

氏 名(本籍)	まつ 松	なみ 波	とし 寿	のり 典
学位の種類	博 士 (農 学)			
学位記番号	農 博 第 8 4 5 号			
学位授与年月日	平 成 18 年 3 月 24 日			
学位授与の要件	学位規則第 4 条第 1 項該当			
研究科専攻	農学研究科資源生物科学専攻 (博士課程)			
学位論文題目	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			
論文審査委員	(主 査)	教 授	國 分 牧 衛	
	(副 査)	教 授	南 條 正 巳	
		教 授	三 枝 正 彦	

論文内容要旨

緒言

近年、ダイズは、伝統的食品や飼料としての用途に加え、機能性食品としての需要が増し、その経済的な重要性は世界的に増している。また、ダイズの主要な生産地域は温帯地域から熱帯・亜熱帯地域へと拡大している。このことから、今後は、熱帯・亜熱帯などの水不足条件下でのダイズの安定多収や品質向上を目指した技術開発が期待される。しかし、1960年代以降、ダイズの単収の伸びは他のイネ科作物に比べて少なく、その生理学的要因として、ダイズはイネ科作物よりも高い葉身窒素含量を有しているにもかかわらず、光合成に対する窒素利用効率が低いことが挙げられる。つまり、ダイズにおいて高い光合成能を発揮し、高い収量生産を行うためには、多量の窒素吸収が必須であり、そのため、遺伝的改良や栽培管理等により窒素吸収能と光合成能を高めるような方法が検討されてきた。その中で、近年育成された根粒超着生ダイズ品種作系4号は、生育後期まで高い光合成能と窒素吸収能を維持する特性を持ち、生物的窒素固定能を活用したダイズ多収技術の一つとして期待されている。一方、ダイズの窒素固定能は乾燥環境の影響を著しく受けることから、乾燥環境下でも高い窒素固定能を発揮する品種の育成が望まれている。そこで、本研究では、乾燥・半乾燥地域におけるダイズ多収技術の新たな方向性として、根粒超着生ダイズ品種の活用に注目した。そして、乾燥環境に対する根粒超着生ダイズ品種作系4号の生理、生態、形態学的反応を解析し、乾燥環境地域での根粒超着生ダイズ品種の活用の可能性および実用性について評価した。

第1章 乾燥環境に対する生理・生態学的反応からみたマメ科作物の種間差

乾燥ストレスに対する適応性のマメ科作物間の種間差を解明するため、ダイズ（エンレイ）、アズキ（大納言小豆）、ササゲ（黒実取）、ラッカセイ（千葉半立）を供試し検証した。これら4種をポット栽培し、開花期前後から5日間灌水制限処理を行い、処理期間中の水ポテンシャル、光合成速度、アセチレン還元活性（ARA）と処理後の部位別乾物重、葉面積を調査した。また、同様の材料を用い、圃場条件下での光合成速度の日中低下程度についても調査した。ダイズ、アズキ、ササゲでは、乾燥ストレスによる水ポテンシャル、光合成速度、ARAの低下は顕著であった（第1,2,3図）。また、これら3種では処理後の乾物重の減少も著しかった（第1表）。光合成速度の日中低下程度はダイズ、アズキで著しかった。

た。一方、乾燥ストレス下での生理機能の低下は、4種の中ではラッカセイが最も小さかった。以上のことから、マメ科作物の中でダイズは、乾燥ストレスに対する適応性は高くないと判断された。

第2章 乾燥環境に対する作系4号の生理・生態学的反応

本章では、乾燥ストレスが作系4号の生育、収量、光合成速度およびARAに及ぼす影響について、親品種であり根粒通常着生品種であるエンレイと比較、検討した。圃場条件下における乾燥ストレスに対する作系4号の生育抑制、減収程度は、エンレイとほぼ同程度であった(第2,3,4表)。しかし、エンレイに、比べ作系4号の光合成能は乾燥ストレスの影響を受けやすく、晴天日の日中に低下する傾向が見られた(第4図)。この作系4号における光合成速度の日中低下には、気孔伝導度の低下が関与していた(第5図)。乾燥ストレスによる窒素固定能の低下程度には、エンレイと作系4号で明瞭な差は認められなかった(第6図)。以上のように、乾燥環境における作系4号の生理・生態的反応はエンレイに比べ、光合成能の低下が見られるものの、窒素吸収や生育・収量の低下程度に差がないことが明らかとなった。

第3章 作系4号の水収支に関係する形態学的特徴

前章において、作系4号の光合成能は乾燥ストレスの影響を受けやすいことが明らかになった。そこで、本章では、作系4号の水収支に関係する形態学的特性を解析した。その結果、作系4号の根系は土壌表層に分布すること(第7図)、作系4号の吸水と蒸散のバランスを示す葉面積/根重はエンレイと大差ないこと(第8図)、地上部の水輸送能を示す茎地際部2次木部面積/全葉面積は開花期から莢伸長期にかけて低くなる傾向がみられた(第9図)。このことから、作系4号は土壌水分の吸収と体内輸送の能力がエンレイよりも劣ることが示唆された。

