作物の根に関する研究*

田 中 典 幸

(佐賀大学農学部)

The Study of Crop Roots

Noriyuki TANAKA

(Faculty of Agriculture, University of Saga)

植物が根をもつたのは今から約 4 億年前の Devonian 初期と考えられている。それまでは単一の細胞で養分の吸収、同化、排出のすべてを行なっていたものが、根によつて地上に定着し、次第に環境に適応しながら形態的にも機能的にも高度な分化を遂げてきた。現在なお、根に葉緑体が見出されてわずかながら光合成が行なわれたり³⁹⁾、緑葉の表面に吸収作用の認められるのは分化の過程を物語る材料とされている。根に対する人類の観念的な認識は相当古くからあつたものと推察される。根の文字は語源的に本(モト)の意を表わし、根本、根源、根底、根幹、根絶……などの熟語もモト、モトイ、オコリといった意味をもっている¹¹²⁾¹⁷⁷⁾。根は木の本であり、じつと大地に止まつて茎幹を支る見えざる力のモトとして古人には感知されたに相違ない。英語の root は後期の Old English にのみ現われてくる言葉で、その語源をたどれば Middle English の rot, Old English の rōt, Old Norse の rōt でラテン語 radix と同語系である³³⁾。さらに、遡れば Anglo-Saxon の wyrt から, Indo-European の wr̥d や wod の 2 つの文字に到達すると言われ¹⁸⁾、その意味は根であり, origin, foundation, source, basis, ground, supporting, part などの意味を有している。日本語の“ね”がどのような語源をもつかはまつたくさだかではないが……ほね、たね、むね、みね(峯)、やね(屋根)、まゆね(眉根¹⁰⁰⁾)などの語や和歌⁵⁷⁾などをながめてみるとやはりモト、モトイ、オコリ、強いもの、丈夫なものといった意味が想起されてくる。根はとりもなおさず作物の実りのモトでなければならない。わが国の古い農学者、宮崎安貞(1697)¹¹⁵⁾、児島如水(1793)⁹⁰⁾、佐藤信淵(1829)¹⁵¹⁾たちの著書にも根を実りのモトとして育てる思潮が流れている。ときに、17 世紀から 18 世紀

にかけて起つた植物の元質(principle)の探究は自ずと人々の眼を土に向はしめると同時に、根というものの存在価値、機能の解明へ向わしめる動機になつたように考えられる。以来、根に関して数多くの広範な研究が行なわれ、根のはたらきが次第に明らかにされてきた。根の機能はおよそ次の 5 つに分けることができる。 (1) 植物体の大地への固定と支持、(2) 水および塩基類の吸収、(3) 物質の貯蔵、(4) チッソ化合物の合成、(5) ホルモン様物質の生産である。間接的なはたらきとしては(6) 土壤改良と地力増進を挙げることができる。さらに広い視野に立てば、根は土壤にたくわえられている無機養分を生物圏に取り入れるという自然界の物質の循環における一つの基本的な過程の媒介者なのである。しかるに、根の生育する環境が土壤という目に見えない環境にあつて観察が容易でないほか、経済の対象となる面が少ないこともあつて、作物栽培者ではもつぱら目につきやすい、同化器官や生殖器官に目を奪われ、根の生育についてはあまり関心を払わないのが普通である。しかしながら、栽培のための耕耘、施肥、灌水などは直接根系を対象として行なわれているものであり、根は土壤の主人公である。諸種の生育障害が根の生育不良と生理機能の低下にもとづくことを考えれば、根に対する強い関心があらためて払われなければならないであらう。

1. 根の形態と機能

幼根・主根・種子根：胚形成にあたつて原胚は分裂とともに分化し、子葉、幼芽、胚軸および幼根をつくる(第 1 図)¹⁸¹⁾。双子植物や裸子植物では発芽のときまず胚珠の珠孔の部分から種皮を破つて幼根が出て地中に侵入し、さらに子葉、幼芽が種皮から出てくる。主根(main root)はこの幼根(radicle)が伸びたものである。イネ科植物では発芽のさいにまず根鞘(coleorrhiza)が現われ、これを破つて幼根が出る¹⁷⁸⁾。

第1図 種子内の幼根 左：インゲン 右：イネ

幼根は伸長して種子根 (seminal root) となる。

根鞘：イネ科植物において発芽の最初の徴候は根鞘が膨大し、やがて種皮を破つて外部に現われる¹²³⁾。一般に根鞘は円錐形の鞘で、柔細胞よりなり、小麦では種子根と2対の種子根を包蔵している¹³⁵⁾。野田氏¹²⁴⁾によれば根鞘は発芽にさいして少くとも種子根が現われるまでの期間、養水分の吸収作用を行ない種子根の生育に貢献しているものと思われる。また、発芽初期の根鞘の表皮細胞からは根鞘毛 (coleorhiza hair) が密生して養水分の吸収作用を行なう。稲の根鞘毛の直径は根毛より20~30%大であるが、その長さは大差ないかやや劣る。陸稲では根毛より長い。また、根鞘が胚盤から分枝する位置によつて、稲麦類群と雑穀群の2群に大別される。一方、根鞘は発芽時の外液の高浸透圧下あるいは種子根の生育し得ない酸素供給制限下においても、また種子発芽限界の最高・最低温度下においても出現する生態をもっている。水稻玄米では塩分濃度が3.0~4.0%という高い濃度でも出現する特性がある。

根冠：根の最頂部にある組織で根端分裂組織 (生長点) の保護鞘となつている。細胞は通常相同形で柔細胞組織の短命の細胞である。はつきりした細胞の配列はないが、columella 配列の認められるものもある³⁰⁾。根冠 (root cap) の外側の細胞はゴムのり状の粘性をもち³⁴⁾、根の土中への侵入を援けている。ある植物では機械的な強度をもち土壌粒子を分離できるといわれる⁵⁸⁾。外側の細胞は次第に崩壊するが、内部からはつねに新細胞が補給されている。一般に根冠は根の直径が最大に達する附近まで被覆しており、水稻では根端 (root apex) から400 μ レベルまで達している¹¹⁶⁾。第2図からもわかるように、根冠を含めた頂端分裂組織には表皮・皮層始原体細胞群と中心柱始原細胞群があり、根冠は根の本体とは別につくられる。根冠のcolumellaにはしばしば澱粉粒が見出される⁴⁰⁾。この澱粉粒は極端なstarvationを除いては容易に利用されない持続性がある。そのため、これが細胞の下底となる方向へ移動して屈地作用が引起される

第2図 トウモロコシ根端の縦断図 (Esau)

のではないかとする説 (statolith theory) がある¹²⁰⁾¹⁴⁸⁾。

分裂帯：細胞分裂のもつとも盛んな部分は通常根端から5~20mmの範囲で分裂帯と呼ばれる。根端細胞分裂と温度との関係を見ると、水稻では25°Cにおいてもつとも旺盛で、それより温度が上下するにつれて分裂は減少する。40°C~43°Cの高温では分裂中の核はまったくなく、処理後2時間目に表皮および皮層細胞において細胞質の空胞化と仁の変形がみられる。したがって根端細胞分裂の限界温度は38°C附近にあるものと考えられる。なお、根端細胞分裂には日週期が認められる。たとえば、水稻では10時および22時頃に分裂細胞数の極大を示す時期があり、さらに、4時と18時頃に2次的な分裂の山が認められる²⁰¹⁾。酒井¹⁴⁷⁾の11種の作物についての調査によつても、いずれも一定の日週期が見出されている。このような特性を利用すれば効果的に遺伝育種学的研究を行なうことができよう。

表皮・根毛：若い根の外側には通常一層の表皮が存在する。発生的には原始分裂組織の一番の外層である原表皮から生ずる。養水分の吸収は生長点や基部の古くなつた部分を除いた中間部の5~10cmの若い表皮細胞によつて行なわれており、吸収に関係する表皮細胞は薄く、多くは粘質の薄層で覆われている⁶⁵⁾。クチクラも気孔ももっていない。表皮細胞には“長い”細胞と“短い”細胞があり、その配列は植物によつて相違するが¹⁴⁴⁾、およそ長・短・長・短の順序で配列している多くのイネ科植物では、表皮系の発育過程にお

