

摘 要

有機質肥料の効果解明への第一歩として、有機態窒素の無機化過程で必ず生成されるアミノ酸の植物による直接利用について、植物へのアミノ酸直接吸収と、吸収したアミノ酸の植物体内での利用経路について検討した。

1. 有機質肥料の植物別施用効果の解析

- 1) 有機栽培がよく行われる植物について、数種類の有機質肥料の効果調べのために栽培試験を行った。栽培試験の結果、有機質肥料の効果は植物の種類により大きく異なり、イネ、コムギ、チンゲンサイは有機質肥料の施用効果が高く、キュウリ、トマト、ピーマンでは低かった。また根系の発達も、地上部同様、植物や有機質肥料の種類で大きく異なり、特にイネとコムギでは有機質肥料を施用すると根系も非常によく発達した。
- 2) 土壌の無機態窒素量と植物の窒素吸収量を比較すると、キュウリでは無機態窒素量と窒素吸収量に高い相関がみられたが、イネ、チンゲンサイでは相関はなかった。特に、有機質肥料施用区では無機態窒素施用区より生育期間を通しての土壌の無機態窒素量が少ないにもかかわらず、イネの窒素含有量が多いという結果が得られ、イネが無機態窒素のみではなく、有機態窒素をも吸収して生育していることが示唆された。

2. アミノ酸を単一窒素源とした栽培におけるアミノ酸の種類が生育に与える影響の解析

- 1) タンパク質を構成するアミノ酸 20 種類を窒素源として、5 種類の植物(イネ、コムギ、チンゲンサイ、ダイズ、キュウリ)を無菌的に栽培した。その結果、ダイズはアミノ酸の種類により、生育に大きな差は見られなかったが、イネ、チンゲンサイ、コムギ、キュウリでは一部のアミノ酸が無機態窒素と同等の生育を示す一方で、アミノ酸によっては強い生育阻害を引き起こすなど、生育に対して正負の大きな影響が見られた。イネ幼植物で無機態窒素以上の生育を示したのはグルタミンで、無機態窒素とほぼ同等の生育がアラニン、アルギニン、アスパラギン酸、アスパラギン、グルタミン酸、グリシン、プロリンで得られた。逆にトリプトファン、ロイシン、バリン、チロシン、メチオニン、システイン、イソロイシン、リジン、フェニルアラニンでは強い生育阻害が見られた。

2) 根系発達に関してもアミノ酸の影響が強く見られた。イネでは、グルタミン、アスパラギンの施用で種子根や側根の生長が旺盛になった。本結果より、植物によってはアミノ酸を窒素源としての生育が可能であり、無機態窒素以上の生育も可能であることが示された。また生育がよかったアミノ酸はいずれも植物体内に比較的多く含まれるアミノ酸であることから、植物がアミノ酸を直接吸収し、速やかに代謝、利用していることが予測された。

3. アミノ酸の直接吸収の証明、吸収過程のリアルタイムイメージングおよび吸収速度、特性の解析

- 1) イネ幼植物を用い、アミノ酸の直接吸収の証明を試みた。地下部に加え、地上部でも二重標識グルタミンの存在が確認されたこと、栽培後の溶液中には無機態窒素や他のアミノ酸などが検出されなかったことから、溶液中のグルタミンは根から直接吸収されることを明らかにすることができた。
- 2) アミノ酸の吸収過程や吸収部位を検討するため、植物体中の物質動態を非破壊的にリアルタイムで画像化するリアルタイムオートラジオグラフィシステムを用い、連続的なアミノ酸吸収のイメージングをおこなった。イネの根が溶液中のグルタミンやアラニンを吸収する過程を撮影し、画像解析から、アミノ酸の吸収及び利用活性が主に根端部分において高いことが示された。
- 3) アミノ酸の吸収は膜輸送を介していると考えられることから、グルタミンとアラニンの溶液濃度を変えた吸収実験を行った。吸収速度はミカエリス・メンテン式にあてはまり、グルタミンの K_m 値は $199.7 \mu\text{M}$ 、 V_{max} 値は $2.9 \mu\text{mol/g/h}$ 、アラニンの K_m 値は $54.0 \mu\text{mol}$ 、 V_{max} 値は $1.2 \mu\text{mol/g/h}$ であった。
- 4) アミノ酸は、 $10 \mu\text{M}$ 以下という低濃度でも積極的な吸収を示したことから、土壌中のアミノ酸が微量な場合でも吸収できる可能性が示された。
- 5) 植物がどのような条件でこのアミノ酸吸収機構を発現しているかを検討するため、異なる窒素環境(グルタミン、 NH_4^+ 、無窒素)で生育したイネ幼植物のグルタミン吸収を測定した。その結果、いずれの処理においても減少率、吸収量に差はみられず、グルタミン吸収に関与する能動輸送のシステムは、窒素欠乏や根圏のグルタミンに応答して発現するのではなく、常時発現しているものと推察された。

4. 吸収したアミノ酸の代謝と植物体内の蓄積分布の解析

- 1) イネ幼植物は、吸収量に差はあるがいずれの種類のアミノ酸も吸収した。
- 2) 吸収されたグルタミンは、グルタミン酸、アスパラギン酸へアミノ基が転移し、他のアミノ酸合成の窒素源として使用されたと考えられた。また、吸収されたアラニンはグルタミンにアミノ基を転移させ、その後はグルタミンと同様な代謝経路となっていると考えられた。
- 3) グルタミン態として吸収された窒素は、窒素同化の最初の段階において地上部からの光合成産物を必要しないことから、地上部からの同化産物の供給に制限されることなく生育に貢献できることが考えられる。
- 4) グルタミン態で吸収した炭素は、24 時間後には約半分が植物体から消失しており、窒素をアミノ基転移により利用した後は、呼吸により二酸化炭素として放出されることが示唆された。
- 5) 吸収されたグルタミンから得られるエネルギーは生長に必要なエネルギーの 4.1 ~ 9.4%に相当した。生育に必要な全エネルギーからグルタミンの分解で得たエネルギーを差し引いた量は、アンモニアで生育したイネ幼植物と同等になるため、グルタミンの吸収及び代謝にはエネルギー消費が少なく、グルタミンから得られるエネルギーが、そのまま生育にプラスされたと考えられる。
- 6) グルタミンは地上部からの同化産物を使用せずに速やかに窒素をタンパク質合成へ使用することが可能であり、呼吸により炭素部分も使用することで、特に地下部において取り込んだ窒素を根系発達に効率よく利用することが、無機態窒素との異なる点と考えられた。
- 7) 吸収されたバリンは、代謝して生成されるアミノ酸がロイシンのみであり、他のアミノ酸等へは代謝が進まないため体内で蓄積してしまい、生育を阻害したものと推測された。
- 8) 本研究により、土壌のアミノ酸濃度を高める堆肥や有機質肥料を施用する有機農業の施肥管理技術の確立には、窒素の無機化量だけでなく、分解過程で生成するアミノ酸の植物生育への影響がより一層重要な要素になることを明らかにした。

第一章 参考文献

- 山室成一, 1988, 水田における窒素の動態に関する ^{15}N トレーサー法の理論的展開, 土肥誌, 59, 538-548
- 上野正夫、佐藤之信、熊谷勝己、大竹俊博, 1990, 速度論的解析法による土壌窒素発現予測システム, 土肥誌, 61, 273-281
- Mattingly, G.E.G. 1973 The Woburn organic manuring experiment. . Design, crop yields and nutrient balance, 1964-72. Rothamsted Exp. Stat. Rep., 98-133
- Matsumoto S., Ae N., Yamagata M., 1999 Nitrogen uptake response of vegetable crops to organic materials, Soil Sci. Plant Nutr., 45 269-278
- Nemeth K., Bartels M., Vogel M., and Mengel K. 1988 Organic nitrogen compounds extracted from arable and forest soils by electro-ultrafiltration and recovery rates of amino acids. Biol. Fertil. Soils 5, 271-275
- Virtanen A. I., Linkol H. 1946 Organic Nitrogen Compounds as Nitrogen Nutrition for Higher Plants, Nature 515 158
- Ghosh B.P., Burris R.H. 1950 Utilization of Nitrogenous Compounds by Plants, Soil Science 70, 187-203
- 植 鏞吉・山口益郎・奥田東 1966 無菌液耕培養下での水稻幼植物の生育に及ぼすアミノ酸の影響. 高等植物の生育に及ぼす有機物の影響(第 2 報) 土壤肥料学会誌 第 37 号 311-314
- 森敏 1979 植物の無機栄養説批判 東京大学博士論文
- 藤原彰夫、黒沢諦 1961 たばこに及ぼす核酸物質施用の影響, 土肥誌, 32, 315-318
- 森敏 1986 リボ核酸の裸麦の生育に対する顕著な肥効, 土肥誌, 57, 171-178
- 三井進午 1962 水稻の冷害防止に対する核酸の有効性に関する研究, 土肥誌, 33, 497-500
- 輪田潔 1959 水稻の出穂遅延に対する核酸施用の有効度について, 日作紀, 27, 171-172
- Chapin, F. S. , Moilanen, L. and Kieland, K. 1993 Preferential use of organic nitrogen for growth by a non-mycorrhizal arctic sedge. Nature, 361, 150-153
- Kieland, K. 1994 Amino acid absorption by arctic plants: implications for plant nutrition and nitrogen cycling, Ecology, 75, 2373-2383
- Lipson D., Nasholm T., 2001 The unexpected versatility of plants: organic nitrogen use and availability in terrestrial ecosystems, Oecologia, 128, 305-316
- Nasholm T., Ekblad A., Nordin A., Giesler R., Hogberg M. and Hogberg P. 1998 Boreal forest plants take up organic nitrogen, Nature, 392, 914-916
- Nordin A., Hogberg P., Nasholm T., 2001 Soil nitrogen form and plant nitrogen uptake along a

