

## 牧草による根圏土壌の粘土固定態カリウムの積極的吸収

神戸大学農学部 鈴木創三

カリウムは牧草が多量に必要とする無機養分のひとつである。パーミキュライトとよばれる土壌粘土鉱物は結晶構造の層間にこのカリウムイオンを固定する特徴を持っている。しかし、牧草根の表面付近の土壌中のパーミキュライトの層間は広がり、固定されていたカリウムを根が吸収しやすい状況になっていた。

牧草などの植物の根は土壌中に貯えられた養分や水分を吸収するだけでなく、根からも呼吸にともなって炭酸ガスを排出したり、体内で生成された有機酸などを分泌している。また、ムギネ酸のように鉄欠乏ストレス下のムギの根からは土壌中の鉄を積極的に吸収する作用を持つ有機酸が分泌されることが明らかにされている。

このことは、牧草が多量に必要とするカリウムを積極的に吸収する作用を持つ有機酸が根から分泌される可能性を示唆している。

今回はこのような牧草の根の分泌物とパーミキュライトのような粘土鉱物に固定されたカリウムの関係の研究例について簡単に紹介する。

## 1 土壌の粘土鉱物パーミキュライトによるカリウムの固定作用

カリウムは窒素やリン酸とともに植物が多量に必要とする養分である。土壌中のカリウムは概ね非交換態（固定態）あるいは交換態として土壌粒子に保持されているものと、イオンとして土壌溶液中に存在するものとの3者に分けられる。実際の土壌中では、これらのカリウムの割合は一定のバランスを保っており、土壌溶液中の濃度低下が起こるときに固定態の放出が起こり、逆に濃度上昇がおこるときにカリウムイオンの固定がおこるとされている。

土壌の粒子は砂や粘土などの無機物粒子と腐植などの有機物粒子とに大きく分けられる。粘土は粒径 $2\mu\text{m}$ 以下の無機物粒子の画分を指しており、腐植と並んで土壌の養・水分の貯蔵力や供給調節力が大きいことが知られている。

粘土の大部分は結晶性あるいは非結晶性の粘土鉱物から構成されている。パーミキュライトは結晶性粘土鉱物の一種で、珪素四面体シートとアルミニウム八面体シートが2 : 1の割合で結合した層状の単位構造を持っている。その単位構造内部および末端にはそれぞれ同像置換および破壊原子価に由来する陰電荷があるため、陽イオンをこれらの構造の層間および末端に交換態として保持することが出来る。

さらに、このパーミキュライトには通常の交換態の陽イオン保持に加えて、アンモニウムやカリウムイオンのような特定の陽イオンをその単位構造の層間に非交換態のかたちで保持するようなアンモニウムあるいはカリウム固定作用をする特徴を持っている。

このような固定作用はパーミキュライトの構造的な特徴と陽イオンの大きさが関係しておこる。パーミキュライトの単位構造の層間面を構成する珪酸四面体シートの表面には酸素イオンが形作る直径 $0.290\text{nm}$ の6員環の窪みがあるばかりでなく、同像置換による陰電荷が単位構造の珪酸四面体シートに多いことから、層間に入った陽イオンと引き合う力が強くなっている。一方、陽イオンの直径は種類によって異なるが、アンモニウムやカリウムイオンの直径は各々 $0.286$ および $0.266\text{nm}$ で、パーミキュライトの珪酸四面体層の窪みの直径の $0.290\text{nm}$ と大きさがほぼ等しい。このため、これらの陽イオンがパーミキュライトの単位構造の層間に入ると、陽イオンと窪みの大きさとが似ているだけでなく、電荷もこの珪酸四面体シートに多いために、他の鉱物よりも強い力で引き付け

