



栽植密度に対するダイズ品種の収量安定性に及ぼす茎伸育性の影響
—分枝可塑性の品種間差異と、分枝伸長過程と受光態勢からみた要因解析—

阿古 達木¹⁾・義平 大樹¹⁾・白岩 立彦²⁾

**Effect of stem growth habit on soybean yield stability to planting density
— Varietal difference in branching plasticity, and the factorial analysis from the
point of view of branch development and light-intercepting characteristics —**

Agudamu¹⁾, Taiki Yoshihira¹⁾* and Tatsuhiko Shiraiwa²⁾

(August 2015)

1) 酪農学園大学 農食環境学群 循環農学類 作物学研究室

Crop Science Laboratory, Department of Sustainable Agriculture,

College of Agriculture, Food and Environment Sciences, Rakuno Gakuen University

Bunkyoudai Midorimachi 582-1 Ebetsu, Hokkaido, 069-8501 Japan

2) 京都大学 農学研究科 作物学研究室

Laboratory of Crop Science, Department of Agronomy, Graduate School of Agriculture, Kyoto University,

Kitashirakawa, Sakyo-ku, Kyoto, 606-8501 Japan

*責任著者: 義平 大樹 E-mail: tyoshihi@rakuno.ac.jp

この研究は 農林水産省生物資源研究所 ダイズ次世代ゲノムのプロジェクト課題の一部として実施された。

欄外見出し表題

ダイズの分枝可塑性と分枝伸長過程, 受光態勢

1. 緒論

米国のダイズ品種の平均収量は年々増加し、北部産地においては10a当り 300kgを越えているのに対して、この50年間、日本品種の収量の上昇は小さく、全国平均10a当り 170kgに過ぎず、ダイズ単収の日米格差は拡大の一途をたどっている(桂ら 2010)。この要因はKatsuraら(2011)によれば主としてダイズの生育期間の日射量の差異であり、収量ポテンシャルの大きさとそれに対応した狭畦栽培の普及(白岩ら 2011)や気孔密度の違いに基づくガス交換能の差異(Tanakaら 2011)が関与しており、現在も解析が続けられている。

筆者らは日米品種の栽植密度反応の差異に着目し、日米ダイズ品種の栽植密度を2ヶ年にわたり調査した結果、米国品種は日本品種に比べて、栽植密度に対して収量の安定している傾向にあり、これは密植した時には分枝の伸長を抑制し、主茎収量の減少を補償する性質、すなわち、栽植密度に対する分枝可塑性が大きいことを報告した(義平ら 2010)。

また、この分枝可塑性の大きさは、栽植密度に対する分枝総長の回帰係数で評価でき(阿古達木ら 2014)、この回帰係数を分枝可塑性値として用いると、日米品種に大きな差異がみられ、日米品種並びに米国品種の中でも品種間差異がみられることを報告した(義平ら 2013)。

一方、この分枝可塑性は、品種の早晚性、伸育性に大きな影響を受けることが、筆者らの調査により明らかになりつつある(義平ら 2013, 阿古達木ら 2013)。

国分(1988)によれば、葉群上層が閉鎖型を呈する草型は、高い純同化率を維持する傾向にあり、一つのタイプとして無限伸育型品種がこれに該当する。また、磯田ら(1996)によれば、無限伸育型の「ツルコガネ」や「黄宝珠」は有限伸育性の「タチナガハ」に比べて円錐型の草型を呈し、吸光係数が小さい。これらの知見から判断すると、無限伸育型品種の分枝可塑性の高さには受光態勢の差異が関与する。すなわち、無限伸育型品種は、分枝が多く発生しやすい疎植条件においても、有限伸育型品種に比べて吸光係数を低く維持し、下層部への光の透過量が多いため、栄養成長期後半まで、より高い節からの分枝の発生が継続されることと関連があると予想される。しかし、有限伸育型および無限伸育型品種における栽植密度に対する分枝可塑性の大きさの差異と、受光態勢および分枝伸長過程との関係を調べた報告は、ほとんどみられない。

そこで、2012年、2013年2ヶ年にわたり、北海道中央部における早晚性がほぼ同じ日米各国1品種および伸育性に関する準同質遺伝子2系統の計4品種並びに系統を用いて、栽植密度試験を行い、分枝可塑性の大きさと登熟期間の受光態勢を調査し、ダイズ品種の伸育性間における栽植密度に対する分枝可塑性の違いに、伸育性間の受光態勢の差異が関係しているかどうかを明らかにしようとした。

2. 材料および方法

(1) 供試品種と栽植密度処理

供試品種は、北海道品種として有限伸育型のユウズル、米国品種として無限伸育型のJackを用いた。さらに、カナダ品種Harosoyの伸育性に関する同質遺伝子系統として、有限伸育型のHarosoy-dt1、無限伸育型のHarosoy-Dt1を用いた。早晚性の分類(Maturity group、以下MG)は、ユウズル、JackはII、Harosoy-dt1およびHarosoy-Dt1は0である。ユウズルは北海道南部向けの粒大の大きい煮豆用品種、Jackは米国北部産地の旧品種である。これら品種並びに系統の選定理由は、分枝可塑性が品種の早晚性の影響を強く受け、生育日数の長い晩生品種ほど、高い傾向にあり(義平ら 2013)、この影響を消去するために、過去の栽培試験の結果(阿古達木 2014)より品種の早晚性がほぼ同じであるユウズルとJackを選定した。さらに、分枝の伸長過程および受光態勢に及ぼす茎伸育性遺伝子Dt1の影響を明らかにするために、その準同質遺伝子系統Harosoy-dt1、Harosoy-Dt1を用いた。

酪農学園大学実験圃場にて2012、2013両年に畦幅を60cmに固定し、株間を7.5、10、20cmとする区の3水準の栽植密度試験(実験1)を実施した。各区はそれぞれ、栽植密度にすると8.3、16.7、22.2本 m^{-2} 、個体占有面積にすると、450、600、1200 cm^2 となる。Leeら(2008)およびParvezら(1989)によれば、ダイズの密度反応の最も大きい栽植密度は8~25本 m^{-2} であり、また、北海道の標準的な栽植様式は、後木・山川(1986)によれば畦幅60cm株間20cmの2本立て(16.7本 m^{-2})であることから、密度処理区として60×7.5、10、20cmを選定した(以下、60×7.5、60×10、60×20区)。試験配置は、2012、2013両年ともに株間(栽植密度)を主区、品種を副区とする、分割区法3反復とした。

(2) 栽培方法

供試4品種を酪農学園大学実験圃場にて2012、2013年にそれぞれ5月27、14日に1株2粒で点播した。基肥として北海道施肥標準に従いN-2、P205-12、K20-8g m^{-2} を硫酸、過リン酸石灰、硫酸カリにより施用した。初生葉展開時に間引いて1本立てとし、出芽しなかった株には隣接株の間引き対象個体を補植し、欠株のない均一な群落を作成した。また、雑草防除として開花始期まで適宜手取り除草をおこなった。さらに、病害虫防除としてタネバエ、アブラムシ、ネキリムシによる被害を防ぐため「クルーザーFS30」を種子塗布した。フキノメイガ、ツメクサガ、アブラムシ類防除のため「トクチオン乳剤」、「アグロスリン乳剤」を混用して7月下旬と8月下旬の2回散布した。

(3) 調査方法

1) 層別刈り

葉群構造を調査するために草高20cmごとの層別刈りを行い、葉面積の測定を2012年には7月31日、8

月 17 日, 9 月 12 日, 2013 年には 7 月 25 日, 8 月 20 日, 9 月 17 日の 3 回実施した. 各処理区から生育中庸な連続した個体を密植区で 6 個体, 標準区で 4 個体, 疎植区で 2 個体について地際部を刈取り, 調査サンプルとした. 調査サンプルは実験室にて剣山と木枠を用い, 圃場での栽植密度条件を再現し, 模擬群落とし (Fig. 1), 草高 20cm ごとを層別に主茎, 分枝別に茎, 葉柄, 葉, 莢を分け, 葉面積と分枝長を測定した.

2) 相対照度および収量調査

相対照度の調査には光量子センサー (HIOKI3912 データロガー, UIZ 3635) を用い, 地際部から草高 20cm ごとの照度を測定し, 相対照度, 吸光係数を算出した. なお吸光係数は, 以下の式により求めた. I を群落内照度, I_0 を群落上面の照度. I/I_0 を群落内相対照度, F を積算葉面積指数とすると, 吸光係数 K は $\text{Log } e (I/I_0) = -KF$ により求められる.

収量調査では, 反復ごとに生育中庸な欠株のない連続 20 個体を手刈りし, 3~4 週間自然乾燥した後, 主茎・分枝別に節数, 莢数, 粒数および粒重を求めた. さらに, 主茎と各節位別の分枝の茎長を測定し, 各分枝長を合計して, 分枝総長を求めた.

(4) 子実収量・収量構成要素の分散分析, および分枝可塑性の評価方法

分割区法 3 反復で試験区を配置し, 2 ヶ年の年次反復を設けていることから, 子実収量および収量構成要素は, Macintosh (1983) による複数試験の統合解析法に従い, 年次を主区, 株間 (栽植密度) を副区, 品種を副々区とする分割区法に基づき, 統計ソフト「R」を用いて分散分析した.

また, 栽植密度の変化に対して子実収量が安定している性質, すなわち栽植密度による分枝収量の変化が大きく, 密植時に分枝の発達を適度に抑制し, 疎植による主茎収量の低下を分枝収量の増加により補うことができる特性を分枝可塑性と定義し (義平ら 2013), 個体占有面積 (栽植密度の逆数) に対する分枝形質 (収量・分枝莢数・分枝総長) の回帰直線の傾きを供試品種ごとに求め, 分枝可塑性の指標 (分枝可塑性値) とした.

