

## 第4部門 植物栄養

第4部門では2009年に部会の再編を行ったので、今回の進歩総説では、新しい部会区分に即して総説をまとめた。原則、従来の通観型で最近3か年の会員の研究報告を紹介しているが、微量栄養素では、一部にトピックも紹介した。

### 植物の多量栄養素

牧野 周<sup>1</sup>・馬 建鋒<sup>2</sup>

#### 1. 炭素

イネ葉の Rubisco 量は小サブユニット遺伝子 *RBCS* の過剰発現のみで増加されることが見出されたが (Suzuki *et al.*, 2007), 窒素当たりの光合成には反映されないことが示された (Makino and Sage, 2007). また、葉位別の Rubisco 量の増え方や光合成特性についても詳細に調べられた (Suzuki *et al.*, 2009). さらに Rubisco 量と複数の遺伝子ファミリー形成する *RBCS* の分子種別の発現や器官別の発現なども調べられた (Suzuki *et al.*, 2009). これらの研究に先だって RNA の抽出法も検討された (Suzuki *et al.*, 2008). また、Rubisco 量と窒素供給の関係についても調べられ、イネにおける老化葉における葉への窒素流入と Rubisco 量の関係に正の相関があること (Imai *et al.*, 2008), 有用樹木であるユーカリについても同様の関係が認められることがわかった (Suzuki *et al.*, 2010). それらに関連して Rubisco の合成分解と窒素の関係は総説にまとめられた (Irving *et al.*, 2010).

光合成と生産性の関係も調べられた。イネの低夜温における栄養成長期での光合成とバイオマス生産が抑えられることが報告され (Kanno *et al.*, 2009), 逆に収量は増加し、それがバイオマス生産の分配比変化によることが明らかにされた (Kanno and Makino, 2010). また、イネとコムギの光合成の温度応答の違いとバイオマス生産の違いも詳細に調べられた (Nagai and Makino, 2009). これらは、収量性の問題まで関連させ、イネとコムギの光合成特性の違い、さらには多収戦略のあり方などが議論された (Makino, 2011). 主要作物の光合成の温度応答と窒素供給との関係も調べられた (Yamori *et al.*, 2011). また、バラの温度管理に伴う光合成と成長の関係が調べられた (Ushio *et al.*, 2008). イネの高 CO<sub>2</sub> 環境と葉身窒素、Rubisco および光合成の関係が調べられ、高 CO<sub>2</sub> のダウンレギュレーションは葉身窒素の減少の関係で説明がつくとされた (Seneweera *et al.*, 2011). 同位体炭素質分析によるイネのデンプン中の <sup>13</sup>C 含量を求める方法が報告された (Miura and Tanaka, 2007). イネの概日遺伝子と光合成特性と生

産性および炭素代謝のオミクス解析が報告された (Izawa *et al.*, 2011). トマトの生産性に関連して窒素欠乏が茎の直径の変化縮小に一義的に関係していることが報告された (Kanai *et al.*, 2007). 青色光におけるハウレンソウの照度馴化と光合成特性が調べられた (Matsuda *et al.*, 2007). その他、光合成研究の歴史についても紹介された (Tanaka and Makino, 2009).

Rubisco や葉身タンパク質の分解に関して総説がまとめられ (Feller *et al.*, 2008), とりわけ Rubisco 分解に関してはオートファジー機構が注目された (Ishida and Yoshimoto, 2008). Rubisco が小胞体に取り込まれオートファジー機構によって液胞に輸送、Rubisco が分解される様子が明らかになった (Ishida *et al.*, 2008). また、オートファジー機構そのものにより葉緑体そのものが取り込まれたり、暗所でそれが誘導されることも示された (Wada *et al.*, 2009). また、オートファジーの誘導は窒素欠ではなく炭素飢餓で誘導されることが明らかとなった (Izumi *et al.*, 2010).

その他、タイ国とフィリピンに自生する C3 植物と C4 植物の自然 <sup>13</sup>C 分別比の季節変化が調べられた (Yoneyama *et al.*, 2010). ダイズとエンドウにおける非根粒着生根の窒素源の違いによるアミド合成のための炭素代謝が調べられた (Ueda *et al.*, 2008). 原子力発電所から発生する TRU (transuranic) 廃棄物中の有機性 <sup>14</sup>C の植物への移行を把握するため、マリンゴールド、トールフェス、イネを材料に <sup>14</sup>C-酢酸を用いた経根吸収を水耕栽培で調べられ、無機化した炭素が取り込まれていることが示唆された (萩山ら 2008; Ogiyama *et al.*, 2010). また、二十日大根やニンジンを用いた実験でも同様のことが観察された (Ogiyama *et al.*, 2009).

#### 2. 窒素

イネのアンモニア利用と N のリサイクルシステムに関する総説がまとめられた (Tabuchi *et al.*, 2007). 続けて、イネには N シグナルにかかわる核に局在 ACT ドメイン繰り返しタンパク質の細胞内分布が調べられた (Kudo *et al.*, 2008). 低 N 条件に反応してイネ根長を伸ばす主要な QTL, *qRL6* がマッピングされた (Obara *et al.*, 2010). また、イネの NADH-GOGAT1 の欠損変異体の解析が行われ N の転流や登熟に重要な働きを示すことが示された (Tamura *et al.*, 2010). イネの篩管液中に細胞質型グルタミン合成酵素が含まれていることも示された (Tanaka *et al.*, 2009).

ダイズの N 代謝に関しては、ダイズ根粒超着生変異株 3 系統の初期生育に及ぼす根粒菌接種と硝酸添加効果について調べられ、その差が議論された (Ito *et al.*, 2007). ダイズに対する被覆肥料と石灰窒素の深層施肥に関する窒素栄養の解析が行われ、深層部からの持続的な窒素供給が重要

<sup>1</sup> 東北大学

<sup>2</sup> 岡山大学

であることが指摘された (Tawari *et al.*, 2007).  $^{15}\text{N}$  標準窒素ガスを用いてダイズ根粒における窒素固定の様子を定量的にリアルタイム画像化することに成功した (Ishii *et al.*, 2009).

また、シロイヌナズナに関しては、低 N 含量のナズナ変異体の単離と特性を調べ、第一染色体に変異があることを見出した (Ishibashi *et al.*, 2008). N 欠乏条件下でのシロイヌナズナにおいて AtDUR3 が主要な尿素トランスポーターであることが示された (Kojima *et al.*, 2007).

その他、ブルージョイントグラスと常緑樹トウヒとの N と水の利用に関する競合関係について  $^{13}\text{C}$  と  $^{15}\text{N}$  の同位体分別解析によって調べられた (Matsushima and Chang, 2007).  $^{15}\text{N}$  トレーサーを用いてキュウリの N の吸収と輸送について調べ、最初の収穫後の十分な N 供給が重要なことがわかった (Tanemura *et al.*, 2008). スーダングラスの硝酸態窒素濃度を減少させるための土肥肥沃度に基づく N 施肥の管理が検討され、土壌の可給態硝酸濃度が低いことが重要であるとされた (Sunaga *et al.*, 2008).

N 多肥のサトウキビやソルガムの乾物重、N 蓄積量および硝酸態窒素濃度に及ぼす影響を調べたが飼料の基準値の硝酸態濃度を越える系統はないことがわかった (Ishikawa *et al.*, 2009).

### 3. リン酸・カリウム

P 欠乏条件下で生育したシロバナルーピンの根圏における酸性ホスファターゼの局在が調べられ、酸性ホスファターゼがリン酸供給に重要な役割を果たしていることが明らかとなった (Wasaki *et al.*, 2008). さらに、有機態 P 吸収の向上を目指して、シロバナルーピンの酸性ホスファターゼ遺伝子 *LASAP2* を過剰発現したタバコが作製され P の吸収促進と生育の改善が報告された (Wasaki *et al.*, 2009). マッシュピーン、マングピーンおよびダイズの P 欠乏が N 吸収、N 固定および光合成に及ぼす影響 (Chaudhary *et al.*, 2008)、亜リン酸によって影響されるコマツナの P 吸収などが調べられた (Thao and Yamakawa, 2010). K 欠乏下のトマトではシンク能低下がバイオマス生産低下に先だって起こることが示された (Kanai *et al.*, 2007).

### 4. ケイ素

Si は植物の有用元素で、特にイネの安定多収に不可欠である。これまでに Si の有益作用について多くの研究がなされてきたが、環境中に豊富に存在する故、圃場において真の Si の効果の評価が難しかった。最近、単離された Si 吸収欠損変異イネを用いて、4 年間の圃場試験を行った結果、ケイ素集積の少ない変異体の収量は Si 集積の多い野生型の 2~20% しかなく、Si の高集積がいかにイネの生育に重要かが明確に示された (Tamai and Ma, 2008). 収量構成因子のうち、特に影響を受けたのは稔実歩合で、もみ殻での Si の集積が少ないと、過蒸散と病原菌の感染によって稔実歩合の低下をもたらした。

Si 吸収速度が高い幼穂形成期において、Si の施与効果が確認された (森ら, 2009). 水稻の幼穂形成に及ぼす Si の

役割を検討した結果、Si は核膜や高分子核酸との結合を介して核形成に重要な役割を果たしている可能性が示された (稲永ら, 2007). また高温や日照不足条件における Si の効果がより顕著であった (藤井ら, 2008; 金田ら, 2010). Si の蓄積は葉温の低下と気孔コンダクタンスの増加に寄与する。そのほかに、ソルガムなどでケイ素による水ストレスの軽減が報告されている (Hattori *et al.*, 2008; Sonobe *et al.*, 2010).

Si の吸収機構について、イネの内向き Si トランスポーター *Lsi1* と外向き Si トランスポーター *Lsi2* の同定に続いて、オオムギとトウモロコシから同様な Si トランスポーターが同定された。しかし、イネの *Lsi1* と *Lsi2* と比べ、細胞局在性と発現パターンが異なっていた。オオムギとトウモロコシの *Lsi1* は根のほぼすべての細胞の遠心側に局在している (Chiba *et al.*, 2009; Mitani *et al.*, 2009). 一方、オオムギとトウモロコシの *Lsi2* は内皮細胞のみに局在し、極性を示さなかった (Mitani *et al.*, 2009). またイネの *Lsi1* の発現が Si によって低下するのに対し、オオムギとトウモロコシの *Lsi1* の発現は Si の影響を受けない。トウモロコシとオオムギの *Lsi2* の発現はイネの *Lsi2* と同様、Si によって発現が低下する。このような局在や発現パターンの違いの一因は異なる根の構造にあるが、詳細な機構についてはまだ明らかではない。

地上部の Si の分配に関与するトランスポーター *Lsi6* がイネで同定された。*Lsi6* は *Lsi1* の相同遺伝子であるが、根以外に地上部でも発現していた (Yamaji *et al.*, 2008). *Lsi6* は葉鞘と葉身の導管に隣接する木部柔組織に発現し、導管に面して偏在している。*Lsi6* を破壊すると、葉の組織特異的な Si の沈積に乱れが生じ、ケイ化細胞、機動細胞の Si 密度が低下し、一方で背軸側の表皮細胞が高頻度でケイ化していた。また葉端から排出される排水中の Si 濃度が数倍に増加した。したがって、*Lsi6* は葉の導管からの Si のアンローディングを担っていると考えられる。

最近、*Lsi6* は節における Si の分配にも関与していることが明らかとなった。*Lsi6* は出穂期以降の上位の節、特に穂と止め葉の基部にあたる節 I において著しく発現が増大した (Yamaji and Ma, 2009). *Lsi6* は主に肥大維管束の周縁部の木部柔細胞において導管に面した極性局在していた。蒸散流に伴って根から地上部へと吸い上げられた Si は、肥大維管束の周縁部に発現する *Lsi6* によって選択的にアンローディングされ、分散維管束へと維管束間を移行して穂へと運ばれると考えられる。

### 5. カルシウムとマグネシウム

根によって吸収される Ca は蒸散流に従い、分配される。 $^{45}\text{Ca}$  を用いて、ソラマメにおける Ca の体内での移動を調べたところ、茎に与えた Ca が一番移動しやすく、葉やほかの部位に与えた Ca は移動しにくいことが分かった (Chishaki *et al.*, 2007). タバコ培養細胞で、Ca の細胞内への流入はホウ素欠乏ストレスのシグナルに何らかの役割をしている (Koshiba *et al.*, 2010). Ca の流入を抑えると、

ホウ素欠乏によって誘導される多くの遺伝子の発現が抑制される。花粉管の伸長に細胞質内のCa濃度のfine-tuningが必要である (Iwano *et al.*, 2009)。

カドミウムの毒性はMgの添加によって軽減された (Kashem and Kawai, 2007)。イネのMgの吸収を調べたところ、線形部分と飽和部分からなることが分かった (Tanoi *et al.*, 2011)。後者のKmは20  $\mu$ Mと見積もられた。またMgの吸収にCorAタイプの輸送体に関与している可能性も示された。

## 6. イオウ

シロイヌナズナのマイクロRNA395 (miR395) はS欠乏によって誘導され、S輸送体遺伝子 *SULTR2;1* を含むいくつかのS代謝関連遺伝子を制御している。miR395は根や葉の維管束系及び根端で発現し、師管を介した葉から根へのmiR395の輸送は必要ないようである (Kawashima *et al.*, 2009)。またmiR395はS代謝にかかわる転写因子Slim1によって制御されている。しかし、miR395のターゲット遺伝子である *SULTR2;1* の発現がS欠乏条件下で *slim1* 変異体でも強く発現することから、他の転写因子の存在が示唆された。さらに最近、miR395が硫黄欠乏下で起こる地下部から地上部への硫酸イオン移行量の増加に必要であること、miR395のもう一つのターゲット遺伝子であるATPスルフィラーゼが硫酸イオンのフラックスや移行を調節することが報告されている (Kawashima *et al.*, 2011)。ATPスルフィラーゼの発現量を調節しS欠乏下での硫酸イオンフラックスを一次代謝に偏らせるのにmiR395が重要な役割をしている。

ポルフィリン (Porphyrin) 生合成の前駆体であるALA (5-aminolevulinic acid) は植物の生育を促進する。Sの代謝に対するALAの影響を調べたところ、ALAはSの吸収にかかわるトランスポーター遺伝子 (SULTR) や代謝関連遺伝子などの発現量を高めていた (Maruyama-Nakashita *et al.*, 2010)。またシステインとグルタチオンの含量もALA処理によって増加した。

高親和性硫酸トランスポーター *SULTR1;2* のプロモーターにGFPをつなげた形質転換植物 (シロイヌナズナ) を作成し、それを利用して、環境中のセレン酸とクロム酸 (いずれも硫酸のアナログ) の濃度をモニターする試みもなされた (Maruyama-Nakashita *et al.*, 2007)。GFPの蛍光強度はセレン酸やクロム酸の濃度の増加に従って、増した。

## 7. ナトリウム

アフリカヒゲシバ (Rhodes grass; *Chloris gayana* Kunth) は塩腺をもつ塩生植物として知られている。塩腺の分泌特性を調べたところ、NaとKのいずれも分泌することができるが、Naを分泌する能力がKより高かった (Kobayashi *et al.*, 2007)。また阻害剤の作用から、NaとKの分泌機構が部分的に異なることが分かった。

高CO<sub>2</sub>環境下で塩ストレスに対するトマトの応答反応を調べたところ、塩添加による乾物重の減少は高CO<sub>2</sub>濃度処理によって軽減された (高木ら, 2008)。また、カタラーゼ

