

塩分濃度に対するイネの生理反応に関する研究

第1報 蒸散と Na⁺ の吸収移行の関係について

土屋 幹夫・内藤 整・江原 宏*・小合 龍夫**

(岡山大学農学部)

1990年12月28日受理

要 旨 : 耐塩性程度の異なる水稻2品種, 耐塩性品種 Kala-Rata 1-24 (KR1), 感受性品種 IR28 を供試し, 異なる大気湿度条件下で NaCl 濃度処理を行い, 蒸散と Na⁺ の吸収移行の関係について検討した。その結果, 地上部 Na⁺ 含有率の増大は低湿度条件下ほど著しく, また, 品種間では IR28 でより著しいことが認められた。両品種の Na⁺ 含有量が蒸散量の大小によって変化し, また蒸散流濃度係数 (TSCF) が蒸散量の増大につれて低下したことから, 蒸散量の多少によって Na⁺ の吸収移行における分離排除の効率に変化することが明確になった。また, 同じ蒸散量の場合には IR28 の TSCF 値がより低く, 本来的な分離排除の効率は IR28 で高いことが明らかになった。しかしながら, KR1 では葉面積比率が大きく, また葉内含水率が高いこと, さらに NaCl 濃度処理による気孔抵抗の増大が小さく, 蒸散速度が高く維持されることが明らかになり, 同じ NaCl 濃度および湿度条件下では, IR28 よりも個体当りの蒸散量が多く, 相対的に TSCF 値が低く維持されているものと考えられた。

以上の結果から, KR1 と IR28 の耐塩性程度の差異には, NaCl 濃度下における蒸散速度の大小に基づく根部での Na⁺ の分離排除の効率の違いが関与しているものと推察された。そして, 受動的な Na⁺ の吸収移行に対しては, 個体の水収支の環境安定性に係わる形質および蒸散に伴う分離排除機能に係わる形質が強く関与しているものと考えられた。

キーワード : イオン吸収, CO₂ 拡散抵抗, 蒸散, 蒸散流濃度係数, 耐塩性, Na⁺ 含有率, 葉内含水率。

Physiological Response to Salinity in Rice Plant I. Relationship between Na⁺ uptake and transpiration under different humidity and salinity conditions : Mikio TSUCHIYA, Hitoshi NAITO, Hiroshi EHARA and Tatsuo OGO (*Faculty of Agriculture, Okayama University, Okayama 700, Japan*)

Abstract : Using two varieties, KR1 (salt-tolerant variety) and IR28 (salt-sensitive variety), relationship between Na⁺ uptake and transpiration under different humidity and salinity conditions was examined. The Na⁺ content of seedling increased more under lower humidity condition, and the tendency was sharper in IR28. The Na⁺ content changed with transpiration rate in both varieties. Transpiration stream concentration factor (TSCF), which denotes the ratio of ion concentration in the transpiration stream to that in the medium, decreased with the increase of transpiration rate. These results indicated that transpiration rate affected the filtration efficiency of roots in the Na⁺ uptake and transport to top. The lower TSCF of IR28 at the same transpiration rate suggested that the filtration efficiency was essentially higher in IR28. However, at the same NaCl concentration and air humidity condition, KR1 maintained comparatively higher transpiration rate, and consequently kept lower TSCF. It was supported with high leaf area ratio, high leaf water content and small stomatal resistance. These results indicated that the filtration efficiency in Na⁺ uptake depending on the transpiration rate under salinity condition was closely related to the difference of salinity tolerance between KR1 and IR28. It was suggested that plant characteristics on the filtration efficiency in Na⁺ uptake and the stability in water balance to environmental change might determine a passive Na⁺ uptake and transport to top under salinity condition.

Key words : CO₂ diffusive resistance, Ion uptake, Leaf water content, Na⁺ content, Salinity tolerance, Transpiration, Transpiration stream concentration factor.

