

大豆根の伸長・分布および根粒活性と土壤水分

桑 原 真 人*

Soil Moisture Effects on Soybean Root Development and Nodulation

Masato KUWAHARA

National Agriculture Research Center

作物の根系は土壤の化学的、物理的および生物的要因により、いろいろと変化する。このうち、土壤水分が根系の発達に与える影響は大きい。大豆の栽培を世界的に見た場合、土壤の水分欠乏、あるいは不足が大豆の生育・収量面での制限要因になっている地域・土壤が非常に多い。また、日本においては従来畑作栽培大豆が主体であったが、1978年からは水田転作がはじまって転換畑での作付が増加し、1986年には大豆作付面積の63%が水田転換畑である。東北南部以南では播種期が梅雨期にかかるため、畑作大豆ではほとんど問題とならなかった、播種期から生育初期の過湿条件が水田転換畑では大きな問題となり、排水を主体とした水管理が重要な問題となってきた。一方、梅雨明け後は圃場が乾燥条件に陥るのが一般的であり、乾燥ストレスにたいする対応も必要である。

大豆が他のマメ科以外の作物と異なる主要な点は、根に根粒を着生させ、それが固定する窒素を利用することである。そのため単に根だけでなしに根粒に対する水ストレスの影響も重要である。

1. 大豆根の伸長と土壤水分

大豆根の伸長は土壤水分が過多でも過少でも抑制される。生育初期の土壤水分状態は根系形成への影響が大きく、作物のその後の生育に大きく影響する。生育初期に過湿の場合、根系は表層に多く分布し、その後、乾燥状態になると、下層への根の伸長が阻害されていたことから、吸水が阻害され、生育が抑制される。根群は下層に適当な水があれば、深い層にまで分布する。

水田転換畑では良好な生育をさせるために排水が必須である。多くの転換畑では地下水位の低下にともない根

群域は下方にまで達し、地上部の生育も向上する。柴田ら(1976)はTable-1に示すように、沖積土を用いて根の分布に及ぼす地下水位の影響を調べた。地下水位の低下にともない根は下方にまで伸長する。収量に対する地下水位の影響は50cm区の収量を100とすると35、20、5cm区でそれぞれ100、86、53%であった。一般的に言って、大豆栽培にとり地下水位は50cm以下が望ましいとされている。しかし、この条件は土壤によって異なり、水が移動しにくい土壤では生育旺盛時の水供給の面から、地下水位がもっと高い条件で増収となる。

Table-1 地下水位の相違によるダイズ根の垂直分布*

層 位	地 下 水 位 (cm)			
	5	20	35	50
cm	%	%	%	%
0-5	77.9	39.9	23.4	18.5
6-10	18.9	29.7	29.3	35.6
11-15	2.9	24.2	13.3	15.2
16-20	0.3	5.7	14.4	10.7
21-25		0.4	12.1	8.5
26-30		0.4	6.7	7.8
31-35			0.6	2.5
36-40			0.2	1.0
41-45				0.2
46-50				0.0

注. 1) 全重を100としたときの指数

2) 品種: ライデン (47年)

* 農業研究センター

2. 耐湿・耐旱性に対する品種間差

水分ストレスに対する耐性には品種間差が認められる。Mederski(1973)は Table-2 に示すとおり、水分ストレスに品種間差があることを示している。ここで用いられている品種は生育期間の最も短い Acme で90日、長い Clark63 で132日である。高ストレス処理は7～8月の平均降水量の半分以下であり、低ストレス処理は有効土壌水分の80%に保たれた。灌水による収量増加量は早生種で大きく、生育期間が長くなれば低下する。低ストレス処理に対する高ストレス区の収量比%Yを見ると、水分ストレスの影響は晩生種で小さく、早生種で大

きい。このように熟期の違いにより耐性が異なり、晩成品種のほうが早性の品種よりも耐性が強いとしている。大豆の場合、ストレスのかかる時期がいつであるかによって収量を構成する形質への影響は異なる。一般的には、生育期間の長い品種、あるいは開花期間の長い品種の方が、生育期間中に被ったいろいろな種類のストレスにたいして補償作用が大きいいため、ストレスにたいする耐性が強いと考えられる。水ストレスに対しても同様なことが言える。

