

水稻の光合成・蒸散および乾物生産におけるケイ酸の生理的作用に関する研究

東江, 栄
九州大学農学研究科農学専攻

<https://doi.org/10.11501/3097516>

出版情報：九州大学, 1994, 博士（農学）, 課程博士
バージョン：
権利関係：

第 6 章 総 合 考 察

化成肥料を多投する多肥集約型農法は、比較的容易に収量増加を実現する反面、有機物還元投与の低下による水田の老朽化を誘起し減収を招く危険性がある。ケイ酸植物である水稲では、ケイ酸の吸収量が生長及び乾物生産を大きく左右し、多収実現のためには、その要求量も必然的に増大する（高橋，1975；Elawad and Green jr, 1979）。したがって、老朽化水田の生産能力の低迷は、一つに水稲による可給態ケイ酸の収奪及びケイ酸の還元投与減少によるケイ酸欠乏が原因であると考えられる（馬場，1990；高橋ら，1990）。零細農業を主体とし水田の土地生産性増大を急務とする国々では、いずれもこのような収量低迷の可能性があり、新肥料の開発及び効率的な施肥法の確立を念頭においた基礎的研究の進展が望まれる。

急激な経済発展をとげ近代化の進行が早かったわが国では水田の老朽化による生産性低迷問題の浮上及び改善対策の着手が早く、独自に鋼さいを原料とするケイ酸質肥料を開発し増収を実現させた。結果的に、ケイ酸研究はわが国が先鞭を取るかたちで進展し、肥料開発の過程で得られた情報の集積が他国に比較し多い現状にある。しかし、これらの情報は、当然のことながら国内の水田土壌に生じた土壌肥料学的問題の解決を主目的に、わが国で育成された日本型品種を用い得られたものが多く、さらに、時代背景を反映して着眼点・手法が若干古い。上述した需要に応えるためには、各国の問題を超越した水稲に共通な生理的特性を新手法で検討する必要がある。

水稲はケイ酸を特異的に吸収蓄積するケイ酸植物である。植物が健全な生長を実現させるために特定の元素を多量に吸収蓄積する現象は、植物の遺伝的・生理的背景に対応した体内代謝の特異性を示唆する。集積植物を用いた特定の元素の生理機能の解明は、植物の元素嗜好性として

顕在化する元素吸収機構のメカニズム及びその生理作用解明の糸口となると考えられる。水稻の生長に関わる生理的反応に対するケイ酸の作用を明確化することは、上述した肥料学的に重要な基礎的情報を得ると同時に、植物栄養における多様性の認識及び元素の作用機作の理解を深淵化させる一助にもなり得る。

水稻の生長及び乾物生産は、総光合成量と総呼吸量との収支として与えられる純生産量の積算量として捉えられ、個体葉群の積算 CO_2 固定量がこれを大きく左右する。自然条件下で種々の環境変化にさらされる水稻体の個体葉群全体の積算 CO_2 固定量は着生葉身個々の最大光合成能力、葉群の空間配置及び着生葉身の形状に左右されることは当然であるが、環境変動に対応した光合成効率及びその維持能力がこれを大きく左右すると考えられる。

以上のことを背景に、本研究ではまず、生態型の異なる数品種について同一の水耕液を用いた施用試験を行い、施用に敏感な品種を選定し、さらに乾物生産向上の支配要因を生長解析法で明確にした。ついで、ケイ酸による乾物生産向上の要因を、1) 純同化率の増加に関与した個体光合成速度及びその支配要因、2) 環境変化に対応した個葉光合成速度の律速要因、3) 光合成能力維持に関与した老化過程、及び4) 老化の発現・進行を左右する環境ストレス耐性等の検討から解析した。

本章では、これらの結果を取りまとめ、水稻の乾物生産に対するケイ酸の生理作用を総合的に検討する。

1. 生長・乾物生産に対するケイ酸施用効果の品種間差及び乾物生産向上の機作

水稻に対するケイ酸施用効果については、わが国が先鞭を取るかたちで研究が行われ多くの情報集積がある (Takahashi *et al.* 1990)。しかし、その多くは国内の問題点を念頭においたもので、日本型品種を供試

したものが多い。また、乾物重に対する効果を報告したものにはケイ酸重を乾物重に含め評価したものもある。水稻体内に蓄積したケイ酸が水稻乾物重の数%を占めることを考慮すると、これまでわが国で報告されているケイ酸施用による乾物重増加は、単に蓄積ケイ酸重の増加であった可能性も考えられる。水稻に対するケイ酸の施用効果を明確化するためには、広い地域から品種を選抜し厳密な水耕栽培を行った上で、有機物の増加に関する施用効果を検討する必要があると考えられる。

ある元素の施用効果の発現は植物のおかれた環境条件により大きく変動すると考えられる。劣悪な環境条件下で施用試験を行うことは施用効果をより明確にし、元素の生理機能を把握するための有効な手段である。また、その環境下で発現する植物体の反応（施用効果）を数値化し一般化することは、実際の栽培上有益な情報となる。

このような観点から、まず、生長・乾物生産に対するケイ酸施用効果の明確化及び効果の著しい品種の選定を行うことを目的に、世界各地で栽培されている水稻10品種を同一の培養液で水耕栽培し、草丈、分けつ数等の生長形質並びに各器官の有機物乾物重の調査・比較を行った。加えて、施用による有機物乾物重増加の要因解析として、選定した品種の個体構造、吸光係数及び主稈着生葉身の光合成速度を測定した。ついで、不良環境条件下のケイ酸施用効果を明らかにすることを目的に、施用効果が異なる3品種を供試し、遮光条件下における生長・乾物生産の比較及び生長解析法による乾物生産向上の要因解析を行い、さらに関連要因として主稈着生葉身の光合成速度及びクロロフィル含量を測定した。その結果、ケイ酸施用によって供試全品種の乾物重（有機物蓄積量）が増加し、ケイ酸施用は明らかに水稻の生長にとって正の効果を示した（第5表）。供試品種の中でもコシヒカリ及びニシホマレといった日本型品種に効果が大きかった。ケイ酸含量とケイ酸重を除いた乾物重との関係はケイ酸含量と稈重との関係に類似し（第3図）、生長形質では草丈の

伸長に有意な効果が認められたことから（第3表）、ケイ酸は稈の伸長発達を介して個体全体の生長・乾物生産に寄与すると考えられた。また、遮光処理によって、ケイ酸の効果が顕著になり、特にコシヒカリで施用効果が明確になった（第8表、第9表、第10表）。

乾物生産量は、同化系における乾物当たりの葉身総面積の比率及び葉身が単位時間に固定・同化する CO_2 量に左右される。ケイ酸による乾物生産向上の要因を生長解析法によって解析し、それぞれの要因に対するケイ酸の影響を検討した。その結果、個体生長速度（PGR）に顕著な増加が認められ、PGRの増加は純同化率（NAR）に起因することが明らかになった（第10表）。NARは、単位時間の個体全葉身の平均光合成速度と見なされるため、+Si区で単位葉面積当たりの光合成量が高いことが予想された。そこで、NARに直接関与すると考えられる個体全体の光合成速度を測定したところ（第4図）、+Si区で高く、ケイ酸が個体全体の光合成速度の向上を介し乾物生産を向上させることが明確になった（Agarie *et al.*, 1993）。

個体の光合成速度は個体全体の総葉面積、葉身の空間配置に左右される受光態勢及び葉群を構成する葉身個々の光合成活性に左右されると考えられる。ケイ酸を施用すると葉身が直立し受光態勢の改善が図れる。この効果は、集約型稲作における耐肥性向上を目的に窒素肥料との複合効果から検討が行われ（岩田・馬場, 1961; Yoshida *et al.*, 1969）、ケイ酸施用の主要な生理機能の一つに数えられている（高橋, 1975）。本研究では、個体構造及び主稈着生葉身の光合成速度からこの点を検討した。その結果、吸光係数にはケイ酸の効果は認められず（第7図）、個体全体の光合成速度に対する受光態勢改善の寄与度は小さいと考えられた。一方、主稈着生葉身の光合成速度は葉位が下がるにつれ低下したが、低下度に大きな差異が認められ、第2葉に対する第4葉の光合成速度は+Si区で63%、-Si区で10%と老化の進行が-Si区で顕著に

早いことが明らかとなった（第8図）。これらの結果から、ケイ酸による個体光合成の増加は、主として下位葉身の光合成能力の維持効果（老化抑制）に大きく依存すると判断された。また、下位葉身の光合成能力をクロロフィル含量を指標とし供試全品種について検討したところ、全品種 - Si 区で葉位の進行にともなう低下度が大きく（第9図）、+ Si 区の光合成速度の維持効果は水稻品種に広く認められる現象と考えられた。さらに、遮光処理した個体について、主稈着生葉身の光合成速度を測定したところ、3品種とも葉位の進行にともなう光合成速度の低下が - Si 区で大きく、遮光条件下で乾物生産に施用効果の大きかったコシヒカリで最も両区の差が著しかった（第10図）。

以上のことから、乾物生産にみられた品種間差異は下位葉身の光合成生産の大小と密接に関与し、ケイ酸は下位葉の光合成速度を維持することで個体全体の光合成速度、ひいては乾物生産を向上させると考えられた（東江ら, 1992; Agarie *et al.*, 1993）。

2. 環境変化に対応した個葉光合成速度の律速要因に及ぼすケイ酸の影響

1. で、乾物生産に対する施用効果が明確になったことから、個葉光合成速度に対するケイ酸の関与が示唆された。

ケイ酸が、他の光合成関連元素と同様、光合成に何等かの直接的機能を有するなら、細胞質あるいはクロロプラスト内に有機体ケイ素として、あるいは少なくとも可溶性の形態で存在すると予想される。しかし、葉身組織内ケイ酸の大部分（90～95%）は細胞壁・間隙を含めたアポプラスト領域に膠状ケイ酸（プラントオパール）として存在しその他わずかな可溶性ケイ酸が細胞質側にオルトケイ酸（ $\text{Si}(\text{OH})_4$ ）として存在する（Sangster and Parry, 1981; Raven, 1983; 高橋, 1987）。このような化学的に不活性な存在形態及び存在部位からは、生化学的反応を基礎とす

る光合成に対する直接的な効果は期待できず、検討例もほとんどない。

1. では、最上位展開葉の光合成速度を供試全品種について測定したが（第6表）、乾物生産を説明しうるような明瞭な差異がみられず、ケイ酸は光合成反応には関与しないように見受けられた。しかし、ここで測定した光合成速度は、飽和光下の、いわば最大光合成速度である。自然条件下では光合成速度が最大限発揮されているわけではなく、環境の変化にともない大きく変動する。したがって、乾物生産の一要因として光合成を捉えた場合、最大光合成能力の比較よりむしろ環境変化に対応した光合成効率の検討が意義深いと考えられる。

光合成反応は、1) 光化学反応系、2) 炭酸固定系、及び3) ガス拡散系に大別され、それぞれの系の限定要因を左右する環境要因に大きく制御される。ケイ酸による光合成速度の変動をこれらの系に大別し検討することで、ケイ酸が関与する反応系及び効果が顕著となる環境要因の限定が容易になると考えられた。また、これらの反応系はそれぞれ種々の生化学的反応を包含することから、ケイ酸がいずれかの反応系に直接関与することを明確化すれば、生化学的な代謝反応に対する新しいケイ酸の作用を明らかにすることが可能となる。

