

ソーダ質土壌の根圏において水溶性イオンが
イネ科植物の生育に与える影響

**The effects of soluble ions in the rhizosphere of sodic soil
on the growth of gramineous plants**

**A dissertation submitted to
The United Graduate School of Agricultural Sciences
IWATE UNIVERSITY**

**In partial fulfillment of the requirements
for The Degree of Doctor of Agricultural Sciences**

By

吉田有宏 (Tomohiro Yoshida)

植物栄養生理学研究室

(Laboratory of Plant Nutrition and Physiology)

岩手大学 (Iwate University)

盛岡 (Morioka), 日本 (Japan)

2015年3月 (March, 2015)

目次

第一章 序論	
1.1 世界のソーダ質土壌の現状	2
1.2 塩類集積土壌の生成機構	4
1.3 中国東北部松嫩平原 (Songnen 平原) における土壌のソーダ質化の現状	7
1.4 ソーダ質土壌における植物害作用	15
1.5 本研究の目的	16
第二章 主な材料と方法	
2.1 供試植物	22
2.2 水耕栽培実験における、植物体の前培養の手順	23
2.3 湿式灰化法、及び、主な元素分析法	25
2.4 植物の Fe 吸収機構とムギネ酸	26
2.5 ムギネ酸の準備	30
2.6 統計処理	30
第三章 ソーダ質土壌の植物栄養生理学的特性	
3.1 序論	32
3.2 材料と方法	33
3.3 結果	35
3.4 考察	46

第四章	ソーダ質土壌根圏における、シオチガヤの Na ⁺ に優先する、 多量必須金属元素の高い選択性	
4.1	序論	61
4.2	材料と方法	63
4.3	結果	68
4.4	考察	78
第五章	ソーダ質条件下における、耐性の異なる単子葉イネ科植物の 生育と土壌 EC の関係	
5.1	序論	85
5.2	材料と方法	85
5.3	結果	90
5.4	考察	97
第六章	ムギネ酸の鉄溶出能と、シオチガヤとオオムギのムギネ酸類分泌 能力に、ソーダ質条件が及ぼす影響	
6.1	序論	104
6.2	材料と方法	106
6.3	結果	111
6.4	考察	139

第七章	ソーダ質耐性植物の生育に対する、アルミン酸イオンの影響	
7.1	序論	149
7.2	材料と方法	151
7.3	結果	154
7.4	考察	173
第八章	ソーダ質条件下の Al 害に対する、ソーダ質耐性植物の生育応答	
8.1	序論	177
8.2	材料と方法	178
8.3	結果	180
8.4	考察	188
第九章	ソーダ質耐性植物のアルミン酸イオン害に対する、 ケイ酸イオンの軽減効果	
9.1	序論	191
9.2	材料と方法	192
9.3	結果	195
9.4	考察	213

第十章 ソーダ質耐性植物に発生する、ケイ素誘導鉄欠乏	
10.1 序論	218
10.2 材料と方法	218
10.3 結果	220
10.4 考察	229
第十一章 総合考察	
	235
第十二章 要約	
	246
謝辞	
	250
参考文献	
	252

第一章 序論

1.1 世界のソーダ質土壌の現状

地球上の総陸地面積 153 億 ha のうち、61 億 ha (約 40 %) は乾燥地が占める (山本 2008)。近年、アフリカ、アジア、南北アメリカやイベリア半島などの世界の乾燥地では、土壌劣化、いわゆる砂漠化が進行している (Dregne 1986)。乾燥地の砂漠化の要因の一つに、土壌の塩類集積がある (山本 2008)。塩類土壌は作物の生育に悪影響を及ぼすほどの可溶性塩類を含有する土壌であり、USDA は土壌の水飽和溶液の電気伝導度 (EC, dS/m), 土壌の陽イオン交換容量 (Cation exchangeable capacity: CEC) における交換性ナトリウム (Na) の占める割合 (Exchangeable sodium percentage: ESP. $ESP = (ex \cdot Na^+ / CEC) \times 100$)、及び、土壌の pH から、塩類土壌の分類を次のように行っている (Bear 1964; 日本土壌肥料学会 1991; 山本 2008; Wang *et al.* 2009)。

(1) 塩生土壌 (saline soil); $EC \geq 4$, $ESP < 15$, $pH < 8.5$

(2) ソーダ質土壌 (sodic soil) (=アルカリ土壌 (alkali soil));

$EC < 4$, $ESP \geq 15$, $pH \geq 8.5$

(3) ソーダ質塩性土壌 (sodic-saline soil) (=アルカリ塩性土壌 (saline-alkali soil))

$EC \geq 4$, $ESP \geq 15$, $pH \geq 8.5$

我が国を含め、いくつかの地域では、ソーダ質土壌は強アルカリ性を呈することから、アルカリ土壌と同義語で使われていると思われる。

また、旧ソ連では、上記の塩性土壌にほぼ対応して、ソロンチャック (solonchak) 土壌という同義語が使われ、ソーダ質、及び、ソーダ質塩性土壌に

対応してソロネッツ (solonets) 土壌という同義語が使われた (日本土壌肥料学会 1991)。

図 1 は世界の恒常的な塩類集積土壌の分布図である。現在、世界の耕作適地は約 70 億 ha であり、そのうち 15 億 ha が実際に農業利用されている。農業利用地のうち、3.4 億 ha (23 %)が塩性土壌で、5.6 億 ha がソーダ質土壌である (Tanji 2002)。それゆえ、塩性土壌、及び、ソーダ質土壌は耕作適地の全面積の約 10 %を占め、100 以上の国々に存在する。それゆえ、土壌の塩類集積は世界の農業生産の制限要因として問題となっており、それら土壌の改善修復が大きな課題となっている。

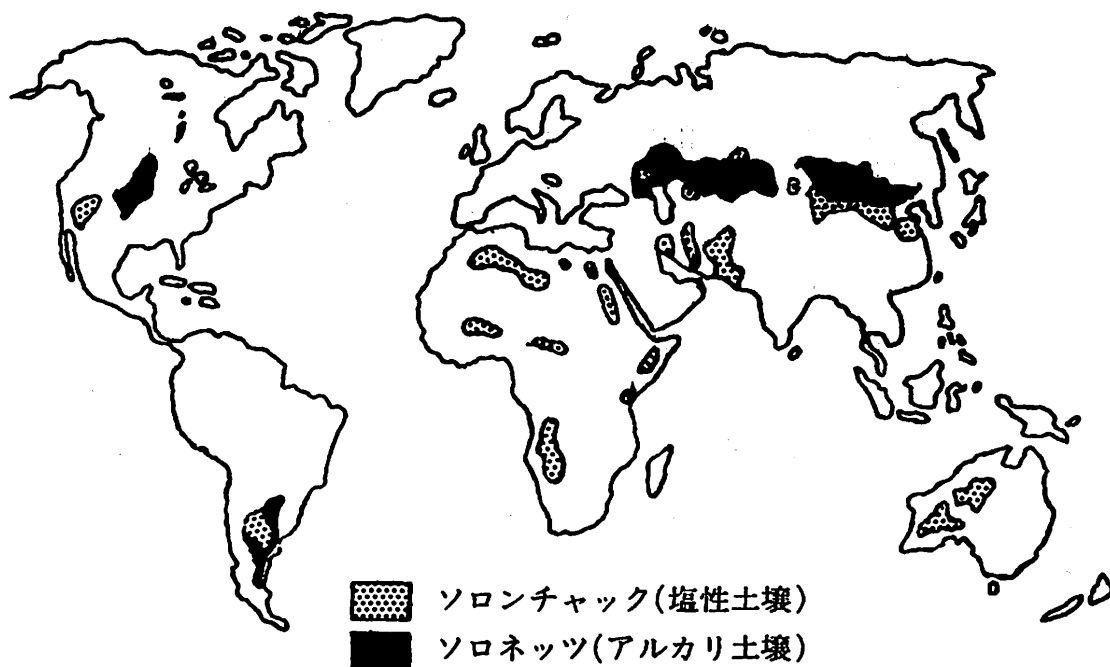


図 1 世界の恒常的な塩類土壌の分布 (日本土壌肥料学会 1991)

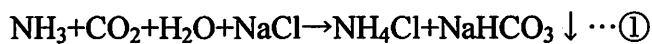
1.2 塩類集積土壌の生成機構

土壌の塩性化は時間的にも空間的にも不連続で、塩類が存在している乾燥条件下では至る所でみられる。その塩類の起源は様々で、海成、岩石成、火山灰成、熱水成、及び、風成などである。また、土壌塩性化は、農業や他の活動によっても人為的に引き起こされる（灌漑、地下水の管理、施肥、温室栽培での液肥の使用、及び、都市の廃棄物など）(山本 2008)。乾燥気候下では降雨は不規則で降水量は少なく、乾燥地の土壌中あるいは土壌母材中の可溶性塩類は洗脱され難く、塩類が土壌中に残存していることが多い。土壌溶液中の塩類は、土壌表面からの水分蒸発に起因する毛管作用によって上方に引き上げられ、後に水分が蒸発することによって土壌表層に集積する（山本 2008; ブリッジズ 2004）。その結果、これらの土壌の表面には塩化物塩や硫酸塩のような中性塩の皮殻が形成される。これが塩性土壌、ソロンチャック土壌の生成過程である。

これに対し、土壌のソーダ質化の過程は、多量の Na^+ が粘土-腐植複合体の交換座を占めている場合に起こる。この過程は、わずかな可溶性塩類が除去される時に進行する。カルシウム (Ca) やマグネシウム (Mg) の溶解度は Na の溶解度より低いため、 Ca^{2+} や Mg^{2+} が沈殿した後でも、 Na^+ は土壌溶液中に残存する。さらに乾燥すると、残存していた Na^+ は濃縮され、粘土-腐植複合体に付着して、土壌の陽イオン交換部位を独占する。この交換性 Na^+ が加水分解されて水酸化ナトリウム (NaOH) となり、空気中や有機物の分解により発生した二酸化炭素 (CO_2) を吸収してアルカリ性塩である重炭酸ナトリウム (NaHCO_3) や炭酸ナト

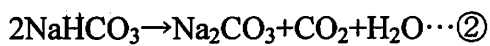
リウム (Na_2CO_3) が生成、集積した強アルカリ土壌ができる (山本 2008; ブリッジズ 2004)。これがソーダ質土壌、ソロネッツ土壌の生成過程である。

また、アンモニアソーダ法の反応過程と同じ反応が土壌のソーダ質化には関与している可能性もあると思われる。アンモニアソーダ法とは、 Na_2CO_3 の工業的製法であり、その反応過程の中に、



というアンモニア性飽和食塩水に CO_2 を吹き込むことで進む反応がある。この反応は常温で生じる (玉虫 *et al.* 1971; 卜部 2005)。

工業的には、さらに強熱することで



という反応が進み、 Na_2CO_3 が得られるが (玉虫 *et al.* 1971; 卜部 2005)、自然界の土壌溶液中では、 $\text{HCO}_3^- \rightleftharpoons \text{H}^+ + \text{CO}_3^{2-}$ の平衡が成立していると思われる。

世界のソーダ質土壌が分布する地域では、家畜の過度な放牧による自然植生の減退が土壌のソーダ質化の要因になっている地域がある。そのような地域では、土壌中に含まれるものだけでなく、家畜糞尿からも多量のアンモニア (NH_3) と塩化ナトリウム (NaCl) が土壌に供給され、自然条件下で水 (H_2O) と CO_2 と反応することで、アンモニアソーダ法の①の反応が土壌中で進み NaHCO_3 が生じ、 HCO_3^- と CO_3^{2-} の平衡により、土壌中に Na_2CO_3 が生じるのかもしれない。実際に過放牧と土壌のソーダ質化に因果関係があり、過放牧により土壌のソーダ質化が急速に進んでいることから (Wang *et al.* 2009)、自然条件下で上記の無

機化学反応が生じている可能性は考えられる。今後、土壌のソーダ質化を研究する上で、これは検討すべき推論である。

図 2 は中国吉林省で撮影したソーダ質土壌の様子である。土壌のソーダ質化によって粘土-腐植複合体の粘土粒子が Na^+ によって飽和されると、粘土粒子はコロイドとなって分散し、乾燥するときに強固な層を形成することで、土壌物性の劣悪な硬い土壌ができる。また、同時に腐植物質が分散され、土壌が黒色化するとともに、角柱状構造が発達する場合がある。ソーダ質土壌は構造、土色、及び、乾燥密度に差異はあるが、湿潤状態での透水性は極めて低い特徴を持つ (山本 2008)。

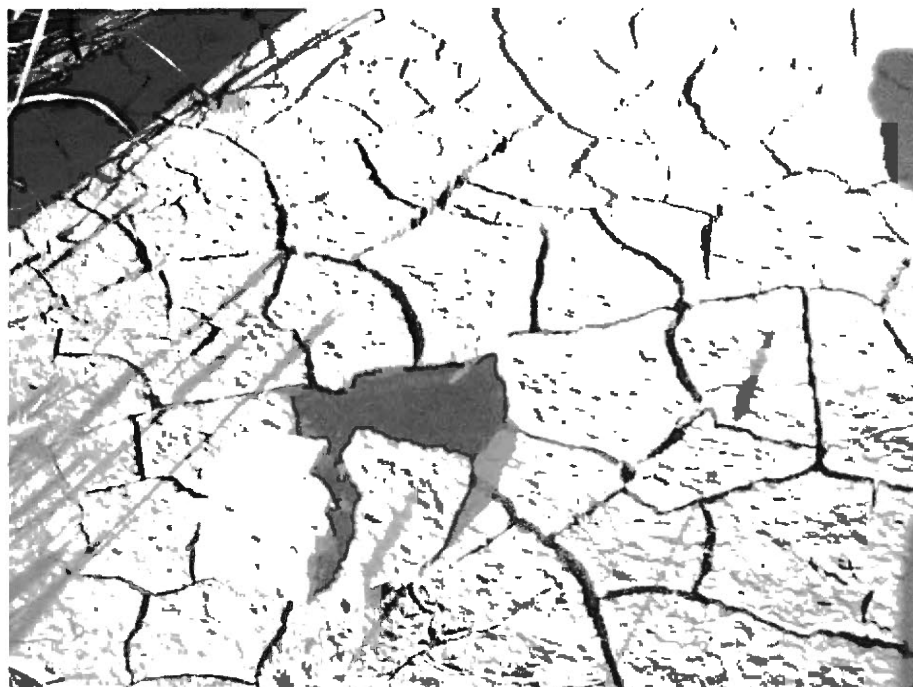


図 2 中国吉林省松嫩平原 (Songnen 平原) のソーダ質土壌

1.3 中国東北部松嫩平原 (Songnen 平原) における土壌のソーダ質化の現状

現在、中国では北部を中心に塩類集積土壌が分布しており (図 3)、耕地面積における塩類集積土壌の割合が高い地域も中国北部に多い (図 4)。中国国内の塩類集積土壌の拡大が問題となっている地域の一つに Songnen 平原がある (図 4)。

中国東北部中部地域に位置する Songnen 平原は (43°30'-48°40' N, 121°30'-127°00' E) (Wang *et al.* 2009)、中国国内で最も広大な平原の一つである (Bian *et al.* 2007)。総面積は約 1700 万 ha で、東を長白 (Changbai) 山、北を Xiaoxing'an 山脈、西を Daxing'an 山脈に囲まれた大きな盆地である。南の境界は Liao River 草原である。Songhua 川と Nen 川がこの地域の中心を流れている (図 5)。また、囲む山脈を起源とする多くの支流が存在する。地域の内部には、多くの水たまりや、一時的な川が分布し、たくさんの湿地が生じる。気候は半湿と半乾燥が遷移する地域に分類され、それゆえ、農耕から牧畜に遷移する地域である (Wang *et al.* 2009)。元来、Songnen 平原の優占牧草種は羊草 (*Leymus chinensis* [Trin.] Tzvelev) という牧草であった。家畜嗜好性、栄養価が共に高いことから、羊草は量的にも質的にも優れた牧草であり、Songnen 平原は牧畜に理想的な環境であった。(Kawanabe and Zhu 1991; Wang *et al.* 1997; Wang and Yuan 2001; Wang *et al.* 2001; Wang *et al.* 2003)。

しかし、松嫩平原の生態系は非常にもろく、土壌のソーダ質化、砂漠化、土壌流亡、洪水、干ばつなどで大きな害が生じる。それらの中で、土壌のソーダ質化は、最も深刻なものの一つである。現在、Songnen 平原では 320 万 ha 以上

の塩類集積地域が存在し、毎年、約 2 万 ha の地域が、新たに塩性化、及び、ソーダ質化している (Wang *et al.* 2009)。

Songnen 平原の土壌のソーダ質化は、主に地形や気候などの自然的要因と、人口増加や過放牧などによる人為的要因によって引き起こされた。Songnen 平原を囲む周囲の山々では、正長岩や斜長岩、曹長岩、方ソーダ石、かすみ石のようなナトリウムアルミノケイ酸塩を豊富に含む鉱物を主要構成鉱物とする、花崗岩、安山岩、粗面岩、響岩、流紋岩が広く分布している (Wang *et al.* 2009)。土壌の母材であるそれらのアルカリ岩石は、土壌の塩性化やアルカリ化に直接的な影響を持ち、鉱物の風化過程では、K、Na、Ca や Mg を含む重炭酸塩のような形態の塩が生じ、地表面や雨水の流出水、また地下水に溶解し、それらの含塩水は平地の Songnen 平原に流入する (Wang *et al.* 2009)。

広大な平野盆地である Songnen 平原は、傾斜がほとんどなく地形が非常に平らで、流入水の流れは非常に緩やかである。また、大海に通じるアムール川に通じる流入水の出口の川が一つしかないため (図 6)、自然排出が不十分であり、流入した含塩水は平原に留まる。加えて、土壌の構造が非常に粘土質で、飽和動水伝導率が低いため、可溶性塩物質は土壌断面に浸透できず、土壌表層や準表層にとどまる (Wang *et al.* 2009)。

また、Songnen 平原は大陸性モンスーン気候に属するため、年間の寒暖差が激しく、降水量は少ない。年間気温は 1 月の -18°C から 7 月の $+23^{\circ}\text{C}$ まで変化し、年間降水量は 300 mm から 600 mm の範囲である。降雨の 80 % 以上が夏の雨期

の間に主に生じ (6月-9月)、1年の7カ月は湿度不足が生じている。冬と春においては、降水量は著しく少なく、総量のたった13%である。年間平均蒸発量は1200-1800 mmであり、これは年間降水量の2-3.5倍である (Wang *et al.* 2009)。そのため、雨期の塩の除去は不十分であり、1年の大半は塩が集積し、ソーダ質土壌が形成されやすい状況である。

このような自然的な要因に加え、20世紀初頭からの中国東北部の爆発的な人口増加も大きな要因となった。中国最後の王朝である清王朝を建国した満州族は、帝室の故郷として中国東北部、いわゆる満州への漢民族の植民を強く制限し、住民移入禁止政策を行ったため、中国東北部には590万人の人々しか存在しなかった (Wang *et al.* 2009)。しかし、清末には中国内地の窮乏もあって直隸・山東から多くの移民が発生し、20世紀初頭から、人々が中国の未開発地域に移住することを促進するように政策は変更され、急速な満州の漢化と開拓が進んでいった。1900年から1930年に1500万人以上の人々が東北部に移った。1930年には約3010万人の人々が存在した。1940年から1945年には、約650万人の人々が東北部に移住し、1945年には4010万人の人々が存在した (Wang *et al.* 2009)。図7に示すように、半世紀余りの間に580%も人口が増加した。1949年に中華人民共和国が設立された後、東北部の人口はより急速に増加した。全人口は1950年の4270万人から2004年の1億1840万人に、全人口の177%増加した。過去50年間で、1951年から1975年の人口成長率が最も高いことが見てとれる。1978年以降、“一人っ子”政策の施行のため、人口成長率は緩やかになっ

たが、人口の増加速度は未だ大きい (Wang *et al.* 2009)。

人口の増加と共に、Songnen 平原では塩に影響される地域は増加し、草原と湿地は急速に減少した。人口増加に伴う食肉需要の増加に伴い、過放牧が行われた。また、“食糧第一”の農業政策が行われ、1955年から1960年の大躍進運動期間には、120万 ha以上の草原と湿地が農耕地に開墾された (Wang *et al.* 2009)。

このような中国東北部の急速な開発は、平原の牧草原の質に相当な損害を与えた。家畜の過食による原生牧草の減少により、土壌の太陽や風に対する暴露が生じた。その結果、頻繁に起こる極端な土壌表面温度の上昇と付随する土壌蒸発量の増加、水浸透の減少が起こった。また、過放牧後の土壌は大型動物の踏みつけによる圧縮によっても、土壌容積密度が著しく増加し、土壌間隙度の減少したことで、水浸透が減少した。土壌水分の減少は、草原の生産性において主要な影響を持ち、集積した葉の分解を遅らせ、土壌の団粒構造の形成に非常に重要な土壌腐植形成を減少させる影響がある。これら土壌特性の変化は、蒸発量を増加させ、大きな孔隙の量を減少させる。それゆえ、塩類の上方への流入が加速し、土壌の塩類集積とソーダ質化は促進された (Wang *et al.* 2009)。粗放的な耕作によって開墾された新たな農耕地は、土壌のソーダ質化が生じた後に放棄され、ソーダ質土壌の拡大の一因となった。

このような状況の中で、元来の優占牧草種である羊草は占有面積を減らしていった (図 8)。ソーダ質土壌が拡大するにつれて、例えば、虎尾草 (学名: *Chloris virgata* Swartz) (Yang *et al.* 2008; Yang *et al.* 2009) や星星草 (学名: *Puccinellia*

tenuiflora (Griseb.) Scribn. et Merr.) (Wang *et al.* 2004; Peng *et al.* 2004; Wang *et al.* 2009)、シオチガヤ (和名: 塩地茅 (シオチガヤ), 学名: *Puccinellia chinampoensis* Ohwi, 中国名: 朝鮮碱茅) (Wang and Yuan 2001; Zhao *et al.* 2007) などの塩類耐性植物に、Songnen 平原の優占牧草種は推移していった (Kawanabe and Zhu 1991; Wang *et al.* 1997; Wang and Yuan 2001; Wang *et al.* 2001; Wang *et al.* 2003; Jiang *et al.* 2010)。

このように土壌のソーダ質化は、牧草の品質と生産量だけでなく、牧草の多様性も減少させる。Songnen 平原の環境がより悪くなるにつれて、質的にも量的にも高級な牧草や豆類が減少し、平原の経済的生存力が減少し、この地域の経済発展を著しく制限している。それゆえ、土壌のソーダ質化は牧畜と農業における地域全体の持続的な発展における、主要な負の要因になっている (Wang *et al.* 2009)。そのため、Songnen 平原では土壌のソーダ質化を緩和し、ソーダ質土壌を修復改善することが、大きく求められている。



図3 中国の塩類集積土壌の分布図 (中国国家地理 2011)

※ 色がついている場所が塩類集積土壌の存在する地域

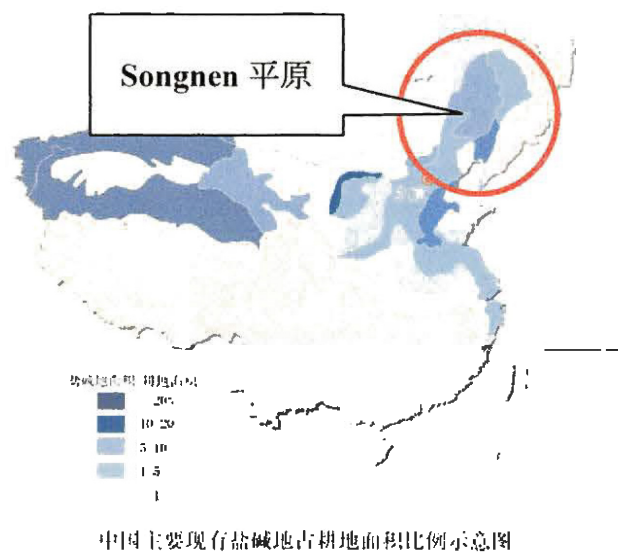


図4 中国の耕地面積における塩類集積土壌の割合 (中国国家地理 2011)

※ 色が濃いほど耕地面積における塩類集積土壌の割合が高い。

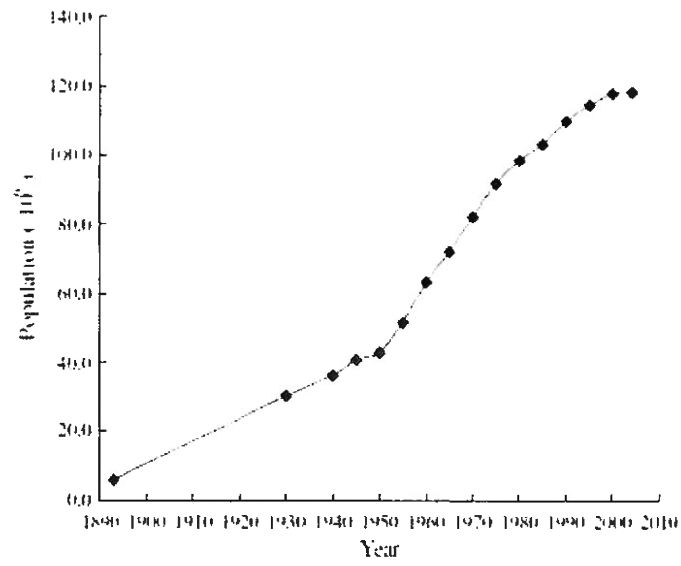


図7 中国東北部の19世紀末からの全人口の推移 (Wang *et al.* 2009)



図8 中国東北部 Songnen 平原のソーダ質化が進行する地域

1.4 ソーダ質土壌における植物害作用

NaCl や硫酸ナトリウム (Na_2SO_4) のような中性塩が集積する塩性土壌とは異なり、ソーダ質土壌では NaHCO_3 や Na_2CO_3 などのアルカリ性塩が集積する。そのため、ソーダ質土壌は強いアルカリ性を示し、そこで生育する植物は Na^+ による K^+ などの競合吸収阻害などの塩ストレスの他に、高 pH によるアルカリストレスも被る (Peng *et al.* 2008; Yang *et al.* 2009; Liu J *et al.* 2010; Zhang *et al.* 2013)。また、過剰量の Na^+ に起因する、ソーダ質土壌の劣悪な土壌物理性による根部伸長や根部呼吸の阻害も植物生育の制限要因である (山本 2008)。さらに、植生減退による、土壌に蓄積する有機物の不足や腐植物質の分散、高アルカリ塩類条件による有機物分解菌や窒素固定細菌、硝化菌などの土壌微生物活性の減退が起こる (山本 2008)。

ソーダ質土壌の大きな特徴の一つに、他の土壌には見られない極めて高い pH を呈することがあげられる。ソーダ質土壌に集積する NaHCO_3 と Na_2CO_3 は pH 10 付近で緩衝作用をもつため、ソーダ質土壌の土壌 pH は pH 10 程度を示す (Wang *et al.* 2009)。これは、同じアルカリ土壌である、 CaCO_3 が主に集積した石灰質土壌が pH 8 程度を呈することと比較しても、極めて高い値である。一般的にアルカリ土壌中の鉄 (Fe) などの植物必須元素には、高い土壌 pH のため水酸化物や炭酸塩として沈殿し、元素の可給度が低下することで、植物体に欠乏症の危険が生じる可能性があるものが存在すると考えられる (Marschner 1986; 山本 2008; Abadía J 2011; Carrow and Duncan 2012)。そのため、高 pH を呈するソーダ

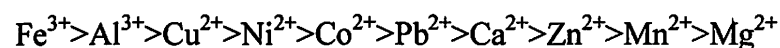
質土壌においても、不可給化することで、植物体に欠乏症の危険性がある元素が存在すると考えられる。このように、ソーダ質土壌には多くの植物に対する害作用が存在する。そのため、土壌 pH が中性付近の塩性土壌よりも、ソーダ質土壌は植物生育をより厳しく制限する。

1.5 本研究の目的

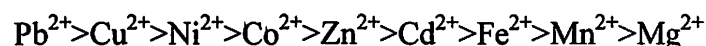
一般的に、アルカリ土壌中の植物必須元素には、高い土壌 pH のため水酸化物や炭酸塩として沈殿するものが存在する。そのため、それら元素の可給度が低下し、植物体に欠乏症の危険が生じると言われる (Marschner 1986; 山本 2008; Abadía J 2011; Carrow and Durcan 2012)。しかし、アルカリ土壌には、pH 8 程度の石灰質土壌や、pH 9 程度の軽度にソーダ質化が進んだ土壌、さらに pH 10 程度を呈する重度にソーダ質化が進んだ土壌など様々な pH 領域の土壌が存在する。元素のイオン化程度は pH によって大きく変化するため、一概にアルカリ土壌と言っても、その土壌中の元素の可給度はそのアルカリ程度によって大きく異なる。例えば、リン (P) は、pH 8 程度の石灰質土壌では、土壌中でリン酸カルシウム ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$) として沈殿するため可給度が低下し、植物体に欠乏症の危険が生じると言われる (Marschner 1986)。しかし、ソーダ質土壌のように pH 8.5 以上になるとリン酸ナトリウム (Na_3PO_4) として溶解し、P の可給度は高くなるという報告がある (図 9)。重度にソーダ質化が進んだ土壌では、その土壌 pH が pH 10 程度を呈するため、P や他の植物体必須元素のみならず、他の土壌

中元素の植物体可給度も変化している可能性がある。しかし、pH 10 での土壌中元素の植物体可給度は植物体必須元素などの一部の元素のみが調査され、可給度が不明確な元素が未だ存在する。

また、土壌のソーダ質化では腐植物質の分散も伴う (山本 2008)。一般的に、土壌の腐植物質は金属イオンと錯体を形成し、土壌中の金属元素の移動と集積に密接に関連していることが知られている (Zunino 1972; 山田 *et al.* 1987)。Irving-Williams の序列によると、フルボ酸の錯体の安定度はほぼ以下の順序となり (久馬 *et al.* 1997)、



また、腐植酸の錯体の安定度は以下の順序となる (Varanini and Pinton 2006)。



そのため、ソーダ質土壌の金属元素の植物体可給度は、単に pH による金属元素の価数変化によるイオン化だけではなく、土壌のソーダ質化で分散した腐植物質による金属-腐植物質錯体の影響も考える必要がある。

さらに、土壌中で金属と錯体形成する物質は、腐植物質だけではない。クエン酸やリンゴ酸などの有機酸はもちろん、ムギネ酸類 (Takagi 1976; Takagi *et al.* 1984; Takagi *et al.* 1988) などの植物由来のアミノ酸系の金属キレート剤の影響も考慮する必要がある。

しかし、それらを考慮してソーダ質土壌中元素の植物体可給度を検討した研究は、我々の知る限りでは報告されていない。

これらの点から、ソーダ質土壌の土壌中元素は、実際にどの元素が溶出し植物体に可給性を示すのか不明確なままであり、それら元素のソーダ質土壌で生育する植物体への影響は研究されていない。このようにソーダ質土壌には、植物栄養生理学的に不明確な部分が多く存在する。

また、ソーダ質土壌の存在は古くから認識されていた。例えば、図 10 は 1939 年に作成された満州国産業部農務司の Songnen 平原におけるアルカリ地帯調査報告である。このように、ソーダ質土壌の存在は戦前から確認されてきた。しかし、ソーダ質土壌が分布する地域は、世界的にユーラシア大陸内陸部などの発展途上地域が多く (図 1)、欧米地域に多く分布する石灰質土壌のようなアルカリ土壌と比較して、研究が少ない。そのため、植物栄養生理学分野のみならず、他の学問分野に関連する事象についても不明確な点が多い。

人口増加が著しい現在において、未来の食糧問題は危惧されている。食糧増産のための適切な土地利用は世界的な問題であり、農業利用地の拡大は必要不可欠である (Eswaran *et al.* 1999)。そのため、世界の農業利用地で拡大している土壌のソーダ質化は深刻な問題である。土壌のソーダ質化を防ぎ、また、ソーダ質土壌を修復改善し、農業利用地として食糧増産に寄与させることは、未来の食糧問題を解決する上で、極めて重要である。そして、実際に土壌のソーダ質化の防除とソーダ質土壌の修復改善を行い、そこでの食糧生産を行う方法を確立するためには、ソーダ質土壌に関する研究を進め、知見を深めることは必須である。

食糧は農産物のような直接的生産と家畜や魚類を経由した間接的生産の違いはあっても、それら大部分は植物の生産機能に依存している。例えば、家畜の生産原料は植物そのものである。植物の独立栄養に基づく生産機能は、植物の生育のために必須な養分元素の供給なしには正常に発揮することはできない(植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002)。そのため、ソーダ質土壌の植物栄養生理学的な特徴を明確にすることは、そこで植物を栽培し食糧生産を行うための栽培学、作物学、園芸学的な研究、また適切な土壌改良と施肥管理を行うための土壌肥料学的な研究、さらには、ソーダ質土壌での養分吸収と生育に特化した耐性植物の選抜と遺伝子レベルでの特性の解明という、植物育種学や植物生理学的研究などの、様々な分野の研究の発展につながると思われる。

以上のことから、本研究ではソーダ質土壌中の可給態元素など植物栄養生理学的特性を明確にし、それらソーダ質土壌に特徴的な性質が、そこで生育する植物体へどのような影響を及ぼすのかを調査した。このようにソーダ質土壌における包括的な植物栄養生理学的な研究は、我々の知る限りでは十分に行われてきていない。本研究は、今後のソーダ質土壌に関する多くの学問分野の研究に寄与し、ソーダ質土壌の拡大の防除と修復改善の一助に成り得るものと考えられる。

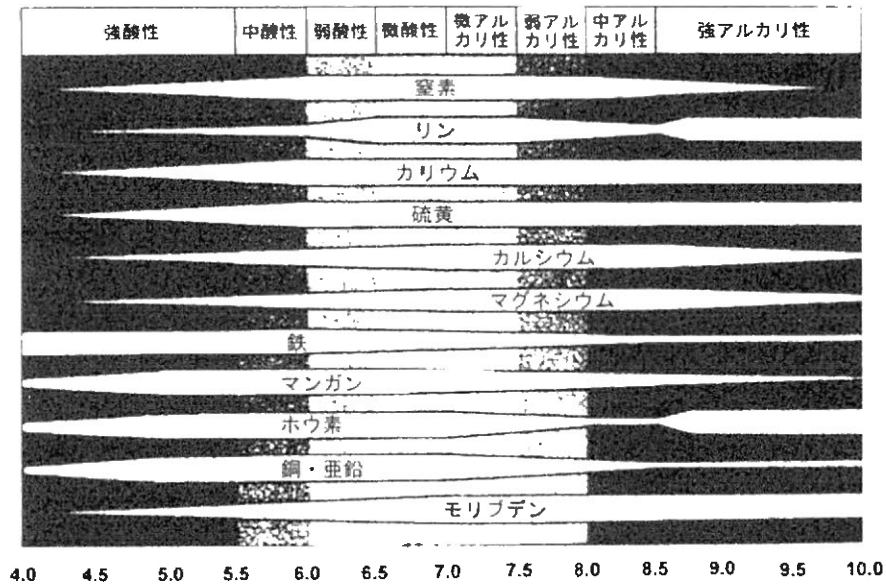


図9 土壌 pH と養分可給度との関係 (山本 2008)



図10 滿洲国産業部農務司作成のアルカリ地帯調査報告 (1939年)

右図の黒褐色の部分が生質土壌の存在する地域

第二章 主な材料と方法

2.1 供試植物

本研究では、供試植物として、主にオオムギ (*Hordeum vulgare* L. cv. Minorimugi)、及び、シオチガヤを使用した。一般的に、オオムギは高い塩類耐性を持つと言われる (Orcutt and Nilsen 2000)。オオムギの種子は、岩手大学下台圃場で栽培されたオオムギから得られた。シオチガヤの種子は、中国吉林省農業科学院畜牧分院の徐安凱分院長から提供して頂いた。

※ シオチガヤ (和名: 塩地茅 (シオチガヤ), 学名: *Puccinellia chinampoensis* Ohwi, 中国名: 朝鮮碱茅) (図 11)

Puccinellia 属の C₃ 型多年生牧草。中国東北部から内陸部にかけての広い地域に分布する。乾燥や低温等への環境ストレス耐性が高く、また高いソーダ質耐性を持ち、土壌 pH 9-10.5、土壌表層の含塩量 1.5 %以上の条件下でも正常に生育する (Wang and Yuan 2001; Zhao *et al.* 2007)。これらの耐性の他に、家畜嗜好性も高いため、中国吉林省農業科学院では、この植物を用いた Songnen 平原の植生回復を試みており、研究が行われている (Zhao *et al.* 2007)。



図 11 Songnen 平原で植生回復試験に使用されているシオチガヤの様子

2.2 水耕栽培実験における、植物体の前培養の手順

本研究の水耕栽培実験で使用された植物体は、実験処理開始前に、以下の手順で前培養された (Kawai *et al.* 1993; Kudo *et al.* 2013)。前培養は、屋内ファイトトロン (KG-206HI, Koito Industries Ltd, Tokyo, Japan) 内で行われ、日照時間、温度、光強度を調整された条件下で行われた (day/night, 14/10 h; temperature, 17/10 °C; light intensity, 280 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$)。

各植物体の種子は、塩化カルシウム溶液 (1.0 mol/L CaCl_2) を含むプラスチック容器内の、殺菌されたプラスチック網の上に置かれ、シオチガヤの種子は 7 日間、オオムギの種子は 3 日間、アルミニウムフィルムで光を遮断され、発芽された。その後、発芽した種子は、1.0 mol/L CaCl_2 から 1/5 濃度に調整された Hoagland and Arnon No.2 改変培地に移され、シオチガヤは 21 日間、オオムギは 7 日間栽培された。その後、オオムギは 3 つの植物体幼苗を束にしたもの、シオチガヤは 5 つの植物体幼苗を束にしたものを、1 つのサンプルとした。各植物体の幼苗は、1/2 濃度に調整された Hoagland and Arnon No.2 改変培地を含む 10 L バケツに移され、シオチガヤは 7 日間、オオムギは 3 日間栽培され、以降の各々の水耕栽培実験に使用された。

1/1 濃度の Hoagland and Arnon No.2 改変培地の組成は表 1 に示した。

表 1 Hoagland and Arnon No.2 改変培地の組成

塩	栄養素	Fe 充足培地 (+Fe)	Fe 欠乏培地 (-Fe)
KNO_3	N, K	6.0 mmol/L	6.0 mmol/L
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	N, Ca	4.0 mmol/L	4.0 mmol/L
$\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$	N, P	1.0 mmol/L
NaH_2PO_4	P	1.0 mmol/L
MgSO_4	Mg, S	2.0 mmol/L	2.0 mmol/L
H_3BO_3	B	3.0 $\mu\text{mol/L}$	3.0 $\mu\text{mol/L}$
MnSO_4	Mn, S	0.5 $\mu\text{mol/L}$	0.5 $\mu\text{mol/L}$
CuSO_4	Cu, S	0.2 $\mu\text{mol/L}$	0.2 $\mu\text{mol/L}$
ZnSO_4	Zn, S	0.4 $\mu\text{mol/L}$	0.4 $\mu\text{mol/L}$
H_2MoO_4	Mo	0.05 $\mu\text{mol/L}$	0.05 $\mu\text{mol/L}$
Fe-EDTA	Fe	20 $\mu\text{mol/L}$

培地の pH は 1.0 mol/L NaOH で pH 5.5 に調整された。

2.3 湿式灰化法、及び、主な元素分析法

本研究の測定に用いる試料溶液を作成する際に、分析試料の湿式灰化が必要な場合は、以下のように湿式灰化が行われた。

分析試料が植物体の場合、植物体は一定の重さになるまで+80 °Cで乾燥され、使用された。土壌の場合、土壌は風乾され2 mm の篩を通された後、使用された。その後、分析試料は、硝酸-過塩素酸法 (植物栄養実験法編集委員会 1990) を一部改変し、湿式灰化が行われた。すなわち、一定量の試料をトールビーカーに秤取し、硝酸を加え時計皿をのせて静かに加熱分解した。放冷後、加えた硝酸の1/5量の過塩素酸を加え、再び加熱した (硝酸/過塩素酸: v/v=5/1)。十分に加熱し、分解液中に有機物が見られなくなったら、加熱を止め、No. 5C ろ紙 (Toyo Roshi kaisha, Ltd. Tokyo, Japan) で分解液をろ過し分解液中のケイ酸等不溶解物を取り除き、脱イオン水で洗浄し、ろ液を100 mLに定容し、試料溶液とした。

また、本研究の実験で得られた植物体元素量、土壌からの元素溶出量や土壌中の元素量、また、ムギネ酸によって水酸化鉄ゲル (gelled Fe^{3+}) から溶出されたFe量など、本研究で行われた全ての元素分析では、各々の分析試料ごとに試料溶液を作成し、原子吸光分光光度計 (AA-6200, Shimazu, Kyoto)、または誘導結合プラズマ発光分光分析 (ICP-OES (ICPE-9000, Shimadzu, Kyoto)) を用いて、以下のように、目的元素を測定した。

原子吸光分光光度計での測定では、試料溶液を希釈して測定を行った。希釈の際には、測定溶液中の測定元素が全て0~4 ppmの濃度範囲に収まるように調

整され、また、濃塩酸 (conc. HCl) が測定溶液中で1%になるように加えられた。

さらに、Ca、及び、Mg の測定では、5%塩化ランタン溶液 (LaCl₂) も測定溶液中で0.2%になるように加えられ、目的元素を測定した。

ICP-OES での測定では、測定溶液を以下の手順で調製した。試料溶液中に濃硝酸 (conc. HNO₃) が含まれる場合、試料溶液を一定量トールビーカーに採取し、乾固させた後、conc. HCl を3 mL 加え、時計皿をのせて静かに加熱した。これに内部標準として100 ppm イットリウム (Y) を0.5 mL、マトリックスマッチングに conc. HNO₃ を2.5 mL 加えて、50 mL (0.67 N HNO₃) に定容して測定溶液とした。試料溶液中に conc. HNO₃ が含まれない場合、試料溶液は乾固せず、内部標準液を加え、マトリックスマッチングを行い、50 mL に定容して測定溶液とした。測定では検量線法を使用し、目的元素を測定した。

2.4 植物の Fe 吸収機構とムギネ酸

本研究では、ムギネ酸による土壌中金属元素の溶出量の測定や、植物体のムギネ酸分泌能力を検討している。ここでは、ムギネ酸について解説する。

一般的に、世界のアルカリ土壌では、土壌中の Fe が水酸化鉄 (Fe(OH)₃) として沈殿し、不可給化されている (Marschner 1986; 植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002; 山本 2008; Abadía J 2011; Carrow and Duncan 2012)。そのため、このような地域では Fe 欠乏クロロシスによる減収が問題となっている。

このような地域での Fe 欠ストレス応答として、双子葉類や非単子葉イネ科植

物は Fe^{3+} 還元力の増加や根圏への H^+ 放出や有機酸分泌などを行う機構をもち、この機構を Strategy I と呼ぶ (Marschner H 1986; 植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002)。これに対し、コムギ、オオムギ、イネなど世界の主要作物である単子葉イネ科植物は、Fe 欠ストレスに対して双子葉植物やイネ科以外の単子葉植物とは異なる Fe 欠ストレス応答を示す。

単子葉イネ科植物は、Fe 欠乏時にアミノ酸系キレート剤を根より多量に分泌し Fe^{3+} を可溶化吸収する (Takagi 1976; Takagi *et al.* 1984; Yoshida *et al.* 2004)。この物質は、水耕 Fe 欠オオムギ根の分泌物より単離、構造決定され、ムギネ酸 (mugineic acid; MA) と命名された。また、ムギネ酸と構造類似の物質群が、他のイネ科植物の単離構造決定されており、これら植物由来の Fe 運搬キレターを、ファイトファイトシデロフォア (phytosiderophore)、もしくはムギネ酸類 (mugineic acid family of phytosiderophores; MAs) と呼び、この MAs を分泌する単子葉イネ科植物特有の Fe 欠ストレス応答機構を Strategy II と呼ぶ (Marschner 1986; 植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002)。

根部から分泌された MAs によって、土壌中からキレート溶解された Fe^{3+} は、 Fe^{3+} -MAs に特異的なトランスポーターによって、根細胞に輸送され、導管を通過して地上部に輸送される (Kawai *et al.* 2001; Robert *et al.* 2004; Murata *et al.* 2006; Nozoye *et al.* 2011)。Fe 欠乏条件下における単子葉イネ科植物の Fe 欠乏耐性と、その植物の根部からの MAs の分泌能力には、明確な相関関係があり、同様の傾向を示すことが明らかになっている。主要単子葉イネ科植物の Fe 欠乏耐性、及

び、MAs 分泌能力の大小関係は以下の順である (Marschner H 1986; Kawai *et al.* 1988; 日本土壌肥料学会編 1990; Takagi 1991; Kawai *et al.* 1995)。

オオムギ>コムギ≒ライムギ>エンバク>トウモロコシ>ソルガム>イネ

また、MAs は Fe^{3+} と高い親和性を持つことが明らかになっている。例えば、石灰質土壌からの Fe 溶出実験において、微生物由来の Fe 運搬キレーターである FOB (Desferrioxamine B)、人工キレーターである EDTA (ethylenediaminetetraacetic acid) や、DTPA (diethylenetriaminepentaacetic acid) と MA の土壌からの Fe 溶出能を比較したところ、他のキレーターが Fe よりもアルミニウム (Al) や Ca をよく溶出するのに対して、MA は Al や Ca を微量溶出するが、ほとんど溶出せず、Fe をよく溶出することが示されている (Takagi *et al.* 1988)。この実験では、土壌 1 g あたり 0.5 μmol のキレーターを石灰質土壌に添加しており、MA の Fe 溶出量を他のキレーターと比較したとき、MA は DTPA の 3 倍、FOB の 5 倍の Fe を溶出した。これは、MA が Fe 錯体の安定度定数 (18.1) が小さいにもかかわらず、土壌からの Fe 溶出能力が他のキレーターよりも優れていることを示している (Takagi *et al.* 1988; 高城 1990; 植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002)。また、MA は Fe だけでなく、銅 (Cu)、亜鉛 (Zn)、マンガン (Mn) とも錯体形成をし、溶出することが確認されている (Takagi *et al.* 1988)。

また、MAs 分泌系は、昼夜の交代に伴う地温の変化を鋭く感知し、その放出時刻を自動的に調整する機能を備えており、根における MAs 分泌系の作動時間を常に夜明け後の定まった時間帯に当てはめる働きをする (Takagi *et al.* 1984;

高城 1990)。MAs は容易に微生物分解されるため、植物は微生物数の少ない旺盛に伸長する根の先端部で MAs を早朝に大量に分泌し、短時間で Fe とともに再吸収することにより、土壌中での微生物分解を最小限に抑えていると考えられる (Takagi *et al.* 1984; 高城 1990; 植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002; Yoshida *et al.* 2004)。

以上のように、主食作物である単子葉イネ科植物の Fe 獲得機構において、MAs は非常に重要な物質である。一般的に植物体の Fe 欠乏が問題になっているアルカリ土壌では、そこでの植物体の生育能力を MAs 分泌能力からも検討する必要がある。

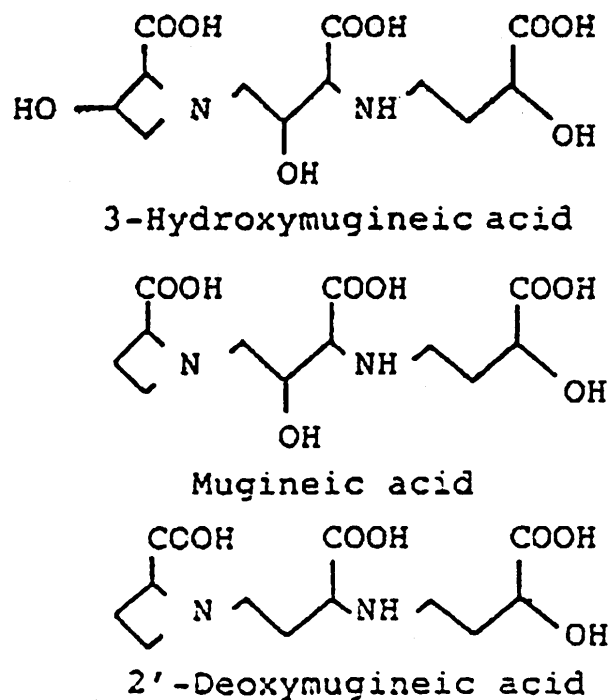


図 12 MAs の構造式 (Kawai *et al.* 1988)

2.5 ムギネ酸の準備

本研究で使用された結晶化された MA は、Takagi et al. (1984) の方法に従い水耕栽培された、Fe 欠乏オオムギの根洗液から単離精製された。核磁気共鳴 (NMR: Nuclear Magnetic Resonance) によって、得られた MA は純度がほぼ 100 % であることが証明された。

2.6 統計処理

本研究の実験は全て 3 連で行われ、得られたデータは、岩手大学内のコンピューター“HP proLiant DL320 G6”によって分散分析 (ANOVA) が行われた (SAS Institute 2011 2011)。全てのデータは Ryan-Einot-Gabriel-Welsch 多重範囲検定によって 5 %以内で有意差があるか評価された。全ての図表では、有意差があった場合、異なるアルファベットが記載された。

第三章 ソーダ質土壌の植物栄養生理学的特性

3.1 序論

一般的に、アルカリ土壌中の植物必須元素には、高い土壌 pH のため水酸化物や炭酸塩として沈殿するものが存在する。そのため、それら元素の可給度が低下し、植物体に欠乏症の危険が生じると言われる。アルカリ土壌の一つであるソーダ質土壌においても、この危険性は考えられる (Marschner 1986; 山本 2008; Abadía J 2011; Carrow and Duncan 2012)。しかし、pH 10 程度を呈するソーダ質土壌中元素の植物体可給度は一部の元素のみが調査され、可給度が不明確な元素が未だ存在する。

また、土壌のソーダ質化では腐植物質の分散も伴う (山本 2008)。そのため、ソーダ質土壌の金属元素の植物体可給度は、単に pH による金属元素のイオン化だけではなく、土壌のソーダ質化で分散した腐植物質による金属-腐植物質錯体の影響も考える必要がある (Zunino 1972; 山田 *et al.* 1987; 久馬 *et al.* 1997; Varanini and Pinton 2006)。

さらに、土壌中で金属と錯体形成する物質は、腐植物質だけではない。クエン酸やリンゴ酸などの有機酸はもちろん、ムギネ酸類 (MAs) などの植物由来のアミノ酸系キレート剤による MAs-金属錯体の影響も考慮する必要がある。特に、MAs はアルカリ条件下で不可給化している金属元素獲得のために、植物体が分泌する物質であるため、ソーダ質土壌の金属元素の可給性を検討するためには、MAs による金属溶出能力も検討する必要がある。

しかし、これらを総合的に考慮してソーダ質土壌中元素の植物体可給度を検

討した研究は、我々の知る限りでは存在しない。

本実験は、ソーダ質土壌での植物生育に影響する可能性がある土壌の化学的特性を明らかにすること、また、ソーダ質土壌根圏中の植物の栄養素の可給度を検討することで、ソーダ質土壌の植物栄養生理学的特性を明らかにすることを目的として行われた。

3.2 材料と方法

本実験では、以下の三種類の土壌が用意された。

- (1) ソーダ質土壌: 中華人民共和国吉林省大安市郊外 (2010年6月採取) (Liu *et al.* 2001; Wang *et al.* 2009)
- (2) 石灰質土壌: トルコ共和国コンヤ盆地 (Inoue and Saito 1997)
- (3) 黒ボク土: 日本国岩手県金ヶ崎町六原 (Shoji *et al.* 1993)

ソーダ質土壌を採取した大安市周辺は、Songnen 平原の中でも土壌のソーダ質化が深刻化している地域の一つである (Liu *et al.* 2001; Wang *et al.* 2009)。

3.2.1 土壌の化学的特性の検討

各土壌は風乾され、2 mm の篩を通された後、化学的特性が調査された: 土壌 pH, 土壌 EC, 交換性陽イオン量 (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}), 陽イオン交換容量 (cation exchangeable capacity: CEC), 交換性 Na 率 (exchangeable sodium percentage: ESP), 可給態 P 含量, 水溶性 $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ 濃度, 金属元素 (Fe, Al, Mn, Cu, Zn) 含量。

土壌 pH、及び、土壌 EC は、土壌と脱イオン水を一定の質量比で混合し (pH:

土壌: 脱イオン水=1: 2.5、EC: 土壌: 脱イオン水=1: 5)、その土壌懸濁液から、pH/EC メーター (D-54, Horiba Co.) を用いて測定した (亀和田 1997)。交換性陽イオン量、及び、CEC は溶出液として pH 7 の酢酸アンモニウム溶液 (1.0 mol/L NH₄-acetate) を使用し、セミマイクロ Schollenberger 法 (亀和田 1997) を用いて測定された。1.0 mol/L NH₄-acetate で溶出された溶液中の金属元素量を、ICP-OES で測定することで、交換性陽イオン量を測定した。また、溶出した土壌中のアンモニウムイオン (NH₄⁺) を塩化カリウム溶液 (100 g/L KCl) を用いて溶出し、その溶出液中の窒素 (N) 量をホルモール滴定法 (早川 2011) で測定し、CEC を測定した。また、交換性 Na 率は {ESP= (交換性 Na⁺量/CEC) ×100} の式で定義される (山本 2008)。そのため、交換性 Na⁺量と CEC の値から、ESP は計算された。可給態 P 含量は、ソーダ質土壌と石灰質土壌はオルセン法で、黒ボク土はトルオーグ法で分析試料を作成し (南条 1997)、ICP-OES で P 含量を測定した。水溶性 CO₃²⁻/HCO₃⁻濃度は、波多野 (2003) の方法によって測定された。金属元素含量は、各土壌 1 g を湿式灰化し、ICP-OES を用いて測定した。

3.2.2 土壌中の水溶性イオン、及び、土壌からの金属溶出におけるキレート剤の影響の検討

各土壌は風乾され、2 mm の篩を通され、土壌 1 g に対し 5 μmol のキレート剤が添加されるように調製し、環境庁告示第 46 号 (1991) 付表に掲げる方法を一部改変して、各土壌からの水溶性イオン量、及び、キレート剤による金属溶出量を測定した。すなわち、各土壌 1 g を遠沈管に入れ、0.167 mmol/L の各キレ

ーター (MA, FOB, EDTA, DTPA) を含む溶液 30 mL を添加し、30 °C の恒温室内に設置された振とう機で 6 h 振とうされた。Control にはキレート溶液ではなく脱イオン水を使用した。その後、遠沈管は 20 °C, 20 min, 3000 rpm で遠心分離され、上澄液を孔径 0.1 μm のメンブレンフィルターでろ過し、試料溶液とした。本実験では、脱イオン水とキレート剤で溶出された Fe, Cu, Zn, Mn, Al の溶出量を、ICP-OES を用いて検量線法で測定した。また本実験では、脱イオン水で溶出されたケイ素 (Si), ホウ素 (B), コバルト (Co), ニッケル (Ni), 鉛 (Pb) を水溶性であると定義し、その溶出量を、ICP-OES を用いて検量線法で測定した。また、ソーダ質土壌と石灰質土壌のみ、脱イオン水で溶出された P を水溶性であると定義し、その溶出量を ICP-OES を用いて検量線法で測定した。本実験では、Y による内部標準液は添加せず、試料溶液を 5 mL 採取し、0.67 N HNO_3 のマトリックスマッチングのみ行い、全量を 10 mL に調整し、測定溶液を作成し、測定を行った。

3.3 結果

本実験で使用したソーダ質土壌は、pH, EC, ESP において、他の土壌と比較して最も高い値を示した (表 2)。また、ソーダ質土壌の CEC は黒ボク土の 1/3 程度であり、石灰質土壌の約 1.04 倍とほぼ同程度であった (表 2)。さらに、ソーダ質土壌でのみ水溶性 CO_3^{2-} は検出された。また、水溶性 HCO_3^- 量はソーダ質土壌が他の土壌と比較して、最も高い値を示し、その値は石灰質土壌の約 4.3 倍、

黒ボク土の約 13 倍であった (表 2)。

各土壌の可給態 P 含量を測定すると、ソーダ質土壌の可給態 P 含量は石灰質土壌の約 1.07 倍とほぼ同程度の値であったが、黒ボク土では検出下限値以下という低い値であった (表 2)。また、可給態 P 量の 1/5 程度の水溶性 P がソーダ質土壌では検出されたが、石灰質土壌では、水溶性 P 量は検出下限値以下であった (表 2)。

また、今回の実験では、Co, Ni, Pb の脱イオン水による溶出は全ての土壌で確認されず、全て検出下限値 (Co, Ni, Pb=0.04 mg/kg) 以下であった (data not shown)。Si, B の脱イオン水による溶出が全ての土壌で確認された。特に、ソーダ質土壌では、他の土壌と比較して多量の Si が脱イオン水で溶出し、その溶出量は石灰質土壌の約 20 倍、黒ボク土の 40 倍以上という高い値であった。ソーダ質土壌の水溶性 Si 量は、可給態 P 量の約 5 倍以上という高い値を示した (表 2)。モル数に換算しても、可給態 P 量は 9.85 $\mu\text{mol/g}$ 、水溶性 Si 量は 57.0 $\mu\text{mol/g}$ であり、可給態 P の約 6 倍の物質量的水溶性 Si が含まれていた。また、B は全ての土壌で溶出したが、石灰質土壌で最も溶出量が多かった。ソーダ質土壌の B 溶出量は石灰質土壌の約 90 % 程度、黒ボク土の約 3 倍程度であった (表 2)。

各土壌の交換性陽イオン量は表 3 に示した。他の土壌と比較して、ソーダ質土壌の交換性 Na^+ 量は最も高い値であり、石灰質土壌の約 16 倍、黒ボク土の約 50 倍であった。しかし、交換性 K^+ 量は最も低い値であった。また、ソーダ質土壌の交換性 Ca^{2+} 、及び、 Mg^{2+} 量は、どちらも黒ボク土より高い値であったが、

石灰質土壌よりも低い値であった。

また、ソーダ質土壌は、他の土壌と比較して、Fe, Al, Mn, Cu, Zn 含量が最も低い値であった (表 4)。

表 2 各土壌の化学性①

	ソーダ質土壌	石灰質土壌	黒ボク土
pH (H ₂ O)	9.59± 0.0120	8.36± 0.0233	4.94± 0.0467
EC (dS/m)	3.85± 8.82×10 ⁻³	0.707± 0.0150	0.243± 8.82×10 ⁻⁴
CEC (cmol _c /kg)	14.1± 0.523	13.6± 0	43.9± 2.09
ESP (%)	88.5± 0.324	5.80± 0.0667	0.561± 0.0288
可給態 P (mg/g)	0.305± 0.0419	0.286± 0.0278	LD
水溶性 P (mg/g)	0.0654± 6.93×10 ⁻⁴	LD
水溶性 Si (mg/g)	1.60± 0.0643	0.0842± 1.11×10 ⁻³	0.0349± 1.56×10 ⁻⁴
水溶性 B (mg/g)	4.42×10 ⁻³ ± 1.31×10 ⁻⁵	5.09×10 ⁻³ ± 4.01×10 ⁻⁵	1.43×10 ⁻³ ± 5.29×10 ⁻⁶
水溶性 CO ₃ ²⁻ (cmol _c /kg)	0.0255± 5.0×10 ⁻⁵	LD	LD
水溶性 HCO ₃ ⁻ (cmol _c /kg)	2.85± 5.0×10 ⁻³	0.665± 1.5×10 ⁻³	0.220± 0

EC (electrical conductivity): 電気伝導度, CEC (cation exchange capacity, ESP): 陽イオン交換容量, ESP (exchangeable sodium percentage): 交換性 Na 率。

データは全て、平均値 ± 標準誤差 (standard error: SE) で表された。

LD (lower than detectable level) は検出下限値以下を示す。

検出下限値: 可給態 P, 水溶性 P=0.02 (mg/kg)、水溶性 CO₃²⁻=0.01 (cmolc/kg)

表 3 各土壌の化学性②: 交換性陽イオン量

	ソーダ質土壌	石灰質土壌	黒ボク土
Na⁺ (cmol_c/kg)	12.5± 0.417	0.790± 9.06×10 ⁻³	0.250± 9.06×10 ⁻⁴
K⁺ (cmol_c/kg)	0.45± 1.07×10 ⁻³	0.580± 0.0128	0.920± 7.46×10 ⁻³
Ca²⁺ (cmol_c/kg)	10.7± 0.0520	15.3± 0.0520	2.68± 0
Mg²⁺ (cmol_c/kg)	1.25± 0.0223	3.12± 0.0103	0.650± 5.14×10 ⁻³

データは全て、平均値 ± 標準誤差 (standard error: SE) で表された。

表 4 各土壌の化学性③: 金属元素含量

	ソーダ質土壌	石灰質土壌	黒ボク土
Fe (mg/g)	15.8± 0.221	22.0± 0.231	39.4± 1.22
Al (mg/g)	21.1± 0.581	32.4± 0.832	56.1± 2.40
Mn (mg/g)	0.339± 0.0223	0.469± 0.0376	0.447± 0.0156
Cu (mg/g)	6.87×10 ⁻³ ± 0.133×10 ⁻³	9.20×10 ⁻³ ± 0.611×10 ⁻³	35.7×10 ⁻³ ± 3.06×10 ⁻³
Zn (mg/g)	22.0×10 ⁻³ ± 1.11×10 ⁻³	28.8×10 ⁻³ ± 2.0×10 ⁻⁴	0.109± 4.93×10 ⁻³

データは全て、平均値 ± 標準誤差 (standard error: SE) で表された。

各土壌からの金属溶出におけるキレート剤の影響を確認すると、ソーダ質土壌では脱イオン水で Fe が溶出し、キレート剤添加による Fe 溶出量の有意な増加は確認されず、溶出量は脱イオン水による溶出量と同程度であった。また、全ての処理区の Fe 溶出量は、他の土壌よりも著しく高かった (図 13)。

しかし、石灰質土壌と黒ボク土では脱イオン水では Fe は溶出せず、またキレート剤添加による Fe 溶出量の増加が確認された (図 13)。石灰質土壌では、MA と DTPA の添加によって、黒ボク土では全てのキレート剤添加によって Fe 溶出量の有意な増加が確認された (図 13)。どちらの土壌でも MA の添加による Fe 溶出量の増加が最も高かった (図 13)。

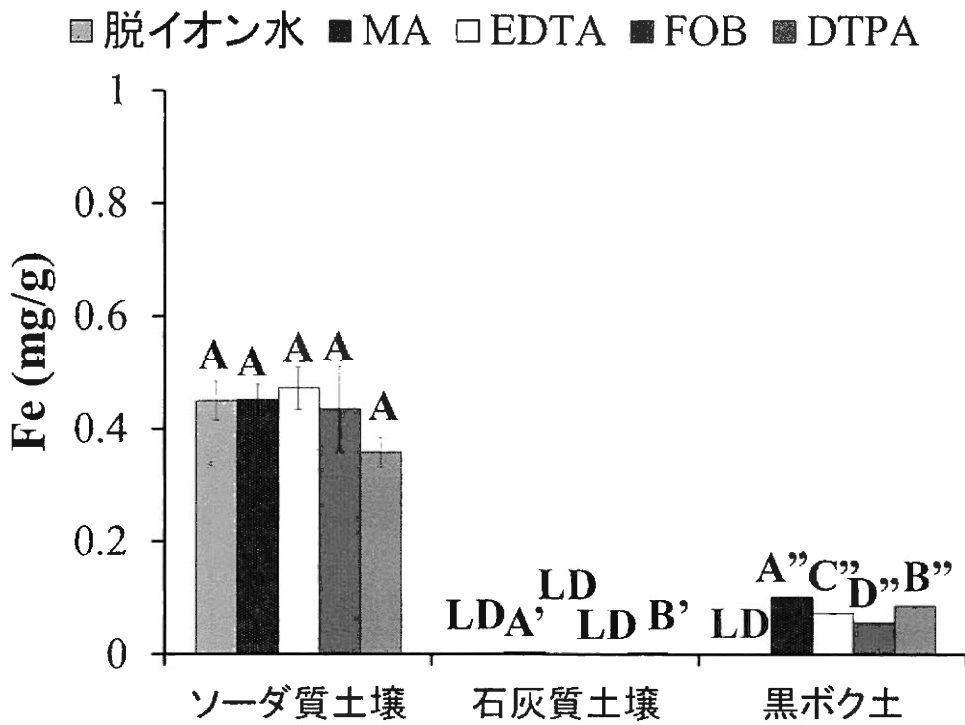


図 13: 各土壌からの Fe 溶出におけるキレート剤の影響

ソーダ質土壌: $F=2.90$. 石灰質土壌: $F=910, P<0.0001$.

