イネ科植物における光合成に関する研究

第1報 イネ科植物の亜科レベルにおける 光合成速度とその系統関係*

武田 友四郎・福山 正隆
(九州大学農学部)

近年、単葉レベルでの光合成速度が種間で異なることが多数報告されている^{1,4,7,8)}。それらによると高等植物には光合成速度の高い種と低い種があり、2群に大別される。イネ科についてみると、前者は熱帯原産の一部の植物で、強光下でその光合成速度が $60\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$ 前後に達し、後者は温帯原産と一部の熱帯原産のもので $20 \sim 30\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$ であるという。

こうした光合成速度の高低に関係するとみなされる特性として、高いグループに属する種では Photorespiration がないこと^{4,13)}、 CO_2 補償点が極めて低いこと⁸⁾、Glycolate oxidation pathway が存在しないこと^{14,30,31)}、 CO_2 固定経路として Calvin Cycle の他に C_4 -Dicarboxylic acid pathway があること^{6,10,16)}、形態的には葉肉細胞が小型であること、Bundle Sheath Cell (以下 BSC と略記) 中に Chloroplast が多量にあること^{3,5,25,28)}、また Chloroplast の構造が違うこと等が挙げられている。

著者らはイネ科植物約 60 種を用いて、 CO_2 補償点の測定、並びに葉身の内部形態の観察を行ない、新しい特性を含めた 4 特性と光合成速度との関係をみ、系統分類の立場から考察を行なった。

材料および方法

オオムギ (*Hordeum vulgare*)、イネ (*Orza sativa*)、クサヨシ (*Phalaris arundinacea*) は光合成速度の低い種で、トウモロコシ (*Zea mays*)、カゼクサ (*Eragrostis ferruginea*)、ローズグラス (*Chloris gayana*)、タチスズメノヒエ (ページーグラス) (*Paspalum urvillei*) は高い種とされているが^{3,4)}、著者らは確認したうえで、これら 7 種を含むイネ科植物約 60 種を材料として用いた。供試材料は大部分ワグナーポット ($1/5000a$) で育成したが、一部は自生のものを用いた。

1. CO_2 補償点の測定法

CO_2 補償点の測定方法は直径 2.5 cm、長さ 25 cm の 2 本のガラス管を直列につなぎ、管の中に基部の切口を水につけた葉身 (葉は水切りし、基部をぬれた綿で

まき、それを末端の閉じた小さなガラス管に差し込む) をおのおの 2~3 本入れ CO_2 free air を約 100 cc/min 流し、これを絶対値型赤外線 CO_2 分析器により測定した。この場合、あらかじめ数種の植物で CO_2 free air の流量を変えて測定した結果、全体の通気系を Closed system にせずとも CO_2 free air を流すいわゆる通気法によつて、放出される CO_2 を測定すれば CO_2 補償点が求められることを確認した。この測定においては管内の温度は $20 \sim 25^\circ\text{C}$ 、光の強さは $20 \sim 30 \text{klux}$ で行なつた。またこの測定において CO_2 分析器は 0 ppm 付近ではわずかな水分に対しても影響が出てきたので、分析器に入れる空気は氷と塩化カリによる寒剤 (-10°C 近傍) を用いて冷却乾燥した。

2. 葉身の内部形態の観察

葉身の内部形態の観察は徒手切片をつくり、光学顕微鏡で 100 倍ないし 400 倍で観察した。維管束間距離 (D_a)、維管束鞘間距離 (D_b) は最短距離をマイクロメーターで数ヶ所測定し、その平均を出した。測定は成熟葉で葉節より葉身の長さの約 $1/3$ の場所で行なつた。

結果および考察

すでに述べたように光合成速度の高低と相関のある諸特性には種々のものがあるが、この実験においては CO_2 補償点および BSC 中の Chloroplast の有無と維管束間および維管束鞘間距離の長短を観察した。

1. CO_2 補償点の高低と光合成速度との関係

光合成速度の高低と Photorespiration の有無、 CO_2 補償点の高低、Glycolic acid oxidation pathway の有無とは相互に関係があることが報告されている^{14,30,31)}。これらの関係は光合成速度の低い種では、光存在下で Glycolic acid oxidation pathway が働き、Glycolate がグリシン、セリンと変化していくときに CO_2 を放出し、これにより Photorespiration の現象を示し^{9,12)}、その結果 CO_2 補償点が高くなると考えられている。

