

## 博士学位論文

### 学位論文内容の要旨および審査結果の要旨

氏名 AGUDAMU

学位の種類 博士（農学）

学位授与の条件 酪農学園大学学位規程第3条第3項に該当

学位論文の題目 ダイズの栽植密度に対する分枝可塑性の評価法と、その品種間差異に関連した作物学的要因に関する研究

#### 審査委員

主査	教授	義平	大樹	(植物資源生産学)
副査	教授	三枝	俊哉	(植物資源生産学)
副査	教授	澤本	卓治	(植物資源生産学)
副査	教授	白岩	立彦	(京都大学)

## 学位論文要旨

### 【緒論】

日本のダイズ品種の単収はここ 50 年増加がみられないのに対して、米国品種の単収は年々増加しその収量格差はますます拡大しており、その要因の1つは栽植密度反応の違いによる収量安定性の差も関与すると考えられる。従来、ダイズ品種の分枝に関する評価は分枝数や分枝の形状にとどまり、分枝の栽植密度反応の大きさ(分枝可塑性)からみたダイズ品種間差異を検討した例は見られない。そこで、ダイズ品種の栽植密度に対する分枝可塑性の評価法と、それをを用いた分枝可塑性における品種間差異に関連した作物学的要因の一部を明らかにしようとした。

### 【方法】

2009 年から 2013 年の 5 ヶ年にわたり 6 つの圃場試験を酪農学園大学実験圃場およびフィールド教育研究センター作物生産ステーション(江別市文京台)で実施した。また 2012 年についてのみ、1 つの圃場試験を北海道農業研究センター(札幌市豊平区)でも同時に試験をおこなった。

試験1として、2009、2010 年にそれぞれ日米各 1、2 品種を用いた 5 水準の栽植密度試験をおこない、日米品種の栽植密度反応の違いを明らかにしようとした。

試験 2 として、2011、2012 年にそれぞれ日米各 3、2 品種を用いた栽植密度試験を実施し、分枝可塑性の程度(分枝可塑性値)を評価する方法を考案した。さらに、試験 3 として 2012、2013 年に有限伸育型、無限伸育型の主要1品種の栽植密度試験をおこない、試験 1、2、3 の 5 ヶ年計 6 圃場試験における気象要因と分枝可塑性値の関係を検討し、最も安定した分枝可塑性値の算出基礎となる分枝形質を提示しようとした。

次に、試験 4 として、多品種の分枝可塑性値を調査し、将来の育種をつなげるために、株間に段階をつけた畦内の簡易的な栽植密度試験を実施し、分枝可塑性値の簡易評価が可能かどうかを検討した。

さらに、試験 5 として、日米各 3 品種と茎伸育性遺伝子に関わる準同質遺伝子各 3 系統を 2012、2013 年に供試し、3 段階の栽植密度試験をおこない、試験 1、2 の結果もあわせて、分枝可塑性値と早晚性および茎伸育性との関係を明らかにしようとした。最後に、試験 6 として、生育ステージがほぼ類似した日米各 1 品種と茎伸育性遺伝子に関わる準同質遺伝子各 1 系統を用い、栽植密度と群落光環境、分枝伸長過程との関係を調査し、茎伸育性が分枝可塑性値に及ぼす影響とその作物学的要因の一部を明らかにしようとした。

### 【結果】

#### 1)栽植密度反応における日米品種間差異(試験 1, 2009~2010)

米国品種が北海道品種に比べて  $16.7 \text{ 本 m}^{-2}$  以下の疎植区においては、2 ヶ年共通して有意に多収であった。また (Fig.1), 米国品種の全体収量の密度反応は日本品種に比べて小さく、逆に、分枝収量の密度反応は大きかった。すなわち、米国品種は日本品種に比べて栽植密度にともなう分枝収量の変動が大きく、疎植時の主茎収量の減少を十分に補うことができる、すなわち、栽植密度に対する分枝可塑性が高いため、収量が安定していると判断できた。

