

リンゴ葉の生理的形質と内部構造の変異および 炭酸ガス拡散抵抗要因と光合成活性との関係

山 本 隆 儀・佐々木 宏
山形大学農学部生物生産学科農業生産学講座
(平成11年9月1日受理)

Relationships between Variations of Physiological Characteristics
and Internal Structures in Apple Leaves, Factors Related to
Diffusive Resistances of Carbon Dioxide Gas in the Leaves
and their Photosynthetic Activities

Takanori YAMAMOTO and Hiroshi SASAKI

Section of Agricultural Production, Department of Bioproduction, Faculty
of Agriculture, Yamagata University, Tsuruoka, 997-8555, Japan
(Received September 1, 1999)

Summary

Apparent photosynthetic rates at light saturation (P_n s) of leaf specimens from many apple cultivars which contained genetic and environmental variations were measured, and analyzed in relation to diffusive resistances, physiological characteristics and internal structures of the same portions in the leaf specimens as the P_n readings. The principal component analysis using 80 cultivars (Experiment 1) suggested that leaf color or amount of substance absorbing PPF in leaf tissue, leaf width and leaf swelling, dry matter in mesophyll and reflectance of adaxial face was I, II, III and IV principal component, respectively. The calculations of single correlations between the P_n s, the rates of leaf respiration, the diffusive resistances, the physiological characteristics and the internal structures of leaf specimens from 20 cultivars (Experiment 2) showed a significant correlation in each of relative values of facial density of leaf chlorophyll (SPAD, $r=0.759^{***}$), transmittance of PPF (T_{PPF} , $R=-0.729^{***}$), chromatic b^* values (b^* , $r=-0.657^{***}$), the L^* value (L^* , $r=-0.572^{***}$), total volume of intercellular space in spongy tissue per leaf area (TIs, $r=0.497^{***}$), total surface area of cells in spongy tissue per leaf area (TSs, $r=0.380^*$), number of cells in spongy tissue per leaf area (NCs, $r=0.344^*$), total volume of mesophyll cells per leaf area (TV, $r=0.299^*$) and mean leaf area (AREA, $r=0.347^*$). Coefficients of regression of the P_n values from multiple regression analysis in Experiment 2 was about 72% when the physiological characteristics and the internal structures were used as the predictor variables, and about 78% when the diffusive resistances except the mesophyll resistance (R_m (CO_2)) were added to the predictor variables mentioned above. With due regard to combinations of coefficients of variation (CVs) of the items of measurement with their coefficients of determination to the P_n s, decrease of transmittance of PPF (decrease of T_{PPF}), improvement of leaf color (increase of SPAD and decrease of b^*), leaf maturation (increase of AREA, width of mesophyll tissue and number of cells per leaf area) and full growth of spongy tissue were suggested to be major measures to enhance P_n values in apple leaves.

key words: apple leaves, photosynthetic activities, leaf physiological characteristics, leaf internal structures, diffusive resistances of carbon dioxide.

緒 言

高品質、多収の果実生産、とりわけ、密植わい化栽培では、光合成産物の果実への効率的転流に貢献しない枝葉を除去することにより樹冠内光環境を改善する一方、残った葉の光合成活性をよりいっそう高める必要がある。健全葉と比較した場合の光合成作用に及ぼす養水分欠乏、病害、葉害などの影響に関する研究は多いが、光合成活性の高い葉形質の中味とこれを積極的に高める方法については必ずしも十分に説明されていない (Ferree, 1978)。イネにおける炭酸ガス吸収反応の律速酵素RuBisCO (リブロース二リン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ) の比活性の種間差が小さく、また品種間差が極めて小さかった (Makinoら, 1987) ことを考慮すると、リンゴのRuBisCOの比活性が同一品種 (樹) 内で変化する、あるいは、品種間で大きく異なることは考えにくい。葉の光合成速度は単位葉面積当たりで表現するため、単位葉面積当たりRuBisCO量の違いに密接に関連する単位葉面積当たりの葉緑素量、窒素量あるいは比葉重と光合成活性との関係については、同一品種 (樹) 内における葉齢の違い、陽葉と陰葉の違いおよび着果の有無に関連して数多く調査されている (Barden, 1978; Ghosh, 1973; Kappel and Flore, 1983; Kleinら, 1991; 町田・佐藤, 1979; Roper and Kennedy, 1986)。ところでリンゴの葉の外観や肉質、たとえば、葉の大きさと厚さ、葉脈分布、色あい、表面の粗滑、葉の硬軟などを観察比較すると同一品種内では通常見られない大きな変異 (遺伝変異) に気づく。これらはRuBisCO量よりも光吸収やガス拡散などに密接に関係することが予想されるが、果樹ではこれらの多様な葉形質を取り扱った研究報告例は少ない (山本ら, 1997)。この方面の常套的研究方法は、光合成の品種特性値と葉形質の品種特性値を明らかにし、両者間の関係を解析するものである。しかし、永年性で大木になる果樹の場合、栽培地の土壌と気象、肥培管理、樹齢、着果量などの違いによる影響に加えて、光合成活性や葉形質の季節的变化や樹内変動が極めて大きいため、品種特性値として数値化することは不可能といっても過言ではない。本報ではこの方法をとらず、光飽和状態にしたリンゴ葉の光合成速度を測定するとともに、その測定に供した同じ葉片あるいは近傍の葉の生理的形質、葉肉組織の内部構造および炭酸ガス拡散抵抗などをほぼ同時に調査し、主にみかけの光合成速度との関係を検討することにより、光合成活性の高い葉づくりのための基礎

的知見を得ようとした。したがって、本報で多数品種を用いた理由は品種比較ではなく、調査対象内に上記の量、質ともに大きな変異を取り込むためのものであることをことわっておく。なお、多数品種、多数項目の同時調査、比較のための迅速測定システムについては前報 (山本ら, 1997) で詳しく報告したので省略する。

材料および方法

1. 多数品種を用いたリンゴ葉の諸形質の測定と主成分分析に関する実験 (実験1)

東北農業試験場作物開発部遺伝資源利用研究室 (山形県新庄市) に栽植保存されている約470のリンゴ品種 (樹齢約7~11年生) のうち、葉の外観から判断して葉形質ができるだけ異なると思われた98品種 (第1表) を選んだ。1996年6月中下旬に3回にわけて、各樹冠の南面外側の充実した発育枝を品種あたり2本水切り採取し、95%エチルアルコールで切口を洗い、水挿し状態で持ち帰り放置した。翌日の早朝、光飽和处理を施し、発育枝1本につき中間部の1葉を用いて、前報 (山本ら, 1997) とほぼ同じ方法で、光合成有効光量子束 (以後、PPFと記す) が $1500 \sim 2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ の範囲の強光条件下のみかけの光合成速度 (P_n) を測定し、引続き黒布で遮光し、暗呼吸速度 (R_d) を測定した。また、 P_n 測定時のチャンバ内炭酸ガス濃度 ((CO_2))、チャンバ内気温 (T_a)、葉温 (T_l)、葉表皮の水蒸気拡散抵抗 (R_e (H_2O)) および蒸散速度 (T_r) を測定した。次に、上記の測定部位をマークし、その部分の葉緑素相対濃度SPAD値 (SPAD)、表色系 $L^* a^* b^*$ 色度値 (L^* , a^* および b^*)、葉厚 (LW)、PPF透過率 (T_{PPF})、PPF反射率 (R_{PPF})、光沢度 (L_{PPF})、葉脈占有率 (VEIN)、比葉重 (SLW)、液相割合 (L)、固相割合 (S) および気相割合 (G) を前報 (山本ら, 1997) と同じ方法で測定するとともに近傍の数枚の葉を用いて個葉平均面積 (AREA) を測定した。なお、各測定項目の品種あたり反復測定数を第2表に記した。

主成分分析に入る前に欠測値の生じた品種を取り除き、次に大きい測定誤差あるいは材料の取扱いの不備が予想された品種を以下の方法でできるだけ除去した。まず、各品種のSPAD, L^* , a^* , b^* , LW, AREA, SLW, L, S, G, T_{PPF} , R_{PPF} および L_{PPF} について、それぞれの測定値の品種内分散がその測定値の品種平均値の分散を有意に上回る測定項目を2つ以上もつ品種を除去した。次に、 P_n , R_d および R_e (H_2O) について、それぞれの測定値

の品種内分散がその測定値の品種平均値の分散を有意に上回る測定項目を1つ以上もつ品種を除去した。その結果、80品種が選ばれた(第1表の*印)。この80品種を用いて再度分散分析を行い、全ての測定項目で品種平均値の分散が誤差分散を有意に上回ったことを確認し、主成分分析を行った。主成分分析にはSASのPRINCOMPプロシジャを用いた。

Table 1. The eighty cultivars (*) used in the principal component analysis in Experiment 1 and the 20 cultivars (+) used in Experiment 2 among the 98 cultivars (*Malus pumila* Mill. var. *domestica* Schneid) from the apple orchard at Shinjoh of NIAR and their ID numbers (Plant Number: 56109037).

ID No.	Names	ID No.	Names	ID No.	Names
200008 *	Alpher 68	200199 *	Lakeland	200350	Stark Jonalicious
200014 *	American Summer Pearmain	200210 *	Lowell	200353 *	New Krimson
200020 *	Atlas	200217 *	Mansaku	200359 *	Staymared
200025 +	Barry	200221 *	McIntosh	200363	Summer Champion
200035 +	Benihime	200227 *	Merton Beauty	200365 *	Summerland
200037 +	Benikanoko	200229 *	Merton Joy	200368 *	Summerred
200039 *	+ Benne Red	200235 *	+ Milton	200379	Talbat
200040 *	Bews Red	200237	Missing Link	200380	Tallmans Sweet
200049 *	Blenheim Pippin	200241 *	Monstrous Pippin	200381 *	Tamahime
200080 *	Cortland	200245 *	Murasaki	200384 *	Terry
200081 *	Cox's Orange Pippin	200248 *	Northern Spy	200392 *	+ Toshkee
200082 *	Crimson Beauty	200257 *	+ Orleans	200407 *	Victoria Sweet
200083 *	Crimson Gold	200258 *	Ortley	200414 *	Wase Kannro
200084 *	Crimson Spur	200262 *	Party	200415 *	Washington Bloomless
200090 *	Deis	200263 *	+ Paulared	200418 *	+ Wayne
200091 *	Delicious	200265 *	Peach	200420 *	Wealty
200099 *	+ Doyle	200270 *	+ Porter	200421 *	Webster
200125 *	+ Forin	200272	Primate	200427	White Astrachan
200144	Goro	200273	Prime Gold	200430	Williams Favourite
200148 *	Granny Smith	200279	Rambo	200433 *	Winesap
200149 *	Gravenstein	200287	Red Fortune	200439 *	Wrixparent
200154 *	Hanaiwai	200292 *	Red Warrior	200446 *	York Imperial
200159 *	Henry Clay	200296 *	Reine Des Reinette	200447 *	Awa 3
200166	Hourei	200299 *	Richard Delicious	200449 *	Gala
200173 *	Indo	200303 *	+ Rome Beauty	200450 *	Golden Delicious
200174 *	Ingester	200306 *	+ Royal Beauty	200451 *	+ Jonathan
200179 *	+ Jesry Sweet	200318 *	+ Senetor	200455 *	Ourei
200183	Jonared	200324 *	Shin-Indo	200457 *	Piarnovski j Golbok
200184 *	+ Jonathan Watson	200326 *	Shinsei	200458 *	Ralls Janet
200187 *	Kagayaki	200332 *	Smith Cider	200459 *	+ Renet Simirenko
200192	King of Tompkins	200339 *	Spigold	200461 *	Toukou
200193 *	Kinkou	200344 *	Stark	200469	Osenneje Polosatoje
200194 *	Kintoki	200349 *	+ Starking Delicious		

Table 2. The subject of leaf measurements, their abbreviations and units and the repeat numbers of measurement of each item in Experiment 1 and Experiment 2.

Items (categories)	Abbreviations	Units	Repeat numbers	
			Exp.1 ²	Exp.2 ⁷
(Gas exchanges)				
Leaf apparent photosynthetic rate at light saturation	Pn	mgCO ₂ · dm ⁻² · hr ⁻¹	3~6	6
Leaf dark respiration rate	Rd	mgCO ₂ · dm ⁻² · hr ⁻¹	3~6	3
Leaf photorespiration rate	Rl	mgCO ₂ · dm ⁻² · hr ⁻¹	—*	1
Leaf transpiration rate	Tr	mgH ₂ O · dm ⁻² · sec ⁻¹	3~6	6
(Diffusive resistances)				
Diffusive resistance(R) of carbon dioxide in leaf surface	Re (CO ₂)	sec · cm ⁻¹	3~6	6
R in mesophyll	Rm (CO ₂)	sec · cm ⁻¹	—	6
R in cuticle at leaf surface	Rc (CO ₂)	sec · cm ⁻¹	—	3
R in stomata at abaxial leaf surface	Rs (CO ₂)	sec · cm ⁻¹	—	6

A part of Table 2 in page 11.

