低酸素条件下の根のエタノール, 乳酸およびリンゴ酸代謝と細胞液 pH における トマトとキュウリ間の差異

郭 世栄・名田和義・加藤 仁・橘 昌司

三重大学生物資源学部 514-8507 津市上浜町 1515

Differences between Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) and Cucumber (*Cucumis sativus* L.)
in Ethanol, Lactate and Malate Metabolisms and Cell Sap pH of Roots under Hypoxia

Guo Shi Rong, Kazuyoshi Nada, Hitoshi Katoh and Shoji Tachibana

Faculty of Bioresources, Mie University, Tsu, Mie 514-8507

Summary

Plant growth in nutrient solution with a low dissolved oxygen concentration (DO) of 1 ppm is greatly inhibited in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.), but almost normal in cucumber (*Cucumis sativus* L.) (Guo・Tachibana, 1997). To elucidate the mechanisms for the high tolerance of cucumber to root-zone hypoxia, the metabolisms of ethanol, lactate and malate, and the cell sap pH in intact and excised roots under hypoxia were compared between tomato 'Hausu-Momotaro' and cucumber 'Sharp I'.

In intact roots of tomato, concentrations of ethanol and lactate as well as the activity of alcohol dehydrogenase (ADH) and lactate dehydrogenase (LDH) were markedly increased on exposure to 1 ppm DO for 3 and 6 days compared to 4 ppm DO. Similar results were obtained with excised tomato roots incubated at 0, 1, and 4 ppm DOs for 24 and 48 hr. Concentrations of malate decreased at low DOs in both intact and excised tomato roots.

Contrarily, in cucumber the increase in ethanol concentrations and ADH activity at low DOs was slight in intact roots and did not occur in excised roots. Lactate concentrations and LDH activity did not increase in both types of hypoxic roots, except that excised roots incubated at 0 ppm DO exhibited a slight increase in lactate concentrations but to a much lesser extent than tomato roots. On the other hand, malate concentrations were greatly increased in both intact and excised roots at 1 ppm DO; excised roots, incubated at 0 ppm DO, showed no increase in malate concentrations.

The cell sap pH of intact tomato roots grown 3 days at 1 ppm DO fell from 5.70 to 5.51 and that at 0 ppm DO to 5.22. However, in intact cucumber roots it did not change significantly at 1 ppm DO and arose markedly from 5.98 to 6.33 after 3 days at 0 ppm DO.

The results strongly suggest that the metabolic properties of roots to stimulate synthesis of malate in response to low O₂ in the root tissue and consequently prevent cytoplasmic acidosis because of lactate accumulation are responsible for the high tolerance of cucumber to root-zone hypoxia.

Key Words: cell sap pH, cucumber, lactate, malate, root-zone hypoxia.

緒 言

トマトの生長は、培養液の溶存酸素濃度(以下、DOと略記する)が2~3 ppm以下になると、培養液温度にかかわらず不良となり、DO 1 ppmでの生長量はDO 8 ppmに比べてほぼ半減する。これに対して、キュウリの生長は、培養液温度が33℃ではDO 2 ppm以下で抑制されるが、25℃ではDO 1 ppmでもほぼ正常に生育する(郭・橘, 1997)。このようなキュウリの根域低酸素耐性は他の

研究においても認められているが、その機作については茎葉から根へのO₂供給の関与が示唆されている程度であり(位田, 1956; Yoshida・Eguchi, 1994)、特に代謝面からの研究はほとんど行われていない。筆者らは、キュウリの根域低酸素耐性には代謝的特性も関与しているのではないかと考え、根域低酸素耐性の劣るトマトを対照にして生理・生化学的観点から研究を進めている。

前報(郭ら, 1998)では、DO 1 ppmで生育した根のニコチンアミドアデニンジヌクレオチド(NADとNADH)濃度がトマトとキュウリで明らかに異なっていることを報告した。特にNAD濃度は、トマトでは著しく低下した

のに対して、キュウリではほとんど低下せず、NAD/NADH 比が比較的高く保たれていた。一般に、NAD/NADH 比が小さくなると細胞の正常な代謝循環が抑制されるが、このことが根域低酸素による根の生長抑制や機能減退の重要な要因であると考えられている (Kennedy ら, 1992)。従って、上述のような特性は、キュウリの根域低酸素耐性に関与する重要な代謝的要因の一つであると推察される。

