.5	34.4±1.1	24.2±0.6	18.8±0.7
	R5	38.0±1.0	17.1±1.4	25.0±0.8	17.0±0.5
	R6	18.2±0.8	9.6±0.5	17.6±3.2	9.6±0.6
分枝葉	R5	33.3±1.5	8.6±1.8	20.7±1.1	12.9±1.5
	R6	20.6±2.5		15.5±0.9	

数値は3個体の平均値±標準誤差(主茎葉は3枚、分枝葉は6枚)。

主茎葉は下から数えた第10葉。

分枝葉は第3葉節、第4葉節から発生した分枝の最上位展開葉。

疎植区、36cmX36cm; 密植区、18cmX18cm。

かったため、乾物生産は密植区において大きくなっていると考えられた。

#### 乾物重の密度反応

乾物重の密度反応は、葉面積の密度反応とほぼ同様の傾向を示した（第3表）。ただし、乾物の分配は、葉面積の分配以上に主茎に片寄っていた。

#### 1日当たり子実重増加量の密度反応

子実が直線的に生長しているR5からR6にかけての時期（Egli 1975, Egli and Leggett 1976, Crookston and Hill 1978）の1日当たり1粒子子実重増加量を求めた。1日当たり子実重増加量は、密植によって増加する傾向を示した（第4表）。主茎と分枝の間に有意な子実重増加量の差はなかった。

#### 子実炭素の由来

子実への炭素のソースとしては、新規に同化される炭素と、各器官からショ糖、アミノ酸として再転流される炭素の二種がある。そこで、子実肥大盛期に当たるR5とR6の間の子実における炭素蓄積に占める両者の寄与率を求めた（第5表）。まず、主茎と分枝を込みにした平均で見ると、疎植区において子実は、その炭素の90%以上を新規同化炭素に求めていた。しかし密植になると再転流炭素の占める割合が大きく増加し、40%以上が再転流炭素に由来していた。再転流炭素がどの器官から来たかを見てみると、茎からのものが最も大きかった。以上の傾向は主茎で顕著であり、分枝は新規同化炭素

第3表 主茎、分枝別地上部乾物重の密度反応

生育時期	単位土地面積当たり乾物重(g m <sup>-2</sup> )					
	疎植区			密植区		
	主茎	分枝	全体	主茎	分枝	全体
R2	73±5 (56)	58±10 (44)	132±15 (100)	237±38 (76)	74±14 (24)	311±52 (100)
R5	184±8 (41)	269±11 (59)	453±18 (100)	528±46 (65)	284±36 (35)	812±77 (100)
R6	218±14 (35)	402±28 (65)	619±31 (100)	480±23 (57)	364±89 (43)	844±106 (100)

3個体の平均値土標準誤差を用い、面積当たりで表した。

疎植区、36cmX36cm; 密植区、18cmX18cm。

( )内に全体を100とした主茎、分枝それぞれの割合を示した。

第4表 主茎、分枝別1日当たり子実重増加量の密度反応

栽植密度	増加量(mg 粒 <sup>-1</sup> 日 <sup>-1</sup> )		
	主茎	分枝	全体
疎植区	5.7±1.3	5.8±0.9	5.9±0.9
密植区	6.2±0.4	7.2±1.0	6.7±0.4

数値は3個体の平均値±標準誤差。  
疎植区, 36cmX36cm; 密植区, 18cmX18cm。

第5表 子実肥大期の1日当たり子実の炭素増加量とその由来

栽培密度		炭素増加量( $\text{mg m}^{-2} \text{土地 日}^{-1}$ )						子実以外 新規同化	
		子実				新規同化	合計		
		葉	葉柄	再転流由来 莖	合計				
疎植区	主茎	45 (3)	66 (4)	103 (7)	214 (14)	1349 (86)	1563 (100)	25	
	分枝		87 (2)		87 (2)	3668 (98)	3755 (100)	898	
	全体	45 (1)	153 (3)	103 (2)	301 (6)	5017 (94)	5318 (100)	923	
密植区	主茎	553 (22)	335 (14)	350 (14)	979 (40)	2216 (89)	262 (11)	2478 (100)	
	分枝				299 (8)	299 (8)	3498 (92)	3797 (100)	
	全体	553 (9)	335 (5)	350 (6)	1278 (23)	2516 (43)	3759 (57)	6275 (100)	

疎植区, 36cmX36cm; 密植区, 18cmX18cm。

各器官の炭素減少量を子実への再転流量とした。

期間内に炭素量が増加していた器官では、子実への再転流量は0であったとした。

各器官の増加分の和を、子実以外の部位に蓄積された新規同化炭素とした。

()内に子実への寄与率を%で示した。

の割合が圧倒的に大きく、いずれの密度においても同様であった。

以上のことより、栄養生长期から生殖生長初期までに密植により栄養器官に蓄積された乾物は、R 5 から R 6 という粒肥大盛期に子実へ再転流され、子実生長に貢献するところが明らかとなった。

#### 有効登熟期間の施肥反応

Daynard et al. (1971) がトウモロコシについて行ったのと同じ方法で、収穫時の 1 粒乾物重を粒肥大盛期の 1 日当たり 1 粒子実重増加量で除することで、有効登熟期間 (Effective Filling Period) を求めた。有効登熟期間は、密植によって短くなった (第 6 表)。このような密植による有効登熟期間の短縮効果は分枝で顕著であった。

第6表 主茎、分枝別有効登熟期間の密度反応

栽植密度	有効登熟期間(日)		
	主茎	分枝	全体
疎植区	40	39	39
密植区	35	28	30

疎植区, 36cmX36cm; 密植区, 18cmX18cm。  
有効登熟期間は収穫時の乾燥1粒重(5個体の平均値)を1日  
当たり1粒子実重増加量(3個体の平均値)で除して求めた。

## 第2節 子実風乾収量における密度反応

前節では、収量形成期における乾物生産や子実への乾物分配についての密度反応を調べた。本節では、土地面積当たり子実風乾収量に関する密度反応を、シンク容量を表す収量構成要素の面から検討することとした。

### 材料と方法

#### 実験材料の育成

第1節と同じ材料を用いた。

#### 子実風乾収量及び収量構成要素の測定

10月11日に、各区8個体を収穫し、十分に風乾させた後、主茎と分枝ごとに風乾重を測定した。そして、主茎と分枝ごとに稔実している莢数を数えた。子実数は、食害を受けた子実も数に入れたが、1粒重の測定の際には食害子実は除外した。

## 結果

### 収穫期の地上部風乾重の密度反応

収穫期における単位土地面積当たり地上部風乾重は、密植により 39% 増加した（第 7 表）。これを、主茎と分枝とに分けて検討してみると、主茎では密植により 113% 増加していたが、分枝については、疎植区と密植区とではほとんど変わらなかった。疎植区では全体に占める主茎、分枝の地上部風乾重の割合が、それぞれ 36%、64% と分枝主体型の植物体を形成していたが、密植区では主茎、分枝の割合が 55%、45% と逆転し、主茎主体型の植物体となっていた。

### 子実風乾収量の密度反応

子実の風乾収量は、密植により約 30% 増加した（第 8 表）。主茎と分枝とに分けて密植に対する反応を見てみると、密植によって主茎の子実風乾収量は約 86% 増加したが、分枝の子実風乾収量は 4 % しか増加しなかった。その結果、主茎の占める割合が密植によって大きくなつたが、地上部風乾重で見られたような分枝主体型から主茎主体型への変化は見られず<sup>9</sup>、密植区でも分枝の子実風乾収量が主茎の子実風乾収量を上回つてゐた。

### 収量構成要素の密度反応

密植によって子実風乾収量が増加した要因を、収量構成要素について検討してみた（第 9 表）。1 粒重は密植により減少する傾向を示したが、英数及び 1 英粒数においては密

第7表 収穫期における地上部の主茎、分枝別風乾重の密度反応

栽植密度	単位土地面積当たり風乾重( $\text{g m}^{-2}$ )		
	主茎	分枝	全体
疎植区	180±12 (36)	319±27 (64)	499±26 (100)
密植区	384±17 (55)	309±25 (45)	693±40 (100)

子実を含む全風乾重。

8個体の平均値士標準誤差を用い、面積当たりで表した。

疎植区、36cmX36cm; 密植区、18cmX18cm。

( )内に全体を100とした場合の主茎、分枝それぞれの割合を示した。

第8表 主茎、分枝別子実風乾収量の密度反応

栽植密度	子実風乾収量( $\text{g m}^{-2}$ )		
	主茎	分枝	全体
疎植区	101.5±7.8 (32)	216.2±18.9 (68)	317.7±17.0 (100)
密植区	188.1±8.0 (46)	224.0±20.1 (54)	412.1±23.6 (100)

8個体の平均値±標準誤差を用い、面積当たりで表した。

疎植区、36cmX36cm; 密植区、18cmX18cm。

( )内に全体を100とした場合の主茎、分枝それぞれの割合を示した。

第9表 主茎、分枝別収量構成要素の密度反応

要素	疎植区			密植区		
	主茎	分枝	全体	主茎	分枝	全体
英数 (m <sup>-2</sup> 土地)	223±19 (32)	465±34 (68)	688±27 (100)	413±20 (45)	502±27 (55)	914±36 (100)
1英粒数	1.88±0.03	1.88±0.04	1.87±0.03	1.98±0.07	2.07±0.05	2.03±0.04
1粒重 (mg)	244±5	246±5	246±5	232±8	214±9	222±8

数値は8個体の平均値±標準誤差、英数は面積当たりで表した。

疎植区、36cm×36cm; 密植区、18cm×18cm。

英数については、()内に全体を100とした場合の主茎、分枝それぞれの割合を示した。

植により有意に増加していた。特に英数については主茎、分枝ともに子実風乾収量の密度反応とはほぼ同様な傾向を示していた。このことから、英数と1英粒数、特に英数の密度反応によって子実風乾収量が決定づけられていると考えられた。

#### 英数決定要素の密度反応

前述のように、子実風乾収量の密度反応に最も強く関与していたのは英数であったので、英数を決定する節数、有効節数割合、1節英数について、それらの密度反応を、主茎、分枝別に調べた（第10表）。

まず、節数についてみると、主茎節数は密植によって約4倍に増加したが、分枝節数は、密植によってほとんど変化しなかった。その結果、全体ではほぼ2倍にもなる節数の増加が認められた。しかし、節数に対する着英節数の割合、すなわち、有効節数割合を見てみると、分枝では、密植にしてもほぼすべての節で着英していたが、主茎では密植によって大きく減少していた。さらに1節英数について検討してみると、主茎、分枝とも密植によって減少していた。これらのことより、密植によって子実風乾収量が増加したのは、主茎節数の大きな増加によるところが大きいと考えられた。

第10表 主茎、分枝別莢数決定要素の密度反応

要素	疎植区			密植区		
	主茎	分枝	全体	主茎	分枝	全体
節数 (m <sup>-2</sup> 土地)	99.0±1.3	240.5±19.6	339.5±20.1	375.5±5.1	272.6±26.9	648.1±25.2
有効節数割合 (%)	76.6±4.5	90.0±3.0	86.2±2.9	49.3±4.1	100.0±0.0	70.4±2.7
1節莢数	2.93	2.15	2.36	2.23	1.84	2.00

数値はR5、R6時における6個体の平均値±標準誤差、節数は面積当たりで表した。

疎植区、36cmX36cm; 密植区、18cmX18cm。

主茎節数には初生葉節、子葉節を含む。

全節数に対する着莢節数の割合を有効節数割合とした。

1節莢数の莢数は収穫時の値(8個体の平均値)を用いて計算した。

### 第3節 子実窒素収量における密度反応

第1節、第2節においてはダイズの密度反応を風乾重、あるいは炭素量に注目して検討した。しかしながら、我が国においてダイズは、タンパク質食品の原料として利用されることが多い。そこで、本節においては、窒素に注目し、土地面積当たり子実窒素収量の密度反応を検討した。ところで子実に蓄積される窒素には、根から吸収され直接子実に転流される窒素と、葉などの栄養器官に一旦蓄積された後、分解されて子実に再転流される窒素がある。本節では、子実の窒素収量を形成する窒素の由来を調べるとともに、子実への窒素の再転流にともなう葉の老化についても検討することとした。

#### 材料と方法

##### 実験材料の育成

第1節と同じ材料を用いた。

##### 窒素含有率の測定

各器官の窒素含有率を NC コーダー（スミグラフ NC-90 A）によって測定した。

##### 子実窒素の由来についての解析

窒素含有率と乾物重の積から各器官の窒素含有量を求め、それらをもとに、R 5から

R 6にかけての各器官の窒素量の増減を計算した。植物体への窒素の供給は、根からの吸收窒素と根粒による固定窒素に由来するとし、それらを新規吸収窒素とした。各器官の窒素量の増減をもとに、新規吸収窒素の子実への分配量および各器官から子実への窒素再転流量を計算した。その際、主茎各器官から再転流される窒素は、主茎子実に優先的に供給されるという仮定のもとに計算を行った。

