特集記事

ダイズの生産性向上のための伸育型制御に関する育種学的研究

加藤 信

農研機構・東北農業研究センター, 秋田県大仙市, 〒019-2112

Breeding studies on the stem growth habit for yield improvement in soybean

Shin Kato

Tohoku Agricultural Research Center, NARO, Daisen, Akita 019-2112, Japan

キーワード

Glycine max, 伸育型, 収量, 一粒重, 一粒重の均一性, 倒伏, 準同質遺伝子系統

1. はじめに

ダイズ (*Glycine max* (L.) Merr.) は、豆腐、納豆、味噌、醤油、煮豆等、日本の伝統的な食品に加工される重要な作物である。国内での品種開発は、生育特性の類似する近縁の優良品種・系統同士を交配することで、成熟期、耐倒伏性、病虫害抵抗性等は着実に進歩してきたが、収量については明瞭な進歩が得られず、多収品種の開発は喫緊の課題となっている。

茎伸育性は収量に影響を及ぼす重要な形質として知られており、開花後の主茎の伸長の違いから、無限伸育型、半無限伸育型、有限伸育型に分類される。伸育型は2つの遺伝子 *Dt1* と *Dt2* の組合せによって支配され、*Dt1 Dt2* の遺伝子型を有する個体は半無限伸育型、*Dt1 dt2* の遺伝子型を有する個体は無限伸育型、*dt1 Dt2* 及び *dt1 dt2* の遺伝子型を有する個体は有限伸育型を示す (Bernard 1972)。無限伸育型は開花後も茎の伸長や葉の形成を続けるのに対し、有限伸育型は開花後まもなく茎の伸長や葉の形成を停止することが知られており、半無限伸育型はその中間的な形質を示す (Bernard 1972)。無限伸育型では、開花後に展開する上位の葉は徐々に小さくなり、草姿は円錐状を呈するため、密植条件下でも下位葉まで光の透過が良好になること (Thseng and Hosokawa 1972, 磯田ら 1996)、開花後も栄養成長が盛んであり、害虫による食害などの葉の損失に対する補償作用があることから (Fehr *et al.* 1977)、無限伸育型の利用は国産ダイズの安定生産に貢献する可能性を秘めている。

しかし、無限伸育型は、有限伸育型より主茎長が長い

ため、倒伏しやすくなるリスクがあること、また各々の節によって開花時期が異なるため、一粒重及びその均一性に少なからず影響を及ぼすことが懸念され、国内の育種において敬遠される傾向にある。また、半無限伸育型も国内の育種においてほとんど利用されてこなかったため、日本の栽培品種はほぼ全てが有限伸育型となっており、国内における無限及び半無限伸育型の育種的利用の可能性についてほとんど検討されてこなかった。

筆者らは、米国の無限伸育型品種及び日本の有限伸育型品種の交配に由来する組換え自殖系統 (RILs) や、国内の有限伸育型の品種・系統に無限及び半無限伸育性を導入した準同質遺伝子系統 (NILs) を複数環境で栽培し、無限及び半無限伸育型の利用が収量、耐倒伏性、及び一粒重等の重要な形質に及ぼす影響を明らかにしてきた。本稿では、これまで取り組んできたダイズの生産性向上のための無限及び半無限伸育型の育種的利用の検討結果について紹介する。

2. ダイズの組換え自殖系統における有限及び無限伸育型の収量及び収量構成要素の比較

茎伸育性が収量に及ぼす影響については古くから研究がなされており、伸育型間の収量の優劣は遺伝的背景や栽培環境によって異なることが報告されている (Ouattara and Weaver 1994, Cober and Tanner 1995, Cober and Morrison 2010)。この要因として、茎伸育性と遺伝的背景との交互作用、及び茎伸育性と栽培環境との交互作用が考えられ、無限伸育型を育種に利用するにあたっては各々の遺伝的背景や栽培環境で伸育型間の収量を比較する必要がある。分子マーカーによるダイズ遺伝資源の多様性の解析から、日本品種群は北米や中国のものと異なった独特な遺伝資源プールを有していることが示されている

