

総説

ダイズ多収化の生理学的アプローチ

国分牧衛*

(東北大学)

要旨:ダイズは、タンパク質や脂質に富むうえに、種々の機能性成分を含むことから、今後も世界的な需要の伸びが期待される。しかし、20世紀後半、ダイズの主産地はアジアからアメリカ大陸に移り、インドを除いてアジアのダイズ生産は停滞している。わが国においては、水田転換畑における主要作物としての栽培が多くなっているが、収量は低くかつ年次変動が大きい。今後の需要増加に応えるためには、単収の大幅な向上が必須である。本論文では、ダイズ多収化のための生理学的な研究の現状と今後の課題について述べる。多収化の重要な鍵となる生理的形質は、受光態勢、光合成能と乾物転換効率、窒素固定能、水分吸収能および花器の形成能などであり、これらに関する研究に焦点を当てる。

キーワード:花器形成、乾物分配効率、光合成、受光態勢、水分吸収、ダイズ、窒素吸収。

1. はじめに

ダイズは、タンパク質と脂質に富み、マメ科作物の中でも群を抜いた栄養価値を持っている。加えて近年では、ダイズに含まれている各種成分が顕著な健康維持機能を持つことが明らかにされ、今後も世界的な需要の伸びが期待される。ダイズはイネと並ぶアジア起源の主要作物であり、アジアでは千年を越える長い間、貴重な食料資源として栽培されてきた。20世紀後半、世界のダイズ生産量は急激に増加し、その増加速度は主要な作物の中では最大であった。この半世紀に、イネ、トウモロコシ、コムギの3大作物は生産量を約4倍に増加させたが、ダイズは8倍以上にも増加した。ダイズ生産量の拡大は、南北アメリカ大陸を中心とした栽培面積の増加と単収の向上のいずれにも大きく依存しており、イネ科主要作物が主として単収の伸びに依存しているのとは対照的である(第1図)。しかし、アジアに注目した場合、栽培面積、単収いずれにおいても新興生産地である南北アメリカに大きな遅れをとっている(第1表)。アジアではアメリカ大陸のような大幅な栽培面積の増加は困難であり、今後この地域でのダイズ増産は、単収の大幅な増加に依存するしかない。

20世紀を振り返ると、アジアでは、ダイズの単収増加はイネに比べて緩慢であった。第2図はわが国におけるこ

の20世紀100年間の両者の単収の推移を比較したものである。イネは今世紀初頭の2.3から5.0 t/haへと約2.2倍の伸びを記録しているのに対して、ダイズは1.0から1.7 t/haと約1.7倍の伸びにとどまっている。この両者の単収の伸びの差異は、品種の能力、栽培管理いずれの面においても、イネの方が格段に向上したことの反映であろう。言い換えれば、ダイズの単収を向上させる余地は大きいといえよう。

作物の収量は、社会経済的要因を除けば、光エネルギー、温度、養分、水分などの環境資源によって規制される。これら資源の供給量や作物による受容の様相は作物の生理機能に強く影響し、収量を規制する。資源と作物の生理機能との関係は、作物間で異なる側面がある。ダイズは、光エネルギーの受容・転換効率、窒素の吸収と分配、水分吸収能および花器形成など、収量を規制する重要な生理機能の面において主要イネ科作物とは明瞭に異なる特徴を持っている。本稿では、これらの生理機能に着目し、わが国で研究蓄積の多いイネと比較しながら研究の現状に触れ、今後の研究方向を展望してみたい。

2. 受光態勢

作物の収量(Y)は、ある地点での日々の日射量(I)、作物による受光割合(f)、光エネルギーの物質への転換効

第1表 ダイズの栽培面積、単収、生産量の地域間比較。

	アジア	北・中米	南米	ヨーロッパ	アフリカ
栽培面積 (100 万 ha)	16.3	29.5	19.8	1.1	0.9
単収 (t/ha)	1.34	2.62	2.28	1.87	0.94
生産量 (100 万 t)	21.9	77.2	45.0	2.1	0.8

FAO Production Yearbook, 1996 より作表。

率 (RUE) および収穫指数 (HI) によって規定される (Sinclair 1999).

$$Y = HI \Sigma (RUE * f * I) \quad (A)$$

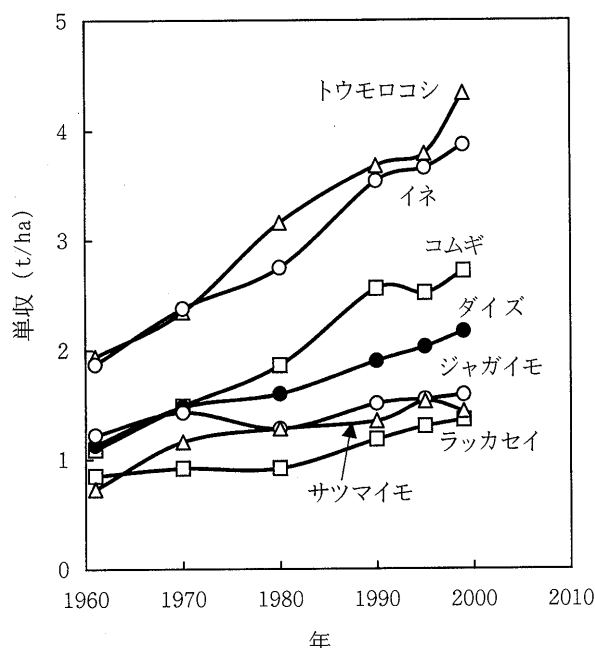
この式において収量 (Y) を規定する変数 (HI, RUE, f, I) は遺伝的な改変や栽培技術の改良によって値を高めることが可能であり, そのために多くの研究が積み重ねられてきた (注: 日射量 (I) の人為的な制御は困難であるが, 栽培期間の移動や拡大によって間接的に増大させることは可能である).

ダイズでは, 受光量と乾物生産の両者にはきわめて密接な相関関係があること (Shibles and Weber 1965), 莢形成期〜子実肥大期の受光量が収量を強く規制すること (国分 1988) が明らかにされている. これらのことから, 生育初期の葉面積を速やかに確保すること, 生育中期以降の大きな葉面積を維持しつつ個体群の受光量をできるだけ多くすることがダイズ多収化の必須条件である. 水平型の葉群の場合, LAI の増加にともない中下層の葉は受光量が低下し急速に枯死するが, 直立葉を持つ葉群では, 個体群中下層への透光量が増大し, 中下位葉の寿命が長くなり, 高い LAI レベルを維持することが可能である. イネを対象にした解析により, 直立葉による受光態勢改善は光合成能の維持に寄与するだけでなく, 葉の窒素保有量を維持することにも寄与することが明らかにされている (Sinclair and Sheehy 1999).

作物個体群の乾物生産を増加させるもっとも有効な手段の1つは多肥・密植である. 近代のイネ品種は直立葉を持つものが多く, 受光態勢の改善に成功している (秋田

2000). 直立葉は個体群内への透光率が高く, 個体群光合成量を増大させることが実験的に証明されている (田中 1972). ダイズは, 多肥・密植条件では葉群は上層に密集するため, 受光の大部分は上層の葉によってなされ, 中下位葉の光合成能は十分発揮されていない (玖村 1969). 一方, ダイズの中下位葉は地下部に光合成産物の多くを供給しており, 地下部の生長や根粒菌の活性促進に重要な意味を持っていると推測される (第2表, 国分 1988). したがって, 密植による乾物生産効率を高めるためには, 受光態勢の改良が必要である. ダイズの受光態勢を構成する要素として, 栽培様式・密度 (池田 2000, 国分 1988, 中世古 1984), 草型 (池田 2000) および調位運動 (川嶋 1969 a, b) が取り上げられ, これらの要因はいずれもダイズ個体群の物質生産および収量に影響することが示されている. 国分 (1988) は, 受光態勢改良の方法として, 葉群上層が直立する形態を想定し, それが乾物生産・収量に及ぼす影響を解析した. 上層直立型の草型により, 葉群中下層の受光量が増し, 個体群全体としての LAI 増加に対する収量増加の割合が高くなった (第3図). この草型処理の効果は, 日射量の少ない年次で相対的に大きくみられたことから, 日射量に恵まれない地域での受光態勢改善の重要性が示唆される.

