HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	トウモロコシの葉部形質の育種学的研究 : II. 葉脈頻度と気孔頻度の同一葉身内変異および自殖系統間差異
Author(s)	三浦, 秀穂; 中嶋, 博; 津田, 周彌
Citation	北海道大学農学部邦文紀要, 13(4), 477-484
Issue Date	1983-07-11
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/11990
Type	bulletin (article)
File Information	13(4)_p477-484.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

トウモロコシの葉部形質の育種学的研究

II. 葉脈頻度と気孔頻度の同一葉身内変異および自殖系統間差異

三浦秀穂・中嶋　博・津田周彌
(北海道大学農学部工芸作物学講座)

(昭和57年7月13日受理)

Genetic Studies on Leaf Characters in Maize

II. Variations within an ear leaf and difference with inbred lines of leaf vein frequency and stomatal frequency

Hideho MIURA, Hiroshi NAKASHIMA and Chikahiro TSUDA
(Laboratory of Industrial Crops, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo 060, Japan)

緒　言

イネ科作物のなかで，CO_2 補償点の低いグループ（キビ亜科やスズメガヤ亜科）では，特殊な形態をした葉緑体をもつ維管束鞘がよく発達し，これが光合成の機作に強く関与すると考えられている[3]。また，KHAN and TSUNODA[10] は栽培コムギとそれらの野生種で，葉肉の厚さと葉脈間距離との比が，光合成能力と正の相関関係にあることを報告した。CROOKSTON and MOSS[1] は C_3 と C_4 植物の比較から，C_4 植物で光合成産物の転流の速いことが葉脈数と葉肉細胞の配列の差異に関連すると述べている。

これらの報告は，種間あるいはそれ以上のレベルで光合成能力と葉脈の関係をみたものであるが，HANSON and RASMUSSON[4] はオオムギで葉脈頻度に大きな遺伝的変異が存在することを報じている。中嶋ら[12] もトウモロコシで，幼苗期における葉脈頻度に系統間差異があること，F_1 雑種のヘテロシス程度は交雑組み合わせ，葉位によって大きく変異することを明かにした。

また，DORRENZE[2] らはブルーパニックグラスで，MISKIN[11] らはオオムギで気孔頻度と蒸散速度の間に，YOSHIDA ら[18]，吉田[15] はオオムギで気孔頻度と光合成能力の間にそれぞれ正の相関関係があることを指摘した。

したがって，葉脈と気孔について遺伝的特性を明確にすることは，作物の光合成能力向上の可能性を探る上で，重要であると考えられる。

本研究では，上述の観点から葉脈頻度と気孔頻度の基礎的知見を得る目的で，次の2つの実験を行なった。第1の実験では遺伝的に均一な個体を用いて，両形質の着雌葉内における変異を明らかにしようとした。第2の実験では，デント種，フリント種およびスイート種の自殖系統について，両形質の遺伝的変異ならびに他の形質との相互関係を検討した。

材料および方法

実験1　同一葉身内の変異

スイート種の自殖系統 Ma 21547 と V 574 の単交配による F_1 雑種（品種名ピリカスイート）を供試した。1981年5月14日，北海道大学農学部附属農場において，75 cm × 40 cm の栽植密度で播種し，6月19日間引きによって1本立てとした。

播種後97日目の8月29日に，充分に展開した着雌葉を対象として，以下の方法で葉脈頻度と気孔頻度を調査した。まず，leaf punch を用いて，Fig. 1 に模式的に示した葉身の先端から最大葉幅までの計12個所で，直径1.0 cm の葉片を抜き取った。これらを直ちに FAA に貯蔵し，クロロフィルを除去した後，各葉片をスライドグラスにとり，IKI で着色して顕微鏡下で葉脈数と気孔数を数えた。

葉脈頻度は中肋に対し，垂直方向の 2.0 mm 内の大脈 (major vein) と小脈 (minor vein) をこみにした葉脈数をもとに，1.0 mm 当りの値で示した。一方の気孔頻度は，葉身の表，裏両面について，葉片内で平均的頻度を示す

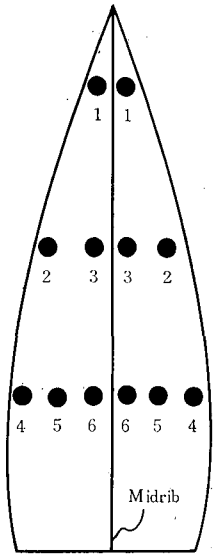

Fig. 1. Diagram showing the positions examined on ear leaves.

