

ダイズ複葉の運動と環境条件との関係

第4報 個葉の葉面受光*

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)

1994年4月30日受理

要 旨 : ダイズ複葉の光に対する反応を明らかにするため, 実験室内において複葉に人工光を照射し, ①3小葉先端を結ぶ三角形 ΔT の面積および小葉の傾斜角度の変化, ②葉面受光量の変化, ③光強度と複葉の運動との関係を検討した. 光照射後, 3小葉の傾斜角度は大きくなり, 60分後の ΔT は57%まで減少した. 頂小葉の傾斜角度が大きくなるに従って葉面受光量は減少し, 60分後には水平面に比べ30~50%低くなった. 水平面光強度が大きくなり $300 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ になると ΔT は急速に小さくなり, さらに $600 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ になると葉面受光量は水平面に比べ50%以上低くなった. 野外において, ポットに生育したダイズ頂小葉に光センサーを貼り付けて, 水平面光強度を100とした相対葉面受光量(RL)の日変化を調査した. RLは早朝には100%以上を示したが, 日中は傾斜角度が大きくなるに従い50%以下に低下した. 圃場栽培したダイズ個体群上層の小葉においても, RLは日中約60%まで低下した. 個体群上層における葉の木部水ポテンシャル(Ψ_x)の日変化を調査した結果, 前日に葉枕をアルミホイルで固定した区の Ψ_x は対照区に比べて0.05~0.1 MPa低くなった. 以上の結果から, ダイズ複葉は光合成が光飽和に達しない程度の弱い光に反応して傾斜角度が大きくなり ΔT は小さくなること, これに伴って葉面受光量は減少するものの, 日射の強い日中には個葉光合成速度は減少させていないこと, また葉面受光量を減少させることにより Ψ_x を高く維持し, 水分ストレスを回避していることが推察された.

キーワード : 向日運動, 3複葉, ダイズ, 葉の木部水ポテンシャル, 葉面傾斜角度, 葉面受光量.

Relationship between Leaf Movement of Trifoliolate Compound Leaf and Environmental Factors in the Soybean Canopy IV. Light intensity on the leaf surface* : 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 : To clarify the effect of light on the trifoliolate compound leaf movement in the soybean plant, (1) changes in the area of the triangle described by the three tips of the leaflets (ΔT) and leaf inclination angle (β), (2) changes in relative light intensity (RL) on the leaf surface to the horizontal plane, and (3) the relation between light intensity and leaf movement, were examined by irradiating the artificial light vertically above. ΔT decreased to 57% at 60 minutes after irradiation ($500 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) with an increase in β of the three leaflets, and RL decreased to nearly 50%. ΔT decreased with increasing in light intensity above $300 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, and RL decreased steeply to less than 50% at which the light intensity was above $600 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Diurnal changes in RL of upper most expanded terminal leaflets in the potted plants were examined using a small photodiode attached to the leaf surface under the outdoor condition. RL showed more than 100% in the early morning, and decreased during the daytime to below 50%. Similarly, RL decreased to 60% during the daytime in the field experiment. Diurnal changes in leaf xylem water potential (Ψ_x) in the upper layer of the canopy were compared between the control (moving) and horizontal (pulvini were fixed with aluminum foil) plot. As trifoliolate compound leaf approached the tips of the three leaflets in response to sunlight, the light intensity on the leaf surface decreased and the leaflets maintain the higher Ψ_x by decreasing transpiration. Clearly, leaf movements play an important role in water stress avoidance, however the light intensity on the leaf surface is maintained above the light-saturated point in the relation between light intensity and photosynthetic rate of the leaflet.

Key words : Heliotropic movement, Leaf inclination angle, Leaf xylem water potential, Light intensity on leaf surface, Soybean, Trifoliolate compound leaf.

前報¹⁶⁾において, ダイズ複葉の運動が個体群内の微細環境に及ぼす影響を検討し, 個体群上層の複葉

は3小葉先端を結ぶ三角形の面積 ΔT を小さくすることにより, 個体群内へのガス拡散を活発化し, 太陽高度が高く日射の強い日中には個体群内への光透過を容易にしていることを明らかにした. すなわち, ダイズ個体群上層の複葉の運動が活発化することにより, 個体群光合成速度は高まる可能性が推測され

* 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.

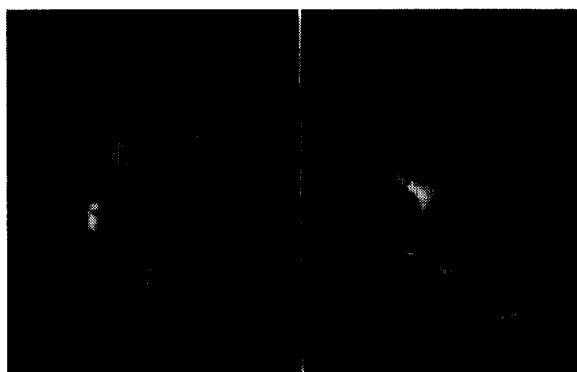


Fig. 1. Light intensity on the leaf surface was measured by a silicon photodiode (400-700 nm) attached to the terminal leaflet.

