

低分子有機態炭素施用によるキャベツ苗の乾燥ストレス耐性向上 1.

誌名	日本土壌肥料学雑誌 = Journal of the science of soil and manure, Japan
ISSN	00290610
著者名	宮沢,佳恵
発行元	日本土壌肥料学会
巻/号	82巻4号
掲載ページ	p. 298-301
発行年月	2011年8月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



低分子有機態炭素施用によるキャベツ苗の乾燥 ストレス耐性向上 I. 糖類およびクエン酸の効果

宮沢佳恵

キーワード クエン酸, グルコース, 馴化, 耐乾性, ト
レハロース

1. はじめに

キャベツ (*Brassica oleracea* var. *capitata*) の栽培では育苗した苗を定植する栽培方法が一般的である。定植栽培には在圃期間の短縮や、病虫害や雑草繁茂の低減などの利点がある一方、根が本圃の土に活着するまでは苗の生育が一時止まり、条件によってはその後の生育の停滞や枯死が起きる (岩間, 2004)。特に初夏まき年内どりの栽培体系では、定植時期に高温・乾燥が続くためこの傾向が強くなり、定植後数日間の灌水が必要となる他、植え痛みが激しいため夕方からの定植を余儀なくされる (荒木, 2001)。これらの問題を軽減するためには、耐乾性の高い良質の苗の準備が必要である。

苗の耐乾性を高めるために、定植前に苗が萎れはじめるまで灌水を控える“水きり処理” (Frantz *et al.*, 1998) や、塩化ナトリウムを添加した液肥等を与える“塩締め馴化法” (藤原ら, 2002a, 2002b) が提案されている。これらの方法により、気孔コンダクタンスが低下し、クチクラワックスが増加するため、苗の蒸散速度が低下して水分利用効率が上昇すると考えられている。しかし、セル成型苗の場合、水きり処理ではセルトレイの周辺部と内部の苗で水分条件が大きく異なるため、均一な水きり処理が得られないこと、曇天では十分な水きり処理ができないことが欠点である。塩締め馴化法はこれらの欠点を補う方法であるが、馴化処理により根鉢の形成が抑制されること、さらに処理後の NaCl 溶液の処分の問題がある (藤原ら, 2002a, 2002b)。

一方、植物の耐乾性が高まるメカニズムのひとつとして、糖などが細胞内に蓄積され、浸透圧が高まることが挙げられる (Ramanjulu and Bartels, 2002; Serraj and Sinclair,

2002)。糖は植物の光合成産物であるが、根からも積極的に吸収されていることが示されている (Jones and Darrah, 1992; 1993a,b; 1995)。糖は植物の組織培養の培地でも古くから炭素源として添加されており、幼植物が糖の形で根から炭素を吸収することで生育が増加する (Ticha *et al.*, 1998; Le *et al.*, 2001)。したがって、植物根に糖を供給して吸収させることで細胞内の糖濃度を高め、耐乾性を高めることが出来る可能性がある。

さらに、糖単独ではなく、同時にクエン酸を供給することで、糖供給の効果が高まる可能性があることが報告されている。貧光下で観葉植物の落葉を抑える目的でスクロースを与えた場合、クエン酸を併用することでその効果が大きくなった (平澤, 2005)。また、植物生育促進剤としてトレハロースを用いた場合にも、クエン酸を併用することでその効果が著しく増大することが報告された (樽味, 2007)。クエン酸を併用することによる糖施用効果の増大は、クエン酸によって土壌が制菌的に保たれるためではないかと考えられている (平澤, 2005)。したがって、糖施用により植物の耐乾性が高まるとすれば、クエン酸を加えることでその効果も増大すると考えられる。

そこで本試験では、キャベツのセル成型苗を対象とし、育苗期間中に糖、クエン酸、および糖と同時にクエン酸を施用し、苗の生育と定植時の乾燥ストレスに対する反応について調査を行った。

