

解 説

Agrochemistry and Biology Series

寒冷地球圏の生物活性

匂坂勝之助

北海道大学低温科学研究所

(平成2年5月20日受理)

Activity of Inhabitants in the Cold Biospheres

Shonosuke SAGISAKA

The Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, Kita-ku, Sapporo 060, Japan

生物の環境適応能力

生物は水と必要栄養条件を与えられれば地球上のあらゆる地域で生息することができる。地球の表面を覆っている環境条件は多彩であるが、温度範囲は南極ソ連基地で記録した -89.2°C (1983年7月21日) やシベリア (ベルホヤンスク: 北緯 67°) の -69°C の最低気温から高温度の温泉 (80°C) の間におさまっている。地球誕生のときに太陽から“ちょうどよい距離”の軌道に乗った地球は水溶媒が成立し生命が存在できる具合のよい温度条件を与えられたので太陽系の中で幸運な惑星と呼ばれている。地球よりもわずかに太陽から遠い火星は、平均温度が -41°C であり、またこの地球から太陽よりの軌道の金星は温度が高く水は存在しないので水を溶媒とする生物系は成立しない。

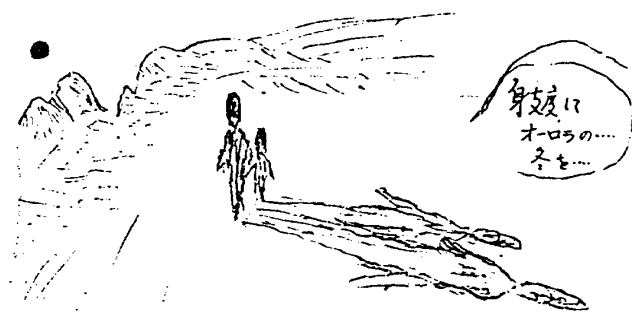
また、もし地球の質量がもっと小さかったら酸素や水の分子を地球にひきつけておくことができないので、表面積の70%が水で覆われている美しい“水球”は存在しなかった。このように、豊かな水が常に存在していて、そして地球の公転と海洋の影響によって定まった環境温度にそれぞれ好んで生息する生物群が地域に特有な生活を営んでいる。たとえば、北極圏のツンドラ地帯¹⁾ (例; ソ連邦, タイミール, 最低気温 -35°C , 最高気温 $+29^{\circ}\text{C}$) の植物や動物, 南極海に生息する魚類, あるいは高山の植物群はそれぞれの環境を好んでいて、人間の好む温度環境は生息不適地である。また、熱帯あるいは亜熱帯原産の作物は異常気象下で気温が 10°C 付近に下っただけで機能障害を示し、 5°C 付近にさらされると落葉して枯死する。

形態の適応

寒冷圏に生育している植物はライフサイクルの一時期に必ず氷点下の環境におかれる。植物によって異なるが $-40 \sim -70^{\circ}\text{C}$ まで生存が可能なものが多く、また低温度に曝されることによって休眠から醒めて翌春、再び正常な生長が始まる。この環境下では凍結乾燥あるいは脱水に対する耐性が植物の生存のために大切な能力で、形態的適応がみられる。

樹木は伸長生長と肥大を活発に行なったのちに、生長がとまって生長点に頂芽 (冬芽) ができる。冬芽の中の茎頂の分裂組織は細胞分裂や伸長の活動を休止した状態で冬をすごす。冬芽は茶褐色の鱗片や密な綿毛のある苞に覆われているもの、あるいはポプラやマツ類のように鱗片の表面がさらに樹脂によって覆われているものもある。高緯度の寒冷地に生育しているものほど冬芽は小さくて、これを包んで保護している鱗片の数が多く脱水に耐える能力がある。細胞は凍結によって内部に氷晶ができると必ず死ぬので、器官が凍結する際に生存上大切な組織から脱水がすすんで細胞内液が濃厚となり、その結果、過冷却の状態を保つようになっている。脱水された水は器官内の氷晶のできやすい場所へ移動し、融解するとともにもどる。冬芽は鱗片等で遮光された状態になっていて、600 nm 以下の光が透過できるのは最大量 0.01% (ブナの冬芽) である。

冬芽にかぎらず、生育時の葉などの形態も温帯の平地で生育している植物と異なっている。北極圏や高山に生育している植物は、葉が厚くて堅く、針状で茎に密着した形状を示すものが多く、好冷性 (好低温) 植物と呼ば



