

## 低リン条件下における植物の生育およびリン吸収の種間差

誌名	日本土壌肥料学雑誌 = Journal of the science of soil and manure, Japan
ISSN	00290610
著者	安田, 環 藤井, 義晴 渋谷, 知子
巻/号	58巻2号
掲載ページ	p. 180-186
発行年月	1987年4月

## 低リン条件下における植物の生育およびリン吸収の種間差

安田 環\*・藤井義晴\*・渋谷知子\*

キーワード 低リン耐性, 種間差, リン吸収, 吸収速度

施肥リンの多くは土壌中で鉄やアルミニウムと結合して、いわゆる難溶リンとなり、植物には利用されにくい形となる。しかし、有限であるリン資源を有効に利用することは、今後の食糧生産を維持するうえで大変重要であり、それには低リン条件でもリンをよく吸収する能力をもち、かつ、生育の旺盛な種を利用することも一つの手段と考えられる。すでに培地のリン濃度に対する生育に種間差のあることが明らかにされているが<sup>1,2)</sup>、その要因を解析し、効率的種の育成をはかることが今後ますます重要と思われる。KOYAMA ら<sup>3)</sup>は水稻で低リンに対する耐性種と非耐性種を見出し、耐性種には根圏微生物あるいは根から分泌されるある種の物質が関与しているのではないかと推測している。シロバナルーピンはプロテオイド根を形成し、それによる根の表面積の増大とともに、根からクエン酸を分泌して難溶リンを溶かし、これを利用しているといわれる<sup>4)</sup>。NIELSEN ら<sup>5)</sup>はリン吸収に反応速度論的解析手法を導入し、吸収最大速度  $I_{max}$ ,  $I_{max}$  の 1/2 になるときの培養液濃度  $K_m$ 、あるいは根から外液に放出されるとききのリン濃度  $C_{min}$  を求めている。そして、リン効率を高めるための条件として、 $I_{max}$  が大きく、 $K_m$  と  $C_{min}$  がともに小さいことをあげている。FAWOLE ら<sup>6,7)</sup>はインゲンマメでリン効率の異なる種を選抜し、それらの交雑によって、リン吸収における性質が遺伝的に後世代に受け継がれることを実証している。一方、雑草などの植物が吸収したリンを耕地に還元してリンのリサイクルをはかることも必要なことと思われる。このような背景からリン効率の高い種の作出に資することを目的として、緑肥作物や耕地周辺雑草を対象にリンに対する生育反応を調べ、その要因について若干の検討を行ったので、その結果を報告する。

## 1. 実験方法

## 1) 土 耕

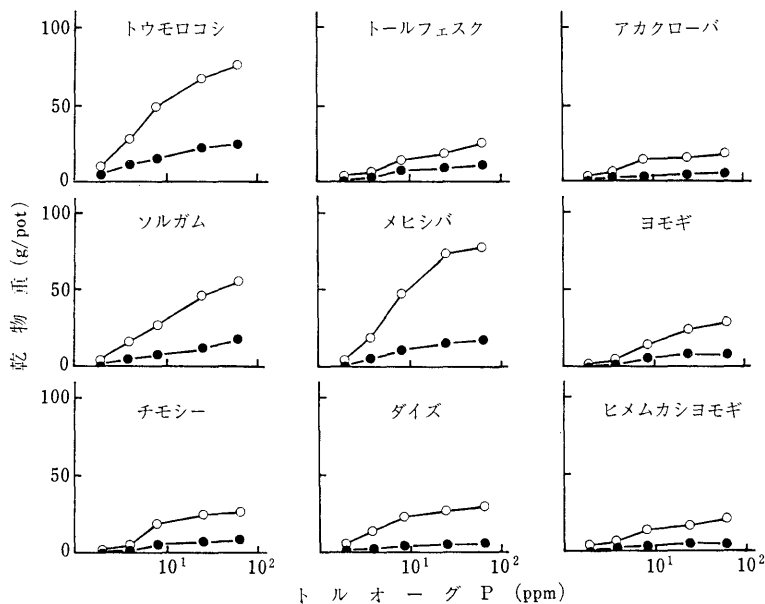
筑波台地黒ボク土(リン酸吸収係数 2300, 全リン含量 109 mg/100 g, トルオーグリン 0.21 mg/100 g)を 1/5000 a ポットに乾土として 1.6 kg つめ、リン施用量

