

窒素吸収能および生育型の異なるダイズ品種の
高 CO₂ 濃度・高温条件への適応性

**Adaptability to Elevated CO₂ Concentration and High
Temperature in Soybean Genotypes Differing in Ability of
Nitrogen Uptake and Stem Growth Habit**

東北大学大学院農学研究科

資源生物科学専攻

大寺真史

目次

第1章 緒言.....	1
第2章 CO ₂ 濃度と温度が窒素吸収能の 異なるダイズ品種・系統に及ぼす影響.....	7
第1節 物質生産および子実生産に及ぼす影響.....	8
第2節 光合成能に及ぼす影響.....	80
第3節 窒素蓄積能に及ぼす影響.....	132
第4節 小括.....	152
第3章 高CO ₂ 濃度・高温が生育型の 異なるダイズ品種・系統の生産機能に及ぼす影響.....	159
第1節 光合成能と物質生産および子実生産に及ぼす影響.....	160
第2節 窒素追肥の効果.....	206
第3節 小括.....	231
第4章 総合考察.....	235
摘要.....	244
引用文献.....	248
謝辞.....	261

略語一覧

A-Ci : 葉内 CO₂ 濃度－光合成

ARA (acetylene reduction activity) : アセチレン還元活性

PGR (plant growth rate) : 個体成長速度

DAS (days after sowing) : 播種後日数

DW (dry weight) : 乾物重

EMS (ethyl methanesulfonate) : エチルメタンスルホン酸

IPCC (intergovernmental panel on climate change) : 気候変動に関する政府間パネル

NUE (nitrogen use efficiency) : 窒素利用効率

PPFD (photosynthetic photon flux density) : 光合成有効放射密度

OTC (open top chamber) : オープントップチャンバー

RCP (Representative Concentration Pathways) : 代表濃度経路シナリオ

RGR (relative growth rate) : 相対成長率

RHL (residual heterozygous line) : 残余ヘテロ接合体系統

RLGR (relative leaf growth rate) : 相対葉面積成長率

SLA (specific leaf area) : 比葉面積

TGC (temperature gradient chambers) : 温度勾配チャンバー

生育ステージ (Fehr ら 1971)

VX : X 葉期

R1 : 開花始期

R2 : 開花期

R3 : 莢伸長始期

R4 : 莢伸長期

R5 : 子実肥大始期

R6 : 子実肥大期

R8 : 成熟期

第1章 緒言

世界人口の増加に伴い、その活動は活発化して、これまでに地球環境には様々な変化が生じてきた。その中でも、大気 CO₂ 濃度 ([CO₂]) の上昇はメタンや亜酸化窒素などの他の温室効果ガスとともに将来の気候変動に大きな影響を及ぼす可能性があるため、最も注目すべき地球規模問題のひとつといえる (Mearns 2000)。これまでの歴史上、大気[CO₂]は増加の一途を辿り、最も大きな上昇程度を記録しているのがこの 200 年間である (Pritchard and Amthor 2005)。2014 年 4 月、北半球全体の平均[CO₂]が 400 μmol mol⁻¹ を超えたという世界気象機関 (WMO) の発表は記憶に新しい。また、同機関によれば、2015 年あるいは 2016 年までに地球全体の年平均[CO₂]は 400 μmol mol⁻¹ を超えると予測している (WMO 2014)。そのさらに先の動向は、人口変化、経済発展、技術変化などの要因が深く関与するため不明確であるが、いくつかの予測では 2100 年までに 600~1000 μmol mol⁻¹ まで上昇すると考えられている (Cox ら 2000) (図 1-1)。一方、産業革命以降の人為的な温室効果ガスの放出、その中でも[CO₂]の著しい上昇に伴い、世界の地上平均気温は今後も上昇を続けることが予想される。気候変動に関する政府間パネル第 5 次評価報告書 (IPCC 2013) で示された 4 つの代表濃度経路 (RCP) シナリオ (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0, RCP8.5) から予測して、2081 ~ 2100 年における世界平均地上気温の 1986 ~ 2005 年平均に対する上昇量は、0.3 ~ 4.8°C の範囲に入る可能性が高い (図 1-2)。このように、将来の地球は現状よりも高[CO₂]・高温環境になることが確定的であるが、そうした条件下で主要作物の物質生産性および収量性を把握することは極めて重要であり、これまでも様々な報告がなされている。

一般に、高[CO₂]は作物の物質生産量および収量を増加させる場合が多く、それは C4 光合成経路よりも C3 光合成経路を有する種でより顕著に見られることが明らかにされている (Bowes 1993, Rogers ら 1997, Kimball ら 2002, Pritchard and Amthor 2005)。また、高[CO₂]による光合成の促進とそれに伴う物質生産量の増加を十分に得るには、体内で増加する光合成産物 (糖) を蓄積させることなく利用できる高いシンク能が必須であるが、それは窒素吸収量が制限要因となる場合が多い (Sitt and Krapp 1999, Hungate ら 2003, Luo ら 2004)。このことは、高[CO₂]条件下における物質生産量の増加程度は、作物に対する窒素供給量と高い相関があるという多数の報告 (Nakagawa ら 1994, Ziska ら 1996, Rogers ら 1999, Stitt and Krapp 1999, Kim ら 2001, 2003a, b, Ainsworth and Long

2005, Kobayashi ら 2006) によって裏付けられる。高[CO₂]条件下で作物を栽培する場合に窒素吸収が制限される要因として、地上部における急激な成長量の増加 (Farage ら 1998, Stitt and Krapp 1999), ポット等を使用する場合には根域拡大の物理的制限 (Arp 1991, Stitt and Krapp 1999, Ainsworth ら 2002, Long ら 2004, Ainsworth and Long 2005) などが挙げられるが、ダイズなどのマメ科作物はイネなどの非マメ科作物とは異なり、根粒菌による窒素固定能を通じて、物質生産および子実生産に要する十分量の窒素を吸収し得るといふ (Allen ら 1988)。また、根粒菌は光合成産物を消費することから、高いシンク能となり得るといふ (Udvardi and Day 1997, Davey ら 1999)。しかしながら、窒素固定能の観点からダイズの物質生産量および子実生産量が高[CO₂]条件下で最大となるかは不明確のままである。

ダイズの利用できる窒素源として 3 つ挙げられる。すなわち、施肥窒素、土壌窒素、固定窒素である。その中で、窒素吸収量を高めるための最も一般的な方法は、窒素施肥量を増やすことである (Yoshida 1979, Watanabe ら 1983)。しかしながら、窒素施肥量を増加させることにより生産コストが上がること、環境負荷を起し得ることを考慮すると、将来の地球環境におけるダイズ生産は、窒素施肥量を適度に抑え、共生窒素固定能を最大限活用することが賢明で、かつ望ましい。これに関連して、共生窒素固定の遺伝的な改善は窒素吸収能を高めるためのひとつの選択肢であり、過去 35 年余りで、通常の品種よりも多量の根粒を着生する根粒超着生系統 (以下、超着生系統) がいくつか作出されてきた (Carroll ら 1985a, b, Day ら 1986, Gremaud and Harper 1989, Akao and Kouchi 1992, Pracht ら 1994, Song ら 1995)。しかしながら、これまでに作出されてきた超着生系統の生育および収量性は、その親で根粒通常着生系統 (以下、通常着生系統) のものよりも明らかに劣っていることがほとんどであった。したがって、超着生系統で実益を生み出すことは失敗に終わったと思われた (Herridge and Rose 2000, Sinclair 2004)。

近年、高収量品種であるエンレイ由来の新しい超着生品種「関東 100 号 (旧系統名: 作系 4 号)」が作出された (Takahashi ら 2003a)。根粒着生程度が通常のダイズは、生育後半に多量の窒素が葉から子実へ転流することで葉の窒素含量は低下し、それに伴い光合成能の低下、登熟期間の短縮が起こる。これがダイズの子実収量向上を阻む大きな問題点とみなされているが (Sinclair and de Wit 1975, 1976, Boote 1981, Egli ら 1984, Salado-Navarro ら 1985), 生育後半でも窒素欠乏による生理機能の低下を起しにくい関東 100 号は、その問題を解決する可能性を持つと期待された (国分 2001)。通常の生

育条件下において、生育前半はエンレイよりも劣ることが多いが (Maekawa ら 2003, Matsunami ら 2004), 収量は同等か, それ以上という結果が得られた (Takahashi ら 2003b). 関東 100 号はこれまでに作出されてきた超着生系統の中で, 初めて実用形質を備えた品種といえる. 実際, 関東 100 号は, 施肥窒素の割合や種類に関係なく葉内窒素含量と光合成能を高く維持する優れた特性があり (Maekawa ら 2003, Takahashi ら 2005), それは Rubisco およびクロロフィル含量が高いことに由来する (Maekawa and Kokubun 2005).

このように, 優れた窒素固定能と光合成能を有する超着生系統の特性は, 高[CO₂]による物質生産量および子実生産量の増加を促進する可能性があると考えられる. 一方, 高[CO₂]条件下でダイズを用いた試験はこれまでも多数報告されているが, 高[CO₂]と温度の交互作用を含めた報告は多くない. さらに, そのような条件下において実用形質を備えた超着生系統を用いて試験することは, 将来の地球環境下における超着生系統の可能性を探るという意味で非常に意義深いとともに, 新たな知見となる.

国連の推計によれば, 2050 年には世界の総人口は 92 億人 (2000 年比 153%) に達するとされている (UN 2013). この 92 億人の食料消費を賄うためには, 食料生産量を 69 億 t (2000 年比 155%) に引き上げる必要があり, このうち穀物は 12 億 t (2000 年比 165%) の生産量を増加させる必要があるとされている (農林水産省 2013). 一方, 前述のとおり, 高[CO₂]条件下で作物の物質生産量および収量は増加するケースが多く, それは主に光合成能が高まることに起因する. しかし, それは短期的な応答であるケースが多く, 長期的にさらされた作物は高[CO₂]に馴化して光合成の促進程度が低下する, いわゆる光合成のダウンレギュレーションを発現することが報告されている (Sage 1994). 中長期的に食料需給の逼迫が懸念される中, ダウンレギュレーションの発現程度を軽減させることは, 限られた耕地面積で最大限の収量を確保するという観点からも重要である.

ダウンレギュレーションの発現メカニズムについて, 植物体内では高[CO₂]条件下で高まった光合成能により光合成器官とその隣接部位に余剰の糖が蓄積することが主要因のひとつといわれる (Ainsworth and Long 2005). Sicher ら (2010) は, 高[CO₂]条件下で通常ダイズ系統が物質生産量および収量の増加を示したのに対し, 矮性ダイズ系統がそのような増加を示さなかった要因は, シンクサイズの制限に伴う糖の蓄積であると報告している. シンクサイズという観点から, Ziska and Bunce (2000) は有限伸育型系統 (以下, 有限型) よりも無限伸育型系統 (以下, 無限型) の方が高[CO₂]による収量の増加程度が大きいと報告している. このことから, 高いシンク能が高[CO₂]条件下

におけるダウンレギュレーション発現を軽減する方向に作用する可能性が高いと考えられる。しかしながら、伸育型の異なる準同質遺伝子系統を用いた試験を行った Ainsworth ら (2004) の報告では、いずれの伸育型も高[CO₂]による光合成能の促進が見られ、ダウンレギュレーションは発現しなかったとしていることから、有限型と無限型の反応性は必ずしも一様ではない。よって、無限伸育という形質がダウンレギュレーション発現の軽減に機能するのか明らかにするためには、さらなる検証が必要である。

ダウンレギュレーション発現のもうひとつの要因は、高[CO₂]条件下で助長される体内窒素濃度あるいは葉内窒素濃度の低下といわれる (Ainsworth and Long 2005, Kanemoto ら 2009)。Farage ら (1998) は、イネにおける光合成のダウンレギュレーション発現程度は、十分な窒素供給で軽減されると報告している。この他にも、様々な作物において同様の報告がなされている (Pettersson and McDonald 1994, Rogers ら 1996, Ainsworth ら 2003, Anten ら 2003, Sanz-Sáez ら 2010)。一方、ダイズは他の非マメ科作物と異なり窒素固定能を有するという理由のためか、窒素施肥がダウンレギュレーションの発現程度を軽減し得るのか検証した報告は非常に少ない。根粒菌による窒素固定能は最大繁茂期にピークを迎え、以後低下していくことから (高橋ら 2003, 高橋 2005)、生育後半は少なからず体内窒素が不足していると考えられる。よって、ダイズにおいても、十分量の窒素施肥、とりわけ生育後半における持続的な窒素施肥がダウンレギュレーション発現を軽減し得るのか明らかにすることは意義深い。

本研究では、第 2 章で[CO₂]と温度が超着生系統とその親系統である通常着生系統、根粒を着生しない非着生系統の物質生産および子実生産に及ぼす影響を形態・生理的な面から解析した。第 3 章では、高[CO₂]による物質生産量および子実生産量の増加を頭打ちにし得る光合成のダウンレギュレーションに着目し、無限型ではその発現が抑えられるのか生理・生態的な面から検証した。そして第 4 章では、それまでの結果を踏まえて、将来予測される地球環境に対して超着生系統と無限型が高い適応性を持つのか、ソース能/シンク能の面から総合的に考察した。

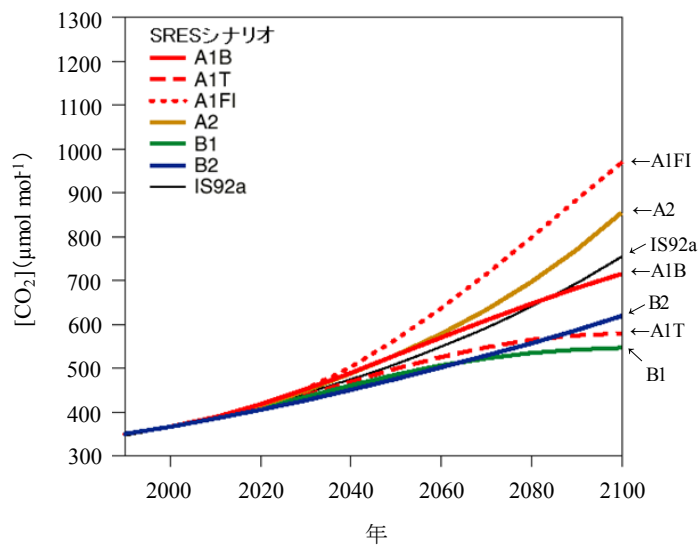


図1-1. 2100年までの大気[CO₂]の予測推移
 IPCC第3次評価報告書より抜粋・改図.
 SRESシナリオに関しては以下を参照.
http://www.data.kishou.go.jp/climate/cpdinfo/ipcc_tar/spm/scenario.htm

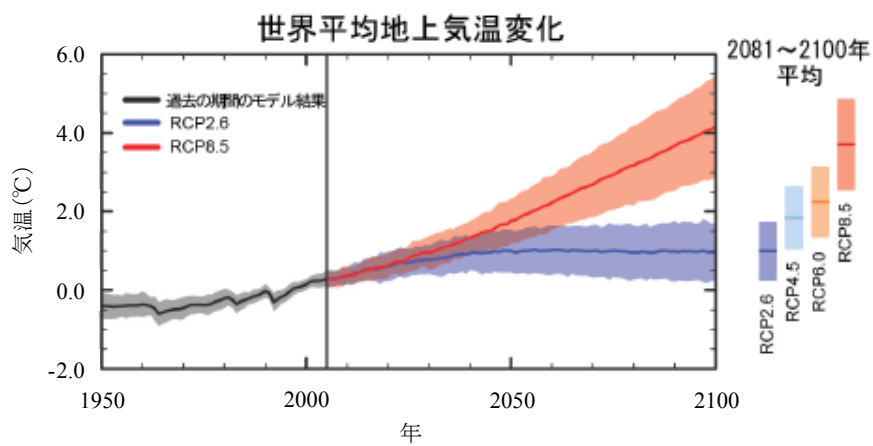


図1-2.複数の気候予測モデルに基づく1950～2100年の世界平均地上気温の経年変化(1986～2005年の平均との比較)
 全てのRCPシナリオに対して、2081～2100年の平均が取る可能性の高い値の範囲を縦のカラーバーで、対応する中央値を水平線で示している。
 IPCC第5次評価報告書 第一作業部会報告書(自然科学的根拠)(気象庁訳)より抜粋・改図。
 RCPシナリオに関しては以下を参照。
<http://www.nies.go.jp/whatsnew/2011/20110926/20110926.html>

第2章 CO₂濃度と温度が窒素吸収能の異なるダイズ品種・系統に及ぼす影響

高[CO₂]条件下において、通常着生系統と非着生系統の物質生産能および子実生産能を比較した報告はこれまでもなされている。例えば、Nakamura ら (1999) は、高[CO₂]条件下における通常着生系統では乾物重の増加が見られたが、非着生系統ではそのような増加は見られなかったと報告している。Lüscher ら (2000) は、ダイズと同じマメ科作物であるアルファルファを供試し、根粒活性が通常の系統では高[CO₂]条件下で乾物重と窒素収量の増加が見られたのに対し、根粒活性が低い準同質遺伝子系統ではそれらの増加は見られなかったと報告している。また、Ainsworth ら (2004)、Oikawa ら (2010) は、高[CO₂]条件下における通常着生系統の増収程度は、非着生系統よりも大きかったと報告している。一方で、高[CO₂]条件下において超着生系統がどのような物質生産および子実生産を示すのか明らかにした報告は極めて少ない。高[CO₂]条件下で通常着生系統の Bragg とその突然変異体で超着生系統の nts1007 を供試して物質生産や光合成等の比較を行った結果、それらの増加あるいは促進程度は nts1007 よりも Bragg の方が大きかったという Bandara ら (1998) の報告はあるが、nts1007 は実用形質を備えた系統ではない。そのため、前章でも記したが、実用形質を備えた超着生系統を供試するということは意義深い。本章の目的は、将来予測される環境条件（主に高[CO₂]、高温条件）下で、超着生系統が通常着生系統あるいは非着生系統と比較して、どのような物質生産および子実生産を示すのか形態的・生理的な面から解明することである。そして、地球環境に対する負荷を軽減した栽培法および適応技術の開発と安定多収生産を実現するための方向性を示すことを目標とした。

第1節 物質生産および子実生産に及ぼす影響

本節では、超着生系統が異なる[CO₂]、温度条件下で通常着生系統、非着生系統と比較してどのような物質生産能および子実生産能を示すのか明らかにすることを目的とした。それに先立ち、生育環境条件を把握しておくことが得られた結果を正確に考察する際の前提となる。まず気象データとして、本研究で利用した温度勾配チャンバー内の試験期間中の[CO₂]と温度、また試験地の全天日射量のデータをまとめた。次いで、[CO₂]・温度が超着生系統に及ぼす影響を評価するため、以下の2つの試験を実施した。試験1では、[CO₂]、温度あるいは[CO₂]と温度の交互作用（[CO₂]×温度）が通常着生系統と超着生系統、非着生系統の生育形態、物質生産量および子実生産量に対して、どのような影響を及ぼすのか詳細な測定・分析のもと評価した。また、試験2では、通常着生系統とそれを親系統に持つ超着生系統を3ペア同時に用いることで、試験1で得られた結果が他のペアにも共通するのか検証した。同時に、イネやその他のイネ科作物において高[CO₂]による高い増収効果を得るには、生育後半までその生育量の増加に見合う継続的な窒素供給が不可欠であるといわれている中で（Reddy and Hodges 2000, Kim ら 2003a, b）、ダイズにおいても同様のことがいえるのか検証した。

材料および方法

1. 材料

試験1は2005年～2007年の3ヵ年、試験2は2007年の1ヵ年のみ実施した。

試験1では、2005年に遺伝的に根粒着生能の異なる3系統としてエンレイ、関東100号、En1282を用いた。エンレイは通常着生能を有し、関東、北陸から中国地方まで広域にわたって栽培されている代表的な優良中生の系統である。また、関東100号は超着生系統En-b0-1（エンレイ×En6500）の中から選抜した個体であるが（Takahashi ら 2003a）、その過程でタマホマレと自然交雑していたことが確かめられている（Yamamoto ら 2004）。En6500はエンレイにEMS（エチルメタンサルホネート）処理をして生じた突然変異体である（Akao and Kouchi 1992）。En1282はエンレイ由来の根粒非着生突然変異系統である。2006年には2005年に用いた3系統の他に、En-b0-1、タマホマレも用い

た。根粒着生程度のみ異なる系統間で比較を行う場合に、純粋なエンレイ由来の超着生系統 En-b0-1 を用いる必要があると考えられた。また、関東 100 号を他の系統と比較・検討する場合、タマホマレも含める必要があると考えられた。タマホマレは根粒通常着生能を有し、南関東から中国地方において栽培される多収で晩生の系統である。2007 年にはエンレイ、En-b0-1、En1282 の 3 系統を用いた。

試験 2 では、試験 1 で用いた全 5 系統に加え、Shinpaldalkong2, SS2-2 も用いた。SS2-2 は通常着生系統である Shinpaldalkong 2 由来の超着生系統であり、Lee ら (1997) によって育成されたものである。遺伝的に根粒着生程度のみ異なる多数の系統を用いて比較することが必要であると考えられた。

2. 栽培方法

本研究は、独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構東北農業研究センター（北緯 39 度 44 分，東経 141 度 7 分）温度勾配実験施設グラディオトロンの温度勾配チャンパー（TGC：間口 6m×奥行き 24m）内（図 2-1）にて行った。2005 年 6 月 7 日，2006 年 6 月 14 日は 1/5000a ワグネルポット（直径 15.9cm×高さ 19.0cm：約 3.77 L）に，2007 年 6 月 17 日は 7 L ポット（直径 20.8cm（上面），18.0cm（下面）×高さ 25.5cm）に 4 粒または 5 粒ずつ播種し，それぞれ 6 月 17 日，6 月 28 日，6 月 28 日に一本立てとなるよう間引いた。供試土壌はアロフェン質黒ボク土（農耕地土壌分類委員会 1996）である。肥料は全量基肥で N - P₂O₅ - K₂O を 0.3 - 2.0 - 1.0 g pot⁻¹，消石灰を 5 g pot⁻¹（2007 年のみ 10 g pot⁻¹）施用した（窒素施肥区：+N 区とする）。また，2005 年のみ窒素肥料を施用しない窒素無施肥区（N - P₂O₅ - K₂O を 0 - 2.0 - 1.0 g pot⁻¹，消石灰を 5 g pot⁻¹）も同時に設けた（-N 区とする）。播種前の種子には市販の根粒菌（*Bradyrhizobium japonicum*）「まめぞう」（十勝農協連 帯広）を接種した。グラディオトロンには[CO₂]の異なる 2 棟の TGC，すなわち標準[CO₂]棟（外気[CO₂]）と高[CO₂]棟（外気+200 μmol mol⁻¹）があり，標準[CO₂]棟に標準[CO₂]区を，高[CO₂]棟に高[CO₂]区をそれぞれ設けた。各棟とも入口から出口にかけて昼夜を問わず安定的に約 6 ~ 7°C の気温差が維持されているが，この温度勾配は入口（前室）の空調機器，日射熱，補助暖房，出口のファンと空気加熱器によって保たれている（Okada ら 2000）。

図 2-1 に示したように，試験 1 では入口より 3.5 ~ 6.0m の位置を低温区，20.0 ~ 22.5m の位置を高温区とし，標準[CO₂]・低温区（A-L 区），高[CO₂]・低温区（E-L 区），標準

[CO₂]・高温区 (A-H 区), 高[CO₂]・高温区 (E-H 区) の 4 処理区を設けて試験した。また, 試験 2 では, 入口より 13.0 ~ 15.5m の位置に標準[CO₂]・中温区 (A-M 区), 高[CO₂]・中温区 (E-M 区) を設けた。系統, ポットは両[CO₂]棟に同数ずつ配置した。同処理区内でも北側 (入口側) から南側 (出口側) にかけて 2.5m 分の温度勾配 (約 0.7°C) が生じること, 東側と西側で日照条件が多少異なることから, ポットは定期的にローテーションを行った。TGC 内の各処理区には水深 5cm 程度のプールを設け, ポット底面および下辺に設けた直径 2 ~ 3cm の穴から吸水し, 乾燥ストレスを受けないように栽培した。また, 2007 年の高温区のみ自動灌水装置 (屋外用自動水やりタイマー, National) を用いて地上部からも定時的に灌水した。さらに, 栽培の過程で病害虫が発生しないように適宜農薬を施した。本試験の[CO₂], 温度, 窒素肥料, ポットサイズの概要については, 表 2-1 にまとめた。

3. 調査項目およびその方法

1) 気象データ

生育環境の気象データとして, チャンバー内の[CO₂], 気温, 地温 (2007 年のみ), 全天日射量をまとめた。チャンバー内の[CO₂], 気温の測定は, 内部備え付けの記録装置で 30 分毎に行い, 地温は各処理区中心部のポットに設けたおんどとり (小型防水データロガーTR-5S シリーズ, 株式会社ティアンドデイ) で 30 分毎に測定し, 記録した。また, 全天日射量に関しては東北農業研究センターやませ気象変動研究チームが日照日射計でモニタリングした厨川気象データを使用した。

2) 生育調査

試験 1

生育調査として, 2005 年は栄養成長期 (V1 (Fehr ら 1971) : 10DAS (播種後日数)), 開花始期 (R1 : 35DAS), 成熟期 (R8 : 144DAS) に, 2006 年は栄養成長期 (V1 : 12DAS, V4~6 : 24DAS, V6~10 : 31DAS), 開花期 (R2 : 52DAS), 成熟期 (R8 : 141DAS) に, 2007 年は成熟期 (R8 : 113DAS, 125DAS) に主茎長, 主茎節数, 分枝数を測定した (ただし, 分枝数は成熟期のみ)。主茎長は子葉節から茎の成長点までの長さ, 主茎節数は子葉節を第 1 節とし, 分枝数は 2 節以上を有する分枝の本数とした。また, 子葉節より上部の葉, 茎+葉柄, 莢, 子実を地上部, 子葉節より下部の根, 根粒を地下部と定め, 2005 年は開花始期 (R1 : 35DAS), 莢伸長期 (R4 : 69DAS), 成熟期 (R8 : 144DAS)

に、2006年は栄養成長期（V6~10：31DAS）、莢伸長始期（R3：64DAS）、成熟期（R8：141DAS）に、2007年は開花始期（R1：42DAS）、莢伸長始期（R3：55DAS）、子実肥大始期（R5：75DAS）、成熟期（R8：113DAS）に各処理区の各系統を4個体または5個体ずつサンプリングした。ただし、2005年のR1、R4は高温区のみ、R8は地上部のみサンプリングした。また、2006年のV6~10、R3の地下部は、エンレイ、En-b0-1、En1282の3系統のみ、R8は地上部のみサンプリングした。子実以外を部位別に80℃で3日間以上通風乾燥させた後、それぞれの乾物重を測定した。

試験2

生育調査は成熟期（R8：125DAS）にのみ行った。調査基準、方法に関しては試験1と同様である。

3) 子実重とその構成要素

R8にサンプリング後、子実重とその構成要素を調査した。構成要素としては、精粒重、精粒数、百粒重、莢数、稔実歩合、一莢粒数、節数、収穫指数を測定・算出した。子実は精粒、屑粒に分けて調査し、精粒のみを子実とした。サンプリング前の裂莢により飛散した子実については、稔実莢から予測される子実数と一粒重より算出し、それらを合算して個体あたりの子実重とした。なお、子実重は30℃で通風乾燥後に秤量した。莢について、精粒が一粒でも確認されるものを稔実莢、それ以外を不稔実莢として分別し、稔実莢のみを莢数と定めた。稔実歩合は稔実莢と不稔実莢を合わせた総莢数に対する稔実莢数の割合とした。一莢粒数は精粒数を稔実莢数で除して算出した。節数は主茎節と分枝節を合わせた総節数とし、収穫指数はR8における個体乾物重に対する精粒重の割合とした。なお、試験1、試験2とも同様の調査基準、方法で行った。

結果

1. 温度勾配チャンバー内の生育環境

本研究で利用したTGC内の気象データとして、生育期間中の[CO₂]、気温、地温（2007年のみ）、全天日射量に関して、試験1、試験2の結果を同時に示した（図2-2～2-5、表2-2～2-4）。ただし、気温に関しては、両[CO₂]区で無視できる程度の差しか認められなかったため、標準[CO₂]区で測定された値を代表として示した。

1) [CO₂]

生育期間中の標準[CO₂]区, 高[CO₂]区の平均[CO₂]はそれぞれ, 2005 年が 383 μmol mol⁻¹, 584 μmol mol⁻¹, 2006 年が 389 μmol mol⁻¹, 583 μmol mol⁻¹, 2007 年が 390 μmol mol⁻¹, 586 μmol mol⁻¹であった (図 2-2, 表 2-2). CO₂制御装置の一時的な故障により, 特に 2007 年では数日間の変動が見られたが, 生育期間全体をとおしてみると高[CO₂]区の[CO₂]はほぼ正確に標準[CO₂]+200 μmol mol⁻¹であったといえる. また, 年次間でも無視できる程度の差であったと考えられる.

2) 気温

生育期間中の低温区, 高温区の平均気温はそれぞれ, 2005 年が 20.5°C, 24.9°C, 2006 年が 19.6°C, 24.4°C, 2007 年が 20.3°C, 24.9°Cであった. また, 中温区の平均気温は 23.5°Cであった (図 2-3, 表 2-2). 低温区と高温区は, 常に 4±1°C程度の気温差が維持されていた. ただし, 2005 年, 2006 年は 60DAS 前後に高温区の気温が一時的に 40°Cを超える時間帯があった.

3) 地温

2007 年のみ測定した生育期間中の地温は, 両[CO₂]棟の低温区間, 中温区間, 高温区間でそれぞれややばらつきが見られた (図 2-4, 表 2-3). すなわち, 平均地温は A-L 区 > E-L 区, A-H 区 > E-H 区, A-M 区 < E-M 区という関係であり, いずれも 1°C未満の差であった. 地温に対する[CO₂]の影響として一定の傾向は見られなかった. 一方, 低温区と高温区の差は, 3°C未満であった.

4) 全天日射量

生育期間中の全天日射量に関して, 各月の上旬, 中旬, 下旬, 1ヶ月それぞれの平均値を算出した. また, 月積算全天日射量, 生育期間中の積算全天日射量を算出した (図 2-5, 表 2-4). 6月, 7月の積算全天日射量は, 2005 年, 2006 年と比べて 2007 年が著しく多かった. 一方, 8月, 9月に関しては 2007 年よりも 2005 年, 2006 年の方が多かった. また, 生育期間中の積算全天日射量は 2005 年と 2006 年の間にほとんど差がなかったが, 2007 年だけは 2005 年, 2006 年よりも 150 MJ m²程度 (約 8%) 多かった.

2. 各生育指標に及ぼす影響

R8 における主茎長, 主茎節数, 分枝数を年次別にまとめた (表 2-5 ~ 2-8).

試験 1

1) 主茎長

主茎長は、生育期間をとおして高[CO₂]による大きな影響は見られず、R8においても標準[CO₂]区とほぼ同等であった（表 2-5 ~ 2-7）。一方、温度の影響は大きく、生育前半は低温区よりも高温区で有意に長かった（データ略）。R8 における反応性は年次により異なり、2005 年では低温区 < 高温区、2006 年では低温区 ≒ 高温区、2007 年では低温区 > 高温区と相反する結果となった。また、[CO₂]と温度の交互作用は見られなかった。R8 における系統間の比較では、概ねタマホマレ ≒ 関東 100 号 > エンレイ ≒ En-b0-1 > En1282 という結果であった。なお、R8 における年次間の絶対値の比較として、2005 年の主茎長は 2006 年、2007 年に比べて著しく長かった。

2) 主茎節数

主茎節数は、高[CO₂]の影響が見られなかった（表 2-5 ~ 2-7）。また、温度の影響として、R4 までは低温区 ≒ 高温区という関係であったが（データ略）、R8 は年次により異なり、2005 年、2006 年では低温区 ≒ 高温区、2007 年では低温区 ≧ 高温区という関係であった。[CO₂]と温度の交互作用は見られなかった。なお、R8 における系統間の比較では、概ねタマホマレ ≒ 関東 100 号 > エンレイ ≒ En-b0-1 ≒ En1282 という結果であった。

3) 分枝数

分枝数は、系統間でばらつきはあるが、高[CO₂]による大きな影響は見られなかった（表 2-5 ~ 2-7）。一方、温度の影響として、2005 年は R8 において低温区 ≧ 高温区という関係であったが、2006 年、2007 年では必ずしもそのような傾向は見られなかった。R8 において、系統間には大きな差が見られなかった。

試験 2

1) 主茎長

R8 における主茎長は、タマホマレ、関東 100 号、Shinpaldalkong 2、SS2-2 では高[CO₂]によって有意に長くなった（表 2-8）。また、En-b0-1、SS2-2 の両超着生系統はそれぞれの親系統で通常着生のエンレイ、Shinpaldalkong 2 よりもやや短かったが、エンレイ、タマホマレ両系統を親に持つ関東 100 号は、タマホマレ ≒ 関東 100 号 > エンレイという関係にあった。根粒非着生系統の En1282 はエンレイ、En-b0-1 よりも短かった。なお、高[CO₂]に対する主茎長の反応性は、根粒着生程度の異なる系統間で違いが見られなかった。

2) 主茎節数

R8における主茎節数は、高[CO₂]による影響が見られなかった（表 2-8）。また、系統間に有意な差は見られたが、根粒着生程度の異なる系統間で比較した場合には一定の傾向が見られなかった。

3) 分枝数

R8における分枝数は、系統により高[CO₂]の影響が異なったが、根粒着生程度の異なる系統間で比較した場合には一定の傾向が見られなかった（表 2-8）。

3. 物質生産に及ぼす影響

物質生産能の指標として、地上部乾物重、地下部乾物重、それらの部位別の乾物重とサンプリング時期間の乾物増加量（ ΔDW ）の測定、算出結果を示した（図 2-6 ~ 2-11, 表 2-9 ~ 2-39）。

試験 1

1) 地上部乾物重

R1 まではいずれの系統も高温区で高[CO₂]による地上部乾物重の有意な増加が見られたが、低温区では必ずしも高[CO₂]区の方が高いとはいえなかった（図 2-6 ~ 2-8）。En1282 以外の系統は、R3, R4 においても標準[CO₂]よりも高[CO₂]区の方が高かったが、2007 年の高温区だけは高[CO₂]による増加が見られなかった。R8 において、2006 年のエンレイでは高[CO₂]による地上部乾物重の増加が見られたが、その他の系統では増加が見られず、高[CO₂]区の関東 100 号ではむしろ低下した。一方、2007 年はいずれの系統においても高[CO₂]による影響は見られなかった。地上部乾物重に対する温度の影響として、生育前半は低温区よりも高温区の方が著しく高かったが、生育が進むにつれてその差は漸減し、R8 ではほぼ同じ値であった。また、生育前半における En1282 の地上部乾物重は他の系統と差が見られなかったが、生育後半は著しく劣り、概ねタマホマレ > エンレイ ≒ En-b0-1 ≒ 関東 100 号 >> En1282 という関係にあった。なお、エンレイ / En-b0-1, タマホマレ / 関東 100 号の間には、[CO₂]、温度に対する反応性に違いは見られなかった。

2) 地下部乾物重

高[CO₂]が地下部乾物重に及ぼす影響についても、地上部乾物重とほぼ同様であった（図 2-9 ~ 2-11）。すなわち、R1 まではいずれの系統でも高[CO₂]による増加が見られた。しかしながら、R3 以降は年次間、系統間でばらつきが見られた。温度の影響に関して

も地上部乾物重とほぼ同様で、生育前半は低温区よりも高温区の方が高いが、後半はその差が小さくなった。また、En1282 の地下部乾物重は生育後半になっても他の系統間よりもやや小さい程度で、地上部乾物重で見られたほどの大きな差はなかった。また、高温区におけるエンレイの地下部乾物重は En-b0-1 を大きく上回ったが、低温区では大きな差は見られなかった。

3) 部位別の乾物重

各生育ステージでサンプリングした個体の部位別乾物重とその分散分析結果を表 2-9 ~ 2-35 に示した。

R1 まではほぼすべての部位の乾物重が高[CO₂]によって増加し、それは特に高温区で顕著であった。R3 以降は 2007 年の高温区のみ異なる傾向が見られた。すなわち、2005 年と 2006 年、2007 年の低温区は、根粒着生系統の子実重（粗粒重）以外で、R3 以降も高[CO₂]によって乾物重が増加したが、2007 年の高温区は高[CO₂]による増加が見られなかった。温度の影響として、生育前半はいずれの部位の乾物重も低温区より高温区の方が大きかったが、生育後半はその差が漸減した。生育期間をとおして、[CO₂]は茎（+葉柄）に及ぼす影響が大きく、温度は葉、茎+葉柄、子実（粗粒重）に及ぼす影響が大きかった。部位別の乾物重に関しても、エンレイと En-b0-1、タマホマレと関東 100 号の間には、[CO₂]、温度に対する反応性に違いは見られなかった。

4) 乾物増加量

2005 年の R1 - R4 間、2006 年の V6~10 - R3 間における個体あたりの乾物増加量（ Δ DW）は、En1282 を除いて標準[CO₂]区よりも高[CO₂]区の方が大きかった（表 2-36, 2-37）。部位別に見ると、葉と茎+葉柄の数値が大きいことから、この期間の高[CO₂]による Δ DW は主に地上部の増加によるものであった。また、関東 100 号、En-b0-1 はエンレイよりも Δ DW が大きかった。一方、2007 年の R1 - R3 間における Δ DW は、高[CO₂]区よりも標準[CO₂]区の方が大きかった（表 2-38）。R3 - R5 間における Δ DW は、エンレイでは高[CO₂]区の方が大きかったものの、高温区の En-b0-1、En1282 では高[CO₂]区の方が著しく小さかった。

試験 2

R8 における部位別の乾物重と高[CO₂]がそれらに及ぼす影響について表 2-39 にまとめた。

茎乾物重は、根粒着生程度に関わらず、高[CO₂]によって増加するが多かったが、

その他の部位に関しては系統間で多少の差はあるものの、高[CO₂]による乾物重の増加は見られなかった。これにより、個体乾物重は、関東 100 号を除いて標準[CO₂]区≦高[CO₂]区という関係であった。一方、非着生系統である En1282 を除いて行った分散分析により、すべての部位の乾物重で系統の有意な影響が見られた。しかしそれは通常着生系統/超着生系統という 2 つのグループではなく、エンレイ/En-b0-1、タマホマレ/関東 100 号、Shinpaldalkong2/SS2-2 という 3 つのグループ間での有意差であると考えられ、根粒着生程度の違いが高[CO₂]条件下における物質生産能に影響を及ぼしたとはいえなかった。

4. 子実生産に及ぼす影響

[CO₂]、温度が子実生産能に及ぼす影響を明らかにするため、子実重およびその構成要素の測定・算出結果を表 2-40～2-47 に示した。

試験 1

2005 年、2006 年の結果を表 2-40～2-44 にまとめた。関東 100 号、En-b0-1 では高[CO₂]により精粒重、精粒数が低下したが、それは主に莢数および稔実歩合の低下によるものであった。その結果、収穫指数も有意に低下した。温度の影響として、百粒重と節数については低温区>高温区という関係であった。また、2006 年に関しては、低温区の莢数は高温区よりも有意に多かったが、一莢粒数が低下したために精粒重の増加は見られなかった。また、低温区では高[CO₂]による精粒重の低下程度が小さかった。

2007 年は、いずれの系統においても高[CO₂]の影響は見られなかった(表 2-45, 2-46)。一方、温度の影響として、一莢粒数、節数は低温区>高温区という関係であったが、莢数の増加によって精粒数が確保されたことで、精粒重は低温区≦高温区という関係であった。また、収穫指数は高[CO₂]による低下が見られず、低温区≦高温区という関係であった。

試験 2

R8 における子実重とその構成要素、およびそれらの分散分析の結果を表 2-47. に示した。構成要素の中で、高[CO₂]の有意な影響が見られたのは節数と収穫指数だけであったが、系統の影響に関してはすべての構成要素で見られた。しかしながら、通常着生系統と超着生系統の間で一定の傾向は見られなかった。

考察

本節ではまず、本研究を行った TGC 内の気象データをまとめ、把握した。次いで、根粒着生程度の異なる系統がそれぞれの環境要因に対してどのような反応性を示すのか明らかにすることを目的とし、各生育指標、物質生産能、子実生産能について調査を行った。

1. 生育環境

TGC 内の標準[CO₂]区と高[CO₂]区の[CO₂]は、CO₂ 制御装置の一時的な故障期間を除けば、ほぼ正確に 200 μmol mol⁻¹ の差が維持されていた (図 2-2)。また、[CO₂]の一時的な変動が確認された期間は、サンプリングや光合成等の測定を行った時期と重なってはいなかった。さらに両[CO₂]棟の低温区、高温区、中温区同士は、無視できるほどの差であった (図 2-3)。以上のことから、TGC 内は生育期間をとおしてほぼ正確な環境設定がなされており、本章で行った試験から得られた結果は純粋に[CO₂]、温度の影響として評価できると考えられる。

2. 各生育指標

本節の試験 1 では、エンレイ/En-b0-1、タマホマレ/関東 100 号の親子間に主茎長、主茎節数、分枝数の差は見られず、またすべての系統で高[CO₂]による影響はほとんど見られなかった (表 2-5 ~ 2-7)。また、試験 2 で根粒着生程度の異なる 3 ペア (エンレイ/En-b0-1、タマホマレ/関東 100 号、Shinpaldalkong2/SS2-2) を用いた場合でも、それぞれの間で[CO₂]に対する各生育指標の反応性に大きな違いは見られなかった (表 2-8)。一般に、高[CO₂]自体は作物生産にプラスの働きをすることが多く (巽ら 2007)、過去のダイズに対する高[CO₂]試験のメタ解析 (111 試験, 平均 689 μmol CO₂ mol⁻¹) から、主茎長、分枝数はそれぞれ高[CO₂]により平均 6%、17%増加すると報告されている (Ainsworth ら 2002)。しかしながら、それら試験で用いたダイズは様々な伸育型 (有限、無限あるいは半無限) が混在している一方で、本研究で用いた 7 系統はすべて有限型であるため、比較は困難と思われる。なぜなら、伸育型は主茎長や主茎節数などの大きな決定要因であり、長期間にわたって伸長する無限型では、諸形質に対する高[CO₂]の効果が大きく現れる可能性が高いと考えられる。本研究で高[CO₂]の効果が見られなかった要因は解明できなかったが、有限型の超着生系統の諸形質は、[CO₂]、温度、あ

るいは[CO₂]×温度に対し、通常着生系統と同様の反応性を示すことが明らかとなった。

一方、温度の影響として、本研究のような適温を超えない程度の高温では一般に発育が促進され、開花、成熟までの日数が短くなる（巽ら 2007）。本研究においても、低温区よりも高温区で開花期、成熟期が少し早まる傾向にあった。したがって、生育期間が短くなって、特に主茎長で低温区>高温区という関係になることが予想された。しかし、主茎節数と分枝数は低温区≥高温区という関係であったものの、主茎長に関しては年次による変動が大きく、低温区で高くなる場合（2005年）と高温区で高くなる場合（2007年）があった（表 2-6, 2-8）。また、2005年とその他の年の主茎長には大きな差が見られた。2005年は播種日が7～10日早かったこと、初期生育が旺盛となって周囲の個体との光競合が生じ、結果的に徒長したことが主な要因であると考えられた。なお、達観調査で2005年の特に高温区の個体は2006年、2007年に比べて主茎が細く、節間や葉柄が長いといった徒長の特徴が確認された。

3. 物質生産能

生育前半では地上部、地下部の各部位の乾物重とも高[CO₂]によって増加する傾向が見られたのに対して、生育後半、特に R8 には標準[CO₂]区を下回る場合があった（図 2-6～2-11）。その標準[CO₂]区に対する高[CO₂]区の乾物重の割合の変化を経時的に把握するため、図 2-16～2-18 にその相対値を示した。本研究で得られた高[CO₂]に対する物質生産能の反応性は、生育前半と生育後半で異なると考えられる。Tobert ら（2004）のオープントップチャンバー（OTC）試験では、大気[CO₂]を2倍にすることにより物質生産量が約40%増加した。また Morgan ら（2005）の FACE 試験では、550 μmol CO₂ mol⁻¹ という環境下で地上部乾物重が17～18%増加した。これらの報告から、物質生産量の増加程度はその試験設計に依存的なところがあるが、正常な生育環境下で高[CO₂]にさらされた場合の乾物重は増加するはずである。本研究では生育後半でなぜ高[CO₂]による増加を見られなかったのだろうか。

比較的早い時期（R3）から高[CO₂]による乾物重の増加が見られなくなった2007年の高温区のみ傾向が異なるため、分けて考察する必要があると思われる。R5, R8 に着目した場合、2007年の高温区以外の葉、茎（+葉柄）の乾物重は高[CO₂]区で高かったが、子実重（粗粒重）は著しく低かった（表 2-17～2-19, 2-24～2-26, 2-31～2-35）。一方、2007年の高温区では、R1 - R3 間の△DW が高[CO₂]で低かったこと（表 2-38）、R8 における

高[CO₂]区の子実重は確保され、茎の乾物重も標準[CO₂]と同等以上であったことから、R3 には主に葉あるいは葉柄の乾物重が低下し始めていたという特徴がある。以上のことから推測すると、生育後半で高[CO₂]の効果が薄れた要因は以下のような可能性が考えられる。すなわち、2007 年の高温区以外では、生育後半の養分の主な転流先となる莢や子実（シンク能）が何らかの影響で確保されなかったことにより、そのフィードバック作用で光合成能あるいは窒素固定能の活性が抑えられ、乾物重の増加に結び付かなかった可能性である。一方、2007 年の高温区では、2005 年、2006 年に比べて R1 前後までの日射量が多く（図 2-5, 表 2-4）、生育が進んだことで比較的早い時期から葉の老化が始まり、高[CO₂]による光合成能の促進が短期間で終わってしまった可能性である。また、高[CO₂]の効果をj得るにはポットの大きさが影響することが指摘されている（Heagle ら 1999, Booker ら 2005）。本研究では小さいポットを使用したために、生育後半ほど根圏の制限による根の成長阻害、あるいは養水分の吸収能の阻害が考えられた。しかしながら、2005 年、2006 年と比べて 2 倍程度大きなポットを使用した 2007 年において、生育後半の高[CO₂]の効果がより顕著に低下したことから、本研究ではそのような根圏制限の影響は小さかったと判断される。

温度の影響として、生育前半は高温によって物質生産能が促進されたものの、生育が進むにつれてその影響が小さくなった。また、前述のとおり高温条件下では生育期間は短縮され、低温区よりも物質生産量は低下することが予想されたが、必ずしもそのような傾向は見られなかった。よって、本研究からは、低温区と高温区の 4 ~ 5°C という気温差がダイズの長期的な物質生産量に及ぼす影響はそれほど大きくないということが示唆された。

また本研究で、生育前半における En1282 の乾物重は、根粒着生系統と同等か上回る場合があるとともに、高[CO₂]による乾物重の増加も見られたが、R8 では乾物重が明らかに劣った。また、根粒着生系統で高[CO₂]の顕著な効果が見られた茎においても、標準[CO₂]区と同程度であった（図 2-6 ~ 2-11, 表 2-9 ~ 2-35）。このことから、イネと同様、生育後半まで高[CO₂]の効果を維持するには、生育に見合った窒素の供給が不可欠であり、それには窒素固定能が重要な役割を果たすということが示唆された。

高[CO₂]・高温条件下では光合成速度が高まることから、超着生系統は多量の根粒菌を最大限機能させ、乾物重の増加程度が通常着生系統よりも大きくなると予想された。そして、その検証が本研究の主な目的のひとつであった。しかしながら、試験 1, 試験

2のどの処理区においても通常着生系統と大きな差は認められなかったことから(図2-6~2-11, 表2-9~2-39), 超着生系統と通常着生系統の高[CO₂]・高温に対する物質生産能の反応性に差はないということが明らかとなった。

4. 子実生産能

高[CO₂]がダイズの子実生産量を高めるという報告は多い。例えば, Ainsworthら(2002)は, 高[CO₂]によって一粒重に変化は見られないが, 莢数が19%増加することにより, 子実重が24%増加すると報告している。そのため, 本研究においても, 子実生産量は高[CO₂]によって増加することが予想された。しかしながら, 2005年, 2006年では高[CO₂]によって子実重は低下し(特に超着生系統), 2007年においても子実重に対する高[CO₂]の効果は見られなかった(表2-40~2-47)。

2005年, 2006年における子実重の低下の主な要因は稔実莢数の減少であったが, 花器形成過程または形成後の生育環境において何らかのストレスがかかっていた可能性が高い。特に, 子実重の低下は高温区で顕著に見られ, 低温区では多少軽減されていたことから, 少なくとも高温ストレスがひとつの要因であったと考えられる。一方, 2007年の試験1においてはすべての構成要素に対して, 試験2においても節数, 収穫指数以外の構成要素に対して高[CO₂]の有意な影響は見られなかった(節数, 収穫指数に見られた有意差はShinpaldalkong2とSS2-2の影響が大きい)。2007年は各処理区とも, エンレイ, En-b0-1で稔実歩合が97%以上であったことから, 高[CO₂]区で子実重の増加が見られなかったのではなく, 標準[CO₂]区, 高[CO₂]区のすべての個体が本来持つ子実生産能を最大限に発揮していたことにより, 高[CO₂]の効果が見れにくかったのではないかと考えられる。

また, 本節で得られた子実生産能の結果で注目すべきは, 2005年, 2006年の高[CO₂]による子実重低下程度が, 超着生系統で大きかったこと(表2-40, 2-41, 2-43)であろう。本節の目的のひとつである超着生系統が将来的に大いに活用できるのかどうかの評価において, 無視できない事象といえる。将来予測される環境条件下でも, ダイズの生育過程で様々な環境ストレスが発生すると考えられるが, それらをすべて回避することは不可能に近い。そのような環境条件下で超着生形質を最大限に活用するにあたり, 高[CO₂]・高温と様々な環境ストレスが混在する条件下で超着生系統がどのような物質生産能および子実生産能を示すのか明らかにする必要があると考えられる。

本節において、生育後半の各生育指標、物質生産量、子実生産量に対する高[CO₂]のプラスの効果がほとんど見られなかった要因については、その可能性を示しただけに止まったが、ダイズの高[CO₂]に対する応答は種（熟期の違い、伸育型の違い）や環境条件（水分条件、日射量、土壌）などによって異なることから（巽ら 2007）、これまでの報告との単純比較は難しいと考えられる。また、通常着生系統と超着生系統で高[CO₂]・高温に対する物質生産能および子実生産能の反応性に差が見られなかった要因についても明らかとはならなかった。そこで次節では、植物の最も基本的な同化反応である光合成能に焦点を当て、[CO₂]および温度に対する光合成反応の特性を検証するとともに、本節で明らかとならなかったいくつかの事象の要因解明の足掛かりを探った。

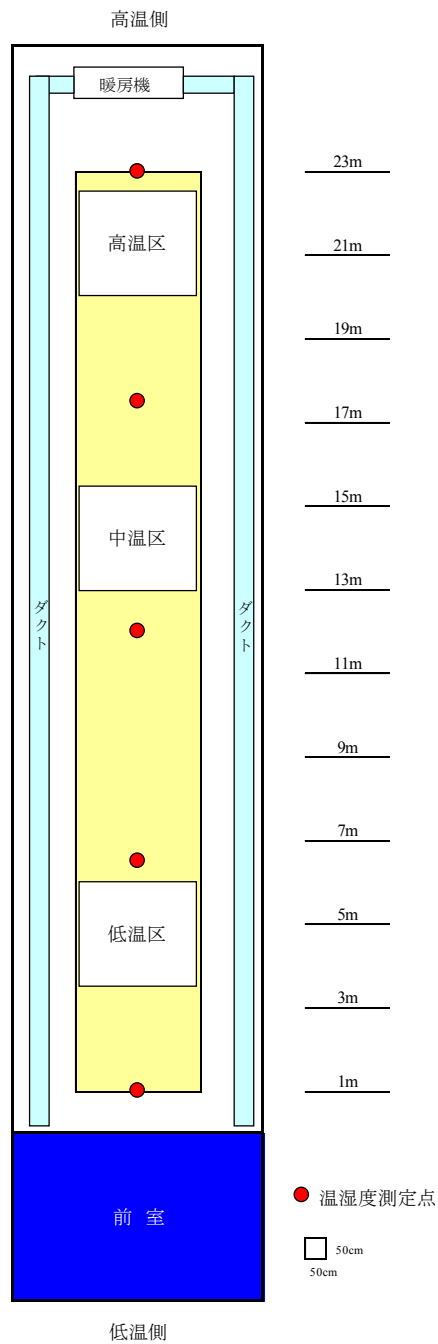


図2-1. 温度勾配チャンバー(TGC)内の試験区配置

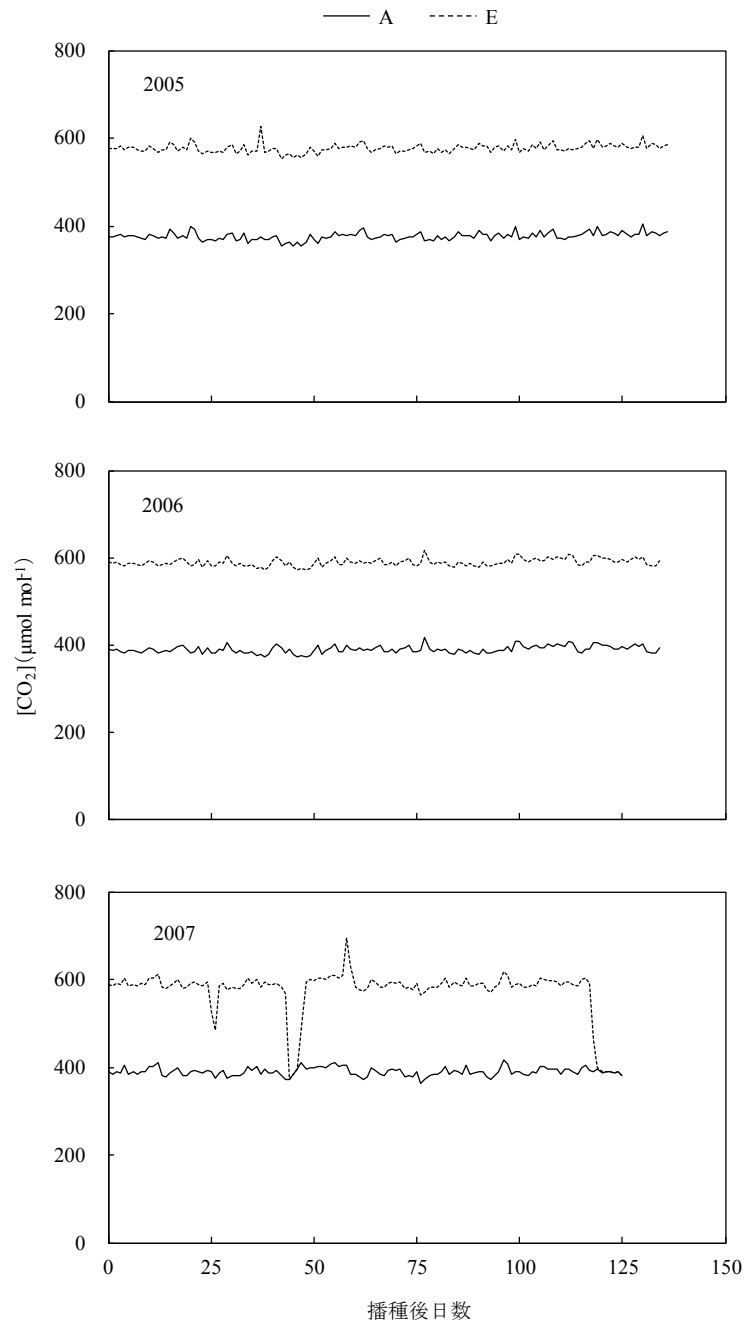


図2-2. 生育期間中の温度勾配チャンバー内のCO₂濃度(2005-2007)
 A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区.

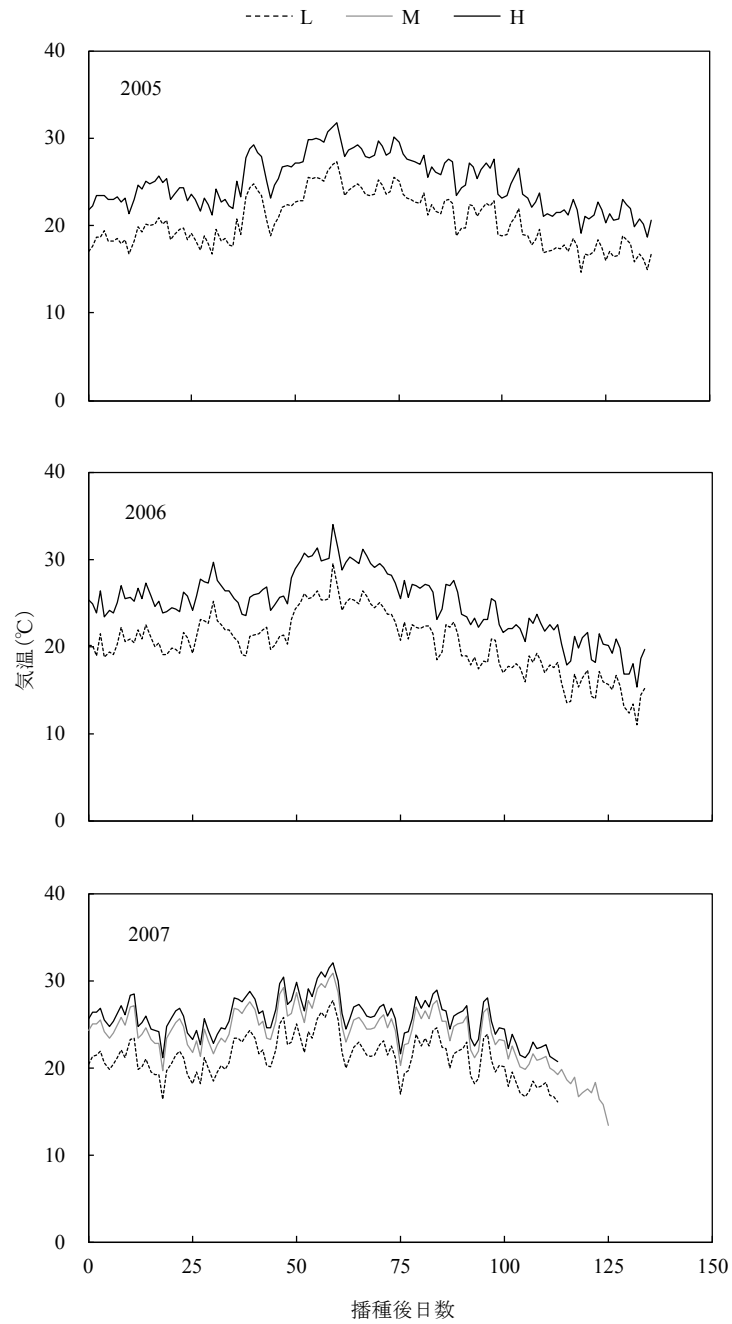


図2-3. 生育期間中の温度勾配チャンバー内の気温(2005-2007)
 L:低温区, M:中温区, H:高温区.
 データは日平均気温で, 標準[CO₂]区のもの为代表して示した.

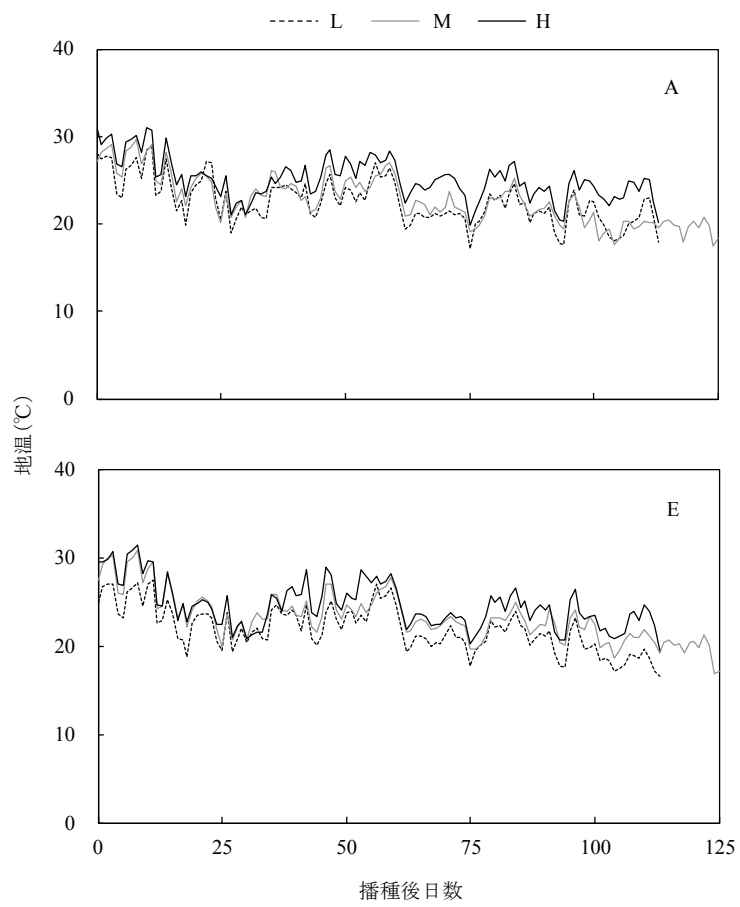


図2-4. 生育期間中の地温(2007)
 上:標準[CO₂]区(A), 下:高[CO₂]区(E).
 L:低温区, M:中温区, H:高温区.

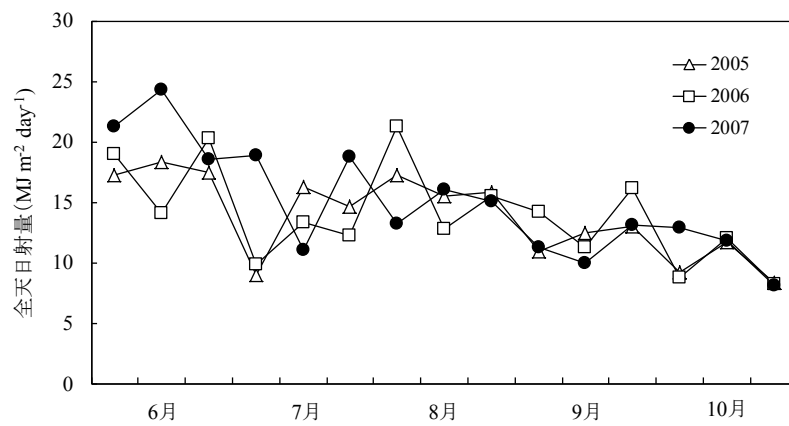


図2-5. 生育期間中の全天日射量(2005-2007)
各シンボルはそれぞれ10日間の平均値.

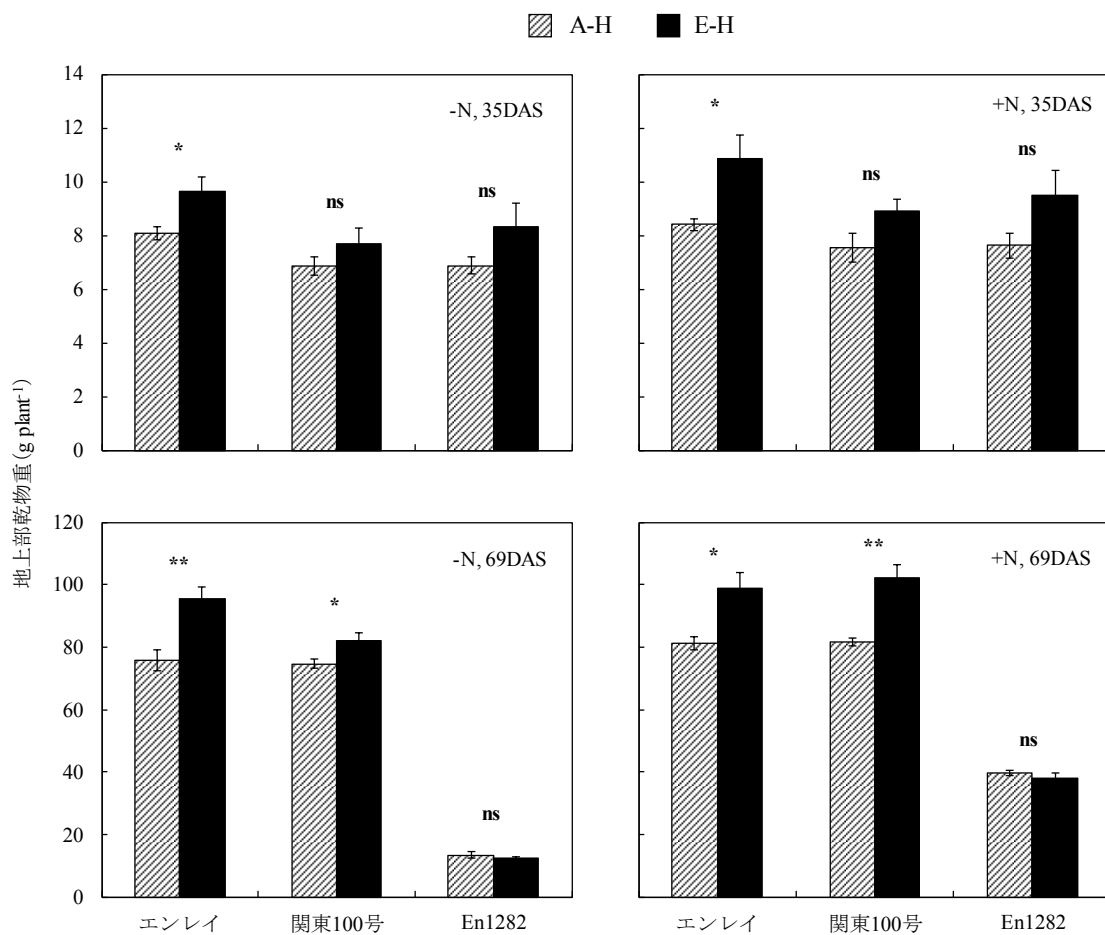


図2-6. 地上部乾物重(試験1, 2005).

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. H: 高温区. -N: 窒素無施肥区, +N: 窒素施肥区. 縦線は標準誤差(n=5)を示す.

*, **はそれぞれ5%, 1%水準で処理間に有意差があることを示す. また, nsは有意差がないことを示す.

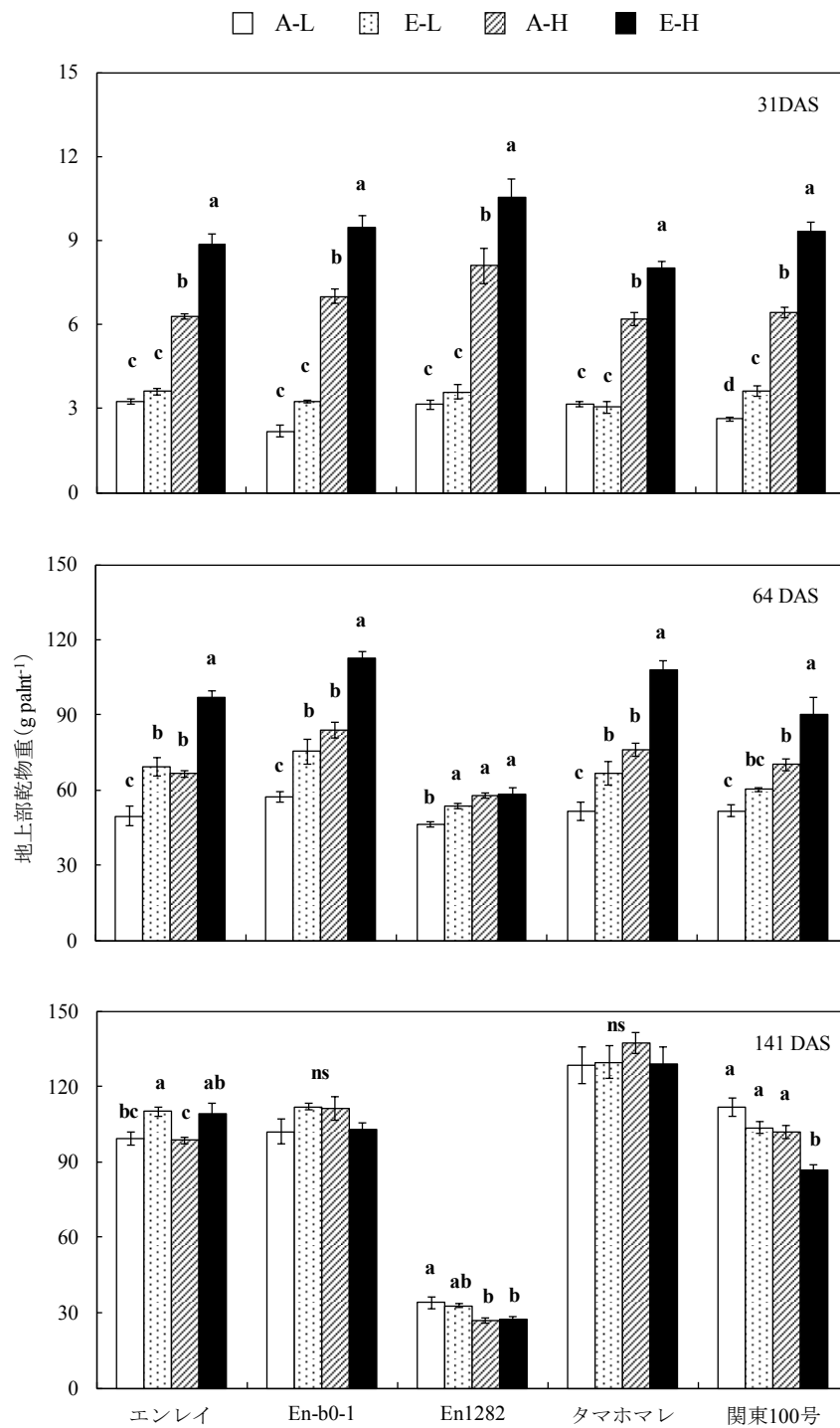


図2-7. 地上部乾物重(試験1, 2006)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. 縦線は標準誤差(n=5)を示す. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す. また, nsは有意差がないことを示す.

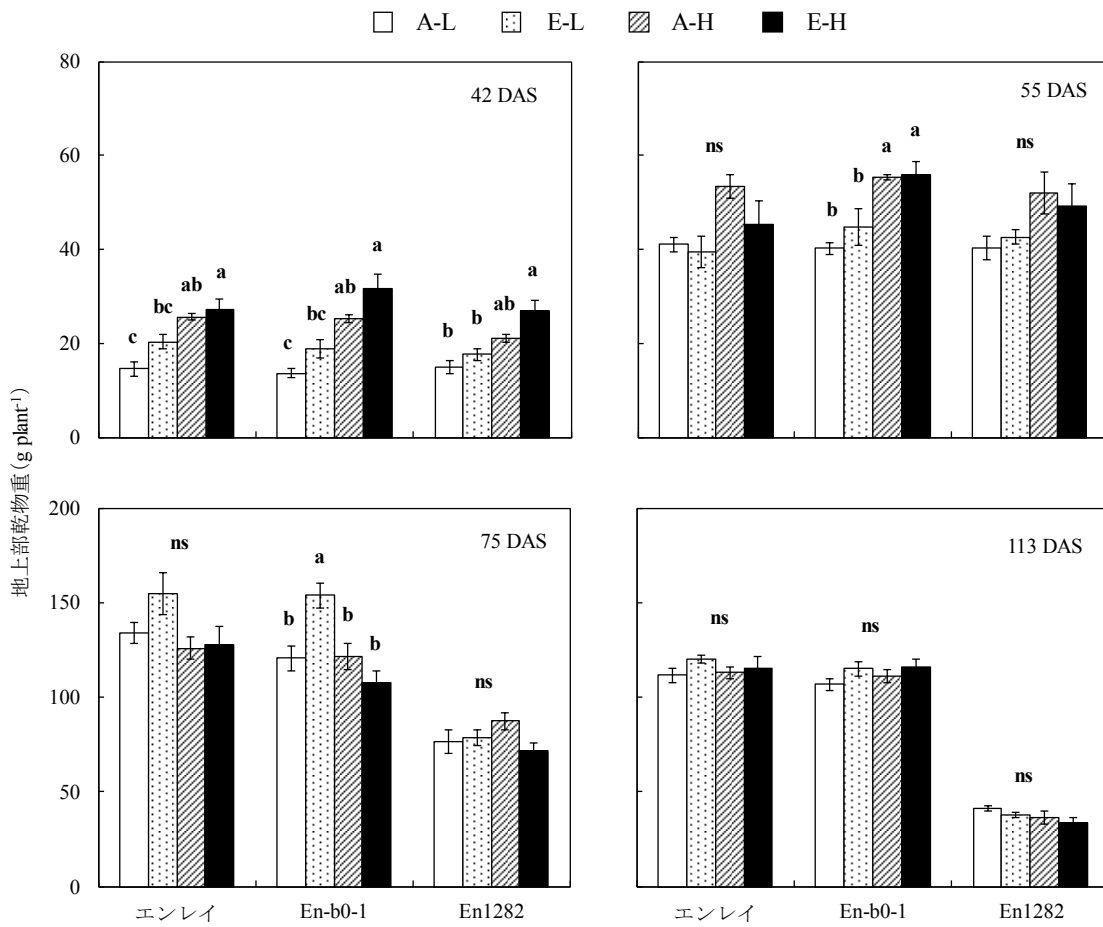


図2-8. 地上部乾物重(試験1, 2007)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. 縦線は標準誤差 (n=4 or 5) を示す. 異なるアルファベットは 5%水準で処理間に有意差があることを示す. また, nsは有意差がないことを示す.

