

イネにおける耐塩性の品種間差の発現機構

誌名	日本土壌肥料学雑誌 = Journal of the science of soil and manure, Japan
ISSN	00290610
著者	山内, 益夫
巻/号	60巻3号
掲載ページ	p. 210-219
発行年月	1989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



イネにおける耐塩性の品種間差の発現機構*

山内 益夫**

キーワード イネ, 耐塩性の機構

1. 緒言

前報¹⁾において、約40品種のイネを高NaCl濃度で栽培し、地上部の相対生長量(対照区の乾物重に対する指数)でそれらの耐塩性を判定した。そして、それらの耐塩性の強弱と地上部Na含有率の間には高い負の相関関係があることを示した。さらに、地上部のNa含有率はNa排除能²⁾とは負の、地上部へのNa移行率とは正の相関関係を示すことを指摘した。

植物を高濃度のNaClを含む養液で栽培したとき、植物がNaあるいはClイオンの地上部含有率の上昇を低く抑えるためには、1)吸収速度の上昇を抑える、2)移動速度の上昇を抑える、という二つの方法があると考えられる。ダイズ³⁾、*Glycine wightii*^{4,5)}では、後者、オオムギ^{6,7)}では前者の寄与が大であるといわれている。一方、ブドウについては研究者によって異なった結果が得られている^{8,9)}。

また、NaCl添加処理の生育抑制効果が、培地の浸透圧を上昇させた効果が、NaあるいはClイオンの害的な効果であるかについても古くから論じられている。最近でもMOZAFAR・GOODIN¹⁰⁾はコムギの塩耐性種と感受性種を用い、NaCl、Na₂SO₄、NaNO₃、NaHCO₃、Na₂CO₃、Ca(NO₃)₂、CaCl₂添加処理を施して、発芽、地上部と根の生長、根/地上部の比等に対する使用塩の影響を比較した。その結果、それぞれの項目に対する塩の効果の順位は、品種、塩類の種類、塩の濃度で異なるとした。一方、LÄUTER・MUNNS¹¹⁾は、ヒヨコマメをNaClとNa₂SO₄添加処理した養液で栽培した結果、SO₄とClイオンに対する感受性は地上部のNa含有率が等しいとき、培地のアニオン組成にかかわらず等しくなると指摘した。著者ら¹²⁾は、20種の作物を比較的

近似した浸透圧(約115 mOsmol/kg)となるようNaClとPEG(ポリエチレングリコール)-1540を添加した養液で栽培し、地上部の生育を比較した。4作物を除いた16作物で、両処理間に有意な正の相関関係を認め、ともに吸水抑制が乾物生産の低下をもたらしたと指摘した。この場合、多くの作物でNaCl区よりPEG区の生育抑制が大きくなったため、PEG処理がかならずしも浸透圧効果のみを示すとは限らないという問題が残された。

イネについて、MATH^ら¹³⁾はイオン交換樹脂を通じたPEG-6000を用いた場合、NaCl添加区に比べ生育の阻害が著しく小さいことから、NaあるいはClイオンの害効果を強調している。

そこで本報告では、まず、イネの生育に及ぼすNaCl添加効果が浸透圧上昇効果によるのかイオンの害効果によるかについて検討した。さらに、前報¹⁾で得られた地上部Na含有率と根のNa排除能あるいはNa地上部移行率との相関関係を、生理的な側面と関連づけるとともに、地上部Na含有率の変動に及ぼすNa排除能と移行率の寄与について明らかにしようとした。

2. 材料と方法

以下のすべての実験において、イネの一般的栽培法は前報¹⁾に準じた。

実験1) イネの生育に及ぼす各種等浸透圧養液の影響
ノボクラ、ポッカリ、IR42(耐塩性強***)、ヤマヒカリ、C4-63(耐塩性弱***)、ヤマビコ、フジサカ5号、タツミモチ、IR36(耐塩性中***)の9品種の20日苗を用い、培養液の浸透圧が157 mOsmol/kgとなるよう、基本培養液にNaCl(80 mM)、KCl(80 mM)、CaCl₂(57.5 mM)、カートリッジ型脱塩水製造装置(オルガノ製)を通過させたPEG-6000(11.3%)を添加した区と無添加の対照区の5処理区を設けて(5個体/3 l容器)、14日間栽培を継続した。栽培は1987年6月3日~6月17日に行った。実験はすべて2反復で行った。収穫後、水洗し地上部と根に分け、乾燥、秤量、粉碎して、Na、

*** 強弱のランクは前報¹⁾に準ずる。

* 耐塩性の品種間差とナトリウムの吸収・移行特性との関係(第2報)

本報告の概要は1987年8月および1989年4月日本土壤肥料学会大会において発表した。

** 鳥取大学農学部(680 鳥取市湖山町4丁目101)

1988年11月16日受理

日本土壤肥料学雑誌 第60巻 第3号 p.210~219 (1989)

K, Ca と Cl の分析に供した。

実験2) ナトリウムの吸収・移行に及ぼす根の役割

ノナボクラ, ポッカリ, ヤマヒカリ, ヤマホウシ, ヤマビコ, フジサカ5号, IR42, C4-63, IR36の9品種の20日苗を使用した。それらの品種を一つは根の発生部位で、発根したすべての根をハサミを用いて刈り取った(根切除区)。二つめは最上根発生部位の約1cm上部の葉鞘を切断した(葉鞘・根切除区)。三つめは、無処理の whole plant (対照区)を用いた。それぞれ、各個体を外側をアルミ箔で覆った100ml容管ビン(100mlの80mM NaCl添加養液を含む)へ移植した。それらを1200lxの照明下の30°C恒温器に2日間置きNaの吸収実験を行った。収穫後、whole plantは根と地上部に分け、それぞれ水洗、乾燥、秤量、粉碎してNaの分析に供した。Naの吸収量は、(処理後のNa吸収量-処理前のNa集積量)から求めた。また、吸収実験期間中の液量の減少をもって、吸水量とした。同時に、切断根についても並行して同様のNa吸収実験を行った。この場合、吸収時間は4時間と24時間とした。さらに、ヤマビコ20日苗について、前処理として1mM NaN₃を添加した養液に1, 4と8時間浸漬した苗についても上記と同様のNa吸収実験を行った。吸収実験後の根の洗浄は冷水中に10分間放置することで行った。なお、実験はすべて3反復で行った。