ける最後の anticlinal な分裂が不平等に起る結果、根毛 (root hair) を発生する短い細胞と根毛を発生しない長い細胞をそれぞれ分化すると考えられている。さらに、川田⁸⁰⁾らはこれら長さの異なる細胞の分化を追跡したが、伸長を始める段階では形態的に等しいが、RNA に富む細胞と RNA に乏しい細胞の2種類が明確に区別された。前者の細胞は伸長速度が遅く短い細胞となつて根毛を発生するが、後者は細胞が長くなつて根毛を発生しないことを認めた。また、根毛内には多量の RNA が存在し、しかもその存在期間が長いことが認められ、根毛が養分吸収に対して積極的作用をもつことが示された。Leavitt⁹⁴⁾はこの短い細胞を *tricoblasts* と名付けたが、この細胞から根毛の出るのを認めた。もちろん、植物によつてはすべての表皮細胞から根毛を生ずるものがある。Wilson¹⁹⁶⁾はこの短い細胞は厚壁で核が大きく原形質が濃厚であると述べている。また、Cormack²⁴⁾は長い細胞に比べて短い細胞の壁はカルシウムと反応するという。すなわち、カルシウムが減少すると細胞壁がしつかりしないため根毛が多く発生し、さらにカルシウムが減少すると根毛を生せず不規則な膨張が生ずるのみであるという。また、長細胞では pH 4.6~4.8、短細胞 pH 5.8~6.8、根毛 pH 6.6~7.2 を示すという成績もあり²⁴⁾、アルカリに傾きすぎるとペクチン酸カルシウムがあまり早く凝固するため、細胞壁の固化が早すぎて、根毛が形成されにくいという。一方、酸性が強すぎると細胞壁が固化しないため根毛が出にくいと説明している。根毛の構造は2層からなっており、外層は多少ゲラチン様で土粒によくくっつき、またルテニウム紅でよく染まりペクチン質であることを示している。内層は75% 硫酸とヨードヨードカリで繊維素の反応を呈し、膜層には微繊維の網状構造がみられる¹²⁹⁾。根毛の先端はまるく、その部分に原形質も多く核もみられる。根毛は他の表皮細胞とくらべて著しい酸化作用をもっている¹⁴²⁾。根毛の大きさは一般に直径が5~17 μ 、長さ80~1500 μ とされているが、湿気中では数 cm に達することがある。根毛の多く生じる部分は伸長帯から基部寄りの部分で、水稻では基部側へ数 cm におよぶが、ダイズやエンドウでも湿気の高い状態に保たれば分枝根の生ずるレベルでも、なお根毛の密生するのがみられる。水耕よりは土耕において長く密生する。根毛の発生によつて根の表面積は著しく増大して養水分の吸収が盛んになる。Schwarz¹⁵³⁾の計算によると、表面積はトウモロコシで6倍、エンドウで12倍に増大するという。Wilson¹⁹⁶⁾は根毛の

発生状態を根毛指数 (Root Hair Index) として表わし、 $R.H.I = (\text{根毛をもつ細胞の数} / \text{全表皮細胞数}) \times 100$ として示した。これは気孔指数と同じ概念である。川田氏ら⁷⁹⁾によれば水稻冠根の根毛形成は土壌中への水の滲透の有無によつて相違し、根毛指数および根毛長は冠根基部では停滞水区と透水区の間に大差はないが、根端に近づくにつれて両区の間に著しい差異が現われ、停滞水区では根毛指数、根毛長ともに著しく小さくなるとした。この原因として、土壌 Eh の低下よりも土壌中に生成される有害有機物 (蟻酸、酢酸、酪酸) による影響が大きいとした。これらの酸は水田で現実には発生が認められる程度の低い濃度で根毛形成を阻害し、とくに酢酸の場合、停滞水区の根毛形成阻害とよく類似し、土壌中に発生する有機酸の中でも酢酸が量的にもつとも多いの一致している。土井氏²⁷⁾は根毛内ではつねに原形質が流動しており、流動最盛温度が作物生育適温に近いほか、呼吸や化学物質によつても影響されることを明らかにした。IAA などの植物ホルモンが水稻の発根剤として使用する場合に効果の著しい濃度で原形質流動が著しいのは面白い⁴²⁾。

外皮: 水稻の場合、表皮直下の一層で皮層細胞群の最外層にあたっている。後期になると若干厚膜化することがあり、表皮より強靱でしかも内側の厚膜細胞と密着して脱落または崩壊することは少ない。表皮細胞との配列関係はおおよそ交互的で、両者の間には細胞間隙を蔵さない形となつている。

厚膜細胞層: 森¹¹⁶⁾の水稻に関する一連の研究によれば厚膜細胞層は外皮の直下にあり、皮層の中ではもつとも小型の細胞がおおむね一層に並んでいる。外皮と皮層の間を填充するように、4角から6角状をしている。膜の肥厚が根全体組織の中でもつとも早く始まり、リグニンの填充によつて層はきわめて強固で、崩壊や脱落現象は起らず、皮層間隙の著しく発達している老根においても残留して外輪を形成していることが多い。

皮層: 表皮の内側にあつて多層の比較的大型の柔細胞組織からなっている。水稻では5~8層が並ぶが、横断面でみると最外層には小型の細胞が並び、次の層の2倍近い細胞数を有し、3ないし4層目にもつとも大きな細胞層が配列し内層に向うに従つて再び小型となつている。発生的には後に内皮となる部分の *periclinal division* の継起によつてもたらされるものである。皮層には離生的細胞間隙がみられるが、この大きさは細胞の並び方によつて異なり、直列をなす場合 (沼沢作物に多い) と斜列をなす場合 (畑作物が多い)

第3図 水稻根の組織 (森)

を比較すると前者が2倍以上である。沼沢作物ではこのような離生的細胞間隙のほかに、皮層細胞が崩壊して破生的細胞間隙が発達する。これらの細胞間隙は茎から根へ連絡して通気系を形成している(第3図)。この通気系を通して地上部から根へ酸素が供給されていることは Sturgis¹⁶⁰⁾, Vlamis¹⁸⁷⁾, van Raalte¹⁸⁶⁾らによつて、水稻を対称に実験的に攻究されてきた問題である。有門⁴⁾は作物の根部に減圧状態を与えると大気作物体内の通気組織を通つて根の切断面から気泡となつて放出される現象に着目し、この時の減圧程度を通気圧として表わし、水稻の通気圧を測定した結果、生育時期、気孔の開度などによつて変化するとともに、母茎と分けつ茎の別などによつても異なることを明らかにした⁵⁾。また、多くの作物を供試して耐湿性の大小と通気系の大小との間に正の相関のあることを明らかにした。通気系の発達の良好なものとして、一般に、イネ、イ草、ヒユ、ケンタッキー 31 フェスク、リードカナリーグラス、アルサイクローバー、悪いものとして、麦類、トウモロコシ、スーダングラス、コンモンベッチ、ソラマメなどが挙げられる。氏はまた⁶⁾、耐湿性の強い植物につき根中のガスを捕捉し、その酸素濃度を比較したところ、いずれの植物も湛水状態で生育させると、根中ガス量は畑状態生育のものに比して著しく増大し、しかも酸素欠乏状態にある湛水土壤中で生育する根の中のガスも畑状態で生育すると同様に、きわめて高い酸素濃度を示すことを知り、細胞間隙は通気道を形成し、分子状の酸素の輸送と貯留の場として役立つことを明らかにした。なお、根の呼吸と養分吸収との関係について、地上部をつけた根では好気・嫌気いづれの培養条件下でも呼吸や養分吸収にはほとんど差がみられないが、地上部を切除した根では両条件で明らかに差があり、嫌気条件下で呼吸、養分吸収ともに著しく減退するのを見