表 1. 試験に用いた材料

	交配親				栽培場所（年次）
	♀または反復親		♂または一回親		
	品種・系統名	伸育型	品種・系統名	伸育型	
1) ダイズの組換え自殖系統における有限及び無限伸育型の収量及び収量構成要素の比較					
OA-RILs	おおすず	有限	Athow	無限	秋田（2009, 2010 年), 京都（2010 年）
ST-RILs	Stressland	無限	タチナガハ	有限	秋田（2010 年), 京都（2010 年）
2) 無限伸育性の導入が一粒重, 一粒重の均一性に及ぼす影響					
OA-RILs	おおすず	有限	Athow	無限	秋田（2007, 2008, 2010 年), 京都（2010 年）
ST-RILs	Stressland	無限	タチナガハ	有限	秋田（2010, 2011 年), 京都（2010 年）
NIL_BC/Tohoku162	東北 162 号	有限	Y1312-2	無限	秋田（2014, 2016 年）
NIL_BC/Tohoku164	東北 164 号	有限	Y1312-2	無限	秋田（2014, 2016 年）
NIL_BC/Tohoku160	東北 160 号	有限	Y1312-2	無限	秋田（2014, 2016 年）
3) ダイズの無限及び半無限伸育性導入が耐倒伏性に及ぼす影響					
NIL_BG/Wase	ワセスズナリ	有限	PI 547717	半無限	秋田（2015, 2016 年）
NIL_BG/T162	東北 162 号	有限	PI 547717	半無限	秋田（2015, 2016 年）
NIL_BG/T164	東北 164 号	有限	PI 547409	半無限	秋田（2015, 2016 年）

が (Abe *et al.* 2003, Ude *et al.* 2003), これまでの伸育型間の収量比較は北米の品種を用いた試験がほとんどである。したがって, 日本の品種を遺伝的背景とした場合, または日本で栽培した場合において, 伸育型の違いが収量等の農業形質に及ぼす影響については知見に乏しく, 無限伸育型を育種に活用する上で事前に十分に検討する必要がある。そこで, 筆者らは有限伸育型の日本品種と無限伸育型の米国品種の交配に由来する 2 組の RILs (OA-RILs, ST-RILs) を寒冷地 (秋田) や温暖地 (京都) で栽培し (表 1), 収量等の農業形質を伸育型間で比較することで, 国内の育種における無限伸育型の利用価値について検討した (Kato *et al.* 2015)。

伸育型間で収量を比較すると, 寒冷地では OA-RILs, ST-RILs のいずれにおいても無限伸育型の方が有限伸育型より多収だった。一方, 温暖地では, OA-RILs については有限伸育型の方が無限伸育型より多収で, ST-RILs については両伸育型間で有意な差は認められなかった。また, 伸育型間の収量の優劣は栽培地や比較する系統の熟期によって異なり, 寒冷地で早生系統を比較したとき, 無限伸育型は有限伸育型より多収だったが, 温暖地ではそのような差は認められなかった。また, 収量構成要素について伸育型間で比較した結果, 無限伸育型の個体当たり莢数及び粒数は, 早生系統を寒冷地で比較したとき, 有限伸育型系統より多かった。一方, 一莢内粒数は栽培地や熟期にかかわらず, 無限伸育型系統の方が有限伸育型系統より多かった。また, 一粒重については一貫した傾向は認められなかった。したがって, 伸育型間の収量の差が比較する系統の熟期や栽培地によって異なるのは伸育型間の個体当たり莢数及び粒数の差に起因すると考えられた。以上の結果より, 寒冷地に適した早生の多収品種を育成する上で, 無限伸育型は有用であることが示

された。

収穫の遅れに伴う降雪害が懸念される寒冷地では, 十分な生育期間を確保するため, 適期に播種をすることが求められる。しかし, イネ, ムギ, ダイズの 2 年 3 作体系ではダイズの播種はムギの収穫後の晩播となること, 農地集約による一経営体当たりの栽培面積の増加により, 天候などの状況によっては晩播せざるを得ないことから, 短い生育期間でも十分な収量を確保することが可能な晩播適性に優れた品種の開発が求めている。早生の無限伸育型は開花後も栄養成長を長く継続することから, 同熟期の有限伸育型と比較して, 短い生育期間でも十分な栄養成長量を確保することが可能であると推察され, 今後, 晩播適性に優れたダイズ品種の育成において, 無限伸育型は有用な形質として活用されることが期待される。