#### 2)分枝可塑性の評価法の検討(試験 1, 2, 2009~2013)

米国品種の子実収量は、4 ヶ年共通して北海道品種に比べて疎植区において有意に高く、また分散分析の結果、分枝収量における品種と栽植密度の処理間交互作用は全年次で有意であった。すなわち、分枝可塑性の大きさには明らかな品種間差異が存在した。この分枝可塑性の大きさは、分枝収量、分枝莢

数および分枝総長の密度反応としてもよく表され、これら分枝形質の個体占有面積に対する回帰係数(分枝可塑性値)で評価できると考えられた (Table.1).

### 3) 年次間差異からみた分枝可塑性値の安定性(試験 3, 2009~2013)

分枝可塑性値と生育期間の気象条件との関係を検討したところ、8~9月の登熟期間よりも分枝の旺盛に伸長する6~7月の積算気温が分枝可塑性に関与しており、特に播種後60日の単純積算気温と分枝可塑性の間には負の相関関係がみとめられた。すなわち、分枝可塑性は栄養成長前半の積算気温が低い年次や早播した場合高くなり、その品種間差異も拡大する傾向にあることが示唆された、分枝可塑性値は分枝収量、分枝莢数に比べ分枝総長での評価が最も安定しており、その品種間差は年次を越えてもほぼ共通であった。

### 4) 分枝可塑性の簡易評価法の考案(試験 4, 2013)

個体占有面積に7段階の傾斜をつけた畦(株間段階畦)を設置し、畦内の栽植密度反応を調査した。子実肥大開始期、成熟期において個体調査を実施し、個体占有面積にともなう分枝形質の回帰係数(分枝可塑性値の推定値)を求め、圃場試験における分枝可塑性値と比較した。推定精度を各分枝形質に基づいた可塑性値の間で比較すると、子実肥大開始期と成熟期共通して、分枝総長に基づく可塑性値の推定精度が分枝重、分枝重割合、分枝数、分枝数、分枝莢数、分枝/主茎比に比べて、高かった。

さらに分枝を節位別にみると、初生葉および第一本葉節由来の分枝長に基づく可塑性の推定値が測定の簡便さ、適合性からみて最も適していると考えられた (Fig.2)。

### 5) 分枝可塑性と早晩性茎伸育性との関係(試験 5, 2012~2013)

生育日数と分枝可塑性値との関係を検討したところ、両年とも有意な正の相関関係がみとめられ、晩生品種ほど分枝可塑性値が高かった (Fig.3)。また、茎伸育性との関係をみる、無限伸育型品種の分枝可塑性値が有限伸育型品種に比べて明らかに高かった。また、ほぼ同じ早晩性と茎伸育性を持つ品種間でも分枝可塑性に差異があることから、両特性とは独立した、分枝可塑性を左右する要因の存在も示唆された。

### 6) 分枝伸長過程と受光態勢からみた、分枝可塑性の品種間差異における要因解析(試験 6, 2012~2013)

分枝可塑性値と分枝伸長過程と受光態勢の関係を2ヶ年にわたり検討したところ、共通して無限伸育型2品種・系統の分枝総長に基づく分枝可塑性値は有限型2品種・系統に比べて高く、この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が止まることも関与していた (Fig.4)。

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。

### 【結論】

ダイズの栽植密度に対する分枝可塑性には品種間差異が存在し、それは個体占有面積に対する分枝長の回帰係数で評価できた。その分枝可塑性値は晩生品種および無限伸育型品種で大きい傾向にあり、この無限伸育型品種の高い分枝可塑性は、群落上層部の受光態勢の有利性により生じていた。さらに、分枝可塑性向上のための簡易評価として、株間段階畦において第1本葉節分枝長の栽植密度反応から分枝可塑性値を求める方法が有望であった。