た。また、根の酸化力の強弱は呼吸基質の消耗にもとずくものではなく、培地中の酸素と地上から根へ送られる酸素との均衡程度に関係あることを確めた結果、培地中に酸素が欠乏する場合でも呼吸障害物質が存在しない限り、水稻根は地上部からの酸素供給によつてほぼ正常に呼吸を維持し、養分吸収の異常を来しないと結論した。このことは山田¹⁹⁸⁾ら、吉原²⁰⁶⁾らによつても証明され、また藤井⁴³⁾は水稻苗について解剖学的に裏付け、発芽時に水上に出た葉鞘の気孔から大気中の酸素が生長点に送られることを明らかにした。相見¹⁾はポーログラフ的な測定方法を利用して水稻体の茎葉部より根に向つて積極的な酸素の供給の行なわれていることを示した。片山氏⁷³⁾は細胞間隙が次の式によつて測定でであることを示した。 V (材料の体積 mm^3) = $G_1 - G_2 / \rho$, v (細胞間隙 mm^3) = $G_3 - G_2 / \rho$, 空隙率 (%) = $(v/V) \times 100$ ただし, G_1 : 空気中での材料の重量 (mg), G_2 : 水田での材料 (mg), G_3 : 材料中の空気を水で置換したときの水中の重量 (mg), ρ : 使用した水のみかけの密度。この皮層崩壊について河野⁹¹⁾らは、その発達が分枝根の発育と密接な関係にあることを認めた。同氏はさらに、種子根における皮層崩壊と各器官の生長、チッソ代謝等の関係を検討し、結論的には皮層崩壊は根軸の伸長と側根発育のエネルギー供給系としての意義をもつものとした。

内皮: 皮層の最内層にある1層の細胞層で、皮層と中心柱の間にあつて吸収物質の体内移動に重要な役割を果している。内皮の発生については川田ら⁸⁴⁾の水稻についての観察がある。それによれば、根端近傍における最初の内皮細胞は皮層・表皮始原細胞の第1回の periclinal な分裂によつて形成されるが、この内皮細胞はさらに periclinal な分裂を行なつて皮層側に細胞を送り出しながら transversal および anticlinal な分裂を行ない、根端近傍における中心柱の根軸方向および直径方向における内皮細胞の数を増加する。内皮の細胞にはカスパーリ線 (casparian strips) といわれる細胞壁の部分的肥厚が、細胞の接線面を除いて

第4図 根の組織 (Priestley)

放射面と上下の面に鉢巻状に存在する(第4図)。細胞膜がこれに固着しているので、原形質分離が起つても band plasmolysis を起して離れないので、吸収された物質は内皮を通過するさいに必ずその半透的な調節作用を受けることになる。内皮細胞は成熟するとその内側の内鞘に接する壁を底辺として U 字状の肥厚が認められる。根の環境条件が変わると、内皮の細胞壁の様相が変わるとし、水稻について香山⁹²⁾は湿田において落水状態を継続すると、内皮の細胞壁の木化が進行するとのべ、小倉氏¹⁸⁰⁾は水・陸稲を畑状態で栽培すると細胞壁の肥厚程度がやや著しいと報告した。ところで、中心柱の原生木部に接する内鞘細胞の壁には肥厚しないものがあり、これは通過細胞と呼ばれ皮層から中心柱への物質の移行を可能にしている⁸⁵⁾。川田⁸⁵⁾の研究によつて、内皮には原形質や核などの存在が確認され、さらに内皮の壁の肥厚部分には、隣接細胞(内鞘細胞および隣接する内皮細胞)と形態的には連絡をとつている膜孔の存在が見出され、しかも従来、禾本科植物の根にはないものとされていた通過細胞の存在も明らかになった。また、同氏⁸⁵⁾は水稻に常時弱風を送つて茎葉からの蒸散を促進させたところ、初生木部数に対する通過細胞数の比率が高くなることを見出し、水分生理との関係を裏付けた。過剰な吸水の場合には内皮だけでなく、皮層全体が作用しているとみる説もある⁹⁸⁾。もつとも盛んに吸水の行なわれる部分は成熟したカスパー線を有する内皮細胞の分布範囲であり、その部分では明瞭な band plasmolysis がみられすでに木部導管が成熟している。

内鞘：中心柱の最外側にあつて柔細胞からなる単一細胞層で中心柱を取囲んでいる。中心柱の initial cell の近くですでに層が決定されている。内鞘は分枝根の形成層に変化する能力をもち、またコルク形成層にもなる。水稻の場合、根端から 2mm 附近の皮層柔細胞群では原形質はまったく消失しているが、内皮や内鞘では核も残存し、染色性もあり、縦断セクションでは両者の識別が困難をきわめるが、このレベルでも分枝根を生ずることがあるので、それを目安に判別が可能である。内皮にカスパー線の現われる頃では内鞘が遙かに比染度が高いので容易に識別される。内皮、中心柱、髄の二次肥厚を起す老熟域では内鞘の大部分も木化し、従つて皮層間隙がかなり拡大されても、内皮を前衛として強固に中心柱を保護する体制を固めている¹¹⁶⁾。

中心柱：根の中心部分で内鞘に囲まれ、その内部に

木部と篩部が放射状に配列する放射中心柱がみられる。木部と篩部の数は等しく、その組数によつて 1 原型、2 原型、3 原型……と呼び 5 原型以上は多原型(poly arch)の根という。一般に、単子葉植物では多原型がみられ、双子葉植物では 2~5 原型が認められる。水稻の種子根では 5 ないし 6 原型、ダイズ、ラッカセイ、ソラマメ、アズキ、インゲンなどは 4 原型、エンドウ、ペッチは 3 原型をしめし、そのほかダイコン、ハウレンソウでは 2 原型、ニンジンでは 4 原型、サツマイモは 5 原型である。ところで、分枝根の発生はすべて内生的で維管束と連絡しており、分枝根の出現方向とこれらの原型数とは一致する。木部は茎と同じく、導管、仮導管を中心としその周囲に木部繊維、木部柔細胞をもっている。このうち、導管、仮導管は直接水分の上昇通路にあたる。水稻の場合、後生木部大導管が最初に分化し、その後ほかの木部要素が分化する。これらは 2 次肥厚し環紋または螺旋紋の厚膜を形成する¹¹⁶⁾。篩部は篩管、伴細胞、篩部繊維、篩部柔細胞よりなつている。篩管細胞は壁が薄く、端壁は篩板を形成する。成熟細胞では核は消失しているが細胞質は生存している。伴細胞は細胞質に富み、大きな核をもち篩管の活動を助けている。篩部ではまったく 2 次肥厚がみられない。中心柱基本組織は中心柱の維管束間隙を填充する小型の多角型の多角型柔細胞よりなつている。中心部は髄を形成する。中心柱の大きさや木化の程度は根の拡張力に関係する。

2 次組織：まず、1 次篩部および 1 次木部の求心的な発達が終ると、1 次篩部の内側と原生木部の外側に形成層ができやがて連結して波状(星形状)の形成層輪をつくるが、内側に木部、外側に篩部を形成しながら肥大生長を行なう。1 次篩部は外方へ押し出されて遂に消失するが、1 次木部は中心部に残つて根と茎を区別する 1 つの標識となる(第 5 図)。

根の分枝：葉の発生が頂端分裂組織から外生的に生長するのと対照的に、分枝根は根端分裂組織から離れ、1 次組織の分化の終つた部分から内生的に形成される(第 6 図)。根端から分枝根分化レベルまでの距離は主根の活力と関係がある¹⁹⁾。すなわち、分枝根の分化抑制域が根端分裂組織の活力によつて支配されると考えられるからである。分枝根が 1 部分から簇生するいわゆる“しし尾状”根は(lion's tail-like roots)この抑制域が破壊された結果生じたものと解釈される。分枝根の起源となる細胞は³⁵⁾、普通シダ植物では内皮であり、裸子、被子植物の場合には内鞘であるといわれている。しかし、マメ科、ウリ科植物などでは内皮由

第5図 根の第2次組織 (アルファルファ4年生の根) (Jones)

第6図 トウモロコシにおける分枝根の発生 (Clower)

