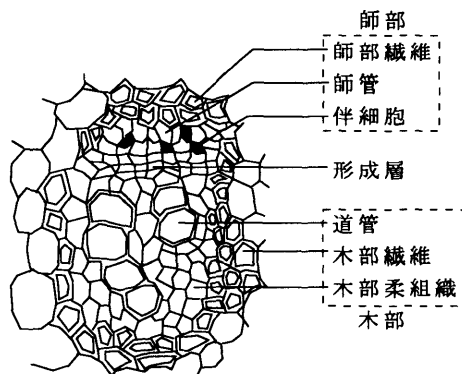
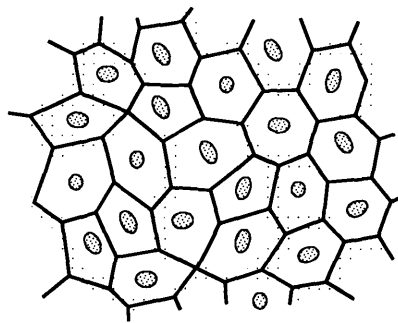
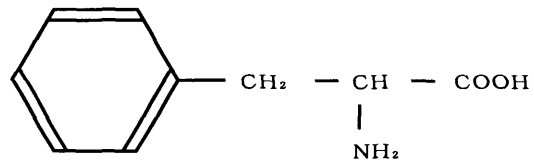


## トピックス

植物の窒素吸収戦略 — 植物は有機を吸収している  
はたしてBSEプリオンは・・・？



清和肥料工業株式会社・システム情報室

文責：真野 良平

2002/2/27

## 1. はじめに

リービッヒ（1840）の無機栄養説以来、植物が無機元素を利用し、光合成を通じて形態形成を行うことは作物栄養の常識です。この原理に基づき”化学肥料”が開発され、作物の生産性が飛躍的に向上したことに疑う余地はありません。しかし、無機吸収では説明できない事例が多数存在することも事実です。ところが、これまで、一般常識に反するがために、少なくとも学会等で十分な議論がなされないまま多くのデータが埋もれてきました。

最近になって、無機吸収だけでは説明できない事例について、科学的な根拠に基づいた議論がなされるようになってきました。過去にも有機化合物の吸収利用について多数の報告がなされています。しかし、その多くは栄養剤・カンフル剤的な見地や現象報告に止まっていたように思います。中には、科学的議論がなされたか疑問な場合もあったように思います。本稿では、最近行われた植物による有機吸収に関するいくつかの研究を紹介し、植物の窒素を中心とした養分吸収戦略を考えてみたいと思います。

”有機農業”に関連して多数の試験研究が実施されていますが、これまでの”無機栄養説”の通り、生育期間中に土壌で生成される無機態窒素量と作物の吸収する窒素量との相関が認められる結果が多い中、一方では、相関しない例も多数報告されています。言い換えれば、無機態窒素量が少ないにもかかわらず、旺盛な生育を示す事例があるということです。有機物が作物の生育を促進する場合、有機物中の窒素、リン酸、カリや微量元素の供給によること以外に、

- 1) 土壌物理性の改善効果
- 2) 土壌微生物相の改善
- 3) 堆肥中の植物ホルモンによる影響

等の要因が関与すると考えられています。しかし、これらの要因が特定されることはなく、要因の列挙だけで「後は事足りり」とする人が多いようです。

本稿では、まず、植物が有機化合物を積極的に吸収利用していると考えられるいくつかの事例を紹介します。次に、最新の土壌肥料研究が明かした、土壌に生成される特定の蛋白様物質の作物による直接吸収について紹介したいと思います。

本稿では、”無機栄養説”自体を否定するものではありません。少なくとも農作物の主たる窒素供給源は、無機態窒素（アンモニアと硝酸）であると思っています。しかし、それだけではない。土壌中に存在する様々な有機窒素化合物をも吸収利用しているのです。植物の有機利用能には、種間差もあるようです。森では、人が化学肥料を与えることはありません。でも、樹木や多くの植物は旺盛に生育し、見上げるような大木が育っています。これまで、多くの研究者の努力によって、森林における窒素収支が明らかにされ、無機栄養説で一応の説明が付けられています。しかし、果たしてそれだけでしょうか？。長期間落葉の堆積した森林の木材は、無機態窒素よりアミノ酸を好んで吸収していたと報告（Nosholmら1998）もあります。十分な無機態窒素が供給されない時だけかもしれませんが、植物は周りにはある有機窒素化合物を利用する能力を有しています。これこそ、植物の対窒素戦略の勝利だと思いませんか。

## 2. 植物は有機化合物を吸っている...

過去、アミノ酸を中心に核酸、ビタミン類、糖類等、様々な有機化合物を経根、葉面で施用し、試されてきました。ここでは、純粋に植物栄養的側面からみた場合を中心に紹介します。

### (1) 水耕栽培で見たアミノ酸の肥効

東京大学の森ら(1976)は、ハダカムギとイネを材料にして、アミノ酸を唯一の窒素源として収穫期まで水耕栽培実験を行っています(図1、2)。無機の硝酸またはアンモニアと比較した子実収量は、アミノ酸によって異なっていました。この実験からだけでは、厳密な意味ではアミノ酸が吸収され、利用(代謝)された証明にはなりません。しかし、無機窒素以上に高い生育と収量が得られたアミノ酸と、ほとんど収穫のないアミノ酸が存在する事実は、アミノ酸の種類によっては効率的に代謝利用されることを示していると思います。