2. 試料および方法

2010年6月3日にキャベツ (品種: YR 青春2号) を育苗土 (タキイ, たねまき培土) を詰めた 128 穴セルトレイに播種し、ガラス室 (屋根のみガラス, 側面は網) にて育苗を行った。播種時にセルトレイごと水に浸漬して十分吸水させ、発芽まで表面が乾かない程度に灌水した。処理は発芽のそろった播種後 5 日目から開始し、1) 水 (コントロール), 2) グルコース 5 mM 処理, 3) トレハロース 5 mM 処理, 4) クエン酸 2.5 mM 処理, 5) クエン酸 2.5 mM + グルコース 5 mM 処理, 6) クエン酸 2.5 mM + トレハロース 5 mM 処理を設け、ジョウロでそれぞれの処理液を 1 トレイあたり 4 L 施用した。糖の施用濃度は、グルコースを用いて行った予備試験の結果に基づき、苗の生育抑制が見られない濃度に設定した。育苗土の乾き具合により 1~3 日毎にこれらの処理を繰り返した。これらの処理の他に灌水は行わなかった。

播種後 21 日目 (6月24日) 午前 10 時に、各処理 9 個体ずつ地上部をサンプリングし、75°C で 24 時間乾燥させ乾物重を測定した。同時に、別の 3 個体を 1 L ポリポットに 1 個体ずつ定植した。ポリポットには、風乾土 (東北農業研究センターの黒ボク土圃場から採取した土壌; pH5.7, 全炭素 5.14%, 全窒素 0.37%) を詰め、ポットの表面は灌水時の泥はねと表層土壌の目詰まりを防ぐため、パーミキュライトを厚さ 1 cm 程度に敷き詰めた。圃場での定植時における著しい乾燥ストレスを再現するため、定植時にポットへの灌水は行わず、定植後コンロー

Kae MIYAZAWA: Low organic matter application increases draught tolerance of cabbage seedlings I. Effects of sugars and citric acid

独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構東北農業研究センター (960-2156 福島県福島市荒井字原宿南 50)

Corresponding Author: 宮沢佳恵

2011年2月14日受付・2011年5月18日受理

日本土壤肥料学雑誌 第 82 巻 第 4 号 p.298~301 (2011)

ルの苗が完全に萎れた時点（27.5時間後）で全ての苗に十分灌水を行った。その後は適時灌水を行い、7月7日（定植後13日目）に地上部を収穫し、上記と同様に乾物重を測定した。実験期間中の気温および日射量を図1に示す。

3. 結果および考察

定植直前の苗の乾物重は、コントロールと比較してグルコース、およびクエン酸では同等の生育量が得られたが、トレハロース、クエン酸+グルコース、クエン酸+トレハロースでは乾物重が有意に低下した（図2）。グルコースでは苗の生育抑制は認められないのに対し、同濃度のトレハロースでは生育が抑制された原因の一つとして、グルコースは単糖類であるのに対し、トレハロースは2糖類であるため、同濃度でも添加炭素濃度はグルコースで約360 mg L⁻¹、トレハロースでは約720 mg L⁻¹となったことが考えられる。添加炭素量が増加すると生育が抑制される原因としては、平澤（2005）は病原性糸状菌の繁殖を指摘しているが、それに加え土壌微生物の増殖により培土の無機態窒素が消費され（Loomis and Connor, 1992）、生育が抑制された可能性が大きい。Sawada *et al.*（2009）により示された微生物が増殖に転じる添加グルコースの閾値は、本試験の添加グルコース濃度と近い値であり、グルコースでは生育が抑制されず、トレハロースでは生育が抑制された結果と矛盾しない。

樽味（2007）の報告では、トレハロース単独では見られなかった生育促進効果が、クエン酸を同時に施用するこ

とで顕著に見られた。本試験でも、トレハロース単独に比べると、トレハロース+クエン酸では添加炭素濃度が増加するにもかかわらず、生育の抑制がやや低減される傾向となった（図2）。しかし、樽味（2007）では耐乾性の向上ではなく生育促進を目的としていることから、トレハロースおよびクエン酸の添加濃度は本試験の約0.1%という極めて低濃度であった。キャベツの育苗においても、低濃度で添加した場合に生育促進効果が認められるかどうかについては今後検討する予定である。

