

作物に対する窒素給源について

九州大学農学部教授 山田芳雄

1. 緒言

土壌に加えられる窒素の主な給源は、動植物および微生物の遺体の中にある有機の窒素化合物である。そのほか雨雪に溶解して地上に落下する NH_4^+ 、 NO_3^- 、 NO_2^- があり、また肥料として加えられる NH_4^+ 、 NO_3^- 、尿素および尿素誘導体などがある。

これらのうち、有機態窒素は微生物の働きでまず NH_4^+ に変わり、さらに微生物の作用で NO_3^- に変わる。植物が吸収利用する窒素の主な形態は、上に述べたアンモニア態窒素および硝酸態窒素である。

アンモニア態窒素、硝酸態窒素等、窒素給源の形態と作物の生育との関係については、従来から多数の研究があるが、今日も依然として新しい問題を提起している。またアンモニア態窒素による生育障害現象は、農業の実際面からも問題となる場面が多い。

以下に、作物に対する窒素給源の相違による窒素の吸収、同化生理の差異を私共の研究室の仕事を中心に述べてみよう。

3. アンモニアによる生育障害

種々の幼植物を供試して人工気象室において、温度、窒素源の種類、窒素の濃度等の組合せをいろいろ変えて水耕栽培を行ったところ、つぎのよ

第1表 各種幼植物の生育と窒素の給源
(新鮮重mg/個体)

双子葉植物	ダイコン		ハクサイ		キュウリ		カンラン	
	20℃	25℃	20℃	25℃	20℃	25℃	20℃	25℃
NO_3^- -100	538	620	487	520	1,200	1,600	418	460
NH_4^+ -100	220	510	174	400	600	1,100	200	280

単子葉植物	タマネギ		トウモロコシ		ライグラス		ヒエ	
	20℃	25℃	20℃	25℃	20℃	25℃	20℃	25℃
NO_3^- -100	40	50	2,560	3,400	75	80	30	50
NH_4^+ -100	40	50	1,650	3,450	60	80	30	50

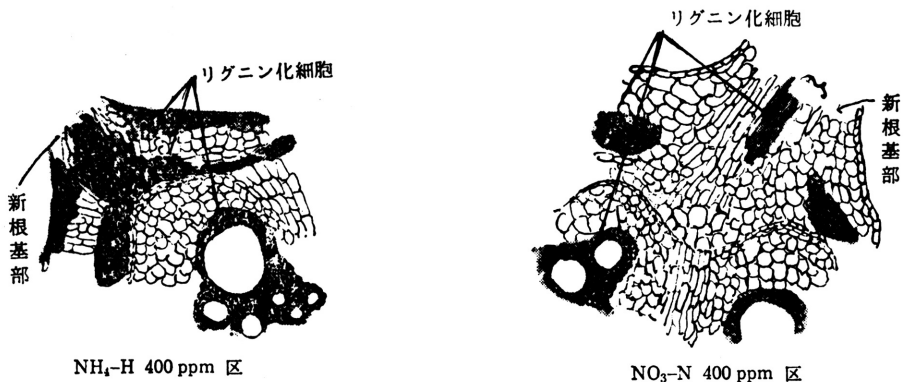
発芽後 18日目

うな結果が得られた。

窒素源としての硝酸態窒素とアンモニア態窒素の優劣は、作物の種類によって異なる。すなわち水稲、小麦、タマネギ、トウモロコシ、ライグラス、ヒエ等単子葉植物にくらべて、トマト、テンサイ、ダイコン、ハクサイ、キュウリ、カンラン等双子葉植物は、アンモニア態窒素では生育が不良である。とくに第1表に見るように温度が低く、窒素濃度が高くなると、その差は著しい。

アンモニア態窒素により生育障害のあらわれた植物の葉色は、正常なものにくらべて暗緑色であり根は木化現象を呈し褐変している。石塚らはヘチマの根の顕微鏡観察を行っているので第1図に示

