

塩条件下で発生するイネ (*Oryza sativa* L.) 高節位分げつの成長とナトリウム蓄積

曾根 千晴・津田 誠・平井 儀彦
(応用植物機能学講座)

Growth and Sodium Accumulation in the Tillers which Appear on the Upper Nodes in Rice (*Oryza sativa* L.) Under Saline Conditions

Chiharu Sone, Makoto Tsuda and Yoshihiko Hirai
(Department of Applied Plant Science)

The mechanism of late-grown tillers which come out of the upper culm nodes in rice (*Oryza sativa* L.) under saline conditions was examined. A rice cultivar, Akihikari was grown in pots under flooding conditions. The panicles were excised below the neck node of the panicle at the heading stage. Salinity treatment consisted of adding 100 mM sodium chloride to water of pot at the excision of panicle (Na0), and 14 days after the excision (Na2). Tillers on the upper culm nodes grew in Na0 and Na2. Dry weight of tillers increased with decrease of dry weight of stock shoots that produced the tillers. So the sum of dry weights of the stock shoots and tillers did not change, indicating that tiller growth apparently depended on reserve of carbohydrate in the stock shoots. Sodium was accumulated gradually in the plant, while sodium content of internode and tiller were kept lower than those of leaf blade and leaf sheath. In the leaf blade and leaf sheath, the upper organs accumulated less sodium than the lower organs. The tillers on the upper nodes grew faster and had low sodium content in the early stages of tiller development in Na0. Therefore, it was concluded that tillers which come out of the upper culm nodes could grow under saline conditions because the sodium content of tiller, internode and the upper leaf sheath were kept at a relatively low level.

Key words : Rice (*Oryza sativa* L.), Sodium accumulation, Sodium distribution, Tiller, Translocation

緒 言

イネ (*Oryza sativa* L.) は、湛水条件において栽培が可能な唯一の主要作物である⁵⁾ため、その耐塩性が強くなく¹⁶⁾収量が著しく低い^{13,20)}にもかかわらず、イネは湿潤な塩害地においても栽培される^{3,9,24)}。塩害地での収量改善を目標としてイネにおける耐塩性栽培法の開発や耐塩性品種の育種が進められている^{2,3)}が、まだ改善の余地が多い。一方、塩害によって玄米生産が著しく抑制されても、普通は出現しない分げつが遅れて成長することが観察される⁴⁾。したがって、このような遅発分げつは塩に強いと考えられるが、その要因は明らかになっていない。

塩害で遅発する分げつは、茎先端部の伸長茎部の高い節位から発生する高節位分げつである^{18,19)}。高節位分げつは通常は休眠しているが、成長する時にはそれが着生する茎(母茎)の貯蔵炭水化物と関係があるといわれている^{7,11,17)}。これまでの研究によると、イネの成長は植物体あるいは器官・組織のナトリウム(Na)含有率と強い関係がある。塩条件下で成長が大きいイネ品種は植物体の

Na含有率が低く^{1,25)}、枯れ上がりの遅い上位葉は早期に枯死する下位葉よりNa含有率が低かった^{12,26)}。またイネの光合成速度は、Na含有率の増加とともに低下した¹⁵⁾。一方、成長がNa含有率にあまり影響されないことも観察されている。登熟期のイネでは茎と葉鞘のNa含有率が高かったにもかかわらず、玄米への乾物の転流と玄米成長はあまり阻害されなかった¹⁴⁾。なお、この場合、玄米をつける穂のNa含有率は低かった²³⁾。したがって、塩条件下における高節位分げつの成長も組織のNa含有率に左右されると考えられたが、これを調べた研究は見当たらなかった。そこで本研究では母茎の穂を切除することによって高節位分げつを発生させ、分げつの成長とNa含有率との関係を明らかにしようとした。

材料と方法

実験には水稻品種アキヒカリを供試した。種子は25℃に設定した恒温器内で2日間催芽した。容量19ℓのプラ

スチック容器(縦58×横19×高さ18cm)に化成肥料(N:P₂O₅:K₂O=14:14:14)を10g混和した農学部実験圃場の水田土壌4ℓを詰め、2003年5月12日に、催芽種子を播種した。播種16日後、5号ポットに水田土壌を充填し、上記の化成肥料をポットあたり4g混和し、ポットあたり1個体を移植した。移植後、5ℓ容器にポット1個を入れ、自然条件下で湛水栽培した。