Items (categories)	Abbreviations	Units	Repeat numbers	
			Exp.1 [*]	Exp.2 [*]
(Leaf physiological characteristics)				
Relative value of facial density of leaf chlorophyll	SPAD		4~8	3
L [*] value of adaxial leaf surface	L [*]	w	2~4	2
a [*] value of adaxial leaf surface	a [*]	w	2~4	2
b [*] value of adaxial leaf surface	b [*]	w	2~4	2
Leaf width	LW	μ m	5~10	5
Transmittance of PPF of leaf tissue	T _{PPF}	%	2	1
Reflectance of PPF of adaxial leaf surface	R _{PPF}	%	2	1
Luster of adaxial leaf surface	L _{PPF}		2	1
Specific leaf weight	SLW	mg·cm ⁻²	2	1
Percent of liquid phase in leaf tissue	L	% ^v	2	1
Percent of solid phase in leaf tissue	S	% ^v	2	1
Percent of gas phase in leaf tissue	G	% ^v	2	1
Mean leaf area	AREA	cm ²	5~10	3~5
Percent of leaf vain area per leaf area	VEIN	%	1	1
(Conditions at Pn reading)				
Leaf temperature	T _l	℃	3~6	6
Photosynthetic photon flux at leaf surface	PPF	μ mol · m ⁻² · sec ⁻¹	3~6	6
Air temperature in the LI6200 chamber	T _a	℃	3~6	6
Air relative humidity in the LI6200 chamber	RH	%	3~6	6
Concentration of carbon dioxide in the LI6200 chamber	(CO ₂)	ppm	3~6	6
(Leaf internal structures)				
Width of adaxial leaf epidermis	Wue	μ m	—	3~4
Width of abaxial leaf epidermis	Wle	μ m	—	3~4
Width of palisade tissue	Wp	μ m	—	3~4
Width of spongy tissue	Ws	μ m	—	3~4
Mean long diameter of cells in palisade tissue	Rpl	μ m	—	3~4
Mean short diameter of cells in palisade tissue	Rps	μ m	—	3~4
Mean No. of cell layers in palisade tissue	NCL		—	3~4
Mean surface area of cells in palisade tissue	Sp	μ m ²	—	3~4
Mean volume of cells in palisade tissue	Vp	μ m ³	—	3~4
Mean % of volume of intercellular space in palisade tissue	%Ip	%	—	3~4
Mean long diameter of cells in spongy tissue	Rsl	μ m	—	3~4
Mean short diameter of cells in spongy tissue	Rss	μ m	—	3~4
Mean surface area of cells in spongy tissue	Ss	μ m ²	—	3~4
Mean volume of cells in spongy tissue	Vs	μ m ³	—	3~4
Mean % of volume of intercellular space in spongy tissue	%Is	%	—	3~4
Mean % of volume of intercellular space in mesophyll tissue	%I	%	—	3~4
No. of cells in palisade tissue per leaf area	NCp	mm ⁻²	—	3~4
No. of cells in spongy tissue per leaf area	NCs	mm ⁻²	—	3~4
No. of mesophyll cells per leaf area	NC	mm ⁻²	—	3~4
Total surface area of cells in palisade tissue per leaf area	TSp	cm ² · cm ⁻²	—	3~4
Total surface area of cells in spongy tissue per leaf area	TSs	cm ² · cm ⁻²	—	3~4
Total surface area of mesophyll cells per leaf area	TS	cm ² · cm ⁻²	—	3~4
Total volume of cells in palisade tissue per leaf area	TVp	mm ³ · cm ⁻²	—	3~4
Total volume of cells in spongy tissue per leaf area	TVs	mm ³ · cm ⁻²	—	3~4
Total volume of mesophyll cells per leaf area	TV	mm ³ · cm ⁻²	—	3~4
Total volume of intercellular space in palisade tissue per leaf area	TIp	mm ³ · cm ⁻²	—	3~4
Total volume of intercellular space in spongy tissue per leaf area	TIs	mm ³ · cm ⁻²	—	3~4
Total volume of intercellular space in mesophyll tissue per leaf area	TI	mm ³ · cm ⁻²	—	3~4

* Repeat number of measurement per cultivar.

* Repeat number of measurement per leaf specimen.

* Not determined.

* Value from CIE1976 (L* a* b*).

* % in v v.

2. リンゴ葉の生理的形質、葉肉組織構造および炭酸ガス拡散抵抗要因と光合成活性との相互関係に関する実験 (実験2)

実験1の結果をもとに主たる葉の生理的形質の大きく異なる20品種を次の基準に従い選んだ。まず、 P_n を4段階に分けて、次に、それぞれの段階においてAREA、SPAD、 a^* 、LWおよび R_{PPF} が大きく異なった5品種を選んだ(第1表の+印)。1996年の7月上旬に5回に分けて1日あたり4品種について各品種4本の発育枝を実験1と同様な方法で採取して持ち帰った。翌日の早朝に光飽和処理を施した後に、実験1の全測定項目に加え、光呼吸速度(R_i)、葉肉抵抗(R_m (CO_2))、気孔拡散抵抗(R_s (CO_2))および R_c (CO_2)を前報(山本ら, 1997)に準じて測定した。また、クチクラ拡散抵抗の測定のためには気孔を閉鎖しながら葉の拡散抵抗を測定する必要がある。そこで、気孔閉鎖処理として、発育枝当たり1葉を水切り採取し、200ppmアブシジン酸(ABA)水溶液に葉柄切口を浸漬したまま翌日までガラス室内に放置してから、葉の拡散抵抗を測定した。なお、品種あたり2~3本の発育枝の中間部葉各1枚(以後、葉標本と記す)を用いた。葉標本数は20品種合計で48枚であった。各測定項目の葉標本当たりの反復測定数を第1表に記した。

次に、上記の葉標本内の測定部位の近傍の葉片(約5mm四方)を数枚採取し、FAAで固定した。常法により厚さ約12~14 μm のパラフィン切片を葉標本当たり3ないし4個作成し、サフラニンおよびファストグリーンの2重染色を施した。この切片の顕微鏡画像をモニター画面(オリンパス社製万能顕微鏡VANOXとソニー社製ビデオカメラ~モニターテレビシステム)に映しだし、画面上の全ての柵状組織細胞および海綿状組織細胞のそれぞれの長径および短径および表皮細胞(上面と下面)の厚さを測定した。細長い形状の柵状組織細胞の場合は長径と短径からできる楕円を用いて長軸を回転軸として回転楕円体をつくり、その体積を計算した(第1図)。球状に近い海綿状組織細胞の場合は、2つの径からできる楕円を用いて下表皮に対して垂直に近い方の径を回転軸として回転楕円体をつくり、その体積を計算した(第1図)。また、これらの葉肉細胞の表面積は上記の回転楕円体の表面積とみなし、シンプソンの近似積分法により計算した。葉肉細胞の短径の平均値を奥行とみなし、モニター画面上の切片画像の断面積を用いて、柵状組織あるいは海綿状組織の体積を計算し、これらから上記の葉肉細胞の

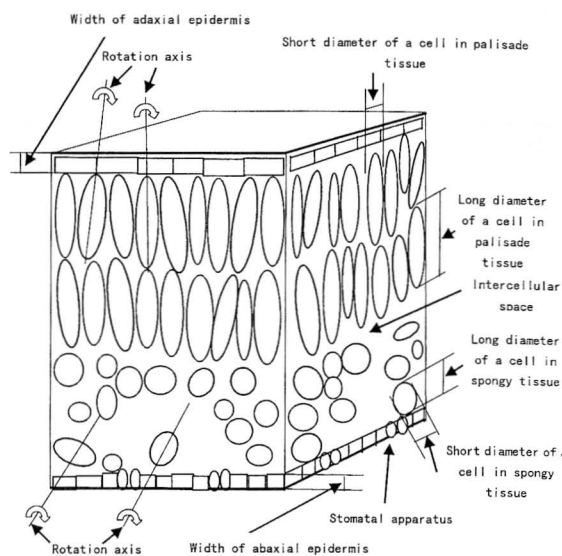


Fig.1. A diagram showing mesophyll tissue, long and short diameters of cells in palisade and spongy tissues and rotation axes to calculate volumes and surface areas of the cells as bodies of rotation.

体積の合計値を減じて、2つの組織における細胞間隙量を計算した。上記の計算結果をもとに、葉肉組織構造に関する各項目(第2表)の葉標本平均値を計算した。なお、各項目の葉標本当たりの反復測定数は第2表に記した。

実験2の各測定値(葉温や拡散抵抗などの葉の生体情報、葉の生理的形質および葉肉組織構造のデータ)の葉標本平均値を用いて、変数間の単相関行列の計算および P_n を目的変数とする重相関分析を行った。この計算にはSASのCORRおよびREGの各プロシジャを用いた。

結果および考察

1. リンゴ葉の生理的形質の主成分分析結果(実験1)

1) 葉の光合成活性および生理的形質の変動範囲

多数品種から葉の諸形質を収集すると、遺伝的変異と環境変異が重複して現れるためか、形質によっては同一品種内、同一樹内では見られない大きな違いが存在した(第3表)。 P_n 、 R_d 、 R_e (CO_2)、 b^* 、 T_{PPF} 、 L_{PPF} およびAREAの変動係数は大きく、 L^* の変動係数は小さかった(第3表)。なお、葉脈占有率(VEIN)のデータは画像解析に用いる葉表面の写真のフィルム現像が一部の品種で失敗したため、第3表から除いた。

Table 3. The means, the ranges, the standard deviations (sds) and the coefficients of variation (CVs) of several leaf characteristics of the 80 apple cultivars in Experiment 1. The abbreviations of the leaf characteristics refer to Table 2.

Items	Mean	Min.	Max.	sd	CV(%)	Unit
SPAD	35.40	20.78	52.68	5.384	15.21	
L*	37.87	32.80	45.95	2.671	7.05	
a*	-15.24	-20.15	-9.85	2.273	14.91	
b*	17.57	9.85	29.80	4.316	24.56	
LW	287.5	206.0	426.4	39.89	13.87	μm
T _{PPF}	1.200	0.428	2.408	0.330	27.49	%
R _{PPF}	7.608	5.431	12.18	1.025	13.48	%
L _{PPF}	30.02	13.17	49.78	6.573	21.90	%
SLW	5.854	4.275	8.541	0.839	14.34	$\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2}$
L	40.97	27.73	52.85	4.418	10.78	%
S	13.40	9.125	18.99	1.769	12.82	%
G	45.23	32.65	60.15	5.323	11.77	%
AREA	36.09	15.02	62.04	9.602	26.61	cm^2
Pn	18.20	7.40	29.51	4.249	23.37	$\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$
Rd	2.937	1.013	6.886	1.066	36.28	$\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$
Re (CO ₂)	2.768	1.605	4.626	0.849	30.67	$\text{sec} \cdot \text{cm}^{-1}$

2) 主成分分析結果

実験1の葉の生理的形質だけをを用いた主成分分析を行ったところ、寄与率は第I主成分が0.326、第II主成分が0.207、第III主成分が0.117および第IV主成分が0.101であった。累積寄与率は第IV主成分までは0.750、第V主成分までは0.817であったことから、第IV主成分までを意味ある主成分と考えた。第IV主成分までの因子負荷量（第4表）を判断材料とすると、第I主成分にはa*およびSPADが正の要因、L*、b*およびT_{PPF}が負の要因として強く

働き、第II主成分には固相割合（S）および液相割合（L）が正の要因として、葉厚（LW）および気相割合（G）が負の要因として強く働き、第III主成分にはSLWおよびSが正の要因として強く働き、第IV主成分にはR_{PPF}およびL_{PPF}が正の要因として働いていることが認められた。以上の分析結果より、第I主成分は葉色もしくはPPF吸収物質の多少に関する主成分、第II主成分は葉厚と葉肉組織の膨潤度に関する主成分、第III主成分は葉肉組織の固形分の粗密に関する主成分および第IV主成分はおそらく葉の上表皮のPPF反射能に関する主成分が解釈された。

第I主成分をY軸に、第II主成分をX軸にとったみかけの光合成速度の光飽和値（Pn）の散布図（第2図上）および第III主成分をY軸に、第IV主成分をX軸にとったPnの散布図（第2図下）から、第I主成分が大きいほどPnが大きいこと、および、さほど明瞭ではなかったが、第II主成分が大きいほど、あるいは、第III主成分が大きいほどPnが大きい傾向が読み取れた。RdおよびRe（CO₂）と主成分との関係は明瞭でなかった（データは省略）。

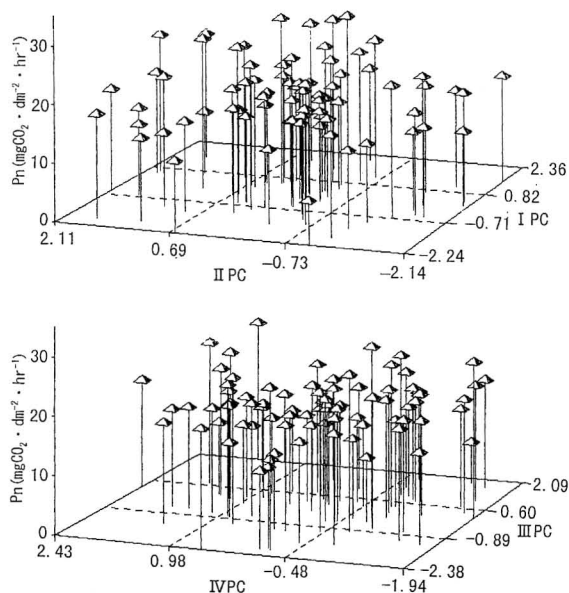


Fig.2. Relationships between the Pns, the scores of first principal component (I PC) and the scores of the second PC (II PC) (upper) and that between the Pns, the scores of the third PC (III PC) and the scores of the fourth PC (IV PC) (lower) in Experiment 1.

