農業気象 (*J. Agric. Meteorol.*) 52 (2): 141–148, 1996

トウモロコシ葉の気孔コンダクタンスの変動 に関する向軸面と背軸面の比較

于 貴瑞*・中山敬一*・松村秀幸**

(*千葉大学園芸学部
**電力中央研究所)

Comparison on Variability of Stomatal Conductance
between Adaxial and Abaxial Surfaces of Maize Leaf

Gui-Rui YU*, Keiichi NAKAYAMA* and Hideyuki MATSUMURA**

(*Faculty of Horticulture, Chiba University, 648 Matsudo, Matsudo-city,
Chiba, 271 Japan
**Biology Department, Central Research Institute of Electric Power Industry,
1646 Abiko, Abiko-city, Chiba, 270-11 Japan)

Abstract

We compared the variability of stomatal conductance between adaxial and abaxial surfaces of maize leaf in different environmental conditions, and addressed stomatal response to environmental factors, such as soil moisture.

The stomatal conductance (G) for each of adaxial (g_{std}) and abaxial (g_{stb}) surfaces and both surfaces combined (G_{st}) of a leaf varied significantly during the measurement. Diurnal changes of g_{std} , g_{stb} and G_{st} were similar showing either unimodal, bimodal, or fluctuating patterns which depended on the environmental regimes of the measurement days. The g_{stb} was larger than g_{std} , ratio (α) of g_{stb} to g_{std} was not constant, the α varied with change in the environmental conditions during the measurement. Meanwhile, the stomatal conductance ($g_{std}(Z_S)$, $g_{stb}(Z_S)$, $G_{st}(Z_S)$) in different leaf positions (Z_S , distance from the top of stem) on the stem decreased from upper leaf to lower leaf with quadratic functions, but the ratio of stomatal conductance on the two surfaces (α) in different leaf positions on the stem showed no specific pattern of changes.

Effect of soil water content (θ_S , on mass basis) on the stomatal conductance (G) was expressed as $G = G_{Max}(1 - \theta_{S0}/\theta_S)$, where G represented either g_{std} , g_{stb} , or G_{st} ; G_{Max} was the maximum of G ; θ_{S0} was the soil water content when $G=0$. The relationships between the daytime average of the ratio α and the average photosynthetic photon flux density, saturation deficit and air temperature were expressed by quadratic functions, but the relationship between the average α and the mean of soil water content on mass basis was linear.

Key words: Abaxial surface, Adaxial surface, Maize, Stomatal conductance.

キーワード: 気孔コンダクタンス, 向軸面, 背軸面, トウモロコシ.

1. はじめに

気孔コンダクタンス(或はその逆数である気孔抵抗)は植物の光合成, 蒸散速度, 耐旱性, 灌漑時期の判断の生理的指標として使用されている (Brady *et al.*, 1975;

1995年9月5日 受付, 1996年3月4日 受理

Sivakumar and Shaw, 1978; Fischer and Turner, 1978; Sojka *et al.*, 1979; Turner, 1981) ので, その変動性が明確にできれば, 農業生産に重要な役割を果たしうることが期待できる。一方, 気孔抵抗はSPAC内の一連の抵抗の中で最も重要な成分である(于ら, 1994) が, 植物の葉の両軸面に分布している気孔の大きさと密

度は異なるため、両軸面の気孔抵抗（或はコンダクタンス）の割合やそれと環境条件との関係、または葉位間の垂直分布などは群落の光合成と蒸散モデルを構築する際に重大な課題となる。

近年、いろいろな植物を対象として、葉の両軸面の気孔コンダクタンスの変動性が研究されている。例えば、Jana and Jarmila (1980)は既往の研究結果を議論し、高(1982)は多種の野菜、Inoue *et al.* (1984)はイネ、王・楊はコムギ(1989a,b), Ackerson(1980), Petersen *et al.* (1991)はワタを対象とした研究を行っている。トウモロコシに関する研究についても、Sanchez-Diaz and Kramer(1971), Turner and Begg (1973), Ackerson and Krieg (1977), Raschke *et al.* (1978)などが環境要因に対する両軸面の気孔の反応を研究している。また、Dwyer and Stewart (1986)はキャノピーの光合成モデルを構築する際に、気孔コンダクタンスに及ぼす葉齢と葉位の影響を検討した。Rochette *et al.* (1991)はキャノピーコンダクタンスを推定するため、群落の上中下部位における葉の気孔コンダクタンスの日変化と季節変化を検討した。しかし、関連する情報は十分とはいえない。