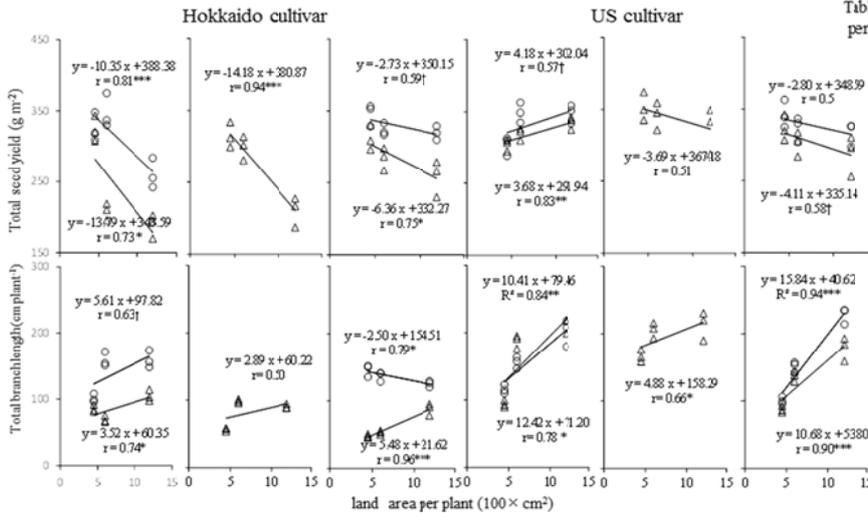


Fig. 1. Effects of land area per plant on seed yield and total branch length (Exp. 2, 2011-2012).

○, ●, △, ▲ indicate Hokkaido, US cultivar in 2011 and 2012, respectively.  
†, \*, \*\* indicate significant at the 10, 5, 1% levels, respectively.

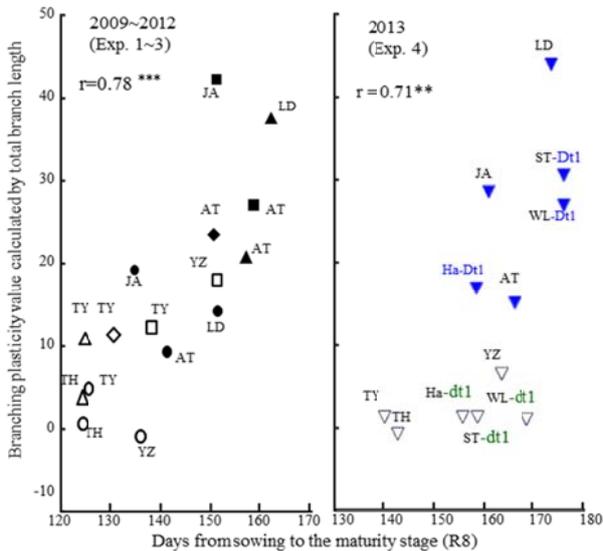


Fig. 2. Relationship between days from seeding to the beginning seed stage (R8) and regression coefficient to land area per plant in total branch length (branching plasticity value) in Exp. 1-3 (2009-2012) and 4 (2013).

YZ: Yuzuru, JA: Jack, TM: Toyomusume, TH: Toyoharuka, AT: Athow, LD: LD00-3309, Ha-dt1: Harosoy-dt1, Ha-Dt1: Harosoy-Dt1, ST-dt1: Stressland × Tochinagaha-dt1, ST-Dt1: Stressland × Tochinagaha-Dt1, WL-dt1: Williams-dt1, WL-Dt1: Williams-Dt1  
◇, ◆, △, ▲, ○, ●, □, ■, ▽, ▼ indicate determinate type, indeterminate type of cultivar in 2009, 2010, 2011, 2012 and 2013, respectively.

Table 1. Regression coefficient to the land area per plant in total branch length (Exp. 1-3, 2009-2012).