Table 4. Factor loadings of the first four principal components for 80 cultivars. The abbreviations refer to Table 2.

Characters	Principal components			
	I	II	III	IV
L*	-0.820	-0.372	0.245	0.019
a*	0.942	0.179	-0.106	0.008
b*	-0.919	-0.263	0.160	-0.074
L	-0.203	0.903	-0.095	-0.105
S	-0.187	0.608	0.676	0.171
G	0.227	-0.940	-0.134	0.034
SPAD	0.921	0.158	-0.053	0.063
LW	0.512	-0.689	0.269	0.117
T _{PPF}	-0.825	-0.091	-0.039	0.071
R _{PPF}	-0.079	0.216	-0.052	0.606
L _{PPF}	-0.128	0.107	-0.177	0.609
SLW	0.355	-0.112	0.837	0.287
AREA	0.292	0.019	0.487	-0.436
VEIN	0.060	-0.120	-0.047	0.575

2. リンゴ葉の生理的形質、葉肉組織構造および炭酸ガス拡散抵抗要因と光合成活性との相互関係 (実験 2)

1) 測定項目値の変動範囲

変動係数の大きかった測定項目は R_d , T_r , b^* , AREA, Re (CO_2), R_c (CO_2), R_s (CO_2), R_m (CO_2), R_l , T_{PPF} および単位葉面積あたりの海綿状組織細胞総体積 (TVs) であり, 変動係数の小さかった測定項目は T_a , T_l , L^* , 上面表皮細胞平均厚 (W_{ue}), 下面表皮細胞平均厚 (W_{le}), 柵状組織細胞の平均短径 (R_{ps}), 柵状組織細胞の平均層数 (NCL), および以下いずれも単位葉面積当たりの柵状組織の平均細胞間隙率 (%Ip), 海綿状組織の平均細胞間隙率 (%Is) および葉肉組織の平均細胞間隙率 (%I) であった (第 5 表). みかけの光合成速度光飽和値 (P_n) は, $11.33 \sim 26.20 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$ の範囲 (平均値は $18.9 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$) に分布し, これまでのリンゴ品種のみかけの光合成速度の最大値として報告された, たとえば, 約 $24 \sim 26 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$ (熊代ら, 1990) や $30 \sim 35 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$ (Schechter ら, 1994) に比べ小さかった. この理由として, 品種保存園と栽培園の間の肥培管理の違い, 発育枝上の 1 葉 (葉標本) の測定値と多数の葉の測定値から選ばれた最大値との違い, 測定時期の違いなどが考えられる.

冷却水槽下部に設置した携帯用光合成蒸散測定装置 (LI6200) の測定チャンバの周辺はダクト付きスポット冷風装置によりできるだけ温度調節に努めたので, チャンバ内気温 (T_a) および葉温 (T_l) の変動係数は小さかった (第 5 表). しかし, 5 日間の測定日のうち 4 日間の実験時間中 (午前 9 時~11 時) のガラス室内気温は約 26°C 以下であったが, 残り 1 日は $27 \sim 28^\circ\text{C}$ であり, 測定チャンバに葉を取り付ける前の光飽和处理中の気温の違いの影響をうけたためか, 暗呼吸速度 (R_d) や光呼吸速度 (R_l) とともに蒸散速度 (T_r) や気孔拡散抵抗 (R_s (CO_2)) など拡散抵抗関係の要因の変動係数が大きくなった (第 5 表). 光呼吸速度 (R_l) の範囲は $2.64 \sim 14.53 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$ であり, R_l の平均値 (平均 $6.13 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$) は石井ら (1980) の調査結果 (平均約 $4 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$) よりは大きかった. 暗呼吸速度 (R_d) の範囲は $0.61 \sim 6.45 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$ (平均約 $2.50 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$) であり, 変動係数は測定項目中で最も大きかった. おそらく, 上記の測定日間の気温の変動が原因と考えられる. また, ほとんどの葉標本で R_l が R_d を上回った. 葉肉抵抗 (R_m (CO_2)) の範囲は $3.37 \sim 16.88 \text{ sec} \cdot \text{cm}^{-1}$ (平均約 8.89) であり, 果樹葉の測定例と

Table 5. The means, the ranges, the standard deviations (sds) and the coefficients of variation (CVs) of rates of gas exchange, diffusive resistances, leaf characteristics and leaf internal structures of the 48 leaf specimens from Experiment 2. The abbreviations of the items of measurement refer to Table 2.

Items	Mean	Min.	Max.	sd	CV(%)	Units
P_n	18.88	11.33	26.22	3.636	19.25	$\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$
R_d	2.502	0.617	6.449	1.145	45.77	$\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$
R_l	6.176	2.647	14.53	2.289	37.38	$\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$
T_r	9.012	4.307	13.60	2.336	25.93	$\text{mg H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$
T_a	30.07	26.92	32.83	1.623	7.105	$^\circ\text{C}$
T_l	30.63	27.15	33.48	1.530	7.997	$^\circ\text{C}$
Re (CO_2)	2.404	1.531	4.754	0.732	30.46	$\text{sec} \cdot \text{cm}^{-1}$
R_c (CO_2)	21.59	6.268	54.74	9.767	45.26	$\text{sec} \cdot \text{cm}^{-1}$
R_s (CO_2)	2.878	1.695	6.449	1.152	40.03	$\text{sec} \cdot \text{cm}^{-1}$
R_m (CO_2)	8.889	3.370	16.88	2.557	28.77	$\text{sec} \cdot \text{cm}^{-1}$
SPAD	41.22	27.65	58.90	5.488	13.31	
L^*	35.17	29.70	41.45	2.387	6.776	
a^*	-12.61	-17.35	-6.950	2.128	16.87	
b^*	14.13	6.350	25.35	4.034	28.55	
LW	291.8	218.4	392.0	32.32	11.07	μm
AREA	33.72	13.68	50.33	9.528	28.38	cm^2
SLW	7.427	4.153	10.42	1.414	19.04	$\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2}$
L	39.24	21.14	48.48	5.701	14.53	%
S	17.05	12.40	24.20	3.260	19.12	%
G	43.71	33.80	65.19	5.735	13.12	%
T_{PPF}	0.875	0.339	1.645	0.241	27.59	%
R_{PPF}	9.076	5.612	12.67	1.478	16.29	%
L_{PPF}	29.87	14.31	49.04	6.573	22.01	%
VEIN	43.23	27.26	55.05	6.779	15.68	%
W_{ue}	12.05	9.150	15.68	1.162	9.643	μm
W_{le}	9.779	8.381	11.44	0.662	6.771	μm
W_p	98.06	72.88	135.2	13.82	14.10	μm
W_s	80.49	54.84	125.3	13.59	16.89	μm
R_{pl}	29.94	24.12	39.56	3.361	11.22	μm
R_{ps}	5.781	4.827	6.612	0.389	6.731	μm
NCL	2.689	2.046	3.516	0.245	9.122	
Sp	430.5	341.8	579.3	54.00	12.53	μm^2
Rsl	10.14	8.055	13.98	1.246	12.29	μm
Rss	8.044	5.914	10.12	0.878	10.92	μm
Ss	251.0	151.3	407.0	43.21	17.20	μm^2
Vp	527.7	370.5	821.8	89.62	16.98	μm^3
%Ip	72.44	68.93	78.98	2.117	2.927	%
%Is	91.05	86.76	95.15	1.582	1.738	%
%I	81.74	78.53	87.06	1.501	1.836	%
NCp	52167	34426	68575	7545	14.46	mm^{-2}
NCs	20425	12830	32165	3845	18.74	mm^{-2}
NC	72294	55454	95267	10006	13.84	mm^{-2}
TSp	22.14	15.89	28.38	3.073	13.88	$\text{cm}^2 \cdot \text{cm}^{-2}$
TSs	4.920	3.193	7.247	0.939	19.09	$\text{cm}^2 \cdot \text{cm}^{-2}$
TVp	2.688	1.931	3.404	0.370	13.75	$\text{mm}^3 \cdot \text{cm}^{-2}$
TVs	0.717	0.378	1.317	0.174	24.23	$\text{mm}^3 \cdot \text{cm}^{-2}$
TV	3.403	2.323	4.545	0.471	13.84	$\text{mm}^3 \cdot \text{cm}^{-2}$
TIp	7.114	5.130	10.13	1.086	15.26	$\text{mm}^3 \cdot \text{cm}^{-2}$
TIIs	7.331	5.037	11.57	1.254	17.10	$\text{mm}^3 \cdot \text{cm}^{-2}$
TI	14.45	10.73	20.22	1.920	13.29	$\text{mm}^3 \cdot \text{cm}^{-2}$

して珍しいオウトウの測定値（平均約10sec・cm⁻¹, Roperら, 1986）に似ていた。黄色から青色までの色調の違いを示すb*の変動係数が大きかったことの植物生理学的理由については不明である。セイヨウナシではa*の変動係数が最も大きかった（山本ら, 1997）だけに興味深い。

2) 測定値間の相関関係

実験2の測定値間の相関行列を第6～8表に示した。ただし、水蒸気の拡散抵抗は炭酸ガスの拡散抵抗と比例関係があるので、第6～8表からは水蒸気の各拡散抵抗（Re（H₂O）, Rc（H₂O）およびRs（H₂O））を除いてある。

a) みかけの光合成速度光飽和値（Pn）との相関関係

Pnに対し高い有意な相関が認められたものはSPAD（ $r=0.760^{***}$, 第3図A）, L*（ $r=-0.572^{***}$ ）, a*（ $r=0.642^{***}$ ）, b*（ $r=-0.657^{***}$, 第3図B）およびT_{PPF}（ $r=-0.729^{***}$, 第3図D）であった（第6～8表）。これらの高い相関関係はPPF吸収能の違いがPnを大きく左右することを示す。この他にさほど高くはなかったが、Pnに対し有意な相関が認められたもののはRm（CO₂）（ $r=-0.495^{***}$ ）および以下いずれも単位葉面積当たりの海綿状組織細胞の総表面積（TSs, $r=0.380^*$, 第3図G）, 葉肉組織細胞の総表面積（TS, $r=0.332^*$ ）, 柵状組織中の細胞間隙量（TIp, $r=0.304^*$ ）, 海綿状組織中の細胞間隙量（TIs, $r=0.497^{**}$, 第3図H）および葉肉組織中の細胞間隙量（TI, $r=0.497^{***}$, 第3図I）であった（第6～8表）。これらの相関関係から、細胞表面積や細胞間隙量の増大が葉肉組織中および葉肉細胞への炭酸ガスの拡散速度を高め、葉肉抵抗（Rm（CO₂））を低下させ、これらが原因でPnが大きくなったものと考えられる。この他にPnに対し有意な相関が

認められたものは個葉平均面積（AREA, $r=0.347^*$ ）, 柵状組織の厚さ（Wp, $r=0.306^*$ ）, 海綿状組織の厚さ（Ws, $r=0.493^{**}$ ）および単位葉面積当たりの海綿状組織細胞数（NCs, $r=0.344^*$, 第3図F）および単位葉面積当たりの葉肉細胞の総体積（TV, $r=0.299^*$ ）であった（第6～8表）。これらの相関関係から、大きく、厚く、中味が充実した葉ほどPnが大きくなることが考えられる。この他、Pnに対する変数の2次多項式の有意な曲線相関が、Re（CO₂）（上に凸, $R^2=0.095^*$, 第3図C）, Rc（CO₂）（下に凸, $R^2=0.203^{**}$ ）, Rs（CO₂）（下に凸, $R^2=0.106^*$ ）, Wue（下に凸, $R^2=0.181^{**}$ ）, Rd（下に凸, $R^2=0.104^*$ ）, 液相割合（L, 下に凸, $R^2=0.137^*$ ）, 気相割合（G, 下に凸, $R^2=0.1^*$ ）, 葉脈占有率（VEIN, 下に凸, $R^2=0.187^{**}$, 第3図E）および単位葉面積当たり海綿状組織細胞の総体積（TVs, 上に凸, $R^2=0.091^*$ ）で認められたが、これらの植物生理学的な解釈は困難であった。

比葉重（SLW）とPnとの間の相関はセイヨウナシの場合（山本ら, 1997）と同様に低く、有意でなかった（第6～8表）。ただし、リンゴの単一品種（‘Delicious’）において、両者間に $r=0.926^{***}$ の高い有意な相関が報告されている（Barden, 1978）。本実験のPnの範囲が11.33～26.22mgCO₂・dm⁻²・hr⁻¹であったのに対し、Barden（1978）の実験のそれは約4～13mgCO₂・dm⁻²・hr⁻¹であり、両者間にPnの大きな違いが存在したが、SLWの範囲はほぼ似ていた（第5表）。PnとSLWの相関に関する両実験の違いの原因は、おそらく、本実験が樹冠周辺部の発育枝中間部の葉に限定したものの多数品種を用いたことによりSLWの広い分布が生まれたのに対し、Barden（1978）の実験は同一品種の樹冠の周辺部、日陰部、短枝および発育枝から様々な葉を選ぶことによ

Table 6. Simple correlations between rates of gas exchange, diffusive resistances of carbon dioxide gas, leaf physiological characteristics, meteorological factors at Pn reading and leaf internal structures of the 48 leaf specimens of apples. Abbreviations of the variables refer to Table 2.