活性は塩添加によって上昇したが、高CO<sub>2</sub>によって低下した。APX活性も塩添加によって上昇したが、高CO<sub>2</sub>による影響は見られなかった。長期の塩ストレス下で、高CO<sub>2</sub>による光合成の上昇が見られなかったことから、ソース活性の上昇だけではなく、シンク活性の上昇も必要であることが示唆された。またトマトで、塩ストレスはCの分配に影響を与えた (Suwa *et al.*, 2008)。

イネ (品種IR64) に対する塩ストレス (浸透圧ストレスとイオンストレス) の影響が調べられた。栄養成長期より生殖成長期に塩ストレスを与えたほうが収量への影響が大きかった (Castillo *et al.*, 2007)。ホウレンソウに対する塩ストレスの影響も調べられ、品種によって葉の水ポテンシャルや浸透圧ポテンシャル、光合成及び蒸散量などの応答反応が異なっていた (Yousif *et al.*, 2010)。トウガラシにおいて、塩ストレスの影響は葉より実のほうが大きかった (Azuma *et al.*, 2010)。これは過剰なNaによるアスコルビン酸合成阻害程度の違いによる可能性がある。

低K条件下におけるNaの有益効果がイネで見られた。Naの輸送はOsHKT2;1 (OsHKT1) を介して行われ、低Na、K欠乏条件下で、OsHKT2;1が破壊されると、Naの吸収が減少し、生育が低下した (Horie *et al.*, 2007)。OsHKT2;1は主に根の皮層細胞と内皮細胞で発現し、低K条件下でNaの吸収に関与する主な輸送体と考えられる。しかし、多量のNaが存在する環境条件下においては、たとえKが欠乏していても迅速にOsHKT2;1の不活性化が起こり、OsHKT2;1を介して、Na毒性を引き起こすほどのNa蓄積が起こらないよう制御する機構がイネの根に存在する可能性がある。

最近イネのOsHKT2;1とOsHKT2;2の輸送特性についてタバコ培養細胞を用いて調べられ、輸送基質の違いが明らかとなった。OsHKT2;1はNaを輸送するが、ルビジウム (放射性RbをKアナログとして輸送基質に使用した) をあまり輸送しない (Yao *et al.*, 2010)。KとCaの存在下で、OsHKT2;1によるNaの輸送が低下した。一方、OsHKT2;2はNa-K共輸送体であるが、Naの濃度がミリモルの場合、外液にKがなくてもNaを輸送する。

## 文 献

- Azuma, R., Ito, N., Nakayama, N., Suwa, R., Nguyen, N. T., Larrinaga-Mayoral, J. A., Esaka, M., Fujiyama, H., and Saneoka, H. 2010. *Scientia Horticulturae*, 125, 171–178.
- Castillo, E. G., Tuong, T. P., Ismail, A. M., and Inubushi, K. 2007. *Plant Prod. Sci.*, 10, 159–170.
- Chaudhary, M.I., Adu-Gyamfi, J.J., Saneoka, H., Nyuyen, N.T., Suwa, R., Kanai, S., El-Shemy, H.A., Lightfoot, D.A., and Fujita, K. 2008. *Acta. Physiol. Plant.*, 30, 537–544.
- Chiba, Y., Yamaji, N., Mitani, N., and Ma, J. F. 2009. *Plant J.*, 57, 810–818.
- Chishaki, N., Yuda, K., and Inanaga, S. 2007. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 53, 286–288.
- Feller, U., Anders, I., and Mae, T. 2008. *J. Exp. Bot.* 59, 1615–1624.

- 藤井弘志・森 静香・安藤 豊 2008. 土肥誌, 79, 471-477.
- Hattori, T., Sonobe, K., Araki, H., Inanaga, S. An, P., and Morita, S. 2008. *J. Plant Nutr.*, 31, 1482-1495.
- Horie, T., Costa, A., Kim, T. H., Han, M. J., Horie, R., Leung, H. Y., Miyao, A., Hirochika, H., An, G., and Schroeder, J. I. 2007. *EMBOJ.*, 26, 3003
- Imai, K., Suzuki, Y., Mae, T., and Makino, A. 2008. *Ann. Bot.* 101, 135-144.
- Iwano, M., Entani, T., Shiba, H., Kakita, M., Nagai, T., Mizuno, H., Miyawaki, A., Shoji, T., Kubo, K., Isogai, A., and Takayama, S. 2009. *Plant Physiol.*, 150, 1322-1334.
- Kanai, S., Ohkura, K., Adu-Gyamfi, J.J., Mohapatra, P.K., Nguyen, N.T., Saneoka, H. and Fujita, K. 2007. *J. Exp. Bot.*, 58, 2917-2928.
- Kanai, S., Adu-Gymfi, J., Lei, K., Ito, J., Ohkura, K., Moghaieb, R.E.A., El-Shemy, H., Mohapatra, R., Mohapatra, P.K., Saneoka, H., and Fujita, K. 2008. *Plant Sci.*, 174, 183-191.
- 金田吉弘・高橋大悟・坂口春菜・金 和裕・高階史章・佐藤 孝 2010. 土肥誌, 81, 504-507.
- Kanno, K. and Makino, A. 2010. *Soil Sci. Plant Nutr.* 56, 412-417.
- Kanno, K., Mae, T., and Makino, A. 2009. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 124-131.
- Kashem, MD. A., and Kawai, S. 2007. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 53, 246-251.
- Kawashima, C. G., Yoshimoto, N., Maruyama-Nakashita, A., Tsuchiya, Y. N., Saito, K., Takahashi, H., and Dalmay, T. 2009. *Plant J.*, 57, 313.
- Kawashima, C., Matthewman, C., Huang, S., Lee, B., Yoshimoto, N., Koprivova, A., Rubio-Somoza, I., Todesco, M., Rathjen, T., Saito, K., Takahashi, H., Dalmay, T., and Kopriva, S. 2011. *Plant J.*, 66, 863-876.
- Kobayashi, H., Masaoka, Y., Takahashi, Y., Ide, Y., and Sato, S. 2007. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 53, 764-771.
- Kojima, S., Bohner, A., Gassert, B., Yuan, L., and von Wiren, N. 2007. *Plant J.*, 52, 30-40.
- Koshiha, T., Kobayashi, M., Ishihara, A., and Matoh, T. 2010. *Plant Cell Physiol.*, 51, 323-327.
- Kudo, T., Kawai, A., Yamaya, T., and Hayakawa, T. 2008. *Physiol. Plant.*, 133, 167-179.
- 稲永醇二・坂下琴美・鮫島弘賢・陳 能場・樗木直也 2007. 土肥誌, 78, 7-13.
- Irving, L.J., Suzuki, Y., Ishida, H., and Makino, A. 2010. *Advances Bot. Res.* 54, 139-182.
- Ishibashi, H., Konno, K., Kawachi, T., Harada, H., Sato, T., Ohtake, N., Ohyama, T. and Sueyoshi, K. 2008. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 103-107.
- Ishida, H. and Yoshimoto, K. 2008. *Autophagy*, 4, 961-962.
- Ishida, H., Yoshimoto, K., Izumi, M., Reisen, D., Yano, Y., Makino, A., Ohsumi, Y., Hanson, M., and Mae, T. 2008. *Plant Physiol.*, 148, 142-155.
- Ishii, S., Suzui, N., Ito, S., Ishioka, N.S., Kawachi, N., Ohtake, N., Ohyama, T., and Fujimaki, S. 2009. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 660-666.
- Ishikawa, S., Ando, S., Sakaigaichi, T., Terajima, Y., and Matsuoka, M. 2009. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 485-495.
- Ito, S., Ohtake, N., Sueyoshi, K. and Ohyama, T. 2007. *Soil Sci. Plant Nutr.* 53, 66-71.
- Izumi, M., Wada, S., Makino, A., and Ishida, H. 2010. *Plant Physiol.*, 154, 1196-1209.
- Izawa, T., Mihara, M., Suzuki, Y., Gupta, M., Itoh, H., Nagano, A.J., Motoyama, R., Sawada, Y., Yano, M., Yokota-Hirai, M., Makino, A., and Nagamura, Y. 2011. *Plant Cell* 23, 1741-1755.
- Makino, A., 2011. *Plant Physiol.* 155, 125-129.
- Makino, A., and Sage, R.F. 2007. *Plant Cell Physiol.*, 48, 1472-1483.
- Maruyama-Nakashita, A., Inoue, E., Saito, K., and Takahashi, H. 2007. *Plant Biotech.*, 24, 261-263.
- Maruyama-Nakashita, A., Hirai, M., Funada, S., and Fueki, S. 2010. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 56, 281-288.
- Matsuda, R., Ohashi-Kaneko, K., Fujiwara, K., and Kurata, K. 2007. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 53, 459-465.
- Matsushima, M., and Chang, S.X. 2007. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 71, 1547-1554.
- Miura, C., and Tanaka, F. 2007. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 53, 606-611.
- Mitani, N., Yamaji, N., and Ma, J. F. 2009. *Plant Cell Physiol.*, 50, 5-12.
- Mitani, N., Chiba, Y., Yamaji, N., and Ma, J. F. 2009. *Plant Cell*, 21, 2133-2142.
- 森 静香・藤井弘志 2009. 土肥誌, 80, 136-142.
- Nagai, T., and Makino, A. 2009. *Plant Cell Physiol.*, 50, 744-755.
- Obara, M., Tamura, W., Ebitani, T., Yano, M., Sato, T., and Yamaya, T. 2010. *Theor. Appl. Genet.*, 121, 1003-1012.
- Ogiyama, S., Suzuki, H., Inubushi, K., Takeda, H., and Uchida, S. 2009. *Radioprotection*, 44, 365-369.
- Ogiyama, S., Suzuki, H., Inubushi, K., Takeda, H., and Uchida, S. 2010. *Appl. Radiation Isotopes*, 68, 256-264.
- 荻山真一・鈴木弘行・犬伏和之・武田 洋・内田滋夫 2008. 保健物理, 43, 268-277.
- Seneweera, S., Makino, A., Hirotsu, N., Norton, R. and Suzuki, Y. 2011. *Environ. Exp. Bot.*, 71, 128-136.
- Sonobe, K., Hattori, T., An, P., Tsuji, W., Eneji, AE., Kobayashi, S., Kawamura, Y., Tanaka, K., and Inanaga, S. 2010. *J. Plant Nutr.*, 34, 71-82.
- Suwa, R., Fujimaki, S., Suzui, N., Kawachi, N., Ishii, S., Sakamoto, K., Nguyen, N. T., Saneoka, H., Mohapatra, P. K., Moghaieb, R. E., Matsuhashi, S., and Fujita, K. 2008. *Plant Science*, 175, 210-216.
- Sunaga, Y., Harada, H., Kawachi, T., and Hatanaka, T. 2008. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 543-554.
- Suzuki, Y., Ohkubo, M., Hatakeyama H., Ohashi, K., Yoshizawa, R., Kojima, S., Hayakawa, T., Yamaya, T., Mae, T., and Makino, A. 2007. *Plant Cell Physiol.*, 48, 626-637.
- Suzuki, Y., Mae, T., and Makino, A. 2008. *Biosci, Biotechnol. Biochem.* 72, 1951-1953.
- Suzuki, Y., Miyamoto, T., Yoshizawa, R., Mae, T., and Makino, A. 2009. *Plant Cell Environ.* 32, 417-427.
- Suzuki, Y., Nakabayashi, K., Yoshizawa, R., Mae, T., and Makino, A. 2009. *Plant Cell Physiol.*, 50, 1851-1855.
- Suzuki, Y., Kihara-Doi, T., Kawazu, T., Miyake, C., and Makino, A. 2010. *Plant Cell Environ.*, 33, 1314-1323.
- Tabuchi, M., Abiko, T., and Yamaya, T. 2007. *J. Exp. Bot.*, 58, 2319-2327.
- 高木瑞之・佐々木祥子・當山晋一郎・金井俊輔・実岡寛文・藤田耕之輔 2008. 土肥誌, 79, 291-297.
- Tamai, K., and Ma, J. F. 2008. *Plant Soil*, 307, 21-27.
- Tamura, W., Hidaka, Y., Tabuchi, M., Kojima, S., Hayakawa, T., Sato, T., Obara, M., Kojima, M., Sakakibara, H., and Yamaya, T. 2010. *Amino Acids*, 39, 1003-1012.
- Tanaka, A. and Makino, A. 2009. *Plant Cell Physiol.*, 50, 681-683.
- Tanaka, T., Suzui, N., Hayashi, H., Yamaya, T., and Yoneyama, T.

2009. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 102–106.
- Tanoi, K., Saito, T., Iwata, N., Kobayashi, N. I., and Nakanishi, T. M. 2011. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 57, 265–271.
- Thao, H.T.B., and Yamakawa, T., 2010. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 56, 133–139.
- Tawari, K., Sato, T., Abiko, M., Ohtake, N., Sueyoshi, K., Takahashi, Y., Nagumo, Y., Tutida, T., and Ohyama, T. 2007. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 53, 772–781.
- Tanemura, R., Kurashima, H., Ohtake, N., Sueyoshi, K., and Ohyama, T. 2008. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 108–117.
- Ueda, S., Ikeda, M., and Yamakawa, T. 2008. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 732–737.
- Ushio, A., Mae, T., and Makino, A. 2008. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 253–258.
- Yamaji, N., Mitatni, N., and Ma, J. F. 2008. *Plant Cell.*, 20, 1381–1389.
- Yamaji, N., and Ma, J. F. 2009. *Plant Cell.*, 21, 2878–2883.
- Yamori, W., Nagai, T., and Makino, A. 2011. *Plant Cell Environ.*, 34, 764–777.
- Yao, X., Horie, T., Xue, S., Leung, H. Y., Katsuhara, M., Brodsky, D. E., Wu, Y., and Schroeder, J. I. 2010. *Plant Physiol.*, 152, 341–355.
- Yoneyama, T., Okada, H., and Amdo, S. 2010. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 56, 422–426.
- Yousif, B. S., Nguyen, N. T., Fukuda, Y., Hakata, H., Okamoto, Y., Masaoka, Y., and Saneoka, H. 2010. *Int. J. Agric. Biol.*, 12, 211–216.
- Wada, S., Ishida, H., Izumi, M., Yoshimoto, K., Ohsumi, Y., Mae, T., and Makino, A. 2009. *Plant Physiol.*, 149, 885–893.
- Wasaki, J., Kojima, S., Maruyama, H., Haase, S., Osaki, M., and Kandeler, E. 2008. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 95–102.
- Wasaki, J., Maruyama, H., Tanaka, M., Yamamura, T., Dateki, H., Shinano, T., Ito, S., and Osaki, M. 2009. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 107–113.

