

ブルーベリーの好酸性・好アンモニア性 に関する栄養生理学的研究

片倉 芳雄(人間環境学科)

はじめに

ブルーベリー Blueberry は好酸性・好アンモニア性を有すると言われていたことに着目し、著者らは1981年から、これらの特性に関して栄養生理学的側面から研究を続けてきた。ここでは、その研究成果の概要を報告したい。ブルーベリーは北米原産のツツジ科スノキ属 *Vaccinium* spp. の低木性果樹で、ハイブッシュブルーベリー Highbush blueberry (ハイブッシュ) (図1)、ラビットアイブルーベリー Rabbit-eye blueberry (ラビットアイ)、ローブッシュブルーベリー Lowbush blueberry (ローブッシュ) の3種類が産業的には重要である^{1,2)}。ハイブッシュは近年さらに、北部ハイブッシュ Northern highbush、半樹高ハイブッシュ Half-high highbush、南部ハイブッシュ Southern highbush の3グループに分類されている。米国やカナダでは野生のブルーベリーが豊富なため、長い間野生種の果実が採



図1 水耕栽培実験中のハイブッシュブルーベリー

取、利用されていた。品種改良や栽培、発育生理の研究が始められたのは1900年代の初めになってからであり、1930年頃から実用的な品種が発表され始めた³⁾。1950年頃からは次第に栄養生理的研究も行われるようになった⁴⁾。これらにより、ブルーベリーは耐乾性が低く、土壌 pH が中性付近では葉に



図2 中性の土壌で生育するラビットアイブルーベリーに発生した葉のクロロシス

クロロシス (図2) の発生や著しい生育低下を生じやすいこと、さらにアンモニア態窒素 ($\text{NH}_4\text{-N}$) に比べ硝酸態窒素 ($\text{NO}_3\text{-N}$) の施用で生育の低下や枯死を生じやすいことなどが明らかになってきた⁵⁾。しかし、好酸性・好アンモニア性を呈するとされるその生理的な機構はほとんど解明されていなかった。

わが国ではブルーベリーが最初に導入されたのは1951年であり、栽培の歴史が浅かったことから、土壌管理や施肥は経験を頼りに行われてきた面が多い。土壌管理や施肥は土壌の性質や樹体の栄養生理的特性などの科学的知見を基礎として行う必要がある。このようなことから、特にブルーベリーの栄養生理的特性となっている好酸性・好アンモニア性の機構を解明することは最も重要なことと考えられる。本研究では、栽培種として重要なハイブッシュとラビットアイの2種のブルーベリー栽培における肥培管理法の基礎的資料に資するため、培地 pH および施用窒素形態が樹体の生育および養分吸収に及ぼす影響と、さらにその生理的機構を代謝的側面から検討した。また、実際の園地での栽培においてブルーベリーの栄養生理的特性がどのように反映しているかについて、土壌の化学的性質の分析および葉分析による栄養診断的方法で検討を行った。

1. 培養液 pH が生育および養分吸収に及ぼす影響

ブルーベリーでは土壌 pH に起因すると考えられる生育障害が生じやす

かったことから、培地 pH に関する研究は古くより行われてきた^{4,6)}。しかし、供試樹の種類・品種・樹齢、実験条件などの違いから必ずしも統一的な結果は得られていなかった。本研究では水耕法 ($\text{NH}_4\text{-N} + \text{NO}_3\text{-N}$ 施用) により、ハイブッシュおよびラビットアイの生育および養分吸収に対する培養液 pH の影響を検討した^{7,8)}。その結果、両種



