

一、前言：

現今作物和種苗生產，為達到高產量和高品質的生產目標，極度依賴肥料的施用。其中，「氮」是植物生長必需的重要營養，其為構成胺基酸和核酸之主要元素，也是植物合成葉綠素及光合作用主要酵素 Rubisco 的重要組成，缺少氮素將嚴重影響植物的生長發育。因此在種苗生產或栽培過程，常會施用不同形態之氮源，如硝酸銨、硝酸鉀、尿素等肥料，以促進作物之生長發育。然針對不同種類之作物，如何使用氮肥及其施用濃度，以及植物對氮肥吸收之機制，應進一步探討，以提升氮肥施用之效率。本文即針對影響植物對硝酸態氮和銨態氮吸收和利用之因子，以及其基因調控機制進行探討，期可提供農民在進行種苗生產時，選擇不同氮源肥料之參考。

二、植物對不同氮源之吸收和利用方式

氮元素在地球主要以氣體形態存在，大氣中約有 78% 為氮氣，然而除了豆科植物可藉由固氮細菌共生利用氮外，植物並無法直接吸收利用空氣中的氮。氮氣需先經過固氮作用(nitrogen fixation)形成氨(NH₃)或硝酸根離子(NO₃⁻)後，再反應轉化形成含氮化合物，其中無機態氮：銨態氮(NH₄-N)和硝酸態氮(NO₃-N)為植物可直接吸收利用之主要氮素來源。研究指出，植物對這兩種氮源的吸收利用存在著差異。以銨態氮來說，植物自根部利用主動運輸的方式吸收銨離子(NH₄⁺)，NH₄⁺進入植物細胞後，可直接被麩胺醯胺合成酶/麩胺酸合成酶 (GS/GOFAT) 同化為胺基酸、蛋白質供植物體利用。而植物對硝酸態氮的吸收，雖同樣自根部利用主動運輸的方式吸收硝酸根離子(NO₃⁻)，然而進入植物細胞的 NO₃⁻卻無法直接被同化，須先在細胞質中經硝酸還原酶(nitrate reductase, NR)作用還原成亞硝酸，之後在質體或葉綠體中經亞硝酸還原酶(nitrite reductase, NIR)作用形成銨離子(NH₄⁺)後，再同化為胺基酸、蛋白質等，因此相較於銨態氮，植物吸收利用硝酸態氮，需消耗較多的能量進行還原反應。不過，由於過量的氮會對植物細胞造成毒害，故植物體對於 NH₄⁺的吸收和轉化亦有較嚴格的調控機制。

三、影響植物吸收和利用氮源之因子：

(一)不同植物對氮源需求的差異

不同的植物有其喜好的氮源型態，舉例來說，蝴蝶蘭雜交種(*Phalaenopsis* Blume x *Taisuco* Kochdian)幼苗，經不同硝酸態氮(NO₃-N)和銨態氮(NH₄-N)混合比例之肥料處理，結果以NO₃-N佔總施用氮含量比例高於50%或75%之處理，對植株生長(葉長、葉寬)和開花(花朵數、花梗直徑和花序長度)等表現較佳(Wang, 2008)。彭等(2010)以大白花蝴蝶蘭(*Phalaenopsis* Sogo Yukidian 'V3')進行試驗，同樣指出NH₄-N：NO₃-N比例為1：3，可獲得最高之抽梗率、鮮重和葉片數，顯示蝴蝶蘭喜硝特性。非洲鳳仙花(*Impatiens wallerana* Hook. f)以NH₄-N：NO₃-N比例為3：1之肥料處理，可使植株地上部鮮、乾重及花芽數達最大 (Romero *et al.*, 2006)。類似的喜銨性，也出現在澳洲鴨嘴木(*Brassia actinophylla* Endl)、孔雀竹

芋(*Calathea makoyama* E. Morr)和羽裂曼綠絨(*Philodendrum selloum* C. Koch)等觀葉植物，在高 $\text{NH}_4\text{-N}$ 或尿素(Urea)作為氮源下，有較佳的植株生長表現和品質(Conover and Poole, 1982)。而部分植物如：黛粉葉(*Dieffenbachia maculate* (Lodd.) G. Don. 'Camille')和波士頓腎蕨(*Nephrolepis exaltata* (L.) Schott.)，則在供應不同氮源下皆能生長良好。

