

小麥葉身の氣孔運動과 氣孔의 環境變異에 관한 研究
第 1 報 小麥葉身の 氣孔開度 測定法 및 氣孔開度の 日變化

南潤一* · 河龍雄* · 吉田智彦**

Studies on the Stomatal Movement and Related Environmental Factors to Stomate in the Wheat

I. Measurement of the Stomatal Aperture and Diurnal Movement of the Stomata in Wheat

Nam, Y. I.*, Y. W. Ha* and T. Yoshida**

ABSTRACT

Experiments were conducted to establish a measuring method of the stomatal aperture in the leaves of the wheat plant, and to find the diurnal movements of the stomate in leaves of different position and tillers.

The measurement methods used were the infiltration and the microrelief impression methods. The aperture of the stomate in the infiltration method was expressed in terms of the solutions penetration into the leaf and this was referred to as the infiltration score. A score 1 represents injection with 10% iso-butyl alcohol +90% ethylene glycol solution and a score 7 represents injection with 70% iso-butyl alcohol +30% ethylene glycol solution.

A linear relationship was obtained between the infiltration score and average pore width in a large number of the stomata observed in the leaves of the adaxial and abaxial epidermis. The aperture of the stomate of flag and the 1st leaf were exhibited diurnal change with the maximum aperture at 10 A.M. but that of 2nd leaf reached maximum aperture 2 hours later than upper two leaves. After reaching the maximum aperture the stomata gradually closed and then completely closed at 6 P.M. The aperture of the stomate in the adaxial epidermis and the base part of the leaf were larger than those in the abaxial and top part of the leaf, and aperture of the stomate in the leaves of the main stem was larger than those on the tillers.

緒 言

氣孔의 開閉程度는 植物의 蒸散作用에 크게 影響하며, 또한 大氣와 葉身內와의 氣스 交換을 통해 光合性과 깊은 關係가 있다는 것은 從來부터 많은 學者들에 의해 究明되어 왔다.^{2,3,5,9,18)}

이와 같이 氣孔의 開閉에 따라서 氣스의 交換은 큰

影響을 받기 때문에 作物의 氣스代謝 및 水分代謝 등을 研究하는 경우는 氣孔의 開閉狀況을 調査하는 것이 매우 重要하다. 또한 作物의 生産能力을 增加시키는데 重要한 것은 品種育成上으로 보아 光合成能力이 높은 것을 選拔하는 것도 하나의 方法이라 생각된다. 그러나 現實의으로 圃場條件에서 短時間內에 많은 育種材料에 대하여 光合成能力을 測定한다는 것은 容易하지 않다. 따라서 이들 能力을 間接的으로

* 麥類研究所, ** 日本農業研究センタ.

* Wheat & Barley Research Institute, Suweon 170, Korea, ** National Agriculture Research Center, Japan.

比較하여 光合成能力이 높은 育種材料를 쉽게 選拔할 수 있는 方法을 開發하는 것도 큰 意義가 있다고 본다. 이러한 見地에서 本 研究는 蒸散 및 光合成作用과 密接할 關係가 있는 氣孔에 關하여 一連의 研究를 遂行하기 전에 몇가지의 氣孔開度 測定法^{1,6,14,21,22} 가운데 小麥葉身の 氣孔開度 測定에 適合한 測定法 確立과, 小麥葉身の 氣孔開度の 日變化를 調査하여, 몇가지 結果를 얻었으므로 여기에 報告한다.

本 實驗을 遂行함에 있어서 協力하여 준 日本農業 研究센터 川口數美 博士에게 感謝의 뜻을 表한다.

材料 및 方法

本 實驗은 日本農事試驗場 畑作研究센터(現 農業 研究센터) 田作 圃場에서 實施하였다. 試驗材料는 小麥 農林 61號를 供試하였으며, 1980年 10月 27日 畦幅 18cm에 畦長 5m로 하고 1粒 點播하여 1m² 當 200個體를 確保하였다.

調査時期는 出穗期에 完全展開한 上位 3葉의 葉身을 利用하였다. 氣孔開度 測定은 浸潤法과 實測顯微鏡法을 利用하였으며 浸潤法은 Iso-butyl alcohol과 Ethylen glycol을 使用하는 方法^{4,9}으로 하였다. 浸潤液은 表 1에서와 같이 Iso-butyl alcohol과 Ethylen glycol을 混合하여 前者와 後者의 混合比率이 10%씩 增減하는 7가지 試藥을 製造하였다. 即, Iso-butyl alcohol 90%와 Ethylen glycol 10%의 混液을 試藥順位 1(氣孔開度 1)로 하고 前者와 後者

Table 1. Infiltration score of stomatal aperture by ratio of mixture iso-butyl alcohol and ethylen glycol.

