

# 水素イオンは 100% 毒か？

--- 植物の成長と酸性雨・酸性霧 ---

水 野 暁 子

## 目 次

- 1 酸性雨に関する疑問
- 2 植物の伸長成長のメカニズム
- 3 細胞膜の性質と水素イオンポンプの役割
- 4 細胞壁での水素イオン
- 5 水素イオンが毒となる可能性はどこにあるか？
- 6 酸性雨や酸性霧は、植物にどのような影響をもたらすか
- 7 酸性霧が植物の枯死をもたらすメカニズム

## 1 酸性雨に関する疑問

酸性雨や酸性霧は森林衰退をもたらすとして、現在の重要な環境問題とされている。しかし、私が酸性霧のことに関わり始めたのは、環境問題に関心が強かったからではない。植物の成長が酸によって促進されるということが古くから知られており、そのメカニズムを研究していたのが始まりである。

酸性雨とはどんな雨か。どの程度に酸性なのか。雨は空気中の二酸化炭素を溶かし込んでいるので、もともと中性ではない。特に問題のない雨の pH 値は 5.6 である。日本各地で観測されている酸性雨というのは、pH4.5 から pH5.1 ほどのものである<sup>1)</sup>。私が酸性雨についてまず疑問を持ったのは、なぜこの程度の pH で植物が枯れるのか、あるいは本当に雨が酸性であることで植物が枯れるのかということであった。というのは、以下のような実験をしていたからである。図 1 は、ミトリササゲの下胚軸に pH1 の塩酸から作った人工酸性霧を噴霧した結果である。塩酸の霧を噴霧しはじめて 1 分ほどで急速な成長促進が始まり、その後成長速度は低下するが、数時間にわたってもとの何倍もの速度で成長を続けている<sup>2)</sup>。

このような現象は酸成長とよばれ、数十年前から知られている。そして私も酸成長のメカニズムというより、酸成長をもとに植物の伸長成長のメカニズムを探求していた一人だった。それに

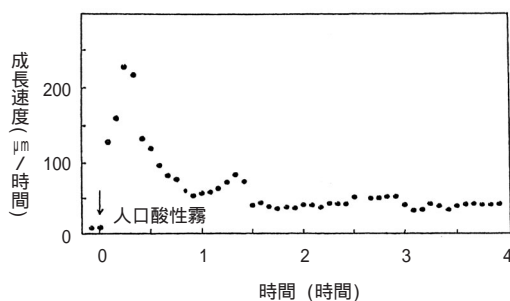


図 1 人口酸性霧による成長促進

(Mizuno, A., Nakahori, K. and Katou, K. *Physiologia Plantarum* 89: 693-698 1993)

については後述するが、まず単純な話からすると、植物に酸成長を引き起こさせるには、植物の表皮を傷付けなければならない。表皮にはクチクラというつやつやした物質があって植物を守っている。これが健全なままでは人工酸性霧も酸性溶液も植物に影響を及ぼすことはできない。また、酸成長を引き起こすには、霧の pH は 1 近くにしなければならない<sup>2)</sup>。塩酸の霧の場合、pH1.5 でも効果は安定せず、それ以上の pH では短時間では何も起こらないように見える。さらに酸成長が起こった場合でも、表面上見えてくるのは成長速度が高くなったということだけであり、pH4 程度の酸性雨が少々降っただけでは、植物は簡単に死にそうには思えないのである。

## 2 植物の伸長成長のメカニズム

植物の組織にオーキシンを与えると、伸長成長が促進される。オーキシンは植物自身も持っている成長調節物質で、オーキシン誘導成長を研究することにより、植物の伸長成長のメカニズムが研究されてきたことが多い。ところで、オーキシンの代わりに酸性の水溶液に植物を浸すことによっても植物はよく伸びることが発見され、酸成長と名づけられていた。酸性であるということは水素イオンが多いということなので、植物の伸長成長には水素イオンが何らかの役割を果たしていると考えられる。一方、植物の細胞膜には細胞内から外へ水素イオンを放出する水素イオンポンプがあることが示唆されるようになり<sup>3)</sup>、1970 年代からは水素イオンポンプと伸長成長との関わりが研究されるようになった。私が研究をはじめたのはそのころで、オーキシン誘導成長が水素イオンポンプの活性化に引き続いて起こることと、成長速度とポンプ活性との間に定量的な相関関係があることを突き止めたことが、私の初期の仕事である<sup>4)</sup> (図 2)。