- boreal forest productivity gradient, *Oecologia*, 129, 125-1332
- T.K. Raab, D.A. Lipson, 1999, Soil Amino Acid Utilization among Species of the Cyperaceae: Plant and Soil Processes, *Ecology*, 80, 2408-2419
- Nasholm T., K. H. Danell, P. Hogberg, 2000, Uptake of organic nitrogen in the field by four agriculturally important plant species, *Ecology*, 81, 1155-1161
- Weigelt A., R.D. Bardgett, 2005, Preferential uptake of soil nitrogen forms by grassland plant species, *Oecologia*, 142, 627-635
- 西澤直子 1992 栄養ストレスと作物根の超微細構造に関する研究, 63, 263-265
- Hirner A., F. Ladwig, H. Strnsky, S. Okumto, M. Keinath, A. Harms, W. B. Frommer, W. Koch, 2006, *Arabidopsis* LHT1 Is a High-Affinity Transporter for Cellular Amino Acid Uptake in Both Root Epidermis and Leaf Mesophyll, *The Plant Cell*, 18, 1931-1946
- Lee Y. H., J. Foster, J. Chen, L. M. Voll, A. P. N. Weber, M. Tegeder, 2007, AAP1 transports uncharged amino acids into roots of *Arabidopsis*, *The Plant Journal*, 50, 305-319
- Rai H., Kanno S, Hayashi Y, Ohya T., Nihei N., Nakanishi T., 2008 Development of real-time autoradiography system to analyze the movement of the compounds labeled by β -ray emitting nuclide in a living plant. *Radioisotope* in press.

第二章 参考文献

(第一節)

- Mattingly, G.E.G 1973 The Woburn organic manuring experiment. . Design, crop yields and nutrient balance, 1964-72. Rothamsted Exp. Stat. Rep., 98-133
- 山縣真人・阿江教治・大谷卓 1996 植物の生育反応に及ぼす有機態窒素の効果 日本土壤肥料学会誌 第67号 第4号 345-353
- Matsumoto S., Ae N., Yamagata M., 2000 Possible direct uptake of organic nitrogen from soil by Chingensai (*Brassica campestris* L.) and Carrot (*Daucus carota* L.). *Soil Biol. Biochem.*, 32, 1301-1310
- Chapin, F. S. , Moilanen, L. and Kieland, K. 1993 Preferential use of organic nitrogen for growth by a non-mycorrhizal arctic sedge. *Nature*, 361, 150-153
- Kieland, K. 1994 Amino acid absorption by arctic plants: implications for plant nutrition and nitrogen cycling, *Ecology*, 75, 2373-2383
- Lipson D., Nasholm T., 2001 The unexpected versatility of plants: organic nitrogen use and availability in terrestrial ecosystems, *Oecologia*, 128, 305-316
- Nasholm T., Ekblad A., Nordin A., Giesler R., Hogberg M. and Hogberg P. 1998 Boreal forest plants take up organic nitrogen, *Nature*, 392, 914-916

Nordin A., Hogberg P, Nasholm T., 2001 Soil nitrogen form and plant nitrogen uptake along a boreal forest productivity gradient, *Oecologia*, 129, 125-1332

松本真悟 2003 土壌の可給態窒素の実態と植物によるその特異的吸収 島根県農業試験場研究報告 34 1-46

山縣真人・中川建也・阿江教治 1997 15N 利用による米ぬか窒素吸収の植物間比較 日本土壌肥料学会誌 第 68 号 第 3 号 291-294

(第二節)

Matsumoto S., Ae N., Yamagata M., 1999 Nitrogen uptake response of vegetable crops to organic materials, *Soil Sci. Plant Nutr.*, 45 269-278

(第三節)

松本真悟 2003 土壌の可給態窒素の実態と植物によるその特異的吸収 島根県農業試験場研究報告 34 1-46

山縣真人・中川建也・阿江教治 1997 15N 利用による米ぬか窒素吸収の植物間比較 日本土壌肥料学会誌 第 68 号 第 3 号 291-294

樋口太重 1981 緩衝液による有機化窒素および土壌有機態窒素の抽出特性 日本土壌肥料学会誌 第 52 号 481-489

松本真悟・阿江教治 2002 有機態窒素は本当に吸収されない? 化学と生物 40 710-712

丸本卓哉・古川謙介・吉田堯・原田登五郎 1974 土壌の易分解性有機物に対する微生物体およびその細胞壁の寄与について 日本土壌肥料学会誌 第 45 号 23-28

山根忠昭 2007 農業技術体系肥料編土壌施肥編 257-263 農文協

(第四節)

野村満義 1937 種々の肥料がトマトの根群に及ぼす影響 園芸学学会誌 8(1) 178-185

新田恒雄 1986 有機物施用による根圏微生物の制御 有機物研究の新しい展望 博友社 43-84

明石和夫・長谷川功・小嶋博文・矢崎仁也 1975 植物根の生理活性物質に関する研究(第2報) 水稻幼植物根の生理活性におよぼすニトロフミン酸の影響について 日本土壌肥料学会誌 第 46 号 175-179

第三章 参考文献

(第一節)

Virtanen A. I., Linkol H. 1946 Organic Nitrogen Compounds as Nitrogen Nutrition for Higher

Plants, Nature 515 158

Ghosh B.P., Burris R.H. 1950 Utilization of Nitrogenous Compounds by Plants, Soil Science 70, 187-203

Spoerl E., 1948 Amino Acids As Sources of Nitrogen for Orchid Embryos, American Journal of Botany 35 88-95

槇 鏞吉・山口益郎・奥田東 1966 無菌液耕培養下での水稻幼植物の生育に及ぼすアミノ酸の影響.高等植物の生育に及ぼす有機物の影響(第 2 報) 土壤肥料学会誌 第 37 号 311-314

森敏 1979 植物の無機栄養説批判 東京大学博士論文

(第三節)

White P.R., 1937 Amino Acid in the Nutrition of Excised Tomato Roots, Plant Physiology 12, 793-802

Steinberg R. 1947 Growth Responses to Organic Compounds by Tobacco Seedlings in Aseptic Culture, J. Agricultural Research 75 81-92

Ghosh B.P., Burris R.H. 1950 Utilization of Nitrogenous Compounds by Plants, Soil Science 70, 187-203

森敏 1979 植物の無機栄養説批判 東京大学博士論文

Spoerl E., 1948 Amino Acids As Sources of Nitrogen for Orchid Embryos, American Journal of Botany 35 88-95

川田信一郎 1982 写真図説イネの根 農村漁村文化協会 74-77

Zhang HM., Forde BG. 1998 An Arabidopsis MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture. Science 279 407-409

三井進午・熊沢喜久雄 1964 水稻根の生長に及ぼす各種窒素化合物、特に硝酸態及びアンモニア態窒素の影響について 土壤肥料学会誌 第 35 巻 119-122

Filleur S., Walch-Liu P., Gan Y., Forde BG 2005 Nitrate and glutamate sensing by plant roots., Biochemical Transactions 33 283-286

Muller A., Hillenbrand H., Weiler EW., 1998 Indole-3-acetic acid is synthesized from L-tryptophan in roots of Arabidopsis thaliana. Planta 206 362-369

(第四節)

槇 鏞吉・山口益郎・奥田東 1966 無菌液耕培養下での水稻幼植物の生育に及ぼすアミノ酸の影響.高等植物の生育に及ぼす有機物の影響(第 2 報) 土壤肥料学会誌 第 37 号 311-314

第四章 参考文献

(第一節)