た。

しかし、個葉レベルでみると、葉面傾斜角度の変化は太陽の方位・高度の変化と同時並行的に起こるため、葉面傾斜角度が一定の場合に比較して葉面受光量は増減変化することが予測される。

そこで、本報告では実験室内において人工光を照射するに伴うダイズ複葉の反応と葉面受光量の変化を測定した。さらに圃場で栽培したダイズ個体群上層における頂小葉の葉面受光量の日変化を測定し、葉面傾斜角度の変化が葉面受光量に及ぼす影響を検討することにより、ダイズ小葉の運動の個葉レベルでの生理生態学的意義を明らかにしようとした。

材料と方法

室内実験: 供試したダイズ品種はエンレイで、1985年4月5日に腐葉土と畑土壌を混合、充填し、基肥としてチッ素・リン酸・カリそれぞれ成分で0.2 gを施用した素焼き鉢(4号、直径12 cm)に播種した。その後、東京農工大学農学部自然光型ファイトトロン内(昼/夜温、25/20°C)で、1鉢1本立てとして約1カ月間栽培を行った。

順調に生育したダイズ個体の完全に展開した第4葉を用いて、25°Cの恒温室内で人工光を照射し、①複葉の運動の経時変化、②葉面受光量の経時変化、および③光強度と複葉の運動との関係について検討した。なお、それぞれの測定は3回以上とした。

光源には250 Wのスライドプロジェクター(AF-250, キャビン社)を用い、植物体上部から複葉に垂直になるよう光を照射し、光強度は光源と複葉の間の距離を変えることにより調節した。光源と植物体との間には厚さ2 cmの水フィルターを置き、水平

位置の光量子束密度(PPFD)は光量子計(LI-185B, LI-COR社)で測定した。実験に際しては、前日20時に暗所(25°C)に置いた個体を測定直前に恒温室に移して光を照射し、測定を開始した。

ダイズ複葉の運動の調査項目として、頂小葉と左右小葉の中央葉脈の傾斜角度(β)と3小葉先端を結ぶ三角形 ΔT の面積を測定し、測定開始時を100とした相対値で示した。また、頂小葉の葉面受光量を測定するため、小葉の中央に光合成有効波長域に感度を有するシリコンフォトダイオード(SI133, 浜松ホトニクス社)を貼り付け、裏側から0.1 mmの銅線で記録計に接続した(第1図)。なお、光センサーは事前に光量子計で較正を行い、水平面のPPFDに対する相対値を相対葉面受光量(RL)とした。このセンサーは0.2 gで極めて軽く、センサーを貼り付けることによる小葉傾斜角度への影響は少なかった。

野外実験: 1985年にポットならびに圃場で栽培したダイズ(品種エンレイ)を用いて、野外における葉面受光量の日変化を測定した。

ポット栽培は、水田土壌を充填しチッ素・リン酸・カリ各成分1 gを施用した1/2000 aワグネルポットに6月10日に播種し、1ポット当り2個体とし栽培した。その後順調に生育し開花期(8月1日)に達した2個体を用い、それぞれ展開完了直後の頂小葉(第9葉)に室内実験と同様の光センサーを貼り付けて葉面受光量の日変化を調査し、水平面のPPFDを100としたときの相対葉面受光量(RL)を求めた。第1報¹⁴⁾で認められたように、頂小葉は太陽の動きと同調して向日的に運動するものの、その運動パターンは頂小葉先端の向きによって異なった。そこで、本実験においては先端が北向きの頂小葉2枚を選んで測定を行った。

さらに、水田転換畑で、前報¹⁶⁾と同様、慣行に従い圃場栽培中のダイズ個体群上層における複葉の運動ならびに頂小葉の葉面受光量の日変化を8月15日(着莢期)に調査した。複葉の運動は、頂小葉中央葉脈の傾斜角度(β)と3小葉先端を結ぶ三角形 ΔT の面積の測定を行い、 ΔT については1日の最大値を100とした相対値($\Delta T/\max. \Delta T$)で表した。葉面受光量は照度計(T-1, ミノルタカメラ社)を葉面と同じ角度に傾けて測定を行い、水平面の照度を100とした相対葉面受光量(RL)を求めた。

以上の実験に加えて、小葉の傾斜角度の変化が葉の基部水ポテンシャルの日変化に及ぼす影響を検討



Fig. 2. Diurnal changes in leaf xylem water potential were compared between the control (moving) and horizontal (pulvini were fixed with aluminum foil) plot.

するため、測定を行う前日の水平状態の頂小葉の小葉枕をアルミホイルで巻き、運動を停止させた区(固定区、第2図)を設けた。翌日の8月16日にこのような処理を行わなかった対照区と固定区の葉の木部水ポテンシャルをプレッシャーチェンバー (Model-3005, Soil moisture equipment 社)により測定した。なお、室内、野外のいずれの実験においても、前日もしくは早朝に十分な灌水を行い、土壤水分が欠乏しない条件下で測定を行うよう留意した。

個葉の光—光合成関係: 葉面受光量と光合成速度との関係を検討するため、1986年8月1日にポット栽培した個体を用い、展開完了した最上位葉(第8葉)の光—光合成関係を同化箱法により調査した。光源にはメタルハライドランプを用い、光強度は熱線吸収水フィルター(10 cm)と同化箱との間にトレーシング紙をはさむことにより調節した。光合成速度は絶対値型赤外線 CO_2 ガス分析装置 (Type-IR21, 小糸工業社) により測定し、測定条件は気温 $25 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 、相対湿度 80~90%、 CO_2 濃度 350 ± 10 ppmであった。