#### 子実窒素収量の測定

子実風乾収量を測定した各区8個体の材料のうち、5個体について、主茎、分枝別に10粒ずつ取り出し、窒素含有率を測定した。それをもとに、子実窒素収量を計算した。

## 結果

### 子実窒素収量の密度反応

子実の窒素収量は、子実の風乾収量の密度反応と同様、密植によって増加した（第 11 表）。主茎と分枝とに分けて解析してみても、子実風乾収量と同様な傾向の密度反応を示していた。すなわち、密植によって主茎の子実窒素収量は大きく増加したが、分枝ではほとんど変わらなかった。子実窒素収量の密度反応が、子実風乾収量のそれと類似していたことは、子実窒素収量もまた、英数というシンクによって決定されていることを示唆している。このように子実窒素収量は密植により増加したが、子実の窒素含有率は密植によって低下していた。このことは、子実窒素収量の密植による増加程度は、子実風乾収量の増加程度に比べて小さいことを示していた。

### 子実窒素の由来

子実への窒素の供給には、土壤から吸収され、直接子実に蓄積するものと、子実以外の器官に蓄積されていたものが、子実へ再転流するものの 2 種がある。そこで、子実肥大が特に大きい R 5 から R 6 の間の時期において、子実に蓄積される窒素のうち、再転流窒素、新規吸収窒素がそれぞれ占める割合を主茎、分枝別に調べた（第 12 表）。

まず、R 5 から R 6 の時期における単位土地面積当たり、1 日当たり子実の窒素增加量は、両密度区でほとんど変わらなかった。しかし、子実の窒素蓄積に占める再転流窒素の割合は、疎植区で 29% であったものが、密植区では 65% にまで増加しており、再

第11表 子実窒素収量と子実窒素含有率の密度反応

	疎植区			密植区		
	主茎	分枝	全体	主茎	分枝	全体
窒素収量 (g m <sup>-2</sup> )	6.82±0.64 (34)	13.44±1.22 (66)	20.25±1.17 (100)	11.16±1.38 (46)	13.10±0.87 (54)	24.25±1.97 (100)
窒素含有率 (%)	6.89±0.07	6.72±0.07	6.77±0.06	6.57±0.05	6.26±0.09	6.40±0.06

数値は5個体の平均値±標準誤差、子実窒素収量は面積当たりで表した。

疎植区、36cmX36cm; 密植区、18cmX18cm。

子実窒素収量については、()内に全体を100とした場合の主茎、分枝それぞれの割合を示した。

第12表 子実肥大期の1日当たり子実の窒素增加量とその由来

栽植密度		子実窒素增加量( $\text{mg m}^{-2}\text{土地 日}^{-1}$ )					新規吸収	主茎→分枝	合計
		葉	葉柄	再転流由来 莢殼	茎	合計			
疎植区	主茎	37.3 (16)	9.6 (4)	45.0 (20)	30.5 (13)	122.4 (53)	106.4 (47)		228.8 (100)
	分枝	44.9 (8)	14.1 (3)	22.3 (4)	18.6 (3)	99.8 (18)	439.0 (82)		538.8 (100)
	全体	82.2 (11)	23.7 (3)	67.3 (9)	49.0 (7)	222.2 (29)	545.4 (71)		767.6 (100)
密植区	主茎	208.1 (53)	7.3 (2)	81.7 (21)	94.6 (24)	391.7 (100)		-55.9 (-14)	335.9 (86)
	分枝	66.5 (14)	0.8 (0)	40.1 (8)	26.8 (6)	134.2 (28)	282.3 (60)	55.9 (12)	472.6 (100)
	全体	274.6 (34)	8.1 (1)	121.8 (15)	121.4 (15)	526.0 (65)	282.3 (35)		808.3 (100)

疎植区, 36cmX36cm; 密植区, 18cmX18cm。

各器官の窒素減少量を子実への再転流量とした。

( )内に子実への寄与率を%で示した。

ただし密植区主茎では各器官の再転流量の合計を100として、その値に対する%で表した。

密植区では主茎各器官の再転流量の合計が主茎子実の窒素増加量を上回ったので、余剰分は分枝へ流れたものとして扱った。

転流由来の窒素は、密植区で圧倒的に多かった。しかも、密植区における再転流窒素は半分以上が葉からのものであり、第1節に見られた密植による葉の老化の促進は、葉から子実への、窒素の再転流によって起こっている可能性が示唆された。

主茎と分枝とに分けて見てみると、いずれの密度区においても、分枝では、再転流由来窒素の占める割合が半分に満たず、主茎での再転流の方が分枝に比べて活発に起こっていることが判った。特に密植区では、主茎各器官からの再転流窒素量が主茎子実の窒素蓄積量を上回っていたため、その余剰分は主茎から分枝へと流れたものと考えられた。

#### 葉の窒素量の密度反応

葉からの窒素の再転流が密植によって促進されることを、葉の側から確かめるために、葉の窒素量の密度反応を検討した（第13表）。単位土地面積当たりの全葉の窒素量は、R2、R5においては密植区で圧倒的に大きかった。しかし、R5からR6にかけて、葉の窒素量は密植区で大きく低下し、R6においては逆に疎植区の葉窒素量の方が大きくなっていた。主茎葉と分枝葉とに分けてみると、まずR5以降の両者の割合は、疎植区で分枝葉が60-70%を占めていたのに対して、密植区では60-70%を逆に主茎葉が占めていた。R5からR6にかけての窒素量の低下は、疎植区では規模が小さいだけでなく、主茎葉と分枝葉とで同程度であったのに対して、密植区においては、主茎葉、分枝葉のいずれも疎植区以上に低下したうえ、その程度は主茎葉において著しかった。これらの結果は、子実側から見た窒素の動向と一致していた。

第13表 葉の窒素量の密度反応

生育時期	土地面積当たり葉窒素量( $\text{g m}^{-2}$ )					
	疎植区			密植区		
	主茎葉	分枝葉	全葉	主茎葉	分枝葉	全葉
R2	1.57±0.10 (50)	1.54±0.29 (50)	3.11±0.39 (100)	5.73±1.06 (75)	1.92±0.32 (25)	7.66±1.37 (100)
R5	1.90±0.07 (34)	3.76±0.32 (66)	5.66±0.37 (100)	5.37±0.35 (69)	2.36±0.50 (31)	7.73±0.83 (100)
R6	1.30±0.22 (30)	3.09±0.21 (70)	4.39±0.31 (100)	2.13±0.17 (62)	1.28±0.36 (38)	3.41±0.30 (100)

3個体の平均値±標準誤差を用い、面積当たりで表した。

疎植区: 36cm×36cm、密植区: 18cm×18cm。

( )内に全体を100とした主茎、分枝それぞれの割合を示した。

#### 第4節 考察

##### 主茎と分枝の密度反応の違い

密植によって土地面積当たり子実風乾収量が増大したが、それは、葉面積指数の増大というソース側の密度反応と、英数の増大というシンク側の密度反応に起因していた。シンクに対するソースの相対的大きさを表している、1英当たりの葉面積を、生育時期R 5において計算してみた。その結果、密植によって、主茎では1英当たりの葉面積が約2倍にもなっていたが、分枝ではほとんど変化しなかった（第14表）。このことは、密植によるソースの増大効果が主茎で相対的に大きいことを表している。 $^{14}\text{C}$ を用いた実験でも、主茎は分枝に同化産物を供給するが、分枝から主茎への同化産物の移動は小さいとされている（赤尾ら 1982, Kokubun and Asahi 1985）。炭素や乾物に限らず、窒素に関しても、本実験で、密植区では主茎から分枝へ再転流窒素の流れがあることが示された（第12表参照）。すなわち、分枝の子実は、同化産物、窒素とともに、主茎に一部依存しているものと考えられる。

本実験ではまた、R 5における個葉光合成速度が、分枝葉よりも主茎葉において高いことを示した。主茎葉の光合成速度が分枝葉に勝ることは、玖村（1969）や Kokubun and Asahi (1984) も報告していることであるが、本実験では、密植によってさらにその差が拡大することを示した。このことからも、主茎への乾物生産の依存度が密植により高まることが予測された。

第14表 生育時期R5における1莢当たりの葉面積

栽植密度	葉面積／莢 ( $\text{cm}^2 \text{ 莢}^{-1}$ )		
	主茎	分枝	全体
疎植区	29.6±5.1	42.3±3.5	36.9±3.2
密植区	60.7±3.0	39.4±0.1	49.9±1.1

数値は3個体の平均値±標準誤差。  
疎植区;36cmX36cm、密植区;18cmX18cm。

### 密植による炭素・窒素の再転流の促進

本実験により、栄養器官から子実への炭素および窒素の再転流は、密植によって促進されることが明らかにされた。密植区では粒肥大期に植物個体当たりの窒素吸収量が少なくなることが考えられるが、そのことへの補償作用として、植物体内で炭素や窒素の再移動が起こったと考えられる。さらに生长期の窒素固定活性が密植によって早く低下することが報告されている（小松ら 1989）、そのことへの補償作用とも考えられる。植物体の窒素欠乏は有効登熟期間を短くし（Egli et al. 1985）、また逆に、登熟期間が短い品種は、より多くの窒素、乾物を子実へ再転流し、葉の窒素の低下が激しい性質を持つとされている（Egli et al. 1987, Guffy et al. 1992, Vasilas et al. 1995）。本実験でも有効登熟期間は密植によって短くなってしまっており、上記のことと対応していた。その短縮効果が、子実が蓄積する炭素、窒素を主茎に依存していると考えられる分枝で顕著であったことも、分枝で炭素、窒素の欠乏が深刻であることを表すと考えられた。

### 乾物蓄積と窒素蓄積の密度反応の違い

R 2からR 6の間の、植物体における窒素增加量当たりの乾物増加量の割合を計算してみると、密植区で  $36 \text{ gDW g}^{-1}\text{N}$ 、疎植区で  $26 \text{ gDW g}^{-1}\text{N}$  と、密植区で疎植区を上回っていた。このことが、密植によって子実の風乾収量も、また窒素収量も増加したが、その程度は風乾収量の方が窒素収量に比べて大きかったことの原因の一つになっていたと考えられた。R 2からR 6にかけての植物体の窒素含有率を調べてみると、疎植区では窒素含有率が上昇していたのに対して、密植区では大きく低下しており（第 15 表）、

第15表 植物体各部位の窒素含有率の密度反応

部位	生育時期	窒素含有率(%)					
		疎植区		全体	密植区		
全体	R2	2.84±0.07	3.37±0.05	3.07±0.07	3.34±0.12	3.81±0.15	3.45±0.09
	R5	3.07±0.02	3.72±0.05	3.46±0.03	2.75±0.11	3.09±0.07	2.87±0.09
	R6	3.31±0.12	4.12±0.06	3.83±0.08	2.74±0.01	3.63±0.17	3.09±0.00
葉	R2	3.93±0.08	4.49±0.06	4.18±0.08	4.87±0.06	5.37±0.16	4.99±0.05
	R5	3.96±0.10	4.60±0.08	4.36±0.08	3.82±0.12	3.92±0.09	3.86±0.10
	R6	2.94±0.18	3.75±0.07	3.48±0.01	2.15±0.08	2.43±0.10	2.26±0.03
莢実	R2	3.36±0.25	3.50±0.15	3.46±0.17	3.36±0.09	2.69±0.44	3.11±0.18
	R5	4.12±0.03	4.33±0.11	4.26±0.08	4.04±0.12	4.04±0.11	4.04±0.11
	R6	5.13±0.04	5.20±0.05	5.18±0.02	4.64±0.03	4.70±0.14	4.66±0.06
茎+葉柄	R2	1.48±0.09	1.68±0.05	1.56±0.08	1.83±0.13	2.33±0.13	1.95±0.10
	R5	1.63±0.09	1.82±0.14	1.73±0.11	1.04±0.04	0.98±0.10	1.02±0.05
	R6	0.87±0.10	1.14±0.03	1.01±0.05	0.51±0.01	0.65±0.02	0.54±0.01

数値は3個体の平均値±標準誤差。  
疎植区, 36cm×36cm; 密植区, 18cm×18cm。

上記のことを裏付けている。R 5 以降は、子実のみならず、いずれの器官においても窒素含有率が密植区で低くなっていた。したがって密植による乾物蓄積と窒素蓄積のバランスの変化は、特定の器官のみに起こる現象ではなく、植物体全体としての反応であることが判った。

ダイズの多収栽培において、密植栽培とともに重要視されているのが窒素多肥栽培である。マメ科作物であるダイズは窒素固定を行うため、基肥窒素は、根粒がある程度着生して窒素固定を行うまでのものと考えられ、それゆえに、施肥窒素は $2 \text{ g m}^{-2}$ 程度の低い水準でも構わないと従来考えられていた。しかし、固定窒素だけでは得られる収量に限界があること（Hashimoto 1976）や、新しい品種は多肥栽培向けに育種されてきていることから、基肥窒素の重要度が認識されはじめている。

