

オオムギ葉身の気孔密度と光合成速度との関係およびその育種への応用に関する研究

吉 田 智 彦

目 次

I. 序論	1
II. 気孔密度が光合成速度に及ぼす影響	10
1. 気孔密度の異なる品種間の比較	10
2. 気孔密度のみ異なる同質遺伝子系統間の比較	22
3. 気孔密度と光合成関連形質との関係	40
4. 気孔の各器官ごとの分布	52
5. 総括	57
III. 気孔抵抗と光合成速度との関係	58
1. 気孔抵抗と気孔密度および光合成速度との関係	60
2. 気孔の大きさと蒸散速度および光合成速度との関係	71
3. 気孔相互間の干渉作用	86
4. ガス拡散式による気孔抵抗の推定	91
5. 総括	101
IV. CO ₂ 拡散全抵抗中にあける葉肉抵抗	102

の割合についての推論	103
1. 葉緑体でのCO ₂ 濃度をゼロとしな る場合の葉肉抵抗の推定法	103
2. 呼吸を考慮した場合の葉肉抵抗の 推定法	112
3. 総括	122
V. 気孔密度による選抜について	123
1. 気孔密度の同一器官内変異および 各器官別変異	123
2. 気孔密度の品種間変異	130
3. 気孔密度の環境変異と遺伝力の推 定	135
4. 気孔密度と一般形質との関係	145
5. 総括	149
VI. 総合考察	150
VII. 摘要	156
VIII. 引用文献	162

I. 序論

作物の収量は多くの要因により規制され、遺伝的には多数の遺伝子によって収量が支配されてその個々の遺伝子の効果は微少であると考えられてきた (von der Pahlen and Goldenberg 1971)。従って多収を目標とした作物の育種を行うには収量に関与する多数の遺伝子の集積を計らねばならず、育種の効果を上げることが容易ではない。しかし最近の研究によれば、多くの形態に関する形質や生理的な形質が作物の収量に関係することが明らかになってきた (Wallace et al. 1972) ので、多収を目標とした作物育種でこれらの収量関連の形質を目標にして選抜を行い収量を高めることが考えられる。

イネ育種の場合の直立葉を持つ個体を選抜し受光体制を改良することによる多収化や、短稈穂数型品種による多収化 (Tsunoda 1959, 岡田ら 1967) はこのような考えに立って育種

を行つた効果のあつた代表例であらう。この他
 コムギ (Donald 1968), トウモロコシ (Pendleton
 et al. 1968) でも多収を目指した形態的改良
 方法が研究されており, ダイズでも群落構造
 の解析 (川嶋 1969 a, b, 伊藤・宇田川 1971) と
 草形を改良した品種の育成 (川嶋 1967) が
 進んでゐる。オオムギの子実生産では芒や葉
 鞘の働きがかなり大きい (Thorne 1963)。また
 宇田川・内島 (1969) はオオムギ群落の幾何学
 的構造の解析を行つて穂と葉鞘の表面積がか
 り大きいこと, 葉身は直立したものが多
 いことを述べてゐる。従つて今後オオムギ
 の多収化を目標にして受光体制などの形
 態的改良を行つてもその効果は疑問であ
 り, 実際オオムギ育種による収量の伸
 びは近年あまりみられない (佐々木・吉
 田 1977)。

従つて形態的改良による多収化は一
 定限界に達したともしえるのでさら
 に多収を目標とした育種を行うには
 作物の生理的特性の改良をも考
 へて行く必要がある。生理的特性のう

ち個葉の光合成速度を高めることは直接多収と結びつく可能性があると考えられる。即ち、Moss and Musgrave (1971) は収量が多く生理的過程や形態的要素の影響を受けるので光合成速度と収量との間には必ずしも単純な関係とはならぬが、個葉の光合成速度の高い品種を選抜することにより多収品種を育成できる可能性があると述べている。また小島(1972)によればダイズの個葉の光合成速度を高めることは個体群の光合成速度を高めるのに有利であり、特に多肥密植栽培において重要であるとしている。さらにオオムギの乾物生長のシミュレーションによると、同化器官の光合成速度が20%増加すると穂重が16%増加するといふ(武田ら1977)。

葉身の光合成速度を規制する炭酸ガス拡散の過程は大きく二つに分けられる。Gaastra (1959)によれば、個葉の光合成速度(P)は大気中の CO_2 濃度 $[(CO_2)_a]$ と葉緑体での CO_2 濃度 $[(CO_2)_{chl}]$ の差に比例し、大気中か

り葉緑体に至るまでの CO_2 拡散に対する抵抗 (r) に反比例する。

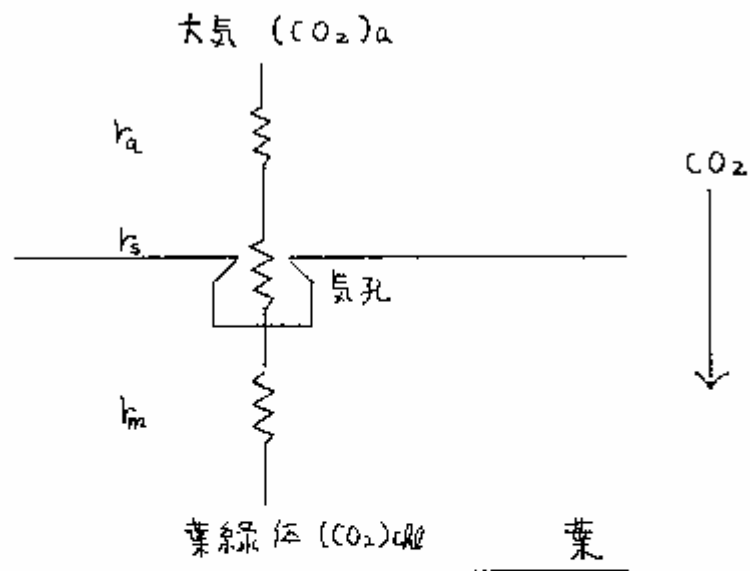
即ち,

$$P = \frac{(\text{CO}_2)_a - (\text{CO}_2)_{chl}}{r} \quad (1)$$

である。また r は大気中より葉身表面までの大気の抵抗 (r_a), 気孔を通る際の気孔抵抗 (r_s), 葉肉表面より葉緑体までの葉肉抵抗 (r_m) の和からなり,

$$r = r_a + r_s + r_m \quad (2)$$

と表わされるとした(第1図)。 $(\text{CO}_2)_{chl} = 0$ と仮定し, P と $(\text{CO}_2)_a$ の測定値から r が求まる。(2)式の $(r_a + r_s)$ は同一葉身の蒸散速度を測ることにより求められ, さらに r_a は葉身を移取り湿めさせた紙の蒸発速度から求められる(後述^{15P})。よって r_a , r_s , r_m の値が各々求まり, CO_2 の葉緑体への拡散過程を気孔の部分とそれ以後の葉肉との部分に抵抗の形で分割することができる。



オ : 図 炭酸ガスの大気より葉緑体への拡散過程

(r_a : CO₂ 拡散に対する大気の抵抗, r_s : 気孔抵抗,

r_m : 葉肉抵抗。 (CO₂)_a: 大気での, (CO₂)_{chl}:

葉緑体での CO₂ 濃度。)

従来までの個葉の光合成速度品種向差の研究はこのうち葉肉抵抗 (r_m) として表わされる部分に主な視点が置かれてきた。そして光合成速度と相関が高く測定が容易で誤差の少ない形質から光合成速度の高い個体を選抜することが考えられてきたが、それらの形質としては、葉身の面積当たり乾物重 (Pearce et al. 1969, Barnes et al. 1969, Dornhoff and Shibles 1970), 葉身の厚さ (Irvine 1967, 小島・川島 1970), 葉身の生重 (小島ら 1969, Heichel and Musgrave 1969), 葉脈の間隔 (武田・福山 1971), 葉身の窒素含量 (村田 1957, 長田 1966, Takano and Tsunoda 1971), 光合成の光化学反応系 II の Hill 活性 (Watanabe 1973), CO_2 固定反応系でのリカルコースニリン酸カルホキシラーゼ活性の強さ (Frey and Moss 1976) などが考えられ、これらの形質はそれぞれ葉肉組織の構造や葉緑体の機能に関連した形質で葉肉抵抗の改良または転流機構の改良と考えられる。

一方、光合成速度と気孔抵抗との関係は主に気孔の開度との関連で研究がなされてゐる。村田(1961)は水稲個体群の光合成の日変化が日射に強く影響され、気孔開度にはそれほど影響されなるとしたが、光飽和条件下では光合成の小変動が気孔開度に影響されてゐる可能性を示唆してゐる。また石原ら(1972)はイネで、正田(1974)はタバコで、津野(1975)は数種作物で気孔の開度による気孔抵抗の変化は光合成速度と関係が深いとしてゐる。葉身の気孔密度(葉身単位面積当り気孔数)を増加させることも気孔抵抗を減少させ得ると考えられるので、気孔密度に着目した選抜を行ひ気孔抵抗を減少させ光合成速度の高い個体を育成する可能性が考えられる。

従来、気孔密度に用いる研究は主に蒸散速度や耐干性との関連においてなされてきた(マクシーモフ 1926)。Dobrenze et al. (1969)はフルーパニックグラスの気孔密度と耐干性との間に高い相関があるとし、Miskin et al.

(1972) はオオムギ葉身の気孔密度と蒸散速度との間に正の相関があることを報告している。一方、光合成速度と気孔密度との関係は、両者に関係がないとしたもの (Frøeland 1978, Hesket 1963, Miskin et al. 1972)、気孔密度の高いものは光合成速度が高いとしたもの (Bertsch and Domes 1969)、低いとしたもの (Izhar and Wallace 1967, Heichel 1971)、などと結果が判然としないうが、最近のガイズヤランカセイでの気孔密度の異なる品種間の比較では葉身の気孔密度と光合成速度との間に正の相関が報告されている (Dornhoff and Shibles 1976, 九州農試作物部44研 昭和51年度成績概要による)。

ここではオオムギ葉身の気孔密度が光合成速度と関連が深いことを明らかにし、次にCO₂拡散過程における全抵抗のうち気孔密度に関連する気孔抵抗の占める割合が高いことを推定して気孔密度と光合成速度の関係を裏付けた。さらに気孔密度の品種間差、遺伝

力などを調べて気孔密度による高光合成能力
個体の選抜の可能性について論じた。

本研究は1973年より1977年まで米国ミネソ
タ大学(ミネソタ州セントポール市)および
九州農試作物部1部(福岡県筑後市)におい
てなされたもので、内容の大要は逐次発表し
ていく(Yoshida et al. 1975, 吉田 1976, 1977a,
b, 印刷中)が、その後得られた結果も含め
て取りまとめた。本論文の構成と取りまとめ
に当たり、九州農試作物部1部長藤井定吉博
士に終始温情ある指導と助言を賜わった。ミ
ネソタ大学教授 Dr. D. G. Rasmussen と Dr. D. N. Moss
には本実験遂行上に多大の便宜と助言を賜わ
った。また東京大学教授村田吉男博士に本論
文の懇篤な校閲と有益な教示を賜わった。こ
こに心から御礼申し上げます。

Ⅰ. 気孔密度が光合成速度に及ぼす影響

大気中の CO_2 は気孔以外の葉身の表皮細胞を通して若干葉肉中に溶解攝取とされている (Dugger 1952, 小川 1975) が、大部分は気孔を通して葉肉中に溶解しみ葉緑体にとりこまれるので気孔の数の多少は光合成速度自体になんらかの影響を与えるものと考えられる。従ってここでは葉身の気孔密度と光合成速度との関係を検討した。

1. 気孔密度の異なる品種間の比較

葉身の気孔密度と光合成速度との関係を検討するため、上葉気孔密度の異なる春播オオムギ品種の上葉のみかけの光合成速度を測定した。

材料と方法

保存品種の予備的調査によりて止葉気孔密度の異なる春播オオムギを7品種選んだ。品種名を表1表に示す。JacksonとPrimus IIは実用品種のうちでそれぞれ気孔密度の高いものと低いものであり、その他は保存品種のうちで気孔密度の高いものと低いものである。これらの品種を1973年8月23日、ミネソタ大学の温室で直径13cmのポットに播種し、発芽後1ポット、個体^{3個}に1個引いた。1品種3個体を育てた。出穂約2週間後に主穂の上葉のみかけの光合成速度を測定した。測定に用いた個体は十分水を与え、測定前に1個のポット全体に透明なビニールの袋をかぶせ強光下に約1時間おき高温、低CO₂濃度の条件にして気孔を十分開かせた後、袋を取り除き、止葉を植物体に付けたまま air sealed chamber (Wolf et al. 1969) に挿入し、赤外線ガス分析計でCO₂濃度を測った。光源は150Wの白熱灯4個の人工照明で、流水のフィルターを通したチャンバーでの光強度は $0.4 \text{ cal/cm}^2/\text{min}$ (

400 ~ 700 $m\mu$) であった。CO₂ を除去した乾燥空気に一定量のCO₂ をガスポンプから加えてCO₂ 濃度を 340 ± 10 ppm に保ち、これを毎分1.0ℓ でチャンバーに送り、チャンバー内の空気は毎分5.5ℓ で定温装置を通して再循環させてチャンバー内の気温の上昇を防ぎ、葉温を $20.5 \pm 1^\circ\text{C}$ に保った。測定後葉身を切り取り、自動葉面積計で葉面積を測定した。気孔密度の測定は Sampson (1961) の方法により、葉身裏側の中央付近で中肋と外縁の中央付近からシリコンゴムで葉身表面の鑄型を作り、さらにマニキュアをシリコンゴム表面に薄く塗り、乾燥後脱がしてポルバートを作り、その中から2か所、視野 1.43 mm^2 の顕微鏡で計測して平均し、 mm^2 当たりの数で表わした。
葉の

結果

気孔密度の最高の品種は CI 5064 で上葉裏側の気孔密度は $87 (/ \text{mm}^2)$ 、最低は Primus II の

46であり、出穂期は最も早いのが10月6日、最も遅いのが11月1日、穂長は最高が93 cm、最低が43 cmであり、みかけの光合成速度（以後、本論文での光合成速度はすべてみかけの光合成速度を表わす）の最高は23.7 (CO_2 $\text{mg}/\text{dm}^2/\text{hr}$) (CI5064)、最低は14.7 (CI4176)であった（表1）。気孔密度と光合成速度の分散分析の結果（表2）によると、気孔密度の品種間差は1%水準で、光合成速度の品種間差は5%水準で有意であり、光合成速度の変動係数(12.7%)より気孔密度の変動係数(8.9%)はかなり小さい値であった。気孔密度、出穂期、穂長、光合成速度の相互間の相関係数を1品種3個体の平均値について計算すると（表3）、気孔密度と光合成速度の間の相関係数は0.94^{**}（ α :5%水準、**:1%水準で有意なことを示す。以下同様。）と高い正の相関を示し、表2図に示すごとく気孔密度の高い品種の止葉の光合成速度が大きくなった。光合成速度(y)の気孔密度

表1 表 奉播オオムカリ品種の気孔密度、出穂期、穂長と光合成速度の値

品種名	気孔密度 ¹⁾ (/mm ²)	出穂期 ²⁾ (月・日)	穂長 (cm)	光合成速度 ³⁾ (CO ₂ mg/dm ² /hr)
CI 5061	87	10.31	89	23.7
Dickson	85	11.1	93	22.0
CI 2263	71	10.28	91	22.0
CI 5527	60	10.15	70	18.0
CI 4157	59	10.18	59	15.1
CI 4176	49	10.18	43	14.7
Palmas II	46	10.6	72	16.3

(1) およそ3個体の平均値。2) 止葉裏側の値。3) 1973年8月23日播種。3) 止葉のみかけの光合成速度。)

中2表 春播オオムギ7品種での気孔密度と光合成速度の分散分析および変動係数

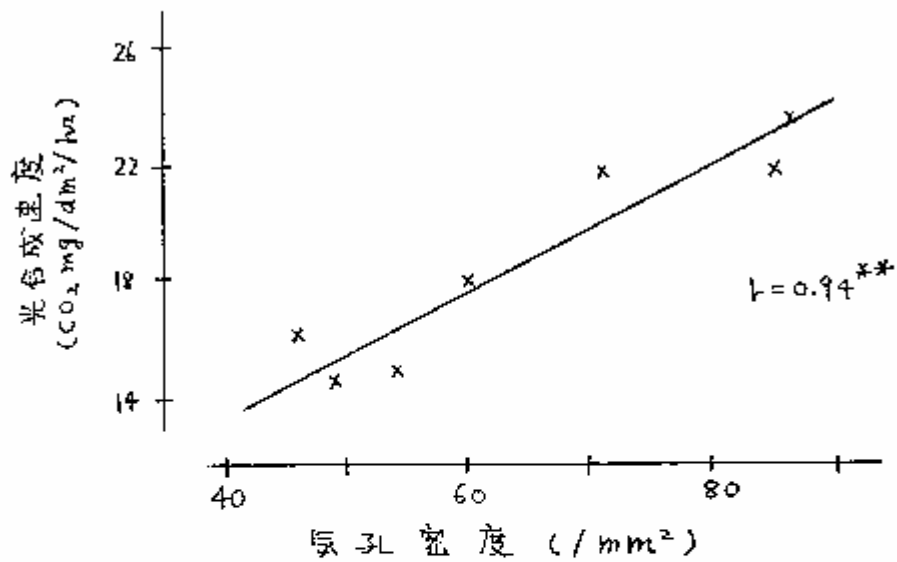
変動因	自由度	気孔密度		光合成速度	
		平均平方	F値	平均平方	F値
品種間	6	839.6	25.3**	41.33	3.75*
計測間	14	33.2		11.03	10.03
変動係数 (%)		8.9		17.7	

(*: 5%水準, **: 1%水準で有意であることを示す。以下同様。)

中3表 春播オオムギ7品種での気孔密度¹⁾、出穂期²⁾、稈長光合成速度³⁾相互間の相関係数

	出穂期	稈長	光合成速度
気孔密度	0.92**	0.82*	0.94**
出穂期		0.63	0.82*
稈長			0.92**

(3個体の平均値間について相関を計算した。1): 上葉裏側の値。2): 1973年8月23日播種。3): 上葉のみかりの光合成速度。)



第 2 図 春播材料 7 品種での気孔密度¹⁾と光合成速度²⁾との関係 (いずれも 3 個体の平均値で示した。1): 正葉裏側の値。2): 正葉のみかけの光合成速度。)

(X) に対する回帰式は

$$y = 18.8 + 0.207(x - 64.6) \quad (3)$$

であった。

一方、気孔密度と出穂期、気孔密度と稈長の間の相関係数はそれぞれ 0.92^{**} および 0.82^* という大きな値であり、オ3回でみられるように出穂が遅く稈長の高い品種ほど気孔密度が高かった。また光合成速度と出穂期との相関係数は 0.82^* 、光合成速度と稈長との間の相関係数は 0.92^{**} であり、オ4回でみられるように晩生種ほど、また稈長が高いほど光合成速度が高かった。

考察

上葉裏側の気孔密度が $87 (/mm^2)$ から 46 まで異なる品種で光合成速度が $23.7 (CO_2 \text{ mg}/dm^2/hr)$ から 14.7 に変動した。前者の向には高い正の相関があり気孔密度の高い品種

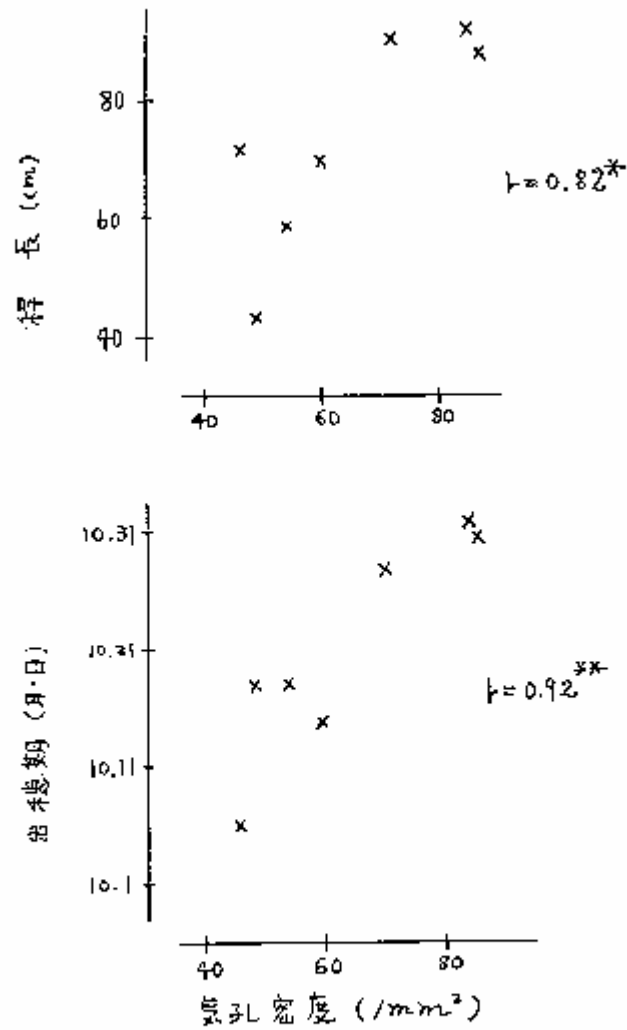


図 3 普通播材ムギ7品種の気孔密度¹⁾と穂長や出穂期²⁾との関係 (いずれも3個体の平均値を示した。1): 正葉裏側の値。2): 1973年8月23日播種。)

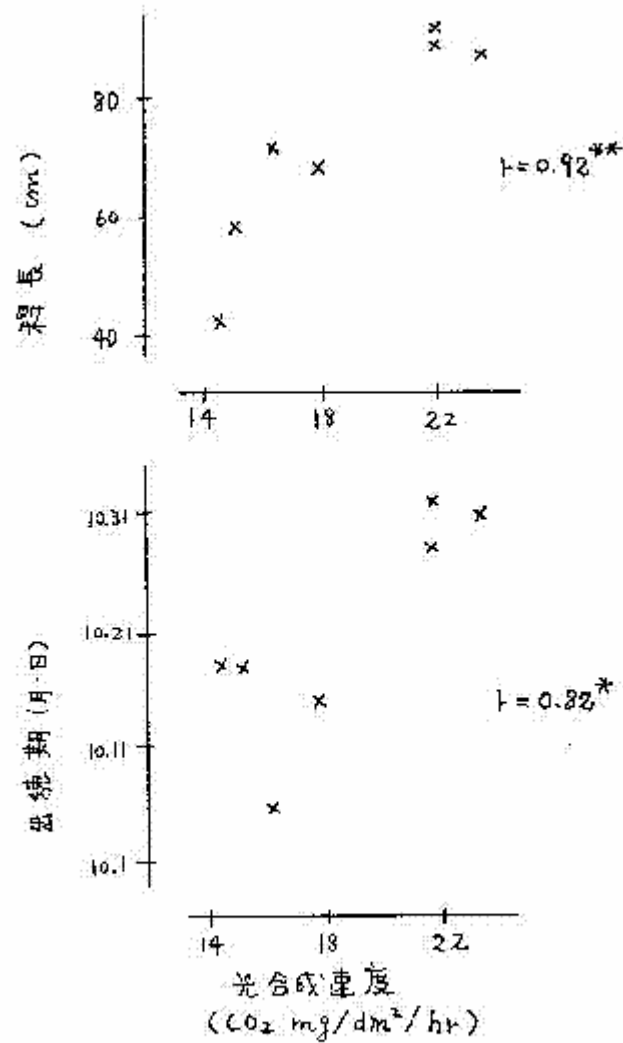


図 4 春播オムギ7品種の光合成速度¹⁾と粒長や出穂期²⁾との関係 (1)がれも3個体の平均値を示した。): 止葉のみかけの光合成速度。2): 1973年8月23日播種。)

