

土壤微生物の住み場所をめぐる物理的諸問題

服 部 勉*

Physical Problems on Microbial Life at Microsites of Soil
Tsutomu HATTORI
Institute for Agricultural Research, Tohoku University

土壤微生物は、腐敗、硝化、窒素固定、有機物の無機化などの化学変化の担い手として、まず注目された。それ以後の研究も、こうした土壤化学的関心の影響下にとどまり、多くの場合土壤化学者がその研究を担ってきた。土壤化学の立場からは、土壤中の特定反応が微生物によって営まれているかどうかの識別が重要であるが、個々の微生物の性格や生活という問題意識は土壤化学の論理構造とは余りなじまない。土壤化学は、しばしば全ての微生物を一括して、微生物数（全菌数ということもある）、生体量、微生物活性などと呼んで、これらのパラメーターが土壤肥沃度を考える上で有効かどうかを論じようとする。また生物の基本問題である微生物の住み場所について、土壤化学は不均一系という著しく抽象的な概念しか提供しない。

生き物として土壤微生物を解明しようとする、まずそこに住む個々の微生物の性格や生活に注目する必要がある。微生物の場合、単離することなくその微生物の性格を解明することはきわめて難しいが、土壤中に未だに単離できない微生物が多数存在している。そのため、土壤微生物学は今日でも、その基礎を充分確立できないという苦悩をもっている。一方、土壤微生物の生活の解明は、構造概念と物質移動概念を中心とした土壤の物理的像を住み場所の概念に導入することによって、新しい展開が期待される。本稿では、土壤物理・土壤微生物両分野の接近と交流を願い、私なりに描こうとしている土壤微生物像の物理的な面について、若干の問題を提起したい。

1. 土壤中の微生物の活動と物質移動

これまで土壤中の微生物は、その化学的活性の対象となる基質の存在するところに住み、その活動を営むと漠然と考えられてきた。しかし実際の土壤中、微生物と基質がいつもセットで存在すると想定するのは、余りに

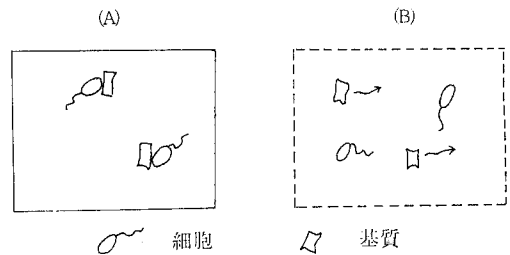


図-1 土壤中での微生物細胞と基質との関連性
(A) 両者はいつもセットになっているという想定
(B) 両者の存在、移動はそれぞれの理由、原因によるとする解析的立場

も作為的であり、非解析的である。やはり両者はそれぞれの理由により存在しており、何んらかの過程で両者が出会うことによって始めて、微生物の化学的活動が成立すると考える方が、より即物的でより解析的だと考えられる（図-1）。このような立場からの微生物活動の解析は、最近ようやく始められたばかりである。

1 土壤断面における硝化過程の McLaren モデル

McLaren (1970) は、土壤断面内における硝化過程をつぎのように単純化し、その定式化を試みた。彼はまず硝化菌細胞が一様に集積された土壤断面を想定し、土壤表面からアンモニア溶液が流入される場合における硝化反応を定式しようとした（図-2）。

溶液の流入速度 f は、hydrodynamic dispersion を無視できる場合

$$f = \frac{dx}{dt} \quad (1)$$

となる。ただし X は表面からの距離を示す。(1)式は、時間 t と空間的位置 X とを互いに交換しうることをも意味していることに、McLaren は注目した。すなわち、 NH_4^+ の酸化速度は次式によって与えられる。

