

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*

斎藤 邦行・稲村 隆治**・石原 邦***

(岡山大学農学部・***東京農工大学農学部)

1993年7月31日受理

要 旨: 著者らは、ダイズ個体群において複葉の活発な運動現象を認め、その運動パターンは個々の小葉が単独で動くのではなく、複葉を単位として向日的に運動することを観察した。そこで、複葉を単位とした運動の測定方法を確立し、ポットならびに圃場で栽培を行ったダイズ複葉の昼夜における運動を測定した。

ダイズ複葉の運動を定量化するため、3小葉先端を結ぶ三角形 (ΔT) の面積と左右小葉間の距離 (A) を測定し、それぞれ1日の最大値を100とした相対値を求めた。また、3複葉の内最も活発に運動する頂小葉中央葉脈の方位角度 (α) と傾斜角度 (β) の経時変化を測定した。

早朝にはすでに3小葉は上側に傾斜角度を大きくし、 ΔT は午前10時頃上側に最小となり、夕刻になるにしたがって3小葉は徐々に水平に近くなり、 ΔT は最大となった。日没とともに3小葉は急速に垂れ下がり、 ΔT は下側に小さくなったが、午前0時以降徐々に水平から上側に傾斜角度を大きくし、日の出前の午前4時には ΔT は上側に小さくなった。頂小葉は太陽の運行方向に同調して、東側から西側に旋回したことから、頂小葉は日中向日的に運動することがわかった。

以上の結果、ダイズ複葉の ΔT の変化を測定することにより、昼間の向日運動、夜間の就眠運動を定量化することが可能となり、 ΔT は単に運動量の大小を示すのみならず、個体群下層へ光を透過する程度を示す質的指標となることが推察された。

キーワード: 向日運動, 3複葉, 就眠運動, ダイズ, 葉面傾斜角度。

Relationship between Leaf Movement of Trifoliolate Compound Leaf and Environmental Factors in the Soybean Canopy I. Measurement of leaf movement*: Kuniyuki SAITOH, 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: The occurrence of leaf movements during the daytime is widely known in the leguminous plant canopy. We observed in the soybean field that leaflets moved not independently but that the trifoliolate compound leaf moved as a unit in response to the direction and the intensity of sunlight. Time course changes in trifoliolate leaf movements of soybean, grown in the pot and the field, was investigated by measuring the area of the triangle which connects the three leaflet tips (ΔT), the distance between left and right leaflet tips and terminal leaflet inclination angle. In the early morning, leaflets were already inclined upward, and ΔT reached a minimum value at 10 a.m., followed by a gradual increase in ΔT . As the leaflets became horizontal at dusk, ΔT reached nearly 100%. At the onset of darkness, every leaflet dropped their tips, and ΔT decreased rapidly with the downward (nyctinastic movement). In spite of the darkness, leaflets began to rise in the middle of the night, and turned upward at predawn. The tip of the terminal leaflet, which was oriented north, moved along with the sun movement in a circle from east to west. By measuring the changes in ΔT described above, both heliotropic and nyctinastic movement during the daytime and nighttime could be quantitatively determined. Further, decrease in ΔT within the upper layer of soybean canopy meant that more sunlight penetrated to the lower layer.

Key words: Heliotropic leaf movement, Leaf inclination angle, Nyctinastic leaf movement, Soybean, Trifoliolate compound leaf.

マメ科植物^{1,2,3,7)}、ヒマワリ^{9,11)}、ワタ⁴⁾などでは、光の強さや方向に反応して葉の位置を様々に変化させる運動(屈光、向日、傾性、調位運動)や、夜間葉を下垂させたり、会合させたりする就眠運動¹⁰⁾が

認められ、これまでそれら運動の測定方法の検討や運動パターンの実測、および運動の生理と機構の解明^{8,10)}が行われてきた。

農学分野においては、門司と佐伯⁵⁾によって葉の傾斜角度が物質生産に及ぼす影響が理論的に明らかにされて以来、葉の傾斜角度が育種形質として注目され始め、いわゆる草型育種が展開した。マメ科作物は葉柄をもつ広葉を個体群上層に密集的に配置す