を試験 1 では土壌 100 g 当たり 0, 10, 50, 100 および 200 (mg P), 試験 2 では 0, 20, 100, 250 および 500 (mg P) を過リン酸石灰でポット全体に他の肥料とともに混和した。窒素とカリウムは同じく 50 mg を硫酸アンモニウムおよび硫酸カリウムで与えた。供試植物は、試験 1 ではトウモロコシ(デントコーン, パイオニアデント P 3358), ソルガム(スズホ), ダイズ(青刈用, 黒千石), アカクロバ(サッポロ), チモシー(センボク), ヨモギ, トールフェスク(ヤマナミ), メヒシバ, ヒメムカシヨモギの 9 種類とし、ヒメムカシヨモギのみ稚苗を移植したが、他は種子を直播した。試験 2 にはマメ科牧草を供試した。すなわち、暖地型のクロタラリア(*Crotalaria juncea*), ムクナ(*Stizolabium deeringianum* cv. *anān*), デンセイ(*Sesbania sesban*), 寒地型のダイズ(黒千石), ルーピン(*Lupinus albus* Kiev Mutant), アルファルファ(ナツワカバ), スイートクローバ, アカクロバ, シロクロバでいずれも 5 月 4 日には種し、70 日間ガラス室で栽培した。植物を採取後、地上部と根に分け、乾燥後全リンを、また、跡地土壌を採取してトルオーグリンを測定した。

## 2) 水 耕

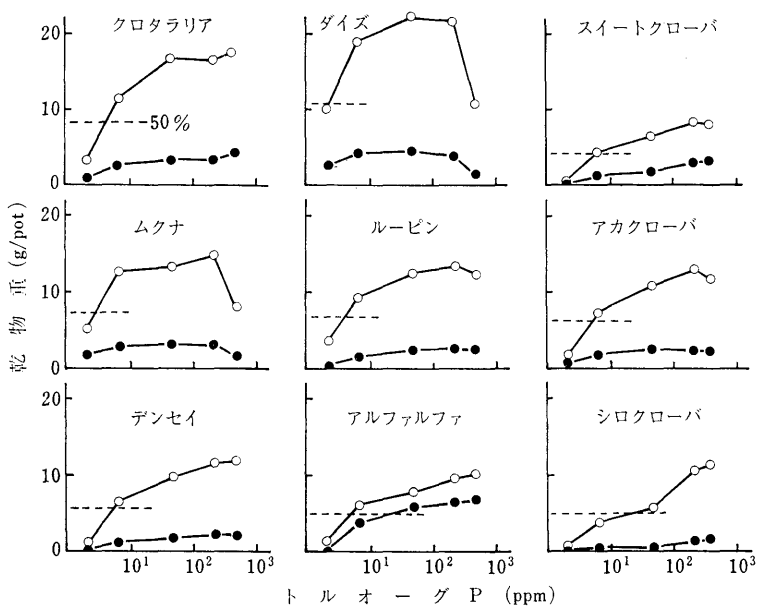
メヒシバとヒメムカシヨモギの稚苗を採取し、これを硝酸アンモニウム 3 mM, 塩化カリウム, リン酸一ナトリウム各 1 mM, 塩化カルシウム, 硫酸マグネシウム各 2 mM, 他に微量要素を含む完全培養液 260 l の循環水耕装置に入れ、30 日間均一栽培した。引き続きリンのみを 0.6 および 3  $\mu$ M とした培養液で同一装置を用いて、2 週間栽培した。この間 1 日 1~2 回リン濃度を測定し、減少分を補正した。0, 1 および 2 週間ごとに各 5 個体ずつを採取し、乾物重, 根長, リン吸収量を調査した。根長はルートスキャナーで測定した。また、低濃度のリンは KEMPERS の方法<sup>8)</sup>によって定量した。また、均一栽培した植物をリンの初濃度がメヒシバでは 100  $\mu$ M, ヒメムカシヨモギでは 30  $\mu$ M の培養液 1.5 l に入れ、通気しながら終日栽培し、この間に培養液のリン濃度を 30~60 分おきに測定して、リンの吸収経過を調べた。そして、リン濃度の減衰曲線よりミカエリス・メンテンの式にあてはめて、吸収最大速度  $I_{max}$  および  $K_m$  を求めた<sup>9)</sup>。

\* 農業環境技術研究所 (305 茨城県筑波郡谷田部町観音台)  
昭和 61 年 4 月 10 日受理  
日本土壤肥料学雑誌 第 58 巻 第 2 号 p.180~186 (1987)



第1図 可給態リンと乾物生産量(試験1)

○, 地上部; ●, 根部.