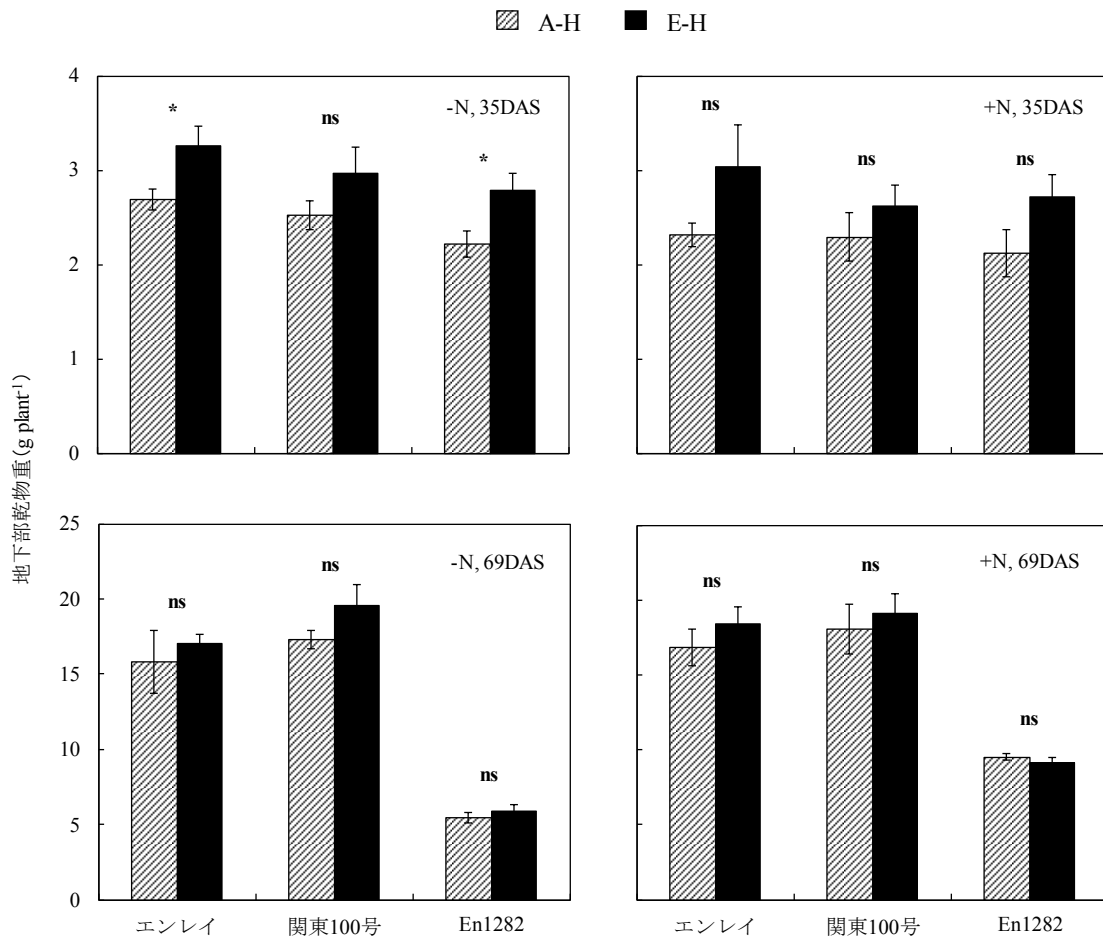


図2-9. 地下部乾物重(試験1, 2005).

A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区. H:高温区. -N:窒素無施肥区, +N:窒素施肥区. 縦線は標準誤差(n=5)を示す. *は5%水準で処理間に有意差があることを示す. また, nsは有意差がないことを示す.

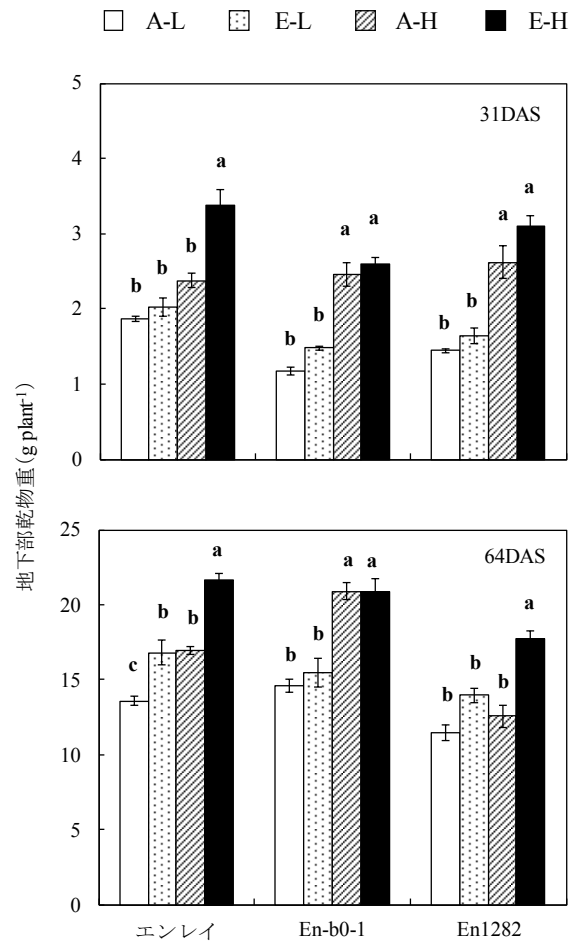


図2-10. 地下部乾物重(試験1, 2006)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区.
 縦線は標準誤差(n=5)を示す. 異なるアルファベットは
 5%水準で処理間に有意差があることを示す.

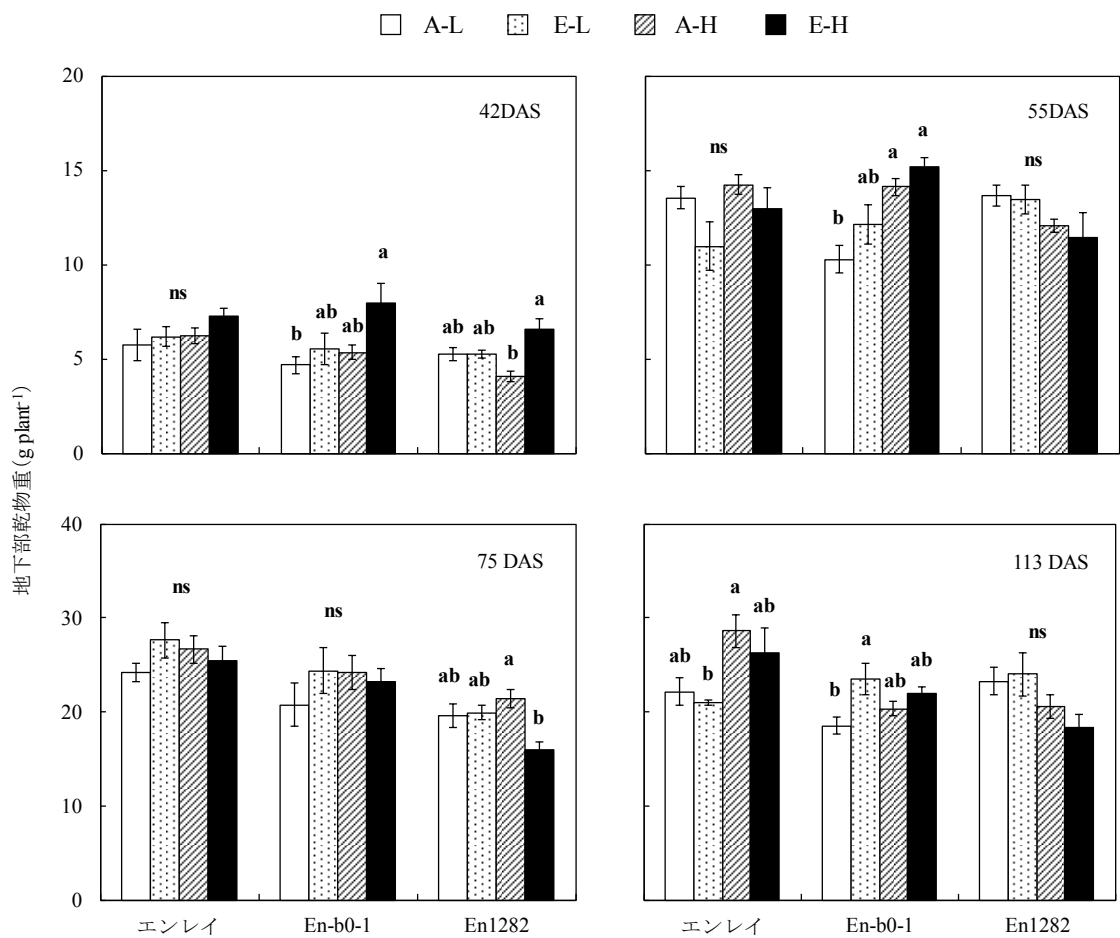


図2-11. 地下部乾物重(試験1, 2007)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. 縦線は標準誤差 (n=4 or 5) を示す. 異なるアルファベットは 5%水準で処理間に有意差があることを示す. また, nsは有意差がないことを示す.

表2-1. 試験設計の概要(2005-2007)

	CO ₂ 濃度	温度	窒素肥料	ポットサイズ
2005	標準[CO ₂], 高[CO ₂]	低温, 高温	無施肥, 施肥	3.77 L
2006	標準[CO ₂], 高[CO ₂]	低温, 高温	施肥	3.77 L
2007	標準[CO ₂], 高[CO ₂]	低温, 中温, 高温	施肥	7 L

表2-2. 各月および生育期間中のCO₂濃度, 気温の最小値, 最大値(2005-2007)

処理区	6月		7月		8月		9月		10月		平均(7月-10月)			
	min.	max.	min.	max.	min.	max.	min.	max.	min.	max.	min.	max.	mean	
[CO ₂] (μmol mol ⁻¹)														
2005	A	367	397	358	387	362	408	368	403	374	406	366	400	383
	E	565	601	550	602	560	608	567	604	571	608	563	605	584
2006	A	371	414	365	414	368	422	368	420	378	419	370	417	389
	E	567	614	564	614	559	627	558	627	542	593	559	614	583
2007	A	369	434	367	421	366	430	366	420	373	416	368	424	390
	E	568	635	540	615	549	622	564	621	571	622	558	623	586
気温(°C)														
2005	L	15.7	22.0	17.9	24.5	20.9	28.9	16.5	24.1	12.8	20.9	16.8	24.1	20.5
	H	20.3	27.0	22.4	28.9	25.4	33.4	21.0	28.5	16.8	24.8	21.2	28.5	24.9
2006	L	16.4	24.4	17.9	24.3	20.5	29.4	15.3	24.8	11.3	20.0	16.1	24.3	19.6
	H	21.6	29.5	23.1	29.0	25.6	33.9	20.4	28.9	16.2	23.9	21.2	28.8	24.4
2007	L	16.3	26.0	16.7	24.8	19.4	27.5	17.6	25.2	11.4	20.9	16.3	24.9	20.3
	M	19.7	29.9	19.9	28.4	22.6	30.9	20.7	28.3	14.5	24.0	19.5	28.3	23.5
	H	21.3	31.1	21.5	29.4	24.2	31.9	22.2	29.3	16.1	25.0	21.1	29.3	24.9

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, L: 低温区, M: 中温区, H: 高温区.
 気温に関してはAとEで差が見られなかったため, 前者を代表して示した.

表2-3. 各月および生育期間中の地温の平均値(2007)

	処理区	6月	7月	8月	9月	10月	生育期間
地温(°C)	A-L	26.2	22.9	22.5	21.2	20.5	22.6
	E-L	25.5	22.2	22.4	20.5	18.3	21.9
	A-H	28.8	24.6	25.6	23.9	23.7	25.1
	E-H	28.7	24.1	24.9	23.4	22.7	24.6
	A-M	27.5	23.6	23.5	21.2	19.7	22.8
	E-M	28.1	23.6	23.8	22.0	20.1	23.2

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂], L: 低温区, H: 高温区, M: 中温区.

表2-4. 生育期間中の全天日射量(2005-2007)

			2005	2006	2007
6月	平均	上旬	17.21	18.99	21.25
		中旬	18.30	14.04	24.28
		下旬	17.40	20.27	18.53
		月	17.64	17.76	21.35
	月積算全天日射量		529.07	532.93	640.53
7月	平均	上旬	8.93	9.87	18.83
		中旬	16.25	13.29	11.00
		下旬	14.57	12.23	18.74
		月	13.29	11.81	16.27
	月積算全天日射量		412.09	366.19	504.46
8月	平均	上旬	17.23	21.23	13.23
		中旬	15.50	12.82	16.06
		下旬	15.77	15.51	15.09
		月	16.15	16.49	14.80
	月積算全天日射量		500.71	511.06	458.89
9月	平均	上旬	10.89	14.24	11.28
		中旬	12.40	11.21	9.96
		下旬	13.00	16.17	13.05
		月	12.10	13.87	11.43
	月積算全天日射量		362.88	416.16	343.01
10月	平均	上旬	9.13	8.78	12.92
		中旬	11.66	12.04	11.84
		下旬	8.33	8.16	8.11
		月	9.66	9.61	10.86
	月積算全天日射量		299.51	297.95	336.75
生育期間中の積算全天日射量			2104.26	2124.29	2283.64

平均値の単位はMJ m² day⁻¹, 積算全天日射量の単位はMJ m²とする.

表2-5. 成熟期における主茎長, 主茎節数, 分枝数(試験1, 2005)

系統	処理区	-N			+N		
		主茎長 cm	主茎節数 plant ⁻¹	分枝数 plant ⁻¹	主茎長 cm	主茎節数 plant ⁻¹	分枝数 plant ⁻¹
エンレイ	A-L	87.8 b	17.8 a	5.8	82.7 c	17.4	4.0
	E-L	82.3 b	18.0 a	6.2	75.9 c	17.6	5.2
	A-H	99.1 a	16.4 b	4.6 ^{ns}	98.7 b	16.8 ^{ns}	4.4 ^{ns}
	E-H	101.3 a	16.8 ab	4.4	107.8 a	17.2	3.2
	平均	92.6	17.3	5.3	91.3	17.3	4.2
関東100号	A-L	85.1 b	18.6	7.2 ab	82.1 b	18.8 ab	8.6 a
	E-L	77.6 b	19.0 ^{ns}	8.2 ab	80.4 b	19.6 ab	8.6 a
	A-H	101.4 a	18.4	5.0 c	110.4 a	18.2 b	4.8 b
	E-H	103.2 a	18.0	5.6 bc	113.4 a	18.6 ab	5.0 b
	平均	91.8	18.5	6.5	96.6	18.8	6.8
En1282	A-L	61.6 b	16.2	0.6	69.0 b	17.0 b	3.2
	E-L	55.8 b	16.4 ^{ns}	0.8 ^{ns}	66.3 b	18.2 a	2.6 ^{ns}
	A-H	74.3 a	16.0	0.6	91.2 a	17.2 ab	1.8
	E-H	78.8 a	16.4	0.0	99.1 a	17.5 ab	1.5
	平均	67.6	16.3	0.5	80.5	17.5	2.3
[CO ₂](C)		0.6120 ns	0.5088 ns	0.7531 ns	0.4158 ns	0.0233 *	0.9270 ns
温度(T)		< 0.0001 ***	0.0307 *	0.0572 ns	< 0.0001 ***	0.0390 *	0.0029 **
C×T		0.1818 ns	0.8254 ns	0.6860 ns	0.0127 *	0.4717 ns	0.6703 ns

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. -N: 窒素無施肥区, +N: 窒素施肥区. 数値は平均値 (n=5) を示す. 異なるアルファベットは, 5%水準で処理間に有意差があることを示す. また, *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示す. nsは有意差がないことを示す.

表2-6. 成熟期における主茎長, 主茎節数, 分枝数(試験1, 2006)

系統	処理区	主茎長 cm	主茎節数 plant ⁻¹	分枝数 plant ⁻¹
エンレイ	A-L	75.9 a	16.2	7.0
	E-L	72.4 ab	16.2 ns	9.2 ns
	A-H	68.9 b	16.0	7.4
	E-H	70.6 ab	16.2	8.0
	平均	71.9	16.2	7.9
En-b0-1	A-L	61.2 b	14.8	5.8 c
	E-L	67.5 ab	16.4 ns	6.8 bc
	A-H	72.0 a	15.4	9.4 a
	E-H	72.0 a	15.4	8.4 ab
	平均	68.2	15.5	7.6
En1282	A-L	68.2 ab	16.0	5.4
	E-L	71.1 a	16.4 ns	6.2 ns
	A-H	63.4 b	15.4	7.0
	E-H	68.3 ab	16.4	6.6
	平均	67.7	16.1	6.3
タマホマレ	A-L	78.2	17.0	8.8
	E-L	74.7 ns	17.0 ns	9.0 ns
	A-H	75.2	17.2	8.6
	E-H	78.1	17.8	9.0
	平均	76.6	17.3	8.9
関東100号	A-L	74.4	17.0 b	8.2
	E-L	72.5 ns	17.8 a	9.4 ns
	A-H	75.9	17.0 b	7.2
	E-H	76.7	18.0 a	8.2
	平均	74.9	17.5	8.3
	[CO ₂](C)	0.3945 ns	0.0070 **	0.0695 ns
	温度(T)	0.6681 ns	1.0000 ns	0.2240 ns
	C×T	0.4202 ns	1.0000 ns	0.1452 ns

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. 数値は平均値 (n=5) を示す. 異なるアルファベットは, 5%水準で処理間に有意差があることを示す. また, **はそれぞれ1%水準で有意差があることを示す. nsは有意差がないことを示す.

表2-7. 成熟期における主茎長, 主茎節数, 分枝数(試験1, 2007)

系統	処理区	主茎長 cm	主茎節数 plant ⁻¹	分枝数 plant ⁻¹
エンレイ	A-L	74.3 a	17.0 a	7.2
	E-L	73.5 a	17.2 a	8.2
	A-H	59.3 b	15.2 b	8.4 ns
	E-H	61.4 b	15.2 b	8.6
	平均	67.1	16.2	8.1
En-b0-1	A-L	70.7 a	17.2 a	7.2 c
	E-L	71.0 a	17.2 a	8.8 bc
	A-H	59.3 b	15.0 c	11.2 a
	E-H	63.4 b	16.2 b	9.8 ab
	平均	66.1	16.4	9.3
En1282	A-L	67.5 a	17.6 a	6.4
	E-L	68.2 a	17.6 a	6.2
	A-H	50.8 b	15.6 b	6.2 ns
	E-H	57.1 b	15.6 b	6.8
	平均	60.9	16.6	6.4
	[CO ₂](C)	0.0885 ns	0.1019 ns	0.5253 ns
	温度(T)	<0.0001 ***	<0.0001 ***	0.0159 *
	C×T	0.0965 ns	0.2399 ns	0.2913 ns

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. 数値は平均値 (n=5) を示す. 異なるアルファベットは, 5%水準で処理間に有意差があることを示す. また, *, ***はそれぞれ5%, 0.1%水準で有意差があることを示す. nsは有意差がないことを示す.

表2-8. 成熟期における主茎長, 主茎節数, 分枝数(試験2)

系統	処理区	主茎長 cm	主茎節数 plant ⁻¹	分枝数 plant ⁻¹
エンレイ	A-M	64.9 ns	15.4 ns	7.0 ns
	E-M	66.6 ns	16.0 ns	6.8 ns
En-b0-1	A-M	58.9 ns	15.4 ns	10.4 *
	E-M	63.2 ns	15.2 ns	7.8
En1282	A-M	51.3 ns	14.6 ns	6.2 ns
	E-M	56.4 ns	15.6 ns	5.2 ns
タマホマレ	A-M	74.8 *	19.2 ns	8.0 ns
	E-M	81.6	18.8 ns	8.2 ns
関東100号	A-M	74.9 *	18.6 ns	7.6 *
	E-M	81.6	19.0 ns	6.0
Shinpaldalkong2	A-M	51.8 *	16.0 ns	7.4 ns
	E-M	60.7	17.0 ns	7.8 ns
SS2-2	A-M	45.4 ***	15.0 ns	6.4 ns
	E-M	52.8	15.2 ns	7.6 ns
	[CO ₂](C)	< 0.0001 ***	0.1054 ns	0.2191 ***
	系統(G)	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***	0.0023 **
	C×G	0.5547 ns	0.1522 ns	0.0306 *

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 中温区. 数値は平均値(n=5)を示す. 異なるアルファベットは, 5%水準で処理間に有意差があることを示す. また, *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示す. nsは有意差がないことを示す.

表2-9. 開花始期における各部位の乾物重(試験1, 2005, -N区)

部位	系統	3SDAS			
		A-L	E-L	A-H	E-H
葉	エンレイ	3.09±0.19 b	2.98±0.21 b	4.54±0.15 a	5.30±0.33 a
	関東100号	2.70±0.07 b	2.56±0.12 b	3.99±0.22 a	4.33±0.37 a
	En1282	3.49±0.06 ab	3.21±0.19 b	3.95±0.24 ab	4.69±0.54 a
茎+葉柄	エンレイ	1.77±0.08 c	1.61±0.11 c	3.55±0.12 b	4.33±0.23 a
	関東100号	1.56±0.06 b	1.45±0.09 b	2.87±0.14 a	3.35±0.21 a
	En1282	2.00±0.07 b	1.58±0.13 b	2.93±0.11 a	3.63±0.34 a
根	エンレイ	1.91±0.10 b	2.07±0.08 b	2.35±0.10 ab	2.77±0.17 a
	関東100号	1.32±0.03 b	1.52±0.10 b	1.78±0.22 ab	2.10±0.14 a
	En1282	2.12±0.06 b	2.04±0.07 b	2.21±0.14 b	2.78±0.19 a
根粒	エンレイ	0.19±0.03 c	0.18±0.02 c	0.34±0.01 b	0.49±0.04 a
	関東100号	0.70±0.03 a	0.77±0.06 a	0.74±0.12 a	0.87±0.15 a
	En1282	—	—	—	—
個体	エンレイ	6.96±0.39 c	6.85±0.38 c	10.78±0.33 b	12.89±0.69 a
	関東100号	6.29±0.14 b	6.29±0.27 b	9.38±0.50 a	10.65±0.82 a
	En1282	7.61±0.16 b	6.83±0.38 b	9.09±0.45 ab	11.10±1.04 a

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. 数値は平均値±標準誤差(n=5)を示す.
異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す.

表2-10. CO₂濃度, 温度が開花始期における各部位の乾物重に及ぼす影響(試験1, 2005, -N区)

部位	系統	[CO ₂](C)	温度(T)	C×T
葉	エンレイ	0.1669 ns	< 0.0001 ***	0.0758 ns
	関東100号	0.6715 ns	< 0.0001 ***	0.2940 ns
	En1282	0.4640 ns	0.0068 **	0.1220 ns
茎+葉柄	エンレイ	0.0473 *	< 0.0001 ***	0.0053 **
	関東100号	0.1979 ns	< 0.0001 ***	0.0454 *
	En1282	0.4813 ns	< 0.0001 ***	0.0102 *
根	エンレイ	0.0244 *	0.0002 ***	0.2893 ns
	関東100号	0.0858 ns	0.0018 **	0.6620 ns
	En1282	0.0744 ns	0.0049 **	0.0214 *
根粒	エンレイ	0.0218 *	< 0.0001 ***	0.0090 **
	関東100号	0.3391 ns	0.5028 ns	0.7556 ns
	En1282	—	—	—
個体	エンレイ	0.0478 *	< 0.0001 ***	0.0303 *
	関東100号	0.2248 ns	< 0.0001 ***	0.2262 ns
	En1282	0.3216 ns	0.0002 ***	0.0342 *

数値は分散分析の結果(p値)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-11. 開花始期における各部位の乾物重(試験1,2005, +N区)

部位	系統	35DAS			
		A-L	E-L	A-H	E-H
葉	エンレイ	2.09±0.16 b	2.92±0.18 b	4.66±0.13 a	5.89±0.56 a
	関東100号	2.38±0.16 b	2.32±0.15 b	4.38±0.33 a	5.10±0.26 a
	En1282	3.07±0.11 b	2.52±0.16 b	4.38±0.25 a	5.35±0.53 a
茎+葉柄	エンレイ	1.21±0.08 c	1.65±0.13 c	3.75±0.10 b	4.96±0.35 a
	関東100号	1.41±0.11 c	1.34±0.10 c	3.17±0.21 b	3.81±0.18 a
	En1282	1.75±0.07 b	1.26±0.10 b	3.24±0.22 a	4.15±0.39 a
根	エンレイ	1.40±0.08 b	2.07±0.15 ab	2.25±0.12 ab	2.91±0.39 a
	関東100号	1.43±0.06 b	1.61±0.11 ab	1.85±0.17 ab	2.14±0.18 a
	En1282	1.77±0.11 b	1.71±0.08 b	2.11±0.25 ab	2.71±0.24 a
根粒	エンレイ	0.02±0.00 a	0.03±0.01 a	0.06±0.01 a	0.12±0.05 a
	関東100号	0.23±0.03 ab	0.20±0.03 b	0.44±0.09 ab	0.48±0.07 a
	En1282	—	—	—	—
個体	エンレイ	4.72±0.32 c	6.67±0.44 c	10.72±0.30 b	13.89±1.34 a
	関東100号	5.45±0.35 b	5.46±0.32 b	9.84±0.75 a	11.53±0.48 a
	En1282	6.58±0.28 b	5.49±0.32 b	9.74±0.70 a	12.22±1.13 a

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. 数値は平均値±標準誤差 (n=5) を示す. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す.

表2-12. CO₂濃度, 温度が開花始期における各部位の乾物重に及ぼす影響(試験1, 2005, +N区)

部位	系統	[CO ₂](C)	温度(T)	C×T
葉	エンレイ	0.0046 **	< 0.0001 ***	0.5381 ns
	関東100号	0.1769 ns	< 0.0001 ***	0.1162 ns
	En1282	0.5082 ns	< 0.0001 ***	0.0256 *
茎+葉柄	エンレイ	0.0007 ***	< 0.0001 ***	0.0701 ns
	関東100号	0.0899 ns	< 0.0001 ***	0.0366 *
	En1282	0.3767 ns	< 0.0001 ***	0.0089 **
根	エンレイ	0.0087 **	0.0015 **	0.9986 ns
	関東100号	0.1057 ns	0.0029 **	0.6813 ns
	En1282	0.1725 ns	0.0024 **	0.0994 ns
根粒	エンレイ	0.1908 ns	0.0188 *	0.3431 ns
	関東100号	0.9559 ns	0.0011 **	0.5671 ns
	En1282	—	—	—
個体	エンレイ	0.0032 **	< 0.0001 ***	0.4246 ns
	関東100号	0.1105 ns	< 0.0001 ***	0.1159 ns
	En1282	0.3372 ns	< 0.0001 ***	0.0209 *

数値は分散分析の結果(p値)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-13. CO₂濃度, 温度, 窒素施肥が開花始期における各部位の乾物重に及ぼす影響(2005)

部位	系統	[CO ₂](C)	温度(T)	窒素施肥(N)	C×T	C×N	T×N	C×T×N
葉	エンレイ	0.0013 **	<0.0001 ***	0.6475 ns	0.1138 ns	0.0795 ns	0.0304 *	0.5472 ns
	関東100号	0.1956 ns	<0.0001 ***	0.3612 ns	0.0598 ns	0.4727 ns	0.0120 *	0.6509 ns
	En1282	0.3205 ns	<0.0001 ***	0.9876 ns	0.0068 **	0.9584 ns	0.0166 *	0.5634 ns
茎+葉柄	エンレイ	<0.0001 ***	<0.0001 ***	0.5353 ns	0.0015 **	0.0444 *	0.0097 **	0.7335 ns
	関東100号	0.0320 *	<0.0001 ***	0.2382 ns	0.0036 **	0.6410 ns	0.0204 *	0.7785 ns
	En1282	0.2545 ns	<0.0001 ***	0.6744 ns	0.0002 ***	0.8079 ns	0.0274 *	0.6541 ns
根	エンレイ	0.0006 ***	<0.0001 ***	0.3507 ns	0.6158 ns	0.1456 ns	0.2699 ns	0.6136 ns
	関東100号	0.0174 ns	<0.0001 ***	0.4309 ns	0.5456 ns	0.9209 ns	0.8442 ns	0.9814 ns
	En1282	0.0311 ns	<0.0001 ***	0.0722 ns	0.0070 **	0.9175 ns	0.2669 ns	0.9934 ns
根粒	エンレイ	0.0085 **	<0.0001 ***	<0.0001 ***	0.0074 **	0.3356 ns	0.0001 ***	0.1293 ns
	関東100号	0.3883 ns	0.0130 ns	<0.0001 ***	0.5716 ns	0.4199 ns	0.1557 ns	0.9779 ns
	En1282	—	—	—	—	—	—	—
個体	エンレイ	0.0003 ***	<0.0001 ***	0.4030 ns	0.0584 ns	0.0849 ns	0.0648 ns	0.5671 ns
	関東100号	0.0448 *	<0.0001 ***	0.8165 ns	0.0470 *	0.7624 ns	0.0429 *	0.7747 ns
	En1282	0.1661 ns	<0.0001 ***	0.7472 ns	0.0016 **	0.9356 ns	0.0320 *	0.6708 ns

数値は分散分析の結果(p値)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-14. 莢伸長期における各部位の乾物重(試験1, 2005, 高温・-N区)

部位	系統	69DAS		処理間差
		A-H	E-H	
葉	エンレイ	35.44±1.31 a	42.21±1.62 a	*
	関東100号	33.56±0.79 a	35.33±1.46 b	ns
	En1282	6.48±0.55 b	5.44±0.38 c	ns
茎+葉柄	エンレイ	40.35±1.98 a	53.39±2.12 a	**
	関東100号	41.07±0.69 a	46.86±1.04 b	**
	En1282	6.87±0.48 b	6.93±0.18 c	ns
根	エンレイ	13.01±1.86 a	13.67±0.50 a	ns
	関東100号	11.26±0.49 a	13.11±1.16 a	ns
	En1282	5.44±0.34 b	5.87±0.41 b	ns
根粒	エンレイ	2.80±0.22 b	3.39±0.11 b	*
	関東100号	6.02±0.13 a	6.47±0.25 a	ns
	En1282	—	—	—
個体	エンレイ	91.60±5.08 a	112.66±3.78 a	*
	関東100号	91.92±1.80 a	101.76±3.62 a	*
	En1282	18.79±1.31 b	18.23±0.78 b	ns

A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区. H:高温区. 数値は平均値±標準誤差(n=5)を示す. 異なるアルファベットは5%水準で系統間に有意差があることを示す. *, **はそれぞれ5%, 1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-15. 莖伸長期における各部位の乾物重(試験1, 2005, 高温・+N区)

部位	系統	69DAS		処理間差
		A-H	E-H	
葉	エンレイ	38.13±1.11 a	44.92±2.68 a	ns
	関東100号	37.25±0.88 a	43.09±2.00 a	*
	En1282	19.95±0.46 b	17.48±1.14 b	ns
茎+葉柄	エンレイ	43.06±1.21 a	53.78±2.40 a	**
	関東100号	44.38±1.44 a	58.97±2.63 a	**
	En1282	19.61±0.45 b	20.39±0.81 b	ns
根	エンレイ	13.76±1.12 a	14.75±0.89 a	ns
	関東100号	12.01±1.24 ab	12.92±1.23 a	ns
	En1282	9.52±0.24 b	9.11±0.37 b	ns
根粒	エンレイ	3.06±0.13 b	3.69±0.20 b	*
	関東100号	6.06±0.42 a	6.16±0.17 a	ns
	En1282	—	—	—
個体	エンレイ	98.01±3.09 a	117.14±5.88 a	*
	関東100号	99.69±2.44 a	121.14±5.25 a	*
	En1282	49.08±0.88 b	46.98±2.24 b	ns

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, H: 高温区. 数値は平均値±標準誤差(n=5)を示す. 異なるアルファベットは5%水準で系統間に有意差があることを示す. *, **はそれぞれ5%, 1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-16. CO₂濃度, 窒素施肥が莢伸長期における各部位の乾物重に及ぼす影響 (2005)

部位	系統	[CO ₂](C)	窒素施肥 (N)	C×N
葉	エンレイ	0.0024 **	0.1684 ns	0.9950 ns
	関東100号	0.0133 *	0.0008 ***	0.1524 ns
	En1282	0.0233 *	< 0.0001 ***	0.3234 ns
茎+葉柄	エンレイ	< 0.0001 ***	0.4642 ns	0.5817 ns
	関東100号	< 0.0001 ***	0.0001 ns	0.0106 *
	En1282	0.4401 ns	< 0.0001 ***	0.5047 ns
根	エンレイ	0.5103 ns	0.4664 ns	0.8970 ns
	関東100号	0.2099 ns	0.7954 ns	0.6630 ns
	En1282	0.9851 ns	< 0.0001 ***	0.2460 ns
根粒	エンレイ	0.0031 **	0.1259 ns	0.8949 ns
	関東100号	0.3135 ns	0.6135 ns	0.5138 ns
	En1282	—	—	—
個体	エンレイ	0.0008 ***	0.2720 ns	0.8424 ns
	関東100号	0.0004 ***	0.0014 **	0.1125 ns
	En1282	0.3546 ns	< 0.0001 ***	0.5965 ns

数値は分散分析の結果(*p*値)を示す。*, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す。

表2-17. 成熟期における各部位の乾物重(試験1, 2005)

		144DAS				
部位	系統	A-L	E-L	A-H	E-H	
-N	莖	エンレイ	30.14±0.99 b	30.15±1.37 b	29.40±0.66 b	38.15±1.54 a
		関東100号	37.23±2.34 b	46.12±2.08 a	41.27±2.10 ab	48.89±1.50 a
		En1282	3.38±0.18 ab	2.94±0.11 b	3.73±0.16 a	3.85±0.18 a
	子実	エンレイ	16.16±2.26 ab	19.23±5.30 ab	24.15±3.15 a	6.99±2.13 b
		関東100号	20.23±3.83 a	10.30±2.45 b	24.00±1.72 a	1.44±0.26 b
		En1282	0.68±0.12 a	0.66±0.03 a	0.71±0.05 a	0.60±0.04 a
	地上部	エンレイ	46.75±2.17 a	49.37±4.66 a	53.55±3.15 a	43.74±1.21 a
		関東100号	57.46±4.03 ab	56.42±2.57 ab	65.27±1.87 a	50.33±1.68 b
		En1282	4.06±0.17 ab	3.61±0.13 b	4.44±0.17 a	4.45±0.17 a
+N	莖	エンレイ	25.00±1.07 a	27.98±0.68 a	30.87±3.59 a	32.95±3.77 a
		関東100号	34.78±1.68 b	40.27±3.60 b	43.51±1.31 ab	50.46±1.82 a
		En1282	8.10±0.17 c	8.70±0.33 c	10.09±0.48 b	11.66±0.12 a
	子実	エンレイ	23.49±3.61 a	24.44±4.19 a	19.79±5.00 a	14.55±4.25 a
		関東100号	19.70±3.70 a	16.53±1.86 a	13.08±2.03 ab	5.45±2.19 b
		En1282	3.65±0.18 a	3.26±0.27 a	2.70±0.34 a	3.24±0.29 a
	地上部	エンレイ	48.49±3.15 a	52.43±4.15 a	50.66±3.77 a	47.50±2.28 a
		関東100号	54.48±3.54 a	56.80±2.70 a	56.60±2.91 a	55.91±2.09 a
		En1282	11.75±0.34 b	11.97±0.48 a	12.80±0.74 ab	14.90±0.33 a

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. -N: 窒素無施肥区, +N: 窒素施肥区. 数値は平均値±標準誤差 (n=5) を示す. 子実には精粒と屑粒を合わせた粗粒重, 莖は稔実莖と不稔実莖を合わせた総莖重を示す. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す.

表2-18. CO₂濃度, 温度が成熟期における各部位の乾物重に及ぼす影響(試験1, 2005)

	部位	系統	[CO ₂](C)	温度(T)	C×T
-N	茎	エンレイ	0.0020 **	0.0076 **	0.0021 **
		関東100号	0.0009 ***	0.1126 ns	0.7567 ns
		En1282	0.3499 ns	0.0013 **	0.1022 ns
	子実	エンレイ	0.0618 ns	0.5245 ns	0.0150 *
		関東100号	< 0.0001 ***	0.3113 ns	0.0195 *
		En1282	0.3900 ns	0.8540 ns	0.4928 ns
	地上部	エンレイ	0.2605 ns	0.8512 ns	0.0605 ns
		関東100号	0.0093 **	0.7545 ns	0.0204 *
		En1282	0.1989 ns	0.0017 **	0.1824 ns
+N	茎	エンレイ	0.3588 ns	0.0601 ns	0.8681 ns
		関東100号	0.0150 *	0.0008 ***	0.7542 ns
		En1282	0.0048 **	< 0.0001 ***	0.1664 ns
	子実	エンレイ	0.6241 ns	0.1326 ns	0.4807 ns
		関東100号	0.0504 ns	0.0032 **	0.3955 ns
		En1282	0.7839 ns	0.0992 ns	0.1142 ns
	地上部	エンレイ	0.9112 ns	0.7783 ns	0.0424 *
		関東100号	0.6909 ns	0.8328 ns	0.0017 **
		En1282	0.0424 *	0.0017 **	0.0931 ns

-N: 窒素無施肥区, +N: 窒素施肥区. 数値は分散分析の結果(p値)を示す. *, **, *** はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-19. CO₂濃度, 温度, 系統が成熟期における各部位の乾物重に及ぼす影響(試験, 2005)

部位	-N	p値	部位	+N	p値
茎	[CO ₂](C)	< 0.0001 ***	茎	[CO ₂](C)	0.0183 *
	温度(T)	0.0053 **		温度(T)	0.0002 ***
	系統(G)	< 0.0001 ***		系統(G)	< 0.0001 ***
	C×T	0.1220 ns		C×T	0.9382 ns
	C×G	0.1092 ns		C×G	0.3018 ns
	T×G	0.9224 ns		T×G	0.2589 ns
	C×T×G	0.0408 *		C×T×G	0.7398 ns
	子実	[CO ₂](C)		< 0.0001 ***	子実
温度(T)		0.2641 ns	温度(T)	0.0037 **	
系統(G)		0.2098 ns	系統(G)	0.0096 **	
C×T		0.0007 ***	C×T	0.2939 ns	
C×G		0.0453 *	C×G	0.5183 ns	
T×G		0.9641 ns	T×G	0.6840 ns	
C×T×G		0.4116 ns	C×T×G	0.8632 ns	
地上部		[CO ₂](C)	0.0080 **	地上部	
	温度(T)	0.7263 ns	温度(T)		0.8641 ns
	系統(G)	0.0001 ***	系統(G)		0.0091 **
	C×T	0.0030 **	C×T		0.2645 ns
	C×G	0.2909 ns	C×G		0.9233 ns
	T×G	0.9474 ns	T×G		0.6570 ns
	C×T×G	0.8588 ns	C×T×G		0.6487 ns

数値は分散分析の結果(p値)を示す。子実は精粒と屑粒を合わせた粗粒重を示す。*, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す。ただし, En1282は他の系統に比べて明らかに生育が劣るため, 分析対象からは外した。

表2-20. 栄養成長期における各部位の乾物重(試験1,2006)

部位	系統	31DAS			
		A-L	E-L	A-H	E-H
葉	エンレイ	2.06±0.03 c	2.45±0.09 c	3.81±0.06 b	5.17±0.23 a
	En-b0-1	1.48±0.14 d	2.22±0.04 c	4.37±0.16 b	5.90±0.24 a
	En1282	2.11±0.10 b	2.43±0.19 b	2.98±0.25 b	6.63±0.40 a
茎+葉柄	エンレイ	1.19±0.05 c	1.16±0.02 c	2.47±0.03 b	3.67±0.14 a
	En-b0-1	0.71±0.07 c	1.03±0.02 c	2.62±0.10 b	3.58±0.19 a
	En1282	1.03±0.05 c	1.15±0.07 c	2.98±0.25 b	3.92±0.25 a
根	エンレイ	1.86±0.04 b	2.01±0.12 b	2.35±0.10 b	3.33±0.10 a
	En-b0-1	1.02±0.06 b	1.29±0.01 b	2.13±0.12 a	2.29±0.07 a
	En1282	1.44±0.03 b	1.63±0.10 b	2.62±0.22 a	3.11±0.13 a
根粒	エンレイ	0.01±0.00 b	0.01±0.00 b	0.02±0.00 b	0.04±0.00 a
	En-b0-1	0.16±0.02 a	0.19±0.03 a	0.33±0.06 a	0.31±0.07 a
	En1282	—	—	—	—
個体	エンレイ	5.12±0.07 c	5.63±0.22 c	8.66±0.17 b	12.22±0.57 a
	En-b0-1	3.53±0.22 c	4.74±0.05 c	9.45±0.39 b	12.07±0.48 a
	En1282	4.57±0.15 c	5.22±0.32 c	10.70±0.80 b	13.66±0.74 a

A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区. L:低温区, H:高温区. 数値は平均値±標準誤差(n=5)を示す.
異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す.

表2-21. CO₂濃度, 温度が栄養成長期における各部位の乾物重に及ぼす影響(試験1, 2006)

部位	系統	[CO ₂](C)	温度(T)	C×T
葉	エンレイ	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***	0.0017 **
	En-b0-1	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***	0.0273 *
	En1282	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***
茎+葉柄	エンレイ	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***
	En-b0-1	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***	0.0141 *
	En1282	0.0097**	< 0.0001 ***	0.0403 *
根	エンレイ	0.0006 ***	< 0.0001 ***	0.0070 **
	En-b0-1	0.0152 *	< 0.0001 ***	0.5021 ns
	En1282	0.0261 *	< 0.0001 ***	0.2942 ns
根粒	エンレイ	0.0281 *	< 0.0001 ***	0.0021 **
	En-b0-1	0.9518 ns	0.0170 *	0.6417 ns
	En1282	—	—	—
個体	エンレイ	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***	0.0002 ***
	En-b0-1	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***	0.0555 ns
	En1282	0.0064 **	< 0.0001 ***	0.0613 ns

数値は分散分析の結果(p値)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-22. 莖伸長始期における各部位の乾物重(試験1, 2006)

部位	系統	64DAS			
		A-L	E-L	A-H	E-H
葉	エンレイ	22.79±2.09 c	31.76±1.95 b	29.96±0.76 b	42.42±1.16 a
	En-b0-1	27.53±1.20 c	34.48±2.11 b	36.61±1.07 b	46.99±1.24 a
	En1282	22.64±0.78 b	26.97±0.64 a	27.92±0.42 a	26.54±1.65 ab
莖+葉柄	エンレイ	26.82±1.93 c	37.60±1.71 b	36.47±0.74 b	54.79±1.10 a
	En-b0-1	29.59±1.09 c	40.99±2.97 b	47.21±2.16 b	65.39±1.76 a
	En1282	23.81±0.46 b	26.45±0.63 b	29.83±0.54 a	31.77±1.11 a
根	エンレイ	11.30±0.21 c	13.05±0.65 b	13.20±0.23 b	16.60±0.38 a
	En-b0-1	8.65±0.28 b	9.53±0.70 b	12.75±0.44 a	12.65±0.69 a
	En1282	11.45±0.53 b	13.95±0.50 b	12.55±0.76 b	17.70±0.58 a
根粒	エンレイ	2.26±0.17 c	3.75±0.20 b	3.72±0.12 b	5.08±0.05 a
	En-b0-1	5.92±0.35 b	5.94±0.29 b	8.15±0.13 a	8.23±0.17 a
	En1282	—	—	—	—
個体	エンレイ	59.61±2.54 c	83.41±3.82 b	84.56±1.11 b	120.49±2.14 a
	En-b0-1	73.62±1.44 c	95.03±4.42 b	106.82±3.35 b	133.71±3.90 a
	En1282	58.43±1.25 c	67.24±1.36 b	69.68±0.82 ab	73.64±1.89 a

A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区, L:低温区, H:高温区. 数値は平均値±標準誤差(n=5)を示す.
異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す.

表2-23. CO₂濃度, 温度が莢伸長始期における各部位の乾物重に及ぼす影響(試験1, 2006)

部位	系統	[CO ₂](C)	温度 (T)	C×T
葉	エンレイ	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***	0.2885 ns
	En-b0-1	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***	0.2589 ns
	En1282	0.1553 ns	0.0260 *	0.0106 *
茎+葉柄	エンレイ	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***	0.0194 *
	En-b0-1	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***	0.1280 ns
	En1282	0.0064 **	< 0.0001 ***	0.6400 ns
根	エンレイ	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***	0.0657 ns
	En-b0-1	0.4985 ns	< 0.0001 ***	0.3972 ns
	En1282	< 0.0001 ***	0.0016 **	0.0470 *
根粒	エンレイ	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***	0.6570 ns
	En-b0-1	0.8403 ns	< 0.0001 ***	0.9132 ns
	En1282	—	—	—
個体	エンレイ	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***	0.0373 *
	En-b0-1	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***	0.4451 ns
	En1282	0.0006 ***	< 0.0001 ***	0.1061 ns

数値は分散分析の結果(p値)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-24. 成熟期における各部位の乾物重(試験1,2006)

部位	系統	141DAS			
		A-L	E-L	A-H	E-H
茎	エンレイ	28.84±1.12 a	30.83±1.17 a	25.14±1.36 a	33.72±5.07 a
	En-b0-1	19.21±1.18 b	24.13±1.75 ab	24.13±1.75 ab	30.68±1.80 a
	En1282	16.91±1.11 a	18.02±0.56 a	16.52±1.31 a	16.84±0.74 a
	タマホマレ	30.88±2.05 b	38.50±2.13 b	37.00±1.41 b	46.92±2.15 a
	関東100号	36.16±1.58 ab	44.46±2.58 ab	33.38±2.92 b	44.78±3.73 a
子実	エンレイ	48.62±1.89 a	49.01±2.26 a	45.76±0.90 a	50.54±5.48 a
	En-b0-1	57.07±2.38 a	58.78±1.64 a	55.74±1.52 a	42.09±1.89 b
	En1282	9.67±0.87 a	8.25±0.30 a	5.57±0.42 b	5.50±0.53 b
	タマホマレ	64.67±4.81 a	58.69±4.13 a	65.95±2.62 a	51.33±1.92 a
	関東100号	44.65±1.74 a	30.09±2.73 b	42.29±3.87 a	23.36±3.34 b
莢	エンレイ	25.79±0.43 b	30.15±1.03 a	27.62±0.75 ab	29.29±0.41 a
	En-b0-1	25.75±1.36 a	28.90±0.78 a	31.23±1.59 a	30.14±1.75 a
	En1282	7.27±0.67 a	6.53±0.25 ab	4.91±0.48 b	4.86±0.37 b
	タマホマレ	32.73±1.87 a	32.47±1.45 a	34.46±1.70 a	31.17±2.41 a
	関東100号	30.75±1.90 a	28.89±0.84 ab	27.76±1.08 ab	24.27±0.26 b
地上部	エンレイ	99.24±2.43 bc	109.98±1.94 a	98.52±1.47 c	109.17±3.91 ab
	En-b0-1	102.03±4.75 a	111.81±1.31 a	111.10±4.77 a	102.91±2.49 a
	En1282	33.86±2.59 a	32.81±1.00 ab	27.00±1.02 b	27.20±1.42 b
	タマホマレ	128.28±7.16 a	129.66±6.68 a	137.41±4.14 a	128.96±6.53 a
	関東100号	111.56±3.73 a	103.45±2.34 a	101.85±2.47 a	86.71±2.22 b

A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区, L:低温区, H:高温区. 数値は平均値±標準誤差(n=5)を示す. 子実は精粒と屑粒を合わせた粗粒重, 莢は稔実莢と不稔実莢を合わせた総莢重を示す. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す.

表2-25. CO₂濃度, 温度が成熟期における各部位の乾物重に及ぼす影響(試験1, 2006)

部位	系統	[CO ₂](C)	温度(T)	C×T
茎	エンレイ	0.0174 *	0.5696 ns	0.6433 ns
	En-b0-1	0.0030 **	0.0030 **	0.6262 ns
	En1282	0.4768 ns	0.4338 ns	0.6908 ns
	タマホマレ	0.0004 ***	0.0019 **	0.5671 ns
	関東100号	0.0029 **	0.6667 ns	0.5896 ns
子実	エンレイ	0.3691 ns	0.8152 ns	0.4442 ns
	En-b0-1	0.0061 **	0.0002 ***	0.0009 ***
	En1282	0.2096 ns	< 0.0001 ***	0.2553 ns
	タマホマレ	0.0147 *	0.4286 ns	0.2657 ns
	関東100号	< 0.0001 ***	0.1456 ns	0.4703 ns
莢	エンレイ	0.0010 **	0.5169 ns	0.0877 ns
	En-b0-1	0.4787 ns	0.0308 ns	0.1533 ns
	En1282	0.4120 ns	0.0005 ***	0.4721 ns
	タマホマレ	0.3499 ns	0.9087 ns	0.4231 ns
	関東100号	0.0755 ns	0.0165 *	0.5671 ns
地上部	エンレイ	0.0005 ***	0.7581 ns	0.9859 ns
	En-b0-1	0.8293 ns	0.9815 ns	0.0255 *
	En1282	0.7966 ns	0.0016 **	0.7086 ns
	タマホマレ	0.5813 ns	0.5120 ns	0.4450 ns
	関東100号	0.0021 **	0.0008 ***	0.2693 ns

数値は分散分析の結果(*p*値)を示す. 子実は精粒と屑粒を合わせた粗粒重を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-26. CO₂濃度, 温度, 系統が成熟期における各部位の乾物重に及ぼす影響(試験1, 2006)

部位		p値	部位		p値
茎	[CO ₂](C)	< 0.0001 ***	莢	[CO ₂](C)	0.8858 ns
	温度(T)	0.0059 **		温度(T)	0.9285 ns
	系統(G)	< 0.0001 ***		系統(G)	< 0.0001 ***
	C×T	0.3094 ns		C×T	0.0443 *
	C×G	0.6281 ns		C×G	0.0248 *
	T×G	0.0507 ns		T×G	0.0091 **
	C×T×G	0.9969 ns		C×T×G	0.9325 ns
子実	[CO ₂](C)	< 0.0001 ***	地上部	[CO ₂](C)	0.6631 ns
	温度(T)	0.0042 **		温度(T)	0.2517 ns
	系統(G)	< 0.0001 ***		系統(G)	< 0.0001 ***
	C×T	0.0430 *		C×T	0.0414 *
	C×G	0.0002 ***		C×G	0.0050 **
	T×G	0.2087 ns		T×G	0.0379 *
	C×T×G	0.1057 ns		C×T×G	0.4862 ns

数値は分散分析の結果(p値)を示す。子実は精粒と屑粒を合わせた粗粒重を示す。*, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す。ただし, En1282は他の系統に比べて明らか生育が劣るため, 分析対象からは外した。

表2-27. 開花始期における各部位の乾物重(試験1, 2007)

部位	系統	42DAS			
		A-L	E-L	A-H	E-H
葉	エンレイ	8.18±0.85 b	11.52±0.92 a	12.92±0.42 a	13.88±0.92 a
	En-b0-1	8.02±0.55 c	11.32±1.17 bc	13.54±0.45 ab	16.48±2.16 a
	En1282	8.66±0.83 b	10.68±0.80 b	11.24±0.33 ab	14.18±1.22 a
茎+葉柄	エンレイ	6.4±0.65 b	8.80±0.61 b	12.70±0.40 a	13.30±1.35 a
	En-b0-1	5.60±0.39 c	7.52±0.83 c	11.68±0.34 b	15.15±0.93 a
	En1282	6.24±0.69 c	6.94±0.49 bc	9.76±0.52 ab	12.68±1.19 a
根	エンレイ	5.40±0.77 a	5.94±0.49 a	6.04±0.40 a	6.98±0.43 a
	En-b0-1	4.06±0.36 b	4.90±0.68 ab	4.84±0.33 ab	7.18±0.84 a
	En1282	5.26±0.34 ab	5.24±0.22 ab	4.04±0.28 b	6.54±0.59 a
根粒	エンレイ	0.30±0.09 a	0.23±0.05 a	0.17±0.07 a	0.29±0.05 a
	En-b0-1	0.62±0.14 a	0.61±0.16 a	0.49±0.07 a	0.81±0.27 a
	En1282	—	—	—	—
個体	エンレイ	20.28±2.25 b	26.49±1.89 ab	31.83±1.11 a	34.44±2.57 a
	En-b0-1	18.30±1.34 c	24.35±2.81 bc	30.55±0.93 ab	39.61±3.66 a
	En1282	20.16±1.81 b	22.86±1.45 b	25.04±0.99 b	33.40±2.65 a

A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区. L:低温区, H:高温区. 数値は平均値±標準誤差(n=5)を示す. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す.

表2-28. CO₂濃度, 温度が開花始期における各部位の乾物重に及ぼす影響(試験1, 2007)

部位	系統	[CO ₂](C)	温度 (T)	C×T
葉	エンレイ	0.0169 *	0.0005 ***	0.1563 ns
	En-b0-1	0.0160 *	0.0003 ***	0.8759 ns
	En1282	0.0106 *	0.0027 **	0.5991 ns
茎+葉柄	エンレイ	0.0669 ns	< 0.0001 ***	0.2542 ns
	En-b0-1	0.0008 ***	< 0.0001 ***	0.2491 ns
	En1282	0.0326 *	< 0.0001 ***	0.1706 ns
根	エンレイ	0.2060 ns	0.1541 ns	0.7283 ns
	En-b0-1	0.0128 *	0.0158 *	0.2031 ns
	En1282	0.0052 **	0.9182 ns	0.0046 **
根粒	エンレイ	0.7158 ns	0.6116 ns	0.1695 ns
	En-b0-1	0.3524 ns	0.8328 ns	0.3249 ns
	En1282	—	—	—
個体	エンレイ	0.0416 *	0.0002 ***	0.3779 ns
	En-b0-1	0.0049 **	< 0.0001 ***	0.5219 ns
	En1282	0.0081 **	0.0007 ***	0.1416 ns

数値は分散分析の結果(p値)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-29. 莢伸長始期における各部位の乾物重(試験1, 2007)

部位	系統	55DAS			
		A-L	E-L	A-H	E-H
葉	エンレイ	18.90±0.86 a	18.40±1.75 a	24.55±1.16 a	21.08±2.11 a
	En-b0-1	19.75±0.76 b	21.78±2.11 ab	26.50±0.48 a	27.15±1.50 a
	En1282	20.45±1.04 a	22.35±0.87 a	26.65±2.54 a	25.88±2.33 a
茎+葉柄	エンレイ	22.10±0.77 ab	21.03±1.65 b	28.78±1.41 a	24.28±2.83 ab
	En-b0-1	20.40±0.50 b	23.00±1.72 b	28.85±0.53 a	28.85±1.29 a
	En1282	19.83±1.44 a	20.18±0.88 a	25.35±1.87 a	23.20±2.59 a
根	エンレイ	11.88±0.51 a	9.85±0.97 a	12.48±0.41 a	11.18±1.09 a
	En-b0-1	8.05±0.58 b	9.93±0.66 ab	10.73±0.27 a	11.38±0.50 a
	En1282	13.63±0.57 a	13.43±0.75 a	12.03±0.34 a	11.40±1.37 a
根粒	エンレイ	1.66±0.13 a	1.11±0.34 a	1.76±0.14 a	1.78±0.13 a
	En-b0-1	2.20±0.23 b	2.20±0.49 b	3.37±0.22 ab	3.77±0.31 a
	En1282	—	—	—	—
個体	エンレイ	54.54±1.77 a	50.39±4.69 a	67.56±2.94 a	58.31±6.01 a
	En-b0-1	50.40±1.53 b	56.90±4.65 b	69.45±0.99 a	71.15±3.11 a
	En1282	53.90±2.63 a	55.95±1.83 a	64.03±4.73 a	60.48±6.19 a

A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区. L:低温区, H:高温区. 数値は平均値±標準誤差(n=4)を示す.
異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す.

表2-30. CO₂濃度, 温度が莢伸長始期における各部位の乾物重に及ぼす影響(試験1, 2007)

部位	系統	[CO ₂](C)	温度(T)	C×T
葉	エンレイ	0.2238 ns	0.0198 *	0.3560 ns
	En-b0-1	0.3477 ns	0.0008 ***	0.6245 ns
	En1282	0.7666 ns	0.0222 *	0.4841 ns
茎+葉柄	エンレイ	0.1522 ns	0.0186 *	0.3661 ns
	En-b0-1	0.2742 ns	< 0.0001 ***	0.2742 ns
	En1282	0.6274 ns	0.0357 *	0.5022 ns
根	エンレイ	0.0591 ns	0.2506 ns	0.6575 ns
	En-b0-1	0.0325 *	0.0019 **	0.2636 ns
	En1282	0.6355 ns	0.0539 ns	0.8064 ns
根粒	エンレイ	0.2268 ns	0.0845 ns	0.1869 ns
	En-b0-1	0.5608 ns	0.0013 **	0.5502 ns
	En1282	—	—	—
個体	エンレイ	0.1352 ns	0.0277 *	0.5533 ns
	En-b0-1	0.1891 ns	0.0001 ***	0.4313 ns
	En1282	0.8617 ns	0.1077 ns	0.5189 ns

数値は分散分析の結果(*p*値)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-31. 子実肥大始期における各部位の乾物重(試験1, 2007)

部位	系統	75DAS			
		A-L	E-L	A-H	E-H
葉	エンレイ	60.90±2.07 ab	69.65±4.12 a	53.50±3.05 b	56.68±3.48 ab
	En-b0-1	52.45±2.36 b	63.78±2.89 a	51.20±2.87 b	44.35±1.76 b
	En1282	37.63±3.18 a	39.18±2.15 a	41.30±2.39 a	31.80±1.63 a
茎+葉柄	エンレイ	67.08±3.09 a	77.95±6.12 a	62.05±2.72 a	59.95±5.48 a
	En-b0-1	57.13±3.37 b	73.33±2.93 a	56.35±2.61 b	49.35±3.31 b
	En1282	37.88±2.89 a	39.10±2.16 a	44.88±2.30 a	38.28±2.34 a
莢	エンレイ	5.90±0.64 a	7.28±1.03 a	10.35±1.58 a	11.00±1.73 a
	En-b0-1	10.98±0.95 a	16.65±1.27 a	13.75±1.82 a	13.98±1.40 a
	En1282	0.83±0.30 a	0.50±0.09 a	1.05±0.37 a	1.70±0.53 a
根	エンレイ	20.08±0.86 a	22.40±1.56 a	21.13±1.14 a	20.38±1.12 a
	En-b0-1	15.08±1.62 a	17.98±0.75 a	15.55±1.24 a	15.68±0.74 a
	En1282	19.58±1.25 ab	19.90±0.74 ab	21.43±0.99 a	16.00±0.79 b
根粒	エンレイ	4.16±0.17 a	5.23±0.41 a	5.50±0.36 a	5.02±0.51 a
	En-b0-1	5.65±0.74 b	8.66±0.32 a	8.68±0.60 a	7.54±0.69 ab
	En1282	—	—	—	—
個体	エンレイ	158.11±6.18 a	182.50±12.74 a	152.53±7.00 a	153.02±11.29 a
	En-b0-1	141.28±8.84 b	178.13±7.71 a	145.53±8.60 ab	130.89±7.60 b
	En1282	95.90±7.27 a	98.68±4.75 a	108.65±4.78 a	87.78±4.33 a

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. 数値は平均値±標準誤差(n=4)を示す. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す.

表2-32. CO₂濃度, 温度が子実肥大始期における各部位の乾物重に及ぼす影響(試験1, 2007)

部位	系統	[CO ₂](C)	温度(T)	C×T
葉	エンレイ	0.0929 ns	0.0089 **	0.4101 ns
	En-b0-1	0.3905 ns	0.0014 **	0.0035 **
	En1282	0.1237 ns	0.4559 ns	0.0401 *
茎+葉柄	エンレイ	0.3585 ns	0.0276 *	0.1834 ns
	En-b0-1	0.1598 ns	0.0017 **	0.0026 **
	En1282	0.2919 ns	0.2294 ns	0.1345 ns
莢	エンレイ	0.4574 ns	0.0092 **	0.7880 ns
	En-b0-1	0.0560 ns	0.9720 ns	0.0744 ns
	En1282	0.6602 ns	0.0715 ns	0.2012 ns
根	エンレイ	0.5228 ns	0.6908 ns	0.2229 ns
	En-b0-1	0.2121 ns	0.4420 ns	0.2499 ns
	En1282	0.0210 *	0.3069 ns	0.0112 *
根粒	エンレイ	0.4578 ns	0.1634 ns	0.0654 ns
	En-b0-1	0.1520 ns	0.1456 ns	0.0054 **
	En1282	—	—	—
個体	エンレイ	0.2241 ns	0.0961 ns	0.2419 ns
	En-b0-1	0.2007 ns	0.0224 *	0.0086 **
	En1282	0.1200 ns	0.8670 ns	0.0492 *

数値は分散分析の結果(*p*値)を示す. *, **はそれぞれ5%, 1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-33. 成熟期における各部位の乾物重(試験1, 2007)

		113DAS			
部位	系統	A-L	E-L	A-H	E-H
茎	エンレイ	29.69±1.51 ab	32.86±1.01 a	24.88±0.85 b	26.82±2.58 ab
	En-b0-1	26.48±1.18 a	28.04±1.18 a	21.12±0.71 b	24.12±1.90 ab
	En1282	22.16±0.51 a	20.48±1.32 a	18.48±1.44 a	17.42±1.47 a
子実	エンレイ	57.04±1.42 a	59.28±1.24 a	62.56±1.89 a	61.11±3.08 a
	En-b0-1	56.55±1.58 a	61.11±2.01 a	63.44±2.31 a	64.84±2.35 a
	En1282	11.19±0.67 a	9.81±0.12 a	10.04±1.34 a	8.96±1.06 a
莢	エンレイ	24.86±0.96 a	28.09±0.73 a	25.58±1.04 a	27.07±1.46 a
	En-b0-1	23.65±0.77 a	25.87±0.93 a	26.31±0.82 a	26.76±0.91 a
	En1282	8.08±0.42 a	7.26±0.10 a	7.59±0.91 a	6.95±0.76 a
地下部	エンレイ	22.16±1.43 ab	20.96±0.31 b	28.60±1.77 a	26.28±2.64 ab
	En-b0-1	18.52±0.95 b	23.46±1.70 a	20.30±0.75 ab	21.92±0.77 ab
	En1282	23.26±1.42 a	24.00±2.27 a	20.56±1.25 a	18.33±1.46 a
個体	エンレイ	133.75±4.90 a	141.19±1.98 a	141.61±3.91 a	141.29±8.67 a
	En-b0-1	125.20±3.35 a	138.48±5.36 a	131.16±4.16 a	137.64±4.71 a
	En1282	64.69±0.68 a	61.54±3.24 ab	56.67±3.29 ab	51.63±3.51 b

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, L: 低温区, H: 高温区. 数値は平均値±標準誤差 (n=5) を示す.
 子実には精粒と屑粒を合わせた粗粒重, 莢は稔実莢と不稔実莢を合わせた総莢重を示す. 異なる
 アルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す.

表2-34. CO₂濃度, 温度が成熟期における各部位の乾物重に及ぼす影響(試験1,2007)

部位	系統	[CO ₂](C)	温度(T)	C×T
茎	エンレイ	0.1369 ns	0.0044 **	0.7095 ns
	En-b0-1	0.1016 ns	0.0027 **	0.5909 ns
	En1282	0.2887 ns	0.0158 *	0.8071 ns
子実	エンレイ	0.8479 ns	0.0902 ns	0.3798 ns
	En-b0-1	0.1718 ns	0.0216 *	0.4593 ns
	En1282	0.2019 ns	0.2948 ns	0.8709 ns
莢	エンレイ	0.0440 *	0.8879 ns	0.4344 ns
	En-b0-1	0.1394 ns	0.0561 ns	0.3210 ns
	En1282	0.2594 ns	0.5352 ns	0.8861 ns
地下部	エンレイ	0.3292 ns	0.0040 **	0.7530 ns
	En-b0-1	0.0094 **	0.9154 ns	0.1548 ns
	En1282	0.6508 ns	0.0214 *	0.3761 ns
個体	エンレイ	0.5222 ns	0.4753 ns	0.4854 ns
	En-b0-1	0.4369 ns	0.0005 ***	0.6519 ns
	En1282	0.2340 ns	0.9304 ns	0.3233 ns

数値は分散分析の結果(p値)を示す。子実は精粒と屑粒を合わせた粗粒重、莢は稔実莢と不稔実莢を合わせた総莢重を示す。*, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し、nsは有意差がないことを示す。

表2-35. CO₂濃度, 温度, 系統が成熟期における各部位の乾物重に及ぼす影響(試験1, 2007)

部位		p値	部位		p値
茎	[CO ₂](C)	0.0276 *	地下部	[CO ₂](C)	0.6732 ns
	温度(T)	< 0.0001 ***		温度(T)	0.3533 ns
	系統(G)	0.0016 **		系統(G)	< 0.0001 ***
	C×T	0.9623 ns		C×T	0.3358 ns
	C×G	0.8946 ns		C×G	0.2961 ns
	T×G	0.7123 ns		T×G	0.8681 ns
	C×T×G	0.5273 ns		C×T×G	0.0487 *
子実	[CO ₂](C)	0.2547 ns	個体	[CO ₂](C)	0.3138 ns
	温度(T)	0.0042 **		温度(T)	0.0013 **
	系統(G)	0.3160 ns		系統(G)	0.0001 ***
	C×T	0.2493 ns		C×T	0.8410 ns
	C×G	0.3814 ns		C×G	0.9420 ns
	T×G	0.5781 ns		T×G	0.0193 *
	C×T×G	0.9301 ns		C×T×G	0.4101 ns
莢	[CO ₂](C)	0.0116 *			
	温度(T)	0.2503 ns			
	系統(G)	0.2831 ns			
	C×T	0.2149 ns			
	C×G	0.4639 ns			
	T×G	0.1727 ns			
	C×T×G	0.9915 ns			

数値は分散分析の結果(p値)を示す。子実は精粒と屑粒を合わせた粗粒重を示す。*, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す。ただし, En1282は他の系統に比べて明らか生育が劣るため, 分析対象からは外した。

表2-36. 各部位の乾物増加量(ΔDW, g) (試験1, 2005)

部位	系統	ΔDW (35-69DAS)			
		-N		+N	
		A	E	A	E
葉	エンレイ	30.9	36.9	33.5	39.0
	関東100号	29.6	31.0	32.9	38.0
	En1282	2.5	0.8	15.6	12.1
茎+葉柄	エンレイ	36.8	49.1	39.3	48.8
	関東100号	38.2	43.5	41.2	55.2
	En1282	3.9	3.3	16.4	16.2
根	エンレイ	10.7	10.9	11.5	11.8
	関東100号	9.5	11.0	10.2	10.8
	En1282	3.2	3.1	7.4	6.4
根粒	エンレイ	2.5	2.9	3.0	3.6
	関東100号	5.3	5.6	5.6	5.7
	En1282	—	—	—	—
個体	エンレイ	80.8	99.8	87.3	103.3
	関東100号	82.5	91.1	89.9	109.6
	En1282	9.7	7.1	39.4	34.8

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. -N: 窒素無施肥区, +N: 窒素施肥区.

表2-37. 各部位の乾物増加量(ΔDW, g) (試験1, 2006)

部位	系統	ΔDW(31-64DAS)			
		A-L	E-L	A-H	E-H
葉	エンレイ	20.7	29.3	26.2	37.2
	En-b0-1	26.0	32.3	32.2	41.1
	En1282	20.5	24.5	24.9	19.9
茎+葉柄	エンレイ	25.6	36.4	34.0	51.1
	En-b0-1	28.9	40.0	44.6	61.8
	En1282	22.8	25.3	26.8	27.9
根	エンレイ	9.4	11.0	10.8	13.3
	En-b0-1	7.6	8.2	10.6	10.4
	En1282	10.0	12.3	9.9	14.6
根粒	エンレイ	2.3	3.7	3.7	5.0
	En-b0-1	5.8	5.8	7.8	7.9
	En1282	—	—	—	—
個体	エンレイ	54.5	77.8	75.9	108.3
	En-b0-1	70.1	90.3	97.4	121.6
	En1282	53.9	62.0	59.0	60.0

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区.

表2-38. 各部位の乾物増加量(∠DW, g) (試験1, 2007)

部位	系統	∠DW 1			∠DW 2				
		A-L	E-L	A-H	E-L	A-H	E-H		
葉	エンレイ	10.7	6.9	11.6	7.2	42.0	51.3	29.0	35.6
	En-b0-1	11.7	10.5	13.0	10.7	32.7	42.0	24.7	17.2
	En1282	11.8	11.7	15.4	11.7	17.2	16.8	14.7	5.9
茎+葉柄	エンレイ	15.7	12.2	16.1	11.0	45.0	56.9	33.3	35.7
	En-b0-1	14.8	15.5	17.2	13.7	36.7	50.3	27.5	20.5
	En1282	13.6	13.2	15.6	10.5	18.1	18.9	19.5	15.1
根	エンレイ	6.5	3.9	6.4	4.2	8.2	12.6	8.7	9.2
	En-b0-1	4.0	5.0	5.9	4.2	7.0	8.1	4.8	4.3
	En1282	8.4	8.2	8.0	4.9	6.0	6.5	9.4	4.6
根粒	エンレイ	1.4	0.9	1.6	1.5	2.5	4.1	3.7	3.2
	En-b0-1	1.6	1.6	2.9	3.0	3.4	6.5	5.3	3.8
	En1282	—	—	—	—	—	—	—	—
個体	エンレイ	34.3	23.9	35.7	23.9	103.6	132.1	85.0	94.7
	En-b0-1	32.1	32.5	38.9	31.5	90.9	121.2	76.1	59.7
	En1282	33.7	33.1	39.0	27.1	42.0	42.7	44.6	27.3

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. ∠DW 1は42-55DAS, ∠DW 2は55-75DASの乾物増加量を示す.

表2-39. 成熟期における各部位の乾物重およびCO₂濃度, 系統がそれらに及ぼす影響 (試験2)

部位	系統	12SDAS			部位	系統	12SDAS		
		A-M	E-M	処理間差			A-M	E-M	処理間差
茎	エンレイ	21.72±1.98	25.20±1.61	0.2103 ns	地下部	エンレイ	23.92±3.37	21.58±2.64	0.5999 ns
	En-b0-1	19.24±1.26	22.36±0.92	0.0807 ns		En-b0-1	17.76±1.75	17.52±0.65	0.9010 ns
	En1282	18.60±0.79	21.34±0.55	0.0213 *		En1282	14.94±1.19	20.58±1.09	0.0080 **
	タマホマレ	29.12±1.57	33.60±0.60	0.0283 *		タマホマレ	31.04±1.65	27.14±1.22	0.0932 ns
	関東100号	31.88±1.56	34.02±2.06	0.4320 ns		関東100号	27.82±0.91	25.54±1.26	0.1804 ns
	Shinpaldalkong2	19.14±0.84	24.16±2.07	0.0548 ns		Shinpaldalkong2	15.52±1.32	19.46±0.84	0.0361 *
	SS2-2	18.32±1.13	26.74±0.99	0.0005 **		SS2-2	15.52±1.79	19.32±0.88	0.0923 ns
	[CO ₂](C)	< 0.0001 ***				[CO ₂](C)	0.8636 ns		
	系統(G)	< 0.0001 ***				系統(G)	< 0.0001 ***		
	C×G	0.3595 ns				C×G	0.1087 ns		
子実	エンレイ	47.99±2.07	46.17±2.36	0.5777 ns	個体	エンレイ	114.03±7.91	112.22±5.56	0.8559 ns
	En-b0-1	51.92±1.41	55.00±1.69	0.2006 ns		En-b0-1	108.77±4.12	117.28±3.90	0.1716 ns
	En1282	11.73±1.07	11.08±0.47	0.5977 ns		En1282	53.00±0.92	60.33±1.39	0.0023 **
	タマホマレ	62.82±2.40	63.25±1.12	0.8774 ns		タマホマレ	152.53±5.03	153.72±2.10	0.8328 ns
	関東100号	62.79±1.71	55.47±1.83	0.0193 *		関東100号	151.56±2.49	142.10±3.60	0.0625 ns
	Shinpaldalkong2	51.58±0.73	54.68±1.31	0.0732 ns		Shinpaldalkong2	103.98±2.41	118.58±4.29	0.0179 *
	SS2-2	54.24±1.34	53.78±2.04	0.8564 ns		SS2-2	106.46±3.95	120.54±3.64	0.0305 *
	[CO ₂](C)	0.6192 ns				[CO ₂](C)	0.0786 ns		
	系統(G)	< 0.0001 ***				系統(G)	< 0.0001 ***		
	C×G	0.0443 *				C×G	0.0503 ns		
莢	エンレイ	20.40±1.43	19.27±0.87	0.5182 ns					
	En-b0-1	19.85±0.66	22.41±0.88	0.0489 *					
	En1282	7.74±0.62	7.33±0.36	0.5862 ns					
	タマホマレ	29.55±0.79	29.74±0.51	0.8477 ns					
	関東100号	29.07±0.38	27.07±0.72	0.0404 *					
	Shinpaldalkong2	17.73±0.56	20.28±0.65	0.0180 *					
	SS2-2	18.39±0.51	20.70±0.76	0.0357 *					
	[CO ₂](C)	0.1016 ns							
	系統(G)	< 0.0001 ***							
	C×G	0.0103 *							

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. M: 中温区. 数値は平均値±標準誤差(n=5)を示す. 子実は精粒と屑粒を合わせた粗粒重, 莢は稔実莢と不稔実莢を合わせた総莢重を示す. 処理間差の値は分散分析の結果(p値)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す. ただし, En1282は他の系統に比べて明らかに生育が劣るため, 分散分析の対象からは外した.

表2-40. 精粒重およびその構成要素 (試験1, 2005, -N区)

要素	系統	A-L	E-L	A-H	E-H
精粒重 (g plant ⁻¹)	エンレイ	16.3 ab	16.1 ab	23.4 a	6.3 b
	関東100号	20.0 a	9.7 b	23.6 a	1.4 b
	En1282	0.6 a	0.6 ab	0.5 a	0.6 a
精粒数 (plant ⁻¹)	エンレイ	62 ab	49 b	95 a	27 b
	関東100号	75 a	40 b	104 a	8 c
	En1282	4 a	4 a	4 a	5 a
百粒重 (g)	エンレイ	26.1 a	30.9 a	24.6 ab	18.8 b
	関東100号	25.7 a	24.0 a	22.5 a	16.0 b
	En1282	16.6 a	16.0 a	9.7 b	12.4 ab
莢数 (plant ⁻¹)	エンレイ	40 ab	30 b	59 a	19 b
	関東100号	47 b	28 c	68 a	6 d
	En1282	3 a	3 a	3 a	3 a
稔実歩合 (%)	エンレイ	53.1 ab	39.7 b	83.7 a	41.1 b
	関東100号	60.4 ab	32.6 bc	77.5 a	26.4 c
	En1282	73.3 a	77.0 a	80.0 a	95.0 a
一莢粒数 (pod ⁻¹)	エンレイ	1.55 a	1.53 a	1.61 a	1.43 a
	関東100号	1.60 a	1.38 a	1.52 a	1.35 a
	En1282	1.29 a	1.20 a	1.84 a	1.77 a
節数 (plant ⁻¹)	エンレイ	49 a	49 a	35 b	34 b
	関東100号	58 b	72 a	45 bc	49 c
	En1282	18 a	19 a	18 a	16 a
収穫指数	エンレイ	0.344 a	0.298 ab	0.429 a	0.111 b
	関東100号	0.337 a	0.169 b	0.364 a	0.027 b
	En1282	0.152 a	0.176 a	0.117 a	0.134 a

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す.

