

5.4 考察

M. bracteata は Ca 溶液中の 1 mM の Al によって著しく根の伸長が阻害されたが、*M. cajuputi* では根の伸長が全く阻害されなかった(図 5-1)。植物の Al に関する研究の材料として主に使われている作物やモデル植物などでは、Ca 溶液中の 1~50 μ M の Al で根の伸長が阻害される(第 1 章)。また、野生植物である樹木は作物よりも高い Al 耐性を持つと言われているが、*Picea abies* は Ca 溶液中の 100 μ M の Al で 60% 根の伸長が阻害され(Ryder et al. 2003)、スギ(*Cryptomeria japonica* D. Don) は Ca 溶液中の 50 μ M の Al で 25% 根の伸長が阻害された(Ofei-Manu et al. 2001)。これらの植物と比べると本研究で示された *M. cajuputi* の Al 耐性は極めて高い。Ca 溶液中の 1 mM Al という極めて高い濃度の Al に耐性を示す植物は、現在までのところ他に報告されていない。

M. bracteata では、根の伸長阻害、根端へのカロースの蓄積、根端へのリグニンの蓄積の 3 つの Al による反応が Al 処理開始 3 時間後には観察された(図 5-1, 5-2, 5-3)。根の伸長阻害と根端へのカロースの蓄積は、Al によって 3 時間以内に引き起こされることは知られているが(Barceló and Poschenrieder 2002, Zhang et al. 1994, Wissemeier and Horst 1995)、Al による根端へのリグニンの蓄積は調べられた例が少なく、リグニンが Al によって生成されるまでの時間はよく分かっていない。Sasaki et al. (1996) はコムギの根端で Al 処理開始 6 時間以内にリグニンが蓄積することを報告している。本研究では、それよりも早く Al 処理開始 3 時間以内に、*M. bracteata* の根端にリグニンが蓄積することを見いだした。Al による根端へのリグニンの蓄積も Al によって引き起こされる初期反応と言える。*M. bracteata* では、根の伸長阻害、根端へのカロースの蓄積、根端へのリグニンの蓄積が Al 処理開始 3 時間後には観察されたのに対し、耐性種 *M. cajuputi* では、これら 3 つの Al による初期反応が観察されなかった(図 5-1, 5-2, 5-3)。これらの結果は、Al 処理 3 時間後までに、*M. bracteata* では根端に Al が侵入し作用部

位に到達しているが、*M. cajuputi*では既に Al 排除機構あるいは根端内 Al 耐性機構が働いていることを示している。

Al 耐性種(あるいは品種)のほうが Al 感受性種(品種)よりも根端への Al の集積が少ないという現象がしばしば報告されている(Llugany et al. 1994, Ofei-Manu et al. 2001, Wenzl et al. 2001, Piñeros et al. 2005)。この現象は、Al 排除能力の違いという種間(品種間)で Al 耐性が異なる「原因」を表している可能性があるが、耐性種(品種)のほうが根の伸長量が多いことによる希釈効果など、種間(品種間)で Al 耐性が異なった「結果」を表している可能性もある。従って、根端への Al の集積量によって Al 排除機構の存在を確認する場合は、Al 耐性が異なることによる「結果」の影響が小さくなるように、Al 処理をなるべく短時間にすべきである。*M. cajuputi*と *M. bracteata*の Al 耐性の違いは Al 処理開始 3 時間後には現れたが(図 5-1, 5-2, 5-3)、Al 処理開始 1、3、6 時間後の *M. cajuputi*の根端の全 Al 濃度は、*M. bracteata*より高いか同程度だった(図 5-4)。従って、*M. cajuputi*の Al 耐性機構は Al 排除機構によるものではなく、根端内 Al 耐性機構によるものであることが明らかになった。Al 処理開始 12 時間後と 24 時間後における *M. cajuputi*の根端の全 Al 濃度は、*M. bracteata*よりも低かった(図 5-4)。1 mM Al 区における Al 処理開始 12 時間と 24 時間の *M. cajuputi*の根の伸長は、*M. bracteata*よりも大きく、*M. bracteata*のそれぞれ 3.7 倍と 6.8 倍だった(図 5-1b)。従って、Al 処理開始 12 時間後と 24 時間後における根端の全 Al 濃度の違いに根の伸長による希釈効果が寄与していると考えられる。

*M. cajuputi*は根端 5 mm に $10 \mu\text{mol (g 生重)}^{-1}$ の Al が集積しても根の伸長が阻害されなかった(図 5-4)。「Al 蓄積型植物」であるチャノキ(*Camellia sinensis*)は根端 10 mm に約 $4.5 \mu\text{mol (g 生重)}^{-1}$ (根端の含水率 90%として乾重当たりの濃度から換算した)の Al が集積しても根の伸長が阻害されず(Ofei-Manu et al. 2001)、*M. cajuputi*と同じフトモモ科樹木である *Eucalyptus globulus*は根端 5 mm に約 $5.5 \mu\text{mol (g 生重)}^{-1}$ の Al を集積しても根の伸長が阻害されなかった(Silva et al. 2004)。これに対し、イネ科牧草 *Brachiaria decumbens*は根端 3 mm

に約 $3.5 \mu\text{mol (g 生重)}^{-1}$ の Al が集積し根の伸長が阻害され (Wenzl et al. 2001)、Al 耐性コムギは根端 2~3 mm に約 $4 \mu\text{mol (g 生重)}^{-1}$ (根端の含水率 90%として乾重当たりの濃度から換算した) の Al が集積し根の伸長が阻害された (Delhaize et al. 1993a)。チャノキや *E. globulus* は、根の伸長が阻害された *Brachiaria decumbens* やコムギよりも多くの Al が根端に集積しても根の伸長が阻害されないことから、根端内 Al 耐性機構を持っていることが予想される。しかし、これらの植物では、本研究における *M. cajuputi* のように、耐性が異なる近縁種を用いて明確に根端内 Al 耐性機構の存在が示されていない。

脱着液を使って根端の Al をアポプラスト Al、シンプラスト Al、残渣 Al の 3 つに分画すると、アポプラスト Al とシンプラスト Al は処理開始後 3~12 時間では *M. cajuputi* と *M. bracteata* で同程度の濃度を示したが、残渣 Al は処理開始後 1~24 時間常に *M. bracteata* のほうが *M. cajuputi* よりも高かった (図 5-4)。残渣 Al は、脱着液によっても離れないほど根端に強く結合している Al なので、*M. bracteata* で *M. cajuputi* よりも根端に強く結合した Al が多いことを示している。この現象の説明として、*M. bracteata* の根端は *M. cajuputi* よりも Al と強く結合する物質を多く含んでいるということが考えられる。*M. bracteata* の根端では Al によってカロースとリグニンの蓄積が起きているので、*M. bracteata* の根端で Al がカロースあるいはリグニンと強く結合して存在している可能性が考えられる。しかし、Al とカロースが共に集積した細胞壁からカロースを酵素によって分解して除いても、細胞壁の Al 含量が変わらなかったことから (Chang et al. 1999b)、Al はカロースと結合せずに存在していると考えられる。一方、カルボキシル基やフェノール性水酸基を持つリグニンは Al と錯体を形成する能力を持つので (Katsumata et al. 2003)、*M. bracteata* の根端で Al がリグニンと強く結合して蓄積している可能性がある。

M. cajuputi の Al 耐性は根端内 Al 耐性機構によるものであることが分かったが、その耐性機構が発揮されるレベル (細胞レベルあるいは非細胞レベル) や耐性機構の存在部位 (細胞壁、細胞膜、細胞質など) は明らかでない。そこで、Al によるカロースの生成を Al 耐性の指標として、*M. cajuputi* と *M. bracteata* の根から単離したプロトプラストの Al 耐性を比較し、*M. cajuputi*