* 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。

るため、個体群内への光の透過が悪く、草型の改良が指摘されてきた²⁾。ダイズでは日中に葉面の傾斜する程度に品種間差が認められ¹²⁾、実際に葉面傾斜を大きくする品種の育成が行われてきた²⁾。

川島³⁾は小葉の位置を方位角、主傾斜角(中央葉脈の水平面に対する傾斜角度)、副傾斜角(中央葉脈に直角な小葉上の直線の水平面に対する角度)の3要素から測定し、葉面に垂直に立てた葉面法線の方位と傾斜角度を求めることによって、小葉の運動の基本型を明らかにした。また、葉面照度の解析から、小葉の運動によって葉面照度が時・空間的に平均化することを通じて、個体群光合成速度の光飽和点が高まることを推察している。

しかし、葉面傾斜角度の変化と太陽高度の変化とは同時並行的に起こるため、葉面傾斜角度の変化は受光量を増加させたり、減少させたりする。また、土壌水分の減少に伴って小葉の葉面傾斜角度が大きくなり⁶⁾、小葉の運動は葉温の低下を通じて蒸散を減少させる⁷⁾といわれている。すなわち、マメ科作物の小葉は光・温度・土壌水分等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、その生理生態学的意義は必ずしも十分に明らかにされているとは言えない。

著者らは、水田転換畑に栽培したダイズ個体群(品種エンレイ)において活発な運動現象を認め、その運動パターンは個々の小葉が単独で動くのではなく、複葉を単位として向日的に運動することを観察した(第1図)。そこで、この観察結果に基づいて、複葉を単位とした運動の測定方法の検討を行った。そして、孤立状態、個体群条件下に生育するダイズ複葉の運動の実態を明らかにするとともに、運動の個葉レベル、個体群レベルでの生理生態学的意義を解明することを目的として、一連の研究を行った。

材料と方法

供試材料と栽培方法: 供試したダイズ (*Glycine max* Merr.) は日中小葉の運動が活発に認められた品種エンレイで、1986年にポットならびに水田転換畑で栽培を行った。すなわち、1/2000 a ワグナーポットに土壌を充填し、基肥として化成肥料 (N, P₂O₅, K₂O 各 1 g) を表層に混合し、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ポット当たり二本立てとして栽培した。圃場栽培は、前年水稻を作付けした1.7 aの転換畑に、基肥として10 a 当り N:P₂O₅:K₂O, 3:10:10 kg を



Fig. 1. Trifoliate compound leaf movement of soybean canopy, observed in the midday.

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、圃場栽培ともに土壌水分の不足しないように灌水に留意し、害虫防除を適宜行った。

複葉の運動の測定方法 (第2図): ダイズ複葉における運動を定量的に測定するため、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、複葉の内中央を頂小葉、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も100とした相対値(それぞれ $\Delta T/\max. \Delta T$, $A/\max. A$) を求めた。 ΔT , A は日中向日的に運動するときは上側に小さくなり、夜間就眠運動に移行すると下側に小さくなった。 ΔT の面積は3辺 A , B , C の長さを定規で測定し、ヘロンの公式により求めた。さらに、複葉の内最も活発に運動する頂小葉の中央葉脈の方位 (α) と傾斜角度 (β) をそれぞれ精密な方位計 (北0度、東90度、南180度、西270度) と勾配計 (水平0度、垂直90度、裏返し180度、上側+, 下側-) を用いて測定を行った。なお、測定には10~12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。