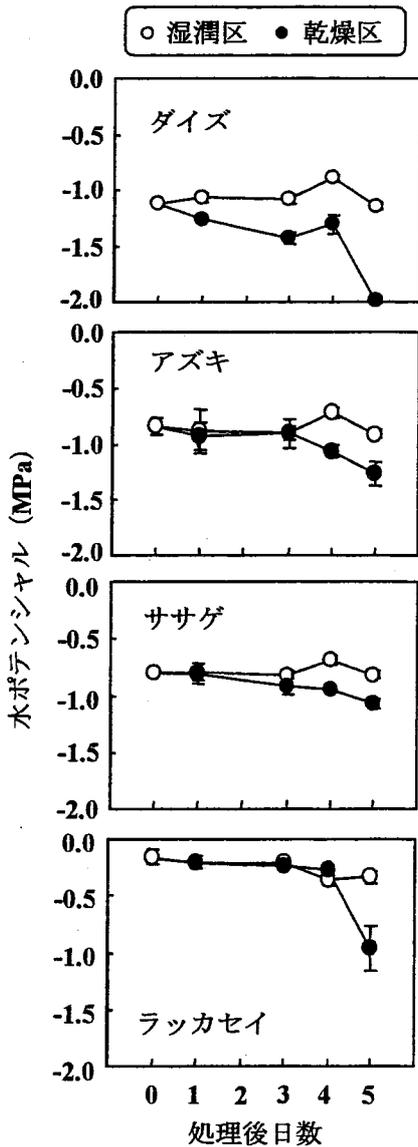
第4章 根粒超着生ダイズ品種の水分生理学的特徴

前章までにおいて、乾燥環境に対する作系4号の品種としての乾燥環境に対する生理・生態・形態学的反応の特性を解析した結果、乾燥地域への根粒超着生品種導入のためには、

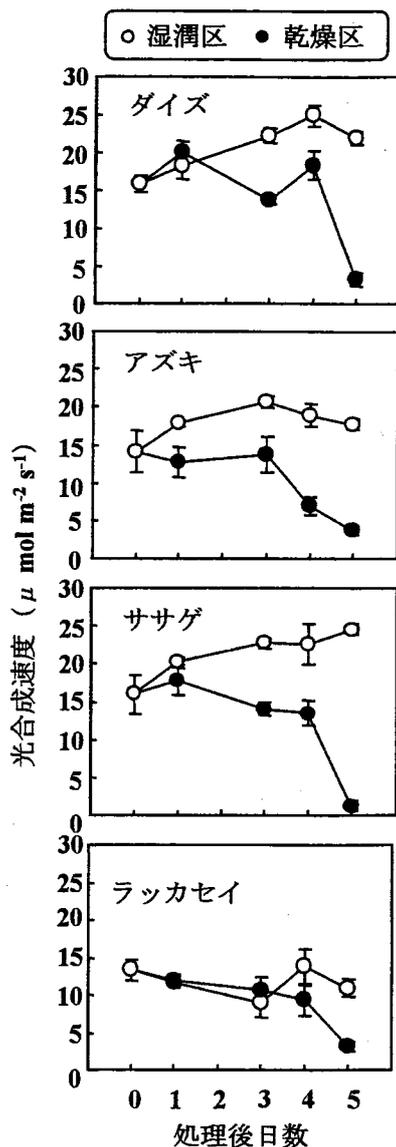
乾燥環境下における光合成能の維持が重要であることが示された。そこで本章では、2組の根粒通常着生品種（エンレイ、Shinpaldal kong 2）とそれらに由来する根粒超着生品種（作系4号、SS2-2）を用い、根粒超着生品種の光合成能の低下要因について、水分生理学的側面から解析した。その結果、乾燥ストレス条件下では通常着生品種も根粒超着生品種も水ポテンシャルは同じように低下する（第10図）が、根粒超着生品種では水ポテンシャルの低下に伴う膨圧の低下が著しく（第11図）、それに伴い気孔伝導度も顕著に低下する（第12図）こと、その結果、根粒超着生品種の光合成速度は、通常着生品種よりも著しく低下することが明らかとなった。