さらに、アミノ酸の種類によって肥効が異なったのはなぜか?。アミノ酸の吸収メカニズムについて、①細胞壁の透過性、②細胞膜表面、③細胞膜の透過性への吸着、④代謝の難易、から整理しています(詳細は省略)。

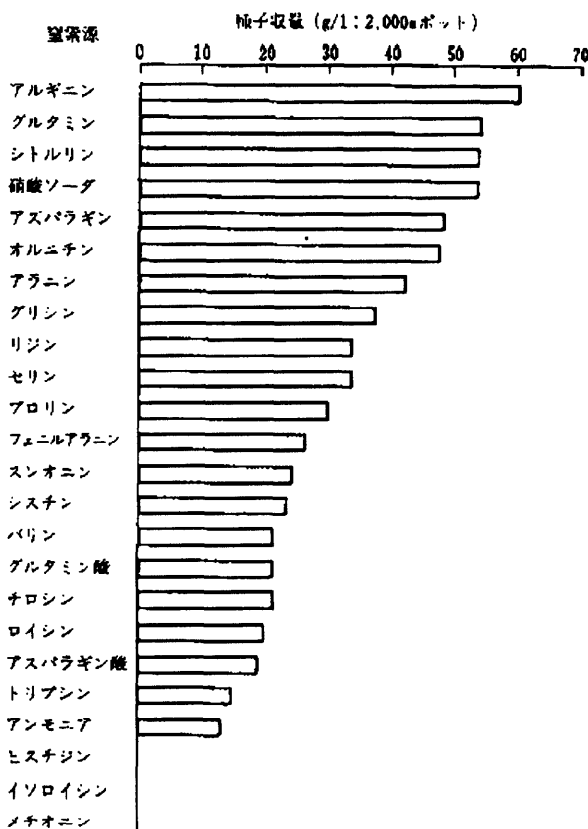


図1 各種アミノ酸を唯一の窒素源として水耕栽培したハダカムギの子実収量 (森・内野: 1976)

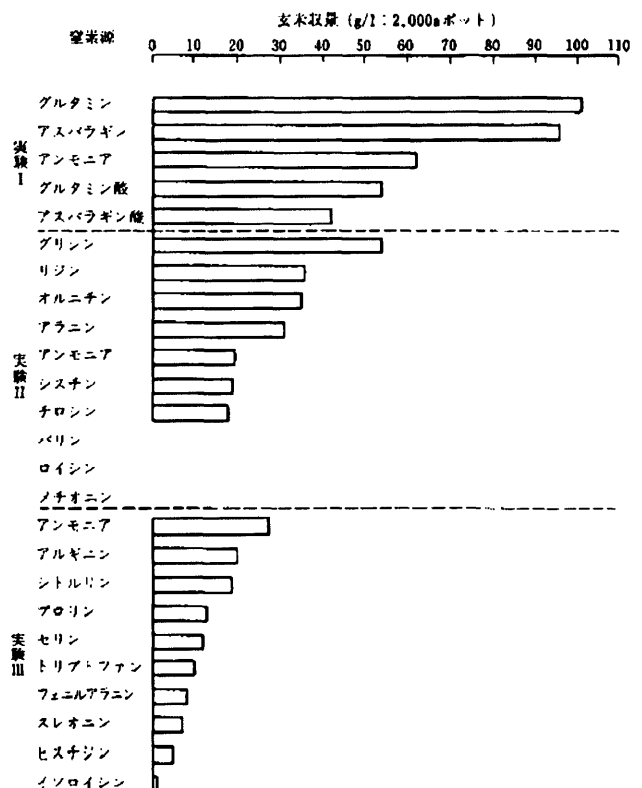


図2 各種アミノ酸を唯一の窒素源として水耕栽培したイネの玄米収量(森・内野: 1976)

森と西沢 (1979) は、アイソトープ (放射性同位元素) でラベルした硝酸、グルタミンおよびアルギニンを混合した水耕培養液でそれらの吸収を見ている (図3)。グルタミンとアルギニンは硝酸よりも効率的に吸収されていました。さらに、グルタミンとアルギニンは、そのままの化合物のかたちで吸収され、代謝されていくことも証明しています (Moriら : 1979)。

