

大豆 - 自給率向上に向けた技術開発 - 第2章 生理生態 多収性

誌名	大豆：自給率向上に向けた技術開発
ISSN	
著者名	農林水産省農林水産技術会議事務局
発行元	農林統計協会
巻/号	27号
掲載ページ	p. 151-178
発行年月	2002年2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



定. RADIOISOTOPES. 48 : 75-76(1999)

- 51) 遊橋健一・南澤 究. III. 作物生産における微生物利用 1. 根粒菌・非マメ科植物エンドファイトの利用と資材化. p. 30-46. 鈴木孝仁ほか編 微生物の資材化 : 研究の最前線. ソフトサイエンス社. 東京 (2000)
- 52) 渡邊 巖. 第9回「窒素固定国際会議」に出席して-1992. 12. 7~11メキシコ, カンコクにて-. 農及園. 68(8) : 879-884(1993)

2. 多収性

(1) 草型・生態型

作物の収量を規制する多くの要因のなかで、作物個体群による受光量とその物質への変換効率をもっとも重要なものの1つである。ダイズでは受光量と乾物生産量は直線的な相関関係にあり⁴¹⁾、莢数、子実数及び子実収量は開花期から子実肥大初期にいたるソース能によって規制されている²⁰⁾。作物個体群による受光量は、葉面積指数 (LAI) と受光態勢によって決定されることから、特に LAI が大きい水準での受光態勢、すなわち草型が収量に及ぼす影響の解析が多くなされた。個体群の LAI を増加させる有効な手段の1つは多肥・密植である。しかし、葉の大きい水平型の葉群では、LAI の増加に伴い下位葉は急速に枯死する。なぜなら、光強度が入射光の5%に低下すると葉の老化が誘導されるからである⁵¹⁾。したがって、高い LAI レベルを生育の長期にわたって維持するためには、上位葉が直立し、下位葉が活性を維持するだけの光強度を与える必要がある。直立葉により LAI を高い水準に維持することのもう1つの意義は、窒素を多量に貯蔵することである^{4, 5, 36, 45)}。例えば、10トンの子実収量には140kg の窒素を含むが、この窒素の約半分は葉から転流するものであり、この量の窒素を維持するには LAI は7が必要になると試算される⁴⁷⁾。

このような考え方から、ダイズの受光態勢についても多くの研究が行われた^{11, 20, 21)}。ダイズは、タンパク質や脂質を多量に蓄積するために光合成の子実生産効率が低いことに加え、受光態勢が悪いために中下位葉の光合成能が十分発揮されていないことから^{20, 24, 25, 34)}、乾物生産能は主要作物に比べて低いことが指摘されている^{1, 26)}。ダイズの中下位葉は地下部に光合成産物の多くを供給しており、

地下部の生長や根粒菌の活性促進に重要な意味を持っており²⁰⁾、密植による多収を図るには受光態勢の改良が必須であることが生理的に裏付けられた。受光態勢改良の方法として、葉群上層が直立する草型を想定し、それが乾物生産・収量に及ぼす影響が解析された。上層直立型の草型により、葉群中下層の受光量が増し、個体群全体としての LAI 増加に対する収量増加の割合が高くなった¹⁷⁾。草型処理の効果は、日射量の少ない年次で大きくみられた。既存品種の受光態勢と収量性を数段階の栽植密度条件で比較すると、最大収量を与える最適栽植密度及び最適 LAI には品種間差異が認められた。そして、多収品種は上位節の葉柄角度が直立型に近く、前述の上位葉が直立した草型に一部類似するものがあつたものの、受光態勢の品種間差異は概して低かつた^{20, 21)}。山形県の多収ダイズは上位葉が直立する草型を示し、調位運動が活発であつたとする報告³⁵⁾や、タチナガハはエンレイに比べて受光態勢が良く多収であるとの報告³⁸⁾は、草型改善の重要性を裏付けている。

草型を構成する重要な要素である分枝は品種分類上の主要な要素であり^{2, 50)}、分枝の発生や形態の栽培条件による変動^{10, 33, 52)}や栽培学的意義についても解析がなされた^{16, 20, 37)}。分枝は発育過程において主茎から同化産物の配分を受けること¹⁸⁾、密植条件では発生が顕著に抑制されることなどから、分枝の無い主茎型の収量性が検討された。その結果、主茎型は密植、狭畝条件のような栄養生長量が増大しやすい条件で安定多収を示すことが実証された²⁰⁾。また、ダイズ近縁野生種との比較から、ダイズ栽培種は個葉光合成能を犠牲にしながら葉面生長を高める方向に選抜されてきたことが示唆された¹⁹⁾。上述の結果は、既存品種の高い葉面積展開能を維持しながらも、草型の改良を通じて葉面積当たりの光合成能を高めることの重要性を示している。東北地域で育成された品種の草型を新旧品種間で比較すると、新しい品種は葉身が小型化し、かつ長葉化している傾向が認められた³²⁾。近年では密植適応性の高い主茎型の品種が育成されている⁷⁾。無限伸育型品種の生育特性^{31, 53)}についても検討されたが、収量性における意義についてはなお検討を要する。

ダイズは他のマメ科作物同様、調位運動を行うが、その実態と物質生産に及ぼす影響が解析された^{14, 15, 40)}。調位運動は物質生産上合理的に行われており、調位運動の活発な品種を育成することによってダイズの物質生産能を高めうる可能性

が示された^{14,15)}。この指摘に応え、調位運動の品種間差異が検討された結果、調位運動の活発な品種タマホマレが育成された^{29,30,48)}。

ダイズは C3植物に属し要水量が大きいことから、多収には多量の水分吸収が必要である。畑条件に生育しているダイズは、晴天日には日中葉の水ポテンシャルと光合成能が低下し、この低下程度の小さい品種は収量安定性に優れている傾向があった^{22,23)}。水分吸収力は根系の発達に影響され、生育初期に比較的乾燥した条件で生育したものは土壌下層まで根系が良く発達し、その後の水分不足に耐性を示すことが明らかにされた^{8,49)}。これらの結果は、生育初期に梅雨にあたるわが国では、初期排水により根系の発達を促し、生育中期以降の吸水能を維持することが重要であることを示す。地下水位を制御しうる条件では、根系による安定的な水分吸収が可能であり、地下水位を一定にした条件³⁾、あるいは降雨条件に応じた地下水位の調節^{43,44)}によって収量が増加することが報告されている。これを裏付けるように、ダイズの多収記録は水分供給能の高い土壌で得られやすいとの指摘がなされている⁴⁶⁾。

理想的な生育経過の策定^{6,9,12,13,27,28)}あるいは望ましい水分や窒素供給を柱にした栽培条件^{35,39,42)}により多収を実証・解析する試験が各地で行われ、最高で600kg/10a 台の収量水準が得られている。

(東北大学大学院農学研究科 国分 牧衛)

文 献

- 1) 秋田重誠. 炭水化物の動態. p.173-220. 佐藤庚ほか共著. 作物の生態生理. 文永堂出版. 東京 (1982)
- 2) 有賀武典. 草性による大豆品種の分類. 農及園. 18 : 669-670(1943)
- 3) Cooper, R. L. et al. Yield potential of soybean grown under a subirrigation/drainage water management system. Agron. J. 83 : 884-887(1991)
- 4) 有原文二. ダイズ安定多収の革新技術 新しい生育のとらえ方と栽培の基本. 農文協. 東京 (2000)
- 5) 浅野目謙之・池田 武. ダイズ群落内の光環境が葉の窒素濃度, 窒素蓄積量及び莢への窒素分配に及ぼす影響. 日作紀. 69 : 201-208(2000)