- Nasholm T., K.H.Danell, P.Hogberg 2000 Uptake of organic nitrogen in the field by four agriculturally important plant species, *Ecology* 2000, 81(4), 1155-1161
- Weigelt A., Bol R., R.D.Bardgett 2005 Preferential uptake of soil nitrogen forms by grassland plant species, *Oecologia* 142 627-635
- Nasholm T., J. Persson 2001 Plant acquisition of organic nitrogen on boreal forests, *Physiologia Plantarum* 111, 419-426
- Persson J., T. Nasholm 2001 A GC-MS method for determination of amino acid uptake by plants 113, 352-358
- Nasholm T., K.H.Danell, P.Hogberg 2001 Uptake of glycine by field grown wheat, *New Phytologist* 150, 59-63
- Nasholm T., A. Ekblad, A. Nordin, R Giesler, M. Hogberg, P. Horgberg 1998 Boreal forest plants take up organic nitrogen, *Nature* 392, 914-916
- Ohlund J., T. Nasholm 2001 Growth of conifer seedlings on organic and inorganic nitrogen sources, *Tree Physiology* 21, 1319-1326
- 森田明雄、田中辰明、原野雅子、横田博実 2004 水耕栽培条件下でのチャにおけるアミノ酸吸収, *土肥誌* 75(6), 678-684
- 山室成一、上野秀人、高橋茂 1999 水田および畑土壌における遊離アミノ酸の¹³C,¹⁵Nとレーザー法による動態解析, *土肥誌* 70(6), 739-746
- Orte P.H., M.J.Ibarz, J. Cacho, V.Ferreira 2003 Amino Acid Determination in Grape Juices and Wines by HPLC Using a Modification of the 6-Aminoquinoly-N-Hydroxysuccinimidyl Carbamate(AQC) Method, *Chromatographia* 58, 29-35

(第二節)

- Clarkson, D. T. and Sanderson, J. 1978 *Plant Physiol.*, 61, 731-736
- Colmer T. D. and Bloom A. J. 1998 A comparison of net NH₄⁺ and NO₃⁻ fluxes along roots of rice and maize, *Plant Cell Environment*, 21, 240-246
- Sharp, R. E., Hsiao, T. C., and Silk, W. K. 1990 Growth of the maize primary root at low water potentials, *Plant Physiol.* 93, 1337-1346
- Taylor, A. R. and Bloom, A. J. 1998 Ammonium, nitrate and proton fluxes along the maize root. *Plant Cell Environ.* 21, 1255-1263
- 吉田武彦、中村正治 1968 水稻根の各部位における⁸⁶Rb及び³²P吸収能の差異について, *土肥誌* 39 253-257
- 巽二郎 1998 *根の事典*, 345-347

(第三節)

- Rai H., Kanno S, Hayashi Y, Ohya T., Nihei N., Nakanishi T., 2008 Development of real-time autoradiography system to analyze the movement of the compounds labeled by β -ray emitting nuclide in a living plant. Radioisotope in press.
- Nakanishi N, Bughio. N, Matsushashi S, Ishioka N, Uchida H, Tsuji A, Osa A, Kume T, Mori S, 1999 J .Exp. Bot.50, 637-643
- Yoneyama T., Y. Akiyama, K. Kumazawa, 1977 Nitrogen uptake and assimilation by corn root. Soil Sci. Plant Nutr, 23, 85-91
- Oaks A., 1966 Transport of amino acids to the maize root. Plant Physiol., 41 173-180

(第四節)

- Crawford N.M, Glass A.D.M., 1998 Molecular and physiological aspects of nitrate uptake in Plants, Trend. Plant Sci., 3, 389-395
- 未吉邦 2003 無機窒素トランスポーター, 植物の膜輸送システム, 秀潤社, 48-56
- Von Wiren N., Gazzarrini S., Gojoin A., Frommer W.B., 2000 The molecular physiology of ammonium uptake and retrieval, Curr. Opin. Plant Biol., 3, 254-261
- 斎木里文・園田裕・池田亮・山口淳二 2002 植物の根に関する諸問題〔102〕根のアンモニウムイオン取り込むに關与する遺伝子群, 農業および園芸, 77, 39-47
- Fischer W.N., B. Andre, D. Rentsch, S. Krolkiewicz, M. Tegeder, K. Breitzkreuz, W. Frommer, 1998, Trend in Plant Science, 3(5), 188-195
- 柿沼喜己 2003 アミノ酸トランスポーター, 植物の膜輸送システム, 秀潤社, 48-56
- Hirner A., F. Ladwig, H. Strnsky, S. Okumto, M. Keinath, A. Harms, W. B. Frommer, W. Koch, 2006, *Arabidopsis* LHT1 Is a High-Affinity Transporter for Cellular Amino Acid Uptake in Both Root Epidermis and Leaf Mesophyll, The Plant Cell, 18, 1931-1946
- Svennerstam H., U. Ganeteg, C. Bellini, T. Nasholm, 2007 Comprehensive Screening of Arabidopsis Mutants Suggests the Lysine Histidine Transporter 1 to Be Involved in Plant Uptake of Amino Acids, Plant Physiology, 143, 1853-1860
- 池田亮・園田裕・山口淳二 2000 植物の根に関する諸問題〔79〕根の側根形成と窒素の取り込みに關する遺伝子群, 農業および園芸, 75, 301-308
- Kielland K., 1994 Amino Acid Absorption by Arctic Plants: Implication for Plant Nutrition and Nitrogen Cycling, Ecology, 75(8), 2373-2383
- Soldal T., P. Nissen, 1978 Multiphasic Uptake of Amino Acid by Barley Roots, Physiol. Plant, 43, 181-188
- Jamtgard S., T. Nasholm, 2008 Characteristics of amino acid uptake in barley, Plant Soil, 302, 221-231

- Wang M.Y., Y. Siddiqi, T. J. Ruth, A. D. M. Glass, 1993 Ammonium Uptake by Rice Roots, *Plant Physiol.*, 103, 1259-1267
- Youngdahl L.J., R. Pacheco, J. J. Street, P.L.G. Vlek, 1982 The kinetics of ammonium and nitrate uptake by young rice plants, *Plant and Soil*, 69, 225-232
- 佐藤紀男・菅野善忠 1985 水田における有機物と土壌改良資材の施用効果に関する研究, 福島県農業試験場報告, 24, 1-15

(第五節)

- 末吉邦 2003 無機窒素トランスポーター, 植物の膜輸送システム, 秀潤社, 48-56
- 榊原均・山谷知行 2002 窒素代謝, 植物代謝工学ハンドブック, 366-379
- 斎木里文・園田裕・池田亮・山口淳二 2002 植物の根に関する諸問題〔102〕根のアンモニウムイオン取り込むに關与する遺伝子群, 農業および園芸, 77, 39-47

第五章 参考文献

(第一節)

- 山谷知行 2001 代謝, 朝倉書店, 53-58
- 彦坂幸毅 1999 植物の環境応答, 秀潤社, 160-170
- Mori, S. and N. Nishizawa 1979 Nitrogen Absorption by plant root from the culture medium where organic and inorganic nitrogen coexist. *Soil Sci. Plant Nutri.* 25, 51-58
- 米山忠克、熊沢喜久雄 1972 水稻幼植物に吸収された $15\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $15\text{NH}_4\text{-N}$ の体内分布における相異について, 土肥誌, 43, 329~332

(第三節)

- Tanaka A. and J. Yamaguchi 1986, The growth efficiency in relation to the growth of the rice plant., *Soil Sci. Plant Nutr.*, 14, 110-116
- Yamaguchi J. 1978, Respiration and the growth efficiency in relation to crop productivity. *J. Fac. Agric. Hokkaido Univ.*, 59, 59-129
- Penning de Vries, A. H. M. Brunsting and H. H. van Laar, 1974, Products, Requirements and Efficiency of Biosynthesis: A quantitative approach., *J. Theor. Biol.*, 45, 339-377
- Sinclair, T. R. and De Wit, C. T. *Science*, 189, 565-567, 1975
- 三崎旭、山田靖宙、角田万里子 1993, 生化学, 培風館, 108-110
- Youngdahl L.J., R. Pacheco, J. J. Street, P.L.G. Vlek, 1982 The kinetics of ammonium and nitrate uptake by young rice plants, *Plant and Soil*, 69, 225-232

第六章 参考文献

- 高橋英一 1979 植物の栄養と環境〔21〕, 農業および園芸, 54, 96~102
- 新田恒雄 1986 有機物施用による根圏微生物の制御 有機物研究の新しい展望 博友社 43-84
- 麻生末雄、山口武則 1971 フミン酸の肥効発現に関する研究(第7報)作物根の伸長と活力におよぼすニトロフミン酸の影響, 土肥誌, 42, 291~294
- 加藤忠司 1970 水田土壌の水溶性有機物に関する研究(学位論文)京都大学
- 佐藤紀男、菅野義忠 1984 水田における有機物と土壌改良資材の施用効果に関する研究, 福島県農業試験場研究報告, 24, 1~15
- D. L. Jones, J. R. Healey, V. B. Willett, J. F. Farrar, A. Hodge, 2005, Dissolved organic nitrogen uptake by plants-an important N uptake pathway?, Soil Biology Biochemistry, 37, 413~423
- 山室成一、上野秀人、高橋茂 1999 水田および畑土壌における遊離アミノ酸の¹³C,¹⁵Nとレーザー法による動態解析, 土肥誌, 70, 739~746.
- D. Lipson, T. Nasholm, 2001. The unexpected versatility of plants; organic nitrogen use and availability in terrestrial ecosystems, 128, 305~316

