

# ナシの葉やけに関する研究 (第4報)

## 葉やけ抵抗性と気孔の運動機能との関係

佐藤幸雄・建石繁明・熊代克巳

信州大学農学部 果樹園芸学研究室

### I 緒 言

著者らはこれまでに、夏季にセイヨウナシのパートレットなどの品種に多発する葉やけが、高温乾燥時に発生すること<sup>6)</sup>、発生時には葉から急激な脱水が起っていること<sup>7)</sup>、及び乾燥回避性の低い葉に発生しやすいこと<sup>8)</sup>を報告した。

葉からの脱水は、大部分が気孔蒸散によると思われる。そして乾燥条件下では、日中でも気孔が閉鎖して、過度の脱水を防止することが知られている<sup>1, 2, 3, 4, 5, 9, 15)</sup>。しかしパートレットなどの品種では、気孔の運動機能が鈍いために、乾燥条件下でも気孔の閉鎖が起らず、そのために過度の蒸散が続き、葉やけが発生するのではないかと思われる。今回は、その点を確認するために実験を行った。また、葉からの脱水には、気孔の開度のほかに、気孔の分布密度、大きさ、クチクラ蒸散、及び細胞液の浸透圧も関係していると思われるので、これらの点についても調査を行った。

### II 材料及び方法

実験はいずれも信州大学農学部研究ほ場に栽植されているセイヨウナシ樹を用いて、1971年の7月から8月にかけて行った。

**気孔の開度：**同一部位を連続的に測定するために、第1図に示すように、特殊落射照明顕微鏡(オリンパス・ネオパーク NT<sub>r</sub>型)に写真撮影装置を取付けて、直接葉の裏面を撮影し、後に現像したネガフィルムを万能投影器にかけて拡大し、気孔の短径を測定した。撮影は5反覆し、気孔数は毎回約10個ずつ調査した。パートレットにおける代表的な気孔の開閉状態は、第2図に示すとおりであった。

**切断葉の蒸散量：**気孔がほぼ全開状態にあると思われる午前9~10時に葉を採取し、室内の針金に吊下げて、10分ごとに重量を測定し、その間の減量と後に測定した葉面積とから、1cm<sup>2</sup>あたりの蒸散量を算出した。クチクラ蒸散量は、葉の裏面にワセリンを塗布したものについて、同様に10分間ごとの減量を測定し、それを2倍にした値から求めた。いずれも20回反覆した。実験室内の水蒸気圧不足度は、11~12mbであった。

**気孔の光能動反応：**水挿しした切枝を用いて実験した。明→暗処理の場合は、午後1時に

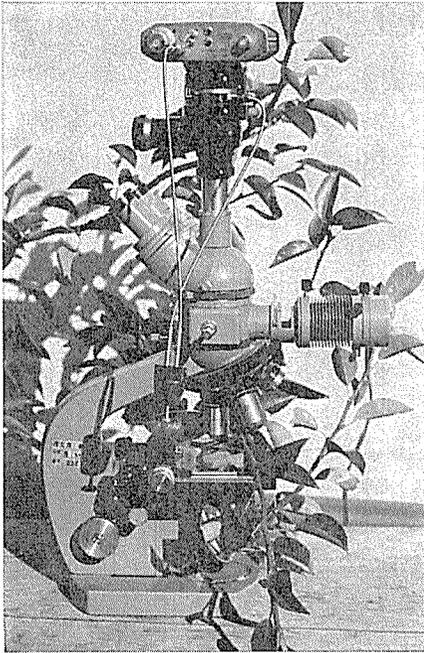


Fig. 1. The Olympus Neopark microscope used for the continuous observation on stomata of an intact leaf.

枝を採取して直ちに暗室へ持込んだ。暗→明処理の場合は、午後5時に枝を採取し、約2時間暗室内に放置した後、照明処理を行った。光源は青色蛍光灯を用い、調査葉の表面の照度は約2100~2700 luxであった。そして、30分ごとに気孔の開度を測定し、短径が $2.5\mu\text{m}$ 以上のものを開口気孔として、その百分比を算出した。この場合の気孔開度の測定は、葉の裏面をSUMP法で写し取った後、顕微鏡下で行った。