さらに、Lu(1988)はコムギの両軸面の気孔抵抗の比と土壌水分との関係を検討したが、トウモロコシの両軸面の気孔コンダクタンスの比及びそれと環境要因との関係に関連する研究は殆どなされていない。

本研究では異なる環境条件である3年間のデータに基

づいて、両軸面における気孔コンダクタンス及びその比の日変化、期間変動また葉位間の変動特性を検討すると同時に、土壌水分などの環境要因に対する応答特性を明らかにしたので報告する。

2. 実験方法

2.1 圃場実験

研究は1992～1994年の夏に千葉大学園芸学部実験圃場のトウモロコシ(*Zea mays* L., 品種：ハニーバンタム)畑で行った。畑の面積は20 m×20 mであり、土壌は火山灰土である。栽植密度は320～360本 a⁻¹, 畦間は60～80 cm, 株間は40 cmであった。施肥と病虫害制御は慣例に準じた。生育期間は大体6月上旬から8月末までであった。

3年間に渡って、15日間の観測が行われたが、データ欠測の日を除いて、12日間のデータを用いて解析した。それらの日の環境条件をTable 1に示した。3年間の気象条件は異なり、1992年は平年並、1993年は多雨冷夏、1994年は高温早魃であった。観測日の土壌水分と一日の天気の状態により、土壌が湿っている快晴日(A)と晴天日(B), 土壌が乾いている快晴日(C)と晴天日(D)の環境型に分類した(Table 1)。土壌が湿っている日というのは、土壌の水ポテンシャルが-0.03 MPa以上で、土壌が乾いている日は、-0.1 MPa以下に相当する。快晴日は一日中快晴であり、晴天日は晴れ時々曇りという天気状態である。

Table 1 Solar radiation (S) and net radiation (R_n), and air temperature (T_{A2}), wind speed (u) and saturation deficit (D_e) at 2 m height above soil surface, and water potential (Ψ_A , Ψ_L , Ψ_S) of air, leaf and soil, and average of soil water content on mass basis (θ_S) in 0–40 cm depths in soil profile. The values were averaged or cumulated in the daytime.

	Factors									Types of Env.
	S (MJm ⁻²)	R_n (MJm ⁻²)	T_{A2} (°C)	D_e (hPa)	Ψ_A (-MPa)	Ψ_L (-KPa)	Ψ_S (-KPa)	θ_S (%)	u (ms ⁻¹)	
1992										
6/25	21.04	14.99	20.4	16.4	18.12	811	4	59.26	1.2	A
7/20	22.38	15.37	29.6	26.9	80.60	700	13	58.63	1.4	A
7/30	18.75	12.34	26.5	22.0	51.38	890	78	54.13	1.4	A
8/02	20.25	12.49	30.3	20.6	52.09	862	>100	51.79	1.3	C
1993										
7/08	11.65	7.90	21.0	13.9	62.30	445	6	59.12	1.3	B
7/16	13.60	9.55	22.8	14.3	49.96	374	9	58.91	1.0	A
7/28	21.02	14.47	28.1	19.1	48.76	540	8	58.98	1.3	A
8/12	23.37	15.28	28.4	24.6	79.59	510	6	59.12	1.5	B
8/24	20.05	12.92	29.7	21.0	51.40	913	13	58.63	0.3	A
1994										
7/22	18.02	14.66	29.2	25.0	72.19	742	>100	50.53	2.2	C
7/25	23.27	18.95	30.1	28.0	74.86	844	>100	47.86	2.7	D
8/03	20.39	17.09	33.8	38.5	99.44	1147	>100	40.92	—	C

Where A, B present cloudless and fair weather when soil is wet, and C, D present cloudless and fair weather when soil is dry.