### 植物の微量栄養素

加藤翔太<sup>1</sup>・関本 均<sup>2</sup>

#### 1. 鉄, 亜鉛

鉄 (Fe) 栄養研究の進展とアルカリ土壌耐性植物の作出 (板井・西澤, 2010), イオン輸送機構制御による, 高 Fe および高 Zn 含有作物の作出 (小林・井内, 2011), Fe 栄養の分子生理 (牧野ら, 2011) について解説された。Cd 汚染土壌で栽培したイネの導管と篩管による Fe や亜鉛 (Zn) の玄米への移行を調べた結果, 玄米への Zn の移行は導管から篩管への転送と葉身からの篩管による再移行であるのに対して, Fe の移行は葉身からの篩管による再移行が主要な経路であった (Yoneyama *et al.*, 2010)。トウモロコシにおいて Fe 欠乏下での Zn の吸収・蓄積が解析された (Kanai *et al.*, 2009)。オオムギとイネのニコチアミン合成酵素遺伝子 (*HvNAS1* と *OsNAS1*) のプロモーターの Fe 欠乏応答が比較された (Ito *et al.*, 2009)。また,

*OsIRO2* は, Fe 欠乏ではなく, Zn 過剰で発現誘導され, これは Zn 過剰下でのニコチアミンやデオキシムギネ酸の生合成に必要であり, 細胞内の Zn 恒常性の維持に関与することが示された (Ishimaru *et al.*, 2008)。シンクロトン放射光を利用した, マイクロ X 線イメージングによるイネの種子形成過程における Fe, Zn, Mn, Cu の分布解析事例が報告された (平舘ら, 2008)。コムギの遺伝子型における Zn の乾物生産効率とフザリウムによる根腐れ病 (root-rot) の罹病程度に相関はなかった (Khoshgofarmanesh *et al.*, 2010)。

#### 2. マンガン

トウモロコシのマンガン (Mn) 過剰耐性について調べたところ, Kneja 434 は Mn 毒性の解毒能力が高かった (Stoyanova *et al.*, 2009)。Mn 超集積植物コシアブラから ZIP トランスポーターのホモログ遺伝子 (*CsZip1*) の単離が行われた (Mizuno *et al.*, 2008)。タンザニアにおける食土の意義は, Mn, Fe, Cu の補給であった (Yanai *et al.*, 2009)。

#### 3. ホウ素

ラムノガラクトロン II のホウ素 (B) 架橋率を指標とした, ダイズの B 欠乏診断法が提案された (松永, 2010)。鹿児島県におけるマンゴーの B 欠乏の実態とその対策について報告された (上之園ら, 2009)。また, イネの B 過剰耐性遺伝子の単離とその機能について解説された (牧野ら, 2009)。植物イオノーム研究として, ミヤコグサにおける元素の相互作用について報告された。B と Ca は葉に集積する一方, Fe や Ni は根に, Mo は茎に集積した (Chen *et al.*, 2009)。B 欠乏の飼料カブ (turnip) における光阻害が解析された (Hajiboland and Farhanghi, 2010)。B 栄養の分子生理 (牧野ら, 2011) について解説された。

#### 4. ヨウ素

ヨウ素 (I) は, 甲状腺ホルモンの構成元素であり, 動物・人間の必須元素である。日本は海洋国であり, I 濃度が高い, 海藻を食する食習慣があることから, 我が国では I 欠乏症はほとんど認められない。しかし, I 欠乏は, ビタミン A 欠乏, 鉄欠乏とならんで, 世界の 3 大栄養疾患である。特に胎児や子供は I 欠乏に敏感で, 脳や身体の発達障害を引き起こす。WHO の資料 (Benoist *et al.*, 2004) によれば, 世界人口の 15.8% が I 欠乏による甲状腺腫を患っており, 35.2% に相当する 19 億 8870 万人が, 2006 年には 20 億 900 万人が I 欠乏のリスクを負っている (Benoist *et al.*, 2008)。なかでも, I 欠乏のリスク人口はアジアがもっとも多い。I 欠乏は, 普段は気がつかないが, 日本の身近なところにある栄養学的課題の一つである。家畜においては, 子牛に発生した I 欠乏と思われる甲状腺肥大症が海藻粉末の投与によって顕著に減少したことが岩手県で報告されている (Seimiya *et al.*, 1991)。

公衆衛生的な I 欠乏対策は, 食塩への I の添加 (糸川, 1994; 木村, 2003) がもっとも多く, アメリカでは奏効した。その他, I 添加油脂や I 錠剤として供給する方法 (糸川,

<sup>1</sup> 東京農工大学連合農学研究科

<sup>2</sup> 宇都宮大学

1994; 木村, 2003) がある。なお, 原子力災害が発生し, 大気中に放出された放射性 I の内部被ばくが懸念される場合, 甲状腺への放射性 I の蓄積を拮抗的に抑制するために, 防護薬剤として安定 I 剤 (ヨウ化カリウム) の予防服用が推奨されている。また, 食事からの I の摂取も同様に有効であることが報告されている (白石ら, 2006)。

環境中で様々な化学形態 (Evans *et al.*, 1993) をとる I の主な起源は海洋である。海水中の無機 I ( $I^-$ ,  $IO_3^-$ ) の一部が藻類や植物性プランクトンの作用でヨウ化メチル ( $CH_3I$ ) として, また, ヨウ化物イオン ( $I^-$ ) が紫外線やオゾンによって分子状 I ( $I_2$ ) に酸化され大気中に揮散する (Whitehead, 1984; 村松, 1990)。海洋から大気中に揮散した I は降水などによって地表に降下する。降下する I の形態は有機および無機のガス状, 海塩粒子や浮遊塵に沈着した粒子状, 雨や雪に取り込まれた水溶性に大別される。降雨中の I の化学形態は 94% が  $IO_3^-$ , 4% が  $I^-$  であり (結田ら, 1990), 採水後, 時間の経過とともに  $IO_3^-$  が減少し,  $I^-$  が増加する (Muramatsu *et al.*, 1987; 結田ら, 1990)。降下した I は土壌に蓄積し, 植物の I 濃度は, 土壌中の I 濃度とその状態に影響される。このような I の挙動の中で, 生物はその一部を取り込み・利用して, 地球環境における I 循環系を構成する。

放射性 I は原子力施設から放出される可能性のある核種の一つであり, 被曝線量評価の観点から重要な核種は  $^{131}I$  (半減期 8 日) と  $^{129}I$  (半減期 1570 万年) である。環境における放射性 I の挙動に影響する, 安定 I の動態を把握することは重要である。また, 高等植物に対する I の必須性は認められていないが, 人間の I 栄養に結びつく, 食物連鎖の観点から農作物と I の関わりを明らかにすることは重要である。

### 1) 土壌-植物系における I の挙動

土壌の I 濃度はその母材の岩石と比べて著しく高い (Muramatsu and Yoshida, 1999) ので, 土壌の I の起源は岩石ではなく, 海洋から大気経路で地表に沈着・蓄積したものである。また, 水田土壌の I 濃度は畑土壌や森林土壌よりも明らかに低い (結田, 1990; Muramatsu and Yoshida, 1999)。土壌溶液中での主要な I の化学形態は畑状態では  $IO_3^-$  であり (Yuita, 1992), 湛水状態では  $I^-$  である (Muramatsu *et al.*, 1989; Yuita, 1992)。湛水すると土壌からの I の溶出は顕著に増加する (Yuita *et al.*, 1991)。特に土壌の酸化還元電位が  $-100$  mV 以下になると I は急激に溶離する (Muramatsu *et al.*, 1996)。湛水する水田では, 有機態や  $IO_3^-$  が還元されて  $I^-$  になり, 土壌溶液に溶出して田面水の減水に伴って溶脱される。その結果, 水田土壌の I 濃度は低くなったと考えられる。その他, 土壌中の I に関しては, 次のことが知られている。日本の森林土壌と畑土壌の平均 I 濃度は  $43$  mg  $kg^{-1}$  であり, 世界平均よりも 10 倍高いこと (結田, 1990),  $I^-$  や  $IO_3^-$  は黒ボク土に吸着されやすく (Muramatsu *et al.*, 1990; Yoshida *et al.*, 1992; Yoshida *et al.*, 1995), 鉄やアルミニウムの遊離酸化物や腐

植などに陰イオン交換によって吸着すること (Whitehead, 1984; Yoshida *et al.*, 1992), 土壌湛水時に土壌溶液に溶出される I は  $I^-$  であり, 無機態 I ( $I^-$ ,  $IO_3^-$ ) 以外の有機態の I が存在し, それは土壌有機物が分子状 I と反応して生成されることが報告されている (Yoshida *et al.*, 2007; Tensho and Yeh, 1970a)。

土壌から I が揮散することは古くから知られており (Whitehead, 1981), 土壌-植物系においてヨウ化メチルが揮散することが明らかにされた (Muramatsu and Yoshida, 1995)。ヨウ化メチルの揮散は畑状態よりも湛水状態で増加し, さらにイネの栽植によって助長され, 土壌に添加した I の約 10% が揮散した (Muramatsu and Yoshida, 1995)。湛水によって土壌溶出した  $I^-$  が土壌細菌や根の methyl halide transferase によってメチル化され, ヨウ化メチルが生成・揮散すると考えられている (Muramatsu *et al.*, 2002)。また, ヨウ化メチルの生成は栄養成長期に高く, 穂ばらみ期から減少することが明らかになっている (Redeker *et al.*, 2000)。水田土壌で生成されるメタンは, 水稻植物体経路で大気中に揮散される。それと同様に, ヨウ化メチルの揮散も水稻植物体経路である可能性がある。

I は土壌に吸着されやすい元素である。I の分配係数は土壌によって異なり, 黒ボク土では明らかに大きい (Yoshida *et al.*, 1998)。非晶質粘土鉱物, 鉄やアルミニウムが多く存在する黒ボク土においては, リン酸イオン ( $PO_4^{3-}$ ) がこれらに吸着して固定されるが,  $IO_3^-$  もリン酸イオンと類似の吸着をすることが示唆されている (Yoshida *et al.*, 1992)。また, 乾燥や滅菌処理によって, I の土壌吸着は大きく減少し, 分配係数も小さくなるので, I の土壌吸着には酵素や微生物が関与する (Yoshida *et al.*, 1998)。

I の移行係数 (乾物ベース) は極めて低く (レタス: 0.007, コマツナ: 0.02, ダイコン: 0.05, ナス: 0.001, トマト: 0.0003, ダイズ: 0.003, コムギ: 0.0002, 玄米: 0.006, 白米: 0.002), 土壌中の I は植物に吸収・移行されにくい (Muramatsu *et al.*, 2002; Ban-nai and Muramatsu, 2003)。なお, 稲ワラは比較的移行係数が大きく (4.0), イネ植物体の I 移行係数は, 上位葉, 穂, 籾の順に低下する (Muramatsu *et al.*, 1989)。

### 2) I の植物毒性

植物に対する I の毒性は, ハロゲン元素の中で最も強い。I 過剰による水稻の開田赤枯れが知られている (Tensho and Yeh, 1970a; Tensho and Yeh, 1970b; Watanabe and Tensho, 1970; 丹野ら, 1977; Sheppard and Motycka, 1997)。赤枯れ的水稻茎葉では, I 濃度が  $100$  mg  $kgDW^{-1}$  以上になることがある (丹野ら, 1977)。黒ボク土 (I 濃度  $26$  mg  $kgDW^{-1}$ ) で栽培した水稻茎葉部の I 濃度は, 畑栽培で  $0.36$  mg  $kgDW^{-1}$ , 湛水栽培で  $300$  mg  $kgDW^{-1}$  であり, その時の玄米中 I 濃度は, それぞれ  $0.025$  mg  $kgDW^{-1}$ ,  $0.48$  mg  $kgDW^{-1}$  であった (結田, 1993)。赤枯れが発生した水田では, 水稻茎葉と土壌の I 濃度がそれぞれ  $59$  mg

kgDW<sup>-1</sup>以上、22 mg kgDW<sup>-1</sup>以上で例外なく赤枯れが発現した(丹野ら, 1977). 日本の森林や畑土壌の平均I濃度は、43 mg kgDW<sup>-1</sup>程度(結田, 1990)であるので、開田の多くは赤枯れ(I過剰害)の危険性がある。なお、I精製工場周辺におけるI沈着などによる農作物のI過剰害が報告されている(福崎ら, 1977; 福崎ら, 1978; 福崎・菅井, 1978; 福崎・森山, 1979; 松丸ら, 1985; 松丸ら, 1986; 松丸ら, 1987).

### 3) 作物のI濃度とI富化

農作物へのIの移行は、大気からの沈着と土壌からの吸収によるものである。大気からの沈着速度は作物の種類や部位で異なるが、ヨウ化メチル(CH<sub>3</sub>I)よりも分子状I(I<sub>2</sub>)の方が明らかに大きい(Nakamura *et al.*, 1986; 村松, 1990). 世界の陸上植物(茎葉部)のI濃度は0.2~1.0 mg kgDW<sup>-1</sup>であり、地衣類(約10 mg kgDW<sup>-1</sup>)や褐藻類・紅藻類(4000~6000 mg kgDW<sup>-1</sup>)よりも顕著に低い(結田, 1990). なお、現在、Iを特異的に集積する高等植物は見出されていない。

農作物中のI濃度は、海産物に比べて著しく低く、キャベツ: 0.087~0.127, コマツナ: 0.096, サツマイモ: 0.011, サトイモ: 0.024, ダイコン: 0.037~0.123, ナス: 0.041, ニンジン: 0.076, ハクサイ: 0.039, ホウレンソウ: 0.265~0.346, カボチャ: 0.064, トマト: 0.021, ピーマン: 0.036, ブロッコリー: 0.017, ネギ: 0.048, ハナヤサイ: 0.011, タマネギ: 0.12, ヤマイモ: 0.036, ジャガイモ: 0.030, シュンギク: 1.2, インゲン: 0.12, シイタケ: 0.27 (mg kgDW<sup>-1</sup>)であった(村松ら, 1998; 村松ら, 1999). イモ類、ニンジンやダイコンのような根菜類は、土壌(I濃度: 約30 mg kgDW<sup>-1</sup>)と接触していたにもかかわらずI濃度は低かった。一方、ホウレンソウやシュンギクのような葉菜のI濃度が高く、これは大気からの沈着の影響と考えられた。また、玄米 0.014~0.027 mg kgDW<sup>-1</sup>, 白米 0.0031~0.0066 mg kgDW<sup>-1</sup>(村松ら, 1998)であり、白米のI濃度は玄米の30%程度である。有機栽培と慣行の化学肥料栽培で玄米のI濃度に差はなく、この時の稲ワラのI濃度は4.16~6.68 mg kgDW<sup>-1</sup>であった。

なお、植物中のIは多糖類やタンパク質に結合した形態ではなく、低分子化合物である可能性が示されている(Muramatsu *et al.*, 1989). また、オオムギの子実ではIの大部分はタンパク質画分にあり、塩生植物の一部では甲状腺ホルモンのチロキシンの類縁化合物が見出されている(シュコーリニク, 1982).

環境中のIの主な起源は海洋であるため、内陸や山岳地帯では土壌のI含量が低くなり、人のI欠乏が生じやすい。主食の穀類にIを添加している国があるように(糸川, 1994; 木村, 2003), Iを富化した食料の生産・供給もI欠乏改善の大きな方策になる(関本ら, 2007). I富化食品の代表として、Iを多く含有する鶏卵があり、脂質代謝改善、糖代謝改善、抗炎症、抗アレルギー作用などの効用がある(関本, 2002).

I富化作物を作出するためには、肥料や灌漑水にIを添加する方法(Whitehead, 1973; Cao *et al.*, 1994; Zhu *et al.*, 2003; Weng *et al.*, 2003)があるが、Iの植物毒性を考慮する必要がある。水耕栽培イネにIを10 μmol L<sup>-1</sup>添加すると地上部・地下部ともに乾物重が大きく減少した(Mackowiak and Grossl, 1999). 水耕栽培したホウレンソウでも10 μmol L<sup>-1</sup>以上のI処理で生育阻害が生じた(Zhu *et al.*, 2003)という事例がある。植物の器官別のI濃度は、茎葉部、果実部、根部、子実部であり(結田, 1983), 葉菜類は‘ミネラル野菜’として、Iの摂取に有効な食品となりうる(結田, 1983; Zhu *et al.*, 2003; Dai *et al.*, 2004; Voogt *et al.*, 2010). I処理によって、レタスの抗酸化物質(フェノール化合物, フラボノイド, アントシアニン, アスコルビン酸)の含量が増加することが明らかにされ、生育阻害を生じることなく、Iを富化しつつ、抗酸化物質を高めたレタスが栽培できることが示唆された(Blasco *et al.*, 2008). なお、トマトでも十分にIが富化できる場合がある(権田ら, 2007).