ところで、植物の細胞が動物の細胞と大きく違うところは、外側が細胞壁で囲まれていることと、内側に液胞があることである (図 3)。もちろん葉緑体の存在などの違いもあるが、当面の問題ではないので省略する。

細胞壁は細胞を外界から守り、植物の外形を整えたり支持したりする重要な構造であるが、伸長成長には障壁となる。液胞は細胞が若い頃は小さく、細胞の成長に伴ってだいに大きくな

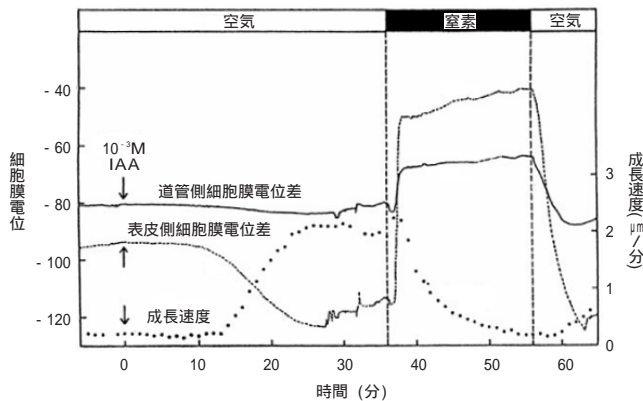


図2 IAA (オーキシン) の細胞膜電位差や成長速度に与える効果  
(Mizuno, A., Katou, K. and Okamoto, H. Plant Cell Physiol. 21: 395-403 1980)

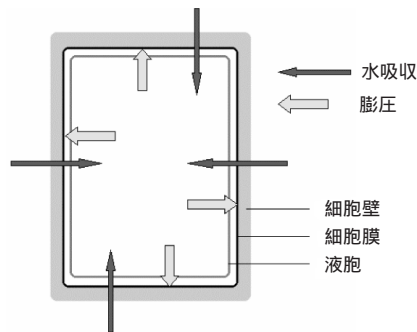


図3 植物細胞の伸長成長の仕組み

り、最後には植物細胞の体積の大部分を占めるようになる（細胞質は、細胞膜の内側に薄くへばりついた状態になる）。液胞の内部は水溶液で満たされていて、この中には各種の栄養物質もプールされている一方、不要なものや毒性のあるものを排泄することもできる。大変便利な構造であるが、伸長成長をするには液胞内の水の体積を増加させなくてはならない。細胞内の水は外側の細胞壁を常に押し上げているので、植物の細胞には約6気圧ほどの膨圧が生じている。植物が固い土を押しつけて根を伸ばすことが出来たり、重力に抗して地上に伸びることができるのは、この膨圧のおかげである。通常時あるいはオーキシン誘導成長時には、膨圧はほぼ一定の値をとる。さて、このような植物細胞が伸びるために必要な条件は何だろうか。一つは、細胞壁の弛緩、もう一つは水吸収である。この両方に水素イオンポンプが関わっている<sup>5)</sup>ことを突き止めたのが、私の次の仕事である。簡単にまとめると図4のようになる。酸成長といわれているものは、オーキシンによる成長促進の初期段階を外から与えた水素イオンで代行させたものといえる。