の根端内 Al 耐性機構が発揮されるレベルと存在部位について情報を得ようとした。Al 耐性の種間差がプロトプラストでも認められた場合は、根端内 Al 耐性機構は細胞レベルで発揮され、プロトプラスト内(細胞膜あるいは細胞質、核)に存在することになる。Al 耐性の種間差がプロトプラストでは認められなかった場合は、根端内 Al 耐性機構は非細胞レベルで発揮されているか、あるいは細胞レベルで発揮され細胞壁に存在することになる。カラスムギ(*Avena sativa* L.)やコムギ、オオムギ(*Hordeum vulgare*)の葉肉細胞から単離したプロトプラストと、トウモロコシ(*Zea mays*)の根端から単離したプロトプラストにおいて Al によってカロースの生成が引き起こされたとの報告がある(Schaeffer and Walton 1990, Horst et al. 1997)。しかし、*M. cajuputi*と *M. bracteata* のいずれの根端から単離したプロトプラストにおいても Al によるカロースの生成は明確でなく(図 5-5b)、期待した情報を得ることができなかった。タバコ培養細胞におけるカロース生成は、Fe(II)と共に Al 処理をすると対照区の 2.7 倍に増大したが、Fe(II)抜きで Al 処理をすると対照区の 1.3 倍であり、タバコ培養細胞において Al によるカロース生成を明確に観察するには、処理溶液中に Fe(II)の存在が必要であることが報告されている(Chang et al. 1999b)。従って、*M. cajuputi*と *M. bracteata* のプロトプラストにおいても Al によるカロース生成を明確に観察するには、処理溶液中に Fe(II)が存在することが必要であるのかもしれない。

*M. cajuputi*の根端内 Al 耐性機構がシュウ酸やクエン酸、リンゴ酸による根端内での Al の無害化によるものである可能性を根の有機酸濃度を調べることにより検討した。有機酸の Al 無害化能力はその種類によって異なっており、クエン酸は Al と等濃度で Al を無害化できるが、シュウ酸は 3 倍濃度が必要であり、リンゴ酸は 6~8 倍濃度が必要である(Ma 2000)。この情報をもとに *M. cajuputi*と *M. bracteata* の根内のシュウ酸、クエン酸、リンゴ酸による Al の無害化能力を推定すると、両種とも約 $1.2 \mu\text{mol Al (g 乾重)}^{-1}$ となった。両種の有機酸の無害化能力に違いがなかったため、*M. cajuputi* の高い Al 耐性は根の有機酸によるものとは言えなかった。本研究では根全体の有機酸濃度を分析したが、根全体と根端では有機酸濃度が異なっている可能性があるため(Wenzl et al. 2002)、Al が侵入し根の伸長阻害を引き起こす部位である根

端の有機酸濃度も調べる必要がある。

カテキン、クエルセチンなどのフェノール物質は Al と結合して Al を無害化する能力がある (Barceló and Poschenrieder 2002)。フェノール物質による根端内での Al 無害化の可能性を検討するために、根端のフェノール物質濃度を可溶性フェノール物質と細胞壁結合性フェノール物質に分けて *M. cajuputi* と *M. bracteata* で比較した。Al 処理をしたときの根端の可溶性フェノール物質濃度は *M. cajuputi* と *M. bracteata* で同程度であり、細胞壁結合性フェノール物質濃度は *M. cajuputi* のほうが *M. bracteata* より低かった (図 5-7)。従って、根端の可溶性フェノール物質と細胞壁結合性フェノール物質の量は *M. cajuputi* の Al 耐性を決定していないと考えられる。ただし、一言にフェノール物質と言っても、その種類によって Al 結合能力は異なっているので (Ofei-Manu et al. 2001)、*M. cajuputi* と *M. bracteata* で根端のフェノール物質の組成が違い、根端でのフェノール物質による Al の無害化能力が *M. cajuputi* で *M. bracteata* よりも高い可能性はある。本研究で用いたフェノール物質の測定法は、ホーリン-デニス試薬がフェノール物質の水酸基あるいはメキシ基によって還元される反応を利用している (Hagerman and Butler 1989)。リグニン、フェノール性水酸基やメキシ基を持つフェノール物質と考えることがので、*M. bracteata* の根端で Al によって増加した細胞壁結合性のフェノール物質は (図 5-7)、Al によって根端の細胞壁に蓄積したリグニン (図 5-3) を検出したものではないかと考えられる。

葉緑体を持たない植物の根における活性酸素種の生成は、大部分がミトコンドリアでの呼吸に伴う O_2^- の生成である (Møller 2001)。植物は活性酸素種の消去機構を持っており、酸素 (O_2) から生成した O_2^- は、スーパーオキシドジスムターゼ (SOD) などにより過酸化水素 (H_2O_2) に変換され、 H_2O_2 はペルオキシダーゼやアスコルビン酸ペルオキシダーゼなどにより最終的に水 (H_2O) に変換される (Blokhina et al. 2003)。しかし、この消去系の能力を超える量の活性酸素種が生成されると脂質過酸化が引き起こされる (Halliwell and Gutteridge 1999)。*M. bracteata* では、Al によって根端の脂質過酸化が促進される傾向にあった (図 5-8)。従って、

M. bracteata では活性酸素種が蓄積していた可能性がある。Al による脂質過酸化は、ダイズの根端、タバコ培養細胞、エンドウマメの根端でも報告されている (Cakmak and Horst 1991, Ono et al. 1995, Yamamoto et al. 2001)。一方、*M. cajuputi* では、Al による根端の脂質過酸化が見られなかったため、*M. cajuputi* の根端における活性酸素の消去能力が *M. bracteata* よりも高い可能性がある。

エンドウマメの根端やタバコ培養細胞では、Al によって O_2^- が蓄積することが蛍光色素ジヒドロエチジウムを用いた観察で示されている (Yamamoto et al. 2002, Kobayashi et al. 2004, 図 5-9)。Al 処理をした *M. cajuputi* と *M. bracteata* の根端を同じ蛍光色素を用いて観察したが、 O_2^- の蓄積は見られなかった (図 5-9)。従って、両種とも根端において O_2^- は SOD などによって十分消去されていると考えられる。シロイヌナズナでは、 H_2O_2 の検出に用いられる蛍光色素 2',7'-ジクロロフルオレセインジアセテート (Costa-Pereira and Cotter 1999) を用いて、Al によって根端に活性酸素種が蓄積することが示されている (Ezaki et al. 2000)。Al による活性酸素種の蓄積が示唆された *M. bracteata* の根端でも、 H_2O_2 が蓄積している可能性がある。もし *M. cajuputi* と *M. bracteata* に活性酸素消去能力の違いがあるとするならば、両種とも O_2^- は十分消去されているので、その活性酸素消去能力の違いはペルオキシダーゼ活性やアスコルビン酸ペルオキシダーゼ活性などの H_2O_2 の消去能力の違いである可能性がある。

本章では、*M. cajuputi* の Al 耐性は、Al 排除機構によるものではなく根端内 Al 耐性機構によるものであることを明らかにした。その根端内 Al 耐性機構は、高い活性酸素消去能力によるものである可能性がある。

