

植物のアルミニウム耐性,低リン耐性における根端細胞原形質膜と根分泌物の意義に関する研究

誌名	日本土壌肥料学雑誌 = Journal of the science of soil and manure, Japan
ISSN	00290610
著者	石川, 覚
巻/号	73巻3号
掲載ページ	p. 253-254
発行年月	2002年6月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



植物のアルミニウム耐性、低リン耐性における 根端細胞原形質膜と根分泌物の意義に関する研究

石川 寛*

1. はじめに

酸性土壌は世界の農耕地の約30%を占め、その中でもアルミニウム (Al) 過剰害が問題となる土壌は67%を占めると試算されている。それゆえ、酸性土壌での食糧増産を目指す上で植物のAl耐性機構の解明は重要な課題であり、耐性植物の開発に向けて、世界中で活発な研究が行われているが、未だ満足すべき成果が得られていない。

一方、世界の農耕地の多くは低リン酸肥沃性土壌である。世界人口の1/6が集中する半乾燥熱帯地域では、低降水量に加え、土壌の低リン酸が作物生産を制限する主要因の一つであり、難溶性リン酸を獲得、利用できる植物の開発が期待されている。

以上の背景をもとに、本研究は、植物のAl耐性機構、リン酸獲得機構を明らかにすることを目的とし、特に根端細胞の原形質膜と根分泌物に着目して進めたものである。

2. 金属イオン間比較による Al³⁺ 過剰害機構の解析¹⁾

根端におけるAlの吸収様式や初期Al過剰害発現部位を明らかにするため、Al耐性の異なるイネ(強)、エンドウ(弱)に対する三価金属イオン(Al³⁺, Yb³⁺, La³⁺)の毒性比較を行った。Yb³⁺やLa³⁺はAl³⁺よりも、根伸長を著しく阻害し、前二者に対する耐性は、Al耐性と無関係であった。根端の金属イオンの吸収量は、La³⁺>Yb³⁺>>Al³⁺であり、電子線マイクロアナライザで根端の局在部位を調査したところ、La³⁺は原生木部道管付近への高濃度集積、Yb³⁺はそれに加え、内側皮層細胞群にまで多く分布していたのに対して、Al³⁺は表皮・外側皮層細胞群のアポプラストに限定されていた。金属イオン処理による根端のCa含有率の即座な減少がみられ、アポプラストへの即座な金属集積が示唆された。特にLa³⁺は二者よりも根端のCa濃度を著しく減少させることから、Ca²⁺に類似した吸収様式によって根内を移動すると予想された。Yb³⁺やLa³⁺は、両植物種の根端全域での細胞の不可逆的な原形質分離や原形質膜透過性の著しい増大を引き起こし、Al³⁺よりも根伸長阻害が著しかった。一方、Al³⁺は、エンドウ根端の表皮・外側皮層細胞群の原形質膜透過性を著しく増大させたが、イネに対しては、根端の原形質膜透過性増大作用は小さく、Al³⁺の根端細胞原形質膜に対する損傷作用に種間差が認められた。

水和陽イオンが、固定負荷電座に特異吸着する際、脱水和イオンの形で共有結合することが明らかになっている。脱水和した金属イオンのイオンポテンシャルを有効イオン半径から求めた結果、Al³⁺(56.1)>Yb³⁺(30.5)>La³⁺

(24.7)>Ca²⁺(20.0)であった。このことから、表皮・外側皮層細胞群のアポプラストへのAl³⁺の多量集積、その部位の原形質膜透過性の増大は、Al³⁺の原形質膜表面負荷電座への強固な共有結合のためであると予想された。一方、La³⁺は、イオンポテンシャルが小さく、Ca²⁺に類似したアポプラスタック移動によって根内部へ到達できるため、より内側の細胞群にまで損傷を与えることができ、Yb³⁺は、その中間的な性質を持つことがわかった。以上の結果から、初期Al過剰害部位は根端表皮・外側皮層細胞群の原形質膜であり、膜の損傷程度が植物のAl耐性に関連する可能性を示唆した。