**送風処理：**葉やけの発生を助長させるために、家庭用扇風機を用いて送風処理を行った。調査部位の平均風速は約5 m/secであった。

**気孔の分布密度及び大きさ：**短枝の中位葉の裏面をSUMP法を用いて写し取り、顕微鏡下で、10視野内の気孔数を数えると同時に、半開状態にある気孔の長径を測定した。

**葉の搾汁液の浸透圧：**短枝葉を採取して、凍結処理を行った後、 $500\text{kg}/\text{cm}^2$ の圧力を加えて搾汁し、その搾汁液について氷点降下法によって測定した。

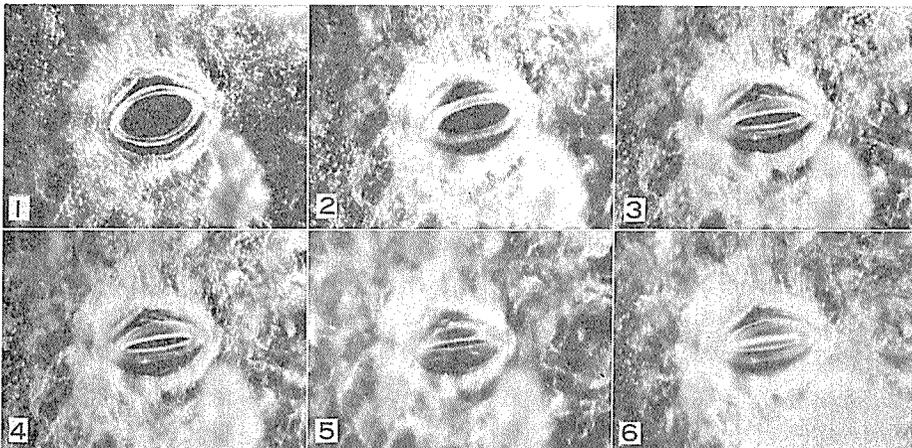


Fig. 2. Appearance of stomata ranged from full open (1) to close (6) on a Bartlett leaf.

**葉やけ抵抗性：**前記は場における数年間の葉やけ発生率、及びこれまでに報告された他の成績<sup>13)</sup>から概略を推定した。

### III 結 果

#### 1 切断葉における気孔開度と蒸散量の経時的变化，及びクチクラ蒸散量

7月下旬～8月上旬に，パートレットとレッド・パートレットの短枝葉を採取して，気孔開度と蒸散量の経時的变化を調べた結果，及びパートレットの發育枝から基部葉と先端部葉とを採取して，同様の調査を行った結果は，第3図に示すとおりであった。

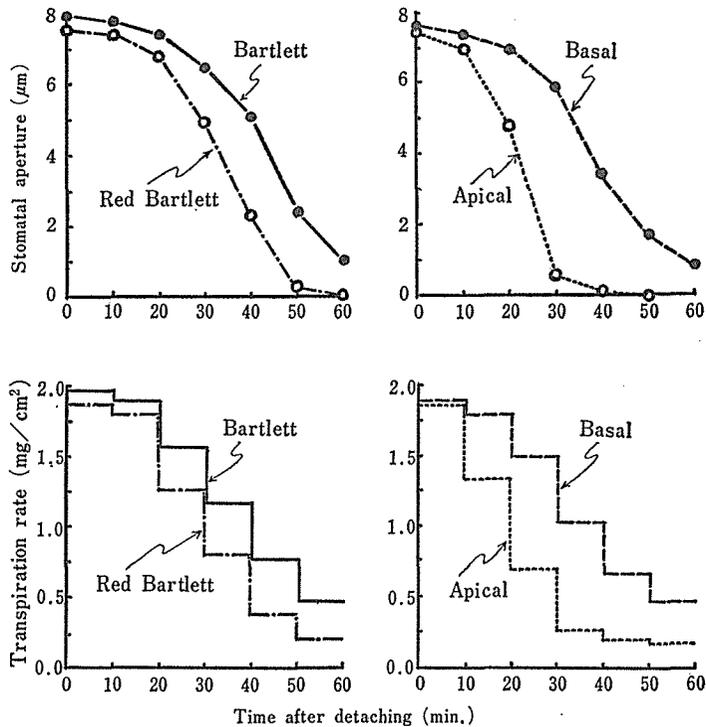


Fig. 3. Change of the stomatal aperture and the transpiration rate of leaves under room conditions ranged from 11 to 12 mb of water vapor pressure deficit after detaching. Left: spur leaves of the Bartlett and the Red Bartlett. Right: basal and apical leaves of a Bartlett shoot.

