

2020 年度

博士論文

ダイズの安定多収栽培に資する，長花梗特性と半無限伸育性を

有する主莖型ダイズ品種の密植適応性評価および

主莖型品種の耐倒伏性関連形質の同定

Evaluation of dense planting adaptability in main stem type cultivars

with long raceme and semi-determinate traits and Identification

of related traits to lodging resistance in main stem cultivars,

which contribute to stable high-yield cultivation of soybean.

21833001 北畠拓也

Takuya Kitabatake

指導教員 植物資源生産学 教授 義平大樹

酪農学園大学大学院 酪農学研究科

## 目次

<b>第I章. 緒論</b>	・ ・ ・ ・ 1
1. 研究の背景と目的	・ ・ ・ ・ 1
2. 長花梗特性に関する既往の研究と課題	・ ・ ・ ・ 3
3. 半無限伸育性に関する既往の研究と課題	・ ・ ・ ・ 3
4. 耐倒伏性に関する既往の研究と課題	・ ・ ・ ・ 4
5. ダイズの安定多収栽培に資する, 長花梗特性と半無限伸育性を有する品種の 密植適応性評価および耐倒伏性関連形質の同定の解析	・ ・ ・ ・ 6
<b>第II章. 材料および方法</b>	・ ・ ・ ・ 8
1. 長花梗 QTL を有した主茎型ダイズ品種の密植適応性評価 (試験 1)	・ ・ ・ ・ 9
(1) 供試品種および系統	・ ・ ・ ・ 9
(2) 栽培方法	・ ・ ・ ・ 9
(3) 調査方法	・ ・ ・ ・ 10
2. 半無限伸育性を有した主茎型ダイズ品種の密植適応評価 (試験 2)	・ ・ ・ ・ 11
(1) 供試品種および系統	・ ・ ・ ・ 11
(2) 栽培方法	・ ・ ・ ・ 11
(3) 調査方法	・ ・ ・ ・ 12

3. トヨムスメとトヨハルカおよびトヨハルカ型耐倒伏性 QTL を有したトヨム スメの準同質遺伝子系統との比較に基づく耐倒伏性関連形質の評価(試験 3)	・ ・ ・ ・ 12
(1) 供試品種および系統	・ ・ ・ ・ 12
(2) 栽培方法	・ ・ ・ ・ 13
(3) 調査方法	・ ・ ・ ・ 13
4. トヨハルカ型耐倒伏性 QTL を有した 6NILs 間の比較に基づく耐倒伏性関連 形質の評価 (試験 4)	・ ・ ・ ・ 15
(1) 供試品種および系統	・ ・ ・ ・ 15
(2) 栽培方法	・ ・ ・ ・ 16
(3) 調査方法	・ ・ ・ ・ 16

### 第III章. 長花梗 QTL を有した主茎型ダイズ品種の密植適応性評価 (試験 1)

	・ ・ ・ ・ 18
1. 気象概要	・ ・ ・ ・ 18
2. 生育ステージおよび成熟期の草姿	・ ・ ・ ・ 18
3. 子実収量における栽植密度反応	・ ・ ・ ・ 18
4. 収量構成要素における栽植密度反応	・ ・ ・ ・ 19
5. 主茎分枝別の子実収量および主茎における収量構成要素の栽植密度反応	・ ・ ・ ・ 21
6. 主茎の茎頂部の花梗長の栽植密度反応および主茎の 1 節莢数との関係	・ ・ ・ ・ 21

7. 子実肥大開始期の葉面積の栽植密度反応および子実収量との関係	・ ・ ・ ・ 22
----------------------------------	------------

<b>第IV章. 半無限伸育性を有した主茎型ダイズ品種の密植適応性評価 (試験 2)</b>	・ ・ ・ ・ 23
1. 気象概要	・ ・ ・ ・ 23
2. 生育ステージおよび成熟期の草姿	・ ・ ・ ・ 23
3. 子実収量における栽植密度反応	・ ・ ・ ・ 24
4. 収量構成要素における栽植密度反応	・ ・ ・ ・ 24
5. 主茎分枝別の子実収量および分枝における収量構成要素の栽植密度反応	・ ・ ・ ・ 26

<b>第V章. 主茎型ダイズ品種の耐倒伏性に関連する形態的特性 (試験 3, 4)</b>	・ ・ ・ ・ 28
1. トヨムスメとトヨハルカおよびトヨハルカ型耐倒伏性 QTL を有したトヨム スメの準同質遺伝子系統との比較による耐倒伏性関連形質の評価 (試験 3)	・ ・ ・ ・ 28
(1) 収量および収量関連形質	・ ・ ・ ・ 28
(2) 耐倒伏性関連形質	・ ・ ・ ・ 29
2. トヨハルカ型耐倒伏性 QTL を有した 6NILs 間の比較による耐倒伏性関連形 質の評価 (試験 4)	・ ・ ・ ・ 31
(1) 耐倒伏性関連形質	・ ・ ・ ・ 31

<b>第VI章. 考察</b>	・ ・ ・ ・ 33
1. 長花梗 QTL を有した主茎型ダイズ品種の密植適応性 (試験 1)	・ ・ ・ ・ 33
2. 半無限伸育性を有した主茎型ダイズ品種の密植適応性 (試験 2)	・ ・ ・ ・ 34
3. トヨムスメとトヨハルカおよびトヨハルカ型耐倒伏性 QTL を有したトヨ ムスメの準同質遺伝子系統との比較による耐倒伏性関連形質の評価(試験 3)	・ ・ ・ ・ 36
4. トヨハルカ型耐倒伏性 QTL を有した 6NILs 間の比較による耐倒伏性関連形 質の評価 (試験 4)	・ ・ ・ ・ 37
<b>第VII章. 総合考察</b>	・ ・ ・ ・ 39
1. 密植時の安定多収に資する, 長花梗特性の導入によるシンク容量の増大と, それを支持するソース能の向上に関する推察	・ ・ ・ ・ 39
2. 半無限伸育性導入によるシンク容量増大の課題と可能性	・ ・ ・ ・ 39
3. 本研究で確認された耐倒伏性評価法, およびそれを利用して同定された耐 倒伏性関連形質の特徴と未解明な特性	・ ・ ・ ・ 40
4. 本研究で明らかとなった密植適応性に関する形態的特性および耐倒伏性 QTL 育種利用に関する今後の展望	・ ・ ・ ・ 41
<b>第VIII章. 要約</b>	・ ・ ・ ・ 44
<b>第IX章. 謝辞</b>	・ ・ ・ ・ 47
<b>第X章. 引用文献</b>	・ ・ ・ ・ 48
<b>第XI章. 英文要約</b>	・ ・ ・ ・ 58
<b>第XII章. 図表</b>	・ ・ ・ ・ 61

## 第 I 章. 緒論

### 1. 研究の背景と目的

ダイズは我が国における主要なタンパク質、脂質源として古くから栽培されている。しかし、その収量は、単収が向上し続けている米国と比較するときわめて低く、2019年の統計では米国のダイズ単収は全国平均 349kg/10a (USDA 2020) であるのに対して、日本のダイズの収量は全国平均 152kg/10a に依然としてとどまっている (農林水産省 2020)。また、ダイズはコムギやテンサイ、バレイショなどの他の主要畑作物と比較して収量の年次変動が大きく (星野・岡部 1960, 内島・石黒 1974), 安定したダイズ多収栽培技術が以前にも増して求められている。

ダイズの子実収量を地上部乾物重と収穫指数の積としてとらえて日本のダイズの低収要因を考えると、収穫指数は粒茎比に相当し、従来、多収性形質として重視されてきた (川嶋 1968)。しかし、ダイズの地上部乾物重は他の主要作物に比べて劣るため (秋田 1984), 収穫指数, 粒茎比の向上による増収を期待することには限界がある (国分 1988)。一方で地上部乾物重は個体当り乾物重と栽植密度の積として表すことができ、国分 (1988) によれば個体当り乾物生産量が低いダイズにおいて全乾物生産量を増加させるには、栽植本数を増加させること、すなわち密植栽培が有効であるとしている。

密植栽培が多収の実現に有効であるという報告は多く (土屋ら 1986, 池田・佐藤 1990, 田中ら 1992, 十勝農試 1992, 1996, 1998), 密植栽培により面積当り節数, 莢数が増加して収量が増加するとする多くの報告がある (池田・佐藤 1990, 田中ら 1992, 十勝農試 1992)。また、密植栽培は最下着莢位置の上昇, 早期茎水分率低下などにより機械収穫適

性が高まるとされている (土屋ら 1986, 田中ら 1992, 十勝農試 1992, 1996, 藤田ら 2015). さらに, 十勝農試 (1996) および藤田ら (2015) によれば, 狭畦密植栽培は生育初期の植被率が早期に高まり, 雑草との光競合において有利になり, 除草の必要回数が減少するため省力化に有効である.

しかしその一方で, 密植によっても必ずしも増収しないとする報告もある (Beatty ら 1982, 黒田ら 1992, 十勝農試 1996, 藤田ら 2015). 黒田ら (1992), 藤田ら (2015) によれば, 狭畦密植栽培は除草回数の減少などで省力化には寄与するが, 分枝が多く発生する品種を用いると, 過度な密植においては分枝数や節当りの花数, 莢数が減少し, その減少程度が大きい場合は莢数を確保できず, 多収とならない. また, 永田 (1968), 齊藤ら (2012), 藤田ら (2015) によれば, 従来の有限伸育性品種では密植条件下で倒伏程度が増加する. そのため密植栽培による安定多収を実現には, 一定の耐倒伏性を有することが前提とされる.

ダイズの収量は主茎収量と分枝収量からなるが, 堀江ら (1971) によれば, 分枝収量は環境変動が大きく, 山内 (1974) および中世古・後藤 (1981) によれば, 密植時の分枝乾物収量の減少が大きい. 国分 (1988) は増収を実現しうる理想的草型として, 密植時の減収傾向の大きい分枝収量に依存せず, かつ耐倒伏性を有する主茎型品種の密植栽培による多収モデルを提案している.

また, ダイズの収量の年次変動については主として気象条件との関連について検討されているが (藤盛 1960, 1964, 三分一・後藤 1969, 岩切 1976, 田中ら 1978a), 田中ら (1978a, 1978b) によると, 子実収量の年次変動は莢数の変動に最も強く左右される.

以上をふまえると, 密植栽培によるダイズの安定多収栽培を検討するうえでは①密植条件においても安定した個体当り莢数の確保と②基本的な耐倒伏性を前提とした新品種

の育成が必要であると考えられる。本報では①、②のアプローチに着目して試験を遂行した。

## 2. 長花梗特性に関する既往の研究と課題

国分 (1988) の主茎型品種の密植栽培による安定多収モデルは、実際には主茎莢数の確保が前提であり、これが不十分であると増収に結びつかないと考えられる。この主茎型品種の密植栽培による安定多収を実現するための方策の一つとして、一節莢数の増加しやすい品種および系統の供試が考えられる。

この一節莢数の増加のアプローチとして、花梗長が長い特性 (長花梗特性) に着目した。Yamaguchi ら (2014a) によれば、長花梗特性をもつダイズ品種は一節当り開花数が多い傾向にあり、それにともなって一節当り莢数を多く確保できる。Bramel ら (1984), Kilen (1989) によると、半無限伸育性品種においては、茎頂花梗長の測定により収量や開花数が予測可能である。ダイズの莢数と開花数は密接に関連する (齊藤ら 1998) ことから、茎頂花梗長の長い主茎型品種の育成により、一節当りの莢数が増加し、密植条件下での収量が向上することが予想される。

山口ら (2008) は、花梗長に関連する 2 つの量的形質遺伝子座位 (*qTRL18-1*, *qTRL11-1*) を有する長花梗系統を作成した。しかし、これら系統の潜在的な多収性を最大限に発揮させるための栽植密度の適正範囲は明らかにされていない。

## 3. 半無限伸育性に関する既往の研究と課題

ダイズの茎伸育性には、開花後に主茎の伸長が停止する有限伸育性と、開花後も伸長を続ける無限伸育性、両者の中間型である半無限伸育性がある (Bernard 1972)。有限伸育性には Dt1 (無限) /dt1 (有限) 遺伝子が、半無限伸育性には Dt2 (半無限) /dt2 (無限) が関与し、Dt2 は Dt1 の存在下で無限伸育性を抑制する (Bernard 1972)。



密植栽培による多収を実現するためには一単位当たり莢数の確保が重要であるが、従来の早生の有限伸育性品種では、無限伸育性品種に比べて、単位当たり総節数、莢数ともに少ない傾向にあり (Bernard 1972, Hartung ら 1981, Curtis ら 2000)、栽植本数の増加により莢数を増加させることには限界がある。無限伸育性品種は開花後も主茎の伸長が続くため、有限伸育性品種に比べて総節数が多く、密植時でも莢数が確保されると予想される。藤盛 (1964) によると、無限伸育性品種は有限伸育性品種と比較して多収となりやすく、収量の年次変動および地域間差異も小さい。

一方で、無限伸育性品種は有限伸育性品種と比較して草丈が高くなりやすいため、倒伏が発生しやすいと考えられる。Bernard (1972)、Foley ら (1986)、Abelett ら (1989) によれば、Dt2 は無限伸育性品種の主茎の伸長を抑制し、密植時の耐倒伏性が期待できる。そこで、無限伸育性品種に Dt2 を付与し半無限伸育性とするれば、主茎節数を増加させつつ、密植時の耐倒伏性を高める可能性があると考えられる。しかし、既存の主茎型品種に半無限伸育性を導入し、その栽植密度反応について栽培試験を実施した例は少ない。

#### 4. 耐倒伏性に関する既往の研究と課題

倒伏は収量の年次間差異を大きくすることが知られている。齊藤ら (2012) によれば、着莢期、子実肥大始期の倒伏は 24~34 % 程度の大きな減収を示す。また、近年はコンバイン収穫が主流となり、倒伏発生は収穫ロスを増大させるため、より強い耐倒伏性が求められている。内川ら (2006) は、コンバイン収穫における収穫ロスの中~多程度の倒伏発生時に約 20 % にも上るとしている。これらのことから、耐倒伏性の向上は、収量の安定性と機械収穫体系の確立から重要な育種目標である。

耐倒伏性の評価は、通常は圃場栽培で自然発生する倒伏程度の調査により行われる場合がほとんどである。しかし、圃場条件下における倒伏程度は、気象条件に大きく左右

され、倒伏が皆無の場合や、逆にほとんどの品種および系統が倒伏してしまう場合など、年次変動が大きく (異儀田ら 1984), 短年での正確な評価は困難である。そこで、倒伏の発生がない年次でも、関連形質を測定することで耐倒伏性程度を簡易に測定できる手法の開発が必要である。

気象条件に左右されない耐倒伏性評価は多くの作物において検討されてきた。特に、イネ、コムギ、トウモロコシなどの3大作物において耐倒伏性の研究が進んでいる。作物の耐倒伏性は、植物体の重量および重心の高さと、根系および茎の強度とのバランスによって決定される。上村ら (1985) および寺島ら (1992) はイネにおいて、濃沼ら (1990) はトウモロコシにおいて、植物体が地際から一定以上傾く時の荷重量に基づく押し倒し (引倒し) 抵抗モーメントと植物体自体の地上部自重モーメントの両者の比により、耐倒伏性を評価した。

さらに、耐倒伏性に関連する地下部形質としては、植物体を支える根系に関する形質について多くの作物において報告されている。イネにおいて、耐倒伏性品種は土壌の深層に根を分布させる傾向にある (寺島ら 1994, 古畑・有馬 2007)。またコムギにおいて、根の伸長角度と耐倒伏性との関係が指摘されており、根の伸長角度が広い品種ほど耐倒伏性が高い傾向にある (Pinthus 1967, 小柳ら 2001)。

また、耐倒伏性に関連する地上部形質としては、挫折型倒伏に大きく関わる主茎の物理的性質についても報告されている。イネにおいて、長稈品種であっても挫折型倒伏に強い品種は、稈の挫折時モーメントが強い傾向にある (大川・石原 1992)。

ダイズの耐倒伏性に関する研究は、3大作物ほど研究例が多くないものの、寺島ら (2001) によれば、耐倒伏性の強い米国のダイズ品種は発根量が多く、浅い土壌層からも側根を発達させる傾向にある。また、齊藤ら (2001) は、挫折型倒伏に強い品種は、主茎

節間の曲げ剛性が強い傾向にあることを指摘している。栽培環境に左右されない耐倒伏性評価法についても、島田ら (2002) が茎の地際を支点として主茎の下部を円弧上に押倒す装置を用いて、植物体が地際から垂直面に対し 45 度傾くときの最大荷重に基づく押倒し抵抗を調査した押倒しモーメント比を用いる方法を提案している。

Yamaguchi ら (2014b) は、倒伏の発生が多くみられる主要品種トヨムスメと耐倒伏性品種トヨハルカとの組換え自殖系統群における QTL 解析を行ない、成熟期や草丈、茎伸育性に関わらない耐倒伏性関連 QTL (*qLS19-1*) を検出した。さらに、トヨハルカにトヨムスメを戻し交配し、その QTL の遺伝子型がトヨハルカ型である準同質遺伝子系統 (NILs) を作成した。しかし、これらトヨハルカ由来の耐倒伏性 QTL がどのような形質を発現して耐倒伏性を示すのかについて、いまだ明らかにされていない。トヨハルカ由来の耐倒伏性 QTL がもたらす耐倒伏性関連形質の同定は、今後の耐倒伏性を強化した品種育成のために強く求められている。

## 5. ダイズの安定多収栽培に資する、長花梗特性と半無限伸育性を有する品種の密植適応性評価および耐倒伏性関連形質の同定の解析

本報では、ダイズの密植栽培において主茎莢数の確保に重要な①長花梗特性と②半無限伸育性について、また安定多収を実現するために不可欠な③耐倒伏性について複数年にわたり育種・栽培学的試験を実施した (Table I -1, Figure I -1)。

第Ⅲ章では、①について長花梗系統および従来の主茎型品種を用いて 2 ヶ年の栽植密度試験を実施し、その栽植密度反応および密植適応性を明らかにしようとした (試験 1)。

第Ⅳ章では、②について従来の主茎型品種および半無限伸育性を有した準同質遺伝子系統を用いて 2 ヶ年の栽植密度試験を実施し、その栽植密度反応および密植適応性を明らかにしようとした (試験 2)。

第V章では、③について2つの圃場試験を実施し、以下の手順でトヨハルカの耐倒伏性関連形質を同定しようとした(試験3, 4).

初めに、島田ら(2002)のモーメント比の調査方法を用いて、トヨハルカの耐倒伏性関連形質を同定し、トヨハルカ型耐倒伏性QTL(*qLS19-1*)を有するトヨムスメのNILsを用いてQTLの効果を示す耐倒伏性関連形質を明らかにしようとした(試験3).

次に、耐倒伏性QTLを有するNILsを用いて、*qLS19-1*が位置する第19染色体上の遺伝領域候補の絞り込みを検討した(試験4).

## 第Ⅱ章. 材料および方法

ダイズの密植栽培による安定多収を実現するための、密植適応性と耐倒伏性に関する品種特性を明らかにするため、酪農学園大学作物生産ステーション（江別市文京台緑町 582-1, 以下、江別試験地）にて 4 つの圃場試験（試験 1, 2, 3, 4）を各 2 ヶ年にわたり実施した。なお、試験 3, 4 については北海道立総合研究機構十勝農業試験場（芽室町新生南 9 線 2 番地, 以下、芽室試験地）においても圃場試験を実施した。

試験 1, 2 として、密植時の個体当り主茎莢数の確保に資する長花梗特性または半無限伸育性を有した主茎型ダイズ系統の密植適応性を評価した。試験 1 として「長花梗 QTL を有した主茎型ダイズ品種の密植適応性評価」を 2013, 2015 年の 2 ヶ年にわたり実施した。試験 2 として「半無限伸育性を有した主茎型ダイズ品種の密植適応性評価」を 2013, 2014 年の 2 ヶ年にわたり実施した。

試験 3, 4 として、トヨハルカ型耐倒伏性 QTL を有するトヨムスメの NILs を用いて、主茎型ダイズ品種の耐倒伏性関連形質を同定した。試験 3 として「トヨムスメとトヨハルカおよびトヨハルカ型耐倒伏性 QTL を有したトヨムスメの準同質遺伝子系統との比較に基づく耐倒伏性関連形質の評価」を 2014, 2015 年の 2 ヶ年にわたり行なった。試験 4 として「トヨハルカ型耐倒伏性 QTL を有した 6NILs 間の比較に基づく耐倒伏性関連形質の評価」を 2015, 2016 年の 2 ヶ年にわたり実施した。

## 1. 長花梗 QTL を有した主茎型ダイズ品種の密植適応性の評価 (試験 1)

### (1) 供試品種および系統

Table I -1 に供試品種を示した。2013, 2015 年の両年においてトヨハルカと十系 1122 号を用いた。トヨハルカは耐倒伏性, 耐冷性に優れる主茎型品種である (田中ら 2015)。十系 1122 号は晩生の長花梗系統「1532-1」にトヨハルカを交配して開花期が早生を示すものを選抜した系統である (山口ら 2008, Yamaguchi ら 2014a, Kitabatake ら 2020)。

これらの品種および系統の早晩性はいずれも Maturity Group I の中生品種であるが, 十系 1122 号はトヨハルカよりも開花がやや早まる傾向にある (義平ら 2015b)。

### (2) 栽培方法

江別試験地にて, 2013 年 5 月 23 日および 2015 年 5 月 12 日に播種深度 3cm, 株当たり 2~4 粒播きで点播した。栽植密度は, 2013 年については畦間 60cm, 株間 10cm, 7.5cm, 5cm の 1 本立て, および畦間 50cm, 40cm, 株間 10cm の 1 本立ての 5 段階とし, 栽植密度としては 16~33 本  $m^{-2}$  の範囲を設定した。2015 年については畦間 60cm, 株間 10cm の 1 本立ておよび 2 本立て, 畦間 40cm, 株間 10cm の 1 本立ておよび 2 本立ての 4 段階とし, 栽植密度としては 16~50 本  $m^{-2}$  の範囲を設定した。試験区の配置は栽植密度を主区, 品種と系統を副区とする 3 反復の分割区法とした。その後, 初生葉展開時に間引いて 1 本立てとした。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, 欠株の無い群落を作成した。

施肥は, 基肥として窒素を硫酸アンモニウム, リン酸を過リン酸石灰, カリウムを硫酸カリウムにより N-2,  $P_2O_5$ -12,  $K_2O$ -8g  $m^{-2}$  を施用した。また土壌改良資

材として熔成リン肥により  $P_2O_5$ -5.3,  $MgO$ -4g  $m^{-2}$  を施用した。

また、生育期間を通して適宜除草に入り雑草を防除した。病虫害防除として、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MAXX を種子塗布した。わい化病に罹病した個体は適宜取り除いた。病虫害の発生がみとめられた際には、アグロスリン乳剤、ダニトロンフロアブル、トレボン乳剤、トクチオン乳剤、マラソン乳剤、スミチオン乳剤を適宜、2 剤を混用して 6 月上旬から 8 月上旬にかけて適量を散布した。

### (3) 調査方法

#### 1) 収量調査

2013 年 9 月 23 日および 2015 年 10 月 1 日に収量調査用個体サンプルを刈取り、収量調査を行なった。それぞれ生育中庸な 20 個体を各区から手刈りし、さらに生育中庸な 8 個体を選抜した。そのうち 3 個体は主茎と分枝別に茎重、莢重、子実重を、5 個体は茎長、節数、莢数、乾物子実重、種子数、くず豆を除去した子実重を調べ、子実収量、百粒重を計算した。一節莢数、一莢内粒数は下記の①、②式より算出した。子実収量および百粒重は 20 個体のくず豆を除去した子実重から求めた。

子実収量 ( $g m^{-2}$ )

= 地上部乾物重 ( $g m^{-2}$ ) × 収穫指数 (%)

= 株数 ( $m^{-2}$ ) × 株当り節数 × 一節莢数 × 一莢内粒数 × 百粒重 (g) ÷ 100

一節莢数 = 株当り莢数 ÷ 株当り節数 . . . ①

一莢内粒数 = 子実収量 ( $g m^{-2}$ ) ÷ (莢数 ( $m^{-2}$ ) × 百粒重 (g) ÷ 100) . . . ②

## 2) 主茎の茎頂部の花梗長

成熟期に収量調査を行った個体のうち、生育中庸な 8 個体を用いて主茎の茎頂部の花梗の長さを測定した。

## 3) 葉面積

子実肥大開始期 (R5) に各区から生育中庸な 2 個体を手刈りし、葉を主茎と分枝別に分け、葉面積計 (メイワフォーシス社製 LI-3200) によりそれぞれの総葉面積を測定し、葉面積指数を算出した。

## 2. 半無限伸育性を有した主茎型ダイズ品種の密植適応性の評価 (試験 2)

### (1) 供試品種および系統

Table I -1 に供試品種を示した。2013, 2014 年の両年においてユキホマレと十系 1156 号を用いた。ユキホマレは北海道主要基幹品種である (田中ら 2003)。十系 1156 号は、半無限伸育性系統 十系 758 号 (Dt1/Dt2) と有限伸育性系統 十系 977 号 (dt1/dt2) を単交配により、遺伝子型に無限伸育の特性を発現する Dt1 と無限伸育の特性を抑制する Dt2 の遺伝子を導入した半無限伸育性系統である。これらの品種・系統の早晩性はいずれも Maturity Group I の中生品種である。