実験3) ナトリウムの吸収経過

ノナボクラ(14日苗), ヤマヒカリ, ヤマビコ, IR42の20日苗を用い、80mM NaCl添加処理を施した養液で栽培(25個体/6l)を継続した(1988年8月3日~8月23日)。処理後4日ごとに5回収穫し、葉身、葉鞘、根に分けて水洗、乾燥、秤量、粉碎してNaの分析に供した。

実験4) 根のATPase活性の変動とナトリウムの吸収・移行の関係

実験2に用いた9品種中ヤマホウシを除いた8品種を用い、実験3と同様に栽培(1988年9月17日~10月4日)した。ノナボクラ, ヤマヒカリ, ヤマビコ, IR42の4品種は、処理後3, 5, 9, 13, および17日目に収穫し、他の4品種は9, 13と17日目にそれぞれ収穫し、収穫苗の一部を根のATPase活性の測定(ただし、17日を除く)にあて、残部を水洗、乾燥、秤量、粉碎してNaの分析に供した。

分析法

Na, K と Cl: 細粉試料約0.3gを100mlビーカーに採り、脱塩水50mlを加えて、数分間煮沸抽出し、濾別した溶液を定容として、その溶液につきK, Naは炎光

法, Clは硝酸第二水銀を用いた容量法で測定した。

Na, K, Ca: 常法により湿式分解(10HNO₃:4HClO₄:1H₂SO₄)後、分解液につきKとNaは炎光法, Caは原子吸光法で測定した。なお、NaとKは抽出法と分解法で差はなかった。

ATPase活性: 対照区とNaCl添加区の根1~2g(新鮮重)を0.25Mショ糖, 3mM EDTAを含む溶液(トリス*を用いてpHを7.8とした)を用い、氷冷下で乳鉢を用いて磨砕抽出し、10,000rpm(日立冷却遠心機, 20PR-52)で10分間遠心分離後その上清を50mlとして粗酵素液とした。酵素反応は以下のようにして行った。33mM トリス-メス** 緩衝液(pH6.0)1ml, 1.5mM MgCl₂ 0.1ml, 0.2g ATP-Na塩を50mlの33mM トリス-メス緩衝液に溶解した液1mlをそれぞれ10ml容小試験管に加え、37°C恒温槽に入れ、上記粗酵素液を1ml添加し、15分間反応させた。反応終了後5%トリクロル酢酸液1mlを加え反応を止め、生成した無機リンをFISKE-SABBAROW法¹⁴⁾で測定した。同時に、基質(ATP)無添加処理と、粗酵素液無添加処理についても同様の操作を行い空値として、上記反応で求めた無機-Pから差し引いて生成無機-Pとした。また、粗酵素液中のタンパク質量はLOWRY法¹⁵⁾で測定した。結果は生成無機-P(μg)/タンパク質1mg・15分で求めた。なお、結果の項では、その値をさらにNaCl区の活性値/対照区の活性値で計算した指数を用いている。

3. 結果と考察

実験1) イネの生育に及ぼす各種等浸透圧養液の影響

塩化ナトリウム(NaCl), KCl, CaCl₂とPEGを添加して培地の浸透圧を157mOsmol/kgとした場合の、供試9品種の地上部の生育を比較した結果を第1表に示した。結果は対照区で処理期間中の乾物増加量を、他の高浸透圧処理区では対照区を100とした場合の指数(以下、相対生長量という)で示した。9品種の平均値で比較した各添加資材の生育抑制効果は無機塩間では差がなく(約40%), PEG区(約20%)で著しく劣った。この結果はMATHO¹³⁾の結果を裏づけた。それら添加資材に対する各品種の生育反応における資材間の関連では、塩添加処理間では相関係数がいずれも0.65前後の弱いながら有意な正の相関関係を示した。しかし、PEG添加区と他の塩添加区の間には有意な相関関係は認められなかった。

PEGは純粋に培地浸透圧上昇効果のみを反映すると

* トリス(ヒドロキシメチル)アミノメタン。

** 2-(N-モルホリノ)エタンスルホン酸。

第 1 表 処理期間中の地上部乾物重増加量と相対生長量

品 種 名	対 照*	地 上 部 乾 物 重			
		相 対 生 長 量			
		NaCl	KCl	CaCl ₂	PEG
1 ノ ナ ボ ク ラ	689±25	84.1±5	69.0±0.4	67.7±0.1	99.1±13
2 ポ ッ カ リ	888±9	65.5±2	62.3±5	69.3±5	79.3±1
3 ヤ マ ヒ カ リ	442±13	59.9±4	51.9±5	55.0±10	74.3±12
4 ヤ マ ビ コ	477±63	54.3±10	61.3±2	56.4±8	73.6±22
5 タ ツ ミ モ チ	601±32	56.9±4	54.1±4	58.3±7	68.6±5
6 フ ジ サ カ 5 号	657±33	62.7±5	68.2±5	62.1±5	70.1±8
7 IR 42	624±4	45.3±1	53.9±7	59.2±6	85.1±2
8 C4-63	645±13	50.4±2	54.3±3	45.2±5	88.7±12
9 IR36	628±6	64.4±4	53.2±5	61.8±9	81.8±2
平 均	628	60.4	58.7	59.4	80.1
相 関 係 数					

* 処理期間中乾物増加量 (mg/本).

