

水稻葉における気孔の開閉と環境条件との関係 第7報

誌名	日本作物學會紀事
ISSN	00111848
著者	石原, 邦 江原, 宏昭 平沢, 正 小倉, 忠治
巻/号	47巻4号
掲載ページ	p. 664-673
発行年月	1978年12月

水稻葉における気孔の開閉と環境条件との関係

第7報 葉身のチッソ濃度と気孔開度の関係*

石原 邦・江原宏昭**・平沢 正・小倉忠治

(東京農工大学農学部)

昭和53年4月30日受理

著者らは、酒田市久保田在および大多新田在の水田において、異なった土壤条件に生育する水稻葉身の気孔開度の日変化を測定している際に、水温の低い用水によって灌漑されている水田の水口、あるいはチッ素肥料が多く施用されたと推定される、いわゆる肥料むらの場所に生育している緑色の濃い水稻の葉身の気孔開度が、その周囲の水稻に比べて大きい傾向のあることに気付いた。そこで、チッ素以外の生育条件を可能なかぎり、等しくするようにして栽培した水稻を用いて、葉身のチッ素濃度と気孔開度の関係を検討した。その結果、チッ素濃度の高い葉身の気孔開度は蒸散が少なく体内水分の平衡がよく保れている午前中に、とくに大きいことを認めたので、ここに報告することにした。本研究は主として1972年、さらに補足的に1973年の2年間にわたって行なったが、両年ではほぼ同様な結果が得られたので、ここでは1972年の結果について述べることにした。

実験材料および方法

供試した水稻品種はマンリョウで、本学農学部附属農場の水田において栽培し、その概要は以下のよう

であった。畑苗代に生育した苗(4月22日播種)を5月26日に16.8株/m²(33×18cm)、1株3本植の栽植密度で移植した。肥料は、基肥として10a当り既肥約1,500kg、過磷酸石灰20.0kg、塩化カリ6.7kgを施し、チッ素肥料については、後述のようにチッ素濃度の異なる水稻を測定比較する必要から、開花期以後の測定に用いる水稻にのみ硫酸5.4kgを施用した。追肥も同様な理由で穂ばらみ期以後の測定に用いる水稻にのみ7月31日にNK化成(16, 0, 16)5kgを施した。病虫害・雑草防除などの栽培管理を適宜行ない、生育は極めて順調で、最高分げつ期7月15日、出穂期8月23日、収穫期10月12日であった。

測定は、第1表に示すように最高分げつ期、幼穂形成期、穂ばらみ期、開花期、登熟前期、登熟中期の6生育段階に、登熟中期を除いて各生育段階2日ずつ計11日、湛水状態のもとで、チッ素濃度の異なる水稻葉身の気孔開度の日変化を測定した。すなわち、測定する各生育段階まで等しい条件で生育した水稻の一部に、チッ素濃度を変えるため10a当り硫酸10~20kgを追肥し(この水稻を以下、追肥区の水稲という)、追肥を行なわなかった水稻(以下、無追肥区の水稲と

Table 1. Experimental plan

Paddy field number	1	2	3	4	5	6
Growth stage	Maximum tillering	Panicle formation	Booting	Flowering	Early ripening	Middle ripening
Amount of additional ammonium sulfate, applied (kg/10 a)	15	10	10	15	20	20
Date of application	July 13	July 31	August 11	August 21	August 26	September 3
Date of stomatal measurement	July 18 19	August 4 5	August 15 16	August 26 27	August 31 September 3	September 11

Amount of nitrogen

Basal manuring: 1st, 2nd and 3rd field; 0. 4th, 5th and 6th field; 5.4 kg/10 a of ammonium sulfate. Additional manuring: 3rd, 4th, 5th and 6th field; 5.0 kg/10 a of compound fertilizer (16, 0, 16) on July 31.

* 大要は第160回講演会(昭和50年10月)において発表。本研究の一部は文部省科学研究費によった。

** 現在農業自営

いう)と葉色が異なってきた追肥5~7日後に、両区の展開完了した上位4~5葉の葉身の気孔開度を測定比較した。なお、気孔開度の測定には、追肥した時展開中であつた葉身を用いることもあつたが、気孔開度を測定した葉身の中央部(先端部←→基部)は、その葉身の展開中にすでに形態的にはほぼ完成している²⁰⁾ので、測定に用いた葉身はすべてその形成される条件は等しく、かつ測定時にはチッ素濃度が異なるものであつたと考えてよい。各区は移植直後にあらかじめ水田を塩化ビニールの波板で区切つておいた。

水稻葉身の気孔開度の測定には、既報²⁰⁾のエチレングリコール・イソブチルアルコールの浸潤法を用い、主茎あるいは生育の初期に発生した低位の分げつ茎の葉身の中央部の背軸側について行なつた。1日の測定回数は4~7回、1回の測定には少なくとも5個体を用いた。気孔開度は従来通りの数値(score number)であらわし、数字の大きいほど開度の大きいことを示している。なお、気孔開度の日変化の様相を把握する場合には、前報²⁰⁾と同様、上位4葉の気孔開度の合計で表わした。

気象条件の測定には農業気象総合記録装置(飯尾電機 K.K. 製)を主として用い、参考のためロビッチ日射計・蒸発計(いずれも太田計器 K.K. 製)および照度計(東芝5号)も使用した。

