

# キュウリ量管理養液栽培において発生した 白化症状の原因

中野 明正・東出 忠桐・後藤 一郎\*  
金子 壮・安場 健一郎\*\*・大森 弘美\*\*\*

(平成 25 年 8 月 9 日受理)

## Cause of Whitening of Cucumber Laminae Under Quantitative-control Hydroponics

Akimasa Nakano, Tadahisa Higashide, Ichiro Goto,  
So Kaneko, Ken-ichiro Yasuba and Hiromi Ohmori

### I 緒 言

近年、施設生産においては、堆肥の多量施肥などにより、土壌における肥料成分の過多が指摘されている。その実態として、リン (P) 過剰も問題となっている (大島ら, 2008)。P 過剰が原因と考えられる生理障害については、温室メロン (鈴木, 1983)、トマト (小宮山ら, 2009)、スイートピー (岡本ら, 2009) 等でも報告があり、最近では、キュウリについても白化症状についての報告 (塩原, 2013) がある。白化症状については、P 過剰に伴うマグネシウム (Mg) の吸収抑制を指摘する事例 (小宮山ら, 2009) や、体内でのカルシウム (Ca) 移動抑制を示す事例 (北村ら, 1994)、P 過剰により誘発された亜鉛 (Zn) 欠乏 (二見ら, 1985) や鉄 (Fe) 欠乏 (田中ら, 1989) を指摘する事例もある。本報告においても、このように植物や発生状況により異なる白化症状について、植物体の無機元素組成を分析することにより、その原因と発生機構について考察した。

実際の農業現場では土耕栽培がほとんどであるため、上記の従来の報告は全て土耕での事例である。本報告では、養液栽培においても、P 過剰の場合に認められる症状と類似する葉脈間の白化を伴う症状を観察した。養液

栽培においては、養液成分を制御できるため通常養分の過不足が発生しにくいとされるが、今回、生理障害と思われる葉の白化症状が発生した。本研究で、対象としたキュウリ栽培は、養液栽培の中でも通常の養液栽培と異なる量管理法を適用した栽培法である。量管理法は、トマトでは水耕栽培で生産現場での適用事例があり (中野ら, 2006)、無機成分を濃度ではなく日施用量等の量で管理するため、施肥量の削減が達成できる手法である。この手法についてはキュウリにおいては適用事例がなく、また、今回報告する白化症状についても養液栽培では報告事例がない。さらに、その発生状況が栽培を実施したハウス環境により異なること、また品種間差も認められたため、これらについても合わせて報告する。

本研究の遂行にあたり、中央農業総合研究センター研究支援センターの佐藤和也氏、内野達哉氏には栽培管理およびデータ取得に多大なご支援をいただいた。ここに記して心よりの感謝を申しあげる。

