

シンポジウム

作物の養分要求に対する土壌の供給能

伊藤 純 雄*

Nutrient Supply Ability of Soil in Relation with Plant Demand

Sumio Itoh

Hokkaido National Agricultural Experiment Station

Summary

Even though nutrient supply ability of soil has been estimated using extraction method, roots can not absorb nutrients before they reach root surfaces. Soil physics, plant demand and other environmental conditions must be taken into account to evaluate nutrient supply ability of soil.

Micro model that was used by Nye and extended by Barber et al., made considerable contribution in the area. But still now, there are some problems that hinders effective utilization of those models. Elongation and development reaction of roots in relation with physical or nutritional conditions of soil, activity of root hair and mycorrhizae, effect of root-induced changes of rooting zone. These are the examples of the hindrances.

A macro model that was developed by the author deals behaviours of nitrogen in a paddy soil including mineralization, organization, leaching, denitrification, fertilization, temperature of the soil, absorption by rice plant, development and production of the plant, etc. The model gave some good estimations of experimental outcomes. Many interesting results were obtained by simulation.

Utilization of this or other macro models along with micro models will be practical in the area of evaluation of nutrient supply ability and ways of soil management.

Key Words : Nutrient Supply Ability, Model, Simulation, Paddy Soil, Nitrogen

(Soil Phys. Cond. Plant Growth, Jpn, 69,67-73, 1994)

1. はじめに

従来、土壌の養分供給能は、いわゆる“可給態”の養分がどれだけあるかによって、具体的には、土壌を試薬溶液と反応させた場合に抽出される養分の量によって判定することが多かった。養分供給能に関するこれまでの論議は、どの抽出法を選ぶか、抽出液組成をどう改めるかが主体で、土壌中の養分が根と遭遇するまでの環境や時間的・空間的な経緯には、ほとんど注意が向けられなかった。

しかし土壌中の養分は、根の表面に移動してから吸収される。移動しにくい養分は、土の中にあっても吸収さ

れない可能性がある。根が密に分布していれば、根に到達する養分量が多くなるだろう。従って、試薬で抽出できる養分量だけに注目して土壌の養分供給能を判定しようとする考え方は、不十分であると言わなければならない。

図-1は作物が養分を吸収する環境を表わす概念図である。作物が養分を吸収するには、土壌中に養分が存在しなければならぬが、それだけでは不十分であって、土壌から根までの間を養分が移動する必要がある。また養分が移動して吸収されるためには、適当な温度、水分、通気など、それを支える土台となる環境が必要である。

*北海道農業試験場

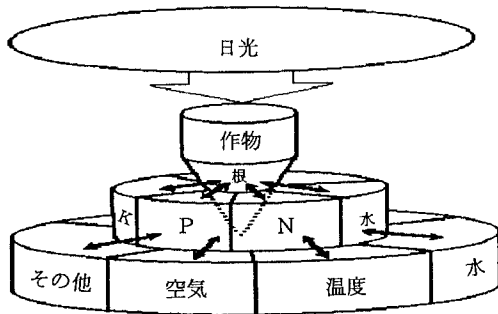


図-1 作物の生産環境の概念図

さらに、環境を大きく支配し、また作物生産の根源としての光合成を支配する日射が、これらすべての要因に間接的な影響を与える。

本報では、土壌の養分供給能を考える枠組みとして図-1の概念に基づいて、根の周りの養分のミクロな動きを扱うモデルの課題と、全体を考えに入れたマクロなモデルの開発事例をとりあげて、作物の養分要求に対する土壌の供給能解析の現状について述べる。

2. ミクロモデルの成果とその限界

1) Nyeらのモデル

Nyeらは¹⁾、根を無限に続く円筒の一部として扱うことにより、一本の根の周りの養分の移動を数値モデルとして表した。リン酸やカリウムの吸収は土壌溶液中の養分濃度、土壌の緩衝力、土壌水分と共に増加する。作物の養分吸収力の大小は、土壌中での拡散が制限要因になって、養分吸収量に反映されない場合がある。根は細いほうが効率的な養分吸収に向いているなど、土壌の養分供給と作物の養分吸収の基本的な関係について重要な指摘がなされた。

