

水稻における追肥後の窒素吸収の経時変化

境垣内岳雄¹⁾・森田茂紀¹⁾・阿部淳¹⁾・山口武視²⁾

(¹⁾ 東京大学大学院農学生命科学研究科, ²⁾ 鳥取大学農学部)

要旨: ポットおよび水田で栽培した水稻品種コシヒカリを用いて, 追肥窒素が水稻に吸収される様相を把握するため, 追肥後における茎基部からの出液速度と出液の窒素濃度から出液中の窒素量を推定し, その経時的な推移について検討した. ポット, 圃場試験ともに, 出液の窒素濃度は硫酸追肥後 6 時間目以降に上昇が認められ, 24 時間目に最大となった後は漸減した. 出液の窒素濃度の上昇までに 6 時間以上が経過しているが, これは追肥が土壌中で拡散して根に吸収されて木部導管に入るまでに要する時間と考えられた. 圃場試験の追肥後 168 時間目では, 追肥区の出液の窒素濃度が追肥を施用しない対照区と同じレベルまで低下しており, 追肥の吸収は終了したと考えられた. なお, 出液の窒素分析の結果から, 圃場試験の追肥後 168 時間目での追肥硫酸の利用度を推定すると約 55%であった. 一方, 出液速度は, ポット, 圃場試験ともに, 出液の窒素濃度の上昇から 12 時間以上が経過した後に, 追肥区で対照区よりも高くなった. この時間的なズレが生じた原因は, 導管液中の窒素化合物の増加が直接的に根の吸水を促進したというよりは, 追肥による根の生理機能の向上により, 間接的に根の能動的吸水が促進されたためと考えられた. 葉色の反応はさらに遅れて, 追肥後 48 時間目に初めて追肥区が対照区よりも高くなった. 以上のように, 出液の窒素分析から, 追肥が吸収される様相を詳細かつ迅速に把握できることが明らかとなり, さらに追肥窒素の利用度や土壌中での挙動についても把握できる可能性が示された.

キーワード: 出液, 水稻, 窒素吸収, 追肥.

水稻栽培における窒素追肥は, 植物体の生理的機能を維持・増進させるために行う重要な管理作業であり, 窒素追肥後 3 日目には光合成機能が上昇し, その効果が 2~3 週間維持されることや (三井・石井 1939), 根の生理的活性の指標である α -ナフチルアミン酸化力が窒素の追肥によって高まること (松崎ら 1972) など, 窒素追肥の有効性を示す多くの報告がある. その一方で, 例えば, 出穂前 20~18 日頃をねらう穂肥の施用時期がずれて出穂前 25 日頃になってしまうと節間伸長が起り, 倒伏抵抗性が弱まることや, 施肥量が多すぎると無効分げつの増加や過繁茂を引き起こすこと (松島 1973) が報告されており, 窒素追肥を有効なものとするためには, 追肥した窒素がいつ, どれくらい水稻体に吸収されるかを詳細に把握しておく必要がある. 追肥された窒素が水稻にどれくらい吸収されるかは, これまで, 追肥の前後における植物体の窒素含有量の差から推定するのが一般的であった. しかし, この方法では, 窒素吸収の様相を時間単位で詳細に追跡することが容易でない.

そこで本研究では, 水稻の茎葉部を切除した場合に茎基部から得られる溢泌液, いわゆる出液に注目して窒素吸収の様相を把握しようと試みた. 出液を分析することで水稻における窒素代謝を解明しようという試みは, これまでもいくつか行われている (折谷・葭田 1970, 山口ら 1995a, 山口ら 2001). これらの研究では, 根から吸収されて木部導管を通り茎葉部に転流される窒素の濃度や量が出液に反映されていることが前提とされているが, 実際の水田において比較的容易に出液を採取できることも大きな利

点である. そこで, これまでに必ずしも詳細な検討が行われていなかった追肥に伴う窒素吸収に焦点をあてて, 出液に着目して得られた結果を, ¹⁵N でラベルした追肥窒素の行方を経時的, 定量的に追跡した安藤ら (1985) の結果と比較することで, 窒素吸収の動態を把握する手法としての出液分析の有効性についても検討した.