Stomatal aperture (Infiltration score)	1	2	3	4	5	6	7
	narrow	—————					wide
No. of solution	I	II	III	IV	V	VI	VII
Iso-butyl alcohol(%)	90	80	70	60	50	40	30
Ethylen glycol(%)	10	20	30	40	50	60	70

의 混合比率 30 : 70을 試藥順位 7(氣孔開度 7)로 하였다. 測定은 葉身表面에 混液을 바를 直後 葉身에 黑色 斑點 發生有無에 따라서 判定하였다. 例를 들면, 試藥順位 II液은 氣孔을 통해서 葉身內에 浸

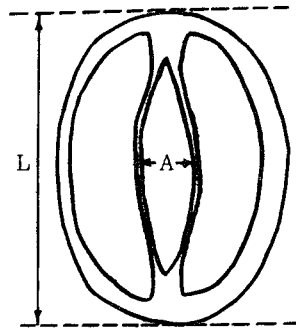


Fig. 1. Diagram of a stomate of the wheat
A ; Stomatal aperture,
L ; Stomatal length

潤하나 III液의 浸潤이 認定되지 않는 경우는 氣孔開度を 2.0으로 하고, 이 경우 III液이 매우 적게 浸潤되어 觀察될 때는 氣孔開度 2.5로 表示하였다. 한편 氣孔開도에 對한 顯微鏡 觀察에 의한 實測值과 浸潤法에 의한 判定 結果를 比較코져 葉身表面에 無色の 매니큐어를 얇게 바르고 매니큐어가 발라져 있는 葉身部位 부근을 前述한 浸潤法으로 測定하여 그 結果와 매니큐어가 乾燥된 後 葉에서 떼어 프레파레이트를 만든 다음 이를 顯微鏡 觀察에 의해 氣孔開口部の 中央幅(그림 1)을 實測하여 얻은 結果와를 相互 比較하였다.

氣孔開度の 日變化는 浸潤法으로 出穗後 15日에 完全히 展開한 上位 3葉(止葉, 第1葉, 第2葉)에 대하여 各葉位 및 葉身 部位別로 測定하였다.

結 果

1. 浸潤法과 實測 顯微鏡法에 의한 氣孔開度の 比較

小麥의 最上位 3葉(止葉, 第1葉, 第2葉)에 대하여 浸潤法으로 測定하고 測定 同一 葉身の 氣孔開口部 中央幅을 實測하여 이들 相互間的 關係를 그림 2에 表示하였다. 그림 2에서 보는 바와 같이 浸潤法에 의한 試藥順位와 氣孔開度の 實測 平均直間에는 直線의 인 比例關係가 認定되었다. 그러나 表 2에서 보는 바와 같이 個個의 氣孔開度を 實測하면 同一 試藥 順位內에서도 같은 程度의 開度を 나타내지 않고 多少 開도에 差가 있었다. 이들 差를 보면 浸潤法에 의한 試藥順位 1에서는 氣孔開도가 0.0~1.5 μ 사이에 分布하고 있으며, 順位 6에서는 5.0~7.5 μ의 範圍에 分布하였다. 이들을 平均하여 보면 試藥順位 1

Table 2. Relationship between infiltration score and stomatal aperture in adaxial epidermis of wheat.

Infiltration score	Stomatal aperture (μ)																Total (%)	Average of stomatal aperture (μ)						
	0.0-0.5	1.0-1.5	2.0-2.5	3.0-3.5	4.0-4.5	5.0-5.5	6.0-6.5	7.0-7.5																
1	58	20	22														100	0.7 ± 0.5						
2				5	25	33	30	7											100	2.8 ± 0.5				
3				5		5	30	40	20											100	3.6 ± 0.5			
4							5	12	43	28	12											100	4.4 ± 0.5	
5							10		30	33	20	7											100	4.6 ± 0.5
6										8	20	35	30	7	100	6.3 ± 0.5								