図3 ラビットアイブルーベリーの根の発育に及ぼす培養液 pH の影響 A: pH4、B: pH6

とも pH4 区では樹体の生育が良好であったのに対し、pH6 区では根の生長・発育が悪く樹体の生育は低下した (図3)。また、pH3.5、4.5、5.5 で水耕法による同様の検討を行ったところ、両種とも pH3.5 区では根や枝葉への障害を生じて2年以内に枯死し、長期にわたった生育は困難であった。pH 処理の影響は地下部と地上部で異なった。pH4.5 と 5.5 区を比べると根の生長は、ハイブッシュが pH4.5 区、ラビットアイが pH4.5、5.5 区で良好であった。地上部の生長は、両種とも pH5.5 区で良好であった。これらのことから好適 pH は、ハイブッシュが pH4.5 付近で、ラビットアイが pH4.5 ~ 5.5 で、ハイブッシュよりもラビットアイは培地 pH に対して広い適応性をもつと考えられた。pH3.5 区では根に異常症状がみられたことから、 H^+ イオンや培地の酸性化によって生じた障害要因によって根が構造的、機能的あるいは生理的に異常をきたした可能性が考えられた。逆に、pH が 6 の微酸性付近でも根の生長が低下したことから、低 pH および中性域 pH 付近での障害要因の特定や障害の機構について解明が必要である。

培養液 pH の養分吸収への影響をみると、pH3.5 区では 4.5、5.5 区に比べ、

NH₄-N 吸収量に対する NO₃-N 吸収量の増加と Ca 吸収量の低下が両種ともに特徴的であった。生育の悪かったハイブッシュの pH3.5 区では NH₄-N、リン (P)、カリウム (K)、カルシウム (Ca) 吸収量の著しい低下がみられたのに対し、ラビットアイではハイブッシュほど pH の影響はみられず、培養液 pH による養分吸収への影響は種によって異なった。このことは、一般にハイブッシュよりもラビットアイの方が種々の土壌への適応性が広いと言われていることを裏付ける一因と考えられた。培養液 pH によって NH₄-N と NO₃-N の吸収量に差異がみられることは、施用窒素形態と生育との関連で興味深い現象である。生育の低下を引き起こしやすい NO₃-N の吸収が低 pH 側で高いことは、極低 pH 下で NO₃-N が供給された場合、その過剰吸収により生育障害が生じる可能性が示唆される。一方、pH6 区では pH4 区に比べて Ca 吸収は高まったが生育は悪く、Ca 吸収の増加は生育を促進せず、それよりも P や K 吸収の低下の方が生育を悪化させやすいと考えられた。時期別生育パターンをみると、生育旺盛な時期はハイブッシュが5月上旬～6月上旬、ラビットアイが8月上旬～9月上旬であり、両種でかなり異なった。しかし、各養分の時期別吸収パターンは両種で比較的似かよっていたが、各養分によって吸収パターンが異なり、N、P、K、Mg などに比べて Ca は年度初期の吸収が低く、生育の進行によって増加し、後期においても吸収が維持された。このような時期ごとの養分吸収量を考慮した施肥法が望まれる。

葉中成分含量については、ラビットアイは pH4 区に比べ pH6 区では K 含量が低下し、Ca 含量が高い傾向がみられ、養分吸収量が葉中成分含量に反映したものと考えられた。ハイブッシュは、pH3.5～5.5 の範囲では低 pH 側で K、Ca が高含量を示す傾向がみられ、生育の悪かった pH3.5 区では N、P も高い値を示し、相対的に養分吸収量に対して生育量が低かったことが正常樹よりもこれらの葉中成分含量を高くした原因と考えられた。

