

# セイヨウナシの葉における気孔運動機能の 鈍化開始期について

佐藤 幸雄・熊代 克巳・建石 繁明

信州大学農学部 果樹園芸学研究室

セイヨウナシの葉やけは、気孔の運動機能が鈍化した葉が、夏季の高温乾燥条件下で、過度の脱水を受けるために起る乾燥害であることをすでに報告した<sup>4,5,6,7,8)</sup>。気孔の機能鈍化は、葉やけの発生しやすい葉齢の進んだ葉で著しいことが認められたが、機能鈍化の開始期についてはまだ詳細な検討が行われていない。そこで本研究は、葉齢の進行と気孔の運動機能の鈍化、ならびにその時点における葉の形状を明らかにするために行った。

## 材料及び方法

品種及び着葉部位別に葉の気孔の機能鈍化期を調査するため、1972年に、信州大学農学部研究ほ場に栽植されている棚仕立てのパートレット樹及びそれに高接されたレッド・パートレット樹から、時期別に短枝葉及び新梢葉を採取して供試した。

気孔の機能鈍化の程度を知る方法としては、比較蒸散量の経時的低下から間接的に推定する田崎ら<sup>10)</sup>の方法を用いた。すなわち、切断葉を室内につり下げて乾燥させ、10分間隔で90分間にわたってその減量を測定し、これを蒸散量とした。一方、葉形に切り取ったろ紙の片面にビニールテープをはりつけ、これに充分吸水させた後、葉と同一条件下で同様に減量を求め、これを蒸発量とした。そしてこの蒸発量に対する蒸散量の比率を求め、これを比較蒸散量とした。この比較蒸散量の経時的低下速度が緩慢な葉ほど気孔の運動機能が鈍化していることを示す。

つぎに、葉齢の進行にともなう気孔の機能鈍化及び葉の形状を調査するため、1981年5月上旬に、上記ほ場のパートレット樹の側枝先端部の葉芽50個にラベルをつけ、それから伸長した新梢葉の展葉日を記録するとともに、葉身の長さ及び幅を毎日測定した。葉齢は展葉後の日数で示した。

気孔の機能鈍化の程度は、前記の田崎らの方法によって推定した。ただし、測定時間は90分から60分に短縮した。

最大葉面積は、葉身の長さ及び幅が一定になった後に採葉して感光紙に焼付け、プランメーターを用いて測定した。

気孔の大きさ及び密度は、SUMP法を用いて6月4日に調査した。

葉面積収縮率は、6月9日に葉を採取して直ちに葉面積を測定し、その後室内(室温約21°C、相対湿度約71%)で2時間つり下げて乾燥させた後再度測定を行い、採葉直後の葉

面積に対する比率で示した。なお、2時間の室内乾燥をした後も、葉に何ら外見的障害は認められなかった。

葉の含水比は、葉面積収縮率を調査した葉を、室内の湿室中で葉柄を水中にさして吸水させ、24時間後に取り出して重量を測定し、ついで85°Cの通風乾燥器で乾燥させて乾物重を求め、対乾物重比で示した。さらに同一葉について、単位面積当りの乾物重〔Specific leaf weight (以下S.L.W. と略称)〕を求めた。

クチクラ比較蒸散量は、6月25日に葉を採取し、その下面にワセリンを塗布して気孔蒸散を阻止し、気孔のない上面からの蒸散をクチクラ蒸散とし、前記の田崎らの方法にしたがって求めた。

