

トピックス

ダイズ生産を支える微生物の群集構造に関する研究

京都学園大学 バイオ環境学部教授 高瀬尚文

1. はじめに

マメ科植物は2万種にも及ぶ種類があるが、世界で栽培されているマメ科作物は80種ほどであり、食用として利用されているのは10種類ぐらいといわれる。その中で、ダイズは世界的に栽培される、最も需要の高いマメ科作物であり、日本においても食文化を支える主要な役割を担っている。ダイズは一次機能である栄養素としての重要性だけではなく、その三次機能である生体調節機能が明らかとなるにつれ、近年健康を維持する食材として再認識され、需要はますます増加すると思われる。しかし、ダイズの国内自給率は低迷しており、ダイズ年間需要量500万tのうち国内生産量は約20万tであり、自給率はわずか4%程度にすぎない。世界のダイズ供給量は、需要量をやや上回っているが、中国やインド、メキシコ等の大幅な大豆の需要増は続くと考えられることから、将来世界のダイズの供給が需要に追いつかない状況に陥ることが危惧されている。しかしダイズを生産増を耕地面積の拡大に求めることは無理があると考えられており、ダイズの収量向上や、栄養性・加工性の改良による生産性向上が求められている⁴⁾。

本稿では、食資源としてのダイズの姿を紹介した上で、ダイズの多収化に向けた課題を整理しながら、根粒による生物的窒素固定、

根粒を活かす栽培管理が求められる理由を概説した後、ダイズ根粒に共生している根粒菌およびダイズ根圏微生物の群集構造に関する私たちの研究事例を紹介しながら、栽培技術の改善への応用の道筋を考察したい。

2. 食資源としてのダイズ

ダイズ (*Glycine max* (L.) Merrill) は、アジアで起源した作物の一つであり、アジアの様々な地域に食文化や栽培環境と深く関わった多様な在来種が存在する。日本におけるダイズ栽培は、中部・関東（東北）地方で縄文時代中期以前に開始され、縄文時代後期に西日本（九州）へ拡散したと考えられている³⁾。『古事記（712年）』や『日本書紀（720年）』にはダイズが明記され、『大宝令（701年）』に「味噌」という字が見つかるなど、8世紀頃にはダイズ発酵食品が食されていた様子が伺われる^{5)、6)}。

ダイズは、味噌・醤油・豆腐・納豆といった加工食品としてのみ長らく食されてきた。しかし、明治時代末以降に油資源の利用が始まり、戦後の「食生活の洋風化」に伴い製油用途の需要が急増し、1980年代以降は「食用2割、油用8割」という需要構造が維持されている。

食品用途の主な消費形態は、豆腐（58%）、納豆（13%）、煮豆・惣菜（13%）、味噌・醬

油（7%）であり、1人1年当たりの食品用途の消費自体は増加傾向にある。国産ダイズは、全て食品用途で消費されるが、国内生産で賄うことができない食品用仕向量の8割を輸入に頼っている。

食品用ダイズはタンパク質が多く、製油用ダイズは脂質が多く、同じダイズであっても成分比率が違う。したがって、国内の品種育成の目的は、食品用ダイズ品種における高タンパク性や成分特性、高加工適性に重点がおかれている。加工用途ごとに求められる品質特性が異なるため、国内で育成される新品种は豆腐用や煮豆用、味噌用、豆乳用、納豆用品種といった用途に大別されて世に出される。

製油用途の主な消費形態は、サラダ油やてんぷら油、ショートニング、マーガリンなどであり、原料は全て輸入ダイズである。搾油後のダイズ粕は、醤油や味噌などの食品原料や飼料原料にも使われる⁸⁾。

2008年現在、100万tを越すダイズ生産国は、アメリカ（8,054万t）、ブラジル（5,992万t）、アルゼンチン（4,623万t）、中国（1,555万t）、インド（905万t）、パラグアイ（681万t）、カナダ（334万t）、ボリビア（160万t）の8カ国である。単収は地域差が大きく、南北アメリカが高く、アジアやアフリカは低い。日本の単収（180kg/10a）は、世界平均単収（240kg/10a）、北米単収（270kg/10a）、南米単収（280kg/10a）の75%、67%、64%に留まる。しかも、主要生産国の収量水準が上昇傾向にある中、日本の収量水準はむしろ下降傾向にある⁵⁾。