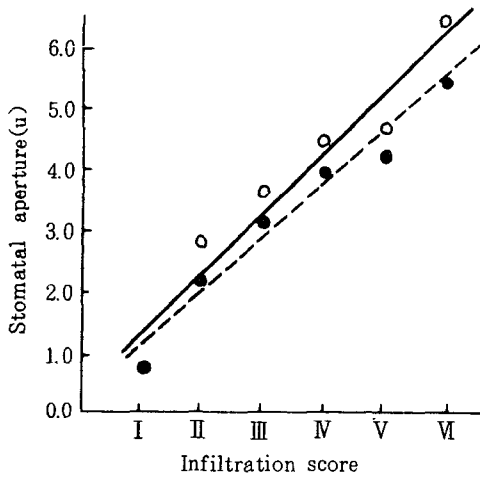


Fig 2. The relationship between infiltration score and stomatal aperture in adaxial and abaxial epidermis at heading stage of the wheat. \circ ; adaxial, \bullet ; abaxial

의 경우는 기공開度の 平均値가 $0.7 \pm 0.5 \mu$ 이고 順位 3은 $3.6 \pm 0.5 \mu$, 順位 6은 $6.3 \pm 0.6 \mu$ 이었다. 以上の 結果로부터 기공開度の 實測値와 浸潤法에 의한 試藥順位와는 密接한 關係가 있음을 알 수 있었다.

2. 葉位 및 葉身部位別 기공開度の 變異

葉身을 基部로부터 先端部까지 6等分하여 各部位의 表面과 裏面의 기공開度を 出穗期에 浸潤法으로 測定한 結果를 보면 그림 3과 같다. 우선 葉身 表面과 裏面間의 기공開度(以下の 試藥順位는 기공開도로 稱함)를 보면 葉身表面의 기공開도는 裏面に 비하여 顯著히 컸으며 그 差는 約 2倍에 達하였다. 또한 이들을 葉身部位別로 比較해 보면 葉身表面의 기공開도는 基部가 $4.6 \sim 5.0$, 中央部는 $3.7 \sim 4.2$, 先端部는 $2.8 \sim 3.3$ 으로 先端부에 가까워질수록 기공開도는 작

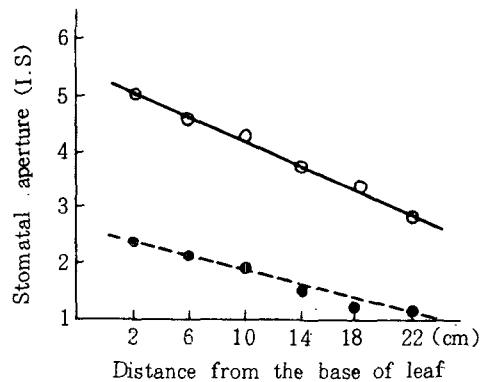


Fig 3. Changes of infiltration score from base to tip of leaf blades. \circ ; adaxial, \bullet ; abaxial epidermis, *; Stomatal aperture is represented by the average infiltration score of upper three leaves.

아졌다. 同一葉身の 裏面도 表面과 같은 傾向으로 葉身 基部의 기공開도가 2.4로서 가장 컸으며 先端部는 1.1로서 基부와 先端部の 差는 거의 2倍의 差가 있는 큰 變異를 보였다. 이와 같은 傾向은 各葉位 모두 같았다.

3. 기공開度の 日變化

出穗後 15日의 止葉, 第1葉, 第2葉 葉身の 기공開度 日變化를 보면 그림 4와 같다. 우선 1日 중에서 기공開도가 最大에 達하는 時刻를 各葉位別로 보면 止葉과 第1葉은 10時頃に 最大에 達하였으나 下位の 第2葉은 止葉이나 第1葉에 비하여 多少 늦은 12時頃に 最大에 達하였다. 最大에 達한 기공開도는 午後가 되면서 서서히 閉孔하기 始作하여 日沒하는 18時頃에는 3葉 모두 거의 完全히 閉孔하는 日變化를 보였다. 한편 기공開度の 日變化를 各葉位別로 比較해 보면 止葉으로부터 下位葉으로 감에 따라