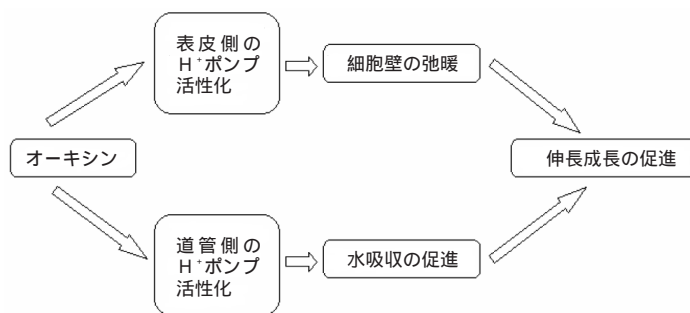


図 4 伸長成長のプロセスと細胞膜水素イオンポンプの寄与

### 3 細胞膜の性質と水素イオンポンプの役割

先ほどから細胞膜の水素イオンポンプのことを述べているので、ここで、細胞膜の性質についてまとめておきたい。細胞膜はリン脂質二重層を基本構造としており、水はよく透すが各種のイオンや糖などの溶質は透し難く出来ている。もちろん、水素イオンも透し難い。基本的には透し難いものを必要な時だけ輸送すべく水素イオンポンプがある。これが働くにはエネルギーが必要なので、窒息させるなどして呼吸を止めると水素イオンの輸送も停止する。では、水素イオンがポンプで細胞外に掻き出されることの意義は何か。一つには、細胞内 pH の調節である。細胞内には様々な代謝活動の結果、水素イオンが増えてくる機会があるが、一方細胞内で働く多くの酵素はほぼ中性付近でよく働く。したがって、適度に水素イオンを放出して細胞内の環境を保っているのである。また、プラスの電荷を持つ水素イオンを放出する結果、細胞膜の内側は外側に対して電気的によりマイナスになる（膜が過分極する）。そうすると、カリウムイオンなど陽イオンは細胞内に入りやすくなる。また、細胞外に放出された水素イオン自身も細胞内にもどろうとするので、それといっしょにブドウ糖などを細胞内に取り込むというメカニズムもある。つまり、栄養物質の取り込みに役立っているのである。さらに、相対的に細胞内の溶質濃度が高くなると、細胞外から水を吸収する原動力にもなる（図 4 にある水吸収の過程）。水素イオンポンプの役割を中心に細胞をまとめてみると、図 5 のようになる。

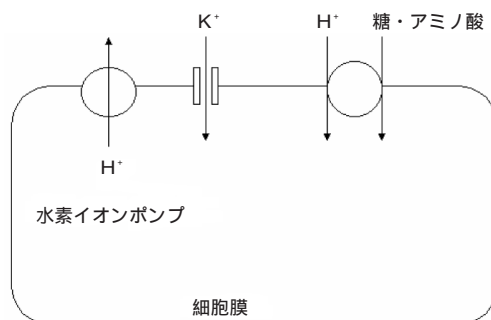


図 5 細胞膜と輸送

#### 4 細胞壁での水素イオン

ところで、オーキシンが水素イオンポンプを活性化させるという可能性<sup>3)</sup>は 1970 年から示唆されていたが、そのことを確証するには 20 年余りかかった。オーキシンを与えた植物組織からの水素イオンの放出がなかなか観察できなかったからである。ある植物で観察されたかと思うと、別の植物では観察されなかったり、また同じ植物でも起こったり起こらなかったりしていた。私が実験していたミトリササゲでもはっきりしなかった。細胞膜に水素イオンポンプが存在し、外から与えた水素イオンが成長を促進し、オーキシンによって細胞膜が過分極することは確かなのである。私はこれら双方の主張の根拠となっている実験の条件と材料となる植物を整理してみた。すると、単子葉植物ではオーキシンによる外液の酸性化がよく観られるのに対し、双子葉植物では観られるものも観られないものもあることがわかった。さらに、双子葉植物でオーキシンによる外液の酸性化が観察されている場合は、外液にカルシウムが含まれていることが多いことをつきとめた。実は、私どもは、道管灌流装置を用いてミトリササゲ下胚軸の軸片の道管内を様々な pH の緩衝液で灌流していた。すると、道管を通して溢出してくる液の pH は、6 付近に収斂することがわかったのである。この現象は水素イオンポンプなどエネルギーを要するメカニズムによって起こるのではなく、細胞壁にある緩衝能力のために起こることも判明した。これは、細胞壁を構成する繊維上に所々マイナスに帯電しているところがあり、そこで図 6 に見られるような陽イオンと水素イオンとのイオン交換反応が起こるためとされている。従って水素イオンは、細胞内から放出されても細胞壁内にトラップされてしまう可能性が高い<sup>6)</sup>。