3. 結果

(1) 気象概要

Table. 1 に試験期間の平均気温と降水量を示した. 試験期間の積算気温は 2012 年, 2013 年両年を通じて平年に比べて高く, 降水量は, 2012 年が平年に比べて少雨, 2013 年が多雨に経過した. 2012 年と 2013 年両年の気象条件を比較すると, 2012 年は 2013 年に比べて積算気温が高く, 特に出芽期の 5 月および登熟後期の 9 月が平年と比べて高温に経過した. 雨量は 2012 年が 2013 年に比べて少なく, 特に栄養生長後半の 7 月および登熟期後半の 8 月が平年と比べても少なく推

移した. 以上より, 2012 年の気象条件は出芽期と登熟期通じた高温, 栄養生長後期のやや少雨, 2013 年は出芽期の低温と登熟後半の多雨として特徴づけられ, 2012 年の方が 2013 年に比べて分枝が伸長しやすい環境にあったといえる.

(2) 子実収量および収量関連形質

Table. 2 に生育ステージおよび収量関連形質を示した. 生育ステージは, 開花始期 (R1) はこれら 4 品種とも両年共通して大きな差異が見られず, 成熟期 (R8) は両年ともユウズルと Jack の間, および Harosoy-dt1 と Harosoy-Dt1 の間には 1 日程度の差異しか見られなかった. しかし, ユウズルと Jack の成熟期は Harosoy の準同質遺伝子系統に比べて 10~14 日程度遅かった. 栽植密度処理平均で比較すると, 両年通じて全体子実収量と分枝収量ともに Harosoy-Dt1 が最も高く, ユウズルが最も小さく品種間差異は有意であった. また, 分枝莢数と分枝総長に共通して, 両年ともに Harosoy-Dt1 が最も多く, ユウズルが最も少なく, 品種間で有意な差異が認められた.

品種の平均で密度間を比較すると, 全体子実収量は 60×7.5 区が最も多く, 60×20 区が最も少なく, 有意差が認められた. 分枝収量, 分枝莢数, および分枝総長などの分枝形質は, すべて両年を通じて 60×20 区が最も大きく, 60×7.5 区が最も小さく, 有意な密度間差異が認められた. 品種と密度の交互作用をみると, 全体子実収量, 分枝収量, 分枝莢数および分枝総長ともにほぼ有意であった.

(3) 栽植密度反応

Fig. 2 に全体子実収量および分枝子実収量に及ぼす個体占有面積の影響を示した. 全体収量の個体占有面積に対する回帰直線の傾き (以下, 回帰係数) は, 両年を通じて無限伸育型の Jack や Harosoy-Dt1 が有限伸育型のユウズルや Harosoy-dt1 に比べて小さかった. すなわち, Jack と Harosoy-Dt1 はユウズルと Harosoy-dt1 に比べて全体収量の栽植密度反応は小さかった. これに対して, 分枝収量の回帰係数は逆に Jack と Harosoy-Dt1 がユウズルと Harosoy-dt1 に比べて大きく, 分枝収量の密度反応は無限伸育型品種が有限伸育型品種に比べて大きかった.

Fig. 3 に分枝莢数および分枝総長に及ぼす個体占有面積の影響を示した. 分枝莢数の回帰係数をみると, 分枝収量と同様に無限伸育型の Jack と Harosoy-Dt1 の回帰係数が有限伸育型のユウズルや Harosoy-dt1 に比べて両年を共通して大きかった. また, 分枝総長についても同様に両年ともに無限伸育型の Jack と Harosoy-Dt1 が有限伸育型のユウズルや Harosoy-dt1 に比べて回帰係数は大きかった. さらに, 無限伸育型品種の中では, Jack が Harosoy-Dt1 に比べて分枝総長の密度反応が大きく, 有限伸育型品種の間では, ユウズルが Harosoy-dt1 に比べて回帰係数の大きい傾向がみられた.

Fig. 4 に開花始期 (R1) における全体および分枝葉面積に及ぼす個体占有面積の影響を示した。全体葉面積および分枝葉面積は、有限伸育型のユウズルと Harosoy-dt1 においては両年共通して個体占有面積にともない上昇し、両者の間には正の相関関係が認められた。両者間の回帰係数を比較すると、全体葉面積の回帰係数は、すべての品種において、葉面積指数の低かった 2012 年に比べて、葉面積指数の高かった 2013 年に比べて大きかった。分枝葉面積の回帰係数は、上述した分枝収量、分枝莢数、分枝総長と同様に、無限伸育型の Jack と Harosoy-Dt1 の回帰係数が有限伸育型のユウズルや Harosoy-dt1 に比べて両年を共通して大きかった。ユウズルと Jack で比較すると、全体および分枝葉面積の回帰係数における年次間差異はユウズルが Jack に比べて大きかった。

Table. 3 に個体占有面積に対する分枝形質の傾き、すなわち分枝可塑性値を示した。分枝可塑性値は、早晚性がほぼ同一である品種並びに系統間で比較すると、分枝収量、分枝莢数、分枝総長どの形質でも無限伸育型の Jack が有限伸育型のユウズルに比べて、また、無限伸育型の Harosoy-Dt1 が有限伸育型の Harosoy-dt1 に比べて有意に大きかった。

分枝総長でみた分枝可塑性値は同じ伸育性で比較しても、有意な品種間差異がみられ、両年通じて無限伸育型では Jack > Harosoy-Dt1、有限伸育型ではユウズル > Harosoy-dt1 であった。開花始期 (R1) の葉面積指数でみた分枝可塑性値も分枝総長と同様に、無限伸育型品種の Jack と Harosoy-Dt1 が有限伸育型のユウズルに対して高かった。

(4) 分枝伸長過程

Fig. 5 に 2012 年の登熟期間における分枝総長および分枝数、平均分枝長の推移を示した。早晚性が類似しているユウズルと Jack、および Harosoy-dt1 と Dt1 の間で比較すると、分枝総長は 60×7.5、10、20 区すべての密度処理区において、登熟期間を通じて Jack ≥ ユウズル、Harosoy-Dt1 ≥ Harosoy-dt1 であった。この両品種間および両系統間の差異は疎植にともなって増加した。最も分枝総長が大きかった 60×20 区の方枝伸長過程をみると、両品種間および両系統間差異は開花始期 (R1) において非常に小さかったのに対して、開花始期 (R1) ~ 着莢期 (R3) において分枝の伸長が著しく、着莢期 (R3) において顕著であった。さらに、着莢期 (R3) から子実肥大開始期 (R5) にかけてユウズルと Jack の品種間差異が拡大した。しかし、60×7.5、60×10 区においては、これらの品種間および系統間差異は、着莢期 (R3) においても小さく、60×20 区とは異なり、むしろ着莢期 (R3) から子実肥大開始期 (R5) の分枝の伸長量の差異により生じていた。

分枝総長を分枝数と平均 1 分枝長に分けて検討した場合。開花始期 (R1) 以降の平均 1 分枝長は、分枝総長と類似した傾向を示し、すべての処理区において登

熟期間を通じて Jack ≥ ユウズル、Harosoy-Dt1 ≥ Harosoy-dt1 であり、これらの品種間差異および系統間差異は疎植にともなって拡大した。一方、分枝数は、どの栽植密度区においても、Jack ≥ ユウズル、Harosoy-Dt1 ≥ Harosoy-dt1 であった。しかし、この品種間および系統間差異は、密植から疎植への個体占有面積の増加にともなって拡大した。個体占有面積にともなう増加程度を比較すると、平均 1 分枝総長における増加が分枝数に比べて大きい傾向にあった。

Fig. 6 に、2013 年の登熟期間における分枝総長および分枝数、平均分枝長の推移を示した。2013 年の分枝総長、分枝数、平均 1 分枝長の推移も 2012 年とほぼ同様の傾向を示し、3 形質ともに登熟期間を通じて Jack ≥ ユウズル、Harosoy-Dt1 ≥ Harosoy-dt1 であり、その品種間差異および系統間差異は疎植にともなって拡大した。また、個体占有面積にともなう増加は分枝総長および平均 1 分枝長が分枝数に比べて顕著であることも 2012 年と共通していた。

(5) 受光態勢

Fig. 7, 8 に、それぞれ 2012, 2013 年の開花始期 (R1) における、生育ステージが類似したユウズルと Jack、および Harosoy 準同質遺伝子系統間で相対照度と葉面積指数 (LAI) の垂直分布を対比した。2012 年におけるユウズルと Jack を比較すると、全体の LAI は 60×20 区を除いて有限伸育型のユウズルが無限伸育型の Jack に比べて大きかった。また、全体 LAI に占める草高 40cm 以上の割合は、どの栽植密度区においてもユウズル > Jack であった。草高 40cm の相対照度は、どの栽植密度区においても有限伸育型のユウズルが無限伸育型の Jack に比べて小さかった。

次に、Harosoy の準同質遺伝子系統間で比べると、全体 LAI に占める草高 40 cm 以上の割合は Harosoy-Dt1 が Harosoy-dt1 に比べて小さかった。草高 40 cm の相対照度は、Harosoy-Dt1 が Harosoy-dt1 に比べて高く、無限伸育型と有限伸育型の間の差異は、ユウズルと Jack の間で比較した場合と同様の傾向を示した。

2013 年においても 2012 年と同様に、全体 LAI に占める草高 40cm 以上の割合は有限伸育型の品種並びに系統が無限伸育型に比べて大きく、草高 40cm の相対照度は、無限伸育型が有限伸育型に比べて総じて高かった。しかし、草高 40cm の相対照度における伸育型間の差異は、全体 LAI が低かった 2012 年においては密植区ほど、逆に全体 LAI が高かった 2013 年においては、疎植区ほど大きく、傾向を異にした。

Fig. 9 に開花始期 (R1) から子実肥大開始期 (R5) における吸光係数の推移を示した。すべての品種において、両年共通して、吸光係数は登熟にともなって上昇した。また、R1 から R5 にかけての吸光係数の上昇程度は、60×7.5 区で最も大きく、60×20 区で小さかった。すなわち、群落下層部への光の透過は登熟にともなって減少し、その減少程度は疎植区で密植区より

も小さかった。早晚性が類似した品種並びに系統間で比較すると、両年共通して、どの栽植密度区においても、吸光係数は登熟期間を通じて、Jack<ユウズル、Harosoy-Dt1<Harosoy-dt1 と無限伸育型が有限伸育型に比べて小さかった。