*東北大学農業研究所

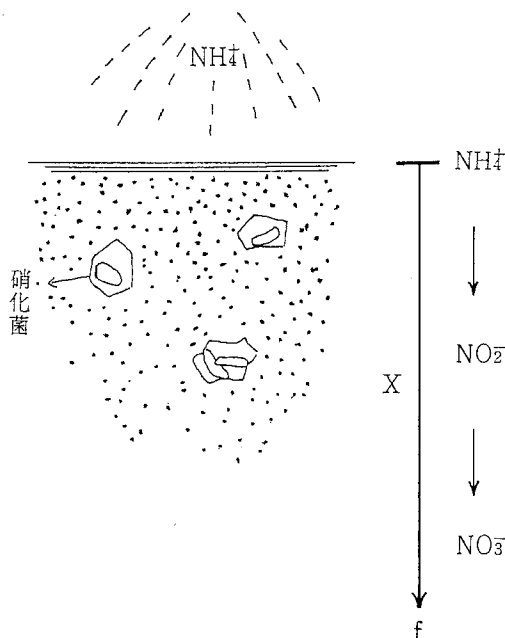


図-2 アンモニア水が地表にそそがれ、微生物変化をうけながら、 f なる速度で流下しているという McLaren モデルの想定

$$-\frac{d(NH_4^+)}{dx} = k_1 \frac{m_1(NH_4^+)}{K_{m_1} + (NH_4^+)} \quad (2)$$

ただし、 (NH_4^+) はアンモニア濃度、 m_1 はアンモニア酸化菌量、 K_{m_1} はミハエリス定数、 k_1 は速度定数である (1)式と(2)式から

$$-\frac{d(NH_4^+)}{dx} = \frac{k_1}{f} \frac{m_1(NH_4^+)}{K_{m_1} + (NH_4^+)} \quad (3)$$

を導くことができる。 $K_{m_1} \gg (NH_4^+)$ ならば、(3)式は

$$-\frac{d(NH_4^+)}{dx} = \frac{k_1}{f} \frac{m_1(NH_4^+)}{K_{m_1}} = \frac{k'_1}{f} (NH_4^+) \quad (4)$$

となる。ただし $k'_1 = k_1 m_1 / K_{m_1}$ である。同様にして亜硝酸化菌による NO_2^- の酸化速度定数 k'_2 も定義される。すなわち、

$$-\frac{d(NO_2^-)}{dx} = \frac{k'_2}{f} (NO_2^-) - \frac{k'_1}{f} (NH_4^+) \quad (5)$$

また、アンモニアの初期濃度 $(NH_4^+)_0$ は

$$(NH_4^+)_0 = (NH_4^+) + (NO_2^-) + (NO_3^-) \quad (6)$$

である。(4)、(5)(6)式から、距離 X における (NH_4^+) 、 (NO_2^-) 、 (NO_3^-) の濃度を求めることができる。

つぎに、McLaren (1971) は増殖を伴う硝化反応の定式化に取り組んだ。エネルギー源となる基質(アンモニアまたは亜硝酸) S の消費量は、硝化菌の増殖と生命維持および浪費とに関連づけられて、

$$-\frac{ds}{dt} = A \frac{dm}{dt} + Bm \quad (6)$$

となると仮定した。ただし、第1項は増殖に用いられた

分、第2項は生命維持と浪費に使われた分の和、 A と B は定数である。

この場合、各部位における酸化菌の増殖が問題となるため、変数として時間が加わる。そこで、アンモニア溶液の流下開始後の時間 T において、アンモニア溶液は X_T まで到達したとする。(1)式から

$$T = X_T / f \quad (7)$$

となる。任意の時間 t を考えると、

$$t - T = (Xt - X_T) / f \quad (8)$$

となる。

アンモニア酸化菌の場合、(6)式を t について積分し、 t を $t - T$ で置き換えると、その増殖が定式化でき、さらに(2)式を用いて反応速度の定式化も可能となる。

以上が McLaren らの試みの基本であるが、ここでは基質の動きが、溶液の運動と微生物の活動にのみ依存しているという仮定が前提となっている。これに対して、つぎのべる Newton と Watson の根圏モデル (1977) では、基質の拡散が注目される。

