

限定要因法則に基づくダイズの子実生産、窒素同化およびリン酸吸収律速要因の解析
垣内仁（東京農業大学農学部）

タンパク質および油料資源作物としてダイズは世界的に需要が増えており、さらに我が国におけるダイズの平均収量は世界の半分程度であるため収量増加が強く求められている。しかし、ダイズはイネ科などの他作物に比較して栽培管理が増収に結び付きにくい。その原因として、ダイズは生育の比較的初期から茎葉成長と共に開花、結実が重複して進行するため収量決定要因が複雑であること、ダイズ収量を決定する窒素同化は施肥などの土壌由来窒素と共に根粒固定窒素に依存しており両者の間にはトレードオフの関係があり窒素同化をコントロールしにくいこと、また、ダイズ窒素固定エネルギーに必要なリン酸は土壌で有効化されにくいことなどによる。これらの子実生産と養分吸収を支配する要因の解明はダイズの収量向上に不可欠である。垣内氏はこのようなダイズの子実生産に深く関与する物質生産、窒素とリン酸の同化・吸収の律速要因を Blackman の限定要因法則の視点から解析した。限定要因の法則とはある事象の変化が最も大きい制限要因によって律速される現象である。その成果の内容は以下のとおりである。

1. 植物体生産量と子実生産量との関係

圃場栽培したダイズの開花期以降の植物体の乾物生産量（以下全生産量）を遮光や間引き処理によって変化させると、全生産量と子実生産量には原点を通る傾き約 0.5 の直線の関係があった。すなわち、見かけ上子実生産量は全生産量のみにより律速された（業績 1）。さらに、子実生産と栄養成長が同時に活発に続く無限伸育型ダイズに同様の処理をしても全生産量と子実生産量との間にはやはり同様の関係が認められ律速要因は変わらなかった（業績 2）。ダイズ種子は高い脂質成分を含むため乾物に基づく解析に代えて炭素ベースで全乾物生産量と子実生産量を比較しても乾物ベースの場合と同様関係はほとんど変わらなかった。また、開花前に同化された安定同位元素 ^{13}C の 3.4% が、子実成長初期での同化では 16.4% が子実に分配され、26.8% と 37.8% がそれぞれ成熟までに呼吸消費され、種子の C の 95% は開花期以降に同化されていた。このことから子実成長期の炭素の呼吸損失は開花前の茎葉成長期に比べ大きく、種子生産のための高い炭素消費が全生産量と子実重の関係の傾きを低下させると見なされた（業績 3）。ダイズの摘心技術は過剰な栄養成長を抑制し全生産量の子実生産量への効率を増加させることが期待される。しかし、摘心は品種によってむしろ収量を減少させる、あるいはやや増加させたものの大きな効果はなかった（業績 10）。ダイズ植物体全重と茎葉部重あるいは葉柄を除いた茎部重との間にも密接な直線関係が認められたため（業績 5）、全重はすべての器官の生産量の違いを反映していた。このことから従来観察されることの多い葉柄が離脱した後の茎重と子実重との間にも同様な律速関係が成立すると見なされた。

2. 施肥窒素量と同化窒素量との関係

ダイズの子実生産量は植物体の窒素同化量に強く依存し、窒素同化量は土壌からの窒素吸収と根粒による固定窒素を由来とし、両者の間にはトレードオフの関係があるため施肥窒素量と窒素同化量との関係は複雑である。そこで根粒着生と非着生系のダイズ 2 品種をポットと圃場で栽培し開花期から窒素施肥量を様々に変えた（業績 8）。その結果、施肥窒素量と植物同化窒素量との関係は、施肥ゼロにおける土壌窒素と最大根粒固定窒素量の和を切片とする正の傾きの直線と一定の施肥量以上で飽和直線になる二つの相で近似できた。窒素施肥量の増加により窒素固定量は直線的に低下し、窒素同化量が頭打ちになる施肥量で見かけ上ゼロになった。圃場条件下では施肥量を増やしても窒素同化量は約 35 g m^{-2} で頭打ちとなり、この時の子実収量は $300\sim 350 \text{ g m}^{-2}$ であった。これらの関係からダイズの窒素同化量は、土壌および施肥窒素量と固定窒素量によって律速される相と施肥が増えても頭打ちとなる植物の窒素同化能力で律速される二つの相で表された。子実生産量は同化窒素量を強く反映した。品種や栽培地、年度間による植物の窒素同化量と施肥量の違いは、土壌窒素量、窒素固定量、最大窒素同化量の違いで説明された。これらの関係から窒素施肥増加によって窒素固定が低下しにくく、最大窒素同化能力が高い品種特性が増収に必要であると考えられた（総説 1）。