来の細胞が分枝根の表皮、皮層の一部を形成し¹³⁶⁾、イネ科の場合は内皮由来の細胞が分枝根始原体の先端部を囲む“ふくろ状”の組織を形成するといわれる⁵⁾。水稻根に関して川田ら⁷⁸⁾は内皮由来の細胞は“ふくろ”の形成と同時に表皮の一部の形成にも関与するという。Berthon¹¹⁾によればエンドウなどで、分枝根の形成される部位において内皮がまだ成熟段階に達していない場合は、根の始原体は内皮と内鞘の2つの組織に由来し、内皮がすでに成熟している場合には内鞘から形成されるという(例、トウモロコシ)、ところで、分枝根の形成に先立つて内鞘および内皮細胞群が“ある点”を中心として集合する様相が川田ら⁸³⁾によつて観察されるとともに、核の周囲の原形質濃度が高まることが明らかにされている。

2. 根の生育におよぼす諸要因

N: ある範囲内でのチッソ施用の増加は一般に地上部の生育を根の生育よりも相対的に多く増加する。Reiz¹³⁷⁾によれば種子に含まれるチッソの多少によつても苗の生育が異なり、チッソの割合が高い種子では地上部の生育が旺盛で、チッソ含有の低い種子では根の生育が旺盛であるという。元来、両者の生育は競合的である。チッソの施用量が増加するに伴つて地上部へ多く移行して蛋白合成が盛んになり、地上部で用いられる炭水化物が増加し、根への転流が減少する。一方、チッソが減少すると地上部の生育が制限され、炭水化物の根への転流が増加する。前者の場合は根の生育が相対的に減少し、後者では増加する⁹⁷⁾。適度なチッソ施用によつて分枝根の生育が良好になる。大麦では第1次根の基部附近に極端に長い分枝根が形成されて、いわゆる“crinoline”効果を呈する¹⁷⁾。しかしながら、過剰なチッソの施用はかえつて根重の減少をもたらす¹¹⁷⁾。圃場では上層土(0~20 cm)よりは下層土(20~40 cm)における根重の減少が著しいという⁵³⁾。それはチッソ肥料によつて根の到達する深さが減ずるためである¹⁰⁾。また過剰のチッソを含有する根は微生物の侵入を受け易く、そのため根の分解が進んで根重が減少することにもよる¹¹⁷⁾。根の形態変化について、Rosemark¹³⁾は小麦を水耕してチッソが欠乏すると根が細長くなり、チッソが増加すると太く短くなるのを認めた。この場合のチッソ欠乏による根の伸長は主として細胞長の増加によつて起るもので、Nレベルが高くなると細胞分裂も伸長も抑制される。ところで、高いNレベルでの抑制作用が anti-auxin によつて緩和されることは、チッソ施用が多くなるにつれて根の natural auxin が増加するためと考えられる。水稻においても井戸水の中の硫酸アンモニアの濃度が高くなるに従つて、幼苗期における根の生育が抑えられる²⁸⁾。圃場においてもチッソ過剰の場合は根がしなやかで、木化が進まず、活力に乏しく分枝根数も少ない。チッソが欠乏した場合、水稻では根数が減少し根長が長くなる。節から冠根が発生する当初において節からチッソが供給されることが必要と考えられるが、その辺の事情を岡島¹²⁷⁾は次のように述べている。桿基部のチッソ含有率が1%以上のときは新根が発生し続け、この時の根のチッソ含有率は1.5%以上である。しかし、桿基部のチッソ含有率が1%以下になると桿基部からのチッソの供給は停止して新根の発生は起らず根の伸長が著しくなり、根のチッソ含有率が

0.75% 以下になると伸長を停止する。李ら¹³⁸⁾はチッソが欠乏すると水稻根の活力が低下し、それが特に分けつ期および減数分裂期に著しいのを認めた。なかでも下位節根において活力低下が顕著であり、下葉の枯上りに関係するという。土井²⁹⁾は根の屈化性に関連して、寒天培地中に NH_4 態 N イオンと NO_3 態 N イオンを拡散して、稲の種子根を伸長させたところ、水稻および陸稲の根は NH_4 イオンに対しては屈化性を示したが、 NO_3 イオンに対しては反応を示さないことを見出した。副島ら¹⁵⁸⁾は“うわ”根の中にしばしば“しし尾状”根が形成されるのを観察し、その原因として土壤中のチッソ源である NH_4 態 N が間断灌水によつて NO_3 態チッソに変化したことによるのではないかと推論している。ところでマメ科作物と他の作物を混植することによつて、チッソの供給をふやして作物の生育を助長する試みがあるが、Nowotnówna¹²⁶⁾は大麦とエンドウ、ルーサンおよびレッドクローバーの混植において、エンドウだけに若干の効果が現われ、大麦の根重と根長がともに増加した。なお、マメ科にチッソを多用すると根瘤の形成量（根瘤数および重さ）が著しく減少するほか、根長も短くなる⁷⁰⁾。

P: 一般に、リンの施用は根の生育を促進し、根の分布を深くすると古くから言われてきた¹⁵⁸⁾。リンの施用を増して行けば作物全体に占める根の割合が増加する¹⁵⁹⁾⁵⁴⁾。リンが根の生育を促進するとした場合、その理由は明らかではないが、リンの施用は葉面積を増大し、しかも葉から根への炭水化物の転流には影響しないためと考えられている¹⁶²⁾。しかし、従来からのリンの根に対する効果を否定するような成績もある。Sommer¹⁵⁹⁾や Goedewaagen⁵⁵⁾は古い時代の研究でリン酸施用によつて T/R 比が大になつていのは与えたリン酸濃度が高すぎて地上部の生育が阻害された結果であろうという。しかしながら、根菜類の根については、リン酸欠乏状態でのリンの施用は地上部よりも根の収量を増加することが一般に認められている。なお、リンの効果を水耕法で比較するのは不適当と考えられる場合が指摘されている。たとえば、トウモロコシのリン酸吸収能力は根の吸収表面積の大小や secondary root/primary roots 比の大小と深い関係があるといわれているのに、トウモロコシを水耕すると根毛が発生しないために、吸収表面積は著しく小さくなつて土耕の場合とは違つた結果が得られるのである¹⁵⁶⁾。リンの根の形態におよぼす直接の影響についてはあまり研究されていないが、Brechley¹⁷⁾らは過リン酸塩の施用によつて大麦、小麦では太く白色の根

が増加し、また大麦では“crinoline 効果”が認められるとした。筆者ら¹⁶⁴⁾は火山灰未耕土壤にルーサンを播種し、作土の中ほどに過リン酸石灰のみを施した薄い水平な土層を設けたところ、その層だけに著しい根群の生育がみられた。この場合はとくにリン酸欠乏土壤に対するリンの効果が著しかつたほかに、カルシウムイオンの効果も加わつた結果によるものと推測される。リンを施用した土層に根が集中する現象は若い小麦の根においても認められている⁵⁵⁾。

K: 根の生育や分布におよぼすカリの直接的な影響はほとんど知られていない。一般に、カリが欠乏すれば作物の生育は大きく減少するが、根への影響が大きいようである。小麦の水耕でカリを与えないと貧弱な根群が形成され、濁白色の短かい、ずんぐりした根が多く認められ¹⁵⁷⁾、組織的には皮層の崩壊が早まるようである。また、通導組織の退化がみられることが多い。Gliemerth⁵¹⁾は NPK (3 要素) 肥料の施肥の深さと大麦の根の分布について調査したが、その結果は下層土に施すほど深層における根の密度が高くなり、全重に対する根の割合が増加した (第 1 表)。