まとめ

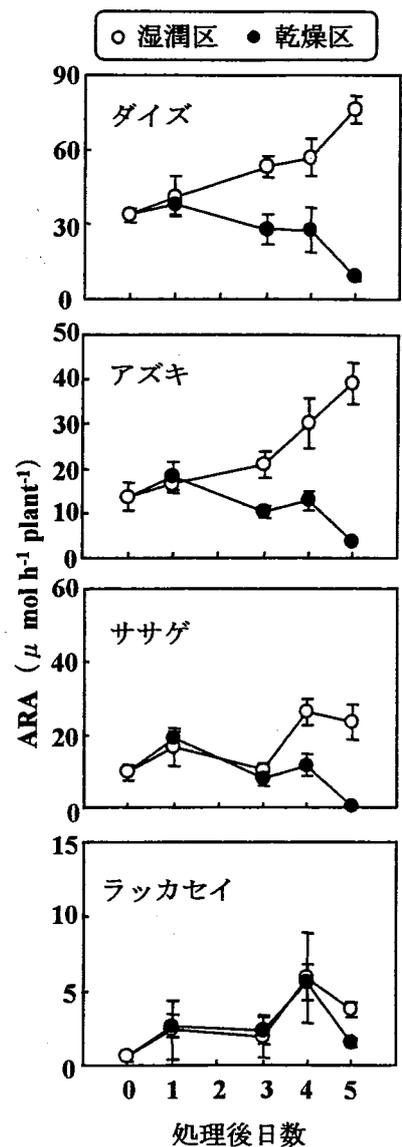
ダイズの多収には窒素吸収能の飛躍的な改良が必須である。近年、主要なダイズ栽培地域は温帯地域から熱帯・亜熱帯地域へと拡大している。したがって、今後は、熱帯・亜熱帯などの水不足条件下において高い窒素吸収能を発揮するダイズ品種の育成が望まれる。本研究は、近年育成された根粒着生能が極めて大きい根粒超着生ダイズ品種に着目し、乾燥環境に対する生理、生態、形態学的反応を解析することにより、根粒超着生ダイズ品種の乾燥環境への適応性について評価した。その結果から、乾燥環境地域における根粒超着生ダイズ品種の活用の可能性および実用性について考察した。乾燥ストレスによる作系4号の生育抑制並びに減収程度は、エンレイと有意な差がなかった。作系4号の乾燥ストレスによる窒素固定能の低下程度は、エンレイと同程度であったことから、窒素吸収能からみた適応性は高いものと判断された。しかし、作系4号の光合成能は乾燥ストレスの影響を受けやすかったことから、乾燥環境に対する光合成能の適応性はエンレイよりも低いと考えられた。根粒超着生ダイズ品種の乾燥ストレス下での光合成能低下メカニズムについて解析した結果、根粒超着生ダイズ品種では水輸送量の低下に伴う水ポテンシャルの低下時に、膨圧が著しく低下すること、そして、その膨圧の低下により気孔伝導度が低下し光合成速度が低下することが明らかとなった。これらの結果から、乾燥環境下において根粒超着生品種の実用化を目指すためには、乾燥ストレス下での膨圧の維持や吸水能を高めるための深根化を指標とした遺伝的改良あるいは栽培技術面での改善が重要であると判断された。



第1図.
処理期間中の水ポテンシャルの推移.
図中の棒線は標準誤差 (n=4) を示す.



第2図.
処理期間中の光合成速度の推移.
図中の棒線は標準誤差 (n=4) を示す.



第3図.
処理期間中のアセチレン還元活性 (ARA) の推移.
図中の棒線は標準誤差 (n=4) を示す.

第1表. 処理後5日目における部位別乾物重と葉面積.

作物種	処理区	乾物重				葉面積
		地上部 (A)	根 (B)	根粒 (C)	A+B+C	
		g plant ⁻¹				dm ² plant ⁻¹
ダイズ	湿潤区	16.0	3.1	1.2	20.3	23.7
	乾燥区	13.2 (0.82)	2.9 (0.93)	0.9 (0.78) *	17.0 (0.84)	21.0 (0.89)
アズキ	湿潤区	5.4	0.7	0.5	6.6	10.0
	乾燥区	4.4 (0.82)	0.8 (1.13)	0.4 (0.77)	5.5 (0.84)	8.7 (0.87)
ササゲ	湿潤区	6.5	0.8	0.5	7.8	10.3
	乾燥区	5.7 (0.88)	0.9 (1.02)	0.3 (0.75) *	7.0 (0.90)	8.1 (0.78)
ラッカセイ	湿潤区	2.6	0.6	0.1	3.3	3.0
	乾燥区	2.5 (0.94)	0.5 (0.90)	0.1 (1.05)	3.1 (0.94)	2.6 (0.88)

括弧内の値は湿潤区に対する乾燥区の相対値を示す.

* は5%水準で対照区と乾燥区との間に有意差があることを示す.

第2表. 処理後の地上部乾物重, 地上部窒素蓄積量, 地上部窒素濃度, LAI (2004年).