以上のことを背景に、個葉のガス交換速度を乾物生産の一要因としてとらえ、環境要因の変化にともなう反応性に及ぼすケイ酸の影響を検討した。具体的には、光合成を、1) 光化学反応系、2) 炭酸固定系及び3) ガス拡散系とに大別し、ケイ酸が間接的に光合成を高めるプロセスとして提唱されている二つの仮説、天窓仮説 (Kaufman *et al.*, 1978・1979) 及びクチクラ蒸散抑制説 (Yoshida *et al.*, 1962b, c; 吉田, 1965) の検証を通してそれぞれの系に対するケイ酸の影響を検討した。ついで、気孔の開閉に対するケイ酸の影響を明らかにすることを目的に、自然条件下で主要な環境条件である光、湿度、CO₂濃度、及び気孔開閉のシグナルとして作用する青色光に対する気孔反応性を比較し、気孔開

閉に関与したケイ酸の代謝生理的機能を推定した。以下、それぞれについて考察する。

(1) 光化学反応系に及ぼす影響

Kaufmanら (1978・1979) は、葉身の表皮組織に蓄積したケイ酸が二次的に光合成を高めるプロセスとして天窓仮説を提唱した。葉身の表皮組織にケイ酸が蓄積してケイ質化したものはケイ酸体 (silica body) と称される (Kaufman *et al.*, 1978・1979; Takeoka *et al.*, 1983)。天窓仮説とは、このケイ酸体が窓もしくはレンズのように機能し太陽光を葉肉細胞へ集光し光合成効率を向上させるというものである。第2章でケイ酸施用効果が遮光条件下で顕著になったことはこの仮説の妥当性を示唆する (第8表, 第9表, 第10表)。この説によれば、ケイ酸処理によって表皮細胞の光透過率が向上すると予想されるが、同時に、光透過量の向上に適応した何等かの変動が光化学反応系関連要因に引き起こされると考えられる。葉身内のケイ酸体を変化させ (第17図, 第12表)、波長毎に葉身の光反射率、光透過率及び光吸収率を測定することで表皮組織の光透過率を検討し (第18図)、弱光条件下での光合成速度の測定を通して光化学関連要因である光エネルギー利用効率及び光量子収率を検討した (第19図, 第13表)。その結果、予想に反して葉身の光透過関連及び光化学反応系関連要因いずれにも明確な効果は認められず、仮説の立証はならなかった。

(2) 炭酸固定系に及ぼす影響

炭酸固定系は炭酸ガスを固定・還元する酵素反応を主体とするため、酵素活性を左右する内的・外的要因の影響を受ける。例えば、 C_3 植物である水稲では、気質である炭酸ガス濃度と炭酸固定反応を触媒するRuBP Caseの量・活性が炭酸固定反応を最も強く律速する (Makino *et al.*, 1984; 坂, 1985)。このような葉肉部の活性の検討は、葉組織磨砕後、酵素を抽出し活性を測定する方法が主流であるが、本研究では、可能な

限り intact に近い状態の葉肉活性を検討することを基本姿勢とし、葉片の酸素放出速度及び着生葉身のガス交換速度の測定から葉肉部の活性を推定した。

まず、気孔の影響をなくした葉内の活性度を相対的に評価することを目的に、液相中で細断した葉片の細断面からの酸素放出を測定する液相型酸素電極法を用い、生育ケイ酸濃度が3段階に異なる葉身の光合成速度を測定した。その結果、葉内のケイ酸濃度は明確に異なったものの（第12表）、酸素放出速度には差がなかった（第14表）。

ついで、気孔内腔の CO_2 にともなう光合成速度の変化の検討を通して炭酸固定系を検討した（第20図、第21図、第14表）。一般に光合成速度は、 C_i の増加にともなって双曲線型の曲線を示すが、初期勾配はみかけの CO_2 利用効率とよばれ、 CO_2 固定酵素である RuBPCase の活性を示し、双曲線の飽和値は、本酵素の基質である RuBP の再生能力を表す（Farquhar and Sharkey, 1982; 斉藤・石原, 1987）。 C_i にともなう光合成速度にはケイ酸処理区間でほとんど差がなく、同一曲線で回帰され、初期勾配及び飽和値いずれも差がなかった（第20図、第21図）。

以上のことから、本研究では、光合成に関連した酵素反応に対するケイ酸の作用は期待できないと結論した。

（3）ガス拡散系（気孔開閉）に及ぼすケイ酸の影響

ガス拡散系に対するケイ酸の関与については、ケイ酸の蓄積によって形成されたクチクラ-シリカ二重層が、葉身のクチクラ蒸散を抑制し過剰蒸散を抑え、植物体内の水ストレスを回避することで気孔閉鎖を抑え、 CO_2 の取り込みを有利にするというクチクラ蒸散抑制説が提唱されている（Yoshida, *et al.*, 1962b, c; 吉田, 1965）。ケイ酸を施用すると水稻個体の蒸発散が抑制されることは検討例が多く、本仮説はケイ酸の主要な生理作用として広く認知される（Yoshida *et al.*, 1959; Mitsui and Takatoh, 1963; 吉田, 1965; 高橋, 1987）。しかし、これらは、ク

クチクラからの蒸散量を実測し検討されたものではなく、個体全体の蒸発散速度及び葉組織内におけるケイ酸の存在様式の光顕的観察結果から推察されたものである (Yoshida, 1962a, b, c; 吉田, 1965)。葉身の蒸散は大部分気孔を介し行われ全蒸散に対するクチクラ蒸散の寄与度は小さい (Yoshida and de los Reyes, 1976; Maruyama and Tajima, 1990)。したがって、ケイ酸がクチクラ蒸散を抑制したとしても全蒸散に対する影響は少ないと考えられる。従来、多数報告されているケイ酸の蒸発散抑制効果は、クチクラ蒸散の抑制というよりむしろ気孔蒸散、すなわち気孔開度の抑制にケイ酸が関与していることを示唆する。

気孔開閉は基本的には孔辺細胞の膨縮に基づき (島崎, 1986・1991; Zeiger, 1983)、孔辺細胞の膨縮は、1) 環境刺激の感知、2) 浸透物質 (イオン、有機酸) の生成・交換による浸透圧調整、3) 浸透圧差に応じた孔辺細胞への水の流入出等の過程を経て引き起こされる (Raschke, 1979; 小川, 1981; 島崎, 1991; Zeiger, 1983; Zeiger *et al.*, 1987)。これらの反応は、電気化学・代謝生理的な反応を多数包含する。気孔開閉にケイ酸が関与するとした報告はなく、気孔の開閉におけるケイ酸の機能の解明は、上述した乾物生産に対するケイ酸施用効果の要因解析と同時に、代謝生理反応に直接関与する未知の機能の解明につながると考えられる。

以上のことを背景に、自然条件下で主要な環境条件である光、湿度、CO₂濃度及び気孔開閉のシグナルとして作用する青色光に対する気孔反応性に及ぼすケイ酸の影響を検討した。

まず、気孔の光反応性を白色光の低下に伴う気孔閉鎖反応から検討した。白色光の急激な低下にともない、+Si区の拡散伝導度は約140秒付近まで直線的に低下し、その後緩やかに低下する2段階的な反応を示した (第22図)。一方、-Si区では変曲点はみられず、直線的に低下した。光低下後の気孔閉鎖は、気孔開孔時に構築された浸透物質、すなわ

ち K^+ イオンの放出にともなう孔辺細胞の膨圧低下による。 K^+ の放出は、一部代謝反応依存のエネルギーを用いた積極的なものである (MacRobbie, 1983)。+Si区が敏速な気孔閉鎖反応を示したことは、イオン放出に関与した反応系、すなわち K^+ の膜透過性、エネルギー依存の K^+ イオンの放出 (Raschke and Fellows, 1971; MacRobbie, 1981・1987) に、ケイ酸が関与していることを示唆する。

気孔開閉には光合成を介した間接的な作用も包含される。孔辺細胞における光の直接的な作用を検討するため、気孔開孔のシグナルとして広く用いられる青色光を20秒間パルス照射する実験を行った。

青色光のパルス照射に対し、拡散伝導度は、一時的に急激に増加し、約3分後にピークをもつ曲線となった (第25図)。ピークは、-Si区で高く、かつピーク後拡散伝導度が低下し安定し始めるまでの時間が-Si区で長かった。-Si区は青色光に対する気孔開度が高く閉じにくいことが明らかとなった。気孔は、孔辺細胞に存在する青色光受容体 (フラビン) で青色光を吸収し、1) 孔辺細胞の原形質膜に局在するプロトンポンプ (H^+ -ATPase) の活性化、2) 原形質膜を介した電気化学的勾配の形成、3) それに伴う K^+ の取り込み、及び4) 浸透勾配にともなう水移動等の過程をへて孔辺細胞の膨圧を変化させる (Iino *et al.*, 1985; Shimzaki *et al.*, 1986; Sharkey and Ogawa, 1987)。青色光の吸収量には差異はなかったことから (第18図)、ここでみられた差異は、青色光受容体の青色吸収能力以外の要因、すなわち孔辺細胞の原形質膜の H^+ -ATPaseの活性化、原形質膜を介した電気化学的勾配の形成及びそれにとともなう K^+ の移動といった一連の代謝生理的な反応にケイ酸が関与していることを示唆する。

湿度に対しては、湿度を75%から15%及び15%から75%と急激に変化させ、変化後の拡散伝導度を経時的に測定することで検討した。拡散伝導度は、いずれも湿度変化後約70秒付近まで急速に変化し、その後ゆる

やかに推移した（第27図）。定常値に至るまでの所要時間は、光反応の約半分であった。これは、気孔の湿度反応が、上述した光反応のような信号の感知、電気勾配、及び浸透変化等の諸段階を必要とせず、刺激（湿度変化）が膨圧の変化を直接誘導するためと考えられた（Lösch, 1977; Sheriff, 1979; Maier-Maercker, 1983; Schulze *et al.*, 1987）。湿度は、自然環境下において気孔開閉に対する強い制御要因であり、ケイ酸欠乏の影響は、乾燥条件下で顕著になると推察される。

湿度に対する気孔開閉機能は、孔辺細胞及びその周辺の細胞の膨圧変化に左右されるため、葉内の水分状態（保水能）あるいは細胞間及び葉組織内の水分輸送特性に制御される（Boyer, 1985; Nonami *et al.*, 1991）。孔辺細胞への水輸送は、表皮組織から気孔内腔の外側、孔辺細胞、副細胞及び葉肉部まで伸びたクチクラ層に沿う（Boyer, 1985）。クチクラ層の発達が悪い場合、気孔腔以外（孔辺細胞及び副細胞等）からの水分損失（peri-stomata transpiration）がおき、輸送経路の方向性が混乱し、孔辺細胞への水分供給（気孔開閉運動）が適切に行われぬ（Maier-Maercker, 1983）。湿度を変化させた直後の拡散伝導度の変化量は、いずれの処理でも+S i区で高かった（第27図）。特に、湿度を15%から75%に増加させた場合、拡散伝導度は+S i区で素早く増加した。このことは湿度変化直後の水輸送が+S i区で滞りなく速やかに行われていたことを意味する。また、15%下での拡散伝導度が-S i区に比較して顕著に低かったことから、ここでの水分保持能力が孔辺細胞あるいは孔辺細胞へ水を供給する周辺細胞の膨圧低下を防ぎ、その後湿度を75%に回復させた際の拡散伝導度の素早い反応を可能にしたと考えられた（Maier-Maercker, 1983; Assmann and Grantz, 1990）。孔辺細胞を電顕的に観察したところ、+S i区の孔辺細胞付近の細胞壁をふくむアポプラスト領域、あるいは孔辺細胞及び副細胞の表面にケイ酸の重合・沈積が認められ（第32図、第33図）、重合ケイ酸によって表皮組織が肥厚化