仮定し、さらに、塩添加区では浸透圧効果とイオン集積効果がそれぞれ独立して加算されると仮定すると、PEG区の相対生長量から塩類添加区の相対生長量を差し引いた値がイオン集積による生育抑制効果とみなしうる。その結果、9品種の平均値では浸透圧上昇による生育抑制効果が約20%、イオン集積による生育抑制効果が約20%という値が得られる。さらに、NaCl区を例にして品種別にみると、4種のジャポニカ種とポッカリは浸透圧効果がイオン集積効果を上回り、IR36ではほぼ同じ、他の3品種はイオン効果が勝った。以上のように、上記のような仮定のもとでは、生育抑制に対して浸透圧効果とイオン効果のいずれが主体であるかという間に答えることが難しい。

一方、異なる塩添加区の相対生長量の間には有意な正の相関関係が認められたことは、異なるイオンの集積の生育に及ぼす効果の大小が品種間で比較的類似していることを示すもので、これをもって浸透圧効果の結果であるとする研究者も多い^{16,17)}。しかし、異なるイオンの過剰集積が体内の生理作用に及ぼす効果はたとえ異なっても、地上部乾物重の増加抑制という現象に対して、類似した効果を示したとしても不思議ではないともいえる。

各塩処理区の相対生長量と添加カチオンの地上部含有率の間にはいずれも負の相関関係が認められた。Na区 $[-0.685 (n^*=18)]$ 、K区 $[-0.690 (n=18)]$ 、Ca区

* n は試料数を示す(9品種×2反復=18)。

$[-0.786 (n=18)]$ 。しかし、これらカチオン含有率は、上述の浸透圧効果を差し引いたいわゆるイオン効果とは有意な相関関係を示さなかった。一方、共通アニオンであるCl含有率と相対生長量の間には相関係数が $-0.580 (n=54)$ と低い相関関係を示したにすぎなかった。これは共役したカチオンのCl吸収に及ぼす効果が異なっていたことによると思われる。さらにこのことは、Clイオンの害効果とするより、カチオンの害効果であるともみえずほうが妥当であることをも示している。

以上の結果と、多数の品種を用いた前報の地上部Na含有率と相対生長量との間に高い負の相関関係が得られたこと、ならびに、高NaCl含有培地へのCaCl₂添加はNa吸収を抑制し、Na害を軽減したという著者らの報告¹⁸⁾等を合わせ考え、80mM前後のNaCl添加に対する生育反応の品種間差はおもにNaイオンに対する耐性の反応を示していると考えるのが妥当であろう。したがって、これらのことは、塩添加処理の生育抑制効果は浸透圧上昇効果とイオン集積効果の総和であるかもしれないが、それぞれを独立した効果として、上記のように単純に分離して考えることはできないことをも示唆している。

実験2) ナトリウムの吸収・移行に及ぼす根の役割

根切除と葉鞘・根切除区のNa吸収をwhole plantの対照区と比較した結果を第2表に示した。用いた9品種で、ポッカリとIR36を除き、地上部のNa含有率は葉鞘・根切除区(2.73~3.45%)>根切除区(2.00~2.64

第2表 地上部および根のナトリウム含有率(%)とナトリウム排除能

品 種	部位*	Na 含 有 率 (%)			Na 排 除 能**		
		対 照	根 切 除	葉鞘・根切除	対 照	根 切 除	葉鞘・根切除
1 ノナボクラ	T	1.17 ± 0.12	2.00 ± 0.38	3.07 ± 0.11	0.729 ± 0.039	0.055 ± 0.013	0.021 ± 0.020
	R	1.57 ± 0.04					
2 ポッカリ	T	1.19 ± 0.03	2.77 ± 0.19	2.43 ± 0.07	0.741 ± 0.048	0.047 ± 0.044	0.052 ± 0.056
	R	1.55 ± 0.11					
3 ヤマヒカリ	T	0.915 ± 0.28	2.46 ± 0.54	3.16 ± 0.11	0.785 ± 0.005	0.048 ± 0.060	0.079 ± 0.022
	R	1.13 ± 0.081					
4 ヤマホウシ	T	1.47 ± 0.37	2.64 ± 0.54	3.45 ± 0.35	0.696 ± 0.106	0.000	0.088 ± 0.083
	R	1.46 ± 0.07					
5 ヤマビコ	T	1.37 ± 0.63	2.03 ± 0.09	3.10 ± 0.07	0.683 ± 0.083	0.023 ± 0.020	0.057 ± 0.050
	R	1.37 ± 0.05					
6 フジサカ5号	T	1.26 ± 0.04	2.23 ± 0.38	2.73 ± 0.29	0.773 ± 0.067	0.047 ± 0.042	0.049 ± 0.047
	R	1.18 ± 0.17					
7 IR42	T	0.91 ± 0.11	2.27 ± 0.10	3.01 ± 0.32	0.826 ± 0.044	0.032 ± 0.029	0.000
	R	1.71 ± 0.18					
8 C4-63	T	1.22 ± 0.24	2.57 ± 0.14	3.09 ± 0.21	0.721 ± 0.096	0.074 ± 0.077	0.000
	R	1.49 ± 0.12					
9 IR36	T	1.25 ± 0.23	2.70 ± 0.49	2.51 ± 0.36	0.632 ± 0.060	0.079 ± 0.003	0.000
	R	1.27 ± 0.24					

* T, 地上部; R, 根.

** (a-b)/a, a, 水と等速で吸収されたと仮定したときの Na 吸収量; b, 実際の Na 吸収量 (収穫期 Na 吸収量 - 処理前 Na 吸収量).

数値はすべて3反復の平均値±標準偏差で示した。Na 吸収試験は均一栽培した25日苗を基本培地に80 mM NaClを添加した養液に移し、30°C, 1200 lxの恒温器に2日間放置して行った。

第3表 ナトリウムの吸収・移行に及ぼす代謝阻害剤の影響

前 処 理	切 断 根* (Na %)	Whole plant (Na %)	
		根	地 上 部
なし (対照)	1.20 ± 0.03	0.84 ± 0.003	1.51 ± 0.54
1mM NaN ₃	1時間	1.28 ± 0.23	1.91 ± 0.1
	4時間	1.04 ± 0.064	3.76 ± 0.24
	8時間	1.14 ± 0.23	3.19 ± 0.11
処理時根切断			3.52 ± 0.20
前処理前時		0.13	0.088