この実験においても光合成速度の高低と CO_2 補償

* 昭和 45 年 7 月 13 日受理

図1 (a) 光合成速度の低い種の葉身横断面

- 1: クサヨシ (*Phalaris arundinacea*) (×100)
 2: オートチャードグラス (*Dactylis glomerata*) (×100)
 3: イネ (*Oryza sativa*) (×100)
 VB: 維管束 BSC: Bundle sheath cell
 Da: 維管束間距離 Db: 維管束間距離

図1 (b) 光合成度の高い種の葉身横断面

- 4: カゼクサ (*Eragrostis ferruginea*) (×100)
 5: ローズグラス (*Chloris gayana*) (×100)
 6: ページーグラス (*Paspalum urvillei*) (×100)
 記号は図1 (a) に同じ

図1(b) 光合成速度の高い種の葉身横断面

7: カゼクサ (*Eragrostis feruginea*) (×400)

8: サウスズメノヒエ (*Paspalum vaginatum*) (×400). 記号は図1(a)と同じ

図2 トダンバ (*Arundinella hirta*) (×100) の葉身横断面

図3 スカキビ (*Panicum bisulcatum*) (×100) の葉身横断面

PMC 葉肉組織中に存在する多量の chloroplast を含む BSC と同型の細胞 他の記号は図1(a)と同じ

点の関係をみた結果、光合成速度の低い種とされているイネ亜科のイネ、ウシノケグサ亜科のオオムギ、クサヨシはそれぞれ 36, 30, 29 ppm と CO_2 補償点が高く光合成速度の高い種とされているスズメガヤ亜科のカゼクサ、キビ亜科のページーグラス、同じくキビ亜科のトウモロコシはそれぞれ 1, 2, 0 ppm と極めて低くなっていることを確認した。ところが同じキビ亜科に属するスカキビ (*Panicum bisulcatum*) は CO_2 補償点が 32 ppm であり、光合成速度測定の結果も約 $15 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$ と低くキビ亜科にも例外的な種があることが確認された。しかしながら CO_2 補償点の高低と光合成速度の高低との関係はこの例外的な種においても成立した。

2. 葉身の内部形態の相違と光合成速度との関係

イネ科植物の葉身の内部形態的特徴については分類学的立場から 20 世紀初期, Prat によつて²⁸⁾, また組織形態学的立場から近年 Esau 等によつて⁵⁾ 明らかにされている。更に最近に至つてそれらの諸特徴のうち維管束をとりまいての維管束鞘の細胞 (Bundle Sheath Cell, BSC) 中に Chloroplast が存在するかどうか光合成速度の高低と密接な関係があるとして取り上げられている。この報告においてもこの点について観察した結果、光合成速度の低い植物のクサヨシ、イネ、オーチャードグラス等は、図 1a に示されるように確かに BSC 中に Chloroplast が存在しないが、一方光合成速度の高い植物とされているカゼクサ、ベ

ーギーグラス、ローズグラスおよびページーグラスと同じ属のサワスズメノヒエ (*Paspalum vaginatum*) 等は図 1b に示されるように BSC 中に多量の Chloroplast が存在することが再確認された。