また、ダイズにおいて、高タンパク質子実の品種では子実収量が低いことが多いとされている（Salado-Navarro et al. 1985, Wilcox and Cavins 1995）。その原因として、子実が葉の窒素を奪ってしまい、葉の光合成速度を低下させるとともに、葉の老化を促進してしまうという、ダイズが有する性質（Sinclair and de Wit 1975, Lindoo and Noodén 1976, Sinclair and de Wit 1976, Derman et al. 1978）が、高タンパク質子実品種においては顕著である可能性が考えられている。もし、窒素を施肥することによって葉の窒素条件を良くすることができれば、葉と子実との間の窒素競合を軽減させることができ、子実風乾収量、子実窒素収量をともに増加させることができると考えられる。

そこで、本章では子実窒素含有率が異なる2品種、すなわち子実の窒素含有率が高い品種エンレイ、および比較的低い品種のタチユタカを供試し、窒素施肥、無施肥の条件下で栽培を行うことによって、子実風乾収量および子実窒素収量に対する窒素施肥の効果を比較検討する（第1節）とともに、葉から子実への窒素の再転流に関して、子実の

窒素含有率が異なる品種間に差が存在するのか、そして窒素施肥によって子実への窒素の再転流は影響を受けるのかを検討した（第2節）。

（2）窒素含有率の異なる品種間における窒素の再転流と施肥による影響

前項で述べたように、窒素含有率の異なる品種間における窒素の再転流は、施肥量によって影響を受ける。そこで、施肥量による影響を検討するため、各品種の施肥量を2倍に増加させ、施肥量を2倍に減らす場合についても検討した。

（3）施肥量による影響

施肥量による影響は、施肥量によって施肥量を2倍に増加させた場合と施肥量を2倍に減らした場合とで、施肥量を2倍に増加させた場合の方が施肥量を2倍に減らした場合よりも、施肥量による影響が大きい。

（4）施肥量による影響

施肥量による影響は、施肥量によって施肥量を2倍に増加させた場合と施肥量を2倍に減らした場合とで、施肥量を2倍に増加させた場合の方が施肥量を2倍に減らした場合よりも、施肥量による影響が大きい。

## 第1節 子実の風乾収量および窒素収量における施肥反応

子実窒素含有率の高いエンレイと比較的低いタチユタカの2品種を用いて、子実の風乾収量と窒素収量の施肥反応を検討した。またその結果を、収量構成要素の施肥反応に注目して解析した。

### 材料と方法

#### 1) 1995年の実験

##### 実験材料の育成

第1章で用いた子実窒素含有率の高い品種エンレイと、比較的低い品種タチユタカを、 $36\text{ cm} \times 36\text{ cm}$  ( $7.7\text{ 本 m}^2$ ) の播種密度で、第1章と同様な方法で栽培した。この播種密度は関東地方における標準的な密度である。基肥として、硫安  $30\text{ g m}^{-2}$  ( $\text{N}, 6\text{ g m}^{-2}$ ) を与えたものをN施肥区、与えなかったものをN無施肥区とした。リン酸、カリについては、両区とも  $6\text{ g m}^{-2}$  を、それぞれ、過磷酸石灰、硫酸カリの形で全層施肥した。

##### 子実風乾収量および収量構成要素の測定

第1章と同じ時期に収穫し、同じ方法で子実風乾収量と収量構成要素を測定した。

### 子実窒素収量の測定

第1章第3節と同じ方法で測定した。

### 2) 1997年の実験

#### 実験材料の育成

材料として品種エンレイのみを供試し、1997年6月19日に東京大学農学部附属農場の圃場に栽植密度 30 cm × 30 cm で播種した。施肥、栽培管理は 1995 年と同じように行った。開花始期は 7 月 24 日であった。

#### 子実風乾収量及び収量構成要素の測定

10月24日に各区10個体を収穫し、1995年と同じ方法で子実風乾収量を調査した。

## 結果

### 子実風乾収量の施肥反応

子実風乾収量は、いずれの品種においてもN施肥によって増加した（第16表）。その増加程度は、1995年にはいずれの品種でも約30%であったが、1997年のエンレイでは約10%であった。主茎、分枝別に見ると、主茎の占める割合はいずれの年、いずれの品種、いずれの施肥条件下でも約30%と変わらず、栽植密度の場合とは異なり、N施肥は、主茎、分枝別の子実風乾収量の割合に影響を及ぼさないことが判った。

### 収量構成要素の施肥反応

子実風乾収量の結果を収量構成要素に分けて検討してみた（第17表）。まず、英数は、N施肥によって19-25%の範囲で増加していた。増加程度は主茎、分枝で同じであった。1英粒数および1粒重の変化は、いずれも英数の変化に比べれば小さく、子実風乾収量の施肥反応は、主として英数の施肥反応を反映しているものと考えられた。

### 英数決定要素の施肥反応

子実風乾収量と最も関係が強かった収量構成要素の英数について、そのN施肥による増加要因を、1995年の材料について、節数、有効節数割合、1節英数に分けて主茎、分枝別に解析した（第18表）。N施肥によって、いずれの品種においても、主茎、分枝とも同じ割合で英数が増加していた。しかし、主茎では1節英数の増加が英数の増加に

第16表 主茎、分枝別子実風乾収量の施肥反応

年度	品種	子実風乾収量(g m <sup>-2</sup> )									
		N無施肥区			N施肥区						
		主茎	分枝	全体		主茎	分枝	全体			
1995	タチユタカ	80.9± (31)	6.3 (69)	181.1± (100)	8.6 (100)	262.0±10.9 (100)	98.5±10.3 (29)	237.1±11.9 (71)	335.6±17.0 (100)		
	エンレイ	67.7± (29)	4.6 (71)	169.2± (100)	9.1 (100)	236.8±11.2 (100)	101.5± (32)	7.8 (68)	216.2±18.9 (100)	317.7±17.0 (100)	
1997	エンレイ	131.8±21.1 (30)	305.0±25.4 (70)	436.8±35.5 (100)		154.2±21.2 (33)	318.3±9.2 (67)	472.5±30.8 (100)			

8個体(1995年)、10個体(1997年)の平均値±標準誤差を用い、面積当たりで表した。

( )内に全体を100とした場合の主茎、分枝それぞれの割合を示した。

第17表 収量構成要素の施肥反応

年度	品種	英数						1英粒数		1粒重	
		N無施肥区			N施肥区			N無施肥区	N施肥区	N無施肥区	N施肥区
		主茎	分枝	全体	主茎	分枝	全体				
m <sup>2</sup> 土地											
1995	タチユタカ	219±16 (31)	478±26 (89)	697±31 (100)	240±22 (28)	613±36 (72)	854±40 (100)	1.95±0.03 1.97±0.03	2.01±0.03 1.87±0.03	194±5 220±5	196±5 246±5
春	エンレイ	155±10 (28)	394±22 (72)	549±26 (100)	223±19 (32)	465±34 (68)	688±27 (100)	1.97±0.03 1.81±0.05	1.87±0.03 1.68±0.03	220±5 291±3	246±5 285±5
	1997	エンレイ	263±39 (32)	568±41 (68)	831±68 (100)	341±35 (34)	640±25 (86)	989±61 (100)	1.81±0.05 1.81±0.05	1.68±0.03 1.68±0.03	291±3 285±5

数値は8個体(1995年)、10個体(1997年)の平均値±標準誤差。英数は面積当たりで表した。

英数については、()内に全体を100とした場合の主茎、分枝それぞれの割合を示した。

1英粒数と1粒重に関しては、主茎と分枝の間に差が見られなかつたので両者を込みにして表した。

第18表 主茎、分枝別英数決定要素の施肥反応

要素	品種	N無施肥区			N施肥区		
		主茎	分枝	全体	主茎	分枝	全体
節数 (m <sup>-2</sup> 土地)	タチユタカ	104.2±1.7	167.2±9.7	271.3±11.2	106.7±1.3	204.5± 6.5	311.2±6.2
	エンレイ	93.9±1.3	182.6±5.5	276.5±6.1	99.0±1.3	240.5±19.6	339.5±20.1
有効節数割合 (%)	タチユタカ	54.7±4.5	95.1±2.1	79.7±0.8	46.2±6.3	92.3±4.4	76.1±0.9
	エンレイ	68.7±5.5	95.3±2.0	86.2±1.7	76.6±4.5	90.0±3.0	86.2±2.9
1節英数	タチユタカ	3.86	3.00	3.23	4.91	3.26	3.61
	エンレイ	2.41	2.27	2.31	2.93	2.15	2.36

数値はR5、R6時における6個体の平均値土標準誤差、節数は面積当たりで表した。

主茎節数には初生葉節、子葉節を含む。

全節数に対する着葉節数の割合を有効節数割合とした。

1節英数の英数は収穫時の値(8個体の平均値)を用いて計算した。

結びついていたが、分枝では節数の増加が芻数の増加に結びついていた。主茎では、分枝ほど節数を多く増やすことができないため、このように1節芻数の増加という形でN施肥の効果を補償しているものと考えられた。

#### 子実窒素収量の施肥反応

1995年の材料について、子実窒素収量の施肥反応を検討した。子実窒素収量は、N施肥によっていずれの品種も増加した（第19表）。しかしながら、その増加程度はエンレイで約40%、タチユタカで約30%と、子実窒素含有率の本来高いエンレイの方が大きかった。先に述べたように、子実風乾収量に対するN施肥の増収効果は両品種とも約30%であったことを考えると、エンレイでは、N施肥の効果が風乾収量よりも窒素収量に大きく表れるということができた。そのため、子実の乾物当たり窒素含有率が、エンレイではN施肥により程度は小さいが上昇していた（第19表）。しかし、タチユタカについては逆にやや減少する傾向が見られた。したがって、N施肥は、本来、子実窒素含有率が高い品種において子実窒素収量の増収効果が高いことが示された。また、子実窒素収量に対するN施肥の効果は、風乾収量と同様に主茎と分枝で等しく、N施肥によって主茎、分枝の分配割合は変化しなかった。

第19表 主茎、分枝別子実窒素収量と子実の窒素含有率の施肥反応

品種	子実窒素収量						窒素含有率	
	N無施肥区			N施肥区			N無施肥区	N施肥区
	主茎	分枝	全体	主茎	分枝	全体		
g m <sup>-2</sup>								
タチユタカ	4.64±0.58 (33)	9.63±0.75 (67)	14.27±0.90 (100)	5.82±0.32 (32)	12.59±1.07 (68)	18.40±1.35 (100)	6.18±0.12	6.04±0.04
エンレイ	3.87±0.35 (27)	10.55±0.52 (73)	14.42±0.78 (100)	6.82±0.64 (34)	13.44±1.22 (66)	20.25±1.17 (100)	6.67±0.04	6.77±0.06

数値は5個体の平均値±標準誤差、子実窒素収量は面積当たりで表した。

子実窒素収量については、()内に全体を100とした場合の主茎、分枝それぞれの割合を示した。

子実窒素含有率については、主茎と分枝の間に差が見られなかつたので、両者を込みにして表した。

## 第2節 子実窒素の由来に対する窒素施肥の影響

前節の結果から、子実窒素含有率の本来高い品種エンレイにおいては、窒素施肥によって子実窒素収量の増加率が風乾収量の増加率に比べて高くなることが判った。その原因を探るために、子実に窒素が蓄積する過程における、葉および他の器官から再転流してきた窒素と、土壤から吸収して直接子実に供給された土壤由來の窒素とに分けて、窒素施肥の効果を検討してみた。さらに、窒素の再転流と葉の光合成速度との関係についても検討した。

### 材料と方法

実験材料については、第1節における1995年の実験材料を用い、光合成速度の測定、窒素含有率の測定については、第1章第1節と同じ方法で測定した。各器官から子実への窒素再転流量の推定については、第1章第3節と同じ方法で行った。

## 結果

### 栄養器官から子実への窒素の再転流

子実肥大盛期にあたるR5からR6の間の1日当たり子実の窒素増加量は、N無施肥区においてもエンレイの方が高い傾向にあったが、N施肥による増加率も、エンレイ、タチユタカでそれぞれ51%、35%と、エンレイの方が大きかった（第20表）。子実に蓄積された窒素を、葉および他の器官から再転流してきた窒素と、土壤から吸収して直接子実に供給された土壤由来の窒素とに分けてみると、N施肥によって、タチユタカは再転流、新規吸収窒素をともに増加させたのに対して、エンレイでは新規吸収窒素を大きく増加させた一方で、再転流窒素を減少させていた。その結果、この期間に子実に蓄積された窒素に占める再転流窒素の割合は、タチユタカでは、N施肥区でもN無施肥区でも約30%で変わらなかったのに対して、エンレイでは、N無施肥区で約70%であったものが、N施肥区においては約30%にまで減少していた。このことは、本来、子実窒素含有率の高いエンレイにおいては、施肥窒素の少ない状態では他の器官から窒素を奪い、子実に優先的に窒素を蓄積させる性質を有しているが、一旦施肥条件におかれると他の器官から窒素を奪奪する傾向を減少させることを示していた。