* 本処理 (30°C) 中は通気。Na 吸収試験 (ヤマビコ) は 30°C, 1200 lx の恒温器に2日間放置することで行った。前処理は基本培養液に NaN₃ を 1 mM となるように添加し実験室内に放置することで行った。

%) ≫ 対照区 (0.915 ~ 1.47%) の順となった。同表には水の吸収速度と対比させた Na 排除能も併記した。対照区の約 0.7 という排除能に対して、根切除あるいは葉鞘・根切除区では 0.1 以下で、Na は水の吸収に伴いほとんど侵入を妨げられることなく、いわゆるマスフローで体内に入っていることがうかがわれる。したがって、根切除区と葉鞘・根切除区の Na 含有率の差は、数値は示さなかったが、C4-63 と IR36 を除き吸水量の差に起因していた。トウモロコシのメソコチール¹⁹⁾やインゲンの根基部²⁰⁾の場合と異なり、イネでは根の基部にとくに Na 移

行の障壁となる部位の存在は認められなかった。しかし、高濃度の Na を含む培地から体内への Na 侵入防止に根が積極的に機能していることがうかがわれる。なお、対照区の地上部 Na 含有率と Na 排除能の間には、本実験においても負の相関関係 ($r = -0.718$) が認められた。

80 mM NaCl を含む培地からの Na 吸収実験に先立ち、チトクローム c の活性阻害剤である NaN₃ (1 mM) を含む養液に 1, 4 と 8 時間浸して、Na の吸収に及ぼす影響を検討した結果を第 3 表に示した。切断根による Na の吸収は 4 と 8 時間の NaN₃ 前処理で対照区の 1.20

第 4 表 切断根によるナトリウムの吸収 (Na %* 乾物当たり)

品 種 名	吸 収 時 間	
	4 時 間	24 時 間
1 ノ ナ ボ ク ラ	0.148 ± 0.042 a	0.317 ± 0.001 a
2 ポ ッ カ リ	0.229 ± 0.040 b	0.320 ± 0.079 a
3 ヤ マ ヒ カ リ	0.0843 ± 0.022 c	0.341 ± 0.074 a
4 ヤ マ ホ ウ シ	0.0557 ± 0.030 c	0.248 ± 0.023 b
5 ヤ マ ビ コ	0.0837 ± 0.079 c	0.317 ± 0.033 a
6 フ ジ サ カ 5 号	0.0873 ± 0.007 a, c	0.405 ± 0.152 c
7 IR42	0.217 ± 0.046 b	0.403 ± 0.011 c
8 C4-63	0.0543 ± 0.023 c	0.237 ± 0.042 b
9 IR36	0.214 ± 0.111 b	0.470 ± 0.163 d
LSD (1%)	0.063	0.044

* 吸収後の Na % から吸収前の Na % を引いた値。
表中の a ~ d は 1 % 水準で有意な品種間差の存在を示す。

% から 1.04 ~ 1.14% へとわずかに低下した。一方、whole plant では、 NaN_3 前処理区で対照区に比べ、根、地上部ともに Na 含有率の上昇を示した。とくに、4, 8 時間前処理区の地上部の Na 含有率は、対照区の 1.51% から 3% 以上へと非常に顕著な上昇を示し、その含有率 (3% 以上) は根切除イネの Na 含有率 (第 2 表) に匹敵した。このことは、 NaN_3 の前処理により根の Na 排除機構が破壊され、Na はマスフローで体内に侵入したことを示している。この場合、根の Na 保持機能も同時に破壊されているか否かは本実験からは明瞭ではないが、根の Na 含有率も対照区 (0.84%) より 0.3% 以上高まっていることから、少なくとも強い破壊は起こっていないと推測される。

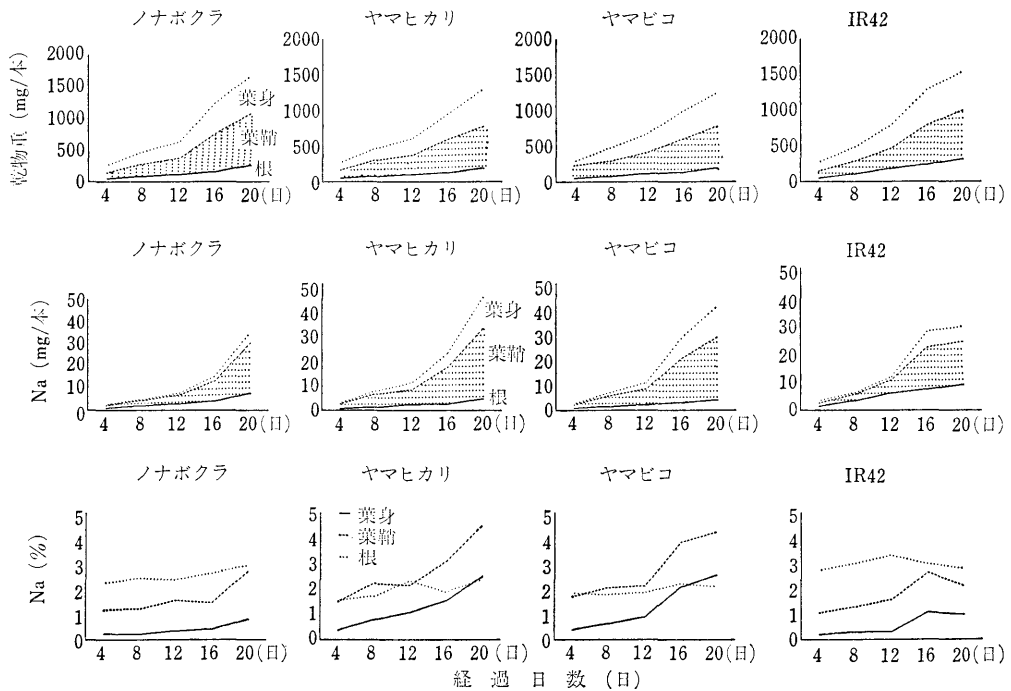
イネの根で、水は入り込むが Na は選択的に侵入が抑えられているとすれば、その Na 積極的排除能の品種間差は、根の plasmalemma の機能の差で発現される可能性が考えられる。その場合、切断根を用いて Na の侵入の差を比較することで、耐塩性の比較も可能となると思われる。そこで、9 品種の 20 日苗の切断根を用いて Na の吸収状態を比較した (第 4 表)。第 4 表の結果は、吸収実験後の Na 含有率から処理前のそれを差し引いた濃度の増加で示した。なお、吸収期間中での乾物重増加はほとんど期待できない。Na 吸収は品種間で明らかに有意な差を示し、その差は 24 時間吸収より 4 時間吸収のほうが明瞭であった。4 時間吸収ではポッカリ、IR42、IR36 が 0.2% 以上と高く、ノナボクラ (0.15%) がそれにつき、他は 0.09% 以下であった。しかし、これまでの実験で明らかになっている¹⁾ Na 排除能の大きいノナボクラ、ポッカリ、IR42 等の 4 時間の Na 吸収は、排