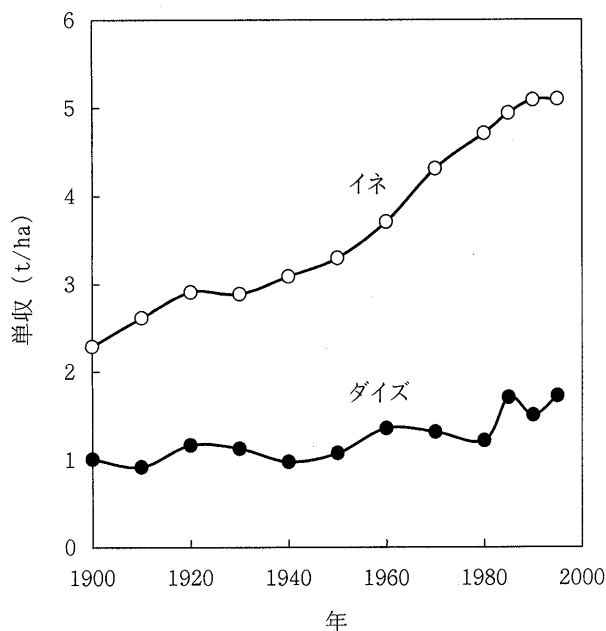
既存品種の受光態勢と収量性を数段階の栽植密度条件で比較すると, 最大収量を与える最適栽植密度および最適 LAI には品種間差異が認められた. そして, 多収品種は, 上位節の葉柄角度が直立型に近く, 前述の上位葉が直立した草型に一部類似するものがあつたものの, 受光態勢の品種間差異は概して小さかった (国分 1988). さらに, 主茎型と分枝型の生育と収量性を比較し, 主茎型が密植適応性の高い草型であることが明らかになった (国分 1988). こ



第1図 主要作物の単収の推移.

ジャガイモとサツマイモの収量は×10.

FAO Production Yearbook (1970, 1980, 1990, 1998) から作図.



第2図 わが国におけるイネとダイズの単収の推移.
農林水産省の資料から作図.

第2表 ダイズの上位葉 (L-3) と下位葉 (L-8) が同化した光合成産物の植物体各部位への分配。

分配先部位	同化葉位	
	L-3	L-8
	----- % -----	
上位節	72	1
中位節	19	69
下位節	8	17
分枝	1	3
根	---	9

$^{14}\text{CO}_2$ 施与 24 時間後 (L-3) あるいは 7 日後 (L-8) の各部位への分配割合。莢伸長期。
L-3, L-8: 最頂葉から下方 3, 8 枚目の葉。
国分 (1988) から作表。

のように, 主要イネ科作物と比較して, ダイズでは品種の草型改変による多収化の余地は大きいと判断される。

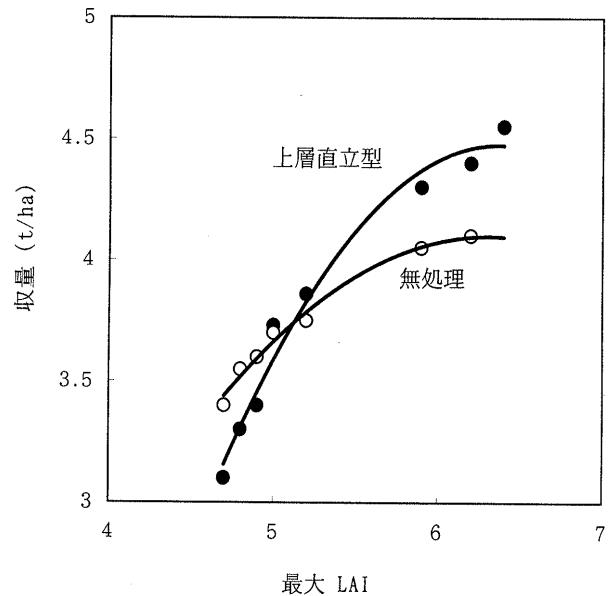
3. 個葉光合成能と乾物転換効率

光エネルギーが乾物に転換される効率 (式 A の RUE) は, 作物種, 個葉の光合成能, 生育時期あるいは光環境などによって変動する。なかでも, 光合成能の種間差がもっとも重要な要因として注目されてきた (Sinclair and Muchow 1999)。個葉光合成能の改善に向けては, 育種の面からと生化学的な面からのアプローチがなされてきた。

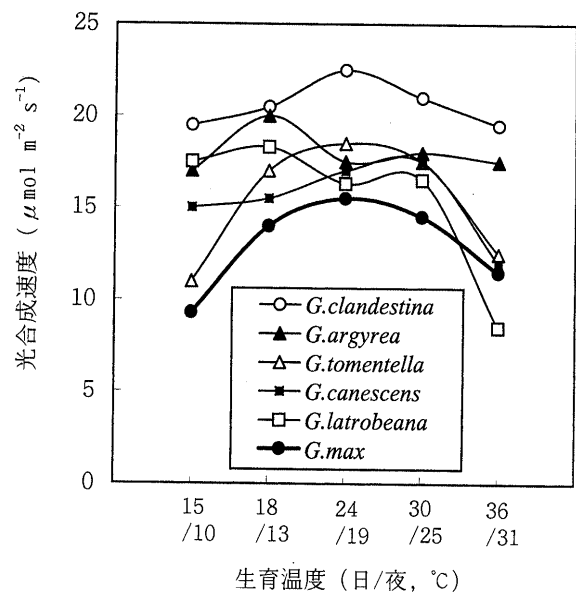
栽培種の光合成能は近縁野生種よりも低いことがいくつかの作物種で報告されている (Evans 1993)。ダイズにおいても, 栽培種の個葉光合成速度は近縁の *Glycine* 属野生種と比較して, 広範な生育温度において低い値を示した (第4図, Kokubun and Wardlaw 1988)。すなわち, ダイズは栽培化の過程で, 個葉の光合成能を犠牲にしながら葉の展開能を高めてきたと推定される。

一方栽培種の個葉の光合成能には品種間差異があり (小島 1972), 光合成速度はクロロフィル含有率, 窒素濃度, クロロプラスト数および SLW と正の相関が認められている (Evans 1993)。高い光合成能を持つ系統の選抜はダイズの多収化につながるという見解 (小島 1972) と, つながらないという見解 (Ford ら 1983) がある。このように, 個葉光合成能が多収化の有効な選抜指標となりうるかどうかについては意見が分かれているが, 多肥・密植による LAI の確保が容易になった現在の栽培条件では, 受光態勢の改善とともに, 改めて個葉の光合成能の向上を目指すべきである。米国とカナダのダイズ品種の収量性の歴史的な変遷を解析した結果では, 近年の品種は収穫指数の向上が顕著であり, カナダの早生品種では個葉光合成能の向上も認められている (Morrison ら 1999, Specht ら 1999)。

個葉光合成能を高める方法として, Rubisco の生成量の



第3図 草型が異なる場合の LAI と収量との関係。国分 (1988)。



第4図 ダイズの栽培種と近縁野生種の光合成速度の比較。Kokubun and Wardlaw (1988)。

制御や特性改良 (Makino ら 1997) および C_4 光合成機構の導入などが目標とされている。このような生化学的な改良は手法の進歩にともない将来実現可能と思われる。一方, 現在の Rubisco の酵素化学的な特性下で推定される RUE のポテンシャルに比較して, 実際の RUE はかなり低いことから Rubisco の改変や C_4 光合成機構の導入が無くても, RUE を高める余地は大きいことが指摘されている (Loomis and Amthor 1999)。RUE 改善には, RUE と他の収量規制要因が実際の作物の生産過程においてどのように収量を規制しているのかを定量的にかつ動的に評価することが前提であり, それには精確なシミュレーションモデルが助けになる (Akita 1999, Loomis and Amthor 1999)。