各葉位の葉身のチッ素の定量にはセミマイクロケルダール法を用い、全チッ素を乾物重(90°Cで乾燥)当たり%で表わした。

実験結果

1. 測定に用いた葉身のチッ素濃度

前述のような方法で栽培し測定に用いた水稻葉身のチッ素濃度の測定結果を第2表にまとめた。その結果

を概括的にみると、葉身のチッ素濃度は生育段階がすすむにしたがって低くなる傾向があること、および幼穂形成期・穂ばらみ期などの最上位葉を除くと上位葉から下位葉になるにしたがって低くなることが認められた。無追肥区と追肥区の水稲を比較すると、追肥の量が異なつたことなどに関連して、両区の葉身のチッ素濃度の相違の程度には生育段階によって違いはあるが、すべての生育段階の水稲のすべての葉位で、追肥区の水稲葉身のチッ素濃度は無追肥区の水稲より高かつた。

2. 各生育段階における気孔開度の日変化

1日の日射量が400 cal/cm²以上の晴天日に測定した各生育段階の水稲葉身の気孔開度の日変化を第1図に示した。まず最初に、最高分げつ期の7月18日についてみると(第1図A)、無追肥区・追肥区の水稲の気孔はいずれも早朝から開きははじめ、12時頃最大の開度に達し、その後、急速に閉じるという日変化をたどつたが、葉身のチッ素濃度の異なる両区の水稲の気孔開度には午前中相違が認められた。すなわち、早朝から気孔開度が最大に達するまでの午前中は、チッ素濃度の高い追肥区の水稲の気孔開度が大きかつたが、その後、気孔の閉じる程度が無追肥区の水稲に比べて追肥区の水稲で著しい結果、午後には両区の水稲の気孔開度にほとんど相違がなくなった。他の生育段階についてみると(第1図B, C, D, E, F)、生育段階がすすみ開花期以降になると、気孔開度の最大値が小さくなり、気孔の閉じはじめる時刻が早くなる傾向があるなど若干日変化のパターンは異なつたが、無追肥区と追肥区の水稲の気孔開度の日変化の間には、測定最後の登熟中期(第1図F)を除くと、最高分げつ期の場合とほぼ同様な関係が認められた。すなわち、登熟中期を除くすべての生育段階において、葉身

Table 2. Nitrogen content on dry weight basis of the leaf blade of rice plants at different growth stages.

Plot Leaf position	Control (Plot with no additional nitrogen)					Plot with additional nitrogen				
	I*	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
Maximum tillering stage	3.24%	3.34%	3.11%	2.61%	— %	3.64%	3.61%	3.57%	3.04%	— %
Panicle formation stage	2.26	2.57	2.51	2.15	1.76	2.70	2.85	2.69	2.40	2.10
Booting stage	2.30	2.48	2.43	2.24	1.97	2.44	2.80	2.71	2.37	2.10
Flowering stage	2.94	2.65	2.37	2.14	1.78	3.05	2.70	2.46	2.17	1.88
Early ripening stage	2.65	2.32	2.07	1.83	1.62	2.83	2.60	2.34	2.02	1.78
Middle ripening stage	2.04	1.81	1.61	1.43	—	2.22	1.94	1.76	1.57	—

* I indicates the first expanded leaf at each growth stage. It was 14th leaf at maximum tillering stage, 16th leaf at panicle formation stage and 17th (flag) leaf at booting, flowering, early ripening and middle ripening stage, respectively.

のチッ素濃度の相違によって気孔開度の差を生ずるのは、早朝から気孔開度が最大に達するまでの時刻であって、その後、気孔が閉じはじめると両区の水稲の気孔開度はほぼ等しいか、あるいは違いはあっても、その差は著しく小さくなったのである。登熟中期の測定日は他の生育段階と同様晴天で、気孔開度は測定を開始した8時30分頃に最大を示し、以後、気孔は比較的ゆるやかに閉じるという日変化をたどったが、無追肥区と追肥区の水稲の気孔開度には、1日中ほぼ同じ程度の相違が認められた。

さらに、登熟中期の水稲のように葉身のチッ素濃度の相違によって、1日中気孔開度に差のある場合が他の生育段階の水稲においても認められることがあった(第2図)。すなわち、まず幼穂形成期(第2図A)と登熟前期(第2図C)についてみると、無追肥区と追肥区の水稲の気孔開度の間には前述した場合と同様、午前中に大きな相違があったが、午後、気孔が閉じは

じめると両区の水稲の気孔開度の差はやや小さくなるものの、その差は夕刻まで明瞭に認められた。また、1日中曇天の開花期の8月26日には(第2図B)、気孔は早朝からゆっくり開き、12時頃最大に達し、午後日射量が少なくなると閉じるという日変化をたどり、チッ素濃度による気孔開度の差は、ほぼ1日中観察された。このように1日中気孔開度の相違の認められた日の気象条件をみると、開花期の8月26日と登熟前期の9月3日は1日の日射量がそれぞれ206 cal/cm²、285 cal/cm²と他の測定日に比較すると少なかった。一方、幼穂形成期の8月4日は407 cal/cm²と多いが12時から14時まで著しく曇った日で、第1図に示した無追肥区と追肥区の水稲の気孔開度の相違が午後にはほとんど認められなくなった日に比べて、いずれの日も午後の蒸発量がかかなり少なかった(第3表)。さらに、このことと関係があると考えられるが、第1図と第2図の幼穂形成期・開花期・登熟前期の水

