低温下の植物代謝

句 坂 勝之助 Shonosuke SAGISAKA
北海道大学低温科学研究所

生物は高温、低温環境、あるいは非常に温度変化のはげしい地域にも生育しており、水と栄養条件を与えられれば、極端な温度条件にも適応して生存できる可能性を示している。地表上に覆っている環境条件は多彩なので、生育適温が 75°C の細菌から積雪地帯で生育している snow algae⁽¹⁾ や南極海 (-1.87°C) の魚などにいたるまで、生活形態は多岐にわたっている。好熱性細菌に関しては、すでにいくつかの解説⁽²⁻⁴⁾ がなされている。本稿では、高等植物の生育適温以下でおこる種々の問題に対する研究の現況を、代謝に主眼をおいてまとめようと試みた。また、微生物による研究が進歩しているので、随所にこれを加えた。

高等植物の生長と温度との関係は、表 1⁽¹⁾ に示した例のように、植物の原産地により違いがみられる。また、日中と夜間にそれぞれ最適温度をもつ(熱週性の現象⁽⁶⁾)植物が多く、トマトのように生長に伴って最適温度が若干低くなるものもある⁽⁶⁾。サツマイモ塊根やバナナなどは低温に弱く、変色や腐敗の障害をおこすが、ジャガイ

モなどは低温耐性がある。さらに、極地帯や高山(あるいは低温実験室)には、0°C 付近でよく生育する細菌、カビ、藻類が分布している⁽⁷⁾。たとえば、極地帯の裸岩に生えている地衣類は、数時間内に 10°C から -60°C に変化する環境に耐えているといわれる⁽¹⁾。

越冬中の樹木は低温度に強く、-30°C くらいの環境で生存しているものがたくさんあり、春になって最低気温が -1°C 付近に達すると開芽を始めるものがある⁽⁸⁾。植物組織の氷点は 0°C より低い点にある⁽⁹⁾から、凍っていない組織は低温下ですでに生長を始めると考えられる⁽⁵⁾。しかし、厳寒の野で越冬した樹木も、開芽・伸長が始まると凍結にまったく耐えられなくなる。

このように、温度と植物の生育との関係をみると、低温環境へ適応する機構、生育時期による耐凍性の差の原因、低温障害の機構など、多くの問題のあることがわかる。なお、細胞の凍結と植物の耐凍性については総説が出ている⁽¹⁰⁾。

生長, 呼吸, 炭酸同化

通常の植物は 0°C 以下で呼吸がほとんどゼロになり、上限は 45~55°C といわれる。しかし、水仙、チューリップ、ライ麦、snow algae などのように、0°C 付近あるいは雪の下で生長し続けているものがたくさんある。低温下あるいは凍結中の植物でも基本的なエネルギー代謝

略号: PC, Phosphatidylcholine; PE, Phosphatidylethanolamine; PG, Phosphatidylglycerol; G 6 P, グルコース-6-リン酸; G 1 P, グルコース-1-リン酸; F 6 P, フラクトース-6-リン酸; 6 PG, 6-ホスホグルコン酸

表 1 植物の生長と温度 (°C)⁽⁶⁾

植 物	最 低	最 適	最 高
ラ イ 麦	1~2	25	30
小 麦	3~4.5	25	30~32
大 麦	3~4	20	30
カ ラ ス 麦	4~5	25	30
トウモロコシ	8~10	32~35	40~44
稲	10~12	30~32	36~38
豆 類	10	32	37
タ バ コ	13~14	28	35
メ ロ ン	12~15	35	40

(たとえば膜の生物活性保持など)が必要であり, また生長するものではさらに多くのエネルギーを要するので, 低温下における生長, 呼吸, 合成反応系の機能などが調べられている。

Cox ら⁽¹¹⁾は, キャベツが0°Cで活発に生長すること, およびこの Q_{10} が2~2.5であることを示した。また, ジャガイモ塊茎は4°Cでも芽が盛んに伸長し, やがて小さな新しい塊茎を形成し始める。ジャガイモ塊茎の呼吸は, 4.4°Cよりも0°Cのほうが高いことが古くから知られており⁽¹²⁾, この温度付近でエネルギー生成が活発であることを示唆している。通常的高等植物は7~35°Cにわたり同じ能率で光合成を行なうが, クロレラの細胞当りの酵素活性は20°Cよりも7°Cで培養したほうが2倍高い⁽¹³⁾。低温下では細胞の蛋白質濃度が高いので, 温度低下による単位酵素当りの活性低下に対して, 酵素量を高めて代謝回転の能率を保っているように思われる。

Scholander ら⁽¹⁴⁾は, 酸素吸収とCO₂生成を30°Cから-26°Cにわたって調べ, ハンノキやヤナギの枝, 地衣類では, Q_{10} が10~0°Cで2~3であり, 0°Cと-5°Cの間で急激に変化して, -5°C以下では20~50となるが, -26°Cでも活性があることを見いだした。*Elymus arenarius*, *Petasites frigidus*でも同じ結果であった。また, 秋播小麦も-7°Cまで呼吸をしており, 0~-7°Cで Q_{10} は2.3であった⁽¹⁵⁾。極地や高山の植物には, 光合成の最適温度が10°C以下で, 0°C以下でも光合成を行なうものがある。針葉樹は-7°Cで光合成を行なっているといわれる。地衣 (*Parmelia physodes*) では, ¹⁴CO₂が-2°Cでクロロフィルに, -5°Cでカロチンにとり込まれた。-12°Cでも炭酸同化はおこるが, 色素には入らない。別な地衣では, 炭酸同化の最低温度はほとんどのものが-7~-13°Cであるが, なかには-22~-24°Cで明瞭に¹⁴CO₂のとり込みがみられるものがある⁽¹⁶⁾。

ホウレンソウの光合成反応系では, 明反応系と暗反応系とで Q_{10} が異なっており, 前者は-10°C付近まで効率よく進行するが, 後者は-2°Cで停止するといわれる。

低温下で代謝を行なう植物では, 生長に使われるエネルギーが減少するので, ATP や NADPH の代謝回転が低下する傾向を示すが, 光化学系の反応は依然活発に進行するので, エネルギー供給の高まる状態になるといわれる。この結果, 低温下で蛋白質や核酸の合成が活発になるという考え方がある⁽¹⁷⁾。しかし, 針葉樹の葉で光合

図1 Stone pine 葉の光合成能の季節的变化⁽¹⁸⁾

成の活性が11月から2月にかけて低下する(図1)という知見があり⁽¹⁸⁾, 植物の内在リズムが蛋白合成などの活性を定める要因であることを示唆している。NADPHは非酵素的酸化を受け難く, また脂肪酸の合成などのanabolicな反応に用いられる点でNADHと相違しており, この供給が高まるので関連した反応が促進されると思われる。また, 不飽和脂肪酸が酸化されて過酸化物が形成されることを防ぐ効果も考えられている⁽¹⁹⁾。低温下では細胞質に溶けこむCO₂濃度が高まるので, 脱炭酸反応などに影響を及ぼしているといわれる⁽²⁰⁾。

蛋白質代謝, 酵素活性の変動

低温と蛋白質代謝との関連を最初に報告したのは, Müller-Thurgau⁽¹²⁾ (1882) であるといわれ, ジャガイモ塊茎を0°Cに保つと可溶性蛋白質が増加することを示した。植物を低温に保つと蛋白質が増加してくることは, ジャガイモ塊茎⁽²⁸⁾ およびその葉⁽²⁴⁾, アルファルファ, ホウレンソウ, 小麦などでもみられており, ニセアカシア⁽²¹⁾, 桑⁽²²⁾ では, 9月ごろから蛋白質が増加してきて10月末に最高に達し, 春に減少する。常緑樹の葉でも秋から冬にかけて蛋白質の増加がみられ, 茶の葉⁽²⁶⁾ では冬期間にクロロプラスト蛋白質 (Fraction I 蛋白質) の増加が顕著である。なお, 逆に蛋白質が減少する例も報告されている⁽²⁵⁾。

低温環境下で蛋白質の量に変動がみられない場合でも, 越冬前における蛋白質の代謝回転はかなり活発と考えら

表 2 養分供給を人為的に制限したニセアカシア皮層部における耐凍性の高まりと全糖、磷脂質の変化⁽²⁷⁾

実験材料	耐凍性 (致死温度, °C)	全糖 (%乾物)	可溶性蛋白質 (mg/100 mg 乾物)	RNA (mg/100 mg 乾物)	全脂質 (mg/g 乾物)	磷脂質 (mg/g 乾物)
8月の皮層部	-15	7.2	3.7	218	29.3	113.0
11月の皮層部:						
1) 養分供給制限*	-45	2.1	3.9	221	28.9	187.0
2) 対 照	液体窒素温度	9.1	7.5	312	32.0	210.0

* 実験材料部分の周囲の皮層部をとり除いた。

れる。たとえば、人為的に養分の供給を非常に低い状態に保ったニセアカシアの皮層部では、蛋白質の増加はないが越冬に対応する細胞の機能がおおむねととのってしまふ⁽²⁷⁾。この過程で糖類は消費されて減少し、細胞の膜系の発達に必須な磷脂質のみが増加する(表2)。これは発芽・生長中の植物器官でみられる代謝回転⁽²⁸⁾と共通したところがある。

9月から1月にかけて、茶葉のクロロプラスト蛋白質が増すときに糖蛋白質が約25%増し⁽²⁶⁾、同時に耐凍性も高まる。糖蛋白質は耐凍性の低い植物にも存在しているので、より低い温度(たとえば-15°C以下)での保護効果についてはわからないが、氷晶の形成を妨げることと低温に対して適応しているのかもしれない。糖蛋白質と低温との関係は南極海(水温-1.87°C)の魚で詳しく研究されており、この魚の血液中に存在する糖蛋白質[-Ala-Ala-Thr-(O-disaccharide)の基本構造をもつ]は氷点降下作用を示すだけでなく、氷晶の成長を抑える作用がある。