材料と方法

1. 材料の栽培

(1) ポット試験

ポット試験で材料として利用したのは, 2002 年に東京大学大学院農学生命科学研究科 (東京都文京区) で栽培したコシヒカリであった. 黒ボク土をつめた 1/2000a ワグナーポットに予め基肥として化成肥料 (窒素 8%, 磷酸 8%, カリ 8%) を 1 ポット当たり 12.5 g (窒素 20 g m⁻²) 施用し, 代かきを行った後, 播種後 17 日目の中苗を, 1 ポット当たり 3 株 (1 株 3 個体) 移植した. 移植後 58 日目 (7 月 15 日) の午前 9 時に, 同じ化成肥料を 1 ポット当たり 6.25 g (窒素 10 g m⁻²) 施用した追肥区と, 追肥を行わずに基肥のみで栽培した対照区を設けた. 出液速度と出液の窒素濃度の測定に用いたのは, 追肥区, 対照区それぞれ各回で 2 ポット, 6 株ずつであった.

(2) 圃場試験

圃場試験で材料として利用したのは, 2003 年に東京大学大学院農学生命科学研究科附属多摩農場 (東京都西東京市) の水田で栽培したコシヒカリであった. 耕種概要は以下の

とおりである。基肥として化成肥料（窒素 12%, 磷酸 18%, カリ 16%, 苦土 3%）を 50 g m^{-2} （窒素 6 g m^{-2} ）施用した水田に、播種後 23 日目の中苗を 22.2 株 m^{-2} （1 株 3 個体）の栽植密度で移植した。移植後 61 日目（7 月 26 日）の午前 9 時に、硫酸（窒素 21%）を 9.5 g m^{-2} （窒素 2 g m^{-2} ）施用した追肥区と、追肥を行わずに基肥のみで栽培した対照区を設けた。なお、追肥区に施用した硫酸が対照区に影響を及ぼすのを防ぐため、追肥区と対照区との間は波板で仕切った。出液速度および出液の窒素濃度の測定に用いたのは、追肥区、対照区それぞれ各回 6 株ずつであった。

2. 出液中の窒素量の推定

水稻が吸収した窒素量の指標とした出液中の窒素量は、「出液中の窒素量＝出液速度×出液の窒素濃度」という考え方に基いて算出した。出液速度は、森田・阿部（1999）の方法に従って測定した。すなわち、株の基部をヒモでしばった後に土壌表面から約 15 cm の高さで茎葉部を切除し、予め重さを測っておいた綿を切断面に乗せて料理用ラップで包んだ。1 時間後に綿を採取して重量を測定し、増加分を 1 時間当たりの出液速度とした。ポット試験での出液の採取は追肥後 0, 12, 24, 36, 48, 60, 72, 96 時間目に行い、圃場試験での出液の採取は追肥後 0, 3, 6, 9, 12, 18, 24, 48, 72, 120, 168 時間目に行った。出液採取後、ナイロン製の手袋をはめて綿から出液を絞り取り、マイクロチューブに集めて -80°C で冷凍保存し、後日、山口ら（2001）と同様に、アルカリ性ペルオキシ二硫酸カリウム分解－紫外分光光度法で出液の窒素濃度を測定した。すなわち、まず、採取した出液を本法の定量範囲に収まるように 250 倍に希釈する。続いて、希釈した出液 5 mL に、50 mL の蒸留水に 2 g の水酸化ナトリウムと 1.5 g のペルオキシ二硫酸カリウムを溶かして作ったアルカリ性ペルオキシ二硫酸カリウム溶液を 1 mL 加えて、出液中の全窒素化合物をオートクレープ中で酸分解して硝酸イオンとする。最後に、この溶液に塩酸（1 + 16）を 1.2 mL 加えて pH を調整し、硝酸イオンによる波長 220 nm での吸光度を分光光度計（Beckman DU640）で測定して、全窒素濃度を求めた（都築・内野 1994）。