第2図 可給態リンとマメ科植物の乾物生産量(試験2)

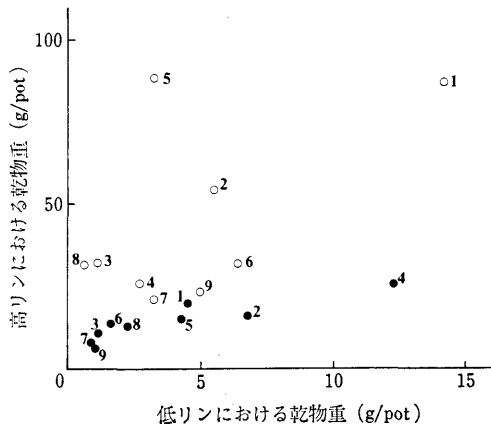
○, 地上部; ●, 根部.

## 2. 実験結果

### 1) 土耕

各植物のリン施用量に対する乾物生産量は第1, 2図に、無リン区とリン 100 mg 区における乾物重の相対関

係を第3図に示した。これらの図にみられるように低リンで生育がきわめて不良なのは、ヨモギ、チモシー、トールフェスク、メヒシバ、デンセイ、アルファルファ、クロバ類で、ある程度生育可能なのはトウモロコシ、ソルガム、ダイズ、ヒメムカシヨモギ、ムクナ、クロタ

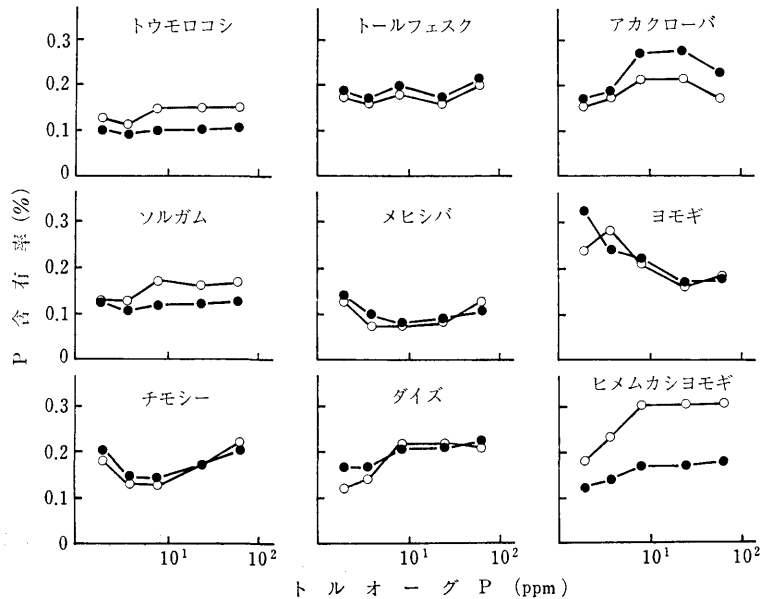


第3図 低リン (P-0) と高リン (P-100) における乾物重  
 ○, 試験 1 : 1, トウモロコシ; 2, ソルガム; 3, チモシー;  
 4, トールフェスク; 5, メヒシバ; 6, ダイズ; 7, アカクロ  
 ーバ; 8, ヨモギ; 9, ヒメムカシヨモギ.  
 ●, 試験 2 : 1, クロタラリア; 2, ムクナ; 3, デンセイ; 4,  
 ダイズ; 5, ルーピン; 6, アルファルファ; 7, スイートク  
 ローバ; 8, アカクローバ; 9, シロクローバ.

