そ菜のカルシウム吸収に関する研究(第2報)

トマトにおける体内のカルシウム移動に及ぼすNAA処理の影響

陳 文 孝・上 本 俊 平

(九州大学農学部)

Studies on Calcium Absorption in Vegetable Crops

II. Effect of NAA Treatment on the Mobility of Calcium in the Tomato Plant

Wen-Shaw CHEN and Shunpei UEMOTO

Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka

Summary

In many crops, calcium deficiencies in various organs and tissues are often exaggerated due to the low rate of mobility of calcium in plant tissues, and especially under unsuitable conditions for plant growth. Studies were carried out to clarify the influence of naphthaleneacetic acid (NAA) on the mobility of calcium in tomato plants.

In the first experiment, tomato seedlings having reached the anthesis stage of the first flower cluster were grown in a nutrient solution with and without calcium, and treated with foliar spray of NAA (10^{-5} M) or CaCl_2 (4×10^{-2} M), respectively. The growth of treated plants and the distribution of calcium compounds in leaves of these plants were investigated. In the second experiment: (1) the difference of ^{45}Ca absorption between the plants treated with and without foliar spray of NAA (10^{-5} M) was investigated; (2) immediately after the plants were grown in complete nutrient solution with ^{45}Ca for 4 days, these plants were transferred to a non- ^{45}Ca and low calcium nutrient solution with and without foliar sprayed treatment of NAA (10^{-5} M), and also held for an additional 21 days. Thereafter, these plants were tested for radioactive analysis and for radioautograms; and (3) ^{45}Ca was applied onto the surface of the leaf and stem, and its subsequent detection on other parts of the plants was made by radioactive analysis.

The results are as follows:

1. In the plants grown in nutrient solution without calcium, the phenomena of calcium deficiency was found in all clusters and new unfolded leaves of control plants. The same phenomena were found in the third cluster and new unfolded leaves of CaCl_2 treated plants. Oppositely, no phenomenon of calcium deficiency was found in NAA treated plants.

2. In case of plants which were grown in nutrient solution without calcium and treated with NAA, water soluble fraction calcium in plant tissues apparently increased in the first leaf under the first cluster, and also much more NaCl soluble fraction calcium increased in the first leaf under the second cluster than those in control plants. In the plants treated with CaCl_2 only, the higher percentage of all calcium compound was found in leaves than the control plants.

3. By the foliar spray treatment with NAA, the treated plants, which were grown in nutrient solution with low calcium level marked with ^{45}Ca , showed a greater amount of radioactivity than plants without NAA treatment.

4. Once ^{45}Ca has been deposited in plant tissues, even if a particular migration period be provided, a significant quantity of calcium is not usually transported into new formed tissues. Applying NAA by foliar spray, a very pronounced calcium

movement in plant tissues occurred during the 21 day migration period.

5. Applying ^{45}Ca with NAA onto the leaf or stem surface, these plants showed a higher amount of ^{45}Ca movement than plants without NAA treatment. But when ^{45}Ca and NAA were treated in different parts of the plant, no effects of NAA on the ^{45}Ca movement were found.

緒 言

そ菜はがいしてカルシウムの吸収量が多く、とくに前報(6)でも述べたように開花結実期にカルシウム要求度の高まることが知られている。しかしながら、現実の栽培では、経営的な理由からカルシウムの吸収が阻害されるおそれのある多肥栽培や不適期栽培が行なわれることが多く、その欠乏症に悩まされることが少なくない。もともと、カルシウムは他の元素に比較して、体内移動が緩慢で、とくにその再移動は普通には困難なものとして知られている。したがって、その移動促進に関する栄養生理学的研究は、そ菜の肥培技術の向上にとって急務といわねばならない。

しかるに、この課題についての研究は少なく Biddulph ら(2)、Bukovac ら(4) および Kessler ら(11)が葉面処理したカルシウムの体内移動に及ぼす化学的処理の影響について報告しているものの、実用的な知見がえられていない。筆者らはそ菜のカルシウム栄養について一連の研究を進めているが(5,6)、トマトにおいて α -ナフタリン酢酸(NAA)の葉面散布によつてカルシウムの体内移動が著しく促進される事実を発見するとともに、カルシウムの移動に及ぼす NAA の作用について ^{45}Ca をトレーサーにして究明を試みた。