3. 葉色の測定

圃場試験では追肥区および対照区のいずれについても、茎数が平均に近い 6 株を選定し、継続的に葉色を測定した。葉色の測定は、各茎の最上位展開葉を対象とし、葉緑素計（ミノルタ SPAD502）を用いた。葉色の測定は追肥後 0, 24, 48, 72, 96, 120, 144, 168, 240 時間目に行い、測定時刻はいずれも午前 9 時であった。

4. 追肥窒素の利用率の推定

追肥窒素の利用率は、以下のような手順で推定した。ま

ず、各測定時において追肥区の出液中の窒素量から対照区の出液中の窒素量を差し引き、これを追肥由来の窒素吸収量と考える。続いて、連続した測定時の間での追肥由来の窒素吸収量の平均値と、連続した測定時の間の時間数とを掛けて、各期間の窒素吸収量を算出する。次に、算出した各期間の窒素吸収量を合計して、測定した期間全体での窒素吸収量をもとめる。最後に、この窒素吸収量が施用した追肥窒素量に占める割合から、追肥窒素の利用率を推定した。

結 果

1. 出液速度の推移

(1) ポット試験

対照区の出液速度は、調査期間をととして約 $3 \text{ g hill}^{-1} \text{ h}^{-1}$ で一定していた。それに対して、追肥区の出液速度は、追肥後 12 時間目までは対照区とほぼ同じであったが、追肥後 24 時間目から対照区より高くなり、その傾向は追肥後 36 時間目を除き、追肥後 96 時間目でも継続して認められた（第 1 図）。

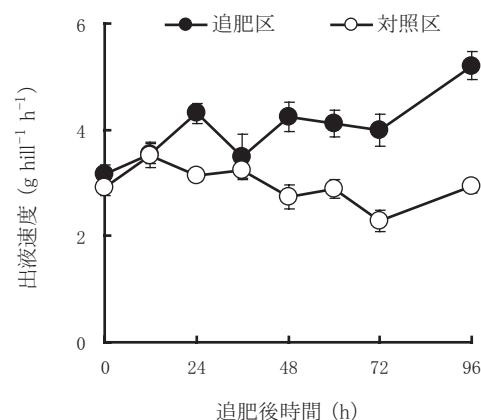
(2) 圃場試験

対照区の出液速度は、調査期間をととして約 $2 \text{ g hill}^{-1} \text{ h}^{-1}$ で一定していた。それに対して、追肥区の出液速度は、追肥後 12 時間目までは対照区とほぼ同じであったが、追肥後 18 時間目から対照区より高くなり、その傾向は追肥後 168 時間目でも継続して認められた（第 2 図）。

