

平成18年3月29日

新潟地方裁判所高田支部 御中

## 意見書

茨城県つくば市観音台2-1-18

(独) 農業・生物系特定産業技術研究機構

作物研究所 所長

黒田 秧



私は先の平成17年(ラ)第1355号遺伝子組換え稲の作付禁止等仮処分即時抗告事件に  
関して、債務者が東京高裁に提出した準備書面(5)に関連した疎乙119(平成17年  
9月24日付)において、「ディフェンシンによる耐性菌出現問題等に関する報告書」を  
提出し、組換えイネの茎葉中に蓄積したディフェンシンが体外に漏出して水田の水に溶出  
し、微生物や病原体の増殖に影響を及ぼす可能性がないことを、検証実験の結果を添えて  
陳述しました。これに対して債権者側から反論(金川意見書:疎甲125号証)が出され、  
この金川氏の反論内容が本件訴状の甲第20号証と準備書面(1)、原告準備書面(2)  
および原告準備書面(3)でも繰り返し提起されましたので、改めて意見を申し述べる次  
第です。

## 1. ディフェンシンは細胞壁を容易に通過し外部に流出する、との反論について

植物細胞は動物細胞と違い1個1個の細胞がセルロースを主成分とする固い細胞壁で囲  
まれており、隣接する細胞の原形質とは唯一、細胞壁を貫通するこのプラスモデスムでつ  
ながっています。一方、葉や茎の組織の最外層には表皮細胞があり、表皮細胞の細胞壁の  
外界側(体表面側)にはクチン(不飽和脂肪酸)が厚く沈着し、さらに脂質や蠟が浸透して  
クチクラ層が形成されています。クチクラ層は空気や水を通さないため、植物体からの水  
の発散、外部からの微生物や物質の侵入、紫外線による傷害を防いでいます。

ところで圃場試験に用いた組換えイネは葉緑体が発達した組織(緑色の組織)の細胞で  
ディフェンシンがつけられるように遺伝子の発現が制御されています。葉や茎のこれら組  
織の細胞の原形質内でつくられ、プラスに荷電した塩基性蛋白質のディフェンシンが、原  
形質膜を通過して細胞壁との間の細胞間隙に出ても、細胞壁内に多量に含まれるペクチン  
性多糖類のカルボキシル基がマイナス電荷をもつため、ディフェンシンはこのカルボキシ  
ルマイナス基とイオンの結合してトラップされ、細胞壁を透過して隣の細胞へ移動する  
ことは考えられません。しかし、葉緑体が未発達な(ディフェンシンをつくらない)表皮  
細胞を経て植物体外(体表面)にディフェンシンが漏出するとすれば、緑色組織の原形質  
でつくられ原形質内部に分泌され滞留したディフェンシンが細胞壁のプラスモデスムを通  
過して隣の細胞の原形質内に移動し、最外層の表皮細胞に集積する必要があります。ディ  
フェンシンがプラスモデスムを通過することが難しく(後述)、仮にここを通過して細胞  
間を移動し表皮細胞の原形質に到達して、さらに細胞間隙に出ても、マイナスに荷電した

細胞壁にトラップされます。また表皮細胞の外界側の細胞壁はプラスモデスムのような穴のない厚い構造のため、物質の透過が著しく制限されています。さらに外界側の細胞壁表面を覆う疎水性のクチクラ層を水溶性のディフェンシンが透過して体外に漏出することは考えられません。一方、ディフェンシンの別の移動経路として、根から吸い上げた水や無機塩類、葉でつくられたショ糖やアミノ酸などの通り道である維管束系への流出による移動を仮定した場合でも、緑色組織の細胞でつくられたディフェンシンが維管束系に流出するにはそこに至る細胞の間を移動する必要であり、プラスモデスムの通過が要件となります。しかし、維管束系の末端は外部に開口することなく表皮細胞で囲まれ塞がれているので、仮に維管束系に流出したディフェンシンが最外層の表皮細胞内に到達したとしても細胞壁にトラップされて外界側の細胞壁を透過することは極めて難しく、植物体外に漏出することは考えられません。

次に、原告は準備書面(1)の12頁、2-①において、金川意見書をもとに、「分子量5,700のディフェンシンの大きさは2ナノメートルほどであり、直径が20-40ナノメートルの通路を容易に通過できる。」とし、ディフェンシンが細胞壁の通路(プラスモデスム)を通過し外部に容易に流出すると反論しています。私は疎乙119の2頁目2行目において「自由に通過できる物質の大きさは分子量に換算して800以下のサイズであり(文献2),」と述べました。その根拠として引用した文献2に示された科学的な事実、すなわち「種々の分子量のトレーサー分子を注入した実験から、プラスモデスムを自由に通過できるのは分子量800以下の分子とわかった。」(文献2、2頁目の下から13行目～)、とするこの最も重要な部分について、金川意見書はまったく触れていません。また、文献2のFig.19-19では、プラスモデスムの構造図とともに、「(B)各プラスモデスムを裏打ちしている膜は両側の細胞の膜と連続しており、その中を通常デスモ小管とよばれる滑面小胞体由来の細い管状構造も通っている。」と説明を加えています。プラスモデスム内部のデスモ小管の周囲は顆粒状の蛋白質で取り囲まれていることも知られています。つまり細胞壁を貫通するプラスモデスムは内側が空っぽの管ではなく、内部が詰まったろ過フィルターのような構造になっています。この科学的な事実を踏まえれば、ディフェンシンの直径が2ナノメートルであっても分子量からしてプラスモデスムを通過することが難しいと判断されます。

なお、同じく9頁中段(2)の「ディフェンシンは細胞(膜)外に分泌されます」の表現に関して、原告から指摘を受けた「細胞(膜)外」とは原形質膜(=細胞膜)外の意味であり、「細胞外」は細胞壁外を意味します。

以上のように、植物の細胞組織の構造的な特徴から、イネでつくられたカラシナディフェンシンは直径が小さく細胞壁を楽に通過して外部に漏出する、との原告の反論には科学的な根拠が極めて乏しく、同意できません。私のこの主張は、私が疎乙119に添付した検証実験の概要で示しましたように、組換えイネの茎葉を2日間浸せきした水からも、また圃場の組換えイネ株周辺に溜まった水からもディフェンシンが検出されなかった、という検証結果で裏付けられています。

2. 水田にはマイナス荷電を中和するプラスイオンが十分に存在するから細胞壁に結合したディフェンシンが容易に解離し水田に溶出する、との反論（準備書面（1）の12頁、2-②）について