謝辞

本研究の過程において、終始的確で示唆に富んだご指導と格別のご鞭撻を賜った東京大学大学院中西友子教授に、深甚なる感謝を捧げます。

秋田県立大学頼泰樹助教には、研究の取り組みから論文作成まで、長期間に渡りひとかならぬご指導と、親身なご助言と、力強い励ましを賜りました。心から感謝申し上げます。

菅家文左衛門博士は、本研究に取り込むきっかけを作って下さり、研究を進める上では具体的な示唆とご指導を特に多く頂戴いたしました。謹んで多大なる謝意を表します。東京大学大学院田野井慶太郎助教には、本研究における議論・検討に当たって、ご教示ならびに丁寧なご指導を終始いただきました。厚く御礼申し上げます。

本研究を進めるについては、多くの方々のお世話になりました。実験でひとかならぬご協力をいただいた東京大学大学院増田さやか氏、野田章彦氏、放射線植物生理学研究室の皆様、深く感謝申し上げます。また、業務のかたわら、本論文をまとめるに当たり、暖かい励ましを下さった福島県農業総合センター作物園芸部畑作科のみなさまに、厚く御礼申し上げます。

本研究は、家族の理解と支えのおかげで遂行できたものです。社会人としての研究生生活を誰よりも励ましてくれた母と、研究過程で病に倒れてしまいましたが、研究を続ける勇気を与えてくれた父に感謝します。

最後に、研究の全期間を通じ、苦勞をかけた妻すみ子に心からの感謝をいたします。

付録1 異なるアミノ酸を窒素源として生育したイネの生育(第三章三節)

	草丈 (cm)	乾物重			N含有率		N含有量			S/R		培地内 N減少率 (%)	根長 (cm/本)	平均 根直径 (mm)
		地上 (mg/本)	地下 (mg/本)	計 (mg/本)	地上 (%)	地下 (%)	地上 (mg/本)	地下 (mg/本)	合計 (mg/本)	重量比	N比			
無N	12.4	11.5	4.9	16.3	1.2	0.84	0.13	0.04	0.18	2.4	3.3		55.5	0.36
NO ₃ ⁻	23.8	14.6	4.9	19.5	4.1	1.45	0.59	0.07	0.67	3.0	8.3	54	76.6	0.40
NH ₄ ⁺	14.0	15.8	1.1	16.9	4.9	2.22	0.77	0.02	0.79	15.0	32.9	45	12.3	0.35
Ala	26.8	21.6	4.4	26.0	5.3	2.11	1.15	0.09	1.24	4.9	12.3	90	50.0	0.38
Arg	21.8	15.9	3.9	19.8	3.1	1.72	0.49	0.07	0.56	4.1	7.2	59	47.9	0.37
Asn	26.6	21.8	3.5	25.3	6.6	1.96	1.44	0.07	1.51	6.2	21.0	95	41.2	0.36
Asp	16.4	17.3	4.5	21.8	2.2	1.36	0.37	0.06	0.43	3.9	6.1	53	28.5	0.41
Cys	8.2	6.8	0.4	7.1	3.2	1.88	0.22	0.01	0.22	17.0	29.2	0	3.8	0.37
Glu	17.3	16.1	5.5	21.6	2.6	1.36	0.41	0.08	0.49	2.9	5.5	15	44.9	0.42
Gln	29.7	25.1	4.4	29.4	5.2	1.85	1.30	0.08	1.38	5.7	16.2	100	54.6	0.35
Gly	22.6	18.0	2.9	20.9	4.8	2.33	0.86	0.07	0.93	6.3	13.0	74	28.3	0.41
His	4.0	4.2	0.6	4.8	7.4	2.84	0.31	0.02	0.33	6.5	17.0	40	4.5	0.42
Ile	2.1	2.1	1.0	3.1	3.5	2.23	0.03	0.02	0.06	2.1	1.5	29	9.1	0.34
Leu	1.9	1.0	0.7	1.7	3.6	1.34	0.04	0.01	0.05	1.4	3.9	16	3.0	0.37
Lys	4.2	5.4	0.2	5.6	2.9	-	0.15	0.00	0.15	22.7	-	20	0.8	0.44
Met	0.9	0.7	0.2	0.9	3.2	-	0.02	0.00	0.02	3.3	-	16	0.8	0.38
Phe	3.0	3.1	0.5	3.6	3.1	1.38	0.09	0.01	0.10	5.8	12.3	0	3.7	0.35
Pro	6.6	8.3	2.4	10.7	3.9	1.65	0.32	0.04	0.36	3.5	8.3	35	21.1	0.35
Ser	3.1	4.1	0.2	4.4	3.4	-	0.14	0.00	0.14	18.8	-	25	0.8	0.38
Thr	1.7	1.7	0.2	1.9	3.6	-	0.06	0.00	0.06	9.5	-	16	0.8	0.38
Trp	10.3	8.8	3.0	11.8	3.1	2.75	0.27	0.08	0.35	2.9	3.3	25	23.3	0.41
Tyr	1.8	2.8	0.3	3.0	3.3	-	0.09	0.00	0.09	9.6	-	14	0.8	0.38
Val	1.7	0.9	0.2	1.1	3.5	-	0.03	0.00	0.03	4.1	-	7	1.2	0.47

付録2 異なるアミノ酸を窒素源として生育したチンゲンサイの生育(第三章三節)

	草丈 (cm)	乾物重			N含有率	N含有量	S/R 重量比	培地内 N減少率 (%)	根長 (cm/本)	平均 根直径 (mm)
		地上 (mg/本)	地下 (mg/本)	計 (mg/本)	地上 (%)	地上 (mg/本)				
無N	1.7	33	12	45	0.7	0.23	2.7		34	0.34
NO ₃ ⁻	4.9	66	45	111	4.9	3.23	1.5		78	0.38
NH ₄ ⁺	2.7	32	7	39	3.7	1.20	4.8		7	0.54
Ala	4.6	64	29	92	5.2	3.30	2.2	65	54	0.39
Arg	1.9	41	6	47	1.3	0.52	6.8	0	5	0.65
Asn	4.4	63	23	85	5.8	3.61	2.8	56	146	0.34
Asp	5.2	74	58	132	4.6	3.33	1.3	62	40	0.40
Cys	0.0	0	0	0	0.0	0.00	-	39	-	-
Glu	5.1	85	53	137	3.4	2.91	1.6	91	41	0.39
Gln	4.2	61	21	82	6.4	3.93	2.9	100	139	0.35
Gly	1.9	34	4	38	1.9	0.66	8.4	0	2	0.81
His	1.4	12	1	13	5.1	0.60	9.0	56	2	0.47
Ile	1.1	24	1	25	1.4	0.34	17.5	2	0	0.81
Leu	0.8	13	1	14	1.8	0.24	18.5	9	0	0.58
Lys	1.6	29	3	32	1.3	0.39	10.4	19	2	0.70
Met	0.4	3	1	4	2.4	0.07	3.8	8	1	0.54
Phe	0.0	0	0	0	0.0	0.00	-	4	-	-
Pro	4.3	78	27	105	4.9	3.81	2.9	20	35	0.51
Ser	1.5	19	2	21	2.3	0.43	7.9	51	1	0.62
Thr	1.1	26	3	29	2.4	0.63	9.1	21	1	0.79
Trp	0.3	1	1	2	2.9	0.04	1.7	0	0	0.66
Tyr	0.8	8	1	9	2.3	0.17	5.5	0	1	0.44
Val	0.7	9	2	10	2.7	0.23	5.7	0	1	0.72

付録3 異なるアミノ酸を窒素源として生育したコムギの生育(第三章三節)