Items	Pn	Rd	PPF	Ta	TI	(CO ₂)	RH	Tr	SPAD	L*	a*	b*	LW	AREA
Pn	1													
Rd	0.022	1												
PPF	-0.043	0.041	1											
Ta	<u>-0.341</u> *	<u>0.309</u>	<u>0.370</u>	1										
TI	<u>-0.328</u>	0.224	0.260	<u>0.862</u> *	1									
(CO ₂)	<u>-0.303</u>	-0.181	0.115	0.092	0.117	1								
RH	<u>0.574</u>	-0.167	<u>-0.358</u>	<u>-0.718</u>	<u>-0.585</u>	<u>-0.311</u>	1							
Tr	-0.060	0.274	0.171	<u>0.646</u>	<u>0.587</u>	0.065	<u>-0.547</u>	1						
SPAD	<u>0.760</u>	0.090	-0.120	<u>-0.414</u> *	<u>-0.334</u>	<u>-0.516</u>	<u>0.524</u>	-0.186	1					

A part of Table 6 in page 16.

Items	Pn	Rd	PPF	Ta	Tl	(CO ₂)	RH	Tr	SPAD	L*	a*	b*	LW	AREA
L*	<u>-0.572</u>	0.017	0.172	<u>0.447</u>	<u>0.362</u>	<u>0.482</u>	<u>-0.438</u>	<u>0.397</u>	<u>-0.748</u>	1				
a*	<u>0.642</u>	0.110	-0.181	<u>-0.372</u>	<u>-0.331</u>	<u>-0.540</u>	<u>0.523</u>	<u>-0.297</u>	<u>0.811</u>	<u>-0.925</u>	1			
b*	<u>-0.657</u>	-0.002	0.218	<u>0.502</u>	<u>0.447</u>	<u>0.455</u>	<u>-0.576</u>	<u>0.385</u>	<u>-0.801</u>	<u>0.948</u>	<u>-0.940</u>	1		
LW	0.232	0.141	-0.249	<u>-0.436</u>	<u>-0.386</u>	<u>-0.323</u>	<u>0.320</u>	-0.163	<u>0.399</u>	-0.250	<u>0.288</u>	-0.233	1	
AREA	<u>0.347</u>	0.115	0.028	<u>-0.349</u>	<u>-0.376</u>	-0.232	<u>0.311</u>	-0.265	<u>0.364</u>	<u>-0.411</u>	<u>0.326</u>	<u>-0.402</u>	0.147	1
SLW	0.063	<u>0.332</u>	0.207	0.188	0.031	-0.088	-0.073	0.272	0.020	0.134	-0.033	0.183	<u>0.362</u>	0.053
L	0.231	0.117	-0.167	-0.231	-0.208	-0.041	0.078	-0.114	0.123	-0.255	0.161	<u>-0.310</u>	-0.088	0.213
S	-0.065	0.229	<u>0.369</u>	<u>0.441</u>	0.246	0.091	-0.275	<u>0.381</u>	-0.211	0.271	-0.192	<u>0.311</u>	-0.226	-0.032
G	-0.181	-0.247	-0.044	-0.021	0.067	-0.011	0.079	-0.103	-0.003	0.099	-0.051	0.131	0.216	-0.193
Re (CO ₂)	-0.286	-0.166	-0.009	-0.208	-0.062	0.052	0.076	<u>-0.785</u>	-0.085	-0.216	0.081	-0.107	-0.067	0.052
Rc (CO ₂)	-0.251	0.003	0.017	0.425	<u>0.367</u>	0.242	-0.146	0.192	<u>-0.377</u>	<u>0.465</u>	<u>-0.368</u>	<u>0.460</u>	<u>-0.298</u>	<u>-0.307</u>
Rs (CO ₂)	-0.063	-0.119	0.020	<u>-0.325</u>	-0.186	-0.109	0.189	<u>-0.805</u>	0.193	<u>-0.402</u>	<u>0.295</u>	<u>-0.295</u>	0.102	0.177
Rm (CO ₂)	<u>-0.495</u>	0.143	-0.002	0.198	0.268	0.230	-0.223	0.120	<u>-0.420</u>	<u>0.360</u>	<u>-0.398</u>	<u>0.440</u>	-0.075	-0.209
Rl	0.015	0.259	-0.041	-0.234	-0.210	-0.250	<u>0.309</u>	-0.200	0.108	-0.250	0.280	-0.234	0.101	0.180
T _{PPF}	<u>-0.729</u>	-0.119	0.096	<u>0.389</u>	<u>0.357</u>	<u>0.460</u>	<u>-0.540</u>	0.174	<u>-0.901</u>	<u>0.668</u>	<u>-0.757</u>	<u>0.750</u>	<u>-0.408</u>	<u>-0.364</u>
R _{PPF}	0.151	0.005	0.090	-0.004	-0.061	0.250	0.116	0.031	-0.099	0.096	-0.115	0.027	0.003	0.163
L _{PPF}	0.080	-0.159	0.178	0.042	-0.059	0.177	0.039	-0.063	-0.111	0.043	-0.113	-0.012	-0.087	0.012
VEIN	0.242	0.098	-0.055	-0.041	-0.022	-0.281	0.103	-0.041	<u>0.354</u>	<u>-0.473</u>	<u>0.466</u>	<u>-0.380</u>	0.280	<u>0.369</u>
Wue	-0.084	0.169	-0.076	0.146	0.149	-0.020	-0.123	0.211	-0.282	0.275	-0.236	0.257	-0.002	-0.064
Wle	-0.144	-0.257	0.069	-0.174	-0.076	0.170	0.029	-0.071	-0.139	0.062	-0.173	0.092	-0.004	0.048
Wp	<u>0.306</u>	0.286	0.002	<u>-0.341</u>	<u>-0.399</u>	-0.180	0.203	-0.038	<u>0.434</u>	<u>-0.350</u>	<u>0.423</u>	<u>-0.391</u>	<u>0.434</u>	<u>0.443</u>
Ws	<u>0.493</u>	-0.088	-0.061	-0.238	-0.187	<u>-0.309</u>	0.280	-0.113	<u>0.541</u>	<u>-0.477</u>	<u>0.523</u>	<u>-0.511</u>	0.219	-0.052
Rpl	0.210	0.175	-0.037	<u>-0.312</u>	<u>-0.385</u>	-0.211	0.181	-0.168	<u>0.367</u>	<u>-0.487</u>	<u>0.500</u>	<u>-0.521</u>	0.286	<u>0.435</u>
Rps	-0.068	-0.202	-0.095	<u>0.144</u>	-0.021	-0.068	-0.053	-0.093	-0.094	0.083	-0.005	0.027	-0.080	-0.217
NCL	0.094	0.135	0.220	<u>-0.032</u>	-0.116	0.139	-0.017	0.192	-0.090	<u>0.322</u>	-0.219	<u>0.288</u>	0.172	0.160
Sp	0.134	0.040	-0.062	-0.181	<u>-0.334</u>	-0.217	0.115	-0.191	0.249	<u>-0.370</u>	<u>0.418</u>	<u>-0.419</u>	0.200	0.248
Rsl	0.135	-0.077	-0.074	-0.107	0.013	-0.219	0.147	-0.087	0.262	<u>-0.326</u>	<u>0.355</u>	<u>-0.306</u>	0.122	-0.072
Rss	-0.149	0.079	-0.064	-0.098	-0.207	0.179	-0.018	0.041	-0.135	0.247	-0.159	0.171	0.170	-0.010
Ss	-0.052	0.040	-0.077	-0.139	-0.168	0.028	0.052	-0.021	0.049	-0.008	0.081	-0.044	0.232	-0.005
Vp	0.080	-0.051	-0.067	-0.088	-0.259	-0.190	0.072	-0.182	0.159	-0.268	<u>0.329</u>	<u>-0.319</u>	0.117	0.096
%Ip	0.086	0.073	-0.126	-0.087	0.097	-0.021	0.044	0.127	0.250	<u>-0.344</u>	<u>0.296</u>	<u>-0.299</u>	-0.012	0.165
Vs	-0.060	0.025	-0.080	-0.129	-0.168	0.057	0.033	0.009	<u>-0.011</u>	0.000	0.068	-0.040	0.211	-0.015
%Is	0.075	-0.105	-0.012	0.053	0.113	-0.233	0.030	-0.120	0.138	<u>-0.313</u>	0.190	-0.281	-0.194	-0.005
%I	0.100	-0.004	-0.095	-0.033	0.128	-0.138	0.047	0.026	0.249	<u>-0.407</u>	<u>0.309</u>	<u>-0.359</u>	-0.111	0.114
NCp	0.148	0.268	0.148	-0.169	-0.106	0.099	0.088	0.132	0.071	0.122	-0.108	0.130	0.254	0.191
NCs	<u>0.344</u>	0.002	0.137	0.001	0.003	-0.066	0.093	-0.105	0.211	-0.113	0.161	-0.119	-0.033	-0.030
NC	0.264	0.211	0.175	-0.165	-0.115	0.038	0.116	0.066	0.150	0.025	-0.005	0.037	0.220	0.156
TSp	0.268	<u>0.338</u>	0.129	<u>-0.329</u>	<u>0.415</u>	-0.106	0.172	-0.049	<u>0.303</u>	-0.175	0.236	-0.214	0.450	<u>0.444</u>
TSS	<u>0.380</u>	0.048	0.013	-0.206	-0.223	-0.109	0.216	-0.031	<u>0.346</u>	-0.156	0.278	-0.189	<u>0.291</u>	-0.006
TS	<u>0.332</u>	<u>0.305</u>	0.115	<u>-0.339</u>	<u>-0.418</u>	-0.121	0.206	-0.050	<u>0.354</u>	-0.193	0.278	-0.235	<u>0.466</u>	<u>0.382</u>
TVp	0.249	0.245	0.089	<u>-0.289</u>	<u>-0.457</u>	-0.159	0.163	-0.107	0.278	-0.151	0.257	-0.221	<u>0.440</u>	<u>0.363</u>
TVs	0.272	0.024	-0.023	-0.199	-0.229	-0.043	0.169	0.010	0.281	-0.093	0.219	-0.140	<u>0.295</u>	-0.030
TV	<u>0.299</u>	0.202	0.084	-0.300	<u>-0.442</u>	-0.142	0.192	-0.081	<u>0.318</u>	-0.162	0.284	-0.227	<u>0.452</u>	0.275
TIp	<u>0.304</u>	0.277	-0.029	<u>-0.336</u>	<u>-0.352</u>	-0.175	0.204	-0.013	<u>0.457</u>	<u>-0.391</u>	<u>0.451</u>	<u>-0.422</u>	<u>0.403</u>	<u>0.439</u>
TIs	<u>0.497</u>	-0.099	-0.063	-0.231	-0.171	<u>-0.329</u>	0.280	-0.123	<u>0.550</u>	<u>-0.504</u>	<u>0.537</u>	<u>-0.534</u>	0.197	-0.052
TI	<u>0.497</u>	0.094	-0.058	<u>-0.340</u>	<u>-0.311</u>	<u>-0.313</u>	<u>0.298</u>	-0.087	<u>0.618</u>	<u>-0.550</u>	<u>0.605</u>	<u>-0.587</u>	<u>0.356</u>	0.214

*, —, — and ~ is significant at 5%, 1% and 0.1%, respectively.

