

土壌水分の低下がマメ科作物4種の生理生態に及ぼす影響

誌名	日本作物学会東北支部会報
ISSN	09117067
巻/号	59
掲載ページ	p. 5-9
発行年月	2016年12月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



土壌水分の低下がマメ科作物 4 種の生理生態に及ぼす影響

松波寿典^{1,2)}・鄭 健鎬²⁾・大木行彦²⁾・姫野祐子²⁾・国分牧衛²⁾
(¹⁾農研機構東北農業研究センター・²⁾東北大学大学院農学研究科)

Effects of soil water deficit on eco-physiological characteristics of four legume crops

Toshinori MATSUNAMI^{1,2)}, Gun-Ho JUNG²⁾, Yukihiko OKI²⁾,
Yuko HIMENO²⁾ and Makie KOKUBUN²⁾

(¹⁾NARO Tohoku Agricultural Research Center, Morioka 020-0198, Japan;

²⁾Graduate School of Agricultural Science, Tohoku University, Sendai 981-8555, Japan)

マメ科作物は地力の維持、増強のための有用作物として古くから輪作体系に組み込まれ栽培されている。また、マメ科作物は乾燥地や半乾燥地、そしてその周辺地域など降雨量の少ない地域におけるタンパク質供給作物としても重要な作物である。わが国においても東北地域は北海道に次ぐダイズとアズキの主産地であり、これらマメ科作物の収量性の向上と安定的な生産量の確保は重要な課題とされてきた。しかし、近年、地球温暖化に伴う夏季の異常高温や少雨などの影響によりダイズやアズキの収量、品質が低下することが報告されている(竹内ら 2012, 松波ら 2013)。世界各地で幅広く栽培されてきたマメ科作物の種間変異は多様であり、その生理、生態、形態的特徴は大きく異なる。特に、乾燥ストレスによる影響を克服する生理、形態的特徴には幅広い種間差が存在し、これまでマメ科作物における耐乾性の種間差については、いくつか報告されてきた(Pandyら1984a, Itoh and Kumura 1987, Itaniら1992, 1993)。しかし、同一条件下においてアズキを含めて耐乾性の種間差を比較した知見はほとんどなく、加えて土壌水分の低下が東北地域の主要なマメ科作物の乾物生産能に及ぼす影響に関する知見も少ない。そこで、本研究では遺伝を大きく異なるダイズ、アズキ、ササゲ、ラッカセイの土壌水分の低下に対する光合成能や窒素固定能の反応や土壌水分の低下による生育の抑制程度を比較検討することで、上記4種の耐乾性を評価し、種間差をもたらす要因を明らかにすることを目的とした。

材料と方法

1. 土壌水分の低下が個葉光合成能、窒素固定能、個体生育に及ぼす影響

2002年6月1日、約11.5kgの細粒質黄色土(Classification Committee of Cultivated Soils, 1996)を充填した1/2000 a ワグネルポットにダイズ(*Glycine max* (L.) Merr.: エンレイ(II c:福井・荒井(1951)による))、

アズキ(*Vigna angularis* (Willd.) Owhi et Ohashi: 大納言小豆)、ササゲ(*Vigna unguiculata* (L.) Walp.: 黒実取)、ラッカセイ(*Arachis hypogaea* L.: 千葉半立)を、それぞれ2粒ずつ播種し、初生葉展開後、ポット当たり1個体となるように間引いた。肥料は全量基肥とし、化成肥料を窒素、リン酸、カリの各成分でそれぞれポット当り0.2g, 0.6g, 0.8g, 消石灰をポット当り4g施用した。

播種後50日目から灌水を制限した乾燥区と灌水を充分に行った湿潤区を設け、処理期間中、各4個体について光合成速度、水ポテンシャル、アセチレン還元活性を測定した。

光合成速度の測定を、最上位完全展開頂小葉について携帯型光合成蒸散測定装置(LI-6400, LI-COR社製)で行った。測定時におけるチャンバー内の光量子密度を $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、気温を 28°C 、流量を $500 \mu\text{mol s}^{-1}$ に設定した。チャンバー内への二酸化炭素の供給を外気導入で行い、そのときの二酸化炭素濃度は $371.3 \pm 18.3 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 、相対湿度は $62.4 \pm 14.0\%$ であった。