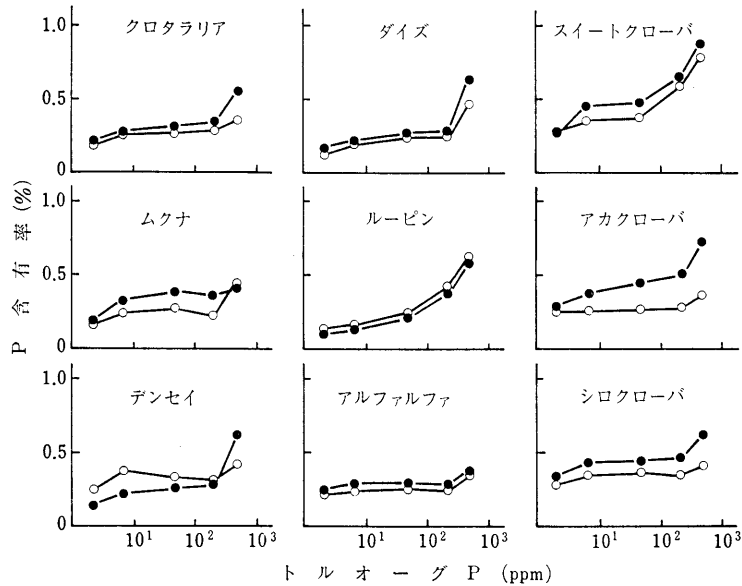
ラリア, ルーピン等であった。一方, 第 1, 2 図にみられるようにわずかな施用リンに対して応答の高いのはトウモロコシ, ソルガム, メヒシバ, ダイズ, クロタラリア, ムクナ, デンセイ, ルーピン等であった。このなかで, ダイズ, クロタラリア, ムクナ, ルーピンは, わずかなリン施用に対しては応答がよいが, トルオーグリンが 10 ppm 程度で頭打ちの傾向にあり, リンを多く与え

てもそれに応じて乾物重が増大するわけではなかった。また, 多量のリンを与えても比較的乾物重が増大しないのはアカクローバ, ヒメムカシヨモギ, スイートクローバ等であった。なお, ムクナ, ダイズはトルオーグリンが 400 ppm を超えるとあまり伸長せず, 生長点や展開葉も萎縮し, 褐色の斑点が生じた。このためこの 2 植物は最多リン施用区で乾物重は小さく無リン区に近かった。デンセイやアルファルファ, シロクローバでは 400 ppm を超えても乾物重は上昇傾向にあったが, 他の供試植物は概して 200 ppm で頭打ちとなった。第 2 図にはマメ科植物の最高乾物重の 1/2 に相当するところを破線で示してあるが, ダイズ, ムクナ, ルーピンはトルオーグリンがかなり低いレベルでこの水準に達するが, クローバの類は比較的高濃度でなければ 1/2 に達しなかった。

植物体内リン濃度は第 4, 5 図のとおりで, 第 4 図 (試験 1) では最大のリン施用量が第 5 図 (試験 2) に比べて少なかったため, トルオーグリン量に応じた体内リン濃度の上昇はそれほど明らかでないが, 種間ではアカクローバ, ヨモギ, ヒメムカシヨモギが高含有率で, メヒシバは最も低かった。第 5 図はマメ科植物のみであるが, ルーピンとスイートクローバはトルオーグリンに比例して体内リン濃度が上昇したが, その他は 200 ppm まであまり変わらず, 400 ppm 以上ではいずれも急激な上昇を示した。なお, アカクローバは地上部より根において明らかに高い傾向であった。



第 4 図 リン含有率の種間差 (試験 1)  
 ○, 地上部; ●, 根部.



第5図 リン含有率の種間差(試験2)  
○, 地上部; ●, 根部.