Year	Cultivar	Branching plasticity value
2009	Toyomusume	11.4 ± 2.5 a
	Athow	23.5 ± 0.6 b
2010	Toyomusume	10.7 ± 1.5 b
	Toyoharuka	3.8 ± 2.8 a
	Athow	20.7 ± 0.9 c
2011	LD00-3309	37.5 ± 1.2 d
	Toyomusume	4.9 ± 3.7 b
	Toyoharuka	0.6 ± 2.5 a
	Yuhzuru	-0.9 ± 2.7 a
2012	Athow	9.2 ± 1.8 c
	LD00-3309	14.1 ± 1.2 c
	Jack	19.4 ± 1.8 d
	2012	Toyomusume
	Yuhzuru	17.8 ± 2.0 b
	Athow	26.9 ± 3.0 c
	Jack	42.3 ± 2.4 d

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

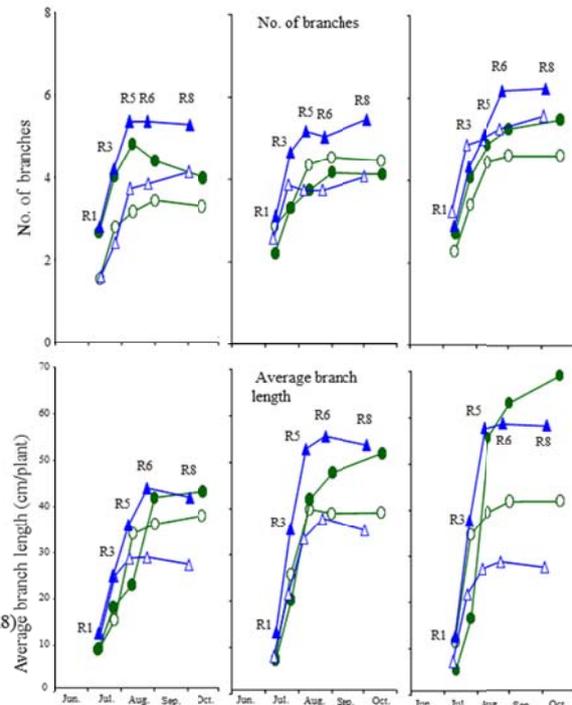


Fig. 4. Change in branch number and branch length during grain filling period (2012). ○: Yuzuru (determinate type), ●: Jack (indeterminate type), △: Harosoy-dt1 (determinate type), ▲: Harosoy-Dt1 (indeterminate type)

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

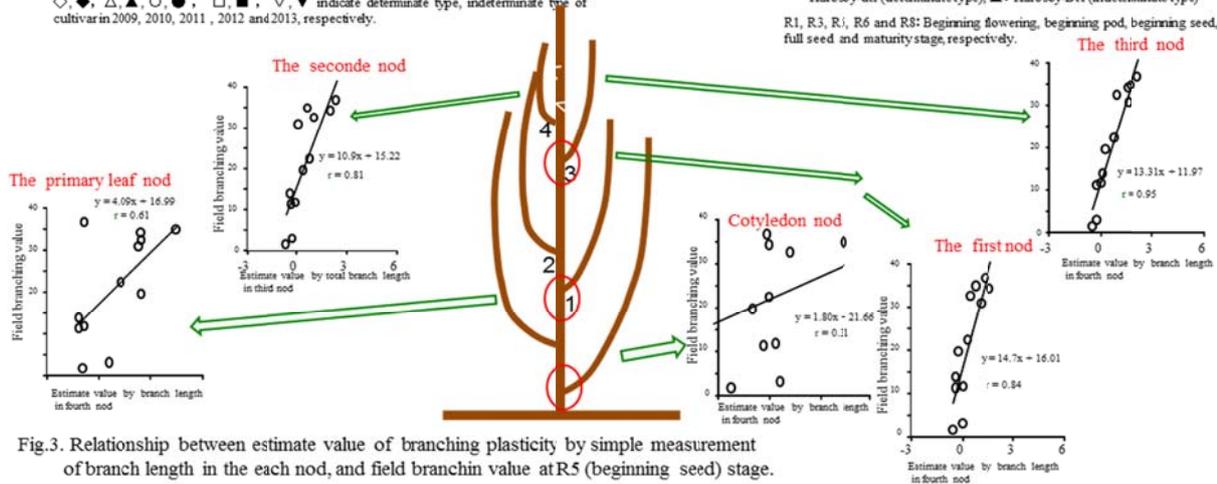


Fig. 3. Relationship between estimate value of branching plasticity by simple measurement of branch length in each node, and field branching value at R5 (beginning seed) stage.