れている。これらの植物は強い耐乾燥性を有する¹⁾。高山植物のなかでもイワヒゲヤツガザクラは、気孔は外界に直接開いていないで、葉の両端の“へり”が葉の裏面を包むようにすっかり巻きこんでできた空間の緩衝帯に、通じている²⁾。この巻きこんだ葉には毛が密生していて複雑な構造をもっている。このような植物を湿度の高い平地に移すと葉の内部が“むれる”ので栽培はむづかしい。

植物体温を高める機能と形態 —アスピリンは発熱開始のシグナル—

早春、気温がまだ低い時期にザゼンソウ（だるまそう）は肉穂花序を地上に出す。この花軸のミトコンドリアは青酸非感受性呼吸系による熱生成をしていて、さらに卵形で暗紫色の仏炎苞は肉穂花軸を包むように配置されているので、花序内は気温よりも約20度高い温度に保たれている³⁾。この呼吸系による発熱を利用してアミン類やスカトールを気化させて昆虫を誘引し受粉を容易にしている虫媒花が多い。

植物によって活性に大きな違いがあるが、すべての植物のミトコンドリアはこの活性をもっている。ことに根ではこの活性が高く、オオバコでは根の呼吸の50%がこの系によって行なわれているといわれている。しかしながら、越冬中の樹木の温度は外囲温度の変動にともなうて変わる。この点は、体温調節を行なわないで、外界の温度変動に従っている変温動物（poikilothermic animal）と同様である。

開花のときに青酸非感受性呼吸系で熱を発生させるトリガー物質はサリチル酸であることがわかった⁴⁾。アスピリンも有効（およそ半分の効果）である。植物体内のサリチル酸濃度は開花開始時間に合わせて100倍くらいに高まり（1 $\mu\text{g/g}$ 生），周期的な発熱に対応して濃度の高まることも明らかになった。これまで、サリチル酸は開花の促進などの生理活性をもつことが知られていたが、このようにミトコンドリアの青酸非感受性呼吸系を調節していることもわかった。

低温環境と細胞成分

1. 糖 類

寒冷圏に生息している昆虫のなかで、凍結しない場所に逃げることはできないものは、次のような方法で凍結死を免れている。①過冷却ができるように変わる。②消化管の内容物は氷晶核をもっているのをこれを空にする。③不凍液としてポリオールを作る。④体液の水分量を細胞外凍結で減らす。一般に細胞の外側に氷ができて細胞は死なない（細胞外凍結）から、細胞の外側に氷晶の形成をうながして細胞の脱水を行なう仕組みがある⁵⁾。細胞外凍結を促進する物質は蛋白質様のもので夏季の昆虫には存在しない。それで夏季の昆虫を冷却すると細胞は過冷却の状態を経たのち、細胞の内部に氷晶の形成がおこって（細胞内凍結）死ぬ。細胞外凍結を促進する物質が存在すると、比較的高い温度（ $-5^{\circ}\text{C} \sim -10^{\circ}\text{C}$ ）で氷ができれば、徐々に脱水がすすむので細胞内液はしだいに濃厚になる。しかし、すべての細胞成分について水との平衡が保たれていて細胞は正常な状態を維持できる。越冬中の昆虫では、凍結しにくい水成分（結合水と水和水）の比率が凍結しやすい水成分よりも増加するが、この大部分はポリオールの増加によるものである。

秋になると $+5^{\circ}\text{C}$ くらいまでの低温度で昆虫体内にグリセロールが蓄積してきて0.5 M から3 M の濃度になる。これは phosphorylase の活性がこの低温度領域で高まることによるもので図1Aの反応系を経て主としてグリセロールを生成する。このとき三炭糖リン酸エステルのTCA回路に向かう流れも抑えられるが、この機構はわかっていない。さらに温度が下がって -8°C くらいになると、phosphofructokinase の活性が低下して Q_{10} が3.6となり、グリセロールの生成がとまりソルビトールの蓄積が始まる。このほか、マニトール、エリスリトール、スライトール、トレハロースなども蓄積してくる。これらはすべてグリコーゲンから由来する（図1B）。

初冬、霜柱の立つ頃に秋まき小麦や禾本科の牧草中のフラクタンが最大量に達する。秋まき小麦では10数個のフラクトースからなる重合体が主体で、積雪下での消費量は品種によって異なり、茎1g（生）につき1日1.3から10 μmol の六炭糖を消費している。消費量の少ない品種は生育に不適当な温度では物質代謝を最低水準に抑える機能を発揮しているもので、このような無駄な代謝