### (2) 栽培方法

江別試験地にて、2013 年 5 月 23 日および 2014 年 5 月 22 日に播種深度 3cm, 株当たり 2~4 粒播きで点播した。栽植密度は、2013 年については畦間 60cm, 株間 10cm, 7.5cm, 5cm の 1 本立て, および畦間 50cm, 40cm, 株間 10cm の 1 本立ての 5 段階とし、栽植密度としては 16~33 本  $m^{-2}$  の範囲を設定した。2014 年については畦間 60cm, 株間 10cm の 1 本立ておよび 2 本立て, 畦間 50cm, 株間 10cm の 2 本立て, 畦間 40cm, 株間 10cm の 1 本立ておよび 2 本立て, 畦間 30cm, 株



間 10cm の 1 本立ての計 6 段階とし、栽植密度としては 16~50 本  $m^{-2}$  の範囲を設定した。試験区の配置は栽植密度を主区、品種と系統を副区とする 3 反復の分割区法とした。その後、初生葉展開時に間引いて 1 本立てとした。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、欠株の無い群落を作成した。

施肥は、試験 1 と同様に、 $N-2$ 、 $P_2O_5-12$ 、 $K_2O-8g\ m^{-2}$  を施用した。また土壌改良資材として熔成リン肥により  $P_2O_5-5.3$ 、 $MgO-4g\ m^{-2}$  を施用した。また生育期間を通して、試験 1 と同様に適宜雑草および病虫害防除を行った。

### **(3) 調査方法**

#### **1) 収量調査**

試験 1 と同様に収量調査を実施した。2013 年は 9 月 23 日に、2014 年は 9 月 30 日に刈取りを行なった。

### **3. トヨムスメとトヨハルカおよびトヨハルカ型耐倒伏性 QTL を有したトヨムスメの準同質遺伝子系統との比較に基づく耐倒伏性関連形質の評価 (試験 3)**

#### **(1) 供試品種および系統**

Table I -1 に供試品種を示した。2014、2015 年の両年においてトヨハルカ、トヨムスメ、十系 1180 号を用いた。トヨムスメは豆腐加工適性が高く、倒伏が発生しやすい品種である (佐々木ら 1988)。また、十系 1180 号は、トヨムスメにトヨハルカを交配し、トヨハルカが持つ耐倒伏性 QTL (*qLS19-1*) を導入し、2 回目の戻し交配を行なったトヨムスメの NILs である。

Table II -1 に遺伝子型判定に用いた DNA マーカー BARCSOYSSR\_19\_1212, BARCSOYSSR\_19\_1248, Sat\_099, BARCSOYSSR\_19\_1255, および BARCSOYSSR\_19\_1260 のフォワードプライマーおよびリバースプライマーの配

列を示した。これらの DNA マーカーはいずれも耐倒伏性 QTL *qLS19-1* の近傍に位置し、*qLS19-1* の LOD 値のピークは Sat\_099 に存在する。

Table II-2 に十系 1180 号における *qLS19-1* の近傍に位置する DNA マーカーの遺伝子型を示した。*qLS19-1* の近傍の 5DNA マーカーについて、十系 1180 号はいずれもトヨハルカ型の遺伝子型を有する。

## (2) 栽培方法

江別試験地にて、2014 年 5 月 15 日および 2015 年 5 月 11 日に播種深度 3cm、株当たり 2 粒播きで点播した。芽室試験地においては、2014 年 5 月 22 日および 2015 年 5 月 21 日に播種深度 3cm、株当たり 2 粒播きで点播した。両試験地ともに栽植様式は畦間 60cm、株間 10cm とした。試験区の配置は 3 反復の乱塊法を用いた。その後、初生葉展開時に間引いて 1 本立てとした。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、欠株の無い群落を作成した。

施肥は、試験 1 および 2 と同様に、N-2、P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>-12、K<sub>2</sub>O-8g m<sup>-2</sup> を施用した。また土壌改良資材として熔成リン肥により P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>-5.3、MgO-4g m<sup>-2</sup> を施用した。また生育期間を通して、試験 1 および 2 と同様に、適宜雑草および病虫害防除を行った。

芽室試験地においては、通常に栽培し倒伏が自然発生した倒伏発生区と、各個体に支柱を設置し誘引クリップで倒伏を防止した倒伏防止区を設置した。

## (3) 調査方法

### 1) 倒伏程度

両試験地において、成熟期 (R8) に倒伏程度を調査した。倒伏程度は無 : 0, 少 : 1, 中 : 2, 多 : 3, 甚 : 4, それぞれ垂直面に対する茎の角度 0° (無倒伏), 22.5° ,

45° , 67.5° , 90° (完全倒伏) の 5 段階で評価した。また芽室試験地においては、着莢始期 (R3), 子実肥大期 (R6) においても倒伏程度を測定した。

## 2) 耐倒伏性関連形質

江別試験地において、開花始期から開花期 (R1 から R2), 着莢盛期 (R4), 子実肥大期 (R6) において各区の生育中庸な連続 8 個体について押倒し抵抗, 地上部生重, 重心高および 1 次側根数を測定した。それぞれ 2014 年は 7 月 15 日, 8 月 7 日, 9 月 8 日, 2015 年は 7 月 24 日, 8 月 6 日, 8 月 21 日に調査した。地上部生重と重心高は, 押倒し抵抗測定後の同一サンプルを室内に持ち込み調査した。重心高は, サンプルを新鮮な状態で横にして下から 1 点で支え, 釣り合った点の地際部からの距離で示した。1 次側根数は, R6 調査時の押倒し抵抗測定後の同一サンプルの根を洗浄し, 根の形態を top root, basal root, lateral root に分類したうち (Zobel and Waisel 2010), basal root と top root から直接発生した lateral root を 1 次側根として, そのうち直径 0.5mm 以上の根を測定した。

押倒し抵抗の測定は島田ら (2002) の方法に従って行ない, 各個体について, 地表面から 11cm の高さ (押高さ) で, 垂軸に対して 45° の角度まで押倒す間の最大応力をデジタルフォースゲージ (日本電産シンボ株式会社製 FGP-5) により測定した (Figure II -1, 2)。なお, 下記の③式により押倒し抵抗モーメントを算出した。

$$\begin{aligned} \text{押倒し抵抗モーメント (g} \cdot \text{cm)} \\ &= \text{押倒し抵抗 (g)} \times \text{押高さ (11cm)} \quad \dots \text{③} \end{aligned}$$

また, 下記の④式により地上部自重モーメントを算出した。

$$\text{地上部自重モーメント (g} \cdot \text{cm)}$$

$$= \text{地上部生重 (g)} \times \text{重心高 (cm)} \quad \dots \textcircled{4}$$

また、押倒しモーメント比を下記の⑤式により算出した。

$$\text{押倒しモーメント比} = \frac{\text{地上部自重モーメント (g} \cdot \text{cm)}}{\text{押倒し抵抗モーメント (g} \cdot \text{cm)}} \quad \dots \textcircled{5}$$

芽室試験地においては、2014年のみ調査を実施した。第6複葉期 (V7)、着莢始期 (R3)、子実肥大開始期 (R5) に、それぞれ2014年7月4日、7月31日、9月2日に江別試験地と同様に調査した。

### 3) 収量調査

試験1および2と同様に収量調査を実施した。江別試験地においては、2014年は9月30日に、2015年は10月1日に刈取りを行なった。芽室試験地においては、2014年は10月1日に、2015年は10月7日に刈取りを行なった。

## 4. トヨハルカ型耐倒伏性 QTL を有した 6NILs 間の比較に基づく耐倒伏性関連形質の評価 (試験4)

### (1) 供試品種および系統

Table I-1 に供試品種を示した。2015年、2016年の両年において、トヨムスメにトヨハルカを交配し、トヨハルカに由来する耐倒伏性 QTL (*qLS19-1*) を導入し、2回目の戻し交配を行なったトヨムスメの NILs である NIL-A~F の6系統を供試した。これら NIL-A~F は、耐倒伏性 QTL の近傍に位置する第19染色体上の3つの DNA マーカーである BARCSOYSSR\_19\_1248, Sat\_099, BARCSOYSSR\_19\_1255 の遺伝子型 (トヨハルカ型またはトヨムスメ型) が異なる組み合わせを持つ NILs である。NIL-A はすべてトヨハルカ型、NIL-F はすべてトヨムスメ型の系統である。NIL-A~F はいずれも2015年については交雑雑種第

8代 (BC<sub>2</sub>F<sub>8</sub>), 2016年については交雑雑種第9代 (BC<sub>2</sub>F<sub>9</sub>) である. これらの品種・系統の早晩性はすべて Maturity Group I の中生品種である.

Figure II-3 に NIL-A~F の *qLS19-1* 近傍に位置する第19染色体上の DNA マーカーである BARCSOYSSR\_19\_1248, Sat\_099, BARCSOYSSR\_19\_1255 の遺伝子型を示した. NIL-A はすべてトヨハルカ型, NIL-F はすべてトヨムスメ型の系統であり, NIL-B は BARCSOYSSR\_19\_1248 と Sat\_099 が, NIL-C は BARCSOYSSR\_19\_1248 が, NIL-D は BARCSOYSSR\_19\_1255 が, NIL-E は Sat\_099 と BARCSOYSSR\_19\_1255 がそれぞれトヨハルカ型を示す.

## (2) 栽培方法

江別試験地にて, 2015年5月11日および2016年5月24日に播種深度3cm, 株当たり2粒播きで点播した. 芽室試験地においては, 2016年5月17日に播種深度3cm, 株当たり2粒播きで点播した. 両試験地ともに栽植様式は畦間60cm, 株間10cmとした. 試験区の配置は2反復の乱塊法を用いた. その後, 初生葉展開時に間引いて1本立てとした. 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, 欠株の無い群落を作成した.

施肥は, 試験1, 2, および3と同様に, N-2, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>-12, K<sub>2</sub>O-8g m<sup>-2</sup>を施用した. また土壌改良資材として熔成リン肥により P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>-5.3, MgO-4g m<sup>-2</sup>を施用した. また生育期間を通して, 試験1, 2, および3と同様に, 適宜雑草および病害虫防除を行った.

## (3) 調査方法

### 1) 倒伏程度

両試験地において, 成熟期 (R8) に試験3と同様に倒伏程度を調査した.

## **2) 耐倒伏性関連形質**

江別試験地において、2015年については子実肥大期 (R6) においてのみ試験 3 と同様に調査を行い、2016年については1次側根数のみ測定した。2015年8月6日、2016年8月3日にそれぞれ調査を実施した。芽室試験地においては調査を実施しなかった。

## **3) 収量調査**

芽室試験地において、試験 1, 2, および 3 と同様に 2016年10月11日に収量調査を実施した。江別試験地においては収量調査を実施しなかった。

### 第三章. 長花梗 QTL を有した主茎型ダイズ品種の密植適応性評価(試験 1)

#### 1. 気象概要

Table III-1 に 2013 年および 2015 年の気象概要を示した。2013 年の平均気温は 5 月を除き、生育期間を通じて 2015 年に比べて高く推移した。また 2013 年の日射量は 2015 年に比べて、栄養成長期間に相当する 6 月から 7 月にかけてやや高く推移し、生殖成長期間に相当する 8 月から 10 月にかけてはやや低く推移した。2013 年の降水量は、6 月を除いて 2015 年に比べて高く推移した。2013 年は登熟後期の寡照および多雨条件、2015 年は登熟期間の低温および多照条件としてそれぞれ特徴づけられた。

#### 2. 生育ステージおよび成熟期の草姿

Table III-2, 3 に開花期および成熟期を示した。開花期については十系 1122 号がトヨハルカに比べ 1 日から 2 日遅い程度でほぼ同程度であった。十系 1122 号の成熟期は両年においていずれの栽植密度においてもトヨハルカに比べて早い傾向にあり、登熟日数も 6 日から 8 日程度短かった。

Figure III-1 に 2015 年における両品種の成熟期の草姿を示した。25 本  $m^{-2}$  以上の栽植密度において、トヨハルカの一節莢数および個体当り莢数は密植にともない減少した。一方で、十系 1122 号の一節莢数および個体当り莢数は密植時においても維持されており、密植にともなう個体当り莢数の減少程度はトヨハルカに比べて小さかった。

#### 3. 子実収量における栽植密度反応

Table III-2, 3 に 2013 年および 2015 年における両品種の子実収量を示した。子

実収量は、両年において品種間差と密度間差、およびその両者の間に有意な交互作用が確認された。16.7 本  $m^{-2}$  の標準栽植密度においては両品種の子実収量に有意な品種間差がみられなかったのに対し、22.2 本  $m^{-2}$  以上の密植区においては十系 1122 号の子実収量がトヨハルカに比べて有意に高かった。両品種とも両年において密植にともない子実収量が増加した。栽植密度を 16.7 本  $m^{-2}$  から 33.3 本  $m^{-2}$  (2013 年) または 50.0 本  $m^{-2}$  (2015 年) に増加させたときの子実収量の変化は、トヨハルカが 275g  $m^{-2}$  から 339g  $m^{-2}$  (2013 年)、および 197g  $m^{-2}$  から 353g  $m^{-2}$  (2015 年) であったのに対し、十系 1122 号は 282g  $m^{-2}$  から 397g  $m^{-2}$  (2013 年)、および 212g  $m^{-2}$  から 407g  $m^{-2}$  (2015 年) であり、密植にともなう子実収量の増加程度は十系 1122 号がトヨハルカに比べて大きかった (Figure III-2)。

#### 4. 収量構成要素における栽植密度反応

Table III-2, 3 に 2013 年および 2015 年における両品種の収量構成要素を示した。地上部乾物重は、両年ともに品種間差と密度間差、およびその両者の間に有意な交互作用がみとめられた。子実収量と同様に、25 本  $m^{-2}$  以上の密植区において十系 1122 号がトヨハルカと比較して有意に高かった。地上部乾物重は両品種とも両年において密植にともない増加した。その増加程度は 2013 年においては十系 1122 号がトヨハルカに比べて大きかったが、2015 年には差がみられなかった (Figure III-2)。

収穫指数は、両年において品種間差と密度間差、およびその両者の間に有意な交互作用がみとめられた (Table III-2, 3)。2013 年の 16.7 本  $m^{-2}$  区を除いて十系 1122 号がトヨハルカに比べて有意に高かった。十系 1122 号の収穫指数はトヨハルカと比較して栽植密度に対する変化が少なく、密植時においても高位安定であ



った (Figure III-2) .

莢数は、両年において品種間差と密度間差、およびその両者の間に有意な交互作用がみとめられた (Table III-2, 3). 2015 年の 16.7 本  $m^{-2}$  区を除いて十系 1122 号の莢数がトヨハルカに比べて有意に多かった. 莢数は両品種とも両年において密植にともない増加したが, その増加程度は十系 1122 号がトヨハルカに比べて高かった (Figure III-3).

節数は、2013 年の密度間および 2015 年の品種間と密度間に有意性がみとめられたが、品種と密度の間には両年において有意な交互作用はみとめられなかった (Table III-2, 3). 2013 年の 25 本  $m^{-2}$  以上の密植区および 2015 年のすべての栽植密度区において、トヨハルカの節数が十系 1122 号に比べて有意に高かった.

一節莢数は、2015 年の密度間差を除いて、両年において品種間差と密度間差、およびその両者の間に有意な交互作用がみとめられた (Table III-2, 3). 2015 年の 16.7 本  $m^{-2}$  区を除いて、十系 1122 号の一節莢数はトヨハルカに比べて有意に高かった.

一莢内粒数は、両年において品種間差と密度間差、およびその両者の間に有意な交互作用がみとめられなかった (Table III-2, 3). また両年においてどの栽植密度においても一莢内粒数に有意な品種間差異はみられなかった (Figure III-3).

百粒重は、2013 年の品種間差と密度間差、および 2015 年の品種間差については有意性がみとめられたが、品種と密度の間には両年において有意な交互作用はみとめられなかった (Table III-2, 3). 両年のすべての栽植密度においてトヨハルカの百粒重が十系 1122 号に比べて有意に高かった (Figure III-3).

## 5. 主茎分枝別の子実収量および主茎における収量構成要素の栽植密度反応

Figure III-4 に 2013 年および 2015 年における両品種の主茎分枝別の子実収量と子実収量の主茎割合を示した。主茎の子実収量は、全体の子実収量と同様に、両年とも両品種で密植にともない子実収量が増加した。その増加程度は十系 1122 号がトヨハルカに比べて高かった。

分枝の子実収量は、両品種とも 2013 年の子実収量が 2015 年に比べて高かったが、栽植密度反応に一定の品種間差異はみられなかった。

子実収量の主茎割合は、トヨハルカでは栽植密度に対する変化が非常に小さかったのに対し、十系 1122 号では密植にともない上昇する傾向にあった。

Figure III-5 に 2013 年および 2015 年における両品種の主茎節数および主茎一節莢数を示した。主茎節数は両年とも両品種で密植にともない増加した、その増加程度はトヨハルカが十系 1122 号に比べて高かった。

また、十系 1122 号の主茎一節莢数は全ての栽植密度区においてトヨハルカに比べて高かった。

## 6. 主茎の茎頂部の花梗長の栽植密度反応および主茎の一節莢数との関係

Figure III-6 に 2013 年および 2015 年における両品種の主茎の茎頂部の花梗長と主茎の一節莢数の関係を示した。主茎の茎頂部の花梗長および主茎の一節莢数は、両年のすべての栽植密度において十系 1122 号がトヨハルカに比べて高かった。トヨハルカにおいては主茎の茎頂部の花梗長と主茎の一節莢数の間に一定の相関関係が認められなかったが、十系 1122 号においては 2013 年、2015 年それぞれに有意な正の相関関係 ( $r=0.92^*$ ,  $0.98^*$ ) が認められた。

## 7. 子実肥大開始期の葉面積の栽植密度反応および子実収量との関係

Figure III-7a, bに2013年および2015年の栽植密度と子実肥大開始期の個体当り葉面積の関係を示した。両者の間には2013年のトヨハルカと十系1122号および2015年のトヨハルカと十系1122号のいずれにおいても有意な負の相関関係 ( $r=-0.95^*$ ,  $-0.93^*$ ,  $-0.98^*$ ,  $-0.99^{**}$ ) がみられた。密植にともなう個体当り葉面積の減少程度は十系1122号がトヨハルカに比べて小さかった。

Figure III-7c, dに子実肥大開始期の葉面積指数と子実収量との関係を示した。両者の間には2015年の十系1122号を除き、2013年トヨハルカと十系1122号および2015年のトヨハルカにおいて有意な正の相関関係 ( $r=0.88^*$ ,  $0.94^*$ ,  $0.95^*$ ) がみられた。

## 第IV章. 半無限伸育性を有した主茎型ダイズ品種の密植適応性評価 (試験 2)

### 1. 気象概要

Table IV-1 に 2013 年および 2014 年の気象概要を示した。2013 年の平均気温は 2014 年に比べて播種期から開花始期に至るまでの栄養成長期間にやや低く推移し、開花期以降の生殖成長期間にやや高く推移した。また 2013 年の日射量は 2014 年に比べて栄養成長期後半から生殖成長期に相当する 7 月から 9 月にかけてやや低く推移した。2013 年の降水量は生育期間を通じて 2014 年に比べて高く推移した。2013 年は登熟期間の寡照および多雨条件、2014 年は生育期間を通じた多照および栄養成長期間の高温条件としてそれぞれ特徴づけられた。

### 2. 生育ステージおよび成熟期の草姿

Table IV-2, 3 に開花期および成熟期を示した。十系 1156 号の開花始期は 2013 年においてはユキホマレに比べて 2 日から 5 日早く、成熟期も 4 日から 6 日早かった。2014 年においては開花始期に品種間差異はみられず、十系 1156 号の成熟期はユキホマレに比べて 3 日から 5 日早かった。したがって、十系 1156 号の登熟日数は 3 日から 5 日程度短かった。

Figure IV-1 に 2014 年における両品種の成熟期の草姿を示した。十系 1156 号の個体当たり総莢数に対する分枝莢数の割合はユキホマレに比べて高かった。ユキホマレの個体当たり莢数は、33 本  $m^{-2}$  以上の密植区では分枝において大きく減少したが、主茎莢数および総莢数は密植においても維持される傾向にあった。これに対して十系 1156 号の個体当たり莢数は、1 株 1 本立ての栽植密度区においては 33 本  $m^{-2}$  区でも分枝莢数が多く、全体莢数もユキホマレに比べて高かったが、1 株 2 本

立てによる密植区においては分枝莢数が減少し、特に 50 本  $\text{m}^{-2}$  区で著しく減少し、全体莢数もユキホマレに比べて低い傾向を示した。

### 3. 子実収量における栽植密度反応

Table IV-2, 3 にそれぞれ 2013 年および 2014 年における両品種の子実収量を示した。子実収量の分散分析の結果、両年を通して密度間差および品種と密度の間に交互作用に有意性がみられた。2013 年における十系 1156 号の子実収量は密植にともない増加し、16.7 本  $\text{m}^{-2}$  区で  $259\text{g m}^{-2}$  であったのに対し 33.3 本  $\text{m}^{-2}$  区で  $317\text{g m}^{-2}$  であり、33.3 本  $\text{m}^{-2}$  区で最も多収となった (Figure IV-2)。これに対して、ユキホマレの収量は 25 本  $\text{m}^{-2}$  以下の疎植区においては密植にともない増収し、16.7 本  $\text{m}^{-2}$  区で  $294\text{g m}^{-2}$  であったのに対し 25 本  $\text{m}^{-2}$  で  $376\text{g m}^{-2}$  と最も多収となったが、33.3 本  $\text{m}^{-2}$  区では  $266\text{g m}^{-2}$  と減収した (Figure IV-2)。

2014 年における十系 1156 号の収量は、1 本立てによる 33 本  $\text{m}^{-2}$  以下の栽植密度区では 16.7 本  $\text{m}^{-2}$  区で  $335\text{g m}^{-2}$  であったのに対し 33.3 本  $\text{m}^{-2}$  区で  $371\text{g m}^{-2}$  であり密植にともない増収した (Figure IV-2)。これに対し 2 本立てによる高密度条件下では 50.0 本  $\text{m}^{-2}$  区で  $318\text{g m}^{-2}$  であり、密植にともない減少した。これに対してユキホマレの収量は 16.7 本  $\text{m}^{-2}$  区で  $305\text{g m}^{-2}$  であったのに対し 50.0 本  $\text{m}^{-2}$  区で  $360\text{g m}^{-2}$  であり、密植にともないやや増加した (Figure IV-2)。

### 4. 収量構成要素における栽植密度反応

Table IV-2, 3 にそれぞれ 2013 年および 2014 年における両品種の収量構成要素を示した。地上部乾物重は、分散分析の結果、両年を通じて品種間差と密度間差に有意性はみられなかったが、両者の交互作用には有意性がみとめられた (Table IV-2, 3)。2013 年における十系 1156 号の地上部乾物重は密植にともない増加し、

33.3 本  $\text{m}^{-2}$  区で最も高かった。ユキホマレの地上部乾物重も 25 本  $\text{m}^{-2}$  以下の栽植密度区では密植にともない増加し、25 本  $\text{m}^{-2}$  区で最も多収となったが、33.3 本  $\text{m}^{-2}$  区で減少した (Figure IV-2)。2014 年における十系 1156 号の地上部乾物重は、1 株 1 本立ての 33 本  $\text{m}^{-2}$  以下の栽植密度区では密植にともない増加したのに対して、1 株 2 本立てによる高密植条件下では減少した。ユキホマレの地上部乾物重は密植にともない漸増した (Figure IV-2)。

収穫指数は、分散分析の結果、両年において品種間差と密度間差、およびその両者の交互作用に有意性はみられなかった。2013 年における十系 1156 号の収穫指数は密植にともない低下した。これに対して、ユキホマレの収穫指数は密植にともないやや上昇した。2014 年における両品種の収穫指数の栽植密度反応には一定の傾向が確認できなかった (Figure IV-2)。

莢数は、分散分析の結果、両年において品種間差と密度間差、およびその両者の交互作用に有意性が確認された。2013 年における十系 1156 号の莢数は密植にともない莢数が増加し、33.3 本  $\text{m}^{-2}$  区で最も高かった。ユキホマレの莢数は 25 本  $\text{m}^{-2}$  以下の栽植密度区では密植にともない増加し 25 本  $\text{m}^{-2}$  区の莢数が最も高かったが、33.3 本  $\text{m}^{-2}$  区で減少した (Figure IV-3)。2014 年における十系 1156 号の莢数は、33 本  $\text{m}^{-2}$  以下の栽植密度では密植にともない増加したのに対して、40.0 本  $\text{m}^{-2}$  以上の高密植条件下では密植にともない減少した。これに対しユキホマレの莢数は全ての栽植密度区を通じて密植にともない増加した (Figure IV-3)。

節数は、分散分析の結果、両年通じて品種間差と密度間差、およびその両者の交互作用に有意性が確認された (Table IV-2, 3)。2013 年における十系 1156 号の節数は密植にともない節数が増加し、33.3 本  $\text{m}^{-2}$  の栽植密度区で最も高かった。

ユキホマレの節数は 25 本  $m^{-2}$  以下の栽植密度区で密植にともない増加し、25 本  $m^{-2}$  区で最も高かったが、33.3 本  $m^{-2}$  区で減少した (Figure IV-3)。2014 年における十系 1156 号の節数は、33 本  $m^{-2}$  以下の栽植密度では密植にともない増加したのに対して、40.0 本  $m^{-2}$  以上の高密植条件下では密植にともない減少した。これに対しユキホマレの節数は全ての栽植密度区を通じて密植にともない増加した (Figure IV-3)。

一節莢数は、分散分析の結果、両年において品種間差と密度間差、およびその両者の交互作用に有意性が確認された (Table IV-2, 3)。しかし、両年の品種間差、密度間差に一定の傾向はみられなかった (Figure IV-4)。

一莢内粒数は、分散分析の結果、両年において品種間差と密度間差、およびその両者の交互作用に有意性が確認された (Table IV-2, 3)。しかし、両年の品種間差、密度間差に一定の傾向はみられなかった (Figure IV-4)。