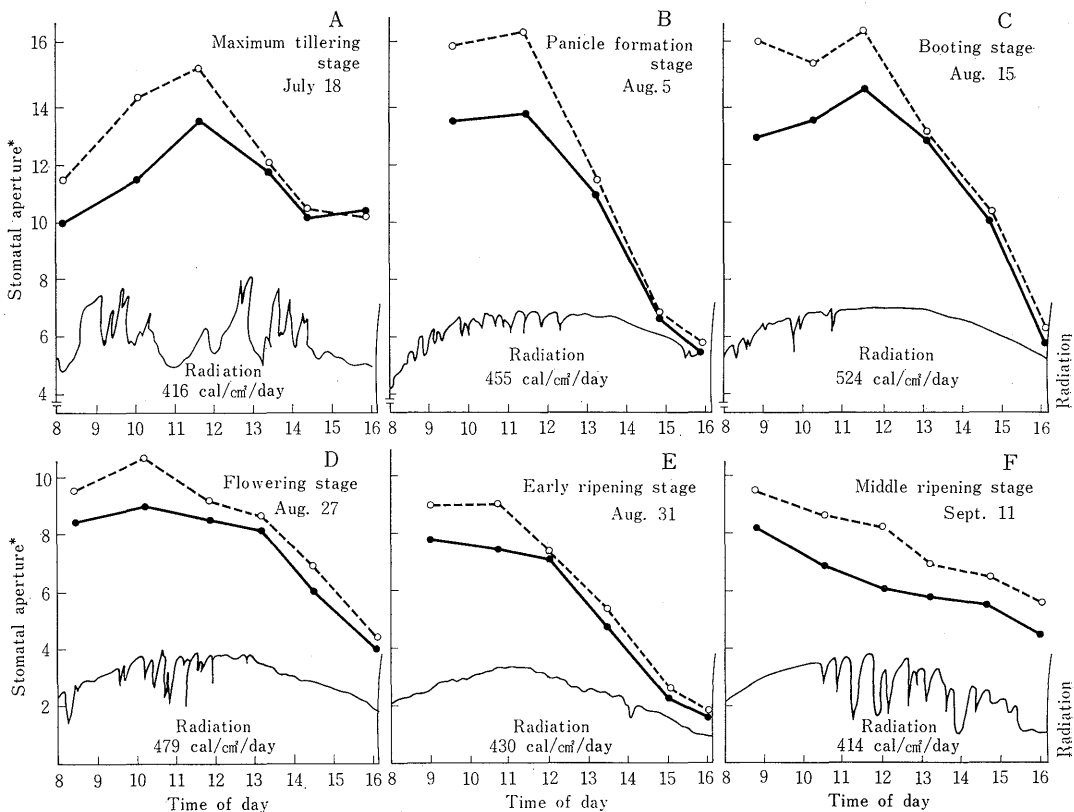


Fig. 1. Diurnal course of stomatal aperture on fine days at different growth stages of rice plants.

Closed circles represent control (plot with no additional nitrogen); open circles, plot with additional nitrogen.

*: Total score number of upper four leaves

稲の気孔開度の日変化をそれぞれ比較してみると、気孔開度が最大に達して以後開度の小さくなる程度は、いずれの生育段階においても第2図の水稻の方が小さかった。なお、前述したチッ素濃度の相違による気孔開度の差が1日中認められた登熟中期の9月11日は晴天で1日の日射量が414 cal/cm²の日であったが(第1図F)、午後の蒸発量は少なく(第3表)、気孔も比較的ゆるやかに閉じるという点では上に述べた第2図の結果と類似していた。ただし、登熟中期の水稻の場合には葉身のチッ素濃度が他の生育段階に比べて著しく低いということも注目しておく必要があると考えられる(第2表)。

以上の結果から、葉身のチッ素濃度が高い追肥区の水稻の気孔開度はチッ素濃度の低い無追肥区の水稻に比べて大きく、両区の気孔開度の差は早朝から開度が最大に達するまでの時刻に顕著にあらわれること；および曇って蒸発量が少なく気孔の閉じる程度の少ない日には午後でも両区の気孔開度の差は認められるが、

晴天の日で蒸発量が多く気孔の閉じる程度の著しい午後には、葉身のチッ素濃度が異なっても、気孔開度にはほとんど差がなくなること；が明らかとなった。

3. 各葉位の気孔開度の日変化

つぎに、各葉位の葉身に分けて、それぞれの気孔開度の日変化を比較してみた。まず、最高分げつ期の水稻についてみると(第3図)、無追肥区・追肥区いずれの水稻の気孔開度も既報⁵⁾の結果と同様、1日中上位2葉で大きく、下位葉になるにしたがって小さくなること、および気孔開度が最大に達して以後、気孔の閉じはじめる時刻が上位2葉に比べて、下位葉ほど早くなる傾向のあることが認められた。無追肥区と追肥区の水稻の気孔開度の日変化を比較すると、葉身のチッ素濃度の各葉位の両区間の相違はほぼ等しいにもかかわらず、気孔開度の差は下位2葉で小さく、主として上位2葉にあらわれること、および気孔が閉じはじめて以後は上位葉・下位葉ともに差のないことがわかった。そこで、さらに穂ばらみ期・開花期・登熟中

Table 3. Weather condition on the day of stomatal measurement

Growth stage	Maximum tillering	Panicle formation		Booting	Flowering		Early ripening		Middle ripening
Date of stomatal measurement	July 18	August 4	August 5	August 15	August 26	August 27	August 31	September 3	September 11
Maximum temperature (°C)	29.8	34.1	32.3	33.4	27.1	29.0	34.6	28.8	28.7
Minimum humidity (%)	67	48	51	49	68	53	50	51	53
Evaporation (mm)									
8 a.m.—12 a.m.	1.86	1.93	1.71	1.97	0.57	1.64	1.37	0.57	0.60
12 a.m.—4 p.m.	2.71	1.71	2.93	2.66	1.02	2.17	2.16	1.29	1.50