表2-41. 精粒重およびその構成要素(試験1,2005, +N区)

要素	系統	A-L	E-L	A-H	E-H
精粒重 (g plant ⁻¹)	エンレイ	23.2 a	23.8 a	19.0 a	12.8 a
	関東100号	16.1 a	14.0 ab	12.3 ab	5.1 b
	En1282	3.6 a	3.2 a	2.6 a	2.9 a
精粒数 (plant ⁻¹)	エンレイ	79 a	70 a	75 a	50 a
	関東100号	61 a	49 ab	70 a	25 b
	En1282	20 a	18 a	16 a	17 a
百粒重 (g)	エンレイ	29.1 ab	33.2 a	23.8 b	23.3 b
	関東100号	26.5 a	28.4 a	17.4 b	18.8 b
	En1282	18.5 a	18.1 a	16.6 a	17.7 a
莢数 (plant ⁻¹)	エンレイ	47 a	44 a	48 a	29 a
	関東100号	41 a	33 ab	48 a	18 b
	En1282	12 a	10 a	10 a	10 a
稔実歩合 (%)	エンレイ	73.1 a	58.3 a	78.6 a	57.6 a
	関東100号	47.2 a	39.0 a	59.9 a	43.6 a
	En1282	97.3 a	93.1 a	97.8 a	97.5 a
一莢粒数 (pod ⁻¹)	エンレイ	1.65 a	1.59 a	1.50 a	1.65 a
	関東100号	1.42 a	1.46 a	1.38 a	1.32 a
	En1282	1.68 a	1.75 a	1.41 a	1.17 a
節数 (plant ⁻¹)	エンレイ	38 ab	46 a	33 b	31 b
	関東100号	70 a	72 a	45 b	46 b
	En1282	30 ab	33 a	23 b	25 ab
収穫指数	エンレイ	0.466 a	0.440 a	0.368 a	0.268 a
	関東100号	0.289 a	0.251 a	0.213 ab	0.089 b
	En1282	0.307 a	0.269 ab	0.206 c	0.210 bc

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す.

表2-42. CO₂濃度、温度、窒素施肥が精粒重およびその構成要素に及ぼす影響(試験1, 2005)

要素	系統	[CO ₂](C)	温度(T)	窒素施肥(N)	C×T	C×N	T×N	C×T×N
精粒重(g plant ⁻¹)	エンレイ	0.0496 *	0.1203 ns	0.1440 ns	0.0437 *	0.3015 ns	0.2764 ns	0.3715 ns
	関東100号	<0.0001 ***	0.0126 *	0.2959 ns	0.0148 *	0.0014 **	0.2369 ns	0.3039 ns
	En1282	0.9709 ns	0.0175 *	<0.0001 ***	0.2077 ns	0.8295 ns	0.0476 *	0.2551 ns
精粒数(plant ⁻¹)	エンレイ	0.0016 **	0.7253 ns	0.2098 ns	0.0386 ns	0.1641 ns	0.3064 ns	0.2500 ns
	関東100号	<0.0001 ***	0.4289 ns	0.3292 ns	<0.0001 ***	0.0030 **	0.5564 ns	0.2534 ns
	En1282	0.9093 ns	0.3587 ns	<0.0001 ***	0.4879 ns	0.6765 ns	0.1098 ns	0.5534 ns
百粒重(g)	エンレイ	0.5953 ns	<0.0001 ***	0.0799 ns	0.0038 **	0.3602 ns	0.7543 ns	0.2343 ns
	関東100号	0.2159 ns	<0.0001 ***	0.4375 ns	0.1646 ns	0.0049 **	0.0596 ns	0.2593 ns
	En1282	0.3842 ns	0.0005 ***	<0.0001 ***	0.1606 ns	0.6994 ns	0.0184 ns	0.5828 ns
莢数(plant ⁻¹)	エンレイ	0.0005 ***	0.7902 ns	0.2683 ns	0.0169 *	0.1347 ns	0.2683 ns	0.4392 ns
	関東100号	<0.0001 ***	0.5001 ns	0.5737 ns	<0.0001 ***	0.0062 **	0.5548 ns	0.1650 ns
	En1282	0.7301 ns	0.2322 ns	<0.0001 ***	0.7301 ns	0.6052 ns	0.4914 ns	0.3908 ns
稔実歩合(%)	エンレイ	0.0002 ***	0.0935 ns	0.0260 *	0.1062 ns	0.3543 ns	0.2114 ns	0.2904 ns
	関東100号	<0.0001 ***	0.1499 ns	0.7081 ns	0.1110 ns	0.0079 ns	0.7365 ns	0.4366 ns
	En1282	0.6140 ns	0.2959 ns	0.0374 *	0.5856 ns	0.4100 ns	0.4808 ns	0.7925 ns
一莢粒数(pod ⁻¹)	エンレイ	0.7020 ns	0.6201 ns	0.3317 ns	0.8089 ns	0.2814 ns	0.8574 ns	0.1643 ns
	関東100号	0.0541 ns	0.1879 ns	0.2172 ns	0.8414 ns	0.0886 ns	0.7266 ns	0.4719 ns
	En1282	0.5189 ns	0.6096 ns	0.8567 ns	0.5848 ns	0.9986 ns	0.0005 ***	0.5260 ns
節数(plant ⁻¹)	エンレイ	0.4889 ns	<0.0001 ***	0.0048 **	0.1004 ns	0.2759 ns	0.1891 ns	0.1710 ns
	関東100号	0.0262 *	<0.0001 ***	0.2211 ns	0.1606 ns	0.0953 ns	0.0594 ns	0.2767 ns
	En1282	0.2899 ns	0.0005 ***	<0.0001 ***	0.3209 ns	0.1871 ns	0.0066 **	0.8661 ns
収穫指数	エンレイ	0.0071 **	0.0373 *	0.0431 ns	0.0511 ns	0.1751 ns	0.3297 ns	0.2546 ns
	関東100号	<0.0001 ***	0.0011 **	0.5942 ns	0.0153 ns	0.0015 ns	0.2264 ns	0.4127 ns
	En1282	0.9127 ns	0.0001 ***	<0.0001 ***	0.5295 ns	0.1766 ns	0.1371 ns	0.3618 ns

数値は分散分析の結果(p値)を示す。*, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す。

表2-43. 精粒重およびその構成要素(試験1, 2006)

要素	系統	A-L	E-L	A-H	E-H
精粒重 (g plant ⁻¹)	エンレイ	48.3 a	48.6 a	45.4 a	50.3 a
	En-b0-1	57.0 a	58.6 a	55.1 a	40.5 b
	En1282	9.6 a	8.2 a	5.5 b	5.5 b
	タマホマレ	64.6 a	58.5 a	65.5 a	50.9 a
	関東100号	44.5 a	29.7 b	42.0 a	22.7 b
精粒数 (plant ⁻¹)	エンレイ	156 b	172 ab	180 ab	207 a
	En-b0-1	198 bc	227 ab	237 a	173 c
	En1282	53 a	46 ab	31 c	34 bc
	タマホマレ	240 a	222 a	241 a	249 a
	関東100号	171 a	123 a	170 a	124 a
百粒重 (g)	エンレイ	31.3 a	28.4 ab	25.2 bc	24.3 c
	En-b0-1	28.8 a	25.8 b	23.3 c	23.6 c
	En1282	17.9 a	18.2 a	18.1 a	16.3 a
	タマホマレ	26.9 a	26.3 a	27.3 a	20.5 b
	関東100号	26.1 a	24.2 a	24.7 a	18.6 b
莢数 (plant ⁻¹)	エンレイ	75 c	85 bc	100 ab	116 a
	En-b0-1	95 b	103 b	131 a	107 b
	En1282	28 a	26 ab	19 b	21 ab
	タマホマレ	123 b	117 b	144 ab	156 a
	関東100号	95 a	71 b	107 b	88 ab
稔実歩合 (%)	エンレイ	94.8 ab	83.9 b	92.7 ab	96.3 a
	En-b0-1	96.5 a	96.1 a	93.1 ab	88.9 b
	En1282	97.1 a	95.0 a	86.9 b	96.8 a
	タマホマレ	94.3 a	91.9 a	85.0 a	88.5 a
	関東100号	86.2 a	65.9 a	87.2 a	64.2 a
一莢粒数 (pod ⁻¹)	エンレイ	2.07 a	2.03 a	1.80 b	1.78 b
	En-b0-1	2.10 a	2.21 a	1.81 b	1.62 c
	En1282	1.91 a	1.74 a	1.65 a	1.61 a
	タマホマレ	1.94 a	1.89 a	1.67 b	1.59 b
	関東100号	1.81 a	1.73 ab	1.59 ab	1.39 b
節数 (plant ⁻¹)	エンレイ	56 ab	68 a	53 b	58 ab
	En-b0-1	45 a	54 a	54 a	51 a
	En1282	47 b	58 a	56 ab	57 a
	タマホマレ	77 a	78 a	67 a	76 a
	関東100号	67 ab	77 a	59 b	67 ab
収穫指数	エンレイ	0.404 a	0.359 a	0.380 a	0.363 a
	En-b0-1	0.484 a	0.436 ab	0.424 b	0.320 c
	En1282	0.178 a	0.159 ab	0.123 bc	0.093 c
	タマホマレ	0.410 a	0.372 ab	0.405 a	0.325 b
	関東100号	0.321 a	0.227 bc	0.313 ab	0.188 c

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す.

表2-44. CO₂濃度, 温度が精粒重およびその構成要素に及ぼす影響(試験1, 2006)

要素	系統	[CO ₂](C)	温度 (T)	C×T
精粒重 (g plant ⁻¹)	エンレイ	0.3649 ns	0.8166 ns	0.4218 ns
	En-b0-1	0.0045 **	0.0001 ***	0.0007 ***
	En1282	0.2485 ns	< 0.0001 ***	0.2932 ns
	タマホマレ	0.0149 *	0.3996 ns	0.2772 ns
	関東100号	< 0.0001 ***	0.1323 ns	0.4589 ns
精粒数 (plant ⁻¹)	エンレイ	0.0746 ns	0.0188 *	0.6244 ns
	En-b0-1	0.0400 *	0.3246 ns	< 0.0001 ***
	En1282	0.5187 ns	0.0002 ***	0.2240 ns
	タマホマレ	0.7248 ns	0.3382 ns	0.3664 ns
	関東100号	0.0039**	0.9917 ns	0.9301 ns
百粒重 (g)	エンレイ	0.0568 ns	< 0.0001 ***	0.3141 ns
	En-b0-1	0.0311 *	< 0.0001 ***	0.0096 **
	En1282	0.4621 ns	0.4482 ns	0.3231 ns
	タマホマレ	< 0.0001 ***	0.0008 ***	0.0003 ***
	関東100号	0.0004 ***	0.0012 **	0.0304 *
莢数 (plant ⁻¹)	エンレイ	0.0460 *	0.0002 ***	0.5850 ns
	En-b0-1	0.0945 ns	0.0004 ***	0.0022 **
	En1282	0.9239 ns	0.0030 **	0.4490 ns
	タマホマレ	0.7053 ns	0.0007 ***	0.2232 ns
	関東100号	0.0034 **	0.0299 *	0.7229 ns
稈実歩合 (%)	エンレイ	0.2073 ns	0.0819 ns	0.0188 *
	En-b0-1	0.1634 ns	0.0038 **	0.2593 ns
	En1282	0.0457 *	0.0346 *	0.0045 **
	タマホマレ	0.8588 ns	0.0423 *	0.3169 ns
	関東100号	0.0033 **	0.9556 ns	0.8263 ns
一莢粒数 (pod ⁻¹)	エンレイ	0.4890 ns	< 0.0001 ***	0.8035 ns
	En-b0-1	0.1441 ns	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***
	En1282	0.3337 ns	0.0690 ns	0.5221 ns
	タマホマレ	0.0395 *	< 0.0001 ***	0.6925 ns
	関東100号	0.1078 ns	0.0037 **	0.4838 ns
節数 (plant ⁻¹)	エンレイ	0.0192 *	0.0512 ns	0.3077 ns
	En-b0-1	0.1873 ns	0.3168 ns	0.0238 *
	En1282	0.0328 *	0.1023 ns	0.0894 ns
	タマホマレ	0.1792 ns	0.1090 ns	0.2162 ns
	関東100号	0.0166 *	0.0210 *	0.8849 ns
収穫指数	エンレイ	0.1438 ns	0.6448 ns	0.4860 ns
	En-b0-1	< 0.0001 ***	< 0.0001 ***	0.0414 *
	En1282	0.0155 *	< 0.0001 ***	0.5627 ns
	タマホマレ	0.0003 ***	0.0515 ns	0.1014 ns
	関東100号	0.0003 ***	0.2994 ns	0.4962 ns

数値は分散分析の結果(p値)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-45. 精粒重およびその構成要素(試験1,2007)

要素	系統	A-L	E-L	A-H	E-H
精粒重 (g plant ⁻¹)	エンレイ	57.0 a	59.2 a	62.5 a	61.1 a
	En-b0-1	56.5 a	61.0 a	63.4 a	64.8 a
	En1282	11.2 a	9.8 a	10.0 a	8.9 a
精粒数 (plant ⁻¹)	エンレイ	201 a	224 a	225 a	220 a
	En-b0-1	209 b	237 ab	249 a	228 ab
	En1282	63 a	56 a	61 a	53 a
百粒重 (g)	エンレイ	28.4 a	26.5 a	27.9 a	27.8 a
	En-b0-1	27.1 a	25.7 a	25.6 a	28.5 a
	En1282	17.6 a	17.5 a	16.6 a	16.7 a
莢数 (plant ⁻¹)	エンレイ	97 b	110 ab	121 a	114 ab
	En-b0-1	96 b	112 ab	128 a	116 ab
	En1282	32 a	30 a	35 a	33 a
稔実歩合 (%)	エンレイ	99.6 a	99.4 a	99.0 a	99.2 a
	En-b0-1	98.2 a	97.8 a	98.7 a	99.7 a
	En1282	96.4 a	92.4 a	94.8 a	97.3 a
一莢粒数 (pod ⁻¹)	エンレイ	2.07 a	2.05 ab	1.87 ab	1.92 b
	En-b0-1	2.18 a	2.12 a	1.95 b	1.97 b
	En1282	1.96 a	1.90 ab	1.73 bc	1.62 c
節数 (plant ⁻¹)	エンレイ	69 ab	78 a	54 bc	51 c
	En-b0-1	63 ab	68 a	54 b	53 b
	En1282	59 ab	63 a	47 b	50 b
収穫指数	エンレイ	0.427 a	0.420 a	0.442 a	0.434 a
	En-b0-1	0.451 bc	0.441 c	0.483 a	0.471 ab
	En1282	0.173 a	0.160 a	0.175 a	0.173 a

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す.

表2-46. CO₂濃度, 温度が精粒重およびその構成要素に及ぼす影響(試験1, 2007)

要素	系統	[CO ₂](C)	温度(T)	C×T
精粒重(g plant ⁻¹)	エンレイ	0.8545 ns	0.0905 ns	0.3807 ns
	En-b0-1	0.1768 ns	0.0199 *	0.4663 ns
	En1282	0.1980 ns	0.3007 ns	0.8654 ns
精粒数(plant ⁻¹)	エンレイ	0.3843 ns	0.3239 ns	0.1665 ns
	En-b0-1	0.7289 ns	0.1378 ns	0.0242 *
	En1282	0.1817 ns	0.6210 ns	1.0000 ns
百粒重(g)	エンレイ	0.1293 ns	0.5536 ns	0.1763 ns
	En-b0-1	0.3206 ns	0.4177 ns	0.0136 *
	En1282	0.8667 ns	0.0678 ns	0.8160 ns
莢数(plant ⁻¹)	エンレイ	0.5879 ns	0.0230 *	0.1166 ns
	En-b0-1	0.6773 ns	0.0045 **	0.0194 *
	En1282	0.4238 ns	0.2849 ns	0.9161 ns
稔実歩合(%)	エンレイ	0.9670 ns	0.1736 ns	0.6208 ns
	En-b0-1	0.7911 ns	0.2652 ns	0.4805 ns
	En1282	0.7069 ns	0.4192 ns	0.1257 ns
一莢粒数(pod ⁻¹)	エンレイ	0.7832 ns	0.0037 **	0.4483 ns
	En-b0-1	0.5288 ns	< 0.0001 ***	0.2694 ns
	En1282	0.0635 ns	< 0.0001 ***	0.5805 ns
節数(plant ⁻¹)	エンレイ	0.4465 ns	< 0.0001 ***	0.1053 ns
	En-b0-1	0.4363 ns	0.0002 ***	0.1699 ns
	En1282	0.2559 ns	0.0011 **	0.8264 ns
収穫指数	エンレイ	0.3742 ns	0.1020 ns	0.9979 ns
	En-b0-1	0.0595 ns	< 0.0001 ***	0.8617 ns
	En1282	0.5794 ns	0.5411 ns	0.6796 ns

数値は分散分析の結果(*p*値)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-47. 成熟期における精粒重とその構成要素およびCO₂濃度, 系統がそれらに及ぼす影響(試験2)

		12SDAS					12SDAS		
要素	系統	A-M	E-M	処理間差	要素	系統	A-M	E-M	処理間差
精粒重 (g plant ⁻¹)	エンレイ	47.9	46.0	0.5640 ns	稔実歩合 (%)	エンレイ	98.9	97.3	0.2554 ns
	En-b0-1	51.8	54.9	0.2039 ns		En-b0-1	95.4	98.2	0.1263 ns
	En1282	11.7	11.1	0.5947 ns		En1282	96.7	96.8	0.9423 ns
	タマホマレ	62.7	62.8	0.9782 ns		タマホマレ	93.0	93.7	0.6901 ns
	関東100号	62.4	55.3	0.0199 *		関東100号	95.4	92.1	0.3631 ns
	Shinpaldalkong2	51.5	54.6	0.0646 ns		Shinpaldalkong2	99.2	98.2	0.4748 ns
	SS2-2	54.2	53.7	0.8501 ns		SS2-2	98.9	97.5	0.2983 ns
	[CO ₂](C)	0.5844 ns				[CO ₂](C)	0.4297 ns		
	系統(G)	< 0.0001 ***				系統(G)	0.0002 ***		
	C×G	0.0489 *				C×G	0.3324 ns		
精粒数 (plant ⁻¹)	エンレイ	163	148	0.3187 ns	一莢粒数 (pod ⁻¹)	エンレイ	1.92	1.97	0.2141 ns
	En-b0-1	192	201	0.4845 ns		En-b0-1	1.94	1.96	0.5198 ns
	En1282	69	64	0.5710 ns		En1282	1.90	1.80	0.1228 ns
	タマホマレ	229	228	0.9471 ns		タマホマレ	1.77	1.80	0.3405 ns
	関東100号	216	196	0.0629 ns		関東100号	1.78	1.70	0.1078 ns
	Shinpaldalkong2	237	267	0.0863 ns		Shinpaldalkong2	2.33	2.29	0.0666 ns
	SS2-2	222	226	0.8053 ns		SS2-2	2.16	2.20	0.3238 ns
	[CO ₂](C)	0.8266 ns				[CO ₂](C)	0.8426 ns		
	系統(G)	< 0.0001 ***				系統(G)	< 0.0001 ***		
	C×G	0.0839 ns				C×G	0.0579 ns		
百粒重 (g)	エンレイ	29.6	31.2	0.2650 ns	節数 (plant ⁻¹)	エンレイ	49	52	0.3726 ns
	En-b0-1	27.1	27.4	0.7758 ns		En-b0-1	52	51	0.7832 ns
	En1282	17.1	17.2	0.8458 ns		En1282	52	52	0.9064 ns
	タマホマレ	27.5	27.6	0.9152 ns		タマホマレ	72	74	0.6250 ns
	関東100号	28.9	28.2	0.2212 ns		関東100号	63	66	0.3141 ns
	Shinpaldalkong2	21.8	20.5	0.1926 ns		Shinpaldalkong2	56	65	0.1227 ns
	SS2-2	24.5	23.9	0.5024 ns		SS2-2	41	51	0.0025 **
	[CO ₂](C)	0.7650 ns				[CO ₂](C)	0.0033 **		
	系統(G)	< 0.0001 ***				系統(G)	< 0.0001 ***		
	C×G	0.4405 ns				C×G	0.1740 ns		
莢数 (plant ⁻¹)	エンレイ	85	75	0.2073 ns	収穫指数	エンレイ	0.425	0.411	0.6469 ns
	En-b0-1	99	103	0.5865 ns		En-b0-1	0.477	0.468	0.3501 ns
	En1282	37	36	0.8711 ns		En1282	0.220	0.183	0.1077 ns
	タマホマレ	129	126	0.6224 ns		タマホマレ	0.411	0.408	0.7675 ns
	関東100号	122	115	0.3102 ns		関東100号	0.412	0.390	0.2302 ns
	Shinpaldalkong2	102	117	0.0514 ns		Shinpaldalkong2	0.496	0.461	0.0219 *
	SS2-2	103	103	0.9782 ns		SS2-2	0.510	0.445	0.0032 **
	[CO ₂](C)	0.9899 ns				[CO ₂](C)	0.0007 ***		
	系統(G)	< 0.0001 ***				系統(G)	< 0.0001 ***		
	C×G	0.1193 ns				C×G	0.1128 ns		

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, M: 中温区, 数値は平均値(n=5)を示す. 処理間差の値は分散分析の結果(p値)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す. ただし, En1282は他の系統に比べて明らか生育が劣るため, 分散分析の対象からは外した.

第2節 光合成能に及ぼす影響

マメ科作物であるダイズは、根粒菌から固定窒素の供給を受ける一方で、同化した光合成産物を根粒に供給しなければならない。つまり、ダイズにとっての光合成は、根粒菌との相利共生を成立させるための一手段ともなる。多量の根粒を着生させる超着生系統にとってはとりわけ重要であると考えられる。

一般に、生育環境の $[\text{CO}_2]$ が上昇すると、ダイズを含めた C_3 植物の光合成速度は促進される。その程度は作物種や生育環境によって異なるが、様々な C_3 植物を高 $[\text{CO}_2]$ 条件下 ($\sim 700 \mu\text{mol mol}^{-1}$) で栽培した場合、平均して 20 ~ 60% (Bowes 1991, 1993, Drake ら 1997), またダイズに関する報告のみをメタ解析 (平均 $[\text{CO}_2]$ は $689 \mu\text{mol mol}^{-1}$) して、39%の促進が見込まれるとの報告がある (Ainsworth ら 2002)。その促進メカニズムとして、主に Rubisco 活性の向上、光呼吸量の減少、水利用効率の向上による水ストレス回避などが考えられる (Pritchard and Amthor 2005)。本節では、根粒着生程度の異なるダイズが各生育条件下でそれぞれどのような光合成特性を示すのか明らかにするとともに、通常着生系統および超着生系統の光合成能は高 $[\text{CO}_2]$ 区で高いのか、またその促進あるいは抑制程度が通常着生系統と超着生系統で異なるのか検証した。

また、光合成能を高く維持するには常に安定した葉内への CO_2 供給がなされなければならない。しかしながら、圃場条件で大規模に栽培される場合、その群落内の $[\text{CO}_2]$ は常に変動する。つまり、作物は周囲の短期的な $[\text{CO}_2]$ の変動に対して、常に光合成速度を変化させていると考えられる。このような $[\text{CO}_2]$ の変動に対して高い適応性を示し、高い光合成能を維持できる個体が望ましい。そこで本節のもうひとつの目的として、将来の地球環境を見据え、播種時から $[\text{CO}_2]$ と温度の異なる条件下で生育した各ダイズ系統が、変動する $[\text{CO}_2]$ に対してどのような光合成反応を示すのか、またそれは系統間でどのような違いが見られるのか明らかにすることを目指した。

さらに本節の最後では、前節で挙げた不明確な点、すなわち、高 $[\text{CO}_2]$ 条件下で各生育指標、物質生産量、子実生産量が増加しなかった要因、またそれら項目において通常着生系統と超着生系統で差が見られなかった要因について、光合成特性の面から検証した。

材料および方法

1. 材料

前節と同じ品種・系統を用いた。

2. 栽培方法

前節と同じ栽培方法を用いた。

3. 調査項目およびその方法

1) 個体あたりの葉面積と相対葉面積成長率

各生育ステージに各処理区の各系統とも4個体または5個体をサンプリングし、個体あたりの葉面積を測定した。測定には自動葉面積計（AMM-9型；林電工株式会社）を使用した。2005年は開花始期（R1：35DAS）、莢伸長期（R4：69DAS）（高温区のみ）に、2006年は栄養成長期（V1：12DAS, V4~6：24DAS, V6~10：31DAS）、莢伸長始期（R3：64DAS）に、2007年は栄養成長期（V2：11DAS）、開花始期（R1：42DAS）、莢伸長始期（R3：55DAS）、子実肥大始期（R5：75DAS）に測定した。ただし、2005年のR4、2006年のR3、2007年のR3、R5には、サンプリングした4個体または5個体のうち生育が中庸な1個体または2個体を代表して測定し、その他の個体に関しては代表個体の比葉面積（SLA, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ）より推定値を算出した。また、各生育ステージにおける葉面積の値から、以下の式に従って葉の展開速度の指標となる相対葉面積成長率（RLGR）を算出した。

$$\text{RLGR} = (\text{Log}_e L_2 - \text{Log}_e L_1) / t_2 - t_1$$

ただし、 L_1, L_2 はそれぞれある時期 t_1, t_2 における葉面積の値を示す。

2) 葉の窒素濃度

80°Cで3日間以上通風乾燥させた葉の乾物重を測定後、それらを粉砕機で粉末にして窒素分析を行った。2005年のR1, R4、2007年のR1, R3, R5にサンプリングした葉を分析対象とした。ただし、2005年は高温・+N区の個体のみとした。2005年のR1の試料はセミマイクロケルダール法で、R4の試料はCNコーダー（MT-600；ヤナコ分析工業株式会社）で、またその他の試料は酸素循環燃焼方式全窒素・全炭素測定装置（SUMIGRAPH NC-80；株式会社住化分析センター）でそれぞれ分析した。

3) 個葉の光合成速度

光合成速度の測定には携帯型光合成蒸散測定装置 (LI-6400 ; LI-COR 社, USA) を用い、完全展開直後の頂小葉 (以下, 最上位完全展開葉) を測定対象とした。葉をチャンバーで挟んでから 30 秒後, 光合成速度が安定した時点の値を測定値とし, 各処理区, 各系統とも 5 個体の測定を基本とした。チャンバー内を 25°C, 光量子密度を 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPF, 空気の流入速度を 500 $\mu\text{mol s}^{-1}$, CO_2 濃度は標準 $[\text{CO}_2]$ 区を 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ に, 高 $[\text{CO}_2]$ 区を 550 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ に設定した。また, チャンバーによる葉の測定面積は 6 cm^2 (2 cm \times 3 cm) とした。

光合成速度は, 3 ヶ年にわたって以下の生育ステージで測定した。すなわち, 2005 年は開花始期 (R1 : 35DAS ; 曇り, R1 : 36DAS ; 晴れ), 莢伸長期 (R4 : 69DAS ; 曇り), 子実肥大期 (R6 : 89DAS ; 雨) に, 2006 年は開花期 (R2 : 52DAS 晴れ, R2 : 53DAS ; 晴れ), 子実肥大始期 (R5 : 79DAS ; 晴れ/曇り, R5 : 80DAS ; 晴れ \rightarrow 曇り) 子実肥大期 (R6 : 91DAS ; 晴れ \rightarrow 曇り) に, 2007 年は開花始期 (R1 : 41DAS ; 曇り/晴れ, R1 : 42DAS ; 晴れ \rightarrow 曇り), 子実肥大始期 (R5 : 77DAS ; 曇り), 子実肥大期 (R6 : 95DAS ; 曇り/晴れ) に測定した。ただし, 2006 年, 2007 年には最上位完全展開葉だけでなく, その数節下の頂小葉も測定対象とした。すなわち, 2006 年の R5 が 3, 5, 7, 9 節下, 2007 年の R5 が 4 節下の頂小葉である。

4) 葉色値

葉に含まれる光合成関連窒素化合物 (クロロフィルなど) が多いほど葉色は濃くなることから, 葉色 (SPAD) 値と葉の窒素濃度には高い相関が見られる。光合成測定を行った頂小葉の葉内窒素濃度を推測するため, 葉緑素計 (SPAD-502 ; MINOLTA) を用いて SPAD 値を測定した。各処理区の各系統ともに 5 個体の測定を基本とした。最上位完全展開葉 (光合成測定葉と同一) に対して中肋を避けた 4 箇所を測定し, その平均を SPAD 値とした。

3 ヶ年にわたって各生育ステージで測定した。すなわち, 2005 年は開花始期 (R1 : 34DAS), 莢伸長期 (R4 : 68DAS), 子実肥大期 (R6 : 88DAS) に, 2006 年は開花期 (R2 : 52DAS), 子実肥大始期 (R5 : 78DAS), 子実肥大期 (R6 : 90DAS) に, 2007 年は栄養成長期 (V5~8 : 26DAS), 子実肥大始期 (R5 : 75DAS), 子実肥大期 (R6 : 95DAS) に測定した。ただし, 光合成速度の測定と同様, 2006 年, 2007 年には最上位完全展開葉だけでなく, その数節下の頂小葉も測定対象とした。すなわち, 2006 年の R2 が 2, 4 節

下, R5 と R6 が 3, 6, 9 節下, 2007 年の R5 が 2, 4, 6, 8 節下, R6 が 1, 2, 3, 4 節下の頂小葉である.

5) [CO₂]-光合成曲線

将来予測される環境条件下で, [CO₂]の細かい変動に対する光合成速度の適応性を把握するため, 2005 年, 2007 年に各系統の各生育段階における[CO₂]-光合成 (A-Ci) 曲線を作成した. なお, A-Ci 曲線を作成することによって, 気孔伝導度が光合成速度に及ぼす影響や葉の最大光合成活性と環境条件との関係を知ることができる (Farquhar and Sharkey 1985). 低[CO₂]設定 (今回は 50, 100, 200 μmol mol⁻¹) 下における光合成測定値に対して直線回帰を行い, そこから得られた回帰式の傾きを A-Ci 曲線の初期勾配といい, 葉の CO₂ 利用効率の指標として用いることができる.

携帯型光合成蒸散測定装置 (LI-6400 ; LI-COR 社, USA) のオートプログラムを利用してチャンバー内の[CO₂]を 50 ~ 1500 μmol mol⁻¹ の 6 ~ 8 段階に設定し, 段階的に変化する[CO₂]条件下における光合成速度を測定した. 測定時間は設定した各[CO₂]につき 120 秒とし, チャンバー内 25°C, 光量子密度 1500 μmol m⁻² s⁻¹ PPF, 空気の流入速度 500 μmol s⁻¹, 測定面積 6 cm² (2 cm×3 cm) をそれぞれ基本設定とした. 各系統とも 3 ~ 5 個体の測定を基本とし, 最上位完全展開葉を測定対象とした.

2005 年は開花始期 (R1 : 35DAS ; 曇り, R1 : 36DAS ; 晴れ), 莢伸長期 (R4 : 69DAS ; 晴れ), 子実肥大期 (R6 : 89DAS ; 雨) に, 2007 年は開花始期 (R1 : 40DAS ; 晴れ/曇り), 莢伸長始期 (R3 : 55DAS ; 晴れ), 子実肥大始期 (R5 : 75DAS ; 雨/曇り) に測定した.

結果

1. 個体あたりの葉面積と葉の窒素濃度

R1 以降の標準[CO₂]区と高[CO₂]区, 低温区と高温区の数値の大小関係は年次や系統により様々であったが, 概して生育前半は温度の影響が大きく, 高温条件下で個体あたりの葉面積が大きかった (図 2-12 ~ 2-14). 2007 年の高温区は特徴的な傾向を示し, 全系統とも標準[CO₂]区より高[CO₂]区の方が個体あたりの葉面積が小さかった. また, それらの結果は, 通常着生系統と超着生系統の間で差は見られなかった. R1 以降は生育

量が旺盛なステージといえるが、RLGR は $[\text{CO}_2]$ 、温度による大きな影響は受けていなかった（表 2-48）。また、2007 年では 55 - 75DAS の間、あるいはその直後に最大繁茂期を迎えたと考えられ、その期間の RLGR は極めて小さかった。

高 $[\text{CO}_2]$ 区の葉の窒素濃度は、全系統とも標準 $[\text{CO}_2]$ 区より常に低く推移していた（図 2-15, 2-16）。また、R2 前後は高温区よりも低温区の方が高い傾向にあったが、R5 には En1282 を除いてそれが逆転していた。一方、処理区別に見た場合に関東 100 号、En-b0-1 の葉の窒素濃度は生育期間をとおしてエンレイを上回っていた。特に、R3 においてその傾向が顕著に見られた。

2. 個葉の光合成能と SPAD 値

R2 前後は En1282 を含めた全系統で高 $[\text{CO}_2]$ により光合成速度が促進される傾向が見られたが、生育が進むとその傾向は逆転した（図 2-17 ~ 2-19）。特に、それは高温区でより顕著に確認された。また、全系統とも光合成速度は高温区よりも低温区の方が高い傾向が見られ、それは生育が進むにつれて大きな差となって現れた。また、各処理区において、En-b0-1、関東 100 号の光合成速度は、R2 においてそれぞれエンレイ、タマホマレを上回っていたものの、R6 では明らかに下回った。

SPAD 値は、系統間でばらつきはあるが、R2 前後まで標準 $[\text{CO}_2]$ 区よりも高 $[\text{CO}_2]$ 区の方がやや高い傾向にあった（図 2-20 ~ 2-22）。しかしながら、光合成速度と同様、生育が進むにつれてその傾向が逆転した。また、R6 では高温区よりも低温区の方が高かった。系統間で比較した場合、生育前半は En-b0-1、関東 100 号の両者ともエンレイ、タマホマレを上回っていたものの、後半は違いが生じた。すなわち、En-b0-1 はエンレイを下回る値まで低下したが、関東 100 号の低下程度は小さく、生育後半までエンレイ、タマホマレよりも高い値を維持していた。なお、これら系統間で比較した場合の結果は、概ねどの処理区においても同様であった。

3. 下位葉の光合成能と SPAD 値

R6 における止葉より数節下位の個葉の光合成速度は、標準 $[\text{CO}_2]$ 区と高 $[\text{CO}_2]$ 区、低温区と高温区で大きな差は見られなかった（図 2-23, 2-24）。また、下位葉の光合成速度は、概ねタマホマレ \approx 関東 100 号 \approx エンレイ \geq En-b0-1 \geq En1282 という関係であった。

各葉位の SPAD 値は、標準 $[\text{CO}_2]$ 区 \geq 高温区という関係が見られ（図 2-25 ~ 2-29）、低

温区と高温区では大きな差は見られなかった。また、関東 100 号は生育後半においても常にエンレイより高く、タマホマレとは同等か、少し高い傾向が見られたが、En-b0-1 はエンレイよりも低く、それは特に R6 において顕著であった。

4. 変動する CO₂ 濃度に対する光合成反応

ここでは[CO₂]、温度の異なる条件下で生育した個体、また根粒着生程度の異なる系統のより詳細な光合成特性を明らかにすることを目指した。R1 における A-Ci 曲線は、高[CO₂]区の全系統で標準[CO₂]区と大きな差は見られなかったが、R5 以降では明らかに高[CO₂]区の方が低い値を示した（図 2-30 ~ 2-33）。また、R1 の関東 100 号、En-b0-1 の光合成速度は高い[CO₂]設定（1000 ~ 1500 μmol mol⁻¹）下においてエンレイよりも高い傾向が見られ、それは特に高[CO₂]区で著しかったが、生育が進むにつれて関東 100 号は同等以下、En-b0-1 は明らかに低い値を示した。すなわち、エンレイ ≥ 関東 100 号 > En1282, あるいはエンレイ > En-b0-1 > En1282 という大小関係であった。

考察

1. 葉面積と葉の窒素濃度

個体あたりの葉面積は、その個体の光合成能を決定する大きな要素となる。本研究では各処理区の個体あたりの葉面積を測定したが、各系統に対する[CO₂]、温度の一定の影響は見られなかった（図 2-12 ~ 2-14）。また、RLGR にも一定の傾向は見られなかった（表 2-48）。しかしながら、2007 年の高温区だけは特異な結果を示した。すなわち、全系統とも R3 から RLGR が鈍化し、R5 における個体あたりの葉面積は全系統で標準[CO₂]区よりも高[CO₂]区の方が小さかった（図 2-14, 表 2-48）。一方、個体あたりの葉面積は高[CO₂]条件下で増加（689 μmol CO₂ mol⁻¹で 18%増）することが知られている（Ainsworth ら 2002）。2007 年の高温区において、このような低下が見られた理由は明らかではないが、6 月、7 月の全天日射量が 2005 年、2006 年と比べて多かったことから（図 2-5, 表 2-51）、高[CO₂]は高温条件下で全天日射量が多い場合において間接的に葉面積の拡大を抑制するのかもしれない。

一方、光合成能を決定するもうひとつの大きな要因である葉の窒素濃度は、全系統と

も R1 以降, 高[CO₂]によって低下した. また, 超着生系統と通常着生系統, あるいは非着生系統の間で, その低下程度に差が見られなかった (図 2-15, 2-16). Rogers ら (2006) の報告によれば, 高[CO₂]条件下 (550 μmol CO₂ mol⁻¹) で栽培したダイズの葉の窒素濃度が, 大気[CO₂]条件下で栽培したダイズよりも生育前期において約 17% 低かったものの, 生育中期以降は同等の濃度になったという. また, Ainsworth ら (2002) の報告によれば, 非着生系統は高[CO₂] (689 μmol CO₂ mol⁻¹) によって葉の窒素濃度が約 16% 低下したのに対して, 根粒着生系統では約 8% 高まったという. 本研究において, 非着生系統の反応性は過去の報告と同様であったのに対し, 通常着生系統については異なる結果が得られたことになる. その理由は明らかではないが, 次の 3 つの要因が考えられた. 1 つ目は, 根域制限とそれに伴う葉への光合成産物 (糖) の蓄積および葉の老化促進である. 本研究では 7L という比較的大きなサイズのポットを使用した, 根域を十分に拡大できる圃場とは条件が異なる. 根の成長が制限されると, 根で消費されるべき糖が葉に滞り, 蓄積する. 葉への糖の蓄積は, 光合成速度を低下させるだけでなく (Thomas and Strain 1991), 他の作物においては葉の老化を促進させる要因であることも明らかになっている (Parrot ら 2005, Araya ら 2006). 2 つ目は, 土壌条件の違いである. 本研究では, 乾燥ストレスを回避するために水深 5cm 程度のプール内で栽培したため, 根域は常に多湿状態で酸素濃度が低かったと考えられる. 根粒菌は酸素を多量に消費することから, 窒素固定活性が十分に機能せず, ソース/シンクバランスが崩れた結果, 窒素吸収量が少なかった可能性が考えられた. 3 つ目は, 本研究と過去の報告との窒素濃度測定対象の相違である. 本研究では上位葉から下位葉まで着生しているすべての葉を対象としたが, 先の報告も同様であったかは明らかでない. 高[CO₂]はダイズを含めた様々な作物の葉の老化を早めることから (Fangmeier ら 2000, Ludewig and Sonnewald 2000, Zhu ら 2009, Seneweera ら 2011, Hao ら 2012), 測定対象が異なると結果にも違いが生じる可能性は十分に考えられた.

一方, 葉面積あたりの光合成量の決定に影響する葉面積あたりの葉の窒素含量に関して, 高温区の根粒着生系統は R3 以降に高まっていたことがわかった (図 2-34, 2-35). 上位節において新たな葉がわずかながら展開し, 葉の窒素含量を増加させていた一方で, 下位節では老化の始まった葉が上位葉に窒素を転流して落葉し, 相対的に R5 における葉面積あたりの窒素含量が高まっていたと考えられる. 根粒着生系統は生育後半も窒素固定による窒素吸収が可能である. 根粒着生系統の積極的な応答かどうかは明らかでは

ないが、高温条件下においては呼吸量／光合成量の大きい老化の始まった葉を早期に落葉させ、一枚の葉を充実させることで葉面積あたりの葉の窒素含量を高く維持しようとするのかもしれない。

2. 個葉の光合成能

R2 前後において、特に根粒着生系統で高[CO₂]による個葉の光合成速度の促進が確認された (図 2-6 ~ 2-8)。一方、その時期の SPAD 値は、標準[CO₂]区よりも高[CO₂]区でわずかに高い傾向が見られただけであったことから (図 2-20 ~ 2-22)、確認された光合成速度の促進要因はこれまでの多数の報告と同様、利用可能な CO₂ 量の増加とそれに伴う Rubisco 活性の向上、光呼吸量の低下などに起因するところが多いと考えられた。一方、系統間で比較した場合、En-b0-1、関東 100 号の R2 前後における光合成速度は、どの処理区においてもそれぞれの親品種であるエンレイ、タマホマレを上回る値を示したのに対し、R4 以降は下回り、それは特に高[CO₂]・高温区で顕著であった (図 2-17 ~ 2-19)。また、栽培条件よりも高い[CO₂]条件下においても同様に、En-b0-1 は R3 以降にエンレイよりも低い値を示すことが確認された (図 2-32, 2-33)。一方、R6 において、En-b0-1、関東 100 号の SPAD 値はそれぞれエンレイ、タマホマレより低い傾向が見られたものの (図 2-20 ~ 2-22)、R3 では同等以上の値を維持していたことから、生育後半における超着生系統の光合成速度の低下は、葉内窒素 (クロロフィル、Rubisco 等) 含量の低下が最大の要因というわけではないと考えられた。つまり、超着生系統は R3 において、通常着生系統よりも葉内窒素含量を高く保持しながらも、光合成に活用できていなかったといえる。

そこで、葉の CO₂ 利用効率、延いては葉の老化程度の指標ともなる A-Ci 曲線の初期勾配を調べた (図 2-36, 2-37)。その結果、2007 年では En-b0-1 はエンレイを下回る傾向にあったことから (図 2-37)、超着生系統の CO₂ 利用効率は低かったことが示唆された。En-b0-1 の気孔伝導度、葉内[CO₂]を処理区別にエンレイと比較した場合、前者は明らかに小さいものの、後者は同程度の値を示したことから (表 2-49, 2-50)、CO₂ 利用効率の低下は光合成関連酵素の活性低下が主な原因であると思われる。では、なぜ生育後半における光合成能の低下が高[CO₂]・高温条件下で顕著に見られたのか。

R5 以降の個葉の光合成速度は、標準[CO₂]区よりも高[CO₂]区の方が明らかに低い値を示した (図 2-17 ~ 2-19)。そして、それは特に高温区で顕著であった。また、生育後

半にかけて高[CO₂]区の超着生系統で A-Ci 曲線の値が著しく低下していた(図 2-30, 2-32, 2-33). 高[CO₂]区の A-Ci 曲線の初期勾配は, 多少のばらつきが見られるものの, R1 の時点で標準[CO₂]区よりも低く, それ以降差が大きくなったことから(図 2-36, 2-37), 高[CO₂]条件下で生育した個体は葉の CO₂ 利用効率が低下することが確認された. 光合成速度が低下する要因として, ①葉内への CO₂ 流入量が少ないこと, ②葉内の CO₂ 利用効率が低いことが考えられる. 生育期間をとおして高[CO₂]区の気孔伝導度は標準[CO₂]区よりも明らかに低かったものの, 葉内[CO₂]の値は低[CO₂]設定下において大きな差がなかったこと(表 2-51), R4 ~ R6 の SPAD 値が高[CO₂]・高温区で下がっていたこと(図 2-20 ~ 2-22), 葉の窒素濃度の推移が下がりつつあったこと(図 2-15, 2-16) から判断して, 生育後半の高[CO₂]区で光合成速度が低い要因, A-Ci 曲線の推移が低い要因は, 気孔を介した葉内への CO₂ 拡散(要因①)ではなく, 葉内での CO₂ 同化能(光合成関連酵素の活性)低下(要因②), つまりは葉の老化が早まったことが主な原因であると考えられる. このような高[CO₂]条件下あるいは高温条件下において老化が早まることは一般的であるが, 高[CO₂]と高温が混在すると相乗効果で老化がより早まると思われる. すなわち, 気孔伝導度は高[CO₂]区で有意に低く, それに伴い蒸散速度も低い傾向が見られたことから(表 2-49, 2-50), 葉における過度の熱の放出が抑制され, 特に高温区では高温ストレスを受けていた可能性が高い. それにより, 葉内の酵素活性が早期に損なわれ, 延いては老化の促進に繋がっていたと思われる. また, 要因②に関しては光合成のダウンレギュレーションについて触れる必要があると思われる.

高[CO₂]条件下に長期的にさらされた植物の多くが発現する現象, それが光合成のダウンレギュレーションである. 現在の地球環境下において, C3 植物の光合成速度を決定する主な律速因子は[CO₂]であるため, 将来予測される大気[CO₂]の上昇により, C3 植物の光合成能は大幅に高まることが期待されるが, 実際は生育が進むにつれて[CO₂]から予測される値よりも小さくなることが知られる(Sasek ら 1985, Tissue and Oechel 1987). 高[CO₂]条件下で生育した多くの C3 植物は短期的に光合成能を高めることで, ソース能(光合成能)に対する相対的なシンク能(光合成産物(糖)受容能)の低下, あるいは余剰の糖を利用するのに見合うだけの窒素量が保持できないことにより(Rogers ら 1998, Stitt and Krapp 1999, Hymus ら 2001, Ainsworth ら 2003, Nowak ら 2004), 光合成関連酵素の生合成をコードしている遺伝子の発現が抑制される結果, Rubisco 含量と活性の低下などが起こるために生じる現象である(Moore ら 1999,

Ainsworth ら 2005). しかしながら、一般に C3 植物の中でもマメ科作物であるダイズは、その発現程度が比較的小さいことが知られる (Ainsworth ら 2002, Ainsworth and Long 2005). なぜなら、糖の消費器官、すなわちシンクとなる根粒菌と共生し (Walsh ら 1987, Arnone and Gordon 1990, Koike ら 1997), なおかつ固定窒素により高い窒素含量を有するためである (Ainsworth ら 2002). このソース/シンクバランスの観点から、Ainsworth ら (2004) は根粒着生能、無限伸育型という形質はダウンレギュレーションの発現程度を軽減すると報告している. 一方、図 2-37 の 40DAS における初期勾配の値は、標準[CO₂]区よりも高[CO₂]区で低いことが確認された. また、ダウンレギュレーションの発現程度の一指標となる葉の C/N 比に関しては、標準[CO₂]区よりも高[CO₂]区の方がわずかに高かったことから (図 2-38), 高[CO₂]条件下で生育した個体の葉内 CO₂ 利用効率の低下には、ダウンレギュレーションも影響していたと考えられる. なお、40DAS の初期勾配は全系統で差が見られなかったため、少なくともこの時期のダウンレギュレーションに対して、根粒着生数の差は影響しないということが示唆された.

3. 生育後半の光合成能に対する下位葉の寄与

個体あたりの光合成能は大きく分けて、個葉の光合成能と個体あたりの葉面積によって決定されるが、前者に対して最大活性を示すと想定される個葉の光合成速度のみを適用するのは不適切と考えられる. また、窒素固定能の高い超着生系統は、生育後半も下位葉まで窒素濃度を高く維持することで個体あたりの光合成能に対する下位葉の寄与率を高く保つのではないかと、そしてそれは高[CO₂]条件下で顕著に見られるのではないかと予想された. 本節では、生育後半の最上位完全展開葉 (あるいは止葉) から数節下位に着生した個葉の光合成速度と SPAD 値も測定した.

R5 において、[CO₂]と温度が下位葉の光合成能に及ぼす影響は小さかった (図 2-12, 2-13). また、系統間差として、エンレイ、タマホマレ、関東 100 号が同程度の光合成速度を示していたこと、En-b0-1 がエンレイよりも下回る傾向にあったことから、光合成能に対する下位葉の寄与率は根粒着生数が多いほど高まるとはいえなかった. 下位葉の SPAD 値は、R5 までは En1282 を除いて明瞭な系統間差は見られなかったものの (図 2-25, 2-26), R6 では明らかに En-b0-1 がエンレイよりも低い値を示していたことから (図 2-27), 葉の窒素濃度の低下がその主な要因と考えられた. 以上のことから、超着生系統は必ずしも生育後半まで下位葉の窒素濃度を高く維持するわけではなく、それには系

統間差も影響するといえる。ではなぜ下位葉の枯れ上がりがエンレイよりもむしろ En-b0-1 で早まったのであろうか。そのひとつの可能性として、根粒による光合成産物の過度の消費が考えられる。Harper (1987) によれば、生育後半の根粒菌は窒素固定をほとんど行わずに、呼吸によって光合成産物を消費するだけのものが増えるという。多量の根粒菌を着生する En-b0-1 は、地下部での光合成産物の消費量がエンレイよりも多く、葉内タンパク質の分解が早まることで光合成活性も早期に低下したものと考えられる。さらに、酸素の消費量が多い根粒菌は、根圏の通気性が悪いと窒素固定活性は下がることが知られるが(阿江 1985)、本研究は水を張ったプール内でポット栽培を行ったために土壌が多湿になっていた可能性は高く、このことも間接的に影響を与えていたのかもしれない。一方、根粒超着生形質でありながらタマホマレと比べて同程度の光合成能を維持していた関東 100 号は、晩生品種のタマホマレとの交雑により成熟期が遅いこと、また葉の自己破壊的な転流を遅らせ、葉内の窒素(クロロフィル)含量を高く維持することから(Takahashi ら 2005b)、下位葉の枯れ上がりが遅かったと考えられる。

本節では、高[CO₂]・高温条件下では葉内活性が早期に低下すること、そしてその低下程度は超着生系統で大きいことが示された。これは前節で明らかとならなかった要因を説明するものと思われる。すなわち、高[CO₂]区の特に超着生系統は、比較的早期に葉内活性が低下したことで、それ以降の物質生産量および子実生産量が伸びなかったことを示唆している。しかしながら、このような当初の予想と反する結果となった要因は明らかではない。また本節では、葉の窒素含量の低下よりも先に CO₂ 同化能の低下によって光合成能の低下が引き起こされる可能性が示唆され、葉内の酵素活性を高く、かつ長期的に維持することの重要性が確認された。次節では、窒素吸収量の決定に大きく寄与する窒素固定能の特性を明らかにするとともに、その観点からこれまでのことを検証したい。

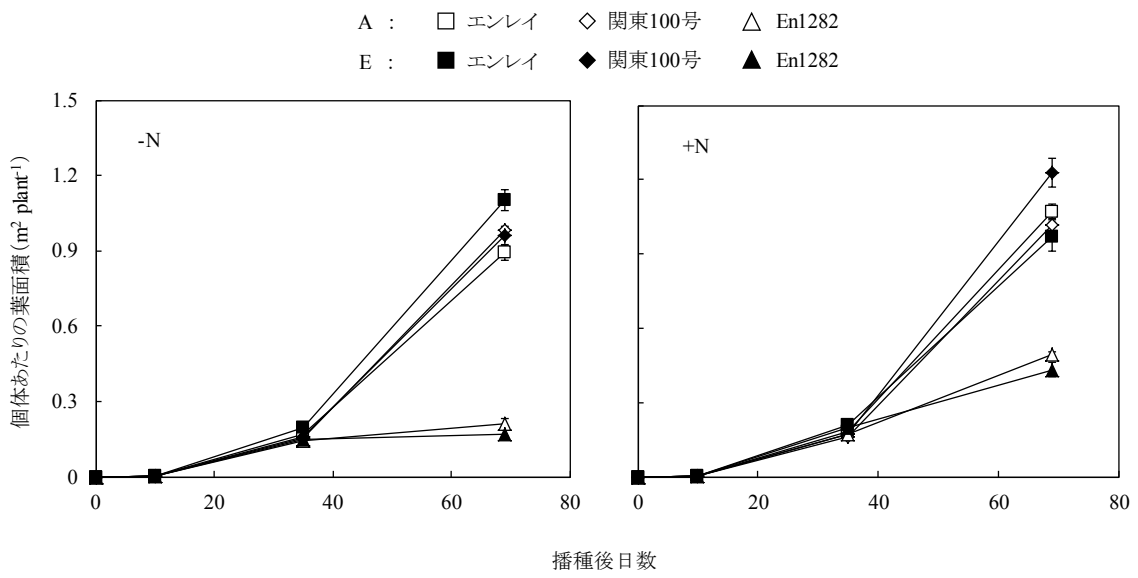


図2-12. 個体あたりの葉面積 (2005, H)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. H: 高温区. -N: 窒素無施肥区, +N: 窒素施肥区. 縦線は標準誤差 (n=5) を示す.

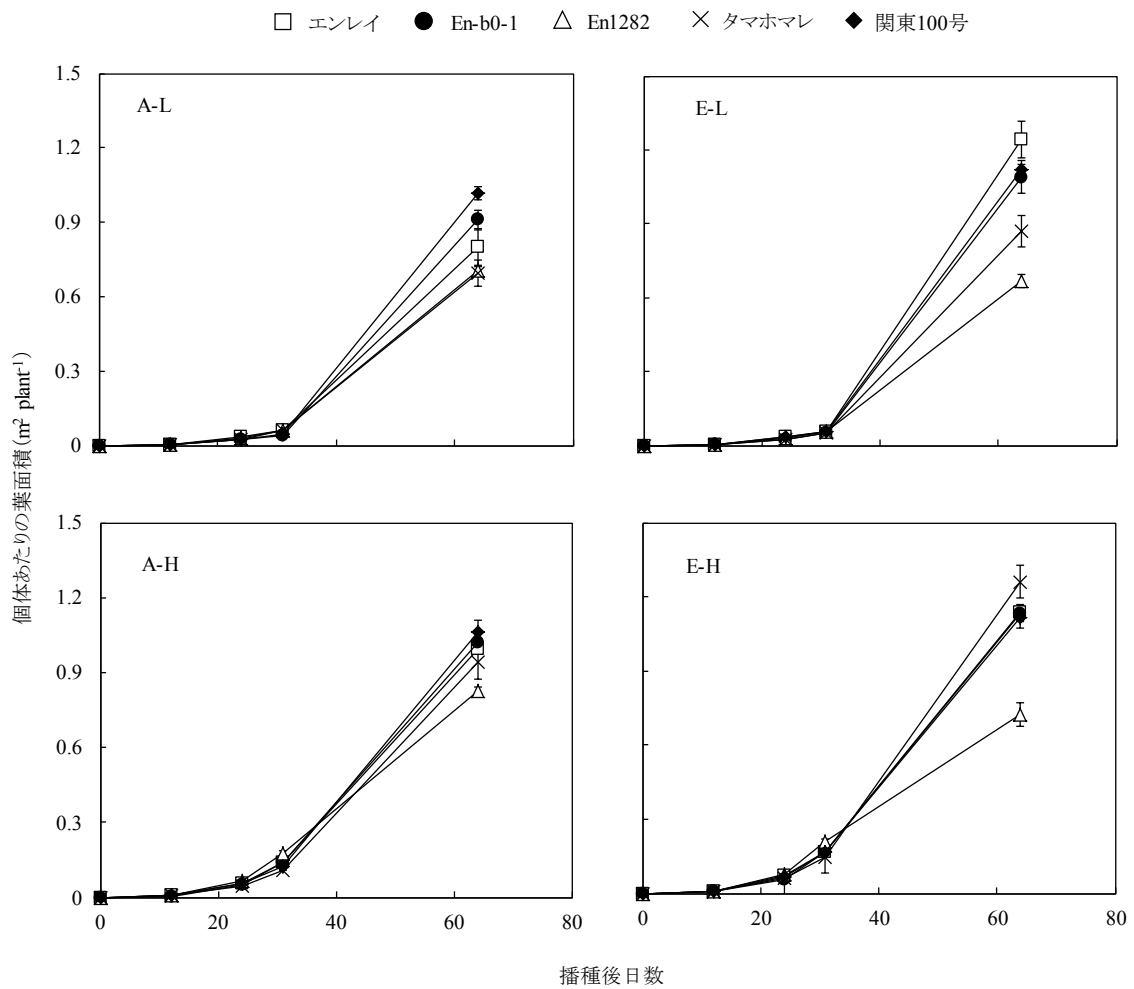


図2-13. 個体あたりの葉面積 (2006)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. 縦線は標準誤差 (n=5) を示す.

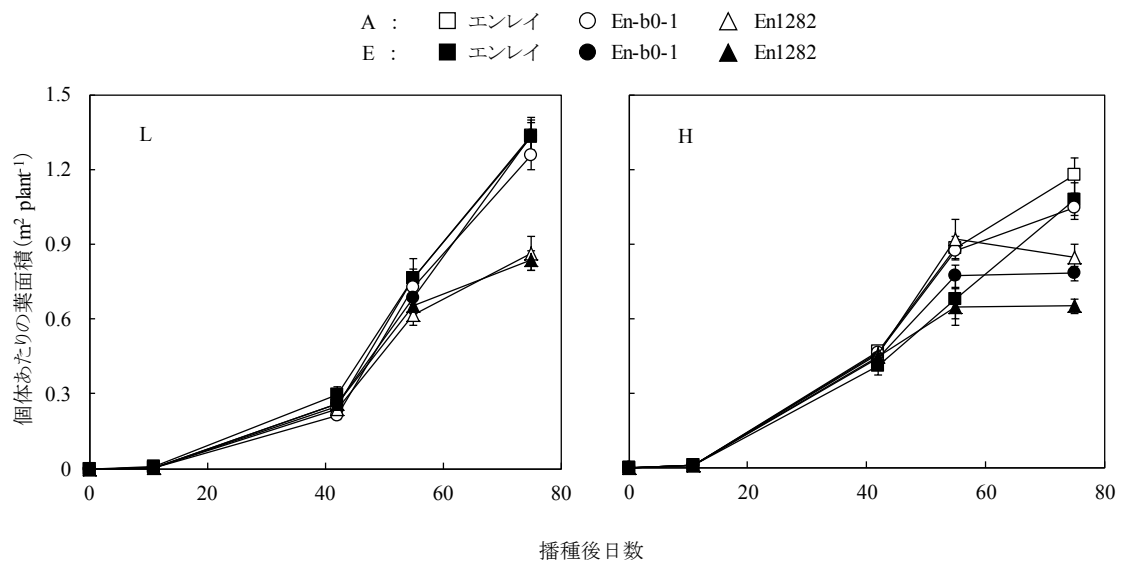


図2-14. 個体あたりの葉面積 (2007)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. 縦線は標準誤差 (n=4 or 5) を示す.

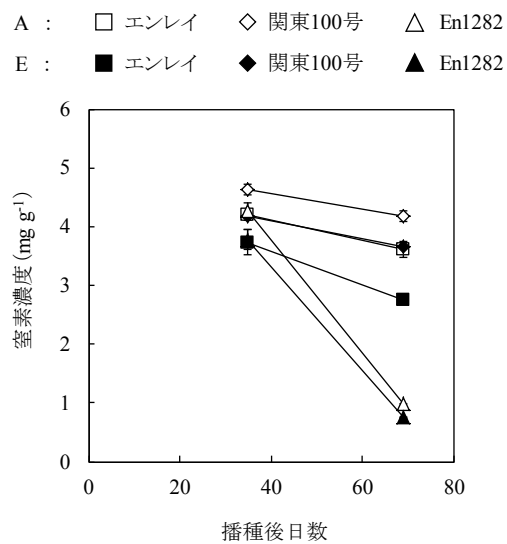


図2-15. 葉の窒素濃度 (2005, H, +N)
 A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. H: 高温区.
 +N: 窒素施肥区. 縦線は標準誤差 (n=5) を示す.

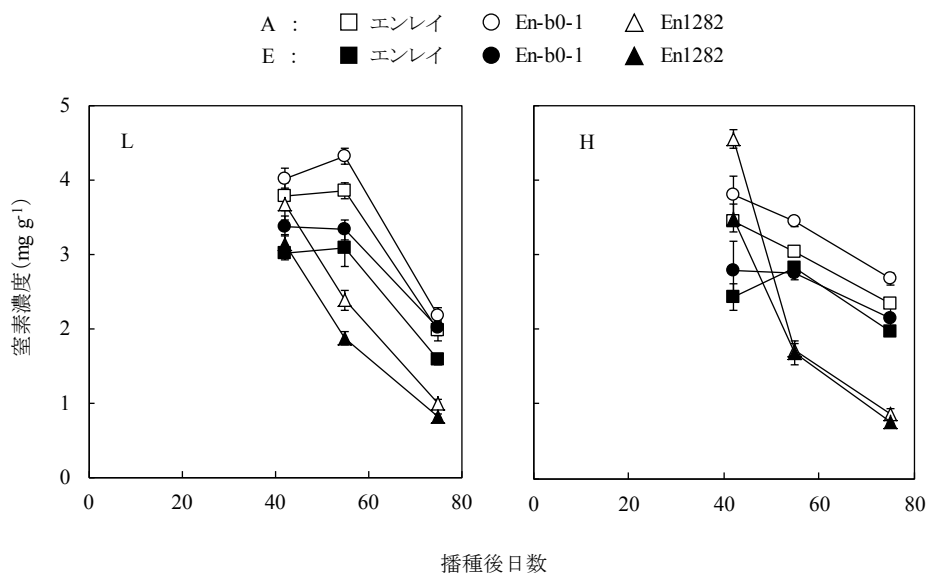


図2-16. 葉の窒素濃度の推移 (2007)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. 縦線は標準誤差(n=4)を示す.

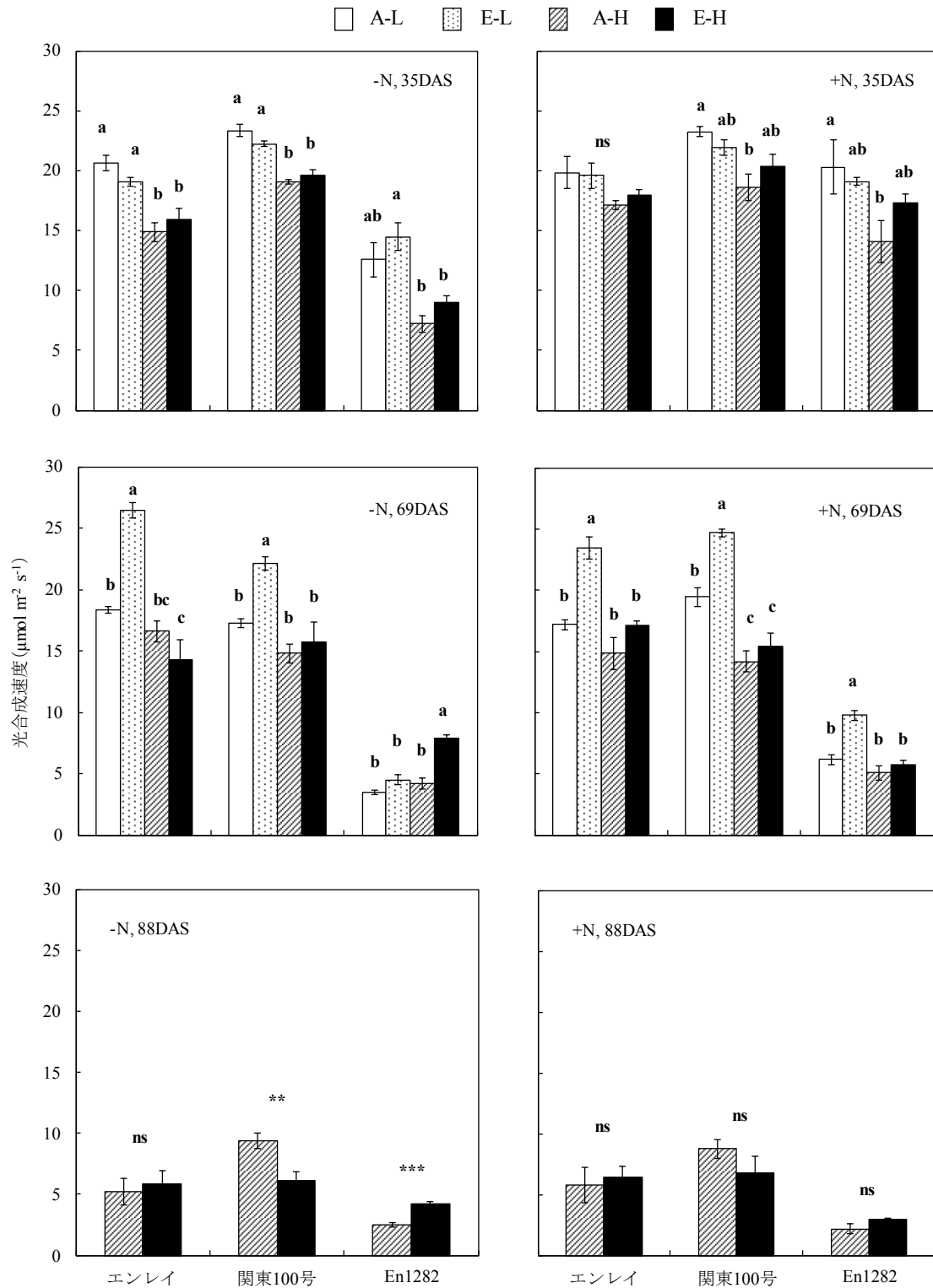


図2-17. 最上位完全展開葉の光合成速度 (2005)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. -N: 窒素無施肥区, +N: 窒素施肥区. 縦線は標準誤差 (n=5) を示す. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す. **, ***はそれぞれ1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

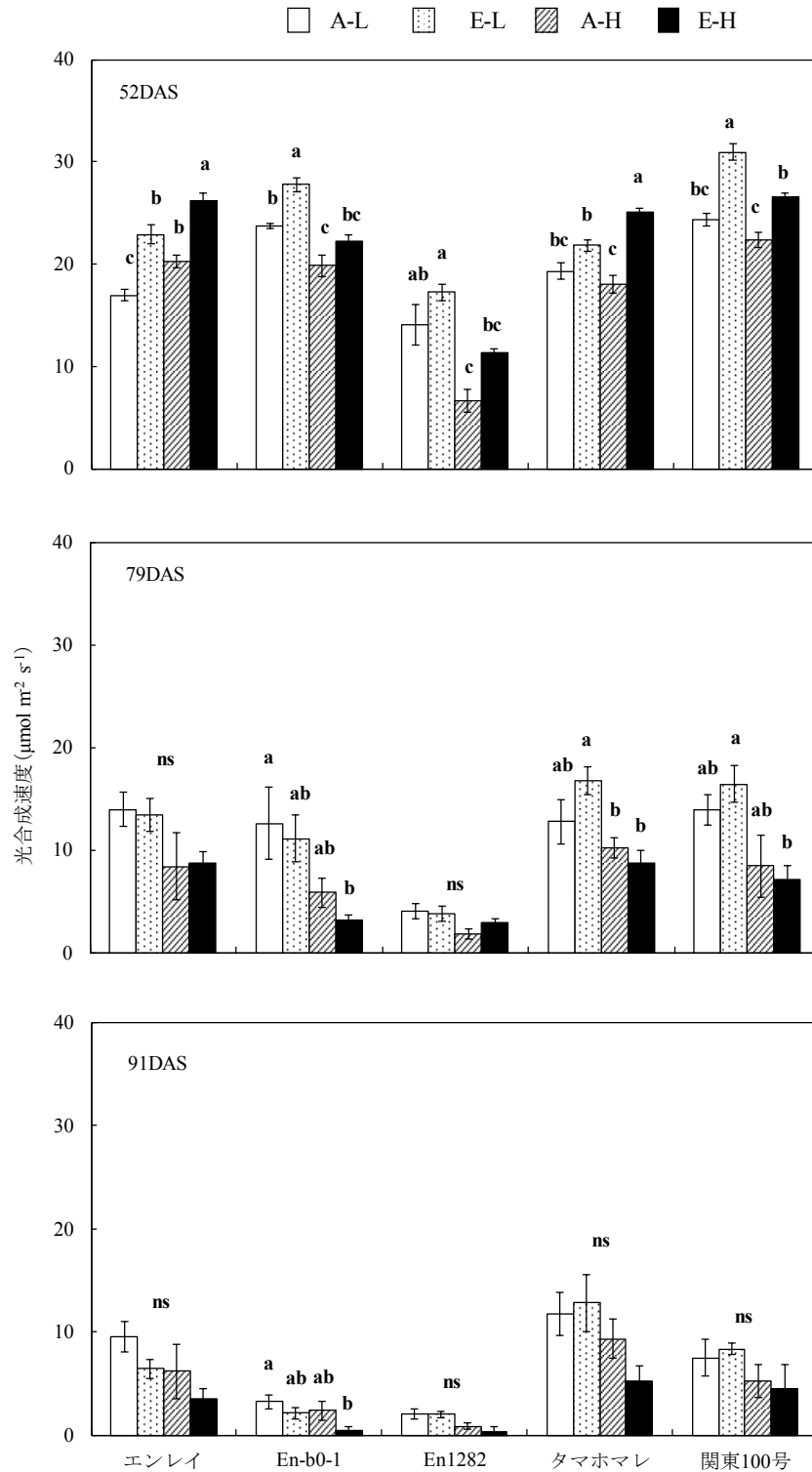


図2-18. 最上位完全展開葉の光合成速度 (2006)
 A: 標準 $[\text{CO}_2]$ 区, E: 高 $[\text{CO}_2]$ 区. L: 低温区, H: 高温区. 縦線は標準誤差 ($n=5$) を示す. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示し, ns は有意差がないことを示す.

