

# イネ根系の形態と機能に関する研究

阿 部 淳

# 目 次

緒 言	1
第 1 章 収量性に関わる根系の構造と機能	6
第 1 節 灌漑水田で栽培したイネにおける出穂期の剪根処理が 地上部乾物重と収量に及ぼす影響	7
材料と方法	
1. 1993 年の実験	
2. 1994 年の実験	
結 果	
1. 根系形態の比較	
2. 剪根処理の影響	
考 察	
1. 根系形態の特徴	
2. 剪根処理の影響	
第 2 節 陸稲における根系構造と収量性	18
材料と方法	
結 果	
考 察	
第 2 章 ファイトマーという視点からみた水稻の根系形成	28
第 1 節 根系の形態的特性を規定する個根の発育と ファイトマーとの関係に着目した根系発育モデルの提案	29
材料と方法	
結 果	
考 察	
1. 根系の形態的特性の定量的把握	
2. 個根の発育と根系全体の形態	
3. ファイトマーに着目した根系発育モデル	
第 2 節 草型を異にする水稻品種の地上部の生育、とくに ファイトマーの数・大きさと根量の関係	40
材料と方法	
1. ポット試験による最高分けつ期までの水稻品種比較	
2. 圃場試験による穂ばらみ期まで水稻品種比較	
3. 茎葉部形質からの総根長・総根重の推定	
結 果	
考 察	

第3節	栽培条件を異にする水稻の登熟期における ファイトマーの数・大きさと根量の関係 材料と方法 結 果 考 察	50
第3章	陸稻の根系構造と個根の生育	57
第1節	個根の伸長角度・長さ と深根性との関係 材料と方法 1. 根の伸長角度の評価 (ポット栽培) 2. 根の伸長速度と伸長期間の評価 (塩ビチューブによる栽培試験) 結 果 1. 根の伸長角度 2. 根の伸長速度と伸長期間 考 察	58
第2節	茎直径と深根性との関係 材料と方法 1. 東京大学農学部附属農場における実験 2. 茨城県農業総合センター圃場における実験 結 果 1. 東京大学農学部附属農場における実験 2. 茨城県農業総合センター圃場における実験 考 察	67
第4章	陸稻の側根形成と根の内部構造の特色	75
第1節	土壤水分条件が側根の発達に及ぼす影響と品種間差異 材料と方法 結 果 1. イネの生育と土壤水分量の経過 2. 第2ファイトマー根の品種間差異と土壤水分条件への反応 (1) 1次根直径について (2) 1次側根の発達程度 (3) 2次側根の出現頻度 考 察	76
第2節	種子根の内皮細胞壁の肥厚に関する品種間差異 材料と方法	89

結 果  
考 察

第5章	個根の発育および根系形成と出液速度	96
第1節	個根の形態と出液速度との関係	97
	材料と方法	
	1. 材料の栽培	
	2. 出液速度を測定する根の準備	
	(1) 水耕栽培した材料の準備	
	(2) 土耕栽培した材料の準備	
	3. 出液速度の測定装置の取り付け	
	(1) 水耕栽培した材料を用いた場合	
	(2) 土耕栽培した材料を用いた場合	
	4. 出液速度の測定と根の保存	
	5. 根の形態的形質の測定	
	(1) 1次根の根軸長と直径の測定	
	(2) 1次根の断面積と表面積の推定	
	(3) 1次側根の数・長さの測定と総根長・総表面積の推定	
	(4) 根端長によるエイジの評価	
	結 果	
	1. 出液速度の大きさおよび測定開始後の経時変化	
	2. 1次根の根長および表面積と出液速度との関係	
	3. 1次根の直径・断面積と出液速度との関係	
	4. 1次側根の数、総長、総表面積と出液速度との関係	
	考 察	
	1. 今回開発した出液速度測定法について	
	2. 根の吸水部位の拡大に関わる形質と出液速度との関係	
	3. 根の水通導能力に関わる形質と出液速度との関係	
	4. 個根のエイジや個体の発育にともなう出液速度の変化	
第2節	葉ざし法を用いたファイトマー単位の出液速度の解析	119
	材料と方法	
	結 果	
	考 察	
第3節	水田で栽培した水稻の出液速度の日変化および生育に伴う推移	127
	材料と方法	
	結 果	
	1. 茎葉部の生育と収量	
	2. 出液速度の日変化	
	3. 生育に伴う出液速度の推移	
	考 察	

	1. 出液速度の日変化	
	2. 生育に伴う出液速度の推移	
第6章	出液速度で評価した根系の活性と収量形成	143
第1節	農家水田で栽培された水稻の 登熟期における出液速度と穂重との関係	144
	材料と方法	
	結 果	
	1. 茎葉部の生育と収量	
	2. 登熟期における穂重と出液速度の関係	
	3. 出液速度の推移に対する除穂の影響	
	4. 成熟期における中央株と周縁株の比較	
	考 察	
第2節	登熟期における出液速度の推移からみた 半矮性穂重型多収品種の特性	156
	材料と方法	
	結 果	
	考 察	
第3節	施肥条件が水稻の根系形態と出液速度に及ぼす影響 —タイ王国試験圃場における栽培研究事例—	163
	材料と方法	
	結 果	
	考 察	
総合考察		172
摘 要		176
謝 辞		180
引用文献		181

## 緒 言

イネ (*Oryza sativa* L.) は世界の三大作物のひとつであり、とくに日本を含むアジアの国々ではきわめて重要な穀物である (IRRI 1997)。そのため、収量の安定的な向上を目指して、多くの研究が行なわれ、同時に、現場における技術改善が積み重ねられてきた。作物栽培における管理作業の中には、いわゆる「土作り」と呼ばれる、土壌の理化学的条件の改変によって作物の生育を改善しようとするものが多く、圃場整備事業もその効果を高めるためのものである。

たとえば、戦後日本の水稻栽培における技術向上に大きく貢献した朝日新聞社主催の「米作日本一」表彰事業 (朝日新聞農業賞事務局 1971) において調査、報告された多収穫農家の技術には、暗渠排水、客土、厩堆肥の施用、深耕、間断灌漑、中干しなどのように、地下部の環境を改善する様々な試みがみられる (森田 1994)。こうした土壌環境の変化に直接的に反応するのは根系であり、いわゆる栽培管理作業の多くは根系への働きかけを通して作物の生育を制御し、収量・品質を改善する営みと考えることができる。「米作日本一」表彰事業では、根系に関する体系的あるいは定量的な調査が行なわれていないので、定性的な観察結果を整理すると、多収穫をあげた水稻では、①冠根は数が多く、長く、直径が大きい、②側根や根毛がよく発達している、③根域が広く、根が深くまで分布している、④土壌表層で細根の発達が著しいなどの特徴が共通して認められる (田中 1976, 森田 1994)。

川田ら (1978a) は、上記④の土壌表層に分布する細根 (いわゆる"うわ根") に着目し、1971年から1976年にかけて国内11県の150水田を調査した結果、600g/10aまでの収量レベルでは、"うわ根"の量と収量との間に密接な相関関係が認められること、しかし、それ以上の高い収量レベルでは両者の関係が明らかでなくなることを報告し、深層の根に関する研究の必要性を指摘している。

一方、陸稲の収量は水稻に比べて著しく低く、しかも不安定である。その要因の中には、水不足、養分不足、生育初期の過湿、倒伏、不適切な土壌 pH、ネアブラムシを始めとする病害虫など、やはり土壌や根に関係する問題が多い（新妻芳弘 1981, 阿部 2003）。とくに降雨の不足による乾燥はしばしば問題となり、国内でも 3 年に 1 回ほどの割合で早魃害が発生している。そのため、早魃年における稔実不良の回避に深根性品種の導入が期待されているし（今 1990, 平山ら 1995）、海外でも耐乾性向上のために陸稲根系の改善が望まれている（Chang et al. 1972, Widawsky and O'Toole 1996, 近藤 2000, 近藤 2003, 阿部 2003）。

以上のように、水稻・陸稲のいずれについても、根系の形態と機能を理解して改善していくことは、イネの収量を改善していくうえで重要な課題のひとつと考えられる。そのため、根系に関する調査事例は少なくないが、直接、観察・測定できる地上部と異なり、定量的な解析は進んでいない。すなわち、茎葉部の場合は、葉齢・茎数・器官別乾物重・生葉面積あるいは非破壊的に計測可能な葉色といった指標によって生育を定量的に評価し、相互に比較検討したり、生育診断に活用することができる。一方、根系に関しては、生育に関する基本的な指標を何にして、どのように測定するかさえ明確でなく、個々の研究事例ごとに異なるのが通例であった（阿部 1996）。著者らは、水稻を対象とした円筒モノリス法（間脇ら 1990, 森田・阿部 2001）の考案・改良により、従来の改良モノリス法などに比べて比較的容易に根系の形態的特徴を把握する方法を開発してきた。すなわち、多収穫水稻の事例から重要性が示唆されている根量と根の分布という 2 つの特性の組み合わせることによって、根系形態を把握する方法である。根量については、単位面積当たりの地上部乾物重や収量のように、単位面積当たりのイネ個体群の根量という観点から、1 m<sup>2</sup> 当たりの総根長および総根重を推定することが多い。また、根の分布についてはとくに垂直分布を重視し、円筒モノリス法で得られた深さ別の根量から、根系の重心の深さともいうべき「根の深さ指数」（Oyanagi et al. 1993, 小柳 1998）を算出すれば、根系の垂直分布の様相を単一の指標で簡便かつ定量的に比較することが可能である。円筒モノリス法は次第に

普及しており、今後は根量と分布という2つの指標を用いつつ、根系を構成する個々の冠根（以下、本論文では、とくに根系全体と区別する際には「個根」とよぶ）のいかなる形質が、根系全体の形態を規定しているかを検討することと、これらの形態的特性が根系の生理的な機能にどのように関わり、収量形成に寄与しうるのかを明らかにしていくことが重要な課題となる。

水稻の個根の形態的形質に関してはすでに膨大な研究があるが（Yamazaki and Harada 1982, 森田 2000），それら個根の形質と根系全体の量や分布との係りは十分に検討されていなかった。育種や栽培管理によって根系の形態を改善するためには、目標とする根系の特性をその構成単位である個根の具体的な形質に還元して理解しておくことが望ましい。さらに個根の形質に基づき根系形態を把握することは、茎葉部の発育と根系形態との関係を理解するためにも有意義であると予想される。イネの個体は主茎と分けつとから構成され、そのいずれもファイトマーという形態的単位の積み重ね構造として理解することができる（Nemoto et al. 1995）。ファイトマーというのは、1節+1節間に1枚の葉と1つの分けつ芽が側生した基本構造がファイトマーであり、各ファイトマーの茎部に複数の冠根が形成される（藤井 1961, 川田ら 1983）。したがって、新葉の出現や展開、あるいは分けつの形成に伴うファイトマー数の増大は根数に影響を与えることが予想されるし、また、ファイトマーの主体である茎の直径や表面積が、そこで形成される冠根の直径に密接に関わることも知られている（川田ら 1978b, 根本・山崎 1986, 根本・山崎 1989, 山崎・根本 1986）。冠根の直径は、その根の最終的な長さや側根の発達程度に影響を与えたり（川田ら 1980）、伸長角度に関わること（山崎ら 1981a）から、ファイトマーの数や大きさという茎葉部の形質が、個根の形質への影響を介して、根系全体の根量と分布とに関わっている可能性が大きい。これを敷衍すれば、耐乾性の面で深根性が重要と予想される陸稲においても、茎直径などの茎葉部の形質と根の分布の関係を検討することは意義があろう。



根系の機能や生理的活性に関しては、形態に関する研究以上に手法上の制約が大きい。根の生理的活性については、 $\alpha$  ナフチルアミンの酸化力や呼吸活性などの測定が試みられて、ある程度の成果を挙げている（二見 1990, 二見 1996, 山口 1996）が、圃場における測定には労力や機材の制約があることに加えて、根を掘り出して洗い出すという作業にもなう根の損傷や時間経過が大きな問題となる（阿部・本間 2003）。したがって、イネの根について機能形態学的な視点からの研究事例を増やして知見を蓄積していくためには、圃場でも容易に応用できる評価方法の確立が重要である。水稻の茎葉部を切除すると、切口から導管液が溢れ出す現象が古くから知られている。これは溢液とか出液とよばれており、その発生機構はまだ不明な点も多いが（加藤 1995）、根が生体エネルギーを用いて作り出す根内外の浸透ポテンシャルの差を原動力とする吸水により水が押し上げられて切口から溢れ出したものと考えられており、根の能動的な作用による現象であることから、水稻根系の活性評価に用いられたことがあり（土井・山谷 1953, 馬場 1957）、その後も登熟期の葉身基部からの出液速度でその茎から出現した根の生理的活性を評価すること（平沢 1983）などが試みられている。しかし、これらの研究のなかでは、出液の様相や根の形質との関係については、まだ充分には明らかにされていない。したがって、出液速度に関する根の形態との係りや日変化などの基本的な動態が把握できれば、簡便でかつ非破壊的な根系の生理的活性の評価法を確立することが可能である。

本研究においては、水稻および陸稻を対象に、根の形態と機能を発育形態学的視点から把握することを試みた。はじめに、イネ栽培における根系の重要性について、実験処理やストレス耐性の異なる品種の比較によって検討を行なった（第1章）。次に水稻を対象に、根系の形態的特徴となる根量と分布が個根のいかなる形態的形質に規定されているかを再検討し、茎葉部の生育が個根の形質を通して、根系全体の特性にどのように影響を及ぼすかをファイトマーに着目した発育形態学的な視点から解析した（第2章）。さらに、深根

性が重要と考えられる陸稲について、深根性を規定する個根の形質と茎葉部形質の係りを検討し（第3章）、そのうえで、個根の吸水機能・耐乾性に関係すると考えられる側根の発育や根の内部形態を調査した（第4章）。これらイネの根の形態に関する考察を行なった後、個根および根系の形態がもつ機能的意義を検討するために根の生理的活性の指標として出液速度に着目し、まず個根の形態と、次いで根系全体の発達・老化との関係を検討し（第5章）、最後に出液速度を用いて根系の形態や機能と収量形成との係りについて考察した（第6章）。

## 第1章 収量性に関わる根系の構造と機能

植物根系の理想型が具体的にどのようなものであるかは、対象とする種の特性或生育条件によって異なると考えられるが（山内 1998）、イネ（水稲および陸稲）における理想型根系は、与えられた条件下で収量を最大にする、あるいは、安定して高い収量を保障する根系といえよう。これまで、イネの根系やこれを構成している個々の根については水稲を中心に多くの研究が行われてきたが、根系の形態的特性と収量との関係を直接検討した学術的な調査事例は必ずしも多くない。

水稲では、とくに灌漑水田で栽培した場合には、養水分条件が良好であることから必ずしも根系が重要とは考えにくい、「米作日本一表彰事業」の体験（朝日新聞 1971）などから、根量や深根性の重要性が経験則として示唆されている（田中 1976）。川田ら（1978a）は、国内の多数の水田を調査した結果から、生育後期に土壌表層部に形成されるいわゆる"うわ根"の量が収量と比例することを示す一方で、収量水準がきわめて高い（玄米収量600kg/ha以上）水田においてはその比例関係が不明瞭となることから、多収水田における深層部の根の重要性を示唆した。しかし、こうした根系形態と収量との関係について、その因果関係を実験的な手法で解析した研究事例はほとんどない。

陸稲においては、しばしば乾燥が収量低下の大きな要因となることから、耐乾性の向上という観点から根系形質が重要視されている。陸稲根系の根量と深根性には大きな品種間差が存在し（Yoshida et al. 1982, Nemoto et al. 1998）耐乾性との関係が示唆されている。実際、多くの陸稲品種は水稲品種に比べて節根が長く、深い根系を形成すると予想されるが（Chang 1972）、定量的な解析はまだ充分に行われていない。

そこで第1章では、畑と水田という条件の大きく異なる2つの生態系を対象に、それぞれ根系の形態と収量の安定性あるいは多収性との関係を検討した。

## 第1節 灌漑水田で栽培したイネにおける出穂期の剪根処理が

### 地上部乾物重と収量に及ぼす影響

水稲の根量と茎葉部の生育や収量との間に相関関係が認められることは、従来から報告がある。たとえば収量600kg/10a以下においてはうわ根の量と玄米収量との間に相関関係がみられたという報告（川田ら 1978a）や、伸長した1次根の数と総穎花数あるいは精玄米重との間に関係が認められたという報告（原田ら、1984）がある。しかし、これらの関係は、相対生長によって根の大きさが地上部の大きさと相関を持つ結果として認められた可能性もあり、根の機能と収量との間の因果関係は明らかでない。

ただし、水稲の登熟過程における根の重要性を示唆する研究結果も得られている。たとえば、出液速度で評価される根系の生理的活性が、登熟期における個葉の光合成速度の保持に密接に関係することから（蔣ら 1988、黒田・玖村 1989）、根で合成され茎葉部に送られるサイトカイニンの役割などが注目されている。しかし、登熟期における根が収量（形成）にどの程度貢献しているかを、直接実験的に検討した仕事は非常に少ない。秋田らは、熱帯の雨季において出穂期の前後に株あたりのすべての根を切断するという処理を施して、収量に対する根の貢献を評価することを試みた。その結果、出穂前に剪根処理すると収量の低下が著しいが、出穂期以降の処理による収量の低下は10%程度に留まったことを報告している（未発表）。ただし、秋田らの実験では収量水準が低く、高収量水準では登熟に及ぼす根の影響がより強く現われる可能性もある。

そこで、本研究では、多収性育種を進めていく上での材料として期待されている半矮性穂重インド型稲を対象にして、登熟期における地上部乾物量や収量に対する根系の貢献度を高収量水準で再検討した。すなわち、日本の従来品種と対比した場合の根系の形態的特徴を明らかにするとともに、登熟期における剪根処

理により根系の形態と機能を人為的に変化させ、収量および収量構成要素に対する影響を調査した。

## 材料と方法

### 1. 1993年度の実験

1993年の実験では、半矮性インド型の多収品種であるタカナリと特青（テキン）を対象とし、比較のために日本型品種である日本晴も供試した。これら3品種の苗を5月14日に農業研究センター（当時）谷和原圃場の水田に、栽植密度26.7株/m<sup>2</sup>（株間15cm×条間25cm）で1株1個体ずつ移植し、各品種3反復ずつを慣行に従い栽培した。出穂日はそれぞれ、タカナリ8月14日、特青8月20日、日本晴8月22日であった。

タカナリについては8月16日に、特青と日本晴については8月23日に、以下のような2通りの剪根処理を行った。すなわち、鎌を使って、条間は株中心から約10cmの位置に、株間は2株の中央部に、いずれも直線状に土壌表面から深さ約10cmの切れ込みを入れた一部切除区と、各株の基部ですべての根を切除し一度株を空中に持ち上げた完全切除区とを設けた。これらの2処理区では倒伏を防止するため、高さ約50cmのところを水平に渡した直径7mmの棒に緩く結びつけた。処理後4週目と収穫時に地上部乾物重を測定し、収穫後に収量と収量構成要素を調査した。なお、収量としては、塩水選（比重1.06）後の籾収量を用いた。

また、登熟期における各品種の対照区から、円筒モノリス法で株を中心に直径15cm、深さ25cmの土壌内に分布する根系を採取し、その株由来の根についてのみ、1次根の根長と伸長方向（森田ら1986a）、および側根も含めた根長・根重を調査した。さらに、これらの形質から、次の計算式で分枝指数（Morita and Collins, 1990）と比根長（根長/根重比：specific root length）を算出した。

[分枝指数] = ( [側根も含めた総根長] - [1次根の総根長] ) / [1次根の総根長]

[比根長] = [側根も含めた総根長] / [側根も含めた総根重]

## 2. 1994年度の実験

1993年は7月の低温により収量が低かったことから、1994年に追試験を行なった。供試した品種はタカナリと日本型品種コチヒビキである。1993年と同様に栽培して出穂期に剪根処理を行ない、穂重・わら重を調査した。また、出穂期に採取して既存の根をすべて切除した株を、深さ15cm程度に水道水を入れた容器に入れて日陰に数日間静置したのち、新しく出現した1次根の有無について確認を行った。

## 結 果

### 1. 根系形態の比較

1993年度の実験においては、登熟期の根の量と分布について品種間で明確な違いが認められた（第1-1-1表）。すなわち、側根を含めた根長と根重は、いずれも日本晴に比べてタカナリでやや小さく、特青で大きかった。また、1次根の伸長角度（水平方向に対して1次根がなす角度）は、タカナリおよび特青のいずれも日本晴に比べて大きく、ことに特青は土壌下層に向かって伸長する根が多かった。また、分枝指数と比根長は、日本晴に比べて、特青は大きくタカナリは小さかった。

インド型の2品種では、対照区も含めて出穂期以降の登熟期間中に新たに出現したと考えられる白色の新しい根が少なからず認められた。1994年の実験で行った水道水中での観察では、タカナリでは多数の新しい1次根の出現が認められたのにたいして、コチヒビキでは新たな1次根の出現は認められなかった。

## 2. 剪根処理の影響

収量に対する剪根処理の影響は、品種により異なっていた。1993年の実験においては、本来なら剪根処理前に決定していたはずの全粒数に処理区間、反復間の違いがあったため、この違いによる収量への影響を除いて収量を評価した。すなわち、粒収量は実測値のほかに、すべての区の粒数を対照区の平均粒数と同一と仮定して補正した値を表示した（第1-1-2表）。補正後の粒収量で比較検討した結果、日本晴では一部切除区では粒収量は低下せず、完全切除区でのみ低下がみられたのに対して、タカナリでは一部切除区・完全切除区のいずれにおいても粒収量が低下したが、特青では完全切除も含めて剪根処理の影響は認められなかった（第1-1-2表）。塩水選後の千粒重には処理区間での差がみられず、粒収量の違いは主に登熟歩合の違いによるものであることが確認できた。また、粒を比重別にみると比重1.00～1.06と比較的軽量の粒の割合が、いずれの品種においても、おおむね完全切除区>一部切除区>対照区の順で多かった。なお、1993年度は冷夏であったため、タカナリでは著しい障害型の不稔が認められた。登熟期間中の地上部乾物重の増加量は、いずれの品種においても、おおむね対照区より完全切除区で小さかったが、一部切除区と対照区との間には明確な差は認められなかった。1994年は、生育期間中の総日射量が大きく平年に比べて収量が高かった。剪根処理を施した区では、処理直後に、前年にはみられなかった白穂が発生した。特にコチヒビキの完全切除区では他の区に比べて白穂が多く、出穂期における水分吸収の不足が稔実に及ぼす影響が示唆された。本研究の目的は登熟期における根の役割を検討することであるため、全穂数の5分の1以上が白穂になった一部の株は調査対象から除いた。調査対象とした株における白穂の数は全穂数の5%以下であった。この際、白穂の重量はわら重に含めて解析した。剪根処理の穂重への影響をみると、タカナリの完全切除区では穂重の低下がみら

れたが、一部切除区では剪根の影響は小さかった（第1-1-3表）。また、コチヒビキでは完全切除区・一部切除区ともに、剪根による穂重の低下は認められなかった（第1-1-3表）。コチヒビキにおいては、対照区では登熟期に倒伏したが、剪根処理区では支柱を立て支持したために倒伏しなかった。わら重をみると、タカナリの完全切除区およびコチヒビキの2処理区とも、対照区に比べて10～15%ほど小さくなっていた。



第1-1-1表 登熟期における根の形質（1993年）

品 種	茎直径 <sup>a</sup> (mm)	1次根数 (/株)	根長密度 (cm/c m <sup>3</sup> )	根重密度 (mg/cm <sup>3</sup> )	分枝指数 (cm/cm)	比根長 <sup>b</sup> (cm/mg)	平均伸長 角度 <sup>c</sup> (°)
タカナリ	14.1	543	2.30	0.426	1.53	53.9	36.0
特青	15.8	643	5.78	0.763	3.89	75.7	39.7
日本晴	9.4	734	3.55	0.512	1.94	69.3	30.0

a. 株基部の周長から推定した葉鞘も含めた茎の平均直径。

b. 根長/根重比 (specific root length) . 側根も含めた根の乾物重 1 mg当りの根長。

c. 水平に対する角度。鉛直下向きを90°とする。

第1-1-2表 収量にかかわる諸形質<sup>a</sup> (1993年)

品種	処理区	籾収量 (g/m <sup>2</sup> ) <sup>b</sup>			籾千粒重 <sup>c</sup> (g)	比重別籾数割合(%)		地上部乾物 重 (gm <sup>2</sup> ) d
		実収量	補正值	比率		>1.06	1.00~1.06	
タカナリ	対照区	545 (48)	545 (48)	-	24.0 (0.1)	57.1 (7.3)	1.3 (0.4)	1770 (72)
	一部切除区	505 (3)	465 (3)	0.85	23.9 (0.1)	48.7 (2.1)	2.0 (0.5)	1678 (242)
	完全切除区	495 (25)	462 (23)	0.85	23.5 (0.4)	49.3 (3.4)	4.2 (0.4)	1550 (101)
特青	対照区	568 (30)	568 (30)	-	21.4 (0.0)	79.4 (0.8)	4.0 (0.2)	1534 (75)
	一部切除区	623 (57)	566 (52)	1.00	21.5 (0.3)	78.9 (0.5)	4.7 (0.2)	1585 (93)
	完全切除区	586 (20)	550 (19)	0.97	21.4 (0.3)	77.0 (2.6)	5.7 (0.3)	1507 (157)
日本晴	対照区	684	594	-	20.4 (0.6)	78.4	2.5	1604 (117)
	一部切除区	545 (40)	604 (44)	1.02	20.3 (0.3)	82.7 (3.2)	2.8 (1.5)	1613 (89)
	完全切除区	424 (104)	476 (117)	0.80	20.4 (0.4)	64.1 (10.8)	7.5 (2.9)	1317 (79)

a. 各区とも3反復の平均値を示す。( )内は標準偏差。ただし、日本晴の対照区においては倒伏による収量の低下が認められたので、籾収量と比重別籾数割合は倒伏程度の小さかった1反復のデータのみを用いた。

b. 塩水選(比重1.06)後の籾の乾燥重量。一部切除区および完全切除区の全籾数を対照区の平均籾数と同一と仮定して求めた値を「補正值」として示した。「比率」は補正後の籾収量について対照区を1としたときの比率を示す。

c. 塩水選(比重1.06)後の籾の乾物重を1,000粒当りに換算した値。

d. 収穫期の地上部全乾物重。

第1-1-3表 地上部乾物重（1994年）

品 種	処理区	地上部乾物重				対照区に対する比率		
		全重 (g/m <sup>2</sup> )	穂重 (g/m <sup>2</sup> )	わら重 (g/m <sup>2</sup> )	穂重/全重比	全重	穂重	わら重
タカナリ	対 照 区	2091 (105)	1214 (31)	877 (74)	0.58			
	一部切除区	1916 (252)	1165 (176)	751 (79)	0.61	0.92	0.96	0.86
	完全切除区	1678 (58)	971 (31)	707 (33)	0.58	0.80	0.80	0.81
コチヒビキ	対 照 区	1622 (117)	782 (51)	840 (67)	0.48			
	一部切除区	1535 (153)	802 (69)	732 (85)	0.52	0.95	1.03	0.87
	完全切除区	1528 (80)	771 (24)	757 (56)	0.50	0.94	0.99	0.90

a. 各区とも3反復の平均値を示す。( )は標準偏差.

## 考 察

### 1. 根系形態の特徴

本研究で調査した品種のうち、タカナリと特青についてはすでに寺島ら(1993)が土壌の深さ別の根量を調査し、深根性を確認している。したがって、本研究における冠根の伸長方向について詳細に検討した結果とあわせると、これら2品種では冠根の伸長角度が大きいことが深い根系を発達させることに寄与していると考えられる。タカナリの根長密度・根重密度が日本晴に比べて小さかったことは、タカナリが穂重型品種で莖数が小さく、それにともなって根数が少ないことが原因であろう。こうした、莖葉部の形質と根の量や分布との関係については、第2章でさらに詳しく検討したい。加えて、側根の発達程度の指標である分枝指数や比根長もタカナリでは小さく、側根形成の品種間差異も根長密度の差に反映されていたと考えられる。なお、一部切除区で切断された1次根の割合は、伸長方向から考えて日本晴> タカナリ > 特青の順で大きく、側根の発達程度ともあわせて考えると、特青では切除後に残存する根の量が他の2品種より多かったものと推定される。

国内の水稲品種を対象とした従来の研究では、早生の品種を別にすれば、根群の形成はおおむね出穂期までに完了すると考えられている(佐藤 1940, 川田ら 1963, 川田・副島, 1974)。今回、タカナリでは出穂後にも太い冠根の形成が認められた。この観察結果は、既存の冠根を切除し、株基部を水中に静置するという特殊な条件下での事例であるが、1993年の収穫期にも対照区を含めてタカナリ、特青に新しい白色の根が認められたことと併せると、インド型品種の中には出穂期以後も多くの節根を生じる品種があるといえよう。出穂期以降になって新たな節根が発生することの意義については、登熟期の養分吸収や光合成産物の分配などの点から、今後さらに検討が必要である。

## 2. 剪根処理の影響

収量性に対する根系の寄与を剪根処理による影響を通してみると、剪根程度の割には、収量への影響は小さく、籾収量や穂重の低下した場合も1-2割程度の減少にとどまっていた。また、収量が高かった1994年において、タカナリの完全切除区では穂重が約20%低下し $970\text{ g/m}^2$ であったが、これはコチヒビキの対照区の穂重より大きい。このことは、半矮性多収品種の多収特性が、登熟期における根の活力だけでは説明できないことを示している。また、タカナリと特青のいずれも、完全切除区では出穂期以降の養分吸収量が大きく制限されていたと考えられるが、登熟期における養分吸収が制約されても収量に現われる影響はそれ程大きくなかった。

ただし、1993年においては、剪根処理の程度に応じて比重の小さい籾の割合が増加したことから、根量が稔実程度に影響を与える可能性が示唆された。さらに、1994年の試験で、タカナリの完全切除区およびコチヒビキの2処理区とも、わら重が対照区に比べて小さかったことから、剪根による窒素をはじめとする養分の吸収や光合成が低下していたと考えられる。したがって、穂重が大きくは低下しなかったのは、茎葉部から穂への再転流が増加することにより剪根の影響が補償されていた可能性がある。実際、タカナリは出穂期までの乾物重の蓄積が多く、登熟期に穂への再転流が盛んに行われることが知られている（石川ら1996, 徐ら1997）。もともと再転流の大きいタカナリでは、剪根処理で根系機能が低下したことにもなう乾物生産の低下が収量に直ちに反映されたのに対して、通常は再転流が少ないコチヒビキでは、剪根区でのみ活発に再転流が行われ、わら重は低下した一方で収量への影響が表れにくかったものと推察される。また、1994年にはコチヒビキで倒伏がみられたが、剪根区では支柱により倒伏が軽減されていたために、処理区との収量の差がいくぶん小さくなった可能性はある。

以上，本研究の結果から，半矮性穂重インド型稲の根系は，側根の発達程度などは品種により異なるが，日本稲に比較して深根性であることが明らかとなった．また，収量の著しく低い年と高い年の調査結果から，出穂期の剪根処理が収量に及ぼす影響は品種により異なるが，剪根処理の程度が軽い場合には必ずしも収量を低下させるものではなく，処理の程度が強い場合には最大20%前後の低下を引き起こすことが示された．

## 第2節 陸稲における根系構造と収量性

植物の早魃抵抗性は、おおむね第1-2-1表に示した4つの戦略の組み合わせとして考えられる (O'Tool and Chang 1979, Yambao et al. 1992)。このうち第1の戦略が狭義の耐乾性であり、主に生物工学的な手法で研究が積み重ねられつつあるが、個体全体としての生存あるいは収穫ということを考えるなら、表中の第2、第3の戦略のように、新葉とか穂など重要かつ若くてストレスに敏感な器官を強いストレスにさらさなければ被害を軽減できる。これまで陸稲栽培で効果を上げてきたのは主に第3の戦略、すなわち早生品種の導入によって受精という重要な時期が早魃期にかからないように時間的に乾燥を避ける「回避」である (新妻芳弘 1981; 今 忠男 1990)。今後、さらに陸稲の耐乾性を高めるためには、第2の戦略に属する根系の形態と機能を改善することで土壤中の限られた水分を十分に獲得する方策が必要であり、そのための育種学・作物学的研究が積み重ねられている (O'Tool and Chang 1979, Yambao et al. 1992, 近藤 2000)。

植物の茎葉部では、光エネルギーの利用効率を高めるために、葉面積という量的形質に加えて、葉の高さ別の分布や直立性といった「形」の形質が重要であることは良く知られている (Monsi and Saeki 1953)。根も養水分の吸収を考えると、量だけでなく、土壤中でどのような分布をするかが問題となる。干ばつ時の土壌は表層から乾燥するため、地下水位が極端に低い乾燥地は別として、一般には根系が土壌深層まで発達している方が有利と予想される。

ここでは、耐乾性の程度の異なる陸稲・水稻品種を畑圃場で同一条件下で栽培し、根系の垂直分布を定量的に比較検討した。

第1-2-1表 植物の旱魃抵抗性戦略

---

1. 狭義の耐乾性 (**drought tolerance**)

組織・細胞自体が水ストレスに強い

2. 重要かつ弱い組織に水をまわす (**drought avoidance**)

高い集水能力, 貯水, 枝葉への水供給の打ち切りなど

3. 回避 (**escape**)

水ストレスに敏感な生育段階 (発芽, 受粉など)

を雨水のある時期にあわせる. 早生化など.

4. 回復 (**recovery**)

乾燥が解除されたのち迅速に成長する.

---



## 材料と方法

調査の対象としたのは、1994年に茨城県生物工学研究所の上国井圃場で、茨城県の推奨する天水陸稲の栽培法に従って慣行栽培された陸稲品種IRAT109、陸稲関東糯168号（KG168：現在の登録名は、ゆめのはたもち）、陸稲関東糯172号（KG172）、ツクバハタモチ、トヨハタモチ、および水稲品種ウルマモチである。各品種の特性は第1-2-2表に示した。圃場の土質は、表土が膨柔な黒ボク土で深さ約50cmであり、心土層は赤色のロームである。基肥はN、P、K成分量で5、10、5 kg/10a、畝間50cmで4月に播種し、第4葉期頃に株間10cmになるように間引いて、6月中にN成分量で2kg/10aの追肥と土寄せを行った。灌漑は行わなかった。

収穫期に塹壕を作成し、畝に直行する壁面に5 cm × 5 cmのマス目からなる格子を当てて、株から左右各50cm、深さ80cmの範囲について、各マス目において厚さ約5 mmの土をピンセットで丁寧に掻きとる間に現れた根の数を、節根・側根の別なくすべて計数した。その結果から、土壌中の深さ別に、塹壕壁面の単位面積当りの根数を根数密度（Morita et al. 1993）として算出した。

収量性に関わる形質としては、同一圃場において平山ら（1995）が調査した稔実率を用い、根系調査の結果と対比・検討した。

第1-2-2表 供試品種の特性

品種（系統）名	陸・水稲	早晚性	耐乾性程度	来歴など
IRAT109	陸稲	中	強	a
陸稲関東糯168号（KG168）	陸稲	中	強	b c
陸稲関東糯172号（KG172）	陸稲	中	強	b
ツクバハタモチ	陸稲	中	やや強	d
トヨハタモチ	陸稲	早	中	e
ウルマモチ	水稲	早	弱	

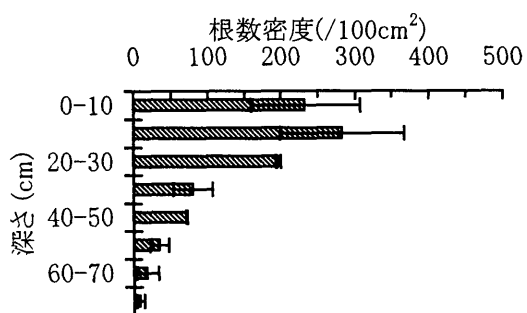
a: 西アフリカ原産の耐乾性品種, b: 茨城県生物工学研究所育成の耐乾性品種, c: 現在は「ゆめのはたもち」の登録名で茨城県の奨励品種, d: 耐乾性検定の国内標準品種, e: 本研究実施時における国内陸稲栽培の主要品種.