Fig. 10 に開花始期 (R1) から子実肥大開始期 (R5) におけるダイズ群落上層 40cm の光の、草高 1cm 当りの相対照度の低下量の推移を示した。すなわち、吸光係数が群落下層部までの光の透過率を表すのに対して、群落上層草高 40cm における光の透過率に着目して、品種並びに系統間で比較した。この草高 1cm 当りの相対照度の低下量は、両年共通して、登熟にともなって減少し、また、栽植密度間で比較すると、どの生育ステージにおいても 60×7.5 区で最も大きく、60×20 区で小さい傾向にあった。早晚性が類似した品種並びに系統間で比較すると、吸光係数の場合と同様に、両年共通して、どの栽植密度区においても、この低下量は登熟期間と通じて、Jack<ユウズル、Harosoy-Dt1<Harosoy-dt1 と無限伸育型が有限伸育型に比べて小さかった。

(6) 受光態勢および分枝伸長過程との関係

Fig. 11, 12 それぞれに開花始期 (R1), 着莢期 (R3), 子実肥大開始期 (R5) における吸光係数および群落上層 40cm の相対照度の低下量と、開花始期 (R1) から成熟期 (R8) までの分枝の伸長量との関係を示した。吸光係数と分枝の伸長量との間には、両年共通して、R3, R5 において有意な負の相関関係 ($r = -0.61^*$, -0.81^{**} , $r = -0.70^*$, -0.66^*) が認められた。しかし、R1 においては、その相関係数は低かった。これに対して、上層 40cm の相対照度の低下量と分枝伸長量との間には、両年共通して、R1, R3, R5 登熟期間を通じて、有意な相関関係 ($r = -0.75^{**}$, -0.79^{**} , $r = -0.87^{***}$, -0.79^{**} , $r = -0.83^{***}$, -0.86^{***}) が認められた。

4. 考察

ダイズの分枝発生および伸長は、北海道においては栄養成長後半および登熟初期の低温、日照不足および干ばつにより抑制される傾向にある(後木・山川 1986)。7月および8月の降水量はそれぞれ、2012年が平年比55、70%であったのに対して、2013年は77、136%であり、2013年は、2012年に比べて分枝の伸長しやすい気象条件にあったと考えられる。分散分析の結果 (Table 1.), 品種を込みにした場合には、分枝収量には有意な年次間差異がみとめられたが、分枝莢数、分枝総長には年次間差異はみとめられなかった。しかし、形質間の交互作用をみると、分枝収量、分枝莢数、分枝総長には、品種と年次、品種と栽植密度、および品種、年次、栽植密度の3者の間に有意な交互作用がみとめられ (Table 1.), これら分枝形質の栽植密度反応および気象反応には明らかに品種間差異が存在すると考えられた。

特に、分枝総長の栽植反応を伸長過程から具体的にみると (Fig. 5, 6), 分枝総長および平均1分枝長は、密植条件 (60×7.5) においては総じて2013年が2012年に比べて登熟期間を通して長かった。しかし、疎植条件 (60×20) においてはむしろ、2012年の分枝総長が2013年に比べて登熟後半以降長い傾向にあり、さらにその傾向は、無限伸育型品種の Jack および Harosoy-Dt1 が有限伸育型のユウズルおよび Harosoy-dt1 に比べて顕著であった。

また、分枝収量、分枝莢数、分枝総長に基づく分枝可塑性値は、いずれもほぼ同じ早晚性の品種間の比較であれば、常に無限伸育型>有限伸育型であった。また、分枝3形質の中でも分枝総長における品種間差異が最も大きく、分枝可塑性値の品種間差異を把握する上で最も適していると考えられた。さらに、同じ伸育性間で比較すると、有限伸育型の中では、2013年の分枝莢数を除いてMGⅡのユウズルの分枝可塑性値がMG0のHarosoy-dt1に比べて、無限伸育型の中ではMGⅡのJackの分枝可塑性値がMG0のHarosoy-Dt1に比べて大きかった。この傾向は著者らが実施した、分枝可塑性は早晚性と茎伸育性に強く影響され、晩生品種ほどまた、無限伸育性において大きい傾向を示すとする別の栽植密度試験結果(阿古達木ら 2013)と同様の傾向を示した。

この分枝総長の伸長過程を、分枝数と平均1分枝総長に分けて解析すると、分枝総長の生育にともなう推移は、分枝数よりも平均1分枝長に極めて類似している (Fig. 4, 5) ことから、分枝総長の栽植密度反応における品種間差異は、分枝数よりも平均1分枝長の影響が強い。すなわち、分枝可塑性は分枝の発生ではなく、分枝の伸長により強く支配される形質であると考えられる。

また、平均1分枝長の伸長過程をみると、伸育性に関わらず開花始期 (R1) から着莢期 (R3) までの登熟初期の伸長量がどの栽植密度区においても最も大きかった。無限伸育型の平均1分枝長が有限伸育型に比べて大きい要因を分枝伸長過程から考察すると、この伸長最盛期における分枝伸長速度が速いことと、有限伸育型の分枝伸長速度が低下する着莢期 (R3) から子実肥大開始期 (R5) までの登熟中期にも分枝の伸長が盛んであることに由来していると考えられた。

一方、受光態勢をみると、同じ早晚性の品種並びに系統間で比較すると、Fig. 8 に示した吸光係数は登熟期間を通じて無限伸育型<有限伸育型で、その要因は全LAIに占める上層40cmの割合は、両年の供試品種平均で比較すると、無限伸育型が37.4で、有限伸育型が70.1であり (Fig. 7, 8), 常に無限伸育型<有限伸育型であった。草高40cmにおける相対照度が常に無限伸育型>有限伸育型であったのはこのことに基づくと考えられた。

草高40cmの相対照度における伸育性間の差異は、全

体LAIが低かった2012年においては疎植区よりも密植区において大きい傾向を示したのに対して、逆に全体LAIが高かった2013年においては、疎植区ほど大きく、傾向を異にした。この傾向を開花期の葉面積指数の密度反応から考えると、分散分析の結果、開花始期(R1)の全体および分枝葉面積には、品種と年次、品種と栽植密度、および品種、密度、年次3者の間に有意な交互作用がみとめられたことから(Table. 1)、この草高40cmの相対照度における伸育型間の差異には、R1の葉面積の栽植密度反応とその品種間差異が関与していると考えられる。すなわち、無限伸育型のJackおよびHarosoy-Dt1における葉面積の分枝可塑性が、有限伸育型品種に比べて大きいこと、分枝葉面積の年次間差異が少ないのに対して、有限伸育型のユウズルおよびHarosoy-dt1の葉面積は、各年次における分枝伸長に関わる環境に左右されやすいことを示していると推察される。

また、草高40cmの相対照度だけでなく、Fig. 9に示す群落上層40cmの相対照度の減少量をもみても、栽植密度にかかわらず、常に無限伸育型<有限伸育型であった。鳴神(1996, 1997)によれば、茎伸育性にかかわらず、受光態勢が良好で小葉面受光量の大きい品種は、小葉面積が小さく、葉面積の垂直分布が比較的均一である。また、磯田(1996)によると、無限伸育型早生品種は、密植にするほど、受光態勢が良好となり、単位面積当り受光量が増加する。本試験もこれらの報告と同様に、密植時の無限伸育型品種の受光態勢の有利性が確認されたといえる。

受光態勢と、分枝総長を最も左右する登熟初期の分枝伸長量との間の関係を検討した結果、群落全体の光の透過効率を表す吸光係数との相関関係(Fig. 10)に比べて、群落上層部の相対照度の減少量との相関関係が強かった(Fig. 11)。すなわち、分枝の伸長量と光の透過率の関連性は、ダイズ群落全体よりも群落上層において強く、その強い相関関係は登熟初期からみられ、既に発生している分枝の伸長には、群落下層部よりも上層部の光条件が重要であることを示唆している。

以上より、有限伸育型と比較した時の無限伸育型品種における分枝可塑性の高さを、分枝の発生および伸長過程からみると、疎植時における発生分枝数の多さ、登熟初期の分枝伸長速度の高さ、登熟中期における分枝伸長期間の長さなどの複数の要因が相互に関連しあった結果であり、この無限伸育型における分枝伸長速度の高さおよび密度反応の高さは、登熟期間における群落上層部の受光態勢の有利性により生じていると推察した。

5. 結論

栽植密度に対するダイズ品種の収量安定性は、個体占有面積に対する分枝形質の回帰直線の傾き(分枝可塑性値)で評価ができ、中でも分枝総長を用いた分枝

可塑性値が最も品種間差異を表した。これを用い、早晚性が同程度で、生育ステージが類似したダイズ品種並びに系統間で比較すると、分枝可塑性値は、無限伸育型品種が有限伸育型品種に比べて大きかった。この無限伸育型品種の分枝可塑性の大きさは、登熟初期の分枝の伸長速度の高さに由来し、この分枝伸長速度の高さは、分枝の発生と関係の深い群落下層部までの相対照度の高さよりも、すでに発生した分枝の伸長量と深く関連する群落上中層部の良好な光環境によりもたらされていると推察した。

6. 要約

栽植密度に応じた分枝収量の変化によるダイズの収量安定性、すなわち分枝可塑性の品種間差異と茎伸育性の関係を、早晚性がほぼ同じで茎伸育性の異なる日米各1品種(ユウズルとJack)と、茎伸育性の準同質遺伝子系統(Harosoy-dt1とHarosoy-Dt1)を用い、分枝伸長過程と受光態勢から2ヶ年にわたり検討した。分枝可塑性は、分枝収量および分枝総長いずれでも、無限伸育型2品種並びに系統が有限伸育型2品種並びに系統に比べて高かった。分枝総長における両者の差異は分枝数よりも平均1分枝長に由来した。この平均分枝長における茎伸育性間の差異を分枝伸長過程からみると、主としてR1(開花始期)からR3(着莢期)の伸長最盛期における伸長量の差異に起因した。加えて、R3からR5(子実肥大開始期)においても無限伸育型品種は分枝伸長が続くのに対して、有限伸育型品種は伸長速度が低下することも関与していた。これらR1以降の分枝伸長の品種間差異と、登熟初期の吸光係数との間には明確な関係は見いだせなかったが、群落上層部の40cmの相対照度の減少量との間には、登熟期を通じて有意な負の相関関係が確認できた。すなわち、茎伸育性の違いによるダイズ品種の分枝可塑性の差異は、分枝発生数よりも分枝伸長量の差異に由来し、この無限伸育型品種の分枝伸長速度の高さおよびその密度反応の大きさは、群落上層部の受光態勢の有利性により生じていると推察した。

