

ダイズ複葉の運動と環境条件との関係

第2報 生育・環境条件の相違が運動の日変化に及ぼす影響*

斎藤邦行・稻村隆治**・石原邦***

(岡山大学農学部, ***東京農工大学農学部)

1993年10月21日受理

要旨:前報において検討を行ったダイズ複葉の運動の測定方法を用いて、葉位、生育段階、天候ならびに土壤水分の欠乏が複葉の運動の日変化に及ぼす影響を検討した。

個体群上層の複葉は午前中に傾斜角度を大きくし、3小葉の先端を近づけ、3小葉先端を結ぶ三角形(ΔT)の面積は著しく小さくなつたが、下層の複葉の傾斜角度は1日中マイナスで推移し、 ΔT の変化する程度も小さかった。晴天日に測定した最上位葉の ΔT は曇天日に比較して1日中小さく、複葉の運動は日射の強いほど活発であった。日射量と複葉の運動との関係には履歴現象が認められ、日射量が等しくても、午前中に比べ午後の運動する程度は小さかつた。個体群上層の複葉の運動は、開花終期から莢伸長期にかけて最も活発で、収穫期に近づくにしたがい ΔT の日中の最小値は大きくなつた。ポット栽培したダイズを用いて、灌水を2日間停止したところ、頂小葉が左右小葉側に顕著に傾斜して葉の裏側が見える様になる現象が認められ、この場合 ΔT の大小によって運動量を正確に記述することはできなかつた。この現象は葉の木部水ボテンシャルが-1.5 MPa前後になると顕著に認められ、それ以下に低下すると頂小葉は萎凋し始めた。

以上の結果、ダイズ複葉の運動の日変化は主として日射強度に大きく影響されるものの、日変化する程度は葉位・生育段階により異なること、土壤水分の欠乏は主として頂小葉の運動を活発化させることが明らかになった。

キーワード:向日運動、3複葉、生育段階、ダイズ、土壤水分の欠乏、日変化、葉位、葉面傾斜角度。

Relationship between Leaf Movement of Trifoliolate Compound Leaf and Environmental Factors in the Soybean Canopy II. Effects of growth and environmental conditions on diurnal changes of leaf movement*: Kuniyuki SAITO, Ryuzi INAMURA** and Kuni ISHIHARA*** (Faculty of Agriculture, Okayama University, Okayama 700, Japan; ***Faculty of Agriculture, Tokyo University of Agriculture and Technology, Fuchu, Tokyo 183, Japan)

Abstract: We previously reported a method for measuring trifoliolate compound leaf movement in the soybean plant. Leaflet movement was investigated by measuring the area of triangle described by the three leaflet tips (ΔT), the distance between left and right leaflet tips, and the terminal leaflet inclination angle. Diurnal changes in trifoliolate compound leaf movement were examined with reference to leaf position on the stem, growth stages, weather conditions and soil water deficit.

Trifoliolate leaf in the upper layer of the canopy, inclined to the upward in the morning, and ΔT decreased remarkably. Leaflets in the lower layer of the canopy, however, inclined to the downward all day, so ΔT did not change greatly. In clear weather, leaflets moved actively, a great decrease in ΔT was observed in midday compared with cloudy weather, due to higher solar radiation. Hysteresis was found in the relation between solar radiation and ΔT , i.e. leaflet movement was more active in the morning than in the afternoon. Leaflet movement was most active from the late flowering to pod growth stage, and became less active with increasing plant age. Terminal leaflets were observed to become erect or inverse in response to soil water deficit, when leaf xylem water potential decreased to nearly -1.5 MPa. These results suggest that leaflet movement is mainly affected by the intensity of solar radiation, but its diurnal changes are different with leaf position, growth stage, weather and soil water condition.

Key words: Diurnal change, Growth stage, Heliotropic leaf movement, Leaf inclination angle, Leaf position, Soil water deficit, Soybean, Trifoliolate compound leaf.