一方、Iを含む有機質肥料(海藻堆肥やIを含む鶏糞(ヨウ素鶏糞))による、資源循環系利用型でマイルドな作物へのI富化方法がある(Weng *et al.*, 2003; Sekimoto *et al.*, 2005). この資材の施用によって、コマツナのI濃度は、海藻堆肥で1.1~4.9 mg kg<sup>-1</sup>に、ヨウ素鶏糞で0.8~1.4 mg kg<sup>-1</sup>になり、自然レベルや対照の有機質肥料と比較して明らかに高くなった(Sekimoto *et al.*, 2005). 同様に、ヨウ素鶏糞によって、ニンジン: 2.9~12.6 mg kg<sup>-1</sup>, ダイズ: 0.15 mg kg<sup>-1</sup>, 玄米: 0.035 mg kg<sup>-1</sup>, 稲ワラ: 57.6 mg kg<sup>-1</sup>になった。I過剰害が出るような多量施用では、玄米: 0.3 mg kg<sup>-1</sup>, 稲ワラ: 170 mg kg<sup>-1</sup>, コムギ子実: 0.09 mg kg<sup>-1</sup>, ムギワラ: 53.9 mg kg<sup>-1</sup>, サトイモ: 0.5 mg kg<sup>-1</sup>, サトイモ葉柄: 1.4 mg kg<sup>-1</sup>, サトイモ葉身: 2.6 mg kg<sup>-1</sup>であり、作物のI濃度は向上した(Sekimoto *et al.*, 2005). この時に用いられた、ヨウ素鶏糞は、普通鶏糞よりもI濃度が高く(ヨウ素鶏糞: 341 mg kg<sup>-1</sup>, 普通鶏糞: 7.4 mg kg<sup>-1</sup>), 作物のI富化を図るための肥料として効果的であると考えられるが、Iの施用量に対する作物の吸収量(I吸収効率)は著しく低く(0.014~0.091%), ほとんどが土壌に残留した(Sekimoto *et al.*, 2005).

牛糞堆肥を連年施用した有機栽培イネのI濃度は、玄米: 0.02 mg kg<sup>-1</sup>, 稲ワラ: 4.2 mg kg<sup>-1</sup>であり、堆肥を用いた栽培を行っても、作物のI含量が高くなるわけではなかった。このヨウ素鶏糞には、無機態のI<sup>-</sup>やIO<sub>3</sub><sup>-</sup>よりも水不溶性のI濃度が高かった。水不溶性のIの多くは有機態Iと考えられた(Sekimoto *et al.*, 2005).

一方、作物へのI富化を達成するためには、分子生物学的育種が有効である。例えば、IO<sub>3</sub><sup>-</sup>やI<sup>-</sup>のトランスポーターの機能を強化してI吸収や転流を促進させ、Iを富化することが可能になるであろう。I富化作物の生産・供給は、人間の健康改善・維持・増進に貢献する。また、あつてはならないが、原発事故後の放射性Iの被爆の軽減に貢献する。

食品衛生法では、Iは毒性物質ではなく、「人間の健康を損なうことがないことが明らかであるもの」に分類されている。また、Iは飼料添加物として飼料安全法で指定されているが、添加量の規定はない。農作物のIの富化レベルは、農作物の慣行栽培レベルよりも高いこと、それに加えて、日本人の食事摂取基準（2010年版）（厚生労働省，2009）のIの平均推定必要量：93.9  $\mu\text{g}$  /日，推奨量：130  $\mu\text{g}$  /日，耐容上限量：2.2  $\text{mg}$  /日という範囲にあるべきである。また、飼料作物に関しては、日本飼養標準（（独）農業・生物系特定産業技術研究機構編，2004；（独）農業・生物系特定産業技術研究機構編，2005；（独）農業・食品産業技術総合研究機構編，2006；（独）農業・食品産業技術総合研究機構編，2008）のI要求量や中毒発生限界が基準になる。

なお、農業分野でのIの利用例として、トマトの循環式養液栽培における水耕液の殺菌剤としての $\text{I}_2$ の利用がある（小粥ら，2008）。

#### 4) 植物に対するIの作用

古くから、Iは植物の生育を促進するという報告がある（Suzuki, 1902；Suzuki and Aso, 1903；Aso and Suzuki, 1904；Street, 1957）。2  $\text{mg L}^{-1}$  のKI処理によって、砂耕トマトが19%増収したという事例がある（Lehr *et al.*, 1958）。ハウレンソウ，ホワイトクローバー，ペレニアルライグラス，オオムギでもI（KI,  $\text{KIO}_3$ ）の生育促進効果が認められている（Borst-Pauwels, 1961；Umaly and Poel, 1970）。その一方で、Iによる生育促進効果に対する否定的な報告も少なくない（Hageman *et al.*, 1942；Newton and Toth, 1952）。

$\text{IO}_3^-$ よりもIが植物に吸収されやすいこと（Muramatsu *et al.*, 1983；Mackowiak and Grossl, 1999；Mackowiak *et al.*, 2005），吸収されたIは移行しにくく，特に穀粒への移行は著しく制限されていること（Ban-nai and Muramatsu, 2003；Muramatsu *et al.*, 1995），Iの植物毒性は、 $\text{IO}_3^-$ よりもIの毒性が強いこと（Zhu *et al.*, 2003；Mackowiak and Grossl, 1999；Borst-Pauwels, 1962；Umaly and Poel, 1971），Iの吸収速度は同濃度の $\text{IO}_3^-$ よりも高いこと（Whitehead, 1973；Mackowiak and Grossl, 1999；Borst-Pauwels, 1962；Umaly and Poel, 1971），コムギでは、 $\text{I}_2$ よりもIの方が吸収・移行されやすいこと（Burte *et al.*, 1991），Iは蒸散流によって移行し，篩管転流は少ない（Herrett *et al.*, 1962）ことなどが知られている。Iの形態にかかわらず，植物体のI濃度と生育阻害との間に相関があることから， $\text{IO}_3^-$ とIは同じような生理作用を示すという知見もある（Borst-Pauwels, 1962）。

また， $\text{IO}_3^-$ 処理したコムギ切断根に含まれるIはIであり， $\text{IO}_3^-$ は極微量であったことから，植物は $\text{IO}_3^-$ をIに還元することが示唆された（Böszörményi and Cseh, 1960）。また，コマツナの磨砕液に添加した $\text{IO}_3^-$ はIに還元されることが示されている（Muramatsu *et al.*, 1983）。

脂質過酸化の指標であるmalondialdehyde（MDA）濃度やlipoxygenase（LOX）活性がIで増加し，Iによるレ

タス地上部の生育抑制は，脂質の過酸化に起因すると考えられた（Blasco *et al.*, 2008）。さらに，20  $\mu\text{mol L}^{-1}$ 以上のI処理ではSOD活性も低下することが明らかにされ，Iによって $\text{O}_2$ が集積して脂質の過酸化が生じることが示された（Blasco *et al.*, 2010）。また，イネの根の酸化力とI吸収に相関があることも報告されている（Yamada *et al.*, 2005）。

植物の窒素代謝に与えるIの影響については以下のような知見がある。20~80  $\mu\text{mol L}^{-1}$ のIによって，レタス葉身中の $\text{NO}_3^-$ 濃度が減少し，40  $\mu\text{mol L}^{-1}$ 以上のIでは硝酸還元酵素の活性も低下すること， $\text{IO}_3^-$ 処理（20~80  $\mu\text{mol L}^{-1}$ ）では葉身中の $\text{NO}_3^-$ 濃度は変わらないが，硝酸還元酵素活性は増加すること，一方，I， $\text{IO}_3^-$ 処理ともに亜硝酸還元酵素活性には影響しないこと（Blasco *et al.*, 2010）が示されている。また，I， $\text{IO}_3^-$ 処理（20~80  $\mu\text{mol L}^{-1}$ ）でグルタミン合成酵素活性や $\alpha$ -ケトグルタル酸濃度が増加することも示されている（Blasco *et al.*, 2010）。

種々の高等植物からヨウ化メチルが揮散することが知られている（Saini *et al.*, 1995）。S-アデノシルメチオニン（SAM）をメチル基供与体としてハロゲンイオンに転移する，ハライドイオン・メチルトランスフェラーゼ（HMT）が海洋の紅藻類（*Endocladia muricata*）で明らかにされた（Wuosmaa and Hager, 1990）。HMTは，高等植物ではキャベツ（Attieh *et al.*, 1995），シロイヌナズナ（Rhew *et al.*, 2003），多肉質の葉をもつ塩生植物（*Batis maritima*）（Ni and Hager, 1998）で報告されている。また，キャベツでは，チオシアネートやHS $^-$ だけでなくIもメチル化する，ハライドチオール・メチルトランスフェラーゼ（HTMT）がある（Attieh *et al.*, 2000）。HMT/HTMT遺伝子としては，*Batis maritima*のBmMCT（Ni and Hager, 1998），キャベツのBoTMT1，BoTMT2（Attieh *et al.*, 2002）シロイヌナズナのAtHOL（Rhew *et al.*, 2003）が知られている。シロイヌナズナのAtHOLのT-DNA挿入ノックアウト変異体では，植物体からのヨウ化メチルの発生が大きく減少した（Rhew *et al.*, 2003）。Iは，最もメチル化されやすいHMT/HTMTの基質である。35の植物種でIを基質としたHMT/HTMT活性が調べられた結果，特にカブ，ナタネ，ハクサイ，セイヨウアブラナ，キャベツ，ダイコンなどのアブラナ科植物で高いことがわかった（Itoh *et al.*, 2009）。また，水耕液にKIを添加するとコムギ，イネ，ダイコンの植物体からヨウ化メチルが放出される（Itoh *et al.*, 2009）。

#### 文 献

- Aso, K., and Suzuki, S. 1904. *Bull. Coll. Agric. Tokyo Imp. Univ.*, 6, 159-160.  
 Attieh, J.M., Hanson, A.D., and Saini, H.S. 1995. *J. Biol. Chem.*, 270, 9250-9257.  
 Attieh, J., Sparace, S.A., and Saini, H.S. 2000. *Arch. Biochem. Biophys.*, 380, 257-266.  
 Attieh, J., Djiana, R., Koonjul, P., Étienne, C., Sparace, S.A., and

- Saini, H.S. 2002. *Plant Mol. Biol.*, 50, 511–521.
- Ban-nai, T., and Muramatsu, Y. 2003. *J. Radiat. Res.*, 44, 23–30.
- Benoist, B., Anderson, M., Egli, I., Takkouche, B., and Allen, H. 2004. WHO global database on iodine deficiency. <http://whqlibdoc.who.int/publications/2004/9241592001.pdf>
- Benoist, B., McLean, E., Andersson, M., and Rogers, L. 2008. *Food Nutr. Bull.*, 29, 195–202.
- Blasco, B., Rios, J.J., Cervilla, L.M., Sánchez-Rodríguez, E., Ruiz, J.M., and Romero, L. 2008. *Ann. Appl. Biol.*, 152, 289–299.
- Blasco, B., Rios, J.J., Cervilla, L.M., Sánchez-Rodríguez, E., Rubio-Wilhelmi, M.M., Rosales, M.A., Ruiz, J.M., and Romero, L. 2010. *J. Plant Growth Regul.*, 29, 477–486.
- Borst-Pauwels, G.W.F.H. 1961. *Plant Soil*, 14, 377–392.
- Borst-Pauwels, G.W.F.H. 1962. *ibid.*, 16, 284–292.
- Böszörményi, Z., and Cseh, E. 1960. *Curr. Sci.*, 29, 340–341.
- Burte, P.P., Nair, A.G.C., Manohar, S.B., and Prakash, S. 1991. *J. Radioanal. Nucl. Chem.*, 155, 391–402.
- Cao, X.Y., Jiang, X.M., Kareem, A., Dou, Z.H., Abdul Rakeman, M., Zhang, M.L., Ma, T., O'Donnell, K., De Long, N., and De Long, G.R. 1994. *Lancet*, 344, 107–110.
- Chen, Z., Watanabe, T., Shinano, T., Ezawa, T., Wasaki, J., Kimura, K., Ohsaki, M., and Zhu, Y.G. 2009. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 91–101.
- Dai, J.L., Zhu, Y.G., Zhang, M., and Huang, Y.Z. 2004. *Biol. Trace Elem. Res.*, 101, 265–276.
- Evans, G.J., Mirbod, S.M., and Jervis, R.E. 1993. *Can. J. Chem. Eng.*, 71, 761–765.
- 福崎紀夫・森山 登・大科達夫 1977. 新潟公害研報告, 2, 1–7.
- 福崎紀夫・森山 登・菅井隆一 1978. 同上, 3, 10–14.
- 福崎紀夫・菅井隆一 1978. 同上, 3, 15–18.
- 福崎紀夫・森山 登 1979. 同上, 4, 5–6.
- 権田かおり・山口秀幸・丸尾 達・篠原 温 2007. 園学研, 6, 223–227.
- Hageman, R.H., Hodge, E.S., and McHargue, J.S. 1942. *Plant Physiol.*, 17, 465–472.
- Hajiboland, R., and Farhanghi, F. 2010. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 56, 427–437.
- Herrett, R.A., Hatfield Jr., H.H., Crosby, D.G., and Vlitos, A.J. 1962. *Plant Physiol.*, 37, 358–363.
- 平館俊太郎・寺田靖子・北島信行・高橋美智子・西澤直子・山口紀子・竹中 真 2008. 土肥誌, 79, 229–237.
- Ishimaru, Y., Suzuki, M., Ogo, Y., Takahashi, M., Nakanishi, H., Mori, S., and Nishizawa, N.K. 2008. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 417–423.
- 板井玲子・西澤直子 2010. 土肥誌, 81, 403–409.
- Ito, S., Inoue, H., Kobayashi, T., Yoshida, M., Mori, S., Nishizawa, N., and Higuchi, K. 2009. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 277–282.
- Itoh, N., Toda, H., Matsuda, M., Negishi, T., Taniguchi, T., and Ohsawa, N. 2009. *BMC Plant Biol.*, 9, 116.
- 糸川嘉則 1994. ミネラル・微量元素の栄養学, p. 413–422. 第一出版, 東京.
- Kanai, M., Hirai, M., Yoshida, M., Tadano, T., and Higuchi, K. 2009. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 271–276.
- Khoshgoftarmansh, A. H., Kabiri, S., Shariatmadari, H., Sharifnabi, B., and Schulin, R. 2010. *ibid.*, 56, 234–243.
- 木村修一 2003. ミネラルの事典, p. 279–296. 朝倉書店, 東京.
- 小林佑理子・井内 望 2011. 土肥誌, 82, 145–151.
- 厚生労働省 2009. 日本人の食事摂取基準 (2010年版).
- Lehr, J.J., Wybenga, J.M., and Rosanow, M. 1958. *Plant Physiol.*, 33, 421–427.
- Mackowiak, C.L., and Grossl, P.R. 1999. *Plant Soil*, 212, 133–143.
- Mackowiak, C.L., Grossl, P.R., and Cook, K.L. 2005. *ibid.*, 269, 141–150.
- 牧野 周・山谷知行・鎌田 淳・落合久美子・小山博之・信濃卓郎・馬 建鋒・渡部敏裕 2010. 土肥誌, 81, 181–189.
- 牧野 周・末吉 邦・鈴木雄二・河地有木・俵谷圭太郎・大津直子・中西啓仁・藤原 徹 2011. 同上, 82, 152–159.
- 松丸恒夫・松岡義浩・白鳥孝治 1985. 大気汚染学会誌, 20, 279–285.
- 松丸恒夫・松岡義浩・白鳥孝治 1986. 同上, 21, 24–28.
- 松丸恒夫・高崎 強・松岡義浩・白鳥孝治 1987. 同上, 22, 72–77.
- 松永俊朗 2010. 土肥誌, 81, 260–262.
- Mizuno, T., Hirano, K., Kato, S., and Obata, H. 2008. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 86–94.
- Muramatsu, Y., Christoffers, D., and Ohmomo, Y. 1983. *J. Radiat. Res.*, 24, 326–338.
- Muramatsu, Y., Sumiya, M., and Ohmomo, Y. 1987. *Sci. Total Environ.*, 67, 149–158.
- Muramatsu, Y., Uchida, S., Sumiya, M., Ohmomo, Y., and Obata, H. 1989. *Water Air Soil Pollut.*, 45, 157–171.
- 村松康行 1990. ヨウ素, 大気の化学, p. 116–122. 学会出版センター, 東京.
- Muramatsu, Y., Uchida, S., Sriyotha, P., and Sriyotha, K. 1990. *Water Air Soil Pollut.*, 49, 125–138.
- Muramatsu, Y., and Yoshida, S. 1995. *Atmos. Environ.*, 29, 21–25.
- Muramatsu, Y., Yoshida, S., and Ban-nai, T. 1995. *J. Radioanal. Nucl. Chem. Art.*, 194, 303–310.
- Muramatsu, Y., Yoshida, S., Uchida, S., and Hasebe, A. 1996. *Water Air Soil Pollut.*, 86, 359–371.
- 村松康行・内田滋夫・吉田 聡・田上恵子・坂内忠明 1998. 放医研年報 (平成10年度), [http://www.nirs.go.jp/report/nenj/H10/2/2\\_10\\_12.html](http://www.nirs.go.jp/report/nenj/H10/2/2_10_12.html)
- 村松康行・坂内忠明・吉田 聡・田上恵子・内田滋夫 1998. 放医研年報 (平成11年度), [http://www.nirs.go.jp/report/nenj/h11/2/2\\_12\\_10.htm](http://www.nirs.go.jp/report/nenj/h11/2/2_12_10.htm)
- Muramatsu, Y., and Yoshida, S. 1999. *Geomicrobiol. J.*, 16, 85–93.
- Muramatsu, Y., Yoshida, S., Ban-nai, T., and Amachi, S. 2002. *Radioprotection-Colloques*, 37, C1–479–484.
- Nakamura, Y., Sumiya, M., Uchida, S., and Ohmomo, Y. 1986. *J. Radiat. Res.*, 27, 171–182.
- Newton, H.P., and Toth, S.J. 1952. *Soil Sci.*, 73, 127–134.
- Ni, X., and Hager, L.P. 1998. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 95, 12866–12871.
- (独) 農業・生物系特定産業技術研究機構編 2004. 日本飼養標準 家禽 (2004年版), 中央畜産会.
- (独) 農業・生物系特定産業技術研究機構編 2005. 日本飼養標準 豚 (2005年版), 中央畜産会.
- (独) 農業・食品産業技術総合研究機構編 2006. 日本飼養標準 乳牛 (2006年版), 中央畜産会.
- (独) 農業・食品産業技術総合研究機構編 2008. 日本飼養標準 肉用牛 (2008年版), 中央畜産会.
- 小粥理絵・山口秀幸・福岡真里・丸尾 達・雨宮良幹・篠原温 2008. 日植病報, 74, 311–315.
- Redeker, K.R., Wang, N.Y., Low, J.C., McMillan, A., Tyler, S.C., and Cicerone, R.J. 2000. *Sci.*, 290, 966–969.
- Rhew, R.C., Østergaard, L., Saltzman, E.S., and Yanofsky, M.F. 2003. *Curr. Biol.*, 13, 1809–1813.
- Saini, H.S., Attieh, J.M., and Hanson, A.D. 1995. *Plant Cell Environ.*, 18, 1027–1033.