### II 材料および方法

#### 1 栽培条件

実験は、モデルハウス型植物工場実証・展示・研修事業を実施中の農研機構植物工場つくば実証拠点 (茨城県

〒 305-8666 茨城県つくば市観音台 3-1-1

野菜生産技術研究領域

\* カネコ種苗株式会社

\*\* 岡山大学大学院環境生命科学研究科

\*\*\* 生物系特定産業技術研究支援センター

つくば市)で行った。施設は軒高5.1m、面積約2,500 m<sup>2</sup>のフェンロー型ハウスであり、ハウス屋根の被覆資材は散光性フッ素系フィルム(FクリーンGRナジジ、AGCグリーンテック)である。18m×18mの栽培室には10列の噴霧水耕方式の養液栽培ベッド(スプレーボニックシステム、カネコ種苗)を設置し、端2列は試験区から除外した。2012年12月13日に播種、同20日にブルームレスカボチャ台木‘バトラー’(カネコ種苗)に接ぎ木を行い、人工光閉鎖型苗生産システム(苗テラス、三菱樹脂アグリドリーム)内で育苗した。2013年1月9日に上記のハウス内栽培室に定植した。使用品種として、‘ハイグリーン21’(埼玉原種育成会)、『シルフィーパワー1号’(久留米原種育成会)、『四川2号’(カネコ種苗)、『ピノキオ’(カネコ種苗)、『Sabrina’(Nunhems, オランダ)、『Khassib RZ’(Rijk Zwaan, オランダ)、『Proloog RZ’(Rijk Zwaan)、『Amaranta’(Nunhems)の8品種について評価した。水耕ベッドは横幅50cm長さ13.8mであり、その中央に株間25cmで各キュウリ苗を定植した。ベッド中央間の距離は190cmであった。列ごとに各品種を割り当て、各列中では株を交互左右に振りわけて栽培した。摘心栽培として、主枝は第22～25節で摘心し、第一次側枝は主枝第5節以下では除去、第6節以上では第2節で摘心した。収穫は1週間に3回程度実施し、収穫した果実の標準的な重さは、‘ハイグリーン21’103g、『シルフィーパワー1号’103g、『四川2号’107g、『ピノキオ’55g、『Sabrina’144g、『Khassib RZ’92g、『Proloog RZ’145g、『Amaranta’151gであった(南ハウスの平均値)。

## 2 地上部環境制御

栽培室の環境制御にはユビキタス環境制御システム(ステラグリーン)を用いた。天窓の換気設定温度は28℃とした。最低気温14℃以上となるようにガス温風暖房機(HK-1, ネボン)およびヒートポンプ(グリーンパッケージGPAC-1, ネボン)により加温した。終日、循環扇を作動し、10分間のうち1分間のみ停止させた。保温カーテン(LSスクリーン, 誠和)は17:00～8:00に閉鎖した。ガス燃焼式によるCO<sub>2</sub>施用(CG-254S2N, ネボン)は、南ハウスのみで行い、定植35日後から56日後までは8:00～11:00、定植57日後からは8:00～15:00の間、600μmol/molを維持するようにユビキタス環境制御システム(ステラグリーン)によって制御した。また、細霧装置(流量:約12g/m<sup>2</sup>/min, 有光工業)も南ハウスにおいてのみ行い、定植

33日後からは晴天日のみ手動で、定植99日後以降はユビキタス環境制御システムによって、気温20℃以上の場合、相対湿度75%以上となるように制御した。屋外および屋内の気温、湿度および日射などの気象データはユビキタス環境制御システムにより1分間隔で測定、記録した。

## 3 培養液管理

培養液は窒素分施方式(中野ら, 2006)で管理し、窒素以外の養分を溶解した培養液に対して、毎日1回、KNO<sub>3</sub>およびCaNO<sub>3</sub>を7:3の割合で混合した液を規定量、追加した。追加する窒素の量は、週1回程度、個体当たり24～293mg/dayの範囲で生育に応じて変更した。窒素以外の培養液は、KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>、MgSO<sub>4</sub>・7H<sub>2</sub>OおよびK<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>をそれぞれ水1t当たり300、400および300gとなるように調整し、微量要素はMnO、B<sub>2</sub>O<sub>3</sub>、Fe、Cu、ZnおよびMoをそれぞれ、0.95、1.45、2.28、0.09、0.18および0.04ppmとした。培養液のECは生育に応じて1.8～3.2dS/mの範囲で管理した。使用した井戸水はpH7.3、EC0.35dS/mであった。本研究で使用したpH調整剤は‘ダウン’(大塚アグリテクノ)であり、その詳細については、開示されていないが、「リン酸をベースとし、養液栽培の場面で培養液に添加できます。」との記述が取り扱い説明書にあるとともに、製品安全データシートには、組成及び成分情報として、硝酸≤10%、リン酸20～30%との記載がある。補水量および窒素添加量については、装置の作動記録から算出した。作物への培養液供給は、昼間(8:00～18:00)には10分毎に、夜間(18:00～8:00)には15分毎に1回75秒間行い、余剰液は培養液タンクに回収して循環供給した。培養液タンクにおいては、水用パイプヒーター(100V, 1kW, BWA1111, 八光電気)により終日18℃以上となるように培養液を加温した。

