単一植物細胞の電気的特性に関する研究 II

滲透現象に伴う原形質膜及び細胞液の抵抗の変化について*

岸 本 卯 一 郎**

Uichirô KISHIMOTO: Studies on the Electrical Properties of a Single Plant Cell II
Changes in the Resistance of Protoplasmic Membrane and of Cell Sap
Accompanying Osmosis

1954 年 9 月 30 日受付

第 1 報において、フラスコの節間細胞の細胞液の抵抗 (r_2 オーム) と原形質膜の抵抗 (r オーム) の変化が、インピーダンスの測定から同時に計算できることを示した。即ち全体のインピーダンスを、 $Z = Z_R - j Z_X$ とすると、細胞液の抵抗の変化については、

$$\frac{\Delta r_2}{r_2} = - \frac{\Delta Z_R}{Z_R}$$

の関係があり、原形質膜の抵抗については、

$$\frac{\Delta r}{r} = \frac{1}{2 - \omega C_3 Z_X} \cdot \frac{\Delta Z_X}{Z_X}$$

の関係がある。この式は通常近似的に

$$\frac{\Delta r}{r} = 0.74 \frac{\Delta Z_X}{Z_X}$$

で表わされるが、 Z_X が非常に大きくなつたときは、 $\Delta Z_X / Z_X$ の係数は更に大きい値となる。

本研究においては、筆者が導いたこれらの関係式を用いて滲透現象に伴う原形質膜及び細胞液の抵抗の変化を調べた。滲透現象に関しては既に多くの実験がなされているが、この現象と原形質膜の透過性との関連については確実なデータが少い。上述の方法によれば、細胞になんら害作用を与えることなく、連続的に原形質膜のイオン透過性の変化と、細胞液の電気伝導度、つまりイオン濃度の変化を同時に知ることができる。

* 本研究は昭和 29 年度文部省科学研究助成金の援助を受けた

** 大阪大学理学部生物学教室

*** この材料は京都大学植物学教室より提供された

実 験 方 法

実験はヒメフラスコ (*Nitella flexilis*)** の節間細胞を材料として、これを Fig. 1 に示すような 3 つのプールをもつパラフィン製の容器に入れて行つた。プール A, B, C には通常 10^{-2} M KCl

Fig. 1. A vessel used for the impedance measurement.

水溶液を充たし、更に A 又は B, C に適当量の蔗糖を添加し、そのときに現れる B, C 間のインピーダンスの変化を第 1 報にのべたようにホイートストン橋によつて測定した。用いた周波数は 1000 c/s である。

実験結果及び考察

一つの細胞の異つた部分が上述のようにそれぞれ異つた滲透圧をもつ溶液に接すると、細胞内に水の移動が起ることが Osterhout (1949), 神谷, 田沢, 黒田 (1952) によつて報告されたが、細胞から水が出る場合と、細胞に水が入る場合とで原形質膜の抵抗がいかに変化するかを調べるために本実験を行つた。実験の順序を外液の組成によつて示すと次の通りである。

A	B と C
I. 10^{-2} M KCl	10^{-2} M KCl
II. 10^{-2} M KCl + n M Sucrose	10^{-2} M KCl
III. 10^{-2} M KCl	10^{-2} M KCl
IV. 10^{-2} M KCl	10^{-2} M KCl + n M Sucrose
V. 10^{-2} M KCl	10^{-2} M KCl

Fig. 2. a

Fig. 2. b

Fig. 2. c

Fig. 2. d

この過程で示されているように、白金電極が設けられているプール B, C は常に同一成分、同一濃度の溶液をもつて充されている。このような処理によつて細胞から水が出る場合と細胞に水が入る場合にかかる原形質膜と細胞液の抵抗の変化を測定することができる。各過程について順を追つて説明すると次のようになる。

I. A と B, C 間に滲透圧の差のないときは細胞内においては水の移動は起らず、従つて勿論 Z_R , Z_X は変化しない。この定常性は非常によく、少くとも8時間以上は保たれる。

II. A 側の外液の滲透圧を B, C 側のそれより大きくすると、この細胞の両半における吸水力の差によつて水は B, C 側より細胞内に入り A 側より出てゆく。このとき水の移動に伴つて細胞液内では溶質の移動が起り、A と B, C 側の細胞の吸水力が等しくなるに到つて水の移動は止み定常状態となる。この場合は水が原形質膜を通つて細胞内へ入る過程のインピーダンスを測定している。

III. B, C 側の外液を元の 10^{-2} M KCl 水溶液に戻すと、II に於て細胞液内でできていたイオン又は溶質の濃度勾配が細胞の両半に前と反対の向に吸水力の差を生ぜしめる。従つて水は A 側より細胞内に入り B, C 側より出てゆく。水の移動

Fig. 2. e Time courses of changes in the impedance ($Z = Z_R - jZ_X$) during osmosis. a, b, c, d, and e show the cases of the osmotic gradients of 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, and 0.5 Mol respectively. Numbers I-V correspond to the processes explained in the text. No osmosis occurs in I. End-osmosis occurs in II and V. Exosmosis occurs in III and IV. At 25°C.