4. 窒素の吸収能

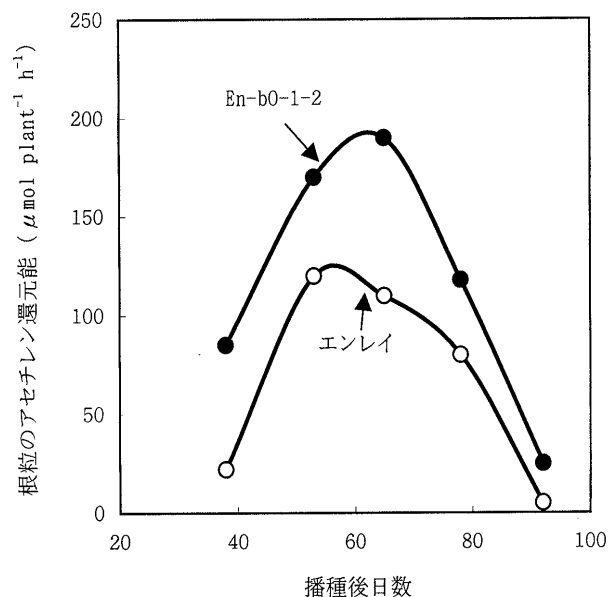
窒素は葉や子実の生長、光合成器官の形成など収量成立に関与する生理的プロセスに不要不可欠な養分である。窒素の吸収・分配からみた作物の収量 (Y) は、窒素の全吸収量 (Nup)、窒素の子実への分配割合 (NHI) および子実の窒素含有率 (GN) によって上限が規定される (Sinclair 1999)。

$$Y \leq Nup * NHI / GN \quad (B)$$

子実の窒素含有率 (GN) は作物種の遺伝的特性によってほぼ決まっており、環境・栽培要因による変動は小さいことを考慮すると、窒素の全吸収量 (Nup) と窒素の子実への分配割合 (NHI) を高めることが多収化の必要条件である。ダイズは子実に約 40% のタンパク質と約 20% の脂肪を含むことから、多量の光合成産物と窒素を要求する。ダイズのこのような特徴は子実生産効率 (子実重/光合成量) と窒素要求度 (窒素要求量/光合成量) の 2 つの指標を用いて示すことができる (Sinclair and de Wit 1975)。彼らの試算では、ダイズは多くの作物のなかで、子実生産効率が低く、窒素要求度がもっとも高い。このことから、ダイズ多収には光合成能の向上とならんで、窒素をできるだけ効率的に多く吸収することが重要であることが理解される。

ダイズの窒素吸収は施肥窒素、土壌窒素 (地力窒素) および根粒菌による固定窒素の 3 つの経路がある。通常のダイズ品種や根粒菌では、施肥窒素や土壌窒素が多い場合には固定窒素の比重が低下するため、施肥技術により窒素吸収量ひいては子実収量を増加させることは容易ではない。このため、土壌窒素濃度が高くて窒素固定能を高く維持しうる共生関係の作出を目指し、ダイズの側と根粒菌の側の両面から研究が行われた (Harper 1987)。

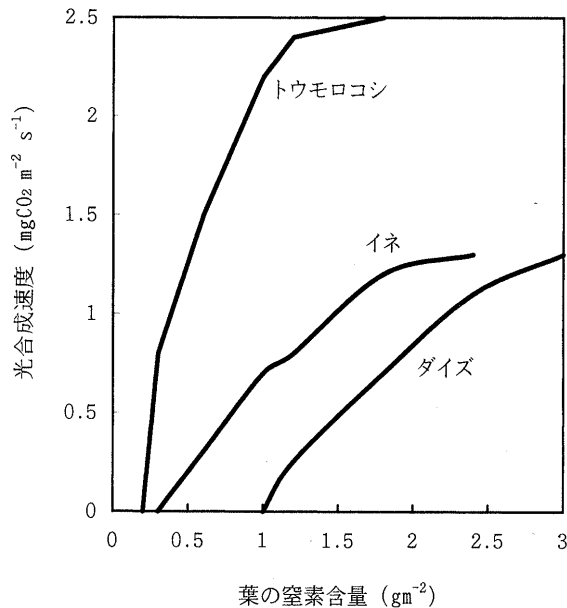
これらの研究から、硝酸耐性や根粒菌との親和性が遺伝的に異なる系統が作出された (Herridge and Rose 2000)。特に、根粒を通常品種の 10 倍以上着生する根粒超着生 (supernodulation) 系統が 80 年代以降いくつか作出され、ダイズの窒素吸収能と収量の向上に寄与するものと期待された。しかし、期待に反して、これまでの根粒超着生系統はいずれも、硝酸態窒素濃度が高い条件下でも高い根粒活性 (アセチレン還元能) を示すものの、ダイズの生育量や収量は原品種よりもかなり劣った。根粒超着生系統の成長が劣る要因としては、過大に着生した根粒による呼吸量の増大 (Hansen ら 1992) や養水分吸収可能な根の表面積の減少などがあげられている。このため、根粒超着生系統の育種の利用は悲観的に考えられた (Herridge and Rose 2000)。一方、高橋ら (1998) は多収品種エンレイからの EMS 処理突然変異体 EN 6500 (Akao and Kouchi 1992) とエンレイを交配し、その中から生育の優れたものを選抜した。その中の 1 系統、En-b 0-1-2 は、根粒超着生系統



第5図 根粒超着生系統 (En-b 0-1-2) とエンレイの根粒活性の推移。
高橋ら (1999)。

では世界で始めて、原品種の収量に匹敵する成績を示した (高橋ら 1999, 2001)。この系統は、根粒の活性が生育の後期まで維持され (第5図)、窒素吸収が子実肥大後期まで継続する特性を持っている。ダイズは登熟後期に多量の窒素を葉から子実へ転流させるため、葉の窒素濃度は低下し、それにともない光合成能が低下する。このような「自己破壊的」 (self-destructive) な登熟期間の短縮が、ダイズの子実収量向上を阻むひとつの大きな問題点とみなされている (Boote 1981, Egli ら 1984, Salado-Navarro ら 1985, Sinclair and de Wit 1975, 1976)。登熟後期まで高い窒素固定能を維持しうる根粒超着生系統は、この問題点を解決する可能性を持つものと期待される。この系統はまた、開花・結実期間が長い特徴も有している。現在、窒素の濃度や施与時期および根粒菌菌株に対する反応を解析しており、この系統の能力が最大限に発揮できる条件が明らかになりつつある。育種の現場においても、この系統を交配親とした品種育成が試みられており、近い将来、根粒超着生系統としては世界で始めての実用品種の普及が期待される。

前述のように、主要な作物間で比較した場合、ダイズは窒素要求度 (窒素要求量/光合成量) がもっとも高い特徴を有する。したがって、光合成過程における窒素の利用効率を高めることがダイズの生理機能改良の目標となる。作物に吸収された窒素の利用効率の良否は、葉の窒素濃度に対する光合成速度の反応曲線と、それに密接に関連する光エネルギーの乾物転換効率 (RUE) が指標になる。葉の窒素濃度—光合成曲線には種間差が明瞭に認められ、窒素濃度増加に対する光合成増加の勾配はトウモロコシが大きくイネがそれに次ぎ、ダイズはこれらの作物より明らかに小さい (第6図, Sinclair and Horie 1989)。ダイズの葉



第6図 光飽和条件下における葉の窒素含量と光合成速度との関係。

Sinclair and Horie (1989).