一方、細胞壁のイオン交換能が多くの研究者によって測定され、一般に双子葉植物はイオン交換能が大きく、単子葉植物は小さいことが知られていた。オーキシンによる外液の酸性化が単子葉植物ではよく観察されていたのは、単子葉植物では細胞内から放出されてきた水素イオンが細胞壁で捕らえられることが少ないからであると推測された。また、カルシウムがあると双子葉植物でもオーキシンによる酸性化がみられるのは、細胞壁内のマイナス電荷にカルシウムが結合している分だけ、水素イオンがトラップされ難く細胞壁を通り抜けやすかったものと考えられた。

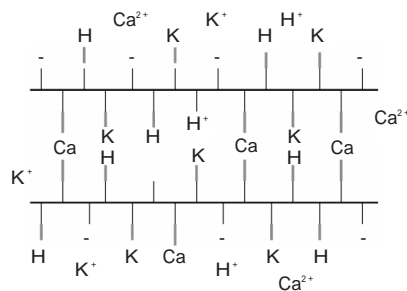


図 6 細胞壁におけるイオン交換

そこで、私どもは高濃度のカリウムイオンやカルシウムイオンを与えることによって、オーキシンによって放出された水素イオンを細胞壁から取り外し、外に出てくる（道管溢液の酸性化となって観察される）ようにした。その結果<sup>7)</sup>が図7に示したものである。ところで、私が実験材料としていたのがもしイネやトウモロコシであったなら、オーキシンによる酸性化が容易に観察されるので、他の実験例との違いがどこにあるかについて深く考えなかったかもしれない。ミトリササゲにひそかに感謝したものである。（ミトリササゲはアズキに似た豆で、アズキより赤い色がよく出る。）

細胞壁で行われるイオン交換は、細胞壁の弛緩にも関係する。水素イオンが多くあれば、細胞壁の繊維と繊維の間をつないでいるカルシウムの橋を切ることができるからである。もっとも、細胞壁の弛緩にはこの他のメカニズムも存在しているが、ここでは省略する。

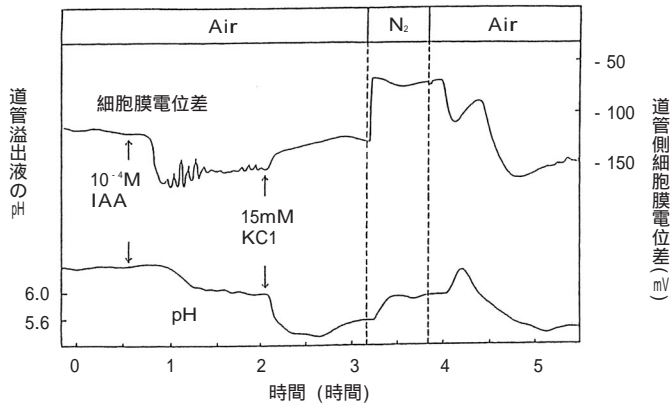


図7 オーキシンによる水素イオン放出の実証  
(Mizuno, A. and Katou, K. Physiologia Plantarum. 85: 411-416 1992)

## 5 水素イオンが毒となる可能性はどこにあるか？

以上をまとめていえば、水素イオンは水吸収の面でも細胞壁の弛緩の面でも、植物の伸長成長に役立っている。ではなぜ、成長を促進する水素イオンが植物の枯死を招くのだろうか。