前報²⁾において、ダイズ複葉の運動を3小葉先端を結ぶ三角形の面積(ΔT)と左右小葉間の距離および頂小葉の傾斜角度から測定する方法を検討した。

* 一部は日本作物学会関東支部第75回講演会(1986年12月)、日本作物学会第191回講演会(1991年4月)において発表。

** 現在:埼玉県職員。

その結果、ダイズ複葉は日中3小葉の先端を近づける運動が認められ、 ΔT の変化を測定することを通じて、運動の日変化を定量化することができた。本報では、これらの測定方法を用いて、葉位や天候ならびに土壤水分の欠乏が複葉の運動の日変化に及ぼす影響を検討するとともに、生育に伴う運動の日変化パターンの推移を調査した。

材料と方法

供試材料と栽培方法：供試したダイズ (*Glycine max* Merr.) 品種はエンレイで、1986年に東京農工大学農学部付属本町農場の水田転換畠ならびにポットで栽培を行った。すなわち、前年水稻を作付けした1.7 a の転換畠に、基肥として10 a当たりN:P₂O₅:K₂O, 3:10:10 kgを施用し、6月12日に条間70 cm, 株間10 cm (南北畦, 14.3株/m²) の栽植密度で播種し、その後7月15日, 27日に培土を行った。ポット栽培は、1/2000 a ワグネルポットに水田土壤を充填し、基肥として化成肥料 (N, P₂O₅, K₂O各1 g) を表層に混合して、消毒を行った種子を6月13日に2カ所3粒ずつ播種し、2週間後に間引いて1ポット当たり2本立てとして栽培した。ポット、圃場栽培ともに土壤水分が不足しないように灌水に留意し、害虫防除を適宜行った結果、生育は順調で7月下旬に開花を始め、収穫期は10月8日であった。

複葉の運動の測定方法：3小葉先端を結ぶ三角形 ΔT の面積、および左右小葉間の距離A(以下、複葉を構成する小葉のうち中央を頂小葉、その左右を左小葉、右小葉と呼ぶ)の経時変化を測定し、早朝もしくは夕刻に各小葉が水平状態となった時点を100とした相対値(それぞれ $\Delta T/\max. \Delta T$, A/max. A)を求めた。また、3複葉の内最も活発に運動する頂小葉の中央葉脈の傾斜角度(β)を勾配計(水平0度、垂直90度、裏返し180度、上側+, 下側-)を用いて測定した。なお、測定にはポット実験では6枚、圃場実験では12枚の複葉を用い、それぞれの複葉について各測定項目の日変化を調査した。

葉の木部水ポテンシャル：ポット栽培した開花期のダイズを用いて、充分に灌水した対照区と測定を行う2日前に灌水を停止した乾燥区について、8月3日と11日に複葉の運動の日変化を調査した。8月11日については葉の水分状態と頂小葉の傾斜角度との関係を検討するため、各区10ポットを用いて展開完了した第11, 12葉の木部水ポテンシャル(以下 Ψ_x と略する)の日変化をプレッシャーチェンバー(Soil moisture equipment 社製)により測定した。測定に際しては、小葉からの水の損失を防ぐため、ポリエチレン袋を測定葉にかぶせると同時に葉柄基部で切断してチェンバー内に固定し、加圧を開始した。なお、加圧速度は0.2 MPa·min⁻¹に調整した。