塩害は, 古くから作物生産における主要な自然障害の一つであったが, 近年では, 地球規模での耕地面積の減少と人口増加が著しいこと等を背景に, その回避が一層重要な課題になっている。とくに, 南および東南アジアにおいては, 稲作における推定塩害地面積が約5千万 ha に達し³⁾, 栽培面積の約

57% に相当している。塩害回避を図る上では, 土壌改良, 耐塩栽培法の確立および耐塩性品種の育成を図る必要があり, それらを進めるにあたっては, 耐塩性の成立に係わる主要な形質を明確にしておく必要がある。そして, そのためには塩分条件に対する作物の生理学的反応, すなわち対塩生理を明確にすることが必要かつ有意義といえる。

これまで, イネの対塩生理については, 耐塩性品

* 現在, 三重大学生物資源学部,

** 岡山理科大学。

種と感受性品種の比較を通じ、耐塩性品種では地上部への Na⁺ の移行が少なく光合成速度が高く維持されていることが報告されている^{9,14)}。しかしながら、Na⁺ の吸収移行に品種間差異が生じる原因については、Na⁺ の吸収と根の ATPase 活性¹⁶⁾あるいは培地 Ca 濃度^{17,18)}との関連が明らかにされつつあるのみで、蒸散に係わる側面については未だ明確になっていない。

本研究では、Na⁺ の吸収移行に影響をおよぼすと考えられる蒸散に注目し、耐塩性程度の異なるイネ品種の対塩生理上の差異を明確にするとともに、耐塩性の成立に係わる主要な形質を明確にしようとした。

材料と方法

本研究では4つの実験を実施し、いずれの実験でも、耐塩性品種 Kala-Rata 1-24(KR 1)⁵⁾と感受性品種 IR 28⁷⁾を用い、種子は消毒後、2日間吸水させ、30°C に設定したグロースキャビネット内で催芽させた。なお、両品種は、国際稲研究所 (IRRI) において、0.5% NaCl 濃度条件下での生存率を基準にした耐塩性品種の検定において、各々 71~80%、0~10% の生存率を示し、KR 1 は耐塩性品種に、IR 28 は感受性品種に分類されているものである。

高低湿度条件下における両品種の部位別 Na⁺ 含有率の増大の差異を経時的に調査した実験1では、3 cm 間隔に直径 1 cm の穴をあけ、穴の底にサランネットを貼った塩ビ板 (43×69 cm) をプラスチックバット (45 l) に取り付け、容器を材料の育成に用いた。催芽種子を 1988 年 9 月 12 日、塩ビ板の各穴に 2 粒ずつ播種し、乾燥を防ぐため海砂をかけ、霧吹きで散水しながらガラス室内で水耕栽培した。第2葉展開時までは水道水を用い、以後は木村氏 B 液を用いて、第3葉展開時までは基準濃度の 1/2 濃度とし、それ以降は基準濃度とした。培養液の pH は毎日 5.5 に調整し、3 日ごとに培養液の交換を行った。葉齢 5.0 になった 10 月 1 日に相対湿度約 45% の低湿度区と約 100% の高湿度区を設け、気温 28°C、光強度約 60 klx、昼夜の長さをそれぞれ 12 時間とした条件下で、培養液に NaCl を加えて調整した 0.5% NaCl 濃度処理を 7 日間行った。0, 1, 2, 4, 7 日目に各品種 8 個体ずつサンプリングし、根、葉鞘、葉身の各部位別の Na⁺ 含有率を測定した。なお、Na⁺ 含有率は、予め灰化法との比較

検討を行った上で、Ball らの方法⁹⁾に準じて乾物試料を熱湯で 3 時間煮沸、ろ過し、得られた抽出液を適宜希釈した後に原子吸光光度計 (日立 170-30) で測定することによって求めた。