の窒素濃度は他の2種に比べてかなり高い範囲にあるにもかかわらず、光合成速度はもっとも低い値にある。彼らの結果では、典型的な光合成条件下での RUE は、トウモロコシ 1.7、イネ 1.4 に対して、ダイズは 1.2 g/MJ であった。このように、葉内窒素、光合成能および RUE の相互関係に示される種間差が、これら3作物の乾物生産と収量性の種間差に反映されていると判断される。白岩ら (1994) はダイズの RUE の品種間差異を検討し、RUE は群落吸光係数よりも葉身窒素濃度とより密接な相関関係にあることを認めた。また、ダイズの新旧品種にみられる RUE の差異は、葉身窒素濃度とそれに依存する光合成速度の差異に起因することを指摘している。

牧野ら (1988) は、イネ、コムギ、ダイズの葉身窒素濃度と光合成速度との関係を解析し、ダイズはイネとコムギに比べ、1) 葉身窒素当たりの Rubisco 含量が低いこと、2) 葉の老化にともなう気孔伝導度の低下が顕著なことを見出し、これらがダイズの窒素に対する光合成の効率が低い要因であることを指摘した。この指摘は、Rubisco の生成量や活性を遺伝的に改変することによって、ダイズの光合成能を飛躍的に向上させうる期待を抱かせた。しかし、これまでのところ、高等植物の Rubisco を遺伝子操作によって改変させた試みは C₃ 植物ではイネ (Makino ら 1997) とタバコ (Hudson ら 1992) だけであり、ダイズでは報告例はない。イネとタバコの研究例はいずれも、アンチセンス法により Rubisco の生成量を抑制すると光合成が低下するという否定的なものである。すなわち、Rubisco の生成量を増加させ光合成能を改良したとの報告は、ダイズを含めた主要作物においてはまだ無く、成功にはなお多くの技術的な障壁がある (Makino ら 1997, Makino ら 2000 a, b)。

5. 水分吸収能

前述のように、ダイズは低い子実生産効率と高い窒素要求量を持つが、加えて、乾物生産に要する水分要求量が多いという特徴を持つ。ダイズの要水量は約 700 gH₂O/gDM で、主要作物の中でも大きい方に属する (Gardner ら 1985)。したがって、ダイズの多収には、土壌からの水分吸収量を高めることが必須である。

マメ科作物は根粒菌との共生によって固定窒素を利用できるが、窒素固定能は水ストレスの影響を強く受けることが知られている (Harper 1987, Serraj ら 1999)。水ストレスの影響を受ける多くの生理的プロセスのなかでも、窒素固定活性はもっとも速かに低下を始めることが知られている (Sinclair ら 1987)。Sinclair とその研究グループは、水ストレスによって起きる窒素固定能の低下に種間差が生じる機構を解析し、興味深い結果を得ている。彼らは水ストレスによる根粒活性の低下をマメ科作物間で比較し、ダイズはササゲと並んでもっとも根粒活性が顕著に低下するが、それには固定窒素の転流の形態が深く関与していることを見出した (第3表, Sinclair and Serraj 1995)。マメ科作物の固定窒素の転流はアミドが主体のものとウレイドが主体のものがあり、ダイズはウレイドが主体のグループに分類される (Harper 1987)。ウレイドはアミドに比べて溶解性が低く、水ストレス下では固定窒素の転流が阻害され、根粒活性をフィードバック機構により抑制する可能性が推察されている (Serraj ら 1999, Sinclair and Serraj 1995)。ダイズの窒素固定に関わるこのような特性からも、ダイズ多収には安定的な水分供給が重要であることが再認識される。Sinclair ら (2000) は、ダイズ体内のウレイドレベルを指標に多数のダイズ遺伝資源を探索し、水ストレス耐性の系統をいくつか選抜することに成功しており、今後これらの系統を母本にした育種の展開が期待される。

わが国の典型的な気象では、ダイズの出芽時と生育前半は梅雨にあたるため多湿条件になりやすい。出芽時の多湿土壌によって生じる低酸素条件は、たとえ出芽後の土壌水分条件が好適でも、ダイズの生育中期以降の生育と収量を強く抑制する (Nakayama ら 2000)。この出芽時の低酸素による生育抑制はトウモロコシなどに比べ、ダイズで顕著であった (Arihara ら 2000, 有原 2000)。また、生育初期の多湿土壌条件はダイズの生育中期の乾物生産と収量を低下させるが、この現象は、生育初期の多湿条件が根系の発達を抑制し、生育のもっとも旺盛な真夏に蒸散量が吸水能を上回り、体内の水分ストレスが生じることに起因すると推定されている (Hirasawa ら 1994)。

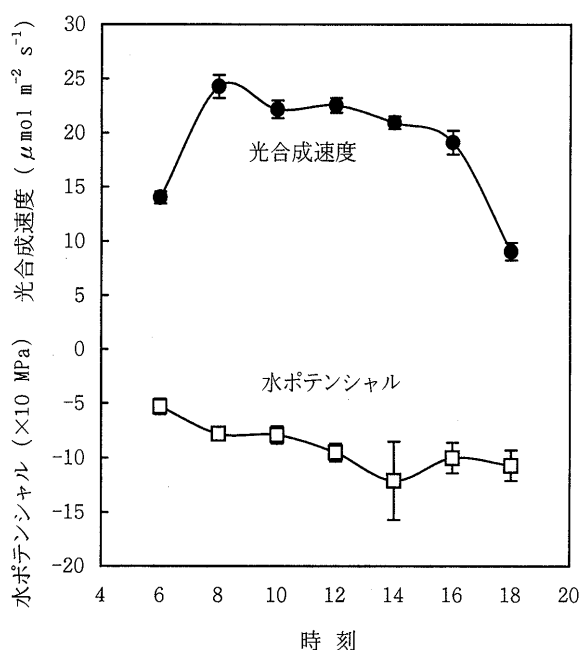
第7図は生育中期における晴天日における葉の水ポテンシャルと光合成速度の日変化を示したものである。早朝、光強度の増加に伴い増加した光合成速度は、昼前にはピークに達した後、日中は光飽和点以上でも光合成は明らかに

第3表 窒素固定能と蒸散速度の土壤乾燥にともなう低下程度の種間差.

種 (品種)	観察数	窒素固定能>蒸散速度 の個体数割合	導管液中のクレイト [*] 含有率 (μM)
ダイズ (Biloxi)	51	0.10	458
ササゲ (CB9)	21	0.14	216
ケツルアズキ (Regur)	10	0.30	--
インゲンマメ (Roma)	29	0.86	45
エンドウ (Sugar snap)	41	0.95	15
ルーピン (Ultra)	44	0.77	0
ラッカセイ (Florunner)	80	0.94	--
ソラマメ (F223)	23	0.96	0
ヒヨコマメ (Sombrero INRA 199)	37	0.97	0

窒素固定能>蒸散速度の個体数割合: 土壤乾燥にともなう窒素固定能と蒸散速度の低下程度を比較し, 窒素固定能の低下が相対的に少ない個体数の割合を示す. ダイズでは窒素固定能が蒸散速度よりも低下しなかった個体が10%であったことを示している.

Sinclair and Serraj (1995).



第7図 晴天日におけるダイズ葉身の光合成速度と水ポテンシャルの日変化. 品種 タチナガハ.

棒線は標準誤差 (n=5).

Kokubun and Shimada (1994 a, b) から作図.

低下する (Kokubun and Shimada 1994 a, b). この日中の光合成能の低下は葉の水ポテンシャルの低下に起因しており, このような光合成能の日中低下が頻発する年次は収量が低下する (Kokubun and Shimada 1994 a, b). 水分不足による収量低下には品種間差異が認められ, 低下の少ない品種は, 茎基部からの出液速度が大きく, 葉の水ポテンシャル低下が少ない傾向があり, 水分吸収能が高いことを示唆する. ダイズの根系の発達, 特に深層への伸長度に

は品種間差異が認められる (Kaspar ら 1984) ことから, 今後深い根系を持つ品種の育成が期待される.

一方, 栽培手段では, 排水, コルターによる耕盤破壊, 深層施肥などが水分供給に効果的とされている. また, 地下水位の維持あるいは灌漑は, 汎用水田のようにそれが可能な場合には, きわめて効果的である. 特に, 適当な地下水位の維持は体内水ポテンシャルと光合成能の維持に効果が大きい (Shimada ら 1995, 1997). 地下水位の調節や地下灌漑によって土壤水分が供給される条件では, きわめて高い収量が報告されており, 安定的で十分な水分供給がいかにダイズの多収に重要かを明瞭に示している (第4表, Cooper ら 1991, Garside ら 1992, 大沼 ら 1975, 島田 ら 1990).