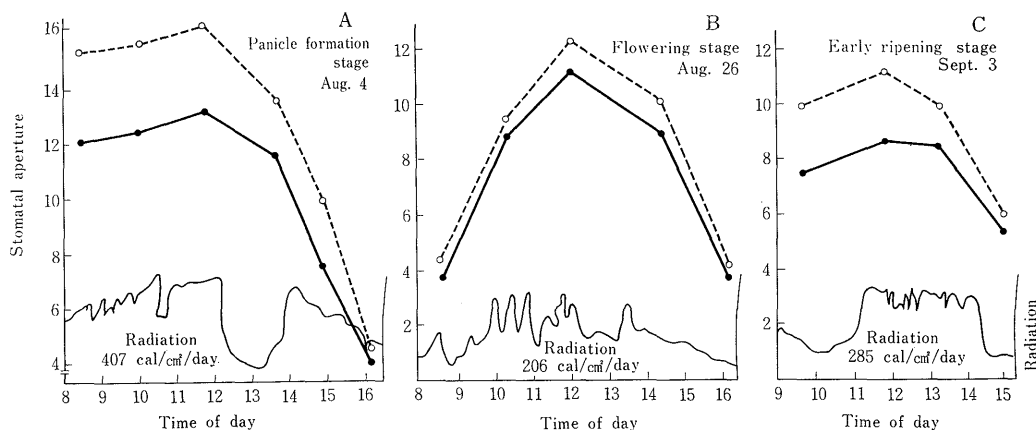


Fig. 2. Diurnal course of stomatal aperture where its difference was found during all the day depending on the nitrogen content of leaf blades in rice plants.

Symbols and stomatal aperture are represented by the same as those in Fig. 1.

期の水稲について、上位2葉と下位2葉に分けて比較してみると(第4図)、葉身のチッ素濃度の相違によ

る気孔開度の違いが主として午前中にみられる場合とほぼ1日中みられる場合のいずれも、気孔開度の相違は主として上位2葉にあることが認められた。また、その他の生育段階、あるいは測定日について検討を行なったところ、上位葉と下位葉それぞれのチッ素濃度の無追肥区と追肥区の差にとくに大きな違いはないが、両区の水稲の気孔開度の相違は、下位2葉に比較して上位2葉で大きい傾向があった。

4. 葉身のチッ素濃度と気孔開度の関係

無追肥区と追肥区の水稲葉身の気孔開度の日変化から、葉身のチッ素濃度の相違によって気孔開度が、とくに午前中に異なることが明らかとなったので、測定したすべての生育段階の各葉位の葉身のチッ素濃度と気孔開度の関係をチッ素濃度の相違が、最も顕著にあらわれると考えられる1日の気孔開度の最大値について検討してみた(第5図)。その結果、葉身のチッ素濃度と気孔開度の最大値の間には高い正の相関関係があり、葉身のチッ素濃度が高くなると1日の気孔開度の最大値が大きくなる傾向のあることがわかった。しかし、第5図をさらに詳細にみると、チッ素濃度がほぼ等しい葉身でも葉位によって気孔開度がかなり異なり、上位葉に比較して下位葉の開度の小さい傾向のあること、また生育段階によっても異なり、葉位が同じであっても、出穂期前に比べて出穂期後の水稲の気孔開度の小さい傾向のあることが認められた。そこで、この点について出穂期前と出穂期後の水稲の上位2葉の葉身のチッ素濃度と気孔開度の最大値の関係を

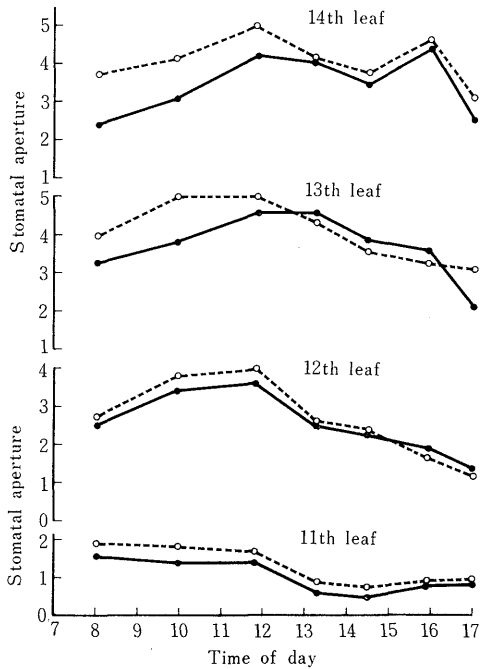


Fig. 3. Diurnal course of stomatal aperture of leaves on the different position of the stem at maximum tillering stage of rice plants. Symbols are represented by the same as those in Fig. 1.