## 結 果

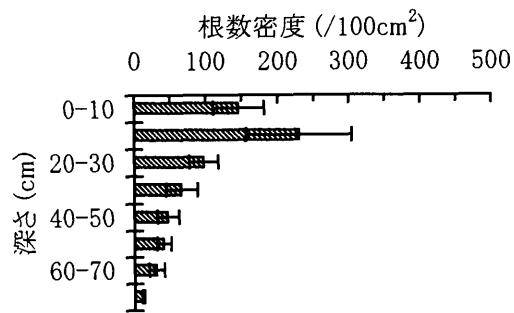
本研究を実施した1994年は早魃年で、特に出穂から登熟期にかけてを含む7月後半から8月にかけて、土壌の乾燥が顕著であった。

根数密度で示された深さ別の根量は、いずれの品種も土壌表面でやや少なく、深さ10-20cmで最大に達した後、深層に向かって急激に減少した。品種間で、全体の根量および垂直分布の様相ともに大きな差異が認められた。特にトヨハタモチは、他の陸稲品種に比べて各層の根量が少なく（第1-2-1図）、深層における根量も少なかった（第1-2-2図）。水稻品種のウルマモチと比較しても、トヨハタモチは根量が少なく、とくに表層部でその傾向が顕著であったが、土壌深層においてはトヨハタモチの方が多かった。

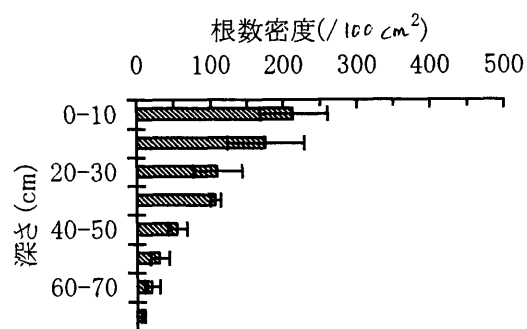
A. KG168



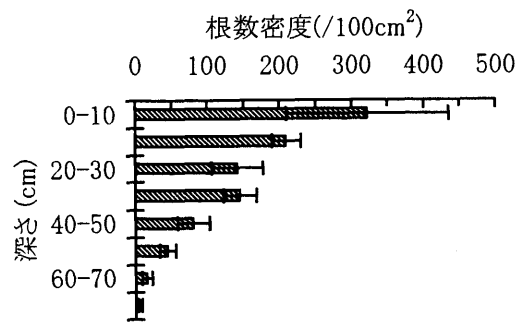
B. KG172



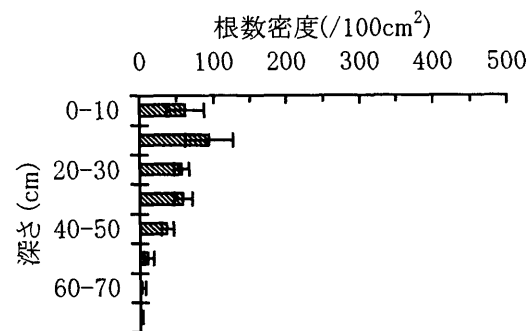
C. IRAT109



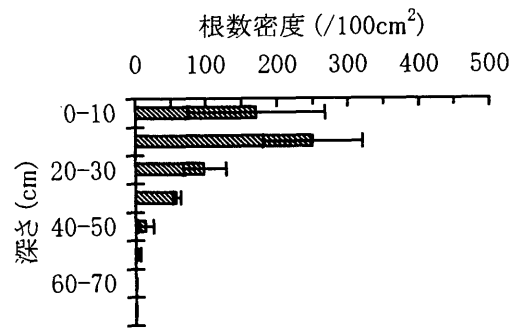
D. ツクバハタモチ



E. トヨハタモチ

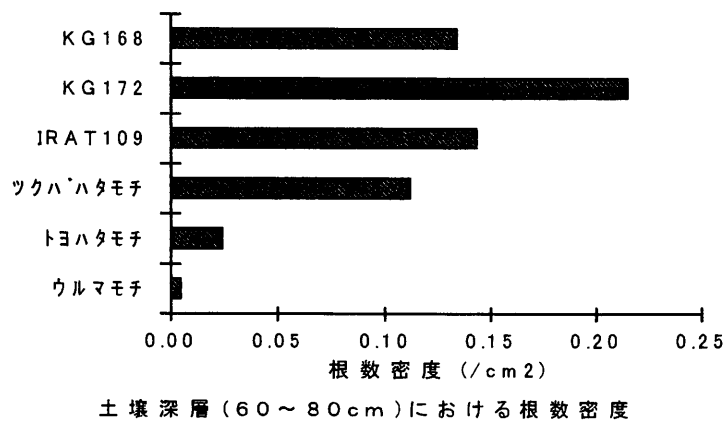


F. ウルマモチ



第1-2-1図 各品種の深さ別根数密度

根数密度は、調査した塹壕壁面の100cm<sup>2</sup>当りの側根も含めた根数として算出した。Barは95%信頼区間を示す。



第1-2-2図 土壤深層における根数密度の品種間比較

根数密度は、調査した塹壕壁面の1cm<sup>2</sup>当りの側根も含めた根数として算出した。

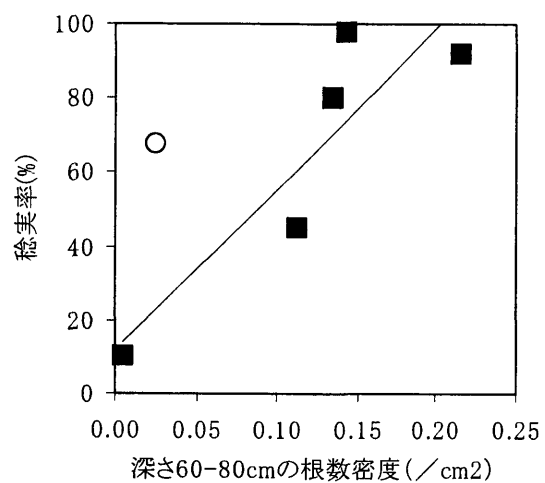
## 考 察

根系調査でみられた各品種の特徴は、耐乾性の程度とほぼ対応していた。すなわち、耐乾性の強いIRAT109, KG168, KG172は根量が大きく、陸稲の中では比較的耐乾性の弱いトヨハタモチは、根量がきわめて少なかった。このことは、根系全体の量的形質が耐乾性に関わっていることを示唆している。その一方で、土壌深層に着目した場合には、トヨハタモチも水稻品種のウルマモチよりは根量が多く、耐乾性の強い陸稲品種 > 耐乾性の中程度の陸稲品種 > 水稻品種 の順であったことから、土壌深層における根の量的発達耐乾性にはとりわけ重要であると考えられる。

乾燥が陸稲の収量にとくに深刻な障害をもたらすのは、開花受精期であり、この時期に強い乾燥ストレスがかかると、不稔が多発し、稔実初数が著しく低下する。そこで第1-2-2図の土壌深層の根量と、この年の同一圃場における各品種の稔実率（平山ら1995）との関係について検討したところ、7月中に出穂して受精時に強い乾燥ストレスを受けなかったと考えられるトヨハタモチ以外の5品種では、両者の間に正の相関関係が認められた（第1-2-3図）。これは、早魃時には、土壌の乾燥が表層から進行することと関係があろう。すなわち、表層を中心とした根系全体の根量は軽度の水ストレス条件下での水吸収において重要であるのに対し、この年のような強度の水ストレス条件下においては、土壌深層に残った土壌水分を獲得する上で深根がきわめて重要であると考えられる。このような表層の根と深層の根の機能的分担は、すでにコムギにおいて指摘されているところであるが（Morita et al. 1993）、陸稲のような比較的湿潤な気候に適応した作物であっても、同様の機能的分担が推測されたことは興味深い。今回の結果は、根系の形態が、養水分吸収の制約される条件下で収量の安定性を確立するために重要な研究課題であることを示している。

なお、トヨハタモチは早生品種であることで早魃抵抗性を補っている可能性を指摘しておきたい。早魃抵抗性という点では、深根性であっても茎葉部が過度に大きく蒸

散という水の支出が大きい品種は個体全体でみた耐性は期待できず，早生で葉茎部がコンパクトでありながら深根性という形が有利と考えられる．しかしながら，トヨハタモチのように早生であることや葉茎部がコンパクトであることは，深根性とは相反するトレードオフの関係にあることが予想される．こうした，陸稲における茎葉部形質と根系形質との関係については，第3章のなかで論じることとしたい．



第1-2-3図 土壤深層部における根数密度と稔実率との関係。  
 ○はトヨハタモチ。回帰直線はトヨハタモチを除く5品種について算出した。これら5品種での相関係数=0.894\*。稔実率のデータは平山ら(1995)より引用した。



## 第2章 ファイトマーという視点からみた水稻の根系形成

本章では水稻を対象に、本研究においてもっとも基礎となる根系の形態について検討する。根系形態を发育形態学的に解析していく場合の重要な視点として、①根系の形態的特性はどのようにして定量的に評価・把握できるか、②個根の发育・形態が根系全体の形態をどのように規定しているか、③個根の发育・形態がイネ植物体を形成する基本単位であるファイトマー形成にどのように影響を受けるか、という3つの問題を設定し、根系の成立を茎葉部の发育とも関連させつつ、個根の形態的特性に還元して理解することを試みる。

まず第1節では、草型・根系形態ともにそれぞれ異なる特徴を持つ水稻4品種を材料に用い、根系形態の定量的な解析を進展させながら根系形成についての发育形態学的な考察を行ない、それを踏まえてファイトマーの形成に着目した根系の发育モデルを提示する。第2節ではこれら異なる水稻品種を同一条件で栽培し、また第3節では同一の水稻品種を異なる条件で栽培することによって作出した根系形態を、第1節で提示した发育モデルの観点から解析した。

## 第1節 根系の形態的特性を規定する個根の発育と

### ファイトマーとの関係に着目した根系発育モデルの提案

イネの根系に関する研究は、調査に要する労力や技術的な障害のために地上部に比べると限られていた。もっとも基本的な根系の形態についても、品種や環境・栽培管理による変異を、統一的に評価できるような指標は確立されておらず、その成立についても十分な知見は得られていなかった。

本節では、円筒モノリス法（間脇ら 1990, 森田・阿部 2001）によって、測定可能となった土壌の深さ別の根長密度を基に、根量の指標として面積当たり総根長を、分布の指標として「根の深さ指数」（Oyanagi et al. 1993, 小柳 1998）を算出し、根量と分布によって根系の特徴を評価することを試みる。さらに、根系形態を個根の発育という視点からさらに検討し、その結果を踏まえて、ファイトマーに着目した根系発育モデルを提示する。

## 材料と方法

供試した材料は、1992年に東京大学大学院農学生命科学研究科附属農場の水田において栽培した水稻 (*Oryza sativa* L.) コシヒカリ, 土橋1号, IR36, Lemont の4品種である (森田ら, 1995)。基肥として10a当たりのN, P, Kが成分量で5kg, 7.5kg, 6.7kgとなるように化学肥料を施肥し, 6月5日に株間15cm, 条間30cmで1本植し, 以後, 追肥は行わずに慣行に従い栽培した。

材料の採取は登熟期 (コシヒカリ=9月22日, 土橋1号・Lemont=9月29日, IR36=10月6日) に行った。まず, 地上部の生育調査を行い, 各品種の標準的な穂数を示した株とその周囲から, 以下のような手順で根系の採取を行った。すなわち, 株を中心とした部位 (以下, 株下とよぶ) と, 隣接する4株の中央部 (以下, 株間とよぶ) において, ステンレス製の円筒を土壌中に鉛直方向に挿入して, 根系を含む円柱状の土壌モノリス (直径15cm, 長さ20cm) を採取した。これらの土壌モノリスを, 包丁で土壌表面から5cmずつの4層に切り分け, 各土層から根を丁寧に洗い出し, ゴミや土壌粒子などを取り除き, ルートスキャナで根長を測定した。さらに, 測定したそれぞれの土層中の根長を土壌体積 ( $884\text{cm}^3$ ) で割って, 根長密度 ( $\text{cm}/\text{cm}^3$ ) を算出し, この根長密度を株下と株間で平均してその深さの平均根長密度とした。

以上のような手順で測定した深さ別の平均根長密度から, 各土層の単位面積当たりの根長を推定し, 土壌表面から深さ20cmまでの各土層の根長の総和を単位面積当たりの総根長 ( $\text{km}/\text{m}^2$ ) とした。また, 根の分布様式の指標となる「根の深さ指数」 (Oyanagi et al. 1993, 小柳 1998) を次のようにして算出した。

$$\begin{aligned} \text{[深さ指数]} &= 2.5\text{cm} \times \text{[0-5cmの土層における根長]} \\ &+ 7.5\text{cm} \times \text{[5-10cmの土層における根長]} \\ &+ 12.5\text{cm} \times \text{[10-15cmの土層における根長]} \\ &+ 17.5\text{cm} \times \text{[15-20cmの土層における根長]} \end{aligned}$$

この深さ指数は、根量の垂直分布における重心の深さに似た指標で、この値が大きいほど根系の分布が深く、反対に小さいほど根系の分布が浅いことを意味している。

以上のほか、個根の形質を評価する目的で、登熟期に各品種について平均的な穂数の3株をステンレス製の円筒（直径15cm）を用いて株下から採取した。土壌を水で丁寧に洗い流した後、植物体全体を70%エタノールで固定、保存した。その後、他株の根やゴミなどを取り除き、1次根を株際から切り取って、切断されたすべての1次根の数を記録し長さを測定した。また、株の基部を半球状と考え、株周長の測定から株の半径（ $r$ ）を推定した。1次根が直線状に伸長した場合、直径15cm（半径7.5cm）の円筒で採取した際に円筒によって切断される1次根の長さ  $l$ （cm）と、その1次根の伸長角度（水平に対してなす角）を  $\theta$  との間に  $\cos \theta = 7.5 / (l + r)$  という関係が成り立つことから、各1次根の伸長角度を推定し（山崎ら1981a）、さらに各株の1次根の平均伸長角度を算出した。

さらに、上記の手順で推定した単位面積当たりの総根長と栽植密度から1株当たりの根長を算出し、同じ品種の1株当たりの1次根数で割ったものを「平均根長」とした。すなわち、「平均根長」とは、すべての分枝根も含めた1次根1本当当たりの総長の平均値を意味しており、この値を個根の「サイズ」の指標として用いた。

## 結 果

4品種の穂数と根の形態形質を第2-1-1表に示した。単位面積当たりの総根長は Lemont  $\geq$  IR36 > 土橋1号 > コシヒカリの順であり、根の深さ指数は Lemont > 土橋1号 > コシヒカリ > IR36 の順であった。個根の形質は、根数は IR36 で大きく、平均伸長角度は Lemont で、平均根長は Lemont と土橋1号でそれぞれ大きかった。

第 2-1-1 表. 登熟期における水稻の穂数と根系形質の品種間比較.

品 種	穂数	総根長 (km/m <sup>2</sup> )	根の深さ指 数(m)	1次根数 (/株)	平均伸長角 度(°)#	平均根長 (m)
コシヒカリ	11	15.6 b	7.69 b	358.3 b	31.2 b	1.96 a
土橋 1 号	7	17.4 ab	7.96 ab	333.7 b	29.7 b	2.37 a
IR36	19	18.2 a	7.26 b	657.0 a	32.9 b	1.26 b
Lemont	9	18.4 a	8.99 a	372.7 b	38.2 a	2.23 a

# 水平となす角度. 鉛直下向きを 90°とする.

同一カラム内での同じアルファベットは, 品種間に 5%水準で有意な差がないことを示す.

## 考 察

### 1. 根系の形態的特性の定量的把握

従来の水稲根系に関する研究では、単に根系全体の根重を測定するか、多くの時間と労力をかけてようやく1次根の数と長さを測定するくらいしか、定量化の手段がなかった。1980年代後半になって、森田らが円筒モノリス法（間脇ら 1990, 森田・阿部 2001）とルートスキャナーの利用（Morita et al. 1988, Kang et al. 1993, 森田・阿部 2001）を考案したことによって側根も含めた根長や根重の土層別の効率的な測定が可能となり、品種や環境条件による根系形態の変異を評価できるようになった（Kang 1994, 間脇ら 1990）。

本節では、これらの方法を利用して、草型も根系も大きく異なる水稲品種コシヒカリ、土橋1号、IR36、Lemontの根系形態を比較した結果（第2-1-1表）、深さ別の根量から算出される総根長で示される「根量」と、深さ指数（Oyanagi et al. 1993, 小柳 1998）で示される「分布」との組み合わせによって各品種の根系形態の特性が、明瞭に区分できることを示した（第2-1-1図）。

### 2. 個根の発育と根系全体の形態

次に、これら根系全体の形態的特性の指標である「根量」と「根の深さ指数」が、個根のいかなる発育形態学的な形質によって規定されているか、という問題について考えたい。

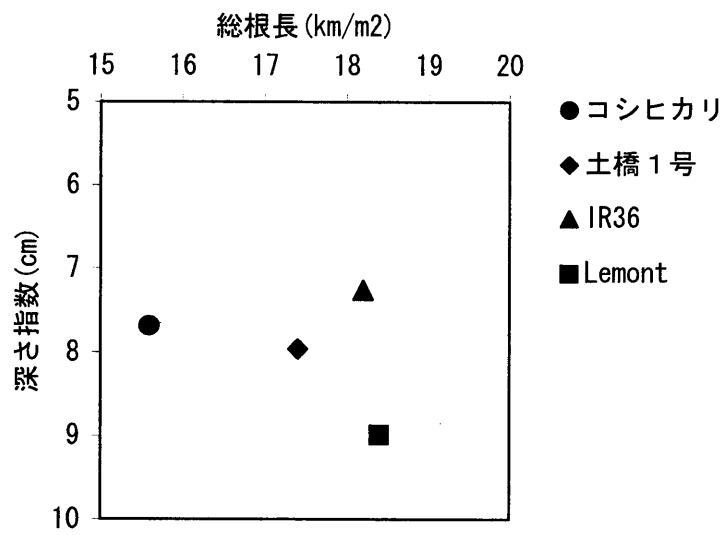
「根量」については、まず根の数が規定要因として挙げられ、具体的には1次根（ほとんどが節根・冠根）の数として計測できる。根数以外の根量の規定要因は、根量を1次根数で割って得られる、1次根1本当たりの側根をも含めた根長であり、ここでは、これを「平均根長」と名付けた。「平均根長」は、さらに1次根長とその側根の発達程度（分枝指数）に分けて考えることができよう。先の4品種の比較でも、株当たりの1次根数と平均根長、およびその組み合わせには大きな変異がみられ、IR36が根数がきわめて多いこと

によって根量が大きいものに対して、Lemont は「平均根長」がきわめて大きいことにより根量が大きかった（第 2-2-1 表）。

一方、「分布」については、幾何学的には、個根の伸長角度と長さによって規定されると考えられる。すなわち、水平に対して伸長角度の大きい（鉛直方向に近い）角度で長く伸びる根が多いと、根系の分布が深くなるであろう。水稻については、円筒モノリスを用いた個根の伸長角度の推定法が確立されている（山崎ら 1981a）。また、上述の「平均根長」は側根も含めた根長ではあるが、ある程度 1 次根の長さも反映していると考えられる。したがって、1 次根の平均伸長角度と「平均根長」との組み合わせによって、根系全体の分布の様相を解析できる可能性が高い。先の 4 品種の比較でも、「根の深さ指数」が最も大きく根系分布が深い Lemont は 1 次根の平均伸長角度と「平均根長」がともに大きいものに対して、他の 3 品種は平均伸長角度が小さく、とくに「根の深さ指数」が最も小さく根系分布が浅い IR36 は「平均根長」もきわめて小さかった（第 2-1-1 表）。

そこで、根系全体の「根量」（総根長）・「分布」（根の深さ指数）と、その規定要因と予想される個根の形質である「1 次根数」・「1 次根平均伸長角度」・「平均根長」との関係について、さらに定量的な解析を試みた（第 2-1-2 表）。その結果、単相関は全体に小さかったが、それぞれ 2 形質の重回帰式から予測された総根長・根の深さ指数は、実測値と良く一致していた（第 2-1-2 表）。品種数が充分ではなく、また入力変数間の独立性が検証されていないため、今後さらに検証が必要ではあるが、総根長・根の深さ指数のいずれについても品種間の変異は個根の 1 形質だけでは説明ができず、各 2 形質の組み合わせに強く規定されていることを示唆するものといえる。

なお、これまでに述べた形質のほか、根長と根重との比率として求められる比根長（＝根長／根重）の重要性も指摘しておきたい。比根長は根の相対的な直径の指標であり、この値が大きいということは側根が良く発達した根系であることを示していると考えられる（Kang et al. 1994）。



第 2-1-1 図 総根長と根の深さ指数でみた根系の品種特性



第 2-1-2 表 根量および分布を規定する個根の形質<sup>#1</sup>.

根系の特徴を示す形質	規定要因と予想される個根の形質		重回帰式による予測値と実測値の関係	
根量	1 次根数 相関係数	「平均根長」 相関係数	左の 2 形質による重回帰 <sup>#2</sup> 相関係数 決定係数	
総根長	0.436 NS	-0.164 NS	0.908 NS	0.825
分布	平均伸長角度 相関係数	「平均根長」 相関係数	左の 2 形質による重回帰 <sup>#3</sup> 相関係数 決定係数	
深さ指数	0.714 NS	0.700 NS	0.999 **	0.999

#1. 第 2-1-1 表のデータを基に算出した。NS: 5%水準で有意な相関がない。\*\*1%: 水準で有意な相関。 n=4, d.f.=2.

#2. [総根長] = 0.0184 [1 次根数] + 4.879 [平均根長]

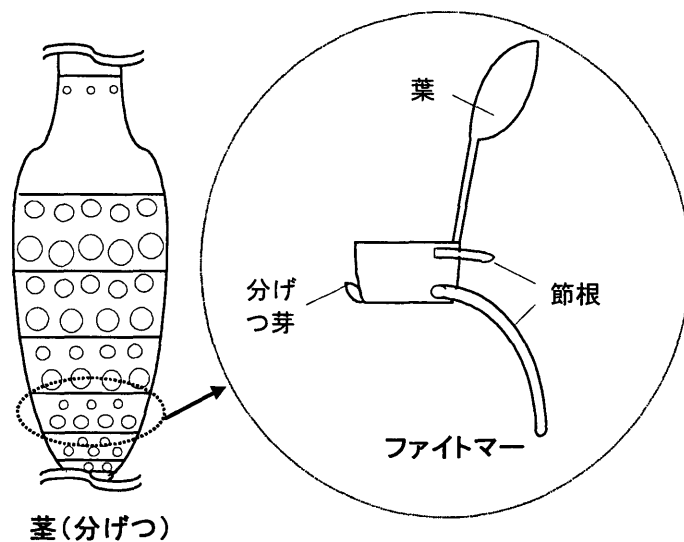
#3. [深さ指数] = 0.152 [平均伸長角度] + 1.06 [平均根長]

### 3. ファイトマーに着目した根系発育モデル

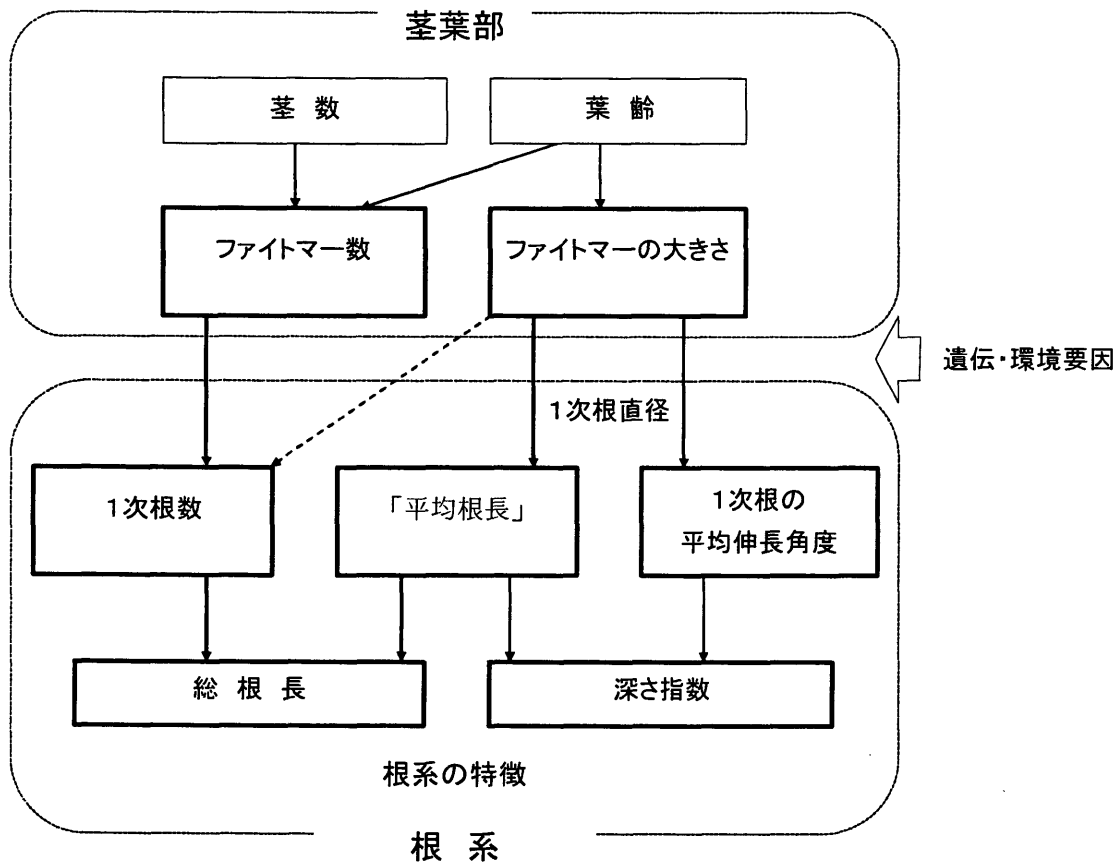
イネの体は、ファイトマーとよばれる形態的な単位構造の積み重ねからなっており、個々のファイトマーは、茎の「1節+1節間」に1枚の葉と1つの分けつ芽が側生した構造である（第2-1-2図；川田ら1963, Nemoto et al. 1995）。ファイトマーの多くは茎部分に節根が形成されるため、個体の生育に伴ってファイトマー数が増大するに連れて節根形成の場が増大していく。また、ファイトマー（茎部分）の直径や表面積が、形成される節根の数や直径と密接な関係を持つことも知られており（川田ら1978b, 根本・山崎1986, 山崎・根本1986, 根本・山崎1989）、ファイトマーの数と大きさは総根長に影響を及ぼすと考えられる。さらに、水稻においては、節根の伸長角度が、その節根の直径と関係していることが示唆されているので（山崎ら1981a）、ファイトマーの直径が節根の直径を介して、伸長角度にも影響を与えていることが考えられる。加えて、根系分布のもうひとつの規定要因である平均根長についても、根の直径が関係している可能性があり、ファイトマーの大きさが根の分布に強く影響を及ぼす可能性がある。

以上の関係を、模式的に示したのが第2-1-3図である。発育過程という視点からは、個体の生育に伴うファイトマーの数と大きさの推移が、1次根数と個根の伸長角度・大きさ（平均根長）を規定し、その結果として根系全体の根量と分布が変化するものと予想されるし、草型の異なる品種間での根系の差異や、分けつ肥など分けつ構成を変えるような栽培管理による根系の変化は、ファイトマーの数と大きさの相違が個根の形態の差異を通して根系全体を特徴づけていると推察される。

第2節と第3節において、品種や栽培管理を通してファイトマーの数と大きさに変異を生じさせた水稻について、生育を追いながらこの仮説の妥当性について検討していく。



第 2-1-2 図 ファイトマーの概念図。  
実際には、節根は左図の○で示したように節の上・下とも複数出根する。



第 2-1-3 図. ファイターに着目した根系発育モデル  
 矢印は、上の形質が下の形質に影響を及ぼすと予想される関係を示す。

## 第2節 草型を異にする水稻品種の地上部の生育， とくにファイトマーの数・大きさと根量の関係

イネの植物体はファイトマーの積み重ね構造として理解できる (Nemoto et al. 1995) . 節根 (冠根) はファイトマーの茎部分に始原体が形成され，その始原体が出葉と同調しながら順次出現することが知られている (藤井 1961, 川田ら 1963) . したがって，根系の発達には茎葉部の形態的特性に強く規定されるはずで，茎葉部の発育から根系の特性をある程度予測できる可能性がある. こうした予測の試みは，イネの茎葉部と根系の相互関係を理解するという学術的意義に加え，非破壊的な観察が難しい根系の発育を把握し，根系に着目した適切な品種の育成や栽培管理を効率的に進めるために役立つという実用上の意義も大きい.

ここでは予備的な試みとして，栄養生長期における生育を追いながら，茎葉部の形質から根系形態の特性を示す特徴のひとつである根量を推定した. すなわち，前節で提案した発育形態学的なモデルを前提に，茎 (分けつ) やファイトマーの数や大きさと根の数や大きさとの関係を明らかにし，推定された根の数や大きさから根量を算出するという試みである.

### 材料と方法

解析に利用したデータは，前節および森田ら (1997a) から引用して用いた. いずれも，草型と根系の形態に大きな差異のみられる3品種を供試している (第2-2-1表) .

第 2-2-1 表 供試品種の草型と根系形態の特性<sup>a</sup>

品 種	育成国	茎数	根数	平均根長	根量	深根性 <sup>b</sup>
コシヒカリ	日本	やや少	やや少	中	小	中
IR36	フィリピン (IRRI)	多	多	小	大	浅
Lemont	アメリカ合衆 国	少	中	大	大	深

a 日本での圃場試験における登熟期のデータに基づく(第 2 章第 1 節：第 2-1-1 表).

b 日本での圃場試験で調べた「根の深さ指数」(Oyanagi et al., 1993)に基づく評価(第 2 章第 1 節：第 2-1-1 表).

## 1. ポット試験による最高分けつ期までの水稻品種比較

材料は、1994年に東京大学農学部圃場のビニール温室内にて最高分けつ期までポット栽培したコシヒカリ、IR36、Lemontの3品種である（森田ら 1997a）。1/5000 a ワグナーポットに直播し、1ポット1個体となるように間引いて4葉期から湛水し、播種後60日目の最高分けつ期まで栽培した。その間、2週間ごとにサンプリングして、以下の項目を調査した。

まず、莖数（以下、数式と図表ではNTと略記する）と各莖の最上葉位を調査し、莖数と発根ファイトマー数（以下、数式と図表ではNRPと略記する）を求めた。ファイトマーは1枚ずつの葉を形成するので、各莖の最上位葉位の和がほぼ全ファイトマー数と一致するが、そのうち発根しているファイトマーの数については、イネでは出葉中のファイトマーより3つ下のファイトマーで出根する（藤井 1961, 川田ら 1963）ことから、各莖の調査時の最上位葉位から3を引いたものの総和として推定できる。すなわち、

$$[NRP] = \Sigma (\text{各莖の最上位葉位} - 3) \quad \dots [1]$$

調査時における莖（分けつ）やファイトマーの平均的な大きさを示す指標としては、莖葉部全乾物重を莖数やファイトマー数で割った1莖当たり、1ファイトマー当たりの平均乾物重を用いた（以下、数式と図表では、莖の平均的な大きさ=MST、ファイトマーの平均的な大きさ=MSP）。

根系を丁寧に土から洗い出した後、1次根数と総根長・乾物重を測定し、総根長や乾物重を1次根数で割って得られる、根1本当当たりの側根も含めた根長・根重をもって個根の平均根長・平均根重とした。

## 2. 圃場試験による穂ばらみ期までの水稻品種比較

材料は、1992年に東京大学大学院農学生命科学研究科附属農場（東京都西東京市）の水田で栽培したコシヒカリ、IR36、Lemontの3品種である（森田ら 1995）。6葉期の苗を栽植密度 22.2 株/m<sup>2</sup>で移植し常時湛水で慣行栽培した。

穂ばらみ期まで2週間ごとに、茎数が各品種の平均に近い株を3株ずつ採取し、ポット試験と同じ要領で、茎数（NT）、発根ファイトマー数（NRP）、1次根数を調べた。

### 3. 茎葉部形質からの総根長・総根重の推定

ポット試験については、以下のようなデータの解析を行った。

1株の総根長や総根重は、

$$[\text{総根長 (総根重)}] = [1 \text{ 次根数}] \times [\text{平均根長 (根重)}] \cdots [2]$$

である。

前節で述べたように、根数は茎数や発根ファイトマー数に、また、平均根長（根重）は、茎やファイトマーの大きさに強く規定される可能性があるため、茎数や発根ファイトマー数から根数を求める回帰式、および、茎やファイトマーの平均的大きさ（1茎当りまたは1ファイトマー当りの茎葉部乾物重）から平均根長（根重）を求める回帰式を検討し、それらの回帰式を式[2]に代入して茎葉部形質から総根長・総根重を推定し、実測した総根長・総根重との関係を検討した。

なお、圃場試験については、茎やファイトマーの大きさに関わるデータがないため、茎数や発根ファイトマー数と1次根数との関係だけを検討した。

## 結 果

ポット試験における、茎数や発根ファイトマー数と1次根数との関係を第2-2-1図に、茎やファイトマーの平均的大きさと平均根長との関係を第2-2-2図に示す。

茎数や発根ファイトマー数と1次根数との関係は、いずれも密接な正の相関関係を示し、3品種共通で下記の直線回帰で表すことができた。

$$[1 \text{ 次根数}] = 15.2 [\text{NT}] \cdots [3]$$

$$[1 \text{ 次根数}] = 10.1 [\text{NRP}] \cdots [4]$$



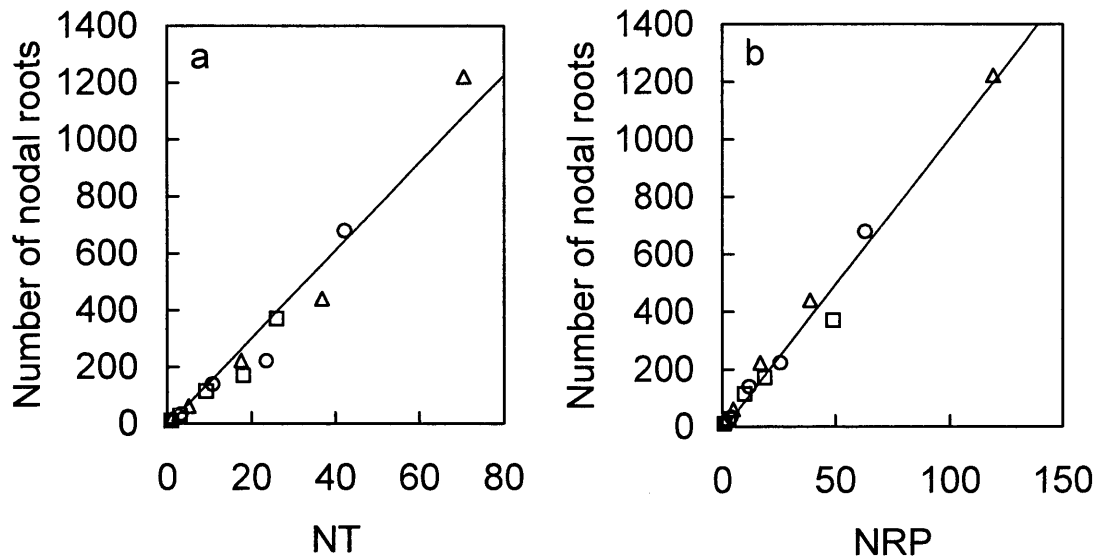
一方、茎やファイトマーの大きさと平均根長との関係は、ばらつきが大きく、下記の対数関数で近似された。

$$[\text{平均根長 (m)}] = 1.27 \times \ln[\text{MST(mg)}] - 2.82 \quad \dots [5]$$

$$[\text{平均根長 (m)}] = 1.28 \times \ln[\text{MSP(mg)}] - 1.12 \quad \dots [6]$$

茎の数と大きさに基づく総根長の推定は式3と5を式2に代入することで、ファイトマーの数と大きさに基づく総根長の推定は式4と6を式に代入することで行った。得られた推定値は、第2-2-3図に示したとおり総根長の実測値と比較的よく一致していた。平均根長・総根長の代わりに、平均根重・総根重の推定を試みた場合も、ほぼ同様の結果であった。

圃場試験のデータに基づく解析（第2-2-4図）でも、茎数や発根ファイトマー数と1次根数との関係は、ポット試験の場合と同様に、3品種のデータを1つの直線回帰で近似できた。ただし、茎数の場合、極端な穂数型であるIR36を除く他の2品種では、幼穂形成期以降に茎数は増加しないにも関わらず、発根ファイトマー数と1次根数は増加を続けていた。

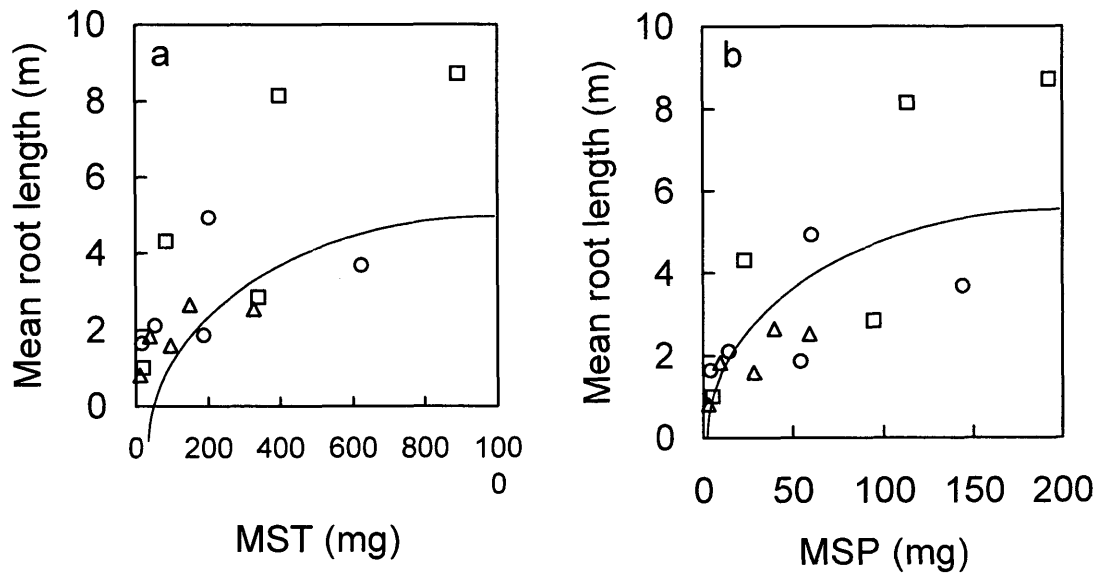


第2-2-1図 茎数や発根ファイトマー数と1次根数との関係。

○：コシヒカリ， △：IR36， □：Lemont。

a：茎数（NT）と1次根数との関係。 相関係数=0.976\*\*， 回帰式  $y=15.2x$

b：発根ファイトマー数（NRP）と1次根数との関係。 相関係数=0.992\*\*， 回帰式  $y=10.1x$

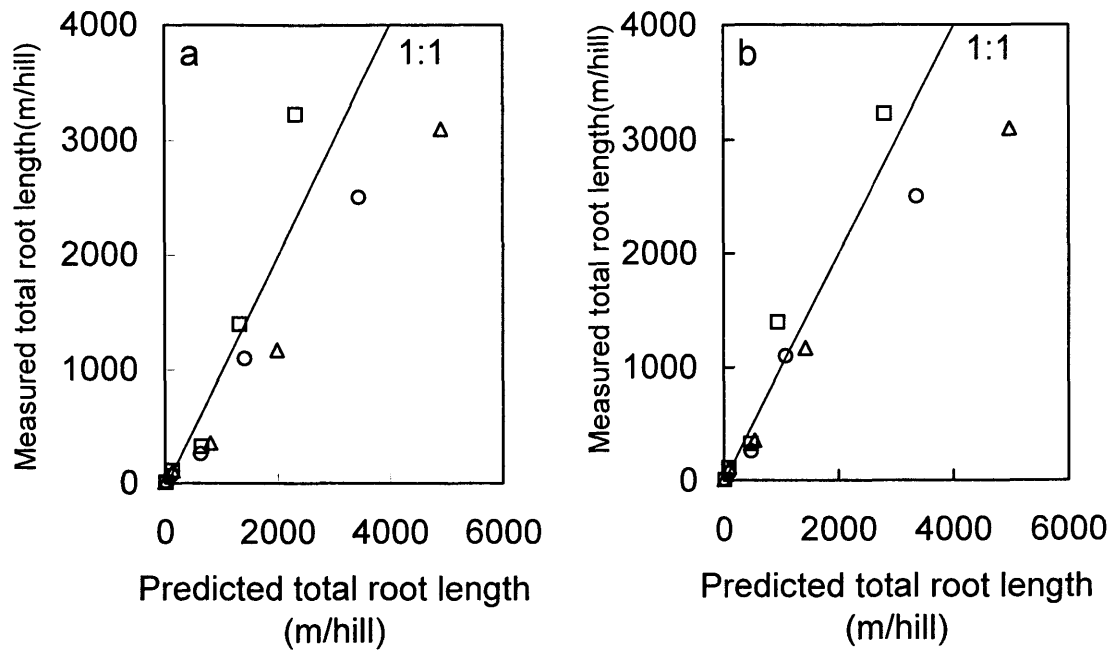


第 2-2-2 図 茎やファイトマーの平均的大きさと平均根長との関係。

○ : コシヒカリ, △ : IR 3 6, □ : Lemont. 茎やファイトマーの大きさは, 1 茎当り, 1 ファイトマー当りの茎葉部乾物重で示した. 平均根長は, 側根の長さも含む.

a : 茎の大きさ (MST) と平均根長との関係.  $y = 1.27 \times \ln(x) - 2.82$  決定係数=0.500.

b : ファイトマーの大きさ (MSP) と平均根長との関係.  $y = 1.28 \times \ln(x) - 1.12$  決定係数=0.505.

