

耐アルミニウム性機構に関する作物栄養学的研究

我 妻 忠 雄

(山形大学農学部土壌学・肥科学研究室)

(昭和62年9月1日受理)

Plant Nutritional Studies on the Mechanism of Aluminum Tolerance

Tadao WAGATSUMA

Laboratory of Soil Science and Fertilizer Science, Department of Agricultural Chemistry,
Yamagata University, Tsuruoka 997, Japan

(Received September 1, 1987)

山形大学紀要(農学)第10巻 第3号 別冊 別刷(昭和63年)

Reprinted from Bulletin of the Yamagata

University (*Agricultural Science*) Vol. 10 No. 3 (1988)

耐アルミニウム性機構に関する作物栄養学的研究

我 妻 忠 雄

(山形大学農学部土壌学・肥科学研究室)
(昭和62年9月1日受理)

Plant Nutritional Studies on the Mechanism of Aluminum Tolerance

Tadao WAGATSUMA

Laboratory of Soil Science and Fertilizer Science, Department of Agricultural Chemistry,
Yamagata University, Tsuruoka 997, Japan
(Received September 1, 1987)

Summary

The objective of the present study is (a) to elucidate the differential Aluminum (Al) tolerance among plant species and cultivars, (b) to discuss the correlation between Al tolerance and the mechanism of Al uptake and translocation in plants, and conclusively (c) to furnish the fundamental knowledge for the counterplan of excess Al. The results are summarized as follows.

(1) In aerobic conditions, the uptake of Al by roots is considerable in a few hr of Al treatment, and is less considerable thereafter. Most Al is deposited in cell wall.

In non-metabolic conditions, namely the treatment of several metabolic inhibitors especially chloroform gas, DNP and N₂ gas, the uptake of Al by roots increases comparing in aerobic conditions, and a large amount of Al permeates into cytoplasm.

These results suggest that the plasmalemma of root cells may behave as a barrier to passive permeation of Al into cytoplasm of root cells and the structure and function of plasmalemma may be metabolically maintained. Finally, the plants roots may possess the metabolically excluding power of Al.

(2) The mechanism of the differential Al tolerance is summarized as follows: (i) the integrity of the plasmalemma of root cells is destroyed by the respective treatments of Al and anaerobiosis, (ii) the simultaneous treatment of Al and anaerobiosis aggravates the destruction of plasmalemma, and (iii) the order of Al tolerance among plant species generally agrees with the differential Al tolerance of the plasmalemma of root cells; in plant species of the more sensitive to excess Al, the destruction of the plasmalemma of root cells extends to the more basal and the more inner parts of root; by Al treatment the number of root protoplast decreases and the plasmalemma of root cells is abnormal, shrink or is thickened.

(3) The major binding sites for Al in roots are pectic substances in cell wall, plasmalemma, TCA-soluble phosphorus compounds in cytoplasm, nucleic acids, and proteins.

At approximately pH 4, the positive correlation is recognized between root CEC and Al content of roots among plant species; the macerated and powdered root materials absorb more considerable Al than excised roots.

These results indicate that in intact roots most of the absorbed Al localizes in apoplasm and plasmalemma and that once the plasmalemma of root cells is destroyed the absorbed Al permeates into the cytoplasm of root cells and is bound with the various sites in the cytoplasm.

(4) A large amount of Al is accumulated in the cytoplasm of root tip; this means that the excluding power of Al is minimum in the plasmalemma of root tip cells. In the more basal portions, Al is localized mainly in epidermis, exodermis and endodermis, and lesser amount in the apoplasm of xylem parenchyma cells.

Each characteristic of water absorption capacity and root CEC is not correlated with the capacity of the differential Al translocation to plant tops among plant species, and Al content of roots is lower and that of tops is higher in the lower medium pH.

These results indicate that most Al is transported apoplasmically through cortex and blocked at the plasmalemma and Casparian strips of endodermis, and suggest that the capacity of the differential Al translocation to plant tops may arise from the cooperation of the structure of endodermis, namely the degree of the development of Casparian strips, root CEC and water absorption capacity.

The mechanical destruction of endodermis and the considerable high concentration of Al, namely ca. 200 ppm, in the medium destroy remarkably the plasmalemma of the cells of cortex and endodermis, and moreover the cytoplasm of these cells is filled with Al. The great translocation of Al to plant tops by mass flow is recognized when the barrier function of the plasmalemma of endodermal cells is injured with Al; in this case, the differential translocation of Al to plant tops among plant species may depend on the composite result of root CEC and water absorption capacity.

(5) The tendency of the differential Al content of plant tops among plant species is identical in any medium containing Al from the considerable low concentration to several tens ppm. Among plant species no correspondence is recognized between Al tolerance, Al accumulation characteristics in plant tops and the development of Al toxicity symptoms in plant tops. Moreover, in many plant species including buckwheat, hydrangea and Japanese radish, the Al content of which is considerably high in plant tops, Al tolerance can be explained comprehensively by the Al-excluding power of the plasmalemma of root cells. The capacity of Al translocation to plant tops and the tolerance to high concentration of Al in plant tops are independent of Al tolerance of the whole plant.

(6) In the medium containing no phosphorus, hydroxy-Al polymer ions predominate at ca. pH 4.5. Among the same concentrations of ionic Al of monomer-Al ions, AlSO_4^+ and hydroxy-Al polymer ions, the greater amount of hydroxy-Al polymer ions is absorbed by roots; K content of roots decreases considerably and the elongation of roots is remarkably inhibited. Hydroxy-Al polymer ions are conclusively the most harmful Al ion species to plant roots. The considerable toxic effect of hydroxy-Al polymer ions may be derived from the strong affinity to esteric P and carboxyl group of the plasmalemma.

(7) In the medium predominating of monomer-Al ions, Al content of roots corresponds to root CEC, but does not correspond to Al tolerance; on the other hand, in the medium predominating of hydroxy-Al polymer ions, Al content of roots does not correspond to root CEC, but corresponds to Al tolerance. These relationships are recognized in many plant species and barley cultivars growing in the medium containing different kind of N sources.

In the medium predominating of hydroxy-Al polymer ions, hydroxy-Al polymer ions excluded from the plasmalemma of root cells may precipitate in apoplasm as $\text{Al}(\text{OH})_3$. The degree of Al toxicity corresponds to the decrease in such cation content as K, Ca or Mg of roots.

In Al-tolerant plant species, as the affinity of plasmalemma of the root cells to Al ions is conclusively presumed to be weak, the least injured plasmalemma may effectively be able to exclude Al ions from the outside surface of plasmalemma to apoplasm. The first step of Al toxicity may be the binding of Al ions to the plasmalemma; as a result of binding phenomena, membrane potential of the plasmalemma may decrease, the structure of lipid bilayer of the plasmalemma may change, and the new hydrophilic channels may emerge from the plasmalemma.

(8) The difference in the changing activity of medium pH is recognized among plant species and barley cultivars. The differential Al tolerance among barley cultivars is still recognized both in the pH-ascending medium and the pH-descending medium under automatic pH controlling water culture system. The changing activity of medium pH for each plant species and barley cultivar is not correlated to Al tolerance of each plant. In conclusion, although the changing activity of medium pH affects the degree of Al toxicity, it is not the cause of the differential Al tolerance among plant species or barley cultivars.

(9) The characteristic of Al tolerance is independent of the characteristics of tolerances to low pH, low P and low bases.

目 次

第1章 緒論	3
第2章 実験方法・結果および考察	
1. 一般的な実験材料および方法	13
2. 耐 Al 性の作物種間・品種間差とその原因	15
3. Al の根への取り込み・地上部への移行	34
4. 根の Al 排除能	37
5. 根における Al の存在状態	51
6. 培地の pH が Al に対する作物の 反応に及ぼす影響	57
第3章 総合考察	71
要 約	81
引用文献	82

第1章 緒 論

酸性土壌の分布は広く、そこにおける作物の生育は不良なためにその対策技術が要望されている。しかし酸性土壌における作物生育の阻害要因の実態については未だに不明な点が多い。

酸性土壌においては、水素イオン・アルミニウム・マンガン時には鉄・銅・ニッケルなどの重金属の過剰とカルシウム・マグネシウム・カリウム・リン・モリブデンの不足、さらに土壌微生物活性の悪化が作物の生育阻害要因として指摘されている⁵⁷⁾。

Magistad⁸⁵⁾は各種土壌の土壌溶液の pH とアルミニウム(Al)濃度との関係を調べ、また硫酸・カセイソーダで人工的に土壌の pH を変えて土壌溶液の pH と Al 濃度の関係を調べた結果、pH 4.5 付近以下で急激に Al が溶出することを報告した。すなわち、pH が 4.5 付近程度に低い場合は Al 過剰が生育阻害要因のひとつとなることは確実である。

これまでの研究を総合すると酸性土壌における作物の生育低下の主要原因は Al 過剰及びそれに誘導された各種の養分欠乏と思われる。しかし、土壌中における Al の存在形態は極めて複雑であり、その溶解性が pH、リン酸の存在量等によって著しく影響を受け、また微量の Al の定量が困難であること等もあって、Al と植物との関係について、既往の研究から統一的な理解をひき出すのは困難な状況である。

そこで、Al の作物根による吸収、根より地上部への移行の機構を解明し、これらの特性と作物の耐 Al 性との関連性を明らかにする目的で本研究を行った。

すなわち、(1) 作物種間・品種間の耐 Al 性の差異、(2) Al 吸収・移行に対する培地条件の影響、(3) 根による Al 吸収機構、(4) 根の吸収座における Al の存在形態、(5) 根より地上部への Al 移行機構、の各項目について検討を加えることにした。

以下、本研究に関連のある既往の報告の概要について述べる。

1. 培地中の Al による作物の生育阻害

(1) 酸性土壌の作物生育阻害要因としての Al

Schmehl ら¹³⁶⁾は酸性土壌の生育阻害要因を水素イオン害・Al 過剰・Ca 欠乏に分離して解析した。すなわちアルファルファの生育は、(a) CaCO₃ 施用によって改善されたが、地上部の Ca 含有率と収量間には相関が認められず、(b) CaSO₄ を施用しても生育は改善されず、(c) Al を水酸化物の形で与えても生育に変化はないが、硫酸アルミニウムの形で与えると土壌溶液中及び pH 4.8 酢酸アンモニウム可溶性 Al が増え、生育が低下したことから、酸性土壌における生育不良は Al 過剰によると考えた。

Vlamiš¹⁶²⁾は上記の Schmehl らの実験で硫酸アルミニウム添加の際に土壌 pH が低下するために、水素イオン害と Al 過剰の両要因を分離し難い点に疑問を持ち実験を行い、Ca(OH)₂、NaOH、KOH のいずれで酸性を中和しても生育が改善されることから、Ca 欠乏ではなく、Al 過剰が生育不良の要因であると考えた。

出井²⁹⁾、高橋¹⁴³⁾¹⁴⁴⁾は酸性火山灰土壌における裸麦の生育阻害要因について検討し、鉍質酸性土壌では Al 過剰が生育阻害の主因であるが、火山灰土壌では塩基、特に Ca 欠乏が生育阻害の主因であると報告した。

Munns¹⁰⁵⁾は酸性土壌に栽培したアルファルファの Al 過剰・P 欠乏は大量のリン酸施用によって改善されるが、石灰施用のみでは P 欠乏を改善できないと報告した。

Tanaka ら¹⁵⁴⁾は酸性硫酸塩土壌の湛水下での水稲に対する生育阻害要因を調べ、湛水下では土壌 pH が上昇するために Al 過剰は生ぜず、P 欠乏と Fe 過剰が生育阻害要因として考えられるが、充分量の P と CaCO₃ 施用によって、正常な生育が可能であることを認めた。

Soileau ら¹⁴¹⁾は強酸性土壌におけるワタ苗の生育不良は Al 過剰と Ca・Mg の不足のいずれかであると報告した。

Long ら⁸²⁾はアメリカ南部の酸性の Atlantic Coast

Flatwoods 土壌の生育阻害要因をキビ及びエンバクを用いて検討し、作物生育を制限している主要因は耐 Al 性の弱い作物についても P 欠乏であると結論した。その場合、Al 溶液による根伸長阻害程度を検討し、キビは 16 ppm Al でも全く阻害を受けず、エンバクは 2 ppm Al で 50% の阻害を受けたので、エンバクは耐 Al 性の弱い作物と考えた。しかし、ワタは 0.5 ppm Al でも著しく阻害されるので、それに比較すればエンバクは耐 Al 性が強いといえる。すなわち彼らの実験は Al に対して比較的強い作物を供試したために、酸性土壌でも Al 過剰害を受けず、土壌の P 供給能が生育制限因子として浮かびあがったのであろう。

一方、作物の生育阻害程度を土壌の Al 飽和度と関連させて考えている報告もある。

Ragland ら¹²⁰⁾はソルガムやトウモロコシの根の生育制限因子として酸性下層土の N KCl 交換性 Al を考えた。

Kamprath⁷⁶⁾は Ultisols や Oxisols での石灰施与必要量は、ある一定の pH にすることを指標とするよりも、N KCl 交換性 Al 含量を指標とする方がよく、例えばトウモロコシは Al 飽和度を 44%、ダイズ・ワタは 20% 以下にするのに要する当量分の石灰施用を行うことによって最大収量が得られると報告した。

Fox³⁴⁾は Ultisols でのトウモロコシの生育阻害要因を解析し、土壌 pH が異なっても、Al 飽和度が 12% 以上になると子実収量が低下することを認め、酸性土壌の酸性を矯正する場合、Al 飽和度の方が土壌 pH よりも有効であると結論した。

Shoji ら¹³⁷⁾、Saigusa ら¹³³⁾は東北地方の Andosols におけるゴボウ・オオムギ・オーチャードグラス・トウモロコシの根の伸長を調査し、(a) 土壌 pH(H₂O) 4.6~5.1 の範囲において chloritized 2:1 型粘土鉱物土壌では根の伸長が抑えられるが、allophane-imogolite 土壌では抑えられず、(b) 根長と Daikuhara(1914)によって定義された交換酸度 (Y₁) とは密接な関係があり、(c) 根の伸長を阻害する“critical pH(H₂O) (限界 pH)”は chloritized 2:1 型粘土鉱物土壌では 5.0 であったが、allophane-imogolite 土壌には限界 pH が認められず、pH (H₂O) 4.6 でも根の伸長はほとんど抑制されなかったことから、酸性障害の実用的な予測には交換酸度 (Y₁) の方が適当であると結論した。

Farina ら³²⁾は Mollisols, Ultisols, Oxisols におけるトウモロコシ栽培に当たっての石灰要求量について検討

し、トウモロコシの生育は pH(H₂O) とはあまり関係がないが、Al 飽和度と対応することを示した。

田中ら¹⁵²⁾は、酸性土壌の作物生育阻害要因のこのような複雑さを整理し、主要な作物生育阻害要因は土壌 pH が非常に低い場合は土壌溶液中の高 Al 濃度であり、pH 上昇に伴い P 供給力に移行し、その移行点には耐 Al 性の差によって作物種間差が認められることを明らかにした。

なお、橋本⁵³⁾は化学肥料施肥による土壌の酸性化との関連で土壌酸性と作物生育との関係を検討し、根圏域での Ca 不足を防ぐことの重要性を指摘するとともに、ケイ酸質酸性中和資材・粗粒石灰岩類・貝殻類などの施与により、土壌 pH を絶えず 5.5 以上に維持すること、土壌の深層も中和することの必要性等について記述した。

(II) 水耕条件下における Al による生育阻害

Ligon ら⁸¹⁾は培養液中で Al と P 間で沈澱が生成することを避けるために P を含まない培養液に Al を加えた溶液と完全培養液とで交互に培養した結果、1 ppm Al ですべての作物の生育が抑制され、Al に対する耐性はオオムギ<ソルガム<トウモロコシの順に強かったと報告した。

Hortenstein⁶¹⁾はヒマワリを 0~16 ppm Al で水耕し、6 ppm Al 以上で生育が阻害され、根部 Al 含有率は Al 処理濃度の上昇で上昇したが、地上部 Al 含有率は 14~16 ppm Al 処理時にのみ上昇し、根部 Ca 含有率は根における Al の集積に伴って低下し、植物体中の B 含有率は Al 処理によって影響を受けなかったと報告した。

Foy ら³⁸⁾はワタの Al 過剰は培地 pH の上昇または P 添加によって軽減され、P 欠乏は培地中の P/Al 比 (各溶存 ppm 濃度) を 2 以上にすることによって防ぎ得ることを認めた。

Macleod ら⁸⁴⁾は培地を上下 2 部分に分け、上部は石灰施用で pH 6.5 に矯正した土壌とし、下部は培養液 (pH 4.5) でそれに 0~10 ppm Al を添加し 5 種の牧草を栽培した結果、下部の培養液に 1~2 ppm Al を添加 (溶存 Al=0.5 ppm) することによって根または植物体全体の生育が低下することを認めた。Adam ら¹⁾はワタの根の伸長と培地の Al 活量との間には密接な関係が認められると報告した。

Tanaka ら¹⁵³⁾はイネでの Al 害を検討し、培養液中の Fe 濃度・pH によって Al 害の発現程度が異なることを認め、大塚ら¹¹⁶⁾はミカンで溶存濃度 9 ppm Al で生育が

阻害されることを認めた。

Foy ら⁴³⁾はアメリカの各地で栽培されているトマト品種間には酸性土壌 (pH 4.2) に対する耐性に差があり、耐酸性が強い品種は酸性土壌で生育した場合には地上部 Al・Ca・P 含有率が低かったが、Al 含有培養液で生育した場合には地上部にそのような差が認められず根部でのみ低い傾向を示したという。Alam ら⁸⁾はオオムギの生育・無機組成に対する Al (0~16.2 ppm Al) の影響を調査し、Al 害によって特に若葉にクロロシスが発生し、茎は紫色となり、根は太く褐変し、茎葉部・根部の K・Ca・Mg・Mn 含有率は低下し、Al・Zn 含有率は上昇すると報告した。

田中ら¹⁴⁹⁾¹⁵⁰⁾¹⁵¹⁾は、多数の作物種について耐酸性を耐低 pH・耐 Al・耐 Mn 性の各耐性に解析して検討し、耐低 pH 性はアカザ科・セリ科・キク科・アブラナ科に弱いもの、イネ科・マメ科に強いものが多く、耐 Al 性はイネ科に強いもの、マメ科に中位のもの、アブラナ科・アカザ科・セリ科(キク科の多く)に弱いものが多いことを認め、もともと地上部 Ca 含有率の高いものは Al 処理後も高い傾向があり、耐 Al 性が弱かった。この結果と塩基及び P が豊富な土壌に硫酸を散布し pH 4.5 にした圃場における各種作物の耐酸性の強弱とを対応させたところ、耐酸性「中」以上の作物では耐酸性と耐 Al 性がよく一致し、耐酸性「弱」以下の作物では耐 Al 性、耐 Mn 性も弱いものが多く、これらいずれかの耐性に耐酸性は支配されると整理した。

田中ら¹⁵⁵⁾はさらに、Al-P 系水耕液での溶存 Al、溶存 P 濃度が pH によって変化すること、耐 Al 性の弱い作物(オオムギ・ビート)は Al/P 比が大きい場合には低 pH 域で Al 過剰、高 pH 域で P 欠乏が認められ、Al/P 比が小さい場合には低 pH 域で Al 過剰が同じく発生するが、高 pH 域では健全な生育を示し、そのような培地では耐 Al 性の強い作物(サイトウ・イネ)は全 pH 域で健全な生育を示すことを明らかにした。

以上のことを総合すると、実際の酸性土壌はその種類によって Al の溶解性・Ca や Mg のような塩基供給力・P 供給力にちがいがあり、またそれらの諸要因は相互に関連し合っているが、酸性土壌の作物生育阻害要因としては、Al 過剰、P 欠乏、Ca 欠乏等が主要なものであると考えられる。そしてこれらの諸要因に対する作物の生育反応には種間差、品種間差があるために作物の生育反応はそれら諸要因が総合されたものとして理解すべきである。これらの諸要因のうち、土壌溶液中の Al 濃度は

土壌 pH と直接的な対応をしているために、酸性土壌の生育阻害要因としては、Al 過剰が最も本質的なものと考えられる。

(Ⅲ) 培地中の Al の存在形態

Al イオンは酸性条件下でカチオンとして行動するが、特に培地 pH との関連で Al イオン種が複雑に変化することが知られている。

Raupach¹²³⁾¹²⁴⁾は水酸化アルミニウムの解離平衡式から Al^{3+} , $\{AlOH\}^{2+}$, $\{Al(OH)_2\}^+$ 等の単純な Al イオンの濃度を計算した。Hem ら⁵⁵⁾は 7 以下の pH で Al 溶液に $\{Al(OH_2)_6\}^{3+}$, $\{Al(OH)(OH_2)_5\}^{2+}$ のような単量体が非常に多く、OH/Al モル比 (r) = 1 以上ではこの八面体の重合化が起こり、 $r=2.0\sim 3.0$ では 10 日以上 aging で直径 $0.10\sim 0.45\ \mu$ の gibbsite のコロイド粒子 (0.1 以下の小粒子も含む) を生成し、この aging による重合化は小さな polynuclear complexes で止まらず、macromolecules やコロイド状粒子が生成されるまで進行することを認めた。

Richburg ら¹²⁹⁾は computer program で多数の平衡式を連続計算することによって多数の土壌の土壌溶液中の Al^{3+} , $\{AlOH\}^{2+}$, $\{Al_6(OH)_{15}\}^{3+}$, $\{AlSO_4\}^+$ の活量を計算した。また pH 4.7~6.0 の酸性土壌では $\{Al_6(OH)_{15}\}^{3+}$ や、これに類似した polymer が土壌溶液中では卓越していることを認め、ワタの最大収量をもたらす pH が土壌の種類によって異なるのは実際の土壌溶液中での Al (OH)₃ の activity のちがいに由来するのであろうと推定した。

Nair¹⁰⁵⁾は H と Al 以外のイオンによってイオン強度を一定にし、complex 生成 anion 非存在下で種々の pH 及び Al 濃度の水溶液中の Al イオン種を多数の化学平衡モデルを用いて Fortran program で計算した。その結果 1~27 ppm Al 程度の濃度では pH 4~7 の範囲で量的に重要なイオン種は $\{Al_7(OH)_{17}\}^{4+}$, $\{Al_{13}(OH)_{34}\}^{5+}$ であり、pH 3~4 以下の低 pH では Al^{3+} が卓越しており、1 ppm Al 以下の Al 溶液の pH 5 以上でのみ中性種 $\{Al(OH)_3\}^0$ が卓越しており、このようなモデルから多核種の重要性を強調した。

吉田¹⁷⁰⁾は土壌酸性とその測定をめぐる諸問題の総説のなかで Al イオンの解離と重合反応を整理し、塩基性 Al は酸性土壌に普通に存在するカチオン種であること、しかしこのイオンの形態・行動はなお明確でないが重要なイオン種であることを指摘している。また塩基性 Al

イオンの形態としては, Al 溶液の滴定曲線の形状その他から判断して, $\{Al(OH)_2\}^{0.5+}$ またはこれに近い組成の polymer (例えば Brosset らのいう $\{Al_6(OH)_{15}\}^{3+}$, Matijevic らのいう $\{Al_8(OH)_{20}\}^{4+}$ 等) であろうと推定するとともに, 塩基性 Al イオンの特徴として [塩基性 Al イオン→プラス荷電コロイド→プラス荷電水酸化物沈澱] の方向への重合が経時的に進行するので形態・反応は単一とは限らず安定でないことも指摘している。

Bersillon ら¹⁵⁾ は hydroxy-Al 溶液を調製し, その性質を sulfate による沈澱生成・樹脂処理・Al-ferron 発色速度によって調査し, 溶解している Al 種には少なくとも次の 4 群があると推定した。(i) High OH-Al polymers: Al 1 原子当たり 0.33 以下の正荷電残基を有し Na_2SO_4 によって急激に沈澱して非結晶性塩基性硫酸アルミニウムを生成する。(ii) Medium OH-Al polymers: 結晶性塩基性硫酸アルミニウム $Al(OH)_2 \cdot 0.22 \cdot xH_2O$ をゆっくりと生成し樹脂にはゆっくりとしか吸着されない。(iii) Low OH-Al polymers: Na_2SO_4 では沈澱せず樹脂にも急激に吸着される。(iv) Monomers: 樹脂に急激に吸着され ferron と急速に反応する。

このように hydroxy-Al やその polymer に関する研究は多数行われてきており種々の知見が集積されている。しかしながらその組成・化学的挙動はまだ不明瞭であるのみならず作物に対するそれらの作用についてはほとんど調査されていない。

2. Al の作物による吸収・体内分布

(I) 作物根の Al 吸収

Hiatt ら⁵⁸⁾ は Al と Cu とは切断根による吸収に当たって根表面またはその近くに存在する binding site で競合しているが, Cu が積極的に集積されている低 Cu 濃度域では Cu と Al との競合関係は認められないと報告した。

Clarkson⁵⁹⁾ はオオムギ切断根と根から調製した cell wall 物質の Al と P との反応について調査し, (a) whole root も cell wall 物質も同様な経時的 Al 吸収経過を示し, (b) 32℃ と 3℃ での Al 吸収量は同程度であり, (c) whole root に吸収された Al は, EDTA・2 Na ($10^{-2} M$) の 2 時間処理ではほとんど除去されないが 24 時間処理では約半分が除去され, $CaCl_2$ や $NaCl$ ($10^{-2} M$) ではほとんど除去されず, (d) cell wall 物質では HCl ($10^{-3} M$) 処理で Al が多量に除去されることから, (i) 吸収された Al の大部分は初期段階では cell wall の

adsorption site に結合しており, (ii) その site は middle lamella の polygalacturonic acid 鎖の遊離の -COOH であるが, (iii) この吸着は単純な交換反応ではなく, (iv) $\{AlOH\}^{2+}$ や $\{Al(OH)_2\}^+$ が根の遊離 -COOH による加水分解によって根あるいは細胞表面上で $Al(OH)_3$ として沈澱していると推論した。

Guerrier⁴⁶⁾⁴⁷⁾⁴⁸⁾⁴⁹⁾⁵⁰⁾ は, 生根を 0.05 N または 0.1 N HCl で数分間処理することによって溶出するカチオンを吸着, 残留するカチオンを吸収と定義したうえで, ソルガムの根を用いて調査し, (a) Al 処理は根の K・Mg, 特に Ca の吸着能を低下させ, (b) Ca 共存によって Al 吸収は低下し, (c) Al 吸収に伴って根中に当初存在した Ca は減少し, (d) Al 吸収の経時変化及び Al 処理濃度に対応した Al 吸収の変化から判断して, Al 吸収は先ず急激に起こり, その後ゆるやかに進行し, 後者の過程では Ca 放出以上に Al 吸収があることから, (e) 前者の Al 吸収は Ca 等との交換により, 後者の Al 吸収は Ca 等との交換吸収以外の様式で行われていると推定した。さらに, 耐 Al 性が弱いソラマメの根は, 耐 Al 性が強いルーピンの根の 4 倍量の Al を吸収し, 共存 Ca による Al 吸収低下が少ないことを示した。また, ソラマメ・ルーピン・ソルガムの根の K・Ca・Mg の交換吸着は Al によって阻害され, 特に Ca に対する吸着阻害が大きいが, 耐 Al 性と Al による Ca 吸着阻害の大小とは無関係であることを示した。また, Al 処理によって根の陽イオン交換容量は低下し, 交換座が不活性化すると考えた。

Huett ら⁶⁰⁾ はキャベツ・レタス・キクユグラスの切断根を用いて調査し, (a) Al 吸収 (uptake) の経時変化には, 最初の約 1 時間の急激な集積相と, それに続くゆっくりとした plasmalemma からの拡散による集積相の二相があり, (b) Al 吸収に伴う Ca 放出は最初の相では急激に行われるが次の相では極くわずかで, (c) 根部の Al には (i) Ca と交換する画分, (ii) 酸性有機酸 buffer 溶液 (22.5 mM succinic-tartaric acid + triethylamine (pH 4.5)) に可溶な画分, (iii) この buffer に不溶な画分があり, (d) DNP による Al 吸収の増大から, Al 吸収は非代謝的であり, (e) Al 吸収は pH 4.2 で pH 4.0 におけるよりも多く, これは pH 上昇による Al イオンの正味荷電密度の低下によると推察した。

(II) Al の作物体内における存在状態

McLean ら⁶⁶⁾ によると, 耐 Al 性が強い作物種ほど

hematoxylin 染色でみた根の Al 吸収が少ないという。

相見ら²⁹⁾は耐酸性を異にするコムギ品種の Al 吸収のちがいを根切片のアルミノン染色程度によって観察し、根冠細胞・先端付近の皮層細胞はともに弱い品種の方が強く染まり、また細胞質よりも核の方が強く染まることから、強い品種は弱い品種よりも細胞膜を透過して細胞内部に蓄積する Al 量が少ないので Al 害を受けにくいと推察した。

池田ら⁷¹⁾はコムギの39品種、オオムギの38品種を用いて実験を行い、(a) 根の表皮・皮層(特に外層細胞)や細胞内の原形質(特に核)がアルミノンによって強く染まり、(b) この染色程度と酸性土壌に生育させた場合の耐酸性との間には負の関係が認められることを報告した。

Fleming ら³³⁾はアルミノン染色パターンから、コムギの根における Al 集積は主根・側根の根端が最大で、主根の皮層・表皮細胞にも少量を認めた。

Rasmussen¹²²⁾は electron microprobe X-ray analyzer (EPMX) を用いてトウモロコシの根における Al の分布を調査し、(a) root surface が無傷である限り、皮層細胞内には Al は全く沈澱しておらず、表皮細胞表面に沈澱しており、(b) 根冠は Al が自由に透過でき、高濃度の Al を含有しており、(c) 根冠直後の表皮細胞層は通導組織への Al 移行を妨げず、(d) 側根が内皮・皮層・表皮を突き破る場所は、Al が侵入する部分となっており、P と Al の分布は全く同じで、Al によって P が沈澱することを示唆した。

Waisel ら¹⁶⁴⁾はインゲンとオオムギの根の皮層細胞における Al の分布を EPMX で調査し、細胞質内における Al の分布は窒素の分布と重複しており、Ca は細胞壁に多く、Al と P の分布は相互に無関係であったと報告した。

高尾ら¹⁴⁶⁾はリンゴ粗皮病の病変部を表皮・皮層柔組織・内皮に分けて EPMX で調べ、(a) 健全樹の Fe・Al・Mn は均一に分布していたが、(b) 表皮病変部は健全樹に比較して Fe・Al は10~30倍、Mn は2倍、Ca は1/3~1/6であり、(c) 皮層柔組織・内皮では Al がわずかに集積していたものの Fe・Mn はほとんど検出されなかったことから、(i) Fe・Al のような有害物質の体外への排除、あるいは(ii) 高 Fe・高 Al によって表皮の代謝系が崩されて Ca 蓄積が低下したのではないかと推論している。

Clarkson ら²⁸⁾は (a) Al・Sc・Fe はオオムギの Ca 吸収を阻害し、(b) Sc による阻害は Ca 濃度を1,000倍に

しても認められ、(c) 1 ppm 程度の Al による Ca 吸収阻害は Ca 濃度を 600 ppm に上昇させることによって防止できるが、この Ca 濃度でも根の生育は50%阻害されると報告した。

Naidoo ら¹⁰⁷⁾はインゲンとワタの根の Al 集積部位を EPMX と走査電顕を用いて調査し、根冠外側細胞の表面または内部に Al と P が沈澱しており、核・細胞質・細胞壁中で検出された主要な元素は Al・P・S・Ca で、Al が最も高濃度で存在している部位は核であって、細胞内部では核酸・膜脂質中のエステル態 P にイオン交換的に集積していると推論した。

Huett ら⁶⁶⁾はキャベツ・レタス・キクユグラスの凍結乾燥根の Al 分布をエネルギー分散型 EPMX によって調査し、(a) 3種の作物共通して、Al の最大の集積は表皮、次いで皮層であり、内皮・中心柱・皮層細胞細胞質にも Al が存在し、(b) レタス・キクユグラスでは木部柔細胞の細胞質にもわずかに検出され、(c) Al の中心柱への移行経路としては、根端分裂細胞と皮層 symplasm の両者が考えられ、(d) 表皮・皮層・中心柱の各細胞壁にも Al が存在するが表皮・皮層の Al 濃度の方が中心柱よりも著しく高いので、根の皮層細胞壁の free space が大部分の Al を吸着し、少量の Al が中心柱へと輸送されるものと考えた。

(Ⅲ) Al の吸収・移行に対する共存キレートの影響

Dekock ら³⁰⁾はカラシ・トマトによる各種キレート態金属の吸収について検討し、(a) イオン態で吸収・移行されやすい二価カチオン (Co・Ni・Zn・Cu) はキレート態にすると(特に EDTA 態) 吸収・移行が困難になり、生育に対する阻害作用が消失し、(b) イオン態では吸収・移行されにくい三価カチオン (Cr・Al・Ga・In) はキレート態の時に吸収・移行が容易になるが、生育阻害作用は消失することを見いだした。

Jones⁷⁴⁾はアルカリ性の fly-ash に存在する aluminate の害作用をオオムギ (Al 感受性)・エンドウ(中)・ビート (Al 耐性) で調査し、植物根によって生産される有機酸が Al とキレート結合すると推察した。

Rees ら¹²⁵⁾はホコガタアカザ (Al 耐性)・ホーレンソウ・オオムギ (Al 感受性) に対する $Al_2(SO_4)_3$ と Al-EDTA の作用を比較し、(a) 30 ppm 以下の Al では Al-EDTA の方が $Al_2(SO_4)_3$ よりも害作用が小さく、ホコガタアカザでは Al-EDTA 処理によってむしろ生育が良好となり P・Fe 吸収は著しく増大し、(b) オオムギの

葉の先端切断面からの Al 注入試験では、Al-EDTA の方が $Al_2(SO_4)_3$ よりも有害であることを見いだした。

Foy ら³⁰⁾は、(a) 耐 Al 性は過剰 Al 存在下での P の吸収能のちがいであり、(b) Al 含有培地に EDDHA を添加すると P の溶解度が上昇し、作物による P 吸収が増大し、Al 過剰が軽減すると推察した。

Bartlett ら¹³⁾は、(a) citrate, EDTA, 土壌有機物と complex となっている Al の溶液でトウモロコシを処理すると外観・生育・地上部要素組成とも Al 無処理のものと同様でなく、(b) イオン態 hydroxy-Al で処理すると、根が著しく障害を受け根部の生育量・Ca や Mn 含有率・地上部の生育量・P や Ca 及び Mn 含有率が低下し、(c) Al のキレート化によって地上部への Al 移行が低下すること等を認めた。またトマト・ソバ・ダイズ・オオムギ・イネのイオン態 hydroxy-Al と Al(OH)-citrate との試験でも同様の結果を得た。

Thawornwong ら¹⁵⁰⁾はイネについて、(a) 播種後18日の幼植物では 0.05~0.2ppm Al でも生育にとって有害であるが、生育後期では 2 ppm Al でも無害であり、(b) キレート態の 2 ppm Al は幼植物にとっても無害であることを認めた。

小島¹⁰⁹⁾は Al に対して極めて弱いニンジンを生試して Al 含有培養液で組織培養を行い、数十代の継代培養を繰り返した結果、Al 耐性のニンジン培養細胞を得た。この Al 耐性株は親株よりも著しく Al 含有率が低かったが、それはこの Al 耐性株がクエン酸・リンゴ酸を大量に細胞外に放出する能力によって培地の Al をキレート化し、Al を吸収しにくくしたためであろうと推定した。

以上の結果から、概して Al はキレート化されると根部に吸収されにくくなり、そのため根部の Al 害は軽減されると予想される。

3. Al 過剰の発現機構

(I) 根の形態・細胞・代謝に対する Al の作用

相見ら²⁾はタマネギ鱗片内側表皮細胞について調査した結果、Al(N/1,000以上)は原形質を凝固させ、核・細胞質の好メチルグリーン物質・核のフクシン親和性物質を減少させると報告した。Clarkson²⁷⁾はタマネギ根端の細胞分裂に対する Al やその他の三価金属イオンの影響を調査し、根端細胞の分裂像を示す細胞数が根伸長阻害度に比例して減少すると報告した。

Fleming ら³³⁾はコムギについて Al 処理(9 ppm Al, 5 日間処理)後、無 Al 培地での根系の回復経過を調査し、

耐 Al 性の強い品種では伸長が抑えられていた根端・側根がそのまま伸長を開始するのに対して、弱い品種では4日後に新しい側根が発生し10日後にはそれらが急速に生長することから、Al の害作用は根端・側根に限定されており、Al 耐性の品種では Al 処理期間中も根の分裂域の機能が維持されたと推定した。

Clarkson²⁷⁾もスカボの根の Al による伸長阻害の観察から、同様の推定を行った。

Clarkson²⁷⁾は calcifuge (嫌石灰植物)の具備すべき特性として下記の項目を挙げている；(a) 可給態 P 濃度が低い場合や根の表面の P が Al によって固定された場合にも根が生きつづける能力、(b) Ca 濃度が低い場合や Al によって Ca 吸収・移行が抑えられた場合でも生育を維持する能力、(c) Al を細胞内で無害化する特殊能力、(d) 細胞表面で Al を沈澱させることによって Al を細胞内に入らせない能力。

Henning⁵⁶⁾はコムギについて耐 Al 性が強い品種ほど、根の分裂細胞の plasmalemma が Al の侵入を制限しており、これは plasmalemma の分子的構成の違いに由来すると推定している。

最近、Hecht-Buchholz ら⁵⁴⁾は耐 Al 性の異なるオオムギ2品種の根端における Al 障害の状況を光学及び電子顕微鏡で観察し、(i) 根冠細胞の崩壊、(ii) 表皮や皮層細胞の膨張と破壊、(iii) それら細胞での plasmalemma の破壊を認め、このような変化は Ca 欠乏組織の症状と非常に類似しており、耐 Al 性の強い品種の方が根冠細胞周辺のムシゲル層生成量が多いことを認め、耐 Al 性の強い品種は plasmalemma の Al に対する抵抗性が強いと結論した。

Sampson ら¹³⁵⁾は Al 処理によって細胞分裂が停止したオオムギ根の DNA を調査し、(a) 細胞分裂が停止した場合でも DNA 合成は続くが、(b) この停止期間中に合成される高分子量の genetic DNA の塩基組成は異常で、低分子量の labile DNA の組成に類似していること、(c) labile DNA への P の取込は影響されないが、genetic DNA への P 取込は著しく減少することから、Al 障害を受けると、細胞は有糸分裂の S 期を通過できず細胞分裂阻害が起こるものと考えた。

Matsumoto ら⁸⁹⁾はアラスカエンドウの根について調査し、(a) 3 ppm Al (pH 4.5) 以上で伸長が阻害され、(b) 根に吸収された Al は表皮・根端・側根発生部位のように活発に細胞分裂している場所に集積し、(c) 細胞中では主に核・細胞壁に集積し、Al は DNA と特異的

に結合していると報告した。

Matsumoto ら⁹¹⁾はまた根に吸収された Al がペクチンと結合しているか否かについても検討し、(a) 高ペクチン含有率画分を抽出するシュウ酸アンモニウム溶液で根の全 Al の70%が抽出されるが、これはキレート作用によるものであり、(b) pectinase 消化液中に遊離した Al と uronic acid との間には量的対応関係が認められず、(c) ペーパークロマト法・ロシ電気泳動法・イオン交換樹脂法いずれにおいても量的に Al と uronic acid の対応が認められないこと等から、Al はペクチンと結合していないと結論した。

Matsumoto ら⁹²⁾はさらに、Al 処理によってアラスカエンドウの根のクロマチンの RNA 合成能が低下するのは、Al polymer が DNA の P と反応し、DNA の二重らせん間や DNA 同士を強固に結合し、DNA の鋳型活性を抑制するためであると考えている。

(II) Al 過剰と P との関連

Wright¹⁶⁸⁾、Wright ら¹⁶⁹⁾は Al を含む培養液で栽培すると根の無機態 P 含有率が上昇し、これは根に吸収された Al が P を細胞内で沈澱させるため、それによって植物体中の P は生理的に無効化されると推定した。Ragland ら¹²¹⁾も Al 処理した切断根で P 吸収が増大することを見いだした。それに対して Wallihan¹⁶⁶⁾はラジノクローバについて Al 添加・無添加条件下で実験を行い、地上部の P 含有率と生育量との関係は両条件下で同一であることから、Al の地上部における P 代謝への影響を否定した。

Rorison¹³²⁾は好石灰マメ科植物であるイガマメの切断根端における Al 吸収 (movement) は free space での吸着と推定されるが、この Al は水では溶出されないが、酸性有機酸 bufer 溶液 (22.5 mM succinic-tartaric acid + triethylamine (pH 4.5)) ではほとんど溶出し、Al 処理によって根のエステル化された P の分布割合が変化すること等から、根における Al の P に対する作用としては、water free space や Donnan free space での Al-P の沈澱生成と non-free space (細胞質) での P 代謝の阻害の両方が考えられるとした。

Clarkson²⁴⁾もオオムギについて、Al 処理で根の P 量は増大するが、そのうち無機態 P の大部分は細胞表面または free space 中で Al と沈澱したものと考えた。しかし、一方では、DNP 処理や低温条件下でもこの増大が認められ、Al 前処理根で糖リン酸への P の取込が著し

く低下し、Al-citrate によってオオムギ根の粗ミトコンドリア画分や酵母の hexokinase の糖リン酸化反応が阻害されることから、Al は細胞内(おそらくはミトコンドリア内)で hexokinase 活性を阻害し、糖リン酸化の速度を低下させると推定した。さらに Clarkson²⁴⁾は P の地上部への移行が Al 処理で低下するが、単位根重当たりの移行量は対照区と同じであることから、Al 処理は地上部への P 移行機構を阻害することはないと指摘している。

大塚¹⁵⁾は砧木を異にする接木トマト〔トマト/トマト (T/T)、トマト/ダツラ (T/D)、トマト/ナス (T/E)〕の生育・P 吸収に対する Al 処理の影響を調査し、6 ppm Al 処理で T/T の生育は著しく低下するのに対し T/D の生育は良好であり、この違いは根の耐 Al 性によって支配されると結論した。また T/D では地上部や根部の P 吸収が Al によってほとんど影響されないこと、長期間 Al 前処理を行って Al 害を起こさせた場合には地上部への P の移行が低下するが短時間の Al 前処理ではほとんど影響されないことを認めた。このことは地上部への P 移行阻害が根重低下に対応することを示すものである。

McCormick ら⁹⁵⁾は、電顕によって植物根中の Al-PO₄ 沈澱物は根端に沿ったムシゲル層・細胞間に非連続的に散在する小粒子として存在することを認めた。

Matsumoto ら⁹⁰⁾はアラスカエンドウについて P 処理が Al の根伸長阻害作用に対して保護的に作用せず、Al 処理で完全に根の伸長阻害を起こさせても、根のリン酸エステル・ヌクレオチド・フェノール抽出性核酸量に有意な変化が認められないことから、Al による根伸長阻害には P 欠乏は関与していないと結論した。

(III) Al 過剰と Ca との関連

酸性土壌では Al 過剰は Ca 欠乏を伴って発現する可能性がある。また石灰施用が酸性土壌における作物生育を改善するのは、pH の上昇、Al 濃度の低下に加えて、Ca 供給状態の改善の意味も持つ。

Rios ら¹³⁰⁾は根の伸長に対する下層域の Al・Ca 濃度の影響を調査し、根の発達は下層域の培養液に P がなくとも妨げられないが、0.4 ppm Al 存在で著しく妨げられ、上層域の砂壤土に石灰施用しても何等改善されず、200 ppm Ca を下層域培養液に共存させても Al 害は依然として観察され、0.1 ppm Al に 200 ppm Ca を共存させると Al 害は初めて除去されることを認めた。

Johnson ら⁷³⁾はコムギについて、pH 4 の場合 Al-EDTA 処理では切断根による Al の吸収及び Ca の吸収・移行の低下は認められないが、 $AlCl_3$ 処理では Al が吸収され、Ca の吸収・移行が低下し、一方 pH 6 の Al 溶液による処理では根の Al 含有率は著しく増大するが Ca 吸収の低下は全く認められないことを報告した。Munns¹⁰⁴⁾はアルファルファとサブタレニアクローバを比較し、(a) 後者は前者よりも Al 吸収が多く、耐 Al 性が強く、(b) 培地 Ca 濃度を 40 ppm から 200 ppm に増やすことによってある程度 Al 過剰が軽減され、(c) 約 5 ppm Al を含む溶液に EDTA を添加すると、両作物とも生育が改善されることを認めた。Foy ら⁴¹⁾はダイズ 2 品種について調査し、(a) 耐 Al 性に品種間差が認められ、この差は培養液中の Ca 濃度が低いほど大きく、(b) Al 存在によって両品種とも地上部・根部の Ca 含有率は低下するが、Al 感受性品種ほど低下が著しく、また葉柄首折れの発生も多いことを認めた。Lance ら⁸⁰⁾はワタについて調査し、(a) 根の Ca 吸収は 0.3 ppm Al (pH 4.8) 1 時間処理で低下し、処理時間が長くなると他の要素の吸収及び根重が低下し、(b) Al による Ca 吸収阻害は Ca 濃度を 600 ppm に上昇させると認められなくなり、(c) Al の害は Ca 含有率の低下によって plasmalemma の透過性が低下するためであろうと報告した。Rhue ら¹²⁹⁾はトウモロコシの多数品種を 0.5~2.0 mM の Ca または Mg を含む Al 含有完全培養液 (pH 4.6, 当初濃度 3 ppm P, 7 ppm Al) で生育させた結果、Ca または Mg の高濃度で Al 過剰が軽減され、品種によっては Al 過剰が全く認められなくなったことから、Al と Ca または Mg は根の同一吸収 site で競合していると推論した。

Huett ら⁶⁵⁾はキャベツ・レタス・キクユグラスに対する Al の影響を調査し、(a) キクユグラスは最も耐 Al 性が強く、Al 含有率は根部では低くはないが、地上部では低く、(b) Al 含有率は pH 4.0 よりも pH 4.6 で根部では高く、地上部では低く、(c) Al 存在下でも高 pH・高 Ca 条件 (1 ppm Al, pH 4.6, 500 ppm Ca) ではキャベツ・レタスに Al 過剰が認められず、その際根部 Al 含有率は高 pH・普通 Ca 条件 (1 ppm Al, pH 4.6, 20 ppm Ca) の場合とほぼ同程度であったが地上部 Al 含有率は低下することを報告した。

以上のことを総合すると、Al は根端の分裂細胞の DNA と特異的に結合して細胞分裂に障害を与える。そしてこの障害についての品種間差は分裂細胞の plasma-

lemma の Al に対する透過性や根冠細胞の plasmalemma の Al 抵抗性の差異に由来する可能性がある。

Al による P 吸収・移行の阻害は (a) Al と P との化学反応による沈澱生成と、(b) Al による P 代謝の阻害とが考えられる。Al は根中において free space で Al-P として沈澱し、P を不活性化する。それゆえ、P の多量施与により Al 過剰は軽減し得る。Al 処理による地上部 P 含有率の低下の原因については、P 移行機構が阻害されるというよりは、根部生育が阻害され、その結果として、P の地上部移行量が減少すると考えられる。

また Al は Ca と根の同一吸収 site で競合し合っており、そのため高濃度の Ca の共存によって Al 過剰を防止し得ると判断される。なお、Al によって地上部への Ca 移行は抑えられるが、地上部の Ca 欠乏が問題となる場合には根部の Ca 欠乏がより激しく起こると考えられるので、地上部の Ca 欠乏が直接生育低下に結びつく場合はほとんど考えられない。それゆえ、Al 過剰と Ca 欠乏の関係については根部について検討すべきである。

4. 耐 Al 性の種間・品種間差とその機構

(I) 耐 Al 性の種間・品種間差

Al に対する耐性に種間差・品種間差があることについては多くの報告がある。

Quellette ら¹¹⁹⁾は砂耕法 (pH 4.7, Al=0~20 ppm, P=145 ppm) でアルファルファの 4 品種を比較し、耐 Al 性に品種間差があることを認め、弱い品種に比べて強い品種の Al 含有率は根部で高く、莖葉部で低い傾向があると報告した。

相見ら²⁾は幼植物を各種 Al 濃度溶液で生育させ、供試作物種 (品種) を耐 Al 性によって (i) 弱いもの (N/10,000 Al で生育異常) (オオムギ・コムギ埼玉27号・レタス) (ii) 中位のもの (N/1,000~N/10,000 Al 溶液で生育が抑えられる) (コムギ赤坊主・カブ・二十日大根) (iii) 強いもの (N/100 Al 以上でのみ生育が阻害される) (トウモロコシ・カボチャ・キュウリ・イネ愛知旭) に類別し、この類別は酸性土壌条件下における生育の良否とよく一致すると報告した。

Foy ら³⁵⁾は酸性土壌でコムギ・オオムギの品種を比較し、アメリカ東部在来品種は Plains や西部のものよりも耐酸性が強いが、石灰施用によって土壌 pH を 5.8 にすると、品種間差が消失すると報告した。

Clarkson²⁵⁾は pH(H₂O) と 0.5 M NH₄NO₃ 交換性 Al の異なる土壌でヌカボ属 (*Agrostis*) の生育を比較し、耐

Al 性は *A. setaceae* で強、*A. canina* と *A. tenuis* で中、*A. stolonifera* で弱であることを認め、この種間差を Al 含有水耕液を用いた試験でも確認した。なお、耐 Al 性の弱い *A. stolonifera* は共存 Ca 濃度を高くしても Al 害を避けられず、ひげ根の細胞分裂が阻害されたが、Al-EDTA では阻害されなかった。

Foy ら³⁷⁾はインゲンマメ (*Phaseolus vulgaris* L.) (10 品種)、ライマビーン (*Phaseolus lunatus* L.) (6 品種) の酸性 Bladen 土壌 (pH 4.4) での生育及び石灰施用に対する応答を調査し、N KCl 交換性 Al と作物生育との間に密接な相関を認め、この土壌の主要な生育制限因子は過剰の Al であると考えた。さらにこれら品種間に耐 Al 性差を認め、数個の例外を除いて南部 (Florida, South Carolina, Tennessee)・東部 (New York) の在来品種が強く、中西部 (Michigan)・西部 (Idaho, California) の在来品種は弱いと報告している。Foy ら²⁰⁾はまた同様にしてアメリカのコットン・ベルトの種々の地域のワタ 14 品種の耐 Al 性を調査し、最強 3 品種は西部、最弱 3 品種は東部・Delta・西部の在来であることを認めた。

Armiger ら¹⁰⁾はダイズ 48 品種の生育を N KCl 交換性 Al 濃度の高い酸性 Bladen 土壌で調査し、耐 Al 性に品種間差のあることを認め、また低石灰施用条件でみられる葉の黄化及び葉柄首折れは、高濃度の Al によって誘導された Ca 欠乏であると報告した。

Reid ら¹²⁷⁾は N KCl 交換性 Al 濃度の高い酸性土壌 (Nason 土壌: pH=4.83, 1.85 meAl/100 g; Tatum 土壌: pH=4.50, 5.56 meAl/100 g) における冬コムギの 30 の品種・系統の生育を比較し、もどし交配の結果から耐 Al 性は遺伝的特性であることを確認した。Reid ら¹²⁸⁾はまた pH 4.8 の 4 ppm Al 含有培養液でオオムギの 30 の品種の耐 Al 性を比較した結果、酸性土壌での傾向と一致し、Al 害によって根数は増え、根長・根重は減少することを認めた。Foy ら⁴⁴⁾はコムギ品種の耐 Al 性を比較し、一般に Ohio 州在来品種の方が Indiana 州在来品種よりも強いものが多く、弱い品種の方が培養液の pH を低く維持する傾向があると報告した。

Howeler ら⁵²⁾は陸稲 980 品種・系統を集め、(i) Oxisol (pH 4.3, Bray II P=1.5 ppm, N KCl 交換性 Al=3.2 me/100 g, CEC=14 me/100 g) での圃場試験、(ii) 数段階の石灰施用区を設けた土耕試験、(iii) 水耕試験 (Al=0~30 ppm, P=2~6 ppm, Ca=0~60 ppm; pH=4.0 に維持) で大規模に選抜を行った。その結果、(a) 水耕での 30 ppm Al/3 ppm Al の相対根長 (RRL) で耐 Al

性を表示すると、耐 Al 性と酸性土壌の圃場試験の結果はよく対応し、(b) 酸性地帯から得た多くの長かん性品種は耐 Al 性が強く、新しい半わい性品種には弱いものが多いこと、(c) Al 耐性品種 (ナイジェリア産の 'OS 4' 'E 425') と Al 感受性品種 (IR 8, IR 22) の交配によって、高収性品種に Al 耐性特性を導入することができたことから、オオムギやコムギの場合と同様に、イネにおいても耐 Al 性は極く少数の遺伝子に支配されること等を認めた。

Martini ら⁸⁶⁾はブラジルの酸性土壌起原のコムギ品種 (24 品種) は耐 Al 性が強く、他の国々の酸性が弱い土壌起原のもの (アルゼンチン・ウルグアイ=9, インド=9, メキシコ=16, オーストラリア=4, 日本=7, コロンビア・エクアドル=9, ロードシア=4) は弱いことを認めた。

Lafever ら⁷⁹⁾はコムギ 43 品種・系統を用い、(i) 圃場 (pH 4.5) 試験、(ii) 0 と 8 ppm Al 含有培養液 (pH 4.6 に維持) での水耕試験を行った結果、(a) 根長・根重・根数・地上部重等は両試験で対応しており、(b) アメリカ東部の在来品種は耐 Al 性が中間的であることから、耐 Al 性の遺伝は単純ではないと結論した。

Murray ら¹⁰⁰⁾は Al 耐性品種の導入によって芝地造成を経済的に行う目的で、ケンタッキーブルーグラス 35 品種・ファインリーフフェスク 15 品種・トールフェスク 6 品種を石灰無施用酸性土壌と石灰施用土壌で土耕栽培し耐 Al 性の選抜を行った。

このように多くの作物種・品種を用い圃場・土耕・砂耕・水耕条件下に比較的簡便に耐 Al 性が判定されてきている。

これらの結果を総合すると耐 Al 性または耐酸性には種間・品種間差があることは確実と考えられる。しかし、これらの実験において土壌を用いた試験では、低 pH と Al 障害の両要因の解析が不十分であり、さらに培養液を用いた試験では pH 維持が不完全であり、Al や P の溶存濃度が不明のものが多く、植物体要素組成分析を行っていない場合が多く、得られた結果の妥当性や意義については慎重な検討がなされるべきである。

なお、上記のごとく植物は一般に Al によって生育阻害を受けるが、反対に Al が地上部に高濃度で集積し、生育がむしろ促進される植物もある。

吉井ら¹⁷²⁾は調査した 808 種のうち、77 種で Al 含有率が高かったと報告した。Yoshii¹⁷³⁾はまた硫気孔植物について試験し、ススキは最も Al を要求し 40 ppm Al 添

加で最高生育を示し、オオイトドリ・アジサイも Al 添加によって生育が促進されると報告した。

Hutchinson⁶⁸⁾は土壌・植物・動物の Al についての総説のなかで Al 集積植物名を挙げている。

Chenery²⁰⁾は果実・花の青色発現と Al 含有率との関係を調査し、青色の果実・花をつける Al 集積植物55種を双子葉類で認めた。彼はまた植物体中の Al と色素との関係を整理し²¹⁾、チャにおける葉の Al 含有率の品種間差、生育に対する Al 施用の影響等を報告している²²⁾。