材料および方法

実験1 トマトの生育ならびに体内カルシウムの化学形態に及ぼす NAA 処理の影響

長交‘福寿2号’を1975年3月15日には種し、園試均衡培養液を5日ごとに更新しながら水耕栽培を行なつた。第1花房開花初期からカルシウムの供給を断つた -Ca 区と標準濃度でその供給を続けた +Ca 区に分け、それぞれの区に塩化カルシウム($4 \times 10^{-3}\text{M}$)および NAA (10^{-5}M)の葉面散布処理、NAA (10^{-6}M)の培養液添加処理ならびに無処理の計8区を設けた。処理開始後7日目にサンプリングして第1花房直下および第2花房直下の葉について、葉身中のカルシウムの化学形態を前報(6)の方法によつて分画した。また、-Ca 区の一部の株は少(25 ppm)カルシウム培養液に移し、移植後8日目に生育調査を行なつた。

実験2 カルシウムの吸収および移動に及ぼす NAA 処理の影響

(1) NAA の葉面散布と ^{45}Ca の吸収 長交‘福寿2号’を1975年7月18日には種し、5葉期まで園試均衡培養液で水耕栽培を行なつた。その後少(25 ppm)カルシウム培養液で3日間培養してから ^{45}Ca ($10 \mu\text{Ci/l}$)を含む標準培養液に移植し、ただちに NAA (10^{-5}M)を葉面散布した区と無処理区を設け、24時間後にサンプリングしてラジオオートグラフを作成した。また、一部の株は葉、茎と根に分けて 70°C で乾燥し、液体シンチレーションカウンタで ^{45}Ca の放射能を測定した。

(2) NAA の葉面散布と ^{45}Ca の再移動 長交‘福寿2号’を1975年8月10日には種し、6葉期まで園試均衡培養液で水耕栽培を行なつた。その後、 ^{45}Ca ($10 \mu\text{Ci/l}$)を含む標準培養液に移して4日間培養し、 ^{45}Ca を吸収させた。そして、 ^{45}Ca を含まない少(25 ppm)カルシウム培養液に移植し、NAA (10^{-5}M)を1週ごとに計3回葉面散布した NAA 処理区と無処理区を設けた。移植後21日目にそれぞれサンプリングしてラジオオートグラフを作成した。また一部の株を用いて、(1)と同様に液体シンチレーションカウンタで ^{45}Ca の放射能を測定した。

(3) NAA の処理と ^{45}Ca の移動 長交‘福寿2号’を1975年8月20日には種し、園試均衡培養液で砂耕栽培した。NAA 処理は第1花房開花期に葉身と茎について行なつた。葉身については、第1花房下3葉目の葉身に NAA (10^{-5}M)を塗布した処理区と無処理区を設け、同一葉身にただちに ^{45}Ca ($10 \mu\text{Ci/ml}$)を毛筆で塗布した。また、第1花房下3葉目の葉身に ^{45}Ca ($10 \mu\text{Ci/ml}$)を塗布し、第1花房およびその直上の葉身に NAA (10^{-5}M)を塗布した処理区を設けた。茎については、NAA (10^{-5}M)を第2花房下第2節間、ならびに第1花房およびその直上の節間に塗布した2つの処理区と無処理区を設け、それぞれ第1花房下第2節間に ^{45}Ca ($10 \mu\text{Ci/ml}$)を塗布した。

これらの処理は、いずれも処理後10日目にサンプリングし、(1)と同様にして液体シンチレーションカウンタで ^{45}Ca の放射能を測定した。

実験結果

実験1 トマトの生育ならびに体内カルシウムの化学形態に及ぼす NAA 処理の影響

7日間 -Ca 培養液で生育させた後、少カルシウム培

第1図 NAA または塩化カルシウムの葉面散布と生育 (1. 第1花房, 2. 第2花房, 3. 第3花房および新しい展開葉, A. NAA 処理, B. 塩化カルシウム処理, C. 無処理)