2) 水耕

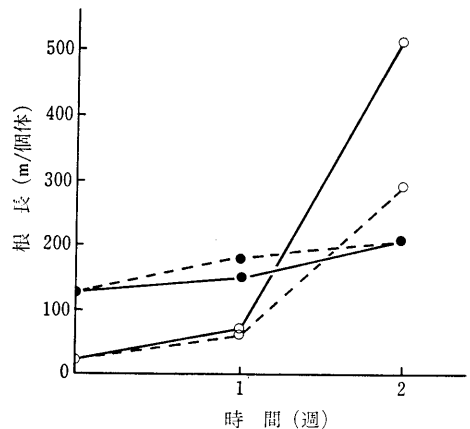
リン施用に対する応答の異なるメヒシバとヒメムカシヨモギについて、低リン培養液で栽培した場合の生長量とリン吸収特性を調べた。処理開始時および処理2週間後の地上部の乾物重とリン含有率を第1表に示した。メヒシバでは乾物重が0.6 μMでは8倍、3 μMでは17倍となり、リン含有率は1/10ないし1/5に低下した。ヒメムカシヨモギでは乾物重の増加は両濃度とも約2倍にしかすぎず、リン含有率は1/2程度の低下であった。この間における根の伸長と個体当たりのリン吸収量は第6図のとおりで、メヒシバは0.6 μMおよび3 μM区ともに伸長しており、しかも3 μM区でよく伸びたのに対し、ヒメムカシヨモギでは両濃度区ともわずかな伸長にしかすぎなかった。リンの吸収をみると第7図のとおりで、メヒシバは、0.6 μMではほとんど吸収していないが、3 μMでは大きな吸収がみられた。一方、ヒメムカシヨモギでは、0.6 μMでも3 μMでもほとんど吸収はなかった。

ポット栽培のメヒシバによるリン吸収に伴う培養液のリン濃度減衰曲線と、それに基づいて作図した Hofstee プロットを第8図に、同じくヒメムカシヨモギの例を第9図に示した。両植物とも吸収開始からはほぼ直線的に減衰するが、リン濃度が低くなると、濃度低下は緩慢となった。Hofstee プロットより吸収最大速度  $I_{max}$  を求めると、根の乾物1gで1時間当たり、メヒシバが15.5 μmol、ヒメムカシヨモギが2.5 μmol、 $K_m$  は前者で

第1表 メヒシバとヒメムカシヨモギの生育量とリン含有率

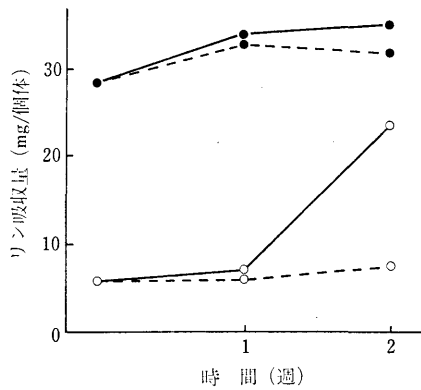
植物	培養液濃度 (μM)	地上部乾物重 (g/個体)		リン含有率 (P%)	
		7月8日	7月22日	7月8日	7月22日
メヒシバ	0.6	0.6	5.0	0.80	0.08
	3.0	0.6	10.4	0.80	0.17
ヒメムカシヨモギ	0.6	2.4	5.8	0.90	0.36
	3.0	2.4	5.6	0.90	0.44

7月8日は処理開始日。



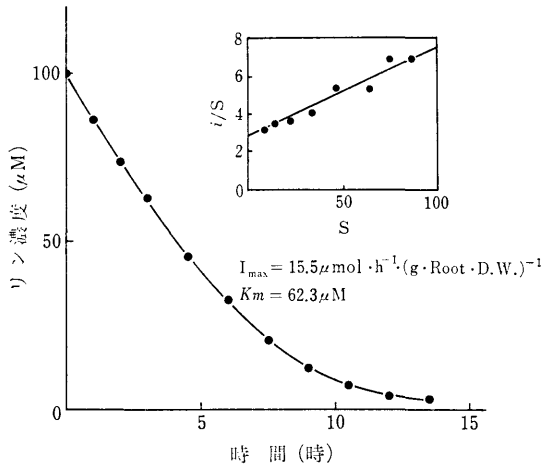
第6図 低リン条件下におけるメヒシバとヒメムカシヨモギの根の伸長

○, メヒシバ; ●, ヒメムカシヨモギ。  
—, 3 μM; ---, 0.6 μM.



第 7 図 低リン条件下におけるメヒシバとヒメムカシヨモギのリン吸収

○, メヒシバ; ●, ヒメムカシヨモギ.  
—, 3 μM; ---, 0.6 μM.