Webb¹⁶⁷⁾は乾物当たり 0.1% 以上の Al 含有率のものを Al 集積植物と呼ぶこととして、調査した 1,324 種のなかで 50 種が Al 集積植物であり、それらの系統分類上の位置から判断して、この Al 集積特性は原始的形質であろうと推定した。

Hackett⁵¹⁾はコマススキ・スズメノテッポウ・ウシノケグサ・ドクムギは Al 添加によって根の生長が促進されると報告した。

Humphreys⁶⁷⁾はマツの葉の Al 含有率が同一生育場所のユーカリの葉に比べて非常に高いことを報告した。

Matsumoto⁸⁸⁾は、(a) 土壌に栽培した 10 年生のチャ苗の新葉には 600 ppm、古葉には 30,690 ppm の Al が集積しており、古葉表皮細胞壁は肥厚化し、(b) 水耕条件下では 27 ppm Al 添加で (pH 6.0 に維持) 新根の生成が促進され、その後地上部生育も増大し、上位葉では 262 ppm Al、下位葉では 1,249 ppm Al に達することを報告した。松田ら⁸⁷⁾は、(a) 5~15 ppm Al でチャの根の生育が促進され、30~90 ppm Al でも根部・地上部生育に阻害がないことを認め、(b) 培地濃度 90 ppm Al における Al 含有率は成葉では 1,800 ppm であったが、新梢では最高で 270 ppm であったと報告した。

このような Al 集積植物や、Al の作物生育に対する好影響に関する報告はこれら以外にも多数行われているが、その理由は依然として不明である。

(II) 耐 Al 性の機構

作物が培地から養分を吸収するに当たって、カチオンとアニオン間には吸収速度に差があり、また根から培地へ各種物質が放出され、その結果培地の pH が変化する。培地の pH が変化すると、そこにおける各種イオンの溶解度が変化する。例えば作物による養分吸収に伴って培地の pH が低下すると、Al 化合物がより多く溶解し、作物自らを Al 害にさらすことになる。以上の観点から、耐 Al 性の種間・品種間差が培地 pH 変化能の相

違に関連させて検討されてきた。

MacLean⁹⁶⁾は耐 Al 性の強いオオムギ品種ほど根の Al 集積が少なかったが、耐 Al 性と培地 pH 上昇能とは関連が認められなかったと報告した。

Foy⁴⁰⁾はコムギの 2 品種を比較し、(a) 耐 Al 性の弱い品種は培養液の pH を下げ、強い品種は上昇させ、(b) 酸性土壌に両品種を混植しても耐性は変化しないことから、根圏の pH 変化は根に極めて近い土壌層で起こると推論した。Foy⁴²⁾はまたコムギ・オオムギ各 2 品種を比較し、(a) Al 感受性品種は根の CEC、培地 pH 低下能が大きく、根の Al・P 含有率が高く、地上部 Ca 含有率が低いという特徴があるが、(b) 両品種を激しく通気した培養液を含む同一容器で栽培しても、耐 Al 性及び根の Al 含有率には上記の品種間差が認められたことから、耐 Al 性と培地 pH 変化能や根の Al 含有率間には単純な関係がないと報告した。

大塚¹¹⁴⁾は耐酸性の異なるオオムギ・コムギ (農林 25 号、ヒラキ)・エンバク・ライムギを比較した結果、(a) Al 溶存培養液において耐 Al 性の弱いものでは根の発達阻害・葉脈間クロロシスが発生し、培養液 pH が低下し、(b) 土壌条件下における耐酸性は水耕での耐 Al 性順位とは一致し、(c) pH 低下能と耐 Al 性との間には対応関係が存在する、(d) しかし pH を 4.2 ± 0.1 に毎日維持しても耐 Al 性の差は依然として存在することから、pH 低下能が耐 Al 性を支配しているとは考えられないと論じた。

Mugwira¹⁰⁰⁾はライコムギ・コムギ・ライムギ・オオムギを培養液 (4 ppm P, 6 ppm Al を当初含有、当初 pH = 4.8) で生育させ、その pH 変化を調査し、(a) Al 無添加培養液ではすべての作物が pH を上昇させたが、(b) Al 含有培養液の pH 変化は耐 Al 性の順位と対応したと報告した。彼ら¹⁰²⁾はライコムギ・コムギ・ライムギについて調査し、pH 変化は培養液の種類によって異なるので、耐 Al 性と培地 pH 変化との関係を調査するには特定の培養液を用いるべきであると報告した。

Mugwira¹⁰³⁾はさらに Al stress によって各種元素の吸収・移行は抑えられ、また耐 Al 性と培地 pH 変化との対応関係は弱いと報告した。Mugwira¹⁰¹⁾はさらに、(a) コムギ・ライコムギでは根の CEC が大きい品種ほど根の Al 濃度が高く、耐 Al 性が弱い、(b) 根の CEC と培地 pH 変化の間の負の関係はコムギでしか認められなかったと報告した。

茶村ら¹⁶⁾は耐酸性の弱い作物の根部では Ca・Mg・K

含有率が高く、Al 存在下では Al 含有率が高いと報告した。茶村¹⁰⁾はまた耐酸性の弱い作物ほど根の原形質は陽荷電色素によって濃く染まり、細胞質蛋白当たりの Ca・Al 吸着量は多く、Al 存在下で Al 含有率が高いことを認めた。

Vose ら¹⁶⁾は、ライグラス20品種を供試して調査した結果、根部の CEC が小さいと Al 吸収が少なく、耐 Al 性が強いと推定した。

このように耐 Al 性を培地 pH 低下能、根部 CEC との関係で解明しようとした報告が多いが、全体としてはそのような関係を確実に実証するデータは示されていない。

以上のように、作物の耐酸性には種々の側面があるが、本研究ではその中で特に耐 Al 性に注目し、水耕法によって各種作物・品種の耐 Al 性に違いがあることを明らかにするとともに、作物による Al の吸収・蓄積・移行機構を解明することによって、両者の関連性について検討し、Al 過剰に対する対策への基礎資料を提供することを目的として行ったものである。

第2章 実験方法・結果および考察

1. 一般的な実験材料および方法

(i) 使用作物種および品種

現在農家によって普通に栽培されていることおよび一定品種の種子が入手しやすいこと等を考慮して、使用した主要な作物種および品種は表1のとおりとした。ただし、入手の都合上一部の実験では()内の品種を用い

た。

なお、実験項目によってはこれら以外の作物種も供試する場合があった。

(ii) 育苗法

発芽は水道水で、一部はパーミキュライトで行った。特に根部の Al 含有率を取り扱う場合は、Al の汚染をさけつゝ均一な根を得るために水道水で発芽させた。水道水発芽の際は種子を水道水で数回洗浄後、30℃で通気下に半日～1日間吸水させた後、ポリプロピレン製13l容器に水道水を満たし、その上のポリプロピレン製網の上にサラン網を敷いた上に播種し、通気下に30℃で発芽させた。発芽後の苗はガラス室に移し、適当な大きさになるまで1～2週間育苗した。パーミキュライト発芽の際はガラス室で直接パーミキュライトに播種し、水道水を与えて育苗した。

(iii) 使用培養液組成・栽培法

適当な大きさに生育した幼植物を水耕用培養液槽に移植した。標準培養液の組成は表2のとおりである。水耕培養槽は54l容ポリプロピレン製容器で、そのフタに24個の直径約3cmの円形の穴を開け、その穴に約10cm長の円筒形の塩化ビニル製パイプを差し込み、ソフランで苗をおさえて各パイプに固定して栽培した。

各槽での栽培株数は供試作物の大きさ、実験目的等によって適宜決めた。

Al 吸収実験への供試の際には、この塩化ビニル製パ

表1 使用作物種および品種

種	学名	品 種
イ	ネ <i>Oryza sativa</i> L.	ササニシキ, (キヨニシキ)
エン	バク <i>Avena sativa</i> L.	前進
オオ	ムギ <i>Hordeum vulgare</i> L.	ベンケイ, (会津ハダカ3号, 東北皮15号)
コム	ギ <i>Triticum aestivum</i> L.	農林61号, (花笠)
トウ	モロコシ <i>Zea mays</i> L.	GCB-T 51, (TC 5号)
エン	ドウ <i>Pisum sativum</i> L.	絹ザヤ
ダイ	ズ <i>Glycine max</i> Merr.	奥原1号
キュウ	リ <i>Cucumis sativus</i> L.	四葉
ゴ	ボウ <i>Arctium lappa</i> L.	滝野川三年
シュン	ギク <i>Chrysanthemum coronarium</i> L.	F1
ソ	バ <i>Fagopyrum esculentum</i> Moench	信州1号, (山形在来)
ダイ	コン <i>Raphanus sativus</i> L. (daikon group)	春蒔美濃早生
ト	マト <i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	米寿, (ひかり)

表2 使用した標準培養液の組成

元素	濃度 (ppm)	使用試薬
NO ₃ -N	40	NaNO ₃ , NH ₄ NO ₃
NH ₄ -N	20	NH ₄ NO ₃
P	8	Na ₂ HPO ₄ · 12 H ₂ O
K	60	K ₂ SO ₄
Ca	80	CaCl ₂ · 2 H ₂ O
Mg	40	MgSO ₄ · 7 H ₂ O
Mn	1	MnSO ₄ · 4~5 H ₂ O
Fe	2	FeSO ₄ · 7 H ₂ O
Cu	0.01	CuSO ₄ · 5 H ₂ O
Mo	0.005	(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄ · 4 H ₂ O
B	0.4	H ₃ BO ₃
Zn	0.2	ZnSO ₄ · 7 H ₂ O

イブからゆっくりと根を抜き取ることによって無傷の根を有する植物が得られ、また1リットルの三角フラスコへの移動の際の損傷も防ぐことができるとともに、栽培中の各苗の根のからみ合いも最小限に抑えることができた。培養液への通気はコンプレッサーで適宜行い、pHは5 N H₂SO₄と5 N NaOHで5.4付近に維持した。培養液の更新は1週間毎に行った。

(iv) 使用 Al 塩

通常は AlCl₃ · 6 H₂O を使用したが、一部の試験では Al₂(SO₄)₃ · 16~18 H₂O を使用した。但し、同一の試験系で両塩を混合したり、両塩をばらばらに使用することはなかった。

(v) Al 吸収実験方法

実験に植物個体を使用する場合は、約1ヶ月間完全培養液で前培養後、根部を脱塩水(または一部水道水)に一定時間浸して洗浄後に、所定濃度の Al 溶液の入った1リットル三角フラスコに移した。尚、この三角フラスコは予め約1日間ガラス室に放置し水温を室温近くに上昇させておいた。吸収実験中の pH 変化は稀酸あるいは稀アルカリ溶液で適宜調節し、所定の pH を維持した。通常の吸収期間は2日間とし、晴天下にガラス室で行った。昼間はコンプレッサーから脱塩水中を通過させた清浄な空気を送った。

切断根の場合、通常の吸収実験は水道水の入ったポリプロピレン製容器上のサラン網上で「育苗法」の場合と同様にして発芽させたが、種子は厚播きにした。発芽約

一週間後の苗の根をカミソリで切除し、数 cm の長さに切断し水道水・脱塩水で洗浄後、25~30℃に液温が維持された Al 溶液中に投入した。通常は 500 ml Al 溶液当たり 0.05 g 乾重相当量程度の新鮮な根を用いた。溶液の pH は適宜調節したが pH 変化は微小であった。Al 溶液には通気区ではコンプレッサーから脱塩水を通過させた清浄な空気を送り、5 mM になる様に glucose を添加した。N₂ ガス区ではボンベからの N₂ ガスを新しく調製したピロガロール-KOH 混合液、脱塩水の各洗気ビンを通過させて用いた。切断根は一部直接三角フラスコに投入したが、大部分の実験ではミシンで多数の孔を開けたチャック付きポリエチレン製袋に入れた後に三角フラスコに投入した。処理の際の Al 濃度及び pH は各実験毎に示した。

(vi) 植物体試料調製・分析法

植物体は地上部・根部に分け地上部は稀釈洗剤水・水道水・脱塩水の順に、根部は水道水・脱塩水の順に洗浄し、70℃前後の通風乾燥器で2日間乾燥させた。乾燥後の試料はステンレス製粉碎機で粉碎した。各粉碎試料を 50 ml 容ケルダール分解フラスコに地上部は 0.6 g、根部は 0.2 g を秤取し、60% HClO₄・濃 HNO₃(3:5 vol 比) 15 ml あるいは 8 ml を加え、最初弱火で分解し、最後に強熱し殆ど乾固させ過剰の HClO₄ を追い出した。その後 6 N HCl 5 ml を加え加熱して析出した塩を溶解後、NO.6東洋ろ紙でろ過後、50 ml に定容した。尚、6 N HCl による溶解処理の際に不溶性の Mn 酸化物が稀に認められる場合には、特級 H₂O₂ を数滴加えることによって完全に溶解させた。定容後の試料原液の適量を用い、Al, P は夫々アルミノン法、モリブデンブルー法にて比色定量を行った。尚、アルミノン法に用いるアルミノンは一部の場を除外して Eastman Kodak 社製のものがであった。K, Ca, Mg, Fe, Mn は原液を適宜稀釈し、最終的に 1,000 ppm La を含む 0.6 N HCl 溶液にして原子吸光法によって測定した。

(vii) Al イオン種分析法

試料溶液中の Al イオン種の分析には改良フェロン法と 8-quinolinolate 法とが用いられているが、前者の方が簡便で満足のいく結果を与えるので前者を用いた。試料溶液を membrane filter (Toyo, TM-5, 0.1 μ 孔径) で3回ろ過し、25 ml 以内を採取し、ferron-orthophenanthroline 試薬 7 ml を加えて混合した後、少なくとも

4分以内に2 ml $\text{NH}_2\text{OH} \cdot \text{HCl}$ を加えてすばやく混合し、 $\text{NH}_2\text{OH} \cdot \text{HCl}$ 添加後の時間の経過を追って370 nmでの吸光度を測定した。測定は最初の1時間は3~4分の間隔で、以後はより長い間隔で行い、2時間程度測定を続け、横軸にはほぼ平行な部分を外そうした縦軸との交点の濃度を $\{[\text{monomer イオン}] + [\text{polymer イオン}]\}$ とし、測定開始時の曲線を外そうした縦軸との交点(すなわち0分後)の濃度を $[\text{monomer イオン}]$ とした。但し、この測定開始時の曲線の外そうは不正確さを伴うので、初期の数十分間が一次反応であるという性質を利用して、時間(t)と $-\log(C-x)$ (ここでCはt分後の前述の $\{[\text{monomer イオン}] + [\text{polymer イオン}]\}$ 濃度、xはt分後の実測濃度)との直線式に変換し、計算によって $[\text{monomer イオン}]$ 濃度を求めた¹⁴⁰⁾。

(viii) その他の分析法

培養液の $\text{NH}_4\text{-N}$ は予めpHを5.0付近とした後にネスラー法を適用した。 $\text{NO}_3\text{-N}$ は適宜に稀釈した $\text{NO}_3\text{-N}$ を含まない培養液をブランクとして、225 nm波長によってUV吸光度を測定した。

乾燥粉末根のCECの測定は位田らの方法⁷²⁾に準じて以下のように行った。すなわち、洗浄、乾燥、粉碎後60メッシュ(一部は32メッシュ)のふるいを通過させた粉末根の0.20 gに0.5 N HCl 40 mlを注ぎ3時間時々振りながらインキュベート後、ろ過(NO_3 ろ紙)し、ろ紙上の粉末根をClの反応がなくなる迄水洗した。これをことごとくpH 7.0、0.2 N 酢酸カルシウム溶液(少量の CaCl_2 を添加) 80 ml中へ移し、3時間時々振りながらインキュベートし、ろ過後の粉末根を水洗し(Cl-free)、最後にこれをことごとく0.05 N HCl 50 ml中へ移し、時々振りながら3時間インキュベート後のろ過液中のCaを1,000 ppm La存在下に原子吸光法で測定し、100 g乾物当たりのme数で表示した。尚、根のCECに及ぼすpHの影響を調査する際には、粉末根のCa飽和に用いる0.2 N 酢酸カルシウムのpHを予め稀HClで3.5, 4.5, 5.5及び6.5に調節しておいた。

(ix) 用語の定義

これまでの研究報告では根へのAlの取り込みや地上部への移行に関して、様々な用語の相違が見受けられる。また、Alイオンは化学的挙動が交換吸着、沈澱、リン酸との化合物の生成、キレート結合等多くの反応に係わるという特徴を持っている。

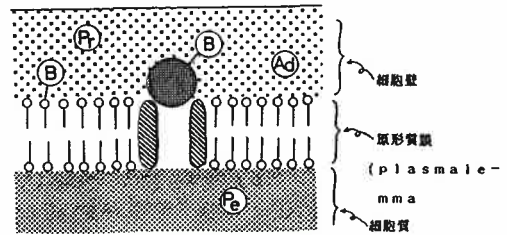


図1 根各部分におけるAlの存在様式

それゆえ、本論文では混乱を避けるために使用する用語を統一し、以下のように定義した。なお、排除能、各反応機構の詳細な説明は該当箇所に記載した。また説明の都合上、結合する相手または存在場所ごとにAlを図1のごとく分けることとした。

吸着(Ad; adsorbed) Al: 細胞壁のペクチン等のCEC siteに存在するAl。

結合(B; bound) Al: plasmalemmaの蛋白質のカルボキシル基やリン脂質のリン酸基等と結合しているAl。

沈積(Pr; precipitated) Al: 細胞壁のcellulose matrix中に存在する $\text{Al}(\text{OH})_3$ 、リン酸アルミニウム等。

侵入(Pe; permeated) Al: plasmalemmaを通過して細胞質中に存在するAl。

取り込み(Ab; absorbed) Al: Ad, B, Pr, Peの総和。

Al移行性(Al translocation ratio): 地上部のAl含有率(T)/根部のAl含有率(R)。正確には $\{[\text{地上部重}(W_t) \times T] + [\text{根部重}(W_r) \times R]\} / W_r \times R$ であるが、同一作物種の場合、生育量が無視し得るほど短期間のAl処理条件では常に W_t/W_r は一定であって、計算上は T/R のみが変数となるので、 T/R はAl移行性を表している。また、種間差を取り扱う場合は W_t/W_r には種間差が存在するので、 T/R は正確にはAl移行性を表さない。しかしながら、 W_t は W_r の数倍程度であるのに対して、 T は R の数十分の1でかつ種間差も著しいので、 T/R はAl移行性の種間比較の場合にも、およその目安となり得る。

Al集積性(Al accumulation): 地上部のAl含有率(T)。したがって、Tが同一の値であればAl集積性は等しいが、その際Rが小さい程Al移行性は大きい。

2. 耐Al性の作物種間・品種間差とその原因

これまで、水耕条件下で各種作物・品種の耐Al性の比較に関して多数の調査がなされてきたが、これを整理すると耐Al性相違をもたらす原因は、以下の4項目に

まとめられる。すなわち、(1) Ca・Mg・Fe・P 等の養分の吸収特性、(2) Al の吸収特性、(3) 培地 pH 変化能、(4) 地上部への Al 集積特性および Al 過剰症の発現の有無、である。

そこで本節では、多数の作物種・品種のなかから耐 Al 性の異なる幾つかのものを選び、それらについて (1)~(4) の諸特性を調査し、それらの相互関連性を総合的に比較検討することとした。

2-1 作物種・品種間の耐 Al 性の比較

実験方法

(1) 作物種間の耐 Al 性の比較

ソバ・ダイコン・イネ・トウモロコシ・キュウリ・オオムギ・ダイズ・トマト・シュンギク・ゴボウ・エンドウの苗を 40 ppm P を含む標準培養液に移植し、約 1 週間培養後、標準培養液から P のみを除いた培養液 54 l を含む容器に各作物 3 個体計 12~15 個体を移し、(i) 対照系列 (-P 培養液) と (ii) Al 系列 (-P 培養液に 6 ppm Al を加えた) を設け、両系列をさらに pH 3.3~6.0 に調整した 5~6 段階の区に分けた。

実験は 2~3 反復で約 1 ヶ月間培養を行った。実験終了後、各区についてそれぞれの区のうち平均的な生長をした 4 または 7 個体について乾物重、要素組成を測定した。

なお、本処理期間中にトウモロコシの下葉に P 欠症状の発生を認めたので、pH 5.3 の 24 ppm P のみを含む培養液に移して 3 日間培養し P を補給した。各区の pH は毎日それぞれ設定 pH に調節したので、pH 変動は小さかった。培養液は 1 週間毎に更新し、更新直前および更

新直後に培養液を採取して、No.2 のろ紙でろ過後、ろ液の分析を行った (両培養ろ液の要素濃度の差は微小であった)。各種作物の耐 Al 性は [Al 系列乾物重]/[対照系列乾物重] の比で示した。

(2) オオムギ・ダイズ・トマト品種間の耐 Al 性の比較

オオムギ 15 品種・ダイズ 12 品種・トマト 19 品種の苗を各 13 個体ずつ標準培養液を加えた 54 l 容水槽に移植し、およそ 2 週間前培養後オオムギは約 1 ヶ月間、ダイズは 2 週間、トマトは 25 日間本処理を行った。

なお、ここで供試した 3 作物の耐 Al 性はオオムギで弱く、ダイズで比較的強く、トマトで比較的弱く¹⁴⁾、したがって広い範囲の耐 Al 性の種が包括されていたと考えて良い。

オオムギについては、(i) 標準区 (pH 5.3, 8 ppm P)、(ii) 低 pH 区 (pH 4.5, 8 ppm P)、(iii) 低 P 区 (pH 5.3, Al 区と同一のろ液 P 濃度になるように毎日 Al 区と P 区のろ液を分析し、P を補給した。しかし実際には Al 区よりやや低い P 濃度で経過)、(iv) 低 P・低 pH 区 (pH 4.5, P 濃度については低 P 区と同じ)、(v) Al 区 (pH 4.5, 15 ppm P の添加によってろ液の平均 Al 濃度は約 1.5 ppm, P 濃度は 0.2 ppm 程度であった) の 5 区を設け、3 連制で処理を行った。pH は毎日調節し、1 週間毎に培養液を交換した。

ダイズおよびトマトについては、(i) 標準区 (pH 5.3)、(ii) 低 pH 区 (pH 4.3)、(iii) 低 P 区 (pH 5.3)、(iv) 低 P・低 pH 区 (pH 4.3)、(v) Al 区 (pH 4.3) の 5 区を設け、管理方法はオオムギの場合と同じにした。なお、こ

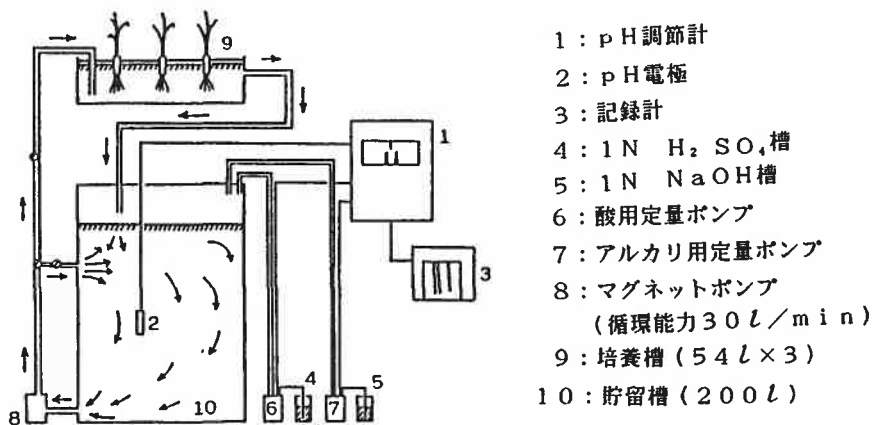


図2 自動 pH 維持循環培養装置の概要

これらの作物はオオムギに比較して生育速度が大きいいため、生育後半には低P区の溶存P濃度の維持は極めて困難であった。またトマトの収穫は本処理10日後と25日後の2回行った。

なお、本処理開始時にも試料を採取し乾物重を測定し、本処理終了時の乾物重量からこの値を差し引いて乾物生育量を算出した。そして、[Al区の生育量]/[低P・低pH区の生育量]を耐Al性とした。なお、以後の実験においても耐Al性は同様の方法で表示した。

(3) 窒素源を異にする培地におけるオオムギ品種間の耐Al性の比較

本実験には自動pH維持循環培養装置(図2)を用いた。この装置は森次ら⁹⁹⁾の用いた装置を大型化したものである。

オオムギ5品種の苗を培養槽3槽(各54l)に移植し、貯留槽(200l)から絶えずポンプ(イワキ・マグネットポンプMD-100, 循環能力30l/分)によって処理培養液を供給した。また培養槽中の培養液はオーバーフローによって貯留槽に返され、またポンプ・アップされた貯留槽中の培養液の一部はバルブ調節によって貯留槽に戻され、貯留槽中の培養液の攪はんも絶えず行われるようにした。貯留槽中にセットされた電極(保持器HEI-101A, 中継器HRB-A, 電極GST-338, TOA製)はpH調節計(TOA, HIC-4)に連結し、この信号が1N H₂SO₄または1N NaOHの入った定量ポンプ(イワキ, EP-A 15 pHまたはEP-A 15 pC)に送られ、一定のpHが維持されるようにした。移植直後1週間はpH 5.3の標準培養液

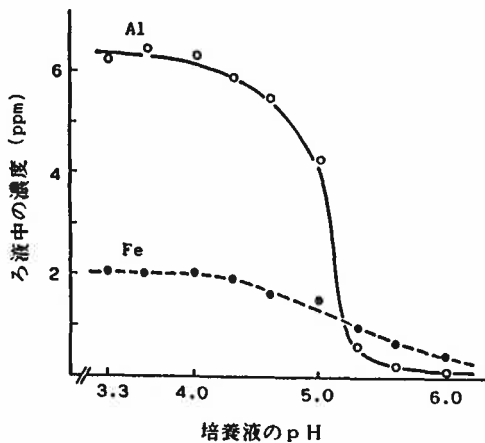


図3 培養液のろ液中のAlとFe濃度に対する培地pHの影響

で生育させた。そして、本処理開始直前に、各品種毎に数株ずつ採取し、乾燥・秤量した。

本処理は、(i) NH₄NO₃, (ii) NaNO₃, (iii) (NH₄)₂SO₄の3系列とし、各窒素源系列毎に、(a) 標準区(pH 5.3, 約6 ppm Pを含む標準培養液), (b) 低P・低pH区(pH 4.5, Al区の水のP濃度と等しくなるように毎日Pを添加), (c) Al区(pH 4.5, 10 ppm Pと15 ppm Alを含む培養液)の3区を設けた。各区毎に培養槽を3槽設け、各槽にそれぞれの品種を2株ずつ植え、結局6連制で処理を行った。培養液は1週間毎に交換し、約25日間処理を継続した。

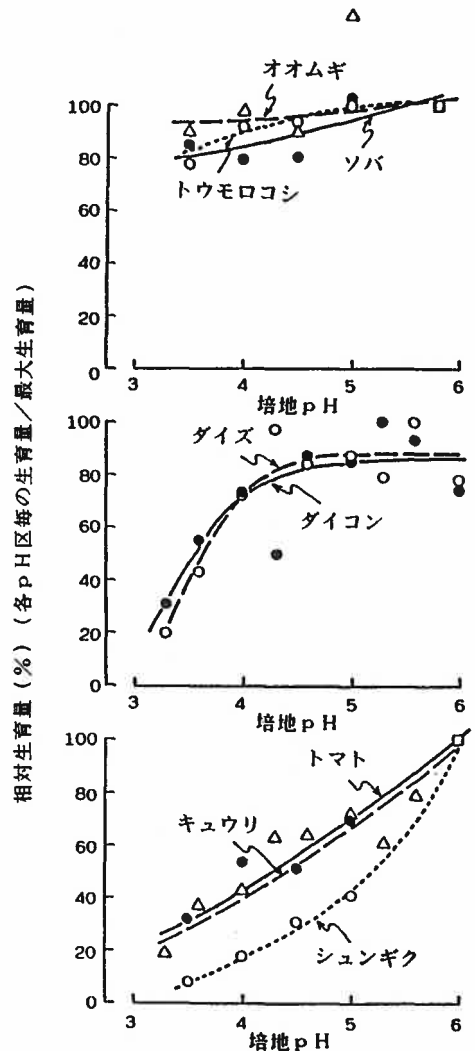


図4 対照系列における各種作物の相対生育に対する培地pHの影響

実験結果

(1) 作物種間の耐 Al 性の比較

培養液中の溶存 Al・Fe 濃度に対する培地 pH の影響を図3に示した。この濃度はいずれの生育時期においても同じであった。

培養液中の溶存 Fe 濃度は pH4 以上で pH の上昇に伴い徐々に低下した。溶存 Al 濃度も同様に pH4 以上で低下し始め、特に pH5 以上で急激に低下し、pH6.0 では極めて低濃度であった。

対照系列の pH と生育量の関係(図4)から作物は次の三群に分類される。すなわち、(i) pH が低下しても生育低下がほとんど認められないもの(ソバ・オオムギ・トウモロコシ)、(ii) pH がおよそ4以下になった場合に急激に生育が低下するもの(ダイコン・ダイズ)、(iii) pH の低下に伴ってほぼ直線的に生育が低下するもの(トマト・キュウリ・シュンギク)。

一方、Al 系列での各種作物の生育を対照系列と対比すると(図5)、耐低 pH 性の弱いシュンギク・ダイズ・ダイコン・キュウリは、Al 系列では低 pH 条件でむしろ対照系列に匹敵あるいはそれ以上の生育を示した。トマトは耐低 pH 性が弱く、また Al 系列の生育も悪かった。オオムギは耐低 pH 性は強かったが、Al 系列の生

育は悪かった。トウモロコシは耐低 pH 性は強かったが、Al 系列での生育は pH4.5 付近で最低で、それ以下の低 pH で生育が良好であった。ソバは Al 系列での生育はいかなる pH でも良く、特に pH4.5 付近で良好であった。

以上のように、Al 系列での生育は培地 pH によって影響を受け、またその影響は作物種間で異なっている。結局、pH4.5 付近における耐 Al 性順位は、ソバ>シュンギク・ダイズ・ダイコン>キュウリ>トマト・オオムギ・トウモロコシと判定される。

イネ・ゴボウ・エンドウの耐 Al 性(表3)は、イネで極めて強く、エンドウで弱く、ゴボウで極めて弱い。

以上を一括すると、耐 Al 性順位は、イネ・ソバ(最強)>シュンギク・ダイズ・ダイコン(強)>キュウリ(中)>トマト・オオムギ・トウモロコシ・エンドウ(弱)>ゴボウ(最弱)であった。

(2) オオムギ・ダイズ・トマト品種間の耐 Al 性の比較

オオムギ品種の場合、耐 Al 性値は175~41の範囲にあり、ドリル・ミノリ・東北皮14号は強、東北皮15号・ペンケイ・キノメ・東北皮16号は中、ザオウ・ハガネ・バ

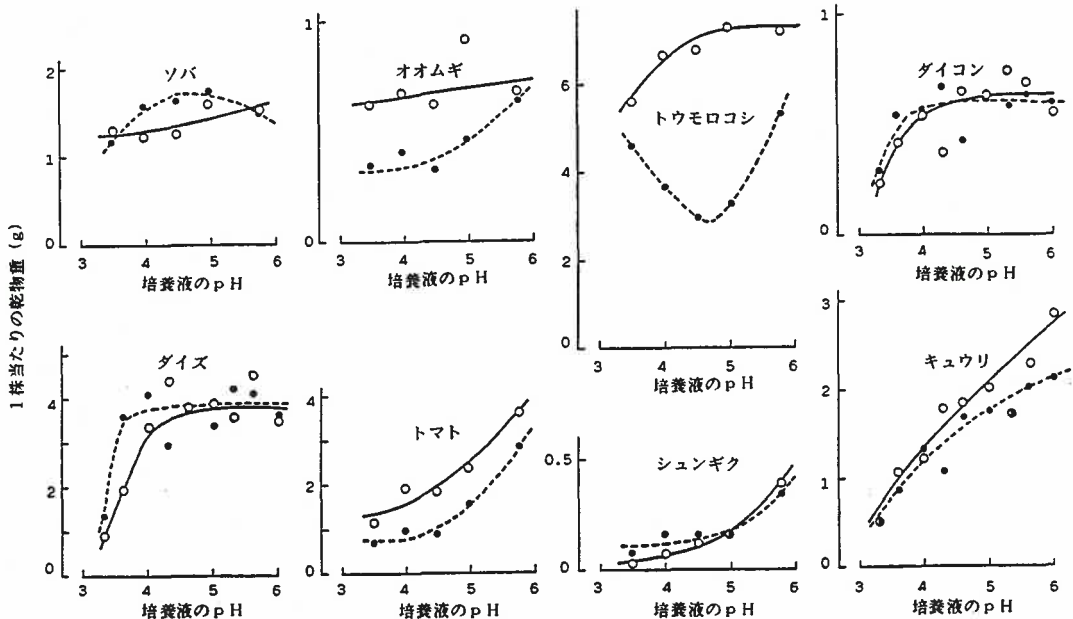


図5 6 ppm Al 添加および無添加培養液における各種作物の生育に対する培地 pH の影響
○—○対照系列 ●.....●Al 系列 (すべての培養液は P 以外の全養分を含んでいる)

表3 イネ, オオムギ, ゴボウ, エンドウの耐 Al 性の比較 (補足実験)

区	部位	一株乾物重 (g)			
		イネ	オオムギ	ゴボウ	エンドウ
対照区	地上部	0.820	6.02	2.40	0.85
	根部	0.315	1.95	1.50	0.2
Al 区	地上部	0.858 (105)	2.34 (39)	0.01 (0.6)	0.35 (41)
	根部	0.272 (86)	0.59 (30)	0.09 (6)	0.1 (50)

()内は、対照区を100とした時の比率

イネ：Pのみを含まない培養液 (pH 4.0) を対照区とし、対照区に 50 ppm Al を添加した培養液 (pH 4.0) を Al 区とし、10日間毎日 pH を維持しつつ栽培した。

エンドウ：同上の対照区 (pH 4.0) と、溶存 Al 濃度 3.7 ppm の Al 区 (pH 4.0) とで、1ヶ月間毎日 pH を維持しつつ栽培した。

オオムギ、ゴボウ：同上の対照区 (ただし、pH 4.6) と、溶存 Al 濃度 3~5 ppm の Al 区 (pH 4.6) とで、1ヶ月間自動 pH 維持循環培養装置 (2-1-1~(3)参照) で栽培した。

表4 供試オオムギ, ダイズ, トマト品種の耐 Al 性のまとめ

	オオムギ	ダイズ	トマト
強	ドリル (175)	白山寺 (207)	VF-36 (143)
	ミノリ (134)	遠四軒 (197)	Early pink (107)
	東北皮14号 (120)	オクシロメ (136)	#22 (88)
	ショウキ (107)	庭豆 (130)	小塩 (82)
	リクゼン (100)	オバコヒカリ (120)	Ponderosa (69)
	東北皮15号 (90)		Stupice (63)
	ベンケイ (82)	十勝長葉 (105)	珠玉 (63)
	キノメ (72)	陸羽16号 (104)	Stone (61)
	東北皮16号 (72)	農林1号 (75)	清州2号 (43)
	会津4号 (65)	ライデン (59)	松戸ボンデ
	会津1号 (64)	多福 (57)	ローサ (36)
	ザオウ (58)		世界一 (35)
	ハガネ (57)		Stella (20)
	パンダイハダカ (54)		New globe (9)
弱	ハヤチネ (41)		

()内の数字は耐 Al 性値を示す。トマトは処理10日後のもの。

ンダイハダカ・ハヤチネは弱である (表4)。ダイズでは、耐 Al 性値は 207~57 の範囲にあり、白山寺・遠四軒は強、十勝長葉・陸羽16号は中、ライデン・多福は弱である。トマトでは、耐 Al 性値は 143~9 の範囲にあり、VF-36・Early pink・#22は強、珠玉・Stupice・Stone は中、世界一・Stella・New globe は弱であった。

(3) 窒素源を異にする培地におけるオオムギ品種間の耐 Al 性の比較

栽培期間中の培養液 pH 変化のうちで最も変動幅の大きい場合の例を図6に示した。いずれの窒素源処理の場合も、pH 変化は標準区で大きく、Al 区で小さかった。結果として、標準区では pH 0.2、Al 区では pH 0.1 以内の変動に制御することができた。また NO₃ 処理では培地 pH が上昇し、NH₄ 処理および NH₄NO₃ 処理ではともに下降した。

培養液の P・Al 濃度の栽培期間中の平均値を表5に示した。Al は標準区、低P・低pH区で 0.05 ppm 程度であり、Al 区は 1.5~2.1 ppm の範囲にあった。P は Al 区で 0.2~0.6 ppm の範囲で、低P・低pH区は毎日 Al 区のろ液 P 濃度を測定し不足分の倍量の P を補給しても1日後には 0.2 ppm 以下となり、結果としては Al 区よりも低濃度で推移した。

標準区の生育はほぼ順調であった。一方、Al 区では処理開始後1週間程度で根端に特徴的な Al 過剰症が観察され、その後葉色が黄褐色を呈し、下葉ほどその症状は著しく、また NH₄ 処理の場合はさらに黄化や亀裂も部分的に観察された。

標準・NH₄NO₃ 区の値を100として、各区の相対値を比較すると、乾物収量はいずれの窒素源処理も、低P・低pH区では根部と地上部の生育低下が対応していたが、Al 区では根部の生育低下が地上部の生育低下より著しかった。また NH₄NO₃ 処理は他の窒素源処理の場合よりも生育絶対量は大きかったが、標準区と比較した低P・低pH区および Al 区の根部での生育低下が著しかった。

各品種の耐 Al 性値およびそれらの窒素源処理間での関係を表6に示した。耐 Al 性はドリルで最も強く、ハヤチネで最も弱く、前項の結果と一致していた。耐 Al 性の値は全植物体でみると 42~116 の範囲にあり変動幅は NH₄ 処理で最大であり、NH₄NO₃ 処理で最小であった。根部の耐 Al 性はいずれの窒素源処理でも同一の傾向を示し、地上部および全植物体では NO₃ 処理と NH₄

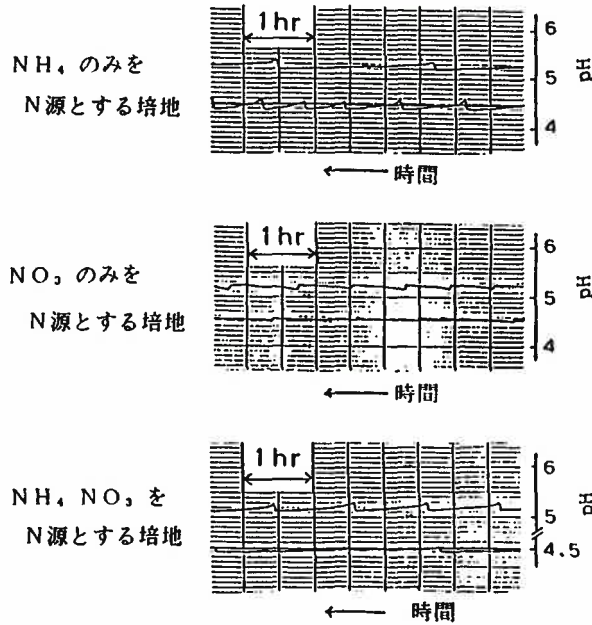


図6 本処理期間中の各培地の pH 変動の一例 (pH 5.2~5.4 の線は標準区, pH 4.5 のほゞ一定値をとっている線は Al 区, pH 4.5 付近で変動している線は低 P・低 pH 区. いずれも変動の最も顕著な場合を示している)

表5 各培養液ろ液の P および Al 濃度の平均値

培地の N 源形態	P 濃 度 (ppm)			Al 濃 度 (ppm)		
	標準区	低 P・低 pH 区	Al 区	標準区	低 P・低 pH 区	Al 区
NH_4NO_3	4.8	0.18	0.61	0.05	0.05	2.1
NO_3	6.5	0.16	0.21	0.04	0.05	1.5
NH_4	5.6	0.19	0.29	0.03	0.05	1.9

表6 各種培地におけるオオムギ品種の耐 Al 性およびそれらの相互関係

品 種 名	根 部			地 上 部			全 植 物 体		
	NO_3	NH_4	NH_4NO_3	NO_3	NH_4	NH_4NO_3	NO_3	NH_4	NH_4NO_3
ド リ ル	80	113	59	121	116	69	112	116	66
バ ン ダ イ	53	67	45	126	98	91	98	92	75
ザ オ ウ	61	46	48	93	40	57	84	42	55
ベ ン ケ イ	42	34	42	82	47	109	71	44	84
ハ ヤ チ ネ	53	36	41	85	58	93	76	53	76
	0.876(*) 0.928*			0.902* -0.132			0.942* -0.080		
	0.945*(*)			-0.309			-0.400		

処理は同一の傾向であったが、 NH_4NO_3 処理の場合だけは耐性傾向が異なっていた。

2—2 各種作物・品種の耐 Al 性と養分・Al の吸収特性との関係

実験方法

各種作物の耐 Al 性と養分・Al の吸収特性との関係は 2—1 の(1) の実験試料について、品種の耐 Al 性と養分・Al の吸収特性との関係は 2—1 の(2) の実験の試料について、また、窒素源を異にする培地におけるオオムギ品種の耐 Al 性と養分・Al の吸収特性との関係については 2—1 の(3) の実験の試料について調査した。

実験結果

(1) 各種作物の耐 Al 性と養分・Al の吸収特性との関係

いずれの作物においても低 pH ほど地上部 Al 含有率が高かった(図7)。根部 Al 含有率に対する培地 pH の影響は、キュウリ・ダイズでは pH 4.6 付近に最大値を有する曲線として示され、それ以外の6作物は高 pH ほど Al 含有率が高い傾向を示すが、その場合でも pH 4.6 付近に小さな上昇が認められた(図8)。

pH 4.6 区における根部の耐 Al 性と根部の Al 含有率および地上部の Al 含有率との関係(図9)をみると、耐 Al 性と根部 Al 含有率間および地上部 Al 含有率間には

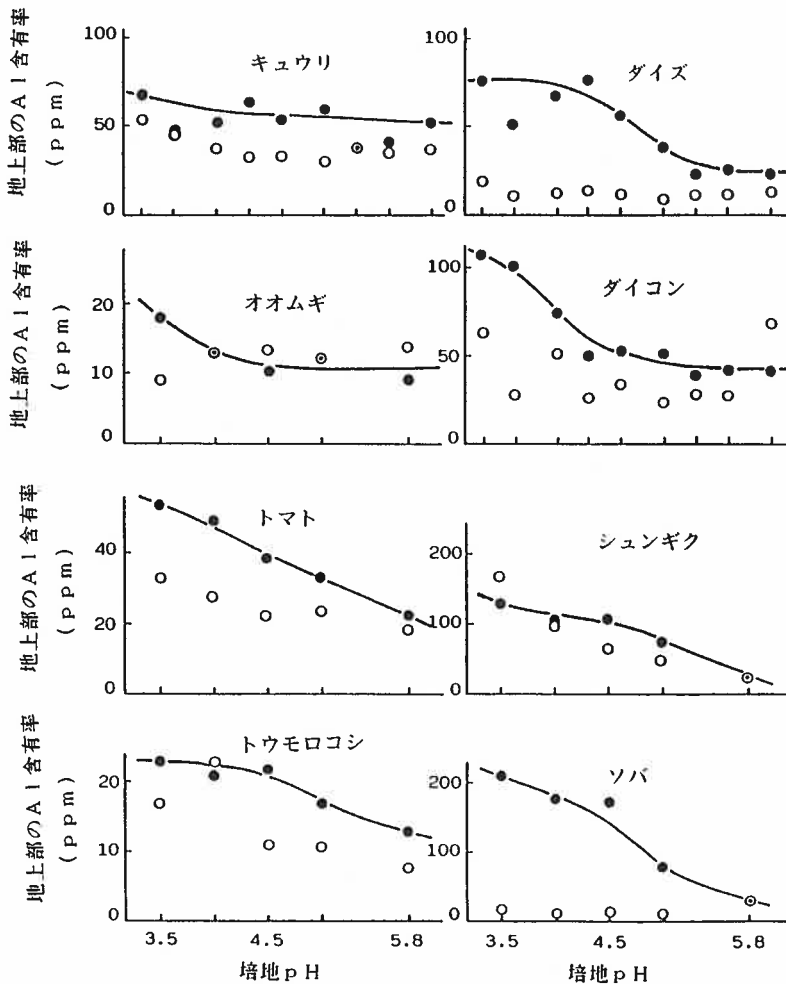


図7 pH の異なる培養液に生育する各種作物の地上部の Al 含有率 (黒ぬりは Al 系列, 白抜きは対照系列を示す)

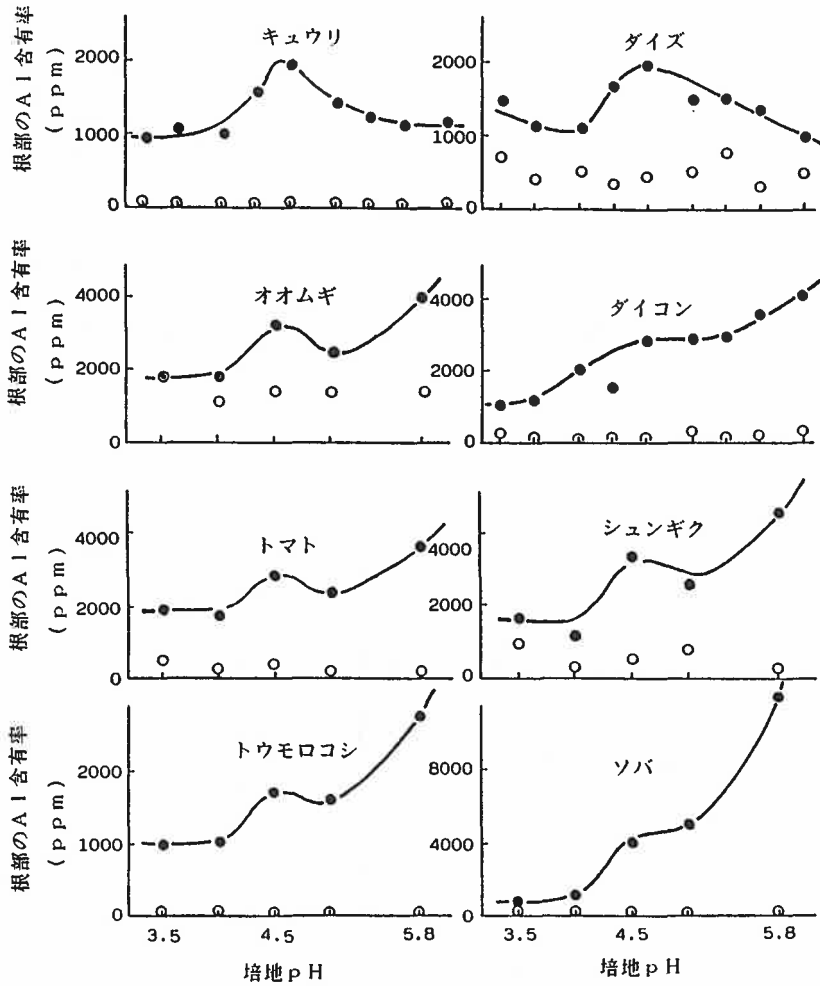


図8 pHの異なる培養液に生育する各種作物の根部のAl含有率 (黒ぬりはAl系列, 白抜きは対照系列を示す)

ともに正の相関が認められた。

なお、オオムギ・トマト特にオオムギはバーミキュライトで発芽させたために根部のAlによる汚染が著しく対照系列においても、Al含有率は夫々1,400, 300 ppmであった。これを考慮して算定するならば、根部における相関係数値はより大きな値となると思われる。

供試各作物の根のCEC (me/100g 乾根) はキュウリ46, ダイズ45, オオムギ16, トマト32, シュンギク65, トウモロコシ17, ダイコン34, ソバ31であった。

Al含有率, 耐Al性, 根部のK含有率の[Al系列]/[対照系列]の相互関係は、例えばソバ・シュンギク・ダイコンではAl含有率が高く、耐Al性が強く、根部のK含有

率比が大きく、反対にオオムギ・トウモロコシ・トマトはAl含有率が低く、耐Al性が弱く、根部のK含有率比が小さかった。

根のCEC, 各部位の各要素含有率間の相互関係(図10)を総括するとAl系列のCa含有率・Mg含有率・K含有率・P含有率はいずれも耐Al性とは無関係であった。他方、耐Al性と根部Al含有率との間には正の相関が認められた。

(2) オオムギ・ダイズ・トマト品種の耐Al性と養分・Alの吸収特性との関係
各作物平均値に関して各区の標準区に対する相対値を

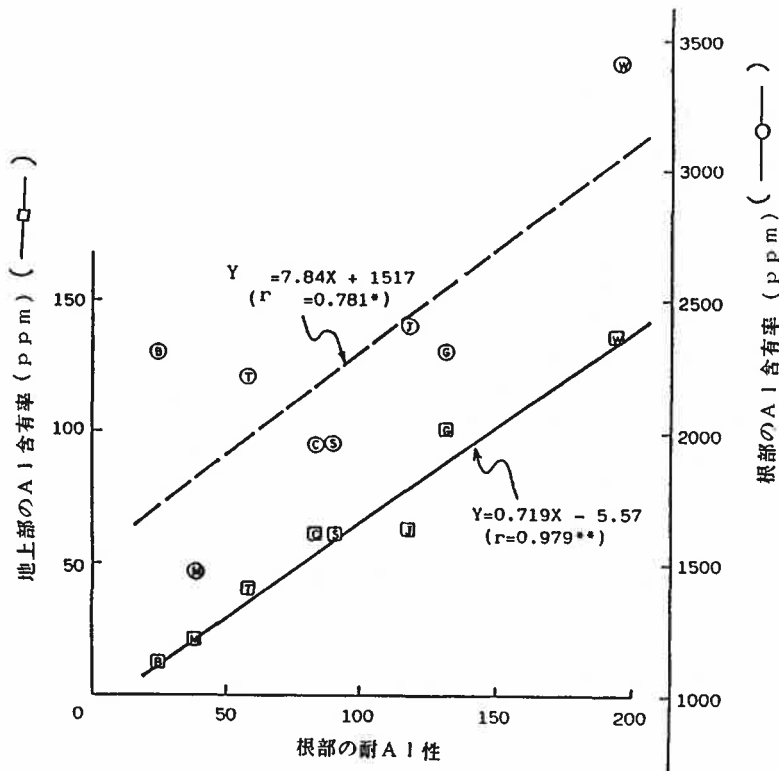


図9 pH4.5区における各種作物の根部の耐Al性と、地上部、根部のAl含有率との関係
 B:オオムギ, C:キュウリ, G:シュンギク, J:ダイコン, M:トウモロコシ,
 S:ダイズ, T:トマト, W:ソバ

みると(図11), Ca含有率は処理10日後のトマト地上部と低pH区のおオムギ根部を除けば, 全作物の地上部・根部ともに標準区>低pH区>低P・低pH区>Al区
 の順で, Al区では標準区の25~45%にまで低下し, 特にオオムギで低下が著しかった。

Mg含有率は地上部ではAl区でのみ低下し, 他の3区は標準区と大差がなかった。またオオムギAl区での低下が著しかった。根部ではオオムギはAl区でもせいぜい20%程度低下したのに対して, トマトでは標準区の50%, ダイズでは8%程度にまで低下した。

K含有率は, 地上部ではAl区で標準区の35~55%程度にまで低下した。特にオオムギでは低下が著しかった。一方, 根部ではダイズの場合地上部と類似の傾向で低下したのに対して, トマトのAl区ではほとんど低下せず, オオムギではむしろ上昇した。

P含有率は地上部・根部ともダイズ・トマトでは低P区の低下が著しく, オオムギでは地上部は低P・低pH

区とAl区ではほぼ同程度の値であったが, ダイズ・トマトではAl区で低P・低pH区よりも低かった。

Fe含有率は地上部・根部ともAl区で標準区の10~50%程度にまで低下した。

Mn含有率は地上部・根部ともに標準区>低pH区>低P区>低P・低pH区>Al区
 の順であったが, 特に根部での低下が著しく, Al区では地上部は標準区の40%であるのに対して根部は6~22%程度にまで低下した。

地上部と根部の耐Al性に正の相関が認められた(表7)。しかし, オオムギ・ダイズ・トマトの耐Al性は要素含有率と何らの関係も示さなかった。また, この実験はすべての苗作りをパーミキュライトあるいは土壌で行った結果, 根部のAl含有率の傾向は明確でなかった。

(3) 窒素源を異にする培地におけるオオムギ品種の

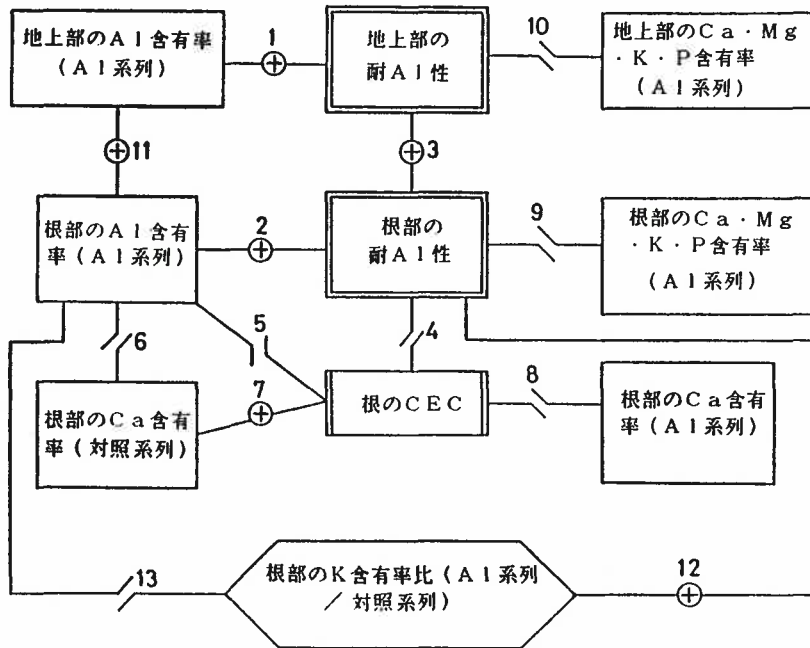


図10 名種作物の pH 4.5 区における耐 Al 性、根の CEC および無機組成の相互関係のまとめ

⊕ 正の有意な相関 有意な相関なし

相関係数値

1. 0.889**	2. 0.884**	3. 0.941**
4. 0.477	5. 0.368	6. 0.098
7. 0.887*	8. 0.346	
9. (Ca)0.111, (Mg)0.482, (K)0.273, (P)0.523		
10. (Ca)0.539, (Mg)0.437, (K)0.605, (P)0.198		
11. 0.750*	12. 0.703(*)	13. 0.425

耐 Al 性と養分・Al の吸収特性との関係

Al 区の Ca 含有率は NO₃ 処理および NH₄NO₃ 処理の根部では著しく低下したのに対して、地上部ではわずかに低下したに過ぎなかった(図12)。一方、NH₄ 処理は逆に根部含有率の低下が少ないのに対して地上部では著しく低下した。Mg 含有率・K 含有率はいずれの窒素源処理でも Al 区では根部の低下が少なく、むしろ地上部で低下が大きかった。Fe 含有率は Al 区の地上部では標準区と大差がなかった。Mn 含有率は地上部・根部ともに低 P・低 pH 区および Al 区で著しく低下し、NO₃ 処理および NH₄NO₃ 処理区間の差も認められなかった。NH₄ 処理では地上部・根部の低下がさらに著しかった。