低温環境へ代謝系が適応する別な例として、倉石ら⁽²⁹⁾は、アラスカエンドウを毎日5°Cに3時間保つと約3日で耐凍性が増し、NADPH水準が高まるとともに、この水準を維持する能力が増すことを示した。後述のように、大豆胚軸やジャガイモ塊茎のmRNA^(30,31)はその半減期が2時間とされているので、納得できる適応期間である。NADP⁺とNADPHの水準と植物生理との関連は、山本⁽³²⁾によって解説されている。

温度によってアイソザイム像が変わることが知られている。秋播小麦には、6°Cで急速に活性の高まるペルオキシダーゼのアイソザイムが2つある⁽³³⁾。また、6°Cと20°Cに保つとインペルターゼの活性化エネルギーが前者においては低い値を示すので、インペルターゼにもアイソザイムが存在⁽³⁴⁾することを示唆している。その他、ナデシコ、アルファルファの根⁽³⁵⁾のペルオキシダーゼや

カタラーゼなど、多くの植物で低温下で生成されるアイソザイムが報告されている。ecotypeの*Typha latifolia*で高温環境に適応したもののリンゴ酸脱水素酵素の失活温度は低温環境のものより高い⁽³⁶⁾。これも温度によるアイソザイム像の変化を示唆している。動物⁽³⁷⁾でも環境温度

によってアイソザイム像(イソクエン酸脱水素酵素)が変わり、活性化エネルギーや K_m に変化がみられる。

ビートの葉と葉柄に潜在的に存在するホスホリラーゼと酸性ホスファターゼは、0°Cあるいは-2~-4°Cで4~9日後に活性があらわれる⁽³⁸⁾。前者の活性は根部では認められないが、後者は根部でも活性があらわれ、25°Cに保つとこれらの活性は消失する。ジャガイモ塊茎皮層部の酸性ホスファターゼも25°Cに保つと活性が消失する。

Phenylalanine ammonia-lyase(光により誘導的に生成される)には不活性型があると考えられ、4°C(暗)に保ったのち25°C(暗)に移すと活性が著しく増加する⁽³⁹⁾。シクロヘキシミドは活性型を維持させる傾向を示した。

蛋白質の合成が低温下で進むに伴って、植物の代謝系に変動のおこる例が知られている。ポプラの皮層部では9月から12月初旬まで可溶性蛋白質が増加し、これと並行してグルコース-6-リン酸脱水素酵素(G6PDH)や6-ホスホグルコン酸脱水素酵素(6PGDH)活性の増加⁽⁴²⁾がみられる。この間、イソクエン酸脱水素酵素(ICDH)活性は低下する。春、開芽が始まるとG6PDH, 6PGDH活性は低下するがICDH活性は若干高くなる。新梢のG6PDH, 6PGDH, ICDH活性は非常に強いが、7月になると2年目の枝と同程度の低い活性となり、9月から12月初旬にかけて再び高い活性にもどる。このような酵素活性の変化は材部でもみられる⁽⁴³⁾。

越冬中のホプラではグルコース-1-¹⁴Cからの¹⁴CO₂生成が活発で、春になるとグルコース-6-¹⁴Cからの¹⁴CO₂が増してくる。つまり、越冬中は解糖系よりも五炭糖磷酸回路が活発に働いており、イソクエン酸代謝に関与する系はあまり活発でないことがわかる。さらに、リボース-U-¹⁴Cの代謝活性は越冬中のものが春のものより3倍高く(蔗糖が主産物)⁽⁴⁴⁾、一方グルコース-U-¹⁴Cから

の蔗糖形成の活性は冬と春で変化がみられない。

以上の知見から、植物では越冬中(冬型)と生長中(春型)の少なくとも2つの代謝体制が1年の周期で回復していることがわかる(図2)。ポプラで、五炭糖磷酸回路系の酵素が晩秋→初冬に合成され、このとき解糖系の活性が低下する機構、および低温下の代謝における上記回路の意義などの検討や低温下にジャガイモ塊茎で合成される蛋白質⁽⁴¹⁾や秋播小麦のインドール酢酸酸化酵素⁽⁴⁰⁾の生物学的意義の検討も、今後の問題である。

RNA 代謝

圃場で生育している秋播小麦、アルファルファ⁽⁴⁵⁾、ニセアカシア⁽²⁷⁾では、秋に RNA 含量が増す。ジャガイモの葉でも低温処理をすると RNA (と蛋白質) が増す⁽²⁴⁾が、耐凍性は高まらない。リンゴの枝⁽⁴⁶⁾の耐凍性増大は RNA の増加が始まってから約1週間後にみられ、耐凍性獲得と蛋白質合成系の関連が示唆される。春になると、耐凍性の低下するかなり前から RNA の分解が始まる。催花性が誘起された大根などの RNA 組成は、ウラシルが多くグアニンが少ない⁽⁴⁷⁾。また、低温処理をした秋播小麦の抽出液には、催花性を誘起させるウリジル酸様の物質が含まれている。

サイトカイニン⁽⁴⁸⁾は植物の生長を促し、RNA の増加にも関与する。これは、酵母、乳酸菌、*E. coli*、*Staphylococcus*、ラット肝などの tRNA の成分であり^(49,50)、したがって tRNA の代謝回転はサイトカイニンの関与する反応系の活性と密接な関係を有すると考えられる。高等植物の代謝制御と RNA 合成調節遺伝子⁽⁵¹⁾との関連はわかっていない。

秋播小麦に 35% の水分を吸収させてから 3°C に 50 日間 (バーナリゼーションに必要な期間) おくと、胚の RNA が対照の 3 倍に増加する⁽⁵²⁾。また、花芽分化に充

図2 ポプラにおける代謝活性と代謝物の変化

代謝活性 (G 6 PDH, 6 PGDH, ICDH): $\mu\text{mole NADPH/g}$ ポプラ皮層部 (乾物)/時⁽⁴²⁾。

○: G 6 PDH; △: 6 PGDH, □: ICDH, 1 年目の枝の 12 月まで (実線) と 1~6 月まで (点線), ■: 蛋白質量 (可溶性)。新梢は 7 月中旬から皮層部と材部を明瞭に分離できる。

* 矢印と数字は図に示した以外、次のような変化のおきる時期(主にポプラ)である。

1. ポプラ材部の Arg が増加してくる, 2. 皮層部の Glu の増加が始まり, Arg が相対的に減少する, 3. ペプチド型アミノ酸が減少し遊離型が増してくる, 4. 皮層部, 材部ともに Glu が顕著に増加する, 5. 開芽, 6. 材部の Arg が顕著に減少する, 7. 澱粉の蓄積が始まる (ニセアカシア⁽⁸⁸⁾), 8. 皮層部の 6 PG が一時的に顕著に増加する (6 PG/G 6 P=0.533)⁽⁴²⁾, 9. RNA, 蛋白質, 磷脂質の増加が始まる (ニセアカシア⁽²⁷⁾), 10. 材部の Glu が減少して Arg が増す, 11. 完全に落葉する, 12. 澱粉含量が最大となる (ニセアカシア⁽⁸⁸⁾), 13. 皮層部のペプチド型アミノ酸が増す, 14. 澱粉の糖化終了 (ニセアカシア⁽⁸⁸⁾), 15. 皮層部で Glu が減少し, Arg が増す⁽⁴²⁾。

分な低温期間を経過したものでは mRNA に質的なちがいがみられ、胚のヒストン量は未処理の秋播小麦や春播小麦よりはるかに多い⁽⁵³⁾。バーナリゼーションについては宇佐美の総説⁽⁵²⁾がある。

Tuan と Bonner⁽⁵⁴⁾によれば、休眠中のジャガイモ塊茎 (の芽) からとったクロマチンは完全に repress された状態にあり、DNA 依存 RNA 合成の活性はまったくみられないが、ジベレリンあるいは休眠覚醒剤であるエチレンクロロヒドリンで処理すると活性が発現するという。同様な知見はいくつも知られている⁽⁵⁵⁻⁵⁷⁾。高等植物における mRNA の半減期^(50,51)は細菌より長く、ジャガイモ塊茎や大豆胚軸で 2 時間、エンドウの根部で 10 分などと報告されている。

低温度と repressor 濃度との関係については、高等植物ではわかっていないが、*E. coli* では 40°C, 20°C, 10°C でそれぞれ 1:3.28:0.25 (相対濃度, ラクトースオ

ペロン) である⁽⁶⁸⁾。しかし、トリプトファナーゼは 30℃ では形成されるが 13℃ では形成されない⁽⁶⁹⁾ ので、温度と repressor との関係は一般化し難いように思われる。

前述のように、低温下における RNA や蛋白質の合成の活発化、アイソザイム像の変化などの機構解明は今後の問題である。ただ、①カルバミル燐酸合成酵素のように、温度によって性質が変わる repressor の存在^(60,61)、②生育時期により異なる RNA ポリメラーゼの存在^(62,63)、③ catabolite repression の例にみられるように、低温で cyclic-AMP の濃度変化がおこる⁽⁶⁴⁾ ことなどの事実、これらの問題解明の鍵を示唆していよう。

