NaCl ストレス下におけるベニバナ, クリサンセマム・パルドーサム, ウラギクのイオン吸収, 適合溶質の蓄積および浸透ポテンシャル

松村智広^{1*}・金地通生²・稲垣 昇¹・前川 進¹

¹神戸大学大学院自然科学研究科 657-8501 神戸市灘区六甲台町 1

²神戸大学農学部 657-8501 神戸市灘区六甲台町 1

The Effects of Salt Stress on Ion Uptake, Accumulation of Compatible Solutes, and Leaf Osmotic Potential in Safflower, *Chrysanthemum paludosum* and Sea Aster

Tomohiro Matsumura^{1*}, Michio Kanechi², Noboru Inagaki¹ and Susumu Maekawa¹

¹The Graduate School of Science and Technology, Kobe University, Rokko, Kobe 657-8501

²Faculty of Agriculture, Kobe University, Rokko, Kobe 657-8501

Summary

To evaluate mechanisms of the growth of Asteraceae plants by osmoregulation under saline conditions, ions uptake, accumulation of compatible solutes, and osmotic potential were measured in leaves of glycophytes safflower (*Carthamus tinctorius* L. 'Roundish Leaf', salt sensitive), *Chrysanthemum paludosum* Poir. 'North Pole' (moderate tolerance), and a halophyte sea aster (*Aster tripolium* L., high tolerance) grown under hydroponics including NaCl. Salt stress was imposed for 16 days by adding 12.5, 25, or 50 mM NaCl into nutrient solutions for safflower and *C. paludosum*, and 75, 150, or 300 mM NaCl for sea aster. Leaf osmotic potentials decreased and the uptakes of Na⁺ and Cl⁻ increased with increases in NaCl for all species. In *C. paludosum* and sea aster, Na⁺ concentration in the shoot was significantly higher than that in the root, showing that much Na⁺ was translocated from root to shoot. K⁺ content was unchanged in *C. paludosum* and sea aster under saline conditions, but in safflower its uptake was inhibited by NaCl stress. Proline and sucrose contents of safflower and sea aster significantly increased by intensifying NaCl stress, furthermore in sea aster, glycinebetaine content significantly increased. Major contributions to decrease leaf osmotic potential by osmoregulation under NaCl stress were the accumulations of the compatible solutes (sucrose, proline, and glycinebetaine) in safflower. In *C. paludosum* and sea aster, an increase in ion concentrations (Na⁺ and Cl⁻) largely contributed to a decrease in leaf osmotic potential. This adaptation mechanism allows plants to keep a positive cell turgor by continuing water uptake so that seedlings can grow under salt stress.

Key Words: glycinebetaine, NaCl, osmotic adjustment, proline, sucrose.

緒 言

植物が NaCl ストレスにさらされると, 低水ポテンシャル環境による水分欠乏および Na⁺ および Cl⁻ の過剰な蓄積による細胞の代謝の攪乱が引き起こされる (Gorham ら, 1985; 間藤, 1991). 低水ポテンシャル環境下で生長を維持するには, 細胞の溶質濃度を高め, 浸透ポテンシャルを低下させて吸水を維持すること (浸透調節) が必要である (Greenway・Munns, 1983). K⁺ およびプロリン, グリシンベタイン, ショ糖, ポリオール類等の適合溶質を細胞質に蓄積して浸透ポテンシャル

を低下させる浸透調節機構は塩生植物のみならず中生植物でも見られるが, さらに塩生植物では Na⁺ および Cl⁻ を取り込み蓄積して, イオン濃度を上昇させ, 組織の浸透ポテンシャルを下げて吸水を容易にしている (Greenway・Munns, 1983). 一方で取り込み過ぎた過剰の Na⁺ および Cl⁻ は塩腺などの塩の排出器官から植物体外へ排出したり (Flowers ら, 1977), 細胞の液胞に隔離して細胞の浸透ポテンシャルを低下させる機構も知られている (Matoh ら, 1987). すなわち, 植物が高塩環境下で生育するためには, 吸水を維持するための浸透調節を行わねばならず, 特に適合溶質としてプロリン, グリシンベタイン, ショ糖の蓄積は重要である (Gorham ら, 1985).