また葉身の内部形態の観察を進めた結果、維管束間距離 (D_a) および維管束鞘間距離 (D_b) の長短が光合成速度の高低と何らかの関係があるのではないかと考えられた。図 1a, 1b のうち 1, 2, 3, 4, 5, 6 は倍率 100 であるが、各植物の D_a , D_b を調べてみると 1. クサヨシは $D_a=88\mu$, $D_b=65\mu$, 2. オーチャードグラスは $D_a=100$, $D_b=85$, 3. イネは $D_a=113$, $D_b=100$ で、4. カゼクサは $D_a=56$, $D_b=28$, 5. ローズグラスは $D_b=55$, $D_b=18$, 6. ページーグラスは $D_a=25$, $D_b=13$ であった。このように光合成速度の高い種は D_a , D_b とともに短く、低い種は D_a , D_b とともに長いことがわかった。イネ科植物約 30 種で調べたものを表 1 に挙げたが、 CO_2 補償点が低く、BSC 中に多量の Chloroplast を含む光合成速度の高い種と思われるものは D_a が $75\sim 23\mu$, 平均 39μ で D_b が $38\sim 5\mu$, 平均 19μ である。一方、光合成速度が低いと思われるものは D_a が $130\sim 75\mu$, 平均 102μ で D_b が $115\sim 58\mu$, 平均 86μ であった。このようなちがいが光合成速度の高低とどのように関係しているか、因果関係があるのかないのかは今後の問題であるが相互関係のあることは確かである。この点について著者らはつぎのように推測している。植物は葉身の同化組織で CO_2 固定を行ない、それを維管束まで運び、更にそこを通じて他の場所へと運び出すのであるが、 D_a が短いということは同化産物を同化組織から維管束まで運びやすくしている。つまり転流に寄与しているのではないかと考える。

3. 光合成速度に関する諸特性とイネ科植物の分類との関係

CO_2 補償点の高低、BSC 中の Chloroplast の有無とイネ科の分類との関係はすでに Downton ら³⁾と秋田ら¹⁾が考察している。しかしながら Downton ら³⁾の分類はカズノコグサ (*Beckmannia syzigachne*) を Chlorideae 族にいれているなど、現在の系統分類からみれば明らかな間違いを含んだ古いものであり、また亜科レベルでの考察が充分なされていないなど不備なものである。また秋田ら¹⁾は 100 種もの材料を調べ「亜科のレベルでの分類と平行しているが例外もみられる」としているが、この点いかなる分類の立場をとったか不明であり、その例外についても具体的にのべていない。そこで著者らはさきに挙げた諸特性、す

なわち CO_2 補償点の高低、BSC 中の Chloroplast の有無、維管束間距離 (D_a) および維管束鞘間距離 (D_b) の長短などについてイネ科植物約 60 種で調べた結果 (表 1) と館岡らの報告をもとに分類学で取りあげられている BSC 中の Chloroplast の有無を各亜科内の族ごとに取り出し、亜科レベルでの光合成速度の高低を推定した。更にまた亜科レベルでの系統関係を考察している館岡のイネ科の系統樹²⁸⁾にこの推定結果をあてはめ、光合成速度の高低と系統関係を検討した。なおイネ科の分類は Stebbins and Crampton¹⁸⁾の分類を館岡が一部修正したもの²⁹⁾を参照した。

タケ亜科は表 1 に見られるように CO_2 補償点の高低、BSC 中の Chloroplast の有無、維管束間距離 (D_a)、維管束鞘間距離 (D_b) の 4 特性とも光合成速度の低い種がもっている特性を示していることと、Streptochaeteae, Bambuseae, Arundinarieae, Olyreae, Parianeae の各族が BSC 中に Chloroplast を含んでいないという館岡の報告²⁷⁾より考察して光合成速度の低いグループと考えられる。以下他亜科も同様に考察する。イネ亜科は表 1 と Phyllorachieae 族の観察報告²⁷⁾より低いグループと考えられる。ダンチク亜科は表 1 と Arundineae²⁶⁾, Danthonieae^{2, 19)}, Centothecae²⁰⁾, Uniroleae²¹⁾ の各族の観察報告より低いグループと考えられる。(Brown は streptochaeteae, Uniroleae, Bambuseae, Stipeae, Oryzae, Danthonieae の各族の BSC を観察し、共通した typical chloroplasts が存在するとし、2 枚の写真をあげている²⁾。しかしながらその 1 枚 *Uniola latifolia* には Chloroplast は全くみられないし、他の 1 枚 *Arundinaria simonii* に極く少量みられるだけであるので彼の観察しているのは極く少量の Chloroplast であると考えられる。ちなみに著者らは、このような種は BSC 中に Chloroplast をもたないものとしてグルーピングしている。) つぎにウシノケガサ亜科は表 1 と Stipeae²²⁾, Nardeae²²⁾, Meliceae²⁰⁾, Festuceae¹⁹⁾, Aveneae¹⁹⁾, Triticeae²⁰⁾ の各族の観察報告より低いグループと考えられる。スズメガヤ亜科は表 1 と Aristideae²³⁾, Aeluropodeae (*Distichlis* 属の観察)²⁾, Pappophoreae²²⁾, Eragrosteae²⁵⁾, Chlorideae²³⁾ の各族の観察報告より高いグループと考えられる。キビ亜科は表 1 と Melinideae²⁴⁾, Andropogoneae²⁵⁾, Pariceae²³⁾ の各族の観察報告より高いグループと考えられるが、例外がある。種レベルの例外として表 1 に示されるようにヌカキビ (*Panicum bisulcatum*) がある。これは 4 特性ともキビ亜科の特性をもたず、さ