養液に移植したトマトの8日目の生育状況を第1図に示した。無処理区では第1花房にすでにしり腐れ果の発生, 第2花房には落ら, 第3花房の枯死がそれぞれ見られ, 茎頂部はネクロシスを生じて典型的なカルシウム欠乏症状を呈した。塩化カルシウムの葉面散布区では第1および第2花房は正常な発育を示したが, 第3花房は落ら, 茎頂部に軽いカルシウム欠乏症状が認められた。これに対し, NAA の葉面散布区では各花房はもとより, 茎頂部にも異常がなく, 生育はすこぶる健全であった。しかし, NAA の培養液処理区では全体に生長が抑制され, 花房の発育も劣った。

標準培養液で培養を続けた +Ca の各処理区間には, トマトの生長, 発育に顕著な差異は認められなかった。ただし, NAA の培養液処理区でのみ草たけが低く, 生育がかなり抑制された。

葉身中のカルシウムの化学形態別含有率を第2図に示した。+Ca の各区では, どの形態のカルシウムも -Ca の各区より高い含有率を示したが, 形態別の比率は水溶性カルシウムがもつとも高く, -Ca の場合には食塩可溶性カルシウムがもつとも高くなった。また, 塩化カルシウムの葉面散布処理は培養液中のカルシウムの有無に関係なく, いずれの形態のカルシウムをも一様に増加させ, 葉身中のカルシウム含有率全体を高める効果のあることが認められた。

いっぽう, NAA は葉面散布ならびに培養液処理のいずれにおいても, +Ca の場合には葉身中のカルシウム含有率に影響が少なく, 化学形態別含有率にもほとんど変化をもたらさなかった。しかし, -Ca 区における NAA の両処理は第1花房直下葉のカルシウム含有率を著しく高め, その効果は第2花房直下葉にも及んだ。また, 第1花房直下葉における化学形態別のカルシウム含有率では +Ca の各区に劣ったが, 形態別の比率ではそれらと相似た傾向を示し, 第1花房直下葉の水溶性および第2花房直下葉の食塩可溶性カルシウムの比率が高かった。

実験2 カルシウムの吸収および移動に及ぼす NAA 処理の影響

(1) NAA の葉面散布と ^{45}Ca の

吸収 NAA の葉面散布処理区では, 無処理区よりも, 葉, 茎ならびに根の ^{45}Ca は明らかに高いカウントを示し, ラジオオートグラフでも同様な傾向が認められた (第1表, 第3図)。

(2) NAA の葉面散布と ^{45}Ca の再移動 4日間 ^{45}Ca を吸収させた後, NAA を葉面に散布処理したトマトの処理後 21 日目における ^{45}Ca の分配状況を第2表および第4図に示した。NAA 処理区と無処理区の対比から明らかのように, ^{45}Ca 供給時にすでに形成されていた組織中の ^{45}Ca 量は, NAA 処理区が無処理区より少なく, 新たに形成された組織中には無処理区より処理区において濃厚に取り込まれていて, NAA の葉面散布処理が ^{45}Ca の再移動を促進することが裏付けられた。また, NAA によるカルシウムの移動効率 ((無処理 - NAA 処理) / 無処理, %) は根部が高くて茎がこれ

第2図 NAA または塩化カルシウムの処理と葉身中のカルシウム化学形態 (*葉面散布, **培養液添加)

第1表 NAA の葉面散布と ⁴⁵Ca の吸収* (cpm, 乾物中)

項 目	葉		茎		根		合 計	
	無 処 理	NAA	無 処 理	NAA	無 処 理	NAA	無 処 理	NAA
1g 中 の 含 量	2,091	9,336	13,338	18,370	40,362	49,783		
1 株 当 り 含 量	8,988	34,950	38,766	46,973	98,276	118,006	146,030	199,929

* 5 葉期のトマトは 25 ppm カルシウムの培養液で3日間培養してから ⁴⁵Ca を含む標準培養液に移植し、24 時間後にサンプリングした。

第2表 NAA の葉面散布と ⁴⁵Ca の再移動* (cpm, g 乾物中)