作物への養分供給を決めているのは、土壌のいわゆる“可給態”養分の量だけではないことが、養分の移動過程を解析することによって、明らかにされたのである。

しかし、Nyeらの報告は抽象的で、作物の養分吸収量を具体的に示すものではない。

2) Barberらのモデル

BarberとClaassenは²⁾、Nyeらのモデルに根の成長を付け加えた。これによってモデルは、特定の作物-土壌系における養分供給の経過や量を、具体的な数値として示すことができるようになった。

モデルを走らせるのに必要なパラメータは、以下のよ

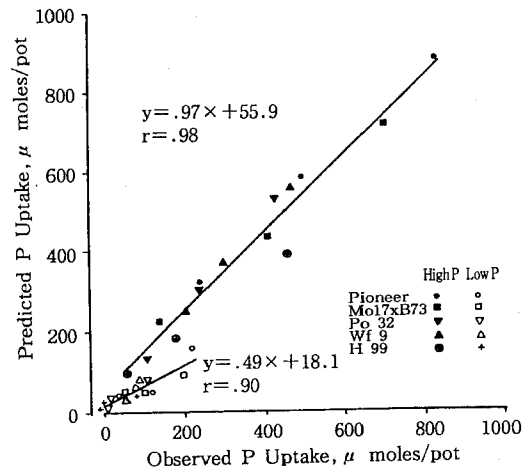


図-2 Barber・Claassenモデルによるりん酸吸収の推定

うにして求める。拡散係数は、該当する養分の水における拡散係数と土壌の冗長度、緩衝力、容積水分率から求める。緩衝力は、該当養分の土壌溶液中の濃度の変化に対する土壌のバッファー能を示す値である。土壌溶液中の養分濃度は、土壌溶液を採取して分析する。水の吸収速度は、作物の蒸散量を根の長さで割った値である。養分吸収の最大速度、最低濃度、ミハエリス定数は、水耕栽培した作物について実験的に求める。根の半径、根の長さの初期値、成長速度は、実際に対象とする実験系について根をサンプリングして求める。隣り合う根までの平均距離は、根の密度から計算する。

3) Barberらのモデルの適合性

Barberのグループはこのモデルを使って大量の報告をし、その多くにおいて、推定値と実測値がかなりよく一致したと述べている。

図-2はその一例で³⁾、5品種のトウモロコシが実際に吸収したりん酸を、モデルによって求めたりん酸吸収量と比較している。りん酸肥沃度が比較的高い土壌で得られたデータ(ぬり潰した点)は、推定値と実測値がほぼ一致している。一方、りん酸肥沃度が低い土壌について得られたデータ(ぬり潰してない点)は、推定値が明らかに実測値を下回っている。

このように、りん酸肥沃度がある程度高い土壌では、モデルによる推定値が実測値とよく一致するが、りん酸肥沃度が低い場合には推定値が実測値を下回る傾向を示すことは、Barber・Claassenのモデルで一般的に認められる傾向である。この問題については後で述べる。

4) 感度分析

Barberらはこのモデルを前提にして、個々の要因が養分吸収量に及ぼす影響を計る感度分析を行なった。

図-3はその一例で⁹⁾、ダイズのりん酸吸収について行った感度分析の結果である。個々の要因の値を0.5倍から2倍に変化させた場合に、養分吸収量がどれだけ変化するかを表している。影響が大きいのは根の密度、土壌溶液中のりん酸の濃度、根の太さ、次いで土壌の緩衝力などである。根のりん酸吸収能の大小などはほとんど吸収量に反映されない。拡散係数の影響は要因の中で4番目だが、拡散係数の違いは主として土壌水分の違いに起因するので、土壌水分の影響も大きいと言える。

5) ミクロモデルの課題と限界

ミクロモデルは大きな成果をあげたが、根の成長、根毛などの働き、根からの分泌物など、いくつかの課題が残されている。

(a) 根の成長

Barberらは、根の生長量や形態をサンプリングして測定し、予件としてモデルに与えているだけで、この重要な要因がどのようにして決まるかについては何も言及しない。

もともと作物の生育量と根の量、養分吸収量はそれぞれ比例関係がある。根が多いとりん酸吸収量が多いのは、当たり前とも言える。モデルによる推定値が実測値に適合したことが、因果関係を証明したことにはならない