耐 Al 性はいずれの窒素源処理の場合も Al 区の根部の Al 含有率と正の相関関係を示し、また根部のカチオンのうちで Ca 含有率・Mn 含有率・K 含有率・Fe 含

有率のいずれかと正の相関関係を示した(表 8)。一方、地上部含有率では、各窒素源処理に共通して認められる関係はなかった。

Al 区の根部における Al 含有率と各要素含有率との関係(表 9)をみると、Al 含有率は NO₃ 処理の場合は P 含有率・Ca 含有率との間、NH₄ 処理の場合は P 含有率・Mg 含有率・Fe 含有率・Mn 含有率との間、さらに NH₄NO₃ 処理の場合には P 含有率・Fe 含有率との間に正の相関関係を示した。

また、低 P・低 pH 区と Al 区での各オオムギ品種の根部生育量と地上部への P 移行量との関係(図13)をみると、窒素源によって回帰直線は異なるものの、同一窒素源培地での根部生育量と地上部への P 移行量は低 P・低 pH 区と Al 区ともに同一直線上に位置した。すなわち、地上部の P 含有率は Al 区で低 P・低 pH 区よりも低い

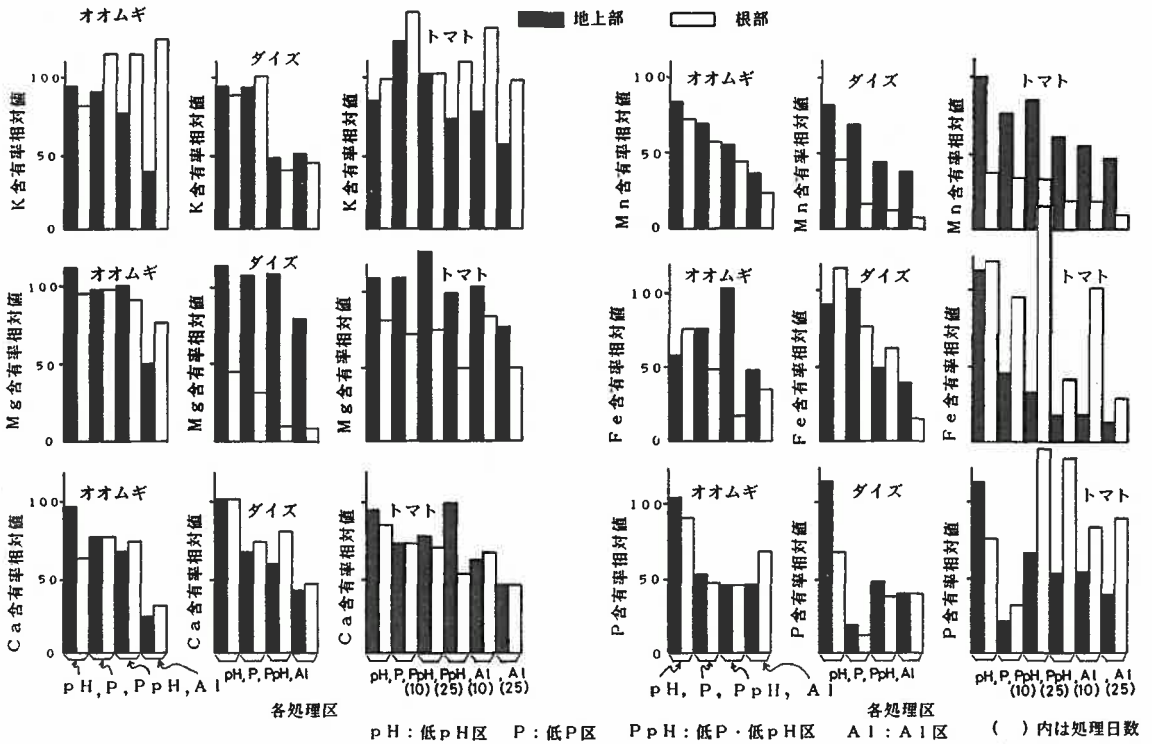


図11 オオムギ、ダイズ、トマト各要素含有率の供試全品種の平均値の標準区に対する比率

表7 地上部と根部の耐 Al 性の相互関係

作物	地上部と根部の耐 Al 性の相関係数
オオムギ	0.827** (15)
ダイズ	0.664* (10)
トマト (10日後)	0.653** (9)
トマト (25日後)	0.525 (12)

() 内の数字は供試品種数を示す。
アンダーラインは10%レベルの有意性を示す。

が、単位根重当たりのP移行量は両区で等しいことを示している。

2-3 各種作物・品種の耐 Al 性と培地 pH 変化能の関係

実験方法

(1) 各種作物の培地 pH 変化能

2-1の実験に用いた作物種のうち7作物(ダイコンのみを除いた)をNO₃、NH₄の両形態の窒素源を含む標準培養液で約6週間栽培した後、本実験に供試した。

なお、予備実験の結果、処理溶液のpHは処理開始後数時間は急激に、以後は定常的な変化を示したので、前者は根の交換基と処理溶液中のイオンとの交換反応によるものと考えられた。それゆえ、供試作物根は予め本処理溶液と同一組成の別の溶液で一晩平衡化させた。

pH変化の測定はガラス室で晴天下に約3日間行った。すなわち、各作物を1l容三角フラスコに移し、2-1の実験に用いた培養液と同一組成のpH4.5の対照区とAl区を設け、通気しつつ1日に2回pH測定とpH調整を行い平均的pHが4.5になるようにした。なお、吸水に伴う液面低下に合わせて根の位置を下げ、根全体が溶液中に浸るようにした。本処理終了後各作物を収穫し、根部の乾物重を測定した。pH変化量(ΔpH)を単位根重当りに換算し、各測定時毎に積算したΣΔpHを経時的に表示した。なお、実験は2連制で行った。

(2) オオムギ品種の培地 pH 変化能

約1ヶ月間NO₃、NH₄の両形態の窒素源を含む標準培養液で生育させた5品種について、本処理溶液と同一

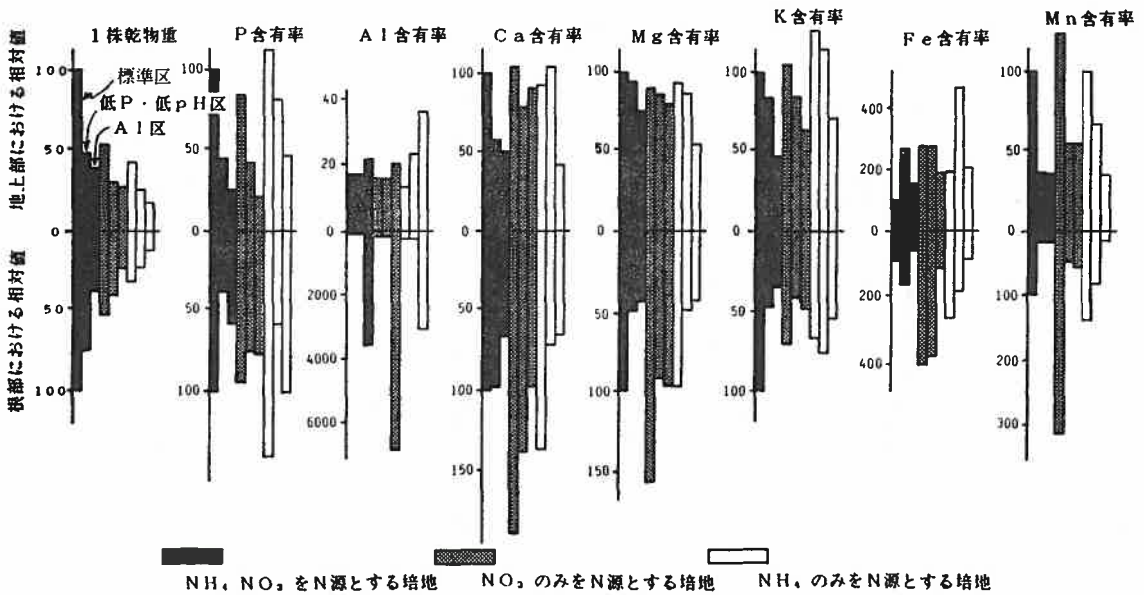


図12 各培地における1株乾物重および無機元素含有率のオオムギ全品種の平均値 (NH₄NO₃をN源とする標準区の値を各々100とした場合の相対値, Al含有率のみは ppm 表示, 各N源処理毎に左から標準区, 低P・低pH区, Al区の順に並べた)

表8 各種培地におけるオオムギ品種の耐Al性とAl区における無機組成との関係

	地上部			根部		
	NO ₃	NH ₄	NH ₄ NO ₃	NO ₃	NH ₄	NH ₄ NO ₃
P	0.537	0.678	-0.264	0.410	0.697	0.787
Al	-0.703	-0.444	0.044	0.834	0.988**	0.882*
Ca	-0.781	-0.441	-0.563	0.954*(*)	0.678	-0.305
Mg	0.609	-0.503	-0.891*	0.352	0.792	0.887*
K	0.454	0.952*(*)	0.669	-0.317	0.929*	0.120
Fe	-0.509	-0.678	-0.635	0.322	0.888*	0.434
Mn	-0.385	0.408	-0.438	0.946*(*)	0.827	0.271

組成の別な溶液で1日間処理を行い根を培養液と平衡させ、標準区とAl区の2区を設け、各種培養液の入った1l容の三角フラスコに移し、通気しつつ2日間処理を行った。処理期間中4または5回pHを測定し、そのつど平均的pHが標準区で5.3, Al区で4.5を維持するように調節し、また時々脱塩水を補給した。処理終了後、植物体は乾燥重量を測定した。実験は3連制で行った。

実験結果

(1) 各種作物の培地pH変化能

pH変化の程度は対照区培地でAl区培地より大きく、

また培地pHを上昇させる種と下降させる種とがあり、培地pH変化能には種間差が存在した(図14)。すなわち、対照区ではダイズ・トマト・トウモロコシはpHを著しく上昇させるのに対して、ソバ・シュンギクはpH上昇程度は小さく、またキュウリ・オオムギはpHを低下させた。一方、Al区ではトマト・ダイズで上昇傾向であるのに対して、それ以外の作物は下降傾向を示した。

耐Al性はソバで強く、トマト・トウモロコシ・オオムギで弱く(図5)、対照区・Al区いずれの培地においても、耐Al性の強い作物で培地pH上昇能が大きい傾

表9 AI区におけるオオムギ品種の各種無機成分の含有率間の相互関係

(a) 根部における相関

		P	Al	Ca	Mg	K	Fe	Mn
NH ₄ NO ₃ をN源とする培地	P	1.0						
	Al	0.979**	1.0					
	Ca	0.212	0.328	1.0				
	Mg	0.523	0.643	0.924*	1.0			
	K	0.039	0.139	0.289	0.272	1.0		
	Fe	0.870(*)	(0.794)	-0.289	0.049	-0.025	1.0	
	Mn	0.580	0.583	-0.381	-0.070	0.421	(0.797)	1.0
NO ₃ のみをN源とする培地	P	1.0						
	Al	0.832	1.0					
	Ca	0.552	0.862(*)	1.0				
	Mg	-0.094	0.070	0.495	1.0			
	K	0.513	0.036	-0.031	0.154	1.0		
	Fe	0.147	0.162	0.495	0.579	0.480	1.0	
	Mn	0.184	0.695	0.826	0.319	-0.584	0.082	1.0
NH ₄ のみをN源とする培地	P	1.0						
	Al	(0.754)	1.0					
	Ca	0.211	0.639	1.0				
	Mg	0.082	0.804	0.604	1.0			
	K	0.879*	0.949*(*)	0.628	0.949*(*)	1.0		
	Fe	0.741	0.934*(*)	0.372	0.629	0.834	1.0	
	Mn	0.962**	0.887*	0.347	0.864(*)	0.937*	0.889*	1.0

* および ** はそれぞれ5%および1%レベルの有意性を示す。

(b) 地上部における相関

		P	Al	Ca	Mg	K	Fe	Mn
NH ₄ NO ₃ をN源とする培地	P	1.0	0.326	0.500	0.581	0.837	-0.392	0.566
	Al		1.0	0.555	0.064	0.475	0.264	0.263
	Ca			1.0	0.777	0.200	0.091	0.905*
	Mg				1.0	0.059	-0.479	0.765
	K					1.0	0.058	0.263
	Fe						1.0	0.152
	Mn							1.0
NO ₃ のみをN源とする培地	P	1.0	-0.464	-0.540	0.225	0.469	0.163	-0.547
	Al		1.0	0.898*	0.129	-0.859	0.744	(0.771)
	Ca			1.0	-0.138	-0.905*	0.511	0.863(*)
	Mg				1.0	-0.265	0.147	0.255
	K					1.0	-0.421	-0.983**
	Fe						1.0	0.246
	Mn							1.0
NH ₄ のみをN源とする培地	P	1.0	-0.921*	-0.633	-0.360	0.548	-0.830	0.014
	Al		1.0	0.613	0.348	-0.333	0.808	0.171
	Ca			1.0	0.880*	-0.163	0.912*	0.632
	Mg				1.0	0.286	0.813	0.516
	K					1.0	-0.474	0.644
	Fe						1.0	0.329
	Mn							1.0

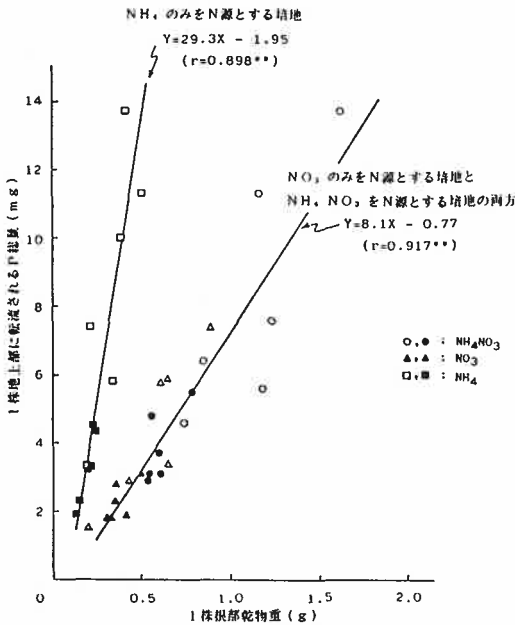


図13 各供試オオムギ品種毎の1株根部乾物重と1株地上部に転流されるP総量との関係 (白抜き記号は低P・低pH区, 黒ぬり記号はAl区を示す. 尚, NH_4NO_3 処理の場合の回帰直線式: $Y=8.7X-1.52$ ($r=0.901^{**}$), NO_3 処理の場合の回帰直線式: $Y=9.1X-1.02$ ($r=0.904^{**}$))

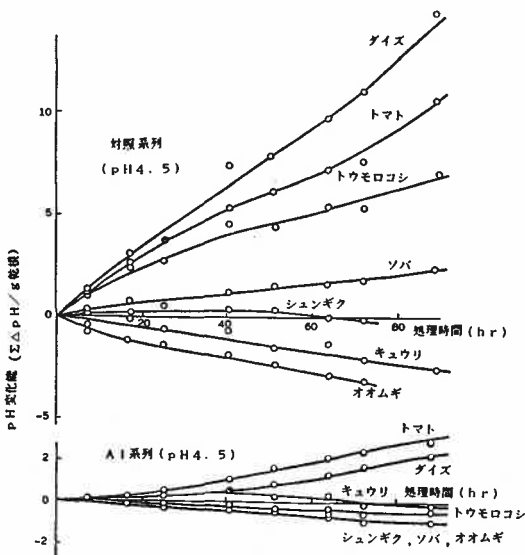


図14 根周辺にもたらされる培地 pH 変化能の種間差 (単位根重当たり)

向は認められなかった。

(2) オオムギ品種の耐 Al 性と培地 pH 変化能との関係

培地 pH 変化は、いずれの培地およびオオムギ品種においても処理時間に対して直線関係にあった。また、各品種の培地 pH 変化能は〔単位根重〕×〔単位時間〕当たりの pH 変化量として表すことができる(表10)。

標準区では、 NH_4NO_3 培地および NH_4 培地では、すべての品種が培地 pH を低下させ、 NO_3 培地では、逆にすべての品種が培地 pH を上昇させた。

一方、Al 区ではいずれの窒素源処理とも pH 変化は標準区よりも小さかったが、すべての品種で NH_4 培地では培地 pH を低下させ、 NO_3 培地では逆に上昇させた。また、 NH_4NO_3 培地ではドリル・ハヤチネは培地 pH をやゝ低下させるのに対して、ペンケイ・ザオウ・バンダイは逆にやゝ上昇させる傾向を示した。

培地 pH 変化能と耐 Al 性との関係(表11)をみると、すべての窒素源処理とも正の相関が認められず、また NH_4 培地の一部ではむしろ負の関係が認められた。

2-4 各種作物の耐 Al 性と地上部の Al 含有率および Al 過剰症発現の有無との関係

実験方法

(1) 地上部における Al 過剰症の観察

イネ・トウモロコシ・オオムギ・ダイズ・エンドウ・トマト・キュウリ・ゴボウ・シュンギク・ソバ・ダイコンの各1ヶ月苗を各12個体ずつ水道水または水道水に40~50 ppm Al を添加し、pH 4.0 に維持した両溶液を含む54 l 容器に移植し、11日間処理を継続して、この期間中の地上部における Al 過剰症状を経日的に観察した。

(2) 地上部の Al 含有率の比較

(1)に用いた作物種の1ヶ月苗を30 ppm Al 含有培地(pH 4.0)で2日間処理後の地上部 Al 含有率を調査した。さらに、ゴボウ・トマト・レタス・ソラマメ・トウモロコシ・ダイズ・カボチャ・アズキ・エンドウ・イネ・サイトウ・キュウリに関して0~50 ppm Al 含有培地(pH 4.0)で2日間処理し、根部、地上部の各 Al 含有率、水吸収量、根の CEC を測定した。

(3) 耐 Al 性の強い各種作物の Al 集積性

山形県楡引町宝谷および羽黒町今野に自生するエゾア

表10 各種培地におけるオオムギ品種の培地 pH 変化能

	NH ₄ NO ₃ をN源とする培地				NO ₃ のみをN源とする培地				NH ₄ のみをN源とする培地			
	標準区		Al 区		標準区		Al 区		標準区		Al 区	
	r	a	r	a	r	a	r	a	r	a	r	a
ドリル	-0.960**	-0.108	-0.964**	-0.025	0.989*(*)	0.231	0.924	0.042	-0.999**	-0.377	-0.981*	-0.049
ペンケイ	-0.995**	-0.136	0.915*	0.010	0.997**	0.295	0.928	0.051	-0.999**	-0.227	-0.981*	-0.046
ザオウ	-0.993*(*)	-0.221	0.886*	0.015	0.989*(*)	0.207	0.920	0.070	-0.997**	-0.146	-0.991**	-0.039
バンダイ	-0.914*	-0.059	0.923*	0.015	0.977*	0.204	0.960*	0.062	-0.999**	-0.187	-0.996**	-0.047
ハヤチネ	-0.993**	-0.122	-0.960*	-0.018	0.954*	0.199	0.922	0.058	-0.994**	-0.166	-0.998**	-0.041

ザオウの NH₄NO₃ 含有標準区では3回、ハヤチネの NH₄NO₃ 含有 Al 区では4回、それ以外のオオムギ品種の NH₄NO₃ 含有培地では5回、NO₃あるいはNH₄含有培地の全品種では4回の測定を行った。rは $\sum \Delta \text{pH/g}$ 乾根と処理時間との回帰直線の相関係数。aは培地 pH 変化能であって、この回帰直線の勾配に該当する。したがって、aの次元は $\sum \Delta \text{pH/g}$ 乾根・hrである。

表11 培地 pH 変化能と耐 Al 性の関係

部 位	NH ₄ NO ₃ 培地		NO ₃ 培地		NH ₄ 培地	
	標準区	Al 区	標準区	Al 区	標準区	Al 区
根 部	0.008	-0.458	-0.357	-0.374	-0.845	-0.682
地 上 部	0.523	0.102	-0.358	-0.205	-0.729	(-0.800)

ジサイ (*Hydrangea macrophylla* Ser. subsp. *yezoensis* Kitamura) を5月に採集し、根は注意深く洗浄し、地上部の茎を約40cmの長さに切り、伸長を既に開始している莖葉はすべて除去した。また、園芸用のセイヨウアジサイ (*Hydrangea macrophylla* Ser. var. *macrophylla*) の苗木を購入し、エゾアジサイと同様に整えた。さらに、ブルーベリー (*Vaccinium ashei* Reade var. *homebell*) の苗木を購入し、根を注意深く洗浄し、地上部はそのまま用いた。なお、ソバ・エンバクは通常の播種方法によって苗を得た。

以上の苗を54l容器に移植し、新根の発生が認められるまでは1/3濃度の標準培養液で、以後は標準培養液で合計40日間前培養を行った(ただし、ソバ・エンバクの前培養期間は5日間とした)。その後、生育の順調で均一な苗を選び、3連制で対照区とAl区の2区で40日間(ただし、ソバ・エンバクは20日間)本処理を行った。対照区はpH5.3の標準培養液(ただし、4ppm P)で、Al区は標準培養液(ただし、4ppm P)に25ppm相当のAlを添加し、pHを4.2とした。培養液は1週間毎に更新し、pHを毎日調整した。なお、Al区のNo.6ろ紙で2回ろ過した液の分析結果の平均値は、0.29ppm P、15.7

ppm Alであった。なお、試料の調製方法は常法通りであったが、アジサイの場合は明らかに新しいと思われる根のみを採集した。また、セイヨウアジサイに関しては参考としてAl区のpHを7.0に維持し、溶存Al濃度を痕跡とした区とAl区の根のAl分布をアルミノン染色法で比較した。

実験結果

(1) 各種作物の耐 Al 性と地上部における Al 過剰症発現の有無との関係

供試11作物の地上部における Al 過剰症発現の有無・過剰症発現までに要する処理日数および過剰症状には種間差が認められた。すなわち、イネは3日後に一部の株で中位葉脈間に褐色斑点が発現し、6日後には全株でそれらが数珠状に連なった。トウモロコシは2日後に同様な症状が発現し、以後次第に上位葉に拡大した。オオムギは9日後に中位葉の中肋周辺に数珠状に連なった黄化および葉身先端に黄化が認められた。ダイズは8日後に下位葉がわずかに黄化を呈し、上位の葉柄が突然首折れを起し、その葉身は脈間クロロシスを呈した。トマトは6日後に新葉に脈間クロロシス、8日後に未展開葉の

中肋周辺部が黄化を呈し、中位葉は葉脈が赤紫色に変わった。ダイコンは6日後に下位葉に褐色のくぼんだ斑点が現れ、9日後に上中位葉の先端付近に黒褐色のくぼんだ斑点が発現した。一方、エンドウ・キュウリ・ゴボウ・シュンギク・ソバでは何等の症状も認められなかった。

耐 Al 性の最も強いグループのソバとイネの間、強いグループのシュンギク・ダイズ・ダイコンの間、弱いグループのオオムギ等とエンドウの間に、それぞれ Al 過剰症発現の有無に一致が認められず、また最も弱いゴボウで過剰症が発現しなかった。結局、耐 Al 性と地上部における Al 過剰症発現の有無との間には何等の対応関係も認められなかった。

(2) 各種作物の耐 Al 性と地上部の Al 含有率との関係

30 ppm Al 含有培地における地上部 Al 含有率 (ppm Al) は、イネ 42・トウモロコシ 104・オオムギ 37・ダイズ 76・エンドウ 56・トマト 144・キュウリ 55・ゴボウ 140・シュンギク 68・ソバ 240・ダイコン 150 であった。すなわち、地上部の Al 含有率はソバ・ダイコン・トマト・ゴボウで高く、イネ・オオムギ・エンドウ・キュウリで低かった。

耐 Al 性の最も強いソバと最も弱いゴボウでともに地上部 Al 含有率が高い部類であり、耐 Al 性の強いイネと弱いオオムギでともに低く、結局耐 Al 性と地上部の Al 含有率との間には何等の対応関係も認められなかった。0~50 ppm Al 含有培地においては、培地 Al 濃度の上昇に伴って根部・地上部の Al 含有率がともに上昇し、ソラマメ・アズキおよびキュウリの高濃度 Al 含有培地の場合を除いて根部と地上部の Al 含有率間には直線関係が認められ(図54, 表20)、地上部への Al 移行性はゴボウ・トマト・レタスで大きく、キュウリ・サイトウ・アズキで小さかった。

供試全作物の耐 Al 性、地上部における Al 過剰症発現の有無および地上部の Al 含有率を一括して表12に示した。その結果、三者の間には対応関係は認められなかった。

(3) 耐 Al 性の強い各種作物の Al 集積性

本実験に供試した各作物は耐 Al 性が強いことが既にわかっているため、比較的高濃度の Al で長期間処理した。供試作物はいずれも耐 Al 性が強かったが、その中

ではエンバクが最も弱かった(表13)。ただし、エンバクは Al 区で P 含有率の低下が著しく、P 欠乏も加わっていたものと考えられる。地上部の Al 含有率はソバ・セイヨウアジサイ・エゾアジサイで高く 400 ppm 程度であったが、ブルーベリーは約 100 ppm、エンバクは 30 ppm であった。

Al 区の P 含有率は培地 P 濃度の低いことを反映して、対照区の 1/2~1/3 の低さであったが、エンバクは特に低下が顕著であった。P 以外の要素含有率はエンバク以外の作物では対照区と大差が認められなかった。

なお、セイヨウアジサイの新根の症状は図15-1に示した。すなわち、根端は褐変し丸みを帯びていたが、それよりも基部側は白色であって、対照区と類似していた。溶存 Al イオンの存在しない培地で生育した根のアルミニウム染色切片は表皮外側に黄色ゼリー状の無定形物質の付着が認められたものの全ての根組織は正常であった(図15-2, 3)。一方、Al 区では表皮細胞および一部の内皮付近の細胞の変形・陥没と表皮および内皮付近に強い Al 集積が認められた。

考 察

地上部の Al 含有率を Al 集積性と考えると、地上部の Al 集積性はソバ・ダイコン・トマト・ゴボウで大きく、イネ・オオムギ・エンドウ・キュウリで小さかった。

地上部における特異的な Al 過剰症はイネ科のすべての種で、マメ科では一部で認められたが、キク科では何等認められず、供試11種のなかで Al 過剰症の認められたのは6種であった(表12)。

すなわち、地上部において特異的な Al 過剰症の発現した種の中からは、Al 集積性の大きいもの(ダイコン)、中位のもの(トマト・トウモロコシ)、小さいもの(イネ・オオムギ・ダイズ)が混在し、また Al 過剰症の発現しない種の中からは、Al 集積性の大きいもの(ソバ)や小さいもの(エンドウ・キュウリ・シュンギク)が混在し、結局地上部での Al 集積性と地上部での Al 過剰症発現との間に対応関係は認められなかった。このことは、地上部における Al の存在場所や存在形態の相違も Al 過剰症の発現に関与していることを予想させる。

耐 Al 性はイネ・ソバで最も強かったが、地上部での Al 集積性は前者で最も小さく、後者で最も大きかった。また、耐 Al 性はオオムギ・ゴボウで弱かったが、地上部での Al 集積性は前者で小さく、後者で比較的大きか

った。すなわち、耐 Al 性と地上部での Al 集積性との間に対応関係は認められなかった。

耐 Al 性の最も強いイネで地上部における Al 過剰症が発現し、耐 Al 性の最も強いソバで逆に発現しなかった。同様に、オオムギ・ゴボウは耐 Al 性が弱いが地上部における Al 過剰症は前者が発現し、後者で発現しな

かった。すなわち、耐 Al 性と地上部での Al 過剰症発現の有無の間には対応関係が認められなかった。

以上をまとめると、耐 Al 性・地上部での Al 集積性および地上部における Al 過剰症の発現の三者間には一定の対応関係が認められないと考えられる。また、30~50ppm の高濃度 Al で処理した場合でも供試した作物の

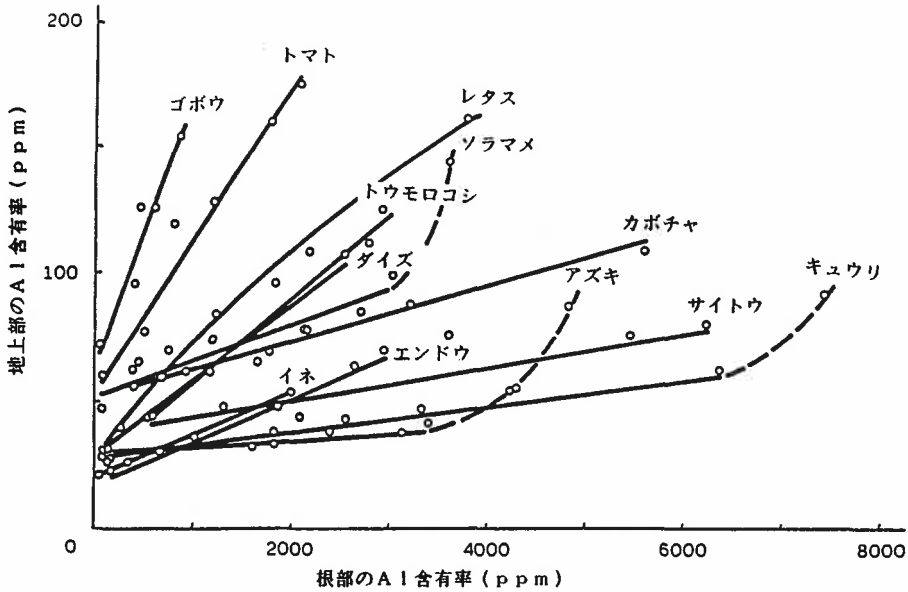


図54 0~50 ppm Al 含有培地における各種作物の地上部、根部の Al 含有率

表20 水吸収、根の CEC および地上部への Al 移行性

作物	水吸収量 (ml/g地上部重/日)	根の CEC (me/100 g 乾重)	地上部への Al 移行性 (図54の回帰直線 の勾配)	相関係数 (図54の破線部分を除 いた回帰直線部分)
イネ	55	11.0	18.1	0.985**
キュウリ	96	45.5	3.9	0.847(*)
トマト	158	43.6	57.6	0.983**
レタス	21	36.8	37.4	0.987**
アズキ	64	37.8	3.4	0.957*
ソラマメ	56	47.1	15.6	0.946*
サイトウ	75	34.1	8.5	0.917**
ゴボウ	43	27.7	103.2	0.967**
ダイズ	68	45.3	27.4	0.910*
トウモロコシ	83	16.9	33.3	0.962**
カボチャ	27	74.9	13.1	0.997**
エンドウ	24	38.0	17.6	0.928**

* 5%レベルで有意 ** 1%レベルで有意

水吸収量は同一作物の場合、処理 Al 濃度のちがいで大差が認められなかったので、各処理区の平均値を示した。

表12 耐 Al 性, 地上部における Al 過剰症の発現の有無ならびに地上部の Al 含有率の相互関係

科	種	地上部における Al 過剰症発現の有無 *1	地上部の Al 含有率 (ppm) *2	耐 Al 性 *3
イネ	イネ	○	+	+++++
	トウモロコシ	○	+++	++
	オオムギ	○	+	++
タデ	ソバ	×	+++++	+++++
アブラナ	ダイコン	○	++++	+++++
マメ	ダイズ	○	++	+++++
	エンドウ	×	++	++
ナス	トマト	○	+++	++
ウリ	キュウリ	×	++	+++
キク	ゴボウ	×	+++	+
	シュンギク	×	++	+++++

*1 ○: Al 過剰症が発現する, ×: Al 過剰症が発現しない

*2 +: 0~49, ++: 50~99, +++: 100~149, ++++: 150~199, +++++: 200~249

*3 +: 最弱, ++: 弱, +++: 中, ++++: 強, +++++: 最強

表13 耐 Al 性の強い各種作物における Al・要素の組成

植物種	区	部位	Al (ppm)	N (%)	P (%)	K (%)	Ca (%)	Mg (%)	Fe (ppm)	Mn (ppm)	乾物重 (g/1株)
セイヨウアジサイ	対照	T	55	1.71	0.202	3.77	0.737	0.216	45	125	28.9
		R	470	3.54	0.582	2.48	0.485	0.111	12,245	1,140	0.58*
	Al	T	391	1.55	0.107	3.83	0.582	0.224	78	88	28.5
		R	14,822	2.59	0.469	2.41	0.181	0.074	4,028	868	1.22*
エゾアジサイ	対照	T	186	2.74	0.365	3.75	1.0	0.369	56	153	8.85
		R	512	4.69	0.880	2.21	0.391	0.193	7,504	1,564	0.69*
	Al	T	393	2.05	0.126	3.58	0.862	0.398	84	157	6.93
		R	17,340	3.04	0.720	2.17	0.376	0.081	2,726	674	0.27*
ブルーベリー	対照	T	47	0.876	0.129	1.09	0.251	0.111	52	138	3.33
		R	3,666	1.73	0.359	0.51	0.455	0.150	3,551	119	0.28
	Al	T	105	0.965	0.085	1.18	0.218	0.109	60	84	4.17
		R	13,619	1.65	0.377	1.37	0.134	0.073	1,682	43	0.53
ソバ	対照	T	16	2.36	0.159	4.31	1.26	0.574	97	198	0.87
		R	225	2.75	0.311	2.36	0.364	0.442	2,431	88	0.25
	Al	T	479	3.18	0.114	4.13	0.80	0.466	83	136	0.83
		R	5,265	2.65	0.335	2.62	0.259	0.465	1,276	83	0.21
エンバク	対照	T	12	3.57	0.718	7.40	0.442	0.275	79	178	0.88
		R	340	—	0.579	7.14	0.267	0.564	5,667	195	0.19
	Al	T	30	2.94	0.143	4.86	0.198	0.125	54	33	0.53
		R	2,424	—	0.282	4.0	0.155	0.112	1,248	15	0.11

T: 地上部 R: 根部 *: 新根の一部のみの値

地上部の Al 含有率は乾物当たり 1,000 ppm を越えることはなく、高含有率のソバ・ダイコンでも数百 ppm 程度であった。これらのことから、地上部における Al の集積性や地上部における高 Al 含有率に対する耐性等地上部の諸特性は作物個体の耐 Al とは関連性が弱いものと考えられる。

培地の高濃度の Al は、作物に対して P・Ca・Mg・K・Fe 等の不足をもたらす。しかしながら、このような条件下における生育には種間差が存在し、種によってはかなり良好な生育を示す。その原因のひとつとして、上記の要素不足に対する耐性がこれまで種々検討されてきた。しかし、本実験では各種作物およびオオムギ・ダイズ・トマト品種間で、耐 Al 性と Al 区の要素含有率の高低との間には共通した関係は認められなかった。さらに窒素源を異にする培地で自動 pH 維持循環培養装置で精密に栽培した場合でも、耐 Al 性と要素含有率の高低との間に何等の共通した関係も認められなかった。(表 8)。

また、高 Al 濃度培地では地上部の P 含有率が低下するが、これは培地の高 Al 濃度による根の生育低下によるものであって、単位根重当たりの P 移行能は耐 Al 性と無関係であった(図 13)。

結局、高濃度 Al 培地では、作物は P・Mg・K・Fe・Mn 含有率が低下するが(図 11, 12)、その際作物が具備すべき要件として、それら養分の吸収能力、あるいは低含有率に耐える能力はともに関与しないものと考えられる。

水耕条件で、培地に P を加えずに pH 4.6 付近で各種作物を栽培した結果、耐 Al 性と根部の Al 含有率との間に正の関係が認められた(図 10)。また、pH 4.5 で P 共存下にオオムギ 5 品種を自動 pH 維持循環培養装置で栽培した結果、いかなる共存窒素源の場合でも、耐 Al 性と根部の Al 含有率との間に正の関係が認められた(表 8)。

以上の結果は、耐 Al 性は養分の吸収特性とは無関係であるが、他方、ある培地条件(例えば、pH 4.6 付近あるいは P が共存する培地)では、耐 Al 性は根部の Al 含有率と正の関係があることを示している。ただし、根部の Al 含有率は根部の CEC と無関係であったので(図 10)、耐 Al 性の強い作物の根部の Al 含有率が高いのは、根部の CEC が高いためではない。

また、このような培地条件ではオオムギ品種で根部の Al 含有率と根部の Ca・Mg・K 等のカチオンおよび P 含有率との間に正の関係が認められた(表 9-a)。

Al はイオン状態では吸収段階でカオチンと競合しあうので、この結果は根の Al の多くが非イオン態(リン酸アルミニウム等)で細胞質の外部に存在すること、および細胞質の外部に存在する Al 量の多い品種ほど、これらカチオンの吸収も多く、かつ耐 Al 性が強いことを示唆している。

培地 pH 変化能には種間・品種間差が認められたが(図 14, 表 11)、耐 Al 性と何等の対応関係も示さなかった(図 14, 表 11)。また、培地 pH が常に上昇する傾向を示す NO₃ 培地、逆に常に下降する傾向を示す NH₄ や NH₄NO₃ 培地で自動 pH 維持循環培養装置によって pH 変動を 0.1 以内に制御しても、オオムギ品種間には耐 Al 性に差が認められ、耐 Al 性の品種間での傾向はいずれの窒素源処理においても同じであった(表 6)。以上の結果は、培地 pH 変化能は作物種・品種間に耐 Al 性の相違をもたらす原因ではないことを示している。

本節では、各種作物種間・品種間における耐 Al 性差異の原因として従来から指摘されてきた、(i) Ca・Mg・Fe・P 等の養分の吸収特性、(ii) Al の吸収特性、(iii) 培地 pH 変化能、ならびに(iv) 地上部での Al 集積性および Al 過剰症発現の有無に関して、その妥当性を検討した。その結果、作物種間・オオムギ品種間いずれにおいても、共通して認められたのは(ii)の Al の吸収特性であり、(i)(iii) および(iv)は耐 Al 性とは無関係であった。結局、耐 Al 性の強い作物は根部の Al 含有率が高いという傾向が認められた。また、その場合根部の Al は細胞質の外側に非イオン態で多くが存在すると考えられた。このことから、耐 Al 性の強い作物ほど根の細胞質の外側に多量の Al を局在させる性質があると予想された。

耐 Al 性機構としては(i)根で Al を取り込まない機構、(ii)多量の Al を体内に取り込んでも耐えられる機構の 2 つが考えられる。前者の機構を有する作物としてはイネ、クランベリーが挙げられ、後者の機構を有する作物としてはチャ、アジサイが挙げられている^{14b)}。

今回の調査では、セイヨウアジサイ・エゾアジサイ・ブルーベリーはいずれも耐 Al 性が強く、ソバに匹敵する程度である(表 13)。一方、地上部の Al 含有率はセイヨウアジサイ・エゾアジサイ・ソバはともに 400ppm 程度と高く、ブルーベリーは 100ppm、エンバクは 30ppm 程度であった。

結局、(i) Al 集積性に関しては、アジサイ類はソバ程度に高いものの、数千~数万 ppm というオーダーでは

なく、顕著な Al 集積性を有するとは言えない。また(ii) ブルーベリー、エンバクは同様に耐 Al 性は強いが、地上部の Al 含有率が上昇しにくい作物である。

一方、チャの Al 集積性および耐 Al 性に関する最近の研究では次のことが明らかにされている。すなわち、(i) チャは耐 Al 性が強い⁸⁷⁾が、(ii) 培地への Al 添加による生育促進の原因は P 過剰の改善による可能性が大きく^{88) 93)}、さらに (iii) チャの Al 集積性はそれほど顕著ではない^{78) 88)}。

従って、今回の実験(表13)およびチャに関する最近の研究は次のように整理される。すなわち、(i) Al 集積性に関しては、アジサイ類・ソバ・チャはともに高いが、この程度の Al 集積性は一般作物種でも認められ得る範囲にあり、特別に顕著な Al 集積性とはみなされ難く、また(ii) これらの作物の耐 Al 性はともに非常に強かった。それゆえ、(iii) これらの作物の耐 Al 性機構としては高 Al 含有率耐性機構を敢えて考える必要性がなく、地上部の高い Al 含有率は耐 Al 性と直接的には無関係であり、単なる Al 移行機構上の特徴とみなされ得る。

3. Al の根への取り込み・地上部への移行

耐 Al 性の作物種間の比較やその機構の解明のために、しばしば根部や地上部の Al 含有率が比較されてきた。しかし、従来のほとんどの報告では、Al 以外の各種養分が共存する複雑な溶液系で得られた作物体試料の Al 分析値が論じられているために、栽培条件、特に培養液の pH、P の共存およびその濃度が溶存 Al イオン濃度・不溶性 Al 化合物の量に影響を与え、根部・地上部の Al 含有率が供試作物の Al 吸収・移行特性そのものを示している保障がない場合も多かった。

本節では、生育量に影響をもたらさない短期間で、pH 変化を最小限に制御した Al 単独溶液を使用することによって、根への Al 取り込み・地上部各器官への Al の移行・集積に関する特性を把握することを目的とした。

3-1 Al の根への取り込み

実験方法

トウモロコシ切断根を pH 4.2、10 ppm Al 溶液に入れ、36時間にわたって経時的に根の Al 含有率を測定した。これとは別に Al 処理開始 0~8 時間、14~22 時間および 28~36 時間の期間 pH 4.2、10 ppm Al 処理を行い、それ以外の期間は脱塩水(稀 HCl で pH 4.2 に維持

した) 処理を行った断続処理区も設けた。

実験結果

Al の継続処理では、Al イオンは初期に速く取り込まれ、この過程はおよそ 8 時間程度で終了し、その後は初期よりは遅いが長時間に亘ってほぼ一定の速度で取り込まれる過程に移行した(図16)。一方、断続処理では 6 時間

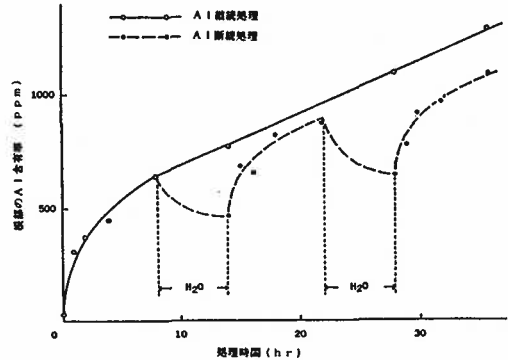


図16 トウモロコシ根による Al 取り込みに対する Al 継続処理、Al 断続処理の影響

の脱塩水(稀 HCl で pH 4.2 に維持) 処理期間中に根の全 Al の約 30% が溶液中に溶出し、切断根を Al の含む溶液に戻すと Al の再取り込みが起こった。この再取り込みは初期の過程はおよそ 2 時間程度で終了し、その後は継続処理の場合と同様に経過した。2 回目の脱塩水処理の傾向は 1 回目と類似していた。

3-2 Al の根への取り込み・地上部への移行

実験方法

イネ・キュウリ・ダイコン・ソバの苗を実験に供した。これらの苗を pH 3.5 の 0~500 ppm の Al 溶液に移植し、2 日間放置後、根部・地上部の Al 含有率を定量した。また別の苗を 30 ppm Al 溶液で 3 日間培養し経時的に作物体を採取し、根部・地上部の Al 含有率を定量した。

実験結果

30 ppm Al 溶液における経時的な根部および地上部の Al 含有率の変化(図17)をみるとイネとキュウリでは 30 ppm Al の 3 日間では Al がほとんど地上部に集積しないのに対して、ダイコンとソバでは時間の経過とともに Al が地上部に集積し T/R 比が上昇した。ダイコ

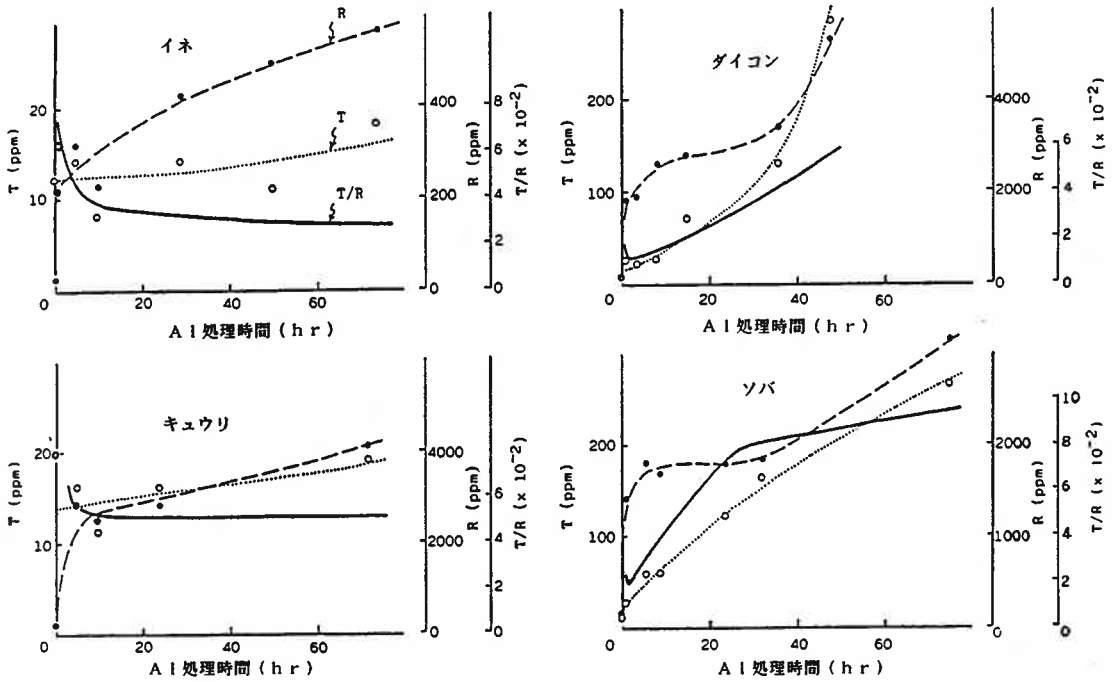


図17 各種作物による経時的な Al 取り込み, 移行経過
 T(○…………○): 地上部の Al 含有率 R(●——●): 根部の Al 含有率
 T/R(——): 地上部の Al 含有率に対する根部の Al 含有率の比

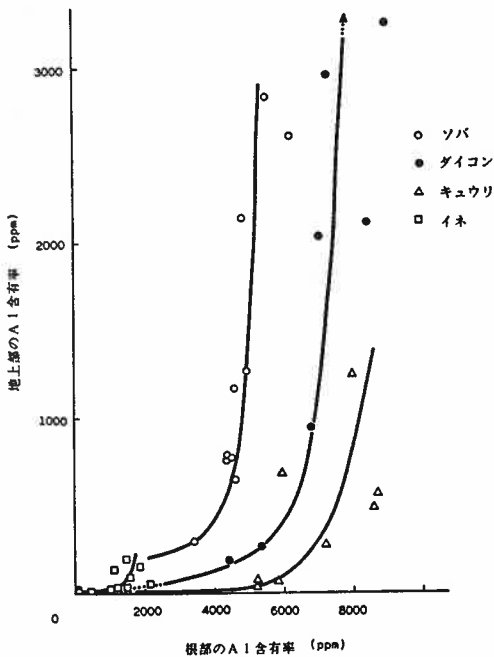


図18 0~500 ppm Al 含有培地における各種作物の地上部, 根部の Al 含有率

ンでは根部の Al 取り込みと地上部への Al 集積とがともに進行した。一方、ソバでは根部 Al 含有率が1,500 ppm 付近に達するまでは地上部での集積がほとんど起こらず、それ以降は Al が一方的に地上部に集積し、その後根部の取り込みと地上部への集積とが平行的に進行した。

0~500 ppm Al 培地で2日間処理した場合(図18), 根部 Al 含有率がイネで1,000 ppm, キュウリで6,000 ppm, ダイコンで5,000 ppm, ソバで4,000 ppm Al に達するまでは, 地上部 Al 含有率の上昇程度は図17と同様の傾向であった。一方, 根部の Al 含有率が上記の限界含有率に達した場合に, 地上部 Al 含有率の急激な上昇が認められた。この根部の限界含有率に達する際の培地 Al 濃度は全作物とも 200 ppm であった。

3-3 Al の根・茎・葉への集積経過

実験方法

Al 集積性の両極端でないサイトウ(尺五寸), シソ(赤縮面)を 50 ppm Al 溶液で処理し, 0~48時間に亘って経時的に作物体を採取し, 根部・茎部(葉柄を含む)・葉部の Al 含有率を定量した。

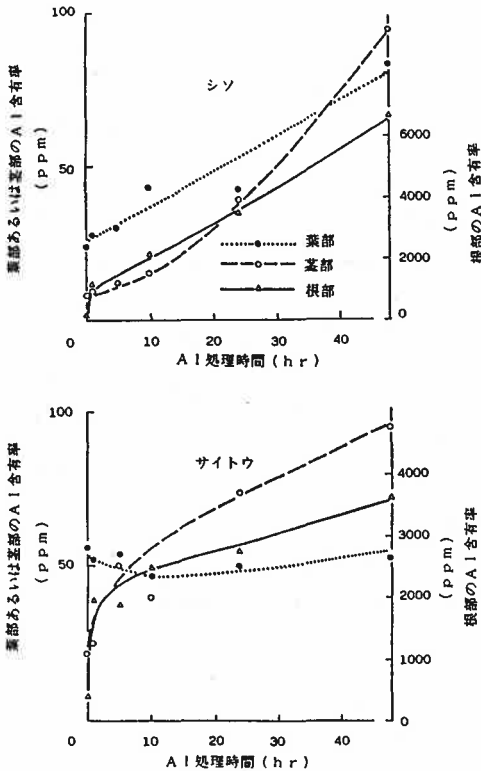


図19 各部位の経時的 Al 集積経過

実験結果

根への Al の取り込みはシソ・サイトウともに、Al 処理開始数時間内は急速に進行し、以後はゆっくりと上昇した(図19)。ただし、この第2のゆっくりとした Al 取り込み速度はサイトウに比較してシソで大きかった。

茎部への Al 集積は48時間後ではシソ・サイトウともに同程度であったが、シソでは時間の経過とともに急速に集積するのに対して、サイトウでは逆に Al 処理当初ほど Al 集積速度が速かった。

葉部への Al 集積は、シソでは Al 処理時間と共に直線的に行われるのに対して、サイトウでは2日後においてもほとんど認められなかった。また、地上部における Al 集積はいずれの作物においても葉部で茎部よりも少なかった。

3-4 根の部分切除が地上部 Al 含有率に及ぼす影響

実験方法

トウモロコシおよびダイズの苗を用い、(i) 根端約1

cm 切除区(一次根のみ)、(ii) 根下半分切除区、(iii) 無切除区の3区に分け、pH 4.0、30 ppm Al 溶液にトウモロコシは3日間、ダイズは2日間放置した。実験終了後にこれらの植物体を採取して地上部 Al 含有率を定量し、同時に残液量も測定した。

実験結果

根の部分切除処理によって水吸収量は低下するにも拘わらず、地上部への Al 移行は2~5倍に増大した(表14)。すなわち、水吸収量は根端1cm 切除処理によ

表14 地上部 Al 含有率および水吸収に及ぼす根の切除処理の影響

Al 含有率または水吸収量	作物	根の切除処理		
		無切除	根端1cm切除	根下半分切除
地上部の Al 含有率(ppm)	トウモロコシ	38	67	209
	ダイズ	142	341	417
水吸収量(ml/g 地上部重)	トウモロコシ	58	52	27
	ダイズ	55	47	40

て、無切除区に比較して両作物とも約10%低下したが、根下半分切除処理の影響はトウモロコシで著しく、50%低下し、ダイズでは25%程度の低下であった。

地上部の Al 集積は無切除区ではトウモロコシに比較してダイズで多く、約4倍であった。また、ダイズは無切除区に比較して根端1cm 切除処理によって2.4倍に増大したが、根下半分切除処理ではこれをわずかに上回る3倍の増加であった。一方、トウモロコシは根端1cm 切除処理によって1.8倍であって、ダイズの場合と大差がなかったが、根下半分切除処理によって5.5倍に著しく増大した。

考察

Al の根への取り込み様式は調査したすべての作物で類似しており、Al を含む溶液による処理の初期に速く取り込まれ、この過程は数時間で終了し、その後は初期よりは遅いが長時間に亘ってほど一定の速度で取り込まれる過程に移行した(図16, 17, 19)。

一般にKイオン等では、このような吸収様式は第1の過程は DFS への急速な吸着、第2の過程は細胞内部への積極的吸収を表すものと解釈されている。したがって、根におけるこの Al 取り込み機構は第1の DFS へ

の急速な吸着と第2の細胞内部へのゆっくりとした取り込みと解釈され得る。

一方、細胞壁²⁶⁾や生きた切断根端部¹³²⁾による経時的なAl取り込みでは、初期に急速なAl取り込みが認められているが、第2のAl取り込みはほとんど認められていない。また、切断根での経時的なAl取り込み過程には、本実験の図16, 17, 19の結果と同様に初期の急速な取り込みの後に、第2のよりゆっくりとした取り込みが認められている²⁶⁾⁶⁴⁾。

根端部は組織の分化が未熟で各細胞が類似の状態であるのに対し、基部は表皮・皮層・内皮・中心柱の各細胞に分化し、また細胞層が多数である。本実験で供試した切断根材料には根端部と基部とが混在していること、また最初のAl取り込み過程の終了は数時間という比較的短時間であることから、本実験の結果は以下のようにも解釈され得る。すなわち、最初の急速なAl取り込みは主に根端細胞のAl取り込みが大きいことを反映し、第2のゆっくりとしたAl取り込みは基部の個々の細胞自体のAl取り込みが小さいこと、および内側細胞ほどAl取り込みに長時間を要し、表皮→外側皮層細胞→内側皮層細胞→内皮細胞→中心柱諸組織の細胞、と順次Alが取り込まれること、を反映している。

このAl取り込みにおける2つの過程を細胞での吸着と侵入というAl吸収機構のちがいでして把えるか、それとも根端細胞と基部細胞ないしは外側細胞と内側細胞という根細胞の部位のちがいでして把えるか、あるいはそれらの両者として把えるかは、根細胞内でのAl取り込み場所・根におけるAl分布状態等に関するさらに詳細な検討が必要である。これらの点については次節以降で取り扱う。

なお、一旦根に取り込まれたAlイオンが加水分解され、より塩基性のAlイオンやAl(OH)₃沈澱物に変化するのであれば²⁶⁾⁸⁹⁾、それによって新たにAl取り込み座が解放されるので、Al処理を中断しその後再度Al処理を行えばAl継続処理区のAl含有率との差は縮まるものと予想される。しかしながら、両者のAl含有率には依然として同程度の差が認められたので(図16)、一旦根に取り込まれたAlイオンは外液やWFSのpHが上昇しない限りは形態変化する可能性はうすいであろう。

30 ppm Al溶液で処理を行った場合、地上部へのAl集積はソバ・ダイコンで大きかったが、イネ・キュウリではほとんど認められず、Alの集積は前者で大きかった(図17)。また、ソバは根部のAl含有率が1,500 ppmに

達して初めて地上部への急激なAl集積が認められた。一方、200 ppmという非常に高濃度のAl溶液で処理を行うと、いずれの作物においても地上部へのAl集積が著しく起った。その際の根部のAl含有率はイネで1,000 ppm, キュウリで6,000 ppm, ダイコンで5,000 ppm, ソバで4,000 ppmであった。

以上の結果は次のことを示すものと考えられる。すなわち、(i) 地上部へのAl集積性には種間差が存在し、イネ・キュウリで地上部へのAl集積阻止機能が強く、(ii) ソバはAl集積性は大きく特殊なAl集積機能を具備しており、(iii) 30 ppm程度のAl濃度処理では各種作物のAl集積阻止機構が正常に作動するが、200 ppmという高いAl濃度処理では、根のあらゆるAl結合座が飽和されるために、地上部へのAl集積阻止機能が消失し、地上部への急激なAl集積が起るが、(iv) 地上部への急激なAl集積が発現する際の根部の限界Al含有率には作物種間差が存在する。