- 6) 藤井弘志ほか. 大豆多収への挑戦 (1), (2). 農及園. 62 : 527-534, -617-621 (1987)
- 7) 橋本鋼二ほか. ダイズ新品種「タチユタカ」の育成. 東北農試研報. 77 : 27-44 (1988)
- 8) 平沢 正ほか. 生育前半に異なる土壤水分条件で生育したダイズの生育後半の低水分条件における生育および生理・生態的性質の比較. 1. 生育, 乾物生産, 収量の比較. 日作紀. 60 (別2) : 185-186 (1991)
- 9) 星野四郎・池主俊昭. 大豆の新しい生態型品種の特性と作期別高位生産. 新潟農試研報. 33 : 1-11 (1984)
- 10) 堀江正樹ほか. 作物の諸特性についての統計学的研究. 第10報 大豆諸形質の品種内個体間変異についての考察. 日作紀. 40 : 230-236 (1971)
- 11) 池田 武. ダイズ個体群の純生産に関わる要因. 日作紀. 69 : 12-19 (2000)
- 12) 石井和夫. 東北地域における大豆に対する肥培管理 (1), (2), (3). 農及園. 58 : 1394-1398, 1500-1502 ; 59 : 51-56 (1983, 1984)
- 13) 石井和夫・斉藤雅典. 東北地域における大豆多収の肥培管理技術に関する研究. p. 135-147. 日本土壤肥料学会編. 東北の農業と土壤肥料 (1984)
- 14) 川嶋良一. 大豆の葉の調位運動に関する研究. 第1報 調位運動と葉面受光. 日作紀. 38 : 718-729 (1969)
- 15) 川嶋良一. 大豆の葉の調位運動に関する研究. 第2報 調位運動の基本型とその物質生産上の意義. 日作紀. 38 : 730-742 (1969)
- 16) 国分牧衛・渡辺和之. 大豆の群落構造と収量成立過程の解析. 第1報 栽植様式に対する生育反応の品種間差異. 日作東北支部報. 22 : 101-102 (1979)
- 17) Kokubun, M. and K. Watanabe. Analysis of the yield-determining process of field-grown soybeans in relation to canopy structure. 2. Effect of plant type alteration on solar radiation interception and yield components. Jpn. J. Crop Sci. 51 : 51-57 (1982)
- 18) Kokubun, M. and Y. Asahi. Source-sink relationships between the main stem and branches during reproductive growth in soybeans. Jpn. J. Crop Sci. 53 : 455-462 (1984)
- 19) Kokubun, M. and I. F. Wardlaw. Temperature adaptation of *Glycine* species as

- expressed by germination, photosynthesis, photosynthate accumulation and growth. *Jpn. J. Crop Sci.* 57 : 211-219(1988)
- 20) 国分牧衛. 大豆の Ideotype の設計と検証. *東北農試研報.* 77 : 77-142(1988)
 - 21) 国分牧衛. 大豆の多収草型モデルの設計と検証. *農業技術.* 43 : 193-197 (1988)
 - 22) Kokubun, M. and S. Shimada. Diurnal change of photosynthesis and its relation to yield in soybean cultivars. *Jpn. J. Crop Sci.* 63 : 305-312(1994)
 - 23) Kokubun, M. and S. Shimada. Relation between midday depression of photosynthesis and leaf water status in soybean cultivars. *Jpn. J. Crop Sci.* 63: 643-649(1994)
 - 24) 国分牧衛. まめ類. p.175-207. 石井龍一編. 「作物学—食用作物編」. 文永堂出版. 東京 (2000)
 - 25) Kumura, A. Studies on dry matter production in soybean plant. 5. Photosynthetic system of soybean plant population. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan.* 38 : 74-90(1969)
 - 26) 黒田栄喜. 作物生産と光合成. p.6-34. 石井龍一編. 「植物生産生理学」. 朝倉書店. 東京 (1994)
 - 27) 俣野敏子. 乾物生産からみた栄養生長と生殖生長との関係のモデル化ならびにそれに基づく理想生育型に関するひとつの考察. p.72-83. 栗原浩ほか編. *ダイズの理想生育型の地域性とその成因に関する研究.* 京都大学 (1983)
 - 28) 松本重男・朝日幸光. 生育経過型からみた夏大豆の子実生産力向上に関する研究. *九州農試報.* 19 : 13-60(1977)
 - 29) 御子柴公人ほか. 大豆新品種「タマホマレ」の育成とその特性について. *長野県農試報.* 38 : 37-39(1984)
 - 30) 御子柴公人. 写真図解 転作ダイズ400キロどり. 農文協編. 農文協. 東京 (1990)
 - 31) 永田忠男. 大豆の無限伸育性の育種学的意義. 第3報 有限無限伸育性品種の結実過程の差異—a. 莢および種子の生長と成熟. *育雑.* 17 : 25-32(1967)
 - 32) 中村茂樹ほか. 東北地域のダイズ新旧奨励品種の特性比較. *東北農試研報.* 60 : 151-160(1979)

- 33) 中世古公男・後藤寛治. 大豆, 小豆, 菜豆の生産生態に関する比較作物学的研究. 第3報 栽植密度を異にした場合における乾物生産. 日作紀. 50 : 38-46(1981)
- 34) 中世古公男. 豆類の乾物生産特性に関する研究. 北大農邦文紀要. 14 : 103-158(1984)
- 35) 中世古公男ほか. 水田転換畑多収ダイズの乾物生産特性. 日作紀. 53 : 510-518(1984)
- 36) 中世古公男. まめ類. p.60-85. 石井龍一ほか編. 「作物学各論」. 朝倉書店. 東京 (1999)
- 37) 大泉久一. 大豆の分枝発生機構並びにその栽培学的意義に関する研究. 東北農試研報. 25 : 1-95(1962)
- 38) 大川泰一郎ほか. ダイズ品種エンレイとタチナガハの収量, 乾物生産の異なる要因の生理生態学的解析. 日作紀. 68 : 105-111(1999)
- 39) 大沼 彪ほか. 水田転換畑だいの多収実証と生育型について. 山形農試研報. 9 : 12-26(1975)
- 40) 斉藤邦行ほか. ダイズ複葉の運動と環境条件との関係. 第3報 イネとダイズ個体群内の微細環境の比較. 日作紀. 63 : 480-488(1994)
- 41) Shibles, R. M. and C. R. Weber. Leaf area, solar radiation interception and dry matter production by soybeans. *Crop Sci.* 5 : 575-577(1965)
- 42) 島田信二ほか. 山陽地域の水田転換畑高収量ダイズに対する播種期および栽植密度の効果. 日作紀. 59 : 257-264(1990)
- 43) Shimada, S. et al. Effects of water table on physiological traits and yield of soybean. 1. Effects of water table and rainfall on leaf chlorophyll content, root growth and yield. *Jpn. J. Crop Sci.* 64 : 294-303(1995)
- 44) Shimada, S. et al. Effects of water table on physiological traits and yield of soybean. 2. Effects of water table and rainfall on leaf water potential and photosynthesis. *Jpn. J. Crop Sci.* 66 : 108-117(1997)
- 45) 白岩立彦ほか. ダイズ品種の光エネルギー変換効率と受光態勢ならびに葉身窒素濃度との関係. 日作紀. 63 : 1-8(1994)
- 46) 庄子貞雄・前 忠彦. 無機養分と水の動態. p.97-171. 佐藤庚ほか共著. 作

物の生態生理. 文永堂出版. 東京 (1984)

- 47) Sinclair, T.R. and J.E. Sheehy. Erect leaves and photosynthesis in rice. *Science* 283 : 1456-1457 (1999)
- 48) 高橋信夫・御子柴公人. ダイズの多収性育種. p.265-285. 小島睦男編. わが国におけるマメ類の育種. 農業研究センター (1987)
- 49) 田中一生ほか. 生育前半に異なる土壌水分条件で生育したダイズの生育後半の低水分条件における生育および生理・生態的性質の比較. 2. 土壌水分吸収, 葉内水分, 光合成速度の比較. 日作紀. 60(別2) : 187-188 (1991)
- 50) 渡辺 巖ほか. 「大豆調査基準」における「草型」の分類について. 日作紀. 44 : 479-480 (1975)
- 51) Weet-Pirng, H. et al. Senescence of rice leaves. 16. Regulation by light. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 27 : 163-174 (1986)
- 52) 山内富士雄. 大豆の子実生産に関する解析的研究. 第2報 栽植密度と収量性の関係. 北海道農試研報. 108 : 33-44 (1974)
- 53) 由田宏一・後藤寛治. 伸育性の異なる大豆品種における¹⁴C-同化産物の転流および分布. 日作紀. 44 : 185-193 (1975)

(2) 個葉の光合成活性

個葉の光合成活性は葉面積とともに個体群光合成を構成する要素であり、多収性と密接な関係を持っている重要な特性である。また各種の生産性に関連する環境要因と大豆の生育反応の解明や、品種間差等の解析に有用である。

温度と光合成活性の関係では播種後20日の植物体では26℃に適温があり、15～30℃間で変動が少なくそれを離れると低下がみられる¹¹⁾。大豆は水稻や麦類と同様にC₃植物で光—光合成曲線は強光下で光飽和に達するが、照度が25klux 前後で光飽和に達する場合¹⁵⁾ から40klux でも達しない場合がある¹⁷⁾。光飽和点は葉位や生育条件により異なり、光合成有効放射強度でみると500から1000μmol/m²/sec に分布する³⁰⁾。