## 4 白化程度と内容成分との関係の評価

定植後61日目の2013年3月11日に、『ハイグリーン21』のベッド上端面からの高さ50～100cmに配置する葉について、白化程度の異なる葉を採取して、重量を測定後乾燥し粉碎した。白化程度の分類(障害程度)は、4段階として、1:白斑が葉縁付近にわずかに認められる、2:葉縁付近が白化しその範囲が1/4未満、3:葉縁付近が白化しその範囲が1/4～1/2程度、4:葉脈間の全面が白化しその範囲が1/2以上、とした。

また南ハウスと北ハウスでは、障害の外観は一致する

ものの、北ハウスの方が甚大であったので、それぞれのタンク内の培養液の分析も実施した。

### 5 無機元素分析

2013年3月11日に採取した‘ハイグリーン21’の葉については105℃で3日間乾燥し、粉碎後硝酸分解を行った。硝酸分解液については希釈してICP発光分光分析装置(iCAP6300Duo, ThermoFisher Scientific)により、K, P, S, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn, Cuを測定した。水溶性の元素については、上記8品種について、微粉碎したキュウリ葉200mgに対して10mLの蒸留水を加え、120℃で20分間1気圧をかけてオートクレープし抽出した。その後、遠心分離(12,000g, 5分)し、その上澄のK, P, S, Ca, Mgを同様に測定し、評価した。

培養液については、カネコ種苗において、硝酸態窒素、リン酸イオン、K, CaはHPLC(LC-20AD, SHIMADZU)で、Mgは原子吸光分光光度計(Z-6100, HITACHI)で分析した。

## III 結果

### 1 白化程度と元素成分との関係

‘ハイグリーン21’において生じた白化症状は、葉脈間の全面が白化する著しい症状であり(図-1)、それが個体全体におよぶ株も認められた。障害の程度がひどくなるに従い、硝酸分解により得られた全濃度(以下全濃度)については、P, Mg, Caの濃度が増加した(図-2A)。Pについては、障害程度1~4でそれぞれ、平均

含有量で10.4, 12.9, 20.8, 31.9mg/gと増加した(他元素のデータ省略)。Feの含有率も増加するが障害の程度4については、前の3元素と異なり頭打ちとなった。その他の元素(K, S, Mn, Zn, Cu)については、被害程度により著しい増加および低下は認められなかった。一方で、オートクレープ処理による抽出液(以下水溶性画分)では、Pのみが上昇し、その他の元素は被害程度1の葉に比べ低くなる傾向が認められた(図-2B)。

### 2 白化障害の品種間および南北ハウスでの差違

白化症は北ハウスで多く発生しており、ヨーロッパ系統の品種でやや低くなる傾向が認められた(図-3)。

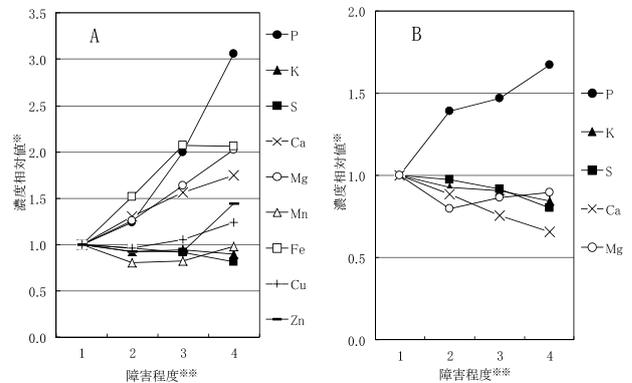


図-2 白化葉の障害程度と各種元素濃度との関係  
A：硝酸分解により全量を測定，B：オートクレープにより水溶性成分を抽出。使用品種は‘ハイグリーン21’

※：障害程度1の各元素の含有率を1とした場合の相対値 (n = 3)

※※：障害の程度は図1の指標に従った。



図-1 キュウリの量管理養液栽培において発生した白化症状

白化症状の程度は以下の4段階であり、遠観により分別し、上記の写真の左から1~4に相当する葉であった。

1：白斑が葉縁付近にわずかに認められる，2：葉縁付近が白化しその範囲が1/4未満，3：葉縁付近が白化しその範囲が1/4~1/2程度，4：葉脈間の全面が白化しその範囲が1/2以上，とした。