出穂が始まった8月2日に、植物体をポットを入れた容器ごと側面を開放した実験圃場のビニルハウス内に移動した。8月4日に全ての穂を穂首節の真下より除去した。その直後に容器の水に濃度が100mMになるようにNaClを添加し、塩処理を開始した。これをNa0区とした。それとは別に穂切除2週間後に同様の塩処理を開始する区を設け、Na2区とした。Na0とNa2の両区とも、塩処理開始1週間後より1週間ごとに5個体を計4回採取した。

採取後、植物体は実験室に持ち帰り、各個体から成長のよい茎を5本選抜した。穂首節間を第I節間としてFig. 1のように番号をつけ、節位ごとに葉身、葉鞘、節間、高節位分けつに分けた。なお、第VI節間より基部の不伸長茎は採集しなかった。以降、第n位の器官をそれぞれ

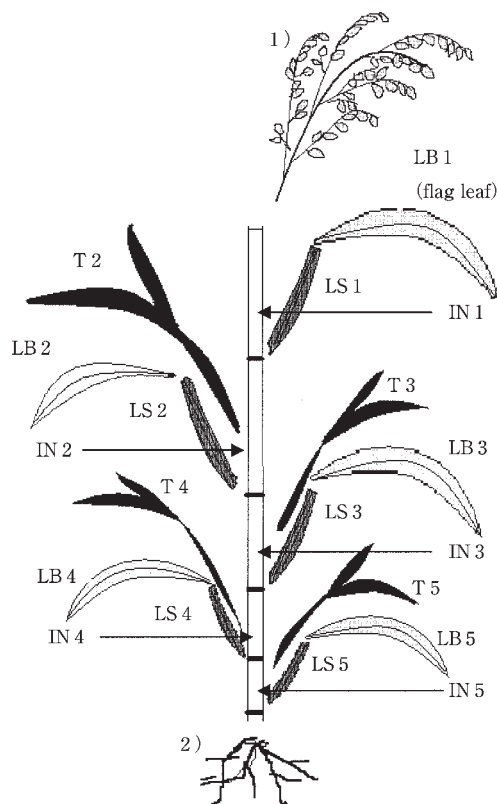


Fig. 1 Abbreviation of organs according to position on the shoot.

LB: leaf blade, LS: leaf sheath, IN: internode, T: tiller

¹⁾Panicle was excised at the heading stage.

²⁾Basal stem and root were not collected.

葉身n (LBn), 葉鞘n (LSn), 節間n (INn), 分けつn (Tn)と呼ぶ。試料は75℃で3日間通風乾燥し、部位別乾物重を測定した。高節位分けつ以外の器官を母茎とし、各節の節間、葉鞘、および葉身の乾物重の和を母茎乾物重、母茎乾物重と高節位分けつ乾物重の和を総乾物重とした。乾物重は全て1茎あたりの値で示した。

乾物重の測定後、乾物試料を小型粉碎機で粉碎し、約0.2gを秤量し一晩90℃に設定したオープン内で乾燥させた。室温で30分間放冷後、乾物重を測定し約40mlの蒸留水とともに試験管(120ml容)に入れ、約180℃に設定したホットプレートで2時間熱湯抽出した。得られた抽出液はメスフラスコを用いて100mlにメスアップし、イオンメーター(HORIBA コンパクトイオンメーター)によりNa含有率を定量した。

結果

高節位分けつの乾物重は徐々に増加したのに対し、母茎の乾物重は減少した(Fig. 2)。このためNa0区、Na2区ともに総乾物重は、塩添加後7日から28日まで変化がみられなかった。母茎において乾物重の低下はNa0区では節間と葉鞘でみられ、Na2区では節間で認められた。Na0区において節間乾物重の低下が葉鞘に比べて大きく、塩添加後7日目の乾物重は節間の方が葉鞘よりも高かったが、28日目には同じであった。なお、葉身乾物重の変化は2つの区でほとんどなかった。

乾物重の変化を節位別にみると、葉身ではNa0、Na2区ともに乾物重はほとんど変化がないが、Na0区の葉身1乾物重でのみ減少がみられた(Fig. 3)。Na0区の葉身5は塩添加後14日目の乾物重が7日目よりも高いが、21、28日目の値は7日目と変わらなかった。葉鞘乾物重はNa2区ではほとんど変化がなかったが、Na0区ではLS1を除くLS2~LS5で乾物重が低下した。とくにLS2、LS3、およびLS4で低下が大きかった。節間乾物重はNa0、Na2区ともにIN1とIN5で値が小さくほとんど変化がみられなかったものの、IN2、IN3、IN4、とくにIN2、IN3で大きく低下した。分けつは、穂切除と同時に塩を与えたNa0区では添加後7日にT2、T3、T4が出現し、乾物重はT2が最も高かった。T4の成長は速かったが、T2とT3の増加は21日以降認められなかった。T5の出現は遅かったため、28日にはT4の乾物重が最も高く、次いでT2、T3であった。Na2区ではT5の乾物重は変化がなく、分けつ乾物重の増加はT2、T3、T4によっていた。なお乾物重は、T4が最も高く、T5が最低であった。