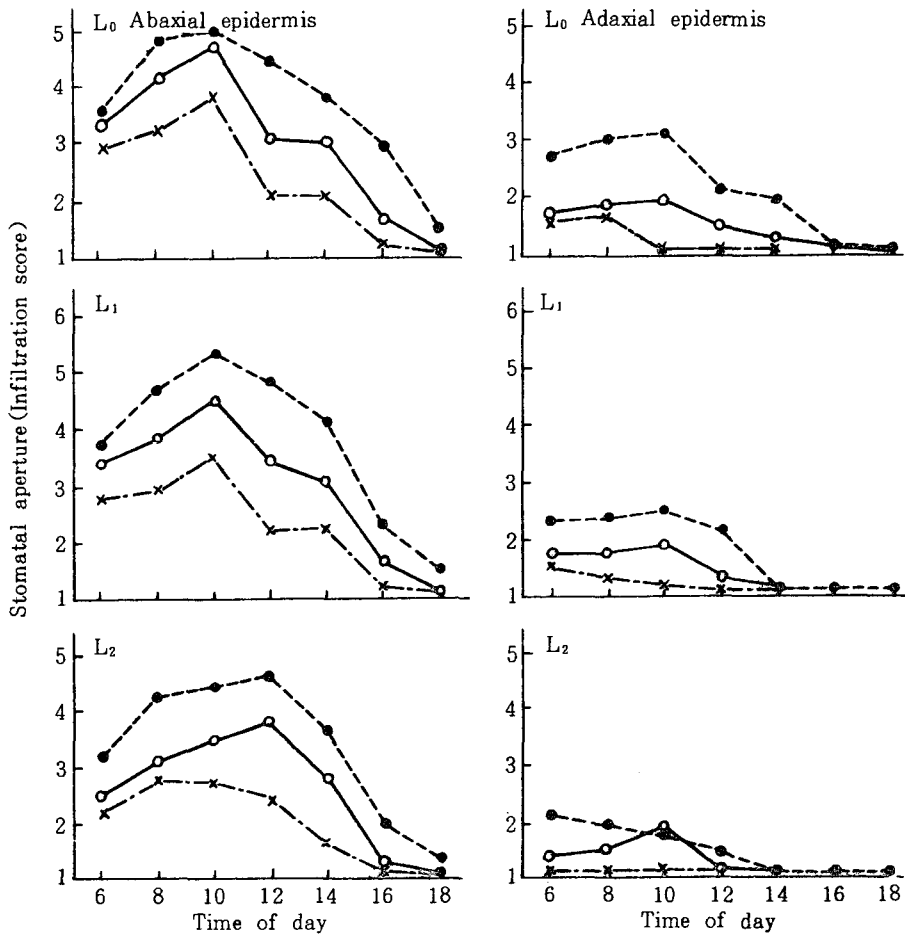


Fig. 4. Diurnal course of stomatal aperture of three different position at ripening stage of wheat plant. •; Base, ○; Center, ×; Tip of leaf blade, L₀; flag leaf, L₁; 1st leaf, 2nd leaf.

氣孔開度は 작아졌으나 第1葉은 止葉보다 氣孔開度の 最大値가 큰 傾向을 보였다. 日變化의 樣相도 葉位에 따라 달라서 第2葉은 止葉이나 第1葉에 比하여 閉孔하는 時刻이 더욱 빠른 傾向이었다.

氣孔開度の 日變化를 葉身部位別로 比較해 보면 어느 時刻에서도 葉身基部가 가장 큰 氣孔開度を 보였으며 先端部に 가까와짐에 따라 顯著히 작은 日變化를 보였다. 또한 葉身表面과 裏面間 氣孔開度 日變化도 큰 差가 있어 表面은 裏面보다 어느 時刻에서도 큰 日變化를 보였으며, 表面과 裏面間의 差는 葉位에 따라서 더욱 커서 第2葉 裏面の 氣孔開度は 止葉이나 第1葉에 比하여 氣孔이 거의 열리지 않는 極히 開도가 작은 日變化를 보였다.

氣孔開度は 主稈 및 分蘗間에도 差異가 있어 그림

5에서 보는 바와 같이 모든 葉位 및 測定 時刻에서도 勢力이 가장 旺盛하였던 主稈 葉身の 氣孔開도가 가장 컸으며 다음은 1號, 2號 分蘗 順으로 分蘗의 勢力이 약해짐에 따라 氣孔開도도 작아지는 傾向을 보였다. 이와 같은 傾向은 表·裏面 모두 같았으나 表面은 裏面に 比하여 큰 日變化를 하였다.