2. 施用窒素形態が生育および養分吸収に及ぼす影響

ブルーベリーの生育に及ぼす施用窒素形態の影響に関する研究は、施

肥法に関わる基本的な問題であるため比較的多くの報告がある^{4,5,9)}。それらによると、 $\text{NH}_4\text{-N}$ と $\text{NO}_3\text{-N}$ 施用のいずれが有効であるかは、供試樹の種類、樹齢、実験条件などによって異なる結果が得られていた。これまでの研究は幼苗使用や短期間の検討の場合が多かったことから、ラビットアイ結実樹の生育・養分吸収に対する施用窒素形態の影響について水耕法による長期間にわたる検討を行った¹⁰⁾。低濃度区 (14 mg L^{-1}) では $\text{NO}_3\text{-N}$ 区でも生育の良かった $\text{NH}_4\text{-N}$ 区とあまり変わらない生育を示した。しかし、高濃度区 ($24 \sim 44 \text{ mg L}^{-1}$) では $\text{NH}_4\text{-N}$ 区に比べ $\text{NO}_3\text{-N}$ 区で生育・果実収量の低下が著しかった。 $\text{NO}_3\text{-N}$ 高濃度区では $\text{NH}_4\text{-N}$ 高濃度区に比べ、根の生長が悪かったことが樹体全体の生育低下に大きな影響を与えたと考えられる (図4、5)。ブルーベリーの生育に対する施用窒素形態の影響は、窒素濃度が低い場合は小さいが窒素濃度が高くなると大きいことが明らかであった。

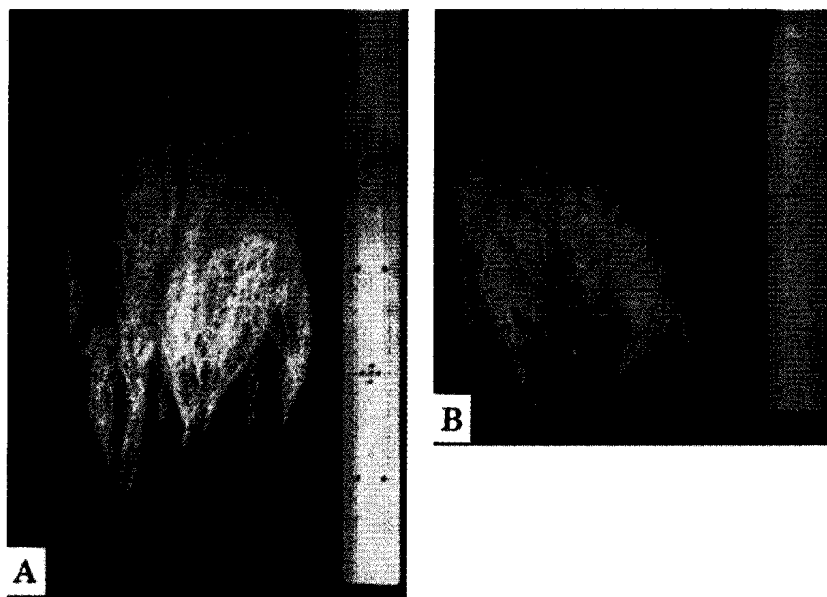


図4 ラビットアイブルーベリーの根の発育に及ぼす施用窒素形態の影響

A : $\text{NH}_4\text{-N } 24 \text{ mg L}^{-1}$ 、B : $\text{NO}_3\text{-N } 24 \text{ mg L}^{-1}$

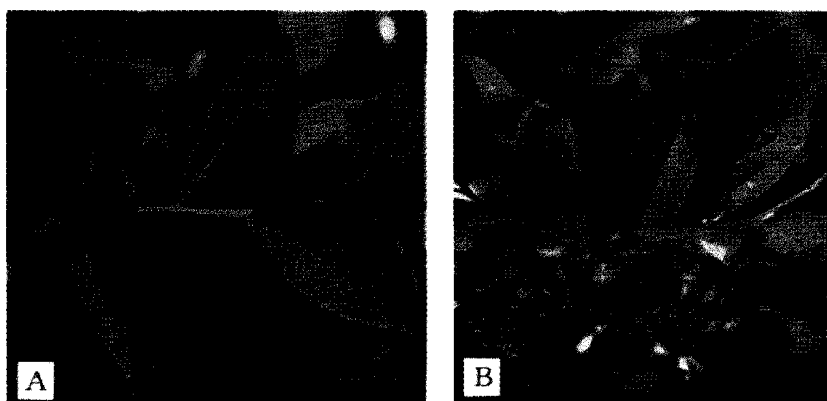


図5 ラビットアイブルーベリーの枝葉の生長に及ぼす施用窒素形態の影響

A : $\text{NH}_4\text{-N } 44 \text{ mg L}^{-1}$ 、B : $\text{NO}_3\text{-N } 44 \text{ mg L}^{-1}$

