Albugo 属菌によるアブラナ科植物肥大組織の微細構造

野津幹雄[※]・糸井節美[※]・豊嶋洋悦^{※※}・城野洋一郎[※]

Mikio Nozu, Setsumi ITOI, Yoetsu TOYOSHIMA and Youichirou KINO Fine Structures of Hypertrophied Tissues of Cruciferous Plants caused by *Albugo* Fungi

はじめに

植物組織は病原微生物からの刺激物質に反応して細胞 の増生 (hyperplasia) や肥大 (hypertrophy) を起こ す場合がある.いわゆる増生病として取り扱われている もので、菌癭と呼ばれている、微生物による植物細胞の 増生や肥大の機構を解明する手掛りを得たいと考え、こ れまでに種々の植物肥大組織の超薄切片を 電子 顕 微 鏡 で観察した. Albugo macrospora (Togashi) S. Ito に よるカラシナ (Brassica juncea Czern. et Coss.) 白さ び病肥大茎組織の観察結果については、その概要を報告 した. その後タカナ (Brassica juncea Czern. et Coss. var. integrifolia Sinsk.), ワサビ (Wasabia japonica Matsum.)の白さび病罹病組織を加え観察を継続した. ダイコン白さび 病罹病組織における Albugo 属菌の吸 器の微細構造は Berlin, J. D. と Bowen, C. C. によ って観察され、その模式図が提示された、しかし筆者ら が得た知見と異なる点もある. ここではカラシナ, タカ ナ、ワサビの白さび病罹病組織の寄主細胞と吸器の構造 について述べる.

材料と方法

Albugo macrospora (Togashi) S. Ito によるカラシ ナとタカナの白さび病肥大茎組織, Albugo wasabiae Hara によるワサビの白さび病罹病葉組織, 対照区とし て健全組織を供試した.本菌は純寄生菌であるので,自 然感染による罹病組織を用いた.各組織を細切し,4% グルタールアルデヒドーりん酸緩衝液 (pH 7.4) と1% オスミウム酸ーりん酸緩衝液で二重固定した.水洗後エ タノール系列で脱水し,プロピレンオキサイドに置換し

※ 植物病学研究室

※※ マルホ株式会社

て Epon 812, MNA, DDSA に DMP-30 を添加し,
 包埋した.重合後,ガラスナイフを用い Porter-Blum
 MT-B 型超ミクロトームで切片を作成した.切片は酢
 酸ウラニウム飽和水溶液で電子染色し,カーボン補強を
 行い,日立 HU-12A 型電子顕微鏡 (75 KV) で観察した.

結果と考察

カラシナとタカナの白さび病肥大茎では表皮下細胞数 15-20個までの組織に限定して観察した。健全組織,罹 病組織共に表皮下4-7細胞層までの細胞には殿粉粒を 含む葉緑体が多数認められる。肥大組織の皮層細胞は特 に細胞質の層が薄い.図1・2・5に示されるように細 胞の大部分は液胞(V)で占められている。タカナの肥 大茎組織にもカラシナ肥大茎組織と同じように、異常分 裂(増生)後個個の細胞が伸長しなかったと思われる組 織(図6)があり、液胞がある細胞やない細胞、電子密 度が高く細胞内器官が崩壊しつつあると思われる細胞, 葉緑体を持つ細胞や持たない細胞がある。このような組 織は肥大茎の彎曲に関係していると考える. しかしこの 組織には菌体は観察されない、肥大組織細胞や吸器、細 胞間隙の菌糸の存在状態は前報のカラシナ白さび病罹病 組織の場合とほぼ同じである. ワサビ白さび病罹病葉組 織では葉緑体の変化に特徴があった。

種種の植物病害に おいて、葉緑体の膨潤、グラナラメラの変化、好オスミ ウム性顆粒の増大, 殿粉粒の発達とグラナラメラの消失 などの現象が見られる. ワサビ白さび病罹病葉組織の葉 緑体はグラナラメラも多く、葉緑体の端に殿粉粒が形成 され発達する (図7・9). A. wasabiae の 吸器も古く なると種種の形に変形するが、このような吸器(図9、 左)になっても寄主細胞のトノプラスト (図9,T),

細胞膜, 葉緑体膜は崩壊せず, 細胞の基本的な膜構造は 保持されている.

以上の結果から,肥大組織は種種の異質な細胞から構 成されていること,病原菌が寄主細胞に侵入しなくても 細胞に変化が起こること,肥大茎組織,肥大病斑が形成 されるまで寄主細胞の基本的構造は崩壊しないこと,な どが推測される.しかし異常組織細胞と病原体は長期間 共生的関係を保持するが,図3に示すように,吸器の変 化,寄主細胞の細胞膜やトノプラストの崩壊が起こり, 最終的に寄主細胞はえ死する.図3の細胞は光顕では褐 変細胞としては認められない.

図1・2・5・8は吸器の様相を説明するために提示 した. 罹病組織の細胞間隙の菌糸は寄主細胞に接触し, 侵入菌糸を出して(図1)寄主細胞壁を貫通し,寄主細 胞の細胞質部分(細胞膜、細胞質、トノプラスト)を陥 入させる. すなわち吸器は液胞内に存在するように見え るが、寄主細胞の細胞質部分に取り囲まれていることが わかる.図1・2・5はいずれも肥大茎組織の皮層組織 細胞であり、寄主細胞が肥大すると細胞質の層が薄くな り,吸器周辺の細胞質部分は特に薄い層として存在す る. 吸器は細胞壁 (HW) で取り囲まれ、ミトコンドリ アが多く, ER が発達している場合もある. 吸器には液 胞(HV)も発達するが、核は存在しない. 吸器の細胞 壁と寄主細胞質の間には高電子密度の物質があり、吸器 を取り囲む寄主細胞の細胞膜 (図5 CM)が 観察 され る機会は少なく、高電子密度の物質と吸器の細胞壁の境 界も不明瞭である.吸器が寄主細胞の細胞質に取り囲ま れている形は寄主細胞が褐変え死する直前まで保持され る。純寄生菌と寄主細胞との共生的関係は吸器周辺の寄 主の細胞質部分の細胞膜やトノプラストの崩壊まで保持 され、次いで光顕レベルの褐変細胞が現われる.