百粒重は、分散分析の結果、2013 年においては品種間差と密度間差に、2014 年では品種間差と密度間差、およびその両者の交互作用にそれぞれ有意性が確認された (Table IV-2, 3)。2013 年における十系 1156 号の百粒重は、全ての栽植密度でユキホマレの百粒重を下回った (Figure IV-4)。2014 年における十系 1156 号の百粒重も 1 株 2 本立てによる 33.3 本  $m^{-2}$  区を除いた栽植密度区でユキホマレの百粒重を下回った (Figure IV-4)。

## 5. 主茎分枝別の子実収量および分枝における収量構成要素の栽植密度反応

Figure IV-5 に 2013 年および 2014 年における両品種の主茎分枝別の子実収量および子実収量の分枝割合を示した。主茎の子実収量は両品種とも両年を通じて密植にともない増加した。その増加程度は 2013 年においては十系 1156 号がユキホ

マレと比較して大きかったが、2014年は増加程度に品種間差異はみられなかった。

分枝の子実収量は両品種とも兩年を通じて密植にともない減少傾向であった。

その減少程度は2013年においては両品種で同程度であったが、2014年においては十系1156号がユキホマレと比較して大きかった。

両品種の子実収量の分枝割合は兩年を通じて密植にともない減少した。その減少程度は2013年においては両品種で同程度であったが、2014年においては十系1156号がユキホマレと比較して大きかった。

Figure IV-6に2013年および2014年における両品種の分枝莢数および分枝節数を示した。両品種の分枝莢数は兩年を通じて密植にともない減少傾向であった。十系1156号の密植にともなう分枝莢数の減少程度は、2013年においてはユキホマレと比較して小さく、2014年においてはユキホマレと比較して大きかった。十系1156号の分枝莢数は、2013年は密植にともない増加したが、2014年は密植にともない減少した。一方、ユキホマレの分枝莢数は、2013年は密植にともない減少したが、2014年は密植にともない増加傾向であった。



## 第V章. 主茎型ダイズ品種の耐倒伏性に関連する形態的特性 (試験 3, 4)

### 1. トヨムスメとトヨハルカおよびトヨハルカ型耐倒伏性 QTL を有したトヨムスメの準同質遺伝子系統との比較による耐倒伏性関連形質の評価 (試験 3)

#### (1) 収量および収量関連形質

Table V-1 に 2014, 2015 年におけるトヨハルカとトヨムスメおよび十系 1180 号の 2 試験地点の 2 ヶ年の収量および収量構成要素を示した。江別試験地の結果をみると、2014 年, 2015 年の両年において、トヨハルカの節数はトヨムスメと比較して有意に低かった。2015 年のトヨハルカの一節莢数はトヨムスメよりも有意に高かった。2014 年のトヨハルカの百粒重は、有意性はみとめられなかったもののトヨムスメに比べて高かった。子実収量, 地上部乾物重, 収穫指数, 莢数, 一莢内粒数および百粒重には有意な品種間差異はみられなかった。十系 1180 号とトヨムスメを比較すると、節数は 2014 年においてトヨムスメが十系 1180 号に比べて有意に高かった。子実収量, 地上部乾物重, 収穫指数, 莢数および百粒重については両年ともに有意な品種間差異はみられなかった。

倒伏防止処理を施した芽室試験地の結果をみると、2014 年において、トヨハルカの子実収量, 地上部乾物重, 節数, 莢数はトヨムスメに比べて有意に低かった。2015 年においては、トヨハルカの節数はトヨムスメを下回ったが、子実収量, 地上部乾物重, 収穫指数, 莢数, 一節莢数, 一莢内粒数および百粒重に有意な品種間差異はみられなかった。2014 年において十系 1180 号の節数はトヨムスメに比べて有意に低かったが、子実収量, 地上部乾物重, 収穫指数, 莢数および百粒重については両年ともに有意な品種間差異はみられなかった。

Figure V-1 に芽室試験地の 2014 年における倒伏発生区の倒伏程度の推移を示した。各品種および系統の倒伏は 7 月下旬から発生し始めた。トヨムスメおよび十系 1180 号は、7 月 31 日から完全に倒伏し、成熟期においても回復することはなかった。トヨハルカの倒伏程度は 7 月 31 日においては 0.7 程度にとどまり、成熟期においても 2.0 程度であった。

Table V-2 に倒伏発生区における収量および収量構成要素と、倒伏防止区に対する減少率を示した。子実収量は、トヨハルカとトヨムスメおよび十系 1180 号の間で大きな差異はみられなかった。倒伏程度の最も小さかったトヨハルカの減収率は、倒伏程度の大きかったトヨムスメに比べると小さかったが、同じく倒伏程度の高かった十系 1180 号と同程度であった。地上部乾物重、収穫指数についても、トヨムスメの減少率がトヨハルカ、十系 1180 号と比較して大きかった。百粒重の減少率について品種および系統間差異はみられなかった。

## (2) 耐倒伏性関連形質

Table V-3, 4 に 2014 年、2015 年における各生育時期の押倒しモーメント比およびその関連形質を示した。倒伏の発生しなかった江別試験地について、トヨハルカの押倒しモーメント比は両年においてトヨムスメと比較して有意に低かった。また十系 1180 号の押倒しモーメント比は両年においてトヨムスメと比較して低い傾向にあり、2014 年の R1 および 2015 年の R4 を除いて有意な品種間差異がみられた。

トヨハルカの押倒し抵抗モーメントはトヨムスメと比較して高い傾向にあり、2014 年の R1 を除いて有意な品種間差異がみられた。十系 1180 号の押倒し抵抗モーメントは 2014 年の R6 期においてはトヨムスメと比較して有意に高かったが、

その他の調査時期においては有意な品種間差異はみられなかった。

トヨハルカとトヨムスメの重心高においては兩年のすべての調査時期において有意な品種間差異がみられなかった。十系 1180 号の重心高は 2014 年の R6 および 2015 年の R4 を除いて、トヨムスメと比較して有意に高かった。

地上部生重には兩年のすべての調査時期において有意な品種間差異はみられなかった。地上部自重モーメントは 2014 年の R4 および 2015 年の R6 は十系 1180 号がトヨムスメと比較して有意に高かったが、その他の調査時期に有意な品種間差異はみられなかった。

R3 に倒伏が発生した芽室試験地について、トヨハルカおよび十系 1180 号の押しモーメント比は、倒伏発生前の R1 においてはトヨムスメと比較して有意に低かったが、倒伏の発生した R3 以降は一定の品種間差異の傾向はみられなかった。同様に、トヨハルカおよび十系 1180 号の押し抵抗モーメントは、倒伏発生前の R1 においてはトヨムスメに比べて有意に高かったが、倒伏の発生した R3 以降は一定の品種間差異の傾向はみられなかった。

Table V-5 に 2014 年、2015 年における R6 の倒伏程度、1 次側根数および押しモーメント比とその関連形質を示した。

1 次側根数は品種間差に有意な相互作用が確認された。トヨハルカの 1 次側根数は兩年においてトヨムスメと比較して有意に高かった。十系 1180 号の 1 次側根数は兩年においてトヨハルカとトヨムスメの中間程度であり、両品種と有意な品種間差異はみられなかった。

押しモーメント比は品種間差と年次間差、およびその両方に有意な相互作用が確認された。トヨハルカの押しモーメント比は兩年においてトヨムスメに比

べて有意に低かった。同様に十系 1180 号の押倒しモーメント比は両年においてトヨムスメと比較して有意に低かった。

押倒し抵抗モーメントは品種間差と年次間差に有意な相互作用が確認された。トヨハルカの押倒し抵抗モーメントは両年においてトヨムスメと比較して有意に高かった。十系 1180 号の押倒しモーメント比は 2014 年においてはトヨムスメに比べて有意に低かったが、2015 年はトヨムスメと同程度であった。

重心高は品種間差と年次間差、およびその両方に有意な相互作用は確認されなかった。トヨムスメの重心高は 2015 年においてトヨハルカおよび十系 1180 号と比べて有意に高かった。

地上部生重は品種間差と年次間差、およびその両方に有意な相互作用が確認された。トヨムスメの地上部生重は 2015 年においてトヨハルカおよび十系 1180 号に比べて有意に高かった。

地上部自重モーメントについて、品種間差と年次間差、およびその両方に有意な相互作用が確認された。トヨムスメの地上部自重モーメントは 2015 年においてトヨハルカおよび十系 1180 号と比較して有意に高かった。

## **2. トヨハルカ型耐倒伏性 QTL を有した 6NILs 間の比較による耐倒伏性関連形質の評価 (試験 4)**

### **(1) 耐倒伏性関連形質**

Table V-6 に各 NILs の倒伏程度、1 次側根数および押倒しモーメント比を示した。2016 年の芽室試験地における各 NILs の倒伏程度をみると、NIL-A, B, E が NIL-C, D, F と比較して低い倒伏程度を示した。

2015 年において、NIL-B, E の 1 次側根数は NIL-F と比較して有意に多く、NIL-A

の 1 次側根数も NIL-F に比べて多かった。また 2016 年において、NIL-E の 1 次側根数が NIL-F と比較して有意に多かった。また押倒しモーメント比は、NIL-A, B, E が NIL-C, D, F と比較して低かった。

Figure V-2 に各 NILs の芽室試験地における 2016 年の倒伏程度と、子実収量の関係 (a), 1 次側根数と芽室試験地における倒伏程度の関係 (b), および江別試験地における押倒しモーメント比と芽室試験地における倒伏程度の関係 (c) を示した。2016 年の芽室試験地における倒伏程度と子実収量との間には有意な負の相関関係 ( $r=-0.64^*$ ) がみられた。また 2016 年の芽室試験地における倒伏程度と 2015 年および 2016 年の江別試験地における 1 次側根数の間には、両年とも有意な負の相関関係 ( $r=-0.84^*$ ,  $-0.90^*$ ) がみられた。さらに 2016 年の芽室試験地における倒伏程度と押倒しモーメント比の間には有意な正の相関関係 ( $r=0.81^*$ ) がみられた。

Figure V-3 に 2015 年における各 NILs の 1 次側根数と、押倒しモーメント比、押倒し抵抗モーメント、地上部自重モーメント、地上部生重および重心高との関係を示した。1 次側根数と、押倒しモーメント比および押倒し抵抗モーメントの間にはそれぞれ有意な負の相関関係 ( $r=-0.88^{***}$ ), 正の相関関係 ( $r=0.75^*$ ) がみられた。地上部自重モーメント、地上部生重および重心高は 1 次側根数と有意な相関関係を示さなかった。

Table V-7 に各 DNA マーカーに関する 1 次側根数の分散分析の結果を示した。DNA マーカーごとにみると、1 次側根数の遺伝子型間の差異がみられたのは Sat\_099 のみであった。年次間の差異はすべての DNA マーカーについて有意であったが、遺伝子型と年次の両者の間に有意な交互作用は確認されなかった。

## 第VI章. 考察

### 1. 長花梗 QTL を有した主茎型ダイズ品種の密植適応性 (試験 1)

子実収量の栽植密度反応についてみると、十系 1122 号の子実収量は密植にともない増加し、その増加程度は十系 1122 号がトヨハルカに比べて大きかった。また面積当り莢数も 2013 年の 16.7 本  $m^{-2}$  区を除いて十系 1122 号がトヨハルカに比べて有意に高く、その増加程度も十系 1122 号がトヨハルカに比べて大きかった。一節莢数は 2015 年の 16.7 本  $m^{-2}$  区を除いて、十系 1122 号がトヨハルカに比べて有意に高かった。また、十系 1122 号の密植にともなう全体収量に占める主茎収量割合の上昇はトヨハルカに比べて大きかった。これらの収量および莢数の密植にともなう増加程度の品種間差異は、分枝と比較して主茎において顕著であった。以上より、十系 1122 号は高密植条件下においても、主茎を中心に高い一節莢数を維持することができ、このことが密植区において高い面積当り莢数をもたらす、密植時の多収を実現できると推察された。

また主茎の茎頂部の花梗長は、高密植条件下でも十系 1122 号がトヨハルカに比べて明らかに長かった。Yamaguchi ら (2014a) によれば、長花梗系統は開花期に多数の花芽を形成し、成熟期に多くの莢数をもたらす。また、齊藤ら (1998) によれば、莢数は着莢率よりも着花数に強く影響を受ける。本研究では着花数および着莢率については未調査であったが、十系 1122 号の茎頂部の花梗長の長さが一節当りの着花数を増加させ、一節莢数の高さをもたらす、それにより密植時の個体当り莢数が維持されたと考えられる。今後は開花特性についても調査し、十系 1122 号の密植適応性について、一節莢数の成立過程からも詳しく評価する必要がある。

密植にともなう子実肥大開始期の個体当り葉面積の減少程度は、十系 1122 号が

トヨハルカに比べて小さかった。多収の実現にはシンク容量の増加，すなわち莢数，粒数の増加のみではなく，ソース能の向上が不可欠である。本研究では，生育時期の葉の群落構造および相対照度については未調査であるが，海外の無限伸育性品種は日本の有限伸育性品種に比べて小さい小葉を有し，植物群落中の下部の相対照度が低下しにくい傾向にある（鳴神ら 1996, 1997, 阿古達木ら 2015）。十系 1122 号の育成過程にはカナダ品種「Harosoy」が含まれており（Yamaguchi ら 2014a, Kitabatake ら 2020），トヨハルカと比較して小葉面積が小さい。このことが受光態勢を向上させ，密植時でも葉面積および葉色が維持され，ソース能を向上させたと推察される。

また，米国品種は日本品種に比べて日射利用効率が高く（Kawasaki ら 2016），気孔密度が高く，登熟期間に高い光合成能を有する品種が多い（Tanaka ら 2010）。さらに Yamaguchi ら（2019）によれば，カナダ品種は北海道の栽培環境においても北海道品種に比べて収量が高い品種が多数存在する。また，カナダ品種の登熟期間中の日射利用効率は，北海道品種に比べて高いと報告されている（井原・義平 2018）。これらのことが，十系 1122 号の密植適応性にもソース能の向上として関与していると思われる。

以上より，十系 1122 号の密植時の多収性は，シンク側の要因として，長い茎頂部の花梗長を有し，密植時にも高い一節莢数を維持できることにより，密植時の莢数の増加程度が大きいこと，また遺伝的背景としてカナダ旧品種から引き継ぐ高いソース能を有すること，この両面によりもたらされていると推察した。

## 2. 半無限伸育性を有した主茎型ダイズ品種の密植適応性（試験 2）

十系 1156 号の子実収量は 33 本  $\text{m}^{-2}$  以下の栽植密度区においては，密植にともない増加傾向を示し，ユキホマレに比べて高かったが，1 株 2 本立てをとともなう 33 本  $\text{m}^{-2}$  以上の密植条件では減収に転じ，ユキホマレと比較して低収であった。この子実収量の栽植

密度反応を収量構成要素に分解して考えると、面積当り莢数および節数は 33 本  $m^{-2}$  以下の栽植密度区においては密植にともない増加傾向したが、1 株 2 本立てをとともなう 33 本  $m^{-2}$  以上の密植条件では減少した。これらのことから、十系 1156 号は 33 本  $m^{-2}$  程度の密植条件下においては高い面積当り節数および莢数を示し、ユキホマレと比較して多収を示すのに対して、1 株 2 本立てを用いた 33 本  $m^{-2}$  以上の個体間距離の短い超密植条件下においては分枝の発生および伸長を抑制し、節数および莢数が大幅に減じ、減収すると考えられた。主茎と分枝別の収量構成比をみると、十系 1156 号の分枝収量は 33 本  $m^{-2}$  以上の密植条件下でユキホマレと比較して大きく減少し、それにともない全体収量に占める分枝収量割合も大きく減少した。一方で主茎収量は分枝収量の減少を補償できるほど増加しなかった。

Agudamu ら (2016), Yoshihira ら (2020) は、栽植密度における分枝可塑性を、疎植時に分枝が旺盛に発育し主茎収量の減少を分枝収量で補償できる性質として定義し、茎伸育性遺伝子 Dt1 を有する無限伸育性品種は、dt1 を有する有限伸育性品種と比較して分枝可塑性が高いとした。さらに義平ら (2015a) によれば、Dt1 の存在下で無限伸育性を抑制する 遺伝子 Dt2 を持つ半無限伸育性品種は、無限伸育性品種に比べて分枝可塑性を抑制するが、有限伸育性品種と比較すると分枝可塑性が高い。分枝可塑性が高い品種は、疎植栽培時や発芽不良年次における収量低下を個体当り莢数の増加により補償しうるが、密植栽培時の分枝の発生および伸長が標準密度栽培に比べて低下すると予想される。このため、個体当り節数および莢数が大きく減少し、栽植本数の増加による増収効果が得られにくいと考えられる。したがって、有限伸育性品種ユキホマレに比べて高い十系 1156 号の分枝可塑性が、50 本  $m^{-2}$  程度の超高密植条件において負の作用としてはたらし、分枝の発生および伸長を抑制し分枝収量を低下させたことが、超高密植条件においてユキ



ホマレと比べて低収となった要因であると推察された。

Kato ら (2019) によれば、半無限伸育性品種は無限伸育性品種に比べて倒伏が発生しにくい。また加藤 (2020) によれば、適切な遺伝的背景に半無限伸育性を導入することにより、耐倒伏性および粒大形質を損なうことなく、収量性に優れた品種の開発が可能である。近年分かってきた栽植密度に対する分枝可塑性からみると、半無限伸育性を有したまま密植適応性を求めることは困難であり、密植条件下で半無限伸育性の有効性を活用することに関しては、遺伝的背景の異なる母材を選定し直す等の検討が必須であると考えられる。

一方で、近年、米国においては種子代が高騰しており、面積当り播種量を減少させ、種子代を抑えることのできる疎植栽培が検討されている (Rigsby and Board 2003, 白岩ら 2011)。日本においても生産費における種苗費は上昇傾向であり (農林水産省 2018)、反収が比較的低くなりやすい中山間地や水田転換畑における低コストで粗放的な栽培方法として、疎植栽培が有効であると考えられる。本研究で用いた半無限伸育性系統は、本研究における最疎植区である 16.7 本  $\text{m}^2$  区において 259g  $\text{m}^2$  (2013 年)、335g  $\text{m}^2$  (2014 年) と両年で高い子実収量を示した。有限伸育性品種に比べて高い分枝可塑性を活用した、半無限伸育性品種を用いた疎植栽培による低コスト多収栽培技術に期待できる可能性があると思われた。

### **3. トヨムスメとトヨハルカおよびトヨハルカ型耐倒伏性 QTL を有したトヨムスメの準同質遺伝子系統との比較による耐倒伏性関連形質の評価 (試験 3)**

倒伏が発生しなかった江別試験地の調査では着莢盛期以降において、耐倒伏性を有すると推測されたトヨハルカおよび十系 1180 号の押倒しモーメント比がトヨムスメに比べて低かった。また倒伏が発生した芽室試験地の調査では、押倒しモーメント比に一定の

傾向はみられなかった。これらのことから、耐倒伏性を正確に反映できる押倒しモーメント比の調査は、倒伏が発生しない条件下に限り、着莢盛期以降に実施することが望ましいと考えられた。

子実肥大期期の耐倒伏性関連形質をみると、トヨハルカおよび十系 1180 号の 1 次側根数および押倒し抵抗モーメントがトヨムスメに比べて安定して大きく、押倒しモーメント比が低かった。これらのことから、トヨハルカ型耐倒伏性 QTL は、高い 1 次側根数をもたらす、押倒し抵抗モーメントを上昇させ、押倒しモーメント比を低下させることで高い耐倒伏性を実現していると推察された。また、1 次側根数および押倒し抵抗モーメントと押倒しモーメント比は、倒伏が皆無の年次においてもダイズ品種の耐倒伏性を安定的に反映し、耐倒伏性評価として有効であることが推察された。

#### **4. トヨハルカ型耐倒伏性 QTL を有した 6NILs 間の比較による耐倒伏性関連形質の評価 (試験 4)**

各 NILs の耐倒伏性関連形質から、子実収量と圃場における倒伏程度との間には高い負の相関関係を示したことから、倒伏の発生は潜在的な減収に結びついていることが示唆された。また、1 次側根数と圃場における倒伏程度との間にも強い負の相関関係がみとめられたことから、トヨハルカ型耐倒伏性の発現には 1 次側根数が大きく関与していると考えられた。

さらに、1 次側根数は押倒し抵抗モーメントおよび押倒しモーメント比と、それぞれ高い正および負の相関関係を示した。このことから、トヨハルカ型耐倒伏性 QTL が有する 1 次側根数の多さは高い押倒し抵抗モーメントをもたらす、押倒しモーメント比を低下させ、優れた耐倒伏性を示すと考えられた。

また、DNA マーカー Sat\_099 がトヨハルカ型の系統は 1 次側根数が多い傾向にあった

ことから、耐倒伏性 QTL *qLS19-1* は Sat\_099 の近傍に位置すると判断できた。

以上のことから、トヨハルカ型の耐倒伏性は、Sat\_099 の近傍に位置する耐倒伏性 QTL *qLS19-1* が 1 次側根数を多く発生させることによって高い作物体支持力を有し、結果として低い押倒しモーメント比を示すことによりもたらされていると推察した。

## 第七章. 総合考察

### 1. 密植時の安定多収に資する、長花梗特性の導入によるシンク容量の増大と、それを支持するソース能の向上に関する推察

長花梗特性を導入した主茎型ダイズ系統について 2 年間の栽植密度試験を実施した結果、長花梗特性は一節当りの着花数を増加させ、一節莢数の多さをもたらし、密植時の個体当り莢数を維持することにより密植時の多収を実現していた。ダイズの子実収量の年次および環境変動性は主として莢数の変動によってもたらされる (田中ら 1978a)。本研究においても長花梗特性は密植時に個体当り莢数を高位安定させ、シンク容量の安定確保に資する特性として期待できると判断できる。

しかし、多収の実現にはシンクの増大にともなうだけの光合成産物の転流が不可欠である。長花梗系統「十系 1122 号」の個体当り葉面積は、従来の主茎型品種に比べて登熟後半まで維持される傾向にあった。また、十系 1122 号は主茎型品種「トヨハルカ」に比べて登熟期間が 6 日から 8 日程度短いにもかかわらず、トヨハルカに比べて 33 本  $\text{m}^2$  以上の密植区で収量が高かった。このことから、十系 1122 号はトヨハルカに比べて登熟期間の高い莢重増加速度を持ち、それを支える登熟期間の高いソース能の維持があると推察される。この登熟期間における高いソース能の維持には、カナダ品種から受け継いだ小葉面積の小ささによる受光態勢の向上と日射利用効率の高さ (井原・義平 2018) が関与していると予想される。今後、これらの点についても詳細に調査していく必要がある。

### 2. 半無限伸育性導入によるシンク容量増大の課題と可能性

半無限伸育性を導入した主茎型ダイズ系統について 2 年間の栽植密度試験を実施した

結果、半無限伸育性は 33 本  $m^{-2}$  以下の栽植密度区においては密植にともない節数を増加させ、莢数を増加させた。しかし 33 本  $m^{-2}$  以上の個体間距離の短い超密植条件下においては分枝の発生および伸長を大きく抑制し、節数および莢数を大幅に減少させた。

本研究で供試した半無限伸育性系統は疎植条件下で分枝が多発生した一方で、33 本  $m^{-2}$  以上の密植時には分枝可塑性が発揮され、超密植時のシンク容量増大にはつながらなかったと推察された。磯田ら (1996)、阿古達木ら (2015) によると、無限伸育性品種は密植にともない受光態勢が良好になり、単位面積当り受光量が増加する。また田中ら (2006) は、無限伸育性品種の登熟期間における光合成能は有限伸育性品種に比べて優れるとした。本研究では半無限伸育性系統の密植にともなうシンク容量の増大が十分に発揮されなかったため、半無限伸育性による優れたソース能を活かした多収の実現は、遺伝的背景の異なる育種母材の再検討や栽植様式の変更によるシンク容量の増大についての検討をなくしては困難であろう。

一方で、高い分枝可塑性を有する半無限伸育性は、面積当り播種量を減少させ、種子代を抑えることのできる疎植栽培による安定多収の実現が期待できる。今後は半無限伸育性品種の密植適応性よりも、むしろ高い分枝可塑性を活かした疎植適応性に着目し、栽培試験を実施していくことが重要であろう。

### **3. 本研究で確認された耐倒伏性評価法、およびそれを利用して同定された耐倒伏性関連形質の特徴と未解明な特性**

栽培環境に左右されないダイズの耐倒伏性評価法について、齊藤ら (2001)、寺島ら (2001)、島田ら (2002) により既往の報告がされている。しかし、草型の類似した遺伝的背景の近い品種、系統間の比較やその調査の適正実施時期についての国内の報告は非常に少ない。本研究では、押倒しモーメント比を主莖型ダイズ品種および系統間で比較し、

倒伏が発生しない条件下で、着莢盛期以降の地上部自重モーメントが最も高い生育時期に押し倒し抵抗モーメントを調査することにより耐倒伏性のより正確な評価が可能であることが示唆された。

主茎長や強稈性に関するダイズの耐倒伏性関連形質については、中川ら (1987)、高橋ら (2004)、齊藤・城間 (2008) により多数の既往の報告がある。本研究ではトヨハルカ型の耐倒伏性は 1 次側根数の発達による作物体支持力の向上によってもたらされていると推察できた。Yamaguchi ら (2014b)、山口 (2020) は、トヨハルカ型耐倒伏性 QTL *qLS19-1* は早晩性、主茎長、収量性等の農業形質に影響せずに耐倒伏性を向上させ、不良形質の連鎖がなく育種事業への利用が容易であるとしている。従来の地上部形質とは異なる地下部の耐倒伏性関連形質の育種目標を明示した点は、育種学的に意義は大きいと考えられる。