本研究では、生育期間中の養分吸収について検討し、そのパターンを知ることができた。N、P、Kは生育前期(7月上旬まで)に吸収が高く、生育終期にかけて漸減したのに対し、Caやマグネシウム(Mg)は終期においても吸収の減少は少なかった。また、NO₃-N高濃度処理はN、P、K、Ca、Mgの吸収を低下させ、なかでもCaとMgの吸収比率の低下が大きいことが示された。CaとMgの吸収比率の低下は、葉や果実中成分含量にも反映するものと考えられた。本研究で行った時期別養分吸収量の検討は、これまでの研究^{5,9)}の多くが葉分析のみによる栄養診断的研究であったのに対して、養分吸収量との関連で葉分析値をとらえることが可能であった点で意義が大きい。また養分吸収量のデータは、生育に必要な各養分の吸収量を決定するための基礎資料として重要である。

ブルーベリーは耐乾性が低いと言われているが、これまで吸水量に関するデータは乏しかった。NO₃-N高濃度区では吸水量の低下が大きかった。これは根の生長が悪く、根や葉に障害が見られたことから(図4、5)、樹体の生理機能低下が吸水量の低下をも引き起こしたと考えられた。これら根の生長低下は、園地土壌での栽培において耐乾性の低下に結びつく可能性が大きいことが示唆された。

3. 樹体内の窒素化合物組成

NH₄-Nに比べてNO₃-N高濃度施用では著しい生育低下が認められたことから、この原因究明のため樹体内の窒素がどのような窒素化合物として取り込まれているかを、施用窒素形態・濃度、培養液pHなどとの関連で検討した¹¹⁾。

培養液pHの窒素化合物組成への影響をみると(NH₄-N + NO₃-N施用)、pH4区に比べpH6区では葉中NH₄-Nとアミノ酸態窒素(Amino-N)がやや増加する傾向がみられたが、不溶性タンパク態窒素(Pro-N)への影響はみられず、培養液pHの影響はあまり大きくなかった。

一方、施用窒素形態の影響をみると、高濃度施用ではNH₄-N区でPro-NとAmino-Nの増加が大きかったのに対し、NO₃-N区ではAmino-Nは増

加したがPro-Nは減少傾向が認められた。比較的low濃度でも、NO₃-N区ではNH₄-N区に比べて葉中のPro-N、水溶性タンパク態窒素(WPro-N)、Amino-N合成量の低下が認められた。細根ではNO₃-N区でNH₄-N、Amino-Nが少なかったことから、硝酸からアンモニアへの還元過程が進行しにくく、これがブルーベリーのNO₃-Nの利用効率を低下させている要因と考えられた。一方、NH₄-N区では葉中のNH₄-Nが多かったことから、NH₄-Nの単独施用は葉中のNH₄-N含量を高めやすいと考えられた。NH₄-Nの高濃度施用では、ブルーベリーはNH₄-N集積を伴って生育が低下するとの報告もあり¹²⁾、本研究結果はこれを裏付けている。NH₄-N + NO₃-N区ではNH₄-N区とNO₃-N区の中間的性質がみられた。すなわち、根では施用したNO₃-Nの影響がみられアミノ酸、アミドまでは合成されたがタンパク質合成量はNO₃-N区よりもむしろ低く、一方、葉ではNH₄-Nの影響がみられタンパク質合成量は高かった。NH₄-N + NO₃-N区では各形態窒素単独施用の影響が緩和されるようであるが、根に対してはNO₃-Nの影響が強いようであった。ブルーベリーではNH₄-NとNO₃-Nの施用窒素の共存は、特に地上部においてNO₃-N単独施用よりもタンパク質の合成量を高めて生育を増進させ得る可能性を示唆している。