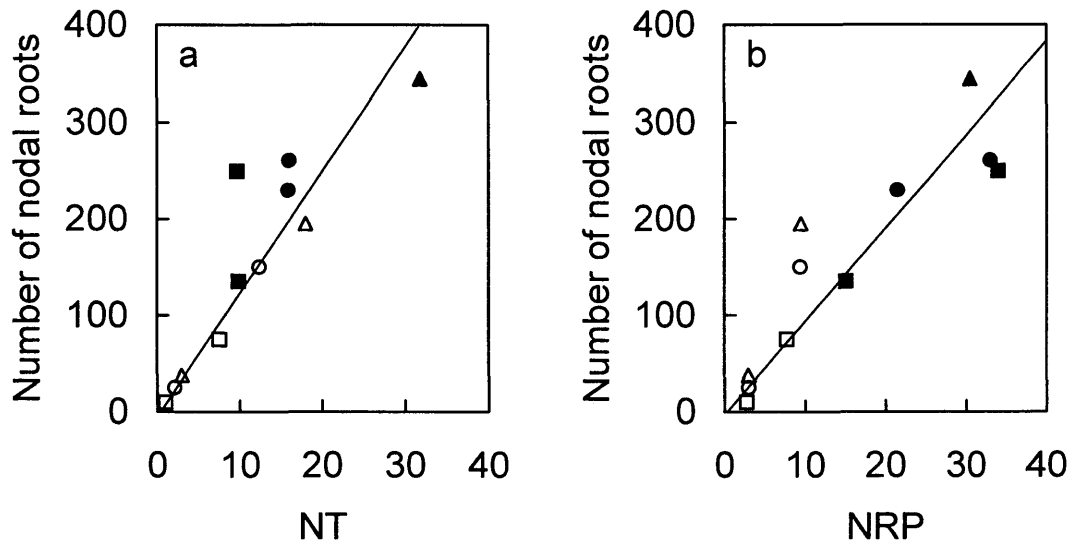


第 2-2-3 図 茎やファイトマーの数・大きさから推定した総根長と実測した総根長との比較。

○：コシヒカリ， △：IR36， □：Lemont.

a：茎形質からの推定．相関係数=0.917\*\*

b：ファイトマー形質からの推定．相関係数=0.942\*\*



第 2-2-4 図 圃場試験での茎数や発根ファイトマー数と 1 次根数との関係。

○：コシヒカリ栄養成長期， △：IR 3 6 栄養成長期， □：Lemont 栄養成長期， ●：コシヒカリ幼穂形成期～穂ばらみ期， ▲：IR 3 6 幼穂形成期～穂ばらみ期， ■：Lemont 幼穂形成期～穂ばらみ期。

a：茎数（NT）と 1 次根数との関係。 相関係数=0.889\*\*， 回帰式  $y = 12.7x$

b：発根ファイトマー数（NRP）と 1 次根数との関係。 相関係数=0.883\*\*， 回帰式  $y = 9.36x$

## 考 察

今回の試みで、茎数・葉数と茎葉部乾物重から算出される茎やファイトマーの数と大きさを利用すれば、根量をかなりの精度で推定可能であることが確認できた。ただし、茎やファイトマーの大きさと平均根長（根重）との関係では、ばらつきがかなり大きかった。今回は、茎の大きさの評価には1茎当たりの茎葉部乾物重、またファイトマーの大きさの評価には1ファイトマー当たりの茎葉部乾物重を用いたが、今後、さらに適切な指標について検討する必要がある。茎葉部形質から推測した総根長は、実測値に比べて、IR36ではわずかに過大評価の、Lemontではわずかに過小評価の傾向があったが、これも、茎やファイトマーの大きさの評価法が影響した可能性が高い。

ファイトマーの大きさを反映した形質で、しかも根の形成に関わりの強いものとして、茎直径が挙げられる。1次根の直径は、その形成の場であるファイトマーの茎部の直径と密接な正の相関を示すことが明らかとなっている(根本・山崎 1986, 山崎・根本 1986)。根の直径が、その根の最終的な長さや側根の形成と密接な関係を持つ場合があること(川田ら 1980)と考えあわせると、茎直径は平均根長に強く関わっていると予想される。また、根の伸長角度が根の直径に影響を受けることから(山崎ら 1981a)、茎直径が、根量(総根長や総根重)とともに根系形態の重要な特性である分布(根の深さ)にも、影響を与えている可能性が考えられる。茎直径の簡易測定法については、すでに株周長と茎数から平均茎直径を推定する方法が確立されており(森田ら 1989)、今後は、乾物重に変えて、形態形成の面でより重要な意義を持つと考えられる茎直径の利用を検討すべきであろう。

茎数と1次根数の関係については、両者の間に正の比例的関係が認められること、ただし茎数が30本程度のところで回帰直線の傾きが変わることが報告されている(片野 2004)。本研究では、そうした茎数による変曲点はみられなかったが、生殖生長期の一部を含む圃場試験のデータでは、幼穂形成期に茎数の増加が止まっても1次根数は増加していた。したがって、こうした生育後半についても正確に根数を推定するためには、茎数よりも発根ファイトマー数を用いた方が望ましいと考えられる。

### 第3節 栽培条件を異にする水稻の登熟期における

#### ファイトマーの数・大きさと根量の関係

本章の第1節では、根系形態を把握する場合の指標となる根量と分布について発育形態学的な視点から検討し、根量は根数と「平均根長」、また分布は「平均根長」と伸長角度との組合せによって、それぞれ規定されることを示し、根系形態を規定しているこれらの個根の生育特性と、個体を構成するファイトマーの数・大きさとの関連について考察を行なった。以上の点を踏まえて第2節では、同一条件で栽培した異なる品種について栄養生長期を中心に根系形成を検討した結果、ファイトマーの数と大きさが根量に密接に関わっていることが認められた。

そこで本節では、同一品種を異なる条件で栽培して生殖相における完成した様々の形態について、ファイトマーの数・大きさとの関係に着目して解析した。すなわち、同一品種を異なる条件で栽培することによって、個体を構成するファイトマーの数および大きさの変異を広げて、根量との関係を確認するとともに、ファイトマーの数・大きさから根量を推定する発育形態モデルを構築するための予備的な検討も行なった。

#### 材料と方法

材料として用いたのは、1996年に東京大学農学部内のビニールハウスで、1/5000a (深さ30cm) のワグナーポットで土耕栽培した水稻品種コシヒカリである。個体を構成するファイトマーの数および大きさに変異を与える目的で、第2-3-1表に整理したように、基肥の施肥量と栽植密度とを組み合わせたいくつかの処理区を設定した。それぞれの処理区の反復は、いずれも4である。

それぞれの処理区のポットには、以下のような基肥を全層施肥した水田土壌を充填した。すなわち、基肥の窒素量に関しては10, 30, 90g/m<sup>2</sup>の3処理区を設け、リン酸およびカリ

ウムはいずれも  $30\text{g/m}^2$  とした。5月24日に1ポット当たり1, 4, 8株 (いずれも1株1個体) の密度でそれぞれ3粒を播種し, 3葉期頃まで畑状態とした。間引きを行なった後, 湛水状態とし, それ以降は湛水状態のまま栽培した。また, いずれの処理区においても, 7月12日に  $30\text{g/m}^2$  の窒素を追肥した。

出穂期まで, 主茎の葉齢, 莖数, 新出葉数 (前回の生育調査以降に新たに展開した葉数), 株周長 (地際で測定した株全体の周囲の長さ) を継続的に調査した。登熟期に, 各処理区で標準的な生育を示した1個体を選定し, ファイトマーの数および大きさに関するデータを採取した。すなわち, 1つのファイトマーには1枚の葉がつくので, 枯れ上がった葉も含め, その時点までに形成された葉の総数 (新出葉数の累積値) が, その時点における個体全体を構成するファイトマーの数に相当する (森田ら 1997a)。一方, ファイトマーの大きさの指標は, 必ずしも確定していない。前節では個体全体の乾物重をファイトマーの数で割った値を利用したが, 必ずしも適切な指標とはいいがたく, より的確に1次根の形成との関連を検討するうえでは, 形態的形質に着目する必要がある。そこで, 本研究では1次根の数や直径と密接に関連することが明らかとなっている莖直径 (根本・山崎 1989) に着目することにし, 株周長と莖数から平均莖直径を推定して (森田ら 1989), この値をファイトマーの大きさとした。また, 根系を含めた個体全体を丁寧に採取し, 70%アルコールで保存した。根系については1次根数を記録し, ルートスキャナーで側根を含む総根長を測定した後, 乾物重を測定した。これらのデータをもとに, 個体全体を構成するファイトマーの数・大きさと根量との関係を解析した。



第 2-3-1 表 基肥の窒素量と栽植密度の組み合わせ

栽 植 密 度 (株/ポット)	基肥窒素量 (g/m <sup>2</sup> )		
	10	30	90
1	—	□	+
4	—	◇	—
8	×	△	—

表中の記号は、第 1—第 4 図における記号と一致。

—：設定なし。\*：1 株 1 個体。

## 結 果

茎葉部の生育には処理区間で大きな差異が認められ、ファイトマーの数 (PN) には 35-256, ファイトマーの大きさ (PS) には 6.1-8.8mm という大きな変異が得られた。一方, 根量についてみると, 個体当たりの総根長には 34.2-243m, 同じく総根重には 0.7-7.5 g という大きな変異が得られた。

茎葉部の生育と根量の関係をみると, PN が多いものほど概して総根長も大きくなっていた。ただし, PN が大きくなると, 総根長の増加がやや頭打ちになる傾向も認められた (第 2-3-1 図)。つぎに, 総根長 = 1 次根数 × 「平均根長」と考え (第 2 章第 1 節; 森田ら 1995), 総根長をこの 2 つの要因に分けて解析を進めた。その結果, PN と 1 次根数の間には, 栽培条件に係らず 1% 水準で有意な正の相関関係が認められ (第 2-3-2 図), 両者の間には,

$$1 \text{ 次根数} = 3.1 \times \text{PN} + 76.6$$

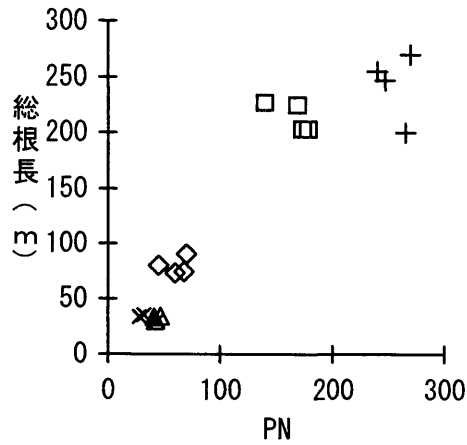
という回帰式が得られた。PS (mm) と「平均根長」(mm) の間にも, 5% 水準で有意な正の相関関係が認められ (第 2-3-3 図), 両者の間には,

$$\text{「平均根長」} = 36.7 \times \text{PS} - 14.4$$

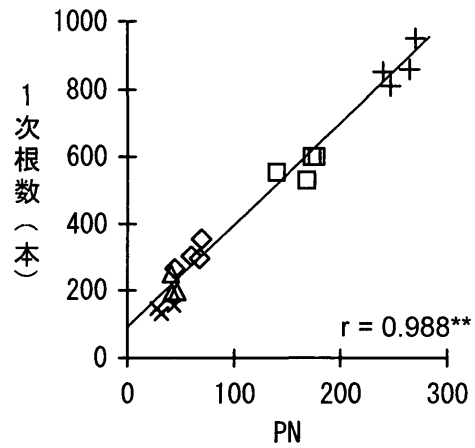
という回帰式が得られた。したがって, PN と PS から総根長 (mm) を推定する経験式は,

$$\text{総根長} = (3.1 \text{PN} + 76.6) \times (36.7 \text{PS} - 14.4)$$

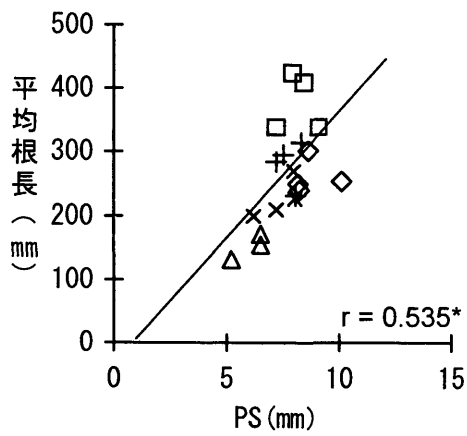
となった。この経験式を利用した総根長の推定値は実測値とよく適合し, 両者の間には 1% 水準で有意な正の相関関係が認められた (第 2-3-4 図)。



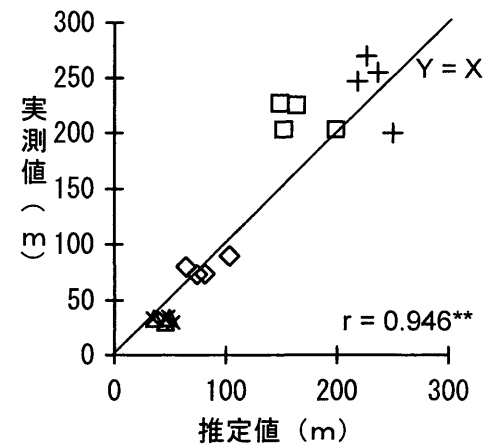
第2-3-1図 ファイトマーの数(PN)と総根長  
の関係



第2-3-2図 ファイトマーの数(PN)と  
1次根数の関係



第2-3-3図 ファイトマーの大きさ(PS)と  
平均根長の関係



第2-3-4図 総根長の推定値と実測値  
の関係

## 考 察

本研究においては、同一品種の茎葉部を構成するファイトマーの数・大きさの組合せに変化を与えるために、施肥量と栽植密度とを組み合わせた処理区を設定した。その結果、それぞれの処理に対応した様々なファイトマーの数・大きさの組合せが得られた。しかも、ファイトマーの数と1次根数、またファイトマーの大きさと「平均根長」との間には有意な正の相関関係が認められた。第2節で得られた結果と合わせて考えると、ファイトマーの数・大きさが根量を規定しているという考察が、大まかには検証されたと考えられる。

その場合、ファイトマーの数と1次根数との関係に比較して、ファイトマーの大きさと「平均根長」との関係の有意性が低かった理由について考えておきたい。一つの大きな理由は、それぞれの形質のサイズが決定するメカニズムと時期に関係している。すなわち、1次根数は原則的として冠根始原体数によって規定されるが、冠根始原体数の決定はファイトマーの形成と時期的に一致し、遺伝的に安定した現象である。これに対して、「平均根長」と間接的に関係している冠根始原体の直径はファイトマーの形成と密接に関連しているものの、「平均根長」それ自体は、冠根始原体が茎から出現した後の一定期間の環境条件に大きく左右されるため、変異が大きくなると考えられる。もう一つの大きな理由は、ファイトマーの大きさを評価する指標が適切であるかどうかということである。本研究で用いた平均茎直径は、1次根の数や直径と密接な関係にあることが明らかとなっており、簡単にかつ非破壊的に測定できるという利点がある。しかし、それぞれの生育段階における茎の最大直径の平均値でしかないところに限界がある。現時点では最適の指標と考えられるが、ファイトマーの大きさの指標については、今後も検討を続けていきたいと考えている。

いずれにせよ、ファイトマーの数・大きさと1次根数・「平均根長」との間に、それぞれ密接な関係が認められたことから、精度に限界はあるものの、茎葉部の生育状況から根量を推定できる可能性が示唆された。ただし、本研究で得られた根量を推定するための経験

式にどれだけの普遍性があるかは未だ明らかではなく、品種や栽培条件を異にする場合の事例研究を積み重ねていく必要がある。

なお、第2節の結果と同様、本研究においてもポット栽培した材料を対象としている点では限界がある。ただし、第2節の結果には根系形態に水田で栽培した場合と同様の品種間差異が認められたし、本節でも根域に物理的な制限はあるものの、それぞれの処理区に特徴的な根系形態の差異が認められている。したがって、今後、水田において個体群状態で栽培した材料についての検討が必要であるが、これらの検討結果も大いに参考になると考えている。

### 第3章 陸稲の根系構造と個根の生育

畑栽培したイネの根系形態には、品種間で大きな変異があり（第1章第2節；Nemoto et al. 1998）、とくに土壌深層における根量が耐乾性の強弱と対応している傾向があった（第1章第2節）。このように、深根性の程度が、それぞれの品種の耐乾性を規定する重要な要因のひとつと考えられることから、今後、根系形態に着目した耐乾性品種の育成や栽培管理技術の改善を進めるためには、深根性という根系全体に係る形質が、具体的には根系を構成する個根のどのような形質によって規定されているかを明らかにしておくことが必要である。

そこで、第2章で検討した水稻における、根系形態の特徴と個根の発育特性との関係や、茎葉部と個根の形態的關係を敷衍して、本章では、畑栽培したイネ根系の深根性を規定する個根や茎葉部の形質を、発育形態学的視点から検討する。

## 第1節 個根の伸長角度・長さとの関係

1本の根が土壌深層に到達する条件を幾何学的に考えると、1次根が下方に向かって（すなわち水平に対して大きな角度を保って）伸長することと、1次根の長さが十分に長いことの2つが重要と考えられる。前節における水稻根系の分布についての検討でも、根系を形成する個根の平均伸長角度と「平均根長」が根の深さ指数を規定しており、陸稲においても同様の関係が予想される。さらに、1次根の長さに関しては、伸長速度が大きく、かつ、長期間にわたって伸長を持続することが、最終的に長い根を形成するために必要と予想される。

そこで本研究では、第1章第2節の結果や従来の研究から深根性程度の異なることが知られているイネ5品種について2つの実験を組み合わせ、種子根長の経時変化から根の長さを規定する伸長速度と伸長期間の特性を、またバスケット法により根の伸長方向の特性を評価し、深根性との関係を検討した。

### 材料と方法

#### 1. 根の伸長角度の評価（ポット栽培）

深根性程度の異なる陸稲4品種（陸稲農林22号、陸稲農林糯26号、戦捷、IRAT109）と水稻1品種（ウルマモチ）について、バスケット法（Nakamoto and Oyanagi 1994）を用いて根の平均伸長角度を調査した。

すなわち、1996年に、東京大学農学部圃場（東京都文京区）のビニールハウスにおいて、土壌（呉羽化学工業製の「田植機用 育苗床土 くみあい粒状培土D」）を充填し、上端直径22cmの半球状の金網を埋め込んだ1/2000 aワグナーポットで、これら5品種のイネを栽培した。ポットの中央部に3粒ずつを播種し、第2葉期に間引いて1個体とした。水は適宜十分に灌漑し、余分な水は底部の排水孔から排出するようにした。

播種後60日目に、莖数を測定した後、根系を金網ごと洗い出し、各根が金網を通過したマス目の位置から、個根の伸長角度を0~30°、30~60°、60~90°（ただし、水平方向を0°、鉛直方向を90°とする）の3段階に分類し、その比率から各品種のおよその平均伸長角度を算出した。

## 2. 根の伸長速度と伸長期間の評価（塩ビチューブによる栽培試験）

1996年に東京大学農学部圃場（東京都文京区）のビニールハウスにおいて、塩化ビニール製のチューブ（塩ビ管）を用いて、上記の実験1と同じ5品種を栽培した。これらの品種は、第1章第2節での根系調査や Nemoto et al. (1998), 平山ら(1995)の報告から、IRAT109は深根性、戦捷・陸稲農林糯26号はやや深根性、陸稲農林22号、ウルマモチは浅根性と分類できる。

塩ビ管は、長さ1m x 直径5cmで、底部をゴム栓でふさぎ、底部側面には排水用の小孔を設けた。これに土壌2kg（実験1と同じ粒状培土；2kg中に成分量でN-P-K各0.5gを含む）を充填した後、300ml（乾燥区）または500ml（湿潤区）の水を灌水したものに、催芽種子を播種し、その後、適宜、土壌表層から10~20mlの水を灌水しながら栽培した。なお、種子は原則として10°Cで数日浸種したのち、30°Cで20-30時間加温・催芽したものを播種したが、播種時に全品種がいわゆる鳩胸期を過ぎて芽が僅かに出てきた状態で揃うように、各品種の発芽特性を考慮し、浸種時間・加温時間を調整した。

播種後10日目、20日目、30日目に、それぞれの品種についていずれも5個体の根系を丁寧に洗い出して採取し、種子根の長さを測定した。

## 結 果

### 1. 根の伸長角度

根の伸長角度をみると、陸稲4品種については、陸稲農林22号<陸稲農林糯26号=戦捷



<IRAT109の順で、IRAT109の根が最も下方方向に伸長していた（第3-1-1表）。水稲品種ウルマモチの根はIRAT109と同程度に下方方向に伸長していた。

## 2. 根の伸長速度と伸長期間

播種後30日目までの種子根の伸長は、IRAT109が最大であり、陸稲農林22号とウルマモチで小さかった（第3-1-1表；第3-1-1図）。このうち、陸稲農林22号は生育の初期から根の伸長量が小さいのに対して、ウルマモチは播種後20日目頃までは伸長速度が大きくその後低下した（第3-1-1図）。こうした品種間の差異は、湿潤区、乾燥区のいずれにおいても共通して認められた。

第3-1-1表 供試品種の根の伸長角度と長さ

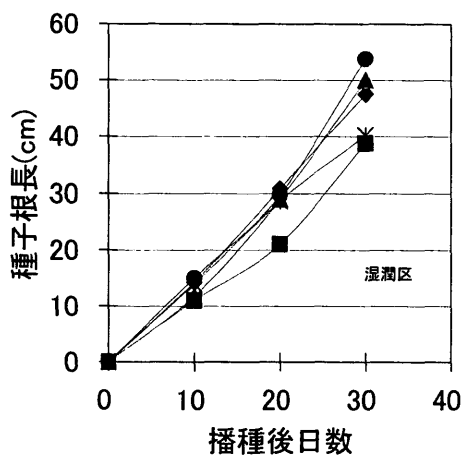
品種名	平均伸長角度 (°) * <sup>1</sup>	種子根長 (cm) * <sup>2</sup>	深根性程度* <sup>3</sup>
ウルマモチ	56.8±0.69	40.2±1.73	×
陸稲農林22号	47.6±2.09	38.8±1.22	×
陸稲農林糯26号	52.2±2.84	50.0±1.66	○
戦捷	52.1±0.46	47.5±1.09	○
IRAT109	55.4±0.29	53.8±1.11	◎

\*1: 実験 2. 水平を 0°とする. 3 反復の平均値±標準誤差.

\*2: 実験 1 乾燥区. 播種後30日目の種子根長を示す. 5 反復の平均値±標準誤差.

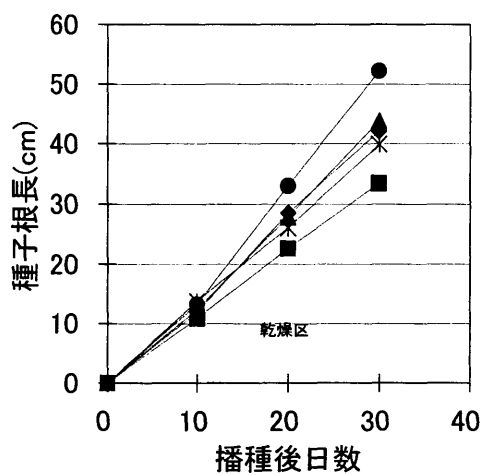
\*3: 従来の圃場での試験結果 (第 1 章第 2 節; Nemoto *et al.*, 1998; 平山ら, 1995) から, 深根性 (◎), やや深根性 (○), 浅根性 (×) に分級した.

- \* ウルマモチ
- 陸稲農林22号
- ▲ 陸稲農林糯26号
- ◆ 戦捷
- IRAT109



A. 湿润区

- \* ウルマモチ
- 陸稲農林22号
- ▲ 陸稲農林糯26号
- ◆ 戦捷
- IRAT109



B. 乾燥区

第3-1-1図 実験1における種子根長の推移。

## 考 察

実験2で測定した根長は種子根だけであるため、今後さらに節根についての確認も必要ではあるが、品種間での節根の長さの大小がおおむね種子根の長さに対応すると考えると、実験1および実験2の結果から、IRAT109は、個根が長く伸びかつ下方向に伸長する根の割合が大きいため、根系全体での深根性を示すものと考えられる。一方、陸稲農林22号は、個々の根が短く、加えて根の伸長角度が水平に近いために浅い根系を形成すると推察される。ウルマモチは、伸長角度に関しては下方向に向いた根が多く、種子根の初期の伸長速度も大きかったが、陸稲品種に比較して早くから伸長速度が低下している。すなわち、個々の根についてみると旺盛に伸長する期間が短いため最終的な根長が短くなったことが浅根性の要因となっている可能性がある。以上のように、深根性には、個根の3つの発育形態学的な形質、(1)根の伸長速度、(2)根の伸長期間、(3)根の伸長角度、のいずれもが関与していることが明らかとなった。浅根性の品種については、これら3形質のうちどの形質が大きな制限要因になるかは品種によって異なるが、一方、IRAT109のように3条件を兼ね備えた品種は特に顕著な深根性を示すと考えられる。

今回対照とした水陸稲品種の根の平均伸長角度は、これまでに水稲で報告されているデータがほとんど30~40°の範囲内にあること(第1章第1-1-1表; 森田ら 1986a; Abe et al. 1990)に比べると著しく大きい。これは、今回の材料が播種後2ヶ月という早い時期までに形成された根を対象していることや、水稲では円筒モノリスを利用して測定しているのに対してバスケット法を用いたという手法の違いも考慮する必要はあるが、湛水条件下に比べて畑状態では、根の伸長角度がかなり大きくなり、下方向に伸長する根の割合が多くなる可能性を示唆している。

水稲において根の伸長角度は根系の垂直分布を規定する重要な要因であったが(第2章; 森田ら 1995)、畑作物でも、例えばコムギにおいて、ポット実験で評価した種子根伸長方向の品種間差が圃場における根系全体の垂直分布の品種特性と対応していたことが報

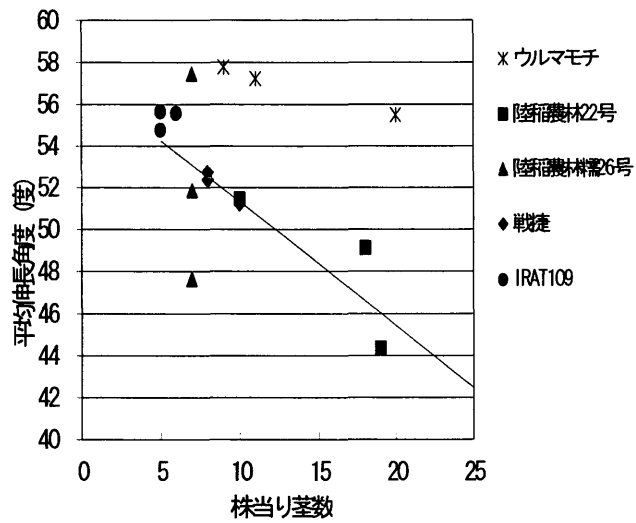
告されている (Oyanagi et al. 1993) . 陸稲の根の伸長角度に関する研究は少ないが, Araki et al. (2002) は, 陸稲根の伸長角度の決定に根冠の大きさや根冠内のコルメラ細胞内に存在するアミロプラストの大きさが関与していることを示した. これは同一品種内での発生時期の違いなどによる根の変異を取り扱った研究であるが, 品種間における伸長角度の差異も, 重力感受器官である根冠の大きさやそれに関わる根の直径の差異を反映している可能性がある.

今回ポット栽培した陸稲4品種については, 根の伸長角度と, 茎数との間に負の相関関係が認められた (第3-1-2図) . 一般に穂重型品種の方が穂数型品種より茎が太くなる傾向があることを考慮すると, 茎直径が根の伸長角度に関わっていた可能性がある. すなわち, 多げつ性で茎の細いものは根が細く伸長角度が小さくなり, 反対にIRAT109などは茎が太いため, 根も太く大きい根冠が形成され, 強い重力屈性反応を示している可能性が考えられる. 茎直径と深根性の関係については, 次節でさらに検討する.

圃場では根を基部から根端まで採取することは困難であるため, 陸稲の個根の長さに関する研究は少ないが, 水田で栽培した場合に比べて冠根の本数は少なく1本ずつが長く伸長する (森本 1940) . また, 同じ条件で栽培しても陸稲品種は水稻品種に比べて1次根が長く伸長することが多い (Chang et al. 1972) . 著者らは国際稲研究所 (IRRI) との共同研究で, 水耕栽培ではあるが窒素を硝酸態で与えて通気を充分に行って熱帯地域の陸稲品種・水稻品種を比較したところ, 大きな品種間差が認められ, とくに陸稲で耐乾性の高い品種の中に, 節根の平均長や最大長の大きい品種が多かった (Kondo 2000a) . これらの知見から考えても, 個根の長さは伸長角度とともに深根性の実現に必要な形質と推察される.

ただし, イネは陸稲品種であっても元来が乾燥に適した植物ではないため, 土壌の乾燥に遭遇すると伸長が抑制されやすい (Kondo 2000b) . 陸稲は, 国内であれば4月に播種し梅雨を経て乾燥しやすい夏期の終わりに出穂・受精するし, 熱帯地域でも雨季の前半に播種して生育の後半に乾燥に遭遇する頻度が高くなる. 本研究では, 伸長速度に加えて旺盛

に伸長する期間の長いことが重要と考えたが、収量形成に重要な段階である出穂・受精までの時間や土壌乾燥による伸長抑制を受けるリスクを考慮すると、生育の遅い時期に発根した根よりも、比較的早い時期に出根した根が、土壌深層からの吸水に重要な役割を果たす可能性がある。実際、水稲では中位からやや上位にかけてのファイトマー（例えば止め葉葉位が15の主茎であれば下から数えて7～10番目のファイトマー）で冠根の長さが最大になるが（川田ら 1963），陸稲では下位のファイトマーの根が最大長を示した事例が報告されている（Araki and Iijima 1998, Kondo et al. 1999, Araki et al. 2000）。手法上の制約はあるが、今後、ファイトマーごとの個根の伸長の推移を明らかにしていくことが期待される。



第3-1-2図 茎数と根の平均伸長角度との関係。  
伸長角度は水平に対する角度。回帰直線はウルマモチを除いた陸稲4品種についてみた場合  
(相関係数 $r = -0.7558^{**}$ )。

## 第2節 茎直径と深根性との関係

第2章においてファイトマーを基本単位とするイネの個体の発育と根系の形成を論じた際に、個根の発生のある場である茎の形態的形質が根系の形態的特徴に強く影響すること、特に茎の直径が、根の直径を介して個根の長さや伸長角度を規定するという傾向を予測した。このような茎と根の関係が陸稲においてみられるとすれば、耐乾性の点で有利な深根性のイネを形成するためには、茎葉部の形質の制御が重要となる。前節でみたとおり、穂重型の品種は根の伸長角度が大きい傾向を示したことから、茎直径と根の伸長角度との相関関係が予想される。そこで、2つの異なる圃場において、茎直径と深根性程度との関係を検討した。

### 材料と方法

#### 1. 東京大学農学部附属農場における実験

1995年に東京大学農学部附属多摩農場（現 西東京市）の圃場で、陸稲8品種（陸稲農林22号、ツクバハタモチ、トヨハタモチ、関東糯166号、関東糯172号、PTB30、IRAT109、Gurani）と水稲1品種（ウルマモチ）を、茨城県農業総合センターによる非灌漑陸稲の栽培指針を参考に畑栽培した。すなわち、4月28日に1晩浸種した種子を畝間50cmで条播し、約1ヶ月後に株（個体）間が10cmになるように間引いた。基肥は化学肥料を成分量で窒素5kg/10a、リン酸10kg/10a、カリ5kg/10aと堆肥50kg/10aを施用し、分けつ期に窒素2kg/10a、リン酸5kg/10aを追肥した。6月20日には、中耕培土して畝に土を寄せた。除草は、レーキによる畝間の物理的除草に加えてシマジンを適時散布した。

収穫期に、第1章第2節と同様に、土壌断面法（Böhm 1979）を用いて根系分布を調査した。すなわち、トレンチャーを用いて、畝と直行する方向に深さ1m・幅1mほどの塹壕を作成し、スコップと左官ゴテでならした土壌壁面に5cm角の格子を当てて、各マス



目についてピンセットで厚さ5mmほど掻きとった際に現れた根の数を、畝を中心に幅60cm、深さ60cmまで調査した。各品種3断面の測定を行い、その結果をもとに、断面1cm<sup>2</sup>当たりの根数を「根数密度」として算出し、深さ60cmまでの全平均根数密度、深さ30-60cmの深層部の根数密度、および「根の深さ指数」(Oyanagi et al.,1994)を算出した。根の深さ指数は、[各層の深さ×その層の根数が全根数に占める割合]を累計して得られる値で、各品種の根系の相対的深さに関する指標である。

同じく収穫期に、各品種5株の株周長と茎数から森田ら(1989)の方法で平均茎直径を推定した。

## 2. 茨城県農業総合センター圃場における実験

1994年に、茨城県農業総合センター上国井圃場において、同センターの平山ら(1994)が畑栽培したイネ10品種(ミズハタモチ、トヨハタモチ、ワラベハタモチ、キヨハタモチ、ツクバハタモチ、陸稲農林糯4号、陸稲農林糯26号、関東糯168号、関東糯172号、IRAT109)を調査対象とした。これらのイネは、4月上旬に播種し、茨城県農業総合センターによる非灌漑陸稲の栽培指針に従い実験1とほぼ同様に栽培されたものである。この年は7月後半から8月にかけての降水が極めて少なく、乾燥による不稔が多発して収量の著しい低下がみられた。

登熟期に各品種10株の株周長と茎数から森田ら(1989)の方法で平均茎直径を推定した。さらに、平山ら(1994)が調査した土壌深層(深さ40~80cm)における根量のスコアと稔実率を引用し、茎直径との関係を検討した。土壌深層(深さ40~80cm)における根量のスコアは、収穫期後に塹壕を掘って根系を観察し、0(なし)~5(きわめて多い)の達観評価で定めたものである。

## 結 果

### 1. 東京大学農学部附属農場における実験

各品種の茎葉部・根系のいずれの形質にも品種間差がみられた（第3-2-1表）。土壤深層部の根数密度や根の深さ指数をみると、西アフリカの熱帯ジャポニカ品種IRAT109がもっとも深根性であり、次いで、ブラジルの陸稲品種Guraniと茨城農業総合センターの育種した耐乾性品種関東糯172号も深さ指数が大きかった。水稻品種のウルマモチは根数密度、根の深さ指数ともに小さかったが、根の深さ指数に限ると陸稲品種の中にも陸稲農林22号、トヨハタモチのように小さい品種がみられた。なお、根の深さ指数と土壤深層部（深さ30-60cmまたは40-60cm）の根数密度との間には密接な正の相関関係が認められた。

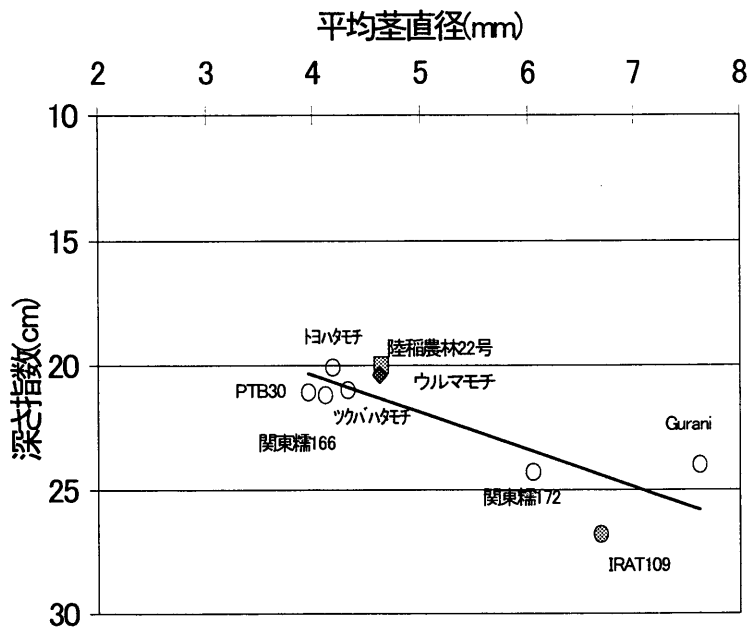
平均茎直径と深根性との関係をみると、茎直径が大きいと深根性程度が大きい傾向があり、両者の間に密接な正の相関関係（ $r=0.832^{**}$ ；99%水準で有意）が認められた（第3-2-1図）。一方、全根量の指標として層別根長密度の平均値を算出すると、平均茎直径との間に相関関係（ $r=0.688^{**}$ ；95%水準で有意）はみられたものの、根の深さ指数の場合ほど密接ではなかった。

### 2. 茨城県農業総合センター圃場における実験

平均茎直径と土壤深層の根量との間には、きわめて密接な正の相関関係が認められた（第3-2-2図A）。例えば、IRAT109や関東糯172号は、実験1と同様に平均茎直径が大きく土壤深層の根量も多かった。