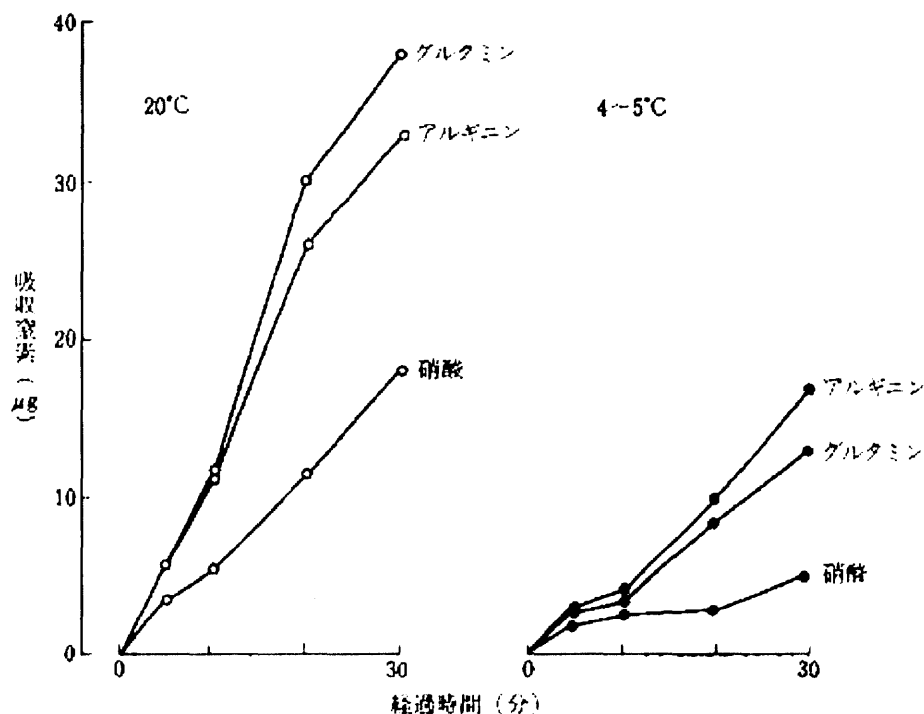


図3 アイソトープでラベルした硝酸と2種類のアミノ酸を等モル混合した水耕培養液からのハダカムギによる窒素の吸収 (森・西沢 : 1979)

## (2) アミノ酸などの有機化合物が植物に吸収されたという証明

農林水産省中国農業試験場 (当時) では、土耕の水稻とトマトを用い、放射性の窒素と炭素で同時ラベルしたアミノ酸を土壤に施用し、その吸収率を見ている (1992)。この実験では、アミノ酸中の窒素と炭素を同時ラベルすることで、アミノ酸のまま吸収された量と、土壤中で分解した結果によるアンモニアになってから吸収された量を分けて定量した点が注目されます。

水田に施用したアラニン、アスパラギン酸、グルタミン酸は、施用後1週間で分解、アミノ酸ではなくなり、その吸収率は、44、38、35%で、25、25、24%が土壤微生物に取り込まれたとしています。アラニン、アスパラギン酸、グルタミン酸、ロイシン、セリンのアミノ酸態窒素の吸収は、水稻が吸収した全窒素の10.8、15.3、12.3、24.4、11.2%であったとしています。また、トマトに施用したアラニン、アスパラギン酸、グルタミン酸、ロイシン、セリンのアミノ酸態窒素の吸収は、全吸収窒素の1.3、4.4、5.3、8.6、3.4%であったと報告しています。

原著者は、アミノ酸の窒素吸収は概して低いと結論していますが、量の多少はともかく、有機態窒素化合物であるアミノ酸が、土壤から根で吸収されたことの証明になっています。

兵庫県立中央農業技術センターの渡辺は、アイソトープでラベルした種々の有機化合物をトマトの葉と根から吸収させる実験をしています。ビタミンB<sub>1</sub>と塩化コリンは根から、多くの有機化合物は葉から吸収移行されやすいことを見ている (表1)。さらに、マルチコンパートメン

ト解析という手法を用いて、吸収後の代謝回転率を算出し、有機化合物も確かに植物の代謝系に組み入れられていることを明らかにしています。

これらの事実も、葉と根という器官の別はともかく、植物には有機化合物を吸収できる能力が備わっていることの証明の一つとなると考えています。

表 1 各種有機・無機物質の移行分布程度

供与方法 移行部位	葉面吸収			経根吸収	
	新葉	茎	根	新葉	茎
グルコース	3	3	4	1	1
酢酸	2	2	3	1	1
尿素	5	5	5	2	3
グルタミン酸	3	4	3	2	2
アロニン	2	2	2	1	1
ウラシル	4	2	2	1	1
ビタミンB <sub>1</sub>	2	2	1	5	5
アスコルビン酸	4	4	4	2	2
塩化コリン	4	5	5	5	5
ホスファチルコリン	0	1	0	0	0
2,4-D	1	2	0	1	1
リン酸	1	2	1	5	5
塩化カルシウム	0	0	0	5	5

### (3) 根から高分子化合物を吸収するメカニズム

西沢と森(1980)は、水耕栽培水稻に唯一の窒素源としてヘモグロビン(分子量65,000の蛋白質)を与え、その吸収機構を解明しています。図4に示したように根の細胞の一部がくびれ込み、細胞中の液胞に取り込まれることを発見しました。液胞中に取り込まれたヘモグロビンは、加水分解酵素によって分解され、植物の代謝系に組み入れられていくことを証明しています。すべての植物で、すべての環境下で、高分子化合物でも吸収利用しているとは考えにくいのですが、植物がそういった能力を生まれながらに持っているという事実注目したいと思います。