- Seimiya, Y., Ohshima, K., Itoh, H., Ogasawara, N., Matsukida, Y., and Yuita, K. 1991. *J. Vet. Med. Sci.*, 53, 989-994.
- Sekimoto, H., Katou, S., and Yoshida, S. 2005. Plant Nutrition for food security, human health and environmental protection, p. 364-365. Tsinghua univ. press, Beijing.
- 関本 均・西澤直子・建部雅子・石川 覚・藤原 徹・間藤 徹 2007. 土肥誌, 78, 535-543.
- 関本邦敏 2002. 日本家禽学会誌, 39, J77-J83.
- Sheppard, S.C., and Motycka, M. 1997. *J. Environ. Radioact.*, 37, 339-353.
- シュコーリニク, M.Ja. (原田竹治訳) 1982. ヨウ素, 植物の生命と微量元素, p. 369-372. 農文協, 東京.
- 白石久二雄・幸 進・阿山香子・新江秀樹・村松康行・ザモスティアン, P.V.・ツイガンコーフ, N.Y.・ロス, I.P.・コルズン V.N. 2006. ヨウ素利用研究会 FIU レポート, 9, 119-120.
- Street, H.E. 1957. *Biol. Rev.*, 32, 117-155.
- Suzuki, S. 1902. *Bull. Coll. Agric. Tokyo Imp. Univ.*, 5, 199-201.
- Suzuki, S., and Aso, K. 1903. *ibid.*, 5, 473-479.
- 丹野 貢・山森鉄郎・井上又論・結田康一 1977. 富山農試研報, 8, 55-66.
- Tensho, K., and Yeh, K.L. 1970a. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 16, 30-37.
- Tensho, K., and Yeh, K.L. 1970b. *Radioisot.*, 19, 574-579.
- 上之園 茂・西田 学・橋本祥一・東 明弘 2009. 土肥誌, 80, 408-412.
- Umaly, R.C., and Poel, L.W. 1970. *Ann. Bot.*, 34, 919-926.
- Umaly, R.C., and Poel, L.W. 1971. *ibid.*, 35, 127-131.
- Voogt, W., Holwerda, H.T., and Khodabaks, R. 2010. *J. Sci. Food Agric.*, 90, 906-913.
- Watanabe, I., and Tensho, K. 1970. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 16, 192-194.
- Weng, H.X., Weng, J.K., Yong, W.B., Sun, X.W., and Zhong, H. 2003. *J Environ. Sci.*, 15, 107-111.
- Whitehead, D.C. 1973. *J. Sci. Food Agric.*, 24, 43-50.
- Whitehead, D.C. 1981. *J. Soil Sci.*, 32, 97-102.
- Whitehead, D.C. 1984. *Environ. Int.*, 10, 321-339.
- Wuosmaa, A.M., and Hager, L.P. 1990. *Sci.*, 249, 160-162.
- Yamada, H., Takeda, C., Mizushima, A., Yoshino, K., and Yonebayashi, K. 2005. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 51, 141-145.
- Yanai, J., Noguchi, J., Yamada, H., Sugihara, S., Kilasara, M., and Kosaki, T. 2009. *ibid.*, 55, 215-223.
- Yoneyama, T., Goshu, T., Kato, M., Goto, S., and Hayashi, H. 2010. *ibid.*, 56, 445-453.
- Yoshida, S., Muramatsu, Y., and Uchida, S. 1992. *Water Air Soil Pollut.*, 63, 321-329.
- Yoshida, S., Muramatsu, Y., and Uchida, S. 1995. *Radioisot.*, 44, 837-845.
- Yoshida, S., Muramatsu, Y., and Uchida, S. 1998. *Radiochim. Acta*, 82, 293-297.
- Yoshida, S., Muramatsu, Y., Katou, S., and Sekimoto, H. 2007. *J. Radioanal. Nucl. Chem.*, 273, 211-214.
- 結田康一 1983. 農技研報告 B, 35, 73-110.
- 結田康一 1990. 農環研編 微量元素・化学物質と農業生態系, p. 112-135. 養賢堂, 東京.
- 結田康一・駒村美佐子・小山雄生 1990. 土肥誌, 61, 165-172.
- Yuita, K., Tanaka, T., Abe, C., and Aso, S. 1991. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 37, 61-73.
- Yuita, K. 1992. *ibid.*, 38, 281-287.
- 結田康一 1993. 土肥誌, 65, 92-102.
- Zhu, Y.G., Huang, Y.Z., Hu, Y., and Liu, Y.X. 2003. *Environ. Int.*, 29, 33-37.

## 植物の有害元素

信濃卓郎<sup>1</sup>・渡部敏裕<sup>2</sup>

元素の中には植物そのものの生育に悪影響を与える元素もあれば、植物の生育には有意な影響を与えない濃度域であっても、それを食用とするヒトの健康に害を及ぼす元素も存在している。前者としては Na, Al の研究が数多く行われた。後者としては特に Cd に関して CODEX 委員会が精米, コムギ, 穀類などの Cd 濃度を 0.4 ppm に引き下げたことに伴い (Codex, 2006), 国内では特にイネを中心とした Cd の蓄積軽減技術の集積が進んだ。元素の動態を単独の元素だけではなく、複数の元素と統合的に考えるイオノミクス, イオンホメオスタシス的な植物の体内の元素を総合的に捉えるところも始まっている。Cd などの重金属の植物による取り込みと、人間による摂取の抑制に関してのシンポジウムが 2006 年に開催され、その概要が資料として掲載されている (関本ら, 2007)。日本土壤肥料学雑誌にはこれまでの研究成果を取りまとめ、現場への適応技術を低減するための講座として、農用地における重金属汚染土壌の対策技術の最前線が企画された。土壌-植物の微量元素の動態を正確に評価することの重要性は広く認識されることとなり、さらに 2007 年のシンポジウムにおいてはシンクロトン放射光を用いた微量元素の動態解明をトピックとした講演が開催されている (平館, 2008)。このような重金属あるいは有害元素の汚染とその除去に関する手法は昨今の放射能汚染とその対策を講ずるためにも基盤的な情報を提供する物となっている。

### 1. カドミウム

Cd のような人間など、対象とする植物を食用とする生物に害を与える元素の場合においては、その除去を目的とした研究と可食部への移行抑制を目的とした研究がある。さらに移行抑制に関しても土壌中での移動を抑制する研究、体内での分配を制御することを目的とするもので異なる。村上は土壌中の有害元素を対象としてはファイトレメディエーション技術として植物の利用の研究が進められているが、これはファイトエキストラクションとファイトスタビライゼーションと明確に区別化され、特に前者に関してこれまでに報告のある様々な事例を中心に総合的なレビューを行った (村上, 2007)。特に土壌からの除去可能量やその後も処理を考慮にいたした技術を念頭に入れる必要性は本論文で主に扱われている Cd のみならず他の元素の汚染除去を考える時にも重要な解説である。ただし問題となるのは量的にはごく微量でありながらも活性が極めて高い汚染物質のような場合であり、どのように選択的に吸収させることが可能なかが問題となる。小野・阿部は特に Cd の問題を中心としているが、その他の重金属としてヒ素、鉛といった日本で問題になる元素に関してまとめている。

<sup>1</sup> 北海道農業研究センター

<sup>2</sup> 北海道大学

ファイトレメディエーションの可能性についてもとりあげ、総合的な解説を行った(小野・阿部, 2007)。また、石川は特にイネのCd輸送機構を土壌と植物体内のCdの挙動を示し、その吸収抑制と予測技術に関するレビューを行った(石川, 2008)。

主食のイネに関しては広範な地域に適応した評価技術の蓄積が進んでいる。より簡便な手法によって個々の現地の土壌からのCdの玄米への移行率を求めるために、水稲ペットボトル・プランター栽培技術が紹介された(中島・市川, 2007)。玄米中のCd濃度と土壌 $1 \text{ mol L}^{-1}$ 酢酸アンモニウム抽出による土壌中Cd濃度に相関があることから、土壌中のCd濃度の分析法が検討された(中島ら, 2010)。また、イネの生育段階のより早い時期の分析から玄米中のCd含有率を推定するために立毛段階での評価法を確立する事により、調査時期を前倒しにすることを可能にして、玄米の出荷事前検査をより容易にした(中島, 2007)。さらに玄米中のCdのハイスループットな分析を行うための技術開発が進められた(馬場・後藤, 2009)。また、Cd含有率の低減はイネのみならず、野菜にも求められており、葉菜類に関してはCodex(2005)で、 $0.2 \text{ mg kg}^{-1}$ (FW)が採択されることで合意されていることから、より厳しい管理が求められる。野菜を対象とした、より多検体を効率的に分析するための手法が導入されている(中島・市川, 2008)。その他、山菜、木の実およびキノコ中Cd濃度測定技術も紹介されている(中島・後藤・中田, 農業および園芸, 2010)。

また、生産現場においては収穫後の処理によるCdの低減技術も求められており、稲わらの処理方法、玄米の外見による分別、化学処理した白米の米粉、野菜の漬物によるCd除去効果を検討した結果、酸処理による除去効果が確認されたが、漬物による効果はほとんど認められないことが明らかにされた(中島ら, 2009)。

いくつかの資材による土壌からのCdの吸収抑制についての検討も進められた。土壌溶液中の様々な形態のCdのリン酸セルロース資材への吸着はリン酸基のカウンターカチオンがアンモニアであるときに高かった(原田ら, 2007)。土壌pHの低下により水稲のCd吸収の増大のリスクが高まることから、アルカリ資材として鉱さいケイ酸質肥料を利用した。生育後期湛水処理による上乘せ効果は認められなかったが、連用により安定的にCdの吸収抑制効果が期待された(稲原ら, 2007a)。実際に、低Cd汚染地域での大豆への取り込み抑制にはアルカリ資材による土壌pHの矯正が効果的であることが示された(雄川・稲原, 2009)。また、比較的低濃度のCd汚染水田における水稲によるCd吸収抑制には出穂前15日から出穂後25日程度の湛水処理が有効であった(稲原ら, 2007)。

これらの低減技術は適用範囲を拡大するために、地域における取り組みもなされている(中津ら, 2010)。また、牧草へコンポストなどの有機質資材やリン酸肥料を投入する時の、これら資材に含まれるCdのチモシーによる持ち出

しは負荷量よりも小さいことから、今後Cd含有率が比較的高い資材を利用する場合には土壌への蓄積等を考慮する必要があることが示された(古館・乙部, 2009)。

栽培技術によるCdの吸収抑制技術はハウレンソウやコマツナにおいても検討が進められ、前者では遮根シートによる根域制限処理によってCdの吸収抑制効果を確認している(武田ら, 2008)。また、後者では非汚染土の客土と遮根シートによる根域制限を組み合わせ、客土層を深くすれば低減効果は得られるが、より浅い客土に遮根シート処理を組み合わせることで同等の効果が得られることが報告された(武田ら, 2010)。ナスの品種によるCd吸収能の違いを利用し台木を変えることにより子実のCd含有率を大幅に削減できた(Arao *et al.*, 2008; 竹田ら, 2007)。