使用品種は‘ハイグリーン21’

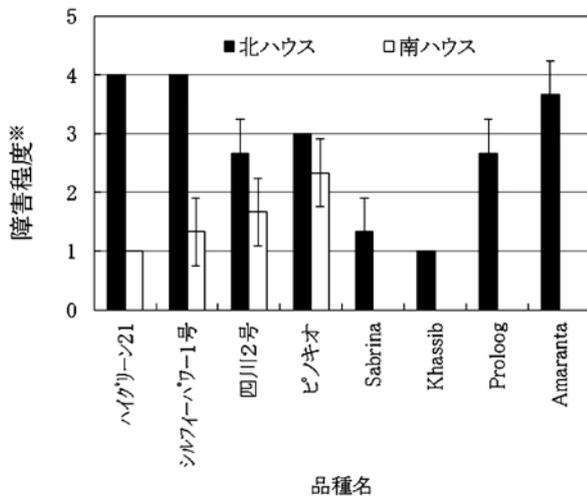


図-3 白化葉の障害程度のハウス間差および品種間差異  
 ※障害程度の値は、各品種においてベッド上端面からの高さ50～100cmに配置する葉を3枚無作為に採取し、それらの白化症状の程度を図1で示した指標により評価した平均値である。縦棒は標準偏差を示す。

南ハウスでは多く発生した日本品種においても、その発生程度は軽減される傾向にあり、ヨーロッパ品種では発生が認められなかった。

### 3 障害程度と収量およびP, Ca, Mg濃度との関係

北ハウスでは収量は障害の発生により低下した(図-4A)。南ハウスでは北ハウスに比べ収量は多く、障害の程度との相関は認められなかった。これは水溶性元素濃度においても同様であり、北ハウスにおいては、障害の程度が高まるほどPの濃度が高まり(図-4B)、反対

にCaおよびMgの濃度は低下する傾向が認められた(図-4C, D)。比較的障害の程度の低い南ハウスではこれらの傾向は認められなかった。

### 4 南北ハウスでの地上部環境の差違

各環境測定項目について、気温と日射では、南北で大きな差は認められず(図-5AおよびB)、平均気温は、南ハウスで17.9℃、北ハウスで17.4℃であり、平均日射量は、南ハウスで63.7kW/m<sup>2</sup>、北ハウスで65.2kW/m<sup>2</sup>であった。CO<sub>2</sub>濃度については、2月6日以降は南ハウスで、高く推移する傾向にあり(図-5C)、南ハウスの平均値で499μmol/molに対して、北ハウスで482μmol/molであった。相対湿度は(図-5D)、南ハウスでおおむね高く推移し、南ハウスで69.8%に対して、北ハウスで58.3%であった。測定したこれらの項目の中では、湿度が最も大きく寄与した可能性が考えられた。

### 5 南北ハウスでの養水分環境の差違

南北ハウスとも、量管理を実施しているため、定植後約1ヶ月の初期の硝酸態窒素濃度は極めて低く推移していた(図-6)。その後、北ハウスでの硝酸態窒素濃度の上昇が認められた一方で、南ハウスでは極端な上昇は認められなかった。

積算の補水量はほぼ吸水量に相当するが、南ハウスでは徐々に増加し、定植後1ヶ月後も増加していった(図-7A)、2月22日に補水量が一時的に増加しているのは、今回の生育の低下が培養液の組成に由来すると考え、一

