

## Structural Changes in Plant Cells Induced by Salinity Stress

Hiroshi Miyake (Graduate School of Bioagricultural sciences,  
Nagoya University)

### はじめに

植物に塩分負荷などの環境ストレスを与えると、細胞内の微細構造に様々な変化が現れる。これらの変化のうちのあるものは、ストレスによって直接引き起こされたものであるが、二次的に引き起こされた変化である場合も多い。さらに細胞が壊死した場合には、細胞微細構造は完全に破壊され、環境ストレスの作用を明らかにすることはできない。また長期間におよぶ弱いストレスによって引き起こされた細胞微細構造変化は、しばしば細胞の老化過程に類似しており、環境ストレスの作用は老化の促進であると解釈されることが多い(三宅 1994)。多くの環境ストレスが植物の老化を促進することは事実であるが、それらが老化促進を引き起こす機構についてはほとんど明らかにされていない。

これまでに、塩分負荷によって引き起こされる細胞微細構造変化に関する研究は多数報告されているが、結果は必ずしも一致しない。植物の塩分負荷応答反応を細胞微細構造変化について調べる場合、その目的は塩分負荷の作用機構および植物の適応反応を解明するための基礎知見を得ることである。当研究室ではこの目的のため、イネ幼植物(品種日本晴)を用いて細胞に現れる初期の微細構造変化、および組織構造変化について研究を行っているのでその結果を報告する。なお実験系を単純にするために、塩分の処理には栄養塩類を含まない寒天培地、あるいは水耕を用いている。

### 1. イネ幼植物の生長に及ぼす NaCl の影響(図 1, 2)

寒天培地では 0.3%以上の NaCl で伸長生長の抑制が認められ、1%以上では著しく抑制された。ところが水耕では NaCl の作用はより強く、0.06%以上で伸長抑制が認められ、0.1%以上で根の伸長はほぼ完全に抑制された。一方 0.01%では伸長促進作用が認められたが、これは無処理区における低浸透圧、あるいは低イオン強度の影響と考えられる。いずれの培地においても、シュートよりも根に対する伸長抑制作用が顕著であった。またポット栽培の場合、NaCl の作用は寒天培地と同程度であった。なお、水溶液に種子を浸漬して発芽率に対する影響を調べた場合、NaCl の影響は寒天培地における幼植物の生長に対する影響よりもさらに小さかった。以上の結果より、寒天培地において根の伸長を約 50%抑制する 0.3%と、著しく抑制する 1%の NaCl を処理して、根端の細胞微細構造変化を調べ、水耕において根の伸長をほぼ完全に抑制し、地上部にも著しい抑制作用を示す 0.3%の NaCl を処理して葉の微細構造変化を調べた。

### 2. 根端の組織、細胞微細構造に及ぼす NaCl の影響

寒天培地に播種後 7 日目のものについて、培地中の NaCl が最初に影響を及ぼす部位と

考えられる根端の長さ 1mm 以内の部位を観察した。0.3%の NaCl 処理では、無処理区とほとんど違いは認められなかったが、1%の NaCl 処理では根冠細胞が著しく肥大し、また液胞化していた(図 3)。さらに表皮や皮層の表層付近の細胞も肥大、液胞化していた。しかし中心柱の細胞には顕著な影響は認められなかった。

無処理区の根冠中央部の細胞を電子顕微鏡で観察すると、デンプンを蓄積したアミロプラストが多数観察された(図 4)。また細胞壁に沿ってよく発達した小胞体が観察された。小胞体の一部が膨潤して、液胞が形成される過程が観察された。またゴルジ体も多数観察された。1%の NaCl を処理したものでは液胞化が進んでいたが、無処理区と同様に小胞体が膨潤して液胞が形成される過程が観察された(図 5, 矢印)。また無処理区では細胞壁に沿って整然と配列してした小胞体が断片化する傾向が認められた。しかしアミロプラスト、ミトコンドリア、ゴルジ体には顕著な構造変化はみられなかった。根冠の周縁部の細胞では、無処理区のものではアミロプラストはみられず、シスターネの膨潤したゴルジ体とゴルジ体由来の分泌小胞が多数観察された(図 6)。これらはムシゲルの分泌に関与していると考えられる(飯島 1998)。ところが 1%の NaCl を処理したものでは細胞が著しく液胞化しており、ゴルジ体のシスターネの膨潤や分泌小胞がみられず、ムシゲルの分泌が阻害さ

