

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	北島 拓也
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茎型ダイズ品種の密植適応性評価および主茎型品種の耐倒伏性関連形質の同定
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 准教授 小八重 善裕 (植物資源生産学)

学位論文要旨

【目的】

ダイズは我が国における主要なタンパク源として古くから栽培されている。しかし、日本のダイズの収量は依然として低く、全国平均 152kg/10a にとどまっております。安定したダイズ多収栽培技術が求められている。密植栽培が多収の実現に有効であるという報告は多いが、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。

ダイズの収量は主茎収量と分枝収量からなり、分枝収量は環境変動が大きい。そのため、増収を実現する理想的草型の作成法として、密植時の減収傾向の大きい分枝収量に依存せず、耐倒伏性の高い主茎型品種の密植栽培が提案されている。これらのことから、①密植条件においても安定した個体当たり莢数が確保され、②基本的な耐倒伏性を備えた品種を用いた密植栽培技術が求められる。

花梗長が長い長花梗特性は開花時の節当たり花数が多く、1 節莢数が高次安定である。また、無限伸育性と有限伸育性の中間の性質をもつ半無限伸育性品種は、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主茎莢数が確保され、さらに無限伸育性に比べて倒伏の発生も抑制される。

これら長花梗特性または半無限伸育性を有した品種系統の栽植密度反応を評価することで密植条件においても安定した個体当たり莢数が確保される品種の作成についての可能性を検討した。

また、耐倒伏性品種「トヨハルカ」に由来する耐倒伏性 QTL を導入した易倒伏性品種「トヨムスメ」の NILs の耐倒伏性関連形質を評価することで、圃場栽培で自然発生する倒伏程度に依存しない耐倒伏性評価を検討し、その評価法により耐倒伏性 QTL がもたらす耐倒伏性関連形質を同定し、その染色体上の遺伝領域候補の絞り込みを検討しようとした。

【方法】

試験 1 として「長花梗 QTL を有した主茎型ダイズ品種の高密植時の収量および収量構成要素」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高密植時の収量および収量構成要素」を 2013, 2014 年の 2 ヶ年にわたり実施した。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。

試験 1 では、長花梗系統にトヨハルカを交配した「十系 1122 号」と「トヨハルカ」を供試した。2013 年は畦間 60cm, 株間 10cm, 7.5cm, 5cm の 1 本立て、および畦間 50cm, 40cm, 株間 10cm の 1 本立てで 16~33 本/m² の 5 段階、2015 年は畦間 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 本立てで 16~50 本/m² の 4 段階の栽植密度を設定し、収量および収量構成要素の栽植密度反応を調査した。

試験 2 では、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「十系 1156 号」と「ユキホマレ」を供試した。2013 年は畦間 60cm, 株間 10cm, 7.5cm, 5cm の 1 本立て、および畦間 50cm, 40cm, 株間 10cm の 1 本立てで 16~33 本/m² の 5 段階、2014 年は畦間 60, cm, 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 本立てで 16~50 本/m² の 6 段階の栽植密度を設定し、収量および収量構成要素の栽植密度反応を調査した。

試験 3 では、トヨハルカ由来の耐倒伏性 QTL を導入し、2 回の戻し交配を行なったトヨムスメの NILs 「十系 1180 号」と耐倒伏性品種「トヨハルカ」、易倒伏性品種「トヨムスメ」を供試した。耐倒伏性関連形質として、島田ら(2002)が提案した、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 45° 傾くときの荷重量に基づく押倒し抵抗モーメントを調査した押倒しモーメント比および 1 次側根数を調査、比較した。

試験 4 では、トヨハルカ由来の耐倒伏性 QTL を導入し、3 回の戻し交配を行なったトヨムスメの NILs 「NIL-A~F」を用いて試験 3 で用いた評価法で比較を行った。