根の部分切除によって水吸収は低下し、地上部へのAl集積は逆に増大し、この影響はトウモロコシで根の下半分を切除した場合に特に顕著であった(表14)。ダイズのような樹枝状根の場合、下半分切除処理を行っても、残った上半分には完全な側根が多数残っているのに対して、トウモロコシの場合はひげ根系のために根の下半分切除処理によって大半の根が下半分を切り取られたために、トウモロコシで影響が大きかったものと思われ、ダイズとトウモロコシにおけるこの相違はAl集積阻止機能上の種間差ではなく、根系形態のちがいの反映であると考えられる。結局、根の部分切除処理による地上部へのAl集積の増大は、表皮・皮層・内皮のいずれかあるいは三者が、地上部へのAl集積を制御する組織であることを示している。

4. 根のAl排除能

耐Al性に作物種間・品種間差が存在し、耐Al性の強い種または品種はpH約4.6の-P培地またはリン酸アルミニウム沈澱を含む培地で、根部のAl含有率が耐性の弱いものに比べて高く、また根細胞の外側に多量のAlが局在することが予想された(第2節)。本論文ではこのような細胞の機能をAl排除能と呼ぶことにする。また第3節で、根端部は基部に比較して細胞内部へのAlの取り込み性が大きいことが推定された。

以上の結果は、耐Al性の作物種(品種)間差の原因としてのAl排除能の重要性を予想させる。そこで本節

では、根細胞における Al 排除能の存在を証明し、その二、三の性質を明確にするための調査を行った。

4-1 作物根の部位別の表面形態および無機組成に対する Al の影響

実験方法

トウモロコシ・オオムギ・エンバク・エンドウ・イネの発芽数日後の幼植物を、-P 培養液（対照区）と -P 培養液に 3 ppm 相当の Al を添加した培養液（Al 区）（ともに pH 4.2）で 2 日間処理した。

この処理で、Al 区の作物根の根端から 0.5~2 cm 付近に外見上 Al 害症状が認められたが、これらの根をカミソリで先端から数 cm の長さに切断し、80% エタノール溶液中に保存した。その後、順次 90, 95, 100% エタノール溶液中に各 15 分間浸漬し、最後に 95% 酢酸イソアミル溶液中に一晩浸漬し脱水した。これらの材料をさらに臨界点乾燥した後イオンスパッタ法により金蒸着し、先端部（根端~0.5 cm 付近の間）、中間部（0.5~2 cm 付近の間）および基部（3 cm 付近以上）を走査型電子顕微鏡（SEM；日立 S-430）によって根の表面形態を観察・調査した。

一方、2 日間処理後の別の根に関して、先端部（根端~1 cm までの間）、中間部（1~2 cm の間）および基部（4~5 cm の間）の 3 部位に分け、各々の Al・K・P・Ca・Mg 含有率を測定した。

実験結果

トウモロコシでは対照区のいずれの根の部位の細胞も膨圧が維持されており、中間部・基部の表面構造もなめらかであるのに対し、Al 区では根冠細胞群に不規則な亀裂が認められ、その内側の表皮細胞も崩壊し、中間部は表皮細胞に不規則な亀裂と無定形の塊が散在し、さらに皮層細胞の数層にまで崩壊が進行しており、基部では表皮・外側皮層細胞の崩壊程度が中間部ほど著しくはなかった（図20-1）。また、外液に接している表面細胞には膨圧による緊張が認められなかった。

オオムギでは対照区のいずれの細胞も膨圧が維持されており、中間部では各々の細胞や細胞の縦方向の列同士の境界も顕著であり、基部では根毛発生が著しかった。それに対して、Al 区ではいずれの部位の細胞も個々の細胞の膨圧による緊張が少なく、特に中間部では各細胞の表面に微細なしわが多数認められ、隣接細胞同士の縦方向の境界が不明瞭になるとともに内部側への部分的陥

没による表面の不規則なよじれが認められた（図20-2）。また、基部では根毛の数・長さともに極めて少なかった。

エンバクでは、対照区のいずれの細胞も膨圧が維持され、特に中間部では表面構造が規則的でなめらかであった。それに対して Al 区では、特に中間部で表皮細胞が数個毎にひとつの陥没となり、顕著な「おうとつ」面を形成し、基部でも同様の陥没が認められた（図20-3）。

エンドウでは、対照区のいずれの細胞も膨圧が維持されていた。Al 区では先端部で根冠・表皮細胞の膨圧が低下し、個々の細胞の区別が不明瞭となり、全体が平坦な表面構造となった（図20-4）。また、中間部には横方向の亀裂が多数認められ、これらの亀裂は表皮のみならず皮層のかなりの深部にまでも及んでいた（図20-4e）。さらに基部でも、部分的に皮層の初期的な亀裂が認められ、その部分では膨圧を失った表皮細胞が糸状に残留していた（図20-4f）。

イネでは、対照区のいずれの細胞も膨圧が維持され表面構造もなめらかであり、基部には根毛の発生が顕著であった。Al 区では、先端部の表面構造は対照区と大差が認められなかったが、中間部は各表皮細胞の内容容部分に相当する位置で陥没し、小さなおうとつ状となり、基部は根毛の発生が少なかった（図20-5）。

なお、オオムギ・エンバク・イネは 2 日間の Al 処理期間中の伸長は少なく、他方エンドウ・トウモロコシは著しかった。伸長部位は前者では先端から 1 cm 以内、後者では先端から 1~2 cm に該当しており、いずれの作物もこの部位で根細胞の破壊が最も顕著であった。

エンドウ根の Al 区の Al 含有率は先端部>中間部>基部の順に高く、K・Ca・Mg 含有率は Al 区で対照区よりも低く、K 含有率の低下程度は中間部>基部>先端部の順に大きく、Ca 含有率は基部>中間部>先端部の順であった。一方、P 含有率は Al 区で高く、その傾向は先端部で著しかった（図21）。

トウモロコシ根の Al 区においてもエンドウ根と類似の結果であって、Al 含有率は先端部で高いのに対し、K 含有率は中間部で、Ca および Mg 含有率は基部でそれぞれ低下程度が著しかった。ただし、P 含有率は両区で大差が認められなかった（図22）。

それに対して、イネ根の Al 区では Al 含有率は分析していないが、Mg 含有率の低下は著しく、他方 K・P・Ca 含有率の低下程度は小さかった。また、いずれの無機成分も先端部で低下程度が大きい傾向であった（図23）。

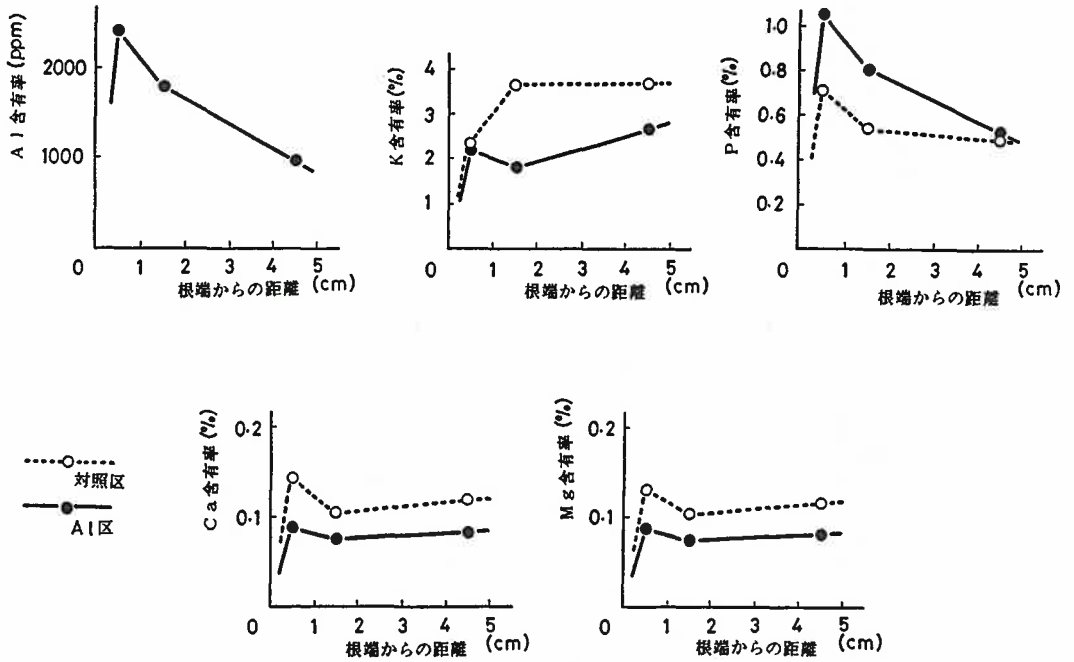


図21 エンドウ根の部位別無機組成に及ぼす Al の影響

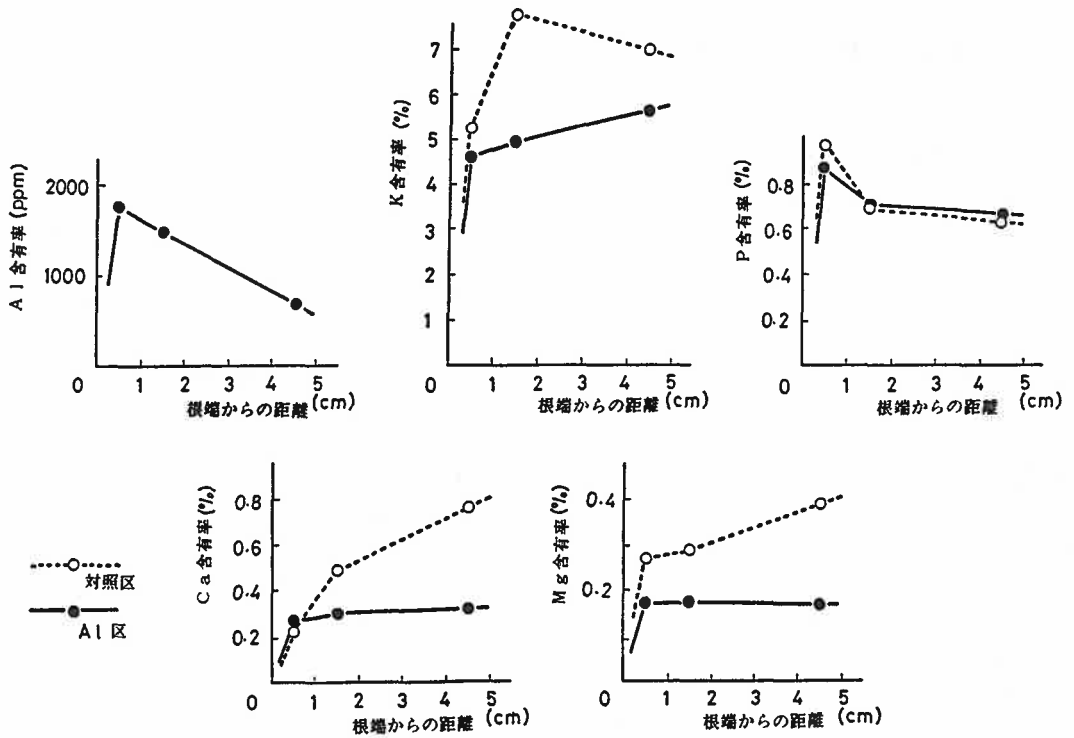


図22 トウモロコン根の部位別無機組成に及ぼす Al の影響

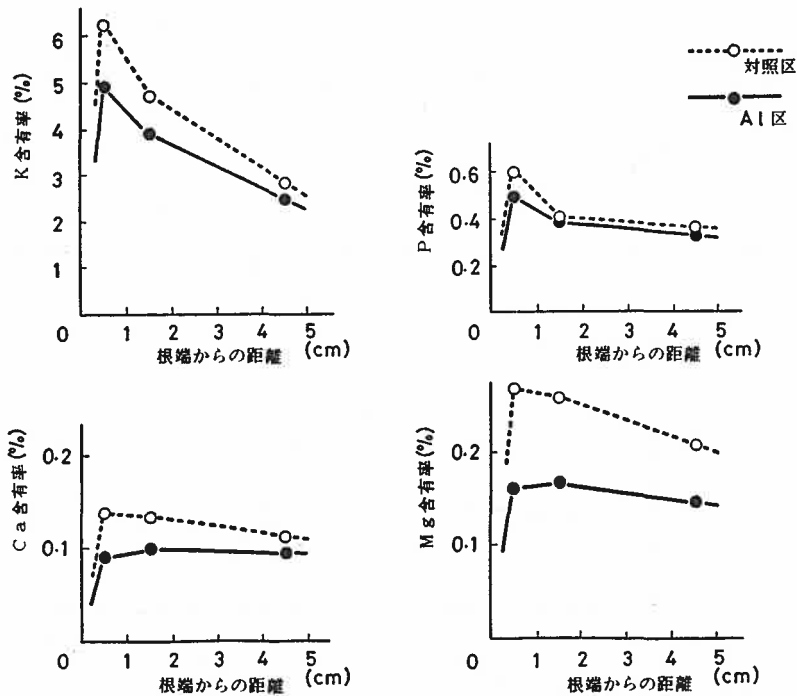


図23 イネ根の部位別無機組成に及ぼす Al の影響

4-2 根細胞の生死に対する Al の影響

実験方法

トウモロコシ・オオムギ・エンバク・エンドウの発芽 1~2 日後の幼植物を、-P 培養液(対照区)と対照区に 3 ppm 相当の Al を添加した培養液 (Al 区) (ともに pH 4.2) で 3 日間, エンバクのみは 6 日間処理した。外見上, Al 害に特異的な症状の認められた根端から 1 cm 付近に関してその横断切片を, 0.005% ニュートラル・レッド水溶液中に 10 分間 (トウモロコシのみは染色されにくいので 20 分間) 浸し, 次いで脱塩水中で 5 分間洗浄して生体染色し, 光学顕微鏡により細胞の生死判定を行った。

実験結果

トウモロコシの対照区では, 全体が染まり特に外側周囲で濃かったのに対して, Al 区では表皮および外側皮層細胞の数層が染色されなかった (図24)。また, それらの染色されない細胞は変形し, 細胞壁の仕切りも不鮮明であった。

オオムギの対照区では全体が染まったのに対して, Al 区では表皮・大部分の皮層細胞が染色されず, また染色されない細胞は変形し細胞壁の一部が欠けており,

さらに無定形の褐色斑点や塊が皮層細胞壁の内側周辺部や表皮・皮層の一部に局在していた。

一方, エンバクでは対照区ではオオムギと類似していたが, Al 区では表皮に崩壊が認められた。しかし, 皮層の最外層はそのほとんどが濃く染色され, また細胞壁の変形もほとんど認められず, それ以外の細胞も対照区と類似の傾向であった。

エンドウの場合, 先端側で組織の破壊および表皮・外側皮層の脱落が著しかった。また, 先端から 5 cm 付近の基部では表皮は外見上障害症状が認められなかったが, 皮層細胞の一部に破壊・無構造状態が観察された。

4-3 根細胞 protoplast の形態に対する Al の影響

実験方法

トウモロコシの播種後 7 日目の幼植物を -P 培養液 (対照区) と対照区に 10 ppm 相当の Al を添加した培養液 (Al 区) (ともに pH 4.3) で 24 時間処理を行った。これらの根を根元から切除し, 15 g (fr. wt.) を 1 cm 程度に切断し, これに対して 100 ml の酵素溶液を加え, 2 分間吸引して根の脱気を行って酵素を十分に根内部に浸潤

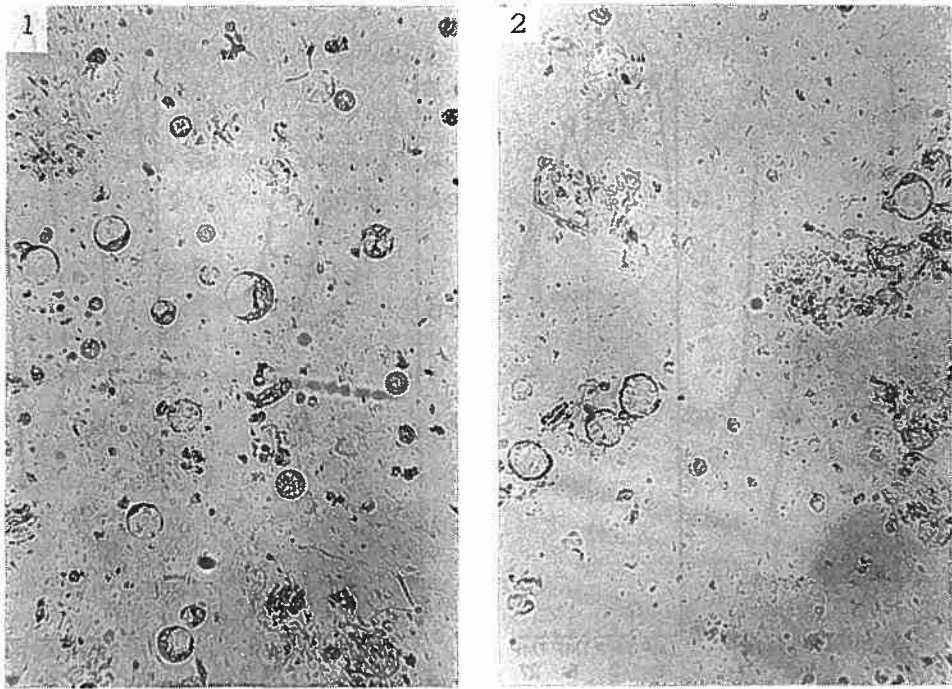


図25 トウモロコシ根の粗プロトプラスト画分の様子
1: 対照区, 2: Al 区

させた後、25℃で1時間静かに振とうした。なお、この酵素液は 0.5 M マニトールに対して 3.3% 相当の Cellulase Onozuka R-10 (ヤクトル薬品工業 K. K.) および 0.1% 相当の Pectolyase Y-23 (盛進薬品 K. K.) を加えて調製した。次いで、これらの液を 4 枚重ねのガーゼでろ過し、また根は絞りつつろ過した。そして、このろ液を一括して遠心管に移し、3,300 rpm で10分間遠心分離を行った。得られた沈澱物 (crude protoplast pellet) を光学顕微鏡で観察し、protoplast に対する Al の影響を定性的に調査した。

実験結果

この沈澱物は精製していない画分であるので protoplast の他に各種の残さが混入していた。対照区には各 size の protoplast が多数認められ、その形は正常な球形であった (図25)。それに対し、Al 区では protoplast の数が対照区に比べて少なく、また protoplast の形が変形し、部分的に萎縮し、plasmalemma が厚化し、またしわ状のものも認められた。

4-4 根の部位別要素組成に対する Al 処理の影響 実験方法

播種後 3 日目のエンドウ苗を、-P 培養液に、無添加、2, 6, 27 ppm 相当量の Al を添加し、pH 4.0 に調節した各処理液に移し、3 時間後に根を水洗後、根端 ~0.4 cm (先端部, I), 0.4~0.7 cm (中間部, II) および 0.7~1 cm (基部, III) の三部位に分け、各部位に含まれる Al・Ca・K・Mg・Na・P を定量した。尚、この処理期間中に根は外見上、伸長せず Al 害症状も示さなかった。

実験結果

Al 含有率はいずれの部位においても、培地の Al 濃度が高いほど高かった (図26)。また、同一の培地 Al 濃度のもとでは常に先端部 (I) > 中間部 (II) > 基部 (III) の順であった。さらに、培地 Al 濃度の上昇に伴う Al 含有率の上昇程度は基部で緩慢なのに対し、先端部で急激であった。

Ca 含有率は 0 および 2 ppm Al 区では II > III > I の順であったが、6 ppm Al 区では II > I > III の順で、27 ppm Al 区では I > II > III の順となった。すなわち、培地 Al 濃度の上昇に伴って、特に基部で Ca 含有率の

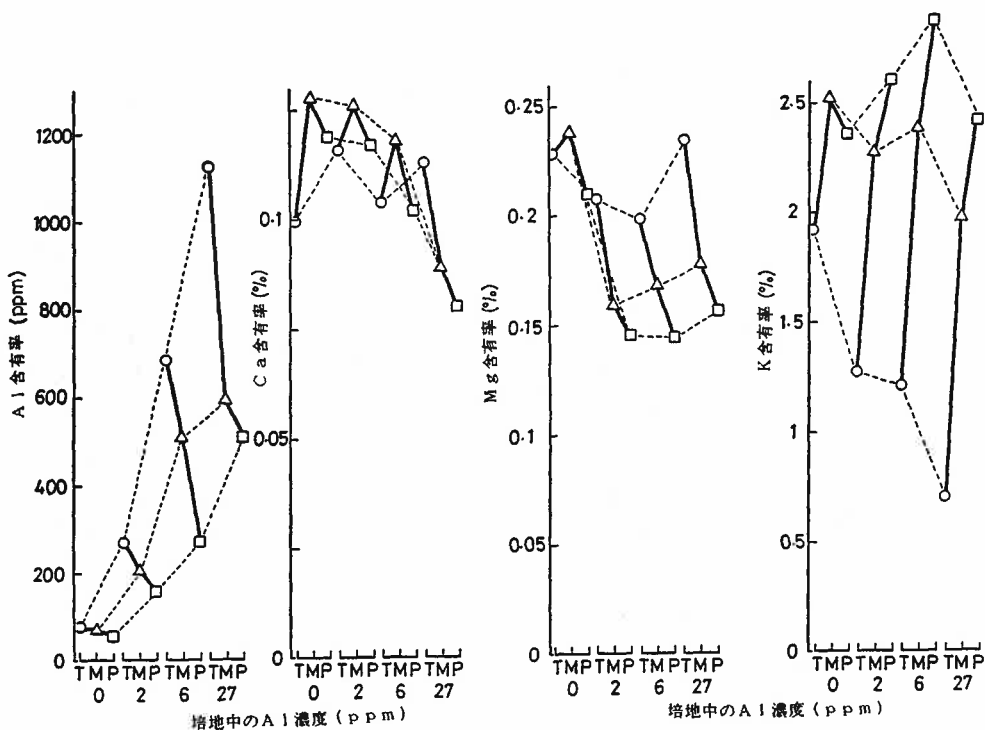


図26 エンドウ根の部位別無機組成に及ぼす Al の影響
T : 先端部 M : 中間部 P : 基部

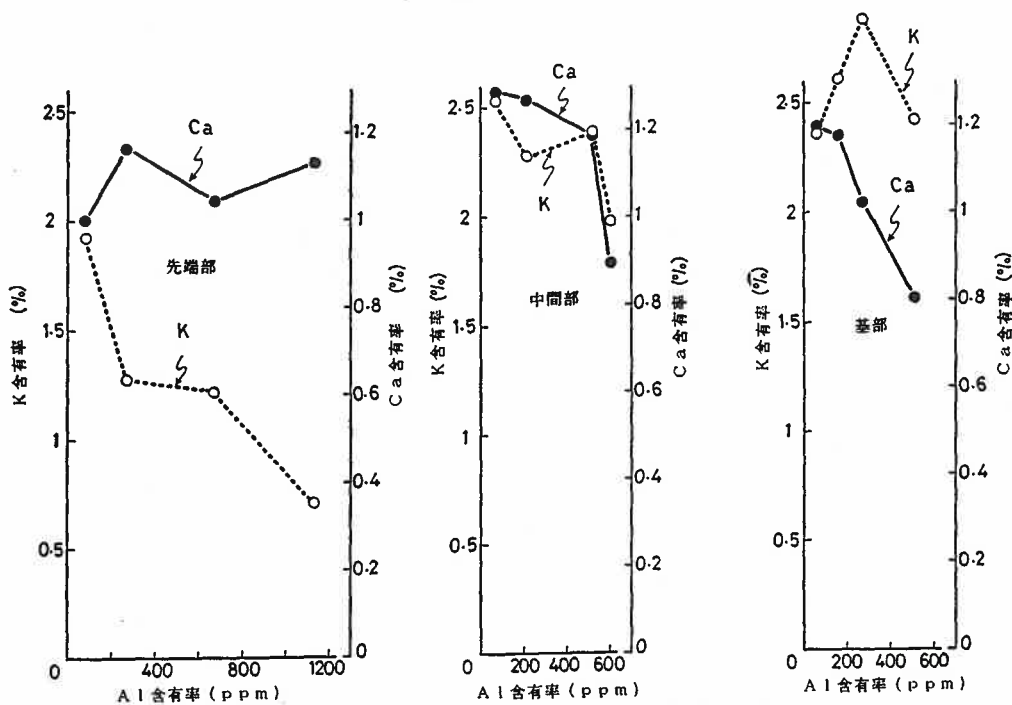


図27 エンドウ根各部位のKおよびCa含有率とAl含有率との関係

低下が著しかった。

Mg 含有率は 0 ppm Al 区のみは II > I > III であったが、それ以外の区は I > II > III の順であった。

K 含有率は、0 ppm Al 区のみは II > III > I であったが、それ以外の区は Al や Mg の含有率の傾向と逆に III > II > I の順であった。I は、培地 Al 濃度の上昇に伴う低下が特に著しかった。

エンドウ根の各部位の Al 含有率と Ca・K 含有率との関係を図27に示した。I (先端部) では、Al 含有率の増大に伴って K 含有率が著しく低下したが、Ca 含有率はほぼ一定の傾向であった。II (中間部) では、Al 含有率の増大に伴って Ca・K 含有率ともに徐々に低下する傾向で、Al 含有率が 600 ppm に達すると Ca・K 含有率が急激に低下した。III (基部) では、K 含有率は Al 含有率が 300 ppm 以上で急激に低下したが、Ca 含有率は Al 含有率の増大に伴って低下した。なお、P・Na 含有率はいずれの処理 Al 濃度においても大差が認められなかった。

4-5 切断根と乾燥粉末根による Al 取り込みの比較

実験方法

トウモロコシ・ゴボウの1週間苗の根を用い、切断根と乾燥粉末根を調製した。乾燥粉末根は切断根を40℃以下の低温で通風乾燥した後粉砕し70 mesh のふるいを通して調製した。そして両方の根を同時に pH 4.3, 6 ppm Al 溶液に入れ、経時的に Al 含有率を定量した。

実験結果

トウモロコシ切断根の Al 取り込みは、最初の2時間で急速に行われ、以後はそれより遅いが一定の速度で進行した。乾燥粉末根の Al 取り込みパターンも生根のそれと類似していた(図28)。しかし、乾燥粉末根の Al 取り込み速度は生根に比較してかなり大きく、最初の急速な Al 取り込みで約5倍であった。また、第2のより遅い Al 取り込みは生根で 30 ppm Al/hr であるのに対して、乾燥粉末根は 130 ppm Al/hr であった。

一方、ゴボウ乾燥粉末根の Al 取り込み経過はトウモロコシと類似しており、最初の2時間で 9,400 ppm と急速に取り込まれ、2時間以降には 390 ppm Al/hr の一定の速度で取り込まれた。なお、ゴボウ切断根の24時間の Al 取り込みは乾燥粉末根の半分以下であった。

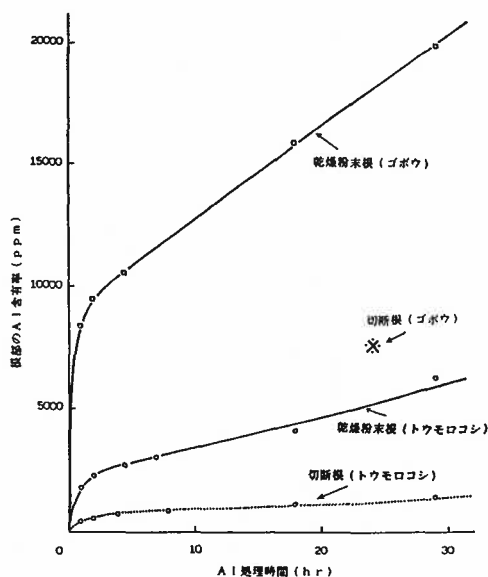


図28 切断根、乾燥粉末根による経時的 Al 取り込み経過

4-6 代謝阻害剤処理が根の Al 取り込みに及ぼす影響

実験方法

ダイコン・ソバ・キュウリ・イネの切断根について下記の8処理を2時間行った：(1)クロロフォルムガス(クロロフォルムを入れたビーカー中に切断根が液に直接触れないようにするし、そのビーカーをガラスでおおった)、(2) 8-hydroxyquinoline(HOQ)(10^{-3} M)、(3) malonic acid(10^{-2} M)、(4) NaN_3 (10^{-2} M)、(5) mono-iodoacetic acid(MIAA)(10^{-2} M)、(6) NaF(10^{-2} M)、(7) 2, 4-dinitrophenol(DNP)(5×10^{-4} M)、(8)対照(脱塩水)。

処理終了後、これらの切断根を脱塩水でよく洗浄し、pH 4.1, 31 ppm Al 溶液で2時間処理後、脱塩水でよく洗浄して分析に供した。

実験結果

ダイコン切断根による Al 取り込みは、阻害剤前処理によって増大し、その効果は NaF・DNP・クロロフォルムガス \gg NaN_3 ・MIAA・マロン酸の順であり、HOQ には効果が認められなかった(図29)。ソバでは阻害剤前処理による Al 取り込み増大効果は、クロロフォルムガス・DNP \gg MIAA・DNP・HOQ・ NaN_3 の順であり、マ

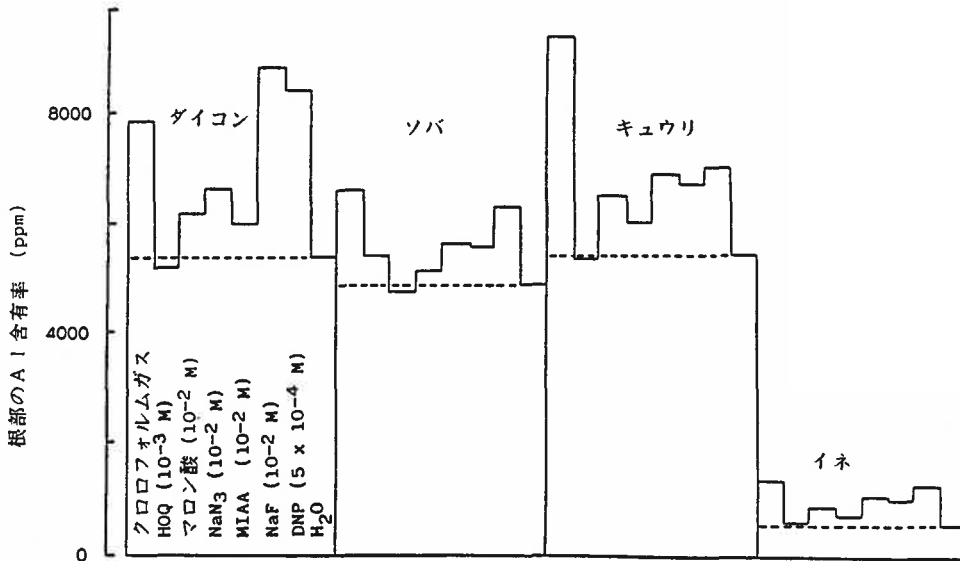


図29 切断根による Al 取り込みに対する各種代謝阻害剤の影響
(使用代謝阻害剤の配列は各作物種で同じ)

ロン酸にはその効果が認められなかった。キュウリではその効果は、クロロフォルムガス \gg DNP・MIAA・NaF・マロン酸 $>$ NaN₃の順であり、HOQにはその効果が認められず、さらにイネでは、クロロフォルムガス・DNP・MIAA・NaF $>$ マロン酸 $>$ NaN₃の順であり、HOQにはほとんど効果が認められなかった。

結局、いずれの作物においても、クロロフォルムガス・NaF・DNPの前処理はAl取り込みを著しく増大させたが、HOQはソバを除いてその効果がほとんど認められなかった。

4-7 根による Al 取り込みに及ぼす N₂ 処理の影響

実験方法

ダイコン・イネ・オオムギ・エンドウ・ゴボウの切断根を供試し、pH 4.1, 30 ppm Al 溶液中における空気通気（以後通気区）と窒素ガス通気（以後 N₂ ガス区）条件下の Al 取り込みの経過を10時間目まで調査した。

実験結果

通気区における経時的な Al 取り込みは、最初の急速な相に続いて、第2のゆっくりとした相が認められた（図30）。また、最初の1時間までの急速な Al 取り込み程度は、ゴボウ・ダイコンで大きく、イネで小さかつ

た。さらに、Al 処理後1時間から10時間までの間の Al 取り込みはゴボウで特に多かった。

一方、N₂ ガス区では通気区に比較して Al 取り込みが増大する傾向が認められた。すなわち、オオムギ・ゴボウでは Al 処理後1時間以降、エンドウ・ダイコンでは5時間以降に通気区を大幅に上回った。ただし、イネでは Al 処理後10時間を経過しても、通気区との差がほとんど認められなかった。

4-8 N₂ 前処理が根による Al 取り込みに及ぼす影響

実験方法

5 mM glucose を含む脱塩水に切断根を投入し、通気または N₂ ガスのいずれかの処理を5時間行った後、pH 4.2, 20 ppm Al 溶液に切断根を移して、さらに7時間に亘って通気または N₂ ガス処理を行い、この間の Al 取り込みを調べた。実験材料としてはキュウリ・ダイコン・エンドウ・トウモロコシ根を供試した。

別に、5 mM glucose を含む脱塩水中で通気または N₂ ガス処理を1時間行った後に根の K・Na・Ca・Mg・P を分析した。この実験の材料としてはダイコンを供試した。

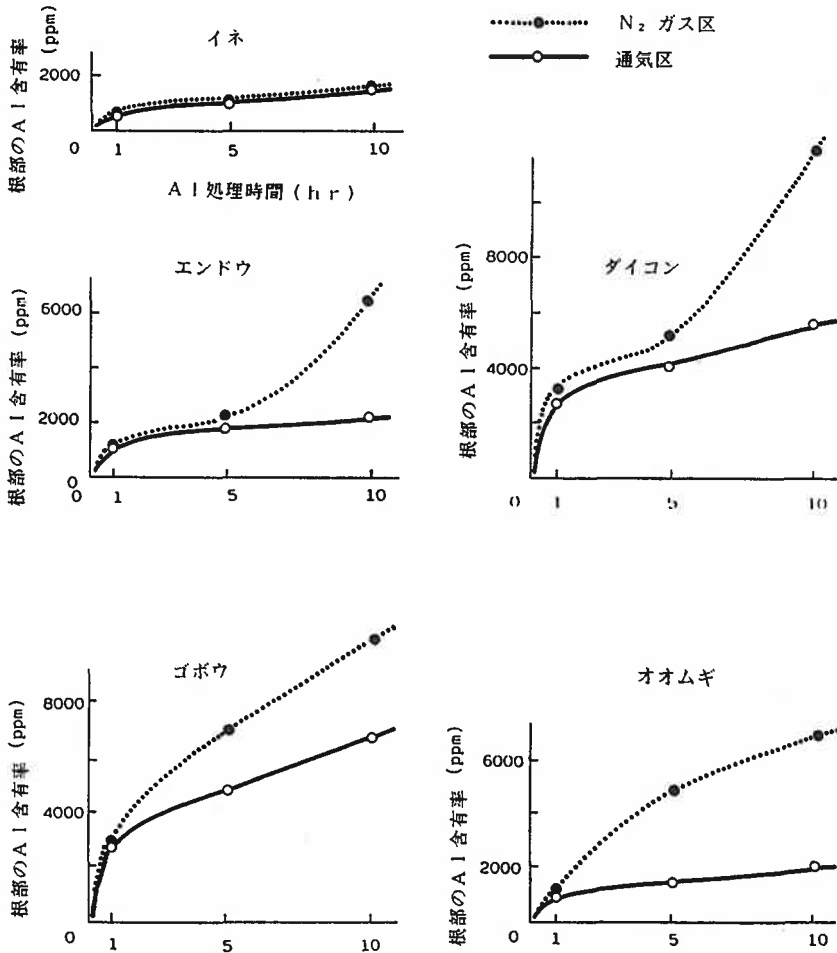


図30 切断根によるAl取り込みに対するN₂ガスの影響

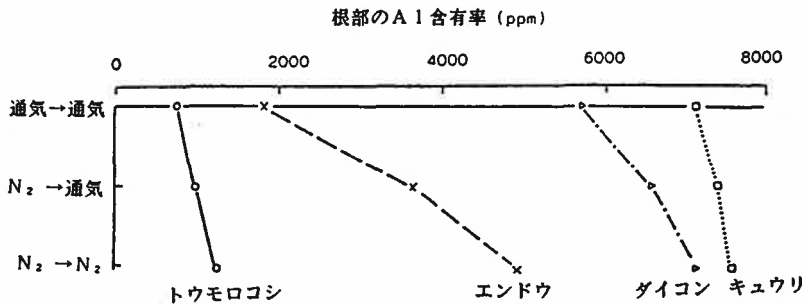


図31 切断根によるAl取り込みに対するN₂ガス前処理の影響
(前処理期間中の培地は5mMグルコースを含む脱塩水である)

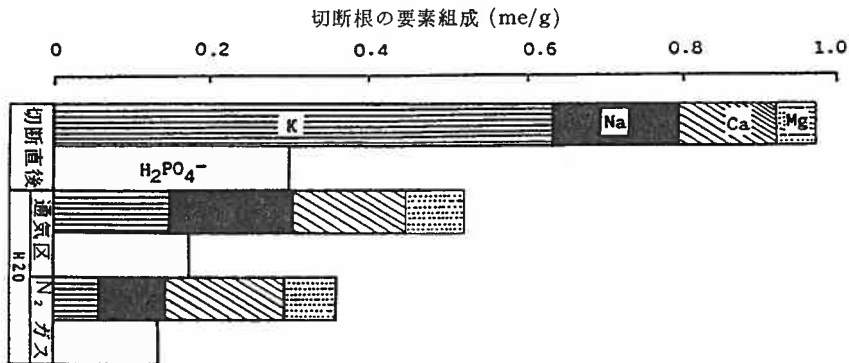


図32 ダイコン切断根の要素組成に対する N_2 ガスの影響

実験結果

Al 処理期間中は同じ通気条件であっても、前処理期間中に通気処理を行った場合に比較して N_2 ガス処理の場合に Al 取り込み量が多く、特にエンドウ・ダイコンでその傾向が著しかった。また、前処理期間および Al 処理期間を通じて N_2 ガス処理を行った場合、Al 取り込みが最も多く、特にエンドウ・ダイコンでその傾向が著しかった(図31)。

切断直後のダイコン根に比較すると、脱塩水中で1時間の通気処理によっても K・P がかなり失われた(図32)。一方、通気処理に比較して N_2 ガス処理の場合には K・Na 含有率が通気処理の半分以下に低下し、また P 含有率もわずかに低下した。それに対して、Ca・Mg 含有率はいずれの場合にもほとんど変化が認められなかった。

4-9 根における Al 分布に対する N_2 処理の影響 実験方法

エンドウの発芽1週間後の根について先端数 mm と種子に近い基部の両部位を、カミソリで切除し、pH 4.2, 20 ppm Al で通気区と N_2 区に分けて10時間の Al 処理を行った。各部位の切断根を水道水、次いで脱塩水で洗浄し、相見らの方法²⁾に従って、Al 分布を組織化学的に調査した。

実験結果

通気区の基部では表皮および外側の皮層の特に細胞壁周辺(図33-a)、先端部では皮層・内皮および木部柔細胞(図33-c)に Al の分布が認められた。一方、 N_2 区の基部では表皮および外側の皮層の細胞壁周辺の他に細胞内部にも不均一な Al 分布が認められ(図33-b)、先端

部では皮層・内皮および木部柔細胞の細胞内部に著しい Al 分布が認められた(図33-d)。

結局、好気条件では表皮・内皮の細胞壁が最も強く染色され、皮層細胞壁(いわゆる free space 域)も弱く染色されたのに対し、中心柱の柔細胞はほとんど染色されなかった。一方、嫌気条件では皮層・木部柔細胞の細胞質部分も強く染色された。同様の結果はオオムギでも認められた。

考察

水耕栽培した幼植物の根の表面形態を、臨界点乾燥した後、金蒸着した切片について走査型電子顕微鏡で観察した。その結果、いずれの作物根も対照区では先端から基部のいかなる部位においても表皮細胞の膨圧が正常に維持され、基部での根毛生長も順調であった(図20-1~5)。それに対して、Al 区では表皮表面の膨圧による細胞毎の緊張状態が低下し、根表面全体が平坦になったり(図20-2, 4)、部分的陥没が生じ(図20-3, 5)、トウモロコシでは表皮および外側皮層細胞の一部が崩壊し、団塊が不規則に表面に残留し(図20-1)、さらにエンドウでは中間部を中心に横方向の深部にまで至る(表皮および皮層細胞)亀裂が多数認められた(図20-4e)。

以上の結果は次のように整理される。すなわち、(i)耐 Al 性の強いイネ・エンバクは Al による影響がより外側、より先端に限定されるのに対して、耐 Al 性の弱いトウモロコシ・エンドウはより深部、より基部にまで至る傾向が認められたが、(ii)耐 Al 性の弱いオオムギのみは表皮よりも内側の皮層細胞でより著しい崩壊が起り、また(iii)一般的に Al の根細胞に対する害作用は原形質の破壊作用にあると考えられ、さらに(iv)Al 害の発現は、根端の分裂部の細胞よりもむしろ中間部の

伸長部の細胞でより明瞭で、Al 害が分裂部に限定されないと考えられる。

なお、エンドウで Al 害に特有の横方向の亀裂症状が先端から 1.5 cm 付近に多数認められる理由は、根の外側細胞群(表皮・外側皮層細胞)が Al 害によって分裂・伸長能を失うのに対して、内側細胞群(内側皮層細胞・中心柱)は依然としてそれらの能力を有する³¹⁾¹⁵⁶⁾ために生じた内外生長量のズレによるものであり、エンドウの根伸長量がもともと大きいので、このような現象が明瞭に認められるものと考えられる。

一方、イネ・エンバク・オオムギ等では、もともと根の伸長量が小さいので、根の表面形態の変化には個々の根細胞に対する Al 害症状のみが表れたものと解釈される。

エンドウ根およびトウモロコシ根の Al 区では根端から 1~2 cm の間、イネ根の Al 区では根端から 1 cm の間で、対照区に比較して K 含有率の低下が認められ、特にエンドウ・トウモロコシで低下程度が著しかった(図 21, 22)。また、Al 区の Al 含有率は調査したいずれの作物においても根端部ほど高く、一方 Ca 含有率は Al 処理による低下程度が基部側で著しい作物と逆に先端側で著しい作物とがあり、Mg 含有率の低下程度には作物間で一定の傾向は認められず、さらに P 含有率は両区ともにいずれの作物も先端部で高かったが、Al 区で対照区を上回る作物と下回る作物とがあり、また両区の差に一定の傾向が認められなかった。

すなわち、対照区に比較した含有率の低下程度は Ca・Mg・P のいずれも Al 含有率の部位別傾向と無関係であった。また、Al 区の K 含有率の低下程度が最も著しい部位はいずれの作物も伸長域に該当する部位で、K 含有率の低下程度の著しさは根の表面構造の破壊度合に対応していた(図 21~23)。

以上の結果は、伸長域では根伸長による張力が加わるために、Al イオンによる直接的な細胞破壊が、その張力によってより激化されることを示唆している。したがって、根伸長能の小さい作物あるいは伸長速度の小さな生育後期ほど耐 Al 性が強いという傾向がある。

ニュートラル・レッドによる生体染色の結果によると、Al 害に特有な症状の認められた根端から 1 cm 付近の部位では、耐 Al 性の弱いトウモロコシは表皮・外側数層の皮層細胞の原形質が崩壊しており、それらの細胞では細胞壁の変形・欠損も認められた(図 25-2)。また、耐 Al 性の極めて弱いオオムギでは、このような原

形質の崩壊や細胞壁の欠損がさらに顕著で、皮層で生き残っていると思われる細胞の数も少なかった。一方、耐 Al 性の強いエンバクは同一の Al 処理で外見上明瞭な Al 害症状のみとめられるまでに、トウモロコシ・オオムギの 2 倍の 6 日間を要し、先端から 1 cm 付近の部位ではほとんどの皮層細胞は生き残っており、表皮細胞のみに崩壊が認められた。また、エンドウは耐 Al 性が弱いものの、先端から 5 cm 付近の基部では表皮の破壊が認められず、皮層の一部の細胞に破壊が限定されていた。

以上の結果は次の 2 点を示している。すなわち、(i) 耐 Al 性の強い作物は Al による根細胞の原形質崩壊を受けにくく、(ii) 基部細胞ほど Al による細胞破壊を受けにくい。

根伸長のほとんどない段階での根細胞に対する Al 害は次の通りであった。すなわち、0~27 ppm Al の培地条件では、根部 Al 含有率は常に先端部>中間部>基部の順であり、さらに培地 Al 濃度の上昇に伴う根部 Al 含有率の増大は先端側で特に著しかった(図 21~23)。先端部では、Al 含有率の増大に伴って K 含有率が顕著に低下するのに対し、Ca 含有率はほとんど変化しなかった。一方、基部側では Al 含有率の増大に伴って、K 含有率は低下することではなく、300 ppm Al に達するまでは上昇傾向で、300 ppm Al 以上で下降した。Ca 含有率は Al 含有率の上昇に伴って顕著に低下した。中間部では、Al 含有率の上昇に伴って、K・Ca 含有率がともに徐々に低下する傾向であった。

すなわち、先端では Al が著しく取り込まれ、それに伴って K が著しく低下するが、基部ではこの Al 取り込みに伴う K 含有率の低下は起こらず、Ca 含有率のみが低下した。

Al 処理によって根細胞の protoplast は萎縮し、変形し、protoplast 数も減少した(図 25)。それゆえ、Al イオンによって plasmalemma が破壊され、細胞内部から内容物の一部が漏出すると考えられる。ただし、Al 区のすべての protoplast が変形する訳ではなかった。この原因は、供試材料が根元から採取されたものであり、Al の根への取り込みに局在性があり、Al は根端ほど、また表面側ほど多く取り込まれるために、protoplast の破壊程度に種々の度合いのものが存在したことによる。

したがって、これらの結果は以下のように整理される。(i) 根は先端部ほど Al を取り込みやすく、(ii) 根先端部は Al 取り込みに伴う plasmalemma 破壊による

K漏出を起こすが、(iii) 根基部は Al を取り込みにくく、また、たとえ先端部と同程度の Al を取り込んでも、先端部のような K 漏出は起こらず、一方、(iv) 根基部の Ca 含有率は Al 取り込みによって低下するが、(v) ある程度の Al の取り込みは、本実験の場合のような低 pH による K 漏出を妨げるのに効果的である。

以上の結果、長時間の Al 処理のもとでは根の伸長部付近で最も Al 害が顕著に発現するが、3時間程度の短時間の Al 処理条件では根端部に Al が多量に取り込まれ、その部位の原形質が破壊され、一方基部では Al の取り込み量が少なく、原形質破壊も発現しにくいと結論される。このことは、耐 Al 性の異なる作物の根細胞間、根端部と基部間で plasmalemma の Al 侵入に対する抵抗力にちがひがある可能性を示唆している。なお、Henning⁶⁰⁾、Moore⁹⁸⁾は耐 Al 性を根端細胞の plasmalemma の Al イオンを排除する能力と関連づけている。

各種の代謝阻害剤のうちでクロロフォルムガス・NaF・DNP は根による Al 取り込みを増大させ(図29)、また生根に比較して乾燥粉末根の Al 取り込み量は多く(図28)、さらに、通気下の Al 処理では細胞壁付近に多量の Al が分布するのに対して、N₂ ガス区では根の先端部・基部ともに細胞内部にも著しい Al 分布が認められた(図33)。このことは、Al の受動的侵入に対する代謝的に維持される barrier が根細胞に存在することを示唆している。

田中¹⁴⁷⁾は各種イオンで、但野¹⁴²⁾は Fe に関して、積極的排除能という概念を提唱した。これは、根での水とイオンの相対的取り込み速度の違いを intact plant を対象として用いた概念である。この概念を根の個々の細胞に適用し、根細胞内部への Al イオンの受動的侵入を妨げる好気条件で発揮される plasmalemma の構造・機能上の能力を Al 排除能と定義した。

この根細胞 plasmalemma の Al 排除能の強さの程度は実測が困難である。ところで、N₂ ガスは plasmalemma を不可逆的に破壊し(図30, 31, 33)、Al の取り込みが通気区に比較して N₂ ガス区で急激に上回り始めるのはオオムギ・ゴボウで Al 処理後1時間、エンドウ・ダイコンで5時間であり、イネでは N₂ ガスの影響は10時間経過してもほとんど認められなかった(図30)。すなわち、N₂ ガスによる plasmalemma の破壊されにくさの程度は、イネ>ダイコン・エンドウ>オオムギ・ゴボウの順であった。この順位は耐 Al 性の種間差の傾向(図5, 表3)にはば一致する。また、生体染色の結果、

耐 Al 性の強い作物は Al による根細胞の破壊を受けにくかった(図25—5)。

結論的に、以上の結果は次のように整理される。すなわち、(i) 根細胞には Al 排除能があり(図29)、(ii) この機能は N₂ ガスによって破壊され(図30, 31)、(iii) N₂ ガスによる Al 排除能の破壊され易さには種間差があり、この順位は耐 Al 性順位と一致しており(図30)、(iv) Al イオンは plasmalemma を破壊し、耐 Al 性の強い作物は Al イオンによる plasmalemma 破壊に対する抵抗性が強く(図24)、(v) N₂ ガスは plasmalemma を破壊する作用があるが、この破壊力は時間単位で発揮されるので(図30)、Al イオンよりも強力であり、(vi) Al 排除能は根の先端部ほど弱い(図20, 27)が、(vii) Al 害は根先端の分裂域にのみ限定されてはおらず(図20~22)、根先端部は Al 害を受ける細胞数が多く内側細胞にまで Al 害が及び(図20)、先端から遠い部位ほど Al 害を受ける細胞はより外側の、表皮や外側皮層に限定される(図20)。

以上の結果をふまえ、また最近まで明らかになった知見を整理しつつ、Al と plasmalemma の構造・機能との関係を考察することとする。

高等植物根の plasmalemma に存在する H⁺ ポンプの構造・機能はまだ不明の部分が多いが、ある種の ATPase であることに関しては見解が一致している¹³¹⁾。

また、オオムギ根の plasmalemma に存在する Ca²⁺+Mg²⁺-ATPase によって生成される膜電位差は calmodulin(pI=4, MW=16,700)の添加によって3倍に高まるが、Al/calmodulin(モル比)=3:1でその活性が95%阻害されること、また calmodulin には4個の Ca 結合座が存在し、ここに Al が結合することによって calmodulin 構造が変化し、その結果 ATPase の活性化能が失われることが最近明らかになった⁵⁹⁾¹³⁸⁾¹³⁹⁾。

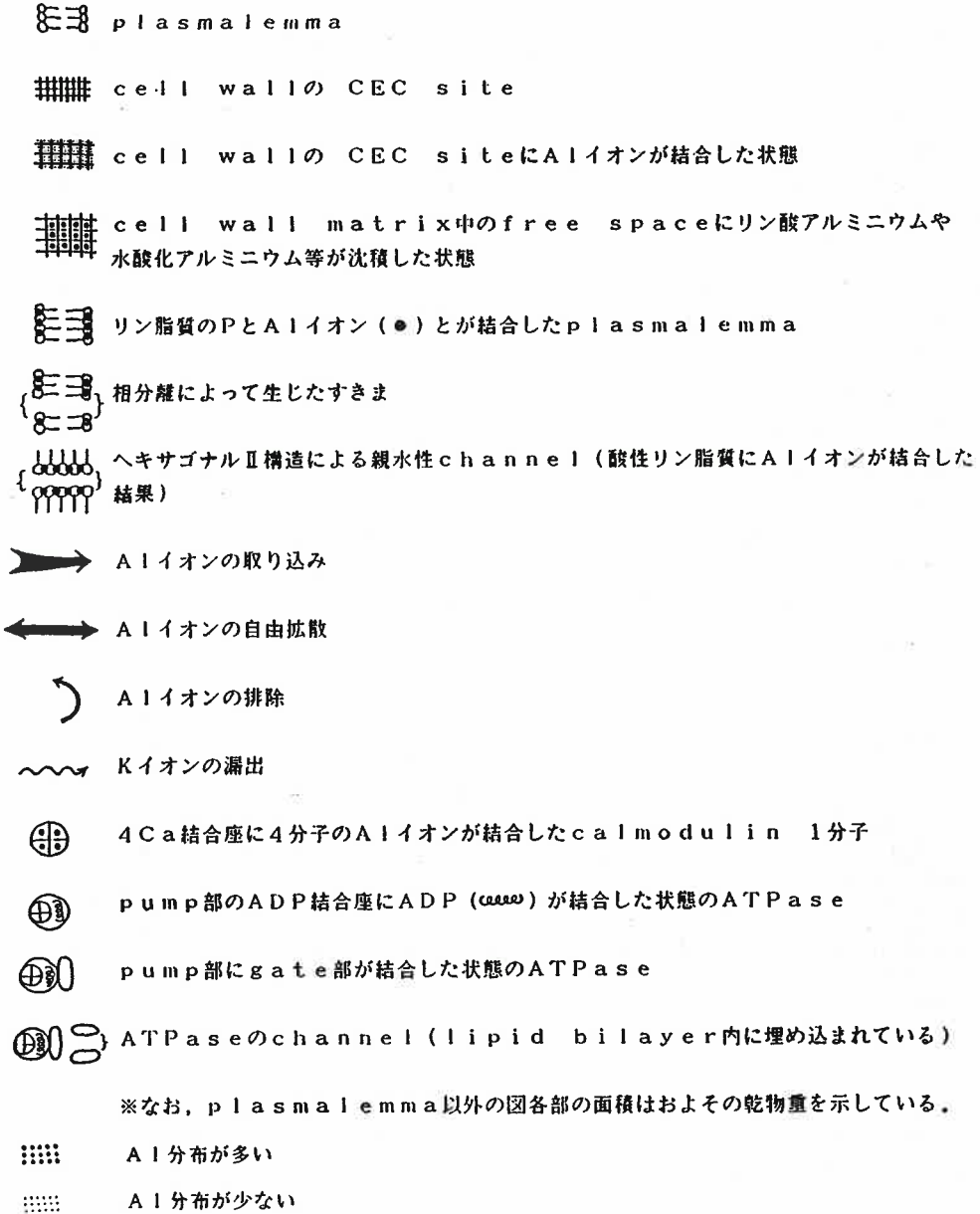
さらに、PS3 という好熱菌は H⁺-ATPase 活性が強く、その構造と機能の詳細が明らかになった⁷⁵⁾¹⁵⁷⁾。また、その基本的な部分は他の膜系でも共通しているものと推定されている。その概略は次のとおりである。すなわち、H⁺-ATPase は pump(ポンプ)、gate(弁)および channel(通路)の三部分からなり、pump は ATP・ADP を結合し活性を調節する調節 subunit(α)と ATP の合成・分解を行う活性中心である触媒 subunit(β)とから成り、ここで ATP-ADP の変換を行い、それによって生成された H⁺ が送り出され、δ, γ, ε の subunit から成る gate の弁である γ を通過する。また、channel は二

種類の subunit から成り脂質二重層中にうめ込まれており、 H^+ が γ を通過して、この channel を通り膜を横切っていく。

次に、膜脂質層の構造・機能とイオンとの関係については以下の点が判明している¹¹⁾。すなわち、 Ca^{2+} 等の多価カチオンと酸性リン脂質の荷電との中和および一種