第3-2-1表 供試品種の茎直径と根系の形質（実験1）

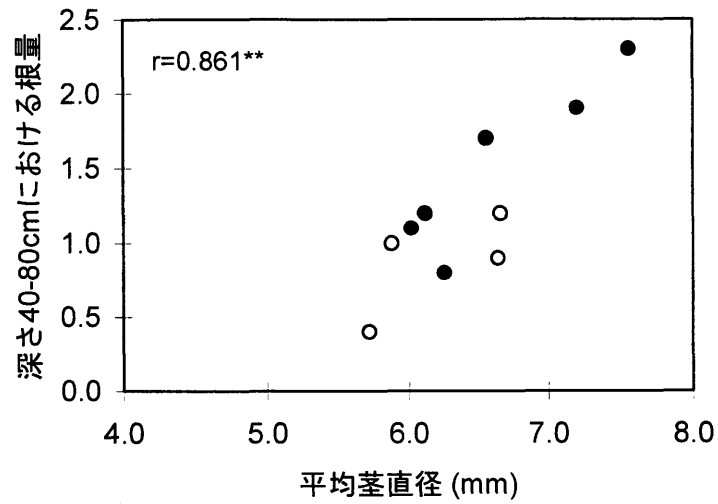
品種	平均 茎直径 (mm)	根数密度			深さ指数 (cm)
		全層平均 (cm <sup>2</sup> )	深さ40-60cm (cm <sup>2</sup> )	深さ30-60cm (cm <sup>2</sup> )	
ウルマモチ	4.63	0.126	0.032	0.057	20.4
陸稲農林22号	4.64	0.162	0.040	0.089	20.0
ツクバハタモチ	4.33	0.267	0.073	0.110	21.0
トヨハタモチ	4.19	0.306	0.052	0.129	20.1
関東糯166号	4.12	0.263	0.084	0.147	21.2
関東糯172号	6.05	0.396	0.163	0.257	24.3
PTB30	3.96	0.394	0.075	0.171	21.1
IRAT109	6.69	0.508	0.386	0.419	26.8
Gurani	7.63	0.481	0.158	0.322	24.0



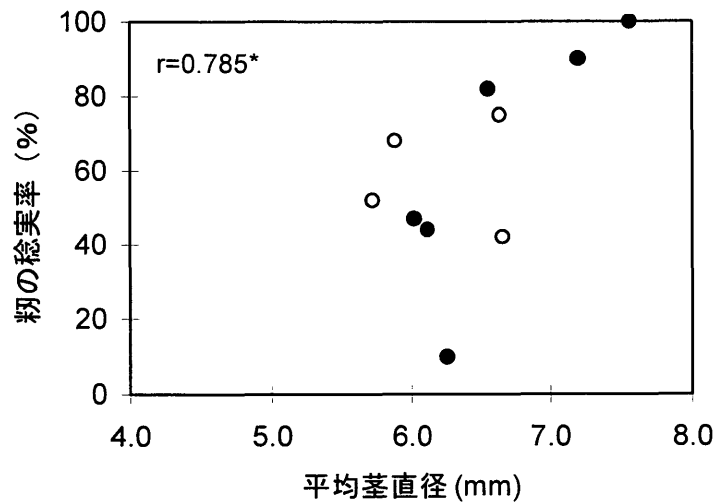
第3-2-1図 平均茎直径と根の深さ指数との関係（実験1）

相関係数  $r = 0.832^{**}$

A



B



第3-2-2図 平均茎直径と土壤深層の根量・籾稔実率との関係（実験2）

○早生品種，●中生・晩生品種。土壤深層（深さ40-80cm）の根量と籾稔実率のデータは，平山ら(1994)から引用して用いた。相関係数は早生品種と中生・晩生品種を込みにして計算した。

\*は95%水準，\*\*は99%水準で有意な正の相関関係があることを示す。

## 考 察

いずれの実験においても、茎直径の大きい品種ほど深根性となる傾向が明確に示された。このことは、水稻でみられた茎葉部と根系との発育形態学的関係が、陸稲においても成り立っており、根の形質を改善して耐乾性を高めようとする場合、茎の太い品種の選択や、茎を太くするような栽培管理が重要であることを示唆している。実際、実験2と同じ材料について平山ら（1995）は、早魃の影響を強く受けた中生・晩生の品種の間では、土壤深層部の根量と稔実率とに密接な正の相関がみられたことを報告し、早魃年における陸稲の深根性の重要性を示したが、茎直径と稔実率との間にも密接な関係が認められる（第3-2-2 図B）。

第2章において、水稻では、1ファイトマー当たりの平均乾物重や平均茎直径で示される「ファイトマーの大きさ」が「平均根長」をある程度規定していることを示した。陸稲の場合も、水稻の場合（根本・山崎 1986, 根本・山崎 1989）と同様、茎が太いとそこから形成される根の直径も大きいことが認められると考えられる。一般に根の直径が大きいことは、根冠が大きいことを通じて重力屈性が大きいこと（山崎ら 1981a）とともに、根端の直径が大きいことから根の伸長速度も大きいことが考えられる（川田・石原 1977）。

なお、今回の2つの実験では、日本の陸稲品種を中心に、ジャポニカ、熱帯ジャポニカの品種を調査した。著者は、国際稲研究所（IRRI）との共同研究で*indica*や*aus*も含めた熱帯の陸稲・水稻品種を比較検討し、*indica*、*aus*の中でごく一部であるが比較的茎や根が細くて深根性の品種を見い出している（Kondo et al. 2003）。こうした品種では、根の伸長角度や長さに関わるメカニズムが異なっている可能性があるだろう。ただし、この場合でも、圃場や施肥条件を変えてこれらの品種を比較検討した実験では、茎直径と土壤深層部の根量とに比例的関係が見られている（Kondo et al., 2003）。すなわち茎を太くするような栽培管理が深根性の確立に重要と考えられる。

根系形態の特性を示すもうひとつの指標である根量（本節においては根数密度）に関し

ては、PTB30など茎が細く浅根性だが根量の多い品種がみられたため、茎直径だけでは説明ができなかった。水稻においてIR36は、個根のサイズは小さいが、茎数ひいてはファイトマーが多いことで根数を増やして大きな根量を形成する（第2章；森田ら 1995）。陸稲でも、根量には、根数と個根の大きさの双方が寄与しており、そのいずれによって根量を確保するかは品種により異なるのであろう。

## 第4章 陸稲の側根形成と根の内部構造の特色

第2章と第3章では、根系のいわば枠組みを決める1次根に着目してその形態的形質と根系全体の量や分布との関わりを検討した。しかし、土壌空間内に配置された根が、それぞれの場所でどのように機能するかは、個々の根のより微細な構造に負うところが大きい。

本章では、陸稲にとって重要な吸水能力に関わりそうな形質として、側根の発達程度や1次根の内皮細胞壁の肥厚を取り上げ、耐乾性の異なるイネ品種間での比較を通して、これらの重要性を考察する。



## 第1節 土壤水分条件が側根の発達に及ぼす影響と品種間差異

植物が土壤からの水を獲得するに際しては、充分な数の1次根が土壤水分の残っている層まで到達することが重要と考えられるが、同時に、そこでの水の入口となる根の長さや表面積が重要と考えられる。根は茎から出根する1次根とその上に形成される数次元の側根からなり、根の長さや表面積は側根がその大半を占めている（Dittmer 1937, 姜ら 2002）。したがって、イネにおいて深根性を実現するためには、第3章で検討したような1次根の伸長角度と長さに加えて、その1次根が到達した深層での側根の旺盛な発達も重要となる。

イネ科作物の根における各次元の側根は、太くて長く伸長するタイプ（L型）と、細くて短いまま伸長を停止するタイプ（S型）に分類できることが多い（山内 1993）。水稻においても、より高次の側根を形成する太い側根と、それ以上分枝しない細い側根との2種類に分けられ（川田・芝山 1965, 川田・芝山 1966）、内部の通導組織などにも差異が認められる（川田ら 1977）。さらに水稻では、1次根の基部から先端に向かう位置の違いによっても側根の数や長さに変異がみられる（川田・芝山 1966）。しかし、従来のイネの耐乾性に関する根の研究では、側根を詳細に取り扱ったものは少なく、側根の種別や1次根上での形成部位にまで着目したものはほとんどない。

本研究では、1次側根のタイプ別に数と長さが土壤水分の違いによりどのように変化するかを調査した。その場合、陸稲品種を水稻品種と対比しながら、土壤乾燥に対する側根の反応を検討した。

### 材料と方法

実験材料として供試したのは、1993年に東京大学農学部圃場のビニールハウス内で栽培した陸稲品種 トヨハタモチ と水稻品種 日本晴 である。栽培には木製の枠と不透明塩化ビ

ニル板からなり、底面に給排水のための小孔を備えた幅30cm、深さ35cm、厚さ3cm程の箱形容器を用いた。この容器に、約3mmのメッシュでふるった団粒状の水稻育苗用培土（キセキ製）を乾土重で約2.5kg（1容器当りNPK成分量で各1.7gを含む）ずつ充填し、6月16日に直播して最大保水量まで灌水した。水管理の処理は6月22日から開始し、毎週2回ずつ灌水した区（以下、W区とよぶ）と、播種後22日目の7月8日に一度だけ灌水した区（以下、D区とよぶ）を設けた。灌水はいずれも最大保水量まで行った。7月12日にいずれの区も各容器1個体ずつになるように間引きし、播種後43日目の7月29日に根調査用の材料を採取した。採取に際しては、一方の側面の塩化ビニル板を取り外して水流により土を洗い流し、個体全体を70%アルコール溶液で保存した。

根についての調査は以下のように行った。まず葉鞘の着生位置によってファイトマー（川田ら1963, Nemoto et al. 1995）を同定し、1次根を種子根とファイトマー別の節根に分けた。その上で、主茎の第2ファイトマーの根を対象に側根の数と長さを調査した。具体的には、両品種のW区・D区の各5個体について、主茎の第2ファイトマーの根のなかから平均的な外観のもの1本ずつ選び出し、1次根の基部から30cmまでの部位について5cmごとのセグメントに分けた。測定対象とした1次根の長さは33cm～37cmの範囲であったが、30cmより先端側については容器の底面に到達して屈曲していたものもあったため測定の対象外とした。各セグメント中央部の1次根直径とその上に形成されていた1次側根の出現頻度と長さ、および、2次側根出現頻度を測定した。

1次側根は、イネ科畑作物の側根の分類法（山内 1993）に準じて、その上により高次の根を形成するものをL型1次側根、しないものをS型1次側根と区別して、それぞれの数と長さを実測した。なお、ごく少数ではあったが、より高次の側根を形成しないものであっても、直径が大きいいわゆる太い1次側根（川田・芝山, 1965）と判断されたものについてはL型1次側根に分類した。さらに、L型1次側根についてはその上に形成された2次側根の数も測定した。

こうして得られた主茎第2ファイトマーの根についての測定値をもとに、L型1次側根、

S型 1次側根の別に、各セグメントにおける1次根1cm当りの数(以下、「出現頻度」とよぶ)と平均長を推定し、これら2つの積から1次根1cm当りの1次側根総長を算出した。2次側根については、L型 1次側根1cmをベースとした出現頻度と、1次根1cm当りの2次側根数を算出した。

## 結 果

### 1. 個体の生育経過と土壤水分量

生育期間中は天候不順により雨天、曇天の日が多く、日照量がおしなべて少なかったため、乾燥ストレスの程度は軽度であった。採取3日前の7月26日における葉齢の平均値は、日本晴では7.0、トヨハタモチでは7.5で、両品種とも処理区間で有意な差異はなかった。ただし、栽培期間中の土壤水分は、W区ではおおむね最大保水量の80%を維持していたのに対して、D区では最低で65%程度まで低下した。また、乾燥の程度は土壤の表層でより顕著であった。

根については、採取した時点でいずれの区においても第4ファイトマーもしくは第5ファイトマーから1次根が発根中であった。主茎のファイトマー別の1次根(5cmに満たないものを除く)の数は、トヨハタモチの第2ファイトマーでW区(平均7.6本)がD区(平均5.5)に比べて若干多かったことを除けば、品種間、処理区間ともに大きな差異はなかった。

### 2. 第2ファイトマー根の品種間差異と土壤水分条件への反応

#### (1) 1次根の直径について

測定に供した第2ファイトマーの1次根の直径は、いずれの品種でも、基部から先端側にかけての位置による有意な違いはなかった(第4-1-1表)。W区で品種間の比較をすると、トヨハタモチでは日本晴に比べて35%程度直径が大きかった。土壤水分の影響をみると、い

ずれの品種においても、D区ではW区に比べて直径が小さくなる傾向がみられたが有意な差ではなかった。

## (2) 1次側根の発達程度

両品種の1次側根の発達程度には大きな差異が認められた。まず、W区でみられた品種間の違いについて述べる。測定対象とした1次根の基部から30cmまでの全セグメントの平均値でみると、1次根1cm当りに形成された1次側根の総長は、日本晴の120mmに対してトヨハタモチは180mmと、約1.5倍であり、L型1次側根、S型1次側根のいずれの総長もトヨハタモチの方が大きかった(第4-1-1図)。また、L型1次側根、S型1次側根の出現頻度と平均長のいずれもトヨハタモチは日本晴に比べて大きく、とくにS型1次側根の出現頻度は、日本晴の1.5倍と顕著な違いを示した。さらに、1次根上の位置別、すなわちセグメント別に1次側根の発達をみると、トヨハタモチでは、基部よりも、基部から15cm以上離れた中央部から先端側にかけての部分で、1次側根が発達する傾向がみられた(第4-1-2図、第4-1-3図)。

つぎに土壌水分に対する反応について述べる。D区における1次根1cm当りの1次側根総長をW区と比較すると、トヨハタモチではわずかに増加した(第4-1-1図)。これを側根のタイプ別にみると、トヨハタモチのD区ではL型1次側根の総長には有意な変化がなかったが、S型1次側根の総長が2割程度増加したためである。この場合、トヨハタモチにおけるS型1次側根総長の増加は、主に平均長の増加によっていた。また、先に述べた、基部よりも中央部や先端側で1次側根が発達するというトヨハタモチの特性は、D区でいっそう顕著であった(第4-1-2図、第4-1-3図)。これに対して、日本晴のD区ではL型1次側根の総長が2割程度減少し、S型1次側根の総長はほとんど変わらなかった(第4-1-1図)。その結果、日本晴では、1次側根の総長が約1割減少した。

## (3) 2次側根の出現頻度

2次側根の出現頻度の品種間差異をW区で見ると、L型1次側根1cm当りの出現頻度には品種間差がみられなかった。ただし、(2)で述べたように、L型1次側根総長がトヨハタモチで大きかったため、それに比例して、1次根1cm当りの2次側根の出現頻度はトヨハタモチが日本晴を上回った(第4-1-2表)。

つぎに、土壤水分に対する反応をみるため、D区における2次側根の出現頻度をW区の場合と比較すると、日本晴ではL型1次側根1cm当りの2次側根数は変化せず、L型1次側根長の減少に応じて1次根1cm当りの2次側根数も減少した。これに対しトヨハタモチでは、D区でL型1次側根1cm当りの2次側根数が増加し、1次根1cm当りの2次側根数もW区より増加した(第4-1-2表)。

第4-1-1表 主茎第2ファイトマーの1次根直径

品 種	処理区	直径 (μm)		
		全 体 <sup>a</sup>	基部側 <sup>b</sup>	先端側 <sup>c</sup>
トヨハタモチ	W区	690.8 (134)	688.3 (131)	693.3 (137)
	D区	643.3 (125)	630.0 (120)	656.7 (130)
日 本 晴	W区	515.0 (100)	525.0 (100)	505.0 (100)
	D区	481.7 ( 94)	470.0 ( 89)	493.3 ( 98)

a 1次根の基部から30cmまでの全セグメントの平均値。

b 1次根の基部から15cmまでのセグメントの平均値。

c 1次根の基部から15cmより30cmまでのセグメントの平均値。

( ) は、日本晴のW区を100としたときの割合を示す。

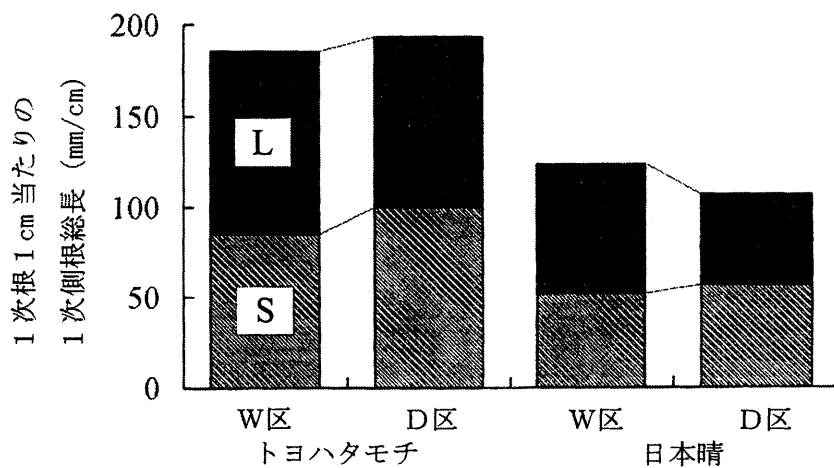
第4-1-2表 2次側根の出現頻度<sup>a</sup>

品 種	処理区	L型1次側根1cm 当りの2次側根数 (/cm)	1次根1cm当り のL型1次側根長 (cm/cm)	1次根1cm当りの 2次側根数 <sup>b</sup> (/cm)
トヨハタモチ	W区	4.7 ( 98)	10.1 (140)	47.3 (137)
	D区	6.0 (125)	9.3 (129)	55.6 (161)
日 本 晴	W区	4.8 (100)	7.2 (100)	34.6 (100)
	D区	4.5 ( 94)	5.0 ( 69)	22.5 ( 65)

<sup>a</sup> 第2ファイトマー根の1次根の基部から30cmまでの全セグメントの平均値。

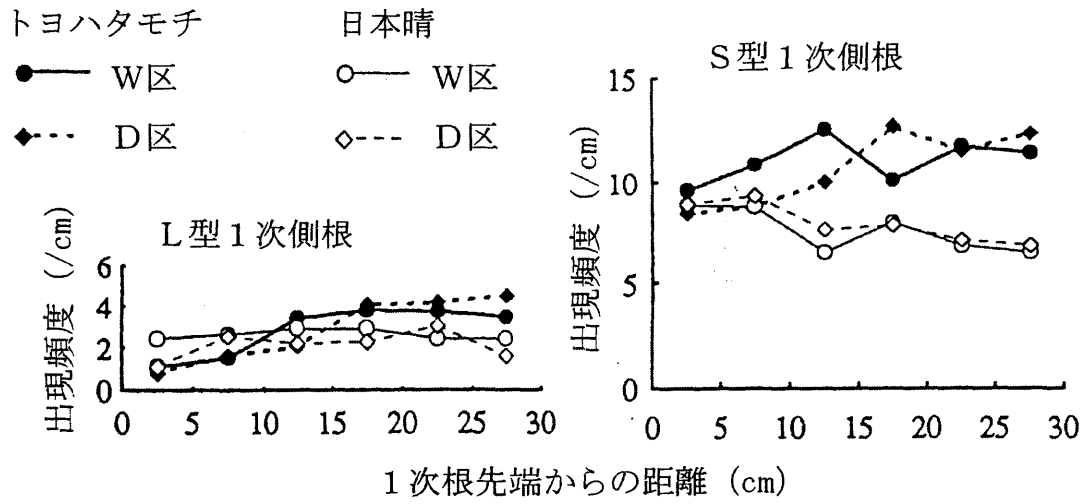
<sup>b</sup> 1次根単位長さ当りの2次側根数は，[1次根1cm当りの2次側根数] = L型1次側根1cm当りの2次側根数] × [1次根1cm当りのL型1次側根長] でもとめられる。

( ) は，日本晴のW区を100としたときの割合を示す。

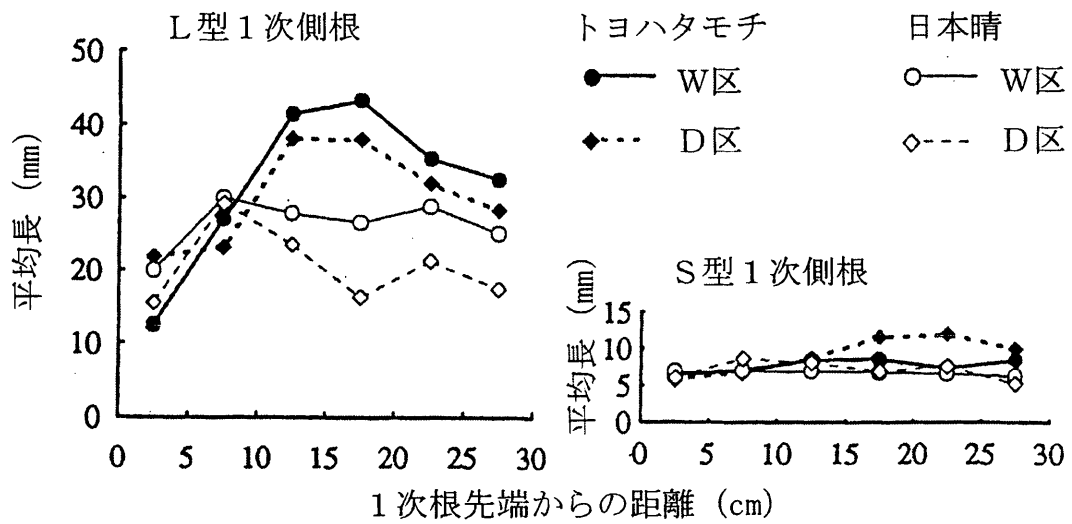


第4-1-1図 第2ファイトマー根の根軸1cm当りに形成された1次側根の総長  
 L, L型1次側根; S, S型1次側根. いずれも調査した主茎第2ファイトマー根の基部から  
 30cmまでの平均値を示す.





第4-1-2図 第2ファイトマー根について1次根の位置別にみた1次側根の出現頻度  
出現頻度は1次根1cm当たりの1次側根数。



第4-1-3図 第2ファイトマー根について1次根の位置別にみた1次側根の平均長

## 考 察

本研究で、第2ファイトマーの根を対象としたのは、イネにおける茎葉部と根系の生育の規則性（藤井 1961, 川田ら 1963）を前提として、葉齢、処理の時期、採取した根の外観を考慮すると、第2ファイトマーの根は、採取時において、側根を含めた根の発育がほぼ完了して根系の大きな部分を占めており、しかも側根の形成期が土壌の乾燥した時期と重なって処理の効果が顕著に現れていると推定されたからである。実際、検討の結果、軽度の水ストレス条件であったにもかかわらず、第2ファイトマーの根には処理の影響が明瞭にみられ、側根のタイプによる反応の差異、および、それらの品種間差が明らかであった。

本研究の特徴は、乾燥条件に対する根の形態的な反応を側根にまで目を及ぼし、さらに側根の種類別に検討するという点にある。このような視点から検討した結果については、すでに述べたとおりであるが、これを補償生長、あるいは補償生長における順位性という観点から考察してみたい。

植物体のある部分が充分生長できない場合に、他の部分が補償的に大きく生長する「補償生長」がしばしばみられる。根においても、根系の切除処理などにより1次根の伸長が著しく阻害された場合には側根の根長が増大することが知られている (Crossertt et al. 1975)。土壌乾燥によってコムギに水ストレスがかかった場合も、1次根の伸長が抑制される反面、側根の発達が促進されたことから (森田・奥田 1994)、著者らは、根の構成要素のうち、サイズのより大きい構成単位ほど乾燥による伸長抑制を受けやすく、サイズのより小さい構成単位が補償的に伸長するのではないかと予測をしてきた (Morita and Abe 1996)。本研究においては、1次根の長さには処理区間での明瞭な差異はなかったものの、1次側根のなかでは、大型のL型1次側根が土壌乾燥による伸長の抑制を受けやすい反面、小型のS型1次側根は補償的に伸長が促進される傾向が認められた。さらに、よりサイズの小さい構成単位である2次側根も、乾燥により数が増大する傾向にあった。

ただし、以上のような補償生長の程度には、種内でも品種による変異があり、陸稲品種

のトヨハタモチにおいては、L型1次側根でも乾燥による抑制程度が小さく、一方、水稻品種の日本晴ではS型1次側根や2次側根の生長促進の程度が小さかった。今回の2品種だけの検討結果から断定することはできないが、こうした乾燥への側根の反応の差異が陸稲品種と水稻品種の耐乾性の差異に関与している可能性が考えられる。

なお、水ストレスが小さい状態(W区)での品種間差異は、とくに1次側根の出現頻度に顕著に現れていたが、このような良好な水分条件下における品種間差には1次根の直径(第4-1-1表)が大きく関与しているのではないかと考えられた。すなわち、トヨハタモチで側根が発達するのは、生育の早い時期から比較的太い1次根が出ることと何らかの関連性を持つことが示唆される。従前の研究によると、1次側根の出現頻度は必ずしも1次根の直径の大小と対応しないが(川田・芝山1966)、1次根の維管束数が1次側根の発達に関与している可能性が示唆されている(藤井1961, 加藤ら1992)。今回供試した2品種の間でも同時期に出現した根の維管束数が異なり、それが1次根直径にも反映されていたとも考えられる。

いっぽう、乾燥条件下(D区)における1次側根総長の増大は、S型1次側根の出現頻度よりもむしろ平均長の増大によっていた(第4-1-2図;第4-1-3図)。このことは、1次側根の環境に対する適応的反応が、その数よりは長さに現れやすいことを示唆している。

なお、本研究においては、第2ファイトマーのいずれの1次根も約35cmの長さで容器の底面に着いていたことから1次根の根軸上の位置と土壤中の深さがほぼ対応していたと考えられる。したがって、トヨハタモチでみられた1次根の先端側での側根の顕著な発達は、水分がより多く残存する土壌下層における吸水能力を高めることに寄与していた可能性を示唆している。加藤ら(1992)は、陸稲の中でもとくに根の伸長速度が大きく大型の根域を形成する海外の品種を対象に、水分ストレスがない状況下での根の形態の違いを水稻と比較して、1次根の先端側でL型根をよく発達させることを報告している。今回の研究では、トヨハタモチという陸稲品種のなかでは根系の小さい品種においても、同様の特性があること、また、乾燥条件下ではその特性がより顕著となることが確認された。

以上みてきたように、陸稲・水稲それぞれわずか1品種について検討した結果ではあるが、水ストレスに対する根の形態的反応には補償生長の順位性が認められるとともに、その程度には陸稲と水稲で差がみられた。それを一言で表わすと、マイルドな水ストレスに遭った場合、とくに土壌深層において1次根やL型1次側根の生長が抑制されがちであるのを補償するようにS型1次側根が長くなったり、2次側根が増えていた。これは根域の拡大という点で生態条件に対する戦略として興味深い。今後はさらに側根を含む根の伸長性について検討していきたい。

## 第2節 種子根の内皮細胞壁の肥厚に関する品種間差異

本章においては、第2章および第3章で検討した根系形成およびその基盤となる個根の生育に関する検討をさらに細かいレベルに展開する目的で、また、個根の形態を機能との関係を踏まえて考察していくために、さらに細かいレベルで個根の形態について解析している。第1節では、養水分吸収の際に入口として機能している可能性の高い側根の環境応答を取り上げた。続く第2節では、根に吸収された養水分が導管に至る経路において重要な役割を果たしていると考えられる内皮に着目した。

例えば、内皮細胞にはアポプラスト輸送にとって障壁となるカスパリー線が形成されるため、根の表面側からアポプラストを移動してきた養水分が、内皮部分でいったんシンプラストに入ると考えられている (Clarkson and Robards 1975, Sanderson 1983)。したがって、内皮は吸水にとって大きな抵抗となる一方で、乾燥時には中心柱から皮層あるいは根の外へ水が漏れだすのを防止し、乾燥ストレスからの中心柱を保護していることが予想されている。

内皮細胞はカスパリー線だけでなく、細胞壁にも疎水性物質であるリグニンやスベリンが多量に沈着し、強い自家蛍光を発するため、蛍光顕微鏡による観察が機能形態学的な考察に利用されている (Morita et al. 1996)。とくに内皮の中心柱側接線方向の細胞壁は著しく肥厚することが古くから知られているが、イネの場合その肥厚程度は水条件によって変化し、水田などの湛水した条件下では細胞壁の肥厚があまりみられないが、畑条件では著しく肥厚することが報告されている (川田・頼 1966)。このことは、内皮細胞壁の肥厚が水分生理ひいては耐乾性に何らかの寄与をしている可能性を示唆するものである。

本節では、走査型電子顕微鏡 (SEM) を用いて、畑条件下で栽培した陸稲品種と水稲品種の種子根における内皮の細胞壁、とくに接線方向の細胞壁に着目し、根軸にそった肥厚の進行を確認したうえで、肥厚程度に品種や生態型によって差異があるかどうかを調査した。

## 材料と方法

供試した材料は、1987年に東京大学農学部圃場内の施設内で栽培したイネ3品種、コシヒカリ（ジャポニカ，水稻），IRAT109（熱帯ジャポニカ，陸稻），Moroberekan（熱帯ジャポニカ，陸稻）の種子根である。直径5cm，長さ50cmの塩ビ管にイネ育苗用培土（呉羽化学工業製）を充填し，含水率30% $w/w$ に灌漑してから播種し，ビニールハウスまたは自然光型の人工気象室で栽培した。栽培期間中は週2回，土壌表面より5~10mlの灌水を行い，播種2週間後，種子根が25~35cmに伸長した時期に根系を丁寧に洗い出し，茎葉部とともに採取して，70%エタノール溶液で保存した。

内皮細胞壁の厚さの測定には，種子根を用いた。すなわち，種子根の根端より約2cm，5cm，20cmの3箇所の横断徒手切片を作成した。これらの切片をt-ブタノールで置換，凍結させ，真空乾燥したのち，炭素を蒸着して走査型電子顕微鏡（日本電子製JSM-5800）で観察した。内皮周辺の拡大画像（1500~2500倍）を撮影し，その画像をプリントアウトしたのについて，メジャーを用いて内皮の外側（皮層側）と内側（中心柱側）の接線方向の細胞壁（第4-2-1図）の厚さを測定した。

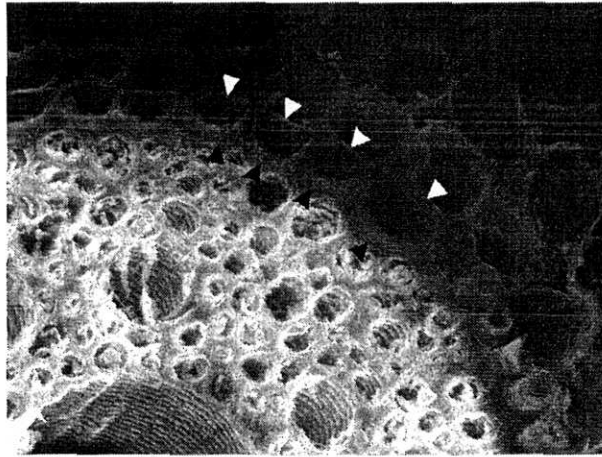
## 結 果

内皮の皮層側接線方向の細胞壁には目立った肥厚はみられず，成熟の進んだ部位でも0.1 $\mu\text{m}$ 程度であったのに対して，中心柱側接線方向の細胞壁は，組織の未成熟な根端側から成熟の進んだ基部側に向かうにつれて肥厚が進んでいた（第4-2-2図）。

中心柱側接線方向の細胞壁について，もっとも肥厚の進んでいた根端から20cmの部位で品種間の比較をすると，コシヒカリが0.5 $\mu\text{m}$ 程度の厚さであったのに対して，陸稻の2品種ではその3~4倍の厚さとなっていた（第4-2-2図）。なお，これら陸稻2品種の種子根はコシヒカリより太く，走査型電子顕微鏡で観察した個々の細胞の断面積も大きかつ

た。



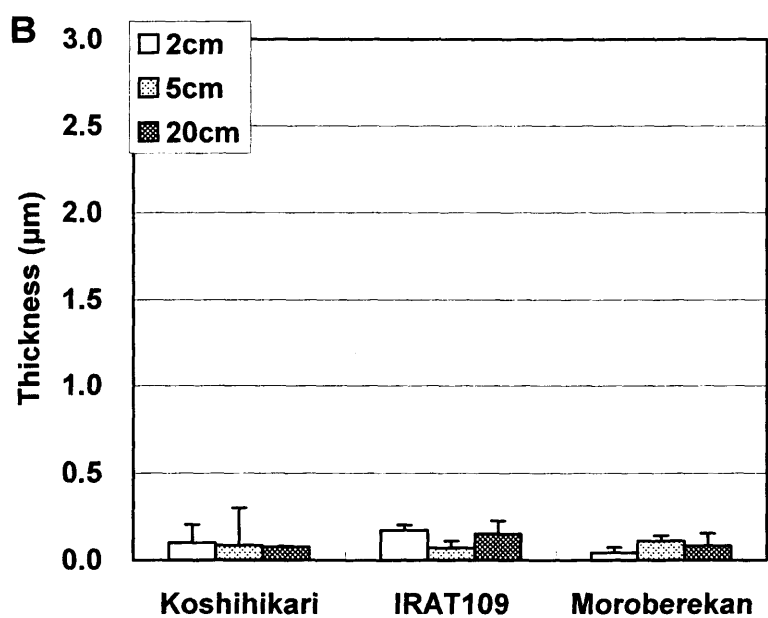
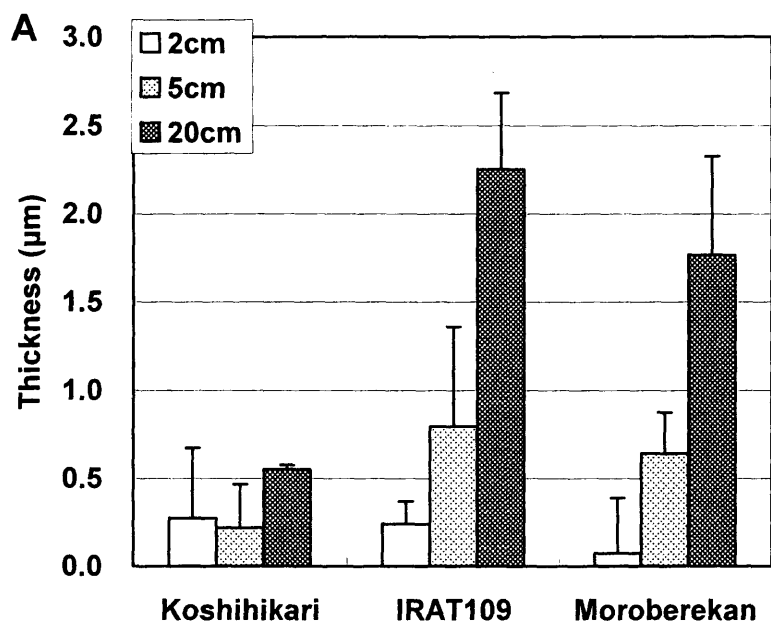


第 4-2-1 図 走査型電子顕微鏡 (SEM) による IRAT109 種子根の横断切片画像  
細胞壁が白く光っている領域が中心柱。

黒矢頭：内皮細胞の中心柱側接線方向の細胞壁。

白矢頭：内皮細胞の皮層側接線方向の細胞壁。

実際に細胞壁の厚さを測定する場合には、より高倍率で内皮周辺を正面から見た画像を用いた。



第 4-2-2 図 内皮の細胞壁の厚さ

A：中心柱側接線方向の細胞壁，B：皮層側接線方向の細胞壁．2cm, 5cm, 20cm は測定部位の根端からの距離を示す．Bar は標準偏差を示す．

## 考 察

根の内皮細胞壁の肥厚は、旧来の染色技術を用いた光学顕微鏡観察や蛍光顕微鏡による観察でも容易に認められるが、細胞壁の厚さの定量的測定には数千倍の倍率が必要である。したがって、光学顕微鏡観察では写真の引き伸ばし処理が必要であり、電子顕微鏡を用いた場合も透過型電子顕微鏡では前処理に時間がかかり、しかも視野が相対的に狭いために同じ根の複数の箇所について測定を行なうことが容易ではない。その点、走査型電子顕微鏡を用いれば、透過光をもちいる光学顕微鏡や透過型電子顕微鏡の場合ほど切片を薄くしなくて済み、細胞壁に関する観察と測定であれば試料について特殊な前処理を必要としない。

今回、走査型電子顕微鏡を用いて内皮の細胞壁について観察した結果、耐乾性が強い陸稲2品種が水稻品種よりも、同じ畑条件下で細胞壁の肥厚程度が著しいことが明らかとなった。すでに述べたように、内皮細胞壁が耐乾性に何らかの形で寄与しているとするれば、中心柱側の細胞壁の肥厚程度という組織形態的特徴も、イネ品種間の耐乾性の差異に寄与していることを示唆するものである。

なお、著者らは、今回と同様にして準備した種子根の内皮の細胞壁について、低真空走査型電子顕微鏡 (ESEM) とX線微量分析装置を組み合わせて観察・測定を行なっている。内皮細胞壁に特異的にケイ素が沈着することを確認するとともに、ケイ素の含有率を測定した結果から、1次根の先端から基部に向かって内皮細胞壁のケイ素含有率が增大していくこと、陸稲の2品種はコシヒカリよりも含有率の増加が著しいことをみだしている (Lux et al. 1999)。今回の結果で、細胞壁自体の厚さも大きく異なったこととあわせて考えると、とくに十分に成熟した部位においては、含有率×細胞壁重量で算出されるケイ素の総蓄積量が、耐乾性の陸稲品種において著しく高いことになる。近年、ケイ素施肥がソルガムの耐乾性を高めることが報告されており (Hattori 2001)、内皮細胞壁のケイ素の蓄積が耐乾性に何らかの寄与をしている可能性も考えられる。内皮細胞壁の生理生態学的

意義については、リグニンなどの疎水性物質も含めて水の移動や保持に関与する物質の含有率という化学的要因と、細胞壁の大きさという形態学的要因の組み合わせとして、さらに解析を進めていく必要があると考えている。

## 第5章 個根の発育および根系形成と出液速度

第2章から4章において、イネにおける根系形成の問題をファイトマーを介して個根レベルまでつなげ、異なるレベルで解析してきた。そこで次に、根系形成が茎葉部の生育や収量に及ぼす影響を検討していくことになるが、それにはまず、根系の養水分吸収機能やその基盤となる生理的な活性をどのように測定・評価するかという問題がある。

植物の根による吸水は、受動的吸水と能動的吸水に分けられる (Kramer and Boyer 1995)。受動的吸水は葉における蒸散に伴って起こるもので、水分吸収の大部分をまかなっている。一方、能動的吸水は根圧に基づくもので、受動的吸水に比較すると量的には少ないが、夜間や曇天のように蒸散がほとんど起こらない間の吸水に役立っている。能動的吸水の原動力となる根圧が発生するメカニズムについてはまだ十分に解明されていないが (加藤 1995)、根がエネルギーを使ってイオンを導管内へ積極的に取り込んだ結果、導管液と土壤溶液の間に濃度勾配が生じることが基盤となっていると考えられる (Schurr 1998)。そのため、生理的活性の高い根は能動的吸水能力も高いと捉えられている。このような考え方に基づいて、能動的吸水が基盤となっている出液現象あるいは排水現象に着目して、水稻根系の生理的な活性を評価するというアイデア自体は古くからあるが (土井・山谷 1953, 馬場 1957)、十分に検討はされていない。