また、再転流窒素のうち、葉からのものが最も大きかった。葉からの再転流量は、N施肥によっていずれの品種でも減少したが、エンレイにおいて顕著に減少していた。したがって、N施肥によって葉からの窒素の再転流は抑制されることが判ったが、その効果もエンレイのような子実窒素含有率の高い品種で大きいといえた。

第20表 子実肥大期の1日当たり子実の窒素増加量とその由来

品種		子実窒素増加量( $\text{mg m}^{-2} \text{土地 日}^{-1}$ )					新規吸収	合計
		葉	葉柄	莢殻	茎	合計		
タチユタカ	N無施肥区	73.2 (16)	16.1 (3)	43.7 (9)	21.1 (5)	154.1 (33)	307.3 (67)	461.5 (100)
	N施肥区	61.3 (10)	18.2 (3)	67.9 (11)	36.9 (6)	184.4 (30)	439.4 (70)	623.7 (100)
エンレイ	N無施肥区	137.9 (27)	29.6 (6)	110.0 (22)	58.3 (11)	335.8 (66)	171.9 (34)	507.7 (100)
	N施肥区	82.2 (11)	23.7 (3)	67.3 (9)	49.0 (7)	222.2 (29)	545.4 (71)	767.6 (100)

各器官の窒素減少量を子実への再転流量とした。  
 ()内に子実への寄与率を%で示した。

### 葉の窒素含量の施肥反応

葉からの窒素再転流は、当然、葉の窒素含量を低下させるはずである。そこで、R 5からR 6の時期における単位葉面積当たり窒素含量を調べた。R 5からR 6にかけて、単位葉面積当たり窒素含量はいずれの品種でも低下していた（第 21 表）。エンレイにおいてはN無施肥区での低下が著しく、先にも述べたように施肥窒素の少ない状態では、葉からの窒素吸奪がタチユタカより大きいことをうかがわせた。しかし、これは窒素の施肥によって改善され、N施肥区ではエンレイの方が高い窒素含量を示していた。これらの反応は主茎葉に比べて、分枝葉において顕著に表れていた。

### 主茎個葉と分枝個葉の光合成速度の施肥反応

R 5からR 6にかけて、いずれの品種においても光合成速度は主茎葉でも分枝葉とともに低下していた（第 22 表）。N無施肥区においては、生育が進んだR 6の時期には、エンレイの方が主茎葉、分枝葉のいずれにおいても光合成速度がタチユタカより低くなっていた。生育にともなう光合成速度の低下程度を両施肥区間で比較してみると、タチユタカではN無施肥区よりもむしろN施肥区で大きい傾向があった。しかしエンレイでは、特に分枝葉において、N無施肥区の光合成速度の低下が大きく、葉面積当たりの窒素含量の結果と一致していた。そして、N施肥によってその低下は抑制されていた。分枝葉は本章で供したダイズ個体群の乾物生産の主体を成していたため、その、個体群全体に及ぼす効果は大きいと考えられた。

第21表 主茎葉と分枝葉の単位葉面積当たり窒素含量の施肥反応

品種	生育時期	単位葉面積当たり窒素含量(mg dm <sup>-2</sup> )					
		N無施肥区			N施肥区		
		主茎葉	分枝葉	全葉	主茎葉	分枝葉	全葉
タチユタカ	R5	22.3±0.6	21.0±0.5	21.6±0.3	20.0±0.8	16.8±1.2	18.0±1.0
	R6	15.1±1.4	13.6±0.7	14.2±0.9	13.0±0.9	10.6±0.2	11.5±0.4
エンレイ	R5	20.4±0.9	21.4±0.6	21.0±0.5	18.3±0.7	16.8±0.6	17.3±0.6
	R6	12.5±1.3	11.8±0.5	12.0±0.7	13.8±2.2	13.6±0.9	13.7±0.5

数値は3個体の平均値±標準誤差。

第22表 主茎葉と分枝葉の光合成速度の施肥反応

品種	生育時期	光合成速度( $\text{mgCO}_2 \text{dm}^{-2} \text{h}^{-1}$ )			
		N無施肥区		N施肥区	
		主茎葉	分枝葉	主茎葉	分枝葉
タチユタカ	R5	35.4±4.2	31.3±0.4	38.8±2.5	40.3±2.0
	R6	23.9±3.0	21.0±1.1	16.9±0.8	18.2±1.2
エンレイ	R5	32.8±3.7	35.5±1.4	38.0±1.0	33.3±1.5
	R6	18.9±3.7	8.6±1.6	18.2±0.8	20.6±2.5

数値は3個体の平均値±標準誤差(主茎葉は3枚の平均、分枝葉は6枚の平均)。  
主茎葉は第10葉、分枝葉は第3節、第4節から発生した分枝の最上位展開葉。

### 第3節 考察

#### 窒素要求度が大きい品種エンレイの特徴

本来、子実窒素含有率が高い、すなわち子実の窒素要求度が大きい品種のエンレイは、施肥窒素がなく、子実肥大期に吸収する窒素が限られている条件では、子実の窒素蓄積のために、葉をはじめとする栄養器官から多くの窒素を奪っていた。エンレイは、栄養器官への窒素蓄積量が多く、その窒素を子実へ送る割合が高いという、高タンパク質子実品種に特有の特徴 (Carter et al. 1982) を持っているといえる。さらに、高タンパク質子実品種は登熟期間が短いことが多く (Leffel et al. 1992) 、それゆえ1粒重が小さかったり、低収量であったりする (Salado-Navarro et al. 1985, Wilcox and Cavins 1995) といわれている。実際にN無施肥条件下では、エンレイの有効登熟期間は30日であり、36日であったタチユタカに比べて6日短かった。

子実窒素収量のN施肥による増加程度は、エンレイの方がタチユタカに比べて大きく、子実の窒素含有率は、N施肥によってエンレイのみ増加していた。窒素欠乏は、子実数、1粒重、子実窒素含有率をすべて低下させるといわれている (Cure et al. 1988)。逆に、開花期の窒素追肥は、英数、1粒重のみならず、子実の窒素含有率を増加させる効果があるといわれている (渡辺ら 1983, 中野ら 1987)。さらに渡辺ら (1983) の実験結果では、用いた有限伸育型6品種のうち、本来窒素含有率が高い品種ほど、N施肥による子実の窒素含有率の増加率が大きい傾向が認められた。また、Zhang et al. (1987)によると、植物生長制御物質であるベンジルアミノブリンとナフタレン酢酸を葉に噴霧し、葉

の老化を抑制すると、英数、子実数、1粒重、子実収量は増加せず、子実窒素含有率のみ増加したという。このことは、葉からの窒素の再転流量が小さいタチウタカでは、N施肥により子実窒素含有率が増加しないが、葉からの窒素の再転流が大きいエンレイでは、N施肥により子実窒素含有率が増加したという本章の結果を支持するものである。

#### エンレイの施肥反応の年度間差

なお、エンレイの子実風乾収量の施肥反応を年度間で比較してみると、1995年と1997年とでは、N施肥による子実収量増加程度は異なっていた。1995年ではN施肥によって英数と1粒重の両方の増加したことが增收につながっていた。しかしながら1997年では、N施肥によって1粒重は増加せず、英数のみが増加した。その結果、1995年に比べてN施肥による增收効果が小さかった。Tanaka et al. (1984) はN施肥による収量増加は低い収量レベルでは1粒重の増加により、高い収量レベルでは子実数の増加によるものであったとしている。高い収量レベルであった1997年には子実数の増加のみが認められ、1995年では両者が増加したことは、その報告と一致する結果であった。

### 第3章 ダイズ植物体における窒素の動態

植物体を構成する重要な元素である炭素と窒素は、植物体の中をシンクとソースの関係に従って移動し、その多くの部分が最終的には子実に蓄積される。光合成によって取り込まれた炭素は、特定の器官において一時的に貯蔵されることがあるが、比較的単純に最終的なシンクである子実に到達する。しかし、窒素の移動は、炭素に比べればはるかに複雑な影響を植物体に及ぼす。なぜならば、窒素は、炭素のように単なる乾物の構成物質として存在するだけでなく、タンパク質の構成元素として常に各器官の生理活性を制御しながら再転流を繰り返していくからである。例えば、葉に蓄積された窒素は光合成を維持するために機能するが、次のシンクが形成されると再転流を起こし、その結果、葉の光合成速度を低下させてしまう (Sinclair and de Wit 1975, Lindoo and Noodén 1976, Sinclair and de Wit 1976, Derman et al. 1978)。特に、子実が窒素の大きなシンクとなっているダイズにおいては複雑である。本章では、英の着生が開始したダイズ植物体で、葉、莢などの窒素のシンクとなりうる器官を切除した場合、注目する葉の窒素レベルがどう変化するか、光合成速度がどう変化するか、そして同時に、葉柄や莢といった器官の窒素レベルがどうなるかを調べることによって、植物体内での窒素の動きが、どういう機構によって制御されているかを知ろうとした。

## 材料と方法

### 実験材料の育成

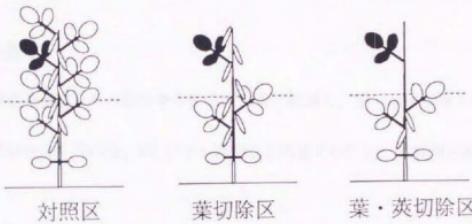
実験には品種エンレイを使った。その理由は、第1章、第2章で示されたように、エンレイはその子実の窒素含量が高く、子実が窒素の大きなシンクとなっているといえるからである。1990年8月20日に、東京大学農学部附属農場の圃場に播種した。畠幅60cm、株間30cm、1株3粒播きとし、第1本葉が完全展開した時期に間引いて1株1本立とした。基肥として、N-P-K(3-10-10)の複合化成肥料を、窒素につき $1.35\text{g m}^{-2}$ に相当する量を与えた。開花始期は9月15日であった。

### 切除処理の方法と時期

切除処理は、主茎上に最頂葉を含め7枚の葉が出葉し、最頂葉がフルサイズに達した時期に行った。その時期は、莢が盛んに生長するR5の前半(Fehr et al. 1971)に相当していた。光合成の測定を行う葉は、上から3枚目の第3葉とし、それを中心に、第1回図に示したような2種類の切除処理を行った。葉切除区では、光合成測定葉を中心に上下各2枚の葉を切除した。葉・莢切除区では、葉切除を行った上、光合成測定葉の節およびその上下各2節、茎頂に着生した莢を切除した。

### 光合成速度の測定

切除処理日を第1回目として、以後7日ごとに、処理開始3週後まで、第3葉の光合



第1図 切除処理の模式図

黒く示した葉は光合成測定葉（第3葉）

成速度を測定した。測定には半開放系の携帯用光合成・蒸散測定装置（KIP-8510、小糸工業社製）を用いた。測定日はいずれも晴天であり、午前8時から午後2時までの時間帯に、第3葉の中央小葉中央部を、1cm×5cmのアクリル製同化箱にはさみ、太陽光による飽和光下で測定した。測定は、各区5個体について行った。

#### 植物試料の採取

光合成速度を測定した5個体を午後3時過ぎに採取し、葉・茎・葉柄・莢・それ以外の各部分に分けた。その後、80°Cで1週間以上乾燥させた後、乾物重を測定した。

#### 窒素の定量

各器官の乾物を、やげんを用いて粉碎し、80°Cで1日以上乾燥させた後、約20mgをとり、それを試料として水野・南（1980）の方法に準じて、ミクロケルダール法により窒素を定量した。

## 結果

### 光合成測定葉の窒素含量と光合成速度の変化

対照区の光合成測定葉（第3葉）の窒素含量は、処理開始7日後にピークを示した後、徐々に低下し、14日以後に大きく減少した（第23表）。この窒素含量の低下は、他の葉を切除してもほぼ同じ傾向であった。しかし、英を切除すると、第3葉の窒素含量は低下せず、処理後21日目においてもまだ、最初の窒素レベルが維持されていた。このことは、英がついた植物体においては、葉どうしでは窒素の取り合いが行われていないこと、さらに、英が葉から多くの窒素を収奪していることを示唆していた。

葉の単位窒素量当たりの光合成速度は、光合成の窒素利用効率を表す。光合成の窒素利用効率は、対照区の葉では生育期間を通じほぼ一定に保たれていた（第23表）。葉切除区の光合成の窒素利用効率も対照区とほぼ同じレベルに維持されていた。このことは、対照区や葉切除区の葉の光合成は、窒素の変動に平行して変化していることを示している。一方、葉・英切除区の光合成の窒素利用効率は、対照区より大きく低下している。これは、英切除により、葉に多量の窒素が蓄積したにも関わらず、その葉の光合成速度が高く維持されなかったことを表している。なぜ光合成が維持されなかつたかを考察してみると、英切除により葉に流入した窒素が、機能しないタンパク質に取り込まれ、その結果、葉の光合成の窒素利用効率が低下したためと考えられた。