のキレート結合によって脂質は相転移を起こしてゲル相になり、あるいは相分離状態となり、イオンに対する選択的バリアー能を減じ、透過性が増大する。また、リン脂質はイオンによって構造転移も起こし、例えばカルジオリピンは Ca^{2+} 存在下でヘキサゴナル II 構造をとり、膜に円筒状の親水性 channel をつくり、バリアー機能

図34, 55および56で用いる記号一覧



を低下させる。

以上の諸知見から, plasmalemma に対する Al 害の機構は次の様に推定される。すなわち, plasmalemma 中に存在するある種の ATPase は H⁺ ポンプとして機能しているが, この ATPase の活性化には活性型 calmodulin の存在が必要であるが, calmodulin は 4 個の Ca を結合した時に活性型 calmodulin となるのであって, この Ca 結合部位に Al が結合すると calmodulin は活性型をとり得ず, 従って ATPase の gate が開放状態となり細胞質中に存在する K⁺ は漏出し, 培地中の Al は逆に受動的に侵入する。さらに, plasmalemma の脂質二重層中に部分的に存在する酸性リン脂質 (フォスファチジルセリン・フォスファチジン酸等) のリン酸基は Al と結合し脂質二重層に相分離状態をひき起こし, あるいは酸性基の多いリン脂質(カルジオリピン等)では Al との結合によって, ヘキサゴナルⅡ構造をとり plasmalemma に親水性 channel を形成し, 結局脂質二重層の疎水性の性質を低下させ, このことも細胞質中の K⁺ の漏出や培地中の Al の受動的侵入の機会を多くする。なお, N₂ ガスは plasmalemma 中に存在するこの ATPase の作動を不能にし, またクロロフォルムガスは plasmalemma の脂質二重層を溶解・攪乱することによって, 多量の Al の侵入をもたらされる。

結局, Al は calmodulin との結合によって H⁺ ポンプ活性を阻害し, また脂質二重層の構造を変化させ, 以上の作用を通じて plasmalemma の barrier 機能を破壊すると推定される。従って, 耐 Al 性の種間差あるいは根

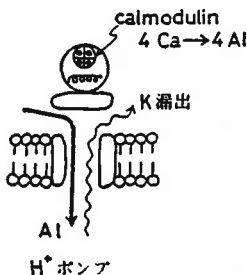
の部位による耐 Al 性のちがいの原因は, plasmalemma の ATPase, calmodulin およびリン脂質との関連で将来検討する必要があるものと予想される。

なお, Al 処理によって根伸長が抑制された場合でもコムギ根端による ³H-thymidine 吸収およびその部位の DNA への ³H-thymidine や ¹⁴C-valine の取り込みが阻害されない⁹⁾¹⁶⁵⁾という最近の報告も, Al の根に対する害作用が細胞分裂に対する阻害作用ではない可能性を示唆するものである。

結論的に, 本節は以下のようにまとめられる。好気的条件下のもとで正常に機能している plasmalemma では, 水は脂質二重層の透過係数に基いて通過するが, Al イオンは plasmalemma を自由に透過できず外側に排除される (図34)。しかしながら, Al イオンは plasmalemma あるいは cell well 中に存在する calmodulin¹⁶⁾ と結合し ATPase 活性を阻害することによって膜電位差を消失して gate が開放し (図34), あるいは相分離を引き起こすことによって透過性を増し (図34), あるいは時にはヘキサゴナルⅡ構造への転移によって局部的に親水性 channel をもたらす (図34)。すなわち, plasmalemma と Al イオンとの結合によって plasmalemma の Al 排除能は破壊される。それゆえ, plasmalemma の Al 結合親和性の大きなもの程 (すなわち, plasmalemma の ATPase 活性が高いか, calmodulin 含量が高い, あるいは plasmalemma の lipid 層中のリン脂質の酸性基が多い), plasmalemma の Al 排除能は小さく, その結果耐 Al 性が弱い可能性がある。

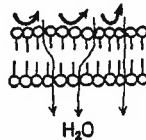
たん白質-COOH-

conformation 変化



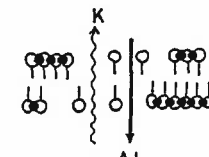
膜電位差の減少

Al イオンの排除



H₂O

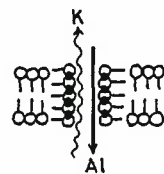
フォスファチジルセリン
フォスファチジン酸



相転移

相分離

カルジオリピン



ヘキサゴナルⅡ構造

親水性 channel の出現

図34 calmodulin, ATPase, リン脂質と Al イオンとの結合ならびに plasmalemma の性質の変化に関する推定図

5. 根における Al の存在状態

Al の根への取り込みは、一般に apoplasm への吸着、plasmalemma との結合、細胞質への侵入という経過で進行することが示唆された。しかし、Al の害作用の機作を解明するためには、Al の根における存在部位、Al が結合する本体に関するより詳細な情報が必要である。この種の報告は比較的多数なされているので、それらとの比較検討を行うことが本節の目的である。

5-1 根の CEC と Al 含有率との関係

実験方法

カボチャ・ソラマメ・ダイズ・トマト・エンドウ・アズキ・レタス・ゴボウ・トウモロコシおよびイネを予め1ヶ月間標準培養液で生育させ、その後 pH 4.0, 50 ppm Al 培地に移して2日間放置し、得られた根の Al 含有率と CEC を測定した。

実験結果

CEC はイネ・トウモロコシ・ゴボウで小さく、カボチャ・ソラマメ・ダイズで大きく、トマト・アズキ・エンドウ・レタスで中間的であった(図35)。一方、根部 Al 含有率はトマト・イネ・ゴボウで低く、カボチャ・アズキ・ソラマメで高く、レタス・エンドウ・トウモロコシ・ダイズで中間的であった。

すべての Al イオンを Al³⁺ とみなして、Al 含有率を me/100 g D. W. に換算し、CEC(X)と Al 含有率(Y)との関係を求めると、両者間には正の相関が認められ(r=0.631*)、その回帰直線は Y=0.5X+13.8 で、アズキ・トウモロコシ・イネ以外の作物では Y=X の直線の下方

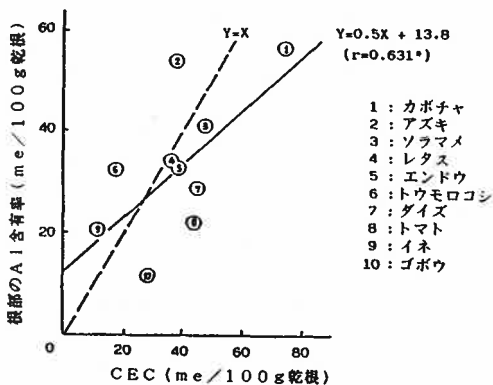


図35 乾燥粉末根の CEC と根部の Al 含有率との関係

に位置した。また、播種をパーミキュライトで行った影響が部分的に残ったために Al 含有率にばらつきが認められ、その結果相関係数は低めであった。

5-2 切断根の Al 取り込みに対する共存 Ca 濃度の影響

実験方法

ソバ・トウモロコシの切断根を 3 ppm Al を含む 0~800 ppm Ca(CaCl₂) を添加した溶液に投入し、3時間放置した。実験は pH 4.3 で開始したが、実験終了時には低 Ca 濃度区ほど pH が高い傾向で、pH 4.1~4.5 の範囲に変化していた。

実験結果

培地に Ca が存在しない場合、3 ppm Al 溶液から3時間の Al 処理期間中に取り込まれる Al はソバで 2,700 ppm、トウモロコシで 500 ppm であった(図37)。培地に共存する Ca 濃度が 0~130 ppm 付近(低濃度 Ca 域)までは、Ca 濃度の上昇に伴って根の Al 含有率が急激に低下し、130~800 ppm (高濃度 Ca 域)の範囲では、同様に Al 含有率が低下したが、その程度は両作物とも低濃度 Ca 域の約1/2 の低下割合であった。耐 Al 性の強いソバは弱いトウモロコシに比較して、Al 含有率が常に高かったが、共存 Ca 濃度上昇に伴う根部 Al 含有率の低

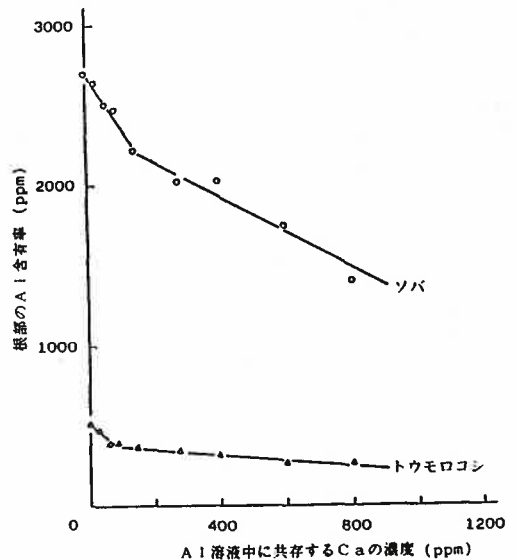


図37 ソバ、トウモロコシ切断根による Al 取り込みに対する共存 Ca 濃度の影響

下割合はソバでトウモロコシよりも大きかった。さらに、両作物とも Ca 非共存培地に比較して培地 Ca 濃度 130 ppm の共存で Al 含有率は約80%、培地 Ca 濃度 800 ppm の共存で約50%であった。

5-3 Ca, Mg, K による根からの Al の放出

実験方法

トウモロコシ・エンドウの苗を pH 4.0, 20 ppm Al 溶液に移植して2日間 Al 処理した後, $\text{CaCl}_2 \cdot \text{MgCl}_2 \cdot \text{KCl}$ をそれぞれカチオンとして 2.2 me/l を含む溶液および脱塩水にて pH 4.0 で2日間処理を行った。

実験結果

Al 処理に続く各種の同一当量カチオン濃度の溶液処理後の根部 Al 含有率はトウモロコシ・エンドウともに $\text{KCl} > \text{MgCl}_2 > \text{CaCl}_2$ 処理の順であり, KCl は Al 含有率を低下させる効果が小さく, 逆に CaCl_2 は大きく, MgCl_2 はその中間であった(表15)。また, Al 含有率を低下させる効果は $\text{KCl} \cdot \text{MgCl}_2$ の場合はトウモロコシでエンドウよりも大きいのにに対して, CaCl_2 の場合はエ

表15 Al 前処理トウモロコシ, エンドウ根の Al 含有率に対する 2.2 me/l Ca, Mg および K の影響

後処理	後処理後の Al 含有率 (ppm)		H_2O 後処理区の Al 含有率に対する比率 (%)	
	トウモロコシ	エンドウ	トウモロコシ	エンドウ
H_2O	3,270	2,685	100	100
CaCl_2	2,185	1,610	67	60
MgCl_2	2,340	2,470	72	92
KCl	2,665	2,730	82	104

ンドウでトウモロコシよりも大きかった。

しかしながら, Al 含有率を低下させる効果の最も大きい CaCl_2 の場合であっても, その程度はもともとの Al 含有率の30~40%の除去効果であった。

5-4 根の有機物各画分と Al 含有率の関係

実験方法

トウモロコシの1週間苗の根を凍結乾燥した後, 各種有機物画分の抽出を行った¹³⁴⁾。すなわち, 凍結乾燥根を20分間冷(0~5℃)10%トリクロル酢酸(TCA)で抽出した後, 脱塩水でよく洗浄し, 残さを“残さA”とした。“残さA”を95%エタノール, 次いで60℃エタノール:エーテル(3:1)で各3分づつ2回抽出し, 残さを“残さB”とした。“残さB”を5%TCA(100℃)で15分間づつ2回抽出し, その後よく水洗いし, 残さを“残さC”とした。“残さC”は1N KOH(37℃)で20時間抽出し, よく水洗いした。この残さを“残さD”とした。各残さは図36の有機物画分と対応するものと考え事とする。

また, ペクチン質を EDTA-pectinase によって抽出した。すなわち, 新鮮な切断根 25 g を5分間, 95%エタノール中でホモジナイズし, ガラスフィルターでろ過後, 残さを75%エタノールで2回洗浄した。この湿った残さに0.5% EDTA を加え, pH を 11.5 に調整後, 30分間, 25℃に保った。その後に pH を稀酢酸溶液で 5.0~5.5 に調整し, この溶液にマセロチーム R-10(ヤクルト薬品工業KK製)を残さ 1 g 当たり 0.6 g 加え, 時々振とうしつつ25℃で3時間放置した。この残さをよく水洗いして“残さE”を得た。

以上で得られた残さA~E及び新鮮な切断根(無抽出処理)の各々を pH 4.2, 27 ppm Al 溶液に移し, 36時間放置し, 水洗後, Al 含有率の分析に供した。

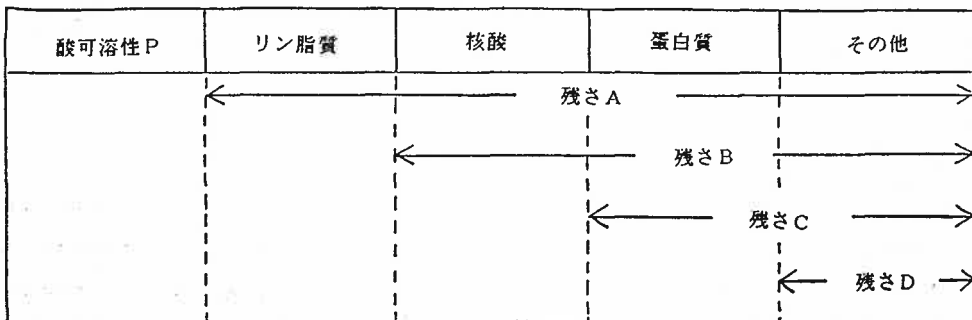


図36 各残さの有機物画分

実験結果

切断生根の Al 含有率に対する各種残さの Al 含有率の割合は、酸可溶性リン化合物（主に無機態リン、各種の糖リン酸エステル）の抽出処理後で60%、核酸抽出後で25%、蛋白質抽出後で18%であり、別の切断生根材料のペクチン抽出後で57%であった(図38)。

結局、酸可溶性リン化合物、核酸、ペクチンの抽出処理はいずれも著しく Al 含有率を低下させ、また蛋白質抽出処理にも Al 含有率の低下効果が認められた。しか

しながら、リン脂質抽出処理には何等の効果も認められなかった。

5—5 各種試薬による根の Al の抽出

実験方法

トウモロコシの1週間苗を6 ppm Alを加えた pH 3.8, 4.6, 6.5 の水道水 54 l で2日間培養した。その後、各々の苗を Al 処理時と同一 pH の水道水に5時間浸した後、根を切断し、5 g 新鮮重に対し各種抽出剤(図39)をそれ

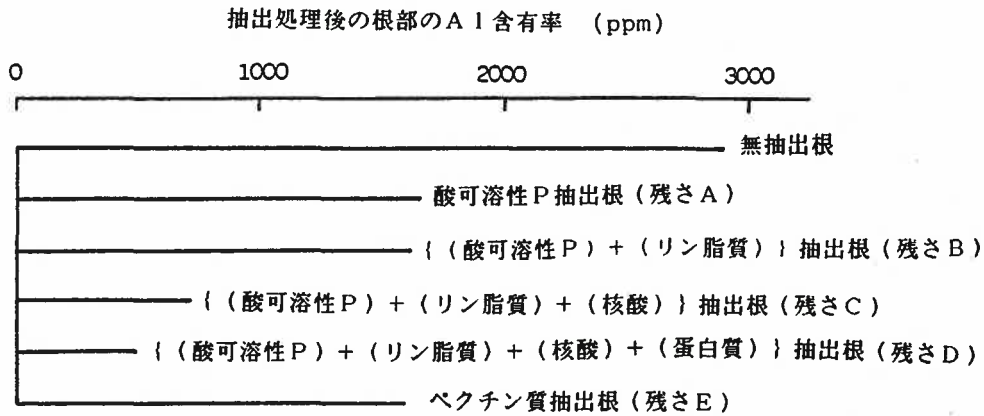


図38 各種細胞成分抽出後の根材料による Al の取り込み性

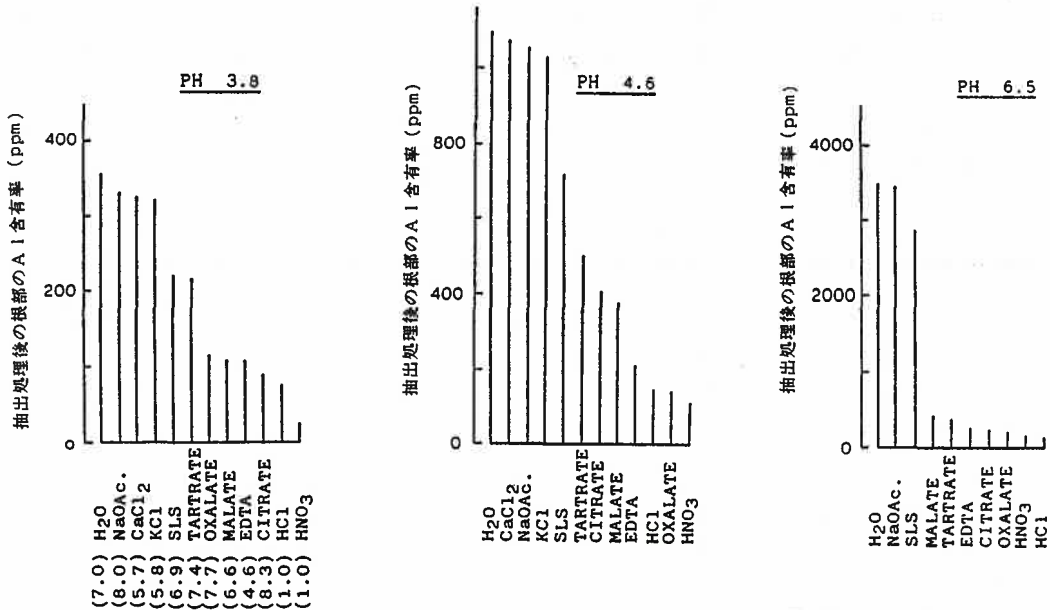


図39 各種抽出剤による抽出処理後の根の Al 含有率の比較 (カッコ内の数字は各抽出剤の pH を示す)

それ 300 ml 加え、時々振とうしつつ1日間放置した後、根はよく洗浄し、Al の分析に供した。用いた抽出剤は界面活性剤の SLS (ラウリル硫酸ナトリウム) のみは 1% とし、それ以外はすべて 0.1 N とした。

実験結果

6 ppm Al 溶液で2日間培養したトウモロコシ完全植物の根の Al 含有率は pH 3.8 区で 350 ppm, pH 4.6 で 1,100 ppm, pH 6.5 区で 3,500 ppm であった(図39)。

pH 3.8 区では各 0.1 N 酢酸ナトリウム, CaCl₂, KCl の Al 抽出効果はほとんど認められなかったが、1% SLS と 0.1 N 酒石酸ナトリウムでは脱塩水による抽出根(無抽出処理)の Al の 37%, 各 0.1 N シュウ酸ナトリウム, リンゴ酸ナトリウム, EDTA・2Na, クエン酸ナトリウム, 塩酸では 66~77%, 0.1 N 硝酸では90%以上、それぞれ抽出された。

pH 4.6 区では各 0.1 N CaCl₂, 酢酸ナトリウム, KCl は Al をほとんど抽出しなかったが、1% SLS は36%, 0.1 N 酒石酸ナトリウムは54%, 各 0.1 N クエン酸ナトリウム, リンゴ酸ナトリウムは64%, 0.1 N EDTA・2Na は 80%, 各 0.1 N 塩酸, シュウ酸ナトリウム, 硝酸は約 86% の Al を抽出した。

pH 6.5 区では 0.1 N 酢酸ナトリウムは Al をほとんど抽出しなかったが、1% SLS は20%, 各 0.1 N リンゴ酸ナトリウム, 酒石酸ナトリウム, EDTA・2Na, クエン酸ナトリウム, シュウ酸ナトリウム, 硝酸, 塩酸は約 90% の Al を抽出した。

すなわち、いずれの pH 区の傾向も類似しており、根の Al の抽出能力は、中性の酢酸塩、塩化物<SLS<有

機酸の中性 Na 塩, EDTA・2Na <強酸性の無機酸の順であった。

5-6 染色前後における Al 含有率の変化

実験方法

トウモロコシ・エンドウ・オオムギ・エンバク・アズキ・ソバ・ダイコン・キュウリの種子根を pH 4.1, 27 ppm Al 溶液で24時間処理した。Al 処理終了後よく水洗し、これらの切断根のうち一部は通風乾燥後 Al の分析に供し、残りの切断根は前述の穴付きポリエチレン製袋に入れた状態でアルミノン染色²⁾あるいは一部の作物根についてはヘマトキシリン染色¹¹⁹⁾¹⁴⁵⁾を行った。染色後の試料はよく洗浄後40℃以下で通風乾燥後 Al の分析に供した。

実験結果

染色操作によって、Al 含有率は低下した。すなわち、ヘマトキシリン染色では Al 含有率は染色後で染色前よりもやや低下し、染色前の Al 含有率に対する染色後の Al 含有率の割合は 4 作物の平均で90%であるのに対して、アルミノン染色では著しく低下し、染色前後の Al 含有率比は 8 作物の平均で約60%であり、特にダイコン・オオムギ・キュウリ・トウモロコシで顕著に低下した(表16)。

アルミノン染色の前と後またはヘマトキシリン染色の前と後の Al 含有率間の相関はそれぞれ 0.823* または 0.998** であって、両染色法ともに染色前後の Al 含有率は相互に関連していたが、その関連の度合いはヘマトキシリン法でアルミノン法よりも密接であった。

表16 染色前後の Al 含有率の比較

作物	Al 含有率					
	染色前 (ppm)	アルミノン 染色後 (ppm)	染色前の Al 含有率に 対する染色後の Al 含 有率の比(%) (アルミノン染色法)	ヘマトキシ リン染色後 (ppm)	染色前の Al 含有率に 対する染色後の Al 含有率 の比(%) (ヘマトキシリン染色法)	
トウモロコシ	1,056	529	50	865	82	
エンドウ	1,724	1,337	78	—	—	
オオムギ	2,109	1,039	49	2,070	98	
エンバク	2,138	1,460	68	—	—	
アズキ	3,832	2,213	58	—	—	
ソバ	4,263	3,624	85	3,665	86	
ダイコン	6,707	2,352	35	5,758	86	
キュウリ	7,401	3,658	49	—	—	

なお、アルミノン法に用いる染色液のアルミノン・酢酸アンモニウム液の pH は 7.7、洗浄液の 3.2N 炭酸アンモニウム液の pH は 9.6 であったが、ヘマトキシリン法に用いるヘマトキシリン・ヨウ素酸ナトリウム液の pH は 4.4 であった。また、アルミノン法では洗浄液の処理によって染色度合いの顕著な低下が特に細胞壁付近で認められるが、ヘマトキシリン法では洗浄は脱塩水で行っており、その際染色度合いの低下はほとんど認められなかった。

5—7 根における Al の分布部位

実験方法

エンドウおよびオオムギの 1 ヶ月苗を pH 4.2, 20 ppm Al で 12~48 時間処理した。得られた根の先端部・中間部・基部の各部位における Al 分布をアルミノン法で染色・調査した。

実験結果

エンドウの場合先端部では、Al は表皮・皮層の全体に最も多く分布し、特に細胞壁付近で著しく、中心柱では Al の分布は急激に低下していた。ただし、未成熟な原生木部導管細胞とそれに続く未成熟な後生木部導管細胞付近に弱い Al 分布が認められた(図40—A)。中間部(図40—B)では、表皮・下皮に最大の Al 分布が認められ、成熟した後生木部導管に至る放射方向の内皮および未成熟な原生木部導管付近にも強い Al 分布が認められた。基部(図40—C)では、表皮・下皮と成熟した原生木部導管に至る内皮細胞付近に著しい Al 分布が認められた。

オオムギの場合、中間部では表皮・皮層全体に Al 分布が認められ、中心柱では原生木部導管・未成熟な後生木部導管 I 及びそれらと放射方向に連なっている内鞘細胞に最大の Al 分布が認められた(図41—D)。基部(図41—E, F)では、表皮・外側皮層細胞・内皮(図41—E, F)および根毛の核(図41—E)に Al 分布が認められた。また、エンドウに比較して、皮層細胞の内部における Al 分布が顕著であった(図41—E, F)。

考 察

50 ppm Al, 2 日間という比較的強い処理条件で根に取り込まれる Al(Y)は、根の CEC(X)と正の相関が認められたが、その回帰直線は $Y = 0.5X + 13.8$ で、{Al 含有率(me)/CEC(me)} の値は 0.4~1.9 の範囲にあった(図

35)。ただし、アズキ・トウモロコシ・イネ以外の作物では Y は X より小さい値であった。なお、根の CEC site は主に細胞壁のペクチンであるが、それ以外にも細胞壁中の蛋白質、plasmalemma 中の蛋白質もその一部となっている。

したがって、本実験の結果は、CEC site の多い根ほど Al の取り込み量が多いものの、多くの作物では Al はすべての CEC site を飽和してはおらず、また飽和の程度も異なっていることを示している。

結局、たとえ高濃度 Al 溶液で比較的長時間処理を行っても図40, 41に示したように、Al は根の全域に分布するのではなく、より基部側では内側皮層細胞・中心柱には Al の取り込みが行われにくいという結果と一致している。さらに、逆に先端細胞・非先端部の外側細胞では細胞質内部にまで Al が侵入している(図40, 41)ので、根の Al 含有率と根の CEC の関係は $Y = X$ に一致しないものと解釈される。

低濃度・短時間(3 ppm, 3 時間)の弱い Al 処理条件で根に対する Al と Ca との相対的結合親和性によって判断すると、根には少なくとも 2 種類の Al 結合座の存在が示唆された(図37)。すなわち、Ca 非共存培地では、根の全 Al の約 80% が結合親和性の強い座に、残りの約 20% が結合親和性の弱い座に存在するので、切断根では全 Al の大部分は結合親和性の強い座に存在するものと思われる。なお、耐 Al 性の異なるトウモロコシとソバで、この両結合座の割合に相違は認められなかった。また、培地に高濃度の Ca(800 ppm)が存在しても 3 ppm Al 溶液からの根による Al の取り込みは、Ca 非共存時(最高 Al 取り込み時)の 50% に達した。このことは、この結合座に対する親和性は Ca に比較して Al で著しく強いことを示している。

以上の結果は、ある程度の Ca が培地に共存しても、根に対する Al 害の抑制効果はあまり期待できないことを示唆している。

Al 処理後、同一当量濃度の K・Mg・Ca を含む各溶液中に放置することによって根部の Al 含有率は低下するが、低下の度合いは $Ca > Mg > K$ の順であり、Ca で最も効果が大きく、K で最も効果が小さかった(表15)。また、K の効果は根の CEC の小さいトウモロコシでエンドウよりも顕著で、Ca の効果は逆に CEC の大きいエンドウでトウモロコシよりも顕著であった。しかしながら、Al 除去効果は最大でも 35% 程度であった。

結局、通常条件では根において Al は大部分が CEC

site に存在すること, また Al の根への結合親和性は Ca よりも著しく強いことが明らかとなった。

Al イオンと結合し得る生体中の官能基は遊離カルボキシル基とリン酸基である。細胞壁中で遊離カルボキシル基はペクチン物質 (カルボキシル基がほとんどメチルエステル化されていないコロイド状のポリガラクトuron酸であるペクチン酸, 種々の程度にメチルエステル化されたコロイド状のポリガラクトuron酸であるペクチニン酸, 水溶性のペクチニン酸であるペクチン, 酸性多糖類であるラムノガラクトuron等), 酸性のヘミセルロース (グルクロノキシラン等), 長鎖の脂肪酸の重合体であるスベリン, ヒドロキシプロリン含量の高い構造性の細胞壁糖蛋白質, 細胞壁結合酵素 (インベルターゼ, フォスファターゼ, β -グルカナーゼ, ペクチンメチルエステラーゼ等) に存在する⁴⁵⁾。

また, 原形質中で遊離カルボキシル基, リン酸基は原形質膜中の各種酸性リン脂質のリン酸基および表在・内在性タンパク質 (各種酵素等) のカルボキシル基, 細胞質中の可溶性のリン化合物 (無機態リン・糖リン酸), 各種オルガネラの膜中の各種酸性リン脂質および核酸のリン酸基および表在・内在性タンパク質 (各種酵素等) のカルボキシル基が挙げられる。

以上の考えられる多くの Al 結合座の中で量的に多くを占める生体成分を推定するための検討を行った。すなわち, 切断生根の各種有機物を順次抽出し, 各抽出終了毎に Al 処理を行った後の Al 含有率は切断生根の Al 含有率よりも低かった (図38)。特に, 酸可溶性リン化合物 (主に無機態・各種の糖リン酸), 核酸, ペクチンの抽出処理は Al 含有率を著しく低下させ, さらに蛋白質抽出処理にも Al 含有率の低下効果が認められた。ただし, リン脂質抽出処理による Al 含有率の低下は認められなかった。

以上の結果は, 根において Al が結合し得る主要な座は, 細胞質中に存在する酸可溶性リン化合物, 核に存在する核酸, 細胞壁中のペクチンおよび蛋白質であることを示唆している。なお, この結果は切断生根との比較であって, 無抽出処理磨砕根の Al 含有率は切断生根の Al 含有率よりも著しく高いので (図28), これらの示唆された座と Al との結合量は, 無抽出処理磨砕根ではさらに多いものと推定される。また Al が根で核やペクチンと大量に結合するという点はこれまでの報告²⁾²³⁷¹⁾⁸⁹⁾⁹²⁾¹⁰⁷⁾¹³²⁾と一致している。

一方, これら各種有機物の抽出に伴って, それらとの

水素結合・多糖成分との共有結合・細胞壁マトリックスの網目構造内部へのトラッピング等⁴⁶⁾の各種結合様式で結合し合っている, Al と結合し得る他の物質をも溶出する可能性があるので, 抽出法のみで Al 結合座の推定を行うことは不十分であることも指摘される。

6 ppm Al 溶液で2日間培養したトウモロコシ完全植物の根の Al 含有率は pH 3.8 区で 350 ppm, pH 4.6 区で 1,100 ppm, pH 6.5 区で 3,500 ppm であった (図39)。この傾向は切断根の傾向 (後述; 図44, 45) と異なっているが, 長期栽培の傾向 (図8) と同じであった。

完全植物の根の Al 含有率が切断根での傾向と異なり pH 6.5 区で最大となる原因は, 蒸散によって多量の Al(OH)₃ 沈澱物が WFS 域に充満し, さらに plasmalemma にも沈積したためであろうと考えられる。

pH 3.8 区では Al 溶液中の大部分の Al が monomer 態イオン, pH 4.6 区では逆に大部分が polymer 態イオン, そして pH 6.5 区ではすべてが Al(OH)₃ として存在するので (後述; 図42) 根に存在する Al イオンの形態は, pH 3.8 区では monomer 態, pH 4.6 区では polymer 態, そして pH 6.5 区では Al(OH)₃ がそれぞれ大部分を占めるものと推定される。一方, 各種の試薬による根部 Al の抽出能力の傾向はいずれの pH 区も類似しており, 中性の酢酸塩, 塩化物 < SLS < 有機酸の中性 Na 塩, EDTA・2 Na < 強酸性の無機酸, の順であった。したがって, 各種試薬による抽出実験は根に存在する Al のイオン形態を推定するのに不相当である。なお, 塩化物の Al 抽出効果が図39と表15とで異なるのは, 抽出条件 (濃度, 抽出時間, pH) 特に濃度の違いによるものと判断される。

SLS は陰イオン界面活性剤で膜蛋白質を強く可溶化する。また, SLS は中性でキレート能がないにも拘わらず, 細胞質内部に全く Al が存在しないと思われる pH 6.5 区の場合でも Al 抽出能を発揮した。したがって, SLS 処理は plasmalemma を破壊し, その結果 plasmalemma 中の蛋白質, リン脂質に沈積している Al を可溶化し, その割合は全 Al の30%前後であろうと推察される。また, 図38に示した実験では, 酸可溶性リン化合物の抽出に用いた冷10% TCA によって蛋白質の変性が起こり, そのためリン脂質に結合した Al 量が過小に評価されたものと考えられる。

生体内には Al イオンと結合能を有する各種の有機化合物が存在するが, その分布には極めて局在性がある。また, Al 害機構の解明には, Al 分布場所を明らかにす

ることが必須であるが、その手段として従来からアルミニウム染色法、ヘマトキシリン染色法が最も頻りに適用されてきた。ただし、これらの適用が根における Al 分布に変化を与えない事がその前提となっている。そこで両染色法を適用し、その前後における Al 含有率を調査した(表16)。アルミニウム染色法では、染色後の Al 含有率は染色前の Al 含有率の平均約60%で、Al 含有率にかなりの低下が認められ、また低下度合いの作物種間での変動も大きく、この低下は顕微鏡観察では細胞壁付近で著しかった。この理由は、洗浄液の pH が9.6のアルカリ性であるためであろうと考えられる。一方、ヘマトキシリン染色法では染色前後の Al 含有率比は平均約90%であり、低下程度は小さかった。ただし、染色前と後の Al 含有率間には正の相関が認められる(アルミニウム法; 0.823*, ヘマトキシリン法; 0.998**)ので、いずれの染色法も Al 分布量の傾向は示すものと言える。しかしながら、特にアルミニウム染色法では染色過程で apoplast 中の Al の一部が溶出する可能性があるため、apoplast における Al 分布をも検討する場合には注意が必要である。

アルミニウム染色法による Al 分布は次の通りであった。すなわち、エンドウは (i) 先端部では表皮・皮層の全細胞内部に著しく多く、また、細胞壁にも多かった(図40—A)。中心柱は急激に少なくなっているが、未成熟な原生木部導管細胞とそれに対応した位置の未成熟な後生木部導管細胞に弱い分布が認められた。(ii) 中間部では、表皮・下皮に最大の分布があり、成熟した後生木部導管に至る放射方向の内皮・未成熟な原生木部導管にも強い分布が認められた(図40—B)。(iii) 基部では、表皮・下皮と成熟した原生木部導管に至る内皮細胞付近に強い分布が認められた(図40—C)。

一方、オオムギは、(i) 先端部では、全体に非常に濃く染色された。(ii) 中間部では、表皮・皮層全体が強く染色され、中心柱は原生木部導管・未成熟な後生木部導管 [およびこれらと放射方向に連なっている内鞘細胞に強い分布が認められた(図41—D)。(iii) 基部では、表皮・外側皮層細胞・内皮付近(図41—E, F)や根毛の核(図41—E)に強い分布が認められた。また、オオムギの皮層細胞内部における Al 分布はエンドウよりも顕著であった(図40, 41)。

以上の顕微化学的手法による Al 分布の結果は次のように整理される。すなわち、(i) Al は根の先端部に最も多く分布し、ここでは細胞壁・細胞内を問わず全体的に

分布し、(ii) 先端部から基部へ遠ざかるほど、内側皮層域の Al 分布が急激に低下し、その結果としてその部位の Al の総取り込み量が低く、(iii) 基部では表皮・下皮・内皮部分で Al の分布が多いので Al の放射方向移動の主要な経路は apoplasmic なものであるとともに、この部分は apoplasmic な Al 移動の障壁であると考えられ、(iv) 耐 Al 性の弱い作物は原形質中の Al 分布が多い。

6. 培地の pH が Al に対する作物の反応に及ぼす影響

培地 pH は Al の溶解性を支配する。一方、Al の根への取り込みの少なからぬ部分は吸着反応に依存し、また吸着反応は pH に左右されるので、結局 Al の根への取り込みは pH の影響を受けるものと予想される。それゆえ、培地 pH が異なる場合、たとえ同一の溶存 Al 濃度であっても根による Al の取り込み、地上部への移行に影響を受け、その結果培地 pH が作物の Al 害発現に影響を与える可能性が考えられる。

一方、Al は培地 pH によって種々のイオン形態が変わるが、各イオン種の組成・化学的挙動には不明な部分が多く、さらにそれらの作物への取り込まれ方・毒性に関しては限られた報告しかない。

そこで本節では、(i) 根による Al 取り込み・地上部への移行、(ii) 培地に存在する Al イオン種形態、(iii) 各種 Al イオン種の毒性および (iv) 各種作物への Al 害、に対する培地 pH の影響を調査した。

6—1 水溶液中の Al の形態に及ぼす pH の影響 実験方法

6 ppm Al ($AlCl_3$) 溶液を pH 3.0~5.5 に調整し、1, 4, 8 日後のろ液についてフェロン法によって各種形態の Al 濃度を測定した。

実験結果

いずれの調整後日数でも類似の傾向であったので、調整後4日目の結果を図42に示した。

pH 3.5 では溶存全 Al イオンに対する monomer イオン種の存在割合は80%程度の大部分を占めるが、pH 4.7 付近までは pH の上昇に伴って低下し、逆に hydroxy-Al polymer イオン種の割合は増え、pH 4.7 付近で最大となり、約70%を占めた。沈澱性 Al は pH 4.7 付近から pH の上昇に伴って急激に増え pH 5.5 で約95%を占め、前二者の存在割合はともに急激に低下した。

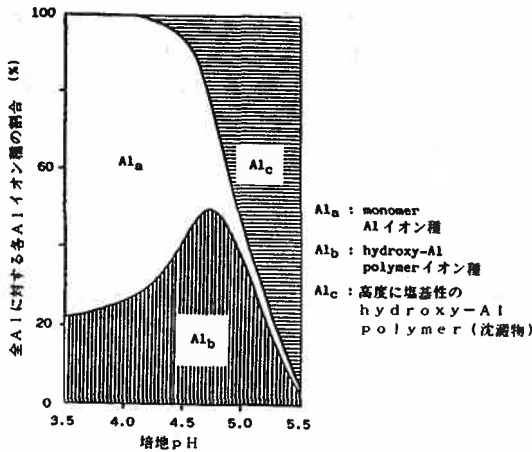


図42 Al イオン種形態に及ぼす培地 pH の影響

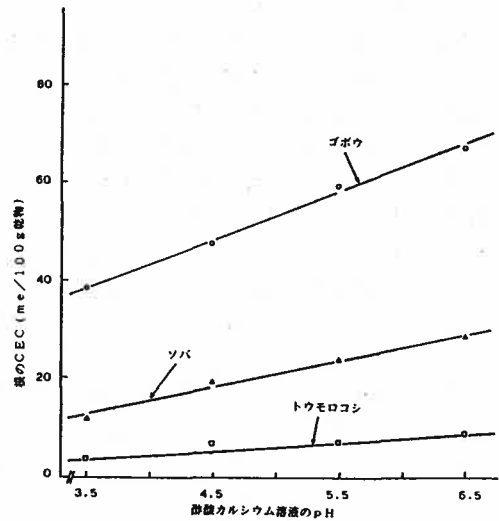


図43 根の CEC に対する培地 pH の影響

6-2 根の CEC に及ぼす pH の影響

実験方法

トウモロコシ・ソバ・ゴボウの1週間苗の種子根を約40℃で通風乾燥後、粉碎したものについて、pH 3.5~6.5での CEC を測定した。

実験結果

根の CEC 測定は通常稀 HCl で乾燥粉末根を洗浄し、H飽和根を得た後 pH 7 酢酸カルシウム溶液で H を Ca で交換して Ca 飽和根とし、最後にこの Ca を稀 HCl で追い出して Ca を分析する。すなわち、根の CEC は溶液の pH が7の時のカチオン交換能である(これを CEC₇ と記載することとする)。本実験では、根の CEC site への Al の交換吸着反応を培地 pH との関連で検討するために、H飽和根を得た後 pH 7 酢酸カルシウム溶液の代わりに pH を 3.5~6.5 の範囲に予め調節した酢酸カルシウム溶液によって H を Ca で交換した。

その結果、pH 3.5~6.5 の範囲で発現する CEC(me/100g 乾根)はトウモロコシで3.8から8.8へ、ソバで11.9から28.8へ、そしてゴボウで38.8から67.5へ上昇した(図43)。ただし、CEC_{4.7}/CEC_{3.5} はいずれの作物も3.5前後であった。

6-3 根による Al の取り込みに及ぼす培地 pH の影響

実験方法

トウモロコシ・ソバ・イネ・エンドウ・ダイコン・ゴボウ・キュウリの1週間苗の種子根を pH 3.5~6.0 の種

々の pH にした 6 ppm Al(AlCl₃)溶液で3時間処理し、水洗後 Al の分析を行った。

また、pH 3.5~6.0 の種々の pH にした Al 無添加溶液で同時に3時間の処理を行った。さらに、エンドウ・ダイコン・ゴボウ・キュウリに関しては K の分析も行った。

実験結果

根の Al 含有率は pH 3.5 で低く、pH の上昇とともに上昇し、pH 4.7 付近に最大値を示し、さらに pH が高まると低下する傾向が認められた(図44, 45)。

pH 3.5及び4.7での Al 含有率を Root Al_{3.5} 及び Root Al_{4.7} と記載することとすると、Root Al_{4.7}/Root Al_{3.5} の値は、耐 Al 性の極めて弱いゴボウで1.8と最小で、耐 Al 性の弱いエンドウで2.8、トウモロコシで4.6、耐 Al 性の強いイネで7.7、そして耐 Al 性の極めて強いソバで14と最大であった。ただし、ダイコン・キュウリは耐 Al 性が比較的強い部類に属するが、Root Al_{4.7}/Root Al_{3.5} は3前後であった。

K 含有率は Al 無添加区ではダイコンおよびエンドウで pH 6 以下、ゴボウで pH 5 以下、キュウリで pH 4.5 以下に急激な低下が認められた(図46)。一方、Al 添加区ではいずれの作物も pH 6 以下ですぐに低下し始め pH 4.7 付近で最低の K 含有率となるが、さらに pH 4.7 付近以下では逆に上昇し、pH 4 以下で再び低下した。結果として、pH 4.5 付近以下の低 pH 条件では、K 含有率は

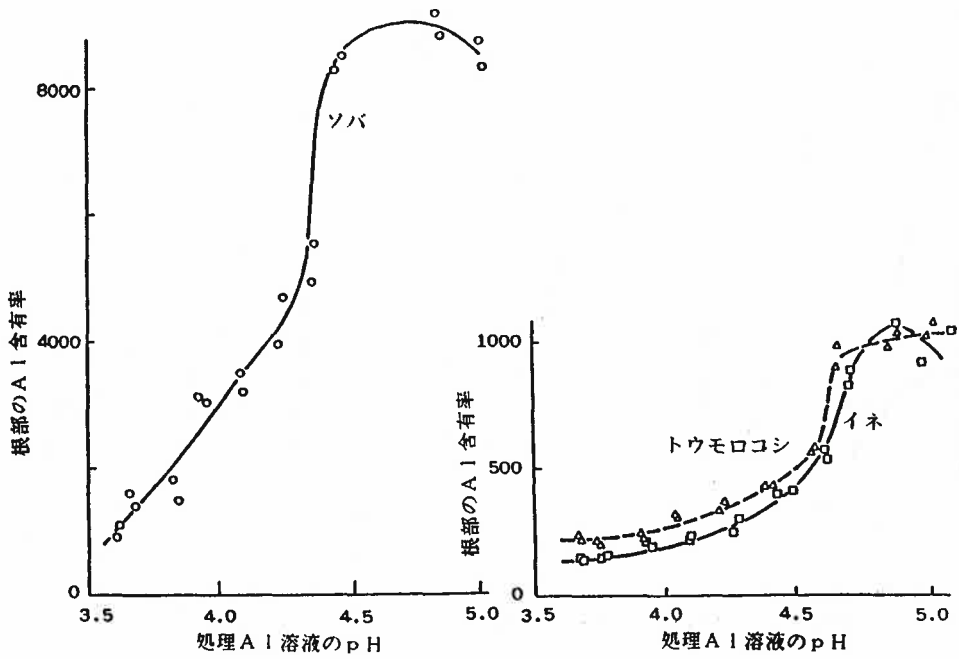


図44 切断根のAl取り込みに対する培地pHの影響

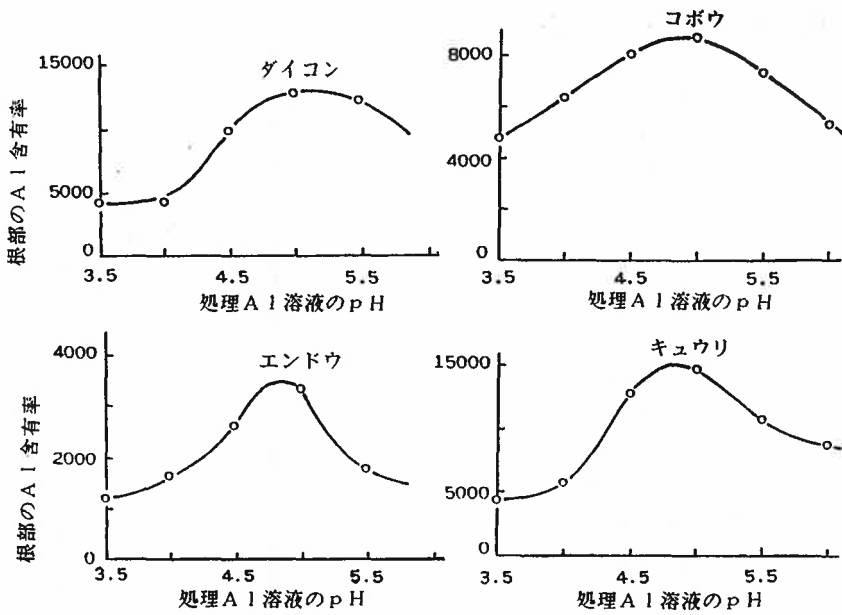


図45 切断根のAl取り込みに対する培地pHの影響

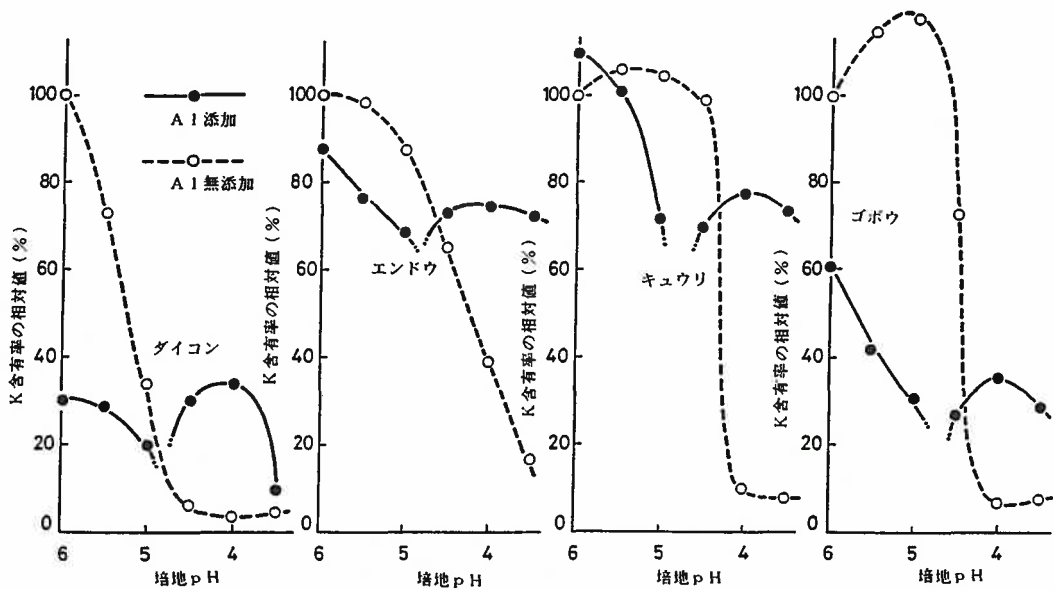


図46 切断根のK含有率に対する共存 Al の影響
(K含有率の相対値は Al 無添加の pH6.0 区におけるK含有率に対する比率である)

Al 添加区で Al 無添加区を上回った。

6—4 根による Al の取り込みと地上部への移行に
及ぼす培地 pH の影響 (低 pH 領域)

実験方法

イネ・ソバ・キュウリ・ダイコンの1ヶ月苗を2日間、pH 3.0, 3.5, 4.0の30 ppm Al 溶液で処理を行った後、地上部と根部の Al 含有率を定量した。

実験結果

pH 3.5 においては、地上部の Al 含有率はイネで20, キュウリで40, ダイコンで330, ソバで 350 ppm であり、根の Al 含有率はイネで750, ソバで2,250, キュウリで5,130, ダイコンで6,380 ppm であった(図47)。

ダイコンは pH 3.5 以下の低 pH 条件では地上部の Al 含有率は急激に上昇してソバを上回り、根部の Al 含有率も急激に低下してキュウリを下回った。

ダイコンの pH 3.5 以下を除けば、pH 3.0~4.0 の範囲における地上部の Al 含有率は、ソバ>ダイコン>>キュウリ>イネの順であり、根部の Al 含有率は、ダイコン>キュウリ>ソバ>イネの順であった。また、低 pH 条件ほど地上部の Al 含有率は高く、根部の Al 含有率は逆に低く、この傾向はダイコンで特に著しかった。

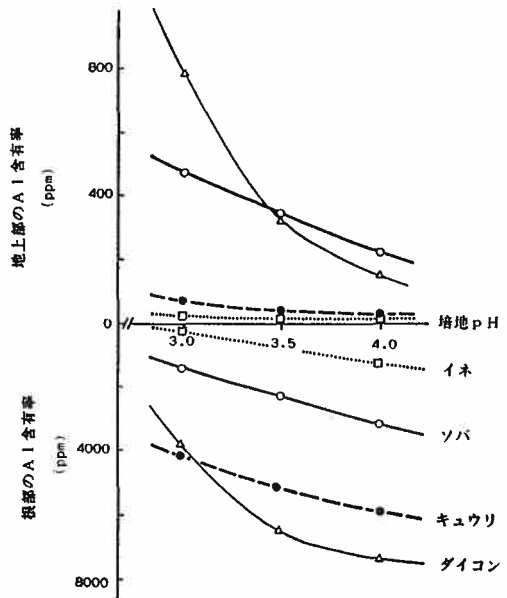


図47 Al の根への取り込み、地上部への集積に対する培地 pH の影響

6-5 培地中における monomer-Al イオンと polymer-Al イオンの毒性の比較

実験方法

エンバク・コムギ・オオムギの発芽後3日目の苗を、約25℃の室内で蛍光灯照明下で水温を約25℃に保ちつつ、根全体が完全に処理溶液に浸るように留意しつつ、下記の処理溶液を加えた15l溶液に移植し、毎日pHを維持しつつ通気下で5日間処理した。

処理は、(i) Al 無添加、(ii) monomer-Al、(iii) polymer-Al の3処理とし、処理前後の根長を測定し、その差を伸長根長とした、各作物6連制で実験を行い、その平均値を求めた。Al 無添加処理には pH 4.1, 4.5, 5.3 の3区を設定した。

Monomer-Al 区の溶液は $AlCl_3 \cdot 6H_2O$ をそのまま脱塩水に溶解して作成した。

Polymer-Al 区の溶液は 0.5 M $AlCl_3$ 溶液 40 ml をスターラーで攪はんしつつ、0.1 N NaOH 400 ml を 1 ml/min の速度で滴下して調製した (Al : OH モル比(塩基度) = 2, 約1,200 ppm Al 相当量)。

この両 Al 溶液の適当量 (約150 ml) を、共通要素として NH_4NO_3 (40 ppm N), $NaNO_3$ (20 ppm N), $MgSO_4$ (40 ppm Mg), $CaCl_2$ (80 ppm Ca), K_2SO_4 (60 ppm K) を含む 15 l の培養液に添加して調製した。

溶存 Al イオン濃度を約 9 ppm になるように脱塩水で

各 Al 溶液を調製した場合の pH は、monomer-Al 溶液は 4.1, polymer-Al 溶液は 4.5 であったので、Al イオン形態の変化をさける目的で、共通要素添加後の処理溶液の pH もこれらの pH に維持した。

処理期間中の pH は、Al 添加処理ではともに1日当たり約 0.1, Al 無添加処理では約 0.2~0.3 上昇する傾向にあった。本実験終了後に収穫した各作物体を試料 I とした。

別に同じ3作物の播種後9日目の苗を1/2濃度の標準培養液で5日間、ついで標準培養液で10日間ガラス室にて前培養した後、前記実験と同様に調製した monomer-Al と polymer-Al 溶液 (ただし、いずれも Al 以外の要素は添加していない) で10日間の Al 処理を行い、実験終了後の作物体を試料 II とした。

なお、これらの実験の (ii) と (iii) の Al 処理溶液の溶存 Al 濃度が同一となるように作物の処理直前に微調整した。

実験結果

ろ液の処理開始時と終了時の Al 濃度および Al イオン形態にはほとんど変化が認められず、前者の実験では Al 濃度はともに約 10 ppm, Al イオン形態は monomer-Al 溶液では monomer : polymer = 68 : 32, polymer-Al 溶液では monomer : polymer = 17 : 83 の比率であった。

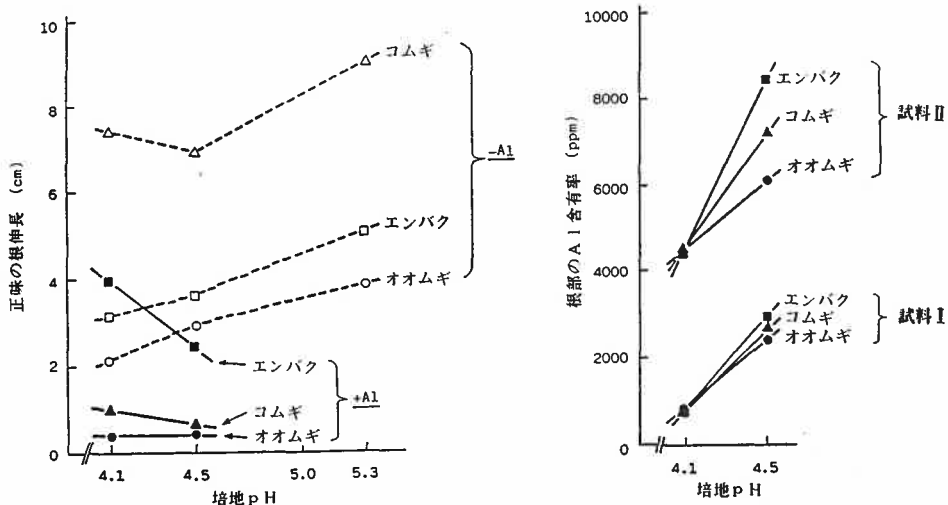


図48 エンバク、コムギ、オオムギの正味根伸長および根部 Al 含有率に対する培地 pH ならびに共存 Al の影響 (正味根伸長は試料 I の値である。+Al・pH 4.1 の溶液は monomer-Al イオン、+Al・pH 4.5 の溶液は hydroxy-Al polymer イオンがそれぞれ卓越している)

後者の実験では Al 濃度はともに約 8 ppm, Al イオン形態は monomer-Al 溶液では monomer : polymer = 70 : 30, polymer Al 溶液では monomer : polymer = 22 : 78 であった。

伸長根長はいずれの pH 区においても Al 無添加処理区ではコムギ > エンバク > オオムギであったのに対し, Al 添加処理区ではエンバク > コムギ > オオムギであった(図48)。Al 添加処理区の根伸長は, Al 無添加処理区に比較してオオムギ, コムギで著しく劣り, エンバクでは pH 4.1 区で pH 4.5 区を上回っていた。結局, いずれの作物も Al 添加処理の根伸長は polymer 区で mono-

mer 区よりも少なく, この傾向はエンバクで特に明瞭であった。

Al 添加処理の Al 含有率は試料Ⅱで試料Ⅰよりも高かったが, 傾向は類似していた。すなわち, polymer 区で monomer 区よりも高く monomer 区では3種の作物根の Al 含有率は類似の値であり, polymer 区ではエンバク > コムギ > オオムギの順に高かった(図48)。なお, 根の CEC(me/100 g D. W.)はエンバクで12.9, コムギで14.3, オオムギで13.2であって, 三者に大差が認められなかった。