葉位により光合成活性の違いがみられ、主茎葉では最頂葉展開終了までは中位～上寄りの中位葉の光合成活性が高く、主茎の上位葉と下位葉の最高値を比較

すると上位葉は下位葉に比して高い傾向にある¹⁴⁾。遮光して弱光下生育させた葉は強光下での光合成速度に低下がみられ、展開を完了した後遮光を開始した場合でもこの低下が認められる¹⁶⁾。着莢期および子実肥大期中・下位葉の光合成速度と子実収量は負の相関があり、茎葉の繁茂量と中・下位葉の受光条件の影響が考えられる²⁹⁾。反射シートの設置により中・下位葉の光合成速度は老化による低下が抑えられ²⁸⁾、その程度は栽植密度が小さいほど大きい³⁰⁾。光合成速度と光質の関係では主茎上位葉では緑色光下の光合成速度が青色光下を常に上回るのに対して下位葉では同等か劣った¹⁸⁾。

葉の発育段階と光合成の関係では抽出直後で低く、葉面積拡大に伴い増加し、展開完了後しばらくして最高に達し、これを短期間維持し、その後漸減する¹⁴⁾。RuBPCase (炭酸固定酵素)量は葉の展開時の窒素流入量と高い相関があり、展開完了後の窒素の取り込みと RuBPCase 生成は極めて限られる。RuBPCase の分解は完全展開後から始まり、老化初期に多い³⁸⁾。大豆の葉身全窒素あたりの光合成速度は同じC₃植物である小麦やイネより15%低く、葉身全窒素当たりの気孔伝導度や RuBPCase 含量も低かった²¹⁾。

葉中の三要素含有率のうち窒素が光合成速度と関連が深く、含有率が高い場合に光合成速度が高い²²⁾。窒素追肥により葉の窒素含有率が高まり、根粒活性の低下した大豆の主茎下位葉の光合成活性は極端に減少する²⁷⁾。

大豆は太陽光線に反応して一日のうち葉身角度を変化させる調位運動を行う。晴天の場合水平葉が減少し、3小葉は葉面照度にが等しくなるように傾斜する^{6,7)}。日中には大豆葉は3小葉の先端を近づけるため、相対葉面受光量は約60%に減少するが、光-光合成関係からみると光合成速度を減少させることなく、下層に光を透入できる³¹⁾。通常の光環境で生育した大豆葉は効果的光阻害回避機構があり²⁾、強い光を長時間受ける環境では光をさける調位運動をおこなう³⁾。光の照射強度が300 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$ を越えると光透過率は光強度の増大に従って大きくなり、この高い透光率は葉緑体配列変換による⁴⁾。調位運動には品種間差があり、光の透入の悪い品種は、個体上層の小葉の水分ストレスが大きい³²⁾。

大豆はツルマメ (野生大豆) に比べより少ない蒸散で高い光合成が可能であり、水利用効率が低い⁹⁾。数種の *Glycine* 属野生大豆に比べ栽培種の光合成活性は高くなく、栽培種化する過程でシンクサイズの増大に伴う葉が大型化したのが、個葉

の光合成活性は高くなっておらず、個体群光合成の増大には葉面積展開力を維持しつつ葉面当たりの光合成活性を高める必要がある¹⁰⁾。

個葉の光合成活性には品種間差が存在し、品種間差の幅は栽培・生育条件によって異なるが、平均光合成速度の±20%程度である³³⁾。早生品種に高い光合成活性を示す品種が多く、光合成の品種間差の要因として、単位葉面積あたりの葉身の窒素濃度、面積乾物重、面積生体重、葉の厚さ等との相関が認められる²⁷⁾。光合成速度の高い品種は小型のクロロプラストを持ち、単位葉面積中に存在するクロロプラストの Hill 活性と光合成速度とは正の相関があり³⁹⁾、光化学活性の高い品種は暗反応活性も高い傾向にある⁴⁰⁾。単位葉面積当たりの葉肉容積と面積生体重との間に高い相関がある⁴¹⁾。

高光合成品種群は低光合成群に比して葉面積が小さく、気相の CO₂ 拡散抵抗が小さく、同化細胞が大きい傾向があり、単位葉面積当たりの同化細胞表面積が大きいものと、細胞表面積当たりの窒素やクロロフィル含量が高いものに大別される³³⁾。収量性の異なる品種の光合成速度は栄養成長期には葉の大きさと同負、SLW およびクロロフィル含量と正の相関がある¹¹⁾。

個葉の光合成速度の異なる品種を台木に穂木に同一品種とした接ぎ木を行った植物体の光合成活性は、台木に光合成活性の高い品種を接ぎ木した植物体が高い値を示す³⁶⁾。

交雑育成品種とその両親の関係から、活性の高い品種の出現頻度は能力の高い組合せで高く、その能力は高い親と同等以上に選抜されている²⁴⁾。個葉の光合成活性の異なる品種の交雑後代では F₁ の光合成活性にはヘテロシスが認められず、低光合成活性が不完全優性である。F₂ の個葉の光合成活性は正規分布を示し、量的遺伝形質である²⁵⁾。F₂ 個体と F₃ 系統の光合成活性の相関は必ずしも高くないが、F₃ で高い活性を示した系統の大部分は F₂ の高光合成個体に由来する²⁶⁾。

光合成速度は光条件のみならず水分条件の影響を強く受ける。水ストレス、地下水位の高低は、気孔コンダクタンス、蒸散、光合成速度に影響を与える³⁵⁾。大豆の多収を得るためには、葉面積の確保とともに、十分な水分供給により葉身の水ポテンシャルを高く維持し、光合成活性を高く維持する必要がある³⁴⁾。

低水分条件に長くおかれると光合成速度の回復する馴化現象がみられる⁵⁾。干ばつ条件になるとまず蒸散速度と気孔伝導度の低下が始まり、光合成速度は PF

が3.5まではほぼ一定であるが、それ以上になると急激に低下する¹⁹⁾。断水処理後の給水による光合成活性の回復の良好な個体は根の呼吸速度が高く、葉面積/根重比が小である³⁰⁾。水分ストレス時には上位葉ほど気孔コンダクタンスおよび蒸散速度が低く、最上位葉の光合成速度は制限されている⁸⁾。日中光条件が十分に係わらず光合成速度が低下する現象がみられるが、これには品種間差があり、葉の水分条件や水分吸収と密接な関係がある^{12, 13)}。

(独立行政法人農業技術研究機構 中央農業総合研究センター北陸研究センター 田淵 公清)

文 献

- 1) 福井重郎ほか. 大豆の子実生産に関する研究. 第1報 温度が光合成に及ぼす影響. 日作紀. 33 : 432-436(1965)
- 2) Hirata, M. et al. Photoinhibition of Photosynthesis in Soybean Leaves (I). Effects of different intensities and durations of light irradiation on light response curve of photosynthesis. Japan J. Crop Sci. 52 : 314-318(1983)
- 3) Hirata, M. et al. Photoinhibition of photosynthesis in soybean leaves (II). Leaf orientation-adjusting movement as a possible avoiding mechanism of Photoinhibition. Japan J. Crop Sci. 52 : 319-322(1983)
- 4) Hirata, M. et al. Photoinhibition of photosynthesis in soybean leaves (III). Leaf transmittance change in response to incident light intensity. Japan J. Crop Sci. 52 : 430-434(1983)
- 5) Itoh, R. and A. Kumura. Acclimation of soybean plants to water deficit (II). Recovery of photosynthesis and leaf water status under prolonged water deficit. Japan J. Crop Sci. 55 : 374-378(1986)
- 6) 川嶋良一. 大豆の調位運動に関する研究 (第1報). 調位運動と葉面受光. 日作紀. 38 : 718-729(1969)
- 7) 川嶋良一. 大豆の調位運動に関する研究 (第2報). 調位運動の基本とその物質生産上の意義. 日作紀. 38 : 730-742(1969)
- 8) 小林 透ほか. 乾燥条件下におけるダイズ個葉の光合成と葉位との関係. 北陸作物学会報. 28 : 69-71(1993)