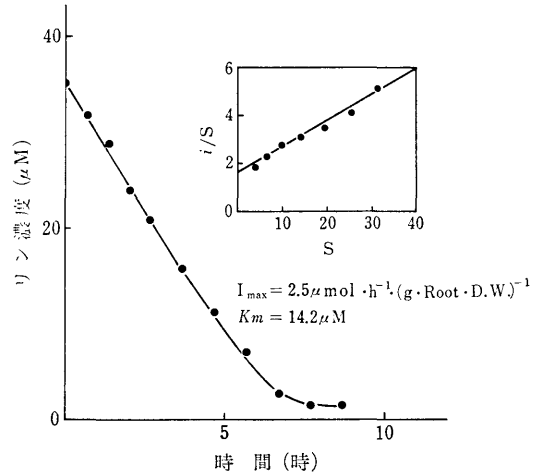


第 8 図 メヒシバ培養液のリン減衰曲線と Hofstee プロット

62.3 μM, 後者で 14.2 μM であった。

### 3. 考 察

低リン耐性が大きいということと、リン効率が高いということは必ずしも一致するものではない。前者はリンがきわめて不足している条件でもリンを吸収し、生育しうる能力を有することであり、後者は低リン耐性が大きいということも包含するが、リンを与えたときに、あるいはリンの十分な条件のもとで生育が旺盛になることを意味する。WHITEAKER ら<sup>10)</sup>はインゲンマメで低リン条件下で生育のよいものを“efficient”, リンを与えたとき生育がよくなるものを“responder”として区別しており、efficient は必ずしも responder ではないことを



第 9 図 ヒメムカシヨモギ培養液のリン減衰曲線と Hofstee プロット

指摘している。CARADUS ら<sup>11)</sup>はシロクロバの低リン耐性種を選抜するため、460 の系統について、リンレベルを高低の 2 段階で栽培し、低リンで比較的生产量の多いものを efficient, 少ないものを inefficient として分類している。

第 3 図は CARADUS らの方法によって作図したものである。この場合、リン肥料を多量に施用したときの供試土壌の pH の変化は 5.6~5.4 と小さく<sup>12)</sup>、この範囲で比較した場合、無リン区の乾物重が仮に 5 g 以上得られたものを efficient, 4 g 以下のものを inefficient とすると、前者にはトウモロコシ, ダイズ, ソルガム, ムクナ, ヒメムカシヨモギが、後者にはクロバ類, メヒシバ, ヨモギ, デンセイが該当する。また、リン 100 mg 区の乾物重を無リン区のそれで除した値が 10 を超えるものを responder, 5 以下を nonresponder とすると、前者にはソルガム, チモン, メヒシバ, ヨモギ, デンセイ, スイートクロバが、後者にはダイズ, ヒメムカシヨモギ, クロタラリア, ムクナ, ルーピンが該当する。

ここでリンのリサイクルをはかる意味で植物残渣あるいは緑肥のすき込みを考えると、efficient であり、かつ responder である種が望ましい。この観点からすると、トウモロコシ, ソルガムが最も優れているといえよう。なお、responder ではないがダイズ, クロタラリア, ムクナ, ルーピンなども低リンでの乾物生産量の多い種で、緑肥として優れている。また、アルファルファは根の発達が他の植物に比べきわめて著しく、有効な植物と考えられる。植物遺体のリン利用についてはあまり研究

がなされておらず、堆肥のリンの利用率<sup>13)</sup>、あるいは植物を構成するリン化合物、たとえばフィチンとかレシチンについての無機化率などが報告されているにすぎない<sup>14)</sup>。種々の有機物が農地に施用されているが、それらの分解に伴うリンの放出量と植物による利用率について、今後検討されねばならない。

さて、低リン耐性には植物体内の低リン濃度適応性も関与しているといわれる。この観点から第 4, 5 図をみると、メヒシバが最も植物体内の低リン適応性が大きいので低リン耐性が大きく、トウモロコシ、ソルガムなども比較的大きいが、アカクローバやヨモギ、ヒメムカシヨモギは小さいといえよう。なお、トウモロコシ、ダイズ、ムクナ、ルーピンなどは種子が大きく、種子に含まれるリンが初期生育を支えている、それが見かけ上低リン耐性が大きいようにうけとられている可能性もある。ただし、種子のリンによって初期の生育がある程度確保されると、根域が広がり、それだけリン吸収にとって有利になることは十分考えられる。