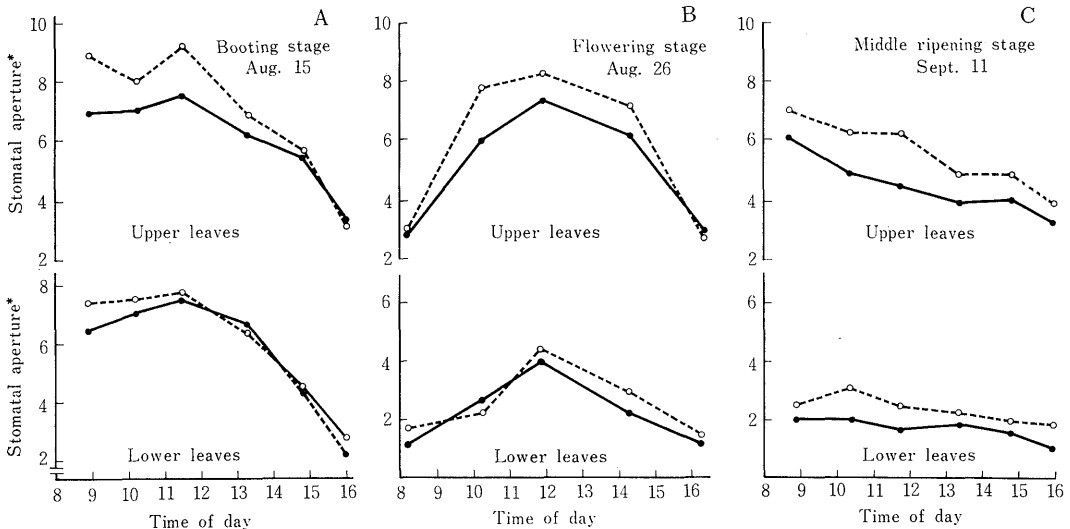


Fig. 4. Diurnal course of stomatal aperture of upper and lower leaves in rice plants. Symbols are represented by the same as those in Fig. 1. *: Total score number of two leaves.

比較したところ（第6図）、いずれの場合も両者の間に正の相関関係があったが、回帰直線の高さが異なり、葉身のチッ素濃度が等しい場合には、気孔開度の最大値は出穂期前に比較して出穂期後の水稻の方が小さいことが明らかとなった。

つぎに、晴天で気孔開度が最大に達して以後、気孔がかなり閉じ、しかもまた、光が気孔の開閉の制限要因となっていないと考えられる14時から15時の間の気孔開度について、葉身のチッ素濃度との関係を見た（第7図）。その結果、気孔開度の最大値の場合と同様、両者の間には正の相関関係があること、および葉身のチッ素濃度がほぼ等しい場合でも、上位葉に比べて下位葉の、また葉位が同じでも出穂期前に比べて、出穂期後の水稻の気孔開度が小さい傾向のあることが認められた。この場合、1日の気孔開度の最大値の場合と異なる点は、相関係数がやや小さいこと、および回帰直線の勾配が小さいことであり、このことから、気孔が閉じはじめて以後は、葉身のチッ素濃度が高くなった場合の気孔開度の大きくなる程度は、気孔開度の最大値の場合に比較して小さい傾向のあることが推察された。

考 察

等しい条件で生育した水稻の一部に硫酸を追肥し、追肥しなかった水稻と葉色が異なってきた数日後に葉身の気孔開度の日変化を測定することによって、葉身

のチッ素濃度と気孔開度の関係を追求した。その結果、従来の研究結果^{10,15,16})と同様、葉身のチッ素濃度が高いと、気孔開度が大きくなることを認めたが、一方、いくつかの新しい知見が得られた。以下、若干の考察を行なうことにしたい。

まず第1は、葉身のチッ素濃度の相違による気孔開度の差が主として午前中にあらわれ、晴天で蒸発量が多く気孔の閉じる程度の著しい日の午後にはこの差がほとんどなくなるという点についてである（第1図）。著者らは、水稻は湛水状態で充分水の供給されている条件下に生育していても、晴天の日の日中には蒸散と吸水によって保持される体内水分に不均衡を生じ、水ストレスによって、気孔が閉じることを明らかにした^{2,4})。このことと、上述した葉身のチッ素濃度による

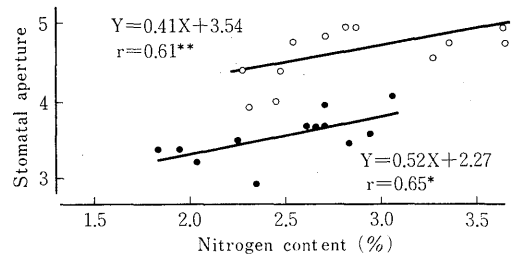


Fig. 6. Relationship between nitrogen content and the maximum stomatal aperture of upper two leaves of the day in rice plants before and after heading stage. Open circles represent leaves of rice plants before heading stage; closed circles represent those after heading stage.

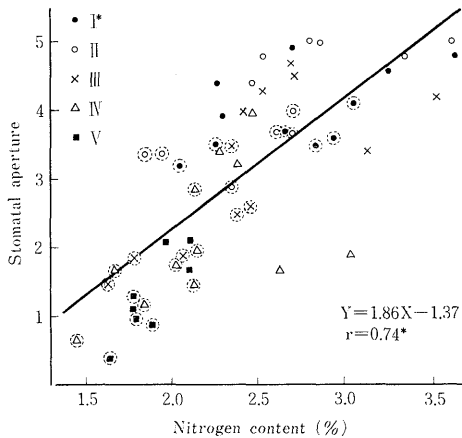


Fig. 5. Relationship between nitrogen content and the maximum stomatal aperture of the day in rice plants. Symbols enclosed with broken lines represent leaves of rice plants after heading stage. *: I indicates the first expanded leaf.