していた。ケイ酸が、アポプラスト領域の発達を介して、湿度変化に対する孔辺細胞の水分保持及び水分輸送に寄与し、適切な気孔開閉を促しているとは推察された。

低湿度条件下における孔辺細胞の膨圧変化をより詳細に検討するため、低湿度下で上述した青色光のパルス照射実験を行った（第26図）。拡散伝導度は、湿度の低下による蒸散要求の増加にともない一時的に上昇し、その後の気孔閉鎖にともない低下した。低下速度は+Si区で速く、ケイ酸施用した葉身は、湿度変化に対し敏速に反応することが明らかとなった。湿度低下5分後、青色光をパルス照射したところ、拡散伝導度は急激に増加したが、上昇の増加率が+Si区で高かった。-Si区では、低湿度条件下での蒸散速度が著しく高かったため、孔辺細胞及び副細胞の膨圧が顕著に低下し、青色照射に対する開孔が遅れたと推察された。

気孔は、気孔内腔の CO_2 濃度(C_i)に対しても反応し開閉する。湿度条件を高低2段階とし、それぞれの湿度条件下での C_i -拡散伝導度関係を検討した（第29図）。その結果、両者の差は低湿度条件下で顕著となり、-Si区の拡散伝導度は C_i の低下にともなって大きく上昇した。 C_i を再上昇させると拡散伝導度は低下したが低下の度合が-Si区で大きく顕著に低く推移した。-Si区では、低湿度、低 C_i 条件下で気孔開度が高く、過剰蒸散によって水分が損失し、一時的な水ストレスが誘起され気孔が閉鎖したと考えられた。一方、+Si区の拡散伝導度は C_i にともない変動したが、高湿度下の場合ほど大きな変動は示さず、ケイ酸が葉内の水分状態に応じ C_i に対する気孔開度を抑制していると考えられた。

このように、ケイ酸は、光合成反応系の中でも特にガス拡散系、気孔開閉に大きく関与していることが明らかとなった。ケイ酸による気孔開閉の制御は、気孔伝導度の適正化を介した炭素の獲得と水の損出のバランスの調節に貢献し、光合成速度の効率化及び水ストレスの回避に寄与

していると考えられた。また、ここで示した気孔運動に対するケイ酸の関与は、従来いわれている重合蓄積した物理的強化による機能以外の代謝的生理的及び生化学的反應に関与した未知の効果を有することを示唆すると考えられる。

3. 老化及びその発現・進行を左右する環境ストレス耐性に及ぼすケイ酸の影響

水稲の乾物生産は、上述したように、個体葉群の積算光合成量とみなされ、葉群の空間配置、着生各葉身の光合成速度、環境に対応した個葉の光合成効率及びその能力の維持に左右されることが考えられる。ケイ酸は特に下位葉身の生理的活性の維持に強く作用し、個体全体の光合成速度の向上を介して乾物生産の増大を実現したと考えられ、下位葉身の生理的な活性維持がケイ酸施用による乾物生産向上の主因であると判断された(東江ら, 1992; Agarie, *et al.*, 1993)。

葉身の生理的な活性は、大別して、1) 老化に代表される内生的な要因、及び2) その発現・進行を左右する外生的な要因の影響を受けると考えられる。外生的な要因は物理的な環境ストレスが主要因と考えられ、植物のストレス回避能力及びストレス耐性がこれを左右すると考えられる。

以下には、生理的な活性維持を左右する内生的・外生的要因として老化及びその発現・進行を左右するストレス耐性を検討し、ケイ酸による葉身の生理的活性の維持効果を検討する。

(1) 細胞膜の安定性に及ぼすケイ酸の影響

ケイ酸施用と環境ストレス耐性向上との関係については検討も多く、種々のストレス下での乾物生産に対する施用効果が報告されている。ストレスの初期段階における標的は細胞の原形質膜であり(Steponkus, 1980)、環境ストレス下での細胞膜の安定性(細胞膜強度)が、植物葉身

のストレス耐性を大きく左右すると考えられる。従来報告されているケイ酸による環境ストレス耐性の向上は、膜の安定性の向上を介している可能性がある。

細胞膜の安定性を指標に環境ストレス耐性を比較するため、PEGテストを用い *in vitro* の乾燥ストレスに対する葉組織からの電解質の漏出度及びその関連要因に及ぼすケイ酸の影響を検討した。その結果、ケイ酸は細胞膜の安定性を向上させ電解質の漏出を抑制することが明確になった。漏出度には環境変化及び老化の影響が認められ（第40図、第41図）、*S i* 区個体では生育期間を通じて個体レベルで細胞膜の安定性が低いことが明らかとなった。漏出度を左右すると考えられた葉身の水分保持能力、葉身内外の溶質の拡散勾配、細胞壁含量及び溶液浸透性に対するケイ酸の影響を検討したところ、ケイ酸は葉表面 *w a x* 含量（第44図）及びクチクラ層（第18表、第43図）を発達させることで水分の保持能力を増加させ、加えて細胞壁含量の増加（第19表）及び細胞の溶液浸透性の低下（第17表）を介して細胞強度を増加し漏出を抑制していることが明らかとなった。また、細胞膜の熱安定（Sullivan, 1971・1972）から乾燥（保水能）の影響のない膜自体の強度を検討したところ、両者に明確な差異が認められ、ケイ酸が細胞膜構成脂質成分の組成にも関与し細胞膜の安定性を向上させていることが推察された（第39図）。

ケイ酸はこれらの要因に関与し、ストレスに対する細胞膜の安定性を向上させ環境ストレス耐性を増大させることで葉身の生理的な活性を維持すると考えられた。

（2）老化に及ぼすケイ酸の影響

ケイ酸による下位葉身の活性維持は乾物生産に対するケイ酸施用効果の主因とみなされ、（1）ではそれを左右する外生的な要因に対する細胞のストレス耐性を検討し明確な施用効果を認めた。しかし、実験には、約30日から約60日間施用した植物体を供試したため、下位葉身の活性維

持は、実験開始以前に蓄積した同化産物の影響及び葉内重合ケイ酸の二次的な作用も含まれる。より直接的なケイ酸の影響を検討するためには、可溶性ケイ酸の付与に付随し短期間に発現する生理的変動を体内重合度とのかねあいから検討する必要がある。また、葉身の老化は、その產生に器官特異性のある植物ホルモンの含有量、蓄積同化産物量及びその再転流量に左右されるため、葉身以外の器官の生理的状态に大きく影響される。したがって、老化に対するケイ酸の直接的な生理作用を明確にするためには、老化発現を誘起する環境ストレスの少ない状態で、人為的に誘導した老化の進行過程に及ぼすケイ酸の作用部位（器官）及び作用形態を検討する必要があると考えられる。ケイ酸処理した個体及び切除葉身の老化の進行過程をケイ酸処理区で比較し、未重合（可溶性）のケイ酸が老化進行の抑制に及ぼす影響及びその作用部位を検討した。

個体全体を暗所に置き老化誘導処理を行い、老化の進行をケイ酸処理区間で比較したところ（第47図、第48図）、 $-Si$ 区では老化誘導処理によって上位、下位いずれの葉身も暗処理後3日目にほとんど枯死したのに対し、 $+Si$ 区の上位葉は4日目まで活性を維持した。一般に、葉身の老化進行は植物自体が產生する種々の植物ホルモンの影響され、特にサイトカイニンが抑制的にエチレンが促進的に機能することがよく知られる。また、老化に伴う細胞の内容物の分解速度は、水稻体内の蓄積同化産物量及びその再転流能力に左右される（Mae and Ohira, 1981; 山谷, 1994）。したがって、ケイ酸処理区間で老化維持度にみられた2日間の差は、暗処理を開始した時点の蓄積同化産物、窒素（タンパク質）及び内生ホルモン含量、あるいは暗所での分解・転流速度における両者の差を表していると考えられる。

暗黒処理開始時点の植物体の生理状態の相違によって誘起される要因の影響をなくし、活性維持に対するケイ酸のより直接的な効果を検討するため、ケイ酸を含まない培養液で栽培した個体（ $-Si$ 区）にケイ酸

を与える処理（以下， $-+$ ），及びケイ酸を含む培養液で栽培した個体（ $+Si$ 区）にケイ酸を欠如する処理（以下， $+ -$ ）を1～4日行いその後3日間暗処理し活性の維持度に及ぼすケイ酸の影響を検討した。なお，ここでは暗処理3日後の光合成速度及びクロロフィル含量を簡略化し単に活性の維持度とよぶ。

$+ -$ 処理の場合，供試した個体は，長期間 $+Si$ 区で栽培したため処理開始時の内生的な活性維持能力及び重合蓄積したケイ酸の含量が高いと考えられる。よって，ケイ酸欠如の影響がなければ維持度は一定に推移すると予想された。しかし，活性維持度は圃場の $+ -$ 処理が長くなるにつれ徐々に低下しケイ酸欠如による老化進行の促進が認められた（第50図）。葉内重合ケイ酸の指標であるケイ酸体を軟X線を照射し観察したところ（第52図），線状のケイ酸体が観察され重合度が著しく高いことが伺われた。黒線には $+ -$ 処理3日後でも変化がみられず，重合ケイ酸の可溶化・溶脱はほとんどないと判断された。このことは，葉内にケイ酸が重合し多量に存在する場合でも，根系へのケイ酸供給の中断によって老化進行が促進されることを意味する。葉身の活性維持のためには可溶性ケイ酸の断続的な供給が不可欠であると考えられる。

一方， $-+$ 処理では，長期間 $-Si$ 区で栽培したため，上述した重合ケイ酸の利点をほとんど有せず，処理開始時の内生的な活性維持能力は $+Si$ 個体より著しく低いと推定された。活性維持度は， $-+$ 処理にともない急激に上昇し（第51図），ケイ酸の1日処理で $+Si$ 区と同等の維持度を示すことが明らかとなった。ケイ酸体の経時的变化から（第52図）， $-+$ 処理によるケイ酸の重合蓄積はなく，ケイ酸が可溶性の形態で老化の抑制に関与した機能向上に作用していることが明らかとなった。

微量サンプル中の可溶性ケイ酸含量の定量は困難であるため，ケイ酸含量とケイ酸体との関係から老化関連のケイ酸含量の推定を試みた（第53図）。ケイ酸濃度とケイ酸体との間には，有意な正の相関関係（ $Y=0.$

$0.041 + 0.000019X$; $r = 0.86^{**}$) が認められ、葉内ケイ酸含量とケイ酸体は比例関係にあることが明らかとなった。また、この式からケイ酸が葉内に0.041%以上蓄積すると、ケイ酸が重合しケイ酸体が形成されると判断された。したがって、ケイ酸による老化抑制効果及び維持度の増大は、0.041%以下の未重合のケイ酸が関与していると推察される。