私は疎乙119において、細胞壁に結合したディフェンシンを細胞壁から解離させる条件として、「多量の  $\text{Ca}^{2+}$  イオンが細胞間隙に流入するとか、人工的には高塩濃度の化合物の処理が必要となります。」（1頁、下から11行目〜）と述べました。これに対し、金川意見書では「水田の水には  $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{K}^{+}$  など、マイナスの荷電を中和するイオンが十分に存在するので（注1参照）、これらのイオンで細胞壁の荷電が中和され、結合したディフェンシンが容易に解離し、溶出する」（3頁、下から4行目〜）と反論しています。

しかし、植物の茎葉の細胞のイオン濃度は河川の水や雨水など外界の溶質のイオン濃度よりも数十倍以上も高いことが知られています。金川意見書が注1で引用した水田水の平均水質（10頁）の陽イオンをモル濃度に換算すると、 $\text{Ca} = 0.22\text{mM}$ 、 $\text{Mg} = 0.88\text{mM}$ 、 $\text{Na} = 0.29\text{mM}$ 、 $\text{K} = 0.03\text{mM}$ 、 $\text{Si} = 0.68\text{mM}$  となります。一方、イネの茎葉の表皮細胞の溶質のイオン濃度を正確に測定した文献が見あたらないので、同じイネ科作物の大麦で示しますと、葉の表皮細胞の陽イオン濃度は  $\text{Ca} = 24\text{mM}$ 、 $\text{Na} = 11\text{mM}$ 、 $\text{K} = 219\text{mM}$ （文献1、表4）。また、小麦の葉の表皮細胞では、 $\text{Ca} = 105 \sim 115\text{mM}$ 、 $\text{K} = 198 \sim 202\text{mM}$ （文献1、表5）が示されています。いずれのイネ科作物の葉も陽イオン濃度は水田水の陽イオン濃度の数十倍から数百倍高いことがわかります。つまり水田水の陽イオン濃度は植物細胞のそれと比較してごく微量です。また植物細胞は固い細胞壁で覆われており、水田水などの浸透圧の低い液体にさらされても、細胞が膨らむ力（膨圧）がこの強固な細胞壁で押さえつけられるために、浸透圧の差によって陽イオンが体外から体内に大量に流入することはありません。仮に水田水に微量に含まれる陽イオンのみが多少増加しても、細胞壁のマイナスの荷電状態を中和させるだけの劇的な効果は考えられません。こうした植物の生理学的特徴を踏まえれば、イネの細胞内でつられたカラシナディフェンシンが自然状態では細胞壁から解離せず、また細胞壁やクチクラ層の特性から植物体外へ漏出し水田水に溶出することも考えられません。また、イネに産生した塩基性蛋白質のチオニンも、上記の理由により細胞壁からの解離と溶出は考えられません。

### 3. 検証実験への批判について

準備書面（1）の13頁、2-③には、金川意見書の②実験的検証（4頁）において、私の疎乙119の裏付けとなった「黒田報告書の第1項に関する実験の概要」（北陸研究センターが実施）についての批判が掲げられています。また、原告準備書面（3）の9頁（三）でも同様の質問が出されています。しかし、いずれの批判も質問も実験方法を詳細に説明すれば理解されうる内容と考えます。

#### a. 超純水へのイネ茎葉の浸せき

水田の水には蛋白質を分解する酵素（プロテアーゼなど）をもつ様々な微生物が存在し、また各種の微生物や動植物の死がいや残渣、糖類・無機塩などの栄養素が溶出しています。このような水質の水に採取したイネを2日間浸せきした場合、イネの茎葉の切り口から溶出する糖類なども加わって水中の微生物が増殖し、微生物のプロテアーゼも作用して、イネの茎葉からディフェンシン蛋白質が溶出したか否かを正確に調べることはできません。

このため、超純水を使用し、その中にイネの茎葉を浸せきするという方法を採用しました。

#### b. 水温10℃での茎葉の浸せき

予備実験として実験室において、隔離圃場で栽培中の組換えイネおよび非組換えイネ(対照)から採取したそれぞれの茎葉を超純水に浸せきし、室温(約28℃)で2日間(48時間)放置したところ、両イネとも浸せき水に蒸れ臭のような異臭が認められました。イネの茎葉に付着していた微生物が、イネの切り口から溶出した糖類などの栄養素の供給を受けて増殖したためと考えられます。この状態ではa.と同様の理由で正確な実験が行えないと判断し、微生物の増殖を抑制するために10℃での浸せきを選択しました。10℃では異臭が認められません。また、精製したディフェンシンが10℃の超純水に容易に溶解することを事前に確認済みです。

#### c. 実験の対照区と濃縮操作

この実験では確かに正確な意味での対照区を併設していません。本実験では超純水に溶解した精製ディフェンシンを遠心濃縮操作をせずに直接電気泳動の試料とし、実験区の水に含まれるディフェンシンの存在の有無を定量的に確認しました。しかし、予備実験において、精製したディフェンシンを超純水に溶解して直接電気泳動の試料とした今回の方法を、溶解した後遠心濃縮操作を行い再度超純水で溶解して電気泳動の試料とした場合との比較を行っており、両方法によるディフェンシンの検出量に差異が無く、遠心濃縮操作の有無が問題とならないことを確認済みです。また、水田の水を濃縮する過程で内在するディフェンシンが遠心管などに吸着したり、分解するなどの影響の懸念ですが、本実験の方法で問題なく検出できることは、濾過した水田水に精製ディフェンシンを溶解し濃縮した予備実験で当然のことながら確認しています。こうした条件の下での実験結果であることを、改めて申し添えます。

#### d. 浸せき水を加えた培地でのいもち病菌の増殖

この実験では、組換えイネの茎葉浸せき水を含む培地が、いもち病菌の増殖をまったく抑制しなかった事実で十分と考えています。

#### e. 組換えイネの株もとの水の濃縮操作

c. に記述した理由に加え植物の細胞組織の特性から、仮に何らかの理由でイネでつくられたディフェンシンが水中に存在すると仮定してもごく微量と推定されることから、各実験区の試料調製条件を揃えるために、採取した水を1,000倍に濃縮し、その存在の有無の確認を高感度な検出法を用いて行いました。

#### f. 不可解な実験との批判

上記の理由により、北陸研究センターが実施した検証実験は、金川意見書が指摘するような不可解な実験ではなく、合理的で信頼できる内容であり、それぞれの実験の結果から結論を得ることができます。疎乙119に添付した実験の概要は、その表題のとおり「概要」であり、補足説明を要する部分があるとしても、結論のとおり、組換えイネからのディフェンシンの水田水への溶出は考えられず、「組換えイネの茎葉に含まれるディフェンシンが植物体外に分泌され、水田の水に溶出して抗菌効果をもつ可能性は、実態的には皆無と結論される。」ことを改めて申し述べます。