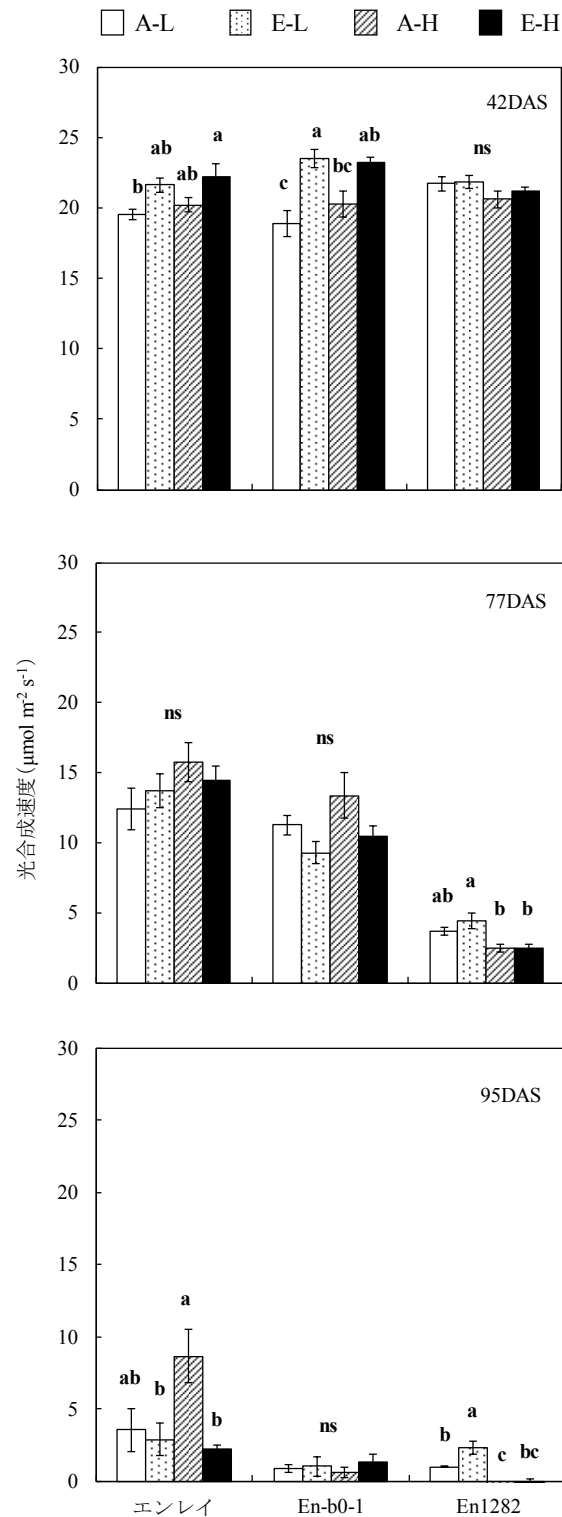


図2-19. 最上位完全展開葉の光合成速度(2007)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区.
 縦線は標準誤差 (n=5) を示す. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

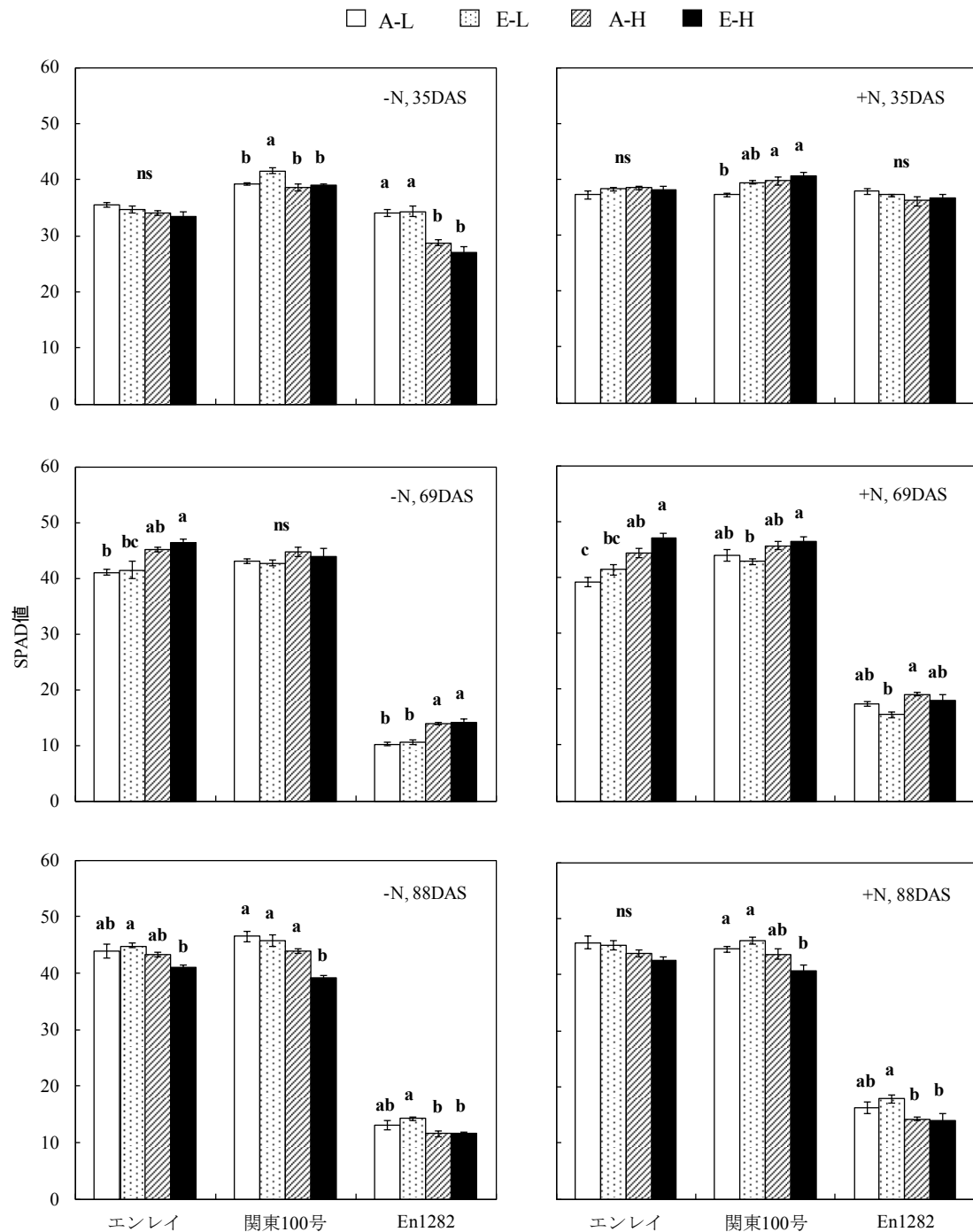


図2-20. 最上位完全展開葉のSPAD値(2005)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. -N: 窒素無施肥区, +N: 窒素施肥区.
 縦線は標準誤差(n=5)を示す. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

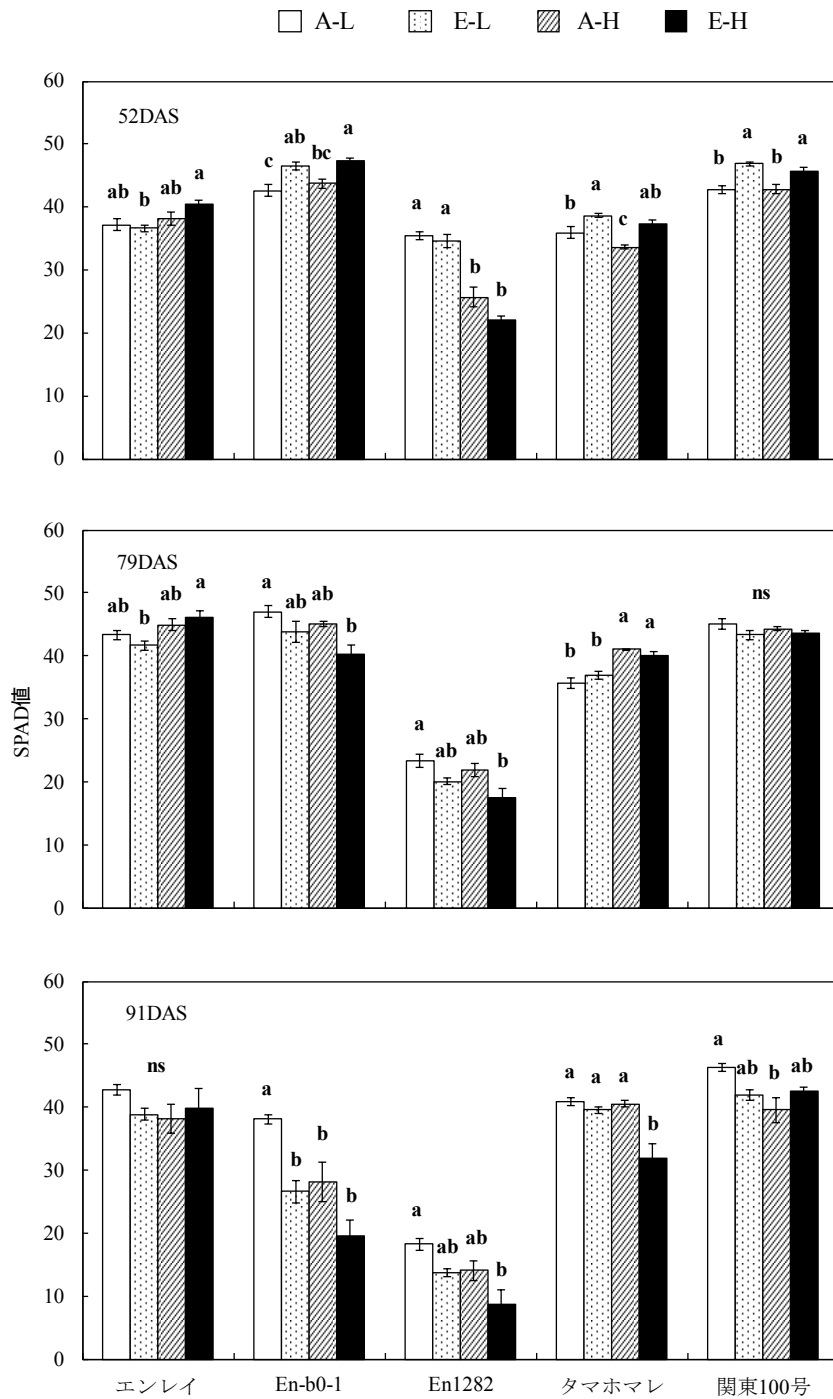


図2-21. 最上位完全展開葉のSPAD値(2006)
 A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区. L:低温区, H:高温区. 縦線は標準誤差 (n=5)を示す. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

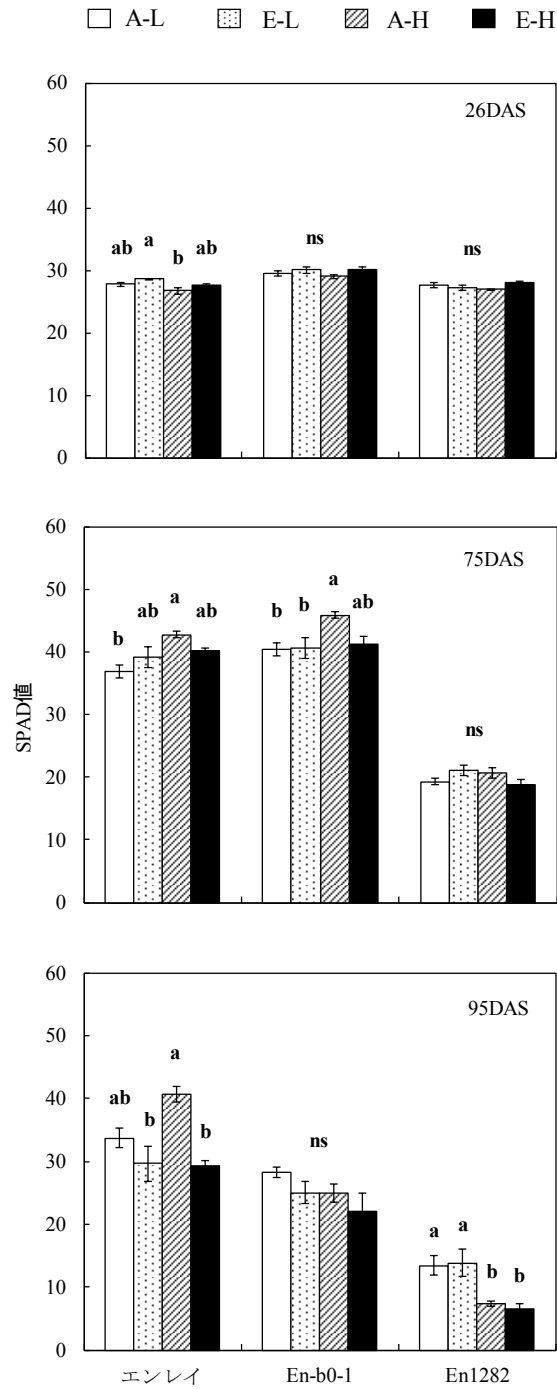


図2-22. 最上位完全展開葉のSPAD値(2007)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区.
 縦線は標準誤差 (n=5)を示す. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

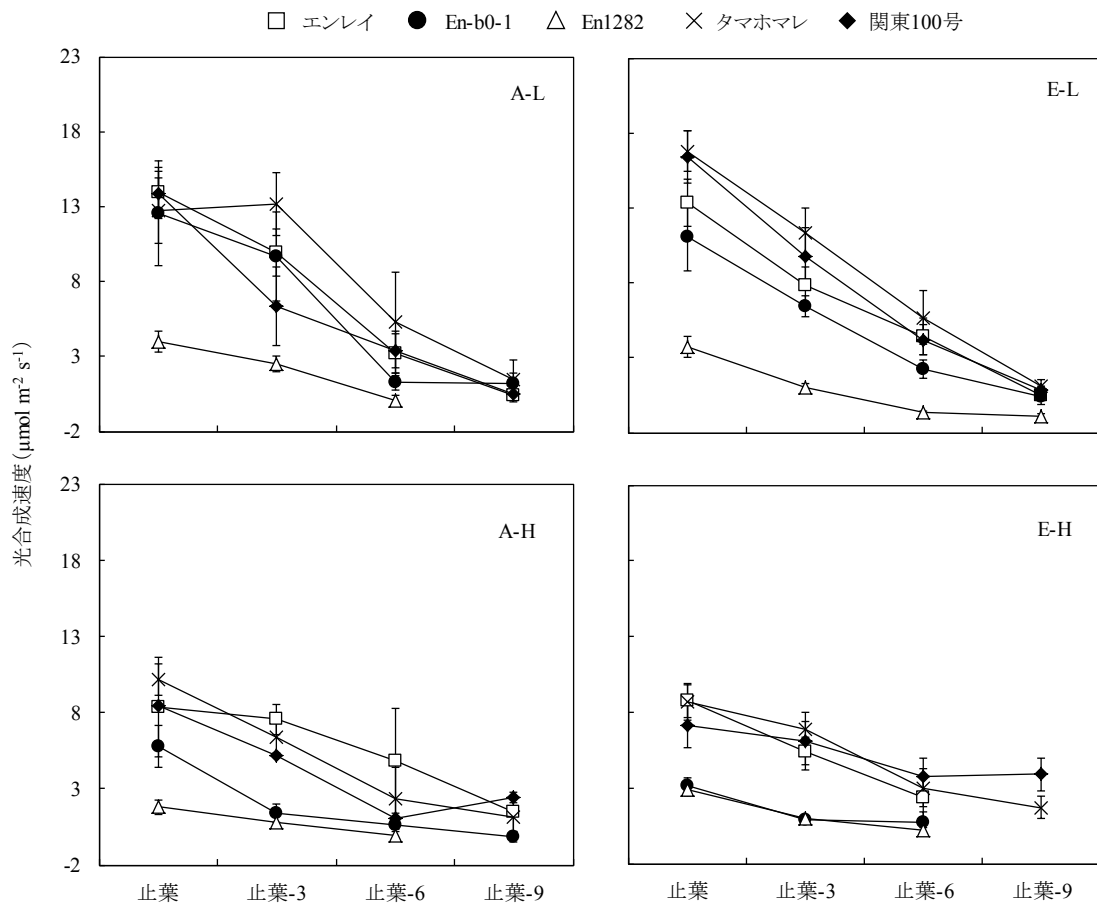


図2-23. 各葉位の個葉の光合成速度(79DAS, 2006)

A: 標準 $[\text{CO}_2]$ 区, E: 高 $[\text{CO}_2]$ 区. L: 低温区, H: 高温区. -3, -6, -9はそれぞれ3, 6, 9節下を意味する.
縦線は標準誤差(n=5)を示す.

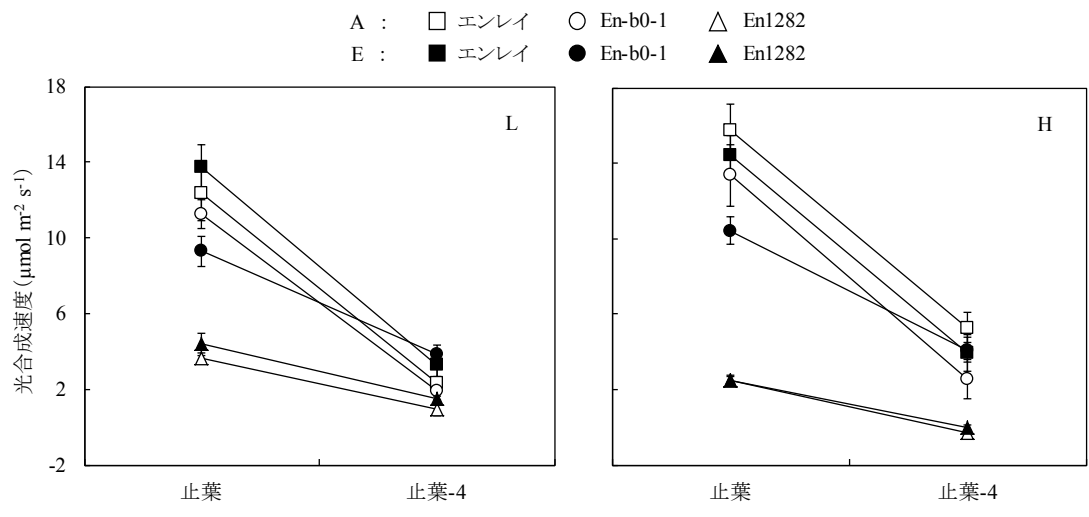


図2-24. 各葉位の個葉の光合成速度 (77DAS, 2007)
 A: 標準 CO_2 区, E: 高 CO_2 区. L: 低温区, H: 高温区. -4は4節下を意味する. 縦線は標準誤差 (n=5)を示す.

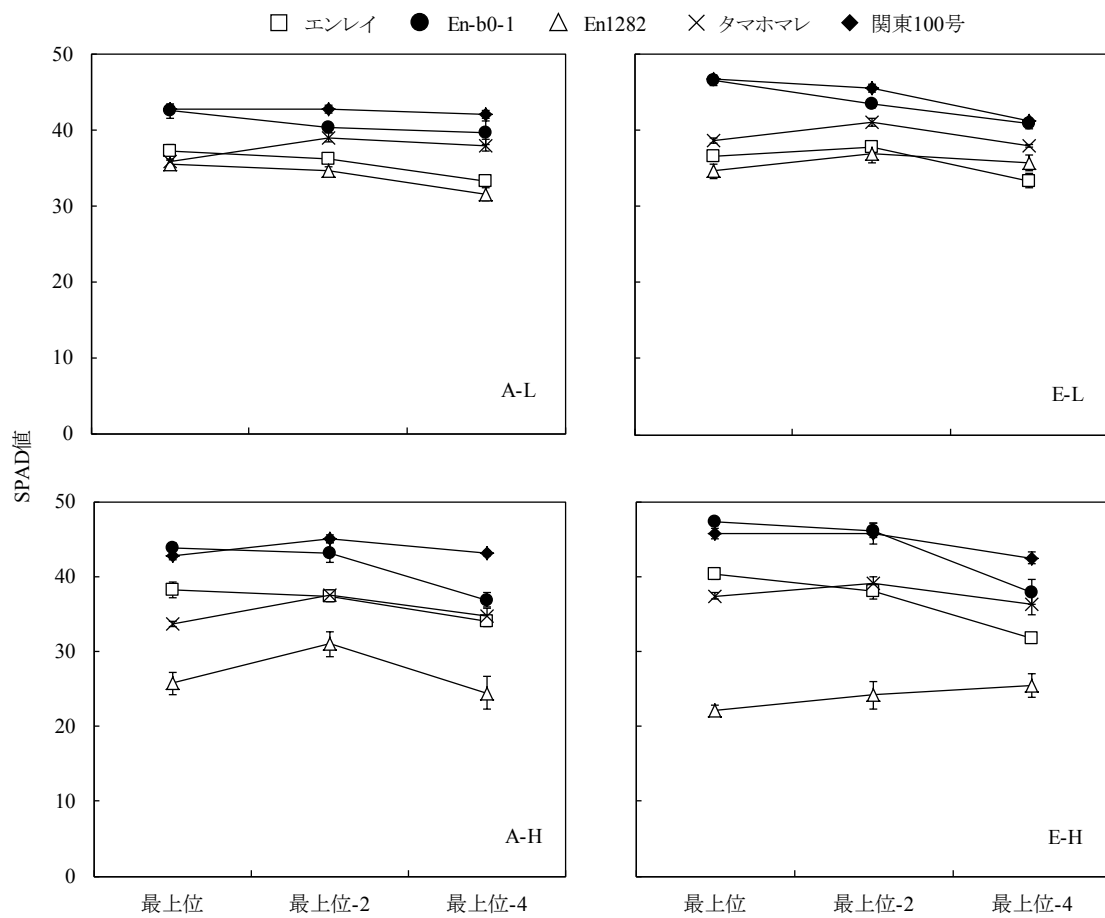


図2-25. 各葉位の個葉のSPAD値(52DAS, 2006)

A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区. L:低温区, H:高温区. 最上位は最上位完全展開葉を示す.
また, -2, -4はそれぞれ2節, 4節下の葉を意味する. 縦線は標準誤差(n=5)を示す.

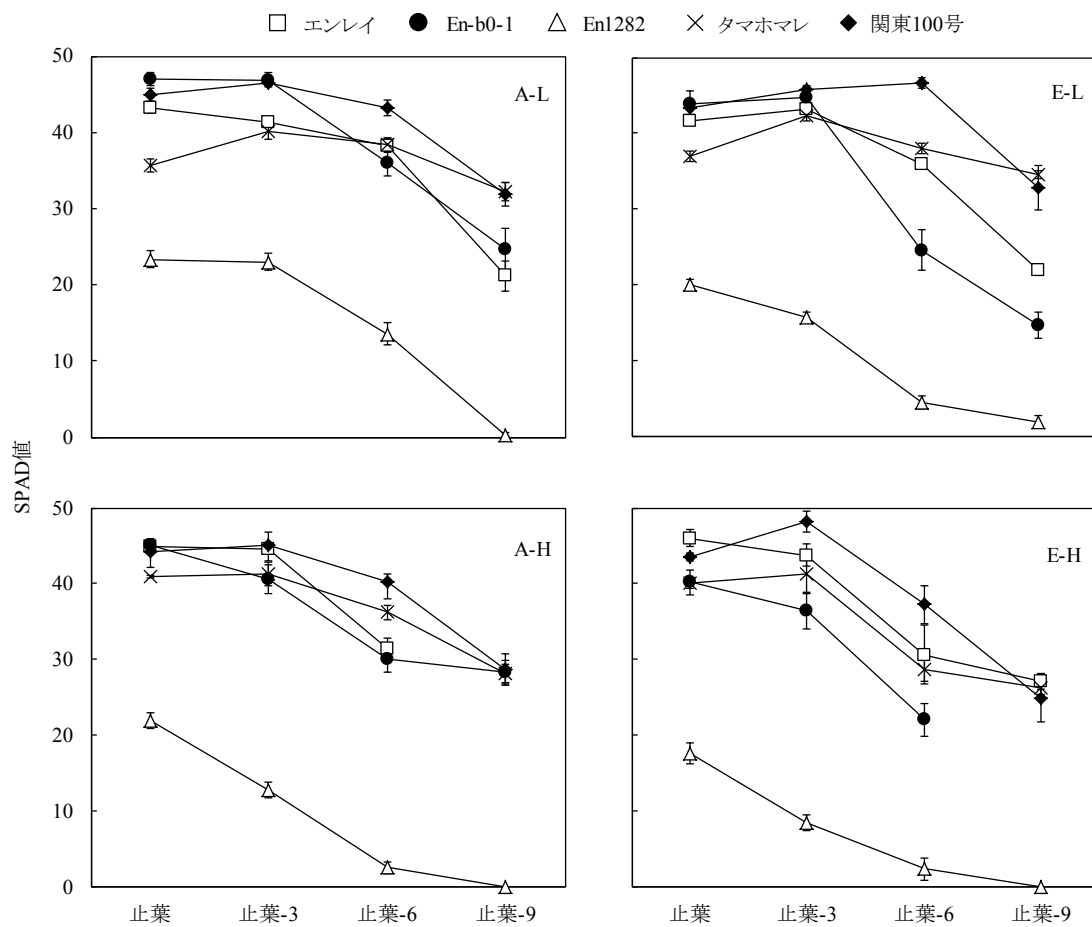


図2-26. 各葉位の個葉のSPAD値(78DAS, 2006)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. -3, -6, -9はそれぞれから3節, 6節, 9節下を意味する.
縦線は標準誤差(n=5)を示す.

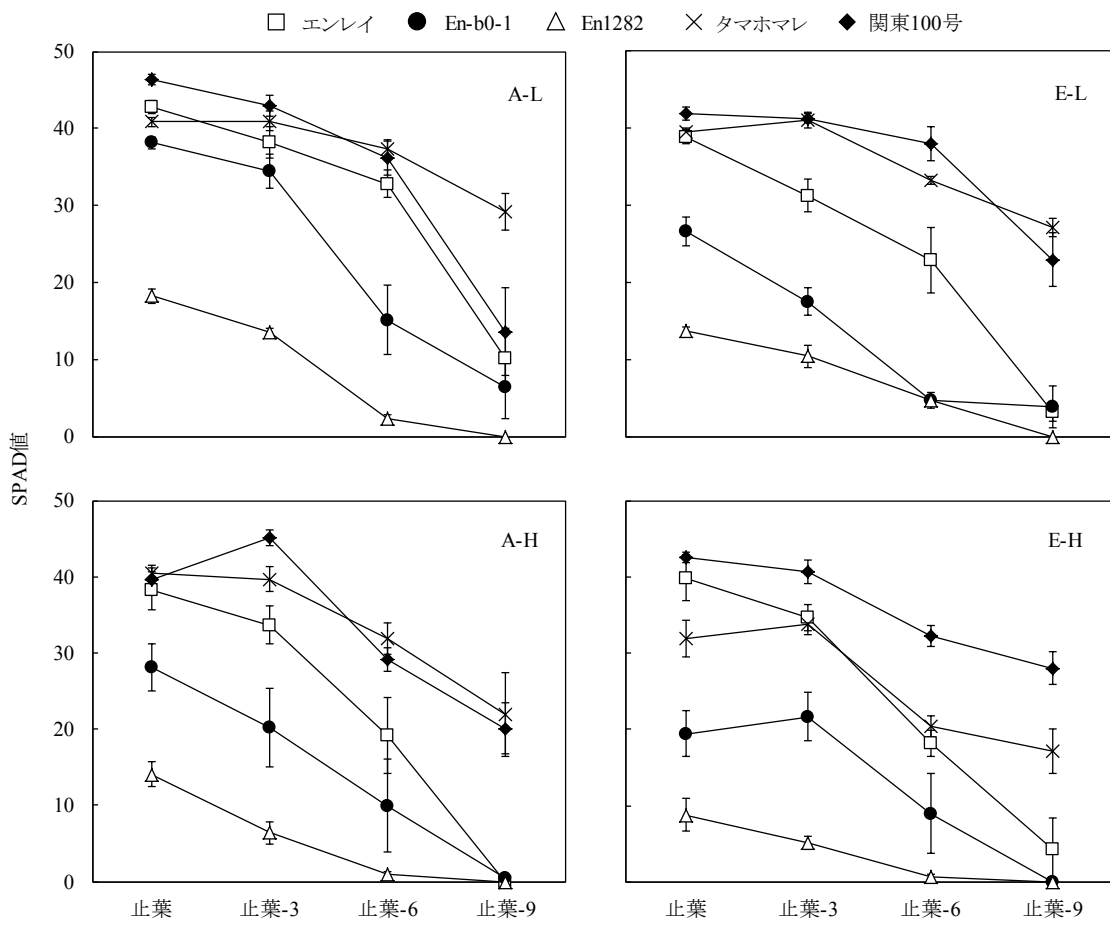


図2-27. 各葉位の個葉のSPAD値(91DAS, 2006)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. -3, -6, -9はそれぞれ3節, 6節, 9節下を意味する.
縦線は標準誤差(n=5)を示す.

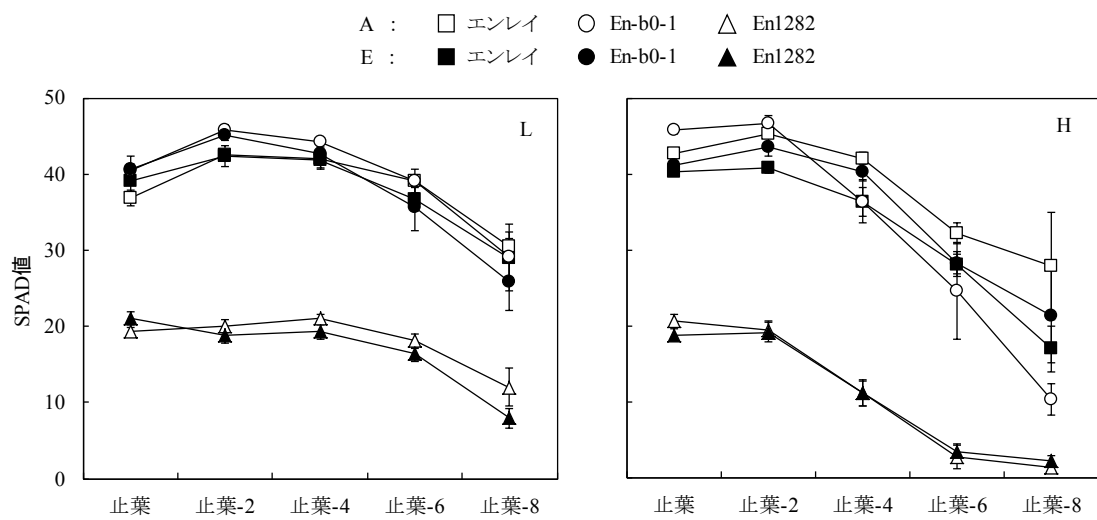


図2-28. 各葉位の個葉のSPAD値(75DAS, 2007)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. -2, -4, -6, -8はそれぞれ2, 4, 6, 8節下を意味する.
 縦線は標準誤差 (n=5)を示す.

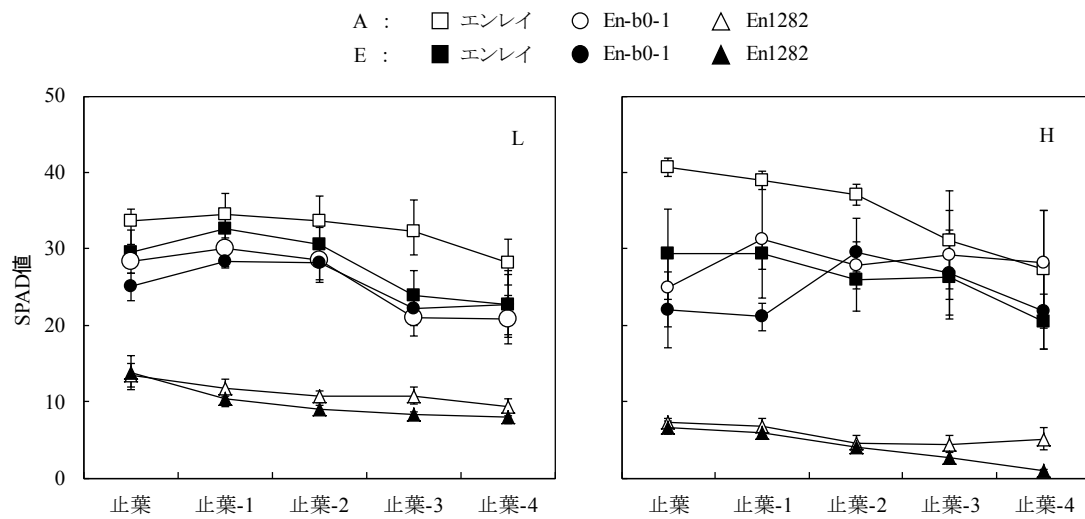


図2-29. 各葉位の個葉のSPAD値(95DAS, 2007)
 A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. -1, -2, -3, -4はそれぞれ1, 2, 3, 4節下を意味する.
 縦線は標準誤差 (n=5)を示す.

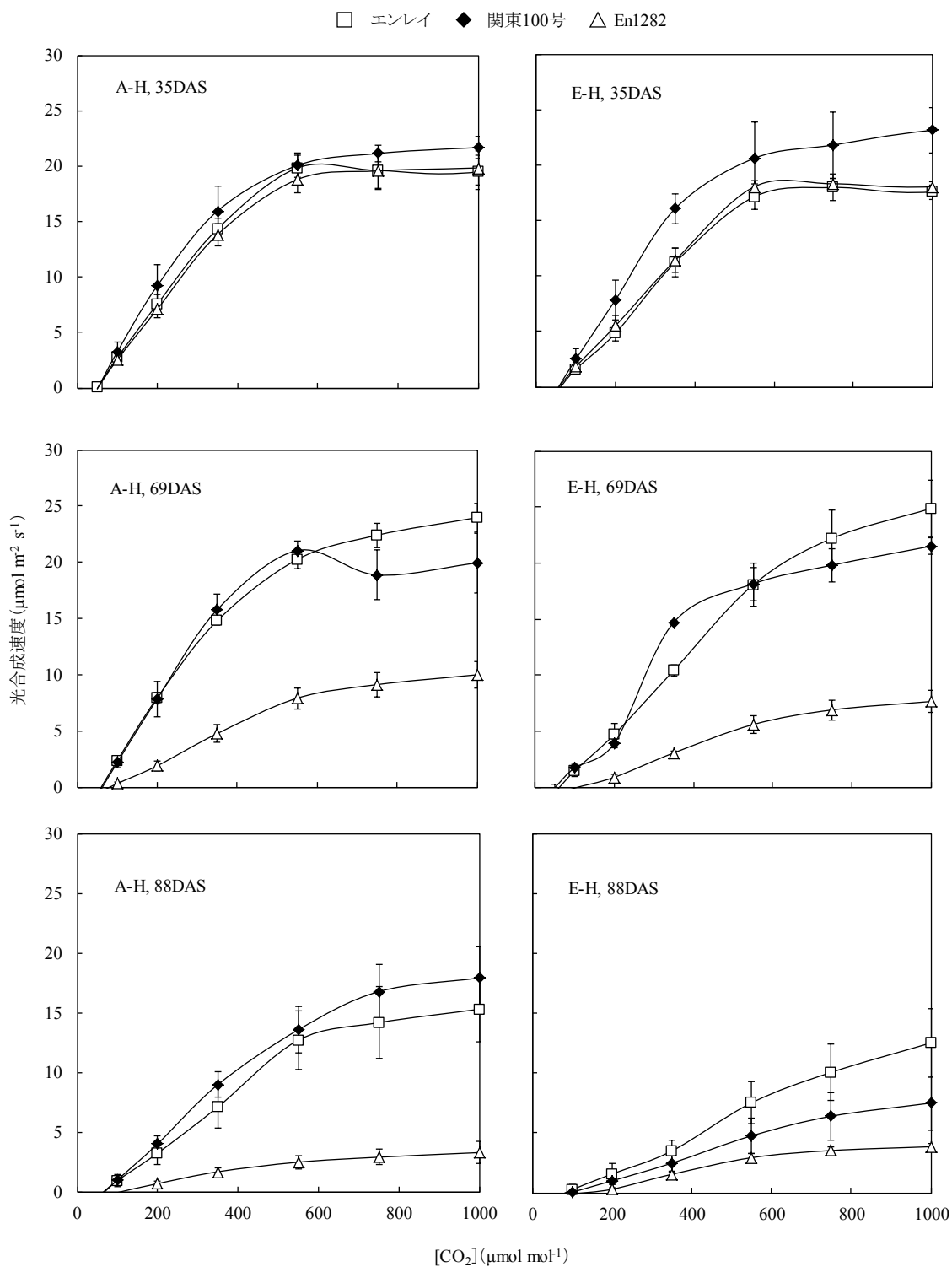


図2-30. A-Ci 曲線 (2005)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. H: 高温区. 縦線は標準誤差 (n=3) を示す.

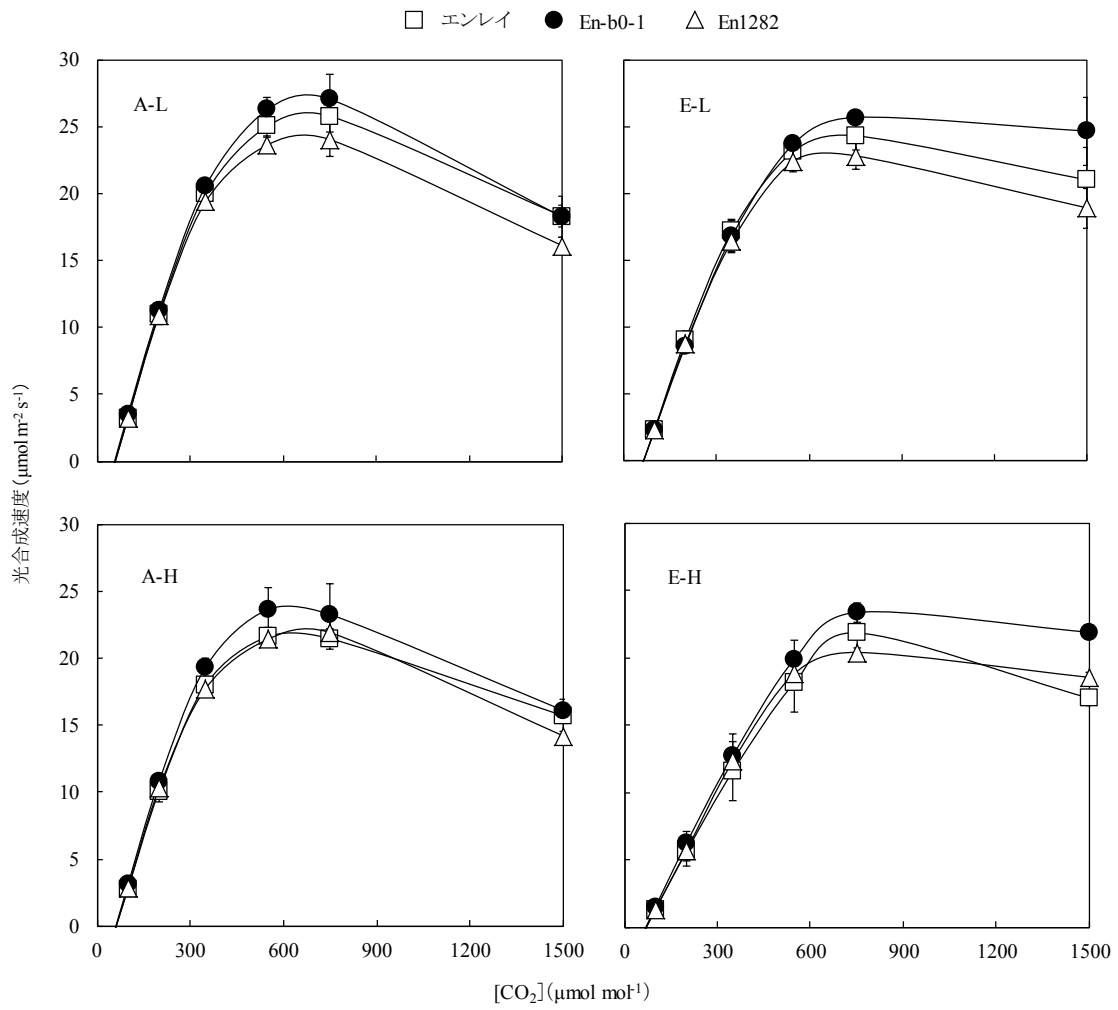


図2-31. A-Ci 曲線 (40DAS, 2007)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. 縦線は標準誤差 (n=4) を示す.

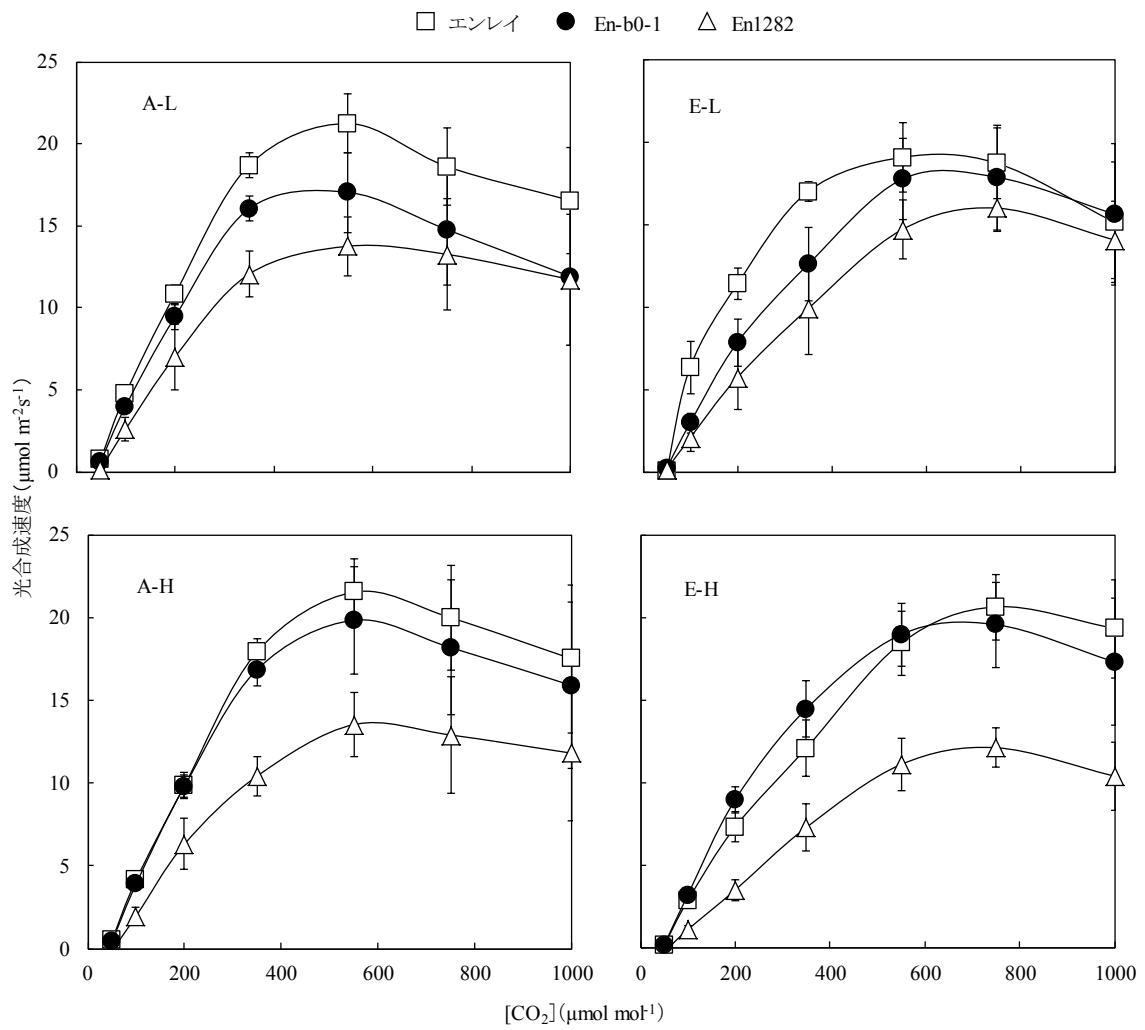


図2-32. A-Ci 曲線 (52DAS, 2007)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. 縦線は標準誤差 (n=4) を示す.

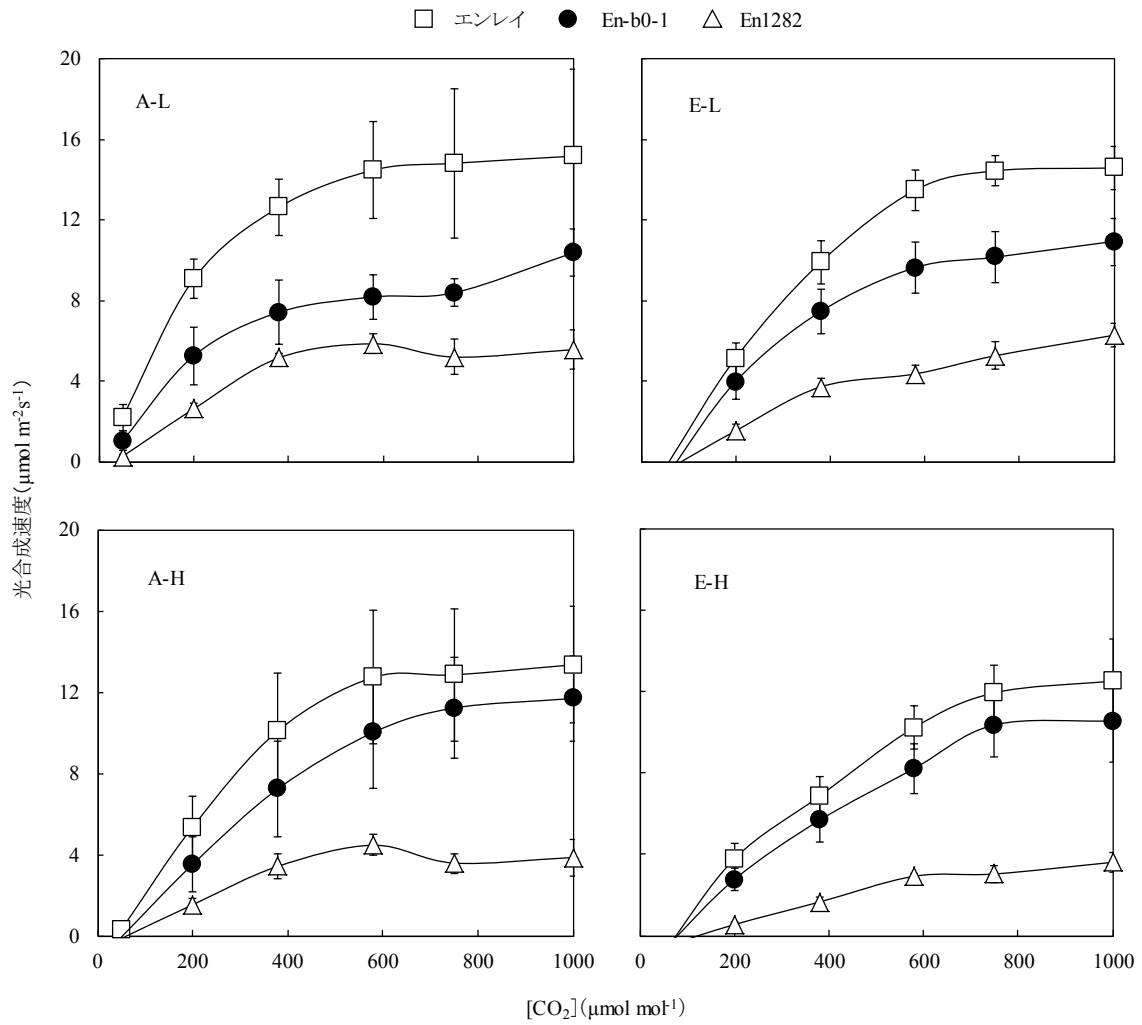


図2-33. A-Ci 曲線 (75DAS, 2007)

A: 標準 $[\text{CO}_2]$ 区, E: 高 $[\text{CO}_2]$ 区. L: 低温区, H: 高温区. 縦線は標準誤差 (n=5) を示す.

A : □ エンレイ ◇ 関東100号 △ En1282
 E : ■ エンレイ ◆ 関東100号 ▲ En1282

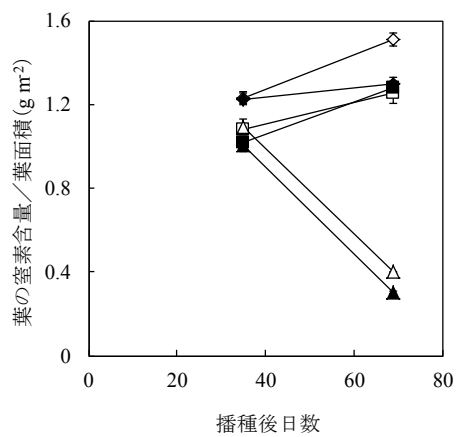


図2-34. 葉面積あたりの葉の窒素含量(2005, H, +N)
 A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. H: 高温区.
 +N: 窒素施肥区. 縦線は標準誤差 (n=4) を示す.

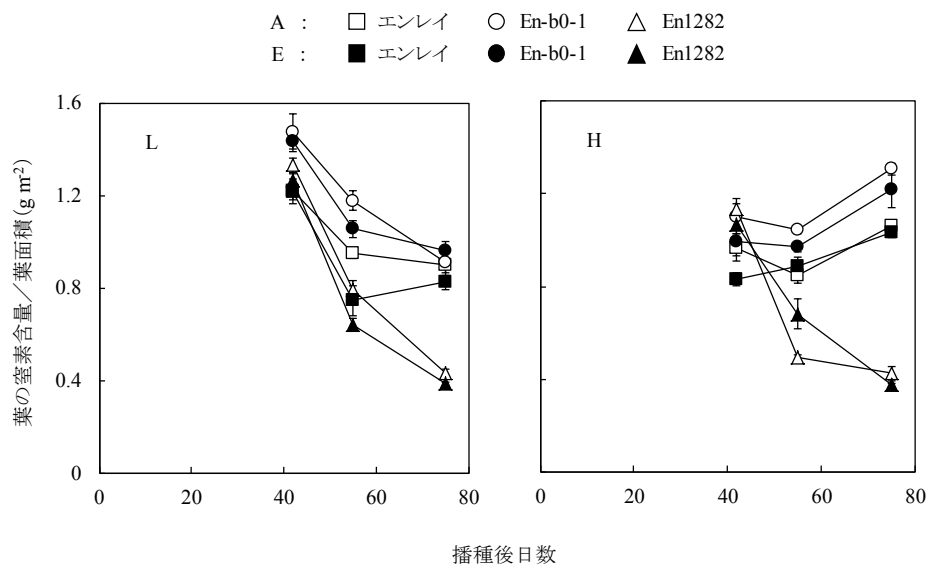


図2-35. 葉面積あたりの葉の窒素含量(2007)

A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区. L:低温区, H:高温区. 縦線は標準誤差(n=4)を示す.

A : □ エンレイ ◇ 関東100号 △ En1282
 E : ■ エンレイ ◆ 関東100号 ▲ En1282

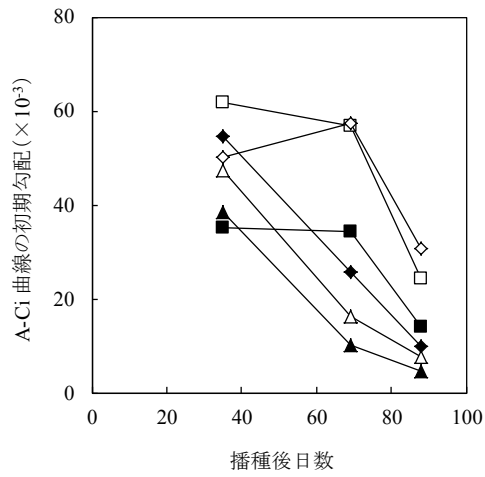


図2-36. A-Ci 曲線の初期勾配 (2005, H, +N)
 A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. H: 高温区. +N: 窒素施肥区.
 初期勾配は50-200 μmol CO₂ mol⁻¹における光合成速度の値の傾きを示す.

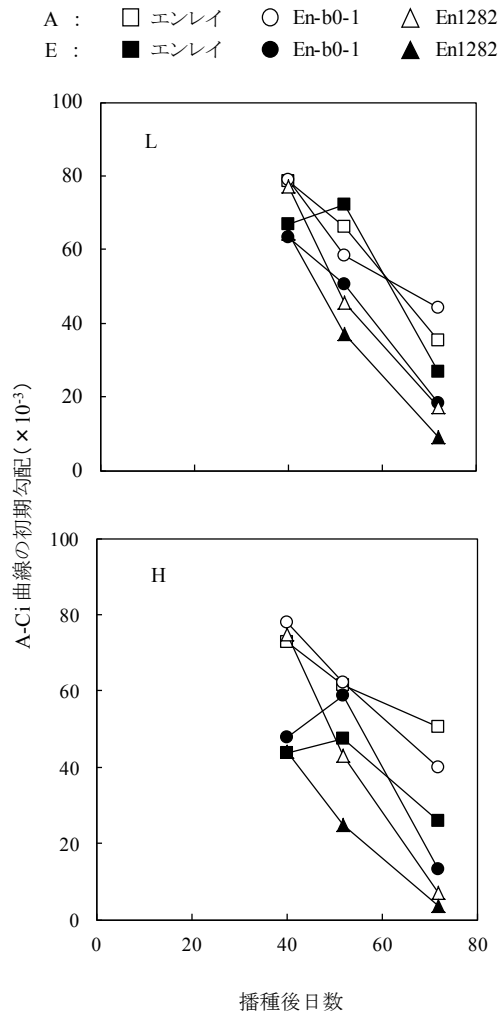


図2-37. A-Ci 曲線の初期勾配 (2007)
 A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区.
 初期勾配は50-200 $\mu\text{mol-CO}_2\text{ mol}^{-1}$ における光合成速度の値の傾きを示す.

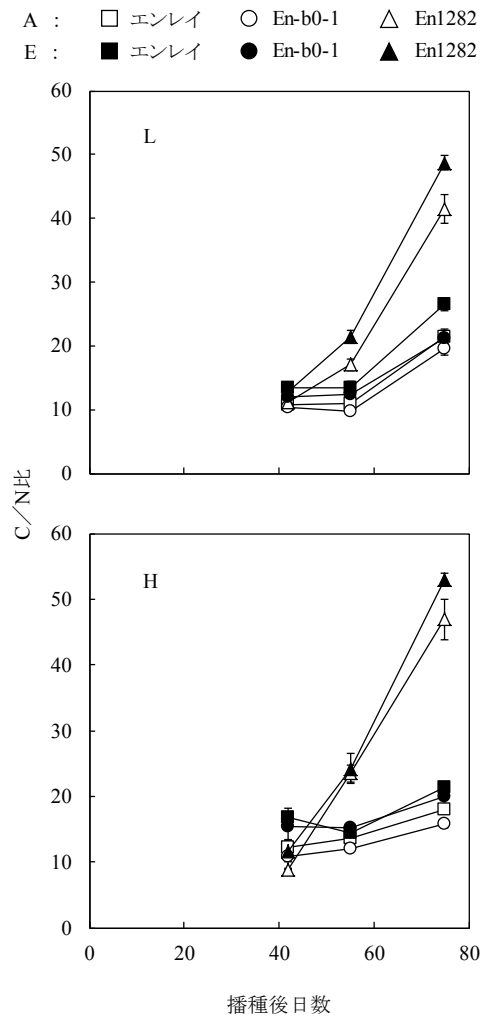


図2-38. 葉のC/N比(2007)

A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区. L:低温区, H:高温区.

C:炭素含量, N:窒素含量. 縦線は標準誤差(n=4)を示す.

表2-48. 相対葉面積成長率(RLGR) (2005-2007)

2005	処理区	系統	A	E	2007	処理区	系統	A	E						
cm ² cm ⁻² d ⁻¹					cm ² cm ⁻² d ⁻¹										
35-69DAS	H, -N	エンレイ	0.049	0.051	42-55DAS	L	エンレイ	0.085	0.073						
		関東100号	0.055	0.053			En-b0-1	0.094	0.074						
		En1282	0.011	0.004			En1282	0.072	0.071						
	H, +N	エンレイ	0.052	0.045		H	エンレイ	0.049	0.039						
		関東100号	0.054	0.058			En-b0-1	0.049	0.043						
		En1282	0.031	0.023			En1282	0.054	0.029						
	2006	処理区	系統	A	E	55-75DAS	L	エンレイ	0.028	0.028					
								En-b0-1	0.028	0.033					
								En1282	0.017	0.012					
H							エンレイ	0.014	0.023						
							En-b0-1	0.009	0.001						
							En1282	-0.004	0.000						
31-64DAS						L	エンレイ	0.078	0.093	42-75DAS	L	エンレイ	0.051	0.045	
							En-b0-1	0.097	0.094			En-b0-1	0.054	0.049	
							En1282	0.075	0.074			En1282	0.039	0.035	
							タマホマレ	0.074	0.088		H	エンレイ	0.028	0.030	
							関東100号	0.094	0.091			En-b0-1	0.025	0.017	
						エンレイ	0.060	0.059	En1282			0.019	0.012		
						H	En-b0-1	0.061	0.058						
							En1282	0.047	0.038						
							タマホマレ	0.066	0.065						
関東100号	0.065	0.057													

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. -N: 窒素無施肥区, +N: 窒素施肥区.
 RLGRは各時期のサンプリング個体 (n=4or5) の平均値より算出.

表2-49. 最上位完全展開葉の気孔伝導度, 葉内CO₂濃度, 蒸散速度(2006)

処理区	系統	気孔伝導度 (mol m ⁻² s ⁻¹)		葉内[CO ₂] (μmol mol ⁻¹)		蒸散速度 (mmol m ⁻² s ⁻¹)		
		A	E	A	E	A	E	
52DAS	L	エンレイ	0.72	0.60 ns	272	412 ***	6.97	5.91 ***
		En-b0-1	1.24	0.73 ***	262	428 ***	8.06	6.88 **
		En1282	0.56	0.38 ns	245	418 *	5.28	5.24 ns
		タマホマレ	0.98	0.53 ***	269	425 ***	7.74	6.14 **
		関東100号	0.85	0.88 *	257	380 ***	7.25	6.13 **
	H	エンレイ	0.80	0.56 ***	261	405 ***	8.07	7.07 **
		En-b0-1	0.91	0.46 *	263	401 ***	9.38	6.53 **
		En1282	0.21	0.12 ns	255	353 ***	4.08	3.07 ns
		タマホマレ	0.79	0.58 ns	264	411 ***	7.99	7.15 ns
		関東100号	0.92	0.49 **	259	386 ***	8.38	6.43 ***
79DAS	L	エンレイ	0.26	0.11 ns	219	306 *	3.64	1.88 *
		En-b0-1	0.32	0.10 ns	254	326 *	4.14	1.87 ns
		En1282	0.07	0.03 ns	221	340 **	1.52	0.71 ns
		タマホマレ	0.23	0.14 ns	224	305 *	3.82	2.38 ns
		関東100号	0.23	0.14 ns	221	295 *	3.67	2.32 *
	H	エンレイ	0.11	0.07 ns	211	312 ns	2.33	1.66 ns
		En-b0-1	0.09	0.03 ns	209	365 ***	1.96	0.77 ns
		En1282	0.03	0.02 ns	228	329 **	0.64	0.61 ns
		タマホマレ	0.15	0.07 *	204	305 **	3.14	1.47 *
		関東100号	0.09	0.06 ns	162	279 ns	2.13	1.36 ns

A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区. L:低温区, H:高温区. 数値は平均値±標準誤差(n=5)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で処理間に有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-50. 最上位完全展開葉の気孔伝導度, 葉内CO₂濃度, 蒸散速度(2007)

処理区	系統	気孔伝導度 (mol m ⁻² s ⁻¹)		葉内[CO ₂] (μmol mol ⁻¹)		蒸散速度 (mmol m ⁻² s ⁻¹)		
		A	E	A	E	A	E	
42DAS	L	エンレイ	1.33	0.51 ***	312	451 ***	12.64	7.79 ***
		En-b0-1	1.03	0.59 **	304	454 ***	11.47	8.18 ***
		En1282	1.23	0.63 ***	303	465 ***	12.26	9.17 ***
	H	エンレイ	1.27	0.72 ***	304	467 ***	15.81	10.98 ***
		En-b0-1	1.01	0.72 **	299	462 ***	12.54	12.38 ns
		En1282	1.23	0.69 ***	302	471 ***	15.00	10.11
75DAS	L	エンレイ	0.28	0.09 ns	254	280 ns	5.56	1.78 *
		En-b0-1	0.16	0.06 ***	231	309 **	4.27	1.42 ***
		En1282	0.04	0.03 ns	205	353 ***	1.32	0.85 ns
	H	エンレイ	0.38	0.16 ns	255	367 **	8.33	3.04 **
		En-b0-1	0.41	0.08 ns	256	318	7.65	1.76 *
		En1282	0.02	0.02 ns	176	394 ***	0.83	0.61 ns
95DAS	L	エンレイ	0.08	0.03 ns	292	434 **	2.38	0.76 *
		En-b0-1	0.04	0.03 ns	322	520 ***	1.22	0.71 ***
		En1282	0.04	0.03 ns	318	446 ***	1.44	0.75 **
	H	エンレイ	0.20	0.03 *	260	427 ***	5.14	0.69 **
		En-b0-1	0.02	0.03 ns	331	493 **	0.81	0.83 ns
		En1282	0.00	0.01 **	149	562 *	-0.04	0.32 *

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. 数値は平均値±標準誤差(n=5)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で処理間に有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-51. 低CO₂濃度条件下における気孔伝導度, 葉内CO₂濃度 (2007)

	処理区	系統	気孔伝導度 (mol m ⁻² s ⁻¹)		葉内[CO ₂] (μmol mol ⁻¹)	
			A	E	A	E
40DAS	L	エンレイ	1.32	0.84	99	99
		En-b0-1	1.28	0.75	98	98
		En1282	1.18	0.69	98	98
	H	エンレイ	0.95	0.27	97	94
		En-b0-1	1.05	0.30	98	94
		En1282	0.90	0.25	97	93
52DAS	L	エンレイ	1.12	0.44	95	95
		En-b0-1	1.44	0.54	97	92
		En1282	0.86	0.31	90	92
	H	エンレイ	1.14	0.43	96	91
		En-b0-1	0.97	0.52	94	92
		En1282	0.45	0.13	92	89
75DAS	L	エンレイ	0.41	0.14	87	87
		En-b0-1	0.22	0.11	83	95
		En1282	0.08	0.05	86	102
	H	エンレイ	0.25	0.15	86	93
		En-b0-1	0.15	0.15	99	104
		En1282	0.05	0.02	96	132

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. 気孔伝導度, 葉内[CO₂]の数値は低[CO₂]設定時(50 - 200 μmol CO₂ mol⁻¹)における平均.

第3節 窒素蓄積能に及ぼす影響

マメ科作物であるダイズにおいて、窒素固定能は光合成能と並んで物質生産量および子実生産量を決定する大きな要因である。前節でも記したように、窒素固定能は地下部で共生する根粒菌の働きによって実現するものであり、それには光合成産物の供給が不可欠である。つまり、根粒菌による窒素固定能を十分に機能させるには、その要求に見合った量の光合成産物が必要なのである。一方、超着生系統は通常の数倍から十数倍の根粒数を着生させるため、高い窒素固定能を実現できると考えられた。しかしながら、Takahashi ら（2005）の報告では、関東 100 号の窒素固定能は生育期間をとおしてエンレイを上回るものの（最大で約 2 倍程度）、En-b0-1 は同等か、下回るという。超着生系統の根粒一粒重は小さいため（通常の半分以下）、根粒一粒あたりの窒素固定能は低いことは確かであるが、個体あたりの窒素固定量は期待値よりはるかに低いと思われる。根粒を多量に着生するにも関わらず、通常着生系統よりも地上部乾物重は小さいことから、光合成産物の供給がひとつの制限要因といえるだろう。

高[CO₂]条件下では一般に光合成能は高まる。そしてそれはマメ科植物において、根粒菌へ供給可能な光合成産物量が増加することで、窒素固定量も増加することが知られている（Udvardi and Day 1997, Rogers ら 2006）。このことから、根粒菌への光合成産物の供給が通常着生系統よりも不足している可能性の高い超着生系統は、高[CO₂]条件下で本来有する高い窒素固定能が十分に機能することが期待される。また、葉をはじめとする地上部への窒素供給が増えることで、光合成と窒素固定の両者のサイクルがうまく機能し、現状よりも高い物質生産および子実生産の実現が期待される。そこで本節では、[CO₂]、温度が超着生系統の窒素固定能に及ぼす影響を把握するとともに、通常着生系統、非着生系統との比較を行って将来の地球環境下における超着生系統の可能性を探った。また、前節までの不明確な点に関しても、窒素固定能の面から検証した。

材料および方法

1. 材料

前節と同じ品種・系統を用いた。

2. 栽培方法

前節と同じ栽培方法を用いた。

3. 調査項目およびその方法

1) 各部位の窒素濃度と窒素蓄積量

各処理区の各系統がいかなる窒素蓄積能を有するか把握するために、部位別の窒素濃度と乾物重から部位別の窒素蓄積量を算出し、同時にそれらを合わせて個体の窒素蓄積量を算出した。2005年の開花始期（R1：35DAS）、莢伸長期（R4：69DAS）は葉、茎＋葉柄、根、根粒を、2007年の開花始期（R1：42DAS）と莢伸長始期（R3：55DAS）は葉のみ、子実肥大始期（R5：75DAS）は葉、茎＋葉柄、莢、根、根粒を、成熟期（R8：113DAS）は茎、子実、莢、地下部（根＋根粒）をそれぞれ分析対象とした。ただし、2005年は高温・窒素施肥区の個体のみとした。また、第1節試験2で設けた中温区7系統についても、成熟期（R8：125DAS）に茎、子実、莢、地下部の分析を行った。なお、窒素濃度の測定法は前節で示したとおりである。

2) 地下部の調査

個体あたりの根乾物重、根粒重、根粒数は、窒素固定能を決定する大きな要因となる。2005年の開花始期（R1：35DAS）、開花期（R2：42DAS）、莢伸長期（R4：69DAS）、2006年の栄養成長期（V6～V10：31DAS）、莢伸長始期（R3：64DAS）、2007年の開花始期（R1：42DAS）、莢伸長始期（55DAS：R3）、子実肥大期（75DAS：R5）に各処理区の根粒着生系統を4個体または5個体ずつサンプリングした。地下部としてまとめて80℃で3日間以上通風乾燥させた後に、根と根粒に分別して根乾物重、根粒重、根粒数を測定した。ただし、根乾物重と根粒重については、2005年のR1、R4が高温区のみ、R2が高温・窒素施肥区のみ、2006年はエンレイ、En-b0-1のみの測定とした。また2006年は、根乾物重、根粒重のみの測定とした。

3) アセチレン還元活性

2005年の開花期（R2：42DAS）、莢伸長期（R4：69DAS）、2006年の莢伸長始期（R3：64DAS）、2007年の莢伸長始期（R3：55DAS）、子実肥大始期（R5：75DAS）に各処理区の根粒着生系統を4個体または5個体ずつサンプリングして、個体あたりのアセチレン還元活性（ARA）を測定した。なお、2005年のR2は窒素施肥区のみ、R4は高温区のみ、2006年はエンレイ、En-b0-1のみの測定とした。ARAの値は、根粒の窒素固定能

の指標として用いることができる。地下部は、付着した土壌を水で洗い流すとともに子葉節で切断して直ちに容器に入れて密閉した。容器として、2005年は900 mL ガラス瓶を、2006年、2007年は1350 mL プロピレン製容器をそれぞれ使用した。容器内のガスを30 mL 抜き取った後に30 mL のアセチレンガスを注入し、25°Cでインキュベートした。ガスの採取はインキュベート開始から10分後と20分後に行い、シリンジで採取したガス1 mL(2005年)あるいは0.5 mL(2006年, 2007年)をガスクロマトグラフ HITACHI 163 (日立) あるいはガスクロマトグラフ GC-14A (島津製作所) に注入して、エチレン量を測定した。カラムは Porapak N を充填したガラスカラムを用い、キャリアーガスには窒素を使用した。インキュベーション10分後から20分後までの10分間に生成されたエチレンガスの生成量を、標準ガスとサンプルガスのピークエリアの比から算出した。

結果

1. 各部位の窒素濃度と窒素蓄積量

1) 窒素濃度

各生育ステージ (R1, R4, R5) における葉の窒素濃度は、いずれの系統についても標準[CO₂]区よりも高[CO₂]区の方が低い傾向にあったものの、その他の部位に対する高[CO₂]の影響は判然としなかった。また、超着生系統の低下程度は、通常着生系統や非着生系統と大きな差が見られなかった (表 2-52 ~ 2-54)。葉の窒素濃度に対する温度の影響として、R1, R3 ではいずれの系統も高温により低下する傾向にあったが、R5 では根粒着生系統で高温により高まる傾向にあった。また、その他の部位に対する高[CO₂]の影響は判然としなかったが、R5, R8 において、茎 (+葉柄) の窒素濃度は高温により高まる傾向にあった (表 2-53 ~ 2-56)。さらに、高温区、低温区において、En-b0-1 の葉あるいは茎+葉柄の窒素濃度はエンレイ、En1282 よりも高い傾向にあった。中温区においてエンレイ/En-b0-1、タマホマレ/関東 100 号、Shinpaldalkong2/SS2-2 を比較してみても、エンレイ/En-b0-1 で一部逆転が見られたが、概ね超着生系統≧通常着生系統という関係であった (表 2-57)。

2) 窒素蓄積量

葉の窒素蓄積量は R4 以降, 高[CO₂]によって減少する系統が見られ, それは高温区において顕著であった (表 2-58 ~ 2-60). 一方, その他の部位については生育ステージ, 処理区等により反応性が異なった. 個体あたりの窒素蓄積量は, いずれの系統あるいは温度区においても高[CO₂]によって増加する傾向にあった. これは主に茎+葉柄の窒素蓄積量の増加によるものであった (表 2-58 ~ 2-63). その一方で, 2007 年の高温区は R5 においても高[CO₂]により減少する傾向にあり, それは特に En-b0-1 で顕著であった. これは主に葉および茎+葉柄の窒素蓄積量の減少によるものであった (表 2-59, 2-60). また, R8 においてもエンレイ, En1282 は高[CO₂]により個体あたりの窒素蓄積量が減少する傾向にあったのに対し, En-b0-1 は子実や莢に多くの窒素を蓄積したことで, 結果的に高[CO₂]により個体あたりの窒素蓄積量は増加する傾向にあった (表 2-61 ~ 2-63).

2007 年の R8 においては温度の影響が見られ, 根粒着生系統は高温によって窒素蓄積量が増加した. それは茎, 子実, 莢において高温の影響が見られた En-b0-1 でとりわけ顕著であった. また, 系統間で比較すると, En-b0-1 ≥ エンレイ > En1282 という関係であった (表 2-61, 2-62).

2. 地下部に及ぼす影響

1) 根乾物重

根乾物重は, いずれの系統も標準[CO₂]区よりも高[CO₂]区の方が大きい傾向にあった. また, 2005 年は窒素無施肥区よりも窒素施肥区で, 2006 年は低温区よりも高温区で大きい傾向にあったが, 2007 年は温度の影響が判然としなかった. 年次間差が大きく, 2005 年はエンレイ ≥ 関東 100 号 >> En1282 という関係であったのに対し, 2006 年, 2007 年はエンレイ = En1282 ≥ En-b0-1 という関係であった (図 2-39).

2) 根粒重

En-b0-1, 関東 100 号の根粒重は, いずれの処理区においてもエンレイより大きかった. 2005 年, 2006 年は同様の傾向が見られ, R3 ~ R4 においてエンレイは標準[CO₂]区よりも高[CO₂]区の方が大きかったのに対し, 関東 100 号, En-b0-1 では[CO₂]の影響は判然としなかった. また, 両着生系統とも低温区よりも高温区の方が大きかった. 一方, 2007 年の R3 において, 低温区ではエンレイだけでなく En-b0-1 も標準[CO₂]区より高[CO₂]区の方が大きかった. 高温区では両着生系統とも高[CO₂]区より標準[CO₂]区の方が大きかった (図 2-40).

3) 根粒数

関東 100 号の根粒数は、いずれの処理区においてもエンレイを大きく上回った。一方、En-b0-1 はエンレイを上回るものの、関東 100 号とエンレイほどの差は見られなかった。2005 年において両着生系統とも[CO₂]による影響は見られなかった。また、関東 100 号は窒素施肥区よりも窒素無施肥区の方が多かった。一方、2007 年の低温区では両着生系統とも標準[CO₂]区よりも高[CO₂]区の方が多かったが、高温区のエンレイでは高[CO₂]区よりも標準[CO₂]区の方が多く、En-b0-1 は標準[CO₂]区と高[CO₂]区で同等であった。また、両着生系統とも低温区より高温区の方が多傾向にあった。根粒着生数は系統間差が大きく、エンレイは個体あたり 700~1000 粒であったのに対し、関東 100 号は 2100~2800 粒、En-b0-1 は 800~1400 粒であった (図 2-41)。

4) 根粒一粒重

2005 年の関東 100 号の根粒一粒重はエンレイよりも小さかったが、2007 年の En-b0-1 は生育ステージ、処理区によってエンレイと同等以上になることがあった。また、ばらつきはあるものの、いずれの系統とも高[CO₂]によって大きくなる傾向が見られ、温度の影響は判然としなかった (図 2-42)。

5) 根粒根重比

いずれの系統とも生育に伴って根粒根重比 (根乾物重に対する根粒重の割合) が高まった。En-b0-1、関東 100 号の根粒根重比は、いずれの処理区においても生育期間をとおしてエンレイよりも高かった。また、いずれの系統に対する[CO₂]、温度の影響は判然としなかった (図 2-43)。

3. 窒素固定量に及ぼす影響

個体あたりのアセチレン還元活性 (ARA) に対する高[CO₂]の影響は、以下の 2 つのパターンに分けられた。すなわち、①R1 以降の低温区では高[CO₂]によって ARA が高まる傾向にあった、②R3 以降の高温区では高[CO₂]によって ARA が低下する傾向にあり、超着生系統で顕著であった。温度の影響として、R1 までは高温により高まる傾向にあったが、R3 以降は判然としなかった。また、En-b0-1、関東 100 号はいずれの処理区においてもエンレイより高かった (図 2-44)。

根粒重あたりの ARA に関して、R1 では高[CO₂]によって高まる傾向にあったが、R3 以降はむしろ低下する傾向にあり、それは特に高温区で顕著であった。また、温度の影

響として、2005年、2006年は判然としなかったが、2007年は高温により低下する傾向にあった。いずれの処理区においても、En-b0-1、関東100号よりもエンレイの方が高い傾向にあった（図2-45）。

根粒一粒あたりのARAに関して、R3以降では高[CO₂]によって低下する傾向にあり、それは高温区で顕著であった。また、温度の影響に関しては、高温区の方が高い年次と低い年次があった。2005年のR1においては、関東100号よりもエンレイの方が高かったが、2007年のR3ではEn-b0-1とエンレイは同等、R5ではエンレイよりもEn-b0-1の方が高かった（図2-46）。

考察

1. 各部位の窒素濃度および窒素蓄積量

前節でも記したように、葉の窒素濃度はいずれの系統とも高[CO₂]により低下する傾向が見られた。一方、その他の部位の窒素濃度については、年次あるいは部位により多少異なるものの、高[CO₂]による影響は小さかった（表2-52～2-57）。このことは、葉以外の部位の窒素濃度は高[CO₂]による影響を受けにくいということを示唆する。Rubiscoなどの光合成関連の重要な酵素を有する葉とは異なり、シンクとしての役割が大きいその他の部位は高[CO₂]に対する積極的な応答を示さなかったと考えられる。

また、葉の窒素蓄積量はR5以降、高[CO₂]により早期に低下する傾向にあった（表2-59, 2-60）。同様のことが、ダイズの他にイネをはじめとする多くの作物においても報告されている（Monje and Bugbee 1998, Sims ら 1998, Ainsworth ら 2005）。また、Makino and Mae (1999)によれば、このような現象はバイオマス量の増加に伴う体内窒素含量の相対的な希釈ではなく、根などの葉以外の部位への窒素分配を変えることにより、光合成の調節を行っていることを示唆するものだという。Kanemoto ら (2009)もこれと同様の結果を報告している。本研究においても、茎（+葉柄）や根などにおいて、葉で見られたほどの窒素蓄積量の減少は見られず、むしろ増加している部位があることも確認された。イネ科作物や本研究で供試した非着生系統とは異なり、ソース能、シンク能のどちらともなり得る窒素固定能を有し、複雑なソース/シンクバランスを保っている根粒着生系統においても同様の現象が確認された。とりわけ、窒素吸収能が通常よりも

高い超着生系統も高[CO₂]に対して同様の反応を示したことは興味深い。一方、2007年の高温区のR5における個体あたりの窒素蓄積量は、高[CO₂]により比較的大きく減少していた（表 2-59）。それは En-b0-1 で顕著であり、主に葉および茎+葉柄の窒素蓄積量の減少によるものであった。他の年次あるいは試験区とは異なる結果であるが、前述の各部位に対する窒素分配量の制御反応はイネに絞ってみても必ずしも一様ではなく、生育ステージの違いにより異なる応答が見られることが報告されている（Makino 1997）。加えて、高温区でのみ見られた結果であることから、高温あるいは高[CO₂]×高温の交互作用によって成熟が早まったことが要因である可能性も考えられた。

さらに、R8における個体あたりの窒素蓄積量が、通常着生系統あるいは非着生系統は高[CO₂]により低下する傾向にあったのに対し、超着生系統は増加する傾向にあったことも興味深い。このことが物質生産量あるいは子実生産量の増加に直結するとはいえないが、生育期間をとおしてより多くの窒素量を確保するという点において、根粒超着生という形質は有効であり、子実の窒素含量が高いダイズにおいては意義深い結果といえる。

R8の個体あたりの窒素蓄積量に対する温度の影響として、根粒着生系統は高温によって増加したが（表 2-61）、これは莢、子実の乾物重増加と茎、子実の窒素濃度増加が寄与していた（表 2-33, 2-55）。とりわけ、超着生系統で顕著であることが明らかとなった。非着生系統では高温による窒素蓄積量の増加が見られなかったこと（表 2-61）、また根粒菌の窒素固定活性は適温を超えない範囲であれば根域の温度が高いほど活性も高まることから（Denison and Sinclair 1985, Stoyanova 1996）、本研究では低温区（平均 20～21℃）よりも高温区（平均 24～25℃）の方が生育期間の総窒素固定量が多かったと考えられる。

超着生系統の各部位の窒素濃度は、通常着生系統、非着生系統よりも高く、特に葉において顕著な差が見られた（表 2-52, 2-53, 2-55, 2-57）。これは Maekawa ら（2005）の報告のとおり、超着生系統が窒素固定能に長けていること、そして葉内の Rubisco およびクロロフィル含量が多いためと考えられた。また、超着生系統の個体あたりの窒素蓄積量も同様に、いずれの処理区においても通常着生系統より高かったことから、[CO₂]や温度に関わらず他の系統よりも多くの窒素量を確保することが可能であると考えられる。

2. 窒素固定活性

2005年、2006年のいずれの系統も、個体あたりのARAはR1において高[CO₂]により促進される傾向が見られた。しかし、それ以降は高温区でその促進程度が小さくなり、R3では高[CO₂]によりむしろ低下した。そして、その低下程度は通常着生系統よりも超着生系統の方が大きい傾向が見られた(図2-44)。R1における根粒重、根粒数は高[CO₂]による影響を受けていなかったこと、根粒一粒重は増加したこと、根粒重あたりのARA、根粒一粒重あたりのARAが促進されたことから、高[CO₂]によって根粒一粒が充実したことで根粒一粒あたりのARAが促進され、結果的に個体あたりのARAが促進されたと考えられる。また、この時期の光合成能は高[CO₂]によって促進されていたことから、根粒菌への光合成産物の供給量が多かったこともARAの促進に寄与していた可能性が高い。一方、R3以降は特に高温区において高[CO₂]による促進が見られなくなった(図2-44)。En-b0-1、関東100号の根粒重は高[CO₂]の影響を受けず、エンレイではむしろ増加していたこと(図2-40)、根粒数に変化がなかったことから(図2-41)、根粒一粒重も変化がなかった(図2-42)。では、なぜ標準[CO₂]区よりも高[CO₂]区で低い値を示したのであろうか。それにはソース/シンクの不均衡が関係していると推測される。すなわち、高[CO₂]区の個体は、シンクとなる根粒を標準[CO₂]区の個体と同程度に有していたにも関わらず、ソースとなる光合成産物の供給量が標準[CO₂]区よりも少なかったため、ARAの抑制を引き起こしていたと考えられる。R3において高[CO₂]区の光合成能が低下しており、その低下程度が超着生系統の方が大きかったという前節の結果(図2-17~2-19)は、この推測を支持するものといえる。一方、2007年は2005年、2006年と傾向が異なり、生育後半において低温区では高[CO₂]により促進される傾向にあったが、高温区では同等か、わずかに低下する傾向にあった(図2-44)。低温区の個体の根粒重、根粒数が増加する傾向にあったこと、高温区の個体の根粒重、エンレイの根粒数が減少していたことから(図2-40, 2-41)、2007年の高[CO₂]に対するARAの反応性は、主に根粒重、根粒数の反応性に起因していたと考えられる。

温度の影響として、R1では両着生系統ともに低温区よりも高温区の方が高いARAが確認されたが、R3以降は逆に高温区の方が低い場合もあった(図2-44)。高温により生育が早まり、根域の拡大と根粒着生数の増加が早期に実現したため、R1ではARAに差が生じたものと考えられる。一方、R3以降は個体あたりの根重、根粒着生数等の最大値に対する温度の影響は小さくなった。高温区と低温区で生育期間の全窒素固定量に差

があったかは明らかではないが、R3 あるいは R5 における短期的な窒素固定量には差が見られなくなることが示唆された。

En-b0-1, 関東 100 号の個体あたりの ARA は、いずれの処理区においてもエンレイより高かった (図 2-44)。一方、Takahashi ら (2005) は、En-b0-1 の ARA がエンレイと同等か、少し劣り、関東 100 号はエンレイを常に上回ると報告している。また超着生系統は生育後半にその高い窒素固定能が必ずしも発揮されるわけではないとの報告 (Day ら 1986, Eskew ら 1989, Wu and Harper 1991) もある。このことから、本研究結果のみから、将来予測される高[CO₂]・高温条件下において超着生系統が短期的にも長期的にも常に通常着生系統よりも高い窒素固定能を発揮するとは断定できないが、その可能性は十分に示された。さらに多くの超着生系統を用いて様々な栽培条件下で試験を行い、総合的に判断する必要があると思われる。

3. 根粒サイズと窒素固定活性の関係

2007 年で得られた ARA の結果において意義深いのは、光合成能が低下した生育後半も個体あたりの ARA はわずかに低下した程度に止まったという点である。前節で記したように、将来予測される高[CO₂]条件下における光合成能の促進程度は予想をはるかに下回るものであり、根粒菌への光合成産物の供給量が窒素固定能を律速する可能性は十分に考えられる。そしてそれは超着生系統においてより深刻な問題となり得る。つまり、根粒菌による光合成産物の利用効率をいかに高めるかが重要と思われる。

根粒菌の窒素固定活性は、その根粒サイズと関係が深く (Sato ら 1999, King and Purcell 2001)、大きい根粒の方が根粒重あたりの活性が高いことが知られている (池田 1998, Weisz and Sinclair 1998)。また、呼吸速度に対する ARA の割合は根粒一粒重の小さい En-b0-1 や関東 100 号よりも根粒一粒重の大きいエンレイの方が高いことから (Takahashi ら 2005)、大きな根粒は小さな根粒に比べて光合成産物の利用効率が高いと考えられる。エンレイとそれ由来の超着生系統のそれぞれの根粒一粒重を比較した場合、後者は前者の 30%程度であること、En-b0-1 と関東 100 号の根粒一粒重は同等であることが報告されているが (Takahashi ら 2005)、2007 年における En-b0-1 の根粒一粒重はエンレイと同等か、上回っていたこと (図 2-42)、またそれは 2005 年の関東 100 号と比べて明らかに高く、根粒サイズ (直径) が大きいことも観察された。一方、根粒数はエンレイにおいて 2005 年よりも 2007 年の方がむしろ多かったにも関わらず、2007

年の En-b0-1 は 2005 年の関東 100 号よりも明らかに少なかった (図 2-41)。つまり、2007 年の En-b0-1 が大きい根粒を少数着生していたことになる。このことは、光合成産物の消費量を抑え、生育後半に光合成産物の供給量が減少してもそれほど大きな律速因子とはならず、ARA の低下が抑えられたことを示唆するものである。将来の地球環境下で窒素固定能を十分活かすには、ソース能 (光合成能) とシンク能 (窒素固定能) のバランスを崩さない程度に大きな根粒を多数着生させる超着生系統が理想的と考えられ、そのような品種の作出とそれを活かす栽培条件の解明が期待される。

本節では、生育前半は高[CO₂]による ARA の促進効果が見られるが、生育後半はその効果が見られなくなることが明らかとなった。これは前節までの生育量、光合成能の高[CO₂]に対する反応性と類似しており、ソース能とシンク能の不均衡が生育後半における生育量の増加を抑制していたと考えられる。また、将来の地球環境下で窒素固定能を活かすには、適した根粒特性 (大きさ、数など) を保持する超着生系統の作出と最適な栽培条件を明らかにすることが重要であることが示された。

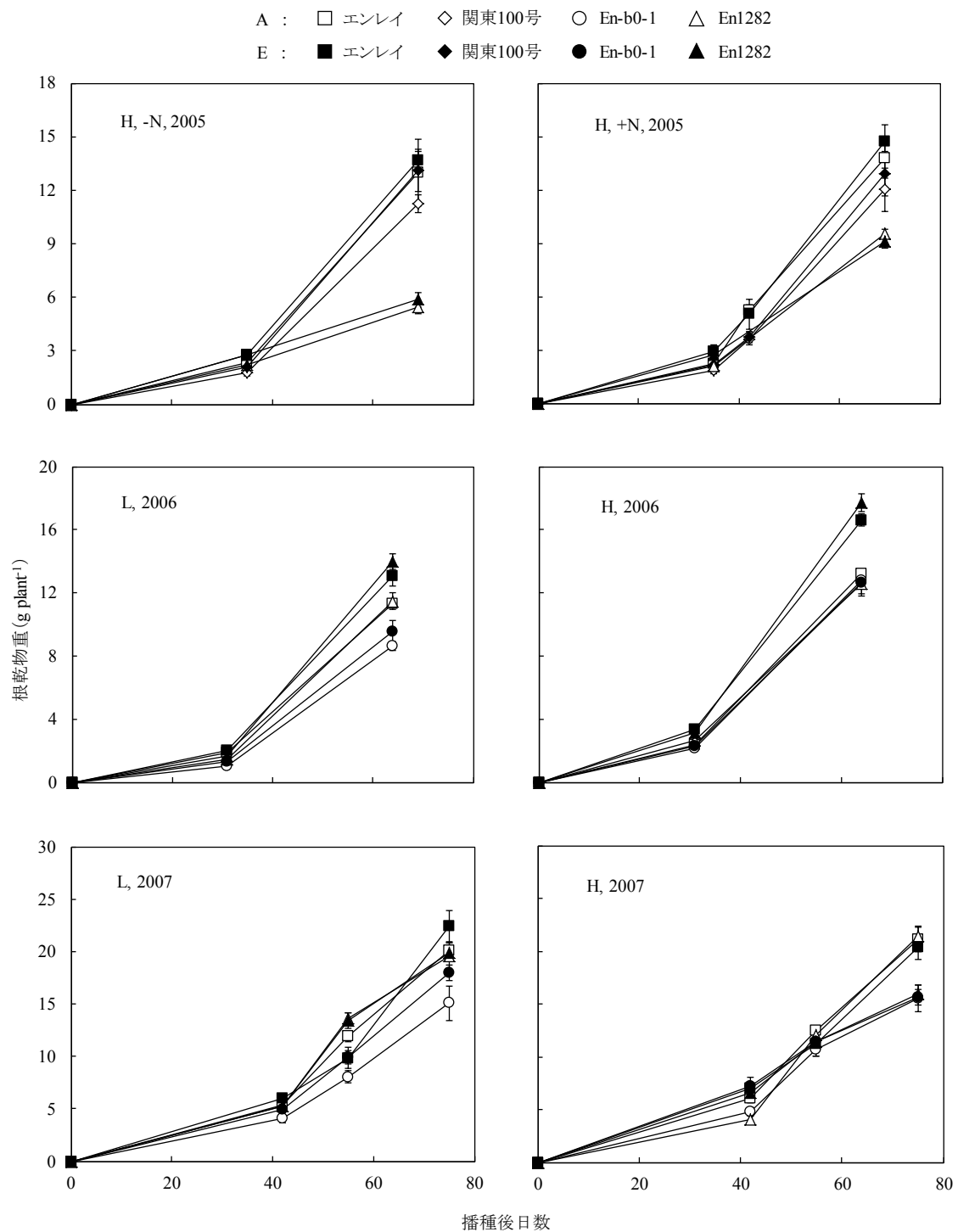


図2-39. 根乾物重

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. -N: 窒素無施肥区, +N: 窒素施肥区.
 縦線は標準誤差 (n=4 or 5) を示す.