結 果

1. 室内実験

光照射開始後の複葉の反応: 暗黒下においたダイズ複葉に $500 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ の人工光を垂直方向から照射し、 ΔT の相対値と頂小葉、左右小葉の傾斜角度(β)の経時変化を第3図に示した。

3小葉の β は暗黒下ではマイナスを示したが、光照射後30分頃まで直線的に増大した。それ以降90分頃まで頂小葉と右小葉の β は徐々に大きくなり50度前後となったが、左小葉は約30度で推移した。

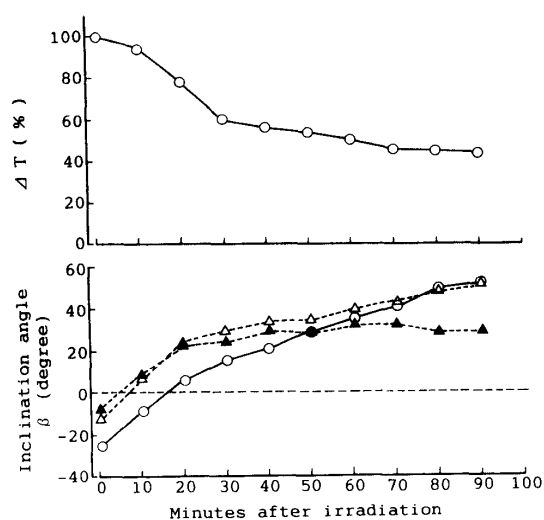


Fig. 3. Time course changes in leaf movements of soybean plant (4th leaf), measured by ΔT and leaflet inclination angle (β), in response to the artificial light ($500 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) directed on trifoliolate compound leaf from vertically above, under the dark temperature regulated condition.

Leaf movements were investigated by measuring the area of triangle described by the three tips of the leaflets (ΔT) in the trifoliolate compound leaf, and terminal (○), right (△), left (▲) leaflet inclination angle from horizontal. ΔT is expressed as the relative value to which at the start of irradiation.

ΔT は光照射後3小葉の傾斜角度が大きくなるに従って小さくなり、30分後には58%、90分後には47%と半分以下に低下した。

このように、小葉が光に反応して定常状態に達するには60~90分を要したが、60分後の β および ΔT の値は光に対する反応を十分に説明し得ると考えられた。

そこで、7枚の複葉について測定した光照射後60分間の ΔT の経時変化を第4図に示した。 ΔT は光照射後20分までは徐々に、その後急速に小さくなり、60分後には57%となった。

以上の結果、小葉は光に反応して傾斜角度を大きくすることにより、複葉を構成する3小葉の先端を近づけ、その結果 ΔT は小さくなるものの、光に3小葉が反応して β 、 ΔT が一定に達するまでには1時間以上を要することが明らかとなった。

光照射開始後の葉面受光量の変化: 3枚の複葉について $500 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ の光を垂直方向から照射したときの頂小葉の葉面受光量の変化を第5図に示した。頂小葉AとBの葉面受光量は、光照射後、下垂

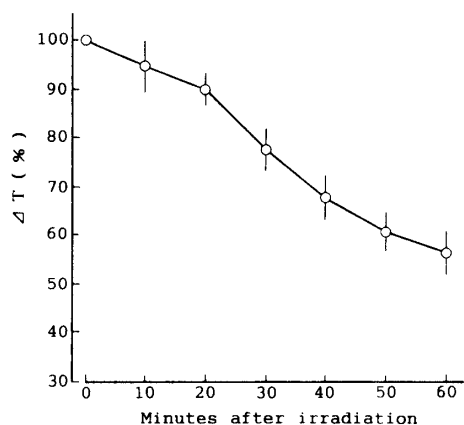


Fig. 4. Time course changes in leaf movements measured by ΔT of seven trifoliolate compound leaf (4th leaf) in response to the artificial light ($500 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) from vertically above, under the dark temperature regulated condition. Each point is the mean \pm SE.

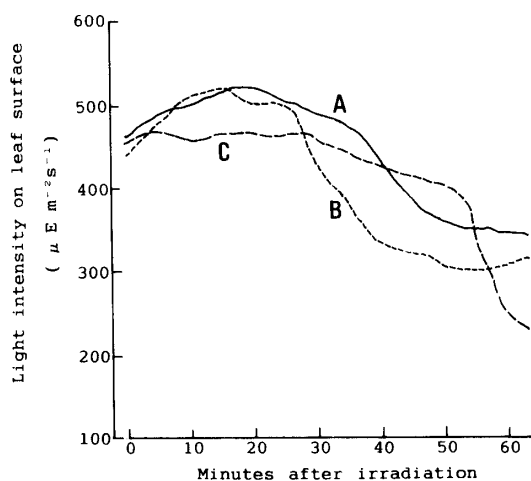


Fig. 5. Time course changes in light intensity on leaf surface of the three terminal leaflets (4th leaf, A, B, C) in response to the artificial light ($500 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) irradiated from vertically above, under the dark temperature regulated condition. Light intensity was measured by the small photodiode as shown in Fig. 1.