#### 4. ディフェンシン耐性菌出現問題について

準備書面（1）の13頁、2-④、⑤では、水田におけるディフェンシン耐性菌の出現と流出、伝搬の恐れが指摘されています。しかし、この問題の大前提であるイネ体外へのディフェンシンの溶出という条件は、検証実験の結果からも否定されて消失し、議論が成立し得ないことが明白です。従ってこれらの問題の発生は考えられず、これ以上の論議は机上の空論を重ねることになり、意味をなさないことを改めて申し述べます。

#### 引用文献

1. 米山忠克・石川隆之・建部雅子・正岡淑邦（1995）、植物生体液の溶質濃度：汁液栄養診断の基礎、農業および園芸、70巻（9号）、951～957頁
2. Molecular Biology of The Cell (3rd Edition) (細胞の分子生物学 第3版)、Bruceら編（1994年発行）、Newton Press, 961頁～962頁

## 植物生体液の溶質濃度：汁液栄養診断の基礎

米山忠克\*・石川隆之\*\*・建部雅子\*・正岡淑邦\*\*\*

## 1. 汁液診断

葉柄や葉身部のしぼり汁の溶質濃度から作物体の養分状態を判定して、必要であれば、特定の養分を含む肥料を施用すべきか否かを決定する。現在日本ではキュウリ、イチゴ(六本木 1992)、トマトの硝酸イオン、キュウリのカリウムイオンやリン酸イオンが計測され、施肥診断に用いられている。キュウリの葉柄汁液の硝酸診断(六本木 1991)では、反促成栽培で、4月上旬の収穫初期には14~16節の本葉の葉柄  $\text{NO}_3\text{-N}$  は800~1,200 ppm (57~86 mM)、5~6月の収穫中期には200~400 ppm (14~29 mM)、6月以降の収穫後期には100~300 ppm (7~21 mM)、抑制栽培では9~11月の収穫全期間を通じて、1,000~1,200 ppm (71~86 mM) が最適診断基準として出されている。

興味あることに、海外でも硝酸テストは多く試みられているが、その多くは乾燥試料から抽出して、イオンを計っている。オーストラリアでは小麦の基部(主茎10 cm)を切り出し、乾燥、粉碎して水で抽出、イオン電極で硝酸イオンを計測する(Papastylianou ら 1982)。 $\text{NO}_3\text{-N}$  が乾物 kg 当り常に約1,000 mg あれば、収量は最大の90%以上となるとしている。アメリカのアリゾナでは小麦の茎基部5 cm から  $\text{NO}_3\text{-N}$  を抽出し、診断値を出しているが、ここでは基準値が4,000~200 mg/kg (乾物) と生育ステージにより違っている(Knowles ら 1991)。アメリカのコロラド州で栽培されたテンサイの葉柄の  $\text{NO}_3\text{-N}$  の計測は次のように行われた(Gilbert ら 1983)。20個体から最も若い成葉の葉柄を採取し、0.5 cm 角に切断し、60°C で乾燥、1 mm の篩が通るように粉碎する。水で抽出して、硝酸イオン電極で計測する。これを3週間ごとにおこない  $\text{NO}_3\text{-N}$  が1000 mg/kg (乾物)

以下にならないように施肥する。9月1日の葉柄  $\text{NO}_3\text{-N}$  が2,000 mg/kg 以下であればテンサイの品質は最高になった。他にイチゴ、綿、ライグラス、スーダングラス、レタス、ハウレンソウなど多くの作物で試みれているが、いずれも乾物試料を用いている。

このような乾物ベースの溶質の含有率は相対的濃度から養分の適量の判定材料となるが、これに対し生体液ベースでの濃度は植物生体のリアルな情報となると考えられるようになってきている。イギリスのローザムステッド試験場の Barraclough and Leigh (1993) は、作物のカリウム (K) の診断のためには植物生体液ベースの濃度表現が生理機能を直接反映するものとしている。本稿では、植物の生体液の溶質濃度としてどのようなことが計測されているかまとめてみた。この情報は今後の汁液診断の展開の基礎となると考える。

## 2. 導管液

生体液のうち、培地からの溶質に対応するのは根細胞や根アポプラストが最初であるが、次に移動器官の導管の液(導管液)が続く。土壤や溶液培地からの溶質の吸収では選択的吸収や積極的吸収などの機能により、その濃度は変化する。表1-1に示したように、導管液の溶質濃度は、培地の溶質濃度と吸収における植物の機能の関与の反映である。土壤の  $\text{Pi}$  濃度は著しく変化するが、導管液の濃度は2~4 mM に保たれている。一方導管液の  $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{NO}_3^-$  は培地のそれを強く反映する。

表1-2にキウイ果樹園で得られた導管液の溶質の分析値を示した(Clark ら 1986)。導管液のアミノ酸、主要アニオン、主要カチオンに差は認められなかったが、微量元素の Mn は欠乏症の樹で低く、過剰症で高かった。また Zn 欠乏症キウイの樹の導管液 Zn 濃度は低かった。B 過剰のみられたキウイ樹では93 mM の B が導管液で計測された(Clark ら 1986)。

\* 農林水産省農業研究センター  
(Tadakatsu YONEYAMA, Masako TAKEBE)

\*\* 農林水産省国際農林水産業研究センター  
(Takayuki ISHIKAWA)

\*\*\* 農林水産省九州農業試験場 (Yoshikuni MASAOKA)

表 1-1 導管液の溶質濃度

	水耕コマツナ	水耕キュウリ	水耕ヒヨコマメ	土耕カボチャ	ルーピン (根粒着生)	土耕 <i>Nicotina glauca</i>	培養土 ブロッコリ
全アミノ酸 mM					20.9±3.3	2.0	1.2~13.1
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> mM	28~38	36~44		52~69			21.5~361
Pi mM	3~4	2	0.9~1.8	1.9~3.5		2.2	0.8~9.3
Cl <sup>-</sup> mM				4.8~7.3		1.8	
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> mM	2~6	1.2	0.9~6.4	0.1~0.2		1.3	
K <sup>+</sup> mM	14~20	15~16	5.8~7.3	12~15	11.6±1.5	5.2	18.2~78.7
Na <sup>+</sup> mM			0.1~0.2		0.8±0.06	2.0	
Ca <sup>2+</sup> mM	6~9	6~10	0.6~2.0	0.9~7.3	0.17±0.04	4.7	3.9~8.7
Mg <sup>2+</sup> mM	4~6	5~8	1.0~2.2	0.7~1.4	1.56±0.3	1.4	4.8~11.1
Fe μM						10.7	
Cu μM						1.7	
Zn μM		9~18				22.5	43~58
Mn μM		18~43				4.1	11~80
B μM							185~462
文献	北村・米山 (1994)		Le Botら (1990)	Richardson (1992)	Jeschkeら (1985)	Hocking (1980)	Shelp (1987)