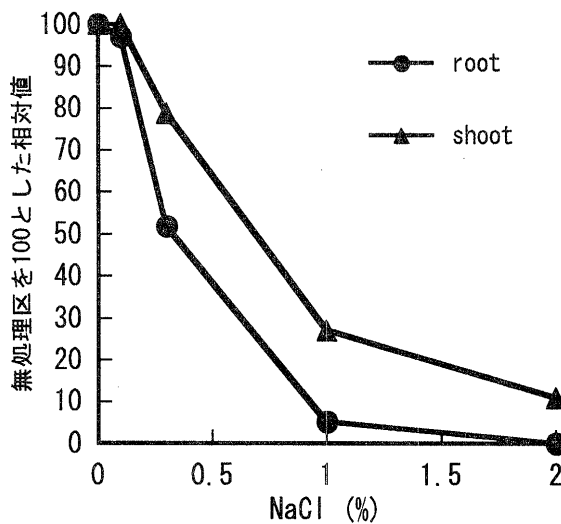


図 1. 根長、シュート長に対するNaClの影響 (播種7日後、寒天培地)

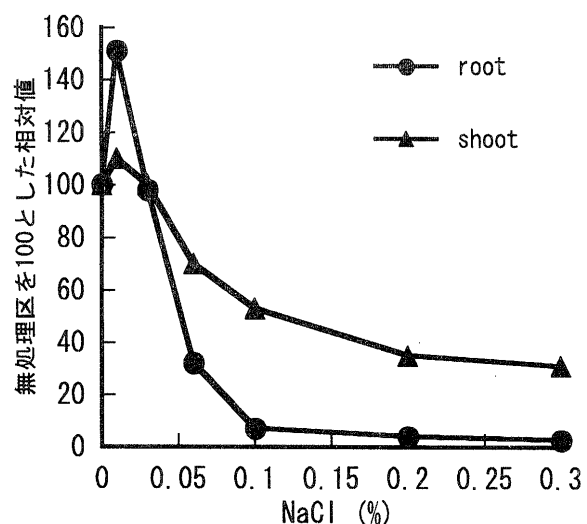


図 2. 根長、シュート長に対するNaClの影響 (播種7日後、水耕)