*1 反応の“温度係数”；温度差が 10°C ある条件下での速度の比。

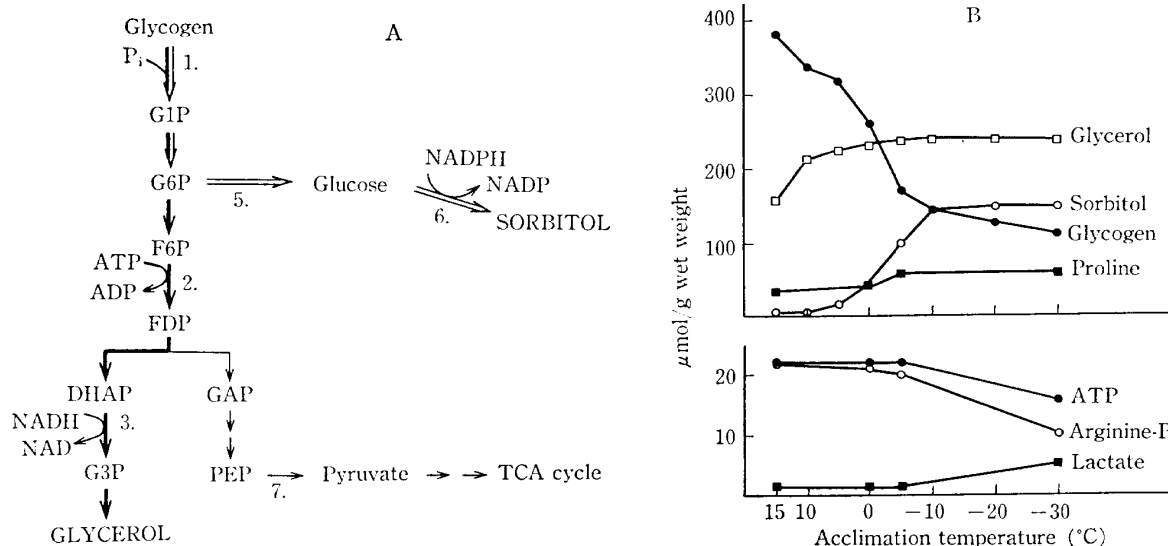


図 1 低温と昆虫の糖代謝

A: グリセロールとソルビトールの合成経路。→印: 5°C より高い温度。⇌印: 5°C より低い温度。
 B: 温度とポリオールなどの濃度変化。

を抑制する機能の研究は今後の課題である。

樹木では、秋に皮層部や材部のアミロプラストにでんぷん粒がいったんたまり、気温が 0°C 付近に下るとでんぷん粒が消失して大部分がショ糖に変わる。生長期におよそ 80% を占めていた水分は 50% に下がり、0.3 M のショ糖が不凍剤および浸透圧調整剤として存在する状態で冬をすごし、新梢の生長の始まる前にショ糖は再びでんぷん粒になって徐々に利用される。低温下ででんぷんがショ糖に変わる機構はまだはっきりわかっていない。

2. アミノ酸

越冬期の植物に蓄積される遊離アミノ酸は生長期と異なってアルギニンとプロリンを主要成分とする植物が多い^{6,7)}。蓄積量は 0.1 M に達するものもあって、単独あるいは対イオンとの組合せで、ショ糖とともに、不凍剤となっている。地中で越冬しているアスパラガスの冬芽と春に収穫するアスパラガスのシュートに含まれているのはプロリンが主で、アスパラギンが蓄積してくるのは食用の時期をすぎたからである。秋まきコムギなどでは積雪下でアンモニアがアミノ酸合成に利用されている。

生長期でも異常低温に見舞われると、作物の生育が一時的に停止してピルビン酸等の主要なケト酸に対応するアミノ酸—アラニン、グルタミン酸等—が蓄積してくる。燕麦のように比較的高温度に弱い作物は 30°C くらいの気温のもとでアラニンの蓄積がみられる。このように生長が一時的に停止する場合に、代謝回路内に著量の間中間代謝物が蓄積しないように、プロリンプール（あるいは

アラニンプール等）のような代謝上無害な有機化合物として代謝産物をためる機能が植物に存在する。生長が再開されるとプロリンはケトグルタル酸等を経て効果的に蓄積物として使われる。加えられたストレスを克服するために、植物が積極的にプロリン等を合成しているという考え方を支持する実験結果はない。実際、低温ストレスに弱いタバコの品種が、強いものに比べて多量にプロリンを蓄積する等の知見が多い。