【結果】

試験 1 について、子実収量の栽植密度反応についてみると、十系 1122 号の子実収量は栽植密度の増加に伴い増加し、その増加程度は十系 1122 号がトヨハルカに比べて大きい傾向にあった。また面積当り莢数については、2013 年の 16.7 本/m²を除いて十系 1122 号がトヨハルカを有意に上回り、その増加程度も十系 1122 号はトヨハルカを上回った。1 節莢数については、2015 年の 16.7 本/m²を除いて十系 1122 号がトヨハルカを有意に上回った。また十系 1122 号の茎頂花梗長は高密植条件下でもトヨハルカを上回った。これらのことから、長花梗系統の茎頂花梗長の長さが高い 1 節莢数をもたらす、長花梗系統は高密植条件下においても高い 1 節莢数を維持し、密植区においても高い面積当り莢数をもたらす、33 本/m²以上の超密植時においても多収となることが期待された。

試験 2 について、子実収量の栽植密度反応についてみると、十系 1156 号の子実収量は 33 本/m²以下の栽植密度においては密植に伴い増加傾向でユキホマレを上回ったが、2 本立てを伴う 33 本/m²以上の密植時には減収に転じ、ユキホマレを下回った。収量構成要素の栽植密度反応についてみると、面積当り莢数および節数は 33 本/m²以下の栽植密度においては密植に伴い増加傾向であったが、2 本立てを伴う 33 本/m²以上の密植時に減少傾向であった。主茎・分枝別の収量構成比をみると、十系 1156 号の分枝由来の収量は 33 本/m²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、それに伴い収量全体における分枝収量の割合も大きく減少した。これらのことから、半無限伸育型系統は 1 株 1 本立てによる 33 本/m²程度の標準的な密植栽培においては高い面積当り節数および莢数を示し、多収をもたらすが、2 本立てを用いた 33 本/m²を超える超高密植条件下においては分枝収量が抑制され、増収効果がみられないと考えられた。

試験 3 について、各生育時期別の耐倒伏性関連形質の比較をみると、耐倒伏性を端的に示しうる押倒しモーメント比については、江別試験地の着莢盛期 (R4) 以降において、トヨハルカおよび十系 1156 号がトヨムスメを下回った。倒伏の発生した芽室試験地においては一定の傾向はみられなかった。これらのことから、押倒しモーメント比による耐倒伏性の評価は、倒伏が発生しない条件下に限り、R4 以降に調査するのが望ましいと考えられた。

また R6 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は、トヨムスメに比べて安定して高く、押倒しモーメント比は低かった。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することが可能であることが示唆された。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安定し、耐倒伏性評価に有効に用いることが可能であることが示唆された。

試験 4 について、各 NILs の耐倒伏性関連形質をみると、子実収量および 1 次側根数は圃場における倒伏程度と高い負の相関を示した。このことから、倒伏の発生は子実収量の安定性に大きく寄与

し、1次側根数が耐倒伏性と大きく関係することが示唆された。

また、R6期の耐倒伏性関連形質の比較により、第19染色体上の分子マーカー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。このことから、トヨハルカに由来する耐倒伏性QTL *qLS19-1*はSat_099の近傍に位置することが示唆された。

以上のことから、長花梗品種は高密植条件下でも1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。このことから、長花梗QTLおよび耐倒伏性QTLの導入は密植時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。

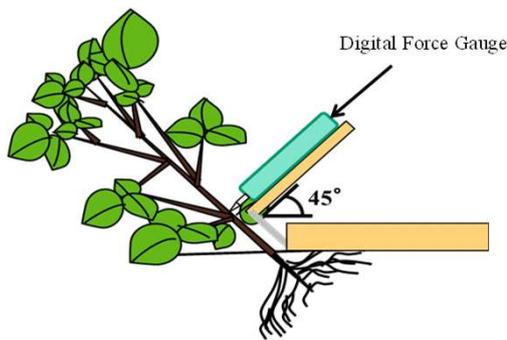


Fig 1. Method for measuring of pushing resistance (Exp. 3, 4).