細胞構造の変化、耐凍性

蛋白質の増加や酵素活性の上昇は 12 月初旬まで続き、12~1 月の桑の皮層部にはポリソーム様の像や粗面小胞体が多くみられる⁽⁶⁵⁾。2 月ごろには滑面小胞体と遊離リボソームの多い時期を経過し、4 月に入って粗面小胞体が再び現われる。5 月以降の生長期間にはこれらの構造体はむしろ少なくなるようで、環境温度の低下する秋に再び増加する。生長の活発な桑の皮層細胞には大きな液胞があり、細胞質は壁に沿って薄く分布したような状態になっている。冬にはこの液胞は小型で分散している。細胞膜とトノプラストは桑が活動を始める 3 月ごろから局部的に複雑な形態をとり始め、細胞膜はくびれこみ、液胞は融合が進んで著しく大きくなる。ニセアカシアの夏の皮層細胞でも、桑のように核が細胞の側面に押しつけられるようにレンズ状を呈しているが、冬のは核が大きく球状で細胞の中央に位置している。また、核を中心に放射状に内部構造が発達し、複雑になってあたかも迷路のようにみえる。図 3 に 1 月と 5 月の桑皮層細胞の構造⁽⁶⁵⁾を示した。

このような形態上の変化に並行して、低温下の代謝反応に対する適応と、凍結に耐える能力、いわゆる耐凍性 (freezing resistance) が獲得される。耐凍性は生存可能な最低 (凍結) 温度であらわされ、植物種や生育時期などで異なる。低温障害をおこさない植物が凍結によって死ぬときは、膨圧の変化などが最初に急速におこる場合が多いので、1) 氷晶の成長や塩濃度の高まりによる膜の裂け目あるいは孔の形成、2) 強度の脱水と圧縮による膜、複合酵素系などの変化 (つまり④ケラチンの-SS-

交換反応は歪みのある状態では 20℃ でもおこり⁽⁶⁷⁾、⑤チオゲルの-SS-形成は凍結によって促進される⁽⁶⁸⁾ ことからの類推)、などの物理的变化によって直接の障害がひきおこされると考えられている⁽⁶⁶⁾。植物組織内における氷晶形成の難易とその成長は、植物の越冬生理上重要な問題であって、関連して賀来⁽⁶⁸⁾の一連の業績がある。

耐凍性の獲得と膜構造の関係は今後の問題点である。Hatch ら⁽⁶⁹⁾は、ホウレンソウとビートのクロロプラスト膜のリボ蛋白質の非極性アミノ酸含有量が、哺乳動物のミトコンドリア膜のそれとよく一致することを示した。耐凍性のない落花生などの膜成分のアミノ酸組成も⁽⁷⁰⁾、これらと似ているように思われる。このような点と疎水結合の低温下における不安定性から、耐凍性増大を膜のリボ蛋白質量の変化に求めることは可能性が少ないと思われる。

生長を停止した植物は低温下で安定であるといわれる。伸長しきった細胞のミトコンドリアではクリステがよく発達しており⁽⁷¹⁾、磷脂質などの代謝回転⁽⁷²⁾も定常状態に達しているといえよう。秋に桑などで膜構造が発達する機構についてはわかっていないが、*E. coli* では $4 \times 10^4 \text{ nm}^2$ が合成される単位膜面であるといわれる。細胞膜面に配列される複合酵素系⁽⁷³⁾や脂質に、低温環境に対応した変化がおこるのであろう。休眠中の呼吸系については田川の総説⁽⁷⁴⁾がある。

アミノ酸、ペプチドの代謝

高等植物の越冬中の代謝産物として、特異的なアミノ酸の蓄積がみられる^(42,43,75,76)。生長中のポプラでは Gln が非常に多いが、秋になると消失して Arg が増えてくる (とくに材部に多い)。Arg 含量は 3 月ごろにさらに増加し、開芽伸長が始まると消失して Gln がアミノ酸の大部分を占めるようになる。低温下で生成した α -ケトグルタル酸のかかなりの部分が Arg になり、生長中には Gln になる。開芽伸長の始まるときに、Arg 合成から Gln 合成への転換がおこると思われる。低温処理を行なわないと Arg 含量が増加して遂に枯死するが、 -10°C に保つと開芽が始まって Arg $\rightarrow$ Gln 合成の変化が始まる⁽⁴²⁾。white spruce の芽の Arg は秋に減少し、代って Pro が増加して春までの水準を保つが、その後、芽と葉の Asn が増加してくる⁽⁷⁶⁾。sycamore の皮層部では、1 月と 4 月にアミノ酸の変動がおこる。越冬中の桑の枝に

図3 1月と5月の桑皮層細胞の電子顕微鏡像⁽⁶⁵⁾

1A, 1B: 1月の細胞, 2A, 2B: 5月(開芽後)の細胞. Aは $\times 6,000$, Bはその一部の拡大で $\times 30,000$.

R: リボソーム, V: 液胞, M: ミトコンドリア, W: 細胞壁, PL: 厚形質膜, L: 脂肪粒, PとS: 色素体と澱粉粒, VE: 小胞, ER: 滑面小胞体, G: ゴルジ体

1月の細胞では, 内膜系が5月のものより複雑で小胞が多く(1A), ポリソーム様の像が見える(1B).

5月の細胞では, 細胞内は大きく発達した液胞で占められている(2A). 細胞周辺部の原形質では, 小胞が消失して細管状のER構造と遊離のリボソームが見られる(2B). (大塚宏二氏提供)

は著量の Pro (1g 乾物中, 皮層部 $80 \mu\text{mole}$, 材部 $35 \mu\text{mole}$) と Arg (1g 乾物中, 皮層部 $32 \mu\text{mole}$, 材部 $19 \mu\text{mole}$) が蓄積している⁽⁴²⁾. 春, 桑の開芽伸長が始まると, Pro が最初に消失していく. Pro の蓄積は小麦, ライ麦, パラ, キャベツでも報告されている. 発芽した秋播小麦を 2°C に保つとアミノ酸が増え, とくに Pro の

増加が著しい⁽⁷⁵⁾. キャベツの Pro 含量は通常全アミノ酸の約 2~4% であるが, 低温処理によって 60% にまで高まる. 耐凍性の低い基部の葉では Pro が少なく, 耐凍性の高い部位で高濃度に存在する. このことは, Glu の還元能力が部位によって異なることを示している.

植物のペプチドおよびアミノ酸誘導体⁽⁷⁷⁾と低温度

環境との関係は明らかでない。ポプラの皮層部には年間を通じて Glu, Asp, Gly, Ala, Leu, Lys のいずれかからなるペプチドが存在している⁽⁴²⁾。これらは、可溶性蛋白質の増加する 9~11 月は少ないが 12 月以降に多くなり、生長時期に最も多い。材部のペプチドの消長も同様な傾向を示す。ペプチドと遊離アミノ酸の量を比較すると、皮層部では 10 月から 2 月まで前者が 50% 以上を占めるが、3 月から 30% 以下になる。酵母のグルタチオン（乾物量の 1% に達する⁽⁷⁸⁾）のように多量のペプチドは存在していない。ペプチドは細胞あるいはウイルスの凍結に対して保護効果があり⁽⁷⁹⁾、アミノ酸やペプチドの dielectric increment は細胞膜の安定性と関連がある⁽⁸⁰⁾。

糖 類 の 代 謝

ジャガイモ塊茎を 0°C 付近に保つと糖（主として蔗糖）含量の増してくることが、1830 年にすでに記載されている⁽¹²⁾。反応は 3°C 付近よりも 0°C でより活発であり、凍結してしまうと糖の増加はみられない。低温下の糖含量増加の現象は、収穫直後（10~11 月）よりも翌年 2 月以降のほうが活発で、糖の増加に伴って澱粉が減少する。糖の増加は低温依存性であるが、保存温度（25°C と 2°C）によっては蔗糖合成酵素活性に差があらわれない⁽⁸¹⁾。同様に、ホスホリラーゼ、ホスファターゼ、アミラーゼなどについても、その活性に変化はあらわれない⁽⁸²⁾。ソラマメ子葉の蔗糖合成酵素には“activator”が結合しており⁽⁸³⁾、凍結融解によって酵素から離れる。この酵素活性はクエン酸濃度によって影響を受けるので *in vivo* における制御機構の存在を示唆するが、低温下の蔗糖合成との関係は不明である。ジャガイモ塊茎を室温付近に保つと、低温下で生成した糖が減少して再び澱粉となる。ジャガイモ塊茎は切片にしても糖化が顕著に進む⁽⁸⁴⁾。森ら⁽⁸⁵⁾は、塊茎に孔をあけて ³²P_i を与え、糖磷酸エステル、ATP、UDPG の代謝が低温下で活発に進行すること、および ADP と ATP は低温下で対照の 2 倍と 3 倍に高まり、UDPG は 1/2 に減少することを示した。

低温下で糖が蓄積する機構は現在のところ不明であるが、次のような説⁽⁹⁾が出されている。

1) 呼吸活性と澱粉水解活性とを比較すると、前者の活性が低温で顕著に低下する；低温で細胞内 pH が変わる；澱粉の水解は発熱反応であるから、低温度で進行し

やすくなる；ホルモンによる酵素活性の調節；などの要因で、澱粉と糖の平衡点が変わるため、低温下で糖が蓄積すると思われる説。

太田ら⁽⁸⁶⁾はササゲ子葉を用いて澱粉、蔗糖、呼吸などと温度との関係を調べ、子葉は脂肪と糖をそれぞれ基質とする二元的な呼吸を営んでいて、25°C 以上での代謝は無氣的（アルコールおよび乳酸発酵）になり、脂肪を基質とする呼吸が減って糖を基質とする呼吸が増し、蔗糖合成が低下することを示した。この結果は、反応系間の coupling が温度によって異なる一面を示しており、上記の説を支持する成績である。