上述の事例の他にもわが国では, 理想的な生育経過の策定 (藤井 ら 1987 a, b, 星野・池主 1984, 石井 1983 a, b, 1984, 松本・朝日 1977), 好適な水分・窒素供給を中心とした栽培条件 (中世古 ら 1984) により多収を実証・解析する試験や多収穫記録会 (土屋 1999) が各地で実施され, 最高では 600 kg/10 a 台の収量が得られている. しかし, 1990 年以降になり, 試験研究機関におけるこのような高い収量は報告されていない.

6. ソース・シンク関係と花器形成

ダイズにおいては, 収量は莢数, 粒数によって強く規制されるとする報告が多く (浅沼 ら 1977, Schou ら 1978, 田口・大庭 1958, Tanaka ら 1984), シンク能が収量を規制していることを示唆する. 一方, 粒数の人為的增加処理は一粒重の減少に相殺されて収量増加に結びつかないとする報告 (Hardman and Brun 1971) や, 摘莢による莢数

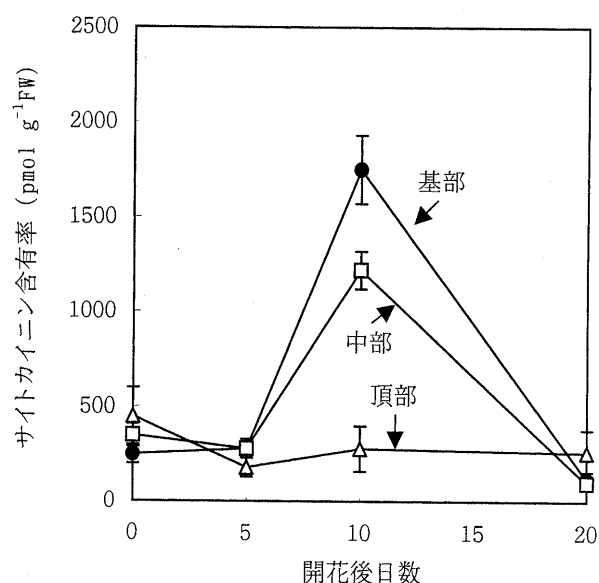
第4表 土壌水分調節によるダイズの多収試験事例。

文献	収量 (t/ha)	圃場・栽培条件
大沼ら (1975)	5.1 - 6.3	排水良好な転換畑, 地下水位 50 ~ 60cm
島田ら (1990)	4.4 - 6.0	排水良好な転換畑, かん水, 堆肥多投
Cooper ら (1991)	5.2 - 5.6	排水・地下灌漑, 地下水位 39cm に維持
Garside ら (1992)	3.5 - 4.8	飽水栽培

制限は収量減を招かないとする報告 (Hicks and Pendleton 1969, McAlister and Krober 1958) もあり, これらの報告はシンク能よりもソース能が収量を規制している可能性を示す。このような相反する結果は, ソース能とシンク能の複雑な相互関係を反映したものであり, 両者の相互関係はソースとシンク器官の発育過程や環境条件によって異なるものと理解する必要がある。

ダイズ個体内の部位や節位間におけるソース・シンク関係についてはこれまでに多くの研究がなされている (赤尾ら 1982, Blomquist and Kust 1971, Hume and Criswell 1973, Stephenson and Wilson 1977 a, b, Thaine ら 1959, Thrower 1962)。シンク能がソース能に影響していることは, 摘莢により葉の光合成能が低下すること (Lawn and Brun 1974, Mondal ら 1978, Setter and Brun 1980) や一部の葉の遮光により残りの葉の光合成能が高まること (Peet and Kramer 1980, Thorne and Koller 1974) から推定された。この反応は短期間に起こるが, 長期的にもシンクが形成された生殖生長期には栄養生長期に比べ光合成速度が高まること (Dornoff and Shibles 1970, Kokubun ら 1988) からシンク能が光合成能を規制していることが裏付けられる。しかし, ダイズのシンク能がどのような生理的機構で光合成能を規制するかについては統一的な見解が得られていない (玖村 1984)。ソースとシンク間における同化産物の移動に関しては, ^{14}C 同化産物の転流の様相などから解析され, 葉序による影響が大きいこと (Blomquist and Kust 1971, Stephenson and Wilson 1977 a, b, Thrower 1962), 葉の発育時期 (Thaine ら 1959), 葉位やシンクの近接度 (Blomquist and Kust 1971, Stephenson and Wilson 1977 a, Thaine 1959, Thrower 1962) によって支配されることが明らかにされた。シンク活性は, 光合成能だけではなく, 根粒菌による窒素固定能とも密接な関係がある (Fujita ら 1988, Layzell and Molony 1994, Ofosu-Budu ら 1995, Walsh and Layzell 1986)。光合成能, 根粒菌による窒素固定能およびシンク活性の三者の相互関係の統一的な解析は, ダイズの多収化を目指すうえで重要な研究課題である。

シンク能はシンクの容量 (数 $\times$ 1個の潜在的な大きさ) とシンクの活性に分解して解析することができる。このうち, シンク容量を構成する数や1個重は環境要因の影響を受けやすい。特にシンクの数 (莢数, 粒数) は水ストレス



第8図 開花から莢形成初期におけるダイズ花房のサイトカイニン含有率の推移。

花房内の花の着生位置を3部位 (基部:1-4, 中部:4-8, 頂部:9-) に分けて採取・分析。棒線は標準誤差 (n=3)。Kokubun and Honda (2000)。

(加藤 1964, 齊藤ら 1999 b) や受光量 (国分 1988) の低下によって大幅に減少する。ダイズの有効開花期間は比較的短く, 最終収量の70%以上の開花期間を指標にすると, 有限型では10日間, 無限では15日間であった (由田ら 1983 a, b)。多収には開花期前後の物質生産を促進し (浅沼ら 1977, 郡ら 1998), 総開花数を多くすることが必要であると指摘された (齊藤ら 1998, 齊藤ら 1999 a)。シンク容量の変動を花房の次位別に観察すると, 低次位では栽植密度や施肥量などの環境要因の影響を受けにくいことが明らかにされている (郡ら 1998, 黒田ら 1992 a, b, 鳥越ら 1982)。水ストレスなどの環境ストレスが無い条件下でも, ダイズの花器は脱落や発育停止の割合が高い。この現象は, 茎葉, 根粒, 花器の間での光合成産物の競合により, 花器への光合成産物の供給不足によって生ずると推定されている (石塚 1982, 玖村 1984)。しかし, ある特定の節位への光合成産物の供給を段階的に増加させた場合, ある水準以上には結莢率が増加しないこと (Bruening and Egli 2000) から, 光合成産物の供給とは異なる制御機構が働いていることが示唆される。花房内においては基部に着生した花ほど莢に発達する割合が高く, それにはサ

イトカイニンの花房内分布が密接に関係していることが示唆されている (第8図, Kokubun and Honda 2000)。

水ストレスは、長期的には光合成能・生育量の抑制を通じてダイズの着莢数を減少させるが、短期的には花器の発育停止・脱落を招く。このような短期の水ストレスによるダイズの不稔花器は受精後に発育停止したものが多いことが報告されている (加藤 1964)。一方、花器の形成過程において水ストレスを受けた場合、花粉は活性を維持しうるのに対し、雌ずいの機能は低下しやすいことが明らかにされた (Kokubun ら 2001)。