キーワード：分枝長、分枝可塑性、有限伸育型品種、無限伸育型品種、個体占有面積、受光態勢、栽植密度、収量、ダイズ

7. 謝辞

米国品種の入手に当たっては、イリノイ州立大学のダイズ育種研究所に、北海道品種、伸育性に関する準同質遺伝子系統の入手に当たっては、北海道立総合研究機構 中央農業試験場 遺伝資源利用部にご協力して頂いた。また収量調査、サンプリングについて、酪農学園大学 循環農学類 作物学研究室の多くの学生諸君に協力を得た。これらの方々により感謝を意を表す。

8. 引用文献

- 阿古達木・義平大樹・小阪進一・白岩立彦 2014. ダイズ品種の分枝可塑性の評価法—年次間差異とその要因を考慮した評価法の検討—. 日作紀 83(別 1)74-75.
- 阿古達木・義平大樹・小阪進一・白岩立彦 2013. 栽植密度に対する分枝可塑性における日米品種間比較—準同質遺伝子系統間の比較—. 日作紀 82(別 1)100-101.
- 磯田昭弘・野島博・高崎康夫 1996. 密植条件下における無限伸育型早生ダイズの葉群構造と受光態勢. 日作紀 65 : 599-604.
- 桂圭祐・義平大樹・本間香貴・ラリーパーセル・田中朋之・白岩立彦 2009. ダイズ単収の日米地域差の拡大要因に関する作物学的調査—米国における視察報告—. 作物研究 54:149-154.
- Katsura, Keisuke, Koki Homma, Yohei Kawasaki, Larry C Purcell, Randall L. Nelson, Taiki Yoshihira, and Tatsuhiko Shiraiwa 2011. Factors causing the soybean yield gaps between Japan and USA. アジア作物学会講演要旨集 38-43.
- 国分牧衛 1988. 大豆の Ideotype の設計と検証. 東北農試研報 77 : 77-142.
- Lee, C. D., D. B. Egli, D. and M. TeKrony 2008. Soybean response to plant population at early and late planting dates in Mid-South. Agron.J.100:971-976.
- McIntosh, M. S. 1983 Analysis of combined experiments. Agron.J.75:153-155.
- 鳴神英喜・磯田昭弘・野島博・高崎康夫 1996. ダイズ群落における葉群構造と受光態勢の品種間差異. 日本作物学会関東支部会報 11 : 76-77.
- 鳴神英喜・磯田昭弘・野島博・高崎康夫 1997. 異なる栽植密度におけるダイズの草型と受光態勢. 日本作物学会関東支部会報 12 : 62-63.
- Parvez, A. Q., F. P. Gardner, and K. J. Boote 1989. Determinate-and indeterminate-type soybean cultivar responses to pattern density, and planting date. Crop Sci. 29:150-157.
- 白岩立彦・桂圭祐・島田信二・川崎洋平・村田資治・本間香貴・義平大樹・田中萌之・田中祐 2011. ダイズ単収の日米地域差の拡大要因に関する作物学的調査—視察報告(第2回)米国における圃場・作物管理—作物研究 56 : 93-98.
- Tanaka Y., K. Fujii and T. Shiraiwa 2010. Variability of leaf morphology and stomatal conductance in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] cultivars. Crop Sci.50: 2525-2532.
- 後木利三・山川勉 1986 北海道の畑作技術 - 豆類編 -. 農業技術普及協会
- 義平大樹・小阪進一・白岩立彦 2010. 栽植密度反応における日米ダイズ品種間差異—北海道中央部における比較—. 日作紀 79 (別 1) 340-341.

義平大樹・阿古達木・小阪進一・白岩立彦 2013. 栽植密度に対する分枝可塑性における日米ダイズ品種間比較—早晩性との関係—. 日作紀 82 (別 1) 98-99.

9. 英文要約

We studied the differences between soybean varieties in terms of yield stability, as determined by branching plasticity, due to changes in branch yield, in accordance with planting density, and the impact of stem growth habit on branching plasticity, the using one Japanese and one American cultivar of similar earliness but different stem growth habit (Yuzuru and Jack), as well as two cultivars that are near isogenic lines (NIL) with respect to stem growth habit (Harosoy-dt1 and Harosoy-Dt1). Through our investigations over a period of two years, we tried to analyze the factors behind these variations from the point of view of branching growth process and light interception characteristics. Whether looking at branch yield or total branch length, branching plasticity was higher in the two indeterminate cultivars or lines than the two determinate cultivars or lines. The difference in total branch length between the two cases derives from the mean length of each branch rather than from the number of branches. Our examination of the difference in stem growth habit, mean branch length in particular and from the point of view of the process of branching growth, revealed that it originates mainly from the difference in the amount of growth during the peak growth period from R1 (beginning of flowering) to R3 (pod setting). This difference was also associated with the fact that even between R3 and R5 (beginning of seed growth), branching growth continued with the indeterminate cultivars, while growth in the determinate cultivars had stopped. We could not clearly determine the relationship between the difference in branching growth between varieties from the R1 stage onwards and the extinction coefficient in the grain filling period. But we were able to confirm a significant negative correlation with the relative illuminance at the top of the community (40 cm). In other words, we surmise that the difference in branching plasticity of soybean varieties due to differences in stem growth habit derives from the difference in the resulting planting plasticity due to the amount of branching growth rather than from the number of generated branches. This magnitude of the resulting density of these indeterminate cultivars arises due to the advantageousness of light interception characteristics at the top of the community.

Key words: Branch length, Branching plasticity, Determinate cultivar, Indeterminate cultivar, Land area per plant, Light interception characteristic, Planting density, Seed yield, Soybean(*Glycine max*(L.)Merrill).



Figure 1. Stratified clipping method in simulated soybean community.

Table 1. Average air temperature and precipitation during the growing seasons in 2012 and 2013.

Month	Air temperature (°C)			Precipitation (mm)		
	2012	2013	2003-2012*	2012	2013	2003-2012*
May	12.5	10.5	11.1	85	62	69
June	16.1	16.6	14.7	40	77	47
July	20.9	20.9	19.3	56	81	101
August	22.9	22.0	20.3	106	205	150
September	21.8	17.9	16.8	178	196	151
October	12.4	12.0	10.7	69	116	93
Total	3268	3064	2853	533	736	610

* indicates mean value of 2003-2012.

Table 2. Seed yield and the related characteristics.

Year	Spacing (cm) × Row width (cm)	Plant density (100×cm ²)	Land area per plant (100×cm ²)	Cultivar and line	R1 stage (month /day)	R8 stage (month /day)	Seed yield (g m ⁻²)	Branch seed yield (g m ⁻²)	No. of pods in branch (m ⁻²)	Total branch length (cm pl ⁻¹)	Leaf area index at R1 stage		
											Total	Branch	
2012	60 × 7.5	22.2	4.5	Mean of cultivars			419	169	125	393	3.96	0.70	
	60 × 10	16.7	6.0				409	218	160	460	3.87	1.00	
	60 × 20	8.3	12.0				371	259	191	487	3.12	1.38	
	Mean of treatments				Yuzuru	7/29	10/14	365	187	249	130	3.83	0.99
					Jack	7/29	10/15	381	180	486	255	3.13	0.86
2013	60 × 7.5	22.2	4.5	Mean of cultivars			343	163	184	469	4.79	1.58	
	60 × 10	16.7	6.0				336	189	209	484	4.42	1.62	
	60 × 20	8.3	12.0				309	208	230	487	4.02	1.81	
	Mean of treatments				Yuzuru	7/26	10/25	307	129	253	164	4.95	1.75
					Jack	7/26	10/25	342	141	480	254	4.23	1.43
				Harosoy-dt1	7/24	10/19	316	185	549	137	4.23	1.85	
				Harosoy-Dt1	7/26	10/21	416	236	639	293	4.33	1.64	
Year							**	*	†	ns	**	**	
Density							**	***	***	***	***	***	
Density×Year							***	ns	***	***	**	***	
Cultivar							***	***	***	***	***	***	
Cultivar × Year							**	***	**	**	**	***	
Cultivar × Density							***	***	***	***	***	***	
Cultivar × Year × Density							**	**	**	***	**	**	

†, **, ***, *** and ns indicate significant at the 10, 5, 1 and 0.1% levels and not significant, respectively.

R1: the beginning flowering stage

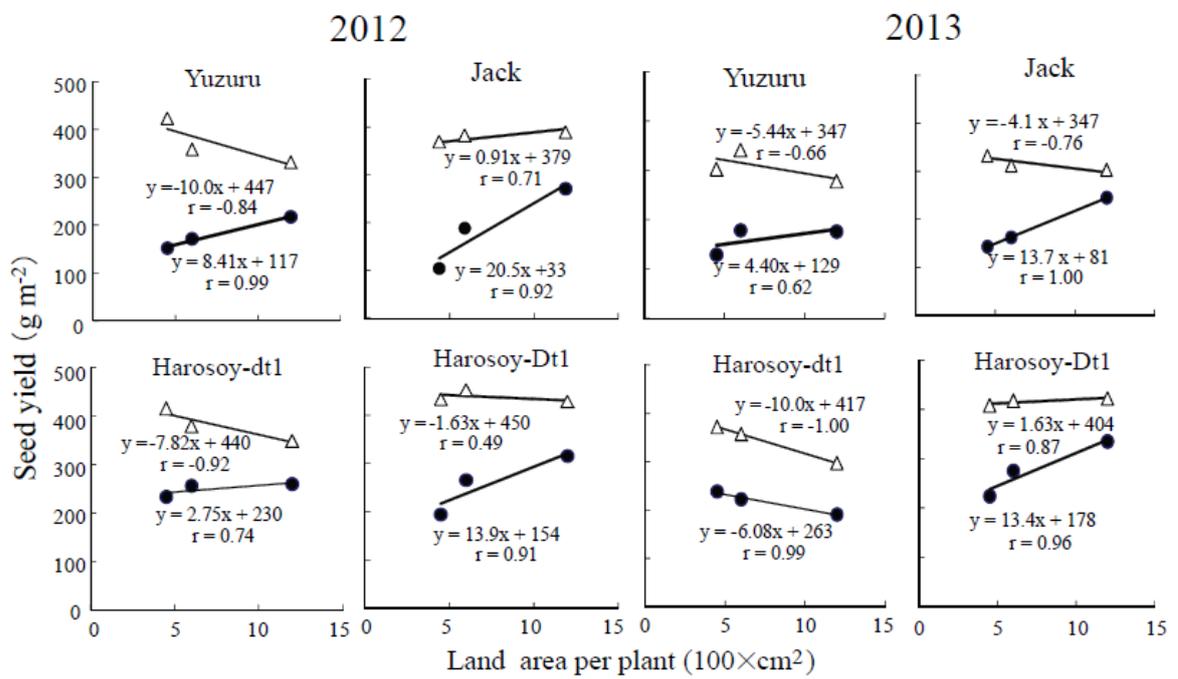


Figure 2. Effects of land area per plant on total seed yield and branch yield.