した状態から水平になるに従い増加し、 $500 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 前後に達した後、さらに葉面傾斜角度が大きくなると減少し 60 分後には $300 \sim 350 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ と水平面 PPFD に比べ 30~40% 低くなった。頂小葉 C の葉面受光量は、光照射後 30 分まではほとんど変化なく推移したがその後徐々に減少し始め、50 分以降急速に減少して 60 分後には $230 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ と水平面 PPFD の半分以下となった。すなわち、3 枚の頂小葉に共通していることは、光照射後葉面

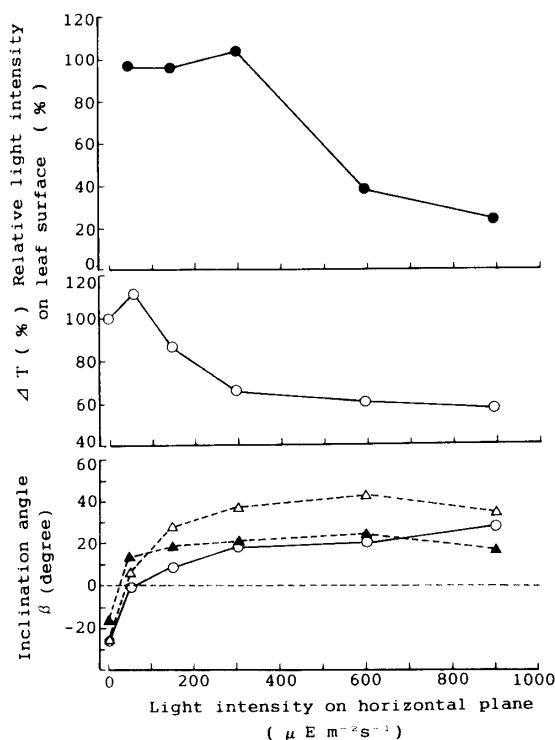


Fig. 6. Effect of light intensity on the leaf movements (4th leaf) measured by ΔT and terminal (○), right (△), left (▲) leaflet inclination angle (β), and relative light intensity on the surface of terminal leaflet. Artificial light was irradiated from vertically above. Relative light intensity is expressed as the percentage of light intensity on the leaf surface to the horizontal plane.

傾斜角度の増大に伴ない葉面受光量は減少し、60 分後には 30~50% まで減少することが認められた。

光強度と複葉の運動、ならびに相対葉面受光量との関係: PPFD を 0, 50, 150, 300, 600, 900 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ と段階的に増大させたときの、3 小葉の β , ΔT , および相対葉面受光量 (RL) の変化を第 6 図に示した。なお、それぞれの PPFD で各測定項目が定常状態に達するまでに 45~60 分を要した。

β は 3 小葉ともに暗黒下では -20 度前後を示したが、PPFD の増加とともに急速に大きくなり、300 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ では +15 度以上となった。それ以上 PPFD が増すと頂小葉の β は徐々に大きくなり、900 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ では +28 度となった。左右小葉は、600 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ でそれぞれ 43, 24 度と最大値を示し、900 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ では若干小さくなった。

暗黒条件では 3 小葉ともに β はマイナスを示し、 ΔT は下側に小さかったが、50 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ では 3 小葉ともにほぼ水平状態となり、 ΔT は暗黒条件よ

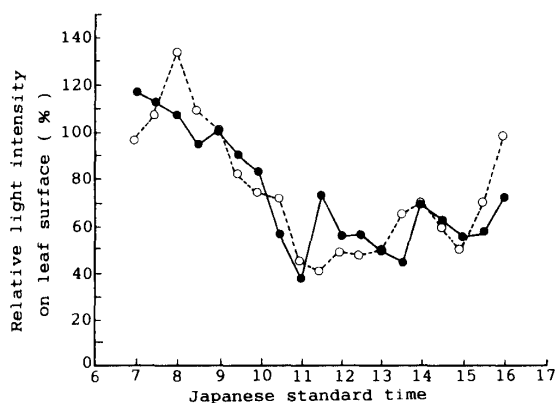


Fig. 7. Diurnal changes in relative light intensity of the upper most fully expanded terminal leaflet in the soybean plant, grown in the pot, on Aug. 1st (9th leaf).

Light intensity on the two terminal leaflets (A, B) were measured by the small photodiode as shown in Fig. 1, under the outdoor condition. Relative light intensity means the same as in Fig. 6.

りも 12% 大きくなった。しかし、さらに PPFD が大きくなると、 ΔT は急速に小さくなり、 $300 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ では 64% まで低下し、それ以上に大きくなると徐々に小さくなり、 $900 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ では 60% となった。

RL は PPFD が小さい $50 \sim 300 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ では 100% 前後を示したが、 $600, 900 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ と PPFD が増すと急速に低下し、それぞれ 38, 28% となった。

以上の結果、PPFD が $300 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ になると、 β は急速に大きくなり、 ΔT は減少するものの葉面受光量は減少しないのに対して、 $600 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ になると葉面受光量は著しく減少して RL は 40% 以下になることが明らかとなった。

2. 野外実験

相対葉面受光量の日変化: ポットで生育させた個体を用いて、展開を完了した北向きの頂小葉 (第 9 葉) 2 枚に光センサーを貼り付けて測定した RL の日変化を第 7 図に示した。