は細胞の両半における吸水力の差が無くなった所で止む。この場合は水が細胞より出てゆく過程のインピーダンスを測定している。

IV. 次に A はそのままにして、B, C 側の外液の滲透圧を高めると、丁度 II と逆の条件になつて、水が細胞より出てゆく過程のインピーダンスを測定することになる。

V. 最後に B, C 側の外液をもとの 10^{-2} M KCl に戻すと、IV においてできていた細胞液内のイオン、溶質の濃度勾配によつて水は B, C 側より細胞内に入り A 側より出てゆく。この場合は III と逆の条件にあつて水が細胞内に入る過程のインピーダンスを測定している。

蔗糖溶液の濃度を 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5 M の 5 段階に変え、各々の場合について以上の実験を行つた結果を Fig. 2. に示す。これを見ると、細胞より水が出る場合には Z_R, Z_X 共に減少し、細胞内に水が入る場合にはこれらは共に増加している。これらの過程において、細胞内の滲透圧が局部的に変ると原形質流動も一時乱されるが、外液の滲透勾配をとり去れば次第に元の正常な流動

を回復するようになる。
以上の過程における水の移動量、移動速度に関して、神谷、田沢、黒田(1952)によつて詳細な実験、計算がなされており、水の移動に伴う溶質の移動に関しては、神谷、黒田の実験(1953)があり、また滲透に伴う電位差変化については西崎の報告(1954)がある。第3図に示すようにこの細胞を2つに仕切り(A側: l_1 cm, B側: l_2 cm), A側の外液の滲透圧をB側に比べて n モル高くすると、前にのべたように水はB側より細胞内に入りA側より出てゆく。

Fig. 3. この水の移動に伴つて、細胞内では溶質、イオンは A 側に運ばれ、両半の細胞の吸水力が等しくなれば水の移動は止み定常状態となる。この時迄に B 側で x モルの溶質の減少があつたものとするれば、定常状態においては次の条件が成立する。

$$(0.26 - x) - 0.01 = (0.26 + \frac{l_2}{l_1} x) - (0.01 + n)$$

ここに示した 0.26 なる値は細胞内部の元の滲透圧であり、蔗糖水溶液を用いて原形質分離の方法によつて決定したもので、個体による差は極めて少い。この式より x を求めると、

$$x = \frac{n}{1 + \frac{l_2}{l_1}}$$

となる。この式を用い第2図に示した各々の場合についての細胞液内の溶質の移動量、従つてイオン濃度の変化の割合を計算すると、表 I に示すようになる。

細胞内へ水が入る過程(II)について、細胞液中の溶質或はイオンの濃度変化の計算値(第1表)と、原形質膜及び細胞液の電気抵抗の変化の実測値(Fig. 2.)との関係を示すと、Fig. 4. のように

表 I

滲透勾配	A 側の細胞の長さ l_1	B 側の細胞の長さ l_2	B 側の細胞液内の 溶質の濃度変化
0.1 モル	11.0 mm	15.0 mm	16.3 %
0.2 "	8.5 "	16.0 "	26.7 "
0.3 "	19.0 "	24.0 "	51.0 "
0.4 "	15.0 "	14.5 "	79.6 "
0.5 "	17.0 "	17.0 "	96.4 "

なる。この図より細胞液の電気抵抗が、細胞液中の溶質或はイオンの濃度に比例して変化していることが判る。この結果は当然予想されることであるが、こゝに注目すべきことは、この直線が原点

Fig. 4. Relation between the changes in the resistance of the cell sap (measured) and of the ionic concentration in the cell sap. The relation between the changes in the resistances of the protoplasmic membrane and of the cell sap is also shown. — Concentration decrease (calculated) of cell sap on B side (in per cent).
..... Resistance increase of protoplasmic membrane on B side (in per cent).

