

植物生産土壌学10
土壌環境・栽培環境中における窒素の循環と利用

筒木 潔

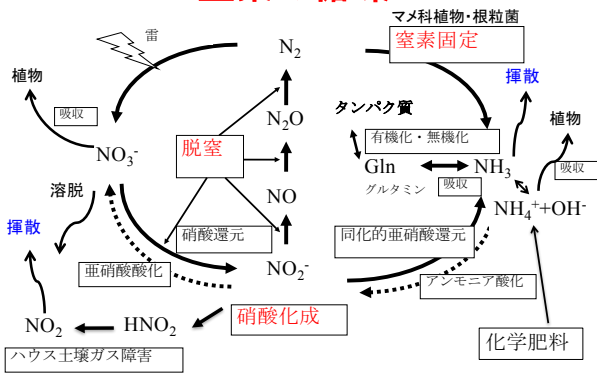
<http://timetraveler.html.xdomain.jp>

窒素は七変化

- $\text{NH}_3, \text{NH}_4^+, \text{R-NH}_2$ (N は-3 価)
- N_2 (N は0 価)
- N_2O (N は+1 価)
- NO (N は+2 価)
- NO_2^- (N は+3 価)
- NO_2 (N は+4 価)
- $\text{HNO}_3, \text{NO}_3^-$ (N は+5 価)
- N_2 は非常に安定 (窒息するから「窒素」)
- N_2 以外は変化しやすい

Stickstoff

窒素の循環



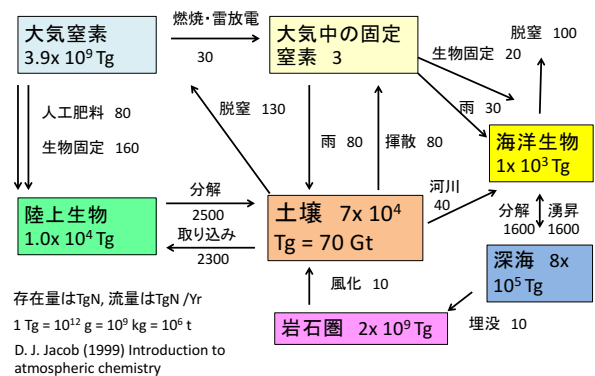
地球上の窒素の存在

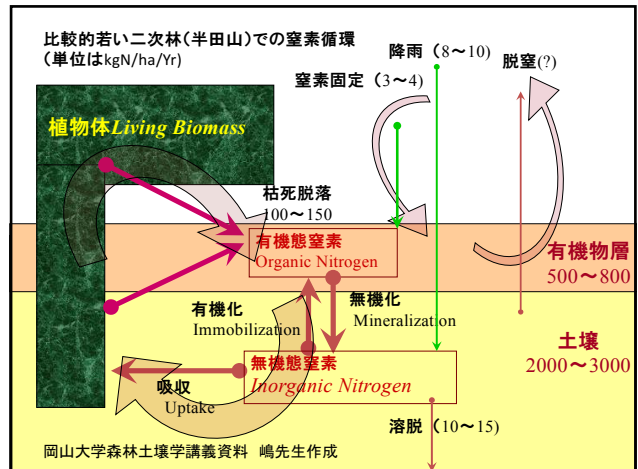
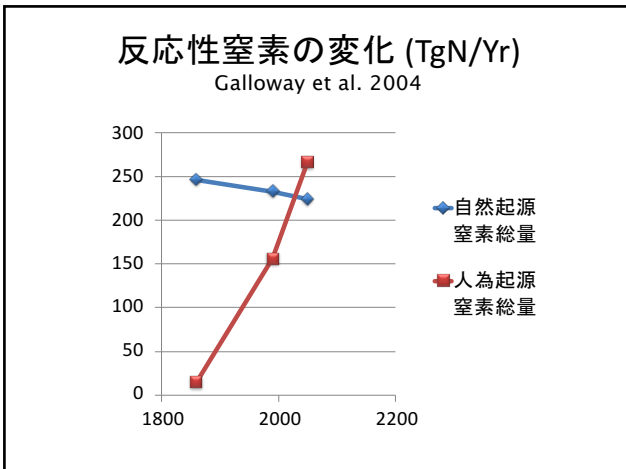
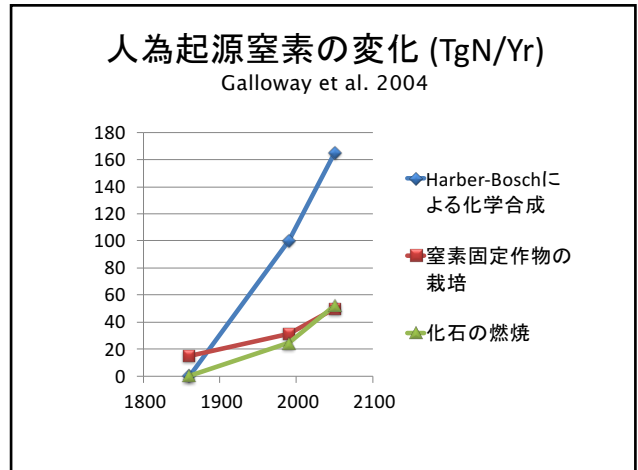
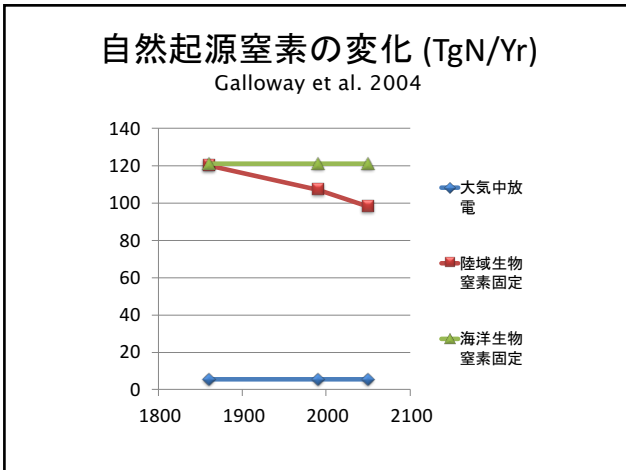
Reservoir/ Pool Type	Metric Tons	% of Total
Biosphere(生物圏)	2.8×10^{11}	0.0002
Hydrosphere(水圏)	2.3×10^{13}	0.014
Atmosphere(気圏)	3.86×10^{15}	2.3
Geosphere(地圏)	1.636×10^{17}	97.7