2 枚の頂小葉ともにほぼ同様な日変化が認められ、RL は 7~9 時には 100% 以上の値を示し、葉面は水平面に比べより多くの光を受けていた。9 時以降 RL は急速に小さくなり 11 時には 40% 前後となった。その後 40~70% の範囲で変動したが 16 時には再び大きくなった。

さらに、圃場栽培を行ったダイズ複葉 (第 10 葉) における ΔT 、頂小葉の β および水平面照度、葉面受

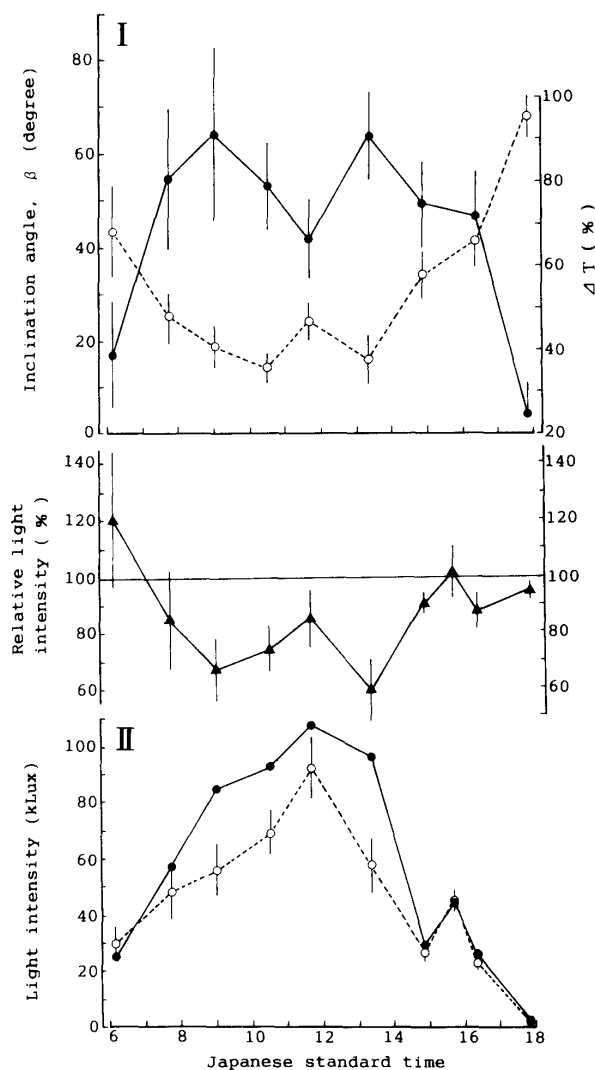


Fig. 8. Diurnal changes in leaf movements (I), measured by terminal leaflet inclination angle (●) and ΔT (○), and light intensity (II) on the horizontal plane (●) and on the surface of terminal leaflet (○) in the upper layer of soybean canopy on Aug. 15th (10th leaf).

Relative light intensity (▲) means the same as in Fig. 6. Each point is the mean \pm SE.

光量、RL の日変化を第 8 図に示した。

β はいずれの測定時刻においても変動幅が大きいものの、早朝の 17 度から急速に増大し、日中は 40~60 度の範囲で変動した後、夕刻には再び小さくなった。 ΔT は早朝すでに最大時の 68% まで低下していたが、午前中から昼すぎには 40~50% とさらに小さくなり、15 時以降徐々に大きくなり夕刻には 100% 近くになった。葉面受光量は水平面照度に比べて早朝はやや大きく、その後も快晴だった 13 時 20 分までは 2~3 万 Lux 低く推移したが、曇天となっ

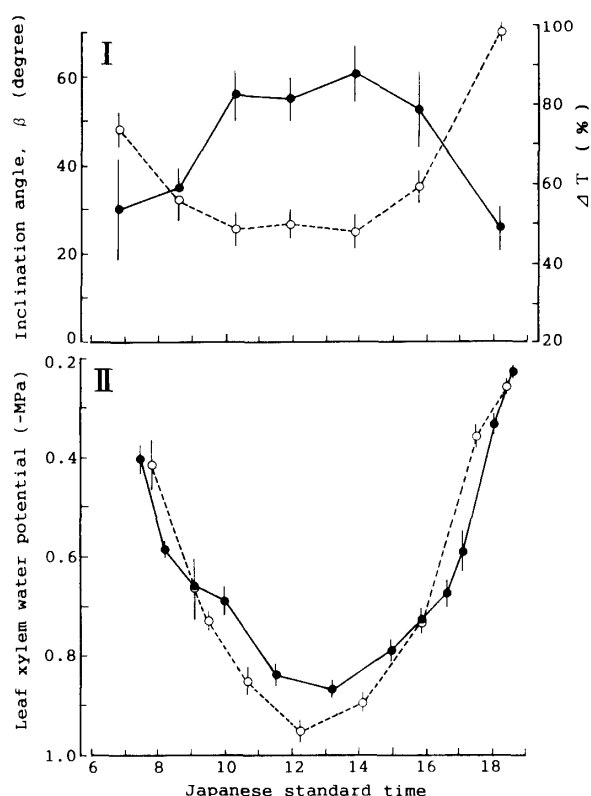


Fig. 9. Diurnal changes in leaf movements (I), measured by terminal leaflet inclination angle (\bullet) and ΔT (\circ), and leaf xylem water potential (II) in the control (\bullet) and horizontal (\circ) plot on Aug. 16th (10th leaf). In the horizontal plot, leaflets were fixed as shown in Fig. 2. Each point is the mean \pm SE.