除能が小さかったヤマヒカリやヤマホウシに比べむしろ著しく高くなっている。

以上のように、高濃度の Na を含む養液で普通水耕栽培されたイネの Na 吸収と切断根の Na 吸収の間には著しい差異があり、また、whole plant の吸収実験でも第 2 表に示したような低照度条件下の結果は、ガラス室条件下の結果ともまた異なるようであった。これらの点については実験 3 と合わせて論及する。

実験 3) ナトリウムの吸収経過

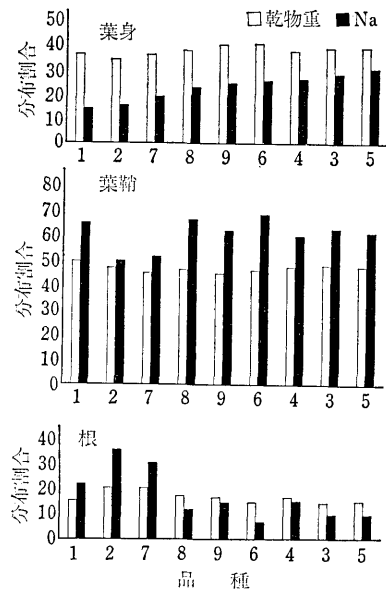
ノナボクラ、ヤマヒカリ、ヤマビコ、IR42 を用いて 80 mM NaCl 含有養液での生育、Na 吸収、Na 含有率等の経日変化を調査した結果を第 1 図に示した。根、葉鞘、葉身の乾物重の経日的増加傾向は、発芽後の初期生育が著しく旺盛なノナボクラで苗齢をその他の品種より 6 日短くしたこともあり、4 品種間で比較的類似していた。すなわち、根重は経日的に漸増を示した (50 mg/本から 186 ~ 314 mg/本)。葉鞘乾物重の増加速度は他の器官に比べ、いずれの品種でも最も大きかった。とくに、12 日以降の増加速度が顕著であった。葉身の増加速度は根のそれより大きく、ノナボクラ (477 mg/20 日)、IR42 (415 mg) でヤマヒカリ (386 mg)、ヤマビコ (364 mg) の増加速度より大きかった。また、葉身の場合も 12 日以降のそれが大であった。Na の吸収量あるいは Na の器官別分布割合は、乾物重のそれとは異なり、明瞭な品種間差を示した。いずれの品種も 12 日以降の Na の吸収量の増加が顕著であるが、ヤマヒカリ (35 mg/本)、ヤマビコ (31 mg) の上昇が他の 2 品種 (28 と 18 mg) より大きかった。20 日目の根の Na 含有量はノナボクラ (7.8 mg/本) と IR42 (8.9 mg) が他の 2 品種 (4.5 mg



第1図 ナトリウム添加処理後の生育，ナトリウム吸収とナトリウム器官別含有率の推移

以下)より大きいのに対し，葉身のNa含有量増加はヤマヒカリ(12.3 mg/本・20日)，ヤマビコ(12.0 mg)で他の2品種(5 mg以下)より大きくなっている。ノナボクラでは葉身のNa含有量の増加がきわめて遅くなっている。これらの点はNaの器官別含有率の推移をみるとよりいっそう明瞭となる。すなわち，ノナボクラ，IR42のNa含有率を器官別で比較すると，終始，根>葉鞘>葉身の順であり，とくに処理後短期間での根のNa含有率が2.5%以上とヤマヒカリ，ヤマビコ(2%以下)よりかなり高くなっているのを特徴としている。根のNa含有率の上述の特徴は切断根で得られた結果(第4表)と類似していた。一方，ヤマヒカリ，ヤマビコ両品種では処理後4日目で，すでに葉鞘のNa含有率が根のそれと同じか高くなり，16日目には葉鞘のほうが1.5%以上も高くなる。また，葉身のNa含有率も経日的に上昇し，上昇率の小さい根のNa含有率を20日目には上回るようになった。

なお，実験2で用いたと同様の9品種のうち他の5品種については経日変化の測定値は示さなかったが，処理20日後までに吸収されたNaの器官別分布割合を乾物重の構成割合と対比させて，上述の4品種と合わせて第2図に示した。器官別の乾物重構成割合の品種間差は非常に小さく葉鞘(44~49%)>葉身(35.5~39.5%)>根



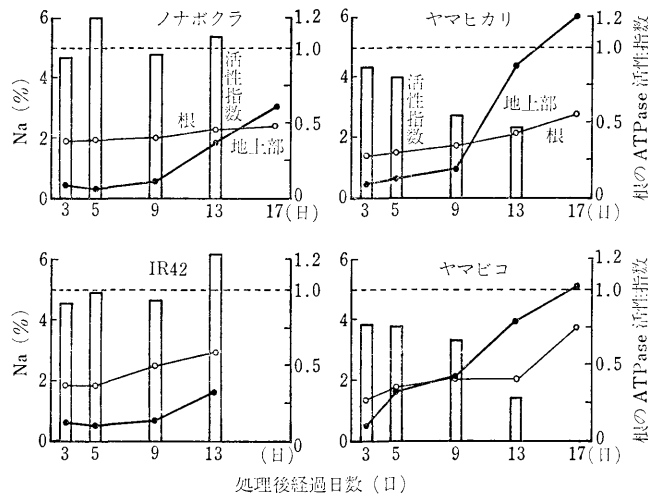
第2図 乾物構成割合とナトリウムの器官別分布割合
図中の品種番号は第2表に準ずる。