- 9) 小林 透ほか. 野生および栽培ダイズの個葉光合成能力の差異. 北陸作物学会報. 29 : 77-79(1994)
- 10) 国分牧衛. 大豆の Ideotype の設計と検証. 東北農試研報. 77 : 77-142(1988)
- 11) Kokubun, M. et al. Soybean cultivar difference in leaf photosynthetic rate and its relation to seed yield. Japan J. Crop Sci. (4) : 743-748(1988)
- 12) Kokubun, M. and S. Shimada. Diurnal change of photosynthesis and its relation to yield in soybean cultivars. Japan J. Crop Sci. 63 : 305-312(1994)
- 13) Kokubun, M. and S. Shimada. Relation between midday depression of photosynthesis and leaf water status in soybean cultivars. Japan J. Crop Sci. 63 : 643-649(1994)
- 14) 玖村敦彦・浪花勲. 大豆の物質生産に関する研究(第1報). 生育に伴う植物体の光合成能ならびに呼吸能の推移. 日作紀. 33 : 467-472(1965)
- 15) 玖村敦彦. 大豆の物質生産に関する研究(第2報). 大豆个体群の光合成に及ぼす光の強さの影響 その1 天候によって光の強さが変わる場合の受光状態と光合成. 日作紀. 33 : 473-481(1965)
- 16) 玖村敦彦. 大豆の物質生産に関する研究(第4報). 葉の発育時における光条件がその光合成特性に及ぼす影響. 日作紀. 37 : 583-588(1968)
- 17) 玖村敦彦. 大豆の物質生産に関する研究(第5報). 个体群の光合成系について. 日作紀. 38 : 74-90(1969)
- 18) 玖村敦彦. 大豆の物質生産に関する研究(第6報). 固体群葉層内における光の質的变化と個葉の光質-光合成関係. 日作紀. 38 : 408-418(1969)
- 19) 李 忠烈ほか. ダイズの耐乾性に関する生態生理学的研究(第1報). 土壤水分の減少に伴う葉位別蒸散速度と光合成速度および根の呼吸速度の変化. 日作紀. 63 : 215-222(1994)
- 20) 李 忠烈ほか. ダイズの耐乾性に関する生態生理学的研究(第2報). 土壤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(1994)
- 21) 牧野 周ほか. ダイズ単葉の窒素含量と大気条件下における光合成速度およびその律速因子との関係. イネ, コムギとの比較. 土肥誌. 59 : 377-381(1988)

- 22) 小島睦男ほか. 大豆の子実生産に関する研究. 第2報 肥料養分および葉令が光合成におよぼす影響ならびに定温・定照度下における日変化について. 日作紀. 33 : 437-442(1965)
- 23) 小島睦男・川嶋良一. 大豆の子実生産に関する研究. 第5報 大豆の光合成能力の品種間差とその安定性. 日作紀. 37 : 667-675(1968)
- 24) 小島睦男ほか. 大豆の子実生産に関する研究. 第6報 育成品種の光合成能力と両親の光合成能力の関係. 日作紀. 37 : 676-679(1968)
- 25) 小島睦男ほか. 大豆の子実生産に関する研究. 第7報 F_1 および F_2 世代における光合成能力. 日作紀. 38 : 693-699(1969)
- 26) 小島睦男・川嶋良一. 大豆の子実生産に関する研究. 第8報 F_2 において光合成能力を異にした F_3 系統の光合成能力の比較. 日作紀. 39 : 440-445(1970)
- 27) 小島睦男. ダイズ品種における光合成能力の向上に関する研究. 農技研報. D23 : 97-154(1972)
- 28) 佐川 了. ダイズの中・下位葉の光合成速度と子実収量に及ぼす反射光の影響. 日作紀. 66 : 571-577(1997)
- 29) 佐川 了. ダイズ中・下位葉における光合成速度の品種間差異と子実収量. 日作紀. 67 : 221-225(1998)
- 30) 佐川 了. 反射光がダイズの子実収量と中・下位葉の光合成速度に及ぼす影響. 栽植密度が異なる場合. 日作紀. 67 : 366-372(1998)
- 31) 斎藤邦行ほか. ダイズの複葉の運動と環境条件 (第4報) . 個葉の葉面受光. 日作紀. 63 : 616-624(1994)
- 32) 斎藤邦行ほか. ダイズの複葉の運動と環境条件 (第5報) . 運動の品種間差. 日作紀. 64 : 259-265(1995)
- 33) Sasahara, T. Varietal variation in leaf anatomy as related to photosynthesis in soybean. Japan J. Crop Sci. 63 : 68-74(1994)
- 34) Shimada, S. et al. Effects of water supply and defoliation on photosynthesis, transpiration and yield of Soybean. Japan J. Crop Sci. 61 : 264-270(1992)
- 35) Shimada, S. et al. Effects of water table on physiological traits and yield of soybean (II) . Effects of water table and rainfall on leaf water potential and

- photosynthesis. Japan J. Crop Sci. 66 : 108-117(1997)
- 36) 田淵公清. ダイズの物質生産におよぼす地下部の影響. 農技研報. D32 : 93-113(1981)
- 37) 田村有希博. ダイズの根粒活性制御機構の解明 (第2報). ダイズの根粒活性と光合成産物濃度との関係. 土肥誌. 68 : 307-314(1997)
- 38) 戸内 中ほか. ダイズ葉における窒素の流れと Ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase の量的変動. 土肥誌. 59 : 573-578(1988)
- 39) Watanabe, I. Mechanism of varietal differences in photosynthetic rate of soybean leaves. I. Correlation between photosynthetic rate and some chloroplast characters. Japan J. Crop Sci. 42 : 377-386(1973)
- 40) Watanabe, I. Mechanism of varietal differences in photosynthetic rate of soybean leaves. II. Varietal differences in the balance between photochemical activities and dark reaction activities. Japan J. Crop Sci. 42 : 428-436(1973)
- 41) Watanabe, I. and K. Tabuchi. Mechanism of varietal differences in photosynthetic rate of soybean leaves. III. Relationship between photosynthetic rate and some leaf-characters such as fresh weight, dry weight or mesophyll volume per unit leaf area. Japan J. Crop Sci. 42 : 437-441(1973)

(3) シンク能と光合成活性

作物の収量は、光合成器官（ソース）で同化された光合成産物とその受容器官（シンク）に蓄積された量によって決定されることから、作物の収量決定要因をソース能とシンク能に分けて解析することができる^{18,48)}。ダイズ個体群においては、収量は莢数、粒数によって強く規制されるとする報告が多く^{2,40,46,47)}、シンク能が収量を規制していることを示唆する。一方、粒数の人為的增加処理は一粒重の減少に相殺されて収量増加に結びつかないとする報告¹⁵⁾や、摘莢による莢数制限は収量減を招かないとする報告^{16,31)}もあり、これらの報告はソース能が収量を規制している可能性を示す。このような相反する結果は、ソース能とシンク能の複雑な相互関係を反映したものであり、両者の相互関係はソースとシンクの発育過程や環境条件によって変動する動的なものとして理解する必要がある。生育時

期別の遮光処理（ソース能制限）や摘莢処理・かん水（シンク容調節）により両者の相互関係を解析した結果では、子実肥大初期に至る期間ではソース能が、子実肥大期においてはシンク能が、それぞれより大きく収量を決定する要因であることが示された^{20, 23, 24}。

ダイズ個体内の部位や節位間におけるソースーシンクについても多くの研究がなされた^{1, 3, 17, 42-44, 49, 51}。シンク能がソース能に影響していることは、摘莢により葉の光合成能が低下すること^{30, 34, 41}や一部の葉の遮光により残りの葉の光合成能が高まること^{35, 50}から推定された。この反応は短期間に起こるが、長期的にもシンクが形成された生殖生長期には栄養生長期に比べ光合成速度が高まること^{4, 13, 14}や、同じ品種でも莢数が多いほど光合成速度が高まること¹¹からもシンク能が光合成能を規制していることが裏付けられた。ダイズのシンク能がどのような生理的機構で光合成能を規制するかについては統一的な見解が得られていない²⁷。同化産物の移動に関しては、¹⁴C 同化産物の転流の様相などから解析され、葉序^{3, 43, 44, 51}、葉の発育時期⁴⁹、葉位やシンクの近接度^{3, 43, 49, 51}によって支配されることが明らかにされた。一方個体内のソースーシンク関係について解析がなされ^{1, 21, 22}、主茎と分枝の関係を個体全体でみた場合、主茎上位節と中位節で1つの、主茎下位節・根と分枝とでもう1つの、計2つの大きなソースーシンク単位が認められた^{21, 22}。さらに、葉（ソース）に対する莢（シンク）の比率は主茎下位節で小さいのに対して分枝では大きく、このことが葉位による同化能や転流率に影響を与えていることが示唆された^{21, 22}。

シンク能はシンクの容量（数×1個の潜在的な大きさ）や活性に分解して解析することができる。このうち、シンク容量を構成する数や1個重は環境要因の影響を受けやすく、特にシンクの数（莢数、粒数）は水ストレス^{19, 39}や受光量²³の減少によって大幅に減少する。最終収量の70%以上が形成される有効開花期間は比較的短く、有限型では10日間、無限でも15日間であった^{53, 54}。多収には開花期前後の物質生産を促進し^{2, 26}、総開花数を多くすることが必要であると指摘された^{37, 38}。シンク容量の変動を花房の次位別に観察すると、低次位では栽植密度や施肥量などの環境要因の影響を受けにくいことが明らかにされている^{26, 28, 29, 52}。ダイズの落花・落莢は、茎葉、根粒、花器の間での光合成産物の競合により、花器への光合成産物の供給不足に起因すると推定されている^{18, 27}。花房内においては