Table 7. Continuance of Table 6. The explanations of the table refer to Table 6.

Items	SLW	L	S	G	Re(CO ₂)	Rc(CO ₂)	Rs(CO ₂)	Rm(CO ₂)	Rl	T _{PPF}	R _{PPF}	L _{PPF}	VEIN	Wue
SLW	1													
L	<u>-0.299</u>	1												
S	<u>0.820</u>	-0.275	1											
G	-0.169	<u>-0.837</u>	<u>-0.295</u>	1										
Re(CO ₂)	<u>-0.400</u>	0.079	<u>-0.386</u>	0.141	1									
Rc(CO ₂)	-0.063	-0.280	0.083	0.231	-0.041	1								
Rs(CO ₂)	<u>-0.289</u>	0.133	<u>-0.369</u>	0.077	<u>0.924</u>	-0.258	1							
Rm(CO ₂)	0.083	<u>-0.357</u>	0.125	0.283	0.034	0.285	-0.133	1						
Rl	0.064	0.009	0.007	-0.013	0.119	-0.146	0.158	0.111	1					
T _{PPF}	-0.075	-0.105	0.175	0.005	0.131	<u>0.320</u>	-0.095	<u>0.324</u>	-0.178	1				
R _{PPF}	0.246	-0.022	0.266	-0.129	-0.234	-0.024	-0.249	-0.015	-0.036	0.115	1			
L _{PPF}	0.071	0.054	0.139	-0.133	-0.089	-0.028	-0.124	-0.176	-0.191	0.163	<u>0.862</u>	1		
VEIN	0.055	0.052	-0.126	0.020	0.109	-0.073	0.199	-0.192	<u>0.312</u>	<u>-0.294</u>	-0.176	-0.196	1	
Wue	0.180	0.164	0.191	<u>-0.291</u>	-0.165	0.123	-0.254	0.155	-0.050	0.247	0.217	0.102	-0.153	1
Wle	-0.008	0.112	-0.024	-0.098	0.067	-0.124	0.031	0.208	0.139	0.070	0.033	0.001	-0.137	-0.003
Wp	<u>0.390</u>	0.216	0.155	<u>-0.302</u>	-0.205	<u>-0.402</u>	0.005	-0.213	<u>0.317</u>	<u>-0.441</u>	0.117	-0.064	0.247	0.151
Ws	0.129	<u>0.403</u>	0.004	<u>-0.403</u>	-0.053	<u>-0.346</u>	0.143	<u>-0.371</u>	0.024	<u>-0.477</u>	-0.081	-0.003	0.075	-0.163
Rpl	0.247	0.104	0.109	-0.165	-0.059	<u>-0.405</u>	0.084	-0.095	<u>0.292</u>	<u>-0.374</u>	0.071	-0.020	0.122	-0.021
Rps	-0.096	-0.064	-0.060	0.098	0.047	0.248	-0.002	-0.159	-0.112	0.113	0.121	<u>0.318</u>	-0.064	<u>0.353</u>
NCL	<u>0.362</u>	0.003	0.258	-0.149	<u>-0.288</u>	0.138	-0.256	-0.043	0.121	-0.003	0.186	-0.012	0.160	<u>0.311</u>
Sp	0.183	0.047	0.085	-0.095	-0.022	-0.217	0.076	-0.152	0.193	-0.246	0.124	0.150	0.072	0.171
Rsl	0.107	-0.023	0.045	-0.003	0.059	<u>-0.290</u>	0.161	-0.013	0.199	<u>-0.296</u>	-0.204	-0.155	-0.065	-0.262
Rss	0.134	0.070	0.028	-0.085	-0.165	0.068	-0.142	0.039	0.069	0.064	-0.063	-0.074	-0.129	0.178
Ss	0.181	0.045	0.045	-0.070	-0.089	-0.106	-0.002	0.031	0.178	-0.102	-0.155	-0.141	-0.093	-0.004
Vp	0.109	0.005	0.050	-0.034	0.006	-0.090	0.066	-0.164	0.112	-0.157	0.125	0.222	0.029	0.221
%Ip	-0.106	0.242	-0.094	-0.187	-0.030	<u>-0.429</u>	0.077	-0.093	0.125	-0.149	-0.136	-0.206	0.195	-0.267
Vs	0.165	0.057	0.041	-0.080	-0.116	-0.077	-0.046	0.047	0.160	-0.076	-0.138	-0.124	-0.078	0.004
%Is	<u>-0.357</u>	0.151	-0.241	-0.013	0.232	-0.204	0.223	-0.164	-0.077	-0.025	0.081	0.219	0.104	0.061
%I	-0.263	0.250	-0.194	-0.138	0.101	<u>-0.410</u>	0.172	-0.152	0.048	-0.118	-0.053	-0.030	0.192	-0.221
NCp	<u>0.301</u>	0.064	0.155	-0.152	-0.199	-0.018	-0.147	0.071	0.127	-0.158	0.031	-0.210	0.122	-0.029
NCs	0.133	0.192	0.133	-0.267	0.101	0.123	0.113	-0.277	-0.129	-0.227	0.038	0.027	0.158	-0.044
NC	<u>0.344</u>	0.105	0.207	-0.222	-0.171	-0.048	-0.104	-0.041	0.076	-0.213	0.084	-0.132	0.138	-0.036
Tsp	<u>0.485</u>	0.109	0.244	-0.247	-0.207	-0.249	-0.056	-0.074	<u>0.290</u>	<u>-0.380</u>	0.148	-0.079	0.170	0.163
TSs	<u>0.411</u>	0.161	0.241	<u>-0.297</u>	-0.179	-0.091	-0.021	-0.204	0.070	<u>-0.371</u>	-0.058	-0.122	0.008	-0.088
TS	<u>0.528</u>	0.136	0.274	<u>-0.292</u>	-0.226	-0.239	-0.054	-0.118	0.270	<u>-0.428</u>	0.113	-0.100	0.149	0.118
TVp	<u>0.468</u>	0.072	0.230	-0.202	-0.190	-0.172	-0.045	-0.144	0.251	<u>-0.348</u>	0.197	0.050	0.138	<u>0.312</u>
TVs	<u>0.372</u>	0.134	0.199	-0.246	-0.215	-0.065	-0.076	-0.116	0.075	<u>-0.312</u>	-0.110	-0.152	-0.023	-0.078
TV	<u>0.507</u>	0.102	0.257	-0.248	-0.226	-0.159	-0.061	-0.152	0.224	<u>-0.391</u>	0.110	-0.021	0.095	0.220
TIp	<u>0.334</u>	0.249	0.116	<u>-0.314</u>	-0.195	<u>-0.453</u>	0.023	-0.221	<u>0.319</u>	<u>-0.442</u>	0.081	-0.098	0.269	0.086
TIs	0.088	<u>0.418</u>	-0.024	<u>-0.402</u>	-0.028	<u>-0.366</u>	0.166	<u>-0.386</u>	0.016	<u>-0.474</u>	-0.073	0.018	0.085	-0.166
TI	0.247	<u>0.414</u>	0.051	<u>-0.440</u>	-0.129	<u>-0.495</u>	0.120	<u>-0.377</u>	0.191	<u>-0.560</u>	-0.002	-0.044	0.208	-0.060

り広い範囲のSLWをもつ葉を収集したことによるものと考えられる。加えて、同一品種では他の多くの葉形質が似ているため、PnとSLWの関係が表面化したことが考えられる。

b) PPF吸収能に関連する相関関係

T_{PPF} は葉緑素とともにこれ以外のカロチン，キサント

フィルなどの集光（アンテナ）色素および色素以外の様々な細胞構成物質により吸収されなかった光合成有効波長領域（400～700nm）の光の平均的透過率であった（山本ら，1997）。これに対し，葉緑素相対濃度SPAD値（SPAD）は葉緑素濃度と相関の高い特定波長（650nm）の吸収率を基に出力される。上記の違いが存在するが，吸収物質

Table 8. Continuance of Table 7. The explanations of the table refer to Table 6.

Items	Wle	Wp	Ws	Rpl	Rps	NCL	Sp	Rsl	Rss	Ss	Vp	%Ip	Vs	%Is
Wle	1													
Wp	0.094	1												
Ws	0.185	<u>0.331</u>	1											
Rpl	0.196	<u>0.732</u>	<u>0.341</u>	1										
Rps	-0.009	-0.137	-0.043	-0.016	1									
NCL	0.012	<u>0.425</u>	-0.149	-0.136	-0.099	1								
Sp	0.185	<u>0.545</u>	0.278	<u>0.842</u>	<u>0.521</u>	-0.165	1							
Rsl	<u>0.349</u>	0.129	<u>0.553</u>	<u>0.399</u>	-0.026	<u>-0.404</u>	<u>0.346</u>	1						
Rss	0.222	0.158	0.006	0.198	<u>0.453</u>	0.152	<u>0.421</u>	0.071	1					
Ss	<u>0.340</u>	0.228	<u>0.279</u>	<u>0.386</u>	<u>0.351</u>	-0.084	<u>0.538</u>	<u>0.555</u>	<u>0.856</u>	1				
Vp	0.169	<u>0.354</u>	0.224	<u>0.639</u>	<u>0.748</u>	-0.160	<u>0.951</u>	<u>0.300</u>	<u>0.490</u>	<u>0.566</u>	1			
%Ip	0.153	<u>0.312</u>	0.285	0.179	<u>-0.558</u>	-0.136	-0.159	0.243	<u>-0.373</u>	-0.172	<u>-0.315</u>	1		
Vs	<u>0.328</u>	0.212	0.248	<u>0.360</u>	<u>0.350</u>	-0.058	<u>0.515</u>	<u>0.510</u>	<u>0.855</u>	<u>0.987</u>	<u>0.550</u>	-0.191	1	
%Is	-0.252	-0.183	0.022	-0.094	-0.117	<u>-0.387</u>	-0.166	-0.256	<u>-0.706</u>	<u>-0.697</u>	-0.188	<u>0.302</u>	<u>-0.700</u>	1
%I	-0.025	0.123	0.199	0.076	<u>-0.455</u>	<u>-0.300</u>	-0.200	0.036	<u>-0.635</u>	<u>-0.488</u>	<u>-0.321</u>	<u>0.865</u>	<u>-0.504</u>	<u>0.741</u>
NCp	-0.093	<u>0.367</u>	-0.028	-0.099	<u>-0.717</u>	<u>0.686</u>	<u>-0.467</u>	-0.264	-0.188	-0.278	<u>-0.622</u>	0.147	-0.255	-0.178
NCs	-0.063	0.109	<u>0.422</u>	-0.136	-0.253	<u>0.340</u>	-0.247	-0.081	<u>-0.496</u>	<u>-0.482</u>	-0.274	0.073	<u>-0.495</u>	0.128
NC	-0.092	<u>0.360</u>	0.152	-0.092	<u>-0.688</u>	<u>0.653</u>	<u>-0.441</u>	-0.213	<u>-0.338</u>	<u>-0.387</u>	<u>-0.586</u>	0.172	<u>-0.377</u>	-0.100
TSp	0.017	<u>0.878</u>	0.183	<u>0.632</u>	<u>-0.277</u>	<u>0.564</u>	<u>0.390</u>	-0.019	0.157	0.145	0.183	0.004	0.144	<u>-0.297</u>
TSs	0.264	<u>0.400</u>	<u>0.734</u>	<u>0.289</u>	-0.053	0.242	0.243	<u>0.517</u>	<u>0.288</u>	<u>0.473</u>	0.199	0.014	<u>0.434</u>	<u>-0.588</u>
TS	0.084	<u>0.865</u>	<u>0.352</u>	<u>0.623</u>	-0.253	<u>0.552</u>	<u>0.402</u>	0.120	0.212	0.251	0.211	0.008	0.239	<u>-0.412</u>
TVp	0.027	<u>0.839</u>	0.183	<u>0.657</u>	0.169	<u>0.509</u>	<u>0.654</u>	0.004	<u>0.377</u>	<u>0.339</u>	<u>0.544</u>	-0.251	<u>0.336</u>	<u>-0.376</u>
TVs	<u>0.332</u>	<u>0.366</u>	<u>0.646</u>	<u>0.317</u>	0.081	0.187	<u>0.340</u>	<u>0.588</u>	<u>0.543</u>	<u>0.725</u>	<u>0.326</u>	-0.068	<u>0.711</u>	<u>-0.741</u>
TV	0.145	<u>0.792</u>	<u>0.384</u>	<u>0.639</u>	0.164	<u>0.457</u>	<u>0.644</u>	0.219	<u>0.496</u>	<u>0.536</u>	<u>0.552</u>	-0.227	<u>0.528</u>	<u>-0.567</u>
TIp	0.110	<u>0.993</u>	<u>0.358</u>	<u>0.705</u>	-0.231	<u>0.366</u>	<u>0.469</u>	0.161	0.073	0.174	0.264	<u>0.462</u>	0.156	-0.103
TIs	0.154	<u>0.308</u>	<u>0.994</u>	<u>0.325</u>	-0.058	-0.188	0.254	<u>0.521</u>	-0.069	0.201	0.197	<u>0.297</u>	0.170	0.127
TI	0.162	<u>0.758</u>	<u>0.851</u>	<u>0.611</u>	-0.169	0.088	<u>0.431</u>	<u>0.431</u>	-0.003	0.230	0.278	<u>0.466</u>	0.199	0.023
Items	%I	NCp	NCs	NC	TSp	TSs	TS	TVp	TVs	TV	TIp	TIs	TI	
%I	1													
NCp	0.010	1												
NCs	0.118	<u>0.411</u>	1											
NC	0.068	<u>0.942</u>	<u>0.663</u>	1										
TSp	-0.153	<u>0.617</u>	0.196	<u>0.582</u>	1									
TSs	<u>-0.300</u>	0.222	<u>0.466</u>	<u>0.367</u>	<u>0.400</u>	1								
TS	-0.212	<u>0.592</u>	<u>0.292</u>	<u>0.600</u>	<u>0.970</u>	<u>0.610</u>	1							
TVp	<u>-0.375</u>	<u>0.290</u>	0.067	0.270	<u>0.895</u>	<u>0.409</u>	<u>0.883</u>	1						
TVs	<u>-0.439</u>	0.100	0.160	0.159	<u>0.350</u>	<u>0.933</u>	<u>0.549</u>	<u>0.423</u>	1					
TV	<u>-0.459</u>	0.258	0.115	0.264	<u>0.833</u>	<u>0.664</u>	<u>0.896</u>	<u>0.942</u>	<u>0.701</u>	1				
TIp	0.285	<u>0.367</u>	0.114	<u>0.364</u>	<u>0.808</u>	<u>0.367</u>	<u>0.796</u>	<u>0.724</u>	<u>0.319</u>	<u>0.344</u>	1			
TIs	0.276	-0.042	<u>0.432</u>	0.143	0.150	<u>0.666</u>	<u>0.305</u>	0.140	<u>0.561</u>	<u>0.319</u>	<u>0.344</u>	1		
TI	<u>0.341</u>	0.181	<u>0.347</u>	<u>0.300</u>	<u>0.556</u>	<u>0.644</u>	<u>0.651</u>	<u>0.502</u>	<u>0.548</u>	<u>0.596</u>	<u>0.791</u>	<u>0.847</u>	1	