(15~20%)の順であった。一方，Naは多くの品種で葉鞘(49~68%)>葉身(14~30%)>根(9~35%)の順であるが，ノナボクラ，ポッカリとIR42では根のほ

第 5 表 切断根によるナトリウムの吸収 (Na %) と 80 mM NaCl 添加栽培時の根、葉身のナトリウム含有率との相関係数 (r)

	経過日数 (日)				
	4	8	12	16	20
切断根と根	0.855***	0.925***	0.673*	0.714	0.694
切断根と葉	-0.541	-0.836***	-0.888***	-0.649*	-0.741**

* 5%水準で有意, ** 1%水準で有意, *** 0.1%水準で有意.



第 3 図 根の ATPase 活性指数と、地上部、根のナトリウム含有率の経日変化
ATPase 活性指数: 処理区の ATPase 活性/対照区の ATPase 活性. 処理: 0~9日 80 mM NaCl, 9~17日 160 mM NaCl.

うが葉身より高くなった。この結果から明らかなように、Na の器官別分布割合は品種間の変異が非常に大きく、かつ、乾物重のそれを反映するところが少なく器官別の含有率に強く影響されていた。

以上のように、Na 排除能ばかりでなく、葉身への Na の移行の難易も耐塩性には重要な役割を果たしていると考えられる。

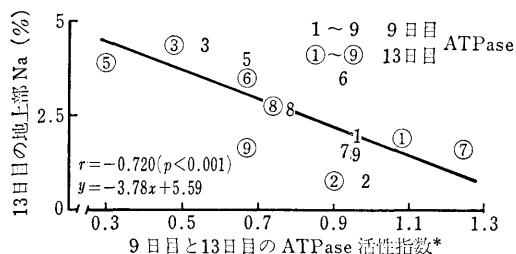
切断根の 4 時間浸漬区の Na 含有率(第 4 表)と吸収経過実験の根の Na 含有率の間には有意な正の相関関係があり、葉身のそれとは 4 日目を除き有意な負の相関関係が認められた(第 5 表)。そして、切断根と吸収経過実験の根の間には 8 日目までとくに高い相関関係 ($r > 0.855$) があり、切断根と葉身の間では、急速に Na の吸収が増加する 16 日目以降の相関係数 ($r < -0.741$) がその前の 8, 12 日 ($r < -0.836$) のそれより絶対値が低くなっていること等から、切断根の Na 吸収は根の Na 保持能の品種間差を反映していると考えられる。なお、4 日目の葉身の Na 含有率は、処理前の Na 含有率

の影響を強く受けているため、相関係数が低くなったのであろう。

また、Na 排除能は、吸水速度に対比させた値であるため蒸散速度に影響する環境条件の変動を受ける点に留意する必要がある。そのため、実験によっては耐塩性の順位に若干の変動が現われることもある。

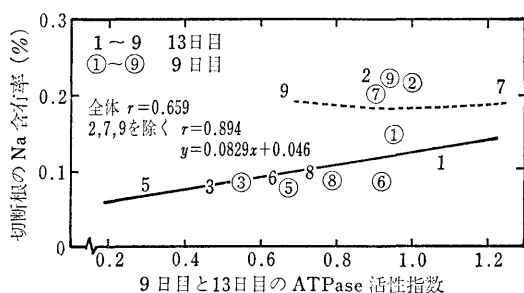
実験 4) 根の ATPase 活性の変動とナトリウムの吸収・移行の関係

ATPase は化学的エネルギーを生物的エネルギーへ転換する反応を触媒するとともに、膜 ATPase はイオンの膜透過に、重要な役割を果たしているといわれている²¹⁾。しかし、本実験では単位膜を対象としているわけではないので、一応、根の代謝活性の指標となりうるという考えのもとに、ATPase 活性を測定した。根の粗酵素液の ATPase 活性指数(対照区を 1 とした割合)と、根、地上部の Na 含有率の経日変化を特徴的な推移を示したノナボクラ、ヤマヒカリ、ヤマビコ、IR42 について第 3 図に示した。地上部の Na 含有率の上昇の遅



第4図 9日目と13日目のATPase 活性指数と13日目の地上部ナトリウム含有率の関係

* 対照区のATPase 活性に対する比。
図中の番号は第2表に準ずる。日数は80 mM NaCl 処理後の日数を示す。



第5図 Na 処理後9日目と13日目のATPase 活性指数と切断根(4h)のナトリウム含有率の関係

図中の番号は第2表に準ずる。

いノナボクラ, IR42 では NaCl 処理により, ATPase 活性はほとんど低下せず, むしろ上昇傾向を示した。一方, 地上部 Na 含有率の急速な上昇を示すヤマヒカリ, ヤマビコでは, 終始 ATPase 活性は1以下で, とくに, ヤマヒカリでは9日目から, ヤマビコでは13日目に急速に低下した。ノナボクラ, IR42 では地上部 Na 含有率の上昇と ATPase 活性指数の低下という関連は明瞭でなかった。

8品種すべてのATPase 活性を測定した9日目と13日目のATPase 活性指数と, それ以後に測定した地上部のNa 含有率の間には有意な負の相関関係を認めた。第4図には, 一例として, 9日目と13日目のATPase 活性指数と13日目の地上部Na 含有率の関係を示した。それぞれのATPase 活性指数と17日目の地上部Na 含有率の間に $r = -0.670$ と -0.695 の相関係数を示す負の有意な相関関係が認められた。さらに, 9日目と13日目の活性指数と切断根(4時間)のNa 含有率(第4表)との間には正の相関関係 ($r = 0.659$) が得られた(第5図)。なお, 対照区のATPase 活性には供試品種中で非常に高いグループ(2, 7, 9; $356 \pm 28 \text{ P } \mu\text{g}/\text{タン}$