論文審査の要旨および結果

### 1) 研究の背景

ダイズは、古くからタンパクや脂肪の供給源として食生活、食文化を支える不可欠な作物である。しかし、わが国においては、消費量 400 万 t のうち 90% 以上を米国から輸入しており、ダイズ生産が伸び悩む 1 つの要因として、単収の低迷があげられる。1950 年以降、日本のダイズ単収はほとんど向上がみられず、全国平均  $1.7\text{t ha}^{-1}$  に過ぎないのに対して、米国のダイズ品種の平均収量は、過去 50 年間増加し続けており、北部産地においては  $3.0\text{t ha}^{-1}$  を越え、ダイズ単収の日米格差は拡大の一途をたどっている。

両国の栽植様式を比較すると、米国のダイズ北部産地では畦幅 40cm 程度 ( $24\sim 25$  本  $\text{m}^{-2}$  以上) の狭畦密植栽培が普及しているのに対して、日本の標準的な栽植密度は北海道では  $16.7$  本  $\text{m}^{-2}$ 、西日本では  $9.5$  本  $\text{m}^{-2}$  であり、米国品種の栽植密度が  $1.5\sim 2.5$  倍程度高い。この栽植密度の差異が単収の日米格差の拡大になんらかの形で関与していると思われる。

ダイズの祖先はツルマメで、森林の中で樹木に巻き付いて、野生植物として生息してきたとされ、他の作物に比べて分枝の調整能力を通して、植物群落の粗密に伴う光環境の変化に対して鋭敏な反応を持つと考えられる。そのため、ダイズに分枝特性を従来の静的な分枝形質のみにとどまらず、分枝の栽植密度反応の程度(分枝可塑性)として動的に捉え、品種特性として把握することは、多収を実現しやすい栽培条件の確立や、欠株や晩播、北日本の生育不良型冷害、西南暖地の排水対策のための培土を前提とした広畦条件など、ダイズ群落の粗密が生じやすい場合の収量補償能力の利用のうえで重要である。また、高い分枝可塑性を有することは、雑草との競争力の強化、種子代の低減などに寄与できる。

### 2) 研究目的

本研究は、第一にダイズの栽植密度に対する収量安定性に関わる分枝反応、すなわち分枝可塑性という新しい概念からの品種評価をおこなうため、その評価方法を確立し、品種間差異を明らかにする。第二にこの品種間差異と密接に関わる遺伝的および群落光環境を中心とした作物学的要因を明らかにする。第三に将来の分枝可塑性に関する育種に結びつけるための簡易評価法の開発することを目的としたものである。

### 3) 論文の要旨

第 I 章では、日米品種の収量格差から考えられる栽植密度反応に対する収量安定性の重要性と着眼点、高い分枝可塑性を有することの農業的意義、その評価法、品種間差異の遺伝的、作物学的要因の解析の手順を明確にした。第 II 章では、本研究で用いる材料や方法の概略を述べた。

第 III 章では、2009～2010 の 2 ヶ年の栽植密度試験の結果から、米国品種の栽植密度に対する収量安定性は日本品種に比べて大きく、逆に、分枝収量の密度反応は大きかった。すなわち、米国品種は日本品種に比べて栽植密度にともなう分枝収量の変動が大きく、疎植時の主茎収量の減少を十分に補うことができる、すなわち、栽植密度に対する分枝可塑性が高いため、収量が安定していることを明らかにした。