部位を選び，1視野 0.68 mm^2 の気孔数を 1.0 mm^2 の値に換算して示した。調査個体は10個体とした。

実験2 自殖系統間差異

1981年，北海道立十勝農業試験場で標準栽培された自殖系統のなかから，任意にデント種13系統，フリント種12系統，スイート種15系統を選び，実験に供試した。

播種後96日目の8月28日に，各系統5個体について，着雌葉の最大葉幅上の中肋と葉縁との中央部 (Fig. 1 の位置5) で，葉脈頻度と気孔頻度を求めた。調査方法は実験1と同様である。同時にこれらの個体については，植物体の形態的形質として草丈，着雌葉の葉長，葉幅を調査した。また，各個体の葉長×葉幅の値を葉面積の代用とした。

結　果

実験1 同一葉身内の変異

葉身の気孔は，葉脈に沿って分布しているので，各個体について気孔頻度 (表側＋裏側)÷葉脈頻度の値から，それぞれの位置で長さ 1.0 mm の葉脈に連絡すると思われる気孔数を推定した。この形質を葉脈当り気孔数と呼ぶことにした。

葉脈頻度，葉身の表，裏側それぞれの気孔頻度および葉脈当り気孔数の4形質について，葉身内位置間の変異をみるために分散分析を行なった。Table 1 に示した結果から，葉脈頻度と葉脈当り気孔数は，位置間で有意に異なることが明らかとなった。それに対し，葉身表，裏側の気孔頻度は，ともに誤差とした個体間の分散が大きく，位置間の変異を見い出すことができなかった。また，中肋の左右の非相称性およびこれらと位置との交互作用による変動は，いずれの形質でも小さかった。

そこで，中肋の左右を平均した値で，各形質の位置間の大きさをみた (Table 2)。葉脈頻度は，位置間で6.25本/mm～7.57本/mm にわたって変異し，葉身の先端部および葉縁部でより高頻度であった。同様に，葉脈当り気孔数は13.12個/mm～15.14個/mm の変異をもち，位置間の関係は葉脈頻度の場合と逆の傾向を示した。また，葉身裏側の気孔頻度は，位置間に有意差はないものの，葉脈頻度と平行的な関係を示していた。

次に，4形質それぞれについて，個体間変異の大きさが位置間で変異するか否かを検討した。個体間変異の大きさは，全て変異係数によって推定した。Table 3 に示した分散分析の結果から，葉身裏側の気孔頻度と葉脈当り気孔数では，位置間に有意性が認められた。前者では，Fig. 1 に示した位置1の9.58% から位置6の18.99% まで，また後者では同じく位置3の8.51% から位置6の

Table 1. Analysis of variance for four leaf characters on an ear leaf

Item	d.f.	Mean squares			
		Leaf vein frequency	Stomatal frequency		Stomata per vein[1)]
			Adaxial	Abaxial	
Positions	5	17.248**	14.301	132.846	23.532*
Sides	1	0.408	0.649	13.138	1.585
P.×S.	5	0.488	36.289	12.316	4.929
Errors	108	1.008	32.549	61.741	7.956

1) Linear frequency of stomata along a vein with 1.0 mm length, which was estimated by stomatal frequency (adaxial+abaxial)/leaf vein frequency.
*, **: Significant at 5% and 1% levels, respetively.

Table 2. Leaf vein frequency, stomatal frequency and number of stomata per vein in six positions on an ear leaf

Position[1)]	Leaf vein frequency	Stomatal frequency		Stomata per vein
		Adaxial	Abaxial	
	(No./mm)	(No./mm²)		(No./mm)
1	7.57	36.9	63.2	13.12
2	7.17	37.6	58.7	13.42
3	6.25	35.9	56.3	14.75
4	6.97	38.0	60.4	14.12
5	6.27	38.2	56.8	15.14
6	6.55	37.0	57.6	14.43
Mean	6.80	37.2	59.0	14.16

1) The position numbers are those of Fig. 1.