表1 イネ植物における CO₂ 補償点 (A), Bundle Sheath Cell 中の Chloroplast
の有無 (B), 維管束間距離 (D_a), および維管束鞘間距離 (D_b)

Subfamily tribe	Genus Species	Japanese name	A ppm	B*	D _a μ	D _b μ
I. Bambusoideae (タケ亜科)						
Arundinarieae	<i>Arundinaria hindsii</i>	カンザンチク	22	—	108	96
II. Oryzoideae (イネ亜科)						
Oryzeae	<i>Oryza sativa</i>	イネ	36	—	113	100
	<i>Zizania aquatica</i>	マコモ		—		
III. Arundinoideae (ダンチク亜科)						
Arundineae	<i>Cortaderia selloana</i>	パンパスグラス	23	—	88	58
	<i>Phragmites communis</i>	アシ	30	—		
IV. Festucoideae (ウシノケグサ亜科)						
Festuceae	<i>Bromus catharticus</i>	イヌムギ	31	—	105	90
	<i>Lolium multiflorum</i>	イタリアンライグラス		—	75	68
	<i>Dactylis glomerata</i>	オーチャードグラス	37	—	100	85
	<i>Poa pratensis</i>	ナガハグサ		—	83	73
Triticeae	<i>Agropyron semicostatum</i>	カモジグサ		—		
	<i>Triticum vulgare</i>	コムギ		—		
	<i>Hordeum vulgare</i>	オオムギ	30	—		
Aveneae	<i>Beckmannia erucaeformis</i>	カズノコグサ		—		
	<i>Phleum pratense</i>	チモシー	34	—		
	<i>Phalaris arundinacea</i>	クサヨシ	29	—	88	65
	<i>Agrostis canina</i>	ベントグラス		—	130	115
V. Eragrostoideae (スズメガヤ亜科)						
Eragrosteae	<i>Sporobolus virginicus</i>	ソナレシバ		+	70	36
	<i>Eragrostis ferruginea</i>	カゼクサ	1	+	56	28
Chlorideae	<i>Eleusine indica</i>	オヒシバ	0	+		
	<i>Cynodon dactylon</i>	バーミューダグラス	1	+	53	30
	<i>Chloris gayana</i>	ローズグラス		+	55	18
Zoysieae	<i>Zoysia japonica</i>	ノシバ	1	+	25	5
	<i>Zoysia japonica</i>	ノシバ (沖縄)		+		
	<i>Zoysia metrella</i>	コウライシバ		+	40	15
VI. Panicoideae (キビ亜科)						
Arundinelleae	<i>Arundinella hirta</i>	トダシバ		+		
Paniceae	<i>Setaria viridis</i>	エノコログサ	2	+	25	15
	<i>Panicum disulcatum</i>	ヌカキビ	32	—	125	108
	<i>P. virgatum</i>	スイッチグラス	1	+	75	38
	<i>P. dichotomiflorum</i>	オオクサキビ		+		
	<i>P. purpurascens</i>	パラグラス		+		
	<i>P. antidotale</i>	ジャイアント・パニックグラス		+		
	<i>P. obtusum</i>	ヴァイン・メスクワイト		+		
	<i>P. ramosum</i>	ブラウントップミレット		+		
	<i>P. maximum</i>	ギニアグラス		+		
	<i>P. coloratum</i>			+		
	<i>P. prolutum</i>			+		
	<i>Echinochloa crus-galli</i>	イヌビエ	2	+	30	13
	<i>Digitaria ciliaris</i>	メヒシバ		+	40	20
	<i>Paspalum thunbergii</i>	スズメノヒエ (福岡)	1			
		〃 (富山)	0			
		〃 (北海道)	1			