品種・系統	処理区	地上部	地上部	地上部	LAI
		乾物重	窒素蓄積量	窒素濃度	
		g m ⁻²		mg g ⁻¹	m ² m ⁻²
エンレイ	湿潤区	953	26.1	27	6.7
	乾燥区	969 (1.02)	23.8 (0.91)	25 (0.90)	7.5 (1.12)
En1282	湿潤区	897	13.4	15	7.0
	乾燥区	666 (0.74)	7.8 (0.58)	17 (0.83)	4.7 (0.68)
作系4号	湿潤区	542	16.1	29	4.9
	乾燥区	511 (0.94)	14.1 (0.88)	27 (0.93)	4.2 (0.84)

括弧内の値は湿潤区に対する乾燥区の相対値を示す.

湿潤区と乾燥区との間に有意な差は認められなかった.

第3表. 処理期間中のCGR, NAR, \overline{LAI} , 窒素蓄積速度 (2004年).

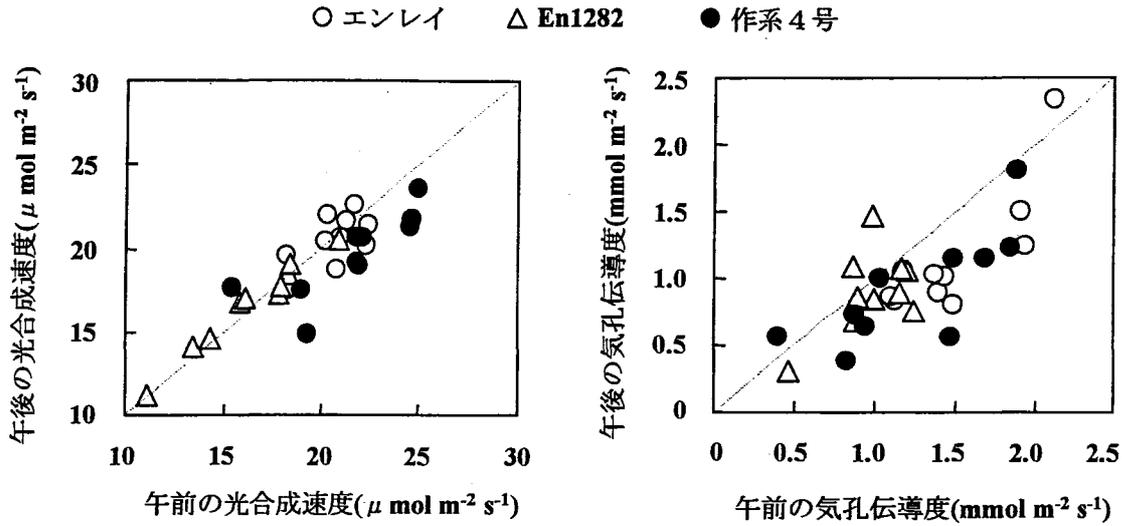
品種 ・系統	処理区	CGR	NAR	\overline{LAI}	窒素蓄積速度
		$g\ m^{-2}\ day^{-1}$	$g\ m^{-2}\ day^{-1}$	$m^2\ m^{-2}$	$g\ m^{-2}\ day^{-1}$
エンレイ	湿潤区	22.8	3.6	6.5	0.70
	乾燥区	26.4 (1.16)	3.8 (1.08)	6.9 (1.06)	0.65 (0.93)
En1282	湿潤区	24.9	4.5	5.6	0.38
	乾燥区	14.3 (0.57)	3.1 (0.69)	4.5 (0.81)	0.09 (0.24)
作系4号	湿潤区	16.1	4.2	3.8	0.47
	乾燥区	16.2 (1.01)	4.6 (1.10)	3.4 (0.91)	0.41 (0.87)