器官相互の影響をなくしケイ酸の水稲体の作用部位を限定するため、葉片を切除しケイ酸を種々濃度含む溶液上に浮かべ老化度を比較した。その結果、個体全体の老化には明確にみられたケイ酸の効果が、葉片の老化誘導では消失し、老化の進行傾向に葉身内のケイ酸含有量及び外与ケイ酸濃度の影響はみられなかった(第54図、第55図、第56図)。この結果と、上述した-+処理実験の結果とあわせ考えると、ケイ酸の老化抑制の効果はケイ酸を経根的に供給した場合に発現すると判断され、ケイ酸が根の活性向上を介して葉身の老化を抑制したと推察される。

以上のように、ケイ酸は、内生的な老化進行の抑制機能及び(1)で述べた外生的不良環境耐性の向上を介して葉身の生理的活性の維持に貢献していると考えられる。

以上1から3までを要約すると第57図のフローチャートで表すことができる。ケイ酸は細胞の原形質膜及び細胞壁の合成・強化を促す。これは自然条件下で植物が遭遇する種々の環境ストレスに対する耐性を向上させる。このストレス耐性の向上は葉身の生理的活性の維持、すなわち老化進行を抑制し個体全体の光合成速度の増大に寄与する。また、細胞壁の合成及び肥厚化は細胞の肥大に直接関与し生長量を増大させる。

葉身内の可溶性及び重合ケイ酸は環境刺激に対する気孔開閉を正常化し、不良環境から良好な環境への気孔開孔、及び逆の場合の気孔閉孔を適切に行わせ、 CO_2 の固定及び水の損出のバランスを適切に保つように開閉し CO_2 固定効率の増加及びストレス回避を同時に実現する。この機

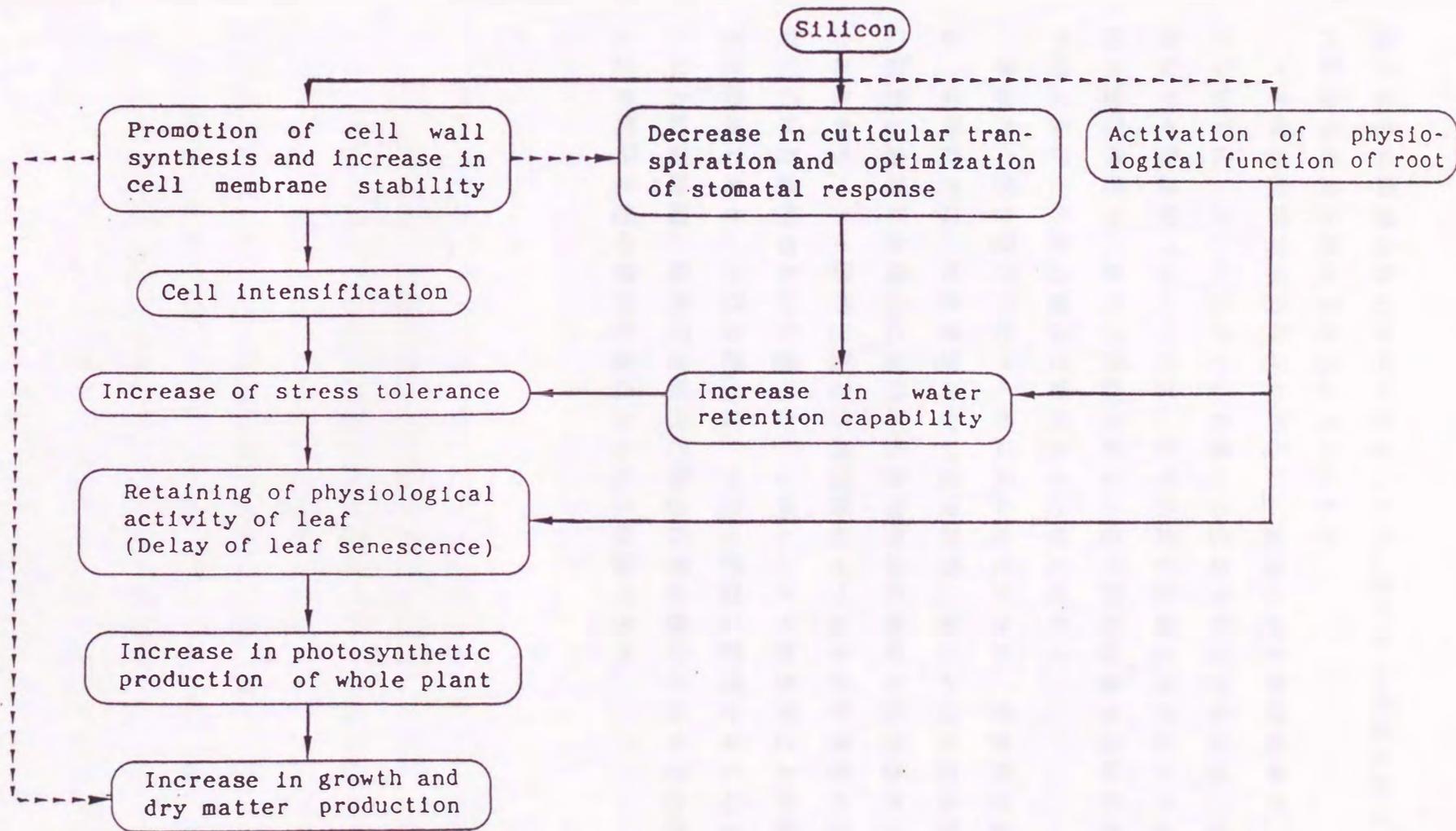


Fig. 57. Possible process of growth promotion in rice plant by silicon application.

能はさらに環境条件の変動に対するCO₂固定能の増加を介して個体全体の乾物生産量を増大させると考えられる。

ケイ酸は根機能の活性化に関与し、葉身の老化を抑制する。この機能については、データに乏しく推察にとどまるものであるが、老化抑制は重合ケイ酸は関与しておらず、比較的速い反応であることなどから直接的な生理機能の可能性が推察される。老化抑制は個体全体の光合成速度の向上及びその能力維持に寄与すると考えられる。

葉身内に重合蓄積したケイ酸は葉身を直立させ、受光態勢を良好にする。本研究では、相互遮弊のない生育初期、あるいは生育後期に光環境に留意し栽培した場合においても乾物生産に明確な施用効果が認められたことから、ケイ酸の主要な生理機能の一つとされる葉身の直立効果に対しては否定的な見解を述べた。しかし、ケイ酸施用による葉身直立効果は明確であり、実際栽培上は、かなり重要な要因であると考えられる。

以上の直接的、間接的な効果の複合作用が個体全体の光合成速度を向上させ乾物生産の増大をもたらしたと結論できる。

要 約

水稻の生長・乾物生産に対するケイ酸の生理的作用を明らかにすることを目的に、水稻の生長・乾物生産の基礎となる光合成速度及びその律速因子、光合成能力の維持に関連した老化及び老化発現に関与する細胞の環境ストレス耐性（細胞膜安定性）を検討し、ケイ酸による生長・乾物生産向上作用のメカニズムを明らかにした。得られた結果は以下の通りである。

1) ケイ酸施用によって供試全品種の乾物重（有機物蓄積量）が増加し、ケイ酸施用は明らかに水稻の生長にとって正の効果を示した。供試品種の中では特にコシヒカリ及びニシホマレといった日本型品種に効果が大きかった。ケイ酸含量とケイ酸重を除いた乾物重（有機物蓄積量）との関係はケイ酸含量と稈重との関係に類似し、生長形質では草丈の伸長に有意な効果が認められたことから、ケイ酸は稈の伸長促進を介して個体全体の生長・乾物生産に寄与することが明らかとなった。また、遮光処理によって、ケイ酸の効果が顕著になり、特にコシヒカリで施用効果が大きくなった。

2) 生長解析法を用いた要因解析から乾物生産の増加は純同化率（NAR）の増加に起因することが明らかになった。NARに直接的に関与すると考えられる個体全体の光合成速度は、+Si区で高く、ケイ酸が個体全体の光合成速度の向上を介し乾物生産を向上させることが明確になった。個体全体の光合成速度は、受光態勢の改善というよりむしろ下位葉身の光合成速度の高さに起因した。乾物生産にみられた品種間差異は、下位葉身の光合成生産の大小と密接に関与し、ケイ酸は下位葉の光合成速度を維持することで個体全体の光合成速度、乾物生産を向上させると考えられた。クロロフィル含量を指標に下位葉身の光合成能力を比較したところ、全供試品種に共通して+Si区のクロロフィル含量が維

持された。

3) 光合成反応を、光化学反応系、炭酸固定系及びガス拡散系に大別し、①光エネルギー利用効率、光量子収率及び葉身の光透過率、②酸素電極法及び気孔内腔の CO_2 濃度(C_i) - 光合成関係、③光 - 拡散伝導度反応の検討を通してそれぞれに及ぼすケイ酸の影響を検討した。その結果、ケイ酸はガス拡散系、すなわち気孔開閉の調節に積極的な役割を果たしていることが明らかとなった。ケイ酸欠乏の葉身は光に対する気孔伝導度及び気孔の光感受性が高かったが、光合成速度の向上は伴わず、開度に見合う CO_2 固定がなされていないことが推察された。

4) 気孔の開閉に及ぼすケイ酸の影響を、光(青色光)、湿度、 CO_2 濃度の変化に対する個葉ガス交換速度から検討した。白色光低下に伴う拡散伝導度の低下が+Si区で敏速で、時間の経過にともない2段階的に低下した。一方、-Si区の拡散伝導度は直線的に+Si区よりも高く推移した。青色光を連続照射した場合には、青色照射後の拡散伝導度の増加が-Si区で大きく、振動状に動き、赤色光を同時照射し青色光をパルスで与えた場合には、-Si区でピークが高く、かつピーク後の気孔閉鎖が遅かった。また、湿度に対しては、湿度を低湿から高湿に変化させた場合に差が顕著になり、+Si区の拡散伝導度は、湿度変化に対し素早く増加した。気孔内腔の CO_2 濃度(C_i)に対しては、低湿度下で反応性が異なり、-Si区の拡散伝導度は C_i 低下に対し顕著に増加し、その後の C_i の増加に伴い著しく低下した。水利用効率は処理に関わらず常に+Si区で高く、-Si区では高い拡散伝導度のみあう CO_2 固定が行われていないことが明らかとなった。

ケイ酸による気孔開閉の制御は、気孔伝導度の適正化を介した炭素の獲得と水の損出のバランスの調節に貢献し、光合成速度効率の向上及び水ストレスの回避に寄与していると考えられた。また、気孔運動に対するケイ酸の関与は、組織の物理的強化作用以外の代謝生理的反応にケイ