頂小葉先端の軌跡: 頂小葉の運動パターンを解析するため、先に求めた頂小葉中央葉脈の方位と傾斜角度から頂小葉先端の軌跡を次式より求めた。

$$(x, y) = (\cos\alpha\cos\beta, -\sin\alpha\cos\beta)$$

上式において、原点 (0, 0) は小葉が直立していることを示し、座標 (1, 0), (-1, 0) はそれぞれ北、

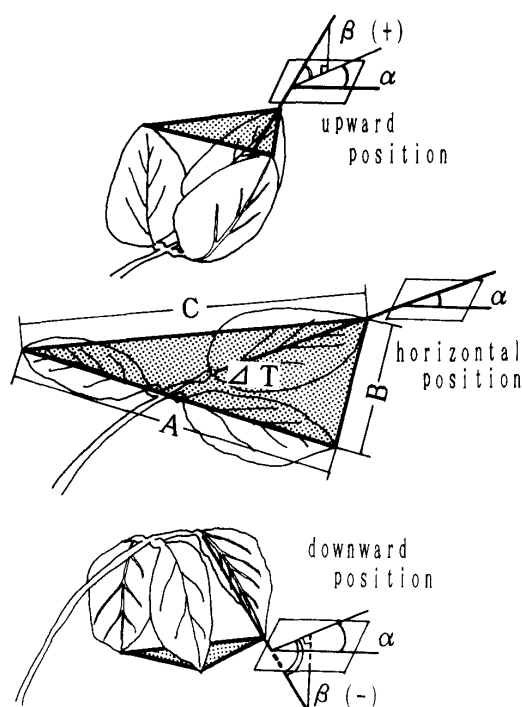


Fig. 2. Measurements of leaf movements in trifoliate compound leaf of soybean plant, and typical patterns observed in the daytime (upward), dusk (horizontal) and nighttime (downward).

α : Terminal leaflet azimuth.

β : Terminal leaflet inclination angle.

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

A: Distance between left and right leaflet.

南向きに水平であることを示す。

結 果

1. 孤立状態で生育したダイズ複葉における運動の連続測定

ポット栽培したダイズ（開花始期）の展開完了した最頂葉（第9葉）における運動の経時変化を8月1日午前6時より8月2日正午までの36時間、約2時間おきに連続測定した（第3図）。

昼夜における運動の概要: 早朝6時10分には上層の小葉が立ち上がり始め、10時30分には個体全体の小葉の傾斜角度がかなり大きくなり、ほぼ立ち上がった状態になった。複葉を単位としてみると、立ち上がった頂小葉を左右小葉が挟むような運動パターンがみられ、 ΔT はかなり小さくなった（第2図上向き位置）。その後、正午頃から徐々に傾斜角度が小さくなり始め、夕刻の18時には上層の複葉はほぼ水平に、中・下層の複葉は垂れ下がり始めた（第

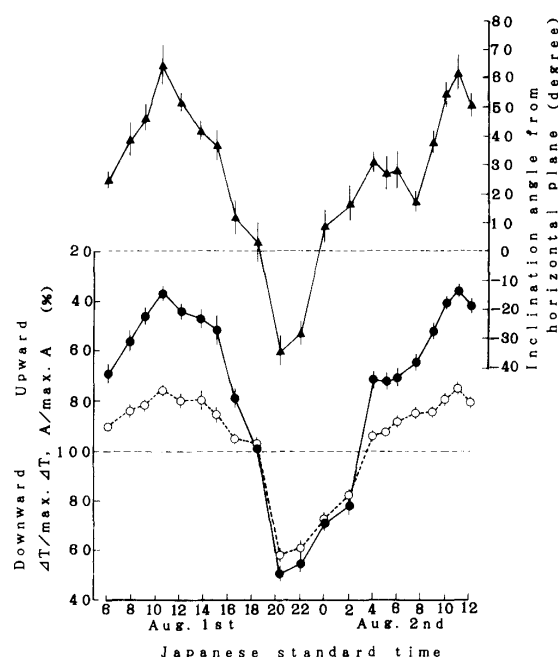


Fig. 3. Time course changes in terminal leaflet inclination angle (▲), ΔT (●), and A (○) of soybean plant, grown in the pot, over a 36 hours period from the morning on Aug. 1st (flowering stage, 9th leaf).

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

2図水平位置)。日没を過ぎると就眠運動が始まり、個体全体の小葉は20時15分に垂れ下がった状態となり、複葉では3小葉が下垂して先端を近づけることによって、 ΔT は下向きにかなり小さくなった（第2図下向き位置）。午前0時には上層の頂小葉のみが就眠運動から離脱し始めてほぼ水平状態となり、午前2時にはかなりの傾斜角度で立ち上がった状態になった。これに対して左右小葉と中・下層の複葉は午前4時まで下垂したままだった。そして、早朝6時には全小葉が前日とほぼ同じ状態に戻り、2日目の午前中には前日と同様に全小葉が傾斜角度を大きくして、 ΔT は上側に小さくなった。