Al 添加処理では, 根部の Na 含有率はオオムギを除

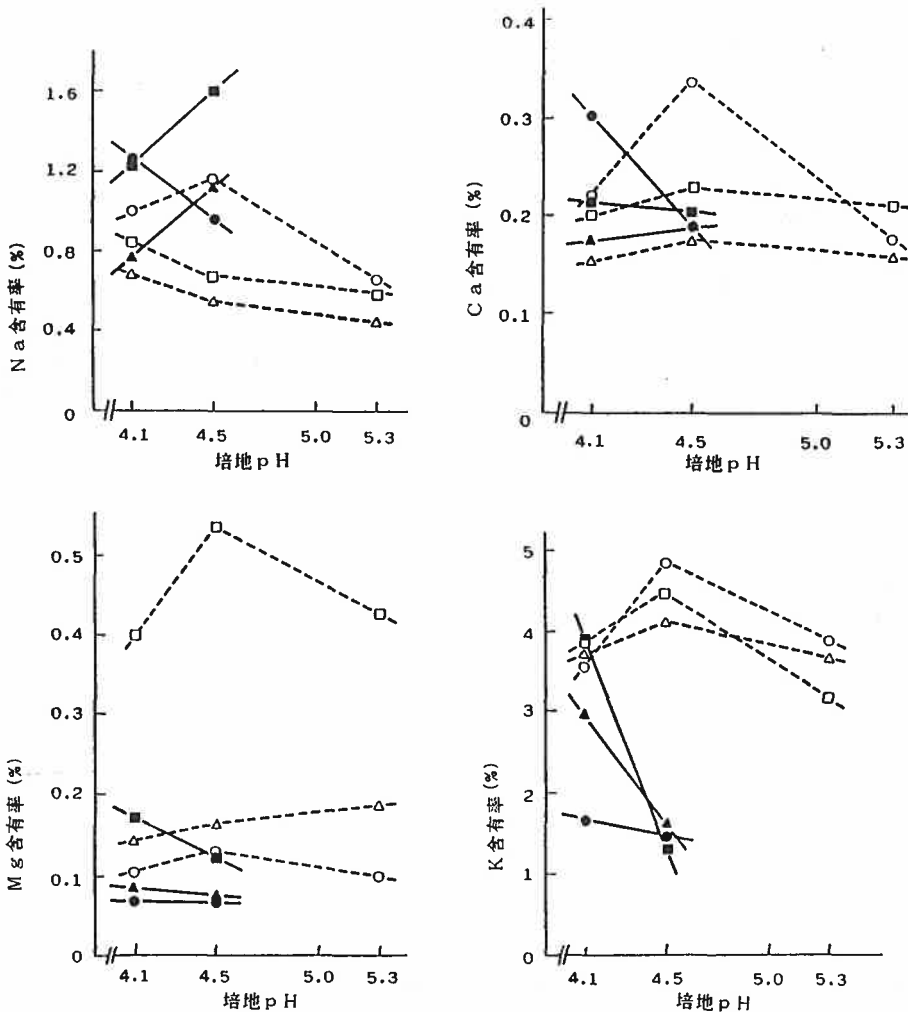


図49 エンバク, コムギ, オオムギ根の要素組成に対する培地 pH ならびに共存 Al の影響(試料Ⅰ)
 — Al 添加処理 Al 無添加処理 ■ □ エンバク ▲ △ コムギ ● ○ オオムギ

いて polymer 区 > monomer 区であった。これに対して、Ca・Mg・K 含有率はいずれの作物においても monomer 区 > polymer 区であった(図49)。また、Al 添加処理では Mg 含有率は Al 無添加処理に比較して3作物ともにいずれの pH 区においても低下程度が著しかった。一方、K 含有率はエンバクの pH 4.1 区では Al 添加処理による低下は認められなかったのに対し、オオムギの pH 4.1 区では Al 添加処理によって最も著しく低下し、コムギは中間的であった。ただし、pH 4.5 区では Al 添加処理によって3作物ともに顕著に低下し類似の値であった。

6—6 培地中における monomer-Al イオン, polymer-Al イオンおよび AlSO_4^+ の毒性の比較 実験方法

供試作物はイネ・エンバク・コムギ・トウモロコシ・エンドウ・ダイズであった。共通要素としては、リン以外のすべての要素を加えた。イネ・エンバクは高濃度 Al 処理(約 7 ppm Al)、コムギ・トウモロコシは低濃度 Al 処理(約 2 ppm Al)、そして最後の2作物は最低濃度 Al 処理(約 1 ppm Al)を行った。またいずれの処理も随伴アニオンが Cl のみの Cl 系、 SO_4 のみの SO_4 系の2系列を設けた。

すなわち、Cl 系は 6—5 の実験と同様に $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ をそのまま溶解させた monomer-Al 区 (M区) と予め 0.5 M $\text{Al}(\text{AlCl}_3)$ 溶液と 0.1 N NaOH とで調製した溶液を添加した polymer-Al 区 (P区) の2区から成っており、 SO_4 系は $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3 \cdot 14 \sim 18 \text{H}_2\text{O}$ をそのまま溶解させた monomer-Al 区 (S区) であった。所定 Al イオン濃度になるように脱塩水で各種 Al 溶液を調製した場合の pH は、高濃度 Al 処理では M区・P区・S区はそれぞれ 4.4, 4.8, 4.4, 低濃度 Al 処理ではそれぞれ 4.7, 5.1, 4.7, 最低濃度 Al 処理ではそれぞれ 4.8, 5.2, 4.8 であった。また、共通要素液に所定濃度の各種形態の Al を最後に添加した場合、P区は脱塩水に溶解させた時の pH と同じであったが、M区および S区は脱塩水に溶解させた時の pH よりも 0.1 低くなるのが予め確認されたので、共通要素液の pH を P区は所定 pH のままで、M区および S区は所定 pH よりも 0.1 高く設定した。このようにして得た共通要素液に各種形態の Al を所定濃度になる様に添加することによって、最終的に所定 pH の各形態別 Al 含有処理溶液を得た。

水道水で発芽させ、リンを含む標準培養液で 1~2 週

間の前培養後、水道水に 1 日間根を浸した後前記の各区で 4~6 連制でガラス室にて約 2 週間 54 l 容器で処理を継続した。

処理期間中の pH は毎日所定の pH に調節した。なお、pH はすべての区で低下傾向であったが、最大でも 0.1/日程度であった。また、処理開始前に各溶液は 0.1 μ 孔径の membrane filter で 3 回ろ過し、溶存 Al 濃度を測定し、最終的に全区の溶液 Al 濃度が等しくなるように微調整を行った。

実験結果

Al 処理終了時にろ液の溶存 Al 濃度はすべての区で類似しており、また各 Al イオン種の割合も 6—5 の実験と同様の傾向であった。なお、 AlSO_4^+ のイオン形態はフェロン分析では判定し得なかった。

すべての作物で P 区の根はサンゴ状の典型的な Al 害症状を呈し、根部全体の褐変および地上部生育量の低下も認められた(図50)。P 区のエンバク地上部の下位葉は葉の先端から黄褐色になり、最終的には下位 2 葉程度は葉身全体が赤褐色になり内側への巻き上がりを呈した。結局、Al 害は P区 >> M区 > S区 の順に著しく発現した。また、ソバ・ラッカセイ・アズキでも同様の結果が得られた。なお、オオムギ・ゴボウ・シロウリ・ワタ等では 1 ppm Al 処理濃度条件でも全区で著しい害が発現し、各イオン種の毒性比較が困難であった。

収穫後の乾物重は、すべての作物で S区 > M区 >> P区 の順であり、Al 含有率は S区 < M区 << P区、また K および Ca 含有率は、概して S区 > M区 > P区 の順であった(表17)。Mg 含有率は M区 と P区 で類似しており、さらに Na、P 含有率は M区 < P区 の傾向であった。

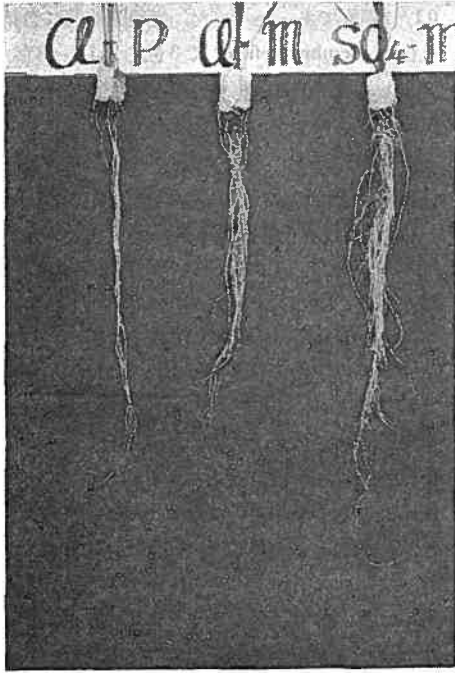
6—7 作物の生育に対する塩基度の異なる Al 溶液の影響

実験方法

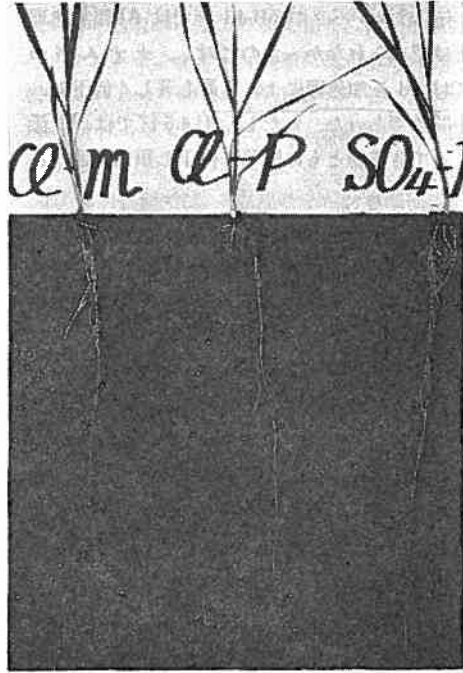
水道水上のサラシ網に播種したエンドウ・ダイズの 3~4 日苗を 10本 1組とし、4 連制で 54 l の処理溶液を含むポリプロピレン製容器に移植し、毎日 pH を維持しつつ 1 週間栽培した。処理区は 6 区設け、共通要素として 6—5 と同様にリンを含まない培養液を用いた。この共通要素を含む培養液に、塩基度 0, 1, 2, 2.5, 2.7 の各 Al 溶液を溶存 Al 濃度として 1 ppm を含むように添加した。また、比較のため 1 ppm 相当量の Al を含む塩基度 3.0 の Al 溶液(溶存 Al 濃度 = 0)を添加した区も設

けた。各添加 Al 溶液の原液は 6—5 と同様に調製したが、塩基度 2.5 および 2.7 の両溶液は生成される沈澱量を最小にするために、塩基度 2 を越えた時点以降で 0.1 N NaOH 滴下速度を 0.5 ml/min にした。溶存 Al 濃度は前

項と同様に処理開始時に各区で等しくなるように調整した。その結果、溶存 Al 濃度は 1.1 ppm であった。処理開始時と終了時の溶存 Al 濃度および各区毎の Al イオン組成には相違が認められなかった。



エンバク



コムギ



トウモロコシ

図50 根の生育に対する monomer-Al イオン, polymer-Al イオンおよび $Al SO_4^+$ の影響

表17 根の生育および無機組成に対する monomer-Al イオン、polymer-Al イオンおよび $AlSO_4^+$ の影響

作物	Al イオン形態	根部の1株当たり乾物量 (g)	Ca (%)	Mg (%)	K (%)	Na (%)	P (%)	Al (ppm)
イネ	M	0.033	0.062	0.070	2.20	0.466	0.778	1,667
	P	0.018	0.047	0.072	1.16	0.689	1.11	2,589
	S	0.035	0.069	0.085	2.36	0.465	1.16	2,507
エンバク	M	0.357	0.105	0.102	2.05	0.226	0.140	1,613
	P	0.180	0.083	0.099	1.51	0.383	0.154	5,129
	S	0.404	0.134	0.098	1.67	0.189	0.152	1,054
コムギ	M	0.136	0.095	0.047	1.65	0.403	0.228	1,282
	P	0.092	0.079	0.047	1.46	0.422	0.256	1,697
	S	0.149	0.100	0.058	2.20	0.301	0.218	628
トウモロコシ	M	0.234	0.161	0.102	2.90	0.355	0.214	1,005
	P	0.204	0.185	0.107	1.91	0.441	0.250	1,402
	S	0.303	0.183	0.105	3.70	0.375	0.220	610
エンドウ	M	0.280	0.276	0.092	1.64	0.520	0.649	2,587
	P	0.191	0.259	0.083	1.64	0.555	0.615	3,888
	S	0.300	0.333	0.099	2.08	0.497	0.588	1,405
ダイズ	M	0.197	0.235	0.104	3.34	0.120	0.841	638
	P	0.127	0.146	0.103	2.50	0.178	0.548	1,632
	S	0.201	0.219	0.148	3.86	0.134	0.813	782

M : monomer-Al イオン区, P : polymer-Al イオン区, S : $AlSO_4^+$ 区

処理 Al 濃度 : イネ・エンバク=7 ppm, コムギ・トウモロコシ=2 ppm, エンドウ・ダイズ=1 ppm

処理期間 : 2週間 pH : 7 ppm 処理, M・S=4.4, P=4.8 ; 2 ppm 処理, M・S=4.7, P=5.1 ; 1 ppm 処理, M・S=4.8, P=5.2

表18 使用した各塩基度 Al 溶液の性質

	塩 基 度					
	0	1.0	2.0	2.5	2.7	3.0
pH	4.7	5.0	5.1	5.5	5.6	7.0
含まれる polymer 態 (%)	25	50	75	87	92	0
含まれる monomer 態 (%)	75	50	25	13	8	0
定常値に至るまでのおよその時間(分)	50	60	70	100	120	—

塩基度 3.0 以外の溶液は溶存 Al 濃度が 1.1 ppm で、リンのみを含まない培養液である。定常値に至るまでのおよその時間(分)は、monomer 態およびすべての polymer 態がフェロンと反応し終わるのに要する時間である。

なお、塩基度 0, 1, 2, 2.5, 2.7 および 3.0 の各処理区の pH はそれぞれ 4.7, 5.0, 5.1, 5.5, 5.7 および 7.0 に維持した。

実験結果

溶存 Al 濃度が 1.1 ppm になるように各種塩基度の

Al 原液を添加して調製した各処理区の性質を表18に示した(但し、塩基度 3.0 のみは溶存 Al 濃度=0)。塩基度の増大に伴って pH は上昇し、含まれる polymer 態 Al イオンは全溶存 Al の 25% から 92% に増大した。またフェロン分析によって、横軸(反応時間)に対して平行になり始めるまでに要するおよその時間は50分から

120分に遅くなった。

エンドウ・ダイズ根の生育に対する各塩基度 Al 溶液の影響を図51に示した。塩基度 3.0で根の生育は順調で側根生育も良好であった。また、塩基度 0で主根特に側

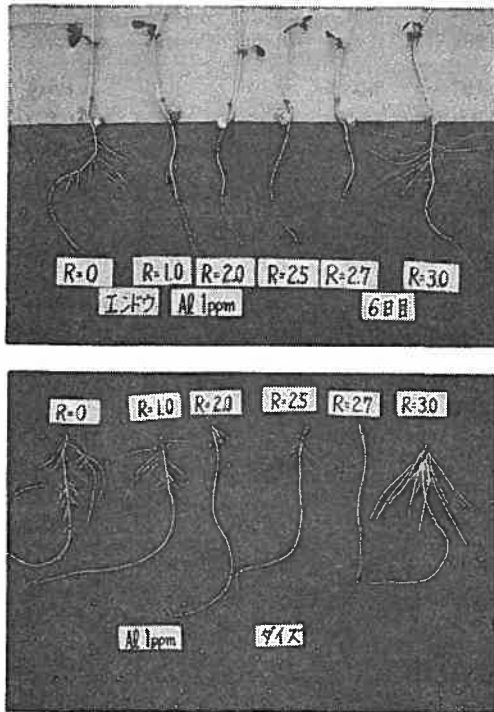


図51 エンドウ・ダイズ根の生育に対する、異なる塩基度の Al 溶液の影響

根の生育が抑えられ、塩基度の増大に伴って主根特に側根の伸長が著しく阻害され、また褐色化も著しくなった。塩基度 2.7に至るまで、高塩基度区ほどエンドウ根の乾物重は小さくなる傾向であったが、ダイズ根では塩基度 2.0で最低であった(表19)。エンドウでは塩基度 2.7に至るまで高塩基度区ほど Al 含有率は高く、Ca および K 含有率は低かった、一方、ダイズでは高塩基度区ほど Al 含有率が高い傾向で、K 含有率は低い傾向であったが、Ca 含有率には一定の傾向が認められず、各区とも類似の値であった。

6-8 根による monomer 態および polymer 態 Al イオンの取り込みの経時的なちがい

実験方法

オオムギ・コムギ・エンバク・トウモロコシ・イネ・エンドウを水道水で発芽させ、完全培養液で2週間培養後、脱塩水に約 7 ppm 相当の Al を加えた monomer 区と polymer 区の両溶液の入った 54l 容器に移し、ガラス室で晴天下に2日間 Al 処理を行った。植物体は Al 処理 8 および 48 時間後に採取した。

なお、各 Al 溶液は前節と同じ方法で調製した。また、polymer 区は塩基度 2 とし、処理期間中の pH は monomer 区で 4.4, polymer 区で 4.8 とした。

実験結果

根の Al 含有率は、monomer 区では Al 処理後 8 時間目でエンバク > エンドウ > オオムギ > コムギ > イネ > ト

表19 エンドウおよびダイズの根の生育・無機組成に対する、塩基度の異なる Al 溶液の影響

作物	塩基度 (R)	根部の1株当たりの乾物 (g) (比)	Al (ppm)	Ca (%) (比)	K (%) (比)
エンドウ	0	0.136 (99)	506	0.351 (98)	4.01 (49)
	1	0.113 (82)	1,268	0.323 (90)	2.38 (29)
	2	0.108 (79)	1,418	0.320 (89)	2.22 (27)
	2.5	0.109 (80)	1,570	0.306 (85)	2.01 (24)
	2.7	0.096 (70)	2,317	0.279 (78)	2.02 (25)
	3	0.137 (100)	128	0.358 (100)	8.22 (100)
ダイズ	0	0.132 (95)	788	0.197 (65)	5.29 (105)
	1	0.101 (73)	1,344	0.188 (62)	3.27 (65)
	2	0.084 (60)	1,950	0.194 (64)	2.65 (53)
	2.5	0.099 (71)	1,464	0.216 (71)	2.95 (59)
	2.7	0.115 (83)	4,167	0.207 (68)	2.19 (44)
	3	0.139 (100)	131	0.303 (100)	5.02 (100)

() 内の値は、塩基度 3.0 区を 100 とした時の比率 (%)

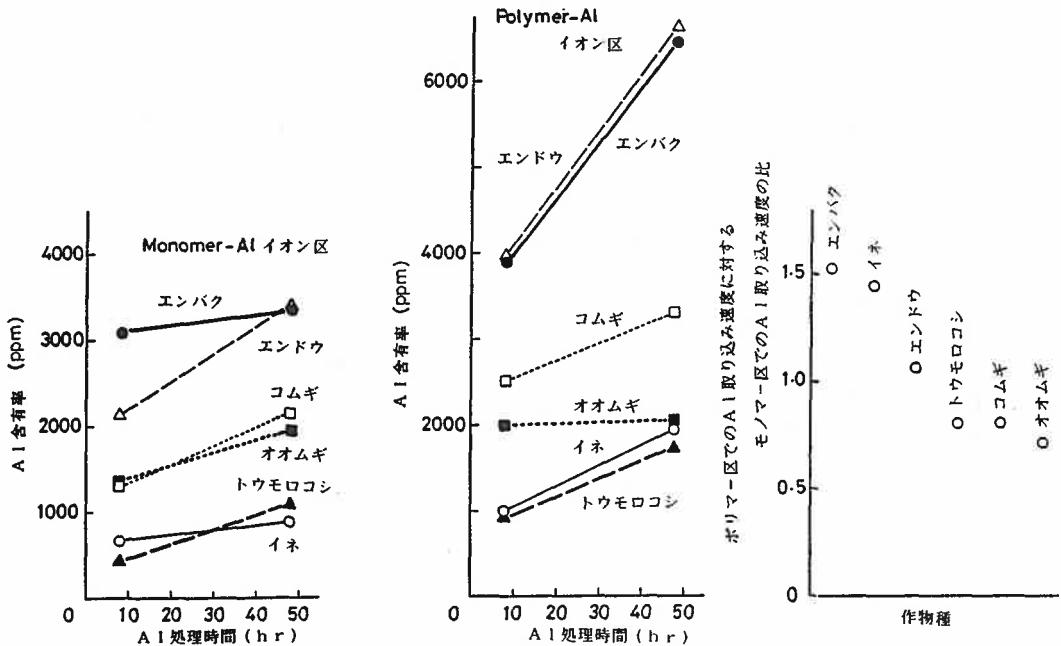


図52 各種作物根による monomer-Al イオンおよび polymer-Al イオン各溶液からの経時的 Al 取り込み量の違い、並びに両者の比

ウモロコシの順であり、48時間目で エンドウ>エンバク>コムギ>オオムギ>トウモロコシ>イネの順であった(図52)。すなわち、Al 処理時間の経過に伴う Al 含有率の上昇程度はエンバク・イネで小さく、逆にエンドウで大きかった。

Polymer 区では、Al 処理後8時間目で エンドウ>エンバク>コムギ>オオムギ>イネ>トウモロコシの順であり、48時間目で エンドウ>エンバク>>コムギ>オオムギ>イネ>トウモロコシの順であった。すなわち、Al 処理時間の経過に伴う Al 含有率の上昇程度はオオムギで小さく、逆にエンドウ・エンバクで大きかった。

Polymer 区での Al 取り込み速度に対する monomer 区での Al 取り込み速度の比は、エンバク・イネで大きく、トウモロコシ・コムギ・オオムギで小さかった。

6-9 溶液中に存在する Al イオン種の分析における Hsu 法とフェロン法の比較

実験方法

$AlCl_3 \cdot 6H_2O$ 試薬を脱塩水に溶解し、0.5 M Al 溶液を得、攪はんしつつこれに対して 0.1 N NaOH を 1 ml/min の速度で滴下し、塩基度 2 以上では滴下速度を 0.5 ml/min に落とし、塩基度 0, 1.5, 2.0, 2.2, 2.3, 2.4,

2.5, 2.6 および 2.7 の Al 溶液を調製した。

15 l 容ポットに水道水をベースにしリンと Fe 以外の要素を通常濃度含む培養液を 13 l 満たし、これに溶存 Al 濃度が約 10 ppm Al になるように上記の各 Al 溶液を加え、最終 pH を各々順に 4.2, 4.4, 4.6, 4.7, 4.9, 5.0, 5.1, 5.3 および 5.3 になるように調節した。以上の Al 含有培養液は pH を維持しつつ実験室に 2 日間静置した。なお、これらの溶液は塩基度 2.3 までは外見上透明であり、2.4 以上で沈澱が観察された。

以上の Al 含有培養液に対して、Hsu 法とフェロン法を適用し、全溶存、monomer 態および polymer 態の各 Al 濃度を測定し、両法の比較を行った。すなわち、Hsu 法は Blamey らに従って¹⁷⁾、試料採取 1 時間前に溶液を攪はんし、静置後水面~数 cm の深さの範囲から溶液 4 ml を採取し、これに 1 N HCl を 1.2 ml 加え、80°C で 30 分間加熱加水分解後、アルミノン buffer 液 (pH 4.2) を 10 ml 加えてから、pH メーターで pH を確認した上で 30 分後に吸光度を測定し、これを全溶存 Al 量とした。

これとは別に、同様に採取した 4 ml の試料に直接アルミノン buffer 液を 10 ml 添加し、30 分後の吸光度を測定し、これを monomer 態 Al イオン量とした。また、polymer 態 Al イオン量は両者の差から計算した。

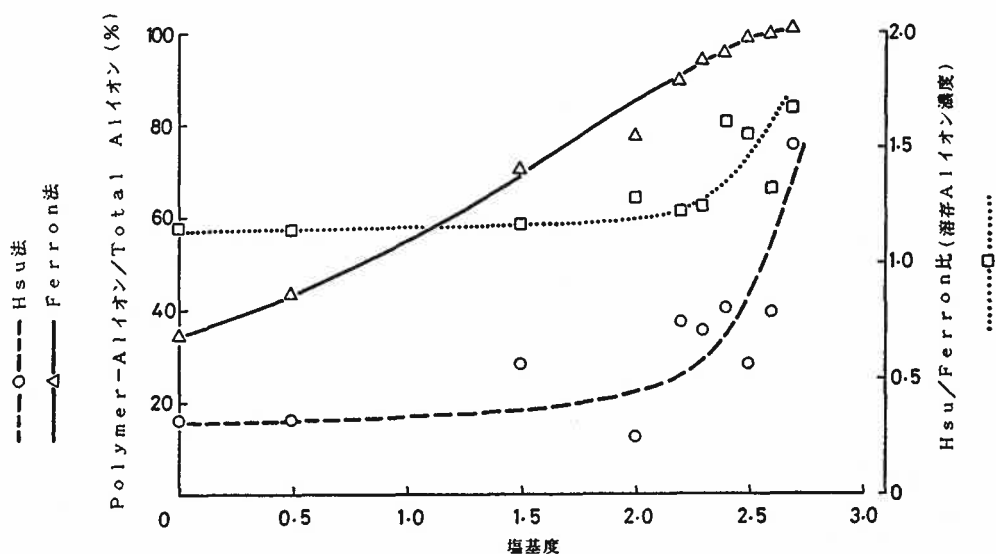


図53 溶液中に存在する Al イオン種の分析における Hsu 法と ferron 法の比較

一方、フェロン法においては採取試料を 0.1μ 孔径の membrane filter で3回ろ過し、その 4 ml を用いて、常法通りフェロン法を適用した。なお、測定開始3時間後の吸光度を全溶存 Al 量とし、経時的吸光度変化の曲線を外そうして得られる Y 軸との交点を monomer 態 Al イオン量、全溶存 Al 量と monomer 態 Al イオン量との差を polymer 態 Al イオン量とした。

実験結果

Hsu 法では、Al 含有培養液の塩基度 2.3 付近までは、polymer 態 Al イオンの全溶存 Al に占める割合はほぼ一定で約 20% を占め、それ以上の塩基度で急激に増え塩基度 2.7 では約 70% となった(図53)。

一方、フェロン法では全溶存 Al に占める polymer 態イオンの割合は塩基度 0 の場合に約 30% であったが、塩基度の上昇に伴って増大し、塩基度 2.7 では 100% が polymer 態 Al イオンであった。

また、 0.1μ membrane filter ろ過液の3時間後のフェロン分析値(全溶存 Al 濃度)と Hsu 法による非ろ過静置液の水面付近の液の塩酸加水分解液のアルミニウム吸光度(全溶存 Al 濃度)の比は塩基度 2.3 以上で急激に上昇した。

考察

溶液中の Al は pH 3.5 で大部分が monomer イオン種

であり、pH の上昇に伴って hydroxy-Al polymer 種の割合が増加し、pH 4.7 付近でそれが最大となるが、それ以上の pH では沈澱性 Al が急激に増大した(図42)。このように、Al 溶液は培地 pH によって、卓越するイオン種が異なっていた。

Polymer-Al イオンが溶液系に存在することを分析結果によって確認した報告は多い。また、Akitt ら⁷⁾、Akitt and Farthing³⁾⁴⁾⁵⁾⁶⁾は化学的性質にはまったく影響を与えずに測定する方法として ^{27}Al NMR を用いることによって、polymer イオン種の化学式は $[\text{Al}_2(\text{OH})_2]^{4+}$ 、 $[\text{Al}_{13}\text{O}_4(\text{OH})_{24}]^{7+}$ (一部は $[\text{Al}_8(\text{OH})_{20}]^{4+}$) であることを明らかにした。Al 溶液の調製方法によって、存在する polymer イオンの化学式は異なる可能性があるが、いずれにしろ、Al 溶液の部分中和によって polymer イオン種が生成されることは確実である。

この polymer イオンの生成過程は次のように説明されている。すなわち、Al の水溶液に OH^- を加えていくと酸解離し、 AlOH^{2+} 、 $\text{Al}(\text{OH})_2^+$ のようなヒドロキシイオンを生ずるが、これらはオール化によって先ず2分子間の縮合を起こし、二核イオンを生成し、そのため相互の接近を妨げる荷電・水とエネルギーによる障壁の低下によって⁷⁰⁾この反応が繰り返されて多核イオンが生成する。多核イオンは成長し分子量が大きくなり、コロイドとなるが、やがてイオンの質量に対する荷電の比が小さくなり、イオン間のクーロン力による反発が小さくな

り、粒子同士は凝集し、水酸化物として沈澱する⁹⁰⁾。すなわち、OH⁻のAl溶液への添加によって部分中和溶液を調製する場合、(i)ヒドロキソイオンの生成、(ii)ヒドロキソイオンのpolymerイオンへの重合化、(iii)polymerイオンの沈澱化、の3段階の反応があり、部分中和溶液調製中に速やかに(i)(ii)の反応が起こり、(ii)の反応における高度の重合化の進行および(iii)の反応は、少なくともAl:OHモル比2程度以下の部分中和溶液では、かなり遅く数ヶ月を要する反応である。したがって、この反応の途中時点においては溶液のpHと溶存Al濃度の関係はAlCl₃・6H₂Oを単に脱塩水に溶解したAl溶液と異なって、同一pHであっても部分中和溶液の溶存Al濃度の方が高い。

ただし、土壌の中性塩による交換浸出液中におけるpolymerイオンの実測例はあるが¹²⁾、土壌溶液中で実測例は報告されていない。

なお、田中ら⁵²⁾は同じpHでも土壌溶液中のAl濃度が土壌の種類、状態で異なる点に関してAl(OH)₃系とgibbsite系の溶解度のちがいを議論するとともに、この原因を将来の重要な研究課題のひとつとして指摘しており、またHemら⁵⁵⁾は調製したAl溶液でのAl(OH)₃の沈澱生成やその溶解は複雑な過程であって、速い反応と遅い反応の2段階が存在することを指摘している。

pHを3.5~6.5の範囲に予め調節した酢酸カルシウム溶液からの、根のCa交換能は低pHほど低かった(図43)。CEC_{4.7}/CEC_{3.5}はいずれの作物でも約1.5であった。以上の結果は、CECがpH依存性であることを意味している。

いま、AlイオンのCEC siteに対する挙動がCaイオンと同じであると仮定すれば、pH 3.5におけるAl含有率に対するpH 4.7におけるAl含有率の比(Root Al_{4.7}/Root Al_{3.5})は、いずれの作物も1.5程度であろうと予想される。そこで、pH 3.5~6.0の範囲の6 ppm Al溶液からの各種作物の切断根によるAl取り込み量を調査した。その結果、(i)Al含有率は低pH域(pH 3.5付近)では概してCECに対応していたが、pH 4.7付近で最大となり、(ii)Root Al_{4.7}/Root Al_{3.5}は耐Al性の極めて弱いゴボウで1.8、弱いトウモロコシ・エンドウで4前後、強いイネで7.7、極めて強いソバで14であった(図44, 45)。それゆえ、pH 4.7におけるAlイオンの取り込み機構はpH 3.5の場合と異なって、CEC siteへの単純な交換吸着ではないことが示唆された。

以上の結果から、下記のごとく結論できる。

(i) pH 3.5ではAl溶液中にはmonomerイオンが卓越し、これらは主にCEC siteに吸着されるが、pH 4.7ではAl溶液中にはpolymerイオンが卓越し、このpolymerイオンはAl 1原子当たりの荷電数が小さいためと、CEC_{4.7}/CEC_{3.5}≒1.5であることによる吸着siteの解離の増大のためとによって、Root Al_{4.7}はRoot Al_{3.5}よりも大きな値となる。

(ii) Alイオンはplasmalemmaで排除される際に、pH 3.5では形態変化が起こらずapoplastを自由に拡散する(図16)が、pH 4.7では排除に伴うplasmalemma付近での濃縮の進行によってpolymerイオンが重合し、拡散しにくくなり、イオンの質量に対する荷電の比が小さくなるためにクーロン力による反発が小さくなり、その結果apoplast中で沈積する。

(iii) 耐Al性が強くAl排除能の大きい作物ほど、polymerイオン区での根のAl含有率の増加程度が大きい。

また、K含有率はAl無添加区では低pH条件ほど低いものに対して、Al添加区ではいずれの作物においてもpH 4.7付近で最低となり、これ以下のpHではAl添加区でAl無添加区を上回った(図46)。

この結果は、(i) plasmalemmaに対する害作用がpolymerイオンでmonomerイオンよりも著しいこと、および(ii) 培地に共存するAlイオンは、極端な低pHによるplasmalemmaの破壊をむしろ防護すること、を示唆している。

pH 3~4の低pH領域で、Alの根への取り込みと地上部への移行を調査した結果、このpH範囲では低pH条件ほど根のAl含有率は低く、地上部のAl含有率は高かった(図47)。また、根のAl含有率の種間差はほぼCECに対応していた。低pH条件ほど根のAl含有率が低いことは、CEC siteでAlイオンとHイオンとが競合し合っていることを意味している。ダイコンはpH 3.5以下で急激に根のAl含有率が低下し、これは低pH害がダイコンで特に著しいためと考えられる。

ダイコンのpH 3.5以下を除けば、根部Al含有率はダイコン>キュウリ>ソバ>イネの順であるのに対して、地上部Al含有率はソバ>ダイコン>>キュウリ>イネの順であった。

結局、種間における根部Al含有率と地上部Al含有率の間に対応関係は認められなかった。このことは、根のAl保持能と地上部へのAl移行阻止機能とは別個

のものであることを示しており、前者は CEC に依存し、後者は主に内皮の構造のちがい(特に通過細胞の頻度)に依存するものと考えられる。

また、ダイコンでは地上部 Al 含有率は pH 3.5 以下の極端に低い pH 条件で急激に上昇し、地上部への Al 移行阻止機能が破壊された。このことは、地上部への Al 移行阻止機能の一部には根細胞 plasmalemma の Al 透過性も関与している可能性を示唆している。

溶存 Al 濃度を約 9 ppm にした場合、(i) $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ 試薬を脱塩水にそのまま溶解させて得られる Al 溶液は $\text{pH} \approx 4.1$ であり、また溶存 Al の約 70% が monomer イオンであった。(ii) $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ を脱塩水に溶解し 0.5 M Al 溶液を作り激しく攪はんしつづ、これに 0.1 N NaOH を 1 ml/min の速度でゆっくりと滴下させ、Al:OH モル比(塩基度) = 2 とした Al 溶液は $\text{pH} \approx 4.5$ であり、また溶存 Al の約 80% が polymer イオンであった。

これらの Al 溶液で処理した結果、根伸長の阻害から判定した耐 Al 性はエンバク > コムギ > オオムギの順であり、また、いずれの作物の根伸長も polymer 区で monomer 区よりも阻害が著しかった。ただし、本実験条件では、コムギ、オオムギの根伸長阻害は monomer 区でも顕著であった(図48)。

根部の Al 含有率は monomer 区では 3 作物とも類似の値であったが、polymer 区では 3 作物とも monomer 区よりも増大し、その程度はエンバク > コムギ > オオムギの順であった。なお、根の CEC はエンバク = 12.9, コムギ = 14.3, オオムギ = 13.2 で類似していた。

根部の Na 含有率は Al 添加区では、Al 害の顕著なオオムギを除いて polymer 区 > monomer 区であったが、これは polymer 区の Al 溶液の Na 濃度が高いことの反映であると思われる(図49)。

これに対して、Ca・Mg・K 含有率はいずれの作物においても monomer 区 > polymer 区であった。また、Al 添加区では Mg 含有率は無添加区に比較していずれの pH 区においても 3 作物ともに低下程度が著しかった。一方、K 含有率は Al 添加区は無添加区に比較してその低下程度は pH 4.1 区ではエンバク < コムギ < オオムギの順であったが、pH 4.5 区では 3 作物とも顕著に低下し類似の値であった。

次に、これら 3 作物を monomer, polymer の各 Al イオン種含有溶液で処理し、8 時間および 48 時間経過後の Al 含有率を比較した。その結果、根の Al 含有率は時間

の経過に伴って増加したが、その程度はエンバクの polymer 区で特に著しかった(図52)。また、供試 6 作物の中ではエンドウを除いて耐 Al 性の強い作物ほど polymer 区で根の Al 含有率の上昇程度が著しい傾向が認められた。

各種作物を適当な Al 濃度の $\text{AlSO}_4^+(S)$, monomer (M) および polymer (P) 各溶液で処理し、これら各 Al イオン種の作物に対する毒性の比較を行った。その結果、耐 Al 性の極めて弱い作物(オオムギ・ゴボウ・シロウリ・ワタ等)を除いて、試験したすべての作物で根生育は S 区 > M 区 > P 区の順であり、polymer イオンは害作用が最も強いことが明らかとなった(図50)。なお、耐 Al 性の極めて弱い作物の場合は溶存 Al 濃度を 1 ppm という低濃度にしたいずれの Al イオン種溶液においても Al 害が顕著であった。

各種作物の根部の Al 含有率は、いずれの作物の場合も P 区 > M 区 > S 区であり、Ca および K 含有率は逆に S 区 > M 区 > P 区の順であった(表17)。

以上の実験の P 区は塩基度 2 で行ったものであるが、塩基度の違いが Al 毒性の程度に影響を与えるか否かを次に調査した。すなわち、 $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ 試薬を脱塩水に溶解した Al 溶液に対して 0.1 N NaOH 溶液を前記と同様な方法で添加し、塩基度 0, 1, 2, 2.5, 2.7 の同一溶存 Al 濃度の処理溶液を調製し、エンドウ・ダイズ幼植物に対する処理を行った。その結果、塩基度が高いほど培地中の polymer イオンの存在割合が多く(表18)、エンドウ根の生育が著しく阻害された(図51)。ただし、ダイズ根で側根伸長が高塩基度区ほど阻害されたが、乾物重量としては塩基度 2 が最低であった。これは根伸長阻害に伴って根が太くなった為であろうと思われ、高塩基度区での側根伸長阻害から判断すると、より長期の試験ではダイズ根生育においても、高塩基度で阻害作用が最も大きいものと予想される。また、根の Al 含有率は高塩基度区ほど高く、K 含有率は逆に低かった(表19)。さらに、高塩基度区ではフェロン分析の際、吸光度が一定値に達するまでに要する時間がより長かった(表18)。このことは、高塩基度区ほどそこに存在する polymer イオンはフェロン分析の際に用いる $\text{NH}_2\text{OH} \cdot \text{HCl}$ 溶液による加水分解に要する時間が長いことを意味する。それゆえ、高塩基度で Al 害がより顕著である原因は polymer イオンの存在割合が高いこと他に、より重合度の大きい polymer イオンが存在したためである可能性も考えられる。

最近 Blamey ら¹⁷⁾は monomer イオンがダイズ根伸長にとって有害であって、OH やリンの添加によって生成される polymer イオンは毒性が少ないとしている。

Hsu⁶⁹⁾によるアルミノン法を塩基度 0~2.7 の Al 含有培養液の Al イオン種分析に適用した結果、塩基度が 2.3 付近まで上昇しても全溶存 Al に占める polymer 態 Al イオンの割合はほぼ 20% の一定の値であり、これ以上の塩基度で polymer 態 Al イオンの割合が急激に増大し、塩基度 2.7 で約 70% であった(図 53)。

一方、フェロン法では polymer 態の割合は塩基度 0 で約 30% であって、塩基度の上昇に伴って増大し、塩基度 2 で 80%、2.7 で 100% であった。また、非ろ過静置上液の塩酸加熱加水分解試料のアルミノン分析値とフェロン分析 3 時間後の値との比は、塩基度 2.3 までは 1.1~1.2 のほぼ一定値であったが、塩基度 2.3 以上で急激に上昇した。以上の結果は次のようにまとめられる。すなわち、(i) Hsu によるアルミノン法を、塩基度 0~2.3 付近までの沈澱未生成溶液に適用した場合、大部分の Al イオンは monomer 態として測定され、また塩基度の変化は Al イオン種組成に影響を与えない。(ii) 2.3 以上の塩基度の Al 溶液は、たとえ静置上液を採取してもその非ろ過液には $Al(OH)_3$ 沈澱が含有されており、この場合のみ Hsu 法で polymer 態 Al イオンの割合が増大する。

本研究ではリンを含む Al 溶液の調査は行っていないが、以上の結果から、Al 溶液に OH やリンを添加した後の試料に Hsu 法を適用しても満足のできる Al イオン種分析結果を与えないのみならず、Hsu 法においては $\{(\text{monomer 態イオン}) + (\text{polymer 態イオン})\}$ の含量を monomer 態イオンとして、また $Al(OH)_3$ やリン酸アルミニウムの沈澱を polymer 態イオンとして測定している可能性が指摘される。したがって、OH やリンの添加によって生育が改善されたのは polymer 態 Al イオンが増えたためではなく、全溶存 Al 濃度自体が低下した結果であろうと推察される。なお、Hsu ら自身は Al イオン種の分析には専らフェロン法を用いている¹⁵⁾¹⁶⁾。

Bartlett ら¹⁴⁾は実際に Al 溶液をゆっくりと部分中和して調製した Al 溶液がトウモロコシ根に著しい害作用をもたらすことを報告しているが、彼らは monomer イオンとの毒性比較は行っていない。また、Pavan ら¹⁷⁾はコーヒー苗の生育に対して $AlSO_4^+$ の毒性が低いことを報告している。

Kerridge⁷⁷⁾、Moore⁹⁸⁾はコムギ根伸長が pH 4.0 よりも

pH 4.5 の Al 溶液で著しく阻害されることを報告しているが、その原因は Raupach¹²³⁾¹²⁴⁾の解離平衡式に基いて、 $AlOH^{2+}$ が Al^{3+} よりも有害であるためであろうと考えた。

著者の結果は、彼らの結果と矛盾しないが、彼らの用いた Al 溶液はそれぞれ monomer 種、polymer 種の卓越するものであったものと推察される。

pH の異なる Al 溶液での栽培試験、monomer 態 Al イオンと polymer 態 Al イオンのそれぞれ卓越する Al 溶液での Al 毒性比較試験および塩基度の異なる Al 溶液による Al 毒性の比較試験等から、結論的に以下の点 が明らかとなった。すなわち、(i) polymer 態 Al イオンの毒性は monomer 態 Al イオンよりも強く、(ii) polymer 区で monomer 区よりも根部 Al 含有率が高く、逆に K 含有率は低く、(iii) 耐 Al 性の強い作物ほど、polymer 区で根部 Al 含有率が高く経時的上昇傾向も著しいが、monomer 区では根部 Al 含有率は耐 Al 性との関連性が認められず、根の CEC と対応し、経時的な上昇程度がわずかであった。

第 3 章 総 合 考 察

各種作物の耐 Al 性機構はこれまで、各種養分を含む Al 含有培地を用い、Ca・Mg・P 等の養分の吸収・移行・利用性、Al の根への取り込み・地上部への移行性、培地 pH 変化能、根端細胞の分裂能、等に関して多くの研究が行われてきた。しかしながら、Al 単独の各種作物における吸収・移行性、特に根への取り込み機構に関する研究はそれほど多くない。

Al イオンの挙動は、培地の pH・P の共存・Ca 等の共存カチオンの濃度によって影響されるので、Al 害の発現や耐 Al 性機構を解明するためには、Al 単独系での各種の実験が必要である。

根の Al 含有率には細胞壁による吸着が大量に含まれるため、根の Al 含有率の意義はこれまで軽視されてきた。

しかしながら、Al 単独系の培地においても処理後短時間で根の伸長阻害が観察されるので、Al 過剰害や耐 Al 性機構の解明にとって根による Al の取り込みに関する研究は不可欠である。

以上の観点から、本研究においては Al の汚染を極力さげることのできる水耕条件下で得られた材料を供試し、根に対する Al の取り込み機構を中心に実験を組み立てた。以下、(1) 根の Al 含有率、(2) 根における

Al 排除能の存在およびその性質, (3) Al 過剰害の発現機構, (4) Al 排除能と耐 Al 性との関係, (5) 耐 Al 性と高 Al 含有率耐性との関係, (6) 耐 Al 性と培地 pH 変化能との関係, および (7) 耐 Al 性機構の総まとめ, の順に総合的に考察を加えることとする。

1. 根の Al 含有率

根への Al の取り込みは, Al 処理時間および処理 Al 濃度に対しては, 初期あるいは低 Al 濃度域で急速に, 次いでゆっくりとした曲線で行われた (図16, 17, 19, 28, 30)。一般に K イオン等ではこのような取り込みパターンに関しては, 第1の過程は DFS への急激な吸着, 第2の過程は細胞内部への積極的吸収を示すものと解釈されている。根端部¹³²⁾や細胞壁²⁶⁾の経時的 Al 取り込み様式は第1の急激な Al 取り込みの後, 第2の Al 取り込みはほとんど認められないのに対して, 生きた切断根の経時的 Al 取り込み過程は図16, 17, 19, 28 および30の結果と同様に初期の急速な Al 取り込みの後, 第2のよりゆっくりとした Al 取り込み過程が認められている²⁶⁾⁶⁴⁾。それゆえ, 図16, 17, 19, 28および30で認められた結果は, 初期の過程は細胞壁や plasmalemma 外側表面 (いわゆる DFS) のペクチンやタンパク質の遊離カルボキシル基, plasmalemma のリン酸基との急速な結合, あるいは根端部または表皮・外側皮層細胞への急速な Al 取り込みを示し, 第2の過程は plasmalemma をゆっくりと通過した後の細胞内部への Al の取り込み, あるいは根基部または根の内側細胞群へのゆっくりとした Al の取り込み, を示すものと解釈される。

各種作物根の Al 含有率は pH 4 付近の monomer-Al イオンの卓越する培地 (図42) では根の CEC との間に正の関係が認められた (図35, 44, 45)。また, 培地中におけるカチオン, 特に Ca の存在 (表15, 図37), および根のペクチナーゼ処理 (図38) によって Al 含有率が著しく低下した。以上の結果は, 低 pH 条件では, 根の Al の大部分が CEC site に吸着し, また CEC site は細胞壁のペクチン質に由来する所が大きいことを示している。

一方, hydroxy-Al polymer イオンの卓越する pH 4.5 付近やリンを含む培地では, 低 pH の monomer-Al イオンの卓越する培地に比較して, 根の Al 含有率は増大するが, 根の CEC との対応関係は認められなかった (図10, 44, 45)。また, Al 含有率の増大は耐 Al 性の強い作物およびオオムギ品種で著しかった。すなわち, このような培地では, 耐 Al 性の強い作物は根で Al の一

部を細胞壁中に水酸化アルミニウムやリン酸アルミニウムのような無毒な沈澱として含有する可能性が推察される。

根はアルミノン染色によって細胞壁周辺が強く染まった (図33, 40, 41)。ただし, 根端部では細胞内部が強く染まった (図40-A)。ところで, 根端細胞のアルミノンあるいはヘマトキシリン染色度と耐 Al 性との関係については負の関係が認められている²⁾⁵⁶⁾⁷⁾⁹⁶⁾¹¹⁸⁾¹³⁷⁾¹⁴⁵⁾が, 根の Al 含有率と耐 Al 性との関係については, 負の関係¹⁸⁾¹⁹⁾⁴²⁾¹⁰¹⁾¹¹⁰⁾¹¹¹⁾¹⁶³⁾, 正の関係⁶⁵⁾¹¹⁹⁾と相反する結果が報告され, さらに Huett ら⁶⁴⁾, Maclean ら⁸³⁾, Foy ら⁴³⁾, Mugwira ら¹⁰⁰⁾は両者に一定の関係を認めなかった。それゆえ, 根のアルミノンあるいはヘマトキシリン染色度・根の Al 含有率と耐 Al 性との関係については見解が一致していない。

アルミノン染色法では, その最終過程でアルカリ性の 3.2 N (NH₄)₂CO₃ で30分間洗浄し, その結果細胞壁の染色度がかかなり低下した。また, monomer-Al イオンの卓越する Al 溶液で処理を行った根の場合, ヘマトキシリン染色法に比較して, アルミノン染色法で染色前後の Al 含有率の低下が著しく (表16), また, 染色前後の Al 含有率間の相関係数値もアルミノン染色法で低かった。このことは, 水酸化アルミニウムやリン酸アルミニウムのような沈澱物が細胞壁に存在する根に対してアルミノン染色法を適用すると, もともとの根の Al 含有率が高いにも拘わらず弱くしか染色されないという結果をもたらすことを示している。それゆえ, アルミノンあるいはヘマトキシリン染色結果は細胞内 Al の存在量は妥当に反映するが, apoplasm 中の Al の存在量は正しく反映しないことがあると言える。したがって, 耐 Al 性の強い作物は弱い作物に比較して, 根端細胞内の Al の存在量は少ないが, 根の Al 含有率は培地条件によって変化すると結論される。

2. 根における Al 排除能の存在およびその性質

切断生根の Al 取り込み量は乾燥粉末根の 1/3 以下であり (図28), 各種代謝阻害剤, 特にクロロフォルムガスや DNP の処理によって Al 取り込み量が著しく増大した (図29)。さらに, N₂ ガス処理も切断生根の Al 取り込み量を増大させ (図30, 31), その際基部の皮層細胞・先端部の全細胞の内部で不均一な Al の集積が観察された (図33)。

Al は細胞壁に吸着される部分が多いので, Al の根に

よる取り込みはこれまで根の物理化学的性質に依存し、代謝に依存しない過程であり、またそのために Ca 等との競合が著しい、と考えられてきた。しかしながら、各種代謝阻害剤や嫌気的条件が根への Al の取り込み量を著しく増大させるので、Al の根への取り込みは物理化学的現象では説明し得ず、受動的な Al の侵入に対する代謝的に維持される障壁が根に存在することが、明らかになった。

なお、トウモロコシ切断根への Sr の取り込みに関して、N₂ ガス処理の類似の現象が報告されているが⁵²⁾、Sr の場合は根端 0~1.8 mm に限定されているのに対して、Al の場合は非先端部でも観察される点が異なっていた。ただし、Al に対するこの障壁は根端ほど弱かった。

以上の結果に基いて、根には積極的 Al 排除能が存在すると結論される。そして、この Al 排除能は代謝活性が保たれる時に正常に作動する。

6 ppm Al 共存・非共存の pH 3.5~6.0 の溶液中に数種の作物の切断根を通気下に 3 時間投入した結果、Al の含有率は pH 4.5~5.0 付近にピークを有する曲線として描かれた(図44, 45)。同時に測定された K 含有率はちょうど Al 含有率と逆の曲線となった(図46)。これは、根への Al の好気条件下での取り込みの際に、根伸長阻害が認められない短時間内に K の leak がおこっていることを示しており、他の実験でも同様な結果が得られている(図26, 27)。

一方、このような K 含有率の低下は、脱塩水中に切断根を投入し N₂ ガス処理を数時間継続した場合にも認められることであって、その後好気条件に戻しても、この K 含有率の低下は回復せず不可逆的な現象であった(図31, 32)。

このことから、Al の根への取り込みに伴う K 含有率の低下は、Al が根細胞の plasmalemma を部分的に破壊し、その選択透過性を低下させたために細胞質あるいは液胞中から K が leak したものと解釈される。トウモロコシ根 protoplast の形が Al 処理によって萎縮し、対照区のものよりも protoplast の数が少なかったことも(図25)、このことを支持している。すなわち、Al 排除能は代謝的に維持される根細胞 plasmalemma で発揮される機能であるが、他方、この plasmalemma の機能は Al によって障害を受けるという関係にある。

培地中の高濃度の H イオンは根から著しく K を leak させるが、そのような培地に Al が共存すると、K は部分的 leak に止まるので(図27, 46)、Al は plasmalemma

のある特定部位に結合し、その部位での H イオンとの競合によって、高濃度の H イオンの害から plasmalemma を防護するものと考えられる。

Hydroxy-Al polymer イオンの根に対する毒性は monomer-Al イオンよりもあきらかに著しく、また、K 含有率の低下程度は害作用の程度に対応していた(図48, 49)。細胞質の pH は一般的に 6 前後の値であると報告されており¹¹³⁾、Al は一旦細胞質に取り込まれた場合沈澱し、その結果毒性を消失すると考えられるので、この結果は Al イオンの害作用が plasmalemma に対するものであることを支持している。

3. Al 過剰害の発現機構

現在、Al 過剰害の発現機構に関しては、Al イオンが根端分裂細胞中に取り込まれ、核と結合し、核酸代謝を攪乱し細胞分裂を阻害するために根伸長が低下し、その結果根部の生育が悪化し、そのため地上部の生育も悪化する、という考えかたが最も妥当なものとして支持を得ている²⁾²³⁾⁸⁹⁾⁹⁰⁾⁹²⁾¹¹⁸⁾¹³⁷⁾¹⁴⁵⁾。

Plasmalemma 上には起電性イオンポンプ(H⁺ポンプ)が存在し、この H⁺ポンプ活性と伸長生長との間に明確な対応がミドリササゲ・オオムギ・マカラスムギで認められ、また伸長域で H⁺ポンプ活性が最大であることもわかっている¹¹²⁾¹¹³⁾。この H⁺ポンプの本体は確定してはいないが、一種の ATPase であろうと考えられている。

また最近、Ca²⁺ と結合することによって活性化される低分子量 (MW≒16,700) の等電点の低い (pI≒4) 蛋白質である calmodulin が高等植物の根においても存在することが明らかになり、この活性化 calmodulin は plasmalemma に結合している phosphodiesterase (PDE) や ATPase を活性化させることが明らかになっている⁵⁹⁾。さらに、Siegel and Haug¹³⁸⁾¹³⁹⁾は、Al は calmodulin の 4 箇所の Ca 結合座と容易に結合し、PDE や ATPase 活性を阻害し、その結果 plasmalemma の膜電位差を減少させる、と報告した。

本実験で、細胞内からの K の leak は根伸長が抑制される以前の、Al 処理後の数時間内に観察された(図26, 27)。また、N₂ ガスでの無酸素状態を数時間継続すると、通気区に比較して、根部の Al 含有率が著しく増大し、この影響は嫌気条件後に好気条件に戻しても回復せず不可逆的な現象であった(図30, 31)。

ただし、嫌気条件それ自体は H⁺ポンプ活性を低下さ

せるが、20分後に好気条件に戻すと活性はほぼ元どおりに回復する⁹⁷⁾¹¹²⁾¹¹³⁾。しかしながら、長時間の嫌気条件下では lysosome による加水分解が進行するものと考えられる¹⁶⁰⁾。すなわち、長時間の嫌気条件下では、phospholipase 類、protease 類のような各種の加水分解酵素が作動し、その結果 plasmalemma 等の膜系が崩壊するものと推察される。

したがって、本実験のように長時間の嫌気条件下で認められた不可逆的な根への Al 取り込みの急激な増大(図30)および細胞質内への大量の Al 侵入(図33)は、H⁺ポンプに対する Al の阻害の他に、Al の受動的侵入に対する barrier としての plasmalemma の加水分解酵素による崩壊の組み合わせによって発現したものと推察される。

一方、好気条件下では Al イオンの結合によって H⁺ポンプの pump 部は活性化されず、その結果 gate 部が解放され膜電位差の形成ができず、細胞質中の K 等の leak が起こるものと推察される。また、plasmalemma に表在・内在する各種蛋白質特に酵素のカルボキシル基への Al イオンの結合によっても何等かのコンフォメーション変化が起こり、これら酵素活性を変化させることも考えられる。