光合成速度を測定した葉身の水ポテンシャルの測定を、プレッシャーチェンバー(PMS600, PMS社製)で行った。すなわち、葉柄を基部側で切断し、切断面がチャンバーの外に出るように、内側に湿った濾紙が敷かれてあるチャンバーに固定し、直ちにチャンバー内を窒素ガスで加圧した。そして、葉柄切断面全域から一様に液が出た時点の値を水ポテンシャルの値とした。

アセチレン還元活性の測定では、掘取り後、直ちに0.9Lガラス瓶の中に地下部全体を封入し、容器内のガスを30ml抜き取った後、30mlのアセチレンガスを注入した。そして、暗所 25°C 条件下で12時間インキュベーションした後、1mlのガスサンプルを行った。そして、長さ1mのガラス管にPorapak Nを充填したカラムを装備させたガスクロマトグラフ(HITACHI 163,日

立社製)を用い、エチレン発生量を測定した。光合成速度と水ポテンシャルの測定、エチレンのガスサンプルを午前11時から午後2時20分までの間に完了した。

処理後、各作物種につき4個体ずつ採取し、生育中庸な1個体の全葉面積を自動葉面積計(AAM-7型、林電工社製)で測定した。分解後、各部位を80℃で3日以上通風乾燥した。その後、乾物重を秤量し、平均個体の葉重より比例式を求め、残りの個体の葉面積を算出した。

2. 土壤水分の低下が個体群成長速度に及ぼす影響

2002年6月7日、東北大学農学研究科圃場(細粒質黄色土(Classification Committee of Cultivated Soils, 1996))において、ポット試験と同じ4品種を、各3粒ずつ播種し、初生葉展開後、2本立となるように間引いた。試験区を、南北畝で畝間75cm、株間20cm、13.3個体m²の栽植密度に設定し、1区面積7.2m²(3.6m×2.0m)の3反復で行った。また試験区を、乾燥処理の有無を主試験区、種を副試験区の分割区法を用いて配置した。肥料は全量基肥とし、化成肥料を窒素、リン酸、カリの各成分でそれぞれ2, 6, 6 kg/10a、過燐酸石灰をリン酸の成分で4 kg/10a施用した。病害虫は適宜防除した。

8月6日から一週間、灌水を制限した乾燥区と灌水

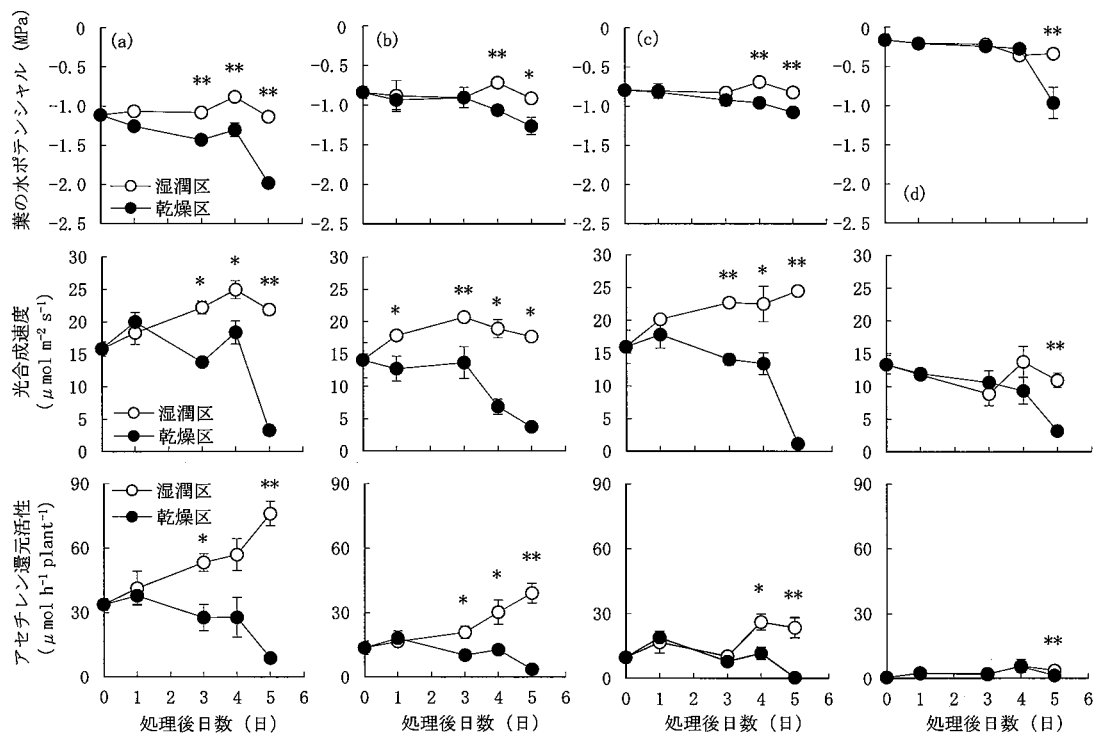
を充分に行った湿潤区を設け、処理開始から2日置きに、各4個体について夜明け前の水ポテンシャルを測定した。測定には最上位完全展開頂小葉を用い、午前4時から5時の間に試験1と同様の方法で測定した。