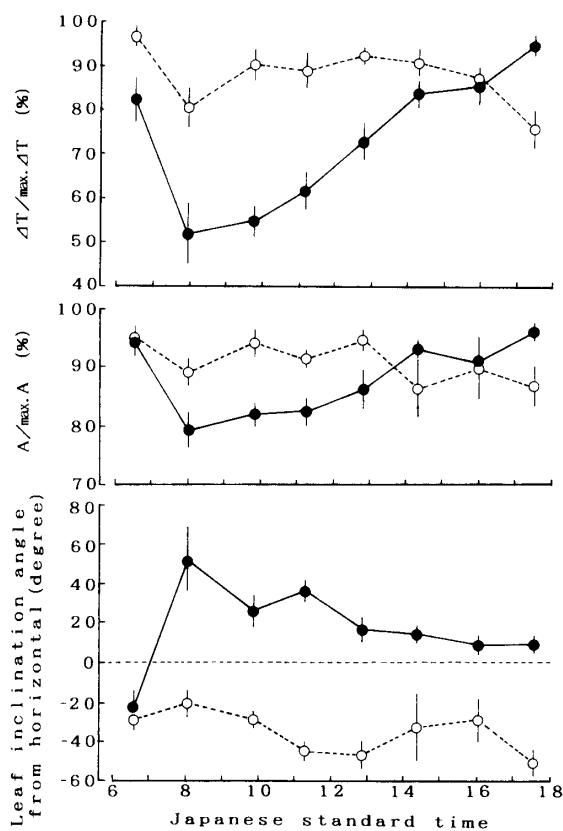


Fig. 1. Diurnal changes in leaf movements measured by ΔT , A and β of field grown soybean plant in the upper (●, 9th leaf) and lower layer (○, 5th leaf) of the canopy on July 29th (flowering stage).

Measurements of trifoliolate compound leaf movements.

β : Terminal leaflet inclination angle.

ΔT : Area of triangle which connect the three tips of leaflets.

A: Distance between left and right leaflet. Each point is the mean \pm SE of twelve compound leaves.

結 果

1. 個体群上層と下層の複葉の運動の日変化

圃場に生育したダイズ(7月29日、開花期)の展開完了した第9葉ならびに個体群下層に位置する第5葉の運動の日変化(晴天)を第1図に示した。

頂小葉の傾斜角度は第9葉では早朝の-22度から午前8時には+52度と最大値をとり、その後夕刻になるに従って徐々に小さくなつた。第9葉の傾斜角度は日中常にプラスであったのに対し、第5葉は1日中マイナスで推移し、変化する程度も小さかつた。 ΔT の相対値で比較してみると、第9葉では8時にピークをもつ著しい日変化が認められたのに対

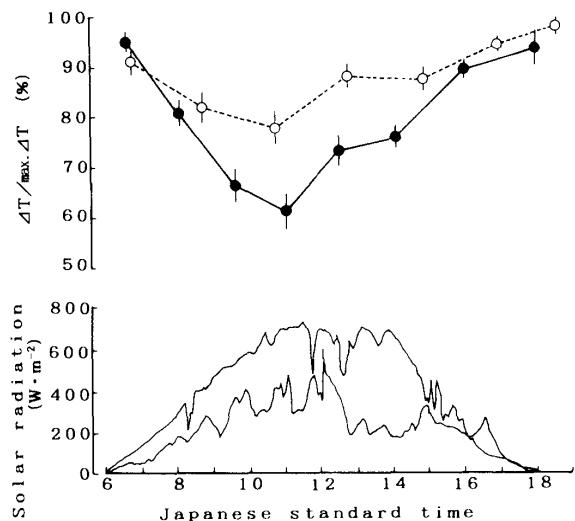


Fig. 2. Diurnal changes in leaf movements measured by ΔT in the upper layer of soybean canopy on a clear (●, Sept. 5th) and cloudy weather day (○, Sept. 3rd) during mid seed growth stage (12th leaf).

Notes are the same as those in Fig. 1.

し、第5葉では日中80~90%で推移した。Aの相対値は第9葉では日中79%まで低下したのに対し、第5葉では日中の変化が少なく、夕刻になるに従って徐々に低下した。なお、測定を行った第5葉の着生位置における相対照度（個体群上を100とした相対値）は1日中10%以下であった。

2. 晴天日・曇天日における複葉の運動の日変化

生育段階の等しい晴天日（9月5日）と曇天日（9月3日）における展開完了した最頂葉（第12葉）の運動の日変化を第2図に示した。

晴天日の ΔT の相対値は早朝6時35分の93%から午前11時に最小値59%まで減少し、その後18時の94%まで徐々に増加した。これに対して、曇天日の ΔT は早朝と夕刻の値は晴天日とほぼ等しかったが、 ΔT の最小値は77.5%と日中の減少程度が晴天日に比べて小さかった。