3. ダイズの特性に起因する多収化の課題

食用マメ類種子はタンパク質含有量が高く、生育には多量の窒素を必要とする。マメ類種子の高タンパクの由来は、土壤微生物である根粒菌との共生器官である根粒による空中窒素の固定システムを作り上げたことによる。

ダイズにおいても、収量を決定する第一の要因は窒素である。ダイズ子実は30～40%のタンパク質を含有し、その収量は窒素集積量に対して直線的に比例して増加し、ダイズ子実100kg生産当たり必要な窒素集積量は7～9kgと見積もられる¹⁰⁾。ダイズが集積する窒素の由来は、「施肥窒素」「土壤由来の地力窒素」「根粒による固定窒素」である。固定窒素が全集積窒素に占める割合は土壤条件や気象条件などによって大きく異なるが^{注1)}、日本では概ね2～8割に分布し、平均すると5割程度とされる¹⁰⁾。良好な環境における根粒による窒素固定量は30kg/10aを超える。地上部に集積した窒素1kg当たり約13kgの子実が生産されることから、理論上根粒窒素固定のみで400kg/10a水準の収量が可能である。しかし、日本のダイズ単収は180kg/10a水準に留まり、食料・農業・農村基本計画の2015年度の生産努力目標は200kg/10aである。雑な表現であるが、ダイズ根粒がもつ潜在的な窒素固定能力を100%引き出す栽培の実現は、現在の単収水準を2倍に増大できることを意味する。

ダイズの多収生産の実現が難しい要因は何であろうか。その1つに、ダイズ固有の栄養特性がある。ダイズは根から硝酸態窒素やアンモニア態窒素を吸収・同化できる。しかし、

注1 固定窒素寄与率は、土壤や肥料由来の窒素量、肥沃度、土壤水分含量（干ばつ・湿害）、土壤pH、ミネラル含量（リン・カルシウム・モリブデンなど）、地温といった土壤特性や気象条件の複合的要因によって大きく変動する^{9)、10)}。

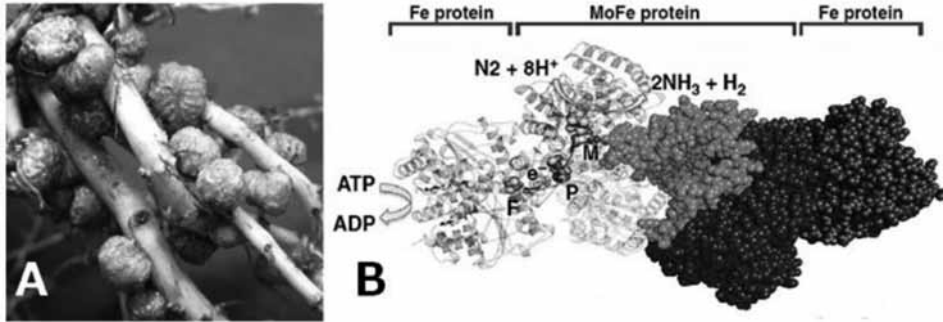


図1 ダイズの根に形成された根粒 (A) と窒素固定酵素ニトロゲナーゼ (B)。根粒では、「常温」「常圧」の条件下、直径数ミリの根粒の中で、窒素固定酵素ニトロゲナーゼの作用で窒素ガスからアンモニアが合成される。一方、工業的なアンモニア合成の道を開いたハーバー・ボッシュ法では、「200気圧」「500℃」「四酸化三鉄 Fe₃O₄ を主成分とした触媒」の条件下、内側が炭素をほとんど含まない軟鋼、外側は炭素を多く含む硬鋼からなる二重鋼管で作られた反応塔の中で、窒素ガスと水素ガスからアンモニアが合成される。Current Opinion in Biotechnology 26:19 (2014) を元に作図。

それらを主成分とする即効性化学肥料を利用した窒素施用は、根粒着生の阻害、根粒肥大の抑制、窒素固定活性を抑制し、場合によっては茎葉部の過繁茂や倒伏を引き起こすため減収を引き起こすこともある⁹⁾。すなわち、窒素肥料施用量に応答した生育と収量が得られないダイズでは、「緑の革命」で成功したイネ科作物と異なり、ダイズ独自の栽培技術が必要である。

またダイズの生理生態的な特性も、ダイズの多収化を困難にする要因となる。ダイズは生育前期の窒素集積量が小さく、全窒素集積量の7～8割を開花期以降に集積するため、多収化の実現には開花期以降における窒素同化の確保が重要である²⁾。しかし、個体あたりの根粒活性は着蓄・開花から莢伸長期にかけて高いが、子実肥大初期以降減少するのが典型的なパターンである²⁾。さらに子実肥大期間に茎葉のタンパク質が分解されて子実に供給されるのに伴い、種々の生理活性が低下する「自己破壊説」が提唱されている¹⁾。