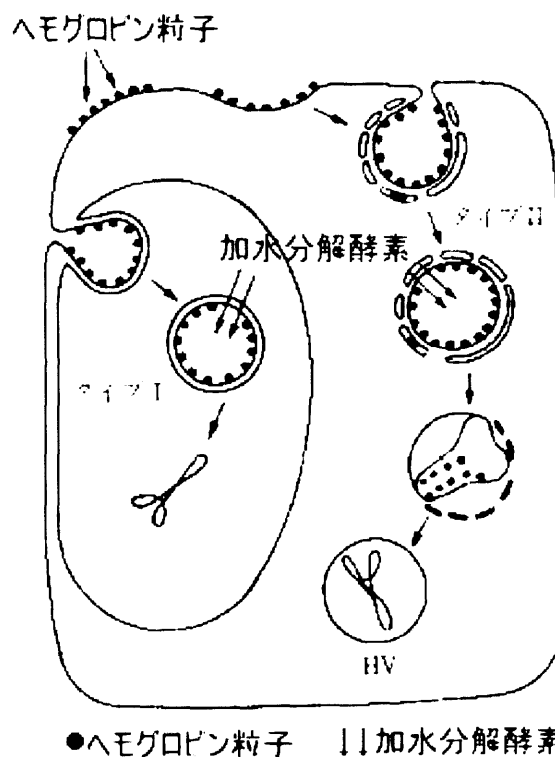


図4 水稻根皮層細胞によるヘモグロビン取り込み機構の模式図  
(西沢・森:1980)

### 3. 無機態窒素発現量だけでは説明出来ない

・・・有機態窒素を吸収している

#### (1) 土壌中の無機態窒素発現量だけでは説明できない事例が多数存在する

作物は主に土壌中の無機態窒素（アンモニアまたは硝酸）を吸収利用しています。作物の生育や窒素吸収量は、生育期間中に土壌に生成される無機態窒素量によって支配されていると考えられてきました。ところが、過去に実施された膨大な数の試験研究成果には、無機態窒素生成量が少ないにもかかわらず、吸収窒素量が多い、といった成績が多数見受けられるのです。茨城県農試（1998）では、有機物に富む表層腐植質黒ぼく土で、ニンジン栽培を行いました。栽培期間中の土壌溶液中の硝酸濃度を測定したところ、無窒素区では施肥区の1/10～1/20の濃度で推移していました（データ省略）。このような条件にも関わらず、無窒素区の収量は施肥区の81%、窒素吸収量は53%にも及んでいます（データ省略）。このとき、ニンジンは土壌中の何らかの有機態窒素を吸収していたと考えられるのです。

また、和歌山県農試（2000）では、3種類のぼかし肥（内一つは弊社バイオキング）と速効性の硝安、緩効性の被覆肥料を用いてコマツナを栽培しました。栽培期間中の土壌溶液中無機態窒素濃度は、硝安区が最も高く、被覆肥料区は、収穫1週間前まではぼかし肥区と同等または高い濃度で推移しました。コマツナの窒素吸収量は、油粕Vrぼかし肥区が最も高く、他の2種類のぼかし肥も硝安と同等でした。被覆肥料区の窒素吸収量が最も低く、これは収穫直前の無機態窒素の濃度低下に起因すると考えられます。ところが、収穫直前の無機態窒素濃度がさらに低下した動物ぼかし肥区の窒素吸収量は、被覆肥料区より20%も高くなっています。つまり、ぼかし肥区のコマツナの窒素吸収量は、単に土壌中の無機態窒素量や緩効的な肥効から説明することは難しく、その窒素源として無機態以外の形態の窒素をも考慮する必要があると思われれます。

表2 肥料の種類の違いと土壌溶液中の無機態窒素およびコマツナの窒素吸収量

試験区*	新鮮重 (g 株 <sup>-1</sup> )	窒素吸収量 (mg 株 <sup>-1</sup> )	土壌溶液中の無機態窒素濃度の推移 (mg L <sup>-1</sup> )			
			6月19日	6月30日	7月8日	7月15日
油粕山土ボカン	14.1	36.7	21.8	22.5	21.8	23.0
油粕 Vr ボカン	16.7	42.2	28.1	29.8	21.2	16.8
動物ボカン	17.5	37.1	15.1	16.5	17.0	6.3
硝安	16.6	37.6	42.3	81.2	42.6	20.7
被覆リン硝安カリ	13.4	31.3	28.9	33.1	25.3	8.1
無窒素	6.5	13.8	20.2	14.6	2.4	0.7

和歌山農試<sup>19)</sup>より抜粋。

\* 施肥：平成9年6月16日、播種：6月24日、収穫：7月15日、施肥量：20 g N m<sup>-2</sup>。

次項では、土壌有機態窒素を吸収利用する作物があることを報告した松本らや山縣らの研究を紹介し、有機態窒素の給源とその吸収メカニズムについて考えてみたいと思います。

(2) 有機物施用下での窒素吸収量の作物間差

最初に紹介したいのは島根県農試の松本ら(1999)の非常に興味ある研究結果です。比較的分解しにくいと考えられる稲わらと米ぬかの4:1混合物(N:0.25%、C/N:19)を施用し、種々の野菜を栽培しました。図5に示したように、栽培期間中の土壌中の無機態窒素濃度は終始無施用区で高くなっています。反面、アミノ酸態や蛋白態の窒素は施用区で高くなっています。このような条件で28日間栽培された野菜の窒素吸収反応は、野菜の種類によって顕著な違いを見せています。ニンジン、チンゲンサイ、ホウレンソウの窒素吸収量は、稲わら・米ぬか施用区で多く、ピーマンとリーフレタスの窒素吸収量は無施用区で多くなっています。ピーマンとリーフレタスは、土壌中の無機態窒素濃度を反映したものと考えられます。その後、ニンジン、チンゲンサイ、ホウレンソウは、土壌中の有機態窒素(実は蛋白態窒素)を積極的に吸収利用したことが明らかにされました。