3. リン酸施肥量とリン酸吸収量との関係

圃場条件下で 6 品種のダイズに異なる量のリン酸を施肥した結果、乾物生産量やリン酸吸収量には品種間差が認められ、リン酸吸収量と乾物生産量の間には全ての品種で正の相関関係が認められた。この時、低リン施用条件下で吸収したリン酸の乾物生産効率には品種間差が存在した（業績 7）。また、土壌リン酸の高い圃場ではダイズはコムギに比べリン酸施肥による全生産量と子実生産量の増加はコムギよりも劣った（業績 6, 11）。また、土壌リン酸の影響を除くために、圃場と土壌リン酸の低い土でポット栽培したダイズ葉身にリン酸を葉面散布した結果、圃場ではリン酸施肥は子実重に影響を及ぼさなかったのに対し、ポット条件下ではリン酸施用によるリン酸吸収量、子実重と窒素吸収量が増加した（業績 4）。このように、リン酸の植物吸収量と子実生産には、土壌のリン酸状態さらに植物の窒素状態が複雑に関与していた。そこで、リン酸をほとんど含まない土をポットに充填し播種時に 4~5 水準のリン酸を施肥したダイズに開花期から窒素施肥量を 4~5 水準設定した。その結果、窒素施肥水準ごとに、施肥リン酸量と植物吸収リン酸量との間には、リン酸施肥ゼロで土壌リン酸量を切片とする正の傾きの直線と一定のリン酸施肥量以上で飽和直線になる二つの相で近似できた。このとき窒素施肥が多い場合ほど直線の傾き（リン酸吸収効率）と飽和直線は高かった。このことから窒素施肥間のリン酸吸収量と施肥量との関係の違いは、施肥リン酸の吸収効率と最大リン酸吸収量の違いによって説明された。同時に行った実験で窒素施肥による窒素吸収増加に伴い開花盛期の根重が増えるとともにリン酸吸収量が増加した。このことから窒素施肥により根量が増え土壌中で移動しにくいリン酸と根との接触を増加させたことにより施肥リン酸吸収効率が高まったとみなされた。そのため窒素施肥による高い根の発達がリン酸吸収を増やす品種特性になると考えられる。そして、リン酸吸収による収量増加は窒素同化を介しておきたと見なされた（業績 11）。一方、リン酸蓄積量の高い圃場では、リン酸を施肥や葉面散布で与えても施肥ゼロの時点からすでにリン酸吸収量が頭打ちの相にあったため、リン酸は収量の制限要因とはならず窒素の寄与度が大きいと考えられた（業績 9）。

以上から、垣内氏はダイズの子実生産、子実生産に強い影響を与える窒素同化およびリン酸吸収の律速要因を限定要因法則の視点から定量的、統一的に明らかにした。なお律速要因が変化する過渡期における観測値の理論関係からの逸脱は小かった。この解析はダイズの子実生産向上に有効な物質生産パターンの解明、施肥による適切な養分管理、収量予測モデルなどへの今後の貢献が期待される。このように、垣内氏は作物学のみならず作物栄養学研究を含めて新規で独創的な成果を上げており、日本作物学会賞に相応しい業績と評価される。

研究業績

1. Kakiuchi, J. and Kobata, T. 2004. Shading and thinning effects on seed and shoot dry matter increase in determinate soybean during the seed-filling period. *Agronomy Journal* 96: 398-405. doi: <https://doi.org/10.2134/agronj2004.3980>
2. Kakiuchi, J. and Kobata, T. 2006. The relationship between dry matter increase of seed and shoot during the seed-filling period in three kinds of soybeans with different growth habits subjected to shading and thinning. *Plant Production Science* 9: 20-26. doi: <https://doi.org/10.1626/ppp.9.20>
3. Kakiuchi, J. and Kobata, T. 2008. High carbon requirements for seed production in soybeans [*Glycine max* (L.) Merr.]. *Plant Production Science* 11: 198-202. doi: <https://doi.org/10.1626/ppp.11.198>
4. 垣内仁・上地由朗 2013. リン酸の葉面施肥がダイズの生育・収量および子実成分に及ぼす影響. *農業生産技術管理学会誌* 20: 35-43. doi: https://doi.org/10.20809/seisan.20.2_35
5. 垣内仁 2013. ダイズにおける器官別乾物重の相互関係. *東京農業大学農学集報* 58: 133-140.
6. 垣内仁・上地由朗 2015. リン吸収量がコムギの乾物生産および植物体中の窒素およびリン含有率に及ぼす影響. *農業生産技術管理学会誌* 22: 1-11. doi: https://doi.org/10.20809/seisan.22.1_1
7. Kakiuchi, J. and Kamiji, Y. 2015. Relationship between phosphorus accumulation and dry matter production in soybeans. *Plant Production Science* 18: 344-355. doi: <https://doi.org/10.1626/ppp.18.344>
8. Kakiuchi, J. and Kobata, T. 2017. A quantitative method for analyzing nitrogen assimilation in soybeans. *Crop Science* 57: 903-913. doi: [10.2135/cropsci2016.05.0373](https://doi.org/10.2135/cropsci2016.05.0373)
9. Kakiuchi, J. 2018. Effect of phosphorus accumulation on nitrogen accumulation and dry matter production in soybeans differing with nodulation type. *Journal of Japanese Society of Agricultural Technology Management*. 25: 13-26. doi: <https://doi.org/10.1626/ppp.18.344>
10. 垣内仁 2021. ダイズにおける摘心処理が生育および収量に及ぼす影響とその品種間差. *日本作物学会紀事* 90: 414-422. doi: <https://doi.org/10.1626/jcs.90.414>
11. Kakiuchi, J. and Kobata, T. 2022. Crop recovery efficiency of applied phosphorous under different nitrogen applications and the contribution of these two nutrients to seed production in soybeans. *Plant and Soil*. 480: 583-601. doi: <https://doi.org/10.1007/s11104-022-05605-z>

総説

1. 垣内仁・小葉田亨 2017. 施肥窒素とダイズの窒素吸収を表す定量的モデル. *農業および園芸* 92: 500-504.