3. 無限伸育性の導入が一粒重, 一粒重の均一性に及ぼす影響

日本において, 一粒重はダイズを原料とする食品の品質にも影響を及ぼす商業的に重要な形質であり, 大粒は煮豆等, 小粒は納豆等, 一粒重に応じて異なる用途に用いられる。また, 一粒重の均一性 (粒揃い) も重要な形質で, 外観が製品に残る煮豆や納豆では一粒重の均一性が製品の品質に直接影響し, 破碎して利用する豆腐や味噌でも一粒重の均一性が劣ると加工ムラ等を生じさせる要因となる。さらに, 国産ダイズは産地品種銘柄ごとに指定された粒度 (ふるい目の径による大粒, 中粒, 小粒, 極小粒規格への仕分け) に調整しないと出荷・流通できないことになっており, 調整作業の上でも生産物の一粒重の均一性が優れていることは好ましい。無限伸育型は

主茎の各節によって開花時期が異なるため、同形質の利用により一粒重とその均一性に悪影響を及ぼすことが懸念される。そこで筆者らは有限及び無限伸育型の品種・系統を両親として開発した RILs や NILs を用いて無限伸育性の導入が一粒重及びその均一性等に及ぼす影響について検討した (Kato *et al.* 2014, Kato *et al.* 2018) (表 1)。

一粒重の量的形質遺伝子座 (QTLs) が複数の栽培環境や遺伝的背景で、*Dt1* 近傍領域に安定的に検出されるか否かを調査することを目的として、一粒重が 2 倍程度異なる日本品種 (大粒, 有限伸育型) と米国品種 (中粒, 無限伸育型) の交配に由来する OA-RILs, ST-RILs を少なくとも 3 つの異なる環境で栽培した。QTL 解析の結果, 2 集団において合計 15 個の QTL が 11 本の染色体上に検出された。それらの QTL のうち, 第 17 番染色体に座乗する QTL (*qSw17-1*) は OA-RILs 及び ST-RILs の全ての栽培環境で検出 (LOD 3.6~14.1, 寄与率 9.4~20.9%), 第 20 番染色体に座乗する QTL (*qSw20-1*) は ST-RILs の全ての栽培環境で検出 (LOD 7.1~18.5, 寄与率 20.3~27.0%) されたものの, *Dt1* が座乗する第 19 番染色体には一粒重の QTL は検出されなかった。

また, 無限伸育性の導入が一粒重, 一粒重の均一性に及ぼす影響を評価するため, 中粒の無限伸育型の育成系統「Y1312-2」を *Dt1* の供与親, 大~極大粒の有限伸育型の 3 系統 (「東北 160 号」, 「東北 162 号」, 「東北 164 号」) を反復親として開発した遺伝的背景の異なる 3 組の NILs を 4 つの異なる環境で栽培し, 上記形質について伸育型間で比較した。なお, 調査は個体あたり 100 粒を無作為に抽出後, 1 mg 単位で 1 粒ずつ計測し, 平均値を一粒重, 変動係数を一粒重の均一性として評価を行った。無限伸育型の一粒重は有限伸育型よりわずかに重く, 一粒重の均一性においては伸育型間に差が認められなかった。また, 伸育型が粒重の均一性に及ぼす影響は遺伝的背景により異なるものの, 伸育型間の差は遺伝的背景間の差より小さかった。したがって, 無限伸育性の導入は一粒重や一粒重の均一性にあまり大きな影響を及ぼさないことが示された。