黒ボク土: $F=3870, P<0.0001$.

Al 溶出量においても Fe と同様の傾向が見られた。ソーダ質土壌では脱イオン水で Al が溶出し、キレート剤添加による Al 溶出量の有意な増加は確認されず、溶出量は脱イオン水による溶出量と同程度であった。また、全ての処理区の Al 溶出量は、他の土壌よりも著しく高かった (図 14)。また、石灰質土壌では FOB 添加でのみ Al 溶出の増加が確認され、黒ボク土では、EDTA, FOB, DTPA で Al 溶出量の増加が確認された。また、黒ボク土では脱イオン水による Al の溶出が確認されたが、Al 溶出量はソーダ質土壌の 1/20 以下であった (図 14)。

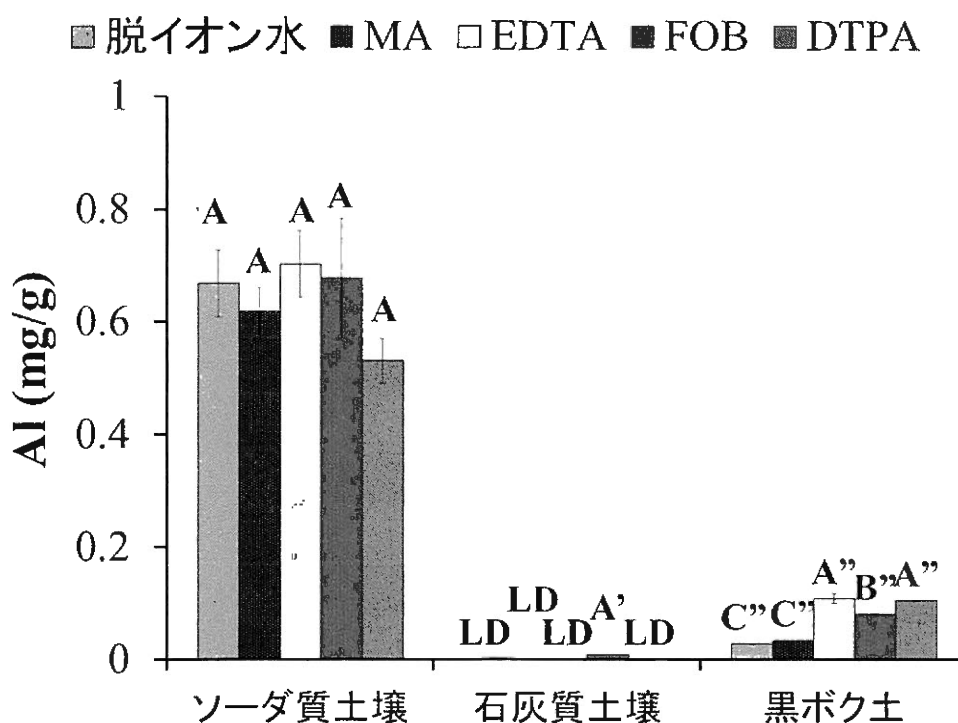


図 14: 各土壌からの Al 溶出におけるキレート剤の影響

ソーダ質土壌: $F=3.17$. 石灰質土壌: $F=4193, P<0.0001$.

黒ボク土: $F=296, P<0.0001$.

Mn 溶出におけるキレート剤の影響は図 15 に示した。ソーダ質土壌では、EDTA、FOB、DTPA の添加による有意な Mn 溶出量の増加が確認された。また、石灰質土壌では、全てのキレート剤添加によって Mn 溶出量は増加したが、黒ボク土では、EDTA 添加によってのみ、Mn 溶出量が著しく増加した。また、ソーダ質土壌と黒ボク土では、脱イオン水による Mn 溶出が確認され、ソーダ質土壌が約 1.3 倍高い溶出量を示した。しかし、石灰質土壌では、脱イオン水による Mn の溶出は確認されなかった。

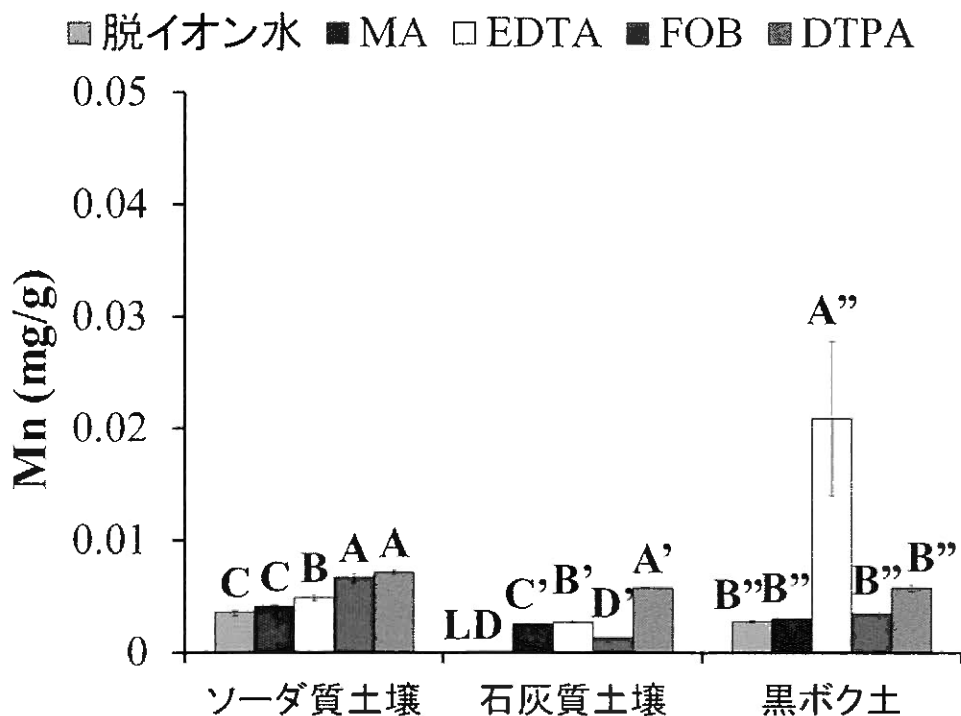


図 15: 各土壌からの Mn 溶出におけるキレート剤の影響

ソーダ質土壌: $F=101, P<0.0001$. 石灰質土壌: $F=10313, P<0.0001$.

黒ボク土: $F=19.0, P=0.0001$.

Cu 溶出におけるキレート剤の影響は図 16 に示した。ソーダ質土壌では、MA、及び、DTPA の添加により、有意な Cu 溶出量の増加が確認された。石灰質土壌と黒ボク土では、どちらも MA, EDTA, DTPA によって有意に Cu 溶出量が増加し、全ての土壌において MA による Cu 溶出量が最も高かった。さらに、ソーダ質土壌と黒ボク土では、脱イオン水による Cu 溶出が確認されたが、ソーダ質土壌からの Cu 溶出量は黒ボク土よりも 50 倍以上も高かった。

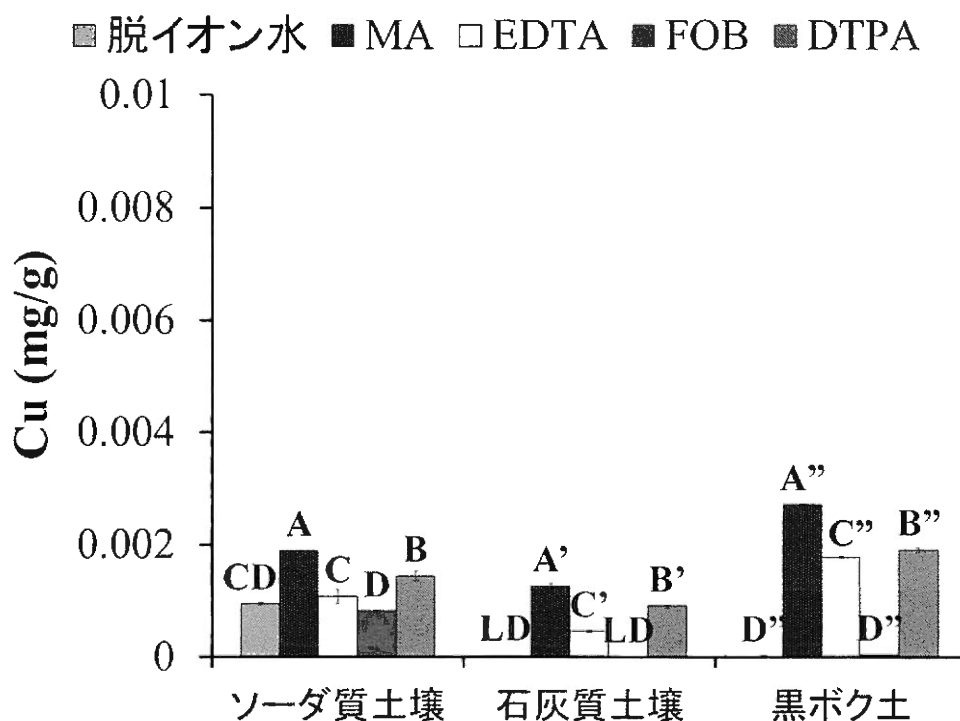


図 16: 各土壌の Cu 溶出におけるキレート剤の影響

ソーダ質土壌: $F=117, P<0.0001$. 石灰質土壌: $F=1388, P<0.0001$.

黒ボク土: $F=9669, P<0.0001$.

Zn 溶出におけるキレート剤の影響は図 17 に示した。ソーダ質土壌では、EDTA 添加によってのみ、有意な Zn 溶出量の増加が確認された。石灰質土壌と黒ボク土では、MA, EDTA, FOB 添加で有意な Zn 溶出量の増加が確認された。また、ソーダ質土壌と黒ボク土では、脱イオン水による Zn 溶出が確認され、ソーダ質土壌が約 2.3 倍高い溶出量を示した。

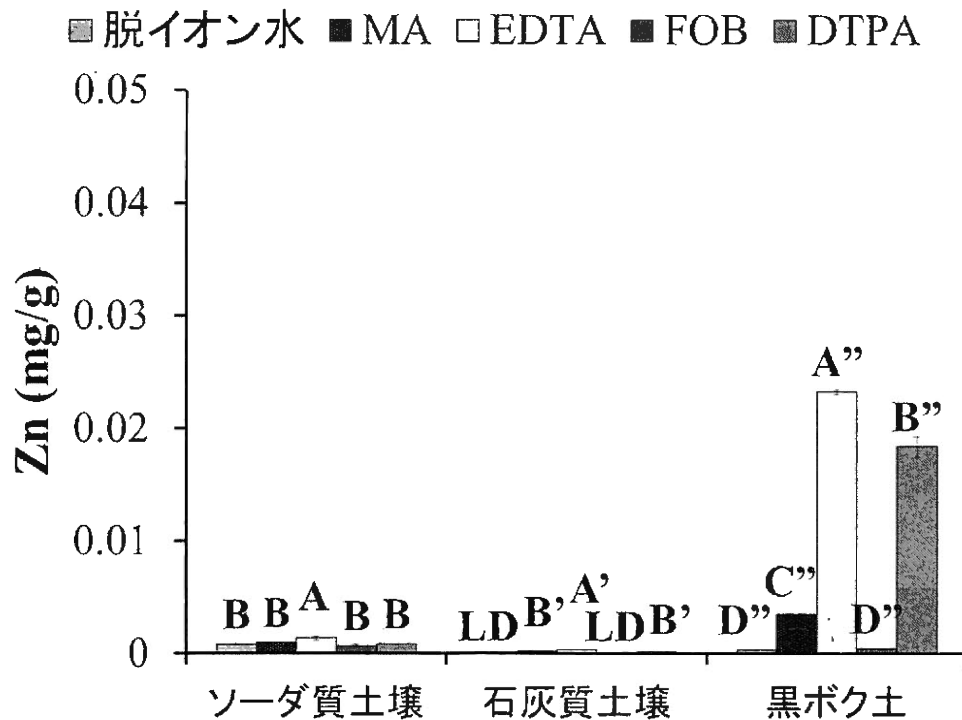


図 17: 各土壌の Zn 溶出におけるキレート剤の影響

ソーダ質土壌: $F=15.5, P=0.0003$. 石灰質土壌: $F=90.6, P<0.0001$.

黒ボク土: $F=1990, P<0.0001$.

3.4 考察

本実験で使用したソーダ質土壌は、 $\text{pH}=9.59$, $\text{EC}=3.85$, $\text{ESP}=88.5$ という高い値を示した。これはソーダ質土壌の定義に一致する (Bear 1964; 日本土壌肥料学会 1991; 山本 2008; Wang *et al.* 2009)。ソーダ質土壌の CEC は 14.1 で、黒ボク土の 1/3 程度の低い値で石灰質土壌と同程度の値であり、土壌のソーダ質化で生じる植生減退による土壌に蓄積する有機物の不足や、腐植物質の分散によって CEC が低い可能性がある (山本 2008)。本実験で使用したソーダ質土壌は、他の土壌よりも交換性 Na^+ 量が高く (表 3)、また、水溶性 CO_3^{2-} , HCO_3^- はどちらも他の土壌よりも高い値を示していた。以上のことから、このソーダ質土壌はソーダ質化が重度に進行していると考えられる。

一般的にソーダ質土壌は多量の交換性 Na^+ を含む (山本 2008)。本実験で使用したソーダ質土壌は $\text{ESP}=88.5$ と高い値を示すが、交換性 Ca^{2+} 量も交換性 Na^+ 量の約 85 %程度と高い値を示していたことから (表 3)、必ずしも陽イオン交換部のほとんどが Na^+ に占められているわけではなく、一部の Na^+ は Na_2CO_3 、及び、 NaHCO_3 の形態で土壌中に存在し、土壌溶液中には存在すると考えられる。

本実験で使用した土壌の可給態 P は、 $\text{pH} 4.94$ という強酸性を示した黒ボク土では検出されず、 $\text{pH} 8.36$ の中アルカリ性の石灰質土壌や、 $\text{pH} 9.59$ の高アルカリ性のソーダ質土壌で検出された (表 3)。ソーダ質土壌の可給態 P 量は、石灰質土壌と比較して同程度であった。アルカリ土壌で可給態 P 量が多いという本実験の結果は、一般的な土壌 pH と P 可給度の関係とほぼ一致するものである

(図 9)。さらに、ソーダ質土壌では可給態 P の約 1/5 が水溶性であり、容易に溶出された (表 2)。そのため、ソーダ質土壌の P は石灰質土壌よりも、植物体により容易に吸収利用される可能性がある。

また、全ての土壌から Si は溶出したが、ソーダ質土壌からは脱イオン水で最も多量の Si が溶出した (表 2)。このソーダ質土壌における、水による多量の Si の溶出の要因として、高アルカリ条件により土壌中の Si が溶出したことが考えられる。Si は粘土鉱物の構成元素であり (久馬 *et al.* 1997)、O を除けば土壌中に最も多く含まれる元素である (図 20)。半金属である Si はアルカリ条件で溶解する (Paik *et al.* 2001)。例えば、二酸化ケイ素 (SiO_2) は pH 9 以上の高アルカリ条件になると、溶解性が急激に増加し、 HSiO_4^{3-} や SiO_4^{4-} のようなケイ酸イオン種となり溶出することが知られている (Paik *et al.* 2001)。ソーダ質土壌は pH 9 以上の高アルカリ条件を呈するため、この SiO_2 などの土壌中の Si の溶出が生じ、ソーダ質土壌の試料溶液中には多量の Si が溶出したと考えられる。また、本実験の Si 測定は、全て ICP-OES を使用して検量線法で測定している。この場合、試料溶液中に Na^+ や K^+ などのプラズマ発光に多量のエネルギーを使うイオンが含まれていると発光干渉を受け、Si イオン種の発光エネルギーが少なくなり、Si のプラズマ発光が弱まることで、実際の Si 含量よりも少なく測定される可能性がある。そのため、実際にはより多くの水溶性 Si がソーダ質土壌には存在する可能性がある。Si は一部の種子植物の有用元素である (松永 2004)。イネはよくケイ酸イオンを吸収するため、ケイ酸イオンの積極的な吸収機構の存在が示

唆されている (植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002)。ソーダ質土壌から溶出する Si はケイ酸イオンの形態をとると考えられるため、ソーダ質土壌は植物体 Si 可給度が高い特性を持つことが示唆される。

また、B も全ての土壌から溶出したが、溶出量は石灰質土壌が最も多く、次いでソーダ質土壌が、そして、黒ボク土が最も溶出量が少なかった。B の溶出はソーダ質土壌に特有のものではなく、アルカリ土壌で一般的に起こるものであった。B は pH 8.5 以上で溶出量が増加し可給度が増すという報告があり (表 9)、本実験の結果はこの報告と一致する。

Fe, Al, Mn, Cu, Zn 溶出において、ソーダ質土壌は他の土壌と比較して、脱イオン水による溶出量が最も高かった (図 13-17)。ソーダ質土壌はこれらの金属元素含量が最も低いため (表 4)、土壌中の金属元素存在量は、この高い金属溶出量の要因ではない。

このソーダ質土壌の、脱イオン水による高い金属溶出量の要因として、高アルカリ条件での金属元素のイオン化による溶出の可能性が考えられる。一般的に、高アルカリ条件では、Fe は $\text{Fe}(\text{OH})_4^-$ の陰イオンの形態に変化することが知られているが (Lindsay 1995)、土壌-Fe の化学的平衡関係が成り立つ条件下で、pH 9 では $\text{Fe}(\text{OH})_4^-$ の存在量は 10^{-10} mol/L 程度である。pH 10 であっても、植物体の利用可能な Fe の限界濃度である 10^{-8} mol/L を下回ることが Lindsay (1995) の報告から考えられる。そのため、ソーダ質土壌の高い Fe 溶出量には他の要因も考えられる。

しかし、Feと同様にAlも高アルカリ条件では、 Al(OH)_4^- の陰イオンの形態に変化することが知られているが (Jones 1961)、高アルカリ条件でAlは Al(OH)_4^- の形態で多量に溶出するという、Feとは異なる性質を持つ。例えば、全Al濃度が $10\ \mu\text{M}$ のAl溶液をpH 8.7に調整すると、全Al種のうち、 Al(OH)_4^- 濃度は $9.29\ \mu\text{M}$ であった (Kinraide 1990)。また、pH 9.5の水耕栽培用の栄養溶液中にAl濃度が5, 10, 15, 20, $25\ \mu\text{M}$ となるように調整した場合、全てのAl濃度溶液中で全Al種のうち、 Al(OH)_4^- は80-95%の存在量を占めていたという報告もある (Kopittke *et al.* 2004)。このように、高アルカリ条件でAlは Al(OH)_4^- として容易に溶出する。また、地殻中に最も存在量の多い金属元素はAlであり、約8%も存在する (図 20)。本実験で使用したpH 9.59という高いアルカリ性を呈するソーダ質土壌に多量に含まれるAlも、 Al(OH)_4^- として溶出した可能性が高い。おそらく、ソーダ質土壌に見られる多量のAl溶出量の約90%以上は、この Al(OH)_4^- の形成に起因すると考えられる。

また、アルカリ条件下でMnは、イオン種である Mn^{2+} が極めて不安定な存在形態であるため、直ちに Mn^{3+} に参加される。この Mn^{3+} も不安定な存在形態であるため、 Mn^{2+} と Mn^{4+} の不均衡な関係になり、 Mn^{4+} は MnO_2 を形成して黒色沈殿し、 Mn^{2+} と Mn^{3+} は酸化還元程度によって存在量に変化し (Wekesa *et al.* 2011)、高アルカリ条件でこれらのイオン種のMnが様々なイオンと沈殿する (Cornell and Giovanoli 1987)。実際にMnを含む水溶液をpH 9.98に調整すると、89.49%のMnが沈殿したという報告もある (Balintova and Petrilakova 2011)。

また、Cu の陰イオンである $\text{Cu}(\text{OH})_4^{2-}$ は pH 12 以上の強アルカリ条件で生成される報告があるが (Ottaviani and Martini 1980)、pH 10 では沈殿していると考えられる。

また、Zn は両性元素であり、高アルカリ条件で $\text{Zn}(\text{OH})_4^{2-}$ として溶解するが、pH 4-12 の範囲では、水酸化亜鉛(II) ($\text{Zn}(\text{OH})_2$) として沈殿しているとする報告がある (Zhang 1996)。

このようにソーダ質土壌からの、脱イオン水による高い Fe, Al, Mn, Cu, Zn 溶出量の要因として、高アルカリ条件によるイオン化が考えられるのは Al のみであり、その他の元素は他の要因が考えられる。

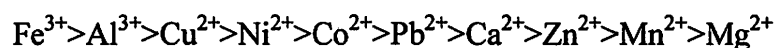
他の要因の一つとして、粘土粒子の親水性コロイド ($< 0.1 \mu\text{m}$) に結合した金属による金属-粘土粒子体が考えられる (Mazvila *et al.* 2008)。土壌のソーダ質化によって粘土-腐植複合体の粘土粒子が Na^+ によって飽和されると、粘土粒子はコロイドとなって分散し微細になる (Endo *et al.* 2002; 山本 2008)。これにより、本実験の試料溶液の作成に使用した、孔径 $0.1 \mu\text{m}$ のメンブレンフィルターを通過するほど微細になった粘土粒子の親水性コロイド ($< 0.1 \mu\text{m}$) に金属が結合し金属-粘土粒子体が形成されたことで、ソーダ質土壌の試料溶液は脱イオン水でも高い金属溶出量を示した可能性が考えられる。

また、ソーダ質土壌の高 pH により、実験の過程で腐植物質の分散が生じ (山本 2008; Motojima *et al.* 2012)、多量のフルボ酸や腐植酸が試料溶液中に溶出したことで、これらの酸による金属-腐植物質錯体が形成され、ソーダ質土壌は最も

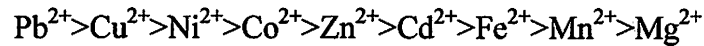
高い脱イオン水による溶出量を示したことも考えられる。一般的に、土壌からフルボ酸と腐植酸を抽出し分別する場合、 Na_2CO_3 溶液などの高アルカリ溶液を使用する (図 18)。ソーダ質土壌中には、 Na_2CO_3 、及び、 NaHCO_3 が存在する可能性が高く、これによりキレート剤を添加せずとも、脱イオン水でフルボ酸や腐植酸が溶出し、ソーダ質土壌の試料溶液中に金属-腐植物質錯体が形成されたと考えられる。Pinton *et al.* (1999) や Cesco *et al.* (2002) では、この水で溶出する腐植物質を Water-Extractable Humic Substances: WEHS と表現している。また、この試料溶液中で生じたと考えられる WEHS の溶出の過程は、自然条件下の土壌のソーダ質化の過程で腐植物質の分散が生じる要因である可能性が高い (山本 2008)。図 19 は、脱イオン水をソーダ質土壌に重量体積比 1:1 で透過させた後の透過液の写真である。このように、ソーダ質土壌は水を透過させただけでも容易に腐植物質の分散が生じ、透過液は黒色を呈する。今回の実験では、実験過程で 6 h の振とうを行ったため、ソーダ質土壌の試料液中では腐植物質の分散が促進された可能性が極めて高い。

土壌中の腐植物質が金属元素と錯体形成し、植物体の金属栄養に寄与しているという報告は多く存在する (Zunino 1972; 山田 *et al.* 1987; 久馬 *et al.* 1997; Pinton *et al.* 1998; 1999; Varanini and Pinton 2006)。

Irving-Williams の序列によると、フルボ酸の場合、錯体の安定度は以下の順序となる (久馬 *et al.* 1997)。



また、腐植酸の錯体の安定度は以下の順序となる (Varanini and Pinton 2006)。



そのため、試料溶液中のフルボ酸と腐植酸は Fe, Mn, Cu, Zn と錯体形成していると考えられる。また、Al に関しても、大部分は $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ として溶出していると考えられるが、一部はフルボ酸や腐植酸と錯体形成して溶出したと考えられる。

また、ソーダ質土壌からの金属溶出において、キレート剤の影響が見られにくい要因として、Al は高アルカリ条件による $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ の形成が主な要因として考えられるが、Fe, Al, Mn, Cu, Zn の全ての金属元素において、この金属粘土粒子体と、フルボ酸や腐植酸により金属-WEHS が形成されていることの影響が考えられる。実際に他の土壌で添加による溶出量の有意な増加が見られるキレート剤でも、ソーダ質土壌では影響が不明瞭になり、添加による溶出量の有意な増加が見られにくい。これは、ソーダ質土壌では脱イオン水による溶出量が多いため、バックグラウンドが高くなったこと、また、実際の試料溶液中には添加されたキレート剤によって溶出された金属だけでなく、金属粘土粒子体や、フルボ酸や腐植酸による金属-WEHS が存在するため、添加されたキレート剤の影響が不明瞭になったと考えられる。

一般的に、地球の地殻中に含まれる金属元素では Al、次いで Fe が多く、Mn, Cu, Zn の存在量は Al, Fe と比較してはるかに少ない (Clarke and Washington 1924)。そのため、金属-WEHS が実際に試料溶液中で形成されると、最も存在量が多いのは Fe-WEHS と Al-WEHS であると考えられる。実際に、ソーダ質土壌におい

て、Fe, Alの脱イオン水による溶出量は、Mn, Cu, Znの溶出量よりも極めて高い。また、他の土壌よりも溶出量の増加は少ないものの、ソーダ質土壌では Mn, Cu, Znのキレート剤添加による溶出量の増加が見られるが、Fe, Al溶出量には見られない。この事実は、本実験で金属-WEHSが形成された可能性を高める。

本実験では、Ni, Co, Pbの溶出量のキレート剤添加による影響は確認されなかった。また、これらイオンもフルボ酸や腐植酸と錯体形成をするにも関わらず、脱イオン水による溶出は確認されなかった。これは、地殻中のこれら元素の存在量が極めて微量であったことが要因であると考えられる。一般的に、地球の地殻中では、酸素 (O)、半金属元素 Si、金属元素 Al, Feが多く、Ni, Co, Pbのような元素の含有量は微量である。Co, Pbの地殻中の存在量は、Mn, Cu, Znの存在量と比較してより少ない。これにより、溶出した腐植物質と Co, Pbの錯体形成量は微量であり、溶出量は検出下限値以下であったと考えられる (Clarke and Washington 1924)。しかし、NiはMnよりも地殻中の存在量は少ないものの、Cu, Znよりは多い (Clarke and Washington 1924)。錯体安定度を考慮しても、フルボ酸や腐植酸はNiと錯体形成していると考えられるが、本実験ではNiの溶出量は全ての土壌で検出下限値以下であった。これは、本実験ではICP-OESを測定に使用したため、Niの発光波長に近接した発光波長の元素が多量に存在したことによる発光干渉、また、Na⁺やK⁺などのイオンの発光にエネルギーを多く使われ、Niの発光エネルギーが不十分であり、Niのプラズマ発光が妨害されたことに起因する可能性が考えられる。ソーダ質土壌からNiが水で溶出するか、今後

さらなる研究が必要である。

このようにソーダ質土壌では、 $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ の形成、及び、金属-粘土粒子体や金属-WEHSの形成により、脱イオン水によるFe, Al, Mn, Cu, Znの溶出量が多い特徴をもつことが示唆された。水溶出液中に $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ が形成される可能性が高く、実際に $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ は植物体に吸収され毒性を示すことが報告されていることから (Jones 1961; Kinraide 1990; Kopittke *et al.* 2004)、ソーダ質土壌のAl可給度は高いことが示唆される。しかし、ソーダ質土壌のFe, Mn, Cu, Znは、水溶出量が多いために植物体への可給度が大きいとは必ずしも言えない。

一般的に、土壌中の可給態のFe, Mn, Cu, ZnはDTPA溶出により、近似的に評価されている (Carrow and Duncan 2012)。実際に、ソーダ質土壌のFe, Mn, Cu, Znの溶出量は、脱イオン水よりもDTPA添加溶液の方が多く、溶出量を他の土壌と比較すると、Fe溶出量は石灰質土壌の約150倍で黒ボク土の約4倍であり、Mn溶出量は石灰質土壌の約1.25倍で黒ボク土の約1.24倍とほぼ同程度である。また、Cu溶出量は石灰質土壌の1.59倍で黒ボク土の約75%、そしてZn溶出量は石灰質土壌の約6倍で黒ボク土の約4.5%と、どちらも黒ボク土よりも低い値となった。以上のことから、Fe, Mn, Cu, Znの中で、他の土壌と比較して、ソーダ質土壌での植物体可給度が明確に高いと考えられる微量必須金属元素はFeであるが、このソーダ質土壌のDTPAによるFe溶出量には、Fe-金属粒子体とFe-WEHSも含まれていると考えられるため、これらの植物体への栄養的価値も考慮して、ソーダ質土壌でのFe可給度を考察する必要がある。

Cesco *et al.* (2000) は、WEHS が、 $\text{Fe}(\text{OH})_3$ から Fe を溶出し、Fe-WEHS を形成することを示した。また、フルボ酸や腐植酸による Fe-WEHS が植物体の Fe 栄養に有用であることは報告されている (Pinton *et al.* 1998; 1999; Cesco *et al.* 2002)。Fe-WEHS が根細胞の細胞膜表面に存在する Fe^{3+} -錯体還元酵素を活性化させ、Fe-WEHS に結合している Fe^{3+} を Fe^{2+} に還元すると共に、 H^+ -ATPase 活性を高め、さらなる栄養吸収を促すことが Strategy I 植物で報告されている (Pinton *et al.* 1999)。また、Yehuda *et al.* (1996) は、微生物由来のシデロフォアなどの他の Fe^{3+} -錯体と配位子交換により、MAs は Fe^{3+} と錯体形成することを示しており、この MAs の配位子交換は Fe^{3+} -WEHS との間にも生じることが報告されている (Cesco *et al.* 2000)。そして、様々な報告や研究をもとに、Cesco *et al.* (2002) は、Strategy I 植物は、細胞膜表面の Fe^{3+} -錯体還元酵素によって Fe^{3+} -WEHS の Fe^{3+} を Fe^{2+} に還元することで、 Fe^{3+} -WEHS を直接的に吸収利用すること、また、MAs を放出する Strategy II 植物は、 Fe^{3+} -WEHS を直接的には利用せず、MAs による配位子交換により、 Fe^{3+} -WEHS から Fe^{3+} -MAs を形成することで、 Fe^{3+} -WEHS を間接的に吸収利用することを明らかにし、植物体の Fe 栄養に寄与する Fe^{3+} -WEHS の植物体利用を体系づけた。

また、Fe-粘土粒子体の植物体利用に関しても、Fe-WEHS と同様の体系で植物体が利用している可能性が考えられるが、実際に Fe-粘土粒子体の植物栄養に関する研究の報告は我々の知る限りではない。Fe-粘土粒子体の植物栄養に対する影響については、今後の研究を要する。

これらの点から、ソーダ質土壤は多くの Fe-WEHS を溶出すると考えられることから、ソーダ質土壤の植物体 Fe 可給度は Strategy I 植物に対しては、他の土壤よりも高いと考えられる。しかし、ソーダ質土壤の Strategy II 植物に対する Fe 可給度を検討するには、Fe-WEHS による Fe 溶出量だけではなく、本研究で用いた pH 10 のソーダ質条件での植物体の MAs 合成分泌能力や、ソーダ質条件下での MAs の Fe 溶解能も考慮する必要がある、さらなる研究を要する。

また、今回の実験では、他の植物必須元素である、水素 (H), 炭素 (C), 酸素 (O), 窒素 (N), 硫黄 (S), 塩素 (Cl), モリブデン (Mo) のソーダ質土壤の存在量については測定しなかった。しかし、H, C, O は H_2O や大気中の CO_2 、土壤に多量に含まれる CO_3^{2-} や HCO_3^- によって供給されるため、他の土壤と比較して過剰や欠乏が生じるとは考えにくい。また、植生減退による土壤に蓄積する有機物の不足や、高アルカリ塩類条件による有機物分解菌や窒素固定細菌、硝化菌などの土壤微生物活性の減退により (山本 2008)、ソーダ質土壤では N の可給度が小さいという報告がある (図 9)。しかし、これまでの報告では多量に溶出する WEHS の植物体への N 栄養としての影響は考慮されていない。土壤微生物活性の他に、WEHS の影響も含めたより包括的なソーダ質土壤の N 栄養に関する概念が求められており、さらなる研究を要する。また、S, Mo は pH 6 以上で多量に溶解することが知られており (図 9)、腐植物質との錯体形成などによりソーダ質土壤で多量に溶出するとは考えにくい。また、Cl は地殻中に S と同程度に存在し金属イオンではないため、ソーダ質土壤の高 pH による欠乏症の危険性や腐

植物質等による錯体形成による溶出量の増加は考えにくい (Clarke and Washington 1924)。

以上の点から、本実験結果から推測される、ソーダ質土壌の植物生育に影響を与える化学性や植物栄養生理学的特性の中で、他の土壌と比較してソーダ質土壌のみに見られる特徴的な点をまとめると、以下のことがあげられる。

- ① ソーダ質土壌は pH 10 程度という高い値を示すこと。
- ② ソーダ質土壌の交換性陽イオンは Na^+ の割合が高いこと。
- ③ ソーダ質土壌は水溶性 CO_3^{2-} , HCO_3^- を多く含むこと。
- ④ 多量に含まれる Na^+ , CO_3^{2-} , HCO_3^- によって、ソーダ質土壌は高い EC を示すこと。
- ⑤ ソーダ質土壌では、可給態 P は石灰質土壌と同程度であるが、その 1/5 が水溶性で存在し、溶解性が高いこと。
- ⑥ ソーダ質土壌では、多量の Si が溶出し、これは HSiO_4^{3-} や SiO_4^{4-} のような形態のケイ酸イオンの形成によると考えられること。
- ⑦ ソーダ質土壌では、多量の Fe が溶出し、これは Fe-WEHS などの形成によると考えられること。
- ⑧ ソーダ質土壌では、多量の Al が溶出し、これは Al(OH)_4^- と Al-WEHS の形成によると考えられること。

これら 8 つの特徴の中で、特に⑥、⑦は我々が知る限りでは報告されておらず、⑧に関しても可能性の示唆はされていたが (Carrow and Duncan 2012)、我々の知

る限りでは、実際にデータで証明はされていない。

本実験の結果をもとに、次章から、実際にソーダ質土壌で生育する耐性植物をモデル植物に、ソーダ質土壌のこれら①-⑧の特徴が植物生育に与える影響を検討していく。

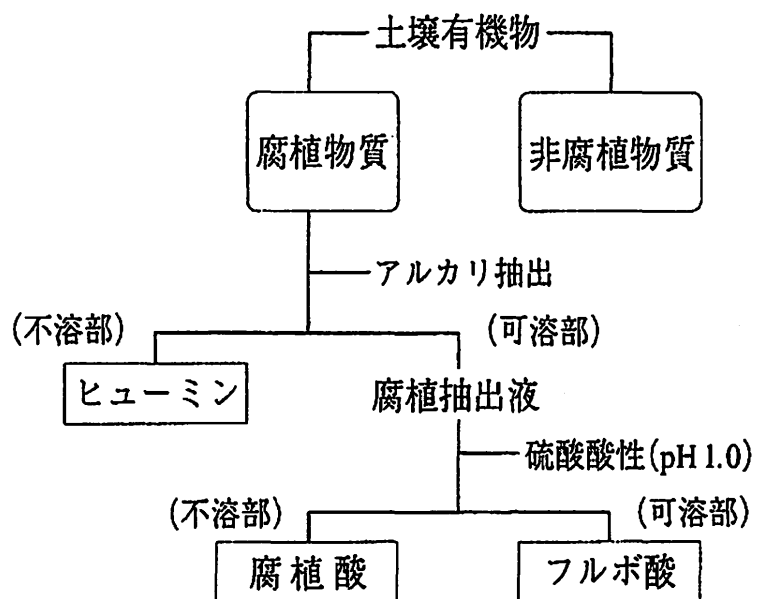


図 18: 腐植物質の分別法 (久馬 *et al.* 1997)



図 19: 脱イオン水をソーダ質土壤に透過させた後の透過液

Element	%	Oxide	%
O	46.5	SiO ₂	59.07
Si	27.6	Al ₂ O ₃	15.22
Al	8.1	Fe ₂ O ₃	3.10
Fe	5.1	FeO	3.71
Ca	3.6	CaO	5.10
Mg	2.1	MgO	3.45
Na	2.8	Na ₂ O	3.71
K	2.6	K ₂ O	3.11
Ti	0.6	TiO ₂	1.03
P	0.12	P ₂ O ₅	0.30
Mn	0.09	MnO	0.11
S	0.06	H ₂ O	1.30
Cl	0.05		
C	0.04		

図 20: 地殻の構成元素の割合 (Bear 1964)

第四章 ソーダ質土壌根圏における、シオチガヤの Na^+ に 優先する、多量必須金属元素の高い選択性

4.1 序論

ソーダ質土壌は、多量の交換性 Na^+ と $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ を含むことで、高 pH と高 EC を呈する (Bear 1964; 日本土壌肥料学会 1991; 山本 2008; Wang *et al.* 2009)。実際に、第三章の実験において、我々が採取したソーダ質土壌も高い pH と EC を示し、ESP=88.5 という高い交換性 Na^+ 率も示し、多量の $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ を含有していた (表 2)。そのため、ソーダ質土壌で生育する植物は、 Na^+ による塩ストレスと、高 pH によるアルカリストレスも被るため (Peng *et al.* 2009; Yang *et al.* 2008; 2009; Liu J *et al.* 2010; Zhang *et al.* 2013)、一般的に、 NaCl や Na_2SO_4 などの中性塩が集積する塩性土壌よりも、ソーダ質土壌は植物生育をより厳しく制限すると言われる (Yang *et al.* 2008)。

Na^+ は植物の生育と生産性に対する、主要な有害金属イオンである (Wang *et al.* 2004)。 Na^+ による塩ストレスの一つに、多量必須金属元素との競合阻害がある。植物体根部の K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} のような多量必須金属元素の吸収は、 Na^+ によって競合阻害される (Flowers *et al.* 1977; Marschner 1986; Orcutt and Nilsen 2000; Tuna *et al.* 2007; Peng *et al.* 2008)。実際に、 Na^+ のイオン半径は 0.358 nm で、 K^+ は 0.331 nm であり、両イオンは類似したイオン半径をもち、植物体のイオン吸収の競合が生じる要因となっている (Marschner 1986)。このような状況の中で、ある種の高等植物が Na^+ に優先する K^+ 吸収の高い選択力を発達させてきた事実は、必然であったと考えられる (Marschner 1986)。実際に、いくつかの塩類耐性植物の陽イオン選択性に関する生理学的、遺伝学的研究の報告がある (Peng *et al.* 2004;

Wang *et al.* 2004; Yang *et al.* 2008; Ardie *et al.* 2009; Wang *et al.* 2009; Guo *et al.* 2012)。しかし、これらの報告の多くは、pH が中性付近の塩性条件下における、 Na^+ と K^+ に関係するものが多い。実際に、ソーダ質土壌のような pH 10 付近の高アルカリ条件下における、植物体の多量必須金属元素 (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) の根部吸収における Na^+ の影響とソーダ質耐性植物の選択的吸収を検討する包括的な内容に関する研究は、あまり見られない。

塩ストレスやアルカリストレスなど様々な生育阻害を被りながらも、ソーダ質土壌で生育する耐性植物は、過剰に存在する Na^+ に優先して多量必須金属元素を吸収する高い選択性を持つと考えられる。Songnen 平原の植生回復に使用されているシオチガヤも、この選択性をもつと考えられる。しかし、Songnen 平原の原生牧草種である羊草や他の植物と比較して、ソーダ質土壌根圏における耐性植物の必須多量金属元素の吸収の選択性を実験は、我々の知る限りでは報告されていない。シオチガヤのようなソーダ質耐性植物の、必須多量金属元素吸収における高い選択性を示すことは、それら耐性植物のソーダ質土壌での生育における優位性を示し、植生回復利用への有用性を実証することである。これは、ソーダ質土壌の植生回復の促進への寄与につながる。

以上のことから、本実験では、ソーダ質土壌根圏における、ソーダ質耐性植物の Na^+ に優先する多量必須金属元素 (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) の吸収選択性を実験することを目的として、Songnen 平原のソーダ質土壌と非ソーダ質アルカリ土壌の両土壌を使用して、シオチガヤの栽培実験を行った。

4.2 材料と方法

4.2.1 ソーダ質土壌を用いたシオチガヤのポット栽培実験

Songnen 平原内に位置する、中華人民共和国吉林省大安市郊外のソーダ質土壌 (Liu *et al.* 2001; Wang *et al.* 2009) の表層土の約 10 kg が採取された (2009 年 9 月採取)。採取された地点は植生が疎らであったが、シオチガヤや虎尾草 (Yang *et al.* 2008; 2009) のようなソーダ質耐性植物が生育していた。

採取された土壌は風乾され、2 mm の篩を通された後、化学的特性が調査された: 土壌 pH, 土壌 EC, 交換性陽イオン量 (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}), 陽イオン交換容量 (cation exchangeable capacity: CEC), 交換性 Na 率 (exchangeable sodium percentage: ESP)。

土壌 pH、及び、土壌 EC は、土壌と脱イオン水を一定の質量比で混合し (pH: 土壌: 脱イオン水=1: 2.5、EC: 土壌: 脱イオン水=1: 5)、その土壌懸濁液から、pH/EC メーター (D-54, Horiba Co.) を用いて測定した (亀和田 1997)。交換性陽イオン量、及び、CEC は溶出液として pH 7 の酢酸アンモニウム溶液 (1.0 mol/L $\text{NH}_4\text{-acetate}$) を使用し、セミマイクロ Schollenberger 法 (亀和田 1997) を用いて測定された。1.0 mol/L $\text{NH}_4\text{-acetate}$ で溶出された溶液中の金属元素量を、原子吸光分光光度計で測定することで、交換性陽イオン量を測定した。また、溶出した土壌中のアンモニウムイオン (NH_4^+) を塩化カリウム溶液 (100 g/L KCl) を用いて溶出し、その溶出液中の窒素 (N) 量をホルモール滴定法 (早川 2011) で測定することで、CEC を測定した。また、交換性 Na 率は $\{\text{ESP}=(\text{交換性 Na}^+\text{量}/\text{CEC})$

×100} の式で定義される (山本 2008)。そのため、交換性 Na^+ 量と CEC の値から、ESP は計算された。

ポット栽培実験は、2009 年 12 月から 2010 年 1 月にかけて、屋外ファイトトロン内で、太陽光のもと温度管理条件下で行われた (day/night, 12/12 h; temperature, 25/15 °C)。採取したソーダ質土壌 200 g、または、この 200 g のソーダ質土壌にパーミキュライト ($\text{Mg}_{1.8}\text{Fe}^{2+}_{0.9}\text{Al}_{4.3}\text{SiO}_{10}(\text{OH})_2 \cdot 4(\text{H}_2\text{O})$) を混合 (v/v, 1:1) した土壌を含む、200 mL ポットが用意された。パーミキュライトは宮古カルサイン株式会社 (宮古市, 岩手県, 日本) から購入した。このパーミキュライトを混合したソーダ質土壌を混合土壌と表記する。混合土壌の化学性も、上記の方法で調査された。

ソーダ質土壌耐性植物であるシオチガヤ、石灰質土壌耐性植物であるトールフェスク (*Festuca arundinacea* Schreb.) (Sleper and Buckner 1995)、及び、非塩類耐性植物であるオーチャードグラス (*Dactylis glomerata* L.) (Christie and McElroy 1995) の種子が用意された。ソーダ質土壌、または混合土壌を含むポットに、シオチガヤ種子 0.01 g、トールフェスク種子 0.5 g、または、オーチャードグラス種子 0.5 g が播種され、栽培された。栽培中の水は水道水が使用され、水道水中の元素含量 (B, Ca, Fe, K, Mg, Na, S, Al, Cd, Co, Cr, Cu, Mn, Ni, P, Zn) は ICP-OES で測定された。その結果、水道水は B, Ca, Fe, K, Mg, Na, S を含んでいたが、それ以外の元素の存在量は検出下限値以下であった (表 5)。また、水道水の硬度は 34.1 (mg/g) であり、水道水中のミネラルは微量であった。そのため、水道水が

らの金属元素の混入による、実験誤差の可能性は極めて低かった。栽培実験中、水道水はポットからの元素の流出が無いよう注意して与えられた。

播種から 2 か月後、各植物体は地上部が刈り取られ、一定の重さになるまで +80 °C で乾燥、その後、乾物重を測定し、それらを湿式灰化した後、原子吸光分光光度計で Na, K, Ca, Mg 量が測定された。

表 5 水道水の元素含量

Al	B	Ca	Cd	Co	Cr	Cu	Fe
(mg/L)	(mg/L)	(mg/L)	(mg/L)	(mg/L)	(mg/L)	(mg/L)	(mg/L)
LD	0.0272±	9.87±	LD	LD	LD	LD	LD
	2.74×10 ⁻⁴	0.122					
K	Mg	Mn	Na	Ni	P	S	Zn
(mg/L)	(mg/L)	(mg/L)	(mg/L)	(mg/L)	(mg/L)	(mg/L)	(mg/L)
0.922±	2.36±	LD	5.37±	LD	LD	5.51±	LD
0.0109	0.0245		0.0574			0.0792	

LD (lower than detectable level) は検出下限値以下を示す。

検出下限値: Al, Ca, Cu, Fe, Zn=42.1 (µg/L), B, Cd, Co, Cr, Mg, Mn, Ni=10.5 (µg/L),

K, Na=105 (µg/L), P, S=210 (µg/L).

データは全て、平均値 ± 標準誤差 (standard error: SE) で表された。

4.2.2 Songnen 平原の非ソーダ質アルカリ土壌における、シオチガヤの圃場栽培実験

圃場栽培実験は、2012年6月中旬から2012年8月中旬にかけて、Songnen 平原内の中国吉林省吉林農業大学の実験圃場で行われた。圃場実験が行われた地点は、ソーダ質土壌に区分されるほど塩類が多量に集積し、高 pH を呈している様子は見られなかった (図 21, 22)。しかし、現地の人々の話では、実験地点では徐々に土壌の塩性化、及び、ソーダ質化が進んでおり、比較的塩類に弱い植物は生育不良を起こしているということであった。圃場栽培実験を行った地点の表層土が採取された (2012年8月採取)。採取された土壌は風乾され、2 mm の篩を通された後、化学的特性が上記の方法で調査された。

実験区は二つ設けられ、各々の面積は 9.0 m^2 ($3.0 \text{ m} \times 3.0 \text{ m}$) であった。一つの実験区には羊草の種子、もう一つの実験区にはシオチガヤの種子が可能な限り一様に播種された。羊草の種子は、中国吉林省農業科学院畜牧分院の徐安凱分院長から提供して頂いた。

圃場栽培実験は Songnen 平原の自然条件下で天水を用いて行われた。播種から 2 か月後、栽培植物の地上部は刈り取られた。羊草、シオチガヤのどちらの植物体も、5つの植物体地上部を1つのサンプルとして測定に用いた。各々の植物体サンプルは、一定の重さになるまで $+80 \text{ }^\circ\text{C}$ で乾燥され、その後、乾物重を測定し、それらを湿式灰化した後、原子吸光分光光度計で Na, K, Ca, Mg 量が測定された。



図 21 Songnen 平原での圃場栽培実験地点の様子



図 22 Songnen 平原での圃場栽培実験の様子

4.3 結果

4.3.1 ソーダ質土壌を用いたシオチガヤのポット栽培実験

採取したソーダ質土壌、及び、混合土壌の土壌 pH は 10 以上であった (表 6)。混合土壌の土壌 EC と ESP、及び、交換性 Na^+ 量は、ソーダ質土壌よりも低かった。(表 6)。また、混合土壌の CEC、交換性 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 量は、ソーダ質土壌よりも高かった (表 6)。

土壌がソーダ質土壌として区分される定義は、土壌が $\text{EC} < 4$ 、 $\text{ESP} \geq 15$ 、 $\text{pH} \geq 8.5$ の値を呈することである。(Bear 1964; 日本土壌肥料学会 1991; 山本 2008; Wang *et al.* 2009)。二つの土壌の pH, EC, ESP の値は、これらの値よりも高い (表 6)。そのため、採取したソーダ質土壌だけでなく、バーミキュライトを混合した混合土壌も、ソーダ質土壌の定義を満たし、二つの土壌はソーダ質土壌に区分される。

播種から 2 ヶ月後の、ポット栽培実験の植物体の様子は図 23 に示した。採取したソーダ質土壌を含むポットでは、トールフェスクとオーチャードグラスは発芽せず、シオチガヤのみ発芽した。しかし、ソーダ質土壌で栽培したシオチガヤの乾物重は、測定に使用した電子天秤の検出限界値である 0.1 mg 以下であり、乾物重は測定できず、元素含量も測定できなかった。また、ソーダ質土壌にバーミキュライトを混合すると、全ての植物体で発芽生育の促進が見られた。そのため、以降の植物体の乾物重、及び、元素含量は、全て混合土壌で栽培生育した植物体のものである。

表 6 ソーダ質土壌と混合土壌の化学性

	ソーダ質土壌	混合土壌
pH	10.6± 0.012	10.1± 0.042
EC (dS/m)	2.76± 0.026	1.77± 0.072
CEC (cmol _c /kg)	20.9± 3.4	41.3± 0.86
ESP (%)	55.1± 3.9	18.2± 0.57
交換性 Na ⁺ (cmol _c /kg)	11.5± 0.81	7.52± 0.24
交換性 K ⁺ (cmol _c /kg)	0.14± 0.016	0.17± 0.0033
交換性 Ca ²⁺ (cmol _c /kg)	2.58± 0.16	3.56± 0.14
交換性 Mg ²⁺ (cmol _c /kg)	0.10± 0.012	0.29± 0.037

EC (electrical conductivity): 電気伝導度, CEC (cation exchange capacity, ESP): 陽イ

オン交換容量, ESP (exchangeable sodium percentage): 交換性 Na 率。

データは全て、平均値 ± 標準誤差 (standard error: SE) で表された。

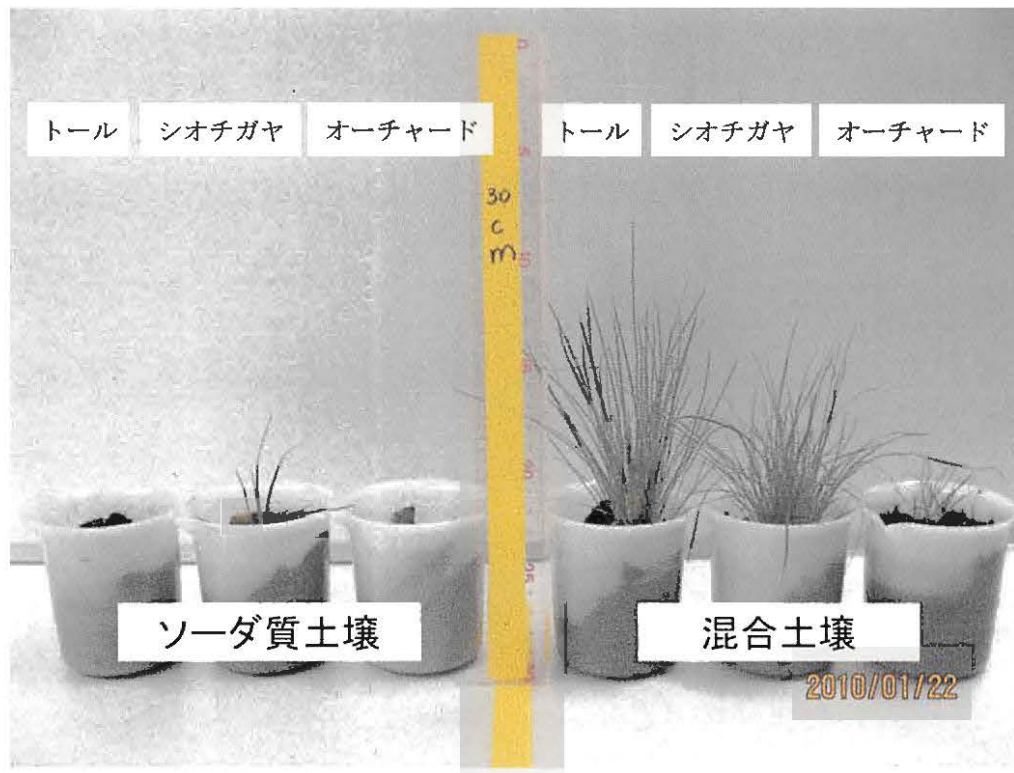


図 23 播種後 2 ヶ月後のポット栽培実験の植物体の様子

混合土壌で栽培された各植物体の地上部乾物重は、図 24 に示した。トールフェスクは最も高い乾物重を示し、次いでシオチガヤの乾物重が高かった。しかし、オーチャードグラスは乾物重が最も低く、混合土壌でほとんど生育しなかった。

各植物体の地上部元素含量は、図 25 に示した。全ての植物体において、他の元素と比較して Na 含量は最も高い値であった。また、オーチャードグラスは最も高い Na 含量を示した。シオチガヤとトールフェスクの Na 含量は低く、有意な差はなかった。K 含量について、シオチガヤの K 含量は最も高く、他の植物体の K 含量の 2 倍以上であった。また、トールフェスクとオーチャードグラス

では K 含量の有意な差はなかった。Ca 含量について、トールフェスクは最も低い Ca 含量であり、他の植物体と比較して、1/10 程度の Ca 含量であった。また、シオチガヤとオーチャードグラス間で Ca 含量の有意な差はなかった。Mg 含量については、植物間で有意な差はなかったが、シオチガヤは、他の植物体よりも Mg 含量が、やや高い傾向が見られた。

各植物体の地上部元素含量比は、図 26 に示した。シオチガヤは、Na/K, Na/Ca, Na/Mg の全ての値において、他の植物体と比較して最も低い値を示した。トールフェスクは、全ての植物間で最も高い Na/Ca を示したが、Na/K, Na/Mg は二番目に高い値であった。また、オーチャードグラスは、全ての植物間で最も高い Na/K, Na/Mg を示し、Na/Ca は二番目に高い値を示した。

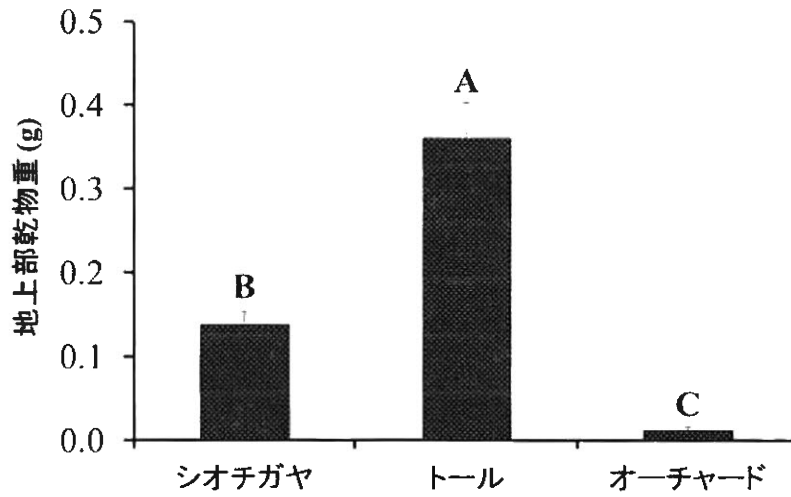


図 24 各植物体の地上部乾物重 ($F=130.45, p<0.001$)

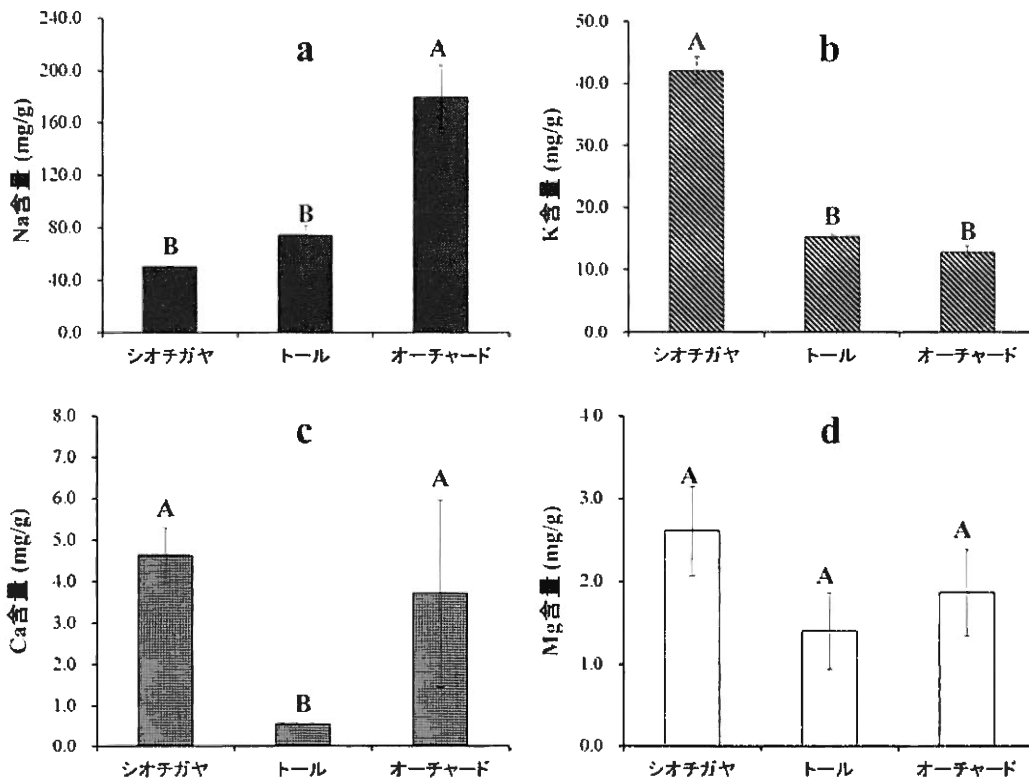


図 25 各植物体の地上部元素含量

(a) Na 含量 (mg/g) ($F=66.11, p<0.001$), (b) K 含量 (mg/g) ($F=451.23, p<0.001$),

(c) Ca 含量 (mg/g) ($F=7.49, p<0.05$), (d) Mg 含量 (mg/g) ($F=4.35$).