3. 各生育段階における複葉の運動の日変化

開花期から子実肥大後期までの晴天日に測定した展開完了最頂葉における ΔT の日変化を第3図に示した。7月30日（開花期）の ΔT は早朝6時42分の72%から8時には48%まで減少し、午前中は50%前後で推移した後夕刻になるに従って100%に近づくという、午前中に最小値をもつ日変化を示した。8月14日（莢伸長期）の ΔT は6時50分の73%から10時17分に最小値48%まで減少してから13時52分までほぼ等しい値を維持し、その後再び大きくなっ

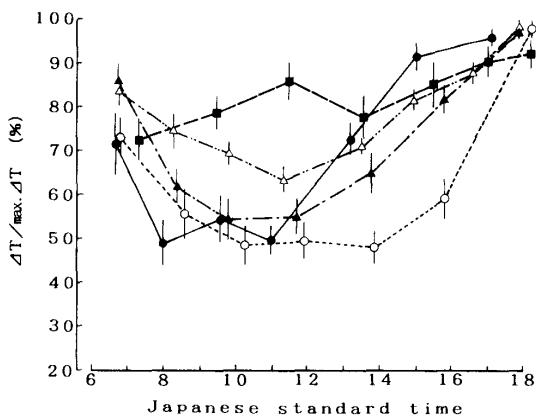


Fig. 3. Diurnal changes in leaf movements measured by ΔT in the upper layer of soybean canopy with different growth stages.

Notes are the same as those in Fig. 1.

- : July 30th, flowering stage.
- : Aug. 14th, pod growth stage.
- ▲ : Aug. 26th, early seed growth stage.
- △ : Sept. 4th, mid seed growth stage.
- : Sept. 21th, late seed growth stage.

た。8月26日（子実肥大初期）、9月4日（子実肥大中期）の ΔT はそれぞれ9時47分、11時40分に最小値54, 64%を示し、両日ともに午前中に最小値をもつ日変化が認められた。また、9月21日（子実肥大後期）には ΔT の日変化する程度は小さく、測定を開始した7時20分に最小値73%をとった。すなわち、複葉の運動は ΔT の最小値からみると開花期から莢伸長期にかけて最も活発で、子実肥大中期以降収穫期に近づくに従って不活発となることがわかった。また、8月14日を除いたいずれの測定日においても、複葉の運動は午前中に最も活発に認められ、午後には ΔT は次第に大きくなつた。

4. 複葉の運動の日変化に及ぼす土壤水分欠乏の影響（ポット実験）

8月3日の複葉の運動の日変化を比較してみると（第4図）、 ΔT の相対値は対照区で早朝7~8時に最も小さくなり、その後急速に大きくなつたのに対して、乾燥区では16時まで60~80%で推移した。両区の顕著な相違は頂小葉の傾斜角度に認められ、対照区では早朝の40度前後から夕刻になるに従って徐々に水平に近くなつたが、乾燥区では1日を通じて対照区に比べて大きく推移した。乾燥区の複葉の運動の特徴は頂小葉が左右小葉の方向へ顕著に立ち上がり裏側を見せる点で、著しいときには完全に反り返ってしまう場合もある（第5図）。すなわち、これまで土壤水分が充分にある条件下で認められた3