Andropogoneae	<i>P. distichum</i>	キシューズズメノヒエ	1	+	23	10
	<i>P. urvillei</i>	タチスズメノヒエ	2	+	25	13
	<i>P. dilatatum</i>	シマスズメノヒエ	1	+	30	15
	<i>P. conjugatum</i>	オガサワラスズメノヒエ	2	+	35	23
	<i>P. vaginatum</i>	サワスズメノヒエ	0	+	33	15
	<i>P. notatum</i>	バヒアグラス	0	+	40	23
	<i>Pennisetum alopecuroides</i>	チカラシバ	3	+		
	<i>Miscanthus sinensis</i>	ススキ	4	+	43	20
	<i>Hemarthria compress</i>	ウシノシッペイ		+	33	15
	<i>Imperata cylindrica</i>	チガヤ	1	+	30	16
	<i>Zea mays</i>	トウモロコシ	0	+	27	13
	<i>Coix lacryma-jobi</i>	ジュズダマ	0			

*：＋はクロロプラストが多量に存在する。

－はクロロプラストが存在しない。

きにのべたように実際光合成速度も低い。また Brown によつて観察された *Panicum lindheimeri* も BSC 中に Chloroplast がなく²³⁾種レベルの例外である。また館岡によつて報告されている Paniceae 族内のヌメリグサ (*Saeciolepis* 属) は BSC 中に Chloroplast がない²⁵⁾ので属レベルの例外と考えられる。同じく館岡によつて報告されているチゴザサ (*Isachne* 族) は族レベルの例外と考えられる。このようにキビ亜科には種、属、族の各レベルに例外が存在する。

以上のように諸特性のちがいによる光合成速度の高低の推定は亜科のレベルではほぼ一致することがわかつた。以上の点については Downton らは、さきにものべたように系統の立場から族レベルでの検討しか行なつていない。また族レベルでの検討においても、いくつかの族に脱落がある上、族内で検討した種数が少ない。こうしたことが原因して、諸特性のちがいによる光合成速度の高低に関して亜科レベルでグループ分けされるという見解には達し得ていない。また種、属、族の各レベルにおける例外についても見出し得なかつた。なおこの例外について、Downton らはホコガタアカザ (*Atriplex hastata*) を種レベルの例外として、また秋田らはタマガヤツリ (*Cyperus difformis*) を種レベルの例外として挙げている。

また中間型あるいは特殊型の探索を行なつた結果、トダシバ (*Arundinella hirta*) が図2に示すように葉肉組織中にも多量の Chloroplast を含み、BSC と同型の細胞が存在することがわかつた。また種レベルの例外であるヌカキビ (*Panicum bisulcatum*) は図3に示すように葉肉細胞は維管束を中心として放射状に

図4 イネ科の系統樹と光合成速度の関係

H：光合成速度の高い特性を有する。

L：光合成速度の低い特性を有する。

*：族、属、種レベルでそれぞれ例外あり。

系統樹は館岡²⁸⁾による。

配列しており、典型的なキビ亜科の特徴をもっているが、BSC 中に Chloroplast は存在しない。これらのことはすでに館岡も観察している²⁸⁾。このような特徴が機能面ではどのような役割を果たしているかは今後の追究を要する問題である。

つぎに、イネ科植物の系統の流れに関して館岡は Stebbins 等の業績を引用しながらつぎのように考察している²⁸⁾。イネ科の祖先型は白亜紀の前期～中期にあらわれ、それ以後さまざまに分化し、あるものは死滅し、あるものはイネ科の中の1群として大きく発展し、次第に現在のイネ科の構成に近づいてきたと述べ、過去の系統分類の研究をふまえて亜科レベルを中心としたイネ科の系統樹を提案している。この系統樹の亜科の名前を表1の名前に替え、族も若干変更されているので、すでに考察したもののようにかえて、諸特性のちがいによる光合成速度の高低を入れたのが図