子実収量は子実形成期間の長さとその期間における子実形成速度の積として捉えることができることから、両者と収量との関係について解析した研究は多い。子実形成過程は、開花から直線的な子実重増加期の開始まで、直線的な増加期間、そして直線的増加期の終了から成熟期までの3つの期間に分けることができる。子実への物質蓄積は直線的な増加期に大部分がなされることから、この期間と収量との関係について多くの検討がなされた。これらの報告の多くは、直線的増加期における増加速度と子実収量とに相関は認められず、子実収量は増加期間の長さや密接な相関にあることを示している (Dunphy ら 1979, Egli and Leggett 1973, Egli 1975, McBlain and Hume 1980)。子実重の増加速度は子葉の細胞数と密接な相関関係にあり (Egli ら 1981)、子実重の増加開始後は温度や土壌水分などの環境要因の影響を受けにくい (Egli and Wardlaw 1980, Gent 1983, Meckel ら 1984)。これに対し、直線的増加期間の長さはこれらの環境要因の影響を受けて変動しやすく、高温や水ストレスはこの期間を短縮して減収になる (Egli and Wardlaw 1980, McBlain and Hume 1980)。このように直線的増加期間の長さが収量と密接な相関にあることから、多収品種の選抜指標としての有効性が指摘された (Egli ら 1984, Gay ら 1980, Hanson 1985, Metz ら 1985, Reicosky ら 1982, Swank ら 1987)。一方、開花期から直線的増加開始までの期間、すなわち lag phase は多収品種で長い傾向があることが認められた (国分 1988)。lag phase は莢数が決定される重要な時期であり、この期間が長いほど結莢に要する同化産物の供給が多くなることが考えられる。lag phase における同化産物の分配、貯蔵及び再利用の実態についてはまだ不明な点が多いが、ダイズの収量成立上重要な問題なので、今後さらに検討を要する。

7. おわりに

1994年にタイ国チェンマイ市で開催された第5回世界ダイズ研究会議の報告で、Sinclair (1994, 1997) は、ダイズ品種の改良に大きく寄与した生理学的知見の総括を試みている。対象とした研究分野は光合成、窒素固定、発育、種子の発育、水ストレスの5分野である。その結果、開花時期、成熟期および収穫指数 (Harvest index) の3

つの形質に関する知見の蓄積が品種改良に大きく貢献したと評価している。そして、今後のダイズ育種に大きく寄与することが期待される生理的側面として、水ストレス下での窒素固定能の発現、水ストレスと根の伸長および種子の品質改良の3点をあげている。著者はこれらに花器形成 (脱落) 機構の解明を付け加えておきたい。これらはいずれもダイズ多収化の鍵となる側面であり、Sinclair が指摘した1994年以降数年が経過したが、彼が予測した分野でいくつかの新しい知見が得られている。今後の一層の研究の進展に期待したい。

謝辞 本稿の取りまとめに際し、島田信二 (東北農業研究センター)、白岩立彦 (京都大学)、齊藤邦行 (岡山大学) の諸氏から貴重なご意見を頂いた。高橋幹 (作物研究所)、T.R. Sinclair (フロリダ大学) の両氏には図 (第5, 6図) の転載を快く許可して頂いた。これらの方々に謝意を表したい。

引用文献

- 赤尾勝一郎・塚原貞雄・山県真人 1982. ダイズによる ^{14}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.
- Akao, S. and H. Kouchi 1992. A supernodulating mutant isolated from soybean cultivar Enrei. Soil Sci. Plant Nutr. 38: 183—187.
- Akita, S. 1999. Agronomic and eco-physiological approach for breaking through the stagnation of rice yield. In Horie, T. et al. ed., World Food Security and Crop Production Technologies for Tomorrow, Kyoto. 77—80.
- 秋田重誠 2000. イネ. 石井龍一他共著, 作物学 (I) —食用作物編—. 文永堂出版, 東京. 3—85.
- 有原丈二 2000. ダイズ安定多収の革新技術, 新しい生育のとりえ方と栽培の基本. 農文協, 東京. 1—256.
- Arihara, J., X. Tian, N. Nakayama, Y. Saito and M. Takahashi 2000. Crop specific difference in growth and yield caused by low oxygen stress during germination. In Abstract of the 3rd International Crop Science Congress, Germany. 59.
- 浅沼興一郎・中潤三郎・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 28: 11—18.
- Blomquist, R.V. and C.A. Kust 1971. Translocation pattern of soybeans as affected by growth substances and maturity. Crop Sci. 11: 390—393.
- Boote, K.J. 1981. Responses of soybeans in different maturity groups to March plantings in Southern USA. Agron. J. 73: 854—859.
- Bruening, W.P. and D.B. Egli 2000. Leaf starch accumulation and seed set at phloem-isolated nodes in soybean. Field Crops Res. 68: 113—120.
- Cooper, R.L., N.R. Fausey and J.G. Streeter 1991. Yield potential of soybean grown under a sub-irrigation/drainage water management system. Agron. J. 83: 884—887.
- Dornoff, G.M. and R.M. Shibbles 1970. Varietal differences in net photosynthesis of soybean leaves. Crop Sci. 10: 42—45.
- Dunphy, E.J., J.J. Hanway and D.E. Green 1979. Soybean yields in relation to days between specific developmental stages. Agron.