また、plasmalemma の脂質二重層に対しては、Al イオンはフォスファチジルセリン・フォスファチジン酸等の酸性リン脂質のリン酸基の荷電の中和および一種のキレート結合によってゲル相転移を起すために膜は相分離状態となってイオンに対する選択的 barrier 能を低下させると予想される。さらに、カルジオリピンのような酸性基の多いリン脂質は Al との結合によりヘキサゴナル II 構造をとり、その結果 plasmalemma に円筒状の親水性 channel を形成し、plasmalemma の疎水的性質を低下させ、細胞質中の K 等の leak、培地中の Al イオンの受動的侵入をもたらすものと予想される(図34)。

なお、Al 処理によって根伸長が抑制された場合でも、コムギ根端での ³H-thymidine 吸収や DNA への ³H-thymidine、¹⁴C-valine の取り込みが阻害されない²⁰⁾²¹⁾という最近の報告は、Al の根に対する害作用が細胞分裂に対する阻害作用でないことを示唆している。それゆえ、現在支持されている細胞分裂の阻害は、少なくとも Al 害の第一段階では起こらないものと推断される。

極端に耐 Al 性の弱い作物を除いて、作物に対する hydroxy-Al polymer イオンの毒性は monomer-Al イオンよりも強い(図48, 50, 51; 表17, 19)。その原因とし

て、hydroxy-Al polymer イオンは monomer-Al イオンよりも吸着されやすく、他方、脱着されにくいこと¹⁷¹⁾が関係している可能性が考えられる。

土壌溶液中の hydroxy-Al polymer イオン濃度の実測値は今の所報告されていない。しかしながら、(i) Ca 飽和した強酸性イオン交換樹脂は無定形の Al(OH)₃沈澱を含む pH 4.5~5.4 の Al 懸濁液から優先的に hydroxy-Al polymer イオンを吸着し、その平均塩基度 (Al/OH モル比) は 2.50±0.06 であって、smectite の場合も同様の組成であること¹⁶¹⁾、(ii) CaCl₂, KCl, NH₄OAc によって各種酸性土壌から抽出される hydroxy-Al polymer イオン種は、抽出される全 Al イオンの数10~80%に達すること¹²⁾から、酸性土壌の交換性 Al イオンとして多量に存在すると思われる。そして、このイオンは施肥によって投入された Ca や K 等と比較的容易に交換し、土壌溶液中に放出される可能性がある。

酸性土壌での作物生育に対する hydroxy-Al polymer イオンの影響に関しては、今後の検討課題である。

4. Al 排除能と耐 Al 性との関係

Al 排除能には種間差が認められ、その傾向は耐 Al 性の強弱順位に概して一致した(図20, 24, 30, 45, 52)。Al 排除能は根端側および外側の細胞ほど弱かった(図20, 24, 40, 41)。また、耐 Al 性の弱い作物はより基部側の細胞および、より内側の細胞にまで Al 害が進行し、それらの細胞では plasmalemma の崩壊が認められた(図20, 24)。ただし、根伸長速度の大きい特性を有する作物は根端部のより基部側である伸長域で、Al 害による細胞破壊が最も顕著であった(図20~22)。したがって、根伸長速度の小さい作物および生育後期ほど耐 Al 性が強い条件を具備していると言える。

耐 Al 性の強い作物・品種ほど根部の Al 含有率が高かった(図9, 10; 表8)。ただし、この両者の対応関係は、hydroxy-Al polymer イオンの卓越する培地(図42, 48, 52)やリンを含む培地(表8)で認められたが、monomer-Al イオンが卓越し、リンを含まない培地では認められなかった(図44, 45)。また、monomer-Al イオンが卓越し、リンを含まない培地では、根部の Al 含有率は根の CEC と対応していた(図35, 44, 45)が、hydroxy-Al polymer イオンの卓越する培地では両者の対応関係は認められなかった(図10)。

なお、hydroxy-Al polymer イオンは重合化の進行にともなって、イオンの質量に対する荷電の比が小さくな

るためにクローン力による反発が小さくなり、その結果凝集し、水酸化物として沈澱すると考えられている⁷⁰⁾⁹⁴⁾。

結論として、以下のように考えれば、すべてのデータが矛盾なく説明できる。すなわち、(i) 耐 Al 性の強い作物や根基部側では、根細胞 plasmalemma の Al イオンに対する結合親和性が小さいために、(ii) 根細胞 plasmalemma で Al イオンを強く排除し、(iii) monomer-Al イオンが卓越し、リンの存在しない培地では、排除された Al イオンは細胞壁や plasmalemma の CEC site に結合し、結合しない Al イオンは apoplasm 内で外部の処理培地と自由に拡散し合うが、(iv) hydroxy-Al polymer イオンが卓越したり、リンの共存する培地では排除された Al イオンは細胞壁や plasmalemma の CEC site に結合し、結合しない Al イオンは濃縮・凝集し Al (OH)₃ やリン酸アルミニウムの形で沈積し apoplasm 内に物理的に吸着される。

Plasmalemma の Al 結合座の同定およびその化学的性質、hydroxy-Al polymer イオンの沈澱生成機構に関しては、今後の検討課題である。

5. 耐 Al 性と高 Al 含有率耐性との関係

地上部への Al 移行性に関しては、種間差が認められた(図54)。地上部への Al 移行性と吸水能、根の CEC との間の相関係数はそれぞれ 0.091, -0.245 であって有意性がなく(表20)、吸水能や根の Al 吸着能のちがいの各々単独が、Al 移行性の種間差の原因とは考えられない。

根の非先端部では、Al は表皮・下皮・内皮周辺および木部導管に至る柔組織に集積していた(図40, 41)。また、根の部分切除は蒸散量を低下させる一方で、地上部の Al 含有率を急増させた(表14)。

内皮には Casparian strip が発達しているので Al イオンの apoplasmic な移動は妨げられる。培地の Al 濃度が著しく高くない場合(例えば 200ppm 以下)、皮層や内皮の細胞の plasmalemma で Al 排除能が発揮されるので、これらの細胞内部への Al の侵入は少なく、したがって、木部導管への Al 移動は内皮の passage cell の存在に依存した apoplasmic な経路に主に限定されると考えられる。

また、低 pH 培地条件ほど根部の Al 含有率は低く、地上部の Al 含有率は逆に高かった(図7, 8, 47)。このことは、Al の吸着が外液 pH に依存することを示しており、また地上部への Al の移動経路が主に apoplas-

mic なるものであることを示唆している。

さらに、地上部では根から遠い部位ほど Al 含有率が低かった(図19)。したがって、Al は移動中に根の細胞壁や茎の導管の吸着基に結合し、経路中の Al 濃度は次第に薄められると考えられる。

結論的に、内皮で Casparian strip の発達が著しく、かつ根の CEC が大きく、同時に蒸散量の少ない作物は地上部への Al 移行性は小さいが、これら三者の寄与度合いのちがいが、地上部への Al 移行性を広範に変化させると言える。

pH 3.8(monomer-Al イオンの卓越する培地), 4.6 (polymer-Al イオンの卓越する培地) および 6.5(水酸化アルミニウム沈澱物みの培地) でトウモロコシ根を処理した後、この切断根から各種の試薬によって Al を抽出した。その結果、いずれの pH においても Al 抽出量は、中性の酢酸塩、塩化物<SLS<有機酸の中性 Na 塩、EDTA・2Na<強酸性の無機酸、の順に多く、SLS 処理によって全 Al の約30%の Al が抽出された(図39)。SLS は陰のイオン界面活性剤で膜蛋白質を強く可溶化するが、中性でキレート能を持たないので、それ自体には Al イオンとの結合能や Al(OH)₃ の溶解能を有しない。したがって、この結果は Al イオンや Al(OH)₃ の一部が plasmalemma に結合あるいは沈積すること、および CEC site の一部は plasmalemma に存在することを示唆している。

一方、耐 Al 性が強く、また Al 移行性が極めて小さいイネを含め、すべての供試作物で 200ppm 程度以上の高濃度の Al を含む培地では、根部の Al 含有率が根の CEC の飽和量に達した時に、地上部の Al 含有率の急激な上昇が起こった(図18)。このように異常な高濃度の Al を含む培地では、皮層・内皮の細胞の plasmalemma への Al の結合量が多いため、plasmalemma が著しく破壊され、それら細胞の内部への Al の急激な受動的侵入が起こり、内皮の障壁機能が破壊され、根細胞内部の Al 結合座も飽和されたものと推定される。このような培地条件では、内皮細胞 plasmalemma の破壊に伴う Al の mass flow 移動が起こるので、地上部への Al 移行は蒸散への依存性がより高まるであろう。

また、このことから判断すると、大部分の作物において根細胞 plasmalemma の Al 排除能を完全に破壊するに要する培地の Al 濃度は、pH 3.5, 2日間処理の場合は 200ppm 付近であろうと推察される。勿論、この限界 Al 濃度は作物種・品種、根細胞の部位、培地条件等に

よって変動する。一般に、酸性土壌の土壌溶液中の Al 濃度は、これよりもはるかに低くせいぜい数 10 ppm 程度であり⁶⁰⁾、Ca 等のカチオンの共存等を考慮するば根細胞の plasmalemma の Al 排除能が培地の高濃度 Al によって完全に破壊されることはないものと考えられる。

地上部への Al 移行性には種間差があり、また地上部における特異的 Al 過剰症が数種の作物で認められるが、これら両者と耐 Al 性との間に一定の対応関係は認められなかった(表12)。

地上部の Al 含有率の高い作物としてはビート・ダイコン・サイトウが挙げられており¹⁵²⁾¹⁵⁵⁾、本研究においてもダイコン・ソバで高かった(図7, 47)。しかしながら、ビート・ダイコン・サイトウの地上部の Al 含有率は、培地 pH が中性付近で溶存 Al 濃度が極めて低く、かつ生育低下は全く認められない培地において、もともと高いという特徴がある¹⁵⁵⁾。また、本研究において、図54および表20で各種作物の {地上部の Al 含有率(Y)} と {根部の Al 含有率(X)} との回帰直線を延長し、Y 軸上の切片を算出した。この値は、Al を添加しない標準培養液による前培養期間および育苗期間中に移行した Al の含有率を示している。これらの値と各作物毎の回帰直線の勾配、すなわち Al 添加培地における地上部への Al 移行性との間の相関係数は 0.666 であって 5% 水準で有意であった。それゆえ、地上部への Al 移行性は作物個体の耐 Al 性とは別の次元の性質であると言える。

以上の結果から、Al 添加培地で地上部の Al 含有率の高い作物は、もともと Al 移行性の高い特性を有していると結論できる。また、高 Al 含有率作物であるソバ・ダイコンにおいても pH 4.6 付近での根部の Al 含有率と耐 Al 性の結果から、これら両作物の耐 Al 性は他の作物同様に、根細胞 plasmalemma の Al 排除能で説明できた(図9, 44, 45)。すなわち、地上部の高 Al 含有率耐性には種間差がある可能性は考えられるものの、その耐性は通常の Al 添加培地では発揮されないと推察される。

Al 集積性植物として、チャ・アジサイ等が報告されている²⁰⁾⁸⁸⁾。しかしながら、チャの新梢の Al 含有率は 60 ppm Al 添加区でも数 100 ppm 程度であり、また Al 無添加区とも大差がないので、チャは地上部への Al 移行性は極端に大きいものと考えられない。最近、Al 添加培地におけるチャの良好な生育の原因のひとつとして、Al が培地中のリンを沈澱させリンの過剰害を防い

だことが指摘された⁷⁸⁾。また、セイヨウアジサイ・エゾアジサイをソバ・エンバクと同一容器中で水耕栽培した結果、アジサイ類はエンバク以上に耐 Al 性が強くソバに匹敵する強さであったが、地上部の Al 含有率はソバ程度の数 100 ppm であった(表13)。結局、アジサイ・チャ・ソバおよびその他の作物で、耐 Al 性は根細胞 plasmalemma における Al 排除能で説明し得るものと判断される。

6. 耐 Al 性と培地 pH 変化能との関係

各種作物の培地 pH 変化能と耐 Al 性との間には何等の対応関係も認められなかった(図14)。また、オオムギ品種を自動 pH 維持循環培養装置で絶えず攪はんしつつ栽培しても、耐 Al 性に品種間差が存在し、pH の上昇・下降いずれの傾向を示す培地においても耐 Al 性の傾向に変化が認められなかった(表6)。さらに、これら各品種の培地 pH 変化能と耐 Al 性との間にも何等の対応関係も認められなかった(表11)。

結局、培地 pH 変化能のちがいは Al 害の程度に影響を与えるが、耐 Al 性の作物種・品種間差をもたらす原因ではないと結論される。

7. 耐 Al 性機構の総まとめ

本研究の結果および既知の機構を参照して、耐 Al 性機構の総まとめを以下に試みた。各種作物の根各部分における Al 分布を類型化して図55に示した。すなわち、(a) は細胞壁の CEC が大きく、plasmalemma の Al 排除能が強く、内皮の passage cell 数が多い場合であって、細胞壁の Al 分布は CEC が大きいので基本的にはやや多い(Ⅲ)が、直接培地に接する表皮および透水性の低い内皮では極めて多く(V)、これに隣接する下皮・内鞘および Casparian strip の発達している内皮に隣接する皮層は最高濃度の表皮・内皮に隣接するために多い(Ⅳ)と考えられる。ただし、passage cell に隣接する皮層細胞では内皮の障壁機能が弱く溶液の通過が良いためにやや多い(Ⅲ)と考えられる。一方、細胞質の Al 分布は plasmalemma の Al 排除能が強いため基本的には極めて少ない(Ⅰ)が、ただし表皮・内皮およびこれに隣接する皮層細胞では直接的に培地に接していることや透水性の低いことのために、濃度が上昇し少ない(Ⅱ)ものと考えられる。また、内皮細胞壁の発達度合いが低く passage cell の数が多いので原形質流動による Al 移動量が少ないにも拘わらず apoplasmic な Al 移動量が多くなるために、

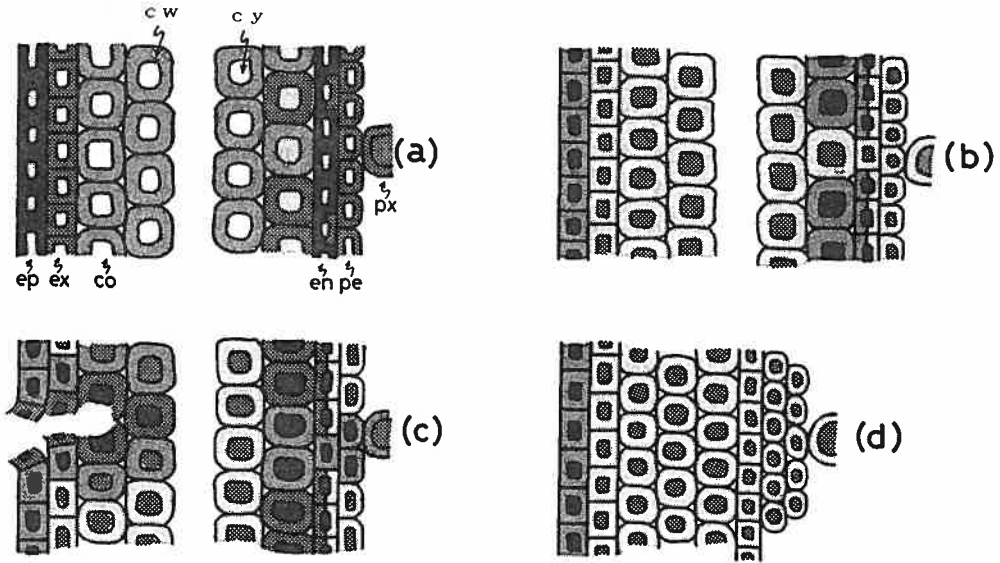


図55 根横断方向各部分における Al 分布

(細胞壁の大きさは表現上の都合で誇張して書いてある)

ep : 表皮, ex : 下皮, co : 皮層, en : 内皮, pe : 内鞘, px : 原生木部導管,
cw : 細胞壁, cy : 細胞質

Al 含有率(乾物当たり) : 極めて多い(V) 多い(IV) やや多い(III)
少ない(II) 極めて少ない(I)

原生木部導管内へ多量の Al が移動する結果として、ここでの Al 分布は多く(IV)、結局地上部への Al 集積量が多いものと考えられる。この(a)型の例としてはダイコン・ソバ等が挙げられる。

(b)は細胞壁の CEC が小さく、plasmalemma の Al 排除能が弱く、内皮の passage cell 数が少ない場合であって、細胞壁の Al 分布は CEC が小さいので基本的には少ない(II)が、直接的に接する表皮・透水性の低い内皮の Casparian strip の外側およびこれに隣接する皮層細胞はやや多い(III)と考えられる。ただし、passage cell に隣接する皮層細胞のみは内皮の障壁機能が弱く溶液の通過が良いために少ない(II)と考えられる。一方、細胞質の Al 分布は plasmalemma の Al 排除機能が弱いので plasmalemma が容易に破壊される結果として基本的には多い(IV)が、ただし表皮・内皮およびこれに隣接する皮層細胞では直接的に培地に接していることや透水性の低いことのために、濃度が上昇し plasmalemma の破壊によって極めて多い(V)ものと考えられる。ま

た、内皮細胞壁の発達度合いが高度で passage cell 数が少ないので apoplasmic な Al 移動量は少ないが symplasmic な Al 移動量が多いため、原生木部導管内へ Al が移動し、ここでの Al 分布はやや多く(III)、結局地上部への Al 集積量は比較的多いと考えられる。この(b)型の例としては、比較的高濃度あるいは長期間の Al 処理条件下におけるオオムギ・コムギ・トウモロコシ等が挙げられる。

これと対照的に、plasmalemma の Al 排除能が強く、他の特性が(b)と同じ場合の例としては、エンバク・イネが挙げられる。

(c)は、(b)型であるが、Al 処理条件がより厳しく、その結果表皮・外側皮層の一部に破壊が生じた場合であって、その際破壊部分の細胞壁や細胞質には新たな Al 結合座が出現するために、この部分の Al 分布がより増大すると言える。

(d)は、細胞壁の CEC が小さく、内皮細胞壁が未発達な根端部の場合であって、細胞壁の Al 分布は、CEC

が小さく内皮細胞壁も未発達なので表皮のみはやや多い(Ⅲ)が、それ以外のすべての細胞で少ない(Ⅱ)と考えられる。一方、細胞質の Al 分布は先端部であるために plasmalemma の Al 排除能が弱く、その結果 symplasmic な Al 移動が多く原生木部導管内の Al 分布が多い(Ⅳ)ものと考えられる。この(d)型の例としては、オオムギ・コムギ・トウモロコシ等の根先端部に挙げられる。

以上の(a)~(d)以外にも CEC・内皮細胞壁の発達度合いおよび plasmalemma の Al 排除能の三者に種々の組み合わせが考えられるが、根の横断方向各部分における Al 分布様式およびその理由は基本的に(a)~(d)と同様である。

根の部位別に細胞壁の CEC、細胞壁の重量および plasmalemma の Al 排除能、さらに細胞質中の Al 取り込み量を概略的に模式化して、耐 Al 性と培地 Al イオン種別に図56に整理した。この場合、部位別に細胞壁と

細胞質の乾物重の相対的關係も含めて模式化した。

(d)は細胞壁の CEC が大きく耐 Al が強い作物の根を monomer-Al イオン処理を行った場合であって根先端部では plasmalemma のリン脂質と Al イオンとの結合量が多く、この部位の plasmalemma の Al 排除能が弱く、細胞質への Al 侵入も起こるが耐 Al 性が強いので、根全体では plasmalemma の Al 結合量はランク++、根端ではランク+++、細胞質中の Al 量は根全体ではランク+、根端ではランク+++と考えられる。

細胞壁の肥厚化は基部側ほど進行しているので細胞壁の乾物重は基部側ほど大きい、一方 Al 侵入は基部側ほどしにくく、より奥側の細胞壁の CEC site は Al で飽和されない、根全体の細胞壁の Al 含有率はランク++であるが、根端ではランク+++であると考えられる。また根全体の乾物重としては細胞壁が大部分を占めるので、基部側ほど根全体の重量に占める細胞壁の重量が多い。従って、根全体での Al 含有率は細胞壁の値

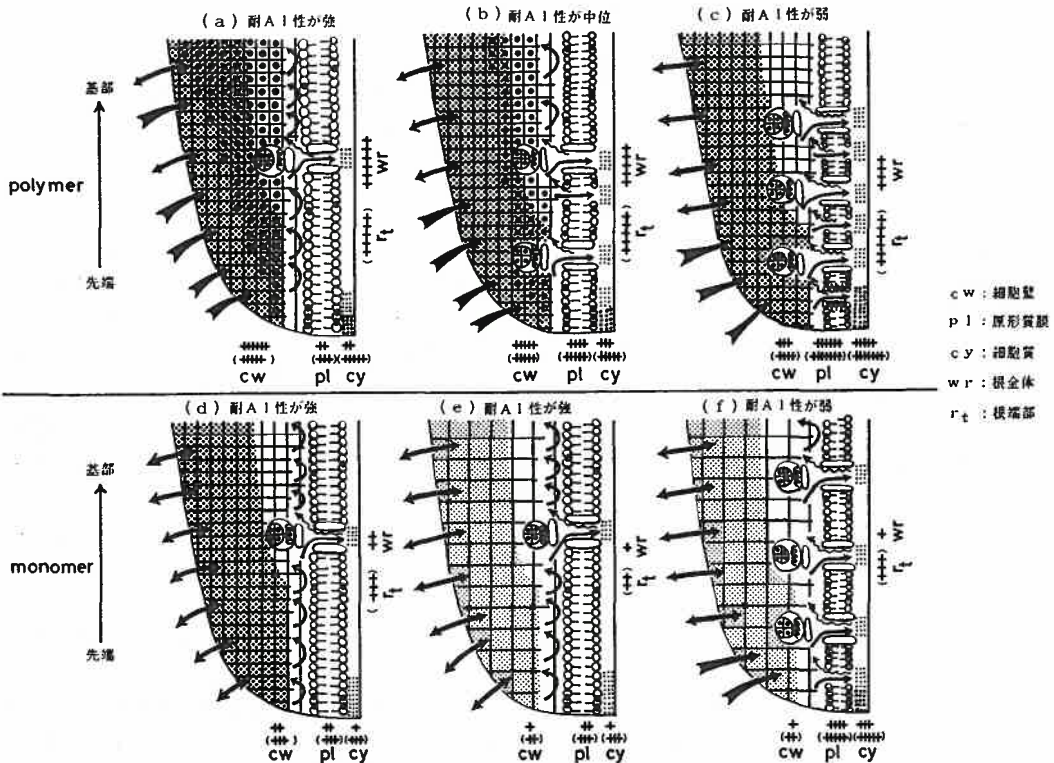


図56 根における Al の取り込み・排除様式
 +~++++++ : 乾物当たりのおよその Al 含有率。()内は根先端部の各部分のおよその Al 含有率

を反映してランク++であるが、根端部の Al 含有率は濃度のより高い細胞質部分も一部反映するのでランク++となるものと考えられる。また、細胞壁のマトリックス中の water free space を拡散してきた培地中の Al イオンは plasmalemma で強く排除されるために培地と細胞壁マトリックスを自由に拡散すると考えられる。

同様に耐 Al 性の強い作物であっても細胞壁の CEC が小さい場合が (e) であるが、この作物の各部分の Al 含有率は (d) の場合と同じ理由で説明・表示される。

一方、(e)と同じく細胞壁の CEC が小さいが耐 Al 性の弱いものが (f) である。この作物では plasmalemma のリン脂質中の酸性基が多く、またカルモデュリンの Ca 結合座も Al イオンで占められ ATPase の弁が開放状態となっていて Al 排除能が特に先端部で破壊されている。そのために、細胞壁の Al 含有率は根全体では CEC の小さいことを反映してランク+、根端部ではランク++であるものの、plasmalemma の Al の含有率は根全体では Al 排除能が弱いのでランク++++、根端部ではランク+++++であり、また細胞質の Al 含有率は plasmalemma の Al 排除能の弱さを反映して根全体ではランク+++、根端部ではランク+++++と考えられる。従って、根全体の Al 含有率は細胞壁の CEC が小さいことを反映してランク+であるが、根端部の Al 含有率は根端部での Al 排除能の弱いことを反映してランク++であると考えられる。また、根の Al 含有率は plasmalemma の Al 排除能と細胞壁の CEC の両者に支配されるので、耐 Al 性と Al 含有率の間には一定の関係が存在しないと言える。しかしながら、CEC が同じ場合には耐 Al 性の弱い作物ほど根端部では plasmalemma の Al 排除能の弱さを反映して Al 含有率が高いと考えられる。

Polymer-Al イオンは monomer-Al イオンに比較して plasmalemma のリン脂質のリン酸基や蛋白質のカルボキシル基との結合力が強くまた脱着されにくいと推察されるので、これらを含む両培地における基本的相違は、(i) polymer 区は monomer 区よりもいずれの根の部分においても Al 含有率が高く、(ii) plasmalemma に対する害作用は polymer 区で monomer 区よりも著しく、そのために細胞質中の Al 含有率も polymer 区で高く、(iii) monomer-Al イオンは plasmalemma で排除されると自由に拡散するが polymer-Al イオンは排除後に plasmalemma の外側に局部的に濃縮され、重合化が一層進行し、結局細胞壁中の apoplasm に $Al(OH)_3$ とし

て沈積する、という点である。

それゆえ、耐 Al 性が強く細胞壁の CEC が大きい作物の根 (a) は monomer 区 (d) に対応するが、plasmalemma で排除された polymer-Al イオンの apoplasm での沈積のためと、細胞壁の CEC site との結合量が monomer-Al イオンよりも多いため、細胞壁の Al 含有率は根全体ではランク+++++であると考えられる。ただし、plasmalemma の Al 排除能は基部側で強いので $Al(OH)_3$ の沈積は基部側ほど多い。一方、細胞壁の CEC site への polymer-Al イオンの結合量は根端部で高いので、根端部全体の Al 含有率は根全体の Al 含有率と同じ程度のランク+++++であると考えられる。

それに対して、細胞壁の CEC が同じく大きい耐 Al 性が弱い作物の根 (c) では、細胞壁の Al 含有率は polymer-Al イオンの荷電当たりの Al 原子数が多いことを反映して (d) よりも高く根全体ではランク+++、根端部ではランク+++++となる。また、plasmalemma は Al 排除能が弱いので Al イオンとの結合量が多く、plasmalemma の Al 含有率は極めて高く根全体ではランク+++++、根端部ではランク+++++であり、細胞質の Al 含有率は plasmalemma の Al 排除能の弱さを反映して高く根全体ではランク+++++、根端部ではランク+++++である。根全体の Al 含有率は plasmalemma の Al 排除能が弱く apoplasm での $Al(OH)_3$ 沈積が少ないことを反映して低くランク++であるが、根端部の Al 含有率はこの部分の細胞壁、plasmalemma および細胞質の Al 含有率が高いことを反映してランク+++++であると考えられる。細胞壁の CEC が同じく大きい耐 Al 性が中位の作物の根 (b) は、(a) と (c) の中間的な傾向を示す。

Polymer 区ではたとえ根の細胞壁の CEC が同じであっても plasmalemma での Al 排除能が強い場合には $Al(OH)_3$ の沈積によって Al 含有率は増大するが、一方排除能が弱い場合にも plasmalemma および細胞質は Al との結合および Al 侵入のために Al 含有率が増大する。その結果、根端部では Al 含有率は耐 Al 性に対応しないと考えられる。他方、根全体あるいは基部側では Al 含有率の高い作物ほど、plasmalemma の Al 排除による $Al(OH)_3$ 沈積量を反映するために耐 Al が強いという対応関係があるものと考えられる。

最後に、本研究に供試した主要な作物に関して、耐 Al 性、根の Al 含有率、根の CEC、地上部の Al 集積性、

表21 耐 Al 性 機 構 の ま と め

作物名	耐 Al 性	根の Al 含有率	根の CEC	地上部の Al 集積性	培地 pH 上昇能	地上部での Al 過剰発現	根内皮の passage cell の数	根細胞 plasmalemma の Al 排除能
ソバ	5	3	3	5	1	×	5	5
アジサイ	5	5	?	5	?	×	5	5
イネ	5	1	1	1	?	○	1	5
ダイコン	4	4	4	4	?	○	4	4
エンバク	4	2	2	1	?	○	1	4
ダイズ	4	3	3	3	4	○	3	4
シュンギク	4	5	5	4	1	×	4	4
キュウリ	3	5	5	2	3	×	2	3
トウモロコシ	2	2	2	2	2	○	2	2
コムギ	2	2	2	1	?	×	1	2
オオムギ	2	2	2	1	1	○	1	2
トマト	2	4	4	3	5	○	3	2
エンドウ	2	3	3	2	?	×	2	2
ゴボウ	1	2	2	3	?	×	3	1

数字はランクを表し、大きいほどその程度が顕著であることを示している。

培地 pH 上昇能, 地上部での Al 過剰症発現の有無, 根内皮の passage cell の数ならびに根細胞 plasmalemma の Al 排除能を一括して整理し, 表21に示した。ただし, 根内皮の passage cell の数は地上部の Al 集積性に対応させて予想したものである。また, 根細胞 plasmalemma の Al 排除能は pH 4.6 付近の hydroxy-Al polymer イオンの卓越する培地や塩基度 2 になるように実際に調製した hydroxy-Al polymer イオンの卓越する溶液での根の Al 含有率を, monomer-Al イオンの卓越する培地での値に比較した時の増大の著しさから間接的に推察したものである。すなわち, ソバ・アジサイは耐 Al 性がともに最強であり, 地上部の Al 集積性が同程度に大であるが, ともに地上部で Al 過剰症が発現しない。一方, 根の Al 含有率・根の CEC は一致せず, 培地 pH 上昇能はソバで極めて弱い。他方, イネは同様に耐 Al 性が最強であるものの, 根の Al 含有率・根の CEC および地上部の Al 集積性はいずれも最も小さく, また地上部で Al 過剰症が発現するという点で, 前二者とは非常に対照的である。しかし, これら三者は根細胞 plasmalemma の Al 排除能がいずれも最も強いと考えられる点で共通している。

ダイコン・シュンギクは耐 Al 性が強いが, 根の Al 含有率・根の CEC および地上部の Al 集積性はいずれも大きい部類に属する点で共通性が認められるものの, 地上部での Al 過剰症はダイコンでのみ発現する。一

方, エンバクは同様に耐 Al 性が強いが, 根の Al 含有率・根の CEC および地上部の Al 集積性は前二者と対照的に最も小さく, 地上部で Al 過剰症が発現する。また, ダイズは同じく耐 Al 性が強いが根の Al 含有率・根の CEC および地上部の Al 集積性はいずれも中程度の位置にあり, 地上部で Al 過剰症が発現し, 培地 pH 上昇能は強い。以上の4作物は根細胞 plasmalemma の Al 排除能がいずれも強いと思われる。

キュウリは耐 Al 性が中位であり, 根の Al 含有率および根の CEC はきわめて大きい, 地上部の Al 集積性は小さく, Al 過剰症も発現しない。また, 培地 pH 上昇能は中位であって, 根細胞 plasmalemma の Al 排除能は中位と考えられる。

トウモロコシ・コムギおよびオオムギは耐 Al 性がともに弱く, 根の Al 含有率・根の CEC・地上部の Al 集積性および培地 pH 上昇能はいずれも小さい部類に属するが, 地上部での Al 過剰症はコムギ以外で発現する。

一方, トマトも耐 Al 性が弱い, 根の Al 含有率・根の CEC および培地 pH 上昇能はいずれも高い部類に属し, 地上部の Al 集積性は中位で, Al 過剰症が発現する。また, エンドウは同様に耐 Al 性が弱い, 根の Al 含有率・根の CEC は中位で, 地上部の Al 集積性は小さく, Al 過剰症は発現しない。以上の5作物はともに根細胞 plasmalemma の Al 排除能が弱いと考えられる。

ゴボウは耐 Al 性は最も弱い、根の Al 含有率・根の CEC および地上部の Al 集積性は小～中の部類で、地上部に Al 過剰症は発現しない。また、根細胞 plasmalemma の Al 排除能は最も弱いと考えられる。

以上のまとめには間接的なデータからの推察が含まれているが、基本的には根の Al 含有率は根の CEC に、地上部の Al 集積性は根内皮の passage cell 数に、そして耐 Al 性は根細胞 plasmalemma の Al 排除能に支配されると整理される。なお、地上部での Al 過剰症発現の有無はおそらく植物体内における有機酸等のリガンド成分の種類や含量に支配され耐 Al 性とは無関係であり、培地 pH 変化能は基本的には耐 Al 性とはまったく別個の性質であると判断される。

要 約

水耕法によって各種作物・品種の耐 Al 性にちがいのあることを明らかにするとともに、作物による Al の取り込み・移行機構を解明することによって、両者の関連性を検討し、Al 過剰に対する対策への基礎資料を提供することを目的として実験を行い、下記の結果を得た。

(1) 好気条件下では、根への Al の取り込み速度は最初の短時間は著しく大きい以後はわずかしか取り込まれず、Al は細胞壁付近に局在している。

一方、各種代謝阻害剤処理、特にクロロフォルムガス・DNP、N₂ガスのような非代謝的条件下では、根への Al 取り込み量が増大し、その際細胞質へ Al が大量に侵入する。

したがって、根細胞の plasmalemma は Al の受動的侵入に対する障壁となっており、この plasmalemma の構造・機能は生理的に維持されており、根には積極的な Al 排除能が存在する。

(2) 耐 Al 性の作物種間差は次のように整理される。すなわち、(i) Al を含む培地での好気条件では、数時間後の根の Al 取り込み速度は小さく、K 含有率は低下し、(ii) Al 非含有培地での数時間の嫌気条件は K 含有率を低下させ、(iii) Al を含む培地での数時間の嫌気条件は根の Al 取り込み速度を急激に高め、その際好気条件で認められない細胞質中での大量の Al 存在が認められ、(iv) 耐 Al 性の弱い作物ほど、より短時間の嫌気条件で根への Al 取り込み量の急増が認められる。したがって、(i) Al も嫌気条件もともに、根細胞の plasmalemma の正常性を破壊し、(ii) 両条件の合併はその破壊程度を激化させ、(iii) 耐 Al 性の作物種間差は概し

て、根細胞の plasmalemma の耐 Al 性に一致する。また、耐 Al 性の弱い作物ほどより基部側、より内部側まで根細胞の plasmalemma 破壊が認められる。さらに、Al 処理によって根の protoplast 数が減少し、plasmalemma 形態が変化し収縮する。

(3) 根の主要な Al 結合座は、細胞壁のペクチン質、plasmalemma、細胞質中の酸可溶性のリン化合物、核酸および蛋白質である。

pH 4 付近では、根の CEC と Al 含有率には正の相関が認められるが、根を磨砕し乾燥粉末化すると Al 含有率は著しく増大する。したがって、根の plasmalemma が破壊されない限りは Al の大部分は apoplasm および plasmalemma に局在するが、plasmalemma の破壊に伴って、Al は細胞内のこれらの座と結合する。

(4) 根端細胞は他の部位に比較して、最も高濃度の Al を細胞質中に集積するので、この部位の細胞の plasmalemma の Al 排除能は最小である。非先端部では、表皮・下皮・内皮周辺に強く、そして木部導管に至る柔細胞の各 apoplasm 部分に弱く、Al の集積が認められる。また、吸水能・根の CEC は単独では、地上部への Al 移行性の種間差と無関係であり、低 pH の培地ほど根部の Al 含有率が低く、地上部の Al 含有率が高い。

したがって、Al は皮層では主に apoplasmic に移動するが、その後内皮細胞で plasmalemma と Casparian strip によって阻止されるので、地上部への Al 移行性の種間差は、内皮の構造 (Casparian strip の発達度合い)、根の CEC および吸水能の三者の総合的結果であると言える。

根の内皮の物理的損傷や異常な高濃度 Al 条件 (200 ppm 付近) によって、皮層・内皮の細胞の plasmalemma が著しく破壊されると、根細胞質内にも Al が充満し、内皮細胞の plasmalemma の障壁機能は著しく低下するので、地上部への mass flow 依存性の急激な Al 移行が起こる。すなわち、この場合、地上部への Al 移行性の種間差は主に根の CEC と吸水能の両者の複合的結果である。

(5) Al 過剰の生じ得ない程度の極めて低濃度から数 10ppm の Al の存在するいずれの培地においても、地上部の Al 含有率の種間差の傾向は変化しない。また、耐 Al 性・地上部への Al 集積性・地上部における特異的 Al 過剰症の発現の有無の間には対応関係は認められない。さらに、地上部の Al 含有率が高いソバ・アジサ

イ・ダイコンを含めた各種作物の耐 Al 性は、根細胞の plasmalemma の Al 排除能で統一的に説明できる。

したがって、地上部への Al 移行性は作物個体の耐 Al 性とは別個の属性であり、地上部の高 Al 含有率耐性は作物個体の耐 Al 性とは無関係である。

(6) リン非共存培地では、pH 4.5 付近で hydroxy-Al polymer イオンが卓越する。このイオン種は同一濃度の monomer-Al イオン種や AlSO_4^+ に比較して、根部に大量に取り込まれ、根部の K 含有率を著しく低下させ根伸長を著しく阻害し、作物に対する毒性が明らかに強かった。この原因は、hydroxy-Al polymer イオンの plasmalemma 中のカルボキシル基やリン酸基との強い結合力にあると推察される。

(7) monomer-Al イオンの卓越する培地では、根部の Al 含有率は根の CEC と対応関係があるものの耐 Al 性と無関係であるのに対し、hydroxy-Al polymer イオンの卓越する培地では、逆に根部の Al 含有率は根の CEC と対応関係がなく、耐 Al 性と正の関係にあり、これは各種作物・麦類・異なる窒素源培地に生育するオオムギ品種間のいずれにおいても成立する。これは plasmalemma で排除された hydroxy-Al polymer イオンが Al (OH)₃ として apoplasm に沈積した結果であろうと推察された。また、その場合 Al 過剰の著しさと根部の K または Ca・Mg 等のカチオン含有率の低さが対応している。

したがって、耐 Al 性の強い作物は根細胞の plasmalemma の Al 結合親和性が小さく、そのため培地の高濃度 Al に対する plasmalemma の耐性が強く、plasmalemma 外部の apoplasm に大量の Al イオンを排除する。また、Al 害の第一段階は plasmalemma への Al の結合によって plasmalemma の膜電位差を減少させ、また脂質二重層の構造を変化させ、その結果 plasmalemma に親水性 channel を多くもたらすことであろうと推定した。

(8) 培地 pH 変化能には種間・品種間差が存在する。しかし、自動 pH 維持循環装置を用い、培地 pH の上昇あるいは下降傾向のいずれの培地で栽培しても、オオムギ品種間に耐 Al 性差異が認められ、その傾向は常に同じである。また、作物種・品種毎に測定した培地 pH 変化能は耐 Al 性と無関係である。

したがって、培地 pH 変化能のちがいは Al 害程度に影響を与えるが、耐 Al 性の作物種間・品種間差異の原因ではないと言える。

(9) 耐 Al 性は耐低 pH 性、耐低 P 性、耐低塩基性とは無関係の性質である。

謝 辞

本研究の遂行および取りまとめ全般について、終始御懇切で多大な御指導を頂いた北海道大学農学部田中 明教授に心から感謝の意を表します。

また、本論文を御校閲頂き、有益な御助言を頂いた北海道大学農学部岡島秀夫教授ならびに岡沢義三教授に厚く感謝致します。

さらに、本研究の遂行過程において常に適切な御助言・御指導を賜った北海道大学農学部但野利秋助教授に厚く感謝致します。

本研究に際し、終始各種の御配慮を頂いた北海道大学農学部石塚喜明名誉教授、山形大学農学部川嶋次夫名誉教授ならびに本間廉造教授に心から感謝致します。

また、山形大学農学部土壌学・肥料学講座の卒業生諸氏の御協力に感謝致します。

最後に、本論文の取りまとめを絶えず支えてくれた妻富志子に感謝します。

引用文献

- 1) Adams, F. and Z. F. Lund (1966): Effect of chemical activity of soil solution aluminum on cotton root penetration of acid subsoils, *Soil Sci.*, **101**, 193-198
- 2) 相見靈三, 村上 高(1964): 作物の生育におよぼすアルミニウムの影響に関する細胞生理学的研究, 農技研報告, D 11号, 331-396
- 3) Akitt, J. W. and A. Farthing (1981): Aluminum-27 magnetic resonance studies of the hydrolysis of aluminum (III). Part 2. Gel-permeation chromatography, *J. Chem. Soc. Dalton Trans.*, **1981**, 1606-1608
- 4) Akitt, J. W. and A. Farthing (1981): Aluminum-27 nuclear magnetic resonance studies of the hydrolysis of aluminum (III). Part 3. Stopped-flow kinetic studies, *J. Chem. Soc. Dalton Trans.*, **1981**, 1609-1614
- 5) Akitt, J. W. and A. Farthing (1981): Aluminum-27 nuclear magnetic resonance studies of the hydrolysis of aluminum (III). Part 4. Hydrolysis using sodium carbonate, *J. Chem. Soc. Dalton*

- Trans., 1981, 1617-1623
- 6) Akitt, J. W. and A. Farthing (1981) : Aluminum-27 nuclear magnetic resonance studies of the hydrolysis of aluminum (III). Part 5. Slow hydrolysis using aluminum metal, J. Chem. Soc. Dalton Trans., 1981, 1624-1628
 - 7) Akitt, J. W., N. N. Greenwood, B. L. Khandelwal and G. D. Lester (1972) : ²⁷Al nuclear magnetic resonance studies of the hydrolysis and polymerisation of the hexa-aquo-aluminum (III) cation, J. Chem. Soc. Dalton Trans., 1972, 604-610
 - 8) Alam, S. M. and W. A. Adams (1980) : Effect of aluminum on plant growth and mineral nutrition of barley, Pak. J. Bot., 12, 107-113
 - 9) Aniol, A. (1984) : Induction of aluminum tolerance in wheat seedlings by low doses of aluminum in the nutrient solution, Plant Physiol., 76, 551-555
 - 10) Armiger, W. H., C. D. Foy, A. L. Fleming and B. E. Caldwell (1968) : Differential tolerance of soybean varieties to an acid soil high in exchangeable aluminum, Agron. J., 60, 67-70
 - 11) 旭 正 (1981) : 植物生理学 4 代謝Ⅱ (朝倉書店), p. 5-44
 - 12) Bache, B. W. and G. S. Sharp (1976) : Soluble polymeric hydroxy-aluminum ions in acid soils, J. Soil Sci., 27, 167-174
 - 13) Bartlett, R. J. and D. C. Riego (1972) : Effect of chelation of the toxicity of aluminum, Plant Soil., 37, 419-423
 - 14) Bartlett, R. J. and D. C. Riego (1972) : Toxicity of hydroxy aluminum in relation to pH and phosphorus, Soil Sci., 114, 194-200
 - 15) Bersillon J. L., P. H. Hsu and F. Fiessinger (1980) : Characterization of hydroxy-aluminum solutions, Soil Sci. Soc. Amer. J., 44, 630-634
 - 16) Biro, R. L., S. Daye, B. S. Serlin, M. E. Terry, N. Datta, S. K. Sopory and S. J. Roux (1984) : Characterization of oat calmodulin and radioimmunoassay of its subcellular distribution, Plant Physiol., 75, 382-386
 - 17) Blamey, F. P. C., D. G. Edwards and C. J. Asher (1983) : Effects of aluminum, OH : Al and P : Al molar ratios, and ionic strength on soybean root elongation in solution culture, Soil Sci., 136, 197-207
 - 18) 茶村修吾, 星 明, 桐山英一 (1962) : 作物の耐酸性と低 pH との関係 (8) 根の cation 含有率について, 日作紀, 30, 346-349
 - 19) 茶村修吾 (1962) : 作物の耐酸性と低 pH との関係 (9) 作物根の塩基性物質の吸着について, 日作紀, 30, 350-354
 - 20) Chenery, E. M. (1946) : Are hydrangea flowers unique?, Nature, 158, 240-241
 - 21) Chenery, E. M. (1948) : Aluminum in plants and its relation to plant pigments, Ann. Bot., 12, 121-136
 - 22) Chenery, E. M. (1955) : A preliminary study of aluminum and tea bush, Plant Soil, 6, 174-200
 - 23) Clarkson, D. T. (1965) : The effect of aluminum and other trivalent metal cations on cell division in the root apices of *Allium cepa*, Ann. Bot., 29, 309-315
 - 24) Clarkson, D. T. (1966) : Effect of aluminum on the uptake and metabolism of phosphorus by barley seedlings, Plant Physiol., 41, 165-172
 - 25) Clarkson, D. T. (1966) : Aluminum tolerance in species within the genus *Agrostis*, J. Ecol., 54, 167-178
 - 26) Clarkson, D. T. (1967) : Interactions between aluminum and phosphorus on root surfaces and cell wall material, Plant Soil., 27, 347-356
 - 27) Clarkson, D. T. (1969) : Metabolic aspects of aluminum toxicity and some possible mechanisms for resistance, Ecological Aspects of the Mineral Nutrition of Plants, 381-397
 - 28) Clarkson, D. T. and J. Sanderson (1971) : Inhibition of the uptake and long distance transport of calcium by aluminum and other polyvalent cations, J. Exp. Bot., 22, 837-851
 - 29) 出井嘉光 (1960) : 黒石原火山灰土壌の置換性塩基に関する研究, 九州農試報, 6, 181-258
 - 30) Dekock, P. C. and R. L. Mitchell (1957) : Uptake of chelated metals by plants, Soil Sci., 84, 55-62
 - 31) Esau, K. (1965) : Plant Anatomy, p. 498-501, John Wiley and Sons, Inc., New York. London. Sydney
 - 32) Farina, M. P. W., M. E. Sumner, C. O. Plank and

- W. S. Letzsch (1980) : Exchangeable aluminum and pH as indicators of lime requirement for corn, *Soil Sci. Soc. Amer. J.*, **44**, 1036-1041
- 33) Fleming, A. L. and C. D. Foy (1968) : Root structure reflects differential aluminum tolerance in wheat varieties, *Agron. J.*, **60**, 172-176
- 34) Fox, R. H. (1979) : Soil pH, aluminum saturation, and corn grain yield, *Soil Sci.*, **127**, 303-334
- 35) Foy, C. D., W. H. Armiger, L. W. Briggie and D. A. Reid (1965) : Differential aluminum tolerance of wheat and barley varieties in acid soils, *Agron. J.*, **57**, 413-417
- 36) Foy, C. D., W. H. Armiger, A. L. Fleming and C. F. Lewis (1967) : Differential tolerance of cotton varieties to an acid soil high in exchangeable aluminum, *Agron. J.*, **59**, 415-418
- 37) Foy, C. D., W. H. Armiger, A. L. Fleming and W. J. Zaunmeyer (1967) : Differential tolerance of dry bean, snap bean, and lima bean varieties to an acid soil high in exchangeable aluminum, *Agron. J.*, **59**, 561-563
- 38) Foy, C. D. and J. C. Brown (1963) : Toxic factors in acid soils : I. Characterization of aluminum toxicity in cotton, *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **27**, 403-407
- 39) Foy, C. D. and J. C. Brown (1964) : Toxic factors in acid soils : II. Differential aluminum tolerance of plant species, *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **28**, 27-32
- 40) Foy, C. D., G. B. Burns, J. C. Brown and A. L. Fleming (1965) : Differential aluminum tolerance of two wheat varieties associated with plant-induced pH changes around their roots, *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **29**, 64-67
- 41) Foy, C. D., A. L. Fleming and W. H. Armiger (1969) : Aluminum tolerance of soybean varieties in relation to calcium nutrition, *Agron. J.*, **61**, 505-511
- 42) Foy, C. D., A. L. Fleming, G. R. Burns and W. H. Armiger (1967) : Characterization of differential aluminum tolerance among varieties of wheat and barley, *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **31**, 513-521
- 43) Foy, C. D., G. C. Gerloff and W. H. Gabelman (1973) : Differential effects of aluminum on the vegetative growth of tomato cultivars in acid soil and nutrient solution, *Amer. Soc. Hort. Sci.*, **98**, 427-432
- 44) Foy, C. D., H. N. Lafever, J. W. Schwarz and A. L. Fleming (1974) : Aluminum tolerance of wheat cultivars related to region of origin, *Agron. J.*, **66**, 751-758
- 45) 古谷雅樹(1982) : 植物生理学7 成長(朝倉書店) p.32-69
- 46) Guerrier, G. (1978) : Adsorption et absorption d'aluminium chez le sorgho grain, *Comptes Rendus S'ances de l'Acad'emie, d'Agriculture de France*, **64**, 647-654
- 47) Guerrier, G. (1978) : Absorption d'aluminium par des racines de plantes entieres de feverole et de lupin jaune, *Plant Soil*, **50**, 135-144
- 48) Guerrier, G. (1978) : Influence de l'aluminium sur la sélectivité racinaire de plantes calcicole et calcifuge, *Can. J. Bot.*, **56**, 1949-1952
- 49) Guerrier, G. (1979) : Interactions aluminium-calcium chez sorghum dochna, *Agrochimica*, **XX** 111-n, 3-4, 226-234
- 50) Guerrier, G. (1979) : Adsorption des elements minéraux en presence d'aluminium, *Plant Soil*, **51**, 275-278
- 51) Hackett, C. (1962) : Stimulative effects of aluminum on plant growth, *Nature*, **195**, 471-472
- 52) Handley, R. and R. Overstreet (1962) : Uptake of strontium by roots of *Zea mays*, *Plant Physiol.*, **37**, 180-184
- 53) 橋本 武(1981) : 酸性土壤と作物生育, 134 p.(養賢堂)
- 54) Hecht-Buchholz, Ch. and C. D. Foy (1981) : Effect of aluminium toxicity on root morphology of barley, *Development in plant and soil sciences*, vol.4, *Structure and Function of Plant Roots*, p. 343-345 (edited by R. Brouwer), Martinus Nijhoff/DR W. Junk Publishers
- 55) Hem, J. D. and C. E. Roberson (1967) : Form and stability of aluminum hydroxide complexes in dilute solution, *U. S. Geol. Surv. Water Supply Papers*, **1827**, A1-A 55

- 56) Henning, S. J. (1975) : Aluminum toxicity in the primary meristems of wheat roots, Ph. D. Thesis, Oregon State University, 118 pp, University Microfilms International.
- 57) ヒュイット, E. T., T. A. スミス共著(1979) : 鈴木米三, 高橋英一共訳, 植物の無機栄養—実験植物栄養学入門—(理工学社), pp. 89
- 58) Hiatt, A. J., D. F. Amos and H. F. Massey(1963) : Effect of aluminium on copper sorption by wheat, *Agron. J.*, **55**, 284-287
- 59) 日高弘義, 垣内史朗編(1983) : カルモデュリノ—Ca²⁺ 受容蛋白質—, 295 p. (講談社)
- 60) 櫃田木世子, 田中 明(1983) : 作物栄養学的にみた酸性土壌の化学特性, 北海道大学農学部邦文紀要, **13**, 485-493
- 61) Hortensteine, C. C. and J. G. A. Fiskell (1961) : Effects of aluminum on sunflower growth and uptake of boron and calcium from nutrient solution, *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **25**, 304-307
- 62) Howeler, R. H. and L. F. Cadavid (1976) : Screening of rice cultivars for tolerance to Al-toxicity in nutrient solutions as compared with a field screening method, *Agron. J.*, **68**, 551-555
- 63) Hsu, P. H. (1963) : Effect of initial pH, phosphate, and silicate on the determination of aluminum with aluminon, *Soil Sci.*, **96**, 230-238
- 64) Huett, D. O. and R. C. Menary (1979) : Aluminium uptake by excised roots of cabbage, lettuce and kikuyu grass, *Aust. J. Plant Physiol.*, **6**, 643-653
- 65) Huett, D. O. and R. C. Menary (1980) : Effect of aluminium on growth and nutrient uptake of cabbage, lettuce and kikuyu grass in nutrient solution, *Aust. J. Agric. Res.*, **31**, 749-761
- 66) Huett, D. O. and R. C. Menary (1980) : Aluminium distribution in freeze-dried roots of cabbage, lettuce and kikuyu grass by energy-dispersive X ray analysis, *Aust. J. Plant Physiol.*, **7**, 101-111
- 67) Humphreys, F. and R. Truman (1964) : Aluminium and the phosphorus requirements of *Pinus radiata*, *Plant Soil*, **20**, 131-134
- 68) Hutchinson, G. E. (1945) : Aluminum in soils, plants and animals, *Soil Sci.*, **60**, 29-40
- 69) Ichino, K., K. Katou and H. Okamoto (1973) : Distribution of electric potential and ion transport in the hypocotyl of *Vigna sesquipedalis*, II. Axial potential difference, *Plant Cell Physiol.*, **14**, 127-137
- 70) 飯村康二(1980) : 土 : 生命をささえるもの 4, 土の酸性, *科学*, **50**, 380-387
- 71) 池田利良, 東 駿次, 龍橋 悟, 守屋高雄(1965) : 酸性土壌における麦類品種の適応性に関する研究, 東海近畿農試報, **12**, 64-79
- 72) 位田藤久太郎, 掘 士郎, 奥田 東(1958) : 作物の塩基吸着に関する研究(第1報) 根の塩基置換容量および置換塩基の選択性, *土肥誌*, **29**, 259-262
- 73) Johnson, R. E. and W. A. Jackson (1964) : Calcium uptake and transport by wheat seedlings as affected by aluminum, *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **28**, 381-386
- 74) Jones, L. H. (1961) : Aluminum uptake and toxicity in plants, *Plant Soil*, **13**, 297-310
- 75) 香川靖雄(1979) : 生体膜と生体エネルギー [第2版], p. 131-138(東京大学出版会)
- 76) Kamprath, E. J. (1970) : Exchangeable aluminum as a criterion for liming leached mineral soils, *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **34**, 252-254
- 77) Kerridge, P. C. (1969) : Aluminum toxicity in wheat (*Triticum aestivum* Vill. Host), Ph. D. Thesis, Oregon State University 170 pp, University Microfilms International.
- 78) Konishi, S., S. Miyamoto, and T. Taki (1985) : Stimulatory effects of aluminum on tea plants grown under low and high phosphorus supply, *Soil Sci. Plant Nutr.*, **31**, 361-368
- 79) Lafever, H. N., L. G. Campbell and C. D. Foy (1977) : Differential response of wheat cultivars to Al, *Agron. J.*, **69**, 563-568
- 80) Lance, J. C. and R. W. Pearson (1969) : Effect of low concentrations of aluminum on growth and water and nutrient uptake by cotton roots, *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **33**, 95-98
- 81) Ligon, W. S. and W. H. Pierre (1932) : Soluble aluminum studies : Minimum concentrations of aluminum found to be toxic to corn, sorghum,