基部に着生した花ほど莢に発達する割合が高く、それにはサイトカイニンの花房内分布が密接に関係していることが示唆された²⁵⁾。

子実収量は子実（シンク）形成期間の長さとその期間における子実形成速度の積として捉えることができることから、両者と収量との関係が解析された。ダイズの子実形成過程は、開花から次の直線的な増加期の開始まで、直線的な増加期間、そして直線的増加期の終了から成熟期までの3つの期間に分けることができる。子実への物質蓄積は直線的な増加期に大部分がなされることから、この期間と収量との関係について多くの検討がなされた。これらの報告では、直線的増加期における増加速度と子実収量とに相関は認められず^{6, 7)}、子実収量は増加期間の長さで密接な相関があった^{5, 6, 32)}。子実重の増加速度は子葉の細胞数と密接な相関関係にあり⁹⁾、子実重の増加開始後は温度や土壌水分などの環境要因の影響を受けにくい^{8, 13, 33)}。これに対し、直線的増加期間の長さはこれらの環境要因の影響を受けて変動しやすく、高温や水ストレスはこの期間を短縮して減収になる^{8, 32)}。このように、直線的増加期間の長さが収量と密接な相関にあることから、多収品種の選抜指標としての妥当性が検討された^{10, 12, 36, 45)}。一方、開花期から直線的増加開始までの期間、すなわち lag phase は子実数ひいては収量が決定される重要な期間であり、多収品種はこの期間が長い傾向にあることが認められた²³⁾。この期間の収量成立過程における意義についてはなお検討を要する。

(東北大学大学院農学研究科 国分 牧衛)

文 献

- 1) 赤尾勝一郎ほか、ダイズによる¹⁴C 同化産物の主茎と分枝による転流の差異、土肥誌、53 : 319-326(1982)
- 2) 浅沼興一郎ほか、秋ダイズにおける乾物生産と栽植密度との関係、香川大学農学部学術報告、28 : 11-18(1977)
- 3) Blomquist, R. V. and C. A. Kust. Translocation pattern of soybeans as affected by growth substances and maturity. Crop Sci. 11 : 390-393(1971)
- 4) Dornoff, G. M. and R. M. Shibles. Varietal differences in net photosynthesis of soybean leaves. Crop Sci. 10 : 42-45(1970)

- 5) Dunphy, E. et al. Soybean yields in relation to days between specific developmental stages. *Agron. J.* 71 : 917-920(1979)
- 6) Egli, D. B. and J. E. Leggett. Dry matter accumulation patterns in determinate and indeterminate soybeans. *Crop Sci.* 13 : 220-222(1973)
- 7) Egli, D. B. Rate of accumulation of dry weight in seed of soybeans and its relationship to yield. *Can. J. Plant Sci.* 55 : 215-219(1975)
- 8) Egli, D. B. and I. F. Wardlaw. Temperature response of seed growth characteristics of soybeans. *Agron. J.* 72 : 560-564(1980)
- 9) Egli, D. B. et al. Control of seed growth in soybeans [*Glycine max* (L.) Merrill]. *Ann. Bot.* 48 : 171-176(1981)
- 10) Egli, D. B. et al. Genotypic variation for duration of seed fill in soybean. *Crop Sci.* 24 : 587-592(1984)
- 11) Enos, W. T. et al. Interactions among leaf photosynthetic rates, flowering and pod set in soybeans. *Photosynth. Res.* 3 : 273-278(1982)
- 12) Gay, S. et al. Physiological aspects of yield improvements in soybeans. *Agron. J.* 72 : 387-391(1980)
- 13) Gent, M. P. N. Rate of increase in size and dry weight of individual pods of field grown soya bean plants. *Ann. Bot.* 51 : 317-329(1983)
- 14) Ghorashy, S. R. et al. Internal water stress and apparent photosynthesis with soybeans differing in pupubescence. *Agron. J.* 63 : 674-676(1971)
- 15) Gordon, A. J. et al. Soybean leaf photosynthesis in relation to maturity classification and stage of growth. *Photosynth. Res.* 3 : 81-93(1982)
- 16) Hardman, L. L. and W. A. Brun. Effect of atmospheric carbon dioxide enrichment at different developmental stages on growth and yield components of soybeans. *Crop Sci.* 11 : 886-888(1971)
- 17) Hicks, D. R. and J. W. Pendleton. Effect of floral bud removal on performance of soybeans. *Crop Sci.* 9 : 435-437(1969)
- 18) Hume, D. J. and J. G. Criswell. Distribution and utilization of ¹⁴C-labelled assimilates in soybeans. *Crop Sci.* 13 : 519-524(1973)
- 19) 石塚潤爾. マメ科穀類. p. 159-175. 田中明編. 作物比較栄養生理. 学会出

版センター. 東京 (1982)

- 20) 加藤一郎. 大豆における脱落花器及び不稔実粒の組織学的並びに発生学的研究. 東海近畿農試研報. 11 : 1-52(1964)
- 21) Kokubun, M. and K. Watanabe. Analysis of the yield-determining process of field-grown soybeans in relation to canopy structure. 7. Effects of source and sink manipulations during reproductive growth on yield and yield components. Jpn. J. Crop Sci. 52 : 215-219(1983)
- 22) Kokubun, M. and Y. Asahi. Source-sink relationships between the main stem and branches during reproductive growth in soybeans. Jpn. J. Crop Sci. 53 : 455-462(1984)
- 23) Kokubun, M. and Y. Asahi. Distribution and utilization of ¹⁴C-labelled assimilate in debranched soybeans. Jpn. J. Crop Sci. 54 : 353-358(1985)
- 24) 国分牧衛. 大豆の Ideotype の設計と検証. 東北農試研報. 77 : 77-142(1988)
- 25) 国分牧衛. 大豆の多収草型モデルの設計と検証. 農業技術. 43 : 193-197 (1988)
- 26) Kokubun, M. and I. Honda. Intra-raceme variation in pod-set probability is associated with cytokinin content in soybeans. Plant Prod. Sci. 3 : 354-359 (2000)
- 27) 郡 健次ほか. ダイズ収量成立過程における花器の分化と発育について—時期別遮光が花蕾数と結莢率に及ぼす影響—. 日作紀. 67 : 79-84(1998)
- 28) 玖村敦彦. 果実・種子の形成, 発育. p.269-322. 佐藤庚ほか共著. 作物の生態生理. 文永堂出版. 東京 (1984)
- 29) 黒田俊郎ほか. ダイズにおける花房次位別の花器脱落習性. 日作紀. 61 : 74-79(1992)
- 30) 黒田俊郎ほか. ダイズの花房次位別着莢におよぼす栽植密度の影響. 日作紀. 61 : 426-432(1992)
- 31) Lawn, R. J. and W. A. Brun. Symbiotic nitrogen fixation in soybeans. 1. Effects of photosynthetic source-sink manipulations. Crop Sci. 14 : 11-16(1974)
- 32) McAlister, D. F. and O. A. Krober. Response of soybeans to leaf and pod removal. Agron. J. 50 : 674-677(1958)

- 33) McBlain, B. A. and D. J. Hume. Physiological studies of higher yield in new, early-maturing soybean cultivars. *Can. J. Plant Sci.* 60 : 1315-1326 (1980)
- 34) Meckel, L. et al. Effect of moisture stress on seed growth in soybeans. *Agron. J.* 76 : 647-650 (1984)
- 35) Mondal, M. H. et al. Effects of sink removal on photosynthesis and senescence in leaves of soybean (*Glycine max* L.) plants. *Plant Physiol.* 61 : 394-397 (1978)
- 36) Peet, M. M. and P. J. Kramer. Effects of decreasing source/sink ratio in soybeans on photosynthesis, photorespiration, transpiration and yield. *Plant Cell Environ.* 3 : 201-206 (1980)
- 37) Reicosky, D. A. et al. Soybean germplasm evaluation for length of the seed filling period. *Crop Sci.* 22 : 319-322 (1982)
- 38) 斉藤邦行ほか. ダイズ収量成立過程における花器の分化と発育について—莢数と花蕾数の関係—。日作紀. 67 : 70-78 (1998)
- 39) 斉藤邦行ほか. ダイズ花房内位置による開花・結莢の相違. 日作紀. 68 : 396-400 (1999)
- 40) 斉藤邦行ほか. 土壤水分の欠乏がダイズの開花結実に及ぼす影響—エンレイと東山69号の比較—。日作紀. 68 : 537-544 (1999)
- 41) Schou, J. B. et al. Effects of reflectors, black boards, or shades applied at different stages of plant development on yield of soybeans. *Crop Sci.* 18-29-34 (1978).
- 42) Setter, T. L. et al. Stomatal closure and photosynthetic inhibition in soybean leaves induced by petiole girdling and pod removal. *Plant Physiol.* 65 : 884-887 (1980)
- 43) Shibles, R. M. et al. Carbon assimilation and metabolism. p. 535-588. In J. R. Wilcox (ed.) *Soybeans: Improvement, Production and Uses*, 2nd edition. ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI. (1987)
- 44) Stephenson, R. A. and G. L. Wilson. Patterns of assimilate distribution in soybeans at maturity. 1. The influence of reproductive developmental stage and leaf position. *Aust. J. Agric. Res.* 28 : 203-209 (1977)