Na⁺ の吸収移行量と蒸散量の関係を明確にするために行った実験2では、実験1と同様に育成した葉齢 4.0 の幼植物を、1/5000 a ワグネルポットに取り付けた発泡スチロール板に、約 3 cm 間隔に穴を開けて 1 個体ずつ 10 個体移植し、基準濃度の木村氏 B 液で 1988 年 7 月 14 日より水耕栽培した。水耕栽培には、各ワグネルポットに大型の培養液槽 (120 l) から、15 分毎に培養液を自動的に注入、排出できる装置を用いた。培養液の pH は毎日 5.5 に調整し、培養液の交換は 7 日毎に行った。葉齢 7.0 に達した 7 月 30 日、植物体ごと各発泡スチロール板をポリプロピレンの容器 (2.5 l) に取り付け、相対湿度 45, 75, 100% の 3 条件下で、0.3, 0.6, 0.9% NaCl 濃度処理を各々 24 時間 (昼 12 時間、夜 12 時間) 行った。処理期間中の温度、光条件は、昼夜温度 27°C、光強度 60 klx とし、両品種とも 1 処理区 10 個体で、反復は 2 回とした。処理期間が 24 時間と比較的短いことから、地下部の通気は行わなかった。そして、処理期間中の蒸散量を重量法によって測定するとともに、処理終了後の各個体について、葉面積、根、葉鞘、葉身の各部位別新鮮重、部位別乾物重および部位別 Na⁺ 含有率を測定した。結果は 2 回の平均値で示した。

また、明暗状態での差異を含め、Na⁺ の吸収移行における蒸散流濃度係数 (TSCF: Transpiration Stream Concentration Factor)^{11,12)}と蒸散量の関係をより詳細に検討するために行った実験3では、昼夜温度 28°C、光強度 60 klx の人工気象室内で水耕栽培した葉齢 7.0 の材料を用いた。1988 年 12 月 13 日に、気温 28°C、光強度 45 klx、相対湿度を 40% から 95% までの 9 段階に設定した条件下で、0.6% NaCl 濃度による明期処理、暗期処理をそれぞれ別個に 12 時間行い、実験2と同様、蒸散量、部位別新鮮重、部位別乾物重、部位別 Na⁺ 含有率を測定した。

さらに、実験4では、NaCl 濃度処理開始直後における光合成機能の変化とその品種間差を明らかにするために、培養液を所定の NaCl 濃度処理液に交換した場合の、処理直前から処理 5 時間後までの個体地上部の光合成速度と蒸散速度を同化箱法によって測定し、葉面境界層抵抗と気孔抵抗の和 ($r_a + r_s$)

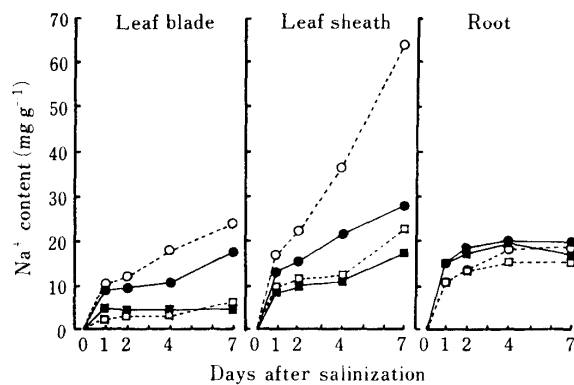


Fig. 1. Changes of Na⁺ content in leaf blade, leaf sheath and root of KR1 and IR28 after salinization of 0.5% NaCl concentration under different air humidities.

●: KR1 RH45%, ■: KR1 RH100%,
○: IR28 RH45%, □: IR28 RH100%.