一方で、齊藤ら (2001)、齊藤・城間 (2008) によれば、挫折型倒伏およびころび型倒伏において主茎断面積が大きく、主茎の剛性が強い品種の耐倒伏性が優れる。著者ら (2015, 2016) も、トヨハルカはトヨムスメと比較して主茎基部の破断応力が高く、茎断面積が大きいことを明らかにした。本研究では、トヨハルカ型耐倒伏性を有する NILs の主茎基部の破断応力や茎断面積は未調査であるが、トヨハルカとトヨムスメの耐倒伏性の品種間差異にはこれらの茎の物理的形質の差異も関与していると予想される。今後は *qLS19-1* の茎の物理的形質に及ぼす影響についても検討する必要がある。

#### 4. 本研究で明らかとなった密植適応性に関する形態的特性および耐倒伏性 QTL

##### 育種利用に関する今後の展望

Figure VII-1 に本試験で得られた結果の概要を示した。

長花梗特性は早晩性や茎伸育性に影響せず、密植にともないシンク容量を増加させる

ことから、育種への活用が容易であると考えられた。しかし、遺伝的背景にカナダ品種が導入されていることにより、百粒重がとよまさり銘柄に比べて小さいので、煮豆と豆腐兼用品種を育成するための育種母材としての利用は難しいと考えられる。

一方、国産食用ダイズの用途別需要量の 50%以上を豆腐用途が占めており（農林水産省 2014）、近年は中粒品種を用いた豆腐専用品種の育成についても検討されている（田中 2010、山口 2017）。粒大による選抜の意義が少ない豆腐専用品種であれば、密植適応性のある長花梗特性を有する多収品種の育成のための育種母材として利用可能であると思われる。

半無限伸育性は、密植時のシンク容量の増大については課題がみられたが、有限伸育性品種に比べて優れるソース能については既往の報告がある。Cober and Morrison (2010)、Kato ら (2019)、加藤 (2020) によれば、無限伸育性または半無限伸育性の導入が子実収量に及ぼす影響は遺伝的背景によって大きく異なり、育種利用にあたっては遺伝的背景の選定が極めて重要である。分枝可塑性の負の作用を考慮したうえで、疎植条件においても分枝発生が極端に少ない主茎型品種を育種母材にするなど、遺伝的背景を再検討して半無限伸育性を導入することができれば、良好なソース能を活かした半無限伸育性品種による密植時安定多収を実現できる可能性があると思われた。

耐倒伏性については、耐倒伏性 QTL *qLS19-1* の責任遺伝子は DNA マーカー Sat\_099 の近傍に座乗すると推察され、育種選抜に利用可能であると考えられる。小林ら (2020)、山口 (2020) によると、豆腐適性新品種「とよまどか」の *qLS19-1* の遺伝子型はトヨハルカ型であり、高い耐倒伏性を示す。また現在、*qLS19-1* の導入による耐倒伏性の強化はとよまどか以外にも北海道や東北地方の他の育成品種において試みられている。北海道では易倒伏性品種「ゆきぴりか」への導入が検討されている（山口 2020）。さらに高精度な

DNA マーカーの開発とともに耐倒伏性育種へのより一層の活用が期待される。

以上より、本研究で得られた結果に基づいた密植栽培による安定多収実現に適した系統は、長花梗 QTL (*qTRL18-1* および *qTRL11-1*) を有し、DNA マーカー Sat\_099 を活用することによりトヨハルカ型耐倒伏性 QTL (*qLS19-1*) を併せ持つ育種母材を作成し、用途に応じて他の農業形質を改善した育成系統であると考えられる。この系統を用いた 33～50 本 m<sup>-2</sup> 程度の狭畦密植栽培を実施することにより、より高位な安定多収が実現できる可能性があると思われた。

今後は様々な遺伝的背景下における各特性の効果についての検証、および本研究で未調査であった長花梗系統の開花特性やソース能、*qLS19-1* による耐倒伏性系統の茎の物理的特性などについて、今後も検討していく必要がある。



## 第Ⅷ章. 要約

ダイズの安定多収栽培技術として密植栽培が有効であるとする報告がある一方で、倒伏の発生や個体当たり分枝数、花数、莢数の減少によって必ずしも増収しないとする報告も少なくない。

本報では、ダイズの密植栽培において主莖莢数の確保に重要な長花梗特性 (試験 1) と半無限伸育性 (試験 2)、安定多収を実現するために不可欠な耐倒伏性 (試験 3, 4) について複数年にわたり栽培学的試験を実施した。

### 1. 長花梗 QTL を有した主莖型ダイズ品種の密植適応性 (試験 1)

主莖型品種「トヨハルカ」および長花梗特性をトヨハルカに導入した「十系 1122 号」を用いて栽植密度試験を実施し、長花梗特性が収量および収量構成要素の栽植密度反応におよぼす影響を明らかにしようとした。

十系 1122 号はいずれの栽植密度においてもトヨハルカに比べて一節莢数が多く、特に 33 本  $\text{m}^{-2}$  以上の密植区においてトヨハルカに比べて高い面積当り収量および莢数を示した。

### 2. 半無限伸育性を有した主莖型ダイズ品種の密植適応性 (試験 2)

北海道主要品種「ユキホマレ」と半無限伸育性を有した「十系 1156 号」を用いて栽植密度試験を実施し、半無限伸育性が収量および収量構成要素の栽植密度反応におよぼす影響を明らかにしようとした。

十系 1156 号は 1 株 1 本立ての 33 本  $\text{m}^{-2}$  程度の密植条件下において面積当り節数が増加する傾向にあり、ユキホマレに比べて高い収量を示したが、2 本立てを用いた高密植条件下においては増収効果が確認されなかった。

### 3. トヨムスメとトヨハルカおよびトヨハルカ型耐倒伏性 QTL を有したトヨムスメの準同質遺伝子系統との比較による耐倒伏性関連形質の評価 (試験 3)

易倒伏性品種「トヨムスメ」と耐倒伏性品種「トヨハルカ」およびトヨハルカに由来する耐倒伏性 QTL「*qLS19-1*」を導入したトヨムスメの準同質遺伝子系統「十系 1180 号」を用いて、島田ら (2002) のモーメント比の調査方法に基づきトヨハルカ型の耐倒伏性 QTL の効果を最も示す耐倒伏性関連形質を明らかにしようとした。

1 次側根数および押倒し抵抗モーメントと押倒しモーメント比は、トヨハルカおよび十系 1180 号がトヨムスメに比べて安定して高かった。1 次側根数および押倒し抵抗モーメントと押倒しモーメント比は倒伏が皆無の年次においても安定し、耐倒伏性評価に有効であることが示唆された。

### 4. トヨハルカ型耐倒伏性 QTL を有した 6NILs 間の比較による耐倒伏性関連形質の評価 (試験 4)

耐倒伏性 QTL *qLS19-1* の近傍に位置する第 19 染色体上の 3 つの DNA マーカーである BARCSOYSSR\_19\_1248, Sat\_099, BARCSOYSSR\_19\_1255 の遺伝子型 (トヨハルカ型またはトヨムスメ型) が異なる組み合わせを持つ準同質遺伝子系統 (NILs) を用いて、*qLS19-1* の染色体上の遺伝領域候補の絞り込みを検討した。

1 次側根数は圃場における倒伏程度、押倒し抵抗モーメントおよび押倒しモーメント比と高い相関関係を示した。

また、Sat\_099 がトヨハルカ型の系統は 1 次側根数が多い傾向にあり、耐倒伏性 QTL *qLS19-1* は Sat\_099 の近傍に位置することが示唆された。

### 5. 結論

長花梗品種は高密度植条件下でも一節莢数を多く保ち、またトヨハルカ型耐倒伏性 QTL

をもつ品種は1次側根数が多く、押倒し抵抗が強かった。以上より、長花梗 QTL および耐倒伏性 QTL の導入は多収品種の育種に有用であると考えられる。

結論として、トヨハルカ型耐倒伏性 QTL を付与した長花梗品種を導入し、それを用いた狭畦密植栽培により安定多収が期待される。

## 第Ⅸ章．謝辞

本試験の実施にあたり，主査の本大学 循環農学類 飼料作物学研究室 義平大樹教授，副査の草地・飼料生産学研究室 三枝俊哉教授，並びに作物栄養学研究室 小八重善裕准教授から終始多大なるご指導頂いた．

研究にあたり，北海道立総合研究機構 農業研究本部 十勝農業試験場 研究部 豆類グループ 山口直矢研究主任から供試品種および系統の遺伝資源を紹介，譲渡して頂いた．

圃場管理にあたり，本大学実験圃場職員の方々に器具の貸し出しや実験室の管理をして頂いた．また，調査にあたり本研究室の多くの学生諸君に協力を得た．

これらの方々に心より感謝の意を表する．

## 第X章. 引用文献

- Abelett, G. R., Beversdorf, W. D., and Dirks, V. A. 1989. Performance and stability of indeterminate and determinate soybean in short-season environments. *Crop Sci.* 29: 1428-1433.
- 阿古達木・義平大樹・白岩立彦. 2015. 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 -. *Research of One Health* 2015. Oct.17-37.
- Agudamu, Yoshihira, T., and Shiraiwa, T. 2016. Branch development responses to planting density and yield stability in soybean cultivars. *Plant Prod. Science.*, 19: 331-339.
- 秋田重誠. 1984. 炭水化物の動態. 作物の生態生理 (佐藤庚ほか共著). 文永堂. 173-220.
- Beatty, K. D., Eldridge, I. L., and Simpson Jr, A. M. 1982. Soybean response to different planting patterns and dates. *Agron. J.* 74: 859-862.
- Bernard, R. L. 1972. Two genes affecting stem termination in soybeans. *Crop Sci.* 12: 235-239.
- Bramel, P. J., Hinz, P. N., Green, D. E., and Shibles, R. M. 1984. Use of principal factor analysis in the study of three stem termination types of soybean. *Euphytica.* 33: 387-400.
- Cober, E. R., and Morrison, M. J. 2010. Regulation of seed yield and agronomic characters by photoperiod sensitivity and growth habit genes in soybean. *Theor. Appl.*

- Genet. 120: 1005–1012.
- Curtis, D. F., Tanner, J. W., Luzzi, B. M., and Hume, D. J. 2000. Agronomic and phenological differences of soybean isolines differing in maturity and growth habit. *Crop Sci.* 40: 1624-1629.
- Foley, T. C., Orf, J. H., and Lambert, J. W. 1986. Performance of related determinate and indeterminate soybean lines. *Crop Sci.* 26: 5-8.
- 藤盛郁夫. 1960. 大豆品種における地域性の統計的分析. 北海道立農業試験場集報 6: 68-76.
- 藤盛郁夫. 1964. 大豆の有限・無限型品種の地域適応性. 北海道立農業試験場集報 14: 29-40.
- 藤田正平・黒崎英樹・大西志全・笛木伸彦. 2015. 道央転換畑地帯における大豆狭畦栽培の現状と適正な栽植密度. 北農 82: 34-43.
- 古畑昌巳・有馬進. 2007. 湛水直播水稲における冠根の伸長角度および稈基部の物理的性質と耐倒伏性との関係. 日作紀 76: 519-528.
- Hartung, R. C., Specht, J. E., and Williams, J. H. 1981. Modification of soybean plant architecture by genes for stem growth habit and maturity. *Crop Sci.* 21: 51-56.
- 北海道立総合研究機構十勝農業試験場. 1992. 大豆の条播密植栽培とコンバイン収穫. 平成3年度北海道農業試験会議成績資料: 1-34.
- 北海道立総合研究機構十勝農業試験場. 1996. 大豆狭畦幅密植栽培の問題点と省力機械化栽培の可能性. 平成7年度北海道農業試験会議成績資料: 1-28.
- 北海道立総合研究機構十勝農業試験場. 1998. 主要大豆品種の密植およびコンバイン収穫適性と茎水分低下特性. 平成10年度北海道農業試験会議成績資料:

1-24.

堀江正樹・御子柴公人・荻原英雄. 1971. 作物の諸特性についての統計学的研究.

第 10 報 大豆諸形質の品種内個体間変異についての考察. 日作紀 40:230-236.

星野達三・岡部四郎. 1960. 北海道における夏季気温の変動と作物収量の変動との関係. 北海道農業試験場彙報 75: 1-6.

異儀田和典・佐々木紘一・嘉多山茂・岡部昭典. 1984. ダイズの作況試験からみた生育収量の年次変動. 東北農業研究 35: 75-76.

井原巧太・義平大樹. 2018. 北海道中央部で多収を示すカナダダイズ品種と、その多収要因に関する研究－収量構成要素と成長解析における北海道品種との比較－. 育種・作物学会北海道談話会会報 59: 42.

池田武・佐藤庚. 1990. ダイズ栽培における栽植密度と収量構成要素との関係. 日作紀 59: 219-224.

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.

岩切敏. 1976. ダイズ収量の地域性に関する農業気候学的研究. 農業気象 32: 5-10.

Kato, S., Sayama, T., Taguchi-Shiobara, F., Kikuchi, A., Ishimoto, M., and Cober, E.

2019. Effect of change from a determinate to a semi-determinate growth habit on the yield and lodging resistance of soybeans in the northeast region of Japan. Breed. Sci. 69: 151-159.

加藤信. 2020. ダイズの生産性向上のための伸育型制御に関する育種学的研究.

育種学研究 22: 196-200.

Kawasaki, Y., Tanaka, Y., Katsura, K., Purcell, L. C., and Shiraiwa, T. 2016. Yield and

- dry matter productivity of Japanese and US soybean cultivars. *Plant Prod. Science.*, 19, 257–266.
- 川嶋良一. 1968. 大豆の多収性品種の育成に関する研究. –とくに多収性形質の探索とその特質について-. 大豆の育種 (福井重郎編). *ラティス*, 217-236.
- Kilen, T. C. 1989. Inheritance of a long terminal raceme in soybean. *Crop Sci.* 29: 966–968.
- 北畠拓也・義平大樹・山口直矢. 2015. ダイズ品種「トヨハルカ」の耐倒伏性に関する形質の同定 – 押倒し抵抗とその関連形質におけるトヨハルカとトヨムスメおよび耐倒伏性 QTL の準同質遺伝子系統間の比較 –. 育種・作物学会北海道談話会会報 56: 50-51.
- 北畠拓也・義平大樹・山口直矢・川崎通夫. 2016. 主茎および根系に関連した、ダイズ品種「トヨハルカ」および「Athrow」の耐倒伏性 – トヨムスメとの比較 –. 日本作物学会講演会要旨集 241: 48.
- Kitabatake, T., Yoshihira, T., Suzuki, H., and Yamaguchi, N. 2020. Yield and related traits for a soybean breeding line ‘Tokei 1122’ with QTLs for long terminal racemes under high planting density conditions. *Plant Prod. Science.*, 23: 234–246.
- 小林聡・鴻坂扶美子・鈴木千賀・山口直矢・藤田正平・品田博史・三好智明・萩原誠司・黒崎英樹・青山聡・奥山昌隆・山下陽子・中道浩司・竹内薫・川原美香. 2020. ダイズ新品種「とよまどか」の育成. 北海道立農試集報 104: 17-30.
- 濃沼圭一・井上康昭・加藤章夫. 1990. 引倒し力測定法によるトウモロコシ系統の耐倒伏性評価. 草地試験場研究報告 43: 23-29.
- 国分牧衛. 1988. 大豆の Ideotype の設計と検証. 東北農試研報 77:77-142.



- 黒田俊郎・郡健次・熊野誠一. 1992. ダイズの花房次位別着莢に及ぼす栽植密度の影響. 日作紀 61: 426-432.
- 永田忠男. 1968. 大豆の無限伸育性の育種学的意義 第5報 異なる栽植密度における倒伏抵抗性の品種間差異. 育種学雑誌 18: 235-240.
- 中川悦男・笠井良雄・木野内和夫・新妻芳弘・石川実. 1987. 大図新奨励品種「タチナガハ」について. 茨城県農業試験場研究報告 27: 15-28.
- 中世古公男・後藤寛治. 1981. 大豆, 小豆, 菜豆の生産生態に関する比較作物学的研究. 第3報 栽植密度を異にした場合における大豆の乾物生産. 日作紀 50: 38-46.
- 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. 日作関東支部会報 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. 日作関東支部会報 12: 62-63.
- 農林水産省. 2014. 平成25年度 食料・農業・農村白書参考統計表. 39.
- 農林水産省. 2018. 農産物生産費統計 長期累年統計表 大豆 (昭和46年産～平成30年産). [https://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/noukei/seisanhi\\_nousan/index.html](https://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/noukei/seisanhi_nousan/index.html) (2021年2月11日閲覧).
- 農林水産省. 2020. 大豆関連データ集.  
[http://www.maff.go.jp/j/seisan/ryutu/daizu/d\\_data/](http://www.maff.go.jp/j/seisan/ryutu/daizu/d_data/) (2021年1月8日閲覧).
- 大川泰一郎・石原邦. 1992. 水稻の耐倒伏性に関与する稈の物理的性質の品種間差異. 日作紀 61: 419-425.
- 小柳敦史・乙部(桐渕)千雅子・柳澤貴司・本多一郎・和田道宏. 2001. 種子根伸長

- 角度を指標にした根系の深さが異なるコムギ実験系統群の作出(形態). 日作紀  
70: 400-407.
- Pinthus, M. J. 1967. Spread of the root system as indicator for evaluating lodging  
resistance of wheat. *Crop Sci.* 7: 107-110.
- Rigsby, B., and Board, J. E. 2003. Identification of soybean cultivars that yield well at  
low plant populations. *Crop Sci.* 43: 234-239.
- 齊藤邦行・磯部祥子・黒田俊郎. 1998. ダイズに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・小松原和俊・黒田俊郎. 2001. ダイズにおける耐倒伏性の品種間差異.  
日作中支集録 42: 14-15.
- 齊藤邦行・城間優佳. 2008. ダイズの耐倒伏性に関与する地上部形質の品種間差異.  
日本作物学会講演会要旨集 225: 76.
- 齊藤邦行・西村公仁子・北原利修. 2012. ダイズの倒伏が子実収量に及ぼす影響－  
倒伏防止処理と人為的倒伏処理－. 日作紀 81: 27-32.
- 三分一敬・後藤寛治. 1969. 大豆品種の適応性に関する研究. 北海道立農業試験場  
集報 19: 36-46
- 佐々木紘一・砂田喜与志・土屋武彦・酒井真次・紙谷元一・伊藤武・三分一敬. 1988.  
ダイズ新品種「トヨムスメ」の育成について. 北海道立農試集報 57: 1-12.
- 島田尚典・河野雄飛・高田吉丈・境哲文・島田信二. 2002. 押倒し抵抗と地上部自  
重モーメントによるダイズ品種の耐倒伏性評価. 育種学研究 4: 185-191.
- 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  
朋之・田中佑. 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－. 日作近支報 56: 93-98.
- 高橋将一・松永亮一・小松邦彦・中澤芳則・羽鹿牧太・酒井真次・異儀田和典. 2004. ダイズ新品種「サチユタカ」の育成とその特性. 九州沖縄農業研究センター報告 45: 15-39.
- 田中茂夫・森義雄・砂田喜与志・後藤寛治. 1978a. ダイズにおける収量構造の解析 第1報 子実収量とそれに関連する諸形質の年次間変異. 北海道大学農学部邦文紀要 11: 166-173.
- 田中茂夫・森義雄・砂田喜与志・後藤寛治. 1978b. ダイズにおける収量構造の解析 第2報 収量構成要素の年次間変異. 北海道大学農学部邦文紀要 11: 174-181.
- 田中義則・湯本節三・土屋武彦. 1992. ダイズの条播密植栽培が収量及び機械収穫適性に及ぼす影響. 育種・作物学会北海道談話会会報. 33: 92-93.
- 田中義則・富田謙一・湯本節三・黒崎英樹・山崎敬之・鈴木千賀・松川勲・土屋武彦・白井和栄・角田征仁. 2003. ダイズ新品種「ユキホマレ」の育成. 北海道立農試集報 84: 13-24.
- 田中義則. 2010. 北海道の高品質豆類育種について. 北農 77: 274-283.
- 田中義則・白井滋久・湯本節三・松川勲・萩原誠司・黒崎英樹・山崎敬之・鈴木千賀・大西志全・角田征仁. 2015. ダイズ新品種「トヨハルカ」の育成. 北海道立総合研究機構農試集報 99: 47-60.
- 田中佑・白岩立彦・中崎鉄也・中嶋梓・佐藤順子・堀江武. 2006. 伸育性が異なるダイズ品種とその交雑分離集団における光合成能力の支配要因の解析. 日本作物学会講演会要旨集 222: 186.
- Tanaka, Y., Fujii, K., and Shiraiwa, T. 2010. Variability of leaf morphology and

stomatal conductance in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] cultivars. *Crop. Sci.*, 50, 2525–2532.

寺島一男・秋田重誠・酒井長雄. 1992. 直播水稻の耐倒伏性に關与する生理生態的形質 第1報 押し倒し抵抗測定による耐ころび型倒伏性の品種間比較. *日作紀* 61: 380-387.

寺島一男・尾形武文・秋田重誠. 1994. 直播水稻の耐倒伏性に關与する生理生態的形質 第2報 耐ころび型倒伏性品種の根の生育特性. *日作紀* 63: 34-41.

寺島一男・荻原均・梅本貴之. 2001. 大豆の耐倒伏性に關わる根の形態特性. *日作紀* 70 (別号 1): 36-37.

土屋武彦・紙谷元一・佐々木紘一. 1986. 最下着莢位置の年次および栽植密度における変動. *北海道立農試集報* 55: 13-21.

内島立郎・石黒忠之. 1974. 北海道における農業気候指標の地理的分布に關する研究 (1) 作物収量年次変動の地域性と気温条件との關係. *農業氣象* 30: 123-129.

内川修・宮崎真行・田中浩平. 2006. 福岡県における 2004 年産大豆の倒伏によるコンバイン収穫ロスについて. *日作九支報* 72: 32-34.

上村幸正・松尾喜義・小松良行. 1985. 湛水直播水稻の倒伏抵抗性について. *日作四支紀* 22: 25-31.

United States Department of Agriculture. 2020. National Agricultural Statistics Service. <https://www.nass.usda.gov/Newsroom/2020/10-09-2020.php#:~:text=1%2C%20soybean%20yields%20are%20expected,but%20up%2010%25%20from%202019> (2021 年 1 月 8 日閲覧).

山口直矢・大西志全・山崎敬之・三好智明. 2008. ダイズ伸育種素材「1532-1」が

- 有する長花梗形質について. 育種・作物学会北海道談話会会報 49: 85-86.
- Yamaguchi, N., Sayama, T., Sasama, H., Yamazaki, H., Miyoshi, T., Tanaka, Y., and Ishimoto, M. 2014a. Mapping of quantitative trait loci associated with terminal raceme Length in soybean. *Crop. Sci.* 54: 2461-2468.
- Yamaguchi, N., Sayama, T., Yamazaki, H., Miyoshi, T., and Ishimoto, M. 2014b. Quantitative trait loci associated with lodging tolerance in soybean cultivar 'Toyoharuka'. *Breed. Sci.* 64: 300-308.
- 山口直矢. 2017. カナダにおける食品用大豆の多収育種. *北農* 84: 225-232.
- Yamaguchi, N., Tsuji, Y., Suzuki, H., Kitabatake, T., and Yoshihira T. 2019. Evaluation of high-yielding Canadian soybean cultivars suited to Japanese growing conditions. *Agrosyst. Geosci. Environ.* 2: 1-6.
- 山口直矢. 2020. ダイズ安定生産に資する耐冷性と耐倒伏性の遺伝育種学的研究および品種育成への応用. *育種学研究* 22: 189-195.
- 山内富士夫. 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.
- 義平大樹・鈴木暖佳・白岩立彦・石本政男. 2015a. ダイズの栽植密度に対する分枝可塑性に及ぼす茎伸育特性および早晩性遺伝子の効果. *育種・作物学会北海道談話会会報* 56: 76-77.
- 義平大樹・高村健太・北畠拓也・山口直矢. 2015b. 北海道における長花梗主茎型ダイズ系統の栽植密度反応. *日本作物学会講演会要旨集* 239: 42.
- Yoshihira, T., Song, L., Suzuki, H., Kitabatake, T., and Shiraiwa, T. 2020. Effects of maturity group and stem growth habit on the branching plasticity of soybean cultivars

grown at various planting densities. *Plant Prod. Science.*, 23: 385–396.

Zobel, R.W., and Waisel, Y. 2010. A plant root system architectural taxonomy: A framework for root nomenclature. *Plant Biosyst.* 144: 507–512.

## **XI. Abstract**

In soybean, the use of narrow-row cultivation has been suggested to improve yield. However, narrow-row cultivation often results in heavy lodging, and low-branching cultivars produce limited flowers, nodes and pods per plant. Consequently, dense planting does not always result in a yield increase, especially in northern Japan.

In this study, we investigated using cultivars with long terminal racemes (Exp. 1) and with a semi-determinate growth habit (Exp. 2) to increase the pod number per main stem under high-density planting conditions. We also examined lodging tolerance (Exps. 3 and 4) for stable soybean production.

### **1. Planting density effects of a low-branching soybean breeding line having quantitative trait loci (QTLs) for long terminal racemes on yield (Exp. 1).**

We planted the low-branching soybean cultivar ‘Toyoharuka ’ and breeding line ‘Tokei 1122’, which contains QTLs for long terminal racemes derived from Toyoharuka, and studied the effects of the planting density of long terminal racemes on yield and related traits.

Tokei 1122 produced more pods per node at all planting densities, and it produced greater yields and pod numbers at planting densities  $\geq 33$  plants  $m^{-2}$  compared with Toyoharuka.