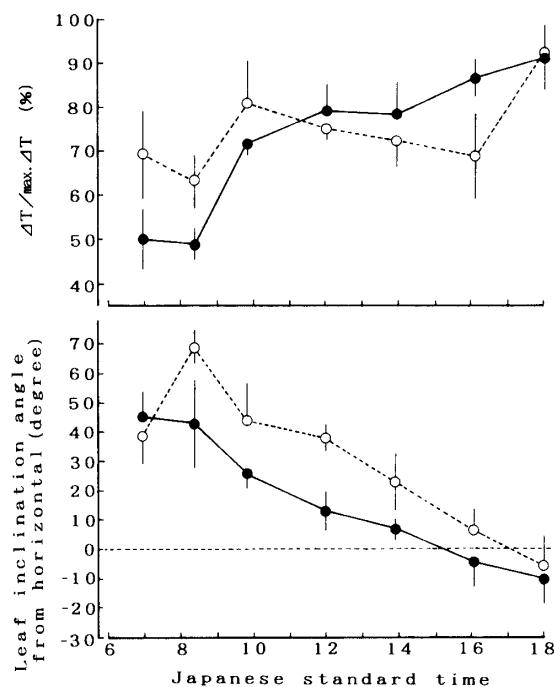


Fig. 4. Effect of rapid soil water deficit, induced by stopping irrigation for two days to soybean plant grown in the pot, on diurnal changes in leaf movements measured by ΔT and β (Aug. 3rd, mid flowering stage, 9th leaf).

Notes are the same as those in Fig. 1.

●: Control plot.

○: Water stressed plot.

Each point is the mean \pm SE of six compound leaves.

小葉の先端を近づける運動パターンとは異なり、乾燥区の複葉の運動は頂小葉が左右小葉側に顕著に傾斜するため、三角形の面積 ΔT はあまり小さくならない。

さらに、8月11日にも同様な測定を行ったところ(第6図)、日中の ΔT は乾燥区に比べて対照区が小さくなった。頂小葉の傾斜角度は、日中9~12時の間対照区に比べて乾燥区が大きく、最大値でみると対照区の77度に対し、乾燥区では104度と大部分の葉が左右小葉側に反り返って裏側を見せていた。しかし、乾燥区の頂小葉は最大値をとて以降次第に萎凋し始め、傾斜角度を小さくした。

対照区の Ψ_x は早朝-0.12 MPa であったが、その後急速に低下して午後14時に-0.8 MPa と最低値をとり、夕刻には-0.35 MPa まで回復した。乾燥区の Ψ_x は早朝すでに-0.8 MPa まで低下しており、その後時刻の経過とともに減少し16時には-1.7 MPa になった。



Fig. 5. Terminal leaflet movements in water stressed soybean plant. Terminal Leaflets inclined to lateral leaflets remarkably, in response to the soil water deficit, and were observed to become erect or inverse.

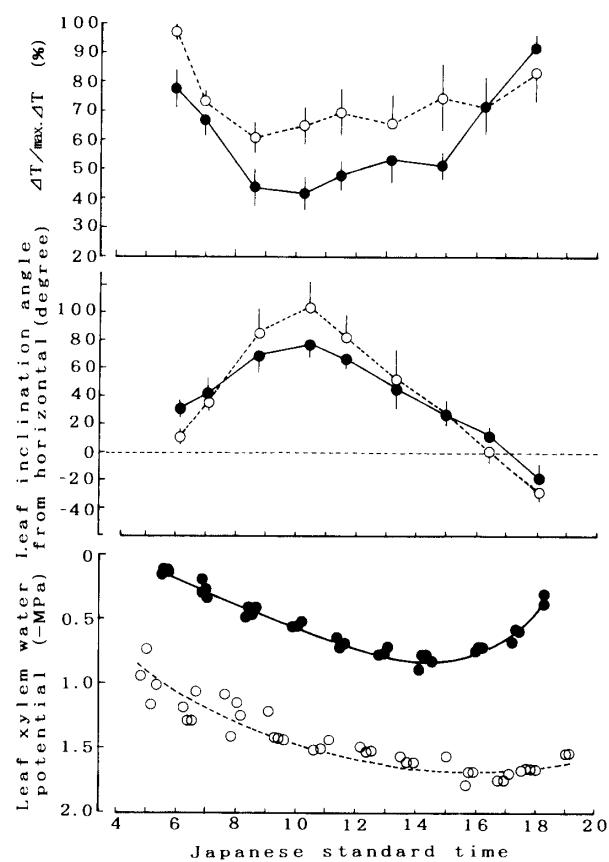


Fig. 6. Effect of rapid soil water deficit, induced by stopping irrigation for two days to soybean plant grown in the pot, on diurnal changes in leaf movements (ΔT , β) and leaf xylem water potentials (Aug. 11th, late flowering stage, 10th leaf).