無限伸育型では開花初期の花から結実した種子と後期の花から結実した種子との間に肥大期間の差が生じるため, 同伸育型の利用により一粒重の低下や均一性の悪化が懸念されていた。しかし, 筆者らの研究結果により, 日本品種に特徴的な大粒や極大粒品種に無限伸育性を導入したとしても, 一粒重や一粒重の均一性に及ぼす影響は実用上ほとんど問題にならないことが示された。この要因としては, (1) 有限伸育型では開花始めより 10 日間に咲く花の数が多いのに対して, 無限伸育型では開花期間の中期に開花数のピークがみられ (由田 1987), 開花期間中の開花数の推移において伸育型間で異なる偏りが生じていること, (2) 開花後期の花由来の子実の肥大期間は短いものの, 子実の肥大する速度が速い傾向にあること (Gbikpi and Crookston 1981), (3) 莢の発育中には

莢伸長が停滞し, 各莢で莢伸長の時期をある程度揃える発育停止期が存在し, 各粒の肥大のばらつきを補正する生理的な機能がダイズに備わっていること (齊藤ら 1998), などが推察される。筆者らの NILs を用いた試験でも, 一粒重及び一粒重の均一性を大きく左右しているのは伸育型の違いではなく, 交配組合せの違いであり, 上記形質は開花期間中の開花数の調整, 莢の発育停止期及び粒の肥大速度の調節など伸育型遺伝子とは別の遺伝的要因により制御されていると考えられる。

4. ダイズの無限及び半無限伸育性導入が耐倒伏性に及ぼす影響

無限伸育型は開花後も栄養成長を長く継続させるため, 有限伸育型より主茎節数が多く, 主茎長が長くなる傾向にあり, 無限伸育型の利用により倒伏が助長されることが懸念される。倒伏は減収を招き, コンバイン収穫ロスを生じさせるとともに, 汚粒の発生や一粒重の低下等の収穫物の品質低下を招くことが知られており (Noor and Caviness 1980, Shapiro and Flowerday 1987, 内川ら 2006), 国内の育種に無限伸育性を導入するにあたっては倒伏程度に及ぼす影響について評価する必要がある。一方, 半無限伸育型は栄養成長と生殖成長の重なり合う期間が無限伸育型と有限伸育型の中間であることから, 主茎長や主茎節数等は両伸育型の中間的な形質を示すことが知られている (Bernard 1972)。そのため, 半無限伸育型は肥沃な土壌での栽培など倒伏しやすい栽培環境では, 無限伸育型より優れた耐倒伏性を示すことが報告されている。そこで, 筆者らは無限及び半無限伸育型の利用が倒伏に及ぼす影響を評価するため, 有限伸育型, 無限伸育型, 半無限伸育型からなる NILs を開発し, 圃場での倒伏程度を比較した (Kato *et al.* 2019)。

筆者らは, 半無限伸育型品種「PI 547717」及び「PI 547409」を *Dt1* 及び *Dt2* の供与親, 早生や中生の有限伸育型の 3 品種・系統 (「ワセスズナリ」, 「東北 162 号」, 「東北 164 号」) を反復親として開発した遺伝的背景の異なる 3 組の NILs を 4 つの異なる環境で栽培した (表 1)。また, 倒伏程度の評価は成熟期に供試系統を観察し, 達観により区内の個体の主茎傾斜角度から, 0 (倒伏が認められない) ~5 (激しい倒伏が認められる) の 6 段階の階級評価を行った。有限伸育型と比較して, 無限及び半無限伸育型は主茎長が, それぞれ, 1.7 倍, 1.5 倍長く, 倒伏しやすい傾向にあった。しかし, 無限及び半無限伸育性の導入が倒伏程度に及ぼす影響は遺伝的背景間で異なっており, 「ワセスズナリ」を遺伝的背景とする NILs では, 無限及び半無限伸育型の倒伏程度は有限伸育型より, それぞれ, 2.2, 1.6 ランク大きかったが, 耐倒伏性に優れた「東北 164 号」を遺伝的背景とする NILs では, 無限及び半無限伸育型と有限伸育型との倒伏程度の差は, それぞれ, 0.9, 0.8 ランクと比較的小さかった。ま