- 45) Stephenson, R. A. and G. L. Wilson. Patterns of assimilate distribution in soybeans at maturity. 2. The time course of changes in ^{14}C distribution in pods and stem sections. *Aust. J. Agric. Res.* 28 : 395-400 (1977)
- 46) Swank, J. C. et al. Seed growth characteristics of soybean genotypes differing in duration of seed fill. *Crop Sci.* 27 : 85-89 (1987)
- 47) 田口啓作・大庭寅雄. 大豆の栄養生長と子実収量との関係. *東北農試研報.* 14 : 36-44 (1958)
- 48) Tanaka, A. et al. Yield of soybeans as influenced by genetic characteristics, climatic conditions, and nitrogen nutrition. *Soil Sci. Plant Nutr.* 30 : 533-541 (1984)
- 49) 巽 二郎. 光合成同化産物の転流と蓄積. p. 54-78. 石井龍一編. *植物生産学.* 朝倉書店. 東京 (1994)
- 50) Thaine, R. et al. Translocation of labelled assimilates in the soybean. *Aust. J. Biol. Sci.* 12 : 349-372 (1959)
- 51) Thorne J. H. and H. R. Koller. Influence of assimilate demand on photosynthesis, diffusive resistances, translocation, and carbohydrate levels of soybean leaves. *Plant Physiol.* 54 : 201-207 (1974)
- 52) Thrower, S. L. Translocation of labelled assimilates in the soybean. 2. The pattern of translocation in intact and defoliated plants. *Aust. J. Biol. Sci.* 15 : 629-649 (1962)
- 53) 鳥越洋一ほか. *ダイズの発育形態と収量成立に関する研究.* 第2報 花房着生の規則性と次位別花房の開花習性. *日作紀.* 51 : 89-96 (1982)
- 54) 由田宏一ほか. *ダイズにおける個体内の開花時期と子実生産.* 第1報 開花日別にみた莢実の生長経過. *日作紀.* 52 : 555-561 (1983)
- 55) 由田宏一ほか. *ダイズにおける個体内の開花時期と子実生産.* 第2報 開花日別にみた着莢率, 着莢相および収量諸形質. *日作紀.* 52 : 567-573 (1983)

(4) 窒素代謝

ア ダイズの窒素栄養の特徴

ダイズは子実中のタンパク質含有率が6～7%と高いので、多収のためにはタンパク質の構成元素である窒素をいかに多量に集積するかが大きな鍵になる³⁴⁾。ダイズ子実100kgを生産するには約7～9 kgの窒素を要するので収量400kg/10aのためには28～36kgの窒素が必要となる²⁴⁾。しかも、ダイズは生育前期の乾物生産量・窒素集積量が小さいため、開花盛期以降に全集積量の7～8割の窒素を集積しなければならない^{17, 22, 24, 26)}。

ダイズに集積される窒素は肥料窒素、土壌窒素、共生する根粒菌による固定窒素の3種に大別される。このうちマメ科作物であるダイズに特徴的な固定窒素が全集積窒素に占める割合は、土壌条件、気象条件、その他の条件により大きく異なるが、わが国の場合には概ね2～8割に分布し^{28, 57, 62)}、平均すると5割程度といわれる⁶²⁾。また、10a当たりの固定窒素量は多い場合には30kg近くに達する^{28, 41)}。

イ 由来別の窒素の特徴

多収達成のために、これら由来の異なる窒素をどのように利用すべきかが検討されてきた。ダイズは窒素施肥に対する収量の反応が鈍く、その主因は土壌中に施肥窒素、特に硝酸態窒素が増加すると、根粒の着生及び窒素固定活性が抑制されるためといわれる³⁴⁾。土壌中の硝酸態窒素が根粒の着生と窒素固定を阻害する機構については、多くの研究がなされているが完全な解明には至っておらず、複数の機構が関与している可能性がある³⁰⁾。現象的には、ダイズ1個体の根を分けて土壌の硝酸態窒素濃度の高い部分と低い部分に分布させると、高い部位では根粒形成と窒素固定が阻害されるが、低い部分では影響が比較的小さいことが知られている^{53, 55, 56)}。

固定窒素と代表的な化合態窒素である硝酸態窒素のダイズ体内での動態は次のように概括されている^{44, 45, 50, 63)}。根粒内の根粒菌(バクテロイド)でアンモニアとして固定された窒素は速やかに根粒内の植物側感染細胞の細胞質に放出され、グルタミン、グルタミン酸を経てプリン塩基に合成される。プリン塩基は非感染細胞に移動した後、ウレイド(アラントインとアラントイン酸)に転換される。固定窒素は主にウレイドの形態で、ダイズの導管中を移動する²⁷⁾。一方、硝酸態窒

素は根から吸収された後、一部はそのまま茎葉に送られ葉で還元される。一部は根においてアンモニアに還元され、さらにグルタミン、グルタミン酸を経てアスパラギンに転換されて、茎葉部に移動する。硝酸由来の窒素の大部分は、葉のタンパク質に同化された後に分解され子実へ再転流してタンパク質の合成に利用される。一方、固定窒素由来のウレイドの一部は葉を経由するが、一部は直接莢実へ移動し、アミノ酸に転換の後、子実タンパクの合成に用いられる。窒素の過剰施肥によって茎葉の過繁茂が生ずるのに対し、固定窒素では生じにくいという指摘があるが²⁷⁾、こうした窒素の移動経路の違いがこれに関与している可能性がある⁴⁵⁾。なお、子実を集積される窒素のうち茎葉等からの転流分は、部位別の窒素集積量の消長からみると37~70%とされるが^{17, 22, 31, 58)}、葉等で代謝回転が常に行われていることを考慮すると転流率はさらに高いと考えられる³¹⁾。

固定窒素と化合態窒素（肥料窒素と土壌由来の窒素）のどちらが子実生産に対して効果的であるかについて、エネルギーコストの比較では窒素固定に比べて、化合態窒素の吸収・同化の方がコストが低く、特に培地の硝酸態濃度がある程度高ければ、その差が大きいとされる⁶⁰⁾。また、日射量が十分な条件下では、光合成で生じる還元力を葉における還元を使う硝酸態窒素がさらに有利になるとの指摘もある⁶⁾。しかし、子実生産の効率としては固定窒素と化合態窒素に実質的には大差はないという報告も多い^{14, 19, 32, 54)}。

さて、窒素固定がダイズ収量の施肥反応を現れにくくしており、また、そのエネルギーコストが高いのであれば、極端な試みとして窒素固定を無視すれば、ダイズの画期的な収量増が可能であろうか。根粒非着生ダイズ系統を用いて幾つかの試験が行われているが、適切な施肥を行なうと根粒着生品種並の収量は得られるが、それを大幅に上回るような収量は得られていない^{15, 54, 59)}。また、これからの潮流となるであろう低投入持続可能型の農業を目指す上では、窒素固定の有効利用が重要であるのはいうまでもない。

また、逆に窒素固定だけに頼って多収が得られるであろうか。集積窒素の9割を依存して収量400kg/10aを超える例もあるが⁴²⁾、それは土壌環境、気象条件等が窒素固定に好適に整った場合であって⁴⁶⁾、土壌窒素量が高いほど収量が高まる^{12, 43)}、あるいは十勝の現地調査で収量水準の高い圃場では固定窒素に依存する割合が減ったといったデータは³⁸⁾、少なくともわが国の現状では固定窒素のみで

は多収を得にくいことを示していると考えられる。寒地においては固定窒素あるいは化合窒素単独では収量との高い相関が認められないが、ダイズの窒素全集積量と収量との間には高い正の相関が認められるという報告がなされている³⁴⁾。他の多くの試験結果も、由来を問わず総計としての窒素集積量を増やすことが多収につながることを示している^{18, 28, 43, 64)}。特に、生育後期に同化された窒素は子実生産に効率的とされ¹⁹⁾、圃場試験の解析でも、生育後期に窒素集積量が大きい吸収パターンで、多収が得られている^{12, 26, 28)}。