### **2. Planting density effects of a low-branching soybean breeding line with a semi-determinate growth habit (Exp. 2).**

We planted the major cultivar in Hokkaido, ‘Yukihomare’, and breeding line

‘Tokei 1156’ with a semi-determinate growth habit, and studied the effects at different planting densities on yield and related traits

Tokei 1156 produced a greater yield and pod number at a planting density of 33 plants m<sup>-2</sup> with individual plants compared with Yukihome, but the yield was low under paired planting conditions.

### **3. Evaluation of lodging tolerance by comparing Toyomusume, Toyoharuka, and a near isogenic line (NIL) of Toyomusume having the QTL for lodging tolerance derived from Toyoharuka (Exp. 3).**

We planted soybean cultivar ‘Toyomusume’, lodging-tolerant cultivar Toyoharuka, and a NIL of Toyomusume, ‘Tokei 1180’, which contains the QTL for lodging tolerance derived from Toyoharuka, and studied the QTL’s effects using the evaluation method of Shimada et al. (2002).

Toyoharuka and Tokei 1180 developed more primary lateral roots and had greater pushing resistance moments compared with Toyomusume. Lodging tolerance may be evaluated by measuring primary lateral root numbers or pushing resistance moments after Full pod stage.

### **4. Evaluation of lodging tolerance by comparing six NILs having the QTL for lodging tolerance derived from Toyoharuka (Exp. 4).**

We planted six NILs developed from a Toyomusume-backcrossed line having heterozygous genotypes at BARCSOYSSR\_19\_1248, Sat\_099, and BARCSOYSSR\_19\_1255, and studied the proximal region of the lodging tolerance-associated QTL.



Lines containing the Toyoharuka genotype for Sat\_099 developed more primary lateral roots than the other lines, which indicated that the QTL for lodging tolerance is located near Sat\_099.

## **5. Conclusion**

Cultivars having long terminal racemes had increased pod numbers per node compared with cultivars lacking such racemes, and the presence of the lodging tolerance-associated QTL from Toyoharuka resulted in the production of more primary lateral roots and a greater pushing resistance moment compared with the other tested lines. Thus, we speculated that the introgression of the associated QTLs is important for breeding new high-yielding soybean cultivars.

In conclusion, we suggest that stable high-yielding soybean cultivation can be achieved through high-density planting with narrow-row cultivation, using long terminal raceme-producing cultivars harboring the QTL for lodging tolerance derived from Toyoharuka.

Table I-1. Experimental summary.

No	The Title of Experiment	Year	Place	Cultivars and Lines	Test Contents
1	Yield and related traits for a soybean breeding line with QTLs for long terminal racemes under high planting density conditions	2013	Ebetsu	Toyoharuka Tokei 1122	Yield, Yield component, Terminal raceme length
		2015	Ebetsu	Toyoharuka Tokei 1122	Yield, Yield component, Terminal raceme length
2	Yield and related traits for semideterninate soybean breeding line under high planting density conditions	2013	Ebetsu	Yukihomare Tokei 1156	Yield, Yield component
		2014	Ebetsu	Yukihomare Tokei 1156	Yield, Yield component
3	Identification of the lodging-related traits comparison among Toyoharuka, Toyomusume and the near-isogenic lines of Toyomusume background with the QTL for lodging score in Toyoharuka	2014	Ebetsu	Toyoharuka Toyomusume Tokei 1180	Yield, Yield component, Lodging score, Ratio of pusing resistance moment, Number of primary lateral root
			Memuro	Toyoharuka Toyomusume Tokei 1180	Yield, Yield component, Lodging score, Ratio of pusing resistance moment
		2015	Ebetsu	Toyoharuka Toyomusume Tokei 1180	Yield, Yield component, Lodging score, Ratio of pusing resistance moment, Number of primary lateral root
			Memuro	Toyoharuka Toyomusume Tokei 1180	Yield, Yield component, Lodging score
4	Evaluation of the lodging-related traits comparison among the 6 near-isogenic lines with the QTL for lodging score in Toyoharuka	2015	Ebetsu	NIL-A, NIL-B NIL-C, NIL-D NIL-E, NIL-F	Ratio of pusing resistance moment, Number of primary lateral root
		2016	Ebetsu	NIL-A, NIL-B NIL-C, NIL-D NIL-E, NIL-F	Ratio of pusing resistance moment, Number of primary lateral root

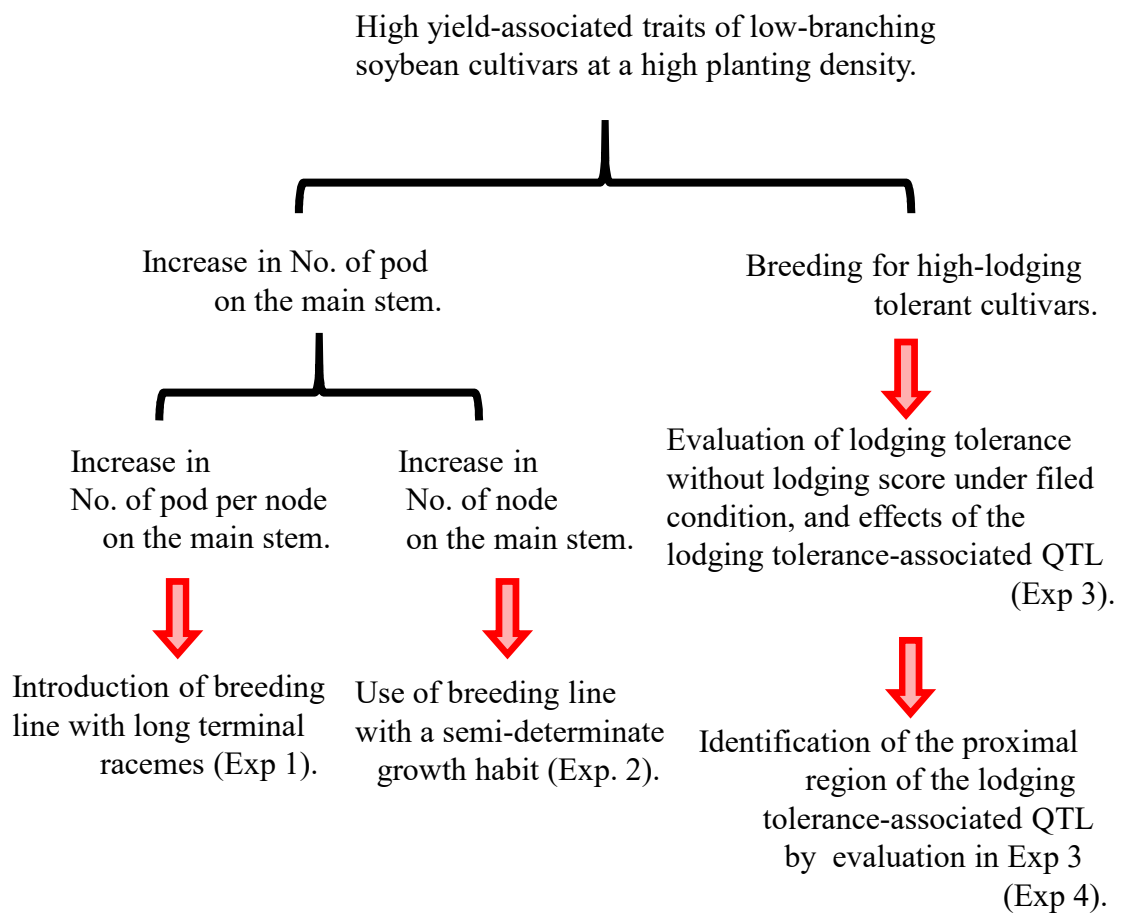


Figure I-1. The hypothesis model for high yielding cultivation of soybean by high planting density.

Table II-1. DNA markers used in experiments 3 and 4.

DNA Marker	Chromosome start position (Glyma 2.0) bp	Forward primer (5'-3')	Reverse primer (5'-3')
BARCSOYSSR _19_1212	43011830	TCGAAGATACATGTGGTCTTTAAGT	ATTCTAAATCTTCGTACAACATTCTTT
BARCSOYSSR _19_1248	43631942	TTAAGGCGTGTTC AATCGT	GCTCCTTTTGAATTTAGTGATGA
Sat_099	43727123	GCGAAAATGGCAGAGATAA	AATGCTAAAAGAGGAATGAAATAA
BARCSOYSSR _19_1255	43856142	CATGATTTAGCTTGATTTTCGTTG	TCGATCCATTCATAATTTCCA
BARCSOYSSR 19_1260	43988075	CACCAACCCAATCCTAGTGG	TGGAGAATCAATTGGAACATAAAA

Table II-2. Marker genotypes in the proximal region of *qLS19-1* of the parental cultivars and backcrossed line used in experiment 3.

Cultivar or line	Marker genotype†				
	BARC19_1212	BARC19_1248	Sat_099	BARC19_1255	BARC19_1260
Toyoharuka	A	A	A	A	A
Toyomusume	B	B	B	B	B
Tokei 1180	A	A	A	A	A

† A: Toyoharuka allele, B: Toyomusume allele

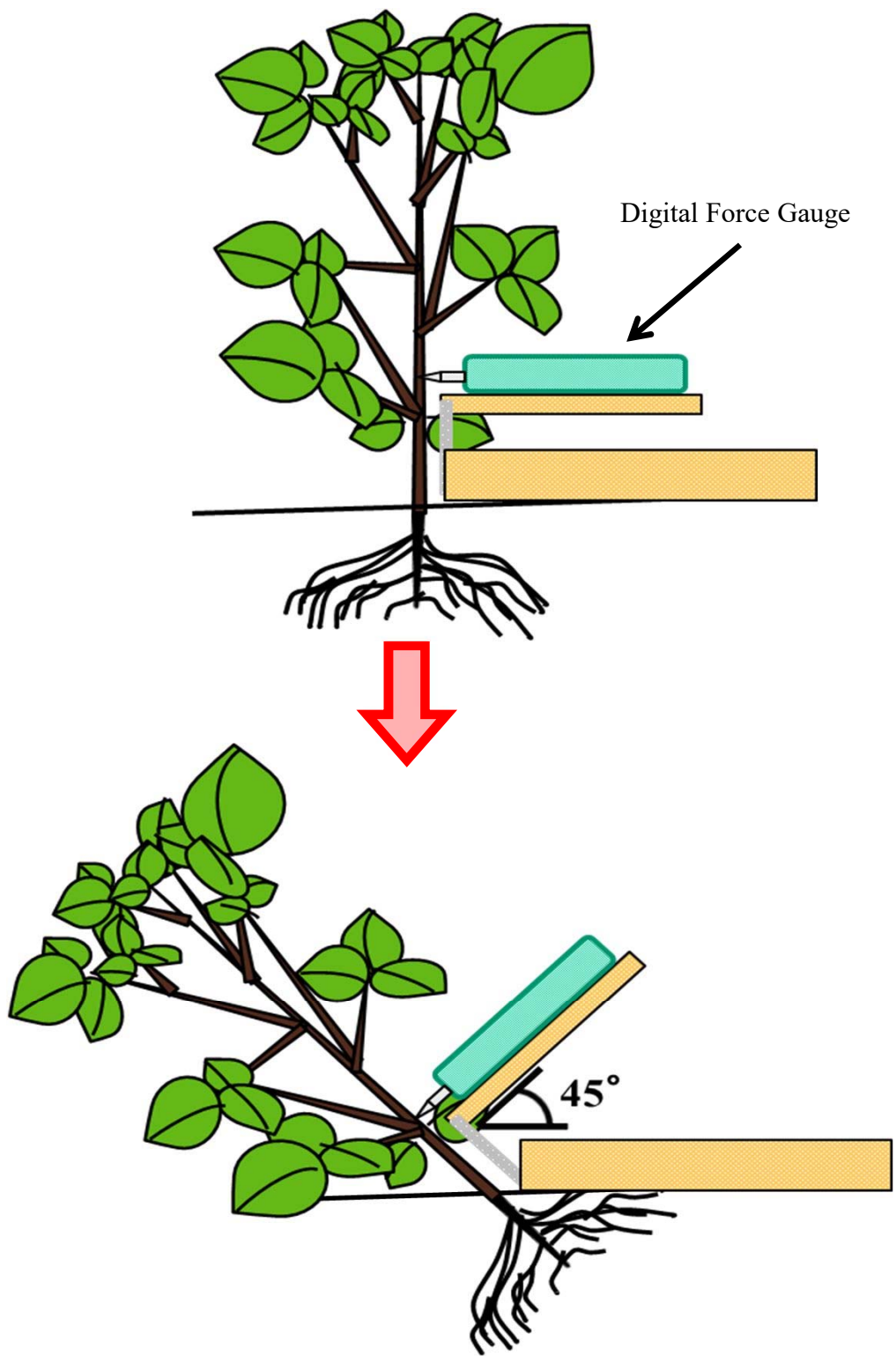


Figure II-1. Method for measuring of pushing resistance (Exp. 3, 4).  
We used Digital Force Gauge 'FGP-5' made by Nidec-Simpo Corporation.

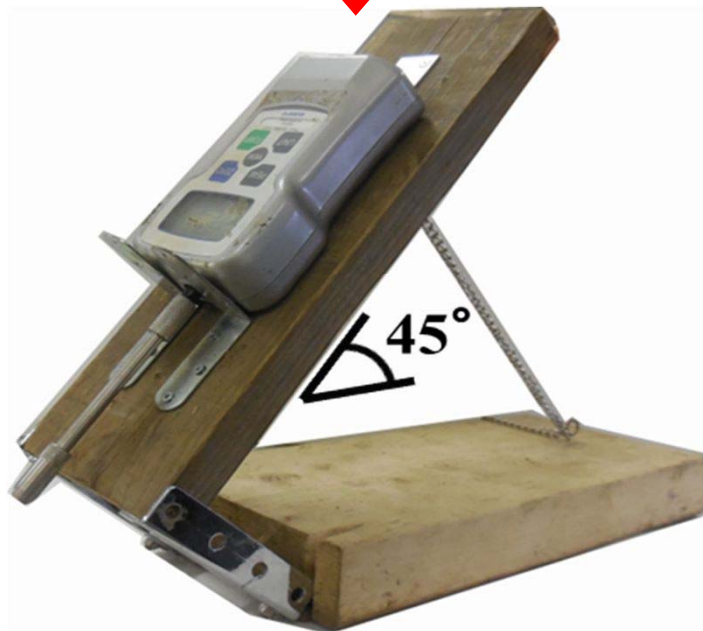


Figure II-2. Measuring instrument of pushing tolerance(Exp. 3, 4).  
We used Digital Force Gauge 'FGP-5' made by Nidec-Simpo Corporation.

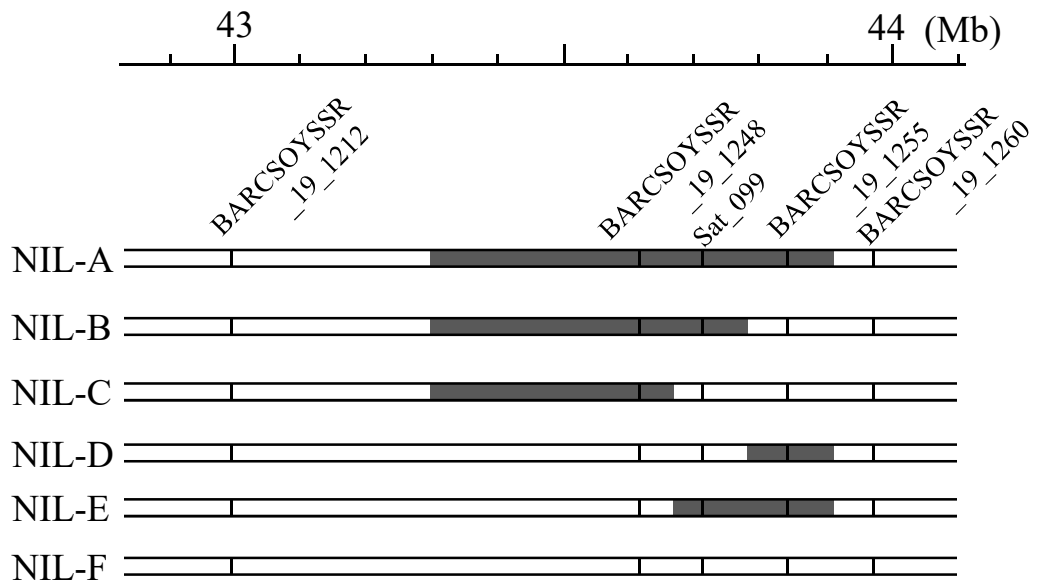


Figure II-3. Marker genotypes in the proximal region of 6 near isogenic lines in Experiment 4.

: Toyoharuka allele  
 : Toyomusume allele



Table III-1. Average air temperature, solar radiation and Precipitation during the growing seasons (Exp. 1).

Month	Average air temperature (°C)			Solar radiation (MJ m <sup>-2</sup> day <sup>-1</sup> )			Precipitation (mm)		
	2013	2015	2004-2012*	2013	2015	2004-2012*	2013	2015	2004-2012*
5	10.5	12.4	11.2	518	719	576	62	56	67
6	16.6	15.2	16.1	693	557	586	77	112	62
7	20.9	19.6	19.5	602	576	536	81	69	114
8	22.0	20.5	21.8	447	541	487	205	95	109
9	17.9	16.7	18.1	366	400	387	196	184	120
10	12.0	9.4	11.4	290	326	296	116	79	88
Total	16.7	15.6	16.4	2915	3118	2867	736	594	560

\* indicates mean value of 2004-2012.

Table III-2. Planting density, growth development, seed yield and related traits in 2013 (Exp. 1).

Row width (cm)	Spacing (cm)	Number of seedlings per hill	Plant density (m <sup>-2</sup> )	Cultivar	Flowering beginning (R1) --(Month/day)--	Maturity (R8)	Ripening days (R1-8) (d)	Seed yield (g m <sup>-2</sup> )	Total dry matter weight (g m <sup>-2</sup> )	Harvest index (%)	No. of pod (m <sup>-2</sup> )	No. of nod (m <sup>-2</sup> )	No. of pod per nod	No. of seed per pod	100-seed weight (g)
60	10	1	16.7	T22	7/17	9/23	68 a	282 a	566 a	49.8 a	714 b	314 a	2.3 b	1.5 a	26.4 a
				Toyoharuka	7/17	9/29	74 b	275 a	564 a	48.8 a	586 a	315 a	1.9 a	1.4 a	32.5 b
50	10	1	20.0	T22	7/18	9/22	66 a	329 a	590 a	55.7 b	735 b	366 a	2.0 b	1.7 a	26.8 a
				Toyoharuka	7/17	9/26	71 b	296 a	571 a	51.8 a	632 a	404 a	1.6 a	1.4 a	33.2 b
60	7.5	1	22.2	T22	7/17	9/22	67 a	311 b	594 a	52.4 b	746 b	381 a	2.0 b	1.5 a	28.2 a
				Toyoharuka	7/17	9/28	73 b	285 a	577 a	49.5 a	653 a	406 a	1.6 a	1.3 a	33.7 b
40	10	1	25.0	T22	7/18	9/22	66 a	376 b	637 b	51.4 b	844 b	378 a	2.2 b	1.6 a	27.7 a
				Toyoharuka	7/17	9/27	72 b	282 a	574 a	42.7 a	658 a	457 b	1.4 a	1.2 a	34.3 b
60	5	1	33.3	T22	7/18	9/22	66 a	397 b	684 b	50.5 b	965 b	471 a	2.0 b	1.4 a	28.5 a
				Toyoharuka	7/16	9/28	74 b	339 a	631 a	46.7 a	715 a	530 b	1.3 a	1.4 a	34.4 b
ANOVA				Cultivar (C)			***	**	***	*	***	ns	***	ns	***
				Density (D)			ns	***	**	*	***	***	**	ns	***
				C×D			ns	*	†	*	***	ns	*	ns	ns

Means followed by the same lowercase letters in a column were not significantly different at the 5% level as assessed by the Tukey–Kramer test.

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

TH: Toyoharuka, T22: Tokei 1122

R1: Flowering beginning stage, R8: Maturity stage

Table III-3. Planting density, growth development, seed yield and related traits in 2015 (Exp. 1).

Row width (cm)	Spacing (cm)	Number of seedlings per hill	Plant density (m <sup>-2</sup> )	Cultivar	Flowering beginning (R1) --(Month/day) --	Maturity (R8)	Ripening (R1-8) (d)	Seed yield (g m <sup>-2</sup> )	Total dry matter weight (g m <sup>-2</sup> )	Harvest index (%)	No. of pod (m <sup>-2</sup> )	No. of nod (m <sup>-2</sup> )	No. of pod per nod	No. of seed per pod	100-seed weight (g)
60	10	1	16.7	T22	7/20	9/17	59 a	212 a	362 a	58.4 b	465 a	209 a	2.2 a	1.6 a	28.7 a
				Toyoharuka	7/18	9/21	65 b	197 a	366 a	54.0 a	491 a	274 b	1.8 a	1.3 a	30.5 b
40	10	1	25.0	T22	7/20	9/17	59 a	275 b	473 b	58.1 b	683 b	299 a	2.3 b	1.4 a	28.2 a
				Toyoharuka	7/18	9/21	65 b	211 a	397 a	53.1 a	609 a	332 b	1.8 a	1.1 a	30.5 b
60	10	2	33.3	T22	7/20	9/17	59 a	299 b	519 b	50.1 b	778 b	362 a	2.1 b	1.4 a	28.4 a
				Toyoharuka	7/18	9/23	67 b	253 a	466 a	47.3 a	758 a	532 b	1.4 a	1.0 a	32.7 b
40	10	2	50.0	T22	7/20	9/17	59 a	407 b	663 b	53.4 b	972 b	490 a	2.0 b	1.3 a	31.4 a
				Toyoharuka	7/18	9/23	67 b	353 a	654 a	46.9 a	930 a	655 b	1.4 a	1.2 a	32.9 b
ANOVA				Cultivar (C)			***	***	***	***	***	*	***	ns	***
				Density (D)			ns	***	***	*	***	***	ns	ns	ns
				C×D			ns	*	†	*	*	ns	†	ns	ns

Means followed by the same lowercase letters in a column were not significantly different at the 5% level as assessed by the Tukey–Kramer test.

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

TH: Toyoharuka, T22: Tokei 1122

R1: Flowering beginning stage, R8: Maturity stage

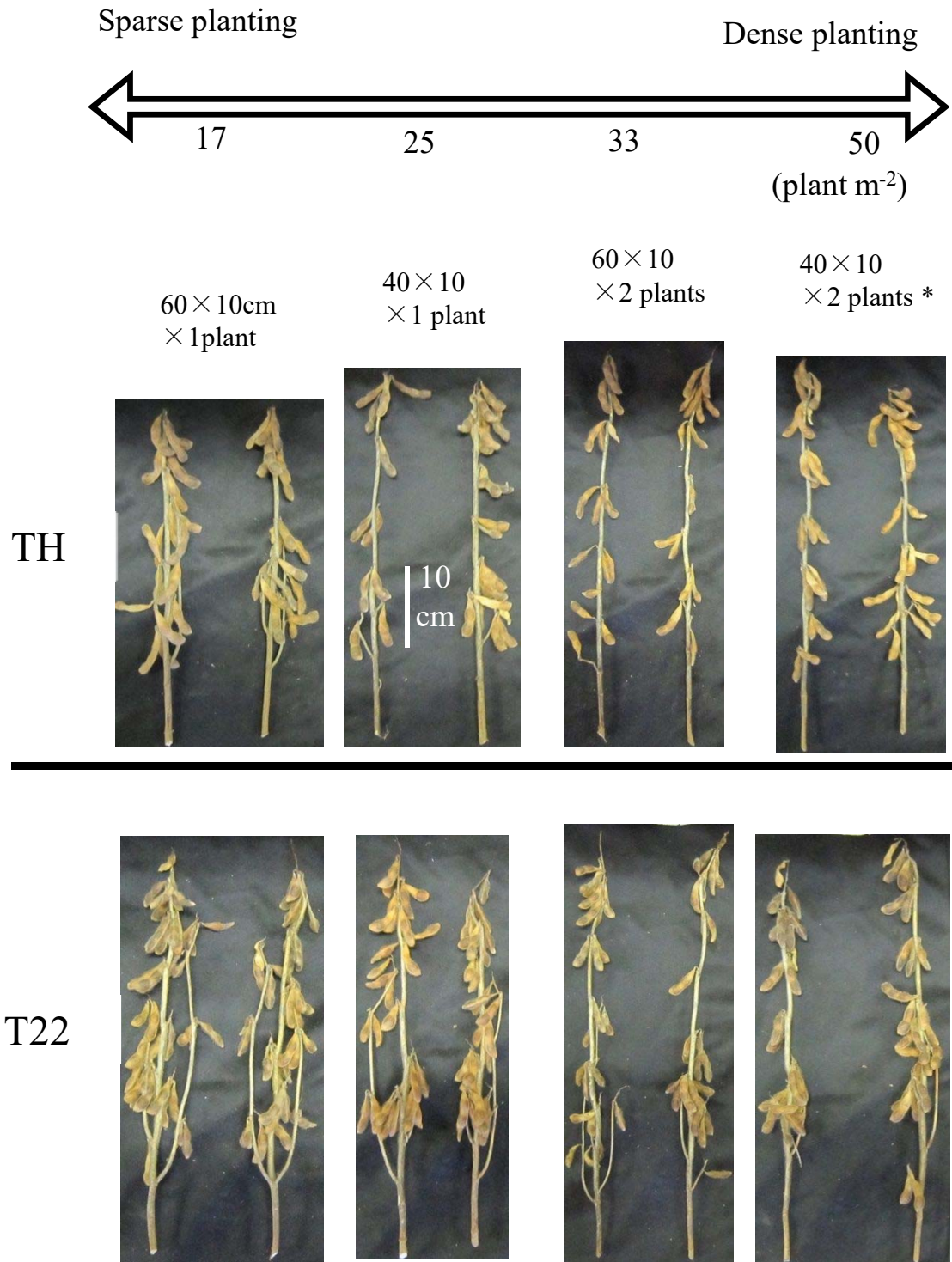


Figure III-1. Plant shape at maturity stage in 2015 (Exp. 1).