第6章 *Melaleuca cajuputi* のアルミニウム耐性機構

酸性硫酸塩土壌の土壌溶液には、2~3 mM という非常に高濃度の Al が含まれていた(表 2-1)。この Al 濃度は、*Melaleuca bracteata* のような Al 耐性が高くない樹木の生育を阻害するのに十分である。実際に、*M. bracteata* を酸性硫酸塩土壌に植栽しても全く生育できなかった(図 2-2)。一方、本研究で選抜された酸性硫酸塩土壌で生育可能な 11 樹種(*Acacia mangium*、*Fagraea fragrans*、*Eucalyptus alba*、*M. arcana*、*M. cajuputi*、*M. leucadendra*、*Syzygium lineatum*、*Sy. oblatum*、*Sy. pachyphyllum*、*Sy. scortechinii*、*Sy. zeylanicum*; 第2章)のうち、*M. cajuputi* と *M. leucadendra* について Al 耐性を評価したところ、両種とも高い Al 耐性を持っていた(図 3-2)。また、*Acacia mangium* も高い Al 耐性を持つとの報告がある(Osawa et al. 1997)。非常に高濃度の Al を土壌溶液に含む酸性硫酸塩土壌では、高い Al 耐性を持っていることが生育するための必要条件と考えられる。従って、酸性硫酸塩土壌における造林樹種を選抜するには、候補樹種の Al 耐性を知っておくことが重要である。本研究では、酸性硫酸塩土壌での造林候補樹種であるフトモモ科 9 樹種(*E. camaldulensis*、*E. deglupta*、*E. grandis*、*M. bracteata*、*M. cajuputi*、*M. glomerata*、*M. leucadendra*、*M. quinquenervia*、*M. viridiflora*) について Al 耐性を評価した。*E. deglupta*、*E. grandis*、*M. cajuputi*、*M. leucadendra*、*M. quinquenervia* の 5 樹種は、1 mM の Al に対して耐性があることが分かり、酸性硫酸塩土壌における造林樹種となり得ることが明らかになった(第3章)。また、根端におけるカロースの蓄積が Al 耐性評価の指標となることが示唆された(第3章)。Al 耐性を個体のバイオマス成長によって評価するには長い時間が必要であり、また、根の伸長によって精度良く評価するには多大な労力が必要である。Al による根端へのカロースの蓄積は、短時間で、かつ根伸長を測定するより少ない労力で測ることができる。酸性硫酸塩土壌における造林候補樹種の Al 耐性を評価する際に有効な手法となろう。

植物の Al 耐性に関する研究は、主に作物やモデル植物を用いて行われてきた。植物の Al 耐性の評価には根の伸長阻害が指標として用いられるが、 Al^{3+} 以外のイオンによる干渉を避けるために、根の伸長に不可欠な Ca のみを含む溶液に Al を加えて短時間根を浸すという方法が頻用され標準的な評価法となっている。Ca 溶液中の Al による Al 耐性評価によれば、作物やモデル植物では 1~50 μM の Al によって根の伸長が阻害される。例えば、シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) の Landsberg 系統は 1 μM Al で 50%根の伸長が阻害され(Toda et al. 1999)、コムギ (*Triticum aestivum*) の Al 耐性準同質遺伝子系統 ET8 は 50 μM で 50% (Sasaki et al. 2004)、穀物作物の中で最も Al 耐性が高いと言われているイネ (*Oryza sativa*) の Al 耐性品種コシヒカリは 50 μM で 42% (Ma et al. 2002)、Al 耐性の高さから近年注目されている熱帯イネ科牧草 *Brachiaria decumbens* でさえ 50 μM で約 40% (Wenzl et al. 2001)、それぞれ Ca 溶液中の Al によって根の伸長が阻害された。本研究で用いた *M. cajuputi* は Ca 溶液中の 1000 μM の Al によっても全く根の伸長が阻害されないということが見いだされた(図 5-1)。*M. cajuputi* は作物やモデル植物に比べて極めて高い Al 耐性を持っていると言える。Ca 溶液中の 1000 μM の Al に耐性を持つ植物は、これまでに報告例がない。

樹木は作物よりも高い Al 耐性を持つと考えられているが、Ca 溶液で Al 耐性が調べられた例は少なく、主に培養液中の Al によって Al 耐性が評価されている。培養液中では Al^{3+} が他のイオンによって干渉されるため、Ca 溶液中の Al と同程度の障害を引き起こすための Al 濃度は培養液では Ca 溶液よりも高くなる。以下のような樹木が、培養液中の Al に対して高い耐性を示したとの報告がある。*Eucalyptus mannifera* と *Pinus radiata* は培養液中の 2222 μM の Al でも根の伸長が阻害されず (Huang and Bachelard 1993)、*E. globulus* と *E. urophylla* は 1600 μM の Al によっても (Silva et al. 2004)、*Betula pendula* は 1300 μM の Al によっても (Kidd and Proctor 2000) 根の伸長が阻害されなかった。*M. cajuputi* については、これまでに培養液中の 555 μM の Al に耐性を持つという報告があるが (Osaki et al. 1997)、本研究により培養液中の 2500 μM の Al によっても根の伸長が阻害されないことが見いだされた(図 3-8)。*M. cajuputi*

の Al 耐性は従来考えられていたよりも遥かに高く、また他の樹木と比べても高いと言える。前述のように酸性硫酸塩土壌では土壌溶液中に Al が 2~3 mM 存在することを鑑みると、*M. cajuputi* が持つこの高い Al 耐性の生態的意義は大きい。

植物の Al 耐性機構を解明するには、Al 耐性が大きく異なり、Al 耐性以外の形質がなるべく同一である植物(品種や近縁種)と比較するのが効率的かつ確実性が高い手法である。なぜなら、Al 耐性に関わっていると思われる多数の現象の中から、本質的な現象のみを抽出できるからである。コムギにおいては、Al 耐性が異なる準同質遺伝子系統 ET8 と ES8 が作られ、ET8 と ES8 を比較することによって、Al で活性化を受けるリンゴ酸トランスポーターを介した根端からのリンゴ酸分泌による Al 排除機構がコムギの Al 耐性機構として明らかになった(Sasaki et al. 2004)。また、Al 耐性の熱帯イネ科牧草 *Brachiaria decumbens* と、その近縁種 *Brachiaria ruziziensis* との比較によって新規の Al 耐性機構が探索されている(Kochian et al. 2004)。しかし、このような手法が用いられているのは 1~50 μM の Al で障害を受けるような耐性が低い作物であり、樹木のように高い Al 耐性を持つ植物ではほとんど用いられていない。本研究では、*M. bracteata* という *M. cajuputi* と耐性が異なる近縁種を見出した(第 3 章)。*M. cajuputi* は培養液中の 2.5 mM の Al によっても根の伸長が阻害されなかったが、*M. bracteata* は 0.2 mM の Al で根の伸長が大きく阻害された(図 3-8)。また、Ca 溶液中の 1 mM の Al によって、*M. cajuputi* は全く根の伸長が阻害されなかったが、*M. bracteata* は根の伸長が 90% 阻害された(図 5-1)。このように *M. bracteata* は *M. cajuputi* と Al 耐性が大きく異なり、この両種を比較することによって *M. cajuputi* の極めて高い Al 耐性機構を高い確実性を持って効率的に解明することができた。

根端は、Al が侵入し根の伸長阻害を引き起こす部位として、Al 耐性機構を考える上で非常に重要な部位である。従って、Al 耐性機構は、根端に Al が集積するのを防ぐ「Al 排除機構」と根端に Al が集積しても耐えられる「根端内 Al 耐性機構」に分けて考えることができる。現在までのところ、植物の Al 耐性機構に関する研究の多くは、根端からの有機酸分泌による Al 排

