

●特集 植物に対する代謝栄養——その1

高等植物(とくに大豆)
における
アラントインの挙動石塚潤爾
星 忍
北海道農業試験場

著者らは、人為的に生育を調整することが難しい作物であると見られている大豆を研究対象に選び、子実収量を、施肥管理法の改善によって向上させることが容易でない理由を、大豆の窒素代謝の特異性を明らかにすることによって知ろうとしてきた。その研究の過程で得られた知見を材料にして、大豆の窒素代謝の特性について私見をとりまとめて見たい。

大豆の栄養生長の規制要因

作物の栄養生長を促進させるためのもっとも簡単な方法は、窒素質肥料を多用してみることであるが、一般的には、窒素を多用すればするほど体内の窒素濃度が上昇し、茎葉が繁茂する。

空中窒素を固定、利用している大豆も、窒素の多用により栄養生長が促進される点では、その例外ではない。しかし、茎葉の窒素濃度については、稲や麦と異なり、特徴的な推移が観察される。

すなわち、生育中間(北海道では開花始め頃)以後、窒素施用量による体内窒素濃度の差がなくなり、むしろ窒素施用量の少ない個体で高濃度を示す場合さえある。

この特徴的な現象は、遺伝的に根粒をつけない系統の大豆「A62-2」、「T201」などでは認められず、これらの系統では、窒素施用量が多いほど窒素濃度が高く、生育も旺盛である。

したがって、普通の大豆に見られる前述の特異的現象は、根粒の着生によってもたらされたものと考えることができる。

窒素を多用すると根粒の着生は抑制され、寄主の根粒による、固定窒素に対する依存度は低下する。

かりに、施肥窒素と固定窒素の形態に相違があり、その生理的役割にも相異があるとすれば、すなわち、施肥窒素が固定窒素より、栄養生長の窒素源として有効であるというような差があ

るならば、茎葉の全窒素濃度に差がなくとも、窒素施用量が多いほど、栄養生長量が大きくなるという前述の特異的な現象は説明されやすい。

また、窒素施用量が等しい根粒非着生系統と着生系統について全窒素濃度を比較すると、非着生系統では明らかに低い、栄養生長量には差が少ない。このような事実は、固定窒素と施肥窒素の生理的役割に相異があることを予想させる。

しかし、近年、根粒の窒素固定で最初に検出される安定な化合物が、アンモニアであることが明らかにされている。

施肥窒素の大部分が硝酸態として吸収され、また、アンモニア態と硝酸態の窒素が、太豆体内で全く異なる生理的役割を果しているとは仮定するならば、各々施肥窒素($\text{NO}_3\text{-N}$)と固定窒素($\text{NH}_3\text{-N}$)に対する依存度が異なることによって、当然生育相にも差が現れる筈である。

しかし、この仮定は硝酸が作物体内で還元され、アンモニアを経て有機化されることを考慮するならば、簡単には同意できない。

そこで著者らは、固定窒素と施肥窒素には生理的役割に相異があるのではなく、寄主の組織に入ってから同じように代謝され、栄養生長に直接関与する窒素化合物と栄養生長とは、全く無縁な貯蔵形態の窒素化合物とに取り込まれ、その両者への取り込みの割合が、根粒の着生状況により増減するとの作業仮説を立てた。

すなわち、窒素施用量を減ざると根粒の着生が促進され、施肥窒素に対する依存度は低下し、栄養生長に関与する形態の窒素化合物濃度が減少し、逆にそれと無関係な貯蔵形態の窒素化合物の濃度が上昇する。

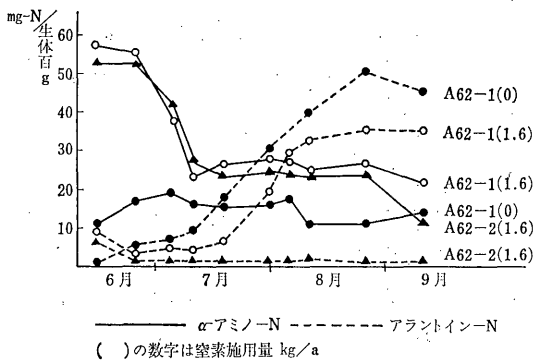
そのため全窒素濃度が高いにもかかわらず、栄養生長が抑制された形を取ると推定した。