括弧内の値は湿潤区に対する乾燥区の相対値を示す。
湿潤区と乾燥区との間に有意な差は認められなかった。

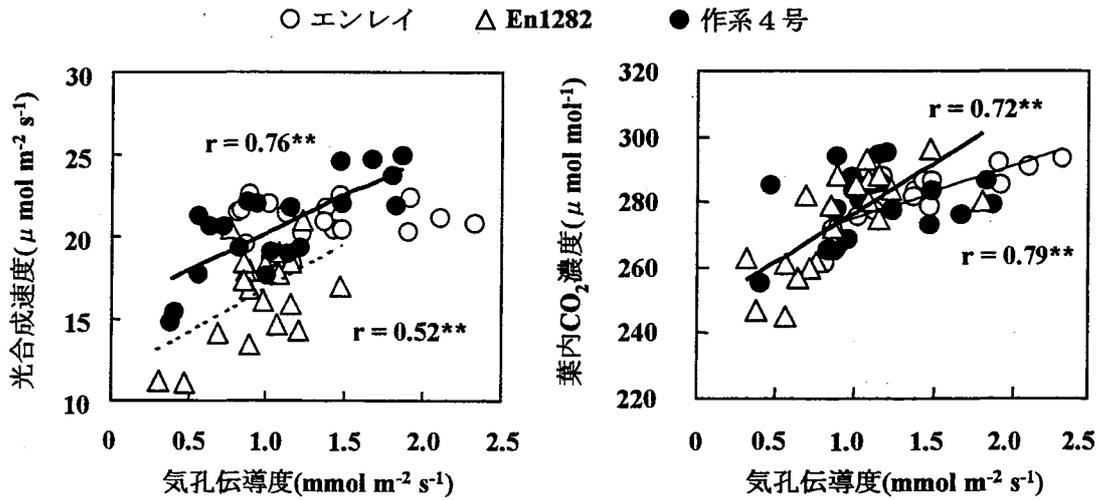
第4表. 乾燥処理が収量, 収量構成要素に及ぼす影響

品種 ・系統	年次	収量 ($g\ m^{-2}$)		精粒数 (m^{-2})		莢数 (m^{-2})		百粒重 (g)		一莢精粒数	
		湿潤	乾燥	湿潤	乾燥	湿潤	乾燥	湿潤	乾燥	湿潤	乾燥
エンレイ	2004	479	501	1434	1449	819	817	31	30	1.71	1.76
	2005	386	409	1134	1167	613	633	32	32	1.81	1.88
	平均	433 (1.05)	455 (1.02)	1284 (1.02)	1308 (1.02)	716 (1.02)	725 (1.02)	32 (0.98)	31 (0.98)	1.76 (1.03)	1.82 (1.03)
En1282	2004	250	232	850	805	530	488	30	31	1.59	1.58
	2005	241	206	893	823	512	463	28	28	1.71	1.77
	平均	245 (0.89)	219 (0.92)	872 (0.92)	814 (0.92)	521 (0.93)	475 (0.93)	29 (1.02)	29 (1.02)	1.65 (1.01)	1.68 (1.01)
作系4号	2004	309	331	1059	1023	683	677	25	28	1.29	1.31
	2005	327	351	993	1061	562	599	34	31	1.79	1.80
	平均	318 (1.07)	341 (1.07)	1026 (1.02)	1042 (1.02)	623 (1.03)	638 (1.03)	29 (1.03)	30 (1.03)	1.54 (1.01)	1.56 (1.01)

括弧内の値は湿潤区に対する乾燥区の相対値を示す。
湿潤区と乾燥区との間に有意な差は認められなかった。

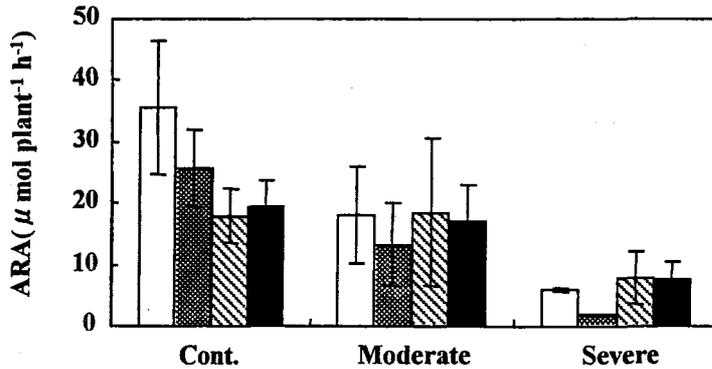


第4図. 晴天日における午前と午後の光合成速度, 気孔伝導度.
各プロットは平均値 (n=4). 図中の点線は1:1の直線を示す.