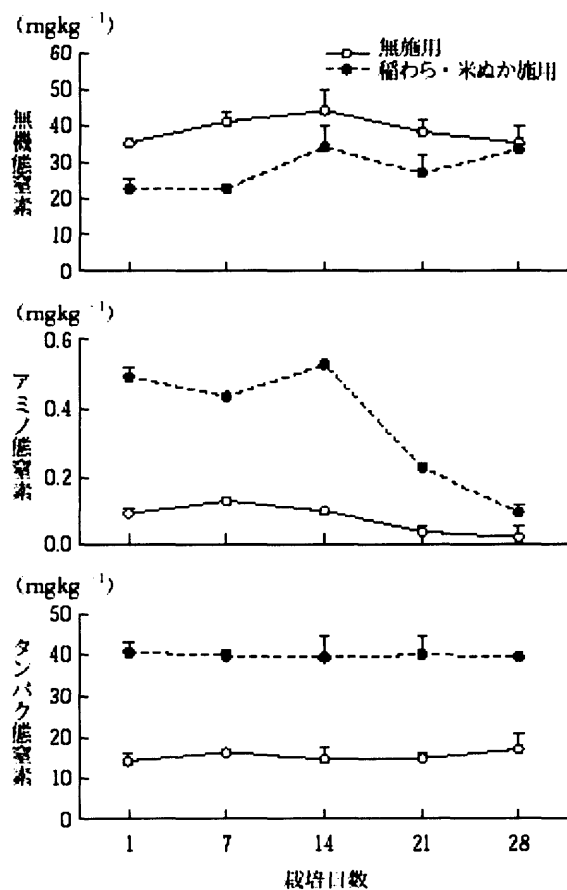


図5 稲わら・米ぬか(4:1)混合物施用土壌の栽培期間中の形態別窒素濃度 (松本ら1999)

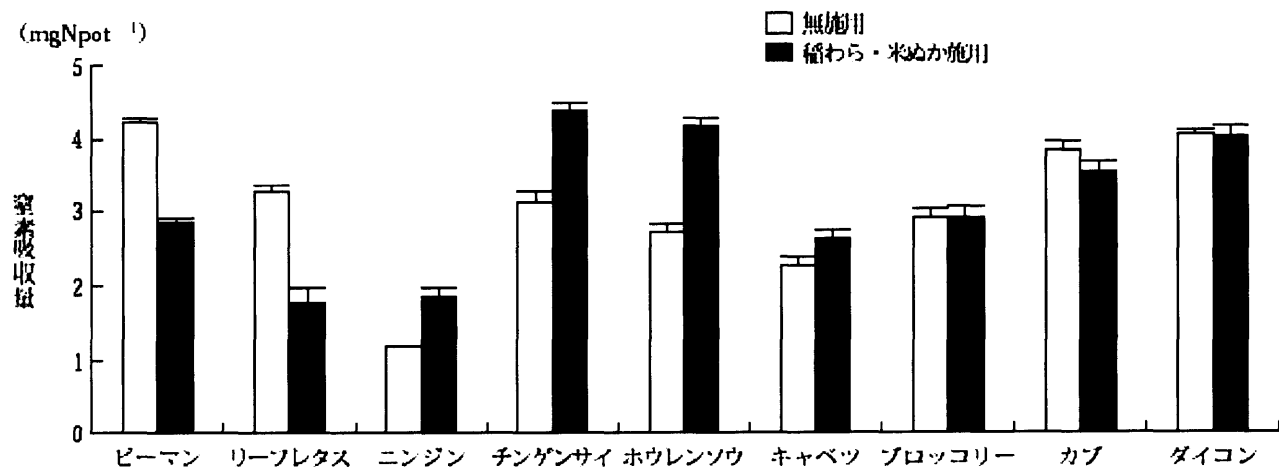


図6 稲わら・米ぬか(4:1)混合物施用土壌で栽培した野菜の窒素吸収量 (松本ら1999)

松本ら (1999) は稲わら・米ぬか混合物より窒素供給能の高いナタネ油粕でも同様な結果が得られました (図7)。ピーマン、リーフレタスでは、ナタネ油粕より硫安の方が窒素吸収量が多くなっています。ところが、ニンジン、チンゲンサイ、ホウレンソウでは、ナタネ油粕の方が多くの窒

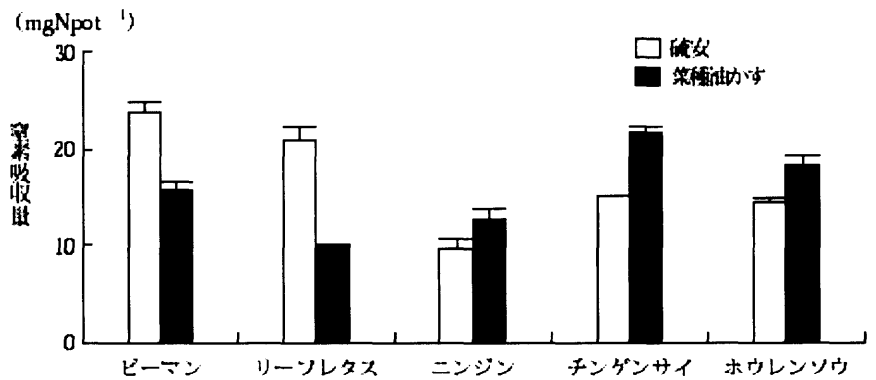


図7 ナタネ油粕施用土壌で栽培した野菜の窒素吸収量 (松本ら1999)