- and barley in culture solutions, *Soil Sci.*, **34**, 307-322
- 82) Long, F. L., G. W. Langdale and D. L. Myhre (1973) : Response of an Al-tolerant and Al-sensitive genotype to lime, P, and K on three Atlantic Coast Flatwoods Soils, *Agron. J.*, **65**, 30-34
- 83) MacLean, A. A. and T. C. Chiasson (1966) : Differential performance of two barley varieties to varying aluminum concentrations, *Can. J. Soil Sci.*, **46**, 147-153
- 84) MacLeod, L. B. and L. P. Jackson (1965) : Effect of concentration of the aluminum ion on root development and establishment of legume seedlings, *Can. J. Soil Sci.*, **45**, 221-234
- 85) Magistad, O. C. (1925) : The aluminum content of the soil solution and its relation to soil reaction and plant growth, *Soil Sci.*, **20**, 181-213
- 86) Martini, J. A., R. A. Kochhann, E. P. Gomes and F. Langer (1977) : Response of wheat cultivars to liming in some high Al oxisols of Rio Grande do Sul, Brazil, *Agron. J.*, **69**, 612-616
- 87) 松田敬一郎, 小西茂樹, 小林功子, 荒井昭仁, 馬場誠, 村松紀久夫(1979) : 茶樹の生育および養分吸収におよぼすアルミニウムの影響, *土肥誌*, **50**, 317-322
- 88) Matsumoto, H. E. Hirasawa, S. Morimura and E. Takahashi (1976) : Localization of aluminum in tea leaves, *Plant Cell Physiol.*, **17**, 627-631
- 89) Matsumoto, H., E. Hirasawa, H. Torikai and E. Takahashi (1976) : Localization of absorbed aluminum in pea root and its binding to nucleic acids, *Plant Cell Physiol.*, **17**, 127-137
- 90) Matsumoto, H. and E. Hirasawa (1979) : Less involvement of phosphorus deficiency in the inhibition of root elongation of pea seedlings by aluminum, *Soil Sci. Plant Nutr.*, **25**, 93-101
- 91) Matsumoto, H., S. Morimura and E. Takahashi (1977) : Less involvement of pectin in the precipitation of aluminum in pea root, *Plant Cell Physiol.*, **18**, 325-335
- 92) Matsumoto, H. and S. Morimura (1980) : Repressed template activity of chromatin of pea roots treated by aluminum, *Plant Cell Physiol.*, **21**, 951-959
- 93) Matsumoto, H., N. Wakiuchi and E. Takahashi (1968) : Changes of sugar levels in cucumber leaves during ammonium toxicity, *Physiol. Plant.*, **21**, 1210-1216
- 94) 松島美一, 高島良正 (1984) : 生命の無機化学 (広川書店) p. 51-52
- 95) McCormick, L. H. and F. Y. Borden (1974) : The occurrence of aluminum-phosphate precipitate in plant roots, *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **38**, 931-934
- 96) MacLean, F. T. and B. E. Gilbert (1922) : The relative aluminum tolerance of crop plants, *Soil Sci.*, **24**, 163-177
- 97) Mizuno, A., K. Katou and H. Okamoto (1980) : Structure and function of the elongation sink in the stems of higher plants, I. Effects of anoxia and IAA on the growth rate and the spatially separate electrogenic ion pumps, *Plant Cell Physiol.*, **21**, 395-403
- 98) Moore, D. P. (1974) : The Plant Root and Its Environment (edited by E. W. Carson), 6. Physiological Effects of pH on Root, p. 135-151, University Press of Virginia
- 99) 森次益三, 河崎利夫(1977) : 自動 pH 調整水耕栽培装置の製作, 一自動制御水耕栽培装置の応用 (その1)一, *土肥誌*, **48**, 243-247
- 100) Mugwira, L. M., S. M. Elgawhary and K. I. Patel (1979) : Differential tolerances of triticale, wheat, rye, and barley to aluminum in nutrient solution, *Agron. J.*, **68**, 782-787
- 101) Mugwira, L. M. and S. M. Elgawhary (1979) : Aluminum accumulation and tolerance of triticale and wheat in relation to root cation exchange capacity, *Soil Sci. Soc. Amer. J.*, **43**, 736-740
- 102) Mugwira, L. M. and S. U. Patel (1977) : Root zone pH changes and ion uptake imbalances by triticale, wheat, and rye, *Agron. J.*, **69**, 719-722
- 103) Mugwira, L. M. (1979) : Aluminum effects on the growth and mineral levels of triticale, wheat, and rye, *J. Plant Nutr.*, **1**, 219-240
- 104) Munns, D. N. (1965) : Soil acidity and growth of

- a legume, II. Reactions of aluminium and Phosphate in solution and effects of aluminium, phosphate, calcium and pH on *Medicago sativa* L. and *Trifolium subterraneum* L. in solution culture, Aust. J. Agric. Res., **16**, 743-755
- 105) Munns, D. N. (1965) : Soil acidity and growth of a legume, III. Interaction of lime and phosphate on growth of *Medicago sativa* L. in relation to aluminium toxicity and phosphate fixation, Aust. J. Agric. Res., **16**, 757-766
- 106) Murray, J. J. and C. D. Foy (1978) : Differential tolerances of turfgrass cultivars to an acid soil high in exchangeable aluminum, Agron. J., **70**, 769-774
- 107) Naidoo, G., J. McD. Stewart and R. J. Lewis (1978) : Accumulation sites of Al in snapbean and cotton roots, Agron. J., **70**, 489-492
- 108) Nair, V. D. and J. Prenzel (1978) : Calculations of equilibrium concentration of mono- and poly-nuclear hydroxy aluminium species at different pH and total aluminium concentrations, Z. Pflanzenähr. Düng Bodenkunde, **141**, 741-751
- 109) 小島邦彦(1981) : 組織培養による Al 耐性作物の選抜と育成, 化学と生物, **19**, 165-167
- 110) 小島邦彦(1981) : アルミニウム耐性培養細胞の特性—その耐性機構をめぐって—, 組織培養, **7**, 322-328
- 111) Ojima, K. and K. Ohira (1982) : Characterization and regeneration of aluminum-tolerant variant from carrot cell cultures, Proc. 5th Intl. Cong. Plant Tissue & Cell Culture, Plant Tissue Culture, 475-476
- 112) Okamoto, H., K. Ichino and K. Katou (1978) : Radial electrogenic activity in the stem of *Vigna sesquipedalis* : involvement of spatially separate pumps. Plant, Cell and Environment, **1**, 279-284
- 113) Okamoto, H., K. Katou and K. Ichino (1979) : Distribution of electric potential and ion transport in the hypocotyl of *Vigna sesquipedalis*, VI. The dual structure of radial electrogenic activity, Plant Cell Physiol., **20**, 103-114
- 114) 大塚恭司(1968) : 大麦・小麦・エンバク及びライムギの生育に及ぼすアルミニウムの影響(第2報), アルミニウム及びマンガン過剰害に関する研究, 土肥誌, **39**, 469-474
- 115) 大塚恭司(1968) : 接木トマトの生育, リン酸吸収におよぼすアルミニウムイオン濃度の影響(第3報), アルミニウム及びマンガン過剰害に関する研究, 土肥誌, **39**, 475-478
- 116) 大塚恭司, 森崎鉄兵(1969) : 温州ミカンの生育に及ぼす培養液の Al 及び Mn イオン濃度の影響(第5報), アルミニウム及びマンガンの過剰障害に関する研究, 土肥誌, **40**, 250-254
- 117) Pavan, M. A. and F. T. Bingham (1982) : Toxicity of aluminum to coffee seedlings grown in nutrient solution, Soil Sci. Soc. Am. J., **46**, 993-997
- 118) Polle, E., C. F. Konzak, and J. A. Kittrick (1978) : Visual detection of aluminum tolerance levels in wheat by hematoxylin staining of seedling roots, Crop Sci., **18**, 823-827
- 119) Quellette, G. J. and L. Dessureaux (1958) : Chemical composition of alfalfa as related to degree of tolerance to manganese and aluminium, Can. J. Soil Sci., **38**, 206-214
- 120) Ragland, J. L. and N. T. Coleman (1959) : The effect of soil solution aluminum and calcium on root growth, Soil Sci. Soc. Amer. Proc., **23**, 355-357
- 121) Ragland, J. L. and N. T. Coleman (1962) : Influence of aluminum on phosphorus uptake by snap bean roots, Soil Sci. Soc. Amer. Proc., **26**, 88-90
- 122) Rasmussen, H. P. (1968) : Entry and distribution of aluminum in *Zea mays*. The mode of entry and distribution of aluminum in *Zea mays* : Electron microscope X-ray analysis, Planta, **81**, 28-37
- 123) Raupach, M. (1963) : Solubility of simple aluminium compounds expected in soils. II. Hydrolysis and conductance of Al^{3+} , Aust. J. Soil Res., **1**, 36-45
- 124) Raupach, M. (1963) : Solubility of simple aluminium compounds expected in soils. IV. Reactions of aluminium hydroxide under acid conditions, Aust. J. Soil Res., **1**, 55-62
- 125) Rees, W. J. and G. H. Sidrak (1961) : Inter-relationship of aluminium and manganese toxic-

- cities towards plants, *Plant Soil*, **14**, 101-117
- 126) Reid, D. A., A. L. Fleming and C. D. Foy (1971) : A method for determining aluminum response of barley in nutrient solution in comparison to response in Al-toxic soil, *Agron. J.*, **63**, 600-603
- 127) Reid, D. A., G. D. Jones, W. H. Armiger, C. D. Foy, E. J. Koch and T. M. Starling (1969) : Differential aluminum tolerance of winter barley varieties and selections in associated greenhouse and field experiments, *Agron. J.*, **61**, 218-222
- 128) Rhue, R. D. and C. O. Grogan (1977) : Screening corn for Al tolerance using different Ca and Mg concentrations, *Agron. J.*, **69**, 755-760
- 129) Richburg, J. S. and F. Adams (1970) : Solubility and hydrolysis of aluminum in soil solutions and saturated-paste extracts, *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **34**, 728-734
- 130) Rios, M. A. and R. W. Pearson (1964) : The effect of some chemical environment factors on cotton root behavior, *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **28**, 232-235
- 131) Robb, D. A. and W. S. Pierpoint (1983) : Metals and micronutrients : uptake and utilization by plants. p.71-86, Academic Press, London, New York
- 132) Rorison, I. H. (1965) : The effect of aluminum of the uptake and incorporation of phosphate by excised sainfoin roots, *New Phytologist*, **64**, 23-27
- 133) Saigusa, M., S. Shoji and T. Takahashi (1980) : Plant root growth in acid andosols from north-eastern Japan : 2. Exchange acidity Y_1 as a realistic measure of aluminum toxicity potential, *Soil Sci.*, **130**, 242-250
- 134) 作物分析法委員会編 (1975) : 栽培植物分析測定法 (養賢堂), ベクチン抽出法 (p.302-305), 各種リン化合物抽出法 (p.344-349)
- 135) Sampson, M., D. T. Clarkson and D. D. Davies (1965) : DNA synthesis in aluminium-treated roots of barley, *Science*, **148**, 1476-1477
- 136) Schmehl, W. R., M. Peech and R. Bradfield (1950) : Causes of poor growth of plants on acid soils and beneficial effects of liming : I. Evaluation of factors responsible for acid-soil injury, *Soil Sci.*, **70**, 393-410
- 137) Shoji, S., M. Saigusa and T. Takahashi (1980) : Plant root growth in acid andosols from north-eastern Japan : 1. Soil properties and root growth of burdock, barley and orchard grass, *Soil Sci.*, **130**, 124-131
- 138) Siegel, N. and A. Haug (1984) : Aluminum interaction with calmodulin, Evidence for altered structure and function from optical and enzymatic studies, *Biochim. Biophys. Acta*, **744**, 36-45
- 139) Siegel, N. and A. Haug (1983) : Calmodulin-dependent formation of membrane potential in barley root plasma membrane vesicles : A biochemical model of aluminum toxicity in plants, *Physiol. Plant.*, **59**, 285-291
- 140) Smith, R. W. (1971) : Relations among equilibrium and nonequilibrium aqueous species of aluminum hydroxy complexes, *Adv. in Chem. Series*, **106**, 250-279
- 141) Soileau, J. M., O. P. Engelstad and J. B. Martin, Jr. (1969) : Cotton growth in an acid fragipan subsoil : II. Effects of soluble calcium, magnesium, and aluminum on roots and tops, *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **33**, 919-924
- 142) 但野利秋 (1976) : 水稻の鉄過剰障害対策に関する作物栄養学的研究, 北海道大学農学部邦文紀要 (1976-77), **10**, 22-68
- 143) 高橋達児 (1960) : 火山灰土壌のパン土性の研究, I. 土壌中のパン土とその裸麦に与える影響, 九州農業研究, **22**, 154-156
- 144) 高橋達児 (1963) : 酸性火山灰土壌に於ける置換性アルミニウムが裸麦のカルシウム吸収におよぼす影響, 土肥誌, **34**, 88-91
- 145) 高木洋子, 生井兵治, 村上寛一 (1981) : ヘマトキシリン染色によるコムギのアルミニウム耐性検定法の評価, 育雑, **31**, 152-160
- 146) 高尾欽弥, 鈴木 智, 水野直治 (1971) : りんご粗皮病のエレクトロンマイクロプローブX線アナライザーによる解析, 土肥誌, **42**, 29-32
- 147) 田中 明 (1970) : 水稻根によるイオンの積極的排除について, 土肥誌, **41**, 457-460
- 148) 田中 明 (1984) : 酸性土壌とその農業利用一特に熱

- 帯における現状とその将来一, p.226(博友社)
- 149) 田中 明, 早川嘉彦(1974): 耐酸性の作物種間差, 第1報. 耐低 pH 性の種間差, 土肥誌, **45**, 561-570
- 150) 田中 明, 早川嘉彦(1975): 耐酸性の作物種間差, 第2報. 耐 Al 性および耐 Mn 性の種間差, 土肥誌, **46**, 19-25
- 151) 田中 明, 早川嘉彦(1975): 耐酸性の作物種間差, 第3報. 耐酸性の種間差, 土肥誌, **46**, 26-32
- 152) 田中 明, 櫃田木世子(1980): 酸性土壌の作物生育阻害要因の解析的研究(予報), 土肥誌, **51**, 119-125
- 153) Tanaka, A. and S. A. Navasero (1966): Aluminum toxicity of the rice plant under water culture conditions, *Soil Sci. Plant Nutr.*, **12**, 9-14
- 154) Tanaka, A. and S. A. Navasero (1966): Growth of rice plant on acid sulfate soils, *Soil Sci. Plant Nutr.*, **12**, 23-30
- 155) 田中 明, 但野利秋, 吉田志郎 (1981): Al-P 系水耕液における作物生育に対する pH の影響, 土肥誌, **52**, 475-180
- 156) Thawornwong, N. and A. Van Diest (1974): Influences of high acidity and aluminum on the growth of lowland rice, *Plant Soil.*, **41**, 141-159
- 157) 殿村雄治, 佐藤 了(1980): 生体膜の構造と機能(講談社), p.137-138
- 158) Torrey, J. G. and D. T. Clarkson (1975): The development and function of roots, p.73-90, Academic Press
- 159) Tsai, P. P. and P. H. Hsu (1984): Studies of aged OH-Al solutions using kinetics of Al-feron reactions and sulfate precipitation, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **48**, 59-65
- 160) 植田勝巳(1979): 電子顕微鏡でみた植物の構造(培風館), p.90, 100, 134, 224
- 161) Veith, J. A. and G. Sposito (1979): On the average equilibrium OH/Al molar ratio for aluminum adsorbed by a synthetic cation exchanger, *Soil Sci.*, **127**, 161-167
- 162) Vlamis, J. (1953): Acid soil infertility as related to soil-solution and solid-phase effects, *Soil Sci.*, **75**, 383-394
- 163) Vose, P. B. and P. J. Randal (1962): Resistance to aluminum and manganese toxicities in plants related to variety and cation-exchange capacity, *Nature*, **196**, 85-86
- 164) Waisel, Y., A. Hoffen and A. Eshel (1970): The localization of aluminium in the cortex cells of bean and barley roots by X-ray microanalysis, *Physiol. Plant.*, **23**, 75-79
- 165) Wallace, S. U. and I. C. Anderson (1984): Aluminum toxicity and DNA synthesis in wheat roots, *Agron. J.*, **76**, 5-8
- 166) Wallihan, E. F. (1948): The influence of aluminum on the phosphorus nutrition of plants, *Amer. J. Bot.*, **35**, 106-112
- 167) Webb, L. J. (1954): Aluminium accumulation in the Australian-New Guinea flora, *Aust. J. Bot.*, **2**, 176-196
- 168) Wright, K. E. (1943): Internal precipitation of phosphorus in relation to aluminum toxicity, *Plant Physiol.*, **18**, 708-712
- 169) Wright, K. E. and B. Donahue (1953): Aluminum toxicity studies with radioactive phosphorus, *Plant Physiol.*, **28**, 674-680
- 170) 吉田 稔(1979): 土壌酸性とその測定をめぐる諸問題, 土肥誌, **50**, 171-180
- 171) 吉田 稔, 川畑洋子(1970): 塩基性アルミニウムイオンの形態とカチオン交換樹脂による吸着, 土肥誌, **41**, 449-452
- 172) 吉井義次, 神保忠男(1932): アルミニウムの植物界に於ける分布, *生態学研究*, **3**, 147-156
- 73) Yoshii, Y. (1937): Aluminium requirements of solfatara-plants, *Bot. Mag.*, **51**, 262-270

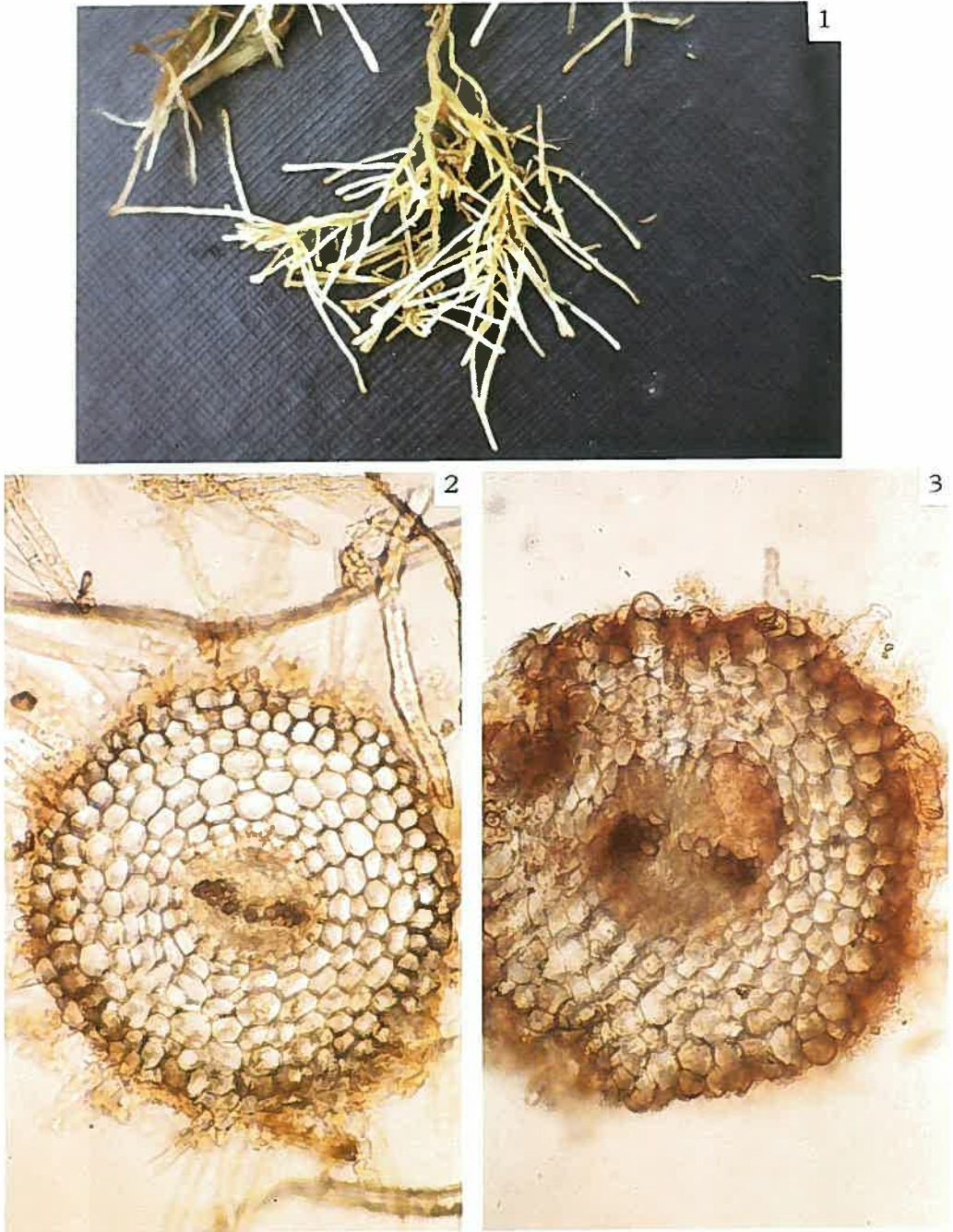


図15 Al 区のセイヨウアジサイ新根の症状
1 : Al 区 ; 2 : Al 沈澱区 (pH 7.0, 溶存 Al \approx 0) の
アルミノン染色切片 ; 3 : Al 区のアルミノン染色切片

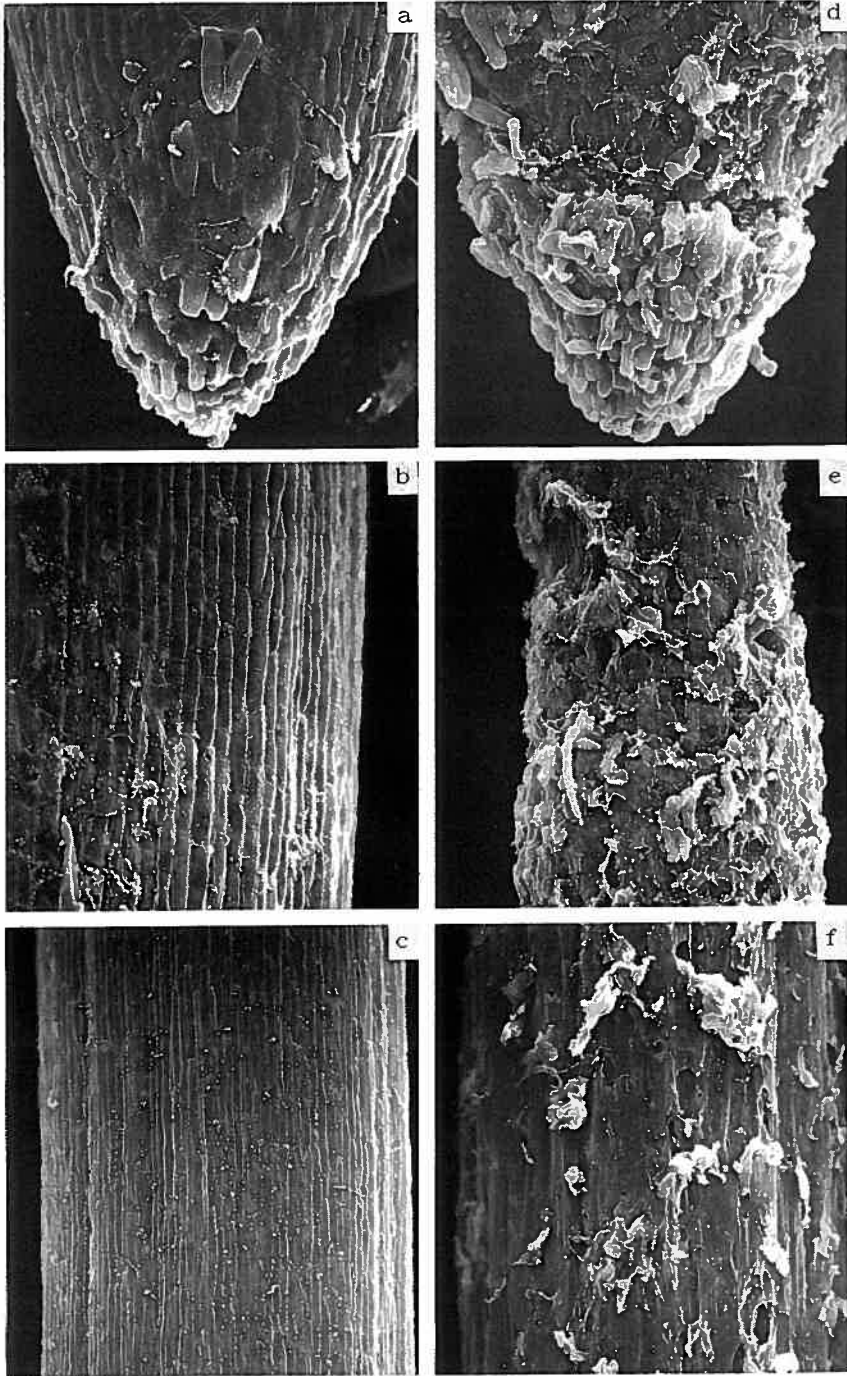


図20—1 トウモロコシ根のSEM像
a, b, c: 対照区; d, e, f: Al区; a, d: 先端;
b, e: 中間; c, f: 基部

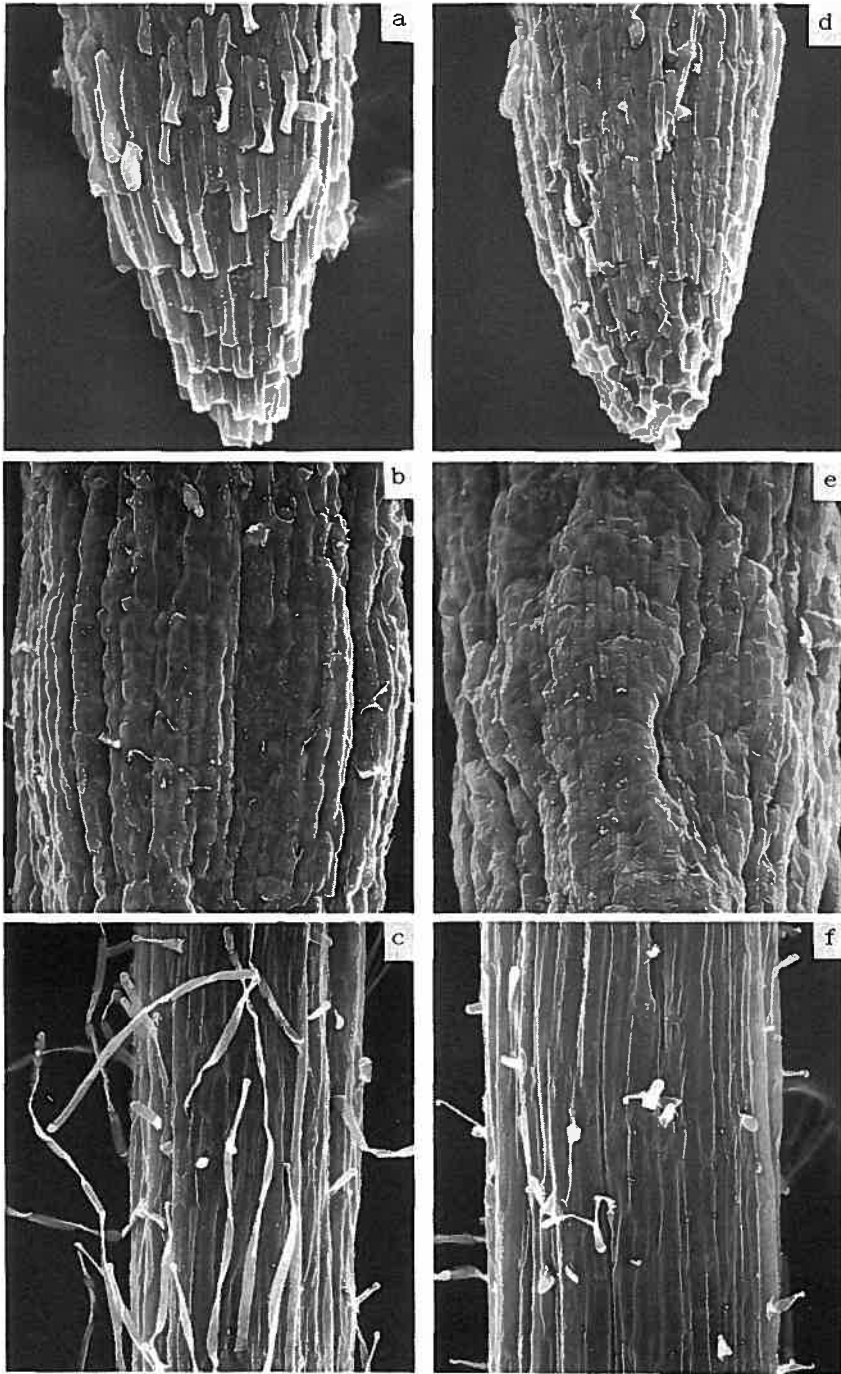


図20—2 オオムギ根の SEM 像

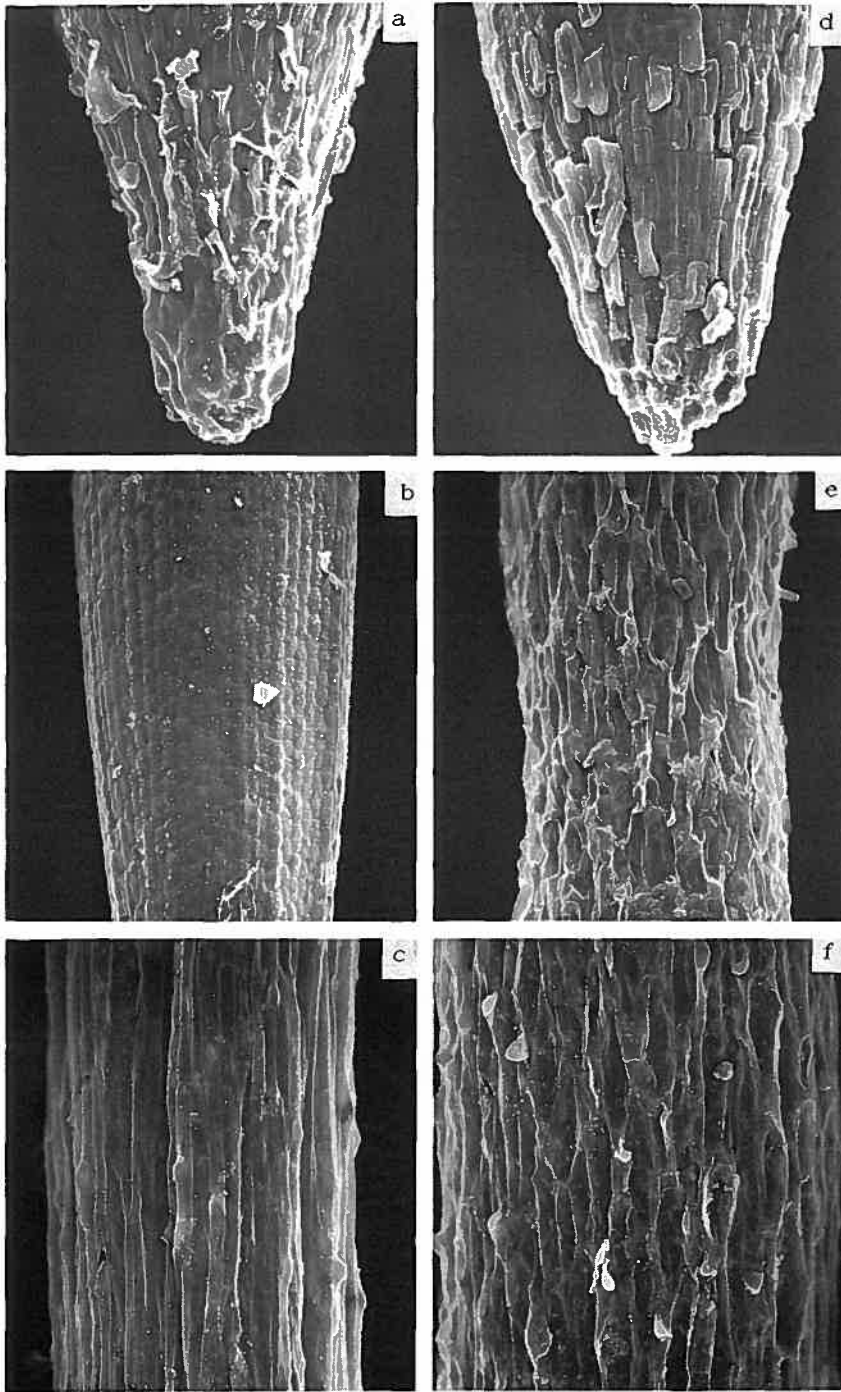


図20—3 エンバク根の SEM 像

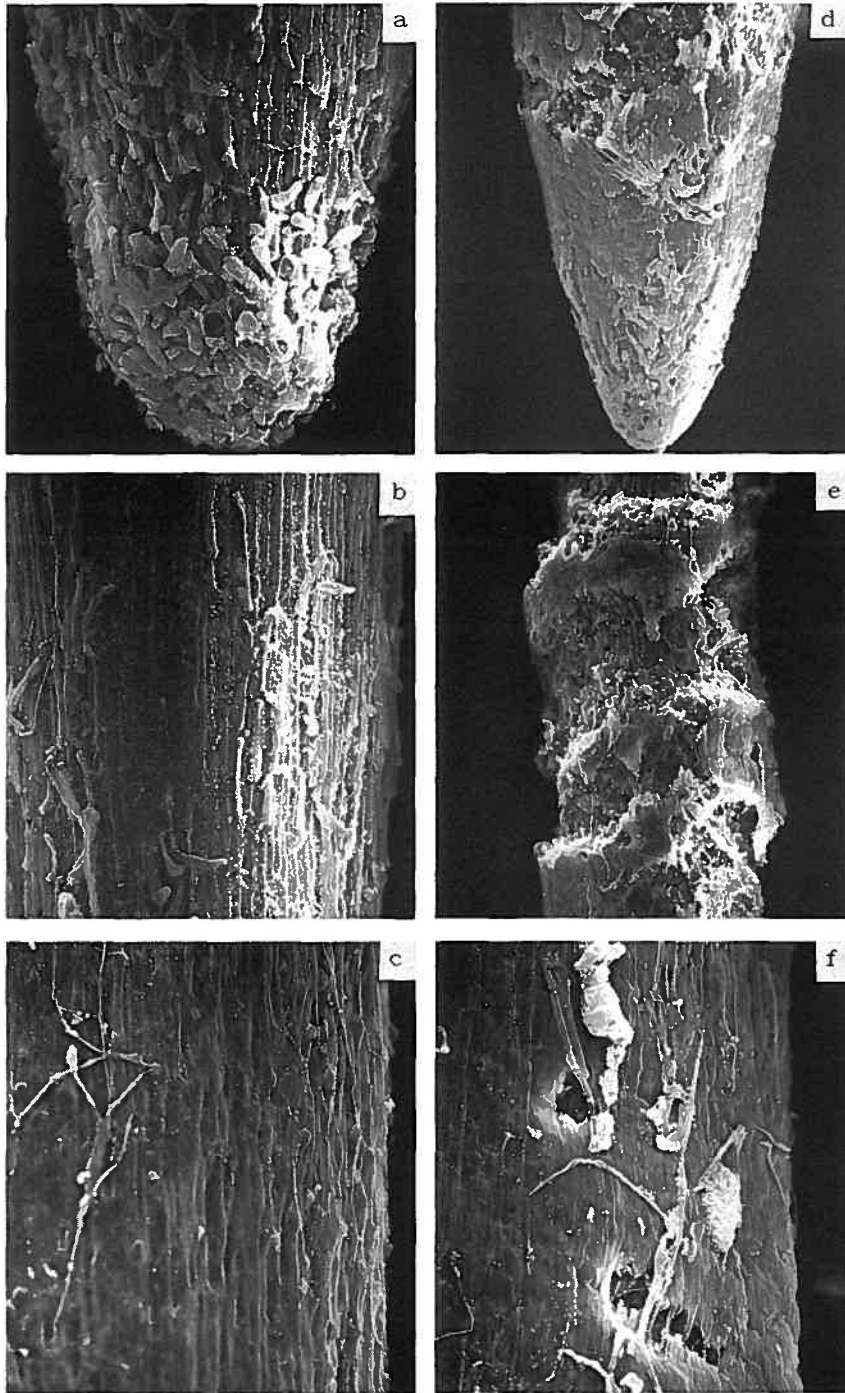


図20-4 エンドウ根の SEM 像

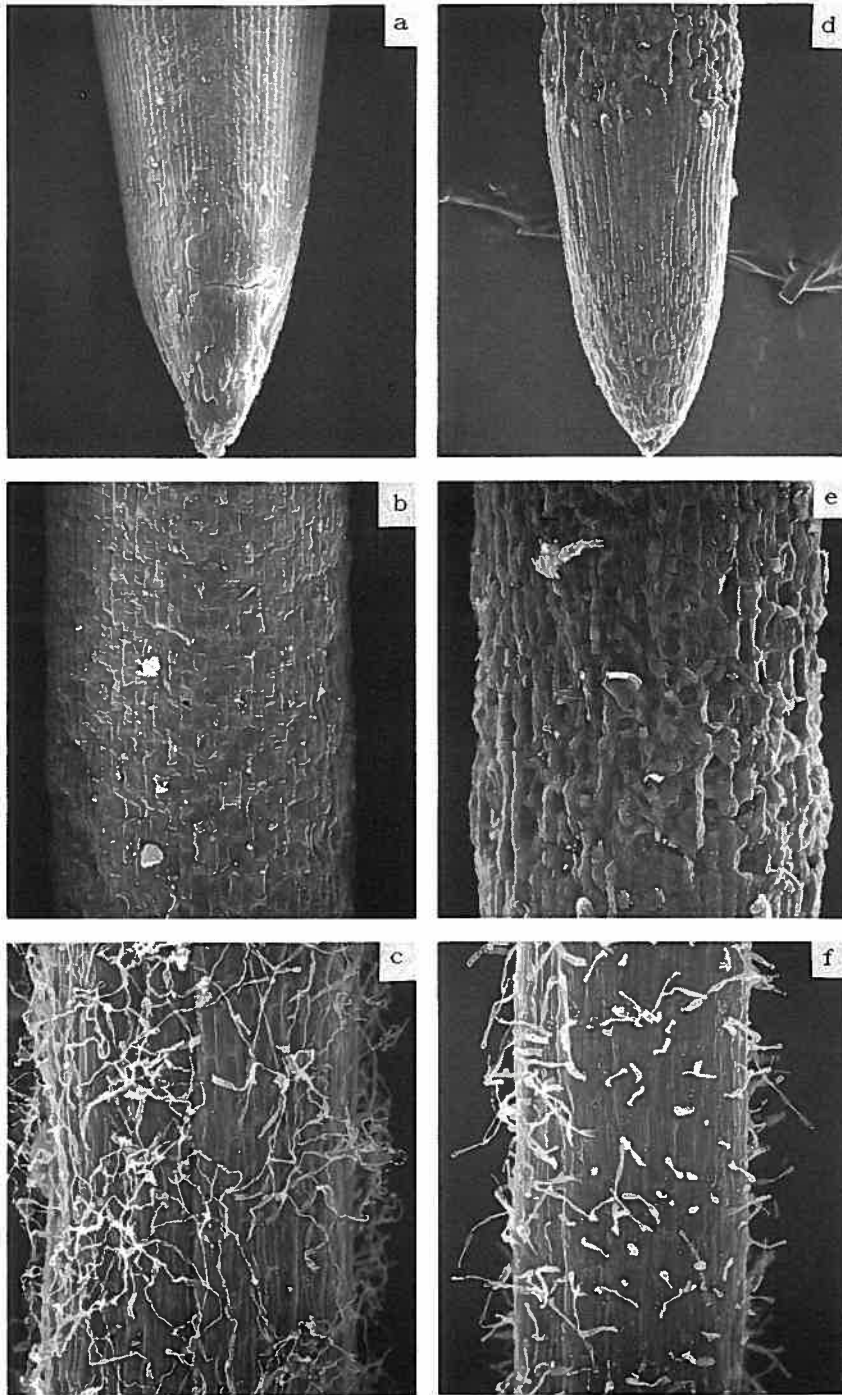


図20-5 イネ根のSEM像

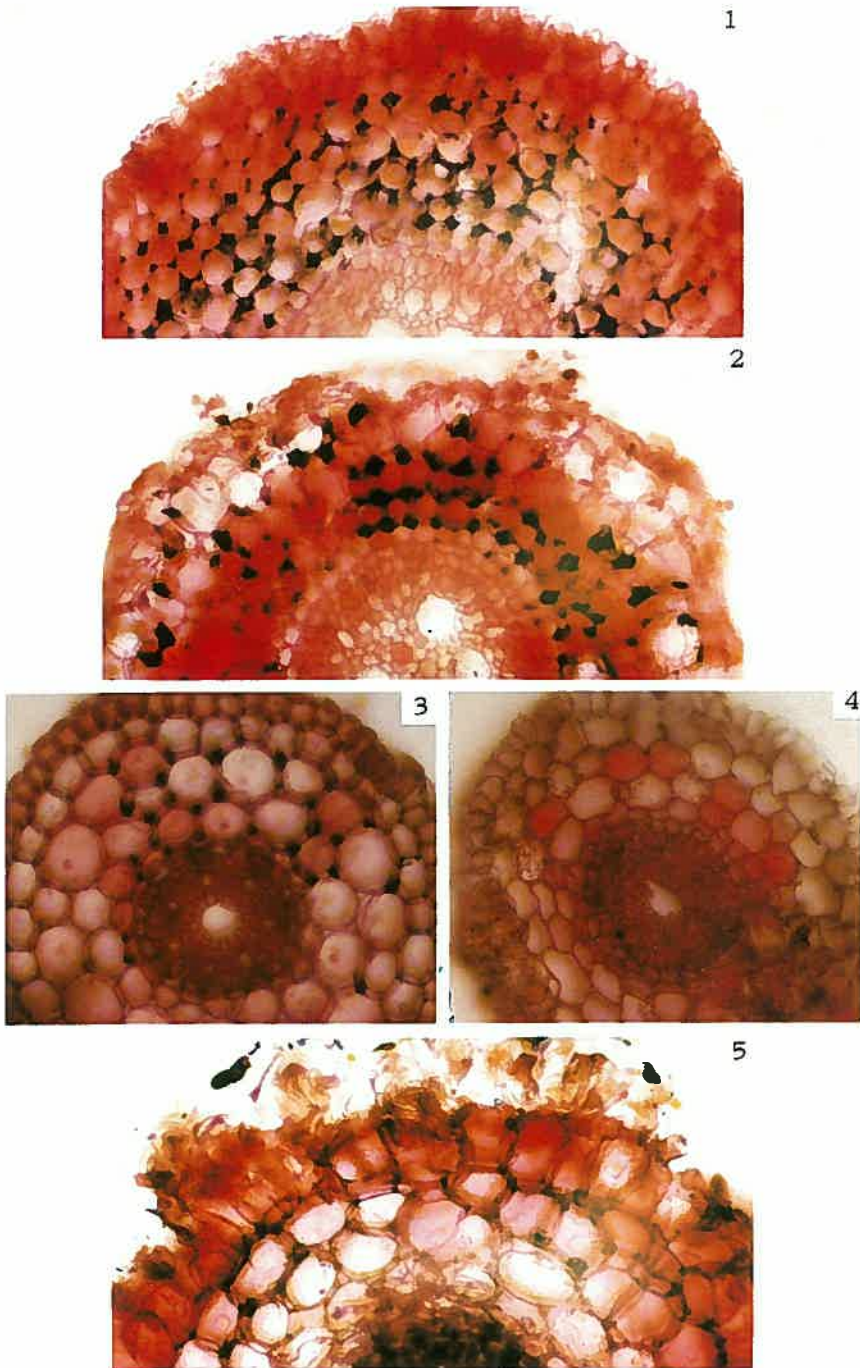


図24 ニュートラル・レッドによる生体染色
1：トウモロコシ, 対照区；2：トウモロコシ, Al区；3：オオムギ, 対照区；
4：オオムギ, Al区；5：エンバク, Al区

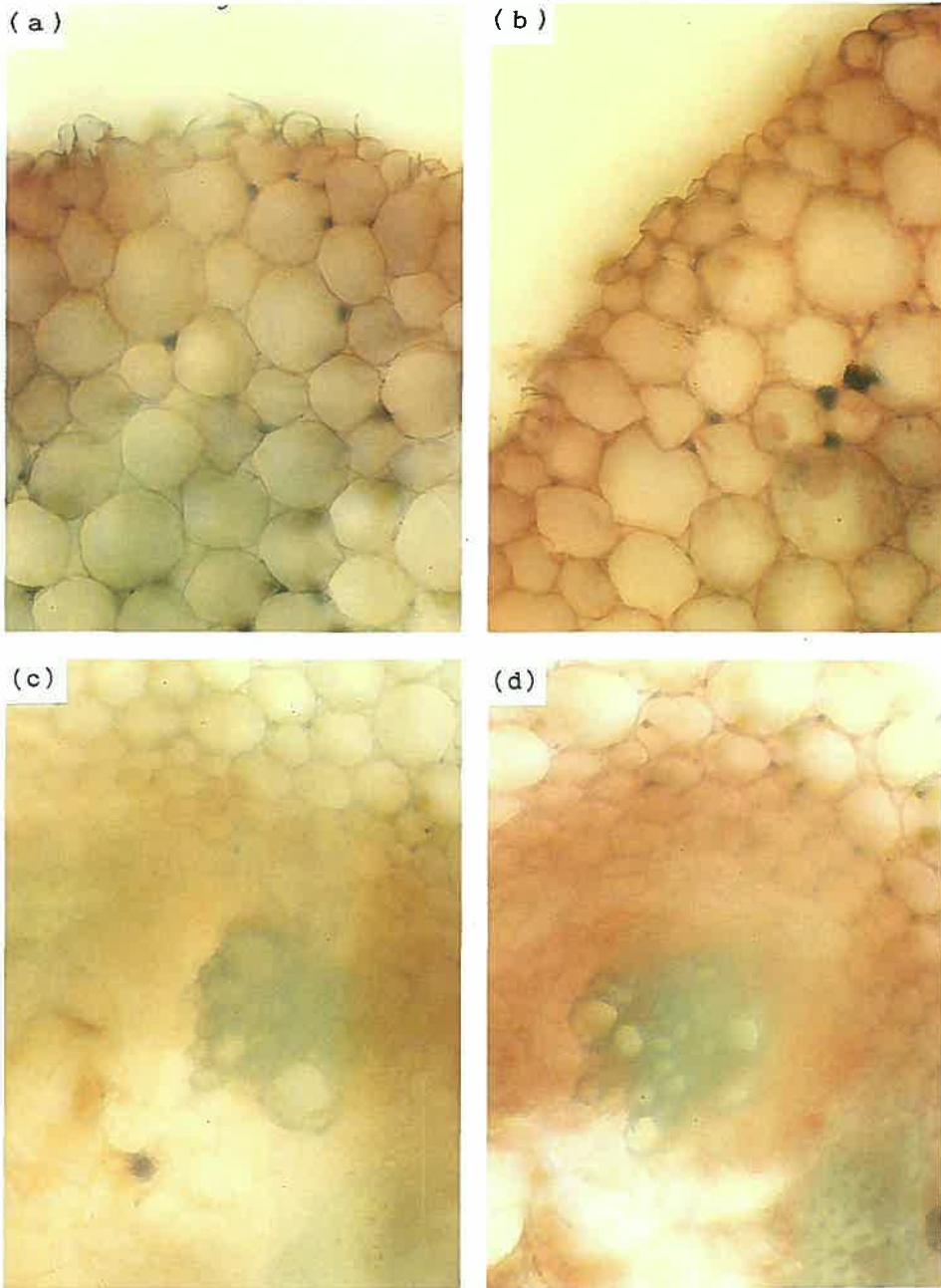


図33 エンドウ根の Al 分布に対する N_2 ガスの影響 (アルミノン染色結果)
(a), (b): 基部の表皮および皮層; (c), (d): 根端から数 mm の部位の内皮
および木部柔細胞; (a), (c): 通気区; (b), (d): N_2 ガス区

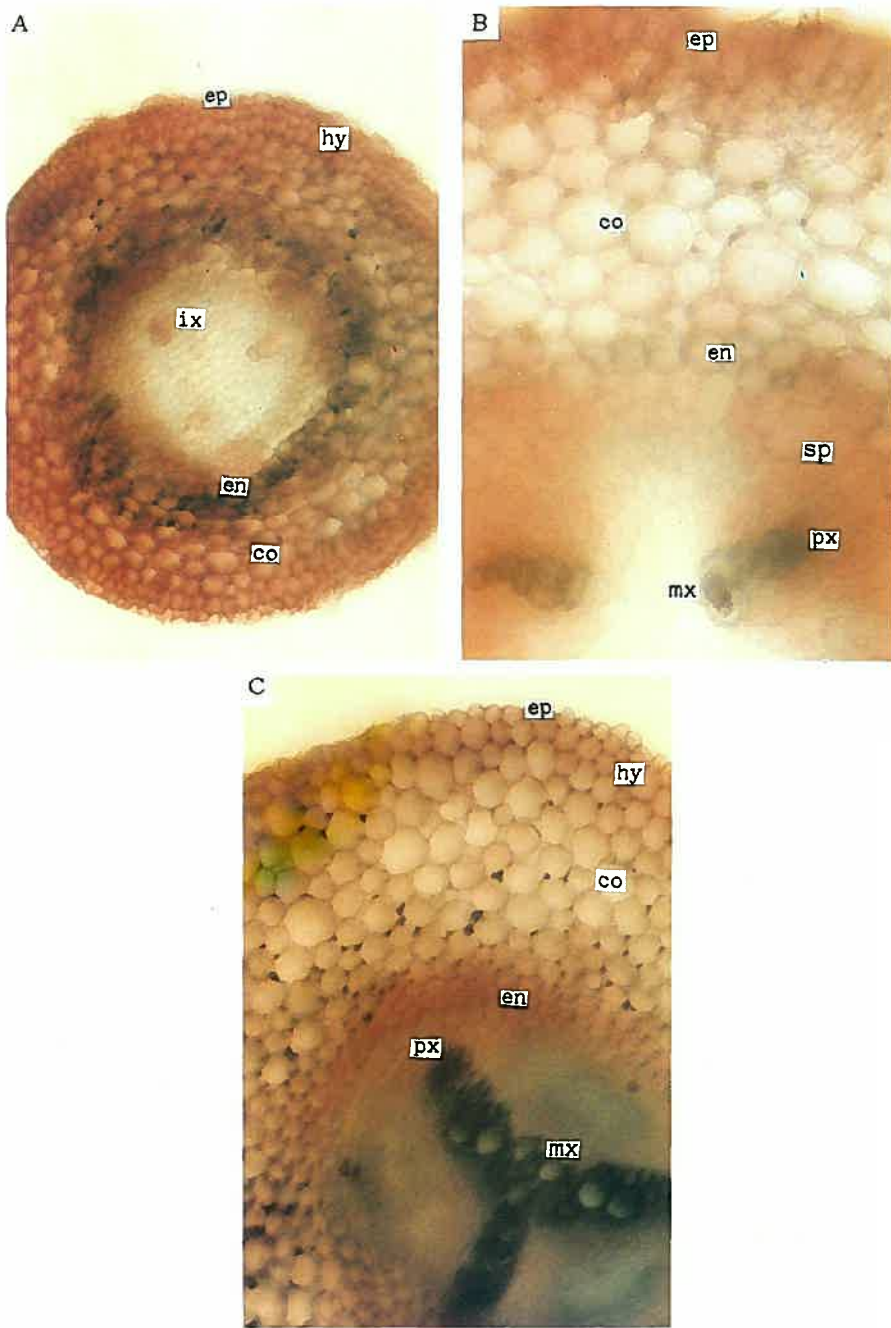


図40 エンドウ根各部位における Al の分布 (アルミノン染色結果)
 A : 先端部, B : 中間部, C : 基部; ep : 表皮, hy : 下皮, co : 皮層,
 ix : 未成熟な木部導管, en : 内皮, px : 原生木部導管, mx : 後生木部導管,
 sp : 中心柱柔細胞

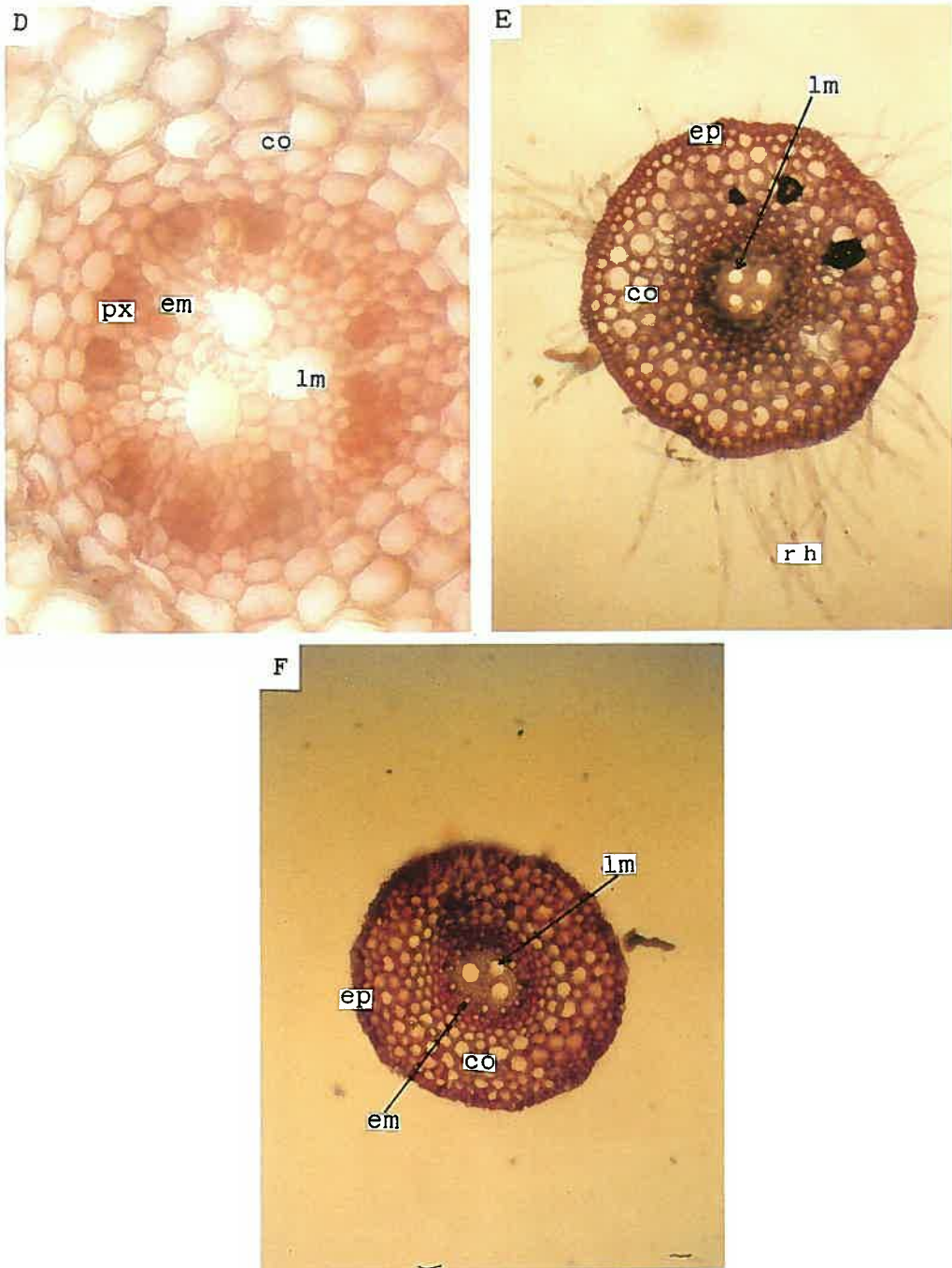


図41 オオムギ根各部位における Al の分布 (アルミノン染色結果)
D: 中間部; E, F: 基部; ep: 表皮, co: 皮層, px: 原生木部導管, em: 後生木部導管 I,
lm: 後生木部導管 II, rh: 根毛