Table 3. Analysis of variance of the magnitude of inter-plant variation for four leaf characters on an ear leaf

Item	d. f.	Mean squares			
		Leaf vein frequency	Stomatal frequency		Stomata per vein
			Adaxial	Abaxial	
Positions	5	1.233	6.331	26.537*	29.537*
Sides	1	0.464	1.166	5.333	8.323
P.×S.	5	1.561	6.851	4.110	4.402

Note) The magnitude of inter-plant variation in each position was estimated by coefficient of variation.
*: Significant at 5% level.

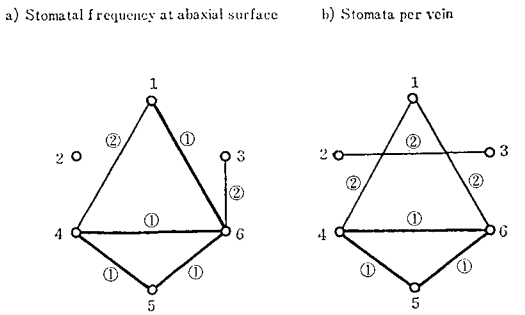

Fig. 2. Schematic digarams showing the similarity of micro environmental effects on six positions on an ear leaf. Position numbers are those of Fig. 1.
①—— means a significant positive correlation at 1% level.
②—— means similar correlation at 5% level.

18.87% まで，の範囲で大きく変異していた。しかし，両形質とも葉身の長さ，幅方向の大小関係には明らかな規則性は認められなかった。

ここで用いた F_1 個体は，遺伝的に全て均一である。そのため，葉身裏側の気孔頻度と葉脈当り気孔数で認められた個体間変異の大きさの位置による差異は，葉身の発育段階によって環境効果が異なっていることに起因すると考えることができる。そこで，両形質について位置間での環境効果の類似性をみるために，個体間相関を求め，Fig. 2 に示した。図から明らかなように，両形質とも最大葉幅上の位置 4，5，6 の間には有意な正の相関関係が存在した。さらに，位置 1 と位置 4，6 との間でも同様の関係が認められた。したがって，これらの位置間では，発育段階で各個体とも類似性の高い環境効果を被ることが示唆された。一方，葉脈頻度と葉身表側の気孔頻度では，位置間の個体間変異の大きさに一定の関係がなかった。