地圏中の窒素の内訳

Reservoir/ Pool Type	Metric Tons	% of Total
Crust(地殻)	$0.13 - 1.4 \times 10^{16}$	0.78-8.4
Soils and Sediments (土壌と堆積物)	$0.35 - 4.0 \times 10^{15}$	0.21-2.4
Mantle and Core (マントルと核)	1.6×10^{17}	95.6

窒素の地球規模循環





窒素循環の特徴

- 炭素＝開放的な循環
- 窒素＝比較的閉鎖的な循環
- 窒素循環の閉鎖性・・・インプットが限定的
→ ひとたび失われると回復が困難

生態系の回復には
インプット経路(生物窒素固定)の確保が重要
荒廃化を防ぐには、
アウトプット経路(溶脱・脱窒等)のコントロールが必須

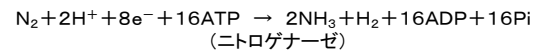
土壌生態系への窒素給源

非共生的窒素固定菌	有機栄養微生物	好気性微生物	Azotobacter, Beijerinckia
		嫌気性微生物	Clostridium
	無機栄養微生物	らん藻の一部(酸素発生)	Anabaena, Nostoc
		光合成細菌の一部	Rhodospirillum
メタン菌の一部		Methanosarcina	
	硫酸還元菌の一部	Desulfovibrio	
協調的窒素固定菌	Azospirillum イネ、小麦などの根圏に生息		
共生的窒素固定菌	根粒菌、放線菌の一部(フランキア)、カビの一部らん藻の一部(アナバエナ)		

土壌生態系からの窒素損失

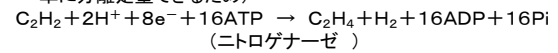
1. 揮発損失・・・加熱、燃焼による損失、脱窒
2. 流亡による損失・・・斜面方向の水の移動（地表流）
3. 溶脱による損失・・・水の鉛直方向の移動
4. 農作物の収穫による損失

窒素固定 (nitrogen fixation)



- 窒素を還元するためには多量のエネルギー(16ATP)の供給を必要とする。窒素固定菌のニトロゲナーゼがこの反応を進行させている。ニトロゲナーゼは酸素の存在下では不安定なため、窒素固定菌は酸素に対する多様な保護機能を発達させている。