酸が関与していることを示唆する。

5) ケイ酸による下位葉身の光合成活性の維持に関連して、葉身のストレス耐性に及ぼすケイ酸の影響を、細胞膜の安定性を指標として検討した。PEGテストを用い *in vitro* の乾燥ストレスに対する葉組織からの電解質の漏出度及びその関連要因に及ぼすケイ酸の影響を検討したところ、ケイ酸が細胞膜の安定性を向上させ電解質の漏出を抑制することが明らかになった。漏出度には環境変化及び老化の影響が認められ、 $-Si$ 区個体では生育期間を通じて細胞膜の安定性が低いことが明らかになった。漏出度を左右すると考えられた葉身の水分保持能力、葉身内外の溶質の拡散勾配、細胞壁含量及び溶液浸透性に対するケイ酸の影響を検討した結果、ケイ酸は葉表面 *wax* 含量及びクチクラ層を発達させることで水分の保持能力を増加させ、さらに、細胞壁含量の増加及び細胞の溶液浸透性の低下を介して細胞を強化し漏出を抑制していることが明らかとなった。また、乾燥の影響をなくした膜自体の強度を、細胞膜の熱安定性から検討した結果、ケイ酸の効果が明確に認められ、ケイ酸は細胞膜構成脂質成分の組成にも関与していることが示唆された。

ケイ酸はこれらの要因に関与し、ストレスに対する細胞膜の安定性を向上させ環境ストレス耐性を増大させることで葉身の生理的な活性を維持したと考えられた。

6) 乾物生産向上効果の主因と考えられた下位葉身の活性維持に関連して、老化の進行に及ぼすケイ酸の影響を葉身内の重合度とのかねあいから検討した。個体全体の老化誘導では、光合成速度及びクロロフィル含量にケイ酸の効果が明確に認められ、 $+Si$ 区の上位及び下位葉における光合成速度及びクロロフィル含量は、 $-Si$ 区のそれより1~2日長く維持された。これは、老化誘導を開始した時点の蓄積同化産物、窒素(タンパク質)及び内生ホルモン含量、あるいは暗所での蓄積同化産物の分解・転流速度における両者の差を反映していると考えられた。

ケイ酸供与の切り替え処理を行い、ケイ酸処理日数に伴う活性の維持度を比較した結果、+-処理による老化促進効果及び-+処理による老化抑制効果が認められ、ケイ酸が葉身の老化抑制に関与していることが明確になった。ケイ酸が重合し形成されるケイ酸体は、いずれの処理でも増減せず、上述した老化抑制効果は可溶性のケイ酸が関与していることが推察された。また、ケイ酸体数とケイ酸含量との間には、 $Y = 0.041 + 0.000019X$ ($r = 0.86...$) の関係が認められたことから、この効果には0.041%以下の可溶性ケイ酸が関与していると推察された。葉片に直接ケイ酸を与えた場合には効果が消失し、葉身の老化抑制効果は、ケイ酸を経根的に供与した場合に発現することが明らかとなった。

以上のことから、老化抑制効果には可溶性のケイ酸が関与しており、ケイ酸が根の活性向上を介し葉身の老化抑制効果に寄与することが推察された。

7) ここまでの結果を総合すると、水稻の生長及び乾物生産向上に対するケイ酸の生理的作用は次の4点であると考えられる。

- (1) 細胞の原形質膜及び細胞壁の合成及び組成変化。
- (2) 気孔の開閉の調節。
- (3) 根の生理的活性の増大。
- (4) 組織の物理的強化。

以上の作用の直接的効果、及びそれから派生する間接的な効果の複合作用が個体全体の光合成速度の向上及びその能力維持を促し、生長及び乾物生産の増大をもたらしたと結論できる。

謝 辞

本研究の実施と取りまとめにあたっては、九州大学農学部、縣 和一教授には終始懇篤な御指導と御鞭撻を賜わり深く感謝申し上げます。九州大学農学部教授、奥 達雄教授には本論文の御校閲と有益な御助言を頂いた。第3章の研究においては、九州大学農学部、吉田瑞樹助手及び九州大学教養学部、島崎研一郎助教授に実験遂行上有益な御意見、御指導を賜わり、第4章の研究においては、九州大学農学部、井之上 準教授に測定機器を快く貸与して頂いた。心より感謝の意を捧げます。また、九州大学農学部、窪田文武助教授には種々有益な御助言と御激励を頂き、同講座卒業生、内田英樹君、花岡直美さんには長期間にわたり実験に協力して頂いた。さらに、本論文作成にあたり同講座文部事務官中須賀理恵さんはじめ大学院生の皆様には終始惜しめない御援助を頂いた。深く感謝の意を表します。

引用文献

- 東江 栄 1991. 水稻の光合成, 物質生産に及ぼすケイ酸の作用特性の解明. 修士論文, 九州大学
- 東江 栄・縣 和一・窪田文武・P. B. Kaufman 1992. 水稻の光合成・乾物生産に対するケイ酸の生理的役割. 第1報 ケイ酸及び遮光処理の影響. 日作紀 61: 200-206.
- Agarie, S. , H. Uchida, W. Agata, F. Kubota and P. B. Kaufman 1993. Effect of silicon on growth, dry matter production and photosynthesis in rice plant (*Oryza sativa* L.). Crop Production and Improvement Technology in Asia 225-234.
- Ahmad, R. , S. H. Zaheer and S. Ismail 1992. Role of silicon in salt tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.). Plant Sci. 85: 43-50.
- 秋本真次郎 1939. 稲の珪酸及窒素の吸収に関する品種間差, 並びに其稲熱病抵抗性に対する関係に就て. 農業及園芸 14: 2279-2290.
- Arnon, D. I. and P. R. Stout 1939. The essentiality of certain elements in minute quantity for plants with special reference to copper. Plant Physiol. 14: 371-375.
- Assmann, S. M. and D. A. Grantz 1990. Stomatal response to humidity in sugarcane and soybean: effect of VPD on the kinetics of the blue light response. Plant Cell Environ. 13 : 163-169.
- 馬場 赴 1990. 秋落ち. 松尾孝嶺編, 稲学大成2. 生理編. 農文協, 東京. 697-729.
- Blum, A. and A. Ebercon 1981. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. Crop Sci. 21 : 43-47.
- Boyer, J. S. 1971. Nonstomatal inhibition of photosynthesis in sunflower at low leaf water potentials and high light intensities. Plant Physiol. 48: 532-536.
- Boyer, J. S. 1976. Water deficits and photosynthesis. In T. T. Kozlowski ed. , Water Deficits and Plant Growth Vol. IV. Academic Press, New York. 153-190.

- Boyer, J. S. 1985. Water transport. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36 : 473-516.
- Carlisle, E. M. 1972. Silicon: an essential element for the chick. *Science* 178: 619-621.
- Christensen-Dean, G. A. and R. Moore 1993. Development of chlorenchyma and window tissues in leaves of Peperomia columella. *Ann. Bot.* 71: 141-146.
- Darley W. M. and B. E. Volcani 1969. Role of silicon in diatom metabolism. A silicon requirement for deoxyribonucleic acid synthesis in the diatom Cylindrotheca fusiformis Reimann and Lewin. *Exp. Cell Res.* 58: 334-342.
- Draper, S. R. and E. W. Simon 1971. Changes in free fatty-acid content and respiratory activity during the senescence of cotyledons of cucumber. *J. Exp. Bot.* 22:481-486.
- Ebercon, A. , A. Blum and W. R. Jordan 1977. A rapid colorimetric method for epicuticular wax content of sorghum leaves. *Crop Sci.* 17: 179-180.
- Edwards, A. and D. J. F. Bowling 1985. Evidence for a CO₂ inhibited proton extrusion pump in the stomatal cells of Tradescantia virginiana. *J. Exp. Bot.* 36: 91-98.
- Elawad, S. H. and V. E. Green jr. 1979. Silicon and the rice environment: a review of recent research. *Il Riso* 28: 235-253.
- Farquhar, G. D. and I. D. Sharkey 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33: 317-345.
- Ferrari-Iliou, R. , A. T. Pham-Thi and J. V. DA Silva 1984. Effect of water stress on the lipid and fatty acid composition of cotton (Gossypium hirsutum) chloroplasts. *Ibid.* 62: 219-224.
- Fischer, R. A. and N. C. Turner 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29:277-317.
- Ford, R. C. , and J. Barber 1983. Incorporation of sterol into chloroplast thylakoid membranes and its effect on fluidity and function. *Planta.* 158: 35-41.

- Gaastra, P. 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature, and stomatal diffusion resistance. *Mededel Landbouwhogeschool Wageningen* 59: 1-68.
- Grunwald, C. , 1974. Sterol molecular modifications influencing membrane permeability. *Plant Physiol.* 54: 624-628.
- Gupta, B. K. 1977. A study of photosynthesis and leakage of solutes in relation to the desiccation effects in bryophytes. *Can. J. Bot.* 55: 1186-1194.
- Harbinson, J. , B. Genty and N. R. Baker 1990. The relationship between CO₂ assimilation and electron transport in leaves. *Photo. Res.* 25: 213-224.
- 橋本 武 1960. カリウム, カルシウムおよびマグネシウムの施用による作物体ヤング率の変化. 第4報 カルシウム及びけい酸の施用によるヤング率の変化. *土肥誌* 30: 577-581.
- 平沢 正・荒木俊光・石原 邦 1984. 水稻の体内水分と環境条件との関係. 第3報 葉身の葉および木部の水ポテンシャルの葉位間の関係について. *日作紀* 53: 54-63.
- 平沢 正・飯田幸彦・石原 邦 1988. 水稻葉身の拡散伝導度, 光合成速度に及ぼす葉の水ポテンシャルと空気湿度の影響の相互関係. *日作紀* 57: 112-118.
- 広瀬竜郎・伊豆田猛・三宅 博・戸塚 績 1992. ラッカセイの光合成速度と蒸散速度の周期的変化に対する空気湿度と吸水能力の関与について. *日作紀* 61: 597-602.
- Hsiao, T. C. , W. G. Allaway and L. T. Evans 1973. Action spectra for guard cell Rb⁺ uptake and stomatal opening in *Vicia faba*. *Plant Physiol.* 51: 82-88.
- Iino, M. , T. Ogawa, and E. Zeiger 1985 Kinetic properties of the blue-light response of stomata. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 82: 8019-8023.
- 石原 邦・佐合隆一・小倉忠治・牛島忠広・田崎忠良 1972. 水稻葉における気孔の開閉と環境条件との関係. 第4報 気孔開度と光合成速度との関係. *日作紀* 41: 93-101.
- 石原 邦・飯田 修・平沢 正・小倉忠治 1979. 水稻葉身の窒素濃度と光合成速度との関係 - 気孔開度・気孔伝導度に着目して -. *日作*

紀 48: 543-550.