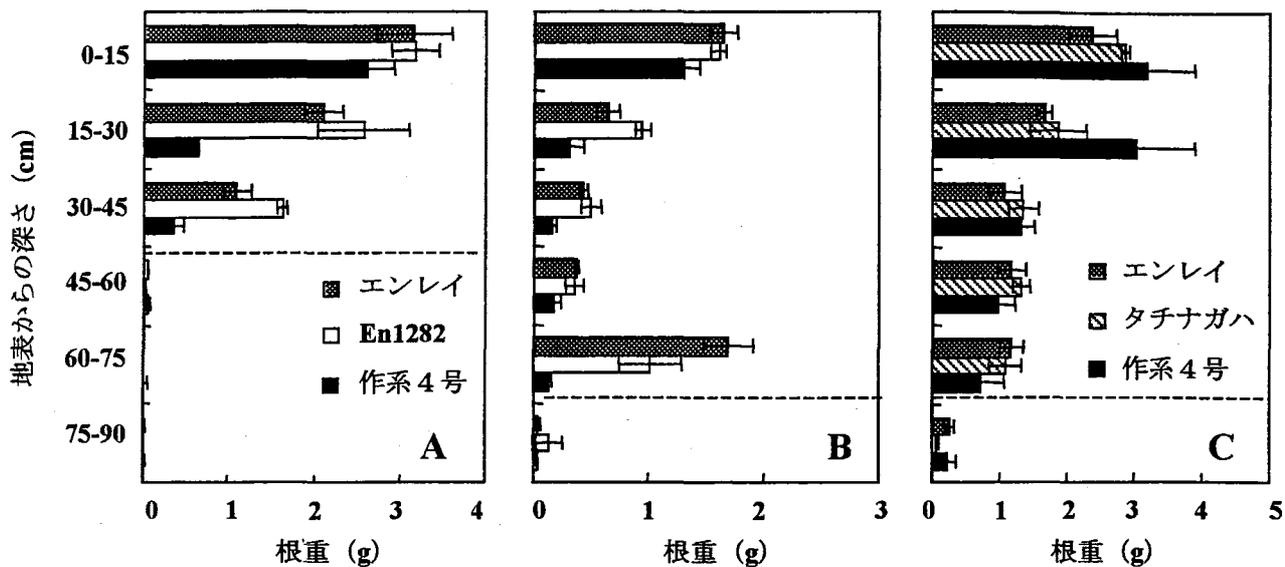


第5図. 晴天日における気孔伝導度と光合成速度, 葉内CO₂濃度との関係.
各プロットは平均値 (n=4). **は1%水準で有意を示す. 図中の太線は作系4号, 細線はエンレイ, 点線はEn1282の回帰直線を示す.

□ 細粒質黄色土, エンレイ ▨ 細粒質黄色土, 作系4号 ▩ 黒ボク土, エンレイ ■ 黒ボク土, 作系4号



第6図.
乾燥処理後のアセチレン還元活性 (ARA).
図中の縦線は標準誤差 (n=4) を示す.



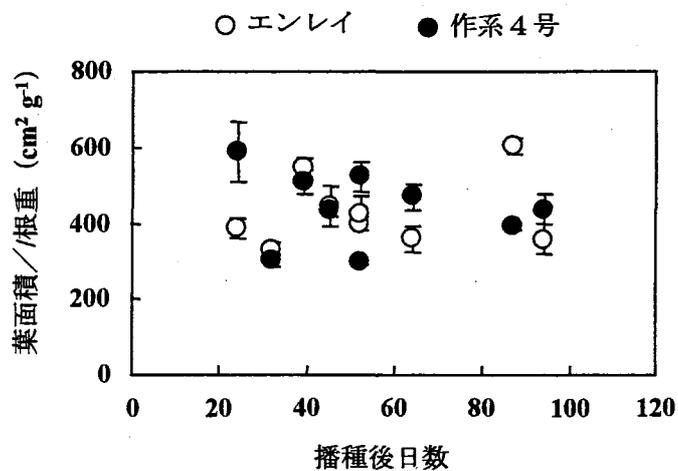
第7図. 地下水位が各土壌層別の根重分布に及ぼす影響.

A : 2003年細粒質黄色土. 地下水位45cm

B : 2003年細粒質黄色土. 地下水位70cm

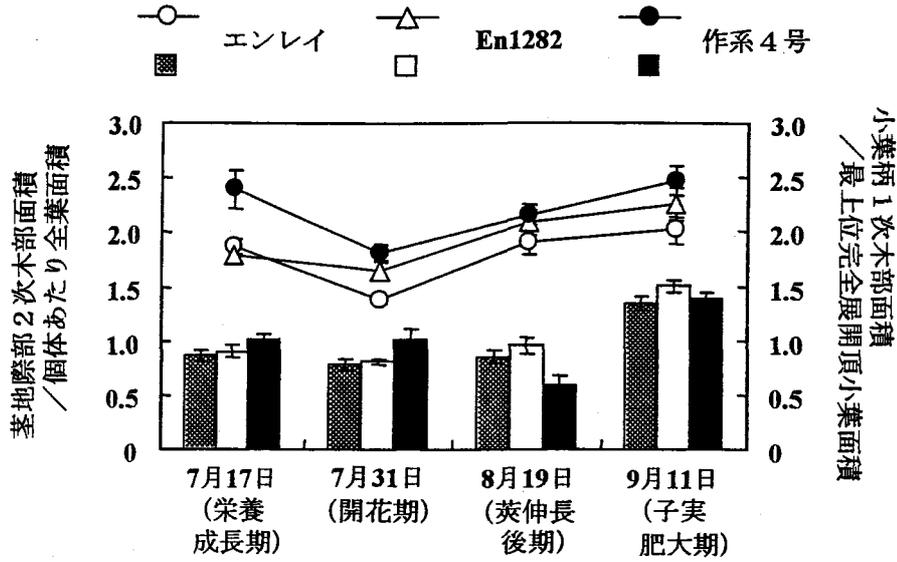
C : 2004年黒ボク土. 地下水位70cm

図中の点線は地下水位を表す. 図中の棒線は標準誤差 (n=3) を表す.