た 14 時 50 分以降、両者はほぼ等しくなった。RL は早朝 123% と大きく、その後急速に低下して日中 58~85% で推移し、曇天になってから 90~100% と大きくなった。

すなわち、ポット、圃場に生育したダイズの頂小葉は、太陽高度の低い早朝には水平面に比べより多くの光を受けているが、太陽高度の高い日中は葉面受光量を著しく減少させていることがわかった。

複葉の運動と葉の木部水ポテンシャルとの関係: 快晴の 8 月 16 日に調査した対照区の β , ΔT および対照区と固定区の葉の木部水ポテンシャル (Ψ_x) の日変化を第 9 図に示した。

対照区の β は 7 時の 30 度から 10 時 15 分には急増し 56 度となり、16 時まで 50 度以上を維持した後 18 時 10 分には 26 度と再び小さくなった。 ΔT は午前中次第に小さくなり、10~14 時まで約 50% で推移した後夕刻には 100% に近づいた。

対照区の Ψ_x は 7 時 45 分の -0.4 MPa から次第

に低下して 13 時 10 分に最低値 -0.87 MPa を示し、その後徐々に高くなり 18 時 40 分には -0.23 MPa となった。一方、固定区の Ψ_x は 7 時 50 分の -0.43 MPa から急速に低下し、対照区より約 1 時間早い 12 時 15 分には対照区の最低値より約 0.1 MPa 低い最小値 -0.95 MPa を示し、その後急速に高くなった。

固定区の Ψ_x は対照区のそれと比較すると、太陽高度が低く日射の弱い早朝と夕方にはやや高いが、太陽高度が高く日射の強い日中は 0.05~0.1 MPa 低くなることが認められた。

考 察

本報告では、ダイズ小葉の光に対する反応を室内および野外条件下で調査した。以下、複葉の運動の生理生態学的意義を個葉レベルで考察する。

室内実験において、複葉に垂直方向から光を照射すると、傾斜角度は急速に大きくなり ΔT は小さくなったが、60 分を経過しても定常状態に達しなかった (第 3, 4 図)。この反応速度はオジギソウなどでみられる活動電位により誘発される秒単位の振動傾性ほど急速ではなく、またパパイヤの葉にみられる葉柄の生長差に起因する上下運動 (2~3 時間) ほど緩やかではない²¹⁾。マメ科植物の小葉の運動機作は小葉枕に極在し^{3,17)}、葉枕の向軸側と背軸側それぞれの膨圧変動に起因することが明らかにされており¹⁹⁾、光照射後の気孔の開孔反応²²⁾ などと同様に 30~60 分と比較的長い反応時間を必要とする^{17,24)}。

圃場環境条件下においては、太陽の方位と高度そして日射強度、気温、湿度などが刻々と変化している。前述したダイズ小葉の光に対する反応速度を考えると、ダイズ小葉の運動は太陽光の入射方向や日射強度に対して、常にタイムラグをもつことになる。したがって、単に光強度の変化からダイズ小葉の運動を予測することは困難であり、また急速な天候の変化に小葉の運動が追従するにはかなりの時間を要することが推察された。

このように、光に対するダイズ小葉の反応は受動的であり、積極的に葉面受光量や葉温を調節しているとは考えにくい。頂小葉に光センサーを貼りつけて測定した葉面受光量は、人工光の照射を開始した 20 分後には若干増加して最大値をとり、その後減少して 60 分後には水平面 PPFD の 50~70% まで減少した (第 5 図)。すなわち、頂小葉は垂直光に反応して傾斜角度が水平位置から徐々に大きくなり、そ

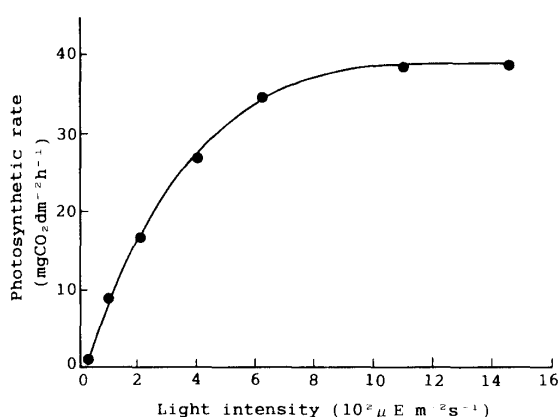


Fig. 10. Relation between light intensity and photosynthetic rate in the terminal leaflet (8th leaf) of soybean plant grown in the pot under outdoor condition.