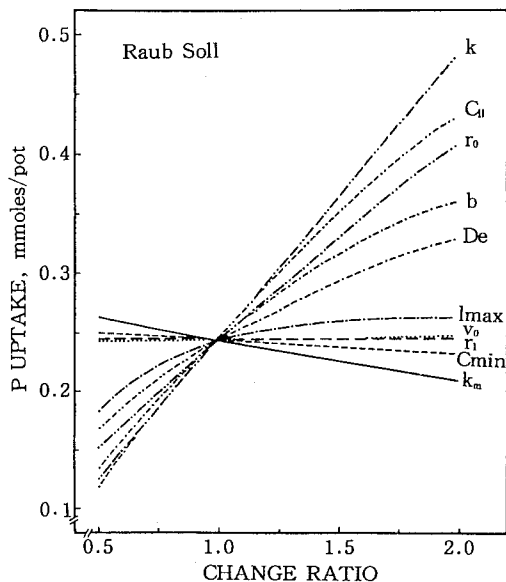


図-3 Barber・Claassenモデルによる感度分析

点に留意する必要がある。

この問題に答えるためには、土壌の養分、物理性、作物の生育などが、根の形態、成長、機能にどんな影響を与えるかについての、知見を蓄積する必要がある。

(b) 根毛の寄与

NyeのモデルもBarber・Claassenのモデルも、根を単なる円筒形と仮定しているが、実際の根には根毛等があって円筒形ではない。

Itoh & Barberは、Barber・Claassenモデルが根毛の発達した種の植物のりん酸吸収について過小な推定値を与えること⁵⁾、根毛の寄与を含むモデルでは植物種の違いがみられなくなること⁶⁾を報告している。

このことは、根毛に対する養分の供給も根に対する養分の供給と基本的には同じ機構で扱える可能性を示していると思われるが、根毛や菌根の生理的な特性などが十分に分っていないこともあり、根毛や菌根のモデルでの扱いについては、評価がまだ固まっていない。

(c) 根による分泌物などの影響

インドで広く栽培されるヒヨコマメは、りん酸肥沃度が低い土壌でもよい生育を示し、トウモロコシが枯れるような土壌でも、良好に生育する。

この作物のりん酸吸収特性を解析した結果では⁷⁾、ヒヨコマメは乾物生産速度の割に根の表面積が大きく、低いりん酸肥沃度に適合した特性があることが明らかにされた。しかしヒヨコマメのりん酸吸収量は、モデルの推定した値を越えており、Barber・Claassenモデルは、ヒヨコマメのりん酸吸収を説明することができない。

この作物は多量のクエン酸を分泌することが知られている。

キマメもまた低りん酸条件でよく生育する作物であるが、根にピシディン酸を分泌して鉄型りん酸を吸収する機能があることが、阿江らによって発見された⁸⁾。

Claassenは、ライグラスの根の周りのpHの低下が、根の周辺の可溶性りん酸の低下と対応したとのデータを示している⁹⁾。

Hedleyらは、アブラナの根の周りのpH低下とりん酸吸収が関係していることを報告している¹⁰⁾。

以上の例から、一部の作物では根の存在によって根の表面附近の状態が変化し、それによって土壌の養分供給が影響を受けることがあるのは明らかである。

このような場合にも、根の周りの物質の移動を数値的にモデルを使って解析することは有効と思われる。Nyeらはすでに、これら溶解性にかかわる物質と養分との2方向の動きを、モデル化して解析している^{11,12)}。

しかし、根からの物質分泌は、作物の種類や品種、養分の欠乏状態、あるいはまた作物の生育段階や日周期に

よって変動する。分泌された物質が、根圏微生物によって分解されることも、考えに入れる必要がある。これらの要因を実態に即して量的に評価するモデルは、複雑なものになり、実用的な場面で運用するために、基礎データの蓄積を行わなければならない。

