遮光がコンニャク葉の形態に及ぼす影響

稲 葉 健 五

(茨城大学教育学部)

昭和58年7月31日受理

コンニャクは、一般にその生育期間を通して1枚の葉しか展開させない。葉身の大きさは、植付けされた種球の重さにはほぼ正比例¹²⁾し、新球茎の肥大と高い正の相関を示す³⁾と報告されている。したがって種球の役割は大きく、その種球から得られた1枚の葉身を如何に育て、維持するかが生育・収量を決定する。

コンニャクは、陰生的性格を持った作物であり、遮光条件下で栽培すると、葉面積が拡大し、それが生育後期まで維持され、球茎の肥大も良いとする報告が多い^{5,9,11,12)}。また、MIURA・OSADA⁵⁾は、自然光下と比べ遮光下で生育させたコンニャク葉が、高い光合成速度を示し、それが長く維持されることを報告している。

本報告では、主に遮光による葉身内部の形態的变化を光学顕微鏡を用いて観察し、光合成速度との関連について考察した。

観察材料および方法

供試した材料は、コンニャク品種・在来種の2年生45~50gの球茎である。1982年、茨城大学教育学部農場において栽培試験を行った。栽植方法は、1mの間隔において約90cm幅の畦(高さ約7cm)を作り、この上に60cm×50cm間隔に2条千鳥植えした。施肥法は、基肥として10a当たり堆肥2,000kg、窒素10kg、リン酸12kg、加里14kgを畦全面に散布し、深さ約15cmに混合した。追肥として、遮光処理開始10日前に窒素と加里をそれぞれ2kg株元に施した。出芽後数週らを行い、開葉直後の6月21日に遮光処理を開始した。遮光処理は、黒と白の寒冷紗を組み合わせ、展開した葉身の表面照度が自然光の約70%(30%遮光区)、約50%(50%遮光区)および約30%(70%遮光区)となるように調節し、収穫期まで連続遮光処理を行ない対照区と比較した。遮光処理開始直前に生育量・生育ステージ・葉部の形・色の揃った個体を選び、これを調査個体とした。

葉身の外部形態の観察は、各区15個体を用い、処理開始後45日目に行った。葉身の内部形態の観察には、各サンプル期に1区当たり10個体を用い、第1図に示したように、葉身の先端および基部に位置する

Fig. 1 Drawing of leaflets showing the sample portion.

A...Top portion B...Basal portion.

小葉の中肋に沿った中央部を用いた。採取した葉片は、4%グルタルアルデヒドと2%オスミック酸の二重固定後、エポキシ樹脂包埋した。そのほかにFAA固定後、パラフィン包埋(葉の厚さの測定にのみ使用)を併用し、それぞれ1μm, 10μmの切片を作り、トルイジンブルーあるいはデラフィールドヘマトキシリン染色をしたあと光学顕微鏡および偏光顕微鏡を用いて観察した。なお、内部形態の観察は、すべて遮光処理開始後56日目に行ったが、葉緑体数および柵状細胞長の測定は経時的に行った。

観 察 結 果

1. 遮光処理による球茎重の変化

球茎重および球茎の肥大率を第1表に示した。球茎重および肥大率は、遮光処理を行うと増加し、50%遮光区が最大で、70%、30%遮光区の順となり、対照区が最も少なかった。しかし、個体変異が大きく、対照区との間に統計的有意差が認められたのは、50%遮光区だけであった。

2. 葉身部の外部形態の変化

コンニャクは、先端の小葉が展開し始めてから葉身部全体の生長が完了するまで1ヶ月以上かかる¹²⁾ことが知られている。また本試験地の場合、自然光下で生長した葉身は、開葉開始時より50日以上経過すると、小葉の先端部が一部枯れ上がることが多い。このため、外部形態の観察は、処理開始45日目に行い、そ

の結果を第2表に示した。一個体当たりの小葉数は、遮光処理開始時にはすでに分化を完了していたため、処理の影響をうけなかった。小葉長・葉身長は、遮光の程度が強くなるほど長くなり、小葉幅も同じ傾向を示した。その結果、葉面積は、遮光程度に応じて3~30%増大した。これに対して、小葉の厚さは、遮光により薄くなった。