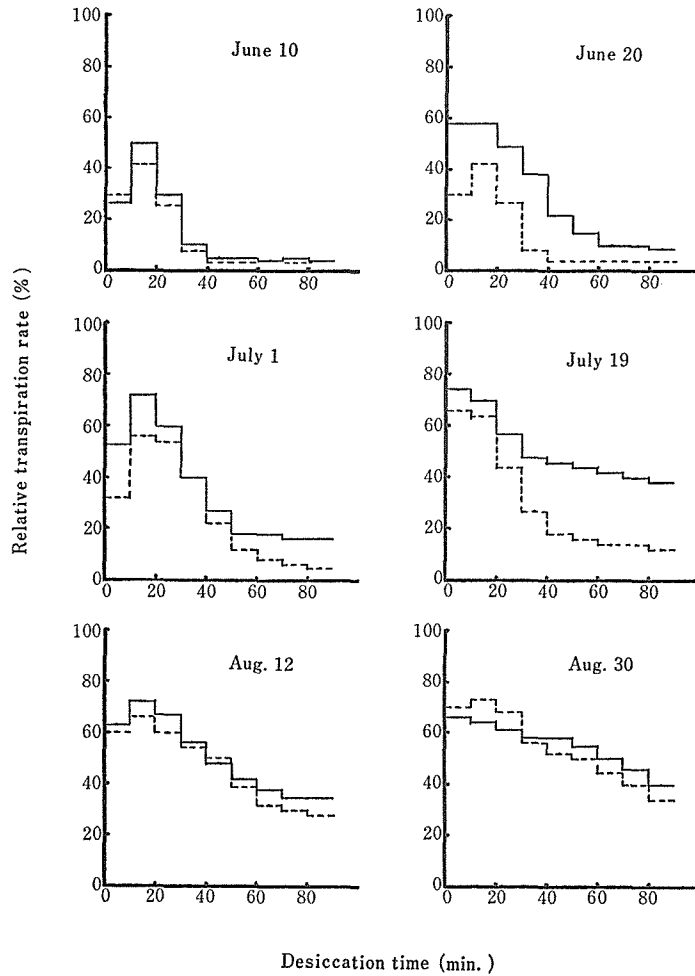


Fig. 1. Seasonal change in relative transpiration rate of detached spur leaves of the Bartlett (solid line) and the Red Bartlett (dotted line).

## 結 果

葉やけの発生しやすいパートレット及び発生しにくいレッド・パートレットの短枝葉における比較蒸散量の季節的变化は、第1図に示すとおりであった。

6月10日の調査では、両品種とも乾燥開始後の比較蒸散量が急速に低下し、気孔が鋭敏に閉鎖したことを示した。しかしパートレットは、つぎの6月20日の調査で低下速度がやや緩慢になり、その後7月19日（梅雨明け直後に相当）にかけて低下が著しく緩慢になり、気孔の運動機能が著しく鈍化したことを示した。一方、レッド・パートレットは、6月10日及び

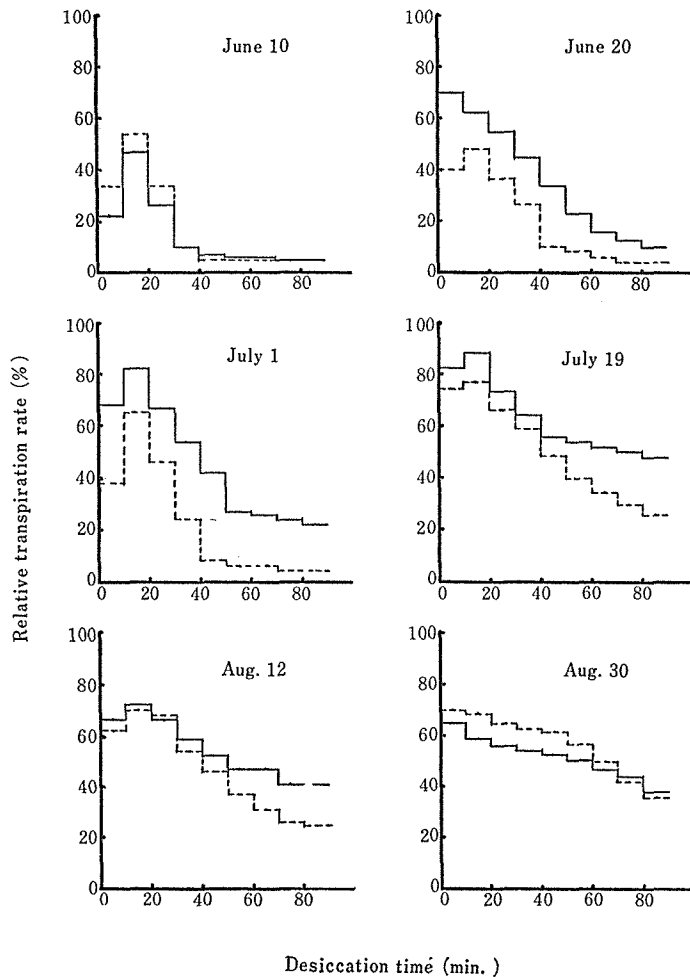


Fig. 2. Seasonal change in relative transpiration rate of detached basal (solid line) and apical (dotted line) leaves of Bartlett shoots.