除機構に注目しており、実験的証拠のほとんどがこの機構に関するものである(Kochian et al. 2004)。本研究でも、その可能性を検証したが、*M. cajuputi*の極めて高いAl耐性は有機酸などのAl結合性物質の分泌によるAl排除機構によるものではないことを*M. cajuputi*と*M. bracteata*の比較によって明らかにした(第4章)。Al結合性物質の分泌以外にも、根圏のpH上昇によるAlの不溶化や細胞壁の低いAl親和性などのAl排除機構が提唱されているが、Al耐性の差が現れる初期の段階で根端のAl濃度を*M. cajuputi*と*M. bracteata*で比較することによって、*M. cajuputi*のAl耐性はAl排除機構によるものでなく、根端内Al耐性機構によるものであることを明らかにした(第5章)。本研究は、根端内Al耐性機構によって極めて高いAl耐性が達成できることを近縁種の比較によって明確に示した初めての例である。根端内Al耐性機構に注目した研究はほとんど行われていない。例えば、チャノキ(*Camellia sinensis*)やソバ(*Fagopyrum esculentum*)など「Al蓄積型植物」では、葉においてAlがシュウ酸などと結合して無害な形態で高濃度に蓄積していることが知られているが(Nagata et al. 1992, Shen et al. 2002)、これらの植物においても、根端におけるAlの集積量や存在形態はほとんど調べられておらず、これらの植物が根端内Al耐性機構を有しているかは明確に示されていない。本研究で明らかにした*M. cajuputi*の根端内Al耐性機構について検討した結果、Alによって生成が増大する活性酸素の消去能力が*M. cajuputi*のAl耐性に寄与していることが可能性として考えられた。

有機酸の分泌によるAl耐性機構がコムギなどの作物を用いて遺伝子レベルまで解明されつつあり、形質転換によるAl耐性の付与が試みられている。Al耐性コムギから単離したリンゴ酸トランスポーター遺伝子*ALMT1*をオオムギ(*Hordeum vulgare*)で発現させると、Alに反応して根からリンゴ酸が分泌され、培養液中の2 μM のAlで阻害されていた根の伸長が20 μM Alでも阻害されなくなったが、40 μM AlではAl耐性コムギと同様に根の伸長が阻害された(Delhaize et al. 2004)。また、同じく*ALMT1*をイネで発現させると、Alに反応したリンゴ酸の分泌は確認されたが、イネのAl耐性は高まらなかった(Sasaki et al. 2004)。この結果に対して著

者らは、リンゴ酸の分泌による Al 排除機構ではイネが元来持っている高い Al 耐性を超えることができなかったのではないかという説明を与えている (Sasaki et al. 2004)。このように現在までのところ、根からのリンゴ酸の分泌による Al 排除機構では、数十 μM 程度の Al に対する耐性しか付与されていない。リンゴ酸の生成と分泌を人為的にさらに増大させるなどして、さらに高い Al 耐性を植物に付与することが可能かも知れない。しかし、有機酸分泌には、光合成産物の根からの漏出という側面もあり、そのことが成長に及ぼす影響も考慮しなければならない。これに対し、*M. cajuputi* の根端内 Al 耐性機構は、根からの光合成産物の漏出をともなわずに 1000 μM の Al に対する耐性を付与することが可能である。本研究で先鞭をつけた *M. cajuputi* の Al 耐性機構を遺伝子レベルまで解明すれば、形質転換によって植物に強力な Al 耐性を付与する道が開け、Al が問題となる“強い”酸性土壌における作物や樹木による生物生産の向上に資することができる。

謝辞

本研究を行うにあたって、終始的確にご指導して下さった東京大学アジア生物資源環境研究センター教授の小島克己博士に深く感謝するとともに厚く御礼申し上げます。

三重大学の八木久義博士、東京大学の宝月岱造博士、丹下健博士、練春蘭博士、益守眞也博士には、本研究に関して多くのご助言をいただきました。東京大学の則定真利子博士、山ノ下卓博士、古川原聡氏には、本研究全般にわたって度々ご助言とご助力をいただきました。また、タイ王室森林局のタニット・ヌイム氏には、タイ国で研究を行うにあたってご協力いただきました。これらの方々に深く感謝するとともに心から御礼申し上げます。

本研究を進めるにあたって多くの方々からご助言とご助力をいただきました。ICP 発光分析装置の使用およびカロスとリグニンの定量に関してご助言を下された東京大学の飯山賢治博士、プロトプラストの単離に関してご助言を下された東京大学の井出雄二博士、土壌溶液の採取に関してご助言とご協力をいただいた東京大学の井本博美氏、ゲル濾過クロマトグラフィーに関してご助言を下された東京大学の勝亦京子博士、種々の器械の使用に便宜を図って下さった奈良一秀博士、カロスの測定に関してご助言を下された東京大学の田野井慶太郎氏、酸性硫酸塩土壌における植栽試験にご協力下さったタイ王室森林局の諸氏、ご助言とご助力を下された東京大学造林学研究室および樹木生理学・熱帯造林学研究室の諸氏に感謝致します。

最後に、博士課程での研究生活を維持する上で不可欠であった経済的援助をしてくれた両親と、共に博士課程での研究生活を走りきった妻に感謝の意を表します。

引用文献

- Ahn SJ, Sivaguru M, Osawa H, Chung GC, Matsumoto H** (2001) Aluminum inhibits the H⁺-ATPase activity by permanently altering the plasma membrane surface potentials in squash roots. *Plant Physiology* **126**: 1381-1390
- Ahn SJ, Sivaguru M, Chung GC, Rengel Z, Matsumoto H** (2002) Aluminium-induced growth inhibition is associated with impaired efflux and influx of H⁺ across the plasma membrane in root apices of squash (*Cucurbita pepo*). *Journal of Experimental Botany* **53**: 1959-1966
- Ahn SJ, Rengel Z, Matsumoto H** (2004) Aluminum-induced plasma membrane surface potential and H⁺-ATPase activity in near-isogenic wheat lines differing in tolerance to aluminum. *New Phytologist* **162**: 71-79
- Anoop VM, Basu U, McCammon MT, McAlister-Henn L, Taylor GJ** (2003) Modulation of citrate metabolism alters aluminum tolerance in yeast and transgenic canola overexpressing a mitochondrial citrate synthase. *Plant Physiology* **132**: 2205-2217
- Auxtero EA, Shamshuddin J** (1991) Growth of oil palm (*Elaeis guineensis*) seedlings on acid sulfate soils as affected by water regime and aluminum. *Plant and Soil* **137**: 243-257
- Barceló J, Poschenrieder C** (2002) Fast root growth responses, root exudates, and internal detoxification as clues to the mechanisms of aluminium toxicity and resistance: a review. *Environmental and Experimental Botany* **48**: 75-92
- Basu U, Godbold D, Taylor GJ** (1994) Aluminum resistance in *Triticum aestivum* associated with enhanced exudation of malate. *Journal of Plant Physiology* **144**: 747-753
- Basu U, Good AG, Aung T, Slaski JJ, Basu A, Briggs KG, Taylor GJ** (1999) A 23-kDa, root exudate polypeptide co-segregates with aluminum resistance in *Triticum aestivum*. *Physiologia Plantarum* **106**: 53-61
- Basu U, Good AG, Taylor GJ** (2001) Transgenic *Brassica napus* plants overexpressing aluminium-induced mitochondrial manganese superoxide dismutase cDNA are resistant