3. 葉身の内部形態の変化

(1) 表皮、柵状および海綿状組織

第2図には、処理開始時(A)および処理開始4週間目の対照区(B)と70%遮光区(C)の小葉縦断面の顕微鏡写真を示した。コンニャク葉は、ほぼ1~2層の柵状細胞と3~5層の海綿状細胞および上下表皮各1層からなり立つ。処理開始時は、柵状組織と海綿状組織がほとんど分化していないが、処理後4週間に

Table 1. Effect of shading treatment on corm dry weight and the ratio of new corm (three-year old) weight to old corm (two-year old) weight.

	Full sunlight	30% shade	50% shade	70% shade
Corm dry weight ⁽¹⁾ (g/plant)	174.5	180.3	204.4	194.7
New corm weight/old corm weight	3.68	3.78	4.26	4.07

(1) L. S. D. (5%)=21.3.

Table 2. Effect of shading on number, size and thickness of leaflets, and on size of leaf blades.

Treatment	Leaflet					Leaf blade	
	No. of leaflets per plant	Length (cm)	Width (cm)	Thickness in top (μm)*	Thickness in base (μm)*	Length (cm)	Area/plant (dm^2)
Full sunlight	121	6.5	3.2	246	239	31.6	15.4
30% shade	131	6.4	3.1	240	230	33.0	15.8
50% shade	124	7.3	3.4	204	197	34.0	18.9
70% shade	119	7.7	3.5	196	162	36.6	19.9
L. S. D.	21.4	1.1	0.2	27	22.6	2.1	0.9

* Leaflet portions are shown in Fig. 1.

Fig. 2 Transections in top portion of leaflets as affected by light intensity ($\times 300$).

A: Leaflet at the start of expansion.

B: Full sunlight. 4 weeks after shading treatment.

C: 70% shade. 4 weeks after shading treatment.

Table 3. Effect of shading on size of epidermal cells of leaflet.

Treatment	Upper epidermis				Lower epidermis			
	Periclinal length (μm)		Anticlinal length (μm)		Periclinal length (μm)		Anticlinal length (μm)	
	Top*	Base*	Top	Base	Top	Base	Top	Base
Full sunlight	55.5	50.3	24.2	23.3	48.2	44.6	13.5	13.6
30% shade	54.7	54.1	23.1	21.8	49.4	46.2	13.4	13.5
50% shade	59.3	58.0	21.0	19.3	49.3	47.0	13.0	12.9
70% shade	61.3	58.2	20.3	19.0	50.1	47.6	12.5	12.4

* Leaflet portions are shown in Fig. 1.

Table 4. Effect of shading on mesophyll structure of leaflet.

Treatment	Palisade tissue				Spongy tissue			
	Thickness (μm)		Layer number		Thickness (μm)		Layer number	
	Top*	Base*	Top	Base	Top	Base	Top	Base
Full sunlight	80.6	72.6	1.21	1.31	136.4	134.0	4.6	4.2
30% shade	76.3	68.0	1.18	1.20	128.0	128.0	4.3	4.0
50% shade	63.2	46.0	1.06	1.09	116.0	109.0	3.8	3.6
70% shade	58.6	38.0	1.06	1.08	102.0	90.6	3.9	3.6
L. S. D. (5%)	6.6	10.1	0.1	0.01	5.2	8.3	0.6	0.3

* Leaflet portions are shown in Fig. 1.

は両組織の分化が完了して葉が厚くなり、対照区は遮光区に比べて明らかに柵状組織が発達し、柵状細胞が長くなっている。表皮細胞の大きさは、第3表に示した通りである。向軸側表皮(上表皮)・背軸側表皮(下表皮)とも、小葉表面に平行な断面における細胞の大きさ(直径)は、遮光により多少大きくなり、細胞の厚さは減少した。また、その程度は、葉身基部の小葉および上表皮で著しかった。葉肉部を構成する柵状および海綿状組織の厚さを第4表に示した。両組織の厚さは、小葉の厚さと同じ傾向を示したが、特に葉身基部の小葉において、遮光により柵状組織の発達が著しく抑えられた。細胞層数は、両組織とも遮光下で減少した。柵状細胞長の経時的变化を第3図に示した。柵状細胞長は、処理開始後対照区で約3週間、処理区で2~3週間それぞれ伸長しつづけた。また、遮光により処理開始直後から柵状細胞の伸長が抑えられ、特に葉身基部の小葉においては、最終的に対照区の約60%の長さにとどまった。