阻害物質: H_2S が非常に低い濃度で根の生育を阻害することはよく知られている。三井氏ら¹¹⁸⁾は水稻幼植物の水耕実験で 2.7ppm の H_2S を 43 時間作用させると萎凋現象が起るといい、森ら²⁰²⁾は水稻の水耕液に H_2S の飽和水溶液 2.3 cc/l を添加したところ、根の伸長が著しく抑制されたばかりか半透明の壊疽が代謝の盛んな部分に多く生じるのを認めた。また、“しし尾状”根が多く形成されるほか、老根では分枝根が外皮の抵抗に会つて出根できず、皮層内の破生間隙を縫つて上下に縦走するのを認めた。 H_2S は本来チトクローム酸化酵素に対する阻害剤であるから、水稻根が H_2S の影響を受ければその呼吸率が低下し、同時に養分吸収が阻害される¹²⁸⁾。 H_2S の水耕液加用によつて、まずカリ、珪酸などの呼吸阻害が起り、それと平行して炭水化物の代謝に影響が現われ、ついで NH_4 態 N、リンの吸収阻害が著しくなるとともにチッソ代謝にも

第 1 表 NPK 肥料の施肥の深さと大麦の根の分布 (Gliemerth, 1955)

土層の深さ (cm)	施肥の深さ (cm)		
	0~18	18~36	36~54
0~18	50*	35	27
18~36	30	45	33
36~54	19	20	40

* 根の全重に対する %

影響がでる。なお、 H_2S による水稻根の呼吸阻害はとくに無チッソ状態において大きいほか、秋落田や湿田において大きくとりわけ若い根の阻害率が老根より大きい¹⁷⁹⁾。さらに、根ぐされが生じて根の生理的活性が低下すれば光合成も低下し成熟期での穂への物質移動が阻害されて減収へ連なることになる²⁰³⁾。多くの根は高い CO_2 濃度で枯死する。短時間であれば 9~10% でも耐え得るが、最適な生長のためには 1% 以下の濃度であることが必要であるといわれる⁹⁸⁾。水稻水耕において 150 ppm CO_2 濃度で NH_4^+ , K^+ の吸収阻害が認められている¹⁴⁶⁾。 O_2 に対する感応は作物によつて異なるが温度の上昇とともに増加する²⁰⁾。一般に畑作物では O_2 量が 9~12% 以下になると影響が現われ、5% 以下になると根の生育は停止する¹⁴⁾。土壤通気と関連する問題である。 H_2 も根の生育を阻害するほか、根瘤のチッソ固定をさまたげるとされているが、糖類の分解によつて多量発生することから、緑肥中の糖の分解によつて H_2 発生の可能性は充分考えられる。また、緑肥の害作用の一因として CH_4 の発生が挙げられている。しかし、却つて有効だとする報告もある²⁰⁴⁾。Robinson¹⁴⁰⁾ は湛水土壤から呼吸毒として CO の発生を認めている。つぎに、水田土壤で有機物の分解にともなつて低級脂肪酸が生成されるが、松平¹⁰³⁾ は水稻幼植物に対するこれらの有機酸の影響を調べ、 Ca 塩として酢酸 N/500, 酪酸 N/100, プロピオン酸 N/500, 酪酸 N/1000 において有害とした。量的には酢酸がもつとも多いが、害作用は酪酸が大きく、三井ら¹¹⁴⁾ によると 4400 ppm で水稻の養分吸収を阻害し、滝島¹⁶³⁾ は 35.2 ppm で発根障害が引き起こされるのを認めている。また、水田に緑肥粉末、有機物末を加えると有機酸が発生するほか緑肥またはクロローパーをすき込んだ水田で湛水直後ガスが発泡したり、急激な Eh の低下を来して発根、活着の障害が生ずることはよく知られている。しかし、実際の土壤中で定量される有機酸は思いのほか少量である¹⁶¹⁾。その他、根の生育に有害だとされるものに砒素化合物や 2 価鉄がある。馬場ら⁸⁾ は水稻水耕において FeO として 45 ppm で明らかな障害を認め、滝島¹⁶³⁾ は幼植物試験で $\text{Fe}(\text{HCO}_3)_2$ 100 ppm を越すと有害であるが、40 ppm までは促進的であるとのべている。また、メルカプタンの害作用に関しても報告されている。

3. 根の分布と土壤環境

根の伸長が想像以上の深い土層に達することが多くの研究で明らかになった。Weaver¹⁸⁹⁾ によれば

Nebraska において小麦の根が最高 210 cm, えんばく 150 cm, ライムギ 230 cm, 大麦 198 cm に達したという。オーストラリアでは小麦の根で 290 cm に達したという記録がある¹⁹³⁾。Medicago 属では一般に主根の生育が旺盛で条件のよいところでは 7.5~9.0 m あるいはそれ以上に伸長するといわれる¹⁰¹⁾。同属のアルファルファが乾燥に強い牧草といわれるのは深根性で深層の水分を利用するためである。

ところで、根の分布には多くの環境要因が関係しており、なかでも土壤水分はもつとも大きな要因といえよう。

土壤水分：湿潤な土壤中でのみ根は旺盛な生育をする。灌漑が深い土層におよぶと根の分布も深くなる。しかし、地下水位が高い場合には生育が制限されるので⁷¹⁾、根が深く伸びるためには地下水位の深いことが必要である⁵⁶⁾。この場合、水位が時期によつて変動し、上昇下降をくり返すような状態は根の生育にとつて非常にマイナスである。Goedewaagen らが埴土に栽培した小麦は、地下水位が 40 cm のとき根は 60 cm の深さに達し、水位が 90 cm の場合は 110 cm に達したという。maximov ら¹⁰⁴⁾ は植物の生育期間に土壤表面に灌水すると、表層における根の割合が増加するかわりに、分布が浅くなることを認めた。一般に、頻繁な軽度の灌水は浅根を助長し、稀に行なう大量の灌水は深根を助長する。したがって、降雨をおもな灌水源としている地方での根の深さは直接雨量に左右されることになる。根の生育可能な土壤水の最大吸引圧については、一般に萎凋点すなわち土壤水の吸引圧が 7~10 気圧以下では生育ができないとされ⁶³⁾⁽¹⁰⁷⁾⁽⁶⁴⁾。リンゴでは水の吸引圧が 0.5 気圧以下では生育不可能である¹⁴²⁾。ある範囲内においては土壤への水分供給にともなつて根の生育は促進されるけれども、一般に過湿よりは幾分乾燥ぎみの場合に伸びが著しく、よく分枝することが知られている¹⁹⁰⁾。すなわち、根の分布する土壤中の水分が有効水分の 35~38% の範囲で良好といわれる。Leishout⁹⁵⁾ によればエンバクの根は要水量の 40% において生育が盛んで、それ以上および 20% 以下では劣るという。小麦の根は土壤水分が萎凋係数またはそれ以下に乾いている場合には土壤中を貫通できなくなる¹⁴¹⁾。増島¹⁰²⁾ は土壤水分張力、土壤水分歪力、土壤容重が赤クロローパーの発芽と初期の根の伸長におよぼす影響について実験した。それによると、根の伸長は土壤水分張力を増すほど、また土壤容重を増すほど減少した。とくに張力 2.0 atm. 容重 1.25 g/ml では根の伸長はほとんど停止した。この場

合、土壤容重は土壤中の孔隙の大きさを通して根の伸長に影響したものと思われる。なお、根系の一部が湿潤な土壤にある場合には、乾土中にある片方の根も生育できるようであり¹⁶⁾、養分吸収は湿潤部分への依存度が高くなることを示すと同時に、乾土の含水比が萎凋点以下になつてもなお若干のリン吸収を認めた。湿害を受けた根では根端に *necrosis* を起すほか、根毛の発生がほとんどなく、分枝根の生育も悪く、木化が促進される。地上部と地下部の生育に対する水分の供給は S/R 比を増加するが、水分が欠乏すれば地上部で利用されない炭水化物の多くが根に移行して、根の生育に用いられ S/R 比は小さくなる。