の光合成速度が大きく、気孔を数えることで光合成能力の高い個体が選抜できる可能性を示した。

村田(1957)はイネで光合成速度と出穂期との間に負の相関があり、早生種ほど光合成速度が大きいのことを報告しているが、ここでの結果は逆に早生種ほど光合成速度が小さくなった。また稈長が高い品種ほど光合成速度が大であった。従って気孔密度と光合成速度との間の関係は出穂期や稈長の差が直接あるいは間接に光合成速度に影響を与えているためではないかとも考えられる。そこで出穂期または稈長の影響を消去した気孔密度と光合成速度との間の偏相関係数を計算すると、出穂期の影響を消去した偏相関係数は 0.84^* 、稈長の影響を消去した偏相関係数は 0.84^* であり有意である。出穂期と稈長の両者の影響を消去した偏相関係数は有意ではないが 0.51 とかなり高い値でこれらの偏相関の計算から気孔密度と光合成速度の相伴なう傾向が認め

とれる。

従って気孔は光合成の際の CO_2 の取り入れ口にはあるが、その数の多少は光合成速度自体に影響を与える可能性があると考えられる。

。

2. 気孔密度のみ異なる同質遺伝子系統間の比較

気孔密度と光合成速度との関係を気孔密度のみ異なるいくつかの品種を用いての比較のみでなく、他の遺伝的背景を同じにして気孔密度のみ異なる材料の間での比較を行うと、その関係はさらに明確となる。ここでは気孔密度のみ異なる品種を何回か戻し交雑して、気孔密度以外の形質をできるだけ同じにした系統の光合成速度を測定した。

材料と方法

供試材料は戻し交雑により得られた春播オオムギの同質遺伝子系統の集団で、1つは Dickson³ × CI4176 (BC₂F₇)、もう1つは Primus I⁴ × CI5064 (BC₃F₄) である。その他はD集団、P集団と以後略す。DicksonとCI5064は葉身気孔密度が高く、一方CI4176とPrimus IIは

気孔密度の低い品種で、Dickson と Primus II は実用品種である。D 集団, P 集団の育成経過は以下のごとくである。

Dickson と CI 4176 は 1968 年秋交配され、 $F_2 \cdot F_3$ の上葉裏側の気孔密度による選抜を行い、 F_4 で気孔密度の低い個体が Dickson に 1971 年冬戻し交雑された。同様に以後上葉裏側の気孔密度による選抜を続け 1972 年夏気孔密度の低い BC_1F_4 個体が Dickson に戻し交雑された。1973 年夏 150 個体の BC_2F_2 集団を温室で育てた。上葉の気孔密度の調査により気孔密度の高い 30 個体と低い 30 個体を選抜した。1973 年秋に BC_2F_3 系統を温室で育て上葉裏側の気孔密度により系統間、系統内個体間で選抜を行い気孔密度の高い 7 系統、低い 7 系統を選抜した。この BC_2F_4 を 1974 年 2 月 28 日、ミネソタ大学の温室で直径 13 cm のポットに播種し、発芽後 1 ポット 1 個体に間引いた。1 系統当たり 6 個体育てて光合成測定用の材料とした。

1968 年秋 Primus II と CI 5064 が交配された。

D 集団における場合と同様な選抜と戻し交雑が行われた。戻し交雑は D 集団より 1 回多かった。1973 年夏, 154 個体の *Primus II*⁴ × CI 5064 (BC₃F₂) 集団を温室で育て気孔密度の高い 30 個体と低い 30 個体を選抜した。1973 年秋 BC₃F₃ 系統が育てられ気孔密度の高い 6 系統, 低い 5 系統を選抜した。この BC₂F₄ を D 集団と同様な方法で温室に育てた。

各系統と両親の出穂期, 稈長と上葉裏側の気孔密度を調査した。両親の値を表 4 に示す。1 系統 6 個体の気孔密度の調査結果から系統内では気孔密度がなるべく均一になるように 1 系統から 4 個体を選びその 4 個体について光合成速度を測定した。気孔密度, 光合成速度の測定法は, 気孔密度の異なる品種間の比較の場合と同じである。光合成測定後, さらにもう 1 つの鑄型をシリコンゴムで光合成測定葉身の裏側に作り, 顕微鏡で之から気孔を数え光合成測定前の値と平均した。

表4 同質遺伝子系統の両親の気孔密度、出糖期、
稈長の値

品種名	気孔密度 ¹⁾ (/mm ²)	出糖期 ²⁾ (日・日)	稈長 (cm)
Dickson	69	5.12	80
CI 4176	52	4.30	41
Primo II	53	4.21	48
CI 5064	90	5.7	84

(いずれも6個体の平均値。1): 上葉裏側の値。2):
1974年2月28日播種。)

結果

D集団, P集団の各系統の各測定値を光合成速度を測定した1系統4個体の平均値で表5表に示すが, D集団の系統番号1~7とP集団の1~6が気孔密度の高い個体として選抜された系統の, D集団の系統番号8~14, P集団の7~11が気孔密度の低い個体として選抜された系統である。これらそれぞれを気孔密度の高い系統群, 低い系統群と呼ぶこととし, 各群ごとの平均値を示した。D集団で正葉意例の気孔密度の最高の系統は71, 最低は48, P集団での最高は91, 最低は54である。光合成速度はD集団で最高28.0, 最低は18.2, P集団は最高24.4, 最低17.2であった。そしてD集団, P集団共に気孔密度の高い系統群の光合成速度の平均値(D集団: 23.5, P集団: 22.4)は低い系統群の平均値(D集団: 21.1, P集団: 19.4)よりも大きかった。各測定値の分散分析によれば(表6表),

表 5 同質遺伝子系統の気孔密度¹⁾, 出穂期²⁾, 穂長と光合成速度³⁾の値

系統番号	気孔密度 (/mm ²)	出穂期 (月・日)	穂長 (cm)	光合成速度 (CO ₂ mg/dm ² /hr)
D 集団 (高気孔密度系統群)				
1	71	5.3	82	22.9
2	70	4.29	74	28.0
3	67	5.4	62	21.0
4	66	5.10	94	26.3
5	65	4.26	52	23.6
6	64	4.25	56	19.8
7	64	5.4	83	22.6
平均	67	5.2	72	23.5
D 集団 (低気孔密度系統群)				
8	58	5.5	78	25.5
9	57	5.6	84	23.1
10	56	5.1	76	23.6
11	54	5.6	61	18.9
12	51	5.4	74	19.9
13	50	5.4	73	18.2
14	48	5.4	75	18.3
平均	53	5.4	74	21.1

表 3 表 続き

系統番号	気孔密度 ($/mm^2$)	出穂期 (月・日)	稈長 (cm)	光合成速度 (CO_2 $mg/m^2/h$)
P 集団 (高气孔密度系統群)				
1	91	5.8	52	29.4
2	90	5.9	70	22.3
3	90	5.3	60	22.0
4	89	5.3	49	21.3
5	83	5.3	55	19.9
6	80	5.8	81	23.3
平均	87	5.6	63	22.4
P 集団 (低気孔密度系統群)				
7	59	4.25	41	20.6
8	57	4.25	43	17.2
9	56	4.28	51	21.0
10	55	4.26	38	19.5
11	59	4.25	42	18.8
平均	56	4.26	43	19.4

(1) おれも 4 個体の平均値。1): 上葉裏側の値。2): 1974 年 2 月 28 日 播種。3): 上葉のみからの光合成速度。)

ホ 6 表 同位素位置系統での気孔密度、出穂期、稈長
と光合成速度の分散分析

変動因	自由度	平均平方			
		気孔密度	出穂期	稈長	光合成速度
D 集団					
群間	1	2425 ^{**}	95.2	95	80.9
系統間	12	43	61.7 ^{**}	585 ^{**}	33.9 ^{**}
計測間	42	31	5.4	111	12.2
P 集団					
群間	1	4763 ^{**}	981 ^{**}	4056 ^{**}	79.3 [*]
系統間	9	49	31.3 ^{**}	354 ^{**}	10.8
計測間	31	63	7.2	76	14.1

気孔密度はD集団もP集団も気孔密度の高い系統群と低い系統群の間ではもちろん有意差があった。光合成速度はD集団では両系統群の間では有意な差は検出できなかったが、同一群内の系統間で有意差があり、P集団では群間の差が有意であった。出穂期と稈長はD集団では群間、群内で有意な差が認められたが、D集団では系統群の間では有意差はなく、各群の平均値は出穂期が5月24日と4日、稈長が72cmと74cmと差は非常に小さかった(オ5表)。

次に気孔密度、出穂期、稈長、光合成速度の値相互間の相関係数を1系統4個体の平均値に代って気孔密度の高い系統群、低い系統群をこみにして計算したところ(オ7表)、D集団、P集団共に気孔密度と光合成速度との間に有意な正の相関があり、オ5図に示すごとく気孔密度の高い系統で光合成速度が明らかに大きくなった。ここで気孔密度の高い系統群、低い系統群と分けたことによる影響

表 7. 同 復 雑 位 子 系 統 で の 気 孔 密 度¹⁾, 出 穂 期²⁾, 稈 長
と 光 合 成 速 度³⁾ 相 互 間 の 相 関 係 数

	気孔密度	出穂期	稈長	光合成速度	
気孔密度		-0.27	0.01	0.64*	D 集 団
出穂期	0.90**		0.70**	0.00	
稈長	0.70*	0.90**		0.40	
光合成速度	0.75**	0.84**	0.73**		
	P 集 団				

(4個体の平均値について相関を計算した。表の右上半分はD集団、左下半分はP集団の値。1): 正常復元の値。2): 1974年2月28日播種。3): 土壌のみケリンの光合成速度。)

を除くために、系統間の分散・共分散から、気孔密度の高い系統群、低い系統群の平均値間の分散・共分散を差し引いた群内の系統間をアールした分散・共分散を求め、同一群内の系統間での気孔密度と光合成速度との間の相関を計算したところ、値はD集団で0.67*、P集団では0.39となり、D集団で有意であった。なお6個体みられるようにD集団では気孔密度と出穂期や稈長に

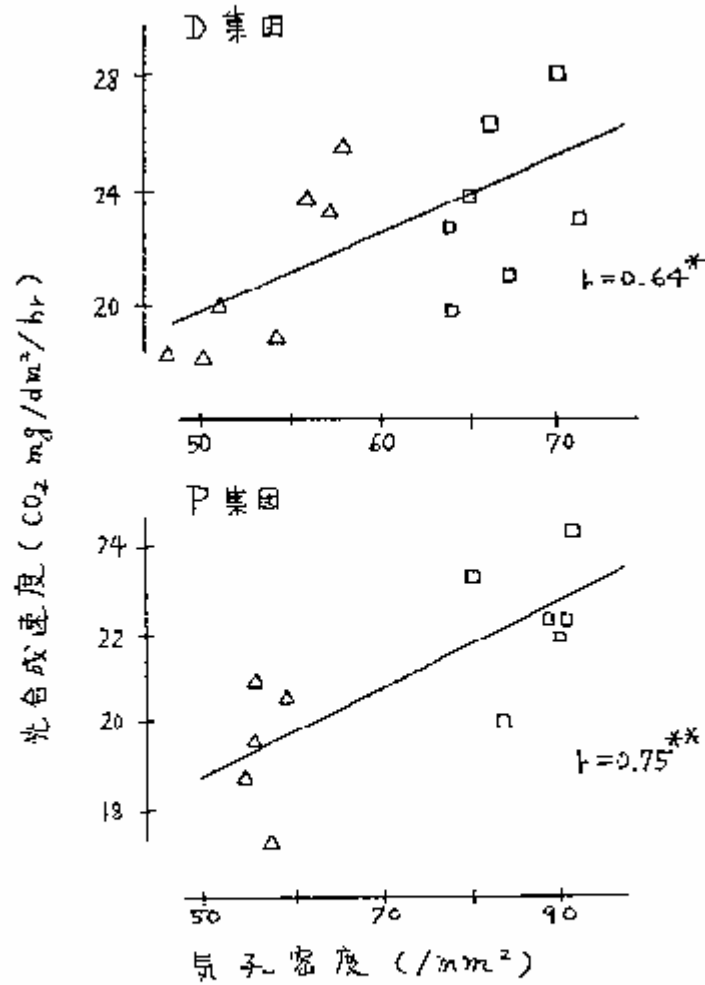


表 5 図 両葉遺位子系統での気孔密度¹⁾と光合成速度²⁾との関係
 (それぞれ4個体の平均値に於て示す。□:高¹⁾, △:低¹⁾の気孔密度の系統群。1):正葉裏側の値。2):正葉のみかけの光合成速度。)

相関はなく、光合成速度と出穂期や稈長との間に有意な相関は認められなかった(オ7図)。一方P集団では何回かの戻し交雑にもかかわらず気孔密度と出穂期や稈長との間に正の相関があり(オ8図)、光合成速度と出穂期や稈長との間に有意な正の相関が認められた(オ9図)。

考察

気孔密度の高い系統群の光合成速度は低い系統群のそれに優った。そして光合成速度と気孔密度との間の相関係数はD集団、P集団共に有意であり、何回かの戻し交雑をした系統間の比較でも光合成速度と気孔密度との間に正の相関を認めた。また気孔密度の異なる品種間の比較では気孔密度と出穂期や稈長との間に高い正の相関があったが(オ3表)、ここでD集団では気孔密度と出穂期や稈長との間の相関係数はそれぞれ -0.27 と 0.01 で

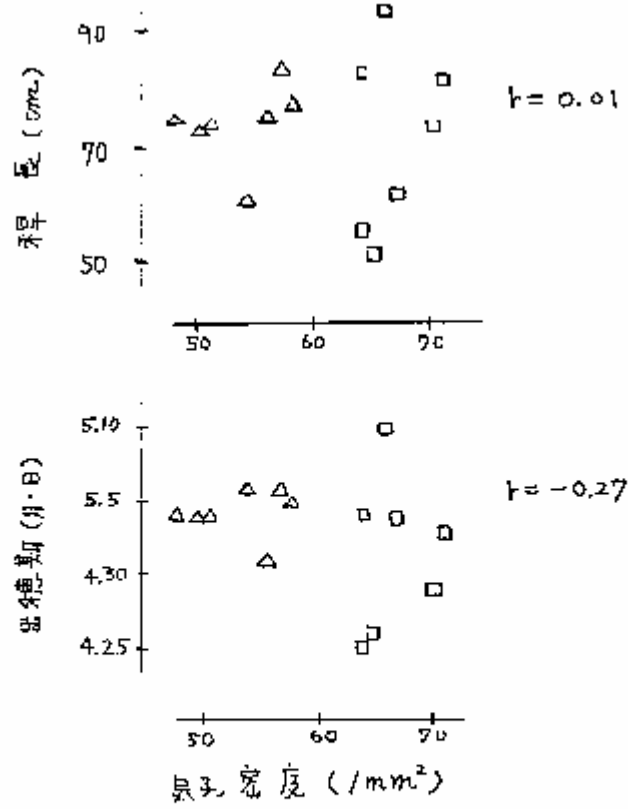
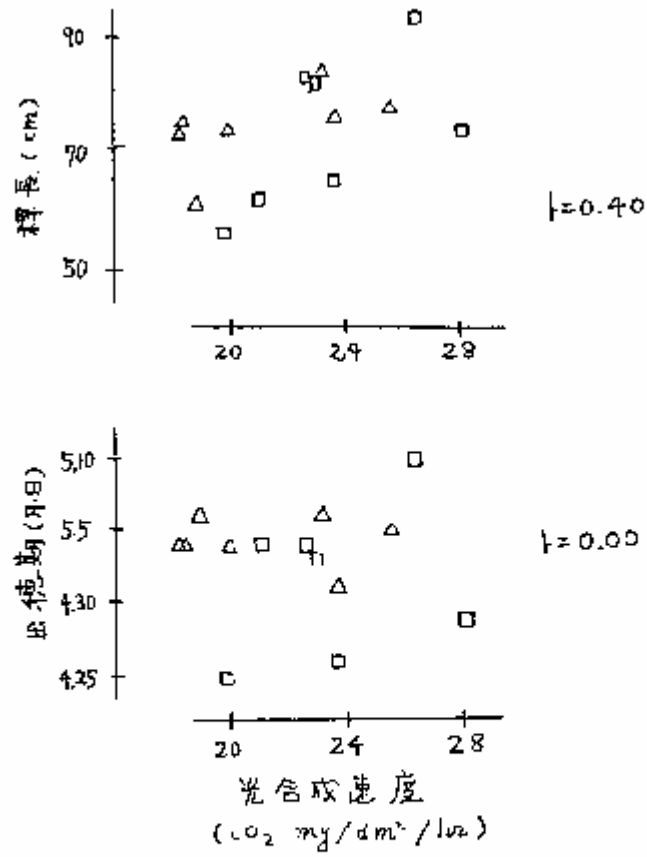


図 6 同変遷位子系統の D 集団での気孔密度と稈長や出穂期との関係 (注は Fig. 5 と同じ。)



オ 7 図 同位遺伝子系統の D 集団での光合成速度と株長
や出穂期との関係 (これはオ 5 図と同じ。)

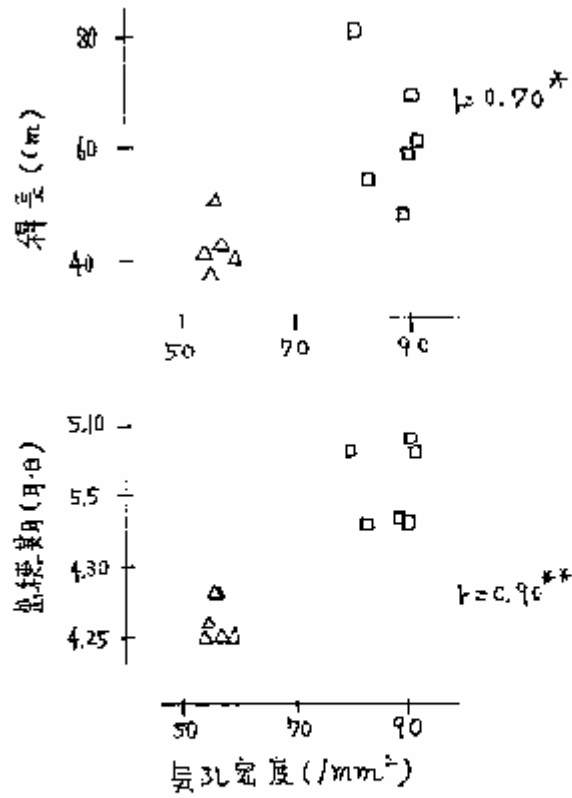
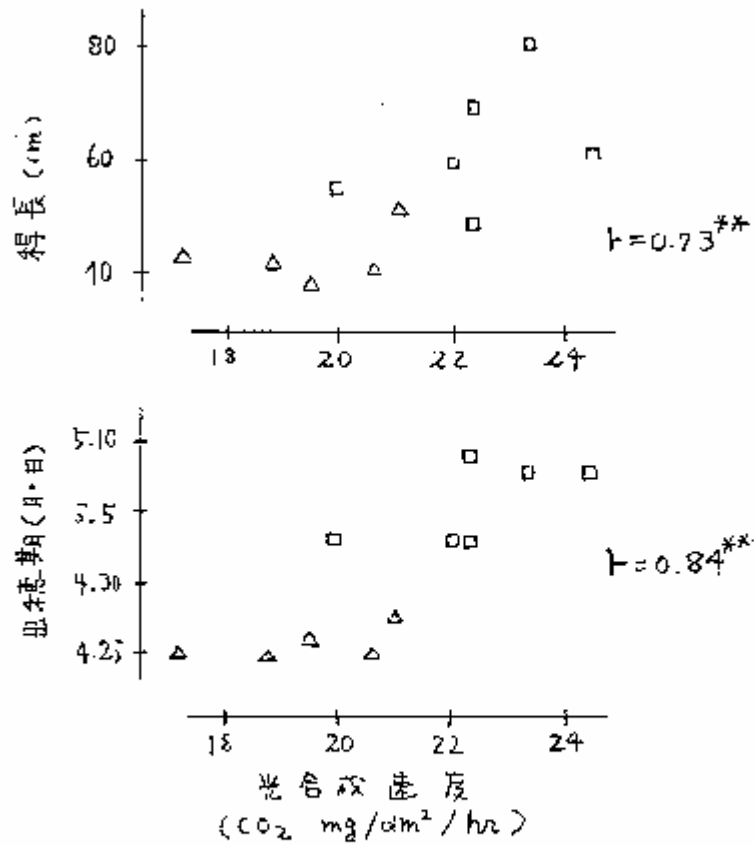


図 8 回 回復遺伝子系統の P 集団での 層孔密度と 得長や 出穂期との関係 (注はオ5回と同じ。)



第9回 同受遣位子系統のP集圧での光合成速度と
 得長や出穂期との関係 (注はオ5回と同じ。)

共に小さく相関は有意でない。従って気孔密度と出穂期や稈長との間の関係と破る魚し交雑はD集団では成功してあり、D集団での光合成速度と気孔密度との間の正の相関は出穂期や稈長の差によるものではない。従って気孔密度自体が光合成速度に深く関係すると一般的にいえると考えられ、P集団では気孔密度と出穂期や稈長との間に相関があるが、P集団で認められた気孔密度と光合成速度との関係も出穂期や稈長の差によるものではなく気孔密度自体の光合成速度に対する影響の可能性が大きいと考えられる。

以上のことから気孔密度の異なる品種間の比較でも回復遺伝子系統間の比較でも気孔密度は光合成速度に大きな影響を与える可能性が高いことが明らかになった。

Misikin et al. (1972) はこのことを供試した回復遺伝子系統の初期世代である魚し交雑を1回行った系統間で気孔密度と光合成速度や蒸散速度との関係を模試し、気孔密度は蒸散速度

に影響を与えるが光合成速度には影響を与えないとしたが本実験の範囲内で *Miskin et al.* (1972) の実験結果との差異の原因を明確には説明できない。

3. 気孔密度と光合成関連形態との関係

個葉の光合成速度は外的条件が一定ならば葉身の葉緑体含量、 CO_2 固定に係わる各種酵素活性の強さ、各種の無機養分含量、光合成産物の転流のための組織の発達程度などによって規制される（小島 1972）。Khan and Tsunoda (1970a, b, 1971) によればコムギの光合成速度は葉身の単位面積当たり乾物重や窒素含量、葉肉の厚さと維管束の間隔との比などとの正の相関があり、光合成速度は葉身の構造と関係が深い。また El-Sharkawy and Hesketh (1965) や Wilson and Cooper (1969) は葉肉細胞の大きさと光合成速度との間に負の相関を認め、Kariya and Tsunoda (1972) や Watanabe (1973) は単位葉面当たり葉緑体の延び表面積が光合成速度と関係が深いことを述べており、これらのことは葉肉組織の拡散表面の大きさが光合成速度に関係することを示している。以上の点から気孔密度は葉身内部の光合成に與与する成分や形態

との関係が深いため光合成速度と相関を示すのであって、気孔密度は単なる見せかけの原因による可能性が考えられる。

そこでここでは気孔密度の異なる品種を用いて気孔密度と光合成速度との関係を調べ、気孔密度の差異による光合成速度の大小の関係が葉身の窒素濃度や通導組織の違いによるものかどうかについて検討した。

