

NO₃-Nの植物生理学的意義

北海道大学農学部教授・農学博士

田 中 明

窒素質化学肥料としては、現在いろいろのものが使用されているが、その主体はアンモニア態 [NH₄-N]、尿素態 [CO(NH₂)₂-N]、硝酸態 [NO₃-N] に大別される。

このように、いろいろの形態の窒素があるが、どの形態の窒素も、水田状態の土壌の場合は別として、畑土壌が良く管理されていると、速かに NO₃-N に変化する。もちろん、窒素の肥効がゆっくりと出て来るように工夫してある肥料を用いた場合には、状況が違ってくる。

いずれにしても、畑状態では、窒素は NO₃-N になって作物に吸収される割合が多く、施肥された窒素が、NO₃-N に早く変る土壌で作物が良く生育するのであるから、NO₃-N が、作物にとって良い窒素源であることは議論の余地がない。

上記のようにたとえ NH₄-N として施肥しても、土壌が良い状態にあれば、土壌中の微生物の作用によって NO₃-N に変化するのであるから、各形態の窒素肥料を、植物に対する NH₄-N と NO₃-N の供給源と言う意味で、厳密に区別するのは困難である。

そこでここでは、このような土壌中における形態の変化は一応考えないで、NH₄-N や NO₃-N がそのままの形態で吸収された場合、作物の側からみて、どんな差が考えられるかを記述して、NO₃-N の意義を考えてみることにする。

NO₃-Nの植物による同化

NO₃-N は、植物に吸収されると還元を受けて、NH₄-N になってから、アミノ酸を経て蛋白質等の合成に関与し、作物の増産に関与する。この還元過程は次のように想像されている。



この一連の反応は、すべて還元過程でエネルギーを必要とする。この反応の中で、最初の NO₃⁻ → NO₂⁻ の反応は詳細に研究されており、硝酸還元酵

素が関与する。

この酵素は、モリブデンを含むフラボプロテインであるために、NO₃-N が窒素源の時には、モリブデンが特に重要なわけである。

いずれにしても、NO₃-N は還元を受けなければならないが、そのためにはエネルギーと水素が必要であり、これらは植物体内で、呼吸や光合成で生成する NADPH₂ という物質に依っている。

そこで問題となるのは、NO₃-N が窒素源の場合には、呼吸や光合成で生産された NADPH₂ の消費で NH₄-N が生成するのであるから、NH₄-N そのものとして吸収された場合に比べて、この分の NADPH₂ だけが、損になるのではないかということである。

ところが実際には非常に良く出来ていて、NADPH₂ によって NO₃⁻ が還元される場合には、NADPH₂ の持っているエネルギーの、少なくとも半量は、生理的に重要エネルギー供給源となる ATP という物質として回収されるので、想像されるほどのエネルギーの損失はない。

さらに、NO₃-N が還元されて NH₄-N になった場合、この NH₄-N と反応してアミノ酸を作る、もう一方の原料であるケト酸は、先きの NO₃-N の還元に必要な NADPH₂ の生成のための、呼吸の結果生成して来るので、NADPH₂ 生成のための呼吸は、NO₃-N の還元に必要なエネルギーを供給しつつ、アミノ酸生成の原料を作るという意味で、非常に好都合な呼吸である。

言い換えると、アミノ酸生成のための二つの原料が、バランスのとれた量だけ生成されるわけである。

さらに、呼吸や光合成で生産される NADPH₂ は、NO₃-N の存在によって速かに消費されて、その蓄積が起らないので、NO₃-N が吸収されている場合には、呼吸や光合成が順調に進行する。

また NO_3^- は、光が当たっている時は、水の分解によって生じる水素の受容体として、また光のない時には、呼吸に必要な O_2 の代りとして、各種代謝によって生成する水素の受容体として、両面的な働きをする。

このように見てくると、 NO_3^- -Nは、 NH_4^- -Nになるまでにエネルギーを必要とするから、不利な窒素源ではないかと考えられるが、事實は全く逆であるということになる。