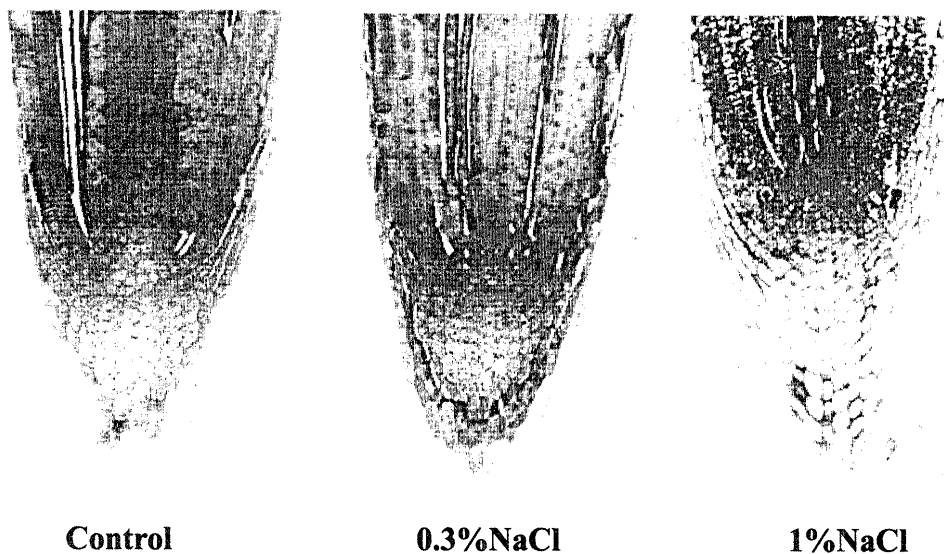


図 3. 根端の構造に対するNaClの影響 (播種7日後、寒天培地) x160

れていると考えられた(図 7)。0.3%の NaCl 処理においても、ムシゲルの分泌阻害が推察された。

皮層の細胞について観察すると、無処理のものでは大きな仁を持った核と、多数のミトコンドリア、プロプラスチド、ゴルジ体、小胞体が観察され、細胞の分裂活性が高いことが推察された(図 8)。1%NaCl 処理区では、大小多数の液胞が観察され、小さな液胞が融合し、あるいは大型の液胞に取り込まれてさらに液胞が大型化してゆくの観察された(図 9)。また液胞の中には電子密度の高い物質や膜の残存物、ミエリン像が観察された(図 9, m)。電子密度の高い物質は小型の液胞中ではほぼ球状をしていたが、大型の液胞中ではより大型になり、また電子密度も低下して形状も不定形になった。ミエリン像は小胞体の内部にも観察された(図 10, m)。液胞の一部は小胞体の膨潤部に由来すると考えられるので、液胞中のミエリン像の少なくとも一部は、小胞体の膜に由来すると考えられる。しかし小胞体以外のオルガネラについては、明らかな構造異常は認められなかった。

ミエリン像はアルデヒド、オスミック酸の二重固定において出現しやすいといわれている(朴 1992)。そこでグルタルアルデヒドとオスミック酸の混合固定を用いたところ、ミエリン像は出現しなくなった。しかし 1%NaCl 処理区では、液胞中に膜の分解物が多数観察された。また二重固定においても無処理区ではミエリン像はほとんど観察されなかったことから、NaCl は小胞体の膜に障害を与え、液胞化の過程で液胞中に小胞体の残存物が蓄積されたと考えられる。