20日にはいずれも比較蒸散量は急速に低下し、気孔の機能は鋭敏であった。しかし7月1日以後は、徐々に低下速度が緩慢になり、気孔の機能鈍化が認められたが、バートレットに比較するとその程度は軽かった。

バートレットの新梢葉を、葉やけの発生しやすい基部葉と発生しにくい先端部葉に分けて、比較蒸散量の季節的变化を調べた結果は、第2図に示すとおりであった。

6月10日の調査では、基部葉及び先端部葉ともに比較蒸散量が急速に低下し、着葉部位による差は認められなかった。しかし基部葉では、6月20日からしだいに低下速度が緩慢になり、7月19日以後はその傾向がきわめて顕著で、気孔の機能鈍化が著しいことを示した。一方、先端部葉は、7月1日まではほぼ同程度の低下速度を示し、7月19日及び8月12日には緩慢になったが、基部葉に比べると両調査日も低下速度はかなり速かった。しかし8月30日には、基部葉及び先端部葉ともに低下速度がきわめて緩慢になり、着葉部位による差異は認められず、いずれも気孔の運動機能が完全に鈍化したことを示した。

気孔の運動機能の鈍化開始期及びその後の進行状況をさらに詳細に知るため、5月から9月にかけて、新梢葉を葉齢別に採取して比較蒸散量の季節的变化を調査した。結果は第3図に示すとおりであった。

5月30日の調査では、いずれも葉齢が21日未満で、比較蒸散量の経時的低下が急速であったが、葉齢3日の葉はやや緩慢であった。6月9日の調査では、葉齢25日から32日の葉の比較蒸散量の経時的低下が、葉齢19日未満の葉に比べてやや緩慢であった。また、葉齢3日の葉は比較蒸散量が低く、その経時的低下がやや緩慢であった。

6月29日の調査では、葉齢39日から52日の葉の比較蒸散量の経時的低下が著しく緩慢になり、明らかに気孔の運動機能が鈍化したことを示した。しかし葉齢20日未満の葉では、比較蒸散量が急速に低下し、気孔の機能鈍化は認められなかった。葉齢25日及び32日の葉は、これらのほぼ中間であった。

つぎに、葉やけ発生期の7月29日の調査では、6月29日の調査とほぼ同様で、葉齢37日から81日の葉では、比較蒸散量の低下速度がきわめて緩慢で、明らかに気孔の機能鈍化が認められたが、葉齢24日未満の葉では鈍化は認められなかった。葉齢28日の葉は、これらのほぼ中間であった。

さらに、8月27日及び9月17日の調査では、最低葉齢がそれぞれ70日及び94日で、いずれも比較蒸散量の低下速度が極端に緩慢になり、気孔の運動機能が著しく鈍化したことを示した。

気孔の運動機能の鈍化開始期及びその後の進行過程における葉の形状を知るため、葉齢別に種々の調査を行った。その結果は、第4図から第8図に示すとおりであった。

第4図は、葉位別の最大葉面積とそれに到達したときの葉齢を示したものである。最大葉面積は基部から第8節までは順次増加したが、その後第13節までは逆に減少し、以後はやや増加の傾向が認められた。そして最大葉面積到達葉齢は、最高が基部より第6節及び第7節の23日、最低が第20節(止葉)の16日で、全調査葉の平均は19.7日であった。

第5図は、葉齢別の気孔の大きさ及び密度を示したものである。気孔の大きさは、葉齢20日ではほぼ最大に達し、それ以下では若齢葉ほど小さかった。気孔密度は、葉齢20日以上では大差はなかったが、それ以下では若齢葉ほど高かった。