こうしたダイズ固有の特性と低投入持続可能型農業の観点から「地力窒素」「窒素施用」「根粒窒素固定」のベストミックスに考慮しながら、開花期以降の窒素固定活性を高め、ダイズの窒素要求量が高まる子実肥大期以降に起こる窒素固定量の低下を遅らせる、根粒による窒素固定を活かす栽培管理が、ダイズ多収化のための有効な方策の1つとして期待が寄せられている。

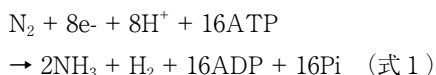
4. 根粒による生物的窒素固定

ダイズは、根粒菌との共生器官である根粒を根に形成することにより窒素固定を行う(図1)。しかし根粒菌は土壤中で単独で生活している状態では窒素固定活性を持たず、根粒内に共生してはじめて窒素固定能を発現する。

根粒では、窒素固定酵素ニトロゲナーゼが働くことで、空中窒素からアンモニアを生成する窒素固定反応(式1)が起こる。1分子

注2 Frissel (1977) によると、NH₃ 1kgの熱力学的エネルギーは24 MJ、化学工業ではNH₃ 1kgの合成に要するエネルギーは78 MJ、根粒による生物的窒素固定では480 MJと見積もられている¹²⁾。合成に要するエネルギーは、化学工業では化石資源から供給され、根粒では植物光合成から供給される。根粒による窒素固定が、省エネであるということではない。

の窒素ガスを2分子のアンモニアに固定するために16分子のATPのエネルギー、8個の電子と8水素イオンを消費する^{注2}。このエネルギー消費は硝酸態窒素を利用する際のエネルギー消費より大きいため、同じ量の窒素を得る生産効率は、アンモニア態窒素、硝酸態窒素、根粒固定窒素の順となる。ダイズが土壌や肥料由来の窒素を優先的に利用し、施肥や土壌中窒素により根粒窒素固定が低下する生理現象は、植物体の必要量に応じて、窒素獲得のためのエネルギー効率を高める精緻な制御が働くためと考えられている⁹⁾。



根粒菌を利用したダイズの多収化を目的として、窒素固定能力が高い優良根粒菌（菌株）の選抜が行われている¹⁰⁾。またダイズ品種と根粒菌の菌株との親和性は一様ではないことから、大豆品種に応じた菌株の選抜や、多くのダイズ品種に高い親和性を持つ菌株の選抜も、ダイズ多収化のための有効な方策として期待が寄せられている¹⁰⁾。さらに、ダイズ品種によって、根粒着生数や窒素固定能がことなること¹⁰⁾、全窒素吸収量に占める固定窒素の割合が大きく変動すること⁵⁾、ダイズの生育に伴う個体当たりの根粒活性の変動パターンが変化すること¹⁰⁾、感染している根粒菌群集に差異が生じること⁷⁾が知られている。このような特定品種に固有な形質を分子レベルで解明し、ダイズの窒素固定能を高める技術に発展させ、窒素固定能力が高いダイズ品種の開発に応用することが期待されている。

5. ダイズ根粒に共生する根粒菌の群集構造

根粒菌には宿主特異性と宿主親和性が認められ、ダイズを宿主とするダイズ根粒菌としては、*Bradyrhizobium japonicum*、*B.elkanii*、*Sinorhizobium fredii*の2属3種が知られている。その中で日本の土壌には、*Bradyrhizobium*属ダイズ根粒菌が主に分布している⁷⁾。農地のような実環境では、複数種のダイズ根粒菌や、同一種でも遺伝子型が異なる多様な菌株が、ダイズ細胞に単独感染（あるいは共感染）して根粒を形成する^{13)、16)}。したがってダイズ1個体当たり数百個も形成される根粒は、共生した根粒菌の遺伝子型を反映した遺伝的に多様な不均一な群集であると想像される^{注3}。根粒菌を利用した農業技術の開発のためには、ダイズ感染根粒菌の群集構造を解明し、ダイズ収量との連関を評価することが重要となる。