3. 脂肪酸

1931 年ごろ、ヒマラヤの植物に含まれている油が生育地の標高差によって、粘度やヨード価の異なることが示され、環境温度と植物に含まれる油の不飽和度との直接の関係が明らかにされた。微生物でも生育温度により脂肪酸の性質の変わることがこのころから知られている。

このような低温度環境で不飽和脂肪酸の増加する機構の解析が進んだのは 1970 年ころからである。脂胞酸の不飽和化のほかに、短鎖化や長鎖化の反応が進んで生体膜系の重要な役割であるトランスポート機能に影響をおよぼす。最初、*Bacillus megaterium* で研究された結果では、低温度になると酵素の誘導的合成がおこって、生成した desaturase が細胞膜の既存の脂胞酸を不飽和化することが示された⁸⁾。脂胞酸の鎖長を変える調節機構が *Micrococcus cryophilus* で知られている⁹⁾。この菌では oleic acid が減少して palmitoleic acid が増加する場合には、中間的に C_{14} 脂肪酸を経て変化がおこる。この菌の膜では、リン脂質の 1 位 (sn-1) が長鎖 (oleic acid)

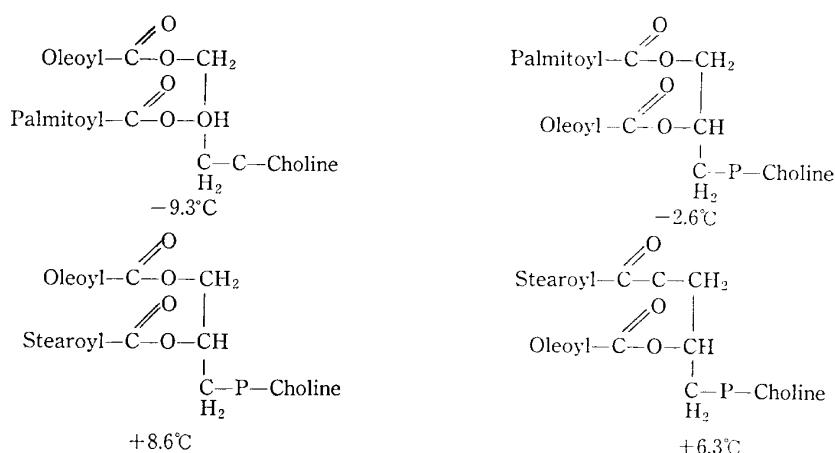


図2 リン脂質中の脂肪酸の組合せによる相転移点のちがい (phosphatidylcholine の場合)。

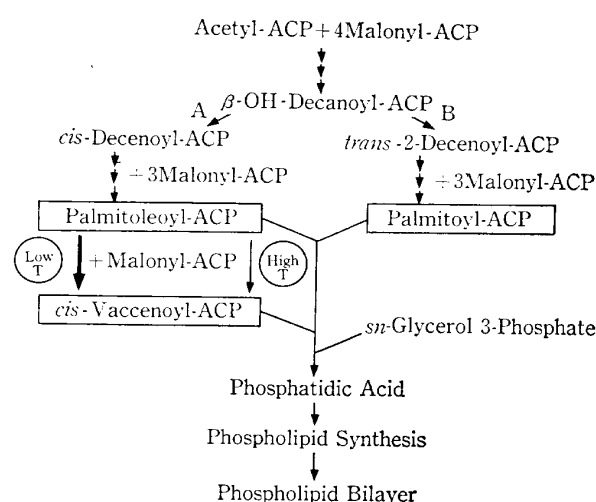


図3 低温度による *cis*-Vaccenic acid 合成促進 (本文参照)。

低温下で *cis*-Vaccenic acid の合成量が増加するので (A 側の経路), B 側の経路で合成される palmitic acid よりもリン脂質中に多くとりこまれる。

で2位 (sn-2) が短鎖の脂肪酸からなっている。リン脂質の相転移温度は、1位が長鎖、2位が短鎖の組合せのほうが低いことが知られている¹⁰⁾(図2)。 *Escherichia coli* では低温下で不飽和脂肪酸の合成を行なうときに、既存の脂肪酸の不飽和化の経路を通らない¹¹⁾。構成酵素として存在する脂肪酸合成系の β-ketoacyl ACP*₂ 合成酵素 I と II の2種のうち後者の II が低温下で酵素-基質複合体の生成速度 (律速段階) が高いので *cis*-vaccenoyl ACP の合成が促進される (図3)。この機構によって、低温下で *cis*-vaccenic acid の合成量が増加して palmitic acid よりもリン脂質中に多くとりこまれる。

*₂ acyl carrier protein.