### 異なる器官における窒素量の変化

第23表 第3葉の窒素含量、光合成速度および単位窒素量当たりの光合成速度に対する器官切除処理の影響

処理後日数	窒素含量			光合成速度			単位窒素当たりの光合成速度		
	対照区		葉切除区	対照区		葉切除区	葉・英切除区	対照区	
		mgN dm <sup>-2</sup>			mgCO <sub>2</sub> dm <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup>			mgCO <sub>2</sub> mg <sup>-1</sup> N h <sup>-1</sup>	
0	25.3±0.9			28.6±1.0				1.14±0.07	
7	27.3±1.2	27.6±0.9	29.1±2.0	28.6±1.1	28.6±1.2	23.7±0.8	1.05±0.04	1.04±0.07	0.82±0.04
14	25.7±1.2	23.6±1.4	28.2±1.0	28.4±1.3	29.0±0.5	25.6±0.6	1.11±0.07	1.25±0.08	0.91±0.05
21	19.7±2.2	18.7±1.4	27.4±1.0	17.0±1.7	19.0±1.1	24.6±1.1	0.92±0.15	1.05±0.12	0.91±0.06

注目した葉は第3葉である(第1図参照)。

数値は5個体の平均値±標準誤差。

対照区における葉の窒素量の変化はすでに述べたが、対照区植物体の他の器官についてもその変化を調べた（第24表）。処理開始後21日間で窒素量は葉では開始時の78%に低下していたに過ぎないが、茎では46%にまで、また、葉柄では33%にまで大きく低下していた。またその低下の開始時期も、茎や葉柄では葉に比べて早かった。これらのこととは、莢の生長にともなう窒素の低下を、葉で最小限に抑えるため、窒素が他器官から優先的に莢へ供給されていると考えることができる。

第24表 対照区における各器官の窒素含量の推移

処理後日数	窒素含量(mg/器官)		
	第3葉	茎	第3葉葉柄
0	21.1±0.7 (100)	11.7±0.9 (100)	2.1±0.1 (100)
7	22.8±0.9 (108)	7.9±0.3 (68)	2.0±0.1 (94)
14	21.5±0.9 (101)	8.3±1.2 (71)	1.2±0.1 (58)
21	16.5±1.7 (78)	5.4±0.6 (46)	0.7±0.2 (33)

数値は5個体の平均値±標準誤差。

( )内には、各器官における処理開始日の窒素含量に対する各測定日の窒素含量を%で示した。

## 考察

### 莖切除による葉の窒素の維持

莖切除により、着目葉の窒素量、光合成速度は生育後期にも高く維持され、老化の進行が抑制されていた。しかし同時に、莖切除によって光合成についての窒素利用効率は低下した。莖を切除すると、葉内に貯蔵態のタンパク質 (Vegetative Storage Protein) の蓄積が見られること (Wittenbach 1982, Wittenbach 1983) が知られている。したがって莖切除によって葉内に大きく蓄積した窒素の一部分は、貯蔵態タンパク質のような光合成に関与しない非機能的形態で存在すると考えられた。戸内ら (1988) は、大部分の Rubisco は葉の展開期に合成されると報告しており、本実験のように、完全展開後に蓄積された窒素は、Rubisco 合成に使われないのかも知れない。

### 各器官の窒素量の時期的变化

戸内ら (1955) は、葉の窒素含有率は生育の進行とともに漸減するが、茎の窒素含有率は初期に著減すると報告している。また、Seddigh and Jolliff (1986) は、子実生長にともない葉柄、茎、莖から直ちに窒素が再転流するが、葉からは登熟後期になって初めて再転流を開始するとしている。さらに Warembourg and Fernandez (1985) も、茎と葉柄の窒素レベルは、子実の肥大開始の前と後で急激に変化することを観察している。本実験でも窒素の生育にともなう変動は、第 3 葉では小さく、比較的安定していたのに対して、葉柄、茎ではその変動が大きかった。また、窒素の減少は、茎、葉柄

で葉身よりも早い時期に起っていた。これらのことを総合すると、植物体各器官の中  
で、葉の窒素含量はできるだけ一定に維持されるような機構が働いていること、そして  
茎、葉柄は、窒素の体内移動に関しバッファー的な役割を有していることができる。

ダイズ栽培における窒素の供給源としては、施肥窒素と根粒による固定窒素の2つがある。他の作物と同様、窒素施肥によって収量を上げようとする場合、ダイズでは、窒素施肥によって根粒着生が抑制され、その結果、固定窒素の供給が相対的に減少するといわれている（松本ら 1982）。窒素施肥による根粒生長の抑制は、肥料中の無機窒素に由来する硝酸が根粒着生を抑制するためとされている（McClure and Israel 1979）。ところで、日本で広く栽培されているダイズ品種エンレイの根粒超多量着生突然変異系統、En6500 は、その正常系統に比べて、根粒着生量が多いだけではなく、根粒着生に対する硝酸耐性が強いといわれている（Akao and Kouchi 1992, Takahashi et al. 1995）。しかしながら、En6500 は根粒を多量に着生するという性質とともに、草丈が低い（赤尾 1991, Francisco et al. 1992）、全乾物重が小さい（Akao and Kouchi 1992, Francisco et al. 1992, Takahashi et al. 1995）というマイナスの生育特性を持っている。この性質は、ダイズ、インゲン、エンドウにおける根粒超多量着生系統に共通に認められるものようである（Day et al. 1987, Duc and Messager 1989, Hansen et al. 1992, Hussain et al. 1992a）。

今後の持続性農業について考えたとき、施肥窒素の節減のために、根粒超多量着生変異系統の開発とその効果的利用は極めて重要であり、そのためにも、その生育特性を明らかにすることは意義深いことと考えられる。本章では、根粒超多量着生変異系統における根粒着生特性、植物体の生長特性を、種々の角度から明らかにしようとした。

## 第1節 根粒の着生と発達

ダイズ品種エンレイの根粒超多量着生突然変異系統(Supernodulation line, Sup 系統)

である En6500 は、その正常系統 (Nor 系統) に比べて多量の根粒を着生するといわれている。そこでここでは、根粒の着生と発達の実態を両系統について調査するとともに、窒素施肥によって根粒の着生と、その発達が抑制されるかどうかを検討した。

### 材料と方法

#### 実験材料の育成

実験材料としては、エンレイの正常系統 (Nor 系統) とその根粒超多量着生系統 (Supernodulation line, Sup 系統) の一つ En6500 を供試した。1997年6月19日に、東京大学農学部附属農場の圃場に、 $30\text{ cm} \times 30\text{ cm}$  ( $11.1\text{ 本 m}^{-2}$ ) の密度で播種した。初生葉展開後に間引いて1株1本立とした。

#### 施肥区の種類

根粒着生に対する施肥窒素の影響をみるために、N 施肥区と N 無施肥区を設けた。基肥として砕安  $30\text{ g m}^{-2}$  (N として  $6\text{ g m}^{-2}$ ) を基肥として与えたものを N 施肥区、与えなかったものを N 無施肥区とした。リン酸、カリについては、両区とも成分で  $6\text{ g m}^{-2}$  を、それぞれ過磷酸石灰、硫酸カリの形で全層施肥した。各区の大きさは  $5 \times 5\text{ m}$  であった。

開花始期は両系統とも 7 月 24 日であった。

#### 植物体および根粒乾物重の測定

播種 4 週後の 7 月 17 日以降、2 週間ごとに各区から 5 個体を採取した。採取した個体について根をよく水洗した後、80°C で 1 週間以上乾燥させ、乾物重を測定した。根の乾物重を測定した材料について、根粒を根から分離し、それらを再び 80°C で 1 日以上乾燥させた後、根粒の乾物重を測り、同時に根粒数を数えた。

## 結果

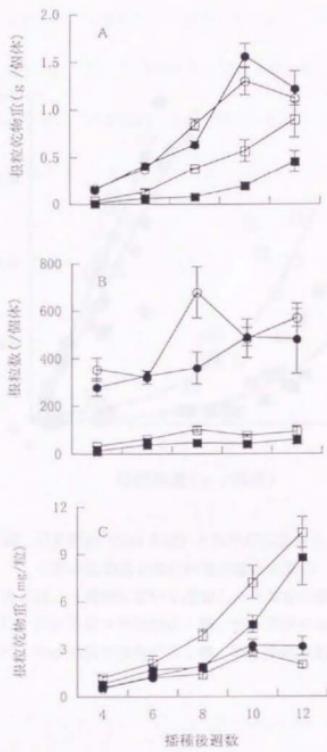
### 根粒量

植物 1 個体当たりの根粒乾物重は、両系統とも生育にともなって増加したが、全生育期間を通じて、Sup 系統の根粒乾物重が Nor 系統のそれを上回っていた（第 2 図）。これを根粒数と根粒 1 粒重に分けて調べてみると、全生育期間を通じて、根粒数は Sup 系統の方が Nor 系統よりも多かった。しかし根粒 1 粒重は、Nor 系統の方が Sup 系統よりも大きい傾向を示していた。したがって、Sup 系統の植物体当たり根粒乾物重が Nor 系統よりも大きいのは、1 粒重が大きいことによるのではなく、根粒数が多いことによるものであった。

Nor 系統と Sup 系統との間で個体当たりの根粒数、さらには根粒乾物重が異なるのは、根粒が着生する根の量が異なるためかも知れない。そこで、根の乾物重と根粒乾物重との関係を調べてみた（第 3 図）。その結果、同じ根乾物重に対する根粒乾物重は Sup 系統が Nor 系統をはるかに凌駕していた。このことは、同じ根乾物重で維持している根粒が Sup 系統で多いことを示しており、Sup 系統では根粒着生が過剰になっていることをうかがわせた。

### 施肥窒素による根粒発達の抑制

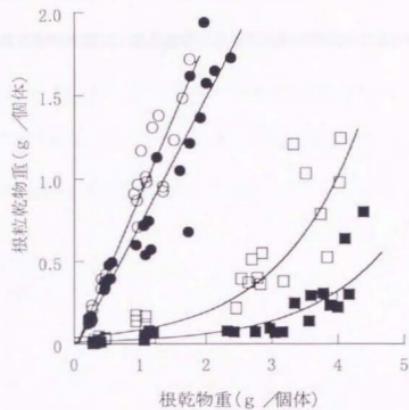
次に、窒素施肥による根粒着生の抑制を検討してみた。Nor 系統についてみると、N 施肥区の根粒乾物重は、N 無施肥区のそれよりも有意に低くなってしまい、明らかに根粒



第2図 正常系統 (Nor系) と根粒超多量着生系統 (Sup系) の根粒生長特性

A. 根粒乾物重; B. 根粒数; C. 根粒1粒重  
 □, Nor系N無施肥区; ■, Nor系N施肥区;  
 ○, Sup系N無施肥区; ●, Sup系N施肥区  
 各処理区5個体の平均値

図中の紙線は標準誤差を表している



第3図 正常系統 (Nor 系統) と根粒超多量着生系統 (Sup 系統)

の根の乾物重と根粒の乾物重との関係

各点は、5時期において採取した5個体の値に対応している

□, Nor 系統N無施肥区; ■, Nor 系統N施肥区;

○, Sup 系統N無施肥区; ●, Sup 系統N施肥区

の発達は施肥窒素によって抑制される傾向が示された（第2図）。一方、Sup系では、N施肥区とN無施肥区の間に根粒乾物重の有意な差が認められなかつた。したがつて、Sup系の根粒発達は、窒素施肥によって抑制されないことが判つた。

## 第2節 生長速度と光合成速度

Sup 種は Nor 種に比べて生育が劣ることが報告されている（赤尾 1991, Akao and Kouchi 1992, Francisco et al. 1992, Takahashi et al. 1995）。そこで、本節で生長解析を行い、どの生長パラメータが両系統の生育の差に影響しているのかを検討するとともに、その原因を光合成速度の面から検討した。

### 材料と方法

#### 実験材料

第1節と同じ材料を用いた。

#### 生長解析

最大葉面積期と考えられた、播種 6 週後から 8 週後の期間における個体群生長速度 (Crop Growth Rate, C G R) 、相対生長率 (Relative Growth Rate, R G R) 、純同化率 (Net Assimilation Rate, N A R) 、葉面積比 (Leaf Area Ratio, L A R) を計算した。

#### 光合成速度の測定

播種 43 日後 (8月 1日) と播種 62 日後 (8月 20日) に、携帯用光合成測定装置 (LC4,

ADC 社製) を用いて主茎葉の光合成速度を測定した。Nor 系統では下から数えた第 6、8、10 葉を、Sup 系統では下から数えた第 4、6、8 葉を測定葉とした。測定は、午前 9 時から午後 1 時までの時間帯に、それぞれの葉の中央小葉の先端部について行った。Nor 系統の第 6 葉と Sup 系統の第 4 葉は、出葉日が 1 日異なっていただけであり、さらにそれぞれの 2 枚上位、4 枚上位の葉についても、出葉日が同じか 1 日差であったため、それぞれの葉位の葉どうしは、生理的活性の面で対応していると考えられた。測定は各区 5 個体について行った。