Table 4. Mean performance of each inbred line for eight characters

Line name	Plant height	Ear leaf			Leaf vein frequency	Stomatal frequency		Stomata per vein
		Length	Width	Area[1]		Adaxial	Abaxial	
	(cm)	(cm)	(cm)	(cm^2)	(No./mm)	(No./mm^2)		(No./mm)
a) Dent corn								
A 340	112.2	68.8	8.4	580.5	7.3	83.5	111.8	26.8
CK 24	165.6	65.6	7.7	508.1	7.5	59.7	78.2	17.7
CM 37	127.8	56.0	5.5	311.0	7.9	72.4	96.8	21.3
CM 91	141.0	62.3	5.7	352.8	7.3	47.6	72.4	16.5
CM 174	135.0	69.1	7.4	512.2	7.6	70.3	89.4	21.0
CM 182	139.0	61.0	6.0	366.0	7.9	54.1	74.1	16.4
CMV 3	121.2	47.4	5.0	236.2	8.1	60.0	90.0	18.6
RB 259	165.4	68.8	8.5	583.4	7.0	56.8	75.0	18.8
RB 262	131.4	51.2	6.3	322.5	6.6	54.1	70.0	18.8
RV 37	116.2	62.6	7.5	468.6	6.8	68.5	80.6	21.9
RW 11	125.2	48.4	6.4	311.4	8.0	52.6	94.7	18.4
W 401	133.0	57.6	8.2	469.9	6.9	57.1	73.8	18.9
W 79 A	108.6	52.1	5.6	293.7	7.9	38.5	58.8	12.4
Mean	132.4	59.3	6.8	408.9	7.4	59.6	82.0	19.0
b) Flint corn								
AG 14	128.2	59.8	7.3	436.5	8.1	58.8	86.8	18.2
CK 52	129.4	46.3	4.0	183.6	9.0	49.4	75.6	13.8
CM 7	125.4	43.2	3.5	151.6	7.8	49.1	75.9	16.1
EA 49	98.4	44.4	4.2	189.0	8.1	40.9	69.1	13.5
F 7	133.6	50.3	3.7	186.7	7.8	52.9	74.1	16.3
N 21	170.4	71.1	6.9	494.9	6.1	30.9	72.1	16.8
N 85	188.8	73.4	7.8	569.4	6.2	46.8	63.2	15.3
PM 9	114.4	48.3	4.0	194.8	7.6	51.8	75.9	16.9
T 6	141.8	68.0	6.6	445.1	7.1	42.6	65.3	15.3
To 15	159.8	67.8	8.5	579.8	6.8	50.6	70.6	17.8
To 19	131.6	57.1	7.8	446.4	6.9	65.6	91.5	22.8
To 27	100.6	50.0	5.3	269.1	6.8	67.4	97.7	24.2
Mean	135.2	56.6	5.8	345.6	7.4	50.6	76.5	17.5
c) Sweet corn								
Ma 21547	105.2	55.3	7.4	411.3	6.6	67.1	87.9	23.4
V 574	134.6	57.4	4.4	257.0	6.1	49.7	60.9	18.1
V 725	118.6	64.3	5.2	332.2	6.4	60.9	75.9	21.4
W 6767	135.8	72.2	7.2	519.4	7.1	73.5	80.6	21.7
W 6786	133.8	62.5	7.1	442.7	7.2	86.5	123.2	29.3
J 9 C 1-6	136.6	61.6	7.0	430.7	8.6	81.5	114.1	22.8
E 16	128.4	55.8	6.5	362.1	7.2	66.5	86.2	21.2
E 17	164.4	64.7	9.0	579.8	6.7	54.7	75.6	19.4
Md 66- 9	135.2	70.6	5.8	411.5	8.1	62.4	87.1	18.5
Md 66-17	136.4	61.4	7.5	459.3	7.4	89.4	98.9	25.5
Md 66-44	127.6	74.8	7.9	587.7	7.0	73.2	95.9	24.2
G 61 D	110.6	60.8	5.8	350.2	6.9	53.8	72.1	18.2
4701	116.0	60.8	5.8	350.2	6.2	58.8	77.7	22.3
5008	115.0	59.7	5.8	346.1	6.5	63.2	74.4	21.2
55-S-53	117.0	63.0	7.1	421.1	7.1	69.7	91.2	21.2
Mean	127.7	62.6	6.7	421.1	7.1	67.4	86.8	21.9

1) Leaf area were estamated by length×width in each individual within a line.

実験2 自殖系統間差異

Table 4 に調査した8形質について，各系統5個体の平均値をそれぞれ群毎に示した。まず，本実験で注目した葉脈頻度では，デント種で系統間に6.6本/mm～8.1本/mm，フリント種，スイート種ではそれぞれ6.1本/mm～9.0本/mm，6.1本/mm～8.6本/mmの変異が観察された。群平均は，デント種，フリント種，スイート種の順でそれぞれ7.4本/mm，7.4本/mm，7.1本/mmであった。気孔頻度はいずれの系統でも裏側の方が高く，フリント種に比しデント種，スイート種でより大きな値を示した。系統間の変異の幅もデント種，スイート種でより大であった。また，草丈はデント，フリント種の方が，葉長ではスイート種，葉幅ではスイート種，デント種の系統が一般に大であった。

次に，これら8形質の群間および各群内系統間の変異を分散分析によって検討した。Table 5 から明らかなように，いずれの形質でも系統間差異は有意であった。これら系統間の変動を，群間および各群内系統間の変動に分割した結果，全ての要因に有意性が認められた。さらに，群間の差異は，葉幅と葉面積を除いてスイート種と，デント，フリント種との間で大きいことが明らかとなった。一方，デント種とフリント種の差異は，草丈，葉長および葉脈頻度の3形質では有意でなく，特に葉脈頻度で認められた群間の差異は，そのほとんどがスイート種と，デント，フリント種の差異で説明できることがわかった。