排水不良条件での大豆の初期生育の品種間差を調べた。排水不良により明らかに根の伸長速度は低下する。この反応は Table-3 に示すとおり品種間で大きな差が認め

Table-2 Yield (kg/ ha) of soybean varieties as affected by soil moisture stress⁶⁾

Vartety	Stress level		Δy	%y
	High	Low		
Acme	1,025	1,645	620	62
Chlppewa	1,829	2,481	652	74
Monroe	1,794	2,468	674	73
Blackhawk	1,910	2,564	654	75
Lindarin 63	2,074	2,667	593	78
Ross	2,448	2,948	500	83
Shelby	2,632	2,908	276	91
Clark 63	2,786	2,928	142	95

Table-3 Average rates (Days 15 to 21) of taproot and lateral root extension¹¹⁾

Cultivar	Taproot rate		Lateral root rate	
	Well-drained	Poorly drained	Well-drained	Poorly drained
	mmd ⁻¹			
Hawkeye 63	39.3	24.2	29.6	18.8
Beeson 80	39.0	19.6	30.5	21.0
Premier	38.0	16.1	38.9	22.1
Wayne	35.8	24.1	32.3	24.3
Kentland	33.8	17.7	35.2	21.3
Harosoy 63	33.7	14.3	33.6	16.7
Amcor	30.7	14.4	32.3	18.6
Corsoy	28.8	24.6	30.0	26.7
LSD 95%†	4.7	5.2	4.8	4.6
LSD 95%‡		3.4		3.4

† Between cultivars within drainage treatments.

‡ Between drainage treatments.

大豆根の伸長・分布および根粒活性と土壤水分

Table-4 根粒数および乾物重におよぼす湛水処理の影響⁴⁾

品 種 名	処 理 区 別	根粒数 (個/株)				乾物重 (g/株)				枯死率 (%)	被害程度 (7月28日)
		7月30日		8月11日		7月30日		8月11日			
		健全	死滅	健全	死滅	茎葉	根	茎葉	根		
黄 宝 珠	湛 水	134	9	166	17	21.5	5.0	33.4	6.1	1	0.3
	対 照	170	—	162	—	25.4	5.5	33.8	5.9	—	—
トヨスズ	湛 水	111	15	98	5	27.1	3.4	34.9	4.8	14	0.3
	対 照	134	—	126	—	23.5	5.6	42.1	6.8	—	—
コガネジロ	湛 水	88	23	118	10	24.7	3.8	34.6	3.8	48	0.5
	対 照	116	—	173	—	16.2	4.0	36.1	8.0	—	—
スズヒメ	湛 水	48	20	124	7	23.4	2.9	29.3	3.7	9	0.3
	対 照	57	—	115	—	15.6	3.7	30.4	5.9	—	—
ヒメユタカ	湛 水	14	45	0	1	17.3	2.6	11.7	1.4	98	2.5
	対 照	81	—	75	—	22.5	5.3	41.3	7.7	—	—
キタコマチ	湛 水	21	32	0	4	19.0	2.2	13.0	0.9	99	2.5
	対 照	76	—	53	—	22.5	5.2	42.4	6.6	—	—
白鶴の子	湛 水	6	31	0	0	13.8	2.1	13.5	0.9	99	3.3
	対 照	75	—	53	—	36.3	5.8	44.9	7.3	—	—
つるまめ	湛 水	39	2	95	6	10.4	1.5	12.4	3.2	0	0.3
	対 照	59	—	121	—	16.4	2.7	32.8	4.6	—	—

注) 枯死率の調査は8月24日。

られる。また、表層の側根数は処理によって差は認められないが、top/root比は排水不良区で大きくなっているとされている。これは地上部の生育よりも根の乾物重が少ないことによる。北海道中央農試の耐湿性の品種間差の検討結果によると、湛水処理により、耐湿性の弱い系統は根の障害により枯死する (Table-4)。この試験でみると、過湿に対する抵抗性は実際の圃場条件下では水分生理の問題でなく、ツルマメのような野性種にみられるとおおり、茎疫病に対する抵抗性の強弱の面が強いと考えられる。耐湿性の強い系統は弱いものに比べ、湛水処理後の根粒数が多く、生育の回復も早い。過湿障害からの回復には根粒の着生肥大の能力差が大きい。このことはcowpeaの根粒についても報告されている。cowpeaを8日湛水条件においたあとの窒素固定能と栄養生長量の回復程度を調べた結果、湛水ストレスからの回復は地上部の生長よりも根粒の回復を優先させる結果が得られている²⁾。