Na含有率の推移は、葉身と葉鞘で類似していた(Fig. 4)。塩添加後7日目で葉身と葉鞘にNaが集積しており、Na含有率は上位のものほど低く、下位ほど高かった。Na含有率の増加速度は上位の器官ほど大であったため、塩添加後28日目には節位による差は小さく、おおむね30mg/

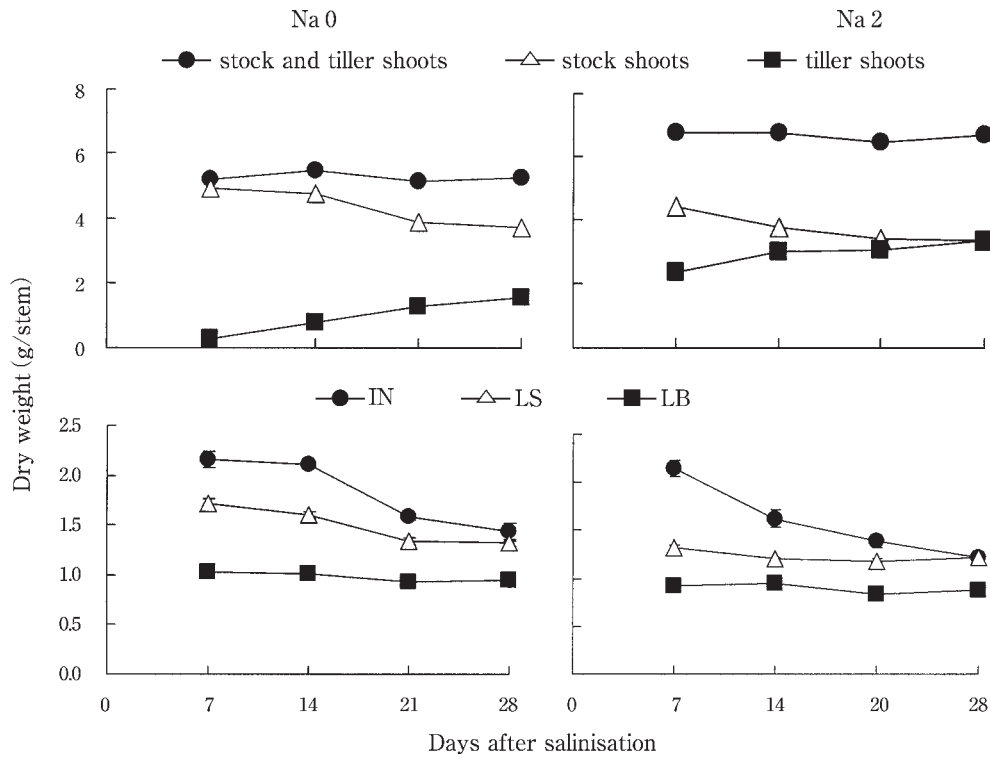


Fig. 2 Changes in dry weight after salinisation with 100mM NaCl. Water was salinized at 0 and 14 days after panicle excision in Na0 and Na2, respectively. Left and right panels are Na0 and Na2, respectively. See Fig. 1 for abbreviation.

g になった。このような Na 含有率の節位による差が小さくなる傾向は葉鞘より葉身, Na0 区より Na2 区で強かった。節間においても Na0 区, Na2 区ともに塩添加後 7 日目に Na が集積し, 下位の節間ほど Na 含有率は高かったものの, 含有率は葉身と葉鞘より著しく低かった。節間の Na 含有率は増加し, 増加速度は IN2 と IN3 で IN4 と IN5 より大きかったため, 塩添加後 28 日目には IN2 と IN3 の Na 含有率が最も高くなった。IN1 の含有率は Na2 の塩添加後 28 日を除いて常に最低であった。分けつの Na 含有率は節間に近い水準で, 塩添加後増加した。Na 含有率は発生節位が高い分けつほど低かったが, 節位の差は節間に比べて小さかった。