Table 5. Analysis of variance of inbred lines, among and within groups of dent (D), flint (F) and sweet corn (Sw) for eight characters, entries are mean squares

Item	d. f.	Plant height	Ear leaf			Leaf vein frequency	Stomatal frequency		Stomata per vein
			Length	Width	Area		Adaxial	Abaxial	
Lines	39	193.6**	361.9**	105.2**	794.7**	2.447**	84.8**	102.6**	65.3**
Among groups	2	101.7**	61.0**	193.7**	1076.0**	3.226**	509.1**	174.5**	343.3**
D+F vs. Sw	1	172.8**	99.9**	67.2**	857.4**	6.210**	687.4**	256.7**	595.1**
D vs. F	1	30.6	22.1	320.1**	1294.5**	0.242	330.8**	92.3**	91.5**
Within Dent	12	156.3**	304.4**	73.7**	676.4**	1.272**	68.4**	98.8**	57.2**
Within Flint	11	360.9**	611.4**	174.4**	1353.6**	3.668**	52.1**	54.5**	51.1**
Within Sweet	14	107.3**	179.8**	65.0**	416.9**	2.384**	69.3**	133.2**	43.6**
Errors	160	7.8	12.1	3.0	17.3	0.363	8.7	10.6	4.4

**: Significant at 1% level.

次に，これらの分散分析表などをもとに，各形質の遺伝的変異の大きさおよび形質間の相互関係を明らかにする目的で，遺伝力，単純相関，遺伝相関を推定した。Table 6 には，デント種とフリント種をこみにした解析結果を示した。これは，一般にデント種とフリント種は育種母材として共通に用いられていること，デント，フリント，スイート種といった分類が，分類学上というよりはむしろ，種子の特性や形態，農業上の利用目的による分類であること[7]，さらには，本実験で注目した葉脈頻度と気孔頻度（特に葉身裏側）で，デント種とフリント種の差異が小さいことを考慮したためである。

まず，表の対角線上に示した遺伝力についてみると，草丈，葉長，葉幅および葉面積では，両群とも70.5%～92.5%の高い値をとり，デント，フリント種でより高い傾向にあった。葉脈頻度では，デント，フリント種が44.5%，スイート種が69.6%の遺伝変異を含んでいた。葉身の表，裏側の気孔頻度は，デント，フリント種でそれぞれ57.4%，55.4%のほぼ等しい遺伝力を示した。スイート種では表側が59.1%，裏側が70.6%の値をとった。また，葉脈当り気孔数の遺伝力は，デント，フリント種，スイート種でそれぞれ72.9%，59.4%であった。

Table 6 の右上，左下にはそれぞれ単純相関と遺伝相関を示した。ただし，草丈，葉長などの外部形態的な4形質と，葉脈頻度や気孔頻度など4形質との間では，反復とした個体の対応がとれなかったため，遺伝相関は推定できなかった。この表から，デント，フリント種とスイート種では，形質間の相互関係が群間で異なる傾向を示し，特に葉脈頻度で著しいことが明らかとなった。

Table 6. Heritability, simple and genetic correlations between all pairs of characters in dent, flint (D+F) and sweet corn (Sw)

		Plant height	Ear leaf			Leaf vein frequency	Stomatal frequency		Stomata per vein
			Length	Width	Area		Adaxial	Abaxial	
		(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)
(1)	D+F	83.67	.70**	.49*	.61	−.48*	−.29	−.38	−.12
	Sw	78.49	.36	.41	.50	.26	.12	.14	−.01
(2)	D+F	.72	88.70	.81**	.93**	−.60**	.11	−.06	.29
	Sw	.39	70.45	.26	.66**	.34	.21	.17	.02
(3)	D+F	.50	.82	90.10	.96**	−.58**	.32	.15	.49*
	Sw	.43	.26	83.83	.90**	.24	.43	.44	.42
(4)	D+F	.63	.94	.97	92.47	−.62**	.24	.07	.43*
	Sw	.52	.65	.90	80.68	.32	.42	.40	.33
(5)	D+F	—	—	—	—	44.47	.05	.16	−.37
	Sw	—	—	—	—	69.59	.58*	.67**	.15
(6)	D+F	—	—	—	—	−.04	57.37	.83**	.87**
	Sw	—	—	—	—	.59	59.14	.88**	.84**
(7)	D+F	—	—	—	—	.09	.85	55.38	.82**
	Sw	—	—	—	—	.70	.92	70.60	.81**
(8)	D+F	—	—	—	—	−.40	.90	.84	72.87
	Sw	—	—	—	—	.18	.86	.81	59.38