2) 低温下で酵素の活性化と不活性化がおり⁽⁸²⁾、糖が蓄積するという説。

前述の照本⁽³⁸⁾の、ビートの葉と葉柄には潜在的なホスホリラーゼと酸性ホスファターゼが存在し、低温（0°C あるいは -2~-4°C）で活性があらわれ、25°C に保つと活性が消失するという結果は、この説を支持するものといえよう。

3) 澱粉粒の膜構造が低温下で変化し、酵素作用を受けやすくなる結果、糖が蓄積するという説。

ジャガイモ塊茎を 0°C に保つと、不溶性蛋白質が減少して可溶性蛋白質が増加してくる（Müller-Thurgau, 1882⁽¹²⁾）。この結果は、低温下における膜構造の変化を示唆するものである。最近、ジャガイモ塊茎を 4°C に保つと、澱粉粒をとり巻いている膜の崩壊がおこって膜の比重が大きく変わるとともに、膜を構成している脂質と蛋白質も変化して、澱粉粒膜の透過性が変化する可能性が示された⁽⁸⁷⁾。これは 3) の説を支持するものであろう。

澱粉 $\rightleftharpoons$ 糖の変化は樺⁽⁹⁾、ニセアカシア⁽²⁷⁾、ポプラ、桑⁽²²⁾などでも進行する。植物を、冬の間に主に皮層部の澱粉が消失して春になると再び出現するもの（starch tree）と、全組織（皮層部、材部、髓部）の澱粉が消失して糖や油脂に変わるもの（fat tree）との 2 群に分ける考えもあった（Fischer, 1891⁽¹²⁾）。落葉性植物の炭水化物含有量は 9、10 月に最高値に達し、冬の間に徐々に利用され、春になって急激に減少する。澱粉の糖化は幹では 10~12 月に顕著に進行する。澱粉 $\rightleftharpoons$ 糖の変動に関しては、Miyake⁽¹²⁾（1902、常緑樹の葉）と Ishibe⁽¹²⁾（1935、落葉樹と常緑樹の皮層部と根部）の研究がわが国で最初の成績と思われる。皮層部と常緑樹の葉の糖化が一番活発で、根では進行し難いといわれる⁽¹²⁾。冬芽の

澱粉含有量は少ない。ジャガイモ塊茎と同様に、冬期間に木の枝を 20°C に短時間おくと澱粉が出現し、0°C に保つと再び糖となる。桑、ニセアカシア、ポプラなどの皮層部の糖濃度は、冬期間には 0.6~0.8 M (グルコース当量) となっている。水生植物では、水面から出て寒気に曝されている葉は糖化が進んでいるが、水中の部分は同じ温度でも澱粉が主である⁽¹²⁾。

樹木における澱粉の糖化は、ジャガイモ塊茎と同様に生活相が関係している。*Tilia*⁽¹²⁾ では、澱粉 $\rightleftharpoons$ 糖の変化は初秋から春までの期間に限られる。そのために、冬期間は環境温度の高低に伴って澱粉 $\rightleftharpoons$ 糖の変化がおこるが、春になると 0~10°C に保っても澱粉の形成が進行する。また、7 月ごろは 0~4°C に 4 週間おいても澱粉の減少はみられないが、8 月ごろから低温で澱粉が消失するようになる。*Taxus* では、12 月に温度を上げても糖 $\rightarrow$ 澱粉の反応は進まないが、1 月末になるとこれが進行するようになる。*Picea canadensis*⁽¹²⁾、ニセアカシア⁽⁸⁸⁾ でも *Tilia* と同じ傾向がうかがわれる。

チューリップ球根では 9 月から 1 月にかけて澱粉が減少し、蔗糖とイヌリンが増すといわれている。キクイモ、チコリー、タンポポ、ホップなどの根部では、低温下でフラクトース、蔗糖、tri-~hexa-saccharide が急速に蓄積してくる⁽⁸⁹⁾。春化処理を行なった小麦では、ヘミセルロースが増えるといわれる。

越冬中の樹木の糖代謝活性は、生長中のものより活発である。ポプラの枝にリボース-U-¹⁴C、グルコース-U-¹⁴C、フラクトース-U-¹⁴C などを与えると、いずれも 0°C で速やかに蔗糖に変わる⁽⁹⁰⁾。与えたグルコースの半減期は 14.4 時間である。グルコース-U-¹⁴C (あるいはフラクトース-U-¹⁴C) を与えた場合は、フラクトース-¹⁴C (あるいはグルコース-¹⁴C) を生成することなく蔗糖-¹⁴C を生成する。0°C でグルコース-U-¹⁴C から生成した蔗糖-¹⁴C は徐々に減少し、長期間のうちに熱不溶性部分への¹⁴C の移行がみられる。このように、外部から与えた単糖類は一度蔗糖になったのちに代謝されていくが、0°C 付近では主に蔗糖として存在し、温度が高くなるとグルコースとフラクトースに平衡が片寄る。

磷酸エステル類の代謝

サツマイモ塊根を 0°C に 10 日間おくと、代謝障害が

あらわれてくる。この間に磷酸エステルが約 10 倍に高まるが、ジャガイモでは温度に関係なく一定の磷酸エステル濃度が保たれている [G 6 P : 10~11, F 6 P : 0.25, G 1 P : 0.02, 6 PG : 0.008 以下, $\mu\text{mole}/100\text{g}$ 生重⁽⁴²⁾]。ポプラ皮層部の磷酸エステル濃度も、年間を通じてほぼ一定 (たとえば G 6 P 0.2~0.4 mM) に保たれており、生長期間に 4°C に保ってもサツマイモのような濃度変化はみられない。ジャガイモ塊茎やポプラでは、代謝制御の機能が低温下でもそこなわれずに働いていて、消費量と合成量の均衡が保たれている。しかし、ポプラでも長期間低温 (6 カ月以上, -6°C) に保つと、G 6 P が消失して代謝障害があらわれる。耐凍性の高まった秋播小麦では、無機磷酸が少なく糖磷酸エステルや高エネルギー磷酸化合物が多く、磷酸肥料を与えると後者の合成反応が進む⁽⁶⁶⁾。耐凍性の低いものでは、-20°C になると高エネルギー磷酸化合物の含量が減少する。

脂 質 代 謝

1. 脂 肪 酸

高等植物の脂肪酸の不飽和度と環境温度との関係については、1931 年にヒマラヤにおいて海拔 5,000~10,000 フィートにわたって *Cedrus odoratus* の油が調べられ、生育場所の高さ (気温) と油の粘度やヨード価との間に直接の関係があることが見いだされている⁽¹²⁾。この関係は、のちに Howell ら⁽⁹¹⁾ により再び確認されている。細菌でも古くから生育温度と脂肪酸との関係が調べられており、1962 年になり Marr ら⁽⁹²⁾ は、細菌の培養温度を下げると脂肪酸の不飽和化が進み、ことに生育の初期にこの傾向の著しいこと⁽⁹⁸⁾を示した。*E. coli* でも、乳酸菌から分離されているシクロプロパン環を有する *Lactobacillic acid*⁽⁹⁴⁾ が生成されるが、低温下では不飽和脂肪酸からのシクロプロパン脂肪酸の生成が低下し⁽⁹⁵⁾、培養液の pH や酸素分圧が低いとこのものの生成が高まる。*Candida utilis* では、酸素分圧を高くして培養温度を下げる (30 $\rightarrow$ 20°C) と不飽和脂肪酸が増すが、15°C になると酸素分圧が低くても不飽和化が進む⁽⁹⁶⁾。

サツマイモ塊根とジャガイモ塊茎のミトコンドリアでは、前者のほうが脂肪酸の不飽和度が高い⁽⁹⁷⁾。サツマイモに低温障害のあらわれる条件下では、サツマイモのミトコンドリア脂肪酸の不飽和度はほとんど変化しないが、ジャガイモではオレイン酸が若干増加する。ジャガイモ

塊茎では、貯蔵中にリノール酸が減少してリノレン酸が増加するといわれる。アルファルファの葉を 15°C に 4 週間保つと、ほとんどの脂質成分で不飽和脂肪酸が 50 % 以上になる⁽⁹⁸⁾。*Cyanidium caldarium* を 20°C と 55°C で培養すると、20°C では糖脂質と磷脂質 (PC と PE が主体) が増し、55°C ではリノレン酸が見いだされない。また、55°C 培養のものは 10~15°C も耐熱性が高い⁽⁹⁹⁾。

低温下で脂肪酸の不飽和化が進む機構を Fulco⁽¹⁰⁰⁾ が検討している。すなわち、*Bacillus megaterium* でパルミチン酸から 5-hexadecenoate を生成する反応は低温依存性 ($\Delta^8, \Delta^9, \Delta^{10}$ は依存性でない) であり、培養温度を 30°C から 20°C に下げるとただちに酵素系の合成がおこる (この合成はクロラムフェニコールにより阻害され、また 20°C で合成される酵素系の活性発現には Fe^{3+} が必要である)。逆に、培養温度を 20°C から 30°C に上げると、30 分以内にこの酵素系は不活性化するという。

2. 代謝回転

Nikaïdo⁽¹⁰¹⁾ によって最初に示されたように、膜透過などの動的機能は磷脂質の代謝回転と密接な関係がある。膜透過に関連する酵素の誘導的生成などについては、主として細菌で研究が進められており⁽¹⁰²⁾、高等植物における機能変化と磷脂質の代謝回転との関連についての説明は今後に残されている。細菌では、酸素分圧や生育時期^(98,103)と同様に、低温は脂質の代謝回転に関係する。