6) ミクロモデルの評価

ミクロモデルは明らかに限界を持っている。にもかかわらず、Barber・Claassenのモデルがさまざまな場面で、実測値とよく対応する推定値を与えたことは、積極的に評価して良いと思われる。このモデルは、物理的要因を含む個々の要因が養分供給にどのような影響を与えるかを判定する場面で参考になるとと思われる。Barber-Cushmanモデルについては、パソコンで作動するプログラムが発表されている¹³⁾。

なお、シミュレーションを実施する場面では、パラメータをどこで手に入れるかという問題がある。モデルによる評価を一般化するためには、必要なパラメータのデータベース化や、読み換えが可能なものについてはその手順を明らかにすることなどが、重要だと思われる。

3. マクロなモデル

作物栽培の現場では、気象状態や作物の成長、土層の構成、施肥管理や水分の変化などを取り入れたマクロモデルが必要になることがある。

以下には、水田土壌における窒素の挙動を表わすモデル^{14,15)}を対象に、その特質を検討する。

1) 水田の窒素挙動を表わすモデル

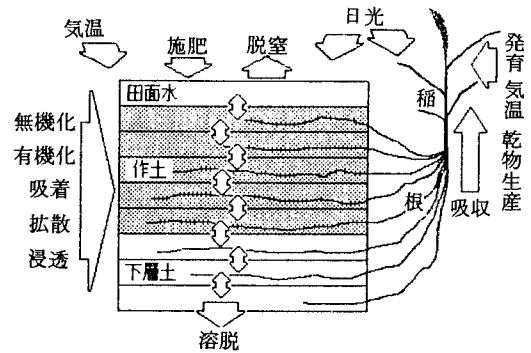


図-4 水田土壌中の窒素の挙動を表わすモデル

このモデルは作土および下層土を層の重なりに分けて、層から層への窒素の動きを、土壌溶液の移動、拡散、有機化、無機化、脱窒、溶脱、水稲根の窒素吸収などから説明する、個別要因積み上げ型のモデルである(図-4)。モデルを動かすには、窒素の挙動そのものに関する土壌の特性値のほか、気温、日照、施肥などを日別に与える。

土壌窒素の無機化はゼロ次反応で、アレニウス式に従い、有機化が並行して起こるものと仮定し、水は定常状態とする。

モデル中の水稲は、根から窒素を吸収するとともに葉を展開させ、乾物を生産して成長し、一定の時期になると出穂し、成熟して米が実った段階でシミュレーションが終了する。

モデルが扱う範囲が広いのに対応して、モデルを動かすのに必要なパラメータ類の数も多い。Barber・Claassen

表-1 水田の窒素挙動モデルを動かすためのパラメータ

No.	内 容	No.	内 容
1	水中における拡散係数	17	再無機化の見かけの活性化エネルギー
2	カチオン緩衝力	18	田植後の苗の窒素保有量
3	アニオン緩衝力	19	窒素保有量に対する吸収速度比
4	かさ比重	20	根の窒素吸収のミハエリス定数
5	水の流速(降下浸透)	21	苗の葉令
6	田面水深	22	窒素に対するアニオンの量比
7	施肥層位下面距離	23	計算終了時間
8	作土深さ	24	層位分割数
9	計算対象層位下面迄の距離	25	冗長度
10	最表層の土層厚さ	26	容積水分率
11	窒素初期量	27	最大脱窒速度
11b	基肥窒素はトレーサーか?	28	表層の有機化無機化速度
12	見かけ無機化の活性化エネルギー	29	無機化に対する有機化速度の比率
13	30度10週培養による土壌窒素無機化量	30	窒素吸収と発育指数から葉面積への係数
14	作土に対する下層土の肥沃度の比	31	土壌の熱拡散係数
15	再無機化の半減期	32	地表面温度の年間振幅
16	再無機化プールに移行する割合	33	年平均地温

モデルが、11個のパラメータで動いたのに対し、このモデルでは34個のパラメータ類を与える必要がある(表-1)。この他にもプログラム本体の中に相当数のパラメータ類が書き込まれている。