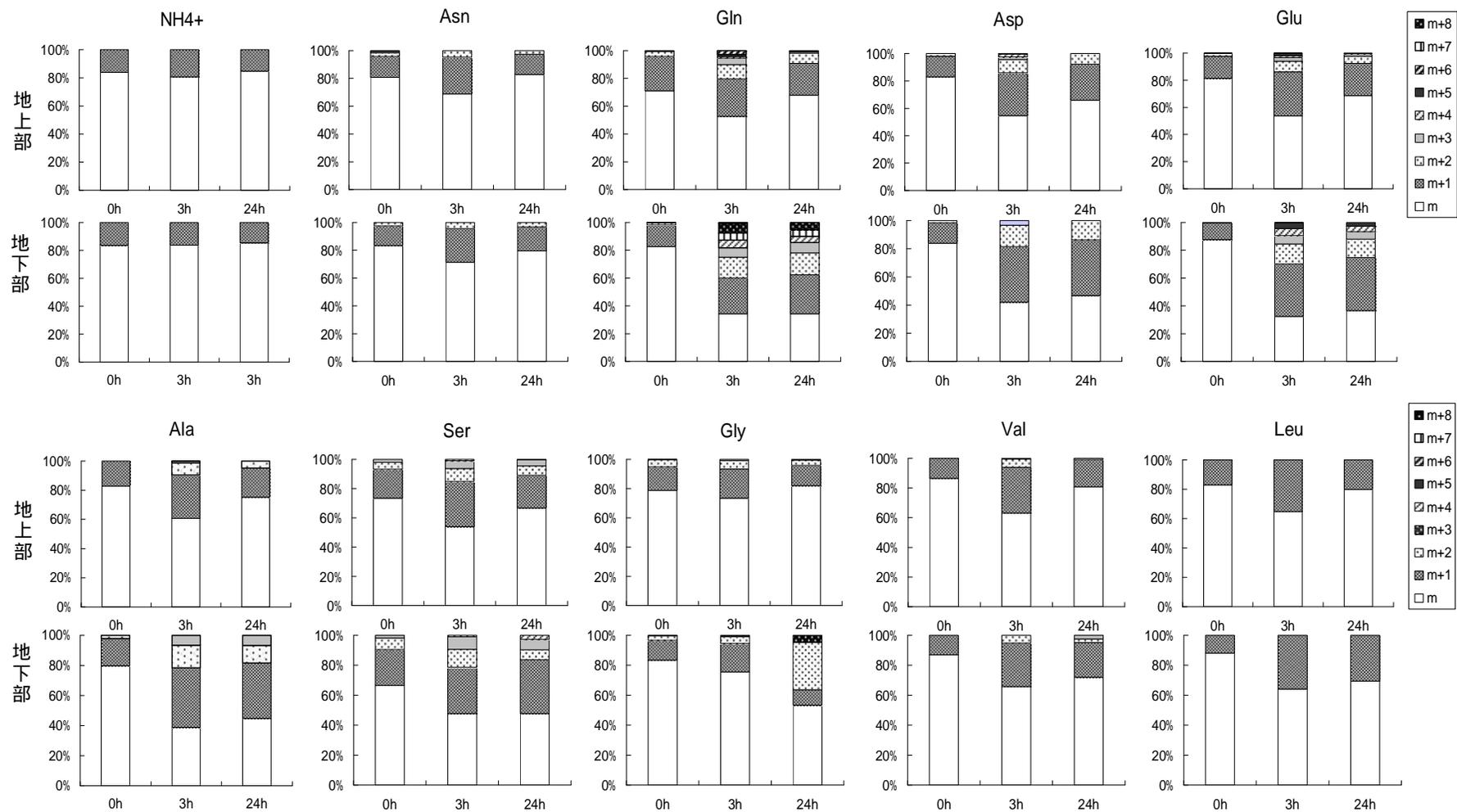
	草丈 (cm)	乾物重			N含有率		N含有量			S/R		培地内 N減少率 (%)	根長 (cm/本)	平均 根直径 (mm)
		地上 (mg/本)	地下 (mg/本)	計 (mg/本)	地上 (%)	地下 (%)	地上 (mg/本)	地下 (mg/本)	合計 (mg/本)	重量比	N比			
無N	13.7	21.1	61.6	82.7	3.6	1.1	0.8	0.7	1.4	0.3	1.1		87	0.42
NO ₃ ⁻	16.1	25.9	34.7	60.6	5.1	1.5	1.3	0.5	1.8	0.7	2.6	53	75	0.47
NH ₄ ⁺	16.0	28.3	23.1	51.4	5.5	1.9	1.6	0.4	2.0	1.2	3.6	54	30	0.49
Ala	15.4	29.3	30.1	59.5	5.7	2.3	1.7	0.7	2.4	1.0	2.3	100	32	0.55
Arg	13.2	25.2	30.4	55.6	4.7	2.0	1.2	0.5	1.7	0.8	2.4	70	44	0.48
Asn	17.0	31.3	32.5	63.7	5.7	1.8	1.8	0.6	2.4	1.0	3.2	100	61	0.45
Asp	14.1	29.3	27.4	56.7	5.8	2.3	1.7	0.6	2.4	1.1	2.7	100	32	0.49
Cys	8.4	13.2	2.0	15.2	3.8	2.9	0.5	0.1	0.6	6.5	8.3	29	4	0.56
Glu	19.4	29.7	32.5	62.2	5.5	1.8	1.6	0.6	2.2	0.9	2.8	100	48	0.50
Gln	18.2	36.2	27.8	64.0	5.6	2.1	2.0	0.6	2.6	1.3	3.4	100	63	0.43
Gly	12.5	25.4	20.0	45.4	4.1	2.2	1.0	0.4	1.5	1.3	2.4	32	13	0.57
His	17.4	31.3	24.6	55.9	5.8	2.0	1.8	0.5	2.3	1.3	3.8	98	35	0.49
Ile	7.5	23.2	29.2	52.4	3.4	1.7	0.8	0.5	1.3	0.8	1.6	22	15	0.52
Leu	4.5	14.3	11.5	25.8	3.3	2.0	0.5	0.2	0.7	1.2	2.1	21	9	0.51
Lys	13.7	25.1	33.5	58.6	3.9	2.1	1.0	0.7	1.7	0.7	1.4	56	23	0.58
Met	7.3	22.8	19.7	42.5	3.9	1.5	0.9	0.3	1.2	1.2	3.0	22	17	0.50
Phe	12.5	25.7	36.4	62.1	3.6	1.0	0.9	0.4	1.3	0.7	2.5	17	35	0.44
Pro	17.6	31.6	35.2	66.8	5.2	2.0	1.7	0.7	2.4	0.9	2.3	100	51	0.50
Ser	11.4	26.5	29.5	56.0	4.9	2.9	1.3	0.8	2.1	0.9	1.5	100	22	0.54
Thr	10.7	24.3	18.7	43.0	3.2	2.4	0.8	0.4	1.2	1.3	1.8	4	12	0.55
Trp	6.4	14.9	18.3	33.2	3.1	3.4	0.5	0.6	1.1	0.8	0.8	3	9	0.72
Tyr	6.4	11.5	6.4	17.9	3.3	2.0	0.4	0.1	0.5	1.8	3.0	2	4	0.56
Val	8.6	20.5	20.6	41.0	3.6	1.8	0.7	0.4	1.1	1.0	2.0	6	16	0.48

付録4 異なるアミノ酸を窒素源として生育したキュウリの生育(第三章三節)