られて層間が収縮するわけである。

## 2 牧草根圏土壌中のパーミキュライト構造の変化

パーミキュライトの単位構造の層間の間隔の変化は底面間隔の変化としてX線回折により測定される。例えば、パーミキュライトの底面間隔はカルシウムやナトリウムなどの陽イオンで飽和させた時には1.4nmであるが、カリウムやアンモニウムのような陽イオンを飽和させるとそれらは層間に固定されて収縮するために、その底面間隔が1.0nmとなるわけである。

東北地方の草地の表層土壌では最表層にはルートマットとよばれる厚い根の層が形成され、黒色の厚い腐植層が地表面と平行に形成されている。土層の分化は概ね地表面と平行に起こるが、ニュージーランド北島ではカウリの木の根元から同心円状に土層分化したいわゆるカウリポドソルがあることが報告されている。このことは、草地土壌のように概ね地表面と平行に発達した黒色の腐植層も、当初は牧草の株の根元を中心に腐植集積がおこり、それが連続して結果的に地表面と平行に土層分化したものと推察された。

このような仮説を思い描いていたときに、改良山成工によって地中7mの深さにある火山灰土層を地表に露出させ、そこに牧草の種子を蒔いて、牧草を栽培する造成草地で土壌の諸性質を検討する機会を得た。そこで、この草地に生育する独立したイネ科牧草の株を中心にして円筒を打ち込んで直径30cm、深さ20cmの不攪乱土壌試料を採取し、株の中心から水平距離および深さごとに分けて採取した土壌中の結晶性粘土鉱物組成を調べた。

その結果、造成当初にはいずれの部位の土壌中にも層間にカリウムを固定したパーミキュライトが認められたが、造成数年後には牧草の株に近い部位の土壌ほど層間にアルミニウムイオンを持つAl-パーミキュライトの割合が高くなっていった。これらの結果から草地利用にともなって、パーミキュライトの層間が開き、層間に固定されたカリウムイオンが遊離し、かわりに火山灰土壌中に多いアルミニウムイオンがパーミキュライト層間に吸着固定されたと推察された(Suzuki, 1986, 1990)。

さらに、一般的な方法で採取した牧草根に付着した土壌(根圏土壌)とそうでない土壌(非根圏土壌)中のAl-パーミキュライトの性質を比較すると、根圏土壌のほうが非根圏土壌のほうよりも層間のアルミニウムイオンが遊離しやすくなっていた。このため、牧草根圏ではパーミキュライトの層間を開きやすくする作用が働いていると推察された(Suzuki, 1994)。

Hinsinger et al. (1991, 1992, 1993ab) は Kuchenbuch and Jungk (1982) の根圏モデルに準拠した寒天培地を用いて、一次鉱物の金雲母(phlogopite, 粒径 $<20\mu\text{m}$ )の層間のカリウムイオンが牧草根によって吸収され、その底面間隔が処理前の1.0nmから処理後には1.4nmに広がることを報告した。

著者もこの根圏モデル寒天培地法に準拠して、層間にカリウムを固定させたパーミキュライトと牧草(イタリアンライグラス)を用いてその底面間隔の変化を検討したところ、処理前には1.0nmであったパーミキュライトの底面間隔は、処理後の根の表面近くでは1.4nmと大きくなった。このような底面間隔の変化は、根の表面近くではパーミキュライトの層間を収縮させていたカリウムイオンの作用が弱まったため、あるいはカリウムイオンが層間から遊離して代わりに層間に固定されないイオン種が侵入したためと推察された(鈴木ら, 1996)。また、このようなパーミキュライトの層間にあるカリウムイオンを遊離させるような作用を持つものとして、根からの分泌物の可能性を推察した。

## 3 牧草根の分泌物する低分子有機酸

牧草根からは水分や養分が吸収されるだけでなく、逆に炭酸ガスや有機酸等が分泌される。牧草根の分泌物には根の脱落細胞およびその分解物、高分子のゲル状物質(ムシゲル)および低分子量の有機質溶質がある(Marschner and Roemheld, 1996)。