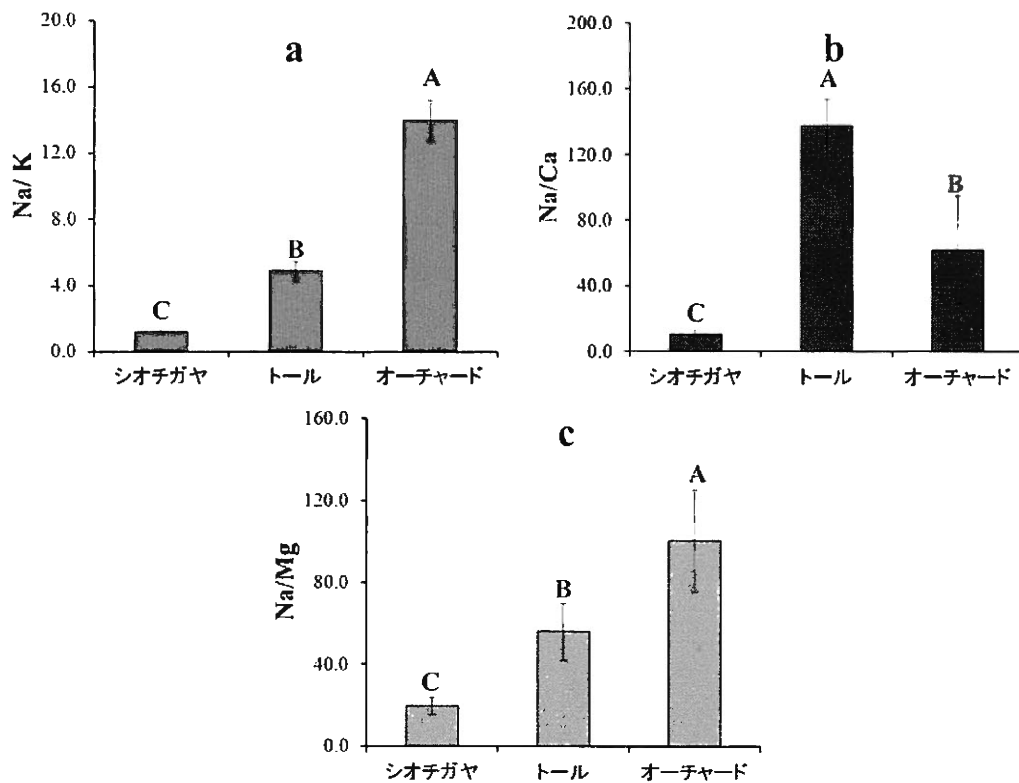


図 26 各植物体の地上部元素含量比

(a) Na/K ($F=207.95$, $p<0.001$), (b) Na/Ca ($F=27.90$, $p<0.001$),

(c) Na/Mg ($F=17.79$, $p<0.05$).

4.3.2 Songnen 平原の非ソーダ質アルカリ土壌における、シオチガヤの圃場栽培実験

実験地点で採取した表層土の化学性は、表 7 に示した。土壌 pH は 8.57 とアルカリ性を呈していたが、ポット栽培実験に使用したソーダ質土壌よりも低い値であった。また、土壌 EC と ESP も、ポット栽培実験のソーダ質土壌よりも低く、それぞれ 0.60 と 5.38 であった。また、交換性 Ca^{2+} 含量は 10 倍以上、交換性 K^+ と交換性 Mg^{2+} は 2 倍以上、ポット栽培実験のソーダ質土壌よりも含まれ

ており、交換性 Na^+ 量はソーダ質土壌の 1/7 程度であった。表層土のこれらの pH, EC, ESP の値は、塩性土壌、ソーダ質土壌、及び、ソーダ質塩性土壌のどの定義にも当てはまらない (Bear 1964; 日本土壌肥料学会 1991; 山本 2008; Wang *et al.* 2009)。土壌 pH のみアルカリ性を呈する、非ソーダ質で非塩性の土壌であった。

採取した表層土の CEC は 28.3 と、ポット栽培実験のソーダ質土壌よりも高い値を示したことから、土壌中の有機物や腐植物質量がより多いことが予想される。また、Ca 量も豊富であったことや、現地の状況から、圃場栽培実験を行った地点の土壌は、チェルノーゼム (Food and Agriculture Organization of the United Nations 2014) のような弱アルカリの肥沃な土壌であるように見受けられた。

また、ポット栽培実験の混合土壌の化学性と、圃場地点の非ソーダ質アルカリ土壌の化学性を比較すると、混合土壌の pH は 10.1 で非ソーダ質土壌の 8.57 よりも高いアルカリ性を呈し、他の化学性についても、土壌 EC は約 2.95 倍、CEC は約 1.46 倍、ESP は約 3.38 倍、交換性 Na^+ 量は約 4.95 倍、混合土壌は非ソーダ質土壌よりも高かった (表 6, 7)。しかし、交換性 K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} 量については、非ソーダ質土壌が混合土壌よりも、各々約 2.35 倍、約 9.19 倍、及び、約 4.38 倍高い値を示した (表 6, 7)。

表 7 圃場栽培実験地点の表層土の化学性

pH	8.57± 0.0050
EC (dS/m)	0.60± 8.1
CEC (cmol_c/kg)	28.3± 2.0
ESP (%)	5.38± 0.15
交換性 Na⁺ (cmol_c/kg)	1.52± 0.15
交換性 K⁺ (cmol_c/kg)	0.40± 0.033
交換性 Ca²⁺ (cmol_c/kg)	32.7± 1.7
交換性 Mg²⁺ (cmol_c/kg)	1.24± 0.032

EC (electrical conductivity): 電気伝導度, CEC (cation exchange capacity, ESP): 陽イオン交換容量, ESP (exchangeable sodium percentage): 交換性 Na 率。
データは全て、平均値 ± 標準誤差 (standard error: SE) で表された。

羊草の地上部乾物重は、シオチガヤよりも有意に高かった (図 27)。また、植物体間で、地上部 Na, K, Ca, Mg 含量の有意な差はなかった (図 28)。植物体の地上部元素含量比を比較すると、羊草とシオチガヤ間に Na/K, Na/Ca の有意な差はなかった。しかし、シオチガヤの Na/Mg の値は、羊草よりも有意に高かった。

ポット栽培実験において、混合土壌で生育したシオチガヤと、圃場栽培実験

の非ソーダ質土壌で生育したシオチガヤの地上部元素含量を比較したところ、混合土壌で生育したシオチガヤの地上部 Na 含量は、非ソーダ質土壌で生育したシオチガヤの約 13.6 倍、K 含量は約 7.08 倍、Ca 含量は約 67 %、Mg 含量は約 1.63 倍であった。

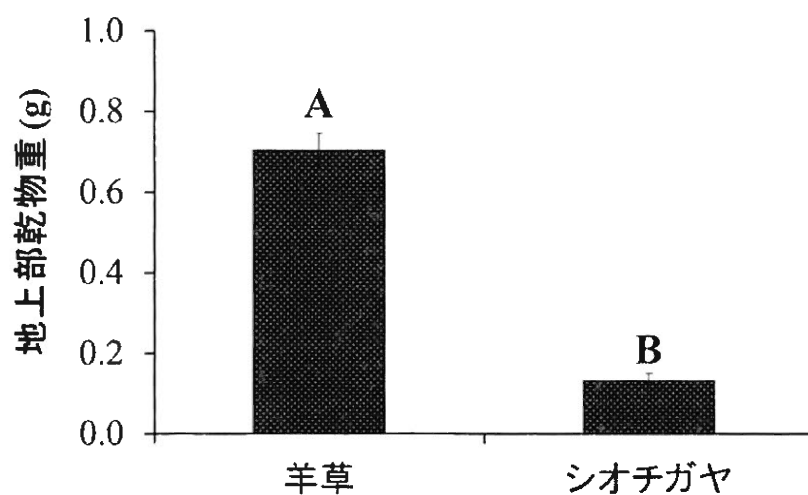


図 27 各植物体の地上部乾物重 ($F=438.24, p<0.001$)

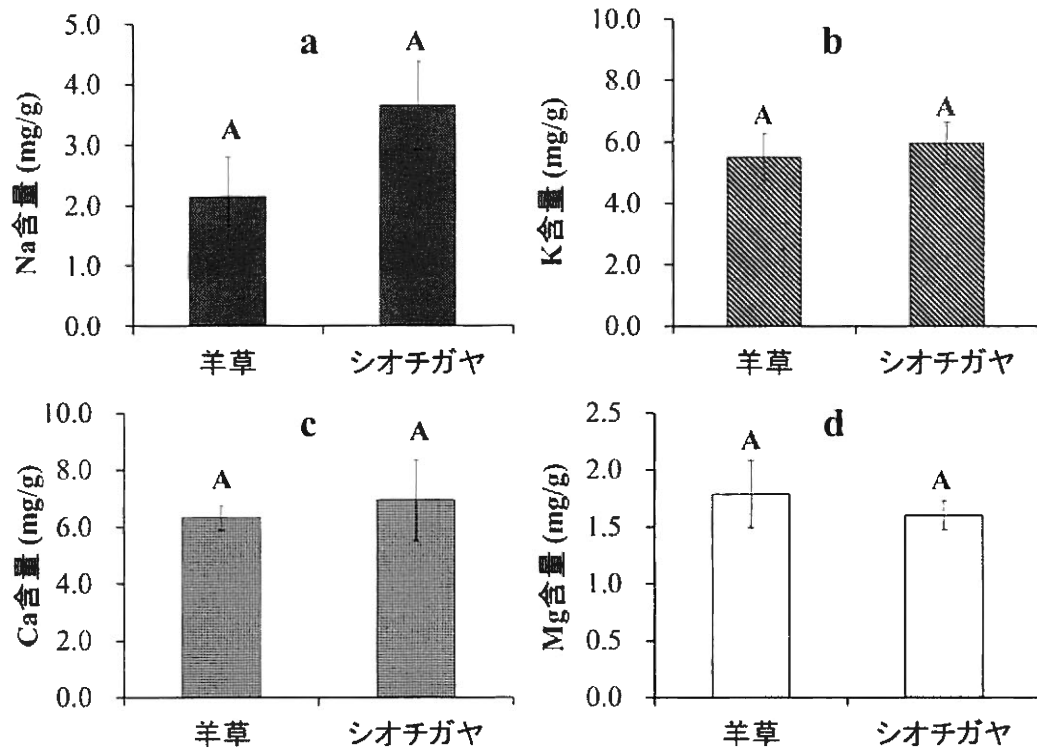


図 28 各植物体の地上部元素含量

(a) Na 含量 (mg/g) ($F=7.17$), (b) K 含量 (mg/g) ($F=0.59$),

(c) Ca 含量 (mg/g) ($F=0.51$), (d) Mg 含量 (mg/g) ($F=0.99$).

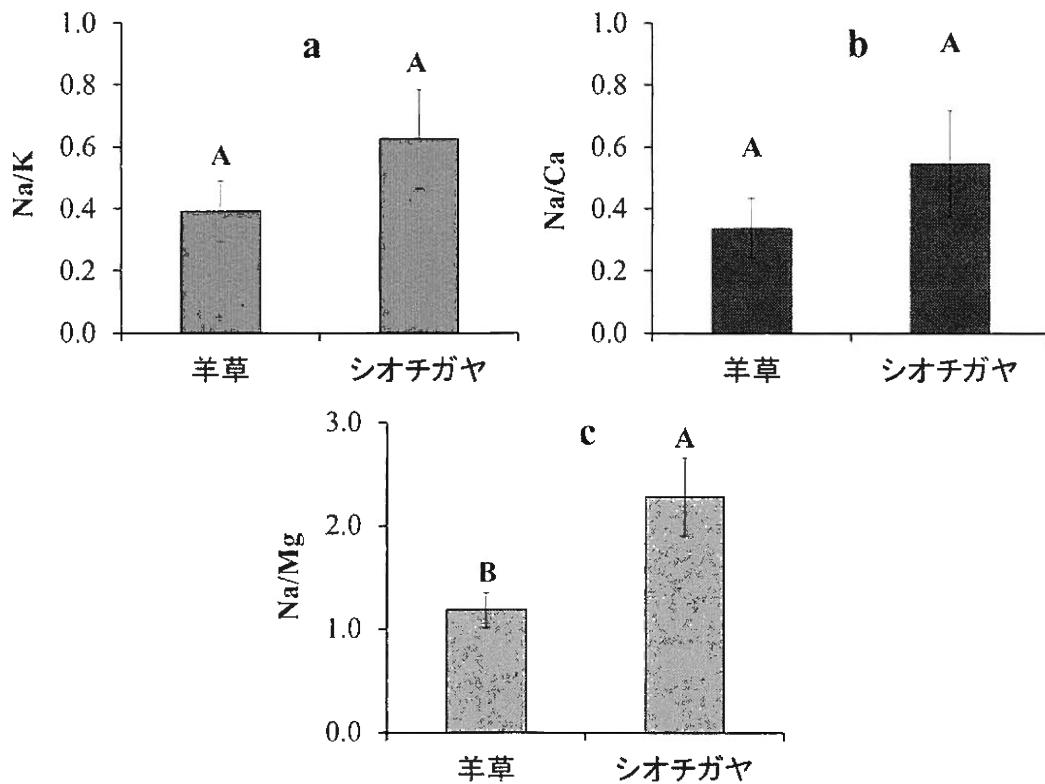


図 29 各植物体の地上部元素含量比

(a) Na/K ($F=4.61$), (b) Na/Ca ($F=3.40$), (c) Na/Mg ($F=21.15$, $p<0.01$).

4.4 考察

ソーダ質土壌を用いたポット栽培実験では、シオチガヤのみ発芽したが、生育は不良であった (図 23)。塩性、及び、ソーダ質条件下における、植物の優れた発芽能力に関する報告がある (Shen *et al.* 2003; Guo *et al.* 2009; Liu *et al.* 2010)。ソーダ質条件下において、シオチガヤは優れた発芽能力を持ち、そこでの生育に有利に働いている可能性があり、発芽能力に関するさらなる研究を要する。

また、この採取したソーダ質土壌にバーミキュライトを混合すると、全ての

栽培した植物体の生育が良好になった (図 23)。バーミキュライトを混合したことで、土壌の pH は pH 10 以上の高い値を維持したものの、ソーダ質土壌と比較して混合土壌では、CEC が増加し、土壌 EC, ESP, 及び、交換性 Na^+ 量が増加した (表 6)。一般的に、ソーダ質土壌で生育している植物は、塩ストレスとアルカリストレスの両方を被ると言われているが (Guo *et al.* 2009; Yang *et al.* 2009; Liu *et al.* 2010; Yu *et al.* 2013)、この結果は、ソーダ質土壌での植物生育にとって、高 pH によるアルカリストレスよりも、過剰な Na^+ による塩ストレスの方がより有害である可能性を示唆している。ソーダ質土壌での植生回復には、過剰な Na^+ の除去や土壌 EC の減少が、より重要な可能性がある。また、交換性 K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} 量も増加していたことから、これらも混合土壌での植物生育の改善に寄与したものであると思われる (表 6)。

バーミキュライトを混合したソーダ質土壌も、ソーダ質土壌の定義に当てはまるため、この混合土壌で生育した植物体は、ソーダ質土壌で生育した植物体と見なすことができる (表 6)。混合土壌において、シオチガヤとトールフェスクは、オーチャードグラスよりも高い地上部乾物重を示し、トールフェスクの乾物重が最も高かった (図 24)。そのため、シオチガヤだけでなく、トールフェスクもソーダ質条件に耐性を持つ可能性がある。トールフェスクは石灰質土壌耐性植物であり (Sleper and Buckner 1995)、このような他のアルカリ耐性植物のソーダ質土壌の植生回復への有用性を、今後検討する必要がある。

混合土壌において、他の植物体と比較して、シオチガヤは最も低い地上部 Na

含量を示し、K, Ca 含量は最も高かった (図 25)。この結果は、ソーダ質土壌根圏における、シオチガヤ根部の Na^+ に優先する高い K^+ , Ca^{2+} の選択性を示すものである。地上部 Mg 含量に植物間での有意な差はなかったが、他の植物体と比較して、シオチガヤは地上部 Mg 含量が高い傾向を示した (図 25)。そのため、シオチガヤは、 K^+ , Ca^{2+} だけでなく、 Mg^{2+} にも Na^+ に優先する選択性を持つと考えられる。実際に、シオチガヤは他の植物体よりも最も低い Na/K, Na/Ca, Na/Mg を示した (図 26)。この結果は、また、ソーダ質土壌根圏における、シオチガヤの高い多量必須金属元素の選択性を示すものである。シオチガヤの高い多量必須金属元素の選択性は、ソーダ質条件で生育する上で、有利に働くと考えられる。この能力が、Songnen 平原の優占牧草種が羊草からシオチガヤ等のソーダ質耐性植物に推移していった理由の一つであると考えられる (Kawanabe and Zhu 1991; Wang *et al.* 1997; Wang and Yuan 2001; Wang *et al.* 2001; Wang *et al.* 2003; Jiang *et al.* 2010)。

混合土壌において、シオチガヤと同様に、トールフェスクは最も低い地上部 Na 含量を示した (図 25)。これは、トールフェスクが最も高い地上部乾物重を示した要因の一つであると考えられる (図 24)。しかし、トールフェスクは最も地上部 K, Ca 含量が低く、ソーダ質土壌根圏における、最も低い根部 K^+ , Ca^{2+} 吸収能力を示した (図 25)。これは、シオチガヤと明確に異なる傾向である。トールフェスクは、北アメリカのロッキー山脈周辺地域のような、石灰質土壌で生育する植物であると報告されており (Sleper and Buckner 1995)、この地域の土壌は

Caを多く含み、pH 8.5以上の高いアルカリ性を示す。トールフェスクはそのような地域で生育する能力に長けていると考えられ、それゆえ、この植物はCa吸収を制限する能力を持つ可能性がある。また、トールフェスクは高い環境耐性を持つことが知られている (Sleper and Buckner 1995)。そのため、シオチガヤに見られる、Na⁺に優先するK⁺などの多量必須金属元素の選択能力は、おそらく持たないものの、トールフェスクはNa⁺吸収を制限する能力を持つ可能性がある。

また、混合土壌において、非塩類耐性植物の一つであるオーチャードグラスは、最も低い地上部乾物重を示した (図 24)。それゆえ、オーチャードグラスは、ソーダ質土壌での生育に耐性を持たないと考えられる。実際に、オーチャードグラスは、他の植物体と比較して、最も高い地上部Na含量を示し、K含量は最も低く (図 25)、シオチガヤに見られる、多量必須金属元素の選択能力は持たないと考えられる。また、オーチャードグラスは、シオチガヤと同様に最も高いCa含量を示したが (図 25)、これは混合土壌の交換性Ca²⁺量が、Na⁺に次いで多いことに起因する可能性がある (表 6)。

Songnen 平原の非ソーダ質アルカリ土壌における圃場栽培実験において、羊草はシオチガヤよりも生育が速く、より高い地上部乾物重を示した (図 27)。この特性は、生育に有利に働くと考えられる。土壌がソーダ質化する以前、Songnen 平原の優占種は、シオチガヤのようなソーダ質耐性植物ではなく、羊草であった理由は、この生育速度の速さが要因の一つだと考えられる (Kawanabe and Zhu 1991; Wang *et al.* 1997; Wang and Yuan 2001; Wang *et al.* 2001; Wang *et al.* 2003;

Jiang *et al.* 2010)。

また、混合土壌は非ソーダ質アルカリ土壌よりも、土壌 pH と塩濃度が高い傾向を持ち (表 6, 7)、また、交換性 K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} 量については、非ソーダ質土壌が混合土壌よりも、各々約 2.35 倍、約 9.19 倍、及び、約 4.38 倍高い値を示した (表 6, 7)。しかし、混合土壌で生育したシオチガヤの地上部 Na 含量は、非ソーダ質土壌で生育したシオチガヤの約 13.6 倍であるが、K 含量は約 7.08 倍、Ca 含量は約 67 %、Mg 含量は約 1.63 倍であり (図 25, 28)、混合土壌で生育したシオチガヤの方が、K, Mg 含量が高かった。

この結果から、シオチガヤの Na^+ に優先する K^+ の選択性は、ソーダ質条件下でのみ発揮される能力である可能性がある。混合土壌と非ソーダ質アルカリ土壌で生育したシオチガヤの、地上部元素含量比を比較すると、混合土壌で生育した場合、Na/K, Na/Ca, Na/Mg は、各々 1.2, 10.9, 19.7 であった。これに対し、非ソーダ質アルカリ土壌で生育した場合、各々 0.6, 0.5, 2.3 であった。シオチガヤの Na/K は、Na/Ca, Na/Mg と比較しても、土壌の違いによる影響は小さく、低い値を維持していた (図 26, 29)。二つの土壌の交換性 Na^+ , K^+ 量は共に大きく異なるが、土壌条件に影響を抑え、Na/K を低く維持するシオチガヤの能力は、特筆すべきものである。シオチガヤは、土壌の特性による影響を避け、Na/K を調製し、低い値を維持する生理機構を持つと考えられる。これらの事実から、シオチガヤはソーダ質条件下での生育に良く適応していると考えられる。また、シオチガヤの多量必須金属元素の選択性が、他の植物体と比較して最も有利に働く

のは、ソーダ質土壌であると考えられ、シオチガヤはソーダ質化が進んだ土壌でのみ生育特性を発揮し、優占種になりうる植物だと考えられる。

また、羊草は、非ソーダ質アルカリ土壌での生育速度が速く、Na/K, Na/Ca がシオチガヤと同程度で、Na/Mg がシオチガヤよりも有意に低いことから、その土壌での根部 Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} 吸収能力がシオチガヤと同程度か、より優れていると考えられる。そのため、羊草は pH 8.5 で Ca が豊富な、Songnen 平原の非ソーダ質アルカリ土壌での生育に、より適応した植物だと考えられる。pH 10 程度で Na が豊富なソーダ質土壌で羊草は生育できず、自然条件下での生育がほとんど確認されていないことから、羊草の Na^+ に優先する多量必須金属元素の選択性は、ソーダ質土壌では機能していないと考えられる。

ソーダ質土壌で生存するためには、塩ストレスとアルカリストレスの両方に対する耐性を持ち合わせることが必須である (Guo *et al.* 2009; Yang *et al.* 2009; Liu *et al.* 2010; Yu *et al.* 2013)。また、pH 10 を超えるソーダ質条件下で、選択的に多量必須金属元素を吸収することは、そこでの生育に必要不可欠である。

本実験では、シオチガヤの生育には、アルカリストレスよりも塩ストレスの影響が大きいこと、また、シオチガヤは、pH 8.5 程度の非ソーダ質アルカリ土壌では、多量必須金属元素の選択的な吸収を行わないが、pH 10 を超えるソーダ質土壌では、 Na^+ に優先する、驚くべき多量必須金属元素の選択的吸収を行うことが明らかになった。次章では、pH 10 条件下でのシオチガヤの多量必須金属元素吸収と塩ストレスの関係を、より詳細に検討していく。

第五章 ソーダ質条件下における、耐性の異なる
単子葉イネ科植物の生育と土壌 EC の関係

5.1 序論

第四章の実験結果から、シオチガヤの生育には、アルカリストレスよりも塩ストレスの影響が大きいこと、また、シオチガヤは、pH 10 を超えるソーダ質土壌では、 Na^+ に優先する、驚くべき多量必須金属元素の選択的吸収を行うことが明らかになった。本実験は、pH 10 条件下でのシオチガヤの塩ストレスと多量必須金属元素吸収の関係を、より詳細に検討することを目的として行われた。

本実験により、シオチガヤのようなソーダ質耐性植物の、ソーダ質条件下での優れた生育や、多量必須金属元素の吸収における高い選択性を示すことは、それら耐性植物のソーダ質土壌での生育における優位性を示すことである。それにより、ソーダ質土壌の植生回復における、ソーダ質耐性植物の有用性が実証される。これは、ソーダ質土壌の植生回復の促進への寄与につながる。

5.2 材料と方法

5.2.1 人工ソーダ質土壌の作成方法

本実験で使用した人工ソーダ質土壌は、以下の手順で作成された。秋田県八郎潟干拓地の下層土が採取された (Sato 1990)。採取地点の土壌粘土の割合は、約 50%であった (Harada *et al.* 2007)。透水性のあるプラスチック製袋に採取土壌を入れ、第四章の実験で使用した水道水で 36 h 洗浄し、採取土壌中に含まれる過剰なイオンを除去した。

洗浄された土壌は、炭酸ナトリウム-炭酸水素ナトリウム緩衝液 (1.0 mol/L

Na₂CO₃-NaHCO₃ (pH 10 緩衝液) に 24 h 浸し、土壤粘土表面のイオンを Na⁺、及び、CO₃²⁻/HCO₃⁻ に置換させた。その後、土壤は 1 mol/L Na₂CO₃-NaHCO₃ から取り出し、再び水道水で 24 h 洗浄し、土壤中の過剰な Na⁺、及び、CO₃²⁻/HCO₃⁻ を除去した。洗浄された土壤は、風乾され、土壤の透水性と物理性を改善するため、第四章の実験に使用したバーミキュライトを混合した (v/v, 1: 8)。このバーミキュライトを混合したソーダ質化された土壤を、本実験では人工ソーダ質土壤と表記する。

作成した人工ソーダ質土壤の化学的特性が調査された: 土壤 pH, 土壤 EC, 交換性陽イオン量 (Na⁺, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺), 充填密度。

土壤 pH、及び、土壤 EC は、土壤と脱イオン水を一定の質量比で混合し (pH: 土壤: 脱イオン水=1: 2.5、EC: 土壤: 脱イオン水=1: 5)、その土壤懸濁液から、pH/EC メーター (D-54, Horiba Co.) を用いて測定した (亀和田 1997)。交換性陽イオン量は溶出液として、pH 7 の酢酸アンモニウム溶液 (1.0 mol/L NH₄-acetate) を使用し、バッチ法 (亀和田 1997) を用いて測定された。1.0 mol/L NH₄-acetate で溶出された溶液中の金属元素量を、原子吸光分光光度計で測定することで、交換性陽イオン量を測定した。人工ソーダ質土壤の充填密度は、土壤の質量と体積から計算された。

作成された人工ソーダ質土壤の化学的特性は、表 8 に示した。人工ソーダ質土壤の pH は 9.9、EC は 1.0 dS/m であり、本研究で使用した Songnen 平原のソーダ質土壤の値と比較して (表 2, 6)、土壤 pH は同程度の値を示したが、土壤 EC

は、やや低い値となった。また、交換性陽イオン量について、人工ソーダ質土壌は、交換性 Na^+ 量が最も高い値を示した。次いで交換性 Mg^{2+} 量が高い値を示し、交換性 Na^+ 量の約 25.5 % であった。また、交換性 K^+ 量は最も低い値を示し、次いで交換性 Ca^{2+} 量が低い値を示したが、これらの値は、各々交換性 Na^+ 量の約 7.19 %、及び、8.14 % であった。このように、作成した人工ソーダ質土壌は、自然条件下のソーダ質土壌と同様に、高い pH と交換性 Na^+ 量を示した。人工ソーダ質土壌の充填密度は、0.181 g/mL と低い値を示した。人工ソーダ質土壌は、ソーダ質化された八郎瀉下層土とバーミキュライトが、体積比 1: 8 で混合されている。この低い充填密度は、人工ソーダ質土壌の大部分はバーミキュライトであることを示している。また、アメリカ農務省の三角図表による土壌区分では、作成された人工ソーダ質土壌は、砂土 (S)、及び、壤質砂土 (LS) に分類された。

様々な量の 1.0 mol/L $\text{Na}_2\text{CO}_3\text{-NaHCO}_3$ が、人工ソーダ質土壌 10 g に添加され、添加土壌の土壌 EC が上記の方法で測定された。その後、添加した 1.0 mol/L $\text{Na}_2\text{CO}_3\text{-NaHCO}_3$ の量と、測定された土壌 EC の値から、検量線が作成された。作成された検量線は、図 30 に示した。

表 8 人工ソーダ質土壌の化学的特性

pH	9.9
EC (dS/m)	1.0
充填密度 (g/mL)	0.181
交換性 Na ⁺ (cmol _c /kg)	42.0
交換性 K ⁺ (cmol _c /kg)	3.02
交換性 Ca ²⁺ (cmol _c /kg)	3.42
交換性 Mg ²⁺ (cmol _c /kg)	10.7

EC (electrical conductivity): 電気伝導度。

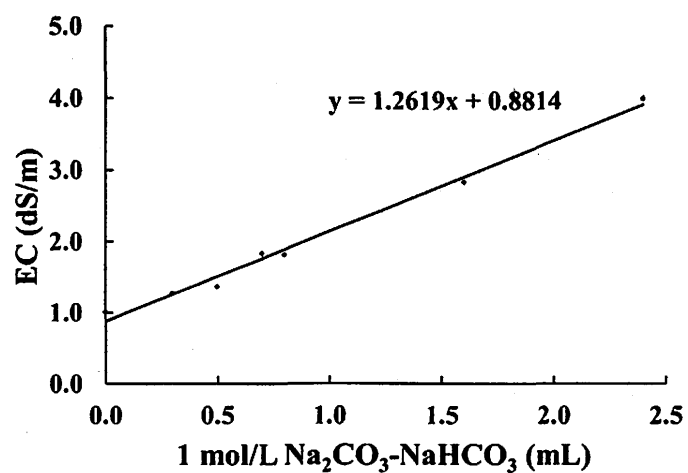


図 30 Na₂CO₃-NaHCO₃ 添加量と土壌 EC の関係

5.2.2 人工ソーダ質土壌における、シオチガヤのポット栽培実験

本実験は、2009年9月から10月にかけて、岩手大学構内のガラス温室（盛岡市、岩手県、日本）内で行われた。人工ソーダ質土壌 180 g を含む、プラスチックポット（体積= 360 mL, 高さ= 76 mm, 外径= 9.0 cm, 谷の径= 64 Φmm）が用意された。人工ソーダ質土壌の土壌 EC を調整するため、図 30 の検量線をもとに、各ポットに 1 mol/L $\text{Na}_2\text{CO}_3\text{-NaHCO}_3$ が添加された。添加された量と添加後の土壌 EC は次の値になった：添加量 9.1 mL=1.5 dS/m, 16.4 mL=2.0 dS/m, 23.8 mL=2.5 dS/m。control として、1.0 mol/L $\text{Na}_2\text{CO}_3\text{-NaHCO}_3$ が添加されていない、人工ソーダ質土壌が使用された。 $\text{Na}_2\text{CO}_3\text{-NaHCO}_3$ は pH 10 に緩衝能を持つため、1.0 mol/L $\text{Na}_2\text{CO}_3\text{-NaHCO}_3$ の添加の有無にかかわらず、全ポットの土壌 pH は 10 程度を維持していた。そのため、本実験で使用した各栽培土壌の実験区は、全て、土壌の塩類濃度の異なるソーダ質条件を想定して準備された。各ポットに高度化成肥料（N・P・K=10%）が 0.3 g 添加された。

ソーダ質耐性植物シオチガヤ、塩類耐性植物オオムギ (Orcutt and Nilsen 2000)、及び、非塩類耐性植物エンバク (*Avena sativa*. cv. Onward) (Srinivas and Horn 1995) の種子が用意された。シオチガヤ種子 0.01 g、オオムギ種子 6 粒、または、エンバク種子 6 粒が、人工ソーダ質土壌、及び、土壌 EC を調製された人工ソーダ質土壌に各々播種された。栽培実験中は、第四章で使用した水道水が、ポットからの元素の流出が無いよう注意して与えられた。

播種から 1 か月後、オオムギとエンバクは刈り取られた。シオチガヤは生育

速度が遅いため、播種から 2 か月後に刈り取られた。刈り取られた各栽培植物は、脱イオン水で丁寧に洗浄され、根長が測定された。その後、地上部と根部に分けられ、一定の重さになるまで+80 °Cで乾燥され、乾物重を測定した。その後、地上部は湿式灰化した後、原子吸光分光光度計で Na, K, Ca, Mg 量が測定された。

5.3 結果

ソーダ質条件下において、オオムギとエンバクの根長は、土壌 EC の増加と共に有意に減少した (図 31)。土壌 EC が 2.5 dS/m では、1 ヶ月間栽培したにもかかわらず、オオムギとエンバクの根部は、ほとんど生長できなかった (図 31)。しかし、シオチガヤは、土壌 EC の増加による根長の有意な変化はなかった。また、pH10 で土壌 EC が 2.5 dS/m の、高いアルカリストレスと塩ストレスを被る条件下で 2 ヶ月間栽培しても、シオチガヤの根部は生長することができた (図 31)。

各植物体の乾物重は、図 32 に示した。ソーダ質条件下において、全ての植物体の地上部乾物重、根部乾物重は、どちらも土壌 EC の増加と共に減少した。土壌 EC が 2.5 dS/m では、1 ヶ月間の栽培にもかかわらず、オオムギ、エンバクの根部乾物重は、検出下限値である 0.1 mg 以下であり、根部はほとんど生長できなかった。しかし、2 か月間の栽培にもかかわらず、シオチガヤ根は、pH10 で土壌 EC が 2.5 dS/m の、高いアルカリストレスと塩ストレスを被る条件下でも、

根部を生長させることができた。

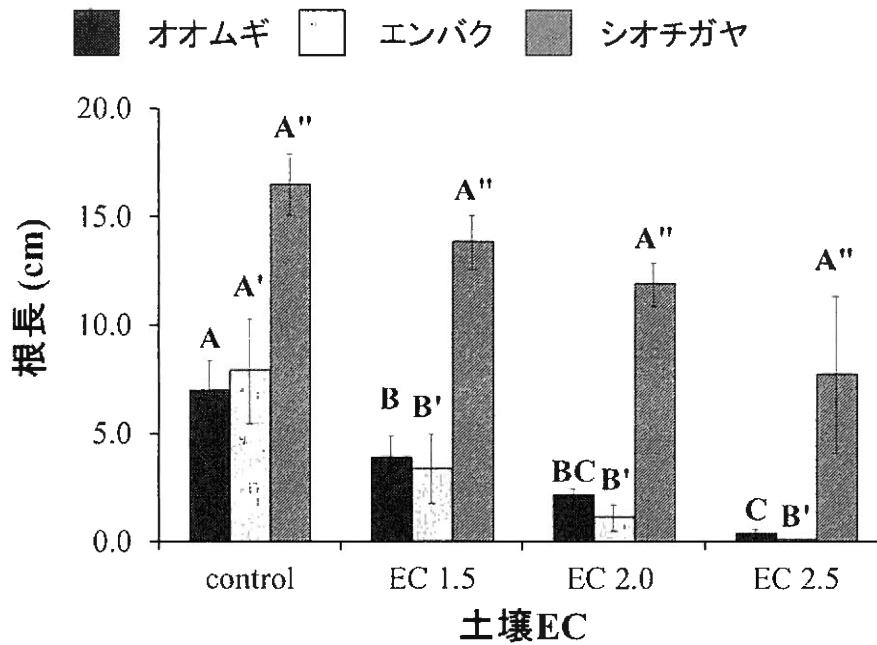


図 31 ソーダ質条件下における、各植物体の根長と土壌 EC の関係

オオムギとエンバクは播種後 1 ヶ月、シオチガヤは播種後 2 ヶ月栽培した。

オオムギ: $F=31.08, p<0.001$, エンバク: $F=16.45, p<0.001$, シオチガヤ: $F=2.94$.

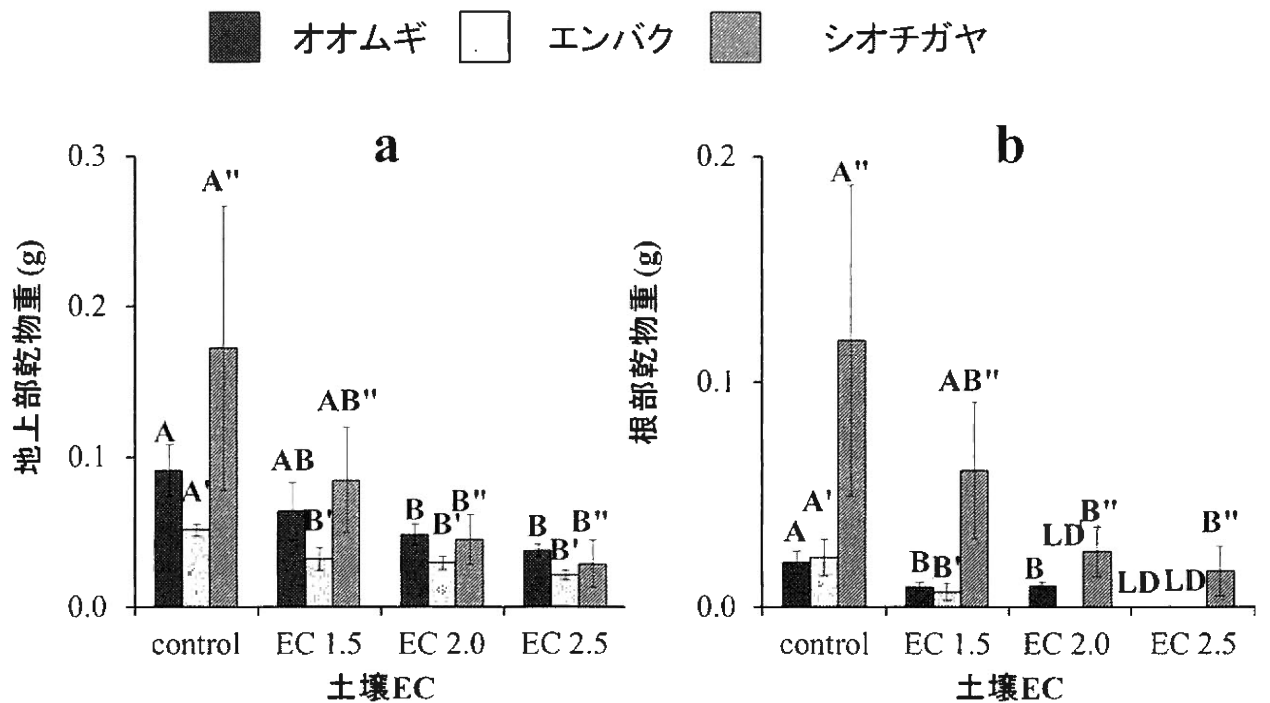


図 32 ソーダ質条件下における、各植物体の乾物重と土壌 EC の関係

(a) 地上部乾物重: オオムギ: $F=9.05, p<0.01$, エンバク: $F=18.66, p<0.001$,

シオチガヤ: $F=4.63, p<0.05$.

(b) 根部乾物重: オオムギ: $F=10.13, p<0.05$, エンバク: $F=9.00, p<0.05$,

シオチガヤ: $F=4.65, p<0.05$.

オオムギとエンバクは播種後 1 ヶ月、シオチガヤは播種後 2 ヶ月栽培した。

LD (lower than detectable level) は、測定に使用した電子天秤の検出限界値である 0.1 mg 以下であることを示す。

ソーダ質条件下における、各植物体の地上部元素含量は、図 33 に示した。オオムギとエンバクでは、土壌 EC が 1.5, 2.0 dS/m では、control と比較して Na 含量の有意な差はなかった。しかし、土壌 EC が 2.5 dS/m では、両植物体の地上部 Na 含量は有意に減少した。シオチガヤは、全ての実験区で、一貫して低い値を示し、実験区間で Na 含量の有意な違いはなかった。

オオムギの K 含量は、土壌 EC の増加と共に有意に減少した。また、エンバクは、実験区間で地上部 K 含量に有意な差はなかった。シオチガヤの K 含量は、全ての実験区で、一貫して高い値を示したが、土壌 EC の増加と共に、有意に減少した。

オオムギの Ca 含量は、実験区間で有意な差はなく、一貫して低い値を示した。また、エンバクは、土壌 EC が 1.5, 2.0 dS/m では、control と比較して Ca 含量の有意な差はなかった。しかし、土壌 EC が 2.5 dS/m では、土壌 EC が 1.5, 2.0 dS/m の実験区よりも、有意に Ca 含量が高かった。シオチガヤは、全ての実験区で高い Ca 含量を示し、実験区間での有意な差はなかった。

また、オオムギとエンバクの Mg 含量は、土壌 EC の増加と共に有意に減少した。シオチガヤは、全ての実験区で高い Mg 含量を示し、実験区間での有意な差はなかった。

ソーダ質条件下における、各植物体の地上部元素含量比は、図 34 に示した。オオムギの Na/K は、土壌 EC の増加と共に増加し、土壌 EC が 2.0 dS/m の実験区と control との間で、Na/K の有意な差があった。しかし、土壌 EC が 2.5 dS/m

では、Na/K は control と同程度まで減少した。エンバクでは、Na/K は土壌 EC の増加と共に減少し、土壌 EC が 2.5 dS/m の実験区と control との間で、Na/K の有意な差があった。

また、オオムギにおいて、土壌 EC の増加と共に Na/Ca は増加したが、土壌 EC が 2.5 dS/m では、control と同程度まで減少した。エンバクでは、Na/Ca は土壌 EC が 2.0 dS/m まで有意な差はなく、土壌 EC が 2.5 dS/m の実験区のみ、他の実験区と比較して、Na/Ca が有意に低い値を示した。

また、オオムギの Na/Mg は、土壌 EC の増加と共に有意に増加した。エンバクでは、土壌 EC の増加により、Na/Mg は増加傾向が見られたが、実験区間の有意な差はなかった。

オオムギ、エンバクの地上部元素含量比は、土壌 EC による影響を受けたのに対し、シオチガヤの Na/K, Na/Ca, Na/Mg は、どれも土壌 EC の増加による影響が見られず、一貫して低い値を維持し、全ての実験区間で有意な差は見られなかった。

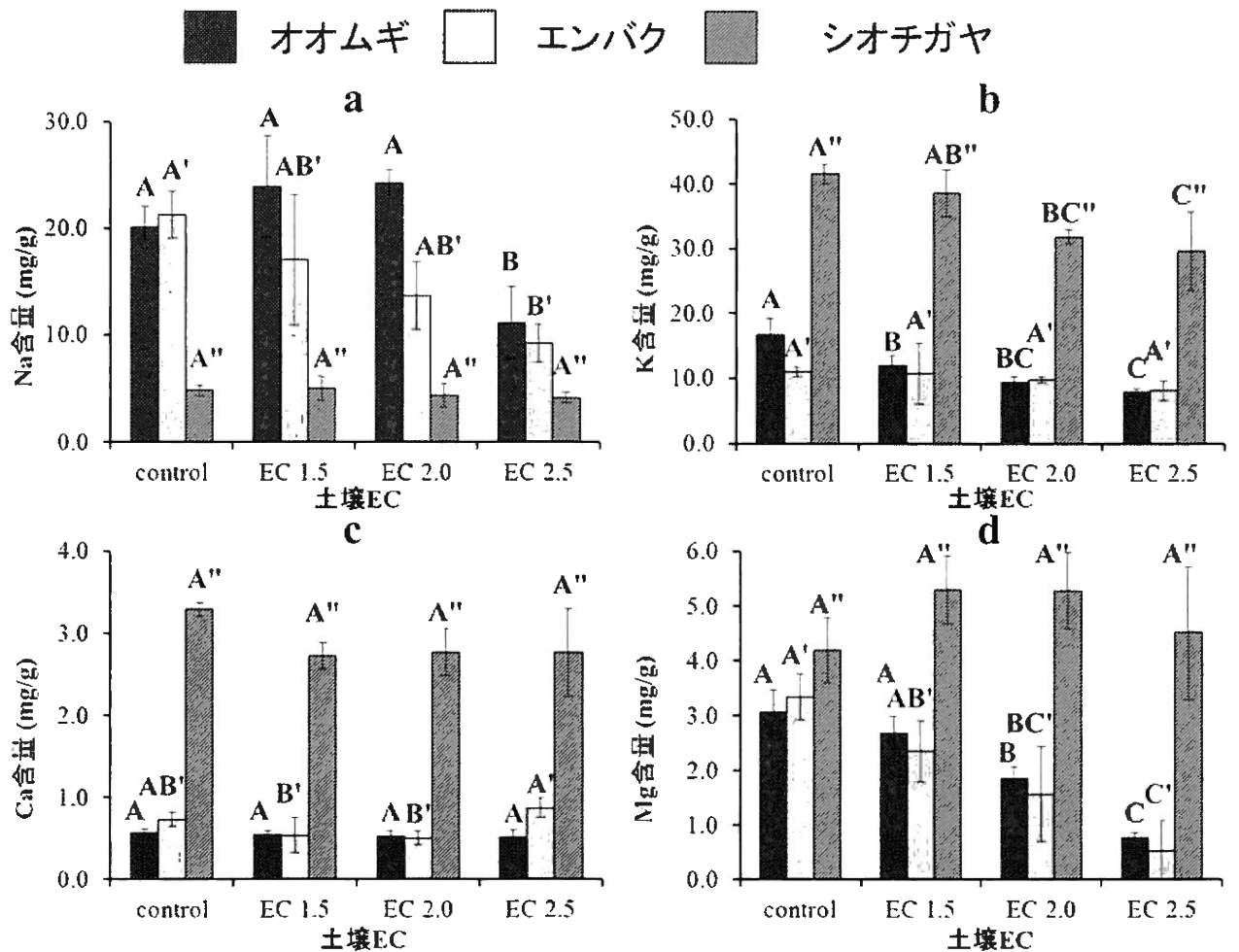


図 33 ソーダ質条件下における、各植物体の地上部元素含量と土壌 EC の関係

オオムギとエンバクは播種後 1 ヶ月、シオチガヤは播種後 2 ヶ月栽培した。

(a) Na 含量: オオムギ: $F=11.29, p<0.005$, エンバク: $F=5.66, p<0.05$,

シオチガヤ: $F=0.49$.

(b) K 含量: オオムギ: $F=18.74, p<0.001$, エンバク: $F=0.86$,

シオチガヤ: $F=7.24, p<0.05$.

(c) Ca 含量: オオムギ: $F=0.39$, エンバク: $F=4.77, p<0.05$,

シオチガヤ: $F=2.18$.

(d) Mg 含量: オオムギ: $F=38.88, p<0.001$, エンバク: $F=11.10, p<0.005$,

シオチガヤ: $F=1.36$.

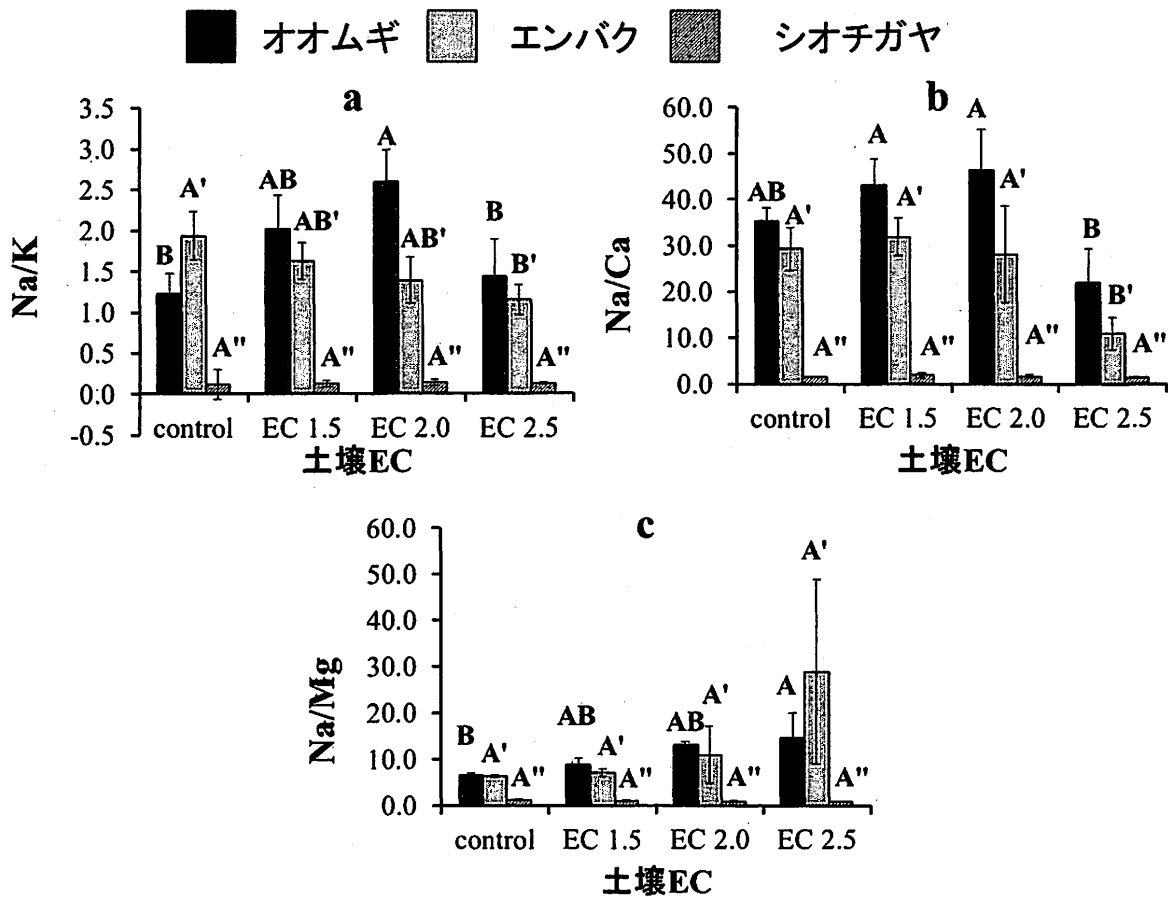


図 34 ソーダ質条件下における、各植物体の地上部元素含量比と土壌 EC の関係

オオムギとエンバクは播種後 1 ヶ月、シオチガヤは播種後 2 ヶ月栽培した。

(a) Na/K: オオムギ: $F=7.52, p<0.05$, エンバク: $F=5.29, p<0.05$,

シオチガヤ: $F=0.27$.

(b) Na/Ca: オオムギ: $F=8.26, p<0.01$, エンバク: $F=6.80, p<0.05$,

シオチガヤ: $F=0.91$.

(c) Na/Mg: オオムギ: $F=5.18, p<0.05$, エンバク: $F=3.04$,

シオチガヤ: $F=1.16$.