(2) 柵状組織における単位葉面当たりの細胞

数・全細胞表面積および細胞体積・細胞間隙

柵状細胞は、規則正しく葉の表面に垂直に配列し、ほぼ均一な円筒形を示したので、以下の方法で細胞数・全細胞表面積・細胞体積および細胞間隙を測定

Fig. 3 Changes after shading in length of palisade cells in top portion of leaflets.
○.....Full sunlight, ●.....30% shade,
△.....50% shade, ×.....70% shade.

し、その結果を第5表に示した。柵状組織の縦断面より、平均柵状細胞長(A)、平均細胞層数(B)を、横断面より1mm²当たりの細胞数(C)、平均細胞直径(D)を算出し、単位葉面当たりの細胞数は、B×Cにより求め、全細胞表面積は、次の式によって求めた。

$$\pi BCD(A + 1/2D)$$

細胞体積は、 $1/4\pi D^2A$ により求め、細胞間隙は、

Table 5. Effect of shading on palisade structure of leaflet.

Treatment	No. of cells per unit leaf area (mm ²)		Total cell surface area (mm ²) per unit leaf area (mm ²)		Cell volume ($\times 10^4 \mu\text{m}^3$) per cell		Intercellular spaces (%)	
	Top*	Base*	Top	Base	Top	Base	Top	Base
Full sunlight	1,650	1,590	9.4	7.3	2.4	2.2	18.3	18.0
30% shade	1,620	1,600	7.7	7.3	2.3	2.2	19.3	18.3
50% shade	1,540	1,530	6.1	5.1	2.0	1.7	23.3	23.8
70% shade	1,520	1,480	5.7	4.0	1.8	1.6	31.0	35.1
L. S. D. (5%)	40	38	2.1	1.8	0.3	0.4	10.1	9.8

* Leaflet portions are shown in Fig. 1.

葉の表面と平行な断面の拡大写真を用いて紙重法により測定した。

単位葉面当たりの細胞数・全細胞表面積は、遮光により減少し、特に葉身基部の小葉においては、全細胞表面積が70%遮光区で著しく減少した。遮光区においては、細胞直径の減少はみられなかったが、細胞長が減少したため、細胞体積が減少した。70%遮光区の細胞間隙は、葉身先端の小葉で対照区に比べ70%、葉身基部の小葉で95%それぞれ大きくなった。

海綿状組織においても柵状組織と同じ傾向を示したので表示しなかったが、細胞数・細胞断面積は、遮光区では対照区に比べてやや少なくなり、細胞数で約5~10%、細胞断面積で8~20%それぞれ減少した。

(3) 柵状組織における単位葉面当たりの葉緑体数

細胞当たりの葉緑体数は、柵状細胞の縦断面と横断面でかぞえた平均葉緑体数の積によって算出し、この

値に細胞数(B×C)を乗じて単位葉面当たりの葉緑体数を計算し、その結果を第4図に示した。

葉面当たりの葉緑体数は、各区とも処理開始1週間あるいは2週間目を最大として、その後減少する傾向を示した。対照区は、処理開始1ヶ月の間、遮光区に比べ多くの葉緑体を含んでいたが、生育が進むにつれて著しく減少し、処理後84日目の時点で、50%遮光区の約85%に減少した。遮光区間では、50%、70%両区で葉面当たりの葉緑体数の減少が少なく、ほぼ同様の推移を示したが、30%遮光区は、対照区とほぼ同様に推移し、処理1ヶ月以降葉面当たり葉緑体が大きく減少した。海綿状組織においては、柵状組織の結果とほぼ同じ傾向を示したので図示しなかったが、処理開始後84日目の時点における小葉横断面の単位の長さ(1mm)に含まれる葉緑体数は、対照区で960個、50%遮光区1,020個であり、柵状組織ほどには大きな差が認められなかった。