根粒に共生する根粒菌の群集構造を解明するには、根粒1粒単位で共生根粒菌を識別する解析が望ましい。そこで*B. japonicum*が共生している根粒と*B. elkanii*が共生している根粒を識別するため、DNA多型を利用し、1粒の根粒から抽出したDNAをCAPS (Cleaved Amplified Polymorphic Sequence)解析するDNA鑑定法を開発し、京丹波地方特産の丹波黒大豆の根粒に共生する根粒菌の群集構造を調査した。

丹波黒大豆に感染する根粒菌（根粒に共生する根粒菌）に関する情報は、NCBIを含む公共データベースに登録されていなかったため、まず、丹波黒大豆の根粒に共生している根粒菌のDNA解析を行った。京都学園大学

注3 人工環境下で、土壌から分離・純化された根粒菌をダイズに感染させることで形成された根粒は、遺伝子型が同じ根粒菌が共生するため、遺伝的多様性がない群集となる。

の圃場に市販の「丹波黒（タキイ種苗）」の種子を直接播種し、除草と灌水を適宜行いながら、無施肥・無農薬で栽培し、開花開始期にある個体から根粒を採取した。根粒から抽出したDNAを鋳型にして、根粒で働いている窒素固定酵素ニトロゲナーゼのサブユニットをコードする *nifH* 遺伝子の部分DNAをPCR増幅し、クローニングした。PCRクローンのDNA配列をCLUSTALWによる分子系統解析に供した結果、根粒で働いている *nifH* 遺伝子のDNA配列は、*B. japonicum* の *nifH* DNA配列もしくは *B. elkanii* の *nifH* DNA配列に帰属した（図2）。この帰属解析の結果から、丹波黒大豆の根粒には *B. japonicum* と *B. elkanii* の2種が共生していると結論づけた。

丹波黒大豆の根粒に共生している根粒菌か

ら取得したDNA情報を元に、*B. japonicum* と *B. elkanii* の *nifH* 遺伝子をもつDNA多型を利用したCAPS解析法を設計し、1根粒単位で共生根粒菌を識別できるDNA鑑定法を確立した（図3参照）。

根粒に共生する根粒菌の群集構造を調査するに当たり、丹波黒大豆の栽培種として「新丹波黒」を改めて選定した。「新丹波黒」は、京都府が遺伝的均一性と品質向上を目的に、丹波黒大豆の府内在来系統から純系選抜した丹波黒大豆であり、京都府内で広く栽培され、その特性及び栽培管理の研究開発が精力的になされている栽培種である。

京都府農林水産技術センターより分与された種子を京都学園大学の圃場に直接播種し、除草と灌水を適宜行いながら、無施肥・無農薬で栽培した。開花盛期にある3個体から計96個の根粒を採取し、1粒ずつ、CAPS法で

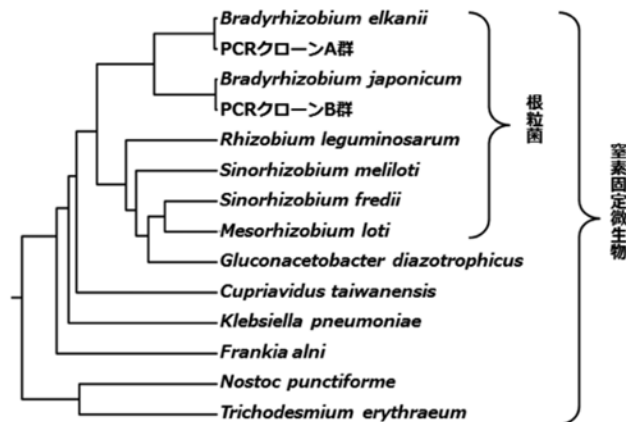


図2 丹波黒根粒DNA中の *nifH* DNAの塩基配列に対するCLUSTALW解析。丹波黒大豆根粒（2g）から抽出したDNAを鋳型にして、縮合PCRプライマーを用いてPCR増幅した *nifH* 遺伝子の部分DNAをクローニングした^{注4}。解読したPCRクローンの塩基配列と、図中に示した窒素固定微生物の *nifH* DNAの塩基配列をCLUSTALWに供し、分子系統樹を作成した。取得した21個のPCRクローンの *nifH* DNAの塩基配列のうち、クローン13個の塩基配列は *B. japonicum* に帰属し、クローン8個の塩基配列は *B. elkanii* に帰属した⁽¹¹⁾。