5.4 考察

本実験では、pH 10 を呈するソーダ質条件下において、オオムギとエンバクは土壤ECの増加により、生育量が減少し、特に根部生長が抑制された (図 31, 32)。

pH 10 の条件下でも、オオムギとエンバクは、土壤 EC が 2.0 dS/m 以下で根部を生長させることができたことから、ソーダ質条件下での両植物体の生育、特に根部生育には、土壤 pH よりも土壤の塩類濃度が、より有害である可能性がある。

Maas (1985) は、オオムギの生育量が減少しない、土壤の最大塩類濃度は、8.0 dS/m であると報告した (Maas 1985; Marschner 1986)。しかし、本実験では、オオムギは土壤 EC が 2.0 dS/m より大きい値では、根部の生育不良を示し、Maas (1985) とは異なる結果となった。これは、本実験では pH 10 のソーダ質条件下で実験を行っていることが要因であると考えられる。オオムギは、アルカリストレスの生育への影響は小さいが、アルカリストレスを被る条件下では、塩ストレスに対する感受性が上がり、低い塩類濃度でも生育不良を示すと考えられる。一般的に、ソーダ質土壤で生育する植物は、塩ストレスとアルカリストレスを被ると言われる (Peng *et al.* 2008; Yang *et al.* 2009; Liu J *et al.* 2010; Zhang *et al.* 2013)。NaCl や Na_2SO_4 などが集積した、土壤 pH が中性付近の塩性土壤において、オオムギは高い塩類耐性を示すことが報告されているが (Maas 1985;

Marschner 1986; Orcutt and Nilsen 2000)、ソーダ質土壌では、 $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ に起因するアルカリストレスにより、塩ストレス耐性の低下が生じ、オオムギは、低い塩類濃度で生育不良を起こす可能性がある。これは、Songnen 平原でオオムギが生育していない要因であると考えられる。

しかし、ソーダ質条件において、シオチガヤは土壌 EC の増加による生育量の減少は生じたが、根部を生長させることができた (図 31, 32)。このことから、シオチガヤは、アルカリストレスによる塩ストレス耐性の低下の程度が、オオムギやエンバクよりも少ないと考えられる。また、ソーダ質条件下における、シオチガヤの高い根部生長能力は、ソーダ質土壌中での水分、及び、植物体必須元素の吸収に大きく寄与していると考えられ、そこでの生育に有利に働いていると考えられる。

Liu *et al.* (2011; 2012) は、Songnen 平原のソーダ質土壌を灌漑し、根圏の塩類を除去することで、ソーダ質土壌の土壌 pH と土壌 EC が減少することを示した。Liu *et al.* (2012) の実験において、一度目の灌漑により、実験地点のソーダ質土壌の土壌 EC は、15.0 dS/m 以上から 6.0 dS/m 以下まで減少し、土壌 pH は 9.8 から 9.6 にまで減少した。その後、ソーダ質耐性植物の一つである星星草 (学名: *Puccinellia tenuiflora* (Griseb.) Scribn. et Merr.) (Wang *et al.* 2004; Peng *et al.* 2004; Wang *et al.* 2009) の生育が良好になった。

この報告は、ソーダ質土壌での植物生育を良好にするためには、塩を除去し、土壌 EC を低下させることが重要であること、また、水による土壌 EC の減少程

度は、土壌 pH よりも大きいことを示唆している。そして、この報告は、ソーダ質土壌での植物生育には、アルカリストレスよりも塩ストレスの害作用が大きいことも示唆していると考えられる。第四章の実験において、ソーダ質土壌にバーミキュライト混合し、土壌の塩類濃度を低下させると、シオチガヤや他のイネ科植物の生育が良好になった (図 23)。Liu *et al* (2011; 2012) の報告は、第四章での実験結果、また、本実験での結果を支持するものである。

本実験で作成した人工ソーダ質土壌には、他の交換性陽イオン量よりも、交換性 Na^+ が多く含まれていた (表 8)。また、土壌 EC の調整のため、多量の 1 mol/L $\text{Na}_2\text{CO}_3\text{-NaHCO}_3$ を添加した土壌を、本実験では使用している。そのため、各実験区の栽培土壌には、多量の Na^+ が含まれており、土壌 EC が高くなるほど、土壌中の Na^+ 量と塩類濃度は高い。しかし、シオチガヤは、土壌 EC の影響にかかわらず、地上部 Na 含量を低く抑え、地上部 K, Ca, Mg 含量を高く維持した (図 33)。また、シオチガヤは地上部 Na/K, Na/Ca, Na/Mg も、土壌 EC の値にかかわらず、一貫して低い値を維持した (図 34)。本実験の結果は、第四章での実験結果と同様に、ソーダ質条件における、シオチガヤの Na^+ に優先する高い多量必須金属元素の選択性を示す。

また、本実験のシオチガヤの結果と、第四章の混合土壌で栽培したシオチガヤの元素含量を比較すると (図 25, 33)、地上部 Na 含量のみ、混合土壌で生育したシオチガヤが約 10 倍高い値を示した。しかし、他の多量必須金属元素の含量は、同程度の値だった。これは、本実験で作成した人工ソーダ質土壌は、多量

のバーミキュライトを含むこと (v/v, 1: 8) が要因であると考えられる。一般的に、バーミキュライトは、陽イオン交換容量 (cation exchangeable capacity: CEC) が高い。そのため、本実験で作成した人工ソーダ質土壌中の Na^+ の多くは、土壌の陽イオン交換部位に吸着されていると考えられる。第四章の実験で使用した混合土壌中には、 Na_2CO_3 、及び、 NaHCO_3 の形態で、一部の Na^+ は土壌中に存在し、土壌溶液中には存在すると考えられる。そのため、混合土壌で栽培したシオチガヤの方が、より Na^+ を吸収しやすく、本実験とのシオチガヤの地上部 Na 含量の相違の要因になったと考えられる。しかし、第四章と本実験結果のどちらにおいても、他の植物体と比較して、シオチガヤの地上部 Na 含量は低く、他の多量必須金属元素含量は高い。そのため、ソーダ質条件下において、シオチガヤが Na^+ に優先する高い多量必須金属元素の選択性をもつことは、明らかである。

ソーダ質条件において、シオチガヤは土壌 EC の増加による生育量の減少が生じた。しかし、アルカリストレスと塩ストレスを被りながらも、シオチガヤ根部の Na^+ に優先する、高い多量必須金属元素は維持され、機能していると考えられ、その機能は、土壌 EC の増加による塩類濃度の上昇には、影響されにくいと考えられる。

現在、ソーダ質耐性植物の Na^+ 耐性に関する生理学的、及び、分子生物学的研究の報告がある。例えば、星星草や、虎尾草 (学名: *Chloris virgata* Swartz) (Yang *et al.* 2008; Yang *et al.* 2009) のような、ソーダ質耐性植物は、 Na^+ に優先する、 K^+ の選択的吸収を行うことが報告されている (Wang *et al.* 2004; Yang *et al.* 2008;

Wang *et al.* 2009; Yang *et al.* 2009)。また、星星草は細胞膜表面に、 Na^+/H^+ アンチポーター (*PtSOS1*) と、高親和性 K^+ トランスポーター (*PutHKT2;1*) を持つことで、 Na^+ を排出し、選択的に K^+ を吸収する機能を持つことが報告されている (Ardie *et al.* 2009; Guo *et al.* 2012)。さらに、星星草は、内皮のカスパリー線で根部から地上部への Na^+ への流入を防ぎ、 K^+ を選択的に吸収する可能性を示唆する報告もある (Peng *et al.* 2004)。ソーダ質土壌根圏において、星星草のように、シオチガヤも Na^+ を排出し、選択的に K^+ を吸収する能力を持つ可能性がある。しかし、シオチガヤと星星草の生理的な違いを示す報告もあるため (Wang and Yuan 2001)、他のソーダ質耐性植物にはない、シオチガヤが独自に持つ、多量必須金属元素の吸収機構が存在する可能性がある。また、ソーダ質耐性植物の、選択的な Ca^{2+} , Mg^{2+} 吸収機構に関する、生理学的、分子生物学的研究は、我々の知る限りでは、ほとんど報告がない。今後、これらに関する研究も、求められる。

以上、第四章、第五章の実験から、ソーダ質条件下では、アルカリストレスにより、植物体の塩ストレスに対する耐性が低下すること、また、シオチガヤは、この塩ストレス耐性の低下の程度が小さく根部生長が可能であり、ソーダ質条件下での Na^+ に優先する高い多量必須金属元素の選択性をもつことが明らかになった。

このように、シオチガヤは、ソーダ質土壌に良く適応しており、そこでの生育において、優れた性質を持つ。ソーダ質土壌で生育する他の耐性植物も、シ

オチガヤのような、ソーダ質土壌での生育に有利な優れた特性を持つ可能性がある。ソーダ質土壌の植生回復には、シオチガヤのようなソーダ質耐性植物が有用であると考えられ、これらの植物の利用は、ソーダ質土壌の植生回復の促進へ寄与すると考えられる。今後、さらなるソーダ質耐性植物の耐性機構に関する研究が求められる。

第六章 ムギネ酸の鉄溶出能と、シオチガヤとオオムギの
ムギネ酸類分泌能力に、ソーダ質条件が及ぼす影響

6.1 序論

鉄 (Fe) は、植物体の微量必須金属元素の一つであり、呼吸、酸化還元反応、光合成など、多くの生理的反応に関与する、生育に重要な元素である (Marschner 1986; Cianzio 1995; Miller 1995)。

一般的に、Fe は地殻中に約 5 %含まれ、Al に次いで多い金属元素である (図 20)。しかし、世界のアルカリ土壌では、土壌中の Fe が水酸化鉄 ($\text{Fe}(\text{OH})_3$) として沈殿し、不可給化されると言われる (Marschner 1986; 植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002; 山本 2008; Abadía J 2011; Carrow and Duncan 2012)。そのため、このような地域では Fe 欠乏クロロシスによる減収が問題となっている。

このような地域での Fe 欠乏ストレス応答として、双子葉類や非単子葉イネ科植物は Strategy I という、 Fe^{3+} 還元力の増加や根圏への H^+ 放出や有機酸分泌などを行う機構をもつ (Marschner H 1986; 植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002)。

これに対し、コムギ、オオムギ、イネなど世界の主要作物である単子葉イネ科植物は、Fe 欠乏時にムギネ酸類 (MAs) という、アミノ酸系キレート剤を根より多量に分泌し Fe^{3+} を可溶化吸収する、Strategy II と呼ばれる機構を持つ (Takagi 1976; Takagi *et al.* 1984; Marschner 1986; 植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002; Yoshida *et al.* 2004)。

これまで、pH 10 程度の高アルカリを呈するソーダ質土壌では、土壌中の Fe が $\text{Fe}(\text{OH})_3$ として沈殿すると考えられてきた (Marschner 1986; 植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002; 山本 2008; Abadía J 2011; Carrow and Duncan 2012)。しか

し、第三章の実験において、ソーダ質土壌からは Fe がムギネ酸 (MA) などのキレート剤の添加の有無にかかわらず、多量に溶出し、アルカリ土壌である石灰質土壌や黒ボク土とは、明確に異なる Fe 溶出における特性をもつことが示された (図 13)。ソーダ質土壌からの高い Fe 溶出能の要因として、水で溶出した腐植物質 (Water-Extractable Humic Substances: WEHS) による Fe-WEHS の形成などが考えられた。

Fe^{3+} -WEHS の植物体の Fe 栄養への寄与は示されている。すなわち、Strategy I 植物は、細胞膜表面の Fe^{3+} -錯体還元酵素によって Fe^{3+} -WEHS の Fe^{3+} を Fe^{2+} に還元することで、 Fe^{3+} -WEHS を直接的に吸収利用すること、また、MAs を放出する Strategy II 植物は、 Fe^{3+} -WEHS を直接的には利用せず、MAs による配位子交換により、 Fe^{3+} -WEHS から Fe^{3+} -MAs を形成することで、 Fe^{3+} -WEHS を間接的に吸収利用すると、 Fe^{3+} -WEHS の植物体利用は体系づけられている (Cesco *et al.* 2002)。さらに、Fe 吸収機構の違いにかかわらず、低分子量の WEHS は、植物体の細胞膜表面に存在する H^+ -ATPase の活性を高め (Valanini *et al.* 1993)、 H^+ を放出し、栄養吸収を促進する可能性があることも報告されている (Pinton *et al.* 1997)。

ソーダ質土壌の根圏では多量の Fe-WEHS が溶出していると考えられることから、ソーダ質土壌の植物体 Fe 可給度は、Strategy I 植物に対しては、他の土壌よりも高いと考えられる。しかし、ソーダ質土壌の Strategy II 植物に対する Fe 可給度を検討するには、Fe-WEHS による Fe 溶出量だけではなく、本研究で用い

た pH 10 のソーダ質条件での植物体の MAs 分泌能力や、ソーダ質条件下での MAs の Fe 溶出能も考慮する必要がある。

以上のことから、本実験は、pH 10 のソーダ質条件での植物体の MAs 分泌能力、及び、ソーダ質条件下での MAs の Fe 溶解能を明らかにすることで、ソーダ質土壌の Strategy II 植物に対する Fe 可給度を検討することを目的として行われた。

6.2 材料と方法

6.2.1 ソーダ質条件がシオチガヤとオオムギの MAs 分泌に与える影響

6.2.1.1 植物生育

第二章に記載した方法でシオチガヤ、及び、オオムギを前培養し、得られた各植物サンプルは、以下の溶液を含む 10 L バケツに用意した、実験処理区で生育させた。実験は、前培養と同様に、屋内ファイトトロン内で行った。実験処理区① (control): 1/2 濃度 Fe 欠乏 Hoagland and Arnon No.2 改変培地 (pH 6.5)、実験処理区② (アルカリ条件): 1/2 濃度 Fe 欠乏 Hoagland and Arnon No.2 改変培地 (pH 10)、実験処理区③ (ソーダ質条件): 1/2 濃度 Fe 欠乏 Hoagland and Arnon No.2 改変培地 (pH 10 + 20 mmol/L $\text{Na}_2\text{CO}_3/\text{NaHCO}_3$)。各実験処理培地の pH は、1.0 mol/L NaOH で毎日調整した。

実験処理は、シオチガヤで 21 日間、オオムギで 14 日間行った。シオチガヤの根部浸出物は、処理後 14 日目と 21 日目に Kawai *et al.* (1993) の方法で採取し

た。オオムギの根部浸出物は、処理後 7 日目と 14 日目に同様の方法で採取した。

シオチガヤとオオムギの植物サンプルは、各々、二回目の根部浸出物の採取後に刈り取った。植物サンプルは地上部と根部に分けられ、一定の重さになるまで+80 °Cで乾燥し、乾物重を測定し、その後、湿式灰化し、ICP-OES で K, Ca, Mg, P, B, S, Fe, Cu, Mn, Zn 含量を測定した。

実験処理最終日に、各植物サンプルのクロロフィル含量の指標となる SPAD 値が (Wallance and Jones 1993)、SPAD-502 chlorophyll (Minolta Camera Co. Tokyo, Japan) を使用して測定された。

6.2.1.2 シオチガヤとオオムギの根部浸出物の採取法、及び、ムギネ酸類 (MAs) 分泌量の測定方法

根部浸出物は、Kawai *et al.* (1993) の方法に従い採取された。すなわち、屋内ファイトトロン[®]の明期開始と共に、各植物サンプルの根部は、500 mL の脱イオン水に 4 h 浸され、洗浄した。その後、各植物サンプルは取り出され、MAs の微生物分解を防ぐため、根部洗浄液には、10 mg のチモール (Kanto Chemical Co. Tokyo, Japan) を添加した。

各植物サンプルの根部洗浄液は、強陽イオン交換樹脂 (Amberlite IR-120B, Organo Corp. Tokyo, Japan) を充填したカラム (内径 1.5 cm, 高さ 15 cm) を通された。その後、樹脂は 200 mL の脱イオン水で洗浄され、200 mL の 1 mol/L NH₄OH をカラムに透過させ、MAs を溶出した。その後、溶出液は濃縮され、この溶液

を根部浸出液と呼んだ。

根部浸出液中の MAs 量は、Takagi (1976) の方法を一部改変し、根部浸出液の Fe^{3+} の溶解量から測定された。測定は以下の手順で行った。はじめに、根部浸出液を 10 mL 採取し、酢酸アンモニウム緩衝液 (pH 5.6, 0.5 mol/L) を 0.5 mL 加えた。これに、塩化鉄溶液 (0.5 mol/L FeCl_3) を 0.5 mol/L NaOH で中性 (pH 7) にして作成された、水酸化鉄ゲル ($\text{Fe}(\text{OH})_3$: 5.0 mmol/L Fe^{3+}) を 2 mL 添加し、55 °C で 120 min、40 min ごとに攪拌しながら、インキュベーションした。その後、溶液は No. 5C ろ紙 (Toyo Roshi kaisha, Ltd. Tokyo, Japan) でろ過し、溶液中の Fe 量を紫外・可視分光光度計 (UV mini 1240, Simadzu, Kyoto, Japan) で吸光度を測定することで求めた。そして、予め用意した MA の結晶による、 $\text{Fe}(\text{OH})_3$ からの Fe^{3+} の溶出量から作成した回帰曲線から、根部浸出液中の MAs 量を求めた。

シオチガヤが分泌した根部浸出液は、セルロース薄層クロマトグラフィー (cellulose thin-layer chromatography: TLC) によって、浸出液中に含まれる MAs の同定が行われた。同定は、Kawai *et al.* (1988) の方法を、一部改変して行われた。MAs の標準は、ムギネ酸 (MA)、2'-デオキシムギネ酸 (DMA)、3-エピヒドロキシムギネ酸 (*epi*-HMA)、及び、ヒドロキシムギネ酸 (HMA) が使用された (Takagi 1993)。TLC の展開液は、フェノール溶液: 28 %水酸化アンモニウム溶液: 脱イオン水が 15: 2: 4 の体積比になるように混合して作成した。60 % (v/v) アセトン溶液中に溶解した 1.5 mmol/L FeCl_3 を薄層板に噴霧し、それをアンモニア蒸気が充満するガラス容器内に 5 min 入れ、その後、メタノール中に 20 min 浸漬

し、可溶化した Fe^{3+} (MAs と錯体形成した Fe^{3+}) を取り除いた。その後、薄層板は室温で乾かされ、1, 10-*o*-フェナンソロリンを 0.5 %含む 50 % (v/v) エタノールを噴霧した。この操作により、薄層板上の、MAs により Fe^{3+} が除去された位置は、赤みがかったオレンジの背景の上に、白いスポットとして表された。

6.2.2 ムギネ酸 (MA) の水酸化鉄ゲルからの Fe^{3+} の溶出に対する、pH と塩の影響

6.2.2.1 高アルカリ条件下における MA の Fe^{3+} 溶出能力の検討

MA の Fe^{3+} 溶出能力は、Takagi (1976) の方法を一部改変して行われた。12.5 mL の脱イオン水に、300 $\mu\text{mol/L}$ MA 溶液を 3 mL 添加した。これに、100 mmol/L の N-シクロヘキシル-2-ヒドロキシル-3-アミノプロパンスルホン酸 (CAPSO) が、pH 緩衝液として 2.5 mL 加えられた。その後、0.1 mol/L NaOH、または、KOH を加え、MA 添加溶液の pH を 8, 9, 10, 11 に調整した。全ての溶液には、 $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ が含まれていなかった。これらに、水酸化鉄ゲル ($\text{Fe}(\text{OH})_3$: 5.0 mmol/L Fe^{3+}) を 2 mL 添加し、各調製溶液は、脱イオン水で 30 mL に定容した。各調製溶液中の MA 濃度は、30 $\mu\text{mol/L}$ であった。各調製溶液は、55 °C で 120 min、40 min ごとに攪拌しながら、インキュベーションした。その後、溶液は No. 5C ろ紙 (Toyo Roshi kaisha, Ltd. Tokyo, Japan) でろ過され、conc. HCl を 1.0 mL 加え、50 mL に定容し、測定溶液を作成した。この測定溶液中の、MA によって溶出された Fe^{3+} 量を、ICP-OES で測定した。

6.2.2.2 ソーダ質条件下における MA の Fe^{3+} 溶出能力の検討

MA の Fe^{3+} 溶出能力は、Takagi (1976) の方法を一部改変して行った。3 mL の 200 $\mu\text{mol/L}$ MA 溶液に、濃度の異なる 15 mL の Na_2CO_3 - NaHCO_3 緩衝液 (pH 10 緩衝液)、または、 K_2CO_3 - KHCO_3 緩衝液 (pH 10 緩衝液) を添加した。両緩衝液の濃度は以下の通りである: 26.7 mmol/L, 53.3 mmol/L, 80.1 mmol/L, 106.7 mmol/L。これらに、 $\text{Fe}(\text{OH})_3$: 5.0 mmol/L Fe^{3+} を 2 mL 添加した。control には、pH 10 緩衝液の代わりに、脱イオン水を使用した。pH 10 緩衝液を添加した溶液は、全て pH 10 程度を呈しており、溶液中の $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ 濃度は、各々 20, 40, 60, 80 mmol/L に調製した。また、control は pH 6 を呈していた。各調製溶液の MA 濃度は、30 $\mu\text{mol/L}$ であった。各調製溶液は、55 °C で 120 min、40 min ごとに攪拌しながら、インキュベーションした。その後、溶液は No. 5C ろ紙 (Toyo Roshi kaisha, Ltd. Tokyo, Japan) でろ過され、conc. HCl を 1.0 mL 加え、50 mL に定容し、測定溶液を作成した。この測定溶液中の、MA によって溶出された Fe^{3+} 量を、ICP-OES で測定した。

6.2.2.3 塩性条件下における MA の Fe^{3+} 溶出能力の検討

MA の Fe^{3+} 溶出能力は、Takagi (1976) の方法を一部改変して行った。3.0 mL の 200 $\mu\text{mol/L}$ MA 溶液に、濃度の異なる 15 mL の NaCl 溶液、または、KCl 溶液を添加した。添加した塩化物溶液の濃度は以下の通りである: 80 mmol/L, 160 mmol/L, 240 mmol/L。また、別に濃度の異なる 15 mL の Na_2SO_4 溶液、または、

K₂SO₄ 溶液を添加し実験を行った。添加した硫酸塩溶液の濃度は以下の通りである: 40 mmol/L, 80 mmol/L, 120 mmol/L。これらに、Fe(OH)₃: 5.0 mmol/L Fe³⁺ を 2.0 mL 添加した。control には、塩溶液の代わりに、脱イオン水を使用した。各調製溶液の NaCl、または KCl 濃度は、各々 60, 120, 180 mmol/L であり、Na₂SO₄、または、K₂SO₄ 濃度は、各々 30, 60, 90 mmol/L である。塩溶液を添加した溶液は、全て pH 7 程度を呈していた。また、control は pH 6 を呈していた。各調製溶液の MA 濃度は、30 μmol/L であった。各調製溶液は、55 °C で 120 min、40 min ごとに攪拌しながら、インキュベーションした。その後、溶液は No. 5C ろ紙 (Toyo Roshi kaisha, Ltd. Tokyo, Japan) でろ過され、conc. HCl を 1 mL 加え、50 mL に定容し、測定溶液を作成した。この測定溶液中の、MA によって溶出された Fe³⁺ 量を、ICP-OES で測定した。

6.3 結果

6.3.1 ソーダ質条件がシオチガヤとオオムギの MAs 分泌に与える影響

実験処理を終了し、刈取る直前の植物体の様子は、図 35, 36 に示した。シオチガヤは、高 pH を呈するアルカリ条件とソーダ質条件下で、control と比較して旺盛な生育を示し、Fe 欠乏クロロシスを示さなかった (図 35)。しかし、オオムギは、アルカリ条件下で最も旺盛な生育を示したが、ソーダ質条件下では control よりも生育が悪く、Fe 欠乏クロロシスだけでなく、枯死による葉色の減退が見られた (図 36)。

各植物体の乾物重を比較すると、シオチガヤは、アルカリ条件とソーダ質条件下で、地上部、根部共に、control よりも高い乾物重を示した (図 37)。また、ソーダ質条件下で生育したシオチガヤの地上部乾物重は、アルカリ条件下で生育したものよりも有意に低い、根部乾物重に有意差はなかった。

これに対し、オオムギはアルカリ条件下で、地上部、根部共に最も高い乾物重を示した (図 37)。そして、ソーダ質条件下で生育したオオムギと、control との間に、地上部、根部共に乾物重の有意差はなかった。

各植物体の葉の SPAD 値は、表 9 に示した。シオチガヤは、control では、Fe 欠乏クロロシスが見られたが、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件では見られなかった。また、シオチガヤの SPAD 値は、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件下で生育したものが最も高く、これらに有意差はなかった。また、オオムギでも、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件下で生育したものの SPAD 値が、control よりも有意に高かった。しかし、ソーダ質条件下で生育した植物体の SPAD 値は、アルカリ条件下で生育したものよりも、有意に低かった。



図 35: Fe 欠乏処理したシオチガヤの生育の様子

(Fe 欠処理後 21 日目)

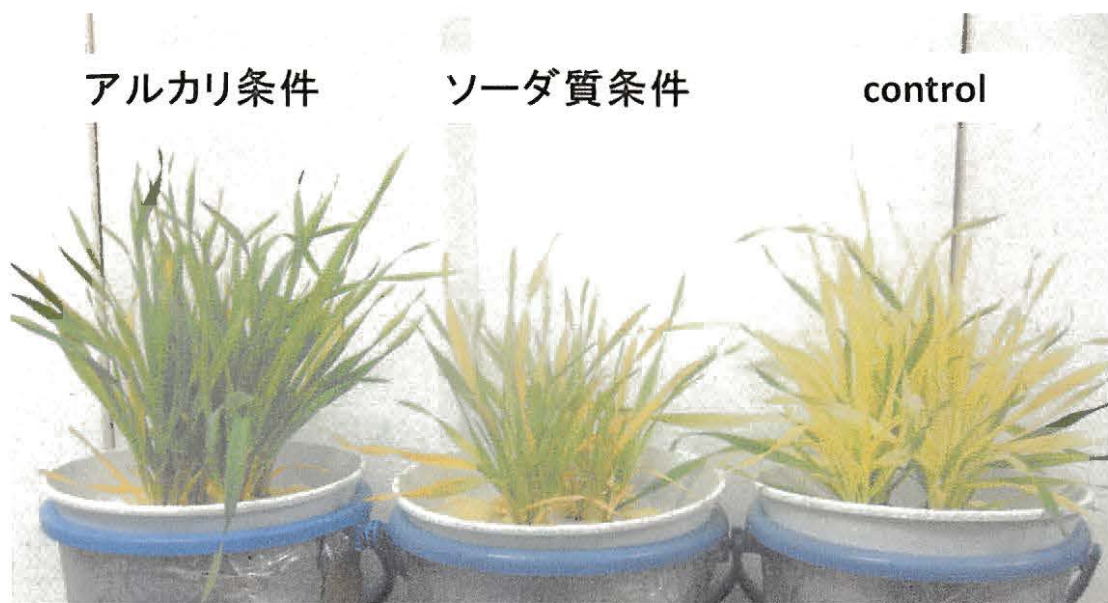


図 36: Fe 欠処理したオオムギの生育の様子

(Fe 欠処理後 14 日目)

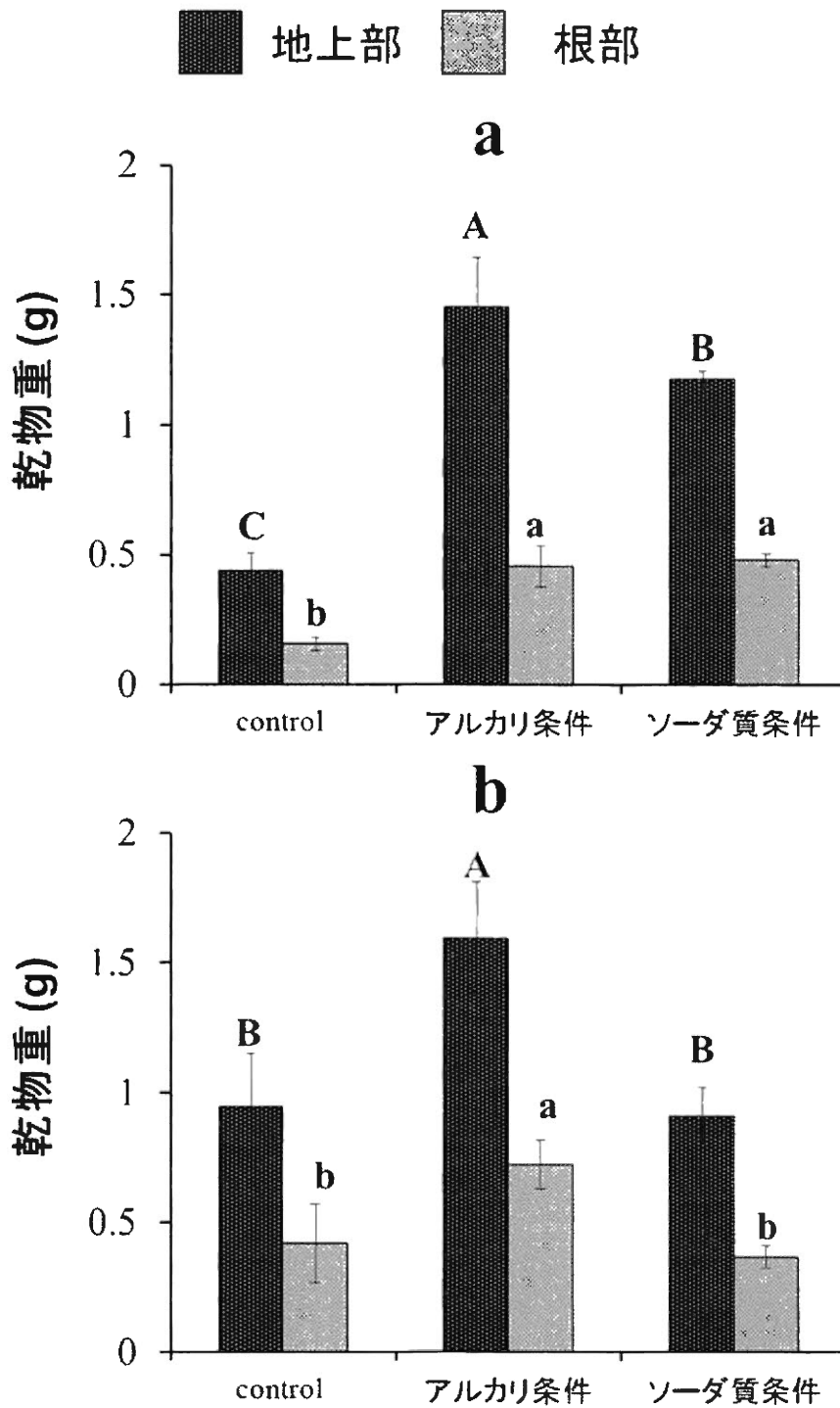


図 37 各実験処理区で生育した、植物体の乾物重

(a) シオチガヤ: 地上部: $F=60.04, p<0.0001$, 根部: $F=54.49, p<0.0001$.

(b) オオムギ: 地上部: $F=13.37, p<0.01$, 根部: $F=10.05, p<0.05$.

表9 各処理区で生育した植物体の SPAD 値

	シオチガヤ	オオムギ
control	3.80 ± 0.250 b	4.67 ± 0.370 c
アルカリ条件	33.7 ± 1.61 a	40.7 ± 1.37 a
ソーダ質条件	34.5 ± 4.34 a	20.2 ± 1.38 b

データは全て、平均値 ± 標準誤差 (standard error: SE) で表された。

有意差検定は、同一植物体の異なる処理区間で行った。

シオチガヤ: $F=42.79, p<0.0005$, オオムギ: $F=251.16, p<0.0001$.

各植物体の Fe 含量は、図 38 に示した。シオチガヤの地上部 Fe 含量は、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件下で生育したものが control よりも高く、control では検出下限値以下であった。また、ソーダ質条件下で生育したシオチガヤが、最も有意に地上部 Fe 含量が高かった。また、シオチガヤの根部 Fe 含量は、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件下では control よりも有意に低くなり、両条件下で生育したシオチガヤには、根部 Fe 含量の有意差はなかった。

また、オオムギの地上部 Fe 含量は、最もアルカリ条件下で生育したものが高く、ソーダ質条件下で生育したオオムギでは、control と同程度であった。また、根部 Fe 含量は、アルカリ条件下で生育したオオムギでは、control と比較して、減少

傾向が見られたものの、有意差はなかった。しかし、ソーダ質条件下で生育したオオムギは、根部 Fe 含量が control と比較して有意に低い値を示した。

各植物体の P 含量は、図 39 に示した。アルカリ条件、及び、ソーダ質条件下で生育したシオチガヤの地上部 P 含量は、control と比較して有意に低くなり、両条件下で生育した植物体の間に、地上部 P 含量の有意差はなかった。また、根部の P 含量も同様の傾向を示し、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件下で生育したシオチガヤの根部 P 含量は control と比較して有意に低く、両条件下で生育した植物体の間に、根部 P 含量の有意差はなかった。

また、オオムギでは、地上部 P 含量は、ソーダ質条件下で生育した植物体が最も有意に低く、アルカリ条件下で生育したオオムギの地上部 P 含量でも、control よりも有意に低かったが、ソーダ質条件下で生育したものよりは有意に高かった。また、根部 P 含量は、control とアルカリ条件下で生育したオオムギの間での有意差はなく、ソーダ質条件下で生育したオオムギが最も有意に低い値を示した。

各植物体の S 含量は、図 40 に示した。シオチガヤの地上部 S 含量は、P と同様の傾向を示し、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件で control よりも有意に減少し、二つの処理区間で有意差はなかった。また、根部 S 含量も、P と同様の傾向を示し、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件で control よりも有意に減少した。また、根部 S 含量は、ソーダ質条件でアルカリ条件よりも有意に低い値を示した。

また、オオムギでは、地上部 S 含量は、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件で control よりも有意に減少し、ソーダ質条件で最も有意に低い値を示した。根部 S 含量も、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件で control と比較して減少傾向を示し、ソーダ質条件と control の間に有意差が確認できたが、アルカリ条件では、control、及び、ソーダ質条件との間に有意差はなかった。

各処理区で生育した、シオチガヤの K, Ca, Mg, P, B, S, Fe, Cu, Mn, Zn 含量は、表 10 に示した。地上部の K, Ca, Mg 含量は、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件で control よりも有意に減少し、二つの処理区間で有意差はなかった。また、根部の K 含量は、全ての処理区間で有意差はなかったが、根部の Ca, Mg 含量は、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件で control よりも有意に増加した。また、根部 Ca 含量は、二つの処理区間で有意差はなかったが、根部 Mg 含量は、ソーダ質条件でアルカリ条件よりも有意に高い値を示した。

地上部 B 含量は、P と同様の傾向を示し、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件で control よりも有意に減少し、二つの処理区間で有意差はなかった。また、根部 B 含量も、P と同様の傾向を示し、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件で control よりも有意に減少した。また、根部 B 含量は、二つの処理区間で有意差はなかった。

シオチガヤの地上部 Cu 含量は、Fe と同様の傾向を示し、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件下で生育したものの Cu 含量が control よりも高く、control では検出下限値以下であった。また、シオチガヤの根部 Cu 含量は、全ての処理区で検

出下限値以下であった。

地上部の Mn, Zn 含量は、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件で control よりも有意に減少し、二つの処理区間で有意差はなかった。また、根部の Mn 含量も、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件で control よりも有意に減少し、二つの処理区間で有意差はなかったが、根部の Zn 含量は、全ての処理区で検出下限値以下であった。

各処理区で生育した、オオムギの K, Ca, Mg, P, B, S, Fe, Cu, Mn, Zn 含量は、表 11 に示した。オオムギの K 含量は、地上部、根部共に、他の処理区と比較して、ソーダ質条件で有意に低い値を示し、アルカリ条件と control 間では、有意差はなかった。また、地上部 Ca 含量は、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件で control よりも有意に減少し、ソーダ質条件で最も有意に低い値を示した。しかし、根部 Ca 含量は、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件で control よりも有意に増加し、アルカリ条件で最も有意に高い値を示した。地上部 Mg 含量は、ソーダ質条件で最も有意に低い値を示し、アルカリ条件と control 間では、有意差はなかった。また、根部 Mg 含量は、アルカリ条件で最も高い値を示し、ソーダ質条件と control 間では、有意差はなかった。

地上部 B 含量は、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件で control よりも有意に減少し、二つの処理区間で有意差はなかったが、根部 B 含量は、処理区間で有意差はなかった。

地上部 Cu 含量は、他の処理区と比較して、ソーダ質条件で有意に低い値を示

し、アルカリ条件と control の間に有意差はなかった。また、根部 Cu 含量は、control でのみ検出され、アルカリ条件とソーダ質条件では、検出下限値以下であった。地上部 Mn 含量は、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件で control よりも有意に減少し、二つの処理区間では有意差はなかった。また、根部 Mn 含量は、control と比較して、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件で増加傾向を示し、アルカリ条件で control よりも有意に高い値を示したが、ソーダ質条件では、control、及び、アルカリ条件との間に有意差はなかった。

地上部 Zn 含量は、アルカリ条件で control よりも有意に低い値を示し、ソーダ質条件では検出下限値以下であった。また、根部 Zn 含量は、アルカリ条件で control との間に有意差はなく、同程度の値を示したが、ソーダ質条件では検出下限値以下であった。

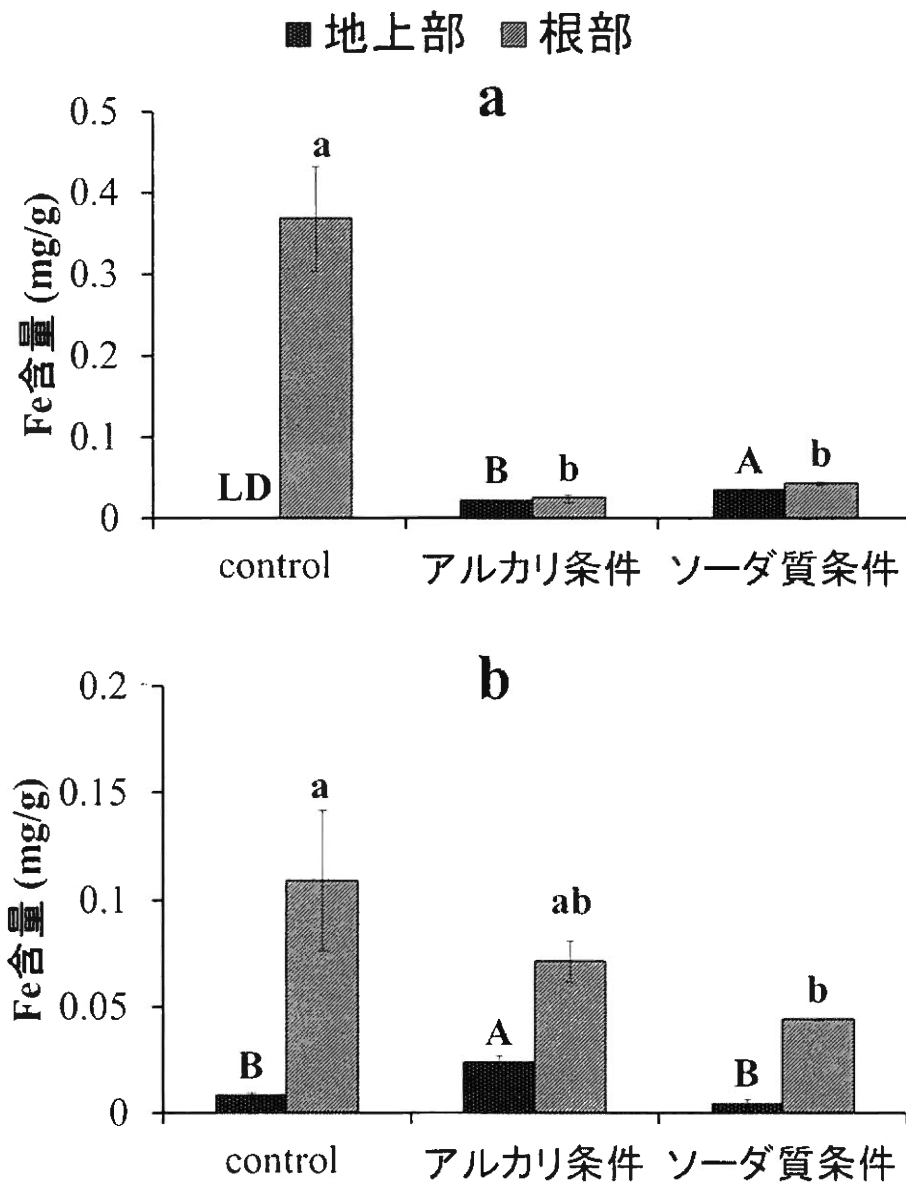


図 38 各実験処理区で生育した、植物体の Fe 含量

LD (lower than detectable level) は検出下限値以下を示す。

検出下限値: Fe=42.1 ($\mu\text{g/g}$)

(a) シオチガヤ: 地上部: $F=179.36, p<0.0001$, 根部: $F=80.68, p<0.0001$.

(b) オオムギ: 地上部: $F=67.11, p<0.0001$, 根部: $F=8.45, p<0.05$.

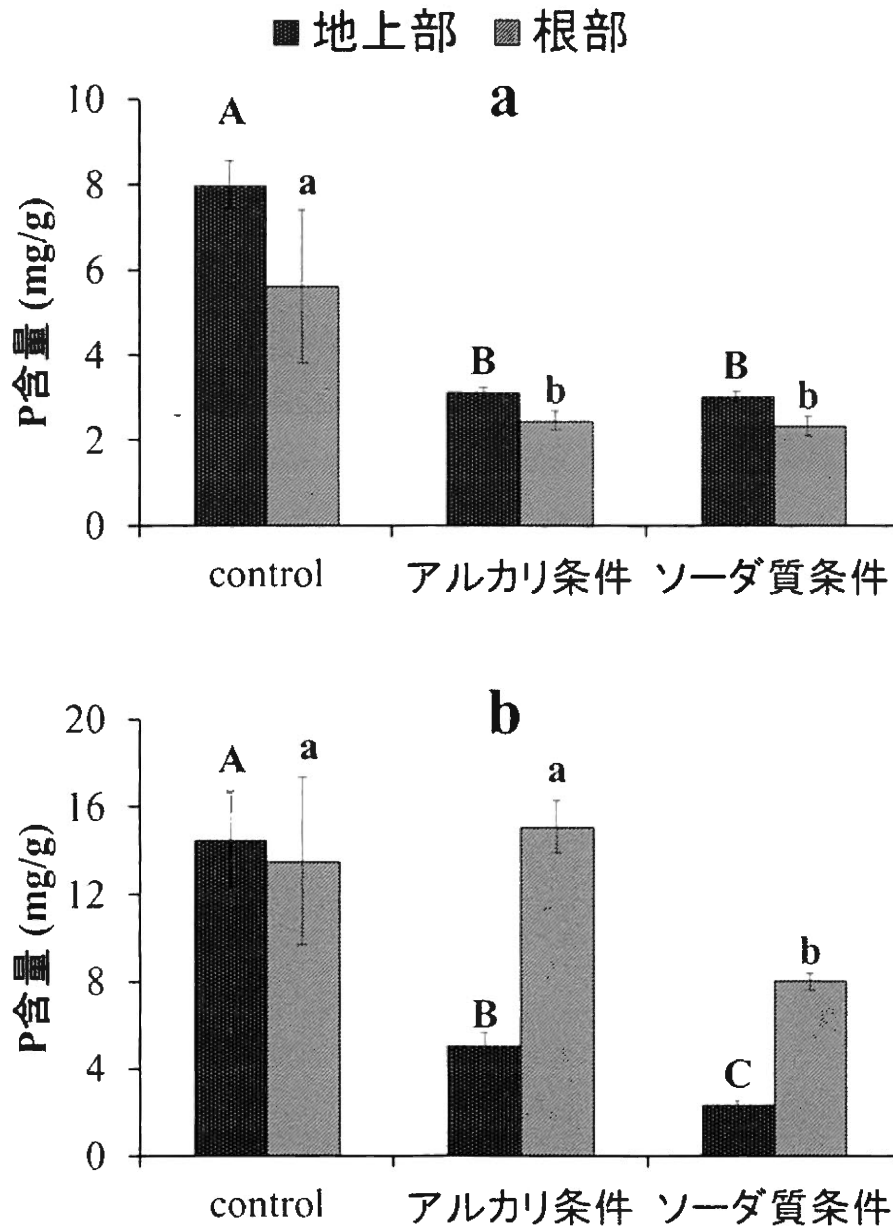


図 39 各実験処理区で生育した、植物体の P 含量

(a) シオチガヤ: 地上部: $F=204.84, p<0.0001$, 根部: $F=9.41, p<0.05$.

(b) オオムギ: 地上部: $F=71.69, p<0.0001$, 根部: $F=7.76, p<0.05$.

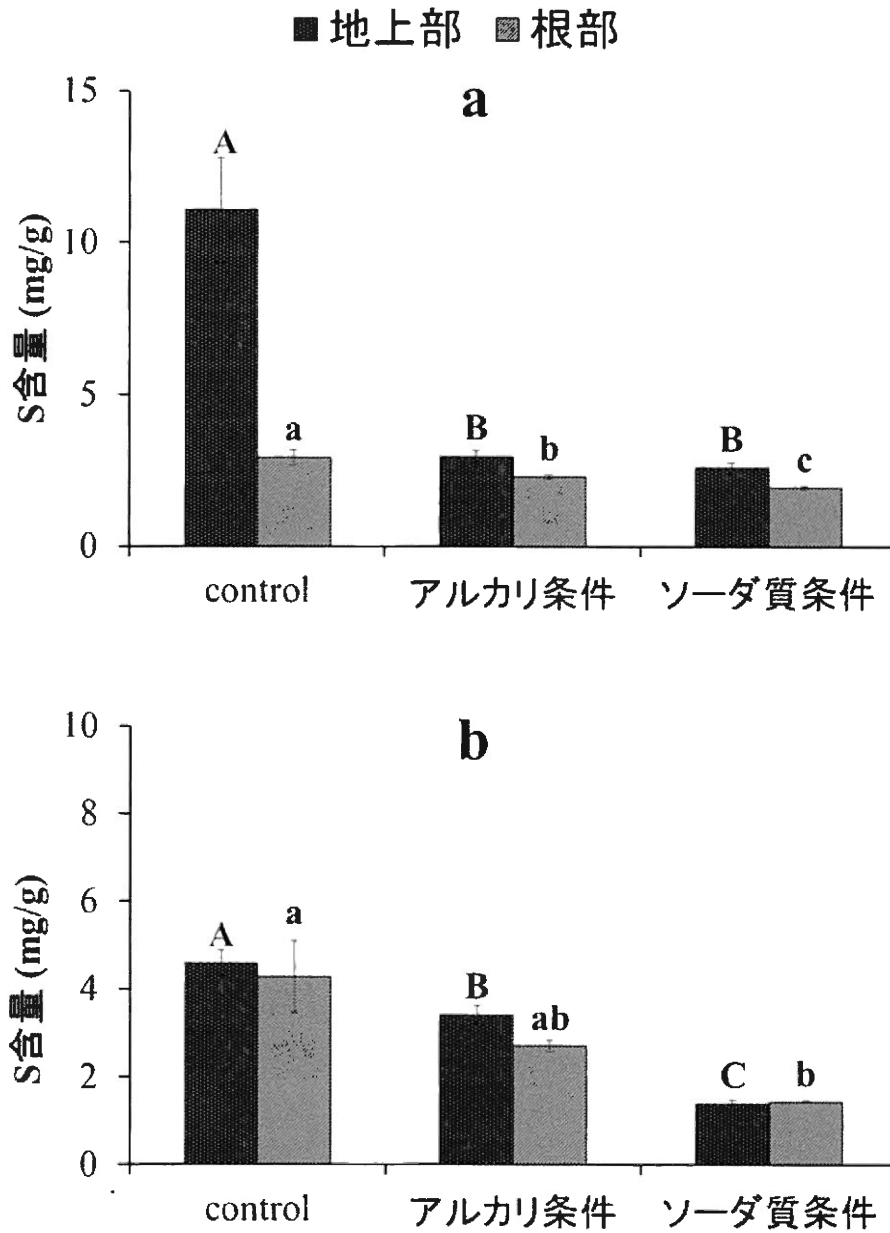


図 40 各実験処理区で生育した、植物体の S 含量

(a) シオチガヤ: 地上部: $F=67.25, p<0.0001$, 根部: $F=31.31, p<0.001$.

(b) オオムギ: 地上部: $F=55.64, p<0.0001$, 根部: $F=8.98, p<0.05$.

表 10 各処理区で生育した、シオチガヤの元素含量

mg/g	control	アルカリ条件	ソーダ質条件
地上部 K	32.6 ± 0.889 a	21.8 ± 0.838 b	20.7 ± 0.642 b
根部 K	15.2 ± 1.73 a	11.0 ± 0.849 a	10.7 ± 1.22 a
地上部 Ca	6.55 ± 0.470 a	1.85 ± 0.0257 b	1.35 ± 0.0919 b
根部 Ca	3.39 ± 0.151 b	13.3 ± 2.53 a	15.6 ± 0.441 a
地上部 Mg	4.26 ± 0.215 a	2.24 ± 0.0451 b	1.78 ± 0.110 b
根部 Mg	1.00 ± 0.137 c	2.37 ± 0.165 b	3.39 ± 0.310 a
地上部 P	7.99 ± 0.332 a	3.13 ± 0.0547 b	3.03 ± 0.0697 b
根部 P	5.62 ± 1.03 a	2.46 ± 0.121 b	2.34 ± 0.131 b
地上部 B	0.0221 ± 3.89 × 10 ⁻³ a	0.0102 ± 1.91 × 10 ⁻³ b	7.79 × 10 ⁻³ ± 2.15 × 10 ⁻⁴ b
根部 B	0.0432 ± 6.14 × 10 ⁻³ a	0.0151 ± 2.86 × 10 ⁻³ b	3.87 × 10 ⁻³ ± 3.87 × 10 ⁻³ b
地上部 S	11.1 ± 0.998 a	2.96 ± 0.113 b	2.59 ± 0.107 b
根部 S	2.93 ± 0.146 a	2.30 ± 0.0401 b	1.94 ± 0.0343 c
地上部 Fe	LD	0.0209 ± 5.88 × 10 ⁻⁴ b	0.0331 ± 1.83 × 10 ⁻³ a

根部 Fe	0.368	0.0239	0.0423
	± 0.0373 a	± 2.64×10 ⁻³ b	± 9.28×10 ⁻⁴ b
地上部 Cu	LD	1.37×10 ⁻³	2.64×10 ⁻³
		± 3.88×10 ⁻⁴ b	± 4.67×10 ⁻⁴ a
根部 Cu	LD	LD	LD
地上部 Mn	0.0527	0.0162	7.93×10 ⁻³
	± 5.26×10 ⁻³ a	± 7.09×10 ⁻⁴ b	± 4.53×10 ⁻⁴ b
根部 Mn	6.90×10 ⁻⁴	7.74×10 ⁻³	8.43×10 ⁻³
	± 3.99×10 ⁻⁴ a	± 5.79×10 ⁻⁴ b	± 2.02×10 ⁻⁴ b
地上部 Zn	0.0332	0.0121	7.63×10 ⁻³
	± 6.63×10 ⁻³ a	± 8.84×10 ⁻⁴ b	± 2.92×10 ⁻⁴ b
根部 Zn	LD	LD	LD

LD (lower than detectable level) は検出下限値以下を示す。

検出下限値: Fe, Cu, Zn=42.1 (µg/g).

データは全て、平均値 ± 標準誤差 (standard error: SE) で表された。

有意差検定は、同一元素の異なる処理区生育した植物間で行った。

K: 地上部: $F=67.77, p<0.0001$.

Ca: 地上部: $F=107.54, p<0.0001$, 根部: $F=18.98, p<0.005$.

Mg: 地上部: $F=86.79, p<0.0001$, 根部: $F=30.36, p<0.001$.

P: 地上部: $F=204.84, p<0.0001$, 根部: $F=9.41, p<0.05$.

B: 地上部: $F=9.44, p<0.05$, 根部: $F=20.23, p<0.005$.

S: 地上部: $F=67.25, p<0.0001$, 根部: $F=31.31, p<0.001$.

Fe: 地上部: $F=179.36, p<0.0001$, 根部: $F=80.68, p<0.0001$.

Cu: 地上部: $F=14.11, p<0.01$.

Mn: 地上部: $F=60.19, p<0.0001$, 根部: $F=20.55, p<0.005$.

Zn: 地上部: $F=12.43, p<0.01$.

表 11 各処理区で生育した、オオムギの元素含量

mg/g	control	アルカリ条件	ソーダ質条件
地上部 K	54.9 ± 6.40 a	55.0 ± 4.49 a	21.9 ± 1.52 b
根部 K	42.0 ± 6.21 a	27.1 ± 4.24 a	6.88 ± 0.314 b
地上部 Ca	8.31 ± 1.16 a	4.72 ± 0.212 b	2.07 ± 0.0520 c
根部 Ca	2.90 ± 0.451 c	81.1 ± 10.7 a	49.8 ± 4.78 b
地上部 Mg	2.83 ± 0.155 a	2.69 ± 0.207 a	1.18 ± 0.101 b
根部 Mg	3.77 ± 0.682 b	6.27 ± 0.386 a	3.12 ± 0.194 b
地上部 P	14.5 ± 1.25 a	5.06 ± 0.352 b	2.37 ± 0.113 c
根部 P	13.5 ± 2.21 a	15.1 ± 0.681 a	8.01 ± 0.216 b
地上部 B	0.0161 ± 8.72×10 ⁻⁴ a	9.44×10 ⁻³ ± 4.15×10 ⁻⁴ b	8.55×10 ⁻³ ± 1.71×10 ⁻³ b
根部 B	0.0188 ± 3.80×10 ⁻³ a	0.0143 ± 2.17×10 ⁻³ a	0.0176 ± 2.02×10 ⁻³ a
地上部 S	4.59 ± 0.295 a	3.42 ± 0.211 b	1.39 ± 0.0965 c
根部 S	4.28 ± 0.810 a	2.71 ± 0.141 ab	1.44 ± 0.0211 b
地上部 Fe	7.97×10 ⁻³ ± 7.99×10 ⁻⁴ b	0.0238 ± 1.76×10 ⁻³ a	4.30×10 ⁻³ ± 1.21×10 ⁻³ b

根部 Fe	0.109	0.0712	0.0439
	± 0.0188 a	$\pm 5.51 \times 10^{-3}$ ab	$\pm 2.53 \times 10^{-4}$ b
地上部 Cu	2.33×10^{-3}	2.85×10^{-3}	2.70×10^{-4}
	$\pm 3.83 \times 10^{-5}$ a	$\pm 5.87 \times 10^{-4}$ a	$\pm 2.70 \times 10^{-4}$ b
根部 Cu	6.25×10^{-3}	LD	LD
	$\pm 1.57 \times 10^{-3}$		
地上部 Mn	0.0237	8.68×10^{-3}	4.71×10^{-3}
	$\pm 1.81 \times 10^{-3}$ a	$\pm 8.95 \times 10^{-4}$ b	$\pm 2.22 \times 10^{-4}$ b
根部 Mn	8.93×10^{-3}	0.0147	0.0124
	$\pm 1.94 \times 10^{-4}$ b	$\pm 7.77 \times 10^{-4}$ a	$\pm 3.35 \times 10^{-4}$ ab
地上部 Zn	0.0221	6.07×10^{-3}	LD
	$\pm 2.27 \times 10^{-3}$ a	$\pm 1.04 \times 10^{-3}$ b	
根部 Zn	1.50×10^{-3}	5.29×10^{-3}	LD
	$\pm 1.50 \times 10^{-3}$ a	$\pm 1.64 \times 10^{-3}$ a	

LD (lower than detectable level) は検出下限値以下を示す。

検出下限値: Cu, Zn=42.1 ($\mu\text{g/g}$).

データは全て、平均値 \pm 標準誤差 (standard error: SE) で表された。

有意差検定は、同一元素の異なる処理区で生育した植物間で行った。

K: 地上部: $F=17.27$, $p<0.005$, 根部: $F=16.44$, $p<0.005$.

Ca: 地上部: $F=21.12$, $p<0.005$, 根部: $F=33.69$, $p<0.0005$.

Mg: 地上部: $F=32.47, p<0.001$, 根部: $F=12.78, p<0.01$.

P: 地上部: $F=71.69, p<0.0001$, 根部: $F=7.76, p<0.05$.

B: 地上部: $F=13.33, p<0.01$.

S: 地上部: $F=55.64, p<0.0001$, 根部: $F=8.98, p<0.05$.

Fe: 地上部: $F=67.11, p<0.0001$, 根部: $F=8.45, p<0.05$.

Cu: 地上部: $F=13.68, p<0.01$, 根部: $F=15.66, p<0.005$.

Mn: 地上部: $F=72.77, p<0.0001$, 根部: $F=5.71, p<0.05$.

Zn: 地上部: $F=62.39, p<0.0001$.

各実験処理区における、植物体の根部からの MAs 分泌量は図 41 に示した。シオチガヤでは、アルカリ条件下での MAs 分泌量は、14 日目、21 日目のどちらにおいても、最も高い値を示した。ソーダ質条件下での MAs 分泌は、14 日目では control と同程度であったが、21 日目では control よりも有意に高くなった。

オオムギでは、アルカリ条件下での MAs 分泌量は、7 日目、14 日目のどちらにおいても、最も有意に高い値を示した。また、ソーダ質条件下では、7 日目の MAs 分泌量は最も低い値を示し、control よりも有意に低かった。また、14 日目においても最も有意に低かったが、control との間に有意な差はなかった。

薄層クロマトグラフィー (TLC) の結果から、シオチガヤ根部から分泌された根浸出物中の MAs は、ムギネ酸 (MA)、ヒドロキシムギネ酸 (HMA)、及び、少量の 3-エピヒドロキシムギネ酸 (*epi*-HMA) が含まれている可能性が高いことが示された (図 42)。

■ control ■ アルカリ条件 ■ ソーダ質条件

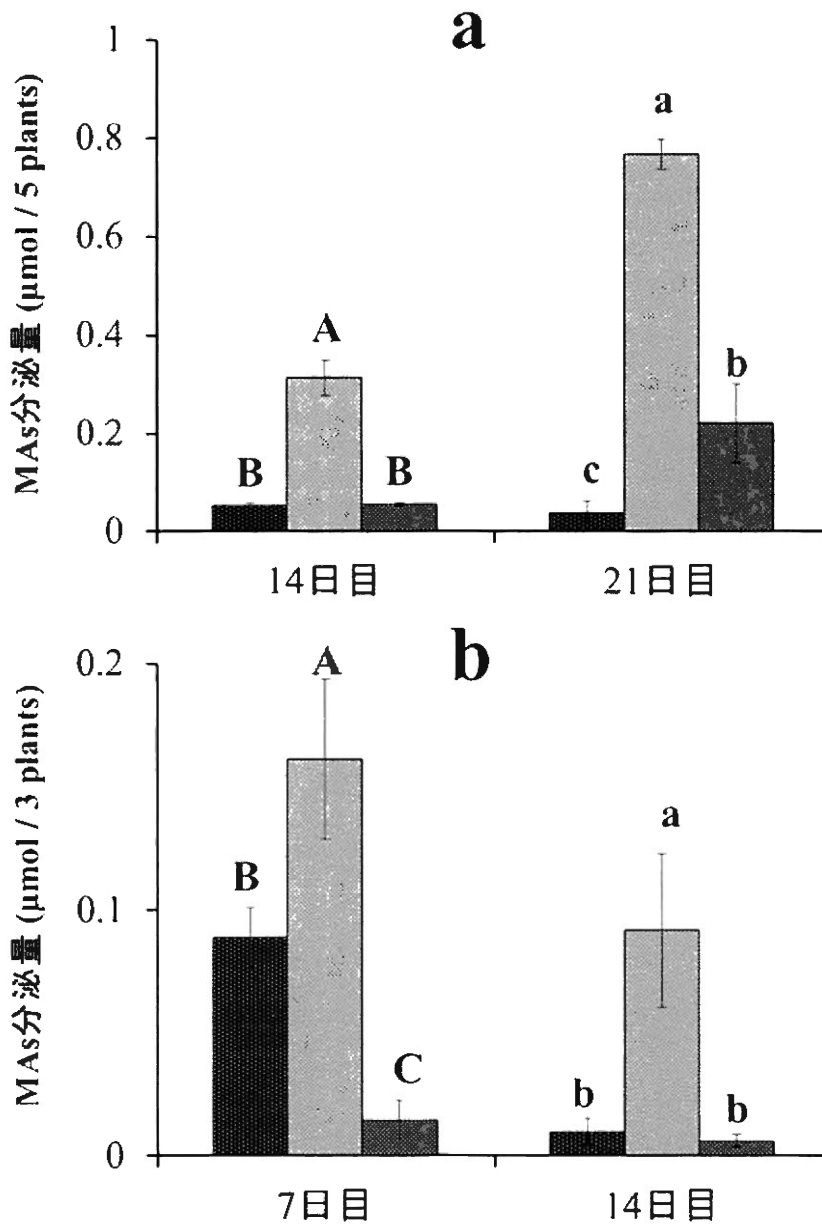


図 41 各実験処理区で生育した、植物体の MAs 分泌量

(a) シオチガヤ: 14 日目: $F=155.38, p<0.001$, 21 日目: $F=162.15, p<0.001$.

(b) オオムギ: 7 日目: $F=37.94, p<0.0005$, 14 日目: $F=21.09, p<0.005$.

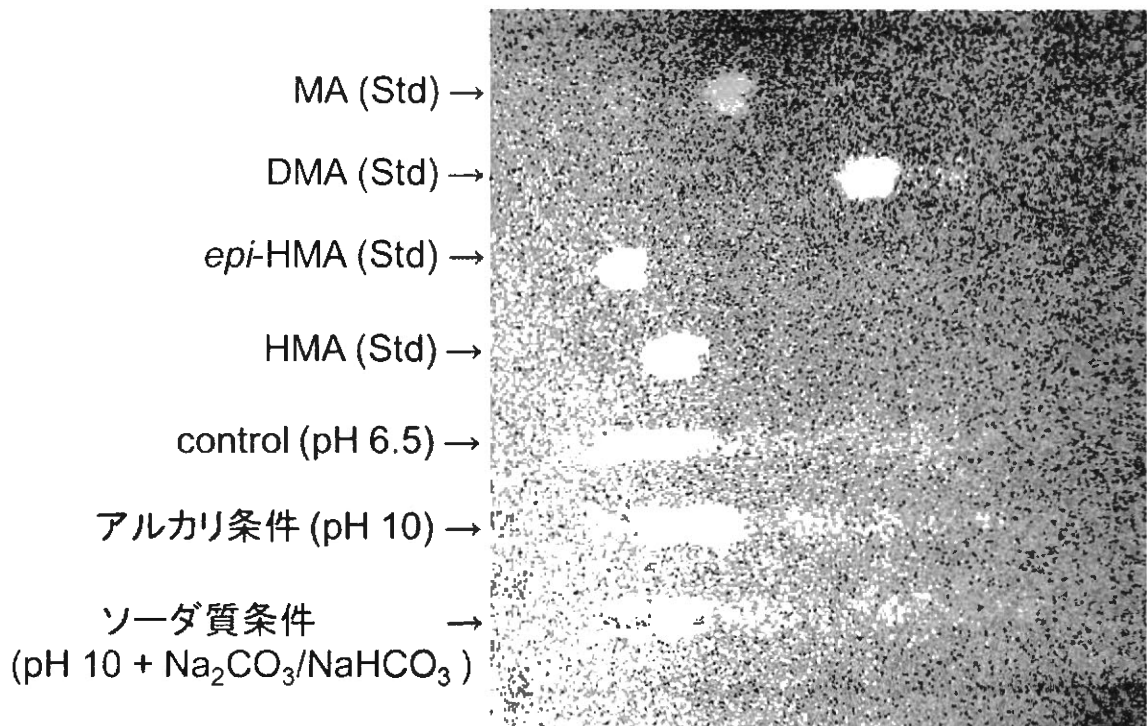


図 42 各実験処理区で生育したシオチガヤの、

根部から分泌された根浸出液の薄層クロマトグラフィー

添加された標準物質: ムギネ酸 (MA), 2'-デオキシムギネ酸 (DMA), 3-エピヒドロキシムギネ酸 (*epi*-HMA), ヒドロキシムギネ酸 (HMA).