Notes are the same as those in Fig. 4.

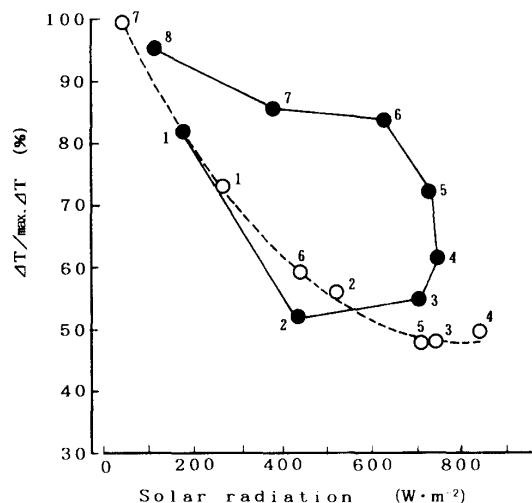


Fig. 7. Relations between solar radiation and leaf movement (ΔT) on July 29th (●) and Aug. 14th (○).

Notes are the same as those in Fig. 1.
Numerals beside each plot indicate the order of measurement from morning to evening.

考 察

本報告では、第1報⁷⁾で検討を行ったダイズ複葉の運動の測定方法を用いて、生育・環境条件の相違が複葉の運動の日変化に及ぼす影響を検討した。以下、各種要因と複葉の運動との関係を考察する。

上層に位置する複葉は ΔT の日中に低下する割合が大きく、活発な運動が認められたのに対して、下層に位置する複葉は ΔT の変化する幅が小さく、頂小葉の傾斜角度はマイナスのまま日変化した(第1図)。すなわち、複葉の運動は光強度の強い個体群上層では活発で、相対照度が日中10%以下に低下する下層では運動する程度が小さかった。個体群下層の複葉は主茎と接続する葉柄の角度が水平に近く⁴⁾、各小葉はマイナスの傾斜角度を示すものが多い。

しかし、孤立状態のポットに生育したダイズの第10葉と第5葉の ΔT の日変化においては(結果は示していない)、 ΔT の最小値は第10葉で53%、第5葉で63%と、下位葉においても活発な運動が認められた。このことから、下層に位置する複葉でも、個体群内の光強度が増大すれば、運動は活発化すると考えられた。また、上層葉においても、晴天日に比べ曇天日の ΔT の減少程度は小さかったことから(第2図)、ダイズ複葉の運動量を支配している要因は、これまで多くの研究が指摘しているように^{8,10)}、光強度であると推定できる。

したがって、晴天で光強度の強い個体群上層では ΔT を小さくすることによって下層へと光を透過し、下層の複葉は ΔT を大きくして透過してきた光を受けとめる。そして、曇天で光強度の弱い時には、個体群上層の ΔT は晴天に比べて大きく、より多くの光を上層でとらえることになる。

複葉の運動と日射量との関係を検討してみると(第7図)、8月14日(莢伸長期)には ΔT は日射量の増大とともに減少し両者の関係は午前と午後で等しかったのに対し、7月29日(開花期)には日射量が等しくても午前に比べ午後の ΔT の値が大きくなり、いわゆる履歴現象が認められた。このような履歴現象は8月14日を除くすべての測定日で認められ、この結果はダイズ複葉の運動が光強度のみに依存しているわけではないことを示唆している。