考 察

1. 浸潤法과 實測 顯微鏡法에 의한 氣孔開度の 比較

小麥葉身에서도 他植物^{9, 10)}에서와 같이 浸潤法에 依한 試藥順位와 實測 顯微鏡法에 依한 氣孔開度の 實測值와는 本 實驗에서도 直線的인 比例關係

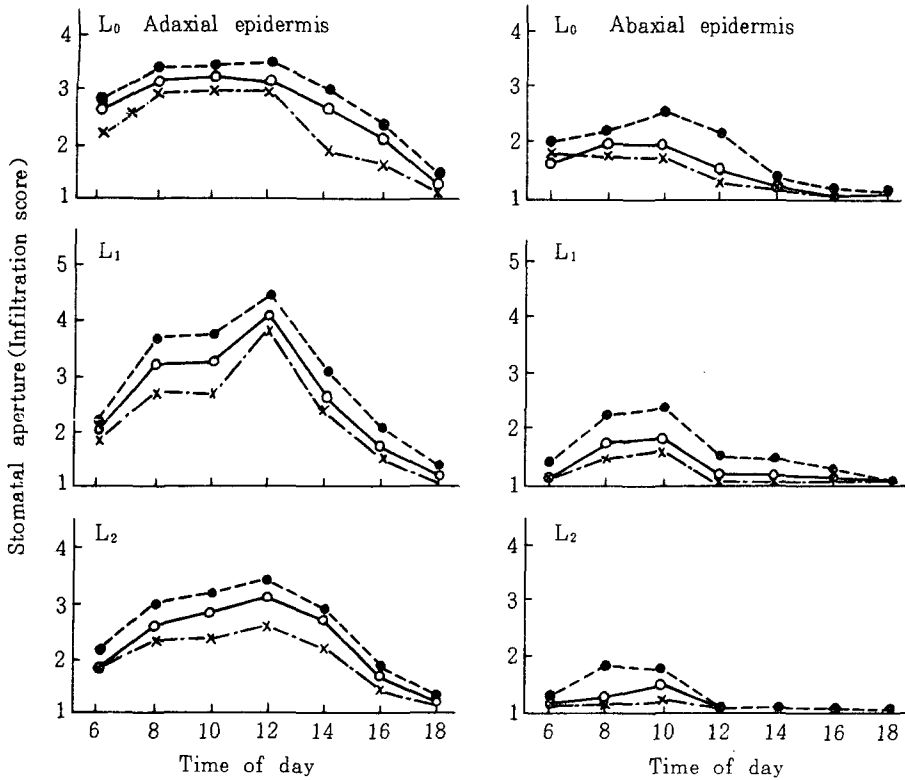


Fig. 5. Diurnal course of stomatal aperture of upper three leaves at ripening stage of different tillers. •; Main stem, ○; 1, ×; 2 tillers, L₀, L₁, L₂ Refer to Fig 4.

가 認定되었다. 氣孔開度の 測定法에는 顯微鏡法 (Kuiper의 方法¹⁴), sump法²²), 浸潤法 (Alvin의 方法¹), Dale의 方法¹¹), Porometer法 (Heath⁷)의 wheatstone bridge porometer, Gregory⁶)의 resistance porometer) 등 여러 方法이 있으며, 이들 各各에 대한 長短點에 關係서도 報告되어 있다. 이런 長短點의 例를 보면, 顯微鏡에 의한 直接法은 氣孔幅의 絶對值를 얻을 수 있으나 多數를 同時에 測定할 때는 勞力이 많이 들기 때문에 困難하며, 浸潤法은 氣孔開度を 相對的으로 表示하는 것은 되나 個個의 氣孔開度 測定은 不可能하며 또한 浸潤液에 의해 葉身 組織이 破壞되어 같은 場所를 反覆하여 測定할 수는 없으나 測定方法이 매우 簡便하며 測定과 同時에 結果를 알 수 있는 利點이 있다. 이와 같이 浸潤法은 많은 長短點이 있으나, 本 實驗의 結果로부터 小麥 葉身の 氣孔開度 測定은 浸潤法으로 可能하다고 보나 品種이나 育種材料들에 대하여 氣孔開度を 比較할 때는 葉位나 葉身部位 또는 稈子에 따라 差가 있

었기 때문에 測定材料 選定에 注意가 必要하다고 생각된다.