注4 PCR酵素はExTaqポリメラーゼHS（Takaraバイオ）を用いた。縮合プライマーは *nifH* タンパク質に保存されているアミノ酸配列を元に設計した5'-TA (T/C) GG (A/C/G/T) AA (A/G) GG (A/C/G/T) GGIAT (A/C/G/T) GGIA-3' と5'-(A/G/T) AT (A/G) TT (A/G) TTIGC (A/C/G/T) GC (A/C/G/T) GC (A/G) TA-3'を用いた。反応組成は市販酵素に添付の条件に従い、PCRは98℃・1秒→[98℃・10秒→50℃・30秒→72℃・60秒]40サイクル→72℃・1分→4℃で行った。

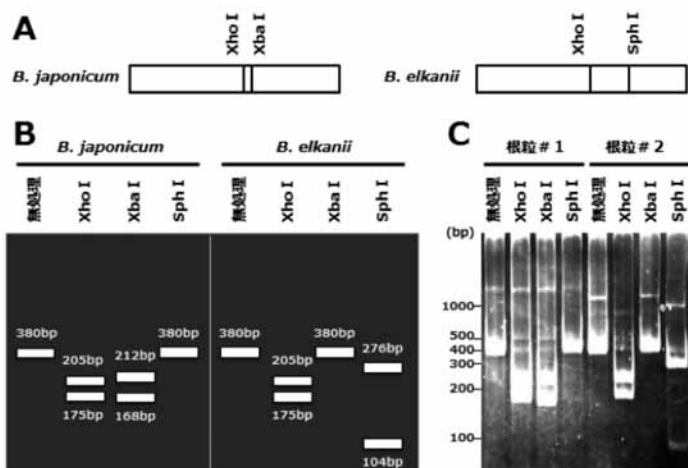


図3 CAPS法による *B. japonicum* と *B. elkanii* の識別。(A) *B. japonicum* と *B. elkanii* の *nifH* 遺伝子の部分 DNA (380bp) の制限酵素地図。*B. japonicum* の場合、*Xho* I と *Xba* I で切断されるが、*Sph* I で切断されない。一方、*B. elkanii* の場合、*Xho* I と *Sph* I で切断されるが、*Xba* I で切断されない。(B) *B. japonicum* と *B. elkanii* の CAPS 法による DNA 鑑定イメージ。(C) 根粒に共生している根粒菌の CAPS 法による DNA 解析の例。1 粒の根粒から抽出した DNA から *nifH* 遺伝子の部分 DNA 領域を PCR 増幅した^{注5}。PCR 増幅物の無処理試料、同 *Xho* I 消化処理試料、同 *Xba* I 消化処理試料、同 *Sph* I 消化処理試料を 8% アクリルアミドゲル電気泳動で分離した後、エチジウムプロマイド染色し、PCR 産物の切断パターンの違い（制限酵素切断部位の有無）を可視化した。根粒 #1 に含まれる *nifH* DNA は、*Xho* I と *Xba* I で切断されるが、*Sph* I で切断されなかったため、共生根粒菌は *B. japonicum* であると鑑定される。根粒 #2 に含まれる *nifH* DNA は、*Xho* I と *Sph* I で切断されるが、*Xba* I で切断されなかったため、共生根粒菌は *B. elkanii* と鑑定される。

DNA 鑑定した結果、*B. japonicum* が共生している根粒が 83 個、*B. elkanii* が共生している根粒は 13 個であった。大学圃場で栽培した丹波黒大豆根粒に共生した根粒菌の群集構造は、*B. japonicum* が優占種（占有率 86%）であり、*B. japonicum* と *B. elkanii* の割合はおよそ 6:1 と見積もられた。

京都府農林水産技術センターの圃場で栽培した「新丹波黒」の根粒についても、同様に共生根粒菌の群集構造を調査した。開花盛期にある 6 個体から採取した計 123 個を DNA 鑑定した結果、*B. japonicum* が共生している根粒数が 120 個、*B. elkanii* が共生している根粒数は 3 個であった。センター圃場

で栽培した丹波黒大豆根粒の群集構造は、*B. japonicum* が優占種（占有率 98%）であり、*B. japonicum* と *B. elkanii* の割合は 50:1 と見積もられた。

2つの圃場で栽培した丹波黒大豆の根粒に共生しているダイズ根粒菌の群集構造は *B. japonicum* を優占種とするものであったが、*B. japonicum* と *B. elkanii* の割合に差異が認められた。

根粒に共生しているダイズ根粒菌の群集構造の構築には、様々な因子が影響することが知られている^{注6}。ダイズ根粒菌の群集構造に影響する環境因子の 1 つは土壌 pH である。例えば、弱酸性土壌では *B. japonicum*