頂小葉の傾斜角度 β （第3図）：頂小葉は測定を開始した6時10分にはすでに+24度と傾斜し始めており、その後急速に β を大きくして、10時30分には+65度と最大値を示した後、夕刻になるに従って徐々に水平に近づいた。日没とともに急速に垂れ下がり始め、20時10分には-36度となった後、0時には再び立ち上がって+に転じ、日の出前の4時には+29度となった。そして、前日と同様に日の出とともに急速に立ち上がって、2日目10時には+61度となった。

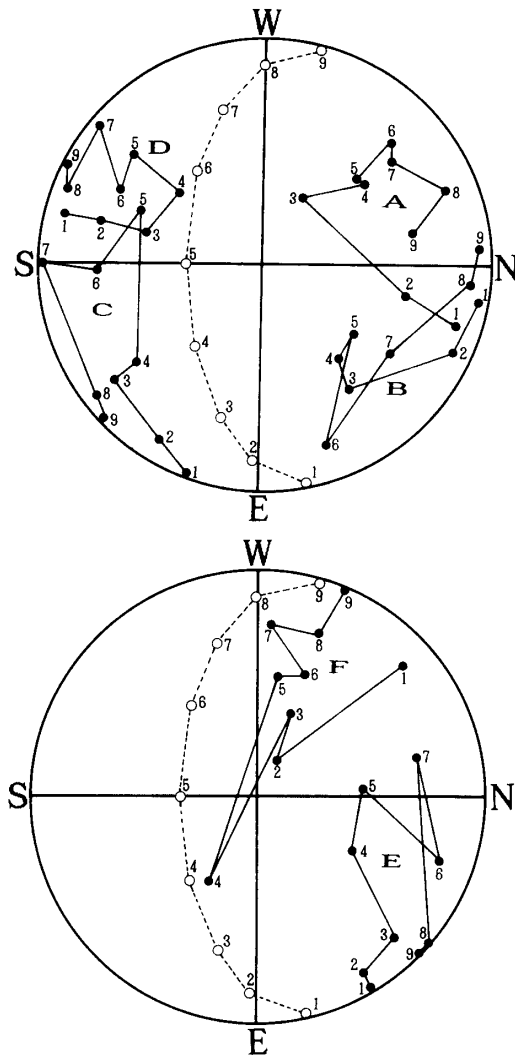


Fig. 4. Changes in the locus of the sun (○) and the tips of terminal leaflets (●, A-E) of soybean grown in the pot, on the plane which contains two coordinate axes, measured 90 minutes interval from morning (6 a.m.) to evening (18 p.m.) on Aug. 1st (flowering stage, 9th leaf).

Let the coordinates of locus be

$$(x, y) = (\cos\alpha\cos\beta, -\sin\alpha\cos\beta).$$

N, E, S, and W indicate azimuth from north to west. The origin 0 means that leaflet stand erect. Numerals beside each plot indicate the order of measurements from morning to evening.

3 小葉先端を結ぶ三角形 ΔT (第3図): ΔT の相対値は、早朝6時10分には上向きに71%まで小さくなっており、10時30分には37%と最小値を示し、それ以降時刻の進みとともに大きくなり、18時には92%となった。日没とともに3小葉は急速に垂れ下がり、20時10分には下向きに50%まで減少した。その後徐々に下向きから水平位置へ移行し始め、日