2.2 気孔コンダクタンスの測定

気孔コンダクタンスの日変化の測定は畑の自然状態でポロメータ(LI-6100, Li-Cor)を用いて、5時30分から18時30分まで、1時間毎に、指定した2株の上(2, 3番目), 中(5, 6番目), 下(8, 9番目)位葉の葉身中部の両軸面で行った。葉位間における気孔コンダクタンスの垂直分布の観測は1992年8月15日、1993年7月29日と8月20日に2時間毎に全ての葉の両軸面で行った。向軸面の気孔コンダクタンスを測定する時、葉の自然状態が変わらないように、ポロメータのセンサーヘッドを上向きにセットした。また、測定の順序は、まず1株目の上から各葉の背軸面での測定を終え、次に向軸面の測定を上から行い、さらに第2株目を同様に測定するというようにした。解析には2株の平均値として使用した。

気孔コンダクタンスは次式により計算した。

$$G_{st} = 1/R_{st} = g_{std} + g_{stb} \\ = 1/r_{std} + 1/r_{stb} \quad (1)$$

ここで、 r_{std} 、 r_{stb} は向軸面と背軸面の気孔抵抗($s\text{ cm}^{-1}$)、 g_{std} 、 g_{stb} は向軸面と背軸面の気孔コンダクタンス(cm s^{-1})、 R_{st} 、 G_{st} は両面に対する気孔の総抵抗($s\text{ cm}^{-1}$)とコンダクタンス(cm s^{-1})である。

2.3 環境要因の観測

葉温と群落内の気温、飽差、光合成有効光量子束密度は気孔抵抗を測定する際に同時にポロメータに付属している温度、湿度と光量子センサで測定した。上、中、下葉位における葉の背軸面と向軸面で測定した葉温、気温、

飽差、下向きの光合成有効光量子束密度の平均値を群落内の平均的な葉温(T_L , $^{\circ}\text{C}$)、気温(T_A , $^{\circ}\text{C}$)と飽差(D_e , hPa)、光合成有効光量子束密度(Q_p , $\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$)とした。また、地上2m高さに設置した熱電対通風乾湿計、日射計(MR-21, EKO)、純放射計(MF-40, EKO)、光電風速計(AF-750, 牧野応用)で、大気中の温度(T_{A2} , $^{\circ}\text{C}$)、日射(S , kW m^{-2})、純放射(R_n , kW m^{-2})、風速(u , m s^{-1})を測定した。データは1分毎にサーモダック(E, ETO)で記録した。また、土壌水分は深さ40cmまで10cm毎にテンシオメーター(DIK-3100, 大起理化)を埋設して観測した。1994年は干ばつ年でテンシオメーターが使用できなかったため、土壌サンプルを取り、乾燥法で含水比を測定した。

2.4 ポット実験

1993と1994年にポット実験を行った。実験は1/2000aのポットを用い、トウモロコシを1本ずつ育てた。観測前の1週間から電子秤による重量測定に従って土壌水分をコントロールした。気孔抵抗は上から3, 5, 7番目の葉で畑の測定と同じように1時間毎に測定した。同時に葉温と気温、飽差、光合成有効光量子束密度もポロメータに付属しているセンサで測定した。土壌含水比はポットの重さとポットに入れた乾土重から1時間毎に求めた。

3. 結果及び考察

3.1 日変化

気孔コンダクタンスの日変化を見ると、Fig.1に示すように、 g_{std} 、 g_{stb} と G_{st} の変化パターンはほぼ同じで

Fig. 1. Diurnal variations of the stomatal conductances for adaxial (g_{std}), abaxial (g_{stb}) surfaces and both sides (G_{st}) of a leaf, and ratio of conductance of two surfaces ($\alpha = g_{stb}/g_{std}$) in the types (A, B, C, D) of different environmental conditions. Types A, B present cloudless and fair weather when soil is wet, and types C, D present cloudless and fair weather when soil is dry.

あり、環境条件によって異なる日変化型となり、おおそ単山型、双山型と不安定型という3種類にまとめられることがわかった。単山型とは、 g_{std} 、 g_{stb} 及び G_{st} が日出頃から正午まで緩やかに増加し、一般に正午前後に最大値となり、それ以降徐々に減少し、日没後に最小値になる型である。このような日変化は土壤が湿っている快晴日 (Fig. 1, type-A) に現われる。双山型は、上記の日変化と似ているが、正午頃に1つの谷が示され、土壤が乾いている快晴日 (Fig. 1, type-C) に現われる。不安定型は、土壤水分の状態と関係せず、不安定な天気条件によって、日変化は決まった傾向をとらない (Fig. 1, type-B, D)。単山型の日変化は土壤が十分に湿った状態において、気孔コンダクタンスが気象条件にしか依存していない型であり、双山型は、水不足状態において、水ストレスを受けた植物が正午頃に気孔を閉鎖することにより、いわゆる昼寝現象が生じたものと考えられる。