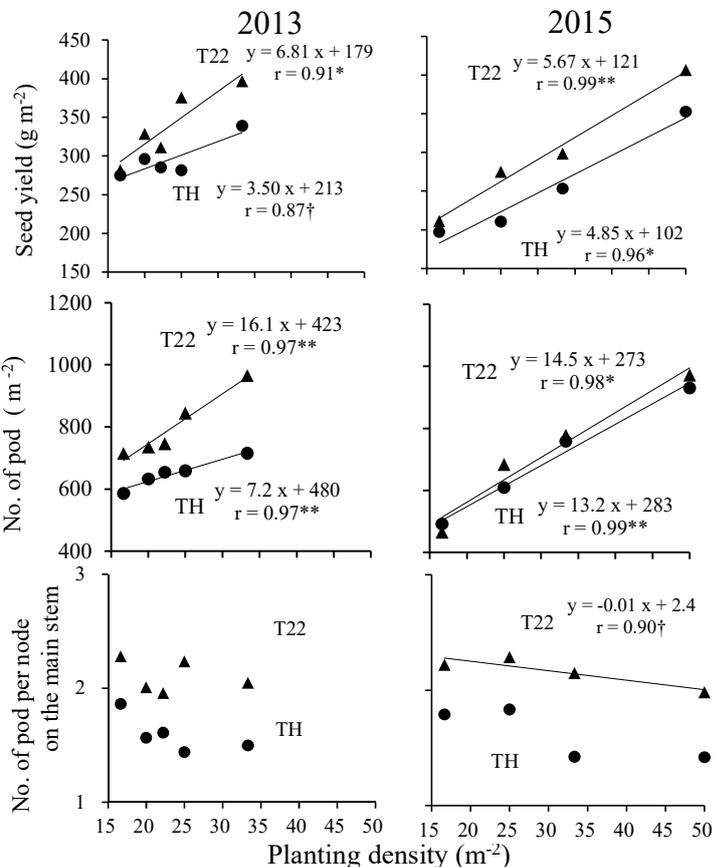


Fig 2. Effects of planting density on seed yield, number of pod and number of pod per node on the main stem (Exp. 1). ● : Toyoharuka (TH), ▲ : Tokei 1122 (T22).

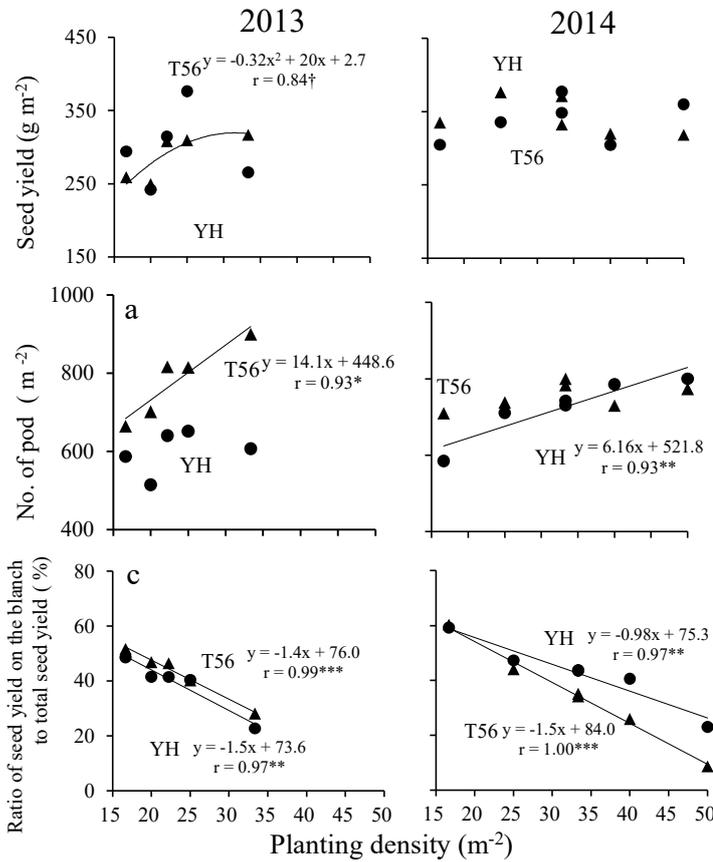


Fig 3. Effects of planting density on seed yield, number of pod and ratio of seed yield on the blanch to total seed yield (Exp. 2). ● : Yukihome (YH), ▲ : Tokei 1156 (T56).