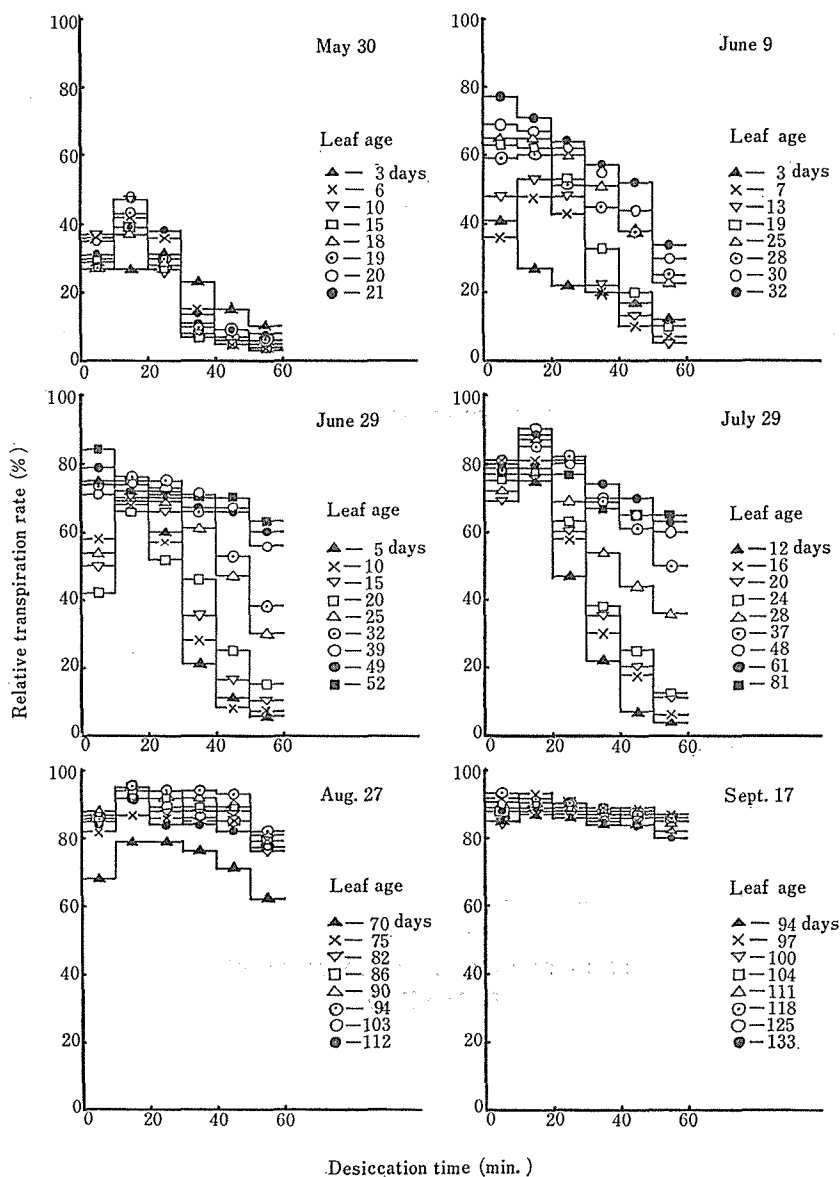


Fig. 3. Seasonal change in relative transpiration rate of detached Bartlett leaves of different ages.