△ : Total seed yield, ● : Branch seed yield.

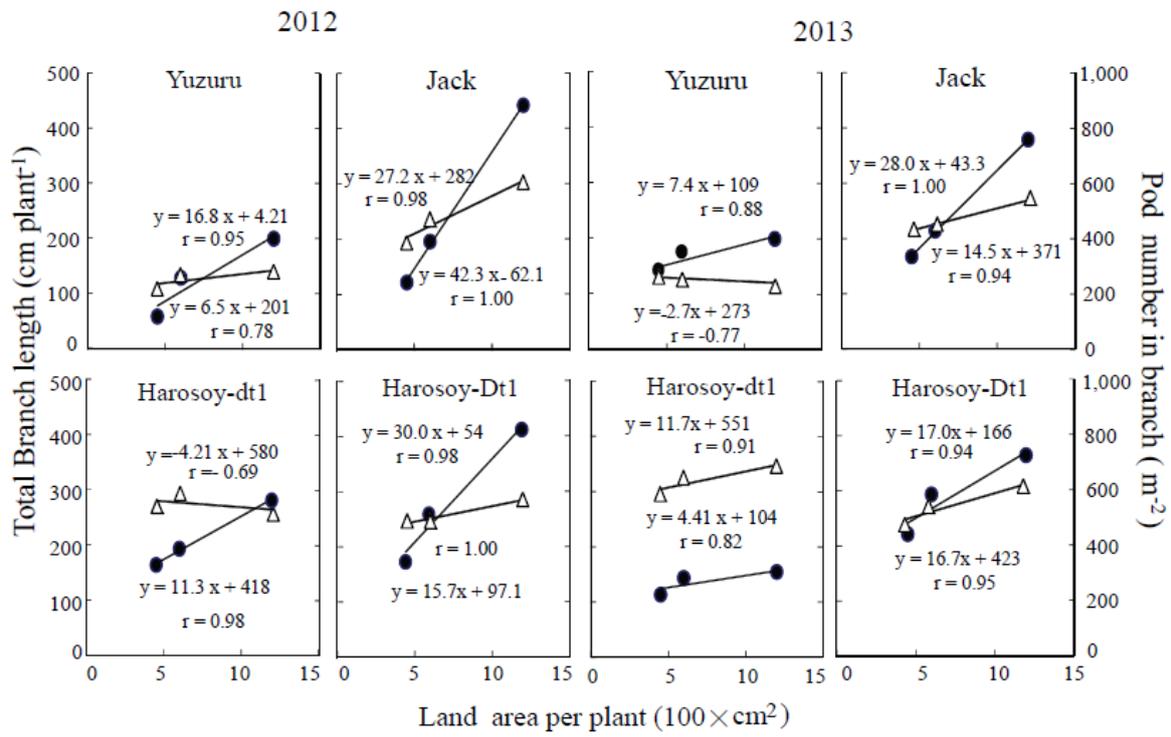


Figure 3. Effects of land area per plant on pod number in branch and total branch length.

△: Pod number in branch, ●: Total branch length.

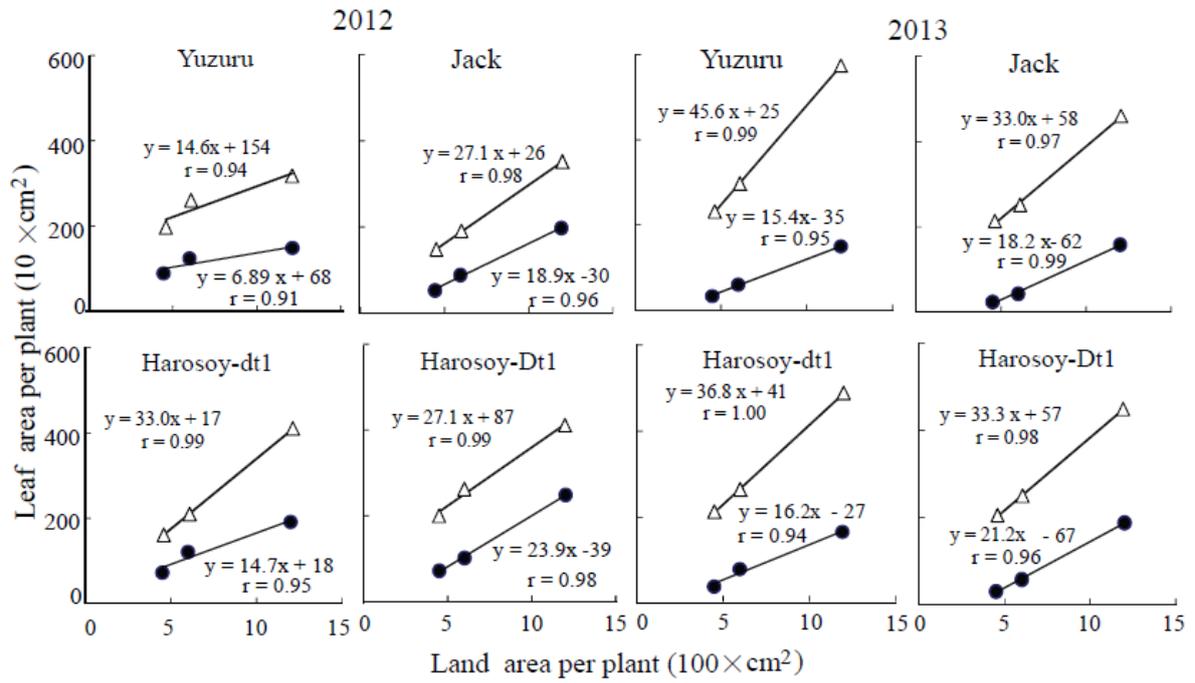


Figure 4. Effects of land area per plant on leaf area per plant at R1 stage.

Δ : Total leaf area, \bullet : Leaf area in branch

R1: the beginning flowering stage

Table 3. Regression coefficient to the land area per plant for various branch traits

(branching plasticity value).

Year	Cultivar	Branch yield	Pod number in branch	Total branch length	LAI in branch
2012	Yuzuru	8.4 ± 1.4 ab	6.5 ± 1.6 a	16.8 ± 2.0 b	0.69 ± 0.03 a
	Jack	20.5 ± 2.3 c	27.2 ± 3.9 c	42.3 ± 2.4 d	1.90 ± 0.06 c
	Harosoy-dt1	2.8 ± 1.9 a	-4.2 ± 2.9 a	11.3 ± 1.5 a	1.47 ± 0.05 b
	Harosoy-Dt1	13.9 ± 2.0 b	15.7 ± 3.4 b	30.0 ± 1.2 c	2.39 ± 0.05 c
2013	Yuzuru	4.4 ± 1.4 b	-2.7 ± 1.7 a	7.4 ± 1.8 b	1.54 ± 0.07 a
	Jack	13.7 ± 2.9 c	14.5 ± 4.5 bc	28.0 ± 2.7 d	1.82 ± 0.04 ab
	Harosoy-dt1	-6.1 ± 2.8 a	11.7 ± 2.7 b	4.4 ± 1.2 a	1.62 ± 0.03 a
	Harosoy-Dt1	13.4 ± 1.0 c	16.7 ± 3.7 c	17.0 ± 2.5 c	2.12 ± 0.09 b

Means followed by the same letters in the same column are not significantly different at 5% level by Tukey-Kramer test.

Leaf area in branch were measured at R1(Beginning flowering) stage.