第1図 根の顕微鏡観察 (発根部位茎組織の横断面) (石塚, 尾形)



そう。

3. 窒素給源と体内諸成分

硝酸態窒素とアンモニア態窒素の吸収、同化生理の相違を明らかにする目的で、とくにアンモニア態窒素で生育障害のあらわれ易いテンサイ、トマトの幼植物を供試し、アンモニア態窒素と硝酸態窒素を窒素源として水耕栽培を行ない、体内諸成分の分析を実施し、比較検討を行なった。

(1) 無機成分

第2表に見るように、アンモニア態窒素を供給したものは、硝酸態窒素を供給したものにくらべK, Ca, Mg とくにKの含有率が低い。

第2表 無機成分含有率と窒素の給源
(テンサイ葉、乾物中%)

無機成分	NO ₃ -N	NH ₄ -N
P	0.80	1.16
K	7.50	4.35
Ca	0.57	0.39
Mg	0.46	0.31

この原因については、放射性カリウムを用いた実験では、培養液中に共存する各種イオン間の拮抗作用によることが明らかになった。このようなことから、アンモニア障害すなわちカリ欠乏であると考えられたこともあった。

そこで私共は、カリウムを十分に供給して、植物体中のカリウム濃度に関しては差異がないくらいにまで、植物体にカリウムを吸収させても、なおアンモニア態窒素を過剰に与えると、アンモニア障害が残ることを見出し、アンモニア障害とカリ欠乏とは直接の関係がないことを明らかにした。

なおリンの含有率は、硝酸とリン酸の拮抗のためか、硝酸態窒素を供給した植物の方が低かった

(2) 含窒素成分

第3表に見るように、アンモニア態窒素の植物は硝酸態窒素の植物にくらべて、多量の遊離のNH₄-Nを含むほか、アマイド態窒素、アミノ態窒素ともに著しく含有率が高かった。

Mendel らによれば、根からアンモニア態窒素が吸収された場合には、根の組織内で直ちにアミノ酸に同化されて地上部へ運ばれ、一部はアスパラギンのグルタミンのようなアマイドとして貯蔵されるものと考えられている。

第3表 含窒素成分および炭水化物含有率と窒素の給源
(テンサイ葉 乾物中%)

含窒素成分および炭水化物	NO ₃ -N	NH ₄ -N
可溶性-N	1.014	1.622
NO ₃ -N	0.212	0
NH ₄ -N	0.018	0.306
アマイド-N	0.009	0.070
α-アミノ-N	0.206	0.782
不溶性-N	2.228	3.012
還元糖	5.47	7.98
非還元糖	1.11	1.08
粗デンプン	8.87	11.22

ところがアンモニア態窒素を多量に供給した植物に、遊離のNH₄-Nが異常に集積しているのは同化速度が吸収速度に及ばなかったためと考えられる。

NO₃-Nは硝酸態窒素を供給した植物にのみ大量に検出されたが、これはある程度まで濃度が高くなっても、植物にとっては無害であり、必要に応じて還元をうけ同化されるものと思われる。

(3) 炭水化物

第3表にみるように還元糖、非還元糖および澱粉ともにその含有率は、アンモニア態窒素を供給した植物の方が高かった。NH₄-Nは後に述べるように、光合成を阻害するともいわれているし、NH₄-N同化のためには、炭水化物→有機酸→アミノ酸と反応が進み、炭水化物の消耗が起ることを考えれば、一見矛盾するようだが、一植物体あたりの絶対量からすれば、アンモニア態窒素を供給した植物の方が低いので、必ずしも矛盾はしていない。

(4) 有機酸

第4表にみるように、アンモニア態窒素を供給された植物では、硝酸態窒素を供給された植物より著しく有機酸含量が低かった。

とくにリンゴ酸、クエン酸は1/40~1/20であった。アンモニア態窒素栄養で、有機酸の含有率が極めて低くなることの原因としては、吸収されたNH₄-Nが、後で述べるTCAサイクル上の有機酸と反応して、アミノ酸を生成するためと一応は考えられる。