3. 根端細胞原形質膜による Al 耐性戦略^{2,3)}

根の陽イオン交換容量(CEC)とAl耐性との関連については考え方が一致していなかった。そこで根端から精製度の高い細胞壁を調製し、そのCECと植物種間または品種間のAl耐性との関連性を調査した結果、細胞壁へのAl結合量がAl耐性の決定要因ではないことを明らかにした。根端細胞原形質膜に対する短時間Al処理の影響をAl耐性の異なる7植物種間または5植物種の耐性の異なる各品種間で調査した。30分~1時間、Al処理した根端の原形質膜透過性は、Al耐性の弱い植物種、品種でも見かけ上正常であった。しかしながら、Alで短時間前処理した根をAl非含有溶液で再伸長させたとき、Al感受性種や品種のみで根端の原形質膜透過性が著しく増大することを蛍光染色法や細胞内無機元素含有率の減少から、明らかにした。さらに、根の再伸長抑制制度合いはAl感受性に一致することから、Al過剰害は根端細胞へのAlイオンの一時的な接触によって容易に発現すること、Al耐性差はこの短時間のAl前処理時点ですでに区別されていることがわかった。また、短時間Al処理後にクエン酸溶液でアポプラストに結合しているAlを除去した後、根を再伸長させると、Al感受性植物でも根伸長や原形質膜透過性は正常であった。結局、原形質膜へのAlの結合がAl過剰害を引き起こす原因であると考えられた。同様の結果が根端プロトプラストを用いた実験系で見いだされた。すなわち、10分間のAl処理に続いて、プロトプラストが壊れない程度の低浸透圧処理で、Al感受性種から単離したプロトプラストの原形質膜透過性はAl耐性種のものに比べ、著しく増大し、K含有率の減少や大量のAlの侵入が認められた。このように、根伸長や低浸透圧処理のような原形質膜の物理的伸展が伴うときに、膜脂質からの透過性が増大した。これらを整理すると、根端細胞の原形質膜へのAlの結合によって膜脂質領域の一部分が硬直化するが、Al耐性種や品種では膜脂質に結合できるAl量が少ないため、膜が硬直化しにくく、根伸長阻害程度が小さいと推定し

* いしかわさとる；山形大学農学部(997-8555 鶴岡市若葉町1-23)(現在、農業環境技術研究所 305-8604 つくば市観音台3-1-3)

た。さらに、植物種間での Al 耐性は根端原形質膜表面負荷電座量の小ささと関連があることを明らかにした。

4. 根から分泌される有機酸の Al 無毒化に対する貢献度⁴⁾

現在、最も支持されている Al 耐性機構は、根からの有機酸の分泌による Al の無毒化である。上記の結果は、Al 耐性種・品種では根から分泌する有機酸によって根端細胞への Al イオンの結合を抑えたため、正常な膜機能や根伸長を維持できた可能性も考えられる。そこで、同様の植物種、品種間で、培地に分泌されたクエン酸、リンゴ酸量を比較した。植物種間では、Al 耐性はそれらの分泌量とは相関がなかった。トウモロコシ、コムギ、エンドウの Al 耐性品種は Al 感受性品種に比べ、クエン酸またはリンゴ酸の培地への分泌量は多かったが、それら品種間の大きな Al 耐性差を説明できるほど、分泌量に大差はないように思われた。さらに、イネやソルゴーは逆に Al 感受性品種からのクエン酸分泌量が多く、リンゴ酸、クエン酸の分泌量の違いのみでは Al 耐性差を説明できなかった。また、根のアポプラスト域に存在する有機酸が Al 耐性に関連する可能性が考えられたため、プロトプラストからの Al 誘導性クエン酸、リンゴ酸分泌量を測定した。その結果、有機酸分泌量は、種間の Al 耐性差とは何ら相関がなく、根端の原形質膜の構成的な違いが植物の Al 耐性差の主要因であることがさらに裏付けられた。

5. 根から分泌されるフェノール性物質によるリン酸吸収の促進、Al の無毒化に関する機構⁵⁾

低リン酸肥沃性土壌であるアルフィソル（有効態リン、 4.1 mg P kg^{-1} 乾土、鉄 [Fe] 結合型リン酸を多く含む）での成育応答が異なるキマメ品種のリン酸獲得機構を、根からの分泌物との関連性について検討した。Fe 型、Al 型、Ca 型の各難溶性リン酸施肥区では、無施肥区に比べて、全ての品種の成育とリン酸吸収が増大したことから、キマメ各品種は、難溶性リン酸を獲得する能力を持つことが示された。特に在来品種である Manak は、無施肥区と Fe 型リン酸施肥区で成育やリン酸吸収が他品種よりも高かった。また、低リンストレスを受けた Manak の根からの分泌物は、Fe 型リン酸を溶解することができ、主な溶解活性部位は根端であった。キマメ根からピシディン酸が分泌されることは以前の研究で明らかになっているが、実験に用いた全ての品種は低リンストレス条件でピシディン酸とクエン酸の分泌が増えた。この分泌誘導は、根中リン濃度よりも地上部リン濃度の減少に応答していた。分泌されるピシディン酸の量はクエン酸よりも 1 桁多かったが、その量には有意な品種間差が認められなかった。ピシディン酸の土壌リン酸溶解能は、クエン酸ほど強力ではなかったが、リンゴ酸と同程度であった。以上のことから、根からのピシディン酸分泌はキマメの特異的なリン酸獲得戦略を部分的に説明できるものの、さらに強力な戦略が具備されている可能性があることを示唆した。