- 石原 邦・平沢 正・飯田 修・木村昌久 1981. 水稻葉身の蒸散速度・気孔開度・気孔伝導度・木部の水ポテンシャルおよび葉の水ポテンシャルの日変化. 日作紀 50: 25-37.
- 石原 邦・斉藤邦行 1987. 湛水状態の水田に生育する水稻の個葉光合成速度の日変化に影響する要因について. 日作紀 56: 8-17.
- 石丸 健 1992 組織培養における緑化カルスの作出とその光合成特性に関する研究, 修士論文, 九州大学
- 石塚嘉明・早川康夫 1951. 水稻の稲熱病に対する抵抗性と珪酸及び苦土との関係. 土肥誌 21: 253-260.
- 石塚喜明・田中 明 1952. 水稻の生育経過に関する研究. 第1報 無機栄養素吸収移動過程. 土肥誌 23:23-28.
- 伊藤浩司 1972. 光と光合成. 戸刈義次監修, 作物の光合成と物質生産. 養賢堂, 東京. 178-195.
- Itoh, R. and A. Kumura 1987. Acclimation of soybean plants to water deficit. V. Contribution of potassium and sugar to osmotic concentration in leaves. Jpn. J. Crop Sci. 56: 678-684.
- 岩田岩保・馬場 赳 1961. 水稻品種の耐肥性に関する研究. 第2報 光合成から見た水稻の耐肥性と珪酸との関係. 日作紀 30: 237-240.
- Jarvis, P. G. and J. I. L. Morison 1981. The control of transpiration and photosynthesis by the stomata. In P. G. Jarvis and T. A. Mansfield. eds., Stomatal Physiology. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 247-279.
- Jones, L. H. P. and K. A. Handreck 1967. Silica in soils, plants, and animals. Adv. Agron. 19: 107-149.
- Jones, M. M. , C. B. Osmond and N. C. Turner 1980. Accumulation of solutes in leaves of sorghum and sunflower in response to water deficits. Aust. J. Plant Physiol. 7:193-205.
- Kahanak, G. M. , Y. Okatan, D. C. Rupp and L. D. Nooden 1978. Hormonal and genetic alteration of monocarpic senescence in soybeans. Plant Physiol. , 61 (sup.) : 26.

笠毛邦弘 1991. 膜輸送. 茅野充男編, 現代植物生理学5 物質の輸送と貯蔵. 朝倉書店, 東京. 1-25.

Kaufman, P. B. , P. Dayanandan, M. Goldoftas, E. Lau, J. Srinivasan, J. M. Clark, P. Hollingsworth, J. Mardinly and W. C. Bigelow 1978. Analysis of the primary deposition sites for silica ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) in panicoid and festucoid grasses and in scouring rushes (Equisetum) by scanning electron microscopy and energy-dispersive microanalysis 82A-82C. Microbeam Analysis Society Proc. 13th Ann. Conf. , Ann Arbor, Michigan, USA.

Kaufman, P. B. , Y. Takeoka, T. J. Carlson, W. C. Bigelow, J. D. Jones, P. H. Moore and N. S. Ghosheh 1979. Studies on silica deposition in sugarcane (Saccharum spp.) using scanning electron microscopy, energy-dispersive X-ray analysis, neutron activation analysis, and light microscopy. Phytomorphology 29: 185-193.

Kaufman, P. B. , P. Dayanandan, Y. Takeoka, W. C. Bigelow, J. D. Jones and R. Iler 1981. Silica in shoots of higher plants. In T. L. Simpson and B. E. Volcani eds. , Silicon and Siliceous Structures in Biological Systems. Springer-Verlag, New York. 409-449.

Kaufman, P. B. , P. Dayanandan, C. I. Franklin and Y. Takeoka 1985. Structure and function of Silica bodies in the epidermal system of grass shoots. Ann. Bot. 55: 487-507.

河野通佳・高橋活助 1958. 養分吸収における水稻とトマトとの違いについて 第1報. 土肥誌 29: 63-66.

川満真智子・川満芳信・縣 和一・P. B. Kaufman 1989. 水稻の光合成速度, 蒸散速度, 拡散伝導度および乾物生産に及ぼすケイ酸の影響. 九大農学芸誌 43: 161-169.

Koeppel, D. E. , R. J. Miller and D. T. Bell 1973. Drought-affected mitochondrial processes as related to tissue and whole plant responses. Agron. J. 65: 566-569.

Kramer, P. J. 1983. Water relations of plants. Academic Press, New York. 320-321.

Krulik, G. A. 1980. Light transmission in window-leaved plants. Can. J. Bot. 58: 1591-1600.

- Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York. 78-85, 558-568.
- Lewin, J. and B. E. F. Reimann 1969. Silicon and plant growth. Ann. Rev. Plant Physiol. 20: 289-304.
- Lipman, C. B. 1938. Importance of silicon, aluminum, and chlorine for higher plants. Soil Sci. 45: 189-198.
- Lösch, R. 1977. Responses of stomata to environmental factors-experiments with isolated epidermal strips of Polypodium vulgare. I. Temperature and humidity. Oecologia 29: 85-97.
- Ma, J. , K. Nishimura and E. Takahashi 1989. Effect of silicon on the growth of rice plant at different growth stages. Soil Sci. Plant Nutr. 35: 347-356.
- MacRobbie, E. A. C. 1981. Ionic relations of stomatal guard cells. In P. G. Jarvis and T. A. Mansfield eds. , Stomatal physiology. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 51-70.
- MacRobbie, E. A. C. 1983 Effects of light/dark on cation fluxes in guard cells of Commelina communis L. . J. Exp. Bot. 34: 1695-1710.
- MacRobbie, E. A. C. 1987. Ionic relations of guard cells. In E. Zeiger and G. D. Farquhar and I. R. Cowan eds. , Stomatal Function. Stanford Univ. Press, Stanford. 125-162.
- Mae, T. and K. Ohira 1981. The remobilization of nitrogen related to leaf growth and senescence in rice plant (Oryza sativa L.). Plant cell physiol. 22:1067-1074.
- Maier-Maercker, U. 1983. The role of peristomatal transpiration in the mechanism of stomatal movement. Plant Cell Environ. 6: 369-380.
- Makino, A. , T. Mae and K. Ohira 1984. Relation between nitrogen and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in rice leaves from emergence through senescence. Plant Cell Physiol. 25: 429-437.
- Martineau, J. R. , J. E. Specht, J. H. Williams and C. Y. Sullivan 1979. Temperature tolerance in Soybeans. I.

- Evaluation of a technique for assessing cellular membrane thermostability. *Crop Sci.* 19: 75-78.
- Maruyama, S. and K. Tajima 1990. Leaf conductance in japonica and indica rice varieties. I. Size, frequency and aperture of stomata. *Jpn. J. Crop Sci.* 59: 801-808.
- Maxwell, F. G. , J. N. Jenkins and W. L. Parrott 1972. Resistance of plants to insects. *Adv. Agron.* 24: 187-265.
- Mckersie, B. D. , and J. E. Thompson 1979. Influence of plant sterols on the phase properties of phospholipid bilayers. *Plant Physiol.* 63: 802-805.
- Mckersie, B. D. , T. Senarantna, M. A. Walker, E. J. Kendall and P. R. Hetherington 1988. Deterioration of membranes during aging in plants: Evidence for free radical mediation. In L. D. Noodén and A. C. Leopold eds. , *Senescence and Aging in Plants.* Academic Press, Sandiego. 441-464.
- Meidner, H. 1981. Measurements of stomatal aperture and responses to stimuli. In P. G. Jarvis and T. A. Mansfield eds. , *Stomatal physiology.* Cambridge Univ. Press, Cambridge. 25-49.
- Meidner, H. 1986. Cuticular conductance and the humidity response of stomata. *J. Exp. Bot.* 177: 517-525.
- Melis, A. and E. Zeiger 1982. Chlorophyll a fluorescence transients in mesophyll and guard cells. Modulation of guard cell photophosphorylation by CO₂. *Plant Physiol.* 69: 642-647.
- Mitsui, S. and H. Takatoh 1963. Nutritional study of silicon in graminaceous crop. Part 1. *Soil Sci. Plant Nutr.* 9: 49-53.
- Monsi, M. and T. Saeki 1953. Über den lichtfaktor in den pflanzengesellschaften und seine bedeutung für die stoffproduktion. *Jap. J. Bot.* 14: 22-52.
- Morison, J. I. L. and P. G. Jarvis 1983. Direct and indirect effects of light on stomata. I. In scots pine and sitka spruce. *Plant, Cell Environ.* 6: 95-101.
- Morison, J. I. L. 1987. Intercellular CO₂ concentration and stomatal response to CO₂. In E. Zeiger and G. D. Farquhar

- and I. R. Cowan eds. , Stomatal Function. Stanford Univ. Press, Stanford. 229-251.
- 元村佳恵 1990. 炭水化物. 東北大学農学部農学科編, 最新農学実験の基礎. ソフトサイエンス社, 東京. 207-214.
- Mulroy, T. W. 1979. Spectral properties of heavily glaucous and non-glaucous leaves of a succulent rosette-plant. *Oecologia* 38: 349-357.
- 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 D9: 1-169.
- 村山 登・吉野 実・大島正男・塚原貞雄・川原崎裕司 1955. 水稻の生育に伴う炭水化物の集積過程に関する研究. 農技研報 B4: 123-166.
- 中島忠広 1981. 植物の水分収支の測定法. 蒸散速度. 生態学研究法講座 7 植物の生産過程測定法. 共立出版, 東京. 150-157.
- Navari-Izzo, F. , M. F. Quartacci and R. Izzo. 1989. Lipid changes in maize seedlings in response to field water deficits. *J. Exp. Bot.* 40: 675-680.
- Nonami, H. , E. -D. Schulze and H. Ziegler 1991. Mechanisms of stomatal movement in response to air humidity, irradiance and xylem water potential. *Planta* 183: 57-64.
- Noodén, L. D. 1988. The phenomena of senescence and aging. In L. D. Noodén and A. C. Leopold eds. , *Senescence and Aging in Plants*. Academic Press, Sandiego. 2-50.
- 農林水産省肥料機械課 1993. ポケット肥料要覧. 農林統計協会, 東京.
- 小幡宗平 1959 珪酸石灰の肥効について. 土肥誌 30: 34-42.
- 大川金作 1936. 珪酸の植物に対する生理的機能に関する研究. 其六の一 植物生育上珪酸の需要量に就て. 土肥誌 10: 420-428.
- 翁 仁憲・武田友四郎・縣 和一・箱山 晋 1982. 水稻の子実生産に関する物質生産的研究. 第1報 出穂期前に貯蔵された炭水化物および出穂後の乾物生産が子実生産に及ぼす影響. 日作紀 51: 500-509.
- 小田紘一郎 1993 データブック世界の米. 農文協.

- 岡本 嘉 1969a. 水稲におけるケイ酸の生理学的研究. 第9報 培養液の高・低温下でケイ酸が水稲の生育におよぼす影響. 日作紀 38: 743-747.
- 岡本 嘉 1969b. 水稲におけるケイ酸の生理学的研究. 第10報 高・低温下でケイ酸が水稲の生育におよぼす影響. 日作紀 38: 748-752.
- 岡本 嘉 1970a. 水稲におけるケイ酸の生理学的研究. 第11報 供給量を異にしたケイ酸が水稲生育におよぼす影響とケイ素の必須性について. 日作紀 39: 139-143.
- 岡本 嘉 1970b. しゃ光下の水稲生育におよぼすケイ酸の影響. 日作紀 39: 242-243.
- Ogawa, T., H. Ishikawa, K. Shimada and K. Shibata 1978. Synergistic action of red and blue light and action spectra for malate formation in guard cells of *Vicia faba* L. *Planta* 142: 61-65.
- 小川晃男 1981. 気孔開閉, 植物生理学2, 光合成II. 朝倉書店, 東京. 38-47.
- 奥田 東 1958. 珪酸質資材の導入による農産物の究極収量向上に関する研究. 文部省試験研究費研究報告 48.
- 奥田 東・高橋英一 1961a. 作物に対するケイ酸の栄養生理的役割について. 第1報 ケイ酸欠除栽培方法の検討. 土肥誌 32: 475-480.
- 奥田 東・高橋英一 1961b. 作物に対するケイ酸の栄養生理的役割について. 第2報 ケイ酸欠除の時期が水稲の生育ならびに養分吸収に及ぼす影響. 土肥誌 32: 481-488.
- 奥田 東・高橋英一 1961c. 作物に対するケイ酸の栄養生理的役割について. 第3報 ケイ酸の供給量が水稲の生育ならびに養分吸収に及ぼす影響. 土肥誌 32: 533-537.
- 奥田 東・高橋英一 1962a. 作物に対するケイ酸の栄養生理的役割について. 第5報 水稲および大麦の鉄, マンガン, 銅, アルミニウム, コバルトならびにヒ素の過剰障害に対するケイ酸の影響. 土肥誌 33: 1-8.
- 奥田 東・高橋英一 1962b. 作物に対するケイ酸の栄養生理的役割について. 第6報 水稲の鉄吸収および根の酸化力におよぼすケイ酸施用の影響. 土肥誌 33: 59-64.