NH_4^- -Nは植物に吸収されると、根でアミノ酸になって、アミノ酸として地上部に向う。そして NH_4^- -Nは、健全な植物体内にはほとんど含まれておらず、これが微量でも蓄積すると有毒で、光合成作用等のいちじるしい低下が起る。

一方、 NO_3^- -Nが吸収されると、根においては変化を受けず、そのままの形で地上部に移動する。

そして地上部で還元されるが、吸収速度と還元される速度のバランスで、場合によってはかなり高濃度で植物体内、特に茎や葉柄等の緑色でない部分に蓄積し、数パーセントにも達することがあるが、 NO_3^- -Nは植物には無害である。

それ故、 NO_3^- -Nは窒素の貯蔵形態で、条件が悪ければ NO_3^- -Nとして蓄積され、条件が改善されると、利用されて蛋白質になって行くのである。

このように NO_3^- -Nは、一時的な窒素の貯蔵形態でもあって、有利な窒素源であるが、その原因の一つとして、硝酸還元酵素がいわゆる誘導酵素である点を挙げることができる。

培地中に硝酸がなかったり、光が当たっていない場合には、植物はこの酵素作用力を示さない。そして、光の当たっている状態で硝酸が供給されて、初めて、その作用力が現われて来、その作用力は光の強弱や、硝酸の供給状態によって強くなったり、弱くなったりする。

このことは、植物にとって非常に有利な性質である。たとえば、 NH_4^- -Nが窒素源の場合には、吸収された NH_4^- -Nは条件がどうであっても、植物体に貯蔵されている糖を消費してアミノ酸になり、蛋白質になって葉面積が大きくなってしまふ。

ところが植物の生育にとっては、与えられた光の強さに対応した最適の葉面積があるので、 NH_4^- -Nが窒素源の場合には、最適葉面積を上廻り、

いわゆる過繁茂の状態になってしまうことがしばしばある。

ところが、 NO_3^- -Nが窒素源の場合には、与えられた光の強さに対応した量だけが、還元されて NH_4^- -Nになるから、その強さに対応しただけの葉面積が作られて、過繁茂になる可能性が少ないのである。

NH_4^- -Nが窒素源である水稲では、多量の施肥により、高収量を目標としている場合には、この過繁茂が非常に重要な問題となるのであるが、多くの畑作物では NO_3^- -Nが窒素源であるために、過繁茂が重要な問題になる可能性が少ないと言われている。

通常の植物は、排水の良い土壌で生育するのが普通で、この状態に適応している。この状態では、土壌中の植物が吸収する窒素の主体は NO_3^- -Nであるから、一般に植物は、 NO_3^- -Nで調子良く生育する様にできていると考えるのが自然であって、事実、上記のように植物は、 NO_3^- -Nを上手に利用する性質を持っているのである。

NO_3^- -Nと植物の生育

植物の主要窒素源は、 NO_3^- -Nと NH_4^- -Nである。この両者の間に、優劣があるか否かを知るために、これまでに多くの研究がなされて来た。そして、最終的な結論には到達していないが、多数の知見が得られている。

植物はこの両者のうち、どちらを好んで吸収するかと言うと、通常の作物では、生育の初期は NH_4^- -Nを NO_3^- -Nよりもより多く吸収し、生育後期には、この逆になると言うことが古くから知られている。

植物にはいろいろの器管があるが、それぞれの器管の発育に対して、両者は多少違った反応を示し、たとえば根の発育は、 NO_3^- -Nの場合には NH_4^- -Nの場合より遙かに良好である。水稲では、稈の発育には NO_3^- -Nの方が良く、分けつに対しては、 NH_4^- -Nの方が良い傾向が認められる。

これらのことを総合すると、水稲では、生育初期の分けつが盛んな時には NH_4^- -Nが、生育後期の伸長期以後は、 NO_3^- -Nがより良いのではないかと想像される。