本研究では, 松村ら (1998) がキク科花卉 (ベニバナ, クリサンセマム・パルドーサム) およびキク科塩生植物

1997 年 3 月 19 日 受付, 1997 年 7 月 14 日 受理.

*現在: ハウス食品株式会社

²Correspondent: Fax: +81 78 803 0645. E-mail:

Kanechi@Kobe-u.ac.jp

(ウラギク) を用いて、初期栄養生長期の耐塩性について、それぞれ弱い、中程度、著しく強いとした報告の水生理学的な解明を浸透調節に着目して検討するため、水耕による NaCl ストレス下でのイオン吸収、適合溶質としてプロリン、グリシンベタイン、ショ糖の蓄積および浸透ポテンシャルを調査し、NaCl ストレス下での生長の維持機構について考察した。

材料および方法

1. 水耕

種子は育苗成形培地 (オアシス, $2.5 \times 2.5 \times$ 高さ 3.0 cm, 日本曹達株) に、ベニバナ (*Carthamus tinctorius* L., '丸葉種', 第一園芸株) は 1 粒, クリサンセマム・パルドーサム (*Chrysanthemum paludosum* Poir., 'ノースポール', 第一園芸株, 以下パルドーサム) およびウラギク (*Aster tripolium* L., 兵庫県相生市左方川河口で採取) を 2~3 粒播種し、脱イオン水を灌水して 23°C , 暗黒下で発芽させた。発芽後は生育が順調な 1 個体に間引いて、標準水耕液として Professional Hyponex (N:P:K=20:20:20, ハイポネックスジャパン) 3000 倍液を施与し、 23°C , 16 時間日長, $80 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ の光合成有効放射 (PAR) 下で育苗した。光源には高輝度昼光色蛍光灯 (ツイン 1, 松下電工株) を用いた。本葉が 4 枚展開した時点で穴を開けた発泡スチロールに栽植距離 6 cm で育苗成形培地ごと埋め込み、設定濃度の NaCl を添加した標準水耕液を入れたバット ($38 \times 47 \times$ 高さ 18 cm) に固定し、水耕を開始した。PAR はベニバナおよびパルドーサムで $90 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, ウラギクで $120 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ とし、他の生育環境は育苗時と同じにした。NaCl 濃度はベニバナおよびパルドーサムで 12.5, 25, 50 mM, ウラギクで 75, 150, 300 mM とし、曝気しながら 16 日間水耕した。また、移植後 4, 8, 12 日目に水耕液を更新した。

2. イオンおよび適合溶質の定量

1) カチオン (K^+ , Na^+) およびアニオン (Cl^-)

水耕開始後 4 日毎に採取した茎葉部および根部の K^+ , Na^+ および Cl^- を抽出、定量した。 K^+ および Na^+ は乾物を 500°C で 48 時間灰化処理後、超純水で抽出した。 Cl^- は液体窒素で凍結した茎葉部を 10% (w/v) 炭酸ナトリウム水溶液を添加して摩砕することにより NaCl として回収し、 500°C で 48 時間灰化処理後、超純水で Cl^- を抽出した。各抽出液はキャピラリー電気泳動法 (Waters Quanta 4000E capillary electrophoresis, Millipore) によりイオンを分離、定量した。

2) 適合溶質

ベニバナおよびパルドーサムは 12.5, 25 mM, ウラギクは 75, 150 mM NaCl 下で 16 日間水耕した茎葉部の適合溶質として、遊離プロリン、グリシンベタインお