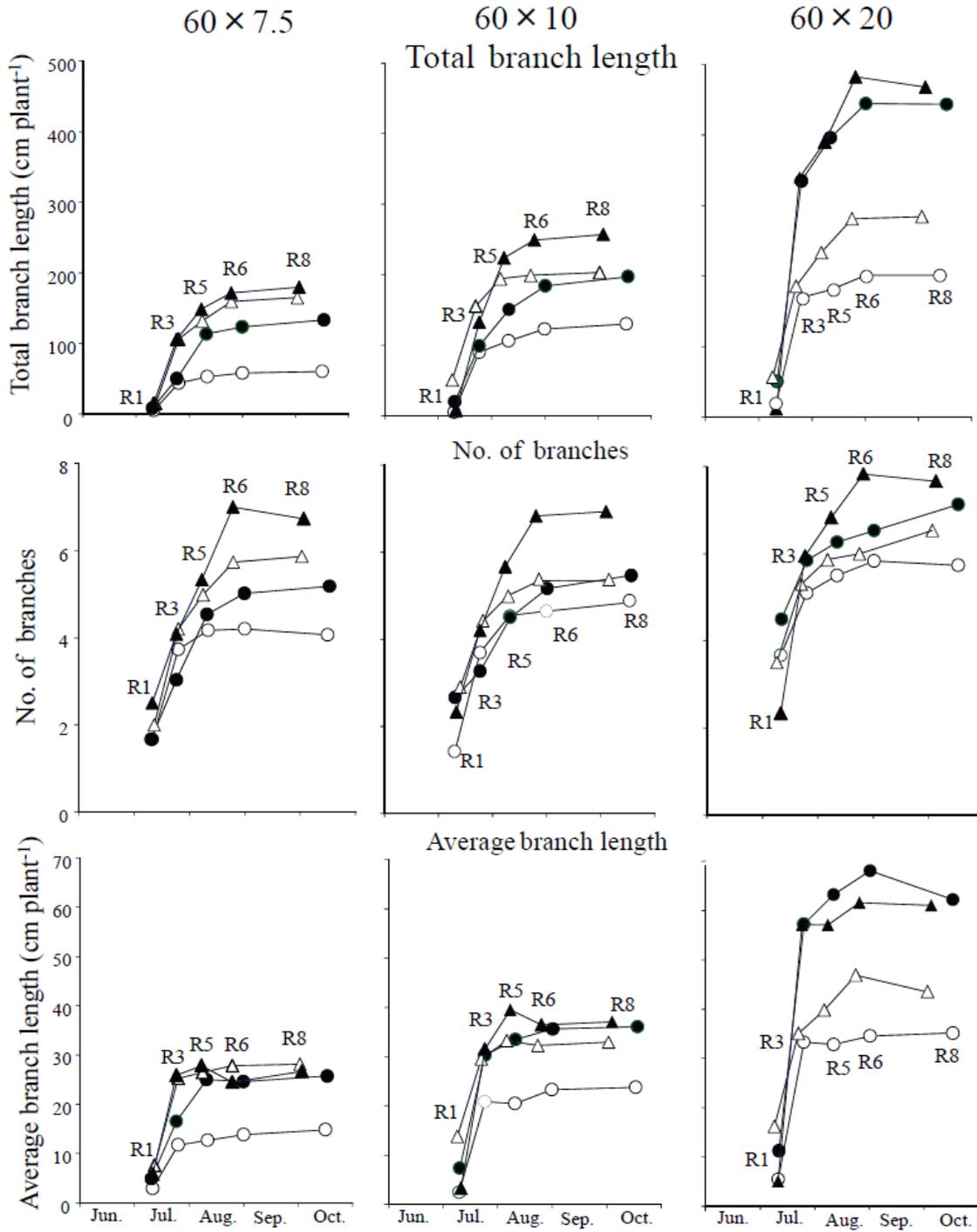


Figure 5. Change in branch number and branch length during grain filling period (2012).

○: Yuzuru (determinate type), ●: Jack (indeterminate type),
 △: Harosoy-dt1 (determinate type), ▲: Harosoy-Dt1 (indeterminate type)

R1, R3, R5, R6 and R8: Beginning flowering, beginning pod, beginning seed, full seed and maturity stage, respectively.

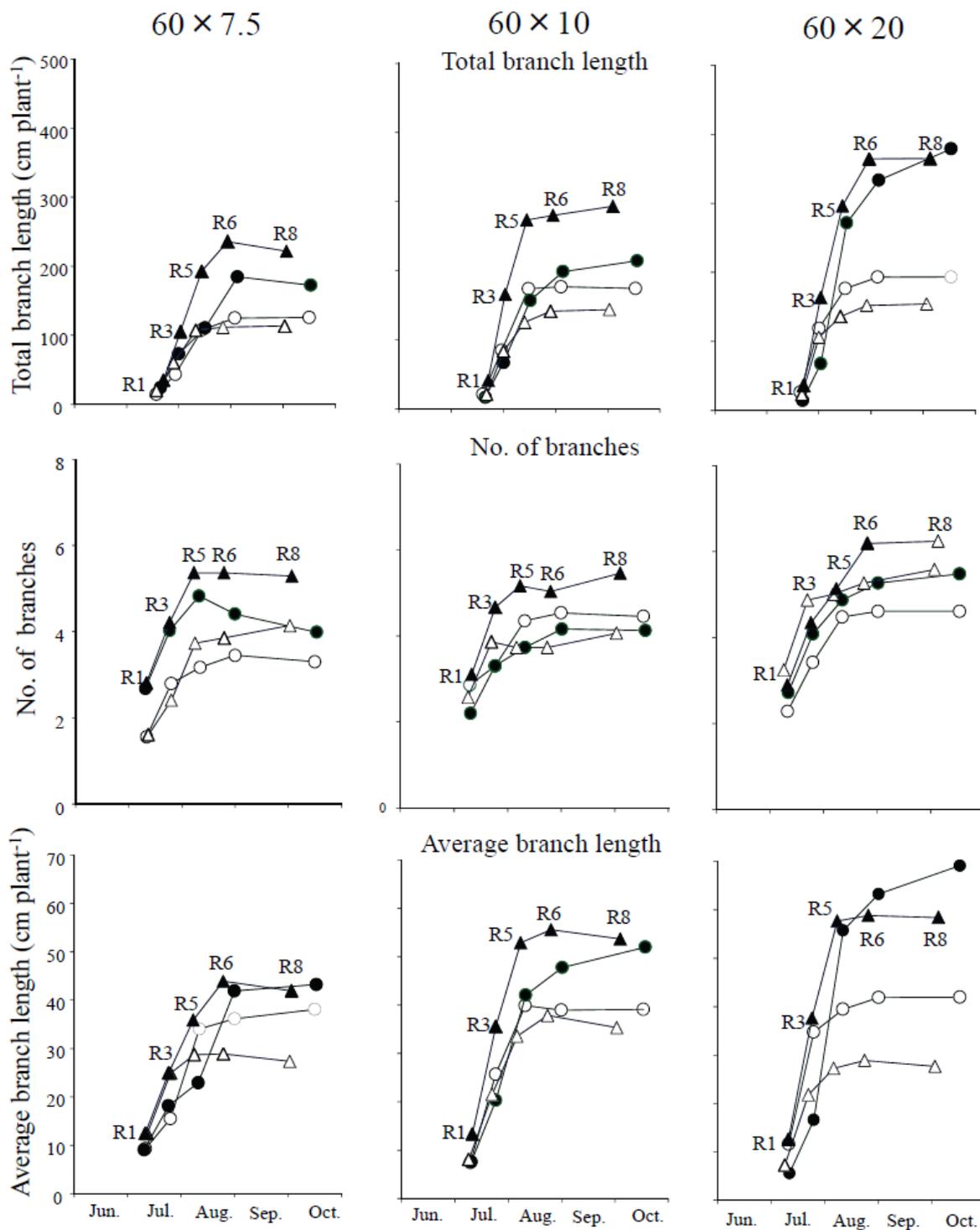


Figure 6. Change in branch number and branch length during grain filling period (2013).

○: Yuzuru (determinate type), ●: Jack (indeterminate type),

△: Harosoy-dt1 (determinate type), ▲: Harosoy-Dt1 (indeterminate type)

R1, R3, R5, R6 and R8: Beginning flowering, beginning pod, beginning seed, full seed and maturity stage, respectively.

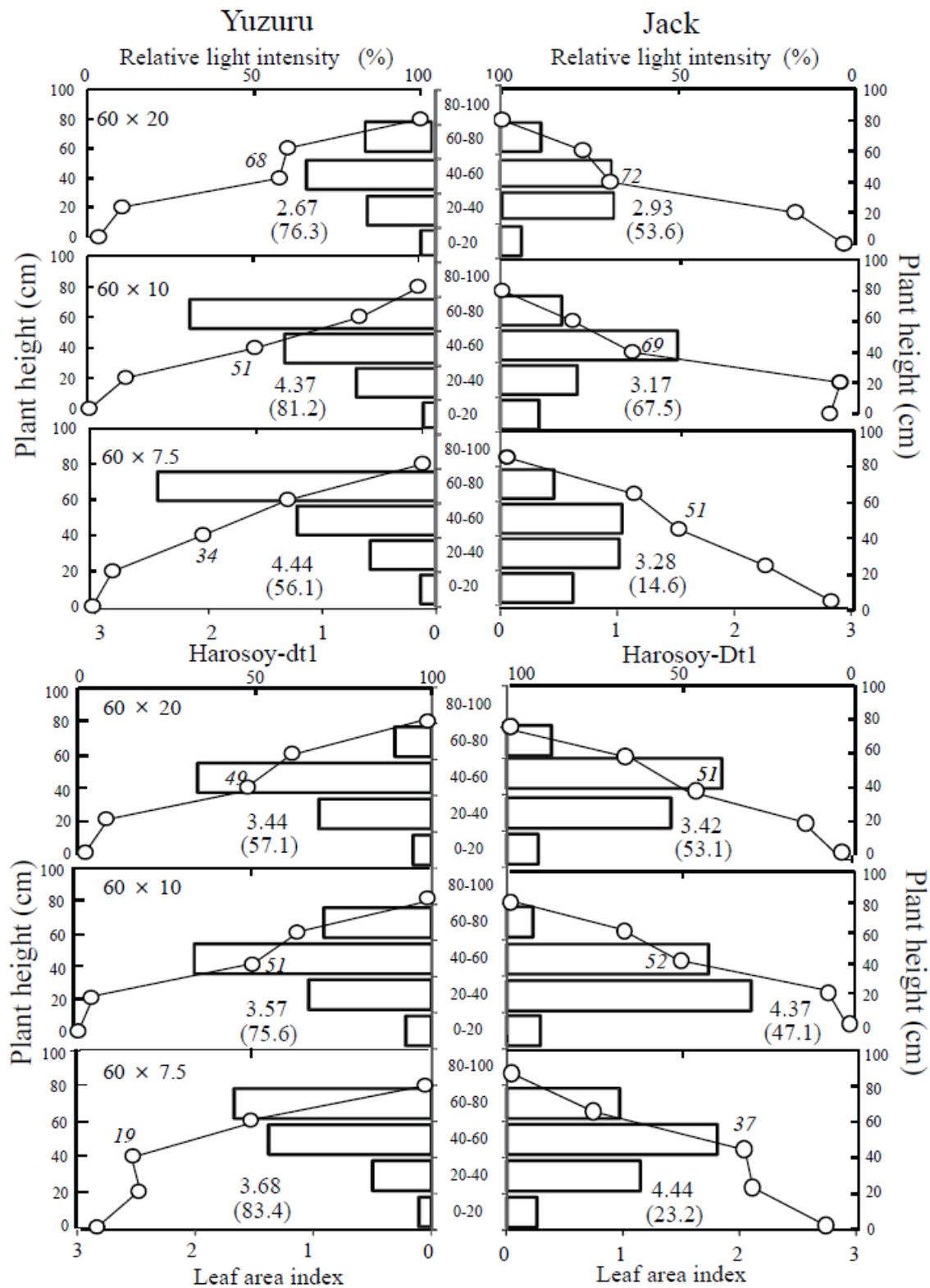


Figure 7. Relative light intensity and leaf area index at R1 stage (2012).