## 結果

最大葉面積期における各生長パラメータを第 25 表に示した。まず、個体群生長速度 (CGR) は、いずれの処理区においても、Sup 系統の方が Nor 系統をはるかに下回っていた。さらに、相対生長率 (RGR) も、Sup 系統の方が Nor 系統を下回っていた。RGR の構成要素の一つである純同化率 (NAR) も、いずれの施肥条件下でも Sup 系統の方が Nor 系統を下回っていた。しかし、もう一つの構成要素である葉面積比 (LAR) は、逆に Sup 系統の方が Nor 系統を上回っていた。したがって、Sup 系統の RGR の低さは、NAR の低さによるものであると考えられた。

そこで、両系統において、同時期に出葉した主茎葉で光合成速度を比較してみた（第 26 表）。その結果、開花期（播種 43 日後）においても、子実生长期（播種 62 日後）においても、光合成速度は Sup 系統の方が Nor 系統よりも低い傾向を示し、Sup 系統の NAR の低さを裏付けていると考えられた。

第25表 最大葉面積期におけるNor系統とSup系統の生長パラメータ

系統	CGR -gm <sup>-2</sup> 日 <sup>-1</sup> -	RGR -gg <sup>-1</sup> 日 <sup>-1</sup> -	NAR -gm <sup>-2</sup> 日 <sup>-1</sup> -	LAR -m <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> -
Nor系統	N無施肥 12.5	0.062	9.6	0.0086
	N施肥 12.3	0.075	8.5	0.0089
Sup系統	N無施肥 2.6	0.062	6.0	0.0104
	N施肥 2.4	0.056	5.5	0.0103

各処理区5個体の平均値を用いて計算した。

第26表 Nor系統とSup系統の光合成速度

播種後日数	光合成速度( $\text{mgCO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ )					
	Nor系統			Sup系統		
	第10葉	第8葉	第6葉	第8葉	第6葉	第4葉
43	N無施肥	19.6±0.6	28.0±0.6		14.3±2.2	22.1±2.0
	N施肥	22.6±1.0	27.0±1.9		24.7±1.8	17.5±2.1
62	N無施肥	28.6±1.4	23.3±1.3	14.1±1.2	26.8±1.7	20.2±1.2
	N施肥	32.2±1.0	20.4±1.6	12.4±2.1	24.7±1.7	16.8±2.0
						13.3±1.8

数値は5個体の平均値±標準誤差。

Nor系統の主茎第10葉、第8葉、第6葉に対応してSup系統の主茎第8葉、第6葉、第4葉がそれぞれ同時期に出葉した。

### 第3節 窒素分配様式と窒素利用効率

第2節において、Sup系は相対生長率がNor系よりも劣ることが示された。その原因の一つとして、第1節で示唆されたような根粒の過剰着生が考えられる。さらに、Sup系では根粒および施肥によって多量の窒素が供給されるが、それらが機能態として有効に利用されていないのではないかということも、Sup系の生長率の低さの原因として考えられる。そこで本節では、Sup系とNor系の窒素利用効率を測定し、窒素が植物体の生長に有効に使われているかどうかを検討した。

#### 材料と方法

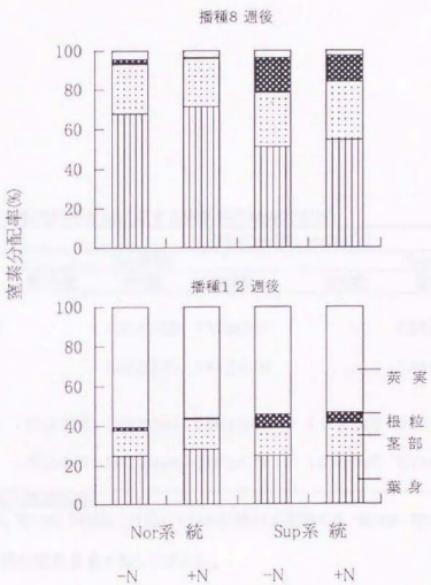
##### 窒素含有率の測定

採取した植物体につき、各器官ごとに乾物重を測定した後、電気粉碎器によって約1mm以下の粉末にした。その粉末を、再び80°Cで1日以上乾燥させた後、約10mgをとり、NCコーダー（スミグラフ NC-90A）によって粉末中の窒素含有率を測定した。測定には各区5個体ずつを使用した。光合成測定葉についても同様な方法で、それぞれの葉につき窒素含有率を測定した。

## 結果

まず、各器官への窒素分配様式を調べてみた（第4図）。英実、茎部への窒素分配については、両系統間で有意な差がなかった。しかし、根粒への分配割合は Sup 系統で大きく、葉身への分配割合は、逆に Nor 系統で大きかった。すなわち、Sup 系統においては根粒形成に窒素が多く使われ、逆に Nor 系統では、同化器官の構築に窒素が多く使われていることが示唆された。しかしながら、Nor 系統においても葉に多く分配された窒素が、機能タンパク質として光合成に関与しなくては意味がない。そこで単位窒素当たりの光合成速度を光合成に関する窒素利用効率（Photosynthetic Nitrogen Use Efficiency, PNUE）として求めてみたところ、第27表に示されるように、PNUE は Sup 系統が低く、Nor 系統で高かった。したがって、Sup 系統では、窒素が光合成器官としての葉に分配される割合が小さい上、その窒素が光合成に対して貢献する効率が低いことが判った。

そこで、窒素增加量に対する乾物增加量 ( $\Delta W / \Delta N$ ) を窒素利用効率 (NUE) として、その値を求めてみた（第28表）。まず、Nor 系統と Sup 系統を比べてみると、いずれの時期においても、また N 無施肥、施肥のいずれの区においても、Sup 系統の NUE が Nor 系統の NUE よりも低くなっていた。また N 無施肥区、施肥区を比べてみると、Nor 系統においても Sup 系統においても、根粒が主な窒素源となっている N 無施肥区の方が低かった。これらのことから、根粒着生の多い系統、あるいは窒素を根粒に依存する程度が大きい条件で、NUE が低くなることが示された。このことは、先に述べたよ



第4図 正常系統 (Nor系) と根粒超多量着生系統

(Sup系) の各器官への窒素分配率

-N, N無施肥区; +N, N施肥区

第27表 Nor系統とSup系統の光合成に関する窒素利用効率(PNUE)

播種後日数	PNUE( $\text{mgCO}_2 \text{ mgN h}^{-1}$ )					
	Nor系統			Sup系統		
	第10葉	第8葉	第6葉	第8葉	第6葉	第4葉
43	N無施肥	1.31±0.05	1.58±0.01		0.82±0.11	1.24±0.10
	N施肥	1.24±0.05	1.44±0.08		1.35±0.11	1.05±0.16
62	N無施肥	1.15±0.04	1.22±0.07	0.96±0.08	1.13±0.05	0.93±0.06
	N施肥	1.29±0.05	1.07±0.06	0.90±0.19	1.01±0.05	0.77±0.07

数値は5個体の平均値±標準誤差。

Nor系統の主茎第10葉、第8葉、第6葉に対応してSup系統の主茎第8葉、第6葉、第4葉がそれぞれ同時期に出葉した。

PNUEは光合成速度を葉の窒素含量で除して求めた。

播種後週数	NUE( $\text{g g}^{-1}$ )		
	Nor系統	Sup系統	
8-10	N無施肥	26.2	24.8
	N施肥	29.2	25.0
10-12	N無施肥	18.4	17.0
	N施肥	20.5	18.1

2週間の $\Delta \text{DW} / \Delta \text{N}$ を窒素利用効率とした。  
各処理区5個体の平均値を計算に用いた。

うに根粒の過剰着生が生長を抑制する原因となりうることを支持するものである。

#### 第4節 考察

##### Sup 系統の生長速度

本章では Sup 系統の生長速度が Nor 系統に比べて劣っていることが示されたが、これは Takahashi et al. (1995) もすでに観察したところである。ダイズ、インゲン、エンドウにおける根粒超多量着生変異系統のいずれもが同様の性質を持っているといわれており、これはマメ科食用作物に一般的なことのようである (Day et al. 1987, Duc and Messager 1989, Hansen et al. 1992, Hussain et al. 1992a)。Sup 系統におけるこうした低生長速度は、ごく初期の生育段階からみられたが、その 1 因として、種子の 100 粒重が両系統で大きく異なること (Nor 系統 27.9 g, Sup 系統 14.9 g) も挙げられよう。しかし相対生長率においても Sup 系統で低かったことが、最後まで生長量が低く経過した主な原因であると考えられる。

##### Sup 系統の葉への窒素分配割合

本章では、主に、生理的側面から Sup 系統の生長速度の低い理由を追究したが、その中で、Sup 系統では光合成器官としての葉への窒素の分配が少ないことが注目された。葉への窒素分配割合の低さの理由については以下のように考えられる。窒素は、葉柄を通して葉へ送られるが、葉柄の窒素含有率をみると、Nor 系統に比べて Sup 系統では 2 倍の 4 % にも達し、葉柄で窒素が滞っていることが示唆された。これは Sup 系統の葉自体の窒素取り込み能力が低いか、あるいは導管内の窒素化合物が葉に取り込まれにくくい

形態で存在するためではないかと考えられる。このことに関連して、根粒の窒素固定活性が高いと、導管中のウレイド含有率も高くなることが知られている (Yoneyama et al. 1985)。また、茎葉部や莢に高濃度に検出されるウレイドは大部分が根粒由来であることが確認されている (Ohyama et al. 1981)。さらに、根粒超着生変異系統 nts382, nts1007 では、根粒と導管内のウレイド含量や各器官のウレイド含有率が、親系統 Bragg に比べて高いという報告 (Day et al. 1987, Schuller et al. 1988, Hussain et al. 1992b) もある。こうしたことから、本章で使用した Sup 系統においても、導管中のウレイド含有率が高かったと推測できる。葉におけるウレイド代謝については、生長葉では成熟葉に比べて、ウレイドが活発にアミノ酸に取り込まれるという報告 (Yoneyama 1984) があるが、まだよく判っていない。もし成熟葉において、ウレイドの代謝能力を高めることができたならば、根粒による固定窒素由来の窒素も、葉で有効に使われ、光合成に貢献し、生長速度を早める効果があるのではないかと考えられた。

## 総合考察

本研究は、多肥・密植によるダイズの多収機構を、植物体における炭素と窒素の移動という側面から解析したものである。最後に、得られた結果のうち以下の3点について考察しておきたい。

第1は、栄養器官から子実への窒素の転流・蓄積に関する問題である。ダイズ子実におけるタンパク質の蓄積は、ダイズの子実タンパク質収量にそのままつながることになるため、極めて重要な問題である。第1章、第2章で見られたように、ダイズでは、密植条件あるいは窒素無施肥条件で、栄養器官から子実への活発な窒素の再転流が起こる。こうした密植あるいは窒素無施肥という条件は、植物体内の蓄積窒素量が減少するような条件である。したがって、栄養器官から子実への窒素の再転流は、体内での利用可能な窒素の欠乏を補う1種の補償作用として働いていると考えられた。ところで、栄養器官から子実へ転流される窒素のうち、量的に見ると葉からのものが最も多かった。しかし、葉以外の栄養器官、すなわち茎と葉柄は、葉よりも先に窒素を再転流させていた(第3章)。また、根粒超多量着生変異系統のように、施肥窒素に加えて固定窒素も存在する、いわば窒素過剰の状態にあるときには、茎や葉柄が、葉以上に盛んに窒素を蓄積していた(第4章)。こうした現象は、他の研究者も認めており、Waremboing et al. (1985)は、茎と葉柄では、開花後急速に窒素蓄積が進むが、一方、子実の肥大が進行すると急激に失われることを報告している。このように、葉は、窒素をある一定のレベルに維持しようとする傾向があるが、葉以外の栄養器官は、窒素を急激に輸入したり、輸出したり

する傾向がある。それは、窒素に対するバッファー機能とも呼べるものであり、体内での窒素の移動に重要な働きをしていると考えられた。

また、第2章のエンレイで、窒素施肥によって生殖生长期の植物体による窒素吸収量が増大したことは注目すべきである。施肥窒素の吸収量の増大は、子実への吸収窒素の供給を増加させ、葉からの窒素の再転流を軽減していた。これは、葉の光合成速度を維持することにつながり、この面からも、多肥による子実収量の増加を説明することが出来よう。ダイズは Nitrogen Requirement (窒素要求度) が高い作物とされ (Sinclair and de Wit 1975)、最近の多収品種には、R 4、R 5などの子実肥大期以降における窒素蓄積量が大きいという特徴がある (藤井ら 1987, Smith et al. 1988, Zeinali-khanghah et al. 1993, Shiraiwa and Hashikawa 1995)。こうした多収品種の開発を支えている理論的背景には上記のようなことが関係していると考えられた。

ところで、本研究では、1粒重の大きい子実は、その窒素含有率も高いという結果が得られた。1粒重と窒素含有率を品種間で比較すると、通常、両者は負の関係にあることが多いとされている (Taira and Taira 1971)。しかし、同一品種内の粒間変異では、本研究と同様に、1粒重の大きい子実は窒素含有率も高いという結果が得られている (平ら 1974)。このことから、窒素は子実の成長を促す役割と同時に、それ自体がタンパク質として子実に蓄積することで、子実重の増加に貢献するのではないかと考えられた。このことは、窒素の供給なしでも子実が生長した *in vitro* の実験例 (Hayati et al. 1996) でも支持されよう。すなわち、この結果は、子実の成長は、必ずしも窒素に依存せず、窒素それ自体のタンパク質としての蓄積が、子実重の増加につながっていることを示し