NAD 再生産を伴う解糖中間代謝物の代謝系のなかで低酸素条件下で活性化する可能性がある代謝系には、エタノール、乳酸、リンゴ酸、コハク酸、アスパラギン酸などの生合成反応 (Crawford, 1978; Kennedy ら, 1992)、硝酸還元反応 (Galicia-Novo・Crawford, 1973; Mattana ら, 1994) などがある。これらのうち硝酸還元反応については、低 DO 条件下で、根の硝酸還元酵素活性はトマト、キュウリともほぼ同程度に上昇したことから (郭ら, 1998)、低 DO 条件下の両作物の根の NAD/NADH 比の差異への関与は小さいと考えられた。また、エタノールや乳酸については、それらの細胞内蓄積が低酸素による生長阻害の主要原因であるという考えがある (Crawford, 1978; Roberts ら, 1985)。さらに、根域低酸素耐性が大きい植物のなかには、嫌氣的代謝の最終産物として根にリンゴ酸やコハク酸が蓄積する種類のあることが知られている (Crawford・Tyler, 1969; Kennedy ら, 1992)。

そこで本研究では、根域低酸素耐性を異にするトマトとキュウリを材料にして、莖葉をつけた根 (以下、インタクト根とする) と分離根におけるエタノール、乳酸およびリンゴ酸代謝と細胞液 pH に及ぼす培養液の DO の影響について比較検討した。

材料および方法

1. インタクト根におけるエタノール、乳酸およびリンゴ酸代謝

トマト (*Lycopersicon esculentum* Mill.) ‘ハウス桃太郎’ とキュウリ (*Cucumis sativus* L.) ‘シャープ I’ をガラス室で湛液疎育苗し、それぞれ第 4 葉齢時と第 1 葉齢時に、前報 (郭・橘, 1997) と同じ環境条件の人工気象室内の 4 台の栽培槽に定植した。培養液組成は、 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$; 2, KNO_3 ; 3, KH_2PO_4 ; 1, MgSO_4 ; 1 ($\text{mM} \cdot \text{liter}^{-1}$), Fe: 3, Mn; 0.5, Zn; 0.05, Cu; 0.02, Mo; 0.05, B; 0.5 ($\text{mg} \cdot \text{liter}^{-1}$) とし、Fe 源は $\text{FeNa} \cdot \text{EDTA}$ を用いた。培養液は空気を毎時 15 分間通気するとともに小型循環ポンプで常時循環して、DO 6~7 $\text{mg} \cdot \text{liter}^{-1}$ (以下、ppm とする) に維持した。液温は 25 °C とした。

定植 3 日後の明期開始時に DO を 1, 4 ppm に設定した。DO の調節は、人工気象室内に内蔵された DO 調節器の信号に従って培養液に空気または N_2 を通気することによって行った。処理開始直前と処理後 3 日目および 6 日目に根を採取して -80 °C に保存し、エタノール、乳酸およびリン

ゴ酸濃度と ADH および LDH 活性の測定試料とした。前者の試料は採取後ただちに液体窒素で凍結した。分析は 3 反復で行った。

2. 分離根におけるエタノール、乳酸およびリンゴ酸代謝

トマトとキュウリを湛液疎育苗後、ガラス室で水耕法によって育成した。培養液は前記と同様であり、液温は 25 °C とした。根が適当な大きさになったときに、生体重 2.0 g の根 12 点を調製し、4 個のサランネット製有底円筒に 3 点ずつ入れて、以下に示す培養実験を行った。

培養器には円筒状のプラスチック瓶を用い、これに培養液 1 l を入れ、瓶を恒温水槽に浸漬して液温を 25 °C に設定した。培養液の DO は 0, 1, 4 ppm とし、DO が所定の値になるようにあらかじめ求めておいた比率で、空気と N_2 の混合ガスを $2 \text{l} \cdot \text{min}^{-1}$ の流速で連続的に通気した。培養液は、恒温水槽の下に設置したスターラーで常時攪拌した。分離根を入れたサランネット円筒は培養器の底に置き、エアーストーンをその上部に設置して、通気ガスが根に直接触れないようにした。