考 察

一般に、陽生植物は遮光により形態的に陰葉化するとともに光合成能力が低下する^{4,10)}といわれている。陰生的性格をもつコンニャクの場合には、弱光下において球茎の肥大が促進され、光合成速度が高く維持されると報告されている⁵⁾。

本実験の結果によると、コンニャクは遮光下で栽培すると、葉面積が拡大し、小葉の厚さが減少する。これに伴ない表皮、柵状および海綿状の各組織の厚さが減少し、単位葉面積当たりの葉肉細胞数、細胞の大きさおよび全細胞表面積がいずれも減少して細胞間隙が大きくなる。したがって、コンニャクにおいても他の陽生植物^{1,13)}と同じように弱光下で葉構造が陰葉化すると考えられる。

三浦ら^{6,7)}の研究によると、コンニャク葉の光合成速度は遮光条件下で増大し、この増大には気孔抵抗

Fig. 4 Changes in number of chloroplast per unit leaf area (mm²) in palisade tissue after shading.

Symbols are shown in Fig. 3.

(r_s) よりも葉肉抵抗 (r_m) の低下が強く関係していることが明らかにされている。したがって、遮光処理による葉構造の変化は r_m を介して光合成速度に関与しているものと考えられる。

【】本実験で調査した葉の構造的要因のうちで r_m に関係すると考えられるものは、葉肉の厚さ、細胞の大きさおよび葉面当たりの全細胞表面積^{2),9)} などの組織レベルでの構造的要因と葉緑体数という細胞レベルでの構造的要因を考えることが出来る。このうち組織レベルでの構造的要因は、遮光処理によって陰葉化の方向に変化しているので、光合成速度の増大に直接関与しているとは考え難い。したがって、遮光処理による光合成速度の増大には、細胞レベルでの構造的要因が密接に関与しているものと推定される。そのひとつとして、本実験では葉緑体数を調査したが、この値が対照区よりも遮光区の方で生育後半における減少程度が少なかったことはとくに注目される。この結果は、野村ら⁹⁾、三浦ら⁷⁾ が葉緑素含量について遮光処理後の推移を測定した結果と一致している。これらの結果から、弱光下における光合成速度の増大要因は、葉緑体内における光合成反応系に存在することが推測される。すなわち、コンニャクのような陰生植物においては、自然の光強度は葉緑体の発達にとって阻害的に働いている可能性が考えられるので、葉緑体の構造発達に及ぼす光強度の影響についてさらに詳細な研究が必要であろう。

摘 要

コンニャクを4段階の照度条件で栽培し、葉身部の形態的变化を観察し、次の結果を得た。

1. 葉身長・小葉長は、強遮光条件ほど伸長し、小葉幅は、多少増加した。その結果、葉面積は、遮光の程度に応じ3~30% 拡大した。
2. 小葉の厚さは、強遮光条件ほど薄くなり、それに伴ない上・下表皮細胞、柵状組織、海綿状組織の厚さおよび細胞層数が減少した。小葉表面に平行な面の上・下表皮細胞の大きさは、拡大した。
3. 柵状組織の単位葉面当たりの細胞数、全細胞表面積および1細胞当たりの細胞体積は、遮光によって減少し、細胞間隙は増加した。
4. 小葉の厚さ、柵状組織の厚さ、柵状組織の細胞数、全細胞表面積などは、基部の小葉部において、遮光による減少が大きかった。
5. 遮光区の柵状組織の単位葉面当たりの葉緑体数は、開葉後1ヶ月間において、対照区より少なかった

が、それ以降、強遮光区(50%, 70% 遮光区)の葉緑体数は、対照区に比べ減少が少なく、高く維持された。

以上の結果より、コンニャクは、遮光処理により葉構造が陰葉化するが、単位葉面当たりの葉緑体数が対照区よりも高く維持されることが光合成速度の増大に関与しているものと推定される。

謝辞：本稿を草するに当たり、茨城大学農学部助教授長南信雄博士に多大な御援助を賜わった。また実験の遂行に当たって、茨城大学農学部松田智明博士に有意義な御助言を頂いた、ここに記して厚く御礼申し上げます。