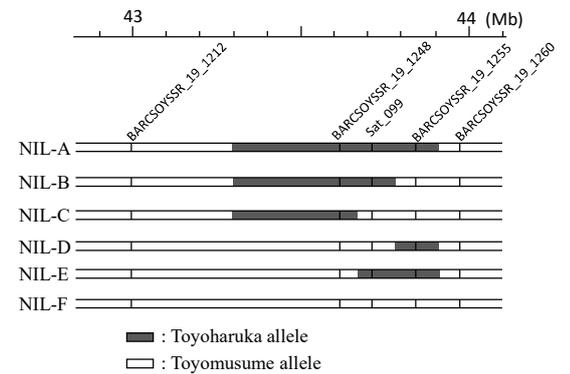


Fig 4. Marker genotypes in the proximal region of 6 near isogenic lines (Exp. 4).

Table 1. Lodging-related traits in full seed stage (Exp. 3, 2014, 2015).

Year	Cultivar	Number of primary lateral root plant ⁻¹	Ratio of pushing resistance moment		Pushing resistance moment (g·cm)	Height of gravity center (cm)	Top fresh weight (g)	Top weight moment (g·cm)
			pushing resistance moment	pushing resistance moment				
2014	Toyoharuka	23.9a	0.251b	0.251b	27737a	34.4a	203a	6973a
	Toyomusume	20.0b	0.306a	0.306a	22678b	34.9a	199a	6937a
	Tokei 1180	22.0ab	0.250b	0.250b	27265a	35.0a	195a	6825a
2015	Toyoharuka	24.9a	0.170b	0.170b	28633a	35.3ab	138b	4870b
	Toyomusume	18.7b	0.230a	0.230a	25839b	36.2a	165a	5953a
	Tokei 1180	21.6ab	0.179b	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. Pushing resistance moment (g cm⁻¹) = Pushing resistance (g) x Pushing height (11 cm) Top weight moment (g cm⁻¹) = Top fresh weight (g) x Height of center of gravity (cm) Ratio of pushing resistance moment = Top weight moment (g cm⁻¹)/Pushing resistance

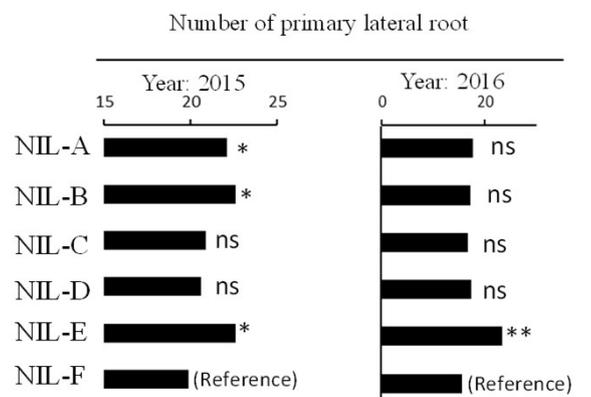


Fig 5. Numbers of primary lateral roots of six nearisogenic lines (Exp. 4). Dunnett's test was performed in each year using the NIL-F as the reference.

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

論文審査の要旨および結果

1. 論文評価点数

評価項目	主査 (義平教授)	副査 (三枝教授)	副査 (小八重准教授)
テーマのたて方	5	5	5
研究の背景	5	5	5
研究の方法	5	5	3
研究の結果	5	5	3
考察と結論	5	5	3
参考論文	5	5	5
合計	30	30	24

・各評価項目を5点、3点、1点で評価

・全ての審査委員が20点以上(30点満点)をつけたことをもって、本審査終了

2. 論文審査の要旨および結果

1) 研究の背景

日本のダイズの収量は2019年で全国平均152kg/10aと低く、単収が向上し続けている米国全国平均349kg/10aと比較すると極めて低く、作付面積の低迷の要因の一つとなっている。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、必ずしも増収しないとする報告も少なくない。密植時増収を実現しうる理想的草型として、分枝収量に依存せず、かつ耐倒伏性を有する主茎型品種による密植多収モデルが提案されており、主茎型品種に高い着英性と耐倒伏性を付与した品種の開発が求められている。また耐倒伏性の品種育成に関して、年次間差の少ない簡易で安定的な耐倒伏性の評価方法が求められている。