2 Newton-Watson の根圏モデル

彼らのモデルによると、シリンダー状の根から分泌される基質 S (図-3) は、つぎのように規定される。

$$\frac{\partial s}{\partial t} = F_D + F_G + F_M + F_I \quad (7)$$

F_D は拡散、 F_G は増殖、 F_M は微生物生存、 F_I は土壌から

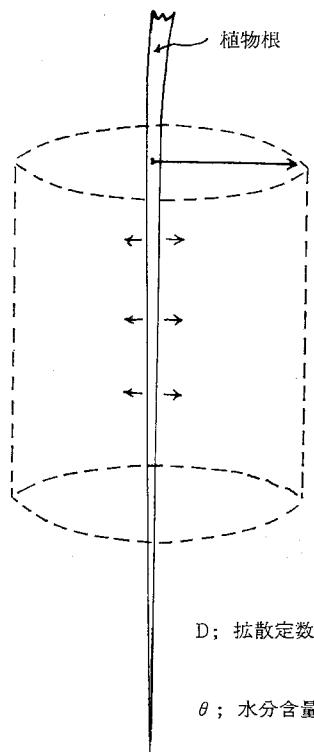


図-3 根から分泌される有機物は、拡散し、微生物に栄養として利用される

の基質供給を示す項をそれぞれ示す。各項は、つぎのように定式化される。

$$F_D = \frac{D}{r} \cdot \frac{\delta}{\delta r} \left(r \frac{\delta s}{\delta r} \right) \quad (8)$$

r は根の中心からの距離、 D は拡散定数。

$$F_I = C m_0 \quad (9)$$

C は単位菌量当りの維持エネルギーを、 m_0 は根の影響のない状態での微生物量を示す。

$$F_G = -\frac{1}{Y} \frac{\delta m}{\delta t} \quad (10)$$

$$F_M = -C m \quad (11)$$

Y は増殖効率のところでは増殖速度 μ は、つぎのように表現することができる。

$$\mu = \frac{1}{M} \frac{\delta m}{\delta t} = \mu_{\max} \left(\frac{S}{S + K_m \theta} \right) - C Y \quad (12)$$

θ は水分含量に関係した補正係数。(10), (11), (12)式から

$$F_G + F_M = -\frac{\mu_{\max}}{Y} \left(\frac{m s}{S + K_m \theta} \right) \quad (13)$$

となる。(8), (9), (13)式を(7)式に代入することによって、根圏微生物の time-history と基質濃度の関係の定式化が一応確立することになる。もっともこの微分方程式の一般解をうるのは困難で、特殊条件下での解をうるコンピュータ・モデルを彼らは検討している。

以上2つの例が示すように、土壌断面中での微生物活動の解析と定式化には、土壌中における基質などの諸物質の移動、拡散のモデル化、定式化が大きな意味をもっている。

2. 土壌構造内の細菌の生活

生物としての微生物の姿をより生き生きと描き出すためには、個々の微生物細胞が存在し、その生活を営んでいる住み場所の性格についての認識を深めることが必要である。1ミクロン程度の大きさの細胞が存在している住み場所は、非常に小さい空間なので、微視的住み場所 (micro-habitat) と呼ぶことにする。土壌微生物の微視的住み場所は、土壌粒子を骨子とした微細構造と密接な関連をもっている。水分条件を中心にこの関連を検討してみることにする。

1 水分条件と微生物の生活

土壌の微細構造と微生物の生活との関連を解くひとつの鍵は、水分条件である。土壌の水分条件の表現法のうち、そのエネルギー状態を示す水分ポテンシャルを用いると、土壌の種類をこえて微生物の生活をより統一的に扱いうる。ところで土壌の水分ポテンシャルは、多くの要因の支配をうけているが、ここでは土壌水分中に溶けている溶質濃度 (滲透圧) と土壌孔げきの毛管力とに注目することにする。

Cookら (1972) は、*Ophiobolus graminis* による麦の take-all 病は、土壌水分量の高い条件で起こり、乾

燥条件では発生しない現象を解明した。その結果この病原菌の土壌中での増殖は水分ポテンシャルが高くなるにつれて急速に低下するが、同様に溶液中でも溶質濃度 (水分ポテンシャル) が増大するにつれて増殖の低下がみられた。しかも両者の低下曲線は、殆んど一致することが認められた。こうして彼らは、滲透圧が pF と土壌微生物との間の関係を支配する主要因だと考えるようになった。