培養開始前と培養開始後 24, 48 時間目に、化学分析用と酵素活性測定用に 3 点ずつの根を採取し、分析まで -80 °C に保存した。

3. インタクト根の細胞液 pH

トマトとキュウリを第 1 項と同様にして DO 0, 1, 4 ppm の培養液で栽培し、DO 処理前と処理後 3, 6 日目に各区 3 点の根を採取した。根は水道水と再蒸留水で洗浄後、直ちに乳鉢で磨砕し、磨砕液を 4 °C・20,000 × g で 15 分間遠心分離した。得られた上澄液の pH をガラス電極 pH メーターで測定した。

4. エタノール、乳酸、リンゴ酸の定量

寒剤を入れた氷で冷却した乳鉢に根を入れ、1 mM EDTA (2 Na 塩) を含む 3 M 過塩素酸で磨砕したのち、20,000 × g で 15 分間遠心分離した。上澄液を KOH で中和し、再び 10,000 × g で 10 分間遠心分離して、得られた上澄液を抽出液とした。エタノールはガスクロマトグラフ法 (充填剤: ポラパック Q, カラム温度: 150 °C, 検出器: FID)、乳酸は LDH 法 (二村・木下, 1984) によりそれぞれ定量した。ガスクロマトグラフのエタノールピークの同定は、保持時間のほかに、抽出液に純エタノールを添加してピークが重なることにより確認した。また、リンゴ酸はグルタミン酸オキサロ酢酸トランスアミナーゼとリンゴ酸脱水素酵素を用いる酵素法 (田島・河内, 1990) により定量した。

5. ADH, LDH 活性の測定

酵素の抽出は Hoffman ら (1986) の方法によった。ADH と LDH の活性は、それぞれ Lemke-Keyes・Sachs (1989) と Hoffman・Hanson (1986) の方法に従って測定した。いずれの酵素活性も、酵素標品で作成した検量線を用いて国際酵素単位 (U) に換算した。

結 果

1. インタクト根におけるエタノール、乳酸およびリンゴ酸代謝

生長に及ぼす DO の影響については、トマトでは DO 1 ppm 区が DO 4 ppm 区に比べて明らかに劣ったが、キュウリでは両区の生長にほとんど差がなかった。

トマトの根のエタノール濃度は、DO 4 ppm 区ではほとんど検出されなかったが、DO 1 ppm 区では処理後 3 日目に著しく上昇し、その後も高濃度で推移した (第 1 図)。一方、キュウリでは処理前の根に高濃度のエタノールが検出されたが、DO の低下によるエタノール濃度の上昇はみられなかった。また、根の乳酸濃度は、トマトでは DO 1 ppm 区で上昇し、処理後 3 日目には処理前の約 2.7 倍、6 日目には約 2.5 倍になった (第 1 図)。これに対して、キ

ュウリでは DO の影響は全くみられなかった。

根のリンゴ酸濃度は、トマトでは DO 1 ppm 区でやや低下したのに対して、キュウリでは DO 1 ppm 区で上昇した (第 1 図)。この上昇は徐々に起こり、処理後 3 日目には処理前の約 1.4 倍であったが、6 日目には約 3.8 倍になった。DO 4 ppm 区では両作物の根のリンゴ酸濃度はほぼ等しく、両者とも培養期間中の変化は小さかった。

次に、根の ADH および LDH 活性についてみると、ADH 活性は、DO 4 ppm 区ではトマトとキュウリの間に差異がなく、また、両作物ともに処理期間中ほぼ一定であった (第 2 図)。しかし、DO 1 ppm 区では、トマトでは処理後 3 日目に処理前の約 22 倍に上昇した。6 日目には 3 日目の活性の約 1/4 に低下したが、DO 4 ppm 区の活性よりは明らかに高かった。キュウリでも、DO 1 ppm 区では処理後 3 日目に処理前の約 4 倍に上昇したが、6 日

Fig. 1. The concentration of ethanol, lactate and malate in intact tomato and cucumber roots grown in nutrient solutions with 1 (○) and 4 (●) ppm dissolved oxygen concentrations and kept at 25 °C. Vertical bars indicate standard errors.

Fig. 2. The activity of alcohol dehydrogenase in intact tomato and cucumber roots grown in nutrient solutions with 1 (○) and 4 (●) ppm dissolved oxygen concentrations and kept at 25 °C. Vertical bars indicate standard errors.

Fig. 3. The activity of lactate dehydrogenase in intact tomato and cucumber roots grown in nutrient solutions with 1 (○) and 4 (●) ppm dissolved oxygen concentrations and kept at 25 °C. Vertical bars indicate standard errors.