第6図は、伸長中の新梢における葉齢別の面積、S.L.W., 含水比及び切断葉の乾燥にともなう収縮率を示したものである。葉面積及びS.L.W. は、葉齢19以上の葉ではほぼ同程度であったが、これより若齢になるにつれて急激に低下した。葉の含水比及び収縮率は、葉齢19日未満の葉では若齢葉ほど高かったが、葉齢25日以上ではあまり変化がみられなかった。

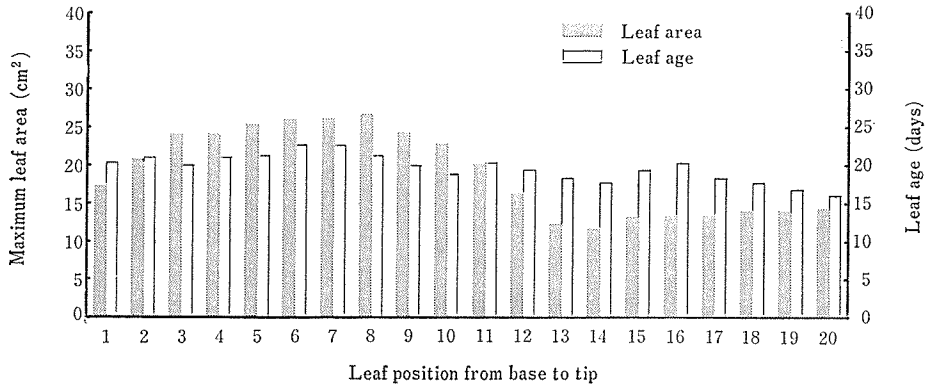


Fig. 4. Area and age when each leaf on Bartlett shoot reached to maximum size.

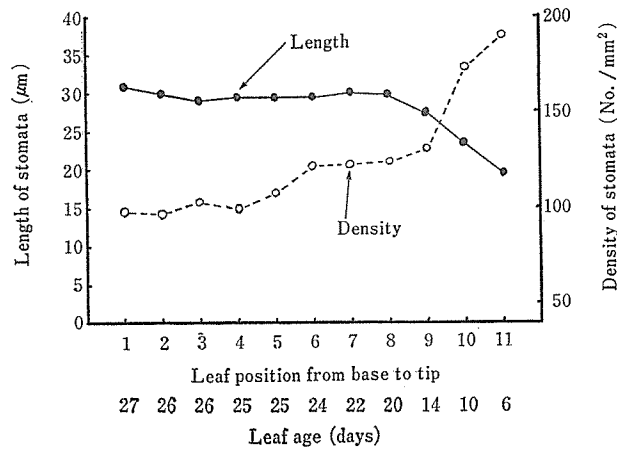


Fig. 5. Length and density of stomata in Bartlett leaves of different ages.

葉齢別のクチクラ比較蒸散量の経時的变化は、第7図に示すとおりで、葉齢3日の葉がやや高かったほかは、他の葉の間にはほとんど差が認められなかった。

## 考 察

気孔の運動機能の調査には、気孔の開閉に直接的影響を及ぼすような条件を与え、それによって起る気孔開度の変化をポロメーターで測定する方法が一般に用いられている。しかし本実験では、セイヨウナシの葉やけが、気孔の運動機能の鈍化に起因する乾燥害であることが判明しているので、乾燥条件下における気孔の閉鎖反応（水能動反応）を調査するほうが