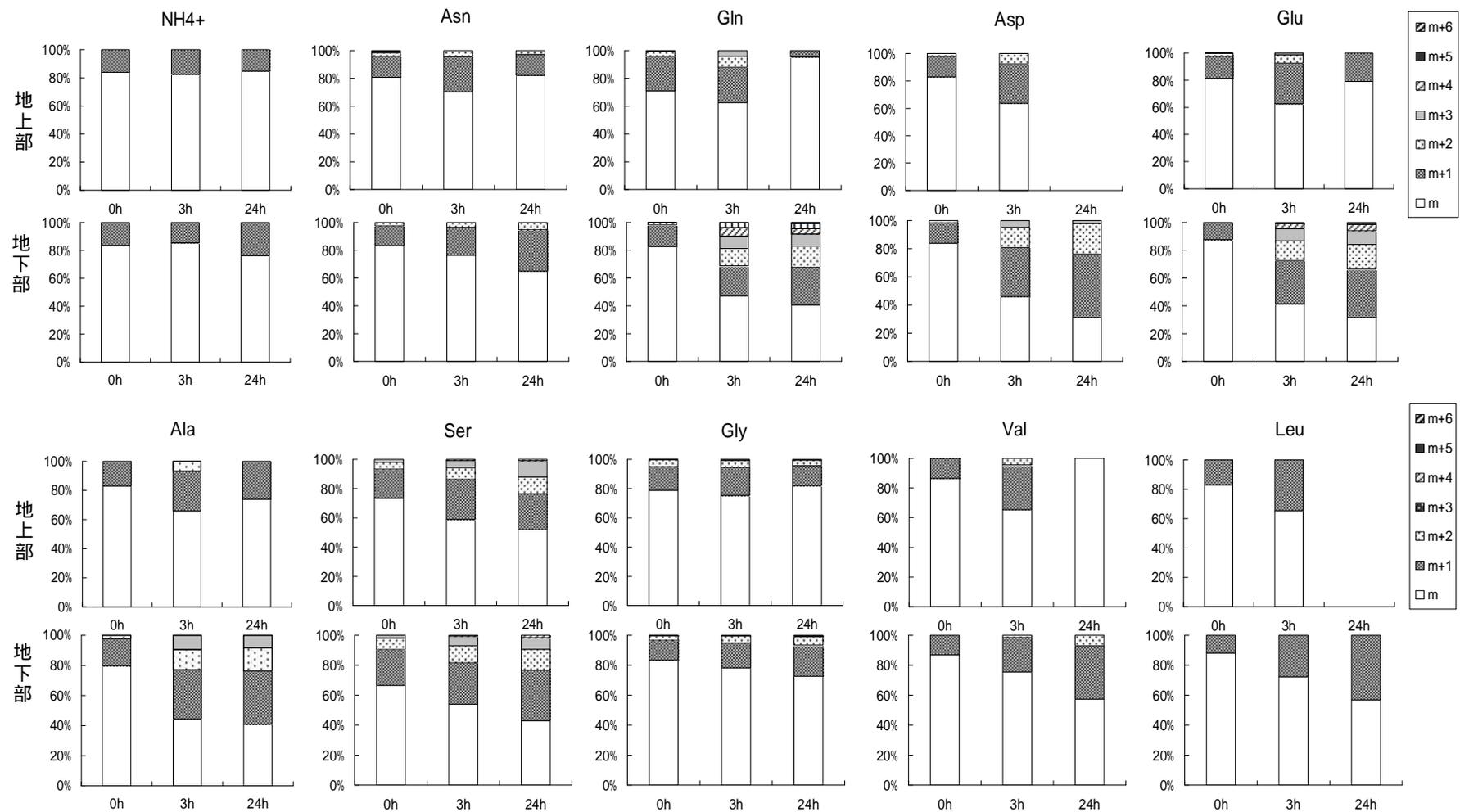
	草丈 (cm)	乾物重			N含有率		N含有量			S/R		培地内 N減少率 (%)	根長 (cm/本)	平均 根直径 (mm)
		地上 (mg/本)	地下 (mg/本)	計 (mg/本)	地上 (%)	地下 (%)	地上 (mg/本)	地下 (mg/本)	合計 (mg/本)	重量比	N比			
無N	3.5	38	12	50	2.6	1.9	1.0	0.2	1.2	3	4		206	0.38
NO ₃ ⁻	5.5	65	4	69	5.3	2.5	3.5	0.1	3.6	16	35	47	213	0.34
NH ₄ ⁺	5.5	67	6	73	6.5	4.3	4.4	0.2	4.6	12	18	54	96	0.43
Ala	4.8	51	16	66	4.4	3.0	2.2	0.5	2.7	3	5	28	170	0.46
Arg	3.2	54	6	60	3.8	8.8	1.9	0.6	2.5	8	3	33	47	0.44
Asn	4.7	57	11	67	5.2	2.5	2.9	0.3	3.2	5	11	48	147	0.48
Asp	4.5	62	14	76	2.8	1.8	1.7	0.3	2.0	4	7	40	109	0.61
Cys	0.9	18	1	19	6.5		1.2	0.0	1.2	26		28		
Glu	4.7	67	13	79	2.9	2.1	1.9	0.3	2.2	5	7	38	263	0.39
Gln	6.3	74	8	82	5.7	2.9	4.2	0.2	4.5	9	19	55	72	0.66
Gly	4.1	60	8	69	2.7	4.1	1.7	0.3	2.0	7	5	57	42	0.63
His	4.1	66	3	69	3.1	4.2	2.0	0.1	2.2	23	17	19	17	0.46
Ile	3.4	59	6	65	2.7	3.4	1.6	0.2	1.8	10	8	28	15	0.69
Leu	3.8	57	1	58	3.1	3.4	1.7	0.0	1.8	52	46	41	8	0.58
Lys	3.4	44	1	44	3.4	6.2	1.5	0.0	1.5	62	34	21	4	0.53
Met	3.6	52	2	54	2.8	3.0	1.4	0.1	1.5	25	23	21	10	0.76
Phe	3.2	59	4	63	2.4	2.3	1.4	0.1	1.5	15	15	15	21	0.48
Pro	2.9	59	11	71	2.9	2.1	1.7	0.2	1.9	5	7	13	47	0.52
Ser	3.1	53	6	58	2.7	3.8	1.4	0.2	1.6	9	6	30	18	0.61
Thr	3.5	61	8	68	3.2	3.0	1.8	0.2	2.0	8	8	1	13	0.74
Trp	3.5	24	13	37	3.8	3.4	0.9	0.4	1.3	2	2		4	5.47
Tyr	3.3	60	3	63	2.5	3.3	1.5	0.1	1.6	21	16	20	4	0.75
Val	3.7	46	1	47	3.1	1.6	1.4	0.0	1.4	32	60	5	5	0.61

付録5 異なるアミノ酸を窒素源として生育したダイズの生育(第三章三節)