そこで本研究では、根の生理的活性を出液速度を指標として測定・評価することとした。この章では、まず、実験室的な手法によって個根やファイトマーの単位で根の形態と出液速度との関係を検討したのちに、水田で栽培した水稻について、個体の生育に伴う出液速度の推移について解析した。

## 第1節 個根の形態と出液速度との関係

個根の出液速度については、古くから研究があるが、これらは組織レベルでの根圧の発生機構や根圧による吸水機構の解明を目的としたものが多く、材料はトウモロコシやヒマワリなどの、まだ側根が出現する前の若い種子根を用いたものがほとんどである（例えば Anderson and House 1967, Anderson et al. 1970, House and Findlay 1965）。したがって、根全体の形態と出液量との関係についてはほとんど検討されておらず、とくに生育の進んだ根に関しては、つる性植物の一部（McAneney and Judd 1983）を除いては全く研究されてこなかった。

ここでは、发育の進んだイネの節根を対象とし、個根の出液速度を簡便に測定する方法を開発し、それを用いて求めた出液速度と根の形態との関係を調べた。また、その関係が根のエイジ（age； 齡）などによってどのように変化するかもあわせて検討した。

### 材料と方法

#### 1. 材料の栽培

供試した材料は、東京大学農学部の中庭内で栽培した水稲品種日本晴である。主に水耕栽培したものを用いたが、一部にはポットで土耕湛水栽培したものも用いた。

水耕栽培は中庭のガラス温室でおこなった。水耕液の組成は、木村氏B液（馬場・高橋，1957）に準じたが、同処方a, b両原液のうち、b原液については、鉄分の沈殿を防ぐためにクエン酸鉄に代えて、原液1リットル当たり4.23gのエチレンジアミン4酢酸鉄（EDTA鉄）を用いた。微量元素は、水道水を用いることで代用した。苗は、4月19日に石英砂を充填した1/5000 aワグナーポットに、1ポット当たり約70粒を播種し、a原液およびb原液を水道水で1000倍に希釈した水耕液を石英砂表面まで湛水して生育させた。この苗を、5月20日に、発泡スチロールの蓋をつけた1/2000 aワグナーポットに、1ポット当たり10

個体ずつ等間隔に移植した。水耕液は、汲み置きした水道水により希釈した木村氏B液で、3～5日ごとに更新した。希釈率は、移植後約2週間は1000倍、それ以後は500倍とした。

土耕栽培には、東京大学農学部附属農場より入手した黒ボク土を用いた。5月10日に、基肥として化学肥料をN、P、K成分量で各0.2gずつ全層施肥した1/5000 aワグナーポットに1ポット当たり約40粒を播種し、湛水はせず適時灌水して育苗した。6月14日に、この苗を、黒ボク土にN、P、K成分量で0.3gずつ全層施肥した1/5000 aワグナーポットに、1個体ずつ、茎基部が土壌から露出するように柱で支えて移植し、以後、常時湛水状態で栽培した。ポットは、東京大学農学部の圃場で、野外に配置した。

## 2. 出液速度を測定する根の準備

### (1) 水耕栽培した材料の準備

6月下旬から9月上旬にかけて、葉齢9.3から登熟前期までの生育段階のイネの1次根の出液速度を測定し、結果については、栄養生長期と生殖生長期に分けて解析した。

各回とも、測定に先立ち午後4時30分～5時30分の間に、温室内で水耕栽培しているイネの1～2個体から根を傷めぬように取りだし、500倍希釈の木村氏B液（以下、単に溶液と呼ぶ）を入れた1/5000 aワグナーポットに根系が浸るように入れて実験室内に持ち込み、1時間以上静置した。

このようにして準備した材料について、カミソリを用いて1次根を基部で茎から切り離し、さらに基部から数mmの部位で切り直して整形した。以上の根の切断は、導管に気泡が入ることを避けるため溶液中で行った。

### (2) 土耕栽培した材料の準備

8月下旬から9月下旬にかけて、出穂期から登熟期までの生育段階にあるイネの1次根の出液速度を測定した。各回とも、測定に先立ち午後4時30分～5時30分の間に、圃場で1ポットを選んでポット内の表層土壌約2cmを水道水で洗い流してから実験室に持ち込み、株もとが浸るまで水道水を加えて、1時間以上静置した。

その後、株もとが水に浸り根系の大部分が土壌中にあるままの状態、カミソリを用いて、すべての1次根を基部で切断した。その中から5～10本の1次根を無作為に選び、さらに水中で切断面から数mmの部位で切り直してから測定に供した。

### 3. 出液速度の測定装置の取り付け

#### (1) 水耕栽培した材料を用いた場合

個根の出液速度を測定するために、第5-1-1図に示した装置を開発した。すなわち、四隅に水平調節用のねじを取り付けた約45cm四方の板を水平台とし、その脇に溶液4リットルを入れたバットを静置した。水平台の上にはガラス管2本を含む長さ40～45cm、幅3cmの亚克力台を複数配置した。これらの亚克力台は、左右2本のガラス管内における各溶液のメニスカスの動きを中央のメジャーで測定できるようにしたもので、同時に2本の根の出液を測定できるようになっている。ガラス管は外径3mm、内径が1.8mmで、バットに面した側的一端から管の途中まで、500培希釈の木村氏B液と同じ溶液(浸透ポテンシャル約-1 bar)を注入した。

次いで、外径4mm、内径2mm、長さ数cmのビニール管の一端に、上述のように準備した根を基部の数mmだけが管内に入るように取り付けエポキシ樹脂系接着剤でシールした(第5-1-1図c:シール1)。この際、根の切断面には接着剤が付着しないように注意して作業を行なったが、シールの取り付けおよび硬化に要した10～15分ほどの間、1次根の基部以外の部分は溶液中に浸しておいた。

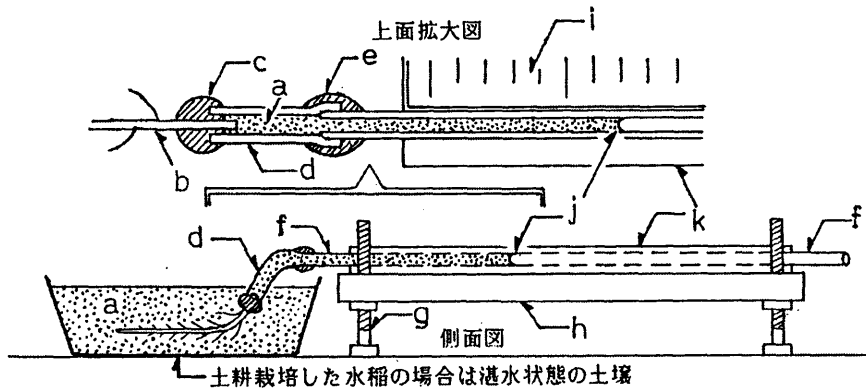
シール1が充分に硬化したのち、根の通気組織中の気体がビニール管内に漏れだして気泡が生じるのを防ぐために、ビニール管の他端から口で吸引して根基部の切断部近くに形成された通気組織中の気体を除いた後に、上述のガラス管の溶液が入った側の端に、気体が入らないようにしてビニールチューブを取り付けた。この接合部位からの溶液の漏れを完全に防ぐために、外側をビニール用接着剤でシールした。

以上の取り付け行なった後、根およびシール1の周辺部は完全にバット内の溶液に浸され

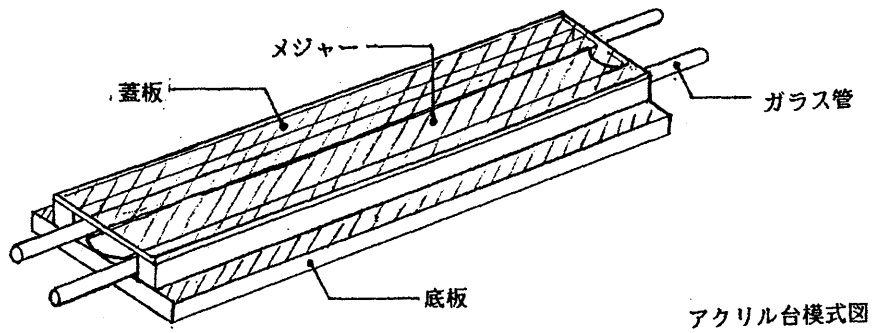


るようにした。また、根圧以外の原動力によってガラス管内の溶液のメニスカスが移動することのないように、すなわち、ビニール管およびガラス管の内壁と溶液との間のマトリックポテンシャルが、その溶液の自重による重力ポテンシャルと平衡するように、根を取り付けていないブランクの管のメニスカスを参照して、バット内の水面の高さと水平台に置かれたガラス管の高さの差を調整した。

1回に5～15本の根について出液速度を測定したが、1次根の切断から装置の取り付けまでに要する時間は1時間程度であった。



土耕栽培した水稻の場合は湛水状態の土壤  
 a: 溶液, b: 水稻根, c: シール1 (エポキシ樹脂系接着剤),  
 d: ビニール管 (内径2mm), e: シール2 (ビニール用接着剤), f: ガラス管 (内径1.8mm),  
 g: 高さ調整用ネジ, h: 水平台, i: メジャー, j: メニスカス, k: アクリル製台



第5-1-1図 出液速度の測定装置

## (2) 土耕栽培した材料を用いた場合

装置の概要と取り付け方法は、水耕栽培した材料を用いた場合とほぼ同様である。ただし、標準液を入れたバットの代わりに、材料の栽培に用いたワグナーポットを配置し、根の大部分が土壌中にあるままの状態を測定した。ビニールチューブの取り付けに際しては、エポキシ樹脂系接着剤のシール1が硬化するまでは、土壌表面より上の水をいったん排出し、根の基部だけ空気中にさらしたが、シール1の硬化後に再び水道水を満たした。測定の準備に要した時間は、水耕栽培の材料を用いた場合と同様に約1時間であった。

## 4. 出液速度の測定と根の保存

前項の取り付け作業が完了した時点を目覚め開始時とし、6時間毎に各ガラス管のメニスカスの位置を記録した。この測定は暗室で行い、測定時を除いて照明はつけず、温度は常時  $25 \pm 3$  °Cとした。

測定後、各6時間におけるメニスカスの異動量とガラス管の内径から個々の根の出液速度を時間単位の体積量として算出した。

また、測定に供した根は、水耕栽培の場合はそのままの状態、土耕栽培の場合は土中から丁寧に洗い出して、FAA溶液で固定し保存した。

## 5. 根の形態的形質の測定

上述のFAA溶液で固定した根について、形態およびエイジを評価するために以下の測定および推定を行った。なお、測定の便宜上、1次根はシール1（第5-1-1図）のすぐ外側の部位を基部とみなし、そこから根端までの長さを1次根長とした。

### (1) 1次根の根軸長と直径の測定

1次根の根軸長（以下、1次根長）はメジャーもしくは方眼紙を用いて、基部から先端までの長さを測定した。また、直径は、接眼マイクロメータを取り付けた双眼実体顕微鏡下ですべての根について基部の直径を測定した。そのほか、1次根の体積を推定するために、1

次根長が10cm未満の根は中央部の直径, 10~15cmの根は基部から5cmと中央部の直径, 15cm以上の根は基部から5cmと先端から5cmの直径も測定した.

#### (2) 1次根の断面積と表面積の推定

1次根の各部位における断面積は, 1次根の横断面が正円であると仮定して, 各部位の直径から算出した. また, 1次根の表面積についても, 横断面が正円であり, 測定部位間の直径の推移は直線的な増減であると仮定して算出した.

#### (3) 1次側根の数・長さの測定と総根長・総表面積の推定

水耕栽培した水稻の一部の1次根については, 栄養生長期に以下の形質も調査した.

まず, 1次側根の数は, 実体顕微鏡を用いて総数を数えた.

また, 側根については, 太くて長いタイプのL型1次側根と, 細くて短いS型側根に分けて測定した. すなわち, L型1次側根の長さで1cmごとに分級(1cm未満, 1-2cm, 2-3cm, ...)して本数を数え, それぞれの級の中央値(0.5cm, 1.5cm, 2.5cm, ...)に本数を乗じたものを加えて総根長を算出した. 一方, S型1次側根は平均根長を0.5cmと仮定し, 本数を掛けて総根長を推定した. このようにして算出した2種類の1次側根の総長を足して, 1次側根総長とした.

さらに, L型およびS型1次側根を数十本ずつ無作為に抽出して直径を測定した結果から, L型1次側根は直径160 $\mu$ mの円柱形, S型側根は直径60 $\mu$ mの円柱形と仮定して, 推定した総根長から総表面積を算出した.

#### (4) 根端長によるエイジの評価

本研究においては, 出液速度を測定した1次根について, 形態的な形質を測定すると同時に, エイジを評価する必要がある. そこで, それぞれの1次根が出現した時期や節位に関係なくエイジを評価するために, 1次根の先端から一番新しい1次側根が出現している部位までの距離である「根端長」(「根端-側根・長」(川田・石原 1977, 山崎ら 1981b)とよばれることもある)を用いた. なお, 根の形態と出液速度との関係を検討するに当たっては, 便宜上, 根端長が40mm以上(新しい根), 10mm以上40mm未満の根, および10mm未

満（古い根）の3つに分級して解析を行った。

## 結 果

### 1. 出液速度の大きさおよび測定開始後の経時変化

水耕栽培した水稻の1次根の場合は、測定開始後36時間目までの出液速度には測定時刻によって統計的に有意な差異はみられなかったが、土耕栽培した水稻の1次根の場合は、最初の6時間に比べてそれに続く6時間の出液速度が有意に低下していた。したがって、以下、根の形態やエイジと出液速度との関係を検討するに当たっては、水耕栽培および土耕栽培のいずれについても、測定開始後の最初の6時間における出液速度の値を用いた。

なお、出液速度は1次根の形態やエイジによって変動したが、根1本当たりの出液速度は、おおよそ $10^{-1} \sim 10^0 \mu\text{l/h}$ （重量にして $10^{-1} \sim 10^0 \text{mg/h}$ ）のオーダーであった。また、測定開始から最初の6時間における出液速度の平均値は、水耕栽培した水稻では栄養生長期の根で $2.5 \mu\text{l/h}$ 、生殖生長期の根で $2.9 \mu\text{l/h}$ 、土耕栽培（出穂期以降）した水稻の根では $3.4 \mu\text{l/h}$ であった。

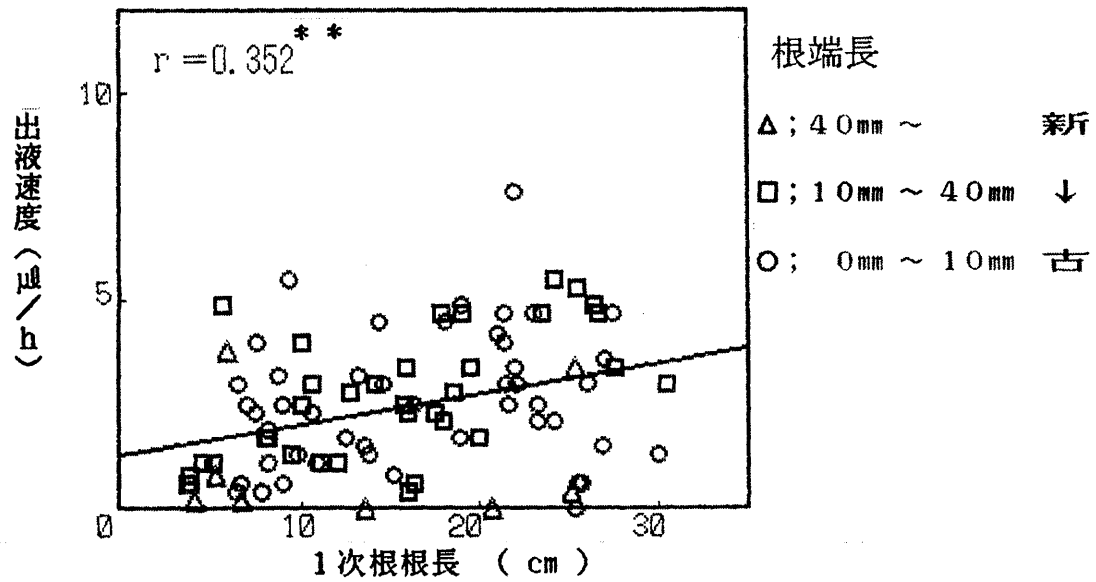
### 2. 1次根の根長および表面積と出液速度との関係

水耕栽培した水稻の場合、栄養生長期においては1次根長と出液速度との間に1%水準で有意な正の相関関係が認められたが、密接な関係とはいいがたかった（第5-1-2図）。生殖生長期においては、全体としては有意な相関関係は認められなかったが、根のエイジによって出液速度の様相が大きく異なったので根端長が10mm未満の古い根を除いて、比較的若い根だけについて解析した場合には1%水準で有意な相関関係が認められた（第5-1-3図）。栄養生長期と生殖生長期とを比較すると、とくに根端長が10mm以上の比較的若い根では、生殖生長期の方が1次根単位長さ当たりの出液速度が大きかった。

土耕栽培した水稻では、出穂期以降の個体の1次根を対象にしたにも関わらず、根のエイ

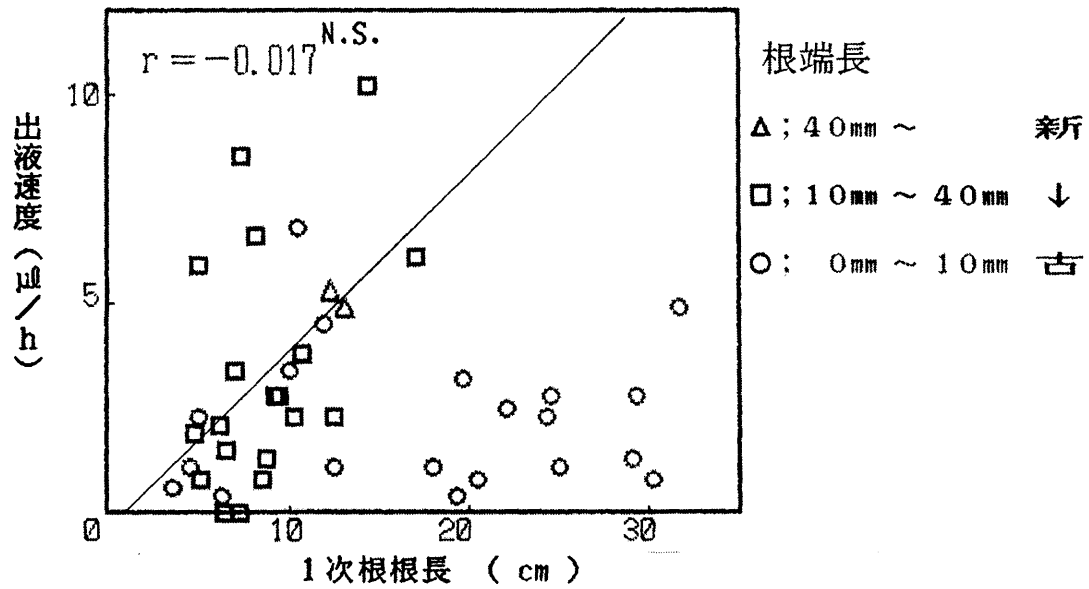
ジに関係なく1次根長と出液速度との間には1%水準で有意な正の相関関係が認められた(第5-1-4図)。なお、1次根長は水耕栽培より土耕栽培の方が長い傾向が認められた。

1次根の表面積に着目して解析した場合にも、水耕栽培・土耕栽培ともに、1次根長に着目して解析した場合と、ほぼ同様の傾向がみとめられ、水耕栽培の栄養成長期ならびに土耕栽培では、すべてのエイジの根を込みにして1次根表面積と出液速度の間に1%水準で有意な正の相関が認められたが、根によるばらつきが大きく密接な関係とはいいがたかった。



第5-1-2図 1次根根長と出液速度との関係 (水耕栽培・栄養成長期)

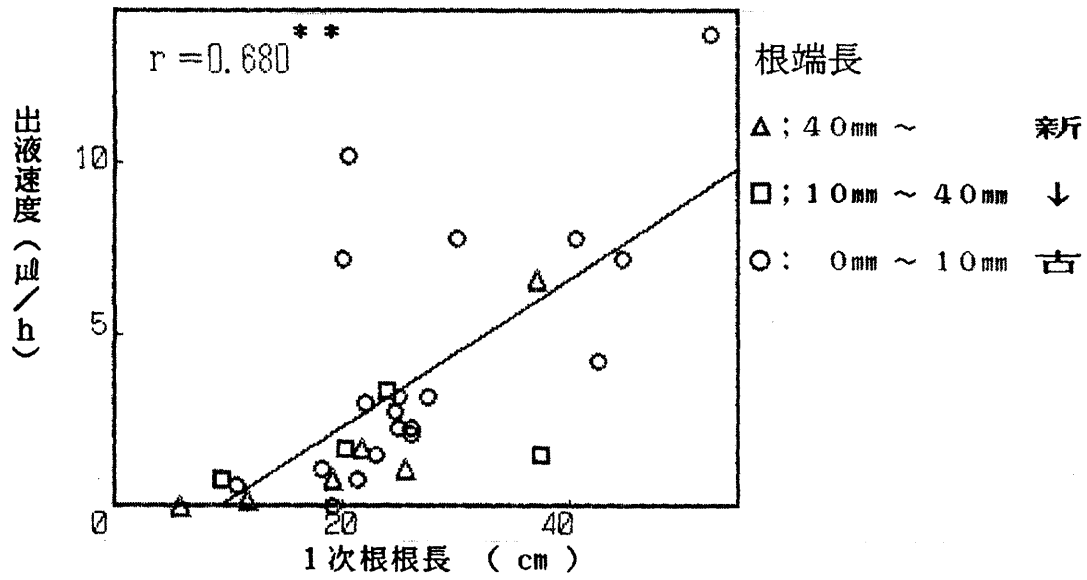
測定数93, 相関係数 0.352\*\*, 回帰式:  $y = 0.074x + 1.31$ .



第5-1-3図 1次根根長と出液速度との関係 (水耕栽培・生殖成長期)

測定数41, 相関係数  $-0.017n.s.$  根端長が10mm以上, 40mm以上の根だけの場合は, 測定数21, 相関係数  $0.473^{**}$ , 回帰式:  $y = 0.397x + 0.099$





第5-1-4図 1次根根長と出液速度との関係 (土耕栽培・出穂期以降)

測定数29, 相関係数 0.680\*\*, 回帰式:  $y = 0.218x + 1.937$

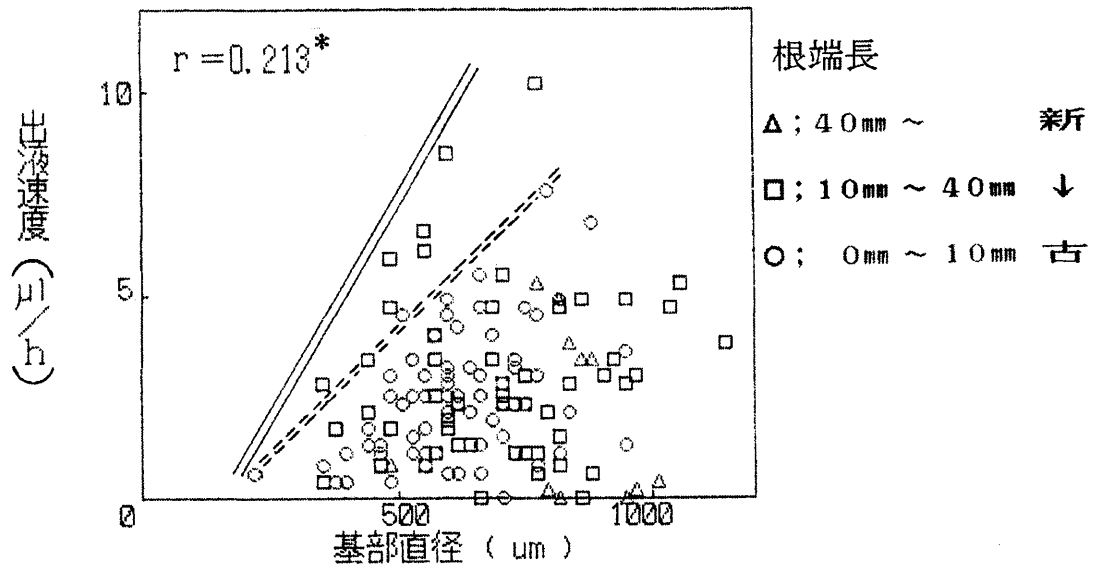
### 3. 1次根の直径・断面積と出液速度との関係

1次根の太さの指標である直径や断面積と出液速度との間には、水耕栽培の生育段階別の根や土耕栽培の根の場合、1次根の長さや表面積の場合ほど明瞭な関係は認められなかった。水耕栽培した水稻の全生育段階を込みにしてさらに多くのサンプルについて、基部における直径・断面積について着目して解析したところ、以下のような結果が得られた。

すなわち、同じレベルの基部直径であっても、出液速度は根によって大きく異なったが、その上限の値は、直径の大きい根ほど大きくなる傾向があった（第5-1-5図の二重線）。この上限値は根のエイジによっても若干異なったが、基部直径が700 $\mu\text{m}$ 程度までの細い根において、直径による出液速度の上限値の制約が顕著であった一方、太い根においてはこのような制約は認められなかった。また、基部直径と出液速度との相関関係も、全体では5%水準で有意な比較的不明瞭なものであったが、基部直径が700 $\mu\text{m}$ 以下の根に限定すると1%水準で有意であった。

基部直径から基部の断面積を推定して出液速度との関係をみた場合にも、まったく同様の傾向が認められ、細い根では断面積によって出液速度の上限値が規定されていた。ただし、根の基部断面積と出液速度との間に得られた相関係数は、直径の場合よりやや小さかった。

通導能力を評価するのによく用いられる直径の4乗値についても出液速度との関係を検討したが、相関係数は断面積の場合よりさらに小さく、明瞭な関係はみられなかった。



第5-1-5図 1次根基部直径と出液速度との関係（水耕栽培）

測定数134，相関係数 0.213\* 基部直径700μm以下の根だけの場合は，測定数76，相関係数 0.342\*\*．二重の実線は根端長が10mm～40mmの根の，二重の波線は根端長が10mm以下の根の，出液速度の上限値と基部直径の関係を示す．

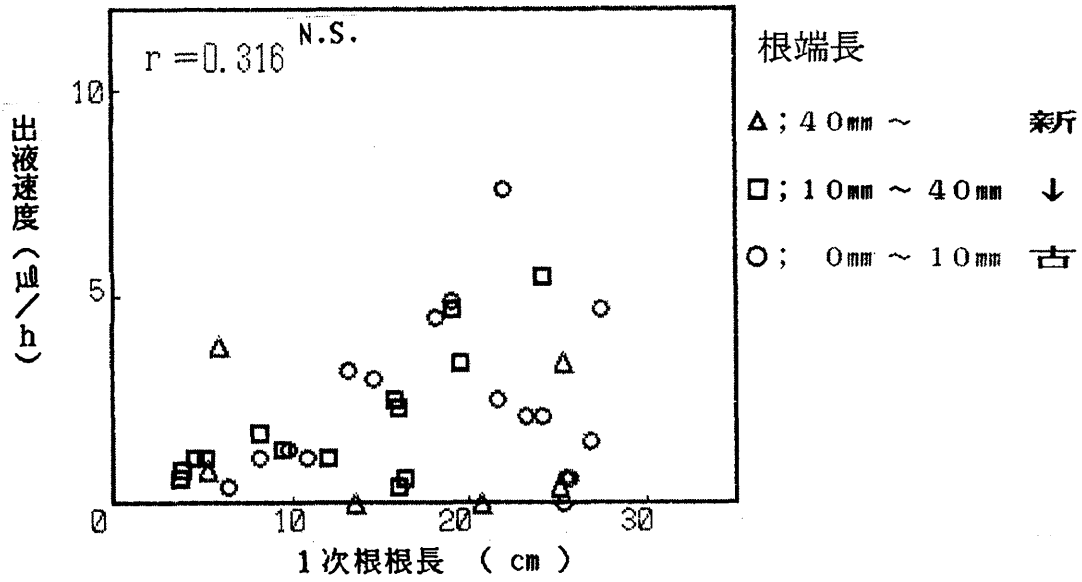
#### 4. 1次側根の数，総長，総表面積と出液速度との関係

水耕栽培した水稻の栄養生長期の根の一部については，1次側根の形質と出液速度との関係も調べた。これらの根については，すでに検討したように，おおむね1次根長が大きいほど出液速度も大きい傾向はあったものの，ばらつきが大きく明瞭な関係ではなかった（第5-1-6図）。

一方，1次側根の形質と出液速度との間には，比較的明瞭な関係がみられた。すなわち，1次側根数と出液速度との間には有意な正の相関関係が認められ，特に根端長が10mm以上・40mm以上の比較的若い根だけみると，密接な関係であった（第5-1-7図）。また，1次根と1次側根とをあわせた総長との間にも有意な相関がみられ，根端長が10mm以上・40mm以上の比較的若い根の場合に相関が顕著であった（第5-1-8図）。一方，根端長が10mm未満の古い根の中には，1次根数や総根長が大きいにも関わらず出液速度は小さい根がみられた。

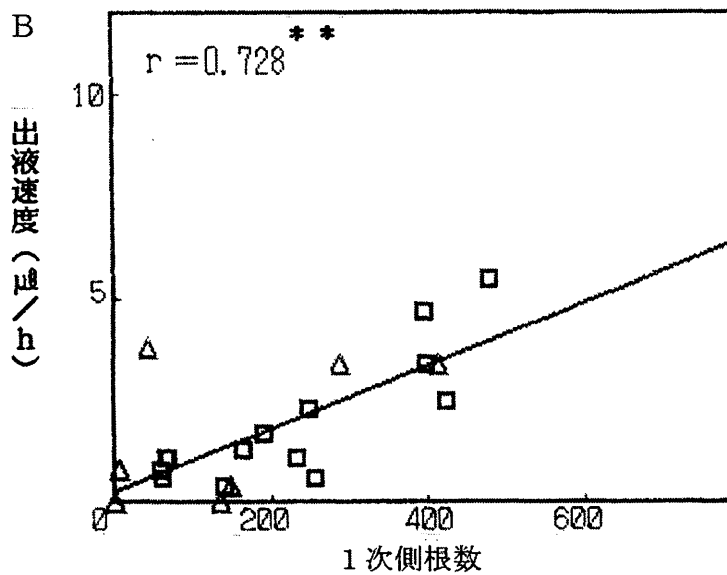
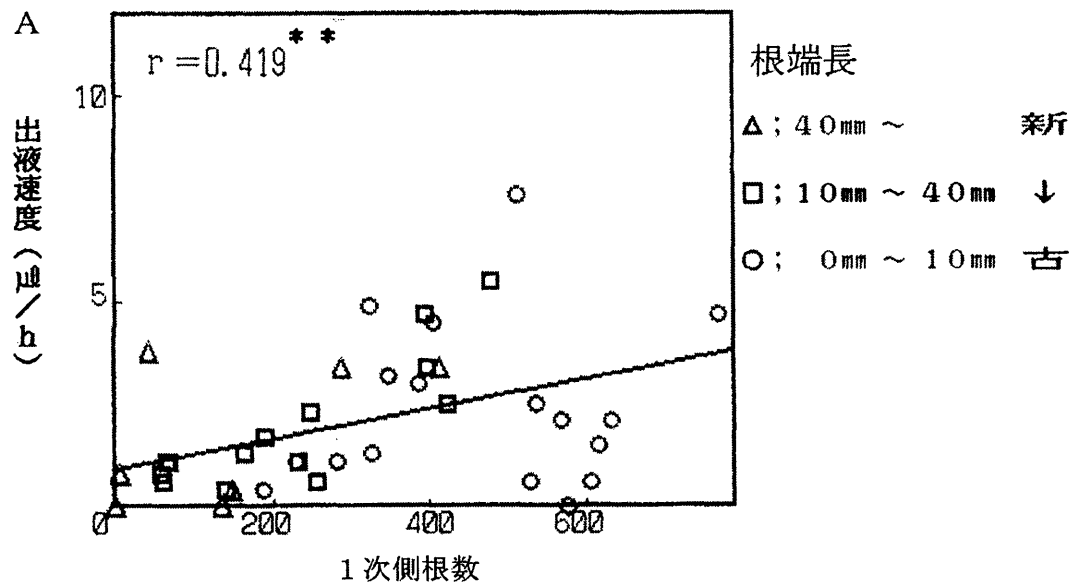
また，1次側根のうち，L型1次側根だけをとりあげて1次根+L型1次側根の総長と出液速度との関係をみたところ，上述の1次根+全1次側根の総長の場合と同程度の相関関係が認められた（測定数38；相関係数=0.425\*\*）。

1次根と1次側根との総表面積の推定値と出液速度との関係についても検討したが，総根長について検討した場合と，傾向も相関係数もほぼ同様であった。



第5-1-6図 1次側根の解析に供した根の1次根長と出液速度との関係（水耕栽培・栄養成長期）。

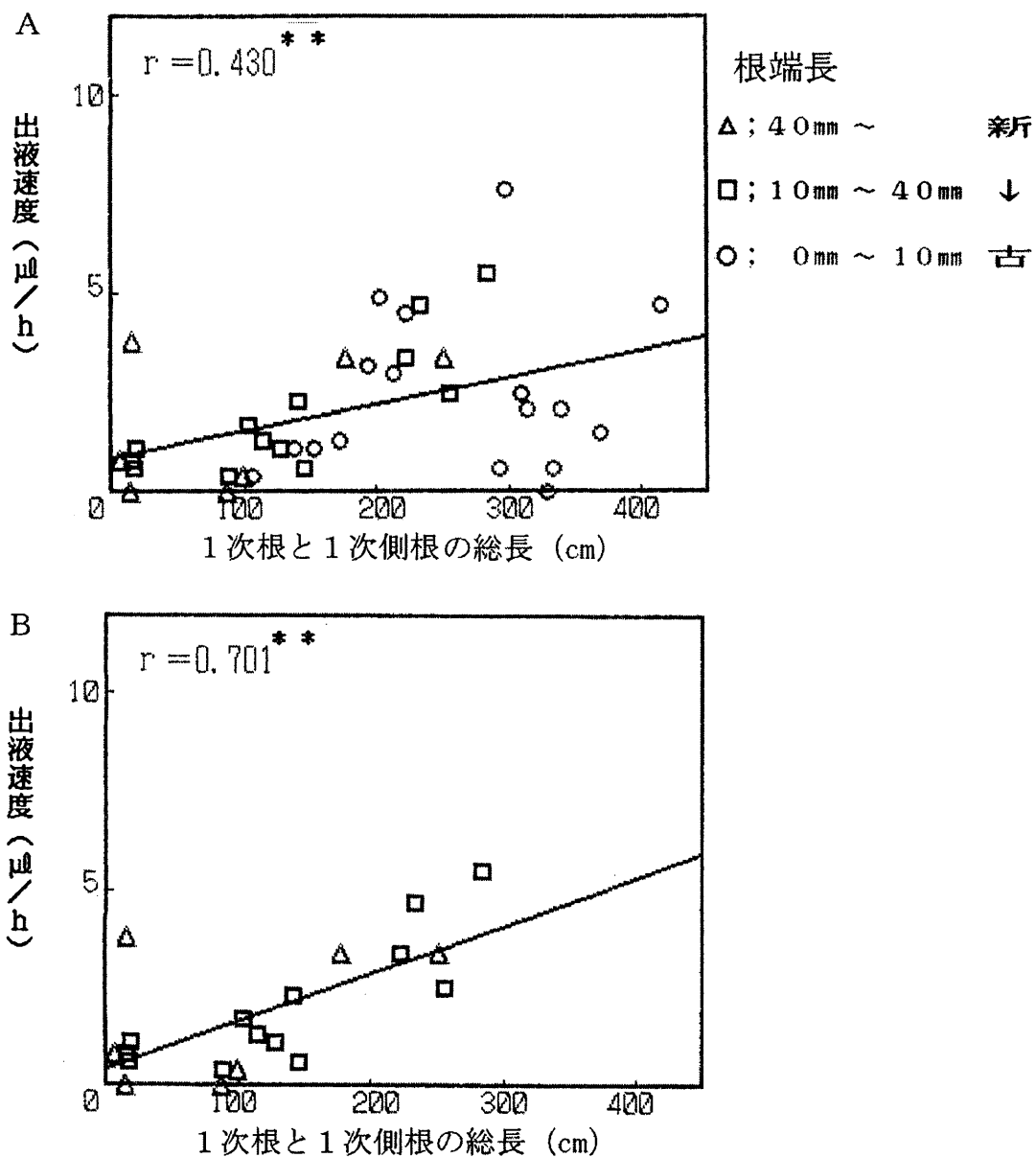
測定数38, 相関係数 0.316n.s.



第5-1-7図 1次側根数と出液速度との関係（水耕栽培・栄養成長期）

上：エイジによらずすべて込みにした場合。測定数38，相関係数 0.419\*\*，回帰式： $y = 3.7 \times 10^{-3}x + 0.927$ 。

下：根端長が10mm以上および40mm以上の比較的若い根だけの場合。測定数21，相関係数 0.728\*\*，回帰式： $y = 7.7 \times 10^{-3}x + 0.303$ 。



第5-1-8図 1次根と1次側根の総長と出液速度との関係(水耕栽培・栄養成長期)

上:エイジによらずすべて込みにした場合.測定数38,相関係数 0.430\*\*,回帰式: $y = 6.7 \times 10^{-3}x + 0.897$ .

下:根端長が10mm以上および40mm以上の比較的若い根だけの場合.測定数21,相関係数 0.701\*\*,回帰式: $y = 0.012 \times 10^{-3}x + 0.441$ .