TH: Toyoharuka, T22: Tokei 1122

\* Indicate row spacing, width and number of seedlings per hill.

Arrows show terminal raceme lengths.

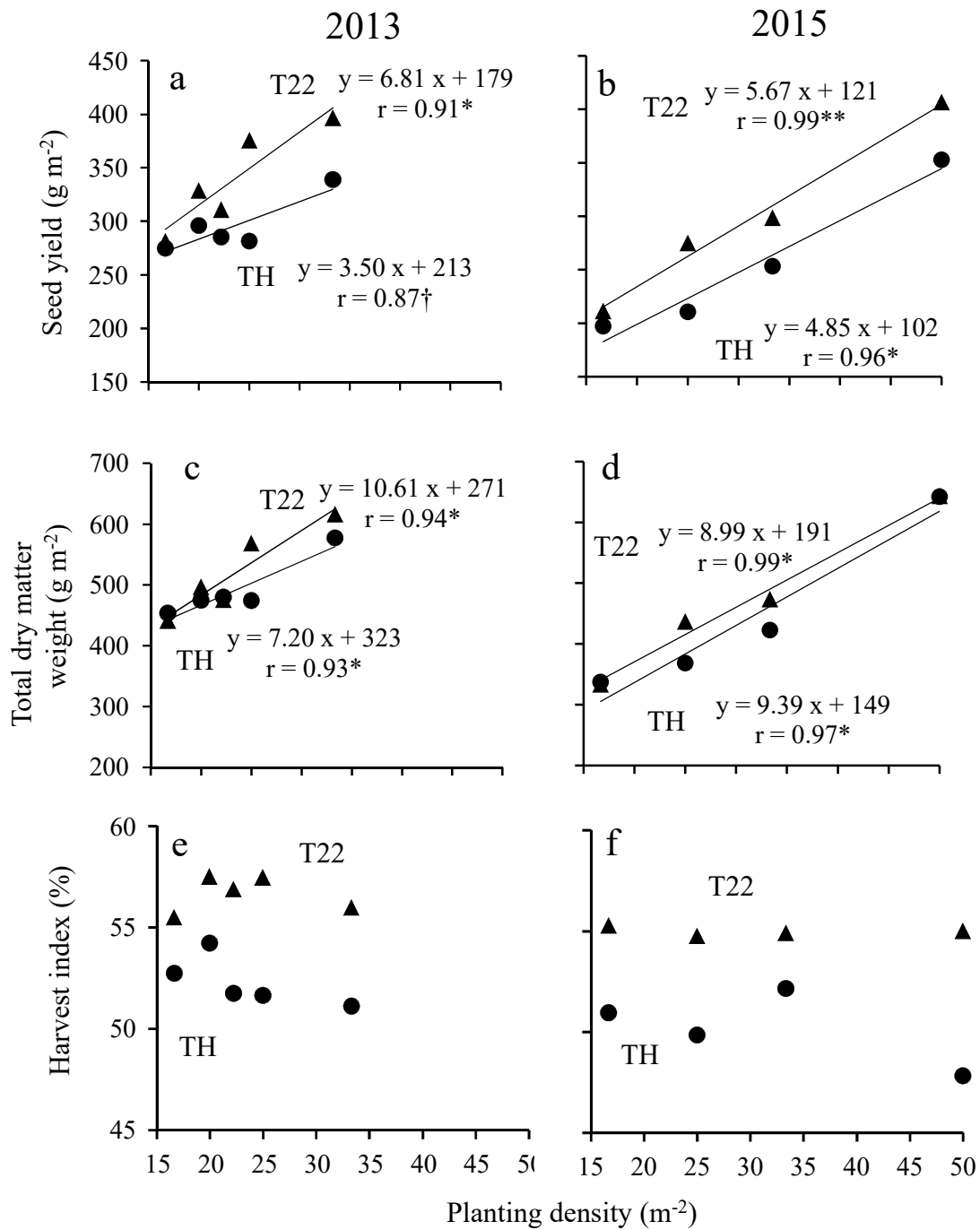


Figure III-2. Effects of planting density on seed yield, total dry matter weight and harvest index (Exp. 1).

●: Toyoharuka (TH), ▲: Tokei 1122 (T22).

†, \* and \*\* indicate significant at the 10, 5 and 1% levels, respectively.

We omitted non-significant regression lines.

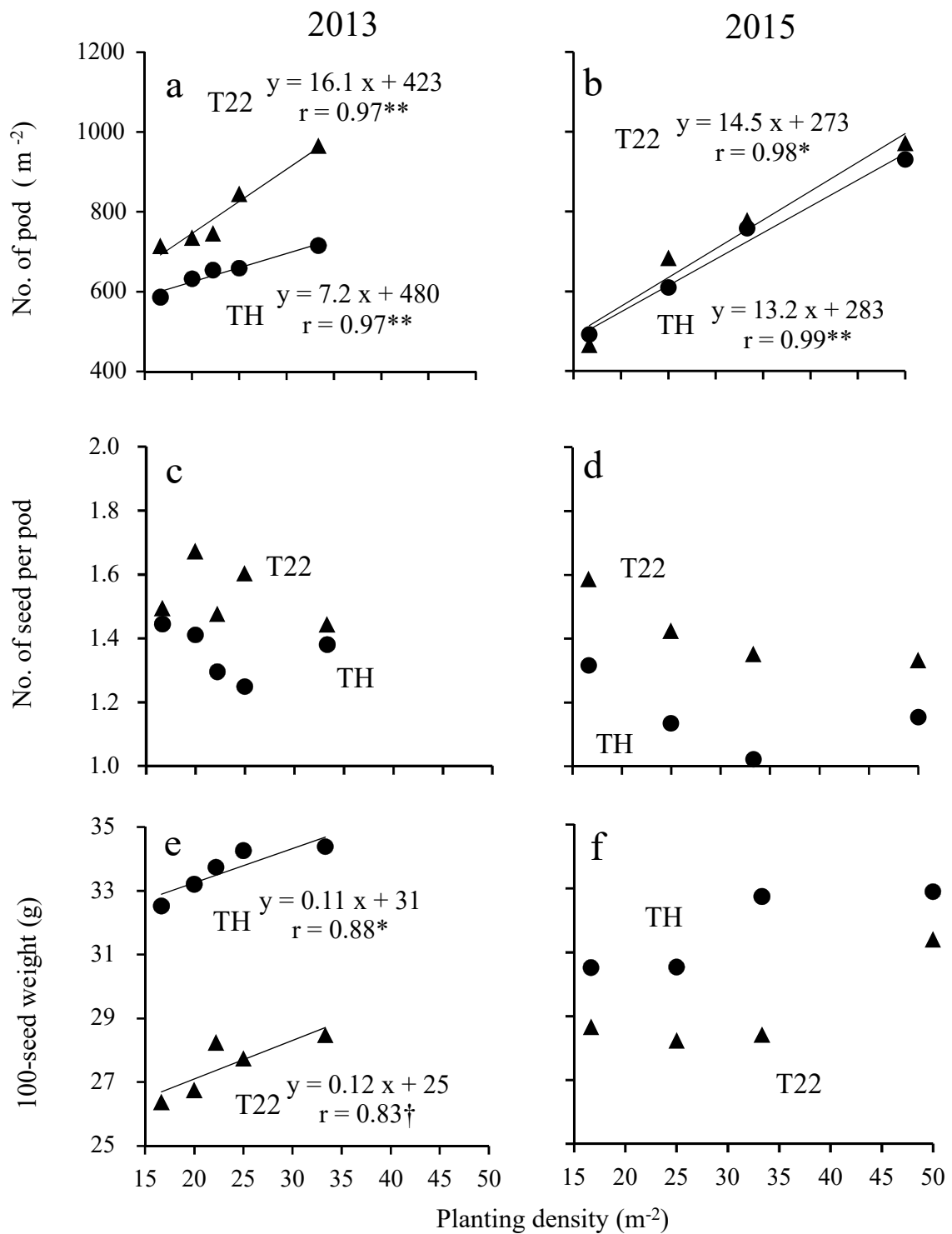


Figure III-3. Effects of planting density on number of pod, number of seed per pod and 100-seed weight (Exp. 1).

● : Toyoharuka (TH), ▲ : Tokei 1122 (T22).

†, \* and \*\* indicate significant at the 10, 5 and 1 % levels, respectively.

We omitted non-significant regression lines.

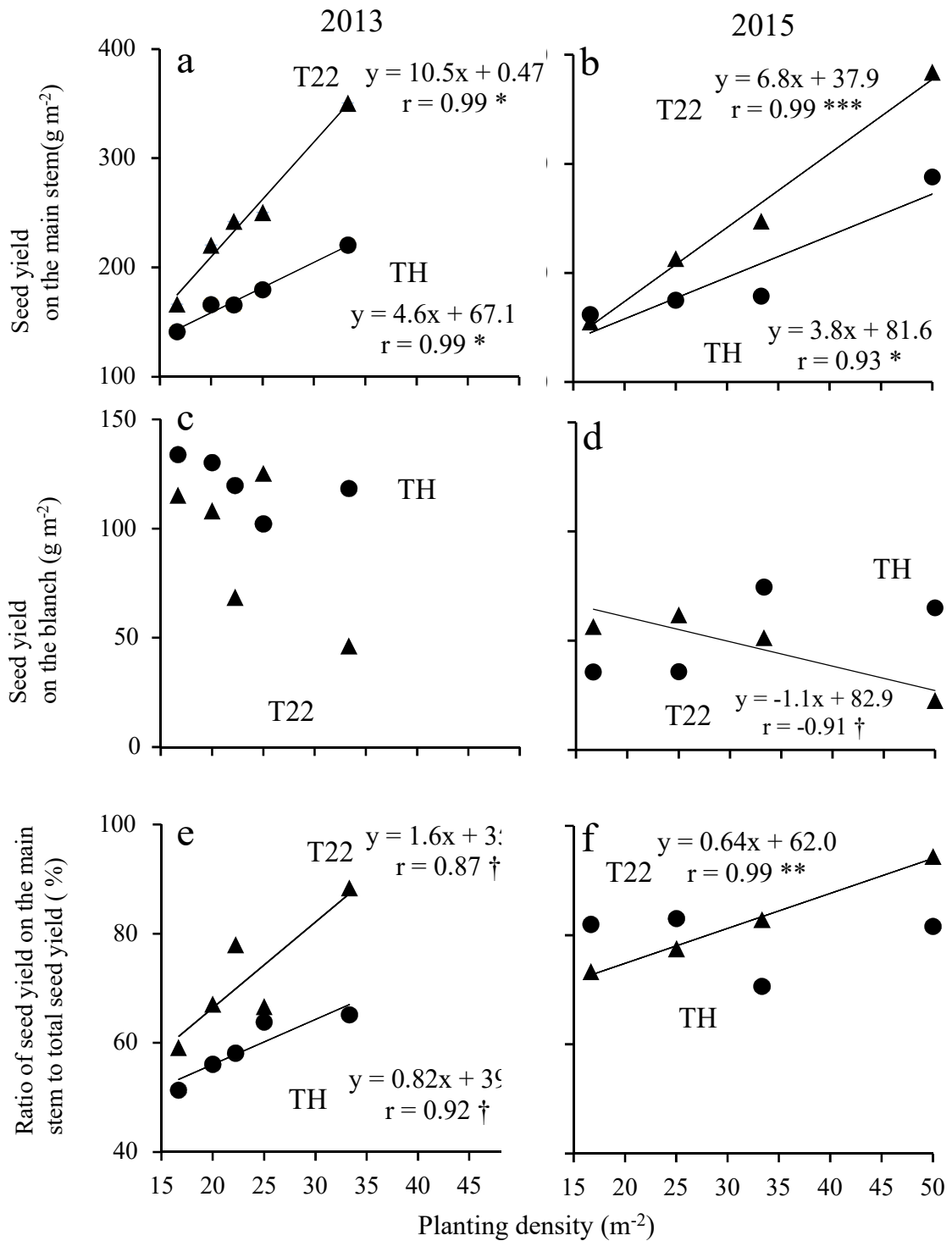


Figure III-4. Effects of planting density on seed yield on the main stem or on the blanch and ratio of seed yield on the main stem to total seed yield (Exp. 1).

● : Yukihomare (YH), ▲ : Tokei 1122 (T22).

†, \*, \*\* and \*\*\* indicate significant at the 10, 5, 1 and 0.1 % levels, respectively.

We omitted non-significant regression lines.

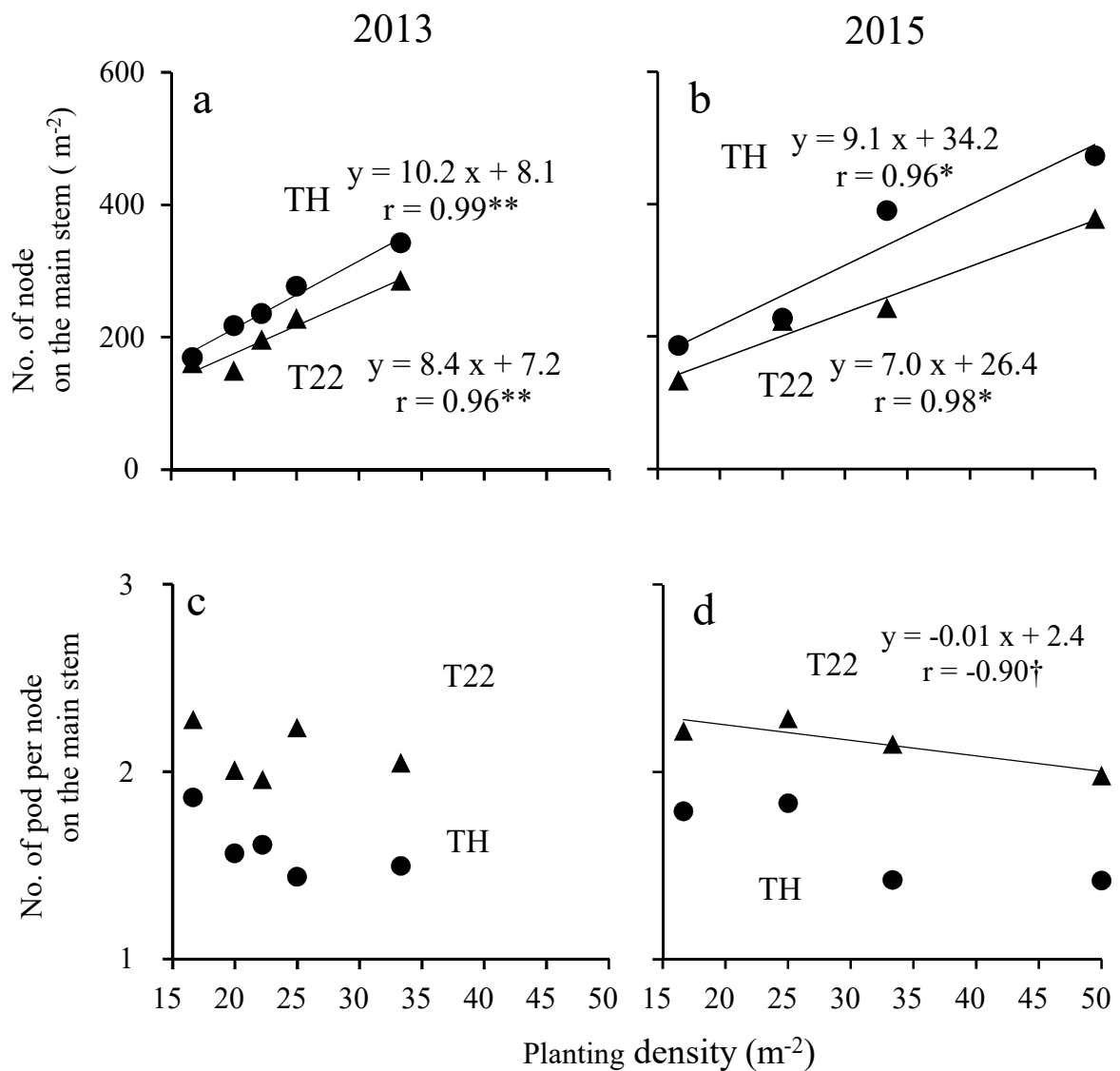


Figure III-5. Effects of planting density on number of pod and number of pod per node on the main stem (Exp. 1).

● : Toyoharuka (TH), ▲ : Tokei 1122 (T22).

†, \*and \*\* indicate significant at the 10, 5 and 1 % levels, respectively.

We omitted non-significant regression lines.



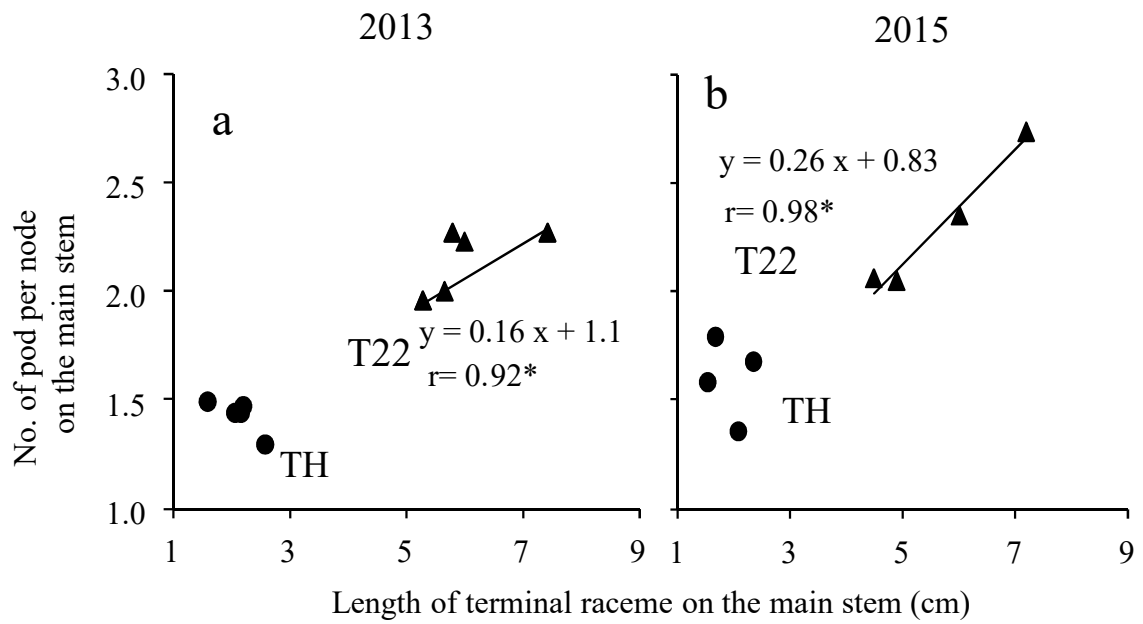


Figure III-6. Relationship between length of terminal raceme and number of pod per node on the main stem (Exp. 1).

● : Toyoharuka (TH), ▲ : Tokei 1122 (T22).

\* indicate significant at the 5 % levels.

We omitted non-significant regression lines.

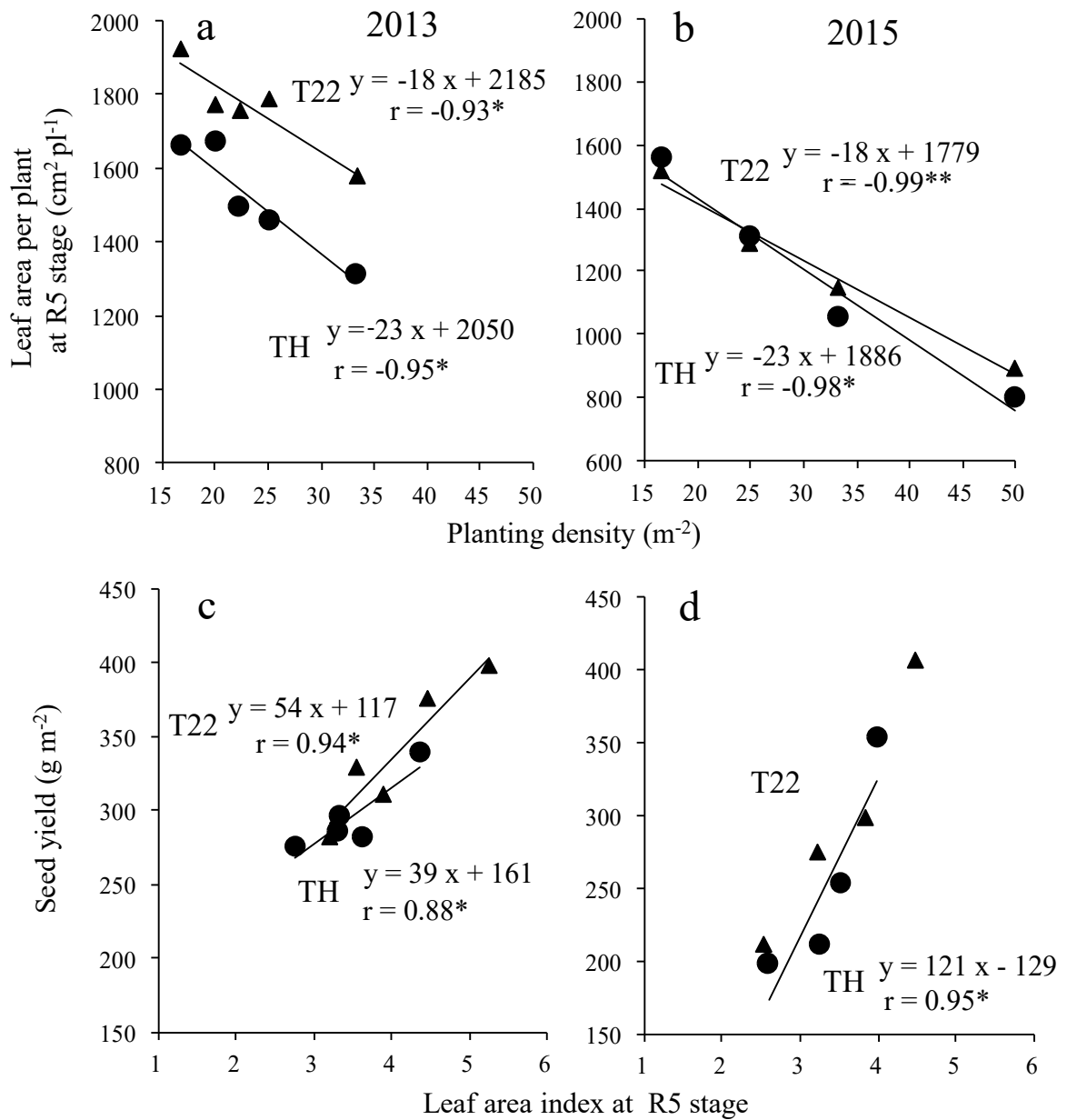


Figure III-7. Relationship between planting density and leaf area per plant at beginning seed growth stage (R5), and relationship between leaf area index at R5 stage and seed yield (Exp. 1).

● : Toyoharuka (TH), ▲ : Tokei 1122 (T22).

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

We omitted non-significant regression lines.

Table IV-1. Average air temperature, solar radiation and Precipitation during the growing seasons (Exp. 2).

Month	Average air temperature (°C)			Solar radiation (MJ m <sup>-2</sup> day <sup>-1</sup> )			Precipitation (mm)		
	2013	2014	2004-2012*	2013	2014	2004-2012*	2013	2014	2004-2012*
5	10.5	12.4	11.2	518	614	576	62	43	67
6	16.6	17.4	16.1	693	607	586	77	72	62
7	20.9	21.1	19.5	602	667	536	81	72	114
8	22.0	21.4	21.8	447	502	487	205	169	109
9	17.9	16.9	18.1	366	450	387	196	138	120
10	12.0	10.3	11.4	290	307	296	116	97	88
Total	16.7	16.6	16.4	2915	3148	2867	736	590	560

\* indicates mean value of 2004-2012.

Table IV-2. Planting density, growth development, seed yield and related traits in 2013 (Exp. 2).

Row width (cm)	Spacing (cm)	Number of seedlings per hill	Plant density (m <sup>-2</sup> )	Cultivar	Flowering	Maturity	Ripening	Total			No. of	No. of	100-seed weight (g)		
					beginning (R1)	(R8)	days (R1-8)	Seed yield (g m <sup>-2</sup> )	dry matter weight (g m <sup>-2</sup> )	Harvest index (%)	pod (m <sup>-2</sup> )	node (m <sup>-2</sup> )		pod per node	seed per pod
					--(Month/day)--		(d)								
60	10	1	16.7	T56	7/12	9/16	66	259 a	413 a	62.8 b	664 b	538 b	1.2 a	1.5 a	25.3 a
				YH	7/16	9/22	68	294 b	563 b	52.3 a	587 a	432 a	1.4 b	1.5 a	32.6 b
50	10	1	20.0	T56	7/12	9/14	64	249 a	454 a	54.9 b	701 b	651 b	1.1 a	1.5 a	23.6 a
				YH	7/16	9/18	64	242 a	511 a	47.4 a	515 a	355 a	1.5 b	1.7 b	27.7 a
60	7.5	1	22.2	T56	7/12	9/15	65	308 a	509 a	60.6 a	816 b	661 b	1.2 a	1.5 a	25.6 a
				YH	7/14	9/19	67	315 a	597 a	52.7 a	640 a	481 a	1.3 a	1.6 a	31.2 b
40	10	1	25.0	T56	7/12	9/16	66	310 a	535 a	57.9 a	815 b	688 b	1.2 a	1.4 a	27.5 a
				YH	7/17	9/20	65	376 b	664 b	56.6 a	652 a	543 a	1.2 a	1.8 b	32.1 b
60	5	1	33.3	T56	7/12	9/15	65	317 a	654 b	48.5 a	900 b	833 b	1.1 a	1.4 a	25.4 a
				YH	7/16	9/19	65	266 b	470 a	56.5 b	607 a	396 a	1.5 b	1.3 a	32.4 b
ANOVA				Cultivar (C)				†	ns	ns	***	***	***	*	***
				Density (D)				***	ns	ns	***	***	*	***	**
				C×D				***	†	ns	***	***	***	***	ns

Means followed by the same lowercase letters in a column were not significantly different at the 5% level as assessed by the Tukey–Kramer test.