このような直接的な栽培技術や分析技術の開発と相まって、Cdの吸収・以降に関する生理的な研究も進み、イネの種子へのCdの移行が篩管を經由してその9割以上が転流されている事を篩管中のCd濃度を測定すると同時に、 $^{109}\text{Cd}$ を用いてはじめて明らかにした。また $10 \mu\text{mol/L}$ のCd処理が篩管中のスクロース濃度を高めている現象も見いだした(Tanaka *et al.*, 2007)。Cd処理によりナタネの導管液中にCdの移動が認められ、このとき特徴的に2種類のタンパク質が増加する事からこれとの関連性が示唆された(Nakamura *et al.*, 2008)。Cdの*Solanum melongena*の根による吸収において二種類の放射性Cd( $^{113}\text{Cd}$ ,  $^{114}\text{Cd}$ )を用いて、 $25^\circ\text{C}$ での吸収をシンプラスティックな吸収、 $2^\circ\text{C}$ での吸収をアドプラスティックな吸収として評価する技術が開発された(Mori *et al.*, 2009)。篩管を經由した根から地上部へのCdの移行がイネの地上部と子実への分配を決定する主因であることが示された(Uraguchi *et al.*, 2009)。またイネにおいて子実へのCd, Zn, Feの移行は元素によって篩管と篩管のそれぞれを經由する割合に違いがあることが示され、篩管の役割も無視できない(Yoneyama *et al.*, 2010)。篩管中のCdの移動は他の微量元素とは異なっており、 $13\text{KDa}$ のタンパク質とSH化合物が関与していることが示された。子実への移行量はこれらの化合物の量が重要であることが示唆された(Kato *et al.*, 2010)。Cd超集積植物の*Arabidopsis halleri*ではCdの木部篩管へのローディングが代謝阻害剤(CCCP)によって阻害され、木部篩管中でのCdの形態はフリーのCdSイオンであることが示された(Ueno *et al.*, 2008)。イネのOsHMA3は根の液胞膜に存在するP1B-type ATPase familyに属するトランスポーターであり、根における液胞へのCd隔離により地上部へのCd輸送を抑制することを示唆した(Ueno *et al.*, 2010)。

水耕栽培による試験から、MgによるCd害軽減効果について確認するためにコマツナを用いて、両元素のバランスを変えた試験を行った。Mgの存在によりCdの吸収が抑制されることによって、生育が改善されることが示された(Kashem *et al.*, 2007)。一方、培養液中の鉄濃度が低いときにはCdの体内への取り込みが促進されることが示さ

れた。その原因として鉄欠乏時に分泌されるファイトシドロフォアAの役割が根圏の不溶性のCdとキレートを形成し、溶解度を高めることが示された (Kudo *et al.*, 2007)。

Cdにおいてはファイトレメディエーションの利用による農地からのCd除去の可能性が示されてきたが、実用化には導入する地域に適した植物種や栽培管理手法の導入が求められる。2種類のCd集積能が高いイネ品種を用いて2年間に渡ってカドミウ集積水田で栽培を行った。その結果、試験開始前のレベルを18%軽減することが可能であった (Ibaraki *et al.*, 2009)。93種類の雑草と8種類の作物種を用いて、Cd集積能を地上部と根部において測定した。地上部では *Cichorium intybus* (77.0) と *Matricaria chamomilla* では従来知られている集積植物である *Polygonum thunbergii* よりも高い事が示された。集積量とバイオマスの関係から *Bidens frondosa*, *Bidens pilosa* と *Amaranthus viridis* がファイトレメディエーションの候補としてあげられた (Abe *et al.*, 2008)。重金属で汚染された土壌において、ベニバナボロギクが地上部へ選択的にCdを集積する能力が高い事が示された (Yamato *et al.*, 2008)。これにもとづき、ベニバナボロギクを利用した汚染圃場で、窒素施肥によって生育量を増大させることにより、Cdの吸収量の増加を観察している。また、土壌pHを6から7.5に高めると地上部のCd含有率が低下した。また、連作を行うことによって、吸収効率が高まる現象を報告している (大和ら, 2010)。ファイトレメディエーションによるCd除去に関連して、イネ、ソルガム、ケナフ、ハクサンハタザオなどが有望な候補として取り上げられた (茨木・谷口, 2007)。このCdの高集積植物である一年生植物であるアブラナ科のハクサンハタザオを利用したファイトレメディエーションの可能性では、根量と土壌中のCdの移行を詳細に検討し、その間に高い相関関係があることを見だし、実際の土壌のCdの除去に有効であることが示された (久保田ら, 2010)。Garland chrysanthemumの土壌からのCd吸収量を評価した。土壌溶液中のCd濃度と植物による吸収には双曲線型の対応関係が存在していた (Kamewada and Nakayama, 2009)。

より広範な地域で問題となる比較的低濃度のCd汚染水田からのイネを利用した浄化技術を用いた5品種を使い検討した。その結果、IR8による吸収能が最も高く、3年間の栽培で土壌のCd濃度を低減させることが可能であった (本間ら, 2009)。イネとダイズを用いたファイトレメディエーションの実施のための複数の条件を提示し、イネにおいては蜜陽23号が候補になることを示している (Murakami *et al.*, 2007)。

ファイトレメディエーションに関しては、必ずしも明確な結果が得られる訳ではなく、ZnとCdの集積が知られる *Athyrium yokoscense* と *Arabis flagellosa* はしばしば同じ場所で育つ事が知られていることから、両者が同時に育つ事による土壌の成分、植物の生育について評価を行った。土壌の化学的組成に変化は認められたものの、生育や

金属元素の吸収には影響が認められなかった (Chen *et al.*, 2009a)。

## 2. アルミニウム

土壌中でのAlの動態において腐植との結合状態が重要であることが示され、Andosolにおいて主要な土壌中のAlの存在形態が腐植との結合形態であることを示し、このAl腐植複合体がゴボウとオオムギの根の生育に及ぼす影響について解析を行った。Al腐植複合体から遊離するAlが生育に悪影響を示していることが明らかになった (Takahashi *et al.*, 2007)。実際に両作物を用いて、Al腐植複合体とそれに対してアロフェン物質を添加した処理を行ったところ、後者を添加する事によって単量体Alが検出されなくなると同時に、特にオオムギの根の成長は大幅に改善された。このことから、非アロフェン質土壌でのAl毒性の発現機構が示唆された (Ito *et al.*, 2009)。

また、他元素との関連については、Na耐性について異なる地域由来のメラルーカを用いてAl耐性とNa耐性についての関係を調べた。Naへの高い感受性がAlの耐性を低下させていることが示された (Nguyen *et al.*, 2009)。その他にも、熱帯におけるAl障害が低養分状態にあることからソルガムとトウモロコシを用いて、Al以外の元素吸収とAl耐性の関係について調査したところ、ソルガムではAl耐性と根からのK吸収能の高さが関係していたが、トウモロコシでは他の元素の吸収との関連性は認められなかった (Akhter *et al.*, 2009)。酸性土壌において、ダイズの根伸張阻害を引き起こすAl害の軽減に効果があるとされるMg施与の効果は、土壌中のイオンバランスの変化によるCaの濃度増加が原因であると考えられた (Hashimoto *et al.*, 2007)。

植物のAl耐性に関連してその主要なメカニズムを構成する有機酸の分泌に関しての分子的な研究が大きく進展した。Al耐性には根からの有機酸の分泌が重要であるが、その中でもリンゴ酸、クエン酸に関してはそのトランスポーターの取得やその制御機構の解明が重要であることが述べられた (馬・山地, 2010)。<sup>27</sup>Al NMRによる分析によりAl集積植物であるチャの根のAl耐性において、シュウ酸がAlを無毒化する上で重要な化合物であることを示された (Morita *et al.*, 2008)。分泌物質に関しては、二種のフトモモ科植物、*Eucalyptus camaldulensis* と *Melaleuca cajuputi* の根からのAl排除能におけるAl結合リガンドの役割を検討したところ、*Eucalyptus camaldulensis* の根分泌物からはAlと結合能力を持つ未知化合物が分泌されていることが示唆されており、有機酸以外の化合物の重要性も検討が開始されている (Tahara *et al.*, 2008)。

シロイヌナズナのAl耐性機構をQTL解析から行い、一つにはAtALMT1の発現が重要でありその活性制御がリン酸化と脱リン酸化によって制御され、またAtALMT1の発現制御にはSTOP1という転写調節因子による制御を受けることが明らかになった。これらの制御はAlイオン、プロトンなどの環境要因の影響の受け方が異なっており、シロ

イヌナズナ植物体の Al 耐性を全体として考える時に重要となる (Kobayashi *et al.*, 2007a; Kobayashi *et al.*, 2007b).

さらには、これらの耐性遺伝子の制御にも関連する、プロトンおよび Al イオンのシグナル伝達転写因子の発見により植物の Al 耐性の分子的基盤の知見が集積している (Iuchi *et al.*, 2007; Sawaki *et al.*, 2009).

クエン酸トランスポーターはオオムギから同定された (Furukawa 2007), MATE ファミリーに属しており, Al によって発現が誘導されるタイプが見いだされた (Furukawa *et al.*, 2007). MATE ファミリーの遺伝子には他にも Al 応答性のクエン酸分泌機構に関与していることの可能性が示唆されている (Yokosho *et al.*, 2010). また, ABC トランスポーターの中にも Al 耐性に関与していることが明らかになっている (Huang *et al.*, 2009). 17 種類のダイズ品種の Al 耐性を比較し, 感受性の品種と耐性の品種を用いて根の Al の応答機構を解析した. 耐性品種ではクエン酸の放出が多い事を見いだした. また, 原形質膜のプロトン ATPase のタンパク質量が多くなっていることから, この活性とクエン酸の放出に関係があると推定した (Kim *et al.*, 2010). また, モデル植物や主要作物以外にも, Al 耐性が高いパイナップル品種の根のプロテオーム解析から複数のタンパク質がその耐性に関与している可能性が示された (Chen and Lin, 2010).

Al に関しては, Hiradate *et al.*, (2007) のレビューで Al ストレス, Al 耐性, Al の化学についてまとめられた. さらに Ma (2007) によって植物の応答機構に関してのレビューがなされている. また小山ら (2008) らによって, 細胞膜表面のイオン活動度をシミュレートすることにより, Rhizotoxicity の実態を詳細に解析することが可能であることを示された.

### 3. ナトリウム (NaCl)

オオムギにおいて塩ストレスが与える影響について, アクアポリンの発現から解析を行い, 塩ストレス下でも水を吸収可能にするメカニズムに関する研究を進めた. 3 つのアクアポリンの挙動を調査し, そのうち一つが塩ストレスによって高まる傾向を示したが, そのレベルは小さかった (Katsuhara and Shibasaki, 2007).

Na への応答は品種によって異なることが知られており, その応答機構の違いから耐性のメカニズムを明らかにしようという取り組みが続けられている. NaCl に対する 2 つの品種の耐性は異なっており, 弱い品種ではクロロフィル含有率の低下がより顕著であった (Papadakis, *et al.*, 2007). 耐塩性の異なるコムギ 2 品種を中程度の塩ストレス下で栽培したところ, 両品種とも生育量の低下は分けつ数の減少に起因するところが大きく, さらに感受性の品種では主茎における生産性の低下が顕著であった. これは耐性品種では葉に NaCl をより多く分配し分離する能力が高いためと考えられた (Ruan *et al.*, 2007). オオムギ品種の幼植物の塩ストレスへの感受性を比較するとコントロールに比較して 15% から 40% の違いが認められた (Ligaba

and Katsuhara, 2010). またこのような違いを利用して, キュウリの台木にカボチャを用いる事で NaCl 耐性が高まるが, このとき, NaCl に耐性のあるキュウリ品種はより耐性を持たせることが可能となった (Zhu *et al.*, 2008).

他の養分吸収との関連では, 耐塩性の異なる植物を用いて, それぞれのイオン吸収パターンを解析した. カチオンバランス (Na 含有率に対するカリウム, Ca, Mg 含有率の合計) に関しては耐性が強い植物では耐性との関係は明らかではなかったが, 弱い植物種ではカチオンバランスが高いほど耐性があるようであった. 一方, 微量元素の吸収は塩耐性に関わらず調査した植物において耐性と関係が認められた (Kudo, 2010). アルファルファを用いて, 耐塩性に及ぼすケイ素施与の影響を解析した. その結果, ケイ素の施与によって Na イオンの体内の分配に変化が生じ, これが耐性につながっていることが示唆された (Wand and Han, 2007). このケイ素による塩ストレスの緩和効果についてナタネの水耕栽培系で調査した. Si の添加によって, 塩害による活性酸素の発生を緩和する効果があることが示された (Hashemi *et al.*, 2010). 活性酸素と塩ストレスの関係においてはキュウリの NaCl 耐性品種で酸化ストレスと脂質の過酸化 (peroxidation) に対しての防御機能が強く, ペルオキシダーゼ活性とプロリンの量が需要であることが示されている (Zhu *et al.*, 2008). その他にも, マメ科牧草のアルカリ耐性植物の塩とアルカリストレスへの応答機構から, 酸化的ストレスが重要であり, この除去に superoxide dismutase と ascorbate peroxidase が重要な役割を果たしていることと推定された (Zhang and Mu, 2009).

Na による障害は乾燥や浸透圧などのストレスと比較されることが多い. トウモロコシを用いて, 乾燥と塩害の影響を調査した. 蒸散の低下による K, Ca, Mg, P の吸収抑制が生育低下につながっているという仮定の下に葉面施肥を行ったが, 顕著な効果は認められなかったことから, 浸透圧ストレスそのものが影響を与えていると考えられた (Hu *et al.*, 2008). また, 塩ストレスは気孔の挙動を変化させるが, これは以前の報告の乾燥によるストレスと類似していた (Nishida *et al.*, 2009). 塩ストレスとアルカリストレスの影響を評価するために, Na とそのカウンターアニオンを複数の形態に変えて小麦の発芽および幼植物の生育に対する影響を解析した結果からは, 無機アニオンの吸収にはアルカリストレスの影響がより大きく, Na<sup>+</sup> によって NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub><sup>-</sup> の低下が顕著であった. これに対する生理的なレスポンスとして, 細胞内に Cl<sup>-</sup>, 有機酸の蓄積が誘導されていた (Guo *et al.*, 2009; Li *et al.*, 2009a). 塩ストレスとアルカリストレスをアルファルファを用いて発芽や, 生育, 光合成能などへの影響から検定した. その結果, アルファルファにおいては塩ストレスに比較してアルカリによるストレスが大きい事が明らかになった (Li *et al.*, 2010).