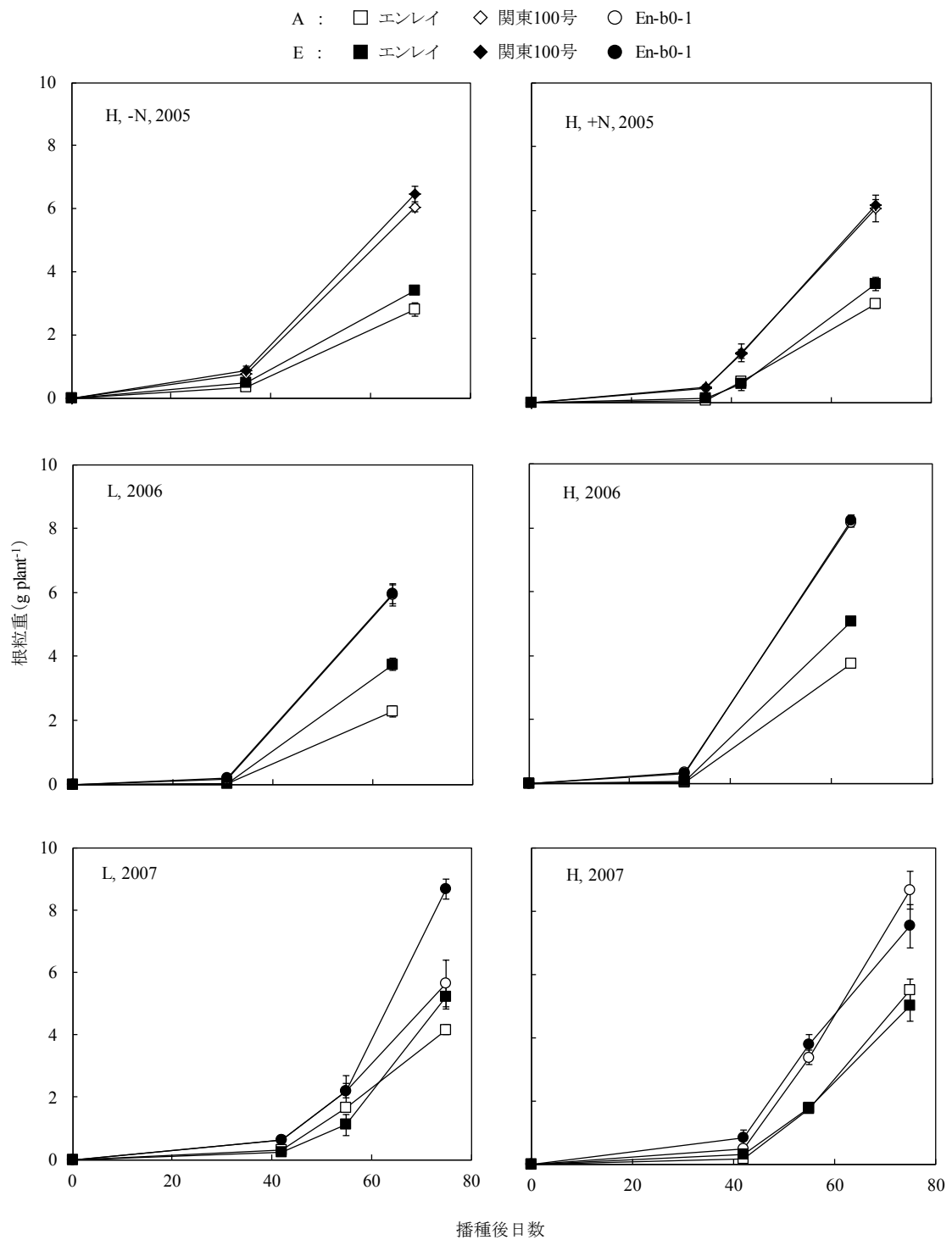


図2-40. 根粒重

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. -N: 窒素無施肥区, +N: 窒素施肥区.
 縦線は標準誤差 (n=4or5) を示す.

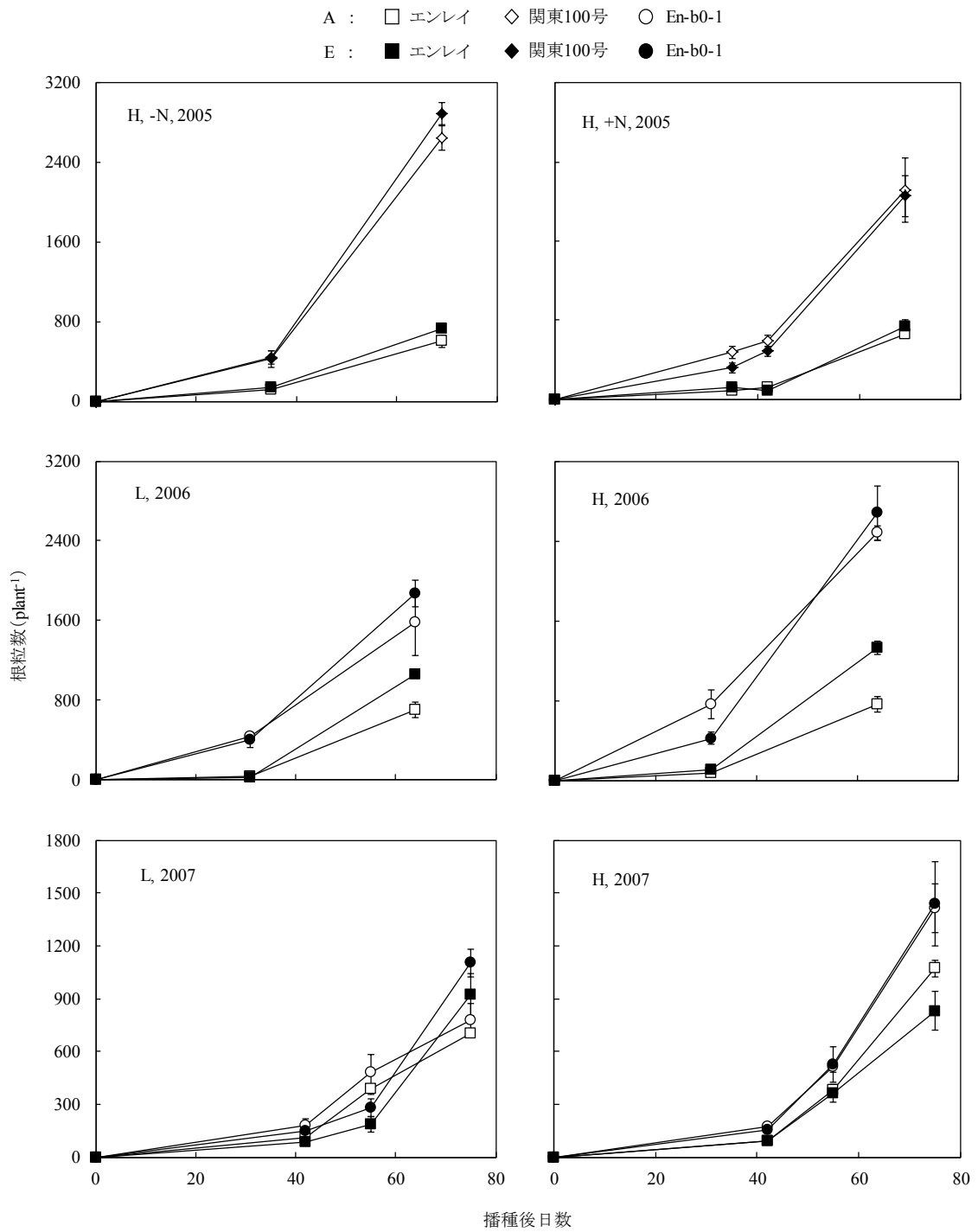


図2-41. 根粒数

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. -N: 窒素無施肥区, +N: 窒素施肥区.
 縦線は標準誤差(n=4or5)を示す.

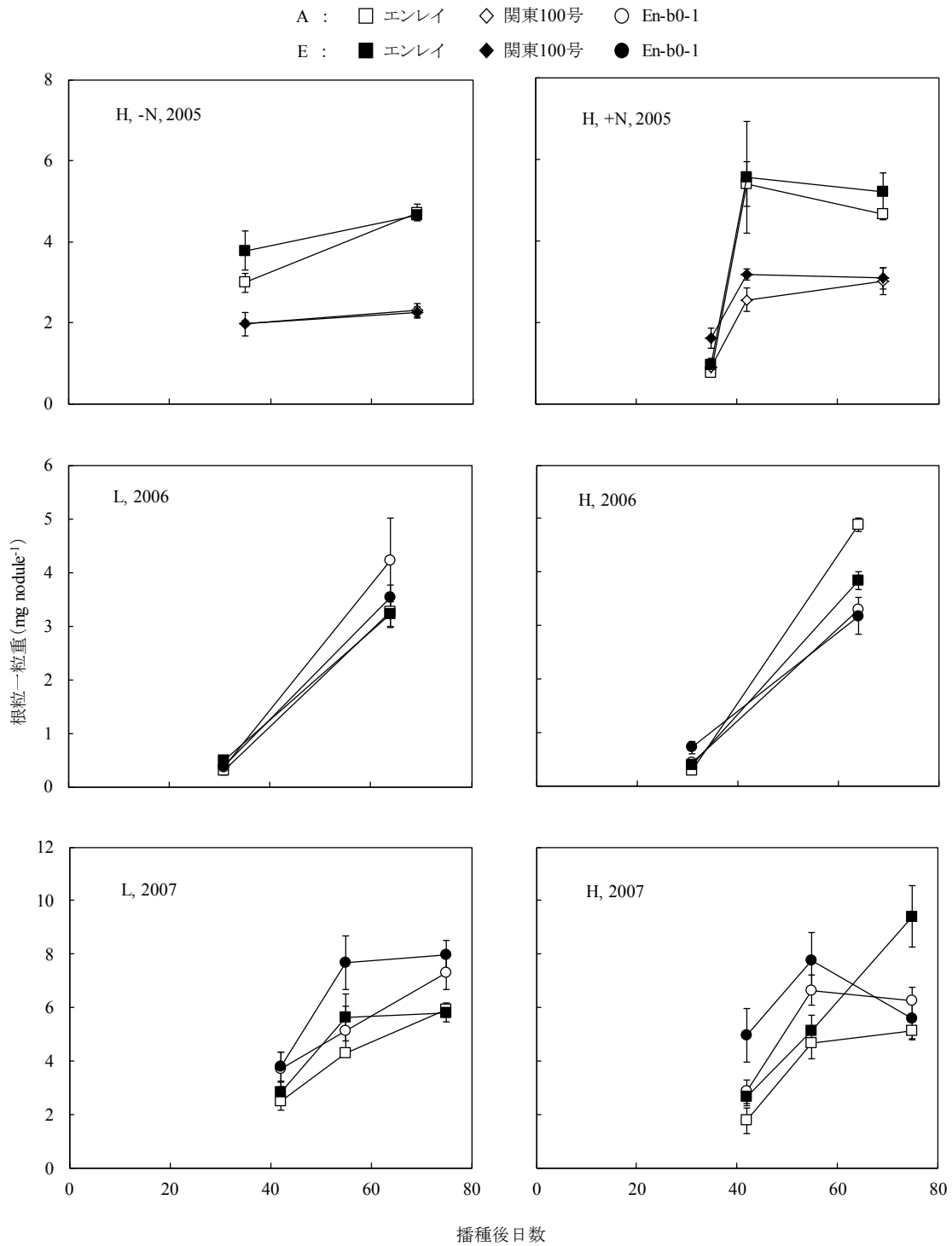


図2-42. 根粒一粒重

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. -N: 窒素無施肥区, +N: 窒素施肥区.
縦線は標準誤差 (n=4or5) を示す.

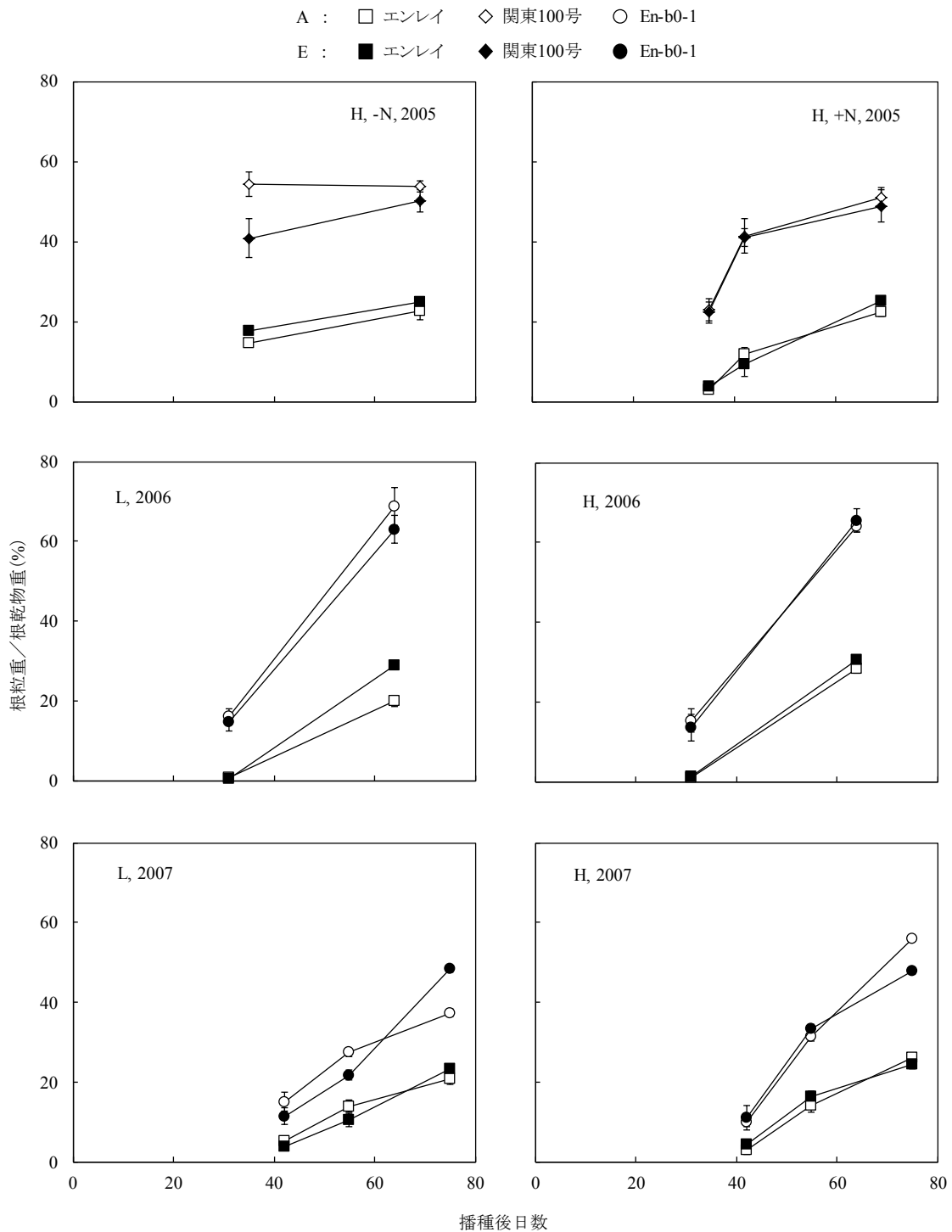


図2-43. 根乾物重に対する根粒重の割合

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. L: 低温区, H: 高温区. -N: 窒素無施肥区, +N: 窒素施肥区.

縦線は標準誤差 (n=4or5) を示す.

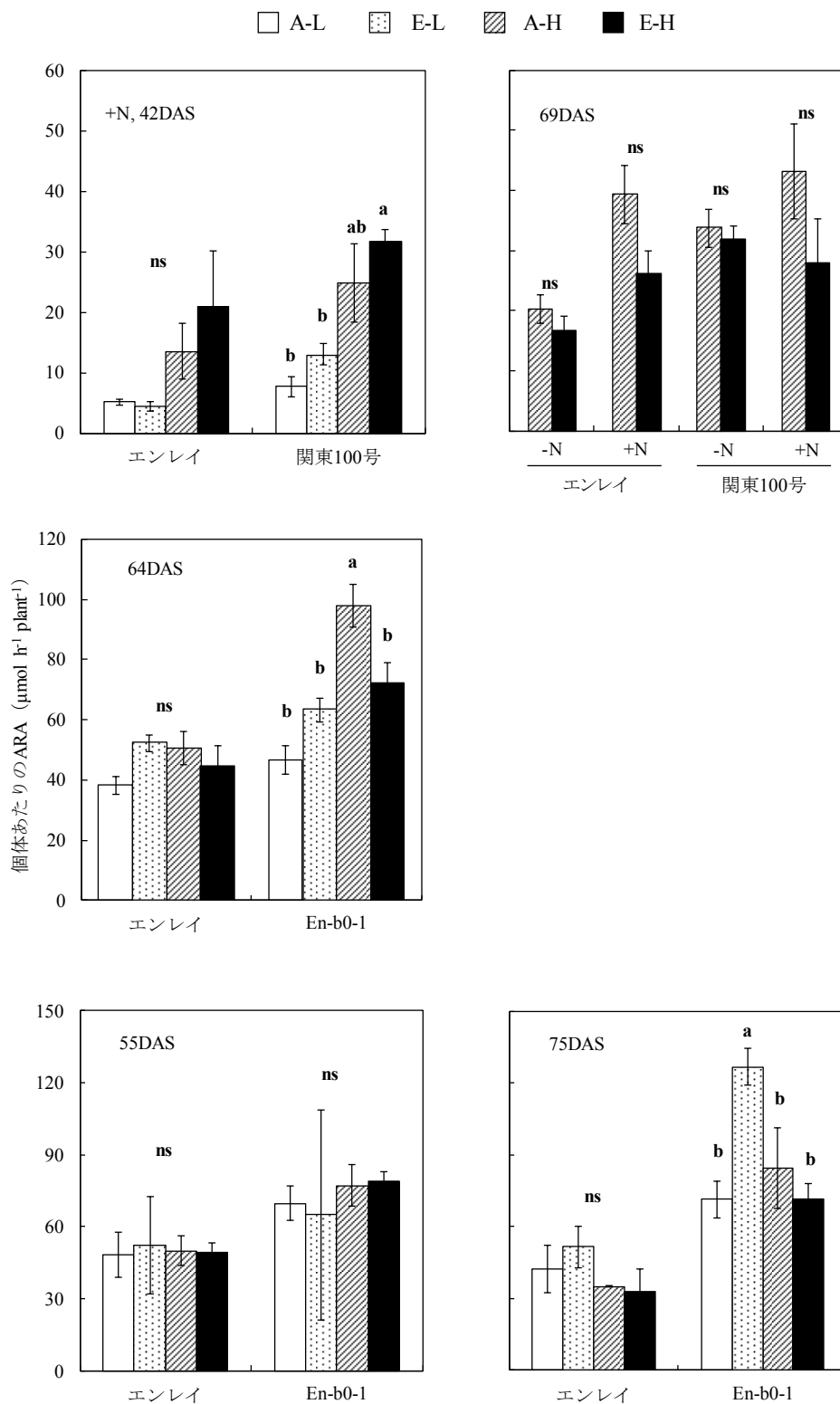


図2-44. 個体あたりのアセチレン還元活性

上:2005年, 中:2006年, 下:2007年. A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区, L:低温区, H:高温区.
 -N:窒素無施用区, +N:窒素施肥区. ARA:アセチレン還元活性. 縦線は標準誤差(n=4or5)を示す. 異なるアルファベットは5%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

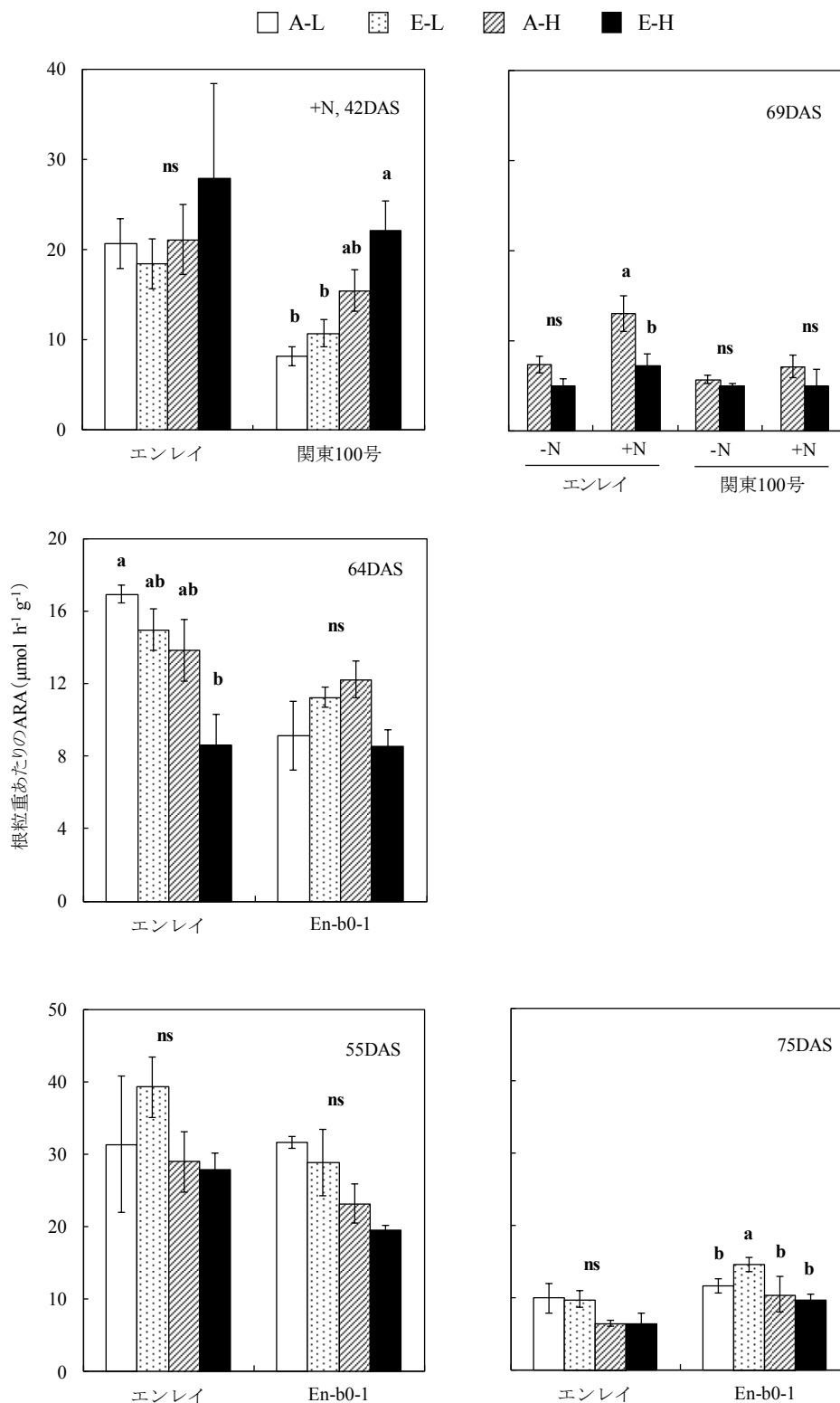


図2-45. 根粒重あたりのアセチレン還元活性

上:2005年, 中:2006年, 下:2007年. A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区. L:低温区, H:高温区.
 -N:窒素無施肥区, +N:窒素施肥区. ARA:アセチレン還元活性. 縦線は標準誤差(n=4or5)を示す. 異なるアルファベットは5%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

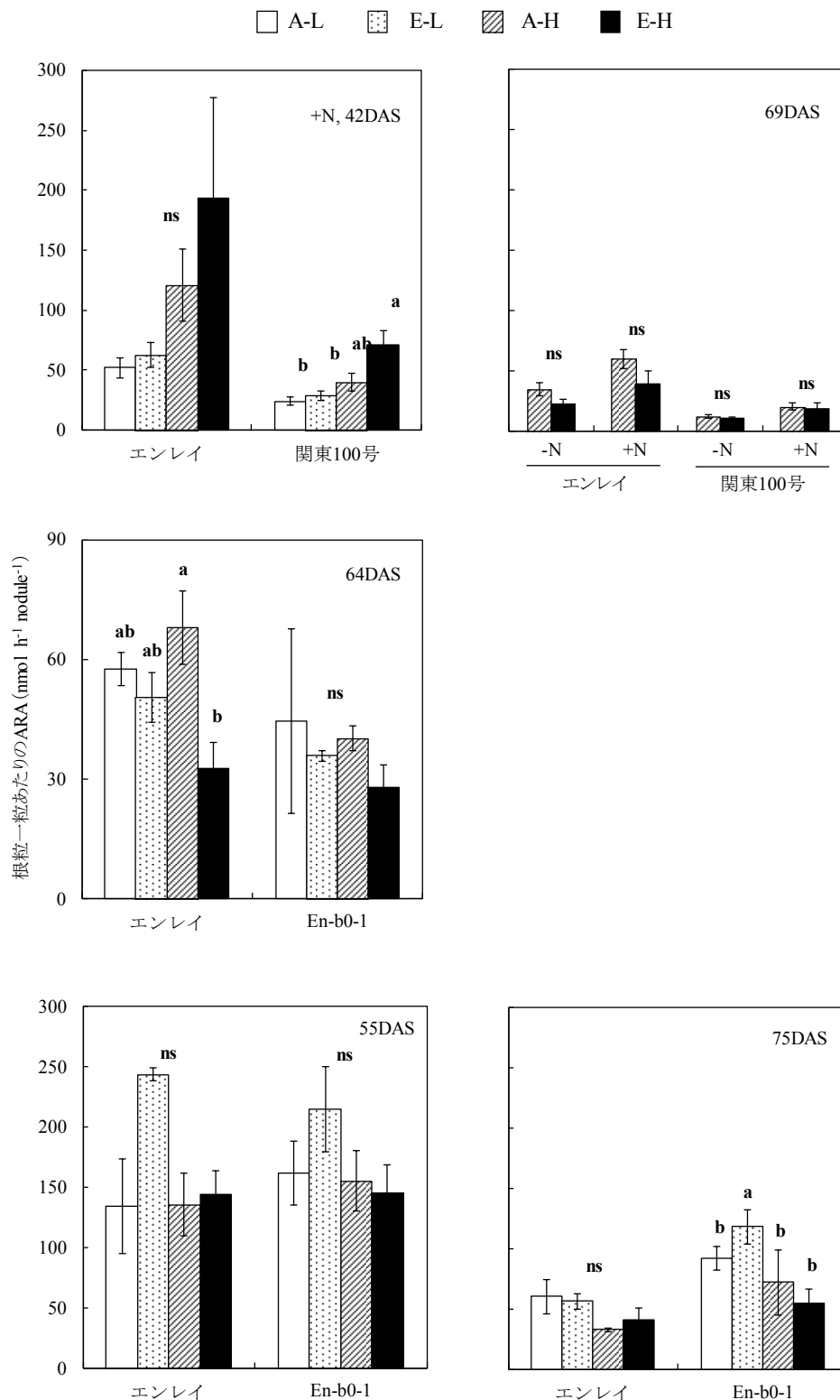


図2-46. 根粒一粒あたりのアセチレン還元活性

上:2005年, 中:2006年, 下:2007年. A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区, L:低温区, H:高温区.

-N:窒素無施肥区, +N:窒素施肥区. ARA:アセチレン還元活性. 縦線は標準誤差 (n=4or5) を示す. 異なるアルファベットは5%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-52.窒素施肥区の開花始期, 莢伸長期における各部位の窒素濃度 (mg g⁻¹) (2005)

部位	系統	35DAS			69DAS		
		A	E		A	E	
葉	エンレイ	41.9±0.55	37.3±2.41	ns	36.2±1.41	27.6±0.69	***
	関東100号	46.2±0.94	41.8±0.80	**	41.8±0.93	36.6±0.77	**
	En1282	42.8±1.28	37.8±1.76	*	9.9±0.08	7.5±0.16	***
茎+葉柄	エンレイ	14.8±0.48	13.7±1.12	ns	15.0±0.93	16.5±0.28	ns
	関東100号	17.3±0.61	16.1±0.35	ns	16.2±0.85	20.0±0.74	*
	En1282	17.0±1.56	15.6±1.25	ns	6.9±0.03	7.0±0.05	ns
根	エンレイ	20.8±0.55	22.1±0.69	ns	21.3±0.57	21.2±0.20	ns
	関東100号	22.8±0.45	23.5±0.25	ns	25.4±0.41	26.3±0.32	ns
	En1282	21.8±0.41	21.2±0.67	ns	15.5±0.37	16.6±0.66	ns
根粒	エンレイ	48.7 ^a	49.9 ^a	—	49.3±0.57	49.0±0.52	ns
	関東100号	48.2 ^a	48.6 ^a	—	47.4±0.70	47.4±0.53	ns

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. 数値は平均値±標準誤差 (n=5)を示す.

^a5個体のすべての根粒を合わせて分析した. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-53. 子実肥大始期における各部位の窒素濃度 (mg g⁻¹) (2007)

部位	系統	75DAS			
		A-L	E-L	A-H	E-H
葉	エンレイ	19.7±1.39 b	15.7±0.65 c	23.3±0.55 a	19.7±0.51 b
	En-b0-1	21.8±0.99 b	20.1±1.01 b	26.7±0.77 a	21.5±1.32 b
	En1282	9.9±0.57 a	8.2±0.22 ab	8.7±0.64 ab	7.6±0.15 b
茎+葉柄	エンレイ	7.1±0.30 b	7.2±0.22 b	10.5±0.59 a	11.8±0.64 a
	En-b0-1	8.0±0.34 d	10.7±0.57 c	15.9±0.61 a	13.7±0.38 b
	En1282	4.3±0.07 a	4.1±0.13 a	3.8±0.14 a	4.0±0.15 a
莢	エンレイ	33.9±0.52 a	33.9±0.66 a	35.2±1.37 a	32.9±0.86 a
	En-b0-1	33.0±0.58 b	34.5±0.58 b	39.1±0.84 a	33.8±0.88 b
	En1282	24.8±0.82 ab	27.4±0.38 a	23.7±1.21 b	22.3±0.72 b
根	エンレイ	16.2±0.40 a	16.5±0.29 a	15.2±0.53 a	15.7±0.91 a
	En-b0-1	17.5±0.37 a	17.4±0.18 a	18.0±0.72 a	17.0±0.12 a
	En1282	12.5±0.40 a	12.3±0.50 a	11.7±0.41 a	10.0±0.16 b
根粒	エンレイ	49.7±0.66 a	47.1±0.95 ab	46.1±1.15 ab	45.4±0.71 b
	En-b0-1	49.9±0.34 a	44.6±0.77 c	48.4±0.60 ab	46.9±0.65 bc
	En1282	—	—	—	—

A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区, L:低温区, H:高温区. 数値は平均値±標準誤差 (n=4)を示す. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す.

表2-54. CO₂濃度, 温度が子実肥大始期における各部位の窒素濃度に及ぼす影響(2007)

部位	系統	[CO ₂](C)	温度(T)	C×T
葉	エンレイ	0.0008 ***	0.0008 ***	0.8794 ns
	En-b0-1	0.0063 **	0.0102 *	0.1119 ns
	En1282	0.0089 **	0.0746 ns	0.5013 ns
茎+葉柄	エンレイ	0.1342 ns	< 0.0001 ***	0.2472 ns
	En-b0-1	0.6385 ns	< 0.0001 ***	0.0003 ***
	En1282	0.8720 ns	0.0687 ns	0.1021 ns
莢	エンレイ	0.2349 ns	0.8219 ns	0.2421 ns
	En-b0-1	0.0243 *	0.0032 **	0.0005 ***
	En1282	0.5210 ns	0.0029 **	0.0328 *
根	エンレイ	0.5514 ns	0.1598 ns	0.9292 ns
	En-b0-1	0.1891 ns	0.8809 ns	0.2883 ns
	En1282	0.0311 *	0.0019 **	0.0878 ns
根粒	エンレイ	0.0879 ns	0.0128*	0.3061 ns
	En-b0-1	0.0001 ***	0.5093 ns	0.0092 **
	En1282	—	—	—

数値は分散分析の結果(p値)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-55. 成熟期における各部位の窒素濃度 (mg g⁻¹) (2007)

部位	系統	113DAS			
		A-L	E-L	A-H	E-H
茎	エンレイ	3.0±0.13 b	3.5±0.54 b	10.2±2.02 a	6.8±1.31 ab
	En-b0-1	4.7±0.26 b	4.5±0.78 b	11.4±1.05 a	8.8±1.10 a
	En1282	2.1±0.05 b	2.2±0.09 ab	2.4±0.02 a	2.3±0.13 ab
子実	エンレイ	68.1±1.02 ab	63.8±2.46 b	70.7±1.48 a	67.3±0.70 ab
	En-b0-1	69.6±0.40 a	67.4±1.65 a	72.8±1.14 a	71.7±1.66 a
	En1282	32.3±0.89 ab	31.2±0.80 b	36.1±1.64 a	35.3±0.69 ab
莢	エンレイ	4.8±0.30 a	4.4±0.19 a	5.6±0.69 a	5.4±0.47 a
	En-b0-1	5.3±0.27 b	5.7±0.37 b	5.3±1.16 b	8.9±0.85 a
	En1282	3.2±0.03 a	3.5±0.07 a	3.3±0.14 a	3.2±0.10 a
地下部	エンレイ	11.0±0.42 a	10.7±1.00 a	11.0±1.21 a	11.9±0.75 a
	En-b0-1	14.0±0.75 a	14.9±0.39 a	16.1±0.82 a	13.6±0.60 a
	En1282	8.5±0.15 a	9.0±0.74 a	9.2±0.21 a	9.8±0.54 a

A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区, L:低温区, H:高温区. 数値は平均値±標準誤差 (n=4) を示す. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す.

表2-56. CO₂濃度, 温度が成熟期における各部位の窒素濃度に及ぼす影響 (2007)

部位	系統	[CO ₂](C)	温度(T)	C×T
茎	エンレイ	0.2441 ns	0.0011 **	0.1387 ns
	En-b0-1	0.1241 ns	< 0.0001 ***	0.1999 ns
	En1282	0.9819 ns	0.0046 **	0.1888 ns
子実	エンレイ	0.0264 *	0.0681 ns	0.7140 ns
	En-b0-1	0.2306 ns	0.0157 *	0.6894 ns
	En1282	0.4068 ns	0.0033 **	0.9026 ns
莢	エンレイ	0.4605 ns	0.0726 ns	0.8826 ns
	En-b0-1	0.0220 *	0.0567 ns	0.0524 ns
	En1282	0.1694 ns	0.4854 ns	0.0366 *
地下部	エンレイ	0.6972 ns	0.5017 ns	0.5094 ns
	En-b0-1	0.2321 ns	0.5246 ns	0.0243 *
	En1282	0.2591 ns	0.1444 ns	0.9248 ns

数値は分散分析の結果(p値)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-57. 成熟期における各部位の窒素濃度(mg g⁻¹)およびCO₂濃度, 系統がそれらに及ぼす影響

部位	系統	A-M	E-M	処理間差	部位	系統	A-M	E-M	処理間差
莖	エンレイ	7.2±1.33	10.7±2.54	0.2409 ns	莢	エンレイ	5.9±0.49	6.9±0.58	0.2246 ns
	En-b0-1	6.3±0.54	6.0±0.52	0.6660 ns		En-b0-1	6.4±0.13	6.4±0.12	0.9463 ns
	En1282	3.2±0.11	2.7±0.11	0.0181 *		En1282	3.9±0.13	3.7±0.26	0.4895 ns
	タマホマレ	8.3±2.04	8.8±1.43	0.8431 ns		タマホマレ	6.5±0.84	8.1±1.05	0.2844 ns
	関東100号	14.4±1.43	15.4±2.93	0.7807 ns		関東100号	9.8±0.62	12.4±1.92	0.2394 ns
	Shimpaldal	6.8±0.45	5.8±0.50	0.2090 ns		Shimpaldal	5.6±0.26	6.2±0.52	0.3240 ns
	SS2-2	7.8±1.16	7.9±0.35	0.9470 ns		SS2-2	7.6±0.67	6.2±0.41	0.1261 ns
	[CO ₂](C)	0.4617 ns				[CO ₂](C)	0.1109 ns		
	系統(G)	< 0.0001 ***				系統(G)	< 0.0001 ***		
	C×G	0.7537 ns				C×G	0.2037 ns		
子実	エンレイ	74.7±1.04	76.6±1.18	0.2718 ns	地下部	エンレイ	14.0±1.48	14.7±0.93	0.6958 ns
	En-b0-1	73.7±2.00	72.8±1.16	0.6985 ns		En-b0-1	17.7±1.08	16.8±0.38	0.4722 ns
	En1282	36.2±0.20	34.4±0.52	0.0151 *		En1282	10.2±0.31	10.7±0.31	0.2743 ns
	タマホマレ	65.0±3.50	70.3±1.24	0.2007 ns		タマホマレ	16.9±0.76	15.0±0.47	0.0832 ns
	関東100号	79.9±1.17	78.5±2.05	0.6479 ns		関東100号	19.6±0.96	18.5±0.43	0.3185 ns
	Shimpaldal	73.3±1.37	70.5±1.48	0.2224 ns		Shimpaldal	17.8±0.91	17.9±0.56	0.9052 ns
	SS2-2	79.8±1.46	73.6±1.68	0.0323 *		SS2-2	18.1±1.04	18.4±0.94	0.8432 ns
	[CO ₂](C)	0.5348 ns				[CO ₂](C)	0.3774 ns		
	系統(G)	< 0.0001 ***				系統(G)	< 0.0001 ***		
	C×G	0.0431 *				C×G	0.6810 ns		

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, M: 中温区. 数値は平均値±標準誤差 (n=4)を示す. 地下部は根と根粒を併せた数値を示す. 処理間差の値は分散分析の結果(p値)を示す. *, **はそれぞれ5%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す. ただし, En1282は他の品種・系統に比べて明らかに数値が小さいため, 分散分析の対象からは外した.

表2-58. 窒素施肥区の開花始期, 莢伸長期における各部位の窒素蓄積量(2005)

部位	系統	35DAS			69DAS		
		A	E		A	E	
		mg plant ⁻¹		g plant ⁻¹			
葉	エンレイ	195.2± 5.7	214.6± 7.5	ns	1.34±0.04	1.23±0.05	ns
	関東100号	201.5±11.7	212.6± 7.9	ns	1.53±0.04	1.59±0.04	ns
	En1282	186.3± 6.5	198.7±12.5	ns	0.20±0.01	0.13±0.01	***
茎+葉柄	エンレイ	55.5± 2.7	66.5± 1.8	**	0.69±0.02	0.89±0.05	*
	関東100号	54.5± 2.3	61.3± 2.7	ns	0.75±0.02	1.20±0.02	***
	En1282	54.0± 2.6	62.7± 1.5	*	0.14±0.00	0.14±0.01	ns
根	エンレイ	46.7± 2.3	63.4± 6.4	*	0.29±0.02	0.31±0.02	ns
	関東100号	42.1± 3.3	50.6± 4.4	ns	0.30±0.03	0.34±0.04	ns
	En1282	45.9± 5.1	57.3± 5.0	ns	0.15±0.00	0.15±0.00	ns
根粒	エンレイ	3.2± 0.4	6.1± 2.4	ns	0.15±0.01	0.18±0.01	ns
	関東100号	21.1± 4.2	23.2± 3.4	ns	0.29±0.02	0.29±0.01	ns
個体	エンレイ	300.5± 8.1	350.6±14.8	*	2.46±0.06	2.62±0.12	ns
	関東100号	319.2±19.5	347.6±11.0	ns	2.88±0.04	3.42±0.07	***
	En1282	286.2±10.7	318.7±17.1	ns	0.48±0.01	0.43±0.01	*

数値は平均値±標準誤差(n=5)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-59. 子実肥大始期における各部位の窒素蓄積量(2007)

部位	系統	75DAS			
		A-L	E-L	A-H	E-H
		g plant ⁻¹			
葉	エンレイ	1.20±0.11 a	1.10±0.10 a	1.25±0.06 a	1.11±0.05 a
	En-b0-1	1.13±0.01 ab	1.28±0.07 a	1.36±0.04 a	0.96±0.09 b
	En1282	0.37±0.04 a	0.32±0.01 ab	0.36±0.01 a	0.24±0.01 b
茎+葉柄	エンレイ	0.47±0.03 b	0.57±0.06 ab	0.65±0.06 ab	0.70±0.05 a
	En-b0-1	0.46±0.04 c	0.78±0.03 ab	0.89±0.03 a	0.67±0.03 b
	En1282	0.16±0.01 a	0.16±0.01 a	0.17±0.01 a	0.16±0.01 a
莢	エンレイ	0.20±0.02 a	0.25±0.03 a	0.36±0.05 a	0.36±0.05 a
	En-b0-1	0.36±0.03 b	0.58±0.05 a	0.53±0.06 ab	0.47±0.04 ab
	En1282	0.02±0.01 a	0.01±0.00 a	0.02±0.01 a	0.04±0.01 ab
根	エンレイ	0.32±0.01 a	0.37±0.02 a	0.32±0.02 a	0.32±0.02 a
	En-b0-1	0.26±0.02 a	0.31±0.01 a	0.28±0.01 a	0.27±0.01 a
	En1282	0.25±0.02 a	0.24±0.01 a	0.25±0.02 a	0.16±0.01 b
根粒	エンレイ	0.21±0.01 a	0.24±0.02 a	0.25±0.02 a	0.23±0.02 a
	En-b0-1	0.28±0.04 b	0.39±0.01 ab	0.42±0.03 a	0.35±0.04 ab
	En1282	—	—	—	—
個体	エンレイ	2.40±0.17 a	2.53±0.21 a	2.84±0.17 a	2.72±0.16 a
	En-b0-1	2.50±0.14 c	3.33±0.14 ab	3.49±0.13 a	2.72±0.20 bc
	En1282	0.80±0.08 a	0.74±0.02 ab	0.80±0.03 a	0.60±0.03 b

A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区, L:低温区, H:高温区. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す.

表2-60. CO₂濃度, 温度が子実肥大初期における各部位の窒素蓄積量に及ぼす影響(2007)

部位	系統	[CO ₂](C)	温度(T)	C×T
葉	エンレイ	0.1835 ns	0.7394 ns	0.8439 ns
	En-b0-1	0.0638 ns	0.4749 ns	0.0010 *
	En1282	0.0044 **	0.0704 ns	0.2424 ns
茎+葉柄	エンレイ	0.1971 ns	0.0100 **	0.6577 ns
	En-b0-1	0.1360 ns	0.0002 ***	< 0.0001 ***
	En1282	0.4779 ns	0.6213 ns	0.6213 ns
莢	エンレイ	0.6251 ns	0.0064 **	0.5695 ns
	En-b0-1	0.1492 ns	0.5137 ns	0.0129 *
	En1282	0.6564 ns	0.1025 ns	0.2179 ns
根	エンレイ	0.2949 ns	0.1887 ns	0.2217 ns
	En-b0-1	0.2425 ns	0.3494 ns	0.0738 ns
	En1282	0.0076 **	0.0189 *	0.0107 *
根粒	エンレイ	0.7223 ns	0.4130 ns	0.1021 ns
	En-b0-1	0.5352 ns	0.1038 ns	0.0162 *
	En1282	—	—	—
個体	エンレイ	0.9947 ns	0.1044 ns	0.5104 ns
	En-b0-1	0.8314 ns	0.2417 ns	0.0002 ***
	En1282	0.0112 *	0.1439 ns	0.1503 ns

*, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す。

表2-61. 成熟期における各部位の窒素蓄積量(2007)

部位	系統	113DAS			
		A-L	E-L	A-H	E-H
		g plant ⁻¹			
茎	エンレイ	0.09±0.00 a	0.11±0.02 a	0.26±0.06 a	0.19±0.06 a
	En-b0-1	0.12±0.01 b	0.12±0.02 b	0.24±0.01 a	0.21±0.04 ab
	En1282	0.05±0.00 a	0.04±0.01 a	0.05±0.00 a	0.04±0.00 a
子実	エンレイ	3.79±0.08 a	3.82±0.22 a	4.38±0.16 a	4.12±0.27 a
	En-b0-1	3.90±0.13 a	4.00±0.13 a	4.59±0.20 a	4.70±0.28 a
	En1282	0.38±0.02 a	0.30±0.01 a	0.37±0.06 a	0.31±0.05 a
莢	エンレイ	0.12±0.01 a	0.12±0.01 a	0.14±0.01 a	0.14±0.01 a
	En-b0-1	0.12±0.01 b	0.14±0.01 b	0.13±0.03 b	0.24±0.03 a
	En1282	0.03±0.00 a	0.03±0.00 a	0.02±0.00 a	0.02±0.00 a
地下部	エンレイ	0.25±0.02 a	0.22±0.02 a	0.31±0.04 a	0.33±0.04 a
	En-b0-1	0.27±0.01 a	0.32±0.01 a	0.33±0.03 a	0.29±0.02 a
	En1282	0.19±0.00 b	0.22±0.01 a	0.20±0.01 ab	0.17±0.01 b
個体	エンレイ	4.44±0.07 a	4.29±0.23 a	5.09±0.19 a	4.79±0.32 a
	En-b0-1	4.41±0.13 b	4.59±0.14 ab	5.30±0.19 a	5.44±0.32 a
	En1282	0.64±0.02 a	0.60±0.02 ab	0.63±0.06 a	0.55±0.05 a

A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区. L:低温区, H:高温区. 異なるアルファベットは5%水準で処理間に有意差があることを示す.

表2-62. CO₂濃度, 温度が成熟期における各部位の窒素蓄積量に及ぼす影響(2007)

部位	系統	[CO ₂](C)	温度(T)	C×T
茎	エンレイ	0.5843 ns	0.0118 *	0.3149 ns
	En-b0-1	0.4589 ns	0.0008 ***	0.4347 ns
	En1282	0.2186 ns	0.5127 ns	0.3254 ns
子実	エンレイ	0.3242 ns	0.0983 ns	0.7729 ns
	En-b0-1	0.6107 ns	0.0039 **	0.9796 ns
	En1282	0.1171 ns	0.9460 ns	0.7460 ns
莢	エンレイ	0.8671 ns	0.1243 ns	0.9221 ns
	En-b0-1	0.0156 *	0.0300 *	0.0759 ns
	En1282	0.4583 ns	0.3150 ns	0.7860 ns
地下部	エンレイ	0.8826 ns	0.0290 *	0.4263 ns
	En-b0-1	0.6221 ns	0.4024 ns	0.0251 *
	En1282	0.5029 ns	0.0304 *	0.0035 **
個体	エンレイ	0.3220 ns	0.0239 *	0.7467 ns
	En-b0-1	0.4714 ns	0.0014 **	0.9368 ns
	En1282	0.1259 ns	0.4887 ns	0.5839 ns

*, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表2-63. 成熟期における各部位の窒素蓄積量(g)およびCO₂濃度, 系統がそれらに及ぼす影響

部位	系統	A-M	E-M	処理間差	部位	系統	A-M	E-M	処理間差
茎	エンレイ	0.16±0.04	0.26±0.04	0.1495 ns	地下部	エンレイ	0.36±0.04	0.32±0.04	0.5510 ns
	En-b0-1	0.12±0.02	0.13±0.01	0.6901 ns		En-b0-1	0.31±0.02	0.29±0.02	0.5499 ns
	En1282	0.06±0.00	0.06±0.00	0.8719 ns		En1282	0.15±0.01	0.23±0.01	0.0018 **
	タマホマレ	0.24±0.07	0.30±0.05	0.5320 ns		タマホマレ	0.51±0.03	0.41±0.02	0.0232 *
	関東100号	0.45±0.05	0.53±0.13	0.5530 ns		関東100号	0.54±0.01	0.46±0.03	0.0522 ns
	Shinpaldalkong2	0.13±0.00	0.14±0.02	0.6139 ns		Shinpaldalkong2	0.28±0.04	0.36±0.02	0.1167 ns
	SS2-2	0.14±0.02	0.22±0.02	0.0240 *		SS2-2	0.25±0.02	0.37±0.02	0.0157 *
	[CO ₂](C)	0.0703 ns				[CO ₂](C)	0.6792 ns		
	系統(G)	< 0.0001 ***				系統(G)	< 0.0001 ***		
	C×G	0.9212 ns				C×G	0.0027 **		
子実	エンレイ	3.69±0.13	3.47±0.17	0.3383 ns	個体	エンレイ	4.34±0.11	4.27±0.12	0.7146 ns
	En-b0-1	3.80±0.14	3.94±0.14	0.5087 ns		En-b0-1	4.36±0.17	4.50±0.14	0.5427 ns
	En1282	0.42±0.05	0.38±0.02	0.4532 ns		En1282	0.66±0.04	0.69±0.02	0.4499 ns
	タマホマレ	4.04±0.34	4.43±0.10	0.3097 ns		タマホマレ	4.98±0.43	5.38±0.18	0.4218 ns
	関東100号	5.04±0.17	4.32±0.17	0.0248 *		関東100号	6.31±0.20	5.65±0.26	0.0936 ns
	Shinpaldalkong2	3.79±0.08	3.88±0.15	0.6322 ns		Shinpaldalkong2	4.31±0.09	4.50±0.16	0.3306 ns
	SS2-2	4.35±0.21	4.00±0.27	0.3383 ns		SS2-2	4.89±0.24	4.71±0.27	0.6416 ns
	[CO ₂](C)	0.2967 ns				[CO ₂](C)	0.8308 ns		
	系統(G)	< 0.0001 ***				系統(G)	< 0.0001 ***		
	C×G	0.0642 ns				C×G	0.2269 ns		
莢	エンレイ	0.12±0.01	0.13±0.01	0.5746 ns					
	En-b0-1	0.12±0.00	0.14±0.00	0.0365 *					
	En1282	0.03±0.00	0.03±0.00	0.5332 ns					
	タマホマレ	0.19±0.03	0.24±0.03	0.3033 ns					
	関東100号	0.28±0.02	0.33±0.06	0.4564 ns					
	Shinpaldalkong2	0.10±0.01	0.13±0.01	0.0634 ns					
	SS2-2	0.14±0.01	0.13±0.01	0.4941 ns					
	[CO ₂](C)	0.0882 ns							
系統(G)	< 0.0001 ***								
C×G	0.7618 ns								

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, M: 中温区. 数値は平均値±標準誤差(n=4)を示す. 処理間差の値は分散分析の結果(p値)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す. ただし, En1282は他の系統に比べて明らかに数値が小さいため, 分散分析の対象からは外した.

第4節 小括

前節までは、主に超着生系統が高[CO₂]・高温条件下でどのような物質生産能、子実生産能を示すのか、そしてそれを決定する大きな要因である光合成能、窒素固定能について解析してきた。それらを踏まえた上で、本節では将来の地球環境下における超着生系統の可能性とそれを最大限活用するための今後の方向性について考察する。

ダイズにおいて、葉の光合成能と根粒菌の窒素固定能を個々に議論することは難しい。なぜなら、光合成能は根粒菌への光合成産物の供給量を決定するため、窒素固定能を決定する要因にもなるし、窒素固定能は葉への窒素の供給量を決定するために、光合成能を決定する要因にもなるためである。そのため、ダイズが本来持っている物質生産能および子実生産能を最大限に発揮させるには、両者を同時に高めることが必須といえる。

本研究では、生育前半はすべての系統の光合成能および窒素固定能が高[CO₂]によって促進されるが、生育後半は高[CO₂]によってむしろ低下すること、そしてそれは高温条件下の超着生系統で顕著に見られることが明らかとなった（図 2-17 ~ 2-19, 2-44 ~ 2-46）。このことは、生育後半において葉と根粒菌との間の光合成産物と固定窒素の供給バランスが崩れたことを示唆するものであり、将来におけるダイズの安定多収生産を実現するために改善すべき点である。光合成能を低下させる要因のひとつとして、高[CO₂]条件下における気孔伝導度の低下が考えられた。一般に、気孔伝導度が低いと葉内へのCO₂拡散量が低下するが、本研究では標準[CO₂]区よりも高[CO₂]区の方が高い葉内[CO₂]を保持していたことから（図 2-13, 2-14）、少なくとも高[CO₂]区の個体は標準[CO₂]区の個体よりも利用可能なCO₂量は多かったといえる。つまり、葉内のCO₂同化能の低下が主な要因であったと考えられる。一方、気孔伝導度の低下は蒸散速度を低下させ、水利用効率の向上をもたらすことが多い（巽 2007）。しかしながら、7月~8月の高温区のように、日中に35℃を越える時間帯がある条件下では、過剰な熱が放出されないで葉内に蓄積し、光合成関連酵素にダメージを与える可能性が考えられる。つまり、気孔伝導度の低下は、間接的に葉のCO₂同化能を低下させ、延いては植物体全体の生理機能の低下を早める可能性を孕んでいると思われる。将来的には現状よりも乾燥地帯が拡大し、そのような条件下でダイズを栽培する機会は増えることが予想される。それには、適度に気孔伝導度を下げつつも、熱ストレスを受けない程度に維持する性質が重要であると思われる。本研究では、特に超着生系統で高[CO₂]による気孔伝導度の低

下程度が大きいことが確認されたが（図 2-13, 2-14），その要因の解明と形質の改善が望まれる。

Sinclair and de Wit（1975）によれば，多くの作物の中でもダイズは子実生産効率が低く，最も窒素要求度が高いという．このことから，ダイズの多収化には，光合成能の向上と並んで，多くの窒素をいかに効率よく吸収するかが重要であると理解される（国分 2001）．さらに，吸収した窒素をいかに効率よく物質生産あるいは子実生産に利用できるかが多収を実現するひとつの鍵と考えられ，吸収する窒素の大部分を固定窒素に依存する超着生系統ではとりわけ重要な問題と思われる．大矢ら（1999）の報告で，根粒着生数の多い系統，あるいは窒素吸収の根粒依存度が高い栽培条件では，窒素利用効率（NUE：窒素増加量に対する乾物増加量（ $\Delta DW / \Delta N$ ））が低いことが知られている．本研究の 2005 年 35 - 69DAS の NUE においても，En1282 > エンレイ > 関東 100 号という関係にあり，同様の結果が得られた（図 2-47，表 2-64）．さらに，窒素蓄積量あたりの乾物生産効率あるいは子実生産効率を調べたところ，やはり超着生系統で低いことが示された（図 2-48, 2-49）．なぜ超着生系統は窒素利用効率，窒素蓄積量あたりの乾物生産および子実生産効率が低いのだろうか．この点に関しては明らかでないが，以下の 2 つの要因が可能性として考えられる．ひとつは，根粒菌の窒素固定を行う際のエネルギー消費量が，根の窒素同化よりも多い（Finke ら 1982，Ryle ら 1979）という点である．Finke ら（1982）の報告によれば，1 mol の窒素を根で同化する際の炭素消費量は 3.2 ~ 5.0 mol であるのに対し，同量の窒素を根粒菌が固定するには 8.3 mol の炭素を消費するという．もうひとつは，根吸収由来の同化窒素と根粒由来の固定窒素の体内での移動形態が異なる点である．前者は主にアスパラギンといったアミノ酸の形態をとるのに対し，後者は主にアラントインやアラントイン酸といったウレイド態をとることが知られている（大山 1980, 1986，Harper 1987）．これら可能性の解明は，将来の超着生系統の活用に大きく寄与すると思われる．

最後に，ダイズの伸育型と $[CO_2]$ との関係について考察する．前述のように，これまでの高 $[CO_2]$ 条件下におけるダイズ栽培試験の報告の中には，無限伸育型系統を用いたものが非常に多い．そして，それらの報告の多くは高 $[CO_2]$ によって各生育指標，物質生産量，子実生産量はいずれも増加するとされている．一方，本章で用いた系統はすべて有限伸育型であり，R8 において高 $[CO_2]$ による物質生産量あるいは子実生産量の増加は確認されなかった．特に，2007 年の子実重に関しては，それぞれの系統の有する子

実生産能が最大限に発揮されていたと推察された。このことから、高[CO₂]による物質生産量および子実生産量の増加を得るには、無限伸育という形質が有利であると予想された。有限伸育型は下位節で花芽が分化すると、やがて茎頂で節の増加が止まり、頂端に花芽が着いて、下部と同様に結莢するのに対し、無限伸育型は下位節から順次花芽を分化しつつ節が増えていくが、やがて先端ほど細く弱勢となり、着莢数は少なくなり、最後は未発達に終わる（国分 2010）。無限伸育型には、栄養成長が長く続くこと、未発達で終わる花房が存在すること、受光態勢が良いことなどの特性を有することから、有限伸育型に比べて高[CO₂]条件下において物質生産量および子実生産量が増加する余地は大きいと思われる。これに関連して、Ziska ら（2000）は無限伸育型と有限伸育型を高[CO₂]条件下で栽培した場合、収量の増加割合はそれぞれ 60%、35%であり、前者の増加要因は分枝への子実着生量の増加であったと報告している。現在のところ、関東 100 号が実用形質を備えた唯一の根粒超着生品種であるが、その生育型は有限伸育型である。将来的に、実用形質を備えた無限伸育型の根粒超着生品種の作出が期待され、それは将来の地球環境下において多収を実現するための大きな可能性を秘めるものと思われる。

本節では、将来予測される気候条件下で超着生システムを活用し、多収を実現するための今後の課題と理想的な形質について論じた。超着生システムには未だ不明な点が多く、安定多収を実現するには改善すべき点が多いと思われる。しかしながら、本来持つ優れた光合成能および窒素固定能は、将来の地球環境下でも最適な生育条件を作り出すことで顕著に発揮される可能性があると思われ、今後のさらなる研究発展と活用が期待される。

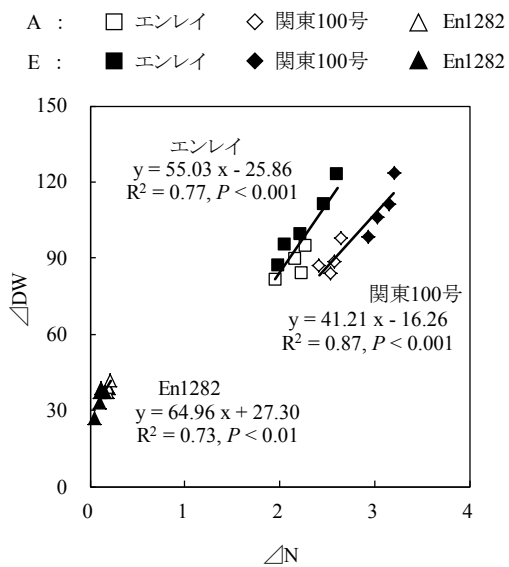


図2-47. 窒素増加量と乾物増加量の関係 (2005)
 △N: 窒素増加量. △DW: 乾物増加量.

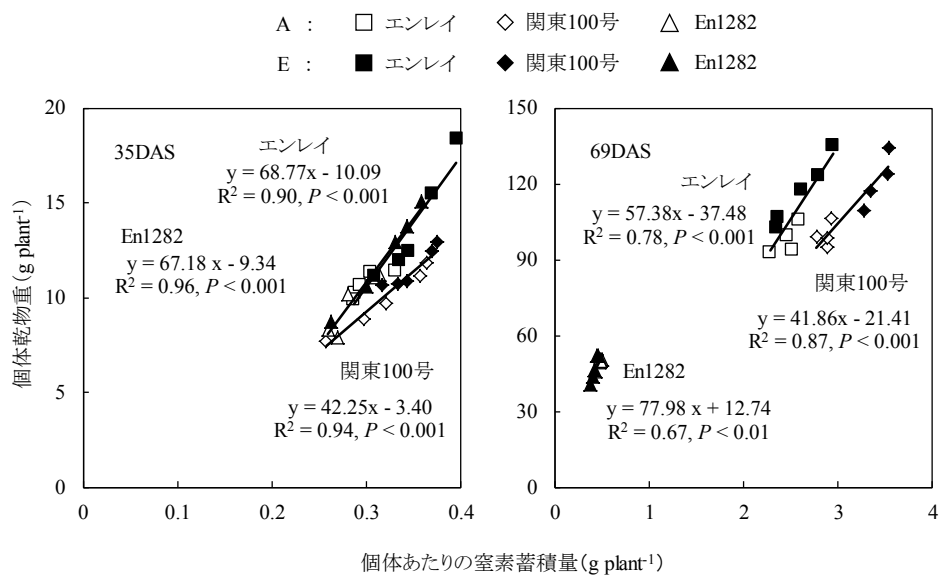


図2-48. 窒素吸収と物質生産の関係(2005)

- A : □ 通常着生系統 ○ 超着生系統 △ 非着生系統
 E : ■ 通常着生系統 ● 超着生系統 ▲ 非着生系統

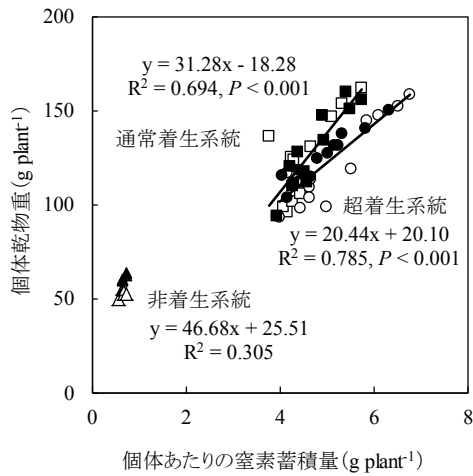
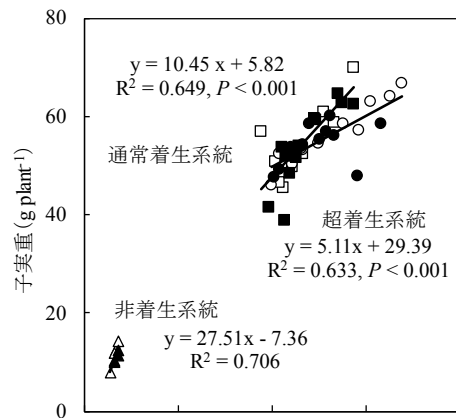


図2-49. 窒素吸収と物質生産(下), 子実生産(上)の関係(2007) 中温区の値を用いた。通常着生系統はエンレイ, タマホマレ, Shinpaldalkong2, 超着生系統はEn-b0-1, 関東100号, SS2-2, 非着生系統はEn1282とした。

表2-64. 35-69DASにおける窒素利用効率(2005)

		NUE(g g ⁻¹)	
		A	E
35-69DAS	系統		
	エンレイ	40.4	45.6
	関東100号	35.1	35.7
	En1282	202.3	328.2

A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区. NUEは窒素増加量に対する乾物増加量(ΔDW/ΔN)とする.