すなわち，いずれの葉も，採取後しだいに気孔が閉鎖し，蒸散量が低下する傾向にあったが，葉やけの発生しやすいパートレットの短枝葉は発生しにくいレッド・パートレットの短枝葉に比べて，また同じパートレットでも葉やけの発生しやすい基部葉は発生しにくい先端部葉に比べて，気孔の閉鎖及び蒸散量の低下が緩慢であった。

クチクラ蒸散量は，いずれの葉も 0.10～0.12mg/cm<sup>2</sup>/min（全蒸散量の5～7%）程度で，ほとんど差が認められなかった。

## 2 葉令による気孔の光能動反応の相違

8月上旬に、バートレットの発育枝を採取して水に挿し、室内で明→暗及び暗→明処理を行った場合の気孔の開閉反応の結果は、第4図に示すとおりであった。

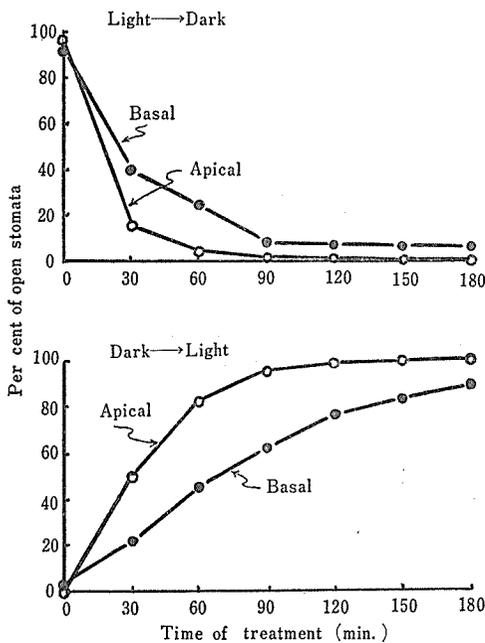


Fig. 4. Light reaction of stomata on the leaves of basal and apical portion of the Bartlett shoot. Upper: from light to dark treatment. Lower: from dark to light treatment.

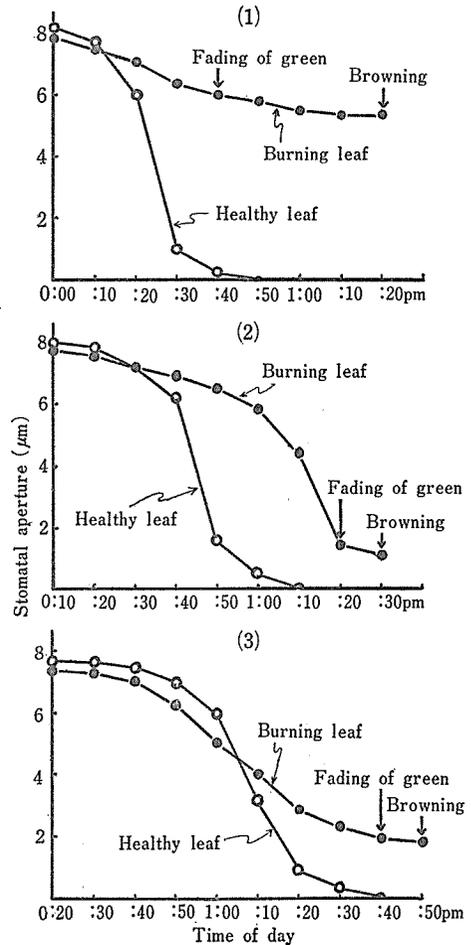


Fig. 5. Change of the stomatal aperture in the process of burning on intact leaves of the Bartlett under natural drought conditions. (1) rapid burning (2) slow burning (3) very slow and partial burning.