の結果葉面受光量は減少することが明らかになった。本実験では太陽高度の高い日中を想定して、複葉に対して垂直方向から光を照射しているが、水平面に対して30度の角度で光を照射すると120分を経過しても頂小葉の傾斜角度は増大し続け、葉面受光量も大きくなった(結果は示していない)。したがって、ダイズ頂小葉の運動は光に反応して入射する方向に傾斜角度を大きくするものの、光の入射方向によって葉面受光量は減少したり、増加したりすることがわかった。

光強度と複葉の運動との関係を検討したところ、晴天日に認められるPPFDの最高値($1800 \sim 2000 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)の20~30% ($300 \sim 600 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)で ΔT は十分に小さくなった(第6図)。したがって、複葉は早朝や夕方のかかなり低いPPFDにも反応しうることになる。インゲンマメを用いた同様な実験においても¹⁷⁾、葉の上下傾斜角度は2~4万Luxの照度で充分に大きくなることが認められている。これらの結果は、これまで測定を行ってきた複葉の運動の日変化^{14,15)}において、午前中の9~10時の日射がそれほど強くない時刻に ΔT の最低値が認められたことと一致する。

照射したPPFDとRLとの関係を見ると(第6図)、RLは $300 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ まではほぼ100%を保っていたが、 $600 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 以上では30~40%に低下した。また、 $500 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ の光を照射した場合も、1時間後のRLは70~50%まで減少したことから(第5図)、頂小葉はPPFDが低い条件下では水平面とほぼ等しいPPFDを受けているものの、PPFDが $500 \sim 600 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ と高くなると傾斜

角度をより大きくして、葉面受光量は半分以下に減少することがわかった。しかし、このPPFDはダイズ個葉の光—光合成関係からみると、光合成速度が光飽和する前後の範囲にあり、必ずしも小葉にとって過剰に強い光であるとはいえない(第10図)。このことから、ダイズ小葉の運動は積極的に葉面受光量を調節しているというよりも、光に受動的に反応して、結果的に葉面受光量が減少することが推察された。

ポット栽培したダイズ頂小葉に光センサーを貼りつけて野外でRLを測定したところ、午前中6~8時の太陽高度が低く光強度が弱い条件下では、葉面は水平面以上の光強度を受けていたのに対し、太陽高度が高く光強度の強い9~15時のRLは40~80%まで低下した(第7図)。すなわち、室内実験においても予測されたように、頂小葉は太陽高度の低いときには、葉面傾斜を大きくすることによって水平面以上の強い光を受けているが、太陽高度の高い時には葉面傾斜を大きくすることによって葉面受光量を著しく減少させていることが確認された。また、この結果は圃場栽培を行ったダイズにおいても同様に認められた(第8図)。

頂小葉先端は太陽の動きと同調して東から西へと向日的に運動する¹⁴⁾。しかし、個葉の葉面受光、葉温、水分ストレスの調節という観点から小葉の向日運動を定量化すると、太陽光線に直角になろうとする運動(diaheliotropism)と平行になろうとする運動(paraheliotropism)が知られている^{2,3,4,9)}。この点からダイズ小葉の運動の1日の変化をみると、早朝や夕方の太陽高度の低い時刻にはdiaheliotropicに運動するものの、太陽高度の高い日中にはparaheliotropicな運動に移行すると考えることができる。

ダイズ複葉は日中3小葉の先端を近づけ、 ΔT を小さくすることによって個体群内へ光を透入させている¹⁶⁾。しかし、個葉の葉面受光からみると、 ΔT が小さくなることは各小葉の受光量が減少することを示唆している。本報において相対葉面受光量(RL)を測定した結果、野外条件下においてRLは80~40%まで減少していることが明らかになった(第7, 8図)。一般に、葉面受光量の減少は個葉の光合成速度を低下させると考えられるが、ダイズ頂小葉の光—光合成関係からみると(第10図)、光合成速度は約 $600 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ でほぼ光飽和に達するため、水平面のPPFDが $1500 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ の場合、

RLが40%に減少しても葉面受光量は $600 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ となる。したがって、個葉光合成速度は垂直に光を受けている場合に比べてほとんど減少しないことが推測された。すなわち、ダイズ小葉は個葉光合成速度を減少させることなく、日中傾斜角度を大きくすることによって過剰な光を個体群下層へと透入していると考えられる。個葉の光—光合成関係において、光飽和点以上の光強度では光合成の光利用効率が著しく低下することから、小葉の運動は光合成の光利用効率を高める上で重要な意味をもっている。

個体群上層における複葉の ΔT が小さくなるのに伴って、個体群吸光係数が日中小さくなることにより、個体群光合成速度が高まる可能性を指摘した¹⁶⁾。川嶋¹⁰⁾もダイズ小葉の傾斜角度が大きくなり、葉面受光量が時間的、空間的に均一化することによっ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。単位面積当りに投入してくる光を葉群が逃すことなく受けとめ、かつ光利用効率の高い光—光合成関係の直線部分の光強度域で光合成を行う場合に個体群総光合成速度は最も高くなる。したがって、本報で認められたように、個体群上層の小葉が葉面受光量を減少させても、光合成速度を減少させることなく個体群下層へと光を投入させていることは、水平葉群を有するダイズ個体群の物質生産を高める上で極めて重要である。

つぎに、水分ストレスを回避する機構(stress avoidance)としての小葉の運動の意義を考えてみたい。土壤水分が欠乏し、水分ストレス状態にある植物の小葉が葉面受光量を減少させる運動、すなわち paraheliotropism においては、葉温を低下させ蒸散を抑制することが知られている^{5,9,20)}。また、土壤水分が充分にある条件下においても、小葉が太陽光を避けるような位置をとることが認められている^{1,13)}。蒸散速度は葉の木部水ポテンシャル(Ψ_x)と直線関係にあることから⁸⁾、頂小葉の運動が Ψ_x に及ぼす影響を検討するため、アルミホイルで小葉枕を固定して運動を停止させた区と対照区の Ψ_x の日変化を比較した(第9図)。その結果、対照区の頂小葉は早朝と夕方に太陽の方向に傾斜角度を大きくして葉面受光量が増加することにより Ψ_x は固定区に比べて低下すること、太陽高度の高い日中には傾斜角度を大きくすることによって葉面受光量は減少して Ψ_x は固定区に比べ0.05~0.1 MPa 高く維持されていることが明らかとなった。