人工酸性霧の形で外から与えられる水素イオンは、確かに図1に見られるように植物の成長を促進する。しかしオーキシンとは著しく異なる点もある。それは、成長速度の上昇と同時に膨圧の低下が起こることである<sup>2)</sup> (図8)。植物が張りのある瑞々しい状態であるためには適度な膨圧が保たれていることが必要であるが、酸成長の場合には膨圧の3分の1ほども失ってしまう。急速に伸長成長しながら、一方ではしぼんでいるのである。これは長期的には植物を枯れさせることにつながるだろう。膨圧低下の原因は何だろうか。

図9は、酸成長時の細胞膜電位を測定した結果である<sup>2)</sup>。成長促進とともに細胞膜の顕著な脱分極が起こっている。詳しくは述べないが、この脱分極は細胞膜のイオン透過性が増大したためであることが分かっている。カリウムイオンなどが大量に細胞膜から漏れ出していることが予想

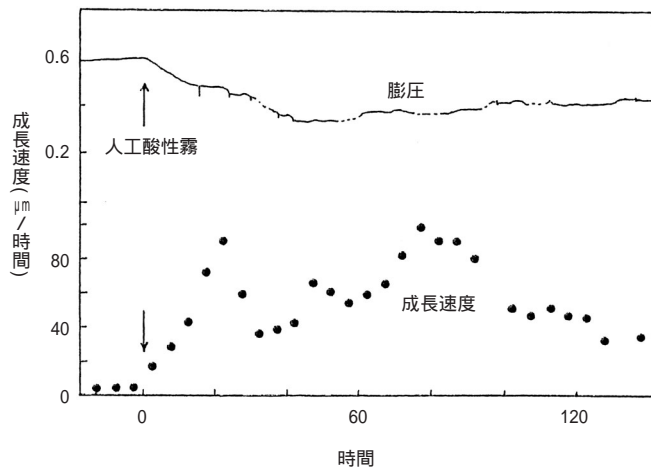


図8 人工酸性霧による膨圧の低下  
(Mizuno, A. and Katou, K. *Plant & Cell Physiology* 36: 465-471 1995)

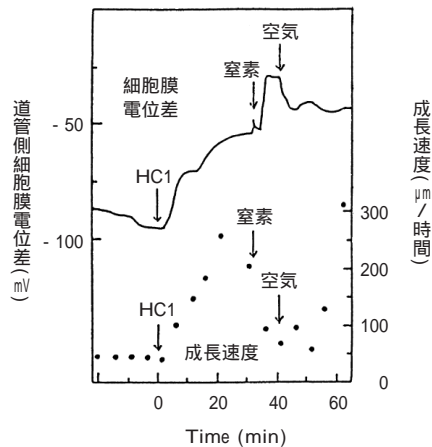


図9 塩酸の霧による成長促進と細胞膜の脱分極  
(Mizuno, A., Nakahori, K. and Katou, K. *Physiol Plant* 89: 693-698 1993)

される。細胞内からの急速な溶質流失が膨圧低下を引き起こしていると考えられる。

いずれにしても、実験室で見られる限りにおいては、植物に影響を与え得る霧は pH1 かそれに近いくらい酸性の強い霧である。実際にはそれほど低い pH の霧はまだ観察されていない。酸性雨や酸性霧による植物の枯死のメカニズムには水素イオン以外の要因も関わっているのだろうか。

## 6 酸性雨や酸性霧は、植物にどのような影響をもたらすか

私が漠とした疑問を感じている間に、酸性雨による森林衰退のメカニズムについての研究はいろいろと進んでいた。よく提唱された仮説は、酸性雨によって森林土壌が酸性化することが原因



であるとするものである<sup>1)</sup>。土が酸性化するとアルミニウムなどの有害金属が溶出してきて根に傷害を与える可能性、土の粒子の表面に付着している陽イオン（カリウムイオンやカルシウムイオン）が水素イオンと交換されて土壌から栄養塩類が流失してしまう可能性、土壌微生物の活動に悪影響を及ぼす可能性など、いずれも重大な問題である。ところが、森林土壌が本格的に酸性化するのは、森林の植物が枯れた後であるという感触を得ていた研究者もいた。先ほど述べたように、細胞壁や液胞の中など、植物体内には水素イオンを貯めておける場が結構あり、植物自身が酸性雨や酸性霧に対する緩衝能力があるということは十分考えられる。植物が影響を受けながらも持ちこたえている限り、森林土壌は強い酸性化から逃れられる可能性がある。となれば、やはり酸性雨や酸性霧の植物自身に対する影響を調べてみなくてはならない。