および葉肉抵抗 (r_m) を算出して⁸⁾, それらの変化を調査した。材料には, 葉齢 6.0 の幼植物を用い, 測定は光強度 60 klx, 同化箱内温度 30°C の条件下で, NaCl 処理濃度を 0.3, 0.6, 0.9% として行った。

結果と考察

1. 蒸散と Na⁺ の吸収移行の関係

NaCl 濃度処理開始後の各部位の Na⁺ 含有率の経時的変化からは, Na⁺ が根部から葉鞘部, 葉身部へと徐々に移行する様相がうかがわれ, 両品種とも低湿度区で Na⁺ 含有率の増大が著しく, 品種間では IR 28 でより著しい傾向が認められた (第 1 図)。また, 両品種の Na⁺ 含有率の増大は処理 1 日後においても認められ, Na⁺ 含有率の品種間差異を 24 時間の処理で比較できることが確認できた。これらの点は, 耐塩性品種 Nona Bokra との比較で得られた従来の結果⁶⁾ とほぼ一致した。

ところで, イオンの吸収には, 根の代謝活性と関連した積極的な側面²⁾ と蒸散作用に伴って起こる受動的な側面^{4,13)} があると考えられている。処理時間を 24 時間とし, 湿度および NaCl 処理濃度について処理区を増やして行った実験 2 の結果からは, 低湿度条件下ほど NaCl 濃度に対する Na⁺ 含有率の上昇が著しいことが, また, 湿度条件が異なると, NaCl 濃度の上昇に対する Na⁺ 含有率上昇の様相が品種で異なることが明確になった (第 2 図)。これらの結果は, Na⁺ の吸収移行に対して蒸散が関与していることを示唆するとともに, 両品種における Na⁺ の移行の差異を示すものとして注目された。

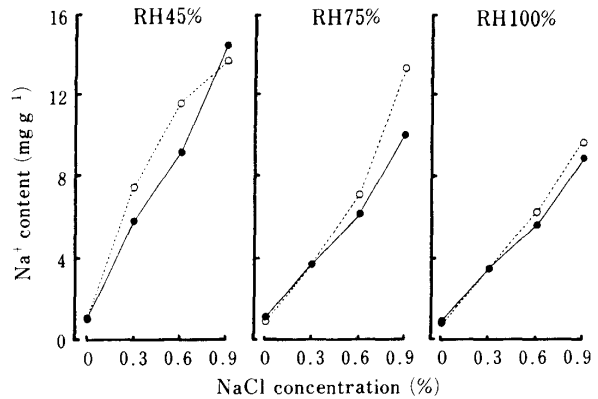


Fig. 2. Na⁺ content of KR1 and IR28 as affected by different NaCl concentrations and different air humidities for 24 hours.

●: KR1, ○: IR28.

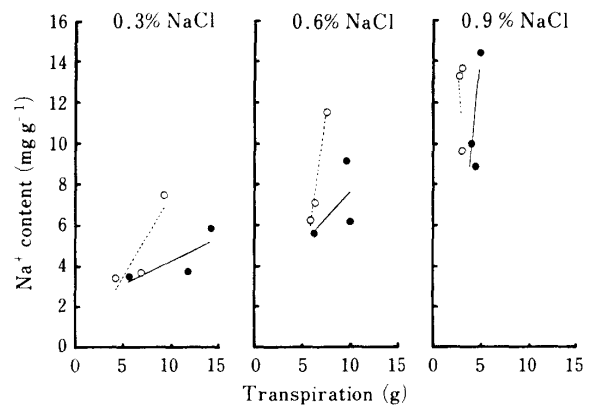


Fig. 3. Relationship between transpiration per plant and Na⁺ content in KR1 and IR28 grown under different NaCl concentrations for 24 hours.

●: KR1, ○: IR28.