よびショ糖含量を定量した。遊離プロリンは Barnett・Naylor (1966) の方法に準じて行った。茎葉部を液体窒素で凍結して摩砕し、80% (v/v) エタノールで抽出後、 $20,000 \times \text{g}$ で 15 分間遠心分離した上清を減圧乾固し、0.02 N 塩酸で溶解したアミノ酸粗抽出画分の遊離プロリンをアミノ酸自動分析計 (L 8500 A 形, 日立) による定量した。グリシンベタインは Momonoki・Kamimura (1994) の方法に準じて、茎葉部を液体窒素で凍結して摩砕後、メタノール、クロロホルム, 0.2 M 炭酸水素カリウム水溶液の混合緩衝液 (12:5:1) で抽出した。Dowex 1-X2 (50-100 mesh, OH^- 型, ダウケミカル株) と Amberlite CG-50 (100-200 mesh, H^+ 型, オルガノ株) を 1:2 の重量比で混合したイオン交換カラムに抽出液を通した後、Dowex 50-X8 (100-200 mesh, H^+ 型, ダウケミカル株) カラムに吸着させ、4 N アンモニアで溶出した。グリシンベタイン粗抽出画分は 262 nm の吸光測定により分光光学的に定量した。ショ糖の抽出は遊離プロリン抽出法と同様の方法で行い、クロロホルムで除色素したものに 1 N NaOH を加えて、 80°C で遊離フルクトースを分解した後、12.2 N 塩酸と 0.05% (w/v) Resorcinol を加えたレゾルシン塩酸法により 420 nm で分光光学的に定量した。

3. 葉片の浸透ポテンシャル (Ψ_s) の測定および各溶質の寄与率

NaCl ストレス下で 16 日間水耕した葉片を凍結融解して細胞液を絞り出し、熱電対サイクロメーター (SC-10 A と NT-3 ナノボルトメーター, Decagon) により Ψ_s を測定した。また、葉に含まれるイオンや適合溶質濃度の葉の Ψ_s への寄与率を評価するため、Guerrier (1996) の方法に準じて、葉含水量に基づいて算出した各溶質の容積モル濃度を Van't Hoff の等式 ($\Psi_s = -m_iRT$, Ψ_s : 浸透ポテンシャル (MPa), m : 容積モル濃度 (mM), i : イオン化係数, R : 気体定数 ($8.31 \text{ J} \cdot \text{K}^{-1} \cdot \text{mol}^{-1}$), T : 絶対温度) に代入してそれぞれの Ψ_s を換算し、実測した Ψ_s に占める寄与率を評価した。

結 果

1. イオン (K^+ , Na^+ および Cl^-) の取り込み

茎葉部の Na^+ 含量は水耕液中の NaCl 濃度の上昇および NaCl ストレス下での生育の経過に伴って上昇した (第 1 図)。NaCl ストレス処理 16 日目のベニバナ、パルドーサム、ウラギクにおける茎葉部の含水量に基づいて算出した Na^+ 濃度は、79 mM (25 mM 区) および 147 mM (50 mM 区), 76 mM (25 mM 区) および 149 mM (50 mM 区), 308 mM (150 mM 区) および 406 mM (300 mM 区) となり (データ未掲載), いずれの種の茎葉部の Na^+ 濃度も水耕液の Na^+ 濃度以上とな

った。一方、根部でも茎葉部と同様の傾向で Na^+ 含量は増加した。パルドーサムおよびウラギクでは根部よりも茎葉部への Na^+ の取り込みが多く、16 日目の Na^+ 含量の茎葉/根比はパルドーサムが 1.5 (50 mM 区)、ウラギクが 1.5 (150 mM 区) および 1.4 (300 mM 区) となり、地上部に多量の Na^+ が転流された。ウラギクの K^+ 含量は茎葉部、根部共に 150 mM 区では減少しなかったが、300 mM 区では K^+ の取り込みは抑制された。パルドーサムは K^+ の取り込みが 50 mM 区でのみ減少したのに対して、ベニバナは NaCl ストレスの増大および生育経過に伴って K^+ 含量が明らかに低下し、16 日目でコントロール (0 mM 区) に対して茎葉部の 25 mM 区で 53%, 50 mM 区で 19%, および根部の 25 mM 区で 48%, 50 mM 区で 32% となった。すなわちベニバナでは NaCl ストレスによる Na^+ の吸収、蓄積と拮抗した K^+ の吸収障害が生じた。