4である。この図のようにタケ、イネ亜科が古く分化し、スズメガヤ、ウシノケグサ亜科は比較的新しく分化したものと考えると、イネ科植物においては光合成速度の低い種が古い時代に分化して、その後高い種が新しく分化し、それぞれが発展して現在に至っているのではないかと推定される。このことは Stebbins の系統図¹⁷⁾において、中心にある祖先型が光合成速度の低いグループと推定される族によつてとりまかれ、その外部の一部を高いと推定されるグループがしめていることから推論される。

摘 要

Downton ら³⁾は光合成速度の種間差を CO_2 補償点の高低、BSC 中の Chloroplast の有無と結びつけ、系統的考察を行なつたが、著者らはイネ科植物でさらに生理的、組織形態的に研究を進め、次の結果をえ、また考察を行なつた。

1. Downton らののべているように CO_2 補償点の高低、BSC 中の Chloroplast の有無は例外なく光合成速度の高低と相互関係がある。
2. 維管束間距離 (D_a) と維管束鞘間距離 (D_b) も光合成速度の高低と相互関係がある。
3. 以上の4特性の違いにもとづく光合成速度の高低は館岡のイネ科の分類において亜科のレベルでほぼ一致する。
4. キビ亜科において、BSC 中に Chloroplast が無い、種レベルの例外ヌカキビ (*Panicum bisulcatum*)、*Panicum lindheimeri*、属レベルの例外ヌメリグサ (*Sacciolepis*) 属、族レベルの例外チゴザサ (*Isachneae*) 族があり、ヌカキビは上にのべた4特性とも光合成速度の低い特徴をもち、また実際の測定結果も低い値である。
5. 館岡および Stebbins の系統図から考察してイネ科植物においては光合成速度の高い群は低い群より分化したのではないかと推測される。

おわりに、実験材料を快く提供下さった現在農林省畜産試験場(千葉)の川鍋技官と農林省四国農業試験場の野田技官、またイネ科の系統分類に関して助言して下さいた国立科学博物館の館岡亜緒氏に感謝の意を表する。

引用文献

1. 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. Proc. Crop Sci. Soc. Japan, **38**: 507—524.
2. BROWN, W.V. 1958. Leaf anatomy in grass systematics. Bot. Gaz. **119**: 170—178.
3. DOWNTON, W.F.S. and E.B. TREGUNNA 1968. Carbon dioxide compensation—its relation to photosynthetic carboxylation reaction, systematics of the Gramineae, and leaf anatomy. Can. J. Bot. **46**: 207—215.
4. EL-SHARKAWY, M. and T. HESKETH 1965. Photosynthesis among species in relation to characteristics of leaf anatomy and CO_2 diffusion resistances. Crop Sci. **5**: 517—521.
5. ESAU, K. 1953. Histology of the mature leaf. In "Plant anatomy". John Wiley and Sons, Inc., New York.
6. HATCH, M.D. and C.R. SLACK 1967. Further studies on a new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in sugarcane and its occurrence in other plant species. Biochem. J. **102**: 417—422.
7. HESKETH, J.D. and D.N. MOSS, 1963. Variation in the response of photosynthesis to light. Crop Sci. **3**: 107—110.
8. HESKETH, J.D. 1963. Limitations to photosynthesis responsible for differences among species. Crop Sci. **3**: 493—496.
9. KISAKI, T. and N.E. TOLBERT 1969. Glycolate and glyoxylate metabolism by isolated peroxisomes or chloroplasts. Plant Physiol. **44**: 242—250.
10. KORTSCHAK, H.P., C.E. HARTT and G.O. BURR 1965. Carbon dioxide fixation in sugarcane leaves. Plant Physiol. **40**: 209—213.
11. LAETSCH, W.M. 1968. Chloroplast specialization in dicotyledons possessing the C_4 -dicarboxylic acid pathway of photosynthetic CO_2 fixation. Amer. J. Bot. **55** (8): 875—883.
12. 宮地重遠 1970. 光合成制御機構に関する最近の研究. 蛋白核酸酵素 **15**: 686—703.
13. MOSS, D.N. 1966. Respiration of leaves in