節位別に, 分けつおよび母茎の器官別 Na 含有率と分けつ乾物重の関係を Fig. 5 に示し, 収穫日ごとに相関を調べた。母茎 Na 含有率と分けつ乾物重の関係では, Tn は栄養的に 1 節上位の葉身 (LBn-1) と関係が深い^{8,21)}とされるので, INn-1, LSn-1, LBn-1 の Na 含有率に対して Tn 乾物重をとった。Na0 区において有意な相関関係が認められたのは, 塩添加後 7 日と 14 日の分けつの Na 含有率と乾物重, 7 日と 14 日の葉鞘の Na 含有率と分けつ乾物重, 14 日の節間と葉身の Na 含有率と分けつ乾物重であった。これらの関係では Na 含有率が高いほど分けつ乾物重は低くなった。ただし, Na2 区では 14 日

に葉鞘の Na 含有率が高いほど分けつ乾物重が高い関係がみられた。

考 察

出穂期に穂を切除し, 塩ストレスを与えたところ, 高節位分けつが出現した (Fig. 2, 3)。総乾物重の変化がみられない, すなわち純同化がほとんどなかったにもかかわらず分けつが成長したことから, 分けつはもっぱら母茎の炭水化物を利用していただけと考えられる。母茎乾物重は Na0 区では葉鞘と節間, Na2 区では節間で低下し, とくに節間乾物重の減少が著しかった (Fig. 2)。節位別では節間の IN2 と IN3, 葉鞘の LS2, LS3, LS4 で低下が大きかった (Fig. 3)。これより主に上位節間, 上位葉鞘に貯蔵されていた乾物が分けつに転流されたと考えられた。

塩ストレス条件下でイネの成長は植物体の Na 含有率と関係が強く, Na 含有率が高いほど成長抑制が大きい^{1,25)}。ただし転流や炭水化物代謝は他の作物¹⁰⁾と同様塩ストレスに耐性があると報告されている¹⁴⁾。本研究では塩添加後 2~3 週間, 分けつと節間の Na 含有率は葉身と葉鞘に比べて低く, 葉身, 葉鞘でも下位節に比べ上位節の Na 含有率が低かった (Fig. 4)。そして Na の蓄積は下位節分けつほど高く, 出現は上位節の分けつほど早