## 考 察

### 1. 今回開発した出液速度測定法について

本研究においては、イネの個根の出液速度を測定するという、従来試みられることのなかった問題を検討するために、新しい測定法を開発した。この方法によって、得られた出液速度の大きさは、地上部でこれまでに測定した出液速度とおおむね符合している。例えば平沢（1983）によれば、浸透ポテンシャルが今回と同様約 $-1$  barの水耕液を用いた場合、主茎上位葉の葉身基部で測定した出液速度は $50-100\text{mg/h}$ であった。主茎に形成される冠根は、 $5\text{cm}$ 以上に伸長したいわゆる"伸長根"だけでも数十本あり、 $5\text{cm}$ 未満で伸長を停止する"いじけ根"まで含めるとさらに多くの根が存在すること、根圧によって吸収された水の多くが上位の数葉に送られること（黒田 1985）を考慮すると、平均出液速度が根1本当たり $2-3\mu\text{l/h}$ という本研究の結果との間には、大きな矛盾はないものと考えられる。したがって、今回新たに開発した測定方法は個根の出液速度を正確に反映していると考えられるし、室内に持ち込み可能なポットであれば、土耕の材料についても出液速度の測定が可能であることから、今後の幅広い応用が期待できる。

### 2. 根の吸水部位の拡大に関わる形質と出液速度との関係

今回検討した根圧による吸水量を規定する重要な要因のひとつとして、吸水部位の数や大きさが考えられる。本研究において、1次根の根長や表面積と出液速度との間に正の相関関係が認められることが多かったことは、根のサイズの拡大にともなう吸水部位の増大を反映したものであろう。

さらに、こうした1次根の形質以上に、1次側根の数、あるいは1次根と1次側根とを合わせた総根長や総表面積と出液速度との間により明瞭な相関関係が認められたことから、側根の発達吸収部位の増加・拡大に大きく寄与していると考えられる。本研究で開発した方法を用いて水稻幼植物の根を調べた研究でも、側根が多く形成された根で出液速度が大きい



ことが報告されている(津野ら 1992)。これらの結果は、第4章で取り上げた側根の発達、個根の生理的な活性の面でも重要であることを示している。

今回の解析結果では、1次側根の数と出液速度との相関係数(0.419\*\*)に比べて、根の総表面積と出液速度との相関係数(0.430\*\*)はさほど高くなかった。これは、ひとつに表面積の推定法が大まかで精度が高くなかったことも原因と考えられるが、とくに積極的吸水の場合は、単純に表面積だけでなく、若く生理的活性の高い側根の根端数が増えることが重要であることを示唆しているとも考えられ、今後一層の検討が必要である。

また、「1次根+L型1次側根」の総長と出液速度との間に、「1次根+L型1次側根+S型1次側根」の総長と出液速度の場合と同程度の相関関係がみられた。このことは、長さの変位が比較的小さいS型1次側根の総長が親根である1次根の長さにおおむね比例したためと考えられる。また、実際にはL型側根の上にS型2次側根が形成されているが、S型2次側根の総長もL型1次側根の長さに比例することが予想される。一般に、根をトポロジ的にみた場合に根の末端に位置し、養水分を吸収する場合の入口と考えられているS型側根は数がきわめて多く、測定に要する時間と労力が大きいため総長の把握が困難なことが多いが、今回の結果からみると、研究の目的と条件によっては1次根とL型側根の長さに着目するだけでも、間接的にはそのうえに形成されるS型側根を含めて検討していることと基本的に同じで、根の形態や機能についてある程度の解析ができると考えられる

### 3. 根の水通導能力に関わる形質と出液速度との関係

本研究では、導管などの根の内部形態までは調査しなかったが、森田ら(1986b)によれば、水の通導において特に重要な役割を果たしていると考えられる後生木部導管IIの数と1次根の直径との間には正の相関関係が認められており、根の太さが水通導能力を検討する場合のひとつの重要な形質と考えられる。今回、比較的細い根では、出液速度の上限値が1次根の直径や断面積と比例的な関係にあった。すなわち、出液速度は、第1には根端数や総根長などで決まる吸水部位の大きさに強く規定されるが、吸水部位が十分に大きい場合には、

根の太さやそれに対応して変化する導管の数やサイズといった、根軸方向の通導能力に関わる形質に制限されることがあるものと考えられる。

一方で、基部直径が700 $\mu\text{m}$ 以上の太い1次根では、直径や断面積と出液速度との間に全く関係がみられなかった。一つには、根の太さと根の総長や総表面積との関係が必ずしも密接なものではないことが考えられる。そのほか、後生木部導管IIの数は根の直径と相関を持つものの、根によってある程度の変異があり、根の直径が大きくなると導管の数の増加が頭打ちになって、導管の直径が大きくなる場合など、通導能力が必ずしも根の直径と比例して増大しないことが考えられる（森田ら 1986b）。

#### 4. 個根のエイジや個体の発育にともなう出液速度の変化

これまでにみてきた根の形態的形質と出液速度との関係は、根のエイジや個体の発育段階によっても影響を受けた。

根端長で評価した個根のエイジについてみると、エイジが著しく進んだ、すなわち「老化した」根では、1次根や1次側根の長さに比較して出液速度がきわめて小さいものが多くみられた。このことは、出液速度が根の老化による生理的活性の低下をよく反映する指標であることを示唆している。

根の老化を詳細にみれば、すべての部位で同じように進行するわけではなく、1次根の基部側から先端側に向かって次第に活性が低下していくはずである。その一方で、吸収部位の拡大に寄与する側根の発達も基部側から順次進行していくが、1次根の根端やその近傍に形成された側根は機能的に十分発達してないことが多い。このため、根の基部から先端まで根軸上でどの部位がどの程度、根全体の吸水に寄与しているを明らかにするには、今後さらに側根の発達と老化の進行のバランスを詳細に調べていく必要がある。根端長が40mmを越える若い根の中に出液速度がきわめて小さい根がいくつかみられたのも、1次根自体の活性が高い反面、側根がごく僅かしか形成されていなかったり、1次根の根端部分で導管が十分に機能していないためであると考えられる。

なお、水耕栽培した材料の解析結果では、栄養生長期に比べて生殖生長期の1次根の方が根軸長の割に出液速度がやや大きい傾向があり、出穂期以降のみ調査した土耕栽培でも、出液速度が全体に大きかった。これは生育後半に形成される根の中にいわゆるうわ根に相当する、側根がよく発達した1次根が多かったことが一因と考えられる。また、平沢(1983)は、水耕液にマンニトールを添加して葉身基部から"出液しなくなる"水耕液の浸透ポテンシャルを、吸水能力の指標として調べているが、分けつ期から穂ばらみ期に比べて、登熟期には"出液しなくなる"水耕液の浸透ポテンシャルが低いことを報告している。このことは、生育時期によって、根の形態だけでなく生理機能にも変化が生じている可能性を示唆している。単位根量当たりの生理活性が生育とともにどのように変化するかについては、第3節で検討する。

いずれにしても、今回の結果から、出液速度を指標として1本の根の生理的活性を、発育過程を追って比較的詳細に検討することができるようになった。その結果を踏まえて出液速度を規定する主な要因を考えると、1次根と側根の発達に伴う吸水部位の拡大→根の直径や導管の数・直径などに規定される水通導能力→老化の進行程度、という順序で変化していくことが予想された。したがって、第5章および第6章においては、本節における結果を踏まえて、ファイトマー単位の解析を介して、個体あるいは株単位へ展開することにする。

## 第2節 葉ざし法を用いたファイトマー単位の出液速度の解析

本章の第1節においては、根系を構成する個根の出液速度を測定する方法を開発するとともに、根の形態やエイジと出液速度との関係について検討した。この個根の出液速度の問題を個体や株単位の根系全体へ展開して検討するためには、ファイトマーという単位で、これらの関係を確認しておくことが重要と考えられる。

以上のように考えたのは、第2章においてみたように、水稻根系を構成している個根の出現と伸長はファイトマー単位で規則正しく進むため、ファイトマー単位で検討することによって理解が進むからである。ただし、通常のイネ個体においては、主茎と分げつまたは分げつどうしの競合・補償関係があり、さらに各茎内においてもエイジを異にするファイトマー間の相互関係があるため、単一のファイトマーに限定して根の形態・発育と生理的活性との関係を検討することは困難である。ここでは、単一のファイトマーをイネ個体から切り出し、発根の初期から老化までの任意の時期に出液を調査できる葉ざし法(山崎 1978)を用いて、ファイトマーを単位とする根の発達と出液速度との関係を検討した。

### 材料と方法

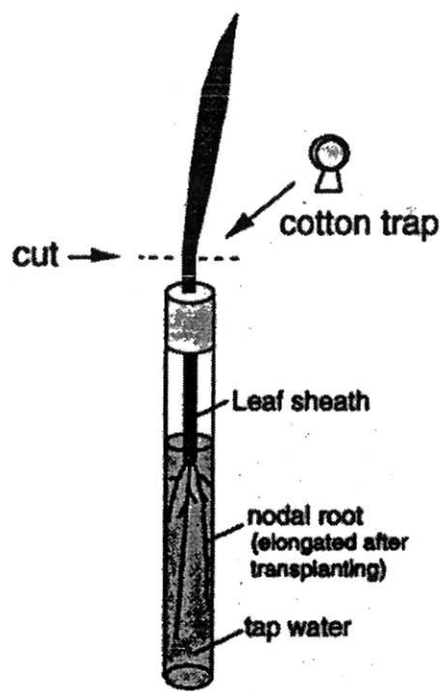
供試したイネは、水稻品種の農林 21 号、南京 11 号、水原 258 号、日本晴である。東京大学農学部の圃場にて、1/5000 a ワグナーポットに、窒素、リン酸、カリを成分量で 0.5 g ずつ施肥した土壌約 3 リットルを充填して播種し、苗立ち後に 1 ポットあたり 10 株に間引いて湛水状態で栽培した。

葉ざしは、第 9 葉期から第 11 葉期のイネから、いずれの場合も出葉を開始したファイトマーから 3 つ下のファイトマー(すなわち、1 次根の始原体が出現直前の状態にある第 7 ~ 第 9 ファイトマー)をとりだし、山崎(1978)の方法 b に準じて行なった。すなわち、主茎だけを取り出し、目的とするファイトマーより下位のすべての葉を剥き取った後、当該ファ

イトマーの下端にメスを入れて茎を切断した。その後、目的とするファイトマーより上位の部分抜き取ることによって当該ファイトマーのみとしたものを、直径3 cm、長さ50 cmで下端を盲管にしたガラス管に半分ほど水道水を入れたものに移して、茎と葉鞘の下部は水につき、葉の上部はガラス管内の空気中にあるような状態で、ガラス管上端に綿栓をした。数日して根が5 cmほどに伸長した時点で水位を上げ、葉間節がガラス管上端の高さになるようにして、葉身がガラス管から上に出ている状態で綿栓で固定した（第5-2-1図）。この葉ざし栽培は、人工気象室内にて、16時間日長で明期25°C/暗期20°C、明期の照度10,000 luxの条件下で行なった。

各品種について正常に生育した葉ざしを対象にして、葉ざし開始後7~50日の間に、いずれも夕方に出液速度を測定した。出液の採取は、平沢ら（1983）の方法に準じて、かみそりを用いて葉身を基部（葉間節）から切除し、あらかじめ重量を測定した脱脂綿をあててビニールフィルムで被覆した。1時間後に脱脂綿を回収して重量を測定し、重量の増分を1時間当たりの出液量、すなわち出液速度とした。

出液速度を測定した後、根を70%アルコール液で保存し、根の形態的形質の測定に供した。1次根の数と長さを測るとともに、本章の第1節で個根の出液速度に対する側根の寄与が大きかったことから、とくに長さが大きく高次側根の形成の場ともなるL型1次側根の長さを測定した。その上で、「総根長」=全1次根長+全L型1次側根長、「平均根長」=「総根長」/1次根数として解析を進めた。



第 5-2-1 図 葉ざし法によるイネファイトマーの栽培と出液速度測定の様式図

## 結 果

葉ざし法における1次根の出現開始後45日目までの間は、ファイトマー単位の根量と出液速度との間に密接な正の相関関係が認められた。すなわち、1次根数と出液速度との間には5%水準で有意な、「総根長」と出液速度との間には1%水準で有意な、また「平均根長」と出液速度との間には1%水準で有意な正の相関関係が認められ、根の発育にともなって出液速度が比例的に増大することが明らかとなった（第5-2-1表）。そこで、全品種を込みにして検討した結果、「総根長」と出液速度との関係は、回帰直線[出液速度(mg)] = 0.0874 × [「総根長(cm)」] + 9.26で近似できた（第5-2-2図）。

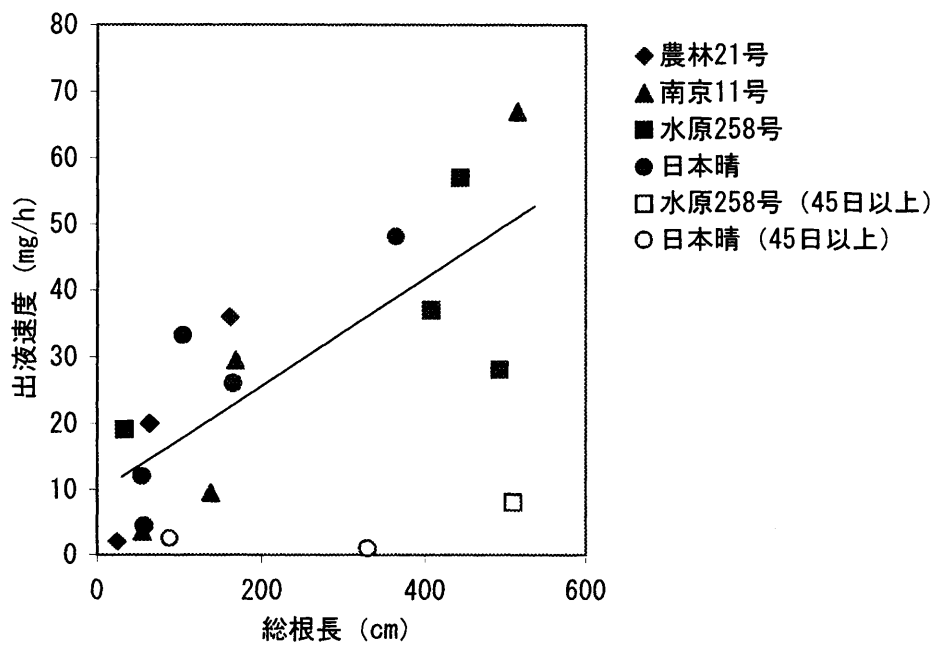
一方、葉ざし法による1次根の出現が開始してから45日以上経過したファイトマーでは、根長が大きい場合でも出液速度がきわめて小さかった（第5-2-2図）。こうした葉ざしでは、葉身の一部に黄化が認められた。

第 5-2-1 表 葉ざしにおける根の形態的形質と出液速度との間の相関係数。

	1 次根数	「総根長」	「平均根長」
全生育期間(d.f.=14)	0.420 n.s.	0.568 *	0.614 **
1 次根出現開始後 45日以内 (d.f.=11)	0.530 *	0.812 **	0.860 **

\* 95%水準で有意な相関, \*\*99%水準で有意な正の相関, n.s. 相関に有意性なし.





第 5-2-2 図 品種を込みにした葉ざしにおける総根長と出液速度との関係。  
 実線は 1 次根出現後 45 日以内の全品種を込みにした回帰直線を示す。

## 考 察

葉ざし開始後 45 日以内のファイトマーにおいては、「総根長」と出液速度との関係を今回供試した全品種に共通した回帰直線で近似できたことから、あまり老化が進んでいない根では、出液速度はいずれの品種においても根の伸長や分枝に伴って比例的に増大していたと考えられる。それぞれの品種に関する測定数が充分多くないため、単位根長当たりの出液速度に品種間差がないかどうかについてはさらに研究が必要であるが、今回の実験結果からは、個体あるいは株単位の出液速度における品種間差異は、主として各ファイトマーが形成する根の量や、個体全体でのファイトマー数の違いによってもたらされると考えられる。

いっぽう、葉ざし開始後 45 日を経過したファイトマーにおける出液速度の著しい低下は、根のエイジが生理的活性に関わる重要な要因であることを改めて示したものである。これは、本章の第 1 節において、根端長によってその根のエイジを評価したところ、老化の進んだ根では根長によらず出液速度が小さかったことと符合している。湛水条件下にある水稻の根が、この程度の期間で老化するものとする、根の生理活性が維持されるのは発根後 5～6 葉期間であり、その間に、より若いファイトマーによる新しい根の発達が必要と考えられる。水稻では、多くの場合、根量は出穂期の前後に最大となるが、根系を構成するファイトマーの少なからぬ部分においてすでに根の生理活性が失われていると推察され、収量形成に大きく関わる生殖生長期の根系の生理的活性を検討する上で重要な課題と考えられる。

本節でファイトマー単位の出液速度を検討した目的の一つは、個根の出液速度の延長としてファイトマー単位の問題を考えることができるかどうかを検討することにあつた。そこで、今回の測定で得られた出液速度と 1 次根と L 型 1 次側根の「総根長」を、第 1 節における個根の出液速度および 1 次根長のデータと比較してみると、ほぼ 10 倍程度であり、1 ファイトマーの 1 次根数が 5～20 本の範囲であることを考慮すると、個根においてみられた根長と出液速度との関係が、ファイトマーのレベルでも反映されていた。すなわち、ファイトマー単位の出液速度は、おおむねそのファイトマーから出現した個根の出液速度の総和と考えら

れる。このことは、個根のレベルからファイトマー単位へ議論を展開できることを示すととも、ファイトマーの相互関係を考慮することによって、実際の水田における個体や株単位へ問題を展開できる可能性を示唆している。

### 第3節 水田で栽培した水稻の出液速度の日変化および生育に伴う推移

本研究の目的であるイネ根系の形態と機能について解析するためには、最終的に水田で栽培された水稻について株単位で出液速度の検討を行なう必要がある。ポット栽培した水稻を対象にして株単位の出液速度の基本的な特性については、すでにいくつかの検討が行なわれているが(蔣ら 1988, 山口ら 1995), 実際に水田で栽培した材料を対象にした体系的な検討は行なわれていないため、いまだ不明な点も少なくない。

そこで本節では、水田で栽培した水稻を対象として、株単位の出液速度の日変化、生育に伴う推移、根量との関係などの基本的な特性を明らかにする。あわせて、第2章でも利用したファイトマーに着目した発育形態学的な視点から、出液速度で示される根系の活性の推移を検討する。

#### 材料と方法

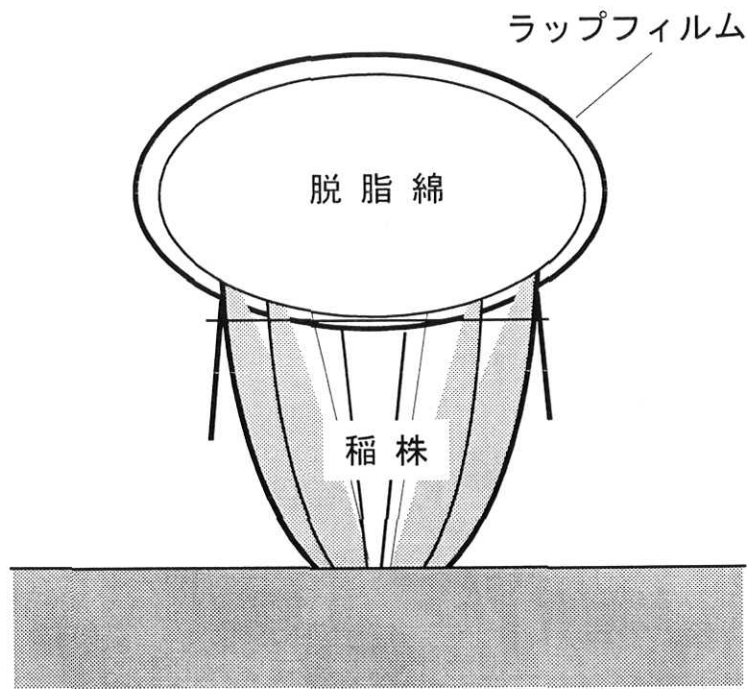
千葉県佐倉市の農家水田で慣行栽培した水稻を対象とし、1997年はコシヒカリおよびひとめぼれ、1998年はコシヒカリおよびふさおとめについて調査を行なった。耕種概要は両年ともほぼ同じであるので、1998年の場合を示すと、以下のとおりである。基肥としてJAネオパール(窒素5%, 燐酸25%, カリ12%, 苦土3%)を25kg/10a施用し、5月4日に稚苗を条間約29cm, 株間約19cmの栽植間隔(約18株/m<sup>2</sup>の栽植密度)で移植した。また、出穂約10日前にJA穂肥34号(窒素15%, 燐酸4%, カリ15%)を12kg/10aを穂肥として追肥した。

1997年は移植後約1ヶ月半以降、1998年は移植後約1ヶ月以降、いずれも成熟期までの間、1週間に1回のペースで出液速度の測定を行なった。また、1998年には7月10日(移植後67日目)～7月11日(同68日目)と、7月31日(同88日目)～8月1日(同89日目)の2回、出液速度の日変化を調査した。その場合、同一個体群について出液速度の推移を調

査するとともに、1時間ごとに新たに異なる個体群の出液速度を測定して比較した。

出液速度は、以下のようにして測定した(森田・阿部 1999a)。すなわち、株の基部をヒモでしばり、土壌表面から約10cmの高さで茎葉部をハサミで切り取り、予め重さを測った綿を乗せて料理用ラップで包み、輪ゴムで止めた(第5-3-1図)。1時間後に綿を採取して直ちに重量を測定し、増加分をそれぞれの株の1時間当たりの出液速度とした。測定株数は、生育時期別の場合には各回8~10、日変化の場合には各回5~6であった。なお、根域の温度が出液速度に及ぼす影響についても検討するため、土壌表面下約5cmにおける地温を測定した。

両年とも、出液速度の最初の測定を行なう時に、それぞれの品種について平均的な生育を示している10株を選定し、実験終了までの期間、草丈、茎数、葉数、株の周長を継続して調査した。葉数は、それぞれ前回の調査時点からの増加分を数え、それを基にしてそれぞれの株を構成しているファイトマー数を推定した。株の周長は、土壌表面から約10cmの部位を1kg(生育初期は0.5kg)の力をかけてヒモで縛った場合の長さとして用いた。また、株の周長を茎数で割って算出した平均茎直径の相対値を、ファイトマーの大きさの指標とした(森田ら 1997a; 第2章第3節)。



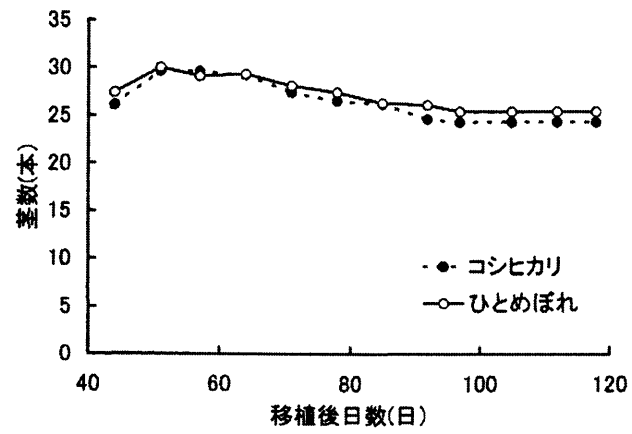
第 5-3-1 図 出液採取の模式図と写真。  
切株に脱脂綿を当てて 1 時間静置し，脱脂綿の重量の増加分を 1 時間の出液量とした。

## 結 果

### 1. 茎葉部の生育と収量

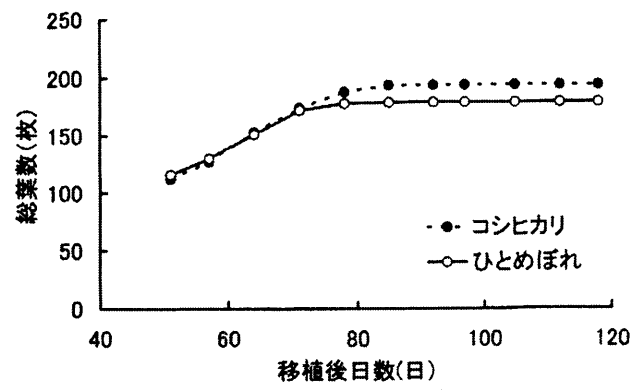
1997年および1998年のいずれも茎葉部は順調な生育を示した。1997年についてみると、コシヒカリとひとめぼれの茎数の推移は、ほぼ同様のものではあった(第5-3-2図)。総ファイトマー数の指標となる株当たり総葉数も、両品種でほぼ同じ推移を示したが、コシヒカリの方が若干後まで増加していた(第5-3-3図)。ファイトマーの大きさの指標となる株周長/茎数の値も両品種でほぼ同じ推移を示し、移植後60日目くらいまで増加した後、ほぼ一定となった(第5-3-4図)。

全刈り収量は、1997年のコシヒカリが570kg/10a、ひとめぼれが540kg/10a、1998年のコシヒカリが515kg/10a、ふさおとめが505kg/10aであった。これは、当該地域の両年における平均的な収量レベルといえる。

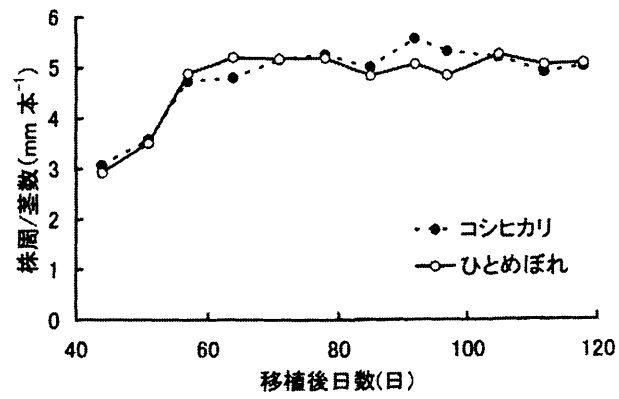


第 5-3-2 図 生育に伴う茎数の推移





第 5-3-3 図 生育に伴う総葉数 (ファイトマーの数の指標) の推移

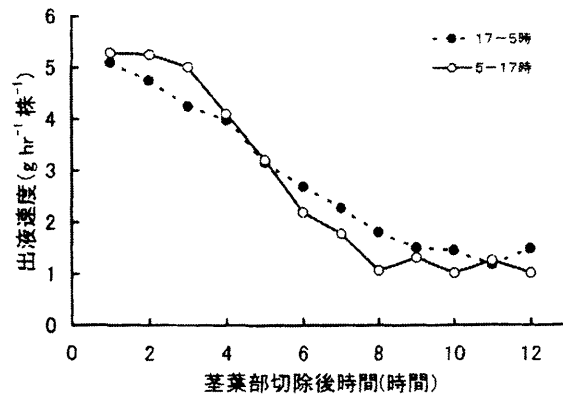


第 5-3-4 図 生育に伴う株周長／茎数 (ファイトマーの大きさの指標) の推移

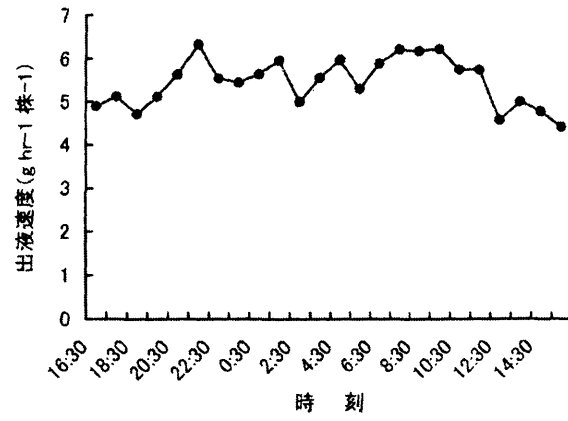
## 2. 出液速度の日変化

出液速度の日変化は 1998 年に栽培したコシヒカリについて、移植後 67 日目から 68 日目にかけて調査した。まず、67 日目の午後 5 時から 68 日目の午前 5 時までと、68 日目の午前 5 時から午後 5 時までについて、それぞれ同じ 5 株について継続して調査した。その結果、いずれの場合も茎葉部を切除すると出液速度は減少を始め、約 10 時間後に低いレベル（茎葉部を切除した直後の約  $1/4$ ）でほぼ安定した（第 5-3-5 図）。このように、同一株の出液速度は茎葉部を切除した時刻に関係なく、ほぼ同じ推移パターンを示した。

同日に 1 時間ごとに異なる 6 株の茎葉部を切除して出液速度を測定したところ、午前中に最高値、夕方に最低値を取る緩やかな山型の日変化を示したが、最高値と最低値との較差は比較的小さかった（第 5-3-6 図）。なお、1 時間ごとに異なる株について測定したため、それぞれの測定時における茎数の平均値には若干の変異が認められた。そこで、茎数の補正を行ったが、出液速度の値や日変化パターンにはほとんど影響がなかった。また、同年の移植後 88 日目から 89 日目にかけて、再度同じ方法で出液速度の日変化を検討したが、同じように早朝に最高値、夕方に最低値を取る日変化パターンが認められた。



第 5-3-5 図 株当たりの出液速度の推移 (同一の株)

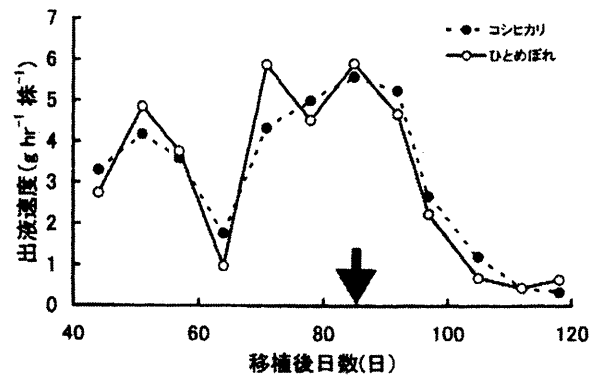


第 5-3-6 図 株当たりの出液速度の日変化

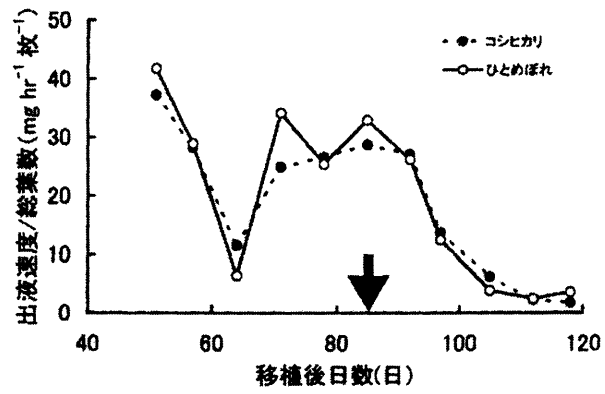
### 3. 生育に伴う出液速度の推移

生育に伴う出液速度の推移の様相は、両年で基本的に同様のものであったので、1997年のコシヒカリとひとめぼれについて記載する。両品種の出液速度は生育に伴ってゆるやかに増加し、出穂期ころ最高値を取り、その後急激に減少した(第5-3-7図)。両品種の茎数の推移もほぼ同じであったため、1茎当たりの出液速度も株当たりの出液速度とほぼ同じ傾向を示した。なお、移植後64日目前後に、出液速度の急激な落ち込みが認められたが、これは中干しの時期に対応していた。

つぎに、株当たりの出液速度を、それぞれの測定時における株当たりの累積総葉数で割って、単位冠根数当たりの出液速度を推定した。その結果、株当たりの出液速度の場合と同様に、出穂期以降の減少が激しかった。ただし、測定を開始した移植後44日目において、すでに単位冠根数当たりの平均出液速度が減少傾向を示している点が異なっていた(第5-3-8図)。



第 5-3-7 図 生育に伴う株当たりの出液速度の推移  
 矢印は出穂期を示す。



第 5-3-8 図 生育に伴う葉数当たりの出液速度(単位冠根数当たりの出液速度の指標)の推移  
矢印は出穂期を示す。



## 考 察

### 1. 出液速度の日変化

本研究において出液速度の日変化を調査した理由は2つある。1つは、出液速度の日変化が必ずしも明らかでなかったことによる、日変化それ自体に対する興味である。もう1つは、生育に伴う出液速度の推移を調査する場合に、測定時刻を決めておく必要があるからである。ただし、いずれにせよ、出液速度の日変化を調査する前提として、茎葉部を切除することの影響について検討しておく必要がある。そこで、同一個体について出液速度の経時変化を調査したところ、茎葉部を切除した直後は大きな変化はないが、2-3時間後から減少を始め、10時間ほど経過すると低い値で安定した。測定開始時刻が異なっても、同じようなパターンが認められた。これと類似の現象は、すでに水稻において報告されているだけでなく(山口ら 1995)、コムギ(小柳 1995)やトウモロコシ(森田ら 2000)でも認められている。したがって、水稻の同一個体について継続して出液速度を測定しても正しい日変化パターンを知ることにはできず、毎回異なる個体について出液速度の調査を行わなければならない。一方、トウガラシやメロンでは茎葉部を切除してもすぐに出血速度が減少することはない(森田・豊田 2000)、山型の日変化パターンを示すことが報告されている(穂積ら 1976, Masuda and Gomi 1982)。したがって、出血速度に対する茎葉部を切除することの影響は、植物の分類群や根系の類型、ひげ根型根系であるか主根型根系であるかによって異なる可能性がある。現段階で結論付けることはできないので、作業仮説として提示するに留め、今後もデータを蓄積していきたいと考えている。

測定時毎に新たに異なる個体について調査を行なった結果、水稻の出血速度は午前中にピークをもつ緩やかな日変化パターンを示すことが明らかとなった。部分的に類似した報告が水稻について(平沢ら 1983)あるし、日中に最高値を取る山型のパターンはほかの植物でも認められている(Minshall 1968, Masuda and Gomi 1982, 梶田・島田 1993, 小柳 1995, Kramer and Boyer, 1995, 森田・豊田 2000, 森田ら 2000)ことから、これが水稻の日変化パ

ターンであると考えている。

以上のような日変化パターンが生ずる理由については、現在のところ明らかでない。出液速度が地温によって影響を受けることはすでに報告があるので（小柳 1995, 山口ら 1995, Marshcner 1995, 阿部ら 1998, 岡本ら 1999）、出液速度と地温の関係を検討したが、とくに対応関係は認められなかった。このことは、温度だけでは出液速度の日変化を説明できないことを示唆している（梶田 1989）。ただし、湛水条件にある水田の地温（土壌表面下 5cm）の日較差と、出液速度の日較差のいずれもが、畑作物で一般的にみられる傾向に比較して相対的に小さいことは、両者がある程度関連している可能性を示唆している。ここではそれ以上の議論はできないが、本研究の結果、水稻の出液速度は午前中に高い傾向があることが確認できた。これを踏まえて、生育に伴う出液速度の推移を検討する場合の測定は、出液速度が最高値に達する午前中に行なうことにした。

## 2. 生育に伴う出液速度の推移

そこで、生育に伴う出液速度の推移を調査したところ、出穂期頃までは徐々に増加し、登熟過程で急速に減少した。ほぼ同様の結果はいくつか報告されているが（平沢ら 1983, 蔣ら 1988）、水田で栽培した水稻について、出液速度を指標とした根系全体の生理的活性の推移が明らかとなり、物指しができたといえる。今後はこれを踏まえて、水田における根系の生理的活性に対する栽培条件・環境の影響や、登熟期における根系の生理的な活性と収量形成との関係について検討を行なっていきたいと考えている。また、今回の調査では出液速度の推移に品種間差異は認められなかったが、まだ事例研究が多くないため（蔣ら 1988, 鯨ら 1999b, 楠谷ら 2000）、さらに検討が必要と考えている。

生育に伴う出液速度の推移についてさらに考察するために、「出液速度 = 根量 × 単位根量当たりの生理的活性」と考えることにした。すなわち、株当たりの出液速度を根量で割れば、単位根量当たりの生理的活性を推定できるという考え方である。水田において株当たりの根量を直接測定することは容易でないが、水稻個体を構成するファイトマーの数と冠根数との

間、ファイトマーと根長との間にはそれぞれ密接な関係が認められること、とくに前者の関係が密接であることは、第2章で示したとおりである。また、前節で示したように、1ファイトマーの出液速度は、そのファイトマーにおける個根の出液速度の総和として考えることができる。そこで本研究では、株当たりの出液速度をファイトマーの数で割ることによって、単位冠根数当たりの出液速度を考察することにした。茎葉部を構成しているファイトマーはそれぞれ1枚の葉を持つので、それまでに出現したすべての葉数（枯れ上がったものを含む）を累積すれば、ファイトマー数となる。それぞれの品種について、標準的な生育を示した株のファイトマー数を推定し、株当たりの出液速度をそれで割ったものを単位冠根数当たりの生理的な活性の指標とみなした。その結果、ファイトマー当たりの出液速度は株当たりの出液速度の場合と同様、出穂後急激に減少した。ただし、株当たりの出液速度が出穂まで徐々に増加したのと異なり、ファイトマー当たりの出液速度は出穂前はかなり早い時期から減少を始めていた。すなわち、根系を構成する冠根の形態や機能が生育段階によって異なることなどが捨象されているが、根系全体としてみると冠根の老化は早期から進行していることになる。このことは、前節でみたファイトマー単位の出液速度が、そのファイトマーの出根開始から45日目までに大きく低下したこととよく符合している。ところで、水稻の場合、出現する冠根の数は生育とともに徐々に増加し、出穂期前後に終了することが明らかとなっている（森田 2000）。このことから、出穂期頃まで株当たりの出液速度が徐々に増加したのは、すでに出現している冠根の老化は進んでいくが、それ以上に、新しく冠根が出現したためと考えられる。それが、出穂期頃になると新たな冠根の出現がなくなり、それまでに出現しているすべての冠根の老化が進むため、株当たりの出液速度が急激に減少することになると考えられる（平沢ら 1983）。登熟期の出液速度の推移や穂の登熟との関係については、品種間差異の問題とも合わせて次章で検討する。

## 第6章 出液速度で評価した根系の活性と収量形成

根系形成に関する検討を踏まえて、第5章においては根系機能を解析するために出液速度に着目し、その基本的特性を明らかにした。その結果、根系を構成する個根の積み重ねとして根系全体の生理的活性を検討できる可能性が示唆された。また、これまで直接の検討が困難であった水田で栽培された水稻株の根系の生理的活性を、出液速度を指標とすることで把握することが可能となり、いくつかの新しい知見を得ることができた。本章では、同じく出液速度を指標に用いて、登熟期における穂の登熟と出液速度との関係や、そこにみられる品種間差異を検討したり、海外の圃場における施肥試験の解析などへの応用を試みる。

## 第1節 農家水田で栽培された水稻の登熟期における出液速度と穂重との関係

第5章3節において農家水田で栽培した水稻根系の生理活性を、出液速度を指標として検討した結果、とくに登熟期に根系の生理的活性が低下することが明らかとなった。この点は、実際的水稻栽培における収量形成を考えるうえで重要なポイントとなる可能性があり、その要因や穂の登熟との関係は興味ある問題である。そこで、本節においては、やはり農家水田で栽培された水稻について、出液速度を指標として根系の生理的活性を評価するとともに、穂重の推移によって登熟過程をモニタリングし、両者の関係について解析した。また、出穂期に除穂処理を行なうことでそれ以降の光合成産物の分配を変化させ、根系の生理的活性の指標である出液速度がどのように変化するかを検討した。さらに、水田の最周辺および中央に位置している株の間で穂重や出液速度に変異が認められることを利用して、収量と根系の生理的活性の関係について考察を試みた。