目には処理前のレベルに低下した。

根の LDH 活性は、トマトでは DO 1 ppm 区で処理後 3 日目に処理前の約 3 倍に上昇した (第 3 図)。処理後 6 日目には 3 日目の約 1/2 に低下したが、DO 4 ppm 区に比べると有意に高かった。これに対してキュウリでは、DO 低下による LDH 活性の増大はみられなかった。

2. 分離根におけるエタノール、乳酸およびリンゴ酸代謝

この実験は、上述のインタクト根でみられた低 DO 条件下での根の代謝活性におけるトマトとキュウリ間の差異が、茎葉からの O₂ 供給量の差異によるものか否かについて検討するために行った。その結果はインタクト根での結果と本質的に同様であった。

根のエタノール濃度は、トマトでは DO 0 ppm 区と DO 1 ppm 区で培養後 24 時間目に顕著に上昇し、48 時間目

には 1 ppm 区ではやや低下したが、DO 0 ppm 区ではさらに上昇した (第 4 図)。これに対して、キュウリでは、インタクト根での実験と同様に、培養前の根に高濃度のエタノールが検出されたが、DO の影響はみられなかった。トマトでは、根の乳酸濃度も DO 0 ppm 区と DO 1 ppm 区で培養後 24 時間目に顕著に上昇した (第 4 図)。その程度は DO 0 ppm 区が DO 1 ppm 区より大きかったが、24 時間目から 48 時間目にかけての変化は両区とも小さかった。これに対して、キュウリ根の乳酸濃度は DO 0 ppm 区でわずかに上昇したのみであった。

分離根のリンゴ酸濃度に及ぼす DO の影響もインタクト根の場合と類似しており、トマトでは各区とも培養により根のリンゴ酸濃度が低下したが、その低下程度は DO 0, 1 ppm 区でやや大きかった (第 4 図)。これに対して、キュウリ根のリンゴ酸濃度は、DO 0 ppm 区と DO 4 ppm

Fig. 4. The concentration of ethanol, lactate and malate in excised roots of tomato and cucumber incubated in nutrient solutions with 0 (○), 1 (●) and 4 (□) ppm dissolved oxygen concentrations and kept at 25 °C. Vertical bars indicate standard errors.

Fig. 5. The activity of alcohol dehydrogenase in excised roots of tomato and cucumber incubated in nutrient solutions with 0 (○), 1 (●) and 4 (□) ppm dissolved oxygen concentrations and kept at 25 °C. Vertical bars indicate standard errors.

Fig. 6. The activity of lactate dehydrogenase in excised roots of tomato and cucumber incubated in nutrient solutions with 0 (○), 1 (●) and 4 (□) ppm dissolved oxygen concentrations and kept at 25 °C. Vertical bars indicate standard errors.

区では培養後わずかに低下したが、DO 1 ppm 区では培養後 24 時間目に培養前の 2.2 倍に上昇し、48 時間目には培養前のレベルに低下した。

一方、根の ADH 活性は、トマトでは DO の低下につれて顕著に上昇し、DO 0 ppm 区では培養後 24 時間目に培養前の 21 倍になり、48 時間目には 34 倍になった (第 5 図)。DO 1 ppm 区でも培養後 24 時間目には培養前の 11 倍に上昇したが、48 時間目には培養前の約 2 倍に低下した。これに対して、キュウリでは各区とも培養によって

活性がやや低下し、DO の低下による ADH 活性の上昇はみられなかった。

LDH 活性も ADH 活性と類似の傾向を示し、トマトでは、DO 1 ppm 区と 0 ppm 区において培養後 24 時間目に培養前のそれぞれ 1.7 倍と 4 倍に上昇した (第 6 図)。しかし、培養後 48 時間目には培養前のレベル近くにまで低下した。これに対して、キュウリでは各区とも培養によって活性が低下し、DO の低下による LDH 活性の上昇は全くみられなかった。

Fig. 7. The cell sap pH of intact tomato and cucumber roots grown in nutrient solutions with 0 (○), 1 (●) and 4 (□) ppm dissolved oxygen concentrations and kept at 25 °C. Vertical bars indicate standard errors.