ところで、実際の酸性雨や酸性霧には何が含まれているのだろうか。まず、それらができる過程を追ってみたい。地上から発せられた大気汚染物質が上空にのぼり、霧ができるための核を形成する。これが水蒸気と合体して霧を作り、地上に降りてくるにしたがって周りの水蒸気を吸収して粒が大きくなり、しだいに雨を形成する。そのため酸性雨や酸性霧には、硫酸イオンや硝酸イオンなど様々な大気汚染物質が溶け込んでいる<sup>1)</sup>。また、粒径の小さな霧ほどpHは低く（観測されている霧のpHの最低値は1.5）、硫酸イオンなどの濃度も高い<sup>8)</sup>。そうしてみると、大量に降ってしようと、pHが比較的高い雨はそれほど影響を与えない可能性があるが、酸性霧は少量でもより大きな影響を与える危険がある。観測されている霧の中で小さなものは粒径5μm以下であり、容易に生物体内に侵入できる大きさであることも酸性霧の危険性を増す要素である。もっとも、pHの高い雨でも、降った後乾燥して植物の表面に大気汚染物質が沈着するという現象<sup>1)</sup>は見られているので、長期にわたって酸性雨が降っている場合にはやはり問題がある。

以上のことを考えると、酸性雨や酸性霧に実際に含まれている成分のことも考慮して実験室での仕事をしなくてはならない。私は乗鞍山頂近くの酸性霧を観測していたチームと協力して、観測された霧の成分の一部を真似た人工酸性霧を作り、植物に与える影響を調べることにした。酸性雨でなく酸性霧に注目したのは、先述したように霧の方がより影響が大きい可能性があるからである。また、人工酸性霧を用いた研究はそれまでも多くなされていたが、私は植物に対する影響の最初の過程が現れると考えられる細胞膜をに焦点をあてた。

酸性霧の中には様々なイオンが含まれている。陽イオンでは、ナトリウム、アンモニウム、カリウム、マグネシウム、カルシウム、陰イオンでは、塩素、硝酸、硫酸、そして蟻酸、酢酸、琥珀酸といった弱酸のイオンが含まれている<sup>9)</sup>。私どもはこのうち硫酸と蟻酸に注目した。比較的多く含まれていることもあるが、このように強酸と弱酸とを組み合わせると、単独では得られない効果が期待されるからである。先に述べたように水素イオンは細胞膜を透り難い。従って、観測された霧のpHの最低値であったとしても、水素イオンだけで短時間に植物に影響を与えることは難しい。しかし、蟻酸や酢酸などの弱酸は、細胞膜を透って細胞内に入ることができることがわかっていた。弱酸もpHが高い時には弱酸イオンと水素イオンに解離してしまうので細胞膜を透り難いが、強酸との共存によってpHが低くなるとイオンに解離せず弱酸そのものが存在す



る確率が高くなる。従って蟻酸と硫酸との組み合わせで pH2 ほどの霧を作ってやれば、植物細胞に十分影響を与えられると予想できたのである。結果は、予想されたとおり、硫酸と蟻酸とを含んだ人工酸性霧によって細胞からカリウムイオンが流失した<sup>9)</sup> (図 10)。