異なる土壤水分条件下の気孔コンダクタンスの値を比べて見ると、土壤が乾いている条件下の g_{std} 、 g_{stb} 及び G_{st} は土壤が湿っているものよりかなり小さかった。日中においては、 g_{std} より g_{stb} の方が大きく、両者の比($\alpha = g_{stb}/g_{std}$)は大体1から4までの範囲で変化する。また、この比は土壤が乾くと大きくなり、変動も大きくなる傾向を示すが、日変化の型は特定できなかった。

3.2 期間的変動

3年間で測定した気孔コンダクタンスの日中の平均値(G_{Ave} , cm s^{-1})、最大値(G_{Max} , cm s^{-1})及び標準偏差(G_{Sd} , cm s^{-1})をFig. 2に示した。 G_{Ave} 、 G_{Max} と G_{Sd} (記号 G は g_{std} 、 g_{stb} 又は G_{st} を意味する)の期間的な変化は同じ傾向となり、測定日の気象条件と土壤の水分状態 (Table 1) によって、それぞれの値が大きく異なることが明らかになった。3年間の G_{Ave} を比べて見ると、湿潤である1993年の値は、平年である1992年の2.4倍、旱魃である1994年の4.5倍となった。

Fig. 2に示す通り、両軸面における日中の平均的な気孔コンダクタンスは観測期間では測定日によって異なるが、1993年7月16日を除いて、いずれの日も、 g_{std} より g_{stb} の方が大きく、両者の比(α)には、期間的な変動性が顕著に見られ、1992、1993と1994年の平均値は1.56、1.31と2.36であり、3年間の平均値は1.66であった。

3.3 葉位間の垂直分布

十分に発達した群落 (葉面積指数は約2.0、草高は約170 cm) に対して、葉位間における気孔コンダクタンスの測定値は葉の表裏及び測定時刻によって異なった。8時から16時までの平均的な気孔コンダクタンス (G_{Ave} (Z_s))は上位葉から下位葉に向かって次第に小さくなる

Fig. 2. Variations of the stomatal conductances for adaxial (g_{std}), abaxial (g_{stb}) surfaces and both sides (G_{st}) of a leaf, and ratio of conductance of two surfaces ($\alpha = g_{stb}/g_{std}$) in the growth period. Where G_{Ave} is the arithmetic mean, G_{Max} the maximum and G_{Sd} the standard deviation in the daytime.

傾向となり、その標準偏差(G_{Sd} (Z_s))も同じ傾向となった (Fig. 3)。このような垂直分布特性は Rochette *et al.* (1991)の測定結果及び Inoue *et al.* (1984)のイネに対する研究結果と一致し、下層での低い日射強度や葉の老若に関係するであろう。

異なる葉位の葉における向軸面 (g_{std} (Z_s)), 背軸面 (g_{stb} (Z_s))と両軸面に対する総気孔コンダクタンス (G_{st} (Z_s))の垂直分布モデルについての回帰分析の結果は、いずれも2次関数で示された (Fig. 3と Table 2)。

$$G(Z_s) = a_z + b_{z1}Z_s + b_{z2}Z_s^2 \quad (2)$$

$G(Z_s)$ は $g_{std}(Z_s)$ 、 $g_{stb}(Z_s)$ 或は $G_{st}(Z_s)$ (cm s^{-1})であり、 Z_s は上からの葉位順、 a_z 、 b_{z1} 、 b_{z2} は経験係数である。16時の向軸面を除いて、全ての回帰式に対する有意性は0.01レベル以上であった (Table 2)。10～14時の気孔コンダクタンスの値は大きく、垂直分布の型も明瞭であるのに対し、8、16時の値は小さく、葉位間の差異も小さかった。式(2)と Table 1により計算し

た最大気孔コンダクタンスが表れる葉位は8, 16 時では第1葉位で, 10, 12 と14 時では第3~4 葉位であった。

また, 滝口 (1950) の測定によると, トウモロコシの向軸面の気孔密度が小さく, 背軸面と向軸面の比は1.40 前後であり, 葉位による差異が見られない。ここでの異なる葉位における両軸面の気孔コンダクタンスの比 (α

(Z_s)) は, 日中の平均値は1.75 であったが, 測定時刻により変動し, 葉位間の垂直分布の型は特定できなかった。

3.4 ウォーターストレスの影響

Fig.4 は異なる土壌水分にしたポットに植えたトウモロコシ葉の気孔コンダクタンス (g_{std} , g_{stb} , G_{st}) と両軸面の比 (α) の日変化の一例 (1993 年 9 月 16 日) を示して