午後に運動が不活発となる要因として、気温・飽差の上昇に伴う葉の水ポテンシャルの低下や概日リズムの関与などが考えられる。本研究において、灌水を停止した乾燥区のダイズ複葉の運動は頂小葉に顕著に認められ、対照区に比べ日中傾斜角度が大きくなつたが、両区ともに午前に比べ午後の傾斜角度は小さかった(第4図)。したがって、植物体内の水分状態が運動の日変化パターンに影響している可能性は小さく、概日リズムの関与する可能性が大きいが、概日リズムを引き起こす刺激や運動の機作については不明な点が数多く残されている^{10,12)}。

複葉の運動は莢伸長期に最も活発で、その後登熟の進行とともに ΔT の最小値は大きくなった(第3図)。莢伸長期は展開完了した複葉が葉色を増し、個体群の態勢が整い、最も乾物生産力の高くなる時期である。中世古⁵⁾は個体群をナイロンネットで覆つて複葉の運動を抑制することによって、個体群の乾物生産が低下することを報告しており、今後個体群の光合成・乾物生産と複葉の運動との関係を明らかにしなければならない。

これまで、土壤水分の欠乏に伴い小葉の運動が活発になることが数多く報告され^{1,3,9,11)}、頂小葉の傾斜角度を水分ストレスの指標として用いる試みもなされている⁶⁾。本研究では、ポット栽培したダイズを用いて急速な土壤水分の欠乏(2日間の灌水停止)が複葉の運動の日変化に及ぼす影響を調査した(第4、6図)。その結果、土壤水分の欠乏の影響は頂小葉の傾斜角度に顕著に現れ、裏返しになったり、直立して葉の裏側が見えるようになる現象が認められた。したがって、土壤水分の欠乏した条件下では ΔT の大

小によって複葉の運動量を正確に記述することはできなかった。水ストレスの進行に伴って、頂小葉のみが裏返しになること（inversion）はいくつかの研究で認められており^{3,6)}、ダイズの体内水分ストレスの進行に伴う、特異的な運動現象と考えられる。

本研究における頂小葉の傾斜角度（ β ）と Ψ_x の日変化を比較してみると（第6図）、対照区では午前中には Ψ_x の低下に伴って β は大きくなつたが、その後 Ψ_x はさらに低下したのに対し β は次第に小さくなつた。このように、 Ψ_x と β の日変化の傾向が異なることから、葉の水分状態は頂小葉の運動に支配的な影響を及ぼしているとは考えられなかつた。

しかし、乾燥区においては、午前中に Ψ_x が-0.8 MPaから-1.5 MPaに低下するに従つて β は急速に大きくなり、それ以下に Ψ_x が低下すると萎凋し始めた。このことから、 Ψ_x が永久萎凋点付近まで低下すると、頂小葉は急速に傾斜角度を大きくすることがわかつた。頂小葉の運動が活発化する機構は不明だが、水分ストレスが葉枕の膨圧変動に影響して運動量を大きくしていることは明らかである。

圃場実験では測定を行う前日に充分な灌水を行つてゐるが、通常ダイズが栽培される圃場は充分な灌水施設をもたず、除草・倒伏防止を目的として培土栽培が行われる。このような圃場における複葉の運動の日変化は光要因や概日リズム以外に土壤水分の欠乏による影響が関与するため、その日変化パターンは複雑さを増してくる。前述したように、水分ストレスが生じた場合の複葉の運動パターンは対照区とは大きく異なり、その影響は頂小葉に顕著に現れた（第5図）。この実験では、ポットへの灌水を停止することにより急速に土壤を乾燥させたが、圃場における土壤水分の欠乏は徐々に、そして長期にわたる場合が多い。

著者らは、旱ばつに遭遇したダイズ個体群において、大部分の複葉の頂小葉が左右小葉側に顕著に傾斜し、個体群下層の地面が見通せるようになることを観察している。また、王ら¹³⁾は、個体群条件下に生育するダイズ小葉の運動は灌水区に比べ無灌水区で活発で、一時的に灌水してもその運動は5日間持続したことを観察している。水分ストレス条件下におけるダイズ小葉の運動の実態を明らかにするためには、水分ストレスの強度と期間をコントロールしうる実験圃場において、より詳細な検討がなされなければならない。