6.3.2 ムギネ酸 (MA) の水酸化鉄ゲルからの Fe^{3+} の溶出に対する、pH と塩の影響

6.3.2.1 高アルカリ条件下における MA の Fe^{3+} 溶出能力の検討

高アルカリ条件下で、MA により溶出した Fe^{3+} 量は図 43 に示した。CAPSO と NaOH で pH を調製した溶液中では、pH 9 に調製された溶液中で、MA は最も有意に高い Fe^{3+} 溶出量を示した。また、pH 8 と pH 10 条件下では、同程度の Fe^{3+} 溶出量を示したが、pH 11 条件下では、 Fe^{3+} 溶出量は著しく有意に減少した。

また、CAPSO と KOH で pH を調製した溶液中では、溶液の pH が 8-10 の範囲では、MA はほぼ同程度の Fe^{3+} 溶出量を示したが、pH 11 条件下では、 Fe^{3+} 溶出量は著しく有意に減少した。

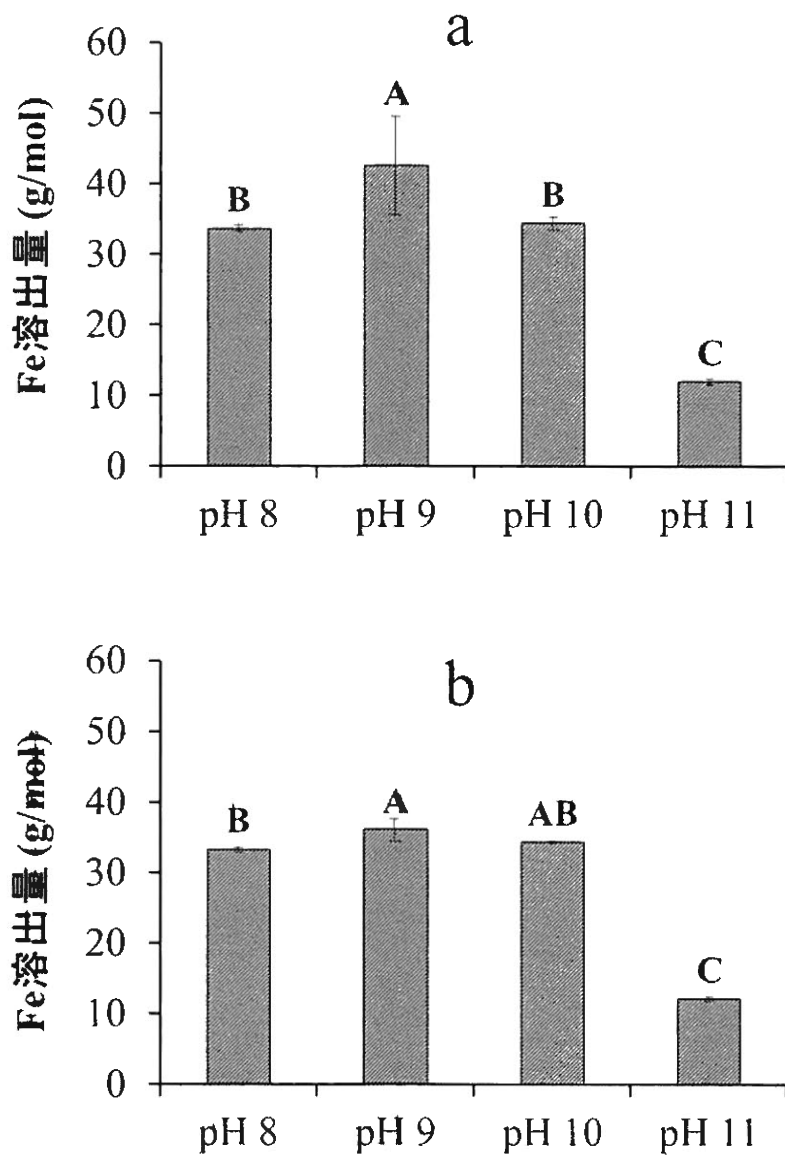


図 43 pH 緩衝液 (CAPSO) と (a) NaOH、または、(b) KOH で調製された
高アルカリ条件下における、MA による Fe³⁺ 溶出量

(a) $F=40.80, p<0.001$, (b) $F=510.39, p<0.001$

6.3.2.2 ソーダ質条件下における MA の Fe^{3+} 溶出能力の検討

$\text{Na}_2\text{CO}_3/\text{NaHCO}_3$ 緩衝液を添加した全ての溶液において、MA により溶出した Fe^{3+} 量は control よりも著しく有意に低かった (図 44)。また、添加した溶液の濃度の違いによる Fe^{3+} 溶出量の有意差はなかった。

また、 $\text{K}_2\text{CO}_3/\text{KHCO}_3$ 緩衝液を添加した全ての溶液においても、MA により溶出した Fe^{3+} 量は control よりも著しく有意に低かった (図 44)。また、添加した溶液の濃度の違いによる Fe^{3+} 溶出量の有意差はなかった。

使用した二つの緩衝液は、pH 10 で緩衝作用を持つため、緩衝液を添加した溶液の pH は全て 10 程度を呈していた。しかし、それらの溶液中において、MA により溶出した Fe^{3+} 量は、図 43 の CAPSO と NaOH、または、KOH によって pH を pH 10 に調製された溶液中における、MA により溶出した Fe^{3+} 量よりも著しく低い値を示した (図 43, 44)。

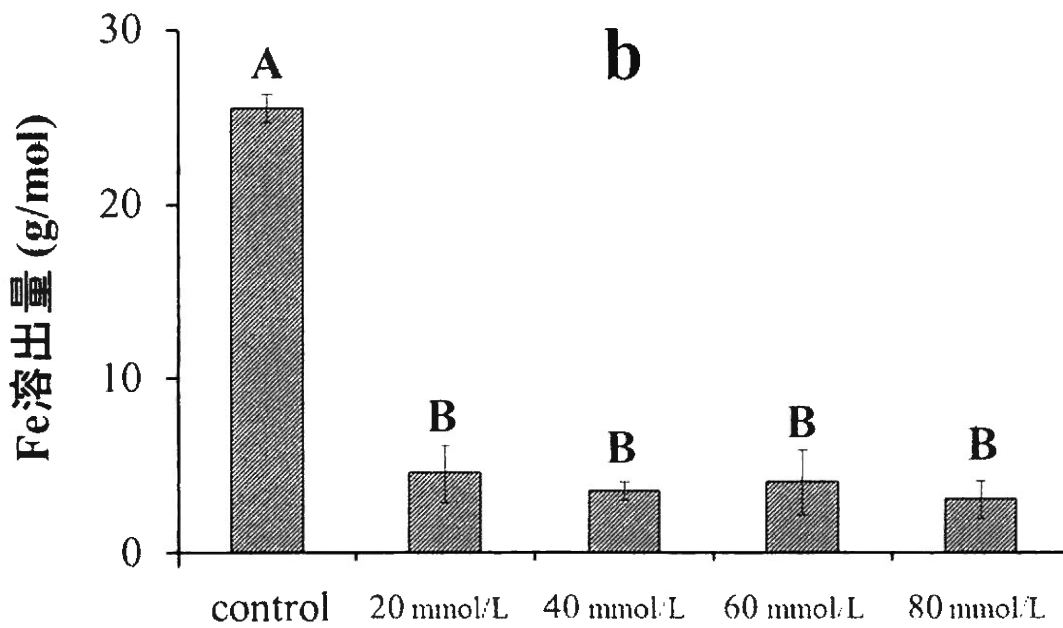
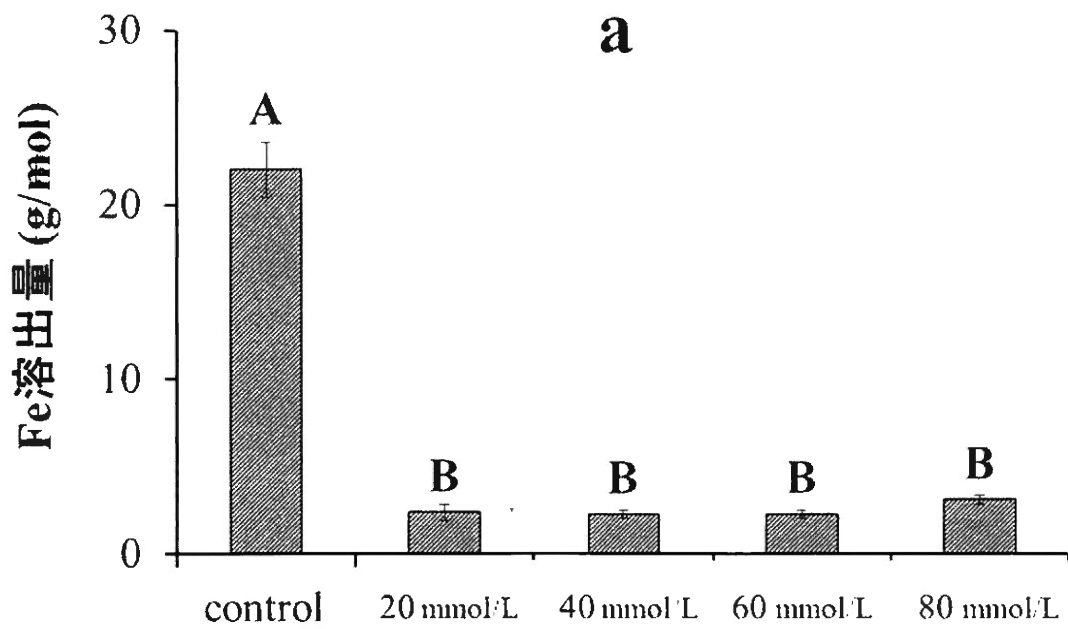


図 44 ソーダ質条件下における MA による Fe^{3+} 溶出量

(a) $\text{Na}_2\text{CO}_3/\text{NaHCO}_3$ 緩衝液: $F=392.73, p<0.001$,

(b) $\text{K}_2\text{CO}_3/\text{KHCO}_3$ 緩衝液: $F=169.78, p<0.001$.

6.3.2.3 塩性条件下における MA の Fe^{3+} 溶出能力の検討

NaCl 溶液、または、KCl 溶液中において、MA により溶出した Fe^{3+} 量は control と同程度であった (図 45)。また、塩化物塩濃度の違いによる Fe^{3+} 溶出量の有意差はなかった。

また、 Na_2SO_4 溶液、または、 K_2SO_4 溶液中においても、MA により溶出した Fe^{3+} 量は control と同程度であった (図 46)。また、硫酸塩濃度の違いによる Fe^{3+} 溶出量の有意な差はなかった。

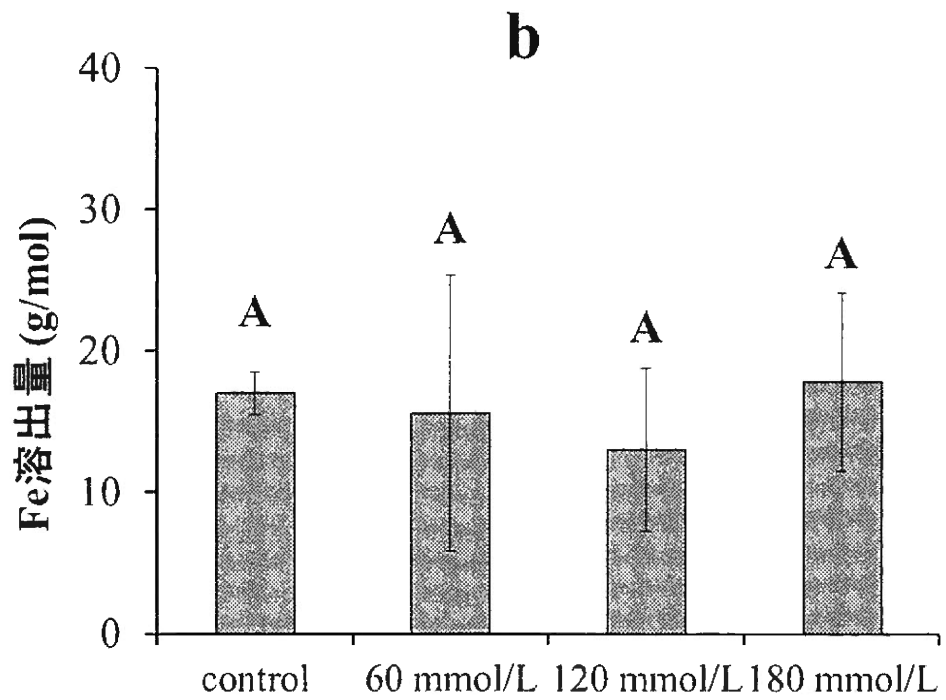
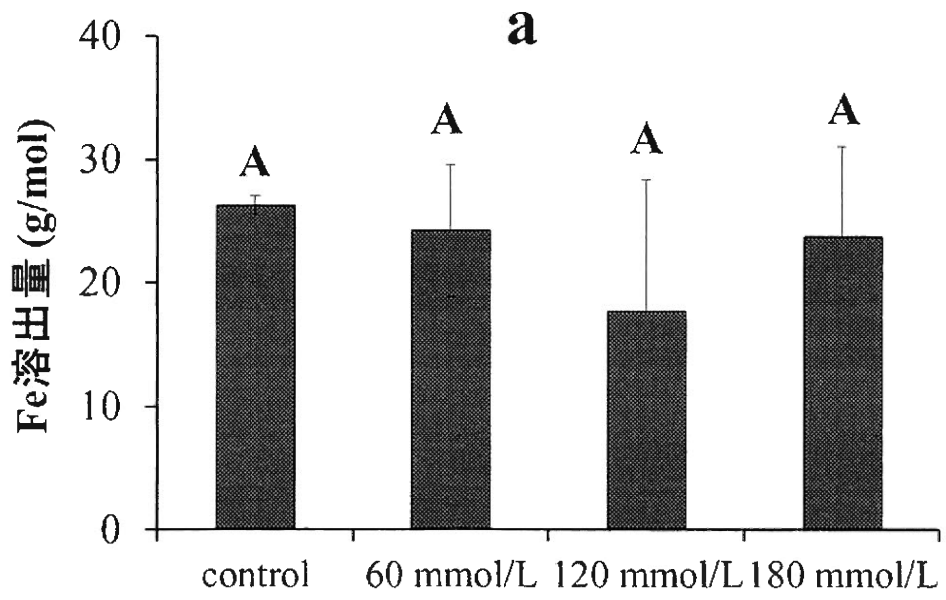


図 45 塩化物塩による塩性条件下における MA による Fe^{3+} 溶出量

(a) NaCl 溶液: $F=0.82$, (b) KCl 溶液: $F=0.31$.

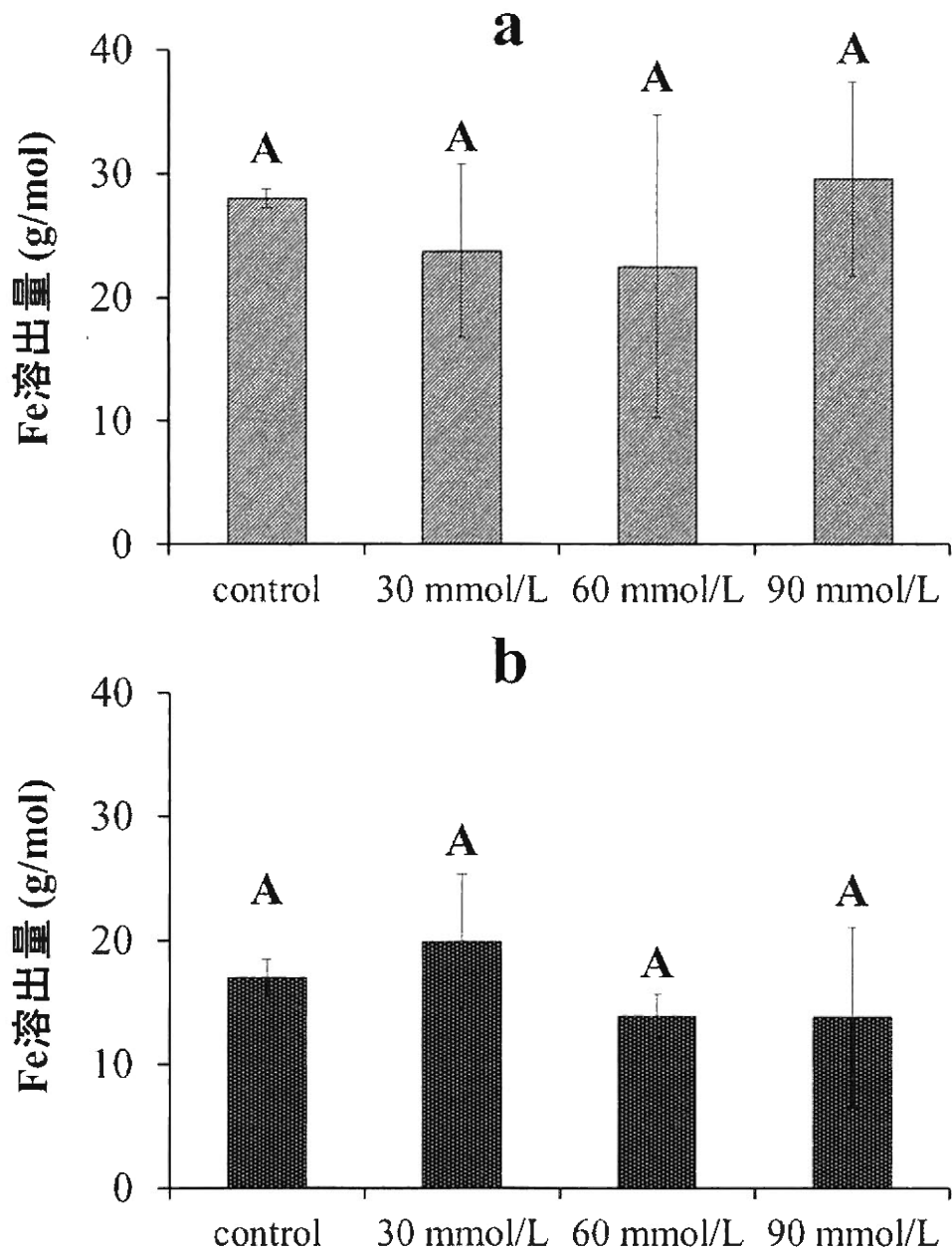


図 46 硫酸塩による塩性条件下における MA による Fe^{3+} 溶出量

(a) Na_2SO_4 溶液: $F=0.52$, (b) K_2SO_4 溶液: $F=1.16$.

6.4 考察

Fe 欠乏のアルカリ条件、及び、ソーダ質条件下において、シオチガヤの乾物重は control よりも高かった (図 37)。しかし、オオムギでは、アルカリ条件下での乾物重は全ての処理区と比較して高かったが、ソーダ質条件下では、control と同程度であった (図 37)。この結果は、Fe 欠乏条件下において、アルカリ条件は両植物体の生長を促進することを示している。おそらく、このアルカリ条件下での生育促進は、SPAD 値の増加に示されるように、葉色が濃くなることによる、光合成の促進に起因すると考えられる (表 9)。また、このアルカリ条件における SPAD 値の増加は、MA_s の分泌促進による地上部 Fe 含量の増加に起因すると考えられる (図 38, 41)。実際に、両植物体において、地上部 Fe 含量は、control よりもアルカリ条件下の方が有意に高い (図 38)。このことが、アルカリ条件下における両植物体の生長促進の要因であると考えられる。

また、ソーダ質条件下では、control と比較して、オオムギの乾物重は減少したが、シオチガヤの乾物重は増加した (図 37)。このように、ソーダ質条件下でオオムギは生育が減退するが、シオチガヤは生育が促進される。これはソーダ質条件下における、両植物体の S, P 吸収能力に起因すると考えられる。

オオムギの P 含量は、ソーダ質条件で、地上部、根部共にアルカリ条件下での生育よりも、有意に減少していた (図 39)。また、オオムギの地上部 S 含量は、ソーダ質条件で、アルカリ条件下での生育よりも、有意に減少し、根部 S 含量では有意差はなかったが、減少傾向が見られた (図 40)。このように、ソーダ質

条件下で生育したオオムギは、S, P が不足している様子が見られた。この要因として、陰イオンの競合による硫酸イオン (SO_4^{2-}), リン酸イオン (PO_4^{3-}) の吸収阻害が考えられる。ソーダ質条件下では多量に $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ が存在しており、これら陰イオンが、オオムギの $\text{SO}_4^{2-}, \text{PO}_4^{3-}$ の吸収を競合作用により阻害した可能性が考えられる。これにより、ソーダ質条件下でのオオムギは S, P 欠乏による生育阻害が生じ (図 37)、MAs 分泌能力の低下により (図 41) Fe 吸収量が減少し (図 39)、地上部でのクロロフィル合成が阻害され (表 9)、光合成量が減少し、乾物重が減少した (図 37) と考えられる。

しかし、シオチガヤは、ソーダ質条件下においても、アルカリ条件下での生育と同程度の P 含量を示した (図 39)。このように、シオチガヤはソーダ質条件下でも、アルカリ条件下と同程度に P を吸収することができることが示された (図 39)。また、根部では最も S 含量が低いものの、地上部でのアルカリ条件と同程度の S 含量を維持した (図 40)。そのため、ソーダ質条件下においても、シオチガヤは P, S 欠乏による生育量の減少が少なく (図 37)、MAs の分泌能力の低下の程度が小さい (図 41)。これにより、多量の Fe を吸収でき (図 38)、アルカリ条件下と同程度に、地上部での光合成を維持でき (表 9)、乾物重の減少が少なかった (図 37) と考えられる。

また、本実験では、地上部 B 含量にシオチガヤとオオムギの間の大きな違いは見られず、根部 B 含量において、シオチガヤは control と比較して、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件下で有意に減少するが、オオムギの根部 B 含量が処理

区間での差がない結果となっていた (表 10, 11)。陰イオンであるホウ酸イオン (BO_3^{3-}) も $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ による競合阻害を受けている可能性が考えられる。しかし、P, S 含量のように、ソーダ質条件でのオオムギでの B 含量の低下が見られないことから、ソーダ質条件で B 吸収は阻害されないのかもしれない。ソーダ質条件下での植物体 B 栄養に関する、さらなる研究を要する。

さらに、ソーダ質条件下でのオオムギの生育不良が $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ による競合阻害ならば、硝酸イオン (NO_3^-) も競合阻害を受ける可能性が考えられる。特に、 CO_3^{2-} のイオン半径は 178 pm であり、 NO_3^- のイオン半径 179 pm に極めて近い値を示す (Thermochemical radii anions 2014)。そのため、 CO_3^{2-} が NO_3^- と競合する可能性は考えられる。ソーダ質土壌では、アルカリ塩類条件による有機物分解菌や窒素固定細菌、硝化菌などの土壌微生物活性の減退により (山本 2008)、N 可給度が低下すると言われる (図 9)。ソーダ質土壌の N 可給度の低下は、土壌微生物活性だけでなく、 CO_3^{2-} と NO_3^- との競合の影響も考えられる。

図 36 を見ると、ソーダ質条件下のオオムギの枯れ方は、上葉からの黄化と、下葉からの黄化、及び、枯死が見られる。上葉からの黄化は S 欠乏、下葉からの黄化、枯死は N, P 欠乏の可能性が考えられる (清水 1990)。ソーダ質土壌での陰イオン競合に関するさらなる研究が要求される。

実際に、Songnen 平原のソーダ質土壌で生育するシオチガヤは、Fe 欠乏クロロシスが見受けられない。おそらく、自然条件下で生育するシオチガヤも、この高い P, S 吸収能力により、MAs 分泌能力の低下に因る Fe 吸収の抑制が生じず、

光合成を維持でき、ソーダ質土壌で生育できると考えられる。これも、シオチガヤがソーダ質土壌での生育に有利な点の一つである可能性が示唆される。

一般的に、ソーダ質土壌で生育する植物体は、過剰な Na^+ による塩ストレスと、 $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ によるアルカリストレスを被ると言われる (Peng *et al.* 2009; Yang *et al.* 2008; 2009; Liu J *et al.* 2010; Zhang *et al.* 2013)。Yousfi (2007) は、pH 6 の条件下で、 Na^+ が MAs 分泌を阻害する可能性を報告した。ソーダ質土壌では、過剰の Na^+ だけでなく、 $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ による直接害や、 $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ による P, S 吸収阻害などの間接害により、植物体の MAs の合成分泌系が阻害され、塩性土壌よりも植物体の MAs 利用が困難である可能性が高い。オオムギは Fe 欠乏条件下における MAs 分泌能力に、最も優れる単子葉イネ科植物の一つであると言われている (Marschner 1986; Kawai *et al.* 1988; 1995; Takagi 1991)。しかし、ソーダ質条件下では、オオムギの MAs 分泌能力は阻害された (図 41)。これに対し、シオチガヤはソーダ質条件下での MAs 分泌能力にオオムギよりも優れた (図 41)。これはシオチガヤの高い P, S 吸収能力に起因する可能性が示唆された (図 39, 40)。ソーダ質条件下での、オオムギよりも優れるシオチガヤの、この高い MAs 分泌能力は驚くべきことであり、シオチガヤはソーダ質条件下での P, S 吸収能力を維持する、未知のソーダ質耐性機構を持つ可能性が考えられる。

さらに、シオチガヤはアルカリ条件、及び、ソーダ質条件において、地上部 Cu 含量が有意に増加するという、Fe と同様の傾向を示した (表 10)。また、オオムギにおいても、有意差はなかったが、control と比較して、アルカリ条件下

で地上部 Cu 含量に増加傾向が見られた (表 11)。そして、この傾向は Mn, Zn には見られなかった (表 10)。Cu の陰イオンである $\text{Cu}(\text{OH})_4^{2-}$ は pH 12 以上の強アルカリ条件で生成される報告があり (Ottaviani and Martini 1980)、本実験のアルカリ条件、及び、ソーダ質条件で処理区中の Cu の溶解性が高まった可能性は低い。この二つの処理区でみられた、シオチガヤの高い地上部 Cu 含量の要因として、MAs の Cu との錯体形成により、Cu 吸収が促進されたことが考えられる。例えば、MAs は Fe, Cu, Mn, Zn と錯体を形成することが知られているが (Takagi *et al.* 1988; Murakami *et al.* 1989)、MA の Zn^{2+} や Mn^{2+} との錯体形成定数は、 Fe^{3+} よりも小さいが、 Cu^{2+} との錯体形成定数は Fe^{3+} と同程度か、それ以上である (Murakami *et al.* 1989)。そのため、シオチガヤ、及び、オオムギの MAs 分泌量が多い処理区で生育した植物体に見られた、高い地上部 Cu 含量は、MAs の Cu^{2+} の錯体形成に因る可能性が高い。このように、シオチガヤのアルカリ条件、及び、ソーダ質条件での高い MAs 分泌能力は、 Fe^{3+} 吸収だけでなく、 Cu^{2+} 吸収にも寄与していると考えられる。現在、MAs による植物体の Cu^{2+} の吸収促進は報告されていない。ソーダ質土壌で生育する植物にとって、MAs は Fe 栄養だけでなく、Cu 栄養など、他の必須栄養素の吸収促進など、生育に必要不可欠な役割を担っている可能性が高い。今後は、ソーダ質条件下における MAs の、Fe 栄養以外の植物体に対する効果も検討する必要がある。

アルカリ条件、及び、ソーダ質条件で、シオチガヤは地上部 K, Ca, Mg 含量が control よりも有意に減少した (表 10)。これは、どちらも pH 10 条件により、根

部に $\text{Ca}(\text{OH})_2$ や $\text{Mg}(\text{OH})_2$ の形態で多量の Ca, Mg が集積し、 Ca^{2+} や Mg^{2+} による K^+ の競合吸収阻害が生じ、二つの処理区で生育したシオチガヤで、地上部の多量必須金属元素の含量が control よりも低かったと考えられる。また、オオムギは、アルカリ条件において、根部に多量の Ca が集積しているにもかかわらず、地上部 K, Mg 含量を control と同程度に維持した。第五章の結果より、オオムギは、ソーダ質条件では多量必須金属元素の吸収能力は、シオチガヤよりも劣ると考えられるが、ソーダ質条件と比べ Na^+ や $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ が少ない、 Ca^{2+} が豊富な石灰質土壌のようなアルカリ条件では、 Ca^{2+} に優先する K^+ , Mg^{2+} 吸収能力が高いのかもしれない。

TLC の結果から、シオチガヤは MA、HMA、及び、少量の *epi*-HMA を分泌している可能性が高い (図 42)。シオチガヤが分泌する MAs の種類を明確に同定するためには、さらなる研究を要する。しかし、本実験の結果から、ソーダ質土壌の根圏には、MAs が存在し、植物体の Fe 獲得に寄与している可能性が考えられる。

高アルカリ条件下において、MA は pH 10 まで自身の Fe^{3+} 溶出能を維持したが、pH 11 では著しく阻害された (図 43)。この結果は、陽イオンが Na^+ , K^+ のどちらの場合でも確認された (図 43)。また、実験に使用した CAPSO 緩衝液には Fe 溶出能がないことが、CAPSO 無添加の別実験で確認されている (data not shown)。そのため、通常のアルカリ条件下では、pH 10 までは、MAs は Fe^{3+} を溶出できると考えられた。しかし、pH 10 の条件下でも、 $\text{Na}_2\text{CO}_3/\text{NaHCO}_3$ 緩衝液や、

K₂CO₃/KHCO₃緩衝液を添加した場合、MAのFe³⁺溶出能は著しく阻害された(図44)。Na⁺やK⁺の塩化物塩や硫酸塩の存在下では、MAのFe³⁺溶出能は阻害されないことから(図45,46)、このNa₂CO₃/NaHCO₃緩衝液や、K₂CO₃/KHCO₃緩衝液中のMAのFe³⁺溶出能の阻害は、CO₃²⁻/HCO₃⁻による可能性が高い。それゆえ、自然条件下のソーダ質土壌根圏では、植物体根部から分泌されたMAsは、そのFe³⁺溶出能が著しく阻害されている可能性が示唆される。

MAsはFe³⁺と正八面体構造をとり、錯体形成することが報告されている(Sugiura and Nomoto 1984; Kato *et al.* 2011)。ソーダ質条件では、Fe³⁺の混成軌道がCO₃²⁻/HCO₃⁻のOの軌道と結合することで、MAsのNやOの軌道との配位子結合の競合が生じ、結果としてMAsとFe³⁺の錯体形成が抑制されている可能性がある。実際に、Fe-HCO₃⁻の錯体形成定数は20.78であり(Geen *et al.* 1994)、Fe³⁺-MAの錯体形成定数である17.7よりも大きい(von Wiren *et al.* 2000)。おそらく、この錯体形成定数の大きさの違いが、ソーダ質条件下でMAのFe³⁺溶出能が阻害された要因であると考えられる。また、塩化物塩や硫酸塩の存在下では、MAのFe³⁺溶出能は阻害されないことから(図45,46)、Cl⁻やSO₄²⁻のMAのFe³⁺溶出能に対する、実質的な影響は考えにくい。そのため、HClやH₂SO₄などの酸を、自然条件下のソーダ質土壌に添加し、土壌中のCO₃²⁻/HCO₃⁻をCO₂として大気中に追い出すことは、MAのFe³⁺溶出能の向上につながる可能性がある。これは、ソーダ質土壌根圏の土壌pHを低下させる効果も期待できるため、ソーダ質土壌への酸の直接的な添加は、植生回復法としてより詳細に効果を検討す

べきである。

このように、ソーダ質条件下では、MAs の Fe^{3+} 溶出能は $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ によって阻害されている可能性が高い。そのため、自然条件下のソーダ質土壤根圏では、土壤中の $\text{Fe}(\text{OH})_3$ や、土壤溶液中の Fe^{3+} -WEHS から Fe^{3+} を獲得するために、Strategy II 植物は、多量の MAs を分泌する必要がある。ソーダ質条件下で P, S 吸収を維持し、MAs を多量に分泌できるシオチガヤの優れた能力は、ソーダ質土壤根圏での Fe 可給度を高め、そこでの生存に有利であると考えられる。

さらに、本実験では、ソーダ質条件下における MAs の Cu^{2+} 獲得に対する寄与も示唆された。第三章の結果から、ソーダ質土壤の土壤溶液中では Cu^{2+} -WEHS も存在していると考えられるため、 Cu^{2+} -WEHS からの配位子交換による Cu^{2+} 獲得に起因する、植物体の Cu 栄養に対する MAs の影響も、今後、検討を要する。

おそらく、他のイネ科植物と同様に、シオチガヤも MAs 分泌トランスポーター (TOM) から MAs を分泌すると考えられる (Nozoye *et al.* 2011)。現在、植物体がつ、この TOM に対する、ソーダ質条件の影響は研究されていない。また、Strategy II 植物は、根部に存在する Fe^{3+} -MAs 特異的吸収トランスポーター (YS1) から Fe^{3+} -MAs を吸収し (Robert 2004; Murata 2006)、Fe を導管液中に運ぶことが報告されている。おそらく、シオチガヤもこの YS1 から Fe^{3+} -MAs を吸収していると考えられる。そのため、ソーダ質条件が YS1 に与える影響も研究する必要がある。さらに、Strategy II 植物は、Strategy I 植物と同様に Fe^{2+} を吸収し、利用するという報告もある (Kim and Guerinot 2007)。シオチガヤも Fe^{2+} の吸

収機構を持つ可能性があり、シオチガヤのようなソーダ質耐性植物は、Fe-WEHSのFe栄養としての利用においても、Strategy I型とStrategy II型の両方の機構で利用している可能性がある。

本実験で、ソーダ質土壌で生育する植物のFe栄養とMAsに関する、新たな知見が付与された。より詳細にソーダ質土壌の植物体Fe栄養を明らかにするため、さらなる研究が求められる。

第七章 ソーダ質耐性植物の生育に対する、
アルミン酸イオンの影響

7.1 序論

アルミニウム (Al) は地殻や土壌中に最も多く存在する金属元素である。地殻中の存在率は約 8% であり (図 20)、また、土壌中では約 7.1% 存在している (植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002)。Al は両性元素であるため、pH が 4 以下になると多くが Al^{3+} として存在するようになる。また、pH が 4 を超えると、水溶液 Al の全濃度が減少するだけでなく、そのイオン種が $\text{Al}(\text{OH})^{2+}$ や $\text{Al}(\text{OH})_2^+$ のような水酸化アルミニウムになり、重合塩基性アルミニウムイオン、または、これに近い組成の Al_{13} ポリマー ($\text{AlO}_4\text{Al}_{12}(\text{OH})_{24}(\text{H}_2\text{O})_{12}^{7+}$) などに変わる。さらに pH が上昇すると、 $\text{Al}(\text{OH})_3$ を形成し、より pH が高くなるとアルミン酸イオン ($\text{Al}(\text{OH})_4^-$) として溶解する。そして、これらの中で最も植物に対し毒性を与えるのは Al^{3+} であると言われる (Jones 1961; 日本土壌肥料学会 1994; 植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002; Kobayashi 2013)。

植物体の Al 害は、主に酸性条件下で確認されており、その特徴は二つに分けられる。すなわち、植物体内の Al 結合座、例えば、細胞壁中のペクチン質やタンパク質、原形質膜中のリン脂質やタンパク質、核中の核酸、細胞壁中の各種可溶性物質、ATP や糖リン酸などのリン化合物、タンパク質、各種オルガネラなどに直接結合し、根の細胞伸長や細胞分裂の阻害、細胞膜の機能障害、カルモジュリンの活性阻害とそれに続く酵素阻害などを引き起こす直接害 (植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002)、及び、P, Ca, Mg, K, Fe, Mn などの吸収抑制を引き起こす間接害である (日本土壌肥料学会 1994; 植物栄養・肥料の辞典編集

委員会 2002)。

一般的に、自然条件下における Al による植物生育阻害は、酸性土壌で問題になっており、酸性土壌における植物生育阻害要因の筆頭は、 Al^{3+} などによる高アルミニウムイオン濃度であると考えられてきた (日本土壌肥料学会 1994; Kobayashi 2013)。そして、これら酸性条件での Al 害に耐性をもつ、チャ、アジサイ、イネ、ソバなどの植物が確認されている (植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002)。

しかし、第三章の結果から、高 pH を呈するソーダ質土壌からは、脱イオン水で多量の Al が溶出することが明らかになった (図 14)。また、この Al が多量に溶出する要因は、ソーダ質土壌中に含まれる Al が $Al(OH)_4^-$ として溶出したことに起因する可能性が考えられた。そして、この $Al(OH)_4^-$ が植物生育に害作用を及ぼすことは報告されている (Kinraide 1990; Kopittke *et al.* 2004)。そのため、ソーダ質土壌では植物生育の制限要因として、高アルカリ条件によって溶出した、 $Al(OH)_4^-$ による Al 害も存在する可能性が考えられた。

現在、ソーダ質土壌で Al 害が生じる可能性に関する報告はわずかに存在する (Carrow and Duncan 2012)。しかし、第三章の結果のように、酸性土壌である黒ボク土の約 20 倍以上もの Al 量が、脱イオン水でソーダ質土壌から溶出するという報告は、我々の知る限りでは存在しない。また、このソーダ質土壌の脱イオン水による高い Al 溶出量から、ソーダ質土壌では酸性土壌よりも Al 害が深刻であり、そこで生育可能なソーダ質耐性植物は、Al 耐性を持つ可能性が考え

られた。しかし、シオチガヤのようなソーダ質耐性植物の、高アルカリ条件下における Al 耐性に関する研究は、我々の知る限りでは、行われていない。

そのため、本実験は、ソーダ質耐性植物の、高アルカリ条件下の $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ による Al 害に対する耐性を検討し、ソーダ質土壌での植物生育における Al 害の影響を検討することを目的として行った。

7.2 材料と方法

7.2.1 pH 10 条件下で、異なる Al 濃度が植物体の生育に与える影響

第二章に記載した方法でシオチガヤ、及び、オオムギを前培養し、得られた各植物サンプルを実験に使用した。前培養された各植物サンプルは、10 L バケツに用意した実験処理区で生育された。実験は、前培養と同様に、屋内ファイトロン内で行った。(day/night, 14/10 h; temperature, 17/10 °C; light intensity, 280 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$)。

各実験処理区は以下の手順で用意された。すなわち、1.0 mol/L NaOH、及び、1.0 mol/L HCl を用いて、pH を 10 に調整し、培地中濃度が 100 $\mu\text{mol}/\text{L}$, 500 $\mu\text{mol}/\text{L}$, 1.0 mmol/L になるように $\text{AlCl}_3\cdot 6\text{H}_2\text{O}$ を添加した、Fe 充足 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地を用意した。control には、 $\text{AlCl}_3\cdot 6\text{H}_2\text{O}$ を添加していない pH 6 に調整した培地を使用した。

シオチガヤの実験処理は、21 日間、オオムギは 14 日間行われた。実験処理終了後、各植物サンプルを脱イオン水で洗浄し、地上部と根部に分け、一定の重

さになるまで+80 °Cで乾燥し、乾物重を測定した。その後、湿式灰化し、ICP-OESで Al, K, Ca, Mg, P, B, S, Fe, Cu, Mn, Zn 含量を測定した。

7.2.2 異なる pH 条件下で、植物体の生育に Al が与える影響

第二章に記載した方法で前培養された、シオチガヤ、及び、オオムギの植物サンプルは、10 L バケツに用意した実験処理区で生育された。実験は、前培養と同様に、屋内ファイトトロン内で行った。

各実験処理区は以下の手順で用意された。すなわち、培地中濃度が 1.0 mmol/L になるように $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ を添加し、1.0 mol/L NaOH、及び、1.0 mol/L HCl を用いて、pH を 4, 9, 10 に調整した Fe 充足 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地を用意した。また、control には、 $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ を添加していない pH 6 に調整した Fe 充足 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地を使用した。

異なる pH 条件における、Fe 充足 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地中の Al 溶解量は、以下の手順で調査された。まず、Fe 充足 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地 40 mL に、塩化アルミニウム溶液 (0.1 mol/L $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$) を 0.5 mL 添加した。この溶液を、1.0 mol/L NaOH、及び、1.0 mol/L HCl を用いて、溶液 pH を pH 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 に調整し、その後、脱イオン水で 50 mL に定容した。各試料溶液には、1.0 mmol/L AlCl_3 が含まれている。これを No. 5C ろ紙 (Toyo Roshi kaisha, Ltd. Tokyo, Japan) でろ過し、ろ液を 5 mL 採取し、ろ液中の Al 含量を ICP-OES で測定し、試料溶液の Al 濃度 (mmol/L) を計算した。

その結果、1.0 mmol/L AlCl₃ を含む 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地中の Al 濃度は、培地 pH が 5, 6, 7, 8 では検出下限値以下であった (検出下限値: Al=42.1 (μg/L))。また、培地中の Al の存在は、pH 4, 9, 10 でのみ確認された (表 12)。培地中の Al の溶解量は、pH 9 では添加量の約 3%程度であった。また、pH 4、及び、pH 10 では有意に溶解量は増加し、添加量の約 30%程度であった。また、pH 4 と pH 10 では、培地中の Al の溶解量に有意差はなかった (表 12)。

表 12 各 pH における 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地中の Al 濃度

	pH 4	pH 9	pH 10
Al (mmol/L)	0.284	0.0308	0.303
	$\pm 4.63 \times 10^{-3} a$	$\pm 1.00 \times 10^{-3} b$	$\pm 0.0481 a$

データは全て、平均値 ± 標準誤差 (standard error: SE) で表された。

$F=29.53, p<0.05$.

添加した Al 濃度: 1.0 mmol/L

シオチガヤの実験処理は、28 日間、オオムギは 21 日間行われた。実験処理終了後、各植物サンプルを脱イオン水で洗浄し、地上部と根部に分け、一定の重さになるまで+80 °Cで乾燥し、乾物重を測定した。その後、湿式灰化し、ICP-OES で Al, K, Ca, Mg, P, B, S, Fe, Cu, Mn, Zn 含量を測定した。

7.3 結果

7.3.1 pH 10 条件下で、異なる Al 濃度が植物体の生育に与える影響

各処理区のシオチガヤの乾物重は、図 47 に示した。control と比較して、pH 10 の全ての処理区で、地上部、根部共に乾物重が有意に減少した。しかし、pH 10 の処理区では、Al 濃度の違いによる乾物重の有意差はなかった。

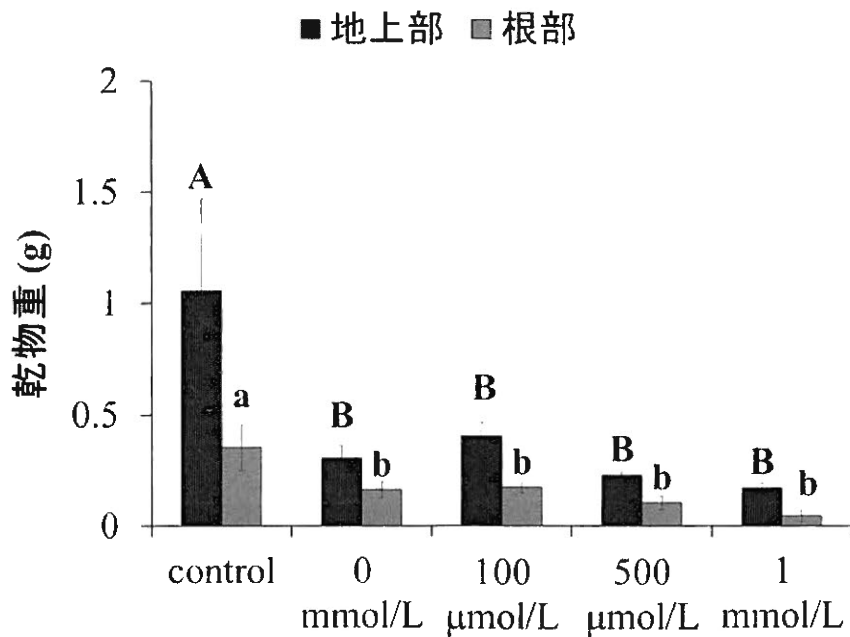


図 47 異なる Al 濃度における、シオチガヤの乾物重

control: pH 6, Al 0 mmol/L.

pH 10: Al 0 mmol/L, 100 μmol/L, 500 μmol/L, 1 mmol/L.

地上部: $F=10.85$, $p<0.005$, 根部: $F=14.66$, $p<0.0005$.

また、各処理区のオオムギの乾物重は、図 48 に示した。シオチガヤと同様に、

control と比較して、pH 10 の全ての処理区で、地上部、根部共に乾物重が有意に減少した。また、pH 10 の処理区では、Al 濃度の増加と共に、地上部、根部ともに乾物重の減少傾向が見られ、Al 500 $\mu\text{mol/L}$, 1 mmol/L 区で、根部乾物重が最も有意に低い値を示した。

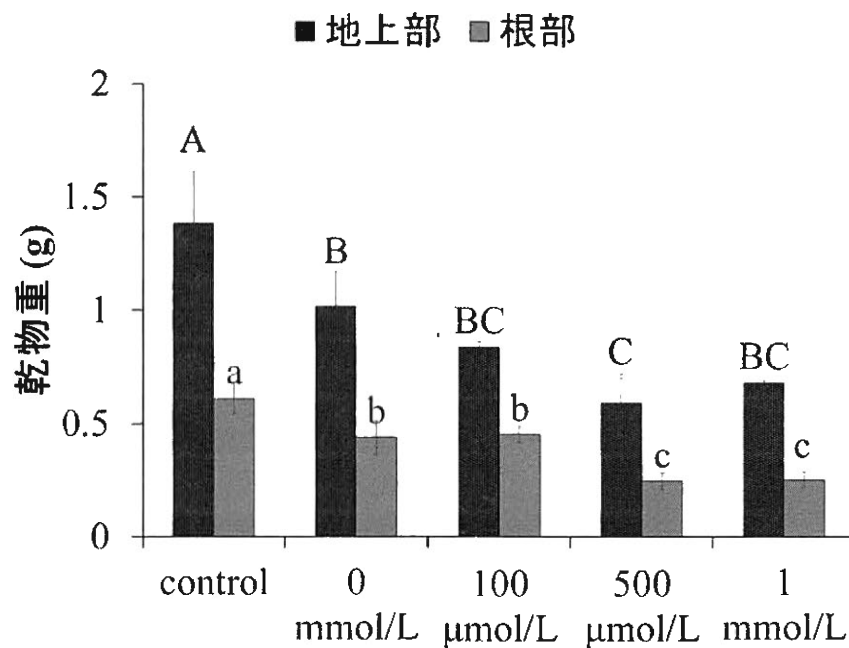


図 48 異なる Al 濃度における、オオムギの乾物重

control: pH 6, Al 0 mmol/L.

pH 10: Al 0 mmol/L, 100 $\mu\text{mol/L}$, 500 $\mu\text{mol/L}$, 1 mmol/L.

地上部: $F=15.78, p<0.0005$, 根部: $F=24.71, p<0.0001$.

シオチガヤの元素含量は、表 13 に示した。シオチガヤの Al 含量は、地上部、

根部、共に Al 1 mmol/L 処理区で最も有意に高い値を示した。また、地上部 K 含量は、全ての処理区で有意差がなく、根部 K 含量は、Al 1 mmol/L 処理区で control と比較して、有意に高い値を示したが、pH 10 の処理区間で、根部 K 含量の有意差はなかった。また、Ca, Mg 含量は、地上部において、control よりも pH 10 処理区で有意に低い値を示したが、根部では、有意に高い値を示した。また、根部の Ca, Mg 含量は、Al 1 mmol/L 処理区と control の間に有意差はなかった。

シオチガヤの地上部 P 含量は、Al 濃度の増加と共に有意に減少した。しかし、根部 P 含量は、control よりも pH 10 処理区で増加傾向が見られ、control と Al 0 mmol/L 区の間には有意差が見られた。また、B 含量は、Al 1 mmol/L 処理区で、地上部、根部共に、control よりも有意に高い値を示した。また、S 含量は、pH 10 処理区で、control と比較して減少傾向を示し、Al 1 mmol/L 処理区で、地上部、根部共に、control よりも有意に低い値を示した。また、Fe, Cu, Mn, Zn 含量では、根部 Mn 含量では、pH 10 処理区で control よりも増加傾向が見られたが、それ以外で control と比較して大きな違いは見られなかった。

また、オオムギの元素含量は、表 14 に示した。オオムギの元素含量においても、シオチガヤと類似した傾向が見られた。

表 13 異なる Al 濃度で生育した、シオチガヤの元素含量

mg/g	control	0 mmol/L	100 μ mol/L	500 μ mol/L	1 mmol/L
地上部 Al	LD	LD	0.0274	LD	0.164
			± 0.0274 b		$\pm 7.90 \times 10^{-3}$ a
根部 Al	0.179	0.823	2.13	4.28	4.61
	± 0.0155 c	± 0.0818 c	± 0.178 b	± 0.481 a	± 0.412 a
地上部 K	24.2	24.8	25.7	22.6	29.0
	± 1.70 a	± 0.800 a	± 0.478 a	± 1.44 a	± 2.08 a
根部 K	8.77	17.3	16.7	21.3	28.2
	± 1.43 b	± 1.10 ab	± 2.18 ab	± 0.695 ab	± 7.29 a
地上部 Ca	5.28	2.15	1.39	1.50	1.86
	± 0.278 a	± 0.108 b	± 0.287 b	± 0.0780 b	± 0.154 b
根部 Ca	1.85	52.3	26.0	30.2	17.5
	± 0.0743 c	± 11.0 a	± 1.21 b	± 1.57 b	± 1.35 bc
地上部 Mg	3.05	1.92	1.49	1.19	1.05
	± 0.107 a	± 0.0920 b	± 0.304 bc	± 0.0508 c	± 0.0606 c
根部 Mg	0.818	3.75	3.54	5.44	3.00
	± 0.0600 c	± 0.537 ab	± 0.190 ab	± 0.897 a	± 0.303 bc
地上部 P	6.85	1.80	1.92	1.15	0.834

	± 0.161 a	± 0.0839 b	± 0.351 b	± 0.0928 bc	± 0.0217 c
根部 P	1.86	3.65	2.60	3.00	2.22
	± 0.264 b	± 0.488 a	± 0.108 ab	± 0.184 ab	± 0.449 ab
地上部 B	0.0249	0.0788	0.0590	0.102	0.124
	± 4.11×10 ⁻³ c	± 0.0143 b	± 0.0109 bc	± 9.94×10 ⁻³ ab	± 7.87×10 ⁻³ a
根部 B	0.124	0.125	0.105	0.163	0.617
	± 0.0128 b	± 0.0161 b	± 5.54×10 ⁻³ b	± 0.0265 b	± 0.242 a
地上部 S	4.37	2.39	1.77	1.54	1.28
	± 0.198 a	± 0.0212 b	± 0.351 bc	± 0.180 bc	± 0.0979 c
根部 S	1.78	1.72	1.59	1.36	0.756
	± 0.142 a	± 0.134 a	± 0.0639 ab	± 0.0840 ab	± 0.418 b
地上部 Fe	0.0301	0.0186	0.0252	LD	LD
	± 2.21×10 ⁻³ a	± 6.83×10 ⁻³ a	± 0.0120 a		
根部 Fe	0.228	0.353	0.289	0.195	0.0726
	± 0.0575 ab	± 0.0349 a	± 0.0216 a	± 0.0311 ab	± 0.0448 b
地上部 Cu	6.86×10 ⁻³	0.0202	0.0124	0.0232	0.0234
	± 8.05×10 ⁻⁴ a	± 6.60×10 ⁻³ a	± 1.60×10 ⁻³ a	± 9.66×10 ⁻⁴ a	± 6.78×10 ⁻³ a
根部 Cu	0.0290	0.0187	0.0222	0.0284	0.173

	$\pm 2.69 \times 10^{-3} \text{ b}$	$\pm 1.07 \times 10^{-3} \text{ b}$	$\pm 3.28 \times 10^{-3} \text{ b}$	$\pm 3.93 \times 10^{-3} \text{ b}$	$\pm 0.0680 \text{ a}$
地上部 Mn	0.0160	0.0108	7.84×10^{-3}	0.0113	0.0136
	$\pm 1.01 \times 10^{-3} \text{ a}$	$\pm 1.89 \times 10^{-3} \text{ ab}$	$\pm 1.57 \times 10^{-3} \text{ b}$	$\pm 7.80 \times 10^{-4} \text{ ab}$	$\pm 2.15 \times 10^{-3} \text{ ab}$
根部 Mn	0.0105	0.0490	0.0262	0.0292	0.0476
	$\pm 1.12 \times 10^{-3} \text{ c}$	$\pm 7.92 \times 10^{-3} \text{ a}$	$\pm 1.18 \times 10^{-3} \text{ bc}$	$\pm 2.88 \times 10^{-3} \text{ abc}$	$\pm 7.34 \times 10^{-3} \text{ ab}$
地上部 Zn	4.89×10^{-3}	LD	LD	LD	LD
	$\pm 1.37 \times 10^{-3}$				
根部 Zn	LD	LD	LD	LD	LD

LD (lower than detectable level) は検出下限値以下を示す。

検出下限値: Al, Fe, Cu, Zn=42.1 ($\mu\text{g/g}$).

データは全て、平均値 \pm 標準誤差 (standard error: SE) で表された。

有意差検定は、同一元素の異なる処理区で生育した植物間で行った。

Al: 地上部: $F=31.14, p<0.0001$, 根部: $F=45.21, p<0.0001$.

K: 地上部: $F=2.77$, 根部: $F=4.08, p<0.05$.

Ca: 地上部: $F=65.05, p<0.0001$, 根部: $F=13.51, p<0.0005$.

Mg: 地上部: $F=27.14, p<0.0001$, 根部: $F=11.54, p<0.001$.

P: 地上部: $F=183.81, p<0.0001$, 根部: $F=4.36, p<0.05$.

B: 地上部: $F=14.59, p<0.0005$, 根部: $F=4.00, p<0.05$.

S: 地上部: $F=37.55, p<0.0001$, 根部: $F=3.89, p<0.05$.

Fe: 地上部: $F=5.09, p<0.05$, 根部: $F=7.01, p<0.01$.

Cu: 地上部: $F=2.84$, 根部: $F=4.71, p<0.05$.

Mn: 地上部: $F=3.83, p<0.05$, 根部: $F=10.11, p<0.005$.

Zn: 地上部: $F=12.70, p<0.001$.

表 14 異なる Al 濃度で生育した、オオムギの元素含量

mg/g	control	0 mmol/L	100 μ mol/L	500 μ mol/L	1 mmol/L
地上部 Al	LD	LD	LD	LD	0.344 ± 0.0174
根部 Al	0.0769 ± 0.0155 b	0.166 ± 0.0834 b	1.70 ± 0.169 b	3.29 ± 0.113 a	4.71 ± 0.819 a
地上部 K	39.8 ± 5.69 a	25.4 ± 6.88 ab	36.0 ± 0.267 ab	14.1 ± 7.72 b	25.6 ± 1.22 ab
根部 K	21.2 ± 5.24 a	17.8 ± 1.53 a	18.2 ± 1.74 a	53.8 ± 17.9 a	17.0 ± 1.52 a
地上部 Ca	7.81 ± 0.992 a	1.56 ± 0.461 b	2.24 ± 0.0433 b	1.94 ± 0.132 b	1.61 ± 0.152 b
根部 Ca	1.81 ± 0.525 b	25.6 ± 2.25 a	32.7 ± 3.67 a	9.53 ± 0.574 b	4.75 ± 0.972 b

地上部 Mg	1.25	0.714	0.957	0.613	0.430
	± 0.146 a	± 0.207 cb	± 0.253 ab	± 0.0257 bc	± 0.0357 c
根部 Mg	2.50	1.69	3.85	2.60	1.46
	± 0.712 ab	± 0.111 b	± 0.203 a	± 0.0191 ab	± 0.233 b
地上部 P	22.3	3.29	4.66	4.89	3.40
	± 2.00 a	± 0.990 b	± 0.322 b	± 0.707 b	± 0.147 b
根部 P	12.1	18.2	20.8	9.31	10.4
	± 3.04 bc	± 0.625 ab	± 1.28 a	± 0.963 c	± 1.51 c
地上部 B	0.0128	9.15×10^{-3}	0.0173	0.0235	0.0191
	± 1.14×10^{-3} ab	± 4.61×10^{-3} b	± 9.31×10^{-4} ab	± 3.01×10^{-3} a	± 1.77×10^{-3} ab
根部 B	0.0239	0.0379	0.0295	0.0524	0.0472
	± 4.42×10^{-3} b	± 5.08×10^{-3} ab	± 0.0240 b	± 4.69×10^{-3} a	± 2.51×10^{-3} a
地上部 S	2.95	1.03	1.47	1.06	0.751
	± 0.379 a	± 0.317 b	± 0.0284 b	± 0.0594 b	± 0.0270 b
根部 S	1.99	1.19	1.24	1.20	1.23
	± 0.589 a	± 0.114 a	± 0.0666 a	± 0.0515 a	± 0.0728 a
地上部 Fe	0.0406	0.0309	0.0337	0.0217	0.0152
	± 5.77×10^{-3} a	± 8.15×10^{-3} ab	± 2.01×10^{-3} ab	± 1.55×10^{-4} ab	± 9.00×10^{-4} b
根部 Fe	0.0961	0.531	0.543	0.356	0.240

	± 0.0254 c	± 0.0218 a	± 0.0516 a	± 0.0330 ab	± 0.0704 bc
地上部 Cu	3.13×10^{-3}	3.94×10^{-3}	4.74×10^{-3}	4.70×10^{-3}	4.77×10^{-3}
	$\pm 3.42 \times 10^{-4}$ a	$\pm 5.73 \times 10^{-4}$ a	$\pm 1.77 \times 10^{-4}$ a	$\pm 4.84 \times 10^{-4}$ a	$\pm 3.83 \times 10^{-4}$ a
根部 Cu	3.43×10^{-3}	7.42×10^{-3}	9.49×10^{-3}	0.0112	0.0119
	$\pm 8.43 \times 10^{-4}$ c	$\pm 9.10 \times 10^{-4}$ b	$\pm 8.71 \times 10^{-4}$ ab	$\pm 7.05 \times 10^{-4}$ a	$\pm 5.68 \times 10^{-4}$ a
地上部 Mn	0.0112	3.78×10^{-3}	4.42×10^{-3}	3.88×10^{-3}	4.05×10^{-3}
	$\pm 2.05 \times 10^{-3}$ a	$\pm 1.08 \times 10^{-3}$ b	$\pm 7.65 \times 10^{-5}$ b	$\pm 1.28 \times 10^{-4}$ b	$\pm 1.04 \times 10^{-4}$ b
根部 Mn	6.97×10^{-3}	0.0155	0.0176	0.0121	9.84×10^{-3}
	$\pm 2.36 \times 10^{-3}$ c	$\pm 9.13 \times 10^{-4}$ ab	$\pm 1.10 \times 10^{-3}$ a	$\pm 1.90 \times 10^{-4}$ abc	$\pm 1.21 \times 10^{-3}$ bc
地上部 Zn	8.20×10^{-3}	6.15×10^{-3}	8.25×10^{-3}	8.13×10^{-3}	7.31×10^{-3}
	$\pm 1.25 \times 10^{-3}$ a	$\pm 1.33 \times 10^{-3}$ a	$\pm 5.95 \times 10^{-4}$ a	$\pm 8.62 \times 10^{-3}$ a	$\pm 1.87 \times 10^{-4}$ a
根部 Zn	7.54×10^{-3}	0.0153	0.0191	0.0294	0.0159
	$\pm 2.24 \times 10^{-3}$ a	$\pm 4.74 \times 10^{-4}$ a	$\pm 8.24 \times 10^{-4}$ a	± 0.0126 a	$\pm 1.08 \times 10^{-3}$ a

LD (lower than detectable level) は検出下限値以下を示す。

検出下限値: Al, Fe, Cu, Zn=42.1 ($\mu\text{g/g}$).

データは全て、平均値 \pm 標準誤差 (standard error: SE) で表された。

有意差検定は、同一元素の異なる処理区で生育した植物間で行った。

Al: 地上部: $F=3.89$, $p<0.05$, 根部: $F=45.21$, $p<0.0001$.

K: 地上部: $F=3.64$, $p<0.05$, 根部: $F=3.55$, $p<0.05$.

Ca: 地上部: $F=29.13$, $p<0.0001$, 根部: $F=45.64$, $p<0.0001$.

Mg: 地上部: $F=7.67, p<0.005$, 根部: $F=7.20, p<0.01$.

P: 地上部: $F=60.20, p<0.0001$, 根部: $F=8.79, p<0.005$.

B: 地上部: $F=4.34, p<0.05$, 根部: $F=8.93, p<0.005$.

S: 地上部: $F=15.37, p<0.0001$, 根部: $F=3.89, p<0.05$.

Fe: 地上部: $F=4.79, p<0.0005$, 根部: $F=1.59$.

Cu: 地上部: $F=3.06$, 根部: $F=18.82, p<0.05$.

Mn: 地上部: $F=9.56, p<0.005$, 根部: $F=10.01, p<0.005$.

Zn: 地上部: $F=0.91$, 根部: $F=1.90$.