処理前後に、草丈が中庸な個体を各処理1反復3個体(合計9個体)を採取し、試験1と同様の方法で葉面積、乾物重を調査した。そして、処理前後の乾物重と葉面積の値から個体群成長速度(CGR)、純同化率(NAR)、葉面積指数(LAI)を算出した。

結果

1. 土壤水分の低下が個葉光合成能、窒素固定能、個体生育に及ぼす影響

乾燥処理に伴う水ポテンシャルの低下はダイズで、光合成速度の低下はダイズ、アズキ、ササゲで著しかった(第1図)。特に、アズキでは処理後2日目から光合成速度の有意な低下が認められた。ラッカセイについては処理に伴う水ポテンシャルと光合成速度の低下程度は4種の中で最も小さく、有意な低下が認められたのは処理後5日目のみであった。処理に伴うアセチレン還元活性の低下は、ダイズ、アズキ、ササゲにおいて著しかった。これに対して、ラッカセイでは、アセチレン還元活性の有意な低下が認められたのは処理後5日目のみであった。



第1図 処理後日数の経過に伴うダイズ(a)、アズキ(b)、ササゲ(c)、ラッカセイ(d)の葉の水ポテンシャル、光合成速度、アセチレン還元活性の推移(試験1)。

図中の棒線は標準誤差(n=4)を示し、*、**はそれぞれ5%、1%水準(t検定)で有意差があることを示す。

ダイズ, アズキ, ササゲはラッカセイよりも, 乾燥処理により生育が抑制される傾向がみられた (第1表). 特に, 3種とも処理による根粒重の減少が著しかった. 地上部の生育に関して, ダイズとアズキでは地上部乾物重, 全乾物重の減少が, ササゲでは葉面積の減少が著しかった. 根重は, 4種とも処理により増加する傾向がみられた. 葉面積/根重比はアズキで最も大きく, 次いでササゲ, ダイズで大きい傾向がみられ, ラッカセイは最も小さかった. 乾燥処理に伴う葉面積の減少が最も顕著であったササゲでは処理に伴い葉面積/根重比は有意に低下した.

2. 土壌水分の低下が個体群成長速度に及ぼす影響

夜明け前の水ポテンシャルは, ダイズ, アズキ, ササゲでは処理後3日目から有意に低下した (第2図). ラッカセイでは, 処理期間中における夜明け前の水ポテンシャルは, 湿潤区, 乾燥区とも他の3種よりも低く推移したが乾燥処理による有意な影響は認められなかった.

ダイズ, ササゲ, ラッカセイでは湿潤区と乾燥区で処理後の地上部乾物重に有意な差は認められなかったのに対して, アズキでは乾燥処理により地上部乾物重は有意に減少した (第3図).

処理期間中の生長解析を行った結果, 各パラメー

ターの低下はアズキで最も著しく, 乾燥区のCGR, NARはそれぞれ70%, 66%低下した (第2表). ダイズとラッカセイでは, 処理による影響はほとんど見られなかった. ササゲに関しては乾燥処理によりCGR, NARが低下する傾向がみられたが, 有意な影響は認められなかった.