3. インタクト根の細胞液 pH

処理開始前のトマトおよびキュウリ根の細胞液 pH はそれぞれ 5.70, 5.98 であり, キュウリがトマトよりやや高かった (第 7 図). DO 4 ppm 区の根の細胞液 pH は, トマトでは処理後 6 日目にやや高くなったが, キュウリではほとんど変化しなかった. 低 DO 区の根の細胞液 pH についてみると, トマトでは処理後 3 日目に明らかに低下し, DO 1 ppm 区では 5.52, DO 0 ppm 区では 5.23 になった. 処理後 3 日目から 6 日目にかけての変化は比較的小さかった. これに対してキュウリでは, DO 1 ppm 区の根の細胞液 pH は DO 4 ppm 区のそれとほとんど差がなかった. DO 0 ppm 区では処理後 3 日目に 6.36 に上昇し, 6 日目にはやや低下したが, DO 4 ppm 区よりは明らかに高かった.

考 察

本研究の結果, トマトでは根域低酸素条件下において根のエタノール代謝と乳酸代謝が著しく促進されるのに対して, キュウリではこれらの代謝の促進は起こらず, 代わってリンゴ酸生合成が促進されることが明らかになった. インタクト根と分離根でほぼ同様な結果が得られたことから, 低酸素下の根における解糖系中間産物の代謝がトマトとキュウリとで質的に異なることが示唆される.

低酸素の根域条件下において, エタノールや乳酸が根に多量に蓄積することはよく知られている (Kennedy ら, 1992). Crawford (1978), Crawford・Zochowski (1984) は, 細胞内へのエタノール蓄積が湛水障害の主要原因であるとする説を提案している. しかし, DO 1 ppm 区のトマトでは, インタクト根のエタノール濃度が DO 4 ppm 区のキュウリ根のそれとほぼ同じであったにもかかわらず, 根の生長は顕著に抑制された. 従って, 根へのエタノール蓄積自体は低酸素下でのトマト根の生育阻害の直接の原因ではないと考えられる. Kuo・Chen (1980), Jackson ら (1982), Marschner (1995) らも同様の見解を述べている. なお, DO 処理前のトマト根の ADH 活性はキュウリ根のそれとほぼ同じであったが, トマト根ではエタノールは検出されなかった. この理由は明らかではない.

また, 根の乳酸濃度は, トマトではインタクト植物と分離根のいずれにおいても低 DO 下で顕著に上昇したが, キュウリでは DO 0 ppm で培養した分離根でわずかに蓄積したのみであった. 一般に, 乳酸の蓄積した組織では細胞質 pH が低下し, このことが無・低酸素障害の主要な要因であるとされている (Roberts ら, 1984, 1985). 本研究では細胞質 pH の代わりに細胞液 pH を測定したが, トマト根の細胞液 pH は 1 ppm 以下の低 DO 下で処理後 3 日目に顕著に低下したのに対して, キュウリ根のそれは DO 1 ppm では変化せず, DO 0 ppm では逆に上昇することが明らかになった.

上記の結果は Menegus ら (1989) の結果と類似している. 彼らは, 低酸素耐性の小さいムギ類では, 無酸素処理によって茎葉の細胞液 pH が速やかに低下するのに対して, 耐性の大きいイネやヒエでは逆に上昇することを認め, この差異は主として茎葉細胞への乳酸蓄積量の差異によってもたらされたとしている. 彼らによると, 無酸素下のコムギでは細胞液 pH が 0.25 低下したときに茎葉が枯死しているが, DO 1 ppm 区のトマト根の細胞液 pH は処理後 3 日目に 0.18 低下し, 6 日目には 0.24 低下した. これらのことから, 低 DO によるトマト根の生長抑制には細胞質 pH の低下が関係し, キュウリ根が DO 1 ppm ではほぼ正常に生長できることには, 乳酸発酵が促進されないために細胞質 pH が低下しないことが密接に関係していると推察される. キュウリは根域無酸素耐性もトマトより大きいことが認められている (郭ら, 1998), このことにも根の細胞質 pH が低下しないことが関係している可能性がある. なお, DO 0 ppm 区のキュウリ根で細胞液 pH が上昇した理由は明らかではないが, Menegus ら (1989) は, イネ茎葉の細胞液 pH の上昇にはアルギニンからのポリアミン合成の促進が関与しているのではないかと考察している.