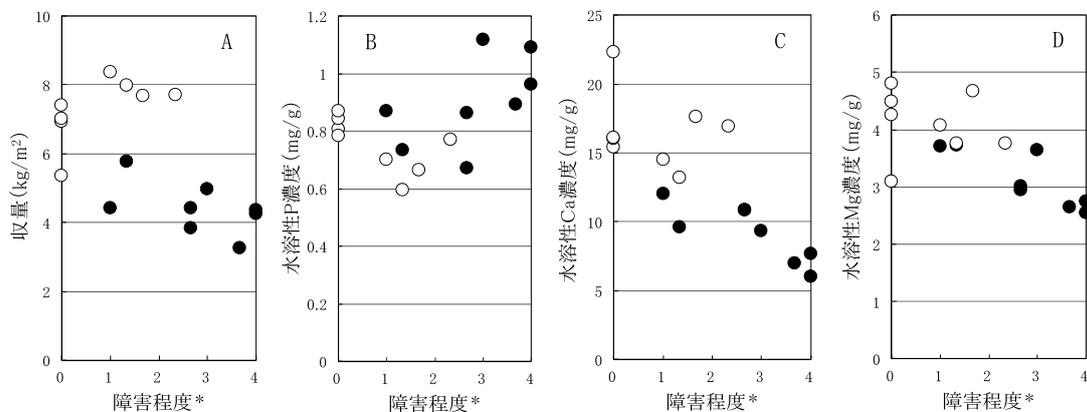


図-4 異なるハウス環境における白化葉の障害程度と収量およびP, Ca, Mg濃度の関係  
 それぞれ、A: 収量, B: 水溶性P濃度, C: 水溶性Ca濃度, D: 水溶性Mg濃度を示す。各点は図3に示す、各8品種の平均値を示す。

※: 障害の程度は図1の指標に従った。

●: 北ハウス, ○: 南ハウス。

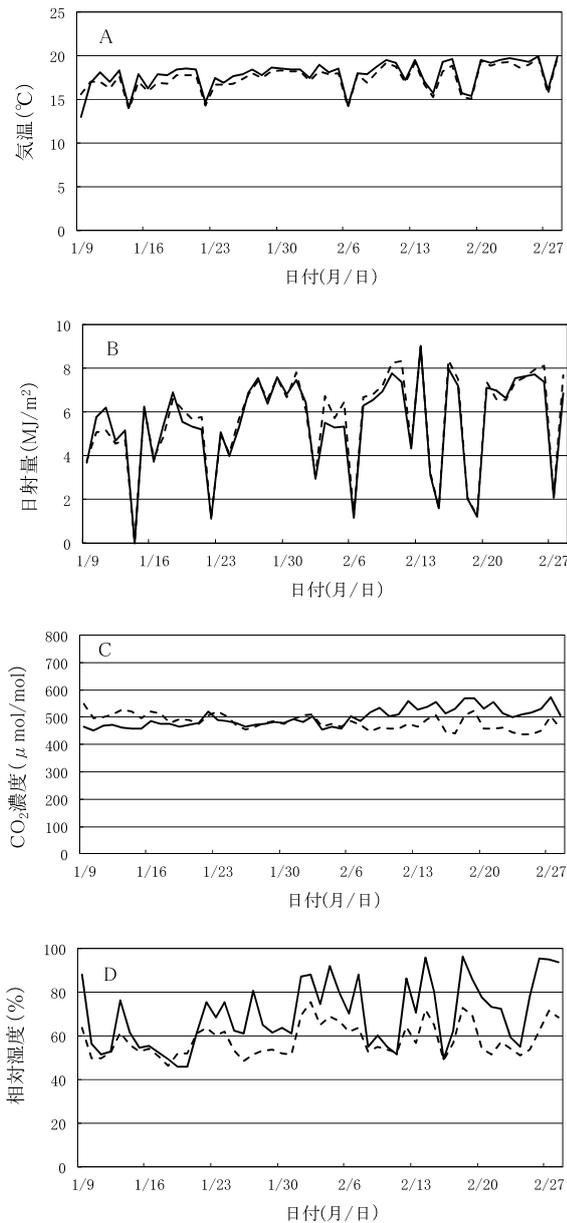


図-5 栽培期間中のハウス内環境の推移  
A：気温，B：日射量，C：CO<sub>2</sub>濃度，D：相対湿度を示す。  
実線：南ハウス，破線：北ハウス

部培養液を廃棄したためである。北ハウスにおいては、その後の補水量の傾きも緩やかであり、十分に吸水が行われていなかった。

窒素については、北ハウスでは定植後1ヶ月後から培養液の硝酸態窒素濃度が増加し始めたため、その添加量を減少させたが(図-7B)、その効果も認められず、培養液の硝酸態窒素が増加し続けた(図-6左)。また、図-6の調査日にpHを測定した結果では、南ハウスで6.73 ± 0.17 (平均値±標準偏差)、北ハウスで6.54 ± 0.55であり適正に管理されていたと判断した(データ省略)。