パク質 $1 \text{ mg} \cdot 15 \text{ 分}$) と低いグループ(上記3品種以外の品種; $267 \pm 53 \text{ P } \mu\text{g}/\text{タンパク質} 1 \text{ mg} \cdot 15 \text{ 分}$) があり, 低いグループ内では ATPase 活性と切断根の Na 含有率の間で $r = 0.894$ という高い相関関係を示した。

以上のことは, かならずしもすべての品種にあてはまるとは限らないが, 多くの品種では, Na 保持能の小さい品種は高濃度の Na に曝されると, より早く根の代謝活性が低下し, Na 排除能が小さくなる。一方, Na 保持能の大きい品種はより長期間, Na 排除能も高く保たれることを示唆しており, 保持能と排除能は独立した機能ではなく, 互いに関連しているように考えられた。

4. 総括

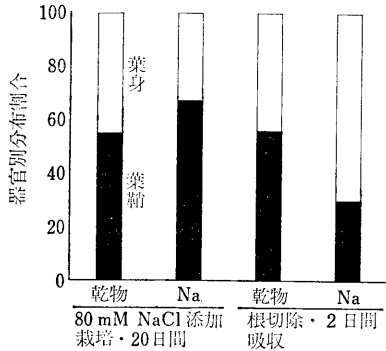
1) 高濃度のナトリウムを含む養液からのナトリウム吸収の品種間差の発現機構

根のNa 保持能が葉身あるいは地上部へのNa 集積に対して強い影響力を有していることは, 第5表からも明らかである。しかし, 吸収されたNa の根への分布割合は, 前報¹⁾の第2, 3回栽培試験において認められたように, 80 mM NaCl 区では, ノナボクラ(33.2%)とCR1113(28%)を除き22品種で24.2~6.7%の範囲を占め, 平均15.2%であり, 本実験3においても9品種中, 6品種は15%以下(第2図)であった。これらの結果は, 根のNa 保持能の差が直接的にNa の地上部集積の品種間差を支配しているとは考えがたいことを示している。それにもかかわらず, 切断根のNa 含有率と20日栽培後の葉身のNa 含有率の間(第5表)あるいは地上部のNa 含有率の間($r = -0.750$)に有意な負の相関関係が認められるのは, 根のNa 保持能とNa 排除能が独立した機能ではなく, 多くの品種では次のような関連を持つためと思われる; 保持能の弱い品種では, 根のNa 含有率が低いにもかかわらず, ATPase 活性の低下が大きく(第3図), 排除能の低下を引き起こす(Na 吸収量の増加)。これは, 根の細胞質中で, 高濃度のNa が代謝反応系と直接接しているか, 酵素等のNa 感受性がとくに高いことによるものと思われる。

最近, 松下ら²²⁾はイネの根には外液のNa と交換速度の速い輸送プールと交換速度が著しく遅い貯蔵プールの存在を ^{22}Na を用いたパルスチェイス実験より明らかにしている。ここで, 著者らのいうNa 排除能と根の速いNa 交換能が同義か否かは今のところ不明であるが, 呼吸阻害剤の添加でその機能が破壊される, エネルギーに依存する機構であることには違いない(第3表)。

2) ナトリウムの葉身への移行機構

好Na 性の植物を除く, いわゆる中生植物に属する多



第 6 図 根の Na 排除能が発揮される場合 (whole plant) と、されない場合 (根切除) の、地上部の Na の分布状態と試料の乾物構成割合
供試品種ヤマビコ。

くの植物では、何らかの形で葉身への Na の集積を抑える機構が発達しており、培地の Na 濃度が低い場合には根、茎、葉と上部へいくほど Na 含有率は低下する。イネの場合も処理前の試料は常に根の Na 含有率が地上部のそれより高かった。しかし、イネにはトウモロコシのメソコチール¹⁹⁾やインゲンの根基部²⁰⁾のような Na 上昇移動に対する特別な障壁は存在しないようであった。

第 6 図に示したように、20 日間の 80 mM NaCl 添加養液で栽培したヤマビコでは、Na の地上部集積量のうち約 70% は葉鞘にとどまっている。しかし、同齡のヤマビコの根切除苗の 2 日間の Na 吸収実験後では、乾物重の構成割合は前者と同じであるにもかかわらず、Na の葉身への分布割合は 70% で、whole plant の場合とその分布割合が逆転している。

以上のことから、イネ地上部での Na の動きは次のように理解される。トウモロコシのメソコチールで示された機作¹⁹⁾が、イネでは強弱はあれ水の上昇移動に伴うすべての部位で行われるとする考えである。すなわち、通導組織での上昇移動中、常にかなり速い速度で木部柔細胞組織への Na の往復横移動が伴い、そこに存在する細胞中の多分液胞に取り込まれる。その結果、通導組織中を移動する溶液の Na 濃度が低い場合は、容易に葉身の Na 含有率を上げるにいたらない。しかし、根を切除すると通導組織中の Na 濃度が急上昇し、通導組織周辺の細胞に取り込む速度が、上昇移動速度を下回り、葉鞘の Na 含有率が whole plant のそれより低いのに葉身の含有率が高くなる。場合によっては、急速な侵入を防ぐため通導組織周辺細胞も排除機能を働かせるかもしれない。なお、これらの点についてはさらに検討する予定で

ある。

5. 要 約

イネの耐塩性の品種間差の発現機構を知るため、等浸透圧養液栽培での生育の比較、Na 吸収に及ぼす根切除あるいは呼吸阻害剤の影響の検討、さらには Na の吸収・移行あるいは根の ATPase 活性の経日変化等を比較する実験を行った。