表 1-2 微量要素障害を示すキウイの導管液の溶質濃度

	健全	Mn 欠乏	Mn 過剰	Zn 欠乏
アミド N mM	25.3	26.0	23.0	22.2
アミノ酸 N mM	4.3	5.2	4.4	4.9
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> mM	1.9	1.8	1.5	2.3
Pi mM	6.2	5.8	5.7	5.5
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> mM	1.7	1.2	1.8	1.6
K <sup>+</sup> mM	6.7	10.7	10.4	8.4
Na <sup>+</sup> mM	0.09	0.11	0.11	0.10
Ca <sup>2+</sup> mM	13.8	14.2	14.6	10.6
Mg <sup>2+</sup> mM	5.2	6.0	5.9	5.3
Fe μM	17	23	22	30
Cu μM	11	13	14	7
Zn μM	18	72	31	12
Mn μM	126	36	676	85
B μM	45	32	38	41

(Clarkら 1986)

### 3. 葉の溶質

葉は多くの植物で、葉柄と葉身よりなり、一般に前者は貯蔵器官、後者は代謝器官と概念化されている。しかし両器官とも複雑な構造から成り立っており、導管、師管を含む通導管系と葉肉部分

も含んでいる。葉肉部分には複雑な各種細胞が含まれ、表皮細胞、葉肉細胞、維管束鞘細胞がその代表的なものである。この細胞の分化は根にもみられ、表皮細胞、皮層細胞などが配置されている。

表 2 に葉柄汁液の溶質濃度を示した。表 1 の導管液のそれぞれの溶質濃度に比べて、K<sup>+</sup> は約 10 倍、それ以外の溶質は 3~4 倍となっている。

表 3 には葉身の汁液 (抽出液) の溶質濃度を示した。興味深いことに NO<sub>3</sub><sup>-</sup> は葉柄よりも低い濃度であるが、他の溶質は葉柄と変わらない。このように葉柄や茎部が貯蔵器官と言えるのは特に NO<sub>3</sub><sup>-</sup> について考えてよい。K<sup>+</sup> はカチオンのうち最も高濃度であり、50~200 mM である。興味深いことに葉柄汁液 (表 2)、各種の細胞 (表 4)、師管液 (表 8) の K<sup>+</sup> 濃度もこの範囲にある。Barraclough and Leigh (1993) はライグラスの茎葉部を凍らせ、そしてもどすことによって汁液を得、その K<sup>+</sup> 濃度を測定した。ライグラスの生育や浸透圧と K<sup>+</sup> 濃度の関係から浸透圧調節に 126 mM の K<sup>+</sup> が必要であり、酵素反応のためには 46 mM がクリティカルな濃度であるといっている。前者の値はもし土壤に Na があり、吸収され代替となれば 82 mM まで低下するとしている。これらは茎葉全体

表2 葉柄汁液の溶質濃度

	トマト		キュウリ a		キュウリ b		コマツナ	
	下位葉	中位葉	下位葉	中位葉	下位葉	上位葉	下位葉	上位葉
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> mM	71~129	50~71	36~107	25~71	93~140	78~122	120~282	110~184
Pi mM	16~18	13~15	5~25	5~21	5~8	5~9	4~5	5~7
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> mM					0.4~1.2	0~0.2	3~7	4~8
K <sup>+</sup> mM	174~153	140~160	102~153	90~128	146~155	144	122~143	117~139
Na <sup>+</sup> mM	9~13	7~9	17~26	9~17				
Ca <sup>2+</sup> mM	22~25	15	20~34	9~25	9~10	5~6	18~24	10~14
Mg <sup>2+</sup> mM	25~31	16~21	16~25	6~10	5	4	10~14	7~10
Fe μM	36	27	18~36	13~27				
Cu μM	13~14	11~14	6~16	5~16				
Zn μM	107~138	61~77	15~46	15~46	25~64	41~54	55~105	66~106
Mn μM	164~219	128~182	18~73	18~73	9~17	8~20	68~71	46~86
B μM	389~426	324~389	138~370	92~370				

文献 Smith (1987) Smith (1987) 北村・米山 (1994) 北村・米山 (1994)

からの汁液についての診断であって、第5節で述べるように細胞内の局在性が重要となる。

4. 各種細胞の溶質濃度

表4に大麦の各種細胞の溶質濃度を示した。近年細胞レベルの溶質濃度の分析技術が進歩した。その一つは、細胞に圧をかけて一個の細胞から汁液 (Single cell sap) をとり出し、蛍光 X 線分析などにより分析する方法 (Zhenら 1991, Frickeら 1994 a)。他の一つは、植物の細胞をセルラーゼなどの処理により単離し、類似の性格の細胞 (プロ

トプラスト) を遠心分離により集めて、溶質濃度を分析するものである (Dietzら 1992, Mimura 1994)。

葉の表皮細胞では Pi 濃度が低く、Cl<sup>-</sup> や NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 濃度は高い。葉肉細胞ではこれらの溶質は逆の傾向を示した。K<sup>+</sup> は両者で約 200 mM とカチオンの中で最も高い。Ca<sub>2</sub><sup>+</sup> は表皮細胞で高いが葉肉細胞では低い。一方、Mg<sup>2+</sup> と逆の分布を示している。アミノ酸は表皮細胞にほとんどなく、葉肉細胞や維管束鞘細胞に含有されている。これらの傾向は小麦の葉細胞の糖の分布でみられ (表5)、有機物

表3 葉身の汁液の溶質濃度

	大麦 a	大麦 b	コマツナ	キュウリ	カーネーション	バラ	ルーピン (根粒着生)
スクロース mM	22~35						
還元糖 mM	15~90						
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> mM		104~126	35~106	20~69	28~57	4~7	
Pi mM		16~25	7~12	10~15	15~24	7~12	
Cl <sup>-</sup> mM		62~79					
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> mM			16~42	0~2			
K <sup>+</sup> mM	34~193	178~243	100~140	40~124	90~128	77~115	74.8±1.2
Na <sup>+</sup> mM	2~116				7~15	2~5	4.6±0.04
Ca <sup>2+</sup> mM	30~90	7~14	26~54	5~9	5~13	6~16	14.7±0.4
Mg <sup>2+</sup> mM	10~40		25~36	11~21	8~14	10~21	15.7±0.5

文献 Leighら (1986) Frickeら (1994 a) 北村・米山 (1994) Smith (1987) Jeschkeら (1985)