以上のように、リンに対する応答は種によって著しく異なることが明らかであるが、相異なる応答を示したメヒシバとヒメムカシヨモギについてリン吸収の特徴を調べた結果、第 8, 9 図に示したようにメヒシバでは  $I_{max}$ ,  $Km$  ともヒメムカシヨモギに比べて大きい。 $I_{max}$  が大きいことは植物のリン吸収能力が大きいことを意味し、そのような植物はリン肥沃度の高い条件を好む性質を有するものと思われる。逆に  $I_{max}$  が小さいことは、培地にリンが多くあっても、あまり吸収せず、リンに対する応答が低い種であることを示すものであろう。また、 $Km$  は培地のリン濃度適応性を示す一指標として評価できるもので、これが小さいと低リン耐性が大きいといえよう。このような観点からメヒシバとヒメムカシヨモギを比較すると、メヒシバは低リンには比較的弱く、リンが多いほど望ましい種で、responder ではあるが inefficient であることがわかる。これに対し、ヒメムカシヨモギは  $I_{max}$ ,  $Km$  とも小さく、低リンには比較的強いが、リンを多く与えてもあまり効果が期待できない種で、efficient ではあるが nonresponder ということができよう。第 1 表、第 6, 7 図にみるように、メヒシバは  $3 \mu M$  のリン濃度に応答して根も伸び、リンも吸収したのに対し、ヒメムカシヨモギではほとんど根の伸長もリン吸収も行われなかったのは上記の性質を反映したものと推察できる。そして、 $0.6 \mu M$  でもメヒシバはリン吸収はほとんどみられないのに、地上部重の増加や根の伸長がみられたのは、体内に蓄積していたリンを利用したもので、体内の低リン濃度適応性が高いことを裏付ける

現象と思われる。一方、ヒメムカシヨモギはリン吸収速度が遅いにもかかわらず、体内の低リン濃度耐性が低いため、地上部重の増加や根の伸長がほとんどみられなかったものと推察される。そしてまた、メヒシバの生育がきわめて速やかであるのに対し、ヒメムカシヨモギの生育は比較的緩慢であることもリン要求性に差を生じた原因の一つと思われる<sup>15)</sup>。一般にメヒシバは耕地雑草としてよく侵入し、荒地などにはあまりみられないが、ヒメムカシヨモギは荒地地によく群落を作っているのは、こうしたリン肥沃度および生育特性が関与しているのではないかと推定される。

NIELSEN ら<sup>16)</sup>はトウモロコシの自殖系統間におけるリン吸収の差異について検討し、 $I_{max}$ ,  $Km$  および  $C_{min}$  を水耕法で求め、これらパラメーターより試算した吸収量と、実際のは場で栽培した場合の吸収量とがよく一致したことを報じている。そして、 $I_{max}$  が大きく、 $Km$  と  $C_{min}$  がより小さい系統がリン効率の高い条件としている。また、FAWOLE ら<sup>6,7)</sup> はインゲンマメで、リン吸収の性質が後世代に遺伝することを明らかにしている。本報告ではメヒシバとヒメムカシヨモギの 2 種についてのみ結果で、これだけで一般化することはできないが、上記の例や SCHJORRING ら<sup>17)</sup> の報告にみられるように、吸収のパラメーターをリン吸収の一つの指標として利用することも、リン効率の高い、あるいは応答のよい種を選抜するうえで、有効な手段になりうると考えられる。それによって、絶対的にリンが不足している地帯に適する植物あるいはリン施用が可能な地帯での種を選抜や施肥の合理化につながり、リンの節約がはかれることが期待できる。

#### 4. 要 約

リン吸収効率の高い植物を選抜したり、リン吸収量の多い植物を還元して、リン資源のリサイクルをはかることを目的として、緑肥作物や雑草計 16 種について、リン用量試験を行うとともに、リン施用に対する応答の異なる 2 種の雑草を用いて、リンの吸収パターンを反応速度論的に解析した。

1. リン無施用区の生育は、概して種子の大きい種が優った。
2. 少しの施用リンで生育が著しくよくなる種と、多くのリンを与えてもあまり生育がよくなる種があった。
3.  $3 \mu M$  のリン培養液では、メヒシバはリン濃度に応答して根も伸び、リンを吸収したが、ヒメムカシヨモギでは根も伸びず、リンも吸収しなかった。

4. メヒシバとヒメムカシヨモギについて吸収速度パラメーターを求めたところ、吸収最大速度  $I_{\max}$  および  $Km$  はヒメムカシヨモギに比べメヒシバで著しく大きかった。