項 目	新 し い 部 位**			古 い 部 位***		
	花 房	葉	茎	葉	茎	根
無 処 理	2,159	1,181	2,133	333,599	123,794	73,657
NAA	12,309	3,101	13,987	305,910	90,113	49,821
移 動 効 率****				8.30	27.21	32.40

* トマトは ⁴⁵Ca を含む完全培養液で4日間生育させた後、⁴⁵Ca を含まない 25 ppm カルシウムの培養液で21日間生育させた。

** 新しい部位は 25 ppm カルシウムの培養液に移植してから展開した組織。

*** 古い部位は 25 ppm カルシウムの培養液に移植するまでに展開していた組織で、移植後 21 日目にサンプリングした。

**** 移動効率: (無処理-NAA)/無処理, %。

につぎ、葉身は低い値を示し、NAA を処理した場合でもカルシウムの葉身からの再移動は少ないことがうかがわれる。

(3) NAA の処理部位と ⁴⁵Ca の移動

第1花房下3葉目の葉身への ⁴⁵Ca と NAA とを二重

塗布した処理区では、NAA 無処理区に比べて第1花房ならびに処理葉直上節の茎のカウントが高い値を示して ⁴⁵Ca の移動の促進が認められた。しかし、第1花房下3葉目の葉身に ⁴⁵Ca を塗布し、第1花房およびその直上葉に NAA を塗布した処理区では、⁴⁵Ca の分配は無処

第3図 NAA の葉面散布と ^{45}Ca の吸収 (1. 植物体, 2. ^{45}Ca の分布, A. 無処理, B. NAA 処理)

第4図 NAA の葉面散布と ^{45}Ca の再移動 (1. 植物体, 2. ^{45}Ca の分布, A. 無処理, B. NAA 処理) なお, A区ラジオオートグラフは ^{45}Ca の取り込みが少なく, 感光しなかった。

理区と大差がみられなかつた。また、節間への ^{45}Ca 処理は葉身への処理に比べて移動率は高まつたが、NAA の効果は葉身処理と同様に、 ^{45}Ca と NAA とを同じ部位に塗布した区においてのみ認められた (第3表)。

考 察

カルシウムは体内移動の緩慢な必須元素である。たとえば、インゲンマメの葉身に塗布した ^{45}Ca の移行量は ^{32}P のそれに比べて 1/100 程度にすぎないことが知られている (1)。それゆえ、カルシウム要求度の高い作物は

生理的な欠乏症状を起しやすく、そのようなそ菜では塩化カルシウムの葉面散布が欠乏症の応急対策として実用化している (10)。Taylor ら (14) はその効果を一層確実にするために、インドール酢酸と 2, 3, 5-トリヨード安息香酸を用いて、葉面散布したカルシウムの移動促進を試みたが、十分な成果はえられなかつた。しかしながら、Cocking (7, 8) はトマトの根端細胞で、オーキシン処理が原形質膜のミセルわく構造をひろげる効果のあることを認め、オーキシンにはイオン類の通過を容易にす

第3表 第1花房開花期における NAA 処理と葉身ならびに茎に処理した ^{45}Ca の移動* (cpm, g 乾物中)

処 理 部 位	^{45}Ca で処理した部位	^{45}Ca で処理した部位の直上節の茎	第1花房直下の葉	第1花房	合 計
第1花房下3葉目に NAA+ ^{45}Ca を塗布した	20,669 (94.41)**	741 (3.38)	181 (0.83)	303 (1.38)	21,924 (100)
第1花房下3葉目に ^{45}Ca を塗布した	26,337 (96.96)	529 (1.95)	155 (0.57)	142 (0.52)	27,163 (100)
第1花房下3葉目に ^{45}Ca を塗布し、第1花房およびその直上葉に NAA を塗布した	24,052 (96.52)	488 (1.96)	188 (0.75)	190 (0.76)	24,918 (100)
第1花房下2節目の茎に NAA+ ^{45}Ca を塗布した	47,212 (77.12)	2,853 (4.66)	5,101 (8.33)	6,052 (9.89)	61,218 (100)
第1花房下2節目の茎に ^{45}Ca を塗布した	52,120 (84.52)	2,111 (3.42)	3,941 (6.39)	3,497 (5.67)	61,669 (100)
第1花房下2節目の茎に ^{45}Ca を塗布し、第1花房およびその直上節の茎に NAA を塗布した	40,443 (82.65)	1,704 (3.48)	3,641 (7.44)	3,106 (6.35)	48,931 (100)