低分子量の有機質溶質としては糖類、有機酸、アミノ酸およびフェノール類があげられ、そのうち主要なものは糖類と有機酸である。これらの分泌量は根の基部に比べて先端部で多く、フェノールのみならず有機酸は可溶性の無機リン酸を根圏のpH値を低下させずに、溶液中に儉約的に運び込む点で重要な役割を果たしている。

この低分子有機酸としてはクエン酸やコハク酸、マレイン酸などがよく知られている。クエン酸はマレイン酸やフェノール類と同様にアルミニウムや三価の鉄と相対的に安定なキレートを形成してリン酸の溶解度や吸収速度を増加させる。このようなキレート形成能を利用して、クエン酸塩はパーミキュライトの層間に保持されているアルミニウムイオンを除去する処理に用いられている。

また、鉄欠乏時に麦の根から出されるムギネ酸と呼ばれる有機酸は鉄と錯体を形成して鉄吸収力を高めることが明らかにされ、ファイトシデロフォア(植物起源の鉄親和性運搬物質)として注目を集めている。(高城, 1966, 1972, Takagi, 1976, 1984)。このムギネ酸が分泌されるのは通常の日照条件では午前中で、その分泌は温度センサーの関与した概日リズムに従うことが示唆されている(高木・森, 1990)。このようなムギネ酸の分泌は圃場条件で考えた場合には、太陽が昇り初めて南中するまでの時間帯、すなわち土壤中の水分が下層から表層に上昇し、根からは積極的に水分が吸収される時間帯ということになる。給水速度が関係することは勿論であるが、少なくとも土壤中の水分が根に向かって移動している時に、根から分泌されたムギネ酸がどのように土壤溶液中を拡散し、鉄を吸収して行くのか興味深い。

鉄欠乏条件時に麦の根から分泌されるムギネ酸のように、根圏土壤からのストレスを受けて植物体中でストレス抵抗性の物質が生成されて根から分泌される一連の反応は、いわゆるひとつのバイオシグナル反応と考えられよう。ムギネ酸が鉄ストレスによって生成されるように、牧草のような他の植物においても様々なストレスによってそれぞれ独自の有機酸が分泌されることが予測される。

さきに牧草根圏ではパーミキュライトの層間が開きやすくなっており、このような作用は根からの分泌物であることを推察した。このような根の分泌物としては有機酸、たとえばクエン酸などによる可能性が推察される。K-パーミキュライトにクエン酸などの有機酸と反応させたところ、その底面間隔は1.4nmに広がった(鈴木ら、未発表)。このような結果は、この推察に対して肯定的と考えられた。さらに、このような有機酸の分泌が土壤中のカリウム濃度の低下のようなストレスによって引き起こされる牧草のバイオシグナル反応であったら、さきのムギネ酸と同様にさらに興味深いものになる。

パーミキュライトの層間に固定されたカリウムやアンモニウムイオンはそのままでは植物に利用されなくなると考えられる。しかし、実際には固定されたアンモニウムイオンの利用率の低下は明らかではなく、洗脱の激しい条件下では、むしろ固定によってアンモニウムイオンの土壤からの溶脱を抑え、徐々に土壤溶液にアンモニウムイオンを放出する効果が期待される。

このような視点で見ると、有機質肥料を散布した土壤におけるアンモニアの利用性が高いことの原因の一つとして、このように固定されたアンモニウムイオンを根が積極的に吸収する作用が推察される。パーミキュライトおよびこのパーミキュライトの層間にカリウムが固定された構造を持つ結晶性粘土鉱物のイライトが優占している土壤では、有機質肥料の家畜糞尿スラリー中のアンモニアは散布当初には土壤に固定されたが、その後の栽培期間中に大部分が利用されたことが報告され

ている (Scherer and Weimar, 1994)。このように固定されたアンモニアの利用性が高かった原因は、根から分泌された有機酸あるいは有機質肥料中に含まれている有機酸によって、パーミキュライトに固定されたアンモニウムの遊離が促進されたためと推察された。