Note) Simple and genetic correlation coefficients are on the right and left side of the diagonal, respectively. Heritability values (%) are on the diagonal. Hyphens indicate that the genetic correlations were not estimated.

*, **: Significant at 5% and 1% levels, respectively.

すなわち，前者の群では，葉脈頻度は草丈，葉長，葉幅および葉面積との間で全て有意な負の相関関係を有したが，葉身表，裏側の気孔頻度とは独立していた。また，葉幅の大きい系統ほど葉脈当り気孔数が多い傾向を示していた。それに対し，後者のスイート種では，葉脈頻度は葉身の大きさと有意ではないが正の方向に相関し，葉身表，裏側の気孔頻度とは密接な関連性を有していた。特に，葉脈頻度と葉身裏側の気孔頻度との間の遺伝相関は $r_g=0.70$ で，非遺伝相関は $r_e=0.31$ であり，両形質は遺伝的により強く関連していた。

また，両群とも葉身の大きい系統ほど，気孔数が多かった。しかし，デント，フリント種では，葉身の大きい系統ほど葉脈の分布が疎であるが，葉脈当り気孔数が多いのに対し，スイート種では，葉身の大きい系統は，葉脈頻度，気孔頻度とも高い傾向にあった。

考　察

これまでイネ科作物の葉脈頻度で，品種間差異や処理効果による影響を明らかにしようとしたいくつかの研究では，最大葉幅上の1～2個所の葉片を対象としてきた[4,9]。しかし，特定の葉位の葉身内の変異については，ほとんど明らかにされていない。

実験1の結果から，着雌葉内の葉脈の分布には変異が認められ，先端部と葉縁でより密に分布し，最大葉幅上の中肋と葉縁との中央部で最も疎であることが明らかとなった。同時に，個体間変異で推定した微細環境効果の大きさは，位置間で差異がなく，葉身内でほぼ均一であると見なすことができた。これらの結果は，葉身の生長過程および葉脈の分化段階と密接に結びついており，吉田[14]による，生長に伴なう葉脈配列の変化に対する詳細な観察結果とほぼ一致すると考えられる。また，位置間で個体間変異の大きさに差異がなかったのは，葉脈数が生長の比較的初期段階に決定すること，葉脈頻度あるいは葉脈間距離が葉身の型を決定する上で，遺伝的にも発育的にも強く規制された形質であるためと推察される。

一方，気孔頻度では葉身の表，裏側ともに個体間変異の大きさが位置間で異なり，そのため気孔の分布の多少は，位置間で明らかでなかった。しかし，少なくとも葉身裏側の気孔の分布は，葉脈の分布と平行的な関係にあり，Fig. 1 に示した計12位置間の相関係数は $r=0.88$** であった。同様の知見はライムギの鞘葉においても報告されている[13]。

次に，個体間変異の大きさが位置間で有意に異なったことについて考察する。発育的にみて，気孔は表皮細胞の分裂増加終期に，葉身の先端から同基的に分化した器官である[5]。そのため，遺伝的に均一な個体でも生長段階にわずかでも差があれば，葉身内の同一位置でもそれぞれの個体が被むる時間的，空間的な環境効果は異なると考えられる。その結果，位置間の表皮細胞の大きさ，あるいは単位面積当りの細胞数の差異が個体間で変異し易いことが原因していると考えられる。あるいはまた，環境効果の微細な差によって，分化する気孔数が個体間で変動し易いとも考えられる。これらの点を解明する手段のひとつとして，JONES[6] の示した Stomatal Index (単位面積当りの表皮細胞数に対する気孔数の割合) を指標とすることが有効と思われ，現在検討中である。