- J. 71: 917–920.
- Egli, D.B. and J.E. Leggett 1973. Dry matter accumulation patterns in determinate and indeterminate soybeans. *Crop Sci.* 13: 220–222.
- 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 I.F. Wardlaw 1980. Temperature response of seed growth characteristics of soybeans. *Agron. J.* 72: 560–564.
- Egli, D.B., J. Fraser, J.E. Leggett and C.G. Ponleit 1981. Control of seed growth in soybeans [*Glycine max* (L.) Merrill]. *Ann. Bot.* 48: 171–176.
- Egli, D.B., J.H. Orf and T.W. Pfeiffer 1984. Genotypic variation for duration of seed-fill in soybean. *Crop Sci.* 24: 587–592.
- Evans, L.T. 1993. *Crop Evolution, Adaptation and Yield*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 1–500.
- Ford, D.M., R. Shibles and D.E. Green 1983. Growth and yield of soybean lines selected for divergent leaf photosynthetic ability. *Crop Sci.* 23: 517–520.
- 藤井弘志・荒垣憲一・中西政則・佐藤俊夫 1987a. 大豆多収への挑戦 (1). *農及園* 62: 527–534.
- 藤井弘志・荒垣憲一・中西政則・佐藤俊夫 1987b. 大豆多収への挑戦 (2). *農及園* 62: 617–621.
- Fujita, K., T. Masuda and S. Ogata 1988. Dinitrogen fixation, ureide concentration in xylem exudate and translocation of photosynthates in soybean as influenced by pod removal and defoliation. *Soil Sci. Plant Nutr.* 34: 265–275.
- Gardner, F.P., R.B. Pearce and R.L. Mitchell 1985. Water Relations. In Gardner, F.P. et al. ed., *Physiology of Crop Plants*. Iowa State Univ. Press, Iowa. 76–97.
- Garside, A.L., R.J. Lawn and D.E. Byth 1992. Irrigation management of soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) in a semi-arid tropical environment. 1. Effect of irrigation frequency on growth, development and yield. *Aust. J. Agric. Res.* 43: 1003–1017.
- Gay, S., D.B. Egli and D.E. Reicosky 1980. Physiological aspects of yield improvements in soybeans. *Agron. J.* 72: 387–391.
- Gent, M.P.N. 1983. Rate of increase in size and dry weight of individual pods of field grown soya bean plants. *Ann. Bot.* 51: 317–329.
- Hansen, A.P., T. Yoneyama and H. Kouchi 1992. Short-term nitrate effects on hydroponically-grown soybean cv. Brag and its supernodulating mutant. II. Distribution and respiration of recently-fixed ^{13}C -labelled photosynthate. *J. Exp. Bot.* 43: 9–14.
- Hanson, W.D. 1985. Association of seed yield with partitioned lengths of the reproductive period in soybean genotypes. *Crop Sci.* 25: 525–529.
- Hardman, L.L. and W.A. Brun 1971. Effect of atmospheric carbon dioxide enrichment at different developmental stages on growth and yield components of soybeans. *Crop Sci.* 11: 886–888.
- Harper, J.E. 1987. Nitrogen Metabolism. In Wilcox, J.R. ed., *Soybeans: Improvement, Production, and Uses*, 2nd edition. ASA, CSSA, SSSA. Madison. 497–533.
- Herridge, D. and I. Rose 2000. Breeding for enhanced nitrogen fixation in crop legumes. *Field Crops Res.* 65: 229–248.
- Hicks, D.R. and J.W. Pendleton 1969. Effect of floral bud removal on performance of soybeans. *Crop Sci.* 9: 435–437.
- Hirasawa, T., K. Tanaka, D. Miyamoto, M. Takei and K. Ishihara 1994. Effects of pre-flowering soil moisture deficits on dry matter production and ecophysiological characteristics in soybean plants under drought conditions during grain filling. *Jpn. J. Crop Sci.* 63: 721–730.
- 星野四郎・池主俊昭 1984. 大豆の新しい生態型品種の特性と作期別高位生産. *新潟農試研報* 33: 1–11.
- Hudson, G.S., J.R. Evans, S. von Caemmerer, Y.B.C. Avidsson and T.J. Andrews 1992. Reduction of ribulose-bisphosphate carboxylase/oxygenase content by antisense RNA reduced photosynthesis in tobacco plants. *Plant Physiol.* 98: 294–302.
- Hume, D.J. and J.G. Criswell 1973. Distribution and utilization of ^{14}C -labelled assimilates in soybeans. *Crop Sci.* 13: 519–524.
- 池田武 2000. ダイズ個体群の純生産に関わる要因. *日作紀* 69: 12–19.
- 石井和夫 1983a. 東北地域における大豆に対する肥培管理 (1). *農及園* 58: 1394–1398.
- 石井和夫 1983b. 東北地域における大豆に対する肥培管理 (2). *農及園* 58: 1500–1502.
- 石井和夫 1984. 東北地域における大豆に対する肥培管理 (3). *農及園* 59: 51–56.
- 石塚潤爾 1982. マメ科穀類. 田中明編, 作物比較栄養生理. 学会出版センター, 東京. 159–175.
- Kaspar, T.C., H.M. Taylor and R.M. Shibles 1984. Taproot-elongation rates of soybean cultivars in the glasshouse and their relation to field rooting depth. *Crop Sci.* 24: 916–920.
- 加藤一郎 1964. 大豆における脱落花器及び不稔実粒の組織学的並びに発生学的研究. *東海近畿農試研報* 11: 1–52.
- 川嶋良一 1969a. 大豆の葉の調位運動に関する研究. 第1報 調位運動と葉面受光. *日作紀* 38: 718–729.
- 川嶋良一 1969b. 大豆の葉の調位運動に関する研究. 第2報 調位運動の基本型とその物質生産上の意義. *日作紀* 38: 730–742.
- 国分牧衛 1988. 大豆の Ideotype の設計と検証. *東北農試研報* 77: 77–142.
- Kokubun, M. and I.F. Wardlaw 1988. Temperature adaptation of *Glycine* species as expressed by germination, photosynthesis, photosynthate accumulation and growth. *Jpn. J. Crop Sci.* 57: 211–219.
- Kokubun, M., H. Mochida and Y. Asahi 1988. Soybean cultivar difference in leaf photosynthetic rate and its relation to seed yield. *Jpn. J. Crop Sci.* 57: 743–748.
- Kokubun, M. and S. Shimada 1994a. Diurnal change of photosynthesis and its relation to yield in soybean cultivars. *Jpn. J. Crop Sci.* 63: 305–312.
- Kokubun, M. and S. Shimada 1994b. Relation between midday depression of photosynthesis and leaf water status in soybean cultivars. *Jpn. J. Crop Sci.* 63: 643–649.
- Kokubun, M. and I. Honda 2000. Intra-raceme variation in pod-set probability is associated with cytokinin content in soybeans. *Plant Prod. Sci.* 3: 354–359.
- Kokubun, M., S. Shimada and M. Takahashi 2001. Flower abor-

- tion caused by pre-anthesis water deficit is not attributed to impairment of pollen in soybean. *Crop Sci.* (in press).
- 郡健次・齊藤邦行・黒田俊郎・熊野誠一 1998. ダイズ収量成立過程における花器の分化と発育について—時期別遮光が花蕾数と結実率に及ぼす影響—. 日作紀 67: 79—84.
- 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.
- 玖村敦彦 1984. 果実・種子の形成, 発育. 佐藤庚他共著, 作物の生態生理. 文永堂出版, 東京. 269—322.
- 黒田俊郎・植高智樹・郡健次・熊野誠一 1992a. ダイズにおける花房次位別の花器脱落習性. 日作紀 61: 74—79.
- 黒田俊郎・郡健次・熊野誠一 1992b. ダイズの花房次位別着莢におよぼす栽植密度の影響. 日作紀 61: 426—432.
- Lawn, R.J. and W.A. Brun 1974. Symbiotic nitrogen fixation in soybeans. 1. Effects of photosynthetic source-sink manipulations. *Crop Sci.* 14: 11—16.
- Layzell, D.B. and A.H.M. Moloney 1994. Dinitrogen fixation. In Boote, K.J. et al. ed., *Physiology and Determination of Crop Yield*. ASA, CSSA, SSSA, Madison. 311—335.
- Loomis, R.S. and J.S. Amthor 1999. Yield potential, plant assimilatory capacity, and metabolic efficiencies. *Crop Sci.* 39: 1584—1596.
- 牧野周・前忠彦・大平幸次 1988. ダイズ単葉の窒素含量と大気条件下における光合成速度およびその律速因子との関係. 土肥誌 59: 377—381.
- Makino A., T. Shimada, S. Takumi, K. Kaneko, M. Matsuoka, K. Shimamoto, H. Nakano, M. Miyao-Tokutomi, T. Mae and N. Yamamoto 1997. Does decrease in ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase by antisense *RbcS* lead to a higher N-use efficiency of photosynthesis under conditions of saturating CO₂ and light in rice plants? *Plant Physiol.* 114: 483—491.
- Makino, A., M. Harada, K. Kaneko, T. Mae, T. Shimada and N. Yamamoto 2000a. Whole plant growth and N allocation in transgenic rice plants with decreased content of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase under different CO₂ partial pressures. *Aust. J. Plant Physiol.* 27: 1—12.
- Makino, A., H. Nakano, T. Mae, T. Shimada and N. Yamamoto 2000b. Photosynthesis, plant growth and N allocation in transgenic rice plants with decreased Rubisco under CO₂ enrichment. *J. Exp. Bot.* 51: 383—389.
- 松本重男・朝日幸光 1977. 生育経過型からみた夏大豆の子実生産力向上に関する研究. 九州農試報 19: 13—60.
- McAlister, D.F. and O.A. Krober 1958. Response of soybeans to leaf and pod removal. *Agron. J.* 50: 674—677.
- McBlain, B.A. and D.J. Hume 1980. Physiological studies of higher yield in new, early-maturing soybean cultivars. *Can. J. Plant Sci.* 60: 1315—1326.
- Meckel, L., D.B. Egli, R.E. Phillips, D. Radcliffe and J.E. Leggett 1984. Effect of moisture stress on seed growth in soybeans. *Agron. J.* 76: 647—650.
- Metz, G.L., D.E. Green and R.M. Shibles 1985. Reproductive duration and date of maturity in populations of three wide soybean crosses. *Crop Sci.* 25: 171—176.
- Mondal, M.H., W.A. Brun and M.L. Brenner 1978. Effects of sink removal on photosynthesis and senescence in leaves of soybean (*Glycine max* L.) plants. *Plant Physiol.* 61: 394—397.
- Morrison, M.J., H.D. Voldeng and E.R. Cober 1999. Physiological changes from 58 years of genetic improvement of short-season soybean cultivars in Canada. *Agron. J.* 91: 685—689.
- 中世古公男・野村文雄・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.
- 中世古公男 1984. 豆類の乾物生産特性に関する研究. 北大農邦文紀要 14: 103—158.
- Nakayama, N., J. Arihara, Y. Saito and M. Takahashi 2000. Effects of low oxygen stress during germination on soybean growth and yield. In Abstract of the 3rd International Crop Science Congress, Germany. 69.
- Ofosu-Budu, K.G., H. Saneoka and K. Fujita 1995. Analysis of factors controlling dinitrogen fixation and nitrogen release in soybean using pod removal, stem girdling, and defoliation. *Soil Sci. Plant Nutr.* 41: 407—416.
- 小島睦男 1972. ダイズ品種における光合成能力の向上に関する研究. 農技研報 D 23: 97—154.
- 大沼彪・岡田幸三郎・大沼寿太郎 1975. 水田転換畑だいの多収実証と生育型について. 山形農試研報 9: 12—26.
- Peet, M.M. and P.J. Kramer 1980. Effects of decreasing source/sink ratio in soybeans on photosynthesis, photorespiration, transpiration and yield. *Plant Cell Environ.* 3: 201—206.
- Reicosky, D.A., J.H. Orf and C. Poneleit 1982. Soybean germplasm evaluation for length of the seed filling period. *Crop Sci.* 22: 319—322.
- 齊藤邦行・磯部祥子・黒田俊郎 1998. ダイズ収量成立過程における花器の分化と発育について—莢数と花蕾数の関係—. 日作紀 67: 70—78.
- 齊藤邦行・磯部祥子・黒田俊郎 1999a. ダイズ花房内位置による開花・結実の相違. 日作紀 68: 396—400.
- 齊藤邦行・タリクマハムド・黒田俊郎 1999b. 土壌水分の欠乏がダイズの開花結実に及ぼす影響—エンレイと東山 69 号の比較—. 日作紀 68: 537—544.
- 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.
- Schou, J.B., D.L. Jeffers and J.G. Streeter 1978. Effects of reflectors, black boards, or shades applied at different stages of plant development on yield of soybeans. *Crop Sci.* 18: 29—34.
- Serraj, R., T.R. Sinclair and L.C. Purcell 1999. Symbiotic N₂ fixation response to drought. *J. Exp. Bot.* 50: 143—155.
- Setter, T.L. and W.A. Brun 1980. Stomatal closure and photosynthetic inhibition in soybean leaves induced by petiole girdling and pod removal. *Plant Physiol.* 65: 884—887.
- Shibles, R. M. and C.R. Weber 1965. Leaf area, solar radiation interception and dry matter production by soybeans. *Crop Sci.* 5: 575—577.
- 島田信二・広川文彦・宮川敏夫 1990. 山陽地域の水田転換畑高収量ダイズに対する播種期および栽植密度の効果. 日作紀 59: 257—264.
- Shimada, S., M. Kokubun and S. Matsui 1995. Effects of water table on physiological traits and yield of soybean. I. Effects of water table and rainfall on leaf chlorophyll content, root