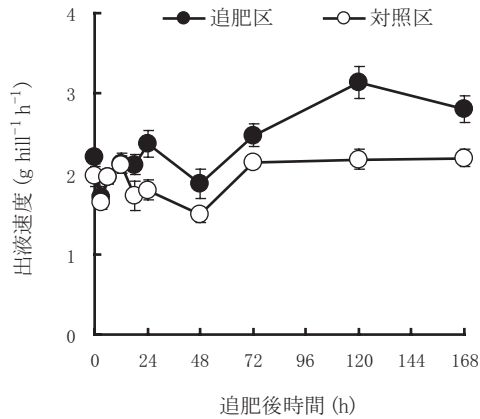
2. 出液の窒素濃度と窒素量の推移

(1) ポット試験

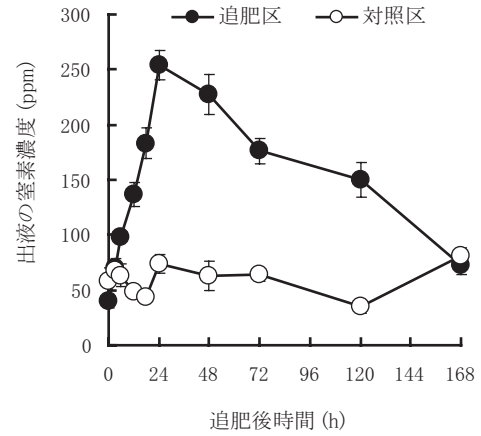
対照区の出液の窒素濃度は、明期（追肥後 0, 24, 48, 72, 96 時間目）は約 100 ppm, 暗期（追肥後 12, 36, 60 時間目）は約 50 ppm で一定であった（第 3 図）。それに対して、追肥区では追肥後 12 時間目から出液の窒素濃度が上昇し、追肥後 24 時間目に最大で 250 ppm となり、調査終了時の追肥後 96 時間目まで対照区より高く推移した（第



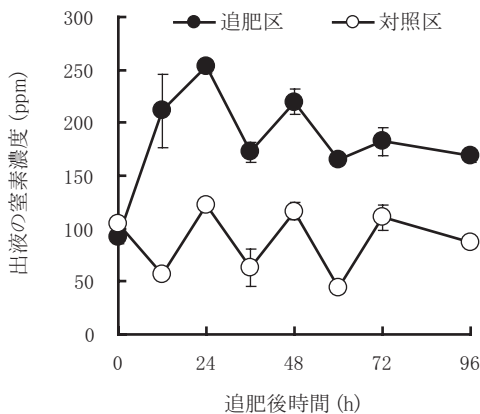
第 1 図 ポット試験における追肥後の出液速度の推移。
追肥後 12, 36, 60 時間目は暗期。縦棒は標準誤差 (n=6)。



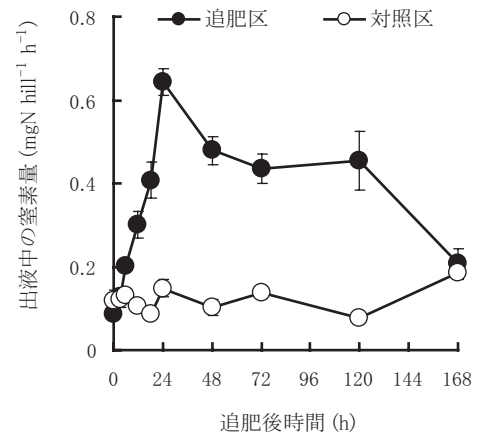
第2図 圃場試験における追肥後の出液速度の推移。
追肥後12, 18時間目は暗期。縦棒は標準誤差 (n=6)。



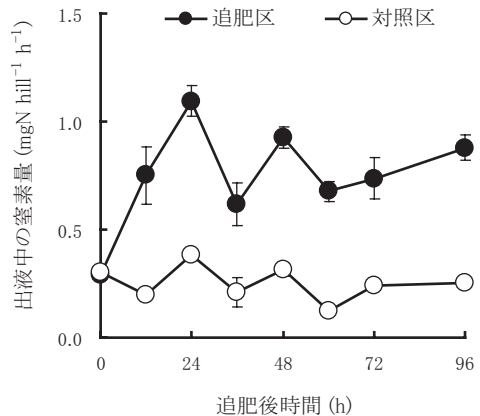
第5図 圃場試験における追肥後の出液の窒素濃度の推移。
追肥後12, 18時間目は暗期。縦棒は標準誤差 (n=6)。