定植時に乾燥ストレスを与えた後、灌水して栽培すると、コントロールでは生育がほぼ停止し、グルコースやトレハロースの単独処理でも、コントロールと比べて有意な生育の増加は認められなかった（図3）。それに対し、クエン酸では有意に生育が増加し、クエン酸+グルコース、クエン酸+トレハロースでも、増加傾向が認められた（図3）。コントロール、グルコース、トレハロース単独処理それぞれの苗は、定植時の完全展開葉は枯死し、成長点と数枚の中心部の葉のみ緑色をしており、乾燥・高温期に圃場での定植後に認められる著しい乾燥ストレスを受けた苗と同様の状態であった。一方クエン酸処理や糖+クエン酸処理の苗では、枯死葉は認められたものの、その程度はコントロールと比べて軽度であった。

本研究では、糖の添加による耐乾性の増加を期待して試験を行ったが、乾燥ストレス後の生育は糖ではなくクエン酸によって促進される結果となった。平澤（2005）はクエン酸の効果のメカニズムとして、クエン酸の制菌力が糖の添加の効果を高める可能性を指摘していた。しかし、本試験では糖との併用ではなく、クエン酸単独の施用でより効果が高かったことから、乾燥ストレスに対するクエン酸の効果は単に糖の効果を高めるだけではないと考えられる。また、クエン酸は糖に比べて根から吸収されにくく、吸収されてもすぐに呼吸に使われること（Jones and Darrah, 1992; 1995）、さらに有機酸の中でもクエン酸は無機化されやすいこと（Khademi, *et al.*, 2010）から、クエン酸自体が糖と比べて浸透圧調整物質として貢献する効果が高いとは考えられない。

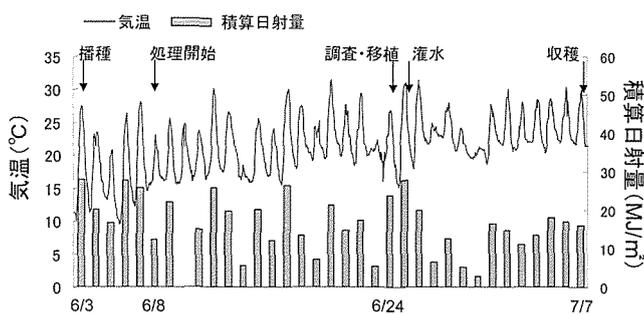


図1 実験期間中の気温および日射量
計測は東北農業研究センター福島拠点の気象観測システム（クリマテック）による。

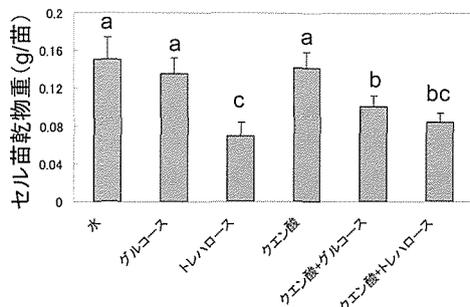


図2 異なる炭素源を与えて21日間育苗したキャベツの乾物重
バーは標準偏差。異なるアルファベットはTukey多重比較（調整済みp値による）により有意に差が認められたことを示す。

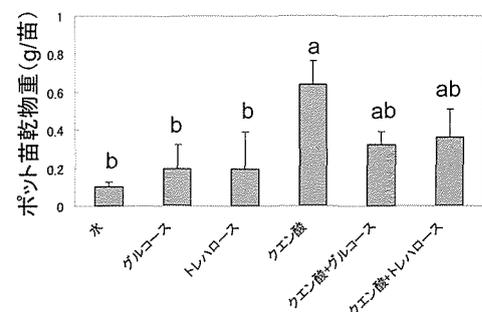


図3 異なる炭素源を与えて育苗してからポットに定植し、定植時乾燥ストレスを与えて12日間栽培したキャベツ苗の乾物重
バーは標準偏差。異なるアルファベットはTukey多重比較（調整済みp値による）により有意に差が認められたことを示す。