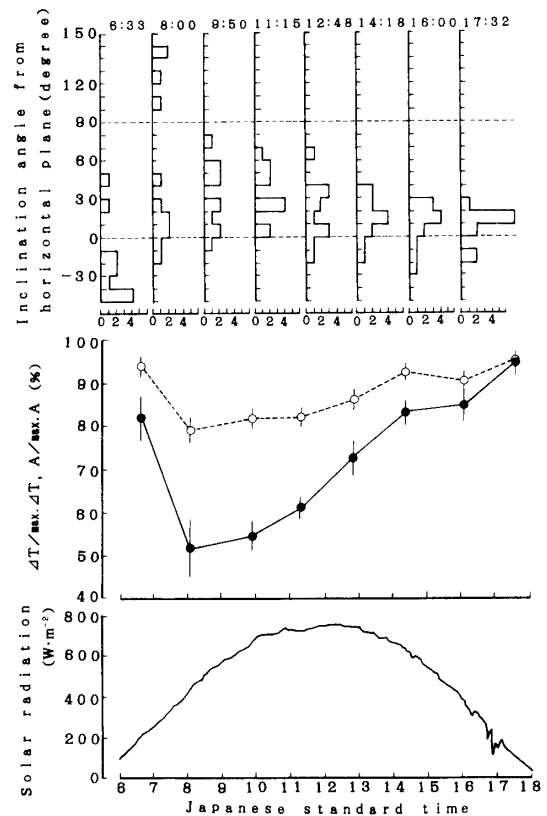


Fig. 5. Diurnal changes in frequency distribution of terminal leaflet inclination angle (upper part), ΔT (●), and A (○) of field grown soybean plant, on July 29th (flowering stage, 9th leaf).

Each point is the mean \pm SE of eleven leaves.

の出前の4時には上向きに78%となった。そして、2日目の日の出とともに ΔT は急速に小さくなり、10時には前日と同様に37%と最小になった。

左右小葉間の距離 A (第3図): A の相対値は ΔT とほぼ同様な日変化が認められたが、10時30分には上向きに84%であったのに対し、夜間20時10分には下向きに58%と、昼間に比べて夜間に左右小葉の傾斜する程度が著しかった。ここで、 ΔT の底辺を A とすると、 ΔT の大小は A の長さ、A と頂小葉間の距離の積によって決まる。したがって、昼間の ΔT の減少は頂小葉の傾斜角度が相対的に大きいことにより、夜間の ΔT の減少は左右小葉の垂れ下がりが大きいことによりもたらされることがわかった。

頂小葉先端の軌跡: 昼間に認められた向日的な運動パターンを解析するため、頂小葉先端の軌跡を求めた(第4図)。頂小葉の運動パターンは個々の葉により異なったが、その内方位(α)が北向き、南向きの小葉6例について示した。まず、北向きの A をみ

ると、早朝には北向きに水平に近かった小葉は（円周上が水平）、時刻の進みに従い太陽の運行方向と同調して次第に東から西へ移動しつつ、傾斜角度を大きくして原点方向へ近づき、夕方になるに従って再び傾斜角度を小さくして円周方向へ近づくというパターンが認められた。すなわち、北向きの小葉（A, B, E, F）は時刻の進みとともに右回りの軌跡を描くことがわかった。これに対して、南向きの小葉（C, D）では、逆に左回りの軌跡を描くことが認められた。なお、夜間についても同様に頂小葉先端の軌跡を求めてみたが、上下傾斜角度の変化のみが認められ、昼間のような複雑な運動パターンは認められなかった。

2. 個体群条件下に生育したダイズ複葉における運動の日変化

圃場栽培したダイズ（7月29日、開花始期）の展開完了最頂葉（11枚）における運動の早朝から夕刻までの経時変化を第5図に示した。

頂小葉傾斜角度の頻度分布：個体群条件下に生育したダイズ頂小葉の傾斜角度（ β ）は、個体によりバラツキが大きかったため、10度刻みの β に対する小葉の枚数の頻度分布で示した。 β は早朝ほぼマイナスであったが、8時30分には急速に立ち上がって、そのうち4枚は裏返しになり、その後12時、15時と次第に30度以上の β をもつ小葉は少なくなり、17時32分には15度前後となった。

ΔT , Aの相対値： ΔT は早朝6時33分に上向きに82%であったが、太陽高度、日射強度の増大とともに急速に減少して、8時には51%と最小値を示し、その後日射が強くなるにも関わらず、次第に大きくなり、夕方17時32分には100%近くになった。

Aの相対値は ΔT とほぼ同様に、早朝6時32分の94%から8時には上向きに79%まで減少し、その後夕刻になるに従って徐々に大きくなった。ポットに生育した個体と同様に、Aの日変化する程度は ΔT に比べて小さく、 ΔT の昼間の日変化は頂小葉の運動による影響が相対的に大きいことがわかった。

頂小葉先端の軌跡：圃場に生育したダイズにおける、早朝から夕刻までの頂小葉先端の軌跡を第6図に示した。1日の運動パターンは個々の小葉により異なったが、ポット実験で認められたと同様に、北向きの小葉はB, Fにみられるように右回りに旋回した。また、南向きの小葉Gは左回りに旋回する運動が認められたが、D, C, Hでは必ずしも円を描くわけではなかった。北向き、南向きの小葉すべてに