材料と方法

保存品種の予備的に葉裏側の気孔密度の調査に基づいて、気孔密度の異なる六条皮・裸麦合計9品種を選定(品種名を表1に示す)、1975年秋九州農試の圃場=1品種を畦長1.5m、畦間70cmの畦=12m間隔の二条千鳥^モで1か所3粒おっ播種し、発芽後間引して1株立とした。出穂1週間後に10個体の上葉を採取した。そのうち5枚の葉身の裏側に1枚当たり2か所マニキュアで葉身表面の鑄型

を作り、1 cm の鋳型当たり1 cm² 箇所を顕微鏡で点孔を数えた。その葉身は自動葉面積計で葉面積を計った後 105°C で2 時間乾燥し乾物重を計り、さらに同一試料を硫酸分解してケルゲール法で全窒素量も求めた。残りの5枚は葉身の最大幅の部分を切り取り、アルコールに2 日間浸して脱色し、ヨード・ヨードカリ溶液で染色して顕微鏡で大脈 (major vein) と小脈 (minor vein) とを数えて葉脈数を数えた (Hanson and Rasmussen 1975)。

結果

1) 気孔密度と葉肉組織との関係

葉肉組織の発達程度や葉緑体の量の指標としての面積当たりの乾物重や全窒素含量をみると、面積当たり乾物重と面積当たり全窒素含量の最高は艾に三竹、最低は艾に西海皮9号の組み合わせ(表)、両者の相関は 0.81^{**} と高

表 8 六条丸, 裸麦 9 品種の気孔密度, 出穂期と葉身の構造

品種名	に属する形質の値							
	気孔密度 ¹⁾ (/mm ²)	出穂期 ²⁾ (月・日)	SLW ³⁾	N ⁴⁾	N/LA ⁵⁾	LVF ⁶⁾	SLW×LVF ⁷⁾	LA ⁸⁾
西海丸9号	65	4.20	4.16	3.91	16.3	2.7	11.2	18.0
仿筑裡1号	62	4.4	5.02	4.66	23.4	3.2	16.1	6.9
トコナガカ	61	4.9	4.38	5.72	25.0	3.2	14.0	8.5
大長節1号	60	4.13	4.42	4.84	23.8	3.4	16.7	10.3
肉厚丸4号	55	4.11	5.00	5.04	25.2	2.7	13.5	22.6
一早生	53	4.7	4.46	4.72	21.1	3.1	13.8	11.7
西海丸1号	51	4.12	4.82	4.22	20.3	2.7	13.0	14.7
三竹	49	4.19	5.53	6.08	33.6	2.6	14.4	20.9
東山丸5号	45	4.22	4.61	4.33	20.3	3.0	14.1	18.2

- (1): 上葉裏側の値。 2): 1955年秋播種。 3): 葉身面積当たり乾物重, mg/cm²。 4): 葉身乾物重当たり全窒素含有率, %。 5): 葉身面積当たり全窒素含量, mg/100 cm²。 6): 葉身最大幅での葉脈の密度, /mm。 7): 葉身面積当たり乾物重と葉脈の間隔との比, mg/cm²/mm。 8): 葉面積, cm²。)

かった。気孔密度と他の形質との関係をみると(表9表), 気孔密度と面積当たり乾物重との関係は表10図に示すごとく, 相関係数は有意ではらゝが -0.42 で気孔密度の高い品種で面積当たり乾物重が小さくなる傾向を示した。気孔密度と乾物当たり全窒素含有率や面積当たり全窒素含量との間の相関係数はそれぞれ -0.10 と -0.26 で共に小さく有意ではなかつた(表11図)。

2) 気孔密度と葉脈数との関係

光合成産物の乾流組織の発達程度の指標として葉身最大幅の部分での 1mm 当たり葉脈の数とみると表8表に示すごとく最高は大表新(号)の $7.1 (/mm)$, 最低は三竹の 2.6 であった。気孔密度と葉脈数との間の相関係数は 0.24 と小さく有意ではなかつた(表12図)。従つて気孔密度の高い品種で葉脈の間隔が狭いといふことはなかつた。

表 9 表 大果皮, 裸麦 9 品種での気孔密度と
その他の形質との間の相関係数

気孔密度 ¹⁾ 対	相関係数
出穂期 ²⁾	-0.36
SLW ³⁾	-0.42
N ⁴⁾	-0.10
N/LA ⁵⁾	-0.26
LVF ⁶⁾	0.24
SLW × LVF ⁷⁾	-0.05
LA ⁸⁾	-0.48

(1)~(8): 表 8 と同じ。

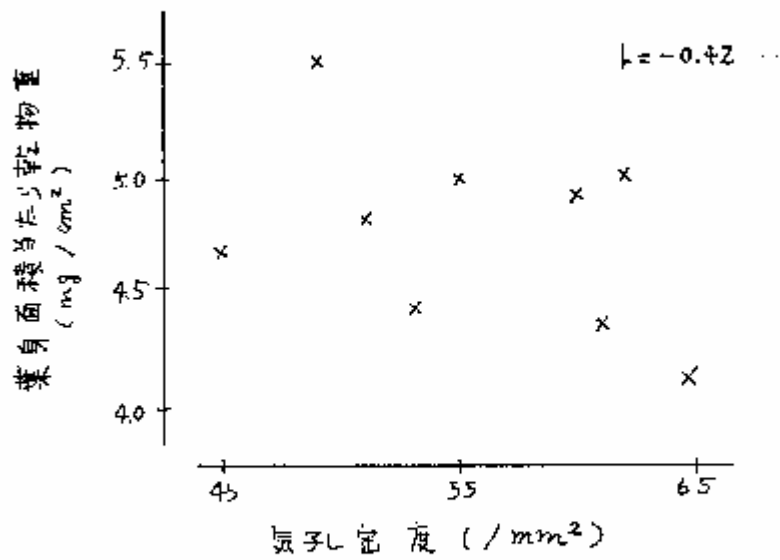


表 10 図 六条良・裸麦 9 品種での気孔密度¹⁾と葉身面積当たり乾物重との関係 (1): 止葉裏側の値。)

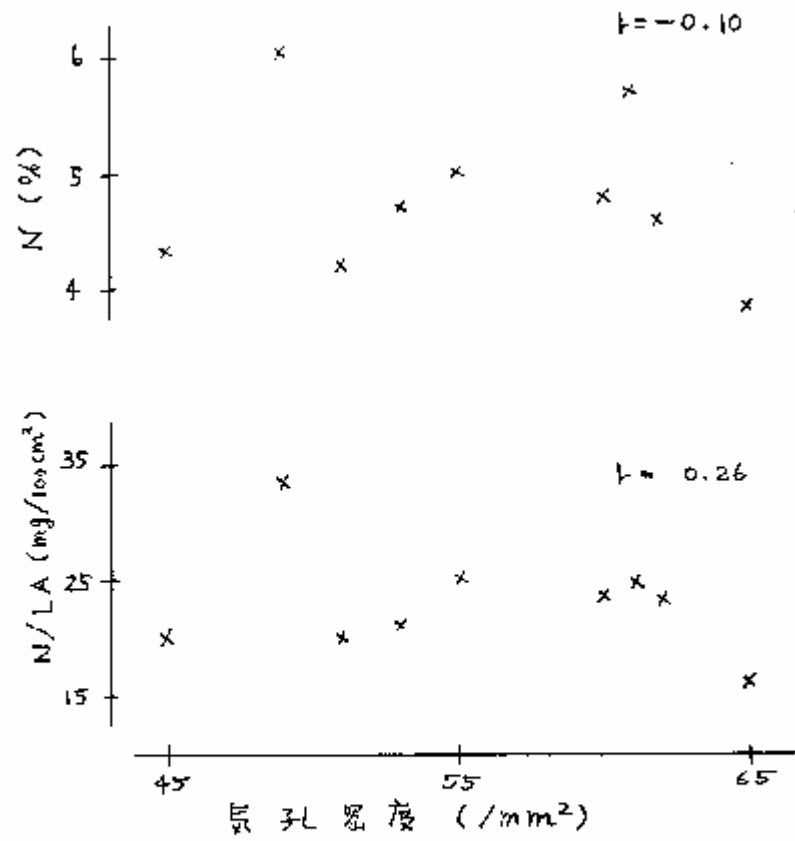
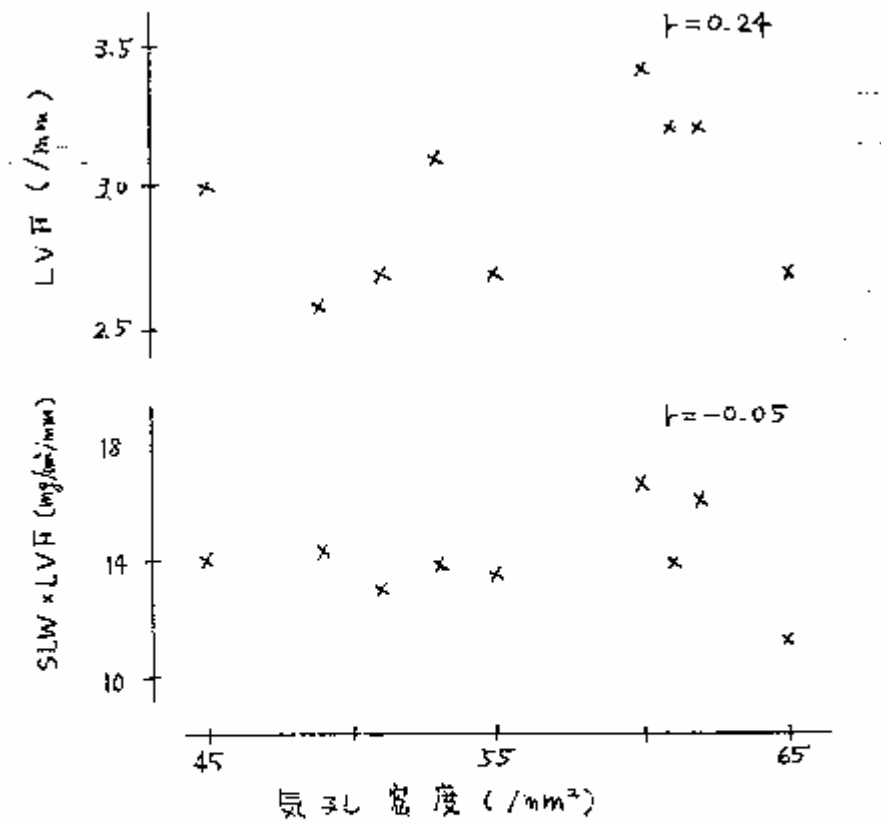


表 11 図 六条反・裸麦 9 品種での気孔密度¹⁾と葉身乾物重当たり全窒素含有率 (N) や葉身面積当たり全窒素含有量 (N/LA) との関係 (1): 止葉裏側の値。)



中 12 図 大葉及・裸刺品種での気孔密度¹⁾と葉身最大幅での葉脈の密度(LVI)や葉身面積当たり乾物重と葉脈の間隔との比(SLW x LVI)との関係。(1): 上葉裏側の値。)

また光合成速度と相関が高いとされる葉肉の厚さと維管束の間隔との比をみるため、葉肉の厚さの代わりに葉身面積当たり乾物重を用い、これと葉脈の間隔との比を計算すると最高は大麦新1号の16.7 ($\text{mg}/\text{cm}^2/\text{mm}$)、最低は西海菜9号の1.1とであった(表8)。またこの値と気孔密度との相関係数は-0.05と小さく(表12図)、気孔密度の高い品種で葉脈1本当たりの葉肉の発達程度が優れているという事ともなかつた。

考察

葉身の乾物重や窒素含量が光合成速度と関係の深いことは広く認められているが、ここでの結果は気孔密度と乾物重や全窒素含量との間に正の相関は認められなかつた。従つて気孔密度と光合成速度との間に認められた正の相関は、気孔密度の高い葉身で葉肉組織が良く発達してゐたり葉緑体の量が多いためではな

いと考えられる。

光合成産物の葉身内下の蓄積は光合成速度を低下させ、津野・藤瀬(1965)は、光合成産物がすみやかに持ち去られる状態で高い光合成速度が保たれると述べている。武田・福山(1971)、Crookston and Moss(1974)によれば、いれちる(C₃・C₄植物間で葉脈の分布が大きく異なる)、光合成速度の高いC₄植物では葉脈の間隔が狭く、光合成産物がすみやかに持ち去れるとされている。本実験の結果では気孔密度の高い品種で葉脈の間隔が狭かったり、葉脈当たりの葉身乾物重が大きかったりすることはない。従って気孔密度の高い葉身で光合成速度が大きいのは、転流機構が良く発達しているためであると考えられる。

ここでは葉肉細胞や葉緑体の大きさについては検討しなかった。長南(1970)は禾穀類作物間での比較で葉肉細胞の小さい種ほど気孔密度の高くないことを認めている。従って気孔密度の高い品種では葉肉細胞が小さく、葉面当

たりの葉肉細胞や葉緑体の延べ表面積が大きくなり、そのため光合成速度が高くなる可能性がある。しかし少なくとも気孔密度は葉面当たり葉緑体の量や転流機構の発達程度とは相関がないから、光合成速度と気孔密度の間に認められた関係は気孔密度が単なる見せかけの原因であるというのではなく、気孔密度自体の影響によっている可能性が高いと考えられる。

4. 気孔の各器官ごとの分布

葉身、葉鞘、芒の気孔密度と気孔の総数を推定し、オオムギの個体の光合成における各器官の役割を気孔の数で説明することを試みた。

材料と方法

1974年秋、九州農試の圃場に畦間70cmの広幅指で播種された二条反巻品種カラサイゴクノ止葉を含む上位十葉（ここでは止葉を第1葉とし、以下先端より下位葉に依るに従いオ2葉、オ3葉、オ4葉と呼ぶことにする。以下同様。）の葉身の表側と裏側、止葉の葉鞘、芒の気孔の分布を調べた。芒の気孔については3個体の主稈を採り、芒の外側（穂軸に面してない側）を基部から20mmおきに反射顕微鏡で直接計測した。葉身の気孔密度は3個体の主稈の葉身を採り、1つの葉身に1

アの鑄型をマニキュアで作リ、1アの鑄型からは2回顕微鏡で気孔を数えた。葉鞘は2本採リ1アの葉鞘に6か所鑄型を作リ、各2回計測した。次に葉身の葉面積を自動葉面積計で計った。葉鞘は円柱と仮定し葉鞘の直径と長さから表面積を求めた。これらの値から葉身、葉鞘の総気孔数を求めた。

結果

芒の気孔密度(芒の長さ1mm当たりの気孔数)は芒の基部付近では40位であるが、芒の先端ほど数が少なくなる、10.5mmの点で気孔は完全になくなった(オ13図)。これは芒の先端から5mmの点であった。芒の内側には気孔はなかった。オ13図の曲線で囲まれた面積から1本の芒の総気孔数を求め、これに1穂の芒の平均数30.7本を乗じて1穂の総気孔数を推定したところ、値は95000であった(オ10表)。葉身、葉鞘の気孔密度をみる

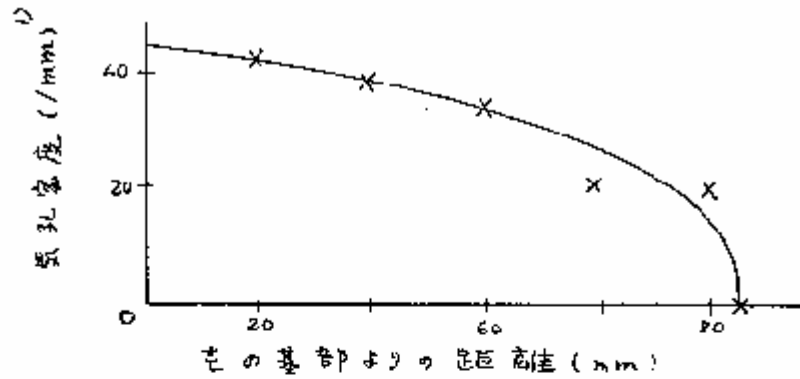


図 13 葉の気孔密度 (供試品種 カワサイクク。1): 葉の長さ 1mm 当たりの気孔数。)

表 10 葉身, 葉鞘, 茎の気孔の分布

	上葉	中葉 ¹⁾	下葉	中葉	上葉の葉鞘	茎
気孔密度 (/mm ²)						
表側	49	59	48	32	35	—
裏側	66	59	53	31		
葉面積 (cm ²)	10.9	25.7	29.6	22.7	23.7 ²⁾	—
総気孔数 (×1000)	125 ³⁾	303	253	143	83	95 ⁴⁾

(供試品種 カワサイクク。1): 上葉を第1葉とし, 以下の下位葉を順に中葉, 下葉, 中葉とする。2): 葉鞘の表面積。3): 表側, 裏側の和。4): 1穂の茎の総気孔数。)

と、止葉から下位葉までは葉身の裏側の気孔密度が表側より高く、裏側の気孔密度は止葉が最も高く、下位葉ほど減少し、中葉では上葉の約半分の気孔密度であった。止葉の葉鞘の気孔密度はかなり高く中葉よりも高かった。止葉の総気孔数（表側と裏側の和）は125000あり、止葉の葉鞘の総気孔数は83000で、芒や止葉の葉鞘の総気孔数は各々止葉の総気孔数に匹敵する値であった。

考察

Thorne (1963) によれば、オオムギ上位葉の面積当たり光合成速度は下位葉より大きく、また登熟過程で芒や葉鞘がかんりの光合成を行う。また武田・宇田川 (1976) はオオムギ止葉の葉鞘の面積当たり光合成速度は比較的高く、葉鞘は登熟に大きな役割をもちと述べている。ここでの結果によると上位葉の気孔密度は下位葉より高くこのことは葉位による光

合成速度の差の原因の一つを示唆する。また
上葉の葉鞘の気孔密度がかなり高いことは、
葉鞘の光合成速度が比較的高いことを良く説
明する。さらに、1穂の茎の総気孔数や上葉の
葉鞘の総気孔数は上葉の総気孔数に匹敵する
値で、この点を登熟過程で穂や上葉の葉鞘が
かなりの光合成を行うことを良く説明すると
考えられ、これらの点はそれぞれオオムギで
の光合成速度と気孔の数との間の関係を示唆
すると思われる。

5. 総括

気孔密度の異なる品種間の比較でも、気孔密度以外の遺伝的背景をなるべく均一にした同質遺伝子系統間の比較でも気孔密度と光合成速度との間には有意な正の相関が認められ、気孔密度の高い葉身の光合成速度が大きくなる可能性が示された。気孔密度の高い葉身で葉肉組織や転流組織が良く発達しているという事はない。従って気孔密度の高い葉身では他の光合成関連形態が良く発達しているため光合成速度が高いというのではなく、気孔密度自体の影響による可能性が高いと考えられる。上位葉の気孔密度は下位葉より高く、また止葉の葉鞘の総気孔数は止葉の総気孔数に匹敵し、これらの点はいずれも葉位による光合成速度の相違や、茎や葉鞘の発熱での大きな役割を説明する一つの事例になると考えられる。

Ⅲ. 気孔抵抗と光合成速度の関係

大気中の CO_2 の葉緑体への拡散過程は、大気抵抗 (k_a)、気孔抵抗 (k_s)、葉肉抵抗 (k_m) とする 3 つの抵抗の形に分割できる (第 1 図)。
 Gaasstra (1954) によれば、葉緑体での CO_2 濃度 $[(\text{CO}_2)_{cl}]$ をゼロと仮定し、光合成速度 (P) と大気中の CO_2 濃度 $[(\text{CO}_2)_a]$ の測定値から全抵抗 ($k_a + k_s + k_m$) が (1) 式より、

$$k_a + k_s + k_m = \frac{(\text{CO}_2)_a}{P} \quad (4)$$

と求まる。次に全抵抗から k_m を分離するためには光合成測定と同時に葉身の蒸散速度 (T) を測定する。葉肉細胞表面の絶対湿度を $(\text{H}_2\text{O})_c$ 、大気中の絶対湿度を $(\text{H}_2\text{O})_a$ とすると (1) 式同様蒸散速度は葉肉細胞表面の絶対湿度と大気中の絶対湿度の濃度差に比例し、その面の水蒸気の拡散に対する抵抗に反比例するので、

$$T = \frac{(\text{H}_2\text{O})_c - (\text{H}_2\text{O})_a}{k'_a + k'_s} \quad (5)$$

と表わせる。 r_a' と r_s' は H_2O の拡散に対する大気
 の抵抗と気孔抵抗で、蒸散に対しては葉肉
 抵抗の部分は有り。以後 H_2O の拡散に対する
 抵抗は r_a を用いて表わす。 $(H_2O)_s$ は葉
 温での飽和湿度と仮定すると、 T と $(H_2O)_a$ の
 測定値から $(r_a' + r_s')$ が求まる。 CO_2 , H_2O 分
 子の拡散係数の比から、

$$r_a = 1.7 r_a' \quad (6)$$

$$r_s = 1.7 r_s' \quad (7)$$

であるから $(r_a + r_s) = 1.7 (r_a' + r_s')$ となる。よ
 って $(r_a + r_s)$ が求まり、全抵抗から r_m の値を
 差引き r_m が求まる。次に r_a を求めるには葉身
 を形取り湿らせた紙の蒸発速度 (E) を測定
 する。この紙表面での絶対湿度を $(H_2O)_p$ とする
 とこの紙の蒸発には気孔抵抗の部分がなく、

$$E = \frac{(H_2O)_p - (H_2O)_a}{r_a'} \quad (8)$$

となる。 $(H_2O)_p$ はこの紙の温度の飽和湿度とす
 ると、 E と $(H_2O)_a$ の測定値から r_a' が求まる。

よって(6)式から r_a が求まる。

従って r_a , r_s , r_m が各々求まる。以上のよ
うに CO_2 拡散過程を大気の抵抗 (r_a), 気孔抵抗
(r_s), 葉肉抵抗 (r_m) と抵抗の形に分割する
方法を Gaastra の方法と呼ぶ。ここでは
Gaastra の方法で気孔抵抗の値を求め、気孔
密度と気孔抵抗、気孔抵抗と光合成速度との
関係を検討した。また気孔の大きさが気孔抵
抗にどのような影響を及ぼすかを検討した。
さらに気孔相互間の干渉作用について論じた。
また気孔密度、気孔の大きさの値からガス
拡散式により気孔抵抗の値を推定し、この値
を Gaastra の方法で推定した値と比較した。

1. 気孔抵抗と気孔密度および光合成速度との関係

Gaastra の方法で気孔抵抗の値を求めた
ために光合成速度を測定した個体の蒸散速度を
測定した。気孔密度と気孔抵抗、気孔抵抗と

光合成速度との関係を検討した。

材料と方法

光合成速度を測定した止葉気孔密度の異なる7品種(オ1表)と同量遺伝子系統(オ5表)について、光合成測定と同時に hygrometer を使って相対湿度を測定してその蒸散速度を求めた。また H_2O の拡散に対する大気抵抗 (r_a') を求めるため葉身を形取り湿めさせた紙の蒸発速度を光合成速度、蒸散速度を測定したチャンバで測定した。

結果

CO_2 拡散に対する気孔抵抗 (r_s) の値は気孔密度の異なる7品種(7品種と略す)が 1.51 ~ 2.63 (sec/cm) (オ11表)、D 集団が 1.07 ~ 2.39, P 集団が 1.50 ~ 3.26 であった(オ12表)。葉肉抵抗 (r_m) の7品種の平均値は 9.51

表 11 表 気孔密度の異なる春播オオムギ 7 品種の CO_2 拡散
 に対する気孔抵抗 (r_s), 葉肉抵抗 (r_m), 全抵抗
 ($r_a + r_s + r_m$) の値