このモデルはパソコンで作動する。

2) カラム実験結果に基づく検証

水田状態の土壌をカラムにつめて、表面にトレーサー窒素を施用し、透水実験中の窒素の分布の変化を測定して、モデルによる推定値との適合度を調べた。

図-5は、形態別窒素の面積当たり存在量の推移を表わす。アンモニア態トレーサー窒素が徐々に減少すると共に、脱窒と思われる損失トレーサー窒素と有機態トレーサー窒素が次第に増加し、17日後あたりからは3者の構成割合がほぼ1/3ずつになって、その後は変化が小さかった。

図-6が、モデルによる推定結果である。全体的にみてシミュレーションは実験の結果をよく表わしているとみられる。ただし、シミュレーションにあたって、有機化窒素の再無機化割合については実測値に合うように適当な値を与えた。

また、トレーサー窒素の層別の分布(図-7, 8)についても、実測値とシミュレーションの対応は良好だった。

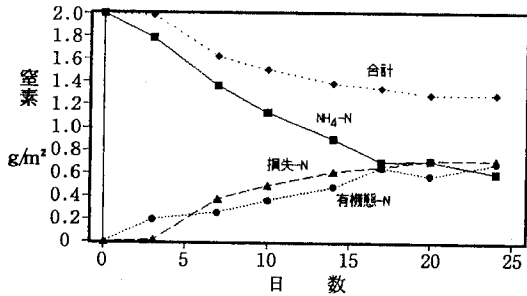


図-5 アンモニア態、有機態および損失窒素量実測値の推移

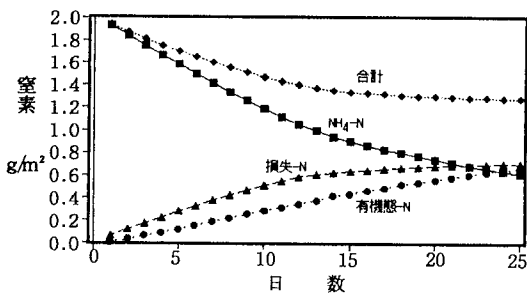


図-6 モデルによるアンモニア態、有機態および損失窒素量推定結果

3) 水稻の窒素吸収等に基づくモデルの検証

水田に生育した水稻の窒素吸収経過と、モデルによる推定値はほぼ一致した(図-9)。表-2は、ほ場条件下でトレーサー試験を行なって、施肥窒素のゆくえを調べた結果を、モデルによる推定と比較したものである。

表-2 トレーサー窒素のゆくえの実測値とモデルによる推定結果

施肥時期	水稻吸収		土壌有機化		脱窒(未回収)	
	実測	推定	実測	推定	実測	推定
基肥	32	42	30	38	38	19
早期追肥	26	25	35	31	39	43
穂肥	65	65	14	11	22	24

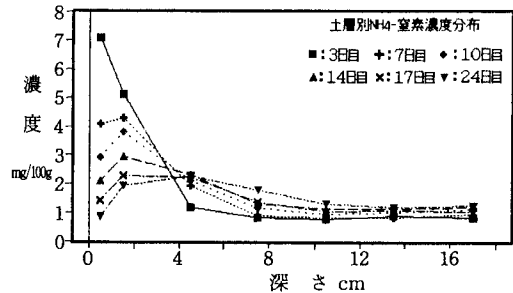


図-7 カラム実験における土層別アンモニア態窒素現存量の推移

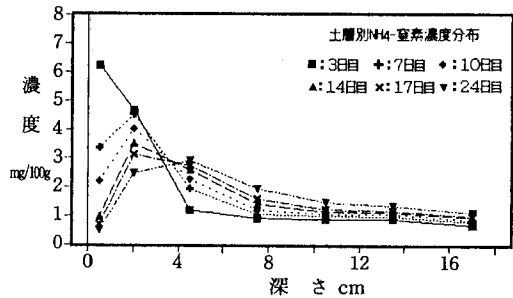


図-8 モデルによる土層別アンモニア態窒素現存量の推移

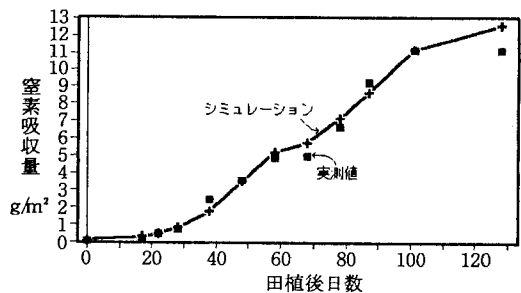


図-9 水稻の窒素吸収経過の実測値とモデルによる推定値

基肥窒素については、実測値と推定値の間に明らかな違いがあり、モデルは有機化と脱窒を過小に、吸収を過大に見積った。早期追肥と穂肥については、実測値と推定値がよく一致した。