た、半無限伸育型及び無限伸育型の収量はいずれの遺伝的背景においても有限伸育型より高く、両伸育型の利用が収量向上に有用な形質であることが確認された。一方、無限伸育型と比較して、半無限伸育型は耐倒伏性に優れるものの、収量は全体としてわずかに劣った。しかし、倒伏程度の比較と同様に、伸育型の違いが収量に及ぼす影響は遺伝的背景によって異なっており、「東北 164 号」を遺伝的背景とする NILs において、半無限伸育型の収量は無限伸育型より多かった。したがって、無限及び半無限伸育型を育種的に利用するにあたっては遺伝的背景が極めて重要であり、適切な遺伝的背景に無限及び半無限伸育性を導入することで、耐倒伏性に優れた多収品種の育成が可能であることが示された。

前述の通り、国内のほぼ全ての品種は有限伸育型であり、無限及び半無限伸育型は育種素材としてほとんど活用されてこなかったため、今後、同伸育型に適した遺伝的背景の解明が求められる。筆者らは課題解決のため、以下の 2 つの観点が重要であると考えており、以下の通り提案する。1 つ目は、播種から開花までの日数の制御に関わる遺伝子（以下、開花遺伝子）の組合せの最適化である。Hartung *et al.* (1981) や Cober and Morrison (2010) は複数の開花遺伝子と伸育型遺伝子を組み合わせた NILs を用いた試験結果から、伸育型遺伝子が収量や耐倒伏性等の農業形質に及ぼす影響は複数の開花遺伝子の組合せによって異なることを示している。筆者らの RILs を用いた伸育型間の収量の比較でも、寒冷地において早生の無限伸育型は同熟期の有限伸育型より多収であったが、晩生の無限伸育型ではそのような傾向が認められず、開花遺伝子と伸育型の交互作用が収量に影響を及ぼしたことが推察される。現在、開花遺伝子は *E1*~*E11*, *J* など複数存在することが知られており (Watanabe *et al.* 2012, Bahram *et al.* 2017, 阿部 2018, Wang *et al.* 2019)、今後、*D11* とこれらの開花遺伝子の最適化に関する研究が求められる。2 つ目は、海外で栽培されている近代的な無限、半無限伸育型品種の育種素材としての積極的な活用である。日本とは対照的に、北米の北部では無限及び半無限伸育型品種の栽培が一般的であり、育種的な取組みにより耐倒伏性は着実に改善されている (Morrison *et al.* 2000, Rincker *et al.* 2014, Keep *et al.* 2016)。耐倒伏性向上の要因については明らかではないが、近代的な無限、半無限伸育型品種には耐倒伏性向上に関わる有用な遺伝子が集積されている可能性があり、これらの遺伝子の解析や国内の育種現場への積極的な活用が求められる。無限及び半無限伸育型の利用に向けた最適な遺伝的背景の構築に向けて、育成地の育種選抜等の試行錯誤が必要となることが予想されるが、上記に掲げた観点はその課題解決の鍵であり、今後の研究の進展に期待したい。

5. おわりに

自給率向上のため、国産ダイズの生産量の拡大は重要な課題であり、多収品種の開発への期待は大きい。無限及び半無限伸育型は収量向上に寄与する可能性がある形質として知られていたものの、倒伏の助長、小粒化、粒揃いの悪化など、他の農業形質への影響が懸念され、日本では両形質の育種利用について十分に検討されてこなかった。筆者らの研究成果は、適切な遺伝的背景に無限及び半無限伸育性を導入することにより、耐倒伏性及び粒重に関わる種子品質を損なうことなく、収量性に優れた品種の開発が可能であることを示すものであり、両形質が育種に積極的に活用され、今後、国内のダイズの収量の底上げに貢献することを期待したい。

謝 辞

本研究は、2007 年から 2017 年にかけて東北農業研究センターにおいて行ったものであり、共に播種、収穫作業ならびに圃場作業に従事しながら研究をサポートして頂いた諸先輩、同僚、技術専門職員、臨時職員の方々には、深く感謝申しあげる。また、本研究を指導して下さい東北大学大学院農学研究科の西尾剛名誉教授、農研機構・次世代作物研究開発センターの石本政男領域長、農研機構・東北農業研究センター水田作研究領域の湯本節三 (元) グループ長、並びに菊池彰夫 (現) グループ長にこの場をかりて感謝申し上げます。また、家族には、研究活動の支えとなる生活面をサポートしてもらった。その他、多くの方々からご協力、ご援助、ご助言をいただいた。ここにこれらの方々に深く感謝の意を表する。