2. 葉位 및 葉身部位別 氣孔開度の 變異

小麥의 葉身은 葉位에 따라 葉肉組織의 發達程度가 다르며¹³), 葉身部位에 따라서도 葉肉組織이나 老化程度가 다르다. 또한 氣孔의 分化 形成도 葉身の 部位에 따라 差異가 있어 南¹⁷)에 의하면 小麥 葉身の 氣孔分化는 最上位 展開葉을 第n葉이라면 内部에 形成되어 있는 第n+2葉의 先端部로부터 始作하여 基部의 方向으로 分化하여 오나 先端部는 内部에 形成되어 있는 길이 6mm 程度의 幼葉으로부터, 葉身 基部는 葉이 外部에 抽出하기 直前에 分化 形成을 完了한다고 하였다. 이와 같이 葉位 및 葉身部位에 따라 葉肉組織이나 老化程度가 다르고 氣孔의 分化 形成時期가 다르기 때문에 葉位 및 葉身部位에 따라 氣孔開도가 다른 것이 아닌가 생각된다. 葉身の 老化와 氣孔開도에 關係서 石原¹⁰)는 水分 供給이 充分한

條件에서도 水稻 葉身은 老化에 의하여 氣孔開도가 작아진다고 하였다.

葉位에 따라서는 上位 葉일수록 氣孔開도가 컸으며, 또한 表面은 裏面에 比하여 氣孔의 開도가 約 2배나 컸는데 이는 氣孔密度와도 關係가 있는 것으로 생각된다. 即, 小麥 葉身의 表面은 裏面에 比하여 氣孔密度가 約 1.3~1.4倍^{11,12}가 높으며 上位 葉은 下位 葉에 比하여 氣孔密度가 높우데⁸, 이같은 氣孔密度의 差는 氣孔開도에 影響을 하고 있는 것으로 생각된다.

3. 氣孔開도의 日變化

氣孔開도가 葉位 및 葉身部位에 따라 日變化에 差가 있는 것은 前述한 바와 같은 葉肉組織의 發達, 葉의 老化, 氣孔의 age, 氣孔密度 등 과 密接한 關係가 있는 것으로 생각된다.

葉子間에서도 勢力이 旺盛한 것일수록 氣孔開도가 큰 것은 各分蘖 葉身의 構造의인 差異보다는 地下部의 生育量과 더 密接한 關係가 있는 것이 아닌가 推論된다. 葉身의 水分供給에 關與하는 要因으로는 根數, 根量, 根의 吸水力, 根과 葉身의 距離, 水分이 通過하는 各組織의 通道抵抗 등이 생각되는데 根數, 根量 및 根의 吸收力은 勢力이 旺盛한 分蘖일 수록 많기 때문에 分蘖間의 水分 吸收力 差에 의해서 各分蘖 葉身間에 水分含量에 差가 생겨서 氣孔開도의 差가 일어나는 것으로 생각된다. 津野¹³에 의하면 高구마에서 根量이 많고 地下部로부터 水分供給이 많은 分蘖의 葉身은 氣孔開도가 컸으나 根量이 적은 分蘖은 맑은날도 氣孔開도가 매우 작았다고 報告하였다. 그러나 石原⁹에 의하면 水稻는 主稈 및 分蘖間에 氣孔開도의 差가 認定되지 않았다고 報告하였는데, 水稻는 물의 供給이 充分한 條件에서 生育하여 分蘖間에 水分 競合이 적었기 때문이 아닌가 생각된다.

摘 要

小麥 葉身에 있어서 氣孔開도의 測定法 및 氣孔開도의 日變化를 檢討하여 光合成研究 및 水分生理研究의 基礎資料를 얻고자 調査하였던 바 그 結果를 要約하면 다음과 같다.

1. 氣孔開도의 實測値와 浸潤法에 의한 試藥順位와는 直線의인 比例關係가 있었다.

2. 浸潤法으로 測定한 試藥順位 1의 경우 氣孔開도의 實測 平均値는 $0.7 \pm 0.5 \mu$ 이었으며 順位 6의 경우는 6.3 ± 0.6 이었다.

3. 同一 葉身內에서도 葉身의 基部는 先端部보다 氣孔開도가 顯著히 컸다.

4. 止葉과 第1 葉 葉身의 氣孔은 10時頃에 第2 葉은 12時頃에 氣孔開도가 가장 컸으며, 午後가 되면서 氣孔開도는 減少하기 始作하여 18時頃에는 거의 完全히 閉孔하였다.

5. 氣孔開도의 最大値는 止葉보다 第1 葉이 또 勢力이 旺盛한 分蘖의 葉身일수록 큰 傾向이었다.