- 奥田 東・高橋英一 1962c. 作物に対するケイ酸の栄養生理的役割について. 第8報 水稻におけるケイ酸吸収の特異性. 土肥誌 33: 217-221
- Okuda, A. and E. Takahashi 1964. The role of silicon. In The Mineral Nutrition of the Rice Plant. Symp. IRRI Johns Hopkins Press, Baltimore. Maryland. 123-146.
- 折谷隆志・葭田隆治 1969. 作物の窒素代謝に関する研究. 第4報 水稻葉片の葉緑素レベルに及ぼす化学物質並びに水稻根より抽出されたサイトカイニン様物質の影響について. 日作紀 38:459-465.
- 折谷隆志・葭田隆治 1970. 作物の窒素代謝に関する研究. 第7報 作物体の溢泌液および各器官におけ可溶態窒素化合物について. 日作紀 39:355-362.
- O'toole, J. C. , R. T. Cruz and J. N. Seiber 1979. Epicuticular wax and cuticular resistance in rice. *Physiol. Plant* 47: 239-244.
- Outlaw, Jr. , W. H. 1987. An introduction to carbon metabolism in guard cells. In E. Zeiger and G. D. Farquhar and I. R. Cowan eds. , *Stomatal Function*. Stanford Univ. Press, Stanford. 115-123.
- Parry, D. W. and M. Kelso 1975. The distribution of silicon deposits in the roots of *Molinia caerulea* (L.) Moench and *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Ann. Bot.* 39:995-1001.
- Pearcy, R. W. 1978. Effect of growth temperature on the fatty acid composition of the leaf lipids in *Atriplex lentiformis* (Torr.) Wats. *Plant Physiol.* 61:484-486.
- Peck, K. M. and S. J. Wallner 1982. Ecotypic differences in heat resistance of aspen leaves. *HortSci.* 17: 52-53.
- Premachandra, G. S. and T. Shimada 1987a. The measurement of cell membrane stability using polyethylene glycol as a drought tolerance test in wheat. *Jpn. J. Crop Sci.* 56:92-98.
- Premachandra, G. S. and T. Shimada 1987b. Measurement of drought tolerance in orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.) I. Polyethylene glycol test of measuring cell membrane stability. *J. Jpn. Grassl. Sci.* 33: 140-148.

- Premachandra, G. S. and T. Shimada 1988. Evaluation of polyethylene glycol test of measuring cell membrane stability as a drought tolerance test in wheat. *J. agric. Sci. Camb.* 110: 429-433.
- Premachandra, G. S. , H. Saneoka and S. Ogata 1989. Nutriophysiological evaluation of the polyethylene glycol test of cell membrane stability in maize. *Crop Sci.* 29:1287-1292.
- Premachandra, G. S. , H. Saneoka, H. Matsuura and S. Ogata 1990. Cell membrane stability and leaf water relations as affected by nitrogen application in Maize (*Zea mays* L.) *Jpn. J. Crop Sci.* 59: 354-358.
- Premachandra, G. S. , H. Saneoka, M. Kanaya and S. Ogata 1991. Cell membrane stability and leaf surface wax content as affected by increasing water deficits in maize. *J. Exp. Bot.* 42: 167-171.
- Premachandra, G. S. , H. Saneoka, K. Fujita and S. Ogata 1992. Leaf water relations, osmotic adjustment, cell membrane stability, epicuticular wax load and growth as affected by increasing water deficits in sorghum. *J. Exp. Bot.* 43: 1569-1576.
- Raleigh, G. J. 1938. Evidence for the essentiality of silicon for growth of the beet plant. *Plant Physiol.* 14: 823-828.
- Raschke, K. and M. P. Fellows 1971. Stomatal movement in *Zea Mays*. Shuttle of potassium and chloride between guard cells and subsidiary cells. *Planta* 101: 296-316.
- Raschke, K. 1979. Movements of stomata. In W. Haupt and M. E. Feinleib eds. , *Physiology of Movements*, Encyclopedia of Plant Physiology, New ser. , Vol. 7. Springer-Verlag, Berlin. 383-441.
- Raven, J. A. 1983. The transport and function of silicon in plants. *Biol. Rev.* 58: 179-207.
- 斉藤 邦行・石原 邦 1987. 水稻葉身の光合成速度におよぼす飽差の影響 - 光利用効率, CO₂利用効率に着目して -. *日作紀* 56: 163-170.
- 坂 齊 1985. イネの生育に伴う光合成関連酵素活性の変動とその種

・品種間差異. 農技研報 D36: 247-282.

Sangster, A. G. and D. W. Parry 1981. Ultrastructure of silicon deposits in higher plants. In T. L. Simpson and B. E. Volcani eds. , Silicon and Siliceous Structures in Biological Systems. Springer-Verlag, New York. 383-407.

Sangster, A. G. and M. J. Hodson 1986. Silica in higher plants. In D. Evered and M. O'Connor eds. , Silicon Biochemistry. John Wiley & Sons, Chichester. 90-111.

Schulze, E. -D. , N. C. Turner, T. Gollan, and K. A. Shackel 1987. Stomatal responses to air humidity and to soil drought. In E. Zeiger G. D. Farquhar and I. R. Cowan eds. , Stomatal Function. Stanford Univ. Press, Stanford. 311-321.

Schwartz, A. and E. Zeiger 1984. Metabolic energy for stomatal opening. Roles of photophosphorylation and oxidative phosphorylation. *Planta* 161: 129-136.

Schwarz, K. 1973. A bound form of silicon in glycosaminoglycans and polyuronides. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 70: 1608-1612.

Senaratna, T. , B. Mckersie, and R. H. Stinson 1984. Association between membrane phase properties and dehydration injury in soybean axes. *Plant Physiol.* 76: 759-762.

Shanahan, J. F. , I. B. Edwards , J. S. Quick and J. R. Fenwick 1990. Membrane thermostability and heat tolerance of spring wheat. *Crop Sci.* 30: 247-251.

Sharkey , T. D. , K. Imai, G. D. Farquhar and I. R. Cowan 1982. A direct confirmation of the standard method of estimating intercellular partial pressure of CO₂. *Plant Physiol.* 69: 657-659.

Sharkey, T. D. and T. Ogawa 1987. Stomatal responses to light. In E. Zeiger, G. D. Farquhar and I. R. Cowan eds. , Stomatal Function. Stanford Univ. Press, Stanford. 195-208.

Sheriff, D. W. 1979. Stomatal aperture and the sensing of the environment by guard cells. *Plant Cell Environ.* 2: 15-22.

島崎研一郎 1986. 気孔開閉と孔辺細胞の生理. *化学と生物.* 24: 645-654.

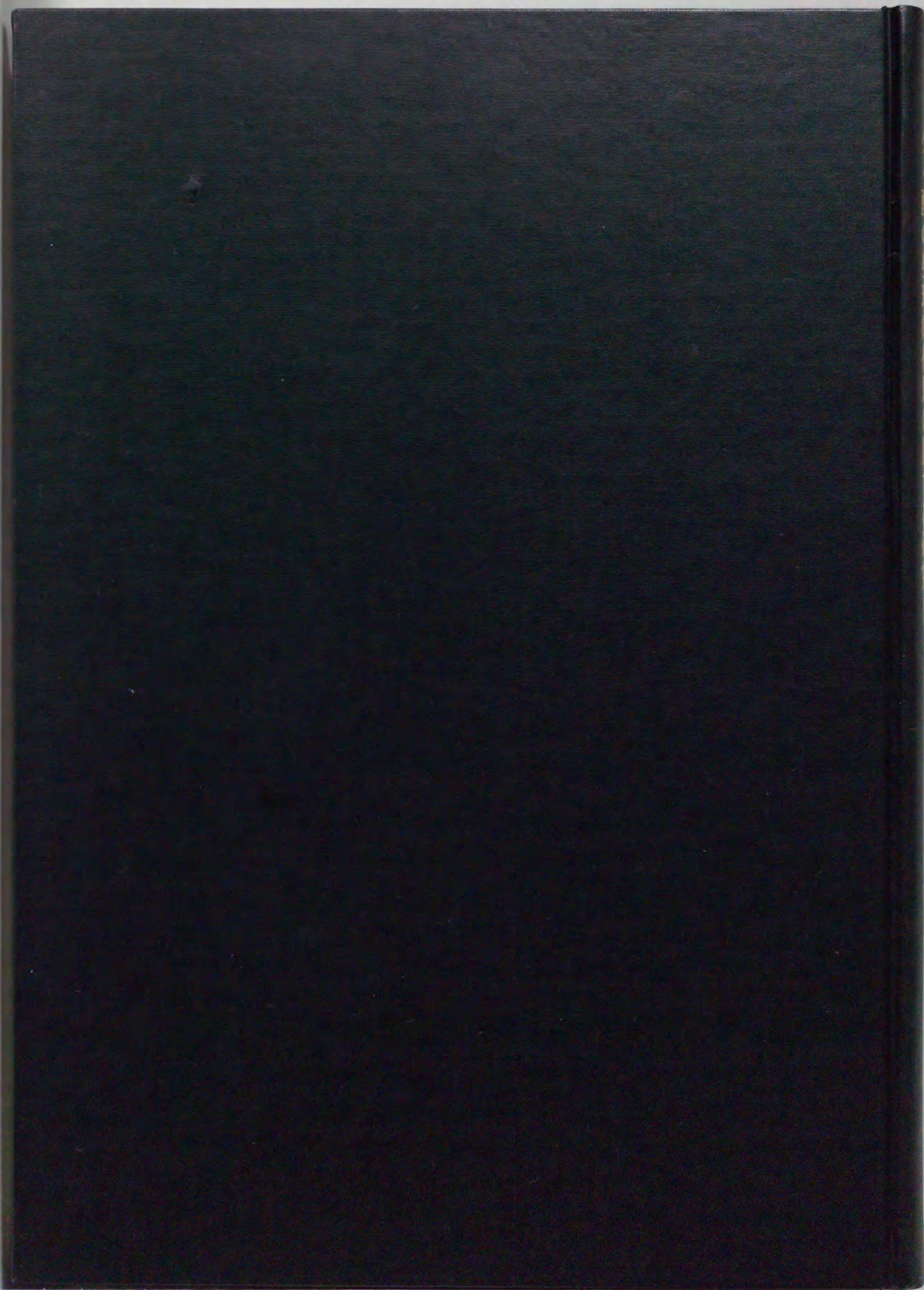
- 島崎研一郎 1991. 気孔の開閉. 新免輝男編, 現代植物生理学4, 環境
応答. 朝倉書店, 東京. 98-114.
- Shimazaki, K., M. Iino, and E. Zeiger 1986. Blue light-dependent
proton extrusion by guard-cell protoplasts of *Vicia faba*.
Nature 319: 324-326.
- 志茂山貞二 1958. 水稻の出穂期前後における倒伏ならびに風害軽減に
およぼす珪酸の効果. 珪酸質資材の導入による農産物の究極収量向
上に関する研究. 奥田 東編, 文部省試験研究報告 48: 57-59.
- Simon, E. W. 1974. Phospholipids and plant membrane perme-
ability. New Phytol. 73: 377-420.
- Sommer, A. L. 1926. Studies concerning the essential nature
of aluminium and silicon for plant growth. Univ. Calif. Publ.
Agr. Sci. 5: 57-81.
- Solárová, J., J. Pospíšilová and B. Slavík 1981. Gas exchange
regulation by changing of epidermal conductance with
antitranspirants. Photosynthetica 15: 365-400.
- Sullivan, C. Y. 1971. Techniques for measuring plant drought
stress. In K. L. Larson and J. D. Eastin eds., Drought
Injury and Resistance in Crops. Crop Sci. Soc. America,
Madison, Wisconsin. 1-18.
- Sullivan, C. Y. 1972. Mechanisms of heat and drought resistance
in grain sorghum and methods of measurement. In N. G. P. Rao
and L. R. House eds., Sorghum in the Seventies. Oxford &
IBH Publishing Co., New Delhi. India. 247-264.
- Steponkus, P. L. 1980. A unified concept of stress in plants.
In D. W. Rains, R. C. Valentine and A. Hollaender eds.,
Genetic Engineering of Osmoregulation. Plenum, New York. 235
-255.
- Taguchi, S., J. A. Hirata and E. A. Laws. 1987. Silicate
deficiency and lipid synthesis of marine diatoms. J. Phycol.
23: 260-267.
- 高橋英一 1966. 水稻の放射線抵抗性に対するケイ酸の効果. 第13報
作物に対するケイ酸の栄養生理的役割について. 土肥誌 37: 183-1
88