ているといえよう。

第2の考察点は窒素利用効率の問題である。単位窒素当たりの乾物蓄積量は、窒素の有効利用という意味で今後重要視される問題である。窒素利用効率は、密植条件（第1章）、そして窒素施肥条件（第4章）で増加していた。さらに乾物蓄積のみならず、光合成に関する窒素利用効率も密植により、また、窒素施肥により、増加していた（第2章）。しかし、莖切除処理をした植物体や根粒超多量着生変異体のように、葉に窒素が過剰蓄積されるような条件では光合成の窒素利用効率が低下した。これは、過剰に蓄積された窒素が、機能しないタンパク質に取り込まれた結果と考えられる。したがって、もし何らかの方法により、これら過剰の窒素を光合成機能に結び付けることができれば、窒素利用効率を増大させ、肥料の節減と子実収量の増大が計られると考えられた。

考察の第3点目は、葉面積と単位葉面積当たり光合成速度との関係についてである。

第1章と第2章に見られたように、密植と窒素施肥は、ともに単位面積当たりのダイズ植物体の生長量を増加させた。それらの効果は、まず、葉面積指数の増大を計ることに始まっていた。しかし、葉面積指数の増大は、生育後期に単位葉面積当たりの窒素量を下げる結果を招き、さらに、単位葉面積当たりの光合成速度の低下をもたらしていた。こうした窒素施肥による葉の窒素含有率の低下現象は、松本ら（1982）も観察している。Shiraiwa and Sinclair（1993）は、ダイズ個体群で、栽植密度、窒素施肥条件に関わらず、R<sub>5</sub>のような生育後期における単位葉面積当たりの窒素量は、表層からの積算葉面積指数の関数で表され、下層へ行くほど直線的に窒素量が減少するとしている。したがって全体として見た場合、葉面積指数が大きくなるほど、平均の葉窒素量は小さくな

ると考えられ、それは本研究の結果と一致していた。しかし、葉面積の拡大が、それに  
による窒素の希釈、それにともなう光合成速度低下という負の効果を上回っていたため、  
乾物生産は密植、窒素施肥のいずれの処理でも大きくなっていたと考えられる。

地区分布的植物种类，某些地区的采种者竟向国外输出种子，以谋取高额利润。

2. 人工生殖生长期栽培技术与营养供给（一、二品种）的试验在湘潭市进行，结果

的初步效果与自然结实的供试品种相当。

桃子大面积栽培技术。桃子、生熟生长期栽培技术，在湘江流域及赣江流域普遍应用。

1. 营养上注意，生熟生长期栽培技术与地膜、单层土地膜相当为好；施肥量、灌溉量的调节

1. 果实大小的营养分配，营养分配比及适时灌溉施肥的需要。

2. 施肥方法。将有机肥料的肥效比例调匀。

3. 萌芽率较低时，去老叶、根施追肥量生长期施肥的生育特性非常明显。

4. 根部的作物生长期重报之机，施肥量的调整目的之大，根施追肥量生长期施肥

5. 去老叶，去老叶固重报之机，施肥量的调整目的之大，去老叶，重

6. 播文技术，去老叶的重报之机，去老叶的重报之机，去老叶，重

7. 增加老叶与果，去老叶的重报之机，去老叶的重报之机，去老叶，重

8. 品质的提高与品质，去老叶的重报之机，去老叶的重报之机，去老叶，重

9. 在条件下，去老叶的重报之机，去老叶的重报之机，去老叶，重

10. 地作物生长周期，去老叶的重报之机，去老叶的重报之机，去老叶，重

11. 地作物生长周期，去老叶的重报之机，去老叶的重报之机，去老叶，重

12. 增加老叶与果，去老叶的重报之机，去老叶的重报之机，去老叶，重

13. 增加老叶与果，去老叶的重报之机，去老叶的重报之机，去老叶，重

ることが各器官の乾物量の増減から示された。

3. 主茎と分枝とに分けて検討してみると、葉面積、光合成量などのソース側要因の大き

さは、疎植区においては分枝の方が主茎を上回り、密植にするとそれらが逆転するこ

とが示された。すなわち、疎植条件では、分枝主体型の乾物生産特性を有し、密植条

件では主茎主体型の乾物生産特性を有することが判った。

4. 一方、シンク側についてみると、収量構成要素の中では、英数の密度反応が、最も強

く子実風乾収量に影響を与えていた。さらに、密植による英数の増加は、1節英数よ

りも節数の増加によるものであることが判った。

5. 子実の窒素収量も、風乾収量と同様な密度反応を示した。しかし、密植による増収効

果は、風乾収量におけるより小さかった。この傾向は、子実のみでなく、いずれの器

官においても見られ、密植による乾物増加率が窒素増加率を上回っていた。

## II. ダイズの乾物分配・窒素分配に及ぼす窒素施肥の影響

1. 子実窒素含有率が高いエンレイと、比較的低いタチユタカの2品種を用い、窒素施肥

に対する子実の風乾収量および窒素収量の反応を調べた。子実風乾収量は、いずれの

品種においても窒素施肥によってほぼ同じ程度増加していた。主茎、分枝の増加程度

もほぼ同じであった。

2. 子実風乾収量の施肥反応に最も関係していた収量構成要素は英数であった。窒素施肥

による英数の増加は、主茎では1節英数が、また、分枝では節数が増加することによ

り実現されていた。

3. 子実の窒素収量も窒素施肥により増加した。しかし、本来、子実窒素含有率が高いエンレイの方がタチユタカよりも、窒素施肥による増収効果が大きかった。このことは、窒素施肥が、特に子実窒素含有率の高い品種で子実窒素収量を上げるのに、より有効であることを示していた。

4. R 5からR 6の間に子実に蓄積された窒素のうち、葉および他の器官から再転流してきた窒素と、土壤から吸収して直接子実に供給された土壤由来の窒素とに分けた結果、再転流窒素の占める割合は、タチユタカでは、施肥区でも無施肥区でも約30%で変わらなかったが、エンレイでは、無施肥区で70%であったものが、施肥区においては30%にまで減少していた。このことは、本来、子実窒素含有率の高いエンレイにおいては、施肥窒素の少ない状態では他の器官から窒素を奪い、子実に優先的に窒素を蓄積させる性質を有していることを示していた。

5. エンレイでは、R 5からR 6にかけて、子実への窒素再転流が進む結果、葉の窒素含量が無施肥区ではタチユタカよりも低くなり、その結果、光合成速度も低くなっていた。しかし、窒素施肥によって、葉の窒素含量、光合成速度ともにこの低下がエンレイで大きく抑制されていた。

### III. ダイズ植物体における窒素の動態

1. 窒素の器官間の動きをとらえるため、収量形成過程にあるダイズ植物体で、葉・莢を切除し、各器官の窒素含量を比較した。対照区（無切除区）のある葉に注目した場合、その葉の窒素含量は生育とともに低下した。これは、他の葉を切除してもほぼ同じで

あった。このことから、吸収窒素に対して葉どうしの取り合いはないと考えられた。

2. しかし、莢を切除すると、注目葉の窒素含量は低下せず、長期間にわたり処理開始時のレベルが維持されていた。このことは、莢が、葉から多くの窒素を奪取していることを示していた。

3. 生育にともなう窒素の低下を、葉と同時に他の栄養器官でも調べたところ、茎および葉柄では、葉に先行して低下していた。すなわち、ダイズ植物体における莢への窒素の再転流は、葉以外の器官から先行的に起こっており、葉での窒素の低下を最小限に抑えるような機構が働いていると考えられた。

#### IV. 根粒超多量着生変異系統ダイズの生長特性と窒素利用効率

1. エンレイより作出された En6500 という根粒超多量着生変異系統は、根粒を多量に着生するが、生長速度が低いとされている。そこで、変異系統における根粒着生特性および植物体の生長特性を調べ、変異系統の生長速度が低い原因を探ろうとした。植物1個体当たりの着生根粒乾物重は、変異系統が正常系統を上回っていた。それは、根粒1粒重が大きいことによるのではなく、根粒数が多いことによるものであった。さらに、単位根乾物重当たり根粒乾物重は、変異系統で正常系統を大きく凌駕しており、同じ根乾物重で維持している根粒が、変異系統で過剰となっている可能性が示された。

2. 正常系統では、窒素施肥によって根粒の発達が抑制される傾向が示されたが、変異系統の根粒発達は窒素施肥によって抑制されなかった。

3. 最大葉面積期における相対生長率は、変異系統が正常系統を下回っていた。それは、

主に純同化率が低いことによるものであった。さらに、主茎葉の光合成速度も変異系統の方が正常系統よりも低く、変異系統の純同化率の低さを裏付けていた。

4. 変異系統では葉への窒素分配割合が小さく、また、その窒素が光合成に利用される効率も低かった。その結果、窒素增加量に対する乾物増加量、すなわち窒素利用効率は、変異系統の方が正常系統よりも低くなっていた。また、正常系統においても、肥料窒素がないために根粒が多量に着生する条件では、窒素利用効率が低くなっていた。これらのことより、窒素を窒素固定に依存する程度が大きい場合には、窒素利用効率が低下すると考えられた。

## 謝辞

本研究の遂行に当たり、論文のまとめ方、考え方に関して、懇切丁寧に御指導下さった東京大学大学院農学生命科学研究科教授石井龍一博士に心から感謝致します。

また、植物体内の物質の流れについて貴重なヒントを与えて下さり、終始温かく励まして下さった同助教授山岸徹博士に深く感謝します。

品種タチユタカの種子を快く提供して下さり、また本論文のとりまとめの過程で、常に励まして下さった農林水産省国際農林水産業研究センター国分牧衛博士、品種エンレイ、En6500 の種子を快く提供して下さった農林水産省農業研究センター高橋幹氏、農林水産省農業生物資源研究所赤尾勝一郎博士に感謝致します。

ダイズの栽培に当たっては、圃場を使用する便宜を図って下さった教授坂齊博士をはじめとする東京大学農学部附属農場の関係者各位、栽培に多くの助力を下さった技官の方々に感謝致します。

N C コーダーの使用に際しては、便宜を図って下さり、また、測定法を教えて下さった東京大学附属農場助教授山岸順子博士、同技官補市川健一郎氏に感謝致します。

統計的な解析に当たっては、貴重な御助言を下さった東京大学大学院農学生命科学研究科講師高野泰博士に感謝致します。

また、論文作成中の私を常に気にかけて下さった作物学研究室助手佐々木治人博士および学生諸氏に感謝致します。中でも論文作成の手助けとなつて下さった 1997 年度卒業生鳥谷正幸氏、大学院生の福田奈緒氏、菅沼志保子氏、陳リイ氏に深く感謝致します。

## 引用文献

赤尾勝一郎 1991. ダイズの突然変異“スーパー・ノジュレーション”の作出と利用. 根粒を多数着生する変異体. 根粒形成のメカニズム解明に有用. 化学と生物 29:144-145.

Akao, S. and H. Kouchi 1992. A supernodulating mutant isolated from soybean cultivar Enrei. Soil Sci. Plant Nutr. 38:183-187.

赤尾勝一郎・塚原真雄・山県真人 1982. ダイズによる<sup>14</sup>C同化産物の主茎と分枝による転流の差異. 土肥誌 53:319-326.

Board, J. E., B. G. Harville and A. M. Saxton 1990. Branch dry weight in relation to yield increases in narrow-row soybean. Agron. J. 82:540-544.

Boquet, D. J. 1990. Plant population density and row spacing effects on soybean at post-optimal planting dates. Agron. J. 82:59-64.

Carpenter, A. C. and J. E. Board 1997a. Branch yield components controlling soybean yield stability across plant populations. Crop Sci. 37:885-891.

Carpenter, A. C. and J. E. Board 1997b. Growth dynamic factors controlling soybean yield stability across plant populations. Crop Sci. 37:1520-1526.

Carroll, B. J., D. L. McNeil and P. M. Gresshoff 1985a. A supernodulation and nitrate-tolerant symbiotic (nts) soybean mutant. Plant Physiol. 78:34-40.

Carroll, B. J., D. L. McNeil and P. M. Gresshoff 1985b. Isolation and properties of soybean mutants that nodulate in the presence of high nitrate concentrations. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 82:4162-4166.

Carter, T. E., Jr., J. W. Burton and C. A. Brim 1982. Recurrent selection for percent protein in soybean seed. — Indirect effects on plant N accumulation and distribution. Crop Sci. 22:513-519.

Chapman, A. L. and R. C. Muchow 1985. Nitrogen accumulated and partitioned at maturity by grain legumes grown under different water regimes in a semi-arid tropical environment. *Field Crops Res.* 11:69-79.

Cregan, P. B. and R. W. Yaklich 1986. Dry matter and nitrogen accumulation and partitioning in selected soybean genotypes of different derivation. *Theor. Appl. Genet.* 72:782-786.