内生菌の関与が示唆される研究例も報告されており, アッケシソウの耐塩性に野生植生の根内細菌から選抜された *Pseudomonas pseudoalcaligenes* が関与していることを接種

試験から明らかにした。窒素固定能の関与も想定されたが、接種による窒素固定能の付与は確認されなかった (Ozawa *et al.*, 2007)。

また、特殊な器官であるローズガラスの塩腺の役割の解明のために Mg を高濃度に与えた場合に、カリウムイオンの放出が著しく促進された。浸透圧の調節のために機能していることが指示された (Kobayashi and Masaoka, 2008)。

#### 4. ヒ素

As (V) を添加した土壌に amorphous iron- (hydr) oxide を添加し、イネを栽培すると、土壌中の As (III) の集積量が低下し、イネの生育は改善、As 吸収量も低下する。これは根表面の鉄ブラックに As が結合するためと考えられた (Ultra *et al.*, 2009)。根圏での物質動態はこのような元素の吸収にきわめて重要で、大麦を利用して水耕栽培で As を添加すると、ファイトシドロフォアの根での含有率と根からの分泌が低下する。このことが As のレベルが高くなると根部から地上部への鉄の移動が促進されることを引き起こしていると考えられた (Shaibur *et al.*, 2009a)。同様にオオムギを水耕栽培し、As 添加による葉のクロロシスが鉄添加により抑制される事を確認した。As はファイトシドロフォアの分泌を抑制し、鉄の添加で抑制がさらにおこった (Shaibur *et al.*, 2009b)。また、水稻による土壌からの As 吸収は水田を嫌気的な条件にすると高まることが示された (Arao, 2010)。根圏土壌においては微生物の関与も大きいことが推定されており、ヒマワリの根圏における As のメチル化による無毒化に菌根菌が関与している事が示され、そのメチル化の程度には菌根菌以外の微生物の関与の示唆された (Ultra *et al.*, 2007)。

一方、As 吸収に関するトランスポーター研究に大きな進展が認められている。シロイヌナズナの As (III) トランスポーターが NIP1 ; 1 であることが示され (Kamiya *et al.*, 2009)、イネでは Lsi1 が担っている (Ma *et al.*, 2008)。ケイ酸トランスポーターとして知られる Lsi1 と Lsi2 が As (III) のみならず、メチル化された As を輸送する能力を持つことが明らかになった (Ma *et al.*, 2008; Li *et al.*, 2009b)。

また、As に対する耐性機構として As 超集積植物モエジマシダの葉状体における As 蓄積と同時に低分子チオールの合成誘導が起こることを示した (Sakai *et al.*, 2010)。

#### 5. その他の元素

ダイズにたいしてのバリウムの毒性の効果を水耕培養で検討した。100  $\mu$ M で K の吸収を阻害し、光合成能の低下を引き起こした (Suwa *et al.*, 2008)。

セレン、アンチモンは植物にとっては非必須元素であり、濃度によっては生育に障害を生じる。ただし、セレンは動物の必須微量元素である。土壌からの両元素の移行に及ぼす土壌要因として、P の加給度が高い、また P 吸収係数が低いとセレンの吸収は高まるがアンチモンの吸収には変化が認められなかった (Nakamaru and Sekine, 2008)。

鉛によって汚染された土壌に植生を導入する効果を検証し、根による給水作用によってファイトスタビライゼーションが可能であることも示されている。その一方でソバのように根圏へ有機酸の分泌が多いような植物においては鉛の不溶化が抑制されることも予想される (Hashimoto *et al.*, 2008; Hashimoto *et al.*, 2009)。

特定の元素にのみ焦点をあてるのではなく、元素吸収を広く評価する試みの一つであるイオノミクス研究が進展した。みかけの植物の生育に影響を与えないレベルで複数の不要元素を培養液に添加し、必須元素も含めて包括的に植物が吸収する元素の挙動を解析するイオノミクス手法をミヤコグサに適用した (Chen *et al.*, 2009b)。この手法を用いて、多数の変異体の養分吸収変異についてのスクリーニングが実際に行われた (Chen *et al.*, 2009c)。

植物への有害元素の取り込みを考えたときには土壌中の存在形態が重要になるが、有機物との結合などにより、その解析は困難である。シンクロトン放射光を利用する利点をとりまとめ、今後の様々な応用が期待される (平館ら, 2008)。

また、台湾における特に下水に由来する重金属汚染の実態と稲作における問題点、品種等の違いによる対策などについてのレビューがなされた (Hseu *et al.*, 2010)。

#### 6. 必須元素による害作用

トウモロコシにおいて Fe 欠乏が Zn によるストレスを促進されることが示された (Kanai *et al.*, 2009)。

Mn 過剰は特に光合成系の抑制と脂肪の過酸化を引き起こして、生産性を低下させるが、品種間差が存在し、耐性種では Mn による光障害への耐性機構が存在していると考えられた (Stoyanova *et al.*, 2009)。その一方で、Mn の超集積植物であるコシアブラの Mn 集積性について解析したところ、生育ステージで含有率が変わることを明らかにした (Mizuno *et al.*, 2008a)。コシアブラの Mn への親和性の高いトランスポーターの探索も進められている (Mizuno *et al.*, 2008b)。さらに、Mn の超集積植物における葉の Mn の分布を X 線吸収顕微鏡で確認している (Fernando *et al.*, 2010)。

#### 文 献

- Abe, T., Fukami, M., and Ogasawara, M. 2008. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 566.
- Akhter, A., Khan, Md., S.H., Hiroaki, E., Tawarayama, T., Rao, I.M., Wenzhi, P., Ishikawa, S. and Wagatsuma, T. 2009. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 394.
- Arao, T., Kawasaki, A., Bab, K., Mori, S., and Matsumoto, S., 2010. *Environ. Sci. Technol.*, 43, 9361.
- Arao, T., Takeda, H., and Nishihara, E. 2008. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 555.
- 馬場康尋・後藤逸男 2009. 土肥誌, 80, 271.
- Chen, J-H., and Lin, Y-H. 2010. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 56, 438.
- Chen, Z., Setagawa, M., Kang, Y., Aikawa, Y., and Iwasaki, K. 2009a. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 315.
- Chen, Z., Watanabe, T., Shinano, T., Ezawa, T., Wasaki, J., Kimura,

- K., Osaki, M., and Zhu, Y-G. 2009b. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 91.
- Chen, Z., Watanabe, T., Shinano, T., Okazaki, K., and Osaki, M. 2009c. *New Phytol.*, 181, 795.
- Codex, 2005. Report of the 28<sup>th</sup> session of the Codex Alimentarius Commission. Codex Alimentarius Commission. Codes Alimentarius Commission, ALINORM 05/28/41, 7.
- Codex, 2006. Report of the 29<sup>th</sup> session of the Codex Alimentarius Commission. Codes Alimentarius Commission, ALINORM 06/29/41, 7.
- Fernando, D.R., Mizuno, T., Wodrowm I.E., Baker, A.J.M., and Collins, R.N. 2010. *New Phytol.*, 188, 1014.
- 古館明洋・乙部裕一 2009. 土肥誌, 80, 506.
- Furukawa, J., Yamaji, N., Wang, H., Mitani, N., Murata, Y., Sato, K., Katsuhara, M., Takeda, K., and Ma, J.F. 2007. *Plant Cell Physiol.*, 48, 1081.
- Guo, R., Shi, L., and Yang, Y. 2009. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 667.
- 馬場直樹・須田 誠・斎藤陽子・藪崎克己 2007. 土肥誌, 78, 89.
- Hashemi, A., Abdolzadeh, A., and Sadeghipour, H.R. 2010. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 56, 244.
- Hashimoto, Y., Smyth, T.J., Hesterberg, D., and Israel, D.W. 2007. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 53, 753.
- Hashimoto, Y., Matsufuru, H., and Sato, T. 2008. *Chemosphere*, 73, 643.
- Hashimoto, Y., Matsufuru, H., Takaoka, M., Tanida, H., and Sato, T.J. 2009. *Environ. Qual.*, 38, 1420.
- Hiradate, S., Ma, J.F., and Matsumoto, H. 2007. *Adv. Agron.*, 96, 65.
- 平館俊太郎・寺田靖子・北島信行・高橋美智子・西澤直子・山口紀子・竹中 眞 2008. 土肥誌, 79, 229.
- 本間利光・大峽広智・金子綾子・星野 卓・村上政治・大山卓爾 2009. 土肥誌, 80, 116.
- Hseu, Z-Y., Su, S-W., Lai, H-Y., Guo, H-Y., Chen, T-C., and Chen, Z-S. 2010. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 56, 31.
- Hu, Y., Burucs, Z., and Schmidhalter, U. 2008. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 133.
- Huang, C.F., Yamaji, N., Mitani, N., Yano, M., Nagamura, Y., and Ma, J.F. 2009. *Plant Cell.*, 21, 655.
- Ibaraki, T., Kuroyanagi, N., and Murakami, M. 2009. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 421.
- 茨木利行・谷口 彰 2007. 土肥誌, 78, 627.
- 稲原 誠・雄川洋子・東 英男 2007a. 土肥誌, 78, 253
- 稲原 誠・雄川洋子・東 英男 2007b. 土肥誌, 78, 149.
- 石川 寛 2008. 土肥誌, 79, 408.
- Ito, K., Takahashi, T., and Nanzyo, M. 2009. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 35.
- Iuchi, S., Koyama, H., Iuchi, A., Kobayashi, Y., Kitabayashi, S., Kobayashi, Y., Ikka, T., Hirayama, T., Shinozaki, K., and Kobayashi, M. 2007. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 104, 9900.
- Kamewada, K. and Nakayama, M. 2009. *Soil Sci. Plant Nutr.* 55, 441.
- Kamiya, T., Tanaka, M., Mitani, N., Ma, J.F., Maeshima, M., and Fujiwara, T. 2009. *J. Biol. Chem.*, 284, 2114.
- Kanai, M., Hirai, M., Yoshihara, M., Tadano, T., and Higuchi, K. 2009. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 271.
- Kashem Md. A., and Kawai, S. 2007. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 53, 246.
- Kato, M., Ishikawa, S., Inagai, K., Chiba, K., Hayashi, H., Yanagisawa, S., and Yoneyama, T. 2010. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 56, 839.
- Katsuhara, M., and Shibasaka, M. 2007. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 53, 466.
- Kim, Y-S., Park, W., Nian, H., Sasaki, T., Ezaki, B., Jang, Y-S., Chung, G-C., Bae, H-J., and Ahn S-J. 2010. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 56, 140.
- Kobayashi, Y., Hoekenga, O.A., Itoh, H., Nakashima, M., Saito, S., SHaff, J.E., Maron, L.G., Pifero, M.A., Kochian, L.V., and Koyama, H. 2007a. *Plant Physiol.*, 145, 843.
- Kobayashi, Y., Ikka, T., Kimura, K., Yasuda, O., and Koyama, H. 2007b. *Plant Func. Biol.* 34, 984.
- 小山博之・小林安文・kinraide・我妻忠男 2008. 土肥誌, 79, 500.
- Kobayashi, H., and Masaoka, Y. 2008. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 393.
- 久保田洋・菅原玲子・北島信行・矢島 聡・谷 茂 2010. 土肥誌, 81, 118.
- Kudo, K., Kudo, H., and Kawai, S. 2007. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 53, 259.
- Kudo, N., Sugino, T., Oka, M., and Fujiyama, H. 2010. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 56, 225.
- Li, R.Y., Ago, Y., Liu, W.J., Mitani, N., Feldmann, J., McGrath, S.P., Ma, J.F., and Zhao, F.J. 2009b. *Plant Physiol.*, 150, 2071.
- Li, X., Liu, J., Zhang, Y., Lin, J., and Mu, C. 2009a. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 680.
- Li, R., Shi, F., Fukuda, K., and Yang, Y. 2010. *L Soil Sci. Plant Nutr.*, 56, 545.
- Ligaba, A., and Katsuhara, M.J. 2010. *J. Plant Res.*, 123, 105.
- Ma, J.F. 2007. *Int. Rev. Cytol.*, 264, 225.
- Ma, J.F., Yamaji, N., Mitani, N., Xu, X.Y., Su, Y.H., McGrath, S.P., and Zhao, F.J. 2008. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 105, 9931.
- 馬 建鋒・山地直樹 2008. 土肥誌, 79, 518.
- Mizuno, T., Asahina, R., Hosono, A., Tanaka, A., Senoo, K., and Obata, H. 2008a. *J. Plant Nutr.*, 31, 1811.
- Mizuno, T., Hirano, K., Kato, S., and Obata, H. 2008b. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 86.
- Mori, S., Kawasaki, A., Ishikawa, I., and Arao, T. 2009. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 294.
- Morita, A., Yanagisawa, O., Takatsu, S., Maeda, S., and Hiradate, S. 2008. *Phytochem.*, 69, 147.
- 村上政治 2007. 土肥誌, 78, 525.
- 雄川 洋・稲原 誠 2009. 土肥誌, 80, 589
- Murakami, M., Ae, N., and Isahikawa, S. 2007. *Environ. Pollut.*, 145, 96.
- 中島秀治 2007. 農業および園芸, 82, 1068.
- 中島秀治・後藤香奈・中田俊芳 2010. 農業および園芸, 85, 345.
- 中島秀治・市川泰之 2007. 土肥誌, 78, 603.
- 中島秀治・市川泰之 2008. 農業および園芸, 83, 667.
- 中島秀治・福田陽子・市川泰之 2010. 農業および園芸, 85, 76.
- Nakamaru, M.Y. and Sekine, K., 2008. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 332.
- Nakamura, S., Akiyama, C., Sasaki, T., Hattori, H., and Chino, M. 2008. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 118.
- 中津智史・中本 洋・松本武彦・五十嵐俊成・菅原 彰 2010. 土肥誌, 81, 514.
- Nguyen, N.T., Saneoka, H., Suwa, R., and Fujita, K. 2009. *Tress Struct. Funct.*, 23, 649.
- Nishida, K., Khan, N.M., and Shiozawa, S. 2009. *Soil Sci. Plsnt Nutr.*, 55, 375.
- 小野信一・阿部 薫 2007. 土肥誌, 78, 323.
- Ozawa, T., Wu, J., and Fujii, S. 2007. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 53, 12.
- Papadakis, I.E., Veneti, G., Chatzissavvidis, C., Sotiropoulos, T.E., Dimassi, K.N., and Therios, I.N. 2007. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 53, 252.

- Ruan, Y., El-Hendawy, S.E., Hu, Y., and Schmidhalter, U. 2007. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 53, 782.
- Sakai, Y., Watanabe, T., Wasaki, J., Senoura, T., Shinano, T., and Osaki, M. 2010. *Environ. Pollut.* 158, 3663.
- Sawaki, Y., Iuchi, S., Kobayashi, Y., Kobayashi, Y., Ikka, T., Sakurai, N., Fujita, M., Shinazaki, K., Shibata, D., Kobayashi, M., and Koyama, H. 2009. *Plant Physiol.*, 150, 281.
- 関本 均・西澤直子・建部雅子・石川 寛・藤原 徹・間藤 徹 2007. 土肥誌, 78, 535.
- Shaibur, M.R., Kitajima, N., Imamul Huq, S.M., and Kawai, S. 2009b. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 739.
- Shaibur, M.R., Kitajima, N., Sugawara, R., Kondo, T., Imamul Huq, S.M., and Kawai, S. 2009a. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 283.
- Stoyanova, Z., Poschenrieder, C., Tzvetjiva, N., and Doncheva S. 2009. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 747.
- Suwa, R., Jayachandran, K., Nguyen, N.T., Bouldenouar, A., Fujita, K., and Saneoka, H. 2008. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 55, 397.
- Tahara, K., Norisada, M., Yamanoshita, T., and Kojima, K. 2008. *Plant Soil.*, 302, 175.
- Takahashi, T., Nanzyo, M., and Hiradate, S. 2007. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 53, 115.
- 武田 悟・伊藤正志・中川進平 2008. 園芸学研究, 7, 257.
- 武田 悟・伊藤正志・中川進平・金 和裕 2010. 土肥誌, 81, 391.
- 竹田宏行・佐藤 淳・西原英治・荒尾知人 2007. 土肥誌, 78, 581.
- Tanaka, K., Fujimaki, S., Fujiwara, T., Yoneyama, T., and Hayashi, H. 2007. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 53, 72.
- Ueno, D., Iwashita, T., Zhao, F.-J., and Ma, J.F. 2008. *Plant Cell Physiol.*, 49, 540.
- Ueno, D., Yamaji, N., Kono, I., Huang, C.F., Ando, T., Yano, M., and Ma, J.F. 2010. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 107, 16500.
- Ultra Jr, V.U., Nakayama, A., Tanaka, S., Kang, Y., Sakurai, K., and Iwasaki, K. 2009. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 160.
- Ultra Jr, V.U.Y., Tanaka, S., Sakurai, K., and Iwasaki, K. 2007. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 53, 499.
- Uraguchi, S., Mori, S., Kuramata, M., Kawasaki, A., Arao, T., and Ishikawa, S. 2009. *J. Exp. Bot.*, 60, 2677.
- Wang, X.S., and Han, J.G. 2007. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 53, 278.
- 大和政秀・牧 浩之・吉田 聡・桑名建夫 2010. 土肥誌, 81, 140.
- Yamato, M., Yoshida, S., and Iwase, K. 2008. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 738.
- Yokosho, K., Yamaji, N., and Ma, J.F. 2010. *Func. Plant Biol.*, 37, 296.
- Yoneyama, T., Goshou, T., Kato, M., Goto, S., and Hayashi, H. 2010. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 56, 445.
- Zhang, J.-T., and Mu, C.-S. 2009. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 68.
- Zhu, J., Bie, Z., Huang, Y., and Han, X. 2008. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 895.
- Zhu, J., Bie, Z., and Li, Y. 2008. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 400.