第3章 高CO₂濃度・高温が生育型の

異なるダイズ品種・系統の生産機能に及ぼす影響

前章において、多数の根粒を着生し、窒素固定能が高い根粒超着生ダイズ品種・系統についても、高[CO₂]条件下で生育後半には光合成能のダウンレギュレーションが発現することが確認された。そして、その発現程度は通常着生ダイズ系統と同等以上であった。ダウンレギュレーションの発現要因は、高[CO₂]条件下において高まったソース能に対して相対的にシンク能が低下すること、あるいは葉に過剰に蓄積した糖を利用するのに見合う十分な窒素を吸収できないことと考えられているが(Rogers ら 1998, Stitt and Krapp 1999, Hymus ら 2001, Ainsworth ら 2003, Ainsworth and Long 2005)、炭素のシンクおよび窒素のソースとして機能する根粒を多量に着生する形質は、それを十分軽減するに至らなかった。

将来予測される気候条件下でのダイズ栽培において、現状以上の安定多収生産を実現するには、光合成のダウンレギュレーションを軽減し、生育後半まで高い光合成能を維持させることがひとつの鍵となる。そこで本章では、高[CO₂]・高温条件下における無限伸育型ダイズ系統（以下、無限型）のダウンレギュレーション発現程度が有限伸育型ダイズ系統（以下、有限型）よりも小さく、優れた物質生産能および子実生産能を示すのか明らかにすることを主な目的とした。第1節では、高[CO₂]・高温条件が有限型と無限型の生理機能と物質生産および子実生産に及ぼす影響について検証した。第2節では、根粒活性の低下に伴い、固定窒素の吸収量が低下する生育後半において、継続的に窒素を施肥して利用可能な窒素量を高く維持することが有限型と無限型の生産機能に対して効果的なのか検証した。

第1節 光合成能と物質生産および子実生産に及ぼす影響

前述のとおり，高[CO₂]条件下におけるダウンレギュレーションの発現について，有限型と無限型でその程度に差があるとする報告（Ziska and Bunce 2000）と差がないとする報告（Ainsworth ら 2004）があり，結果が必ずしも一様ではない．そこで本節では，無限伸育という形質が真に光合成産物（糖）を受容するシンクとして機能し，ダウンレギュレーションの軽減に結び付くのか，そしてそれが高[CO₂]条件下での物質生産量および子実生産量の増加へと結び付くのか明らかにすることを目的とした．そのためには，他の遺伝的形質の違いによる影響を排除して，伸育型だけの違いがもたらす影響を評価する必要がある．そこで，茎の伸育型をコードするゲノム領域のみヘテロの2系統（有限型系統と無限型系統）を用いて，それらが高[CO₂]・高温条件下で示す物質生産能および子実生産能を比較・解析し，その効果を検証した．

材料および方法

1. 材料

本研究では，刈交 1222（おおすず×Athrow より作出，農研機構東北農業研究センター）由来で，有限型／無限型の残余ヘテロ接合体系統（RHL: residual heterozygous line）である刈交 1222-D（有限型：D）と刈交 1222-I（無限型：I）を供試した．また，窒素固定活性量の推定のため，2013 年のみ根粒非着生系統である En1282 も供試した．なお，おおすずは有限伸育型で，東北地方の主力大粒品種である．育成地（秋田県大仙市）における成熟期は中生の早に属する．主茎長がやや短く，耐倒伏性が強い特性を有する．また，Athrow は無限伸育型で，米国の中粒多収品種である．

2. 栽培方法

本研究は，2012 年，2013 年に前章と同じ場所（農研機構東北農業研究センター），施設（TGC）において実施した．標準[CO₂]棟は外気[CO₂]，高[CO₂]棟は外気+200 μmol mol⁻¹で，両年とも TGC 内の高温区域（2012 年は入口より 15m の位置，2013 年は入口より 13.5m の位置）に試験区を設けた（図 3-1）．2012 年 6 月 3 日，2013 年 6 月 6 日にそれ

ぞれ 7 L ポットに 5 粒ずつ播種し、随時間引きを行って 2012 年は 6 月 23 日に、2013 年は 7 月 8 日にそれぞれ一本立てとした。供試土壌は褐色火山性土（普通粒）とした。基肥は、2012 年が大豆用化成（5-15-20）8g pot⁻¹、消石灰 20g pot⁻¹、ヨウリン（熔成磷肥）20g pot⁻¹を、2013 年が大豆用化成（5-15-20）8g pot⁻¹、消石灰 20g pot⁻¹、ヨウリン（熔成磷肥）10g pot⁻¹、過リン酸石灰 10g pot⁻¹をそれぞれ施用した。なお、2012 年の土壌分析結果を踏まえ、2013 年は苦土の減肥、石灰およびリン酸の増肥を行った。播種前の種子には種子処理用殺虫殺菌剤「クルーザーMAXX」（シンジェンタ社）、根粒菌（*Bradyrhizobium japonicum*）「まめぞう」（十勝農協連 帯広）を施した。

[CO₂]処理・供試系統をまとめると、「標準[CO₂]・刈交 1222-D 区（A-D 区）」、「標準[CO₂]・刈交 1222-I 区（A-I 区）」、「高[CO₂]・刈交 1222-D 区（E-D 区）」、「高[CO₂]・刈交 1222-I 区（E-I 区）」の 4 処理区を設けて試験した。前章で示した理由から、ポットは同処理区内で定期的にローテーションを行った。また、水深 5cm 程度のプールを設け、ポット底面および下辺に設けた直径 2～3cm の穴から吸水し、乾燥ストレスを受けないように栽培した。さらに、栽培の過程で病害虫が発生しないように適宜農薬を施した。本試験の[CO₂]、供試系統、ポットサイズ等の概要に関しては、表 3-1 にまとめた。

3. 調査項目およびその方法

1) 気象データ

生育環境の気象データとして、チャンバー内の[CO₂]、気温、全天日射量をまとめた。チャンバー内の[CO₂]、気温は、内部備え付けの記録装置で 30 分毎に記録した。また、全天日射量に関しては、気象庁盛岡地方気象台（岩手県盛岡市）の観測データを使用した。

2) 生育調査

生育調査として、2012 年は開花期（R2：49DAS）、子実肥大始期（R5：77DAS）、成熟期（R8：129DAS）に、2013 年は開花期（R2：50DAS）、子実肥大始期（R5：78DAS）、成熟期（R8：121DAS）に主茎長、主茎節数、分枝数、分枝節数を測定した（ただし、2012 年の R8 は主茎長のみ）。また、同日に各処理区の各系統を 2012 年は 3 個体ずつ、2013 年は 5 個体ずつ（R8 のみ 4 個体ずつ）サンプリングした。子実以外を部位別に 80℃で 3 日間以上通風乾燥させた後、それぞれの乾物重を測定した。また、成長解析として、R2, R5 にそれぞれサンプリングした個体の平均乾物重より個体成長速度（PGR）および

相対成長率 (RGR) を算出した。なお、主茎長、主茎節数、分枝数、地上部、地下部等の定義は第 2 章第 1 節で示したとおりである。

3) 子実重とその構成要素

第 2 章第 1 節と同様の調査基準、方法で行った。

4) 光合成およびその関連形質

a) 個体あたりの葉面積、比葉面積、相対葉面積成長率

生育調査時にサンプリングした個体の葉面積を測定した。また、比葉面積 (SLA, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) を算出した。2013 年の R5 における葉面積については、サンプリングした 5 個体から無作為に選んだ 2 個体を代表して測定し、残りの 3 個体に関しては代表個体の SLA の平均値より推定値を算出した。また、各生育ステージにおける葉面積の値から、相対葉面積成長率 (RLGR) を算出した。なお、葉面積の測定には、第 2 章第 2 節と同様に自動葉面積計 (AMM-9 型; 林電工株式会社) を使用した。

b) 個葉の光合成速度とその関連項目

携帯型光合成蒸散測定装置 (LI-6400; LI-COR 社, USA) を用い、第 2 章第 2 節と同様の設定、方法で各処理区、各系統とも 5 個体ずつ測定した。測定項目は、光合成速度、気孔伝導度、葉内 $[\text{CO}_2]$ 、蒸散速度とした。また、2012 年はリーフポロメーター (SC-1; DECAGON 社, USA) を用いて、気孔伝導度および葉温についてより詳細な測定を行った。なお、LI-6400 と SC-1 で測定した気孔伝導度の値には高い相関関係が認められている。

光合成速度とその関連項目は、2 年間にわたって以下の生育ステージで測定した。すなわち、2012 年は開花期 (49DAS : R2)、子実肥大始期 (77DAS : R5)、子実肥大期 (101DAS : R6) に、2013 年は開花期 (50DAS : R2)、子実肥大始期 (78DAS : R5) に測定した。なお、2012 年の R6、2013 年の R5 の無限型については、最上位完全展開葉だけでなく、有限型の光合成測定葉が着生している節位の頂小葉 (以下、下位葉とする) も測定対象とした。

c) 葉色値

光合成測定を行った個葉の葉内窒素濃度を推測するため、葉緑素計 (SPAD-502; MINOLTA) を用いて SPAD 値を測定した。SPAD 値の測定対象あるいは測定した生育ステージは光合成速度の測定と同一である。頂小葉の中肋を避けた 5 箇所を測定し、その平均を SPAD 値とした。

d) 葉の炭素および窒素の濃度，蓄積量と C/N 比

2013 年の R5 にサンプリングした個体の葉を 80°C で 3 日間以上通風乾燥させた後，炭素および窒素濃度とそれらの蓄積量を測定した．濃度は CN コーダー（JM1000CN；株式会社ジェイ・サイエンス・ラボ）で測定し，その結果と乾物重から蓄積量を算出した．さらに，炭素および窒素の蓄積量から，C/N 比を算出した．

5) 成熟期における各部位の窒素濃度および蓄積量

2013 年の R8 にサンプリングした個体の各部位の窒素濃度と蓄積量を測定した．濃度の測定方法と蓄積量の算出方法は，前述のとおりである．

結果

1. 温度勾配チャンバー内の生育環境

本研究で利用した TGC 内の気象データとして，生育期間中の[CO₂]，気温，全天日射量の結果を示した（図 3-2 ~ 3-5，表 3-2, 3-3）．ただし，気温に関しては両[CO₂]区間で無視できる程度の差異しか認められなかったため，標準[CO₂]区で測定した値を代表して示した．

1) [CO₂]

標準[CO₂]区，高[CO₂]区の生育期間中の平均[CO₂]はそれぞれ 2012 年が 391 μmol mol⁻¹，589 μmol mol⁻¹，2013 年が 401 μmol mol⁻¹，594 μmol mol⁻¹であった（図 3-2）．CO₂制御装置の故障による一時的な変動は少し見られたが，生育期間全体をとおしてみると高[CO₂]区の[CO₂]はほぼ正確に標準[CO₂]+200 μmol mol⁻¹であったといえる．また，年次間でも無視できる程度の差異であると考えられた．

2) 気温

2012 年，2013 年における生育期間中の TGC 内試験区域の平均気温はそれぞれ 24.6°C，23.5°Cであった．一方，外気温はそれぞれ 22.3°C，21.4°Cであった（データ略）．また，播種を行った 6 月の平均気温，最高気温は 2012 年よりも 2013 年の方が高かったが，7 月～10 月は逆に 2013 年よりも 2012 年の方が高かった（図 3-3，表 3-2）．

3) 全天日射量と日照時間

生育期間中の全天日射量および日照時間について，各月の上旬，中旬，下旬，1 ヶ月

それぞれの平均値を算出した。加えて、月ごとの積算全天日射量および日照時間、生育期間全体の積算全天日射量および日照時間を算出した（図 3-4, 表 3-3）。生育期間全体の積算全天日射量は、2013 年より 2012 年の方が約 18%多かった。月別で比較しても、すべての月で 2013 年より 2012 年の方が多かった。また、両年とも 8 月の日射量が多かった。生育期間全体の積算日照時間に関しても、2013 年より 2012 年の方が約 30%長く、月別で比較しても日射量と同様の結果であった。とりわけ、7 月の積算日照時間については、約 135%の差が見られた。

2. 各生育指標

生育指標として、主茎長、主茎節数、分枝数、分枝節数、総節数をそれぞれ年次・生育ステージ別にまとめた。併せて、各指標について標準[CO₂]区に対する高[CO₂]区の相対値を算出した（表 3-4）。

1) 主茎長

両伸育型ともに生育ステージによって多少の差はあるが、高[CO₂]による大きな影響は見られなかった。一方で、両伸育型とも年次間の差が極めて大きく、2012 年に対する 2013 年の割合は、R2 では 305 ~ 378%、R8 では 197 ~ 301%であった。

2) 分枝数

高[CO₂]による影響は、両伸育型ともに生育ステージによってばらつきが見られ、判然としなかった。一方で、R2 では年次間差が見られ、2012 年よりも 2013 年の方が多くの分枝を着生していた。分枝数は両伸育型とも個体差が大きかった（データ略）。

3) 節数

両伸育型とも主茎節数に対する高[CO₂]の影響は小さかった。また、有限型の主茎節数は R2 にほぼ決定していた一方で、無限型は R2 から R5 にかけて 8 ~ 10 節増加した。総節数は分枝節数の影響を、分枝節数は分枝数の影響を大きく受けたためにばらつきが大きく、高[CO₂]の影響は判然としなかった。また、両伸育型の総節数を比較した場合、R2 では大きな差は見られなかったが、R5 では大きな差（最大で 36 節）が見られた。主茎長と同様に、総節数についても年次間で大きな差が見られた。

3. 物質生産能

物質生産能の指標として、各生育ステージにおける乾物重の測定結果と、R2 - R5 間

における乾物増加量 (ΔDW), 個体成長速度 (PGR), 相対成長率 (RGR) の算出結果を示した (図 3-5, 3-6, 表 3-5 ~ 3-7).

1) 部位別の乾物重

各生育ステージでサンプリングした個体の部位別乾物重とその分散分析結果を図 3-5, 3-6, 表 3-5, 3-6 に示した.

2012 年は, 両伸育型の各部位に対する高[CO₂]の影響は認められなかった. また, 2013 年の有限型については, R2 から R8 までいずれの部位も高[CO₂]によって増加したが, 有意差は認められなかった. 一方, 無限型については, R2 において地下部以外の乾物重が高[CO₂]によって有意に増加し, R5 においても増加する傾向が見られた. さらに R8 では, いずれも有意ではなかったが, 子実重, 莢乾物重が低下したことで, 個体乾物重は標準[CO₂]区のおよそ 95%であった. 両伸育型の乾物重は年次間で極めて大きな差が見られ, 2013 年における R2, R5, R8 の個体乾物重は 2012 年と比較して, それぞれ最大で 1038%, 910%, 245%であった.

2) 成長解析

R5 の部位別乾物重の平均値から R2 の部位別乾物重の平均値を差し引き, R2 - R5 間の乾物増加量 (ΔDW) を算出した (表 3-5, 3-6). 併せて, 同期間内における個体あたりの一日の乾物増加量を示す個体成長速度 (PGR), 同期間内における単位乾物重あたりの一日の乾物生産量を示す相対成長率 (RGR) をそれぞれ算出した (表 3-7).

2012 年は両伸育型とも, ΔDW に対する高[CO₂]の影響は見られなかった. 一方, 2013 年は有限型で高[CO₂]による増加が見られたが, 無限型では高[CO₂]の影響は見られなかった. また, 2012 年の ΔDW は無限型よりも有限型の方が大きかったのに対し, 2013 年は有限型よりも無限型の方が大きい傾向にあった.

PGR, RGR に関して, 2012 年の両伸育型と 2013 年の無限型については高[CO₂]による影響がほとんど見られなかったのに対し, 2013 年の有限型は高[CO₂]により増加した. また, 2012 年の PGR, RGR は無限型よりも有限型の方が大きかったのに対し, 2013 年の PGR は有限型よりも無限型の方が大きかった.

4. 子実生産能

子実生産能の指標として, R8 における個体乾物重, 子実重およびその構成要素について測定・算出した. 併せて, それらについて分散分析を行い, その結果を表 3-8, 3-9

に示した。

2012年のR8における個体乾物重および子実重は、標準[CO₂]区よりも高[CO₂]区の方が大きかったが、有意差は認められなかった。高[CO₂]区の方が大きかった主な要因は、莢数の増加に伴う子実数の増加であった。また、この反応性について、伸育型間で差は見られなかった。一方、2013年のR8における高[CO₂]の影響については、いずれも有意差は認められなかったが、有限型と無限型で相反していた。すなわち、有限型の個体乾物重および子実重は、高[CO₂]により増加し、それは主に節数の増加に伴う莢数、子実数の増加に起因していたのに対し、無限型の個体乾物重および子実重は、高[CO₂]により低下し、それは節数の減少に伴う莢数、子実数の減少に起因していた。有限型は子実とそれ以外の部位の乾物重がほぼ同じ割合で増加したのに対し、無限型は子実重が16%と比較的大きく低下したことにより、収穫指数が低下した。なお、両年、両伸育型とも、百粒重、稔実歩合、一莢粒数に対する高[CO₂]の影響は見られなかった。

5. 光合成能

光合成能の指標として、各生育ステージにおける個体あたりの葉面積とSLA、R2 - R5間のRLGR、最上位完全展開葉と下位葉の個葉の光合成速度およびその関連項目の測定結果を示した(図3-7~3-19, 表3-10, 3-11)。

1) 葉の形態特性と成長解析

個体あたりの葉面積は、両伸育型とも特にR5において標準[CO₂]区よりも高[CO₂]区の方が小さかったが、有意差は認められなかった。また、必ずしも有意差は認められなかったが、両伸育型ともSLAとRLGRが高[CO₂]により低下した(図3-7~3-10, 表3-10)。

2) 個葉の光合成速度とその関連項目

R2における最上位完全展開葉の光合成速度は、両伸育型とも同程度に高[CO₂]による促進が見られた。しかしながら、R5以降は高[CO₂]による促進が見られなくなり、無限型の下位葉では高[CO₂]により低下した。また、有限型と無限型の光合成速度の値はほぼ同等であった(図3-11, 3-12)。気孔伝導度、蒸散速度については、年次、生育ステージ、測定時間、伸育型、測定葉の違いに関わらず、高[CO₂]による有意な低下が見られた。また、その低下程度は有限型よりも無限型の方が大きい傾向にあった(図3-13~3-16)。葉温については、R5において両伸育型とも高[CO₂]により1°C前後上昇した(図3-17)。

3) 葉色値

SPAD 値に対する高[CO₂]の影響は、生育ステージ等の違いに関わらず、判然としなかった。また、R2, R5 における SPAD 値は、両[CO₂]区において有限型よりも無限型の方がわずかに低い傾向にあった。一方、R6 においては、有限型よりも無限型の方が高い傾向にあったが、これは栄養成長期間の長い無限型には窒素濃度の高い葉が着生していたためと考えられた (図 3-18, 3-19)。

4) 葉の炭素および窒素の濃度、蓄積量と C/N 比

炭素濃度に対する高[CO₂]の影響は見られなかったが、炭素蓄積量は高[CO₂]により 20%前後増加した。一方、窒素濃度および蓄積量は、高[CO₂]によりそれぞれ 30 ~ 40% 低下、20 ~ 30%減少した。これら炭素と窒素の増減は、両伸育型で同様に見られた。また、無限型の窒素濃度および蓄積量は、両[CO₂]区において有限型よりも高かった。

C/N 比は、両伸育型とも高[CO₂]により高まったが、その程度は有限型よりも無限型の方が小さかった。また、無限型の C/N 比は、両[CO₂]区において有限型よりも低かったが、無限型では窒素濃度および蓄積量の高い葉の着生数が多かったためと考えられた (表 3-11)。

6. 成熟期における各部位の窒素濃度および蓄積量

有限型の各部位の窒素濃度は、標準[CO₂]区よりも高[CO₂]区の方がやや低かったが、乾物重が増加していたことにより、窒素蓄積量は高[CO₂]区の方がやや高かった。一方、無限型は乾物重の大きい茎の窒素濃度および蓄積量が高[CO₂]区で高かったが、子実重が低下していたことから、個体あたりの窒素蓄積量は標準[CO₂]区よりも高[CO₂]区の方がやや低かった (表 3-12)。

考察

本節では、本研究を行った TGC 内の生育環境についてまとめ、解析した。次いで、高[CO₂]条件下における光合成のダウンレギュレーション軽減に対し、シンク能が高いと考えられる無限伸育という形質が有利に機能するのか明らかにすることを目的とし、各生育指標、物質生産、子実生産、光合成およびその関連形質について調査を行った。

1. 生育環境

TGC 内の標準[CO₂]区と高[CO₂]区の[CO₂]は、CO₂ 制御装置の一時的な故障期間を除けば、ほぼ正確に 200 μmol mol⁻¹ の差が維持されていた (図 3-2)。また、その故障期間がサンプリングや光合成等の測定時期と重なっていないことを確認した。さらに、TGC 内の平均気温は外気温に比べて平均して 2.1 ~ 2.3°C 高く維持されており、高温条件が整っていた。以上のことから、TGC 内は生育期間をとおしてほぼ正確な環境設定がなされており、本章において高[CO₂]区で得られた結果は、高[CO₂]・高温条件下で得られた結果として評価できると考えられる。

また、後述のとおり、両伸育型ともに 2012 年と 2013 年で生育量に大きな差が認められた (2012 年 < 2013 年)。これは[CO₂]条件に関わらず確認されたことから、年次間の個体サイズに大きな差が生じた要因が[CO₂]であった可能性は低い。そこで、積算気温、積算全天日射量あるいは積算日照時間が要因であると予想されたため、それらを図 3-20 にまとめた。積算気温については年次間で大きな差は見られず、積算全天日射量および積算日照時間については、生育量が小さかった 2012 年の方がむしろ高く推移していた。よって、それらが大きな要因となっていた可能性は低い。25DAS までは 2013 年の方がやや高く推移していたため、それに伴う初期生育の促進がその後の成長に影響した可能性は否定できない。

2. 無限型が有するシンクポテンシャル

R2 における個葉の光合成速度は、両伸育型とも高[CO₂]により促進され、無限型においては個体乾物重も増加した (図 3-6, 3-11, 3-12)。一方、R5 においては個葉の光合成速度の促進が見られなくなり、無限型の下位葉ではむしろ低下した (図 3-11, 3-12)。また、高[CO₂]による気孔伝導度と蒸散速度の低下程度が有限型よりも無限型の方が大きい傾向にあった (図 3-13 ~ 3-16)。このことから、無限型のダウンレギュレーション発現程度は有限型よりもやや大きかったと推測された。一方、これまでにダウンレギュレーションが無限型と同様、有限型でも発現しなかったとする報告 (Ainsworth ら 2004) はあるが、無限型が有限型と同程度あるいはそれ以上に発現したという報告はない。また、Kanemoto ら (2009) は、ダウンレギュレーションの発現要因は蒸散速度の低下に伴う葉への窒素転流不足であると報告しているが、本研究では SPAD 値に対する高[CO₂]の影響について、両伸育型で差は見られなかった (図 3-18, 3-19)。また、葉の窒素濃度お

よび窒素蓄積量は有限型よりも無限型の方が高く、それらの高[CO₂]による低下程度も無限型の方が小さかった (表 3-11). つまり、気孔伝導度あるいは蒸散速度の低下と葉への窒素転流不足が結び付いていなかったと推測される. さらに、C/N 比が細胞内の基幹代謝、さらには植物のライフサイクル転換を制御する重要なシグナルとなること (佐藤ら 2013), また高[CO₂]条件下では体内あるいは葉内の C/N 比が高まることから (彦坂ら 2013), それに起因したソース/シンクバランスの不均衡がダウンレギュレーションの要因のひとつと考えられる (Urban 2003). R5 における葉の C/N 比については、無限型よりもむしろ有限型の方が高[CO₂]によって高まる傾向にあった (表 3-11). ダウンレギュレーションの発現は生育環境、生育ステージ、土壌の栄養条件、根域制限等によっても変動することが知られるため (Madhu and Hatfield 2014), ダウンレギュレーション発現のシグナルと認識する葉の炭素および窒素の濃度や蓄積量、C/N 比の閾値が品種によって異なる可能性は否定できないが、先の推測が正しいとはいえ、無限型のダウンレギュレーションの発現程度は有限型と同等という評価が適切と考えられた. 以上のことから、無限型は R2 においては高[CO₂]による物質生産能の促進程度が有限型よりも大きい、R5 以降は有限型と同程度に光合成のダウンレギュレーションを発現し得ることが明らかとなった. そして、無限伸育という形質が必ずしもダウンレギュレーションの発現を軽減するシンクとして機能するわけではないということが示唆された.

2012 年の R8 における物質生産量および子実生産量は、両伸育型とも高[CO₂]により増加する傾向にあった (図 3-5, 表 3-5). 一方、2013 年の R8 はやや反応性が異なった. すなわち、いずれも有意ではないものの、高[CO₂]によって有限型はすべての部位の乾物重が、無限型も茎および地下部の乾物重が増加した一方で、無限型の子実重および莢重は低下した (表 3-6). そして、それは分枝数の減少に伴う莢数の減少に起因していた (表 3-4, 3-9). Ainsworth ら (2002) の報告によれば、分枝数および子実重はいずれも高[CO₂]条件下で増加するという. また、光合成のダウンレギュレーションが特異的に子実重を低下させるという報告はないこと (シンクとなる莢実の不足がダウンレギュレーションを引き起こすことはあるが)、子実以外の部位 (茎および地下部) の乾物重は高[CO₂]によって増加していたことから (表 3-6), 2013 年の高[CO₂]区における子実重の低下はダウンレギュレーションが直接的な要因ではなく、他の不特定の要因が大きく関与したと考えられた. このことから、有限型および無限型の高[CO₂]に対する物質生産

と子実生産の反応性は同様であり、無限型においても有限型と同程度に高[CO₂]による子実重の増加が期待できると考察された。

高[CO₂]・高温条件下でダイズの多収生産を実現するためには、優れた品種の選定も重要である。高[CO₂]条件下で、その収量ポテンシャルが発揮されやすい特性を有することが望ましい。標準[CO₂]条件下における2012年、2013年の有限型に対する無限型の子実重比（収量比）は、それぞれ100%、148%であった。一方、高[CO₂]条件下では、それぞれ99%、113%であった（表3-8、3-9）。生育量が極めて小さかった2012年では両伸育型の子実重に差が見られなかったが、生育量が大きかった2013年では、高[CO₂]条件下においても無限型の子実重の方が大きかった。このことから、無限型は十分な根粒着生数が確保されれば、高[CO₂]条件下においても有限型より高い子実生産量を示す可能性が高く、ダイズ増収のためには利用価値が高いと考えられた。

3. 栄養体サイズとダウンレギュレーションの発現 —2012年と2103年の比較—

本章の試験は、2012年と2013年の2ヵ年実施したが、同一系統内において年次間で個体サイズに極めて大きな差（2012年<2013年）が認められた。個体サイズが大きいということは、光合成産物の受容能あるいは消費能、つまり炭素のシンク能が高いと考えられることから、2012年よりも2013年の方がダウンレギュレーションの発現程度が相対的に小さいと予測された。ダイズ栽培において、既存の栽培管理技術を駆使すれば個体サイズをある程度調節することは可能である。そこで、ダウンレギュレーションの発現程度を年次間で比較するため、表3-13にはR2、R5における個葉の光合成速度とその関連項目を、表3-14にはR8における乾物重と子実重およびその構成要素をまとめた。

R2における両伸育型の気孔伝導度、蒸散速度については、2012年よりも2013年の方が高[CO₂]による低下程度が小さい傾向にあったが、光合成速度、SPAD値については判然としなかった。一方、R5では有限型と無限型で反応性が異なった。すなわち、有限型はいずれの項目（SPAD値を除く）とも2012年より2013年の方が高[CO₂]による低下程度が小さかったのに対し、無限型は2012年よりも2013年の方が高[CO₂]による低下程度が大きかった（表3-13）。また、R8における乾物重や子実重、収穫指数等について、無限型ではやはり2012年よりも2013年の方が高[CO₂]による低下程度が大きかった（表3-14）。R2では両伸育型とも高[CO₂]による光合成速度の促進が見られたことから、ダウンレギュレーションが発現していた可能性は低い。一方、R5では光合成速度

の標準[CO₂]区に対する高[CO₂]区の相対値が 1.00 前後か、それを下回っていたこと（表 3-13）、SLA が高[CO₂]により低下していたことから（図 3-9, 3-10）、少なからずダウンレギュレーションが発現していた可能性は高い。ダウンレギュレーションの発現程度が有限型では 2012 年 > 2013 年だったのに対し、無限型では 2012 年 < 2013 年と異なる反応性を示した。よって、同一系統内において、個体サイズが小さいダイズよりも大きいダイズの方がダウンレギュレーションの発現程度が小さいとは必ずしもいえなかった。このことは、高[CO₂]・高温条件下において、単に最終的な個体乾物重を大きく確保するような栽培方法ではダウンレギュレーションを軽減するには至らないことを示唆するものである。

光合成のダウンレギュレーションの発現要因、すなわち余剰になった糖を蓄えるシンク能の不足あるいは相対的な窒素欠乏は、植物体内、特に葉における C/N 比を高めるものである（彦坂ら 2013）。よって、ダウンレギュレーションを軽減させるには、C/N 比を高めないことが重要と考えられる。根粒菌と共生するダイズは、イネなどの非マメ科作物にはない物質循環（根粒菌による窒素固定や光合成産物の消費）を有することから、体内の C/N 比、延いてはソース/シンクバランスが生育ステージによっても複雑に変化すると考えられる。本節では、シンク能が高いと考えられる無限伸育型ダイズ（Ziska and Bunce 2000, Ainsworth ら 2004, 2007）を利用すること、あるいは同一系統内でも個体あたりの乾物重を大きく生育させることでは、光合成のダウンレギュレーションを軽減するには必ずしも至らず、単にそうした手段を用いて高[CO₂]・高温条件下で現状以上の多収生産を実現することは困難であることが示唆された。しかしながら、無限型が本来有する収量ポテンシャルが有限型よりも高いことは確かであり、高[CO₂]条件下でそれを発揮させる肥培管理技術が確立できれば、利用価値は一層高まると考えられる。

次節では、相対的に体内窒素濃度を高めることに着目し、生育後半の窒素追肥がダウンレギュレーションを軽減し得るのか、またそれが多収生産に繋がるのか検証した。

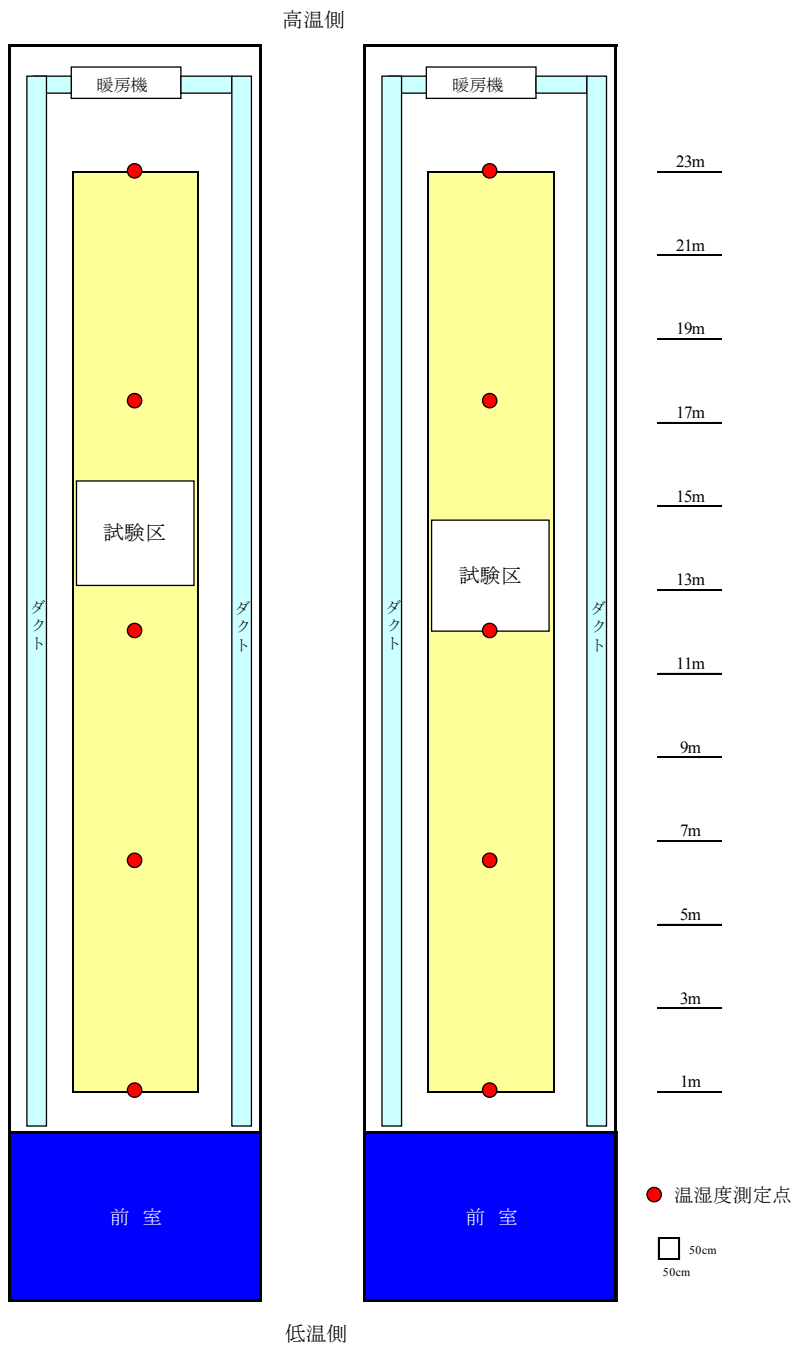


図3-1. 温度勾配チャンバー (TGC) 内の試験区配置 (左: 2012年, 右: 2013年)

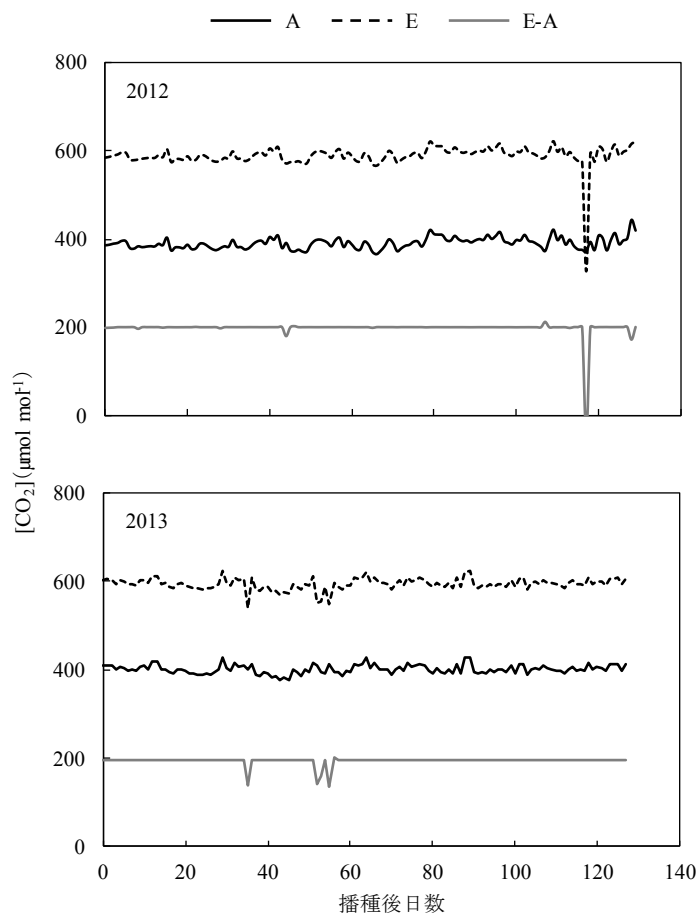


図3-2. 生育期間中の温度勾配チャンバー内のCO₂濃度(2012-2013)
A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区.

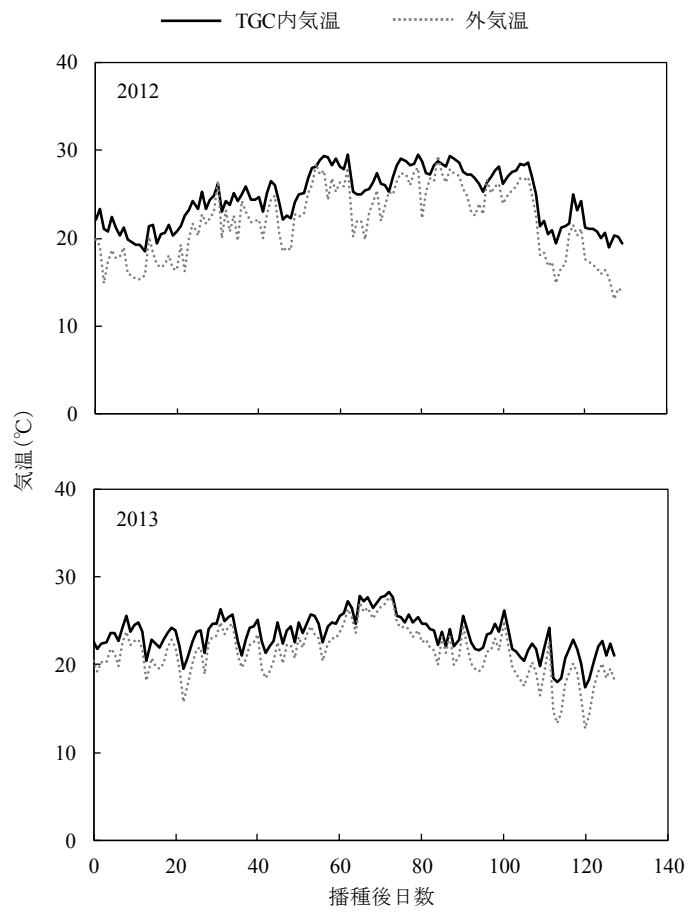


図3-3. 生育期間中の温度勾配チャンバー内の気温(2012-2013)

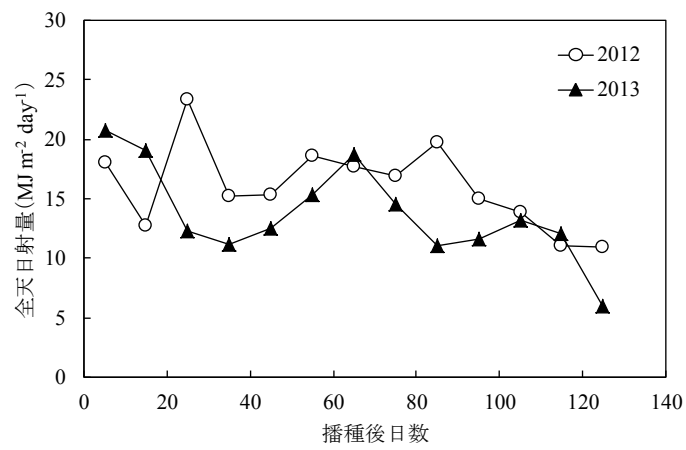


図3-4. 生育期間中の全天日射量(2012-2013)
各シンボルはそれぞれ10日間の平均値.

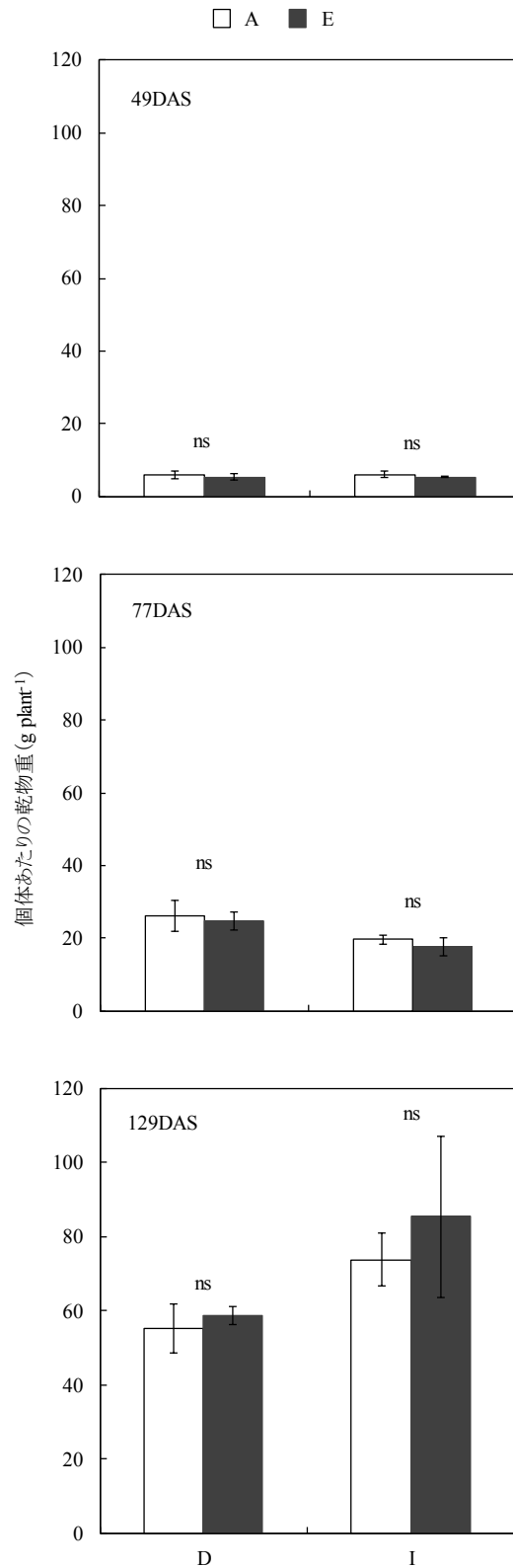


図3-5. 個体あたりの乾物重(2012)
 A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無限型.
 縦線は標準誤差(n=3)を示す. nsは処理間に有意差がないことを示す.

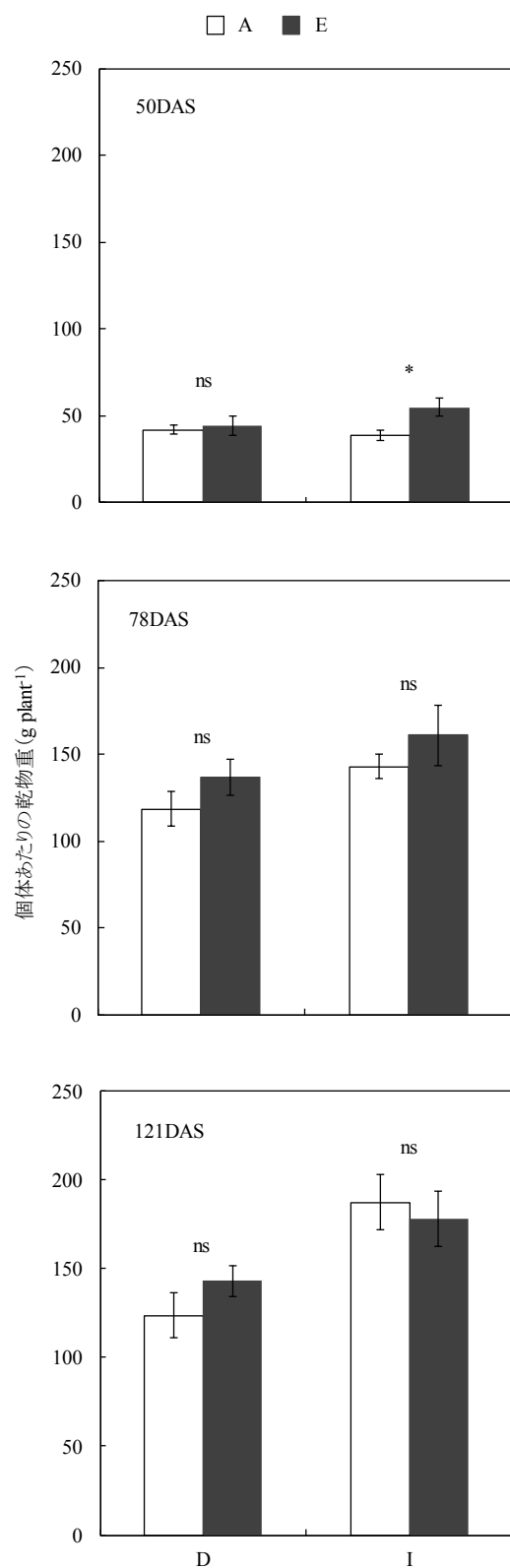


図3-6. 個体あたりの乾物重(2013)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無限型.

縦線は標準誤差(n=4or5)を示す. *は5%水準で処理間に有意差があることを示す. また, nsは有意差がないことを示す.

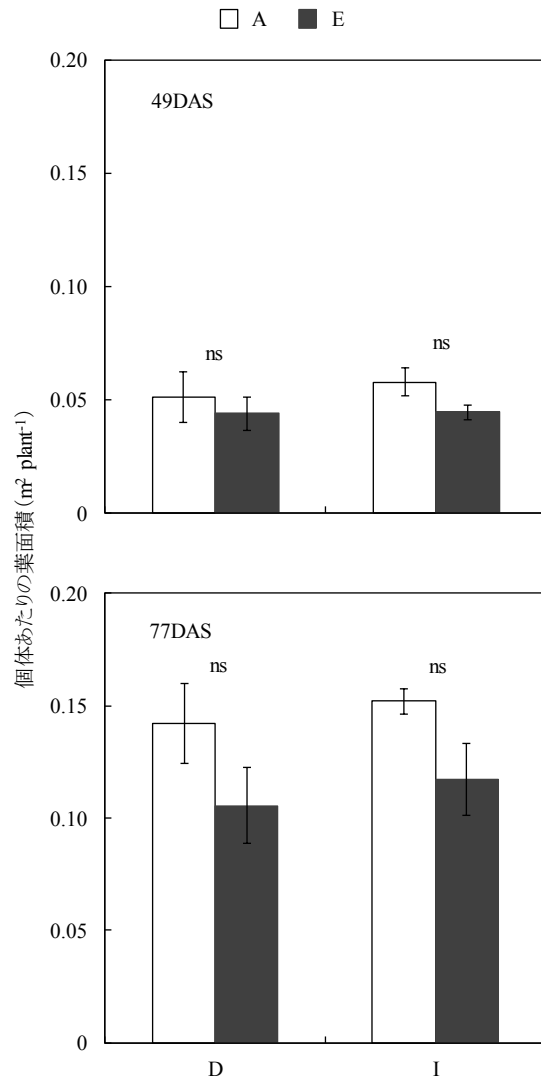


図3-7. 個体あたりの葉面積(2012)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無定型.
 縦線は標準誤差(n=3)を示す. nsは処理間に有意差がないことを示す.

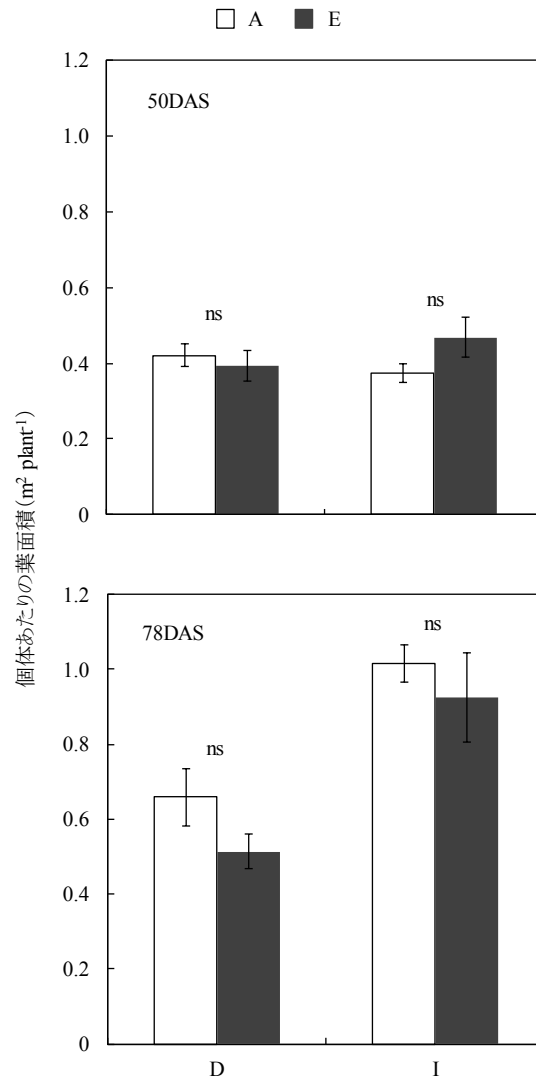


図3-8. 個体あたりの葉面積 (2013)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無限型.

縦線は標準誤差 (n=4 or 5) を示す. ns は処理間に有意差がないことを示す.

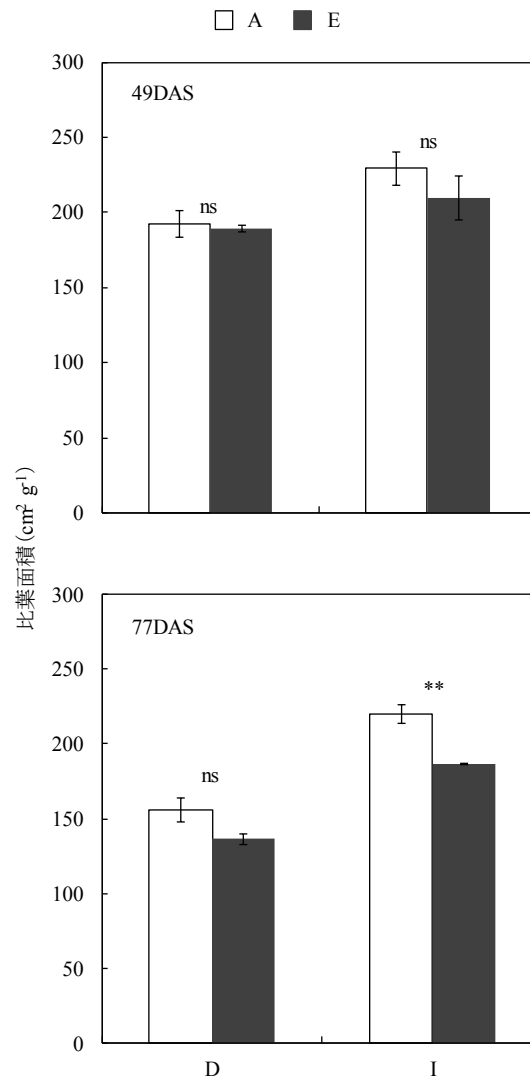


図3-9. 比葉面積(2012)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無限型.

比葉面積は各個体ごとに着生した全葉を対象に算出した.

縦線は標準誤差(n=3)を示す. **は1%水準で処理間に

有意差があることを示す. また, nsは有意差がないことを示す.

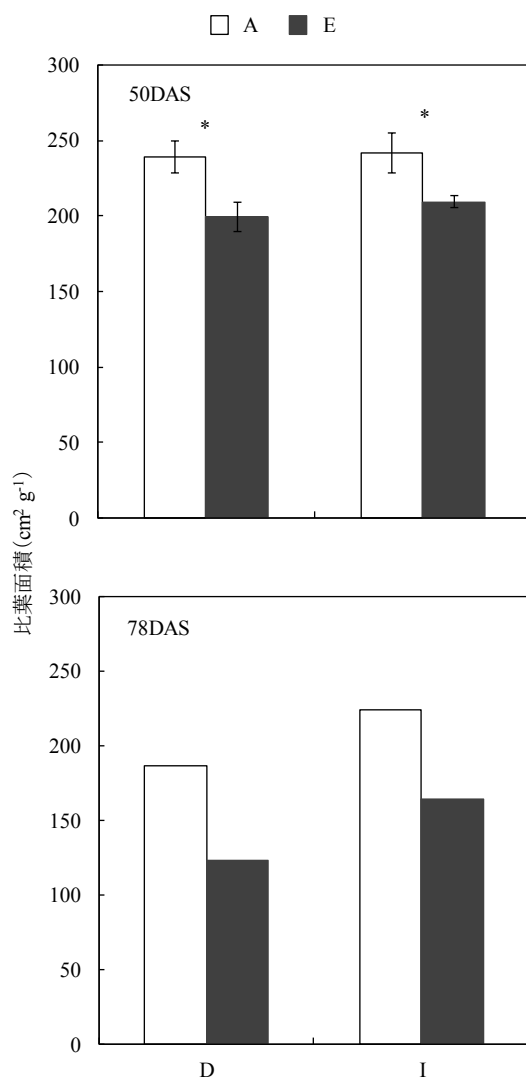


図3-10. 比葉面積 (2013)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無定型.

比葉面積は各個体ごとに着生した全葉を対象に算出した.

縦線は標準誤差 (n=5) を示す. ただし, 78DASは2個体のみの

測定のため, 標準誤差は示していない. *は5%水準で処理間

に有意差があることを示す. また, nsは有意差がないことを示す.

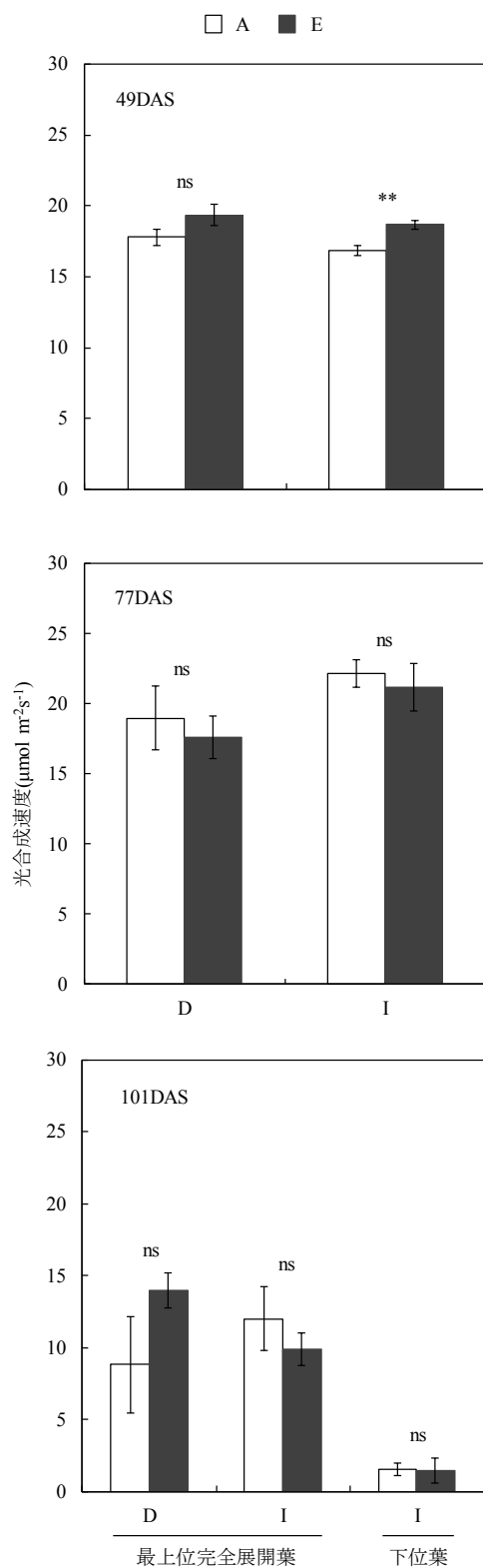


図3-11. 最上位完全展開葉と下位葉の光合成速度 (2012)
 A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区, D:有限型, I:無限型.
 Iの下位葉は, Dの測定葉が着生した葉位と同じ葉位の頂小葉のこと. 縦線は標準誤差 (n=5)を示す. **は1%水準で処理間に有意差があることを示す. また, nsは有意差がないことを示す.

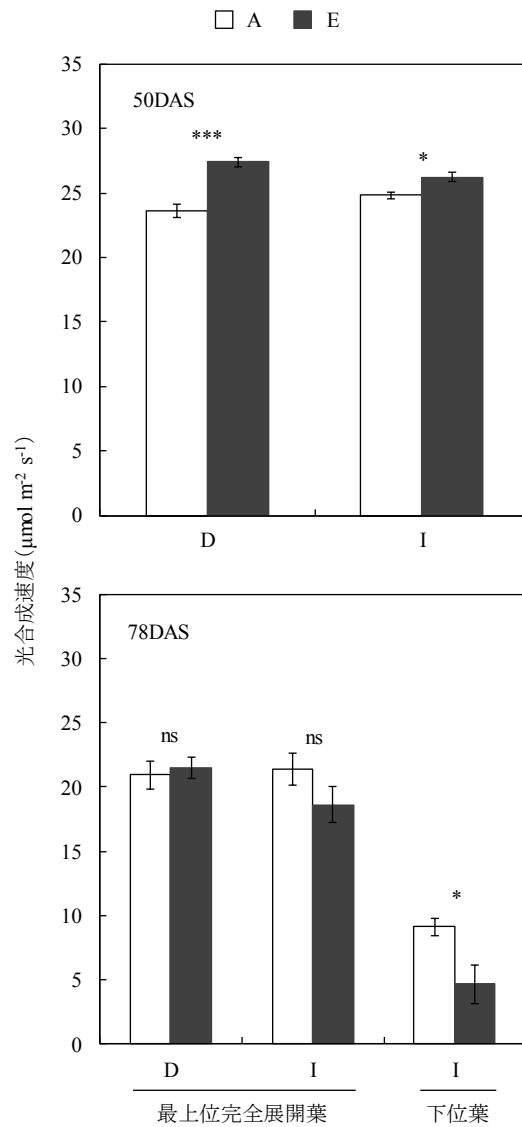


図3-12. 最上位完全展開葉と下位葉の光合成速度 (2013)

A: 標準 $[\text{CO}_2]$ 区, E: 高 $[\text{CO}_2]$ 区, D: 有限型, I: 無定型.

Iの下位葉は, Dの測定葉が着生した葉位と同じ葉位の頂小葉のこと. 縦線は標準誤差 (n=5)を示す. *, ***はそれぞれ5%, 0.1%水準で処理間に有意差があることを示す. また, nsは有意差がないことを示す.

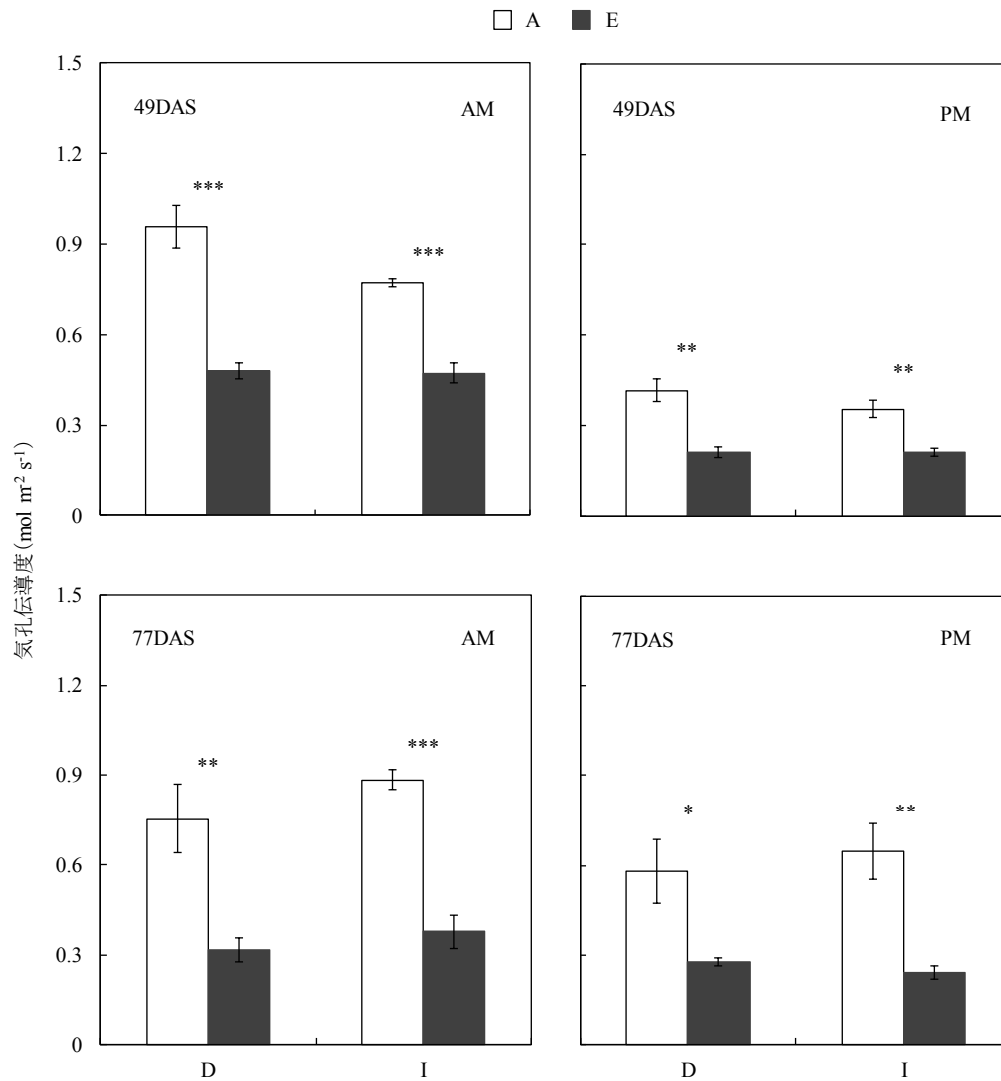


図3-13. 最上位完全展開葉の気孔伝導度 (2012)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無限型. AM: 午前中に測定, PM: 午後に測定.

縦線は標準誤差 (n=5) を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で処理間に有意差があることを示す. また, nsは有意差がないことを示す.

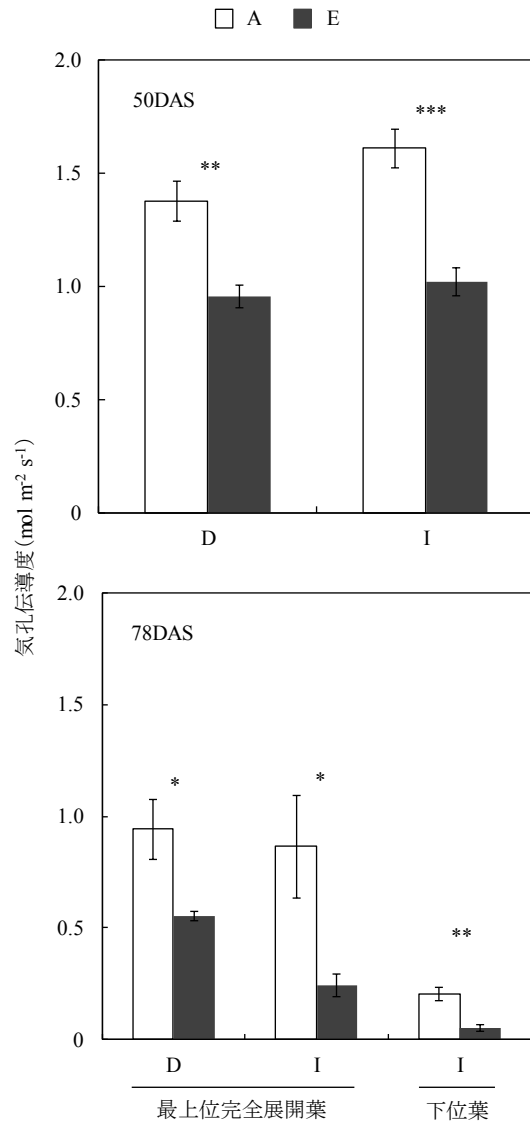


図3-14. 最上位完全展開葉と下位葉の気孔伝導度 (2013)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無定型.

Iの下位葉は, Dの測定葉が着生した葉位と同じ葉位の頂小葉のこと. 縦線は標準誤差 (n=5)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で処理間に有意差があることを示す. また, nsは有意差がないことを示す.

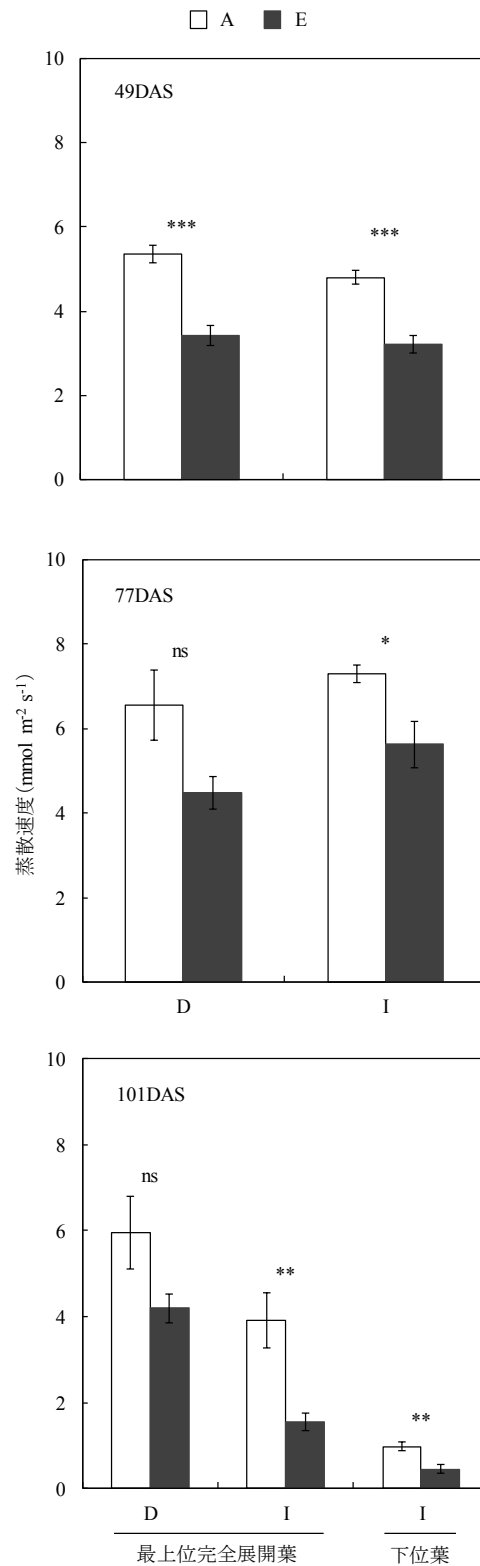


図3-15. 最上位完全展開葉と下位葉の蒸散速度 (2012)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無限型.

Iの下位葉は, Dの測定葉が着生した葉位と同じ葉位の頂小葉のこと. 縦線は標準誤差 (n=5)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で処理間に有意差があることを示す. また, nsは有意差がないことを示す.

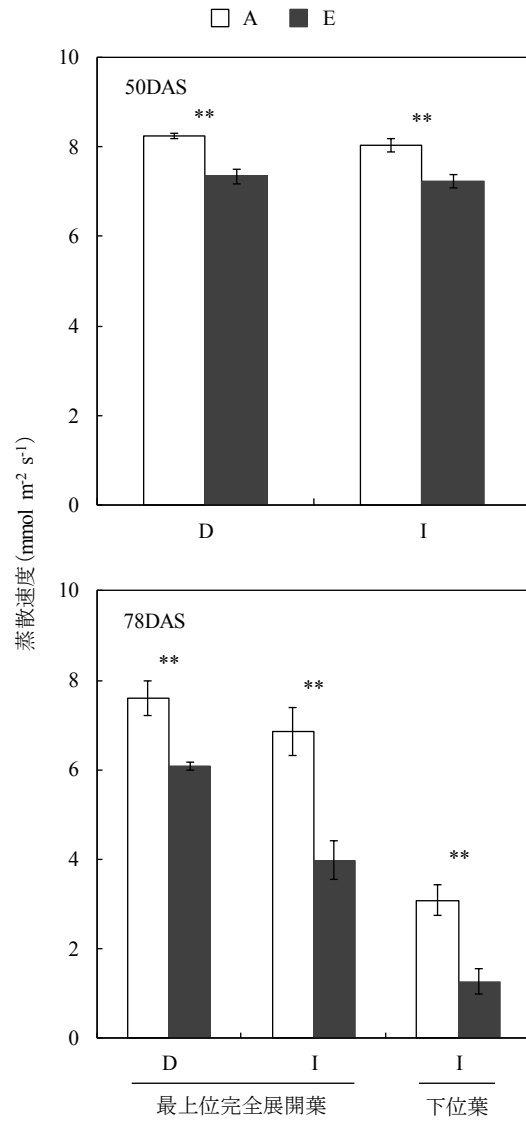


図3-16. 最上位完全展開葉と下位葉の蒸散速度(2013)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無限型.

Iの下位葉は, Dの測定葉が着生した葉位と同じ葉位の頂小葉のこと. 縦線は標準誤差 (n=5)を示す. **は1%水準で処理間に有意差があることを示す. また, nsは有意差がないことを示す.

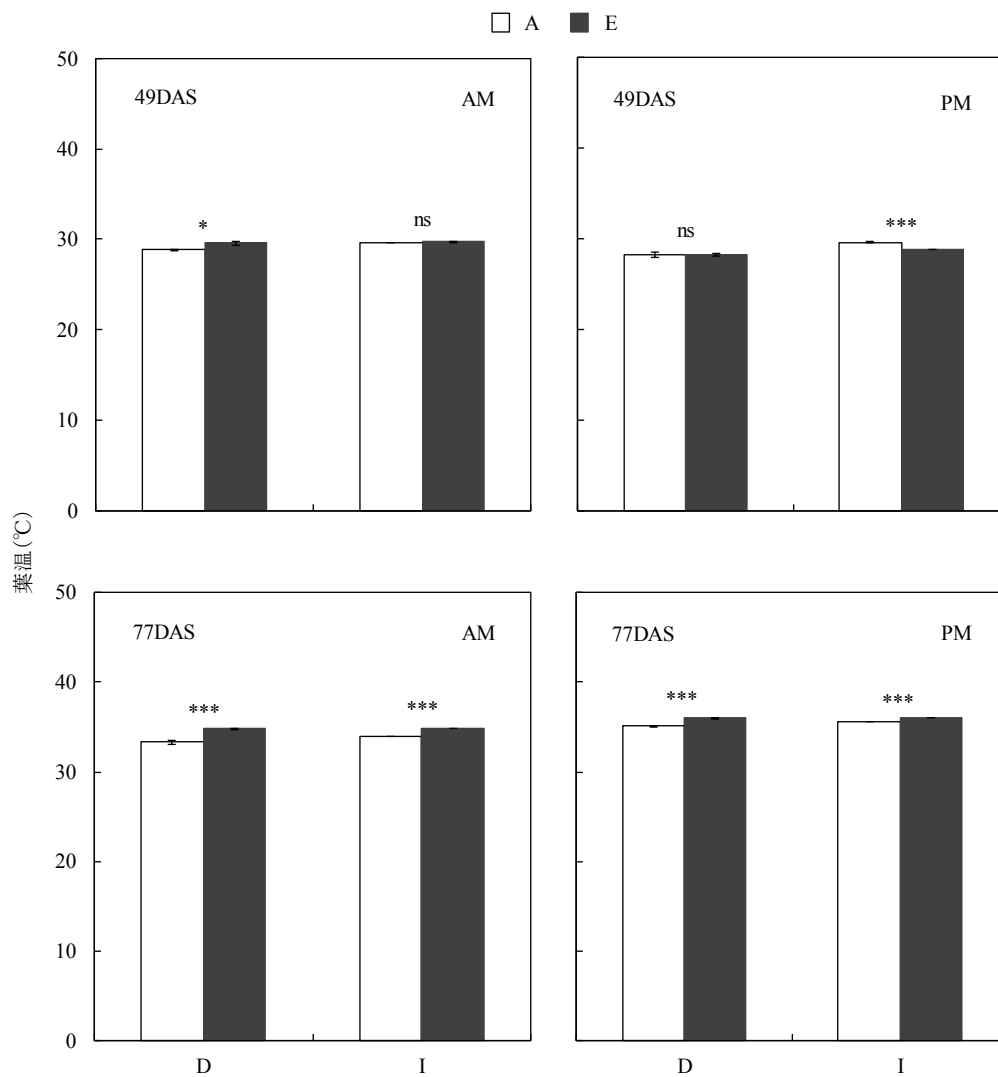


図3-17. 最上位完全展開葉の葉温(2012)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無限型. AM: 午前測定, PM: 午後測定.

縦線は標準誤差(n=5)を示す. *, ***はそれぞれ5%, 0.1%水準で処理間に有意差があることを示す.

また, nsは有意差がないことを示す.

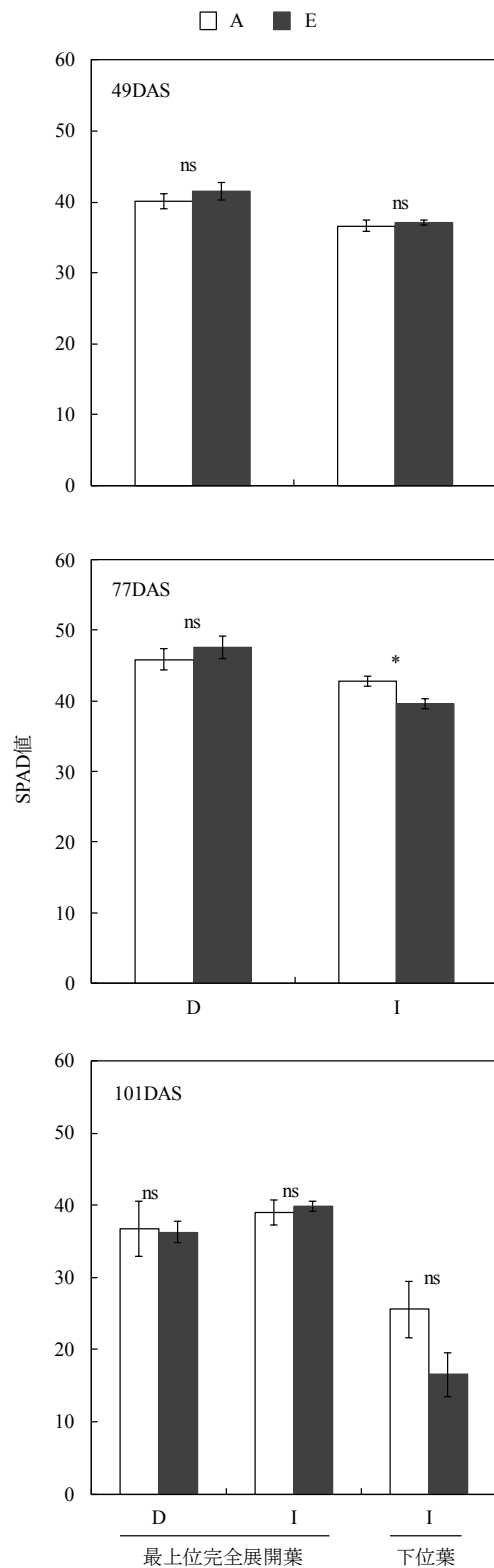


図3-18. 最上位完全展開葉と下位葉のSPAD値(2012)
 A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区, D:有限型, I:無限型.
 Iの下位葉は, Dの測定葉が着生した葉位と同じ葉位の頂小葉のこと. 縦線は標準誤差 (n=5)を示す. *は5%水準で処理間に有意差があることを示す. また, nsは有意差がないことを示す.

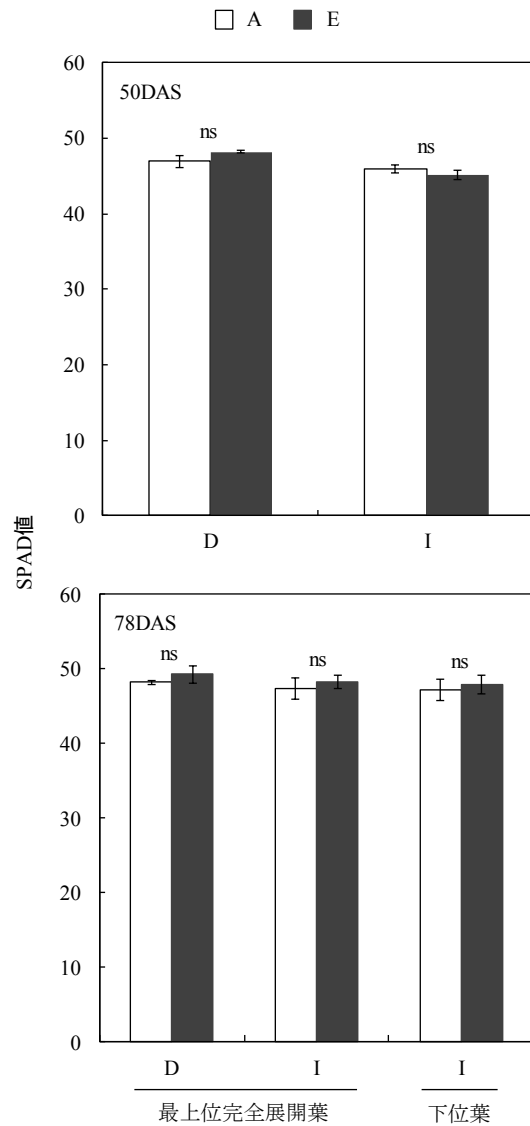


図3-19. 最上位完全展開葉と下位葉のSPAD値(2013)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無限型.

Iの下位葉は, Dの測定葉が着生した葉位と同じ葉位の頂小葉のこと. 縦線は標準誤差 (n=5)を示す. nsは処理間に有意差がないことを示す.

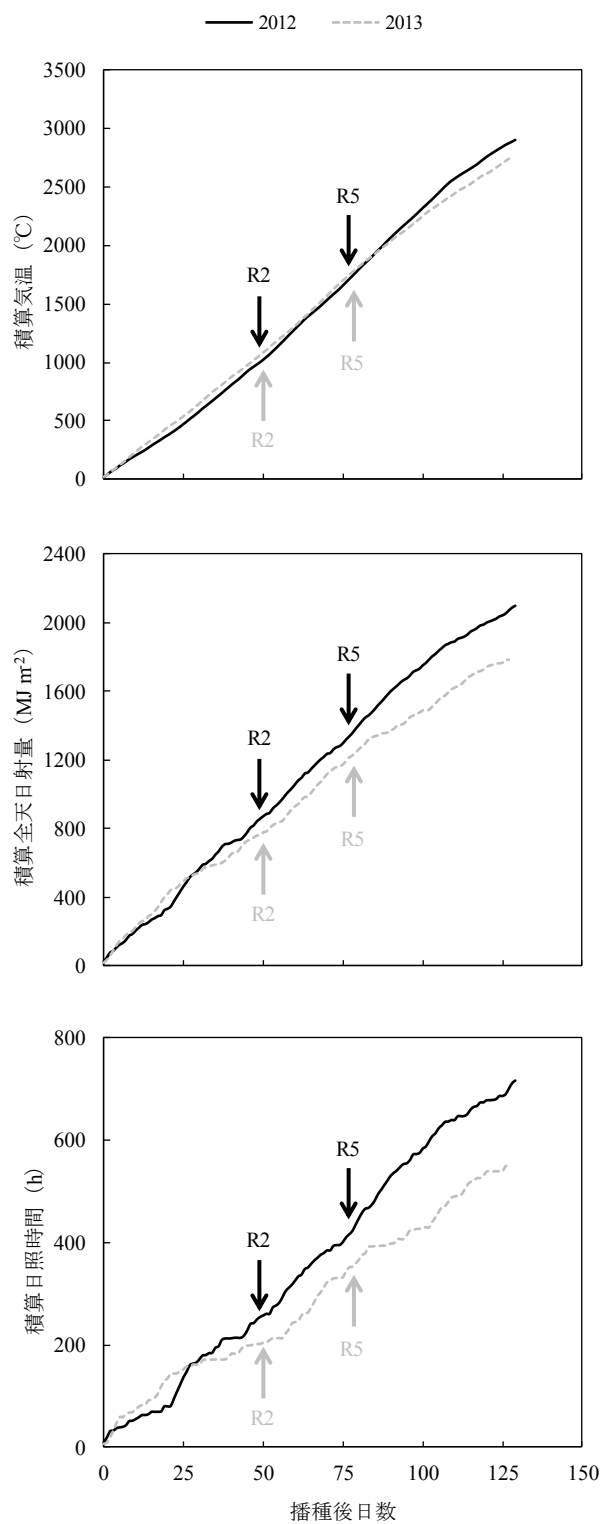


図3-20. 積算気温, 積算全天日射量, 積算日照時間の比較(2012-2013)
 矢印は開花期(R2)または子実肥大始期(R5)を指す。

表3-1. 試験設計の概要(2012-2013)

年次	[CO ₂]	系統	温度	窒素施用	ポットサイズ
2012	標準[CO ₂]	刈交1222-D	高温	基肥のみ 基肥+追肥	7 L
	高[CO ₂]	刈交1222-I			
2013	標準[CO ₂]	刈交1222-D	高温	基肥のみ 基肥+追肥	7 L
	高[CO ₂]	刈交1222-I En1282			

追肥：R2, R5に被覆尿素肥料をそれぞれ5g pot⁻¹施用.