低pH(3.5)で生育障害を受けた樹では健全樹に比べて、細根と葉でアミド態窒素(Amide-N)とWPro-Nが減少して葉へのAmino-Nの集積や細根、葉へのNH₄-N集積にみられるようにアンモニア同化(処理)過程およびアミノ酸からタンパク質への合成過程が阻害されていることが考えられた。NO₃-N(60 mg L⁻¹)で生育障害を受けた樹では、葉中Pro-N、WPro-N、Amide-N、Amino-Nの減少がみられたように、葉におけるタンパク質合成量の低下が大きかった。細根ではタンパク質の合成量の低下はみられなかったが、Amide-Nの減少、NH₄-Nの増加がみられたことからアンモニア同化(処理)過程への影響が考えられた。NO₃-N過剰による障害は、特に葉におけるアミノ酸からタンパク質への合成量がNH₄-N区よりも低いうえに、アミノ酸、アミドなどの合成過程が阻害されることによると考えられた。ブルーベリーは、NH₄-N施用ではタンパク質合成が盛んに行われるのに対し

て、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 施用ではタンパク質合成能が低いことが明らかになった。これが $\text{NH}_4\text{-N}$ 施用に比べて $\text{NO}_3\text{-N}$ 施用で生育が低下する要因と考えられた。

4. 窒素同化系酵素活性

ブルーベリーでは施用窒素形態によって生育や樹体内の窒素化合物組成が異なったことから、樹体に吸収される $\text{NO}_3\text{-N}$ や $\text{NH}_4\text{-N}$ の同化過程、特にその初期の段階である硝酸還元過程からアンモニア同化過程にかかわる酵素の活性について検討を行った^{13,14)}。その結果、ハイブッシュ、ラビットアイ両種とも細根、葉における硝酸還元酵素 (NR) 活性はリンゴやウンシュウミカンなどに比べて極めて低いことが明らかになった。また、ブルーベリー細根の NR 活性は施用窒素形態によって影響を受け、 $\text{NH}_4\text{-N}$ に比べ $\text{NO}_3\text{-N}$ 施用では活性の上昇が認められた。これに対し、葉の NR 活性は $\text{NO}_3\text{-N}$ 施用によって、むしろ低下する傾向さえみられた。ブルーベリーの亜硝酸還元酵素 (NiR) 活性はリンゴに比べ弱かったものの細根だけでなく葉でも認められた。NR 活性が酸性側で低下するのに対し、NiR 活性は逆に酸性側で上昇がみられるなど NR 活性とは性質を異にした。 $\text{NH}_4\text{-N}$ をグルタミンとして取り込む反応に関わるグルタミン合成酵素 (GS) 活性は、リンゴに比較してブルーベリーでは葉・根ともに低く、GS 系による $\text{NH}_4\text{-N}$ の処理能力はリンゴよりも劣ると考えられた。 $\text{NH}_4\text{-N}$ 施用では葉中 $\text{NH}_4\text{-N}$ が増加しやすかったことなどから、ブルーベリーでは $\text{NH}_4\text{-N}$ の同化能も低いことが $\text{NH}_4\text{-N}$ 過剰施用による生育低下の一因と推察された。NR 活性がブルーベリー葉で著しく低い原因としては、葉の組織磨砕液の pH が低かった (pH3 付近) ことや NR の存在量、活性阻害要因などとの関連から今後の検討が必要と考えられる。施用窒素形態に対するブルーベリーの生育反応は、樹体内における窒素同化系酵素の活性が大きなかかわりをもつと考えられる。ブルーベリーでは $\text{NO}_3\text{-N}$ が施用された場合、主として根において $\text{NO}_3\text{-N}$ が還元され、還元されずに葉に到達した $\text{NO}_3\text{-N}$ の葉における硝酸還元能は低く、窒素の同化効率からみると不利な条件と言える。