クエン酸は糖と比べて吸収されにくいものの、無菌条件ではクエン酸の供給濃度が高くなると根による吸収速度が高まり、トウモロコシでは1 mMではただちに吸収されることが示されている (Jones and Darrah, 1995)。本試験は無菌条件ではないが、定期的にクエン酸処理を行っていたことから制菌の条件であったと考えられること、およびクエン酸が呼吸に使われやすいことを考え合わせると、クエン酸処理ではクエン酸が吸収されて呼吸基質として使われた可能性も考えられる。

また、光合成速度が低下した場合 (乾燥等で気孔が閉鎖し、二酸化炭素供給が不足するなど)、強光条件では過剰な光エネルギーを消費しきれず、活性酸素分子種の生成が増加し細胞構成物質が破壊される (Demmig-Adams and Adams, 2006)。クエン酸をはじめとする有機酸は土壤中ですぐに無機化される (Khademi *et al.*, 2010)。クエン酸の無機化によって生成された溶存無機炭素が、根から吸収され炭酸固定の材料として利用されるために (Cramer, 2002)、光合成反応が促進され、その結果、強光による酸化ストレスを軽減した可能性が考えられる。また、乾燥ストレス後の回復期において、二酸化炭素の供給不足が光合成速度の律速要因となっていることが報告されている (Flexas *et al.*, 2009) ことから、クエン酸の無機化で生成した溶存無機炭素が回復期における炭素源となり、光合成を増加させたため生育が増加した可能性も考えられる。

さらに、クエン酸は植物が養分欠乏に遭遇すると大量に根から分泌する有機酸の1つであり、土壌によってはリンや鉄などの溶出に大きく貢献することが示されている (Jones *et al.*, 2003)。クエン酸の施用により特に生育初期に重要であるリン (増井, 1985) が土壌から溶出し、定植後の苗に吸収されやすかった可能性が考えられる。

また、育苗土の種類によっては糖などの有機態炭素の添加で微生物が増殖し、バイオフィームを作って土壌水分を保持するという報告がある (Welbaum *et al.*, 2009)。クエン酸は糖と同様、低分子炭素であり微生物に利用されやすいことから、本試験で使用した育苗土において、クエン酸で水分保持効果が高かった可能性もある。

以上、本報告ではクエン酸をセル成型苗に施用することによる顕著な乾燥ストレスの軽減と、定植後の初期生育の増加の可能性を示した。このクエン酸による効果の考えられるメカニズムとして、1) クエン酸が根から吸収されて呼吸基質として使われる、2) クエン酸が無機化して溶存無機態炭素となり、根から吸収され炭素源として使われる、3) クエン酸により土壌から養分が溶出し、定植後の苗に吸収される、4) クエン酸により土壌水分が保持される、の4つを挙げた。いずれにせよ、クエン酸施用による乾燥ストレス耐性向上のメカニズムは、水きり処理や塩締め馴化法によるものとは異なると考えられる。そのメカニズムの検証や、クエン酸の効果的な処理方法については今後の検討課題である。