多くのグラム陰性菌は cyclopropane 環をもつ脂肪酸をもっている。これはリン脂質の不飽和脂肪酸のメチル化によって生成し、細胞膜中に含まれる量は培養温度によって影響される。

高等植物には、既存の脂肪酸の不飽和化反応系のあることが無細胞抽出系で明らかにされている。酢酸から高級脂肪酸を合成する活性の高い細胞画分は oil droplet であるが、環境温度の低下に対応して作動している反応系は明らかになっていない。ワックスやキチンは植物葉面に存在していて耐乾燥性に大きく寄与しているが、低温環境でこれらの合成活性がどのように変化するかについてはまったく知られていない。生育適温よりもずっと高い温度に曝すと合成活性が激減する。

4. 生体膜脂質の相転移

生体膜はリン脂質-水系のラメラ構造をもっていて、結晶状態と液晶状態をとりうる (ラメラ構造については図4A, B, Cを参照)。結晶状態 (あるいはゲル状態と呼ぶ) とは、ラメラ構造のリン脂質の脂肪酸鎖が結晶状態 (固体) であることを意味している。これに対して液晶状態ではラメラ構造内で液体に近い状態をとっている。この二つの状態 (phase, 相) の間の転移は温度変化によっておこり、膜成分の粘度が低下すると液晶→結晶状態への転移温度が低下する。この場合、膜成分の一つ (たとえば phosphatidylcholine) についてみると、脂肪酸の不飽和化 (と短鎖化) が進むに伴って相転移温度は明瞭に低温度側に移るが¹⁰⁾、生体膜は数種類のリン脂質と数多くの蛋白質からできているので、相転移は明瞭な温度ピークを与えないで広い温度範囲にわたってみられる。植物、微生物などで生育適温よりもずっと低い温度で生育できるものは、生体膜の流動性を一定に保つ機能 (homeoviscous adaptation) があるとされている。生体

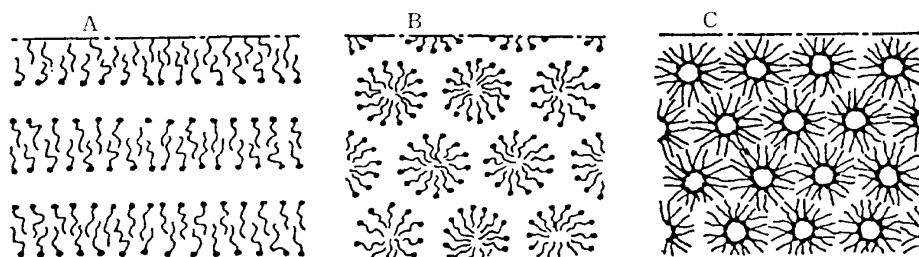


図 4 含水リポドの液晶

A, Lamellar phase; B, Hexagonal type I phase; C, Hexagonal type II phase. A が通常の生体膜。

膜の相転移点は低温感受性植物では 10°C 付近（温血動物では 23°C 付近）にある。

環境が低温になり生体膜が結晶状態をとる雰囲気になると、ゲル化の傾向の強い膜成分が集まって小さな粒の塊の集合体を形成するようになる。この状態は、生体膜内に機能的に位置していた成分の偏在化を示している。この状態は、生体膜内に機能的に位置していた成分の偏在化を示している。この状態は、生体膜内に機能的に位置していた成分の偏在化を示している。

5. 低（冷）温障害

凍結以前の温度でも障害をおこす植物が多数あって、原因は膜系の半透性機能の喪失によるものと思われる。たとえば、ペゴニアは非常に短時間（1～2分間）、 -5°C におくだけで葉が枯れるし、トウモロコシは 0.3°C 、1 日で障害が現われてくる。

細胞膜系は、温度を下げると数分間内にその温度に対応した“相”に到達し、このとき、低温感受性植物では前記のように正常な膜系では観察することのできない異常な粒子集合像が出現してくる場合がある。この電顕像は、膜系が局部的に半透膜性を失って細胞成分の漏出がおこっていることを想像させる。また、低温感受性植物由来のミトコンドリアなどでは低温になると反応の活性化エネルギーが急激に高まるので、これを感受性の主因と考えている論文もある。