### 材料と方法

本研究で用いた材料は千葉県佐倉市の農家水田で慣行栽培した水稻で、1998年はコシヒカリおよびふさおとめ、1999年はコシヒカリであった。耕種概要は両年ともほぼ同じであったので1998年の場合を示すと、以下のとおりである。基肥としてJAネオパール(窒素5%、リン酸25%、カリ12%、苦土3%)を25kg/10a施用した後、5月4日に稚苗を条間約29cm、株間約19cmの栽植間隔(約18株/m<sup>2</sup>の栽植密度)で移植した。また、出穂約10日前にJA穂肥34号(窒素15%、リン酸4%、カリ15%)を12kg/10aを穂肥として追肥した。

1998年はコシヒカリとふさおとめの出液速度の推移を、移植後から成熟期まで定期的に調査した。また、出穂から刈り取り直前までの間、出液速度を測定した株の穂を採取し、風乾した後、重量を測定した。さらに、コシヒカリについては、出穂直後に穂を除去した区(除穂区)を設けて、出液速度の推移を対照区と比較した。測定数は各回、6-10であっ

た。

1999 年はコシヒカリのみの出液速度を、出穂から成熟期まで定期的に測定するとともに、出液速度を測定した株の穂を採取し、風乾してから重量を測定した。さらに、前年と同様にして除穂区を設け、出液速度の推移を対照区と比較した。その他、成熟期に水田の周縁部に位置する株と中央に位置している株について、出液速度、穂重、葉色 (SPAD 値) を比較した。測定数は各回、6~8 であった。

出液速度は、両年とも以下のように測定した (森田・阿部 1999a)。すなわち、株の基部をヒモでしばり、土壌表面から約 10cm の高さで茎葉部をハサミで切除し、予め重さを測った綿を乗せて料理用ラップで包み、輪ゴムで止めた (第 5 章第 3 節 第 5-3-1 図)。1 時間後に綿を採取して直ちに持ち帰り、重量を測定して、増加分をそれぞれの株の 1 時間当たりの出液速度とした。

## 結 果

### 1. 茎葉部の生育と収量

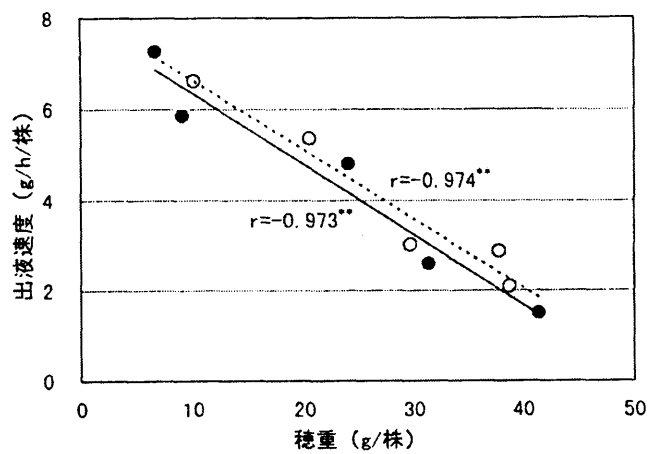
1998 年および 1999 年のいずれも、水稻は順調な生育を示した。1998 年の全刈り収量はコシヒカリが 515kg/10a、ヒトメボレが 505kg/10a であり、1999 年のコシヒカリも当該地域における平均的収量レベルであった。

### 2. 登熟期における穂重と出液速度の関係

1998 年のコシヒカリおよびふさおとめの出液速度は、出穂以降、登熟とともに急激に減少した。この間、両品種の登熟は順調に進み、上記の収量が得られた。ただし、暦日で見るとコシヒカリとふさおとめで出穂および登熟の進行が異なり、ふさおとめの生育の方が相対的に早く進行した。そこで、両品種の登熟期間中における穂重と出液速度の関係について検討した。その結果、いずれの品種も出液速度と穂重との間に有意な負の相関関係が

認められ、登熟が進行して穂重が増加するのに伴って出液速度が減少する様相が明らかとなった。しかも、穂重と出液速度との間に得られらた回帰直線は、両品種でほとんど同じであった (第 6-1-1 図)。

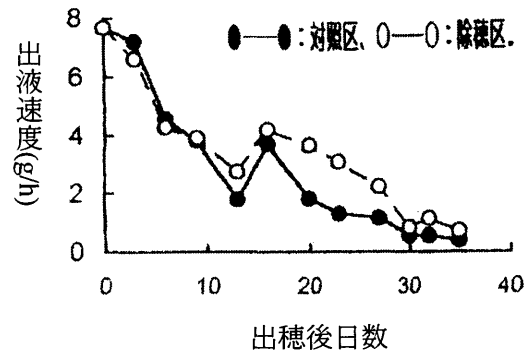
1999 年におけるコシヒカリの出液速度も、出穂以降、登熟とともに急激に減少した。ただし、登熟途中で出液速度が一時的に若干増加する現象が認められたが (第 6-1-2 図)、これは大雨の直後に起こっており、すでに排水した状態になっていた水田が湛水状態に戻った時期に対応していた。また、登熟期における穂重と出液速度との関係について検討したところ、両者の間には有意な負の相関関係が認められた。しかも、その場合の回帰直線は、1998 年にコシヒカリおよびふさおとめで認められたものと、ほぼ同じであった (第 6-1-3 図)。



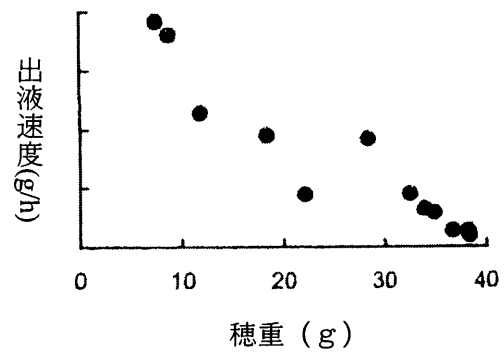
第 6-1-1 図 コシヒカリとふさおとめの出穂後の穂重と出液速度との関係 (1998 年)

●— : コシヒカリ, ○--- : ふさおとめ.





第 6-1-2 図 コシヒカリの出穂後の株当たり出液速度の推移 (1999 年)



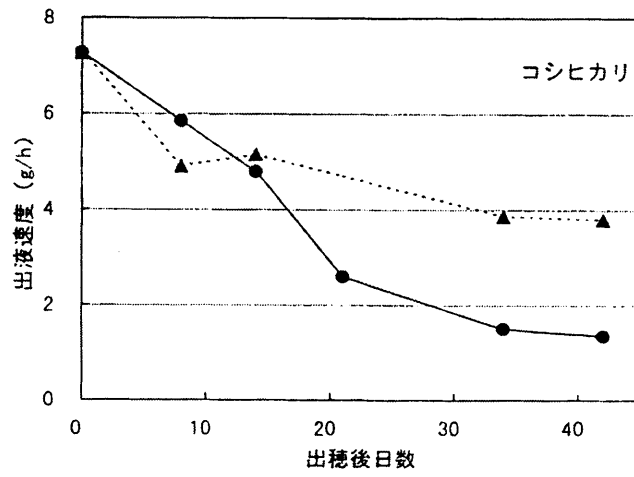
第 6-1-3 図 コシヒカリの出穂後の穂重と出液速度との関係 (1999 年)

### 3. 出液速度の推移に対する除穂の影響

1998年の除穂区における出液速度は、除穂直後は対照区より若干低くなったが、それ以降の減少は対照区より緩やかで、出液速度自体も高目に推移した(第6-1-4図)。1999年の除穂区においても、前年と基本的に同じ傾向が認められた。すなわち、処理直後の出液速度は対照区より若干低くなったが、それ以降は対照区より高目に推移した(第6-1-2図)。さらに、対照区と除穂区との間には成熟期の葉色に差異が認められ、止葉を第I葉とした場合の第II葉および第III葉のSPAD値は、除穂区の方が高かった(第6-1-5図)。

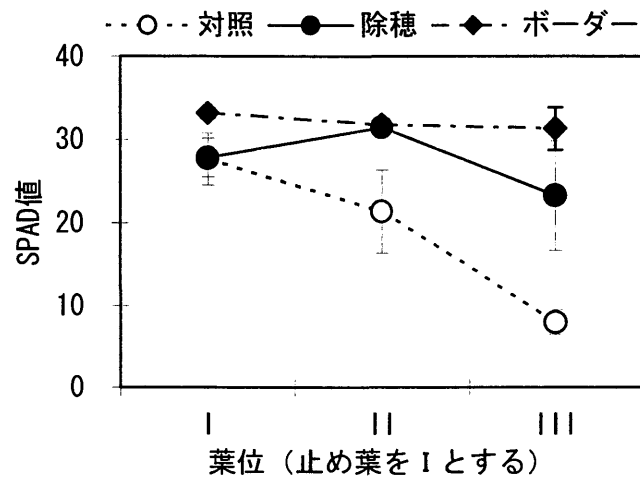
### 4. 成熟期における中央株と周縁株の比較

1999年には、異なる収量レベルの水稻について比較することに代えて、茎数が著しく異なる範囲で、水田の最周辺に位置している株と中央に位置している株について、成熟期における出液速度、葉色、穂重について比較した。株当たりの穂重に変異があることを利用して解析を行なったところ、成熟期における出液速度と穂重との間に、密接な関係が認められた。すなわち、出液速度が高いほど穂重が高い傾向であったが、出液速度が高くなると両者の関係が頭打ちになっていた(第6-1-6図)。また、水田の最周辺に位置している株では、第II葉および第III葉のSPAD値が対照区に比べて高い傾向が認められた(第6-1-5図)。

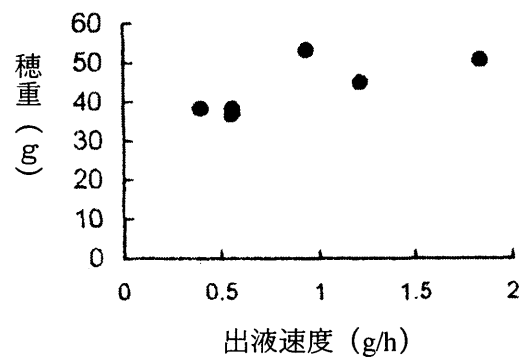


第 6-1-4 図 コシヒカ리의出穂後の出液速度に対する除穂処理の影響 (1998 年)

●— : 対照区, ▲--- : 除穂区.



第 6-1-5 図 コシヒカリの成熟期における葉色 (1999 年)



第 6-1-6 図 コシヒカリの成熟期における出液速度と穂重との関係 (1999 年)

## 考 察

出穂後の登熟過程は直接収量に関係する重要なものであり、この時期における根系の活力が登熟に関連していることを示唆する報告がある(朝日新聞 1971, 鯨ら 1999)。しかし、登熟過程における根系の活力について直接検討した研究は、ほとんどなかった。そこで、本研究においてはとくに出穂期以後に着目し、出液速度の推移と穂重の増加との関係を中心にして検討を行なった。その結果、出液速度の減少と穂重の増加との間に、密接な負の相関関係が認められた。これが因果関係に基づくものが、単なる見かけの相関関係であるかは、今回の調査結果だけから判断することはできないが、現場で2年間に渡って同じ結果が得られていることを考えると、普遍的な現象である可能性が高い。したがって、登熟過程における根系の役割を検討する場合のヒントとなると考えている。

また、その場合、穂重と出液速度との間に得られた回帰直線は、品種や年次に関係なく、ほぼ同じものであった。ただし、今回検討の対象としたコシヒカリとふさおとめは系統的に近いことや、両年における気象条件栽培条件がほぼ同じであったことを考え合わせると、品種や年次に関係なく回帰直線が同じかどうかは、簡単に結論できない。この問題に関連して、異なる収量レベルで出液速度を比較検討した事例は少ないが、成熟期における出液速度を高めるような栽培法で収量も高かった事例が報告されている(森田ら 1997)。本研究においては、周縁効果 (border effect) を利用して、収量問題の検討を試みた。すなわち、同一品種を同一水田において同一条件で栽培しても、最周辺およびその1-2列内側の株の生育や収量が、中央の株に比較してよいことは古くから知られており、周縁効果と呼ばれている。そこで、異なる収量レベルで比較を行なう目的で、水田の最周辺の株と中央の株とで、穂重、出液速度、葉色を比べた。ただし、シンクサイズや根量にあまり大きな差がない方がよいと考えて、茎数ができるだけ近いものを選んで検討した。その結果、本研究においても、成熟期における出液速度と穂重との間に密接な関係が認められた。このような異なる収量レベルにおける出液速度が、出穂期以降にどのように推移して成熟期に至った

かは興味ある問題である。

成熟期における出液速度と穂重との間に密接な関係が認められる理由も、今回の検討結果だけからは明らかでないが、いくつかの報告が参考になる。すなわち、出液中には葉の老化を抑制する植物ホルモンであるサイトカニンが含まれており、出液速度が高いほどサイトカイニンの活性も高いことが確認されている(阿部ら 2003)。水田の最周辺に位置している株は中央の株に比べて出液速度が高かったが、同時に葉色の退化も中央の株より緩やかであることが確認された。根系から茎葉部に送られるサイトカイニンの活性が高ければ、葉の老化が遅く、遅くまで光合成活性も高く維持されることが予想される。

なお、水稻の場合、籾の数や大きさで規定されるシンクサイズが決まった段階で収量ポテンシャルが設定され、その後の登熟の善し悪しによって最終的な収量が決まるものと考えられる(田中 1975, 石原 1996)。成熟期の出液速度と穂重との間に密接な関係が認められるのは、出液速度を規定する根量と、穂重を規定しているシンクサイズとの間に生長相関が存在するからと考えられる。実際、収量や収量構成要素と根系の大きさとの間に相関関係が認められることが報告されているが(川田ら 1978, 山崎ら 1980, 原田ら 1984a, 原田ら 1984b)、その理由の一つは、シンクサイズと根系の大きさとの間に生長相関が存在するからと考えられる。もし、そうだとすると、もう一つの要因である登熟の善し悪しと、出液速度を規定するもう一つの要因である単位根量あたりの根の活性が関係している可能性が考えられる。今後、異なる品種や収量レベルについてフィールドにおける調査事例を増やすことを通じて、収量形成における根の役割についてさらに検討していきたいと考えている。



## 第2節 登熟期における出液速度の推移からみた半矮性穂重型多収品種の特性

本章の第1節では、農家水田で栽培されたコシヒカリなどについて、出穂以後の出液速度の推移と穂の登熟過程との関係を調べ、出液速度の低下と登熟の進行にともなう穂重の増加との間にきわめて密接で直線的な関係があることを明らかとなった。しかし、この出液速度と穂重との競合的な関係が調査対象とする品種の収量性によって変化することも予想される。

近年の多収性水稻の育種においては、半矮性穂重型の品種・系統が創出され注目されている。これらの品種・系統の多収性は、1穂粒数がきわめて多く従来の品種より面積当たりの粒数が多くなることに加えて、生育後半で乾物生産能力の高く保持されることも重要な要因と考えられる。日本で育成のタカナリについては、すでに、1茎当たりの出液速度が大きいことが知られており、茎直径が大きいことに対応し、1茎当たりの根量が多いためであろうと推定されている(山口ら 2002)。登熟期の根の活性が収量形成にどう関わっているかを検討する上で、興味深い対象である。

本研究では、半矮性穂重型多収品種を従来の品種と比較しつつ、出穂以後の出液速度と穂重の推移を調査した。

### 材料と方法

材料として用いたのは、2000年に東京大学大学院農学生命科学研究科附属農場(東京都西東京市)の水田で慣行栽培した半矮性穂重型多収品種のタカナリとIR65598-112-2(New Plant Type (NPT)の一系統)、および、比較対照のためのIR72、日本晴の計4品種である。5月9日に苗箱に播種して慣行法により育苗した苗を6月8日に22.3株/m<sup>2</sup>の栽植密度で移植した。本田の施肥は、基肥にN-P-K成分量で6-10-5kg/10a相当を施肥し、分けつ肥と穂肥を窒素成分量で1.5kg/10aずつ追肥した。

出穂数日前から毎週1回ずつ、穂数、穂乾物重、出液速度を調査した。出液速度は午前中に稲株を高さ15cmほどで切除した切株に脱脂綿のトラップを1時間当てその重量の増分から推定した。また、出穂期に除穂処理した除穂区でも、出穂2週間後と4週間後に出液速度を調査した。

## 結 果

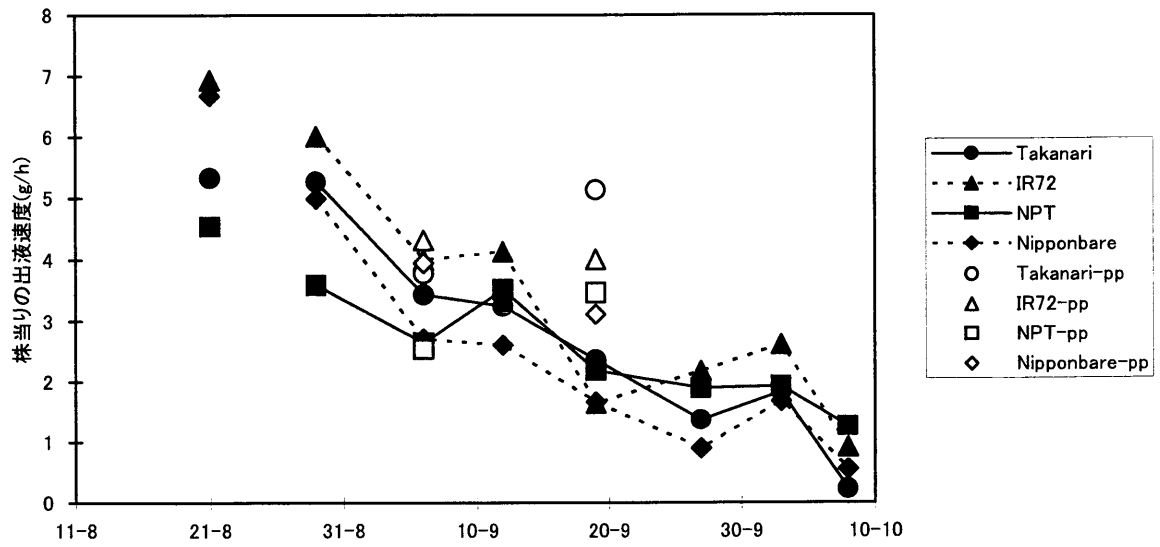
各品種の出穂日と最終的な穂数は、第6-2-1表に示したとおりである。最終的な穂重は、タカナリ>IR72=日本晴>IR65598-112-2の順であった。

株単位での出液速度は、穂重型の2品種は出穂期に他の2品種より2-3割小さかったが出穂後はその差が明瞭でなかった(第6-2-1図)。1穂当たりの出液速度は出穂期・登熟期ともIR65598-112-2 > タカナリ > IR72 > 日本晴の順で大きかった(第6-2-2図)。また、除穂処理区では、出穂2週間後に日本晴で、出穂4週間後にはいずれの品種でも、対照区に比べて出液速度が著しく高く維持されていた(第6-2-1図)。また、穂重型2品種の除穂区では出穂4週間後の方が2週間後よりも出液速度が高かった。

穂重と出液速度との関係を見ると、各品種とも登熟にともない穂乾物重が増大すると、出液速度は直線的な負の相関を示して低下した。この回帰直線は、IR72と日本晴とでは、傾き・切片ともにほぼ同じであったが、これら2品種に比べてタカナリは回帰直線の傾きが異なり、穂重の増加に対する出液速度の相対的な低下が小さい傾向を示した(第6-2-3図)。一方、IR65598-112-2は穂重が小さい上に、いずれの時期においても穂重に対して出液速度が他の3品種より際だって低い傾向を示した。

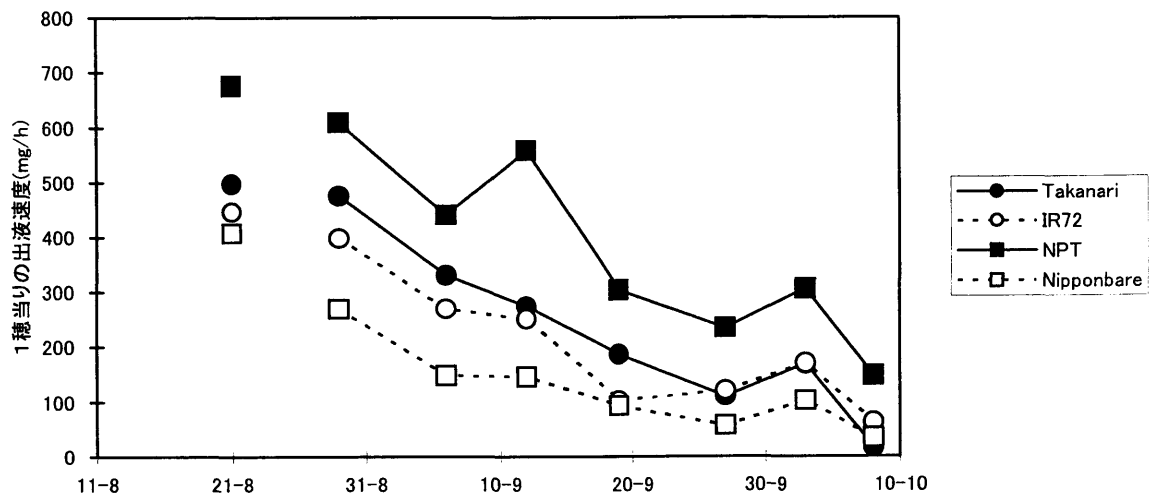
第 6-2-1 表 各品種の出穂日と収穫時の穂数

品種・系統		出穂日	穂数
タカナリ	Indica	8月22日	11.2
I R 7 2	Indica	8月25日	15.6
IR65598-112-2(NPT)	Tropical Japonica	8月25日	6.4
日本晴	Japonica	8月21日	16.5



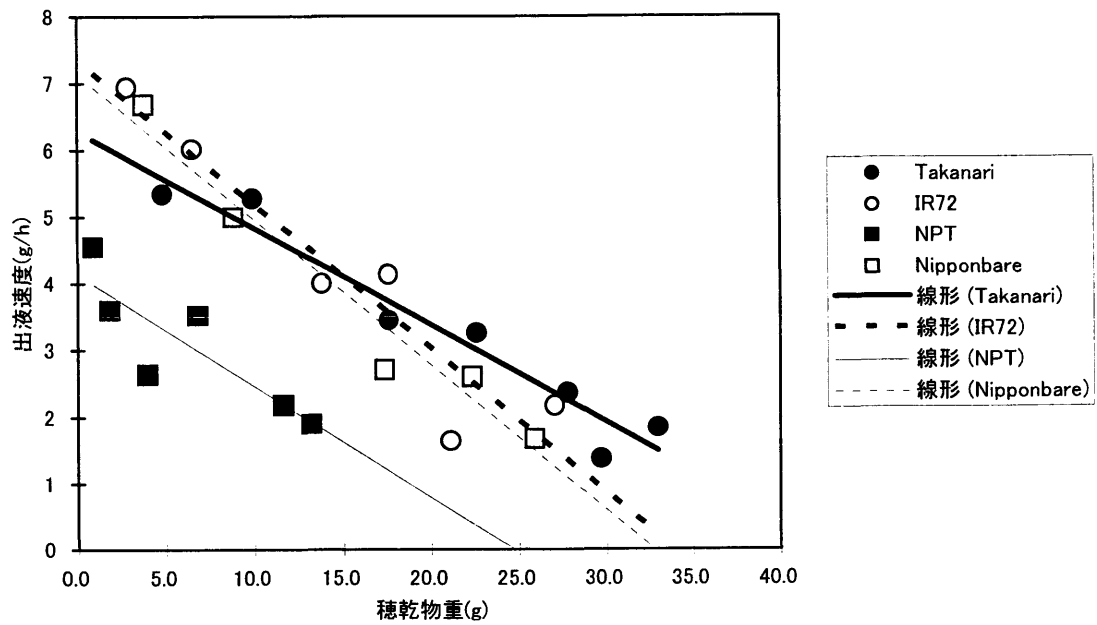
第 6-2-1 図 出穂期以降における株当たり出液速度の推移

NPT は IR65598-112-2 を示す。各品種の白抜きのプロット (pp) は除穂区の値を示す。



第 6-2-2 図 出穂期以降における 1 穂当たり出液速度の推移

NPT は IR65598-112-2 を示す。



第 6-2-2 図 株当りでの穂乾物重と出液速度との関係

NPT は IR65598-112-2 を，線形は各品種ごとの回帰直線を示す。

## 考 察

本章の第1節の場合と同様に、穂の登熟の進行にともなう出液速度の低下が認められた。除穂区で出液速度が高く維持されたことから、穂の登熟と根の生理的活性とは競合的な関係にあることが示された。

多収性穂重型2品種は、従来型の2品種と比べて、それぞれ異なった特徴を示していた。すなわち、New Plant TypeのIR65598-112-2は穂重が小さい上に、出液速度も、穂重に対する比率としてみるといずれの時期においても他の3品種より際だって低い傾向にあり(第6-1-3図)、日本の気象条件下では根の活力も穂の登熟もともに不良となることが明らかとなった。一方、タカナリは穂重の増加が大きいにも関わらず、穂と根の間の競合は緩やかであり、多収となる水稻は、出穂後に穂への蓄積を高めつつ、なお根の生理的活性を高く維持する能力を持つことが示唆された。タカナリの多収性の要因としては、籾数の多いことや登熟期の茎葉から穂への再転流が多いことが挙げられるが、それに加えて幼穂形成期以降の光合成能力が高く保持されており登熟期の乾物生産能力も高い(石川ら1996, 徐ら1997)。一方、タカナリの根系は、水稻としては根量が多く深根性であり、また、登熟期にも新根を形成する能力を保持している(第1章第1節)。登熟期において、茎葉部における乾物生産能力の高さと根系における養水分吸収能力の保持が、互いに好適に作用している可能性が考えられる。

### 第3節 施肥条件が水稻の根系形態と出液速度に及ぼす影響

#### —タイ王国試験圃場における栽培研究事例—

本章の第2節では、登熟期の出液速度における品種間差異について検討したが、栽培品種の遺伝的な背景だけでなく、栽培管理も根系の形態や生理的活性を変化させる重要な要因である。とくに施肥管理については、第2章第3節で報告したように、ポット試験ではあるが窒素施肥量がファイトマー数の違いを介して根量に影響を及ぼすことが示されている（第2-3-2図、第2-3-4図）。

そこで、本節では、出液速度を指標にして熱帯地域の水田における施肥条件の影響を検討するための一事例として、タイのスーリン稲作試験場において行われている稲わら堆肥連用試験水田において出液速度と根系形態を調査した。

#### 材料と方法

調査をおこなったのは、1996年にタイ王国農業局のスーリン稲作試験場（Surin Rice Experiment Station；北緯13°29′，東経99°45′）で栽培された水稻品種RD7である。この試験場では、無施肥区(check)、稲わら堆肥区(RSC)、化学肥料区(CF)、化学肥料+稲わら堆肥区(CF+RSC)を設けて、水稻の生育・収量への影響を20年近く継続的に調査している。各区の施肥量を成分量で第6-3-1表に示す。土壌はRoi et シリーズである。移植は8月上旬に行い、播種後約1ヶ月の苗を、栽植密度16株/m<sup>2</sup>(25cm×25cm)で1株3本植とした。水深10cmほどに湛水し、出穂期に落水したが、降雨のため登熟後半には水深30-50cmほどの深水状態となった。

出液速度は、穂そろい期の10月中旬に各区のなかで平均的な生育を示した5株を対象にして測定した（森田ら1999a）。根系については、収穫期の11月下旬に、各区で平均的な生育を示した3株を選び、スコップで株もとの半径20cmほどの土壌ごと掘り採って、池



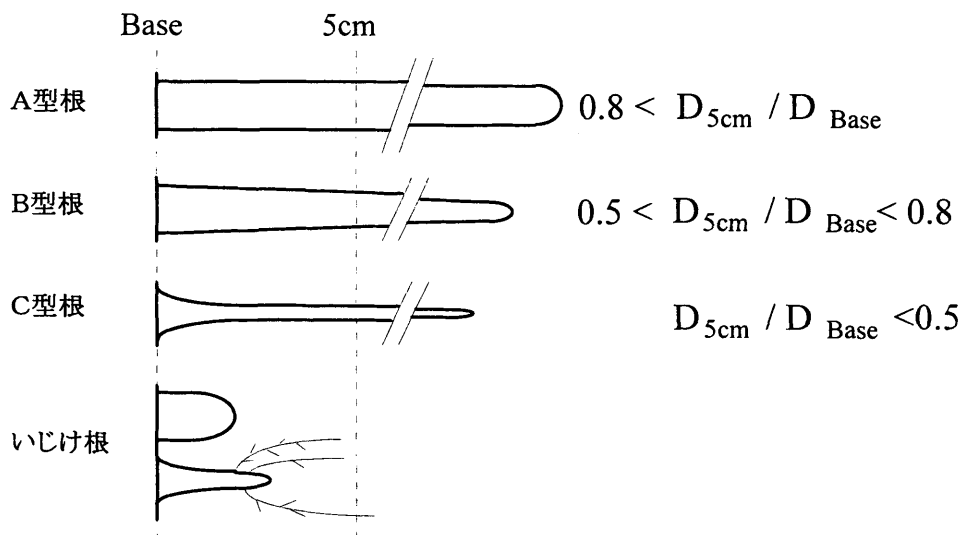
で丁寧に根系を洗い出した。ルートスキャナなどの機材がなく根長を調査することは困難であったため、1次根の根軸に沿った直径の推移による分級を行って根系を評価した(川田ら 1980, Yamazaki and Harada, 1982)。すなわち、まず1次根が長さ5cm未満で伸長を停止している"いじけ根"と5cm以上に伸長している伸長根とに分類し、さらに伸長根については、1次根の基部直径( $D_{Base}$ )と基部から5cmの部位の直径( $D_{5cm}$ )とを比較して、 $D_{5cm}/D_{Base}$ が0.8以上のものをA型根、 $D_{5cm}/D_{Base}$ が0.5以上0.8未満のものをB型根、 $D_{5cm}/D_{Base}$ が0.5未満の著しく先細りしたものをC型根として、それぞれの数を数えた(第2-3-1 図)。

このほか、各区について比重1.06以上の粕の粕収量を調査した。

第 6-3-1 表 各区の施肥量

処理区	化学肥料 (成分量 kg/ha) #			稲わら堆肥 (t/ha)
	N	P	K	
無施肥区 Check	0	0	0	0
稲わら堆肥区 RSC	0	0	0	12
化学肥料区 CF	50	25	25	0
化学肥料+稲わら堆肥区 CF+RSC	50	25	25	12

# 窒素肥料は、半分を基肥として施肥し、残り半分は幼穂形成期に追肥した。リンとカリウムは全量を基肥として施肥した。



第 6-3-1 図 水稻節根の簡易分級法

冠根の基部直径( $D_{\text{Base}}$ )と基部から 5 c mの部位の直径( $D_{5\text{cm}}$ )の比率を肉眼で評価して分級する.川田ら (1980) より改変.

## 結 果

調査年のイネの生育は順調で、収量は平年よりやや高かった。

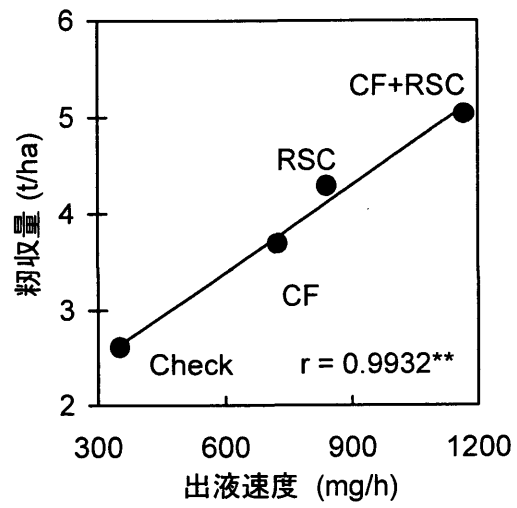
収穫期における1次根数は施肥により大きく増加し、肥料の種類によらず無施肥区の2倍以上の根数となった(第6-3-2表)。その内訳をみると、約半分は"いじけ根"の増加によるもので、残りが伸長根のなかでもとくにA型根、B型根による増加であった。もっとも健全で根長も大きくなると考えられるA型根の数および比率は、 $check < RSC = CF < CF+RSC$  の順であった。

穂そろい期の出液速度も、施肥によって増大して、 $check < CF < RSC < CF+RSC$  の順となり、 $CF+RSC$  は  $check$  の約2倍となった。この出液速度と籾収量との間には、きわめて密接な相関関係がみられた(第6-3-2図)。また、各区のA型根の比率(第6-3-2表)と出液速度との間には5%水準で有意な正の相関関係が認められた。

第 6-3-2 表. 分類別節根数とその比率.

根の分類	Check	RSC	CF	RSC+CF
根数 (／株)				
A型根	190 a	450 b	501 cb	532 c
B型根	134 a	199 b	264 c	252 c
C型根	172 b	141 a	136 a	184 b
いじけ根	115 a	525 bc	591 c	436 b
総1次根数	611 a	1316 b	1493 b	1404 b
比率 (%)				
A型根	31 a	34 b	34 b	38 c
B型根	22 b	15 a	18 ab	18 ab
C型根	28 b	11 a	9 a	13 a
いじけ根	19 a	40 b	40 b	31 b

分類ごとに、同じアルファベットは、処理区間に5%水準で有意な差がないことを示す。



第 6-3-2 図 穂そろい期の出液速度と籾収量との関係

## 考 察

スーリン稲作試験場の土壌は、タイ東北部（イサーン地方）の南部でよく見られる砂壤土の Roi et シリーズであり溶脱が激しい。このため、施肥の効果が大きく、養分吸収器官である根の役割も大きいと考えられる。

今回の調査では、当地の水田における施肥が収量を著しく増大させるとともに、根系の形成にも強く影響することが示された。伸長根のなかでは、同じファイトマーから出根した根どうしで比較すると1次根長はA型根>B型根>C型根となる傾向があるため（川田ら 1980）、施肥によるA型根、B型根の著しい増加は、総根長の増加を示唆するとともに、根域の拡大や深根化をもたらす可能性がある。同時に、施肥により根系全体での生理的活性が高まっていたことは出液速度の増加から明らかである。さらに、穂ばらみ期の出液速度と籾収量との間にみられた密接な相関により、登熟期間中の根の活性が収量形成に関わりを持つことが示唆された。森田ら（1997b）は、中国福建省の峡谷部の強湿田において、収量改善に効果을 上げている畝立て水田を調査し、出液速度が高いことを報告しているが、これとあわせ、栽培技術の確立過程で出液速度が根系に着目した収量改善のための有効な指標となりうることを示す事例といえよう。

化学肥料と稲わら堆肥との効果を対比すると、根系形成に対しては似たような効果を示し、RSC と CF との間でA型根の数や比率には有意な差異がみられなかったが、B型根やいじけ根などに若干の差があり総根数はCFが優っていた。それに対して、穂そろい期の出液速度や収量はRSCがCFより大きかったのは、根の形成は出穂期頃までにほぼ完了するため化学肥料の効果が有機質肥料よりやや強く出るのに対し、その後の登熟期間中における根系の生理的活性の維持には、肥効期間の長いRSCが有利であったためと推察される。砂壤土のスーリンの土壌では、稲わら堆肥などの有機質肥料は、養分が緩効性肥料のように緩やかに溶出し、窒素などの無駄な溶脱が小さいことが期待されるためである（Songmuang and Seetanum 1998）。このほかにも、有機質肥料は、土壌中有機物含有量の増

大など土壌改良材的な効果を持つことが期待される (Songmuang et al 1985, Songmuang and Seetanum 1998, Abe et al. 1995). 著者らは, 土性の異なるランジット稲作試験場での調査ではあるが, 本研究と同じ品種で同じ処理区を設けた栽培試験において, 稲わら堆肥の施用が, RSC, CF+RSC とともに土壌硬度を下げ, 節根の水平に対する平均伸長角度を増大させて, check や CF よりも深い根系を形成することをみいだしている (Abe et al. 1995). こうした効果について, 出液速度に代表される根の機能との関連など, いっそうの調査が望まれる.