第3図 ポット試験における追肥後の出液の窒素濃度の推移。
追肥後12, 36, 60時間目は暗期。縦棒は標準誤差 (n=6)。



第6図 圃場試験における追肥後の出液中の窒素量の推移。
追肥後12, 18時間目は暗期。縦棒は標準誤差 (n=6)。



第4図 ポット試験における追肥後の出液中の窒素量の推移。
追肥後12, 36, 60時間目は暗期。縦棒は標準誤差 (n=6)。

3図)。

対照区の出液中の窒素量は窒素濃度と同様、明期で高く暗期に低い傾向が認められた (第4図)。それに対して、追肥区では追肥後12時間目から出液中の窒素量が増加を始め、追肥後24時間目に最大の約 $1.1 \text{ mg hill}^{-1} \text{ h}^{-1}$ となり、調査終了時の追肥後96時間目まで対照区より高く推移し

ていた (第4図)。

(2) 圃場試験

対照区の出液の窒素濃度は約 75 ppm で一定していた。圃場試験でもポット試験と同様、暗期 (追肥後12, 18時間目) には出液の窒素濃度が低下する傾向が認められた (第5図)。追肥区の出液の窒素濃度は、追肥後3時間目までは対照区と違いが認められなかったが、追肥後6時間目から上昇し、追肥後24時間目に最大で 250 ppm となった。その後も、追肥後120時間目までは対照区より顕著に高く推移していたが、追肥後168時間目には対照区とほぼ同じになった (第5図)。

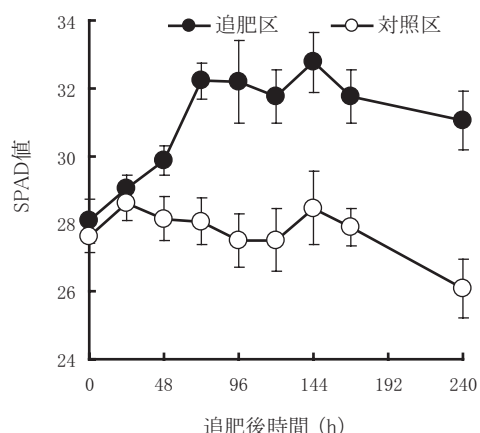
対照区の出液中の窒素量は、約 $0.1 \text{ mg hill}^{-1} \text{ h}^{-1}$ で一定していた (第6図)。それに対して、追肥区の出液中の窒素量は、追肥後3時間目までは対照区と違いが認められないが、追肥後6時間目から上昇し、追肥後24時間目に最大の約 $0.6 \text{ mg hill}^{-1} \text{ h}^{-1}$ となった後、追肥後120時間目まで対照区より顕著に高く推移していた。しかし、出液の窒素濃度の低下により、追肥後168時間目では出液中の窒素量は対照区とほぼ等しくなった (第6図)。

3. 葉色の推移

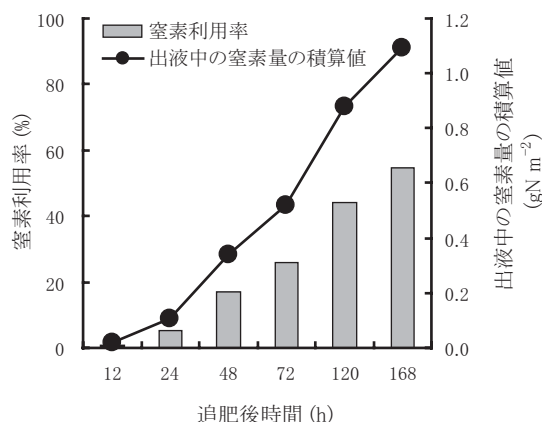
圃場試験における対照区の最上位展開葉の SPAD 値は、調査期間をととして約 27 前後でほぼ横ばいであった (第 7 図)。それに対して、追肥区の最上位展開葉の SPAD 値は追肥後 48 時間目から対照区より大きくなり、追肥後 72 時間目には約 32 まで上昇していた (第 7 図)。