中心柱の細胞は、1%NaCl 処理区ではより液胞化が進んでいたが、微細構造に顕著な変化は認められず、他の組織に比べると NaCl の影響は小さいと考えられた。

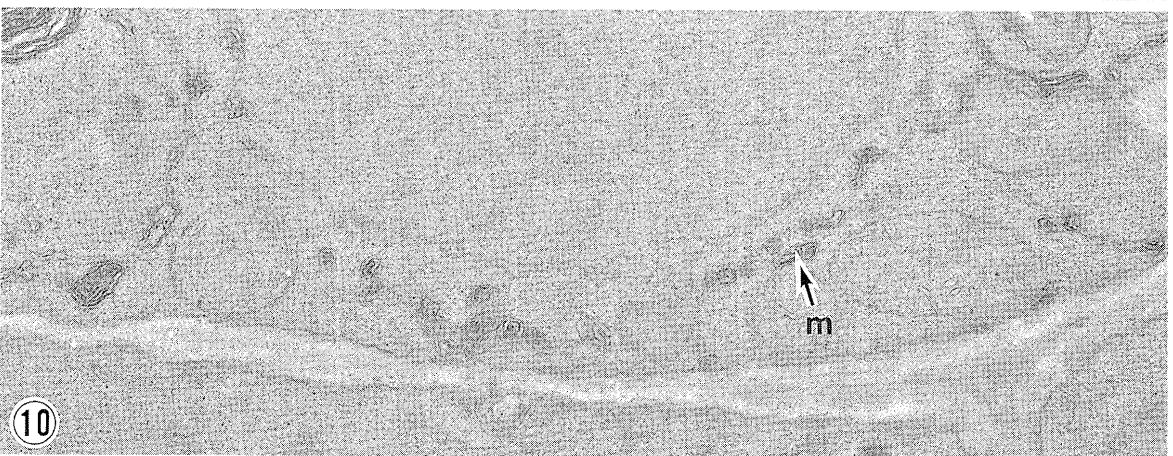
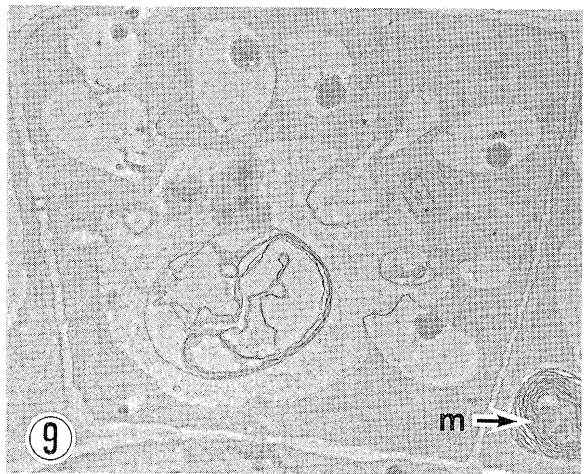
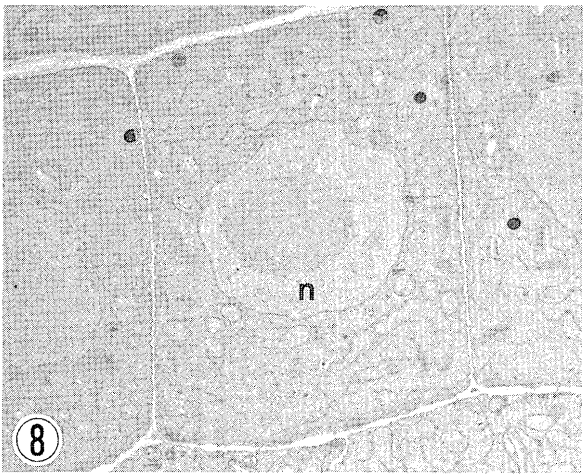
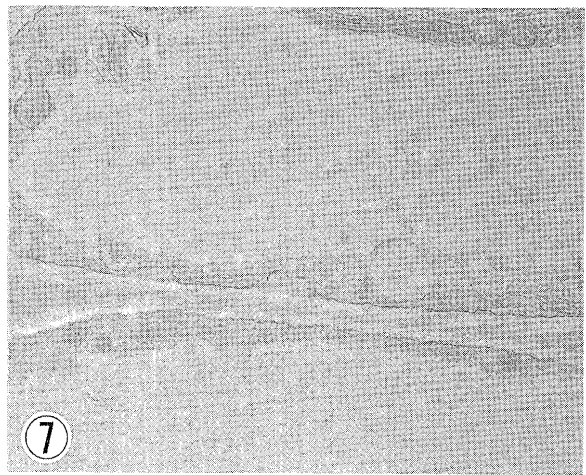
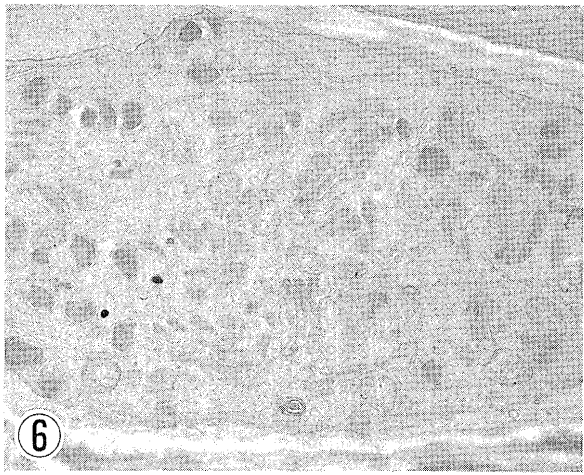
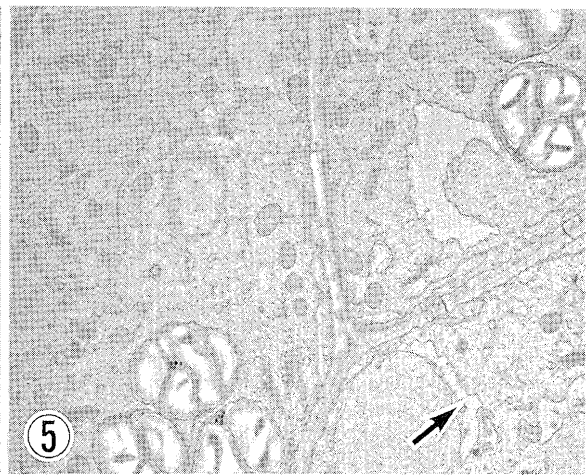
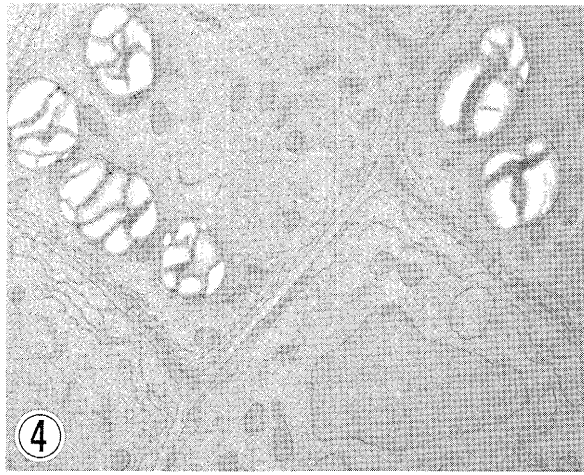
### 3. 葉の細胞微細構造に及ぼす NaCl の影響