品 種 名	抵 抗 の 値 (sec/cm)		
	r_s	r_m	$r_a + r_s + r_m$
CI 5064	1.86	6.59	9.45
Dickson	1.97	7.02	9.99
CI 2263	1.51	7.54	10.09
CI 5527	1.63	9.91	12.54
CI 4157	2.28	11.75	15.03
CI 4176	1.88	12.94	15.82
Primus II	2.63	10.81	14.44
平均	1.97	9.51	12.48

(11 品種も 3 個体の平均値。値は Gaastra の方法
 によって求めた。)

表 12 同位素伝子系統の CO_2 拡散に対する気孔抵抗 (k_s),
葉肉抵抗 (k_m), 全抵抗 ($k_a + k_s + k_m$) の値

系統番号	抵抗の値 (sec/cm)		
	k_s	k_m	$k_a + k_s + k_m$
D 集団			
1	1.77	7.07	9.88
2	1.07	5.81	7.88
3	1.85	7.32	9.17
4	1.54	5.83	8.37
5	1.58	6.77	9.35
6	1.99	8.37	10.36
7	1.97	7.01	9.98
8	1.33	6.32	8.65
9	1.71	7.01	9.72
10	1.25	7.64	8.89
11	2.39	8.55	11.94
12	2.23	8.18	11.41
13	2.32	8.90	12.22
14	2.29	9.05	12.34
平均	1.81	7.42	10.23

表 12 表 続 き

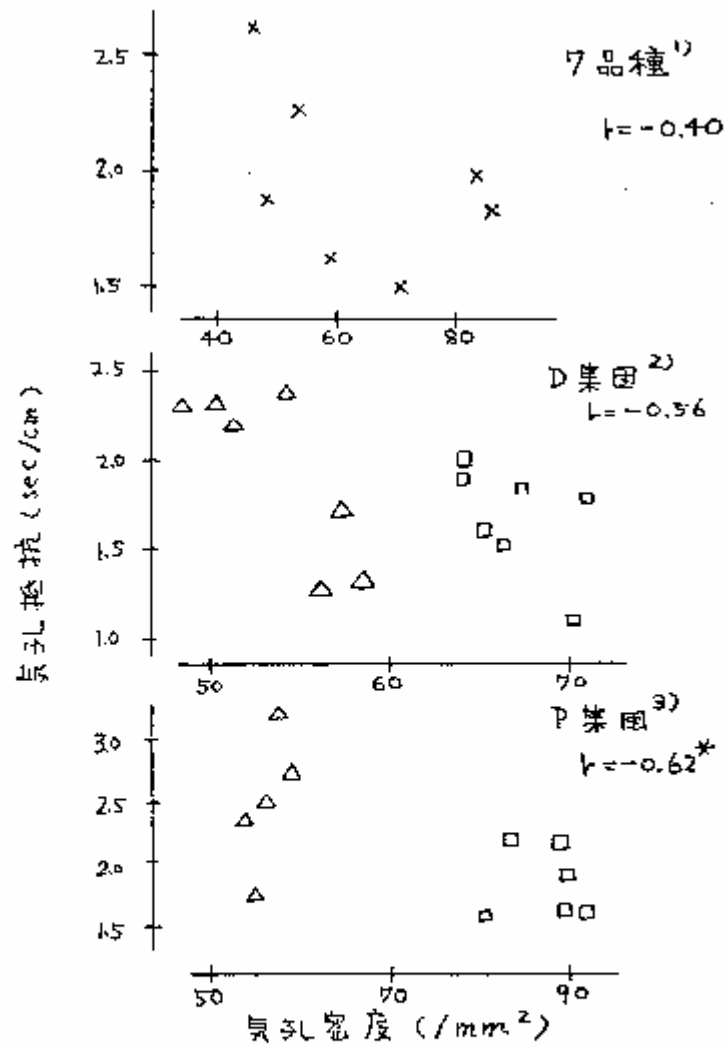
系統番号	抵抗の値 (sec/cm)		
	t_s	t_m	$t_s + t_m + t_m$
P 集団			
1	1.56	6.58	9.14
2	1.56	7.35	9.91
3	1.82	7.47	9.29
4	2.16	7.18	10.34
5	2.17	8.08	11.25
6	1.50	7.10	9.60
7	2.75	7.12	10.87
8	3.26	7.78	12.04
9	2.50	7.04	10.54
10	1.70	7.43	10.13
11	2.33	8.34	11.67
平均	2.12	7.91	10.53

(1列の各4個体の平均値。値は Gaastha の方法によつて求めた。)

、D集団で7.42、P集団で7.41と気孔抵抗の値に比べてかなり大きい値であった。気孔密度と気孔抵抗との相関係数は7品種が -0.40 、D集団が -0.56 、P集団が -0.62^* とP集団以外は有意ではないが、図14に示すように気孔密度の増加により気孔抵抗が減少した。気孔抵抗と光合成速度との間の相関係数は7品種が -0.49 、D集団が -0.92^{**} 、P集団が -0.74^{**} であり、図15に示すごとく気孔抵抗の減少は光合成速度の増加をもたらし、 CO_2 拡散に対する大気の抵抗(r_a)は 0.00 (sec/cm)であった。

考察

Hesketh (1963)、Miscin et al. (1972) は葉肉抵抗(r_m)は気孔抵抗(r_s)に比べてかなり大きく、気孔密度の差による r_s の変化は光合成速度に影響を与えず、光合成速度の差を規制する最大の要因は r_m にあるとした。しかし本実験の結果によれば r_s の変化は明らかに光合成



才 14 図 CO_2 拡散に対する気孔抵抗⁴⁾と気孔密度⁵⁾との関係

(1): 春播オスムギ 7 品種 (3 個体の平均値)。2): 3): 同葉遺伝子系統の D 集団, P 集団 (4 個体の平均値)。4): 値は gaastrom 方法により求めた。5): 上葉裏側の値。□: 気孔密度の高い群, △: 低い群。)

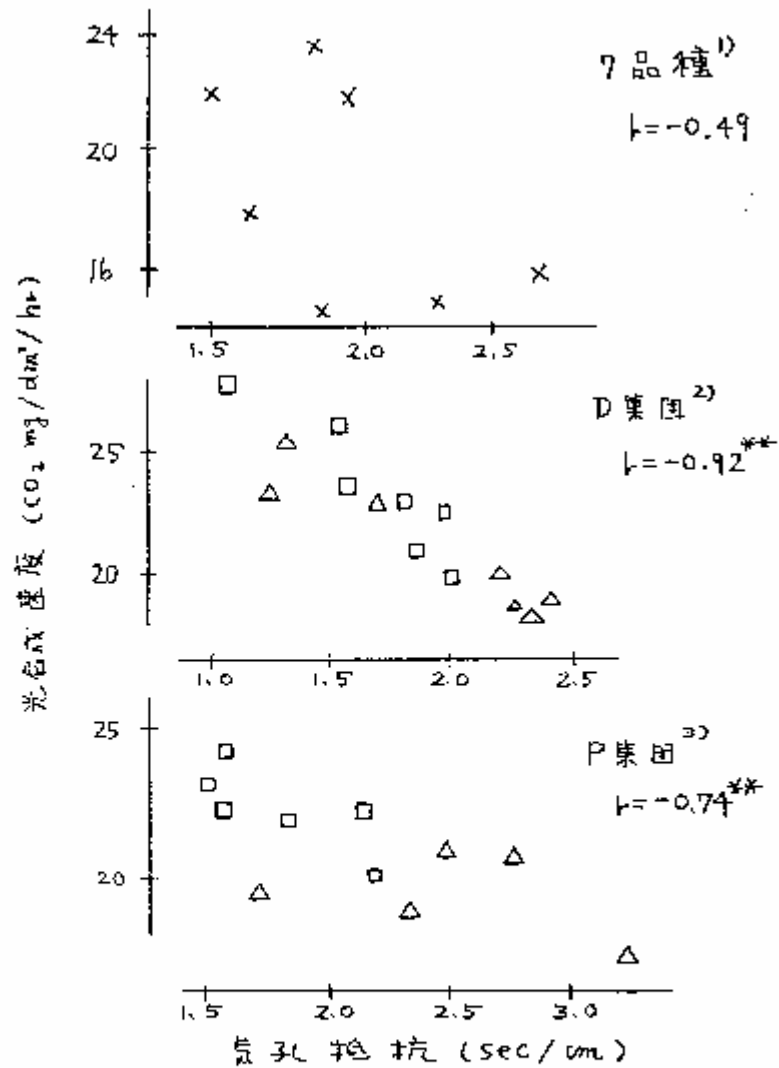


図 15 図 CO₂ 拡散に対する気孔抵抗⁴⁾と光合成速度⁵⁾との関係
 (1): 春播材4ヶ7品種(3個体の平均値)。2):, 3): 同後述位
 子系統のD集団, P集団(4個体の平均値)。4): 気孔抵抗は
 Gaastra の方によって求めた。5): 止葉のみからの光合成速度。
 □: 気孔密度の高II群, △: 低II群。)

速度に大きな影響を与えた。本実験での r_m の推定値は r_s に比べてかなり大きな値であった（表 11, 12 表）。しかしここでの r_m の推定は葉緑体での CO_2 濃度 $[(CO_2)_{cl}]$ をゼロと仮定してあり、 r_s の呼吸を考慮してはならない。この両者は共に r_m の推定値を過大評価すると思われる（Holmgren et al. 1965, Lake and Slatyer 1970）, r_m の実際の値はもっと小さいものと推察される（後述）。

また Ting and Loomis (1965) は気孔の開度が小さいときのみ蒸散速度を抑制し、ある程度以上の開度では蒸散速度は開度に伴って増加しなるとしたが、本実験では気孔は十分開かせて蒸散、光合成速度を測定してあり、気孔の開度が大きい条件でも気孔密度を高めて気孔抵抗を減少し光合成速度を高め得る事が明らかにあった。

ここで大気抵抗 (r_a) は 1.00 であったが、 r_a は葉面上の風の強さによって大きく異なる。Penman and Schofield (1957) によれば、 r_a は半

径 5 cm の円形の葉の場合，静気中で $k_a = 28.3$ (sec/cm)，10 cm/sec の風が葉面上にあるとき $k_a = 11.3$ ，100 cm/sec の風があるときは $k_a = 1.32$ になるとしてゐる。気孔抵抗 (k_s) の平均は F 品種で 1.97，D 集団で 1.81，P 集団で 2.12 であった。従つて静気中，または 10 cm/sec 程度の風の場合 k_a は k_s に比べてかなり大きく，例之は静気中で F 品種の比較とすると光合成速度 (P) は (1)，(2) 式から

$$P = \frac{(CO_2)_a - (CO_2)_c}{28.3 + k_s + r_m} \quad (9)$$

となり，1.51 ~ 2.63 の k_s の変化（表 11 表）が P には何の影響も及ぼさず， k_s のみの変化は葉によるガス交換速度に大きな影響も与へ得ない。本論文での光合成速度，蒸散速度測定の際にチャレバ一内の風の強さがどの位あったかは不明であるが， $k_a = 1.00$ は Penman and Schofield (1951) の求めた 100 cm/sec の風の強さの場合の k_a の値に近く，葉面上にはかなり強い風があったものと推察される。光合成速

度測定に用いたチャンバー内の風が r_a を自然状態での場合より過小にしてしまい、その結果 r_s の変化が直接光合成速度に影響を与えた可能性も考えられるが、自然状態では絶対的な静気ということは起こり得ず、静気中といっても葉面上には10 cm/sec程度の風があると考えられ (Penman and Schofield 1951)、実際には葉面上にかかる風の自然状態であると考えられる。

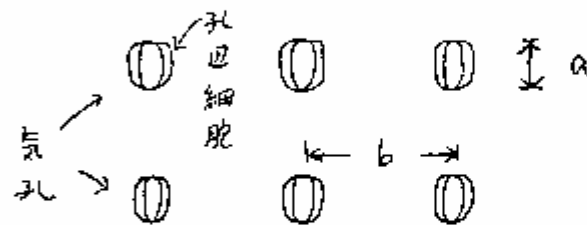
従って本実験で得られた r_a の値や、 r_s の変化が光合成速度に及ぼす影響は自然状態でも十分起こり得ると考えられるが、チャンバー法による光合成速度の推定の場合の r_a の大きさと、実際の自然状態でのそれとの値の比較は今後には待たない。

2. 気孔の大きさと蒸散速度および光合成速度との関係

気孔抵抗を量的に減少させるには、気孔密度を増加させるのみでなく、気孔の大きさを大きくすることでも可能と考えられる。ここでは気孔1つ当たりの蒸散速度や光合成速度の値と、気孔の大きさとの関係を検討した。

材料と方法

気孔密度のみ異なる同種遺伝子系統間の比較(表5表)で用いた材料の気孔の大きさを測定した。気孔密度の測定に用いたフーパポートからマイクロメーターで気孔の孔辺細胞の長さ(表6図の l)を測定した。1つフーパポートから10個の気孔の大きさを測定し、1個体で20個の気孔の孔辺細胞の長さを測定した。その平均値を気孔の大きさとした。



a : 気孔の大きさ

b : 気孔の間隔

b/a : 気孔の間隔と気孔の大きさの比

(RS : relative spacing)

才16図 気孔の大きさと気孔の間隔

気孔密度, 蒸散速度, 光合成速度の値から気孔1つ当たりの蒸散速度, 光合成速度の値を求めた。葉身による H_2O や CO_2 のガス交換は葉身両面で行われる。一方気孔密度の値は葉身裏側の値なので, 気孔密度は葉身の両側で差がないと仮定して蒸散速度, 光合成速度の値を気孔密度の2倍で除して気孔1つ当たりの値を求めた。

結果

1) 気孔密度と気孔の大きさとの関係

気孔の大きさはD集団で $31.9 \sim 32.6 \mu$, P集団で $28.3 \sim 32.4 \mu$ に分布した(表13)。気孔の大きさの分散分析によると(表14), 気孔の大きさはD集団とP集団の間, 系統間, 個体間, 鋳型間で有意差が認められた。鋳型間の変動係数は 11.2% , 個体間の変動係数は 7.2% であった。気孔密度と気孔の大き

表 13 同質量伝子系統での気孔の大きさ, RS (気孔の間隔と気孔の大きさの比), 気孔1つ当たりの蒸散速度 (W/S) と光合成速度 (P_n/S)

およびガス抗散式より求めた水蒸気の抗散に対する気孔抵抗 (r_s) の値

系統番号	気孔の大きさ ¹⁾ (μ)	RS ²⁾	W/S ³⁾ ($\times 10^{-6} \text{H}_2\text{O g/hr}$)	P_n/S ⁴⁾ ($\times 10^{-5} \text{CO}_2 \text{ mg/hr}$)	r_s (R) ⁵⁾ (sec/cm)
D 集団					
1	35.0	3.39	1.51	1.61	0.682
2	31.9	3.74	1.92	2.00	0.792
3	34.7	3.58	1.79	1.57	0.734
4	37.4	3.30	2.11	1.99	0.671
5	31.9	3.88	1.80	1.82	0.849
6	34.3	3.65	1.68	1.55	0.782
7	36.7	3.41	1.95	1.77	0.709
8	37.6	3.51	2.60	2.20	0.759
9	36.9	3.58	2.29	2.03	0.783
10	33.1	4.04	2.07	2.11	0.940
11	34.5	3.95	1.73	1.75	0.920
12	37.1	3.76	1.85	1.95	0.868
13	35.9	3.93	1.78	1.82	0.930
14	34.3	4.20	1.98	1.91	1.033
平均	35.1	3.71	1.93	1.86	0.818

表 13 表 続き

系統番号	葉孔の長さ	RS	T_r/s	Ph/s	$U_3'(B)$
1	32.4	3.24	1.66	1.34	0.597
2	31.7	3.33	1.53	1.24	0.623
3	30.7	3.44	1.55	1.22	0.655
4	29.0	3.66	1.22	1.25	0.721
5	29.0	3.78	1.25	1.30	0.769
6	31.9	3.50	1.88	1.46	0.693
7	28.3	4.59	1.31	1.75	1.120
8	29.5	4.50	1.23	1.51	1.098
9	31.2	4.29	1.45	1.88	1.026
10	30.5	4.44	1.46	1.77	1.089
11	29.0	4.68	1.57	1.74	1.178
平均	30.3	3.95	1.46	1.49	0.870

1) 11 ずれも 4 個体の平均値。1) 迂回細胞の長さ (16 個の a)。2) (13) 式によつて求めた値。3) 上葉での蒸散速度。4) 上葉でのみぎけの光合成速度。5) (19) 式で求めた値。)

表 14 表 同位素依子系統間での気孔の大きさの分散分析

変動要因	自由度	平均平方	F値
集団間	1	104.27	45.4**
系統間	23	229.70	2.24**
個体間	93	102.61	1.46*
測定間	98	70.156	5.11**
計測間	1964	13.727	

表 15 表 同位素依子系統間の気孔の大きさと気孔密度、蒸散速度
や光合成速度との間の相関係数

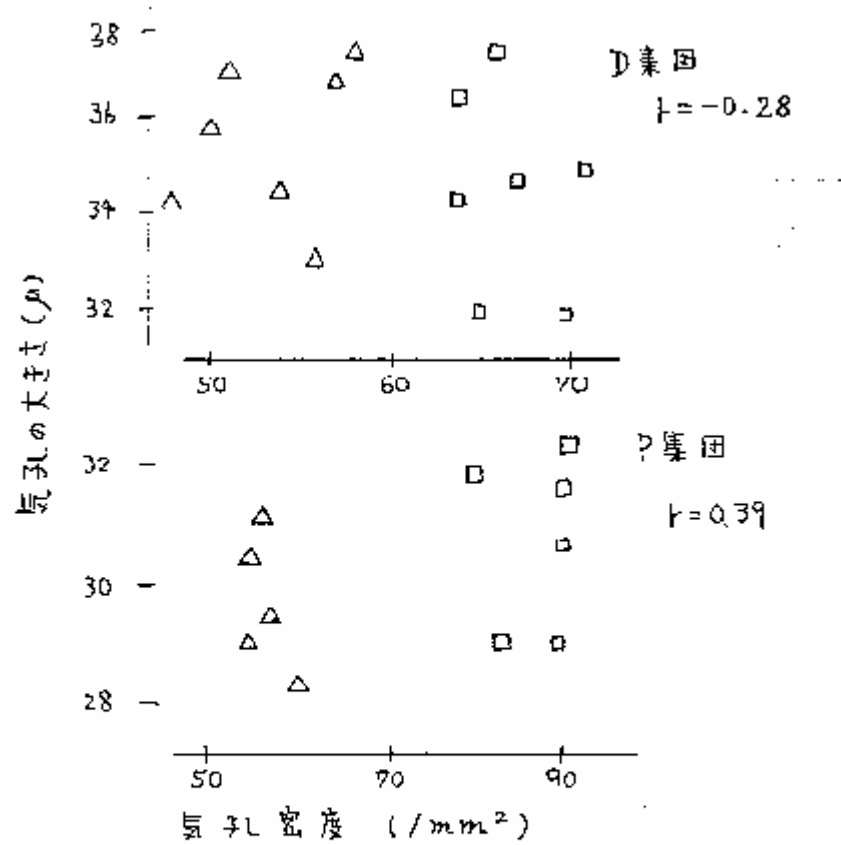
気孔の大きさ ¹⁾ 対	集 団		
	D 自由度 12	P 9	D+P ⁵⁾ 23
気孔密度 ²⁾	-0.28	0.39	-0.36
気孔1個当たりの蒸散速度 ³⁾	0.45	0.76**	0.79**
“ 光合成速度 ⁴⁾	0.23	-0.15	0.56**
面積当たりの蒸散速度	0.19	0.70*	0.36
“ 光合成速度	-0.07	0.65*	0.26

(4個体の平均値に於て相関を計算した。1): 気孔の粗細網の長さ。2): 上葉裏側の値。3): 上葉での蒸散速度。4): 上葉でのみかんの光合成速度。5): D集団とP集団をこみにした場合。)

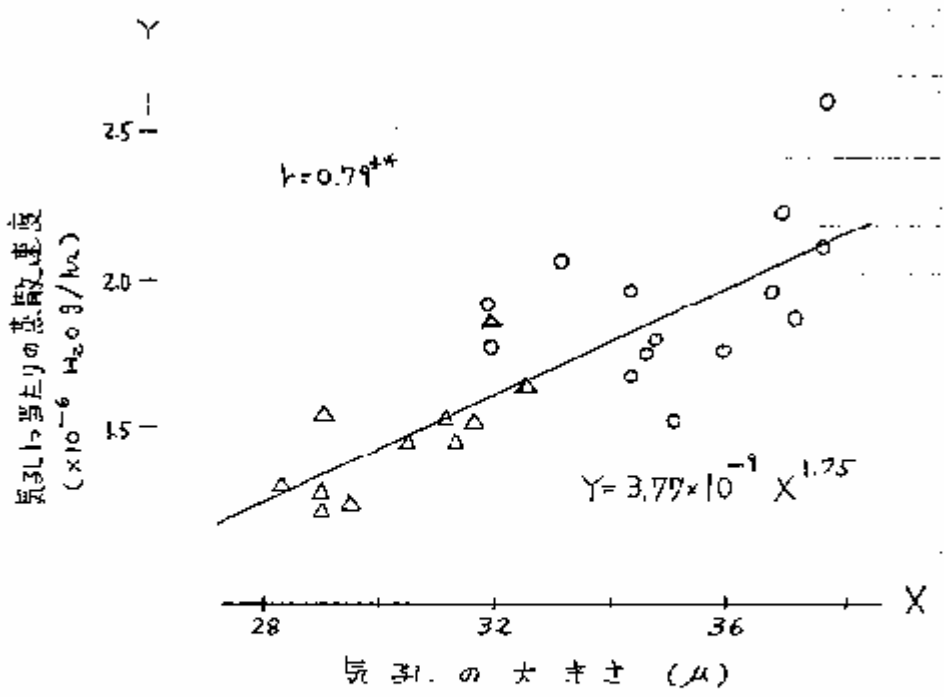
さとの向の相関係数はD集団で -0.28 , P 集団では 0.39 であり両者共に有意ではなく(オイシ表), 身17図に示すごとく気孔密度の高い葉身での気孔は必ずしも小さくなかった。

2) 気孔の大きさと蒸散速度との関係

オ18図で明らかなるごとく, 気孔の大きさが大きくなると気孔1つ当たりの蒸散速度が増加した。D 集団とP 集団の値が同一グラフ上に示されてゐる。(5) 式から明らかなるように蒸散速度は葉肉細胞表面の絶対湿度と大気中の絶対湿度の濃度差に比例し, 水蒸気拡散に対する大気での抵抗と気孔抵抗の和に反比例する。このことは蒸散速度を規制する要因として葉肉抵抗の部分は無いことを示してゐる。従つて蒸散速度には葉肉組織の差による影響がなく気孔の大きさや密度にのみ影響されると考えられるから, 以後の気孔の大きさと蒸散速度や気孔抵抗との関係の議論はD 集



第17図 司食遺伝子系統での気孔密度¹⁾と気孔の大きさ²⁾との関係 (4個体の平均値に於て示す。□: 正葉裏側の値。△: 孔細胞の径 (第16回のみ)。○: 気孔密度の高い群, △: 低い群。)



オ18 図 同量遺伝子系統での気孔の大きさ¹⁾と気孔1つ当たりの蒸散速度²⁾との関係(千個体の平均値について示す。1)：細胞の長さ(オ16図のa)。2)：止葉での蒸散速度。○：D集団。△：P集団。)

国とP集団をこみにして行う。なおD集団での気孔の大きさと気孔1つ当たりの蒸散速度との間の相関係数は0.45, P集団では0.26**, D集団とP集団をこみにした(D+p)集団では0.79**であった(表15)。