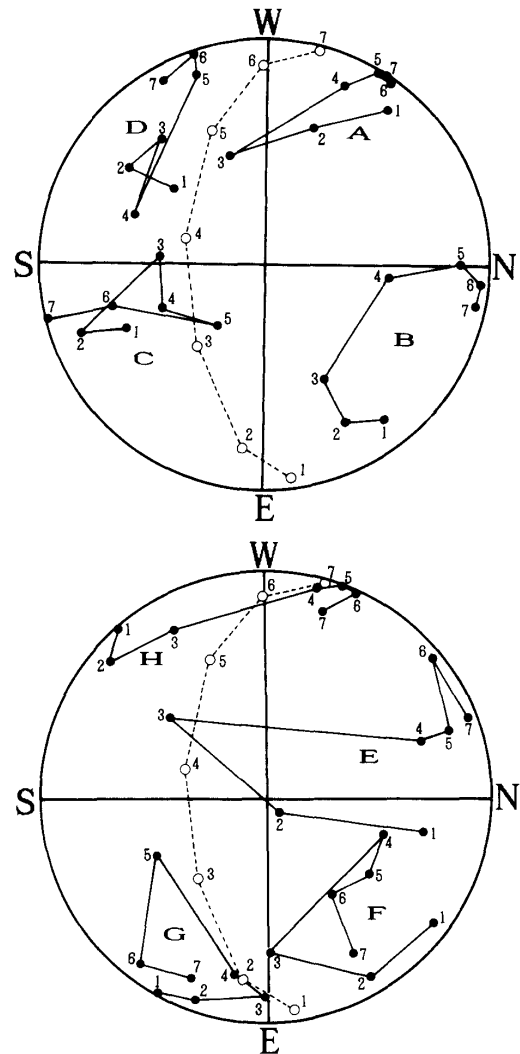


Fig. 6. Changes in the locus of the sun (○) and the tips of terminal leaflets (●, A-H), grown in the field, on the plane which contains two coordinate axes, measured 2 hours interval from morning (6:30 a.m.) to evening (18:30 p.m.) on Aug. 2nd (flowering stage, 10th leaf).

Notes are the same as those in Fig. 4.

共通した点は、図中に示した太陽の軌跡に同調して、東から西へと頂小葉先端が移動したことであった。

考 察

本研究では、ダイズ個体群における複葉を単位とした小葉の運動の生理生態学的意義を明らかにするため、運動の測定方法の検討を行った。以下、その測定方法の特徴について考察する。

これまで、作物の葉や茎頂部が光に反応してその位置を時・空間的に変化させることが数多く報告されている。その運動パターンを解析する手法として

は、器官の傾斜角度を測定した研究が大半を占めている¹⁰⁾。しかし、葉の運動が活発に認められるマメ科作物やヒマワリ、ワタなどの葉は背腹性 (dorsiventrality) をもつ広葉が多く、その空間的位置を正確にとらえることが難しい。川嶋^{2,3)}は小葉の位置を方位角、主傾斜角、副傾斜角の3要素から測定し、この3要素から葉面に垂直に立てた葉面法線を天球に延ばしてその交点の座標を求めた。その座標の経時変化によって、小葉の運動の日変化パターンを明らかにしている。

しかし、野外において様々な方位を有する多数の小葉について測定を行う場合、前述した3要素すべてを測定するにはかなりの労力を要する。そこで、本研究では頂小葉中央葉脈の方位と傾斜角の2要素のみについて測定を行った。したがって、天球上における葉面法線の座標は求められないことになるが、その代わりに頂小葉先端の軌跡を求めることによって、頂小葉の運動パターンを解析することができた。

さらに、著者らは個体群条件下に生育するダイズ複葉の運動を観察する過程で、複葉を単位とした運動パターンに注目した。すなわち、早朝には3小葉それぞれが水平位置にあるため、個体群上層が葉面によって覆われた状態にあるが、日中には頂小葉が傾斜を大きくし、これを左右小葉が挟むような運動パターンがみられた。ダイズ個体群の受光システムを明らかにする上で、この運動パターンは非常に示唆に富む情報を提供してくれる。光強度の弱い早朝は3小葉を広げて光を捕捉し、光強度の強い日中は3小葉の先端を近づけることによって3小葉を単位とした複葉の受光量は減少することになる。