茎葉部の Cl^- 含量は、すべての種で NaCl 濃度の上昇に伴って有意に増加し、特にウラギクの 150 mM 区ではコントロールの 3.7 倍に達した (第 2 図)。

2. 適合溶質 (プロリン, グリシンベタインおよびショ糖) 含量

NaCl ストレス下で生育した茎葉中のプロリン, グリシンベタインおよびショ糖含量は有意に増加した (第 1 表)。12.5 mM および 25 mM の NaCl 下で生育したベニバナでは、コントロールと比べプロリンがそれぞれ 2.2 倍, 4.7 倍に、ショ糖がそれぞれ 1.7, 3.9 倍に増加した。75 mM および 150 mM の NaCl 下で生育したウラギクでは、プロリンが 4.6 倍および 6.1 倍に、グリシンベタインが 2.0 倍および 3.6 倍に、ショ糖が 0.5 倍および 1.8 倍にそれぞれ増加した。パルドーサムでは、コントロールに対する NaCl ストレス下でのプロリンの増加割合は 12.5 mM 区で 6.3 倍, 25 mM 区で 11 倍と高かったが、絶対量は他の 2 種と比べ低く、またグリシンベタインおよびショ糖の NaCl ストレス下での増加割合も他の 2 種に比べ小さかった。

3. 葉の ψ_s および各溶質の寄与率

NaCl ストレスにより葉の ψ_s はベニバナ, パルドーサムおよびウラギクでそれぞれ 0.18 MPa, 0.27 MPa および 1.00 MPa 有意に低下した (第 3 図)。NaCl スト

Fig. 1. Changes in cation contents (K^+ : $\circ$, $\triangle$, $\diamond$ and Na^+ : $\bullet$, $\blacktriangle$, $\blacklozenge$) in shoot and root of safflower ($\circ$, $\bullet$), *Chrysanthemum paludosum* ($\triangle$, $\blacktriangle$) and sea aster ($\diamond$, $\blacklozenge$) during salt stress. Plants were grown hydroponically in nutrient solutions containing 25 and 50 mM NaCl for safflower and *C. paludosum*, and 150 and 300 mM for sea aster. Vertical bars show standard error ($n=3$ for safflower, $n=5$ for *C. paludosum* and sea aster).

Fig. 2. Cl^- content in shoots of safflower, *C. paludosum* and sea aster, which were grown hydroponically for 16 days in nutrient solutions containing 25 mM NaCl in safflower and *C. paludosum* and 150 mM NaCl in sea aster. Vertical bars show standard error ($n=5$). Means within a species denoted by different letters are significantly different at $p \leq 0.05$ (LSD test) between control (0 mM) and NaCl stress.

Table 1. Compatible solutes (proline, glycinebetaine and sucrose) contents in shoot of safflower, *C. paludosum* and sea aster, grown hydroponically for 16 days in nutrient solutions containing different NaCl concentrations.

Materials	Treatments (mM NaCl)	Compatible solutes ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ F.W.)		
		Proline	Betaine	Sucrose
Safflower	0	4.7 ± 0.4^z	0.8 ± 0.1	12.6 ± 1.4
	12.5	10.4 ± 2.1	1.3 ± 0.2	21.2 ± 1.8
	25	21.9 ± 1.6	1.7 ± 0.2	48.5 ± 5.6
Significance ^y		**	**	**
<i>C. paludosum</i>	0	0.9 ± 0.2	1.4 ± 0.2	12.1 ± 1.1
	12.5	5.7 ± 0.9	2.7 ± 0.4	9.9 ± 0.8
	25	10.0 ± 0.7	4.9 ± 0.8	21.4 ± 1.9
Significance		**	**	**
Sea aster	0	3.4 ± 0.6	3.1 ± 0.5	31.7 ± 9.4
	75	15.6 ± 1.3	6.2 ± 1.2	15.8 ± 7.5
	150	20.6 ± 2.8	11.1 ± 0.9	58.6 ± 16.1
Significance		**	**	**

^z Mean $\pm$ standard error ($n=5$).