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

YH: Yukihomare, T56: Tokei 1156

R1: Flowering beginning stage, R8: Maturity stage

Table IV-3. Planting density, growth development, seed yield and related traits in 2014 (Exp. 2).

Row width (cm)	Spacing (cm)	Number of seedlings per hill	Plant density (m <sup>-2</sup> )	Cultivar	Flowering beginning (R1) --(Month/day)--	Maturity (R8)	Ripening days (R1-8) (d)	Seed yield (g m <sup>-2</sup> )	Total dry matter weight (g m <sup>-2</sup> )	Harvest index (%)	No. of pod (m <sup>-2</sup> )	No. of node (m <sup>-2</sup> )	No. of pod per node	No. of seed per pod	100-seed weight (g)	
60	10	1	16.7	T56	7/12	9/20	70	335 b	634 b	52.8 a	709 b	654 b	1.1 a	1.4 a	34.7 a	
				YH	7/12	9/24	74	305 a	561 a	54.3 a	584 a	421 a	1.4 b	1.5 b	34.3 a	
40	10	1	25.0	T56	7/13	9/21	70	376 b	757 b	49.7 a	738 b	865 b	0.9 a	1.5 b	35.0 a	
				YH	7/13	9/24	73	336 a	592 a	56.7 b	710 a	770 a	0.9 a	1.2 a	38.0 b	
30	10	1	33.3	T56	7/14	9/21	69	371 a	724 a	51.3 a	800 b	904 a	0.9 b	1.3 a	34.5 a	
				YH	7/14	9/25	73	377 a	706 a	53.4 a	742 a	913 a	0.8 a	1.3 a	38.0 b	
60	10	2	33.3	T56	7/17	9/20	65	332 a	631 a	52.7 a	783 b	809 b	1.0 a	1.2 a	34.4 a	
				YH	7/17	9/24	69	348 b	619 b	56.3 b	730 a	654 a	1.1 b	1.5 a	31.8 b	
50	10	2	40.0	T56	7/16	9/21	67	320 b	607 a	52.6 a	729 a	664 a	1.1 a	1.3 b	34.8 a	
				YH	7/16	9/26	72	304 a	584 a	52.1 a	785 b	885 b	0.9 a	1.1 a	35.6 b	
40	10	2	50.0	T56	7/15	9/21	68	318 a	662 a	48.1 a	773 a	675 a	1.1 b	1.2 b	33.4 a	
				YH	7/15	9/26	73	360 b	658 b	54.7 b	800 a	752 b	1.1 a	1.2 a	38.8 b	
ANOVA				Cultivar (C)				ns	ns	†	**	**	*	*	***	
				Density (D)				***	*	ns	***	***	***	***	**	**
				C×D				***	†	ns	***	***	***	***	*	*

Means followed by the same lowercase letters in a column were not significantly different at the 5% level as assessed by the Tukey–Kramer test.

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

YH: Yukihome, T56: Tokei 1156

R1: Flowering beginning stage, R8: Maturity stage

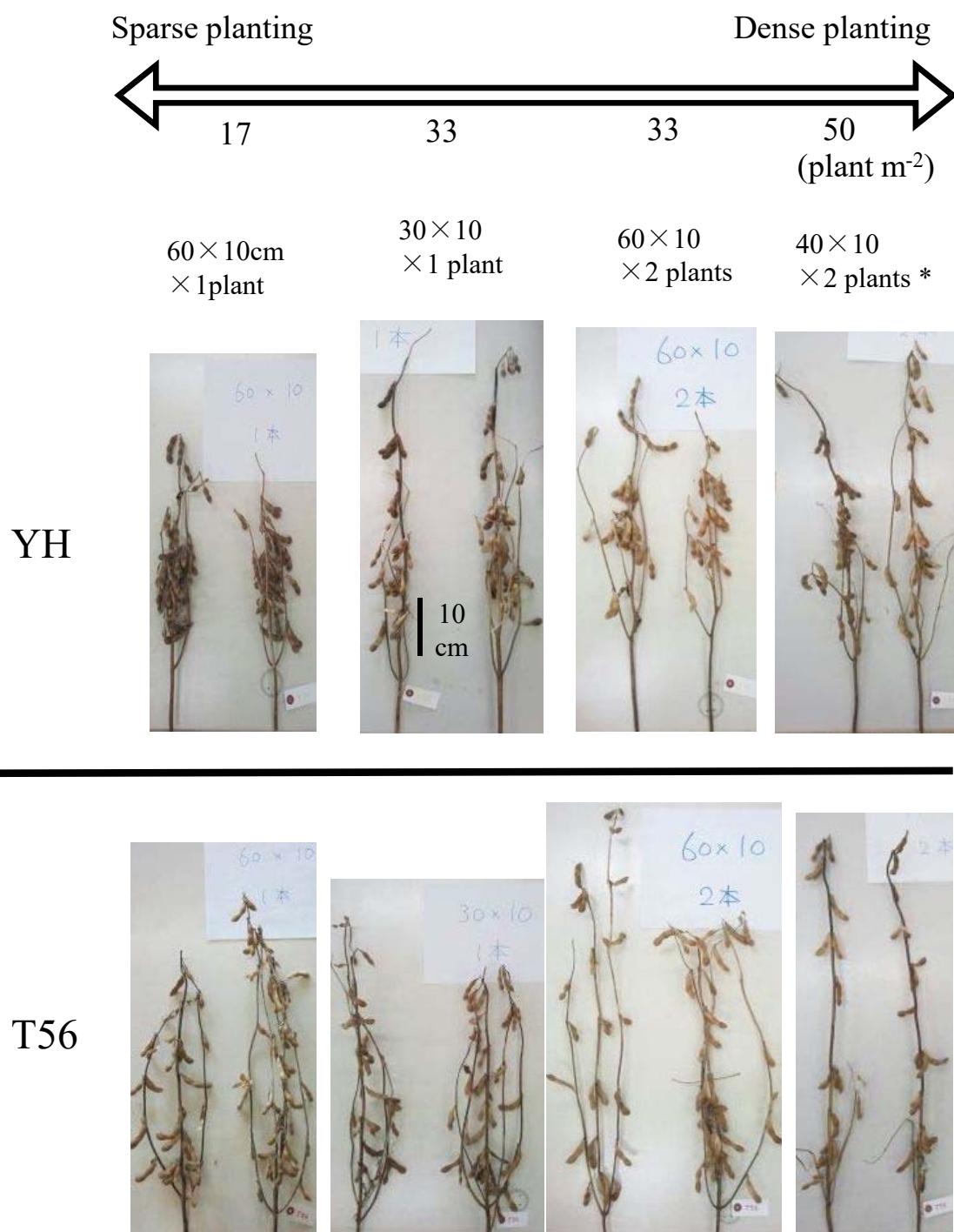


Figure IV-1. Plant shape at maturity stage in 2014 (Exp. 2).

YH: Yukihomare, T56: Tokei 1156

\* indicate row spacing, width and number of seedlings per hill.

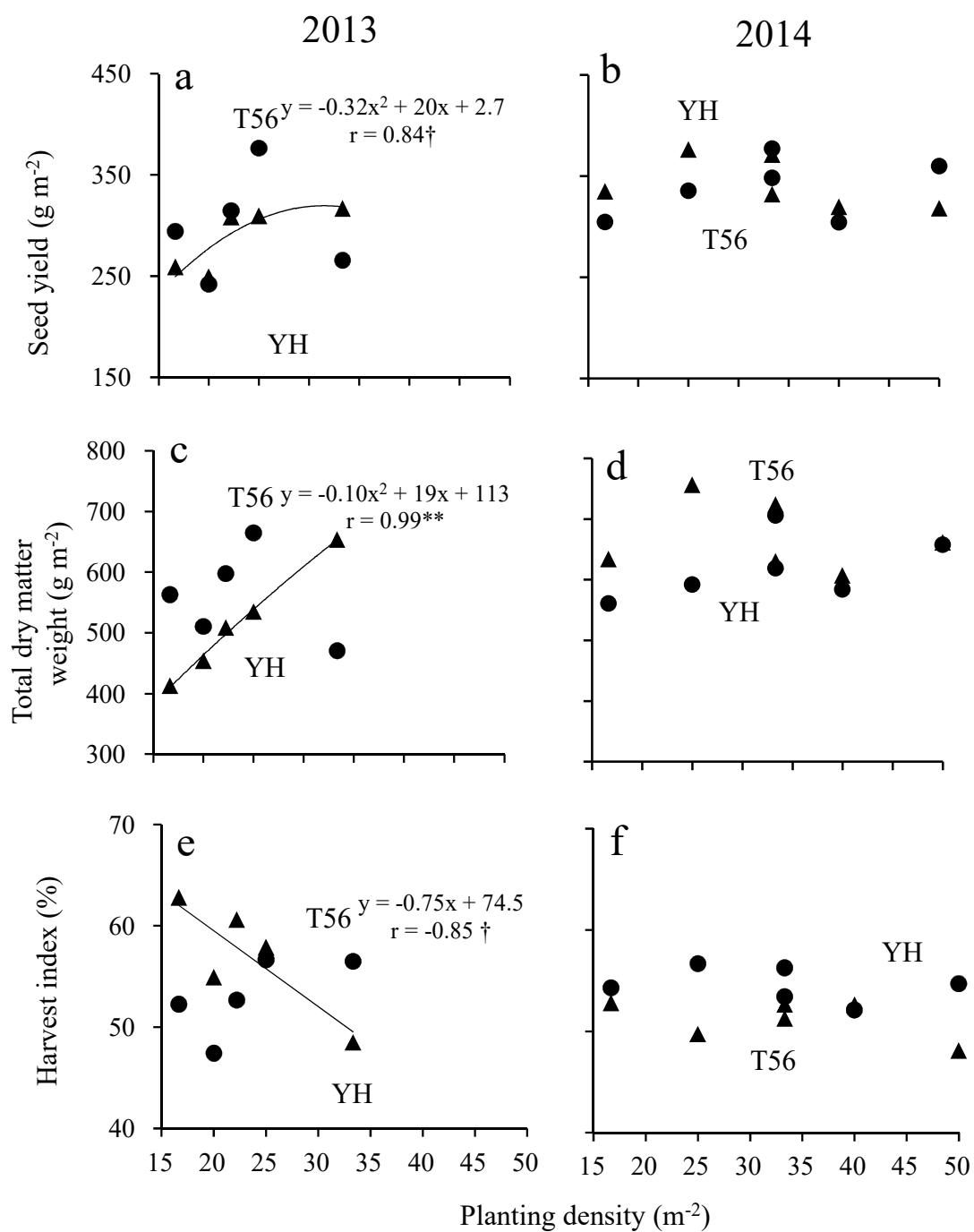


Figure IV-2. Effects of planting density on seed yield, total dry matter weight and harvest index (Exp. 2).

● : Yukihomare (YH), ▲ : Tokei 1156 (T56).

† and \*\* indicate significant at the 10 and 1% levels, respectively.

We omitted non-significant regression lines.

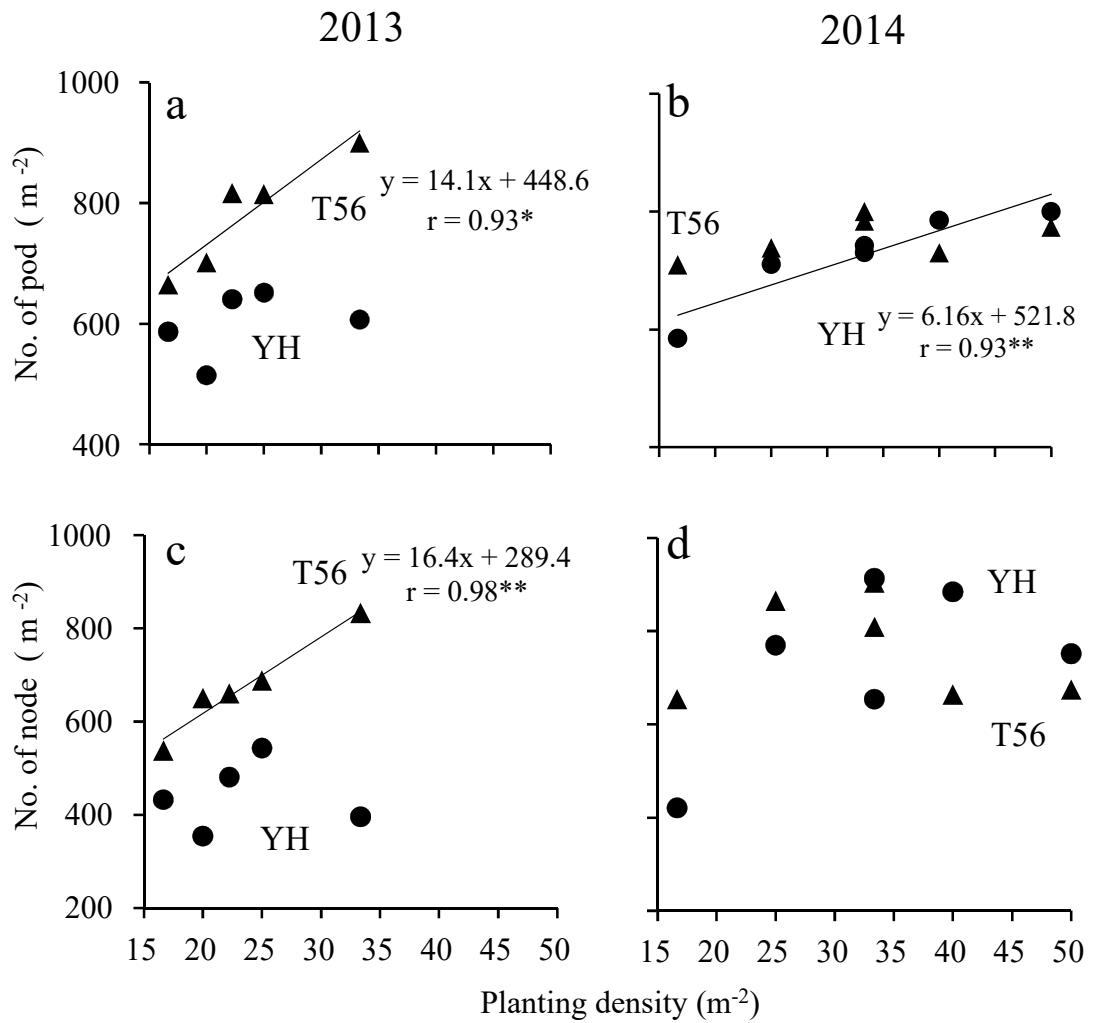


Figure IV-3. Effects of planting density on number of pod and number of node (Exp. 2).

● : Yukihomare (YH), ▲ : Tokei 1156 (T56).

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

We omitted non-significant regression lines.



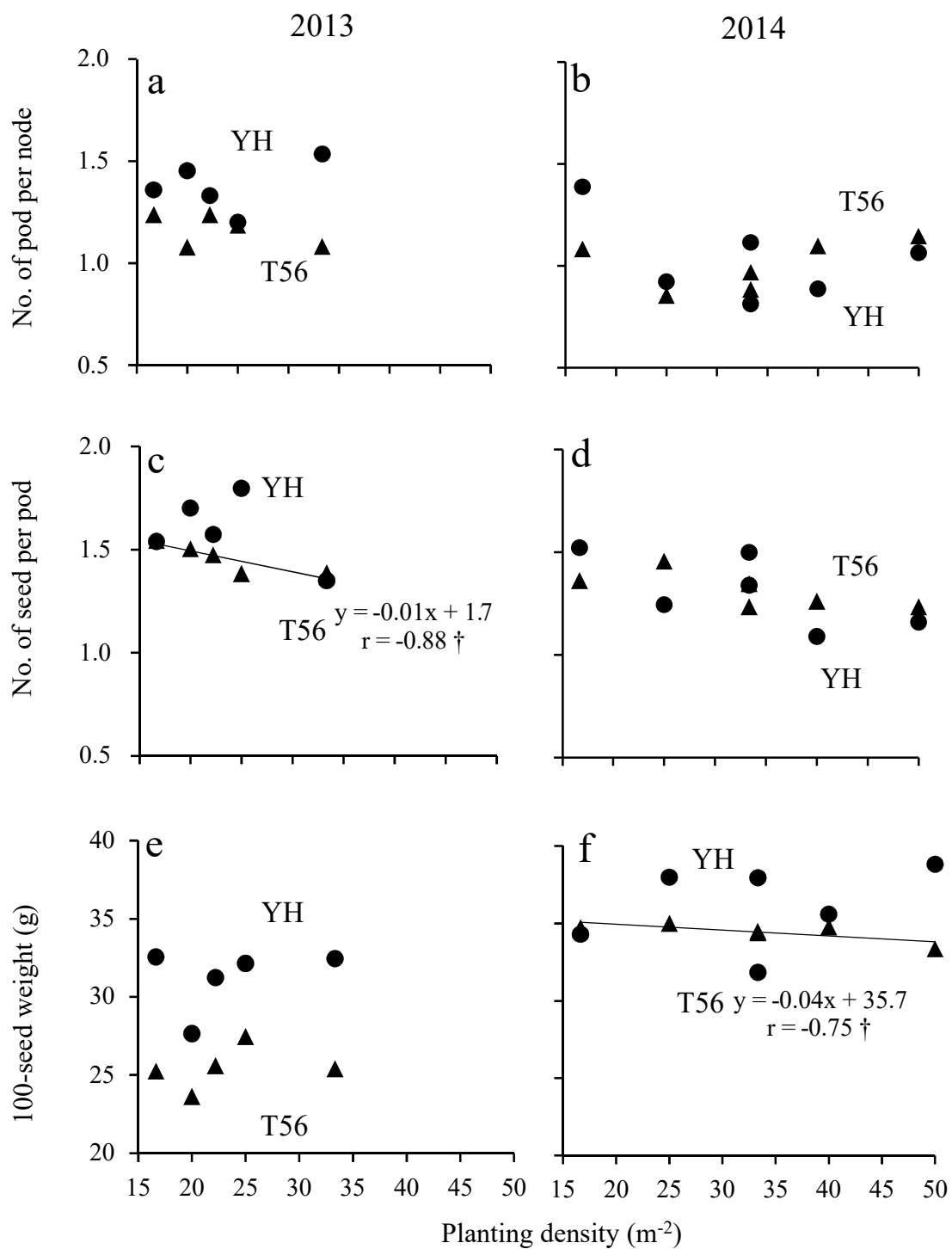


Figure IV-4. Effects of planting density on number of pod per node, number of seed per pod and 100-seed weight (Exp. 2).

●: Yukihomare (YH), ▲: Tokei 1156 (T56).

† indicate significant at the 10 % levels.

We omitted non-significant regression lines.

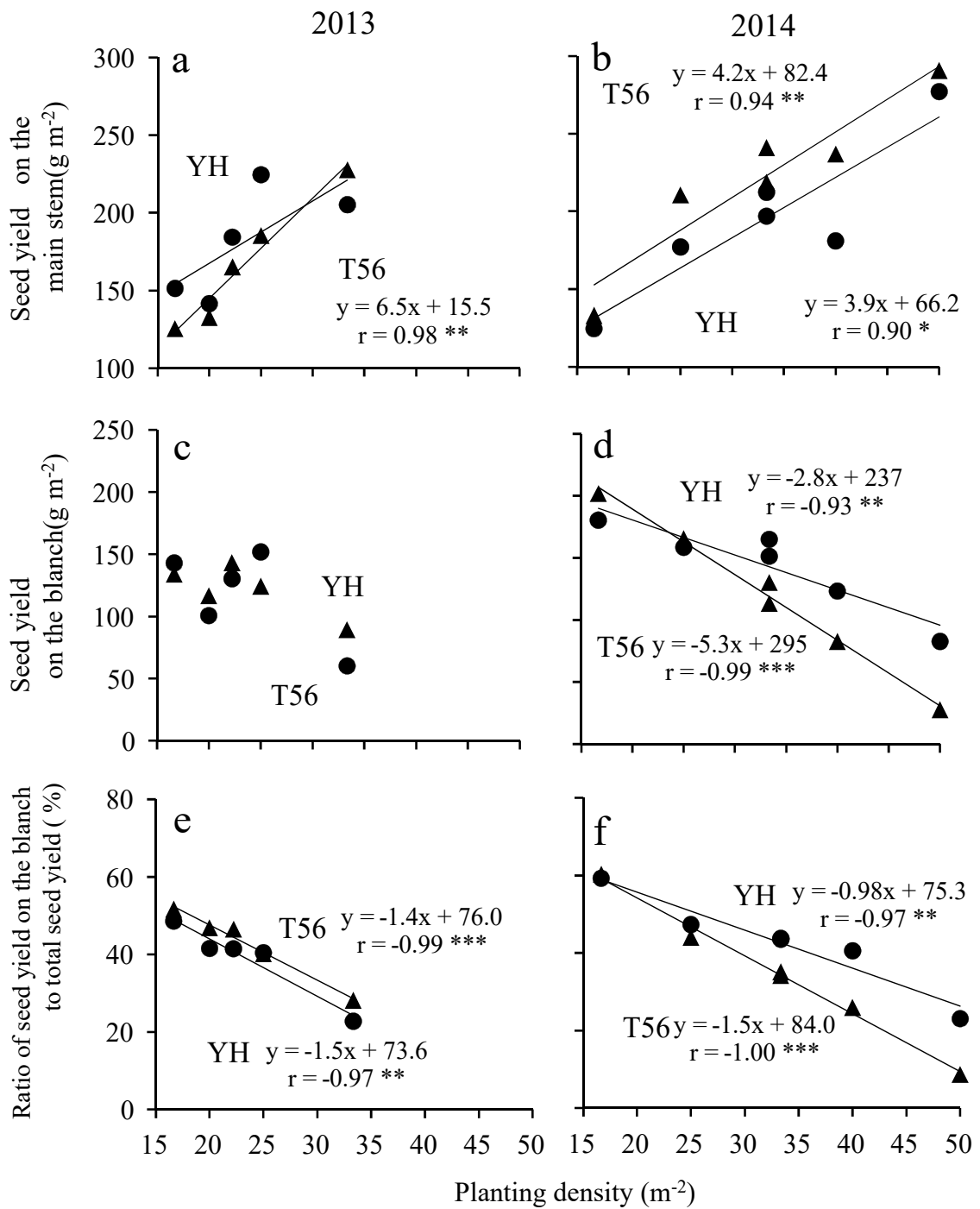


Figure IV-5. Effects of planting density on seed yield on the main stem or on the blanch and ratio of seed yield on the blanch to total seed yield (Exp. 2).

● : Yukihomare (YH), ▲ : Tokei 1156 (T56).

\*, \*\* and \*\*\* indicate significant at the 5, 1 and 0.1 % levels, respectively.

We omitted non-significant regression lines.

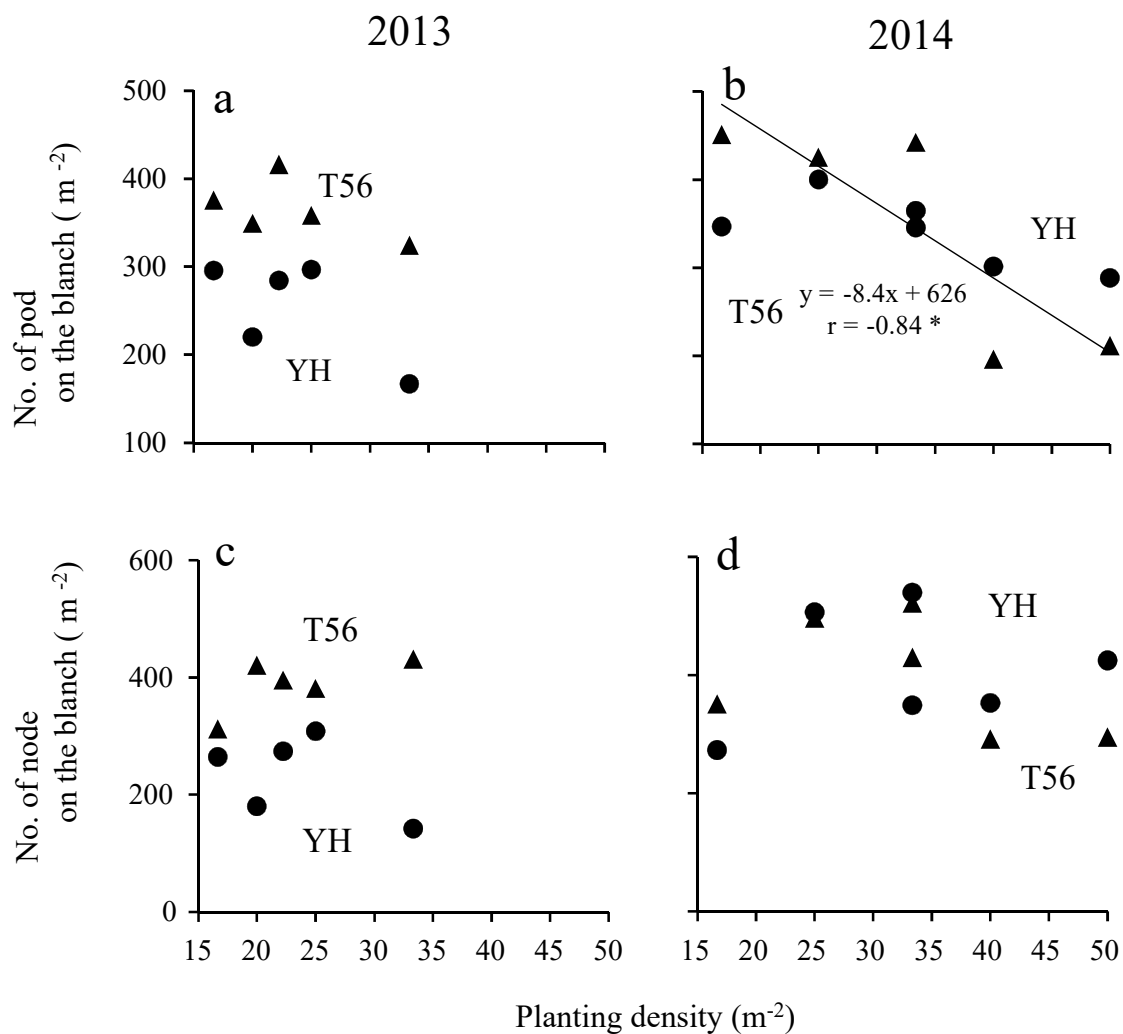


Figure IV-6. Effects of planting density on number of pod and number of node, on the blanch (Exp. 2).