一方、細胞膜の相転移温度が $+16^{\circ}\text{C}$ くらいである *E. coli* をそれ以下の温度に長時間保っても死ぬことはないし、トウモロコシ等の場合のように、障害発生に要する時間（1 日以上が多い）と相転移の完了する時間（数分間）に大きな違いがみられる。実際、著しい低温感受性を示すカボチャの膜系の微細構造のなかに、障害発生を説明できるような異常な分離集合像を見いだせなかった結果もある。

このように、低温障害の発生と“相転移”とは状況証拠として一致しないだけでなく、微細構造の検討結果とも合わない。膜系内の分子集団の再配置が、温度の上昇に伴って可逆的かつ速かにもとの良い状態に復する可能性をこれまでは軽視していた。また、低温環境におかれ

ている間に感受性植物の細胞機能が徐々に悪くなっていく機構を重視する必要がある。最近、低温感受性植物の液胞の機能が低温で劣化し、このためにおきる細胞内 pH 調節の失調が障害の主因であると主張する論文が現れた。この場合は液胞膜の蛋白質成分が温度感受性ということである。

代謝活性の調節

低温環境下で生息している生物は、恒温動物と異なった仕組で反応速度を高めて代謝の補償をしている。代謝活性の調整は酵素活性を高めることによって可能であるが、これは高等植物で越冬の順化期にみられる代謝補償の機構である。温帯に生息している魚類は季節に適応した代謝補償を行なっていて、現在までの解析結果では温度の変動に対応して K_m^{*3} 値の異なるアイソザイムがそれぞれの条件下で主動的な役割をになうことによって代謝活性の調整を行なっているといわれている。次のような酵素も知られている。タラバガニのピルビン酸キナーゼは同じ酵素が温度変化に対応して異なった立体構造をとり、それぞれ K_m 等の酵素化学的性質も異なっていて図 5A のような反応速度の変化を示す。この酵素は低温域では図 5B-a のようなミカエリス-メンテン型の反応曲線を与える立体構造が主であるが、温度が高くなると図 5-b のような活性調節を受けているシグモイド曲線を与える成分が増えてくる。したがって、ある温度域では、図 5A のように反応速度が 2 段になるような曲線が与えられる^{12,13)}。

低温下で発現される蛋白質と細胞小器官の変化

ライフサイクルのある時期に発現されるようにプログラムされている遺伝情報のほかにストレスによって発現してくる蛋白質がある。高等植物でもストレス効果を示すのは低温のほかに高温、乾燥や切り傷などがあ