^y Significance of the linear model using analysis of variance at $p \leq 0.01$ (**).

Fig. 3. Leaf osmotic potential ($\blacktriangle$) and net contribution of different osmoticum concentrations (K^+ , Na^+ , Cl^- , proline, glycinebetaine and sucrose) to leaf osmotic potential of safflower, *C. paludosum* and sea aster. Plants were grown hydroponically for 16 days in nutrient solutions containing 25 mM NaCl in safflower and *C. paludosum* and 150 mM NaCl in sea aster. Osmotic potentials of the solutes were calculated according to Van't Hoff equation as described in Materials and Methods. Means of leaf osmotic potential within a species denoted by different letters are significantly different at $p \leq 0.05$ (LSD test) between control (0 mM) and NaCl stress.

レスを受けていないコントロールの葉で測定した溶質のうち Ψ_s に最も寄与していたのは 3 種共に K^+ 濃度で、プロリン、グリシンベタインおよびショ糖濃度の寄与率は低かった。NaCl ストレス下では、吸収、蓄積したことによる Na^+ および Cl^- 濃度の上昇が Ψ_s の低下に寄与する割合が大きくなった。ウラギクの 150 mM 区では Na^+ および Cl^- 濃度が寄与する Ψ_s は合計 -1.31 MPa と高く、 Ψ_s の 67% に達した。パルドーサムの 25 mM 区のイオン合計 ($K^+ + Na^+ + Cl^-$ 濃度) は -0.47 MPa で、 Ψ_s に占める割合は 42% となり、ベニバナの 25 mM 区は -0.54 MPa、44% と比べ差はなかったが、それぞれのコントロールに比べて増加したイオン濃度合計 ($\Delta K^+ + \Delta Na^+ + \Delta Cl^-$ 濃度) により、パルドーサムの Ψ_s は 0.20 MPa、ベニバナの Ψ_s は 0.08 MPa 低下した。ベニバナの 25 mM 区では Na^+ との競合による K^+ の吸収阻害が生じたため、イオン濃度合計としては Ψ_s に占める割合がコントロールと同じになった。一方で、NaCl ストレス下のベニバナでは適合溶質濃度の増加による Ψ_s への寄与率が大きくなり、 0.16 MPa Ψ_s を低下させた。ウラギクでは 150 mM の NaCl ストレスにより適合溶質の蓄積量の増加に依存して 0.14 MPa Ψ_s が低下したのみで、むしろ活発に吸収、蓄積した Na^+ および Cl^- 濃度の増加が Ψ_s (1.16 MPa) を大きく低下させた。すなわち、NaCl ストレス下での葉の Ψ_s の低下には、ベニバナでは適合溶質、パルドーサムおよびウラギクではイオンのそれぞれの濃度上昇が大きく関与していた。

考 察

ベニバナは NaCl ストレス下で K^+ の吸収が阻害された。耐塩性が低い植物では K^+ の吸収阻害がみられ (Tattini ら, 1992), Jeschke ら (1986) はそれらの植物では K^+ を根から積極的に茎葉へ転流すると考察している。

NaCl ストレス下で生育した 3 種の供試植物の茎葉および根は水耕液中の NaCl 濃度の上昇によって Na^+ および Cl^- を次第に多く取り込み、蓄積した。塩生植物の中には吸収した過剰のイオンを塩類腺から排出できる種があり (Flowers ら, 1977), また、キク科のセイダカアワダチソウでは茎の下部からのイオンの排出が示されている (下瀬ら, 1987)。ベニバナ、パルドーサム、ウラギクでは、吸収した Na^+ および Cl^- を組織に蓄積し、特にパルドーサムおよびウラギクは茎葉に多く転流したことより、根部よりも茎葉でイオン濃度が高かった。NaCl ストレス下にある中生植物は蒸散流で地上部へイオンを多量に転流し、過剰に蓄積した Na^+ および Cl^- によって茎葉部の生育が抑制されている (Greenway・Munns, 1980)。一方、ユーカリの耐塩性品種 'clones 42'