すなわち、葉やけの発生しやすい基部葉は発生しにくい先端部葉に比べて、明→暗処理における閉鎖反応、及び暗→明処理における開孔反応共に緩慢であった。なお図示はしなかったが、短枝葉も基部葉とほぼ同様であった。

## 3 葉やけ発生時における気孔開度の変化

8月に、自然状態で葉やけが発生した場合の気孔開度の変化のうち、代表的な例を選んで第5図に示した。

すなわち、(1)は葉やけ症状がきわめて急速に進行した場合であって、健全部では気孔が急

速に閉鎖したのに対し、葉やけ部では気孔がほとんど開いたままの状態であった。(2)は、葉やけ症状がやや緩慢に進行した場合で、健全部では、(1)の場合とほぼ同様に気孔が急速に閉鎖したのに対し、葉やけ部では、気孔の閉鎖が緩慢で、完全に閉鎖する前に乾燥枯死した。(3)は、症状の進行が(2)よりもさらに緩慢で、被害が局所的であった場合で、健全部では気孔の閉鎖が(1)及び(2)に比べてやや緩慢であったが、やがてほぼ完全に閉鎖したのに対し、葉やけ部では、気孔の閉鎖がきわめて緩慢で、完全に閉鎖する前に乾燥枯死した。

人工的に送風処理を行って、葉やけの発生を助長させた場合の観察結果は、第6図に示すとおりであった。

すなわち、送風処理によっていずれも気孔の閉鎖が促進されたが、パートレットの短枝葉はレッド・パートレットの短枝葉に比べ、またパートレットの発育枝基部葉は発育枝先端部葉に比べて、気孔の閉鎖が比較的緩慢で、やがて葉やけの発生が認められた。

第7図は、葉やけが部分的に発生した葉の裏面を顕微鏡撮影したもので、左側は気孔が閉鎖して健全であるのに対し、右側は気孔の閉鎖が不完全で乾燥枯死している状態を示している。

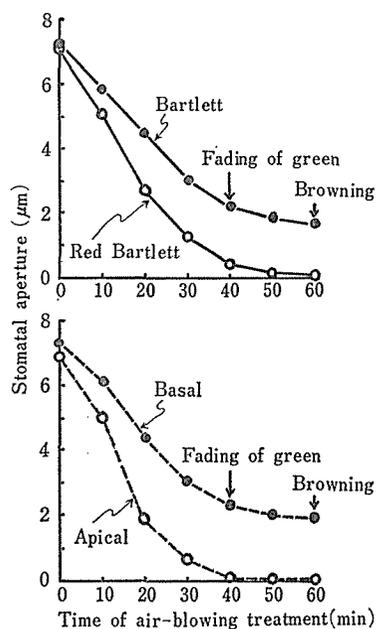


Fig. 6. Change of stomatal aperture in the process of burning on intact leaves under an artificially blowing condition. Upper: spur leaves of the Bartlett and the Red Bartlett. Lower: basal and apical leaves of a Bartlett shoot.



Fig. 7. Healthy part with closed stomata (left) and burnt part with unclosed stomata (right) in a Bartlett leaf.

## 4 気孔の分布密度と大きさ, 及び葉の浸透圧と葉やけ抵抗性との関係

セイヨウナシの主要9品種の気孔の分布密度及び大きさと葉やけ抵抗性は、第1表に示すとおりで、これらの間には一定の関係を認めることはできなかった。

Table 1. Densities and sizes of stoma, and resistance to the leaf burn in pear cultivars.

Cultivars	No. of stomata per mm <sup>2</sup> of leaf area	Length of pore ( $\mu$ m)	Field estimate on leaf burn
Conference	93	29	Most sensitive
Bartlett	117	30	"
Alexandrine Douillard	79	27	Sensitive
Grand Champion	124	30	Fairly resistant
La France	121	30	"
Docteur Jules Guyot	86	29	Resistant
Seigneur d'Esperen	84	30	"
Red Bartlett	115	30	Most resistant
Winter Nelis	169	26	"
L. S. D. 0.05	12	1.4	
0.01	16	1.9	

Table 2. Osmotic pressures of leaf sap of the Bartlett and the Red Bartlett. (20°C, bar)

	Bartlett	Red Bartlett
Spur leaves	23.0	23.2
Basal leaves of shoot	22.4	22.9
Apical leaves of shoot	24.2	24.3

また、葉やけの発生しやすいバートレット及び発生しにくいレッド・バートレット、そして葉やけの発生しやすい基部葉及び発生しにくい先端部葉について、葉の搾汁液の浸透圧を測定したところ、第2表に示すように大差がなく、葉の浸透圧と葉やけ抵抗性との間に一定の関係を認めることができなかった。