の主体は葉緑素であるから、 T_{PFF} と SPAD 間には $r = -0.901^{***}$ の負の有意な高い相関が認められた (第 6 ~ 8 表)。したがって、SPAD も葉の PPF 吸収能を示すものと考えられる。

T_{PFF} と SPAD の両者と L^* , a^* および b^* のそれぞれと

の間に、高い有意な相関が認められた (第 6 ~ 8 表)。これ以外に T_{PFF} と柵状組織の厚さ (W_p)、海綿状組織の厚さ (W_s) および単位葉面積当たりの細胞間隙量 (TI_p , TI_s および TI) との間に負の有意な相関が認められた (第 6 ~ 8 表)。さらに、 L^* と W_p , W_s , TI_p , TI_s , TI

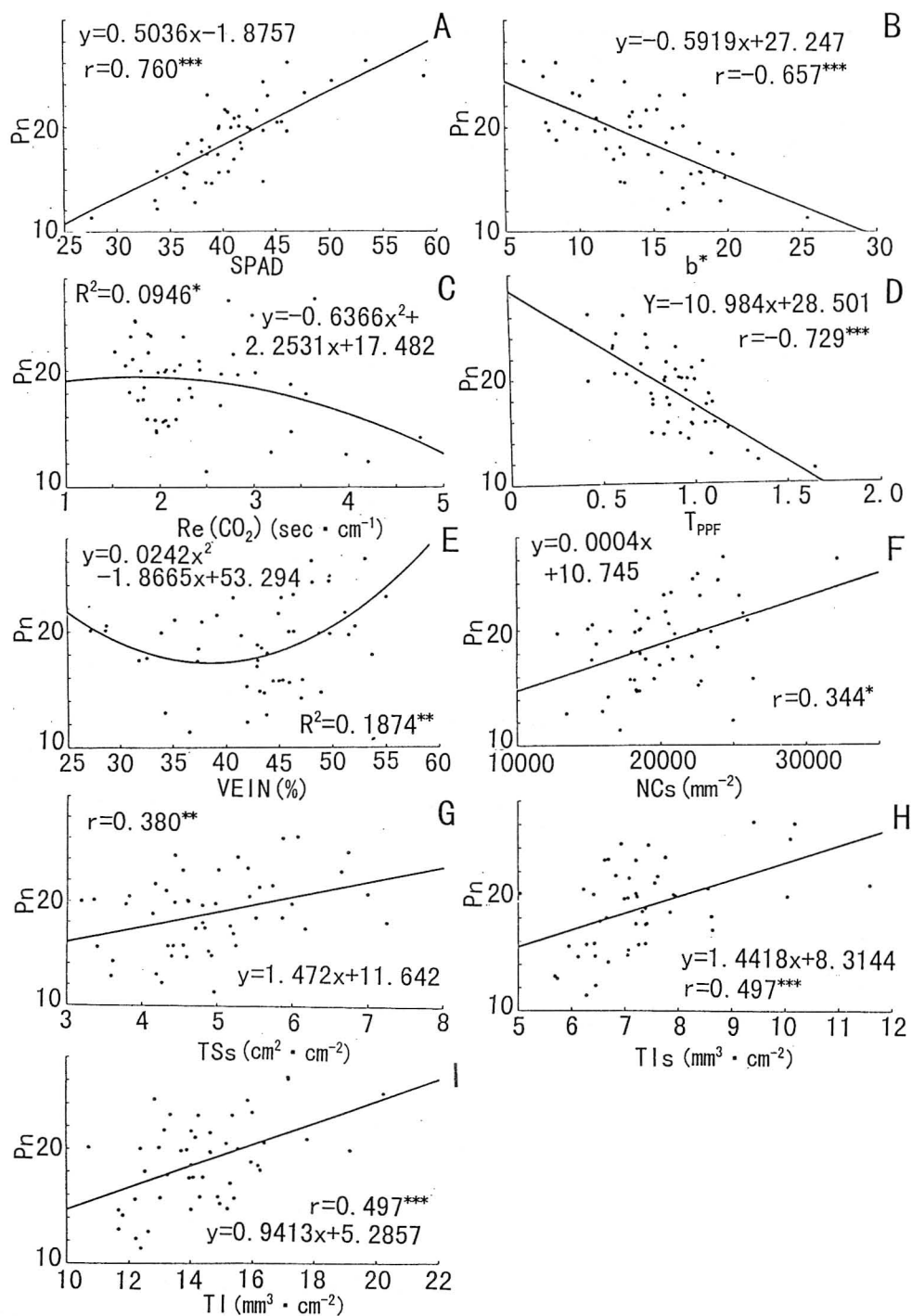


Fig.3. Relationships between the Pns ($\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$) and the several items in Experiment 2. The abbreviations refer to Table 2.

との間に、 T_{PPF} と同様な相関が認められた。これらの相関関係から、柵状組織および海綿状組織の発達は葉の暗緑色化をもたらす、PPF吸収能を高めるものと考えられる。柵状組織の細胞層数はほとんどが2～3層であり(第4図)、一部で4層が見出されたが、平均細胞層数(NCL)の変動係数は小さかった(第5表)。NCLと L^* との間の相関係数の符号は予想に反して正であり、 P_n とNCLとの間には密接な関係は認められなかった(第6～8表)。これに対し、 L^* と柵状組織細胞平均長径(R_{pl})および柵状組織の厚さ(W_p)との間にそれぞれ $r = -0.487^{**}$ および $r = -0.350^*$ の有意な負の相関が認められ(第6～8表)、この2者の変動係数がそれぞれ11.22%および14.1%であった(第5表)。したがって、柵状組織の細胞層数の増大よりも、柵状組織細胞の伸長による柵状組織の厚さの増大が葉の暗緑色化および P_n の増大に貢献することが示唆される。 a^* は L^* に見られた上記の傾向とはほぼ逆の傾向を示し、 b^* はほぼ似た傾向を

示した(第6～8表)。森永(1993)は L^* と b^* がやや低く、 a^* がやや高い濃い緑色をしたカンキツ葉で高い光合成活性を報告している。

SPADには符号が反対であったが上記の T_{PPF} と似た相関関係が認められた(第6～8表)。この他に、SPADと単位葉面積当たりの海綿状組織細胞の総表面積(TS_s)および葉肉組織細胞の総表面積(TS)との間に正の有意な相関が認められた(第6～8表)。さらに、単位表面積当たりの細胞間隙量(TI_p 、 TI_s および TI)とSPADの間にも正の有意な相関が認められた(第6～8表)。この理由は不明であるが、葉肉細胞表面積や細胞間隙量の増大に直接的に反応して葉緑体が増えたこと、あるいは、葉肉細胞の体積の増大に伴って間接的に相関が高くなったことが考えられるが、今後検討する必要がある。

c) 葉肉組織内の炭酸ガス拡散能に関連する相関関係

葉肉組織内の炭酸ガス拡散能に関係すると予想される葉肉抵抗($R_m(CO_2)$)および以後いずれも単位葉面積当たりの海綿状組織細胞の総表面積(TS_s)、葉肉組織細胞の総表面積(TS)、柵状組織中の細胞間隙量(TI_p)、海綿状組織中の細胞間隙量(TI_s)および葉肉組織中の細胞間隙量(TI)と P_n との間にいずれも有意な相関が認められた(第6～8表)。また、上記の項目間には $R_m(CO_2)$ を除き互いに有意な相関関係が認められた(第6～8表)。 $R_m(CO_2)$ に対し有意な相関が認められたものは海綿状組織の厚さ(W_s , $r = -0.371^*$)、 TI_s ($r = -0.386^{**}$)および TI ($r = -0.377^{**}$)であった(第6～8表)。このことから、海綿状組織の発達に伴い、細胞間隙量が増大したことが $R_m(CO_2)$ を低下させ、 P_n の増大をもたらしたことが考えられる。上記の相関のほかに TS_s と比葉重(SLW)、海綿状組織の厚さ(W_s)、海綿状組織細胞の平均長径(R_{sl})、海綿状組織細胞の平均表面積(S_s)、海綿状組織細胞の平均体積(V_s)および以後いずれも単位葉面積当たりの海綿状組織中の細胞数(NC_s)、海綿状組織細胞総体積(TV_s)および海綿状組織中の細胞間隙量(TI_s)との間に正の有意な相関が認められ(第6～8表)、海綿状組織の発達程度と海綿状組織細胞の総表面積とが密接であることが考えられる。 TS_s は上記の相関に加え、柵状組織の発達程度を示す W_p 、 TS_p 、 TV_p および TI_p との間に正の有意な相関を有したことから(第6～8表)、 TS_s が大きいことは葉肉組織全体が発達していることを示すものである。細胞間隙量関係の変数(TI_p 、 TI_s および TI)と柵状組織の厚さ(W_p)、海綿状組織の厚さ(W_s)および単位葉

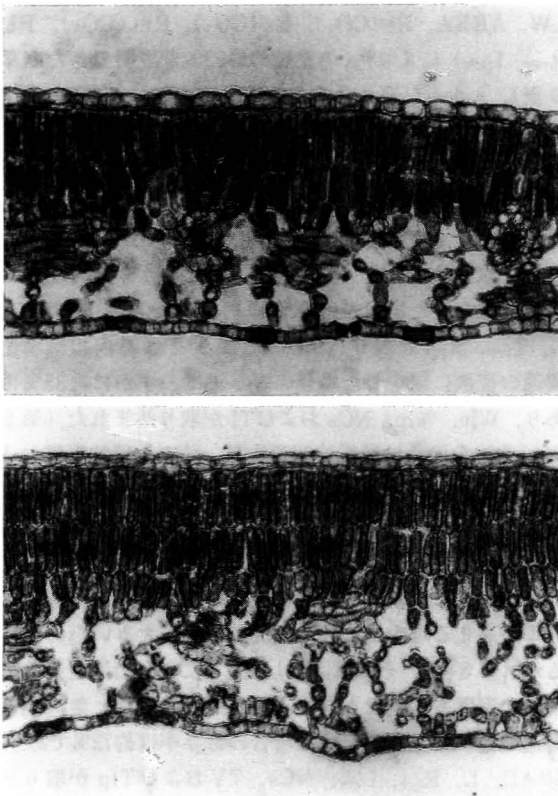


Fig.4. Photographs of vertical section of apple mesophyll.
Upper: Palisade tissue composed of 2 layers.
Lower: Palisade tissue composed of 3 layers.