この仮説を立証するために、大豆の茎葉中の遊

離窒素化合物濃度の推移を調査した。

その結果、根粒の着生が良好な場合にはアラントイン濃度が高まり、窒素の多用により根粒の着生が抑制されると、その濃度は低下するが、アミノ酸濃度が著しく高まることが明らかとなった。

第1図は「A62-1」(根粒着生系統)と「A62-2」(根粒非着生系統)を供試し、アラントイン-N、アミノ-N濃度の推移を示したものであるが、この図から、アラントイン濃度は根粒の着生状況により決定され、アミノ-N濃度は窒素施用量により左右されることがうかがえる。



第1図 大豆茎のアラントイン、アミノ-N濃度の推移

このように、根粒着生状況や窒素施用量により、遊離窒素成分の組成は大きな影響を受けるが、このことが栄養生長にどのように反映しているかを数字で示すため、窒素用量試験圃場の大豆を生育時期別に採取し、栄養生長の相対生長率⁽¹⁾を算出、また各種遊離窒素成分の濃度を測定し、両者の相関係数を求めた。

大豆の窒素栄養条件が、相対生長率に反映しているとするならば、それは着蕾期から結莢期までの期間に限られ、それ以前は肥料の濃度障害、それ以後は個体間競合や登熟の進行に伴って、窒素栄養条件以外の要因の影響が大きくなると考えられる。そこで、着蕾期から結莢期までの期間の計算値を第1表に示した。これによると、相対生長率とα-アミノ-N、硝

酸-Nとは正の相関、アラントイン-Nとは負の相関を示す。

アミノ酸は栄養体蛋白合成の素材であり、栄養生長に直接関与すると考えられるので、その濃度と相対生長率との間に、正の相関々係があることは当然と思われる。

前述のように、圃場の大豆に窒素を多用した場合、栄養生長が促進されるのは、アミノ酸濃度が高まることと関連がある。

硝酸-Nは茎葉で還元されて、容易にアミノ酸合成の窒素源となると考えられ、相対生長率と正の相関があることは予想されたところであるが、アミノ酸ほど顕著ではない。

これに対して、アラントイン濃度と相対生長率との相関が負であることは、大豆茎で多量に集積するアラントインが貯蔵形態の窒素であって、容易に分解して、栄養体蛋白の合成の窒素源となっていることは、考えにくいことを示すものである。

高等植物におけるアラントインの生理的役割

植物におけるアラントインはアמידなどと同様、窒素の貯蔵形態であり、光合成産物の供給に対して、窒素の供給が過剰な場合に生成、集積されるものである。また、アンモニア毒性に対する解毒作用の産物の一種であるとの見方もある。

Mothes らは、切り取ったコンフリーや小豆の葉に硝酸アンモニアを吸収させ、暗所に放置した場合にアラントインの生成を認めたが、明所ではこの現象は認められなかった。このことから、光合成の抑制と窒素の過剰供給が、アラントインの集積をもたらしたものと考えた。

さらに、この葉組織中の変化を詳細に調査し、最初にグルタミンの濃度が上昇し、つぎにはアスパラギンの濃度が上昇、さらに時間が経過すると

期間	部位 成分	葉 身			茎		
		硝酸-N	α-アミノ-N	アラントイン-N	硝酸-N	α-アミノ-N	アラントイン-N
7月1日～7月10日		0.24	0.39	-0.33	0.59	0.70	-0.11
7月10日～7月23日		0.56	0.73	-0.21	0.66	0.83	-0.17
7月23日～8月6日		0.32	0.43	-0.10	0.13	0.46	-0.69