表4 大麦細胞の溶質濃度

	葉表皮細胞 (表)	葉表皮細胞		葉		葉肉細胞	維管束鞘細胞	根	
		表	裏	表皮細胞	葉肉細胞			表皮細胞	皮層細胞
採取法	細胞汁液	細胞汁液		プロトプラストの単離		細胞汁液	細胞汁液	細胞汁液	細胞汁液
糖	1.6±1.4	未検出				36±19			
アミノ酸 mM	0.2±0.2					11±2	7		
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> mM	196±12	233±13	102±17	182±48	22.6±0.6	208±20	175±29	53±5	101±5
Pi mM	0±4			2.8±0.9	75.5±8.2	28±6	15±10		
Cl <sup>-</sup> mM	78±16	53±20	141±27	62±22	22.6±6.6	27±10	32±4		
SO <sub>4</sub> <sup>2+</sup> mM				0.8±0.1	2.4±0.6				
K <sup>+</sup> mM	219±59	176±30	184±36	169±5	299±5	209±33	184±26		
Na <sup>+</sup> mM	11±8			1.0±0.2	3.0±1.9	16±5	13±3		
Ca <sup>2+</sup> mM	24±7	40±8	19±10	9.4±2.2	1.6±0.2	6±3	trace		
Mg <sup>2+</sup> mM				2.0±0.2	17.1±1.4				
文献	Fricke ら (1994 a)	Fricke ら (1994 b)		Dietz ら (1992)		Fricke ら (1994 a)	Fricke ら (1994 a)	Zhen ら (1991)	

の糖は主に葉肉細胞に分布している。

表5 小麦の葉の細胞の溶質濃度

	表皮細胞	葉肉細胞
糖 mM	約4 (主にグルコース)	100以上 (スクロース)
Cl <sup>-</sup> mM	28~45	
K <sup>+</sup> mM	198~202	
Ca <sup>2+</sup> mM	105~115	

(Tomos ら 1992)

### 5. 細胞内画分

植物の細胞には代謝のサイトである細胞質(サイトソル)、貯蔵のサイトの液胞、そして葉細胞には光合成のサイトの葉緑体が分布する。細胞質や葉緑体での代謝の維持のため、液胞は緩衝的役割を果たしている。細胞の体積の80~95%を液胞が

表6 細胞内の溶質濃度

	大麦根		トウモロコシ根		Chara 巨大細胞		Acer pseudoplatanus プロトプラスト		Commelina communis 葉の表皮		大麦葉	
	細胞質	液胞	細胞質	液胞	細胞質	液胞	細胞質	液胞	孔辺細胞液胞	表皮細胞液胞	細胞質	液胞
分析方法	マイクロイオン電極 コンパートメント解析 <sup>a</sup>		<sup>31</sup> P-NMRの シグナル拡張		マイクロイオン電極		マイクロイオン電極		マイクロイオン電極		プロトプラスト から液胞単離	
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> mM	5.4±0.5	42±3 <sup>b</sup>			0.5~2.5	3.5~6.2					28.3±3.2	23.6±3.2
Pi mM											(正常植物)	
											31.9±8.5	0.8±0.0
											(P欠植物)	
K <sup>+</sup> mM	127~187	21~61 <sup>b</sup>					133±79	31±7	95±10	448±41	(気孔が閉じた)	
									448±33	73±9	(気孔が開いた)	
Ca <sup>+</sup> mM					10~395	0.3~1.6						
Mn <sup>2+</sup> μM			0.4	10	nM							
文献	Zhen ら (1992) <sup>a</sup> Memon and Glass <sup>b</sup> ら (1987)		Quiguampoix ら (1993)		Miller and Zhen (1991)		Cornel ら (1983)		Penny and Bowling (1974)		Mimura (1995)	

占めているため細胞全体の溶質濃度は液胞のそれを示すことが多い。しかし、代謝のサイト、細胞質での溶質濃度は大変興味深い。近年細胞内画分の溶質濃度の計測方法が開発されている。一つはマイクロイオン電極の利用である (Felle 1993)。マイクロイオン電極で測定できる溶質としては、Ca<sup>2+</sup>、K<sup>+</sup>、H<sup>+</sup>(pH)、NH<sub>4</sub><sup>+</sup>、NO<sub>3</sub><sup>-</sup>、Cl<sup>-</sup>がある。

表 6 に植物細胞での測定値を示した。NO<sub>3</sub><sup>-</sup> は細胞質では数 mM だが液胞では変動する。大麦根を 10 mM の NO<sub>3</sub><sup>-</sup> で処理して、根の表皮細胞の NO<sub>3</sub><sup>-</sup> をマイクロイオン電極で測定すると 2 つの濃度域が観測され、1 つは 10 mM 以下の一定濃度の画分であり、他は時間とともに濃度が上昇し、16 時間処理で 30~50 mM に達した (Zhen ら 1991)。Ca<sup>2+</sup> は細胞質で nM オーダと極めて低濃度だが液

表 7 テンサイの主根と葉の細胞質の溶質濃度

溶 質	葉細胞質 (サイトソル)	主根*
スクロース	mM 50~60	μmol/gFW 380~420
全アミノ酸	50~60	9~19
グルタミン		2.5~8
グルタミン酸		1.8

\* 97% が液胞と推定される。(Lohaus ら 1994)

胞では mM オーダであり、その濃度差は大きい。K<sup>+</sup> は細胞質は 100~200 mM 程度だが、液胞の濃度は大きく変動すると予想される (Leigh and Wyn Jones 1984)。細胞質でのタンパク質合成などの各種の酵素反応に 100~150 mM の K<sup>+</sup> が必要であり、他のイオンで代替できないが (Gibson ら 1984)、