考 察

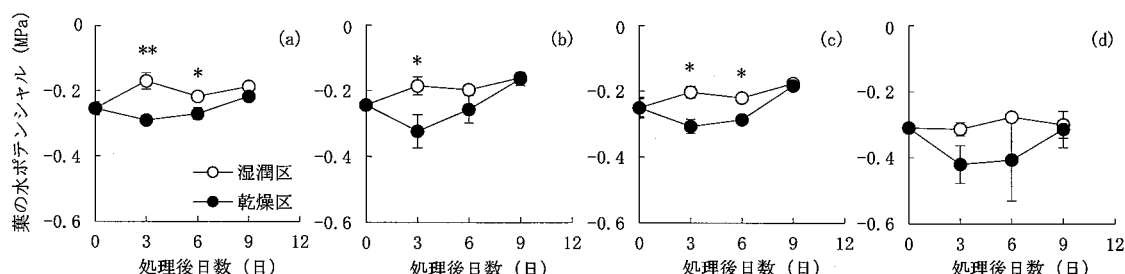
本研究で供試したマメ科作物4品種のうちエンレイはダイズ品種の中でも耐乾性が劣ることが報告されている (飛田ら 1995). しかし, 大納言小豆, 黒実取, 千葉半立に関しては各種内における耐乾性の位置付けは明確にされていない. このことから本研究で供試したマメ科作物4種の耐乾性の評価に際しては, 種としての特徴が示されているかという点に注目し, 既往の知見を踏まえて考察する.

本研究においてダイズ, アズキ, ササゲはラッカセイに比べ, 乾燥処理に伴う水ポテンシャル, 光合成速度, アセチレン還元活性の低下が著しかった (第1図). このことから, 今回用いた4種の中で, ダイズ, アズキ, ササゲは, ラッカセイよりも土壌水分の低下に伴う葉内水分の減少が著しく, それに伴い各生理機能とも速やかに低下することが明らかになった. これに対して, ラッカセイは土壌水分の低下による影

第1表 乾燥処理後におけるマメ科作物4種の部位別乾物重, 葉面積, 葉面積/根重比 (試験1).

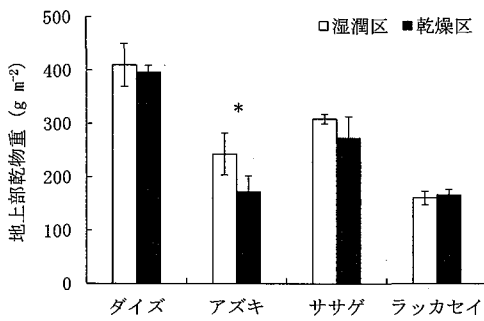
作物種	試験区	地上部重 (g plant ⁻¹)	根重 (g plant ⁻¹)	根粒重 (g plant ⁻¹)	全乾物重 (g plant ⁻¹)	葉面積 (dm ² plant ⁻¹)	葉面積/根重比 (dm ² g ⁻¹)
ダイズ	湿潤区	16.0	3.1	1.2	20.3	23.7	7.7
	乾燥区	13.2 (82)	2.9 (93)	0.9 (78)*	17.0 (84)	21.0 (89)	7.2 (95)
アズキ	湿潤区	5.4	0.7	0.5	6.6	10.0	13.7
	乾燥区	4.4 (82)	0.8 (113)	0.4 (77)*	5.5 (84)	8.7 (87)	11.8 (86)
ササゲ	湿潤区	6.5	0.8	0.5	7.8	10.3	12.4
	乾燥区	5.7 (88)	0.9 (102)	0.3 (75)	7.0 (90)	8.1 (78)	8.6 (69)*
ラッカセイ	湿潤区	2.6	0.6	0.1	3.3	3.0	5.2
	乾燥区	2.5 (94)	0.5 (90)	0.1 (105)	3.1 (94)	2.6 (88)	4.9 (94)

表中の値は平均値 (n=4) を, *は5%水準 (t検定) で試験区間に有意差があることを示す. 括弧内の値は湿潤区を100とした時の乾燥区の相対値を示す.



第2図 処理後日数の経過に伴うダイズ (a), アズキ (b), ササゲ (c), ラッカセイ (d) の夜明け前の葉の水ポテンシャルの推移 (試験2).

図中の棒線は標準誤差 (n=4) を示し, *, **はそれぞれ5%, 1%水準 (t検定) で有意差があることを示す.



第3図 乾燥処理後におけるマメ科作物4種の地上部乾物重(試験2).

図中の棒線は標準誤差 (n=3) を示し, *は5%水準 (t検定) で有意差があることを示す.

響をほとんど受けなかったことから, 4種の中で土壌水分の低下に対する各生理機能の耐性が最も強いと判断された. ラッカセイは水捕集能力に優れ (Pandyaら 1984a), ダイズ, ササゲ, リョクトウに比べて, 水ストレス条件下で水ポテンシャルと葉温を好適に維持する特性を備えている (Pandyaら 1984b). そして, ラッカセイにおいて葉の水ポテンシャルと気孔伝導度との間に有意な関係が認められるのは -0.6MPa 以下であることが報告されている (Blackら 1985, Cliffordら 2000). 本研究でのラッカセイの水ポテンシャルは -0.5MPa 前後かそれよりも高い範囲であったことから, 本研究におけるラッカセイの反応は既往の研究結果と一致し, 種としての特性を発揮していたと考えられた.