素を吸収しています。この場合も、稲わら・米ぬか混合物施用土壌と同様な特定の蛋白様窒素化合物を吸収していることが分かっています。

農林水産省農業環境技術研究所の山縣ら (1996) は、米ぬかと稲わらの4 : 1混合物を施用し、圃場で陸稲、トウモロコシ、ダイズなどの作物を栽培しました。米ぬか・稲わら混合物を土壌に添加し培養した時、土壌中の硝酸態窒素濃度は、培養100日目まで無添加区より低く推移していました (図8)。米ぬか・稲わら混合物施用区のトウモロコシ、ビートの窒素吸収量は、無施用区と差がないか、むしろ減少していました。ところが、イネやバレイショでは、施用区の窒素吸収量が多くなりました。そこで、翌年トウモロコシとイネを使って追試を行い、図9の結果を得ました。トウモロコシでは差がないのに、イネでは、硫安施用の有無に関わらず、米ぬか・稲わら混合物施用区の窒素吸収量が多くなりました。さらに、山縣らはポットでも同様の実験を行い、根域の広さが窒素吸収量に影響したのではないことを確かめています。

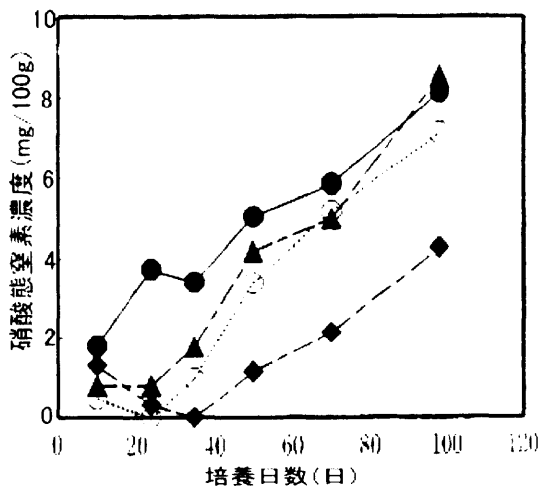
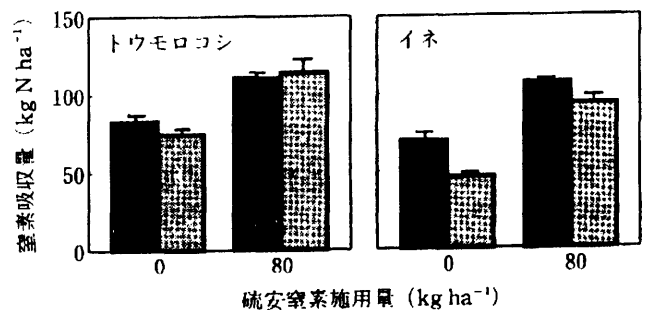


図8 米ぬかと稲わら施用土壌を培養した時の土壌中硝酸態窒素濃度  
●無添加 ▲米ぬか ◆稲わら  
○稲わら・米ぬか



第8図 「稲わら入り米ぬか」がイネ、トウモロコシの窒素吸収量に及ぼす影響 (圃場試験, 1993年8月18日, 播種後83日, 「稲わら入り米ぬか」施用後104日)  
■「稲わら入り米ぬか」施用区, ▨無施用区。縦棒は標準誤差 (n=3)。



### (3) 土壤中の蛋白様化合物の直接吸収

前項で紹介した有機物施用によって窒素吸収量が増加する要因について考察してみます。まだ十分に理解されていませんが、阿江ら(2000)の解説が参考になります。土壤中のアミノ酸濃度は稲わら・米ぬか混合物やナタネ油粕の施用で増加しています。ツンドラのような得意な環境条件下で生育するスゲは、好んでアミノ酸を利用するし、森林地帯の樹木も無機窒素よりアミノ酸を好んで吸収すると報告されています。しかし、前項の実験で得られたアミノ酸濃度は、窒素吸収量の増加分を説明するにはあまりにも少ない量です。そこで、有機物施用によって顕著に増加する蛋白様窒素(リン酸緩衝液で抽出される)の直接あるいは間接的な利用を考える必要があります。

では、どのような機構でこの蛋白様窒素化合物を利用するのか?。山縣ら(1997)は、蛋白質をアミノ酸に分解する酵素、プロテロテアーゼの活性を根圏で比較し、有機態窒素に対する反応が異なる作物間に大きな差がないとしています。ところが、図10に示したように機態窒素を吸収すると思われるイネでは、トウモロコシに比べ、この蛋白様窒素化合物の濃度が有意に低下しています(Yamagataら1999)。