ウ 窒素集積量を増大させる取り組み

窒素固定をさらに活用する研究は各局面から行われている。共生的窒素固定成立までの機作の解明については他項に譲るが、例えば、根粒菌側からは、水素回収系を持ちエネルギー利用効率が高い菌株等、窒素固定能力の高い根粒菌菌株の選抜が行われている^{3, 7, 8, 38-40, 61)}。しかし、わが国では、ダイズの初作地等の菌密度の低い圃場では接種効果が顕著であるが^{38, 41)}、既にある程度の根粒菌が存在する圃場では土着の根粒菌が優勢で有効菌接種の効果が出にくい^{3, 61)}。そのため、優良菌株の活用のためには、競合能力の強化及び接種技術の改良等がさらに必要と考えられる⁹⁾。一方、ダイズは品種により根粒着生数や窒素固定能が異なることが知られている^{29, 47)}。また、通常品種の数倍以上の根粒を着生する根粒超着生系統のダイズは^{4, 5, 11, 16)}、過剰な根粒のために生育収量が劣るのが一般的であったが、窒素固定能が高く収量性が改善された系統も出てきており⁶²⁾、今後の研究が待たれる。

窒素固定を効果的に利用するためには、窒素固定に好適な環境条件を整えることも重要である。根粒の着生と窒素固定は、土壤中の無機態窒素濃度の他にも、土壤水分、通気性、土壤 pH、温度、日射量等の影響を受ける^{10, 20, 35, 51)}。根粒の形成や窒素固定能はダイズ自体より土壤水分の過不足によるストレスに感受的である^{36, 48)}。土壤の過湿や土壤の緊密化等は、根粒に対する酸素や窒素の供給を減少させるが、根粒は酸素消費量が非常に多いため、酸素濃度の減少は窒素固定活性を著しく減少させる¹⁾。酸性土壤は pH6.0 に矯正することが望ましい⁶⁴⁾。リン酸の施用は根粒着生と窒素固定能を向上させることが多く^{2, 34)}、また、土壤条件によっては、石灰、モリブデン等の施用により窒素固定能が高まる²¹⁾。日射量は窒

素固定のエネルギー源となる光合成産物の量を通じて窒素固定に影響する³⁷⁾。また、環境条件ではないが、ダイズ茎葉部は、窒素固定のエネルギー源である光合成産物のソースであるとともに同化した窒素のシンクであるため、その生育程度が窒素固定に影響する¹⁹⁾。

なお、個体当たりの根粒の活性は着蕾・開花から莢伸長期・子実肥大初期にかけて高く、以後減少するのが典型的なパターンであるが、このパターンは上述したような諸環境条件や品種により変動する^{25,47)}。多収のためには、子実肥大期以降の個体当たり窒素固定能の低下を遅らせることが有利と考えられる。

土壌窒素の増大のための有機物の施用等については他項に説明を譲る。なお、マメ科作物は土壌窒素を増やすと思われやすいが、ダイズは集積窒素の約7～8割を子実として圃場外に持ち出すので⁴³⁾、固定窒素への依存率が平均5割であるわが国の圃場では、他に有機物の投入や相当量の窒素施肥がなければ、窒素収支がマイナスになることが多い。また、ダイズは土壌窒素を分解・可給態化する能力がトウモロコシ等に比べて高い可能性も指摘されているので⁶⁾、単にダイズを栽培するだけでは土壌窒素の消耗が進む場合が多いことに注意すべきであろう。

施肥についても詳細は他項に譲るが、多くの場合、少量の即効性窒素の施用はダイズの初期生育量を確保することにより、その後の生育・窒素固定を活発にする。また、窒素の要求量が多い生育後期の発現を狙った追肥や緩効性肥料の使用、根粒着生域とのすみ分けを狙った局所施肥や深層施肥によって、窒素固定への負の影響を抑えつつ窒素肥料を利用する取り組みが行われている。

ダイズの好む窒素の形態については、生育前期においてはアンモニア態より硝酸態を好むが⁴⁹⁾、開花期以降はアンモニア態窒素を好み、寒地では追肥としてアンモニア態窒素が効果的であったと報告されている²⁹⁾。一方、暖地では硝酸態窒素の追肥が有効であったと報告されている³⁹⁾。葉における硝酸還元能は開花期以降低下し¹⁸⁾、このことは生育後期におけるアンモニア態窒素の優位性を支持するが、一方、日射量が多い条件下では硝酸還元が行われやすいことなどが、これらの結果の相違に関与している可能性がある。生育時期と環境条件によりどの形態の窒素肥料が効果的かについては、さらに検討が必要と思われる。

以上のように、ダイズ多収化のためには、固定窒素の一層の活用と窒素固定を阻害しない窒素施肥法及び地力窒素の増進法の開発等により、特に生育後期にお

けるダイズの窒素集積量を増やすことが重要と考えられる。

(独立行政法人農業技術研究機構 作物研究所 高橋 幹)

文 献

- 1) 阿江教治. 大豆根系の生理特性と増収問題. 農及園. 60 : 679-683(1985)
- 2) 赤尾勝一郎・石井和夫. $^{15}\text{N}_2$ ガス利用による大豆の窒素固定量の推定と固定窒素の体内移行—よりん施用による影響—. 東北農試研報. 75 : 65-76 (1987)
- 3) 赤尾勝一郎. 生物窒素固定研究における最近の成果(8)有用根粒菌の接種技術. 農及園. 64 : 79-82(1989)
- 4) Akao, S. and H. Kouchi. A supernodulating mutant isolated from soybean cultivar Enrei. Soil Sci. Plant Nutr. 38 : 183-187(1992)
- 5) 赤尾勝一郎ほか. ダイズの根粒超多量着生ミュータントの特性. Gamma Field Symposia. 31 : 105-126(1993)
- 6) 有原文二. ダイズ安定多収の革新技術. p. 1-256. 農文協. 東京. (2000)
- 7) 有馬泰紘ほか. 空気中で水素発生を示さないダイズ根粒を形成する根粒菌の探索. 土肥誌. 52 : 114-118(1981)
- 8) 有馬泰紘. マメ科作物にとってどのような根粒菌が優良か. 化学と生物. 22 : 681-683(1984)
- 9) 浅沼修一. 生物窒素固定研究における最近の成果(8). 国内外における根粒菌利用の現状と問題点(2). 農及園. 66 : 886-888(1991)
- 10) 浅沼修一. V. 土壌における養分の動態. 窒素固定能. p. 87-93. 農業技術大系 土壌施肥編 第1巻. 農文協. 東京 (1987)
- 11) Carroll, B. J. et al. A supernodulation and nitrate-tolerant symbiotic (nts) soybean mutant. Plant Physiol. 78 : 34-40(1985)
- 12) 藤井弘志. 大豆の多収理論と施肥法. 肥料. 69 : 13-24(1994)
- 13) 藤田耕之輔・田中 明. 大豆の窒素固定能支配要因の接木試験による解析. 土肥誌. 51 : 23-26(1980)
- 14) 藤田耕之輔・田中 明. ダイズにおける窒素の固定・吸収・転流に対する化

- 合窒素の影響. 土肥誌. 53 : 30-34(1982)
- 15) 藤田耕之輔・田中 明. ダイズの木部溢泌液の窒素化合物組成に対する化合窒素の影響. 土肥誌. 53 : 519-524(1982)
 - 16) Gremaud, M. F. and J.E. Harper. Selection and initial characterization of partially nitrate tolerant nodulation mutants of soybean. *Plant Physiol.* 89 : 169-173(1989)
 - 17) Hanway, J. J. and C.R. Weber. Accumulation of N, P, and K by soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) plants. *Agron. J.* 63 : 406-408(1971)
 - 18) Haper, J. E. Soil and symbiotic nitrogen requirements for optimum soybean production. *Crop Sci.* 14 : 255-260(1974)
 - 19) 橋本鋼二. 大豆の窒素栄養(1). 農及園. 56 : 8-12(1981)
 - 20) 橋本鋼二. 大豆の窒素栄養(2). 農及園. 56 : 395-398(1981)
 - 21) 橋本鋼二. 大豆の窒素栄養(3). 農及園. 56 : 515-518(1981)
 - 22) 平井義孝. 大豆無機栄養に関する調査第1報. 生育に伴う吸収移動経過について. 北海道立農試集報. 7 : 47-57(1961)
 - 23) 星 忍ほか. 窒素質肥料の追肥が大豆の生育と子実生産に及ぼす影響. 北海道農試研報. 122 : 13-54(1978)
 - 24) 星 忍. ダイズの窒素固定と生育・収量. p.5-33. 根粒の窒素固定-ダイズの生産向上のために-. 博友社. 東京 (1982)
 - 25) 星 忍・桑原真人. 大豆の栄養状態と根粒着生および窒素固定能の関係. p.46-62. ダイズの光合成と窒素代謝の相互作用. 農林水産技術会議事務局. (1983)
 - 26) 石井和夫. 東北地域におけるダイズに対する肥培管理(2). 農及園. 59 : 1500-1502(1984)
 - 27) 石塚潤爾. 北海道の大豆の生育および子実たんばくの生成における可溶性窒素成分の栄養生理学的意義. 北海道農試研報. 101 : 51-122(1972)
 - 28) 金森哲夫. 寒地ダイズ多収の条件(2). 農及園. 61 : 1074-1078(1986)
 - 29) 金森哲夫ほか. 北海道の主要なダイズ品種の¹⁵N 自然存在比と窒素固定能. 北海道農試研報. 148 : 157-167(1987)
 - 30) 金山喜則. ダイズの生育における窒素固定と窒素施肥のかかわり. 根粒菌窒