5. 園地土壌での樹体栄養

水耕栽培実験でブルーベリーは好酸性・好アンモニア性を有することを栄養生理的側面から裏付けた。このような特性が園地栽培（ラビットアイ）においてどのように反映しているかを検討するため、生育の良好な園地（優良園）およびクロロシスがみられるなど生育のあまり良くない園地（不良園）での樹体の栄養状態について、土壌の化学的性質と葉分析などから検討を行い水耕栽培実験との整合性について解析した¹⁵⁾。

優良園の表層土壌（0～12cm）はpH（H₂O）が4.5～5程度の酸性に維持されており、不良園に比べて交換性のCaとMg含量が低く、交換性Ca/K、Mg/K比や塩基飽和度の低下などが認められた。また、優良園では有効態リン酸、交換性Kが多かった。土壌中の水溶性アルミニウム（Al）、鉄（Fe）、マンガン（Mn）含量を測定したところ、土壌の酸性化によって、いずれも可溶化しやすい傾向がみられた。水溶性のFeとAlはほぼ同程度の含量であったが、水溶性Mn含量はFeやAlに比べ低いレベルで存在していた。

葉中成分をみると、N、K、Mg含量はそれぞれ土壌中のT-Nや交換性K、Mg含量との直接的な関係は低いようであった。これに対し、葉中P、Caは土壌中の有効態リン酸、交換性Caの含量にそれぞれ対応した値を示す傾向がみられた。また、葉中N、P、CaはK、Mgに比べて土壌pHによる影響が表れやすいと考えられた。葉中Ca含量には土壌の交換性Ca/K比も反映する傾向がみられ、土壌のCa/K比は土壌の交換性Ca含量そのものよりもブルーベリーのCa吸収に影響を及ぼしやすいと考えられた。優良園よりも土壌pHが高かった不良園では葉中N、P含量が著しく低く、Ca含量が高かった。水耕によるpH処理実験においても、これと同様の結果が得られており、土壌pHが中性域では、これら養分吸収への影響が大きいことが生育低下をもたらす要因となることが示唆された。葉中のFe含量は土壌中の水溶性Fe量との関連がみられたが、各品種間ではあまり明確な差異はなく、不良園でみられた葉のクロロシスとの関連は不明であった。葉中Mn含量は土壌中の水溶性Mn含量との関連が大きく、不良園で特に土壌、葉中ともに低く、土壌中の水溶性Mn量が葉中Mn含量に反映した

ものと考えられた。

Alは酸性土壌で生育障害要因となりやすい成分であるが¹⁶⁾、ブルーベリーでは葉中AlはFeやMnに比べ含量が高かったが、土壌が酸性を示した優良園では生育に異常が認められなかったことから、ブルーベリーはAl耐性が高く、何らかのAl耐性機構をそなえているものと考えられる。今後は好酸性との関連で、Al耐性機構についての検討が必要である。

おわりに

25年ほど前、当時まだあまり知られていなかったブルーベリーという非常に興味深い植物に出合って以来、著者らはブルーベリーの好酸性・好アンモニア性に関して栄養生理的側面から研究を続けてきた。まず、水耕法によりブルーベリーの生育および養分吸収に対する培地pHおよび施用窒素形態の影響を検討し、ブルーベリーは酸性域の培地pH、NH₄-Nの施用で根の生長、樹体生育が良好で養分吸収も正常に維持されることなどを明らかにした。さらに、これらの特性について代謝的側面から検討し、ブルーベリーでは根や葉の硝酸還元酵素活性が低いため吸収したNO₃-Nの同化効率が低くタンパク質合成量が減少することが、NO₃-Nの施用ではNH₄-N施用に比較して生育が低下する要因であることなども明らかにした。

一連の水耕法による栽培実験によって、ブルーベリーの養分吸収経過を生育と関連づけることができた。この養分吸収量のデータはブルーベリーの肥培管理上の重要な基礎的データとして有用であると考えられる。また、栽培園地での土壌の化学的性質と葉分析による栄養診断的研究からは、ブルーベリーは酸性土壌で生育が良好で、土壌の酸性化で可溶化するAlに耐性を有し、何らかのAl耐性機構をそなえていると考えられた。現在、ブルーベリーの好酸性の機構に関連して、Al吸収とAl耐性機構などを中心に研究を進めつつある^{17~19)}。