(二)植物生長階段對氮源需求的差異

研究指出，植物在不同的生育階段，對氮源的喜好會有所轉變。趙等(1998)在土壤栽培及水耕條件下，利用氮同位素(N^{15})示蹤法，分析西洋參(*Panax quinquefolium* L.)對不同氮源(NO_3^- 、 NH_4^+)的吸收利用及其在植物體內的含量分布，結果顯示，西洋參在生長初期(發芽至葉片展開)表現出喜銨性，對 NH_4^+ 的吸收量高 NO_3^- 近1倍，然而進入根系生長期後對兩種氮源的吸收則無明顯差異，作者推測西洋參生長初期所表現的喜銨性，可能與植物發育之初利用的氮源主要來自儲存器官蛋白質水解產生之 NH_3 、 NH_4^+ 、醃胺和胺基酸有關，且在植物吸收營養的功能尚未完全前，優先利用銨態氮，可減少植物多餘的能量消耗。另外，田和李(2000)以 NH_4NO_3 作為氮源之溶液，培養萵苣(*Lactuca sativa* L.)、菠菜(*Spinacia oleracea* L.)、小白菜(*Brassica chinensis* L.)和油菜(*Brassica campestris* L.)四種蔬菜作物，其中菠菜和油菜植株內之 $\text{NH}_4\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3\text{-N}$ 含量同樣表現出階段性的差異，菠菜表現喜硝性，但在生長初期植株內銨態氮吸收量高於硝酸態氮；而油菜雖對兩種氮源無明顯偏好，但在生育中期對硝酸態氮的吸收量卻顯著高於銨態氮，顯示植物可能依其不同階段的生長需求，對氮源產生偏好性。

(三)不同氮源種類之影響

不同氮源因其本身伴隨之離子不同，如銨態氮源： NH_4NO_3 、 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 、 NH_4Cl 多伴隨著 NO_3^- 、 SO_4^{2-} 、 Cl^- 等陰離子；硝酸態氮源： $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 、 NaNO_3 、 KNO_3 多伴隨 Ca^{2+} 、 K^+ 、 Na^+ 等陽離子，產生相異的生理酸鹼性，加上植物吸收 NH_4^+ 或 NO_3^- 時細胞膜內外電化學梯度的變化，導致植株內和培養環境pH值產生改變，同時也影響植物對其他陰、陽離子的吸收與平衡(一般情況下，陽離子的吸收隨pH值增加而上升，陰離子則相反)。Kirkby和Mengel(1967)研究指出，以不同氮源(NO_3^- 、Urea、 NH_4^+)培養之番茄植株，其培養液的pH值因施用的氮源不同產生相異的變化，施用 NO_3^- 的培養液，pH值隨培養天數增加逐漸由5.5提高至6以上；而施用Urea、 NH_4^+ 皆使溶液pH值逐漸降低。同時在施用 NO_3^- 之番茄植株內，發現其葉片、葉柄、莖和根組織內的陽離子(Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 K^+ 、 Na^+)顯著高於施用 NH_4^+ 和Urea之植株；而施用 NH_4^+ 之番茄植株，其葉片、葉柄、莖和根組織內的陰離子(SO_4^{2-} 、 Cl^- 、 H_2PO_4^-)則高於施用 NO_3^- 之植株。類似的結果亦出現在Magalhaes和Wilcox(1983)之研究，其測定施以不同氮源之番茄植株內營養元素含量，結果顯示施用 NH_4^+ 相較於 NO_3^- ，抑制了植株內 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 的累積，但增加了對P的吸收。顯示不同的氮源除影響植物體對氮素的吸收外，也因其本身的生理特性影響其他元素離子的吸收。