## 植物の代謝成分と農作物の品質

建部雅子

### 1. 窒素施肥と品質

茎重型品種のサトウキビ Ni17 の株出し栽培において、

最高分けつ数が適切な場合は追肥窒素の増肥は一茎重の向上につながらず糖度は低下したが、分けつ数が多い場合は追肥窒素の増肥によって無効分けつ数が抑制され、糖度の低下もなく増収した(井上ら, 2009)。サトウキビ 30 品種・系統を N 施用量  $45 \text{ g m}^{-2}$  (一部品種は  $60 \text{ g m}^{-2}$ ) で栽培した場合、施用量に関わらず飼料の限界基準値を超える硝酸態窒素濃度を示したものはなく、さとうきびには窒素多施用でも硝酸態窒素を蓄積しにくい性質があるとした(Ishikawa *et al*, 2009)。

ハクサイ、レタスの露地での養液土耕栽培では、施肥量を減らすだけでは可食部の硝酸イオン濃度が増加し、全糖、ビタミン C 濃度が減少してしまうが、収穫直前の給液を制御することで硝酸イオン濃度が低減し、糖やビタミン C 濃度が増加する(植田ら, 2009)。なにわの伝統野菜「毛馬キュウリ」の特徴として苦みがあるが、過度に苦い果実が生産されることがあり問題となっている。毛馬キュウリはロックウールによる養液栽培より土耕栽培で、また湛液型水耕栽培では培養液の濃度が低いほど苦みが低減された。また、キュウリ果実中の硝酸イオン濃度が高いほど苦みが強くなることが示された(嘉悦ら, 2010a)。また、苦みの弱い毛馬キュウリを栽培するためには、無機肥料単用より有機肥料単用が望ましく、無機肥料単用においては湛液型養液栽培よりフィールド養液栽培することが望ましいとした(嘉悦ら, 2010b)。

GC-MS を用いた代謝産物プロファイリングにより、培養液の N レベルがハウレンソウの代謝産物組成に与える影響を解析した。主成分分析における第 1 主成分は全分散の 44.5% であり、代謝産物組成は植物体の窒素栄養状態と密接な関係にあることが認められた(Okazaki *et al*, 2008)。異なる培養液  $\text{NH}_4/\text{NO}_3$  比率下で、吸収窒素形態がハウレンソウの代謝産物組成に与える影響を調べた。代謝産物は培養液からの  $\text{NH}_4^+$  吸収量と植物体内濃度が正に相関するものと負に相関するものの 2 つのグループに分けられ、代謝産物プロファイリングによりハウレンソウ葉身の軽微な代謝変化を識別できることを示した(Okazaki *et al*, 2009)。

### 2. 有機物施用と品質

サトウキビに堆肥  $50 \text{ Mg ha}^{-1}$  以上連用することにより増収効果が見られた。甘蔗汁の糖度は堆肥施用量  $100 \text{ Mg ha}^{-1}$  までは影響がなかった(後藤・永田, 2008)。ハウスハウレンソウにおいて、収穫後の土壤無機態窒素量が  $100 \text{ mg kg}^{-1}$  以下で作物体硝酸イオン含量がほぼ  $3000 \text{ mg kg}^{-1}$  以下となることを示し、土壤の腐植含量と播種前の土壤無機態窒素量に応じた肥料および堆肥の施用基準を作成した(杉田ら, 2007)。有機質資材を用いたハウス夏秋どりトマトの無化学肥料栽培の指針が示された。基肥に完熟堆肥と魚かす、追肥に魚等を原料とした有機養液肥を用いて慣行とほぼ同等の収量および糖度、酸度が得られた(八木ら, 2008)。

堆肥を用いたトマトのドレンベッド栽培で有機液肥(CSL, コーンステープリカー)追肥の有無を比較し、糖

度は堆肥のみの区が高く、アミノ態窒素濃度はCLSを追肥した区で高かった。堆肥の過剰施用によってもトマト果実の窒素濃度を化学肥料施用のレベルまで高めることはできないが、CSLの追肥により化学肥料並の果実の窒素濃度およびアミノ酸含量に高めることが可能であった(中野・上原, 2007)。

堆肥と化学肥料でスイートコーン等を栽培し、品質成分への影響を比較した。スイートコーンの収穫適期は堆肥施用によって早まり、収穫適期で比較すると糖含有率は堆肥施用、化学肥料施用に関わらず作物が吸収した窒素量によってほぼ決まることがわかった(建部ら, 2010)。有機物が農産物の品質特性に与える影響を評価するためダイコンの代謝物組成をGC-MSを用いて包括的に分析した。葉身および根部のアミノ酸は無機態窒素施肥量と、葉身中の有機酸は無機態窒素施肥量および堆肥施用量と密接な関係を示した。堆肥施用量が高まるとmalic acid, myo-inositol-phosphate, sucrose濃度が低下し、shikimic acid, arabinose, L-methionine濃度が上昇した。無機態窒素および堆肥施用量の違いで代謝物の組成が明確に異なったことは、有機物を施用して栽培された農産物の品質の向上および判別に利用できる(Okazaki *et al.*, 2010)。

有機および慣行栽培ホウレンソウをペアにして各16圃場から採取し、品質成分を調査した。慣行栽培ホウレンソウではβ-カロテン含量が、有機栽培ホウレンソウでは遊離アミノ酸含量が有意に高かった。β-カロテン含量はホウレンソウの全窒素、硝酸含量に正比例することから、土壌中の窒素供給量の違いが主要因と考えられた(村山ら, 2008)。有機および慣行栽培ミニトマトを各16圃場から試料を得、品質成分を調査した。有機栽培ミニトマトでは、慣行栽培のものと比較して果実硬度が小さく、アスコルビン酸とリコペン含量が有意に高かった。また、エチレン生成量が有意に低かった。これらの差異の原因として実際に流通している有機と慣行栽培ミニトマトには熟度に差がある可能性が推察された(村山ら, 2010)。

### 3. 栄養診断

超早期加温栽培‘デラウェア’の多肥傾向を抑制するため葉柄汁液を用いた窒素栄養診断を検討し、診断には開花期の第4～6葉の葉柄の硝酸イオン濃度を用い、適正範囲は200～800 mg L<sup>-1</sup>であるとした(藤本, 2010)。トマト接ぎ木栽培で汁液栄養診断に基づく追肥により収量は低下せずに総施肥窒素量は自根栽培に比べて21～25%の減肥となり、糖度・硬度は台木・自根栽培で変わりがなかった(山本・松丸, 2007)。

高設・夏秋どりイチゴ「エッチェス-138」の養液窒素管理基準および葉柄汁液の硝酸イオン濃度を指標とした窒素栄養診断を設定した(日笠ら, 2009)。収穫期を3時期に分け、診断基準値を前期収穫直前には500～1500 mg kg<sup>-1</sup>FW、中休期直前には1000～2700 mg kg<sup>-1</sup>FW、後期収穫直前には1200～2700 mg kg<sup>-1</sup>FWとし、基準値から外れた場合は養液濃度の調整をすとした。インゲンマメ

(金時類)の必要窒素施肥量を土壌硝酸態窒素量と熱水抽出性窒素量の半量の合計値から見積もり、さらに開花期の葉柄の硝酸態窒素濃度から追肥の要否を判断する診断法を示した(加藤ら, 2009)。深さ0～40 cmの土壌に存在する硝酸態窒素量に基づいた下層土診断により、ホウレンソウの硝酸イオン濃度を指標値以下にできる(林・長尾, 2010)。

水田の土壌分析をせずに玄米収量と白米タンパク質含有率およびN施肥量の実績値から、任意に設定した生産目標に対する適正N施肥量を簡便に求める方法を作成した(宮森, 2007)。

飼料作物スーダングラスの一番草の硝酸態窒素は可給態Nが50 mg kg<sup>-1</sup>を越えたとき、反芻家畜に対する急性中毒の危険水準2 g kg<sup>-1</sup>(乾物当たり)を上回った。可給態N30 mg kg<sup>-1</sup>未満では10 g m<sup>-2</sup>の窒素施肥で硝酸態窒素濃度が危険水準以下で目標収量を満たす一番草が得られる等、土壌の可給態窒素量が硝酸態窒素濃度の低い安全なスーダングラスを安定生産するための有効な指標である(Sunaga *et al.*, 2008)。

### 4. 機能性成分, 加工適正

エストロゲン作用、抗酸化作用等の機能が確認されたイソフラボンの生産能力をダイズ品種間で比較するとともに、イソフラボンをより多く集積させるためには7月中旬以降の晩播で11月中旬以降の収穫という栽培体系が最も適していることを示した(山川武夫ら, 2007)。イソフラボン蓄積に対する登熟中温度条件は30, 25, 20℃と低いほど良好であり、種子での主な貯蔵形態はマロニル配糖体である(山川武夫ら, 2007)。ダイズ種子のイソフラボン9種のHPLCによる分析法を確立した(山川武夫ら, 2007)。ダイズの虫害被害粒は健全粒より総ポリフェノール含量、ラジカル消去活性が高かった。一方、総イソフラボン含量は健全粒より低いが総イソフラボンに占めるアグリコンの割合は増加し、健康機能性から見れば有用なイソフラボンの割合が高まった(赤木功ら, 2007)。

北海道の水田転換畑で生産されたダイズ「トヨムスメ」はタンパク質含有率がやや低く、その変動幅が大きかった。豆腐破断強度とタンパク質含有率の間には有意な正の相関が見られた。水田転換後の大豆栽培歴の有無が子実タンパク質や豆腐破断強度に大きな変動をもたらした(古賀ら, 2007)。

亜リン酸(Phi)はリン肥料として広く販売されている。Phiの根による吸収は貧弱であるが、葉面から良く吸収された。しかしPhiは高濃度でも低濃度でも、根からでも葉からでもホウレンソウのリン栄養として利用されなかった(Thao *et al.*, 2008)。亜リン酸の葉面散布によりコムギの加工適正を大きく低下させる穂発芽(α-アミラーゼ活性)が抑制された。400倍液を開花期以降3～4回散布するのが適当であるが、その機作については今後の検討が必要である(中津・木村, 2009)。

### 5. 分析法, 判別分析

水稻デンプン中<sup>13</sup>C定量のための精製法を開発した。<sup>13</sup>C

グルコースを添加した実験より、出穂14日目の新規固定炭素の50%がエタノール可溶性画分として上位葉に存在し、また成熟期には残存した<sup>13</sup>Cの95%が初に存在し、その63%がデンプンであった (Miura and Tanaka, 2007).

ニホンナシ ‘二十世紀’ の果梗および種子のNa, Sr, B等濃度は栽培された土壤中の元素濃度を反映していた。果梗中9元素と種子中8元素を用いることにより、鳥取、長野、その他の府県の3群を98.1%の的中率で判別した (井上ら, 2007)。リンゴ ‘ふじ’ の果梗および種子中の7元素を用いた判別分析で日本産と外国産の産地判別が可能であった (井上ら, 2009)。

## 文 献

- 赤木 功・西原基樹・上田重英・横山明敏・浅野陽樹・佐伯雄一 2007. 土肥誌, 78, 399-402.
- 藤本順子 2010. 土肥誌, 81, 125-129.
- 後藤 忍・永田茂穂 2008. 土肥誌, 79, 9-16.
- 林 哲央・長尾明宣 2010. 土肥誌, 81, 263-266.
- 日笠裕治・大宮 知・福川英司・中住晴彦 2009. 土肥誌, 80, 534-537.
- 井上博道・梅宮善章・喜多正幸 2007. 土肥誌, 78, 565-571.
- 井上博道・梅宮善章・喜多正幸・羽山裕子・中村ゆり 2009. 土肥誌, 80, 583-588.
- 井上健一・山根一城・加治俊幸 2009. 土肥誌, 80, 1-6.
- Ishikawa, S., Ando, S., Sakaigaichi, T., Terajima, Y., and Matsuoka, M. 2009. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 485-495.
- 嘉悦佳子・森川信也・磯部武志・中村謙治・阿部一博 2010a. 日本食品保蔵科学会誌, 36, 221-226.
- 嘉悦佳子・森川信也・磯部武志・中村謙治・阿部一博 2010b. 日本食品保蔵科学会誌, 36, 227-233.
- 加藤 淳・奥山昌隆・竹内晴信・中津智史 2009. 土肥誌, 80, 626-629.
- 古賀伸久・土田勝一・中野 寛 2007. 土肥誌, 78, 163-169.
- Miura, C., and Tanaka, F. 2007. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 53, 606-611.
- 宮森康雄 2007. 土肥誌, 78, 213-216.
- 村山 徹・宮沢佳恵・長谷川浩 2008. 食科工, 55, 494-501.
- 村山 徹・長谷川浩・宮沢佳恵・武田容枝・村山秀樹 2010. 食科工, 57, 314-318.
- 中野明正・上原洋一 2007. 野茶研報, 6, 77-82.
- 中津智史・木村 清 2009. 土肥誌, 80, 45-48.
- Okazaki, K., Oka, N., Shinano, T., Osaki, M., and Takebe, M. 2008. *Plant Cell Physiol.*, 49, 170-177.
- Okazaki, K., Oka, N., Shinano, T., Osaki, M., and Takebe, M. 2009. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 55, 496-504.
- Okazaki, K., Shinano, T., Oka, N., and Takebe, M. 2010. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 56, 591-600.
- 杉田麻衣子・国信耕太郎・徳永哲夫 2007. 土肥誌, 78, 597-601.
- Sunaga, Y., Harada, H., Kawachi, T., and Hatanaka, T. 2008. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 543-554.
- 建部雅子・岡崎圭毅・岡 紀邦・唐澤敏彦 2010. 土肥誌, 81, 23-30.
- Thao, H.T.B., Yamakawa, T., Myint, A.K., and Sarr, P.S. 2008. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, 761-768.
- 植田稔宏・池羽智子・安藤 赫・加藤一幾・河野 隆・松木英一 2009. 土肥誌, 80, 477-486.
- 八木哲生・坂口雅己・日笠裕治 2008. 土肥誌, 79, 203-208.
- 山川武夫・仲野快恵・山田亜里砂・梶原さゆり・望月俊宏 2007. 土肥誌, 78, 33-38.
- 山川武夫・仲野快恵・梶原さゆり・望月俊宏 2007. 土肥誌, 78, 39-44.
- 山川武夫・仲野快恵・山田亜里砂 2007. 土肥誌, 78, 171-177.
- 山本二美・松丸恒夫 2007. 土肥誌, 78, 391-394.