したがって、この3小葉先端を結ぶ三角形 ΔT の面積の変化は、頂小葉、左右小葉の傾斜程度や個体群内への光の透過、そして個体群層別の葉面積密度の均一化などを表す量的・質的指標となり得る。しかし、 ΔT の面積は品種により異なり、また同一品種であっても葉位によって異なる。そこで、1日の変化を比較する場合には通常夕刻に認められる水平位置の ΔT の最大値 (max. ΔT) を100として各時刻の ΔT を相対値で表した。この $\Delta T\%$ を用いて、ポット、圃場で栽培したダイズの展開完了最頂葉について、昼間の向日運動、夜間の就眠運動の経時変化を測定したところ、 $\Delta T\%$ はそれら運動の性質ならびに変動をよく表していることが明らかになった (第2, 4図)。

つぎに、頂小葉の α 、 β および ΔT の測定からみた、昼夜における小葉の基本的運動パターンについて考えてみる。

ポットに生育したダイズ複葉は日の出には上側に ΔT が小さくなっており、午前10時には3小葉の先端が最も近づいて ΔT は最小となった後、夕刻になるに従って北向きの小葉では右回り、南向きの小葉では左回りに旋回運動することがわかった (第4図)。したがって、小葉に認められる昼間の運動現象は3小葉を単位とした向日運動 (heliotropic movement) であるが、太陽高度の高い日中は傾斜角度を大きくし、そして ΔT を小さくすることを通じて、小葉レベル、複葉レベルでの受光量を減じていることが予想された。すなわち、ダイズ複葉は太陽の方向に向かいながら、日中3枚の小葉を閉じて過剰な光を受けることを回避していることになる。今後、複葉の運動と個体群内への光の透過や小葉の葉面受光量との関係を検討しなければならない。

ダイズ複葉は夕刻には水平位置に移行した後、急速に下垂して20時には下側に ΔT は小さくなり、いわゆる就眠運動が認められた。そして、インゲン・ナタメ¹⁰⁾などで観察されているのと同様に、深夜には小葉は再び上昇し始め、早朝には ΔT は上側に小さくなった (第3図)。このように、 ΔT の下側への変化を測定することによって、就眠運動の推移を定量化することができた。

就眠運動は主として概日リズム (circadian rhythm) によって支配されている¹⁰⁾のに対し、向日運動は光線の方向や強さに依存するため、ダイズの物質生産を解析する上で向日運動の生理生態学的意義を明らかにすることは極めて重要である。今後は ΔT の測定を通じて、圃場条件下に生育するダイズ複葉の昼間における運動の実態を、葉位・天候・生育ステージに着目して解析して行きたいと考えている。

引用文献

1. 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.
2. 川嶋良一 1969. 大豆の葉の調位運動に関する研究. 第1報 調位運動と葉面受光. *日作紀* 38: 718-729.
3. ———— 1969. ————. 第2報 調位運動の基本型とその物質生産上の意義. *日作紀* 38: 730-742.
4. Lang, A.R.G. 1973. Leaf orientation of a cotton plant. *Agric. Meteorol.* 11: 37-51.

5. Monsi, M. und T. Saeki 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduction. Jpn. J. Bot. 15 : 22—52.
 6. Oosterhuis, D.M., S. Walker and J. Eastham 1985. Soybean leaflet movement as an indicator of crop water stress. Crop Sci. 25 : 1101—1106.
 7. 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.
 8. Satter, R.L. and A.W. Galston 1981. Mechanisms of control of leaf movements. Ann. Rev. Plant Physiol, 32 : 83—110.
 9. Shell, G.S.G. and Lang, A.R.G. 1976. Movements of sunflower leaves over a 24-H period. Agric. Meteorol. 16 : 161—170.
 10. 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.
 11. 宇田川武俊 1980. 作物個体群の葉層構造とそのモデル化. 農研報告 D 31 : 127—197.
 12. Wofford, T.J. and F.L. Allen 1982. Variation in leaflet orientations among soybean cultivars. Crop Sci. 22 : 999—1004.
-