The numbers in Figure show total leaf area index (LAI).

Numbers within parentheses show the ratio of the percentage of upper part 40cm to total LAI.

Italic numbers in Figure show relative light intensity (%) at the 40cm plant height.

R1: the beginning flowering stage

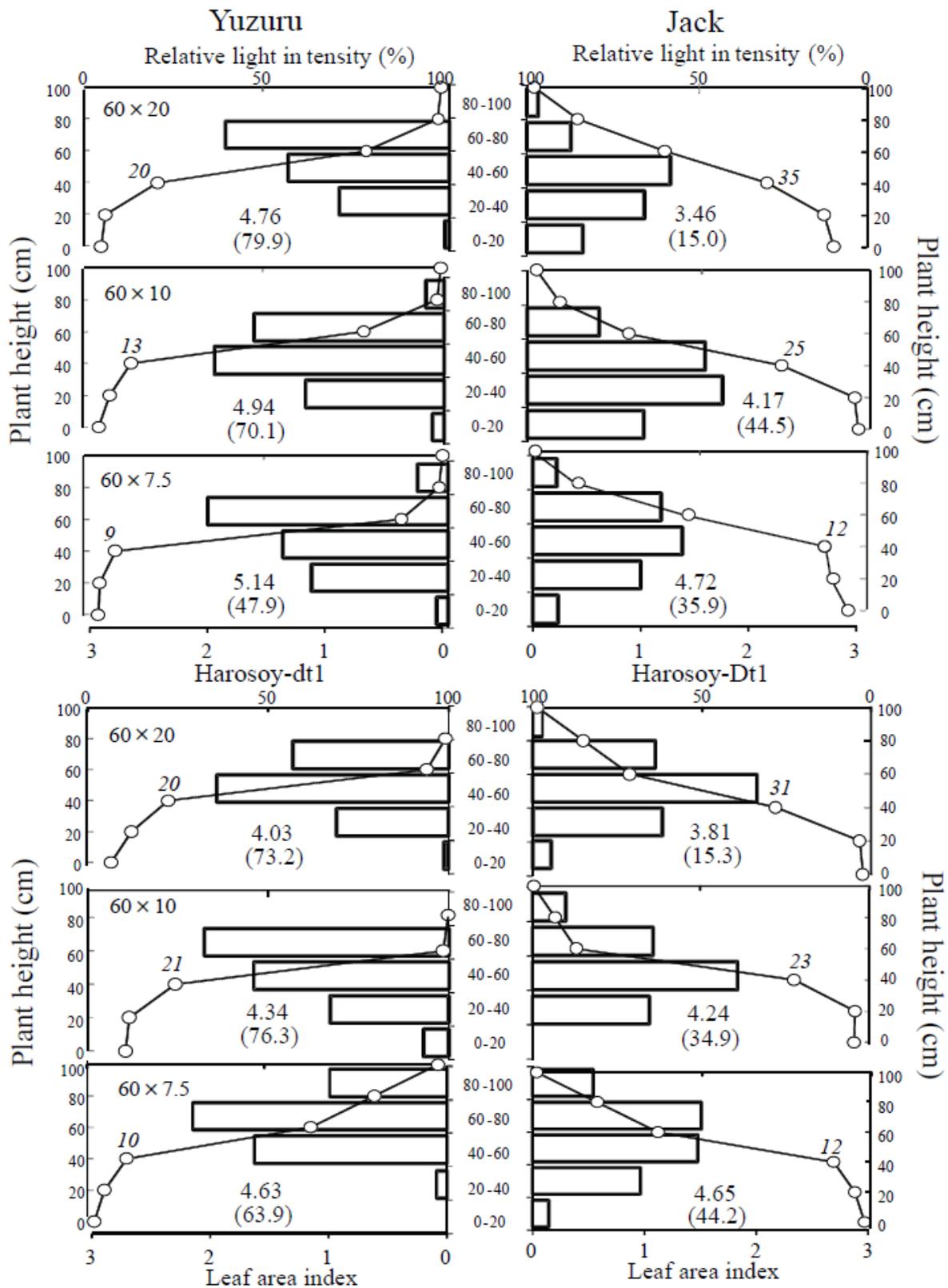


Figure 8. Relative light intensity and leaf area index at R1 stage (2013).

The numbers in Figure show total leaf area index (LAI).

Numbers within parentheses show the ratio of the percentage of upper part 40cm to total LAI.

Italic numbers in Figure show relative light intensity (%) at the 40cm plant height.

R1: the beginning flowering stage

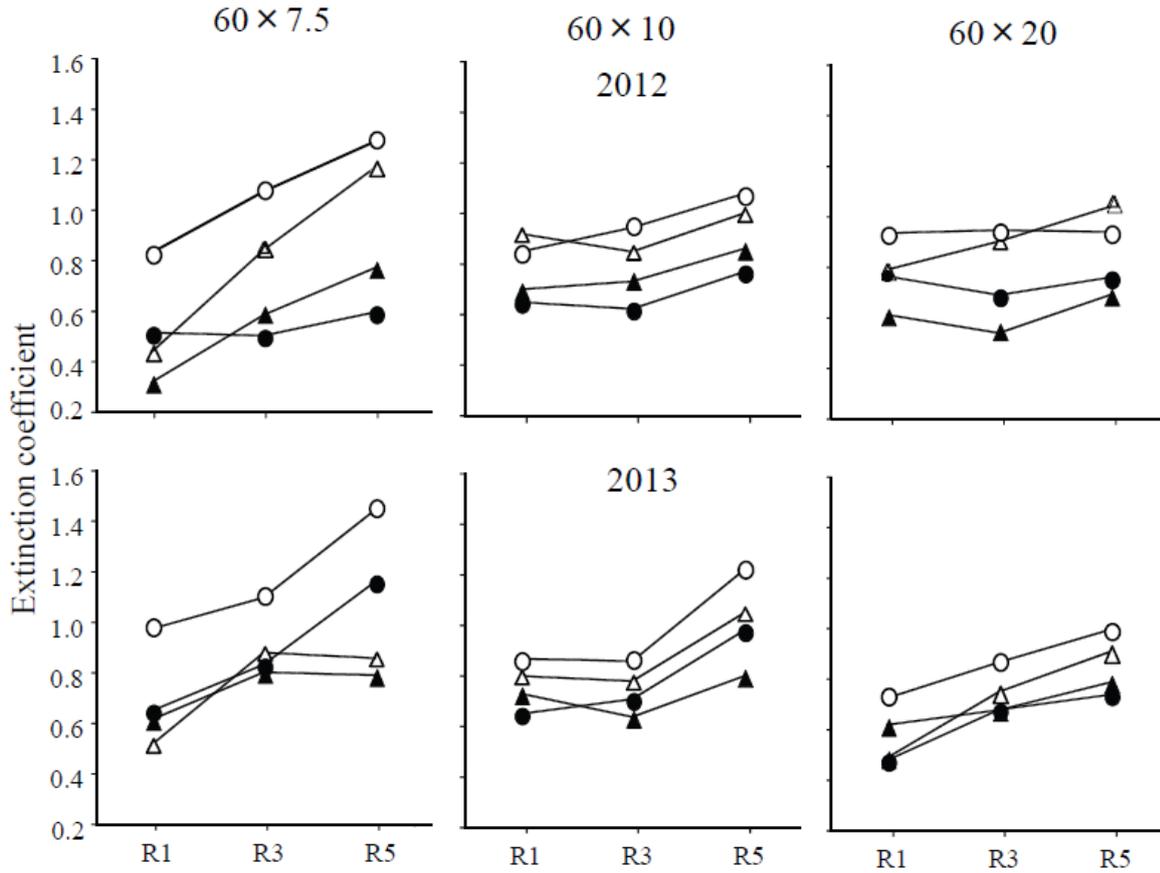


Figure 9. Changes in extinction coefficient during grain filling period.

○: Yuzuru (determinate type), ●: Jack (indeterminate type),
 △: Harosoy-dt1 (determinate type), ▲: Harosoy-Dt1 (indeterminate type)
 R1, R3, R5: Beginning flowering, beginning pod, beginning seed stage, respectively.