- アセチレン還元活性(ARA)は窒素固定能の簡単鋭敏な検出定量法として利用されている。(アセチレンとエチレンは、ガスクロで簡単に分離定量できるため)



生物的窒素固定の意義

- 地球大気の78%を占める分子状窒素はほとんどの生物にとって利用不可能。
生物が利用できるのは「固定された窒素」である。
- 生物によって固定される窒素の量 ($13 \times 10^{10} \text{ kg} \cdot \text{yr}^{-1}$) は、工業や雷による非生物学的な固定量 ($5 \times 10^{10} \text{ kg} \cdot \text{yr}^{-1}$) の2倍以上あり、生物は大きな役割を担っている。

有機化 (immobilization)

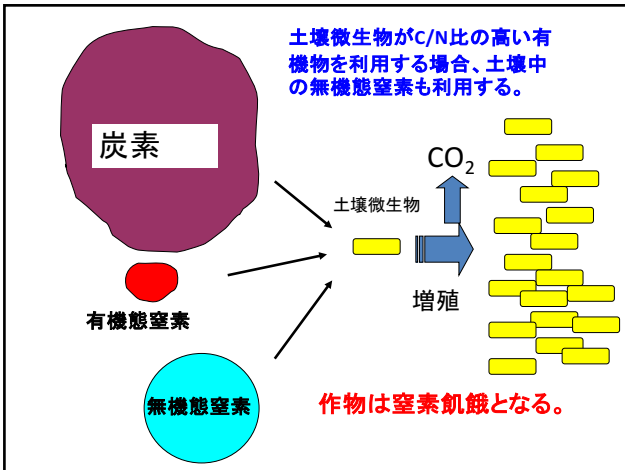
- 植物および独立栄養微生物の重要な機能
- 硝酸同化系およびアンモニア同化系酵素の働きによって、硝酸塩はアンモニウムイオンを経由してアミノ酸に変換される。
- 硝酸還元酵素(NR) 亜硝酸還元酵素(NiR)
- グルタミンシンテターゼ(GS) グルタミン酸合成酵素(GOGAT)

無機化 (mineralization)

- 従属栄養微生物および通性独立栄養微生物（有機栄養があれば従属栄養を行なえる生物）
- 微生物によるアミノ酸・核酸の加水分解、脱アミノ反応、アンモニア化成 (ammonification)

C/N比と有機態窒素の無機化量の関係

- C/N比20以上の有機物では分解により無機化される窒素は微生物の増殖のために吸収利用され、土壌中にアンモニア窒素が放出されない。
- さらには、作物と微生物の間に無機窒素の奪い合いが起こり、作物が一時的に窒素不足になる。→窒素飢餓 (nitrogen starvation)



硝化・硝酸化成 (nitrification)

- アンモニア酸化過程 (NH₄⁺ → NO₂⁻)と亜硝酸酸化過程 (NO₂⁻ → NO₃⁻)に大別できる。
- アンモニア酸化菌と亜硝酸酸化菌の共同作業

アンモニア酸化過程

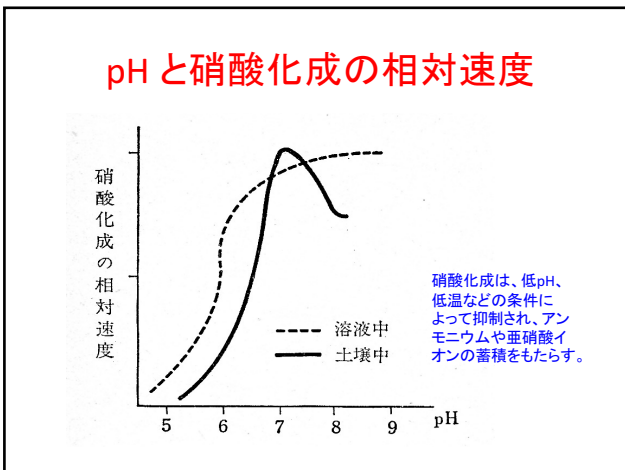
アンモニアモノオキシダーゼにより触媒される反応
 $NH_3 + O_2 + 2e^- + 2H^+ \rightarrow NH_2OH + H_2O$
 $0.5O_2 + 2e^- + 2H^+ \rightarrow H_2O$
 ヒドロキシルアミン酸化還元酵素により触媒される反応
 $NH_2OH + H_2O \rightarrow NO_2^- + 4e^- + 5H^+$
 全体で
 $NH_3 + 1.5O_2 \rightarrow NO_2^- + H_2O + H^+ \quad \Delta G' = -66.5 \text{ kcal}$