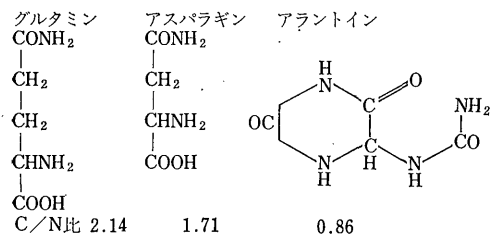
第1表 相対生長率と各種窒素成分濃度との相関係数

註1. 相対生長率 = $\frac{\text{Loge}(w_2/w_1)}{t_2-t_1}$

w₁: 調査時 t₁ の茎葉重
w₂: 調査時 t₂ の茎葉重

アスパラギンが減少し、それに代ってアラントイン濃度が高まることを明らかにした。

さらにそれが最高濃度に達した後に、アンモニア濃度の上昇を認め、この一連の変化から、アラントインが植物のアンモニアや毒性に対する解毒作用の産物であり、下記のように、その C/N 比がもっとも小さいことから推して、もっとも炭素源が欠乏した時に生成されるものであると考えた。



かえでやコンフリーでは、冬期間、根に多量のアラントインを集積しており、春にはこれを地上部に送り込み、新葉展開のための窒素源として分解、利用している。秋、落葉前に再びアラントインの形で根に貯蔵される。

これは葉が次第に生理的機能を失ない、老化が進むと蛋白質が分解し、構成アミノ酸の炭素鎖もエネルギー源として消費され、アンモニアが遊離されると考えられるが、このアンモニアが、解毒機構の働きにより、アラントインに再成され、貯蔵器官である根に集積されたものと説明することができる。

正常に生育している大豆のアラントイン集積量は、根粒着生状況に左右され、また、根粒非着生系統の大豆では著るしく少ないことなどから、アラントインの生成には根粒が何らかの形で関与し、根粒の影響をもっとも大きく受けると予想される根が、主な生成の場であると考えられる。

このことは、茎を、根ぎわから切断した大豆の、切り株の溢液のアラントイン濃度が高いことから裏付けられる。

Mothes らの考え方によれば、大豆根におけるアラントインの生成が、根粒の着生によって促進される現象は、根粒菌が寄主の光合成産物を消費し、固定窒素を供給することにより、窒素の過剰現象が出現するためであるということになる。

前述のように、根粒が多量のアンモニアを供給

しているとすれば、アラントインの生成は、解毒作用が働いた結果であると見ることもできる。このような可能性は2~3の状況証拠によって裏付けることができる。

たとえば、大豆茎を切断し、72時間にわたり溢液のアラントイン濃度の推移を調査したところ、根粒着生系統大豆では、終始、高濃度で経過した。

非着生系統では、切断直後の溢液のアラントイン濃度は著しく低くかったが、しだいに上昇し、60時間前後で、根粒着生系統のレベルまでに達した。

この現象は、茎葉部の切除により、根への光合成産物の供給が停止するが、土壌からの窒素の吸収は継続するため、窒素の過剰供給となり、貯蔵形態であるアラントインが生成されたものと説明することができる。

また、水耕栽培で、アンモニアを単一の窒素源として生育させた大豆では、硝酸を含む培地で生育させた大豆よりもアラントイン濃度が高く、根の糖濃度が低く、全窒素濃度が高い。

圃場での窒素用量試験で、大豆根の全窒素濃度は根粒着生が良好で、アラントイン集積量の多い個体ほど高い。これらの調査結果は、大豆根におけるアラントインの生成が、根粒による光合成産物の消費と、根の特定部位（たとえば根粒着生箇所）に対する窒素の過剰供給の結果であることを示すものと思う。

したがって、前述の小豆、かえでやコンフリーと大豆のアラントインとでは、それぞれ生成の場は異なるけれども、窒素の貯蔵形態であり、アンモニアの解毒作用の産物であると考えられる点では、差がないと見るべきである。

大豆のアラントインは、莢が形成されると速やかに莢に移動し、莢殻のアラントイン-Nが、全窒素の50%以上の濃度に達することから推して、栄養生長の窒素源としてよりも、子実蛋白の形成に重要な役割を果たしていると思われる。

アラントインは過剰な窒素を一時貯蔵し、多量の窒素の供給が必要な器官にすみやかに移行し、分解利用されるものであるが、かえでやコンフリーでは、そのような器官は春、新葉展開時の葉であり、大豆では莢であるということになり、分解