2) 研究の目的

第一に主茎英数の確保に重要な長花梗特性と半無限伸育性を付与した系統を用いた栽植密度試験により、各形質が密植適応性に及ぼす効果について明らかにする。第二に耐倒伏性品種「トヨハルカ」に由来する耐倒伏性QTLを有した耐倒伏性系統を用いた比較試験により、年次間差の少ない耐倒伏性評価法の検討と耐倒伏性QTLが耐倒伏性関連形質に及ぼす効果の同定、および耐倒伏性QTLの遺伝領域候補の絞り込みを検討する。

3) 論文の要旨

第I章では、日米の収量格差を解消するための安定多収栽培技術としての主茎型品種を用いた密植栽培について提案し、主茎英数を増加させうる長花梗特性および半無限伸育性と、密植時の倒伏多発による減収を回避する耐倒伏性に関する既往の研究を整理し、その密植時多収に対する農業的

意義を明確にした。

第Ⅱ章では、本研究で用いる品種、系統の背景や方法の概略を述べた。

第Ⅲ章では、長花梗特性を導入した主莖型系統を用いた2ヵ年の栽植密度試験の結果について述べた。長花梗系統は主莖の莖頂部の花梗長が長く、一節英数が多く、密植時の個体当り英数を維持することで高い面積当り英数をもたらした。密植時の多収を実現していた。

第Ⅳ章では、半無限伸育性を導入した主莖型系統を用いた、2ヵ年の栽植密度試験の結果について述べた。半無限伸育系統は33本m⁻²以下の栽植密度区においては密植による増収効果を示したが、それを上回る密植条件下において減収に転じた。半無限伸育性系統は、栽植密度に対する分枝可塑性が高いと考えられ、密植にともない分枝収量が減少し、密植による安定多収の実現が困難であると推察できた。一方、疎植時の収量は高く、播種両提言が可能な疎植栽培時の増収効果について期待された。

第Ⅴ章ではトヨハルカ型耐倒伏性QTLを有した耐倒伏性系統と通常品種の比較試験の結果を紹介した。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、圃場での倒伏の有無にかかわらず、耐倒伏性系統が倒伏性に劣る品種に比べて安定して高く、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を明らかにした。また、トヨハルカ型耐倒伏性QTLは高い1次側根数をもたらした。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した。

さらに、耐倒伏性QTLの近傍に位置する3つの分子マーカーの遺伝子型の組み合わせが異なるNILsを用いた耐倒伏性関連形質の比較試験結果を示した。分子マーカー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り、耐倒伏性QTLはSat_099の近傍に位置することが示唆された。

4) 論文の結論

長花梗品種は高密植条件下でも一節英数を多く保ち、密植栽培による多収を実現できると考えられた。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、押倒し抵抗が強く、耐倒伏性に優れると考えられた。以上より、長花梗QTLおよび耐倒伏性QTLの導入は密植適応性の高い多収品種の育種に有用であると推察した。半無限伸育性品種については密植時多収を目指す上での課題がある一方、疎植栽培における多収の実現については期待が持たれた。

5) 本研究の評価

全国的にダイズの単収が低迷し、安定的多収技術の確立が求められている中で、主莖型品種を用いた密植栽培による安定多収栽培に資する品種特性の一つとして長花梗特性と耐倒伏性についてその有利性を示した点は大きく評価できる。

特に本研究で明らかにしたトヨハルカ型耐倒伏性QTLを導入した耐倒伏性品種「とよまどか」が先日リリースされた。さらに今後も既存品種への導入が検討されている。このことから、本研究で耐倒伏性QTL関連形質を同定し、その遺伝領域を深く絞り込んだ事は、北海道のみならず全国の耐倒伏性育種上の意義は非常に大きい。また、耐倒伏性の評価として従来のモーメント法について再評価するとともに、1次側根数の測定による簡易で安定的な評価を提案した点も高く評価できる。

また収量ポテンシャルを向上させうる形質として、長花梗特性の密植適応性を明らかにしたことは新規性があり、今後の密植多収栽培に適応する品種の育種においてこの知見が将来、活用できる

と考えられる。

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

3. 最終試験の結果

審査委員3名が最終試験を行った結果、合格と認める。

2021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 准教授 小八重 善裕