有機酸はATPを生成する呼吸基質であり、各種アミノ酸、脂質合成の基質でもある。また体内PH

第4表 有機酸含有量と窒素の給源
(テンサイ葉 $\mu\text{e}/\text{乾物}/\text{g}$)

有機酸	葉		根	
	$\text{NO}_3\text{-N}$	$\text{NH}_4\text{-N}$	$\text{NO}_3\text{-N}$	$\text{NH}_4\text{-N}$
酢酸	3.4	1.6	2.6	1.2
ギ酸	2.6	0.3	1.2	0.9
フマル酸	8.9	1.3	2.1	1.1
シユウ酸	219.6	45.3	119.4	48.7
リンゴ酸	63.2	4.1	17.4	3.3
クエン酸	67.2	1.7	34.1	5.9
合計	364.9	54.3	176.8	61.1

を一定に維持するための、緩衝系の役割も果たす。かかる重要な有機酸含量が著るしく低下することは、アンモニア障害発現の一因と考えられる。

(5) 遊離アミノ酸およびアミノ化合物

第5表にみるように、硝酸態窒素を供給された植物にくらべ、アンモニア態窒素を供給された植物には大量のグルタミン、アルギニンおよびリジンが集積している。

第5表 遊離アミノ酸含量と窒素の給源
(テンサイ $\text{mg}/\text{乾物 } 1\text{g}$)

アミノ酸	$\text{NO}_3\text{-N}$	$\text{NH}_4\text{-N}$
アスパラギン酸	0.06	0.15
スレオニン	0.35	0.62
セリン	0.40	1.70
アスパラギン	0.67	1.11
グルタミン	0.84	9.05
グルタミン酸	0.36	0.43
プロリン	0.21	0.46
グリシン	0.15	0.35
アラニン	3.00	4.16
バリン	0.36	0.73
イソロイシン	0.24	0.57
ロイシン	0.39	0.85
チロシン	1.33	3.26
フェニルアラニン	0.08	0.36
α -アミノ酪酸	0.18	0.45
酸性アミノ酸合計	(8.62)	(24.25)
トリプトファン	0.43	3.46
リジン	0.16	1.40
ヒスチジン	0.06	Tr.
アルギニン	0.16	5.68
塩基性アミノ酸合計	(0.81)	(10.54)
全合計	9.43	34.79

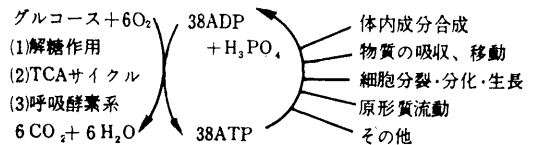
なお表中には示さなかったが、アミノ糖の一種グルコサミンがアセチルグルコサミン、あるいはアセチルグルコサミンのリン酸塩として、顕著に植物体中に存在することが明らかになった。これらの異常な集積も、体内代謝を攪乱する一つの要因と考えられる。

4. アンモニアによる呼吸阻害

アンモニアは、生体にとって有害であるとよくいわれるが、その理由については未だよくわかっていない。しかし幾つかの考え方はある。その一、二を説明してみよう。

生物はすべて有機物を基質として、これを酸化燃焼し、その間にひき出されたエネルギーを、ATPの高エネルギーリン酸結合に移して貯え、生体の種々の生命活動の原動力としている。たとえば代表的な呼吸を図示すれば第2図のようになる。

第2図 ATPの生産とその利用



これからわかるように、1分子のグルコースが解糖作用系、TCAサイクル、呼吸酵素系を辿って、6分子の CO_2 と H_2O に分解すると、38分子のATPが形成される。

ところでアンモニアは、(2)のTCAサイクルの阻害をするといわれている。

話の順序として、TCAサイクルの説明を簡単にしよう。

よく知られているように、解糖作用の結果生成したピルビン酸は、アセチルCoAを経てTCAサイクルに入り、クエン酸→イソクエン酸→オキサロコハク酸→ α -ケトグルタル酸→スクシニルCoA→コハク酸→フマル酸→リンゴ酸→オキサザル酢酸と回転し、再びアセチルCoAと結びついてクエン酸を生ずる。