表3-2. 気温の日平均, 日最高の月別および生育期間全体の平均値

	気温(°C)			
	2012		2013	
	日平均	日最高	日平均	日最高
6月	21.3	27.3	22.9	28.2
7月	25.2	30.4	23.8	28.4
8月	27.6	33.4	25.6	31.3
9月	25.4	31.4	22.2	27.7
10月	20.7	28.4	21.0	25.6
6 - 10月	24.6	30.5	23.5	28.6

標準[CO₂]区と高[CO₂]区の気温は差が見られなかったため, 前者を代表して示した。

表3-3. 生育期間の全天日射量および日照時間(2012-2013)

			全天日射量 (MJ m ⁻²)		日照時間 (h)	
			2012	2013	2012	2013
6月	平均(day ⁻¹)	上旬	18.95	23.84	5.40	9.34
		中旬	13.85	16.96	2.61	4.46
		下旬	22.69	18.65	9.10	5.78
		月	18.47	19.01	5.73	5.96
		月積算	517.03	475.28	160.30	149.10
7月	平均(day ⁻¹)	上旬	17.65	11.07	4.91	2.21
		中旬	12.54	12.71	3.30	2.57
		下旬	18.04	11.44	6.25	1.49
		月	16.14	11.73	4.87	2.07
		月積算	500.31	363.60	150.90	64.20
8月	平均(day ⁻¹)	上旬	18.67	17.04	6.47	5.95
		中旬	15.47	16.49	4.70	5.96
		下旬	20.29	15.44	8.95	5.46
		月	18.21	16.29	6.78	5.78
		月積算	564.54	505.12	210.10	179.20
9月	平均(day ⁻¹)	上旬	15.11	10.62	5.34	3.10
		中旬	15.39	11.84	6.42	4.57
		下旬	10.23	13.32	3.45	5.13
		月	13.58	11.93	5.07	4.27
		月積算	407.27	357.75	152.10	128.00
10月	平均(day ⁻¹)	上旬	10.42	7.52	3.89	2.58
	月積算	114.57	82.67	42.80	28.40	
生育期間	積算全天日射量		2103.72	1784.42	—	—
	積算日照時間		—	—	716.2	548.9

平均: 日積算全天日射量の旬別または月別の平均値。日照時間は、一日のうちで、日照計で測定される直達日射量が120W m⁻²以上である時間。

表3-4. 各生育ステージにおける各生育指標 (2012-2013)

2012	開花期	[CO ₂]	主茎長 (cm)		分枝数 (plant ⁻¹)		主茎節数 (plant ⁻¹)		分枝節数 (plant ⁻¹)		総節数 (plant ⁻¹)	
			D	I	D	I	D	I	D	I	D	I
			(0.77)	(0.98)	(1.18)	(0.71)	(1.00)	(0.97)	(1.06)	(0.60)	(1.03)	(0.84)
	A	25.6	28.5	0.7	0.0	10.0	11.3	1.3	0.0	11.3	11.3	
	E	26.1	28.9	0.3	0.0	10.0	11.0	0.7	0.0	10.7	11.0	
		(1.02)	(1.01)	(0.50)	—	(1.00)	(0.97)	(0.50)	—	(0.94)	(0.97)	
	子実肥大初期	A	32.2	65.5	3.7	2.3	11.0	21.0	11.0	11.7	22.0	32.7
	E	24.7	64.5	4.3	1.7	9.7	20.3	11.7	7.0	22.7	27.3	
		(0.77)	(0.98)	(1.18)	(0.71)	(0.88)	(0.97)	(1.06)	(0.60)	(1.03)	(0.84)	
	成熟期	A	33.3	91.3	—	—	—	—	—	—	—	
	E	28.9	89.8	—	—	—	—	—	—	—		
		(0.87)	(0.98)	—	—	—	—	—	—	—		
2013	開花期	A	78.2	107.8	2.6	1.8	13.0	16.4	9.6	5.4	22.6	21.8
	E	79.6	109.3	2.0	2.6	14.6	17.2	6.2	8.4	20.8	25.6	
		(1.02)	(1.01)	(0.77)	(1.44)	(1.12)	(1.05)	(0.65)	(1.56)	(0.92)	(1.17)	
	子実肥大初期	A	83.0	164.3	3.0	5.4	14.4	25.2	15.0	39.8	29.4	65.0
	E	86.7	174.1	3.8	5.4	15.0	25.4	16.6	35.4	31.6	60.8	
		(1.04)	(1.06)	(1.27)	(1.00)	(1.04)	(1.01)	(1.11)	(0.89)	(1.07)	(0.94)	
	成熟期	A	85.8	178.9	3.8	4.5	15.0	25.8	18.3	35.0	33.3	60.8
	E	87.1	176.9	5.8	3.5	15.5	26.3	29.8	26.0	45.3	52.3	
		(1.01)	(0.99)	(1.53)	(0.78)	(1.03)	(1.02)	(1.63)	(0.74)	(1.36)	(0.86)	

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. D: 有限型, I: 無限型. 数値はサンプリングした3~5個体の平均値. 括弧内の数値はAに対するEの相対値 (E/A) を示す.

表3-5. 各生育ステージにおける各部位の乾物重とR2-R5における乾物増加量(2012)

部位	D			I			
	A	E	ns	A	E	ns	
	g			g			
開花期	葉	2.6	2.3	ns	2.6	2.1	ns
	茎+葉柄	1.4	1.3	ns	1.5	1.4	ns
	地下部	1.9	1.8	ns	2.0	1.8	ns
	個体	6.0	5.4	ns	6.1	5.3	ns
子実肥大始期	葉	9.2	7.7	ns	6.9	6.3	ns
	茎+葉柄	6.7	5.6	ns	6.3	5.4	ns
	莢	1.8	2.9	ns	0.0	0.0	ns
	地下部	8.4	8.5	ns	6.4	6.1	ns
	個体	26.1	24.7	ns	19.6	17.7	ns
△DW (R2-R5)	葉	6.6	5.3	—	4.4	4.2	—
	茎+葉柄	5.3	4.4	—	4.8	4.0	—
	地下部	6.5	6.7	—	4.5	4.2	—
	個体	20.2	19.4	—	13.6	12.4	—
成熟期	茎	7.4	6.3	ns	17.5	18.1	ns
	子実	21.4	26.5	ns	21.5	26.2	ns
	莢	10.2	11.5	ns	11.6	14.2	ns
	地下部	16.2	14.4	ns	23.2	26.8	ns
	個体	55.2	58.6	ns	73.8	85.3	ns

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. D: 有限型, I: 無限型. R2: 開花期, R5: 子実肥大始期.
 子実は精粒と屑粒を合わせた粗粒重, 莢は稔実莢と不稔実莢を合わせた総莢重を示す.
 数値(△DWは除く)は, サンプルングした3個体の平均値. nsは処理間に有意差がないことを示す.

表3-6. 各生育ステージにおける各部位の乾物重とR2-R5における乾物増加量(2013)

部位	D				I			
	A		E		A		E	
	g		g		g		g	
開花期	葉	17.6	20.0	ns	15.6	22.2	*	
	茎+葉柄	14.4	14.3	ns	14.0	20.5	**	
	地下部	10.0	9.7	ns	9.2	12.2	ns	
	個体	42.0	44.1	ns	38.8	55.0	*	
子実肥大始期	葉	35.1	41.7	ns	45.3	56.3	ns	
	茎+葉柄	34.5	41.0	ns	51.5	58.6	ns	
	莢	23.2	19.1	ns	17.6	16.1	ns	
	地下部	25.8	34.9	ns	28.6	30.0	ns	
	個体	118.6	136.7	ns	143.1	161.0	ns	
△DW (R2-R5)	葉	17.5	21.7	—	29.7	34.1	—	
	茎+葉柄	20.1	26.6	—	37.5	38.1	—	
	地下部	15.8	25.2	—	19.5	17.8	—	
	個体	76.6	92.5	—	104.3	106.0	—	
成熟期	茎	20.4	24.8	ns	39.2	44.2	ns	
	子実	56.3	62.3	ns	83.4	70.2	ns	
	莢	24.3	27.2	ns	36.7	33.9	ns	
	地下部	22.7	28.9	ns	28.3	30.1	ns	
	個体	123.8	143.3	ns	187.5	178.3	ns	

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. D: 有限型, I: 無限型. R2: 開花期, R5: 子実肥大始期.
 子実は精粒と屑粒を合わせた粗粒重, 莢は稔実莢と不稔実莢を合わせた総莢重を示す.
 数値(△DWは除く)は, サンプリングした5個体(R8のみ4個体)の平均値. *, **はそれぞれ5%, 1%水準で処理間に有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表3-7. 個体成長速度 (PGR) および相対成長率 (RGR) (2012-2013)

	伸育型	[CO ₂]	個体乾物重 (g plant ⁻¹)		PGR	RGR
			R2	R5	(g plant ⁻¹ day ⁻¹)	(mg g ⁻¹ day ⁻¹)
			2012	D	A	6.0
		E	5.4	24.7	0.72	56.7
	I	A	6.1	17.7	0.50	43.6
		E	5.3	161.0	0.46	44.6
2013	D	A	42.0	118.6	2.74	37.1
		E	44.1	136.7	3.30	46.6
	I	A	38.8	143.1	3.72	40.4
		E	55.0	161.0	3.79	38.4

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. D: 有限型, I: 無限型. R2: 開花期, R5: 子実肥大始期.
PGR, RGRは各生育ステージのサンプリング個体 (n=3or5) の平均値より算出した.

表3-8. 成熟期における精粒重およびその構成要素 (2012)

伸育型	[CO ₂]	精粒重 (g plant ⁻¹)	精粒数 (plant ⁻¹)	百粒重 (g)	莢数 (plant ⁻¹)
D	A	21.4	91	23.5	49
	E	26.4 ^{ns}	107 ^{ns}	24.7 ^{ns}	58 ^{ns}
		(1.24)	(1.17)	(1.05)	(1.18)
I	A	21.5	102	21.0	49
	E	26.2 ^{ns}	135 ^{ns}	19.4 [*]	68 ^{ns}
		(1.22)	(1.32)	(0.92)	(1.39)
	[CO ₂](C)	ns	ns	ns	ns
	伸育型 (G)	ns	ns	***	ns
	C×G	ns	ns	ns	ns
伸育型	[CO ₂]	稔実歩合 (%)	一莢粒数 (pod ⁻¹)	節数 [※] (plant ⁻¹)	収穫指数
D	A	95.9	1.90	22	0.383
	E	94.7 ^{ns}	1.89 ^{ns}	23 ^{ns}	0.450 ^{ns}
		(0.99)	(0.99)	(1.03)	(1.17)
I	A	97.0	2.09	33	0.292
	E	94.5 ^{ns}	2.01 ^{ns}	27 ^{ns}	0.317 ^{ns}
		(0.97)	(0.96)	(0.84)	(1.09)
	[CO ₂](C)	ns	ns	ns	ns
	伸育型 (G)	ns	ns	ns	***
	C×G	ns	ns	ns	ns

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. D: 有限型, I: 無限型. 数値はサンプリングした3個体の平均値. 括弧内の数値はAに対するEの相対値(E/A)を示す. *, ***はそれぞれ5%, 0.1%水準で処理間に有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

※成熟期の節数は欠測のため, 参考値として子実肥大初期の節数を示す.

表3-9. 成熟期における精粒重およびその構成要素 (2013)

伸育型	[CO ₂]	精粒重 (g plant ⁻¹)	精粒数 (plant ⁻¹)	百粒重 (g)	莢数 (plant ⁻¹)
D	A	56.3	169	33.5	88
	E	62.3 ^{ns} (1.11)	197 ^{ns} (1.17)	31.6 ^{ns} (0.94)	101 ^{ns} (1.14)
I	A	83.3	289	28.7	146
	E	70.1 ^{ns} (0.84)	243 ^{ns} (0.84)	28.9 ^{ns} (1.01)	120 ^{ns} (0.83)
	[CO ₂](C)	ns	ns	ns	ns
	伸育型 (G)	*	**	***	**
	C×G	ns	ns	ns	ns
伸育型	[CO ₂]	稔実歩合 (%)	一莢粒数 (pod ⁻¹)	節数 (plant ⁻¹)	収穫指数
D	A	98.1	1.92	33	0.455
	E	99.2 ^{ns} (1.01)	1.95 ^{ns} (1.02)	45 ^{ns} (1.36)	0.435 ^{ns} (0.96)
I	A	98.7	1.99	61	0.441
	E	99.2 ^{ns} (1.00)	2.02 ^{ns} (1.01)	52 ^{ns} (0.86)	0.393 ^{ns} (0.89)
	[CO ₂](C)	ns	ns	ns	*
	伸育型 (G)	ns	ns	*	ns
	C×G	ns	ns	ns	ns

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. D: 有限型, I: 無有限型. 数値はサンプリングした4個体の平均値. 括弧内の数値はAに対するEの相対値(E/A)を示す. *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で処理間に有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表3-10. 相対葉面積成長率 (RLGR) (2012-2013)

	伸育型	[CO ₂]	葉面積 (m ² plant ⁻¹)		RLGR
			R2	R5	(cm ² m ⁻² day ⁻¹)
2012	D	A	0.051	0.142	364.1
		E	0.044	0.105	312.5
	I	A	0.058	0.152	344.6
		E	0.045	0.117	345.3
2013	D	A	0.421	0.658	159.6
		E	0.392	0.514	96.4
	I	A	0.374	1.015	356.5
		E	0.468	0.925	243.1

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. D: 有限型, I: 無限型.

RLGRは各生育ステージのサンプリング個体 (n=3or5) の平均値より算出した.

表3-11. 子実肥大始期における葉の炭素および窒素の濃度, 蓄積量とC/N比(2013)

伸育型	[CO ₂]	濃度(%)		蓄積量(g)		C/N比
		C	N	C	N	
D	A	42.53	2.68	14.90	0.91	16.58
	E	42.32 (0.99)	1.66 (0.62)	17.65 (1.18)	0.66 (0.73)	26.90 (1.62)
I	A	43.80	3.06	19.84	1.38	15.12
	E	42.93 (0.98)	2.09 (0.68)	24.18 (1.22)	1.15 (0.83)	20.82 (1.38)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. D: 有限型, I: 無限型. 数値は5個体測定時の平均値. 括弧内の数値はAに対するEの相対値(E/A)を示す.

表3-12. 成熟期における各部位の窒素濃度および蓄積量(2013)

伸育型	[CO ₂]	窒素濃度(%)				窒素蓄積量(g)				
		茎	莢	子実	地下部	茎	莢	子実	地下部	個体
D	A	0.60	1.07	6.63	1.71	0.123	0.252	3.719	0.389	4.483
	E	0.54 (0.91)	0.97 (0.90)	6.33 (0.95)	1.60 (0.94)	0.135 (1.10)	0.263 (1.04)	3.945 (1.06)	0.463 (1.19)	4.806 (1.07)
I	A	0.35	0.62	6.27	1.66	0.140	0.228	5.254	0.470	6.092
	E	0.46 (1.31)	0.68 (1.10)	6.33 (1.01)	1.58 (0.96)	0.206 (1.47)	0.228 (1.00)	4.431 (0.84)	0.478 (1.02)	5.343 (0.88)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無限型. 数値は4個体測定時の平均値. 括弧内の数値はAに対するEの相対値(E/A)を示す.

表3-13. 各生育ステージにおける個葉の光合成速度とその関連項目の年次間比較

開花期	伸育型	年次	光合成速度 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		気孔伝導度 ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		蒸散速度 ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		SPAD値					
			A	E	A	E	A	E	A	E				
			D	2012	17.8	19.4	(1.09)	0.463	0.238	(0.51)	5.35	3.42	(0.64)	40.1
		2013	23.6	27.4	(1.16)	1.374	0.954	(0.69)	8.24	7.34	(0.89)	46.9	48.2	(1.03)
	I	2012	16.9	18.7	(1.11)	0.411	0.242	(0.59)	4.80	3.21	(0.67)	36.6	37.1	(1.01)
		2013	24.8	26.2	(1.06)	1.609	1.018	(0.63)	8.02	7.23	(0.90)	45.9	45.1	(0.98)
子実肥大始期	D	2012	19.0	17.6	(0.93)	0.491	0.232	(0.47)	6.55	4.49	(0.69)	45.9	47.6	(1.04)
		2013	21.0	21.5	(1.03)	0.942	0.554	(0.59)	7.59	6.09	(0.80)	48.2	49.2	(1.02)
	I	2012	22.1	21.2	(0.96)	0.544	0.303	(0.56)	7.29	5.62	(0.77)	42.8	39.6	(0.93)
		2013	21.4	18.6	(0.87)	0.864	0.242	(0.28)	6.86	3.98	(0.58)	47.3	48.2	(1.02)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無限型. 数値は5個体測定時の平均値. 括弧内の数値はAに対するEの相対値(E/A)を示す.

表3-14. 成熟期における乾物重と収量構成要素の年次間比較

伸育型	年次	個体乾物重 (g plant ⁻¹)		精粒重 (g plant ⁻¹)		莢数 (plant ⁻¹)		総実歩合 (%)		収穫指数	
		A	E	A	E	A	E	A	E	A	E
D	2012	55.2	58.6 (1.06)	21.4	26.4 (1.24)	49	58 (1.18)	95.9	94.7 (0.99)	0.383	0.450 (1.17)
	2013	123.8	143.3 (1.16)	56.3	62.3 (1.11)	88	101 (1.14)	98.1	99.2 (1.01)	0.455	0.435 (0.96)
I	2012	73.8	85.3 (1.16)	21.5	26.2 (1.22)	49	68 (1.39)	97.0	94.5 (0.97)	0.292	0.317 (1.09)
	2013	187.5	178.3 (0.95)	83.3	70.1 (0.84)	146	120 (0.83)	98.7	99.2 (1.00)	0.441	0.393 (0.89)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. D: 有限型, I: 無限型. 数値はサンプリングした個体 (n=3or4) の平均値. 括弧内の数値はAに対するEの相対値 (E/A) を示す.

第2節 窒素追肥の効果

ダイズに着生する根粒菌の窒素固定は、土壌条件等が好適であれば播種後 12 日から開始される（橋本 1980）。そして、個体あたりの根粒活性は、環境条件や品種による変動はあるものの、R2 には 60%以上の活性を示し、最大繁茂期をピークにして以後低下するのが典型的なパターンである（高橋 2005）。また、R5 以降は子実形成のために多くの窒素を要する時期といえる。一方、高[CO₂]条件下では光合成能が高まることから、ソース/シンクバランスは相対的なシンク能の低下へとシフトすることが予想される。前述のとおり、ダウンレギュレーションの発現要因のひとつが不十分な窒素吸収にあることから、R5 以降の窒素固定能の低下はダウンレギュレーションを助長していると考えられる。

Sanz-Sáeza ら（2010）は、高[CO₂]条件（700 μmol mol⁻¹）下のアルファルファを材料に、根粒窒素固定がダウンレギュレーション発現を軽減するのか、また十分量の窒素施肥がその発現を軽減するのか検証した。そして、固定窒素のみではダウンレギュレーションの発現を抑えるのは困難である一方で、十分な施肥窒素はダウンレギュレーションの発現を軽減すると結論付けている。しかしながら、同じマメ科作物の中でもとりわけ窒素要求度の高いダイズは、ソース/シンクバランスが生育条件や生育ステージによっても劇的かつ複雑に変化すると予想されることから、アルファルファと同様の効果が期待できるかは不明である。また、伸育型の異なるダイズ品種・系統がそのような窒素施肥に対して同様の反応性を示すのかということも興味深い。

本節は、子実肥大期間にかけての継続的な十分量の窒素施肥がダウンレギュレーションを軽減するのか明らかにすることを目的とした。前節と同じダイズ系統に対して、基肥として施用した窒素量の約 10 倍量にあたる被覆尿素を R2, R5 に等分して追肥し、その効果を検証した。

材料および方法

1. 材料

前節と同じ系統を用いた。

2. 栽培方法

後述する窒素の施肥量，施肥法および処理区の設定以外は，前節と同じ栽培方法を用いた。

窒素肥料について，基肥のみ施用する基肥区（B 区とする），基肥の他に追肥を施用する基肥＋追肥区（BA 区とする）を設けた。BA 区は，開花期（R2）および子実肥大始期（R5）にそれぞれくみあい 41 被覆尿素 LP コート S30（ジェイカムアグリ株式会社）を 5 g pot^{-1} ずつ，合計 10 g pot^{-1} を土壌表面に散布した。基肥，追肥の窒素成分量はそれぞれ 0.4 g pot^{-1} ， 4.1 g pot^{-1} である。なお，肥料名に付されているアルファベット「S」は初期の溶出が一定期間抑えられた後に溶出が始まるシグモイド型を示し，数字「30」は 25°C の土壌中で窒素が 80% 溶出する日数を示している。

[CO₂]処理，供試系統，窒素追肥処理をまとめると，「標準[CO₂]・刈交 1222-D・基肥区（A-D 区）」，「標準[CO₂]・刈交 1222-I・基肥区（A-I 区）」，「高[CO₂]・刈交 1222-D・基肥区（E-D 区）」，「高[CO₂]・刈交 1222-I・基肥区（E-I 区）」，「標準[CO₂]・刈交 1222-D・基肥＋追肥区（A-D-BA 区）」，「標準[CO₂]・刈交 1222-I・基肥＋追肥区（A-I-BA 区）」，「高[CO₂]・刈交 1222-D・基肥＋追肥区（E-D-BA 区）」，「高[CO₂]・刈交 1222-I・基肥＋追肥区（E-I-BA 区）」の 8 処理区を設けて試験した（表 3-1.）。

3. 調査項目およびその方法

1) 生育調査

R2, R5 に施用した窒素追肥の効果を調べるため，R5 以降に生育調査を行った。すなわち，2012 年は子実肥大始期（R5：77DAS），成熟期（R8：129DAS）に，2013 年は子実肥大始期（R5：78DAS），成熟期（R8：121DAS）に主茎長，主茎節数，分枝数，分枝節数を測定した（ただし，2012 年の R8 は主茎長のみ）。また，同日に各処理区の各系統を 2012 年は 3 個体ずつ，2013 年は 5 個体ずつ（R8 のみ 4 個体ずつ）サンプリングした。乾物重の測定方法，主茎長，主茎節数，分枝数，地上部，地下部等の定義は前節と同様である。

2) 子実重とその構成要素

第 2 章第 1 節と同様の調査基準，方法で行った。

3) 光合成およびその関連形質

a) 個体あたりの葉面積，比葉面積

2012 年, 2013 年の R5 にサンプリングした個体を対象に, 前節と同様の方法で行った.

b) 個葉の光合成速度とその関連項目

2012 年の R5, R6, 2013 年の R5 において, 前節と同様の方法で行った.

c) 葉色値

2012 年の R5, R6, 2013 年の R5 において, 前節と同様の方法で行った.

d) 葉の炭素および窒素の濃度, 蓄積量と C/N 比

2013 年の R5 にサンプリングした個体を対象に, 前節と同様の方法で行った.

4) 成熟期における各部位の窒素濃度および蓄積量

2013 年の R8 にサンプリングした個体を対象に, 前節と同様の方法で行った.

結果

1. 各生育指標

生育指標として, 主茎長, 主茎節数, 分枝数, 分枝節数, 総節数をそれぞれ年次・生育ステージ・[CO₂]区別にまとめた. 併せて, 各指標について基肥区に対する基肥+追肥区の相対値を算出した (表 3-15).

1) 主茎長

有限型, 無限型ともに生育ステージによって多少の差はあるが, 両[CO₂]区において窒素追肥による大きな影響は見られなかった. この傾向は, 生育量が大きく異なった 2012 年と 2013 年のどちらにおいても見られた.

2) 分枝数

2012 年の無限型は, 窒素追肥によって大きく増加した. 一方, 2013 年はばらつきが大きく, 窒素追肥の効果は判然としなかった.

3) 節数

2012 年の R5 において, 無限型の総節数は窒素追肥によって大きく増加した. 主茎節数も 10~15%増加したが, それ以上に分枝数の増加に伴う分枝節数の増加が大きく寄与していた. 一方で, 2013 年は R5, R8 において, 窒素追肥の効果は判然としなかった. なお, [CO₂]区間で, 節数に対する窒素追肥の影響に差は見られなかった.

2. 物質生産能

R5 にサンプリングした個体の部位別乾物重とその分散分析結果を表 3-16, 3-17 に示した。

2012 年は、いずれの部位についても窒素追肥によって乾物重が増加した。また、その増加程度については、標準[CO₂]区と高[CO₂]区で差は見られなかったが、伸育型間で比較した場合には有限型よりも無限型の方が大きい傾向にあった (表 3-16)。2013 年の標準[CO₂]区の乾物重は、両伸育型とも窒素追肥により増加したが、いずれも有意ではなかった。また、高[CO₂]区においても窒素追肥の効果が判然としなかった。なお、両年次とも[CO₂]と窒素追肥の交互作用は見られなかった (表 3-17)。

3. 子実生産能

R8 における個体乾物重、子実重およびその構成要素について測定・算出した。併せて、それらについて分散分析を行い、その結果を表 3-18, 3-19 に示した。

2012 年は、いずれも有意ではなかったが、[CO₂]や伸育型の違いに関わらず、窒素追肥により個体乾物重、子実重、子実数、莢数が増加した。また、無限型の収穫指数については、窒素追肥により高まった。百粒重、稔実歩合、一莢粒数に対する影響は判然としなかった (表 3-18)。一方、2013 年は、両伸育型のいずれの要素に対しても窒素追肥の効果は判然としなかった。また、無限型の収穫指数に関しては、窒素追肥の有無に関わらず、高[CO₂]により低下した (表 3-19)。

4. 光合成能

光合成能の指標として、R5 における個体あたりの葉面積、SLA、最上位完全展開葉と下位葉の個葉の光合成速度およびその関連項目の測定結果を示した (図 3-21 ~ 3-26)。

1) 葉の形態特性

個体あたりの葉面積について、2012 年は両[CO₂]区において窒素追肥により大きくなった。一方、2013 年は両[CO₂]区において窒素追肥の影響は見られなかった。また、両伸育型とも同様の反応性を示した (図 3-21)。SLA に対する窒素追肥の影響は判然としなかった。また、基肥区と同様、基肥+追肥区においても、高[CO₂]によって SLA が低下する傾向にあった (図 3-22)。

2) 個葉の光合成速度とその関連項目

R5, R6における最上位完全展開葉の光合成速度について、両伸育型とも標準[CO₂]区では窒素追肥の効果が認められなかった。高[CO₂]区でも窒素追肥によりやや高まりはしたが、有意な効果とはいえなかった。一方、2012年のR6の下位葉においては、両[CO₂]区において窒素追肥により光合成速度が高く維持された。また、無限型は基肥区で高[CO₂]により低下する傾向が見られた一方で、基肥+追肥区では高[CO₂]による低下が見られなかった。このような傾向は2013年の下位葉で顕著に見られた(図3-23)。

気孔伝導度、蒸散速度についても、標準[CO₂]区では窒素追肥の効果が認められなかったが、2012年のR5における高[CO₂]区では、両伸育型の気孔伝導度の促進が認められた。必ずしも有意ではなかったが、2012年は気孔伝導度、蒸散速度に対する窒素追肥が効果的であった。一方、2013年は気孔伝導度、蒸散速度に対する窒素追肥の効果が判然としなかった(図3-24, 3-25)。

3) 葉色値

2012年のR6の高[CO₂]区において、SPAD値は窒素追肥により顕著に高まった。一方、2012年、2013年のR5では、いずれの[CO₂]区においても窒素追肥による大きな影響は見られなかった。このような反応性は、両伸育型で共通して見られた(図3-26)。

4) 葉の炭素および窒素の濃度、蓄積量とC/N比

炭素濃度に関しては、両[CO₂]区の両伸育型とも窒素追肥の影響は見られなかった。一方、窒素濃度に関しては、高[CO₂]区の有限型で窒素追肥によりやや高まり、両[CO₂]区の無限型で窒素追肥によりやや低下した。また、根粒非着生系統であるEn1282は、両[CO₂]区において著しく高まった。炭素蓄積量に関しては、標準[CO₂]区では窒素追肥によりやや高まったが、高[CO₂]区では窒素追肥の影響は見られなかった。窒素蓄積量に関しては、有限型で窒素追肥によりやや増加したが、無限型では窒素追肥の影響は見られなかった。また、En1282は窒素追肥により著しく増加した。なお、両伸育型とも、窒素追肥を処理した場合においても、高[CO₂]により炭素蓄積量が増加、窒素濃度が低下、窒素蓄積量が減少した。(表3-20)。

C/N比に関しては、両[CO₂]区において両伸育型とも窒素追肥による有意な低下は認められず、高[CO₂]の無限型においてはむしろC/N比が高まった。一方、En1282は両[CO₂]区で窒素追肥により大きく低下した。また、両伸育型、En1282はいずれも、窒素追肥を処理しても高[CO₂]によってC/N比が高まる傾向にあった(図3-27)。

5. 成熟期における各部位の窒素濃度および蓄積量

茎の窒素濃度は、両[CO₂]区の特に無限型において窒素追肥により高まったが、その他に部位に関しては、窒素追肥の影響は判然としなかった。また、無限型の茎の窒素蓄積量においても同様に、窒素追肥により増加した。窒素追肥による無限型の茎の窒素濃度上昇および蓄積量増加は、莢先熟が影響したと推定され、個体あたりの窒素蓄積量に対する窒素追肥の影響は両伸育型とも判然としなかった。また、窒素濃度および蓄積量に対する窒素追肥の影響は、両[CO₂]区において同様であった（表 3-21）。

考察

本節では、生育後半における窒素追肥処理が光合成のダウンレギュレーション発現を軽減するのか、そして高い物質生産および子実生産に結び付くのか、またそのような処理が高[CO₂]条件下の有限型と無限型に対して同様の効果を示すのか明らかにすることを目的として、各生育指標、物質生産、子実生産、光合成およびその関連形質について調査を行った。

1. 高[CO₂]・高温条件下における窒素追肥の効果

前節で示したとおり、2012年と2013年では生育量に大きな差が生じたことから、窒素追肥の効果についても分けて評価する方が適切と思われる。

生育量が小さく、窒素固定能が低いと想定された2012年のR5, R8においては、両伸育型とも窒素追肥によって分枝数が大きく増加し（表 3-15）、葉面積の拡大とすべての部位の乾物重、子実重の増加が見られた（図 3-21, 表 3-16, 3-18）。また、その反応性については、両[CO₂]区で同様であった。光合成能に関しては、窒素追肥による有意な促進は必ずしも認められなかったが、高[CO₂]区では両伸育型に対して効果的に作用した（図 3-23 ~ 3-25）。また、SPAD値については、特にR6の高[CO₂]区において両伸育型とも窒素追肥により高く維持されていた（図 3-26）。前節で考察したとおり、ダウンレギュレーションが少なからず発現し、光合成速度が標準[CO₂]≧高[CO₂]区という大小関係にあったR5においても、窒素追肥を処理した場合には標準[CO₂]区≧高[CO₂]区という関係にあったこと、R6においても高いSPAD値を示したことから、窒素追肥による

ダウンレギュレーションの軽減が示唆された。

2012 年は両伸育型とも地下部の乾物重が小さく（表 3-16）、根粒着生数もかなり少ないことが観察された。窒素固定能の測定は行っていないが、両伸育型とも固定窒素の吸収量はかなり少なかったと推測される。これらのことから、高[CO₂]条件下で生育前半の生育量が確保できず、根や根粒菌の活性が低いと想定されるダイズにおいて、生育後半の窒素追肥処理は伸育型の違いを問わず、ダウンレギュレーションを軽減するとともに、物質生産量および子実生産量の確保に有効であると考察された。サンプリング数が少ないために参考データに止まるが、窒素固定能がなく、吸収する窒素を土壌中の窒素（本節では完全に施肥窒素）に依存する En1282 の R8 における個体乾物重が、高[CO₂]条件下で窒素追肥により約 34%増加したこと（データ略）は、この考察を支持するものといえるかもしれない。

生育量が大きく、窒素固定能が高いと想定された 2013 年の R5 において、高[CO₂]区の両伸育型の乾物重に対する窒素追肥の効果は見られなかった（表 3-17）。また、R8 における個体乾物重および子実重に対する窒素追肥の効果も見られなかった（表 3-19）。光合成能においても、[CO₂]区に関わらず、両伸育型とも窒素追肥の有意な効果は認められなかった。一方で、無限型の特に下位葉においては、基肥区で高[CO₂]により光合成能が低下したのに対し、基肥+追肥区では低下が認められなかった（図 3-23~3-25）。個葉の光合成速度と葉の窒素含量は正の相関を示すことから（牧野ら 1988）、窒素追肥により高[CO₂]による葉の窒素濃度低下が軽減されたことがその要因と考えられた。しかしながら、光合成能の測定を行った個葉の SPAD 値と葉内[CO₂]については、窒素追肥の影響は見られず（図 3-26, 3-28）、個体全体の葉の窒素濃度についても、基肥+追肥区では基肥区と同程度の高[CO₂]による低下が確認された（表 3-20）。また、葉の C/N 比についても、基肥区と同様に基肥+追肥区においても高[CO₂]により高まっていたことから（図 3-27）、ダウンレギュレーションによって光合成能が低下してもおかしくない生理状態であったと考えられる。一方、Seneweera ら（2011）は、イネにおける光合成のダウンレギュレーションは、展開葉では葉身の窒素分配量が減少することにより、下位葉は老化が促進されることによるものであり、糖の蓄積はダウンレギュレーションの要因ではなく結果であると報告している。また、タバコにおいても、同様の報告がなされている（Miller ら 1997）。葉の老化の促進による光合成能の低下がダウンレギュレーションそのものであるとするならば、高[CO₂]区の無限型の下位葉で見られた窒素追

肥による光合成能の低下の軽減は、ダウンレギュレーションが軽減されたことを意味する。しかしながら、葉の窒素濃度の低下やC/N比の上昇など、ダウンレギュレーション発現と関係するシグナルも同時に確認されたことから、2013年における窒素追肥がダウンレギュレーションの発現を軽減したか否かは判然としなかった。なお、葉面積あたりの葉の窒素含量を算出したところ、有意差は認められなかったが、基肥区よりも基肥+追肥区の方がやや高かった(図 3-29)。しかし、無限型の標準[CO₂]区と高[CO₂]区で反応性に差が見られなかったことから、このことが高[CO₂]区における下位葉の光合成能の維持に寄与していたかは明らかでない。

高[CO₂]が葉の老化を促進すること(Fangmeierら2000, Ludewig and Sonnewald 2000, Zhuら2009, Seneweeraら2011, Haoら2012)、またダイズの窒素固定能は最大繁茂期(R3~R4)をピークにして以後低下すること(高橋ら2003, 高橋2005)から、高[CO₂]条件下のダイズに対するR2以降の窒素追肥は、光合成能を高く維持し、R8における物質生産量と子実生産量の増加をもたらすと予測された。しかし、2013年のように高[CO₂]条件下で生育前半の生育量が確保され、根や根粒菌の活性が高いと想定されるダイズにおいて、生育後半の窒素追肥が光合成能をやや高く維持する可能性はあるものの、R8における物質生産量および子実生産量の増加には結び付きにくく、効果は低いと考察された。

以上のことをまとめると、高[CO₂]条件下のダイズに対する生育後半の窒素追肥は、生育前半までの生育量と根あるいは根粒の活性によって効果が分かれた。すなわち、十分な固定窒素の吸収を期待できないダイズに対する窒素追肥は、光合成のダウンレギュレーション発現を軽減し、R8における物質生産量および子実生産量の確保に寄与する可能性が高いが、十分な固定窒素の吸収が可能なダイズに対しては、その効果が低いと考えられた。

2. 窒素追肥が伸育型の異なるダイズに及ぼす影響

無限型は、栄養成長期間が長いこと、未発達で終わる花房が存在することなど、有限型にはない特性を有する(国分2010)。よって、体内での炭素あるいは窒素のソース/シンクバランス等が異なると考えられることから、伸育型間で高[CO₂]条件下における窒素追肥の効果にも差が見られるのか否かは興味深い事象であるとともに、将来のダイズ栽培における品種選定等の面で有益な情報になると考えられた。

2012年、2013年の高[CO₂]区における光合成速度、気孔伝導度、蒸散速度に対する窒素追肥の影響は、両伸育型とも同様であった（図 3-23 ~ 3-25）。また、年次間で大きな数値差や反応性の違いが見られた葉面積や SPAD 値、さらには R8 における乾物重、子実重についても、両伸育型は窒素追肥に対して同様の反応性を示した（図 3-21, 3-26, 表 3-16 ~ 3-19）。以上のことから、高[CO₂]条件下の無限型に対する窒素追肥の影響は、有限型と同様であると考察された。

橋本（1980）によれば、ダイズに対する開花期ごろの窒素追肥は、条件によっては増収効果が認められるという。本節では、高[CO₂]条件下においてもそれと同様の効果が期待できるのか、またそれは伸育型の違いによる影響を受けるのかということについて、生理的な面から検証することが主な目的であった。その結果、高[CO₂]条件下において、①生育後半の窒素追肥の効果の大小は、根粒窒素固定活性の大小に依存すること、②窒素固定能が低いダイズではダウンレギュレーションの発現が軽減され、物質生産量および子実生産量の増加に寄与する可能性が高いこと、③窒素固定能が高いダイズでは物質生産量および子実生産量の増加には結び付きにくいこと、④窒素追肥に対して、両伸育型は同様の反応性を示すことが明らかとなった。これらのことは、将来のダイズ栽培における品種選定、あるいはダイズの遺伝的改良の方向性を決める上で、有益な情報であると考えられた。

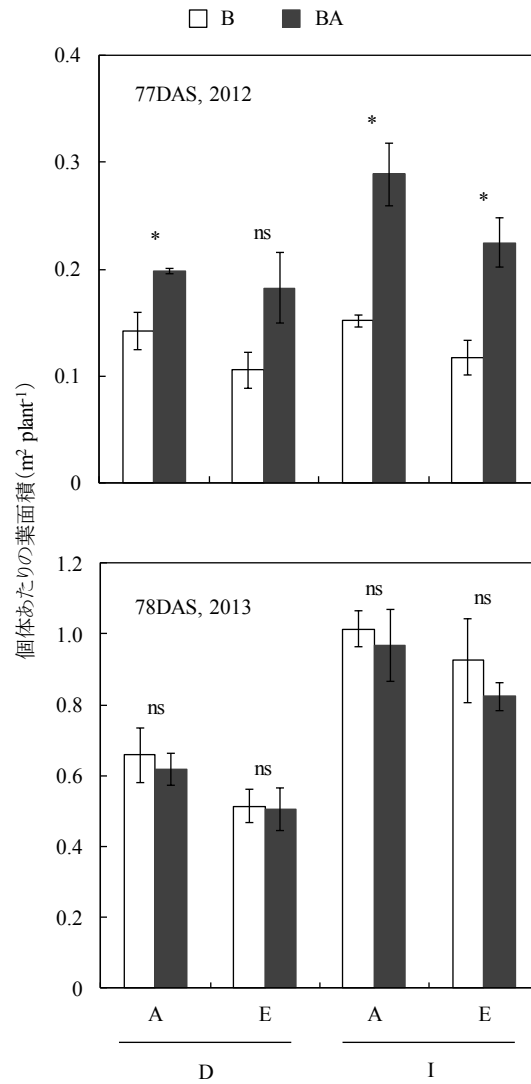


図3-21. 個体あたりの葉面積(2012-2013)
 A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区, D:有限型, I:無限型.
 B:基肥区, BA:基肥+追肥区. 縦線は標準誤差(n=3or5)を示す. *はそれぞれ5%水準で処理間に有意差があることを示す. nsは処理間に有意差がないことを示す.

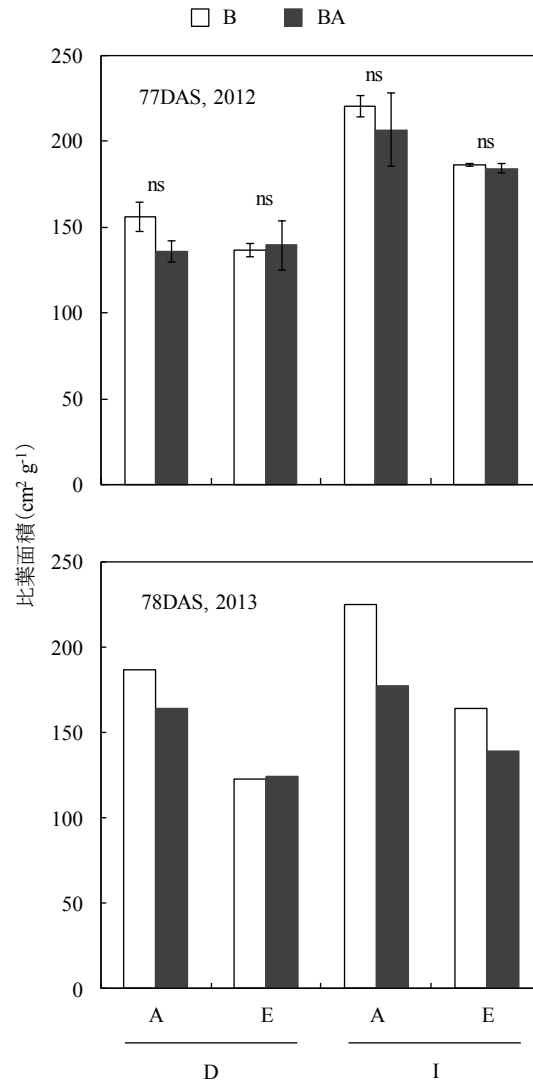


図3-22. 比葉面積 (2012-2013)

A: 標準 $[\text{CO}_2]$ 区, E: 高 $[\text{CO}_2]$ 区, D: 有限型, I: 無限型.
 B: 基肥区, BA: 基肥+追肥区. 比葉面積は各個体ごとに着生した全葉を対象に算出した. 縦線は標準誤差 (n=3) を示す. ただし, 78DAS, 2013は2個体のみ測定のため, 標準誤差は示していない. nsは有意差がないことを示す.

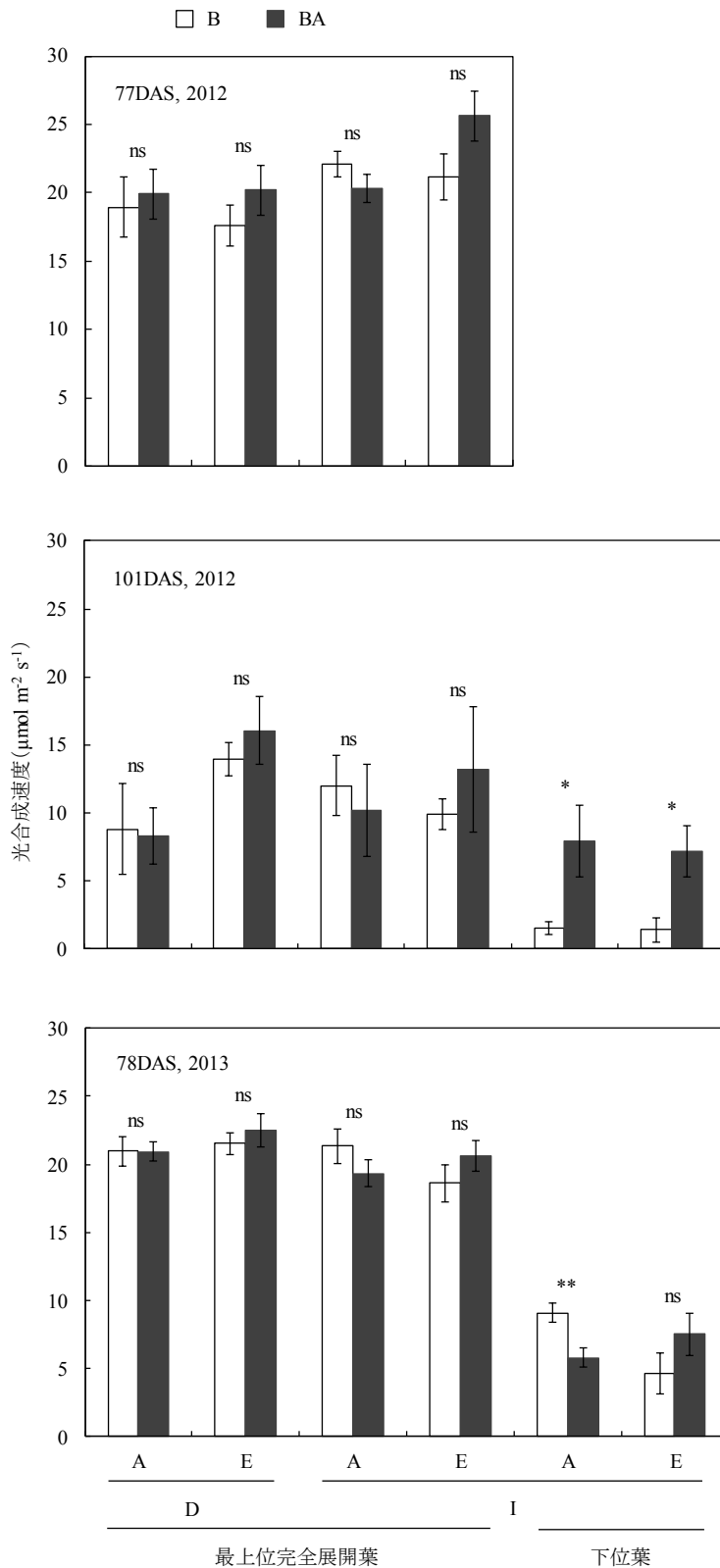


図3-23. 最上位完全展開葉と下位葉の光合成速度(2012-2013)
 A: 標準 $[\text{CO}_2]$ 区, E: 高 $[\text{CO}_2]$ 区, D: 有限型, I: 無限型. B: 基肥区, BA: 基肥+追肥区.
 Iの下位葉は, Dの測定葉が着生した葉位と同じ葉位の頂小葉のこと. 縦線は標準誤差
 (n=5)を示す. *, **はそれぞれ5%, 1%水準で処理間に有意差があることを示す. また,
 nsは有意差がないことを示す.

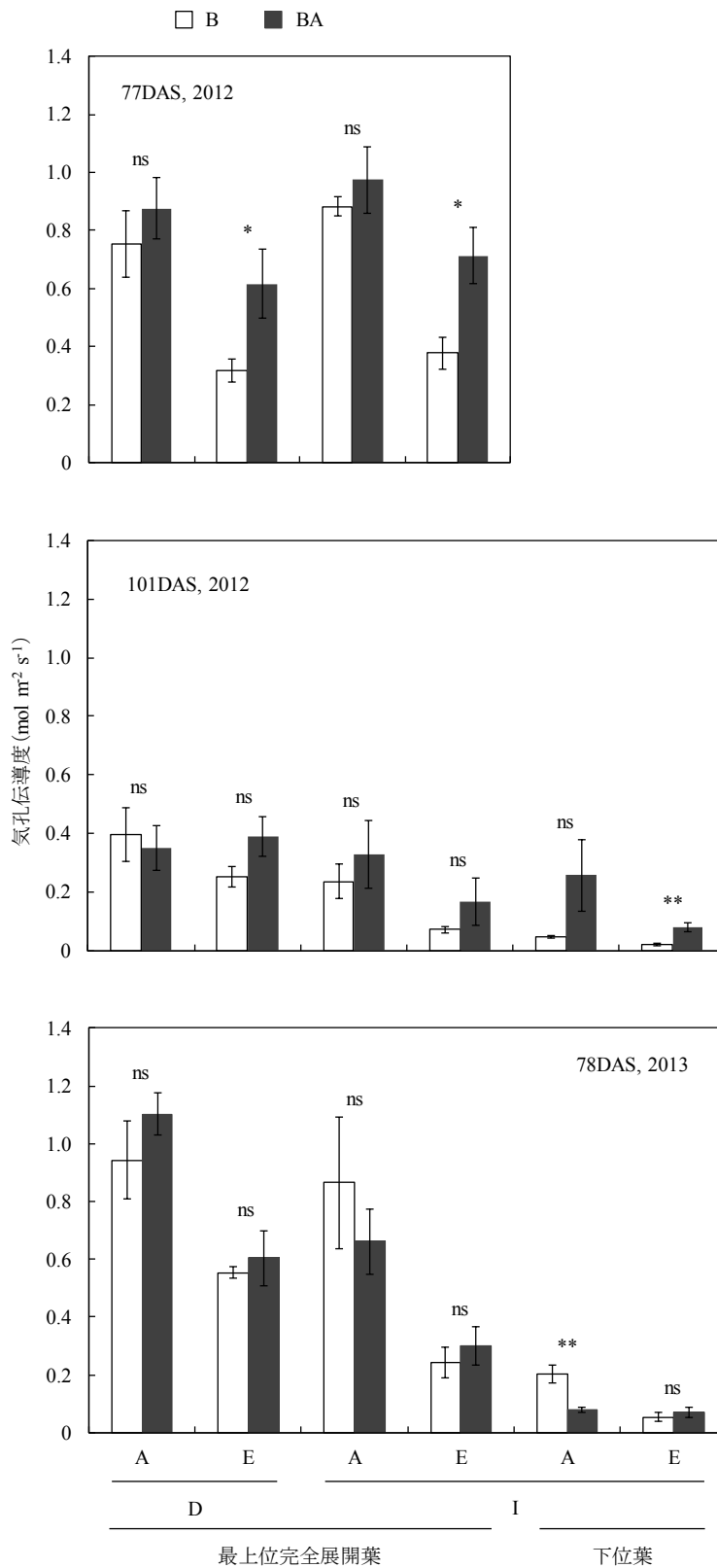


図3-24. 最上位完全展開葉と下位葉の気孔電導度(2012-2013)
 A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区, D:有限型, I:無限型. B:基肥区, BA:基肥+追肥区.
 Iの下位葉は, Dの測定葉が着生した葉位と同じ葉位の頂小葉のこと. 縦線は標準誤差
 (n=5)を示す. *, **はそれぞれ5%, 1%水準で処理間に有意差があることを示す. また,
 nsは有意差がないことを示す.

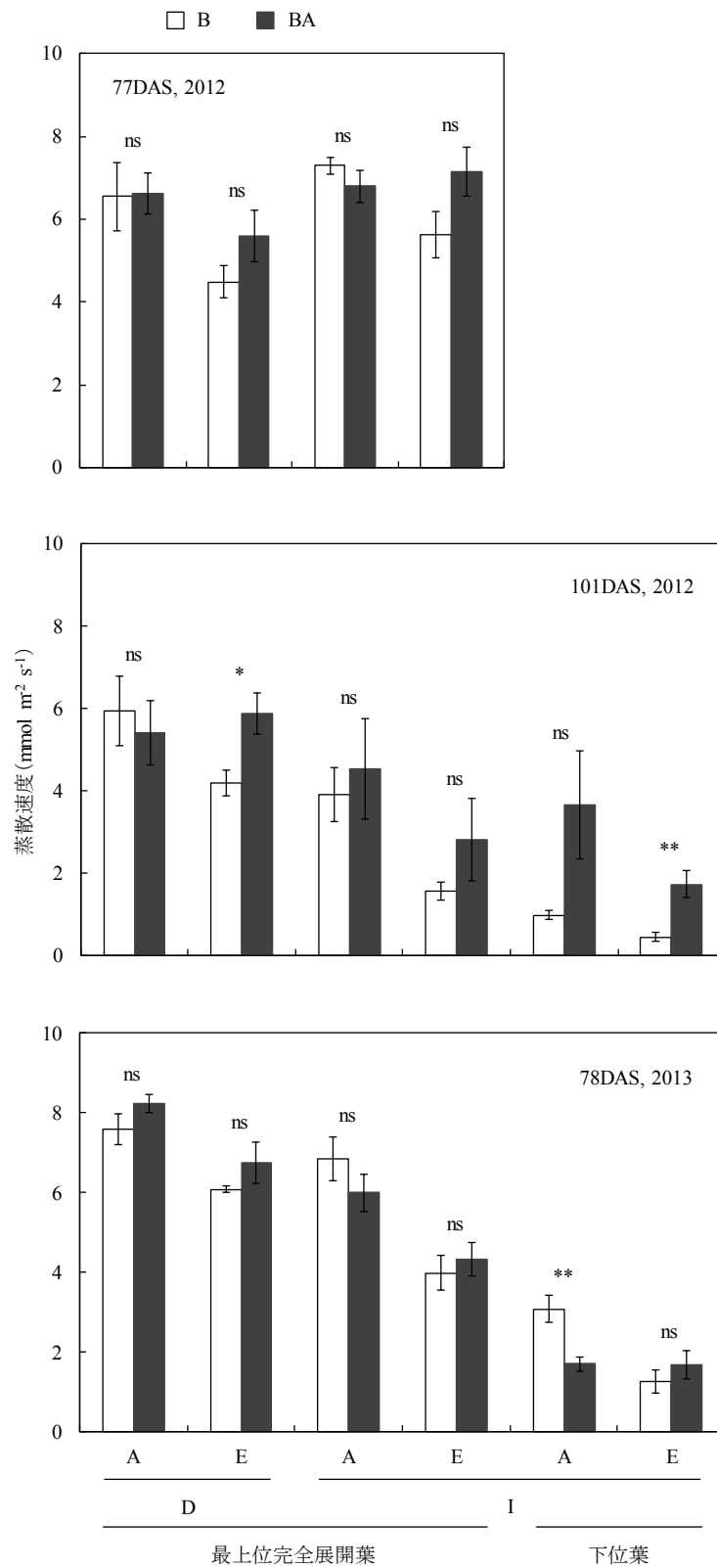


図3-25. 最上位完全展開葉と下位葉の蒸散速度(2012-2013)
 A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区, D:有限型, I:無限型, B:基肥区, BA:基肥+追肥区.
 Iの下位葉は, Dの測定葉が着生した葉位と同じ葉位の頂小葉のこと. 縦線は標準誤差
 (n=5)を示す. *, **はそれぞれ5%, 1%水準で処理間に有意差があることを示す. また,
 nsは有意差がないことを示す.

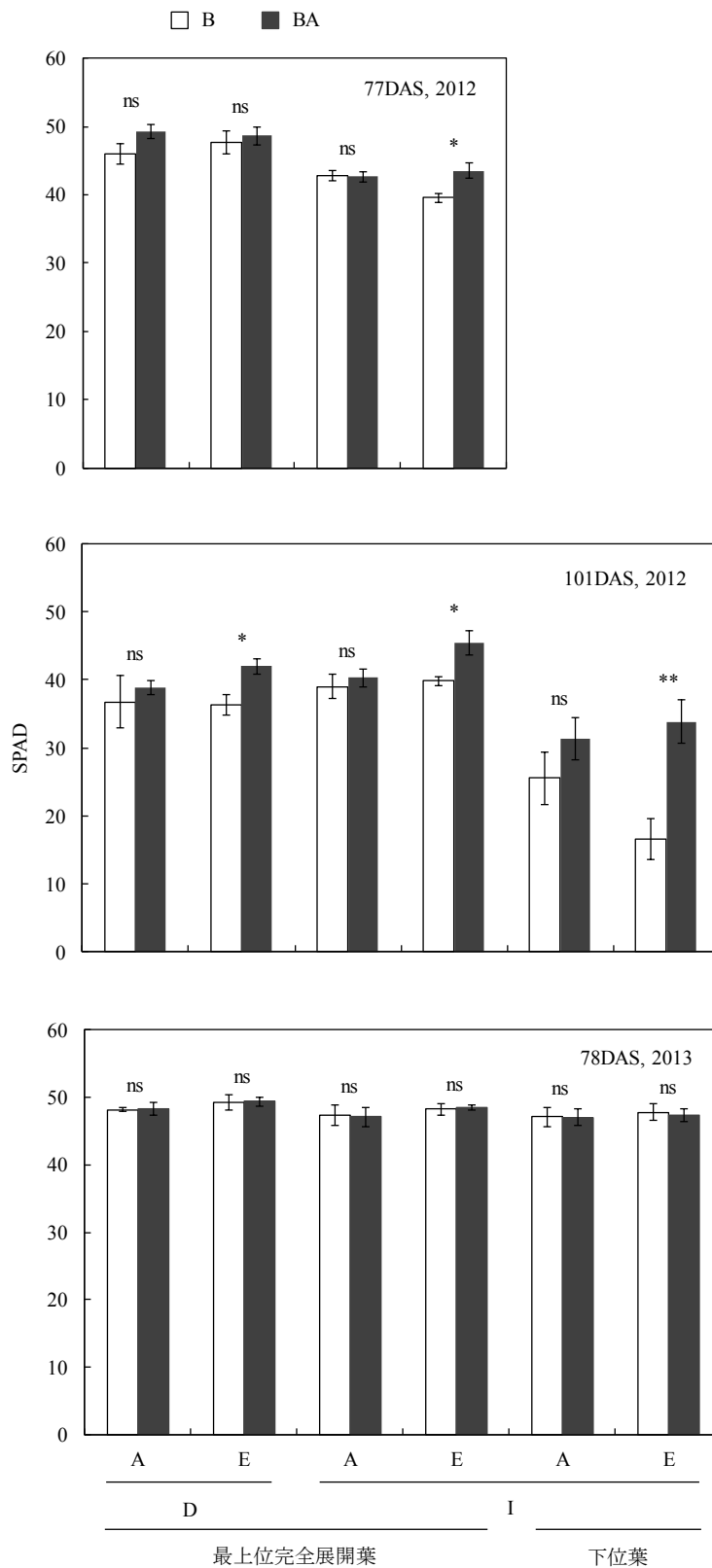


図3-26. 最上位完全展開葉と下位葉のSPAD値(2012-2013)
 A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区, D:有限型, I:無限型. B:基肥区, BA:基肥+追肥区.
 Iの下位葉は, Dの測定葉が着生した葉位と同じ葉位の頂小葉のこと. 縦線は標準誤差
 (n=5)を示す. *, **はそれぞれ5%, 1%水準で処理間に有意差があることを示す. また,
 nsは有意差がないことを示す.

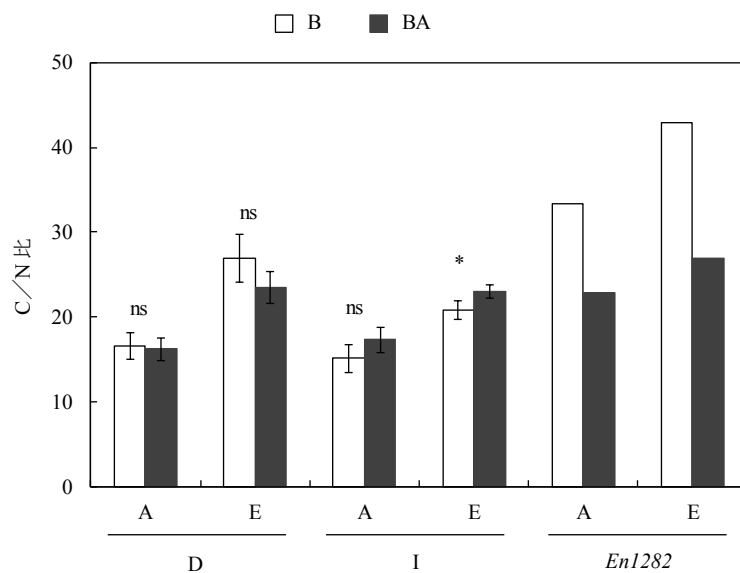


図3-27. 子実肥大始期における葉のC/N比(2013)
 A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無限型, *En1282*: 根粒非着生系統.
 B: 基肥区, BA: 基肥+追肥区. 縦線は標準誤差(n=5)を示す(ただし, *En1282*は
 n=2or3のため, 標準誤差は示していない). *は5%水準で処理間に有意差がある
 ことを示す. また, nsは有意差がないことを示す.

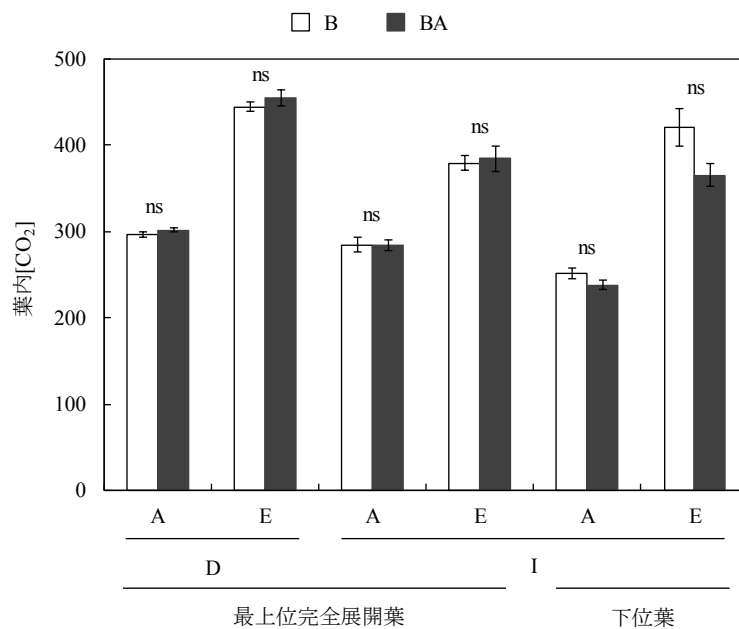


図3-28. 最上位完全展開葉と下位葉の葉内CO₂濃度 (2013)
 A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無定型. B: 基肥区, BA: 基肥+追肥区.
 Iの下位葉は, Dの測定葉が着生した葉位と同じ葉位の頂小葉のこと. 縦線は標準誤差 (n=5)を示す. nsは有意差がないことを示す.

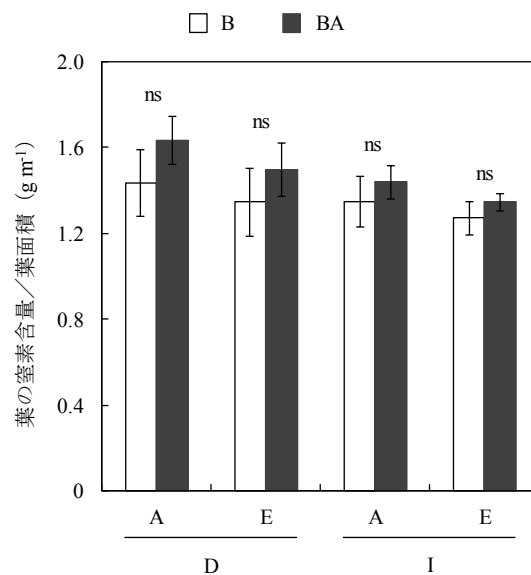


図3-29. 葉面積あたりの葉の窒素含量(2013)
 A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無限型.
 B: 基肥区, BA: 基肥+追肥区. 縦線は標準誤差(n=5)
 を示す. nsは有意差がないことを示す.

表3-15. 各生育ステージにおける各生育指標(2012-2013)

	[CO ₂]	窒素 施用	主茎長 (cm)		分枝数 (plant ⁻¹)		主茎節数 (plant ⁻¹)		分枝節数 (plant ⁻¹)		総節数 (plant ⁻¹)	
			D	I	D	I	D	I	D	I	D	I
2012	子実肥大初期	A	32.2	65.5	3.7	2.3	11.0	21.0	11.0	11.7	22.0	32.7
		B	29.8	71.1	5.3	6.7	11.3	24.0	18.7	37.7	30.0	61.7
	E	BA	(0.93)	(1.08)	(1.45)	(2.86)	(1.03)	(1.14)	(1.70)	(3.23)	(1.36)	(1.89)
		B	24.7	64.5	4.3	1.7	9.7	20.3	11.7	7.0	22.7	27.3
	成熟期	BA	27.5	66.7	4.7	9.0	11.0	23.3	13.7	30.7	24.7	54.0
		A	(1.11)	(1.03)	(1.08)	(5.40)	(1.14)	(1.15)	(1.17)	(4.38)	(1.09)	(1.98)
2013	子実肥大初期	A	33.3	91.3	—	—	—	—	—	—	—	—
		B	31.2	78.2	—	—	—	—	—	—	—	—
		BA	(0.94)	(0.86)	—	—	—	—	—	—	—	—
		B	28.9	89.8	—	—	—	—	—	—	—	—
		BA	32.2	81.8	—	—	—	—	—	—	—	—
		A	(1.11)	(0.91)	—	—	—	—	—	—	—	—
	成熟期	A	83.0	164.3	3.0	5.4	14.4	25.2	15.0	39.8	29.4	65.0
		B	85.5	170.8	5.4	5.2	14.2	25.6	21.4	40.8	35.6	66.4
		BA	(1.03)	(1.04)	(1.80)	(0.96)	(0.99)	(1.02)	(1.43)	(1.03)	(1.21)	(1.02)
		B	86.7	174.1	3.8	5.4	15.0	25.4	16.6	35.4	31.6	60.8
		BA	80.9	174.6	5.8	3.8	14.0	26.4	22.4	27.6	36.4	54.0
		A	(0.93)	(1.00)	(1.53)	(0.70)	(0.93)	(1.04)	(1.35)	(0.78)	(1.15)	(0.89)
子実肥大初期	A	85.8	178.9	3.8	4.5	15.0	25.8	18.3	35.0	33.3	60.8	
	B	92.65	167.8	4.8	4.3	14.8	25.5	13.8	31.5	28.5	57.0	
	BA	(1.08)	(0.94)	(1.27)	(0.94)	(0.98)	(0.99)	(0.75)	(0.90)	(0.86)	(0.94)	
	B	87.1	176.9	5.8	3.5	15.5	26.3	29.8	26.0	45.3	52.3	
	BA	76.7	169.4	5.5	6.3	13.5	25.5	26.8	40.5	40.3	66.0	
	A	(0.88)	(0.96)	(0.96)	(1.79)	(0.87)	(0.97)	(0.90)	(1.56)	(0.89)	(1.26)	

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無限型, B: 基肥区, BA: 基肥+追肥区. 数値はサンプリングした3~5個体の平均値. 括弧内の数値はBに対するBAの相対値(BA/B)を示す.

表3-16. 子実肥大始期における各部位の乾物重(2012)

[CO ₂]	窒素施用	葉		茎+葉柄		莢		地下部		個体	
		D	I	D	I	D	I	D	I	D	I
A	B	9.2 *	6.9 *	6.7 *	6.3 *	1.8 *	—	8.4 *	6.4	26.1 *	19.6
	BA	14.6 (1.59)	14.5 (2.10)	10.9 (1.61)	14.2 (2.25)	5.6 (3.16)	0.0	12.6 (1.50)	11.2 (1.75)	43.7 (1.67)	40.0 (2.04)
E	B	7.7	6.3 *	5.6	5.4 *	2.9	—	8.5	6.1 **	24.7	17.7 **
	BA	13.3 (1.73)	12.2 (1.94)	9.5 (1.69)	11.6 (2.16)	4.5 (1.54)	—	13.4 (1.57)	11.7 (1.93)	40.7 (1.65)	35.5 (2.00)
[CO ₂](C)		ns	ns	ns	ns	ns	—	ns	ns	ns	ns
追肥(N)		*	**	*	**	**	—	**	**	**	**
C×N		ns	ns	ns	ns	ns	—	ns	ns	ns	ns

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. D: 有限型, I: 無限型. B: 基肥区, BA: 基肥+追肥区.

数値はサンプリングした3個体の平均値(単位:g). 括弧内の数値はBに対するBAの相対値(BA/B)を示す.

*, **はそれぞれ5%, 1%水準で処理間に有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表3-17. 子実肥大始期における各部位の乾物重(2013)

[CO ₂]	窒素施用	葉		莖+葉柄		莢		地下部		個体	
		D	I	D	I	D	I	D	I	D	I
A	B	35.1	45.3	34.5	51.5	23.2	17.6	25.8	28.6	118.6	143.1
	BA	37.6 (1.07)	55.7 (1.23)	35.1 (1.02)	66.7 (1.30)	22.7 (0.98)	12.3 (0.70)	30.3 (1.17)	35.4 (1.24)	125.6 (1.06)	170.2 (1.19)
E	B	41.7	56.3	41.0	58.6	19.1	16.1	34.9	30.0	136.7	161.0
	BA	40.7 (0.98)	59.2 (1.05)	38.3 (0.94)	61.7 (1.05)	18.9 (0.99)	7.8 (0.48)	30.8 (0.88)	32.4 (1.08)	128.7 (0.94)	161.2 (1.00)
	[CO ₂](C)	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns
	追肥(N)	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns
	C×N	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. D: 有限型, I: 無限型. B: 基肥区, BA: 基肥+追肥区.

数値はサンプリングした5個体の平均値(単位:g). 括弧内の数値はBに対するBAの相対値(BA/B)を示す.

*は5%水準で処理間に有意差があることを示し, nsは有意差がないことを示す.

表3-18. 成熟期における個体乾物重, 精粒重およびその関連形質 (2012)

[CO ₂] 窒素 施用	個体乾物重 (g plant ⁻¹)		精粒重 (g plant ⁻¹)		精粒数 (plant ⁻¹)		百粒重 (g)		莢数 (plant ⁻¹)	
	D	I	D	I	D	I	D	I	D	I
A	55.2 ns (1.11)	73.8 ns (1.10)	21.4 ns (1.24)	21.5 ns (1.58)	91 ns (1.35)	102 ns (1.58)	23.5 ns (0.92)	21.0 ns (1.00)	49 ns (1.47)	49 ns (1.78)
B	61.3 ns (1.11)	81.5 ns (1.10)	26.6 ns (1.24)	34.0 ns (1.58)	123 ns (1.35)	162 ns (1.58)	21.6 ns (0.92)	21.0 ns (1.00)	72 ns (1.47)	87 ns (1.78)
E	58.6 ns (1.21)	85.3 ns (1.03)	26.4 ns (1.26)	26.2 ns (1.39)	107 ns (1.30)	135 ns (1.23)	24.7 ns (0.98)	19.4 ** (1.12)	58 ns (1.29)	68 ns (1.19)
[CO ₂](C) 追肥(N) C×N	ns ns ns	ns ns ns	* * ns	ns * ns	ns * ns	ns ns ns	ns ns ns	ns ns ns	ns * ns	ns ns ns
[CO ₂] 窒素 施用	総実歩合 (%)		一莢粒数 (pod ⁻¹)		節数 ^{**} (plant ⁻¹)		収穫指数			
	D	I	D	I	D	I	D	I	D	I
A	95.9 ns (0.96)	97.0 ns (0.97)	1.90 ns (0.94)	2.09 * (0.90)	22 * (1.36)	33 * (1.89)	0.383 ns (1.13)	0.292 * (1.41)	0.433 ns (1.13)	0.413 ** (1.41)
E	94.7 ns (1.02)	94.5 ns (1.04)	1.89 ns (1.01)	2.01 ns (1.02)	23 ns (1.09)	27 ns (1.98)	0.450 ns (1.05)	0.317 ** (1.31)	0.474 ns (1.05)	0.417 ** (1.31)
[CO ₂](C) 追肥(N) C×N	ns ns ns	ns ns ns	ns ns ns	ns ns ns	ns ns ns	ns ** ns	ns ns ns	* ns ns	ns ** ns	ns ** ns

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無限型, B: 基肥区, BA: 基肥+追肥区.

数値はサンプリングした3個体の平均値; 括弧内の数値はBに対するBAの相対値 (BA/B)を示す.

**は1%水準で処理間に有意差があることを示し, nsは有意でないことを示す.

※成熟期の節数は欠測のため, 参考値として子実肥大初期の節数を示す.

表3-19. 成熟期における個体乾物重, 精粒重およびその関連形質(2013)

[CO ₂] 窒素 施用	個体乾物重 (g plant ⁻¹)		精粒重 (g plant ⁻¹)		精粒数 (plant ⁻¹)		百粒重 (g)		莢数 (plant ⁻¹)	
	D	I	D	I	D	I	D	I	D	I
A	123.8 (0.95)	187.5 (0.94)	56.3 (0.94)	83.3 (0.89)	169 (0.99)	289 (0.92)	33.5 (0.95)	28.7 (0.98)	88 (1.00)	146 (0.93)
B	143.3	178.3	62.3	70.1	197	243	31.6	28.9	101	120
BA	117.8 (0.95)	175.8 (0.94)	53.2 (0.94)	74.4 (0.89)	167 (0.99)	267 (0.92)	31.8 (0.95)	28.1 (0.98)	88 (1.00)	136 (0.93)
E	139.3 (0.97)	182.1 (1.02)	63.0 (1.01)	68.5 (0.98)	189 (0.96)	248 (1.02)	33.2 (1.05)	28.0 (0.97)	99 (0.98)	123 (1.02)
[CO ₂](C) 追肥(N) C×N	ns ns ns	ns ns ns	ns ns ns	ns ns ns	ns ns ns	ns ns ns	ns ns ns	ns ns ns	ns ns ns	ns ns ns
[CO ₂] 窒素 施用	総実歩合 (%)		一莢粒数 (pod ⁻¹)		節数 (plant ⁻¹)		収穫指数			
	D	I	D	I	D	I	D	I	D	I
A	98.1 (1.01)	98.7 (0.99)	1.92 (0.99)	1.99 (0.98)	33 (0.86)	61 (0.94)	0.455 (0.99)	0.441 (0.96)	0.455 (1.03)	0.441 (0.96)
B	99.0	97.3	1.90	1.96	29	57	0.450	0.424	0.450	0.375
BA	99.2 (1.00)	99.2 (0.98)	1.95 (0.98)	2.02 (1.00)	45 (0.89)	52 (1.26)	0.435 (1.03)	0.393 (0.96)	0.435 (1.03)	0.375 (0.96)
E	99.1	96.9	1.91	2.02	40	66	0.450	0.375	0.450	0.375
[CO ₂](C) 追肥(N) C×N	ns ns ns	ns ns ns	ns ns ns	ns ns ns	** ns ns	ns ns ns	ns ns ns	ns ns ns	ns ns ns	** ns ns

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無限型, B: 基肥区, BA: 基肥+追肥区.