モデルを検証するデータの数は多くないが、以上から、本モデルの大枠は、水田の窒素の動きをよく表わしていると思われる。

4) シミュレーション実験

いくつかの条件でシミュレーションをしたところ、興味ある反応がえられた。

施肥時期の異なる窒素のゆくえをシミュレートした結果、穂肥が吸収される期間は基肥よりもはるかに短く、1週間程度になった。基肥窒素が土壌中から消失する時期は、水稲態内の吸収窒素量の増加が、指数的な増加から直線的な増加に切り替わる時期とほぼ一致した。基肥窒素が土壌中から消失する時期は、施肥量が変化してもほぼ一定であった。これらのことは従来、さまざまな場面で観察されてきたことである。これらがシミュレーションでうまく再現されたことは興味深い。

表-3は、施肥位置が窒素の吸収経過に及ぼす影響をシミュレートした結果である。肥料を浅く混合すると、初期の窒素吸収が早めに進み、早く頭打ちになる。逆に肥料を深くまで混合すると、初期の窒素吸収が遅れて、全吸収量が低下する。全体として、窒素吸収量が最大になるのは、深さを中程度にした場合である。このシミュレーション結果は、土壌の条件に応じた最適の施肥深度を考える場面等に有用であろう。

表-4は、穂肥の利用率が追肥時の田面の水の深さや降下浸透の速度によって異なるとのシミュレーション結果を示している。田面水深は浅い方が、降下浸透は大きい方が追肥窒素の利用率が高い。条件の与えかたによって数値が変わるので、この結果を固定的に受け取ることは危険であるが、追肥窒素の施用条件を検討する手順の一つとして、モデルの利用も考えられよう。

表-5では、一旦下層土まで移行した窒素が、やや遅れて水稲に吸収されるという現象が、シミュレーションによって示された。下層土に移ってから吸収される割合は、この条件では施肥量の1/4から1/3に達している。下層土の役割の一つとして、このような働きもあり得ると考えられる。

表-6は、基肥窒素の溶脱と降下浸透速度との関係を示すシミュレーション結果である。基準とした条件では、基肥窒素はほとんど溶脱しない。一方、溶脱に傾きやすい条件が重なると、溶脱割合が急増加するという結果になった。これらの結果は、越野の報告¹⁰⁾にも良く一

表-3 施肥の深さが基肥窒素吸収経過に及ぼす影響

施肥深さ (cm)	窒素吸収量 (g/m ²)		
	24日	54日	84日
10	0.68	3.73	3.87
15	0.62	3.55	3.88
20	0.56	2.98	3.68
25	0.49	2.38	3.24

基準条件：基肥 8g/m²、気象条件 羊が丘 平均値

表-4 穂肥の利用率についてのシミュレーション

条 件	穂肥窒素のゆくえ(%)		
	植物体	有機化	脱 窒
田面水深 5 cm	57	22	21
田面水深 1 cm	72	16	12
降下浸透 0.3 cm	47	26	27
降下浸透 1.5 cm	63	20	17

基準条件：降下浸透1.0cm/d、田面水深5cm

表-5 下層土に移行してから吸収される施肥窒素の割合

条 件	割 合(%)
標 準	2.5
吸着力低い	2.7
作土深浅い	3.3

基準条件：作土深 15cm、CEC 9meq/100g

表-6 基肥窒素の溶脱量の推定

条 件	基肥の溶脱割合(%)
標 準	0.1
吸着力低 降下浸透中	4.5
吸着力低 降下浸透大	10.1

基準条件：CEC 9meq/100g、降下浸透 1cm/d

致している。

4. おわりに

個々の要因の働きを積み上げるという手順によって、作物の養分吸収状況をかなりの程度まで再現できることを、水田土壌における窒素の挙動を表わすモデルを例として示した。土壌の養分供給を表すモデルの基礎的な部分はある程度できつつあり、評価等への利用も試みる価値もあると考えられる。