* 処理後 10 日目にサンプリングした。

** () 内の数字は合計に対する比率 (%)。

る作用があることを示唆している。

本研究もカルシウムの移動促進手段の究明が目的で、カルシウム要求度のとくに高いトマトを用い、オーキシンの移動促進効果を検討したものであるが、オーキシンとしては植物組織内において不活性化されにくい NAA を供試した。実験で示したように、第1花房開花期に7日間カルシウムの供給を断ち、その後少カルシウム培養液で栽培したトマトは、無処理区では典型的なカルシウム欠乏症が発生し、塩化カルシウムを葉面散布しても、その後に形成された茎頂部ならびに第3花房には軽い欠乏症があらわれた。それにもかかわらず、NAA の葉面散布処理区では塩化カルシウムの同時処理の有無にかかわらず、カルシウム欠乏症は全く発生していない。このことは、NAA の処理によつてカルシウムの植物体内における再移動が促進されることを裏付けている。

Edgington ら(9) は NAA(10^{-6}M) を培養液に添加して水耕栽培すると主茎の伸長が抑制されることを報告している。本実験でも NAA(10^{-6}M) の培養液への添加区では、無添加区に比してトマトの草丈が低くなり、花房の発育が劣つた。しかし、NAA(10^{-6}M) の葉面散布区では主茎の伸長がかえつて促進され、草勢は強くなる傾向が認められた。NAA の処理法については、実用的な見地から、なお検討しなければならないが、葉面散布の適濃度は 10^{-6}M 前後にあり、また培養液処理の場合には 10^{-6}M 以下にあることが予想される。

つぎに、塩化カルシウムの葉面散布は葉身中の各化学形態別カルシウムを非選択的に増加させたが、NAA 処理は第1花房直下の葉では水溶性カルシウムの比率を高め、第2花房直下の葉では食塩可溶性カルシウムの比率を高めた。このことから考えられるのは、NAA 処理は

下位葉のカルシウムを水溶性に変えて移動を促進し、上位葉へ移行したカルシウムは細胞壁を強化するペクチン酸カルシウム（食塩可溶性カルシウム）に優先的に取り込まれているということである。

また、NAA 処理による植物体内でのカルシウムの移動促進は ^{45}Ca をトレーサーにした実験で、より直接的に証明された。すなわち、5葉期に少カルシウム培養液で3日間培養した実験2—(1)で、NAA を葉面散布しておく ^{45}Ca の取り込みが速に行なわれることが認められ（第1表、第3図）、さらに実験2—(2)の結果から、すでに吸収された ^{45}Ca が NAA の葉面散布で再移動しやすくなることも実証できた（第2、第3表）。また、NAA 処理で再移動した ^{45}Ca の割合は根>茎>葉の順に減少する傾向が認められ、葉身中のカルシウムは再移動しにくいことも示唆された。

つぎに、葉身または茎に塗布した ^{45}Ca は、その上に NAA の塗布を重ねるとその移動が促進されることも明らかとなつた。しかし、第1花房下3葉目の葉身または第2節間に ^{45}Ca を塗布し、第1花房およびその直上の葉、茎に NAA を塗布した場合、 ^{45}Ca の移動は促されなかつたことから、NAA の処理には sink の吸引力を助長する効果はなく、source に対する働きかけでカルシウムの移動が促されるものと理解しなければならない。

以上のようにトマトでは、NAA で処理された下位葉においては難溶性カルシウムから水溶性カルシウムの変化が確実に引き起こされるものと思われるが、オーキシン類によつてトマトの組織や器官内で引き起こされるこのような現象の生理的機作については、なお詳細な究明が必要である。