7.3.2 異なる pH 条件下で、植物生育に Al が与える影響

Al 処理下水耕栽培において、異なる pH 条件下で栽培されたシオチガヤの乾物重は、図 49 に示した。シオチガヤの地上部乾物重は、pH 10, pH 4 の処理区で control と比較して有意に減少した。また、pH 9 処理区では、control との間に有意差はなかった。根部乾物重は、pH 10, pH 4 処理区で control と比較して有意に減少し、pH 4 処理区の根部乾物重は pH 10 処理区よりも有意に低い値を示した。また、pH 9 処理区では、control との間に有意差はなかった。

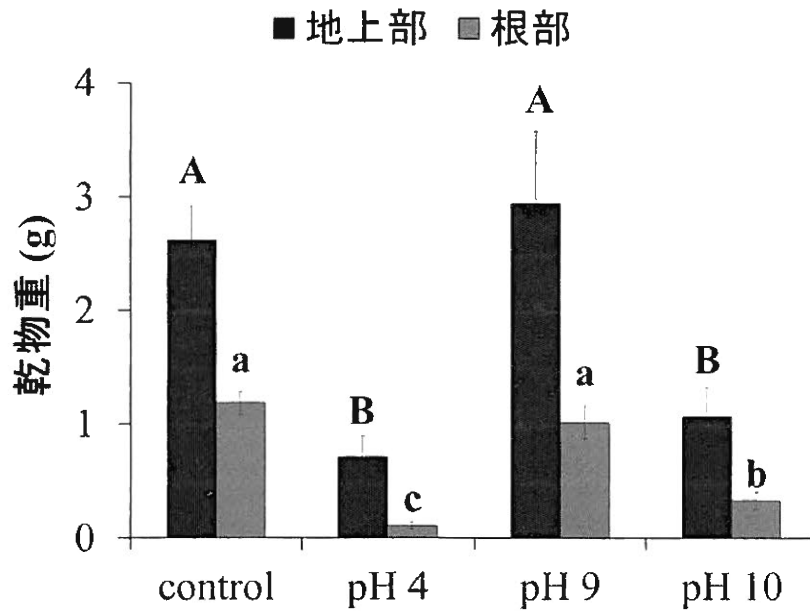


図 49 異なる pH 条件下における、シオチガヤの乾物重

control: pH 6, Al 0 mmol/L. pH 4, 9, 10 区: Al 1.0 mmol/L.

地上部: $F=25.12, p<0.0005$, 根部: $F=86.41, p<0.0001$.

また、オオムギの乾物重は、図 50 に示した。pH 9, 10 処理区において、オオムギは、地上部、根部共に、control と比較して有意に低い値を示した。また、pH 4 処理区では、地上部乾物重は control と同程度であったが。根部乾物重は control と比較して、有意に低い値を示し、pH 9, 10 処理区と同程度であった。

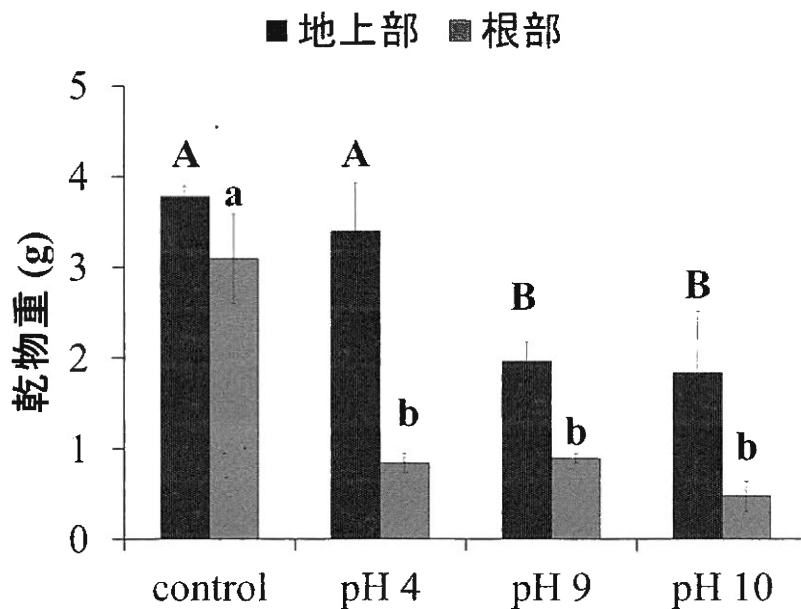


図 50 異なる pH 条件下における、オオムギの乾物重

control: pH 6, Al 0 mmol/L. pH 4, 9, 10 区: Al 1.0 mmol/L.

地上部: $F=14.67, p<0.005$, 根部: $F=59.07, p<0.0001$.

シオチガヤの元素含量は、表 15 に示した。表 12 より、pH 4 と pH 10 の処理区では、同程度の Al が溶解していることが確認された。そのため、本実験の元素含量の結果は、酸性条件とアルカリ条件の Al 害が、植物体元素含量に及ぼす影響の相違を明確にするため、これら二つの処理区の結果を比較する。

シオチガヤは、pH 10 処理区で、地上部で Al が測定されたが、pH 4 処理区では、検出下限値以下であった。また、pH 10 では、根部の Al 含量が pH 4 よりも低かった。

また、pH 10 では、地上部、根部、ともに pH 4 よりも有意に K 含量が高かった。シオチガヤの地上部 Ca, Mg 含量は、pH 10 で pH 4 の場合よりも有意に低か

ったが、根部では pH 10 で pH 4 よりも高い結果となった。

P, B, S, Fe 含量は、地上部、根部共に、pH 10 で生育したシオチガヤで、pH 4 よりも有意に低い値を示した。しかし、Mn 含量は、地上部、根部共に、pH 10 で pH 4 よりも有意に高い値を示した。

また、オオムギの元素含量は、表 16 に示した。シオチガヤと同様に、pH 4 と pH 10 の処理区で比較すると、オオムギの元素含量も、シオチガヤと類似した傾向を示した。

表 15 異なる pH 条件で生育した、シオチガヤの元素含量

mg/g	control	pH 4	pH 9	pH 10
地上部 Al	LD	LD	LD	0.0194 ± 6.91×10 ⁻⁴ a
根部 Al	0.240 ± 0.0300 d	20.6 ± 1.77 a	12.1 ± 0.401 b	6.60 ± 0.221 c
地上部 K	23.5 ± 1.24 bc	20.0 ± 1.16 c	27.8 ± 1.60 ab	29.6 ± 0.26 a
根部 K	26.8 ± 2.10 a	12.6 ± 0.680 c	20.3 ± 1.36 b	25.2 ± 0.801 ab

地上部 Ca	7.66	10.1	3.76	1.44
	± 0.0457 b	± 0.662 a	± 0.180 c	± 0.0300 d
根部 Ca	4.16	8.27	9.93	6.37
	± 0.335 d	± 0.233 b	± 0.186 a	± 0.176 c
地上部 Mg	3.68	2.57	1.74	0.828
	± 0.135 a	± 0.124 b	± 0.0986 c	± 0.0154 d
根部 Mg	3.00	1.13	2.63	3.11
	± 0.0719 a	± 0.0844 b	± 0.0261 a	± 0.224 a
地上部 P	6.33	2.61	2.47	1.10
	± 0.0169 a	± 0.153 b	± 0.123 b	± 0.0336 c
根部 P	5.42	13.7	6.05	2.87
	± 0.401 b	± 1.86 a	± 0.204 b	± 0.102 b
地上部 B	0.214	0.0139	8.84×10^{-3}	6.64×10^{-3}
	± 2.78×10^{-3} a	± 3.35×10^{-4} b	± 7.42×10^{-5} bc	± 5.02×10^{-4} c
根部 B	0.0280	0.0613	7.12×10^{-3}	0.0151
	± 3.17×10^{-3} b	± 2.24×10^{-3} a	± 5.06×10^{-4} c	± 1.37×10^{-3} c
地上部 S	4.29	3.06	2.65	1.56
	± 0.120 a	± 0.0541 b	± 0.139 c	± 0.0519 d

根部 S	3.51	3.68	2.06	1.53
	± 0.242 a	± 0.185 a	± 0.0414 b	± 0.0667 b
地上部 Fe	0.0325	0.0303	0.0485	0.0106
	± 1.20×10 ⁻³ b	± 1.13×10 ⁻³ b	± 3.02×10 ⁻³ a	± 2.61×10 ⁻⁴ c
根部 Fe	0.183	0.455	0.209	0.127
	± 0.0387 b	± 0.0601 a	± 4.62×10 ⁻³ b	± 0.0116 b
地上部 Cu	LD	LD	7.83×10 ⁻⁵	LD
			± 5.68×10 ⁻⁵	
根部 Cu	LD	LD	9.74×10 ⁻⁴	LD
			± 1.01×10 ⁻⁴ a	
地上部 Mn	4.55×10 ⁻³	2.05×10 ⁻³	3.41×10 ⁻³	6.74×10 ⁻³
	± 3.11×10 ⁻⁴ b	± 2.66×10 ⁻⁵ d	± 1.42×10 ⁻⁴ c	± 2.26×10 ⁻⁴ a
根部 Mn	4.56×10 ⁻³	4.13×10 ⁻³	5.63×10 ⁻³	7.46×10 ⁻³
	± 2.33×10 ⁻⁴ bc	± 1.25×10 ⁻⁴ c	± 1.66×10 ⁻⁴ b	± 6.09×10 ⁻⁴ a
地上部 Zn	3.26×10 ⁻³	6.18×10 ⁻³	2.99×10 ⁻⁴	6.24×10 ⁻³
	± 2.71×10 ⁻⁴ a	± 2.61×10 ⁻⁴ a	± 2.99×10 ⁻⁴ a	± 5.38×10 ⁻⁴ a
根部 Zn	3.36×10 ⁻³	LD	LD	LD
	± 4.60×10 ⁻⁴			

control: pH 6, Al 0 mmol/L. pH 4, 9, 10 区: Al 1.0 mmol/L.

LD (lower than detectable level) は検出下限値以下を示す。

検出下限値: Al, Cu, Zn=42.1 ($\mu\text{g/g}$).

データは全て、平均値 \pm 標準誤差 (standard error: SE) で表された。

有意差検定は、同一元素の異なる処理区で生育した植物間で行った。

Al: 地上部: $F=774.22, p<0.0001$, 根部: $F=89.02, p<0.0001$.

K: 地上部: $F=13.35, p<0.005$, 根部: $F=21.86, p<0.0005$.

Ca: 地上部: $F=125.89, p<0.001$, 根部: $F=106.25, p<0.0001$.

Mg: 地上部: $F=135.17, p<0.001$, 根部: $F=53.14, p<0.01$.

P: 地上部: $F=505.68, p<0.0001$, 根部: $F=23.84, p<0.0005$.

B: 地上部: $F=21.03, p<0.0005$, 根部: $F=131.96, p<0.0001$.

S: 地上部: $F=129.73, p<0.0001$, 根部: $F=45.93, p<0.0001$.

Fe: 地上部: $F=81.07, p<0.0001$, 根部: $F=15.91, p<0.001$.

Cu: 地上部: $F=1.00$, 根部: $F=64.69, p<0.0001$.

Mn: 地上部: $F=93.94, p<0.0001$, 根部: $F=18.38, p<0.001$.

Zn: 地上部: $F=4.41, p<0.05$, 根部: $F=51.26, p<0.0001$.

表 16 異なる pH 条件で生育した、オオムギの元素含量

mg/g	control	pH 4	pH 9	pH 10
地上部 Al	0.160	LD	0.101	0.0490
	± 0.0378 a		± 0.0670 a	± 0.0274 a
根部 Al	0.160	9.91	15.9	6.14
	± 0.0550 c	± 0.383 b	± 1.74 a	± 1.84 b
地上部 K	24.1	23.4	42.2	28.3
	± 1.22 b	± 1.70 b	± 1.86 a	± 1.50 b
根部 K	13.7	14.6	14.8	14.4
	± 0.484 a	± 1.13 a	± 0.861 a	± 1.11 a
地上部 Ca	8.12	2.04	6.55	2.27
	± 0.307 a	± 0.0877 c	± 0.444 b	± 0.171 c
根部 Ca	2.53	2.56	11.9	15.8
	± 0.256 b	± 0.109 b	± 1.78 a	± 1.11 a
地上部 Mg	1.52	0.639	1.55	0.534
	± 0.0919 a	± 8.40×10 ⁻³ b	± 0.101 a	± 0.0703 b
根部 Mg	5.36	1.07	3.90	1.37
	± 0.916 a	± 0.100 b	± 0.423 a	± 0.0663 b

地上部 P	4.58	1.37	2.08	1.32
	± 0.0863 a	± 0.118 c	± 0.109 b	± 0.0474 c
根部 P	2.29	5.62	7.12	2.51
	± 0.212 c	± 0.201 b	± 0.646 a	± 0.209 c
地上部 B	0.0105	6.74×10^{-3}	0.0139	9.43×10^{-3}
	± 6.41×10^{-4} b	± 8.81×10^{-4} c	± 4.66×10^{-4} a	± 6.05×10^{-4} b
根部 B	7.05×10^{-3}	0.0112	0.0363	0.0127
	± 1.18×10^{-3} b	± 9.66×10^{-4} b	± 8.32×10^{-3} a	± 2.70×10^{-3} b
地上部 S	3.03	1.35	2.90	1.06
	± 0.0565 a	± 0.0701 b	± 0.181 a	± 0.165 b
根部 S	2.28	1.70	1.56	1.28
	± 0.0945 a	± 0.0518 b	± 0.0827 bc	± 0.0654 c
地上部 Fe	0.0342	0.0149	0.0664	9.86×10^{-3}
	± 2.23×10^{-3} a	± 1.50×10^{-3} a	± 0.0251 a	± 1.75×10^{-3} a
根部 Fe	0.0421	0.158	0.190	0.110
	± 0.0117 c	± 0.0119 ab	± 0.0190 a	± 0.0215 b
地上部 Cu	LD	3.30×10^{-3}	2.03×10^{-3}	1.69×10^{-3}
		± 7.78×10^{-4} a	± 7.52×10^{-4} a	± 2.99×10^{-4} a

根部 Cu	LD	0.0130	2.98×10^{-3}	3.57×10^{-3}
		$\pm 5.87 \times 10^{-3}$ a	$\pm 7.14 \times 10^{-4}$ a	$\pm 2.37 \times 10^{-4}$ a
地上部 Mn	6.91×10^{-3}	3.06×10^{-3}	4.01×10^{-3}	2.63×10^{-3}
	$\pm 2.42 \times 10^{-4}$ a	$\pm 2.34 \times 10^{-4}$ c	$\pm 7.15 \times 10^{-5}$ b	$\pm 7.20 \times 10^{-5}$ c
根部 Mn	2.80×10^{-3}	7.14×10^{-3}	7.79×10^{-3}	4.99×10^{-3}
	$\pm 1.52 \times 10^{-4}$ b	$\pm 1.31 \times 10^{-3}$ a	$\pm 8.92 \times 10^{-4}$ a	$\pm 2.69 \times 10^{-4}$ ab
地上部 Zn	9.91×10^{-4}	9.78×10^{-4}	7.62×10^{-3}	1.81×10^{-3}
	$\pm 7.07 \times 10^{-4}$ a	$\pm 4.65 \times 10^{-4}$ a	$\pm 3.28 \times 10^{-3}$ a	$\pm 8.93 \times 10^{-4}$ a
根部 Zn	0.0263	LD	LD	5.53×10^{-4}
	± 0.0263 a			$\pm 2.90 \times 10^{-4}$ a

control: pH 6, Al 0 mmol/L. pH 4, 9, 10 区: Al 1.0 mmol/L.

LD (lower than detectable level) は検出下限値以下を示す。

検出下限値: Al, Cu, Zn=42.1 ($\mu\text{g/g}$).

データは全て、平均値 \pm 標準誤差 (standard error: SE) で表された。

有意差検定は、同一元素の異なる処理区で生育した植物間で行った。

Al: 地上部: $F=2.85$, 根部: $F=89.02$, $p<0.0001$.

K: 地上部: $F=30.35$, $p<0.0001$, 根部: $F=0.25$.

Ca: 地上部: $F=114.11$, $p<0.0001$, 根部: $F=40.40$, $p<0.0001$.

Mg: 地上部: $F=51.58$, $p<0.0001$, 根部: $F=16.50$, $p<0.001$.

P: 地上部: $F=265.10$, $p<0.0001$, 根部: $F=41.20$, $p<0.0005$.

B: 地上部: $F=19.53, p<0.0005$, 根部: $F=8.87, p<0.01$.

S: 地上部: $F=61.69, p<0.0001$, 根部: $F=31.50, p<0.0001$.

Fe: 地上部: $F=4.10, p<0.05$, 根部: $F=15.04, p<0.005$.

Cu: 地上部: $F=5.94, p<0.05$, 根部: $F=3.62$.

Mn: 地上部: $F=108.52, p<0.0001$, 根部: $F=7.98, p<0.01$.

Zn: 地上部: $F=3.41$, 根部: $F=0.99$.

7.4 考察

pH 10 条件下において、Al 濃度の増加と共に、オオムギの乾物重は地上部、根部、共に減少したが (図 48)、シオチガヤは、Al 濃度の増加に伴う乾物重の減少傾向は見られたが、有意差は見られなかった (図 47)。この結果から、シオチガヤは、アルカリ条件下における $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ の害作用に対して、オオムギよりも高い耐性を持つと考えられる。

一般的に、植物体の Al 耐性機構は、①細胞外での Al の無毒化、②細胞壁、及び、細胞膜の結合量、③細胞内での解毒防御機構の三つに大別される (植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002)。シオチガヤは、 $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ の害作用に対して、何らかの耐性機構を持つ可能性があり、シオチガヤのようなソーダ質耐性植物の、アルカリ条件下の Al 耐性機構を明確にするために、さらなる研究を要する。

また、シオチガヤは、pH 4 での酸性 Al 害と pH 10 でのアルカリ性 Al 害において、明確に異なる元素含量の特徴を示した (表 15)。これは、アルカリ性 Al

害の要因である $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ が陰イオンであることが、要因の一つだと考えられる。

一般的に、酸性条件下での Al 害は陽イオンの Al^{3+} によって引き起こされる (Jones 1961; 日本土壌肥料学会 1994; 植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002)。

この Al^{3+} は、植物体根部の陽イオン交換部位に結合して、根の細胞伸長や細胞分裂の阻害、細胞膜の機能障害を引き起こす。しかし、陰イオンである $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ は、根の陽イオン交換部位には結合しない。そのため、シオチガヤの根部 Al 含量は、pH 4 処理区で高く、pH 10 処理区で低い結果となったと考えられる (表 15)。それにより、カスパリー線などの CEC による Al の地上部移行の阻害が十分に発揮されず、pH 10 処理区でのみ、地上部で Al が測定されたと考えられる (表 15)。

また、pH 10 で生育したシオチガヤの、P, B, S 含量は、pH 4 よりも低い値を示したが、これは、陰イオンである $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ の競合の影響が考えられる。 $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ のイオン半径は、約 50-60 pm であり (Matsuo *et al.* 1996)、これは、リン酸イオン (PO_4^{3-}) の 238 pm や、硫酸イオン (SO_4^{2-}) の 258 pm (Thermochemical radii anions 2014) と比較して、非常に小さい値である。そのため、この $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ の陰イオンの競合により、 PO_4^{3-} 、 SO_4^{2-} や BO_3^{2-} の吸収阻害が生じ、pH 4 の酸性条件下の Al 害とは異なる P, S, B 含量の結果となったと考えられる。

また、pH 10 で生育したシオチガヤの地上部 Fe 含量は、地上部、根部ともに、pH 4 処理区よりも有意に低い値を示していた (表 15)。pH 10 の高アルカリ条件下において、シオチガヤのような単子葉イネ科植物は Strategy II 機構により、

MAs で Fe を獲得するが (第六章参照)、この pH 10 処理区での低い Fe 含量は、 Al(OH)_4^- が植物体根部に損傷を与えたことで、MAs 合成、分泌系が破壊された可能性を示唆する。ソーダ質土壌で生育する植物体にとって、MAs 合成分泌能力は、生存に不可欠である。そのため、 Al(OH)_4^- と MAs 合成分泌能力、さらには、Fe や Cu などの MAs が錯体形成する微量必須金属元素の植物吸収の相互関係を明確にする、包括的な研究が求められる。

本実験から、シオチガヤのようなソーダ質耐性植物は、 Al(OH)_4^- による Al 害に対して、耐性を持つ可能性が示唆された。また、アルカリ条件下の Al 害は、酸性条件のものと比較して、明確に異なる害作用を持つ可能性が高い。

本実験の結果をもとに、次章では、ソーダ質条件下での耐性植物に対する Al 害について、より詳細に検討していく。

第八章 ソーダ質条件下の AI 害に対する、
ソーダ質耐性植物の生育応答

8.1 序論

第三章、及び、第七章の結果から、ソーダ質土壌では、 $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ による Al 害が発生し、そこで生育するシオチガヤのようなソーダ質耐性植物は、高アルカリ条件下での Al 害に対して、耐性を持つ可能性が示唆された。

一般的に、自然条件下における Al による植物生育阻害は、 NaCl のような中性塩や、 Na_2CO_3 や NaHCO_3 のようなアルカリ性塩などの、塩類が集積していない酸性土壌で問題になると考えられてきた (日本土壌肥料学会 1994)。しかし、ソーダ質土壌は Na_2CO_3 や NaHCO_3 のようなアルカリ性塩が多量に集積している塩類集積土壌であるため、ソーダ質土壌は強いアルカリ性を示し、そこで生育する植物は Na^+ などによる塩ストレスの他に、高 pH や $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ によるアルカリストレスも被る (第四章、第五章参照) (Peng *et al.* 2008; Yang *et al.* 2009; Liu J *et al.* 2010; Zhang *et al.* 2013)。そのため、ソーダ質条件下での植物体に対する Al 害を検討する上では、この Na_2CO_3 や NaHCO_3 の影響も考慮する必要がある。このアルカリ性塩によるストレスが併発する点は、自然条件下のソーダ質土壌で Al 害が発生する場合、酸性土壌での Al 害と比較して、最も異なる特徴の一つである。

本実験では、 Na_2CO_3 や NaHCO_3 の存在するソーダ質条件下での Al 害に対する、ソーダ質耐性植物の生育応答の検討を目的として行われた。

8.2 材料と方法

8.2.1 ソーダ質条件下の Al 害に対する、シオチガヤの生育応答

第二章に記載した方法でシオチガヤを前培養し、得られたシオチガヤの植物サンプルを実験に使用した。前培養された植物サンプルは、10 L バケツに用意した実験処理区で生育された。実験は、前培養と同様に、屋内ファイトロン内で行った (day/night, 14/10 h; temperature, 17/10 °C; light intensity, 280 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$)。

本実験では、以下の実験処理区が用意された。

1. ソーダ質条件①: 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地 (pH 10.0 + 40 mmol/L NaHCO_3)
2. ソーダ質条件②: 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地 (pH 10.0 + 80 mmol/L NaHCO_3)
3. ソーダ質+Al 条件①: 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地 (pH 10.0 + 40 mmol/L NaHCO_3 + 500 $\mu\text{mol}/\text{L}$ $\text{AlCl}_3\cdot 6\text{H}_2\text{O}$)
4. ソーダ質+Al 条件②: 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地 (pH 10.0 + 80 mmol/L NaHCO_3 + 500 $\mu\text{mol}/\text{L}$ $\text{AlCl}_3\cdot 6\text{H}_2\text{O}$)

各実験処理区は、1.0 mol/L NaOH、及び、1.0 mol/L HCl を用いて、pH を 10 に調製した。control には 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地 (pH 6.0) を使用した。

シオチガヤの実験処理は、28日間行った。実験処理終了後、各植物サンプルを脱イオン水で洗浄し、地上部と根部に分け、一定の重さになるまで+80℃で乾燥し、乾物重を測定した。その後、湿式灰化し、ICP-OESでAl, Na, K, Ca, Mg, P, B, S, Fe, Cu, Mn, Zn含量を測定した。

8.2.2 ソーダ質土壌における植物体Al害の発生の確認

本実験では、第四章の実験で使用したのと同じ混合土壌を作成し、使用した。すなわち、2009年9月に採取したSongnen平原のソーダ質土壌300g、及び、これにバーミキュライト ($\text{Mg}_{1.8}\text{Fe}^{2+}_{0.9}\text{Al}_{4.3}\text{SiO}_{10}(\text{OH})_2 \cdot 4(\text{H}_2\text{O})$) を混合 (v/v, 1: 1) した土壌を含む、500 mLポットが用意された。バーミキュライトは第四章の実験と同様に、宮古カルサイン株式会社 (宮古市, 岩手県, 日本) から購入した。

この混合土壌に、 $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ を重量比1%、または、2%添加した。その後、ソーダ質土壌、及び、0, 1, 2% $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ を含む各混合土壌に、シオチガヤ種子0.03g、または、オオムギ種子10粒が播種され、栽培された。

栽培は、2014年10月から11月にかけて、屋外ファイトトロン内で、太陽光のもと温度管理条件下で行われた (day/night, 12/12 h; temperature, 25/15℃)。栽培中の水は、第四章の実験で使用した水道水を使用した。栽培実験中、水道水はポットからの元素の流出が無いよう注意して与えられた。シオチガヤは28日間、オオムギは21日間栽培し、栽培最終日に、生育の様子が写真で記録された。

8.3 結果

8.3.1 ソーダ質条件下の Al 害に対する、シオチガヤの生育応答

各処理区におけるシオチガヤの乾物重は、図 51 に示した。シオチガヤは、 NaHCO_3 を 40 mmol/L 添加した区において、最も有意に高い地上部乾物重を示し、根部乾物重も control と同程度であった。また、 NaHCO_3 を 80 mmol/L 添加した区では、根部乾物重は control よりも有意に低い値を示したが、地上部乾物重は control と同程度の値を示し、有意差はなかった。しかし、Al 添加区では、地上部、根部、共に最も低い乾物重を示した。Al 添加区では、 NaHCO_3 の濃度の違いによる有意差はなかった。

各処理区で生育したシオチガヤの元素含量は、表 17 に示した。他の処理区と比較して、Al 添加区において、地上部、根部ともに有意に高い Al 含量を示した。また、根部 Al 含量は、40 mmol/L NaHCO_3 の Al 添加区において、最も有意に高い値を示した。

Na 含量を比較すると、全 NaHCO_3 添加区の地上部 Na 含量は、control よりも有意に高く、また、処理区間での有意差はなかった。また、根部 Na 含量も、全 NaHCO_3 添加区において、control よりも有意に高かったが、Al 添加区の根部 Al 含量は Al 無添加区よりも有意に低かった。

全 NaHCO_3 添加区の地上部 K 含量は、control よりも有意に低く、また、 NaHCO_3 添加濃度が高い処理区で、地上部 K 含量が有意に低かった。また、全 NaHCO_3 添加区の根部 K 含量は、control よりも有意に低く、処理区間で有意差はなかつ

た。また、全 NaHCO_3 添加区の地上部 Ca, Mg 含量は control よりも有意に低く、根部 Ca, Mg 含量は、control と比較して増加傾向を示した。

地上部 P, S 含量は、全 NaHCO_3 添加区で control よりも有意に低く、Al 添加区では、無添加区よりも有意に低かった。また、根部 P, S 含量も、control と比較して、全 NaHCO_3 添加区で減少傾向が見られた。また、B 含量は、地上部、根部ともに、control と比較して NaHCO_3 添加区で増加傾向が見られた。

Fe 含量では、Al 無添加の NaHCO_3 添加区で、control や Al 添加区と比較して、地上部、根部ともに有意に高い値を示した。

地上部 Mn 含量は、control が最も有意に高く、Al 添加の NaHCO_3 添加区では、無添加よりも有意に低い値を示した。しかし、根部 Mn 含量は、control が最も有意に低く、Al 添加の NaHCO_3 添加区では、無添加よりも有意に低い値を示した。

Cu, Zn 含量では、Al 無添加の 80 mmol/L NaHCO_3 区で、地上部 Cu, Zn 含量において、最も有意に高い値を示した。

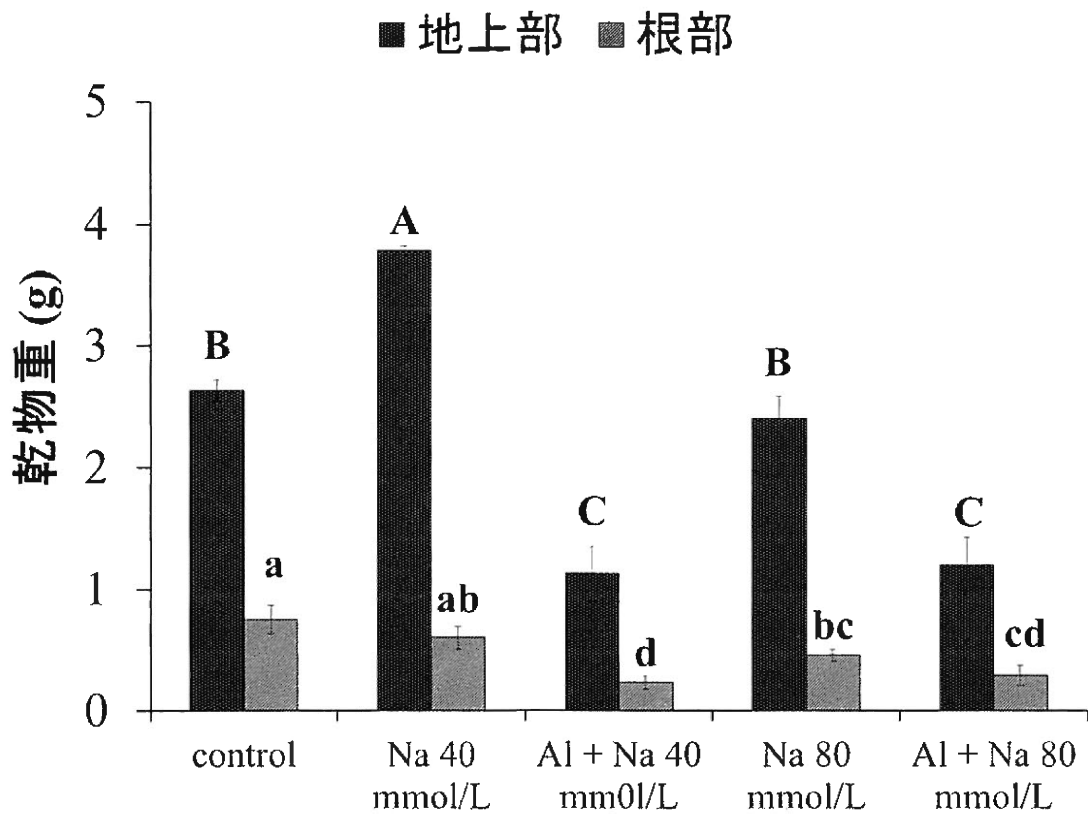


図 51 各処理区における、シオチガヤの乾物重

control: pH 6, Al 0 mmol/L. 地上部: $F=121.57, p<0.0001$, 根部: $F=19.85, p<0.0001$.

表 17 各処理区で生育したシオチガヤの元素含量

mg/g	control	40 mmol/L	40 mmol/L +Al	80 mmol/L	80 mmol/L +Al
地上部 Al	LD	LD	0.0728 $\pm 1.42 \times 10^{-3} a$	0.0290 $\pm 4.48 \times 10^{-3} b$	0.0881 $\pm 0.0143 a$
根部 Al	0.0596 $\pm 1.44 \times 10^{-3} c$	0.085 $\pm 0.0851 c$	6.02 $\pm 0.198 a$	0.0667 $\pm 0.0667 c$	4.36 $\pm 0.138 b$
地上部 Na	0.364 $\pm 7.20 \times 10^{-3} b$	7.99 $\pm 0.330 a$	7.81 $\pm 0.699 a$	9.44 $\pm 0.0760 a$	8.57 $\pm 0.404 a$
根部 Na	0.790 $\pm 0.0991 d$	14.0 $\pm 0.920 b$	8.22 $\pm 0.309 c$	19.3 $\pm 1.33 a$	9.67 $\pm 0.118 c$
地上部 K	22.7 $\pm 0.351 a$	14.7 $\pm 0.434 bc$	16.1 $\pm 0.510 b$	14.2 $\pm 0.439 c$	9.62 $\pm 0.215 d$
根部 K	15.4 $\pm 2.65 a$	9.10 $\pm 0.972 b$	9.21 $\pm 0.315 b$	10.9 $\pm 0.524 ab$	9.30 $\pm 0.440 b$
地上部 Ca	5.66 $\pm 0.239 a$	1.87 $\pm 0.201 b$	1.37 $\pm 0.0823 bc$	1.06 $\pm 0.0209 c$	0.906 $\pm 0.0240 c$
根部 Ca	2.36 $\pm 0.0839 c$	20.6 $\pm 4.78 a$	8.83 $\pm 0.877 bc$	14.0 $\pm 2.01 b$	7.54 $\pm 1.53 bc$

地上部 Mg	2.93	2.12	1.63	2.08	1.05
	± 0.0340 a	± 0.115 b	± 0.0637 c	± 0.0295 b	± 0.0112 d
根部 Mg	1.76	1.27	2.50	1.90	2.25
	± 0.117 bc	± 0.212 c	± 0.0442 a	± 0.123 b	± 0.0725 ab
地上部 P	5.57	3.72	1.76	3.48	1.08
	± 0.148 a	± 0.111 b	± 0.158 c	± 0.0656 b	± 0.0311 d
根部 P	4.21	2.89	3.58	1.73	2.33
	± 0.719 a	± 0.344 abc	± 0.124 ab	± 0.0359 c	± 0.0278 bc
地上部 B	0.0384 ±	0.345 ±	0.0473 ±	0.0400 ±	0.0439 ±
	1.18×10 ⁻³	1.25×10 ⁻³	1.59×10 ⁻³	1.99×10 ⁻³	1.20×10 ⁻³ ab
	bc	c	a	bc	
根部 B	0.0587	0.0596	0.134	0.0947	0.118
	± 3.85×10 ⁻³ c	± 6.58×10 ⁻³ c	± 8.82×10 ⁻³ a	± 3.54×10 ⁻³ b	± 6.64×10 ⁻³ ab
地上部 S	3.96	2.81	1.90	2.83	1.51
	± 0.0287 a	± 0.149 b	± 0.0640 c	± 0.0483 b	± 0.0101 d
根部 S	2.48	2.01	1.52	2.40	1.17
	± 0.0622 a	± 0.244 ab	± 9.90×10 ⁻³ bc	± 0.161 a	± 0.0163 c
地上部 Fe	5.71×10 ⁻³	0.0743	0.0200	0.0687	7.87×10 ⁻³
	± 1.11×10 ⁻³ b	± 8.72×10 ⁻³ a	± 1.46×10 ⁻³ b	± 4.80×10 ⁻³ a	± 1.21×10 ⁻⁴ b

根部 Fe	0.162	0.480	0.239	0.380	0.136
	$\pm 3.85 \times 10^{-3}$ cd	± 0.0171 a	± 0.0290 c	± 0.0363 b	$\pm 7.66 \times 10^{-3}$ d
地上部 Cu	LD	9.41×10^{-4}	9.68×10^{-4}	6.02×10^{-3}	3.74×10^{-4}
		$\pm 9.41 \times 10^{-4}$ b	$\pm 9.68 \times 10^{-4}$ b	$\pm 1.14 \times 10^{-3}$ a	$\pm 1.41 \times 10^{-4}$ b
根部 Cu	LD	LD	LD	LD	LD
地上部 Mn	4.51×10^{-3}	3.19×10^{-3}	2.30×10^{-3}	4.29×10^{-3}	3.56×10^{-3}
	$\pm 1.20 \times 10^{-4}$ a	$\pm 2.18 \times 10^{-4}$ b	$\pm 3.21 \times 10^{-5}$ c	$\pm 1.24 \times 10^{-5}$ a	$\pm 2.91 \times 10^{-4}$ b
根部 Mn	2.59×10^{-3}	3.56×10^{-3}	5.27×10^{-3}	4.75×10^{-3}	6.88×10^{-3}
	$\pm 1.92 \times 10^{-4}$ d	$\pm 1.06 \times 10^{-4}$ c	$\pm 4.32 \times 10^{-4}$ b	$\pm 2.30 \times 10^{-4}$ b	$\pm 8.00 \times 10^{-5}$ a
地上部 Zn	8.23×10^{-5}	LD	LD	1.87×10^{-3}	2.05×10^{-3}
	$\pm 8.23 \times 10^{-5}$ b			$\pm 1.85 \times 10^{-4}$ a	$\pm 1.39 \times 10^{-4}$ b
根部 Zn	LD	LD	LD	LD	LD

LD (lower than detectable level) は検出下限値以下を示す。

検出下限値: Al, Cu, Zn=42.1 ($\mu\text{g/g}$).

データは全て、平均値 \pm 標準誤差 (standard error: SE) で表された。

有意差検定は、同一元素の異なる処理区で生育した植物間で行った。

Al: 地上部: $F=36.85$, $p<0.0001$, 根部: $F=586.31$, $p<0.0001$.

Na: 地上部: $F=87.90$, $p<0.0001$, 根部: $F=87.08$, $p<0.0001$.

K: 地上部: $F=138.14, p<0.0001$, 根部: $F=4.21, p<0.05$.

Ca: 地上部: $F=187.26, p<0.0001$, 根部: $F=7.98, p<0.005$.

Mg: 地上部: $F=136.91, p<0.0001$, 根部: $F=13.83, p<0.0005$.

P: 地上部: $F=242.84, p<0.0001$, 根部: $F=7.37, p<0.005$.

B: 地上部: $F=11.57, p<0.001$, 根部: $F=29.92, p<0.0001$.

S: 地上部: $F=152.80, p<0.0001$, 根部: $F=17.64, p<0.0005$.

Fe: 地上部: $F=55.05, p<0.0001$, 根部: $F=42.82, p<0.0001$.

Cu: 地上部: $F=9.65, p<0.005$.

Mn: 地上部: $F=26.20, p<0.0001$, 根部: $F=45.81, p<0.0001$.

Zn: 地上部: $F=55.58, p<0.0001$.

8.3.2 ソーダ質土壌における植物体 Al 害の発生の確認

ポット栽培実験の様子は、図 52 に示した。ソーダ質土壌では、オオムギは発芽しなかった。また、シオチガヤは発芽したが、生育不良を起こした。第四章の実験に使用した、バーミキュライトを混合したソーダ質土壌では、シオチガヤは発芽し、旺盛な生育を示した。オオムギも発芽したが、生育不良を起こした。

また、混合土壌に $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ を重量比で 1% 添加すると、シオチガヤは無添加区と同程度の生育を示したが、オオムギは発芽しなかった。 $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ を 2% 添加すると、シオチガヤの生育量は著しく減少した。また、オオムギは発芽し

なかった。

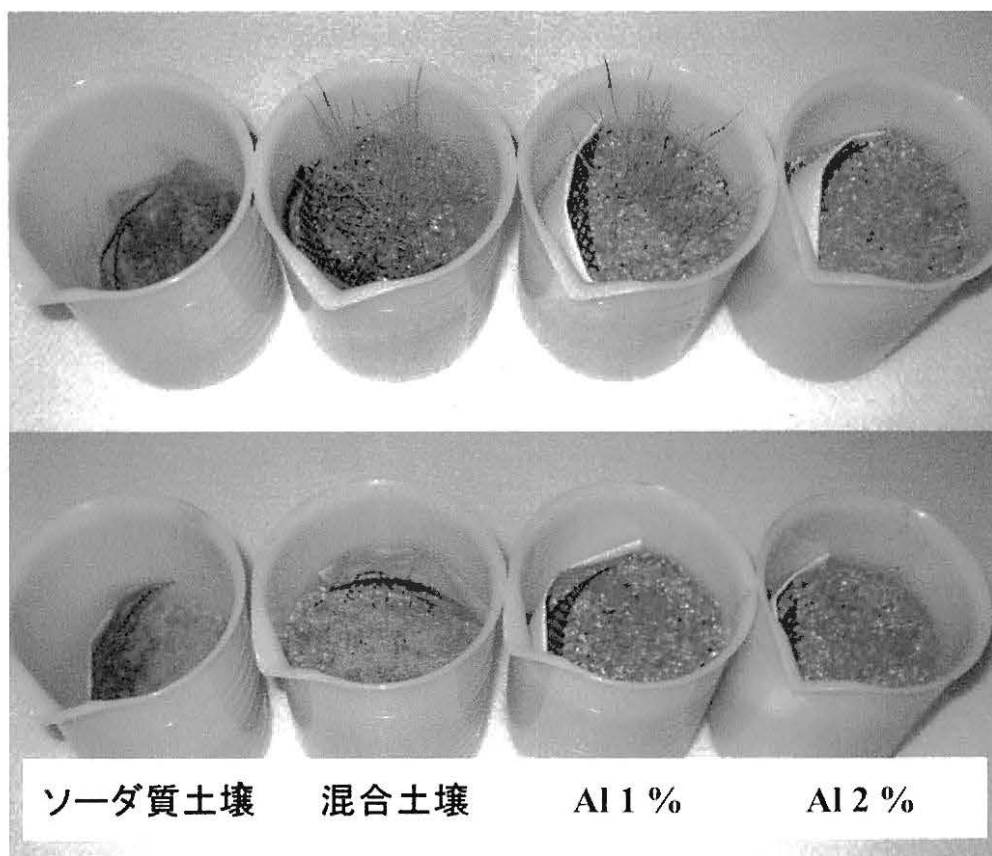


図 52 各ポットで生育した植物体の様子

上: シオチガヤ、下: オオムギ

8.4 考察

NaHCO₃ が 40 mmol/L 添加された培地では、シオチガヤは最も旺盛な生育を示した (図 51)。また、80 mmol/L NaHCO₃ では生育量は減少に転じたが、pH 6 の control と同程度の乾物重であったことから、シオチガヤは、40 mmol/L 程度の NaHCO₃ が存在する環境が、より生育に好適であると考えられる。しかし、Al(OH)₄⁻などの Al が存在する場合、NaHCO₃ の濃度にかかわらず、シオチガヤの生育量は大きく減少した (図 51)。

第七章の実験において、pH 10 条件下では、シオチガヤは Al 濃度にかかわらず、一定の生育量を維持する結果となった (図 47)。ソーダ質条件における、Al 添加によるシオチガヤの生育量の減少は、この結果と大きく異なるものである。本実験の結果は、アルカリ条件下よりも、ソーダ質条件下では Al による害作用の程度が大きいこと、また、ソーダ質耐性植物であるシオチガヤも、大きく害作用を受けることを示した。

このソーダ質条件下で、アルカリ条件下よりも Al 害が促進される要因は、CO₃²⁻/HCO₃⁻による陰イオン競合が、Al(OH)₄⁻による陰イオン競合と併発し、PO₄³⁻と SO₄²⁻の植物体の吸収を、より阻害することによると考えられる。本研究では、第六章において、CO₃²⁻/HCO₃⁻による PO₄³⁻と SO₄²⁻の植物吸収の競合阻害を示唆した。また、第七章において、Al(OH)₄⁻による PO₄³⁻と SO₄²⁻の植物吸収の競合阻害を示唆した。ソーダ質条件下の Al 害は、CO₃²⁻/HCO₃⁻と Al(OH)₄⁻によって、PO₄³⁻と SO₄²⁻の植物吸収阻害が同時に起こるため、より植物体の P, S

利用を阻害すると考えられる。実際に、本実験の結果では、シオチガヤの地上部 P, S 含量は、全 NaHCO₃ 添加区で control よりも有意に低く、Al 添加区では、無添加区よりも有意に低かった (表 17)。この結果は、CO₃²⁻/HCO₃⁻ と Al(OH)₄⁻ による P, S 栄養阻害の可能性を強める。

バーミキュライトを混合したソーダ質土壤に、AlCl₃·6H₂O を重量比で 2 % 添加すると、シオチガヤの生育は大きく減退した (図 52)。この結果は、ソーダ質土壤では潜在的に Al 害が発生しうることを意味する。

しかし、本実験において、ソーダ質条件下の Al 害の影響を大きく受けることが明らかになったにもかかわらず、ポット栽培実験において、シオチガヤは、活性 Al である AlCl₃·6H₂O を重量比で 1 % も含む、高濃度の Al を含むソーダ質土壤で Al 無添加区と同程度の生育量を示した (図 52)。この結果は、ソーダ質耐性植物であるシオチガヤは、水耕栽培条件下における、ソーダ質 Al 害に対する耐性は小さいが、実際の自然条件下におけるソーダ質土壤で発生する Al 害に対しては、耐性を持つ可能性を示している。

次章では、自然条件下のソーダ質土壤で発生する Al 害に対して、シオチガヤが耐性を持つ理由を検討する。

第九章 ソーダ質耐性植物のアルミン酸イオン害に対する、
ケイ酸イオンの軽減効果

9.1 序論

第八章の結果から、水耕栽培のソーダ質条件下において、シオチガヤは $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ による生育阻害を受けることが明らかになった (図 51)。しかし、ソーダ質土壤に Al 添加したポット栽培実験の結果から、自然条件下のソーダ質土壤では潜在的に Al 害が生じる可能性が高いこと、また、オオムギが発芽できない高濃度の Al を含むソーダ質土壤でも、シオチガヤは発芽生育が可能であることが示唆された (図 52)。その結果、ソーダ質耐性植物であるシオチガヤは、水耕栽培条件下における、ソーダ質 Al 害に対する耐性は小さいが、実際の自然条件下におけるソーダ質土壤で発生する Al 害に対しては、耐性を持つ可能性が高いことが示唆された。

第三章の結果から、ソーダ質土壤では、多量の Si が溶出することが明らかになった (表 2)。実際に、ソーダ質土壤からの脱イオン水による Si 溶出量は、石灰質土壤の約 20 倍、黒ボク土の 40 倍以上という高い値であった (表 2)。Si は粘土鉱物の構成元素であり (久馬 *et al.* 1997)、O を除けば土壤中に最も多く含まれる元素である (図 20)。また、Si の溶解性は、pH 9 以上で HSiO_4^{3-} や SiO_4^{4-} のような形態のケイ酸イオンの形成により、急激に上昇するため、ソーダ質土壤の高い Si 溶出量は、これらに起因すると考えられる。 (Paik *et al.* 2001)。

一般的に、植物において Si は、ケイ藻類などの藻類とシダ植物トクサ科以外では必須性は認められていない。しかし、一部の種子植物では有用性が認められており、特にイネ科は Si 集積植物として知られている (松永 2004)。例えば、

イネはよくケイ酸イオンを吸収するため、ケイ酸イオンの積極的な吸収機構の存在が示唆されており、Si 栄養は栽培上の重要要因である (植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002; 松永 2004)。また、酸性条件下におけるイネ科植物の Al 害に対して、Si が軽減効果を持つという多くの報告がある (Corrales et al. 1997; Cocker et al. 1998; Morikawa and Saigusa 2002; Zsoldos 2003)。

酸性条件下での溶解性の低い Si でも、植物体の Al 害を軽減するのならば、ソーダ質土壌で多量に溶出する HSiO_4^{3-} や SiO_4^{4-} などの水溶性 Si も、ソーダ質条件下での Al 害を軽減し、シオチガヤなど、イネ科のソーダ質耐性植物の生育を促進する可能性が高い。しかし、ソーダ質条件下での植物体の Al 害に対する Si の軽減効果に関する研究は、我々の知る限りでは、報告されていない。

以上のことから、本実験は、ソーダ質耐性植物の Al(OH)_4^- による生育阻害に対する、Si の効果を明らかにすることを目的に行われた。

9.2 材料と方法

第二章に記載した方法でシオチガヤ、及び、オオムギを前培養し、得られた各植物サンプルを実験に使用した。前培養された植物サンプルは、10 L バケツに用意した実験処理区で生育された。実験は、前培養と同様に、屋内ファイトトロン内で行った (day/night, 14/10 h; temperature, 17/10 °C; light intensity, 280 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$)。

本実験では、以下の実験処理区が用意された。培地は全て、control の 1/2 濃度

Hoagland and Arnon No.2 改変培地を基準に作成された。

アルカリ条件区:

- ① control: 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地 (pH 10.0)
- ② Al 条件: pH 10.0 + 500 $\mu\text{mol/L}$ $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$
- ③ Si 条件: pH 10.0 + 500 $\mu\text{mol/L}$ Na_2SiO_3
- ④ Al + Si 条件: pH 10.0 + 500 $\mu\text{mol/L}$ $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ + 500 $\mu\text{mol/L}$ Na_2SiO_3

ソーダ質条件区:

- ① control: pH 10.0 + 20 mmol/L NaHCO_3
- ② Al 条件: pH 10.0 + 20 mmol/L NaHCO_3 + 500 $\mu\text{mol/L}$ $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$
- ③ Si 条件: pH 10.0 + 20 mmol/L NaHCO_3 + 500 $\mu\text{mol/L}$ Na_2SiO_3
- ④ Al + Si 条件: pH 10.0 + 20 mmol/L NaHCO_3 + 500 $\mu\text{mol/L}$ $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ + 500 $\mu\text{mol/L}$ Na_2SiO_3

各実験処理区は、1.0 mol/L NaOH、及び、1.0 mol/L HCl を用いて、pH を 10 に調整した。

pH 10 に調整した、各 Fe 充足 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地中の Al 溶解量は、添加量の約 30 %程度である (表 12)。また、Si 溶解量は、以下の手順で調査された。

まず、Fe 充足 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地 40 mL に、ケイ酸ナトリウム溶液 (0.1 mol/L Na_2SiO_3) を 0.5 mL 添加した。この溶液を、1.0 mol/L NaOH、及び、1.0 mol/L HCl を用いて、溶液 pH を pH 10 に調整し、その後、脱

イオン水で 50 mL に定容した。試料溶液には、1.0 mmol/L Na_2SiO_3 が含まれている。これを No. 5C ろ紙 (Toyo Roshi kaisha, Ltd. Tokyo, Japan) でろ過し、ろ液を 5 mL 採取し、ろ液中の Si 含量を ICP-OES を使用して、標準添加法で測定し、試料溶液の Si 濃度 (mmol/L) を計算した。

その結果、1.0 mmol/L Na_2SiO_3 を含む、pH 10 に調整された 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地中の Si 濃度は 0.872 mmol/L であり (表 18)、添加量の約 90 % 程度が溶解していた。

表 18 pH 10 の 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地中における Si 濃度

Si (mmol/L)	0.872 ± 0.643
-------------	---------------

データは全て、平均値 ± 標準誤差 (standard error: SE) で表された。

添加した Si 濃度: 1.0 mmol/L

シオチガヤの実験処理は、28 日間、オオムギは 21 日間行われた。実験処理終了後、各植物サンプルを脱イオン水で洗浄し、地上部の長さ (草丈)、及び、根部の長さ (根長) を測定した。その後、植物サンプルは地上部と根部に分け、一定の重さになるまで +80 °C で乾燥し、乾物重を測定した。また、実験処理最終日に、各植物サンプルのクロロフィル含量の指標となる SPAD 値が (Wallance and Jones 1993)、SPAD-502 chlorophyll (Minolta Camera Co. Tokyo, Japan) を使用して測定された。

9.3 結果

アルカリ条件下のシオチガヤの生育に対する、Al、及び、Siの影響の様子は、図 53 に示した。pH 10 のアルカリ条件下において、シオチガヤは、control よりも Al 添加区で大きく生育が減退し、葉が黄化した。Si 添加区でも、control よりも、やや生育が減退したように見えた。また、Fe 欠乏クロロシスのように、葉色が薄くなった。また、Al が溶液中に存在しているにもかかわらず、Al + Si 添加区では、control よりも生育が減退したように見えたが、Al 添加区よりも生育が良好に見えた。また、Al + Si 添加区でも、control と比較して、Fe 欠乏クロロシスのように、葉色がやや薄くなっていた。

ソーダ質条件下のシオチガヤの生育に対する、Al、及び、Siの影響の様子は、図 54 に示した。アルカリ条件下における各処理区よりも、ソーダ質条件下の全ての同一処理区で、シオチガヤの生育は良好に見えた。

また、ソーダ質条件下における、各処理区のシオチガヤの生育の様子は、アルカリ条件下での生育と、同様の傾向が見られた。すなわち、control よりも Al 添加区でシオチガヤの生育が大きく減退し、葉が黄化した。また、Si 添加区でも、control よりも、やや生育が減退したように見えた。Al + Si 添加区では、control よりも生育が減退したように見えたが、Al 添加区よりも生育が良好に見えた。

しかし、アルカリ条件下の Si 添加区、及び、Al + Si 添加区では、Fe 欠乏クロロシスのような現象が見られたが、ソーダ質条件下の各処理区では、同様の減少は見られなかった。

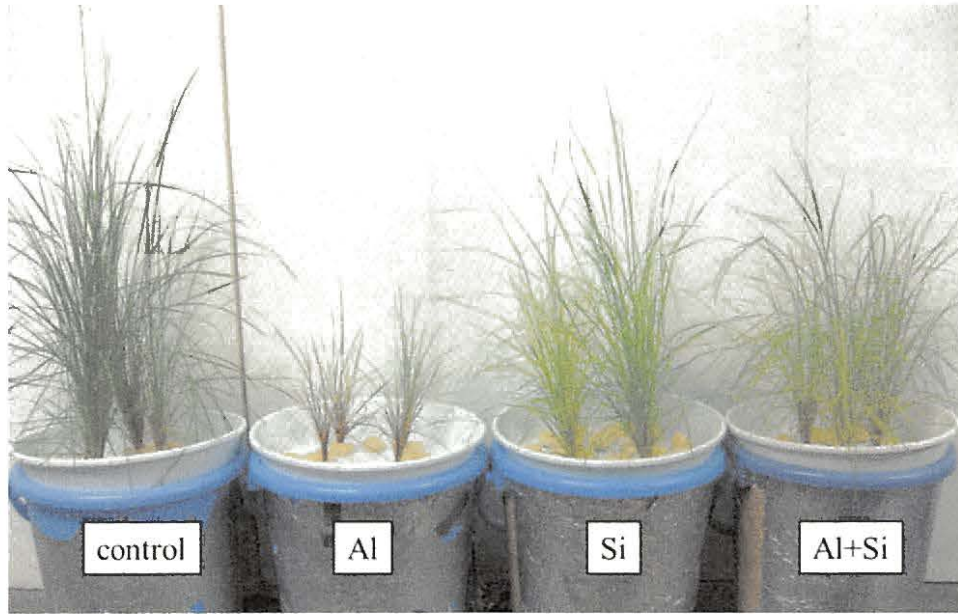


図 53 アルカリ条件下のシオチガヤの生育に対する、Al、及び、Si の影響
実験処理後 28 日目の様子。各処理区は pH 10 に調整された。

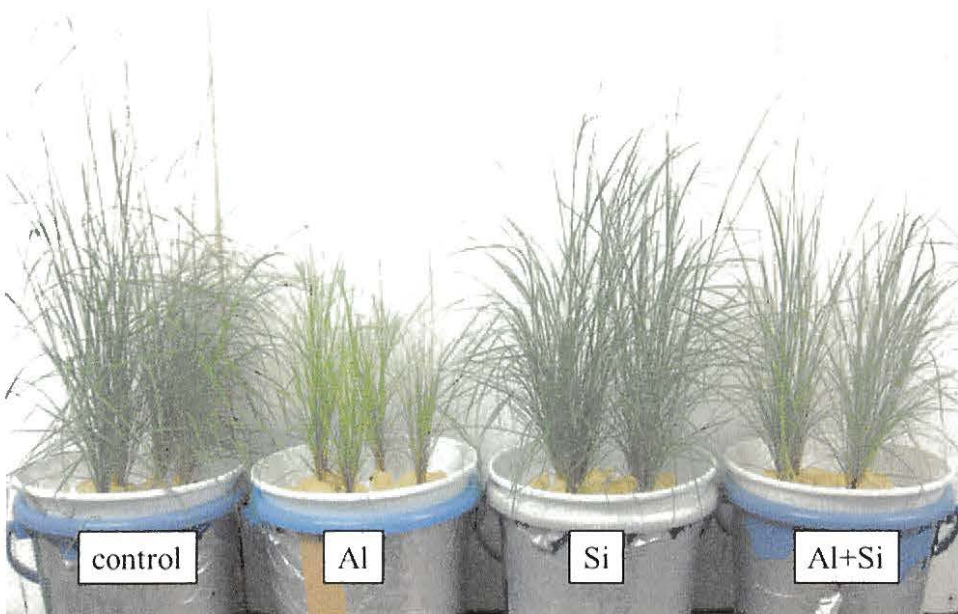


図 54 ソーダ質条件下のシオチガヤの生育に対する、Al、及び、Si の影響
実験処理後 28 日目の様子。各処理区は 20 mmol/L NaHCO_3 を含み、pH 10 に調
整された。

各実験処理区で生育したシオチガヤの乾物重は、図 55 に示した。アルカリ条件下において、シオチガヤの地上部乾物重は、Al 添加区、及び、Al + Si 添加区で、control よりも有意に減少した。また、Al 添加区の地上部乾物重は、Al + Si 添加区よりも有意に低い値を示した。また、Si 添加区の地上部乾物重は、control、及び、Al + Si 添加区と比較して、有意差はなかった。

ソーダ質条件下では、シオチガヤの地上部乾物重は、Al 添加区、及び、Al + Si 添加区で、control よりも有意に減少した。しかし、Al 添加区と Al + Si 添加区を比較すると、Al + Si 添加区の地上部乾物重に Al 添加区よりも高い傾向がみられたが、有意差はなかった。また、Si 添加区の地上部乾物重は、control、及び、Al + Si 添加区と比較して、有意差はなかった。

アルカリ条件下と、ソーダ質条件下の同一処理区の地上部乾物重を比較すると、ソーダ質条件下の Al 添加区、及び、Al + Si 添加区では、シオチガヤはアルカリ条件下よりも、地上部乾物重が有意に高かった。

また、根部乾物重を比較すると、アルカリ条件下において、Al 添加区では、control、及び、全ての処理区と比較して、有意に低い根部乾物重を示した。また、他の処理区と control の間に、根部乾物重の有意差はなかった。また、ソーダ質条件下では、全ての処理区と control の間に、根部乾物重の有意差はなかった。また、ソーダ質条件下の Al 添加区では、アルカリ条件下よりも、有意に高い根部乾物重を示した。

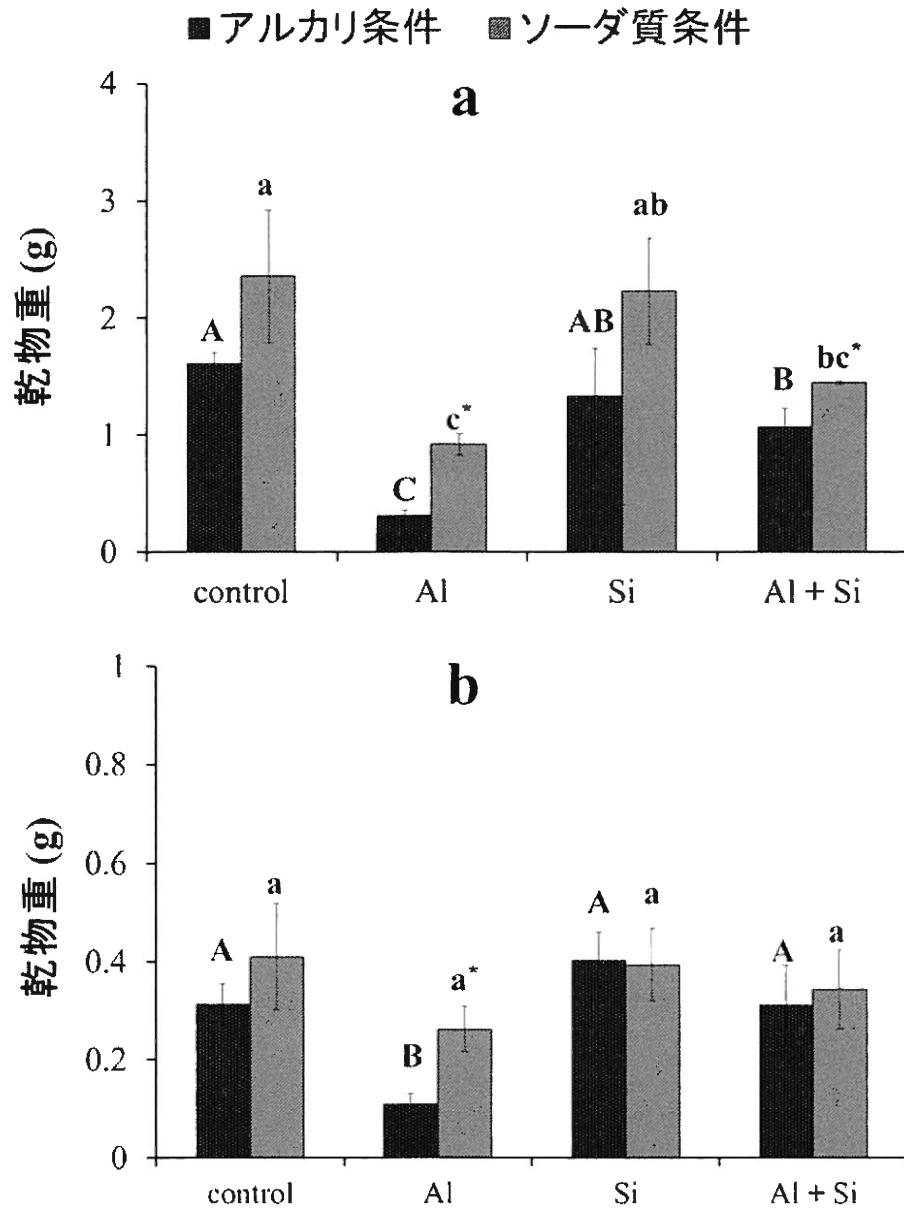


図 55 各処理区で生育したシオチガヤの乾物重

(a) 地上部: アルカリ条件: $F=18.32, p<0.001$, ソーダ質条件: $F=10.31, p<0.005$.