Albugo 属菌の吸器については Berlin らにより,その 微細構造が報告され,菌体細胞壁は吸器頭 (haustorial head) に近い柄 (stalk) の部分で中断しているとされ ている.すなわち一般に菌糸細胞には細胞壁があるが, 細胞間隙の菌糸と吸器頭間にある首または柄 (neck or 2) stalk)の部分に菌体の細胞壁が存在しないとして模式図 を提示した.しかし筆者らの観察では,A. macrospora のカラシナ肥大茎における吸器(図2,HW),タカナ肥 大茎における吸器 (図5),A. wasabiae のワサビ罹病 葉組織における吸器 (図8) ではいずれも菌体の細胞壁 は中断されておらず,連続している (図3・4・10). 筆者らは Albugo 属菌の吸器細胞壁は,うどんこ病菌, さび病菌,べと病菌の吸器の細胞壁のように連続してい ると考えているが,供試材料,固定法も考慮し再検討し たい.

摘要

Albugo 属菌によるカラシナ,タカナ,ワサビ罹病組織 の起薄切片を電子顕微鏡で観察した。カラシナとタカナ 肥大茎組織の場合、表皮下の細胞には殿粉粒を含み、グ ラナラメラが発達した葉緑体が認められた. このような 細胞は4-7細胞層であった. さらに内部の組織には肥 大した細胞があり、液胞が発達し、細胞質は薄い層とし て存在した. これらの細胞には葉緑体はほとんどなく, アミロプラストが多かった. 吸器が認められる寄主細胞 においても細胞膜, トノプラスト, 葉緑体膜などの構造 は保持されていた、また異常分裂後伸長していない細胞 組織には細胞質が変性している細胞,葉緑体を持つ細胞 や持たやない細胞、液胞がある細胞やない細胞などがあ った、この組織には菌糸や吸器は観察できなかった、ワ サビ罹病葉組織では、健全葉に比較し、大型の葉緑体が 存在し、大きな殿粉粒を含んでいるにもかかわらず発達 したグラナラメラがあり、各種植物肥大組織の葉緑体の 変化とは様相が異なる. 罹病組織には菌糸と吸器が認め られ, 吸器にはミトコンドリアが多く, 液胞も発達する が,核は認められない.吸器の周辺は細胞質で取り囲ま れ、吸器細胞壁と寄主細胞膜との間には高電子密度の物 質があった。細胞間隙の菌糸細胞壁と吸器頭細胞壁は連 続していた.

引用文献

- 野津幹雄・石原義光:島根大農研報10:70-79, 1976.
- BERLIN, J. D. and BOWEN, C. C. : Amer. J. Bot. 51: 445-452, 1964.

図中の記号

СН	葉緑体
СМ	寄主細胞膜
CW	寄主細胞壁
D	高電子密度物質
H	菌糸
HC	菌体の細胞質
ΗV	菌体の液胞
HW	菌体の細胞壁
IS	細胞間隙
М	ミトコンドリア
N	寄主の核
S	吸器鞘
\mathbf{ST}	殿粉粒
Т	トノプラスト
v	寄主液胞

Summary

Ultra-thin sections of the tissues of Cruciferous plants infected by Albugo fungi were studied under an electron-microscope. Stem tissues of Brassica juncea consisted of cells showing hypertrophy and of hyperplastic tissues. Hypertrophied cells had a large central vacuole and a thin peripheral layer of cytoplasm contained mitochondria, amyloplasts and endoplasmic reticula. In the chloroplast of Wasabia japonica infected by Albugo wasabiae, grana lamellar structures, osmiophilic granules and developed starch grains were found. The fungi were observed in the inter-cellular spaces, middle lamella and cells of host tissues. The haustoria within the host cells were always surrounded by a thin layer of host cytoplasm. Many mitochondria, endoplasmic reticula and vacuoles were observed in the haustorial head, but no nucleus was recognized. Hyphal cell wall of Albugo was observed to continue to the cell wall of haustorial head.



野津幹雄・糸井節美・豊嶋洋悦・城野洋一郎: Albugo 属菌によるアブラナ科植物肥大組織の微細構造 — 49 —

図1. カラシナ白さび病菌の吸器 ×21000 図2. カラシナ白さび病菌の吸器と吸器鞘(S) ×22000



図3・4 カラシナ白さび病菌の侵入 図3 ×6000 図4 ×16000



図5. タカナ白さび病菌の吸器 ×20000 図6. タカナ肥大茎組織の異常分裂後伸長が停止したと思われる組織細胞 ×5000



図7. ワサビ白さび病罹病組織細胞と菌糸 ×3600 図8. ワサビ白さび病菌の吸器 ×15000



野津幹雄・糸井節美・豊嶋洋悦・城野洋一郎: Albugo 属菌によるアブラナ科植物肥大組織の微細構造 — 53 —

図 9. ワサビ白さび病菌の吸器と葉緑体 ×16000 図10. ワサビ白さび病菌の侵入 ×10000