37°C で培養した *E. coli* を 10°C に移すと、細胞分裂が停止するとともに顕著な磷脂質の代謝回転^(104,105)が始まる。また、磷脂質含量と脂肪酸の不飽和度が増し、10°C、5 時間で磷酸エステル結合の水解と合成が既存脂質の 33% 以上に及ぶ。最も特徴的なことは、37°C で安定な PE の代謝回転が 10°C で活発になることである。*Haemophilus parainfluenzae*⁽¹⁰⁶⁾ では、呼吸酵素系の活性変動と関連して、PE では磷酸とエタノールアミン、PG では磷酸の代謝回転が活発である。PG の脂肪酸の代謝回転は PE のそれより活発で、両者ともに C-1 より C-2 位の脂肪酸の代謝回転が活発である。*B. megaterium* では vegetative phase で PE, PG, glucosaminylphosphatidylglycerol が多く、孢子形成が始まると diphosphatidylglycerol (イソ酸が結合) が増加してきて PE と PG が減少する⁽¹⁰⁷⁾。

ニセアカシアの皮層部⁽²⁷⁾、アルファルファの根・葉⁽¹⁰⁸⁾、

Citrus⁽¹⁰⁹⁾ では、秋に磷脂質が増加する。ポプラやニセアカシアの皮層部⁽¹¹⁰⁾では、秋に主として PE と PC が増加し、steryl glycoside も増加の傾向を示す。放射性物質を与えると 10 月中旬まで活発なとり込みがみられるが、以後はとり込み活性が低下し、冬期間はこの水準を保つ。春、開芽が始まると、酢酸- ^{14}C やグリセロール- ^{14}C は PG に活発なとり込まれたのちに急速に代謝される。生長の活発な時期の磷脂質の増加は、ミトコンドリアなどの増加による⁽⁷¹⁾。また、トウモロコシの根のミトコンドリアの磷脂質の代謝は、 K^+ 吸収と関係する⁽¹¹¹⁾。

E. coli の不飽和脂肪酸合成を 3-decynoyl-N-acetylcysteamine (β -hydroxydecanoyl thioester dehydrase の阻害剤) で抑えると、メチルガラクトサイド permease 系の生成が不可能になり、これはオレイン酸を加えることにより回復する⁽¹¹²⁾。したがって、磷脂質の代謝回転のみでなく、不飽和脂肪酸の代謝も透過性に関係していると考えられる。*E. coli* K 12 のオレイン酸要求株では、オレイン酸がないと DNA, RNA, 蛋白質、磷脂質の合成が停止する⁽¹¹³⁾。なお、植物などの脂質代謝については、本誌に藤野の総説⁽¹¹⁴⁾がある。

温度と障害

1. 凍結による膜系の損傷

凍結による障害の一つに、膜系の損傷による透過性やエネルギー生成などの機能喪失がある⁽¹¹⁵⁾。酵母などでは、凍結によってイヌリンは通過しないが、ポリ磷酸⁽¹¹⁶⁾、ATP, NADH^(117,118) が容易に通過する孔が膜にあいてしまう。この条件下では、細胞膜のみならず細胞の compartmentation を乱す変化もおこっていると思われる。凍結によって膜系から数%の蛋白質が遊離する⁽¹¹⁹⁾が、ATPase 活性は膜にとどまる。このような膜系では α -ヘリックス含量が若干減少し、トリプシンとホスホリパーゼ C の作用を受けやすい部分が增加する⁽¹²⁰⁾。酵母でも、凍結による損傷が進むと著量の磷脂質が分解してくる⁽¹²¹⁾。ポプラでも同様である⁽¹²²⁾。ホウレンソウでは保存中 (37°C, -10°C) に磷脂質などが分解する⁽¹²³⁾。

2. 冷却による膜系の損傷

凍結以前の温度でも障害がおこる⁽¹²⁾。これも、膜系の半透性の変化や代謝機能の低下によると思われる。たとえば、サツマイモ塊根を低温におくと数日で細胞質の

K^+ の漏出がみられ⁽¹²⁴⁾, ペゴニアは非常に短時間 (1~2 分) -5°C におくだけで葉が枯れる⁽⁹⁾. *Coleus* の葉柄を 0.5~4°C に 5 時間おくと, 電気伝導度が増し, 22 時間では不可逆的障害となる. インゲンマメの葉を 0.5 M 蔗糖 (25°C) あるいは 10^{-3} M EDTA に浸したのち 2°C の水に移すと, 蛋白質が遊離してきてアミノ酸のとり込み活性が顕著に低下する⁽¹²⁵⁾. このことは, 細菌のコールドショック⁽¹²⁶⁾ と同じ現象が高等植物でもおこることを示している.

3. 中間代謝系の障害

定常状態にある制御反応系では, 非平衡反応の段階⁽¹⁶⁹⁾ をはさんで一定時間は基質濃度が定まっていると考えられる. しかし, 低温下ではこの状態がくずれている可能性があり, その結果中間代謝物の異常蓄積がひきおこされることが考えられる. このように, 代謝系の均衡がくずれることによって障害がおこるという考え方は, すでに 1928 年ごろに出されている⁽¹⁴⁶⁾. 実際, トウモロコシ苗などにおいて一時的に低温処理を中断して温度を上げてやることにより, 害作用をする物質を代謝させて低温障害から免れることができた例が報告されている^(147,148). 低温下のバナナ果実におけるビルビン酸やアセトアルデヒドの蓄積⁽¹⁵²⁾, タバコ葉の窒素欠乏症状とクロロゲン酸の蓄積⁽¹⁵³⁾ など, この考え方に適合する例であろう.

低温感受性植物の膜系には温度依存の相転移点があり, この点で活性化エネルギーが大きく変わる. 低温で相転移がおこっている間に膜系は徐々に害的变化を受け, 短時間では可逆的であるが長時間では不可逆的な損傷となって代謝制御機能が劣化することが考えられる. このような場合, 温度を上げると一過性の呼吸の増加がしばしば観察される^(148,149). 棉の幼苗の低温障害の一つは ATP 水準の低下にあり, 5°C, 1 日ぐらいならば回復可能であるが, 2 日間をすぎるともはや回復しない⁽¹⁶⁰⁾.

また, カカオの子葉は低温に弱く 4°C, 10 分間で死ぬが, この処理後に素早く 37°C にすると死から免れる⁽¹⁴⁹⁾.

低温障害のサツマイモ塊根や凍結障害酵母のミトコンドリアでは, α -ケト酸の代謝機能の低下していることが知られており^(71,150,151), 対照と違った呼吸調節率を与える.

酵素の失活 (活性低下) による障害については, 細菌でよく知られている. 低温菌のビルビン酸カルボキシラーゼは 35°C で不安定で, 30 分で失活 (*in vivo*, *in vitro*

とも) する⁽¹⁵⁴⁾. 25~28°C が増殖の上限であるアカバシカビの変異株にリボフラビンを与えると, 35~40°C まで増殖可能となる⁽¹⁵²⁾. 酵母でも, 最高温度から外れると栄養要求が高まる. たとえば, ステロール合成は 30°C で抑えられるといわれ, オレイン酸とエルゴステロール添加により増殖可能温度の高まる酵母がある⁽¹⁶⁷⁾. 植物においても, 7.5°C に保存したサツマイモでクロロゲン酸が顕著に増加しビタミン C が減少する現象や, トウモロコシ葉で pyruvate- P_i -dikinase が 0°C において可逆的に失活することなどの例が知られている⁽¹⁵⁵⁾.

4. 修復 (再合成) 能力と障害

生細胞では常に蛋白質などの細胞構成成分の代謝回転が進行しているから, この機能の保持とともに欠損構造が生じた際に速やかに修復する能力を必要とする. ところが, 温度条件によってこの能力を欠くと思われる例が見いだされている.

トウモロコシを 0.3°C に保つと 24 時間で障害が現われる. これを 21°C に保つと, 2 日後に対照と同じ生長率を示すようになる⁽¹⁴⁷⁾. トウモロコシや小麦の組織では, 低温で蛋白質の自己消化が進むといわれ⁽⁶⁶⁾, 17°C 以上でクロロフィル形成が可能なトウモロコシもある⁽¹⁵⁶⁾.

最適温度が 20°C の低温菌は 30°C, 10 分で増殖を停止し, この菌の 3 種類のアミノアシル tRNA 合成酵素 (Glu, Pro, His に対応するもの) と 1 種類の tRNA (Glu) が温度感受性であることが示された. 細胞膜や他の中間代謝の機能は影響されない⁽¹⁶³⁾. 同様に, *Candida gelida* (好低温性) は 30°C, 30 分でアミノ酸のとり込み活性を失う⁽¹⁶⁴⁾. この場合もアミノアシル tRNA 合成酵素が不安定で, その 7 種類が 35°C, 30 分で 50% 以下の活性になる. とりわけ Leu tRNA 合成酵素は温度感受性が強く, 35°C, 7 分で失活した. この菌のペプチド鎖合成に関与する酵素にも 35°C で不安定なものがあるといわれる. *E. coli* や *B. stearothermophilus* のアミノアシル tRNA 合成酵素は熱安定性に差がない⁽¹⁶⁵⁾ ので, 30°C 付近でのこの酵素の失活は低温菌に特徴的と思われる. *E. coli* は 8°C 以下では増殖できないが, この条件下でリボソームの subunit が蓄積してくる⁽¹⁶⁶⁾. なお, 1935 年に細胞の致死現象 (主として生育適温より高い温度での) が, 蛋白質の再合成あるいは欠損活性の修復と密接な関係のあることを示唆する結果が出ている⁽¹⁶¹⁾.