- 素固定の硝酸態窒素による阻害のメカニズム. 農及園. 65 : 1016-1022(1990)
- 31) 加藤泰正. 作物の生長と窒素の転流(7). 大豆の生長と窒素の転流. 農及園. 57 : 1115-1120(1982)
 - 32) 加藤泰正ほか. 大豆の生長と窒素固定におよぼす硝酸態窒素の影響. 日作紀. 53 : 176-186(1984)
 - 33) 加藤泰司ほか. ダイズによるアンモニア態窒素(N)および硝酸態窒素(N)の吸収利用. 土肥誌. 54 : 25-29(1983)
 - 34) 桑原真人. ダイズの多収条件と窒素代謝(1). 農及園. 61 : 473-479(1986)
 - 35) 桑原真人. ダイズの多収条件と窒素代謝(2). 農及園. 61 : 590-598(1986)
 - 36) 桑原真人. 大豆根の伸長・分布および根粒活性と土壌水分. 土壌の物理性. 57 : 15-21(1988)
 - 37) Lawn, R. J. and W. A. Brun. Symbiotic nitrogen fixation in soybeans. 1. Effect of photosynthetic source-sink manipulations. Crop Sci. 14 : 11-16(1974)
 - 38) 松代平治. マメ科植物根粒菌技術研究史. p. 1-286. 十勝農業協同組合連合会. 北海道 (1997)
 - 39) 南沢 究ほか. 水素回収系を持つダイズ根粒菌の接種効果. 土肥誌. 56 : 292-299(1985)
 - 40) 南沢 究. 優良ダイズ根粒菌に関する研究. 土肥誌. 58 : 291-292(1987)
 - 41) 三浦昌司. 八郎潟干拓地土壌の理化学的特性と作物生育に関する研究. 秋田県農試研報. 26 : 85-190(1984)
 - 42) 長野間 宏. 転換畑におけるダイズ多収栽培. 農業技術. 42 : 501-505(1987)
 - 43) 大賀康之. 大豆における窒素吸収と収量との関係. 福岡県農総試研報(作物). 3 : 41-44(1984)
 - 44) 大山卓爾. 大豆根粒中に固定された窒素の挙動に関する研究. 土肥誌. 54 : 183-184(1983)
 - 45) 大山卓爾. ダイズにおける硝酸の吸収代謝と窒素固定. 化学と生物. 29 : 433-443(1991)
 - 46) 島田信二. 中国地域における転換畑作大豆の多収要因. 農業技術. 43 : 458-462(1988)
 - 47) 白岩立彦ほか. 圃場条件におけるダイズの窒素固定活性の品種間差異. 日作

紀. 63 : 111-117(1994)

- 48) Sprent, J. I. Effect of water stress on nitrogen fixation in root nodules. *Plant and Soil*, Special volume : 225-228(1971)
- 49) 但野利秋・田中 明. アンモニア態および硝酸態窒素適応性の作物種間差(第1報) 生育初期におけるアンモニア態および硝酸態窒素選択吸収能と生育反応-比較植物栄養に関する研究-. *土肥誌*. 47 : 321-328(1976)
- 50) 田島茂行. 根粒の代謝と窒素固定. *土肥誌*. 57 : 319-327(1986)
- 51) 高橋利和. VI. 根と根圏微生物. 根粒菌の利用. p.157-166. 農業技術大系 土壤施肥編 第1巻. 農文協. 東京 (1987)
- 52) 高橋 幹ほか. 生育・収量の優れた新しい根粒超着生ダイズ系統「En-b0-1-2」の基本特性の解明. *日作紀*. 68(別2) : 36-37(1999)
- 53) 田村有希博. ダイズの根粒活性制御機構の解明(1). ダイズの根粒活性に及ぼす窒素の影響. *土肥誌*. 68 : 301-306(1997)
- 54) 田中 明ほか. 大豆および菜豆の窒素施肥反応. *土肥誌*. 49 : 406-411(1978)
- 55) 田中 明・斎藤 豊. 根箱を用いたダイズに対する窒素肥料施肥位置の研究. *土肥誌*. 52 : 469-474(1981)
- 56) Tanaka, A. et al. Growth and dinitrogen fixation of soybean root system affected by partial exposure to nitrate. *Soil Sci. Plant Nutr.* 31 : 637-645(1985)
- 57) 田中伸幸ほか. 大豆吸収窒素の内訳試算. *農業技術*. 38 : 71-72(1983)
- 58) 戸苅義次ほか. 大豆の増収機構に関する研究. I. 大豆の生育に伴う植物体各部の成分の消長. *日作紀*. 24 : 103-107(1955)
- 59) Weber, C. R. Nodulation and nonnodulating soybean isolines: I. Agronomic and chemical attributes. *Agron. J.* 58 : 43-49(1966)
- 60) 山口淳一. 生物窒素固定研究における最近の成果(36) 窒素固定のエネルギーコストとダイズの生産性. *農及園*. 67 : 427-433(1992)
- 61) 横山 正・蒲生卓磨. 生物窒素固定研究における最近の成果(19). ダイズの窒素固定能向上に関する USDA の研究戦略. *農及園*. 64 : 1429-1435(1989)
- 62) Yoneyama, T. et al. Natural ¹⁵N abundance of field grown soybean grains harvested in various locations in Japan and estimate of the fractional contribution of nitrogen fixation. *Soil Sci. Plant Nutr.* 32 : 443-449(1986)

- 63) 米山忠克. 生物窒素固定研究における最近の成果(5). マメ科作物における固定窒素の代謝. 農及園. 63 : 1217-1223(1988)
- 64) 吉田 堯. 水田利用再編のための転作技術(4). 大豆栽培技術その2. 農業技術. 37 : 193-197(1982)

3. 環境ストレス

(1) 低温

北海道では、ダイズは約4年に一回冷害に遭遇して収量が減少する。冷害及び耐冷性はいくつかの型に分類される。冷害年の1964年度の実態調査により、豆類の冷害の型として、節数の減少によって示される生育不良型冷害、節当たり莢数、胚珠数、稔実率の減少で表される障害型冷害、一粒重の減少によって示される遅延型冷害の3つの型が報告された¹⁹⁾。開花期や成熟期の反応及び着莢障害等の品種間差異から、品種の低温に対する反応は遅延型、障害型、回避型、耐冷性の4つに分類される³⁾。甚だしい冷害年であった1993年の耐冷性の品種・系統間差異の解析により、障害型冷害抵抗性は真性抵抗性、回避型抵抗性、補償型抵抗性、緩衝型抵抗性の4つに分類された¹⁰⁾。

ダイズの耐冷性は、生育ステージによって異なる。ダイズの生育時期別に低温処理を行うと、処理の開始時期が開花期に近づくほど開花の遅延や莢数の減少が大き^{20, 35)}。生育初期からの低温による生理的な機能の低下が着莢及び稔実に大きな影響を及ぼし、最終的な収量を左右することが報告された^{22, 23)}。十勝農試における24年間の気温と収量構成要素との関係を統計的に分析した結果、耐冷性の指標となる莢数は、開花期後2～5半月の気温によって年次変動の40～60%が説明された³⁹⁾。また、開花期前7～8半月の気温も有意な影響があった³⁹⁾。

ダイズの耐冷性の検定には、①冷害年の生育及び収量の解析、②冷害の気象状況に類似した北海道の山麓や沿海地域に設置した現地選抜圃場での解析と③人工気象室(ファイトトロン)での解析がある^{22, 23)}。圃場で生じる冷害をファイトトロンで再現するのは従来困難であったが^{22, 23)}、50%遮光条件下で開花始より15℃で4週間処理することにより、圃場で観察される耐冷性の品種間差異が再現され、精度の高い検定が可能になった¹⁰⁾。