は Na^+ を根に蓄積し、茎葉部への転流を抑制している (Morabito ら, 1996)。水は、組織、細胞間でのイオンなどの溶質の濃度差による浸透ポテンシャル差と蒸散流によって根から葉へ輸送される。高塩環境下すなわち根域の浸透ポテンシャルが低下した環境で吸水を維持するためには、葉に相当のイオンを蓄積して浸透ポテンシャルをより低めなければならない。ウラギクは NaCl ストレス下で茎葉部に Na^+ を蓄積し、葉の Ψ_s を低下させる浸透調節を行い (Shennan, 1987), 150 mM の NaCl ストレス下でも生育が抑制されなかった (Uno ら, 1996)。本研究でも 150 mM の NaCl 下でウラギクが吸収して蓄積した Na^+ および Cl^- が葉の Ψ_s の低下に大きく寄与していたことより、ウラギクは Na^+ および Cl^- を茎葉部に蓄積することで Ψ_s を低下させ、吸水を維持し生長していると推察された。

供試した 3 種の植物共、NaCl ストレス下で適合溶質の蓄積が促進された。Gorham ら (1985) によると、キク科植物における適合溶質としてプロリンおよびグリシンベタインの蓄積が示されており、また光合成の主な最終産物であるショ糖を含めて、これらが重要な適合溶質と考えられるが、それらの蓄積が環境ストレス耐性をどの程度高めるかはまだ明らかではない。Chiang・Dandekar (1995) はプロリンの蓄積は水分欠乏を伴う環境ストレス下での植物の一般的な応答であると述べている。本研究においても栄養生長期の耐塩性が低いベニバナがパルドーサムよりも適合溶質を多く蓄積しており、25 mM NaCl ストレス下ではそれにより組織の Ψ_s が 0.16 MPa 低下し、適合溶質の蓄積による浸透調節が示唆された。しかし Greenway・Munns (1983) は、適合溶質などの有機化合物を合成して蓄積することによる浸透調節は光合成産物を多く消費する結果となり、吸収したイオンを蓄積して浸透調節する方がエネルギー効率の観点からは優れていると述べている。NaCl ストレス下で吸収した Na^+ および Cl^- の大部分は液胞に隔離されている (Matoh ら, 1987)。イオンを蓄積した液胞は肥大するため、細胞質の容積が小さくなり、その結果として少量の適合溶質の蓄積により細胞質は外液および液胞との Ψ_s のバランスが保たれる (McNulty, 1985)。松村ら (1998) によると、初期栄養生長期においてパルドーサムが中程度、ウラギクが著しく強い耐塩性を示したのは、NaCl ストレス下で過剰に吸収した Na^+ および Cl^- を液胞に隔離すると仮定した場合、細胞質では K^+ および適合溶質が蓄積して液胞との Ψ_s が釣り合った状態で細胞全体としての Ψ_s が低下し、圧ポテンシャルが維持され生長できるためと推察された。

摘 要

栄養生長期の耐塩性が弱いベニバナおよび中程度のク

リサンセマム・パルドーサムの2種のキク科花卉, さらに高耐塩性のキク科塩生植物ウラギクのNaClストレス下におけるイオン吸収, 適合溶質の蓄積および葉の浸透ポテンシャル (Ψ_s) を測定し, 浸透調節による生長の維持機構を水分生理学的に検討した。

水耕液のNaCl濃度の上昇に伴って3種共, 葉の Ψ_s が低下し, 茎葉の Na^+ および Cl^- 含量が増加した。パルドーサムおよびウラギクでは根よりも茎葉の Na^+ 含量が高く, 多量の Na^+ が地上部に転流した。ベニバナでは K^+ の吸収阻害がみられた。水耕液NaCl濃度の上昇によって茎葉のプロリンおよびショ糖含量がベニバナとウラギクで有意に増加し, ウラギクではグリシンベタイン含量も増加した。ベニバナではこれらの適合溶質の蓄積による Ψ_s の低下が示唆されたが, パルドーサムおよびウラギクでは Ψ_s の低下には吸収, 蓄積したイオンの濃度上昇が大きく関与していた。