一方今後の課題も数多い。例えば、基肥窒素のゆくえが実測データと合わないのは、還元の発達や脱窒のメカニズムについて、モデルの考え方に欠けるところがあるためだと思われる。また、水田土壌では、還元が進む一

方で、根の表面付近では酸化的になるという不均一な構造があるとみられるので、それをどう扱うかが今後に残された課題になろう。

根の成長、形態、機能をモデルに取り込むのにも、なお困難があると思われる。また、土壌の構造や不均一性の扱いは、根の反応も含め、今後の課題になると思われる。

引用文献

- 1) Nye, P. H. and Marriott, F. H. C.: A theoretical study of the distribution of substances around roots resulting from simultaneous diffusion and mass flow. *Plant and Soil*, 30; 459-472. 1969.
- 2) Barber, S. A. and Claassen, N.: Simulation model for nutrient uptake from soil by a growing plant root system. *Agron. J.*, 68; 961-964. 1976.
- 3) Schenk, M. K. and Barber, S. A.: Root characteristics of corn genotypes as related to phosphorus uptake. *Agron. J.*, 71; 921-924. 1979.
- 4) Silberbush, M. and Barber, S. A.: Sensitivity of simulated phosphorus uptake to parameters used by a mechanistic-mathematical model. *Plant and Soil*, 74; 93-100. 1983.
- 5) Itoh, S. and Barber, S. A.: Phosphorus uptake by six plant species as related to root hairs. *Agron. J.*, 75; 457-461. 1983.
- 6) Itoh, S. and Barber, S. A.: A numerical solution of whole plant nutrient uptake for soil-root systems with root hairs. *Plant and Soil*, 70; 403-413. 1983.
- 7) Itoh, S.: Characteristics of phosphorus uptake of chickpea in comparison with pigeonpea, soybean and maize. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 33; 417-422. 1987.
- 8) 阿江教治・有原丈二・岡田謙介：キマメのリン酸吸収機構とピシディン酸誘導体の役割，植物の根圏環境制御機能，85-124，博友社，1993。
- 9) Claassen, N.: Fundamentals of soil-plant interactions as derived from nutrient diffusion in soil, uptake kinetics and morphology of roots. *Trans. 14th Intern. Congr. Soil Sci.*, 6; 118-123. 1990.
- 10) Hedley, M. J., Nye, P. H. and White, R. E.: Plant induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica Napus*, var Emerald) seedlings. IV. The effect of rhizosphere phosphorus status on the pH, phosphatase activity and depletion of soil phosphorus fractions in the rhizosphere and on the cation-anion balance in the plants. *New Phytol.*, 95; 69-82. 1983.
- 11) Nye, P. H.: The diffusion of two interacting solutes in soil. *J. Soil Sci.*, 34; 677-691. 1983.
- 12) Ahmad, A. R. and Nye, P. H.: Coupled diffusion and oxidation of ferrous iron in soils. I. Kinetics of oxygenation of ferrous iron in soil. *J. Soil Sci.*, 41; 395-409. 1990.
- 13) Oates, K. and Barber, S. A.: A micro-computer program to predict nutrient absorption from soil by roots. *J. Agron. Educ.* 16; 65-68. 1987.
- 14) 富山県農業技術センター，：水田土壌中の窒素の挙動を表わすモデルの開発，平成3年度農林水産省指定土壌肥料試験成績書，82-121. 1991.
- 15) 富山県農業技術センター，：水田土壌中の窒素の挙動を表わすモデルの開発，平成4年度農林水産省指定土壌肥料試験成績書，65-70. 1992.
- 16) Koshino, M.: Incoming and outgoing of fertilizer nutrients in cropped lands. *Proc. Intern. Congress on the Human Environment*, Kyoto, Japan, 206-214. 1975.

(受稿年月日 1993年12月1日)