表 8 師管液の溶質濃度

	テンサイ	トウモロコシ	大 麦		ホウレンソウ	水 稻	ヒ マ	カボチャ	ルーピン (根粒宿生)	<i>Nicotiana glauca</i>	ブロッコリー
			明	暗							
採取法	アブラムシ口針	アブラムシ口針	アブラムシ口針	アブラムシ口針	アブラムシ口針	ウツカ口針	外皮切断	外皮切断	外皮切断	外皮切断	外皮切断
採取部位	葉身の細胞液						葉柄、莖	葉柄、莖	莖	莖	花序
スクロース mM	1300~1400	1400	1000	900	800	517~657 272~612	230~310		572±18	455~491	207~389
全アミノ酸 mM	60~140		186	244	192	61	35	65~248	77.5	80.0	55~182
グルタミン酸 mM	最も多いアミノ酸	32	89	120	64	32		11~53		15.3	
グルタミン mM	9~14%	42	8	46	16	2				28.8	
アラニン mM		82								1.2	
アスパラギン酸 mM			26	51	24	10		21~88		1.5	
アスパラギン mM						142				2.0	
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> mM						4.1	検出せず	0.9~1.7		検出せず	
Pi mM						4.6	7.4~11.4	0.3~0.9		14.0	7.6~11.3
Cl <sup>-</sup> mM						56	10~19	1.2~5.1		13.8	
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> mM						1.6	0.5~1.0	0.3~0.6		4.3	
K <sup>+</sup> mM						60~200	60~112	56~120	52.5±1.2	93.9	59.8~68.5
Na <sup>+</sup> mM							2~12	1.9~5.0	0.85	5.1	
Ca <sup>2+</sup> mM						1~4	1~4.6	0.5~0.9	0.26±0.02	2.1	3.7~5.3
Mg <sup>2+</sup> mM						2.3	9~10	0.3~0.4	3.5±0.1	4.3	12.2~14.8
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> mM							1.6	6.3~12.7		3.2	
Fe mM						2.6			0.16~0.23	0.17	
Cu mM						0.16			0.01~0.02	0.02	
Zn mM						0.70			0.02~0.09	0.24	0.10~0.24
Mn mM						0.2			0.04~0.06	0.02	0.03~0.08
B mM											0.7~0.9
ATP mM							0.4~0.6				
文献	Lohaus ら (1994)	Weiner ら (1991)	Winter ら (1992)	Riens ら (1991)	茅野 ら (1988)	Hall and Baker (1972)	Richardson ら (1982)	Jeschke ら (1985)	Hocking (1980)	Shelp (1987)	

液胞では浸透圧維持のため必要であり、 $K^+$ が不足する場合  $Na^+$  や  $Mg^{2+}$  などのイオンや糖やアミノ酸の有機溶質で代替され得る。気孔の孔辺細胞と周辺の表皮細胞の  $K^+$  の測定によれば (Penny and Bowling 1974), 気孔の開閉に応じてその濃度は大きく変化する、 $K^+$  の移動が生じていることを示している。

細胞内画分の  $P_i$  量は、NMR (核磁気共鳴) で測定される (Kime ら 1982, Lee ら 1990) が、細胞から液胞を単離して直接濃度測定も可能である。表 6 に大麦の葉の細胞画分の  $P_i$  濃度を示した。 $P_i$  が培地から十分に供給されている時、液胞にも  $P_i$  が集積するが、 $P$  欠乏の細胞では液胞の  $P_i$  濃度は低いが、細胞質の  $P_i$  濃度は維持される (Mimura 1995)。

## 6. 師管液

表 7 のテンサイの葉の細胞質とスクロースの貯蔵器官主根におけるスクロースとアミノ酸濃度を示した。この両サイトは師管によって連絡している。表 8 に師管液のスクロースとアミノ酸の濃度を示した。師管液中のスクロースは  $M$  (モラー) オーダで葉細胞の細胞質の数 10 倍の濃度である。師管へのローディングでスクロースが濃縮される。一方、師管液のアミノ酸は約 200 mM で葉細胞の細胞質の 4 倍程度である。

## 7. まとめ

植物の生体内の濃度情報は、導管液のそれが培地の溶質濃度や吸収機作の反映であり、また葉柄汁液の溶質濃度のいくつかは、植物の栄養状態のインデケーターとなりうる意味で重要であると同時に、細胞内の溶質の濃度は、その場における酵素反応の基質や触媒として代謝制御因子となり、細胞質の  $Ca^{2+}$  濃度のようにシグナルともなっている (Bush 1993)。植物各器官の溶質濃度の変異やまた葉の各種細胞での溶質の分布は、各種塩類の動きの特長を示し、塩類や水分などの移行についての重要な情報であり、かつ師管液の溶質濃度はソース器官の代謝や、シンク器官の要求についての情報となっている。本稿で述べたように、今日まだまだ困難はあるものの、いろいろの技法を用

いれば、普通の植物の Single Cell の情報まで得ることが出来るようになったと言える。

植物生体液の診断情報としては、本稿に述べた各種の溶質に加えて、代謝生理の制御情報となっている植物ホルモンも重要である。サイトカイニン (Komor ら 1993), IAA (Sitbon ら 1993), アブシジン酸 (Quarrie ら 1988, Gowing ら 1993) の導管液、師管液、細胞液の濃度情報も集積されてきている。

## 文 献

- Barracough, R. B. and R. A. Leigh. 1993. *Plant and Soil* 155-156: 219-222
- Bush, D. S. 1993. *Plant Physiol.* 103: 7-13
- 茅野充男・林 浩昭・藤原 徹 1988. *化学と生物* 26: 318-324
- Clark, C. J., P. T. Holland and G. S. Smith. 1986. *Ann. Bot.* 58: 353-362
- Cornel, D., C. Grignon, J. P. Rona and R. Heller. 1983. *Physiol. Plant.* 57: 203-209
- Dietz, K. J., R. Jager, G. Kaiser and E. Martinoia. 1990. *Plant Physiol.* 92: 123-129
- Felle, H. H. 1993. *Bot. Acta* 106: 5-12
- Fricke, W., R. A. Leigh and A. D. Tomos. 1994 a *Planta* 192: 310-316
- Fricke, W., J. Pritchard, R. A. Leigh and A. D. Tomos. 1994 b *Plant Physiol.* 104: 1201-1208
- Gilbert, W. A., A. E. Lidwick and D. G. Westfall. 1983. *Agron. J.* 73: 1018-1022
- Gibson, T. S., T. Spiers and C. J. Brady. 1984. *Plant Cell Environ.* 7: 579-587
- Gowing, D. J. G., W. J. Davies, C. L. Trejo and H. G. Jones. 1993. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 341: 41-47
- Hall, S. M. and D. A. Baker. 1972. *Planta* 106: 131-140
- Hocking, P. J. 1980. *Ann. Bot.* 45: 633-643
- Jeschke, W. D., C. A. Atkins and J. S. Pate. 1985. *J. Plant Physiol.* 117: 319-330
- Kime, M. J., R. G. Ratcliffe and B. C. Loughman. 1982. *J. Exp. Bot.* 33: 670-681
- 北村秀敏・米山忠克 1994 *土肥誌* 65: 660-669
- Knowles, T. C., T. A., Doerge and M. J. Ottman. 1991. *Agron. J.* 83: 353-356
- Komor, E., I. Liegel and C. Schobert. 1993. *Planta* 191: 252-255
- Le Bot, J., G. A. Allaesh, E. A. Kirby and F. E. Sanders. 1990. *J. Plant Nutr.* 13: 1591-1605
- Lee, R. B., R. G. Ratcliffe and T. E. Southon. 1990. *J. Exp. Bot.* 41: 1063-1078
- Leigh, R. A., M. Chater, R. Storey. 1986. *Plant Cell Environ.* 9: 595-604
- Leigh, and R. G. Wyn Jones. 1984. *New Phytol.* 97: 1-13
- Lohaus, G., M. Burba and H. W. Heldt. 1994. *J. Exp. Bot.* 45: 1097-1101
- Memon, A. R. and A. D. M. Glass. 1987. *In Genetic*