筆者らは、毛管力との関連に着目し、土壌団粒内の細菌の分布と水分量の変化との関係を検討した。その結果は (図-4) のように、大きな孔げきからなる団粒外部の細菌数は、水分量とともに激しく変動するが、毛管孔げきからなる団粒内部の細菌数は水分量変化により小さな影響を受ける。このことは、毛管力と関連して孔げきの大きさと微生物細胞の分布状況とが、きわめて密接な関係にあることを示唆している。こうして筆者らは、土壌中の各種孔げき内の微生物細胞分布の問題を前面にもち出し、さまざまな微生物現象をその基礎の上に立って解明しようとするようになった。

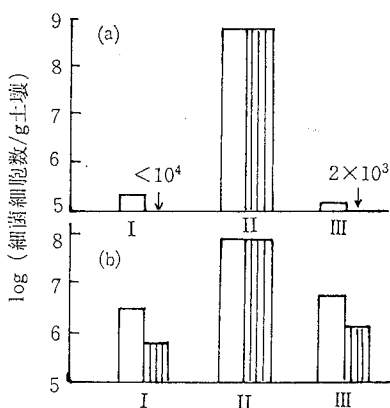


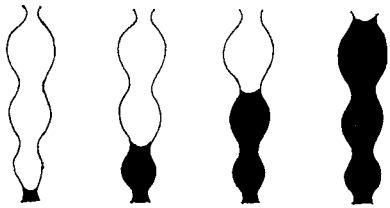
図-4 土壌団粒中の細菌細胞物の変動

(a) は団粒外部部分画、(b) は団粒内部部分画、(I) は風粒土、(II) はグリシン溶液で65時間還流した土壌、(III) は(II)の土壌を2日間、相対湿度50%で乾燥させた土壌

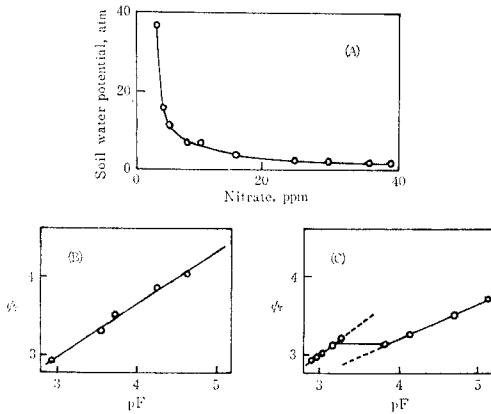
□ は細菌細胞物、▨ はグラム陰性細菌細胞数 (服部, 1967)

2 ヒステレシス現象と関連すると推定される現象

pF -水分曲線にみられるヒステレシス現象は、インク・ボール・モデル (図-5) が示すように、孔げき中の水分ポテンシャルが孔げきの出口の大きさに依存していることと関連している。この問題と関連ありそうな微生物現象として、Seifert (1969) の解明した硝化反応と水分ポテンシャルとの関係がある。彼は、(図-6) に示すような硝化速度 (一定時間の硝化量で示してある。) 一水分ポテンシャル関係に着目し、つぎのような



図一五 土壤水分のポテンシャルとヒステレシス現象の関係を説明するインク瓶モデル



図一六 土壤水分と硝化速度の関係(Seifert, 1969)

水分ポテンシャルの関数, reduced soil water potential ψ_r を導入した。

$$4NO_3 \cdot \psi_r = K \quad (14)$$

$4NO_3$ は一定時間に形成した硝酸量, K は定数である。さらに彼は、次式の成立を認めた。

$$\log \psi_r = a \cdot pF + b \quad (15)$$

a と b は定数。彼はこれら一連の関係をインク・ボトル・モデル中の水の状態によって説明できるのではないかと推定している。

図7にもみられるように、細菌の活動は pF 4以上はかなり乾燥した条件でも存在しているが、この事実も又インク・ボトル中の水分によって説明しようとも考えられるが、本格的な検討は今後の課題である。