一方, 根のリンゴ酸濃度は, トマトでは低 DO 下で低下したのに対して, キュウリでは DO 1 ppm で著しく上昇した. キュウリの場合, 分離根では処理後 1 日目に顕著に上昇したのに対して, インタクト根では 3 日目以降に急速に上昇した. このような差異は, インタクト根では, 茎葉からの O_2 供給によって細胞内の O_2 濃度が徐々に低下し, そのためにリンゴ酸生合成の開始が分離根よりも遅れたと解釈すれば, 矛盾なく説明できる. 従って, DO 1 ppm 区のキュウリ根におけるリンゴ酸蓄積は, 根細胞の O_2 濃度の低下によって引き起こされたものと考えられる.

また, DO 1 ppm 区のキュウリ分離根のリンゴ酸濃度は培養後 48 時間目に低下し, DO 0 ppm 区の分離根ではリンゴ酸の蓄積がみられずに, わずかながら乳酸が蓄積した. これらのことから, キュウリ根でリンゴ酸生合成が継続するためには細胞内に最小限の O_2 の存在が必要であり, 極端に O_2 濃度が低下すると乳酸生合成が促進されるのではないかと考えられる. この点は今後の研究課題である.

リンゴ酸は, 低酸素下ではフォスフォエノールピルビン酸からオキサロ酢酸を経て生合成されと考えられている (Crawford, 1978). この代謝系は C4 植物の炭酸固定回路 (C4 回路) と類似のものであり, この過程で NAD が再生産される. NAD はオキサロ酢酸からアスパラギン酸が生合成される系でも再生産されるが, 低 DO 下のキュウリ根ではアスパラギン酸濃度も顕著に上昇しているので (郭ら, 未発表), DO 1 ppm で生育したキュウリ根では, アスパラギン酸生合成に伴う NAD 再生産も促進されしていると推察される.

低酸素条件下のキュウリ根では、これらの代謝系の活性化によって、乳酸蓄積による細胞質アシドーシスが回避されるとともに、NAD/NADHやエネルギー充足度の低下が最小限に抑えられ、代謝循環の維持が図られているのではないかと推察される。このような代謝的特性が、キュウリの根域低酸素耐性に関与する最も重要な要因の一つであると考えられる。

沼沢植物などの湿地性植物のなかには、低酸素条件下の根において、エタノールや乳酸の代わりにリンゴ酸を優先的に蓄積する植物のあることが知られている (Crawford・Tyler, 1969; McManmon・Crawford, 1971; Linhart・Baker, 1973)。しかし、非湿地性植物でこのような代謝特性をもつ植物が存在することを明らかにしたのはこの研究が初めてであると思われる。低酸素下のキュウリ根における解糖系中間代謝の調節機構の解明は今後の重要な研究課題である。

摘 要

キュウリの根域低酸素に対する耐性機構を明らかにする目的で、キュウリ‘シャープ I’と根域低酸素耐性が劣るトマト‘ハウス桃太郎’を用いて、インタクト植物の根と分離根におけるエタノール、乳酸およびリンゴ酸代謝と細胞液 pH に及ぼす培養液の溶存酸素濃度 (DO)(0, 1, 4 ppm) の影響について比較検討した。

トマトでは、いずれの根においても DO 1 ppm 以下ではエタノールと乳酸が蓄積し、アルコール脱水素酵素 (ADH) および乳酸脱水素酵素 (LDH) 活性が著しく上昇した。また、リンゴ酸濃度は低 DO 下で僅かながら低下した。これに対して、キュウリ根では DO 0 ppm 区の分離根で乳酸濃度がわずかに上昇した以外は、エタノールと乳酸の蓄積はほとんどみられず、酵素活性についても、ADH 活性が低 DO 下でわずかに上昇したのみであった。また、根のリンゴ酸濃度は DO 1 ppm で著しく上昇したが、DO 0 ppm では上昇はみられなかった。一方、インタクト根の細胞液 pH は、トマトでは DO 1 ppm 以下で著しく低下したが、キュウリでは、DO 1 ppm では変化せず、DO 0 ppm では逆に顕著に上昇した。

以上の結果から、キュウリ根には、根域酸素濃度が低下すると、リンゴ酸生合成の代謝系を活性化して、乳酸蓄積による細胞質アシドーシスを回避するという代謝特性があり、これがキュウリの根域低酸素耐性に関与している最も重要な要因の一つであると考えられる。

引用文献

Crawford, R. M. M. 1978. Metabolic adaptation to anoxia. pp. 119-136. In: D. Hook and R. M. M. Crawford (eds.). Plant life in anaerobic environments. Ann Arbor Sci. Pub., London.