この Ψ_x の相違が、ダイズ小葉の生理機能や生長に対してどの程度の影響をもつかは明らかではない。しかし、十分に灌水を行った圃場に生育するダイズにおいても、蒸散の盛んな晴天日の午後には気孔開度の低下に伴い個葉光合成速度の減少することが明らかにされている⁷⁾。ダイズ小葉の運動は、日中傾斜角度を大きくし、蒸散速度を抑制することを通じて、過度な水分ストレスを回避する機構として働くとともに、午後の個葉光合成速度を高く維持することに貢献しているかも知れない。

本実験では、十分に灌水を行った条件下で測定を行っているが、土壤水分の欠乏により水分ストレスが進行すると、葉の傾斜角度が大きくなり太陽光線を避ける様な位置をとることが多くの植物で認められている^{2,6,11,12,18,23)}。第2報¹⁵⁾において、土壤水分の欠乏がダイズ複葉の運動に及ぼす影響を検討した結果、頂小葉が左右小葉側へ顕著に傾斜して、裏側を見せるようになることが認められ、土壤水分が充分にある場合の複葉の運動パターンとは若干異なった。

しかし、頂小葉の傾斜角度が大きくなることによりはたして、小葉の運動は個葉レベル、個体レベルでの水の損失を抑制していると考えられる。今後、水分ストレス条件下にあるダイズの葉温や蒸散速度、そして気孔開度や光合成速度などの生理生態的要因と小葉の運動との関係について、詳細な検討を行う必要がある。

本報では、個葉レベルにおけるダイズ複葉の運動の意義を葉面受光量、光合成速度、葉の木部水ポテンシャルから議論してきた。次報においては、複葉の運動の品種間差異を検討するとともに、運動程度の異なる品種を用いて個体群内の光強度分布、葉の木部水ポテンシャルの日変化を測定した結果について報告する。

謝辞: 葉の木部水ポテンシャルの測定に際し、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、厚く御礼申し上げます。

引用文献

1. Berg, V.S. and T.C. Hsiao 1986. Solar tracking: light avoidance induced by water stress in leaves of kidney bean seedlings in the field. *Crop Sci.* 26: 980—986.
2. ——— 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.
3. Donshue, R. and V.S. Berg 1990. Leaf orientation of soybean seedlings. II. Receptor sites and light stimuli. *Crop Sci.* 30: 638–643.
 4. Ehleringer, J. and I. Forseth 1980. Solar tracking by plants. *Sci.* 210: 1094–1098.
 5. Forseth, I. and J.R. Ehleringer 1980. Solar tracking response to drought in a desert annual. *Oecologia (Berlin)* 44: 159–163.
 6. ——— and ——— 1982. Ecophysiology of two solar tracking desert winter annuals. II. Leaf movements, water relations and microclimate. *Oecologia (Berlin)* 54: 41–49.
 7. Huck, M.G., K. Ishihara, C.M. Peterson and T. Ushijima 1983. Soybean adaptation to water stress at selected stages of growth. *Plant Physiol.* 73: 422–427.
 8. Hirasawa T. and K. Ishihara 1991. On resistance to water transport in crop plants for estimating water uptake ability under intense transpiration. *Jpn. J. Crop Sci.* 60: 174–183.
 9. 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.
 10. 川嶋良一 1969. 大豆の葉の調位運動に関する研究. 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.
 11. Meyer, W.S. and S. Walker 1981. Leaflet orientation in water-stressed soybean. *Agron. J.* 73: 1071–1074.
 12. Oosterhuis, D.M., S. Walker and J. Eastham 1985. Soybean leaflet movement as an indicator of crop water stress. *Crop Sci.* 25: 1101–1106.
 13. Reed, R. and R.L. Travis 1987. Paraheliotropic leaf movements in mature alfalfa canopies. *Crop Sci.* 27: 301–304.
 14. 斎藤邦行・稲村隆治・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.
 15. ———・————— 1994. ———. 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. *日作紀* 63: 254–260.
 16. ———・————— 1994. ———. 第3報 イネとダイズ個体群内の微細環境の比較. *日作紀* 63: 480–488.
 17. 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.
 18. ——— 1983. ———. IV. Effect of water spray on leaflet inclination. *Jpn. J. Crop Sci.* 62: 282–287.
 19. Satter, R.L. and A.W. Galston 1981. Mechanizms of control of leaf movements. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32: 83–110.
 20. 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.* 6: 265–276.
 21. 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.
 22. 戸塚 績 1972. 気孔の開閉運動. 古谷雅樹他編, 植物生理学講座 5. 物質の交換と輸送. 朝倉書店, 東京. 90–111.
 23. 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.
 24. Wien, H.C. and D.H. Wallace 1973. Light-induced leaflet orientation in *Phaseolus vulgaris* L. *Crop Sci.* 13: 721–724.