6. 葉身基部의 氣孔은 先端部에 比하여 모는 葉位와 어느 時刻에서도 氣孔開도가 큰 日變化를 보였다.

7. 以上の 結果로부터 小麥 葉身의 氣孔開도 測定은 浸潤法으로 可能하나 品種이나 育種材料들에 대하여 氣孔開도를 比較할 때는 葉位, 葉身部位 및 分蘖間에 差가 있으므로 測定材料 選定에 注意가 必要하리라 본다.

引用 文 獻

1. Alvim, P.T. and J.R. Havis(1954) An improved infiltration series for studying stomatal opening as illustrated with coffee. *Plant physiol.* 29: 97-98.
2. Barrs, H.D.(1969) Effect of cyclic variations in gas exchange under constant environmental conditions on the ratio of transpiration to net photosynthesis. *Physiol. Plant* 21: 918-929.
3. Boyer, J.S.(1970) Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. *Plant physiol* 46: 236-239.
4. Dale, J.E.(1961) Investigations in to the stomatal physiology of upland cotton, I. The effects of hour of day, solar radiation, temperature and leaf water contents on stomatal behaviour. *Ann. Bot. N.S.* 25; 39-52.
5. Gaastra, P.(1959) Photosynthesis of crop plants as influenced by light carbon dioxide, temperature, and stomatal diffusion resistance. *Meded. Landbhoogeschool, Wageningen*; 1-68
6. Gregory, F.G. and J.I. Armstrong(1936) The diffusion porometer. *Proc. Roy. Soc. B.* 121; 27-41.
7. Heath, O.V.S. and J. Russel(1951) The wheats-tone bridge porometer. *J. exp. Bot.* 2; 111-116.
8. 河龍雄・申萬均・裴聖浩・瀬古秀文(1980) 麥

- 類의 生育時期別 旱魃이 氣孔의 密度 및 形態에 미치는 影響. 雨田孫膺龍教授 華甲記念論文集, 179-184.
9. 石原邦・西原武彦・小倉忠治(1971) 水稻葉における氣孔の開閉と環境條件との關係. 第1報 氣孔開度の測定法について. 日作紀 40:491-496.
 10. 石原邦・石田康幸・小倉忠治(1971) 水稻葉における氣孔の開閉と環境條件との關係. 第3報 異なつた葉位の葉身における氣孔開閉及びその日變化の相違について. 日作紀 40:505-512.
 11. Jones H.G., M.A. Ford and A. Plumley(1975) The effect of vernalisation on photosynthesis in wheat, *photosynthetica*. 9; 24-30.
 12. 上堂秀一郎(1970) 作物の氣孔運動と水分生理に関する研究. 第1報 氣孔開度自記計の改良とその利用效果. 日作紀 39:431-439.
 13. 長南信雄(1965) 禾穀類の葉における同化組織に関する研究. 第1報 葉位別にみた小麥の葉肉の構造. 日作紀 33:388-393.
 14. Kuiper, P.J.C.(1961) The effect of environmental factors on the transpiration of leaves with special reference to stomatal light response. *Meded. Landhooges. Wageningen*. 61; 1-49.
 15. Ledent, J.F. and M.F. Jouret(1978) Relationship between stomatal frequencies, yield components and morphological characters in collections of winter cultivars. *Biologia plantarum* 20. (4); 287-292.
 16. Meidner, H. and T.A. Mansfield(1969) *Physiology of stomata*. McGrawhill, England.
 17. 南潤一・河龍雄・吉田智彦 麥類葉身の氣孔密度分布 및 氣孔의 環境變異에 관한 研究, 未發表.
 18. Scarth, G.W. and M. Shaw(1951) Stomatal movement and photosynthesis in pelargonium. *plant physiol.* 26; 207-225.
 19. 津野幸人(1975) 數種作物における光合成作用と蒸散作用の關連について. 日作紀 44(1):44-53.
 20. Teare, I.O. C.J. Peterson and A.G. Law(1971) Size and frequency of leaf stomata in cultivars of *Triticum* species. *Crop. sci.* 11; 496-498.
 21. Van, Bavel, G.H.M.S. Nakayama and W.L. Ehrler(1965) Measuring transpiration, resistance of leaves. *plant physiol.* 40; 535-540.
 22. 安田貞雄(1950) 植物生理學的栽培學汎論, 養賢堂, 482-483.