- to aluminium. *Plant Cell and Environment* **24**: 1269-1278
- Bhuja P, McLachlan K, Stephens J, Taylor G** (2004) Accumulation of 1,3- β -D-glucans, in response to aluminum and cytosolic calcium in *Triticum aestivum*. *Plant and Cell Physiology* **45**: 543-549
- Blamey FPC, Edmeades DC, Wheeler DM** (1990) Role of root cation-exchange capacity in differential aluminum tolerance of *Lotus* species. *Journal of Plant Nutrition* **13**: 729-744
- Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt KV** (2003) Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany* **91**: 179-194
- Brinkman WJ, Xuan VT** (1991) *Melaleuca leucadendron*, a useful and versatile tree for acid sulfate soils and some other poor environments. *The International Tree Crops Journal* **6**: 261-274
- Budikova S** (1999) Structural changes and aluminium distribution in maize root tissues. *Biologia Plantarum* **42**: 259-266
- Cakmak I, Horst WJ** (1991) Effect of aluminum on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tips of soybean (*Glycine max*). *Physiologia Plantarum* **83**: 463-468
- Caldwell CR** (1989) Analysis of aluminum and divalent cation binding to wheat root plasma membrane proteins using terbium phosphorescence. *Plant Physiology* **91**: 233-241
- Carver BF, Ownby JD** (1995) Acid soil tolerance in wheat. *Advances in Agronomy* **54**: 117-173
- Chang YC, Yamamoto Y, Matsumoto H** (1999a) Accumulation of aluminium in the cell wall pectin in cultured tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) cells treated with a combination of aluminium and iron. *Plant Cell and Environment* **22**: 1009-1017
- Chang YC, Yamamoto Y, Matsumoto H** (1999b) Enhancement of callose production by a combination of aluminum and iron in suspension-cultured tobacco (*Nicotiana tabacum*) cells. *Soil Science and Plant Nutrition* **45**: 337-347
- Ciamporova M** (2002) Morphological and structural responses of plant roots to aluminium at

- organ, tissue, and cellular levels. *Biologia Plantarum* **45**: 161-171
- Costa-Pereira AP, Cotter TG** (1999) Metabolic alterations associated with apoptosis. In Apoptosis: A Practical Approach. GP Studzinski (ed.), Oxford University Press, New York, 56-80
- de la Fuente JM, Ramirez-Rodriguez V, Cabrera-Ponce JL, Herrera-Estrella L** (1997) Aluminum tolerance in transgenic plants by alteration of citrate synthesis. *Science* **276**: 1566-1568
- Degenhardt J, Larsen PB, Howell SH, Kochian LV** (1998) Aluminum resistance in the arabidopsis mutant *alr-104* is caused by an aluminum-induced increase in rhizosphere pH. *Plant Physiology* **117**: 19-27
- Delhaize E, Ryan PR** (1995) Aluminum toxicity and tolerance in plants. *Plant Physiology* **107**: 315-321
- Delhaize E, Craig S, Beaton CD, Bennet RJ, Jagadish VC, Randall PJ** (1993a) Aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.): I. Uptake and distribution of aluminum in root apices. *Plant Physiology* **103**: 685-693
- Delhaize E, Ryan PR, Randall PJ** (1993b) Aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.): II. Aluminum-stimulated excretion of malic acid from root apices. *Plant Physiology* **103**: 695-702
- Delhaize E, Hebb DM, Ryan PR** (2001) Expression of a *Pseudomonas aeruginosa* citrate synthase gene in tobacco is not associated with either enhanced citrate accumulation or efflux. *Plant Physiology* **125**: 2059-2069
- Delhaize E, Ryan PR, Hebb DM, Yamamoto Y, Sasaki T, Matsumoto H** (2004) Engineering high-level aluminum tolerance in barley with the *ALMT1* gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**: 15249-15254
- Elliot WR, Jones DL** (1993) Encyclopaedia of Australian Plants Suitable for Cultivation, Volume 6. 509 pp., Lothian Books, Melbourne
- Ermolayev V, Weschke W, Manteuffel R** (2003) Comparison of Al-induced gene expression

- in sensitive and tolerant soybean cultivars. *Journal of Experimental Botany* **54**: 2745-2756
- Ezaki B, Gardner RC, Ezaki Y, Matsumoto H** (2000) Expression of aluminum-induced genes in transgenic *Arabidopsis* plants can ameliorate aluminum stress and/or oxidative stress. *Plant Physiology* **122**: 657-665
- Ezaki B, Katsuhara M, Kawamura M, Matsumoto H** (2001) Different mechanisms of four aluminum (Al)-resistant transgenes for Al toxicity in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* **127**: 918-927
- Fukuda H, Komamine A** (1982) Lignin synthesis and its related enzymes as markers of tracheary-element differentiation in single cells isolated from the mesophyll of *Zinnia elegans*. *Planta* **155**: 423-430
- Greenway H, Munns R** (1980) Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **31**: 149-190
- Gunsé B, Poschenrieder C, Barceló J** (1997) Water transport properties of root and root cortical cells in proton- and Al-stressed maize varieties. *Plant Physiology* **113**: 595-602
- Hagerman AE, Butler LG** (1989) Choosing appropriate methods and standards for assaying tannin. *Journal of Chemical Ecology* **15**: 1795-1810
- Halliwell B, Gutteridge JMC** (1999) *Free Radicals in Biology and Medicine*, Ed 3. 936 pp., Oxford University Press, New York
- Heim A, Luster J, Brunner I, Frey B, Frossard E** (1999) Effects of aluminium treatment on Norway spruce roots: aluminium binding forms, element distribution, and release of organic substances. *Plant and Soil* **216**: 103-116
- Heim A, Brunner I, Frey B, Frossard E, Luster J** (2001) Root exudation, organic acids, and element distribution in roots of Norway spruce seedlings treated with aluminum in hydroponics. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* **164**: 519-526
- Horst WJ, Puschel AK, Schmohl N** (1997) Induction of callose formation is a sensitive marker for genotypic aluminium sensitivity in maize. *Plant and Soil* **192**: 23-30

- Huang J, Bachelard EP** (1993) Effect of aluminium on growth and cation uptake in seedlings of *Eucalyptus mannifera* and *Pinus radiata*. *Plant and Soil* **149**: 121-127
- Ishikawa S, Wagatsuma T** (1998) Plasma membrane permeability of root-tip cells following temporary exposure to Al ions is a rapid measure of Al tolerance among plant species. *Plant and Cell Physiology* **39**: 516-525
- Jorns AC, Hechtbuchholz C, Wissemeier AH** (1991) Aluminum-induced callose formation in root-tips of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* **154**: 349-353
- Kaneko M, Yoshimura E, Nishizawa NK, Mori S** (1999) Time course study of aluminum-induced callose formation in barley roots as observed by digital microscopy and low-vacuum scanning electron microscopy. *Soil Science and Plant Nutrition* **45**: 701-712
- Katsumata KS, Shintani H, Meshitsuka G** (2003) Mechanism of detoxification of aluminum ions by kraft lignin treated with alkaline oxygen. *Journal of Wood Science* **49**: 93-99
- 川村 静夫 (1994) リン酸. (水の分析第4版. 日本分析化学会北海道支部編, 化学同人, 京都). 269-271
- Kidd PS, Proctor J** (2000) Effects of aluminium on the growth and mineral composition of *Betula pendula* Roth. *Journal of Experimental Botany* **51**: 1057-1066
- Kidd PS, Llugany M, Poschenrieder C, Gunsé B, Barceló J** (2001) The role of root exudates in aluminium resistance and silicon-induced amelioration of aluminium toxicity in three varieties of maize (*Zea mays* L.). *Journal of Experimental Botany* **52**: 1339-1352
- Kinraide TB** (1991) Identity of the rhizotoxic aluminum species. *Plant and Soil* **134**: 167-178
- Kobayashi Y, Yamamoto Y, Matsumoto H** (2004) Studies on the mechanism of aluminum tolerance in pea (*Pisum sativum* L.) using aluminum-tolerant cultivar 'Alaska' and aluminum-sensitive cultivar 'Hyogo'. *Soil Science and Plant Nutrition* **50**: 197-204
- Kochian LV, Hoekenga OA, Pineros MA** (2004) How do crop plants tolerate acid soils?

Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. *Annual Review of Plant Biology* **55**: 459-493

Köhle H, Jeblick W, Poten F, Blaschek W, Kauss H (1985) Chitosan-elicited callose synthesis in soybean cells as a Ca^{2+} -dependent process. *Plant Physiology* **77**: 544-551

小島克己 (2004) 熱帯樹木の環境ストレス応答. 日本林学会誌 **86**: 61-68

小島克己, 鈴木邦雄 (2004) 熱帯林の再生・修復. (熱帯生態学. 長野敏英編, 朝倉書店, 東京). 102-127

小島克己, 丹下健, 益守眞也, 甲斐健太郎, 櫃間岳, 松根健二, 橋本徹, 山ノ下卓, 大沢裕樹, 則定真利子, 八木久義, 佐々木恵彦 (1998) 熱帯荒廃地の環境ストレスと樹木の反応. 地球環境 **3**: 55-62

Kollmeier M, Dietrich P, Bauer CS, Horst WJ, Hedrich R (2001) Aluminum activates a citrate-permeable anion channel in the aluminum-sensitive zone of the maize root apex. A comparison between an aluminum-sensitive and an aluminum-resistant cultivar. *Plant Physiology* **126**: 397-410

Koyama H, Kawamura A, Kihara T, Hara T, Takita E, Shibata D (2000) Overexpression of mitochondrial citrate synthase in *Arabidopsis thaliana* improved growth on a phosphorus-limited soil. *Plant and Cell Physiology* **41**: 1030-1037

久馬一剛 (1984) 熱帯, 特に東南アジアにおける低湿地土壌の分布と特性. (酸性土壌とその農業利用. 田中明編, 博友社, 東京). 101-142

Larsen PB, Tai CY, Kochian LV, Howell SH (1996) Arabidopsis mutants with increased sensitivity to aluminum. *Plant Physiology* **110**: 743-751

Le Van H, Kuraishi S, Sakurai N (1994) Aluminum-induced rapid root inhibition and changes in cell-wall components of squash seedlings. *Plant Physiology* **106**: 971-976

Lewis NG, Yamamoto E (1990) Lignin: occurrence, biogenesis and biodegradation. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **41**: 455-496

Lian CL, Oiwake Y, Yokota H, Wang G, Konishi S (1998) Effect of aluminum on callose

- synthesis in root tips of tea (*Camellia sinensis* L.) plants. *Soil Science and Plant Nutrition* **44**: 695-700
- Lindberg S** (1990) Aluminum interactions with K^+ ($^{86}Rb^+$) and $^{45}Ca^{2+}$ fluxes in 3 cultivars of sugar beet (*Beta vulgaris*). *Physiologia Plantarum* **79**: 275-282
- Llugany M, Massot N, Wissemeier AH, Poschenrieder C, Horst WJ, Barceló J** (1994) Aluminium tolerance of maize cultivars as assessed by callose production and root elongation. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* **157**: 447-451
- Ma JF** (2000) Role of organic acids in detoxification of aluminum in higher plants. *Plant and Cell Physiology* **41**: 383-390
- Ma JF, Furukawa J** (2003) Recent progress in the research of external Al detoxification in higher plants: a minireview. *Journal of Inorganic Biochemistry* **97**: 46-51
- Ma JF, Hiradate S** (2000) Form of aluminium for uptake and translocation in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *Planta* **211**: 355-360
- Ma JF, Hiradate S, Nomoto K, Iwashita T, Matsumoto H** (1997a) Internal detoxification mechanism of Al in hydrangea. Identification of Al form in the leaves. *Plant Physiology* **113**: 1033-1039
- Ma JF, Zheng SJ, Matsumoto H, Hiradate S** (1997b) Detoxifying aluminium with buckwheat. *Nature* **390**: 569-570
- Ma JF, Hiradate S, Matsumoto H** (1998) High aluminium resistance in buckwheat: II. Oxalic acid detoxifies aluminium internally. *Plant Physiology* **117**: 753-759
- Ma JF, Ryan PR, Delhaize E** (2001) Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids. *Trends in Plant Science* **6**: 273-278
- Ma JF, Shen RF, Zhao ZQ, Wissuwa M, Takeuchi Y, Ebitani T, Yano M** (2002) Response of rice to Al stress and identification of quantitative trait loci for Al tolerance. *Plant and Cell Physiology* **43**: 652-659
- Ma JF, Shen R, Nagao S, Tanimoto E** (2004) Aluminum targets elongating cells by reducing cell wall extensibility in wheat roots. *Plant and Cell Physiology* **45**: 583-589

- Mao CZ, Yi K, Yang L, Zheng BS, Wu YR, Liu FY, Wu P** (2004) Identification of aluminium-regulated genes by cDNA-AFLP in rice (*Oryza sativa* L.): aluminium-regulated genes for the metabolism of cell wall components. *Journal of Experimental Botany* **55**: 137-143
- Massot N, Llugany M, Poschenrieder C, Barceló J** (1999) Callose production as indicator of aluminum toxicity in bean cultivars. *Journal of Plant Nutrition* **22**: 1-10
- Matsumoto H** (2000) Cell biology of aluminum toxicity and tolerance in higher plants. *International Review of Cytology* **200**: 1-46
- Matsumoto H, Morimura S, Takahashi E** (1977) Binding of aluminum to DNA of DNP in pea root nuclei. *Plant and Cell Physiology* **18**: 987-993
- Matsumoto H, Yamamoto Y, Kasai M** (1992) Changes of some properties of the plasma membrane-enriched fraction of barley roots related to aluminum stress: membrane-associated ATPase, aluminum and calcium. *Soil Science and Plant Nutrition* **38**: 411-419
- Menzies NW, Kerven GL, Bell LC, Edwards DG** (1992) Determination of total soluble aluminum in soil solution using pyrocatechol violet, lanthanum and iron to discriminate against micro-particulates and organic ligands. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* **23**: 2525-2545
- Minh LQ, Tuong TP, van Mensvoort MEF, Bouma J** (1998) Soil and water table management effects on aluminum dynamics in an acid sulphate soil in Vietnam. *Agriculture Ecosystems & Environment* **68**: 255-262
- Miyasaka SC, Buta JG, Howell RK, Foy CD** (1991) Mechanism of aluminum tolerance in snapbeans. *Plant Physiology* **96**: 737-743
- Møller IM** (2001) Plant mitochondria and oxidative stress: electron transport, NADPH turnover, and metabolism of reactive oxygen species. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **52**: 561-591
- Morita A, Horie H, Fujii Y, Takatsu S, Watanabe N, Yagi A, Yokota H** (2004) Chemical

- forms of aluminum in xylem sap of tea plants (*Camellia sinensis* L.). *Phytochemistry* **65**: 2775-2780
- Mullette KJ** (1975) Stimulation of growth in *Eucalyptus* due to aluminium. *Plant and Soil* **42**: 495-499
- Nagata T, Hayatsu M, Kosuge N** (1992) Identification of aluminium forms in tea leaves by ²⁷Al NMR. *Phytochemistry* **31**: 1215-1218
- Nakabayashi K, Nguyen NT, Thompson J, Fujita K** (2001) Effect of embankment on growth and mineral uptake of *Melaleuca cajuputi* Powell under acid sulphate soil conditions. *Soil Science and Plant Nutrition* **47**: 711-725
- Nguyen NT, Mohapatra PK, Fujita K** (2003a) Leaf necrosis is a visual symptom of the shift from growth stimulation to inhibition effect of Al in *Eucalyptus camaldulensis*. *Plant Science* **165**: 147-157
- Nguyen NT, Nakabayashi K, Thompson J, Fujita K** (2003b) Role of exudation of organic acids and phosphate in aluminum tolerance of four tropical woody species. *Tree Physiology* **23**: 1041-1050
- Nuyim T** (1997) Peatswamp forest rehabilitation study in Thailand. In Proceedings of the International Workshop of BIO-REFOR in Brisbane. Australia. 19-25
- Ofei-Manu P, Wagatsuma T, Ishikawa S, Tawaraya K** (2001) The plasma membrane strength of the root-tip cells and root phenolic compounds are correlated with Al tolerance in several common woody plants. *Soil Science and Plant Nutrition* **47**: 359-375
- 岡川長郎** (1984) 世界における酸性土壌の分布と利用状態. (酸性土壌とその農業利用. 田中明編, 博友社, 東京). 21-50
- Oleksyn J, Karolewski P, Giertych MJ, Werner A, Tjoelker MG, Reich PB** (1996) Altered root growth and plant chemistry of *Pinus sylvestris* seedlings subjected to aluminum in nutrient solution. *Trees* **10**: 135-144
- Ono K, Yamamoto Y, Hachiya A, Matsumoto H** (1995) Synergistic inhibition of growth by