土壤：一般に脊薄な土層の上に肥沃な土層がある場合、大部分の根が肥沃層に集まつて脊薄層には達しないのが普通である。根の形態も土層を通過するさいに変化する。たとえば、小麦の根が埴壤土から砂質の下層土へ伸長する場合、埴壤土層では分枝根の生育が旺盛で根径が細く長かつたものが、下層土では太く短い形態になるとともに分枝根の生育は貧弱となる¹⁵²⁾。この場合は下層土の物理的抵抗と関連があるようである。Knoch⁷²⁾ は比較的均質な土層でその層を通過するときの根の形状によつて土壤構造の小さな差異を容易に見出し得るとした。たとえば、小麦の根は A₃ 層ではまづすぐで比較的分枝が少ないが、その上下ではよく分枝し根群が比較的密である。アルファルフアでは緻密な土壤の場合は分枝根の生育が主根の生育よりも良好であるが、通気の良い粗な土壤では主根の生育が良好で太くなる²²⁾。一般に、脊薄、通気不良、過湿な土層での根の生育は悪く、物理抵抗の大きな土層での根の伸長は著しく劣る。降雨、灌漑、高温、乾燥などによつて固められた粘土質土壤では根の狭窄 (*strangulation*) がみられる。棉ではこのような狭窄帯が生じると、この部分の水の移動が妨げられてしばしば生育中に死滅するという。水田においては鋤床層の深さや透水量の大小が根群の生育や分布に影響するが、とくに株直下層に分布する根数の割合や第2次根数の多小などに強く影響する⁸⁷⁾。水稻の場合、各生育時期とも表層 10 cm に全根重の 70% 以上が分布し、90% が 20 cm 以内で鋤床層以下は無視できる程度である。ところで、耕土の浅い場合とか、ポット栽培において土壤容積がきわめて少ない場合があるが、一体根群によつて利用される土壤の量はどの位であろうか……。Wiersum¹⁹⁴⁾ は土壤容積が小さくても植物の生育が害されないことがあるのは土壤利用の程度に大きな差があるためだとした。Bray¹⁵⁾ は利用度の差は養分の移

動度の差と関係するため、根の表面積と養分の抽出が起る場所からの距離を知る必要があるとのべた。少くとも、根のまわり 2~3 mm (根毛の最大長) の範囲の土は充分利用されていると考えられる。Tepe ら¹⁷⁶⁾ は各種養分が水飽和土壤から抽出してくる距離をイオン交換 unit を用いて決定したが、その平均値は養分の mobility に従つて 2.5 mm から 20 cm におよんだ。Mitscherlich¹¹⁰⁾ のリン酸塩吸収に関する実験例では少量の土の方が吸収能力がよく、いわゆる *effect soil volume* は遙かに小さかつた。チッソのように土壤水で移動する場合は例外である。Baeyens⁹⁾ は根群と接触し利用される土壤の容量を包根容 (*Root Volume*) なる概念で示した。わが国では慣習的に深耕が行なわれるが、作物によつて利用される土の量や養分の移動度、滲透水の動きなどから深耕の効果を再検討してみる必要があろう。もちろん、根の生育する範囲が栽培条件に応じて適確に把握されねばならない。土壤の種類と根の活力との関係について太田ら¹⁷⁹⁾ は根によつて条件のよい状態、たとえば、多収穫水田土壤では若い根と老根の呼吸率の差が少なく、秋落田あるいは湿田土壤では若い根の呼吸率は甚だ高いのに、老根の呼吸率は著しく低下しているのが特徴という。

通気：根の生育は通気の良い否によつて著しく影響される。古くは Ewart (1894)³⁸⁾ が小麦の根について観察し、酸素のない水では上方の水面に向つて生育し、通気すると垂直方向へ伸びという興味ある報告を行なつたりした。通常、水耕栽培において通気が行なわれるが、畑作物のエンドウやダイズに対する通気の効果は顕著である。ダイズの根は普通 18~19% の酸素分圧を示す好気的な土壤中で生育するので、通気によつて根の伸長が促進されるばかりか、高次の分枝根が生育し、表面積は無通気区の 2 倍にも達する⁹⁶⁾。一方、砂栽培の場合も、灌水、圧縮、地温の上昇などによつて根の伸長が減少する¹⁰⁹⁾。耕耘の効果が土壤通気の改善にあることはいうまでもないが、Singh¹⁵⁵⁾ はカルチベーター耕よりもプラウ耕の効果が顕著で、根群の生育が旺盛であるという。ミミズの穴やさけ目があれば通気がよくて抵抗が少ないので、これを通つて根が下層土へ伸びる。わが国の水稻栽培では中干が行なわれ、そのさい生ずる亀裂にそつて新根が生育することは広く認められている。地下水位が高い場合は根は水位よりわずかに下まで分布することは先に述べたが、これも 2 年 3 年と経過すれば土壤空気が減少してしまい、もはや水位以下への伸長は不可能になる。水稻では排水区と湛水区で根の生育が異なることが比較

観察されている。すなわち、排水区では最長根長が長くなつて深根となるばかりか根数が増加し、破生通気組織の発生がおくれ老朽根が少ない傾向がみられる。これに対し、湛水区では根が短く、根数が少なく老朽根が多い。前者の根は活力も高いが、後者では根ぐされが助長され活力が低下している。根毛の発生も土壌の乾湿状態で変化し、乾田の傾向が大きいほど根毛数が増加し、また根毛の長さも大となる。湿田では根毛の脱落も著しい⁸²⁾。水稻・イ草などの沼沢作物では通気組織が発達して、地上部から供給される。この現象については、山田氏¹⁹⁷⁾が水稻体内各部位に含有されるガスの量およびその CO_2 や O_2 含有割合を測定した結果、酸素濃度は葉身・葉鞘・根の順に低下しており、光合成により発生した O_2 の1部はただちに破生通気組織を通して送られるようである。このことは相見¹⁾が行なつた根圏の酸素濃度を測定した結果からも証明できる。したがつて、水稻に対しては通気の効果はそれ程著しくないが、通気あるいは灌漑水の地下浸透によつて、生育後期に“うわ”根の生育が促進されるほか、古い根でも分枝根が増加しその脱落が防止される。

4. 根群形成

A. 禾本科作物の根群は種子根 (seminal root) と冠根 (crown roots または adventitious roots) から成立っている。種子根は胚形成にあつて分化した幼根が伸長したもので、イネでは1本¹³⁹⁾、コムギでは5~6本¹⁰⁶⁾、エンバク⁷⁾、トウモロコシでは3本¹³⁹⁾、大麦は9本¹⁰⁶⁾と作物によつてほぼ一定しているが¹⁸⁹⁾、種子の熟度、穂上位置⁶²⁾、品種⁶¹⁾や発芽中の外部環境によつて若干変動する¹¹¹⁾。種子根数の多少は種子養分の消耗速度や土壌への定着とも関係があり、種子根数が多いものは悪条件下においても生育に有利である。しかし、小粒種子で種子根数の多いものは種子中の養分を早く消耗して不利である¹³²⁾。Sallans¹⁴⁹⁾は種子根数の多い小麦では粒数が増加して増収するという。発芽温度¹³³⁾や播種の深さによつても種子根数が異なるようであり、小麦では 15°C よりも 25°C で発芽させた方が根数が多く、また深播 (75 mm) すると種子根ばかりか、鞘葉節根までも減少するようである。そのほか、植物間の競合¹³³⁾やバーナリゼーション¹⁷⁵⁾などによつても影響されるようである。一方、種子根の分布も播種の深さによつて影響されるが、小麦についての観察では、粒が地表に播かれた場合には、種子根はよく生育して 20 cm から 30 cm の深さ

に達するのに、深播されると胚乳養分が幼芽の地上部抽出に消費される結果、根の生育は貧弱となる¹³⁵⁾。つぎに、種子根の寿命については一般に短いというのが定説で冠根が生育するまでの期間と考えられていた。しかし、エンバクや大麦では種子根だけで成熟させてあまり減収しなかつたという報告が外国にある⁵²⁾。わが国でも片山⁷⁴⁾は小麦農林 61 号の種子根1本だけで、普通株の 6~7 割の大きさまで育て上げ、かつ完全に成熟させることに成功している。小麦で冠根の出現に種子根を切断すると減収するばかりか成熟が遅れることから¹⁵⁴⁾、種子根は苗時代の終りから生育中期にかけて養水分吸収に重要な役割を果しているものと思われる。