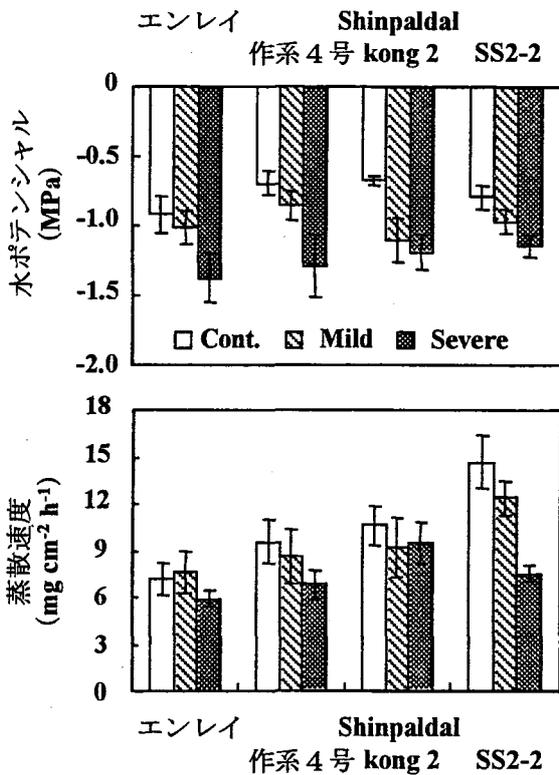


第8図. 生育期間を通しての葉面積/根重の推移 (2003, 2004年).

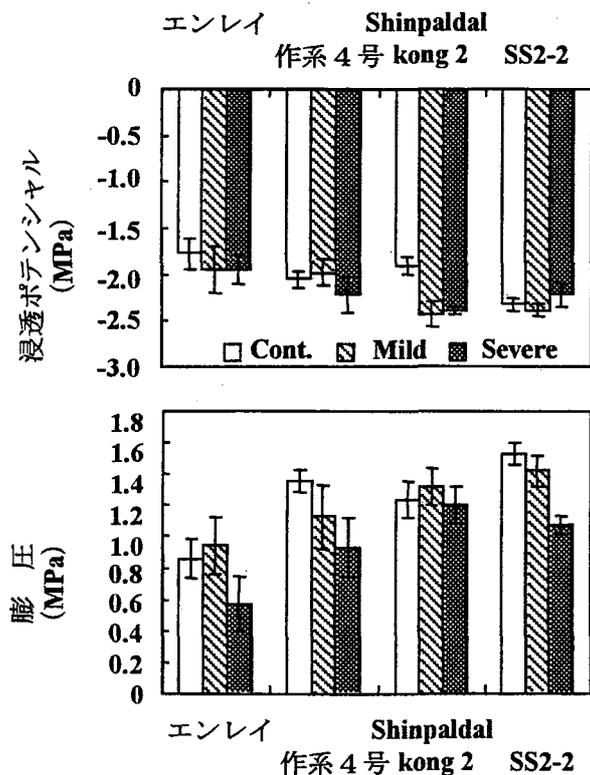
図中の棒線は標準誤差 (n=5) を表す.



第9図. 生育期間を通しての茎地際部2次木部面積/個体あたり全葉面積 (棒グラフ) および小葉柄1次木部面積/最上位完全展開頂小葉面積 (折れ線グラフ) の推移 (2003年).
 図中の棒線は標準誤差 (n=10) を表す.