第 IV 章では、2009～2013 の 4 ヶ年の栽植密度試験の結果から、分枝収量における品種と栽植密度の交互作用は全年次で有意である。すなわち、分枝可塑性の大きさには明らかな品種間差異が存在することを証明した。この分枝可塑性の大きさは、分枝収量、分枝莢数および分枝総長の密度反応としてもよく表され、これら分枝形質の個体占有面積に対する回帰係数や疎植/密植比(圃場分枝可塑性値)で評価できることを明らかにした。

第 V 章では、2009～2013 の 5 ヶ年、6 試験圃場の栽植密度試験の結果から、圃場分枝可塑性値は栄養生長前半の積算気温が低い年次や早播した場合に高くなり、その品種間差異も拡大すること、また分枝収量、分枝莢数に比べ分枝総長での評価が年次間差異が少なく、最も安定していることを明らかにした。

第 VI 章では、個体占有面積に 7 段階の傾斜をつけた畦(株間段階畦)を設置し、畦内の栽植密度反応を 2013 年に調査し、個体占有面積にともなう分枝形質の回帰係数(分枝可塑性値の推定値)を求め、

圃場分枝可塑性値と比較した。その結果、分枝総長に基づく推定値の適合性が他の分枝形質に比べて高く、さらに分枝を節位別にみると、初生葉および第一本葉節由来の分枝長に基づく可塑性の推定値が測定値の適合性、測定の簡便性からみて最も適していることを明らかにした。

第Ⅶ章では、2012～2013年の2ヶ年、12品種および系統を供試して、圃場分枝可塑性値と早晩性、茎伸育性との関係をみたところ、晩生品種ほど、また無限伸育型品種において分枝可塑性値が高まる傾向にあることを明らかにした。さらに、ほぼ同じ早晩性と茎伸育性を持つ品種でも分枝可塑性に差異があり、両特性とは独立した分枝可塑性の品種間差異の存在を推察した。

さらに、茎伸育性に基づく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ことを明らかにした。

#### 4) 論文の結論

ダイズの栽植密度に対する分枝可塑性には品種間差異が存在し、それは個体占有面積に対する分枝長の回帰係数や疎植/密植比で評価できた。その分枝可塑性値は晩生品種および無限伸育型品種で大きい傾向にあり、この無限伸育型品種の高い分枝可塑性は、群落上層部の受光態勢の有利性により生じていた。さらに、分枝可塑性の向上育種ための簡易評価として、株間段階畦による第1本葉節由来の分枝長の密度反応を用いて推定する方法が有望であった。

#### 5) 本研究の評価

本研究は以下の点から高く評価できる。①ダイズの収量安定性には分枝の密度反応が大きく関与すること(分枝可塑性の存在)を明らかにした。②この評価方法を開発し、ダイズに分枝特性を従来の分枝数や分枝角度などの形態評価のみにとどまらず、栽植密度反応の程度(分枝可塑性)として動的な品種特性として評価した。③この分枝可塑性と既知の品種特性(早晩性・茎伸育性)との関係を明確にし、無限伸育型品種の分枝可塑性の高さが群落上層部の受光態勢の有利性から生じているものであることを明らかにした。④将来の分枝可塑性の遺伝的改良のための簡易評価を開発した。

ダイズ的环境ストレス耐性や病害虫耐性以外の品種特性として、収量安定性にかかわる形質の存在とその評価方法を指摘したことは、従来とは異なるダイズの多収育種目標を提示したことになり、上記の本研究における新知見は、日本のみならず、世界のダイズ単収の向上と安定性に寄与するものであると考えられる。

以上より、審査員一同は、Agudamuの提出した本論文が博士(農学)に値すると評価した。

2016年2月9日

審査員

主査	教授	義平	大樹
副査	教授	三枝	俊哉
副査	教授	澤本	卓治
副査	教授	白岩	立彦