*3 最大速度の 1/2 の速度を与える基質濃度。

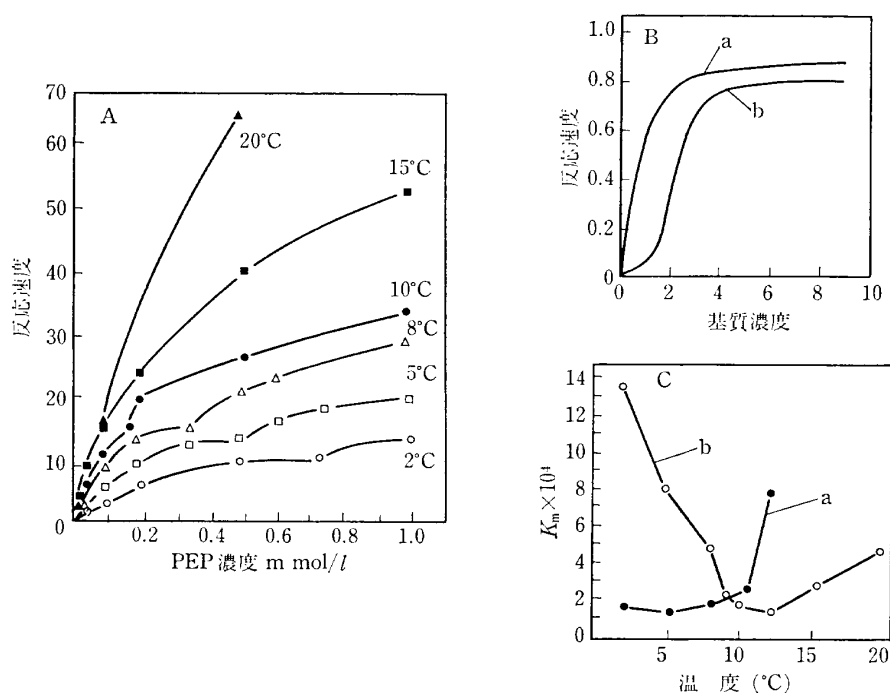


図 5 タラバガニのピルビン酸キナーゼの反応

A: ホスホエノールピルビン酸濃度と反応速度の関係. B: ミカエリス-メンテン型の反応 (a) と活性調節を受けている反応 (b) (図 5B は図 5A の曲線と温度の関係を説明するために筆者がつけ足したもの), C: 低温下のタラバガニ (a) とより高温下のタラバガニ (b).

る^{14,15)}. ストレスによって蛋白質が合成される第1段階は, “inducer” の蓄積と mRNA の合成開始であるが, このストレスに対応する “inducer” についてはまったく知られていない. 秋に, まだ越冬能力の十分でないリンゴの枝などは霜に見舞われると顕著な酵素活性の上昇が始まる. ホウレン草を 5°C に保つと -4°C から -10°C まで耐凍性が高まり, この処理期間に誘導的に合成される蛋白質がある. この蛋白質に耐凍性増加の機能のあることを期待している研究や秋まき小麦の耐寒性と積雪下で合成される蛋白質の生理的機能の研究が進められている.

北方圏に生育している高等植物は秋に休眠に入るが, この初期段階では蛋白質の合成と細胞小器官の形成を行なっていて, その後, 低温度に曝されて休眠から醒め, 札幌付近では1月下旬ごろから生長を再開する準備を始めている. 2月始め, 札幌の最低気温は平均 -9°C くらいに下り, 最高気温も氷点下となる真冬日が多い. この時期にポプラやリンゴの冬芽では, 秋に小型化した液胞の融合が始まり, このあと徐々に大型になる. ミトコンドリアの形成も始まり, 細胞内の蛋白質合成器官の発達も活発になって, 生長が始まるとミトコンドリア等の活発な増殖は生長点と肥大組織にうつる.

秋まき小麦は3月になると積雪下でプラスチド形成が

始まるが, これは時期的に決まっていますプログラムされた情報発現の一つである.

氷晶核と微生物

ごく最近, 昆虫の餌の植物に付着している氷核活性細菌が昆虫の消化管のなかでも生息していて, 環境温度が下ると氷晶核顆粒を菌体表面に放出するために, 通常は昆虫の凍結がみられない 0°C 付近の氷点下環境で凍結死のおこることが明らかになった¹⁶⁾. 越冬期に害虫を駆除する方法として研究の進展が期待されている.

もともと氷晶核については, 霜害や人工降雨の研究との関係が強いのであるが, 作物の葉面に存在している微生物のなかに水の過冷却を破る物質を生成する菌群の存在することが1971年ごろに明らかにされた¹⁷⁾. その後, 多くの報告があるが1985年ごろまでのものは細菌の同定関連以外については間違いが多い. 氷核活性細菌の1種類である *Erwinia herbicola* は, 培養液の温度を 15°C に下げると菌体表面に 0.22 μm の孔径を通過する顆粒が出現する¹⁸⁾. これが水の過冷却を破る菌体成分であって, 精製も行なわれて, この遺伝子の発現が *E. coli* で行なわれている. なお, この氷晶核顆粒があると -3°C くらいで水の凍結が始まる. よく知られている沃化銀は -8°C 以下で氷晶核の効果を示す.