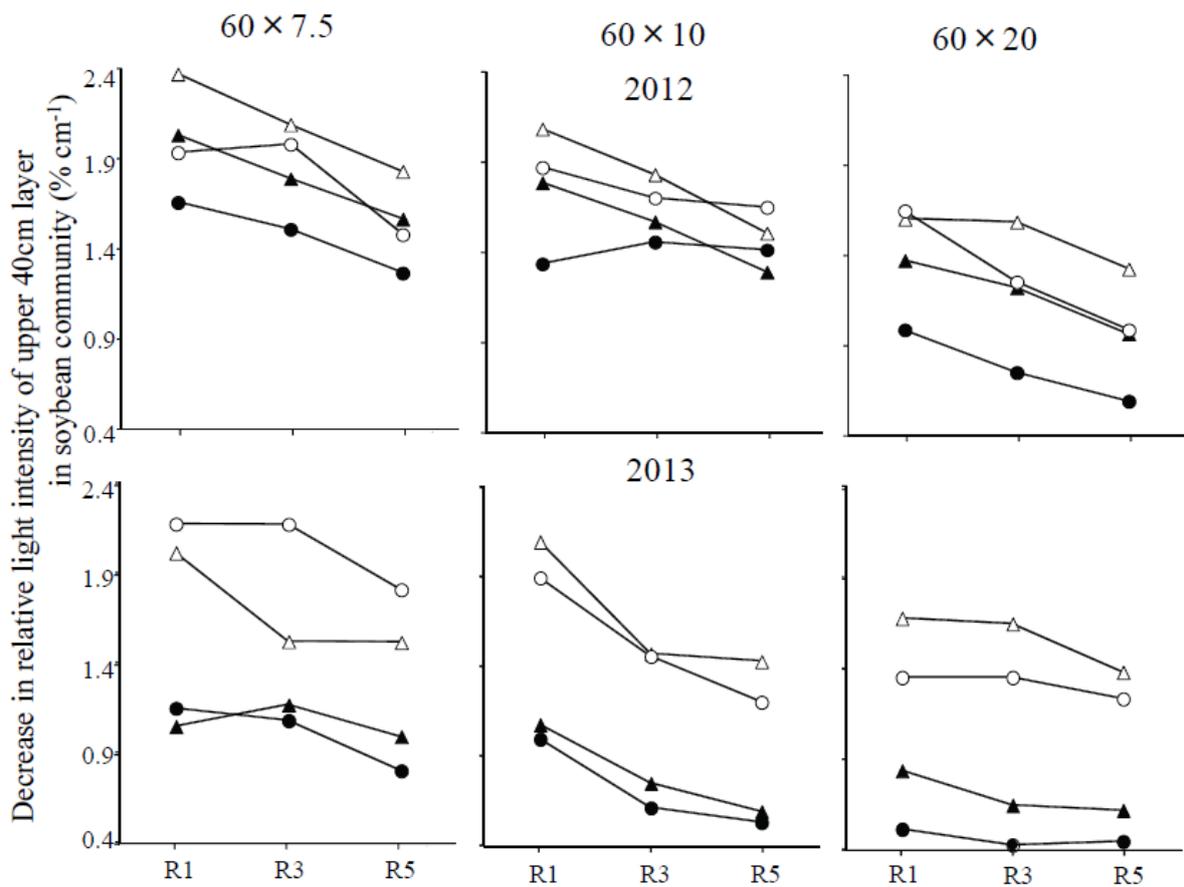


Figure 10. Changes in the decrease in relative light intensity of upper 40cm layer of soybean community during grain filling period.

○ : Yuzuru (determinate type), ● : Jack (indeterminate type),
 △ : Harosoy-dt1 (determinate type), ▲ : Harosoy-Dt1 (indeterminate type)

R1, R3, R5 : Beginning flowering, beginning pod, beginning seed stage, respectively.

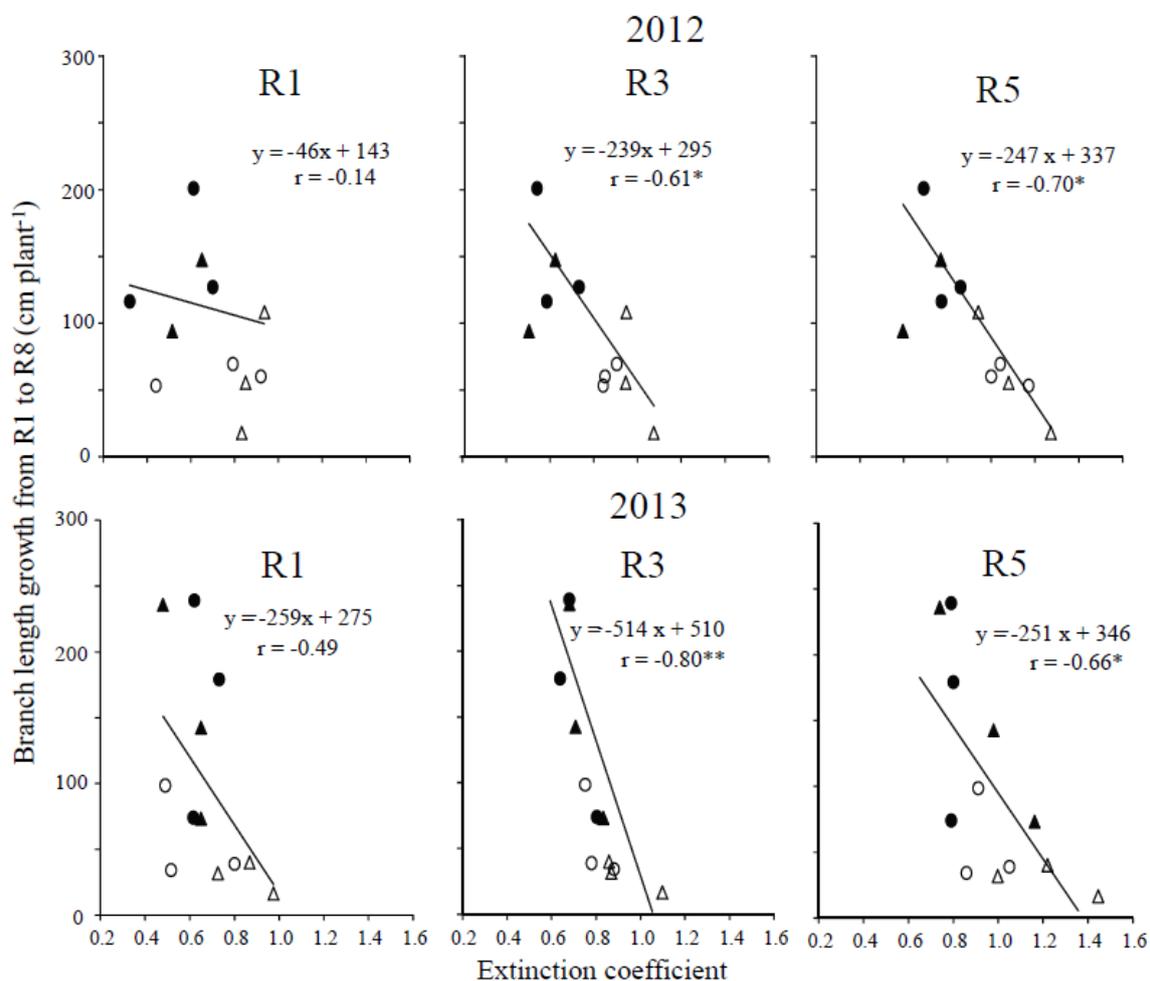


Figure 11. Relationship between extinction coefficient and branch length growth during grain filling period.

○ : Yuzuru (determinate type), ● : Jack (indeterminate type),
 △ : Harosoy-dt1 (determinate type), ▲ : Harosoy-Dt1 (indeterminate type)

R1, R3, R5, R8 : Beginning flowering, beginning pod, beginning seed and maturity stage, respectively.

*, ** indicate significant at the 5 and 1% levels, respectively.

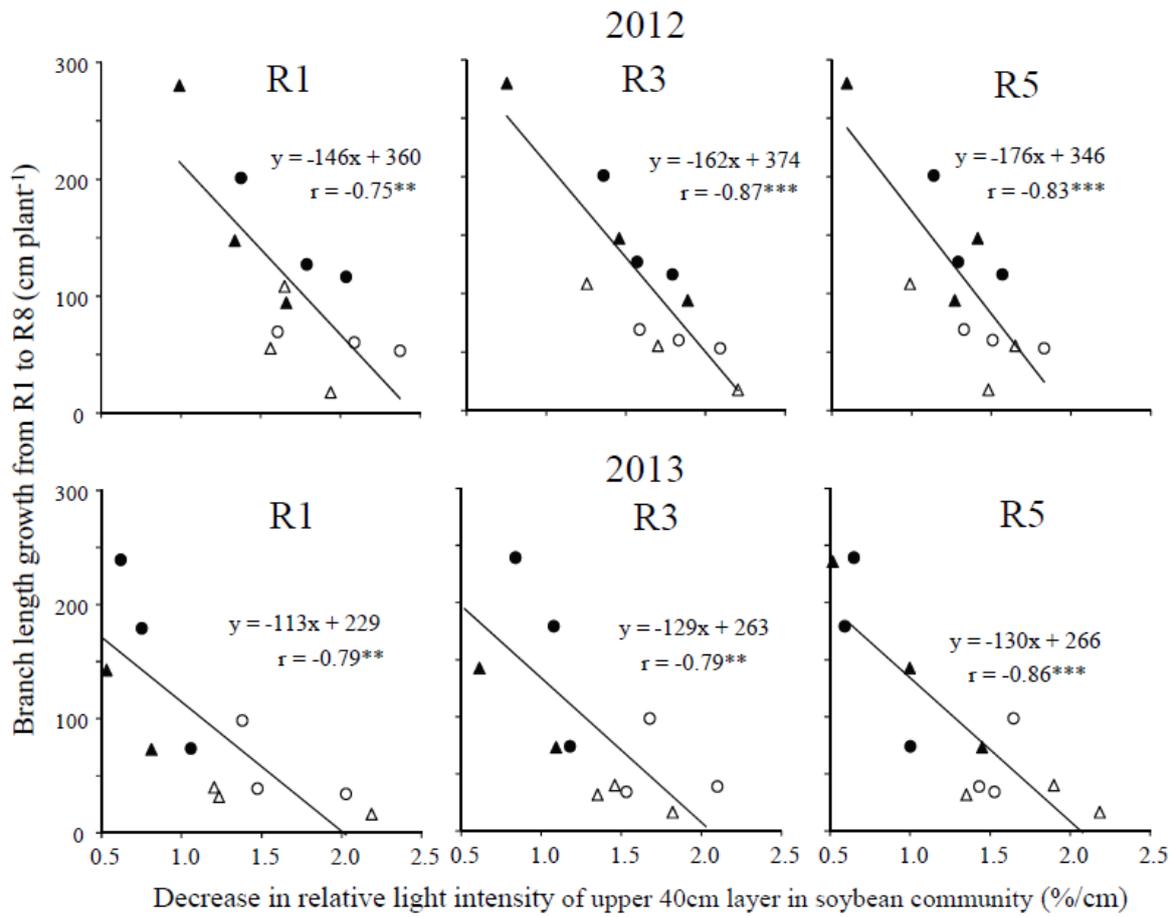


Figure 12. Relationship between decrease in relative light intensity of upper 40cm layer in soybean community and branch length growth during grain filling period.

○ : Yuzuru (determinate type), ● : Jack (indeterminate type),
 △ : Harosoy-dt1 (determinate type), ▲ : Harosoy-Dt1 (indeterminate type)

R1, R3, R5, R8 : Beginning flowering, beginning pod, beginning seed and maturity stage, respectively.
 , * indicate significant at the 1 and 0.1% levels, respectively.