さらに，実験2の結果では，葉身表，裏側の気孔頻度は，ともに個体間の分散が系統間で不均一であった。一方，葉脈頻度ではこのような不均一性は認められなかった。吉田[16] もオオムギの気孔頻度で，同一品種内個体間の変異に有意差のあることを報告している。

以上の結果から，気孔頻度は葉脈頻度に比べ，個体間の変異が大きく現われ易く，微細環境効果に対しより可変性が高いと推定される。同時に，この可変性の程度もまた遺伝的に分化していることが示唆された。

第1報[12] では，幼苗期の第1葉から第3葉まで調査し，葉脈頻度に系統間差異の存在することを明らかにした。本実験でも，Table 5, 6 に示した結果から明らかなように，成熟期の着雌葉の葉脈頻度と気孔頻度は遺伝的に分化していた。スイート種では両形質は遺伝的に密接に関連していたが，デント，フリント種では両形質に全く関連性がなかった。この群では，葉脈頻度は葉身の大きさと負の相関関係を有していた。

これまで，イネ[8]，オオムギ[17] では葉脈頻度と気孔頻度との間には相関関係のないことが報告されている。また，オオムギ[4] とトウモロコシ[14] で，それぞれ葉脈頻度と葉長，葉面積あるいは葉脈頻度と葉幅との間で負の相関関係が認められ，葉脈間距離と葉身の大きさが遺伝的に補償的関係にあることが示唆されてきた。吉田[17] もオオムギで，気孔頻度と葉面積の間に負の相関関係が存在することを指摘した。さらに，水稲品種では気孔頻度と葉身の大きさが遺伝的に正の相関関係を有するが，陸稲品種ではこれらの関係が異なることが知られている[19]。

このように，光合成能力に対する影響が大きいと推定される葉脈頻度，気孔頻度および葉身の大きさの相互関係が，同じイネ科作物でも種間さらには同一種内の利用目的を異にする群間でさえ変異していることは，作物の適応性や育種過程での人為選抜による影響を考える上で興味深い点であろう。

今後は，葉脈頻度や気孔頻度と光合成能力の関係，あるいは，場所や栽植様式を変化させた場合の両形質の変動性について，知見を深める予定である。

摘　要

トウモロコシの着雌葉について，光合成能力と関連性が深いと推定される葉脈頻度と気孔頻度の葉身内の変異を調査した。また，両形質と葉身の大きさについて，これらの遺伝的変異および相互関係を検討した。

葉脈頻度は葉身内で変異し，最大葉幅上の中肋と葉縁との中央部で，より低頻度であった (Table 1, 2)。気孔頻度は葉身の表，裏側ともに，個体間変異の大きさが葉身内で異なり (Table 3)，より可変的な形質であると推察された。しかし，少なくとも葉身裏側の気孔は，葉脈に対し平行的な分布を示した。

スイート種，デント，フリント種とも葉脈頻度と気孔頻度には，大きな遺伝的変異が存在した (Table 5)。しかし，両群の間には，葉部形質の相互関連性に著しい差異が見い出された (Table 6)。スイート種では，葉脈頻度と気孔頻度との間に正の遺伝相関が存在した。デント，フリント種では，両形質は全く独立していて，葉脈頻度は葉身の大きさと負の相関関係を有していた。

謝　辞

本研究を遂行するにあたり，北海道立十勝農業試験場とうもろこし科の長谷川寿保科長を始め，戸澤英男，千藤茂行両研究員には多大なる御援助，御助言をいただいた。また，米野篤廣氏には調査その他で多くの御協力をいただいた。

本研究の一部は，北海道科学研究費の助成のもとで行なわれた。

これらの各位に厚く感謝の意を表する。

引用文献

1. CROOKSTON, R. K. and MOSS, D. M.: Interveinal distance for carbohydrate transport in leaves of C_3 and C_4 grasses, *Crop Sci.*, **14**: 123–125. 1974
2. DORRENZE, A. K., WRIGHT, L. N., HUMPHERER, A. B., MASSENGALE, M. A. and KNEEBONE, W. R.: Stomatal density and its relationship to water use efficiency of blue panicgrass,