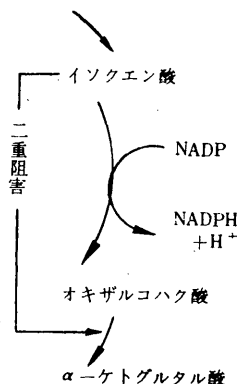
このサイクルを回転する間にNADPHやNADH、あるいはFADHなどの還元物質を形成し、これらは結局は酵素によって酸化され、ATPを形成するのである。

したがって、このサイクルの回転が不円滑にな

れば、ATPの生産が衰え、生命活動そのものが影響を受ける。

Warcel, Slater らはTCAサイクルの α -ケトグルタル酸がアンモニアを添加することによって、グルタミン酸としてサイクル外に引き出されるために、サイクル後半が回転しなくなってしまうと主張しているし、勝沼らはアンモニアを $1\mu\text{mol}$ も添加すると、イソクエン酸の脱水素反応の渋滞がおこり、イソクエン酸が蓄積し、さらに蓄積したイソクエン酸が、オキザルコハク酸から α -ケトグルタル酸への反応を阻害すると主張している。つまりアンモニアは第3図にみるように、TCAサイクル上のイソクエン酸 \rightarrow オキザルコハク酸 \rightarrow α -ケトグルタル酸の部分で二重阻害をひきおこし、回転を不円滑にするのである。

第3図 アンモニアによるTCAサイクルの阻害



この説は植物ではまだ確認されていないが、アンモニアが著るしく過剰になった段階では、このような呼吸阻害が起る可能性は十分ある。

5. アンモニアによる光合成阻害

植物は太陽エネルギーの力を借りて、 CO_2 と H_2O から炭水化物を合成するが、その際、太陽エネルギーは、前にも述べたATPという化学エネルギーに形を変えてから、合成の仕事をするのである。この作用を光リン酸化反応と呼んでいるがアンモニアは実はこの作用にも阻害的に働くことが知られている。

第6表にみるように、葉緑体を用いて行なった実験で、添加アンモニアの濃度を増すとATPの形

成が減ることがよくわかる。

第6表 光リン酸化反応の NH_4^+ による阻害 (Avron ら)

NH_4^+ の濃度	形成されたATP μmol
0	0.36
2×10^{-4}	0.32
6.6×10^{-4}	0.11
2×10^{-3}	0.016
4.7×10^{-3}	0.000

6. 結 語

植物は動物と違って、無機態の窒素を同化しなければならない宿命をもっている。したがって、いわゆる呼吸毒といわれるアンモニアに対しても動物ほどには敏感に反応しないで、なんとか環境に適合しようとする。

すなわち、窒素源としての $\text{NH}_4\text{-N}$ の濃度が高まると、植物はこれに対応して、まず有機酸を使い、アミノ酸として $\text{NH}_4\text{-N}$ を同化し、さらに余剰の $\text{NH}_4\text{-N}$ はアמיד、あるいはグルコサミンとして解毒貯蔵する。この間には、むしろ呼吸が増加するのが一般的である。

しかしさらに $\text{NH}_4\text{-N}$ が過剰に供給される場合には、遂には呼吸作用、光合成にも阻害的な影響があらわれてくるものと考えられる。

これに対して硝酸態窒素は、本来植物に毒性が少ないため、そのままの形で存在し得るので、炭水化物の消耗も少く、健全な生育をし易いと考えられる。

植物の種類によって、アンモニアに対する抵抗力に差異があり、アンモニアでも極端な高濃度にならない限り、正常な生育をする植物があるのは興味がある。これらの植物では、呼吸作用や光合成が行なわれる場での $\text{NH}_4\text{-N}$ の濃度を、どのようにして低めているのか、今後の研究が期待されているところである。