いる。両軸面の気孔コンダクタンスの日変化は9 時から11 時までの間で高い値となり, 畑の日変化の特徴 (Fig.1) とは異なった。これはポット内の水分容量が圃場のものより少ないので, 蒸発散による水分損失に伴って, 十分灌水しても正午頃から多少の水ストレスを受け始めたことによるものと思う。また, 土壌水分の少ない区ほど, 気孔コンダクタンスの値は小さくなり, 高い値が現われる時刻が早くなりその継続時間も短くなった。このことは蒸発散による水分損失に伴う水ストレスが日中には徐々に増大し, 土壌水分の少ない区ほど水ストレスを受ける時刻も早くなり, 水ストレスも強くなることを意味する。

また, α の日変化は畑の観測と類似しているが, 日中の α の平均値は土壌の含水比が高くなるほど, 高くなる傾向が見られ, 畑のものと逆になった (Fig.6 を参照)。

さらに, 異なる土壌水分にしたポットにおいて, g_{std} , g_{stb} , G_{st} の日中における平均値とポット内の土壌含水比 (θ_s , %) の日中平均値との関係は Fig.5 のように示されその回帰式は式 (3) となった。

$$G = (b\theta_s - a) / \theta_s = b - a(1/\theta_s) \quad (3)$$

ここで, G は g_{stb} , g_{std} 又は G_{st} を意味する。

Fig. 3. Vertical distribution in different leaves position on the stem (Z_s) of the arithmetic mean ($G_{Ave}(Z_s)$), the standard deviation ($G_{std}(Z_s)$) of stomatal conductances for adaxial ($g_{std}(Z_s)$), abaxial ($g_{stb}(Z_s)$) surfaces and both sides ($G_{st}(Z_s)$) of a leaf and the average of ratio of conductance of two surfaces ($\alpha(Z_s) = g_{stb}(Z_s)/g_{std}(Z_s)$) in the daytime. Where $g_{std}(Z_s)'$, $g_{stb}(Z_s)'$ and $G_{st}(Z_s)'$ are calculated values of $g_{std}(Z_s)$, $g_{stb}(Z_s)$ and $G_{st}(Z_s)$ by empirical equation ($G(Z_s) = a_z + b_{z1}Z_s + b_{z2}Z_s^2$).

Table 2 Parameters of empirical equation ($G(Z_s) = a_z + b_{z1}Z_s + b_{z2}Z_s^2$) to the relationship between stomatal conductance in different leaf positions on the stem ($g_{std}(Z_s)$, $g_{stb}(Z_s)$ and $G_{st}(Z_s)$) and position of leaves (Z_s).

Time (h)		8	10	12	14	16	Mean
Adaxial surface ($g_{std}(Z_s)$)	a_z	0.639	0.654	0.905	1.146	0.321	0.691
	b_{z1}	-0.060	0.174	0.199	0.022	-0.021	-0.010
	b_{z2}	-0.002	-0.020	-0.022	-0.008	0.001	-0.002
	r^2	0.652	0.773	0.811	0.712	0.488	0.841
Abaxial surface ($g_{stb}(Z_s)$)	a_z	1.179	1.249	1.643	1.647	0.721	1.214
	b_{z1}	-0.011	0.149	-0.019	0.091	-0.052	0.019
	b_{z2}	-0.007	-0.022	-0.009	-0.016	0.002	-0.009
	r^2	0.820	0.894	0.806	0.779	0.792	0.915
Both sides ($G_{st}(Z_s)$)	a_z	1.818	1.903	2.547	2.792	1.042	1.904
	b_{z1}	-0.072	0.323	0.180	0.114	-0.073	0.008
	b_{z2}	-0.005	-0.042	-0.031	-0.023	0.003	-0.011
	r^2	0.844	0.898	0.861	0.813	0.815	0.908

Where r^2 is coefficient of determination and r^2 ($n=9$, $p=0.05$)=0.444, r^2 ($n=9$, $p=0.01$)=0.637

Fig. 4. Diurnal variations of the stomatal conductances for adaxial (g_{std}), abaxial (g_{stb}) surfaces and both sides (G_{st}) of a leaf, and the ratio of conductance of two surfaces ($\alpha = g_{stb}/g_{std}$) of maize in pot of different soil water conditions. Where θ_s is the mean of soil water contents on mass basis in the daytime.