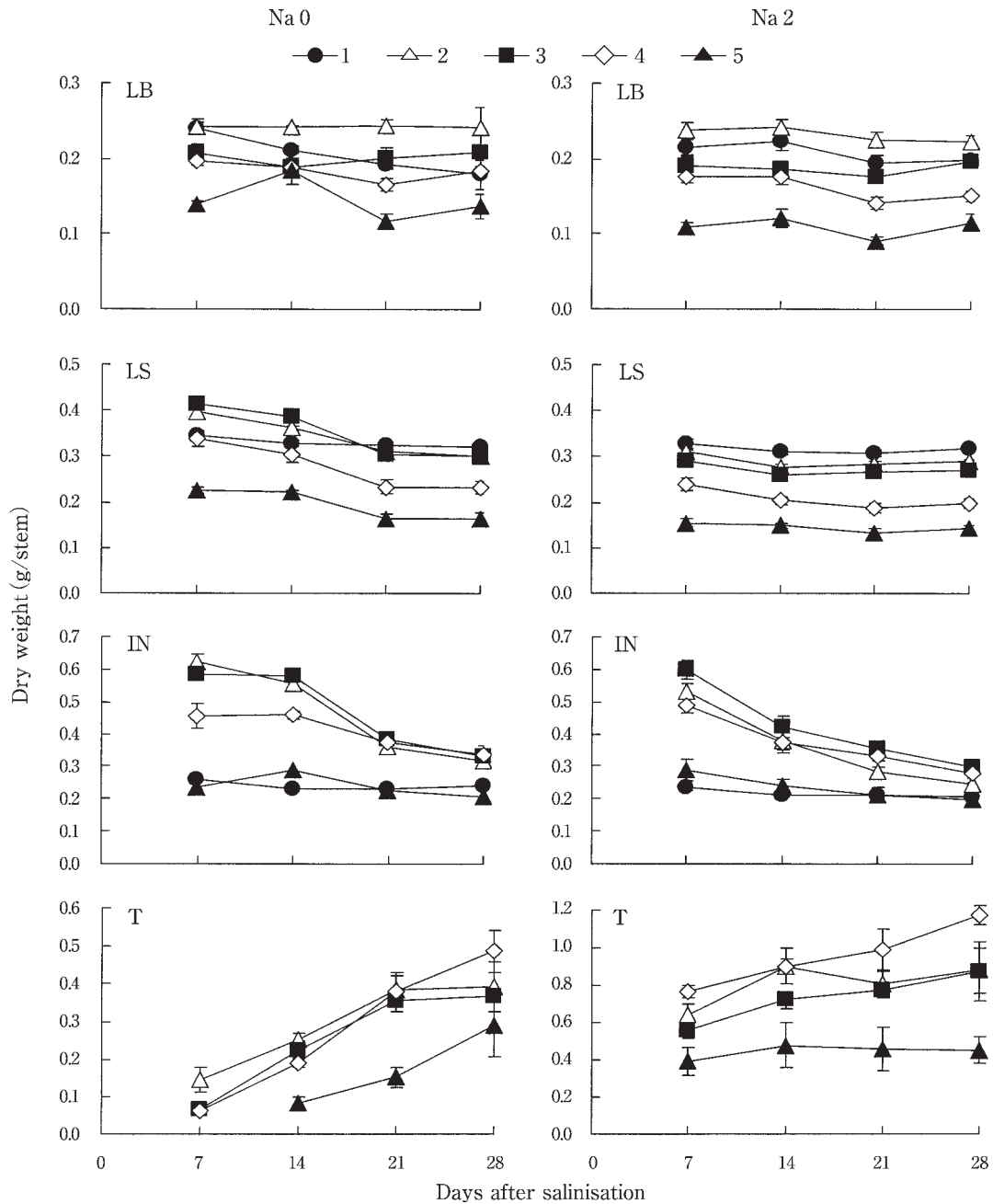


Fig. 3 Changes in dry weight after salinisation with 100mM NaCl. Water was salinized at 0 and 14 days after panicle excision in Na0 and Na2, respectively. Left and right panels are Na0 and Na2, respectively. See Fig. 1 for abbreviation.

かった (Fig. 3, 4). さらに、転流の関係が深いと考えられる INn-1, LSn-1 の Na 含有率と Tn 乾物重を比べたところ^{8,21)}, Na0 区では塩添加後14日までは従来報告されているような Na 含有率と乾物重の間に負の相関関係が見出された (Fig. 5). したがって、塩ストレス下で高節位の分けつが成長したのは、塩添加後しばらくは組織の Na 含有率が低かったためと推測された。しかし全般的にみると塩添加後, Na の蓄積とともに分けつが活発

に成長していることから、本研究のような貯蔵された乾物の転流による成長は Na 含有率にあまり影響を受けないものと考えられた。なお、通常 Tn に対して1節上位節の LBn-1 が乾物を供給するとされる^{8,21)}, しかし LBn-1 の Na 含有率と Tn 乾物重との間に Na0 区の塩添加後14日を除いて対応は見られなかった (Fig. 5). これは本研究において分けつ成長がその時の光合成に依存していなかったためであろう。