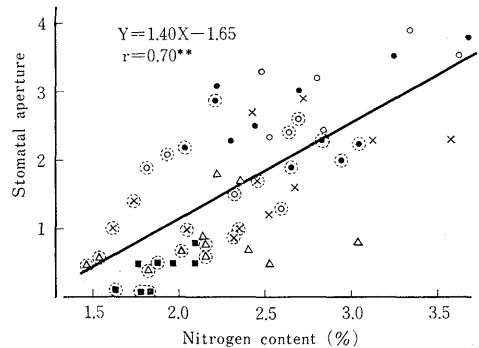


Fig. 7. Relationship between nitrogen content and stomatal aperture from 14 p.m. to 15 p.m. in rice plants. Symbols are represented by the same as those in Fig. 5.

気孔開度の差が、主として早朝から気孔開度の最大値を示す時刻まで認められることを考えると、葉身のチッ素濃度が高くなると気孔開度が大きくなるのは、体内水分の均衡の保れている状態においてであって、水ストレスによって気孔開度が小さくなる状態ではチッ素濃度の相違による気孔開度の差はあらわれないことが推定される。本実験において午後気孔が閉じはじめて以後も気孔開度に相違の認められる場合があったが(第2図)、この場合は1日の日射量が少いか、あるいは午後曇るなどによって蒸発量が少なく、午後気孔の閉じる程度も比較的ゆるやかであることから水ストレスの程度が小さかったと考えられる。また、1日の最大の気孔開度に比べて、水ストレスによって気孔が閉じはじめた14~15時の気孔開度の方が、チッ素濃度による差が小さいと推定される結果も得られた(第5図、第7図)。以上のことから、葉身のチッ素濃度の高い水稻の気孔開度が大きくなる程度は、その水稻の水ストレスの程度によって著しく異なることが推察される。なお、すでに指摘したように登熟中期のように葉身のチッ素濃度の著しく低い水稻(第1図F)、あるいはポットに生育したチッ素濃度の著しく異なる水稻⁹⁾では、晴天の日でもほぼ1日中気孔開度に相違が認められたことを付け加えておきたい。

第2に、水稻の気孔開度の差のあらわれ方について、本実験の結果と前報^{7,9)}の生育条件の相違による場合とを比較してみたい。すでに述べたように本実験の葉身のチッ素濃度の相違による気孔開度の差は主として午前中に認められた(第1図)。これに対して、前報の根群の一部を切除し、根からの吸水を抑制した水稻と根群を切除しない水稻⁷⁾；および光がよく当り蒸散の盛んとなるような環境である水稻個体群の南側の最周辺に生育し、根群のよく発達した水稻と個体群内に生育し、測定直前に最周辺の環境におかれた水稻⁹⁾；の気孔開度の差は、いずれも水ストレスの最も著しい午後に最も顕著にあらわれた。また、葉位別にみても、本実験の場合には無追肥区と追肥区的水稻の葉身のチッ素濃度の差が下位葉より上位葉で大きいということはなかったにもかかわらず(第2表)、気孔開度の差は下位葉に比較して上位葉に顕著に認められた。一方、前報^{7,9)}の場合には、その反対に下位葉で比較的大きい差のある傾向があり、この点でも両者は明らかに異なっていた。すなわち、前報で行なった推察⁷⁾と上述した考察(第1)を基にして考えると、根の発達あるいは吸水機能の相違によって気孔開度に差の生じるのは水ストレスの生じている午後で、その差

は上位葉に比べて下位葉で大きいものに対して、葉身のチッ素濃度の相違によって気孔開度に差の生じるのは水ストレスの少ない午前中で、その差は下位葉に比べて上位葉で著しく、気孔開度の差のあらわれ方は条件によって異なることが明らかとなった。なお、葉身のチッ素濃度の相違による気孔開度の差が、上位葉に比べて下位葉で小さいのは、日中上位葉に比べて下位葉の水ストレスの程度が大きい^{5,7)}ことと関係があると考えられる。

第3に、本実験においても認められたように、一般的にいえば、葉身のチッ素濃度は下位葉が上位葉に比較して、また出穂期後の水稻が出穂期前に比較して低くなること^{12,18)}から、本実験の結果を参考にして考えると、下位葉の気孔開度が上位葉に比べて⁹⁾、また出穂期後の水稻の気孔開度が出穂期前に比べて⁴⁾小さくなる要因として葉身のチッ素濃度の相違をあげることができる。しかしながら、すでに述べたように葉身のチッ素濃度と1日の最大の気孔開度、あるいは14時から15時の気孔開度との関係をみると(第5, 6, 7図)、ほぼ等しいチッ素濃度であっても下位葉は上位葉に比較して、また葉位が同じであっても、出穂期後の水稻は出穂期前の水稻に比較して、気孔開度の小さい傾向があった。このことから葉身のチッ素濃度以外にもこれらの気孔開度の違いをもたらす要因のあることが推察される。この要因は葉のエイジあるいは水稻個体のエイジをめぐる問題と関連していることが予想され、今後、さらに検討してゆきたいと考えている。なお、上位2葉の葉身のチッ素濃度と気孔開度の関係を出穂期前と出穂期後で比較した第6図に比べて、第5図・第7図の回帰直線の傾きが大きいのが、この相違は第5図・第7図の葉身のチッ素濃度と気孔開度の関係の中に、下位葉は上位葉に比べて、また出穂期前は出穂期後に比べて葉身のチッ素濃度が低くなり(第2表)、かつ葉身のチッ素濃度が等しくても気孔開度が、それぞれ小さくなるという関係を含んでいることによってもたらされたと推定される。

第4に、葉身のチッ素濃度が高くなると気孔開度が大きくなる要因について考えてみたい。気孔の開閉は光が充分ある場合には体内水分の変化によって最も強い影響をうけることから、チッ素の追肥によってチッ素濃度が高くなり水稻の根の生理的活性が高まり吸水機能が盛んになる¹³⁾ことが、気孔開度の大きくなった要因である可能性が考えられる。チッ素濃度の相違によって気孔開度に1日中差のみられた葉身のチッ素濃度の著しく低い水稻(第1図F・第2表)、あるいは