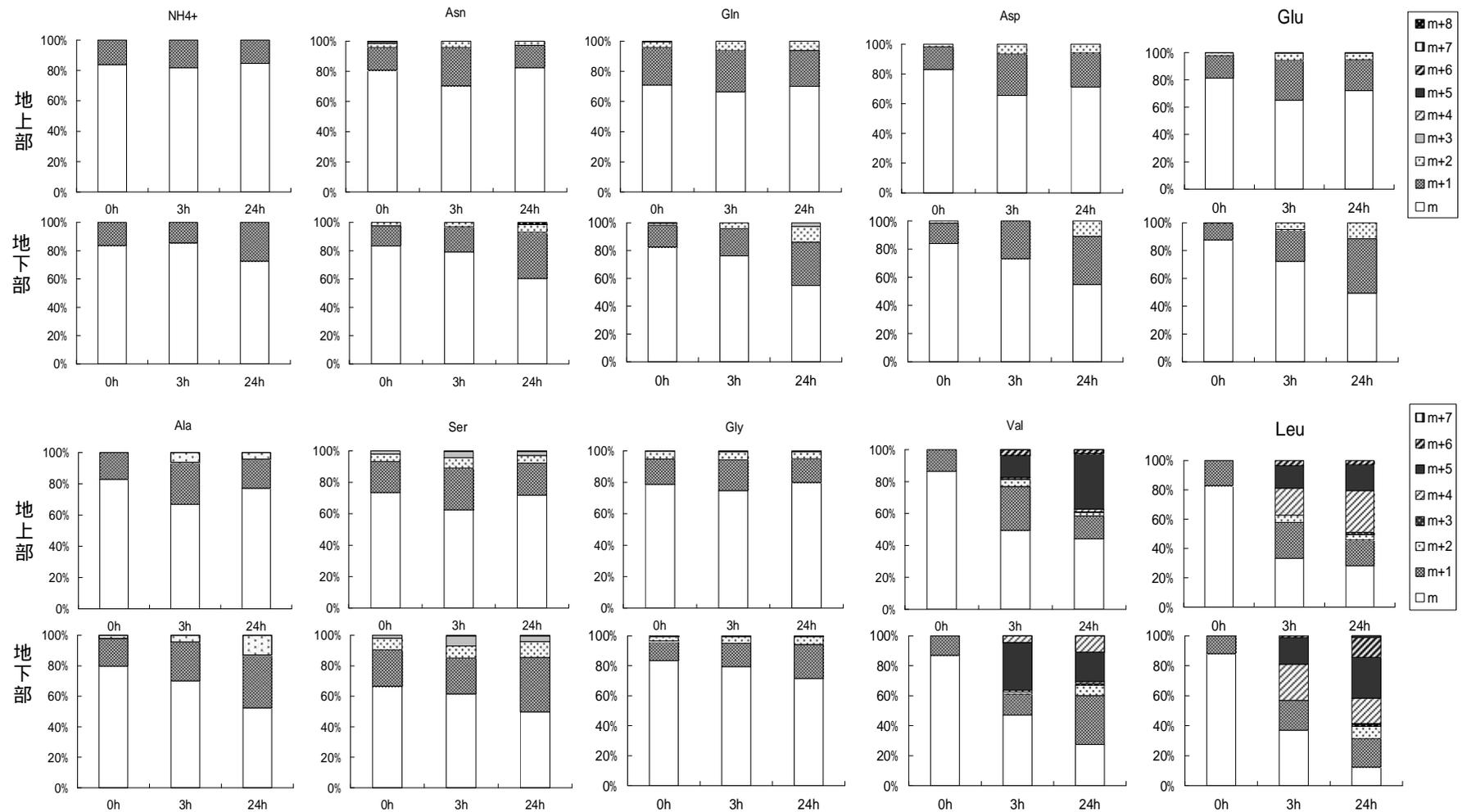
草丈 (cm)	乾物重						N含有率			N含有量				S/R 重量比	培地内 N減少率 (%)	根長 (cm/本)	平均 根直径 (mm)	葉枚数	葉面積			計 (cm ²)	
	葉 (mg/本)	莖 (mg/本)	子葉 (mg/本)	地上 (mg/本)	地下 (mg/本)	計 (mg/本)	葉 (%)	莖 (%)	子葉 (%)	葉 (mg/本)	莖 (mg/本)	子葉 (mg/本)	地上 (mg/本)						初生葉 (cm ²)	第一本葉 (cm ²)	第二本葉 (cm ²)		
無N	11.9	87	76	76	239	130	369	7.6	9.1	7.7	6.6	6.8	5.9	19.3	1.8		409	0.65	8.7	123	55	41	218
NO ₃ ⁻	12.1	92	71	74	236	129	365	8.7	9.2	8.2	8.3	7.5	7.1	22.9	1.8	56	422	0.59	10.3	156	55	30	241
NH ₄ ⁺	11.5	83	61	85	229	108	337	8.3	10.3	8.9	7.1	6.5	7.9	21.6	2.1	92	212	0.75	7.7	96	46	26	169
Ala	12.5	67	53	89	209	74	283	9.5	9.8	9.3	6.3	5.2	8.3	19.8	2.8	87	119	0.85	10.0	43	24	19	85
Arg	11.5	88	57	62	207	93	300	8.1	10.2	8.5	7.1	5.8	5.2	18.2	2.2	90	239	0.71	8.7	83	21	14	118
Asn	12	67	66	80	213	69	282	9.5	9.1	9.1	6.2	6.0	7.8	21.4	3.1	98	159	0.76	8.0	37	21	16	74
Asp	15.5	75	75	72	222	65	287	8.0	7.8	7.8	7.0	7.4	6.3	20.7	3.4	36	104	0.80	13.3	41	16	9	67
Cys	12.5	53	49	123	225	54	280	7.0	7.7	8.9	3.6	3.8	11.0	18.4	4.1	0	60	0.92	10.0	26	24	15	65
Glu	15.5	57	73	96	225	51	276	8.9	8.7	10.9	5.0	6.3	10.6	22.0	4.5	100	72	0.85	10.7	18	14	10	43
Gln	15.3	92	87	78	257	112	369	9.5	10.4	8.4	8.7	9.1	6.7	24.4	2.3	98	291	0.69	11.3	61	19	11	90
Gly	15.4	71	67	85	223	81	305	9.4	9.7	9.8	6.7	6.5	8.3	21.5	2.7	46	227	0.75	9.3	52	16	9	76
His	11.9	74	70	80	225	60	285	8.7	9.2	9.9	6.5	6.5	8.0	20.9	3.8	0	205	0.61	10.0	60	15	9	83
Ile	13.4	70	81	101	252	57	309	7.7	8.3	9.8	5.4	6.7	9.9	22.0	4.5	21	135	0.70	12.3	45	13	8	66
Leu	13.3	54	76	91	220	75	296	7.7	6.7	9.3	5.2	5.0	6.6	16.8	2.9	6	111	0.73	7.3	33	23	19	75
Lys	11.9	76	51	75	203	87	290	8.2	8.0	9.0	6.3	4.1	6.9	17.3	2.3	62	356	0.56	13.0	47	23	20	89
Met	4.47	8	46	122	177	49	226	2.0	7.8	9.0	0.5	3.6	10.9	15.0	3.6	31	28	1.28	4.0	15	2		18
Phe	15.3	76	82	87	245	82	326	7.4	7.1	9.3	5.6	5.8	8.1	19.5	3.0	32	213	0.67	9.7	55	14	14	83
Pro	11.6	60	63	89	212	83	295	8.2	8.7	9.8	5.0	5.5	8.8	19.3	2.6	100	214	0.64	8.3	48	11	8	67
Ser	15.3	65	75	82	221	66	287	8.2	8.8	9.7	5.3	6.6	8.0	19.9	3.3	97	156	0.69	10.0	38	12	9	59
Thr	13.2	78	72	77	227	84	310	8.9	8.7	9.0	7.0	6.3	7.3	20.5	2.7		197	0.73	7.0	69	11	7	86
Trp	10.7	54	41	78	173	110	282	8.0	8.1	10.2	4.6	3.6	8.2	16.4	1.6		51	1.51	8.0	22	21	14	57
Tyr	16.7	77	83	80	240	69	309	7.7	7.5	9.7	6.0	6.2	7.8	20.0	3.5	56	209	0.64	14.3	52	10	6	67
Val	16.9	59	89	94	241	85	326	7.8	8.4	10.4	4.6	7.5	9.8	21.9	2.9	72	195	0.72	13.0	33	13	9	56



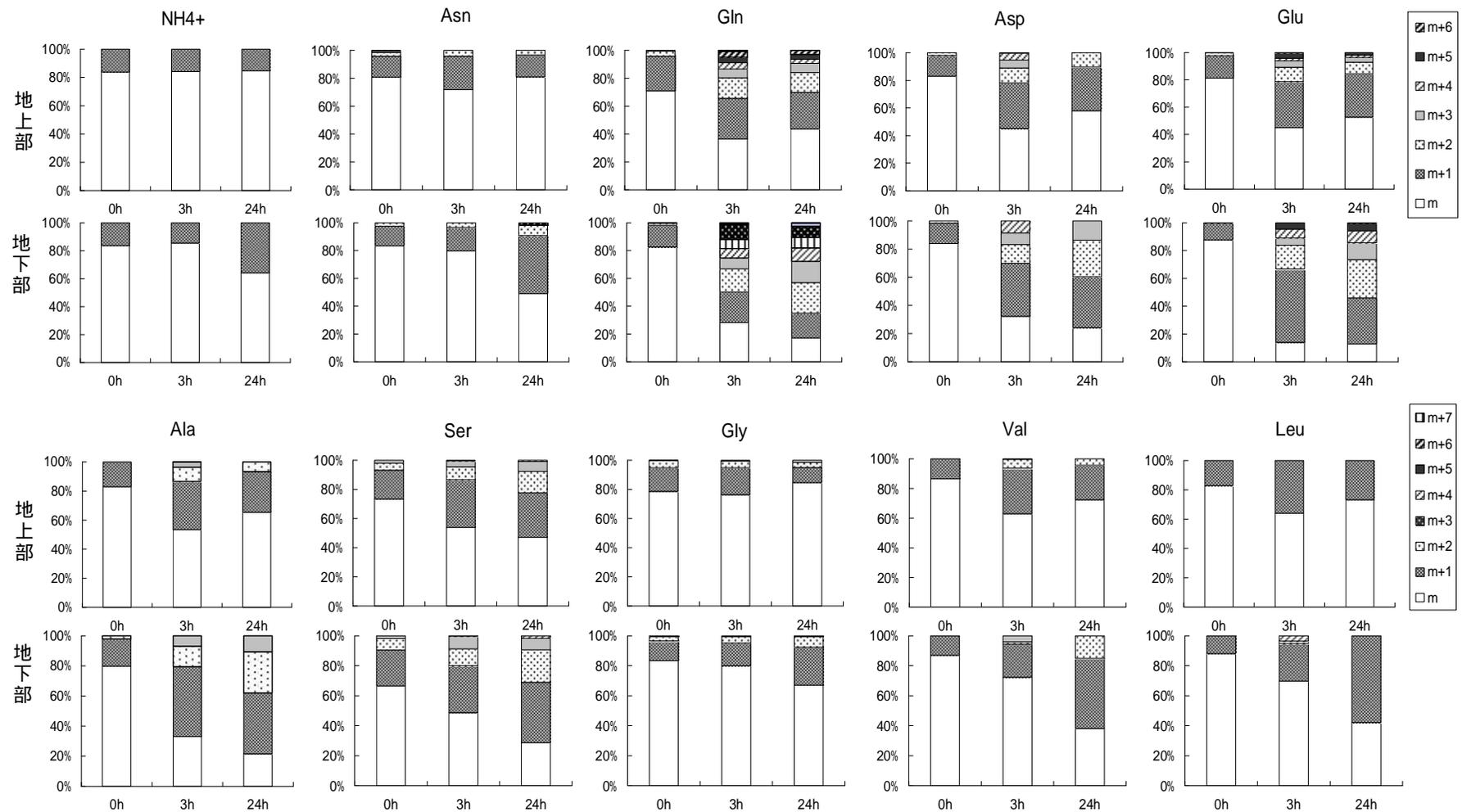
付録6 $25 \mu\text{M} \cdot ^{15}\text{N} \cdot ^{13}\text{C}$ -グルタミンを24時間吸収させたイネ幼植物の地上部と地下部の遊離アミノ酸の質量分布 (第五章第四節)