いずれにしても、このような差が認められるのは、窒素がある程度以上の濃度で供給された時で

あって、窒素濃度が低い場合には差が全く認められず、ある程度の濃度の場合には、条件によって優劣が決って来るが、さらに高濃度となると、どんな条件においても $\text{NO}_3\text{-N}$ の方が優れているという状態になる。

このように、高濃度で窒素が供給された場合には $\text{NO}_3\text{-N}$ の方が良い原因は、先に述べた体内における $\text{NH}_4\text{-N}$ の有毒性と、 $\text{NO}_3\text{-N}$ の貯蔵で説明することができるわけで、実際、作物栽培における窒素の多量施肥の場合には、 $\text{NO}_3\text{-N}$ として培地中にあった方が、 $\text{NH}_4\text{-N}$ としてあった場合より安全なことは疑問の余地がない。

窒素の多量施与の場合、 $\text{NO}_3\text{-N}$ で吸収されれば、過剰部分は $\text{NO}_3\text{-N}$ のまま植物体内に蓄積されて、植物に対しては有害に働かないのであるが、ここで注意しなければならないことは、この蓄積が、動物に対しては問題となることがあるということである。

たとえば牧草の場合、多量に $\text{NO}_3\text{-N}$ を含む牧草を家畜が摂取すると、腸内で $\text{NO}_2\text{-N}$ に還元され、これが吸収されて血液中に入ると、ヘモグロビンと結合して、その作用を阻害する。

それ故、窒素の多量施与の場合、 $\text{NO}_3\text{-N}$ については、作物の生育と言う面からのみでなく、この作物を、食糧や飼料として使用した場合の問題まで、考えて行く必要が出て来るわけである。

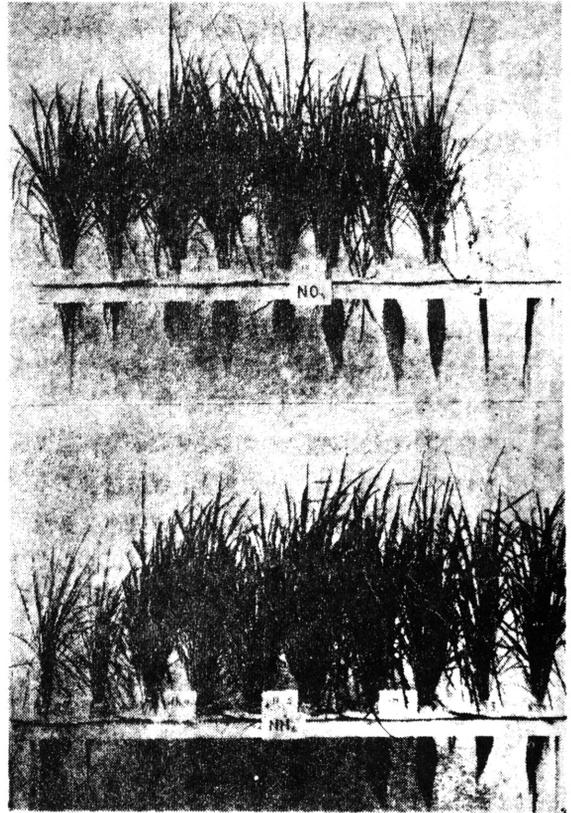
作物の最適pHと窒素の形態

作物には、それぞれの品種に特有な最適pHがあるといわれている。しかし、少し詳しく研究して行くと、教科書に書いてあるように割り切ってしまうことは、なかなかできない。

一例として、水稻を水耕培養して、 $\text{NO}_3\text{-N}$ と $\text{NH}_4\text{-N}$ を窒素源としたものを作り、pHを3.5、4.0、5.0、6.0、7.0の5段階に分けて生育させると、写真でわかるように、 $\text{NO}_3\text{-N}$ の場合はpH4で、 $\text{NH}_4\text{-N}$ の場合にはpH6で生育が一番良かった。