Fig. 5. Relationship between stomatal conductances for adaxial (g_{std}), abaxial (g_{stb}) surfaces and both sides (G_{st}) of a leaf and soil water content on mass basis (θ_s). Where the data are arithmetic mean in the daytime.

Table 3 Parameters of empirical equation ($G = b - a(1/\theta_s) = G_{Max}(1 - \theta_{S0}/\theta_s)$) to relationship between stomatal conductance (G) and soil water content on mass basis (θ_s).

Parameters	b	a	a/b	r^2	$S(G)$
	G_{Max} (cm s^{-1})	G_{Max}/θ_{S0} ($\text{cm s}^{-1} \%^{-1}$)	θ_{S0} (%)		
Adaxial surface (g_{std})	0.720	17.09	23.74	0.742	0.106
Abaxial surface (g_{stb})	1.306	33.89	25.95	0.592	0.149
Both sides (G_{st})	2.025	50.98	25.18	0.742	0.225

Where r^2 is coefficient of determination, and $r^2 (n=12, p=0.05)=0.332$, $r^2 (n=12, p=0.01)=0.501$, $S(G)$ is the standard error of the estimates. G represent the g_{std} , g_{stb} , or G_{st} . G_{Max} is the maximum of G , θ_{S0} is the soil water content when $G=0$.

a と b は実験係数である (Table 3)。式 (3) の b は g_{stb} , g_{std} 又は G_{st} の最大値 (G_{Max}) と定義され, G が 0 となる時の土壌含水比を θ_{S0} とすると, $\theta_{S0} = a/b$, $a = G_{Max} \theta_{S0}$ となるので, 式 (3) は次式に変形できる。

$$G = G_{Max} (1 - \theta_{S0}/\theta_s) \quad (4)$$

これにより計算した g_{stb} , g_{std} 又は G_{st} の G_{Max} と θ_{S0} を Table 3 に示した。両軸面とも同じ関数で示されるが, それぞれのパラメータの値が異なるので, 土壌含水比が高くなるほど, 両軸面の気孔コンダクタンスの差が大きく, α も大きくなる傾向が見られた。

3.5 両軸面の差異をもたらす原因

両軸面の気孔コンダクタンスの日変化, 期間変動, 葉位間の垂直分布及び土壌水分に対する応答特性の傾向としては, 大体同じであるが, どの場合でも, 向軸面の気孔コンダクタンスより背軸面の方が大きかった。また, 両軸面の比 (α) は定数とはならず, 日変化や期間変動が見られた (Fig. 1 と Fig. 2)。このことは片面の測定値から, キヤノピーの気孔コンダクタンスを推定する時, 簡単に気孔が両軸面にあるとの理由で, 2 倍或いはある

定数を掛けて求めることはできないことを意味する。

両軸面の気孔コンダクタンスに差異をもたらす原因としては, 両軸面における気孔密度とサイズや受けた環境条件や環境要因に対する気孔の応答特性などの差異が挙げられる。トウモロコシ葉の気孔密度は約 10000 個 cm^{-2} で, 背軸面と向軸面の比は大体 1.29 ~ 1.41 ぐらいである (滝口, 1950; Jana and Jarmila, 1980)。なお, 向軸面の気

孔分布頻度は約 98 mm^{-2} ，気孔の長さは $38 \mu\text{m}$ ，幅は $19 \mu\text{m}$ ，気孔間隙は $12 \mu\text{m}$ であり，これに対して背軸面はそれぞれ 108 mm^{-2} ， $43 \mu\text{m}$ ， $24 \mu\text{m}$ ， $16 \mu\text{m}$ であるという報告 (Fitter and Hay, 1981) がある。これによると，背軸面と向軸面の気孔分布頻度の比は約 1.10，長さの比は 1.13，幅の比は 1.26，気孔間隙の比は 1.33 となる。これは両軸面の気孔コンダクタンスに差異をもたらす主な原因となることを示唆している。しかしながら，完全に展開した葉においては，両軸面の気孔密度とサイズは既に決まっている (Jana and Jarmila, 1980) ので，仮に気孔コンダクタンスが気孔密度とサイズにしか影響されないとすれば， α は定数となるはずであるが，本実験の結果はそうではなかった。