- growth and yield. Jpn. J. Crop Sci. 64: 294–303.
- Shimada, S., M. Kokubun and S. Matsui 1997. Effects of water table on physiological traits and yield of soybean. II. Effects of water table and rainfall on leaf water potential and photosynthesis. Jpn. J. Crop Sci. 66: 108–117.
- 白岩立彦・橋川潮・高進吾・酒井綾子 1994. ダイズ品種の光エネルギー変換効率と受光態勢ならびに葉面窒素濃度との関係. 日作紀 63: 1–8.
- 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. 319–324.
- Sinclair T.R., R.C. Muchow, J.M. Bennet and L.C. Hammond 1987. Relative sensitivity of nitrogen and biomass accumulation to drought in field-grown soybean. Agron. J. 79: 986–991.
- Sinclair T.R. and T. Horie 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: A review. Crop Sci. 29: 90–98.
- Sinclair, T.R. 1994. Perspectives on physiological research advances in soybean and future research direction. In Proc. World Soybean Research Conference V. Thailand. 245–249.
- Sinclair T.R. and R. Serraj 1995. Legume nitrogen fixation and drought. Nature 378: 344.
- Sinclair T.R. 1997. Physiological perspectives on recent advances in soybean improvement. Trends in Agronomy 1: 51–56.
- Sinclair T.R. 1999. Options for sustaining and increasing the limiting yield-plateaus of grain crops. In Horie, T. et al. ed., World Food Security and Crop Production Technologies for Tomorrow. Kyoto. 65–75.
- Sinclair T.R. and R.C. Muchow 1999. Radiation use efficiency. Adv. Agron. 65: 215–265.
- Sinclair T.R. and J.E. Sheery 1999. Erect leaves and photosynthesis in rice. Science 283: 1456–1457.
- Sinclair T.R., L.C. Purcell, V. Vadez, R. Serraj, C. Andy King and R. Nelson 2000. Identification of soybean genotypes with N_2 fixation tolerance to water deficits. Crop Sci. 40: 1803–1809.
- Specht, J.E., D.J. Hume and S.V. Kumudini 1999. Soybean yield potential — A genetic and physiological perspectives. Crop Sci. 39: 1560–1570.
- Stephenson, R.A. and G.L. Wilson 1977a. Patterns of assimilate distribution in soybeans at maturity. 1. The influence of reproductive developmental stage and leaf position. Aust. J. Agric. Res. 28: 203–209.
- Stephenson, R.A. and G.L. Wilson 1977b. Patterns of assimilate distribution in soybeans at maturity. 2. The time course of changes in ^{14}C distribution in pods and stem sections. Aust. J. Agric. Res. 28: 395–400.
- Swank, J.C., D.B. Egli and T.W. Pfeiffer 1987. Seed growth characteristics of soybean genotypes differing in duration of seed fill. Crop Sci. 27: 85–89.
- 田口啓作・大庭寅雄 1958. 大豆の栄養生長と子実収量との関係. 東北農試研報 14: 36–44.
- 高橋幹・国分牧衛・有原丈二・赤尾勝一郎 1998. 根粒超着生ダイズ系統の生育・収量の遺伝的改良. 日作紀 67(別1): 36–37.
- 高橋幹・国分牧衛・島田信二・有原丈二 1999. 生育・収量の優れた新しい根粒超着生ダイズ系統「En-b0-1-2」の基本特性の解明. 日作紀 68(別2): 36–37.
- 高橋幹・有原丈二・中山則和 2001. 根粒超着生ダイズ系統の利用によるダイズと根粒菌の共生窒素固定のさらなる活用. 日作紀 70(別1): 292–293.
- 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.
- 田中孝幸 1972. 水稻の光一同化曲線に関する作物学的研究—特に受光態勢制御との関係—. 農技研報 A19: 1–100.
- Thaine, R., S.L. Oviden and J.S. Turner 1959. Translocation of labelled assimilates in the soybean. Aust. J. Biol. Sci. 12: 349–372.
- Thorne J.H. and H.R. Koller 1974. Influence of assimilate demand on photosynthesis, diffusive resistances, translocation, and carbohydrate levels of soybean leaves. Plant Physiol. 54: 201–207.
- Thrower, S.L. 1962. Translocation of labelled assimilates in the soybean. 2. The pattern of translocation in intact and defoliated plants. Aust. J. Biol. Sci. 15: 629–649.
- 鳥越洋一・進士宏・栗原浩 1982. ダイズの发育形態と収量成立に関する研究. 第2報 花房着生の規則性と次位別花房の開花習性. 日作紀 51: 89–96.
- 土屋武彦 1999. 大豆の多収と省力化は進んだか. 農業技術 54: 505–510.
- Walsh, K.B. and D.B. Layzell 1986. Carbon and nitrogen assimilation and partitioning in soybeans exposed to low root temperatures. Plant Physiol. 80: 249–255.
- 由田宏一・野村文雄・後藤寛治 1983a. ダイズにおける個体内の開花時期と子実生産. 第1報 開花日別にみた莢実の生長経過. 日作紀 52: 555–561.
- 由田宏一・野村文雄・後藤寛治 1983b. ダイズにおける個体内の開花時期と子実生産. 第2報 開花日別にみた着莢率, 着莢相および収量諸形質. 日作紀 52: 567–573.

Physiological Approaches for Increasing Soybean Yield Potential: Makie KOKUBUN (Tohoku University, Sendai 981-8555, Japan)