生理的機能の面でも耐湿性の検討が行われているが、報告は少ない。

3. 根粒と土壤水分

根粒の着生・肥大および窒素固定活性は、土壤の水分状態によって影響される。根粒は過湿な土壤条件では着生しない。根粒の窒素固定活性 (以下はアセチレン還元活性で測定した活性) は土壤条件が過湿でも過乾でも低下する。Mahler ら(1981)により大豆と根粒の生育に対する根粒菌株と灌水の効果が検討された。用いられた土壤は有効保水量の非常に小さい土壤である。この結果では地上部の生育に対して灌水、根粒菌株の種類の効果は明らかでない。しかし、Table-5 に示すとおり、地上部への効果がないにもかかわらず、根粒の生育に対する効果は大きい。すなわち、根粒菌は灌水されるような良好な条件において、その能力の発揮が可能になると考えられる。

Sprent(1971)は根粒の水分ストレスについて詳細に検討し、根粒の水分含有率が低下すると窒素固定活性が急減すること、一定の水分以下になると、再給水しても活性は回復しないことを明らかにした⁹⁾。根粒の活性が土壤の水分不足により、低下する理由として、光合成能の低下をあげた報告が多い。光合成能が低下すると、根粒への炭水化物の転流が阻害され、根粒の活性も低下する。しかし、Sprent (1976) は土壤水分の不足による根粒の窒素固定能力の低下は、光合成能の低下よりも大

Table-5 Effect of irrigation and inoculation on nodule weight data from soybeans grown in a Lakeland sand. ⁵⁾

Treatment	Nodule dry weight		
	28 days	42 days	67 days
	g/ 5 plants		
Irrigated, strain 110	0.19 ab*	0.40 a	0.58 a
Irrigated, strain 122	0.15 ab	0.38 ab	0.54 a
Irrigated, strain 31	0.21 a	0.32 abcd	0.50 a
Irrigated, strain 76	0.18 ab	0.35 abc	0.48 a
Nonirrigated, strain 122	0.16 ab	0.30 bcd	0.36 b
Nonirrigated, strain 76	0.15 ab	0.33 abcd	0.34 b
Nonirrigated, strain 110	0.15 ab	0.28 cd	0.33 bc
Nonirrigated, strain 31	0.13 ab	0.27 cde	0.33 bc
Irrigated, noninoculated	0.11 b	0.25 de	0.29 bc
Nonirrigated, noninoculated	0.10 b	0.19 e	0.23 c

*Means followed by the same letter within a column are not significantly different at the 5% level using least significant differences.

きいと結論している¹⁰⁾。

Huangら(1975)によれば、根粒の水ポテンシャルはFig. 1に示すように土壌の水ポテンシャルより2 bar低い値ではほぼ1:1の対応をするが、葉身では根粒よりも低い水ポテンシャルを示す。Bennetら(1984)のポットによる過湿及び過旱条件を与えた試験によると、湛水処理により窒素固定活性は低下する。一方、土壌が乾燥すると根粒の水分が低下し、その低下の度合は葉身の水ポテンシャルよりも低くなるという結果を報告している。土壌の乾燥により、根粒の水分が取り去られ、窒素固定活性は急速に低下したが、再給水により急速に回復した。HuangらとBennetらの試験結果に違いが認められるが、Bennetらの場合、急速に根粒から水分が土壌に取り去られるような条件での測定のため、このような違いになったものと考察している。いずれにしても、根粒の水ポテンシャルと窒素固定能の関係はFig. 2に示すように高水分域で高く、乾燥にともない低下する。