ニトロソモナス属の土壌菌では *Nitrosomonas europaea* が最も有名で、pH8程度で最も良く活動し、pH5.5位まで低下しても酸化活動はあまり影響を受けないとされている。ただし酸素の供給が十分でないとき亜酸化窒素 (N₂O) を生成することが知られている。

亜硝酸酸化過程

Nitrobacter winogradskyi,
Nitrobacter hamburgensis など
 独立栄養菌プロテオバクテリアαに属する

硝酸酸化還元酵素により触媒される反応
 $NO_2^- + 0.5O_2 \rightarrow NO_3^-$
 $\Delta G' = -17.5 \text{ kcal}$



脱窒 (denitrification) =硝酸還元作用

還元的土壌で主として脱窒菌の作用により硝酸態窒素から酸素が奪われ、窒素酸化物 (NO、N₂Oなど) や窒素ガス (N₂) となり、大気中に放出される現象をいう。

脱窒菌の特徴 (1)

- 真性細菌、古細菌、真核微生物にいたる広い範囲の微生物に脱窒能があり、土壤中に広く分布している。一般に未耕地よりも耕地に多い。水田では湛水土壌の表層部で硝化が起こり、生じた NO_3^- が嫌気的な還元層に拡散して脱窒が起こる。また、根圏での脱窒能は非根圏の10~数十倍に達する。

脱窒菌の特徴 (2)

- 脱窒細菌は**通性嫌気性菌**であり、最終電子受容体として窒素酸化物以外にも酸素を利用できるため、酸素の存在下では脱窒を行わない。
- ただし、土壌は不均一であるため、土壌団粒内外における微小部位の還元状態や化合物の存在状態は大きくことなり、通気性の良い土壌中でも脱窒の起こることがある。

脱窒菌の種類 (3)

- 脱窒を行う菌は細菌から糸状菌、酵母にいたるまで非常に多様であることがわかってきた。
- N_2O を最終産物とする脱窒菌は主に糸状菌で、畑土壌に多い。

龍田(生物工学会誌 2009)

http://kt-woodpecker.digi2.jp/pdf/ryuda_2009.pdf

脱窒の意義

- **地球陸上での窒素循環に貢献**
脱窒がなければ地球表面の窒素の分布は海洋のみに偏ることになる。
- **環境中の硝酸塩の除去**
水質の富栄養化の防止。硝酸塩はヒトや動物の体内で亜硝酸に還元され、メトヘモグロビン症を起こすことがある。
近年、水質中および作物中の硝酸塩濃度の増加が著しく懸念されているが、脱窒作用は窒素富化を緩和する。

脱窒菌と硝化菌の比較

- **硝化菌**はエネルギー源を無機物からとる「**無機酸化栄養・独立栄養生物**」で、ニトロソモナスはアンモニアを、またニトロバクターは亜硝酸イオンをそれぞれ一次電子供与体として利用し、最終電子受容体としては一般的な遊離酸素 O_2 を利用した「**好氣的呼吸**」を行う「**好気性細菌**」である。

脱窒菌

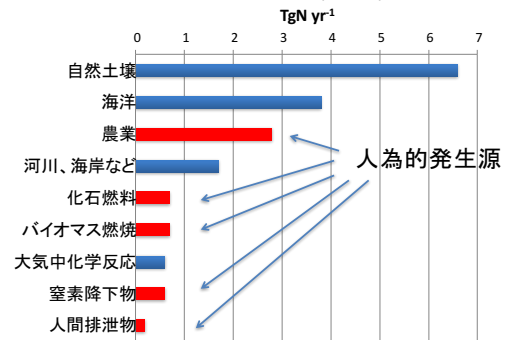
- 脱窒菌はエネルギー源として専ら有機物を利用する「**有機酸化栄養・従属栄養生物**」で、多様な有機物を取り込み、異化代謝系で主として NAD^+ を使用して酸化する。
- 脱窒菌は(嫌気条件下に) **硝酸イオン**を「**最終電子受容体**」として利用している。

N₂O生成の機構

- 硝化と脱窒の両方のプロセスで生成
- 地球の温暖化およびオゾン層の破壊をもたらす。
- 地球温暖化への貢献度はCO₂>CH₄>N₂Oの順
- 大気中N₂O濃度は産業革命前の270ppbから16%増加し、2005年には319ppbとなった。