土壤構造内での細菌の生活を解明するもうひとつの手がかりは、界面と細菌細胞の関連性である。この問題については別に論じたので参照されたい

(Hattori 1973, 1977)。

引用文献

- 1) A.D. McLaren : Can. J. Soil Sci., **50**, 97 (1970); Soil Sci. Soc. Am. Proc., **35**, 91 (1971)
- 2) E.L. Newman and A. Watson : Plant and Soil, **40**, 17 (1977)
- 3) R.J. Cook, R.I. Papendick and D.M. Griffin : Soil Sci. Soc. Am. Proc., **36**, 18 (1972)

- 4) 服部 勉 : 東北大農研報告 **18**, 159 (1967)
- 5) J. Seifert : Acta Univ. Carol. Biel, 353 (1969)
- 6) T. Hattori : Microbial Life in the Soil, Marcel Dekker, New York (1973); JARQ, **11**, 24 (1977)

[1979.12.21.受稿]

質疑応答

寺沢 (農技研) 水分ポテンシャルと微生物活性の関係では、比較的乾燥した高 pF 領域のお話でしたが、通常のは場では1気圧以下の低 pF の水分が多いので、このような多水分状態における微生物活性の特徴について説明してほしい。

服部 (東北大農研) 土壤水分が多い条件下では、糸状菌の活動が後退し、細菌(放線菌を含む)の役割が増大いたします。また微生物とコロイド諸物質との関係が乾燥条件よりも一段と動的になると考えられます。

岩田 (農技研) (1) 水分状態と関連して pF 2.5~2.7で、微生物の活性(あるいは数)が質的に変化しているのは、その pF の値を境にして、水の存在形態が異なることによるのでしょうか。(例えば、団粒内孔隙と外の孔隙といったような)

(2) 土壤中では水分や養分(基質)などの分布は、空間的に非常にヘテロであると思われませんが、微生物は、これにどのように対応しているのでしょうか。(住みわけているのか、それとも快適なところに自ら移動していくのか)

服部 (東北大農研) (1) pF 2.5~2.7の水分を保持する孔径の大きさを4~6ミクロン程度だとしますと、これに住む微生物フロラはこの物大きさを境として質的に変ると思われます。すなわち、これより大きい孔径は糸状菌、細菌、そう類、原生動物が生存しうる空間となりますが、小さい孔径は主として細菌しか収容できない空間の大きさとなります。糸状菌などの体は、大きすぎて収容できないのです。

(2) これまで基質とそれを利用する微生物とは、対応して生活していると簡単に考えられてきましたが、私の考えでは事情はそんなに単純ではない。もっとちがった風にも考えてみる必要があるのではないかと、考えています。いずれにしても、ご質問に、きちんとお答えできるようにすることが、当面の重点課題だと思います。

久保田 (熱研センター) 細菌や孢子など粘土サイズに近い、こまかい微生物は、土壤中で起こり得る(人為的に) pF や塩濃度の変化で分散・凝集等のコロイド化学的状态変化をするのかどうか。また、それに応じて生物活性等が異なるのどうか、教えていただきたい。

服部 (東北大農研) お仰せの通り、コロイド粒子の

状態は、きわめて変化性に富み、それが微生物の活動に大きな影響を与えているようです。今後、もっと系統的にこの面の研究が進められる必要があると思います。この面での物理専門の方々との協力も望まれます。

三輪（農林水産技術会議） 土壤微生物の住み場所が土壤粒子界面（団粒内を含む）近傍にあるとすれば、例えば硝酸化成の基質である NH_4^+ 濃度を量的に取り扱う場合、土壤 bulk 溶液中濃度を用いるよりもむしろ、主に拡散に重層中の濃度、具体的には exchangeable NH_4^+

の濃度を用いた方がよいようにも思われますが、御意見を伺いたい。

服部（東北大農研） 全くその通りだと思います。この分野では故 McLaren 教授の先駆的業績があります。土壤酵素の研究では、今後急速にこの問題がとりあげられていくように思います。微生物でも重要になってくるのですが、実験事実の集積が酵素より困難で、その点の克服が求められます。いずれにしても、この問題でも、土壤物理の方々との協同研究がのぞまれます。