## IV 考 察

気孔開度の観察法としては、顕微鏡を用いて直接表皮を観察する方法、表皮の剝皮標本を檢鏡する方法、表皮の表面構造をセルロイドなどに写し取って檢鏡する方法、塩化コバルト紙法及び浸潤法によって間接的に肉眼観察する方法、ポロメーターによる方法などがある。いずれの方法にも一長一短があり、実験の目的によって最も適したものを選ぶ必要がある<sup>2, 5, 9, 15)</sup>。葉やけの発生は、同一葉内でも局所的である場合が多いので、葉やけ発生と気孔開度との関係を正確につかむためには、枝に着生したままの状態、葉やけ発生の前後にわたって、葉の同一部位を連続的に観察する必要がある。そのためには、表皮組織に傷害

を与えるような方法は不適であり、また塩化コバルト紙法及びポロメーター法は、表皮を器具でおおうために、葉やけの発生が抑制されることから不適当である。そこで本実験では、やや非能率的な欠点はあるものの、顕微鏡による直接観察以外に適当な方法はないと判断した。なおこの方法による場合でも、普通の金属顕微鏡では、観察部位が照明電球の熱でかなり昇温し、自然条件と著しく異ってくるおそれがあるが、本実験に用いたオリンパス・ネオパーク顕微鏡は、その心配が比較的少ない。

ただし本実験でも、気孔の光能動反応の調査においては、暗黒下での開度を調べる必要もあったので、やむをえず SUMP 法を用いた。SUMP 法を用いる場合の注意点は、セルロイドを軟くとかして強く葉面に圧着させ、できる限りほりの深い転写像を作るようにすべきで、そうしないと気孔の前腔のみが転写されて中央隙をとらえることがむずかしい。

本実験の結果から、葉やけの発生しやすいパートレットの短枝葉や新梢基部葉は、発生しにくいレッド・パートレットの短枝葉やパートレットの新梢先端部葉に比べて、明らかに気孔の運動機能が鈍く、また同じパートレットの短枝葉でも、高温乾燥時に比較的鋭敏に気孔が閉じた部位は葉やけをまぬかれ、閉鎖の遅れた部位が葉やけを起こすことが実証された。つまり、葉やけ抵抗性は、気孔の運動機能と密接な関係のあることが判明した。

前々報<sup>7)</sup>で報告した葉やけ発生時における葉からの急激な脱水、及び前報<sup>8)</sup>で報告した葉やけ感受性品種における乾燥回避性の低さは、いずれも機能鈍化した気孔からの過度の蒸散によるものであろう。

これに関連して、山本<sup>14)</sup>は、セイヨウナンの70品種の切断葉を長時間暗所においたところ、葉やけの発生しやすい品種ほど開口したままの気孔が多い傾向のあることを報告している。これより先に田崎<sup>11)</sup>は、クワについて、葉齢が進むにつれて乾燥下における気孔の閉鎖運動が不活発化する現象を報告しており、このような気孔の運動機能の鈍化した葉を、鈍葉 (dull leaf) と称している。また TAL<sup>10)</sup>は、トマトにおいて、気孔の運動機能が異常なためしおれやすい突然変異種の存在することを報告している。

今後は、気孔の運動機能を鈍化させる要因が何であるかについて研究を重ねる必要があろう。

## V 摘 要

1. 葉やけ抵抗性と気孔の運動機能との関係を調べるために、まず、気孔が全開状態にあると思われる葉を採取して室内に放置し、一定時間ごとに気孔の開度及び蒸散量の変化を調べた。その結果、葉やけの発生しやすいパートレットの短枝葉は、発生しにくいレッド・パートレットの短枝葉に比べて、気孔の閉鎖が遅れ、蒸散量が多かった。また、同じパートレットにおいて、葉やけの発生しやすい新梢の基部葉と発生しにくい先端部葉との間にも、同様の傾向が認められた。

2. パートレットの切枝について、明→暗及び暗→明処理を行って、気孔の光能動反応を調べたところ、葉やけの発生しやすい短枝葉及び基部葉は発生しにくい先端部葉に比べて、明→暗処理における気孔の閉鎖、及び暗→明処理における気孔の開口がおそかった。

3. 葉やけの発生と気孔の運動機能との関係をさらに明確にするために、着生したままの状態でもパートレットの新梢基部葉の気孔の動きを連続的に観察したところ、夏季の日中の高