面積当たりの海綿状組織細胞の総表面積(TSs)および単位葉面積当たり葉肉組織細胞の総表面積(TS)との間に正の有意な、そして、その多くが高い相関が認められ、細胞間隙量の増大と細胞総表面積の増大とが密接であることが考えられる。これらに加えこの3者(TIp, TIsおよびTI)とクチクラ拡散抵抗($R_c(\text{CO}_2)$)との間にいずれも負の有意な相関が認められた(第6~8表)。この理由については、葉肉組織の膨潤(水みずしさ)によるクチクラ層の未発達が考えられるが、一方で、 $R_c(\text{CO}_2)$ の計算方法(山本ら, 1997)から見て、不完全な気孔閉鎖のために生じる $R_c(\text{CO}_2)$ の過小評価も疑われ、今後検討を要する。

d) 葉の成熟度に関連した相関関係

1) および2)のa)で記したように、変動係数の大きかった個葉平均面積(AREA)をはじめとする柵状組織の厚さ(W_p)、海綿状組織の厚さ(W_s)および以後いずれも単位葉面積当たりの海綿状組織細胞数(NCs)、葉肉組織細胞の総体積(TS)および柵状組織の細胞間隙量(TIp)とPnとの間に有意な高い正の相関が認められたことから、本研究目的に照らして葉の成熟度に関連した要因は無視できない。AREAと柵状組織に関連した変数(W_p , R_{pl} , TSp, TVpおよびTIp)との間に正の有意な相関が認められた。さらに、上記の相関は、海綿状組織についての上記同様の変数(W_s , R_{pl} , TSs, TVsおよびTIs)とPnとの間の相関に較べた場合、全て高かった(第6~8表)。このことから、葉面積の増大は柵状組織の充実に密接であることが示唆された。AREAと葉脈占有率(VEIN)との間にも正の有意な相関($r = 0.369^*$)が認められた。当然ながら、柵状組織および海綿状組織の厚さ(W_p および W_s)と、これらを構成する細胞の径、数、表面積、総体積および細胞間隙量の多くの変数との間に高い正の有意な相関が認められた(第6~8表)。単位葉面積当たりの海綿状組織細胞数(NCs)と海綿状組織の厚さ(W_s)および単位葉面積当たりの海綿状組織細胞の総表面積(TSs)および単位葉面積当たりの海綿状組織中の細胞間隙量(TIs)との間にはいずれも正の、海綿状組織細胞の平均短径(R_{ss})、海綿状組織細胞の平均表面積(S_s)およびその平均体積(V_s)との間にはいずれも負の有意な相関が認められた(第6~8表)。このことは単位葉面積当たりの海綿状組織細胞の数が増えると個々の細胞は小さくなるが、組織は厚くなり、細胞間隙量は増えることを示唆する。当然ながら、単位葉面積当たりの葉肉組織細胞の総体積(TV)

と組織の厚さ、細胞の総表面積、細胞間隙量の変数との間に正の有意な相関が認められ(第6~8表)、SPADとの間には正の、TPPFとの間には負の有意な相関が認められた(第6~8表)。

3) 重相関分析結果

みかけの光合成速度光飽和値(Pn)を目的変数とし、様々な範囲の説明変数を用いた重相関分析結果を第9表に記した。説明変数を拡散抵抗関連の変数、葉の生理的形質関連の変数および葉肉組織構造関連の変数に大別し、これらの単独あるいは組み合わせにより重相関分析を行った。ただし、前報(山本ら, 1997)に記したように、拡散抵抗関連の変数のうち、葉肉抵抗($R_m(\text{CO}_2)$)はPnに対する独立変数としての性格に疑問があったため、これを含む場合と含まない場合に分けて計算した。なお、変数の取舍基準F値は1とした。

$R_m(\text{CO}_2)$ を含む全ての拡散抵抗関連の変数と葉の生理的形質を説明変数とした場合の寄与率は極めて高く、変数増減法により取り込まれた変数(VEIN, R_d , Ta, LW, AREA, $R_e(\text{CO}_2)$, $R_s(\text{CO}_2)$, $R_m(\text{CO}_2)$, R_l , R_{ppf} , L_{ppf})によりPnの変動の約92%が説明できた(第9表)。しかし、取り込まれた変数の中に $R_m(\text{CO}_2)$ を含む多くのガス拡散抵抗関連の変数が含まれていた点が特徴であった。 $R_m(\text{CO}_2)$ を含まない場合の拡散抵抗関連の変数と葉の生理的形質を説明変数とした場合の寄与率は約71%であり、Tr, SPAD, LW, L, $R_e(\text{CO}_2)$, R_{ppf} が取り込まれた(第9表)。説明変数を葉の生理的形質に限定した場合の寄与率は約67%であり、SPAD, G, T_{ppf} , R_{ppf} が取り込まれた(第9表)。葉肉組織構造関連の変数に限定した場合の寄与率はわずかに約35%であり、 W_{le} , %lp, NCsおよびTIが取り込まれた(第9表)。 R_m を除く拡散抵抗関連変数、葉の生理的形質および葉肉組織構造関連の変数を用いた場合の寄与率は約78%であり、SPAD, b^* , L, R_{ppf} , L_{ppf} , W_p , NCs, TIp, $R_e(\text{CO}_2)$ および $R_s(\text{CO}_2)$ が取り込まれた(第9表)。上記のように拡散抵抗関連の変数を説明変数に使うと寄与率が高まる理由はこれらの変動係数が大きいためである(第5表)、その原因として1)に記した測定条件の変動の影響も否定できない。葉の生理的形質と葉肉組織構造関連の変数に限定した場合の寄与率は約72%であり、SPAD, L, R_{ppf} , L_{ppf} , NCs, TVおよびTIpが取り込まれた(第9表)。上記の重回帰式にはPPF吸収能に相関が高かった変数、すなわち、 T_{ppf} 、表色系 $L^*a^*b^*$ 色度値および葉肉組織構造関連変数の多くが捨てられたと

Table 9. The results of multiple regression analysis of P_n using several combinations of categories of predictor variables on the condition that standard F value to adopt or reject variables equals 1. The abbreviations and the categories refer to Table 2.

Categories of predictor variables	Coefficient of regression(%)	Residue	F values	Significance	n	Formula
Diffusive resistances + leaf physiological characteristics	91.963	1.174	38.486	$P < 0.001$	48	$P_n = 0.066\text{VEIN} + 0.234\text{Rd} - 0.443\text{Ta} - 0.018\text{LW} - 0.065\text{AREA} - 2.204\text{Re}(\text{CO}_2) + 1.028\text{Rs}(\text{CO}_2) - 1.22\text{Rm}(\text{CO}_2) - 0.317\text{Rl} + 1.088\text{R}_{\text{PPF}} - 0.2\text{L}_{\text{PPF}} + 47.384$
Diffusive resistances except $\text{Rm}(\text{CO}_2)$ + leaf physiological characteristics	70.657	2.106	16.856	$P < 0.001$	48	$P_n = -0.406\text{Tr} + 0.475\text{SPAD} - 0.013\text{LW} + 0.088\text{L} - 2.065\text{Re}(\text{CO}_2) + 0.336\text{R}_{\text{PPF}} + 5.133$
Leaf physiological characteristics	66.504	2.198	21.840	$P < 0.001$	48	$P_n = 0.360\text{SPAD} - 0.095\text{G} - 3.969\text{T}_{\text{PPF}} + 0.531\text{R}_{\text{PPF}} + 6.861$
Leaf internal structures	35.342	3.054	6.013	$P < 0.001$	48	$P_n = -1.031\text{Wle} - 0.254\text{Ip} + 0.0002\text{NCs} + 0.963\text{TI} + 29.43$
Diffusive resistances except $\text{Rm}(\text{CO}_2)$ + leaf physiological characteristics + leaf internal structures	78.087	1.913	18.541	$P < 0.001$	48	$P_n = 0.300\text{SPAD} - 0.287\text{b}^* + 0.101\text{L} + 0.823\text{R}_{\text{PPF}} - 0.132\text{L}_{\text{PPF}} + 0.156\text{Wp} + 0.0002\text{NCs} - 2.983\text{TIp} - 3.226\text{Re}(\text{CO}_2) + 1.285\text{Rs}(\text{CO}_2) + 8.975$
Leaf physiological characteristics + leaf internal structures	72.038	2.080	15.090	$P < 0.001$	48	$P_n = 0.531\text{SPAD} + 0.124\text{L} + 1.082\text{R}_{\text{PPF}} - 0.142\text{L}_{\text{PPF}} + 0.0002\text{NCs} + 1.138\text{TV} - 1.033\text{TIp} - 13.203$

ともに、葉面の反射能、3相分布、細胞数、細胞間隙量に関連した変数 (R_{PPF} , L_{PPF} , L , NCs , TIp) が取り込まれた (第9表)。

3. ま と め

植物葉のみかけの光合成速度光飽和値を形成する要因を大別すると、①光エネルギーの吸収・伝達および光化学反応の効率 (葉表面のPPF反射能、葉肉組織のPPFの吸収能、吸収された光エネルギーの光化学反応の場への伝達能および光化学反応の場としての葉緑体の分布量)、②炭酸ガス吸収と炭素還元反応の効率 (葉外からの炭酸ガス取り込み能、葉肉組織中および葉肉細胞内への炭酸ガス拡散能、炭酸ガスをカルビン回路に取り込む酵素 (RuBisCO) の比活性および RuBisCO の単位葉面積当たりの量) および③その他の要因 (光合成速度の目減り要因としての呼吸速度、光合成産物の葉外への転出 (export) の効率、葉の成熟度などの複合的要因) が考えられる (第5図)。本実験に用いたリンゴ葉標本におけるみかけの光合成光飽和値 (P_n) の違いに対し、上記の諸要因のそれぞれの関わりを明らかにすることは本研究目的に照らして重要である。2. に記したように、単位葉面積当たりの葉緑体の分布量は葉肉組織のPPF吸

収能とともに RuBisCO 量に関係する、あるいは、葉肉組織構造に関係する多くの測定値はPPF吸収能とともに炭酸ガス拡散能に関係するなど、上記の要因の大きさを純粋に評価できる測定項目は少ない。そこで、 P_n に対する単相関係数の大小 (第6～8表) を頼りに、上記①～③の各要因あるいは各構成要素の P_n への関わりを程度を推察した (第5図の矢印の太さを参考)。最も関わりの強い要因として、 SPAD , T_{PPF} , LW , 葉肉組織の厚さ (Wp , Ws), L^* , a^* , b^* などと評価され、あるいは未測定のアナテナ色素量などで評価されるPPF吸収能および吸収光エネルギーの伝達能が推察された。これに続いて関わりの強いものとして、次の3つ、すなわち、 SPAD および柵状組織の量 (TVp , NCp , NCL など) で評価される光化学反応の効率、細胞間隙量 (TIp , TIs , TI) および細胞表面積 (TSp , TSs , TS) で評価される葉肉組織中および葉肉細胞内への炭酸ガス拡散能および Wp , Ws , NCL , NCp , NCs , SLW などと評価される単位葉面積当たりの同化組織量および AREA で評価される葉の成熟度が推察された。本実験では葉脈占有率 (VEIN) と P_n との関わり (おそらく、転流能) は不明であり、 Rd や Rl で評価される呼吸による P_n の目減り

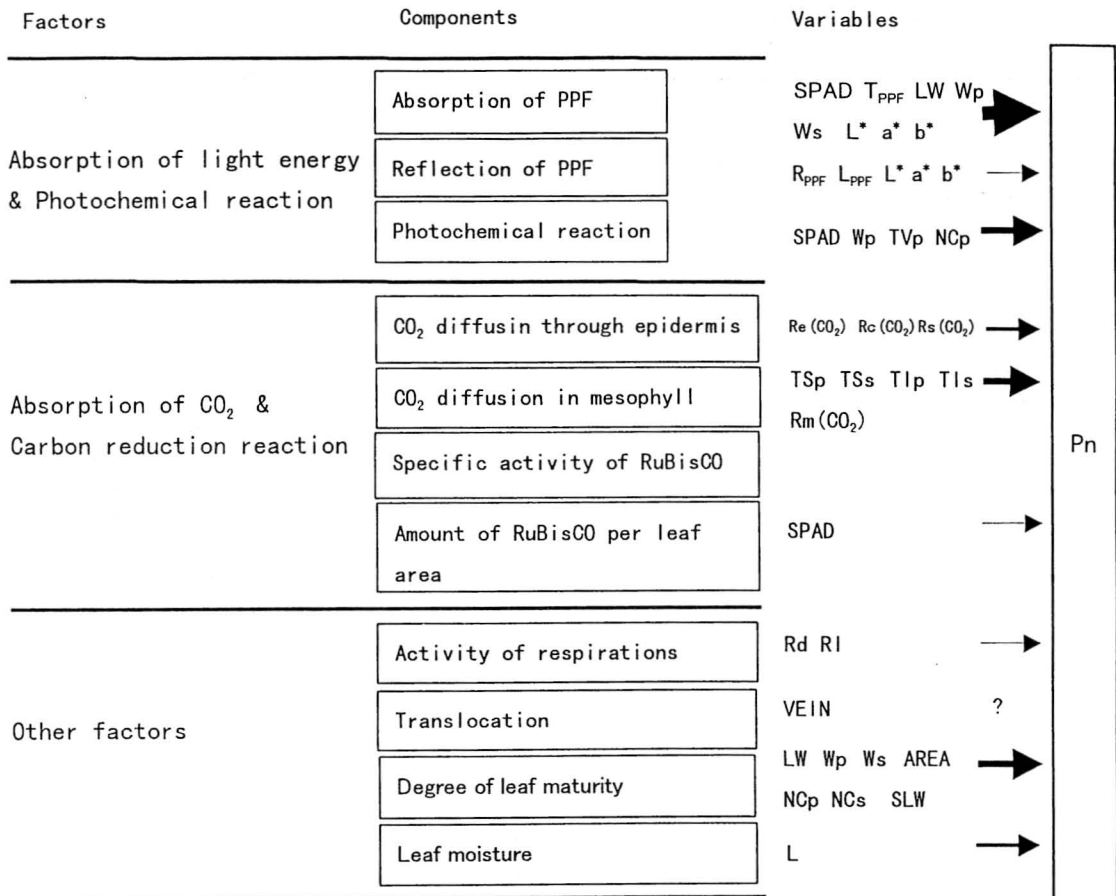


Fig. 5. In green plants, major factors and several components form the values of leaf apparent photosynthetic rate at light saturation(Pns). The several items of apple leaves in Experiment 2 which were grouped into these components concern the Pns to various degrees which were shown by the arrow sizes in the figure.