ダイズは比較的軽度な乾燥ストレス条件下では, 旺盛な浸透調整能力を発揮することにより光合成能を維持する特性を示す (Sionit and Kramer 1977, Huckら 1983, Itoh and Kumura 1987). 一方, 浸透調整能力が低いササゲは, 乾燥ストレス条件下では気孔を速やかに閉鎖し, 水分損失を最小限に抑える反応を示すと同時に, 水分吸収能を維持するために土壌深層部の根の分布密度を高める水ストレス回避型の生理形態的な適応戦略をとる (Itaniら 1992, 1993). 本研究においてダイズはササゲに比べて, 乾燥処理に伴う水ポテンシャルの低下は著しかったが, 光合成速度の低下程度は同程度であった (第1図). 一方, 乾燥処理後の葉面積の減少が著しく, 葉面積/根重比の有意な低下が認められたササゲではダイズよりも水ポテンシャルの低下は緩やかで光合成速度の低下程度はダイズと同程度であった. つまり, 乾燥ストレス条件下において, ダイズは葉内水分が低下しても光合成能を維持する特性を示し, ササゲは乾燥ストレスに対して形態的に変

第2表 土壌の乾燥処理がマメ科作物4種のCGR, NAR, LAIに及ぼす影響(試験2).

作物種	試験区	CGR (g m ⁻² day ⁻¹)	NAR (g m ⁻² day ⁻¹)	LAI (m ² m ⁻²)
ダイズ	湿潤区	12.3	1.9	6.3
	乾燥区	12.2 (99)	2.0 (103)	6.3 (100)
アズキ	湿潤区	12.6	3.2	3.7
	乾燥区	3.8 (30)	1.1 (34)*	2.9 (80)
ササゲ	湿潤区	14.6	4.6	3.2
	乾燥区	11.6 (79)	3.5 (76)	3.2 (101)
ラッカセイ	湿潤区	2.8	1.5	1.9
	乾燥区	4.0 (145)	2.4 (154)	1.8 (95)

表中の値は平均値 (n=3) を, *は5%水準 (t検定) で試験区間に有意差があることを示す. 括弧内の値は湿潤区を100とした時の乾燥区の相対値を示す.

化することで葉内水分と光合成能を維持する特性を示すことが明らかとなった. 乾燥処理に伴うアセチレン還元活性の低下程度は, ササゲよりもダイズとアズキで著しかった. Sinclair and Serraj (1995) は, マメ科作物の中でもダイズの窒素固定能は乾燥ストレスによる影響を著しく受けることを報告し, 本研究でも同様の結果が得られた. 本研究では土壌水分の低下は比較的急激であったが, ダイズとササゲの反応は既往の報告と類似する点が多く, 本研究に供試したダイズとササゲは種としての特徴を示したと考えられる.

ポット試験では乾燥処理による生育の抑制程度は各生理機能の結果を反映し, ダイズ, アズキ, ササゲで著しかった (第1表). その中でも, アズキの光合成速度は乾燥処理に対して敏感に反応し, 処理直後から低下する特性が認められた. また, アズキでは群落環境の土壌水分が十分ある条件下において, ダイズ, ササゲ, ラッカセイに比べ, 飽差の増加に伴う光合成速度の低下が著しく, 大気乾燥ストレスを受け易いことが報告されている (Matsunami and Kokubun 2004). さらに, 本研究の圃場試験では, アズキにおいてのみ乾燥処理による地上部乾物重の有意な減少が認められた. これらのことから, 今回供試したマメ科作物4種の中でもアズキは最も耐乾性が劣っていたと結論できる. 本研究において, アズキは他の3種に比べ, 葉面積/根重比が著しく大きい形態的な特徴を有していた. 葉面積/根重比は, 植物における蒸散能と吸水能の形態的な平衡性を反映し, 葉面積/根重比が小さい作物では地上部への水供給能が優れることが示唆されている (Meinzer and Grantz 1990, 李ら 1994). つまり, 葉面積/根重比が大きいアズキは形態的に乾燥ストレスを受け易く, このことが本研究におけるアズキの耐乾性の低さに関与していたと推察さ