そこで, Na⁺ 含有率と蒸散量の関係を検討した結果, どの NaCl 濃度処理区においても, IR 28 の Na⁺ 含有率は, KR 1 に比べ, 蒸散量の増加に伴い急速に増加することが明らかになった (第 3 図)。とくに蒸散量と Na⁺ 含有率の関係が明確な 0.3 および 0.6% 区においては, 前述の傾向が根においても認められ (第 4 図), 両品種における Na⁺ 含有率の差異には, 蒸散特性と Na⁺ の吸収における根の機能の差異が関連しているものと推察された。なお, 0.9% NaCl 濃度処理区において, いずれの品種においても蒸散量と Na⁺ 含有率の関係が明確でなかったことは, この濃度がイネの耐塩性発現の範囲を超えた高濃度であることを示唆するものと考えられた。

次に, 蒸散と Na⁺ の地上部への移行との関係を明らかにするため, 実験 3 で得られたデータから, 蒸散流濃度係数を算出した。蒸散流濃度係数は蒸散

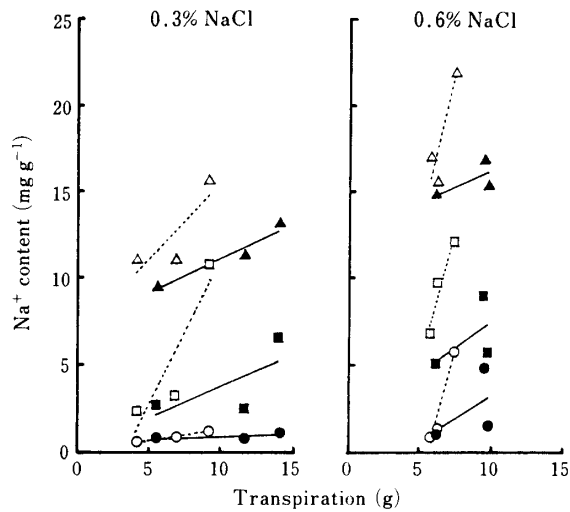


Fig. 4. Relationship between transpiration per plant and Na⁺ content in leaf blade (LB), leaf sheath (LS) and root (R) of KR1 and IR28 grown under different NaCl concentrations for 24 hours.

●: KR1 LB, ■: KR1 LS, ▲: KR1 R,
○: IR28 LB, □: IR28 LS, △: IR28 R.

流中の養分濃度と外液中の養分濃度の比を示す係数で、1 以下の場合には培地の濃度よりも蒸散流中の濃度が低いことを意味するものであり、以下の式で表される。

$$\text{TSCF} = \frac{\text{地上部へ移行した養分量}}{\text{蒸散量} \times \text{培地の養分濃度}}$$

本実験では、培養液の pH 調節に HNO₃ と KOH を使用しており、処理前の個体に含まれる Na⁺ は極めて微量であると考えられることから、処理後の個体に含まれる Na⁺ はすべて処理期間中に吸収されたものと仮定し、以下の式から蒸散流濃度係数を算出した。

$$\text{TSCF} = \frac{\text{地上部 Na}^+ \text{含有量}}{\text{蒸散量} \times \text{処理溶液の Na}^+ \text{濃度}}$$

その結果、Na⁺ についての蒸散流濃度係数は、両品種とも蒸散量が多いほどその値は小さく、蒸散流中の Na⁺ 濃度はより低濃度であること、また蒸散量が極めて少ない夜間処理においては、蒸散流濃度係数が 1 以上の高い値を示す場合があることが明らかになった (第 5 図)。これらの結果は、蒸散量の大小に関して分離排除の効率が変化することを強く示唆しているものと考えられ、Na⁺ の吸収移行における蒸散の関与を具体的に示すものとして注目された。また、この傾向は比較的 Na⁺ 含有率の高い根部を含む個体全体についても認められ、Na⁺ 吸収移行における分離排除が根部で行われていることがう

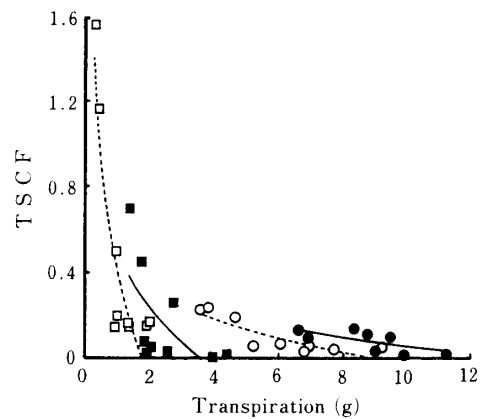


Fig. 5. Relationship between transpiration per plant and TSCF in KR1 and IR28 grown under 0.6% NaCl concentration for 12 hours of day and night time.