得られた結果の概要は以下のとおりである。

- 1) 80 mM 前後の NaCl 添加処理による地上部生育反応の品種間差は、おもに Na のイオン害に対する反応の差によってもたらされる。
- 2) 地上部への Na の集積の品種間差は、根の Na 保持能と、Na 排除能の両方の影響を受ける。
- 3) Na 保持能の小さい品種は NaCl 添加処理による ATPase 活性の低下が顕著であり、ATPase 活性の低下は葉身あるいは地上部への Na 集積を促進する機会が多かった。したがって、Na 保持能と Na 排除能には生理的に何らかの関連があり、保持能の小さい品種は、NaCl を含む養液内で、Na 排除能がより早く低下するものと考えられた。

文 献

- 1) 山内益夫・前田吉広・長井武雄：耐塩性の品種間差とナトリウムの吸収・移行特性との関係、(1) イネ、土肥誌、**58**, 591~594 (1987)
- 2) 田中 明：水稲根によるイオンの積極的排除について、同上、**41**, 457~460 (1970)
- 3) LÄUCHLI, A. and WIENEKE, J.: Studies on growth and distribution of Na⁺, K⁺ and Cl⁻ in soybean varieties differing in salt tolerance. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenkd.*, **142**, 3~13 (1979)
- 4) GATES, C. T., HAYDOCK, K. P. and LITTLE, I. P.: Response to salinity in *Glycine*. 1. *G. javanica*. *Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb.*, **6**, 261~265 (1966)
- 5) GATES, C. T., HAYDOCK, K. P. and ROBINS, M. F.: Response to salinity in *Glycine*. 4. Salt concentration and the content of phosphorus, potassium, sodium, and chloride in cultivars of *G. wigtii* (*G. javanica*). *ibid.*, **10**, 99~110 (1970)
- 6) GREENWAY, H.: Plant response to salinized substrates. I. Growth and ion uptake of several varieties of *Hordeum* during and after sodium chloride treatment. *Aust. J. Biol. Sci.*, **15**, 16~38 (1962)
- 7) GREENWAY, H.: Plant response to salinized substrates. VII. Growth and ion uptake throughout plant development in two varieties of *Hordeum vulgare*. *ibid.*, **18**, 763~779 (1965)
- 8) ALEXANDER, D. McE. and OBLINK, J. G.: Effect of chloride in solution culture on growth and chloride uptake of suttana and salt creek grape

- vines. *Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb.*, **11**, 357~361 (1971)
- 9) DOWNTON, W. J. S.: Influence of rootstocks on the accumulation of chloride, sodium and potassium in grapevines. *Aust. J. Agric. Res.*, **28**, 879~889 (1977)
- 10) MOZAFAR, A. and GOODIN, J. R.: Salt tolerance of two differently drought-tolerant wheat genotypes during germination and early seedling growth. *Plant Soil*, **96**, 303~316 (1986)
- 11) LÄUTER, D.J. and MUNNS, D.W.: Salt response of chick pea genotypes in solutions salinized with NaCl or Na₂SO₄. *ibid.*, **95**, 271~279 (1986)
- 12) 山内益夫・長井武雄：作物の生育および無機養分吸収に及ぼす水ストレスの影響，土肥誌，**53**，513~518(1982)
- 13) MATOH, T., KAIRUSMEE, P. and TAKAHASHI, E.: Salt-induced damage to rice plants and alleviation effects of silicate. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **32**, 295~304 (1986)
- 14) 関根隆光・笹川泰治・森口茂広・木村徳次・倉富一興：生化学領域における光電比色法，各論2，化学の領域増刊号34，p.8~9，南江堂，東京（1964）
- 15) 水島三一郎・赤堀四郎：蛋白質化学2，p.120~121，共立出版，東京（1961）
- 16) 下瀬 昇：植物栄養土壌肥料大辞典，高井康雄他編，p.137，養賢堂，東京（1976）
- 17) 大沢孝也：蔬菜の耐塩性に関する研究とくに無機栄養に関して，大阪府紀要，農学・生物学，**16**，13~57(1965)
- 18) 山内益夫・島田義明・吉田昌一：水稻における塩化ナトリウム高濃度処理による生育障害の軽減に対するカルシウムの効果，土肥誌，**54**，499~504（1983）
- 19) JOHANSON, J.G. and CHEESEMAN, J.M.: Uptake and distribution of sodium and potassium by corn seedlings. I. Role of the mesocotyl in sodium exclusion. *Plant Physiol.*, **73**, 153~158 (1983)
- 20) JACOBY, B.: Function of bean roots and stems in sodium retention. *ibid.*, **39**, 445~449 (1964)
- 21) 熊沢喜久雄：水とイオン，生活の場と生理反応の制御，植物生理学5，p.131~133，朝倉書店，東京（1981）
- 22) 松下信利・間藤 徹・高橋英一：イネにおけるNa吸収，排除の機構について—根のNa輸送プールの特性，土肥要旨集，**34**，82（1988）

The Mechanisms of Salinity Tolerance in Rice Plants

Relationships between the Varietal Difference of Salinity Tolerance and Characteristics of Absorption and Translocation of Sodium Ion (2)

Masuo YAMANOUCHI
(*Fac. Agric., Tottori Univ.*)

The mechanisms of growth suppression of rice plants by high concentrations of NaCl were examined by means of the detachment of roots, the addition of metabolic inhibitors, and the equalization of osmotic pressure in culture solution, and by then making a comparison between Na absorption of excised roots and whole plants.

The results obtained are summarized as follows:

- 1) The varietal differences of salt tolerance among rice plants were caused by the differences from the response of ion injury in plants rather than of high osmotic pressure in medium at least at about 160 mOsmol/kg in culture solution.
- 2) The varietal differences of Na accumulation in the shoot were attributed to two processes such as Na-holding ability and Na-excluding power of their roots. But both might not be independent processes, and it was suggested that they were physiologically connected with each other.
- 3) If the rice plants were grown in culture solution supplied with the high Na of 80 mM, the susceptible varieties that had lower Na-holding ability of their roots immediately showed decreased ATPase activity in their roots, so that Na accumulations in their shoots were accelerated more rapidly than in tolerant varieties.

Key words rice plant, mechanisms of salinity tolerance

(*Jpn. J. Soil Sci. Plant Nutr.*, **60**, 210-219, 1989)