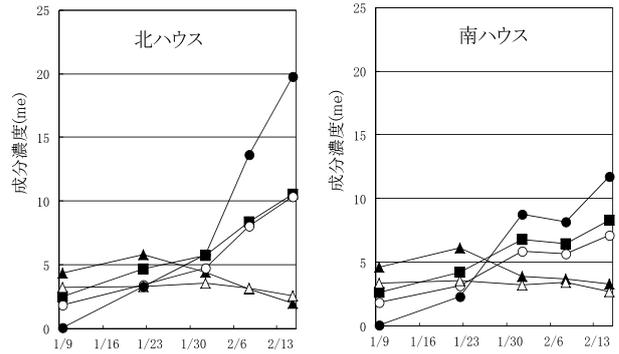


図-6 栽培期間中の培養液濃度等の推移  
●：硝酸態窒素，▲：P，■：K，○：Ca，△：Mg

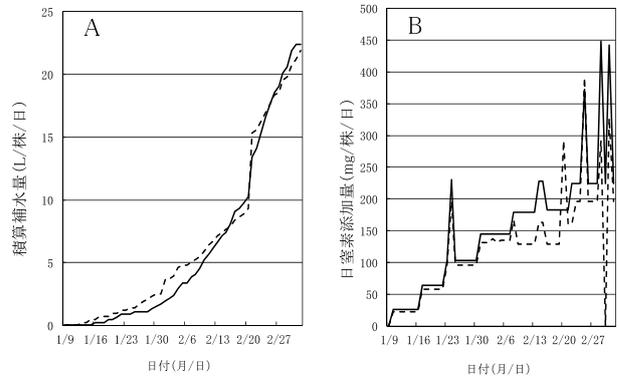


図-7 栽培期間中の1株あたりの積算吸水量(A)および添加窒素量(B)の推移  
実線：南ハウス，破線：北ハウス

## IV 考 察

### 1 キュウリ葉の白化症の原因

温室メロンの小斑点症は葉中P濃度11g/kgで発生するとの報告(鈴木, 1983)がある。海外でも10g/kg以上の濃度でPの過剰障害の発生の確率が上昇するとされ(Hawkesford, et al., 2012)、本報告もほぼ同様の値であった。また、キュウリでは、低温期に半促成栽培で発生する事例が紹介されている(上原, 1998)。ここでは黄白色の小斑が生じ、さらに症状が進行すると葉脈間に白色退色症状が現れるとされ、今回の症状に類似する。土耕で発生した症状であるが、原因としては、ブルームレス台木への変換にともなう根の性質の変化にその原因があるとされている。この場合、障害程度とP, Mg, Caは正の相関があり、NとKには負の相関があるとされるが、今回の結果も同様の傾向であった。しかし、今回の過剰障害は、硝酸分解により得られた全元素の結果では、

Kにおいて極端な低下は生じていなかった。トマトなどではMgの欠乏が著しいが(小宮山ら, 2009), 本報告ではPの増加にともないむしろ増加しているの、品目により、また生産環境により反応が異なることが想定された。一方で、本研究の結果(図-2B)では、水溶性の元素については障害程度に対して増加するのはPのみであり、過剰害としてはPが一連の障害の引き金となっている可能性が示唆された。Mg, Caについては障害程度1の葉に比べて低下する傾向があり、Pの過剰が特にCaの移行を制限したために、組織の白化、引き続き壊死が発生した可能性が考えられた。