●: KR1 day, ■: KR1 night,
○: IR28 day, □: IR28 night.

Table 1. LAR of KR1 and IR28 at 7th leaf stage.

Variety	LAR (cm ² g ⁻¹)
KR1	202 ^a
IR28	188 ^b

Figures followed by a different letter are significantly different at the 5% level.

かがわれた。

ところで、膜が示す透過現象のうち主として溶媒が透過するときを浸透現象、溶質のときを透析現象と呼んでいるが、圧力差を駆動力としている分離法に、精密濾過、限外濾過、逆浸透などがある^{10,15)}。逆浸透法は、主に水だけを濾過させ、塩類、糖、アミノ酸などの低分子量物質もほとんど透過させないため、海水、塩水の脱塩などに用いられる工業技術である。逆浸透法の駆動力として用いられる圧力差は 0.5-6.0 MPa で、除去率は駆動圧力によって変化するがほぼ 95% 程度である。このことと、植物体の木部水ポテンシャルと培地の水ポテンシャルの差が日中で一般に 0.数 MPa あり、また本実験で得た Na⁺ 分離排除の効率が逆浸透の場合と同程度で、蒸散量の変化によって効率が変化したことなどを考え合わせると、逆浸透と根における Na⁺ の分離排除は極めて類似した現象といえ、植物体の根において、逆浸透に似た分離排除の機構が存在する可能性を示すものとして注目される。しかし、その具体的な構造については全く不明で、今後、根の内部構造等との関係において解明する必要があるものと考えられる。

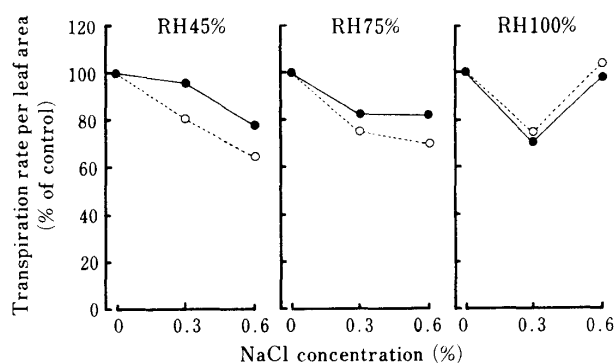


Fig. 6. Transpiration rate per leaf area of KR1 and IR28 as affected by different NaCl concentrations and different air humidities for 24 hours.
●: KR1, ○: IR28.

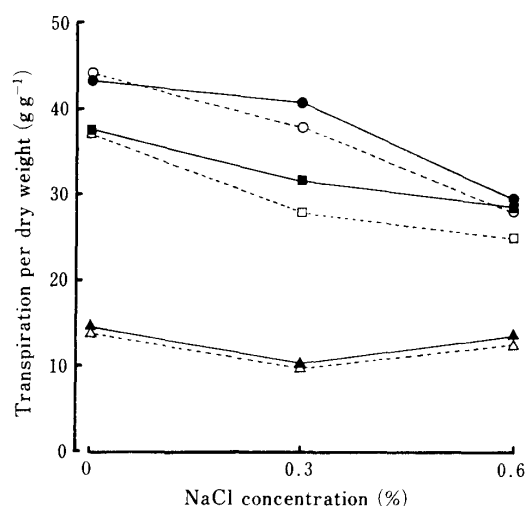


Fig. 7. Transpiration per dry weight of KR1 and IR28 as affected by different NaCl concentrations and different air humidities for 24 hours.
●: KR1 RH45%, ■: KR1 RH75%, ▲: KR1 RH100%,
○: IR28 RH45%, □: IR28 RH75%, △: IR28 RH100%.