土壤にリン酸緩衝液で抽出される、土壤微生物由来と考えられる蛋白様化合物が集積されることは、以前樋口ら(1981・1982)によって指摘され、土壤の可給態窒素の給源であると考えられていました。最近、Matsumotoら(1999)によって再確認され、有機物が施用されると、土壤中に分子量約8,000の均一な蛋白様化合物が生成されることが証明されました。この化合物は、有機物が土壤中で分解される時、微生物に取り込まれ、あるいは再放出される過程で生成されると考えられています。おそらくは主に細菌に由来するだろうと考えられています。

Matsumotoら(2000)は、ナタネ油粕施用土壤と無機成分だけの水耕栽培で育てたチンゲンサイとピーマンの導管(根から吸収された養分や水の通り道)液を調べました。チンゲンサイの導管液には、土壤から抽出される蛋白様窒素化合物と同一と考えられる物質が流れていることが分かりました(図11)。

さらに、Matsumotoら(2000)は、このリン酸緩衝液で抽出される蛋白様窒素化合物を含む無菌水耕培養液でチンゲンサイ、ニンジン、ピーマンを育ててみました。すると、ピーマンでは窒

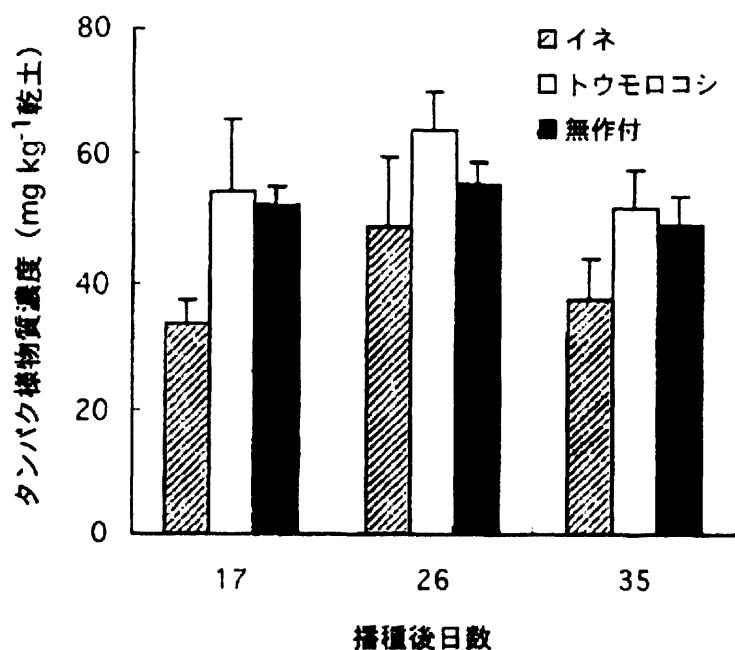


図10 稲わら・米ぬか混合物施用土壤で栽培したイネとトウモロコシ根圏土壤中のリン酸緩衝液で抽出される蛋白様窒素化合物の濃度 (Yamagataら1999)

素吸収量の増加は認められませんでした。が、チンゲンサイとニンジンでは窒素吸収量の増加が認められ、直接吸収することが確かめられました。

土壌に生成される分子量約8,000の蛋白様化合物の実体についても種々の検討がなされています。この化合物は、そのアミノ酸組成から微生物由来であると推察されており、鉄やアルミニウムと結合、土壌に吸着された難溶性の物質で、無機化窒素の給源として存在していると考えられています。しかし、イネ、チンゲンサイ、ニンジンなどがこれをどの様にして可溶化し吸収しているかについては、いくつかの仮説の提唱にとどまっております、今だ解明されてはいません。まず、土壌からこの蛋白様化合物を溶解・遊離させなければなりません。可能性としてはいくつか考えられていますが、今のところ確証はありません。次に、可溶化した化合物を細胞内に取り込まなければなりません。これには、前述したヘモグロビン取り込み機構が考えられますが、ヘモグロビンより遙かに小さな分子量の物質の取り込みに同じ機構が使われているかどうか疑問も残ります。今後の研究に期待したいところです。

#### 4. あとがき

今後も植物における”無機栄養説”は、常識として生き続け、さらに学問・技術が進歩してもその基本は変わらないと思われまます。しかし、松本や山縣らのグループは、常識であった”無機栄養説”だけでは説明できない事例が数多く存在することを指摘しました。さらに、その後の精力的な研究によって、新たな視点から植物の有機吸収を明らかにしていきました。森らのグループは、有機吸収研究の初期の時代にあつて、植物栄養の側面から研究しました。

研究者の努力によって、我々は有機吸収の新たな事実を知らしめられました。反面では、有機吸収の得意な植物と不得手な植物が存在することも知らされました。もちろんすべての農作物で確かめられたわけではありませんが、何がなんでも有機とは言えないかもしれません。今回紹介した研究事例は普遍的事実としての確固たる基盤が確率されたわけでもありません。しかし、今