れた。

以上のようにダイズ, アズキ, ササゲでは土壌水分の低下に伴い葉内水分が減少し易く, それに伴い各生理機能とも著しく低下し, 特に葉面積/根重比が大きい形態的特徴を持つアズキでは乾物生産能が著しく抑制されることが明らかとなった。一方, ラッカセイは4種の中で土壌水分の低下に対する各生理機能の耐性が最も強いことが示された。

引用文献

- Black, C. R., Tang, D. Y., Ong, C. K., Solon, A. and Simmonds, L. P. 1985. Effects of soil moisture stress on the water relations and water use of groundnut stands. *New Phytol.* 100: 313-328.
- Classification Committee of Cultivated Soils. 1996. Classification of cultivated soils in Japan, The 3rd Approximation. National Institute of Agro-Environmental Sciences, Tsukuba, Japan. 50.
- Clifford, S. C., Stronach, I. M., Black, C. R., S-Jones, P. R., A-Ali, S. N. and Crout, N. M. J. 2000. Effects of elevated CO₂, drought and temperature on the water relations and gas exchange of groundnut (*Arachis hypogaea*) stands grown in controlled environment glasshouses. *Physiol. Plant.* 110: 78-88.
- 福井重郎・荒井正雄 1951. 日本における大豆品種の生態学的研究. 1 開花日数と結実日数による品種の分類とその地理的分布について. *育雑* 1: 27-39.
- 飛田有支・平沢正・石原邦 1995. 土壌水分低下に対するダイズの生育反応の品種間差. *日作紀* 64: 565-572.
- Huck, M. G., Ishihara, K., Peterson, C. M. and Ushijima, T. 1983. Soybean adaptation to water stress at selected stages of growth. *Plant Physiol.* 73: 422-427.
- Itani, J., Utsunomiya, N. and Shigenaga, S. 1992. Drought tolerance of cowpea. I. Studies on water absorption ability of cowpea. *Jpn. J. Trop. Agr.* 36: 269-274.
- Itani, J., Utsunomiya, N. and Shigenaga, S. 1993. Drought tolerance of cowpea. III. Effect of soil water deficit on leaf longevity in cowpea. *Jpn. J. Trop. Agr.* 37: 107-114.
- Itoh, R. and Kumura, A. 1987. Acclimation of soybean plants to water deficit. III. Changes in leaf growth as regulated by "leaf extensibility" and pressure potential under various soil water regimes. *Jpn. J. Crop Sci.* 56: 109-114.
- 李忠烈・津野幸人・中野淳一・山口武視 1994. ダイズの耐乾性に関する生態生理学的研究 第2報 土壌水分不足による葉の萎れ現象と再給水による光合成速度の回復ならびに切断茎からの出液速度の変化. *日作紀* 63: 223-229.
- Matsunami, T. and Kokubun, M. 2004. Photosynthetic responses of four legume crops to fluctuations of evaporative demand following the rainy season. *Tohoku. J. Agri. Res.* 54: 1-11.
- 松波寿典・井上一博・工藤忠之・伊藤信二・長沢和弘・柴田康志・神崎正明・千田洋・二瓶直登・荒井義光・小林浩幸・山下伸夫 2013. 2010年の夏季異常高温が東北地域におけるダイズの生育, 収量, 品質に及ぼした影響. *日作紀* 82: 386-396.
- Meinzer, F. C. and Grantz, D. A. 1990. Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane: stomatal adjustment to water transport capacity. *Plant, Cell and Environ.* 13: 383-388.
- Pandy, R. K., Herrera, W. A. T., Villegas, A. N. and Pendleton, J. W. 1984a. Drought response of grain legumes under irrigation gradient: II. Plant water status and canopy temperature. *Agron. J.* 76: 553-557.
- Pandy, R. K., Herrera, W. A. T., Villegas, A. N. and Pendleton, J. W. 1984b. Drought response of grain legumes under irrigation gradient: III. Plant growth. *Agron. J.* 76: 557-560.
- Sinclair, T. R. and Serraj, R. 1995. Dinitrogen fixation sensitivity to drought among grain legume species. *Nature* 378: 344.
- Sionit, N. and Kramer, P. J. 1977. Effect of water stress during different stages of growth of soybean. *Agron. J.* 69: 274-278.
- 竹内晴信・谷藤健・梶山努・松永浩・三好智明・佐藤仁 2012. 地球温暖化が道内主要作物に及ぼす影響とその対応方向 (2030年代の予測) (3). *北農* 79: 142-153.

(平成28年11月14日受理)