4. 出液分析から推定した追肥窒素の利用効率

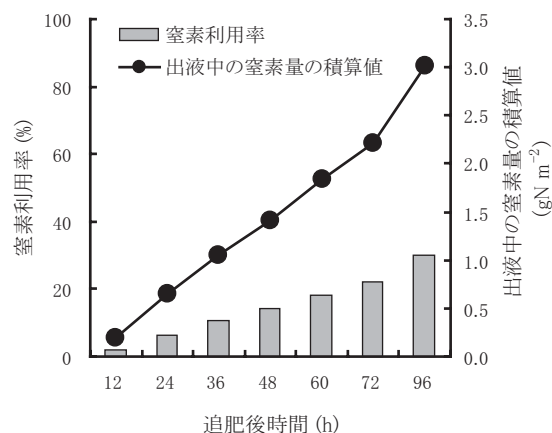
圃場試験で追肥窒素の利用効率を見積もると、出液中の窒素量の積算値は追肥後 48 時間目では 0.34 gN m^{-2} 、72 時間目では 0.52 gN m^{-2} 、168 時間目では 1.09 gN m^{-2} となった。つまり、追肥後 168 時間目では 2 gN m^{-2} の追肥窒素量に対して約 55% を吸収したと見積もることができた (第 8 図)。一方、ポット試験では追肥区と対照区の窒素吸収量が同じレベルになるまで調査を行うことができなかったが、調査期間だけで利用効率を見積もると、出液中の窒素量の積算値は、追肥後 48 時間目では 1.42 gN m^{-2} 、96 時間目では 3.02 gN m^{-2} となり、追肥後 96 時間目では 10 gN m^{-2} の追肥窒素量に対して約 30% を吸収したと見積もることができた (第 9 図)。



第 7 図 圃場試験における追肥後の最上位展開葉の葉色の推移。縦棒は標準誤差 (n=6)。



第 8 図 圃場試験における追肥後の窒素利用率の推移。窒素利用率は、出液中の窒素量の積算値が施肥窒素量に占める割合から算出。



第 9 図 ポット試験における追肥後の窒素利用率の推移。窒素利用率は、出液中の窒素量の積算値が施肥窒素量に占める割合から算出。

考 察

本研究では窒素追肥が水稻の窒素吸収に及ぼす影響を、ポット試験と圃場試験で出液に着目して検討したところ、両試験においてほぼ同様の結果が得られた。そこで、まず最初に、窒素追肥を行ってから出液の窒素濃度および窒素量に影響が出るまでの時間について考えてみよう。本研究における圃場試験では、出液の窒素濃度および窒素量に対する窒素追肥の影響は追肥後 3 時間目では認められず、追肥後 6 時間目に初めて現われている (第 5, 6 図)。しかし、水耕栽培した水稻に ^{15}N でラベルした硫酸を施用し、その挙動をリアルタイムでモニタリングしたところ、 ^{15}N は施用 2 分後に地上部の基部に、また 6 分後には葉身に存在することが報告されている (Kiyomiya ら 2001)。このことは、水耕栽培のように追肥窒素が速やかに培地に拡散される場合には、根から素早く追肥窒素が吸収されることを示している。しかし、本研究のポット試験や圃場試験のように土耕栽培の場合は、追肥直後に窒素を利用できるのは土壌表層に分布する根に限られており、それ以下に分布する根が追肥窒素を利用できるようになるには、ある程度の時間を要する。そのため、本研究の圃場試験における追肥後 3 時間目では、まだ出液の窒素濃度および窒素量が増加していなかったと考えられる。

つぎに、追肥窒素の影響がどのような経過をたどって、いつごろ認められなくなるかについてみてみよう。安藤ら (1985) が ^{15}N でラベルした硫酸を穂肥として施用したところ、(1) 追肥後、田面水から作土中へ $^{15}\text{NH}_4\text{-N}$ が移行し、追肥後 24 時間目に土壌中の $^{15}\text{NH}_4\text{-N}$ が最大となること、(2) その後は水稻による吸収のために漸減し、 ^{15}N でラベルした追肥の硫酸の 90% は 7~9 日で吸収されてしまうこと、(3) 追肥窒素の最終的な利用率は約 50% であることが明ら