地球全体の N₂O の発生源の内訳

Denman K. L. et al. (2007)



農耕地土壌からの N₂O 発生量

- 施肥土壌および家畜排泄物の処理過程(堆肥化等)からのN₂O発生量は、地球全体の人為的発生量の約40%を占める
- 施肥窒素の0～数%がN₂Oとして揮散
- 排水性の悪い土壌からの発生量が多い

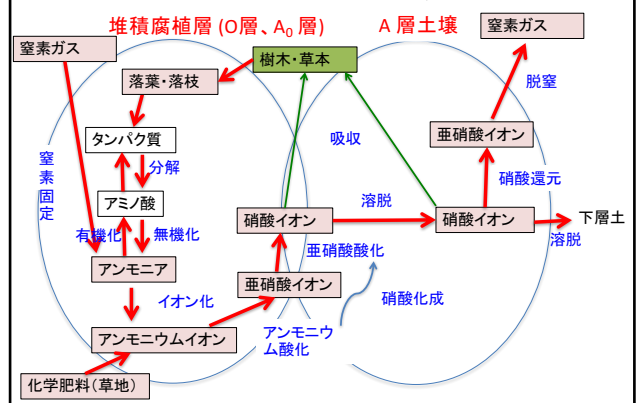
農耕地におけるN₂O発生の削減

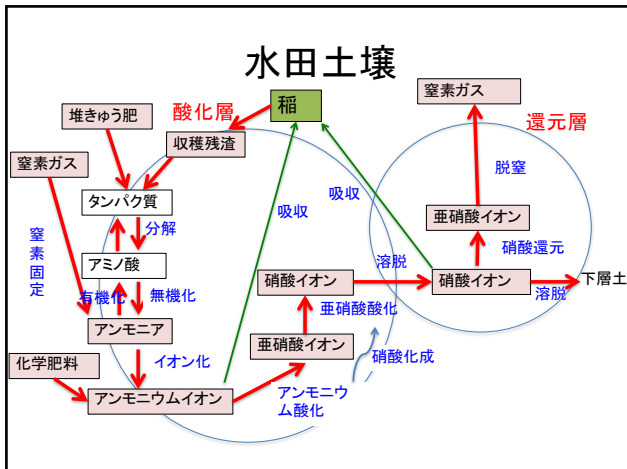
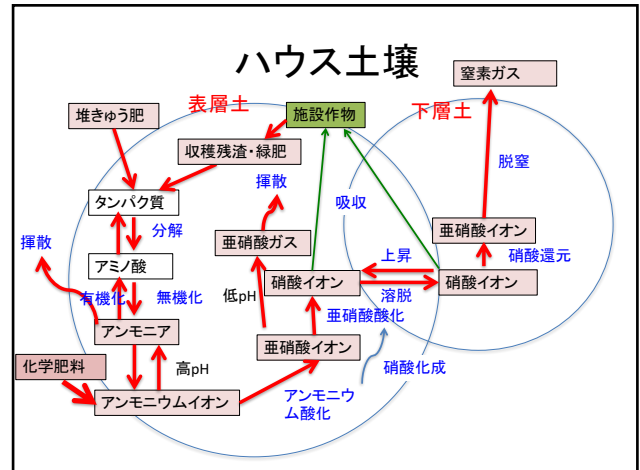
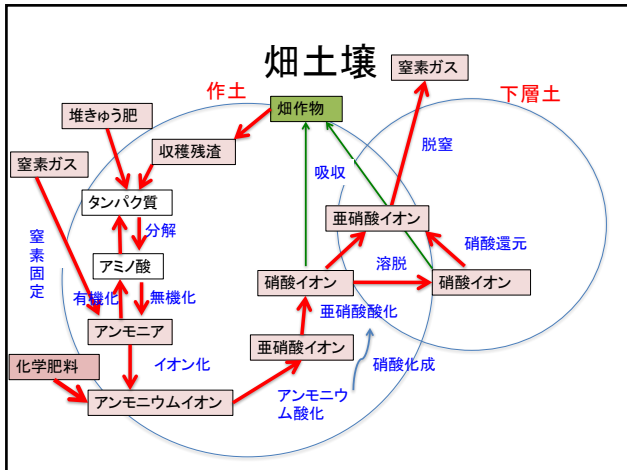
- 排水性の改善
- 窒素肥料施肥量の削減
- 施肥管理
 - 緩効性肥料
 - 硝酸化成抑制剤入り肥料の使用