摘 要

トマトにおいて、NAA の処理がカルシウムの吸収ならびに体内移動を促進することを明らかにし、 ^{45}Ca を用いてその様態を調査した。

1. 第1花房開花期に7日間カルシウムの供給を断ち、その後少カルシウム培養液で培養したトマトは典型的なカルシウム欠乏症が発生した。塩化カルシウム ($4 \times 10^{-2}\text{M}$) を葉面散布しても、新たに形成された組織にはカルシウム欠乏症が発生した。しかし、NAA (10^{-5}M) を葉面散布したトマトは健全な生育を示した。

2. カルシウムの供給を断つた第1花房開花期のトマトに NAA を処理すると、第1花房直下葉では水溶性カルシウムが増加し、第2花房直下葉では食塩可溶性カルシウムが増加した。

3. ^{45}Ca を添加した培養液で水耕したトマトは、NAA の葉面散布によって ^{45}Ca の取り込みが促され、また体内再移動が促進された。なお、NAA による ^{45}Ca の移動効率はトマトの部位によつて異なり、根>茎>葉の順であつた。

4. 葉身または茎に局部的に塗布した NAA は、 ^{45}Ca 処理と重複した場合に限つて ^{45}Ca の移行を促がし、sink の吸収力を助長する効果は認められなかつた。

謝 辞 本研究を行なうにあたり、多大の教示をいただいた藤枝国光助教授、ならびにラジオアイソトープの実験にあたつて多大の教示と示唆をいただいた本学農学部植物栄養学山田芳雄教授に対し、あわせて深謝する。

引用文献

1. BIDDULPH, O., and R. CORY. 1957. An analysis of the bean plant using THO, P-32 and C-14 O_2 . *Plant Physiol.* 32 : 608—619.
2. ———, and S. BIDDULPH, 1959. Translocation of calcium in the bean plant. *Plant Physiol.* 34 : 512—519.
3. BLEDSOE, R. W., C. L. COMAR., and H. C. HARRIS. 1949. Absorption of radioactive calcium by the peanut fruit. *Science.* 109 : 329—330.

4. BUKOVAC, M. J., S. H. WITTWER., and TUKEY, H. B. 1956. Anesthetization by diethyl ether and transport of foliar applied radiocalcium. *Plant Physiol.* 31 : 254—255.
5. 陳 文孝・鈴木芳夫・山崎肯哉. 1979. 水耕におけるそ菜の無機成分の吸収特性. *園学雑.* 44(1) : 395—401.
6. ———・上本俊平. 1976. そ菜のカルシウム吸収に関する研究. (第1報) そ菜の異なつた生長相におけるカルシウム吸収とその生理的意義. *園学雑.* 45(1) : 33—42.
7. COCKING, E. C. 1961. Properties of isolated plant protoplasts. *Nature.* 191 : 780—782.
8. ———. 1962. Action of growth substances, chelating agents and antibiotics on isolated root protoplasts. *Nature.* 193 : 998—999.
9. EDGINGTON, L. V., M. E. CORDEN., and A. E. DIMOND. 1961. The role of pectin substances in chemically induced resistance to fusarium wilt of tomato. *Phytopathology.* 51 : 179—182.
10. GERALDSON, C. M. 1957. Control of blossom-end rot of tomatoes. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 69 : 305—317.
11. KESSLER, B., and Z. W. MOSCICKI. 1958. Effect of triiodobenzoic acid and maleic hydrazide upon the transport of foliar applied calcium and iron. *Plant Physiol.* 33 : 70—72.
12. MILLICAN, C. R., and B. C. HANGER. 1965. Effects of chelation and of certain cations on the mobility of foliar-applied ^{45}Ca in stock, broad bean, peas and subterranean clover. *Austr. J. Biol. Sci.* 18 : 211—226.
13. SWANSON, C. A., and J. B. WHITNEY. 1952. The translocation of foliar applied phosphorus-32 and other radioisotope in bean plants. *Amer. Jour. Bot.* 40 : 816—823.
14. TAYLOR, G. A., J. N. MOORE., and W. O. DRINKWATER. 1961. Influence of 2, 3, 5-triiodobenzoic acid, indole-3-acetic acid and method of sample collection on translocation of foliar applied radiocalcium. *Plant Physiol.* 36 : 360—363.