気孔の大きさ(x)と気孔1つ当たりの蒸散速度(y)の値の対数をとってその値についての回帰式を作ると,

$$\log y = -8.424 + 1.75 \log x \quad (10)$$

でありこれは,

$$y = 3.77 \times 10^{-9} x^{1.75} \quad (11)$$

となった。(10)式の回帰係数(a)の95%信頼限界は,

$$1.21 \leq a \leq 2.29 \quad (12)$$

であり、蒸散速度は気孔の大きさ自身には比例しないと拮定された。

気孔の大きさと面積当たり蒸散速度との単

純相関係数は0.36であり(オ15表), 気孔密度一定の条件下の両者の間の偏相関係数は0.55**と大きな値であった(オ16表)。従って気孔密度が同じ葉身の蒸散速度をみると気孔が大きければ面積当たり蒸散速度が大きくなる。

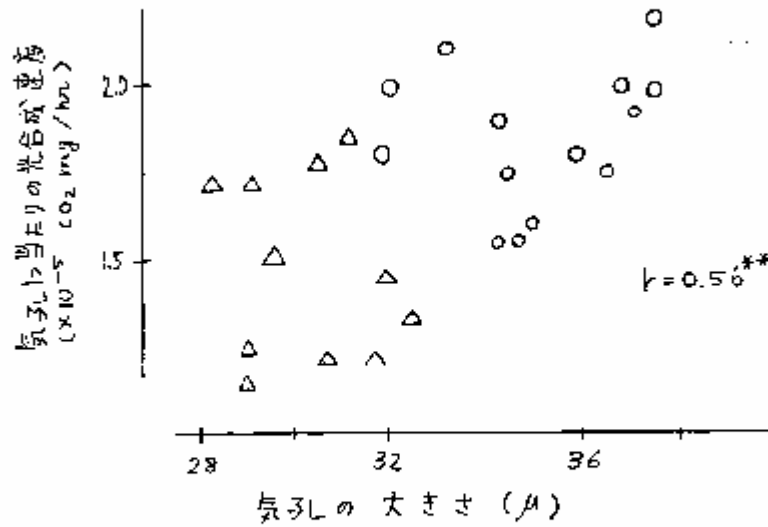
3) 気孔の大きさと光合成速度との関係

気孔の大きさと気孔1つ当たり光合成速度の関係はD集団で両者の相関係数は0.23, P集団で-0.15(オ15表)と値は小さいが, (D+P)集団ではオ19図に示すごとく相関は0.56**と有意で, 大きな気孔で気孔1つ当たり光合成速度が大きくなった。また気孔の大きさと面積当たり光合成速度の関係をみると, 気孔密度を一定にした両者の偏相関係数はD集団で0.13, P集団で0.59, (D+P)集団で0.47*と(オ16表), 蒸散速度と気孔の大きさの間の相関係数よりは小さい値だが, 気孔

表 16 同質遺伝子系統での面積当たり蒸散速度や光合成速度
と気孔の大きさや気孔密度との間の偏相関係数

比較する形度	影響を除く形度	集団		
		D (自由度) 11	P 8	D+P ²⁾ 22
面積当たり蒸散速度 ³⁾				
対 気孔密度	気孔の大きさ ¹⁾	0.62*	0.90**	0.82**
	気孔の対数	0.42	0.78**	0.75**
面積当たり光合成速度 ⁴⁾				
対 気孔密度	気孔の大きさ	0.64*	0.71*	0.59**
	気孔の対数	0.13	0.59	0.40*

(1): ~ 5): 表 5 表と同じ。)



19 図 同遺伝子系統での気孔の大きさ¹⁾と気孔1つ当たりの光合成速度²⁾との関係。(4個体の平均値により示す。1): 孔辺細胞の長さ(本16回のQ)。2): 止葉でのみかけの光合成速度。O: D集団, Δ: P集団。)

密度一定の条件下で大きな気孔の場合面積当たり光合成速度が増加する傾向を示した。

気孔の大きさを一定にした面積当たり光合成速度と気孔密度との間の偏相関係数はこの集団での比較でも気孔密度を一定にした光合成速度と気孔の大きさとの間の偏相関係数より大きな値で(表16表)、面積当たり光合成速度に対する影響は気孔密度の方が気孔の大きさより大であった。

考察

Miskin and Rasmussen (1950) はオオムギ4中気孔密度の異なる20品種の気孔の大きさを調べて気孔密度と気孔の大きさとの間に高い負の相関があることを報告している。ここでの実験結果によれば気孔密度と気孔の大きさとの間に高い負の相関は認められず、このことは何回かの戻し交雑により気孔密度と気孔の大きさとの間に相関のない系統を作り得たことを示

すと考えられる。

大きな気孔の蒸散速度は小さな気孔の蒸散速度より大きく、蒸散速度は大気の抵抗が一定なら気孔抵抗に直接規制されるから、気孔密度のみでなく気孔の大きさも気孔抵抗を規制する要因であることが明らかになった。

光合成速度と気孔の大きさの関係はその程度が蒸散速度の場合ほど明確ではなすが、大きな気孔で光合成速度が大きくなる傾向を示した。しかしここでの集団での比較では光合成速度に対する影響は気孔密度の方が気孔の大きさより大きく、光合成速度の高い個体の選抜には気孔密度による方が気孔の大きさによるよりも効率良いことをうかがわせた。

3. 気孔相互間の干渉作用

気孔密度が増加すると近隣の気孔との間隔が狭くなり、ガス拡散に対する気孔相互間の干渉がおきにくる。その結果気孔1つ当たりのガス拡散量は気孔が大きくなったり気孔密度が高くなってもある程度以上は増加しなくなるというわけである。Brown and Escombe (1900) は気孔の間隔と気孔の大きさとの比 (RS: relative spacing) が10以下、つまり気孔の間隔が気孔の大きさの10倍以下で干渉作用が始まることを実験的に示した。また Ting and Loomis (1965) は人工的に作った多数の穴のある膜を使って無風状態では穴の間隔が非常に狭い場合は1つの穴当たりガス拡散量が穴の大きさによらないうこと、干渉は穴の大きさとRSの間数と、を表現されること、しかし風がある場合は穴相互間の干渉作用が除かれ拡散量が穴の大きさに比例するようになることなどを示した。

従って気孔相互間の干渉作用も気孔移動の一要因である。ここでは気孔を通してのガス拡散の場合に気孔相互間の干渉作用がどのように働いているかを検討するため、拡散速度と気孔の RS との関係を見た。

材料と方法

用いた材料は、気孔密度のみ異なる同位置位子系統向の比較（第5表）での材料である。この気孔密度と気孔の大きさの値（第5, 13表）から気孔の RS を、

$$RS = \frac{1000}{\text{気孔の大きさ}(\mu) \times \sqrt{\text{気孔密度}(/\text{mm}^2)}} \quad (12)$$

によって計算した。これは沖16図の b/a におよび、例えば $RS=4$ は気孔の間隔の平均が気孔の大きさの4倍であることを意味する。

結果

気孔の向隔と気孔の大きさの比 (RS') は (D+P) 集団で最高 4.68, 最低 3.24 であった (表 13)。 (D+P) 集団で気孔 1 個当たりの蒸散速度と RS' の相関係数は -0.38 (表 17), 気孔の大きさを一定にした場合の両者の偏相関係数は 0.07 であった (表 17)。従って RS' は気孔 1 個当たり蒸散速度に影響を与えなかった。すなわち本実験に因する限り気孔相互向の向隔が狭くなくても蒸散速度は減少せず、ガス拡散に対する気孔相互向の干渉作用は認められなかった。

考察

気孔相互向の干渉作用は認められなかった。光合成速度や蒸散速度はチャンバ一内に通気して測定され、葉面上の風は気孔相互向の干渉作用を少なくする (Ting and Loomis 1965) から、気孔相互向の干渉作用が気孔抵抗に及ぼす影響はほとんどないと推察される。その

表 17 表 気孔 1 個当たりの蒸散速度と気孔の大きさや RS (気孔の
面積と気孔の大きさの比) との関係、相関、偏相関係数

比較対象	影響を除く程度	集 団		
		D	P	D+P ¹⁾
気孔 1 個当たりの蒸散速度 ²⁾				
対				
RS	単純相関	-0.15	-0.41	-0.38
気孔の大きさ ³⁾	RS	0.44	0.70 [*]	0.76 ^{**}
RS'	気孔の大きさ	0.12	0.14	0.07

(4 個体の平均値について相関を計算した。1): D 集団と P 集団を合わせた場合。2): 止葉での蒸散速度。3): 孔辺細胞が存在する。)

結果気孔密度や気孔の大きさ l が気孔抵抗を規制する要因の大部分を占め、気孔密度や気孔の大きさ自体が蒸散速度や光合成速度に影響を与えたと考えられる。

大気の抵抗 (r_a) が風によって大きく異なり、チャンバ法による光合成の測定では r_a が自然状態と異なってくる可能性を前に示唆したが、ここでの気孔相互間の干渉に 있어서も同様にチャンバ法による測定で葉面上の風のため気孔相互間の干渉が自然状態より小さくなる可能性があると考えられる。葉面上の風の強さと干渉の程度の関係に 있어서も今後の研究に待ちたい。

4. ガス拡散式による気孔抵抗の推定

Brown and Escombe (1900) や Ting and Loomis (1965) によると, 独立した小さな穴を通過するガス拡散速度は, ガス拡散の理論より

$$Q_0 = \frac{\Delta P}{\frac{(l/\pi r^2) + (l/2r)}{D}} \quad (14)$$

と表わせるとしている。ここで, Q_0 : 拡散速度, ΔP : ガス濃度差, D : 拡散定数, l : 穴の長さ, r : 穴の半径, である。 $[(l/\pi r^2) + (l/2r)]/D$ がガス拡散に対する穴の抵抗となる。この式を気孔を通過するガス拡散の場合にあてはめてみた。そしてこのガス拡散式から得られる気孔抵抗の値を Qaastrom の方法で得られた気孔抵抗の値と比較した。

計算に用いた材料は気孔密度のみ異なる同位体置換分子系統の比較 (才と春) で用いた材料である。

計算方法

l/t が非常に小さいとき，つまり気孔の深さ (l) が気孔の大きさ (t) に比べてかなり小さいとき (14) 式は，

$$Q_1 = 2 \Delta P D t \quad (15)$$

で Q_1 は穴の径に比例する。もし l/t が非常に大きい場合 (14) 式は，

$$Q_2 = \frac{\pi \Delta P D t^2}{l} \quad (16)$$

となり Q_2 は穴の面積に比例する。

多数の穴を通過するガス拡散の場合 (19) 式は，

$$Q = \frac{\Delta P}{\frac{(l/\pi t^2) + (1/2t)}{D n}} \quad (17)$$

となる。ただし n では， Q ：面積当たり拡散速度， n ：面積当たり穴の数，である。

しかし実際のガス拡散の実測値は (17) 式で計

算される値よりかなり小さいのが普通である。
 Penman and Schofield (1951) はこのため大気の
 抵抗 (A) を (17) 式に加えることを示した。従
 つて (17) 式は、

$$Q = \frac{\Delta p}{\frac{(l/\pi r^2) + (1/2h)}{Dn} + A} \quad (18)$$

となる。さらには Ting and Loomis (1965) は気孔相
 互間の干渉による抵抗を (18) 式に加えること
 を示したが、前項で述べたこととく気孔相互間
 の干渉作用の存在は確認できず、ここでは気
 孔相互間の干渉による抵抗は考慮しない。

Q が気孔を通しての葉身の蒸散速度の場合
 , A は H₂O の拡散に対する大気抵抗 (r_a') で
 あり、気孔抵抗 (r_s') は、

$$r_s' = \frac{(l/\pi r^2) - (1/2h)}{Dn} \quad (19)$$

となる。

Penman and Schofield (195) によれば気孔を通し
 てのガス拡散の場合 (19) 式の r は、

$$2t = \sqrt{(\text{気孔の幅}) \times (\text{気孔の長さ})} \quad (20)$$

とくゞ求められる。オオムギの気孔の幅と長さの比を求めたため温室で生育させた世代促進中の雑種集団の材料の止葉にビニールの袋をかぶせて約1時間おき気孔を十分開かせ、 $\alpha = 1.2 \times 10^{-4}$ で葉身裏面の鑄型を作つて気孔の幅と長さをマイクロメーターで計測した。気孔の幅と長さの比の平均は気孔が開いた状態で1:4.5なので(オ18表),

$$t = 0.236 \times (\text{気孔の大きさ}) \quad (21)$$

となる。また Mansi (1944) によればオオムギの気孔の深さは 10.9μ である。気孔の形、深さはどの系統も一定であると仮定して、(21)式、 $\lambda = 10.9 \mu$ 、気孔密度の値を(19)式にあてはめて H_2O の拡散に対する気孔抵抗の値を計算した。(19)式の α は気孔密度の2倍とした。 H_2O の空気中への拡散の場合の拡散定数は $D = 0.250 \text{ (cm}^2/\text{sec)}$ である。こうして求めた気

表 18 表 葉孔の幅と長さの比

葉孔の幅と長さの比	
1:4.57	
1:8.00	
1:5.56	
1:4.00	
1:4.33	
1:3.75	
1:4.00	
1:4.33	
1:3.78	
1:3.70	
1:4.00	
(平均 1:4.50)	

(葉孔を十分開かせた後、葉孔の幅と長さを計り、その比を計算した。止葉裏側の11個の葉孔を計測した。)

孔抵抗の値を $k'_s(B)$, Glastka の方法を求めた気孔抵抗の値を $k'_s(G)$ とする。

結果

$k'_s(B)$ と $k'_s(G)$ との関係は才 20 図に示すごとく、相関係数は 0.60^{**} であり、ガス拡散式を使って気孔密度と気孔の大きさから気孔抵抗を計算するとその値は蒸散速度から求めらるる気孔抵抗の値を比較的良く説明できた。 $k'_s(B)$ の値は $k'_s(G)$ の値に比べて全般的に小さい値であった(才 20 図, 才 13 表)。

一方, CO_2 の拡散に対する気孔抵抗は (19) 式の D に CO_2 の空気中への拡散の場合の拡散定数 $D = 0.139$ (cm^2/sec) を用いて求めらるる。この値を $k_s(B)$ とすると、

$$k_s(B) = 1.7 k'_s(B) \quad (22)$$

である。 $k_s(B)$ と面積当たり気孔成速度との関係は才 21 図に示すごとく、 $k_s(B)$ の減少により

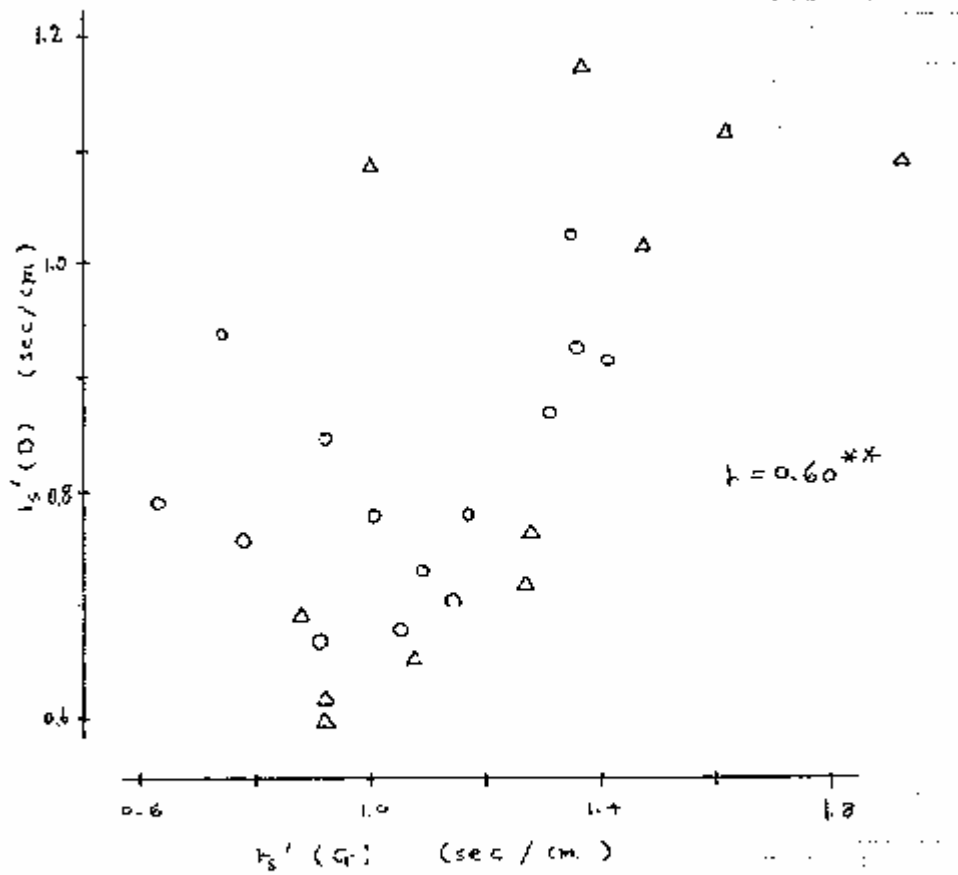
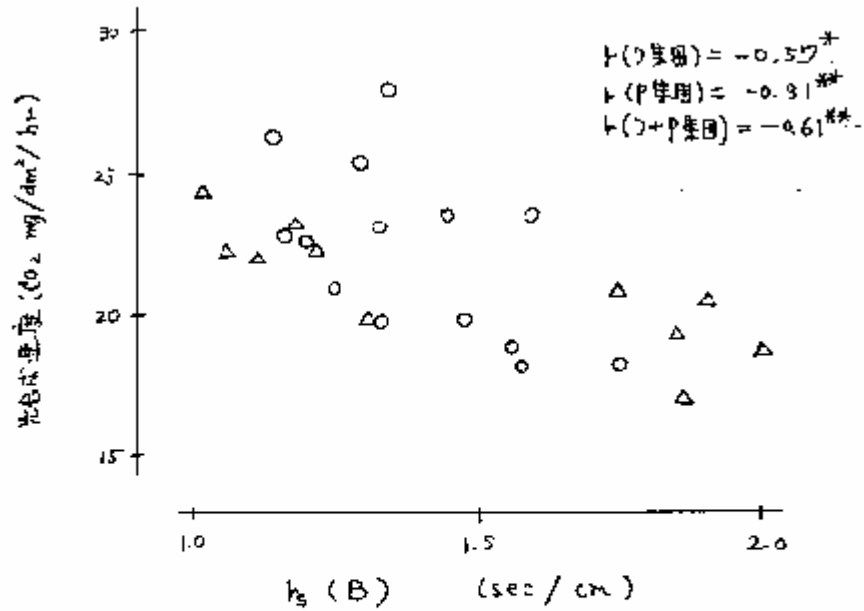


図 20 同 質 遺 伝 子 系 統 中 の Gastra の 方 法 で 求 め た 水 蒸 気 の 拡 散 に 対 す る 気 孔 抵 抗 ($t_g'(G)$) と ガ ス 拡 散 式 に お け て 求 め た 気 孔 抵 抗 ($t_g'(D)$) と の 関 係 (4 個 体 の 平 均 値 に つ い て 示 す。O: D 集 団。Δ: P 集 団。)



中 21 図 同位素造位システムでのガス拡散式により求めた CO_2 の
 拡散に対する気孔抵抗 ($h_g(B)$)¹⁾ と 光合成速度²⁾ と
 の関係 (4個体の平均値) に示す。○: D 集團。△:
 P 集團。1) : (14)式 $\times 1.7$ により求めた値。2) :
 止葉のみがけの光合成速度。

た合成速度が増加した。両者の相関係数は D 集団で 0.58^* 、P 集団で -0.81^{**} 、(D+P) 集団で -0.61^{**} であった。

考察

気孔の大きさと蒸散速度の関係の項をみれば、 γ = 気孔 1 当たり の蒸散速度は気孔の大きさと自身には比例せず気孔の大きさの 1.75 乗に比例していた (14) 式)。つまり気孔を通してのガス拡散速度は気孔の径自身には比例せず気孔の面積に比例するような傾向にたどるといえる。そして気孔の深さは気孔の大きさに比べてかなり大きな値であり、気孔を通してのガス拡散の場合 (15) 式は使えないことを示している。

$\gamma'(B)$ は $\gamma'(A)$ に比べて全般的に小さい値ではあるが両者の相関は有意で、ガス拡散式を使って気孔密度と気孔の大きさの値から気孔拡散を計算するとその値は蒸散速度から求められる

れる気孔抵抗の値を比較的良く説明できることが明らかになった。ここで用いた数値よりも気孔の深さがさらに深いか、気孔の形がさらに細長い場合には $k_s'(B)$ と $k_s'(G)$ の値は近づくが、ここでのデータからは $k_s'(B)$ と $k_s'(G)$ の値の相違の原因を説明できない。しかしガス拡散式から求めた気孔抵抗の値と光合成速度の値の比較でも両者の間には負の相関が認められ、気孔抵抗の減少が光合成速度を増大させることが明らかになった。

5. 総括

気孔密度の低い葉身や気孔の大きい葉身では気孔抵抗が減少し、気孔抵抗の減少は光合成速度を大きくした。気孔密度と気孔の大きさの値からガス拡散式を用いて気孔抵抗の値を計算したところ、この値は蒸散速度から求めた気孔抵抗の値を比較的良く説明できた。またガス拡散式により求めた気孔抵抗の値と光合成速度との比較でも気孔抵抗の減少は光合成速度を大きくした。

気孔相互間のガス拡散に対する干渉作用はほとんどないものと推察された。

IV. CO₂ 拡散を抵抗中 = おける葉肉抵抗の割合について の推論

Gaastra の方法で求めた CO₂ の拡散に対する気孔抵抗 (k_s) や葉肉抵抗 (k_m) の値は 7 品種の比較で k_s : 1.51 ~ 2.63 (sec/cm), k_m : 6.59 ~ 12.94 (オム表), D 集団で k_s : 1.07 ~ 2.39, k_m : 5.81 ~ 9.05, P 集団で k_s : 1.50 ~ 3.26, k_m : 6.58 ~ 8.34 (オム表) であり, k_m は k_s に比べてかなり大きい。Miskin et al. (1972) や Heskestad (1963) は k_m の変化は k_s の変化に比べてかなり大きく, 従って k_s のみの変化は光合成速度に大きな影響を与えないとし, CO₂ 拡散過程での k_m の重要性を強調した。

しかし Gaastra の方法では葉緑体での CO₂ 濃度 [(CO₂)_{chl}] をゼロとしており, また呼吸も考慮しておらず, この両者共に k_m の推定値を過大評価する (Holmgren et al. 1965, Lake and Slatyer 1970)。従って $c = c_i$ は (CO₂)_{chl} = 0 の仮定をせず, かつ呼吸を考慮した場合の k_m の推定法

を検討し、 k_m を計算しなおした。

1. 葉緑体下の $(CO_2)_{chl}$ をゼロとしなす場合 の葉肉抵抗の推定法

始めに呼吸は考慮せず、 $(CO_2)_{chl} = 0$ の仮定のみをしない場合の k_m の推定法を考へる。Holmgren et al. (1965) は $(CO_2)_a$ を変化させた光合成速度の測定結果から $(CO_2)_{chl} = 0$ の仮定をせずに k_m を求めた。本論文での光合成速度の測定は $(CO_2)_a$ 一定の条件下で k_s を変化させて行われた。 $(k_a + k_s)$ と光合成速度 (P) の関係から k_m を推定する式を Holmgren et al. (1955) と同様な方法で作った。

計算方法

(1), (2) 式から,

$$P = \frac{(CO_2)_a - (CO_2)_{chl}}{k_a + k_s + k_m} \quad (23)$$

で、(23)式の前数をとると、

$$\frac{1}{P} = \frac{(k_a + k_s)}{(CO_2)_a - (CO_2)_{che}} + \frac{k_m}{(CO_2)_a - (CO_2)_{che}} \quad (24)$$