本報告において、ダイズ個体群を構成する葉群の

内上層に位置する複葉が活発に運動し、その運動の日変化は光強度や概日リズムに主として影響されること、運動の日変化は莢伸長期に最も活発となり、それ以降収穫期に近づくに従い不活発となること、そして土壤水分の欠乏は頂小葉の傾斜角度に特異的に影響することが認められた。すなわち、ダイズ複葉は光の強さや方向そして土壤水分などの環境条件に敏感に反応して様々な運動パターンを示すものの、その日変化は葉位や生育段階により大きく異なることが明らかとなつた。これらの実験を通じて、圃場条件下に生育するダイズ複葉の運動の実態と運動に影響する環境要因をある程度明らかにすることことができた。

ダイズ小葉の葉面傾斜が大きくなることは、葉面受光量の減少、ひいては葉温・蒸散速度の低下を引き起こし^{1,2,11)}、小葉の運動は水分ストレスを回避する機構として重要な意味をもつとされる。今後は、個体群レベルでの受光態勢、個葉レベルでの葉面受光量の解析から、ダイズ複葉の運動の生理生態学的意義を明らかにして行きたい。

謝辞:葉の木部水ポテンシルの測定に際し、プレッシャーチェンバーの取扱いをご教示頂いた東京農工大学農学部平澤 正博士に対し、厚く御礼申し上げる。

引用文献

- Berg, V.S. and S. Heuchelin 1990. Leaf orientation of soybean seedlings. I. Effect of water potential and photosynthetic photon flux density on paraheliotropism. Crop Sci. 30: 631-638.
- Isoda, A., T. Yoshimura, T. Ishikawa, P. Wang, H. Nozima and Y. Takasaki 1993. Effect of leaf movement on radiation interception in field grown leguminous crops. II. Soybean (*Glycine max* Merr.). Jpn. J. Crop Sci. 62: 306-312.
- Meyer, W.S. and S. Walker 1981. Leaflet orientation in water-stressed soybean. Agron. J. 73: 1071-1074.
- 中世古公男・後藤寛治 1981. 大豆、小豆、菜豆の生産生態に関する比較作物学的研究. 第2報 葉群構造と茎葉の形態的、質的形質との関係. 日作紀 48: 92-98.
- 1984. 調位運動が大豆の生育・収量に及ぼす影響について. 日作紀 53 (別2): 38-39.
- Oosterhuis, D.M., S. Walker and J. Eastham 1985. Soybean leaflet movement as an indicator of crop water stress. Crop Sci. 25: 1101-1106.
- 斎藤邦行・稻村隆治・石原 邦 1994. ダイズ複葉の運動と環境条件との関係. 第1報 運動の測定方法. 日作紀 63: 68-74.

8. Sato, H. and K. Gotoh 1983. Studies on leaf orientation movement in kidney beans (*Phaseolus vulgaris* L.). I. The response to light intensity and location of photoreceptor. Jpn. J. Crop Sci. 52: 515—520.
9. ———— 1983. ————. IV. Effect of water spray on leaflet inclination. Jpn. J. Crop Sci. 62: 282—287.
10. Satter, R.L. and A.W. Galston 1981. Mechanisms of control of leaf movements. Ann. Rev. Plant Physiol. 32: 83—110.
11. Shackel, K.A. and A.E. Hall 1979. Reversible leaflet movements in relation to drought adaptation of cowpeas, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. Aust. J. Plant Physiol. 265—276.
12. 柴岡孝雄 1981. 傾性反応. 古谷雅樹編, 植物生理学 8. 環境情報. 朝倉書店, 東京. 245—258.
13. 王 培武・磯田昭弘・魏 国治 1993. 乾燥条件下におけるダイズの生育と適応. 第1報 葉の調位運動の実態と葉温について. 日作紀 62: 401—407.