#### 4 根圏土壌生態学的な研究への展開

さらに、根圏土壌におけるこのような根と粘土鉱物との反応を検討する際に忘れてならないのは土壌動物や微生物の関与の可能性である。パーミキュライトの構造的な変化が牧草根から分泌される有機酸によって引き起こされる可能性は高いものの、実際の土壌中の根の内部や根の表面あるいは根圏には微生物が生息している。反応を引き起こす有機酸がこれらの微生物によって生成されている、あるいは生成された有機酸をインターセプトする可能性も検討する必要がある。

Hinsinger et al (1991, 1992, 1993ab)の根圏モデル培地によって明らかにされた一次鉱物あるいはパーミキュライト層間のカリウムの遊離の問題も、その後は牧草根の作用だけでなく、外生菌根性の糸状菌 (ectomycorrhizal fungi) の作用の可能性も報告されている (Paris et al. 1995ab, 1996)。

このほかにも、実際の根圏土壌におけるこのような根と粘土鉱物との反応には物理的あるいは化学的な要因も関係していると思われる。今後は、そのような課題を含めて最終的に根圏土壌生態学的な視点から根と粘土鉱物の問題を解析して行くことが必要と考えている。さらに、このような視点で根圏土壌における諸性質の検討を行うことにより、農業生産や環境科学の分野における重要な検討課題を明らかに出来ることが期待される。

#### 引用文献

- Hinsinger, P., Dufey, J.E. and Jaillard, B.: *Plant Roots and Their Environment*. Elsevier, 98-105 (1991)
- Hinsinger, P., Jaillard, B. and Duffey, J.E.: *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 56, 977-982 (1992)
- Hinsinger, P. and Jaillard, B.: *J. Soil Sci.*, 44, 525-534 (1993a)
- Hinsinger, P., Elsass, F., Jaillard, B. and Robert, M.: *J. Soil Sci.*, 44, 535-545 (1993b)
- Kuchenbuch, R. and Jungk, A.: *Plant and Soil*, 68, 391-394 (1982)
- Marschner, H. and Roemheld, V.: *Plant Roots The Hidden Half 2nd Ed*, Marcel Dekker, 557-579 (1996)
- Paris, F., Bonnaud, P., Ranger, J. and Lapeyrie, F.: *Plant and Soil*, 177, 191-201 (1995a)
- Paris, F., Bonnaud, P., Ranger, J., Robert, M. and Lapeyrie, F.: *Soil Biol. Biochem.* 27, 1237-1244 (1995b)
- Paris, F., Botton, B., and Lapeyrie, F.: *Plant and Soil*, 179, 141-150 (1996)
- Scherer, H.W. and Weimar, S.: *Eur. J. Agron.*, 3(1), 23-28 (1994)
- Suzuki, S.: *Trans. XIII. Cong. of the Intern. Soc. of Soil Science*, Vol. IV, 1484-1485 (1986)
- Suzuki, S.: *Trans. 14th Intern. Cong. of Soil Science*, Vol. 7, 441-442 (1990)
- Suzuki, S.: *Trans. of 15th World Cong. of Soil Science*, Vol. 8b, 34-35 (1994)
- 鈴木創三・金谷智範・杉浦俊弘・小林裕志: *土壌肥料学会講演要旨集*, 42, p. 359 (1996)
- 高城成一: *東北大学農学研究所報告*, 18, 1-158 (1966)
- 高城成一: *近代農業における土壌肥料の研究*, 第3集, 66-72, 養賢堂 (1972)
- Takagi, S.: *Soil Sci. Plant Nutr.*, 22, 423-433 (1976)
- Takagi, S., Nomoto, K., and Takemoto, T.: *J. Plant Nutr.*, 7, 469-477 (1984)
- 高城成一・森 敏: *金属関連化合物の栄養生理*, 5-60, 博友社 (1990)

Active uptake of clay fixed potassium in the rhizosphere soil by grasses.  
Sohzoh SUZUKI