冠根の形成については節 (node) に着目した考え方と要素 (leaf internode unit) に着目した考え方とがあるので、まずもつてこの点に触れてみたい。従来、水稻の根はいわゆる節の上下にある2段の発根帯に発生するものであるが、これらの根は一括して節根と呼ばれている。これは、禾本科作物では他の作物にくらべて節の分化が顕著であるため、この節に着目して各器官の連鎖を把握しようとしたためと思われる。この場合、たとえば藤井氏は1つの節から1枚の葉、1本の分げつ芽および数本の根が形成されるとして、根の発生・出現を節を中心として考えたのである。もともと、水稻の節に上下2層の発根帯のあることは De Hann ら²⁵⁾によつて認められていたが、猪坂⁶⁷⁾は節の上・下2層の発根帯から出現する根をそれぞれ上位根・下位根として区別し、維管束による相互連絡からみた茎葉と根との関係を調査して、上位根は1節上の葉と下位根はその節に付着している葉と関係深いことを明らかにした。氏の研究は一応節を中心に根の形成を論じると同時に、つぎに述べる要素を中心とした phyton concept への展望を示したものと見える。川田氏⁸¹⁾は節を中心としてみた上位根と下位根の出現に着目し、節によつて差異はあるが、3日から9日間の遅速のあることを認めた。これに対し、たとえば第N節に着目してみればその下位根と呼ばれるものの出現と、第(n-1)節の上位根の出現との間にはほとんど遅速がない。そこで、節間を中心に観察を進めていくと節間の上位に出現している根は細く、下位の根は太い。また、分げつ芽の発生・出現位置は節間の下位、葉鞘は節間の上位の根の上の部分に発生・出現しているのがわかる。これらの関係は第7図として示される。これに関連して同氏は Evans らや Sharman による phytomer あるいは leaf internode unit の

第7図 節位(根)と要素(根)の相対関係を示す模式図

見解を挙げ、高等植物の茎葉部が *phyton units* の連続体であるという考え方が、*phyton theory* として100年前からあつたという。*phytomer* とは *phyton units* の1つをさすのであつて、Evans ら³⁷⁾ はこの見解をとつている。この考え方では節間を中核として、葉・分げつ芽、根などの器官群の連鎖を把えるもので、節とはそれぞれの *unit* の上下の合着部分を指すことになる。ところで、これら2つの考え方にはそれぞれの特徴がみられる。まず、節に着目して根群形成を論ずる場合は節を挟んだ2層の発根帯が接近していることから、これらを一括して節根として取扱い。節位によつて根群を分別しようとする場合には便利である。とくに、節間が伸長した節では発根帯の巾が狭くなつて2層の発根帯が次第に1層になるので、この場合は節に着目した方が都合がよい。しかし、葉と根の維管束の相互連絡や、節に着目した場合の上位根・下位根の発生・出現の時間的な不一致などを考慮して厳密な規定を行なう場合には要素を中心に考える方が合理的である。ともあれ、いずれの考え方をとるかによつて、器官の記号や呼称が若干違つてくるので、両者の対応関係(第7図)を充分理解しておく必要がある。本論では、一応節を中心とした観点に立つて根群形成を述べることにするが、要素に着目した場合の見解を逐次織り込みながら稲、麦およびトウモロコシにおける根群形成について述べることにする。なお、葉位および節位の呼称については従来から色んな呼称があつて混乱するおそれがあるので、本文では葉(節)の呼称を統一し、下位より鞘葉(節)、第1葉(節)、第2葉(節)……とし、これまで用いられた不完全葉(節)または第2鞘葉(節)などは用いず第1葉(節)として示される。

幼苗期における根群形成：水稻では発芽するとまもなく、幼芽よりわずかに遅れて種子根が根鞘(s)を破つて出る。その後、a, a', b, b', c の5本の根が出現する(第8図, A)。これらのうち a, a' の2本は鞘葉節からの根で、残りの3本は第1要素の下位根に

相当する。引続いて、5~6本の根が出現するが、このうち3本は第1要素の上位根であり、残りは第2要素の下位根とみることができる。なにしろ、c節(鞘葉節)第1節、第2節までは上位根、下位根の形態的な差異がほとんどなく、節間がつまみついて出根位置を明確に上位、下位と規定しにくい状態である。また、葉と根の出現も対応がやや不明瞭で鞘葉節根と第2葉、第3葉の出現とがほぼ同時である。小麦の場合は、初めに1本の種子根(p)が根鞘を破つて出てくる。引続きその上部から左右に2本づつ sc と ep が出現する。さらに、それからわずかに遅れてその上部から最後の種子根 n が1本出る。種子根と葉との出現相関を見ると、鞘葉と最初の種子根 p とは相伴なつて出現する。発芽後7日目、第1葉がわずかに鞘葉から抽出したころ sc および ep に続いて最後の種子根 n が出る。その後、新しい根はしばらく出現せず第3葉の出現からわずかに遅れて鞘葉節からの最初の節根 co が出始める⁴⁴⁾。これらの様子を Troughton¹⁸⁰⁾ は第8図Bのように示している。

成苗期における冠根の生育：水稻・小麦ともに、第4葉の出葉期からは出葉節と出根節との間に一定の対応関係がみられ、第4葉と第1節根、第5葉と第2節根、第6葉と第3節根とがほぼ同時に伸長する。すなわち、第n葉と第n-3節の根が同伸性を示すのである。この場合に、第n節根というのは主として第n節の上位根に着目したものであり、要素の考え方からすれば第n要素根(上位根、下位根いずれも)の出現は

- CO. 鞘葉節根
S. 種子
11. 1号分げつ (1/2に相当)
12a. 2号分げつの根 (1/2に相当)
a. 第1節根
b. 第2節根

第8図 生育初期の根の生育
A: イネ B: コムギ

第 (N+2) 葉の抽出開始と同調することになる。一般に根の出現が相対葉より若干遅れがちであるが、この傾向は生育不良の個体や節間が伸長し始めた節で顕著になる。また、節間が伸長した節では1層の発根帯しか認められないほか、根の原基に休眠するものがあつて、出現する根数は少なくなる。葉の生育相関は主桿のみならず分げつにおいても認められる特性で prophyll 節の根と第3葉、第1節根と第4葉とが同伸性を示す。一方、トウモロコシでは⁴⁵⁾2枚の葉の出現に対して1つの節の根が出現する。すなわち、節位別にみた出葉速度よりはるかに大きいのである。しかし、根と葉が下位節から上位節へ一定の周期でしかも対応関係を保ちながら出現することは稲麦と変りない。これは冠根が節部の中心柱をとりまく辺周部維管束から一般に形成され、しかも節および辺周部維管束の分化が下位節から上位節におよぶためである。この過程を藤井⁴⁶⁾は先に片山氏によつて明らかにされた「同伸葉の理論」⁷⁵⁾に基いて解析し、葉と根の生育が一定の周期と規則性をもつて進行するのを明らかにしたのである。

ところで、このような冠根は第9図のように、辺周部維管束環の外側から発生する。髓走維管束および節網維管束と直接の連絡はない。節間伸長しない節では辺周部維管束が連続して発達しているため、根が節間に形成されることがある。節間伸長した節では辺周部維管束は節の部分のみに発達するので、根は節からのみ出現する。節間では上位の2枚の葉からの大維管束が交互に並び、周部維管束環は稈の周縁の周皮へ移行して hypodermal bundle になつてゐる。根が辺周部維管束環から分離する場合、節間が伸長していない節では多少上下して形成されるが⁴⁶⁾、その位置によつて上位根、下位根と呼ぶ。しかし、節間が伸長し始めた節では根帯が節の部分に短縮されてくるため、根は同

第9図 イネのロゼット茎節間横断面、不斉中心柱 (川原)

じレベルの部位に1列となつて形成される。葉鞘の小維管束は茎中に這入ると直ちに辺周部維管束と合流し、大維管束は辺周部維管束環のすきまから茎中心柱に入つて2つの節間を縦走するが、節近辺の節網維管束と連絡する。すでに節間が伸長した節を観察すると (第10図) 辺周部維管束環が葉鞘の大・小両群の維管束によつて個々の維管束に分離され、これらの1個1個に分れた維管束からそれぞれ1本の根が形成されるのが認められる。節位別の根数と葉鞘の維管束数との間に +0.941 といつた高い相関が存在するのはそのためである。しかし、小麦の場合は各節における根数が3~5本であつて相関は認められない。