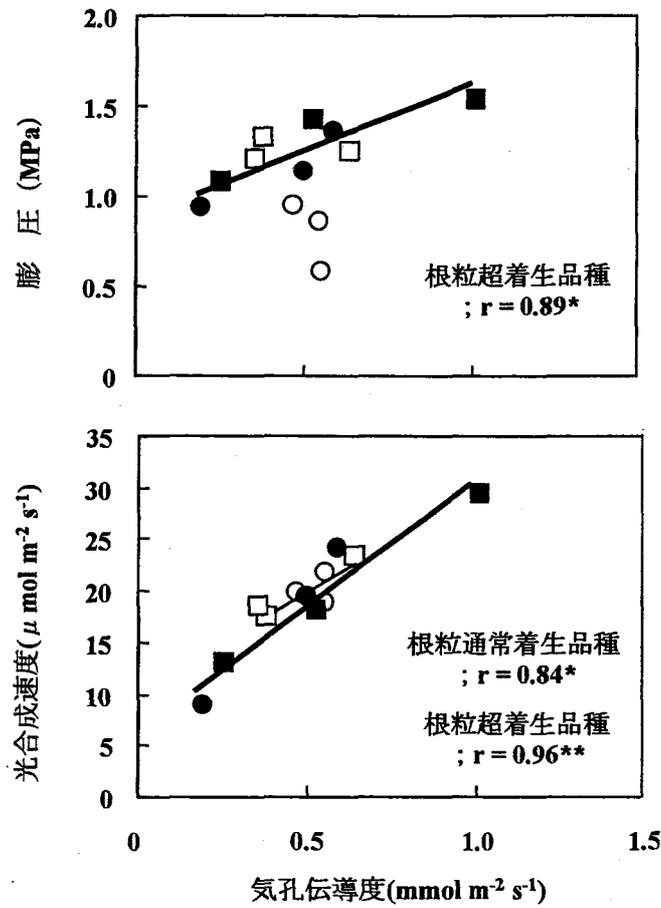


第10図. 処理後の水ポテンシャル (上), 蒸散速度 (下). 図中の棒線は標準誤差 (n=5) を表す.



第11図. 処理後の浸透ポテンシャル (上), 膨圧 (下). 図中の棒線は標準誤差 (n=5) を表す.

○ エンレイ ● 作系4号 □ Shinpaldal kong 2 ■ SS2-2



第12図. 気孔伝導度と膨圧 (上), 光合成速度 (下) との関係.
各プロットは平均値 (n=5). *, **はそれぞれ5%,
1%水準で有意であることを示す.

論文審査結果要旨

ダイズはタンパク質や健康維持に有効な機能性成分を豊富に含むことから、世界的に需要の伸びが大きい。我が国においては、転換畑作物としての栽培が増加しているものの、単収は低く不安定であり、収量性の改善が強く求められている。ダイズは窒素吸収量が極めて大きいため、ダイズの単収増加には、ダイズの窒素吸収能の改良が必須と考えられる。本研究は、ダイズの窒素吸収能改良の有効な方法として期待されている根粒超着生品種作系4号に着目し、その乾燥ストレスに対する適応性を評価したものである。

本研究ではまず、ダイズと他の主要マメ科作物とを供試し、土壌と大気乾燥条件下における光合成能、窒素固定能および乾物生産量の変動を解析した。その結果、ダイズ、アズキ、ササゲでは、土壌・大気乾燥ストレスによる水ポテンシャル、光合成速度、根粒の窒素固定能の低下が大きいのにに対し、ラッカセイではこれらの機能低下が少ないことから、ダイズの乾燥耐性は強くないことを示した。

次いで、乾燥ストレス下における生育反応を解析し、根粒超着生ダイズ品種作系4号は通常着生品種エンレイと生育抑制程度に差はないこと、作系4号の窒素固定能の低下程度はエンレイと同程度であるが、光合成能は低下しやすいことを明らかにした。

この結果を受け、乾燥ストレス下における作系4号の光合成特性を圃場条件で解析した。その結果、作系4号の光合成は晴天日の日中に低下しやすいこと、この日中の光合成能の低下には気孔伝導度の低下が関与していることを示した。このことから、作系4号の乾燥ストレスに伴う光合成能の低下には水分の吸収や蒸散が関与している可能性を指摘した。

次いで本研究は、作系4号の水収支に関係する形態学的特性を解析し、作系4号の根系は土壌表層に分布すること、吸水と蒸散のバランスを示す葉面積/根重はエンレイと大差ないこと、地上部の水輸送能を示す茎地際部2次木部面積/全葉面積は開花期から莢伸長期にかけて低くなることを見出した。すなわち、作系4号は土壌水分の吸収と体内輸送の能力がエンレイよりも劣ることを示唆した。

最後に本研究は、2組の根粒超着生品種（作系4号とSS2-2）と根粒通常着生品種（エンレイとShinpaldakong）を用い、光合成能の低下要因について、水分生理学的側面から解析した。その結果、乾燥ストレス条件下では、根粒通常着生品種も根粒超着生品種も水ポテンシャルは同じように低下するが、根粒超着生品種では水ポテンシャルの低下に伴う細胞の膨圧の低下が著しく、それに伴い気孔伝導度も顕著に低下すること、そのため、根粒超着生品種の光合成能は通常着生品種よりも低下しやすいことを明らかにした。

以上のように本研究は、乾燥ストレス下における根粒超着生品種の生理学的・形態学的特性を解析し、乾燥条件下では窒素固定能よりも光合成能が影響を受けやすいことを見出した。そして、乾燥条件下における光合成能低下の要因を探り、根粒超着生品種では水輸送能の低下時に細胞の膨圧が顕著に低下すること、その膨圧の低下により気孔伝導度が低下して光合成能が低下しやすいことを解明した。これらの知見は、生物学的窒素固定を活用したダイズの収量性改善に大きく寄与するものと考えられる。

以上のことから審査員一同は、博士（農学）の学位を授与するに値するものと認定した。