2. 両品種の耐塩性の差異の解析

同じ蒸散量での蒸散流濃度係数を品種間で比較すると、その値は IR 28 で小さく、Na⁺ を分離排除する機能は、本来的には IR 28 で高いものと考えられた (第 5 図)。しかし、KR 1 では、葉面積比率 (LAR) が大きく (第 1 表)、葉面積当りの蒸散速度も低下しにくいために (第 6 図) 個体乾物当りの蒸散速度が高く維持されており (第 7 図)、そのため、同一湿度および NaCl 濃度条件下では、IR 28 に比べて蒸散流濃度係数が低く、分離排除機能がより効率的に発揮されているものと考えられた。また、

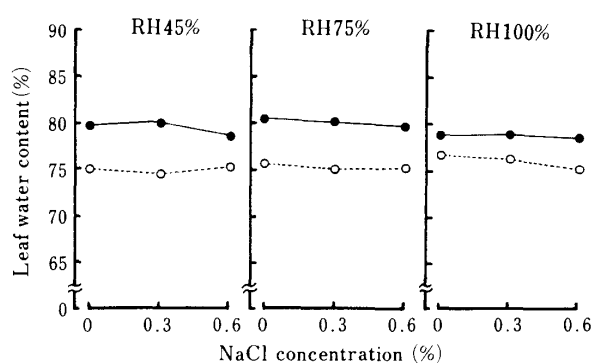


Fig. 8. Leaf water content of KR1 and IR28 as affected by different NaCl concentrations and different air humidities for 24 hours.
●: KR1, ○: IR28.

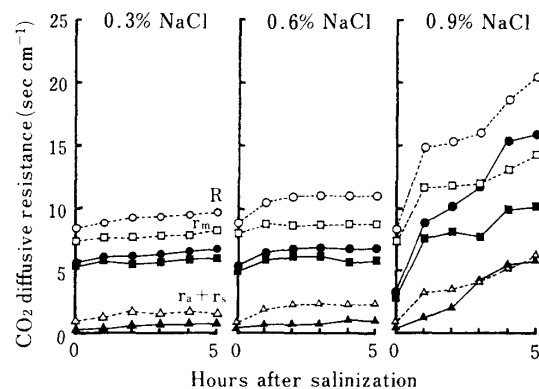


Fig. 9. Changes of CO₂ diffusive resistance in KR1 and IR28 after salinization of different NaCl concentrations.
Circle symbols indicate resistance to transfer of CO₂ (R), square symbols indicate equivalent diffusive resistance to transfer in the mesophyll (r_m), triangle symbols indicate stomatal resistance (r_a+r_s).
Closed symbols indicate KR1, open symbols indicate IR28.

KR 1 では NaCl 濃度処理前を含めて、IR 28 よりも常に葉内含水率が高かったことから (第 8 図)、葉身における乾物当りの Na⁺ 含有率が同じ場合でも葉身内の Na⁺ 濃度が低く維持されているものと推定された。この点を第 4 図および第 8 図に示したデータに基づいて試算した結果、相対湿度が低いほど葉身内の Na⁺ 濃度の両品種間差が顕著で、最も差異が大きい場合には、KR 1 の葉身内の Na⁺ 濃度は IR 28 より 30% 低いことが示唆された。

NaCl 濃度処理による CO₂ 拡散抵抗の変化からは、両品種とも処理開始後 1 時間で抵抗値が急激に高まり、その程度は高 NaCl 濃度処理ほど著しいこと、また品種間では IR 28 でより著しく、その差