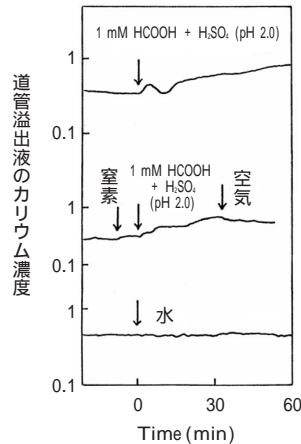


図 10 導管溢液のカリウム濃度に対する人工酸性霧の効果。材料はヒノキの茎の軸片。人工酸性霧は 1mM の蟻酸に硫酸を加えて pH2.0 にした液から作った。

(Mizuno, A., Ishizaka, Y., Tsujita, S. and Katou, K 8: 543-550 2001)

## 7 酸性霧が植物の枯死をもたらすメカニズム

ここで、これまで私どもが研究してきたことを中心に、酸性霧によって植物が枯死するメカニズムを描いてみたい。図 11 は、植物の表皮細胞を模式的に描いたものである。

植物の表皮の際外層にはクチクラがある。ツバキの葉などでよく見られるつやつやした物質である。クチクラのもっとも重要な役割は、水を透し難くしていることであろう。陸上の植物は蒸散によって水を失う危険が高いので、クチクラで防いでいる。実は水を透し難いのは外から植物体内へという方向に対しても同様であり、このことも案外重要である。というのは、陸上植物には水も必要だが、空気も必要だからである。クチクラがなければ雨が降るたびに植物の葉も茎も内部まで水浸しになり、植物は酸素不足になってしまうだろう。また、クチクラには病原菌やウイルスから植物を守る働きもある。一般に健康な表皮からは菌なども侵入し難い。私はジャガイ

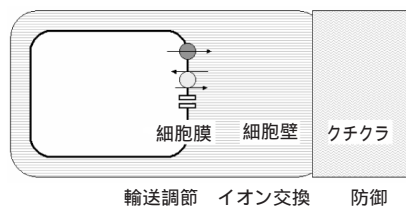


図 11 植物の構造，クチクラ，細胞壁，細胞膜

モの塊茎にカビを感染させる実験の際にわざわざ表皮を傷付けてから菌を植え付けていたのを見たことがある。このように大切な働きを持つクチクラが、強い酸性溶液に浸されると傷がつきやすくなることが知られている。酸性霧にさらされた植物はクチクラが傷つき、水が蒸散しすぎて枯れたり、雨の時には水が浸入して酸素が足りなくなったり、病原菌に感染しやすくなったりする危険が高くなると思われる。

クチクラの内側には細胞壁がある。ここではイオン交換が行われる。傷ついたクチクラを透って入り込んだ水素イオンは、細胞壁のカリウムやカルシウムを追い出し、表皮からの栄養物質の溶脱を引き起こす原因となる。これは細胞壁内での養分のプールを減らすとともに、特にカルシウムを失うことは、細胞壁の構造を破壊することにつながる。

人工酸性霧の実験結果は、細胞膜のイオン透過性が増大することによって、細胞内からカリウムなどが失われることを示している。カリウムは様々な代謝に関わる酵素の働きに必要とされることが多いので、細胞内のカリウム濃度の低下は、深刻な代謝異常をもたらす危険がある。また、膨圧低下の原因ともなり、特に細胞壁がまだ強固になっていない若い植物組織は重力に抗して形を維持することが難しくなるだろう。一方、図 8, 9 に現れている実験結果を細かく分析すると、植物は酸性霧によって引き起こされたこのような事態に対して抵抗している<sup>8)</sup>ことが分かっている。カリウムを失いながらも水素イオンポンプをどんどん働かせてカリウムを再吸収しようとしているのである。膨圧が通常の 3 分の 2 ほどの値にまだ保たれているのは、そのおかげであろう。だが、水素イオンポンプを通常より多く働かせるためにはエネルギーが多く必要である。確認はしていないが呼吸量も増加させなくてはならないだろう。そうすると、このような適応自体がいずれ植物にとってストレスとなってくる。酸性霧によって植物のストレス反応が高まっている<sup>10)</sup>ことを示した研究も発表されている。