## 2 白化症の発生のハウス環境における差違と発生機作の考察

障害が著しく発生した北ハウスでは、南ハウスに比べて環境条件が至適条件から外れていると考えられた(図-5)。各環境測定項目について、気温と日射については大きな差違は認められず、CO<sub>2</sub>濃度と相対湿度、特に相対湿度が地上部の生育促進に大きく寄与した可能性が考えられた。キュウリ果実の相対成長率は相対湿度が高いほど高まり(田附, 2009)、キュウリにおいては高湿度条件が相対的に至適条件である。相対湿度が低下すると、光合成や転流も十分に進まないため、相対的に元素の吸収が過剰になった可能性がある。

特に、通常の養液管理では、硝酸態窒素は13me/Lとされるが(伊達, 2012)、量管理においては、数me/L程度であり、南北双方のハウスにおいて、初期の培養液のP濃度が相対的に高かったため、K, Ca, Mgのカウンターイオンとして硝酸イオンの代わりに過剰に吸収された可能性がある。補水量の曲線を見ると、南ハウスでは定植後1ヶ月後から緩やかに増加しているが、北ハウスでは傾きの増加が認められなかった(図-7)。つまり、2月の下旬までにはすでに、地上部の障害が吸水に影響を与えていたと考えられ、定植直後約1ヶ月間の培養液の管理がキュウリの生長に影響を及ぼしたと推定された。この時期は相対的にPが硝酸態窒素に比べ過剰であり(図-6)、この時期のPの過剰吸収が、Caをはじめとする水溶性画分へのカチオンの移動を制限し、葉脈間のネクロシスを誘発したものと考えられた。おおむね、定植後1ヶ月後の2月9日以降は、北ハウスでは、硝酸イオンを低減させても、吸収されず培養液中に残留していたことから、この時期には既に障害が進行していたと推定される。

## 3 白化症の発生の品種間差違

北ハウスでは、白化症はヨーロッパ系統の品種でやや低くなる傾向が認められた(図-3)。障害程度の低い南ハウスでも、日本品種においてはヨーロッパ品種に比べて多く発生する傾向があった。地下部はすべて接ぎ木をしているため同一であると考え、地上部の養分要求量の差違が引き金となって障害が発生させたと考えられる。白化症はPの過剰が引き金となり、Ca等の水溶性画分への移行の低下を発生させていることは、いずれの品種でも認められる傾向であった。発生についてはおおむねこのような機作が想定されるが、今後詳細に検討する必要がある。また、養液栽培においても、P過剰の評価に際しては、水溶性画分の評価が有効で有り、搾汁液を用いた診断(山崎ら, 2006)が有効である。

## 4 量管理養液栽培において発生した白化症の原因と想定される対策

量管理システムにおいては、窒素を制限するため、草姿管理が容易になる、また、生産物の硝酸イオン濃度を低減させる効果が期待できるが、一方で、今回報告したように、硝酸が低い状態で、培養液のpHが上昇し、それを補正するためのpH降下剤にリン酸が含まれている場合、Pの過剰吸収が発生する可能性が示唆された。量管理を実施する場合、生育初期において、葉縁に白斑症状が認められる場合は、P過剰が発生し甚大な被害となる可能性があるため、pH降下が必要な場合は、硝酸も合わせて添加すると生育が改善する可能性がある。特に、摘心栽培は、つる下ろし栽培に比べ面積当たり多収となるが(東出ら, 2012)、初期に形成される主枝の葉がクロロシスを呈すると、つる下ろし栽培に比べ葉の更新が難しいため、収量低下が顕著となる(図-4A)。そのため、特にキュウリの摘心栽培の場合は、初期の硝酸濃度が過少とならないように養液管理に注意する必要がある。トマトの場合は、初期の窒素濃度を低くすることにより、過繁茂を抑制し収量を増加させるメリットも考えられるが、キュウリの場合は、初期から速やかに葉面積を確保することも重要である。従って、ある程度の草姿制御は必要であるが、適切な窒素施用も必要である。

## V 摘 要

キュウリの量管理栽培システムにおいて、著しい葉の白化症状が観察された。原因としては、P 過剰症により水溶性の Ca や Mg の輸送や移行が阻害され、組織の壊死が生じたためと考えられた。トマトの窒素量管理法は過繁茂などを抑制し、草姿を制御するのに有効であるが、今回の報告事例のように、特にキュウリの初期生育において、硝酸が低い状態で培養液の pH が上昇しそれを補正する必要があり、pH 降下剤に P が含まれている場合、P の過剰吸収により葉の白化症状が発生する可能性が示唆された。