(b) 根部: アルカリ条件: $F=15.39, p<0.005$, ソーダ質条件: $F=2.05$.

アルカリ条件、及び、ソーダ質条件下の同一処理区間において、第二章に記述した Ryan-Einot-Gabriel-Welsch 多重範囲検定によって 5% 以内で有意差がある場合、アスタリスク (*) を付した。

各実験処理区で生育したシオチガヤの伸長量は、図 56 に示した。シオチガヤの伸長量は、乾物重と類似した傾向を示した。

アルカリ条件下において、シオチガヤの草丈は、control と比較して、全ての処理区で有意に低かった。また、Al 添加区の草丈は、Si 添加区、及び、Al + Si 添加区よりも有意に低い値を示し、Si 添加区と Al + Si 添加区の間には、有意差はなかった。

ソーダ質条件下では、シオチガヤの草丈は、Al 添加区、及び、Al + Si 添加区で、control よりも有意に減少した。また、Al 添加区と Al + Si 添加区を比較すると、Al + Si 添加区の草丈は、Al 添加区よりも有意に高かった。また、Si 添加区の草丈は、control との間には有意差はなく、Al 添加区、及び、Al + Si 添加区よりも有意差に高かった。

アルカリ条件下と、ソーダ質条件下の同一処理区の草丈を比較すると、ソーダ質条件下の Al 添加区、Si 添加区、及び、Al + Si 添加区では、アルカリ条件よりも、シオチガヤの草丈が有意に高かった。

また、根長を比較すると、アルカリ条件下において、Al 添加区では、control、及び、全ての処理区と比較して、有意に短い根長を示した。また、他の処理区と control の間に、根長の有意差はなく、Si 添加区よりも Al + Si 添加区の根長の値が有意に高かった。

また、ソーダ質条件下では、control と比較して、Al 添加区でのみ、有意に短い根長を示したが、他の処理区と control の間に有意差はなかった。また、Si 添

加区の根長の値は、Al 添加区よりも有意に高かったが、Al + Si 添加区の間には有意差はなかった。また、Al + Si 添加区と他の処理区の間には、根長の有意差はなかった。

アルカリ条件下と、ソーダ質条件下の同一処理区の根長を比較すると、ソーダ質条件下の control、Al 添加区、及び、Si 添加区では、アルカリ条件下よりも、シオチガヤの根長の値が有意に高かった。

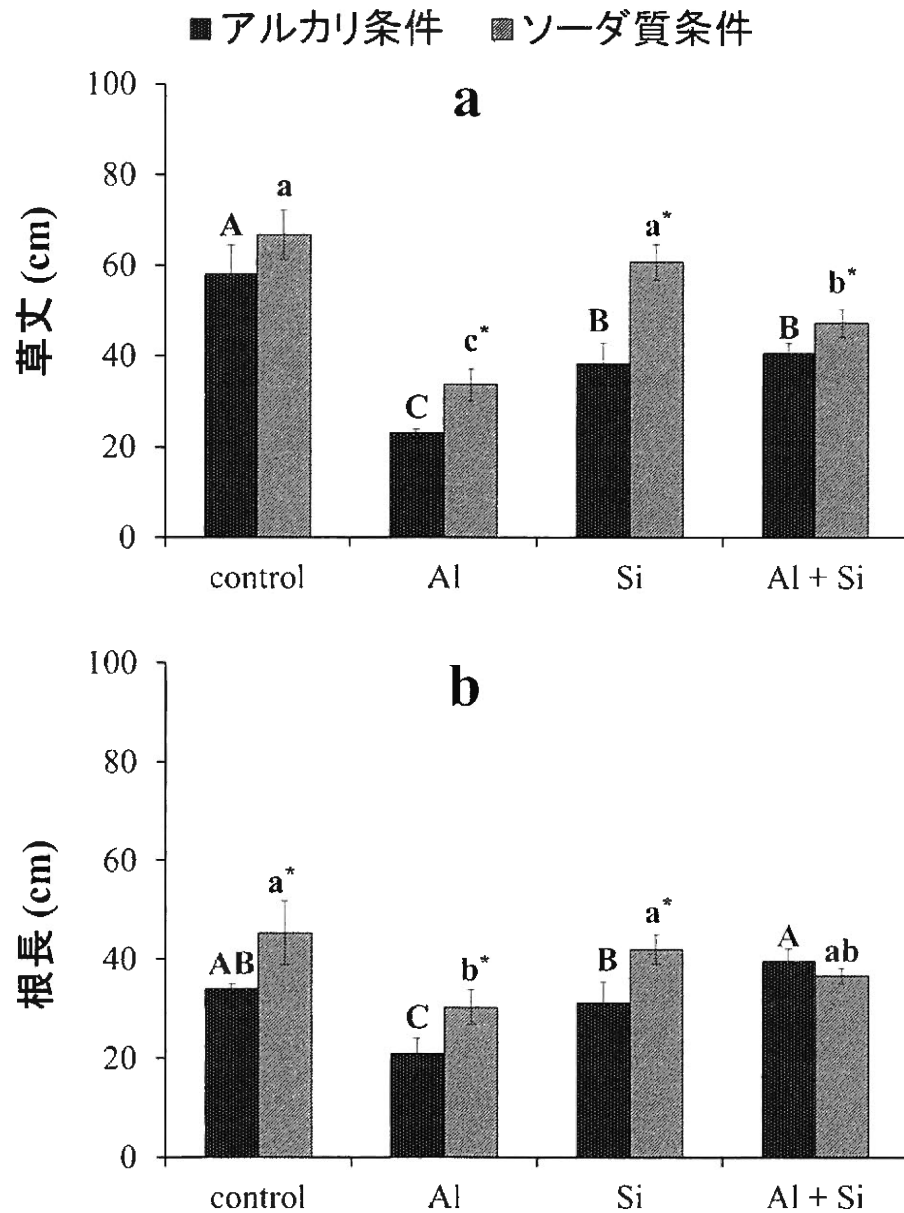


図 56 各処理区で生育したシオチガヤの伸長量

(a) 草丈: アルカリ条件: $F=35.38, p<0.0001$, ソーダ質条件: $F=37.94, p<0.0001$.

(b) 根長: アルカリ条件: $F=22.44, p<0.0005$, ソーダ質条件: $F=7.94, p<0.01$.

アルカリ条件、及び、ソーダ質条件下の同一処理区間において、第二章に記述した Ryan-Einot-Gabriel-Welsch 多重範囲検定によって 5%以内で有意差がある場合、アスタリスク (*) を付した。

各実験処理区で生育したシオチガヤの SPAD 値は、図 57 に示した。アルカリ条件下において、シオチガヤの SPAD 値は、control と比較して全ての処理区で有意に減少した。また、Al 添加区よりも Al + Si 添加区の SPAD 値が有意に高く、Al + Si 添加区よりも Si 添加区の SPAD 値が有意に高かった。

また、ソーダ質条件下では、control と比較して、Si 添加区の SPAD 値が有意に高かった。また、Al + Si 添加区の SPAD 値は control と同程度で、有意差はなかった。また、Al 添加区の SPAD 値は、全ての処理区と比較して、有意に低い値を示した。

アルカリ条件下と、ソーダ質条件下の同一処理区の SPAD 値を比較すると、ソーダ質条件下の Al 添加区、Si 添加区、及び、Al + Si 添加区では、アルカリ条件よりも、シオチガヤの SPAD 値が有意に高かった。

これらのことは、Si 添加が葉緑素形成における、Al 害を軽減していることを示している。

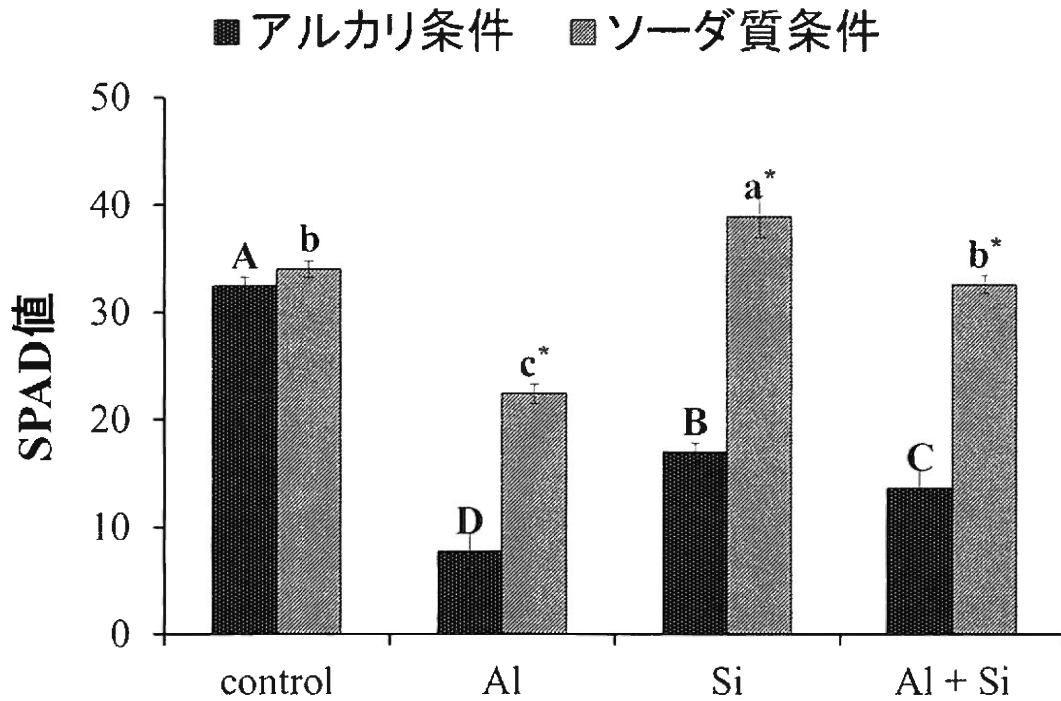


図 57 各処理区で生育したシオチガヤの SPAD 値

アルカリ条件: $F=187.61, p<0.0001$, ソーダ質条件: $F=99.70, p<0.0001$.

アルカリ条件、及び、ソーダ質条件下の同一処理区間において、第二章に記述した Ryan-Einot-Gabriel-Welsch 多重範囲検定によって 5%以内で有意差がある場合、アスタリスク (*) を付した。

アルカリ条件下のオオムギの生育に対する、Al、及び、Si の影響の様子は、
図 58 に示した。pH 10 のアルカリ条件下において、オオムギは、control よりも
Al 添加区で大きく生育が減退し、葉が黄化した。また、Si 添加区では、control
よりも、やや生育が良好に見え、同一処理のシオチガヤに見られた、Fe 欠乏ク
ロロシスのような症状は見られなかった。また、Al が溶液中に存在しているに
もかかわらず、Al + Si 添加区では、control と同程度の生育を示し、Al 添加区よ
りも生育が良好に見えた。また、Al + Si 添加区でも、同一処理のシオチガヤに
見られた、Fe 欠乏クロロシスのような症状は見られなかった。

ソーダ質条件下のオオムギの生育に対する、Al、及び、Si の影響の様子は、
図 59 に示した。アルカリ条件下における各処理区よりも、ソーダ質条件下の全
ての同一処理区で、オオムギの生育量は減少しているように見えた。

また、ソーダ質条件下における、各処理区のオオムギの生育の様子は、アル
カリ条件下での生育と、同様の傾向が見られた。すなわち、control よりも Al 添
加区でオオムギの生育が減退し、葉が黄化した。また、Si 添加区でも、control
よりも、やや生育が良好に見え、Al + Si 添加区では、control と同程度の生育を
示し、Al 添加区よりも生育が良好に見えた。

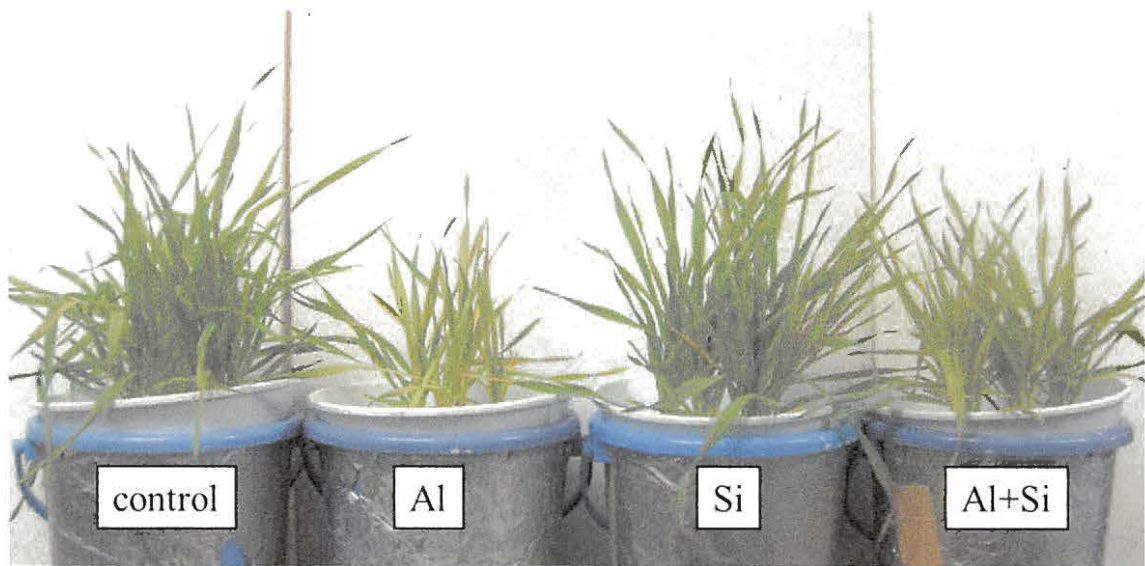


図 58 アルカリ条件下のオオムギの生育に対する、Al、及び、Si の影響
実験処理後 21 日目の様子。各処理区は pH 10 に調整された。

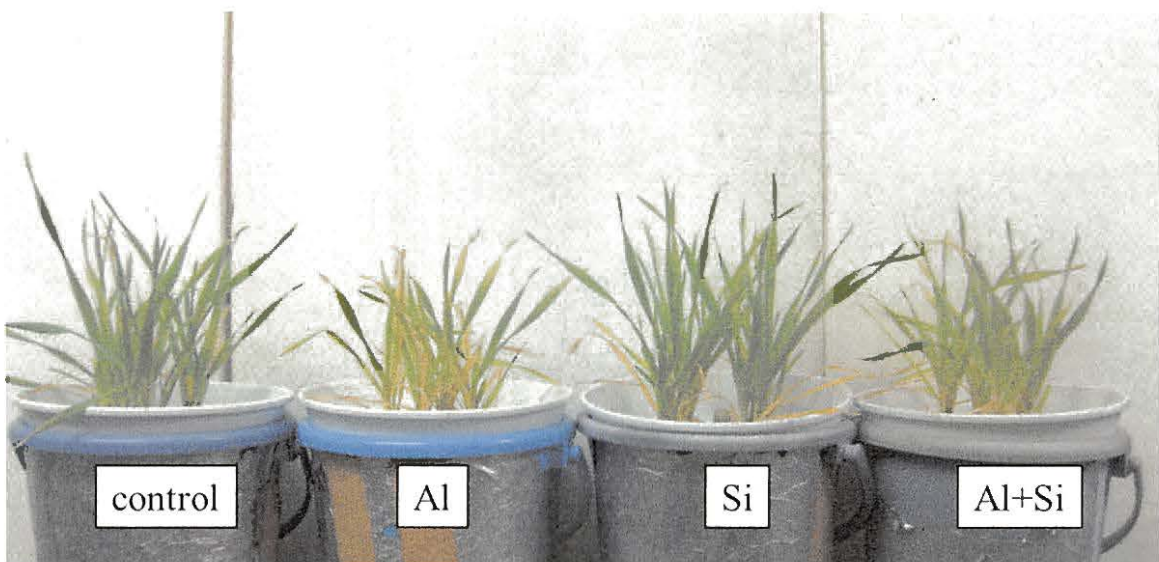


図 59 ソーダ質条件下のオオムギの生育に対する、Al、及び、Si の影響
実験処理後 21 日目の様子。各処理区は 20 mmol/L NaHCO₃ を含み、pH 10 に調
整された。

各実験処理区で生育したオオムギの乾物重は、図 60 に示した。オオムギの地上部乾物重は、アルカリ条件下において、Al 添加区で、control よりも有意に減少し、全ての処理区で最も有意に低い値を示した。また、Si 添加区は、最も有意に高い地上部乾物重を示した。また、Al + Si 添加区は、control と同程度の地上部乾物重を示し、control との間に有意差はなかった。

オオムギの地上部乾物重は、ソーダ質条件下では、Al 添加区、及び、Al + Si 添加区で、control よりも有意に減少した。また、Al 添加区と Al + Si 添加区を比較すると、Al + Si 添加区の地上部乾物重は、Al 添加区よりも有意に高かった。また、ソーダ質条件下では、Si 添加区の地上部乾物重は、最も有意に高い値を示した。

地上部乾物重を、アルカリ条件下と、ソーダ質条件下の同一処理区で比較すると、アルカリ条件下の Si 添加区、及び、Al + Si 添加区では、オオムギはソーダ質条件よりも、地上部乾物重が有意に高かった。

また、オオムギの根部乾物重を比較すると、アルカリ条件下において、Al + Si 添加区は control よりも有意に高い値を示した。また、control と Al 添加区、及び、Si 添加区の間、根部乾物重の有意差はなかった。また、Al 添加区よりも、Al + Si 添加区の根部乾物重は有意に高い値を示した。しかし、Si 乾物重と他の処理区の間、根部乾物重の有意差はなかった。

根部乾物重は、ソーダ質条件下において、Al 添加区、及び、Al + Si 添加区で control よりも有意に低く、二つの処理区間で有意差はなかった。また、根部乾

物重は、Si 添加区で Al 添加区、及び、Al + Si 添加区よりも有意に高く、control との間に有意差はなかった。

アルカリ条件下と、ソーダ質条件下の同一処理区の根部乾物重を比較すると、アルカリ条件下の Al 添加区、及び、Al + Si 添加区では、オオムギはソーダ質条件よりも、根部乾物重が有意に高かった。

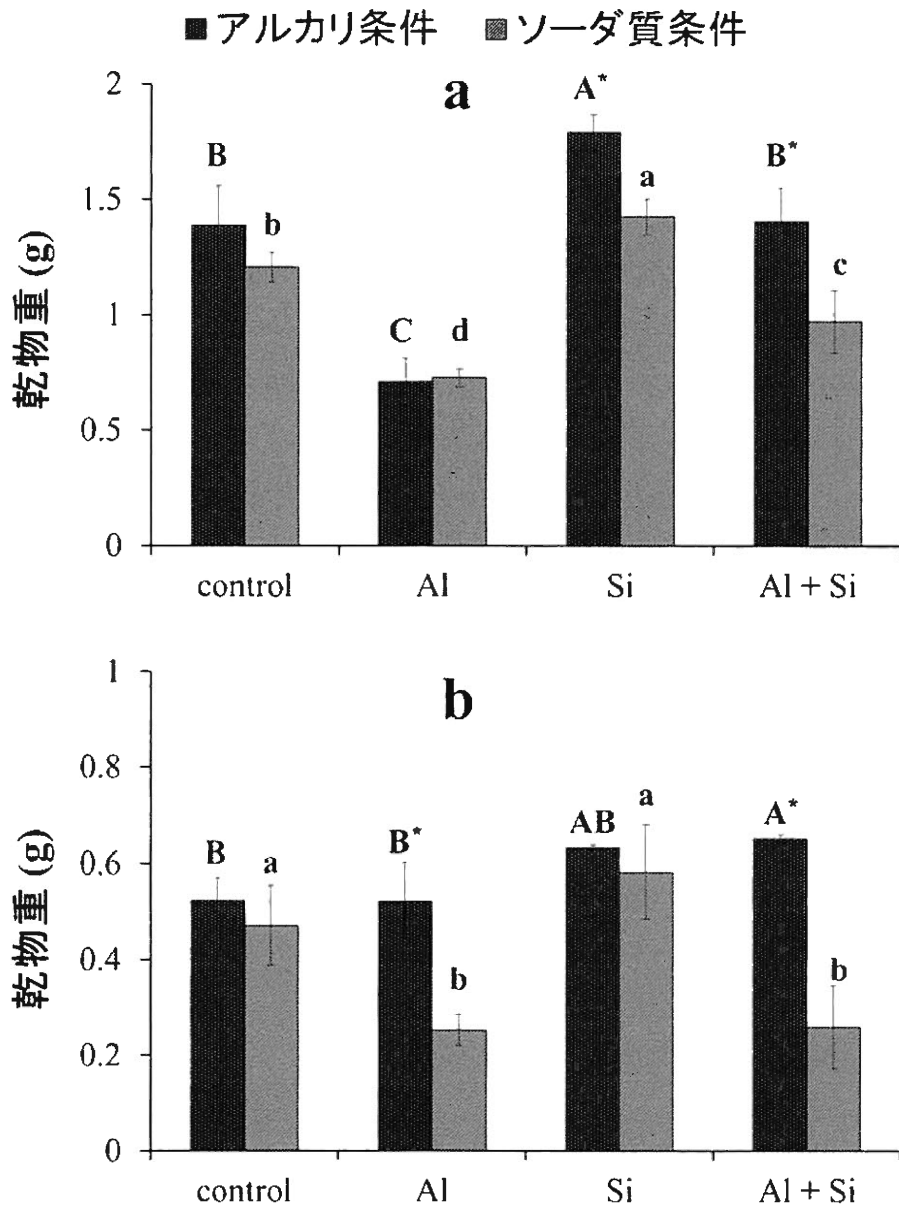


図 60 各処理区で生育したオオムギの乾物重

(a) 地上部: アルカリ条件: $F=35.40, p<0.0001$, ソーダ質条件: $F=36.06, p<0.0001$.

(b) 根部: アルカリ条件: $F=5.86, p<0.05$, ソーダ質条件: $F=12.64, p<0.005$.

アルカリ条件、及び、ソーダ質条件下の同一処理区間において、第二章に記述した Ryan-Einot-Gabriel-Welsch 多重範囲検定によって 5%以内で有意差がある場合、アスタリスク (*) を付した。

各実験処理区で生育したオオムギの伸長量は、図 61 に示した。オオムギの草丈は、アルカリ条件下において、control と比較して、全ての処理区で有意に低かった。また、Al 添加区の草丈は、Si 添加区よりも有意に低い値を示し、Al + Si 添加区の間には、有意差はなかった。また、Si 添加区と Al + Si 添加区の間には、有意差はなかった。

オオムギの草丈は、ソーダ質条件下において、Al 添加区では、control、及び、他の処理区と比較して、最も有意に低かった。また、Si 添加区と Al + Si 添加区は、control と有意差はなく、二つの処理区間でも、草丈の有意差はなかった。

草丈をアルカリ条件下と、ソーダ質条件下の同一処理区で比較すると、アルカリ条件下の control、及び、Si 添加区では、ソーダ質条件よりも、オオムギの草丈が有意に高かった。

また、根長を比較すると、アルカリ条件下において、control、及び、全ての処理区間で、根長の有意差はなかった。また、ソーダ質条件下では、Si 添加区でのみ、control や他の処理区と比較して、最も有意に高い根長を示した。また、Al 添加区、及び、Al + Si 添加区は control の間に有意差はなく、二つの処理区間でも有意差はなかった。

根長をアルカリ条件下と、ソーダ質条件下の同一処理区で比較すると、アルカリ条件下の control では、ソーダ質条件下よりも、オオムギの根長の値が有意に高かった。

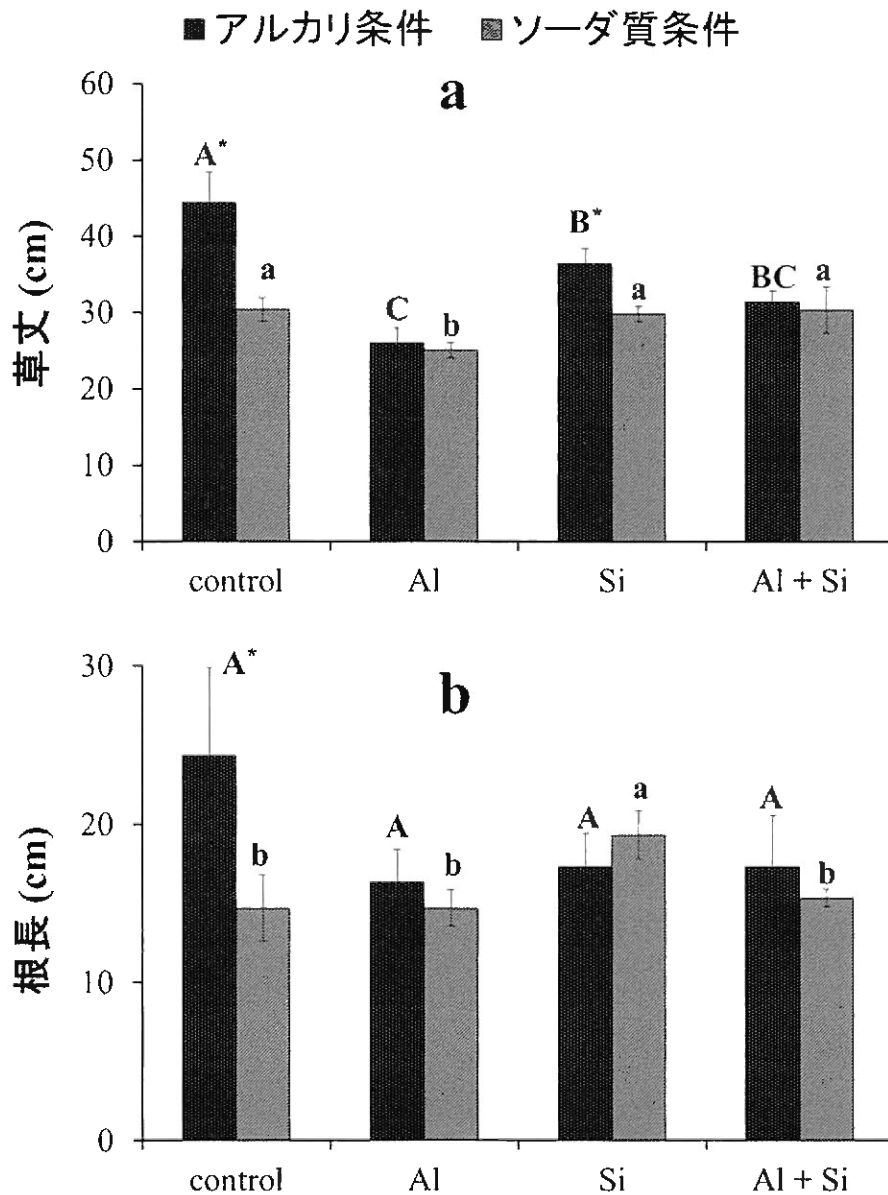


図 61 各処理区で生育したオオムギの伸長量

(a) 草丈: アルカリ条件: $F=27.01, p<0.0005$, ソーダ質条件: $F=5.87, p<0.05$.

(b) 根長: アルカリ条件: $F=3.32$, ソーダ質条件: $F=7.25, p<0.05$.

アルカリ条件、及び、ソーダ質条件下の同一処理区間において、第二章に記述した Ryan-Einot-Gabriel-Welsch 多重範囲検定によって 5%以内で有意差がある場合、アスタリスク (*) を付した。

各実験処理区で生育したオオムギの SPAD 値は、図 62 に示した。アルカリ条件下において、オオムギの SPAD 値は、Al 添加区で、control、及び、他の処理区と比較して、有意に低い値を示した。また、Si 添加区、及び、Al + Si 添加区は control の間に有意差はなく、二つの処理区間でも有意差はなかった。

また、ソーダ質条件下では、他の処理区と比較して、Si 添加区の SPAD 値が有意に高く、control と同程度の値を示し、control との間に有意差はなかった。また、Al 添加区、及び、Al + Si 添加区の SPAD 値は control よりも有意に低く、また、Al + Si 添加区の SPAD 値は、Al 添加区よりも有意に高い値を示した。

オオムギの SPAD 値をアルカリ条件下と、ソーダ質条件下の同一処理区と比較すると、ソーダ質条件下の control、及び、Si 添加区が、アルカリ条件よりも有意に高かった。

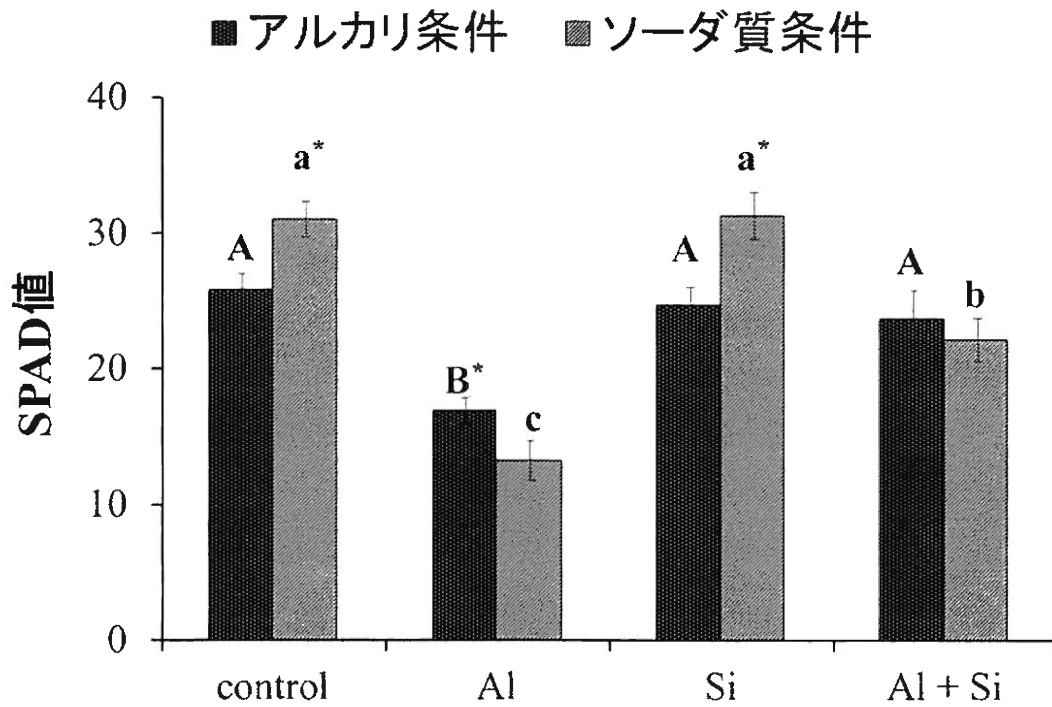


図 62 各処理区で生育したオオムギの SPAD 値

アルカリ条件: $F=21.78, p<0.0005$, ソーダ質条件: $F=94.83, p<0.0001$.

アルカリ条件、及び、ソーダ質条件下の同一処理区間において、第二章に記述した Ryan-Einot-Gabriel-Welsch 多重範囲検定によって 5%以内で有意差がある場合、アスタリスク (*) を付した。

9.4 考察

第7章の実験では、pH 10のアルカリ条件下において、Al添加によるシオチガヤの乾物重の有意な減少は見られなかった。しかし、本実験では、アルカリ条件下において、シオチガヤの乾物重、伸長量、SPAD値は、Al添加によって有意に減少した(図55, 56, 57)。これは、本実験では、より実験処理の影響を明確にするため、実験処理を28日間という、第七章の21日間よりも、長期間実験処理を行ったことに起因すると考えられる。シオチガヤは、21日間のAl処理ならば、乾物重に影響が出るほど害作用を受けないが、28日間では、Al害が明確に出ることが明らかになった。しかし、第七章では、オオムギは、14日間のAl処理で明確に乾物重に有意差が出ることから、シオチガヤが、オオムギよりも $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ に耐性があるという考察は変わらない。

また、アルカリ条件下において、シオチガヤは、Si添加により、草丈とSPAD値が減少したことから、Siは生育にとってやや害作用を持つ可能性が考えられた。しかし、AlとSiが同時に存在する場合、シオチガヤの乾物重、伸長量、SPAD値は、Alのみが存在する場合よりも有意に高い値を示した。これは、SiがAl害を軽減したことを意味し、アルカリ条件下の $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ による、シオチガヤのAl害には、Siが軽減効果をもつことが明らかになった。

シオチガヤの生育は、ソーダ質条件下において、アルカリ条件下よりも良好になった(図55, 56, 57)。これは、第八章の結果と一致した(図51)。また、第六章では、Fe欠培地にpH 10で20 mmol/L NaHCO_3 を添加した培地で生育したシ

オチガヤの地上部乾物重は、 NaHCO_3 無添加で、pH 10 に調整した Fe 欠乏 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地で生育したものよりも有意に低かった (図 37)。これらの結果から、 NaHCO_3 によるシオチガヤの生育促進は、Fe 充足で、20-40 mmol/L 程度の NaHCO_3 が存在する環境で生じ、Fe 欠乏条件下では起こらない。この現象は、 H_3PO_4 吸収が関与している可能性がある。

ソーダ質条件下での実験処理の影響も、アルカリ条件下と同様の傾向が見られた。すなわち、ソーダ質条件下においても、シオチガヤの乾物重、伸長量、SPAD 値は、Al 添加によって有意に減少した (図 55, 56, 57)。しかし、ソーダ質条件下では、シオチガヤは、Si 添加による草丈と SPAD 値の減少がみられず、SPAD 値は全ての処理区と比較して、Si 添加区で最も有意に高い値を示した (図 57)。このことから、ソーダ質条件下では、Si はシオチガヤに有用な影響を与える可能性が考えられる。また、ソーダ質条件下においても、Al と Si が同時に存在する場合、シオチガヤの乾物重、伸長量、SPAD 値は、Al のみが存在する場合よりも有意に高い値を示した。このことから、Si によるシオチガヤの Al 害の軽減効果は、ソーダ質条件下でも発揮されることが明らかになった。

また、アルカリ条件下のオオムギでも Si による Al 害の軽減効果が見られた (図 60, 61, 62)。アルカリ条件下では、Al 添加により、オオムギの地上部乾物重、草丈、SPAD 値は減少したが、Al と Si が同時に存在する場合、Al のみが存在する場合よりも有意に高い値を示した。

また、ソーダ質条件下のオオムギの生育についても、Al 害の Si による軽減効

果は見られた。ソーダ質条件下において、Al と Si が同時に存在する場合、Al のみが存在する場合よりも地上部乾物重、草丈、SPAD 値は有意に高い値を示した (図 60, 61, 62)。

しかし、シオチガヤは、アルカリ条件下よりも、ソーダ質条件下で旺盛な生育を示し (図 53, 54)、乾物重、伸長量、SPAD 値はソーダ質条件下の方が高い傾向を示したが (図 55, 56, 57)、オオムギでは、アルカリ条件下よりも、ソーダ質条件下で生育が減退し (図 58, 59)、乾物重、伸長量は減少傾向を示した (図 60, 61)。このことから、 NaHCO_3 による生育促進は、シオチガヤのようなソーダ質耐性植物に特有の性質だと考えられる。

以上のことから、シオチガヤは、ソーダ質条件下において、アルカリ条件下よりも生育量が増加すること、また、Si が存在する場合、Al 害が軽減されることが明らかになった。おそらく、このソーダ質条件による生育促進と、Si の Al 害軽減効果が、自然条件下のソーダ質土壌で生育するシオチガヤに Al 害が見られず、また、第八章の高濃度の Al を含むソーダ質土壌でも、シオチガヤは発芽生育が可能であった理由であると考えられる (図 52)。おそらく、シオチガヤのような、イネ科のソーダ質耐性植物にとって、Si は有用元素であり、ケイ酸イオンの積極的な吸収機構が存在するのかもしれない (植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002; 松永 2004)。ソーダ質耐性植物の Si 吸収利用機構、また、ソーダ質条件下で生育が促進される機構に関する、さらなる研究が要求される。

最後に、本実験では、アルカリ条件下の Si 添加により、シオチガヤに Fe 欠乏

クロロシスのような症状が確認された。また、ソーダ質条件で SPAD 値が増加し、葉色が緑化する現象が見られた (図 53, 54, 57)。次章では、この現象について、より詳細に検討していく。

第十章 ソーダ質耐性植物に発生する、ケイ素誘導鉄欠乏

10.1 序論

第九章において、pH 10 の高アルカリ条件下で Si を添加した場合、ソーダ質耐性植物であるシオチガヤのみ、地上部に Fe 欠乏クロロシスのような症状が確認された。また、ソーダ質条件下では、地上部が緑化し、シオチガヤのこの症状が消失した (図 53, 54, 57)。これまで、高アルカリ条件下で、Si により Fe 欠乏が生じるという報告はなく、それを検討した研究は前例がない。

本実験は、高アルカリ条件下で、ソーダ質耐性植物に Si 誘導の Fe 欠乏が生じる可能性を検討することを目的として行った。

10.2 材料と方法

第二章に記載した方法でシオチガヤを前培養し、得られた植物サンプルを実験に使用した。前培養された植物サンプルは、10 L バケツに用意した実験処理区で生育された。実験は、前培養と同様に、屋内ファイトロン内で行った (day/night, 14/10 h; temperature, 17/10 °C; light intensity, 280 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$)。

本実験では、以下の実験処理区が用意された。培地は全て、control の 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地を基準に作成された。

アルカリ条件区:

- ① control: 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地 (pH 10.0)
- ② Si 条件: pH 10.0 + 1.0 mmol/L Na_2SiO_3
- ③ Fe 濃度 5 倍区 + Si 条件: pH 10.0 + 1.0 mmol/L Na_2SiO_3 + 80 $\mu\text{mol}/\text{L}$ Fe-EDTA

④ Fe 濃度 8 倍区 + Si 条件: pH 10.0 + 1.0 mmol/L Na₂SiO₃ + 140 μmol/L Fe-EDTA

ソーダ質条件区:

① control: pH 10.0 + 20 mmol/L NaHCO₃

② Si 条件: pH 10.0 + 20 mmol/L NaHCO₃ + 1.0 mmol/L Na₂SiO₃

③ Fe 濃度 5 倍区 + Si 条件: pH 10.0 + 20 mmol/L NaHCO₃ + 1.0 mmol/L Na₂SiO₃ +
80 μmol/L Fe-EDTA

④ Fe 濃度 8 倍区 + Si: pH 10.0 + 20 mmol/L NaHCO₃ + 1.0 mmol/L Na₂SiO₃ + 140
μmol/L Fe-EDTA

各実験処理区は、1.0 mol/L NaOH、及び、1.0 mol/L HCl を用いて、pH を 10 に調整した。pH 10 に調整した、各 Fe 充足 1/2 濃度 Hoagland and Arnon No.2 改変培地中の Si 溶解量は、Si 添加量の約 90 % 程度である (表 18)。

シオチガヤの実験処理は、28 日間行われた。実験処理終了後、各植物サンプルを脱イオン水で洗浄し、地上部の長さ (草丈)、及び、根部の長さ (根長) を測定した。その後、植物サンプルは地上部と根部に分け、一定の重さになるまで +80 °C で乾燥し、乾物重を測定した。また、実験処理最終日に、各植物サンプルのクロロフィル含量の指標となる SPAD 値が (Wallance and Jones 1993)、SPAD-502 chlorophyll (Minolta Camera Co. Tokyo, Japan) を使用して測定された。

10.3 結果

各処理区のシオチガヤの生育の様子は、図 63、及び、図 64 に示した。シオチガヤは、アルカリ条件下において、Si 添加により葉色が薄くなり、軽度の Fe 欠乏クロロシスのような症状が見られた。また、Fe を 5 倍濃度にするると、葉色は濃くなったが、生育は減退した。しかし、Fe を 8 倍濃度にするると、葉色は緑化し、生育は旺盛になった。

シオチガヤは、ソーダ質条件下において、全ての処理区で葉色の減退は見られなかった。ソーダ質条件下の Si 添加区では、control よりも生育が減退したように見えた。また、アルカリ条件下と同様に、Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区で、生育の減退が確認された。しかし、Fe 濃度 8 倍 + Si 区では、生育は旺盛になった。また、ソーダ質条件下の Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区において、著しい P 欠乏症状を呈する植物体が確認された (図 65)。

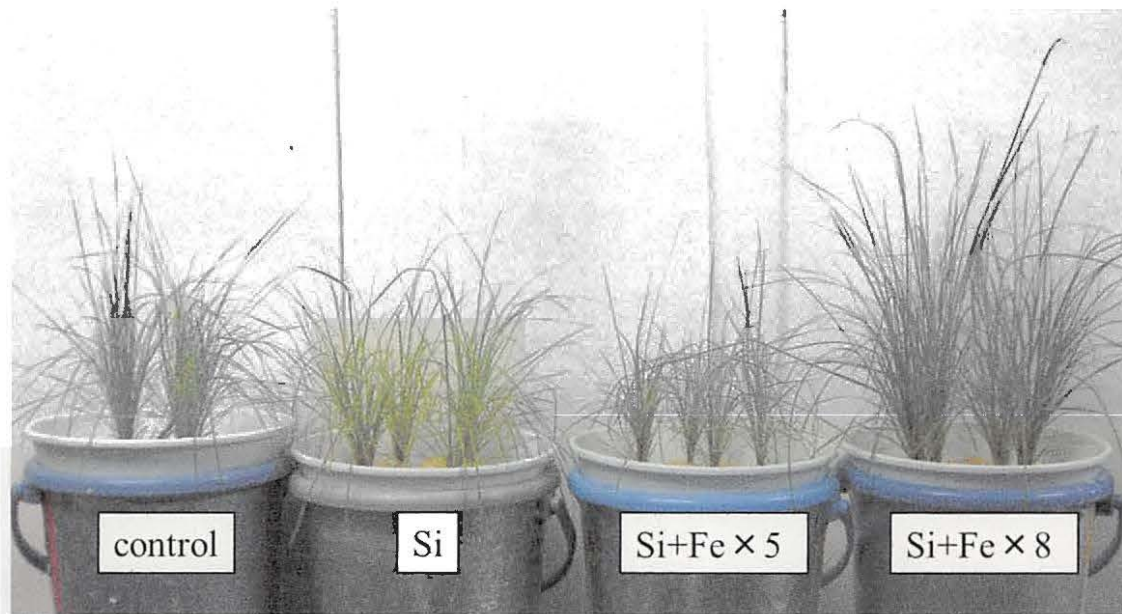


図 63 アルカリ条件下のシオチガヤの生育に対する、Si、及び、Fe の影響
実験処理後 28 日目の様子。各処理区は pH 10 に調整された。

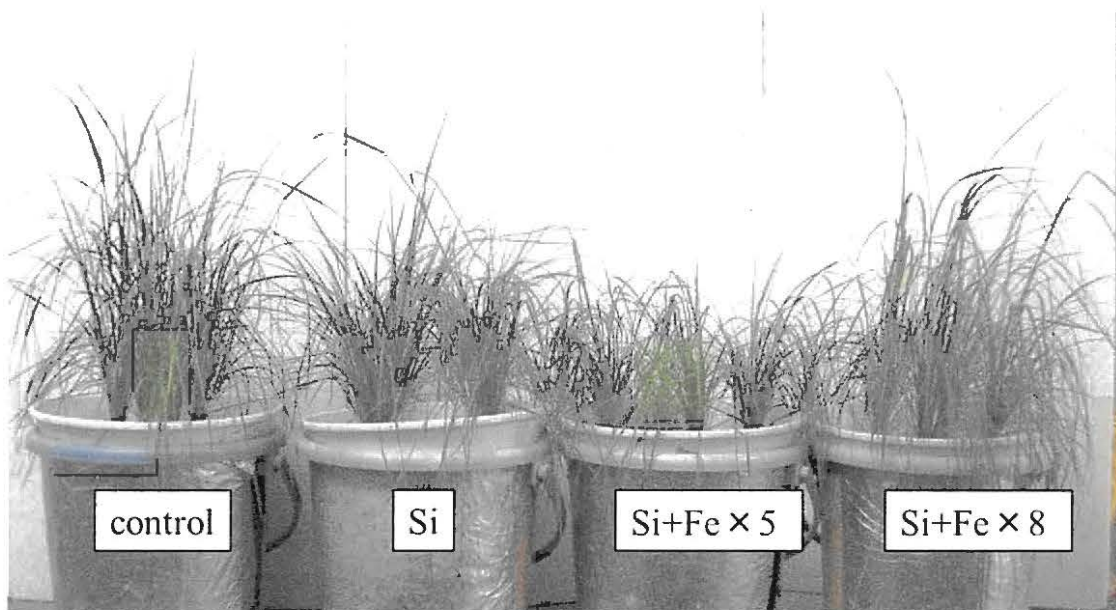


図 64 ソーダ質条件下のシオチガヤの生育に対する、Si、及び、Fe の影響
実験処理後 28 日目の様子。各処理区は 20 mmol/L NaHCO₃ を含み、pH 10 に調
整された。



図 65 ソーダ質条件下の Fe 濃度 5 倍 + Si 区において、

P 欠乏症状を呈したシオチガヤの様子

実験処理後 28 日目の様子。処理区は 20 mmol/L NaHCO_3 を含み、pH 10 に調整された。

各処理区で生育したシオチガヤの乾物重は、図 66 に示した。シオチガヤの地上部乾物重は、アルカリ条件下において、Fe 濃度 8 倍 + Si 添加区が最も有意に高かった。また、アルカリ条件下において、Si 添加区、及び、Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区の地上部乾物重は、control と比較して有意差はなく、Si 添加区が Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区よりも有意に高かった。また、ソーダ質条件下において、シオチガヤの地上部乾物重は、全ての処理区間で有意差はなかった。

シオチガヤの地上部乾物重は、アルカリ条件下とソーダ質条件下の同一処理区で比較すると、control、Si 添加区、及び、Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区において、ソーダ質条件下でアルカリ条件下よりも有意に高い地上部乾物重を示した。

シオチガヤの根部乾物重も、地上部と類似した傾向を示した。シオチガヤの根部乾物重は、アルカリ条件下において、Fe 濃度 8 倍 + Si 添加区が最も有意に高かった。また、アルカリ条件下では、Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区の根部乾物重が最も有意に低かった。また、Si 添加区と control の間に有意差はなかった。また、ソーダ質条件下において、シオチガヤの根部乾物重は、全ての処理区間で有意差はなかった。

また、シオチガヤの根部乾物重は、アルカリ条件下とソーダ質条件下の同一処理区で比較すると、Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区においてソーダ質条件下でアルカリ条件下よりも有意に高い値を示した。しかし、Fe 濃度 8 倍 + Si 添加区では、アルカリ条件下でソーダ質条件下よりも、有意に高い値を示した。

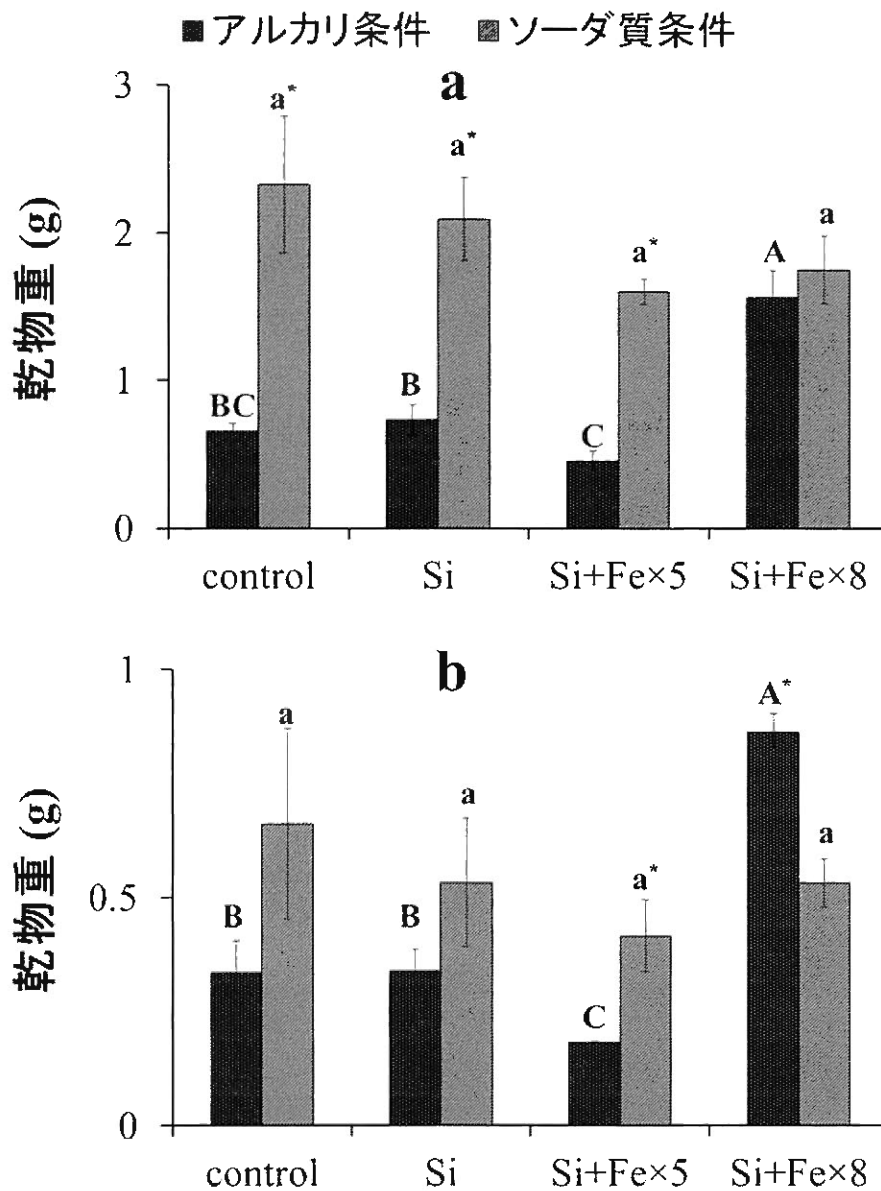


図 66 各処理区で生育したシオチガヤの乾物重

(a) 地上部: アルカリ条件: $F=53.83, p<0.0001$, ソーダ質条件: $F=3.70$.

(b) 根部: アルカリ条件: $F=130.78, p<0.0001$, ソーダ質条件: $F=1.66$.

アルカリ条件、及び、ソーダ質条件下の同一処理区間において、第二章に記述した Ryan-Einot-Gabriel-Welsch 多重範囲検定によって 5%以内で有意差がある場合、アスタリスク (*) を付した。

各処理区で生育したシオチガヤの伸長量は、図 67 に示した。シオチガヤの草丈は、アルカリ条件下において、Fe 濃度 8 倍 + Si 添加区が最も有意に高かった。また、アルカリ条件下において、Si 添加区と Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区は、control との間に有意差はなく、2 つの処理区間でも草丈に有意差はなかった。また、ソーダ質条件下において、シオチガヤの草丈は、全ての処理区間で有意差はなかった。

シオチガヤの草丈は、アルカリ条件下とソーダ質条件下の同一処理区で比較すると、control、Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区において、ソーダ質条件下でアルカリ条件下よりも草丈が有意に高かった。

シオチガヤの根長は、アルカリ条件下において、Fe 濃度 8 倍 + Si 添加区が Si 添加区よりも有意に高い値を示した。しかし、Fe 濃度 8 倍 + Si 添加区は、control、及び、Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区と比較して有意差はなかった。また、Si 添加区も、control、及び、Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区と比較して有意差はなかった。また、Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区と control の間に、有意差はなかった。

シオチガヤの根長は、ソーダ質条件下において、Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区が control よりも有意に低かった。しかし、Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区と他の処理区間に、根長の有意差はなかった。また、Si 添加区と Fe 濃度 8 倍 + Si 添加区は、control、及び、他の処理区間に、根長の有意差はなかった。

シオチガヤの根長は、各条件下の同一処理区で比較すると、ソーダ質条件下の control で、アルカリ条件下よりも有意に根長が長かった。

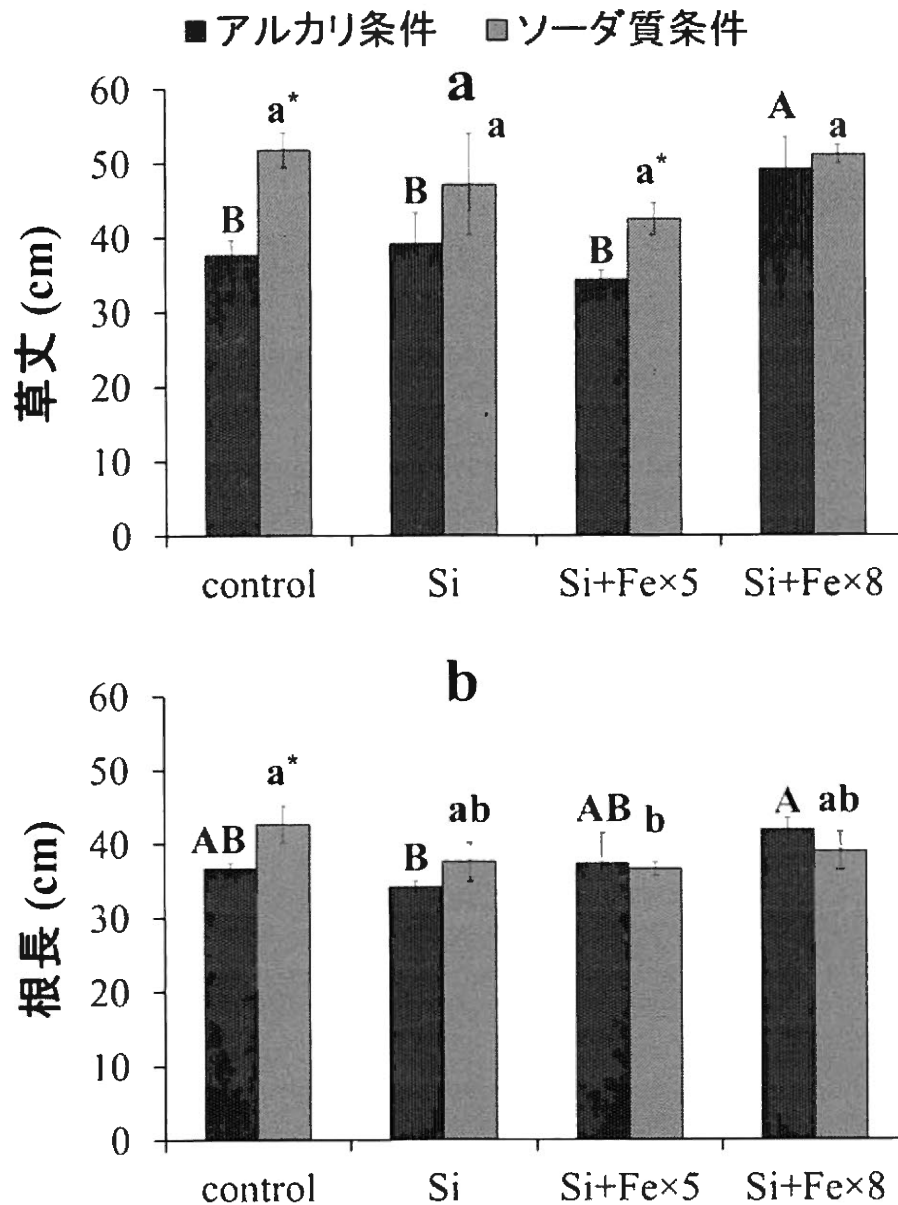


図 67 各処理区で生育したシオチガヤの伸長量

(a) 草丈: アルカリ条件: $F=11.83, p<0.005$, ソーダ質条件: $F=3.83$.

(b) 根長: アルカリ条件: $F=5.74, p<0.05$, ソーダ質条件: $F=4.21, p<0.05$.

アルカリ条件、及び、ソーダ質条件下の同一処理区間において、第二章に記述した Ryan-Einot-Gabriel-Welsch 多重範囲検定によって 5%以内で有意差がある場合、アスタリスク (*) を付した。

各処理区で生育したシオチガヤの SPAD 値は、図 68 に示した。シオチガヤの SPAD 値は、アルカリ条件下において、Si 添加区で control よりも有意に低い値を示した。また、アルカリ条件下では、Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区、及び、Fe 濃度 8 倍 + Si 添加区の SPAD 値は control よりも有意に高く、Fe 濃度 8 倍 + Si 添加区が Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区よりも、SPAD 値は有意に高かった。

また、ソーダ質条件下では、Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区、及び、Fe 濃度 8 倍 + Si 添加区の SPAD 値は control よりも有意に低く、Fe 濃度 8 倍 + Si 添加区が Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区よりも、SPAD 値は有意に高かった。また、control と Si 添加区の SPAD 値には、有意差はなかった。

シオチガヤの SPAD 値は、アルカリ条件下とソーダ質条件下の同一処理区で比較すると、control と Si 添加区において、ソーダ質条件下でアルカリ条件下よりも SPAD 値が有意に高かった。しかし、Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区、及び、Fe 濃度 8 倍 + Si 添加区では、アルカリ条件下でソーダ質条件下よりも SPAD 値が高かった。

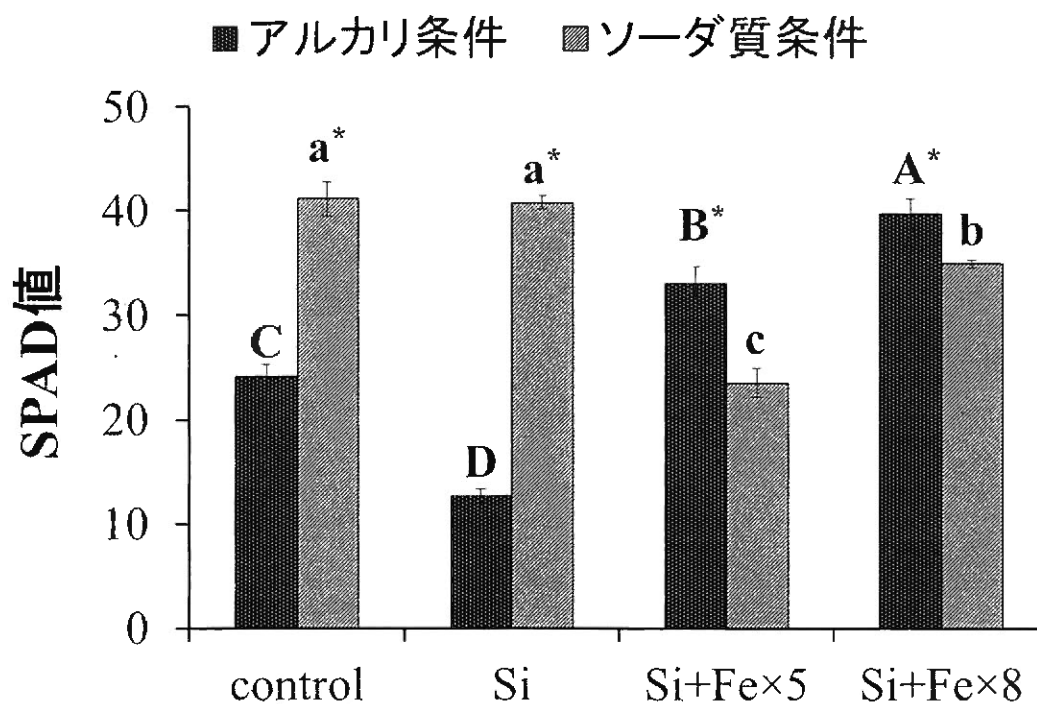


図 68 各処理区で生育したシオチガヤの SPAD 値

アルカリ条件: $F=252.10, p<0.0001$, ソーダ質条件: $F=157.36, p<0.0001$.