引用文献

- 1) ECK, P. : Botany, in : Eck, P. and Childers (ed.) , Blueberry culture, p. 14 ~

- 44, Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey (1966)
- 2) 玉田孝人：農業技術体系 果樹編 第7巻 特産果樹、栽培の基礎 ブルーベリー、追録第14号第7巻、p. 1～13、農文協、東京(2003)
 - 3) DARROW, G. M. and SCOTT, D. H. : Varieties and their characteristics, *in* : Eck, P. and Childers (ed.), Blueberry culture, p. 94～110, Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey (1966)
 - 4) KENDER, W. J. and BRIGHTWELL, W. T. : Environmental relationships, *in* : Eck, P. and Childers (ed.), Blueberry culture, p. 75～93, Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey (1966)
 - 5) ECK, P. : Blueberry science, p. 91～119, Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey (1988)
 - 6) SHOEMAKER, J. S. : Small fruit culture, 5th Ed., p. 301～315, The AVI Pub. Co. Inc., Westport, Connecticut (1978)
 - 7) 片倉芳雄・横溝 久：水耕液 pH がハイブッシュ及びラビットアイ・ブルーベリーの生育と養分吸収に及ぼす影響、恵泉女学園短大研究紀要、24、3～13(1991)
 - 8) 片倉芳雄・横溝 久：ハイブッシュおよびラビットアイ・ブルーベリーの生育と養分吸収に及ぼす培養液 pH の影響、日本土壤肥料学雑誌、66、513～519(1995)
 - 9) ECK, P. : Blueberry science, p. 135～169, Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey (1988)
 - 10) 片倉芳雄・横溝 久：水耕によるラビットアイ・ブルーベリー樹の生育と養分吸収に及ぼす窒素形態の影響、日本土壤肥料学雑誌、66、506～512(1995)
 - 11) 片倉芳雄・横溝 久：ブルーベリー樹体中の窒素化合物組成に及ぼす施用窒素形態、培養液 pH の影響、日本土壤肥料学雑誌、67、399～404(1996)
 - 12) TAKAMIZO, T. and SUGIYAMA, N. : Growth responses to N forms in rabbiteye and highbush blueberries. J. Jpn. Soc. Hort. Sci., 60, 41～45(1991)

- 13) 片倉芳雄・横溝 久：ハイブッシュ及びラビットアイ・ブルーベリー樹の硝酸還元能、恵泉女学園短大研究紀要、21、91～103(1988)
- 14) 片倉芳雄・横溝 久：ブルーベリーのグルタミン合成酵素活性と可溶性タンパクの SDS - ポリアクリルアミドゲル電気泳動、恵泉女学園短大研究紀要、25、1～7(1992)
- 15) 片倉芳雄：ブルーベリー園におけるアルミニウム、鉄、マンガンの土壤中での動態と樹体への吸収、私学研修、145、87～100(1997)
- 16) 三枝正彦：日本土壤肥料学会編、低 pH 土壌と植物、p. 7～42、博友社、東京(1994)
- 17) 片倉芳雄・廣田知子：ラビットアイブルーベリーの生育および N、P、K、Ca、Mg、Fe、Mn、Al の吸収に及ぼす土壌 pH の影響、恵泉女学園園芸短大研究紀要、34、1～6(2003)
- 18) 片倉芳雄・廣田知子：ピートモス施用、窒素形態および土壌 pH がラビットアイブルーベリーの生育と養分吸収に及ぼす影響、恵泉女学園園芸短大研究紀要、35、1～8(2004)
- 19) 片倉芳雄：アルミニウムによるラビットアイブルーベリーの生育および養分吸収阻害、恵泉女学園園芸短大研究紀要、36、1～8(2005)