(四)外在環境因子之影響

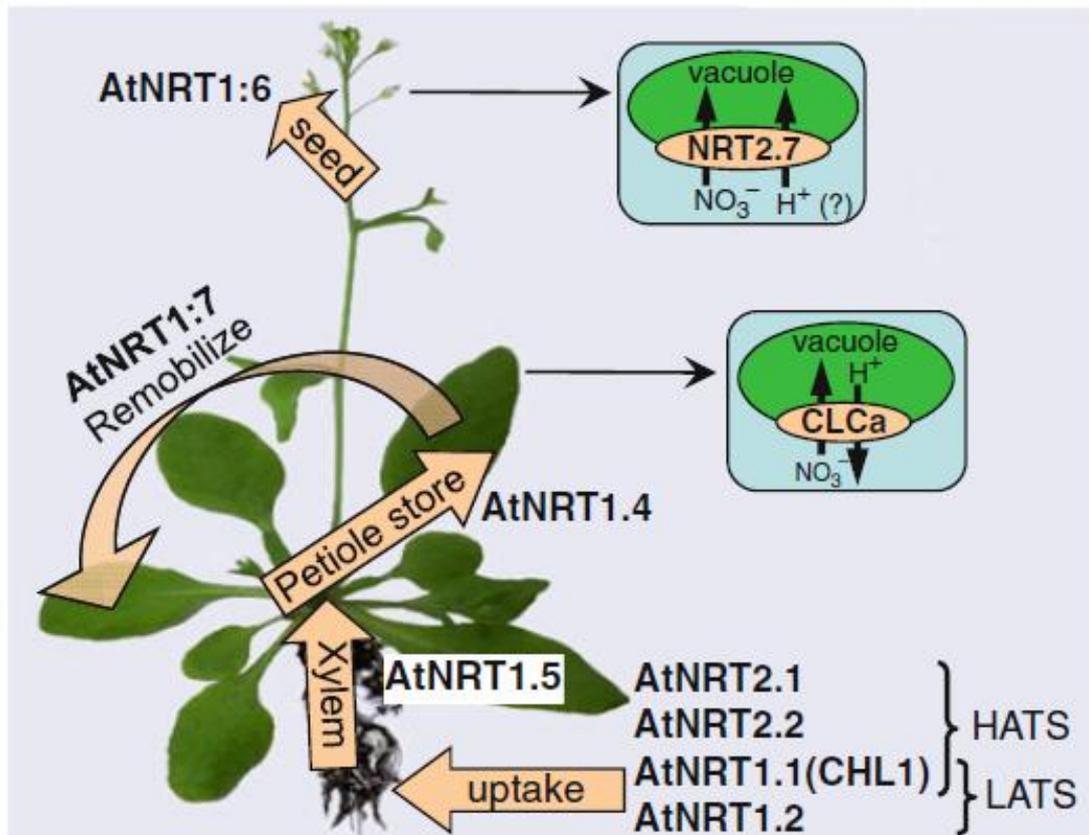
pH 值、溫度、光照和通氣等外在環境的條件，亦是影響植物吸收氮源能力的重要因子。其中 pH 值影響氮源的有效性和吸收比例，一般來說，高 pH 值有助於銨態氮的吸收，而低 pH 值則有助於硝酸態氮的吸收，這是由於植物對 NH_4^+ 的吸收，主要是經由 H^+ 質子幫浦造成之細胞膜內外的電化學梯度，高 pH 值下有助於增加其效率；而植物吸收 NO_3^- 主要靠與 H^+ 的共向主動運輸，因此較低的 pH 有助於 NO_3^- 的吸收。不過，在酸性 ($\text{pH} < 4.5$) 且缺氧土壤，則可能因為硝化作用受到抑制，而限制植物對 NO_3^- 的吸收。以 Arabica 咖啡為例，其生長適宜之土壤 pH 為 4.25-5.75，在此 pH 值範圍內， NH_4^+ 和 NO_3^- 的吸收量分別為 2.13 和 2.28 $\mu\text{mol g}^{-1}\text{FW h}^{-1}$ ，差異不明顯，唯當溶液 pH 值低於 4.25 時，幼苗對 NH_4^+ 的吸收量顯著降低，相反的，當 pH 值大於 5.75 時， NO_3^- 的吸收顯著下降，但 NH_4^+ 的吸收量反而增加 (Vaast *et al.*, 1998)。另外，低溫 4-16°C 顯著影響 Arabica 咖啡根部對 NO_3^- 的吸收，學者認為低溫降低 NO_3^- 向地上部的運輸，使其大量累積在根部，進而抑制對 NO_3^- 的吸收。Magalhaes 和 Wilcox (1984) 研究顯示，在高光強度下植物光呼吸作用增加，使得番茄葉片中 free- NH_4^+ 的濃度大量增加造成銨毒害，而在遮光 50% 下， NH_4^+ 可迅速同化為胺基酸：天門冬醯胺、麩胺醯胺，反而有助於植物對 $\text{NH}_4\text{-N}$ 的吸收。