注5 PCR 酵素は ExTaq ポリメラーゼ HS (Takara バイオ) を用いた。CAPS 用プライマーは 5'-AAGCCACC (A/G) CAAAC (A/C) AC-3' と 5'-TGGC (A/C) GAGATGGGTCAG-3' を用いた。反応組成は市販酵素に添付の条件に従い、PCR は 98℃・1 秒→[98℃・10 秒→55℃・30 秒→72℃・1 分] 40 サイクル→72℃・1 分で行った。

注6 佐伯 (2009) は、ダイズ根粒菌の根粒群集構造（土着化や優先化）が、温度（地温）や土壌 pH といった外的要因や、宿主植物の形質（根粒形成調節遺伝子型の違い）といった内的要因に対応する可能性を指摘している⁷⁾。

を主とした *Bradyrhizobium* 属根粒菌が優占種となり、酸性土壌では *B. elkanii* を主とした *Bradyrhizobium* 属根粒菌が優占種となり、アルカリ土壌では *S. fredii* 根粒菌が優占種となることが報告されている⁷⁾。本調査では、京都府農林水産技術センターが保有・更新している「新丹波黒」の同一種子プールを用い、2014年度の栽培試験であることから、距離が近い2つの圃場の間で認められた根粒菌の群集構造の差異は、栽培管理の違いや土壌 pH を含む土壌特性の違いに起因した可能性がある。今後、調査地点を増やすと共に、温度（地温）や土壌等の環境因子と根粒共生ダイズ根粒菌の群集構造との相関を調査する必要がある。

ところで、根粒共生根粒菌の群集構造の違い（*B. japonicum* が共生している根粒と *B. elkanii* が共生している根粒の割合の違い）は、ダイズ収量にどのような影響を与えるのであろうか。そもそも、*B. japonicum* が共生している根粒と *B. elkanii* が共生している根粒には、どのような違いがあるのであろうか。

B. elkanii は、20年ほど前に *B. japonicum* から独立して別種となったため、*B. japonicum* 共生根粒と *B. elkanii* 共生根粒を区別した比較研究は始まったばかりであり^{13)、14)、15)}、*B. japonicum* 共生根粒と *B. elkanii* 共生根粒の固定窒素寄与率や生理・生化学的な特性解に関する情報が集積されていない。こうした解析に加え、根粒共生ダイズ根粒菌の群集構造とダイズ収量との相関の解明は今後の課題である。

6. 土壌におけるダイズ根粒菌の群集構造

ダイズ根粒に共生している根粒菌の群集構造は、土壌中のダイズ根粒菌の群集構造と必ずしも一致しないことがある⁷⁾。しかしダイズ根粒に共生している根粒菌の群集構造が形成される要因を考察する上で、その基礎をなす要因は土壌中のダイズ根粒菌の群集構造であることには違いない。そこで、京都学園大学の圃場で栽培したダイズの根圏微生物の群集構造を調査した^{17)、18)}。この調査では、ポット栽培による根圏微生物の構造解析がなされている「福獅子（タキイ種苗）」を京都学園大学の圃場に直接播種し、除草と灌水を適宜行いながら、無施肥・無農薬で栽培し、根圏土壌 DNA に含まれる 16S rRNA 遺伝子の部分 DNA（約 200 塩基）配列を解析した。得られた 62,828 配列をクラスタリングしたところ、1,000 以上の OTU (operational taxonomic unit: 系統樹を描く操作上の分類単位) が取得された。ダイズ根粒菌が属する *Bradyrhizobium* 属に帰属された 12 の OTU のうち、4 つの OTU（ランク 4、57、652、734）はダイズ根圏土壌 DNA に多く見出され、いずれもダイズの生育に依存した変動パターンを示した。例えば、ランク 4、652、734 の OTU は開花期にピークを示し、ランク 57 の OTU は開花期と成熟期にピークを示した。このことから、*Bradyrhizobium* 属細菌の中の特定の種（あるいは株）が、ダイズの生育の進行に伴い、ダイズ根圏土壌中で一時的に増大することが示唆された。さらに、ダイズの生育に依存した変動パターンを示した OTU の中には、植物生育促進根圏細菌^{注7}が属する *Bacillus* 属（ランク 21、170）、