となる。(24)式は $(CO_2)_a$, $(CO_2)_{che}$, k_m が一定ならば $1/P$ と $(k_a + k_s)$ は直線関係にあることを示している。従って $1/P$ と $(k_a + k_s)$ の測定値をグラフ上にプロットすると、傾き (a) , 切片 (b) の直線,

$$\frac{1}{P} = a(k_a + k_s) + b \quad (25)$$

上に測定値がのり、この場合、

$$a = \frac{1}{(CO_2)_a - (CO_2)_{che}} \quad (26)$$

$$b = \frac{k_m}{(CO_2)_a - (CO_2)_{che}} \quad (27)$$

となる。従って(26), (27)式から、

$$k_m = \frac{b}{a} \quad (28)$$

となり、 $(CO_2)_{che}$, k_m 一定と仮定し $(CO_2)_a$ 一定の条件下で $(k_a + k_s)$ を変えて P を測定し $1/P$ の

$(k_a + k_s)$ に対する回帰式 (25) を作ると、その切片と傾きの比から k_m が推定できる。

ここでは気孔密度の異なる品種間の比較 (7 品種, 表 1 表)、気孔密度の異なる同産遺伝子系統間の比較 (D 集団と P 集団, 表 5 表) での実験結果から k_m の値を計算しなおした。P の測定は大気中の CO_2 濃度 340 ppm の空気を送り込んだから $(\text{CO}_2)_a$ は一定である。同産遺伝子系統の材料では気孔密度のみ異なり他の形質は同一で葉肉の構造はどの系統でも同一であるとすると k_m は一定と考えられる。 $(\text{CO}_2)_{chl}$ は一定と仮定すると (28) 式から k_m が推定できる。7 品種の比較では葉肉の構造が品種間で一定であるとすれば難しいが、この場合にも k_m 一定として k_m を推定した。

結果

表 22 図に光合成速度の逆数 ($1/P$) と Gaastra の方法で求めた $(k_a + k_s)$ の値の関係を D 集団、

P 集団, 7 品種の場合に示すが, 図と
 表 19 表の回帰係数の有意性の検定結果から明
 らかかように, 同変遺伝子系統での値は 7 品
 種での値よりも良く直線上にのつた。D 集団
 での回帰式は,

$$\frac{1}{P} = 0.4889 \times 10^7 (t_2 + t_3) + 0.2728 \times 10^7 \quad (29)$$

となり,

$$t_m = \frac{b}{a} = \frac{0.2728 \times 10^7}{0.4889 \times 10^7} = 0.56 \quad (30)$$

となった(表 19 表)。P 集団では b/a の値は
 4.20, 7 品種では 1.02 であった。従って CO_2
 での t_m の推定値は $(\text{CO}_2)\text{chl} = 0$ として求めた t_m
 の推定値よりかなり小さな値となり, この結
 果 t_3 の全抵抗に占める割合が大きくなった。
 例えば, 表 20 表に示すごとく D 集団では,
 $(\text{CO}_2)\text{chl} = 0$ の仮定をして求めた全抵抗の平均
 値 [$t_2 + t_3$ の平均値] + $(\text{CO}_2)\text{chl} = 0$ として求めた t_m
 の平均値] に占める t_3 の平均値は 18% であっ
 たが, $(\text{CO}_2)\text{chl} = 0$ の仮定をしないうちの場合の全抵

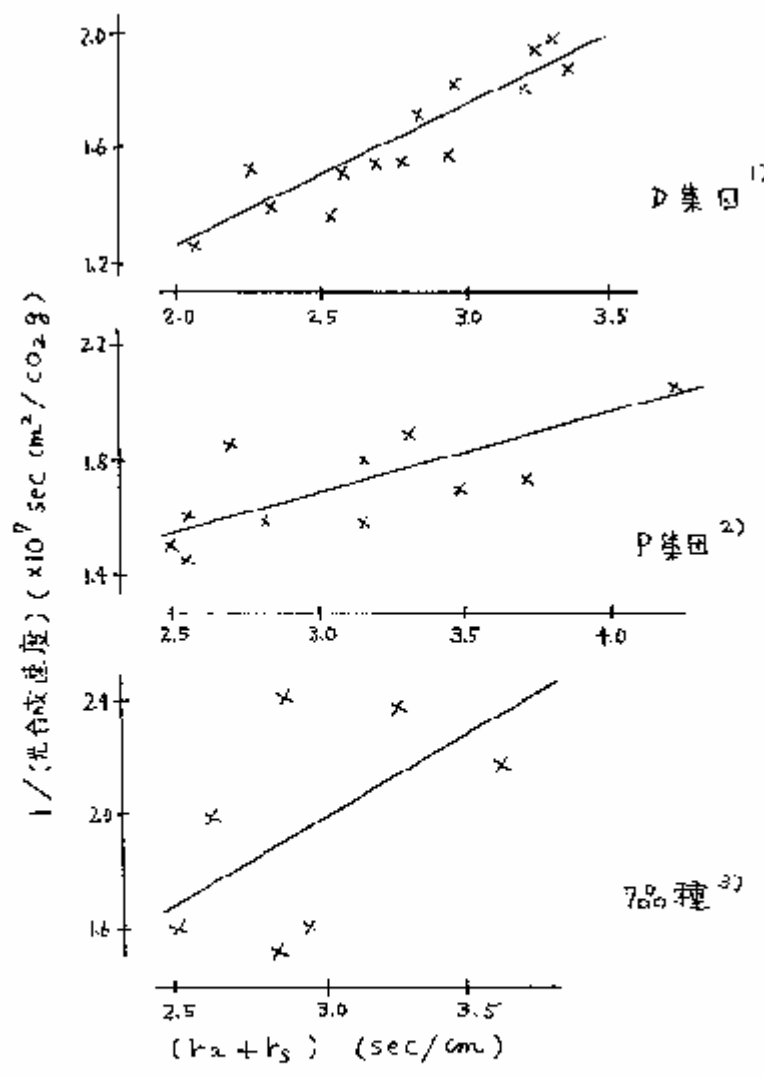


图 22 图 CO_2 拡散に対する大気抵抗と気孔抵抗の和($k_a + k_s$)⁴⁾ と光合成速度⁵⁾ の逆数との関係 (1); 2): 同度遺伝子系統の D 集団と P 集団 (4 個体の平均値)。3): 春播村4 7 品種 (3 個体の平均値)。4): 値は g_{a+s} の方法によつて求めた。5): 止葉のみ分けの光合成速度。)

表 19 表 $(t_2 + t_3)$ に対する $1/P$ の回帰式 (1.5) 式) の傾き (a) と
切片 (b) の値および回帰の有義性の検定

	D 集団 ¹⁾	P 集団 ²⁾	7 品種 ³⁾
$a (\times 10^7)$	0.4889	0.2361	0.4955
$b (\times 10^7)$	0.2728	0.9917	0.5065
b/a	0.56	4.20	1.02
$S_a (\times 10^7)^{4)}$	0.05197	0.07176	0.3009
t 値 ⁵⁾	9.44	3.27	1.65
自由度	12	9	5
確率 ⁶⁾	0.001 以下	0.01~0.005	0.2~0.1

(1), 2): 同座遺伝子系統での D 集団と P 集団 (4x 個体の平均値) に基づいて計算。3): 普通オオムギ 7 品種 (3x 個体の平均値) に基づいて計算。4): 回帰係数の標本標準偏差。5): a/S_a 。6): 回帰の有義性。)

表 20 表 CO_2 拡散に対する全抵抗のうち気孔抵抗の示める割合

	D集団 ¹⁾	P集団 ²⁾	7品種 ³⁾
① 気孔抵抗 ⁴⁾ の平均値	1.81	2.12	1.97
② 全抵抗[(CO_2) $dE=0$ の場合]の平均値 ⁵⁾	10.23	10.53	12.48
③ 全抵抗[(CO_2) $dE \neq 0$ の場合]の平均値 ⁶⁾	3.37	7.32	3.99
① / ②	0.18	0.20	0.16
① / ③	0.54	0.29	0.49

(1)~(3): 表19表と同じ。4): g_{nostr} の方法により求めた値。5):

大気抵抗 (r_a) + r_s (気孔抵抗) の平均値 + (CO_2) $dE=0$ として求めた葉肉抵抗 (r_m)

の平均値。6): $r_a + r_s$ の平均値 + (CO_2) $dE=0$ として求めた r_m 。)

抗の平均値 $[Y_a + (r_s \text{の平均値}) + ((CO_2)_{chl} = 0 \text{とせ
て求めた } k_m)]$ に占める r_s の平均値が 51% にな
った。他の 2 集団でも同様に r_s の全抵抗に占
める割合が大きくなった。

考察

Holmgren et al. (1965) は $(CO_2)_{chl}$ は一定とし、
 $(CO_2)_{chl} = 0$ の仮定をせり k_m を求め、その値が
かなり小さいことを示した。ここでも Qaasra
の方法 $[(CO_2)_{chl} = 0 \text{として求める方法}]$ で求め
た k_m の平均値は D 集団で 2.42, P 集団で 2.41
, 7 品種で 9.21 であったが (表 11, 12 表),
 $(CO_2)_{chl} = 0$ の仮定をしないで計算し求めた
 k_m の推定値は 0.56 (D 集団), 4.20 (P 集団
) , 1.02 (7 品種) と Qaasra の方法による値
よりかなり小さくなった。その結果 r_s の全抵
抗に占める割合は相対的に小さくなり, r_s の
みの変化が光合成速度に大きな影響を与え得
ると考えられる。

同産遺伝子系統での値はク品種での値よりも良く直線上にのってあり、このことは同産遺伝子系統では h_m の値が一定としたことでの仮定の妥当性を示すと考えられる。

2. 呼吸を考慮した場合の葉肉抵抗の推定法

呼吸を考慮した葉肉内の CO_2 拡散のモデルが光呼吸の動態研究のためいくつか提唱されてくる。Moss (1966) によれば"光条件下での呼吸による CO_2 はミトコンドリアで発生し大気からの CO_2 と共に葉緑体に取り込まれるとした。Lake (1967) は葉肉内の CO_2 源として光合成をしている細胞として異なる細胞の2つを考えその各々からの葉緑体への過程を考慮して呼吸速度を推定することを試みた。また Jackson and Volk (1970) は CO_2 源として光合成をしている細胞のミトコンドリアとパーオキシソーム, 光合成をしていない細胞のミトコンドリアの3か所を考慮した CO_2 拡散のモデルを作った。ここでは上記のモデルを考慮しながら呼吸による CO_2 拡散のモデルを新しく作り, 光合成速度と気孔抵抗の関係から葉肉抵抗の値を推定する方法を考えた。

計算方法

第23圖のびやまモデルを作った。即ち、葉緑体と葉肉細胞のある点で呼吸により生じた CO_2 は葉肉細胞内に拡散して行き、 r_m の一部分 (r_{m2}) を通り大気中からの CO_2 と共に葉緑体で固定される。 $(\text{CO}_2)_{cd} = 0$ の仮定は必要ない。 CO_2 の拡散速度は CO_2 濃度差に比例しその道の抵抗に反比例するから定義により第23圖のAC間での CO_2 の拡散は、

$$P = \frac{(\text{CO}_2)_a - (\text{CO}_2)_c}{r_a + r_s + r_{m1}} \quad (31)$$

CD間では、

$$P_q = \frac{(\text{CO}_2)_c - (\text{CO}_2)_{cd}}{r_{m2}} \quad (32)$$

と表わせる。また、

$$P_q = P + R \quad (33)$$

である。ここで、 P : みかげの光合成速度、 R : 呼吸速度、 P_q : 葉の光合成速度、 $(\text{CO}_2)_c$:

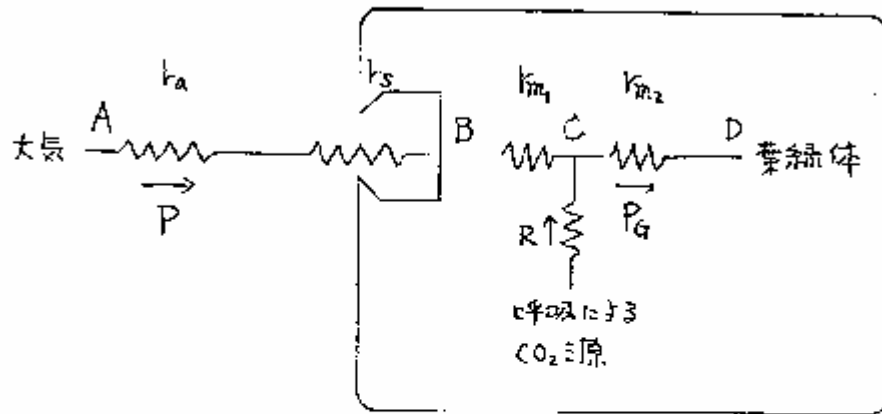


図 23 呼吸と考慮した I 場合の CO₂ の拡散過程 (A: 大気中。B: 葉肉細胞表面。C: 呼吸による CO₂ の拡散して行く点。D: 葉緑体。 k_a : CO₂ 拡散に対する大気の抵抗。 k_s : 気孔抵抗。 $k_{m_1} + k_{m_2} = k_m$: 葉肉抵抗。 P : 葉肉での光合成速度。 P_G : 葉緑体の光合成速度。 R : 呼吸速度。)

呼吸により生じた CO_2 が葉肉内へ拡散して行く点 (C) での CO_2 濃度, である。(31), (32), (33) 式から $(\text{CO}_2)_c$ と P_G を除くと,

$$(P+R)k_{m_2} = (\text{CO}_2)_a - (\text{CO}_2)_{chl} - P(k_2 + k_3 + k_m) \quad (34)$$

を得る。光合成速度と呼吸速度は密接な関係があり光合成速度が増加すると呼吸速度も相伴して増加する(村田 1961, Lake 1957)。従ってもしも呼吸速度が,

$$R = k_1 + k_2 P_G \quad (35)$$

と表わされるとすると (34) 式は,

$$\frac{1}{P} = \frac{k_2 + k_3}{(\text{CO}_2)_a - (\text{CO}_2)_{chl} - \frac{k_1 k_{m_2}}{1 - k_2}} + \frac{k_m + \frac{k_2 k_{m_2}}{1 - k_2}}{(\text{CO}_2)_a - (\text{CO}_2)_{chl} - \frac{k_1 k_{m_2}}{1 - k_2}} \quad (36)$$

となる。したがって, k_1 と k_2 は定数で $k_1 \geq 0$, $0 \leq k_2 < 1$ である。(36) 式は $(\text{CO}_2)_a$, $(\text{CO}_2)_{chl}$, k_m , k_{m_2} が各々一定存在すれば $1/P$ と $(k_2 + k_3)$ は直線関係にあることを示している。従って $1/P$

と $(k_a + k_s)$ の測定値から $1/P$ の $(k_a + k_s)$ に対する回帰式を作ると、その傾きを a 、切片を b とすると、

$$a = \frac{1}{(CO_2)_a - (CO_2)_{chl} - \frac{k_1 k_{m2}}{1 - k_2}} \quad (37)$$

$$b = \frac{k_m + \frac{k_2 k_{m2}}{1 - k_2}}{(CO_2)_a - (CO_2)_{chl} - \frac{k_1 k_{m2}}{1 - k_2}} \quad (38)$$

となる。従って、

$$\frac{b}{a} = k_m + \frac{k_2 k_{m2}}{1 - k_2} \quad (39)$$

となる。 $0 \leq k_2 < 1$ だから $k_2 / (1 - k_2) \geq 0$ であり、(39)式は、

$$k_m \leq \frac{b}{a} \quad (40)$$

となる。従って (40)式は (28)式と同じ形になり呼吸を考慮して k_m を推定すると、呼吸を考慮せず $(CO_2)_{chl} = 0$ の仮定のみをとり求めた k_m の推定値がその最大値となる。(40)式は

呼吸速度が光合成速度に一定 ($k_2=0$)
 か、 $r_{m_2}=0$ のとき (28) 式に一致する。

(39) 式は $k_3 = r_{m_2} / r_m$ とおくと、

$$r_m = \frac{b}{a} \left(\frac{1-k_2}{1-k_2+k_3k_3} \right) \quad (41)$$

となり各種の k_2, k_3 の値に対して
 $(1-k_2)/(1-k_2+k_2k_3)$ の値を計算できる。 $k_3=0$
 は $r_{m_2}=0$ であり、呼吸による CO_2 が途中の拡
 散過程なしに直接葉緑体で固定される場合で
 ある。 $k_3=1$ は $r_m=r_{m_2}$ であり、呼吸による
 CO_2 が葉肉細胞表面に拡散してから大気中の
 CO_2 と共に葉緑体で固定される経路を通ると
 する場合である。一方光合成が行われている
 際にはどの位の割合で CO_2 が呼吸により消費さ
 れるのかは諸説あり、定かたはまじないよ
 うである (Jackson and Volk 1970) が、ここ
 では $0 \leq k_2 \leq 0.5$ の範囲、つまりある一定量 (k_1) に最高値の光合成量の半分の量を知之た
 量が呼吸により消費されるような場合にフ
 いて $(1-k_2)/(1-k_2+k_2k_3)$ の値を計算した。

結果

気孔密度の異なる同質置換子系統 (オ 5 表) . 気孔密度の異なる 7 品種 (オ 表) の比較での光合成速度 (P) と大気抵抗と気孔抵抗の和 ($k_a + k_s$) の値の関係から $1/P$ の ($k_a + k_s$) に対する回帰式を作るとその切片と傾きの比が k_m の最大値を推定する。で、値は前項の (CO_2)_{chl} = 0 の仮定のみをとりなす場合の値 (オ 19 表) であり、D 集団での k_m の最大値は 0.56, P 集団で 4.20, 7 品種で 1.02 となった。

$(1 - k_2) / (1 - k_2 + k_2 k_3)$ の値 (オ 21 表) は呼吸速度が一定とか $k_{m2} = 0$ の仮定を設けることも 1 に近く、 k_m の値は (CO_2)_{chl} = 0 の仮定のみをとりなす b/a として求めた値と大きくは異ならなかった。特に k_2 または k_3 が小さい場合 k_m の推定値は b/a に近くなった。 $k_2 = 0.5$, $k_3 = 1$ のとき $(1 - k_2) / (1 - k_2 + k_2 k_3) = 0.5$ であるから (40) 式は,

表 21 各種の k_2, k_3 の値に對する $\frac{1-k_2}{1-k_2+k_2 k_3}$ の値

$k_2 \backslash k_3$	0	1/4	1/2	3/4	0
0.0	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
0.1	1.00	0.97	0.95	0.92	0.90
0.2	1.00	0.94	0.89	0.84	0.80
0.3	1.00	0.90	0.82	0.76	0.70
0.4	1.00	0.86	0.75	0.67	0.60
0.5	1.00	0.80	0.67	0.57	0.50

$$0.5 \frac{b}{a} \leq k_m \leq \frac{b}{a} \quad (42)$$

ただし,

$$0 \leq k_2 \leq 0.5 \quad (43)$$

となる。

考察

呼吸を考慮して k_m を推定するとその最大値が呼吸を考慮しないで $(CO_2)_{chl} = 0$ の仮定をしたので得た値になることが示された。そして呼吸を考慮した場合の k_m の推定値は呼吸を考慮しないで得た値と大きくは異ならないことが数値計算の結果から明らかになった。従ってこれにせよ k_m の値は *gaastma* の方法で求めた値よりかなり小さいのであり、気孔抵抗の変化が光合成速度に大きな影響を与え得ると考えられる。

Murata and Iijama (1963) はオオギ光合成の気温による変化を、Akita et al. (1969) は種々の光

強度での CO_2 濃度とオオムギの光合成の関係を求めている。従って今後はこれらの環境要因を組み合わせた実験を行うことにより、その割合を推定し、光合成速度に対するその役割を裏付けていくことが必要である。

3. 総括

葉肉抵抗 (r_m) の値を葉緑体での CO_2 濃度がゼロ、呼吸なしの仮定をせずに計算した。 CO_2 拡散の過程では気孔抵抗 (r_s) より r_m の方がかなり大きい値で、 r_s のみの変化は光合成速度に影響を与えないとの意見もあるが、葉緑体内の CO_2 濃度に基づいてより現実的な仮定のもと r_m の値を計算すると、この値は Gaastra の方法で求めた r_m の値よりかなり小さくなった。従って r_s は相対的に CO_2 拡散の全過程のうちで大きな役割を占め、その結果 r_s の変化が光合成速度に大きな影響を与えるのである。

Ⅶ. 気孔密度による選抜について

気孔密度の高い葉身を持つオオ4千品種では光合成速度の大きくなる可能性が高いことが明らかになった。従って気孔密度に着目して選抜を行い光合成能力の高い個体を選抜することが考えられる。そこで気孔密度による選抜の際して前提となる諸条件として気孔密度の同一葉身内変異、環境変異、遺伝力、気孔密度と他の形質との関係などを検討した。

1. 気孔密度の同一器官内変異および各器官別変異

気孔密度が同一葉身内や葉鞘内でどの位変異があるかを調べた。また上葉裏側の気孔密度と他の葉位の葉身や葉鞘の気孔密度との関係をみた。

材料と方法

気孔密度と光合成速度連形質の關係での実験
 で供試した気孔密度の異なる品種(オ8表)
 の材料を用いた。気孔密度と光合成速度連形
 質の關係での実験に用いたもの。残りの個体
 から上葉, オ2葉, オ3葉, 止葉とオ2葉の
 葉鞘を各品種共に3個体の主穂から採った。
 葉身, 葉鞘の中央部, 基部(中央と基部の中
 間), 先端部(中央と先端の間)の各々に
 マニキュアで鑄型を作り, 1つの鑄型からは
 2回気孔密度を測定した。次に西海月9号,
 大友新1号, 西海月1号の芒の気孔密度を測
 定した。各穂の中央列, 側列から各々3本(こ
 下より3, 5, 7本目の芒)の芒を採り, 芒
 の外側にシリコンゴムで芒の鑄型を作り,
 次に芒の基部より10, 20, 30mmの所にマニ
 キュアを塗って鑄型を作り, 顕微鏡で気孔を
 数えた。芒の長さ1mm当たりの気孔数を芒の
 気孔密度とした。

結果

1) 器官内の位置による気孔密度の変異

同一葉身、葉鞘内の気孔密度の変異(表22)はこの器官も先端部ほど気孔密度が増加した。しかしその変異はさほど大きくなく、特に上葉裏側では基部で59(/mm²)、中央部で60、先端部で60と葉身の部位間で気孔密度はあまり異なるなかった。また気孔密度は止葉が最も高く、下位葉ほど低くなった。葉鞘の気孔密度も下位の葉鞘で減少した。葉身の裏側と裏側とではどの葉位でも大きな差は認められなかった。

2) 上葉裏側と他器官との気孔密度の関係

上葉裏側の気孔密度と他の器官の気孔密度との相関係数を9品種の肉で計算すると(表23表)、上葉裏側と最も相関の高いのが止葉

中 22 表 大糸坂-裸麦 9 品種の気孔密度の器官内変異 (/mm²)

		基部 ¹⁾	中央部	先端部 ²⁾	平均
止葉	表側	59	61	65	62
	裏側	59	60	60	60
オ2葉 ³⁾	表側	45	48	50	48
	裏側	45	46	49	47
オ3葉	表側	38	41	43	41
	裏側	37	41	43	40
止葉の葉鞘		35	39	42	39
オ2葉の葉鞘		27	30	32	30