Aspects of Plant Mineral Nutrition. Gabelman, H.E. and B.C. Loughman (Eds.), p.323~329  
 Miller, A.J. and R.-G. Zhen. 1991. *Planta* 184 : 47~52  
 Mimura, T. 1995. *Plant Cell Physiol.* 36 : 1~7  
 Papastylianou, L, R.D. Graham, and D.W. Puckridge. 1982. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 13 : 473~485  
 Penny, M.G. and D.J.F. Bowling. 1974. *Planta* 119 : 17~25  
 Quarrie, S.A., P.N. Whitford, N.E.J. Appleford, T.L. Wang, S.K. Cookm I.E. Henson and B.R. Loveys. 1988. *Planta* 173 : 330~339  
 Quiquampoix, H., B.C. Loughman and R.G. Ratcliffe. 1993. *J. Exp. Bot.* 44 : 1819~1827  
 Richardson, P.T., D.A. Baker and L.C. Ho. 1982. *J. Exp. Bot.* 33 : 1239~1247  
 Riens, B., G. Lohaus, D. Heineke and H.W. Heldt. 1991. *Plant Physiol.* 97, 227~233  
 六本木和夫 1991. 埼玉園試研報 18 : 1~15  
 六本木和夫 1991. 埼玉園試研報 19 : 19~22  
 Shelp, B.J. 1987. *J. Exp. Bot.* 38 : 1619~1639  
 Sitbon, F., A. Edlund, P. Gardestrom, O. Olsson and G. Sandberg. 1993. *Planta* 191 : 274~279  
 Smith, D.L. 1987. *Rockwool in Horticulture.* Grower Books, London  
 Tomos, A.D., R.A. Leigh, P. Hinde, P. Richardson, J. H.H. Williams. 1992. *Currest topics in plant biochemistry and physiology.* voll 11. p 168~177  
 Weiner, H., S. Blechschmidt-Schneider, H. Hohme, W. Eschrich and H.W. Heldt. 1991. *Plant Physiol. Biochem.* 29 : 19~23  
 Winter, H., G. Lohaus and H.W. Heldt. 1992. *Plant Physiol.* 99 : 996~1004  
 Zhen, R.-G., H.-W. Koyro, R.A. Leigh, A.D. Tomos and A.J. Miller. 1991 *Planta* 185 : 356~361  
 Zhen, R.-G., S.J. Smith and A.J. Miller. 1992. *J. Exp. Bot.* 43 : 131~138

農界ニュース

耕地利用率, 過去最低

農林水産省はこのほど、平成6年農作物作付(栽培)延べ面積及び耕地利用率を発表した。それによると、農産物の作付(栽培)延べ面積は504万9,000haで、対前年比1.5%減少した。これを作物別にみると、稲が対前年比3.4%増加しているほかは、すべての作物で減少

がみられる。とくに減少が大きいのは、麦類で対前年比17.8%減であった。この結果、耕地利用率は前年を0.7ポイント下回る99.3%で、初めて100%を割り過去最低となった。

平成6年農作物作付(栽培)延べ面積及び耕地利用率

単位 { 面積 : ha  
対比・利用率 : %

区 分	作付(栽培)面積			耕地利用率		
	平.6	前年との比較		田畑計	田	畑
		対差	対比			
作付(栽培)延べ面積	5,049,000	△76,000	98.5	99.3	98.6	100.3
稲	2,212,000	73,000	103.4	43.5	79.6	0.5
麦	215,400	△46,600	82.2	4.2	4.2	4.3
かんし	51,300	△1,700	96.8	1.0	0.1	2.1
雑穀	21,100	△2,600	89.0	0.4	0.4	0.5
豆	149,900	△25,500	85.5	2.9	1.6	4.5
果樹	321,700	△7,200	97.8	6.3	0.0	13.9
野菜	685,000	△18,300	97.4	13.5	5.8	22.6
工業農作物	207,400	△3,500	98.3	4.1	0.5	8.3
苧桑	33,900	△8,600	79.8	0.7	—	1.5
飼肥料作物	1,060,000	△35,000	96.8	20.9	5.4	39.3
その他作物	90,900	△700	99.2	1.8	0.9	2.8
耕地面積	5,083,000	△41,000	99.2	—	—	—

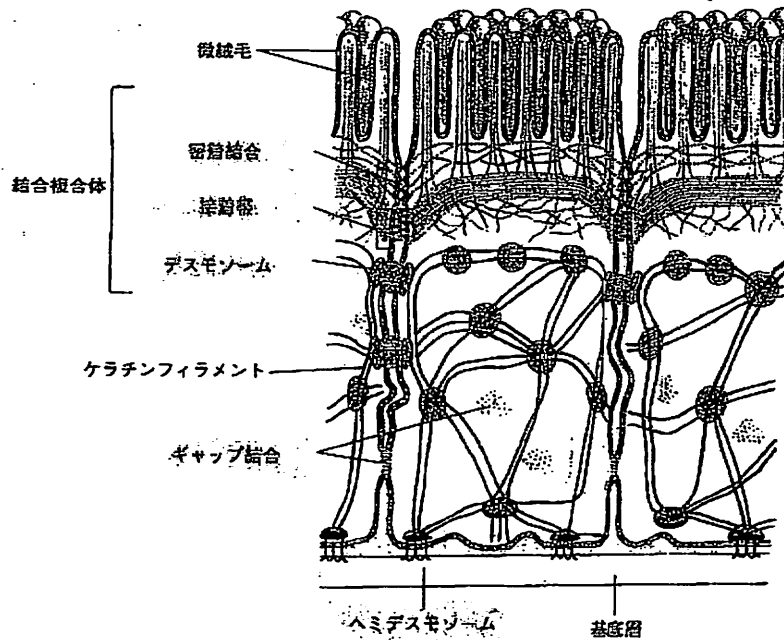


Fig. 19-18 動物上皮にみられる各種の細胞結合のまとめ。この図は小腸の上皮細胞に基づく。

の変化に応じてチャネルを閉じるような、可逆的コンフォメーション変化をするゲートを備えたイオンチャネルである。このコンフォメーション変化を表す面白いモデルを Fig. 19-17 に示す。