数値はサンプリングした4個体の平均値, 括弧内の数値はBに対するBAの相対値(BA/B)を示す.

**は1%水準で処理間に有意差があることを示し, nsは有意でないことを示す.

表3-20. 子実肥大初期における葉の炭素および窒素の濃度と蓄積量(2013)

[CO ₂]	窒素 施用	濃度 (%)						蓄積量 (g)					
		C			N			C			N		
		D	I	En1282	D	I	En1282	D	I	En1282	D	I	En1282
A	B	42.53	43.80	41.60	2.68	3.06	1.29	14.90	19.84	13.13	0.91	1.38	0.42
	BA	42.57 (1.00)	43.09 (0.98)	42.23 (1.02)	2.69 (1.00)	2.56 (0.84)	1.85 (1.43)	16.01 (1.07)	23.97 (1.21)	15.84 (1.21)	0.99 (1.09)	1.40 (1.01)	0.69 (1.64)
E	B	42.32	42.93	41.77	1.66	2.09	0.99	17.65	24.18	23.76	0.66	1.15	0.56
	BA	42.54 (1.01)	42.90 (1.00)	41.92 (1.00)	1.86 (1.12)	1.87 (0.90)	1.69 (1.70)	17.31 (0.98)	25.40 (1.05)	20.97 (0.88)	0.74 (1.11)	1.11 (0.96)	0.76 (1.34)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無限型, En1282: 根粒非着生系統, B: 基肥区, BA: 基肥+追肥区.
 数値は5個体(ただし, En1282は2or3個体)の平均値, 括弧内の数値はBに対するBAの相対値(BA/B)を示す.

表3-21. 成熟期における各部位の窒素濃度と蓄積量 (2013)

[CO ₂]	窒素 施用	濃度 (%)											
		茎		莖		子実		地下部		子実		地下部	
		D	I	D	I	D	I	D	I	D	I	D	I
A	B	0.60	0.35	1.07	0.62	6.63	6.27	1.71	1.66				
	BA	0.63	0.62	1.03	0.76	6.59	6.46	1.92	1.91				
		(1.05)	(1.75)	(0.95)	(1.22)	(0.99)	(1.03)	(1.13)	(1.15)				
E	B	0.54	0.46	0.97	0.68	6.33	6.33	1.60	1.58				
	BA	0.74	0.69	0.93	0.71	6.31	6.30	1.68	1.74				
		(1.36)	(1.50)	(0.96)	(1.05)	(1.00)	(1.00)	(1.04)	(1.10)				

[CO ₂]	窒素 施用	蓄積量 (g)											
		茎		莖		子実		地下部		子実		地下部	
		D	I	D	I	D	I	D	I	D	I	D	I
A	B	0.123	0.140	0.252	0.228	3.719	5.254	0.389	0.470	4.483	6.092	1.657	1.657
	BA	0.113	0.246	0.223	0.250	3.504	4.787	0.479	0.501	4.318	5.785	2.685	2.685
		(0.91)	(1.76)	(0.89)	(1.10)	(0.94)	(0.91)	(1.23)	(1.07)	(0.96)	(0.95)	(1.62)	(1.62)
E	B	0.135	0.206	0.263	0.228	3.945	4.431	0.463	0.478	4.806	5.343	1.786	1.786
	BA	0.159	0.323	0.253	0.247	3.987	4.351	0.477	0.554	4.877	5.476	2.655	2.655
		(1.18)	(1.57)	(0.96)	(1.08)	(1.01)	(0.98)	(1.03)	(1.16)	(1.01)	(1.02)	(2.24)	(2.24)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. D: 有限型, I: 無限型, En1282: 根粒非着生系統. B: 基肥区, BA: 基肥+追肥区. 数値は4個体(ただし, En1282は1個体のみ)の平均値. 括弧内の数値はBに対するBAの相対値(BA/B)を示す.

第3節 小括

前節までは、高[CO₂]・高温条件下において、ダイズのシンク能の強化あるいは窒素追肥が、光合成のダウンレギュレーション発現を軽減するのか、物質生産量および子実生産量の増加に結び付くのかという点について検証した。それらの結果を踏まえ、本節では将来の地球環境下で現状以上のダイズ多収生産を実現するために、収量ポテンシャルが高いと考えられる無限型の活用とそれに窒素追肥を組み合わせた栽培方法が有効か否かについて検討する。

本章において、シンク能が高いと想定された無限型 (Ziska and Bunce 2000, Ainsworth ら 2004, 2007) や栄養体の大きいダイズ系統が、生育後半で必ずしも高い光合成能を維持するわけではないことが明らかとなった (図 3-11 ~ 3-16)。このことは、単に生育量を大きくするだけではダウンレギュレーションの発現を軽減する「高いシンク能」とはならないことを意味する。また、高[CO₂]条件下における生育後半の窒素追肥は、体内のソース/シンクバランスを改善すると期待されたが、根粒菌の窒素固定活性が高いと考えられるダイズにおいては、その十分な有効性は認められなかった。高[CO₂]条件下においても、窒素吸収については固定窒素と肥料窒素の競合があることから、両者の吸収を同時に高めることは難しく、十分な窒素追肥で体内 (特に葉) の窒素濃度が高まるというほど単純ではないと考えられる。炭素に関してはシンク能、窒素に関してはソース能として機能する根粒菌との共生が、そのバランスの改善を困難にしていると予想された。このことについて、生育量が大きく、収量ポテンシャルが高かったと考えられる 2013 年の無限型の子実重が、窒素追肥を施した場合においても増加しなかったことをもとに考察する。その要因として、以下の 3 つが考えられた。

1 つ目は、根粒着生が良好で、かつ生育後半まで根粒活性が高く維持されたために、追肥窒素を利用するに至らなかったことである。生育後半は根粒菌が肥料窒素に対して鈍感になることが知られる (海妻ら 2003)。しかし、それは老化に伴う根粒活性の低下と連動していると考えられる。よって、生育後半であっても、根粒活性が高い状態を維持している場合には、固定窒素と追肥窒素の吸収において競合が継続するのではないかと、前章でも論じたように、窒素吸収に伴うエネルギー消費量 (炭素消費量) を考えると、追肥窒素を選択する方が効率は良いが、ダウンレギュレーションが発現していたことから、ダイズ体内は炭素余剰状態 (炭素のソース能が高い状態) にあったと考えられる。

体内の C/N 比を改善すべく、あえて固定窒素を選択して炭素消費量を増やす（炭素のシンク能を高める）という生理的反応が起こっていた可能性は否定できない。なお、このことについては土壤中の残存肥料窒素量、あるいはダイズ体内のウレイド態窒素含量の測定を行っていないために、推測に止まる。

2つ目は、根の成長がポットによる空間的な制限を受けて、地上部と地下部のバランス、延いては体内のソース/シンクバランスが不均衡となったことである。地下部の乾物重が小さかった 2012 年に比べて、2013 年は相対的に根の成長が妨げられ、養分の吸収等において制限を受けたと考えられる。実際に、環境変化に対して比較的安定した形質である茎根重比（中村ら 1988）を年次間で比較したところ、伸育型の違い、窒素追肥の有無に関わらず、2013 年の方が大きいことが確認された（表 3-22）。よって、盆栽のように、地下部の成長制限が地上部の生育を制限していた可能性は高い（彦坂ら 2013）。地下部では、地上部に比べて炭素のシンク能、窒素のソース能が相対的に低下していたと推測される。Arp (1991) は、ポットサイズとダウンレギュレーションの間には有意な正の相関がある（ポットサイズ効果）と報告している。その一方で、根域に制限のない条件下で栽培した場合においてもダウンレギュレーションが発現するという報告（Seneweera ら 2002, Long ら 2004, Rogers ら 2004）があるため、根域制限がダウンレギュレーション発現の必要条件とはならないが、ポットの物理的な制限が子実生産に少なからず影響を与えているものと考えられた（Masle ら 1990）。ただし、窒素追肥を行っていない場合でも同様の結果が得られていることから、窒素追肥が子実重の増加に結び付かなかった直接的な要因とはならないかもしれない。

3つ目は、無限型の収穫指数の低さである。2013 年の無限型は、窒素追肥の有無に関わらず、高[CO₂]によって収穫指数が低下する傾向にあった（表 3-19）。これと関連して、Ainsworth ら（2002）は、品種、生育型、早晚性等に関わらず、ダイズは他の作物と比べて高[CO₂]による収穫指数の低下が安定的に見られると報告している。窒素追肥を行った無限型は、窒素追肥を行わなかった無限型と比較して、節あたりの莢数が 20%程度少なかったこと（表 3-19）、茎の窒素濃度および窒素蓄積量が高く（表 3-21）、莢先熟の傾向にあったことから、相対的に窒素の受容能が低かったと推測される。無限型であるにも関わらず、稔実歩合が高いこと（表 3-19）は、その推測を支持するものである。様々なストレスによる落花・落莢を最小限に抑え、より多くの莢実が確保された無限型に対する窒素追肥の効果に関心が持たれる。

本節では、光合成のダウンレギュレーションの軽減と増収を実現するにあたり、炭素のシンク能の強化、窒素のソース能の強化に着目して論じてきた。ダイズは根粒菌と共生する作物であるが故に、炭素のシンク、窒素のソースが地下部に存在する。本研究において、窒素を十分に受容できるシンク能の強化、つまりは同時に着莢数を増加させることの重要性も示された。このことは子実重の増加に直結するだけではなく、窒素のソース／シンクバランスの維持、延いてはダウンレギュレーションの軽減によって、間接的にも子実重の増加に結び付くと推測される。高[CO₂]・高温条件下におけるソース／シンクバランスという観点で、無限型は必ずしも有限型より優れるわけではなく、有限型と同程度のダウンレギュレーションを発現する場合があることも明らかとなった。しかしながら、有限型と比べて絶対的な子実生産量が多いのは確かであり、かつ増加の余地も大きいと考えられることから、将来的にダイズの多収生産を目指すにあたり、無限型を積極的に活用する意義は大きいと考えられる。遺伝的あるいは栽培管理技術的な手法による高[CO₂]・高温条件下での子実生産効率の改良は、生育後半における窒素追肥の有効性を高めるとともに、ダイズの収量性向上に寄与するものと思われる。

表3-22. 成熟期における茎根重比の年次間比較

窒素 施用	年次	D		I	
		A	E	A	E
B	2012	0.452	0.439	0.752	0.649
	2013	0.895 (1.98)	0.860 (1.96)	1.379 (1.83)	1.488 (2.29)
BA	2012	0.480	0.418	0.716	0.643
	2013	0.747 (1.56)	0.765 (1.83)	1.537 (2.15)	1.446 (2.25)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. D: 有限型, I: 無限型.

B: 基肥のみ, BA: 基肥 + 追肥. 数値はサンプリングした3or4個体の
の平均値. 括弧内の数値は2012年に対する2013年の相対値.

茎根重比=茎乾物重/地下部乾物重.

第4章 総合考察

第2章では、窒素吸収能の異なるダイズ系統、中でも超着生系統が高[CO₂]・高温条件下で示す物質生産能、子実生産能とそれを決定する大きな要因である光合成能、窒素固定能について解析した。そして、超着生系統の可能性とそれを高[CO₂]・高温条件下で最大限活用するための今後の方向性について検討した。第3章では、シンク能が高いと考えられる無限型が、高[CO₂]・高温条件下で光合成のダウンレギュレーションを発現しにくく、子実生産量の増加程度が大きいのか検証した。併せて、生育後半における十分な窒素追肥処理がダウンレギュレーションの軽減と子実生産量の増加に効果的なのか検証した。以上を踏まえた上で、本章では超着生系統および無限型の有する特性をソース能/シンク能の面から整理し、将来の地球環境に対するそれら系統の適応性について考察するとともに、今後の課題について検討する。

植物体内、とりわけ葉のC/N比は、各種酵素の遺伝子発現量や活性を調節して代謝制御するだけでなく、栄養成長相から生殖成長相への転換を制御するシグナルとなることが知られ (Coruzzi and Zhou 2001)、体内の様々な生理的反応に複雑に関与している。すなわち、体内のC/N比が良好で、かつ十分量の炭素および窒素が確保されていれば、旺盛な栄養成長が継続されるが、炭素および窒素含量が「高C/低N」状態となった場合には、花芽形成や葉の老化あるいは葉内窒素の再分配が促進される (Ono ら 1996, Stitt and Krapp 1999, Wingler ら 2006, Lim ら 2007)。繰り返し述べてきたが、高[CO₂]条件下では炭素のソース能が高まるために、植物体内 (特に葉内) は「高C/低N」状態となる傾向にある。このシグナルがフィードバックを引き起こして光合成のダウンレギュレーションが発現するとの見解が多い (Jifon and Wolfe 2002, Aranjuelo ら 2008, Sanz-Sáez ら 2010)。このことは、高[CO₂]条件下では比較的早い段階で体内のC/N比が高まり、十分な栄養体を確保できないままに子実生産を迎える場面が増えることを示唆する。よって、将来のダイズ栽培において、体内での光合成産物の消費量あるいは受容量を増やすとともに、窒素供給量の増加あるいは窒素利用効率の改善によって窒素吸収量を増やして一定のC/N比を保つこと、つまりは炭素および窒素についてのソース/シンクバランスを良好に保つことが重要である (Drake ら 1997, Urban 2003)。

ダイズの根の5~7倍の呼吸量を示す根粒 (阿江ら 1983, Purcell and Sinclair 1995) は、光合成産物の重要なシンクであるとともに、ダイズに窒素を供給するソースでもある。

よって、超着生系統は、高[CO₂]・高温条件下においてダウンレギュレーションの程度が小さく、通常着生系統よりも優れた物質生産能および子実生産能を示すことが期待された。しかしながら、生育前半は高[CO₂]・高温による光合成能および窒素固定能の促進が見られる場合が多かったものの（図 2-18, 2-19, 2-44）、生育後半の高[CO₂]・高温による光合成能と窒素固定能の低下程度は通常着生系統よりもやや大きく（図 2-17~2-19, 2-44）、R8 における乾物重と子実重およびそれらの高[CO₂]・高温による増加程度も同等以下であった（表 2-17, 2-24, 2-33, 2-39）。このことから、生育前半は高[CO₂]・高温条件に対して高い適応性を示すが、生育後半における適応性は通常着生系統よりやや劣ると評価された。また、根粒着生数を劇的に増加させるだけでは、ダウンレギュレーションの軽減と子実重の増加には結び付かないことが示唆された。この要因を探るため、高い子実重が確保された 2007 年の R8 に注目すると、超着生系統の個体全体の C/N 比は、高[CO₂]によりやや高まっていたが、それに対して窒素蓄積量の減少は確認されず、炭素蓄積量の増加にのみ起因していた（表 4-1）。また、子実重に加え、稔実歩合も非常に高かったことから（表 2-45）、子実生産に見合う十分な窒素（着生した莢実を満たす窒素）を吸収していたが、相対的にそれを上回る過剰な炭素が蓄積していたと推測される。このことから、超着生系統では窒素のソース能ではなく、炭素のシンク能の不足がダウンレギュレーション発現の主要因となる可能性が高いと考えられた。

高[CO₂]・高温条件下における超着生系統の実用化に向け、そうした環境条件に対する適応性を高めるためには、①炭素蓄積量を相対的に低下させるシンク能の強化、②窒素蓄積量を相対的に増加させるシンク能の強化が重要と考えられる。①については根粒活性を高めて窒素固定に伴う炭素の消費量を増やすこと、②については莢実数を増やして窒素の受容量を高めることが超着生系統の特性を活かした効率的な手段と思われる。ダイズと根粒菌は相互依存的であり、窒素要求量の多い莢実数が増加すれば、根粒からの窒素の取り去りが盛んとなり、窒素固定能が高く維持される（尾形ら 1984）。そして、窒素固定能が高ければ、炭素の消費量も増え、体内で余剰となる炭素量が減少すると考えられるためである。また、第 2 章第 3 節において、生育期間をとおして超着生系統の根乾物重は通常着生系統を下回っていることが確認された（図 2-39）。超着生系統の多くは、根粒を多量に着生するが故に、通常着生系統と比べて根量が少なく、土壌窒素や施肥窒素の吸収量が少ないことが知られる（Day ら 1986, Gremaud and Harper 1989, Ohyama ら 1993, Takahashi ら 2005a, b, 高橋 2007）。言い換えれば、超着生系統は固定

窒素への依存度がとりわけ大きいことから、窒素固定能が低下すると物質生産量および子実生産量の確保が困難になると考えられる。このような意味でも、超着生系統にとって生育期間をとおして窒素固定能を高く維持することは重要であろう。

無限型は、栄養成長期間が長く、着莢数も多いことから、炭素および窒素のシンク能が高いと考えられる。よって、超着生系統とは異なる観点から、高[CO₂]・高温条件下におけるダウンレギュレーションの程度が小さく、有限型よりも優れた物質生産能および子実生産能を示すことが期待された。しかしながら、R2においては高[CO₂]・高温による光合成能の促進と乾物重の増加が見られる場合が多かったものの(図 3-6, 3-11, 3-12, 表 3-6), R5以降のダウンレギュレーションの程度は有限型と同等であり(図 3-11 ~ 3-16), 乾物重および子実重の増加程度についても有限型と差がないと考察された(図 3-5, 3-6, 表 3-5, 3-6)。同一の[CO₂]条件下で R8 の乾物重, 子実重を比較した場合には, ほぼ一貫して無限型 > 有限型という関係にあったが(表 3-6), 生育後半の高[CO₂]・高温条件に対する適応性, すなわち, そうした条件による促進・増加程度という観点においては, 有限型と同等である評価された。R5における葉の C/N 比は有限型よりもむしろ低かったが(表 3-11), R8における個体あたりの窒素蓄積量が高[CO₂]によって低下していたこと(表 3-12), 窒素追肥により光合成能が高まる可能性が示唆されたことから(図 3-23 ~ 3-25), 無限型では相対的な窒素のソース能の不足が制限要因となり, ダウンレギュレーションを発現する可能性が高いと考えられた。

高[CO₂]・高温条件下で無限型の有する高い収量ポテンシャルを活かすためには, 窒素の吸収量を増やすことが特に重要と考えられる。そのうち, 第3章第2節で検討した生育後半における窒素追肥は, 最も容易で有効な手段のひとつである。しかしながら, 本研究では30日溶出タイプの被覆尿素(基肥窒素の約10倍量)を土壌表面に散布する手法を採用したが, それが最適な方法であったかは明らかでない。ダイズに対する窒素施肥については, これまでに施肥量, 施肥時期, 施肥形態, 施肥位置など様々な検討がなされ, 多くの有効な技術が確立されている。しかしながら, わが国における主要ダイズ品種は圧倒的に有限型が多く, それら技術が有限型と異なる特性を持つ無限型にとっても有効かどうかは検討の余地がある。高[CO₂]・高温条件下における無限型にとって最適な窒素施肥法の確立のため, さらなる検証が必要であろう。また, 窒素吸収量を増やす手段としては, やはり窒素固定能を高めることが重要と思われる。第3章第1節で, 2012年の無限型は根粒着生数が極めて少ないことが観察され, R5における個体乾物重

は有限型よりも小さかった (表 3-5). 一方, 2013 年の無限型は, R2 には多くの根粒数が確保され, それ以降の個体乾物重は有限型より大きかった (表 3-6). このことは, 無限型の固定窒素への依存度が相対的に有限型よりも高いこと, また初期生育を良好にして早期に窒素固定能を高めることが, 無限型の収量ポテンシャルの発現に繋がり得ることを示唆する. Masuda ら (1989) によれば, 莢切除によって窒素のシンク能を低下させた場合, 有限型の窒素固定能は低下したが, 無限型は低下しなかったという. これは無限型の栄養成長期間が長いために, 茎+葉柄が継続してシンク能として機能することに起因したと考察している. よって, 無限型では窒素のシンク能の不足には陥りにくいことから, 超着生系統のように根粒からの窒素の取り去りを盛んにして窒素固定能を高めるという観点ではなく, 土壌条件を最適にして根粒活性そのものを高めることに重きを置くことが重要と考えられる. 根粒菌にとって好適な土壌条件については, 将来予測される環境ストレスとともに後述したい.

超着生系統と無限型はいずれも優れた特性を有するが, 将来の気候条件下で実用化させるために, 改善すべき形質があることも明らかとなった. その中で, 超着生系統の気孔伝導度が高[CO₂]によって著しく低下すること, 窒素利用効率および窒素蓄積量あたりの子実生産効率が低いことについては, 第 2 章第 4 節で述べたとおりである. また, 超着生系統は, 概して初期生育が緩慢であることが知られ (高橋ら 2003), このことがその後の生育量に影響を及ぼしている可能性は高い. 超着生系統のこれら形質の遺伝的改良は, 窒素固定能をはじめとする生理機能をさらに高めることに繋がると思われる. 次に, 無限型の形質について検討したい. ダイズは高[CO₂]による増収程度がイネ科主要作物より小さいことが多く, それは収穫指数の低下程度が大きくことに起因している (Ainsworth ら 2002). 無限型は通常, 粒茎比 (子実重/茎乾物重) が有限型よりも小さい場合が多いが, 高[CO₂]・高温条件下においてもその大小関係は変わらないようである (図 4-1). 無限型において, R2 以降の旺盛な物質生産を効率的に莢実形成に転換することが重要であり, この生理的メカニズムの解明と遺伝的な手法による形質の改善は, 高[CO₂]・高温条件下における無限型の収量ポテンシャルをより一層高めるものと思われる. また, 耐倒伏性についても改善の余地があると思われる. 本章と同一の無限型系統を用い, 耐倒伏性の低さが要因で収量増加に結び付かなかつたとする報告 (長南ら 2014) がある. 耐倒伏性を備えた無限型品種も存在するが, その主茎長の大きさから有限型と比べて倒伏する可能性は高いと考えられる. ダイズの倒伏軽減対策として,

播種時期や栽植密度を適正にして健全な植物体を養成すること、中耕・培土、摘心などが一般的であるが、これまでに経験のないほどの強い暴風雨など、いわゆる異常気象の発生が増加すると予測される将来の地球環境下では、耐倒伏性がさらに強い無限型品種の作出と選定も重要になるであろう。

最後に、将来的に現状よりも頻発することが予測される代表的な環境ストレス条件下での超着生系統あるいは無限型の栽培について言及したい。一般に、気温が高くなれば、作物の乾燥ストレスは助長される（巽 2007）。一方で、超着生系統はその親品種よりも根量が少なく（Day ら 1987, Gremaud and Harper 1989, Ohyama ら 1993, Takahashi ら 2005a, b, 高橋 2007）、土壌水分の吸収（Ohyama ら 1993）と体内輸送の能力（松波 2006）が劣るため、乾燥ストレスを受けやすい。そして、乾燥ストレスを受けた場合には、気孔伝導度の低下に伴う光合成速度の低下程度が大きい（松波 2006）。また、無限型は吸水と蒸散のバランスを示す葉面積／根乾物重が高[CO₂]・高温条件下においても有限型より大きいことから（図 4-2）、相対的に乾燥ストレスを受けやすい形質と考えられる。さらに、ダイズの窒素固定能は、他のマメ科作物と比較しても乾燥ストレスに著しく弱いことが知られる（Sinclair and Serraj 1995）。一般に、高[CO₂]条件下では、気孔伝導度の低下に伴って水利用効率が改善されるため、乾燥ストレスの回避に有利に働くと考えられるが、その反面、葉温の上昇を引き起こすことが知られる。Yoshimoto ら（2005）によれば、高[CO₂]条件（大気+200 μmol mol⁻¹）下におけるイネの水利用効率は約 19% 向上した一方で、葉温は 0.2～1℃上昇したという。本研究においても、R5 における無限型の葉温は 1℃前後上昇していたことが確認された（図 3-17）。この葉温上昇がダイズの生理・生態反応にどのような影響を及ぼすのかは明らかでないが、乾燥条件も気孔閉鎖をもたらすことから、高[CO₂]・高温条件との混在が想定される将来は葉温上昇がより深刻な問題となる可能性が高いと考えられる。また、根粒菌は過湿条件における酸素欠乏にも敏感に反応することが知られる。この過湿ストレスは、多数の根粒を有する超着生系統にとってとりわけ重大な問題である。また、根域が浅くなる過湿条件下では倒伏の可能性が高まるため、倒伏耐性の弱い無限型にとっても適正な土壌水分条件が重要である。地球温暖化により局地的な降雨や乾燥が増えると予測される中、近年開発された地下水位制御システム FOEAS（島田ら 2009）や畑地用地下灌漑システム OPSIS（島田ら 2014）は適度な土壌水分を保ちつつ、通気性にも優れた土壌条件を維持することから、将来的にダイズの安定生産により一層寄与するものと思われる。一方、半乾燥地

のような降雨を望めない地域では、塩イオンを含んだ灌漑水を用いることによる土壌の塩類化が今後さらに問題になると予測される。一般に、塩ストレス条件下では作物の生育量や収量が減少する（巽 2007）。これに関連して、超着生系統は、塩ストレス条件下において高い窒素吸収能の維持とナトリウムの地上部への輸送抑制により、通常着生系統よりも耐塩性に優れるという興味深い報告（Yasuta and Kokubun 2014）がなされている。将来的に塩類の集積が予測される地域では、根粒着生能の高い品種の選定、あるいは発芽率や根粒着生数を高める栽培管理技術が重要であることが示唆される。ここでは、将来的に発生頻度が高まることが予測される代表的な環境ストレスのみ挙げたが、この他にも現状では問題となっていない病害虫など、生育量や収量の確保にマイナスとなる様々な要因が生じることが予想される。そうした条件下においても、超着生系統や無限型の優れた特性を最大限に、かつ安定的に引き出すことができるよう作物学や育種学など多方面の分野からの戦略立てがますます重要になるとと思われる。

本章では、超着生系統と無限型の高[CO₂]・高温条件に対する適応性と今後の課題について論じてきた。地球の大気[CO₂]あるいは気温の上昇が問題視されるようになって以来、世界各地でダイズを含めた様々な作物の栽培試験が実施され、高[CO₂]・高温条件下で示す生理・生態的反応性について多数の知見が集積してきた。そして、その結果の多くは、期待を下回る生育量あるいは収量であるように思われる。このことに関して、既存の主要ダイズ品種は高[CO₂]・高温条件に十分適応できない可能性もあることから、様々な遺伝資源を評価することが重要であるとの Ziska and Bunce (2000) の見解には同感である。また、本研究も含め、環境ストレスの混在しない「最適な」栽培条件下での反応性に目を向けたものが圧倒的に多いと思われる。地球の大気[CO₂]が 400 μmol mol⁻¹ を超えようとしている今、高[CO₂]・高温条件下における作物の栽培試験は、様々な環境ストレスとの複合的な影響を加味した生理・生態的反応の解明にも本格的に取り組まなければならない段階にあるのではないだろうか。

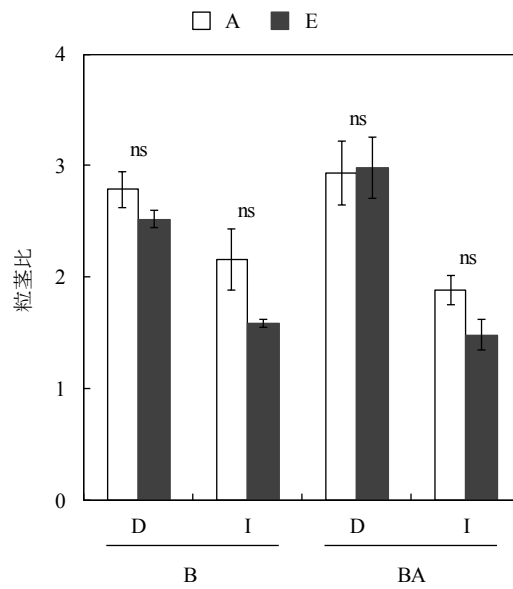


図4-1. 粒茎比(2013)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区, D: 有限型, I: 無限型.
 B: 基肥区, BA: 基肥+追肥区. 縦線は標準誤差(n=4)を示す. nsは有意差がないことを示す.
 粒茎比 = 子実重 / 茎乾物重.

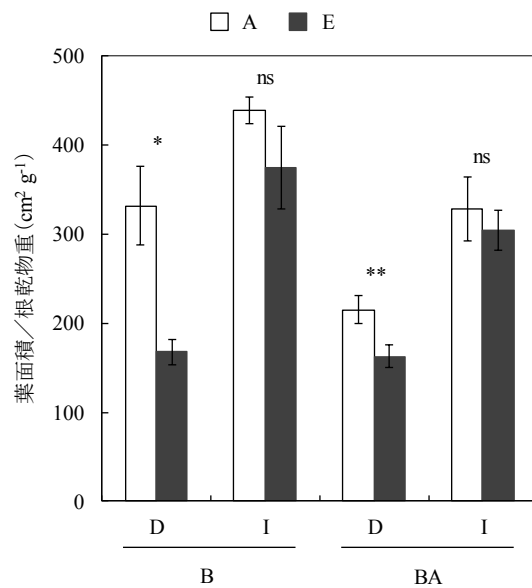


図4-2. 子実肥大始期における根乾物重に対する葉面積の割合 (2013)
 A:標準[CO₂]区, E:高[CO₂]区, D:有限型, I:無限型.
 B:基肥区, BA:基肥+追肥区. 縦線は標準誤差 (n=5)
 を示す. nsは有意差がないことを示す.

表4-1. 成熟期における個体あたりの炭素および窒素の蓄積量とC/N比(2007)

系統	[CO ₂]	蓄積量(g plant ⁻¹)		C/N比
		C	N	
エンレイ	A	61.13	5.09	12.03
	E	63.50 (1.04)	4.79 (0.94)	13.26 (1.10)
En-b0-1	A	57.83	5.30	10.91
	E	60.71 (1.05)	5.44 (1.03)	11.19 (1.03)
En1282	A	24.40	0.63	38.66
	E	21.09 (0.86)	0.55 (0.86)	38.76 (1.00)

A: 標準[CO₂]区, E: 高[CO₂]区. 高温区の結果を代表して示す. 数値は4個体測定時の平均値. 括弧内の数値はAに対するEの相対値(E/A).

摘要

第1章 緒言

将来の地球は、高 CO₂ 濃度 ([CO₂])・高温環境になることが確定的である。また、急増する世界人口を賄うため、穀物生産量の大幅な増加が急務である。その中で、食品や油糧、飼料として重要なダイズは、今後需要が増すと予想されることから、将来予測される地球環境下でダイズの収量を高める意義は大きい。一方、高[CO₂]条件下に長期的にさらされた作物は、その条件に馴化して光合成能が低下する、いわゆる光合成のダウンレギュレーションを発現する場合が多い。その主な発現要因は、光合成器官への炭水化物の蓄積、体内（特に葉内）窒素濃度の低下であることから、高[CO₂]条件下では炭素の消費能あるいは受容能、窒素の供給能と受容能を高めることが重要といえる。根粒超着生ダイズ品種・系統（以下、超着生ダイズ）は、多量の根粒菌の呼吸に伴う炭素の消費能と窒素固定による窒素供給能に優れる。また、栄養成長期間が長く、着莢数の多い無限伸育型ダイズ（以下、無限型ダイズ）は、炭素および窒素の受容能に優れる。本論文では、超着生ダイズと無限型ダイズは、ダウンレギュレーションが少なく、高[CO₂]・高温条件へ高い適応性を持つという仮説を検証するため、高[CO₂]・高温条件下におけるそれらダイズ品種・系統の生理・生態的反応を解析した。

第2章 CO₂濃度と温度が窒素吸収能の異なるダイズ品種・系統に及ぼす影響

[CO₂]と温度の異なる条件下で、窒素吸収能の異なるダイズ品種・系統がどのような物質生産および子実生産を示すのか、その中でも超着生ダイズの優れた特性が、高[CO₂]・高温条件下で有利に作用するのか明らかにすることを目的とした。遺伝的に窒素固定能の異なる根粒通常着生ダイズ品種・系統（以下、通常着生ダイズ：エンレイ、タマホマレ、Shinpaldalkong2）、超着生ダイズ（En-b0-1、関東100号、SS2-2）、根粒非着生ダイズ系統（以下、非着生ダイズ：En1282）を供試した。温度勾配チャンバー（TGC）内にて、処理区として、標準[CO₂]区（A：外気[CO₂]）と高[CO₂]（E：外気+200 μmol mol⁻¹）、低温区（L：外気-約 2℃）、中温区（ほぼ外気温）、高温区（H：外気+約 2℃）を設けてポット栽培し、物質生産量および子実生産量、光合成能、窒素蓄積能を測定した。

高[CO₂]・高温条件下における物質生産量について、栄養成長期、莢伸長始期においては、両着生ダイズとも高[CO₂]および高温により個体乾物重が増加した。また、その増加程度は、

両着生サイズで同等だった。一方、成熟期においては、高[CO₂]あるいは高温による個体乾物重の増加が見られなかった。その要因として、莢実数の不足による物質生産のフィードバック、高[CO₂]や高温等による老化促進が考えられた。また、莖乾物重は高[CO₂]により安定的に増加する部位であったが、非着生サイズではその増加が見られなかったことから、サイズにおいても高[CO₂]による乾物重の増加を得るには、十分な窒素の供給が必須であり、それには窒素固定能が重要な働きをすることが明らかとなった。子実生産量に関しても、高[CO₂]・高温による促進は見られなかったが、それは品種・系統の本来有する子実生産能が最大限に発現していたためと推測された。

個葉の光合成能は、開花始期の両着生サイズにおいて高[CO₂]により促進され、その促進程度は超着生サイズで大きかった。一方、子実肥大始期では高[CO₂]による促進は見られず、超着生サイズではむしろ低下した。高[CO₂]区の葉内[CO₂]は、標準[CO₂]区より高かったにも関わらず、CO₂利用効率が低かったことから、気孔伝導度の低下に伴う高温ストレス、老化促進による生理機能の低下、ダウンレギュレーションがCO₂同化能の低下の主な要因と考えられた。

窒素固定能の指標となる個体あたりのアセチレン還元活性（ARA）について、開花期の高[CO₂]区の超着生サイズにおいては高温により促進されたが、子実肥大始期では高温により低下した。これは根粒重、根粒数の減少と根粒一粒あたりのARAの低下に起因したと考えられた。また、超着生サイズの個体あたりのARAは、いずれの処理区においても通常着生サイズより高かった。さらに、成熟期における個体のC/N比は高[CO₂]により高まる傾向にあったが、通常着生サイズでは炭素の増加、窒素の減少に起因していたのに対し、超着生サイズでは炭素の増加のみに起因していた。

以上のことから、超着生サイズは高[CO₂]・高温条件下において、生育前半は通常着生サイズよりも生産機能が高まるが、生育後半は通常着生サイズよりも生産機能が低下しやすいことが明らかとなった。この要因として、超着生サイズの窒素利用効率が低いこと、窒素固定に伴うエネルギー消費量が多いことが考えられた。

第3章 高[CO₂]・高温が生育型の異なるサイズ品種・系統の生産機能に及ぼす影響

高[CO₂]・高温条件下で無限型サイズが有限伸育型サイズ品種・系統（以下、有限型サイズ）よりも優れた生産機能を示すのか、また生育後半における窒素追肥がダウンレギュレーションの軽減と生産機能の向上に効果的なのか明らかにすることを目的とした。刈交

1222 (おおすず×Athow) の有限型／無限型ダイズ系統を供試し、TGC 内の高温区域 (外気 +2 ~ 3°C) にてポット栽培した。処理区として、標準[CO₂]区 (A : 外気[CO₂]) と高[CO₂] (E : 外気 +200 μmol mol⁻¹)、基肥区 (B : 基肥時のみ窒素施用) と基肥 + 追肥区 (BA : 基肥の他に基肥窒素の約 10 倍量を開花期と子実肥大始期に等分して施用) を設け、光合成能、葉の炭素／窒素の濃度および蓄積量、物質生産量および子実生産量を測定した。

開花期の個体乾物重は、無限型ダイズのみ高[CO₂]により増加したが、子実肥大始期では両伸育型において増加は認められなかった。光合成能についても、開花期は両伸育型とも高[CO₂]により促進されたが、子実肥大始期においては促進が見られなかった。また、両伸育型とも高[CO₂]により子実肥大始期における葉の炭素蓄積量は増加、窒素濃度は低下、窒素蓄積量は減少したことから、無限型ダイズにおいても有限型ダイズと同程度のダウンレギュレーション発現が示唆された。成熟期における個体乾物重について、有限型ダイズは高[CO₂]により増加したのに対し、無限型ダイズは低下した。これには子実重の低下が大きく影響していたが、子実以外の乾物重は高[CO₂]により増加したこと、ダウンレギュレーションが子実重を特異的に低下させるという知見はないことから、無限型ダイズにおいても高[CO₂]・高温条件下で子実重が増加する可能性が示唆された。また、無限型ダイズの子実重を含めたすべての部位の乾物重は、高[CO₂]・高温条件下において有限型ダイズより大きかった。

高[CO₂]・高温条件下における生育後半の窒素追肥の効果は、窒素固定活性に依存的であった。すなわち、窒素固定能が低い場合、子実肥大始期において窒素追肥により個体乾物重が増加した。同時期における光合成能の各指標についても、必ずしも有意差は認められなかったが、窒素追肥により高まった。また、子実生産量の増加にも効果的であった。一方、窒素固定能が高い場合、光合成能に対する窒素追肥の効果は低下し、物質生産量および子実生産量は増加しなかった。その要因として、体内の余剰炭素の消費量を増やすため窒素固定を優先したこと、ポットによる根域制限、収穫指数の低下に伴う窒素蓄積能の低下が考えられた。また、窒素追肥の効果について、両伸育型で差は見られなかった。

以上のことから、無限型ダイズは高[CO₂]・高温条件下で有限型ダイズよりも高い物質生産量および子実生産量を示すこと、生育前半の高[CO₂]による生産機能の促進程度が大きいこと、ダウンレギュレーションの発現程度と生育後半の高[CO₂]による生産機能の抑制程度は、有限型ダイズと同等であることが明らかとなった。また、窒素追肥は、固定窒素の吸収が不十分なダイズに対してのみ効果的であること、その効果の程度は、両伸育型で同等

であることが明らかとなった。

第4章 総合考察

本章は、超着生ダイズと無限型ダイズの高[CO₂]・高温条件への適応性について、ソース能/シンク能の面から考察する。高[CO₂]条件下ではダイズ体内が「高 C/低 N」状態へと移行することから、その改善が重要である。高[CO₂]・高温条件下において、炭素のシンク能と窒素のソース能に優れる超着生ダイズ、炭素および窒素のシンク能に優れる無限型ダイズは、それぞれ通常着生ダイズ、有限型ダイズと比較して、生育前半では同等以上に生産機能が高まった。一方、生育後半では超着生ダイズにおいては同等以上、無限型ダイズにおいては同程度に生理機能が低下し、ダウンレギュレーションが発現した。このことから、超着生ダイズと無限型ダイズは、高[CO₂]・高温条件へ高い適応性を持つという仮説は、生育前半においては実証されたが、生育後半では実証されなかった。

超着生ダイズにおいて、窒素蓄積量の減少は見られず、炭素蓄積量が増加したこと、子実重と稔実歩合が高かったことから、相対的に炭素のシンク能が不足していたと推測された。そのため、適応性を高めるためには、窒素固定能を高く維持して炭素消費能を高めること、着莢数を増やして窒素受容能の高めることが重要であると考察された。一方、無限型ダイズにおいては、窒素蓄積量が減少したこと、窒素追肥により光合成能が高まること示唆されたことから、相対的に窒素のソース能が不足していたと推測された。そのため、適応性を高めるためには、生育後半まで窒素固定能を高く維持して窒素供給能を高めること、最適な施肥法で窒素を追肥することが重要であると考察された。

引用文献

- 阿江教治・仁柴宏保 1983. ダイズ根系の酸素要求特性および水田転換畑における意義. 土肥誌 54: 453-459.
- 阿江教治 1985. 大豆根系の生理特性と増収問題. 農及園 60: 679-683.
- Akao, S. and Kouchi, H. 1992. A supernodulating mutant isolated from soybean cultivar Enrei. Soil Sci. Plant Nutr. 38: 183-187.
- Ainsworth, E.A., Davey, P.A., Bernacchi, C.J., Dermody, O.C., Heaton, E.A., Moore, D.J., Morgan, P.B., Naidu, S.L., Ra, H.Y., Zhu, X., Curtis, P.S. and Long, S.P. 2002. A meta-analysis of elevated [CO₂] effects on soybean (*Glycine max*) physiology, grown and yield. Global Change Biol. 8: 695-709.
- Ainsworth, E.A., Davey, P.A., Hymus, G.J., Osborne, C.P., Rogers, A., Blum, H., Nösberger, J. and Long, S.P. 2003. Is stimulation of leaf photosynthesis by elevated carbon dioxide concentration maintained in the long term? A test with *Lolium perenne* grown for 10 years at two nitrogen fertilization levels under Free Air CO₂ Enrichment (FACE). Plant Cell Environ. 26: 705-714.
- Ainsworth, E.A., Rogers, A., Nelson, R., Long, S.P. 2004. Testing the 'source-sink' hypothesis of down-regulation of photosynthesis in elevated [CO₂] in the field with single gene substitutions in *Glycine max*. Agric. Forest Meteorol. 122: 85-94
- Ainsworth, E.A. and Long, S.P. 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. New Phytol. 165: 351-372.
- Ainsworth, E.A., Rogers, A., Leakey, A.D.B., Heady, L.E., Gibon, T., Stitt, M. and Schurr, U. 2007. Does elevated atmospheric [CO₂] alter diurnal C uptake and the balance of C and N metabolites in growing and fully expanded soybean leaves? J. Exp. Bot. 58: 579-591.
- Allen, L.H.Jr., Vu, C.V., Valle, R., Boote, K.J. and Jones, P.H. 1988. Nonstructural carbohydrates and nitrogen of soybean grown under carbon dioxide enrichment. Crop Sci. 28: 84-94.
- Anten, N.P.R., Hirose, T., Onoda, Y., Kinugasa, T., Kim, H.Y., Okada, M. and Kobayashi, K. 2003. Elevated CO₂ and nitrogen availability have interactive effects on canopy carbon

- gain in rice. *New Phytol.* 161: 459-471.
- Aranjuelo, I., Irigoyen, J.J., Sánchez-Díaz, M., Nogués, S. 2008. Carbon partitioning in N₂ fixing *Medicago sativa* plants exposed to different CO₂ and temperature conditions. *Funct. Plant Biol.* 35: 306-317.
- Arnone, J.A., III, Gorden, J.C. 1990. Effect of nodulation, nitrogen fixation and CO₂ enrichment on the physiology, growth and dry mass allocation of seedlings of *Alnus rubra* Bong. *New Phytol.* 116: 55-66.
- Araya, T., Noguchi, K., and Terashima, I. 2006. Effects of carbohydrate accumulation on photosynthesis differ between sink and source leaves of *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Cell Physiol.* 47: 644-652.
- Arp, W.J. 1991. Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO₂. *Plant Cell Environ.* 14: 869-875.
- Bandara, D.C., Nobuyasu, H., Ofosu-Budu, K.G., Ando, T. and Fujita, K. 1998. Effect of CO₂ enrichment on biomass production, photosynthesis and sink activity in soybean cv. Bragg and its mutant nts 1007. *Soil Sci. Plant Nutr.* 44: 179-186.
- Booker, F.L., Miller, J.E., Fiscus, E.L., Pursley, W.A. and Stefanski, L.A. 2005. Comparative responses of container-versus ground-grown soybean to elevated carbon dioxide and ozone. *Crop Sci.* 45: 883-895.
- Boote, K.J. 1981. Responses of soybean in different maturity groups to March plantings in Southern USA. *Agron. J.* 72: 854-859.
- Bowes, G. 1991. Growth at elevated CO₂: Photosynthesis responses mediated through Rubisco. *Plant Cell Environ.* 14: 795-806.
- Bowes, G. 1993. Facing the inevitable: Plants and increasing atmospheric CO₂. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 44: 309-332.
- Carroll, B.J., McNeil, D.L. and Gresshoff, P.M. 1985a. Isolation and properties of soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] mutants that nodulate in the presence of high nitrate concentrations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 82: 4162-4166.
- Carroll, B.J., McNeil, D.L. and Gresshoff, P.M. 1985b. A supernodulation and nitrate-tolerant symbiotic (nts) soybean mutant. *Plant Physiol.* 78: 34-40.
- Coruzzi, G.M. and Zhou, L. 2001. Carbon and nitrogen sensing and signaling in plants:

- emerging 'matrix effects'. *Curr. Opin. Plant Biol.* 4: 247-253.
- Cox, P.M., Betts, R.A., Jones, C.D., Spall, S.A. and Totterdell, I.J. 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature* 408: 184-187.
- Cure, J.D., Israel, D.W. and Rufty, T.W. 1988. Nitrogen stress effects on growth and seed yield of nonnodulated soybean exposed to elevated carbon-dioxide. *Crop Sci.* 28: 671-677.
- Davey, P.A., Parsons, A.J., Atkinson, L., Wadge, K. and Long, S.P. 1999. Does photosynthetic acclimation to elevated CO₂ increase photosynthetic nitrogen-use efficiency? A study of three native UK grassland species in open-top chambers. *Funct. Ecol.* 13: 21-28.
- Day, S.A., Lambers, H., Bateman, J. Carroll, B.J. and Greshoff, P.M. 1986. Growth comparisons of a supernodulating soybean (*Glycine max*) mutant and its wild-type parent. *Physiol. Plant.* 68: 375-382.
- Denison, R.F., Sinclair, T.R., 1985. Diurnal and seasonal variation in dinitrogen fixation (acetylene reduction) rates by field-grown soybeans. *Agron. J.* 77: 679-684.
- Drake, B.G., Gonzalez-Meler, M.A. and Long, S.P. 1997. More efficient plants: A consequence of rising atmospheric CO₂? *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48: 609-639.
- Egli, D.B., Orf, J.H. and Pfeiffer, T.W. 1984. Genotypic variation for duration of seedfill in soybean. *Crop Sci.* 24: 587-592.
- Eskew, D.L. Kapuya, J. and Danso, S.K.A. 1989. Nitrate inhibition of nodulation and nitrogen fixation by supernodulating nitrate-tolerant symbiosis mutants of soybean. *Crop Sci.* 29: 1491-1496.
- Fangmeier, A.B., Chrost, B., Hogy, P. and Krupinska, K. 2000. CO₂ enrichment enhances flag leaf senescence in barley due to greater grain nitrogen sink capacity. *Environ. Exp. Bot.* 44: 151-164.
- Farage, P.K., McKee, I.F. and Long, S.P. 1998. Does a low N supply necessarily lead to acclimation of photosynthesis to elevated CO₂? *Plant Physiol.* 118: 573-580.
- Farquhar, G.D. and Sharkey, T.D. 1985 Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 33: 317-345
- Fehr, W.R., Caviness, C.E., Burmood, D.T. and Pennington, J.S. 1971. Stage of development descriptions for soybean, *Glycine max* (L.) Merrill. *Crop Sci.* 11: 929-931.
- Finke, R.I., Harper, J.E. and Hageman, R.H. 1982. Efficiency of nitrogen assimilation by

- N₂-fixing and nitrate-grown soybean plants [*Glycine max* [L.] Merri.] Plant Physiol. 70: 1178-1184.
- Gremaud, M.F. and Harper, J.E. 1989. Selection and initial characterization of partially nitrate tolerant nodulation mutants of soybeans. Plant Physiol. 89: 169-173.
- Hao, X.Y., Han, X., Lam, S.K., Wheeler, T., Ju, H., Wang, H.R., Li, Y.C. and Lin, E.D. 2012. Effects of fully open-air [CO₂] elevation on leaf ultrastructure, photosynthesis, and yield of two soybean cultivars. Photosynthetica 50: 362-370.
- Harper, J.E. 1987. Nitrogen metabolism, Soybeans: improvement, production, and uses, 2nd edition, ASA, CSSA, SSSA. Ed., Wilcox, J.R. pp.497-533.
- 橋本鋼二 1980. 大豆の生育と栄養. 斎藤正隆・大久保隆弘編, 大豆の生態と栽培技術. 農文協. pp.77-93.
- Heagle, A.S., Booker, F.L., Miller, J.E., Fiscus, E.L., Pursley, W.A. and Stefanski, L.A. 1999. Influence of daily CO₂ exposure duration and root environment on soybean response to elevated CO₂. J. Environ. Qual. 28: 666-675.
- Herridge, D. and Rose, I. 2000. Breeding for enhanced nitrogen fixation in crop legumes. Field Crops Res. 65: 229-248.
- 彦坂幸毅・寺島一郎 2013. 植物と二酸化炭素. 化学と生物 51: 2-8.
- Hungate, B.A., Dukes, J.S., Shaw, M.R., Luo, Y. and Field, C.B. 2003. Nitrogen and climate change. Science 320: 1512-1513.
- Hymus, G.J., Baker, N.R. and Long, S.P. 2001. Growth in elevated CO₂ can both increase and decrease photochemistry and photoinhibition of photosynthesis in a predictable manner. *Dactylis glomerata* grown in two levels of nitrogen nutrition. Plant Physiol. 127: 1204-1211.
- 池田順一 1998. ダイズの品種間における根粒の大きさの差と窒素固定能の差. 東北農業研究 51: 87-88.
- IPCC 2007. Forth Assessment Report Climate Change 2007: Synthesis Report. (<http://www.ipcc.ch/>)
- IPCC 2013. Fifth Assessment Report Climate Change 2013: The Physical Science Basis. (<http://www.ipcc.ch/report/ar5/wg1/>)
- Jifon, J.L. and Wolfe, D.W. 2002. Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ in *Phaseolus*

- vulgaris* L. is altered by growth response to nitrogen supply. *Global Change Biol.* 8: 1018-1027.
- Kanemoto, K., Yamashita, Y., Ozawa, T., Imanishi, N., Nguyen, N.T., Suwa, R., Mohapatra, P.K., Kanai, S., Moghaieb, R.E., Ito, J., El-Shemy, H. and Fujita, K. 2009. Photosynthesis acclimation to elevated CO₂ is dependent on N partitioning and transpiration in soybean. *Plant Sci.* 177: 398-403.
- Kim, H.Y., Lieffering, M., Miura, S., Kobayashi, K. and Okada, M. 2001. Growth and nitrogen uptake of CO₂-enriched rice under field conditions. *New Phytol.* 150: 223-229.
- Kim, H.Y., Lieffering, M., Kobayashi, K., Okada, M., Mitchell, M.W. and Gumpertz, M. 2003a. Effects of free-air CO₂ enrichment and nitrogen supply on the yield of temperate paddy rice crops. *Field Crops Res.* 83: 261-270.
- Kim, H.Y., Lieffering, M., Kobayashi, K., Okada, M. and Miura, S. 2003b. Seasonal changes in the effects of elevated CO₂ on rice at three levels of nitrogen supply: a free air CO₂ enrichment (FACE) experiment. *Global Change Biol.* 9: 826-837.
- Kimball, B.A., Kobayashi, K. and Bindi, M. 2002. Responses of agricultural crops to free-air CO₂ enrichment. *Adv. Agron.* 77: 293-368.
- King, C.A. and Purcell, L.C. 2001. Soybean nodule size and relationship to nitrogen fixation response to water deficit. *Crop Sci.* 41: 1099-1107.
- Kobayashi, K., Okada, M., Kim, H.Y., Lieffering, M., Miura, S. and Hasegawa, T. 2006. Paddy rice responses to free-air [CO₂] enrichment. In Nosberger et al. (eds.), *Managed ecosystems and [CO₂] case studies, processes, and perspectives.* Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp.87-104.
- Koike, T., Izuta, T., Lei, T.T., Kitano, M. and Asanuma, S. 1997. Effects of high CO₂ on nodule formation in roots of Japanese mountain alder seedlings grown under two nutrient levels. – In: Ando, T. (ed.): *Plant Nutrition – for Sustainable Food Production and Environment.* pp.887-888. Kluwer Academic Publ., Tokyo.
- 国分牧衛 2001. ダイズ多収化の生理学的アプローチ. *日作紀* 70: 341-351.
- 国分牧衛 著 2010. 新訂食用作物. 養賢堂.
- Lee, H. S., Chae, Y. A., Park, E. H., Kim, Y. W., Yun, K. I. and Lee, S. H. 1997. Introduction, development, and characterization of supernodulating soybean mutant. *Korean J. Crop*

- Sci. 42: 247-253.
- Lim, P.O., Kim, H.J. and Nam, H.G. 2007. Leaf senescence. *Annu. Rev. Plant Biol.* 58: 115-136.
- Long, S.P., Ainsworth, E.A., Rogers, A. and Ort, D.R. 2004. Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *Annu. Rev. Plant Biol.* 55: 591-628.
- Ludewig, F. and Sonnewald, U. 2000. High CO₂-mediated down regulation of photosynthetic gene transcripts is caused by accelerated leaf senescence rather than sugar accumulation. *FEBS Lett.* 479: 19-24.
- Luo, Y., Su, B., Currie W.S., Currie, W.S., Dukes, J.S., Finzi, A., Hartwig, U., Hungate, B., McMurtrie, R., Oren, R., Parton, W.J., Pataki, D., Shaw, M.R., Zak, D.R. and Field, C.B. 2004. Progressive N limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. *Bioscience* 54: 731-739.
- Lüscher A., Hartwig UA., Suter D. and Nösberger J. 2000. Direct evidence that symbiotic N₂ fixation in fertile grassland is an important trait for a strong response of plants to elevated atmospheric CO₂. *Global Change Biol.* 6: 655-662.
- Madhu, M. and Hatfield, J.L. 2014. Interaction of carbon dioxide enrichment and soil moisture on photosynthesis, transpiration, and water use efficiency of soybean. *Agric. Sci.* 5: 410-429.
- Maekawa, T., Takahashi, M. and Kokubun, M. 2003. Responses of a supernodulating soybean genotype, Sakukei 4 to N fertilizer. *Plant Prod. Sci.* 6: 206-212.
- Maekawa, T. and Kokubun, M. 2005. Correlation of leaf N, chlorophyll and Rubisco contents with photosynthesis in a supernodulating soybean genotype Sakukei 4. *Plant Prod. Sci.* 8: 419-426.
- 牧野周・前忠彦・大平幸次 1988. ダイズ単葉の窒素含量と大気条件下における光合成速度およびその律速因子との関係 イネ, コムギとの比較. *土肥誌* 59: 377-381.
- Makino, A., Harada, M., Sato, T., Nakano, H. and Mae, T. 1997. Growth and N Allocation in Rice Plants under CO₂ Enrichment. *Plant Physiol.* 115: 199-203.
- Makino, A. and Mae, T. 1999. Photosynthesis and Plant Growth at Elevated Levels of CO₂. *Plant Cell Physiol.* 40: 999-1006.
- Masuda, T., Fujita, K., Ogata, S. and Kuwahara, M. 1989. Effect of pod removal on dinitrogen fixation of soybean plants differing in growth habit, *Soil Sci. Plant Nutr.* 35: 245-356.

- Matsunami, T., Kaihatsu, A., Maekawa, T., Takahashi, M. and Kokubun, M. 2004. Characterization of vegetative growth of a supernodulating soybean genotype, Sakukei 4. *Plant Prod. Sci.* 7: 165-171.
- 松波寿典 2006. 根粒超着生ダイズ品種作系 4 号の乾燥ストレスに対する適応性の評価. 学位論文.
- Mearns, L.O. 2000. Climate change and variability. In K.R.Reddy and H.F.Hodges eds., *Climate change and global crop productivity*. CABI Publishing, UK. pp.7-35.
- Miller, A., Tsai, C .-H., Hemphill, D., Endres, M., Rodermel, S., and Spalding, M. 1997. Elevated CO₂ effects during leaf ontogeny (A new perspective on acclimation). *Plant Physiol.* 115: 1195-1200.
- Monje, O. and Bugbee, B. 1998. Adaptation to high CO₂ concentration in an optimal environment: radiation capture, canopy quantum yield and carbon use efficiency. *Plant Cell Environ.* 21: 315-324.
- Moore, B.D., Cheng, S.H., Sims, D. and Seemann, J.R. 1999. The biochemical and molecular basis for photosynthetic acclimation to elevated atmospheric CO₂. *Plant Cell Environ.* 22: 567-582.
- Morgan, P.B., Bollero, G. A., Nelson, R.L., Dohleman, F. and Long, S.P. 2005. Smaller than predicted increase in aboveground net primary production and yield of field-grown soybean under fully open-air [CO₂] elevation. *Global Change Biol.* 11: 1856-1865.
- Nakagawa, H., Horie, T., and Kim, H.Y. 1994. Environmental factors affecting rice responses to elevated carbon dioxide concentrations. *International Rice Research Note* 19: 45-46.
- 中村茂樹・沢畑秀 1988. 大豆品種の根重に対する莖重の比. *日作紀* 57: 621-626.
- Nakamura, T., Koike, T., Lei, T., Ohashi, K., Shinano, T. and Tadano, T. 1999. The effect of CO₂ enrichment on the growth of nodulated and non-nodulated isogenic types of soybean raised under two nitrogen concentration. *Photosynthetica* 37: 61-71.
- Nakano, H., Muramatsu, S., Makino, A. and Mae, T. 2000. Relationship between the suppression of photosynthesis and starch accumulation in the pod-removed bean. *Aust. J. Plant Physiol.* 27: 167-173.
- 農耕地土壌分類委員会 1996. 農耕地土壌分類第 3 次改訂版. 農業環境技術研究所.
- 農林水産省 2013. 平成 24 年度食料・農業・農村白書 pp.53-62.

- Nowak, R.S., Ellsworth, D.S. and Smith, S.D. 2004. Functional responses of plants to elevated atmospheric CO₂ – do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? *New Phytol.* 162: 253-280.
- 尾形昭逸・藤田耕之輔・吉岡 薫・増田泰三 1984. ダイズの野生種・栽培種の窒素固定, 乾物生産の比較. *土肥誌* 55: 539-543.
- 大矢徹治・石井龍一 1999. ダイズ品種エンレイの根粒超多量着生変異体 En6500 における生長特性と窒素利用効率. *日作紀* 68: 278-282.
- 大山卓爾 1980. ダイズにおける硝酸の吸収代謝と窒素固定. *化学と生物* 29: 413-480.
- 大山卓爾 1986. ダイズ植物体内における窒素と炭素の動き. *新潟アグロノミー* 22: 3-48.
- Ohyama, T., Nicholas, J.C. and Harper, J.E. 1993. Assimilation of ¹⁵N₂ and ¹⁵NO₃⁻ by partially nitrate-tolerant nodulation mutants of soybean. *J. Exp. Bot.* 44: 1739-1747.
- Oikawa, S., Miyagi, K-M., Hikosaka, K., Okada, M., Matsunami, T., Kokubun, M., Kinugasa, T. and Hirose, T. 2010. Interactions between elevated CO₂ and N₂-fixation determine soybean yield—a test using a non-nodulated mutant. *Plant Soil* 330: 163-172.
- Okada, M., Hamasaki, T. and Sameshima, R. 2000. Pre-air-conditioned temperature gradient chambers for research on temperature stress in plants. *Biotronics* 29: 43-45.
- Ono, K., Terashima, I. and Watanabe, A. 1996. Interaction between nitrogen deficit of a plant and nitrogen content in the old leaves. *Plant Cell Physiol.* 37: 1083-1089.
- Pracht, J.E., Nickell, C.D., Harper, J.E. and Bullock, D.G. 1994. Agronomic evaluation of non-nodulating and hypernodulating mutants of soybean. *Crop Sci.* 34: 738-740.
- Parrot, D., Yang, L., Shama L., and Fisher, A.M. 2005. Senescence is accelerated, and several proteases are induced by carbon “feast” conditions in barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves. *Planta* 222: 989-1000.
- Pettersson, R. and McDonald, A.J.S. 1994. Effects of nitrogen supply on the acclimation of photosynthesis to elevated CO₂. *Photosynth. Res.* 39: 389-400.
- Pritchard, S.G. and Amthor, J.S. 2005. *Crops and Environmental Change*. Food Products Press, New York.
- Purcell, L.C. and Sinclair, T.R. 1995. Nodule gas exchange and water potential response to rapid imposition of water deficit. *Plant Cell Environ.* 18: 179-187.

- Reddy, K.R. and Hodges, H.F. 2000. *Climate Change and Global Crop Productivity*. CABI: 81-106.
- Rogers, A., Fischer, B.U., Bryant, J., Frehner, M., Blum, H, Raines, C.A. and Long, S.P. 1998. Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ under low-nitrogen is affected by the capacity for assimilate utilization. *Perennial ryegrass under free-air [CO₂] enrichment*. *Plant Physiol.* 118: 683-689.
- Rogers, A., Allen, D.J., Daver, P.A., Morgan, P.B., Ainsworth, E.A., Bernacchi, C.J., Cornic, G., Dermody, O., Dohleman, F.G., Heaton, E.A., Mahoney, J., Zhu, X.-G., Delucia, E.H., Ort, D.R. and Long, S.P. 2004. Leaf photosynthesis and carbohydrate dynamics of soybeans grown throughout their life-cycle under Free-Air Carbon dioxide Enrichment. *Plant Cell Environ.* 27: 449-458.
- Rogers, A., Gibon, Y., Stitt, M., Morgan, P.B., Bernacchi, C.J., Ort, D.R. and Long, S.P. 2006. Increased C availability at elevated carbon dioxide concentration improves N assimilation in a legume. *Plant Cell Environ.* 29: 1651-1658.
- Rogers, G.S., Milham, P.J., Thibaud, M.C. and Conroy, J.P. 1996. Interaction between rising CO₂ concentration and nitrogen supply in cotton. I. Growth and leaf nitrogen concentration. *Aust. J. Plant Physiol.* 23: 119-125.
- Rogers, H.H., Runion, G.B., Krupa, S.V. and Prior, S.A. 1997. Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment: implications in root-soil-microbe interactions. In: Allen Jr., L.H., Kirkham, M.B., Olszyk, D.M., Whitman, C.E. (Eds.), *Advances in Carbon Dioxide Effects Research*. ASA, CSSA, SSSA, Madison, pp.1-34.
- Rogers, H.H., Runion, G.B., Prior, S.A. and Tobert, H.A. 1999. Response of plants to elevated atmospheric CO₂: root growth, mineral nutrition, and soil carbon. In: Luo, Y., Mooney, H.A. (Eds.), *Carbon Dioxide and Environmental Stress*. Academic Press, San Diego, pp.215-244.
- Ryle, G.J.A., Powell, C.E. and Gordon, A.J. 1979. The respiratory costs of nitrogen fixation in soybean, cowpea, and white clover. II. Comparisons of the cost of nitrogen fixation and the utilization of combined nitrogen. *J. Exp. Bot.* 30: 145-153.
- Sage, R.F. 1994. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: the gas exchange perspective. *Photosynth. Res.* 39: 351-368.

- Salado-Navarro, L.R., Hinson, K. and Sinclair, T.R. 1985. Nitrogen partitioning and dry matter allocation in soybeans with different seed protein concentration. *Crop Sci.* 25: 451-455.
- Sanz-Sáeza, Á., Ericea, G., Aranjuelob, I., Noguésb, S., Irigoyena, J.J. and Sánchez-Díaza, M. 2010. Photosynthetic down-regulation under elevated CO₂ exposure can be prevented by nitrogen supply in nodulated alfalfa. *Plant Physiol.* 167: 1558-1565.
- Sasek, T.W., DeLucia, E.H. and Strain, B.R. 1985. Reversibility of photosynthetic inhibition in cotton after long-term exposure to elevated CO₂ concentrations. *Plant Physiol.* 78: 619-622.
- 佐藤長緒・山口淳二 2013. C/N バランス調節による植物の代謝・成長戦略. *化学と生物* 51: 36-45.
- Sato, T., Yashima, H., Ohtake, N., Sueyoshi, K., Akao, S. and Ohyama, T. 1999. Possible involvement of photosynthetic supply in changes of nodule characteristics of hypernodulating soybeans. *Soil Sci. Plant Nutr.* 45: 187-196.
- Seneweera, S.P., Conroy, J.P., Ishimaru, K., Ghannoum, O., Okada, M., Lieffering, M., Kim, H.Y. and Kobayashi, K. 2002. Changes in source-sink relations during development influence photosynthetic acclimation of rice to free-air CO₂ enrichment (FACE). *Funct. Plant Biol.* 29: 945-953.
- Seneweera, S., Makino, A., Hirotsu, N., Norton, R. and Suzuki, Y. 2011. New insight into photosynthetic acclimation to elevated CO₂: The role of leaf nitrogen and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase content in rice leaves. *Environ. Exp. Bot.* 71: 128-136.
- 島田信二・濱口秀生・加藤雅康・国立卓生・若杉晃介・藤森新作 2009. 大規模圃場における大豆栽培に対する FOEAS の効果. *日作紀* 74 (別2) : 78-79.
- 島田信二・小野寺恒雄・平尾和弘・山口秀美・中野聡史・佐々木英和・岡田邦彦 2014. OPSIS による地下灌漑がダイズ, トウモロコシの生産性に及ぼす影響. *日作紀* 83 (別1) : 308-309.
- Sicher, R. Bunce, J. and Matthews, B. 2010. Differing responses to carbon dioxide enrichment by a dwarf and a normal-sized soybean cultivar may depend on sink capacity. *Can. J. Plant Sci.* 90: 257-264.
- Sims, D.A., Luo, Y. and Seemann, J.R. 1998. Comparison of photosynthetic acclimation to

- elevated CO₂ and limited nitrogen supply in soybean. *Plant Cell Environ.* 21: 945-952.
- Sinclair, T.R. and de Wit, C.T. 1976. Analysis of the carbon and nitrogen limitations to soybean yield. *Agron. J.* 68: 319-324.
- Sinclair, T.R. and de Wit, C.T. 1975. Photosynthate and nitrogen requirements for seed production by various crops. *Science* 189: 565-567.
- Sinclair, T.R. and Serraj, R. 1995. Dinitrogen fixation sensitivity to drought among legume species. *Nature* 78: p.344.
- Sinclair, T.R. 2004. Improved carbon and N assimilation for increased yield. In: Boerma, H.R. and Specht, J.E. (Eds.), *Soybeans: Improvement, Production and Uses*, third edition. ASA, CSSA, SSSA, Madison. pp.537-568.
- Song, L., Carroll, B.J., Gresshoff, P.M. and Herridge, D.F. 1995. Field assessment of supernodulating genotypes of soybean for yield, N₂ fixation and benefit to subsequent crops. *Soil Biol. Biochem.* 27: 563-569.
- Stitt, M. and Krapp, A. 1999. The interaction between elevated carbon dioxide and N nutrition: the physiological and molecular background. *Plant Cell Environ.* 22: 583-621.
- Stoyanova, J.S. 1996. Growth, nodulation and nitrogen fixation in soybean as affected by air humidity and root temperature. *Biologia Plantarum* 38: 537-544.
- Stoyanova, J.S. 1997. Growth, N₂ fixation, and transpiration in soybean plant as affected by root temperature. *Russian J. Plant Physiol.* 44: 357-362.
- Takahashi, M., Arihara, J., Nakayama, N., Kokubun, M., Shimada, S., Takahashi, K. and Hajika, M. 2003a. Breeding of supernodulating soybean cultivar “Sakukei 4”. *Bull. Natl. Inst. Crop Sci.* 4: 17-28.
- Takahashi, M., Arihara, J., Nakayama, N. and Kokubun, M. 2003b. Characteristics of growth and yield formation in the improved genotype of supernodulating soybean (*Glycine max* L. Merr.). *Plant Prod. Sci.* 6: 112-118.
- Takahashi, M., Nakayama, N. and Arihara, J. 2005a. Plant nitrogen levels and photosynthesis in the supernodulating soybean (*Glycine max* L. Merr.) cultivar ‘Sakukei 4’. *Plant Prod. Sci.* 8: 412-418
- Takahashi, M., Shimada, S., Nakayama, N. and Arihara, J. 2005b. Characteristics of nodulation and N fixation in the improved supernodulating soybean (*Glycine max* L. Merr.) cultivar

- ‘Sakukei 4’. *Plant Prod. Sci.* 8: 405-411.
- 高橋幹・有原丈二・中山則和・国分牧衛・島田信二・高橋浩司・羽鹿牧太 2003. 根粒超着生ダイズ品種「作系4号」の育成. *作物研究所研究報告* 4: 17-28.
- 高橋幹 2007. 根粒超着生ダイズ品種の開発及び生理・栽培的特性の解明. *作物研究所研究報告* 8: 49-108.
- 高橋能彦 2005. ダイズの窒素施肥と安定多収技術. 日本土壤肥料学会編. *ダイズの生産・品質向上と栄養生理*. 博友社 pp.11-38.
- 巽二郎 編著 2007. *地球環境と作物*. 博友社 pp.23-31.
- Thomas, R.B. and Strain, B.R. 1991. Root restriction as a factor in photosynthetic acclimation of cotton seedlings grown in elevated carbon dioxide. *Plant Physiol.* 96: 626-634.
- Tissue, D.L. and Oechel, W.C. 1987. Physiological response of *Eriophorum vaginatum* to field elevated [CO₂] and temperature in the Alaskan tussock tundra. *Ecology* 68: 401-410.
- Tobert, H.A., Prior, S.A., Rogers, H.H. and Runion, G.B. 2004. Elevated atmospheric CO₂ effects on N fertilization in grain sorghum and soybean. *Field Crops Res.* 88: 57-67.
- 長南友也・加藤信・菊池彰夫・国分牧衛 2014. 栽植密度・播種期がダイズ無限／有限伸育型系統の生育・収量に及ぼす影響. *日作紀* 84 (別2) p.22.
- Udvardi, M.K. and Day, D.A. 1997. Metabolic transport across symbiotic membranes of legume nodules. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48: 493-523.
- UN 2013. *World Population Prospects: The 2012 Revision*.
(<http://esa.un.org/wpp/>)
- Urban, O. 2003. Physiological impacts of elevated CO₂ concentration ranging from molecular to whole plant responses. *Photosynthetica* 41: 9-20.
- Walsh, K.B., Vessey, J.K. and Layzell, D.B. 1987. Carbohydrate supply and N₂ fixation in soybean: the effect of varied daylength and stem girdling. *Plant Physiol.* 85: 137-144.
- Watanabe, I., Nakano, H. and Tabuchi, K. 1983. Supplemental N fertilizer soybeans. I. Effect of side-dressing at early ripening stage on yield components and protein content of seeds. *Jpn. J. Crop Sci.* 52: 291-298.
- Weisz, P.R. and Sinclair, T.R. 1988. A rapid non-destructive assay to quantify soybean nodule gas permeability. *Plant Soil* 105: 69-78.
- Wingler, A., Purdy, S., Maclean, J.A. and Pourtau, N. 2006. The role of sugars in integrating

- environmental signals during the regulation of leaf senescence. *J. Exp. Bot.* 57: 391-399.
- WMO 2014. CO₂ concentrations top 400 parts per million throughout northern hemisphere: Press Release No. 991.
(http://www.wmo.int/pages/mediacentre/press_releases/pr_991_en.html)
- Wu, S. and Harper, J.E. 1991. Dinitrogen fixation potential and yield of hypernodulating soybean mutants: a field evaluation. *Crop Sci.* 31: 1233-1240.
- Yamamoto, R., Takahashi, R., Harada, K., Takahashi, M. and Shimada, S. 2004. Parentage analysis of supernodulating soybean cultivar "Sakukei 4". *Breed. Res.* 6: 149-151.
- Yasuta, Y. and Kokubun, M. 2014. Salinity tolerance of super-nodulating soybean genotype En-b0-1. *Plant Prod. Sci.* 17: 32-40.
- Yoshida, S. 1979. Effect of farmyard manure on the N nutrition of soybean. *Jpn. J. Crop Sci.* 48: 17-24.
- Yoshimoto, M., Oue, H., Takahashi, N. and Kobayashi, K. 2005. The effects of FACE (free-air CO₂ enrichment) on temperatures and transpiration of rice panicles at flowering stage. *J. Agric. Meteorol.* 60: 597-600.
- Zhu, C.W., Zhu, J.G., Zeng, Q., Liu, G., Xie, Z.B., Tang, H.Y., Cao, J.L., and Zhao, X.Z. 2009. Elevated CO₂ accelerates flag leaf senescence in wheat due to ear photosynthesis which causes greater ear nitrogen sink capacity and ear carbon sink limitation. *Funct. Plant Biol.* 36: 291-299.
- Ziska, L.H., Weerakoon, W., Namuco, O.S. and Pamplona, R. 1996. The influence of nitrogen on the elevated CO₂ response in field-grown rice. *Aust. J. Plant Physiol.* 23: 45-52.
- Ziska, L.H. and Bunce, J.A. 2000. Sensitivity of field-grown soybean to future atmospheric CO₂: selection for improved productivity in the 21st century. *Aust. J. Plant Physiol.* 27: 979-984.

謝辞

本研究は、東北大学大学院農学研究科作物学分野の國分牧衛教授のご指導のもとに行われたものであり、研究全般にわたり懇切丁寧なご指導と温かいご援助をいただいたことに心より感謝申し上げます。私が作物学を専攻したいと感じたきっかけは、國分教授の講義でありました。博士課程後期3年の課程への編入学を快く承諾し、再びダイズの研究を行う機会を与えて下さったご厚意にも併せて感謝申し上げます。

同分野の後藤雄佐准教授、中村貞二助手には、本研究の遂行において的確なご助言とご指導をいただいたことに厚く感謝申し上げます。また、中嶋孝幸助手にはデータ整理や統計解析に関してだけでなく、公私にわたって貴重なご指導をいただいたことに感謝申し上げます。また、同分野の松波寿典氏（現農研機構東北農業研究センター）には、公私にわたって丁寧なご指導と温かい激励をいただいたことに深く感謝申し上げます。また、水多和子氏をはじめ、同分野の卒業生、大学院生、学部生の諸氏にも、多大なご協力をいただいたことに感謝申し上げます。

共同研究を行った農研機構東北農業研究センターの岡田益己氏（現岩手大学三陸復興推進機構）、熊谷悦史氏には、本研究を遂行するための施設を開放していただくとともに、栽培管理の面でも多大なご協力をいただいたことに感謝申し上げます。また、的確で細やかなご助言をいただいたことにも併せて御礼申し上げます。また、同センターの加藤信氏、菊池彰夫氏には、貴重なダイズ種子を快く提供していただいたことに厚く御礼申し上げます。

本論文の審査にあたり、ご校閲いただき、多くの有益なご助言をいただいた東北大学大学院農学研究科栽培植物環境科学分野の齋藤雅典教授、同土壌立地学分野の高橋正准教授に厚く感謝申し上げます。

最後に、長きにわたる学生生活において、常に私の健康を気遣うとともに、多大なる援助をしてくれた父と母に心から感謝します。そして、社会人でありながら学生生活を送る私を深く理解するとともに、どのような状況においても献身的に支えてくれた妻に心から感謝します。