この最適pHは、培養液の組成等によっても変化するもので、 $\text{NO}_3\text{-N}$ の場合はpH4が最適であるといった、単純な結論を出すわけには行かない。しかし、少なくとも傾向としては、培地のpHが低い場合は $\text{NO}_3\text{-N}$ の方が、高い場合は $\text{NH}_4\text{-N}$ の方が有利な窒素源であるということができる。

$\text{NO}_3\text{-N}$ と $\text{NH}_4\text{-N}$ が窒素源の場合の水稻のpH反応性の比較



なぜこのような相違が生じるかと言うと、 $\text{NO}_3\text{-N}$ はアニオンであり、 $\text{NH}_4\text{-N}$ はカチオンであるという点に、その原因を求めることができるのかも知れない。

たとえば、硝酸カルシウムは生理的アルカリ性肥料であり、作物による窒素の吸収によって培地のpHは上昇し、硫酸は生理的酸性肥料で、培地のpHが低下する方向をたどるから、培地が酸性の場合は、硫酸に比べて硝酸カルシウムの方が有利であり、一方、土壤がアルカリ性の場合には逆のことが言えることになる。

しかし、このような単純な考え方からのみでは、必ずしも事実を説明することはできない。というのは、先きに示した水稻の実験は、培地のpHが、設定したpHから変動しないように、最深の注意をしつつ実施したのであるが、写真に示すような結果になったからである。

そこで、培地のpH変化以外の原因を考えてみると、他のイオン吸収に対する $\text{NO}_3\text{-N}$ と $\text{NH}_4\text{-N}$ の働き掛けの違いを挙げるができる。

作物が養分を吸収するに当って、ある養分の吸収が、培地中における他の養分の状態によって変化することは周知の所である。とすると、窒素が $\text{NO}_3\text{-N}$ が $\text{NH}_4\text{-N}$ として供給された場合には、他の養分の吸収が違って来ることは、当然予測される所である。そして、pHが養分吸収に与える影響と相まって、上記の結果を起すのかも知れない。

窒素源の形態が、養分吸収に及ぼす影響としては、たとえば煙草やビートは、 $\text{NH}_4\text{-N}$ のみでは非常に生育が悪く、どうしても $\text{NO}_3\text{-N}$ を供給してやらなければ、健全に生育しない。そして、その原因の一つとしては、 $\text{NH}_4\text{-N}$ がカリの吸収を極端に阻害し、 $\text{NO}_3\text{-N}$ が与えられなければ、カリの順調な吸収は行なわれず、カリ欠乏になってしまうということが挙げられる。

この場合カリのみでなく、カルシウムやマグネシウムの吸収も、 $\text{NH}_4\text{-N}$ の時に比べ $\text{NO}_3\text{-N}$

の 때가遙かに良好である。

この点は目下のところ、あまり関心を集めていないが、牧草に多量の窒素肥料が使用されるよになると、窒素の両形態間で、牧草のカルシウムやマグネシウム含有率に、大きな差が生じ来る可能性があるので、家畜の栄養の面から注しておく必要があるかも知れない。

さらに、マンガンの吸収も $\text{NO}_3\text{-N}$ の場合にはであるが、 $\text{NH}_4\text{-N}$ の時にはこれが抑えられる。

水田土壌中では $\text{NH}_4\text{-N}$ が、畑状態では $\text{NO}_3\text{-N}$ が、土壌中における主要な窒素の形態であるが陸稲が水稻に比べて生育が悪いのは、陸稲の畑マンガンが吸収され過ぎて、マンガン過剰症になるからだと主張している人が（アメリカなどは）いるが、この考え方は多少行き過ぎではなかと私は考えている。

以上、 $\text{NO}_3\text{-N}$ の生理学的意義を、 $\text{NH}_4\text{-N}$ と比較で述べたが、実際の施肥と関連してもう一注意しておきたいことは、畑土壌が良く管理されていると、どんな肥料を施与しても、結局は N-N が主体になるということである。