5.  $I_{\max}$  および  $Km$  を測定することにより、リン条件に対する植物のリン吸収特性が把握できる。

謝 辞 本実験に供試した南方型植物の種子をご提供くださった筑波大学客員教授(元ブラジル, サンパウロ州立農事研究所)宮坂二郎博士ならびに熱帯農業研究センター沖縄支所吉野昭夫技官に感謝の意を表します。

### 文 献

- 1) ASHER, C.J. and LONERAGAN, J.F.: Response of Plants to Phosphate Concentration in Solution Culture. I. Growth and Phosphorus Content. *Soil Sci.*, **103**, 225~233 (1967)
- 2) 但野利秋・田中 明: 低リン酸培養液濃度が初期生育に及ぼす影響の作物種間差, 土肥誌, **51**, 399~404 (1980)
- 3) KOYAMA, T., CHAMMEX, C. and SNITWONGSE, P.: Varietal Difference of Thai Rice in the Resistance to Phosphorus Deficiency. *Tech. Bull. Trop. Agric. Res. Cent., Jpn.*, **4**, 1~27 (1973)
- 4) GARDNER, W.K., PARBERY, D.G. and BARBER, D.A.: Proteoid Root Morphology and Function in *Lupinus albus* L. *Plant Soil*, **60**, 143~147 (1981)
- 5) NIELSEN, N.E. and BARBER, S.A.: Differences among Genotypes of Corn in the Kinetics of P Uptake. *Agron. J.*, **70**, 695~698 (1978)
- 6) FAWOLE, I., GABELMAN, W.H., GERLOFF, G.C. and NORDHEIM, E.V.: Heritability of Efficiency in Phosphorus Utilization in Beans (*Phaseolus vulgaris* L.) Grown under Phosphorus Stress. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, **107**, 94~97 (1982)
- 7) FAWOLE, I., GABELMAN, W.H. and GERLOFF, G.C.: Genetic Control of Root Development in Beans (*Phaseolus vulgaris* L.) Grown under Phosphorus Stress. *ibid.*, **107**, 98~100 (1982)
- 8) KEMPERS, A.J.: Determination of Submicro-quantities of Plant-Available Phosphate in Aqueous Soil Extracts. *Plant Soil*, **42**, 423~427 (1975)
- 9) CLAASSEN, N. and BARBER, S.A.: A Method for Characterizing the Relation between Nutrient Concentration and Flux into Roots of Intact Plants. *Plant Physiol.*, **54**, 564~568 (1974)
- 10) WHITEAKER, G., GERLOFF, G.C., GABLEMAN, W.H. and LINDGREN, D.: Intraspecific Differences in Growth of Beans at Stress Levels of Phosphorus. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, **101**, 472~475 (1976)
- 11) CARADUS, J.R. and DUNLOP, J.: Screening White Clover Plants for Efficient Phosphorus Use; in Proc. 8th Intern. Colloquium on Plant Analysis and Fertilizer Problems, Auckland, Information Series No. 134, p. 75~82 (1978)
- 12) 安田 環・藤井義晴: 培地のリン濃度とトマトの生育および体内リン濃度との関連性について, 土肥誌, **54**, 406~410 (1983)
- 13) 橋元秀教・辻 藤吾: 堆肥の成分組成に関する研究(第3報), 窒素およびリン酸の肥効発現について, 同上, **43**, 204~210 (1972)
- 14) DALAL, R.C.: Soil Organic Phosphorus. *Adv. Agron.*, **29**, 83~117 (1977)
- 15) CHAFIN, F.S., III: Adaptation of Selected Trees and Grasses to Low Availability of Phosphorus. *Plant Soil*, **72**, 283~288 (1983)
- 16) NIELSEN, N.E. and SCHJORRING, J.K.: Efficiency and Kinetics of Phosphorus Uptake from Soil by Various Barley Genotypes. *ibid.*, **72**, 225~230 (1983)
- 17) SCHJORRING, J.K. and JENSEN, P.: Phosphorus Nutrition of Barley, Buckwheat and Rape Seedlings. II. Influx and Efflux of Phosphorus by Intact Roots of Different P Status. *Physiol. Plant.*, **61**, 584~590 (1984)