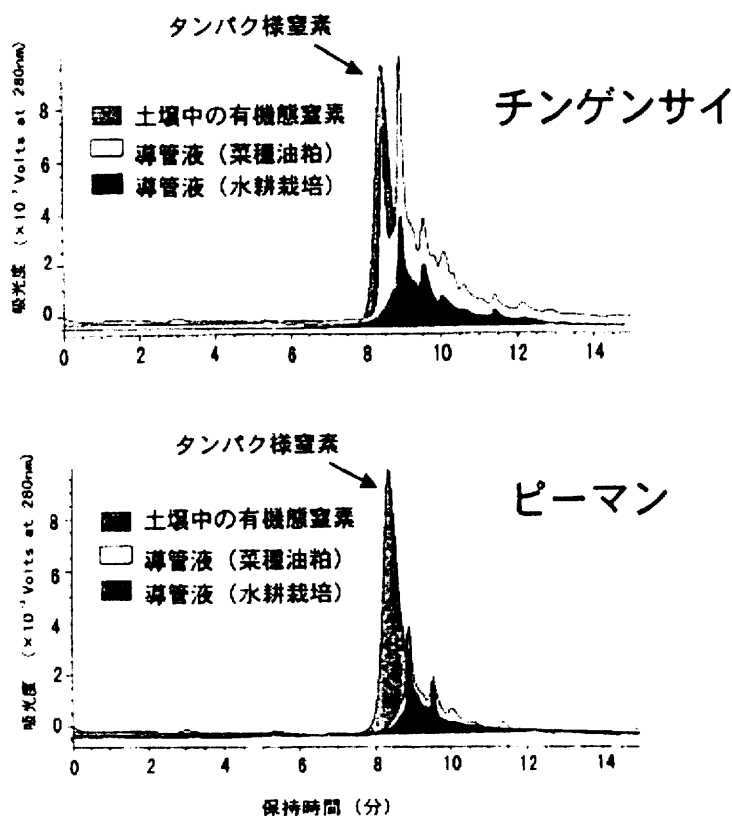


図11 チンゲンサイとピーマンの導管液中の蛋白様窒素化合物 (Matsumotoら2000)

後施肥や養分吸収を考える上で、無機態養分だけでなく、有機態養分をも考慮する必要があると言っても過言ではないと思われます。

有機農業全盛の世にあって、実は有機のことは全然分かっていません。民間には木酢液利用や黒酢農法など教科書に書かれた事象だけでは説明できない農法が多数あります。おそらく、そのすべてが真に有効な農法ではないでしょうが、新たな視点から眺めることで解明され、我々の武器になるかもしれません。少なくとも、その農法を実践している人には効果が確認されているから…。今後研究者・技術者に課せられた課題はたくさんあります。いつか、有機の問題を统一的に理解し、整理出来る日が来ることを願って止みません。

昨年9月、日本で最初の狂牛病発生が確認されました。いわゆる肉骨粉をえさに混ぜたことが伝染の原因だと指摘され、忘れもしない10月4日から動物性有機肥料が全面的に禁止されました。その後、国内品に限定して解禁されましたが、需要の大半を頼る輸入品は禁止されたままです。有機農業の将来に不安を感じる状況が続いております。

狂牛病が人にも感染するらしいことが発見され、さらに不安が広がっています。病原はプリオンと呼ばれる異常蛋白質だそうです。仮に、異常プリオンを含んだ肉骨粉が畑に施されたとしましょう。この異常プリオンが作物に吸収され、収穫部位に集積し、それを食べた人が発病する可能性がどの程度あるのでしょうか。

プリオン蛋白自体は、牛にも、人にもあるそうです。人の正常プリオンは、分子量27,000で、245個のアミノ酸残基からなっているそうです。ところが、何かの都合で、恐らく神様の悪戯で立体構造に変化が生じ、脳に障害を起こす異常プリオンに変わったということです。このほんの少し構造が変わったことで非常に安定な化学物質に生まれ変わりました。乾燥した脳の中で2年以上も生きていく(?)そうです。蛋白加水分解酵素にも耐性を示すそうです。

異常プリオンは、土壌中でどの程度の時間で分解されるのか全く分かっていません。p4でみたヘモグロビン取り込み機構を使えば分子量27,000の異常プリオンは根に吸収されると思われます。根細胞に取り込まれたとして、液胞中で加水分解されるか？これはちょっと無理かもしれません。しかし、異常プリオンは、正常なプリオンに接することで自己の増殖を図るそうです。その後、高い加水分解耐性で生き残っていくと言うことです。微生物である酵母にも概念的にはプリオンを含んでいるそうです(概念的といっても素人なので分かりません)。植物細胞にもプリオンが含まれていたとしても、人に病気を起こす異常プリオンが増殖できるかどうかは、はなはだ疑問です。また、根端細胞は短い時間でどんどん更新されています。西沢・森モデルや米沢による窒素代謝モデルを見れば、液胞中で消化されるまでそのままのはずです。そのうちに根細胞自体が更新される可能性があります。さらに、異常プリオンの増殖には少なくとも数年、あるいは数十年を要すると言われています。作物の一生は、果樹などの永年作物を除けば、せいぜい1年です。こんな風に考えてみると、全く不安がないとは言えませんが、神経質になる必要はないように思えてきます。日本で1年間に95,000人が、タバコが原因で死んでいるそうです。変異型クロイツフェルト・ヤコブ病のリスクが0.001人だそうです。専門の先生がこんな事を言っています。狂牛病が怖いからレストランで野菜を食べる。禁煙ルームで牛肉を食べるより、喫煙コーナーで野菜を食べる方がよっぽど危険だと。異常プリオン入りトマトを食べて死ぬリスクは…？