チッ素濃度の著しく異なる水稻⁹⁾の場合には、この可能性は充分考えられる。しかしながら、その他の場合には、気孔開度の差は体内水分の均衡の保れている早朝から開度が最大に達するまでの間に認められ、水ストレスが生ずる午後になると小さくなるか、またはまったく認められなくなった。このことから、チッ素濃度が高くなると気孔開度が大きくなる要因は、根の吸水機能と関連した生理的变化以外のところにあることも考えねばならない。気孔の開閉の機作については、従来から孔辺細胞における浸透ポテンシャルの変化、カリの吸収・排出、気孔間隙におけるCO₂濃度の高低、あるいはグリコール酸代謝との関連など種々の仮説^{14,21)}が提出されているが、現在のところ、いずれの説によっても、葉身のチッ素濃度によって気孔の開閉が著しい影響をうけることを直接説明することは困難のように思われる。ただ、チッ素代謝との関連でいえば、サイトカイニン・アブジン酸が気孔の開閉に著しい影響をおよぼすことが知られているので¹⁴⁾、これらホルモンを手懸りとして、葉身のチッ素代謝と気孔の開閉の関係を追求できるのではないかと考えられる。

最後に光合成の問題を考えてみたい。水稻葉身のチッ素濃度と光合成速度^{11,17,19)}、および気孔開度と光合成速度とが、それぞれ密接な関係にあることと、葉身のチッ素濃度が高くなると気孔開度が大きくなるという本実験で得られた結果と考え合わせると、葉身のチッ素濃度が高くなると光合成速度が大きくなることに気孔開度が関与している可能性が考えられる。従来の結果^{11,17,19)}によると、チッ素濃度が2.0%から4.0%に増加すると光合成速度が2倍以上になるとされているが、著者らの結果⁹⁾では気孔開度が等しい場合にはチッ素濃度が同様に2.0%から4.0%に増加しても光合成速度は1.5倍弱にしかならなかった。このことから、葉身のチッ素濃度が高くなると光合成の明反応・暗反応に関与する生理的活性物質の活性の高まることも無視できないが、一方、気孔開度の大きくなる影響もかなり大きいのではないかと推察される。この点については、さらに詳細に検討する所存である。

摘 要

最高分げつ期、幼穂形成期、穂ばらみ期、開花期、登熟前期・中期のそれぞれの生育段階まで等しい条件で生育した水稻の一部に硫酸を追肥し、追肥しなかった水稻と葉色が異なってきた数日後に葉身の気孔開度の日変化を測定することによって、各生育段階の水稻葉身のチッ素濃度と気孔開度との関係を検討した結果

は以下の通りである。

1. 登熟中期を除くと、晴天で日射量が多く蒸発量の多い日には、葉身のチッ素濃度の相違による気孔開度の差は、早朝から気孔開度が最大に達するまでの間に認められ、午後気孔が閉じはじめると、その差はほとんどなくなった。
2. 曇天で日射量が少ないか、あるいは午後曇って午後の蒸発量が少なく、気孔の閉じる程度のゆるやかな日には、気孔が閉じはじめて以後も、午前中に比較すればやや小さいが、葉身のチッ素濃度の相違による気孔開度の差が認められた。なお、葉身のチッ素濃度の著しく低い登熟中期の水稻では、1日中同じ程度の気孔開度の差がみられた。
3. 葉位別にみると、葉身のチッ素濃度の相違による気孔開度の差は、測定したすべての場合、下位葉に比較して上位葉で顕著であった。
4. 各生育段階の各葉位の葉身のチッ素濃度と、気孔開度の間には高い正の相関関係があったが、詳細に検討すると、葉身のチッ素濃度が等しくても、下位葉は上位葉に比較して、また最上位展開葉から数えた葉位が同じでも、出穂期後の水稻は出穂期前の水稻に比較して、気孔開度の小さい傾向が認められた。
5. 以上の結果から、葉身のチッ素濃度が著しく低い場合、あるいはチッ素濃度の差の大きい場合⁹⁾を除くと、葉身のチッ素濃度の相違による気孔開度の差は体内水分の均衡の保れている午前中に主として認められ、水ストレスが生ずるとその差は小さくなり、さらに、水ストレスが著しくなるとほとんどなくなることが推察された。また、葉身のチッ素濃度が高くなると光合成速度が大きくなること^{11,17,19)}と、気孔開度と光合成速度の間に高い正の相関関係があること⁹⁾および本実験の結果から、葉身のチッ素濃度が高いと光合成速度が大きくなることに気孔開度の関与している可能性が推定された。

引用文献

1. COOPER, M. J. and J. DIGBY 1972. Effects of plant hormones on the stomata of barley: a study of the interaction between abscisic acid and kinetin. *Planta* (Berl.) **105**: 43—49.
2. 平沢 正・石原 邦 1978. 水稻の体内水分と環境条件との関係. 第1報 葉身の水ポテンシャル・葉面積当り含水量・水欠差について. 日作紀 **47**: 655—663.
3. 石原 邦・西原武彦・小倉忠治 1971. 水稻葉に