細胞内に蟻酸などの弱酸が侵入すると、細胞内の水素イオン濃度が上昇する。細胞内で行われる代謝に関わる酵素の大部分は中性付近でもっともよく働くので、細胞内 pH の低下はやはり代謝に影響する。酸性霧を与えた後の水素イオンポンプの活性化は、このことに対する適応でもある。

以上が初期反応として現在までに解明されていることである。植物の枯死に至るまでには、この後のプロセスも当然関わってくる。ストレス反応もその一つである。また、人工酸性霧の実験ではまだ硫酸と蟻酸を試したのみであるが、他の成分が影響を及ぼす可能性もある。酸性雨や酸性霧と同時に存在することが多いオゾンなども植物を傷めているといわれている。まだまだ残された課題は多いと言わざるをえない。しかし、水素イオンという植物にとって必須の物質が、まさに成長に寄与するメカニズムを介して枯死の原因ともなっていくということに、自然のバランスの難しさを感じさせられる。また、植物が被害を受けながらもなお抵抗あるいは適応しようとすることに敬服させられる。なお、ここでは細胞膜という局面で適応を見てきたが、植物の適応にはなかなか味わい深い例もある。一般に酸性雨に対しては針葉樹が弱く、落葉性の広葉樹の中にはかなり強いものがある。四日市で公害が酷かったところに観察されたことだが、年に 3 回も紅

葉しては落葉していた植物<sup>11)</sup>があった。落葉という一種の排泄作用結果、本体は持ちこたえたのである。こうなると強さというのもただ頑強につっぱねるというのではなく、被害を受けやすい要因に対して敏感に反応し、体の一部に毒性の強いものを集めて切り捨てることによって全体を守ることなど、人間が学ぶことも多い。植物の強さのメカニズムを知ることも魅力のあるテーマである。強い植物を酸性雨や酸性霧の緩衝材として用い、人間がこれらの環境問題を解決するまで森林を持ちこたえさせるという方法も、環境問題に対する対策として考えられるかもしれない。しかし強い植物にも限界があることは確かで、人間は植物の限界に留意しながら自分たちの生産活動をするのを忘れてはならない。

#### 引用文献

- 1) 村野健太郎 (1993) 「酸性雨と酸性霧」 裳華房
- 2) Mizuno, A., Nakahori, K. and Katou, K. (1993) Acid-induced changes in the in vivo wall-yielding properties of hypocotyl sections of *Vigna unguiculata*. *Physiol. Plant.* 89: 693-698.
- 3) Hager, A., Menzel, H. and Kraus, A. (1971) Versuche und Hypothese zur Primarwirkung des Auxins beim Streckungswachstum. *Planta* 100: 47-75.
- 4) Mizuno, A. and Okamoto, H. (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.
- 5) Mizuno, A. and Katou, K. (1996) Regulation of plant elongation growth by surface and xylem proton pumps. *J. Plant Res.* 109: 85-91.
- 6) Mizuno, A. and Katou, K. (1991) The characteristics of the adjustment in the pH of the xylem exudate of segments of *Vigna* hypocotyls during xylem perfusion. *Plant Cell Physiol.* 32: 403-408.
- 7) Mizuno, A. and Katou, K. (1992) Effects of cations on IAA-induced proton excretion in the xylem of *Vigna unguiculata*. *Physiol. Plant.* 85: 411-416.
- 8) Minami, Y. and Ishizaka, Y. (1996) Evaluation of chemical composition in fog water near the summit of a high mountain in Japan. *Atmos. Env.* 30: 3363-3376.
- 9) Mizuno, A., Ishizaka, Y., Tsujita, S. and Katou, K. (2001) Effects of a simulated acid fog on K<sup>+</sup> release from plant tissue. *Env. Sci.* 8: 543-550.
- 10) Tezuka, T., Ogawa, T., Matsumoto, K., Katou, K., Ishizaka, Y. and Takenaka, C. (1998) Organic acids in acidic fog are an important effector contributing to forest stress. *Env. Sci.* 6: 099-106.
- 11) 谷山鉄郎 (1989) 「恐るべき酸性雨 --- 水と緑を破壊する複合汚染」 合同出版