様々な場における窒素の形態変化

- 森林・草地・畑・ハウス・水田
- 堆肥の製造過程
- 植物体内

森林・草地土壌





- ### 畑・草地・森林 (1)
- 有機態窒素 → 分解 アンモニウムの生成
 - 硫安・塩安・尿素などの肥料 → アンモニウムの生成
 - 窒素固定 (マメ科作物)
窒素ガス → アンモニウム → 有機態窒素

- ### 畑・草地・森林 (2)
- アンモニウム → 作物による吸収
→ NO_2^- イオン → NO_3^- イオン (硝化化成)
 - 硝酸塩イオン → 作物による吸収
→ 溶脱
 - 脱窒 → NO_2^- イオン
→ NO → N_2O → N_2
(土壌団粒中の微細な嫌氣的部位で)

- ### 畑・草地・森林 (3)
- 無機態窒素の固定
C/N 比の高い有機物を施用すると起こる。
 NH_4^+ , NO_3^- → 微生物菌体成分 有機態窒素

水田・湖沼など (1)

- 有機態窒素 → 分解 アンモニウムの生成
- 窒素固定
らんそう、イネ根圏窒素固定菌
水田周辺のマメ科緑肥作物

水田・湖沼など (2)

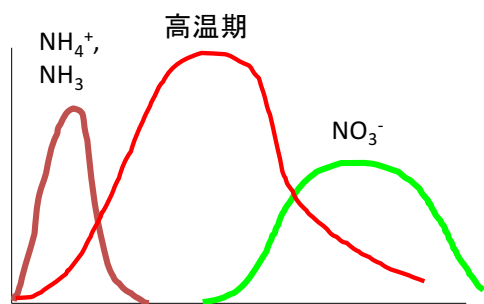
- 硝酸化成
水田土壌の酸化層で起こる。
硝酸態窒素の下層への溶脱が起こる。
- 脱窒
水田土壌の還元層で起こる。
肥料成分の損失の原因。

堆肥の製造過程 (1)

- 有機態窒素 → 分解 アンモニウムの生成
(堆肥製造の初期に起こる。pHの上昇。)
- アンモニウムの揮散
(窒素成分の損失・大気汚染の原因)

堆肥の製造過程 (2)

- アンモニウムの硝酸塩への変化
(堆肥製造過程の後期に起こる。堆肥が完熟してきたことの指標)
(嫌気発酵スラリー中では 硝酸化成はほとんど起こらない。)



堆肥の腐熟化とアンモニア・硝酸の生成

植物体中での窒素の変化

- アンモニウムと硝酸塩の吸収
- 硝酸塩のアンモニウムへの還元
- アンモニウムの有機化
アミノ酸、タンパク質の合成

有機物施用と窒素の形態変化

- 土壤に施用された有機物からアンモニウム態窒素がただちに放出されるかどうかは、有機物に含まれる炭素と窒素の比率(C/N比)によって決まる。

各種有機物のC/N比

有機物の種類	C/N 比	土壤窒素
微生物菌体	5 ~ 10	放出
若いスイートクローバー	12	
腐熟堆肥	20	
成熟クローバー	23	±
青刈りライ麦	36	取り込み
わら	60 ~ 80	
おがくず	400	

窒素飢餓

- 微生物は、自分が増殖する際に炭素の1/5から1/10の窒素(アンモニウム態)が必要になる。
- 有機物のC/N比が高い場合には、有機物中の窒素は全て菌体に取り込まれ、さらに土壤中の無機態窒素も菌体合成のために取り込まれる。そのため、植物は有機物中の窒素を利用できないばかりか、土壤中に存在していた無機態窒素も利用できなくなる。

窒素飢餓を回避するには

- 堆肥化によりC/N比を低くする。
- 有機物施用後十分な期間を置いてから作物を栽培する。
- 必要な量の窒素肥料を施用する。

などの対処が必要となる。

有機物の施用効果(窒素源として)

- C/Nが高いもの → 分解が遅い
→ 緩やかな効果。(遅効性)
- C/Nが低いもの → 分解が速い
→ 肥料効果が高い。(即効性)

「土づくり」と有機物

古くから慣行的に行われてきた「土づくり」

落葉や稲わら施用による穏やかな効果

最近の農業における有機質肥料

炭素率(C/N)の低い畜産廃棄物

即効性の反面、環境汚染をもたらしやすい。