また，両軸面で受けた環境条件の

差異については，光合成有効量子束密度の差しか見られなく，その関係が $Q_{pb} = \beta Q_{pd}$ という式で示される。 Q_{pb} ， Q_{pd} は背軸面と向軸面に受けた光合成有効量子束密度 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)， β は実験係数である (1992 年は 0.069，1993 年は 0.039，1994 年は 0.042 であった)。しかし， α と Q_{pb}/Q_{pd} との関係を見出すことはできなかった。

さらに，圃場とポット実験の日中平均の α を量子束密度 (Q_p)，気温 (T_A)，飽差 (D_e) と土壌含水比 (θ_s) と関連付けて回帰解析を試みた。その結果 (Fig. 6 と Table 4)， α と Q_p ， T_A ， D_e との関係は 2 次関数となり， θ_s との関係は直線関係となった。 α と T_A ， D_e との回帰式の決定係数は 0.05 のレベルで有意性があり， θ_s との回帰式の決定係数は最も大きく 0.01 のレベルの有意水準を超えた。

以上より，環境要因に対する両軸面の気孔の応答特性 (主として開閉度) の差異は両軸面の気孔コンダクタンスの差異と α 変動の要因の一つとして働くことが考えられ， α に対する最も強い影響要因は土壌水分であることが分かった (Table 4)。ところが， α と Q_p ， T_A ， D_e との関係は圃場とポット実験とも一致しているが， θ_s との関係は両者では一致せず，圃場実験では土壌が乾くほど α が大きくなる傾向が見られ，ポット実験では逆になった。その理由については，圃場実験での θ_s の変動範囲が狭いので，実験誤差として考えられる (Fig. 6) が，植

Fig. 6. Distributions of ratio of conductance of two surfaces ($\alpha = g_{\text{stb}}/g_{\text{std}}$) on photosynthetic photon flux density (Q_p), saturation deficit (D_e), air temperature (T_A) and soil water content on mass basis (θ_s). α_p and α_f are data in pot and field experiment. The data are arithmetic mean in the daytime.

Table 4 Parameters of the empirical equation ($\alpha = a + b_1 X + b_2 X^2$) to the relationship between the averaged ratio of conductance of the adaxial and abaxial surfaces ($\alpha = g_{\text{stb}}/g_{\text{std}}$) and the averaged photosynthetic photon flux density (Q_p), saturation deficit (D_e), air temperature (T_A) and soil water content on mass basis (θ_s) in the daytime.

Factors (X)	a	b_1	b_2	r^2
Q_p	2.74	-3.12×10^{-2}	2.13×10^{-6}	0.059
D_e	3.83	-2.09×10^{-1}	4.69×10^{-3}	0.196
T_A	10.74	-6.03×10^{-1}	9.89×10^{-3}	0.078
θ_s	1.16	1.11	0	0.491

Where r^2 is coefficient of determination, and $r^2 (n=54, p=0.05)=0.074$, $r^2 (n=54, p=0.01)=0.125$

物を育てた環境条件の差異や葉の履歴と老若の影響等による両者の生理的な反応が異なるかもしれない。これらは今後実験的に解明しなければならない。

4. ま と め

本研究では異なる環境条件下で観測したデータに基づいて，トウモロコシの両軸面における気孔コンダクタンスの変動性を比較し，土壌水分等の環境要因に対する両面の気孔の応答特性を明らかにした。

向軸面 (g_{std})，背軸面 (g_{stb}) と両面 (G_{st}) の総気孔コンダクタンスは測定期間において大きく変動し， g_{std} ， g_{stb} 及び G_{st} の日変化は大体同じパターンが示され，測

定日の環境条件によって単山型、双山型及び不安定型となることが明らかになった。また、 g_{std} より g_{stb} のほうが大きく、両軸面の比 ($\alpha = g_{stb}/g_{std}$) は定数とはならず、日変化や測定日の環境条件に伴う変動性が見られた。さらに、異なる葉位の葉における気孔コンダクタンス ($g_{std}(Z_s)$, $g_{stb}(Z_s)$ 及び $G_{st}(Z_s)$) は上位葉から下位葉まで2次関数で減少するが、両軸面の比 ($\alpha(Z_s)$) の垂直分布には特定の傾向が見られなかった。

気孔コンダクタンス (G) に及ぼす水ストレスの影響は $G = G_{Max}(1 - \theta_{s0}/\theta_s)$ で表現できる。 G は g_{std} , g_{stb} 又は G_{st} を意味し、 G_{Max} は G の最大値、 θ_{s0} は $G=0$ 時の土壤含水比である。また、日中の α の平均値と光合成有効光子束密度、気温、飽差の日中平均値との関係は2次関数となり、土壤含水比との関係は直線関係となった。