ギャップ結合の透過性がpHによって調節できることが生理機能にどう役立っているかは、まだわからない。しかしCa<sup>2+</sup>による調節については、意味がはっきりしている例を1つあげられる。細胞が損傷を受けると、その細胞膜は何でも通すようになり、細胞外液に高濃度で存在するCa<sup>2+</sup>やNa<sup>+</sup>のようなイオンが細胞内に流入し、内部の大切な代謝産物がもれ出す。もしその細胞が健康な隣接細胞と共役したままだと、健康な細胞の物質組成も乱されてしまう。ところが、病んだ細胞に流入したCa<sup>2+</sup>がギャップ結合のチャネルをただちに閉ざし、その細胞を孤立させ、損傷が広がるのを防ぐのである。

脊椎動物上皮層の細胞間に形成される各種の結合を、Fig. 19-18 にまとめた。細胞の頂端部では、細胞結合の相対的な位置関係はどの上皮でも変わらない。密着結合は細胞の頂端部を占め、次に接着帯、その次にデスモソームが並行して並び、これらが集まって“結合複合体”というべき構造を形成する。ギャップ結合と、列を作らないデスモソームには定位置がない。

植物では、ギャップ結合と同じ機能をプラスモデスムが担っている<sup>9</sup>。

植物の組織は動物とは違った組み立てられ方をしている。植物細胞は、後述するセルロースに富んだ細胞外マトリックスからなる固い細胞壁の中に閉じこめられている。細胞壁のおかげで細胞をとどめておくための固定結合は必要ないが、別に直接的な細胞間の連絡機構が必要となる。そこで植物細胞には動物細胞と違い、細胞間結合は1種類しかない。ギャップ結合に似たプラスモデスムで、隣接細胞の細胞質を直接結びつける。

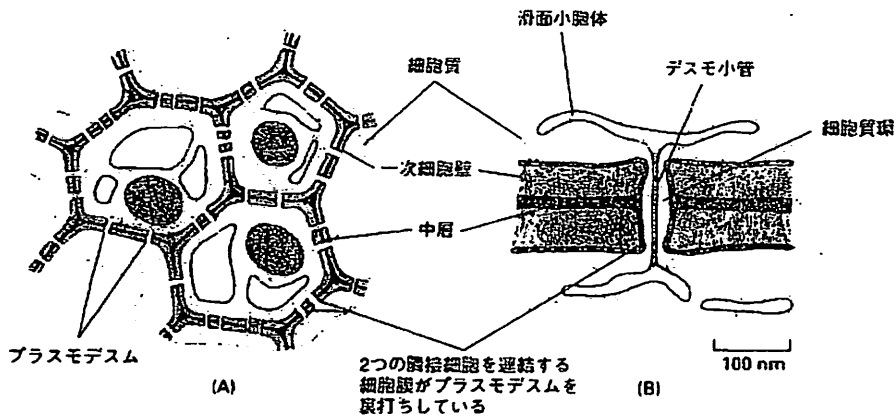


Fig. 19-19 プラスモデスム。(A) プラスモデスムは細胞壁を貫通する細胞質の細い通路であり、これが植物体の全細胞をつないでいる。(B) 各プラスモデスムを裏打ちしている膜は両側の細胞の膜と連続しており、その中を通常デスマ小管とよばれる滑面小胞体由来の細い管状構造も通っている。

植物では、隣接細胞間の細胞壁の厚みは最も薄い所でも  $0.1 \mu\text{m}$  あり、それを横切ったの連絡にはギャップ結合とはまったく違った構造がある。プラスモデスム (plasmodesma) はそのための構造である。高等植物では、特殊化した数種の細胞を除きほとんどの細胞が、両隣の細胞とプラスモデスムでつながっている。プラスモデスムでは、細胞質の細いチャンネルが細胞壁を貫通している。Fig. 19-19Aに示すように、隣接する細胞の細胞膜はプラスモデスムを介して続いており、2つの細胞の細胞質は直径  $20 \sim 40 \text{ nm}$  ほどの円筒形のチャンネルで連結している。したがって植物の細胞は、多くの細胞核が同じ細胞質を共有する多核細胞 (シンシチウム) を形成しているとみなすこともできる。大部分のプラスモデスムには小管の中央部を通る細い円筒様の構造があり、そこをデスマ小管 (desmotubule) とよぶ。これは両側の細胞の滑面小胞体と連結している (Fig. 19-19B, 20)。デスマ小管の外側と細胞膜でできた円筒状のチャンネル内面との間には細胞質があり、それを通じて小さい分子が細胞から細胞へ通過することができる。プラスモデスムは、細胞分裂での細胞質分裂時に新しく構築される細胞壁の中に作られる。発生中の細胞板 (第18章) を貫いて滑面小胞体が固定されると、そのまわりにプラスモデスムが形成される。

プラスモデスムとギャップ結合の構造はまったく違うが、機能はとてもよく似ている。種々の分子量のトレーサー分子を注入した実験から、プラスモデスムを自由に通過できるのは分子量  $800$  以下の分子とわかった。この分子量は、ギャップ結合の場合とほぼ同じである。ギャップ結合の場合と同じように、プラスモデスム経由の輸送も調節されている。たとえば色素を注入する実験では、プラスモデスムによって正常に連結しているようにみえる細胞間でも、低分子量の物質の移動がはばまれることもある。これらの場合、伝達を制限している調節機構はわからない。もっとも植物ウイルスの中には、プラスモデスムを広げて細胞から細胞へ移動し、それによって感染を広げるものがある。これらのウイルスはプラスモデスムの成分に結合する特殊なタンパク質を作り、チャンネルの孔の大きさを大幅に増加させるらしいが、このタンパク質の働き方は不明である。

### まとめ

組織内の多くの細胞は、細胞相互に、あるいは細胞外マトリックスと、細胞結合とよばれる特定の結合をしている。細胞結合は機能的に、閉塞結合、固定結合、連絡結合の3

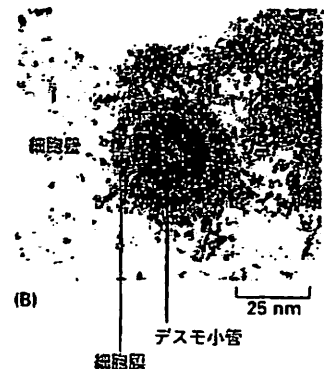


Fig. 19-20 プラスモデスムの電子顕微鏡写真。(A) 水生シダのプラスモデスムの縦断面。細胞膜が小孔の内張りをしており、次の細胞とつながっている。小胞体が中心を通るデスマ小管と連結しているようすが見られる。(B) 同じプラスモデスムの横断面。(写真提供: R. Overall)