- おける気孔の開閉と環境条件との関係. 第1報
気孔開度の測定法について. 日作紀 **40**: 491—
496.
4. ———・石田康幸・小倉忠治 1971. ———
———. 第2報
気孔開度の日変化について. 日作紀 **40**: 497—
504.
5. ———・———. 1971. ———
———. 第3報
異なった葉位の葉身における気孔開度およびその
日変化の相違について. 日作紀 **40**: 505—512.
6. ———・佐合隆一・小倉忠治・牛島忠広・田崎
忠良 1972. ———
———. 第4報 気孔開度と光合成速度との
関係. 日作紀 **41**: 93—101.
7. ———・———. 1978. ———
———. 第5報
根群の一部を切除した場合の気孔開度の日変化.
日作紀 **47**: 499—505.
8. ———・———. 1978. ———
———. 第6報
水田の最周辺と内部に生育した水稻の気孔開度の
日変化の比較. 日作紀 **47**: 515—528.
9. ———・平沢 正・飯田 修・木村昌久・小倉
忠治 1978. 水稻の蒸散速度・気孔開度・気孔抵抗
・水ポテンシャルの日変化について—チッ素追肥
と土壤還元処理した場合—. 日作紀 **47** (別1):
241—242.
10. LUDLOW, M. M. and T. T. NG 1976. Effect
of water deficit on carbon dioxide exchange
and leaf elongation rate of *Panicum maximum*
var. *trichoglume*. Aust. J. Plant Physiol. **3**:
401—413.
11. 村田吉男 1961. 水稻の光合成とその栽培学的意
義に関する研究. 農技研報告 **D9**: 1—169.
12. MURAYAMA, N. 1957. Studies on nitrogen
metabolism of the rice plant in relationship
to its growth. Soil and plant Food **2**: 134—
141.
13. 三井進午・熊沢喜久雄 1957. 作物の養分吸収に
関する動的的研究. 第15報 水稻の栄養状態変化が
養分吸収に及ぼす影響. 土肥誌 **28**: 265—268.
14. RASCHKE, K. 1975. Stomatal action. Ann.
Rev. Plant Physiol. **26**: 309—340.
15. RYLE, G. J. A. and J. D. HESKETH 1969.
Carbon dioxide uptake in nitrogen-deficient
plants. Crop Sci. **9**: 451—454.
16. SHIMSHI, D. 1970. The effect of nitrogen
supply on transpiration and stomatal be-
haviour of beans (*Phaseolus vulgaris* L.). New
Phytol. **69**: 405—412.
17. TAKEDA, T. 1961. Studies on the photo-
synthesis and production of dry matter in
the community of rice plants. Jap. Jour.
Bot. **17**: 403—437.
18. 田中 明 1956. 葉位別に見た水稻葉の生理機能
の特性およびその意義に関する研究. 第2報 各
葉位の葉の窒素代謝と生理機能との関係. 土肥誌
26: 413—418.
19. 津野幸人・稲葉伸由・清水 強 1959. 主要作物
の収量予測に関する研究. V. 水稻群落の乾物生
産と体内窒素並びに日射量との関係. 日作紀 **28**:
188—190.
20. 山崎耕宇 1963. 水稻葉の形態形成に関する研究.
I. 葉の発育過程に関する一般的観察. 日作紀 **31**:
371—378.
21. ZELICH, I. 1969. Stomatal control. Ann.
Rev. Plant Physiol. **20**: 329—350.

The Relationship between Environmental Factors and Behaviour of Stomata in the Rice Plants

VII. The relation between nitrogen content in leaf blades and stomatal aperture

Kuni ISHIHARA, Hiroaki EBARA, Tadashi HIRASAWA and
Tadaharu OGURA

*(Faculty of Agriculture, Tokyo University of Agriculture
and Technology, Fuchu, Tokyo 183)*

Summary

The present investigation was undertaken to clarify the relationship between nitrogen content in leaf blades and stomatal aperture at different growth stages, by using rice plants with different nitrogen content. There were two plots prepared. One was a control, the other was a plot with additional nitrogen applied to soil several days before stomatal measurement (Table 1). The results obtained are as follows.

For the plants, received additional application of ammonium sulfate, there was higher content of nitrogen in leaf blades regardless of leaf position on the stem and of growth stage (Table 2). On fine days the stomatal aperture was larger in higher nitrogen plot compared with that of the control especially from the morning until the aperture reached to the maximum of the day. After the stomata started to close in the afternoon the difference of stomatal aperture became very small or negligible due to more considerable extent of stomatal closure in higher nitrogen plot (Fig. 1). On the contrary, on cloudy days accompanied with lesser evaporation, the difference of the stomatal aperture between the two plots could be found from the morning to the evening even though it became smaller in the afternoon compared with that in the morning (Fig. 2). In addition, the larger difference of the aperture between two plots was found in upper leaves compared with lower leaves at all growth stages independent of weather condition (Fig. 3 and 4). A high positive correlation between nitrogen content and stomatal aperture was clarified in leaves on the different position of the stem at different growth stages (Fig. 5 and 7). In Fig. 5 and 7, examined in detail, it was found out that the stomatal aperture of lower leaves was smaller compared with that of upper leaves in the almost same nitrogen content and that the stomatal aperture of rice plants after heading stage was also smaller even in the same leaf position compared with that before heading stage (Fig. 6).

It is assumed from these results that the difference of stomatal aperture between rice plants with higher and lower nitrogen content appears only in the case with sufficient water content of leaf blades, but that it cannot be found in leaves under water stress. Furthermore, it is also suggested that the increase of stomatal aperture owing to higher nitrogen content has much bearing on the increase of photosynthetic rate in leaf blades, considering high positive correlation between stomatal aperture and photosynthetic rate in rice plants.