参 考 文 献

- Ackerson, R. C. and Krieg, D. R., 1977: Stomatal and nonstomatal regulation of water use in cotton, corn, and sorghum. *Plant Physiol.*, **60**, 850–853.
- Ackerson, R. C., 1980: Stomatal response of cotton to water stress and abscisic acid as affected by water stress history. *Plant Physiol.*, **65**, 455–459.
- Brady, S. M., Goltz, W. L., Powers and Kanemasu, E. T., 1975: Relation of soil water potential to stomatal resistance of soybean. *Agron. J.*, **67**, 97–99.
- Dwyer, L. M. and Stewart, D. W., 1986: Effect of leaf age and position on net photosynthetic rates in maize (*Zea mays* L.). *Agric. For. Meteorol.*, **37**, 29–46.
- Fischer, R. A. and Turner, N. C., 1978: Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **29**, 277–317.
- Fitter, A. H. and Hay, R. K. M., 1981: *Environmental physiology of plants*. 太田安定ら訳(1985), 植物の環境と生理. 学会出版センター, 東京, 147–151.
- Inoue, K., Sakuratani, T. and Uchijima, Z., 1984: Stomatal resistance of rice leaves as influenced by radiation intensity and air humidity. *J. Agric. Meteorol.*, **40** (3), 235–242.
- Jana, P. and Jarmila, S., 1980: Environmental and biological control of diffusive conductances of adaxial and abaxial leaf epidermes. *Photosynthetica*, **14** (1), 90–127.
- 高 博, 1982: 葉の光学的特性及び解剖学的特性がその光質—光合成関係に及ぼす影響, (2) 気孔抵抗及び CO_2 吸収速度の葉の表、裏における差異について. 農業気象, **38** (1), 1–8.
- Lu, Z.-M., 1989: Ratio of stomatal resistance on two sides of wheat leaves as affected by soil water content. *Agric. For. Meteorol.*, **49**, 1–7.
- Petersen, K. L., Moreshet, S. and Fuchs, M., 1991: Stomatal responses of field-grown cotton to radiation and soil moisture. *Agron. J.*, **83**, 1059–1065.
- Raschke, K., Hanebuth, W. F. and Farquhar, G. D., 1978: Relationship between stomatal conductance and light intensity in leaves of *Zea mays* L., derived from experiments using the mesophyll as shade. *Planta*, **139**, 73–77.
- Rochette, P., Pattey, E., Desjardins, R. L., Dwyer, L. M., Stewart, D. W. and Dube, P. A., 1991: Estimation of maize (*Zea mays* L.) canopy conductance by scaling up leaf stomatal conductance. *Agric. For. Meteorol.*, **54**, 241–261.
- Sanchez-Diaz, M. and Kramer, P. J., 1971: Behavior of corn and sorghum under water stress and during recovery. *Plant Physiol.*, **48**, 613–616.
- Sivakumar, M. V. K. and Shaw, R. H., 1978: Relative evaluation of water stress indicators for soybean. *Agron. J.*, **70**, 619–623.
- Sojka, R. E., Stolzy, L. H. and Fischer, R. A., 1979: Comparison of diurnal drought response of selected wheat cultivars. *Agron. J.*, **71**, 329–335.
- 滝口壮士, 1950: 禾穀類の気孔密度の特殊環境における変化について. 日本作物学会記事, **19** (1,2), 82–85.
- Turner, N. C. and Begg, J. E., 1973: Stomatal behavior and water status of maize, sorghum, and tobacco under field conditions. *Plant Physiol.*, **51**, 31–36.
- Turner, N. C., 1981: Designing crops for dryland Australia: Can the deserts help us? *J. Aust. Inst. Agric. Sci.*, **47**, 29–34.
- 王 宏・楊 春虹, 1989 a: 農田小麦在土壤湿润条件下气孔的活动. 農田生態環境研究, 気象出版社, 北京, 382–390.
- 王 宏・楊 春虹, 1989 b: 小麦気孔伝導力と土壤基質勢の関係. 農田生態環境研究, 気象出版社, 北京, 391–399.
- 于 貴瑞・中山敬一・今 久・松岡延浩, 1994: SPAC 内の水流に対する抵抗の分布特性. 日本農業気象学会 1994 年度全国大会講演要旨, 270–271.