Crawford, R. M. M. and P. D. Tyler. 1969. Organic acid metabolism in relation to flooding tolerance in roots. J. Ecol. 57:

235-244.

Crawford, R. M. M. and Z. M. Zochowski. 1984. Tolerance of anoxia and ethanol toxicity in chickpea seedlings (*Cicer arietinum* L.). J. Exp. Bot. 35: 1472-1480.

Hoffman, N. E. and A. D. Hanson. 1986. Purification and properties of hypoxically induced lactate dehydrogenase from barley roots. Plant Physiol. 82: 664-670.

Hoffman, N. E., A. F. Bent and A. D. Hanson. 1986. Induction of lactate dehydrogenase isozymes by oxygen deficit in barley root tissues. Plant Physiol. 82: 658-663.

Galcia-Novo, F. and R. M. M. Crawford. 1973. Soil aeration, nitrate reduction and flooding tolerance in higher plants. New Phytol. 72: 1031-1039.

郭 世栄・橘 昌司. 1997. トマトおよびキュウリ幼植物の生長と無機栄養に及ぼす培養液の溶存酸素濃度の影響. 園学雑. 66: 331-337.

郭 世栄・名田和義・橘 昌司. 1998. キュウリの根域低酸素耐性における硝酸還元酵素の役割. 園学雑. 67: 613-618.

位田藤久太郎. 1956. 蔬菜の根の生理に関する研究. 第4報. 土壤空気の酸素濃度が果菜類の生育, 養分吸収に及ぼす影響. 園学雑. 25: 85-93.

Jackson, M. B., B. Herman and A. Goodenough. 1982. An examination of the importance of ethanol in causing injury to flooded plants. Plant Cell Environ. 5: 163-172.

Kennedy, R. A., M. E. Rumpho and T. C. Fox. 1992. Anaerobic metabolism in plants. Plant Physiol. 100: 1-6.

Kuo, C. G. and B. M. Chen. 1980. Physiological responses of tomato cultivars to flooding. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 105: 751-755.

Lemke-Keyes, C. A. and M. M. Sachs. 1989. Genetic variation for seedling tolerance to anaerobic stress in maize genotypes. Maydica 34: 329-337.

Linhart, Y. B. and I. Baker. 1973. Intra-population differentiation of physiological response to flooding in a population of *Veronica peregrina* L. Nature 242: 275-276.

Marschner, H. 1995. Mineral nutrition in higher plants. pp. 626-641. Acad. Press, London.

Mattana, M., I. Coraggio, A. Bertani and R. Reggiani. 1994. Expression of the enzyme of nitrate reduction during the anaerobic germination of rice. Plant Physiol. 106: 1605-1608.

McManmon, M. and R. M. M. Crawford. 1971. A metabolic theory of flooding tolerance: The significance of enzyme distribution and behaviour. New Phytol. 70: 299-306.

Menegus, F., L. Cattaruzza, A. Chersi and G. Fronza. 1989. Differences in the anaerobic lactate-succinate production and in the changes of cell sap pH for plants with high and low resistance to anoxia. Plant Physiol. 90: 29-32.

- 二村典行・木下俊夫. 1984. 酸および関連酵素. p. 47-49. 由岐英剛編著. 生化学分析法. 南江堂. 東京.
- Roberts, J. K. M., J. Callis, D. Wemmer, V. Walbot and O. Jardetzky. 1984. Mechanism of cytoplasmic pH regulation in hypoxic maize root tips and its role in survival under hypoxia. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 81: 3379-3383.
- Roberts, J. K. M., F. H. Andrade and I. C. Anderson. 1985. Further evidence that cytoplasmic acidosis is a determinant of flooding intolerance in plants. *Plant Physiol.* 77: 492-494.
- 田島茂行・河内 宏. 1990. 酵素的方法による微量代謝成分定量法. p. 234. 植物栄養実験法編集委員会編. 植物栄養実験法. 博友社. 東京.
- Yoshida, S. and H. Eguchi. 1994. Environmental analysis of aerial O_2 transport through leaves for root respiration to water uptake in cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) in O_2 deficient nutrient solution. *J. Exp. Bot.* 45: 187-192.