フェノール性物質にはこのような難溶性リン酸の溶解だけでなく、安定な錯体を形成することによって Al イオンを解毒する能力がある。低リンストレス条件下ではフェノール性物質の根内濃度と根からの分泌量が増え、トウモロコシでの Al 過剰害が軽減されることを見いだした。本

結果は、森林土壌や泥炭質土壌での Al 過剰害発現とフェノール性物質との関連性に有用な情報を与えると思われる。

6. 今後の課題

酸性土壌では、 H^+ や Al イオン活動度の上昇、P や Ca 等の養分不足を伴う複合ストレスによって作物の成育が著しく不良となる。それゆえ今後は、個々の問題因子を解決するだけでなく、複合的なストレス環境下での植物の抵抗性戦略の解析も重要な研究課題であると思われる。

謝辞 植物の Al 耐性に関する研究は山形大学農学部植物栄養学・土壌学研究室で、低リン耐性に関する研究は半乾燥熱帯作物研究所 (ICRISAT, インド) で行われたものです。研究全般にわたり、学生時代から現在まで終始御懇切で多大なるご指導を頂いた山形大学農学部 我妻忠雄教授に深く感謝いたします。同大学 俵谷圭太郎助教授には終始暖かいご助言を頂きました。新潟大学農学部 五十嵐太郎名誉教授には電子線マイクロアナライザの分析依頼を快く御引き受け下さり、サンプル調製等でも多大なご助言を頂きました。東京大学大学院 森 敏教授には科学技術振興事業団 (JST) の特別研究員に御推薦していただき、御支援を頂きました。ICRISAT での研究機会を与您くださった国際農林水産業研究センター (JIRCAS) 生産環境部の皆様に加え、特に J. J. Adu-Gyamfi 博士 (現 ICRISAT, ナイジェリア支所)、中村卓司博士 (現 JIRCAS) には、インドでの私生活を含め、様々な相談にのって頂きました。紙幅の都合で氏名を明記できませんが、多くの方々から暖かいご支援を頂きました。皆様に心より感謝し、厚くお礼を申し上げます。最後に本研究は日本学術振興会 (JSPS)、JST の戦略的基礎研究推進事業 (CREST)、JIRCAS の援助を受けて行われました。ここに深く感謝いたします。

おもな業績

- 1) Ishikawa, S., Wagatsuma, T. and Ikarashi, T.: Comparative toxicity of Al^{3+} , Yb^{3+} , and La^{3+} to root-tip cells differing in tolerance to high Al^{3+} in terms of ionic potentials of dehydrated trivalent cations. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **42**, 613~625 (1996)
- 2) Ishikawa, S. and Wagatsuma, T.: Plasma membrane permeability of root-tip cells following temporary exposure to Al ions is a rapid measure of Al tolerance among plant species. *Plant Cell Physiol.*, **39**, 516~525 (1998)
- 3) Ishikawa, S., Wagatsuma, T., Takano, T., Tawaraya, K. and Oomata, K.: The plasma membrane intactness of root-tip cells is a primary factor for Al-tolerance in cultivars of five species. *Soil. Sci. Plant Nutr.*, **47**, 489~501 (2001)
- 4) Ishikawa, S., Wagatsuma, T., Sasaki, R. and Ofei-Manu, P.: Comparison of the amount of citric and malic acids in Al media of seven plant species and two cultivars each in five plant species. *ibid.*, **46**, 715~758 (2000)
- 5) Ishikawa, S., Adu-Gyamfi, J. J., Nakamura, T., Yoshihara, T., Watanabe, T. and Wagatsuma, T.: Genotypic variability in phosphorus solubilizing activity of root exudates by pigeonpea grown in low-nutrient environments. *Plant Soil*, (in press) (2002)