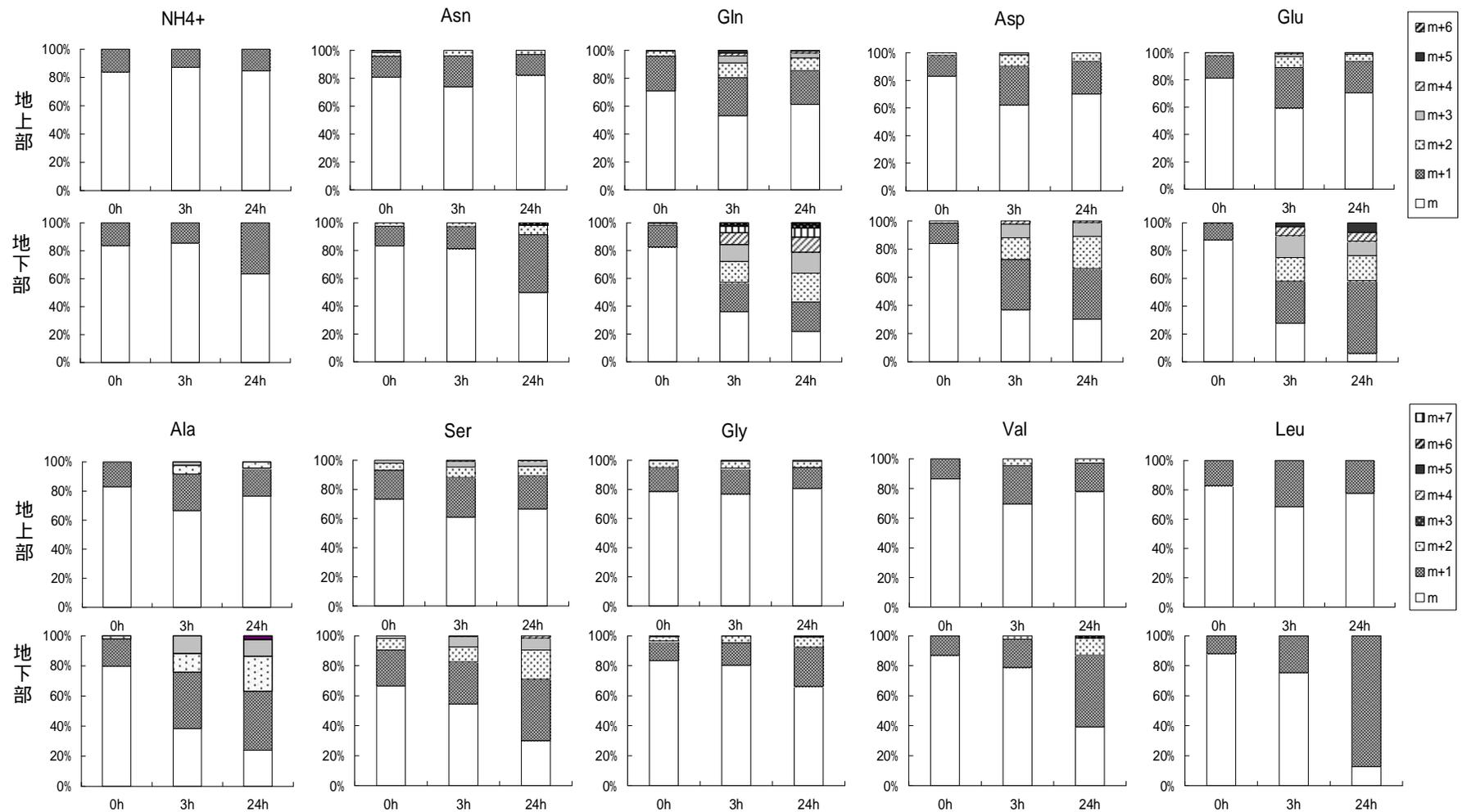
付録7 $25 \mu\text{M} \cdot ^{15}\text{N} \cdot ^{13}\text{C}$ -アラニン を 24 時間吸収させたイネ幼植物の地上部と地下部の遊離アミノ酸の質量分布 (第五章第四節)



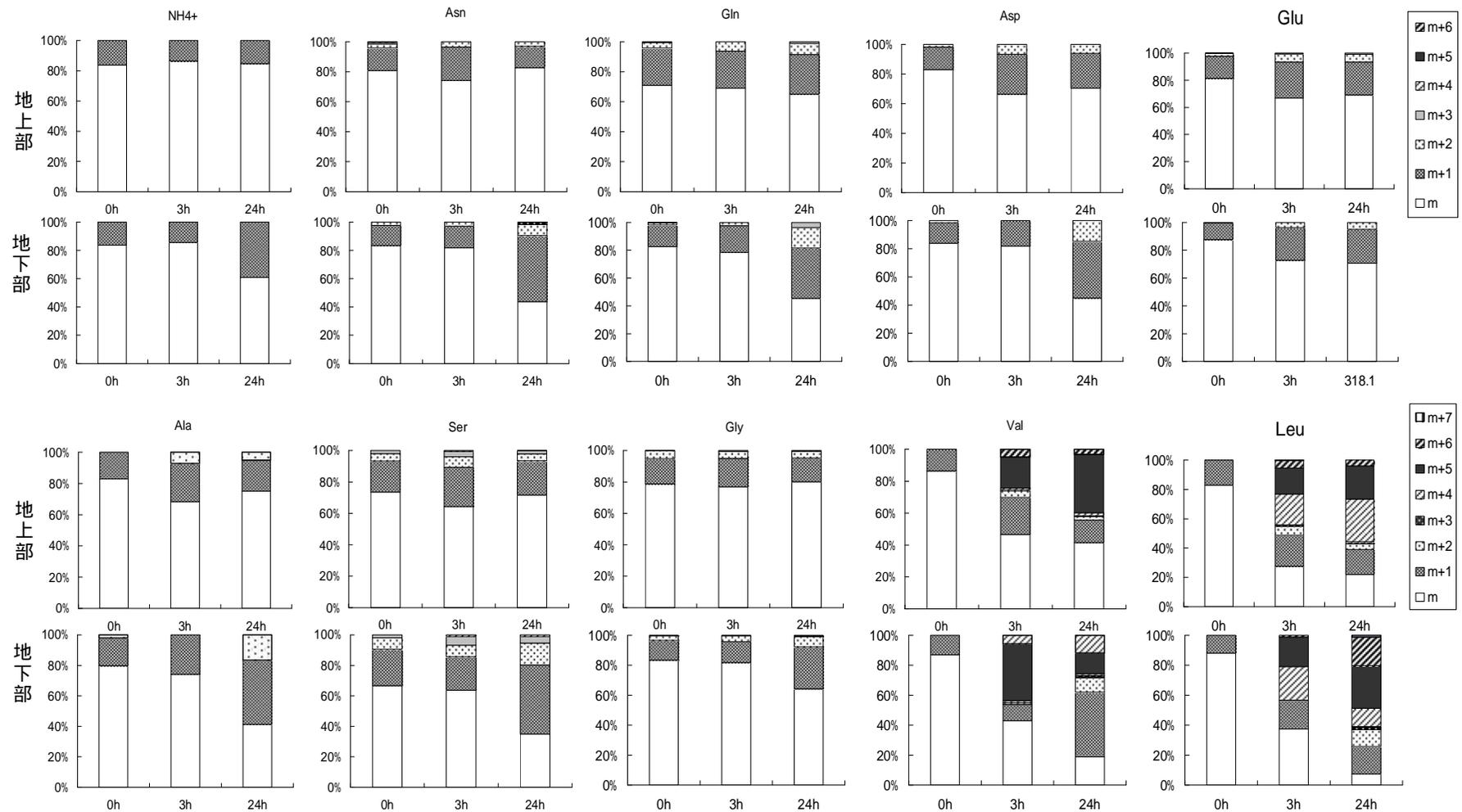
付録8 $25 \mu\text{M} \cdot ^{15}\text{N} \cdot ^{13}\text{C}$ -バリンを24時間吸収させたイネ幼植物の地上部と地下部の遊離アミノ酸の質量分布 (第五章第四節)



付録9 $100 \mu\text{M} \cdot ^{15}\text{N}\text{-}^{13}\text{C}\text{-}$ グルタミンを24時間吸収させたイネ幼植物の地上部と地下部の遊離アミノ酸の質量分布 (第五章第四節)



付録 10 $100 \mu\text{M}$ ^{15}N - ^{13}C -アラニン を 24 時間吸収させたイネ幼植物の地上部と地下部の遊離アミノ酸の質量分布 (第五章第四節)



付録 11 $100 \mu\text{M}$ ^{15}N - ^{13}C -バリンを 24 時間吸収させたイネ幼植物の地上部と地下部の遊離アミノ酸の質量分布 (第五章第四節)