すなわちNaClストレス下では, 同じキク科植物でも水分生理学的な適応様式は異なり, ベニバナは適合溶質の蓄積により, クリサンセマム・パルドーサムおよびウラギクは吸収, 蓄積したイオンの濃度上昇により組織の Ψ_s が低下して吸水が持続し, 細胞の圧ポテンシャルが維持される浸透調節機構により生長していると推察された。

引用文献

- Barnett, N. M. and A. W. Naylor. 1966. Amino acid protein metabolism in bermuda grass during water stress. *Plant Physiol.* 41 : 1222-1230.
- Chiang, H. H. and A. M. Dandekar. 1995. Regulation of proline accumulation in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh during development and in response to desiccation. *Plant Cell Environ.* 18 : 1280-1290.
- Flowers, T. J., P. F. Troke and A. R. Yeo. 1977. The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28 : 89-121.
- Gorham, J., R. G. Jones and E. McDonnell. 1985. Some mechanisms of salt tolerance in crop plants. *Plant and Soil* 89 : 15-40.
- Greenway, H. and R. Munns. 1980. Mechanisms of salt tolerance in non-halophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31 : 149-190.
- Greenway, H. and R. Munns. 1983. Interactions between growth, uptake Cl^- and Na^+ , and water relations of plants in saline environments. II. Highly vacuolated cells. *Plant Cell Environ.* 6 : 575-589.
- Guerrier, G. 1996. Fluxes of Na^+ , K^+ and Cl^- , and osmotic adjustment in *Lycopersicon pimpinellifolium* and *L. esculentum* during short- and long-term exposures to NaCl. *Physiol. Plant.* 97 : 583-591.
- Jeschke, W. D., J. S. Pate and C. A. Atkins. 1986. Effects of NaCl salinity on growth, development, ion transport and ion storage in white lupin (*Lupinus albus* L. cv. Ultra). *J. Plant Physiol.* 124 : 257-274.
- 松村智広・金地通生・稲垣 昇・前川 進. 1998. NaCl ストレス下におけるキク科花き植物の種子発芽および初期生育. 園学雑. 67 : In press.
- 間藤 徹. 1991. 高等植物の耐塩性機構. 植物細胞工学 3 : 268-272.
- Matoh, T., J. Watanabe and E. Takahashi. 1987. Sodium, potassium, chloride and betaine concentrations in isolated vacuoles from salt-grown *Atriplex gmelini* leaves. *Plant Physiol.* 84 : 173-177.
- McNulty, I. B. 1985. Rapid osmotic adjustment by a succulent halophyte to saline shock. *Plant Physiol.* 78 : 100-103.
- Momonoki, Y. S. and H. Kamimura. 1994. Studies on the mechanism of salt tolerance in *Salicornia europaea* L. I. Changes in pH and osmotic pressure in *Salicornia* plants during the growth period. *Jpn. J. Crop Sci.* 63 : 518-523.
- Morabito, D., Y. Jolivet, D. Prat and P. Dizengremel. 1996. Differences in the physiological responses of two clones of *Eucalyptus microtheca* selected for their salt tolerance. *Plant Sci.* 114 : 129-139.
- Shennan, C. 1987. Salt tolerance in *Aster tripolium* L. III. Na and K fluxes in intact seedling. *Plant Cell Environ.* 10 : 75-81.
- 下瀬 昇・竹中史人・木村 修. 1987. アツケシソウ, イグサ及びセイタカアワダチソウの耐塩性. 熱帯農業 31 : 179-184.
- Tattini, M., P. Bertonni and S. Caselli. 1992. Genotypic responses of olive plants to sodium chloride. *J. Plant Nutri.* 15 : 1467-1485.
- Uno, Y., M. Kanechi, N. Inagaki, M. Sugimoto and S. Maekawa. 1996. The evaluation of salt tolerance during germination and vegetative growth of asparagus, table beet and sea aster. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 65 : 579-585.