(値は9品種の平均。1): 中央と基部の中間。2): 中央と先端の中間。3): 止葉をオ1葉とし以下下位葉をオ2葉, オ3葉とした。

表側で相関係数は 0.90^{**} であった。以下下位葉とほど相関は低くなるが、オ3葉との間にも表側で 0.73^* 、裏側で 0.69^* とかなり相関が高かった。一方上葉裏側と葉鞘との相関は葉身との場合ほど高くはないが、上葉の葉鞘とは 0.68^* の有意な相関があった。

次に葉の気孔密度は(オ2表)、西海友9号の中央部の葉がやや低い値だが、西海友9号の上葉裏側の気孔密度は高く(オ8表)、葉の気孔密度と上葉裏側の気孔密度との間には一定の相関は認められなかった。側部の葉の気孔密度はどの品種でもあまり変わらなかった。

考察

同一葉身内の気孔密度は葉身の先端部で高くなったがその差異はそれほど大きくはなく、葉身、葉鞘とも中央部が平均に近くその器官の気孔密度を中央部の値で代表させる。かつ

ア 23 表 大糸田・裸麦9品種での止葉裏側と他の器官の気孔密度との間の相関係数。

止葉裏側	対	相関係数
止葉	表側	0.90 ^{**}
オ2葉 ³⁾	表側	0.86 ^{**}
	裏側	0.85 ^{**}
オ3葉	表側	0.73 [*]
	裏側	0.69 [*]
止葉の葉鞘		0.68 [*]
オ2葉の葉鞘		0.60

(各品種の平均値値により相関を計算した。3):オ22表と同じ。)

オ 24 表 芒の気孔密度¹⁾ (1mm)

	品 種 名		
	白海左1号	大妻新1号	鹿海2号
中央部の芒	35	40	39
側部の芒	36	39	37

(芒の基部より10, 20, 50 cm での計測値の平均。2):芒の長さ1mm当たり気孔数。)

個位向の C.V. も小さい。表(オ2表)から、
気孔密度は比較的誤差が小さく推定できるこ
とになる。止葉裏側の気孔密度と他の葉位の
葉身や葉鞘の気孔密度との相関は高いので、
止葉裏側の中央部位で気孔密度を推定するこ
とはその個体全体の気孔密度の推定と考えら
れ、各器官で気孔密度の高い個体の一次的な
選抜には止葉裏側での選抜が可能だと考えら
れる。芒の気孔密度の品種間差はここでの実
験の範囲ではあまり明瞭でなく、止葉裏側の
気孔密度との関係もみられず、調査数が十
分でない。で今後の検討に待たす。

2. 気孔密度の品種間変異

気孔密度の遺伝的変異が既存の品種間にはどの位あるかをみるため多数の品種の気孔密度を調査した。

材料と方法

供試品種は日本在来，日本各地域の育成系統，外国からの導入品種などである。1974年秋に六条苧草126品種と六条裸麦98品種，1975年秋に二条在来160品種を九州農試の屋場：1反履で畦長15m，畦向70cmの畦に12cm間隔で二条ノ鳥に1か所3粒おろし播種し，発芽後間引り1個体にした。出穂後主稈の止葉を六条種では1枚，二条種では3枚採り，1枚の葉身の裏側に六条種では1か所，二条種では2か所マニキュアで銹型を作り，1つの銹型当たり六条種で2回，二条種で1回気孔密度を計測した。

結果

表 24 図に止葉裏側の気孔密度の品種間変異を示す。気孔密度品種間変異の幅と平均値をみると(表 25 表), 六条友友 126 品種の止葉裏側の気孔密度の平均値は $64 (/mm^2)$, 最高は 87, 最低は 43, 六条裸麦 98 品種の平均は 63, 最高は 95, 最低は 46, 二条友友 160 品種の平均は 63, 最高は 90, 最低は 50 であり, 六条友友, 裸麦, 二条友友の間で気孔密度の分布の幅や平均値に大差はなかった。またこのうち九州農試育成の近海系統の平均値は六条友友が 64, 裸麦が 63, 二条友友が 62 とほぼ各集団の平均に近い値であった。

考察

気孔密度の品種間差はフルーパニックガラスの 6 クローン葉身が $78 \sim 168 (/mm^2)$ (

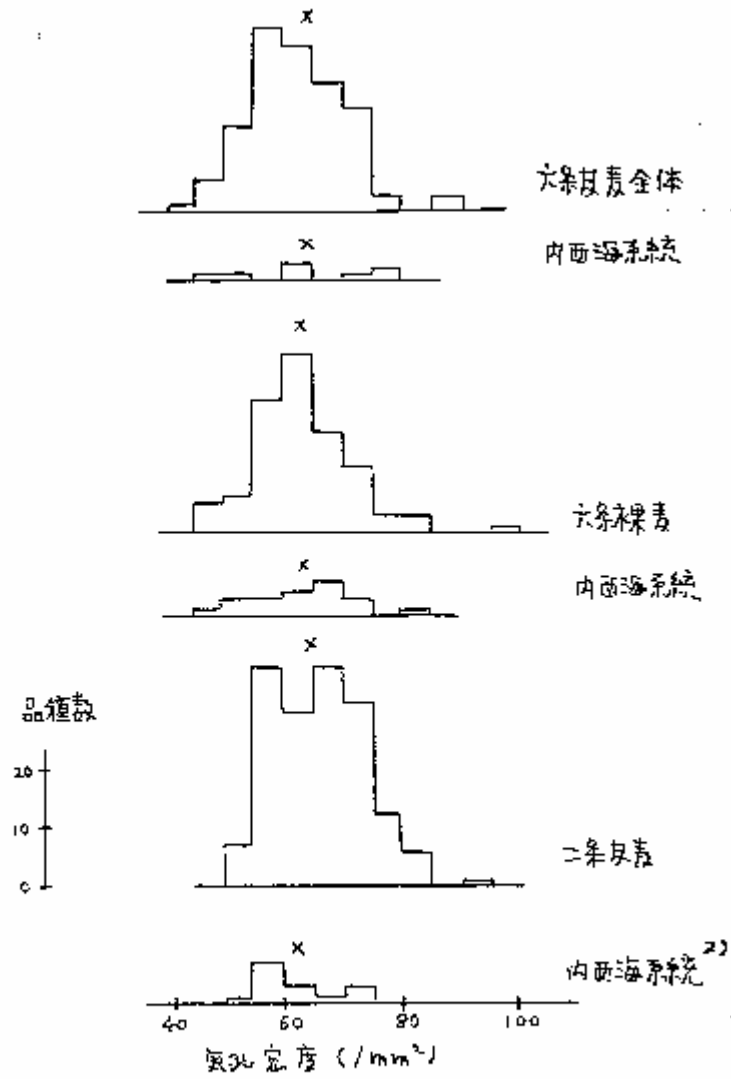


图 24 保存品種の気孔密度の度数分布 (1): 止葉裏側の値。2): 九州農試育成系統。xは平均値。

力 25 表 炭孔密度の品種別差

	品種数	炭孔密度 (/mm ³) ¹⁾		
		最高	最低	平均値
大条反毒 ³⁾				
全体	126	87	43	64
西海系統 ²⁾	8	76	49	64
大条裸毒 ³⁾				
全体	98	95	16	63
西海系統	21	84	49	63
二条反毒 ¹⁾				
全体	160	90	50	65
西海系統	15	73	54	62

(1): 上葉裏側の値。2): 九州農試育成系統。3): 1974
年秋播種。4): 1975年秋播種。)

Dobrenze et al. 1969), マーサーフロ-4 がラス
 の 7 品種の葉身の表側で 64.6 ~ 90.9 (Tan and
 Dunn 1975), サイズ 43 品種の葉身の表側で
 81 ~ 175, 裏側で 242 ~ 345 (Cina and Baum
 1975), イネ 66 品種の止葉表側で 357 ~ 534,
 裏側で 445 ~ 721 (吉田・鈴木 1977), 春播オ
 オギ 647 品種の止葉裏側で 36 ~ 98 (Miskin
 and Rasmussen 1970) などのかかり広し遺传的
 変異が知られてゐる。本研究で 384 品種のオ
 オギを秋播して得た結果は Miskin and Rasmussen
 (1970) の春播オオギ 647 品種で得られた分
 布の幅よりは狭しがかかり広し遺传的変異が
 認められた。また育成系統の平均値は全品種
 の平均に近く育成系統より気孔密度のかなり
 高い品種が保存品種にあるので, 実用品種の
 気孔密度をさらに高めて蒸散速度を高めて
 行くことが可能と考えられる。

3. 気孔密度の環境変異と遺伝力の推定

気孔密度に与る選抜を行う場合それが環境条件によつて大きく変動するもので選抜の指標となりにくい。そこで気孔密度の環境変異を調べるため、止葉裏側の気孔密度の異なる品種を生育時期の異なる2つの環境と年次を異にして育てて比較した。また気孔密度を目標とした交雑育種の場合の選抜効果の指標となる遺伝力推定のため止葉裏側の気孔密度の異なる品種を交配して、後代で気孔密度の高い方と低い方の選抜を行い、遺伝獲得量を求めた。

材料と方法

気孔密度の環境変異をみるため、より1973年4月12日ミネソタ大学の温室に気孔密度の異なる春播オオムギ7品種を2反復でポットに播種し、止葉裏側の気孔密度を計測した。

次に 1973年8月23日に同一品種を温室のポットに播種した。これはオ、表の光合成速度の測定に用いた材料である。4月12日播種のものゝ気孔密度の推定法は8月23日播種の場合と同一である。また気孔密度と光合成速度の関係を以下の実験(1975年播種)で用いた材料(オ8表)について同様な方法で1976年に播種して上葉裏側の気孔密度を推定し、年次間変異をみた。

気孔密度の遺伝子推定での栽培法、気孔密度推定法は次に記す以外は春播オオムギを使った環境変異推定での方法と同様である。遺伝子獲得量を定めるために両親として用いた春播オオムギの気孔密度をオ26表に示す。遺伝子推定に用いた材料の一部は光合成速度を測定しに同質遺伝子系統(オ5表)の初期世代の材料である。Dickson³ × CI 4,76 の BC₂F₂ を 150 個体, Primis II⁴ × CI 5064 の BC₃F₂ を 154 個体, 温室のポットで育てた。またこれらの系統と同様な選抜を経た Dickson⁴ × CI 5527 の

中26表 遺伝力推定に用いた集団の親の
気孔密度

品種名	気孔密度 (mm^2) ¹⁾
CI 5064	87
Dickson	85
CI 5524	60
CI 4176	49
Primo II	46

(1973年8月23日播種による値。1): 正葉裏側の値。)

BC₃F₂ を 200 個体育てた。播種日は Dickson⁺ × CI 5527 の BC₃F₂ が 1993 年 5 月 16 日, 他は 4 月 14 日である。この F₂ 個体から上葉裏側の気孔密度の高い方, 他の方の両方向に 70% の選抜を行ひ, 選抜された F₂ 系統を T 系統 3 個体から 1993 年 9 月 23 日温室のポットに播種して育てた。F₂ 選抜個体数は Dickson⁺ × CI 5527 が各 30, Primus T⁺ × CI 5064 が各 30, Dickson⁺ × CI 5527 が各 20 で, これらをそれぞれ両方向に選抜した (表 27 番)。選抜力は,

$$\text{選抜力} = \frac{\text{両方向に選抜された F}_2 \text{ 系統の平均値間の差}}{\text{両方向に選抜する F}_2 \text{ 個体の平均値間の差}} \quad (44)$$

により計算した (松尾 1965)。

結果

春播才オムギ 7 品種の 4 月 17 日播種と 8 月 23 日播種とでの上葉裏側の気孔密度の関係は (表 25 番), 4 月 17 日播種の方が 8 月 23 日播種のものより全般的に高い値であるが, 品種

自差の相対的關係は大きくは異なりが、播種期の違いによる相関係数は 0.93^{**} と非常に高い値であった。異なる年次に気孔密度の異なる9品種を秋圃場に播種し、その得た結果を(オ26回)、年次間の相関係数は 0.86^{**} と高い値であった。

次にオ25回に F_2 個体の土葉裏側の気孔密度の度数分布、 F_2 で選抜された個体の F_3 系統の気孔密度の分布および親の値を圖示する。

Dickson⁶ × CI 5527 の組合せでは、 F_2 の 200 個体から選抜した気孔密度の高い 20 個体の平均値は 91.3 ($/mm^2$) であり、気孔密度の低い 20 個体の平均値は 55.0 であったが、その F_3 系統の平均値は高い方が 73.6 、低い方が 73.4 と差は小さく、遺伝力の値は 0.01 であった(オ27表)。しかし他の2つの組合せでは F_2 で気孔密度の高い個体、低い個体として選抜された F_3 系統の平均値間の差は大きく、遺伝力の値は Dickson³ × CI 4176 の組合せで 0.46 、Primus II⁴ × CI 5064 の組合せで 0.38 であった。

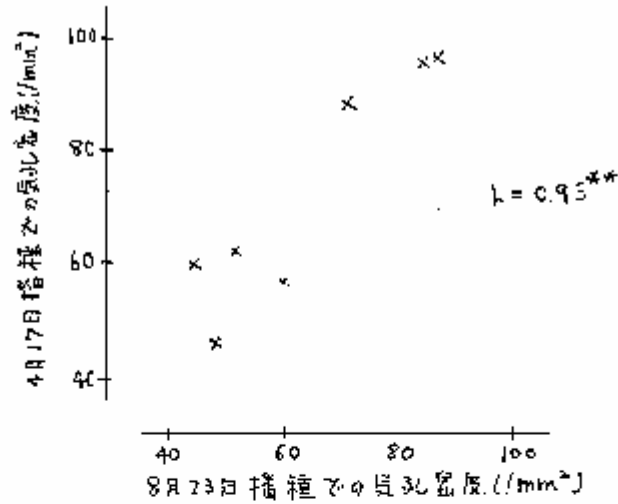


图 25 同 生育時期の異なる春播種6品種の気孔密度¹⁾の相係
(1): 止葉裏側の値。

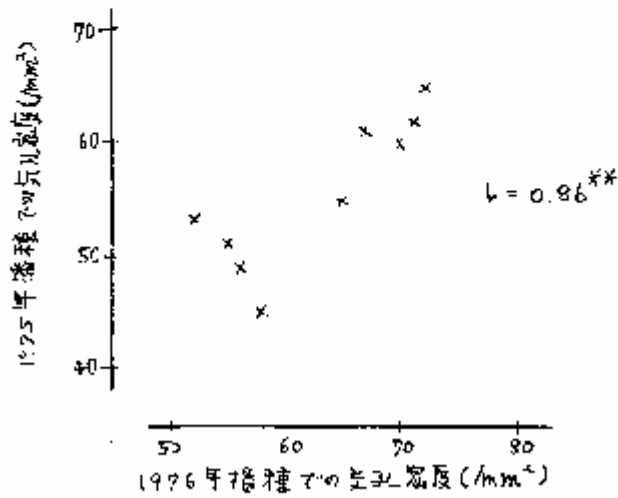


图 26 同 生育年次の異なる6年及、裸豆9品種の気孔密度¹⁾の相係
(1): 止葉裏側の値。

正

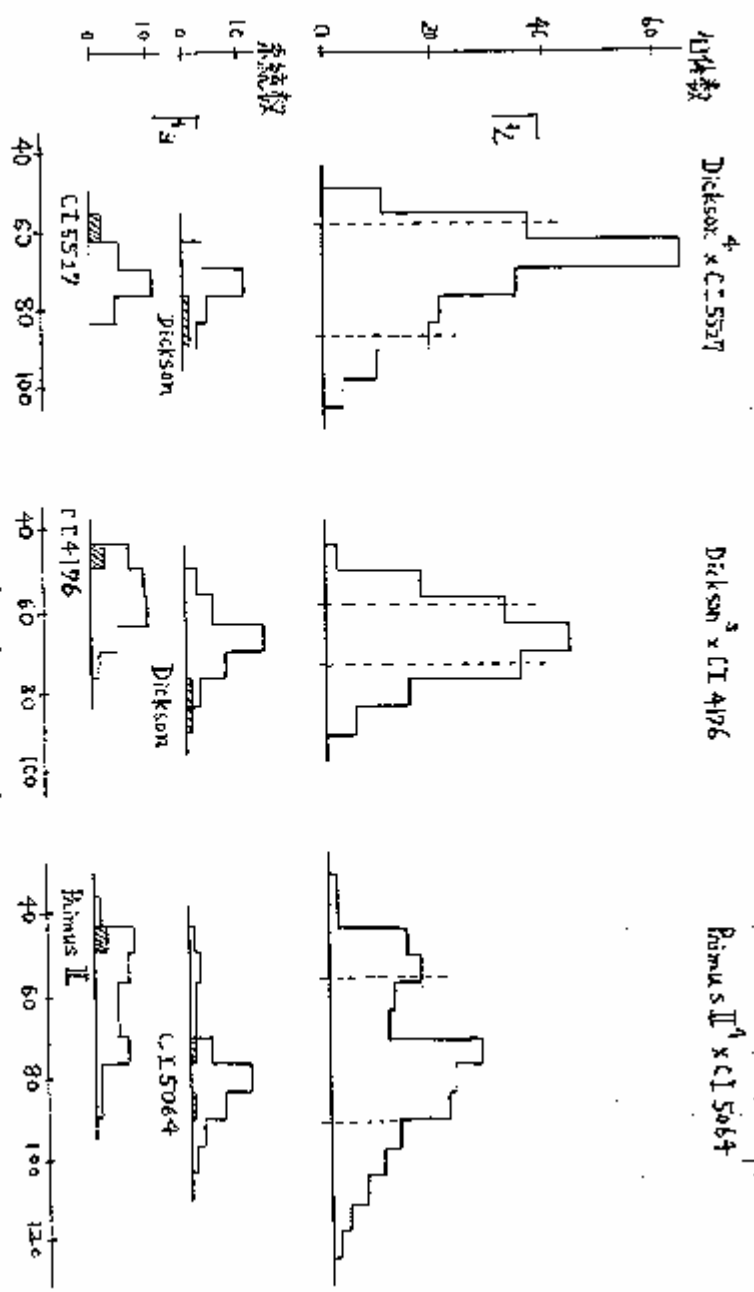


図 27 図 F₂ の分布 (μm)

表 27 図 F₂ の分布、選抜された F₂ 系統の F₂ の分布 (F₂ の分布より両側の平均値を選抜した。F₂ の平均値が F₂ の平均値 (F₂ の分布より両側の平均値) の高かった系統、下程が低かった系統の分布。資料は前掲の値。)

表 27 表 気孔密度¹⁾の遺伝力の推定

	集 団		
	Dickson [†] K CI 5527	Dickson [‡] X CI 4176	Pirmus II [†] X CI 5064
F ₂ 世代			
全 F ₂ 個体数	200	150	154
選抜個体数 ²⁾	20	30	30
選抜個体の平均値			
① 気孔密度の高い個体	91.3	77.4	99.4
② " 低い "	52.0	59.5	48.4
F ₃ 世代			
③ 気孔密度の高い系統 ³⁾ の平均値	73.6	66.4	78.2
④ " 低い "	73.4	55.8	59.0
遺伝力 ⁴⁾	0.01	0.46	0.58

(1): 上葉裏側の値。2): 気孔密度の高い方と低い方の各々の選抜数。3): 1系統 3個体からなる。4): (③ - ④) ÷ (① - ②) により求めた。

考察

オスムギ葉身の気孔密度は生育期間の温度によつてはあまり異ならず、光条件によつて異なり、強光下で生育すると気孔密度が増加する (Miskin and Rasmussen, 1970)。また土壤水分の不足条件下で生育すると気孔密度は増加するといわれている (Ciba and Baum, 1975, Penfound, 193)。気孔密度の異なる9品種を温室に播種して得たことでの結果は4月17日播種のものより8月23日播種のものより気孔密度の高くなつてゐるものが多い、これは4月17日播種の場合は8月23日播種のものより強光下で生育したためであろう。気孔密度の異なる9品種を年次を異にして同場に播種して得た結果では1976年播種のものより1975年播種のものより気孔密度が高くなつてゐるがこの原因については不明である。しかし、これらの場合も個々の気孔密度の値が環境条件により異

なっても異なる環境の間での相関は高いから品種間の相対的大きさの関係は大きくは異ならないと言える。

F₂集団からの選抜実験によって得た選抜力の値をみると Dickson⁴ × CI 5527 の組合せでは選抜力の値は小さかったが、これは CI 5527 の気孔密度の値が他の高い親の (24176 や Primus II と比べてやや高く (表 26 表), 気孔密度の高い親との交配で十分な選抜的変異を得られなかったためである。一方他の 2 つの組合せでの値は 0.46, 0.38 であった。収量の選抜力の値は F₂ 個体からの推定ではゼロに近いかなり低い値である (松尾 1965) ので、この気孔密度の選抜力の値はかなり高い値と言えるであろう。

以上から、気孔密度は環境による変動を受けてもその品種間差の相対的な関係はあまり異ならず、かつ選抜力の値は比較的高いので初期世代からの気孔密度による選抜は十分有効だと考えられる。

4. 気孔密度と一般形質との関係

気孔密度と出穂期、稈長との関係を調べ、気孔密度による選抜を行った場合に、出穂期や稈長にどのような影響も与えよかを検討した。

材料と方法

表 25 の気孔密度の品種間変異の調査に供した六条友麦と裸麦の出穂期と稈長、二条友麦の出穂期を調査し、気孔密度との間の相関係数を計算した。

結果

気孔密度と出穂期の間の相関係数は六条友麦で -0.03 、六条裸麦で -0.11 、二条友麦では 0.33^{**} であった (表 28)。六条種では気孔密度と出穂期との間に相関は認められず、二

表 28 保存品種での気孔密度と出穂期や穂長との
相関係数

集団	自由度	気孔密度 ³⁾ 対	
		出穂期	穂長
烽火青 ¹⁾	124	-0.03	-0.02
徐穂青 ¹⁾	96	-0.11	-0.07
= 徐穂 ²⁾	158	0.33 ^{*4}	—

(1): 1974年秋播種。2): 1975年秋播種。3):
止葉裏側の値。)

条種で正の相関が認められ、早生ほど気孔密度が低かった。気孔密度と穂長との間の相関係数は六条反麦品種で -0.09 、六条裸麦品種が -0.07 であり相関は認められなかった。

考察

二条種で出穂期と気孔密度との間に正の相関が認められた。オ1表の春播フオムギ7品種で気孔密度と出穂期に 0.92^{**} の相関があった(オ3表)。二条反麦品種は大部分が春播型品種であるので、春播型品種で気孔密度と出穂期との間に正の相関が認められたこととなる。しかし春播型品種でも何回かの反シ交雑をした系統(オ7表のD集団の場合)では出穂期と気孔密度との間に相関はなくなっている。また六条反麦、裸麦品種では相関がなく、六条反麦、裸麦4品種の比較(オ5, 9表)でも正の相関は認められなかった。これらのことから気孔密度と出穂期との関係は

それは密接ではないと考えられる。

大糸友麦，裸麦では気孔密度と稈長との間に相関はない。気孔密度の異なる春播型ノ品種では気孔密度と稈長との間に0.8^{*}の相関が認められたが（オウ表），これも戻れ交雑によって相関のない系統を得たおり（オウ表），気孔密度と稈長との関係も密接ではないと考えられる。

以上のことから気孔密度による選抜を行った場合でも出穂期や稈長に著しい影響を与えず，早生で短稈な品種の育成に特に問題は起こらないと考えられる。

5. 総括

気孔密度は葉身の先端ほど高くなるが同一葉身内での気孔密度の変異は小さい。気孔密度の品種間差はかゝりあり、かつその品種間差は環境条件の差によつてあまり異ならない。従つて遺伝力は比較的大きく、気孔密度の初期世代からの選抜が可能である。また気孔密度は出穂期や桿長と多少強い関係は存し、気孔密度が高く、早生で強稈の品種の選抜は困難である。上葉裏側の気孔密度は他の葉身や葉鞘の気孔密度と相関が高く、上葉裏側の気孔密度の選抜で他の器官の気孔密度も高い個体が選抜できる。