かとなった。これらは、本研究において出液分析から得られた結果とほぼ一致するものである。すなわち、本研究でも、(1) 出液の窒素濃度や窒素量は追肥後 24 時間目に最大となり (第 3, 4, 5, 6 図)、(2) その後は漸減し、追肥後 168 時間目 (追肥後 7 日目) には、追肥区と対照区で出液の窒素濃度や窒素量に違いが認められなくなっていた (第 5, 6 図)。また、窒素追肥の利用率も、(3) 圃場試験で追肥窒素の吸収がほぼ終了したと考えられる追肥後 168 時間目で約 55% となっており (第 8 図)、これも安藤ら (1985) の報告とほぼ一致していた。このように、圃場での水稻栽培における追肥後の窒素吸収の経時変化を考察するには、土壌中における追肥窒素の挙動を把握することが必要であるが、出液を利用すればそれが可能であるといえた。

窒素追肥後における出液の窒素濃度の最大値についてもみておきたい。本研究のポット試験と圃場試験とでは栽培環境や窒素施肥量が大きく異なるが、いずれの場合も出液の窒素濃度の最大値が追肥後 24 時間目で約 250 ppm と一致していた (第 3, 5 図)。このことは、本研究で材料とした、穂肥の施用時期である幼穂形成期におけるコシヒカリの窒素吸収の限界値が約 250 ppm である可能性を示唆している。

最後に、窒素追肥の影響が出液の窒素濃度や窒素量、出液速度、葉色の推移の順序に、タイムラグをもって現われたことにふれておきたい。出液現象は、土壌中のイオンを、根がエネルギーを使って導管内へ積極的に取り込んだ結果、導管液と土壌溶液との間に濃度勾配が生じることが生理的基盤となっている (Schurr 1998) ことから理解できる。本研究では、出液の窒素濃度や窒素量の上昇から約 12 時間遅れて追肥区の出液速度が対照区よりも高くなっており、窒素濃度や窒素量に影響が認められなくなった圃場試験の追肥後 168 時間目においても、出液速度が対照区よりも高く維持されていた。したがって、出液の窒素濃度や窒素量が増加したことが出液速度の上昇の引き金になっていることは確かであるが、時間的なズレがあることは同時に、出液速度との間に正の相関関係が認められている根の呼吸速度 (山口ら 1995b) などの代謝過程も関係している可能性を示唆している。また、追肥区の葉色は出液速度の増加よりさらに遅れて、追肥後 48 時間目で初めて対照区よりも高くなった。稲作現場における簡便な方法として、従来から葉色を利用して植物体の窒素状態を診断することが広く行われているが、出液の窒素分析を行うことで、葉色では把握できないような迅速で詳細な追肥窒素の吸収の様相が評価できることが明らかになった。

以上のように、本研究では、水田においても比較的採取が容易な出液の分析を通して追肥窒素の吸収を検討し、その結果をこれまでに得られている研究成果と比較したとこ

ろ、窒素吸収の様相を詳細かつ正確に反映していると考えられた。さらに、出液の分析から、追肥窒素の利用率や水田土壌中における窒素の挙動も捉えることができており、可能性が高い。出液の分析結果は精度が高く、アイソトープを利用する方法や植物体の窒素含有量から推定する方法と比べて手軽であり、稲作現場において有効な手法と考えられる。

謝辞：圃場試験における水稻の栽培管理は、東京大学大学院農学生命科学研究科附属多摩農場の鷲頭登、市川健一郎、山崎千夏、中田静恵、佐々木ちひろ、木村宏の各技術官に全面的にお世話になった。また、論文のとりまとめにあたり、山形大学農学部安藤豊教授、および名古屋大学大学院生命農学研究科の木村真人教授から有益なご教示を頂いた。ここに記して謝意を表する。