キュウリなどの発芽時やアオイマメの吸水条件と関連した低温障害⁽¹⁵⁹⁾、開花期の夜間低温と稲やトマトの不稔、冷却による小麦花粉の障害^(157,158)、エンドウやブドウでの開花期の夜間高温による結果数の減少⁽¹⁵⁷⁾など、環境温度が原因でおこる生理障害の生化学的解明は、今後の問題と思われる。

5. 低温とエネルギー代謝 (uncoupling)

生育の最適温度が 15°C である低温菌では、酸素吸収は 25°C で最高値を示す。しかし、2,4-DNP を加えると、25°C より 5°C のほうが酸素吸収の活性が高い⁽¹⁶²⁾。つまり、15°C より高い温度では呼吸と生育の正常な関係が失われている。棉の苗などでは、低温下で組織の ATP 量が低下する^(147,160)。これは低温障害の二次的な現象と思われる。ATP 量の低下がもたらす障害の研究は進んでいない。棉種子では吸水後 2~4 時間から低温感受性があらわれ、5°C、30 分でまず根部に異常を呈するが、長時間 (12 時間) 5°C に保たれないと死なない⁽¹⁶⁸⁾。トマト (果実) では 0°C、12 日間で酸化的磷酸化の活性が 1/3 に低下したが、キャベツでは同じ条件下で活性が増加した⁽¹²⁸⁾。両者のエネルギー生成系に顕著な差のあることがわかる。

低温感受性植物 (トマト、タバコ、スイカ、メロン、サツマイモ塊根、トウモロコシなど) の原形質流動は、10°C で 2 分以内に停止する。一方、低温耐性植物 (カブ、キャベツ、ニンジン、ビート、カリフラワー、ジャガイモ塊茎など) では 0°C 付近まで続いている⁽¹²⁷⁾。原形質流動の Q_{10} は 7~20°C で 1.8 である。多くの植物では 25°C 以上では原形質流動はかえって不活発で、30~40°C の間で停止してしまう。

6. 低温感受性とミトコンドリア機能の劣化

サツマイモ塊根を 0°C に保つと、8 日目ごろから組織の呼吸活性の低下が始まり、この時期には 2,4-DNP 無添加で呼吸の一過性の高まりがある⁽⁷¹⁾。低温障害をおこしたサツマイモ塊根から得られたミトコンドリアは呼吸活性がおとろえ、コハク酸やケトグルタル酸の酸化能力は低い。P:O 比には変わりがない。ジャガイモ塊茎では、0°C と 20°C のいずれにおいても呼吸活性の低下はみられない。山木ら⁽¹²⁹⁾ は障害サツマイモのミトコンドリアでは磷脂質の分解が著しく、異常に膨潤したミト

コンドリアの混在すること、また液胞にも損傷のみられることを示した。また、蛋白質部分にも変化がおこり、磷脂質との相互作用が正常サツマイモ塊根からのミトコンドリア蛋白質と異なる。

細胞内の遊離脂肪酸量も、膜系の安定性と関係が深い。遊離脂肪酸濃度の高まる条件下で植物からミトコンドリアを分離すると、活性が低下する⁽¹³⁰⁾。アルブミンは 0°C でミトコンドリアと脂肪酸の交換があるので、ミトコンドリアと接触する蛋白質群は安定性に寄与していると考えられる。ラット肝ミトコンドリアでは (内生遊離脂肪酸は 0.1 nmole/mg 蛋白質) オレイン酸が 2~5 nmole/mg 蛋白質以上になると、P:O 比や ATP-P_i 交換反応活性が著しく低下する⁽¹³¹⁾。このとき、蛋白質や Mg²⁺ が漏出し形態が著しく不鮮明になる。ミトコンドリアと小胞体の損傷はアカパンカビを 40°C に保ったときにもみられる⁽¹³²⁾ が、理由はわからない。

7. ミトコンドリアなどの膜脂質の相転移

低温耐性植物のミトコンドリア膜は柔軟性に富んでおり、膜の柔軟性が感受性と関連のあることが知られている (図 4-A, B)^(133,134)。膜の脂質の相転移⁽¹³⁶⁾ (liquid-crystalline $\rightleftharpoons$ solid-gel, あるいは fluid (expanded) state $\rightleftharpoons$ packed (condensed) state^(137,138)) が感受性植物のミトコンドリアで 10°C 付近でおこり、この相転移点でミトコンドリアの呼吸系酵素 (succinate oxidase など) の活性化エネルギーの変化することが知られている⁽¹³⁵⁾。低温耐性植物ミトコンドリアの呼吸は 25°C から 1.5°C まで直線的に変化し、 Q_{10} は 1.7~1.8 である。感受性植物のそれは 25°C から 10°C 付近まで直線的に低下し、 Q_{10} は 1.3~1.6 であり、10°C 以下では 2.2~6.3 になる。温度感受性と活性化エネルギーの変化との関係は、クロロプラストによる NADP⁺ の光還元の場合も同様であった (図 4-C)⁽¹³⁹⁾。また、冷血動物と温血動物のミトコンドリアの間にも柔軟性 (相転移) と活性化エネルギーについて植物と同じ関係のあることがわかった。さらに休眠中のリス (0°C 付近まで体温を下げうる) 肝からとったミトコンドリアの succinate oxidase 系の活性化エネルギーは、36~4°C にわたって 13.8 kcal/mole であるが、活動中のリスからのものは 23°C 付近で変化して (9.1 kcal/mole $\rightarrow$ 16.7 kcal/mole)、低温度になるほど、State 3 $\rightarrow$ State 4 のサイクルの始動が困

図 4 低温感受性 (サツマイモ塊根, トマト, 菜豆) および低温耐性植物 (ジャガイモ塊茎, エンドウ, レタス) のミトコンドリア活性 (A, B)^(134, 135) と葉緑体活性 (C)⁽¹³⁹⁾ のアレニウスプロット

A: コハク酸酸化活性, B: (1) コハク酸酸化酵素系, (2) コハク酸脱水素酵素系, (3) 超音波処理後のコハク酸酸化酵素系, (4) 表面活性剤の存在下のコハク酸酸化酵素系, C: 葉緑体の NADP^+ 光還元活性. 線上の数字は活性化エネルギー (kcal/mole).

難であった⁽¹⁴⁰⁾.

温度感受性生物のミトコンドリアなどでみられる温度変化に伴う活性化エネルギーの変化は、膜結合性の酵素に特徴的で、非常に弱く結合している酵素については、低温耐性植物の膜結合性酵素と同様に、変化がみられない。活性化エネルギーは、膜に結合した酵素のほうが遊離のものより一般的に低い。低温感受性のミトコンドリアなどの活性化エネルギーは、生育適温付近では低温耐性のものより低く、低温度になると急に高まるので、変化量が大きい。低温感受性と低温耐性の植物の解糖系では 0°C 付近までは Q_{10} が約 2 であるが、前者の膜系の反応は 10°C 以下で Q_{10} が 6 付近になるので、その差が大きい。

このように、膜系の相転移点は低温感受性植物では 10

°C 付近、温血動物では 23°C 付近にある。膜の脂質成分のなかで相転移点を決めている物質の解明は重要な問題である。高等植物の膜の脂質成分を変えて相転移点との関連をみた例はまだないが、ラット肝⁽¹⁴¹⁾と *E. coli*⁽¹³⁸⁾の例がある。すなわち、飼料によってラットミトコンドリアの脂肪成分を変化させた結果、不飽和脂肪酸含量は相転移温度に関係のないことがわかった⁽¹⁴¹⁾。また、膜の透過性や酸化的磷酸化にも関連がなかったが、volume oscillation に差があった。山木ら⁽⁹⁷⁾によれば、ジャガイモ塊茎のミトコンドリアはサツマイモのそれよりも不飽和脂肪酸含量がやや少ないので、植物でも不飽和脂肪酸以外のものが相転移点の決定因子かもしれない。

スフィンゴミエリン-コレステロール系でも、温度依存性の相転移がみられた⁽¹⁴²⁾。これらの関連化合物は植物

中に存在し^(143,144)、ミトコンドリア区分で合成される⁽¹⁴⁵⁾。コレステロール含量の変化によっても温度依存の相転移点が変わる⁽¹³⁷⁾。

*

札幌付近は 10 月中旬にポプラの葉が落ちて、やがて 5~6 カ月間の雪の季節が訪れる。植物は、それまでに越冬と来春の開芽・生長に必要な貯蔵物質を蓄えたとともに、越冬に必要な細胞構造を作り上げると思われる。人間は春から秋まで食糧生産のために異常低温を気遣い、冬が来ると厳寒、凍結下の乾燥、積雪の重みなどに耐えて植物が越冬するのを見守っている。低温環境下における植物生理の諸問題は、今後も北方圏と寒地の生物学の重要な一分野として、越冬中の植物が静かに絶や間なく春をめざして代謝を続けるように、着実に研究されていくと思われる。

1830 年ごろから 1935 年ごろまでのこの分野の研究成果は、耐寒性の立場から Levitt^(9,12) によってまとめられており、最近同じ著者の第 3 冊⁽⁶⁶⁾が出版された。低温下の植物代謝に関しては、この数年間一般代謝系の全貌とその調節機構が、微生物や動物を用いた研究によって明らかにされた事実の影響を受け、最近になって進歩が早まってきたのが現状といえよう。