従つて既存の品種に気孔密度の高い品種を交配し、光合成速度と相関の高い気孔密度を指標として選抜を行い気孔密度の高い品種を育成して行くことが可能である。

VI. 総合考察

気孔は CO_2 の出入口であり、その数の多少は個葉の光合成速度に少なからぬ影響があるものと考えられつゝ、従来に気孔密度と光合成速度の関係の研究がいくつかなされてきた。しかしその比較は気孔密度の異なる葉身の表側と裏側との比較 (Bertsch and Domes 1969) や異なる種の葉の間の比較 (Hesketh 1963) であり、真の意味での気孔密度と光合成速度との間の比較とは言い難い。

本論文ではオオムギや止葉裏側の気孔密度の異なる品種間で気孔密度と光合成速度との間に有意な高い正の相関を認め、また気孔密度以外の形質をふきとるだけ同じにした同量遺伝子系統を2集同育成して、気孔密度と光合成速度を比較し両者の間に高い正の相関を2集団共に認めた。従つて本論文は系統的・体系的な材料を用いて気孔密度と光合成速度の間の関係を調べ両者の間に正の相関を認めた

初めの報告である。

Qaastra (1959) は大気中の CO_2 が葉身の葉緑体に取り込まれるには、 CO_2 が大気中より葉身表面まで拡散するに際しての大気の抵抗 (r_a)、気孔を通る際の気孔抵抗 (r_s)、 CO_2 が葉肉細胞内に拡散して行き葉緑体に取り込まれるまでにかかる葉肉抵抗 (r_m) の各々の抵抗を受けるとした。葉身気孔密度を増加させ CO_2 の入口を増加させることはこのうちの r_s を減少させると考えられる。Qaastra の方法により蒸散速度の値から r_s を推定すると、 r_s の減少が光合成速度を増加させることを示している。従って気孔密度の増加により r_s が減少しそれに伴って光合成速度が増えるものと考えられる。従来までの烟葉の光合成速度品種間差の研究は r_m として表わされる部分に主な視点が向けられてきたが、光合成速度は r_m のみでなく、 r_m の前段である r_s とは密接な関係が存在する可能性が高いのである。また気孔開度と r_s との関係の研究で、気孔開度が

より小さくなくなって始めて t_g が増加するのであり、ある程度以上の葉厚では t_g の値は変化しない (Ting and Loomis 1965) との報告もあるが、本実験での結果によれば気孔の大きさも t_g と相関があり、 t_g は気孔開度が小さくなって始めて影響されるとは考えられず、気孔開度が大きい条件でも気孔密度や気孔の大きさは t_g と関係があるといえる。

多くの研究は光合成速度と葉身窒素含量や葉身の厚さ、葉肉細胞の大きさなどとの間に相関を認めている。こゝでの結果によると気孔密度は葉身窒素含量や葉脈数と相関はない。従って気孔密度と光合成速度の関係は気孔密度が単なるみせかけで気孔密度の高い葉身では葉緑体含量が多かったり転流機構が良く発達してあり光合成速度が高い、というのではないと考えられる。そして光合成速度は葉身窒素含量や葉身の厚さなどでも規制されるが、同時に気孔密度による規制も大きいので、光合成速度は葉肉構造(葉肉抵抗)と気孔

密度（葉孔密度）との各々に規制されておると言える。

Qaashta の方法で求めた k_m の値は k_s の値に比べてかなり大きく k_s の変化のみでは光合成速度に影響を及ぼさないうちのようにみえる。しかし葉組織内の CO_2 濃度に関してより現実的な仮定のもとに k_m の値を計算しなおすとその値は Qaashta の方法によつて求めた値に比べてかなり小さくなる。また k_m は静気中ではかなり大きい。自然状態で葉は常に風を受けており、葉面上の CO_2 は k_m を大きく減らすとされている。で自然状態では k_m もそれほど大きくはないと考えられる。そのため全換気のうち k_s の占める割合はかなり大きいのであり、 k_s の変化が光合成速度に大きな影響を与え得るのである。

葉孔密度の高い葉身で光合成速度が高くなる可能性が大きいので、多収を目的とした育種で葉孔に着目して選抜を行い、個葉の光合成速度の高い個体を選抜できることになる。

気孔密度の品種間差は大きく、かつ選抜力は比較的大きい。従つて既存の品種に気孔密度の高い品種を交配して葉身気孔密度の高い個体を選抜するのは可能だと考えられる。また止葉の気孔密度と他の葉身や葉鞘の気孔密度との相関は高いので止葉での気孔密度の選抜により他の器官の光合成速度も高い個体が選抜できることになる。かつ気孔密度と出穂期や穂長との関係もそれほど密接でないから、気孔密度が高く早生で短稈の品種の選抜に大きな困難はないと考えられる。

個葉の光合成能力を気孔密度を増加させることによる気孔抵抗の改良のみによつて高めるのではなく、葉肉細胞や葉緑体の構造、葉緑体の能力、通導組織の改良などを含めた全般的な改良が必要をことは当然であるが、本論文の結果は気孔抵抗の改良が個葉の光合成能力に与える影響の大きいことを示している。また気孔密度の計測は簡易でもあり、誤差も小さく光合成能力の高い個体を間接的に選

扱える際の形質として十分供えるものであるから、気孔密度は今後の多収品種育成の上で考慮されるべき重要な形質の一つであると考
えられる。

IV. 摘要

大気中の CO_2 が葉緑体に取り込まれるまでの過程は、大気への抵抗 (r_a)、気孔抵抗 (r_s)、葉内抵抗 (r_m) の各々の抵抗を受けると考えられる (中1図)。ここではオオムギ葉身の気孔密度の異なる品種、系統を用いて r_s を減らすことによる光合成速度にどのような影響を与えるかを検討した。また r_a の全抵抗に対する相対的重要性について検討した。さらに気孔密度の品種間差、遺伝力、他形質との関係について検討し、気孔密度での選抜をするに際して予想される点について検討した。

1. 止葉裏側の気孔密度の異なる7品種の止葉の光合成速度を測定したところ、気孔密度と光合成速度に正の相関 ($r=0.94^{**}$) がみられた (中2図)。

2. 気孔密度以外の形質は各品種ごとく同じよう

な材料の気孔密度と光合成速度との関係をみるために、上葉の気孔密度の異なる同量置換子系統を2集団育成した。1つは Dickson³ × CI 4126 の BC_2F_4 集団 (D 集団) で、もう1つは Primus II¹ × CI 5064 の BC_3F_4 集団 (P 集団) である。この上葉の光合成速度を測定した。気孔密度の高い系統で光合成速度が高く、両者の相関係数は D 集団で $r=0.64^*$ 、P 集団で $r=0.75^{**}$ であった (表5回)。

3. 気孔密度の高い葉身が厚かったり、窒素含量が高かったり、または葉脈数が多かったりすることはなかった (表10, 11, 12回, 表4回)。従って気孔密度の高い葉身で葉緑体含量が多かったり転流組織が良く発達しているために光合成速度が高いというだけではなく、気孔密度自身が光合成速度に影響を与える可能性が高いと考えられる。

4. 上位葉の気孔密度は下位葉より高く、芝

ヤ葉鞘に存在する気孔の総数は止葉の総気孔数に匹敵した(才16表)。

5. 光合成速度を測定した材料に、 t_s と蒸散速度を測定し t_s を推定した。気孔密度の高い品種、系統で t_s が小さかった(才14回)。また t_s と光合成速度との間の相関は気孔密度の異なる7品種で -0.49 、D葉田で -0.92^{**} 、P葉田で -0.74^{**} であった(才15回)。従って気孔密度の増加は t_s を減少させ、それに伴って光合成速度が増大することが示された。

6. 気孔密度のみならず気孔の大きさも t_s を規制する要因であり、大きな気孔で t_s が減少した(才18回)。気孔密度と気孔の大きさからガム拡散式(19式)を使って t_s を計算したところ、この値は蒸散速度から求めた t_s の値と比較的によく説明した(才20回)。

7. Gaastra (1959) の方法で t_m を推定する際の

葉緑体での CO_2 濃度がゼロ，呼吸率 r の仮定は兩者共に h_m の推定値を過大評価するとされてくるので，葉内の CO_2 濃度に関してより現実的なモデルを考へ（カ 23 頁） h_m の値を求めた式を作つて（カ 28），（カ 40）式） h_m の値を求めたところ，この値は g_{aastha} の方法で求めた値よりかなり小さくなること が示された。

8. 葉面上の風は h_a を大きく減らすとされてくるので， CO_2 拡散の全過程のうち h_a や h_m はかなり小さくなり， h_m の値は相対的にかなり大きくなる（カ 20 表）。従つて h_a の変化が光合成速度に大きな影響を与え得るといえる。

9. 同一葉身の部位内での気孔密度の変異は小さかつた（カ 22 表）。個体内の変異も比較的小さかつた（カ 2 表）。上葉裏側の気孔密度と他の器官の気孔密度との相関は高かつた（カ 23 表）。従つて気孔密度の推定は誤差が少なくて，かつ上葉で気孔密度の高い個体は他

の器官の気孔密度も高い。

10. 気孔密度の品種間差はかなり大きく、上葉裏側の気孔密度の最高は $95 (\mu\text{mm}^2)$ 、最低は 43 だった (オ 24 回, オ 25 表)。

11. 気孔密度の品種間差は環境条件によつて変動しにくく (オ 25, 26 回), 単位獲得量より求めた遺伝力の値は比較的大きかった (オ 27 回, オ 27 表)。

12. 気孔密度と出穂期や稈長との関係はどちらの密接でもなく (オ 7, 28 表), 気孔密度が高くと、早生で短稈の品種の育成に大きな困難はないと考へられる。

以上のことから遺伝的に異なつたオの向の比較では, (1) 葉身気孔密度の増加 = より気孔抵抗が減少し, そのに伴つて光合成速度が高まる可能性が大きいこと, (2) それは葉内

の CO_2 拡散過程での気孔抵抗の修割がかなり
大きいことからみても可能性が高いこと、(3)
気孔密度は品種間差が大きく、遺伝力の高い
形質である。気孔密度に着目して選抜を行う
場合能力の意、個体を選抜できる可能性が
あること、の諸点が明らかになった。

VI. 引用文献

- Akita, S., A. Miyasaka and Y. Murata. 1969. Studies on the differences of photosynthesis among species. I. Differences in the response of photosynthesis among species in normal oxygen concentration as influenced by some environmental factors. 日作紀, 38: 507~527.
- Barnes, D.W., R.B. Pearse, G.E. Carlson, R.H. Hart and C.H. Hanson. 1969. Specific leaf weight differences in alfalfa associated with variety and plant age. Crop Sci. 9: 42~423.
- Bertsch, A. and N. Domes. 1969. CO_2 -exchange in amphistomatic leaves. I. The influence of the distribution of stomata on both leaf surfaces upon CO_2 -transport. Planta. 85: 180~193.
- Brown H.T. and F. Escombe 1900. N.A. マクシモフ "植物と水" 野口三爾吉監修. 川田信一郎・菅原友太・佐藤勇・高橋英二共訳, 1959, 工学書院, 東京. P.392~P.398 によリ.
- 長瀬信彦 1970. 禾穀類の葉における同化組織に関する研究 本報 葉肉構造と作物種の比較. 日作紀, 39: 418~425.
- Ciba, A.J. and W.A. Brun. 1975. Stomatal size and

- frequency in soybeans. *Crop Sci.* 15: 309 ~ 313.
- Crookston, R. K. and D. N. Moss 1974. Interveinal distance for carbohydrate transport in leaves of C₄ and C₃ grasses. *Crop Sci.* 14: 123 ~ 125.
- Dobrenze, A. K., L. N. Wright, A. B. Humphrey, M. A. Massengale and W. R. Kneebone 1969. Stomate density and its relationship to water-use efficiency of blue panicum. *Crop Sci.* 9: 213 ~ 216.
- Donald, C. M. 1968. The breeding of crop ideotypes. *Euphytica.* 17: 385 ~ 403.
- Dornhoff, G. M. and R. M. Shibles 1970. Varietal differences in net photosynthesis of soybean leaves. *Crop Sci.* 10: 42 ~ 45.
- and — 1976. Leaf morphology and anatomy in relation to CO₂-exchange rate of soybean leaves. *Crop Sci.* 16: 377 ~ 381.
- Dugger, W. M. 1952. The permeability of non-stomate leaf epidermis to carbon dioxide. *Plant Physiol.* 27: 489 ~ 499.
- El-Sharkawy, M. and J. Hesketh 1965. Photosynthesis among species in relation to characteristics of leaf

anatomy and CO₂ diffusion resistances. *Crop Sci.*
5: 512 ~ 521.

Freeeland, R.O. 1948. Photosynthesis in relation to stomatal frequency and distribution. *Plant Physiol.* 23: 595 ~ 600.

Frey, N.M. and D.N. Moss 1976. Variations in RuDPCase activity in barley. *Crop Sci.* 16: 209 ~ 213.

Gaastra, F. 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Mededel. Landbouwhogeschool Wageningen.* 59: 1 ~ 68.

Hanson, J.C. and D.C. Rasmussen 1975. Leaf vein frequency in barley. *Crop Sci.* 15: 248 ~ 251.

Heichel, G.H. and R.B. Masgrave 1969. Varietal differences in net photosynthesis of Zea mays L. *Crop Sci.* 9: 483 ~ 486.

——— 1971. Stomatal movements, frequencies and resistances in two maize varieties differing in photosynthetic capacity. *J. Exp. Bot.* 22: 644 ~ 649.

Hesketh, J.D. 1963. Limitations to photosynthesis responsible for differences among species. *Crop Sci.* 3: 493 ~ 496.

Holmgren, P., P.G. Jarvis and M.S. Jarvis 1965. Resistances

- to carbon dioxide and water vapor transfer in leaves of different plant species. *Physiol. Plant.* 18: 527~523.
- Irvine, J. E. 1967. Photosynthesis in sugarcane varieties under field conditions. *Crop Sci.* 7: 297~300.
- 五原千・佐谷隆一・小倉忠治・牛島忠広・田崎忠良 1972
水稻における気孔の開閉と環境条件との関係。日作紀.
41: 93~101.
- 伊藤綾子・宇田川武俊 1971. 作物群叢の計量植物学的研究 (1) 大豆群叢の幾何学的構造と直達光の透入。農業負象. 26: 187~195.
- Izhar, S. and D. H. Wallace 1967. Studies of the physiological basis for yield differences. III. Genetic variation in photosynthetic efficiency of *Phaseolus vulgaris* L. *Crop Sci.* 7: 437~460.
- Jackson, W. A. and R. J. Volk 1970. Photorespiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 21: 385~432.
- Kariya, K. and S. Iimoda 1972. Relationship of chlorophyll content, chloroplast area index and leaf photosynthesis rate in *Brassica*. *Tohoku Journal of Agricultural Research.* 23: ~14.
- 川嶋良一・徳子栄公人・丸山宣重 1967. 大豆新品種「フジシロ」

- の育成とその特性にツいて. 長野県農試報告. 32:15~26.
- 1959 a. 大豆の葉の言同位運動に度する研究. 第1報, 言同位運動と葉面變遷. 日作紀. 38:718~729.
 - 1959 b. —, 第2報, 言同位運動の基本型とその物質生産上の意義. 日作紀. 38:730~742.
- Khan, H.A. and S. Tsunoda 1950 a. Leaf photosynthesis and transpiration under different levels of air flow rate and light intensity in cultivated wheat species and its wild relatives. 音雑. 20:305~314.
- and — 1950 b. Differences in leaf photosynthesis and leaf transpiration rates among six commercial wheat varieties of West Pakistan. 音雑. 20:344~350.
 - and — 1951. Comparative leaf anatomy of cultivated wheats and wild relatives with references to their leaf photosynthetic rate. 音雑. 21:143~150.
- Lake, J.V. 1967. Respiration of leaves during photosynthesis I. Estimates from an electrical analogue. Aust. J. biol. Sci. 20:487~493.
- and R.O. Slatyer 1950 c. — III. Respiration rate and mesophyll resistance in turgid cotton leaves, with stimuli

control eliminated. *Quart. J. Biol. Sci.* 23: 529 ~ 535.

松尾 亨 1965. 育種学. 卷覽堂, 東京. pp. 361.

273-77, N.A. 1926. 植物と水 野口彌吉監修. 川田信一郎

・菅原友太 佐藤 亨・高橋英二 夫訳, 1959, 刀江書院, 東京.

pp. 271

Miskin, K.E. and D.C. Raemussen 1970. Frequency and distribution of stomata in barley. *Crop Sci.* 10: 575 ~ 578.

—, — and D.N. Moss 1972. Inheritance and physiological effects of stomatal frequency in barley. *Crop Sci* 12: 780-783.

Monsi, M. 1944. Untersuchungen über die pflanzliche Transpiration, mit besonderer Berücksichtigung der stomatären und inneren Regulation. *Jap. Jour. Bot.* 13: 367 ~ 423.

Moss, D.N. 1966. Respiration of leaves in light and darkness. *Crop Sci.* 6: 351 ~ 354.

— and R.E. Musgrave 1971 Photosynthesis and crop production. *Advan. Agron.* 23: 317 ~ 336.

村田 哲 男 1957. 水稻品種の光合成特性. 農業技術. 12: 460-462.

— 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 D. 9: 1-169.

- and J. Lyama 1963. Studies on the photosynthesis of forage crops II. Influence of air-temperature upon the photosynthesis of some forage and grain crops
日作紀. 31: 315~322.
- 小川 眞男 1975. 葉片光合成における2段階の炭酸ガス吸収. 植物の化学調節 10: 27~31.
- 小島 睦男・川島 良一・御子柴 公人 1969. 大豆の子実生産に關する研究 中7報 F_1 および F_2 世代における光合成能力. 日作紀. 38: 693~699.
- — 1970. — 中8報 F_2 において光合成能力を異にした F_3 系統の光合成能力の比較. 日作紀. 39: 440~445.
- 1972. 大豆品種における光合成能力の向上に關する研究 農技研報 D. 23: 19~159.
- 岡田 正憲・山川 寛・藤井 啓史・西山 壽・本山 弘美・甲斐 俊二・伊 隆典 1967. 水稻新品種 "オウ37・J2271・シマイ" に關し. 九州農試報告. 12: 181~224.
- 長田 明夫 1966. 水稻品種の光合成能力と乾物生産との關係 特に窒素条件との関連に於いて. 農技研報 D. 14: 117~138.

- Pearce, R. B., G. E. Carlson, D. K. Barnes, R. H. Hart and C. H. Hanson 1969. Specific leaf weight and photosynthesis in alfalfa. *Crop Sci.* 9: 423 ~ 426.
- Pendleton, J. W., G. E. Smith, S. R. Winter and T. J. Johnston 1968. Field investigations of the relationship of leaf angle in corn (Zea mays L.) to grain yield and apparent photosynthesis. *Agron. J.* 60: 422 ~ 424.
- Penfound, W. T. 1931. Plant anatomy as conditioned by light intensity and soil moisture. *American Journal of Botany.* 18: 558 ~ 572.
- Penman, H. L. and R. K. Schofield 1951. Some physical aspects of assimilation and transpiration. *Symp. Soc. Expt. Biol.* 5: 115 ~ 129.
- Sampson, J. 1961. A method of replicating dry or moist surfaces for examination by light microscopy. *Nature.* 191: 930 ~ 933
- 佐々木昭博・吉田智彦 1975. 過去9年間の二条大表育種試験選抜効果. 日作九支報. 44: 印刷中.
- 正田克麿 1974. 70°Cの気孔閉鎖に関する研究 才

2報 ヲバコ葉の表面と裏面に於ける気孔の開閉機能と蒸散および光合成の関係。日作紀. 43: 510-516.

Takano, Y and S. Tsunoda 1971. Curvilinear regression of the leaf photosynthetic rate on leaf nitrogen content among strains of *Oryza* species. 育種. 21: 69-76.

武田元吉・宇佐川武彦 1976. 麦類の光合成に関する生態学的研究 中3報 同化諸器官の光合成能力の生育時期別変化. 日作紀. 45: 357-368.

— 岩城英夫・高柳繁 — 1977. — 中4報 小麦オオムギの乾物生長のシミュレーション. 日作紀. 46: 178-192

武田友田郎・福山正隆 1971. 禾科植物に於ける光合成に関する研究 中報 禾科植物の葉科シヤルに於ける光合成速度とその系統関係. 日作紀. 40: 12-20.

Tan, G.Y. and G.M. Dunn 1975. Stomatal length, frequency and distribution in *Bromus inermis* Leyss. Crop Sci. 15: 283-286.

Thorne, G.N. 1963. Varietal differences in photosynthesis of roots and leaves of barley. Ann. Bot. N.S. 29: 155-179.

Ting, I. P. and W. E. Loomis 1965. Further studies concerning stomatal diffusion. *Plant Physiol.* 40: 220~228.

津野幸人・藤瀬一馬 1965. 甘藷の乾物生産に用ゐる作物学的研究. *農技研報* D. 13: 1~131.

— 1975. 数種作物における光合成作用と蒸散作用の関連について. *日作紀.* 44: 44~53.

Tsunoda, S. 1959. A developmental analysis of yield ability in varieties of field crops. II The assimilation-system of plants as affected by the form, direction and arrangement of single leaves. *育種.* 7: 237~249.

宇田川武俊・内島善兵衛 1969. 作物群落内におけるエネルギーとカスの交換に關する研究 (5) — 大差群落の幾何学的構造と直達光の透入 —. *日作紀.* 38: 364~378.

von der Pahlen, A. and J. B. Goldenberg 1971. Effects of individual genes on quantitative characters in barley. R. A. Nilan 編, "Barley genetics II" Washington State Univ. Press, Pullman. P. 434~442. 1973.

Watanabe, I. 1993. Mechanism of varietal differences in photosynthetic rate of soybean leaves. I.

- Correlations between photosynthetic rates and some chloroplast characters. 日作誌. 42: 377~386.
- Wallace, D.H., J.L. Ozburn and H.M. Munger 1972. Physiological genetics of crop yield. Advan. Agron. 24: 97~146.
- Wilson, D. and C.P. Cooper 1969. Diallel analysis of photosynthetic rate and related leaf characters among contrasting genotypes of LOLIUM PERENNE. Heredity. 24: 633~649.
- Wolf, D.D., R.B. Pearce, G.E. Carlson and D.R. Lee 1969. Measuring photosynthesis of attached leaves with air sealed chambers. Crop Sci. 9: 24~27.
- Yoshida, T., D.N. Moss and D.C. Rasmussen 1975. Effect of stomatal frequency in barley on photosynthesis and transpiration. 九州農試報告. 8: 71~80.
- 1976. オオムギの気孔数について I. 気孔数と光合成速度との関係. 育種. 26: 130~136.
- 1977a. — II. 気孔の分布と気孔数の品種間差および遺伝力. 育種. 27: 91~97.

- 1977b. — Ⅲ. 気孔数と他の形質との関係. 音雜.
27: 321~335.
- . — Ⅳ. Estimating mesophyl. resistance taking
account of respiration during photosynthesis.
音雜. 印刷中.
- . — Ⅴ. The effect of stomatal size on transpi-
ration and photosynthesis. 音雜. 印刷中.
- . 鈴木亨 1977. 稻葉身気孔数の品種間差. 日作論文
報 44: 印刷中.