- aluminum and iron of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) cells in suspension culture. *Plant and Cell Physiology* **36**: 115-125
- Osaki M, Watanabe T, Tadano T** (1997) Beneficial effects of aluminum on growth of plants adapted to low pH soils. *Soil Science and Plant Nutrition* **43**: 551-563
- Osaki M, Watanabe T, Ishizawa T, Nilnond C, Nuyim T, Sittibush C, Tadano T** (1998) Nutritional characteristics in leaves of native plants grown in acid sulfate, peat, sandy podzolic, and saline soils distributed in Peninsular Thailand. *Plant and Soil* **201**: 175-182
- 大沢裕樹** (1999) クエン酸代謝の制御によるマメ科樹木のアルミニウム耐性機構. 東京大学博士(農学)学位請求論文
- Osawa H, Matsumoto H** (2001) Possible involvement of protein phosphorylation in aluminum-responsive malate efflux from wheat root apex. *Plant Physiology* **126**: 411-420
- Osawa H, Kojima K, Sasaki S** (1997) Excretion of citrate as an aluminium-tolerance mechanism in tropical leguminous trees. *In Plant Nutrition for Sustainable Food Production and Environment*. T Ando, K Fujita, T Mae, S Mori, T Sekiya, H Matsumoto (eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 455-456
- Pellet DM, Grunes DL, Kochian LV** (1995) Organic acid exudation as an aluminum-tolerance mechanism in maize (*Zea mays* L.). *Planta* **196**: 788-795
- Pellet DM, Papernik LA, Jones DL, Darrah PR, Grunes DL, Kochian LV** (1997) Involvement of multiple aluminium exclusion mechanisms in aluminium tolerance in wheat. *Plant and Soil* **192**: 63-68
- Phengklai C, Niyomdham C** (1991) Flora in peat swamp areas of Narathiwat. 368 pp., S. Sombun Press, Bangkok
- Piñeros MA, Kochian LV** (2001) A patch-clamp study on the physiology of aluminum toxicity and aluminum tolerance in maize. Identification and characterization of Al³⁺-induced anion channels. *Plant Physiology* **125**: 292-305
- Piñeros MA, Shaff JE, Manslank HS, Alves VMC, Kochian LV** (2005) Aluminum resistance

- in maize cannot be solely explained by root organic acid exudation. A comparative physiological study. *Plant Physiology* **137**: 231-241
- Reichman SM, Menzies NW, Asher CJ, Mulligan DR** (2004) Seedling responses of four Australian tree species to toxic concentrations of manganese in solution culture. *Plant and Soil* **258**: 341-350
- Rengel Z, Reid RJ** (1997) Uptake of Al across the plasma membrane of plant cells. *Plant and soil* **192**: 31-35
- Rengel Z, Zhang WH** (2003) Role of dynamics of intracellular calcium in aluminium-toxicity syndrome. *New Phytologist* **159**: 295-314
- Ryder M, Gerard F, Evans DE, Hodson MJ** (2003) The use of root growth and modelling data to investigate amelioration of aluminium toxicity by silicon in *Picea abies* seedlings. *Journal of Inorganic Biochemistry* **97**: 52-58
- 三枝正彦 (1994) 酸性土壌におけるアルミニウムの化学. (低 pH 土壌と植物. 日本土壌肥料学会編, 博友社, 東京). 7-42
- Sahrawat KL** (2004) Iron toxicity in wetland rice and the role of other nutrients. *Journal of Plant Nutrition* **27**: 1471-1504
- Sasaki M, Yamamoto Y, Matsumoto H** (1996) Lignin deposition induced by aluminum in wheat (*Triticum aestivum*) roots. *Physiologia Plantarum* **96**: 193-198
- Sasaki T, Yamamoto Y, Ezaki B, Katsuhara M, Ahn SJ, Ryan PR, Delhaize E, Matsumoto H** (2004) A wheat gene encoding an aluminum-activated malate transporter. *The Plant Journal* **37**: 645-653
- Schaedle M, Thornton FC, Raynal DJ, Tepper HB** (1989) Response of tree seedlings to aluminum. *Tree Physiology* **5**: 337-356
- Schaeffer HJ, Walton JD** (1990) Aluminum ions induce oat protoplasts to produce an extracellular (1→3)β-D-glucan. *Plant Physiology* **94**: 13-19
- Schmohl N, Horst WJ** (2000) Cell wall pectin content modulates aluminium sensitivity of *Zea*

- mays* (L.) cells grown in suspension culture. *Plant Cell and Environment* **23**: 735-742
- Schopfer P, Lapierre C, Nolte T** (2001) Light-controlled growth of the maize seedling mesocotyl: Mechanical cell-wall changes in the elongation zone and related changes in lignification. *Physiologia Plantarum* **111**: 83-92
- Schreiner KA, Hoddinott J, Taylor GJ** (1994) Aluminum-induced deposition of (1,3)- β -glucans (callose) in *Triticum aestivum* L. *Plant and Soil* **162**: 273-280
- Shamshuddin J, Auxtero EA** (1991) Soil solution compositions and mineralogy of some active acid sulfate soils in Malaysia as affected by laboratory incubation with lime. *Soil Science* **152**: 365-376
- Shamshuddin J, Muhrizal S, Fauziah I, Husni MHA** (2004) Effects of adding organic materials to an acid sulfate soil on the growth of cocoa (*Theobroma cacao* L.) seedlings. *Science of the Total Environment* **323**: 33-45
- Shen RF, Ma JF, Kyo M, Iwashita T** (2002) Compartmentation of aluminium in leaves of an Al-accumulator, *Fagopyrum esculentum* Moench. *Planta* **215**: 394-398
- Silva IR, Novais RF, Jham GN, Barros NF, Gebrim FO, Nunes FN, Neves JCL, Leite FP** (2004) Responses of eucalypt species to aluminum: the possible involvement of low molecular weight organic acids in the Al tolerance mechanism. *Tree Physiology* **24**: 1267-1277
- Sivaguru M, Horst WJ** (1998) The distal part of the transition zone is the most aluminum-sensitive apical root zone of maize. *Plant Physiology* **116**: 155-163
- Sivaguru M, Fujiwara T, Samaj J, Baluska F, Yang Z, Osawa H, Maeda T, Mori T, Volkmann D, Matsumoto H** (2000) Aluminum-induced 1 \rightarrow 3- β -D-glucan inhibits cell-to-cell trafficking of molecules through plasmodesmata. A new mechanism of aluminum toxicity in plants. *Plant Physiology* **124**: 991-1005.
- Sivaguru M, Yamamoto Y, Rengel Z, Ahn SJ, Matsumoto H** (2005) Early events responsible for aluminum toxicity symptoms in suspension-cultured tobacco cells. *New Phytologist*

165: 99-109

Snowden KC, Gardner RC (1993) 5 genes induced by aluminum in wheat (*Triticum aestivum* L.) roots. *Plant Physiology* **103**: 855-861