を通らないことである。これは外液の滲透勾配が小さいときには、細胞液内のイオンの濃度変化が原形質流動による攪伴作用のため減殺され、未だ完全に平衡に達しておらず、従つて電気抵抗が計

算より予想される程には変化しないことによるものと考えられる。外液の滲透勾配が大きくなり、細胞液内の溶質或はイオンの濃度変化が大きくなると、定常状態が速く達成されるようになり、計算値と実測値とは良く一致する。

Fig. 4. に示されているように細胞液のイオン濃度の変化が小さいときには、原形質膜の電気抵抗の変化も小さいが、前者の大きいときには後者は非常に大きくなる。即ち簡単な直線関係ではなく、図にみられるような原点を通り下に凸である一つの曲線で表わされることは興味深い。

再び Fig. 2. にもどると、細胞より水が出てゆく過程 (III, IV) において一時的な原形質膜の抵抗の減少、細胞液の抵抗の増加が現れており、これは一時的に細胞よりイオンの leakage があつたことを示している。即ち滲透勾配の小さいときには、この leakage の現象を数回繰り返して定常状態に達するのがみられる。(Fig. 2. b, c, III) これに伴つて原形質膜の抵抗が一種の減衰振動的な変化をしている。滲透勾配が大きくなると、III の過程が速やかに起るためこの種の変化ははつきりとは観察できないが、滲透勾配の小さいときに著しくなかつた IV の過程の初期の leakage の現象が明瞭に現れる。(Fig. 2. d, e, IV) 外液をもとの溶液にもどしたとき抵抗値がもとの値にもどらなかつたのは、このイオンの leakage にもとづくものと考えられる。

働作流を生ずる場合には、一時的にイオンの leakage があるが、一般に直ちに回復してもとの状態に戻る。しかしこの実験のようにイオンの leakage を起させる原因が相当長時間作用しているときには、細胞に対して多少とも有害な影響を与える。(II) の過程において水が細胞内に入るとつれて原形質膜の抵抗は増加し、一応定常状態

に達するが、更に長時間観察しているとやがて次第に減少するようになる。しかもこの現象は滲透勾配の大きいとき程著しく現れる。これは水の出る側で起つたイオンの leakage の現象が細胞に対して有害な作用を及ぼし、この影響が次第に水の入る側にも及んで来たことによると考えられる。

要 約

フラスモ (*Nitella flexilis*) の節間細胞を用いて、滲透現象に伴う原形質膜及び細胞液の電気抵抗の変化について調べた。

この細胞を2つの部分に分ち、この間に蔗糖水溶液で滲透勾配を与えると、水は低滲透圧側より細胞に入り、細胞内を通つて高滲透圧側へ移動す

る。これに伴つて、細胞内ではイオン、溶質が高滲透圧側へ運ばれる。このとき細胞液の電気抵抗は低滲透圧側では高く、高滲透圧側では低くなり、且つその変化は運ばれた溶質の量に比例している。原形質膜の抵抗も水の入る側では高くなり、水の出る側では低くなるが、その変化の割合は滲透勾配の小さいときは小さいが、滲透勾配が大きくなると非常に大きく変化する。

細胞へ水が入るときには、原形質膜に対して著しい影響はみられないが、細胞より水が出てゆくときには多少ともイオンの leakage を伴い、この leakage の現象は細胞に対して有害に作用する。

本研究を行うにあつて終始変らぬ指導と鞭撻を戴いた神谷宣郎教授に厚く御礼を申し上げる。

Summary

In the present report changes in the electric resistance of protoplasmic membrane and of cell sap under osmosis were studied.

When one end of the cell of *Nitella* is subjected to a higher osmotic pressure while the other end of the same cell is under a lower osmotic pressure, water passes through the cell from the hypotonic side to the hypertonic side. This process is accompanied with increase in the resistance of cell sap and of protoplasmic membrane at the part of the cell where water enters; their resistances decrease at the other end where water goes out of the cell.

The change in the ionic conductivity of the cell sap coincides very well with the calculated value of the change in the ionic concentration of the cell sap. The change in the resistance of the protoplasmic membrane is very small under lower osmotic gradient, but increases rapidly under higher osmotic gradient.

When water enters the cell, no remarkable effect is detected as to the resistance of the protoplasmic membrane. On the contrary, when water goes out of the cell, ions leak more or less out of the cell together with water, which gives unfavorable effects on the protoplasmic membrane.

引 用 文 献

1. 神谷・田沢・黒田. (第 17 回日本植物学会大会, 1952)
2. 神谷・黒田. (第 18 回日本植物学会大会, 1953)
3. Osterhout. W. J. V. Jour. Gen. Physiol. 32 553-557 (1949)
4. 西崎. Cytologia (1954) (in press)