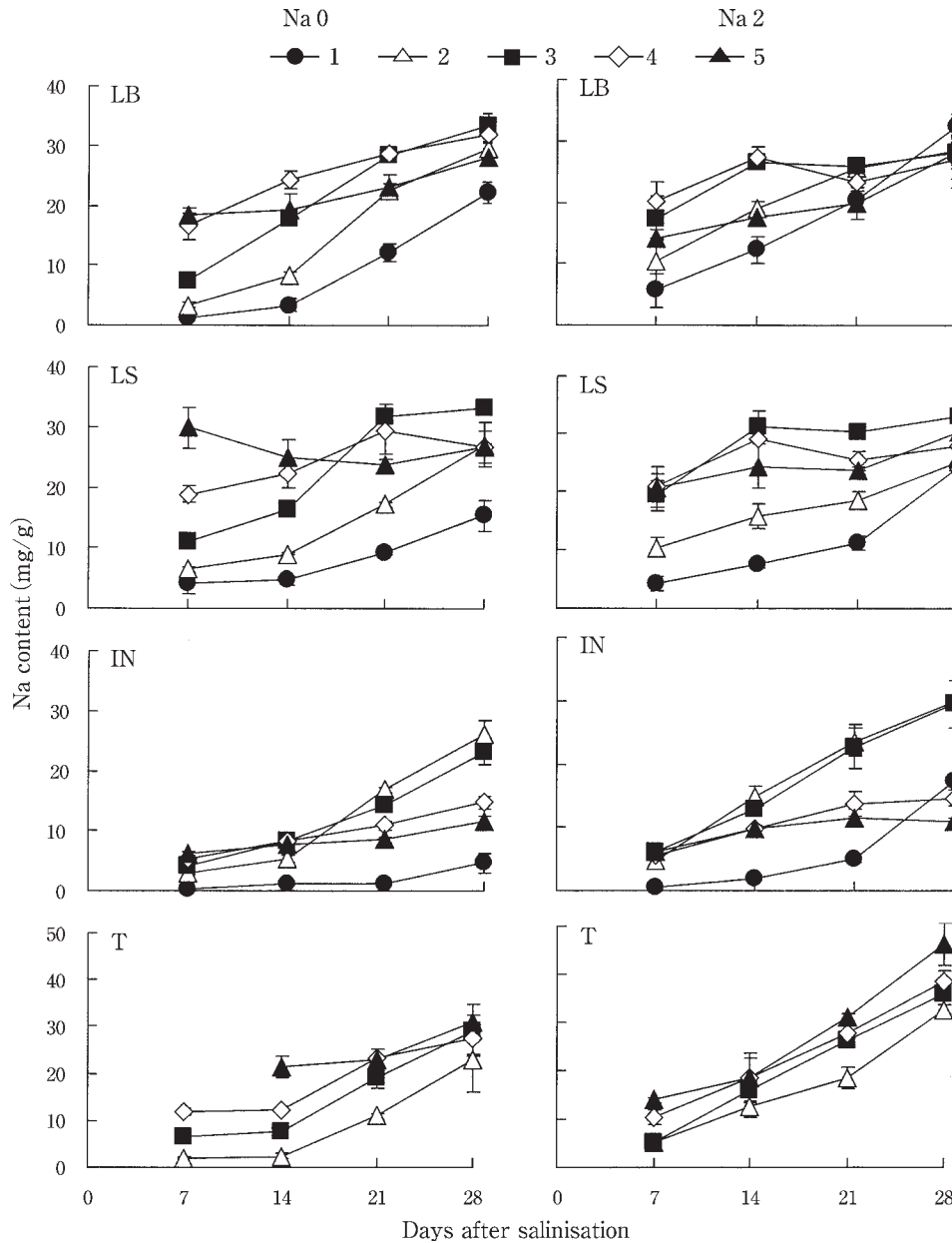


Fig. 4 Changes in sodium contents after salinisation with 100mM NaCl. Water was salinized at 0 and 14 days after panicle excision in Na0 and Na2, respectively. Left and right panels are Na0 and Na2, respectively. See Fig. 1 for abbreviation.

イネ植物体内における Na の蓄積は器官や節位によって異なり、葉身では上位より下位のものが、葉身、葉鞘より茎の方が Na の蓄積が早いことが報告されている^{1,12,22,26}。本研究において、葉身、葉鞘、節間そして分けつで下位のものほど Na の蓄積が早いことを認めた (Fig. 4)。しかし生育にともない葉身、葉鞘および分けつでは節位間の差が小となり、節間では上位節の Na 含有率がかえって高くなった。これは、最終的な Na 含有率の値は葉身と葉鞘では節位にかかわらず一定であるが、節間

では下位のほうが小さいからかもしれない。本研究ではまた節間と分けつの Na 蓄積が遅いことが見出された (Fig. 4)。葉身の光合成能力を維持するために葉鞘と節間は葉身への Na 流入を抑制する役割を持っていると考えられることが多いが⁶⁾、本研究の結果から節間はそのような Na 流入抑制効果をあまり持っていないことを示している。ただし、節間は分けつへの Na 流入抑制効果を持っているであろう。