Staß A, Horst WJ (1995) Effect of aluminium on membrane properties of soybean (*Glycine max*) cells in suspension culture. *Plant and Soil* **171**: 113-118

Sun D, Dickinson G (1993) Responses to salt stress of 16 *Eucalyptus* species, *Grevillea robusta*, *Lophostemon confertus* and *Pinus caribaea* var. *hondurensis*. *Forest Ecology and Management* **60**: 1-14

Swain T, Hillis WE (1959) The phenolic constituents of *Prunus domestica*. I. The quantitative analysis of phenolic constituents. *Journal of the Science of Food and Agriculture* **10**: 63-68

Tabuchi A, Matsumoto H (2001) Changes in cell-wall properties of wheat (*Triticum aestivum*) roots during aluminum-induced growth inhibition. *Physiologia Plantarum* **112**: 353-358

Tabuchi A, Kikui S, Matsumoto H (2004) Differential effects of aluminium on osmotic potential and sugar accumulation in the root cells of Al-resistant and Al-sensitive wheat. *Physiologia Plantarum* **120**: 106-112

但野利秋, 安藤忠男 (1984) 酸性土壌の作物生育阻害要因とそれらに対する作物の耐性. (酸性土壌とその農業利用. 田中明編, 博友社, 東京). 217-258

Tahara K, Norisada M, Tange T, Yagi H, Kojima K (2005) Ectomycorrhizal association enhances Al tolerance by inducing citrate secretion in *Pinus densiflora*. *Soil Science and Plant Nutrition* (in press)

Takeda K, Kubota R, Yagioka C (1985) Copigments in the blueing of sepal color of *Hydrangea macrophylla*. *Phytochemistry* **24**: 1207-1210

高井康雄 (1998) 熱帯泥炭湿地林生態系の特性と荒廃地の修復. 106 pp., 東京農業大学国際交流センター, 東京

Taylor GJ, McDonald-Stephens JL, Hunter DB, Bertsch PM, Elmore D, Rengel Z, Reid

- RJ** (2000) Direct measurement of aluminum uptake and distribution in single cells of *Chara corallina*. *Plant Physiology* **123**: 987-996
- Tesfaye M, Temple SJ, Allan DL, Vance CP, Samac DA** (2001) Overexpression of malate dehydrogenase in transgenic alfalfa enhances organic acid synthesis and confers tolerance to aluminum. *Plant Physiology* **127**: 1836-1844
- Tice KR, Parker DR, Demason DA** (1992) Operationally defined apoplastic and symplastic aluminum fractions in root-tips of aluminum-intoxicated wheat. *Plant Physiology* **100**: 309-318
- Toda T, Koyama H, Hori T, Hara T** (1999) Aluminum tolerance of *Arabidopsis thaliana* under hydroponic and soil culture conditions. *Soil Science and Plant Nutrition* **45**: 419-425
- Vance CP, Kirk TK, Sherwood RT** (1980) Lignification as a mechanism of disease resistance. *Annual Review of Phytopathology* **18**: 259-288
- Velikova V, Yordanov I, Edreva A** (2000) Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: protective role of exogenous polyamines. *Plant Science* **151**: 59-66
- Wagatsuma T, Akiba R** (1989) Low surface negativity of root protoplasts from aluminum-tolerant plant species. *Soil Science and Plant Nutrition* **35**: 443-452
- Watanabe T, Osaki M** (2001) Influence of aluminum and phosphorus on growth and xylem sap composition in *Melastoma malabathricum* L. *Plant and Soil* **237**: 63-70.
- Watanabe T, Osaki M, Tadano T** (1998a) Effects of nitrogen source and aluminum on growth of tropical tree seedlings adapted to low pH soils. *Soil Science and Plant Nutrition* **44**: 655-666
- Watanabe T, Osaki M, Yoshihara T, Tadano T** (1998b) Distribution and chemical speciation of aluminum in the Al accumulator plant, *Melastoma malabathricum* L. *Plant and Soil* **201**: 165-173
- Weiss M, Mikolajewski S, Peipp H, Schmitt U, Schmidt J, Wray V, Strack D** (1997)

Tissue-specific and development-dependent accumulation of phenylpropanoids in larch mycorrhizas. *Plant Physiology* **114**: 15-27

Wenzl P, Patino GM, Chaves AL, Mayer JE, Rao IM (2001) The high level of aluminum resistance in signalgrass is not associated with known mechanisms of external aluminum detoxification in root apices. *Plant Physiology* **125**: 1473-1484

Wenzl P, Chaves AL, Patino GM, Mayer JE, Rao IM (2002) Aluminum stress stimulates the accumulation of organic acids in root apices of *Brachiaria species*. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* **165**: 582-588

Wissemeier AH, Horst WJ (1995) Effect of calcium supply on aluminum-induced callose formation, its distribution and persistence in roots of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). *Journal of Plant Physiology* **145**: 470-476

Wissemeier AH, Klotz F, Horst WJ (1987) Aluminum induced callose synthesis in roots of soybean (*Glycine max* L.). *Journal of Plant Physiology* **129**: 487-492

Wissemeier AH, Dienes A, Hergenroder A, Horst WJ, Mixwagner G (1992) Callose formation as parameter for assessing genotypic plant tolerance of aluminum and manganese. *Plant and Soil* **146**: 67-75

山本良一 (1999) 植物細胞の生長. 211 pp., 培風館, 東京

Yamamoto Y, Kobayashi Y, Matsumoto H (2001) Lipid peroxidation is an early symptom triggered by aluminum, but not the primary cause of elongation inhibition in pea roots. *Plant Physiology* **125**: 199-208

Yamamoto Y, Kobayashi Y, Devi SR, Rikiishi S, Matsumoto H (2002) Aluminum toxicity is associated with mitochondrial dysfunction and the production of reactive oxygen species in plant cells. *Plant Physiology* **128**: 63-72

Yamamoto Y, Kobayashi Y, Devi SR, Rikiishi S, Matsumoto H (2003) Oxidative stress triggered by aluminum in plant roots. *Plant and Soil* **255**: 239-243

山ノ下卓 (2001) *Melaleuca cajuputi*の熱帯泥炭湿地環境への適応. 東京大学博士(農学)

- 山ノ下卓, 益守眞也 (2001) カユプテの湛水耐性. 根の研究 10: 51-57
- Yamanoshita T, Nuyim T, Masumori M, Tange T, Kojima K, Yagi H, Sasaki S (2001)**
Growth response of *Melaleuca cajuputi* to flooding in a tropical peat swamp. *Journal of Forest Research* 6: 217-219
- Yamanoshita T, Masumori M, Yagi H, Kojima K (2005)** Effect of flooding on down stream of glycolysis and fermentation in roots of *Melaleuca cajuputi* seedlings. *Journal of Forest Research* (in press)
- 吉田稔 (1984) 土壤酸性の土壤化学的解析. (酸性土壤とその農業利用. 田中明編, 博友社, 東京). 143-168
- Zhang GC, Hoddinott J, Taylor GJ (1994)** Characterization of 1,3-β-D-glucan (callose) synthesis in roots of *Triticum aestivum* in response to aluminum toxicity. *Journal of Plant Physiology* 144: 229-234
- Zhang WH, Ryan PR, Tyerman SD (2001)** Malate-permeable channels and cation channels activated by aluminum in the apical cells of wheat roots. *Plant Physiology* 125: 1459-1472
- Zheng SJ, Ma JF, Matsumoto H (1998)** High aluminium resistance in buckwheat: I. Al-induced specific secretion of oxalic acid from root tips. *Plant Physiology* 117: 745-751
- Zheng SJ, Lin XY, Yang JL, Liu Q, Tang CX (2004)** The kinetics of aluminum adsorption and desorption by root cell walls of an aluminum resistant wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivar. *Plant and Soil* 261: 85-90