水耕における播種後 7 日目の植物体の第 2 葉について観察した。NaCl によって最も顕著に構造変化が現れたのは、維管束内の柔細胞、伴細胞および師管であった(図 11, 12)。これらの細胞では細胞内部構造が破壊され、オルガネラの破壊や変形が認められた。しかし内部構造の破壊された細胞に隣接してほぼ正常な細胞も観察された。

一方葉肉細胞や維管束鞘細胞の葉緑体には、ほとんど影響は認められなかった(図 13, 14)。しかし NaCl を処理したものでは葉緑体内にデンプン粒が観察された。また NaCl を処理したものでは、しばしば核の染色質が消失し(図 14, n)、細胞質中に様々な形状の小胞やミエリン像が観察された(図 14, m)。また所々に収縮した葉肉細胞が観察された。

### 4. まとめ

イネ幼植物に NaCl を処理した場合、最も顕著な変化が現れたのは根冠周縁部の細胞であった。これらの細胞は著しく液胞化するとともに、本来の機能であるムシゲルの分泌を停止してしまっているように思われる。NaCl による液胞化の促進は、根端分裂組織を除くすべての細胞に認められた。塩分負荷に対する植物の適応機構の一つとして、イオンを細胞質から排除して液胞に蓄積するとともに、液胞を増大させる機能が知られている(Volkmar ら 1998)。イネ根端においてもこのような適応機構が働いていると考えられる。とくに根端分裂組織の周囲の細胞や、根冠周縁部の細胞の液胞化が無処理区に比べ顕著であることから、これらの細胞の液胞中にイオンを集積し、分裂組織にストレスが及ぶのを排除しているように思われる。液胞の一部が小胞体の部分的な膨潤に由来することから、すでに液胞において過剰イオンの集積が始まっているのかもしれない。また小胞体中に形成されるミエリン像がその後液胞に蓄積されたと考えられたことから、小胞体にイオンが



集積される過程で小胞体の膜が過剰のイオンによって障害を受けていることが予想される。一方、根冠周縁部の細胞が液胞化とともにムシゲルの分泌を停止してしまうことは、ムシゲルによる根端の保護作用が失われることになり、塩分負荷の影響を強めることになると考えられる。

地上部に対しては、維管束の細胞に顕著な影響が現れた。根から地上部への NaCl の主な輸送経路は導管と考えられるので、導管付近の維管束柔細胞に最初に影響が現れるのは当然であるが、師管や伴細胞にも影響が現れたことから、師管も NaCl の移動に関与しているのかもしれない。葉肉細胞の核や細胞質に現れた変化は、NaCl の影響によるのか、根が障害を受けたことによる水ストレスであるのかは明らかでない。NaCl の影響であるならば、同化組織のうち維管束に近い維管束鞘細胞に、葉肉細胞よりも先に NaCl の影響が現れることが予想されるが、今回の実験では、維管束鞘細胞における微細構造変化は明らかにできなかった。

#### 図の説明

図 4, 5. イネ根冠中央部の細胞 × 4,500.

図 4. 無処理区. 図 5. 1%NaCl 処理. 矢印:小胞体の膨潤.

図 6, 7. 根冠周縁部の細胞 × 7,500.

図 6. 無処理区 . 図 7. 1% NaCl 処理.

図 8 ~ 10. 皮層の細胞.

図 8. 無処理区 × 4,600. 図 9. 1%NaCl 処理. m:ミエリン像 × 6,900.

図 10. 1%NaCl 処理. m:ミエリン像 × 24,600.

図 11, 12. 葉の小維管束 × 5,400.

図 11. 無処理区 . 図 12. 水耕における 0.3%NaCl 処理.

図 13, 14. 葉肉細胞.

図 13. 無処理区. n:核 × 8,000. 図 14. 水耕における 0.3%NaCl 処理. m:ミエリン像. n:核 × 6,700.

#### 引用文献

飯島盛雄 1998. 根の辞典. 朝倉書店. 3-5.

三宅博 1994. 細胞 26: 425-429.

朴杓充 1992. よくわかる電子顕微鏡技術. 朝倉書店. 43-44.

Volkmar, K.M., Y. Hu and H. Steppuhn 1998. Can. J. Plant Sci. 78: 19-27.