謝辞：本試験にご協力いただいた実験アシスタント

の友孝子氏に心より感謝をいたします。

文 献

- 荒木俊光 2001. キャベツ初夏まき年内どり栽培. 川城英夫編 新野菜づくりの実際 葉菜-誰でもできる露地・トンネル・無加温ハウス栽培-, p32-39. 農文教, 東京.
- Cramer, M. D. 2002. Inorganic carbon utilization by plant roots. In Y. Waisel, A. Eschel and U. Kafkafi (eds.) Plant roots; The hidden half, 3rd edition, p. 699-716. Marcel Dekker, New York.
- Demmig-Adams, B., and Adams W. W. III, 2006. Photoprotection in an ecological context: The remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytol.*, 172, 11-21.
- Flexas, J., Barón, M., Bota, J., Ducruet, J. M., Gallé, A., Galmés, J., Jiménez, M., Pou, A., Ribas-Carbó, M., Sajani, C., Tomás, M., and Medrano, H. 2009. Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. berlandieri* × *V. rupestris*). *J. Exp. Bot.*, 60, 2361-2377.
- Frantz, J. M., Welbaum, G. E., Shen, Z. X., and Morse, R. 1998. Comparison of cabbage seedling growth in four transplant production systems. *Hortscience*, 33, 976-979.
- 藤原隆広・中山真義・菊地 直・吉岡 宏・佐藤文生 2002a. NaCl 施用によるキャベツセル成型苗の徒長抑制・順化効果. 園学雑, 71, 796-804.
- 藤原隆広・吉岡 宏・熊倉裕史・佐藤文生・井上昭司 2002b. NaCl の施用条件がキャベツセル成型苗の苗質に及ぼす影響. 園学研, 1, 169-173.
- 平澤栄次 2005. 貧光下植物のためのプラントサプリ. 化学, 60, 68-69.
- 岩間誠造 2004. 生育のステージと生理. 農文教編 生態 野菜園芸大百科 第2版 16 キャベツ, ハナヤサイ, ブロッコリー, p. 21-60. 農文教, 東京.
- Jones, D. L., Dennis, P. G., Owen, A. G., and van Hees P. A. W. 2003. Organic acid behavior in soils - misconceptions and knowledge gaps. *Plant Soil*, 248, 31-41.
- Jones, D. L., and Darrah, P. R. 1992. Resorption of organic components by root of *Zea mays* L. and its consequences in the rhizosphere. I. Resorption of ¹⁴C labeled glucose, mannose and citric-acid. *Plant Soil*, 143, 259-266.
- Jones, D. L., and Darrah, P. R. 1993a. Resorption of organic compounds by roots of *Zea mays* L. and its consequences in the rhizosphere. II. Experimental and model evidence for simultaneous exudation and resorption of soluble C compounds. *Plant Soil*, 153, 47-59.
- Jones, D. L., and Darrah, P. R. 1993b. Resorption of organic compounds by roots of *Zea mays* L. and its consequences in the rhizosphere. III. Characteristics of sugar influx and efflux. *Plant Soil*, 178, 153-160.
- Jones, D. L., and Darrah, P. R. 1995. Influx and efflux of organic acids across the soil-root interface of *Zea mays* L. and its implications in rhizosphere C flow. *Plant Soil*, 173, 103-109.
- Khademi, Z., Jones, D. L., Malakouti, M. J., and Asadi, F. 2010. Organic acids differ in enhancing phosphorus uptake by *Triticum aestivum* L.-effects of rhizosphere concentration and counterion. *Plant Soil*, 334, 151-159.
- Le, V. Q., Samson, G., and Desjardins, Y. 2001. Opposite effects of exogenous sucrose on growth, photosynthesis and carbon metabolism of in vitro plantlets of tomato (*L-esculentum* Mill.) grown under two levels of irradiances and CO₂ concentration. *J.*

- Plant Physiol.*, 158, 599–605.
- Loomis, R. S. and Connor, D. J. 1992. Crop ecology: productivity and management in agricultural systems, p. 538. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- 増井正芳 1985. 野菜のリン酸特性と施肥. 農文教編 農業技術大系 土壤施肥編 第6-1巻 施肥の原理と施肥技術 (1) 施肥の原理, イネ・野菜の施肥技術, p78–82.
- Ramanjulu, S., and Bartels, D. 2002. Drought- and desiccation-induced modulation of gene expression in plants. *Plant Cell Environ.*, 25, 141–151.
- Sawada, K., Funakawa, S., and Kosaki, T. 2009. Threshold concentrations of glucose to increase the ratio of respiration to assimilation in a Japanese arable soil and a strongly acidic Japanese forest soil. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 634–642.
- Serraj, R., and Sinclair, T. R. 2002. Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant Cell Environ.*, 25, 333–341.
- 樽味 宏 2007. 植物成長促進剤. 特開 2007–308434
- Ticha, I., Cap, F., Pacovska, D., Hofman, P., Haisel, D., Capkova, V., and Schafer, C. 1998. Culture on sugar medium enhances photosynthetic capacity and high light resistance of plantlets grown in vitro. *Physiol. Plantarum*, 102, 155–162.
- Welbaum, G. E., Shen, Z. X., Watkinson, J. I., Wang C. L., and Nowak, J. 2009. Priming soilless growing medium with disaccharides stimulated microbial biofilm formation, and increased particle aggregation and moisture retention during muskmelon transplant production. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 134, 387–395.
-