注7 植物の根圏から分離される細菌で、植物の生育に良い影響を及ぼす根圏細菌のことを植物生育促進根圏細菌（PGPR: Plant Growth-Promoting Rhizobacteria）とよぶ。PGPR として、*Arthrobacter*、*Bacillus*、*Pseudomonas*、*Rizobium*、*Serratia* 属等多数の細菌が明らかとなっている。これらの PGPR を根圏に接種し、定着させることによる植物病原微生物の生態的防除及び植物生育の促進を図る研究が進められている。

Rhizobium 属 (ランク 67)、*Streptomyces* 属 (ランク 97)、*Enterobacter* 属 (ランク 160)、*Stenotrophomonas* 属 (ランク 241) が見出されたことから、植物生育促進菌類によるダイズの生育促進の可能性が示唆された。今後、今回の OTU のクラスタリングで至らなかった種レベルでダイズ根圏土壌の群集構造を解析し、その知見をダイズの生育や収量を見定める生物指標への応用が、今後の課題である。

7. ダイズ収量の限界

本稿では、ダイズ収量を決定する第一の要因である窒素を中心に、ダイズの多収化に向けた課題を整理しながら、優良根粒菌の利用、窒素固定能力が高い品種の育成、根粒に共生している根粒菌や根圏微生物の群集構造の研究事例を紹介し、課題と農業技術への応用の道筋を述べてきた。

では、様々な条件が整った時、ダイズの収量はどこまで伸びるのであろうか。Sinclair はダイズ収量の限界を 730kg/10a と推定し、Specht らは 800kg/10a と推定している⁹⁾。実際、推定値以上の 1080kg/10a という多収穫が米国では達成されており、日本でも 600kg/10a 水準の多収穫事例が報告されている⁹⁾。ダイズ収量の限界や多収穫事例を踏まえると、ダイズは日本の単収水準を 3～6 倍に増大できる潜在能力を秘めていることになる。

近年、窒素と炭素の獲得・集積の相互作用が極めて密接に関係していることが明らかになってきた⁹⁾。今後、窒素と炭素の獲得・集積の相互作用が極めて良いバランスを実現した多収穫事例をモデルとして、窒素と炭素の動態、および生理的要因の解析を通じた多収

化要因を解明することで、将来ダイズ自身もつ最大生産能力を発揮させる栽培技術および、多収品種の育成へと応用される時代が来るものと思われる。

8. 終わりに

『人口論 (マルサス)』や『成長の限界—ローマ・クラブ人類の危機レポート (メドウズ)』で取り上げられたように、人口増加に伴う食料問題は、人類の生存を考える上で最も重大かつ深刻な問題である。以前に起きた人口爆発の際には、農作業の機械化や栽培面積の拡大、化学肥料の発明、施肥応答性が良い品種の開発を基軸とする「緑の革命」によって食糧問題を回避してきた。その結果、エネルギー消費型の農業生産体系が普及することになった。米国のトウモロコシ生産におけるエネルギー収支を計算した Pimentel ら (1973) によると、1 kcal のエネルギーを消費して獲得されるエネルギーは 2.8 kcal である (表)。その投入エネルギーの 2 大消費は窒素肥料 (32.5%) とガソリン (27.5%) であり、全体の 6 割にも達する¹²⁾。「自然の恵み」と呼ばれた農産物は「エネルギーの賜物」へと変貌した。こうした農業生産に必要な投下エネルギーの多くを石油に頼っている現状を憂えた Harlan (1986) は『世界中の石油と天然ガスがなくなったらどうなるだろうか。そのとき私達はどうやって食料を得るのか。人類の究極の運命は五指にも満たない植物種にかかっているだけでなく、消費しつくされつつあるエネルギー源にもかかっている』と投げかけ

表 1 kcal のエネルギーを消費して獲得できる食料エネルギー¹²⁾

狩猟・採集	自給農業	米国トウモロコシ生産
30～50 kcal	10～20 kcal	2.8 kcal

ている¹²⁾。

農業生産が抱える資源・エネルギー問題に端を発する窒素問題、ひいては食糧問題の解決には、「緑の革命」とは異なる技術革新が求められる。その「エコのタネ」を生物的窒素固定の中に求めていたとき、京都学園大学に赴任し、丹波黒大豆をはじめとするマメ科作物と出会った。引き続き意識を高く掲げ、単収 400kg/a さらには 600kg/a を目指す階段を 1 段ずつのぼっていきたいと考えている。