引 用 文 献

1. 長南信雄 1967. 禾穀類の葉における同化組織に関する研究. 第4報 遮光処理による水稻の葉肉の構造変化. 日作紀 36: 297—301.
2. GAASSTRA, P. 1963. Climatic control of photosynthesis and respiration. In "Environmental Control of Plant Growth" (Ed.) L. T. EVANS, Academic Press, New York. 113—140.
3. 加藤清一・大黒誠一・佐藤忠夫 1972. コンニャクの種いもに関する研究. 第1報 コンニャクの地上部形態ならびに生育量といも肥大との関係. 日作東北支部報 13: 87—89.
4. 玖村敦彦 1968. 大豆の物質生産に関する研究. 第4報 葉の発育時における光条件がその光合成特性に及ぼす影響. 日作紀 37: 583—588.
5. MIURA, K. and A. OSADA 1981. Effect of shading on photosynthesis, respiration, leaf area and corm weight in konjak plants (*Amorphophallus konjac* K. Koch). Japan Jour. Crop Sci. 50: 553—559.
6. 三浦邦夫・石井龍一・玖村敦彦 1983. コンニャクの物質生産に関する研究. 第6報 生育光環境が光合成・蒸散速度・乾物生産特性および体形に及ぼす影響. 日作紀 52(別1): 225—226.
7. ———— 1983. ————. 第7報 生育光環境の変更が光合成速度・小葉角・葉内要因に及ぼす影響. 日作紀 52(別1): 227—228.
8. NOBEL, P. S. 1977. Internal leaf area and cellular CO₂ resistance: photosynthetic implications of variations with growth condition and plant species. Physiol. Plant. 40: 137—144.
9. 野村精一・阿部邑美・郡司孝志・今井善之輔・山賀一郎 1966. コンニャクの灌漑栽培に関する研究. 群馬農試報 7: 39—48.
10. 佐藤 庚 1970. 水稻葉の光合成に及ぼす環境の影響. 日作紀 39: 370—375.

11. 植田宰輔 1937. 光線の強度が茹蕒の生育に及ぼす影響に就いて. 日作紀 9: 341—357.
12. 若林重道 1963. コンニャクの葉形成に関する作物学的研究. 広島農試報 15: 1—85.
13. WYLIE, R. B. 1951. Principles of foliar organization shown by sun-shade leaves from ten species of deciduous dicotyledonous tree. Amer. J. Bot. 38: 355—361.

Effect of Shading on Leaf Anatomy in Konjak Plant (*Amorphophallus konjac* K. Koch)

Kengo INABA

(Faculty of Education, Ibaraki University, Mito 310)

Summary

Konjak plants were grown under different light intensities; full sunlight, 30, 50 and 70% shading. Leaf anatomy was studied with a light microscopy and the following results were obtained.

1. The corm dry weight increased by shading and statistically higher values were obtained from plants in shading as compared with those in full sunlight (Table 1).

2. The length of whole leaf and each leaflet increased with decreasing light intensity, but the width of leaflets was not affected by shading. Accordingly, the leaf area increased about 3-30% by shading (Table 2).

3. The thickness of upper and lower epidermis, palisade and spongy tissues in leaflets decreased with decreasing light intensity. The number of cell layers in palisade and spongy tissues also decreased by the shading treatment (Table 3,4).

4. The total palisade cell surface area per unit leaf area was decreased with decreasing light intensity, because of decrease in number of cells and cell volume, but the intercellular space of palisade tissue was larger in leaves developed in shade than those in full sunlight (Table 5).

5. The above-mentioned anatomical changes of the leaflet were more remarkable at the base of the leaflets than those at the top portion.

6. The number of chloroplasts per unit leaf area in palisade tissue was greatest at 1-2 weeks after shading treatment and decreased thereafter with aging. The number of chloroplasts of leaves grown under 50% and 70% shading decreased more gradually than those under full sunlight (Fig. 4).

Based on these observations, the relationship between photosynthetic rate and anatomy of the leaflet was discussed.