なお、この解説をまとめる際にいろいろ御批判をいただいた本研究所 竹原一郎助教授に感謝する。

文 献

- 1) E. Marre: in "Physiology and Biochemistry of Algae", R.A. Lewin ed., Academic Press, New York & London, 1962, p. 541.
- 2) 斎木 隆: 化学と生物, 8, 738 (1970).
- 3) 大島美恵子: 蛋白質核酸酵素, 16, 898 (1971).
- 4) 大島泰郎: 蛋白質核酸酵素, 別冊, '生命の起源と進化', 164 (1972).
- 5) J. Levitt: in "Symposia of the Society for the Experimental Biology", H.W. Woolhouse ed., XXIII, Cambridge Univ. Press, 1969, p. 395.
- 6) ボナー, ゴールドストン (高宮篤, 小倉安之訳): "植物の生理", 岩波書店, 1952, p. 410.
- 7) J. Farrel & A.H. Rose: in "Thermobiology", A. Rose ed., Academic Press, 1967, p. 158.
- 8) T. T. Kozlowski: "Growth and Development of Trees", Academic Press, 1971, p. 314.
- 9) J. Levitt: "The Hardiness of Plant", Academic Press, 1956.
- 10) 朝比奈英三, 酒井 昭: "低温生物学概説", 根井外喜男編, 東京大学出版会, 1971.
- 11) W. Cox & J. Levitt: *Plant Physiol.*, 44, 923 (1969).
- 12) J. Levitt: "Frost Killing and Hardiness of Plants", Burgess Publishing Co., Minneapolis, Minnesota, 1948.
- 13) E.G. Jorgensen: *Physiol. Plant.*, 21, 423 (1968).
- 14) P.E. Scholander, W. Flagg, R.J. Hock & L. Irving: *J. Cell. Comp. Physiol.*, 42, 1 (1953).
- 15) O. Zeller: *Planta*, 39, 500 (1951).
- 16) O.L. Lange: *Planta*, 64, 1 (1965).
- 17) O.I. Arnon: Abst. Int. Bot. Congr. Seattle, p. 5 (1969).
- 18) S. Bamberg, W. Schwarz & W. Tranquillini: *Ecology*, 48, 264 (1967).
- 19) B.O. Christophersen: *Biochim. Biophys. Acta*, 176, 463 (1969).
- 20) W.M. Kliever: *Plant Physiol.*, 39, 869 (1964).
- 21) D. Siminovitch & D.R. Briggs: *Arch. Biochem. Biophys.*, 23, 8 (1949).
- 22) 酒井 昭: 低温科学, B15, 17 (1957).
- 23) J. Levitt: *Physiol. Plant.*, 7, 597 (1954).
- 24) P.H. Li & C.J. Weiser: *Plant Cell Physiol.*, 10, 929 (1969).
- 25) F.R. Toman & H.L. Mitchell: *Phytochem.*, 7, 365 (1968).
- 26) 杉山範子, 志村 喬: 育種学雑誌, 17, 37, 292 (1963).
- 27) D. Siminovitch, B. Rheume, K. Pomeroy & M. Lepage: *Cryobiology*, 5, 202 (1968).
- 28) Y. Nawa & T. Asahi: *Plant Physiol.*, 51, 833 (1973).
- 29) S. Kuraishi, N. Arai, T. Ushijima & T. Tazaki: *Plant Physiol.*, 43, 238 (1968).
- 30) R.E. Click & D.P. Hackett: *Biochim. Biophys. Acta*, 142, 403 (1967).
- 31) J. Ingle, J.L. Key & R.E. Holm: *J. Mol. Biol.*, 11, 730 (1965).
- 32) 山本幸男: 生化学, 42, 1 (1970).
- 33) D.W.A. Roberts: *Can. J. Bot.*, 47, 263 (1969).
- 34) D.W.A. Roberts: *Can. J. Bot.*, 45, 1347 (1967).
- 35) E.D. Gerloff, M.A. Stahmann & D. Smith: *Plant Physiol.*, 42, 895 (1967).
- 36) S.J. McNaughton: *Plant Physiol.*, 41, 1736 (1966).
- 37) T.W. Moon & P.W. Hochachka: *Biochem. J.*, 123, 695 (1971).
- 38) 照本 勲: 低温科学, B15, 31 (1957).
- 39) G. Engelsman: *Naturwiss.*, 56, 563 (1969).
- 40) R. L. Boldue, J. H. Cherry & B. O. Blair: *Plant Physiol.*, 45, 461 (1970).
- 41) C. Cotrufo & J. Levitt: *Physiol. Plant.*, 11, 240 (1958).
- 42) 匂坂勝之助: 未発表.
- 43) S. Sagisaka: *Plant Physiol.*, 51, 750 (1972).
- 44) 匂坂勝之助: 低温科学, B29, 29 (1971).
- 45) G.A. Juang, S.C. Shih & D.S. Shelton: *Cryobiology*, 4, 11 (1967).
- 46) P.H. Li & C.J. Weiser: *Plant Cell Physiol.*, 10, 21 (1969).
- 47) 富田豊雄: 蛋白質核酸酵素, 11, 1066 (1966).
- 48) J. van Overbeek: *Scientific American*, 219, 75 (1968).
- 49) D.J. Armstrong, P.K. Evans, W.J. Burrows, F. Skoog, J-F. Petit, J.L. Dahl, T. Steward, J. Strominger, N.J. Leonard & S.M. Hecht: *J. Biol. Chem.*, 245, 2922 (1970).
- 50) M. Laloue & R.H. Hall: *Plant Physiol.*, 51, 559 (1973).
- 51) 宗川吉汪: 蛋白質核酸酵素, 16, 32 (1971).
- 52) 寺岡 宏, 宇佐美正一郎: 生物学, 9, 15 (1955).
- 53) 宇佐美正一郎: "植物生理学講座", 朝倉書店, 1972, p. 170.

- 54) D.Y.H. Tuan & J. Bonner: *Plant Physiol.*, 39, 768 (1964).
- 55) M.J. Chrispeels & J.E. Varner: *Plant Physiol.*, 42, 1007 (1967).
- 56) J.E. Verner & R.G. Chandra: *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 52, 100 (1964).
- 57) 神阪盛一郎: 化学と生物, 10, 417 (1972).
- 58) A.G. Marr, J.L. Ingraham & C.L. Squires: *J. Bact.*, 87, 356 (1962).
- 59) H. Ng & T.K. Gartner: *J. Bact.*, 85, 245 (1963).
- 60) J.L. Ingraham: *Cryobiology*, 6, 188 (1969).
- 61) T. Horiuchi, S. Horiuchi & A. Novick: *J. Mol. Biol.*, 3, 703 (1961).
- 62) R. Losick & A.L. Sonnenschein: *Nature*, 224, 35 (1965).
- 63) A.L. Greenleaf, T.G. Linn & R. Losick: *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 70, 49 (1972).
- 64) J.D. Watson: "Molecular Biology of the Gene", Benjamin, 1970, p. 459.
- 65) 大塚宏二: 低温科学, B30, 33 (1972).
- 66) J. Levitt: "Responses of Plants to Environmental Stresses", Academic Press, 1972.
- 67) M. Feughelman: *Nature*, 211, 1259 (1966).
- 68) S. Kaku: *Plant Cell Physiol.*, 12, 147 (1971).
- 69) F.T. Hatch & A.L. Bruce: *Nature*, 218, 1166 (1968).
- 70) L.Y. Yatsu & T.J. Jacks: *Plant Physiol.*, 49, 937 (1972).
- 71) 旭 正: 生化学, 41, 1 (1969).
- 72) T. Kagawa & H. Beever: *Plant Physiol.*, 51, 61 (1973).
- 73) P. Siekevitz, G.F. Palade, G. Dallner, I. Ohad & T. Omura: in "Organizational Biosynthesis", H. J. Vogel, J.O. Lampen & V. Bryson eds., Academic Press, New York & London, 1967, p. 331.
- 74) 田川 隆: "生命現象の化学 II", 朝倉書店, 昭和36年, p. 524.
- 75) F. Scheffer & H. Lorenz: *Phytochem.*, 7, 1279 (1968).
- 76) D.J. Durzan: *Can. J. Bot.*, 46, 909, 921 (1968).
- 77) F.C. Steward & D.B. Durzan: in "Plant Physiology", F.C. Steward ed., IV A, Academic Press, 1965 p. 379.
- 78) A.A. Eddy: in "The Chemistry & Biology of Yeast", A.H. Cook ed., Academic Press, New York, 1958, p. 172.
- 79) P.R.M. Steele: *J. Hyg.*, 70, 465 (1972).
- 80) L. Tyankova: *Biochim. Biophys. Acta*, 274, 75 (1972).
- 81) S. Schwimmer & E.S. Romen: *Nature*, 187, 1113 (1960).
- 82) B. Arreguin-Lozano & J. Bonner: *Plant Physiol.*, 24, 720 (1949).
- 83) M.A.R. de Fekete: *Eur. J. Biochem.*, 19, 73 (1971).
- 84) 佐々木亮, 鈴木繁男: 私信.
- 85) K. Mori, M. Nakamura & S. Funahashi: *Bull. Agr. Chem. Soc. Japan*, 24, 344 (1960).
- 86) Y. Oota, R. Fujii & Y. Sunobe: *Physiol. Plant.*, 9, 38 (1960).
- 87) I. Ohad, I. Friedberg, Z. Ne'eman & M. Schramm: *Plant Physiol.*, 47, 465 (1971).
- 88) A. Sakai & S. Yoshida: *Cryobiology*, 5, 160 (1968).
- 89) P.P. Rutherford & E.W. Weston: *Phytochem.*, 7, 178 (1968).
- 90) 勾坂勝之助: 低温科学, B30, 1 (1972).
- 91) R. Howell & F.I. Collins: *Agron. J.*, 49, 593 (1957).
- 92) A.G. Marr & J.L. Ingraham: *J. Bact.*, 84, 1260 (1962).
- 93) 鬼頭 誠: 蛋白質核酸酵素, 17, 500 (1972).
- 94) K.J.I. Chalk & E. Kodicek: *Biochim. Biophys. Acta*, 50, 579 (1961).
- 95) V. A. Knivett & J. Cullen: *Biochem. J.*, 94, 36 p (1965).
- 96) C.M. Brown & A.H. Rose: *J. Bact.*, 99, 371 (1969).
- 97) S. Yamaki & I. Uritani: *Agr. Biol. Chem.*, 36, 47 (1972).
- 98) P.J.C. Kuiper: *Plant Physiol.*, 45, 684 (1970).
- 99) M.G. Kleinschmidt & V.A. McMahon: *Plant Physiol.*, 46, 290 (1970).
- 100) A.J. Fulco: *J. Biol. Chem.*, 244, 889 (1969); 245, 2985 (1970); *Biochim. Biophys. Acta*, 296, 287 (1973).
- 101) N. Nikaido: *Biochim. Biophys. Res. Commun.*, 9, 486 (1962).
- 102) A.R. Tarlov & E.P. Kennedy: *J. Biol. Chem.*, 240, 49 (1965).
- 103) 大木 操: 蛋白質核酸酵素, 16, 707 (1971).
- 104) H. Okuyama: *Biochim. Biophys. Acta*, 176, 125 (1969).
- 105) M.K. Shaw & J.L. Ingraham: *J. Bact.*, 94, 157 (1967).
- 106) W.J. Lennarz: *Ann. Rev. Biochem.*, 39, 372 (1970).
- 107) L.L. Bertsch, P.O.M. Bensen & A. Kornberg: *J. Bact.*, 98, 75 (1968).
- 108) E.D. Gerloff: *Plant Physiol.*, 41, 1280 (1966).
- 109) P.J.C. Kuiper: *Plant Physiol.*, 45, 684 (1970).
- 110) 吉田静夫: 低温科学, B27, 109, 119 (1969); B28, 63 (1970); B29, 47, 53 (1971).
- 111) J.S. Kahn & J.B. Hansen: *Plant Physiol.*, 34, 621 (1959).
- 112) A.R. Robbins & B. Rotman: *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 69, 2125 (1972).
- 113) U. Henning, G. Dennert, K. Rehn & G. Deppe: *J. Bact.*, 98, 784 (1969).
- 114) 藤野安彦: 化学と生物, 5, 514 (1967).
- 115) 坂上康雄: 低温科学, B17, 105 (1959).
- 116) 僧都 博: 低温科学, B23, 85 (1965); *Arch. Biochem. Biophys.*, 120, 344 (1967).
- 117) 竹原一郎: 低温科学, B25, 155 (1967); B27, 161 (1969).
- 118) I. Takehara & A.W. Rowe: *Cryobiology*, 8, 559 (1971).
- 119) O.J. Møller: *Exptl. Cell Res.*, 68, 347 (1971).
- 120) 竹原一郎: 低温科学, B29, 65 (1971).
- 121) 僧都 博: 低温科学, B27, 21 (1969).
- 122) 吉田静夫: 未発表.
- 123) 平山 修, 大井戸秀年: 農化, 43, 423 (1969).
- 124) M. Lieberman, C.C. Craft, W.V. Audia & M.S. Wilcox: *Plant Physiol.*, 33, 307 (1958).
- 125) L. Amar & L. Reinhold: *Plant Physiol.*, 51, 620 (1973).
- 126) M. Sato & H. Takahashi: *J. Gen. Appl. Microbiol.*, 14, 417 (1968).
- 127) D.A. Lewis: *Science*, 124, 75 (1956).
- 128) T.L. Lewis & M. Workman: *Aust. J. Biol. Sci.*, 17, 147 (1964).
- 129) S. Yamaki & I. Uritani: *Plant Physiol.*, 51, 883 (1973).
- 130) L. Dalgarno & L.M. Brit: *Biochem. J.*, 87, 586 (1963).
- 131) L. Wojtczak, K. Bogucka, M.G. Sarzala & H. Zaluska: in "Mitochondria, Structure and Function", L. Ernste & Z. Drahota eds., 17, Academic Press, London & New York, 1968, p. 79.
- 132) M.N. Ojha & G. Turian: *Arch. Microbiol.*, 62, 232