Weiszら(1985)は乾燥にともなって窒素固定能が低下する原因を、圃場に生育させた大豆を用いて、水供給を断つてからの根粒のアセチレン還元能、表面積、ガス透過性等を検討して次のように報告している。根粒のアセチレン還元能とconductanceは $r=0.97$ という高い相関関係にある。根粒のconductanceは根粒の表面積とガス透過性の積である。そこでアセチレン還元能と根粒の表面積との関係を見るとFig. 3のようになる。水分のストレス条件下における両者の相関は $r=0.66$ と低い

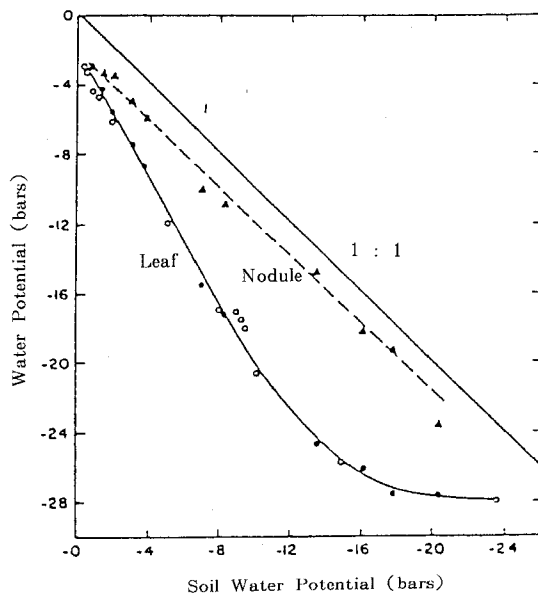


Fig. 1 Effect of soil water potential on leaf water potentials and nodule water potentials of soybean plants that had been exposed to the conditions for measurement of photosynthesis, transpiration, and acetylene reduction for at least 6hr. Leaf water potentials obtained from those plants utilized for daily measurements are shown by (○). Leaf water potentials taken from a separate group of plants are shown as (●). These latter plants were destroyed for determining the nodule water potentials (▲). (Huangら, 1975)

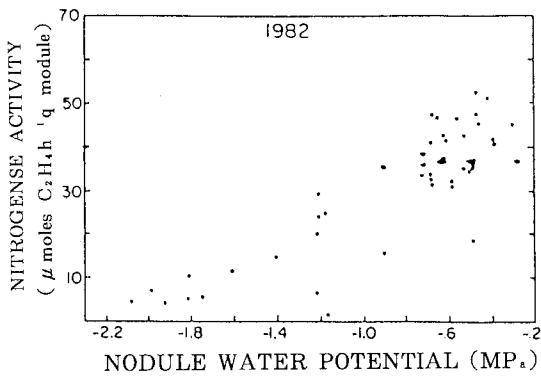


Fig. 2 The relationship between midday soybean nodule water potential and midday nitrogenase activity. (Bennetら, 1984)

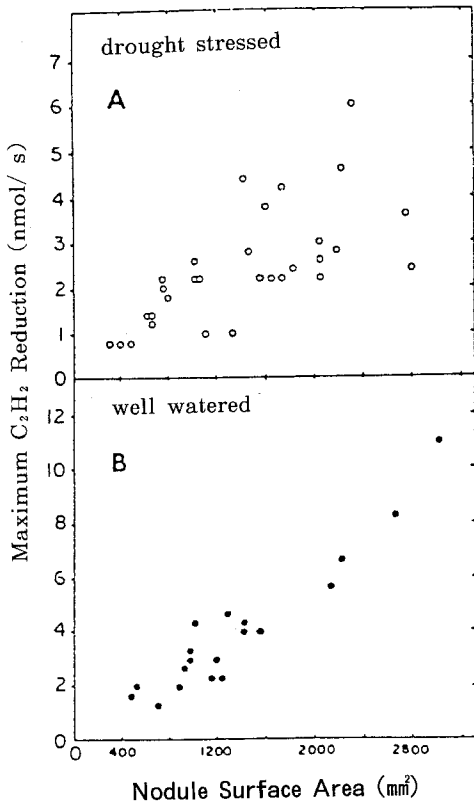


Fig. 3 Maximum acetylene reduction *versus* nodule surface area for (A) drought-stressed plants and (B) well-watered plants. (Weiszら, 1985)