Crop Sci., **9**: 213-216. 1969
3. DOWTON, W. J. S. and TREGUNNA, E. B.: Carbon dioxide compensation —its relation to photosynthetic carboxylation reactions, systematics of *Gramineae*, and leaf anatomy, *Can. J. Bot.*, **46**: 207-215. 1968
4. HANSON, J. C. and RASMUSSON, D. C.: Leaf vein frequency in barley, *Crop Sci.*, **15**: 248-251. 1975
5. 星川清親: 作物の光合成と物質生産, 戸苅義次監修, 養賢堂: 15-23. 1977
6. JONES, H. G.: Transpiration in barley lines with differing stomatal frequencies, *J. Exp. Bot.*, **28**: 162-168. 1977
7. JUGENHEIMER, R. W.: CORN. Wiley-Interscience pp. 670. 1976
8. 片岡勝美・兼子 真: イネ葉身の気孔数および葉脈間距離の品種間差異. 玉川大農研報, **19**: 79-84. 1979
9. 片岡勝美・高垣えり子・池上美子: イネ品種における収量安定性と光合成関連形質の表現型可変性との関係. 育雑, **31**: 65-71. 1981
10. KHAN, M. A. and TSUNODA, S.: Comparative leaf anatomy of cultivated wheat and wild relatives with reference to their leaf photosynthetic rate, *Japan. J. Breed.*, **21**: 143-150. 1971
11. MISKIN, K. E., RASMUSSON, D. C. and MOSS, D. N.: Inheritance and physiological effects of stomatal frequency in barley, *Crop Sci.*, **12**: 780-783. 1972
12. 中嶋 博・曾 富生・津田周彌: トウモロコシの葉部形質の育種学的研究. 第1報. 幼苗期, 北大農場報告, **22**: 12-19. 1981
13. 輪田 潔: ライ麦鞘葉の多維管束に関する二・三の観察. 日作紀, **18**: 135-136. 1948
14. 吉田 稔: トウモロコシの草型基本形質に関する研究. III. 節位別葉身型と葉脈の配列について, 北大農邦文紀, **10**: 219-229. 1976
15. 吉田智彦: オオムギの気孔数について. I. 気孔数と光合成速度の関係. 育雑, **26**: 130-136. 1976
16. 吉田智彦: 同上. II. 気孔の分布と気孔数の品種間差異および遺伝力. 育雑, **27**: 91-97. 1977 a
17. 吉田智彦: 同上. III. 気孔数と他の形質との関連. 育雑, **27**: 321-325. 1977 b
18. YOSHIDA, T., MOSS, D. N. and RASMUSSON, D. C.: Effect of stomatal frequency in barley on photosynthesis and transpiration, *Bull. Kyushu Agr. Exp. Sta.*, **18**: 71-80. 1975
19. 吉田智彦・小野敏忠: 二・三の環境条件が稲葉身の気孔密度に及ぼす影響. 日作紀, **47**: 506-514. 1978

Summary

Variations with positions on an ear leaf were investigated for leaf vein frequency and stomatal frequency which had been suggested to have associations with photosynthesis. Then genetic differences and relationships among these two characters and with leaf blade size (lenght, width and area) were also studied on inbred lines of dent, flint and sweet corns.

It was found that the number of leaf veins varied with positions on the ear leaf (Table 1). High leaf vein frequencies were observed at the leaf tips and margins (Table 2). On the other hand, stomatal frequencies of adaxial and abaxial surfaces of leaf blade had large inter-plant variations among positions. These inter-plant variations were estimated to show the micro environmental variations among individuals or positions within a leaf of a plant. So it was suggested that stomatal frequency was more plastic character for environmental variation, or developmentally less stable than leaf vein frequency.

Leaf vein frequency and stomatal frequencies of adaxial and abaxial surfaces of leaf blade varied among lines (Table 5). But difference of relationships among leaf characters involving these three characters were found between sweet corn and dent, flint corns (Table 6). In sweet corn, leaf vein frequency were positively correlated with stomatal frequencies, especialy those of abaxil surface (r_g=0.70). But not in dent, flint corns (r_g =0.09). These groups showed negative correlations between leaf vein frequency and leaf blade size, and positive correlations between leaf width and the number of stomata per vein.