● : Yukihomare (YH), ▲ : Tokei 1156 (T56).

\* indicate significant at the 5 % levels.

We omitted non-significant regression lines.

Table V-1. Seed yield and related traits in 2014, 2015 (Exp. 3).

Place	Year	Cultivar	Seed yield (g·m <sup>-2</sup> )	Total dry matter weight (g·m <sup>-2</sup> )	Harvest index (%)	No. of pod (m <sup>-2</sup> )	No. of nod (m <sup>-2</sup> )	No. of pod per nod	No. of seed per pod	100-seed weight (g)
Ebetsu	2014	TH	475 a	805 a	64.2 a	664 a	534 a	1.2 a	2.0 a	39.1 a
		TM	459 a	797 a	67.0 a	790 a	700 c	1.1 a	1.8 a	36.6 a
		T1180	477 a	801 a	61.6 a	727 a	588 b	1.2 a	1.8 a	37.8 a
	2015	TH	339 a	652 a	46.0 a	623 a	414 a	1.5 b	1.8 a	34.5 a
		TM	369 a	693 a	47.2 a	681 a	544 b	1.3 a	1.8 a	34.7 a
		T1180	369 a	694 a	47.2 a	656 a	522 b	1.3 a	1.9 a	35.9 a
Memuro	2014	TH	434 a	706 a	69.7 a	671 a	543 a	1.2 a	2.0 a	36.9 a
		TM	576 b	1064 b	57.0 a	867 b	766 b	1.1 a	1.9 a	37.2 a
		T1180	530 ab	832 ab	65.9 a	741 ab	627 a	1.2 a	2.0 a	37.5 a
	2015	TH	363 a	640 a	50.2 a	560 a	426 a	1.3 b	2.0 a	34.3 a
		TM	353 a	674 a	46.4 a	561 a	552 b	1.0 a	1.9 a	36.5 a
		T1180	365 a	658 a	49.3 a	560 a	524 b	1.1 a	2.0 a	36.0 a

Means followed by the same lowercase letters in a column were not significantly different at the 5% level as assessed by the Tukey–Kramer test.

TH: Toyoharuka, TM: Toyomusume, T1180: Tokei 1180

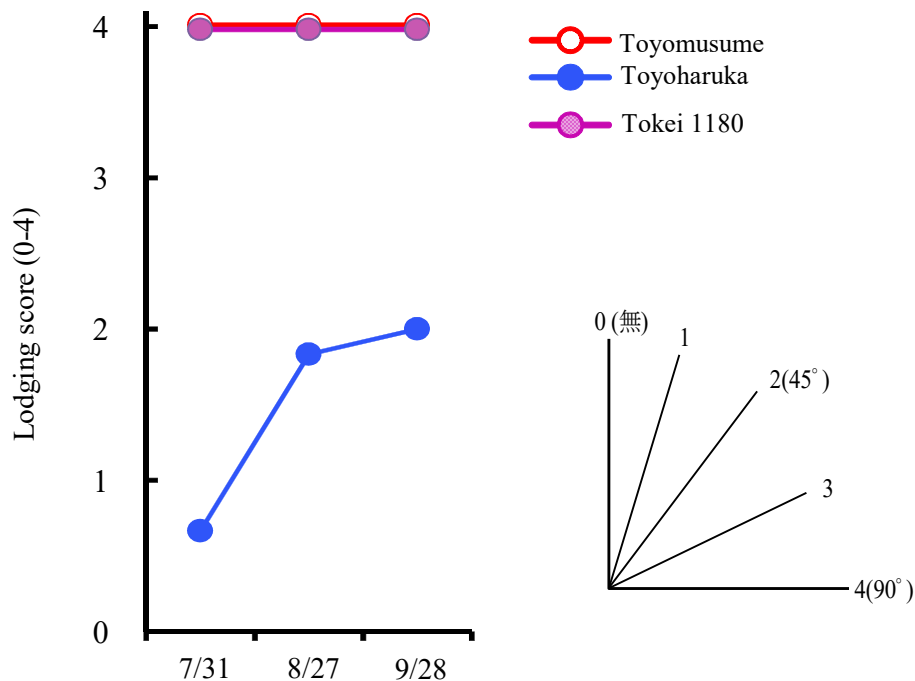


Figure V-1. Changes in lodging score (Exp. 3, Memuro, 2014).  
Lodging score: 0 (no lodging)–4 (completely lodged).

Table V-2. Seed yield, related traits and ratio of yield loss by lodging in 2014 (Exp. 3, Memuro).

Cultivar	Seed yield (g·m <sup>-2</sup> )	Total dry matter weight (g·m <sup>-2</sup> )	Harvest index (%)	100-seed weight (g)	Lodging score (0-4)
TH	332 a ( 24)	631 a ( 11)	52.7 b ( 24)	37.4 b ( 1)	2.0 a
TM	337 a ( 41)	701 a ( 34)	48.0 a ( 16)	35.6 a ( -4)	4.0 b
T1180	381 a ( 28)	753 a ( 10)	50.7 ab ( 23)	37.2 b ( 1)	4.0 b

Means followed by the same lowercase letters in a column were not significantly different at the 5% level as assessed by the Tukey–Kramer test.

TH: Toyoharuka, TM: Toyomusume, T1180: Tokei 1180

In ‘ ( ) ’ is ratio of yield loss.

Ratio of yield loss (%) = [1 - (‘Score under lodging’ - ‘Score under no lodging’) ] × 100

Table V-3. Changes in lodging-related traits in 2014 (Exp. 3).

Place	Stage	Cultivar	Ratio of pushing resistance moment	Pushing resistance moment (g · cm)	Height of gravity center (cm)	Top fresh weight (g)	Top weight moment (g · cm)
Ebetsu	R1	TH	0.167 a	8219 a	26.3 ab	50 a	1318 a
		TM	0.238 b	7242 a	27.7 b	57 a	1611 a
		T1180	0.222 ab	6273 a	24.9 a	53 a	1370 a
	R4	TH	0.179 a	28325 b	36.7 b	136 a	5006 ab
		TM	0.273 b	21986 a	37.5 b	153 a	5739 b
		T1180	0.215 a	22133 a	34.1 a	135 a	4651 a
	R6	TH	0.251 a	27737 b	34.4 a	203 a	6973 a
		TM	0.306 b	22678 a	34.9 a	199 a	6937 a
		T1180	0.250 a	27265 b	35.0 a	195 a	6825 a
Memuro	V7	TH	0.117 a	3317 b	18.6 a	20 a	365 a
		TM	0.231 c	2739 a	20.6 c	30 b	610 b
		T1180	0.186 b	3010 b	19.6 b	27 ab	539 b
	R3	TH	0.627 a	11803 a	54.6 c	128 a	7001 a
		TM	0.756 a	11727 a	52.6 b	150 b	7894 a
		T1180	0.668 a	12605 a	50.3 a	142 ab	7146 a
	R5	TH	0.589 a	18953 a	54.0 b	199 a	10713 a
		TM	0.529 a	18647 a	48.9 a	195 a	9610 a
		T1180	0.549 a	16776 a	47.9 a	185 a	8948 a

Means followed by the same lowercase letters in a column were not significantly different at the 5% level as assessed by the Tukey–Kramer test.

TH: Toyoharuka, TM: Tyomusume, T1180: Tokei 1180

V7: Seventh trifoliolate stage, R1: Beginning flowering stage, R3: Beginning pod stage, R4: Full pod stage, R5: Beginning seed stage, R6: Full seed stage

Pushing resistance moment (g cm) = Pushing resistance (g) x Pushing height (11 cm)

Top weight moment (g cm) = Top fresh weight (g) x Height of center of gravity (cm)

Ratio of pushing resistance moment = Top weight moment (g cm)/Pushing resistance (g cm)

Table V-4. Changes in lodging-related traits in 2015 (Exp. 3).

Stage	Cultivar	Ratio of pushing resistance moment	Pushing resistance moment (g·cm)	Height of gravity center (cm)	Top fresh weight (g)	Top weight moment (g·cm)
R2	TH	0.130 a	11791 b	29.1 ab	51 a	1497 a
	TM	0.195 b	8602 a	30.0 b	51 a	1532 a
	T1180	0.148 a	10011 ab	27.7 a	52 a	1442 a
R4	TH	0.132 a	24280 b	33.5 a	93 a	3148 a
	TM	0.182 b	20176 a	34.3 a	105 a	3637 a
	T1180	0.153 ab	23191 ab	33.4 a	104 a	3499 a
R6	TH	0.170 a	28633 b	35.3 ab	136 a	4854 a
	TM	0.230 b	25839 a	36.2 b	162 b	5829 b
	T1180	0.179 a	25659 a	32.7 a	143 a	4712 a

Means followed by the same lowercase letters in a column were not significantly different at the 5% level as assessed by the Tukey–Kramer test.

TH: Toyoharuka, TM: Tyomusume, T1180: Tokei 1180

R2: Full flowering stage, R4: Full pod stage, R5: Beginning seed stage, R6: Full seed stage

Pushing resistance moment (g cm) = Pushing resistance (g) x Pushing height (11 cm)

Top weight moment (g cm) = Top fresh weight (g) x Height of center of gravity (cm)

Ratio of pushing resistance moment = Top weight moment (g cm)/Pushing resistance (g cm)

Table V-5. Lodging-related traits in full seed stage (Exp. 3, 2014, 2015).

Year	Cultivar	Number of primary lateral root (plant <sup>-1</sup> )	Ratio of pushing resistance moment	Pushing resistance moment (g·cm)	Height of gravity center (cm)	Top fresh weight (g)	Top weight moment (g·cm)
2014	Toyoharuka	23.9a	0.251b	27737a	34.4a	203a	6973a
	Toyomusume	20.0b	0.306a	22678b	34.9a	199a	6937a
	Tokei 1180	22.0ab	0.250b	27265a	35.0a	195a	6825a
2015	Toyoharuka	24.9a	0.170b	28633a	35.3ab	138b	4870b
	Toyomusume	18.7b	0.230a	25839b	36.2a	165a	5953a
	Tokei 1180	21.6ab	0.179b	25659b	32.6b	141b	4595b
ANOVA	Cultivar	**	**	**	ns	**	*
	Year	ns	**	**	ns	**	**
	Cultivar x year	ns	**	ns	ns	**	*

Means followed by the same lowercase letters in a column were not significantly different at the 5% level as assessed by the Tukey–Kramer test.

\*,\*\*, and ns indicate significant at the 5% and 1% levels, and not significant, respectively.

Lodging score: 0 (no lodging)–4 (completely lodged).

Pushing resistance moment (g cm) = Pushing resistance (g) x Pushing height (11 cm)

Top weight moment (g cm) = Top fresh weight (g) x Height of center of gravity (cm)

Ratio of pushing resistance moment = Top weight moment (g cm)/Pushing resistance (g cm)



Table V-6. Lodging score, number of primary lateral roots, and ratio pushing resistance moment of six nearisogenic lines (Exp. 4).

Line	Lodging score (0-4)	Number of primary lateral root (plant <sup>-1</sup> )		Ratio of pushing resistance moment
	2016 BC <sub>2</sub> F <sub>9</sub>	2015 BC <sub>2</sub> F <sub>8</sub>	2016 BC <sub>2</sub> F <sub>9</sub>	2015 BC <sub>2</sub> F <sub>8</sub>
NIL-A	2.6 a	22.1 ab	17.6 ab	0.20 abc
NIL-B	2.3 a	22.6 ab	17.2 ab	0.17 c
NIL-C	3.0 a	20.9 ab	16.7 b	0.21 a
NIL-D	3.4 a	20.6 ab	17.3 ab	0.21 a
NIL-E	1.7 a	22.6 a	23.3 ab	0.19 bc
NIL-F	3.3 a	19.9 a	15.6 b	0.21 ab

Means followed by the same lowercase letters in a column were not significantly different at the 5% level as assessed by the Tukey–Kramer test.

Lodging score in 2016 at the Tokachi Agricultural Experiment Station.

The lodging score was recorded as: 0 (almost all plants erect) to 4 (almost all plants down).

Ratio of pushing resistance moment = Top weight moment (g cm)/Pushing resistance (g cm)

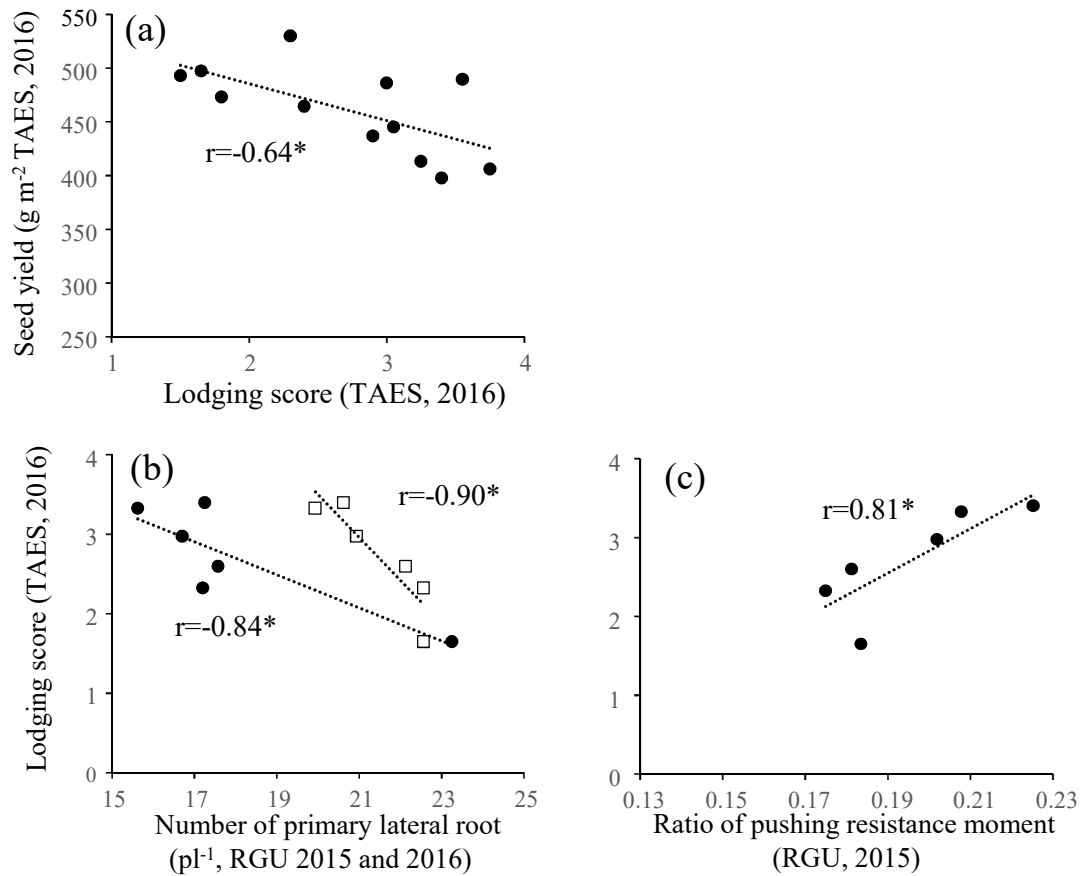


Figure V-2. Relationships among lodging-related traits (Exp. 4).

- (a) Lodging score and seed yield in 2016 at the Tokachi Agricultural Experiment Station (TAES). The lodging score was recorded as: 0 (almost all plants erect) to 4 (almost all plants down).
  - (b) Numbers of primary lateral roots in 2015 and 2016 at Rakuno Gakuen University (RGU) and lodging scores in 2016 at TAES. ●: 2015; □: 2016.
  - (c) Ratios of the pushing resistance moments in 2015 at RGU and lodging scores in 2016 at TAES.
- \* indicate significance at the 5 levels.

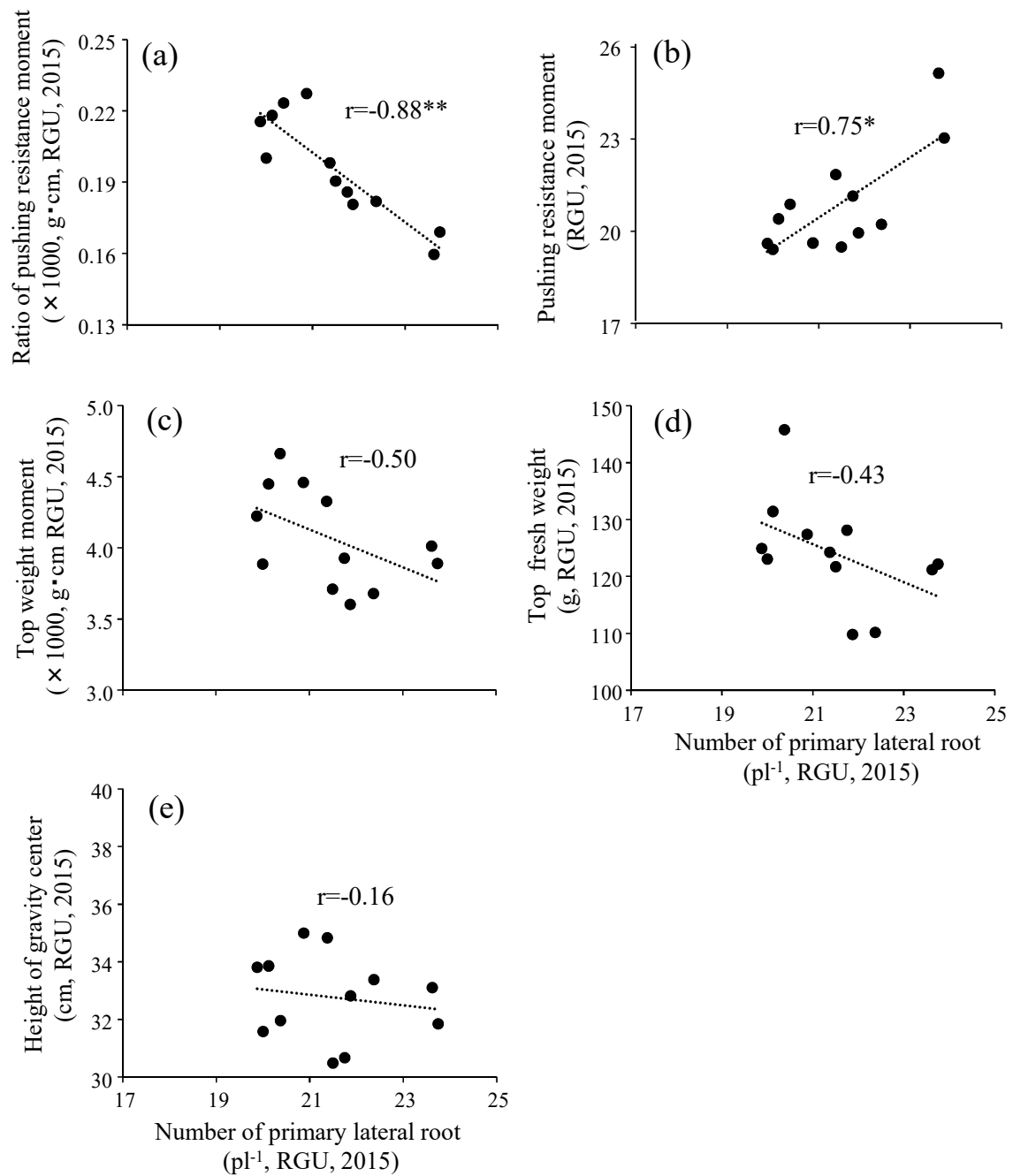


Figure V-3. Relationships among lodging-related traits (Exp. 4).

- (a) Numbers of primary lateral roots and ratios of the pushing resistance moment.
- (b) Numbers of primary lateral roots and pushing resistance moments.
- (c) Numbers of primary lateral roots and top weightmoments.
- (d) Numbers of primary lateral roots and top fresh weights.
- (e) Numbers of primary lateral roots and heights of gravity centers.

in 2015 at RGU, respectively.

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

Table V-7. Analysis of variance of number of primary lateral roots for each DNA marker (Exp. 4).

Factor	Marker		
	BARC19_1248	Sat_099	BARC19_1255
Genotype	ns	*	ns
Year	*	**	**
Genotype x year	ns	ns	ns

\*, \*\*, and ns indicate significance at the 5% and 1% levels, and not significant, respectively.

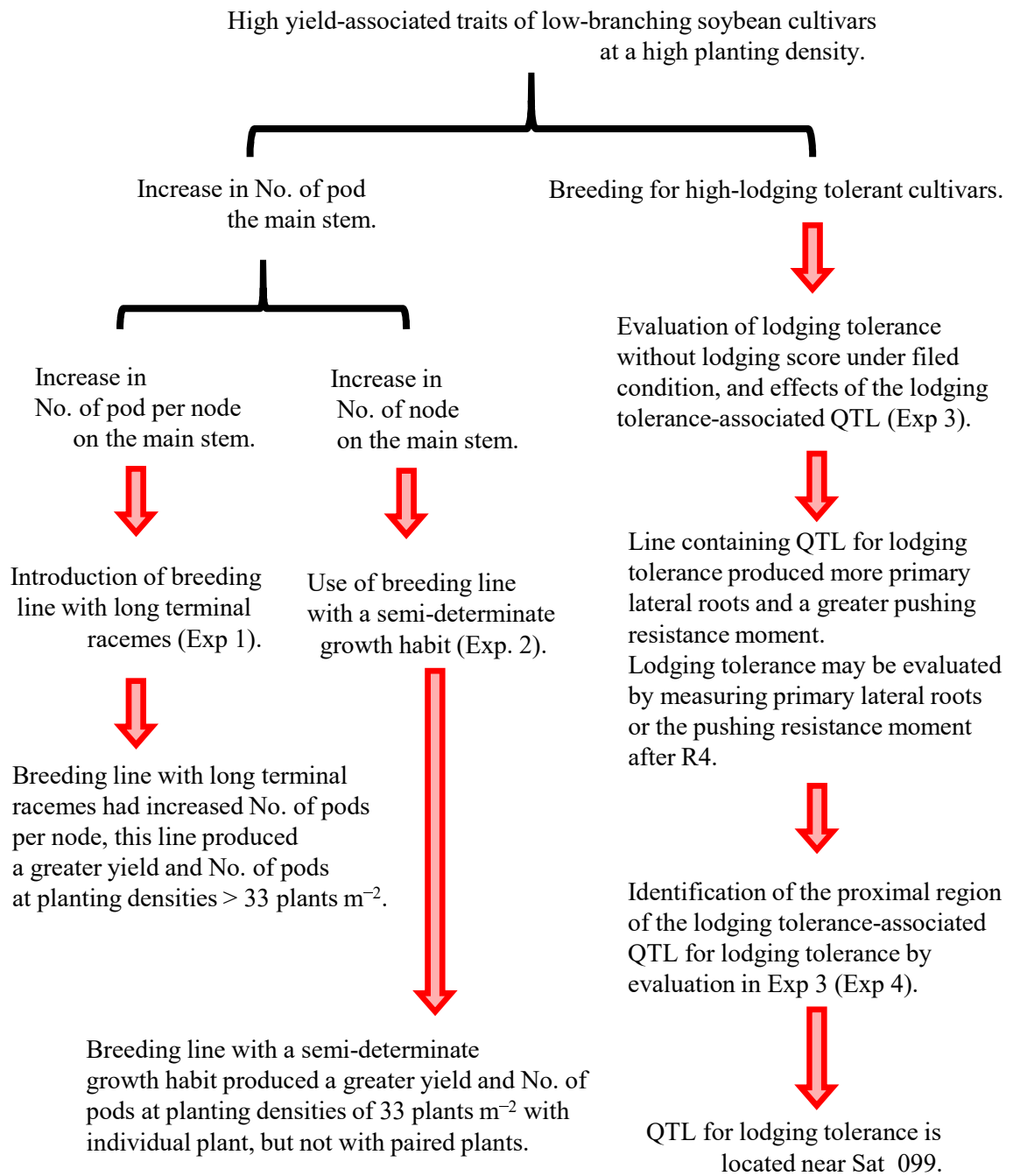


Figure VII-1. Results and relevance of each experiment.