四、植物吸收不同氮源之基因調控機制

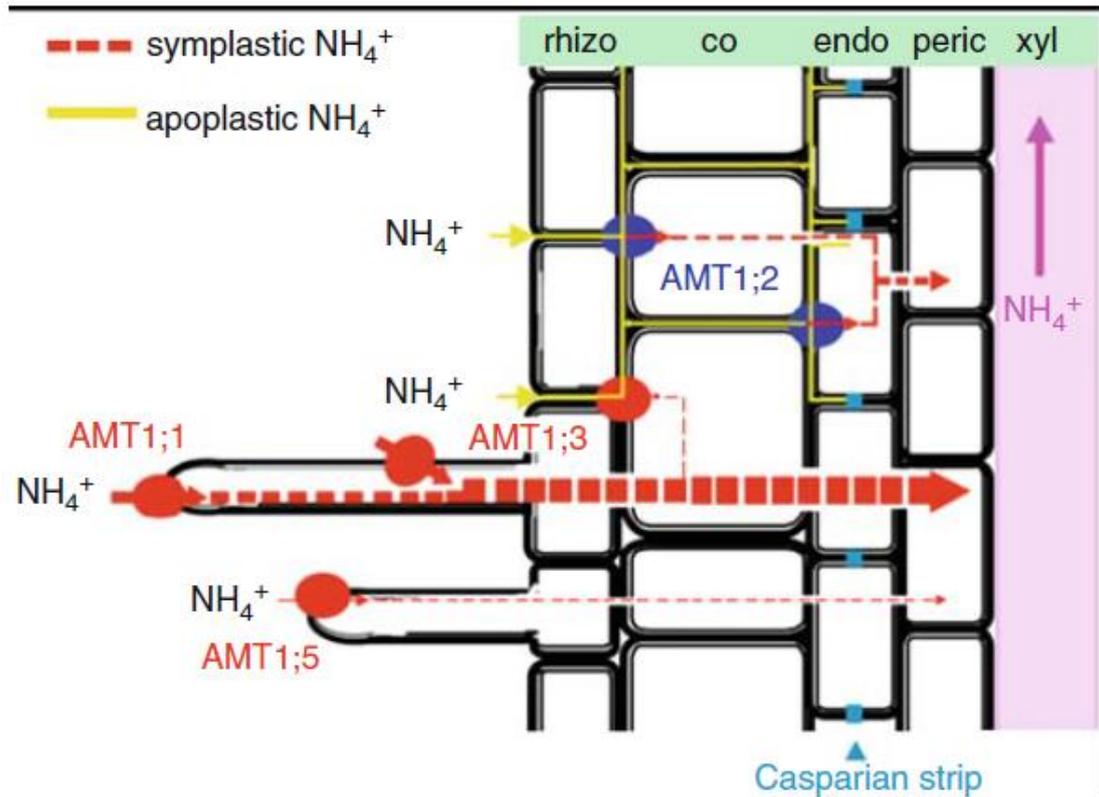
由於分子生物學的發展，目前已逐漸找出不同氮源在植物體內吸收、轉運配置和同化等相關基因表現及訊息調控機制，研究顯示，阿拉伯芥對 NO_3^- 的吸收，主要由 CHL1 同源蛋白 (AtNRT1 family) 和 NRT2 family，調控 NO_3^- 低親和性和高親和性兩種吸收轉運系統，使植物能因應外界 NO_3^- 濃度的變化，有效的吸收 NO_3^- ，並參與 NO_3^- 在植體中的運輸、儲存和再分配 (圖一) (Tasy and Hsu, 2011)。而植物對於 NH_4^+ 的吸收，學者認為是由可飽和的高親和性與不可飽和的低親和性兩種銨鹽吸收系統所調控，目前僅知銨鹽轉運蛋白 (Ammonium transporters, AMT) 負責高親和性 NH_4^+ 的吸收 (圖二)，而參與低親和性 NH_4^+ 轉運系統的蛋白則尚未找到 (Daniel-Vedele *et al.*, 2010)。藉由了解植物對不同氮源的吸收機制，未來亦有助於我們進一步調控植物對氮源的吸收與利用。

五、結論：

雖然植物對不同氮源的吸收和利用受到許多因子的影響，然而如果可以清楚的了解植物對不同氮源的吸收機制，以及不同植物在各個階段對氮源的偏好，並提供適當的氮源配比和環境條件，提高植物對肥料的有效利用，進而為不同植物設計其適合的肥料配方，減少肥料的流失，甚至避免過多時造成毒害，應為現階段生產者與研究者的重要課題。



圖一、阿拉伯芥硝酸鹽轉運蛋白在硝酸鹽吸收和配置的生理角色。HATS：高親和性硝酸鹽吸收系統(high-affinity nitrate uptake system)。LATS：低親和性硝酸鹽吸收系統(low-affinity nitrate uptake system)。AtNRT1.1 為雙親和性硝酸鹽轉運子,透過氨基酸序列第 101 個位置的羥丁氨酸磷酸化可參與 HATS 和 LATS。(Tasy and Hsu, 2011)



圖二、在阿拉伯芥根部表現之 *AMT1-type* 轉運子在高親和銨鹽吸收系統之作用 (from Yuan *et al.*, 2007)。在氮源不足下，AMT1;1, AMT1;3, AMT1;5 (紅色標示) 和 AMT1;2 (藍色標示) 於根部的表現位置以及對吸收銨鹽的調控。(Daniel-Vedele *et al.*, 2010)