以上より、塩条件下で高節位分けつが成長したのは、

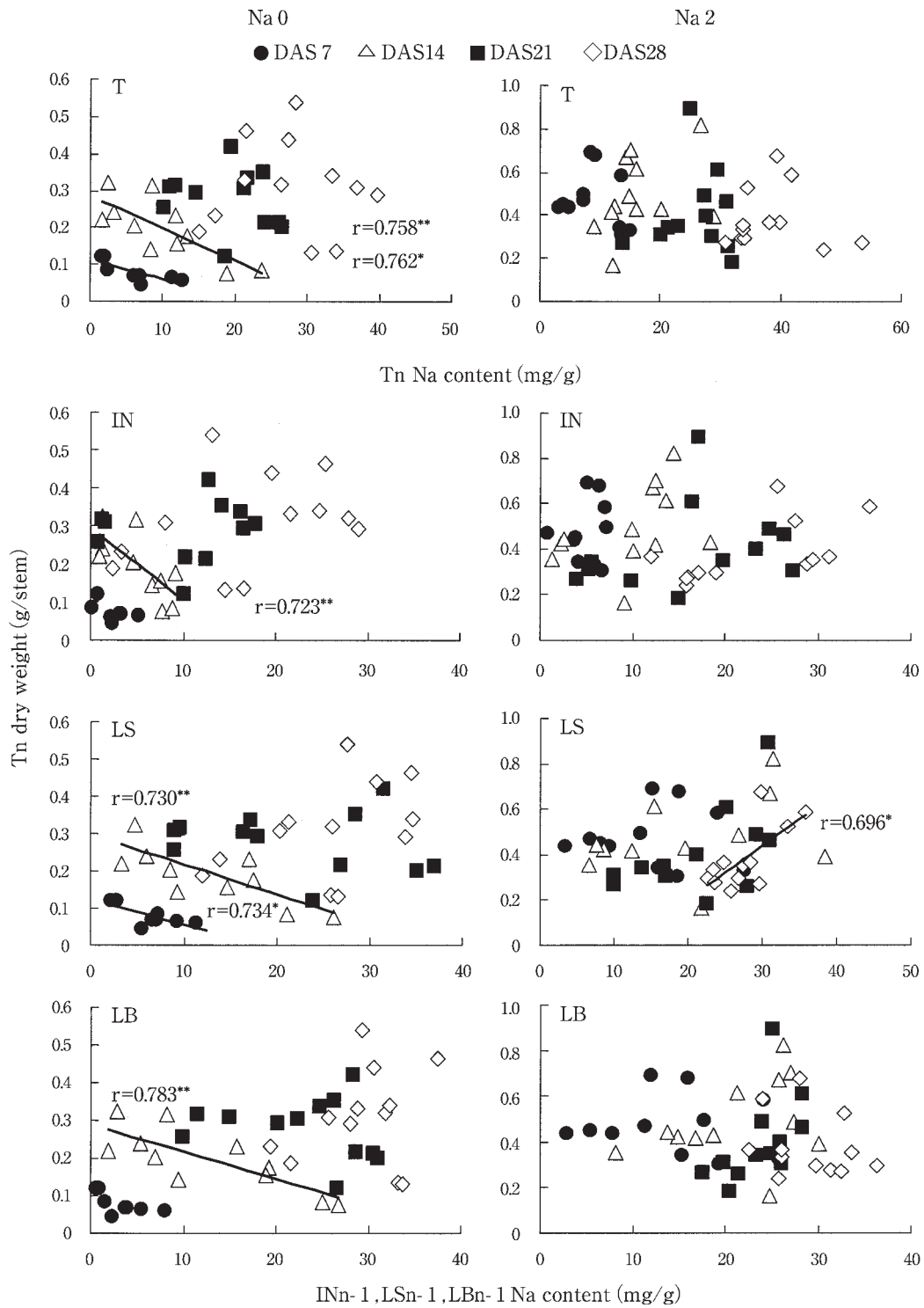


Fig. 5 Relationship between sodium content and tiller dry weight in tiller, internode, leaf sheath and leaf blade. Left and right panels are Na0 and Na2, respectively. See Fig. 1 for abbreviation. *,** Significant at the 0.05 and 0.01 levels of probability, respectively. DAS: Days after salinisation.

分けつ成長が母茎の貯蔵炭水化物由来であり、供給源と考えられる節間と上位葉鞘、分けつの Na 含有率は低く抑えられ貯蔵炭水化物の転流と分けつの成長が維持されたためと考えられた。

要 約

塩条件下において高節位分けつが成長する要因を調べた。水稻品種アキヒカリをポットに移植し湛水条件で栽培し、出穂期に穂を穂首節真下より切除した。ポットの水に NaCl 濃度100mM となるように NaCl を添加する処理を穂切除直後 (Na 0 区) と14日後 (Na 2 区) に行った。Na 0 と Na 2 区ともに高節位分けつが成長、乾物重が増加するとともに分けつを発生させた茎 (母茎) の乾物重は低下した。分けつと母茎の乾物重の和は変化がなく、分けつの成長は母茎の貯蔵炭水化物によっていた。節間と分けつの Na 含有率は葉身と葉鞘より低く保たれ、葉身、葉鞘でも下位節に比べ上位節の Na 含有率が低かった。また Na 0 区の分けつ成長初期では茎上部の分けつほど成長が早く、Na 含有率が低かった。以上のことから塩条件下で高節位分けつが成長するのは分けつと乾物供給源である節間と上位葉鞘の Na 含有率が比較的 low 抑えられるためであると考えられた。