が、良好な条件下では $r=0.94$ と非常に高くなる。表面積が同じでもアセチレン還元能に差があるのは、良好な水分条件と乾燥条件では根粒表面のガス透過性に違いが

あるためである。根系の乾燥状態が長引くと、水分ストレスは根粒の表面積を減少させ、それに引続き根粒のガス透過性を減少させる。圃場状態では土壤水分がストレス状態でも良好な状態でも、根粒中への酸素の拡散が窒素固定速度を制御する最も大きな要因であるとしている。

4. 根および根粒の経時推移と土壤水分

根の伸長・分布や根粒の着生肥大が土壤の水分条件に強く影響されることは多くの研究で明らかである。しかし、生育に伴う両者の変化を経時的に追跡した報告は少ない。著者らはリゾトロンに設置した根箱を用いて、大豆根系の発達と根粒の着生分布に対する、土壤水分の影響について検討した。土壤は湿性黒色火山性土（以下火山性土）と低位泥炭土（酸性褐色森林土を6 m³客土、以下泥炭土）を用いた。ここで用いた泥炭土壌の圃場は数年にわたり、4 t/ha以上の多収例を示した圃場である。土壤水分は根箱内の水位を地表面から35cm（高水位）および55cm（低水位）に保もつことにより調節した。土壤水分は、経時的にコアで土壤をサンプリングして測定した。根粒数の推移は、根箱の観察面から肉眼で観察可能な根粒の数を計測した。

用いた2種類の土壤の間では根及び根粒の分布に差が認められた。地表から10cm毎の土層別の根重をみるといずれの処理でも表層10cmで多く、下層にいくほど減少する。火山性土は高水位で10cm以下、低水位は20cm以下で急激に減少する。一方、泥炭土では水位の15~20cm上まで同様に分布し、下層での減少程度は少ない。これは火山性土の方が泥炭土よりも水の易動性が大きく、根箱内での水分環境が大きく異なったためである。根粒の着生は根重の分布よりもさらに両土壤間あるいは水位間で異なる。火山性土の場合、根粒は表層に多く、下層になると急減する。一方、泥炭土では下層にまで広く分布し、Fig. 4の低水位の例に見られるとおり、いずれの水位でも水面の15~20cm上部での着生が最も多い。根粒は過湿な条件では着生せず、過湿な層が根による吸水によって、土壤の水分が低下し始めると、着生を開始した。したがって根粒が着生するために好適な土壤水分域が存在すると考えられる。根粒の着生・肥大が認められた液相率の範囲は、火山性土で22~45%、泥炭土で20~55%であった。これらの値を両土壤のpF水分曲線によりpF値を推定すると、火山性土では1.4から3.8、泥炭土では1.4から4.0の範囲であった（Fig. 5）。泥炭土は火山性土に比べ根粒数の増加速度が早く、また、根粒着生が可能な水分範囲も広い傾向にあった。

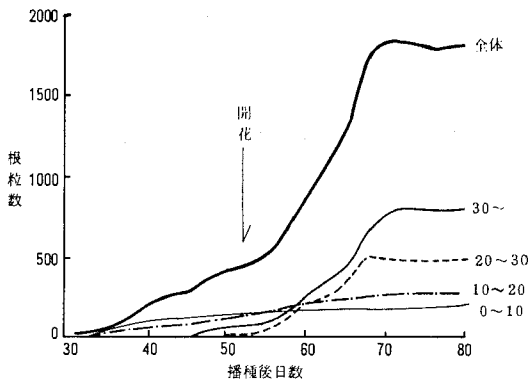


Fig. 4 根粒数の層別経時推移 (泥炭低水位)

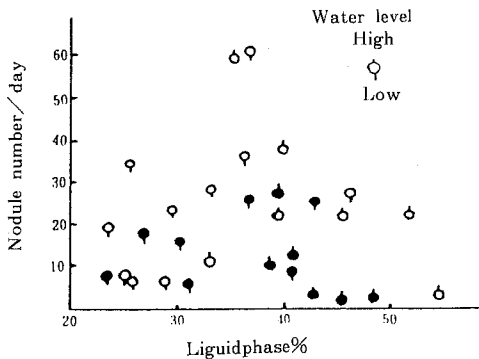


Fig. 5 Relation between increasing rate of nodule number per day and percentage of liquid phase of soil in root chamber