アルカリ条件、及び、ソーダ質条件下の同一処理区間において、第二章に記述した Ryan-Einot-Gabriel-Welsch 多重範囲検定によって 5%以内で有意差がある場合、アスタリスク (*) を付した。

10.4 考察

pH 10 の高アルカリ条件下において、シオチガヤは Si 添加により、地上部にクロロシスが生じ、SPAD 値が無添加区よりも有意に減少した。そして、Fe を添加すると、このクロロシス症状は改善され、SPAD 値は有意に増加した (図 63, 68)。この結果から、高アルカリ条件下の Si 添加により、シオチガヤに生じたクロロシスは、Fe 欠乏によることが明らかになった。

現在、Mn, As, Cu などの金属元素によってオオムギに Fe 欠乏が生じることが報告されている (Alam *et al.* 2002; Shaibur *et al.* 2008; Kudo *et al.* 2013)。しかし、この高アルカリ条件下で生じる Si 誘導 Fe 欠乏は、オオムギでは生じず (第九章参照)、ソーダ質耐性植物であるシオチガヤでのみ発生した。また、Si は半金属元素であるため、オオムギに生じる金属元素誘導 Fe 欠乏とは、異なる機構で発生している可能性がある。

このシオチガヤに発生する Si 誘導 Fe 欠乏は、シオチガヤの高い P 吸収能力に起因すると考えられる。本研究において、シオチガヤはソーダ質条件下で、オオムギよりも高い P 吸収能力を持つことが明らかにされた (第六章参照)。また、過剰量の P が存在する条件下では、Fe 欠乏が生じることが報告されている (Ladouceur *et al.* 2006; 2008)。

例えば、ケイ酸イオンの一つである SiO_4^{4-} のイオン半径は、240 pm であり、 PO_4^{3-} の 238 pm と極めて近い値を示している (Thermochemical radii anions 2014)。ケイ酸イオンが多量に存在する高アルカリ条件下において、シオチガヤはその

高い P 吸収能力によって、 PO_4^{3-} だけでなくイオン半径の極めて類似した SiO_4^{4-} も吸収することで、P 過剰誘導 Fe 欠乏と同様の症状が、Si 過剰によって引き起こされた可能性がある。また、この Si 過剰誘導 Fe 欠乏が、高アルカリ条件下での P 吸収能力に依存するものならば、シオチガヤよりも P 吸収能力に劣るオオムギでは、明確に Si 過剰誘導 Fe 欠乏の症状が見られないことも説明できる (第九章参照)。しかし、なぜ植物体内で Si により Fe の利用効率が低下するのか、その機構は明らかではない。おそらく、ケイ酸に固定された Fe の形成が増加することにより、植物体内での Fe の利用効率が下がると考えられるが、植物体内でのケイ酸と Fe の関係について、さらなる研究を要する。

さらに、この Si 過剰誘導 Fe 欠乏が、 SiO_4^{4-} と PO_4^{3-} の競合によって生じるものならば、Si が多量に溶出するソーダ質土壌では、Si 過剰誘導 P 欠乏の可能性も示唆される。これについても、さらなる研究を要する。

また、ソーダ質条件下では、シオチガヤに Si 誘導 Fe 欠乏の症状が見られなかった。これは、ソーダ質条件下では $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ により、アルカリ条件下よりも PO_4^{3-} 吸収がより抑制されることによると考えられる。P 過剰条件下では、Fe 欠乏クロロシスが発生するが、逆に P が乏しい条件下では、植物体内での Fe の利用効率が高まり、葉の緑化が生じる。そのため、P 吸収が抑制されているソーダ質条件下では、植物体の Fe 利用効率が高まり、地上部の緑化が生じたと考えられる。

また、アルカリ条件、及び、ソーダ質条件では、5 倍濃度の Fe を含む Si 添加

区で、シオチガヤの生育が最も悪かった (図 64, 65, 66, 67)。これは、P 吸収の Si による競合阻害が生じている条件下で、多量の Fe が存在することで、おそらくリン酸に固定された Fe の形成が増加することにより、植物体内での P の利用効率が減少し、P 欠乏による生育阻害が生じたと考えられる。実際に、Si, $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$, Fe という P 吸収を阻害する可能性が考えられる元素が存在する、ソーダ質条件下の Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区で生育したシオチガヤには、著しい P 欠乏症状を呈する個体があった (図 65)。この事実は、Si, $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$, Fe が P 吸収を阻害している可能性を高める。

また、アルカリ条件下、及び、ソーダ質条件下において、8 倍濃度の Fe を含む Si 添加区では、シオチガヤの生育が Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区よりも改善した。これは、Fe 濃度 5 倍 + Si 添加区よりもさらに Fe が存在することで、地上部のクロロフィル合成が高まり、光合成が促進され、P 欠乏症状下においても地上部の生育が良好になったことが要因として考えられるが、この現象の要因を明らかにするためには、さらなる研究を要する。

以上のことより、P 吸収能力が高いソーダ質耐性植物では、pH 10 の高アルカリ条件下で、Si 誘導 Fe 欠乏が生じる可能性が示唆された。しかし、自然条件下の pH 10 の高アルカリ土壌は、ソーダ質土壌である。ソーダ質条件下では、シオチガヤに Si 誘導 Fe 欠乏は見られなかったため、自然条件下のソーダ質土壌で生育する植物体に、Si 誘導 Fe 欠乏が生じる可能性は低い。しかし、高アルカリ条件下において、ソーダ質耐性植物に Si による Fe 欠乏が起きるという事実は、

重要な知見であり、Si 誘導 Fe 欠乏の発生の原因を解明するために、さらなる研究を要する。

また、過剰量の Fe により、植物体に P 欠乏の危険性も示唆された。ソーダ質土壌からは多量の Fe^{3+} -WEHS が溶出すると考えられるが (図 13)、Strategy II 植物は、これを MAs の配位子交換により間接的に吸収するため (Cesco *et al.* 2002)、 Fe^{3+} 吸収量は MAs 分泌量によって制御される。そのため、ソーダ質土壌では、高い Fe 溶出量による P 欠乏の危険性は、Strategy II 植物には考えにくい。しかし、ソーダ質土壌では、Strategy I 植物は Fe-WEHS の直接的利用も考えられるため (Cesco *et al.* 2002)、Strategy I 植物は Fe 過剰による潜在的な P 欠乏の可能性が考えられる。

また、シオチガヤに Si 誘導 Fe 欠乏が生じることは、ソーダ質耐性植物が P 吸収利用能力だけでなく、Si 吸収利用能力にも優れる可能性が高いことを示している。第九章では、シオチガヤに対する $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ による生育阻害に、Si が軽減効果をもつことが示された。この Si の軽減効果は、シオチガヤの高い Si 吸収利用能力が関与していると考えられる。そのため、シオチガヤのようなソーダ質耐性植物は、未知の Si 吸収機構を持つ可能性も考えられ、また、それら植物の生育に対する Si の効果は、Al 害の軽減だけでなく、他にも生育に有利な効果を持つ可能性がある。ソーダ質耐性植物と Si 栄養に関する研究は、我々の知る限りでは報告されていない。これらに関するさらなる研究が求められる。

最後に、本実験においても、アルカリ条件下よりも、ソーダ質条件下で生育

したシオチガヤは生育が良好な傾向が見られた (図 66)。このソーダ質条件下でのシオチガヤの生育促進は、第八章、第九章でも確認されており、間違いない事実であると考えられる。ソーダ質条件下では、 $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ の陰イオン競合により、P, S などの吸収が抑制される可能性が考えられ、実際にオオムギは、ソーダ質条件下で生育量が減少する。しかし、ソーダ質耐性植物であるシオチガヤはソーダ質条件下で生育が促進されることから、 $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ が生育に何らかの有利な影響を与えると考えられる。しかし、シオチガヤの生育に対する、 $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ の影響には未知の部分が多い。ソーダ質条件下での耐性植物の生育特性をより詳細に検討するためにも、この $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ の影響に関するさらなる研究が求められる。

第十一章 総合考察

現在、ソーダ質土壌などの荒廃土壌の拡大は深刻化している (Tanji 2002)。21世紀の食糧問題を考慮する上で、食糧増産のための適切な土地利用は世界的な問題であり、農業利用地の拡大は必要不可欠である (Eswaran *et al.* 1999)。そのため、ソーダ質土壌の拡大を防ぎ、植生回復を行う必要があり、植生回復を行う上で、ソーダ質土壌の植物に対する害作用を明確にし、ソーダ質耐性植物の生育特性を明らかにすることは重要である。本研究ではソーダ質土壌中の可給態元素など植物栄養生理学の観点から、ソーダ質土壌の特徴的な性質を明確にし、そこで生育する植物体への影響を調査した。

これまで、ソーダ質土壌の持つ植物生育に対する影響は、主に塩ストレスとアルカリストレスの観点から考えられており (Peng *et al.* 2008; Yang *et al.* 2009; Liu J *et al.* 2010; Zhang *et al.* 2013)、塩性土壌や、石灰質土壌のもつ植物に対する生育害と比較しても、大きな差がないものであった (Marschner 1986; 山本 2008; Abadía J 2011; Carrow and Duncan 2012)。

しかし、本研究により、ソーダ質土壌は他の土壌には見られない、様々な植物栄養生理学的な特性を持ち (第三章参照)、そこで生育する植物体は、塩ストレスやアルカリストレスだけではなく、多くの生育に対する影響を受ける可能性があることが明らかになった (第四-十章参照)。

本研究では、8つのソーダ質土壌の植物栄養生理学的な特性が、第三章の結果から示された。

① ソーダ質土壌は pH 10 程度という高い値を示すこと。

- ② ソーダ質土壌の交換性陽イオンは Na^+ の割合が高いこと。
- ③ ソーダ質土壌は水溶性 CO_3^{2-} , HCO_3^- を多く含むこと。
- ④ 多量に含まれる Na^+ , CO_3^{2-} , HCO_3^- によって、ソーダ質土壌は高い EC を示すこと。
- ⑤ ソーダ質土壌では、可給態 P は石灰質土壌と同程度であるが、その 1/5 が水溶性で存在し、溶解性が高いこと。
- ⑥ ソーダ質土壌では、多量の Si が溶出し、これは HSiO_4^{3-} や SiO_4^{4-} のような形態のケイ酸イオンの形成によると考えられること。
- ⑦ ソーダ質土壌では、多量の Fe が溶出し、これは Fe-WEHS などの形成によると考えられること。
- ⑧ ソーダ質土壌では、多量の Al が溶出し、これは Al(OH)_4^- と Al-WEHS の形成によると考えられること。

また、これら 8 つの特性の中で、特に⑥、⑦は我々が知る限りでは報告されておらず、⑧に関しても可能性の示唆はされていたが (Carrow and Duncan 2012)、我々の知る限りでは、実際にデータで証明はされていないものであった。

これらをもとに、本研究では、実際にソーダ質土壌で生育する耐性植物シオチガヤをモデル植物に、これら 8 つのソーダ質土壌の特性が植物生育に与える影響を検討していった。

そして、本研究により明らかになった、ソーダ質土壌での上記の植物栄養生理学的な特性に対する、ソーダ質耐性植物の生育応答は以下の通りである。

- ① ソーダ質土壌では、アルカリストレスが塩ストレスに対する耐性を弱め、ソーダ質耐性植物は Na に優先する、多量必須金属元素吸収能力を持つこと(第四、五章)。

第四章の実験から、ソーダ質土壌の定義を満たす混合土壌で生育したシオチガヤは、他の植物体と比較して旺盛な生育を示し、より低い Na 含量と高い K, Ca, Mg 含量を示した。また、第五章で人工的に作成したソーダ質土壌でも、シオチガヤは旺盛な生育を示し、同様に低い Na 含量と高い K, Ca, Mg 含量を示した。

また、オオムギの生育量が減少しない、土壌の最大塩類濃度は 8.0 dS/m であるが (Maas 1985; Marschner 1986)、第五章の実験において、人工ソーダ質土壌で生育したオオムギの根部は、土壌 EC が 2.0 dS/m より大きい値では生育不良を示した。

- ② ソーダ質条件下では、 $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ の競合により、 PO_4^{3-} 、 SO_4^{2-} や NO_3^- などの吸収阻害、及び、それによる MAs 合成分泌系の破壊が生じる可能性が高いこと。しかし、ソーダ質耐性植物はそれらの程度が小さく、また、ソーダ質耐性植物は、 $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ の植物生育に対する有用性が考えられること(第六、八、九、十章)。

第六章の Fe 欠乏培地での栽培実験において、ソーダ質条件下で生育したオオムギは、アルカリ条件下で生育したものよりも、地上部 P, S 含量が有意に減少した。しかし、Fe 欠乏のソーダ質条件下で生育したシオチガヤは、アルカリ条件下での生育したものと比較して、地上部 P, S 含量の有意差はなかった。その

ため、シオチガヤは、ソーダ質条件下での PO_4^{3-} 、 SO_4^{2-} の吸収能力が、オオムギよりも高いと考えられた。また、 CO_3^{2-} のイオン半径は 178 pm であり、 NO_3^- のイオン半径 179 pm に極めて近い値を示すため (Thermochemical radii anions 2014)、 CO_3^{2-} が NO_3^- と競合する可能性も考えられた。

また、シオチガヤの MAs 分泌量は、ソーダ質条件下で control よりも高かったが、オオムギの MAs 分泌量はソーダ質条件下で control よりも減少した。

さらに、シオチガヤの乾物重は、第六、八、九、十章の全ての実験において、ソーダ質条件下で生育したものが、control よりも増加傾向、または、有意な増加を示した。

③ ソーダ質土壌では金属-WEHS が溶出し、ソーダ質条件下での MAs 分泌能力に優れるソーダ質耐性植物にとって、それら金属-WEHS は植物栄養に有用である可能性が考えられること (第三、六章)。

第三章の実験において、ソーダ質土壌では、金属-WEHS の形成によると考えられる、多量の Fe などの金属元素の溶出が確認された。そして、Strategy II 植物は、MAs を分泌し、 Fe^{3+} -WEHS と MAs による配位子交換により、 Fe^{3+} を間接的に吸収することが示されている (Cesco *et al.* 2002)。

第六章の実験から、ソーダ質耐性植物は、ソーダ質条件下における MAs 分泌能力に優れることが明らかになった。そのため、ソーダ質土壌根圏において、ソーダ質耐性植物は、 Fe^{3+} -WEHS の Fe^{3+} を MAs により吸収利用できると考えられた。しかし、ソーダ質条件下において、実際に MAs が Fe^{3+} -WEHS から配位子

交換により Fe^{3+} を獲得できるかについては、今後の研究を要する。

④ $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ によって、MAs は金属錯体形成が阻害されること (第六章)。

アルカリ条件下では、pH 10 まで MAs による Fe^{3+} の溶出が確認された。しかし、pH 10 の条件下でも、 $\text{Na}_2\text{CO}_3/\text{NaHCO}_3$ 緩衝液中や、 $\text{K}_2\text{CO}_3/\text{KHCO}_3$ 緩衝液中などの炭酸塩存在下では、MA の Fe^{3+} 溶出能は著しく阻害された。 Na^+ や K^+ の塩化物塩や硫酸塩の存在下では、MA の Fe^{3+} 溶出能は阻害されないことから、この $\text{Na}_2\text{CO}_3/\text{NaHCO}_3$ 緩衝液中や、 $\text{K}_2\text{CO}_3/\text{KHCO}_3$ 緩衝液中の MA の Fe^{3+} 溶出能の阻害は、 $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ による可能性が高い。

⑤ アルカリ条件 (pH 10) 下では、溶出した $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ による植物生育に対する直接的な害作用が生じること。また、アルカリ条件 (pH 10) 下では、 $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ の競合などによる P や S などの吸収阻害が生じる可能性が考えられること。さらに、アルカリ条件 (pH 10) 下では、 $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ により MAs 合成分泌系が破壊されることなどが考えられること。そして、アルカリ条件 (pH 10) 下では、ソーダ質耐性植物は、 $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ に対する耐性を持つことが考えられること (第七章)。

アルカリ条件 (pH 10) 下では、溶出した $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ により、オオムギの生育量が有意に減少したが、シオチガヤは有意な減少は見られなかった。また、シオチガヤ、及び、オオムギは、ともに $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ の増加による地上部 P, S, Fe 含量の減少が見られた。

⑥ ソーダ質条件下では、アルカリ条件下でみられたシオチガヤの $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ の害

作用に対する耐性が、小さくなること (第八章)。

ソーダ質条件下で $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ が存在すると、シオチガヤの生育量が大きく減少した。これは、 $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ による陰イオン競合が、 $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ による陰イオン競合と併発することで、 PO_4^{3-} と SO_4^{2-} の植物体の吸収が、より阻害されることによると考えられる。実際に、ソーダ質条件下では、地上部 P, S 含量は control よりも有意に低く、Al 添加区では、無添加区よりも有意に低かった。

- ⑦ アルカリ条件下、及び、ソーダ質条件下では、植物生育に対する SiO_4^{4-} の有用性があり、 SiO_4^{4-} による $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ による害作用の緩和があること。また、アルカリ条件下では、 SiO_4^{4-} による Fe 欠乏がソーダ質耐性植物に確認されること。さらに、アルカリ条件下、及び、ソーダ質条件下では、 SiO_4^{4-} による植物体 P 欠乏の危険性があること (第九、十章)

オオムギは、アルカリ条件下、及び、ソーダ質条件下における、Si 添加による有意な乾物重の増加が確認された。また、シオチガヤ、及び、オオムギは、ともに Si 添加による Al 害の緩和が、アルカリ条件下、及び、ソーダ質条件下のどちらの場合でも見られた。また、シオチガヤに Fe 欠乏症状が、アルカリ条件下の Si 添加により見られた。この Si 誘導 Fe 欠乏は、シオチガヤの高い P 吸収能力に因る可能性が考えられたことから、アルカリ条件下、及び、ソーダ質条件下では、 SiO_4^{4-} による植物体 P 欠乏の危険性が考えられた。

- ⑧ アルカリ条件下、及び、ソーダ質条件下では、過剰量の Fe による植物体の P 欠乏の可能性が考えられること (第十章)。

アルカリ条件下、及び、ソーダ質条件下では、5倍濃度のFeを添加したSi添加区で、1倍濃度のSi添加区やcontrolよりも、乾物重の減少傾向、及び、有意な減少が見られた。おそらく、P吸収のSiによる競合阻害が生じている条件下で、多量のリン酸がFeに固定され、植物体内でのPの利用効率が減少し、P欠乏による生育阻害が生じたと考えられる。また、8倍濃度のFeを添加したSi添加区では、5倍濃度のFeを添加したSi添加区よりも、生育の改善が見られた。これは、さらにFeが存在することで、地上部のクロロフィル合成が高まり、光合成が促進され、P欠乏症状下においても地上部の生育が良好になったと考えられる。

自然条件下のソーダ質土壌からは多量の Fe^{3+} -WEHSが溶出すると考えられる。Strategy II植物は、これをMAsの配位子交換により間接的に吸収するため(Cesco *et al.* 2002)、 Fe^{3+} 吸収量はMAs分泌量によって制御される。そのため、ソーダ質土壌では、高いFe溶出量によるP欠乏の危険性は、Strategy II植物には考えにくい。しかし、ソーダ質土壌では、Strategy I植物はFe-WEHSの直接的利用も考えられる(Cesco *et al.* 2002)。そのため、自然条件下のソーダ質土壌では、Strategy I植物はFe過剰による潜在的なP欠乏の可能性が考えられる。

ソーダ質土壌における、これらの新たな植物栄養生理学的な特性を引き起こす要因は、pH 10という極めて高い土壌pHである。ソーダ質土壌は、集積した $\text{Na}_2\text{CO}_3/\text{NaHCO}_3$ の緩衝作用により、pH 10という高い土壌pHを示す。また、こ

の多量に含む $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ により、植物体には必須陰イオン吸収の競合阻害などが生じ、アルカリストレスが増加する。また、 Ca^{2+} や Mg^{2+} を炭酸塩として沈殿させ、植物体の吸収利用を困難にする。さらに、 $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ は MAs の金属錯体形成を阻害する。そして、これらによる生育阻害が、塩ストレスへの耐性も低下させる。

また、この高アルカリ条件により、自然条件下で腐植物質が溶出し、これが地殻で二番目に多い Fe などの金属元素と錯体形成し、これら金属を溶解させる。

そして、地球の地殻、及び、土壤中で酸素を除けば最も多い元素である Si、及び、最も多い金属元素である Al という、土壤の粘土鉱物の構成元素自体が、pH 10 では溶出してくる。Si と Al のイオン化は、pH 9 以上で生じる (Jones 1961; Kinraide 1990; Paik *et al.* 2001; Kopittke *et al.* 2004)。そのため、自然条件下で Si と Al がイオン化し溶出する土壤は、現在、ソーダ質土壤以外には考えられない。この多量の Si と Al の溶出は、ソーダ質土壤が持つ植物栄養生理学的な特性の中で、最も特徴的であると考えられる。そのため、ソーダ質土壤での植物生育を考慮する上で、Si と Al は最も重要な元素かもしれない。

pH 10 のソーダ質土壤において、Al が溶出する報告は乏しい (Carrow and Duncan 2012)。また、ソーダ質条件下の Al 害が、ソーダ質耐性植物の生育に与える影響を検討した報告は、我々が知る限りでは存在しない。また、ソーダ質土壤から多量の Si が溶出し、これが $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ による生育阻害の緩和など、植物生育に大きな影響を与える事象は、我々が知る限りでは未だ報告されておらず、

おそらく世界初の知見であると考えられる。

このように、ソーダ質土壌には、pH 10 という高い土壌 pH により、他の土壌にはない様々な特徴的な性質が存在する。ソーダ質土壌には、本研究で明らかになった事象以外にも、多くの植物栄養生理学的、さらには他の学問分野につながる特性が、高アルカリ条件や他の要因によって存在する可能性がある。今後、多くの学問分野からソーダ質土壌を研究していく必要がある。

また、このような特徴的な性質をもつソーダ質土壌で生育する、シオチガヤなどのソーダ質耐性植物は、MAs 分泌や、多量必須金属元素、及び、P, S, Si などに対する高い吸収能力、 Na^+ の吸収抑制、 $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ による生育促進効果、 $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ に対する耐性など、他の植物にはない特性をもつ可能性が、本研究で示唆された。ソーダ質耐性植物には、未だ明らかになっていない多くの特性があると考えられる。今後、ソーダ質耐性植物の研究を進め、その特性を明らかにすることは、ソーダ質土壌の植生回復に利用する植物体の選抜などの実用的な価値や、新たな遺伝資源の探求などの学問的な価値など、多くの面で有益であると考えられる。ソーダ質土壌だけでなく、ソーダ質耐性植物に関するさらなる研究も要求される。

このように本研究から、ソーダ質土壌に関する、多くの植物栄養生理学的な新たな知見が得られた。何故、これほど多くの点が現在まで考慮されてこなかったのか。それは、これまでのアルカリ土壌の植物栄養生理学的な研究は、主に植物の必須 17 元素の、pH による動態の変化にのみ注目したものであったこ

とが、一番大きな理由であろう。

自然条件下のソーダ質土壌根圏では、多くの事象が複雑に相互に関係し、そこで生育する植物に栄養分を供給している。それは腐植物質などの土壌有機物や、MAs や有機酸などの植物分泌物質、土壌微生物活性など、多岐に渡る。これらを包括的に考慮しなければ、自然条件下のソーダ質土壌の植物栄養に関する真実は見えてはこない。

ソーダ質土壌やソーダ質耐性植物は、植物栄養生理学的な観点だけでなく、多くの学問分野において、未知の特性を持つ可能性が考えられる。大局的な視点からソーダ質土壌やソーダ質耐性植物をとらえ、ソーダ質土壌の拡大を防ぎ、21 世紀の食糧問題の一助になり得るような研究を進めていく必要がある。

第十二章 要約

本研究では、拡大が深刻化しているソーダ質土壌の植物栄養生理学的な特性、及び、それらの植物生育に対する影響を検討した。

まず、ソーダ質土壌、石灰質土壌、及び、黒ボク土の三つの土壌を比較し、土壌化学性や植物栄養元素の可給性を検討すると、ソーダ質土壌は、以下の植物生育に影響を与える可能性がある、植物栄養生理学的な特性を持つことが明らかになった。

- ① ソーダ質土壌は pH 10 程度という高い値を示すこと。
- ② ソーダ質土壌の交換性陽イオンは Na^+ の割合が高いこと。
- ③ ソーダ質土壌は水溶性 CO_3^{2-} , HCO_3^- を多く含むこと。
- ④ 多量に含まれる Na^+ , CO_3^{2-} , HCO_3^- によって、ソーダ質土壌は高い EC を示すこと。
- ⑤ ソーダ質土壌では、可給態 P は石灰質土壌と同程度であるが、その 1/5 が水溶性で存在し、溶解性が高いこと。
- ⑥ ソーダ質土壌では、多量の Si が溶出し、これは HSiO_4^{3-} や SiO_4^{4-} のような形態のケイ酸イオンの形成によると考えられること。
- ⑦ ソーダ質土壌では、多量の Fe が溶出し、これは Fe-WEHS などの形成によると考えられること。
- ⑧ ソーダ質土壌では、多量の Al が溶出し、これは $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ と Al-WEHS の形成によると考えられること。

そして、実際にソーダ質土壌で生育する耐性植物シオチガヤをモデル植物に、

これら 8 つのソーダ質土壌の特性が植物生育に与える影響を検討した。その結果、以下のソーダ質耐性植物の生育応答が明らかになった。

- ① ソーダ質土壌では、アルカリストレスが塩ストレスに対する耐性を弱め、ソーダ質耐性植物は Na に優先する、多量必須金属元素吸収能力を持つこと。
- ② ソーダ質条件下では、 $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ の競合により、 PO_4^{3-} 、 SO_4^{2-} や NO_3^- などの吸収阻害、及び、それによる MAs 合成分泌系の破壊が生じる可能性が高いこと。しかし、ソーダ質耐性植物はそれらの程度が小さく、また、ソーダ質耐性植物は、 $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ の植物生育に対する有用性が考えられること。
- ③ ソーダ質土壌では金属-WEHS が溶出し、ソーダ質条件下での MAs 分泌能力に優れるソーダ質耐性植物にとって、それら金属-WEHS は植物栄養に有用である可能性が考えられること。
- ④ $\text{CO}_3^{2-}/\text{HCO}_3^-$ によって、MAs は金属錯体形成が阻害されること。
- ⑤ アルカリ条件 (pH 10) 下では、溶出した $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ による植物生育に対する直接的な害作用が生じること。また、アルカリ条件 (pH 10) 下では、 $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ の競合などによる P や S などの吸収阻害が生じる可能性が考えられること。さらに、アルカリ条件 (pH 10) 下では、 $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ により MAs 合成分泌系が破壊されることなどが考えられること。そして、アルカリ条件 (pH 10) 下では、ソーダ質耐性植物は、 $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ に対する耐性を持つことが考えられること。
- ⑥ ソーダ質条件下では、アルカリ条件下でみられたシオチガヤの $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ の害

作用に対する耐性が、小さくなること。

⑦ アルカリ条件下、及び、ソーダ質条件下では、植物生育に対する SiO_4^{4-} の有用性があり、 SiO_4^{4-} による $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ による害作用の緩和があること。また、アルカリ条件下では、 SiO_4^{4-} による Fe 欠乏がソーダ質耐性植物に確認されること。さらに、アルカリ条件下、及び、ソーダ質条件下では、 SiO_4^{4-} による植物体 P 欠乏の危険性があること。

⑧ アルカリ条件下、及び、ソーダ質条件下では、過剰量の Fe による植物体の P 欠乏の可能性が考えられること。

ソーダ質土壌における、これらの新たな植物栄養生理学的な特性を引き起こす要因は、pH 10 という極めて高い土壌 pH であると考えられた。そして、これらの特性の中で、自然条件下で Si と Al がイオン化し溶出する土壌は、現在、ソーダ質土壌以外には考えられないため、Si と Al の溶出は最も特徴的であると考えられた。

ソーダ質土壌における、Al 溶出に関する報告は乏しく、ソーダ質条件下の Al 害が、ソーダ質耐性植物の生育に与える影響を検討した報告は、我々が知る限りでは存在しない。さらに、ソーダ質土壌から多量の Si が溶出し、これが $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ による生育阻害の緩和など、植物生育に大きな影響を与える事象は、我々が知る限りでは未だ報告されておらず、おそらく世界初の知見であると考えられた。このように、本研究により、ソーダ質土壌には他の土壌にはない様々な特徴的な性質が存在することが示された。また、そこで生育するシオチガヤ

などのソーダ質耐性植物は、他の植物にはない特性をもつ可能性が示唆された。

本研究の結果以外にも、ソーダ質土壌やソーダ質耐性植物は、未知の特性を持つ可能性が考えられる。今後も、植物栄養生理学的な観点、さらには、多くの学問分野の観点による、より大局的にソーダ質土壌やソーダ質耐性植物をとらえることで、ソーダ質土壌の拡大を防ぎ、21 世紀の食糧問題の一助になり得るような研究を進めていく必要がある。

謝辞

本研究は、岩手大学大学院連合農学研究科生物生産科学専攻生物制御学連合講座の河合成直教授、ならびに、岩手大学大学院連合農学研究科寒冷園生命システム学専攻熱・生命システム学連合講座の伊藤菊一教授、弘前大学大学院連合農学研究科生物生産科学専攻生物制御学連合講座の青山正和教授の下に行われたものである。河合先生には、他講座から植物栄養生理学研究室に配属以降、研究、国際論文の作成、人生の生き方や学問に対する姿勢など、数々の懇切丁寧なご指導を賜りました。また、海外での研究調査に同行する機会や留学の機会、全国学会や国際学会での発表の機会、多くの研究者の方々の御話を賜る機会、はじめての外国人留学生との交流の機会など、私自身の成長を促す多くの機会を賜りました。心から感謝を申し上げます。また、伊藤先生と青山先生には有益なご助言を賜り、心から感謝を申し上げます。

本研究を推進するにあたり、中国に留学し現地試験を行う際にご指導を賜りました、中国吉林省吉林農業大学の趙蘭坡教授、ならびに、現地試験に協力して頂き、留学中の私の生活を支えて頂いた趙蘭坡研究室の皆様、本研究に使用したシオチガヤの種子を提供して頂いた、中国吉林省農業科学院畜牧分院の徐安凱分院長には心から感謝を申し上げます。

岩手大学植物栄養生理学研究室の工藤洋晃博士をはじめとした、先輩、同期生、後輩の方々には励ましとご協力を頂きました。大変感謝しております。

また、私が植物栄養生理学研究室への配属を希望する動機を賜りました、星

野次汪岩手大学名誉教授、国際的研究の心得や国際人の姿勢についてのご指導を賜りました、ラリー・ロペス山形大学准教授、国際誌への論文投稿の際に英文のご指導を賜りました、岩手大学のマーク・デ・ボア先生をはじめとした、岩手大学農学部に入學以来、これまで私の成長を促して頂いた、全ての方々に心から感謝いたします。

また、私が植物栄養生理学研究室に配属されて以降、亀井茂先生には、毎日、私の研究を見守って頂き、数々の懇切丁寧なご指導を賜りました。亀井先生との毎日の研究に関する考察や、宮沢賢治に関する御話によって、私自身の土壌肥料学や植物栄養生理学に関する知見が深まっただけではなく、自然科学に対する感性が磨かれました。心から感謝を申し上げます。

最後に、今日まで私を育て、協力し、支えてくれた両親、家族、親類の皆様には、心から感謝を申し上げます。

参考文献

- Abadía J, Vázquez S, Rellán-Álvarez R, El-Jendoubi H, Abadía A, Álvarez-Fernández A, López-Millán AF 2011: Towards a knowledge-based correction of iron chlorosis. *Plant Physiol. Biochem.*, 49, 471-482.
- Alam S, Rahman MH, Kamei S, Kawai S 2002: Alleviation of manganese toxicity and manganese-induced iron deficiency in barley by additional potassium supply in nutrient solution. *Soil Sci Plant Nutr.*, 48, 387-392.
- Ardie SW, Xie L, Takahashi R, Liu S, Takano T 2009: Cloning of a high-affinity K⁺ transporter gene *PutHKT2;1* from *Puccinellia tenuiflora* and its functional comparison with *OsHKT2;1* from rice in yeast and Arabidopsis. *J. Exp. Bot.*, 60, 3491-3502.
- Balintova M Petrilakova A 2011: Study of pH influence on the selective precipitation of heavy metals from acid mine drainage. *Chem Eng Trans.*, 25, 345-350, DOI: 10.3303/CET1125058.
- Bear FE 1964: Chemistry of the soil. In: Bear FE (ed) *Chemistry of the soil*, pp. 74, 306-314. Van Nostrand Reinhold Company, New York, USA. Library of Congress Catalog Card Number 64-19868.
- Bian J, Tang J, Lin N 2008: Relationship between saline-alkali soil formation and neotectonic movement in Songnen Plain, China. *Environ Geol.*, 55, 1421-1429.
- Carrow RN, Duncan RR 2012: Sodic, saline-sodic, and alkaline soils. In: Carrow RN,

- Duncan RR (eds) Best Management Practices for Saline and Sodic Turfgrass Soils Assessment and Reclamations, pp. 29-45, 77. CRC Press Taylor and Francis Group, Boca Raton, USA. ISBN: 978-1-4398-1474-1.
- Cesco S, Römheld V, Varanini Z, Pinton R 2000: Solubilization of iron by water-extractable humic substances. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 163, 285-290.
- Cesco S, Nikolic M, Römheld V, Varanini Z, Pinton R 2002: Uptake of ^{59}Fe from soluble ^{59}Fe -humate complexes by cucumber and barley plants. *Plant Soil*, 241, 121-128.
- Christie BR, McElroy AR 1995: Orchardgrass. In: Barnes RF, Miller DA, Nelson CJ (eds) Fifth edition forages volume 1 an introduction to grassland agriculture, pp. 325-334. Iowa State University Press, Ames, USA. ISBN: 0-8138-0681-X.
- Cianzio SR 1995: Strategies for the genetic improvement of Fe efficiency. In: Abadía J (ed) Iron Nutrition in Soils and Plants. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherland. ISBN: 0-7923-2900-7.
- Clarke FW, Washington HS 1924: The composition of the earth's crust. In: Department of the interior, United States Geological Survey (eds) Professional Paper 127, The composition of the earth's crust, pp. 16. Washington Government Printing Office, Washington, USA. <http://pubs.usgs.gov/pp/0127/report.pdf> (11 月 2014)
- Cocker KM, Evans DE, Hodson MJ 1998: The amelioration of aluminium toxicity by silicon in wheat (*Triticum aestivum* L.): malate exudation as evidence for an *in*

- planta* mechanism. *Planta*, 204, 318-323.
- Corrales I, Poschenrieder C, Barceló J 1997: Influence of silicon pretreatment of aluminium toxicity in maize roots. *Plant Soil.*, 190, 203-209.
- Cornell RM, Giovanoli R 1987: Effect of manganese on the transformation of ferrihydrite into goethite and jaconsite in alkaline media. *Clay Clay Miner.*, 35, 11-20.
- Dregne HE 1986: Desertification of arid lands. In: El-Baz F, Hassan MHA (eds) *Physics of desertification*, pp. 1-24. Harwood Academic Publishers, New York, USA. ISBN: 3-7186-0168-0.
- Endo T, Yamamoto S, Honna T, Eneji AE 2002: Sodium-calcium exchange selectivity as influenced by clay minerals and composition. *Soil Science*, 167, 117-125.
- Eswaran H, Beinroth F, Reich P 1999: Global land resources and population-supporting capacity. *Am. J. Alternative Agric.*, 14, 129-136.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations 2014: Key to the reference soil groups with lists of principal and supplementary qualities. In: Food and agriculture organization of the United Nations (ed) *World reference base for soil resources 2014 international soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps*. pp. 95. Food and agriculture organization of the United Nations, Rome, Italy. ISBN: 978-92-5-108369-7.
- Flowers TJ, Troke PF, Yeo AR 1977: The mechanism of salt tolerance in halophytes.

Plant Physiol., 28, 89-121.

Geen VA, Robertson AP, Leckie JO 1994: Complexation of carbonate species at the goethite surface: Implications for adsorption of metal ions in natural waters.

Geochim. Cosmochim. Acta., 58, 2073-2086.

Guo R, Shi L, Yang Y 2009: Germination, growth, osmotic adjustment and ion balance of wheat in response to saline and alkaline stresses. Soil Sci. Plant Nutr., 55, 667-679.

Guo Q, Wang P, Zhang JL, Bao AK, Wang SM 2012: Selective transport capacity for K⁺ over Na⁺ is linked to the expression levels of *PtSOS1* in halophyte *Puccinellia tenuiflora*. Funct Plant Biol., 39, 1047-1057.

Harada H, Kobayashi H, Shindo H 2007: Reduction in greenhouse gas emissions by no-tilling rice cultivation in Hachirogata polder, northern japan: Life-cycle inventory analysis. Soil Sci. Plant Nutr., 53, 668-677.

Inoue K, Saito M 1997: Climatic changes in the konya basin, Turkey, estimated from physicochemical, mineralogical, and geochemical characteristics of its lacustrine sediments. Japan Review, 8, 147-165.

Jiang SC, He NP, Wu L, Zhou DW 2010: Vegetation restoration of secondary bare saline-alkali patches in the Songnen plain, China. Applied Vegetation Science, 13, 47-55.

Jones LH 1961: Aluminium uptake and toxicity in plants. Plant Soil, 13, 297-310.

- Kato M, Izuka S, Fujihara T, Nagasawa A, Kawai S, Tanaka T, Takayanagi T 2011:
Electronic structure calculation study of metal complexes with a phytosiderophore
mugineic acid. *Inorg. Chim. Acta.*, 370, 304-310.
- Kawai S, Takagi S, Sato Y 1988: Mugineic acidfamily phytosiderophores in
root-secretions of barley, corn and sorghum varieties. *J. Plant Nutr.*, 11, 633-642.
- Kawai S, Itoh K, Takagi S 1993: Incorporation of ^{15}N and ^{14}C of methionine into the
mugineic acid family of phytosiderophores in iron-deficient barley roots. *Physiol.*
Plant, 88, 668-674.
- Kawai S, Sasaki O, Hayasaka Y, Takagi S 1995: Biosynthesis of avenic acid A in oat cv.
Onward: studies with ^{14}C or ^{15}N labeled compounds. In: Abadía J, editor. *Iron
Nutrition in Soils and Plants*. pp. 295-299. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht,
Netherlands. ISBN: 0-7923-2900-7.
- Kawai S, Kamei S, Matsuda Y, Ando R, Kondo S, Ishizawa A, Alam S 2001:
Concentrations of iron and Phytosiderophores in xylem sap of iron-deficient barley
plants. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 47, 265-272.
- Kawanabe S, Zhu TC 1991: Degeneration and conservational trial of *Aneurolepideum
chinense* grassland in Northern China. *J Japan Grassl Sci.*, 37, 91-99.
- Kim SA, Guerinot ML 2007. Mining iron: Iron uptake and transport in plants. *FEBS
Letters.*, 581,2273-2280.
- Kinraide TB 1990: Assessing the rhizotoxicity of the aluminate ion, $\text{Al}(\text{OH})_4^-$. *Plant*

Physiol., 94. 1620-1625.

Kobayashi Y, Kobayashi Y, Watanabe T, Shaff JE, Ohta H, Kochian LV, Wagatsuma T,

Kinraide TB, Koyama H 2013 : Molecular and physiological analysis of Al³⁺ and

H⁺ rhizotoxicities at moderately acidic conditions ^{1[w][OPEN]}. Plant Physiol., 163.

180-192.

Kopittke PM, Menzies NW, Blamey FPC 2004: Rhizotoxicity of aluminate and

polycationic aluminum at high pH. Plant Soil, 266, 177-186.

Kudo K, Kudo H, Fujikawa K, Kawai S 2013: The release of copper-induced

phytosiderophores in barley plants is decreased by cadmium stress. Botany, 91,

568-572.

Ladouceur A, Tozawa S, Alam S, Kamei S, Kawai S 2006: Effect of low phosphorus

and iron-deficient conditions on phytosiderophore release and mineral nutrition in

barley. Soil Sci Plant Nutr., 52, 203-210.

Ladouceur A, Akiha F, Kawai S 2008: Effect of supplied phytosiderophore on ⁵⁹Fe

absorption and translocation in Fe-deficient barley grown hydroponically in low

phosphorus media. Soil Sci Plant Nutr., 54, 560-565.

Lindsay WL 1995: Chemical reactions in soils that affect iron availability to plants. A

quantative approach. In: Abadia J (ed) Iron nutrition in soils and plants, pp. 7-14.

Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. ISBN: 0-7923-2900-7.

Liu HQ, Xu JW, Wu XQ 2001: Present situation and tendency of saline-alkali soil in

- west Jilin province. *J. Geogr. Sci.*, 11, 321-328.
- Liu J, Guo WQ, Shi DC 2010: Seed germination, seedling survival, and physiological response of sunflowers under saline and alkaline conditions. *Photosynthetica*, 48, 278-286.
- Liu S, Kang Y, Wan S, Wang Z, Liang Z, Sun X 2011: Water and salt regulation and its effect on *Leymus chinensis* growth under drip irrigation in saline-sodic soils of the Songnen Plain. *Agr. Water Manag.*, 98, 1469-1476.
- Liu S, Kang Y, Wang Z, Liang Z, Jiang S, Wang R 2012: Germination and growth of *Puccinellia tenuiflora* in saline-sodic soil under drip irrigation. *Agr. Water Manag.*, 109, 127-134.
- Maas EV 1985: Crop tolerance to saline sprinkling water. *Plant Soil.*, 89, 273-284.
- Marschner H 1986: Adaptation of plants to adverse chemical soil conditions. In: Marschner H (ed) *Mineral Nutrition of Higher Plants*. pp. 30-63, 313-324, 405-416, 596-680. Academic Press, London, UK. ISBN-13: 978-0-12-473543-9.
- Marzila J, Vaicys M, Beniusis R 2008: Causes and consequences of the vertical migration of fine soil fractions. *Žemės ūkio mokslai*, 15, 36-41.
- Matsuo T, Kobayashi K, Tago K 1996: Estimation of the solubility dependence of aluminate salts of alkali metals on ion radii of alkali metals by LDF molecular orbital calculations. *J. Phys. Chem.*, 100, 6351-6452.
- Miller GW, Huang IJ, Welkie GW, Pushnik JC 1995: Function of iron in plants with

- special emphasis on chloroplasts and photosynthetic activity. In: Abadía J (ed) Iron Nutrition in Soils and Plants. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherland. ISBN: 0-7923-2900-7.
- Morikawa CK, Saigusa M 2002: Si amelioration of Al toxicity in barley (*Hordeum vulgare* L.) growing in two andosols. *Plant Soil.*, 240. 161-168.
- Motojima H, Yamada P, Irie M, Ozaki M, Shigemori H, Isoda H 2012: Amerioration effect of humic acid extracted from solubilized excwss sludge on saline-alkali soil. *J. Mater. Cy. Waste. Manage.*, 14, 169-180.
- Murakami T, Ise K, Hayakawa M, Kamei S, Takagi S 1989: Stabilities of metal complexes of mugineic acids and their specific affinities for iron (III). *Chem. Lett.*, 18, 2137-2140.
- Murata Y, Ma JF, Yamaji N, Ueno D, Nomoto K, Iwashita T 2006: A specific transporter for iron (III)-phytosiderophore in barley roots. *The Plant J.*, 46, 563-572.
- Nozoye T, Nagasaka S, Kobayashi T, Takahashi M, Sato Y, Sato Y, Uozumi N, Nakanishi H, Nishizawa NK 2011: Phytosiderophore efflux transporters are crucial for iron acquisition in graminaceous plants. *J. Biol. Chem.*, 286, 5446-5454.
- Orcutt DM, Nilsen ET 2000: Salinity stress. In: Orcutt DM, Nilsen ET (eds) *Physiology of plants under stress soil and biotic factors*. pp. 177-236. John 449 Wilkey& Sons, Inc., New York, USA. ISBN: 0-471-03152-6.
- Ottaviani MF, Martini G 1980: Adsorption of the $\text{Cu}(\text{OH})_4^{2-}$ complex on aluminas

- studied by electron spin resonance. *J. Phys. Chem.*, 84, 2310-2315.
- Paik U, Kim JP, Yung YS, Park JG, Hackley VA 2001: The effect of Si dissolution on the stability of silica particles and its influence on chemical mechanical polishing for interlayer dielectrics. *J Kor Phys Soc.*, 39, 201-204.
- Peng YH, Zhu YF, Mao YQ, Wang SM, Su WA, Tang ZC 2004: Alkali grass resists salt stress through high $[K^+]$ and an endodermis barrier to Na^+ . *J. Exp. Bot.*, 55, 939-949.
- Peng YL, Gao ZW, Gao Y, Liu GF, Sheng LX, Wang DL 2008: Eco-physiological characteristics of alfalfa seedlings in response to various mixed salt-alkaline stresses. *J Integr Plant Biol.*, 50, 29-39.
- Pinton R, Cesco S, Santi S, Varanini Z 1997: Soil humic substances stimulate proton release by intact oat seedling roots. *J Plant Nutr.*, 20, 857-869.
- Pinton R, Cesco S, De Nobili M, Santi S, Varanini Z 1998: Water- and pyrophosphate-extractable humic substances fractions as a source of iron for Fe-deficient cucumber plants. *Biol Fertil Soils*, 26, 23-27.
- Pinton R, Cesco S, Santi S, Agnolon F, Varanini Z 1999: Water-extractable humic substance iron deficiency responses by Fe-deficient cucumber plants. *Plant Soil*, 210, 145-157.
- Roberts LA, Pierson AJ, Panaviene Z, Walker EL 2004: Yellow Stripe1. expanded roles for the maize iron-phytosiderophore transporter. *Plant Physiol.*, 135, 112-120.

SAS Institute 2011 2011: SAS/STAT 9.3 User's Guide. Cary, North Carolina, USA.

Sato.A 1990: Changes in chemical and physical properties under the process of soil-structures Development in the Heavy Clay Soil of Hachirogata Polder. Transaction 14th Int. Congr. Soil Sci., 5, 378-379.

Shaibur MR, Kitajima N, Sugawara R, Kondo T, Huq SMI, Kawai S 2008: Physiological and mineralogical properties of arsenic-induced chlorosis in barley seedlings grown hydroponically. J Plant Nutr., 31, 333-353.

Shen YY, Li Y, Yan SG 2003: Effects of salinity on germination of six salt-tolerant forage species and their recovery from saline conditions. New Zeal J Agr Res., 46,263-269.

Shoji S, Dahlgren R, Nanzyo M 1993: Genesis of volcanic ash soils. In: Shoji S, Nanzyo M, Dahlgren RA (eds) Volcanic ash soils genesis, properties and utilization, pp. 37-71. Elsevier science publishers B.V., Amsterdam, Netherland. ISBN: 0-444-89799-2.

Srinivas CR, Horn FP 1995: Cereals and Brassicas for forage. In: Barnes RF, Miller DA, Nelson CJ (eds) Fifth edition forages volume 1 an introduction to grassland agriculture, pp. 452-453. Iowa State University Press, Ames, USA. ISBN: 0-8138-0681-X.

Sugiura Y, Nomoto K 1984. Phytosiderophores structures and properties of mugineic acids and their metal complexes. In: Clarke MJ, Hill C, Goodenough JB, Ibers JA,

Jorgensen CK, Mingos DMP et al, (eds) Structure and bonding 58, pp. 107-136.

Springer-Verlag, Berlin, Germany. ISBN: 3-540-13649-5.

Takagi S 1976: Naturally occurring iron-chelating compounds in oat-and rice-root washings. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 22, 423-433.

Takagi S, Nomoto K, Takemoto T 1984: Physiological aspect of mugineic acid, a possible phytosiderophore of graminaceous plants. *J. Plant Nutr.*, 7, 469-477.

Takagi S, Kamei S, Yu MH 1988: Efficiency of iron extraction from soil by mugineic acid family phytosiderophores. *J. Plant Nutr.*, 11, 643-651.

Takagi S 1991: Mugineic acids as examples of root exudates which play an important role in nutrient uptake by plant roots. In: Johansen C, Lee KK, Sahrawat KL, editors. Phosphorus nutrition of grain legumes in the semi-arid tropics. International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics. pp. 77-90. Patancheru, India. ISBN: 92-9066-200-X.

Takagi S 1993. Production of phytosiderophores. In: Barton LL, Hemming BC (eds) Iron chelation in plants and soil Microorganisms, pp. 111-132. Academic press, SanDiego, America. ISBN: 0-12-079870-0.

Tanji KK 2002: Salinity in the soil environment. In: Läuchli A, Lüttge U (eds) Salinity environment-plants-molecules, pp. 21-51. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. ISBN: 978-1-4020-0492-6.

The Encyclopedia of Earth 2013: Amur river.

<http://www.eoearth.org/view/article/175686/>.

Thermochemical radii anions 2014: Wired chemist.

<http://www.wiredchemist.com/chemistry/data/thermochemical-radii-anions> (August 2014).

Tuna AL, Kaya C, Ashraf M, Altunlu H, Yokas I, Yagmur B 2007: The effects of calcium sulphate on growth, membrane stability and nutrient uptake of tomato plants grown under salt stress. *Environ Exp Bot.*, 59, 173-178.

Varanini Z, Pinton R, De Biasi MG, Astolfi S, Maggioni A 1993: Low molecular weight humic substances stimulate H^+ -ATPase activity of plasma membrane vesicles isolated from oat (*Avena sativa* L.) roots. *Plant Soil*, 153, 61-69.

Varanini Z, Pinton R 2006: Plant-soil relationship: Role of humic substances in iron nutrition. In: Barton LL, Abadia J. (eds) *Iron nutrition in plants and rhizospheric microorganisms*, pp. 153-168. Springer, Dordrecht, Netherlands. ISBN-10 1-4020-4742-8.

von Wiren N, Khodr H, Hider RC 2000: Hydroxylated phyto siderophore species possess an enhanced chelate stability and affinity for Iron (III). *Plant Physiol.*, 124, 1149-1158.

Wallance A, Jones JB Jr 1993: Sample preparation and determination of Iron in biological materials. In: Barton LL, Hemming BC (eds) *Iron chelation in plants and soil Microorganisms*, pp. 460. Academic press, San Diego, America. ISBN:

0-12-079870-0.

Wang CM, Zhang JL, Liu XS, Li Z, Wu GQ, Cai JY, Flowers TJ, Wang SM 2009:

Puccinellia tenuiflora maintains a low Na⁺ influx resulting in a high selectivity for K⁺ over Na⁺. *Plant Cell Environ.*, 32, 486-496.

Wang L, Seki K, Miyazaki T, Ishihama Y 2009: The causes of soil alkalization in the

Songnen Plain of Northeast China. *Paddy Water Environ.*, 7, 259-270.

Wang R, Ripley EA 1997: Effects of grazing on a *Leymus chinensis* grassland on the

Songnen Plain of north-east China. *J Arid Environ.*, 36, 307-318.

Wang R, Ripley EA, Zu Y, Nie S 2001: Demography of reproductive and biomass

allocation of grassland and dune *Leymus chinensis* on the Songnen Plain, north-east China. *J Arid Environ.*, 49, 289-299.

Wang R, Gao Q, Chen Q 2003: Effects of climatic change on biomass and biomass

allocation in *Leymus chinensis* (*Poaceae*) along the north-east China Transect (NECT). *J Arid Environ.*, 54, 653-665.

Wang RZ, Yuan YQ 2001: Photosynthesis, transpiration, and water use efficiency of two

Puccinellia species on the Songnen grassland, northeastern China. *Photosynthetica*, 39, 283-287.

Wang S, Zhao G, Gao Y, Tang Z, Zhang C 2004: *Puccinellia tenuiflora* exhibits stronger

selectivity for K⁺ over Na⁺ than wheat. *J. Plant Nutr.*, 27, 1841-1857.

Wekesa M, Uddin MJ, Sobhi HF 2011: An insight in to Mn(II) chemistry: A study of

- reaction kinetics under alkaline conditions. *Int J chem Res.*, 2, 34-37.
- Yahuda Z, Shenker M, Römheld V, Marschner H, Hadar Y, Chen Y 1996: The role of ligand exchange in the uptake of iron from microbial siderophores by gramineous plants. *Plant Physiol.*, 112, 1273-1280.
- Yang CW, Jianaer A, Li CY, Shi DC, Wang DL 2008: Comparison of the effects of salt-stress and alkali-stress on photosynthesis and energy storage of an alkali-resistant halophyte *Chloris virgata*. *Photosynthetica*, 46, 273-278.
- Yang CW, Xu HH, Wang LL, Liu J, Shi DC, Wang DL 2009: Comparative effects of salt stress and alkali-stress on the growth photosynthesis, solute accumulation, and ion balance of barley plants. *Photosynthetica*, 47, 79-86.
- Yang CW, Zhang ML, Liu J, Shi DC, Wang DL 2009: Effects of buffer capacity on growth, photosynthesis, and solute accumulation of glycophyte (wheat) and a halophyte (*Chloris virgate*). *Photosynthetica*, 47, 55-60.
- Yoshida T, Kawai S, Takagi S 2004: Detection of the regions of phytosiderophore release from barley roots. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 50, 1111-1114.
- Yousfi S, Wissal M, mahmoudi H, Abdelly C, Gharsalli M 2007: Effect of salt on physiological responses of barley to iron deficiency. *Plant Physiol. Biochem.*, 45, 309-314.
- Yu J, Chen S, Wang T, Sun G, Dai S 2013: Comparative proteomic analysis of *Puccinellia tenuiflora* leaves under Na₂CO₃ stress. *Int. J. Mol. Sci.*, 14, 1740-1762.

- Zhao MQ, Qi BL, Gao GC, Xu AK, Zhou YC 2007: Effect of different stage of nitrogen application on seed and herbage yield of *Puccinellia chinampoensis* Ohwi. Agric. Tech., 27, 59-61 (in Chinese with English summary).
- Zhang X, Wei L, Wang Z, Wang T 2013: Physiological and molecular features of *Puccinellia tenuiflora* tolerating salt and alkaline-salt stress. J. Integr. Plant Biol., 55, 262-276.
- Zhang XG 1996: Corrosion in waters and aqueous solutions. In: Zhang XG (ed) Corrosion and electrochemistry of zinc. pp. 299. Plenum Press, New York, USA. ISBN: 0-306-45334-7.
- Zsoldos F, Vashegyi A, Pecsvaradi A, Bona L 2003: Influence of silicon on aluminium toxicity in common and durum wheats. Agronomie, 23, 349-354.
- Zunino H, Peirano P, Aguilera M, Escobar R 1972: Determination of maximum complexing ability of water-soluble complexing. Soil Sci., 114, 414-416.
- 卜部吉康 2005: 理系大学受験 化学 I・II の新研究. pp.396-397. 三省堂, 東京, 日本. ISBN: 4-385-26091-5.
- 亀和田國彦 1997: 土壤交換能 (セミマイクロ schollenberger 法) In: 土壤環境分析法 編集委員会 (ed) 土壤環境分析法, pp. 195-197, 202-204, 208-211, 216-219. 博友社, 東京, 日本. ISBN: 4-8268-0168-8.
- 環境庁告示第 46 号 1991: 日本国環境省. <http://www.env.go.jp/en/> (3 月, 2014).
- 久馬一剛, 小崎隆, 井上克弘, 米林甲陽, 木村真人, 和田信一郎 *et al.* 1997: 最新

- 土壌学. pp. 27-53. 朝倉書店, 東京, 日本. ISBN: 4-254-43061-2 C3061.
- 清水武 1990: 原色要素障害診断辞典. pp. 185-204. 社団法人農山漁村文化協会, 東京, 日本. ISBN: 4-540-90052-8.
- 高城成一 1990: イネ科植物の鉄獲得機構とムギネ酸 In: 日本土壌肥料学会 (ed) 金属関連化合物の栄養生理. pp. 5-51. 博友社. 東京. 日本. ISBN: 4-8268-0121-1.
- 植物栄養・肥料の辞典編集委員会 2002: 植物栄養・肥料の辞典. pp. 1-2, 117-119, 120-123, 322-324, 332-342. 朝倉書店, 東京, 日本. ISBN: 4-254-43077-9 C3561.
- 植物栄養実験法編集委員会 1990: 植物栄養実験法. pp. 125-128. 博友社, 東京, 日本. ISBN: 4-8268-0118-1.
- 玉虫文一, 富山小太郎, 小谷正雄, 安藤鋭郎, 高橋秀俊, 久保亮五 *et al.* 1971: 岩波理化学辞典 第3版. pp.65-66. 岩波書店, 東京, 日本.
- 中国国家地理 Chinese National Geography 2011: 盐碱地, 能变天使的魔鬼. <http://www.dili360.com/cng/article/p5350c3d83f83631.htm> (10月, 2014)
- 南条正巳 1997: 可給態リン酸 In: 土壌環境分析法編集委員会 (ed) 土壌環境分析法, pp. 267-273. 博友社, 東京, 日本. ISBN: 4-8268-0168-8.
- 波多野隆介 2003: アルカリ度による HCO_3^- の定量. In: 土壌標準分析測定法委員会 (ed) 土壌標準分析・測定法. pp. 147-149. 博友社, 東京, 日本. ISBN: 4-8268-1011-3.

早川彬, 河嶋優実, 片山貴之, 山崎幸彦 2011: アミノ態窒素の測定法の検討. 関
税中央分析所報, 50, 25-29.

松永俊朗 2004: 植物体内でのケイ素の化学形態. 日本土壤肥料学雑誌, 75,
387-391.

山田秀和, 宮田佳久, 服部共生 1987: 土壤腐植の金属錯化容量の定量法. 日本
土壤肥料学雑誌, 58, 199-204.

日本土壤肥料学会 1991: 塩集積土壤と農業. pp. 11-38. 博友社, 東京, 日本.
ISBN: 4-8268-1005-9.

日本土壤肥料学会 1994: 低 pH 土壤と植物. pp. 7-98. 博友社, 東京, 日本. ISBN:
4-8268-0152-1.

ブリッジズ EM 著, 永塚鎮男, 漆原和子 共訳 2004: 大学テキスト 世界の土壤.
pp. 38-40. 古今書院, 東京, 日本. ISBN: 4-7722-5076-X.

山本 太平 2008: 乾燥地の土地劣化とその対策. pp. 1-32, 121-170. 古今書院, 東
京, 日本. ISBN: 978-4-7722-3107-7 C3040.