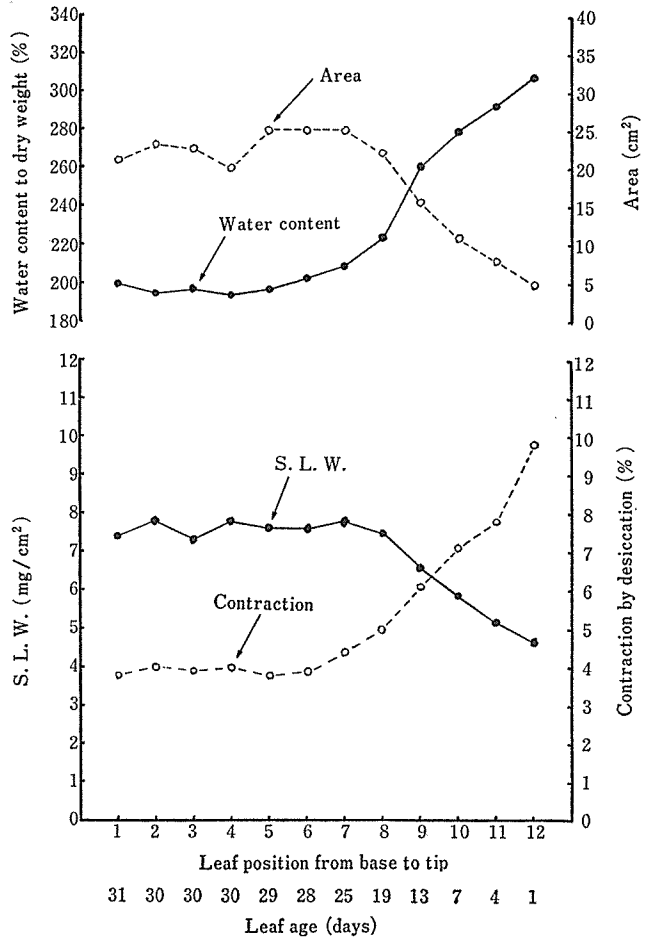


Fig. 6. Size, water content, specific weight and contraction by desiccation in Bartlett leaves of different ages.

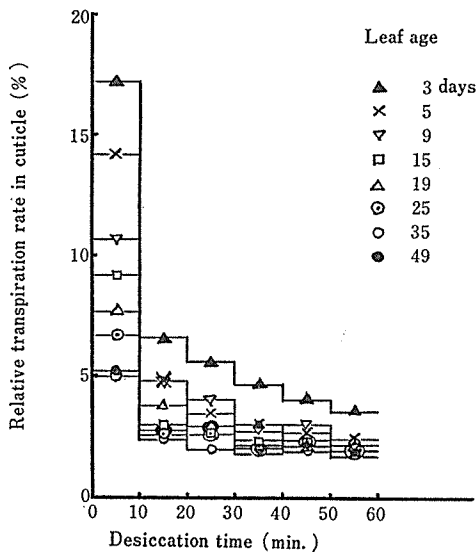


Fig. 7. Relative transpiration rate from cuticle on upper surface of detached Bartlett leaves of different ages.

より適当と考えた。そこで切断葉の乾燥にともなう比較蒸散量の経時的低下から気孔の運動機能を測定する田崎の方法を用いた。この方法によると、比較的短時間に多数の葉を測定できる利点がある。

品種及び着葉部位による気孔の運動機能について調査した結果、パートレットの短枝葉及び新梢基部葉では、いずれも6月中旬にすでに機能鈍化の傾向が認められ、その後7月中旬までに著しく進行した。しかし、レッド・パートレットの短枝葉及びパートレットの新梢先端部葉の機能鈍化は、約1か月遅れて7月中旬に認められた。したがって、パートレットの短枝葉及び新梢基部葉の葉やけが、とくに梅雨明け直後の7月下旬に多発するのは、気孔の著しい機能鈍化と高温乾燥条件が重なるためと思われる。また、レッド・パートレット及び新梢先端部葉で葉やけが発生しにくいのは、気孔の機能鈍化開始期が遅く、しかもその程度が比較的軽いためと思われる。田崎<sup>9,11)</sup>は、葉齢の進行にともなう気孔の運動機能が鈍化する葉を鈍葉 (Dull leaf) と呼び、クワの新梢では6月末に最下部の葉から始まり、これが季節が進むにつれて上昇し、7月までは下部の1/3が、9月初めには上位のほかはすべて鈍葉化すると述べている。

パートレット葉について、葉齢別に気孔の運動機能をやや詳細に調査した結果、葉齢3日の最若齢葉は6月9日の調査で比較蒸散量が他の葉に比べて低く、また経時的低下がやや緩慢であった。これは気孔が未熟で十分に機能しなかったことと、クチクラ蒸散量が比較的多かったことによるものと思われる。気孔の運動機能が最も鋭敏であったのは、葉齢5日から20日までの未成葉で、葉齢20日から40日の間に急激に機能鈍化が進み、葉齢50日から80日でほぼ完全に鈍化することが認められた。山本<sup>12)</sup>は、パートレットを含む主要落葉果樹の水さし枝着生葉について光能動反応を調査し、気孔運動の鋭敏度は、葉が最大面積に達するころに最高になることを認めている。しかし本実験では、気孔の運動機能の最高は、葉が最大面積の約1/3に相当する葉齢5日からほぼ最大面積に到達するまでの間に認められた。このような相違が何に起因するかは明らかではないが、その1つとして、気孔の水能動反応と光能動反応の相違が考えられる。この点についてはなお検討する必要がある。