要因および $Re(CO_2)$, $Rs(CO_2)$, $Rc(CO_2)$ などで評価される外からの炭酸ガス取り込み能の関わりは相関係数の大きさから見て弱かったものと推察された。気孔の開閉運動を支配する光、温度、水分不足度などの変化が大きい自然下では、みかけの光合成速度に対して炭酸ガス取り込み能は大きな律速要因となるが、気孔が十分開いた光飽和条件下では、これらの拡散抵抗とPnとの間の相関は極めて低かった（第6～8表）。なお、緒言に記したようにRuBisCOの比活性の違いは考えにくい。また、C3植物においては、葉緑体への炭酸ガスの供給速度に比較して、RuBisCO量は炭素還元反応の律速要因になりにくいことを考慮すると、SPADなどで評価される単位葉面積当たりのRuBisCO量の違いの関わりは弱いものと考えられる。

最後に本実験結果を参考にしてリンゴ葉の光合成活性の向上のための葉形質の改善の可能性を検討したい。実験1の固有値合計に占める各主成分の固有値の割合は遺伝的変異ならびに環境的変異の容易さを反映したものと解釈されるが、主成分の多くとPnとの関係が不明瞭であった。したがって、ここでは、実験2の各測定値の変動係数とPnに対する寄与率（単相関係数の2乗、 r^2 ）の両者を組み合わせ（第6図）、光合成活性の向上のための葉形質の改善の可能性を検討したい。変動係数が大きく、寄与率が高かったPPF透過率（ T_{PPF} ）および b^* 値（ b^* ）は光合成活性の改善効果とその実現性がともに高いことが考えられる。変動係数が小さく、寄与率が低かった柵状組織の平均細胞層数（NCL）、単位葉面積当たりの柵状組織細胞総体積（TVp）、単位葉面積当たりの柵

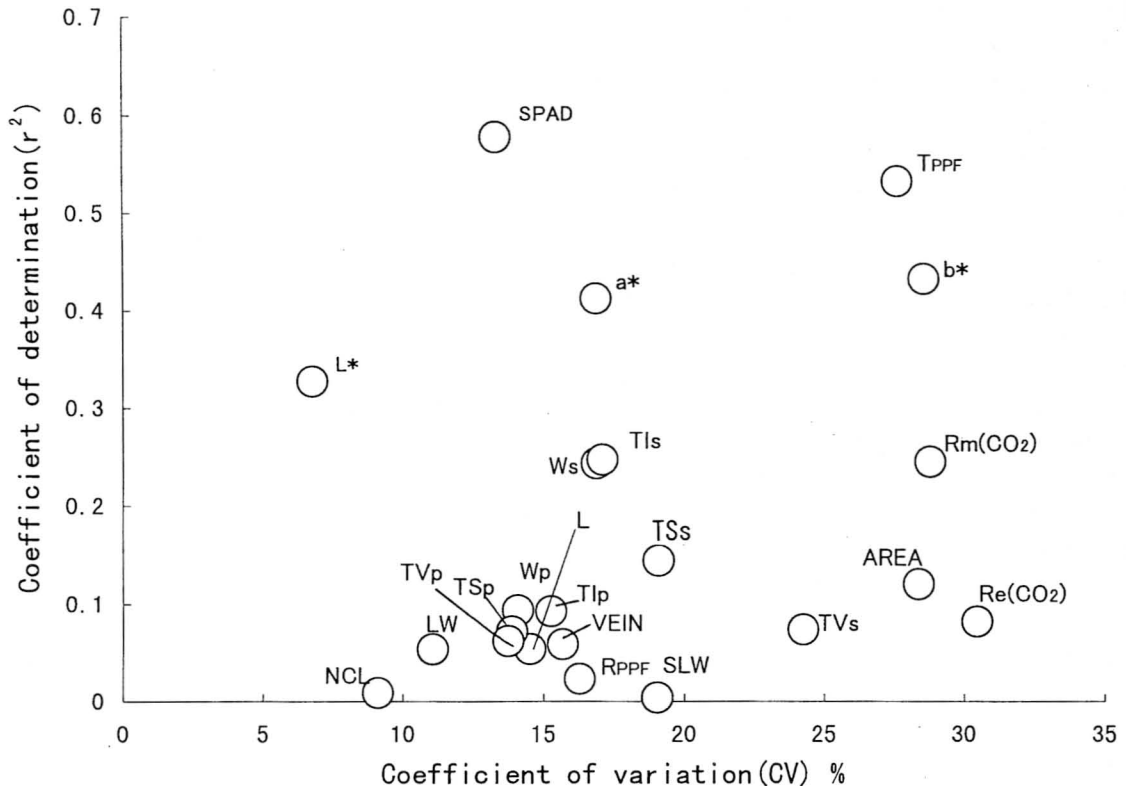


Fig. 6. Dispersions of the coefficients of determination shown as squares of coefficient of correlation (r^2) to the Pn of the several items of measurement in Experiment 2 against their coefficients of variation (CVs).

状組織細胞総表面積 (TSp) およびPPF反射率 (R_{PPF}) などの改善効果や実現可能性はともに低いことが考えられる。液相割合 (L) もこの部類に入るが、水挿し枝着生葉の測定であったことから、通常の葉のLの変動係数はもっと大きいと考えられる。寄与率が中位で変動係数が小さかったものにはL*値 (L*) があり、変動係数が中位で寄与率が高かったものに葉緑素相対濃度SPAD (SPAD) とa*値 (a*) があった。これらのことから、窒素やマグネシウムの施肥による葉緑素濃度を高めることおよび葉色の改善はリンゴ葉の光合成活性の向上のための基本戦略と考えられるが、葉色の改善の具体的方法についてはよく知られていない。葉色の変化は葉厚の増大によって起きることも考慮する必要がある。寄与率は低かったが、変動係数が大きかったものに個葉平均面積 (AREA) と葉表皮拡散抵抗 ($Re(CO_2)$) があり、これらは肥培管理や水管理を通じて改善できるものと考えられるが、光飽和値としてのPnの増大効果はあまり期待できない。この他に、寄与率はやや低かったが、変動係

数が中位のものに海綿状組織に関連した幾つかの項目があった。海綿状組織の充実には光合成活性を高める効果が期待できると考えられるので、そのための肥培管理を今後検討する必要がある。なお、本研究は光飽和値に限定したが、光飽和に至らないために生ずる光合成作用の低下を防ぐには、光環境の改善対策、水管理、温度管理などを施すことが大切であることはいうまでもない。

摘 要

多数のリンゴ品種の葉標本 (發育枝中間部葉) について、そのみかけの光合成速度光飽和値 (Pn) を測定した後、同じ部位の葉片の様々な生理的形質を測定し、また、パラフィン切片法により葉組織の内部構造を調査した。これらの調査結果を用い、葉形質の主成分および測定項目間の相関関係を調査した。リンゴ80品種の葉の生理的形質に関する主成分分析の結果、第1主成分は葉色とPPF吸収物質の多少、第2主成分は葉厚や葉肉の膨潤度、第3主成分は葉肉組織中の乾物の多少および第4主成分

は葉の上表皮の反射能に関する主成分であると解釈された。リンゴ20品種のPn, 呼吸速度, 葉の生理的形質, 各種の拡散抵抗および葉肉組織構造などの多数の項目間の相関行列を計算した。Pnとの間に有意な相関が認められたものは葉緑素相対濃度 (SPAD, $r=0.760^{***}$), PPF透過率 (T_{PPF} , $r=-0.729^{***}$), b^* 値 (b^* , $r=-0.657^{***}$), L^* 値 (L^* , $r=-0.572^{***}$), 個葉平均面積 (AREA, $r=0.347^*$) および以後いずれも単位葉面積当たりの海綿状組織中の細胞間隙量 (TIs, $r=0.497^{***}$), 海綿状組織細胞の総表面積 (TSs, $r=0.380^*$), 海綿状組織細胞数 (NCs, $r=0.344^*$) および葉肉組織細胞の総体積 (TV, $r=0.299^*$) などであった。葉の生理的形質と葉肉組織構造に限定した説明変数を用いてPnの重相関分析を行ったところ, 寄与率は約72%であった。上記の説明変数に葉肉抵抗 (R_m (CO_2)) を除く各種の炭酸ガス拡散抵抗を加えた場合の寄与率は約78%であった。各項目値の変動係数とPnに対する寄与率を照合したところ, リンゴ葉の光合成活性を高めるためには, PPF吸収能の向上 (T_{PPF} の減少) と葉色の改善 (SPADの増大および b^* の減少) ならびに葉の成熟の促進と海綿状組織の充実 (個葉面積, 葉肉組織の厚さおよび細胞数の増大) が肝要であると考えられた。

謝 辞

本調査にあたり貴重な実験材料を提供していただいた農林水産省農業生物資源研究所および東北農業試験場作物開発部遺伝資源利用研究室に深く感謝の意を表します。

引用文献

- Barden, J. A. 1978. Apple leaves. Their morphology and photosynthetic potential. HortSci. 13: 644-646.
- Ferree, D. C. 1978. Cultural factors influencing net photosynthesis of apple trees. HortSci. 13: 650-652.
- Ghosh, S. P. 1973. Internal structure and photosynthetic activities of different leaves of apple. J. Hort. Sci. 48: 1-9.
- 石井現相・長井晃四郎. 1980. リンゴ個葉の光呼吸について. 果樹試報C. 7: 75-82.
- Kappel, F. and J. A. Flore. 1983. Effect of shade on photosynthesis, specific leaf weight, leaf chlorophyll content, and morphology of young peach trees. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 108: 541-544.
- Klein, I., S. A. Weinbaum, T. M. DeJong and T. T. Muraoka. 1991. Relationship between fruiting, specific leaf weight, and subsequent spur productivity in walnut. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 116: 426-429.
- Kramer, P. J. 1969. Plant & soil water relationships: A modern synthesis. McGraw-Hill Book Company, New York and London.
- 熊代克巳・千葉直史・塚原卓郎. 1990. リンゴ, ナシ, モモおよびブドウの葉の純光合成速度とその関連要因について. 信州大学農学部紀要. 27: 15-26.
- 町田 裕・佐藤義彦. 1979. ナシの葉の光合成関連形質の種・品種間差異に関する研究 (第1報) 気孔密度とSpecific Leaf Weightに関する予備的検討. 園学要旨. 昭54春: 108-109.
- Makino, A., T. Mae and K. Ohira. 1987. Variation in the contents and kinetic properties of ribulose-1, 5-bis-phosphate carboxylases among rice species. Plant Cell Physiol. 28: 799-804.
- 森永邦久. 1993. カンキツの光合成の向上と果実生産に関する研究. 四国農試報. 57: 135-205.
- Roper, T. R. and R. A. Kennedy. 1986. Photosynthetic activities during leaf development in 'Bing' sweet cherry. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 111: 938-941.
- Schechter, I. and J. T. A. Proctor. 1994. Carbon exchange rate and accumulation in limbs of fruiting and nonfruiting apple trees. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 119: 150-156.
- 山本隆儀・伊藤博祐・野堀秀明・佐々木 宏. 1997. セイヨウナシ葉の諸形質の変異および炭酸ガス拡散抵抗要因と光合成活性との関係. 園学雑. 66: 45-57.