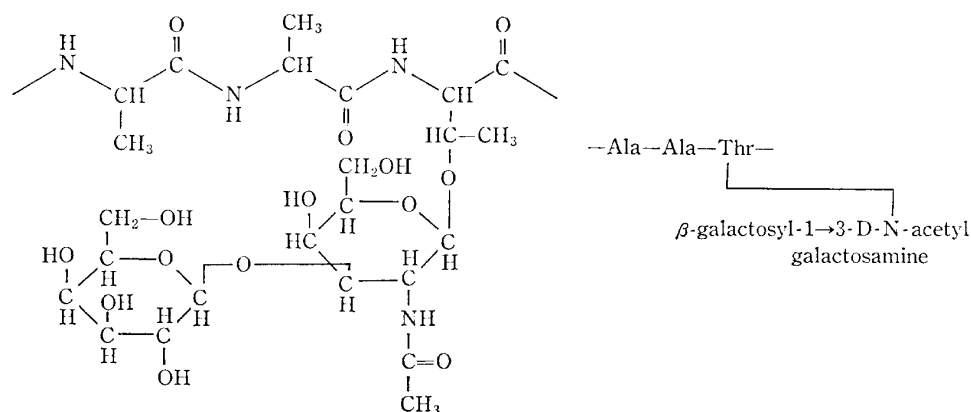


図 6 Antifreeze protein の主要な反復単位

魚の不凍性糖蛋白質

南極海（海水温度 $-1.87 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$ ）に生息している魚の体液の氷点は -2°C である。体液から不凍性糖蛋白質を除いた残りのイオンなどの低分子物質だけでは -1.5°C くらいが氷点とされているので、この糖蛋白質は約 0.5°C の氷点降下作用を示している。鮭の体液は約 0.01°C の氷点降下作用を示すだけであるから蛋白質の性質がよくわかる。この蛋白質がなければ魚は凍るので生息できない。この糖蛋白質は、氷晶成長の抑制作用も有している。電気泳動で8種類に分かれ、図6に示す単位の反復が構造の主要部分である¹⁹⁾。研究に用いた南極の魚はボウズハゲギス（体長 25~28 cm）とライギョ（体長 1.2~1.8 m）で、不凍性糖蛋白質は北洋のホッキョクダラ、北海道（オホーツク海）のコマイ（氷下魚と書く一北アラスカのサフランタラと同一種）にも存在する。

お わ り に

生物活動を支えている代謝系は、“寛容度の広い”反応系群に加えて代替機構のない“寛容度の狭い”反応系群をもっている場合が多い。後者は、ややもすると命取りの原因になるので、この弱点を庇う環境が必要で、さらに他の生物との関係が生息上有利である場合、あるいはおのおのの生物の酵素の示す温度特性にもとづいて好みに合った地域に生息している。一方、彼らの生活にも“節目”があって、生活環の一時期に活動の重点を堅固な細胞や組織の構築に移し、代謝上安定化する。寒冷地球圏のあらゆる温度環境にそれぞれ好んで生息する多様な生物は、その地域の環境の特質を生かして独自の活動を展開しているのである。

引用文献

- 1) Yu. I. Chernov: "The Living Tundra," Cambridge University Press, London, 1985
- 2) 原 襄: 植物の形態, 裳華房, 1972
- 3) J. M. Diamond: *Nature* **339**, 258 (1985)
- 4) I. Raskin, I. M. Turner & W. R. Melander: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **86**, 2214 (1989)
- 5) K. E. Zachariassen: *Physiol. Rev.* **65**, 799 (1985)
- 6) S. Sagisaka & T. Araki: *Plant Cell Physiol.* **24**, 479 (1983)
- 7) S. Sagisaka: *Plant Cell Physiol.* **28**, 171 (1987)
- 8) A. J. Fulco: *Biochim. Biophys. Acta* **296**, 287 (1973)
- 9) S. P. Sandercock & N. J. Russell: *Biochem. J.* **188**, 585 (1980)
- 10) P. J. Davis, B. D. Fleming, K. P. Coolbear & K. M. W. Keough: *Biochemistry* **20**, 3633 (1981)
- 11) D. de Mendoza, J. L. Garwir & J. L. Cronan: *J. Bacteriol.* **151**, 1608 (1982)
- 12) A. Levitzki & D. E. Koshland, Jr.: "Metabolic Regulation and Enzyme Action," ed. by A. Sols & S. Grisolia, Academic Press, London and New York, pp. 263-270, 1970
- 13) G. N. Somero: *Biochem. J.* **114**, 237 (1969)
- 14) J. J. Heikkila, J. E. T. Papp, G. A. Schultz & J. D. Bewley: *Plant Physiol.* **76**, 270 (1984)
- 15) C. L. Guy & D. Haskell: *Plant Physiol.* **84**, 872 (1987)
- 16) 金子順一・喜多孝一・丹野皓三: 応動昆 **133**, 82 (1989)
- 17) R. C. Schnell & G. Vali: *Nature* **236**, 163 (1972)
- 18) P. Phelps, T. H. Giddings, M. Prochoda & R. Fall: *J. Bacteriol.* **167**, 496 (1986)
- 19) C. A. Knight, A. L. De Vries & L. D. Oolman: *Nature* **308**, 295 (1984)