異が主として $r_a + r_s$ の増大に基づいていることが明らかになった (第9図)。処理後の極めて早い時期から根部に対する処理の影響が地上部に現れたこと、また、 $r_a + r_s$ の増大に品種間差が認められたことから、個体の水収支が NaCl 濃度処理の影響を受けにくいという性質が、耐塩性成立の背景になっていることを示唆するものと考えられた。

以上の結果から、IR 28 に比較して、KR 1 では LAR が大きく、また、 NaCl 濃度処理によっても気孔抵抗の増大が小さく、葉面積当りの蒸散速度が高く維持され、そのため個体当りの蒸散量が多く、相対的には分離排除機能が高いものと推察された。そして、受動的な Na^+ の吸収移行に対しては、個体の水収支の環境安定性に係わる形質および蒸散に伴う分離排除機能に係わる形質が強く関与しているものと考えられた。

引用文献

1. Ball, C.M. and D.G. Farquhar 1984. Photosynthetic and stomatal response of two mangrove species, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*, to long term salinity and humidity conditions. *Plant Physiol.* 74: 1—6.
2. ボーリング, D.J.F. 1976. 能動輸送. 柳沢宗男訳, 植物によるイオン吸収. 産業出版, 東京. 39—56.
3. De Datta, S.K. 1981. Landscape and Soils on Which Rice is Grown. Principles and Practices of Rice Production. John & Sons, New York. 259—296.
4. 平井源一・高橋 誠・田中 修・那須 裕 1985. 大気湿度が水稻の生育ならびに生理に及ぼす影響 第4報 無機養分の吸収に及ぼす影響. *日作紀* 54: 141—145.
5. International Rice Research Institute 1983. Adverse soils tolerance. Annual Report for 1983. IRRI, Los Baños. 93—99.
6. ——— 1984. ———. Annual Report for 1984. IRRI, Los Baños. 101—109.
7. ——— 1987. ———. Annual Report for 1987. IRRI, Los Baños. 133—144.
8. Jarvis, P.G. 1971. The estimation of resistances to carbon dioxide transfer. In *Plant Photosynthetic Production. Manual of Methods.* (Eds.) Z. Šesták, J. Čatský, and P.G. Jarvis. Dr. W. Junk N.V. Publishers, The Hague. 566—631.
9. Maegawa, H., E. Usui, N. Uchida, T. Yasuda and T. Yamaguchi 1987. Studies on the mechanism of salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). Relation between salt content and photosynthesis. *Japan. J. Trop. Agr.* 31: 92—98.
10. 大矢晴彦・丹羽雅裕 1988. 膜分離法の名称. 高分子学会編, 高機能分離膜. 共立出版, 東京. 1—3.
11. Russell, R.S. 1981. 養分の吸収と移行. 田中典幸訳, 作物の根系と土壌. 農文協, 東京. 87—120.
12. 橘 泰憲 1982. 各種植物のカルシウム吸収・移行特性. 日本土壤肥料学会編, 植物と金属元素—その吸収と体内挙動—. 博友社, 東京. 27—29.
13. 高橋英一 1974. イネのケイ酸吸収に及ぼす土壌水分状態の影響 植物の栄養特性と生育環境. *土肥誌* 45: 591—596.
14. 土屋幹夫・竹本俊一・毛利明弘・小合龍夫 1987. 作物の対塩生理に関する研究 I. 水稻幼植物の耐塩機構について. *日作紀* 56 (別 2): 341—342.
15. 津村信蔵他編 1987. 膜による分離, 濃縮技術. 食品の未来学. 読売新聞社, 東京. 65—81.
16. 山内益夫 1989. イネにおける耐塩性の品種間差の発現機構. *土肥誌* 60: 210—219.
17. ———・島田義明・吉田昌一 1983. 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イオンの効果. *土肥誌* 54: 499—504.
18. 山内 稔 1989. イネの耐塩性の品種間差に及ぼす個体重, K 栄養, および Ca 栄養の影響. *土肥要旨集* 35: 61.