●Ando soil ○Peat soil (桑原ら, 未発表)

大豆の生育には土壤の水分環境が非常に重要であることは明らかである。とくに現在のように水田転換圃場で大豆の栽培が行われるようになってから過湿,あるいは夏季の乾燥が収量制限の大きな要因になっている。大豆の場合,単に大豆植物体のみでなく,共生関係にある根粒は大豆以上に水分環境の影響を受けるため,水の問題は非常に重要である。しかし,湛水の作物も同様であるが,作物に好適な水分環境条件に関してはまだ未知のことが多い。大豆の伸長や吸水に好適な土壤水分域と,根粒の着生肥大や活性が高い水分域とは異なることも考えられる。そのため大豆と根粒それぞれにとって好適な土

壤水分条件の解明が必要である。実際の農業場面を考えた場合,現在主体となっている水田転換畑では,生育初期の過湿条件から開花期以降の乾燥条件まで種々の水ストレスにさらされると考えられる。収量レベルが低い場合には収量結果に現れにくい種々のストレスも,収量レベルが上昇すれば顕在化して来る。水の問題も,今後安定多収を目指す場合に重要である。現在では蒸発量,土壤の水分測定等により灌水時期を判断する方法がとられているが,土壤の種類,作物の根域,生育程度等で植物の受けているストレスの程度が異なるため,これらの測定値が植物の水分生理状態を必ずしも反映していない。今までも試みられてきたが,植物の水分生理状態を把握して,灌水時期や灌水量を簡易に判定するような測定法の開発が,植物の水分生理状態を把握できる土壤水分測定法の開発と共に,灌水技術上必要と考えられる。

文 献

- 1) Bennet, J. M., and S. L. Albrecht : *Agron. J.* 76, 735-740 (1984)
- 2) Hong, T. D., F. R. Minchin and R. J. Summerfield : *Plant and Soil*, 48, 661:672 (1977)
- 3) Huang, C-Y, J. S. Boyer, and I. N. Vandernoff : *Plant Physiol.*, 56, 222-227 (1975)
- 4) 北海道立中央農試畑作第1科:大豆試験成績書, 86-93 (1982)
- 5) Mahler, R. L. and A. G. Wollum II : *Agron. J.*, 73, 647-651 (1981)
- 6) Mederski, H. J., D. L. Jeffers and D. B. Peters : In B. E. Caldwell, ed, *Soybeans: Improvement, Production and Uses*, 239-266 (1973)
- 7) Patterson, R. P., C. D. Raper jr. and H. D. Gross : *Plant Physiol.*, 64, 551-556 (1979)
- 8) 柴田悳次, 遠藤武男:東北農業研究 18, 104-107 (1976)
- 9) Sprent, J. I. : *Plant and Soil*, Special Vol. 225-228 (1971)
- 10) Sprent, J. I. : In T. T. Kozlowski, ed, *Water Deficits and Plant Growth*, Vol. IV, 291-315, Academic Press, New York (1976)
- 11) Stone, J. A : *Agron. J.* 77, 787-789 (1985)
- 12) Weisz, P. R., R. F. Denison, and T. R. Sinclair : *Agron. J.* 78, 525-530 (1985)

Summary

The relationships between soil moisture and soybean root development and nodulation were analysed.

Water stress, whether caused by flooding or drought, injured the root systems and affected the plant growth.

There were differences among the cultivars in their ability to recover after water stress. Nodule growth and nitrogen fixing ability of cultivars tolerant to the water-logged stress were able to recover after the stress. Stress associated with drought resulted in a decrease in the nodule gas permeability followed by a decrease in the nodule surface area. The diffusion of oxygen in the nodules is an important factor for the regulation of nitrogen fixation rates in field-grown soybeans.

The range of the ratio of the liquid phase of soil enabling the infection to occur and the nodules to develop was 22-45% for the volcanic ash soil and the 20-55% for the peat soil. The rate of increase of the nodule number within a day in the peat soil was higher than that in the volcanic ash soil.