謝 辞

新丹波黒の種子を供与していただいた京都府農林水産技術センターおよび新丹波黒根粒を提供していただいた同・主任研究員の岩川秀行氏に感謝します。共に研究に取り組んだ松田より子氏、上窪梨紗氏、栗栖生実氏、大川正浩氏、加藤浩一氏、中島航氏、丹羽展章氏、藤本祐輝氏、古幡芳基氏、直木貴明氏、山田貴紀氏、佐野俊祐氏、長田直輝氏、濱名敦己氏、井上拓氏、重村隼大氏をはじめとするバイオ環境学部・植物バイオテクノロジー研究室の学生諸氏に感謝します。研究の支援及び助言を頂いた關谷次郎教授及びブリエトラファエル准教授（京都学園大学）、杉山暁史助教（京都大学）に感謝します。本研究の一部は京都学園大学奨励研究の支援を受けて実施した。この場を借りて感謝します。

1. 有原文二(2000)「ダイズの自己破壊説」『ダイズ安定多収の革新技術』農山漁村文化協会(東京) 56-59.
2. 大山卓爾(2003)「窒素代謝」『食用マメ類の科学—現在と展望—』(海妻矩彦・喜多村啓介・酒井真次編) 養賢堂(東京) 368-373.
3. 小畑弘己(2014)「マメを育てた縄文人」『ここまでわかった! 縄文人の植物利用』(工藤雄一郎・国立民族博物館編). 新泉社(東京) 70-79.
4. 喜多村啓介(2010)「世界のダイズの生産と利用の歴史」『大豆のすべて』サイエンスフォーラム(東京) 14-19.
5. 国分牧衛(2010)「ダイズ」『新訂食用作物』養賢堂(東京) 313-351.
6. 小林武夫(2007)「日本人の食生活における大豆」『2007(平成19)年度版食料白書 日本人と大豆 栄養評価と需給の動向』(食料白書編集委員会編) 農山漁村文化協会(東京) 49-62.
7. 佐伯雄一(2009)日本国内におけるダイズ根粒菌の分布と多様性. 化学と生物 47(4): 228-230.
8. 澤千恵(2007)「食生活の変化と大豆の需給構造」『2007(平成19)年度版食料白書 日本人と大豆 栄養評価と需給の動向』(食料白書編集委員会編) 農山漁村文化協会(東京) 63-78.
9. 島田信二(2011)「栽培方法」『作物栽培体系5 豆類の栽培と利用』(国分牧衛編) 朝倉書店(東京) 29-58.
10. 高橋能彦(2003)「窒素施肥」『食用マメ類の科学—現在と展望—』(海妻矩彦・喜多村啓介・酒井真次編) 養賢堂(東京) 383-389.
11. 松田より子(2011) 京都学園大学大学院バイオ環境研究科 平成23年度 修士学位論文「分子生物学的手法による丹波黒大豆根粒菌の同定」
12. Harlan JR(1986)「作物と人間」(赤沢堯・平井篤志訳)『資源作物、遺伝・進化・

- 生化学』(赤沢堯編)学会出版センター(東京) 251-266.
13. Kober MVSá, Enilson LSF, João R J & Giongo A (2004) Characterization of variants of *Bradyrhizobium elkanii* and *B. japonicum* and symbiotic behavior in soybeans. *Ciência Rural*, 34 (5) : 1459-1464.
 14. Kuykendall LD, Saxena B, Devine TE & Udell SE (1992) Genetic diversity in *Bradyrhizobium japonicum* Jordan 1982 and a proposal for *B. elkanii* sp. nov. *Canadian Journal of Microbiology* 38 (6) : 501-505.
 15. Minamisawa K, Onodera S, Tanimura Y, Kobayashi N et al. (1997) Preferential nodulation of *Glycine max*, *Glycine soja* and *Macroptilium atropurpureum* by *Bradyrhizobium* species *japonicum* and *elkanii*. *FEMS Microbiology Ecology* 24: 49-56.
 16. Sato T, Kato J & Sugawara S (1988) Difference of infectivity between two similar soybean rhizobial strains and immunohistochemical evidence of double infection. *Soil Science and Plant Nutrition* 34 (2) : 247-254.
 17. Sugiyama A, Ueda Y, Takase H & Yazaki K (2015) Do soybeans select specific species of *Bradyrhizobium* during growth? *Communicative & Integrative Biology* 8 (1) : e992734.
 18. Sugiyama A, Ueda Y, Zushi T, Takase T & Yazaki K (2014) Changes in the Bacterial Community of Soybean Rhizospheres during Growth in the Field. *PLoS One* 9 (6) : e100709.