温乾燥時に、気孔が閉鎖しなかったりあるいは閉鎖が遅れた部位に葉やけの発生することが実証された。また、人工的送風処理を行った場合でも、バートレットの短枝葉及び新梢基部葉では、気孔の閉鎖が遅れて葉やけが発生したが、レッド・バートレットの短枝葉及びバートレットの新梢先端部葉では、気孔が比較的鋭敏に閉鎖して葉やけは発生しなかった。

4. セイヨウナンの9品種について、葉の気孔の分布密度及び大きさと葉やけ抵抗性との関係を調べたが、一定の関係を認めることはできなかった。また、バートレット及びレッド・バートレットの短枝葉、新梢基部葉及び先端部葉について、搾汁液の浸透圧を調べたが、ほとんど差が認められなかった。

以上の結果から、セイヨウナンの葉やけは、気孔の機能鈍化による高温乾燥時の蒸散過多が原因であることがほぼ明らかとなった。

## 引用文献

- 1) ACKLEY, W. B. 1954. Seasonal and diurnal changes in the water contents and water deficits of Bartlett pear leaves. *Plant Physiol.* 29: 445-448.
- 2) HEATH, O. V. S. 1959. The water relations of stomatal cells and the mechanisms of stomatal movement. In "Plant physiology II" ed. F. C. Steward, pp193-250.
- 3) HSIAO, T. C. 1973. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24: 519-570.
- 4) KETELLAPPER, H. J. 1963. Stomatal physiology. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 14: 249-270.
- 5) KOZLOWSKI, T. T. 1964. Water metabolism in plants. Harper & Row and John Weatherhill, Inc.
- 6) 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.
- 7) ————・—————・—————. 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.
- 8) ————・—————・—————. 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.
- 9) MEIDNER, H. and T. A. MANSFIELD. 1968. *Physiology of stomata.* McGraw-Hill.
- 10) TAL, M. 1966. Abnormal stomatal behavior in wilted mutants of tomato. *Plant Physiol.* 41: 1387-1391.
- 11) 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.
- 12) 戸塚 績. 1972. 気孔の開閉運動. 古谷ら編「植物生理学講座5」pp.90~108. 朝倉書店.
- 13) 山形園試. 1971. 昭和45年度果樹栽培試験成績書.
- 14) YAMAMOTO, T. and I. IZUKA. 1973. Studies on leaf burn of pear trees. III. Development of leaf burn and stomatal opening. *Bull. Yamagata Univ., Agr. Sci.* 6(4): 879-888.
- 15) ZELITCH, I. 1969. Stomatal control. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20: 329-350.

**Studies on the Leaf Burn in *Pyrus* spp.  
IV. Relation between the Resistance to the Leaf Burn  
and the Moving Function of Stomata**

By **Yukio SATO, Shigeaki TATEISHI and Katsumi KUMASHIRO**

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

**Summary**

1. On detached spur leaves under room conditions, stomata closed more slowly and transpiration rate was higher in the Bartlett, highly sensitive cultivar to the leaf burn, than those in the Red Bartlett, resistant cultivar to the disorder. The similar tendency was observed on the Bartlett shoot leaves between basal leaves being sensitive and the apical being resistant.

2. Stomatal closing was slow in the sensitive leaves of basal portion of the Bartlett shoot when the leaves were transferred from light to dark and stomatal opening was also slow when they were transferred from dark to light as compared with the resistant leaves of apical portion of the some shoot.

3. In order to clear up the relation between stomatal movement and occurrence of the leaf burn, stomatal behavior in the process of burning on the intact Bartlett leaves was observed by the Olympus Neopark microscope.

The leaf burn occurred on the portion where the stomata failed to close under natural drought conditions, while the portion where the stomata closed quickly remained healthy even on a same leaf. Also under an artificially blowing condition, the stomatal closure delayed and the leaf burn occurred on leaves of spurs and basal portion of shoots of the Bartlett. However, when the stomata closed quickly, the leaf burn did not occur on the leaves of spurs of the Red Bartlett and apical portion of the Bartlett.

4. Within 9 cultivars of pear tested, it was impossible to find out any relation among stomatal density, its size or osmotic pressure of leaf sap and resistance to the leaf burn.

From these results, it may be concluded that the leaf burn of the Bartlett was caused by excessive transpiration due to dullness of the stomatal function.