文 献

- Akita, S. and G. S. Cabuslay : Physiological basis of differential response to salinity in rice cultivars. *Plant Soil*, **123**, 277-294 (1990)
- Asch, F., M. Dingkuhn, M. C. S. Wopereis, K. Dorffling and K. Miezan : A conceptual model for sodium uptake and distribution in irrigated rice. *In Applications of Systems Approaches at the Field Level* (Kropff, M. J. *et al.* eds.), pp. 201-217, Kluwer Academic Publishers, Great Britain (1997)
- Bong, B. B., S. Tobita, N. Bermawie and T. Senboku : Salt tolerance of cultivated rice varieties from Vietnam. *JIR-CAS J.*, **3**, 75-83 (1996)
- Cui, H., Y. Takeoka and T. Wada : Effect of sodium chloride on the panicle and spikelet morphogenesis in rice. I. External shoot morphology during young panicle formation. *Jpn. J. Crop Sci.*, **64**, 587-592 (1995)
- Flowers, T. J. and A. R. Yeo : Breeding for salinity resistance in crop plants : Where next? *Aust. J. Plant Physiol.*, **22**, 875-884 (1995)
- Greenway, H. and R. Munns : Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **31**, 149-190 (1980)
- 花田毅一 : 分けつ. 稲学大成第1巻 形態編 (松尾孝嶺ら編), pp. 173-203, 農山漁村文化協会, 東京 (1990)
- 猪ノ坂正之 : 稲の維管束の分化発達及び維管束による各器官の相互連絡と成育との関係についての研究. 宮崎大学農学部研究時報, **7**, 16-116 (1961)
- International Rice Research Institute : IRRI, Annual Report for 1973, 100 (1974)
- 下瀬 昇 : 作物の塩害生理に関する研究 (第7報) タマネギ, セルリー, ホウレン草, キウリ, インゲンの耐塩性について. 土肥誌, **39**, 548-553 (1968)
- 榎湖晴三郎・本庄一雄・留木 貢 : 水稻の茎相互間における同化産物の移動に関する研究. 第1報 一部の穂を除去した場合の休眠側芽の伸長並びに茎葉の炭水化物の蓄積について. 岩手大学農学部報告, **6**, 23-26 (1961)
- Khatun, S., C. A. Rizzo and T. J. Flowers : Genotypic variation in the effect of salinity on fertility in rice. *Plant Soil*, **173**, 239-250 (1995)
- Makihara, D., M. Tsuda, M. Morita, Y. Hirai and T. Kuroda : Effect of salinity on the growth and development of rice (*Oryza sativa* L.) varieties. *Jpn. J. Trop. Agr.*, **43**, 285-294 (1999)
- 横原大悟・平井儀彦・津田 誠・黒田俊郎 : 登熟期のイネに与えられた塩水灌漑が玄米の乾物増加に及ぼす影響. 日作紀, **70**, 71-77 (2001)
- 横原大悟・平井儀彦・津田 誠・岡本憲治 : ナトリウムイオン集積に対するイネ切断葉の光合成反応からみた耐塩性の評価. 日作紀, **70**, 78-83 (2001)
- Maas, E. V. and G. J. Hoffman : Crop salt tolerance - Current assessment. *J. Irrig. Drainage Div. ASCE*, **103**, 115-134 (1977)
- 佐藤 庚 : 稲の組織内澱粉に関する研究 第6報 高節位側芽の生長について. 日作紀, **28**, 30-32 (1959)
- 高橋 清 : イネの高節位分けつ茎の発育相の解析. 日作紀, **61**, 49-55 (1992)
- 武岡洋治・清水正治・和田富吉 : II 栄養器官の形態と発育 第3章 茎. 稲学大成第1巻 形態編 (松尾孝嶺ら編), pp. 143-172, 農山漁村文化協会, 東京 (1990)
- Takatsuka, M., D. Makihara, M. Tsuda, Y. Hirai and T. Takamura : Plant water relation and silicon concentration in two rice varieties differing in salinity tolerance. *Jpn. J. Trop. Agr.*, **45**, 259-265 (2001)
- 千葉浩三 : 作物栽培の基礎知識, pp 8-71, 農山漁村文化協会, 東京 (1980)
- 土屋幹夫・内藤 整・小合龍夫 : 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. 日作紀, **61**, 16-21 (1992)
- Tsuda, M., C. Yokoyama, D. Makihara and Y. Hirai : Relationship between spikelet number and dry matter production under saline soil and low solar radiation conditions in two rice (*Oryza sativa* L.) varieties. *Jpn. J. Trop. Agr.*, **45**, 192-198 (2001)
- West Africa Rice Development Association : Salt of the earth. *WARDA Annual Report for 1997*, 36-44 (1997)
- 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)
- Yeo, A. R. and T. J. Flowers : Accumulation and localisation of sodium ions within the shoots of rice (*Oryza sativa* L.) varieties differing in salinity resistance. *Physiol. Plant.*, **56**, 343-348 (1982)