引用文献

- 安藤豊・庄子貞雄・相沢喜美 1985. 水田土壌中における穂肥窒素の挙動について. 土肥誌 56: 53-55.
- Kiyomiya, S., H. Nakanishi, H. Uchida, A. Tsuji, S. Nishiyama, M. Futatsubashi, H. Tsukada, N. S. Ishioka, S. Watanabe, T. Ito, C. Mizuniwa, A. Osa, S. Matsubashi, S. Hashimoto, T. Sekine and S. Mori 2001. Real time visualization of ^{13}N -translocation in rice under different environmental conditions using positron emitting tracer imaging system. *Plant Physiol.* 125: 1743-1754.
- 松島省三 1973. 稲作の改善と技術. 養賢堂, 東京. 1-393.
- 松崎昭夫・松島省三・富田豊雄・勝木依正 1972. 水稻収量の成立原理とその応用に関する作物学的研究 第 109 報 穂摘期窒素追肥が倒伏抵抗性・根の活力・収量および品質におよぼす影響. 日作紀 41: 139-146.
- 三井進午・石井泰一 1939. 水稻の炭素同化作用に対する窒素追肥の影響. 土肥誌 13: 309-313.
- 森田茂紀・阿部淳 1999. 出液速度の測定・評価方法. 根の研究 8: 117-119.
- 折谷隆志・葭田隆治 1970. 作物の窒素代謝に関する研究 第 7 報 作物体の溢泌液および各器官における可溶性窒素化合物について. 日作紀 39: 355-362.
- Schurr, U. 1998. Xylem sap sampling - new approaches to an old topic. *Trends Plant Sci.* 3: 293-298.
- 都築俊文・内野栄治 1994. 8.5 全窒素 日本分析化学会北海道支部編水の分析 第 4 版. 化学同人, 京都. 266-268.
- 山口武視・津野幸人・中野淳一・真野玲子 1995a. 登熟期における水稻茎基部からの出液中のアンモニア態窒素濃度ならびに出液中の珪酸: カルシウム比と根の呼吸速度との関係. 日作紀 64: 529-536.
- 山口武視・津野幸人・中野淳一・真野玲子 1995b. 水稻の茎基部からの出液速度に関与する要因の解析. 日作紀 64: 703-708.
- 山口武視・肝付いづみ・田中朋之・中野淳一 2001. 出液の無機成分分析による根の生理活性および養分吸収評価の試み. 日作紀 70 (別 1): 206-207.

Serial Change of Nitrogen Uptake after Topdressing for Rice Plants : Takeo SAKAIGAICHI¹⁾, Shigenori MORITA¹⁾, Jun ABE¹⁾ and Takeshi YAMAGUCHI²⁾ (¹⁾ *The University of Tokyo, Nishitokyo 188-0002, Japan;* ²⁾ *Tottori University, Japan*)

Abstract : The change of nitrogen (N) uptake after topdressing was estimated from the N concentration in bleeding sap and bleeding rate of the sap in a lowland rice variety, Koshihikari, grown in a pot and in the field. The N concentration began to increase 6 h after topdressing with ammonium sulfate, reached the maximum at 24 h, and decreased thereafter. It took more than 6 h for the onset of increase in N uptake, which was probably the time required for distribution of ammonium into the soil and movement into the xylem vessel. The N concentration in bleeding sap decreased to the same level as the control at 168 h after topdressing in the field experiment. This suggests that the uptake of top-dressed N by the rice plants completed in 7 days. Approximately 55 % of top-dressed N was utilized by the rice plants in those 7 days. The onset of increase in bleeding rate was more than 12 h later than that in the N concentration of the bleeding sap in both experiments. This time lag suggests that the bleeding rate was promoted not by a simple increase of N compounds in the xylem sap but through an increase of physiological activity in roots caused by the topdressing. The SPAD values of leaf color responded to the topdressing later (i.e., 48 h after topdressing) than the bleeding rate. The analysis of N in bleeding sap offered an effective method to illustrate the dynamics of top-dressed N in detail.

Key words : Bleeding sap, Lowland rice, Nitrogen uptake, Topdressing