- light and darkness. *Crop Sci.* **6**: 351—354.
14. Moss, D. N. 1968. Photorespiration and glycolate metabolism in tobacco leaves. *Crop Sci.* **8**: 71—76.
15. ROSADO-ALBERIO, J., T. E. WEIER and C. R. STOCKING 1968. Continuity of chloroplast membrane systems in *Zea mays* L. *Plant Physiol.* **43**: 1325—1331.
16. SLACK, C. R. and M. D. HATCH 1969. Distribution of enzymes in mesophyll and parenchyma-sheath chloroplasts of maize leaves in relation to the C_4 -dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. *Biochem. J.* **114**: 489—498.
17. STEBBINS, G. L. 1956. Cytogenetics and evolution of the grass family. *Amer. J. Bot.* **43**: 890—905.
18. STEBBINS, G. L. and B. CRAMPTON 1961. A suggested revision of the grass genera of Temperate North America, *Recent Advances in Botany* **1**: 133—145.
19. 館岡亜緒 1956. イネ科の系統分類に関する雑記 (2) 植研雑 **31**: 1. 84—90.
20. ——— 1956. ——— (3) 植研雑 **31**: 6. 179—186.
21. ——— 1956. ——— (4) 植研雑 **31**: 8. 241—248.
22. ——— 1956. ——— (5) 植研雑 **31**: 9. 267—272.
23. ——— 1956. ——— (6) 植研雑 **31**: 10. 307—315.
24. ——— 1956. ——— (7) 植研雑 **31**: 12. 353—358.
25. ——— 1956. スズメガヤ亜科, キビ亜科の葉の解剖学的特徴の再検討. 植研雑 **31**: 7. 210—217.
26. ——— 1956. ダンチク族殊にチヨウセンガリヤス属の葉の解剖分類学的知見. 植研雑 **31**: 11. 326—332.
27. ——— 1956. イネ科の系統分類に関する雑記 (9) 植研雑 **32**: 2. 42—49.
28. ——— 1959. イネ科植物の解説. 明文堂.
29. TATEOKA, T. and T. TAKAGI 1967. Notes on some grass. XIX. Systematic significance of microhairs of lodicule epidermis. *Bot. Mag. Tokyo.* **80**: 394—403.
30. ZELITCH, I. 1958. The role of glycolic acid oxidase in the respiration of leaves. *J. Biol. Chem.* **233**: 1299—1303.
31. ——— 1966. Increased rate of net photosynthetic carbon dioxide uptake caused by the inhibition of glycolate oxidase. *Plant Physiol.* **41**: 1923—1931.

Studies on the Photosynthesis of the Gramineae

I. Differences in photosynthesis among subfamilies and their relations with the systematics of the Gramineae

Tomoshiro TAKEDA and Masataka FUKUYAMA

(Faculty of Agriculture, Kyushu University, Hakozaki, Fukuoka)

Summary

Downton et al. have recently reported that differences of photosynthetic rate among species in higher plants have close relations with the differences of compensation point of carbon dioxide and the presence of chloroplasts in bundle sheath cells (BSC).

The authors made further physiological and morphological investigations on the Gramineae, and the following were obtained :

1. As reported by Downton et al., it was ascertained by us that the low CO₂ compensation point and the presence of chloroplasts in BSC were closely related to the high photosynthetic rate without any exception in about the 60 species tested.

2. It was found out that the distance between two adjacent vascular bundles (D_a), and that between two adjacent bundle sheaths (D_b) were closely related to the photosynthetic rate.

Species with smaller values in D_a and D_b had high photosynthetic rate, and vice versa.

3. Differences of photosynthetic rate which were classified by the above four properties coincided almost completely at subfamily level with the Gramineae systematics proposed by Tateoka.

4. It should be noted that there were some exceptions in the subfamily Panicoideae. At species level *Panicum bisulcatum* and *Panicum lindheimeri* were exceptions, at genus level the genus *Sacciois* was an exception, and at tribe level the tribe Isachneae was an exception. *Panicum bisulcatum*, without BSC and with high carbon dioxide compensation point and having comparatively large values in D_a and D_b , showed low photosynthetic rate.

5. Judging from the phylogenetic schemes of the Gramineae proposed by Tateoka, and those by Stebbins, it can be considered that the members of the high photosynthesis subfamily have supposedly evolved from the low photosynthesis one.