Crookston, R. K. and D. S. Hill 1978. A visual indicator of the physiological maturity of soybean seed. *Crop Sci.* 18:867-870.

Cure, J. D., D. W. Israel and T. W. Rufty, Jr. 1988. Nitrogen stress on growth and seed yield of nonnodulated soybean exposed to elevated carbon dioxide. *Crop Sci.* 28:671-677.

Day, D. A., G. D. Price, K. A. Schuller and P. M. Gresshoff 1987. Nodule physiology of a supernodulating soybean (*Glycine max*) mutant. *Aust. J. Plant Physiol.* 14:527-538.

Daynard, T. B., J. W. Tanner and W. G. Duncan 1971. Duration of the grain filling period and its relation to grain yield in corn, *Zea mays* L. *Crop Sci.* 11:45-48.

Derman, B. D., D. C. Rupp and L. D. Nooden 1978. Mineral distribution in relation to fruit development and monocarpic senescence in Anoka soybeans. *Amer. J. Bot.* 65:205-213.

Duc, G. and A. Messager 1989. Mutagenesis of pea (*Pisum sativum* L.) and the isolation of mutants for nodulation and nitrogen fixation. *Plant Sci.* 60:207-213.

Egli, D. B. 1975. Rate of accumulation of dry weight in seed of soybeans and its relationship to yield. *Can. J. Plant Sci.* 55:215-219.

Egli, D. B. and J. E. Leggett 1976. Rate of dry matter accumulation in soybean seeds with varying source-sink ratios. *Agron. J.* 68:371-374.

Egli, D. B., R. D. Guffy, L. W. Meckel and J. E. Leggett 1985. The effect of source-sink alterations on soybean seed growth. Ann. Bot. 55:395-402.

Egli, D. B., L. Meckel, R. E. Phillips, D. Radcliffe and F. E. Leggett 1983. Moisture stress and N redistribution in soybean. Agron. J. 75:1027-1031.

Egli, D. B., J. C. Swank and T. W. Pfeiffer 1987. Mobilization of leaf N in soybean genotypes with varying durations of seedfill. Field Crops Res. 15:251-258.

Fehr, W. R., C. E. Caviness, D. T. Burmood and J. S. Pennington 1971. Stage of development descriptions for soybeans [*Glycine max* (L.) Merrill]. Crop Sci. 11:929-931.

Francisco, P. B., Jr., S. Akao and M. Kokubun 1992. Irradiance and nitrate effects on growth and symbiotic parameters of the supernodulating and nitrate-tolerant soybean mutant En6500 and its parent cultivar Enrei. J. Plant Physiol. 140:453-459.

藤井弘志・安達忠弘・桃谷 英・鈴木 武・大沼 雄・阿部吉克・今野 岡・荒垣憲一 1987. 水田転換畑における多収ダイズの栄養特性. 上肥誌 58:217-221.

藤盛郁夫 1963. 大豆の栽培条件に対する反応の品種間差異. 第1報 栽植密度と施肥量の組合せに対する反応. 北海道立農試集報 10:31-41.

Gremaud, M. F. and J. E. Harper 1989. Selection and initial characterization of partially nitrate tolerant nodulation mutants of soybean. Plant Physiol. 89:169-173.

Guffy, R. D., B. L. Vasilas and J. D. Hesketh 1992. Nitrogen partitioning and net photosynthesis in soybean genotypes differing in seed filling duration and N source. Biotechnics 21 : 1-10.

Hansen, A. P., P. Martin, B. R. Buttery and S. J. Park 1992. Nitrate inhibition of N<sub>2</sub> fixation in *Phaseolus vulgaris* L. cv. OAC Rico and a supernodulating mutant. New Phytol. 122:611-615.

Hashimoto, K. 1976. The significance of nitrogen nutrition to the seed yield and its relating characters of soybeans. —With special reference to cool summer injury—. Res. Bull. Hokkaido Natl. Agric. Exp. Stn. 114:1-87.

Hayati, R., D. B. Egli and S. J. Crafts-Brandner 1996. Independence of nitrogen supply and seed growth in soybean: studies using an *in vitro* culture system. J. Exp. Bot. 47:33-40.

平井義孝 1961. ダイズの無機栄養に関する調査. 第1報 生育に伴う吸収移動経過について. 北海道立農試集報 7:47-57.

Hussain, A. K. M. A., T. Yamakawa, M. Ikeda and J. Ishizuka 1992a. Effects of nitrogen application on growth and yield of nitrate-tolerant mutants of soybean. J. Fac. Agr. Kyushu Univ. 37:133-138.

Hussain, A. K. M. A., T. Yamakawa, M. Ikeda and J. Ishizuka 1992b. Effects of nitrogen application on physiological characteristics of nitrate-tolerant mutants of soybean. J. Fac. Agr. Kyushu Univ. 37:139-147.

Kokubun, M. and Y. Asahi 1984. Source-sink relationships between the main stem and branches during reproductive growth in soybeans. Jpn. J. Crop Sci. 53:455-462.

Kokubun, M. and Y. Asahi 1985. Distribution and utilization of <sup>14</sup>C-labelled assimilate in debranched soybeans. Jpn. J. Crop Sci. 54:353-358.

国分牧衛・渡辺和之 1980a. 大豆の群落構造と収量成立過程の解析. 第3報 草型、栽植様式および密度と受光態勢との関係. 日作東北支部報 23:77-78.

国分牧衛・渡辺和之 1980b. 大豆の群落構造と収量成立過程の解析. 第4報 草型と密度が乾物生産とその分配に及ぼす影響(予報). 日作東北支部報 23:79-80.

Kokubun, M. and K. Watanabe 1982. Analysis of the yield-determining process of field-grown soybeans in relation to canopy structure. VI. Characteristics of grain production in relation to plant types as affected by planting patterns and planting densities. Jpn. J. Crop Sci. 51:51-57.

小松典行・津川兵衛・西川欽一・丹下宗俊 1989. ダイズの窒素固定能と収量に及ぼす栽植密度の影響. 日作紀 58:164-170.

久村敦彦 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.

Leffel, R. C., P. B. Cregan and A. P. Bolgiano 1992. Nitrogen metabolism of soybean genotypes selected for seed composition, fasciated stem, or harvest index. *Crop Sci.* 32:1428-1432.

Lindoo, S. J. and L. D. Noodén 1976. The interrelation of fruit development and leaf senescence in 'Anoka' soybeans. *Bot. Gaz.* 137:218-223.

松本重男・松永亮一・古屋忠彦・益山 剛 1982. ダイズの栽培種と野生種との肥料反応性の比較. 日作紀 52:293-300.

McClure, P. R. and D. W. Israel 1979. Transport of nitrogen in the xylem of soybean plants. *Plant Physiol.* 64:411-416.

水野直治・南 松雄 1980. 硫酸一過酸化水素による農作物中 N, K, Mg, Ca, Fe, Mn定量のための迅速前処理法. 土肥誌 51:418-420.

Muchow, R. C., M. J. Robertson and B. C. Pengelly 1993. Accumulation and partitioning of biomass and nitrogen by soybean, mungbean and cowpea under contrasting environmental conditions. *Field Crops Res.* 33:13-36.

中野 寛・桑原真人・渡辺 巍・田淵公清・長野間 宏・東 孝行・平田 豊 1987. 大豆の窒素追肥技術. 第2報 施肥量と施肥位置の効果. 日作紀 56:329-336.

中世吉公男・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.

Ohyama, T., N. Owa, Y. Fujishima and K. Kumazawa 1981. Nitrogen assimilation in soybean nodules. IV. Allantoin formation and transport in relation to supply with various forms of combined nitrogen. *Soil Sci. Plant Nutr.* 27:55-64.

大久保隆弘 1978. 関東平坦畑地帯におけるダイズの晚植栽培法に関する研究. 農事試研報 27:157-185.

大久保隆弘 1980. 第3編 地域別の栽培技術 関東・東山・東海 I 耕種基準 「大豆の生態と栽培技術」 斎藤正隆・大久保隆弘編著 pp275-292. 農山漁村文化協会

Salado-Navarro, L. R., K. Hinson and T. R. Sinclair 1985. Nitrogen partitioning and dry matter allocation in soybeans with different seed protein concentration. *Crop Sci.* 25:451-455.

Schuller, K. A., D. A. Day and P. M. Gresshoff 1988. Nitrogenase activity and ureide levels in a supernodulating soybean mutant: Effects of inoculum dose and nitrate treatment. *Physiol. Plant.* 74:66-71.

Seddigh, M. and G. D. Jolliff 1986. Remobilization patterns of C and N in soybeans with different sink-source ratios induced by various night temperatures. *Plant Physiol.* 81:136-141.

Shiraiwa, T. and U. Hashikawa 1995. Accumulation and partitioning of nitrogen during seed filling in old and modern soybean cultivars in relation to seed production. *Jpn. J. Crop Sci.* 64:754-759.

Shiraiwa, T. and T. R. Sinclair 1993. Distribution of nitrogen among leaves in soybean canopies. *Crop Sci.* 33:804-808.

Sinclair, T. R. and C. T. de Wit 1975. Photosynthate and nitrogen requirements for seed production by various crops. *Science* 189:565-567.

Sinclair, T. R. and C. T. de Wit 1976. Analysis of the carbon and nitrogen limitations to soybean yield. *Agron. J.* 68:319-324.

Smith, J. R., R. L. Nelson and B. L. Vasilas 1988. Variation among soybean breeding lines in relation to yield and seed-fill duration. *Agron. J.* 80:825-829.

Taira, H. and H. Taira 1971. Influence of location on the chemical composition of soybean seeds. I. Protein, oil, carbohydrate, and ash contents. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 40:530-544.

平 春枝・平 宏和・斎藤正隆 1974. 大豆の粒度・品種および栽培年度が化学成分組成におよぼす影響. 第1報 タンパク質・炭水化物および灰分含量. 食研報 27-34.

Takahashi, M., M. Kokubun and S. Akao 1995. Characterization of nitrogen assimilation in a supernodulating soybean mutant En6500. Soil Sci. Plant Nutr. 41:567-575.

Tanaka, A., J. Yamaguchi, K. Fujita, H. Kato and M. Urayama 1984. Yield of soybeans as influenced by genetic characteristics, climatic conditions, and nitrogen nutrition. Soil Sci. Plant Nutr. 30:533-541.

戸賀義次・加藤泰正・江幡守衛 1955. 大豆の収量機構に関する研究. I. 大豆の生育に伴う植物体各部の成分の消長. 日作紀 24:103-107.

戸内 中・牧野 周・前 忠彦・大平幸次 1988. ダイズ葉における窒素の流れと Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase の量的変動. 土肥誌 59:573-578.

Vasilas, B. L., R. L. Nelson, J. J. Fuhrmann and T. A. Evans 1995. Relationship of nitrogen utilization patterns with soybean yield and seed-fill period. Crop Sci. 35:809-813.

Waremboing, F. R. and M. P. Fernandez 1985. Distribution and remobilization of symbiotically fixed nitrogen in soybean (*Glycine max*). Physiol. Plant. 65:281-286.

渡辺 嶽・中野 寛・田淵公清 1983. 大豆の窒素追肥技術. 第1報 登熟初期の追肥が収量、収量構成要素および子実の蛋白含有率におよぼす影響. 日作紀 52:291-298.

Wilcox, J. R. and J. F. Cavins 1995. Backcrossing high seed protein to a soybean cultivar. Crop Sci. 35:1036-1041.

Wittenbach, V. A. 1982. Effect of pod removal on leaf senescence in soybeans. *Plant Physiol.* 70:1544-1548.

Wittenbach, V. A. 1983. Effect of pod removal on leaf photosynthesis and soluble protein composition of field-grown soybeans. *Plant Physiol.* 73:121-124.

山内富士雄 1974. 大豆の子実生産に関する解析的研究、第2報 栽植密度と収量性の関係。北海道農試研報 108:33-44。

Yoneyama, T. 1984. Partitioning and metabolism of nitrogen supplied as nitrate, amides, and allantoin to detached vegetative shoots of soybeans via transpiration stream. *Soil Sci. Plant Nutr.* 30:333-343.

Yoneyama, T., M. Karasuyama, H. Kouchi and J. Ishizuka 1985. Occurrence of ureid accumulation in soybean plants. Effect of nitrogen fertilization and N<sub>2</sub> fixation. *Soil Sci. Plant Nutr.* 31:133-140.

Zeinali-khanghah, H., D. E. Green and R. M. Shibles 1993. Use of morphological, developmental, and plant nitrogen traits in a selection scheme in soybean. *Crop Sci.* 33:1121-1127.

Zhang, R., D. S. Letham, C. W. Parker, H. Schroeder and T. J. V. Higgins 1987. Retardation of soybean leaf senescence and associated effects on seed composition. *J. Plant Growth Regul.* 6:15-21.



inch  
cm

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

## Kodak Color Control Patches

Blue

Cyan

Green

Yellow

Red

Magenta

White

3-Color

Black

© Kodak 2007 TM Kodak



## Kodak Gray Scale

© Kodak 2007 TM Kodak

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19