## VI 引用文献

- 1) 伊達修一 (2012), 組成, 培養液の調整・管理, 養液栽培のすべて, 65-78, 誠文堂新光社, 東京.
- 2) 二見敬三・藤井浩 (1985): 土壌蓄積りん酸が大豆の生産性と養分吸収に及ぼす影響. 兵庫県農総セ研報, 33, 21-26.
- 3) Hawkesford, M., Horst, W., Kichey, T., Lambers H, Schioerring J., Möller I.S., and White, P. (2012): Functions of macronutrients. Mineral nutrition of higher plants, 135-189, Academic Press, London.
- 4) 東出忠桐・後藤一郎・鈴木克己・安場健一郎・塚澤和憲・安東赫・岩崎泰永 (2012): 収量構成要素の解析からみたキュウリ短期栽培の摘心およびつる下ろし整枝法の差異, 園学研, 1(4), 523-529.
- 5) 北村秀教・米山忠克 (1994): 培地カルシウム濃度の違いがキュウリ, コマツナの生体液のカチオン・アニオン濃度におよぼす影響, 土肥誌, 65(6), 660-669.
- 6) 小宮山鉄兵・藤澤英司・新妻成一・加藤雅彦・森国博全 (2009): 隔離床栽培における土壌可給態リン酸含量がトマトの養分吸収に与える影響, 土肥誌, 80(5), 516-521.
- 7) 中野有加・渡辺慎一・川嶋浩樹・高市益行 (2006): トマト水耕栽培の無機成分の日施用法における施用量が収量, 品質および無機成分吸収量に及ぼす影響. 園学雑., 75, 421-429.
- 8) 岡本保・山田裕 (2009): 施設スイートピーに発生したリン酸過剰による葉身白化症状, 土肥誌, 80(6), 630-633.
- 9) 大島宏行・後藤逸男 (2008): 茨城県内の小玉スイカ栽培ハウス土壌におけるリン酸蓄積の実態, 土肥誌, 79(3), 263-271.
- 10) 塩原孝 (2013): リン酸蓄積きゅうり圃場での土壌と葉柄のリン酸濃度測定に基づく施肥の要否判定～白斑症状を発生させない施肥管理を～. グリーンレポート, 525, 12-14.
- 11) 鈴木則夫 (1983): 温室メロンの養分吸収特性とりん酸過剰害に関する研究. 静岡県農試研報, 28, 43-50.
- 12) 田中啓文・磯部泰宏・鈴木康弘 (1989): リン酸過剰コムギにおける鉄の不活性化と鉄クロロシス. 名城大学農学部学術報告, 25, 1-6.
- 13) 田附明夫 (2009): 果実周囲の相対湿度がキュウリ果実の成長, 蒸散速度, 呼吸速度に及ぼす影響. 植物環境工学, 21(3), 123-127.
- 14) 上原洋一 (1998): キュウリ葉の黄白化症状. 四訂 施設園芸ハンドブック, 381-382, 施設園芸協会, 東京.
- 15) 山崎晴民・六本木和夫 (2006): 葉柄汁液の無機リンを指標としたキュウリの栄養診断. 土肥誌, 77(6), 691-694.

## Cause of Whitening of Cucumber Laminae Under Quantitative-control Hydroponics

Akimasa Nakano, Tadahisa Higashide, Ichiro Goto,  
So Kaneko, Ken-ichiro Yasuba and Hiromi Ohmori

### Summary

Under quantitative-control hydroponics, severe whitening of the laminae occurred in cucumber plants. We hypothesized that excessive phosphorus inhibited the transport or translocation of calcium and magnesium and other nutrients, leading to chlorosis of the laminae. Quantitative control of fertilization can effectively control plant form, and can prevent excessive growth (e.g., of tomato), but with low nitrate levels during the initial growth stage of cucumber, adding phosphate to lower the solution pH may cause severe whitening of the laminae.