## 総 合 考 察

本研究では、根系の形態的特徴を根量と分布の組み合わせで把握し、根系を構成する個々の冠根（個根）のいかなる形質が、根量と分布を規定しているかを発育形態学的視点から明らかにするとともに、これらの形態的形質が根系の生理的な機能にどのように関係し、また収量形成に寄与しうるかについて検討した。

根量は単位面積当たりの総根長、分布は深さ別の根量から算出される根の深さ指数（Oyanagi et al. 1993）によって評価し、それぞれを個根の形態的特性に還元して解析したところ、根量は個根の数と大きさによって、また、分布は個根の伸長角度と大きさによって規定されることが、水稻品種の比較に関するデータに基づいて検証できた（第2章）。これら個々の形質については、これまでに多くの研究が水稻を対象になされており、例えば、個根の伸長角度については、品種間差（第1章, Abe et al. 1990, 原田ら 1994）のほかに、光条件や栽植密度、窒素施肥量などの環境要因の影響が調べられている（森田ら 1986a, 森田ら 1987, 森田・山崎 1992）。本研究において、以上のような個根の形質と根系全体の根量・分布との関係が示されたことにより、従来の個別研究で得られた知見が、根系全体の形成と結びつけて統一的に利用できる可能性が開かれた。陸稲の場合は、土壌の硬さや根域の大きさが水稻と異なるため、深さ別の根量や伸長角度の測定のために円筒モノリス法（森田ら 1986a, 森田・阿部 2001）を利用することは難しく、調査のための労力が大きくなるが、根系の分布については旧来からの塹壕法やコアサンプル法のほか、リゾトロン法・ミニリゾトロン法などが考案され（Böhm 1979, 森田・阿部 1994）、個根の形質についても、伸長角度を推定するバスケット法（Nakamoto and Oyanagi 1994）など畑作物にあわせた形態調査法が確立されて、定量的な調査が以前より容易になっている。本研究では、陸稲の場合も根系の分布に関しては深さ指数で評価できること、深根性の程度には個根の伸長角度と長さという2つの要因が関与していることが示され（第3章）、土壌の

不均一性などの考慮すべき点はあるものの、基本的には水稻と同じ考え方が適用できると考えられる。

さらにイネ植物体の基本構成単位であるファイトマーに着目し、草型の異なる水稻品種や条件を変えて栽培した水稻について茎葉部の発育との関係を検討した結果、葉数で推定されるファイトマー数と根数との間、および1ファイトマー当たりの地上部乾物重や茎の直径で評価されるファイトマーの大きさと平均根長との間に、それぞれ関係が認められ、茎葉部形質であるファイトマーの数と大きさから推定した総根長は、実測された総根長とさきわめて近い値を示した(第2章)。このことは、茎葉部の発育が個根の形態を規定するとともに、根系の形態とも密接に関わっていることを示している。水稻の地上部-地下部の相対生長についてはこれまでも研究があるが(森 1960, 鯨 1984)、量だけでなく分布や個根の形態にも着目した解析は少なかった(菅・山崎 1988)。ファイトマーの大きさについては、実体として何を測定するかはさらに十分な検討が必要であるが、根系の形態の規定要因という視点から考えると、根の直径と密接な関係を持つ茎直径が適している可能性が高い。すでに第2章でも論じたように、茎直径は、側根の発達や伸長方向と関係する根の直径を介して個根の形態に強く影響を及ぼすと予想されるためである。陸稲でも、茎直径と土壤深層の根量との間には密接な関係がみられ(第3章)、茎の太さが耐乾性品種の育成の際にひとつの指標となりうることが示唆されている。根系の形成には茎葉部の根に対する発育学的制約という内的要因だけでなく、土壤の理化学的条件が大きく影響することはいうまでもないが、その一方で、茎葉の形態が品種間での遺伝的な差異や地上部の環境に加えて、養水分などの土壤条件も反映していることがある。著者は、国際稲研究所(IRRI)との共同研究で、フィリピン国内の降水量と土壤肥沃度が大きく異なる3箇所の畑圃場で施肥条件を変えてイネを栽培し、根系形態を比較検討した。その結果、同じ品種であっても栽培環境によって根量や深根性の程度は大きく変動したが、その深根性の変動は平均茎直径の変動と密接な関係にあった(Kondo et al. 2003)。したがって、土壤の養水

分条件が根系形態に及ぼす影響は、少なくともその一部は茎葉部の発育への影響を介して現れるものと考えられる。

個根の生理的活性の指標として出液速度について検討したところ、根の長さや表面積の拡大にともなって増大しており、とくに側根の数や総長の増加が大きな影響を与えることが示唆された（第5章）。したがって、水稻品種に比較して陸稲品種の方が、とくに根の先端側、すなわち土壌深層で側根をよく発達させていること、また乾燥条件下でS型1次側根の補償的伸長によって総根長を維持していることは（第4章）、吸水において有利である可能性が高い。“葉ざし”法を利用してファイトマー単位で測定した出液速度も、側根を含めた総根長の増大と密接な関係を示し、個根の出液の累積として捉えることができた（第5章）。その際、出根から45日目以降のファイトマーでは根の老化による出液速度の著しい低下がみられ、また、品種間の出液速度の差異は、ファイトマーに構成される根の量で説明ができた。著者らは近年、陸稲・水稻ならびに *japonica*, *indica* を含む14品種について湛水状態での個体当たりの出液速度を比較した（河西ら 2003）。播種後約45日の時点では、陸稲品種が水稻品種に比べて出液速度が大きかったが、これは根量の差を反映したもので、出液速度と根量との間には供試品種を通して共通の回帰直線で近似できる、きわめて密接な関係が認められた。一方、播種後約70日目では、側根の発達程度を表す比根長と単位根量当たりの出液速度との間には関係がみられたものの、個体全体での根量と出液速度との関係は不明瞭で、老化した根の割合などが影響したものと考えられた。これらの結果は、本研究における個根やファイトマーレベルでの出液速度と根の形態やエイジとの間にみられた関係と良く符合しており、個体や株レベルの根の機能はエイジの異なるファイトマーの積み重ねとして理解できよう。

農家水田での出液速度の調査では、日変化や生育に伴う推移といった出液速度の基本的性質を明らかにし、出液速度を水稻根系の活性評価に広く利用するための基盤ができた（第5章）。株当たりの出液速度はファイトマー数の増加にともなって増大する一方で、ファイトマー当たりの出液速度は、生育の初期にピークがあって次第に緩やかに減少し、

出穂期以降に急速に低下したが、これも、ファイトマーの増加にともなう新しい根の形成の一方で、古い根が老化したファイトマーの割合が増え、出穂期頃に新しいファイトマーの形成が終わるのに伴って根の形成が終了するという、根系の形態とエイジの推移を反映したものと考えられる。

登熟期における出液速度の急激な低下については、穂の登熟と密接に関連しながら進行することが示されたが、多収品種のタカナリでは穂重の増加に呼応する出液速度の低下が比較的緩やかであり、他の品種に比較すると根の生理的活性を維持しつつ登熟が進行するものと考えられた（第6章）。出液速度で示される根系の生理的活性の保持と収量形成との関係については、さらに研究が必要であるが、タイの施肥試験では収量と出液速度との間に密接な関係がみられたほか、中国福建省の強湿田で収量改善の技術として導入された畝立て栽培でも出液速度の増加がみられたこと（森田ら 1997b）など考えあわせると、登熟期に根の生理的活性を高く維持することが収量の向上や安定に寄与する場合は多いのではないかと考えられる。

著者らは、栃木県の農家水田で乳苗移植栽培された水稻について、ファイトマーと根系の形成や出液速度を調査した（阿部ら 2003, 阿部・森田 2003）。乳苗移植栽培された水稻は、慣行栽培の水稻に比べてファイトマーの数が多く、大きさは小さい傾向があり、それを反映して根数は多く、分布が浅い、いわゆる"うわ根"の多い根系を形成していた。この乳苗移植栽培された水稻は、登熟期の出液速度が比較的高く 600kg/10 a 弱の収量水準では、こうした"うわ根"を良く発達させる根系の作出が、登熟期の根系の生理的活性を維持するひとつの戦略として有効であることが示唆された。本研究で提唱したファイトマーに基づく根系形成の把握と、出液速度による根系の活性評価が稲作現場における栽培技術の評価・改善に有効なものであることが、この事例でも実証されたといえる。

## 摘 要

本研究では、根系の形態的特徴を根量と分布の組み合わせによって定量的に把握し、根系を構成する個々の冠根（個根）のどのような形質が、根量と分布を規定しているかを発育形態学的視点から明らかにするとともに、これらの形態的形質が根系の生理的機能にどのように係り、収量形成に寄与しうるかを検討した。

**第1章** イネの収量性に対する根系の係りについて検討した。すなわち、水稻については、半矮性穂重型多収品種を対象に穂そろい期に剪根処理を施して、ワラ重・穂重への影響を検討した。その結果、穂重型多収品種は下方に伸長する根が多く、登熟期にも新たに形成される根があること、剪根処理による収量低下は茎葉から穂への補償的な再転流によって緩和されることがあるものの、ワラ重・穂重は最大2割程度減少することが明らかとなった。また、陸稻については耐乾性の異なる品種の根系分布を比較検討した。その結果、耐乾性が強いとされる品種は根量が多く、特に土壌深層の根量は早魃条件下における稔実率と関係しており、深根性が耐乾性の向上に重要であることが確認された。以上のように、水稻、陸稻いずれの場合も、収量形成に根系が深く係っていること、その場合、根系の形態が機能と密接に関係していることが示唆された。

**第2章** 根系の形態的特徴を、根の量と分布という2つの特性に還元して検討した。すなわち、根量は単位面積当たりの総根長、また分布は深さ別の根量から算出される根の深さ指数によって評価したうえで、根量と分布が個根のどのような発育形質によって規定されるかについて検討した。その結果、根量は個根の数と大きさによって、また、分布は個根の伸長角度と大きさによって、それぞれ規定されることが検証できた。さらに、イネの体を構成する基本単位であるファイトマーに着目し、これらの個根の形質に関わるであろう茎葉部の発育との関係を検討した。その結果、草型の大きく異なる水稻品種の総根長は1

次根数と平均根長から、また、深さ指数は平均伸長角度と平均根長から推定できることが明らかとなった。さらに、品種や条件を変えて栽培した水稻について、出現総葉数から推定したファイトマー数と根数との間、および1ファイトマー当たりの地上部乾物重や茎の直径で評価されるファイトマーの大きさと平均根長との間に、それぞれ密接な関係が認められ、茎葉部の形態を規定するファイトマーの数と大きさから推定した総根長は、実測された総根長ときわめて近い値を示した。このことは、茎葉部の発育が個根の形態を規定し、根系の形態とも密接に関わっていることを示している。

**第3章** 陸稻の耐乾性向上に必要と考えられる深根性を実現するには、個根の伸長角度と長さがともに重要であることが品種間の比較により示された。個根の長さについては、伸長速度と伸長期間の両者が関係しており、いずれかが不十分な品種は深根性の獲得が困難であると推察された。また水稻の場合と同様、茎の直径と根の分布との間には密接な関係がみられ、茎直径の大きい品種が土壌深層に多くの根を分布させる傾向が認められた。

**第4章** 個根の吸水機能や耐乾性に関わると予想される側根の発達や内部構造についても解析した。側根については、陸稻品種と水稻品種をともに畑条件で栽培して、根軸上の位置別に側根の形成量と土壌水分条件への反応を調べた。陸稻品種では水稻品種に比べて、とくに根軸の中央部分から先端部分にかけての1次側根の数・長さ、および2次側根の数が大きく、土壌深層での総根長の拡大に寄与していると考えられた。土壌乾燥に対する反応は、太くて長いL型1次側根と細くて短いS型1次側根との間で、また品種間で異なっていた。すなわち、陸稻品種では、L型1次側根の伸長は若干抑制され、S型1次側根が顕著に長くなったのに対して、水稻品種では、L型1次側根の伸長抑制が顕著で、S型1次側根の補償的伸長はあまり認められなかった。このため、土壌乾燥条件下では、陸稻品種と水稻品種の間における総側根長の差がさらに拡大し、とくに根の先端側で両者間の差が顕著であった。この結果は、陸稻の側根形成が深根性と関連しながら、乾燥条件下で根

量の維持・増加に貢献していることを示すものであり、陸稲では個根の直径が大きいことが、側根形成が発達していることと関係している可能性が考えられる。また、根の内部における水の通導や乾燥時の中心柱保護に関与していると予想される内皮細胞について、細胞壁の肥厚程度を品種間で比べたところ、耐乾性の強い陸稲品種は、水稻品種に比べて中心柱側の細胞壁の肥厚が著しいことが認められた。

**第5章** 簡便で根系自体を破壊しない活性の評価法として、水稻の茎葉部を切除した際にみられる切口からの出液に着目し、出液速度を指標に、個根や根系の形成と根の生理的機能の関係を検討した。まず個根の出液速度と形態との関係を検討したところ、1次根長や側根数、側根も含めた総長と出液速度との間に相関関係が認められ、根が伸長して側根が発達するのに伴って、能動的吸水能力も増大することが示された。一方、老化の進んだ根では、根量に関係なく出液速度が著しく小さい例がみられた。さらに葉ざし法を用いて、ファイトマー単位での出液速度と根の形態との関係を検討したところ、出液速度は冠根およびL型1次側根の総長と密接な関係を示した。また、出根開始から45日以上経ったファイトマーでは根量によらず出液速度が小さくなったことから、この程度の日数で根の活性が低下すると考えられ、ファイトマーの集合体としてのイネの個体全体における根系の生理的活性を考える場合には、ファイトマーのエイジ構成が強く影響することが予想された。農家水田において株単位の出液速度の調査を行なったところ、午前中にピークとなる日変化を示すこと、個体の生育に伴って増大するが、その増加は次第に緩やかとなり出穂期頃をピークに、以後は急激に低下することを明らかにした。一方、根数と比例的な関係にあることが明らかとなっているファイトマー数に基づいて、生育に伴う出液速度の推移を根系形成との関係に着目して検討したところ、根1本当たりの出液速度は生育の早い段階にピークがあり、以後は漸次低下することが明らかとなった。これは、生育に伴って株全体の根量が増大する一方で、エイジが進んで老化した根の割合が増えていく過程を反映して

いるものと考えられ、葉ざし法によるファイトマー単位での出液速度の検討結果と符合した。

第6章 出液速度が急激に低下する出穂期以降について、穂の登熟との関係を検討したところ、穂重の増加と密接に関連しながら出液速度が低下していることが明らかとなった。両者の関係は品種によりやや異なっており、半矮性穂重型多収品種では根系の生理的活性を比較的高く維持しながら穂の登熟が進行していた。また、タイにおける水稻施肥試験において、処理区間で穂そろい期の出液速度を比較したところ、出液速度と籾収量との間には密接な相関関係が認められた。とくに有機質肥料の施用は、直径の先細りの少ない健全な冠根の割合を増加させており、これが根系の活性を高く維持した一因と推察された。

以上、本研究では、イネを構成しているファイトマーに着目することで、根系の形成を茎葉部の発育と関連づけて定量的に把握することを可能にし、根系形態を特徴づける根量と分布の組み合わせが個根の形態的特性に規定される様相を明らかにした。また、個体の発育にともなう構成ファイトマーの数や大きさの推移が、根系を形成している個根の量とエイジの変化を介して、根系全体の生理的活性に大きな影響を及ぼすことが示唆された。さらに、出液速度は根系機能を評価するための有効な指標となり、収量向上のための改善を検討する場合の手がかりとなることが明らかとなった。



## 謝 辞

本研究は、東京大学大学院農学生命科学研究科において森田茂紀教授のご指導のもとに行われたものである。また、一部については山崎耕宇教授（当時）にもご指導を頂いた。

このほかにも本論文を構成する個々の研究を実施するにあたっては、秋田重誠教授（当時 東京大学・現 滋賀県立大学）、原田二郎助教授（当時・東京大学、現 大阪府立大学教授）、平山正賢氏（茨城県総合農業センター・生物工学研究所）、根本博博士（当時・茨城県総合農業センター・生物工学研究所）、石川哲也博士（中央農業総合研究センター）、山岸順子助教授・鷲頭 登氏・市川健一郎氏・佐々木ちひろ氏（東京大学大学院農学生命科学研究科附属農場）、萩沢芳和氏・山田章平氏・山本真也氏（東京大学卒業生）、稲永忍教授（鳥取大学乾燥地研究センター）、Alexander Lux 教授（コメニウス大学）、Prasert Songmuang 氏（当時・タイ王国農業局研究員）、根本一男・豊子ご夫妻およびご子息の栄彦氏（千葉県佐倉市農家）に、ご協力・ご支援を頂いた。

最後に、辛抱強くご指導・ご協力を頂いた森田茂紀教授のご厚情に改めて御礼申し上げるとともに、長年にわたり励まし続けて下さった山崎耕宇教授、稲永 忍教授に心からの謝意を表する次第である。あわせて、折々にご助言・ご協力を頂いた東京大学栽培学研究室卒業生の諸兄や根研究会の関係者の方々にも御礼申し上げる。

## 引用文献

- Abe J., Nemoto K. Hu D. X. 1990. A Nonparametric test on differences in growth direction of rice primary roots. *Jpn. J. Crop Sci.* 59:572-575.
- Abe J., Songmuang P. and Harada J. 1995. Root growth of paddy rice with application of organic materials as fertilizers in Thailand. *JARQ* 29:77-82.
- 阿部 淳 1996. 農業に寄与する「根」研究の課題. *農業および園芸* 71:772-776.
- 阿部 淳・岡本美輪・森田茂紀 1998. トウモロコシ幼植物の出液速度に対する地温の影響. *日本作物学会紀事* 67(別 2):182-183.
- 阿部 淳・折谷隆志・森田茂紀・萩沢芳和 2003. 水稻の乳苗移植栽培における本田の根系形成 - 栃木県の農家水田における調査事例 -. *農業および園芸* 78: 498-504.
- 阿部 淳・森田茂紀 2003. 栃木県農家水田において乳苗移植した水稻の根系調査事例 - ファイトマーに基づく形態解析と出液速度による機能評価 -. *根の研究* 12: 9-13.
- 阿部 淳・本間知夫 2003. 生理活性の測定と評価. 森田茂紀編 *根のデザイン-根が作る食糧と環境-*. 養賢堂, 東京. pp. 48-61.
- 阿部 淳 2003. 陸稲の栽培と根系. 森田茂紀編 *根のデザイン-根が作る食糧と環境-*. 養賢堂, 東京. 105-110.
- Anderson W.P. and House C.R. 1967. A correlation between structure and function in root of *Zea mays*. *J. Exp. Bot.* 19: 544-555.
- Anderson W.P., Aikman D.P. and Meiri A. 1970. Excised root exudation - a standing -gradient osmotic flow. *Proc. Roy. Soc. Lond. B Bio. Sci.* 174: 455.
- Araki H. and Iijima M. 1998. Rooting nodes of deep roots in rice and maize grown in a long tube. *Plant Prod. Sci.* 1:242-247.
- Araki H., Hirayama M., Hirasawa H. and Iijima M. 2000. Which roots penetrate the deepest in rice and maize root systems? *Plant Prod. Sci.* 3:281-288.

- Araki,H., Morita,S., Tatsumi,J. and Iijima,M. 2002. Physio-morphological analysis on axile root growth in upland rice. *Plant Prod. Sci.* 5:286-293.
- 朝日新聞 1971. 米作日本一 20 年史 (1949-1968) . 朝日新聞農業賞事務局.
- 馬場 起 1957. 水稻の窒素及び珪酸の栄養生理に関する研究 IV. 溢泌液及び溢液中の珪酸について. *日本作物学会紀事* 25:139-140.
- 馬場 起・高橋保夫 1957. 水耕法と砂耕法. 戸苧義次・松尾孝嶺・畑村又好・山田登・原田登五郎・鈴木直治 編 作物試験法. 農業技術協会, 東京. pp. 157-185.
- Böhm W. 1979. *Methods of Studying Root Systems.* Springer-Verlag,
- Chang T. T., Loresto G. C. and Tagumpay O. 1972. Agronomic and growth characteristics of upland and lowland rice varieties. in IRRRI ed. *Rice Breeding.* IRRRI, Los Baños, Philippines: pp. 645-661.
- Clarkson D.T. and Robards A.W. 1975. The endodermis, its structural development and physiological role. In Torrey J.G. and Clarkson D.T. eds. *The development and function of roots.* Academic Press, London. pp. 415-436.
- Crossertt, R.N., D.J. Campbell and H.E. Stewart 1975. Compensatory growth in cereal root systems. *Plant Soil* 42:673-683.
- Dittmer, H. J. 1937. A quantitative study of the roots and hairs of a winter rye plant. *Am. J. Bot.* 24:417-420.
- 土井弥太郎・山谷馨作 1953. 稲葉の溢液現象 (GUTTATION) に及ぼす根の活力の影響. 山口大学農学部学術報告 第 4 号:133-162.
- 藤井義典 1961. 稲・麦における根の生育の規則性に関する研究. 佐賀大学農学部彙報 12:1-117.
- 二見敬三 1990. 根活性診断法. 植物栄養実験法編集委員会編 植物栄養実験法. 博友社, 東京. pp.49-60.
- 二見敬三 1996. 圃場における作物の根活力分布. *農業および園芸* 71:59-65.

- 原田二郎・山崎耕宇・中元朋実・三宅 晃・梅田泰一郎 1984. 農家水田に生育した  
水稲の1次根数と収量構成要素との関係. 第1報 株および個体に着目した場合.  
日本作物学会紀事 53:307-312.
- 原田二郎・山崎耕宇・梅田泰一郎・三宅 晃・中元朋実 1984. 農家水田に生育した水稲1次根数  
と収量構成要素との関係. 第2報 茎および"要素"に着目した場合. 日本作物学会紀事  
53:313-319.
- 原田二郎・姜始龍・山崎耕宇 1994. 日印交雑稲における根系の形成. 日本作物学会  
紀事 63:423-429.
- Hasegawa S and Yoshida S. 1982. Water-uptake by dryland rice root-system during  
soil drying cycle. *Soil Sci. Plant Nutr.* 28:191-204.
- Hattori T., Lux A., Tanimoto E., Luxová M., Sugimoto Y., Inanaga S. 2001. The  
effects of silicon on the growth of sorghum under drought stress. *Root Res* 10  
(Extra issue No. 1):348-349.
- 平沢 正 1983. 水稲の葉内水分が気孔の開閉および光合成速度に及ぼす影響. 東京  
大学 学位論文.
- 平沢正・荒木俊光・松田永一・石原邦 1983. 水稲葉身基部の出液速度について. 日本作  
物学会紀事 52:574-581.
- 平山正賢・根本 博・岡本和之・須賀立夫・阿部 淳・1995. 陸稲耐乾性の品種間差異. 育種学雑  
誌 45(別1):218.
- 穂積清之・野中正義・木下隆雄 1976. 野菜のいっ泌液に関する研究(第1報). 果菜類のいっ泌液  
量の日変化について. 園芸学会講演会要旨集 昭和 51 年秋:132-133.
- House C.R. and Findlay 1965. Water transport in isolated maize roots. *J. Exp. Bot.* 17:344-354.
- IRRI 1997. *Rice Almanac. Second Edition.* IRRI, Los Baños, Philippines. 181p.
- 石原 邦 1996. 作物生態生理から見た多収性-水稲を例として. 日本作物学会紀事 65 (別  
2) :321-326.
- 石川哲也・花木信幸・藤澤弘幸・秋田重誠・藤本寛 1996. 多収性水稲品種の登熟期における穂  
への炭水化物転流量の推定. 日本作物学会紀事 65 (別1) 114-115.

- Kang, S.Y., Morita,S., Abe,J., and Yamazaki, K. 1993. Comparisons of three methods for estimating root length in rice. In "Low-input Sustainable Crop Production Systems in Asia", KSCS, Korea, pp. 441-449.
- Kang, S.Y., Morita,S. and Yamazaki, K. 1994. Root growth and distribution in some japonica-indica hybrid and japonica type rice cultivars under field conditions. Jpn. J. Crop Sci. 63:118-124.
- 姜 始 龍・森田茂紀・原田二郎・山崎耕宇 2002. 日印交雑稲における根系の形成 — 第2報 分枝根の形成 —. 日本作物学会紀事 71:368-375.
- 河西佑太郎・阿部 淳・森田茂紀 2003. 陸稲・水稲品種間の出液速度の変異とその形態的要因. 根の研究 12:204.
- 片野 学 2004. 水稲1株の全茎数と冠根数との関係. 日本作物学会紀事 73:6-9.
- 加藤潔 1995. 根による水の吸収. 農業および園芸 70:519-526.
- 加藤友康・山内章・河野恭廣 1992. イネの主要根系形質における遺伝的変異に関する研究(とくに主成分分析を用いたイネ根系構造の比較・分類について). 日本作物学会紀事 61(別2):157-158.
- 川田信一郎・山崎耕宇・石原 邦・芝山秀次郎・頼 光隆 1963. 水稲における根群の形態形成について, とくにその生育段階に着目した場合の一例. 日本作物学会紀事 32:163-180.
- 川田信一郎・芝山秀次郎 1965. 水稲冠根における側根始原体の形成, とくにその形態的様相について. 日本作物学会紀事 33:423-431.
- 川田信一郎・芝山秀次郎 1966. 水稲冠根における2次根の分枝の様相. 日本作物学会紀事 35:59-70.
- 川田信一郎・頼 光隆 1966. 水稲冠根における内皮の細胞壁の肥厚について—とくに土壌環境を考慮した場合—. 日本作物学会紀事 34:440-447.
- 川田信一郎・副島増夫 1974. 水稲における“うわ根”の形成過程, とくに生育段階に着目した場合の一例. 日本作物学会紀事 43:354-374.

- 川田信一郎・石原愛也 1977. 水稻根における根端 (root apex) の大きさ, 根端-側根・長 (root apex-lateral distance) および伸長速度の相互関係について. 日本作物学会紀事 46:228-238.
- 川田信一郎・佐々木 修・山崎耕宇 1977. 水稻の冠根および分枝根の基本的な組織ならびに分枝の際における導管連絡について. 日本作物学会紀事 46:569-579.
- 川田信一郎・副島増夫・山崎耕宇 1978a. 水稻における"うわ根"の形成量と玄米収量との関係. 日本作物学会紀事 47:617-628.
- 川田信一郎・原田二郎・山崎耕宇 1978b. 水稻茎部に形成される冠根始原体の数および直径について. 日本作物学会紀事 47:644-654.
- 川田信一郎・佐々木 修・山崎耕宇 1980. 水稻根における分枝の様相, とくに冠根の直径と分枝の関係について. 日本作物学会紀事 49:103-111.
- 今 忠男 1990. 新育種講座 21 耐干性. 農業技術 45:422-427.
- Kondo M., Aragonés D. V., Pablico, P. P. Murty M.V.R., Okada K., Abe J. and Morita S. 1999. Approaches in plant-soil interaction to improve upland rice production. In Horie T., Geng S., Amano T., Inamura T. and Shiraiwa T. eds. World Food Security and Crop Production Technologies for Tomorrow. JSCS, Kyoto. pp. 221-224.
- 近藤始彦 2000. 陸稲の生産性と根研究-主に IRRI における耐干性に関わる根研究について-. 根の研究 9:47-50.
- Kondo M., Aguilar A., Abe J. and Morita S. 2000a. Anatomy of nodal roots in tropical upland and lowland rice varieties. Plant Prod. Sci. 3:437-445.
- Kondo M., Aragonés D. and Murty M.V.R. 2000b. Characteristics of root growth and water uptake from soil in upland rice and maize under water stress. Soil Sci. Plant Nutri. 46:721-732.
- 近藤始彦 2003. 根型育種と栽培管理. 森田茂紀編 根のデザイナー-根が作る食糧と環境-. 養賢堂, 東京. pp. 91-97.
- Kramer P.J. and Boyer J.S. 1995. Water Relations of Plants and Soils. Academic Press, New York. pp. 167-200.
- 鯨 幸夫 1984. 水稻の栄養成長期における生長解析. -Root growth analysis と growth analysis との関連について-. 日本作物学会紀事 53:41-46.

- 鯨幸夫・佐藤匠・高橋利征・山田優也・土屋猛 1999. 水稻 F1 品種の根系生育, いった泌液量および収量構成要素と玄米品質. 日本作物学会紀事 68(別 2):8-9.
- 黒田栄喜 1985. 圃場条件下における水稻個葉の光合成活動に関する研究. 東京大学学位論文.
- 黒田栄喜・玖村敦彦 1989. 圃場条件下における水稻個葉の光合成の実態とその解析. 第 2 報 光合成速度の個葉間変異とその基礎. 日作紀 58:347-356.
- 楠谷彰人・崔晶・豊田正範・浅沼興一郎 2000. 多収性水稻の品種生態に関する研究—出液速度の品種間差異. 日本作物学会紀事 69:337-344.
- Lux A., Luxová M., Morita S., Abe J., Inanaga S. 1999. Endodermal silicification in developing seminal roots of lowland and upland cultivars of rice (*Oryza sativa* L.). Can. J. Bot. 77:955-960.
- Marshner H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. Second ed. Academic Press, New York. pp. 73-78.
- Masuda, M. and K. Gomi 1982. Diurnal changes of the exudation rate and the mineral concentration in xylem sap after decapitation of grafted and non-grafted cucumbers. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 51:293-298.
- 梶田正治 1989. トマトおよびキュウリの真昼と真夜中における木部いっ泌液の無機成分濃度. 園学雑 58:619-625.
- 梶田正治・島田吉裕 1993. トマト木部いっ泌液における無機成分濃度の日変化およびその濃度に及ぼす光照度と苗齢の影響. 園芸学雑誌 61:839-845.
- 間脇正博・森田茂紀・菅 徹也 1990. 幼穂形成期から出穂期にかけての遮光処理が水稻の根系の形成および収量に及ぼす影響. 第 1 報 根長密度に着目した場合. 日本作物学会紀事 59:89-94.
- McAneney K. J. and Judd M. J. 1983. Observation on kiwifruit (*Actinidia chinensis* Planch.) root exploration, root pressure, hydraulic conductivity, and water uptake. New Zealand J. Agri. Res. 26:507-510.
- Minshall Wm.H. 1968. Effects of nitrogenous materials on translocation and stump exudation in root systems of tomatoes. Can.J.Bot. 46:363-376.

- Monsi M. and Saeki T. 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Japanese Journal of Botany* 14:22-52.
- 森 敏夫 1960. 水稻の根と地上部間の相対生長. *日本作物学会紀事* 29:69-70.
- 森本 勇 1940. 陸稲の根に就いて. *日本作物学会紀事* 12:233-242.
- 森田茂紀・岩淵 輝・山崎耕宇 1986a. 水稻1次根の伸長方向と籾数との関係—窒素施肥量を変えた場合—. *日本作物学会紀事* 55:520-525.
- 森田茂紀・根本圭介・山崎耕宇 1986b. 水稻1次根の組織構造—直径および各組織の相互関係—. *日本作物学会関東支部会報* 1:39-40.
- 森田茂紀・岩淵 輝・山崎耕宇 1987. 水稻茎葉部の生育と1次根の伸長方向との関係. *日本作物学会紀事* 56:530-535.
- Morita S., Suga T., Haruki Y. and Yamazaki K. 1988. Morphological characters of rice roots estimated with a root length scanner. *Jpn. J. Crop Sci.* 57:145-159.
- 森田茂紀・根本圭介・胡東旭・春木 康・山崎耕宇 1989. 水稻における茎直径の簡便な推定方法. *日本作物学会紀事* 58:143-144.
- Morita, S. and H. P. Collins 1990. A method to describe root branching. *Jpn. J. Crop Sci.* 59:580-581.
- 森田茂紀・山崎耕宇 1992. 光条件が水稻1次根の伸長方向に及ぼす影響—"葉ざし"法を利用した場合—. *日本作物学会紀事* 61:689-690.
- Morita S., Okuda H. and Abe J. 1993. Spatial distribution and structure of wheat root system. In *Low-input Sustainable Crop Production Systems in Asia*. KSCS, Korea. pp. 399-404.
- 森田茂紀・阿部淳編 1994. 根ハンドブック. 根研究会, 東京. 232p.
- 森田茂紀 1994. 稲の根系と収量. 森田茂紀・阿部淳編 根ハンドブック. 根研究会, 東京. pp. 127-128.
- 森田茂紀・奥田浩之 1994. 土壌水分条件がコムギ幼植物の根の生育, とくに種子根の分枝に及ぼす影響. *日本作物学会紀事* 63:418-422.
- 森田茂紀・山田章平・阿部 淳 1995. イネ根系形態の解析—成熟期における品種間比較—. *日本作物学会紀事* 64:58-65.



- Morita S. and Abe J. 1996. Development of root system in wheat and rice. In Ito O., Johansen C., Adu-Gyamfi J.J., Katayama K., Kumar Rao J.V.D.K. and Rego T.J. eds. Dynamics of Roots and Nitrogen in Cropping Systems of the Semi-Arid Tropics. JIRCAS, Tsukuba, Japan. pp. 185-198.
- Morita S., Lux A., Enstone D.E., Peterson C. A., and Abe J. 1996. Reexamination of rice seminal root ontogeny. Jpn. J. Crop Sci. 65(Extra issue 2):37-38.
- 森田茂紀・萩沢芳和・阿部 淳 1997a. ファイトマーの数と大きさに着目したイネの根系形成の解析－ポット試験による根量の品種間差の解析例－. 日本作物学会紀事 66:195-201.
- 森田茂紀・李義珍・揚惠杰 1997b. 中国福建省における水稻の畝立栽培. 第8回根研究集会講演要旨・資料集.4.
- 森田茂紀・阿部 淳 1999a. 出液速度の測定・評価方法. 根の研究 8:117-119.
- 森田茂紀・阿部 淳 1999b. 植物の根に関する研究の課題. 日本作物学会紀事 68:453-462.
- 森田茂紀・岡本美輪・阿部淳・山岸順子 2000. 圃場で栽培したトウモロコシの出液速度と根量との関係. 日本作物学会紀事 69:80-85.
- 森田茂紀・豊田正範 2000. メキシコ合衆国バハ・カリフォルニア州の沙漠地域で点滴灌漑栽培したトウガラシとメロンの収穫期における出液の速度と成分. 日本作物学会紀事 69:217-223.
- 森田茂紀 2000. 根の発育学. 東京大学出版会, 東京. 189p.
- 森田茂紀・阿部 淳 2001. 水田における根量の測定と評価－円筒モノリス法. 根の研究 10:13-17.
- Nakamoto T. and Oyanagi A. 1994. The direction of growth of seminal roots of *Triticum aestivum* L. and experimental modification thereof. Ann. Bot. 73:363-367.
- Nemoto, H., Suga, R., Ishihara, M. & Okustu, Y. 1998. Deep rooted rice varieties detected through the observation of root characteristics using trench method. Breed. Sci. 48:321-324.

- 根本圭介・山崎耕宇 1986. 水稻主茎における茎の伸長, 肥大と1次根の形態との関係.  
日本作物学会紀事 55:352-359.
- 根本圭介・山崎耕宇 1989. 水稻1次根の直径および数と茎の直径との関係, とくに異なる品種についてみた場合. 日本作物学会紀事 58:440-441.
- Nemoto, K., S. Morita and T. Baba 1995. Shoot and root development in rice related to the phyllochron. *Crop Sci.* 35:24-29.
- 新妻芳弘 1981. 畑作全書 雑穀編 オカボ 基礎編. 農文協, 東京. 329-333.
- 岡本美輪・森田茂紀・阿部淳 1999. トウモロコシ幼植物の出液速度に対する温度の影響. 日本作物学会紀事 68(別1):178-179.
- O'Tool, J.C. and Chang, T.T. 1979. Drought resistance in cereals - rice: a case study. In Mussell, H., Staples, R.C. eds. *Stress Physiology In Crop Plants*. J. Wiley and Sons, New York. 373-405.
- Oyanagi, A., Nakamoto, T. and Morita, S. 1993. The gravitropic response of roots and the shaping of the root system in cereal plants. *Environ. Exp. Bot.* 33:141-158.
- Oyanagi A., Nakamoto T. and Wada M. 1993. Relationship between root-growth angle of seedlings and vertical-distribution of roots in the field in wheat cultivars. *Jpn. J. Crop Sci.* 62:565-570.
- 小柳敦史 1995. 圃場におけるコムギ根系の能動的吸水に影響を与える諸要因. 根の研究 4:39-42.
- 小柳敦史 1998. 深さの定量化による作物根系の新しいとらえかた. 日本作物学会紀事 67:3-10.
- Sanderson J. 1983. Water-uptake by different regions of the barley root - Pathways of radial flow in relation to development of the endodermis. *J. Exp. Bot.* 34:240-253.
- 佐藤健吉 1940. 水稻の生育時期による発根力の変化. 日作紀 12:301-314.
- Schurr U. 1998. Xylem sap sampling - new approaches to an old topic. *Trends Plant Sci.* 3:293-298.

- 蔣才忠・平沢 正・石原 邦 1988. 水稻多収性品種の生理生態的特徴について,  
アケノホシと日本晴の比較. 第2報 個葉光合成速度の相違とその要因. 日本作物学会紀事 57:139-145.
- Songmuang P., Luangsirorat, S., Seetanun, W., Kanareugsa C. and Imai K. 1985.  
Long-term application of rice straw compost and yield of a Thai rice, RD7. Jpn. J. Crop Sci. 54:248-252.
- Songmuang P. and Seetanun W. 1988. Organic fertilizer application for improving paddy soil in the Northeast of Thailand. In Proceedings of the seminar on cropping in infertile soil in the Northeast of Thailand. Agricultural Development Research Center in Northeast Thailand. pp. 272-307 [In Thai with English abstract].
- 菅 徹也・山崎耕宇 1988. 水稻の生育に伴う根の量的形質の変化および根量と葉の量との生長相関. 日本作物学会紀事 57:671-677.
- 田中 明 1975. Source-sink 関係よりみた多収性の解析—水稻およびトウモロコシについて—. 育種学最近の進歩 15:29-39.
- 田中典幸 1976. 多収穫稲根群の形貌とその生育環境. 農業及び園芸 51:377-380.
- 寺島一男・尾形武文・秋田重誠 1993. 直播水稻の耐倒伏性に関与する生理生態的形質. 第2報 耐ころび型倒伏性品種の根の生育特性. 日作紀 63:34-41.
- 津野幸人・山城篤・中野淳一・山口武視 1992. 水稻幼植物根の出液速度の測定と出液速度に関与する根形質について. 日本作物学会紀事 61 (別1) 254-255.
- Widawsky D. A. and O'Toole J. C. 1996. Prioritizing the rice research agenda for eastern India. In: Everson, R. E., Herdt, R. W., Hossain M. (Eds.), Rice Research in Asia: Progress and Priorities. CAB International, Wallingford, Oxon, UK, pp 109-130.
- Yambao, E.B., Ingram K.T. and Real J.G. 1992. Root xylem influence on the water relations and drought resistance of rice. J. Exp. Bot. 43:925-932.
- 山口武視・津野幸人・中野淳一・真野玲子 1995. 水稻の茎基部からの出液速度に関与する要因の解析. 日本作物学会紀事 64:703-708.

- 山口武視 1996. 植物根の呼吸作用. 農業および園芸 71:830-834.
- 山口武視・松村佳代子・田中朋之・中野淳一 2002. 圃場条件下における水稻基部からの出液および出液中無機成分の動態. 日本作物学会紀事 71 (別 1) :8-9.
- 山内 章 1993. 作物根系の構造とそれを構成する根の種類 (1). 農業および園芸 68:824-829.
- 山内 章編 1998. 植物根系の理想型. 博友社、東京.
- 山崎耕宇 1978. 水稻冠根の生育を観察するための"葉ざし"法について. 日本作物学会紀事 47:440-441.
- 山崎耕宇・片野 学・川田信一郎 1980. 水稻 1 株の根群を構成する伸長した冠根数と穂数との関係. 日本作物学会紀事 49:317-322.
- 山崎耕宇・森田茂紀・川田信一郎 1981a. 水稻冠根の伸長方向と直径との関係. 日本作物学会紀事 50:452-456.
- 山崎耕宇・佐々木 修・川田信一郎 1981b. 水稻冠根の根端近傍における形態形成の様相と分枝根形成との関係. 日本作物学会紀事 50:464-470.
- 山崎耕宇・根本圭介 1986. 水稻の主茎軸上における葉, 茎, 根の形態的推移とその相互関係. 日本作物学会紀事 55:236-243.
- Yamazaki K. and Harada J. 1982. The root system formation and its possible bearings on grain yield in rice plants. JARQ 15:153-160.
- Yoshida, S., Bhattacharjee, D. P., Cabuslay, G. S. 1982. Relationship between plant type and root-growth in rice. Soil Sci. Plant Nutri. 28(4), 473-482.
- 徐銀発・大川泰一郎・石原邦 1997. 水稻多収性品種タカナリの収量と乾物生産過程の解析 -1991 年から 1994 年の 4 年間-. 日本作物学会紀事 66:42-50.