葉齢と気孔の拡散抵抗の関係について、BROWN<sup>1)</sup>は、テンサイの未成葉が古い葉に比べて抵抗が大きいことを認め、HOLMGREN<sup>2)</sup>は、カエデ属植物の若齢葉がそれより3週間葉齢の進んだ成葉に比べて2倍以上も抵抗が大きいことを認めている。またKRIZEK<sup>3)</sup>は、オナモミの気孔抵抗が葉齢によって大きく異なることを認め、最大抵抗は葉面積が最大面積の約1/4に達したころにみられ、その後はしだいに低下すると述べており、本実験のパートレットの結果とほぼ一致する。

葉齢の進行にともなう葉の形状の変化を調べた結果、葉齢約20日で最大面積に達し、気孔の大きさ及び密度もこのころからあまり大きな変化がみられなかった。また、葉の含水比、S. L. W. 及び乾燥にともなう葉面積収縮率は、葉齢19日未満の葉では大きく変化したが、葉齢25日以上の葉では大差が認められなかった。したがって、パートレット葉における気孔の運動機能の鈍化開始は、前述のようにすでに未成葉の段階でみられるが、鈍化が著しく進行するのは、葉が最大面積に到達した直後から葉の組織が充実するまでの5日から10日の間ではないかと推察される。

葉齢の進行にともなうセイヨウナシの気孔運動の機能鈍化が、いかなる要因によって起る



かについては、今後さらに検討する必要がある。

## 摘 要

セイヨウナンの葉やけ発生要因である葉の気孔運動機能の鈍化の開始期を明らかにするため、品種および葉齢の異なる切断葉を用いて比較蒸散量の季節的变化を調べ、あわせて葉の2, 3の形状を調査した結果、つぎのことが明らかになった。

1. 葉やけの発生しやすいパートレット短枝葉は、6月中旬から7月下旬にかけて気孔の機能鈍化が認められた。これに対して発生しにくいレッド・パートレットの短枝葉は、7月に入ってから気孔の機能が比較的鋭敏であり、8月中旬以後になってから鈍化が認められた。

2. 葉やけの発生しやすいパートレットの新梢の基部葉は、6月中旬にすでに気孔の機能鈍化が認められたが、発生しにくい先端部葉はこれより約1か月遅く鈍化が認められた。しかし8月下旬には先端部葉も基部葉と同程度に鈍化した。

3. パートレット新梢葉における気孔の機能は、葉齢3日ではやや鈍かったが、葉齢5日から20日までの未成葉では鋭敏であった。しかしその後から葉齢約40日までの間に急激な機能鈍化が認められ、およそ葉齢50日から80日にかけてほぼ完全な鈍化が認められた。

4. パートレット新梢葉の最大面積到達葉齢は、平均約20日であった。また、気孔の大きさが最大に、そして密度が最低に達したときの葉齢もほぼ20日であった。

5. 葉の含水比、S. L. W. 及び葉の乾燥にもなう面積収縮率は、葉齢19日未満の葉では大きく変化し、若齢葉ほど含水比及び収縮率が高く、S. L. W. が低かった。しかし、葉齢25日以上ではほぼ一定であった。

6. パートレット葉の上面クテクラからの比較蒸散量は、葉齢3日の葉が比較的高かったほかは、葉齢による差は認められなかった。

以上のことから、パートレット葉における気孔の機能鈍化は、すでに未成葉の段階から認められるが、とくに急激に進行するのは、葉が最大面積に達した直後から葉の組織の充実がほぼ終了するころまでと推察された。