の場は異なるけれども、生理的役割には差がないと見られる。

アラントイン濃度の調整法

大豆の栄養生長は、体内の窒素成分組成に左右されると考えてきたが、今のところ、これを生育の途中で、任意にコントロールすることはできない。

冷涼な気象条件下の、北海道の大豆作で要求されている初期生育の促進を、多量の窒素施肥によるアミノ酸濃度の上昇によって実現させ、開花期頃からは茎葉のアミノ酸濃度を下げ、アラントイン濃度を高めて、過度の栄養生長を抑制しようとする試みは成功していない。

それは、圃場条件でアラントイン濃度を高めるための確実な方法としては、根粒の着生を促進すること以外には見あたらないためである。しかし、根粒の着生をうながす以外に、アラントイン濃度を高める方法が全くない訳ではない。

水耕や土耕ポット栽培の大豆に、生育抑制剤(BCB, CCC)を与えて、アラントイン濃度を上昇(2倍)させることができ

る。また、圃場栽培の大豆に対する窒素の追肥は、第2図に示されるように、追肥時期が早ければアミノ酸濃度を高めるが、遅ければ遅いほど、アラントイン濃度の上昇に働き、アミノ酸濃度に対する影響は小さくなる。遅い追肥は、基肥や早い追肥のように栄養生長を促進しない。

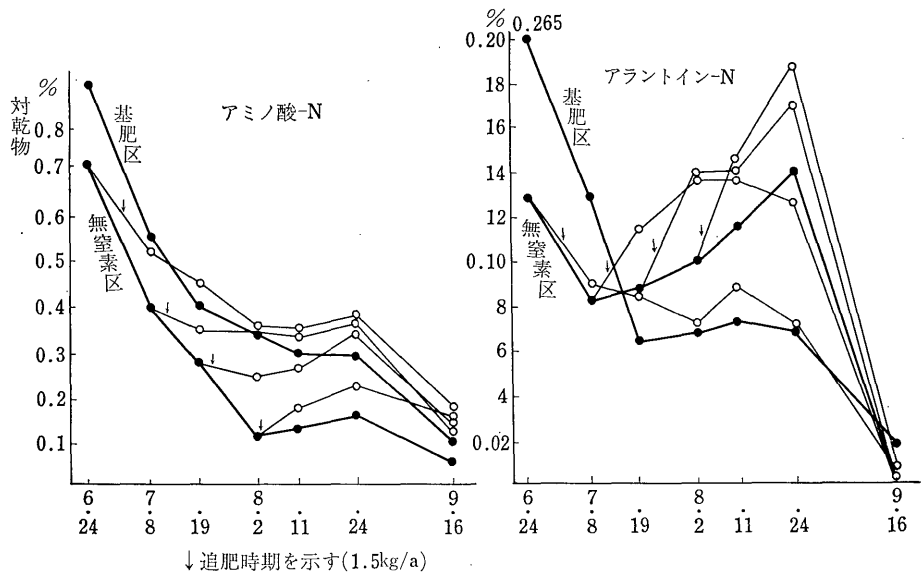
これらの事実、アラントイン濃度の上昇と生

育の抑制との間に、密接な関連性があることを予想させるが、両者の因果関係については明らかでない。

生育抑制剤により生育が抑制された場合、行き場のなくなった窒素が、アラントインの形で貯蔵されたと見る事ができるし、栄養生長を停止し始めた頃の遅い追肥は、窒素の過剰供給となり、アラントインの生成となったと見る事ができるからである。

おわりに

微生物などでは、アラントインがプリン核の酸分解の産物であることが、すでに確定しており、分解経路についてもほぼ明らかになっている。しかし、高等植物におけるアラントインの生成、分解の機構については、ともに未解決である。



第2図 窒素追肥による大豆茎のアミノ酸およびアラントイン-N濃度の変化

したがって、大豆のアラントインが他の植物と異なり、茎葉では分解利用されにくく、子実蛋白の形成に多量に必要な窒素を、栄養生長を過度に促進しない形で貯蔵するためのものであると考えているが、なぜそうなるかは、今のところ説明できない。