- 高橋英一 1975. イネとケイ酸 多肥農業における意義. 科学 45: 613-615.
- Takahashi, E. , and Y. Miyake 1977. Silica and plant growth. Proceedings of International Seminar on Soil Environment and Fertility Management in Intensive Agriculture, Tokyo. 603-611.
- 高橋英一 1987. ケイ酸植物と石灰植物. 農文協, 東京.
- Takahashi, E. , J. F. Ma and Y. Miyake 1990. The possibility of silicon as an essential element for higher plants. Comments Agric. and Food chemistry 2: 99-122.
- 高橋英一・馬 建鋒・王 大平 1990. 中国におけるケイ酸施肥に関する試験研究の現状. 農業および園芸 65: 255-260.
- 高橋治助・柳沢宗男 1958. 水稻根の発達と養分吸収とに及ぼす頁岩と珪カルの影響. 土肥誌 29:359-362.
- Takeda, T. 1961. Studies on the photosynthesis and production of dry matter in the community of rice plants. Jap. J. Bot. 17: 403-437.
- Takeoka, Y. , O. Matsumura, and P. B. Kaufman 1983. Studies on silicification of epidermal tissues of grasses as investigated by soft X-ray image analysis. I. On the method to detect and calculate frequency of silica bodies in bulliform cells. Jpn. J. Crop Sci. 52: 544-550.
- 田中孝幸・松島省三・古城斉一・新田英雄 1969. 水稻収量の成立原理とその応用に関する作物学的研究. 第90報 稲群落の姿勢と光-同化曲線との関係. 日作紀 38: 287-293.
- Tanaka, A. and Y. D. Park 1966. Significance of the absorption and distribution of silica on the growth of the rice plant. Soil Sci. Plant Nutr. 12: 11-196.
- Terashima, I. , S. Sakaguchi, and N. Hara 1986. Intra-Leaf and intracellular gradients in chloroplast ultrastructure of dorsiventral leaves illuminated from the adaxial or abaxial side during their development. Plant Cell Physiol. 27: 1023-1031.

- 寺島一郎 1992. 葉の構造と機能. 宮地重遠編, 現代植物生理学1 光合成. 朝倉書店, 東京. 57-74.
- Thomas, H. and J. L. Stoddart 1975. Separation of chlorophyll degradation from other senescence processes in leaves of a mutant genotype of meadow fescue (*Festuca pratensis*). *Plant Physiol.* 56: 438-441.
- Thomas, H. and J. L. Stoddart 1980. Leaf senescence. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31: 83-111.
- Thompson, J. E. 1988. The molecular basis for membrane deterioration during senescence. In L. D. Nooden and A. C. Leopold eds., *Senescence and Aging in Plants*. Academic Press, Sandiego. 51-83.
- 津野幸人 1971. 葉の無機養分含量と光合成. 戸刈義次監修, 作物の光合成と物質生産. 養賢堂, 東京. 82-85.
- 東京大学農学部農芸化学教室 1960. 実験農芸化学 上巻. 朝倉書店, 東京. 31.
- Turner, N. C. and M. M. Jones 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. In N. C. Turner and P. J. Kramer eds., *Adaptation of plants to Water and High Temperature Stress*. Wiley and Sons, New York. 87-103.
- von Caemmerer, S. and G. D. Farquhar 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153: 376-387.
- Walker, C. D. and R. C. M. Lance 1991. Silicon accumulation and ¹³C composition as indices of water-use efficiency in barley cultivars. *Aust. J. Plant Physiol.* 18: 427-434.
- Wallner, S. J., M. R. Becwar and J. D. Butler 1982. Measurement of turfgrass heat tolerance *in vitro*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 107: 608-613.
- Werner, D. and R. Roth 1983. Silica Metabolism. In A. Lauchi and R. L. Bielecki eds., *Inorganic Plant Nutrition*, *Encyclopedia of Plant Physiol.* New ser., 15B: 682-694.
- Wintermans, J. F. G. M. and A. de Mots 1965. Spectrophotometric

- characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol. *Biochem. Biophys. Acta* 109: 448-453.
- Woolley, J. T. 1957. Sodium and silicon as nutrients for the tomato plant. *Plant Physiol.* 32: 317-321.
- 山谷知行 1994. イネの老化に伴う窒素の転流と再利用. 植物細胞工学 秀潤社, 東京. 6: 24-29.
- 吉田瑞樹・秋月誠一・角 秀敏 1990. 量子収率の測定 (I) - 個葉の透過率・反射率の新しい測定法 -. *日林論* 101: 355-356.
- Yoshida, R. and T. Oritani 1972. Cytokinin glucoside in roots of the rice plant. *Plant Cell Physiol.* 13:337-343.
- Yoshida, S. , Y. Ohnishi and K. Kitagishi 1959. Role of silicon in rice nutrition. *Soil Plant Food* 5: 127-133.
- Yoshida, S. , Y. Ohnishi and K. Kitagishi 1962a. Histochemistry of silicon in rice plant. I. A new method for determining the localization of silicon within plant tissues. *Soil Sci. Plant Nutr.* 8: 30-35.
- Yoshida, S. , Y. Ohnishi and K. Kitagishi 1962b. Histochemistry of silicon in rice plant. II. Localization of silicon within rice tissues. *Soil Sci. Plant Nutr.* 8: 36-41.
- Yoshida, S. , Y. Ohnishi and K. Kitagishi 1962c. Histochemistry of silicon in rice plant. III. The presence of cuticle-silica double layer in the epidermal tissue. *Soil Sci. Plant Nutr.* 8: 47-51.
- Yoshida, S. , Y. Ohnishi and K. Kitagishi 1962d. Chemical forms, mobility and deposition of silicon in rice plant. *Soil Sci. Plant Nutr.* 8: 107-113.
- 吉田昌一 1965. 水稻体内におけるケイ素の存在様式と生理的意義に関する研究. *農技研報* B15: 1-58.
- Yoshida, S. , S. A. Navasero and E. A. Ramirez 1969. Effects of silica and nitrogen supply on some leaf characters of the rice plant. *Plant Soil* 31: 48-56.
- Yoshida, R. and T. Oritani 1974. Studies on nitrogen metabolism in crop plants. XIII. Effects of nitrogen top-dressing on

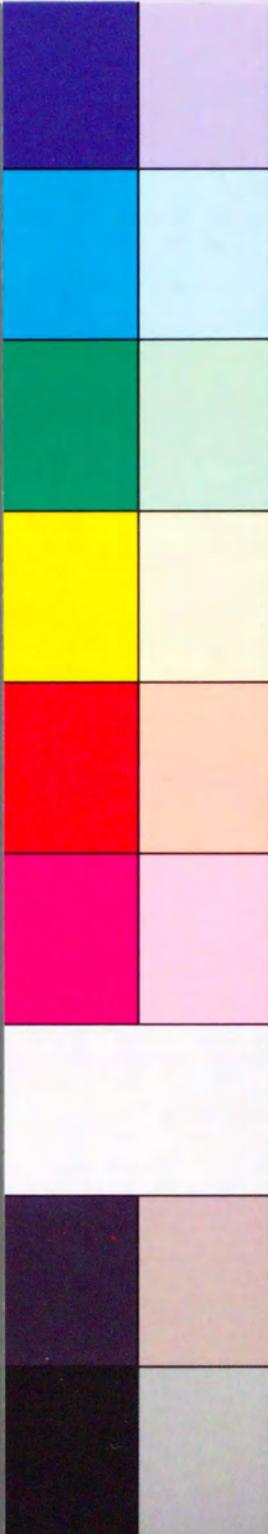
- cytokinin content in the root exudate of rice plant. Proc. Crop Sci. Jpn. 43: 47-51.
- 吉田昌一・岡部達夫 1975. けい素. 栄養診断のための栽培植物分析測定法. 作物分析法委員会編. 養賢堂, 東京. 141-146.
- Yoshida, S. , D. A. Forno, J. H. Cock, and K. A. Govez 1976. Routine procedures for growing rice plants in culture solution. In Laboratory Manual for Physiological Studies of Rice. IRRI press, Manira. 61-66.
- Yoshida, S. and E. de los Reyes 1976. Leaf cuticular resistance of rice varieties. Soil Sci. Plant Nutr. 22: 95-98.
- Zeiger, E. 1981. Novel approaches to the biology of stomatal guard cells : protoplast and fluorescence studies. In P. G. Jarvis and T. A. Mansfield eds. , Stomatal Physiology. Soc. Exp. Biol. Cambridge Univ. Press, 103-117.
- Zeiger, E. 1983. The biology of stomatal guard cells. Ann. Rev. Plant Physiol. 34: 441-475.
- Zeiger, E. , G. D. Farquhar and I. R. Cowan 1987. Stomatal function, Stanford Univ. Press, Stanford.
- Zwiazek, J. J. and T. J. Blake 1990. Effects of preconditioning on electrolyte leakage and lipid composition in black spruce (*Picea mariana*) stressed with polyethylene glycol. Physiol. Plant. 79: 71-77.



inches 1 2 3 4 5 6 7 8
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Kodak Color Control Patches

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black



Kodak Gray Scale

A 1 2 3 4 5 6 **M** 8 9 10 11 12 13 14 15 **B** 17 18 19



© Kodak, 2007 TM: Kodak