- (1968).
- 133) J.M. Lyons, T.A. Wheaton & H.K. Pratt: *Plant Physiol.*, 39, 262 (1964).
 - 134) J.M. Lyons & J.K. Raison: *Plant Physiol.*, 45, 386 (1970).
 - 135) J.K. Raison, J.M. Lyons & W. Thompson: *Arch. Biochem. Biophys.*, 142, 83 (1971).
 - 136) V. Luzzati & F. Husson: *J. Cell Biol.*, 12, 207 (1962).
 - 137) J.M. Steim, M.E. Tourtellotte, J.C. Reinert, R.N. McElhaney & R.L. Rader: *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 63, 104 (1969).
 - 138) M. Esfahani, A.R. Limbrick, S. Knutton, T. Oka & S.J. Wakil: *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 68, 3180 (1971).
 - 139) A. Shneyour, J.K. Raison & R.M. Smillee: *Biochim. Biophys. Acta*, 292, 152 (1973).
 - 140) J.K. Raison & J.M. Lyons: *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 68, 2092 (1971).
 - 141) M.A. Williams, R.C. Standcliff, L. Packer & A.D. Keith: *Biochim. Biophys. Acta*, 267, 444 (1972).
 - 142) R.A. Long, F.E. Hruska & H.D. Geser: *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 45, 167 (1971).
 - 143) C. Hitchcock & B.W. Nichols: "Plant Lipid Biochemistry", Academic Press, London & New York, 1971.
 - 144) C. Grunwald: *Plant Physiol.*, 45, 663 (1970).
 - 145) A. Ongun & J.B. Mudd: *Plant Physiol.*, 45, 255 (1970).
 - 146) J.P.F. Sellschop & S.C. Salmon: *J. Agr. Res.*, 37, 315 (1928).
 - 147) R.P. Greencia & W.J. Bramlage: *Plant Physiol.*, 47, 389 (1971).
 - 148) I.L. Eaks & L.L. Morris: *Plant Physiol.*, 31, 308 (1956).
 - 149) M.L. Ibanez: *Nature*, 201, 414 (1964); 208, 1348 (1965).
 - 150) 荒木 忠: 低温科学, B 27, 31 (1969).
 - 151) 荒木 忠: 低温科学, B 30, 23 (1972).
 - 152) T. Murata: *Physiol. Plant.*, 22, 401 (1969).
 - 153) D.E. Koeppe, L.M. Rohrbaugh, L.E. Rice & S.H. Wender: *Physiol. Plant.*, 23 258 (1970).
 - 154) D.W. Grant, N.A. Sinclair & C.H. Nash: *Can. J. Microbiol.*, 14, 1105 (1968).
 - 155) M. Lieberman, C.C. Craft & M.S. Wilcox: *Proc Amer. Soc. Hort. Sci.*, 74, 642 (1959); 杉山達夫; 文部省科学総合研究報告, 1972, p. 7.
 - 156) A. Millerd & J.R. McWilliam: *Plant Physiol.*, 43, 1967 (1968).
 - 157) J. Langridge & J.R. McWilliam: in "Thermobiology", A.H. Rose ed., Academic Press, 1967, p. 247.
 - 158) M. Toda: *Proc. Crop. Sci. Japan*, 30, 241 (1962).
 - 159) B.M. Pollock: *Plant Physiol.*, 44, 907 (1969).
 - 160) J.M. Stewart & G. Guinn: *Plant Physiol.*, 44, 605 (1969).
 - 161) W.W. Lepeschkin: *Protoplasma.*, 23, 349 (1935).
 - 162) E.B. Ward: *Can. J. Bot.*, 46, 385 (1968).
 - 163) N. Malcolm: *Biochim. Biophys. Acta*, 157, 493 (1968).
 - 164) C.H. Nash: *Can. J. Microbiol.*, 15, 339 (1969).
 - 165) S. Charlier, H. Grosjean, P. Lurquin, J. Vanhunbeck & J. Werenne: *FEBS Lett.*, 4, 239 (1969).
 - 166) H. Friedman, P. Lu & A. Rich: *Nature*, 223, 909 (1969).
 - 167) P.R. Stirr & L.W. Parks: *J. Cell. Comp. Physiol.*, 59, 109 (1962).
 - 168) M.N. Christensen: *Plant Physiol.*, 43, 743 (1968).
 - 169) W. Bartley et al. ed.: "Essays in Cell Metabolism", John Wiley & Sons, 1970, p.192 など.

日本学会事務センターからのお知らせ

「生物科学ニュース」のご案内

「生物科学ニュース」は、日本生化学会・日本植物学会・日本動物学会が、生物科学に関するインフォメーションを広く会員に知らせる目的で、共同で発行しているものです。1971年12月から月刊、B5判、約12ページで、生物科学の各領域について、国際会議、各種講演会、学術集会の案内、授賞・研究助成候補者、教官等の公募案内、学術会議ニュースなどを掲載しております。

上記三学会の会員外の方で購読を希望される方は、日本学会事務センターへお申込み下さい。

購読料:

- 1部 50円(郵税・送料別)
- 年決め 50~499名 240円
- 500名以上 200円(同上)
- 個人 900円(送料共)

「化学と生物」誌の直接購読について

財団法人 東京大学出版会

日本農芸化学会の会員外の方で、「化学と生物」誌の直接購読を希望される方は、下記あて、購読料をそえてお申込み下さい。発行の都度、直接お手許に御送付いたします。

年間購読料: 3,600円(送料共)

内訳 { 誌代 280円×12=3,360円
送料 24円×12= 288円

バックナンバー購読について

バックナンバー購読を希望される方は、下記にお申込み下さい。請求書を添えてお送りいたします。

申込先: 日本学会事務センター

東京都文京区弥生2-4-16 (〒113)
学会センタービル
電話 03(815) 1903, 振替東京 55247