## 引用文献

- 1) BROWN, K. W. and N. J. JOSENBURG. 1970. Influence of leaf age, illumination, and upper and lower surfaces on stomatal resistance of sugar beet (*Beta vulgaris*) leaves. *Agr. J.* 62: 20-24.
- 2) HOLMGREN, P., P. G. JARVIS and M. S. JARVIS. 1965. Resistances to carbon dioxide and water vapour transfer in leaves of different plant species. *Physiol. Plant.* 18: 557-573.
- 3) KRIZEK, D. T. 1973. Effect of photoperiodic induction on the transpiration rate and stomatal behaviour of debudded *Xanthium* plants. *J. Exp. Bot.* 24: 76-86.
- 4) 熊代克巳・佐藤幸雄・建石繁明. 1971. ナンの葉やけに関する研究(第1報) 症状および気象条件と葉やけ発生との関係. *園学雑.* 40: 343-346.

- 5) ———・————・————. 1974. 同上(第2報)バートレットの葉やけ発生時における葉内水分の変動. 園学雑. 42: 305-309.
- 6) ———・————・————. 1975. 同上(第3報)葉やけ抵抗性と切断葉の乾燥抵抗性との関係園学雑. 43: 377-382.
- 7) 佐藤幸雄・建石繁明・熊代克巳. 1980. 同上(第4報)葉やけ抵抗性と気孔の運動機能との関係. 信大農紀要. 17: 1-9.
- 8) ———・————・————. 1983. 土壌湿度がナンの葉やけ発生に及ぼす影響. 信大農紀要. 20: 1-8.
- 9) TAZAKI, T. 1960. Studies on the dehydration resistance of higher plants. I. Determination of the measures related to the dehydration resistance of mulberry plants. Bot. Mag. 73: 148-155.
- 10) 田崎忠良・田口亮平. 1968. 植物生理生態学実習. pp.38-41. 養賢堂.
- 11) ———. 1978. 水ストレスと光合成. (田崎忠良編)環境植物学. pp.154-160. 朝倉書店.
- 12) 山本隆儀・渡部俊三・原田 久. 1979. 西洋ナンの葉やけに関する研究(第10報)葉の気孔開閉の機能鈍化について. 園学雑. 48: 267-278.

## Beginning Stage of Dullness in Moving Function of Stomata of Pear Leaves

By Yukio SATO, Katsumi KUMASHIRO and Shigeaki TATEISHI

Laboratory of Pomology, Fac. Agric., Shinshu Univ.

### Summary

The purpose of this study is to determine the beginning stage of dullness in the stomatal function which causes the leaf burn of pear trees and also to determine the growth characteristics of the leaves in the beginning stage of the dullness. The degree of dullness in the stomatal function was estimated by the dropping gradient in the time course of relative transpiration rate of detached leaves.

1. In the spur leaves of the Bartlett which is a sensitive cultivar to the leaf burn, the dullness of stomatal function was observed at the middle June to the late July. On the other hand, in those of the Red Bartlett which is an insensitive cultivar to the leaf burn, the stomatal function keeps the sharpness at this stage, and the dullness was observed at the middle to late August.

2. The dullness of stomatal function of the basal leaves of Bartlett shoot which were sensitive to the leaf burn was observed at the middle June. In contrast, that of the apical leaves which were insensitive to the leaf burn was observed about 1 month later. At the late August, however, all leaves dulled extremely.

3. The stomatal function of shoot leaves of the Bartlett was the sharpest in the 5 to 20 days old immature leaves, by contrast, those of the 20 to 25 days old declined rapidly, and more than the 50 days old dulled extremely.

4. The mean days required for reaching maximum leaf area, maximum stomatal length and minimum stomatal density after foliation were about 20 days in shoot leaves of the Bartlett.

5. Leaf characteristics such as leaf water content, specific leaf weight and percentage of leaf contraction by desiccation in shoot leaves of the Bartlett were changed remarkably in the immature stage, but those characteristics in the mature leaves more than the 25 days old were nearly constant.

6. Relative transpiration rate from the cuticle on upper surface of Bartlett leaves was slightly higher in the young 3-day-old leaves, but there was no significant difference among the other old leaves.

From these results, it was clear that the dullness of stomatal function in the Bartlett leaves was advanced rapidly when the leaves reached to maximum size and also the leaf tissue completed as mature leaves.