引用文献

- Abe, J., D.H. Xu, Y. Suzuki, A. Kanazawa and Y. Shimamoto (2003) *Theor. Appl. Genet.* 106: 445–453.
- 阿部 純 (2018) *育種学研究* 20: 159–163.
- Bahram, S., S.J. Molnar, M. Charette, A. Schoenrock, F. Dehne, A. Golshani, F. Belzile and E.R. Cober (2017) *Theor. Appl. Genet.* 130: 377–390.
- Bernard, R.L. (1972) *Crop Sci.* 12: 235–239.
- Cober, E.R. and J.W. Tanner (1995) *Crop Sci.* 35: 361–364.
- Cober, E.R. and M.J. Morrison (2010) *Theor. Appl. Genet.* 120: 1005–1012.
- Fehr, W.R., C.E. Caviness and J.J. Vorst (1977) *Crop Sci.* 17: 913–917.
- Gbikpi, P.J. and R.K. Crookston (1981) *Crop Sci.* 21: 652–655.
- Hartung, R.C., J.E. Specht and J.H. Williams (1981) *Crop Sci.* 21: 51–56.
- 磯田昭弘・野島 博・高崎康夫 (1996) *日作紀* 65: 599–604.
- Kato, S., T. Sayama, K. Fujii, S. Yumoto, Y. Kono, T.Y. Hwang, A. Kikuchi, Y. Takada, Y. Tanaka, T. Shiraiwa *et al.* (2014) *Theor. Appl. Genet.* 127: 1365–1374.
- Kato, S., K. Fujii, S. Yumoto, M. Ishimoto, T. Shiraiwa, T. Sayama,

- A. Kikuchi and T. Nishio (2015) *Breed. Sci.* 65: 154–160.
- Kato, S., T. Sayama, M. Ishimoto, S. Yumoto, A. Kikuchi and T. Nishio (2018) *Breed. Sci.* 68: 352–359.
- Kato, S., T. Sayama, F. Taguchi-Shiobara, A. Kikuchi, M. Ishimoto and E. Cober (2019) *Breed. Sci.* 69: 151–158.
- Keep, N.R., W.T. Schapaugh, P.V.V. Prasad and J.E. Boyer (2016) *Crop Sci.* 56: 122–131.
- Morrison, M.J., H.D. Voldeng and E.R. Cober (2000) *Agron. J.* 92: 780–784.
- Noor, R.B.M. and C.E. Caviness (1980) *Agron. J.* 72: 904–906.
- Ouattara, S. and D.B. Weaver (1994) *Crop Sci.* 34: 870–873.
- Rincker, K., R. Nelson, J. Specht, D. Sleper, T. Cary, S.R. Cianzio, S. Casteel, S. Conley, R. Chen, V. Davis *et al.* (2014) *Crop Sci.* 54: 1419–1432.
- 齊藤邦行・磯部祥子・黒田俊郎 (1998) 日作紀 67: 523–528.
- Shapiro, C.A. and A.D. Flowerday (1987) *J. Agron. Crop Sci.* 158: 8–16.
- Thseng, F.S. and S. Hosokawa (1972) *Japan. J. Breed.* 22: 261–268.
- 内川 修・宮崎真行・田中浩平 (2006) 日作九支報 72: 32–34.
- Ude, G.N., W.J. Kenworthy, J.M. Costa, P.B. Cregan and J. Alvernaz (2003) *Crop Sci.* 43: 1858–1867.
- Wang, F., H. Nan, L. Chen, C. Fang, H. Zhang, T. Su, S. Li, Q. Cheng, L. Dong, B. Liu *et al.* (2019) *Mol. Breed.* 39: 70.
- Watanabe, S., K. Harada and J. Abe (2012) *Breed. Sci.* 61: 531–543.
- 由田宏一 (1987) 北海道大学農学部邦文紀要 15: 385–434.