分枝根の生育: 分枝根の生育は環境条件によつて影響される面が大きい。一般に水稻では第3次根、小麦では第4次根、トウモロコシでは第5次根まで分枝する。根の機能は分枝根の生育によつて著しく増大する。水稻の分枝根には第11図からもわかるように根径の大きいもの (0.25 mm~0.3 mm) と小さいもの (0.04 mm~0.08 mm) があつて、高次の分枝根は太い分枝根からのみ形成される⁴⁷⁾。なお、これら2種類の分枝根の起源は組織的にみてもいずれも等しく、始原体がある一定の發育段階に達した後、“太い”分枝根と“細い”分枝根に分化していくのであつて、始原体の内皮および中心柱における細胞分裂の差がその分化をもたらすと考えられる。この場合、太い分枝根は親根の屈曲した部位の外側に出現し、内側からは分枝しない。しかも屈曲が大きい程その外側に長大な根が集中して分枝する傾向がある。また、畑状態と水田状態で栽培した場合を比較すると (第11図)、畑状態の根に屈曲が顕著で分枝根数が多く、しかも、長大である。なお、根が堆肥層に伸長すると著しく分枝するのが認められる。ところで、分枝根の出現も出葉周期と

第10図 イネ便長節横断面 (藤井)

第 11 図 水田および畑状態における水稻根の分枝と屈曲 (藤井)

一定の関係があり⁴⁷⁾, 第 $(n+3)$ 葉の出葉と同時に第 n 節根の第 1 次分枝根, 第 $(n-1)$ 節根の第 2 次分枝根, 第 $(n-2)$ 節の第 3 次分枝根が出現するのがたてまえてある。

節位別の根の特性: 冠根の出現が下位節 (あるいは下位要素) に始まって上位節 (あるいは上位要素) におよぶことからすれば, 下位節の根ほど新しいことになる。そのため, 根の新旧を節位 (または要素) によつて分級することはきわめて合理的と思われる。分級法については後述する。このようにして分級したエーゼの異なる根は形態的・生理的に違った特性を示す。第 2 表は根の太さ, 節根数および水中溶存酸素消費量を測定したものである。下位節から上位節になるにつれて直径も根数も次第に増加し, この例では第 11 節より上位節では再び減少する。一方, 溶存酸素の消費量は上位節の根ほど大きい。根の色については上位節の根ほど鮮やかな白色を呈し, 下位節の根ほど酸化鉄が付着して黄褐色から赤褐色を示す。一方, 根の出現角度もまた節位別の根によつて異なっており, 上位節から出る根ほど次第に角度が大きくなる。とくに, 第 12 節, 13 節の根はいわゆる“うわ”根と呼ばれ⁴⁷⁾, 生育後期に出現する。この“うわ”根 (superficial roots) は他の節根と違って屈曲が著しく, 分枝根が異常に生育して網状を呈するほか, その先端はあまり

屈地性を示さずおもに地表の酸化層に広がる傾向がみられる²⁾。

B. 豆科作物の根群は幼根が伸長して生じた 1 本の主根を中心に形成される。根は禾本科作物とちがって肥大生長を行うが, その様相が作物によつて著しく異なることから, 形態的に多様な根群が形成される。なお, 豆科作物では主根から生育する根群のほか, 胚軸や伏枝からも不定根が形成される。

主根における根の形成: 主根 (main root) の維管束は同数の木部および篩部が交互に放射状に配列する放射状維管束を示す。木部と篩部の組数は品種によつて若干の変異がみられるが, 作物によつてほぼ一定しており, 2 原型から 6 原型が認められる。なかでも, 4 原型を示すものがもつとも多く, 3 原型がこれにつぐ¹⁶⁶⁾。分枝根の原基は原生木部に接する内鞘細胞の分裂によつて生じるので, これらの原型数と分枝根の出現方向とは一致する (第 12 図)。ところで, 分枝根 (branch roots) の生育過程には 3 つの異なつたパターンがみられる¹⁶⁵⁾。すなわち, エンドウ型, ダイズ型およびアルファルファ型である。エンドウ型にみられる分枝根の生育過程はもつとも単調で, 主根の伸長にともなつてその基部から求頂的に分枝が行なわれるものである。一度分枝した部分から新たに分枝する現象はまったくみられないので, 一定領域における第 2 次根数は全生育期間を通して変化がない。ソラマメやベ

第 12 図 主根の維管束配列と分枝根の生育 (田中)

第 2 表 各 節 位 根 の 性 質 (藤井)

(水稻品種アサカゼ)

主桿節位	S	C	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
根径(mm)	0.64	0.38	0.54	0.65	0.71	0.74	0.78	0.79	0.93	0.95	0.94	1.03	1.36	0.95	0.95
根数	1	5.3	6.3	8.0	10.1	11.8	13.8	14.9	18.8	21.6	22.0	21.3	23.3	22.6	0
出現角度(°C)									34.4	60.2	63.5	77.8	82.7	95.2	
呼吸作用力*							3.12	3.47	3.62	3.56	3.91	4.89	7.56		

S-種子根 C-鞘葉節 * 14.2 葉令時 O₂ cc/100 mg dry matter

第13図 マメ科作物における分枝根の生育

A: エンドウ型 B: アルファルファ型

0. 主根 1, 2...8. 分枝根分枝根の出現順序を示す. a~d. . . . (田中)

ツチなどの *Vicia* 属に含まれる雑草 (カラスノエンドウ, スズメノエンドウ) の根もこのタイプを示す (第13図, A) 分枝次位の進み方も主根—第2次根—第3次根—第4次根……と直線的な分枝の生育がその基調となっており, 主根の基部を起点として, 根群形成が求頂的な方向にのみ展開されるのが特徴である。これに対し, **アルファルファ型**ではエンドウ型にみられた求頂的な分枝が繰返し行なわれるもので, アルファルファ, レンゲ, クローバー類がこのような分枝根の生育を示す (第13図, B)。まず, 主根 (0) が伸びると続いてその基部から先端部に向つて第2次根 $a_1, a_2, \dots, a_8$ が順次出現伸長する。その後, 再び主根の基部から出根がみられ, $b_1, b_2, \dots, b_6$ が逐次出現する。このような波状的な出根の繰返しにさらに $c_1, c_2, \dots, c_4$ としてまた $d_1, d_2, \dots$ として現われる。しかも, その出現には一定の周期性がみられるほか, 逐次出現する根が原則として最初に出現した根にそれぞれ隣接して形成されるのである。したがって, 分枝根の出現部位に1つの出根域が認められる。しかしながら, 出根はつねに出根域からばかり行なわれるとは限らず, 単独に出根する場合もしばしば認められる。禾本科作物のようにきまつた出根帯の位置が存在しないためである。**ダイズ型**は両者の中間的である。すなわち, 一旦分枝した後から新たに分枝が行なわれるが, その根数が比較的少ないばかりか出現が不規則で周期性が見出されないことや, 一定の限られた短い期間に限つてとくに分枝が行なわれる。ダイズ, アキズ, ササゲなどの夏作1年生の多くがこのタイプを示す。

胚軸における根群の形成: 胚軸は根の放射維管束と

茎の並立維管束とが転移する部分 (転移帯) にあたるため, 根と茎の維管束が相互に入り混んでいる場合が多い。その様相や転移帯の長短は作物によつて異なり⁸⁸⁾, 1 mm 前後の短かいものから 20 mm~30 mm の長さにおよぶものがある。一般に地下子葉性の転移帯が長い⁴¹⁾。しかし, アズキの転移帯は例外的に短かく 2~3 mm で, 地上子葉性の *phaseolus* インゲンと変りがない。ところで, 胚軸における不定根の発生は主根の場合と良く似ており, 根の内鞘に相当する維管束間柔細胞組織に不定根の原基が形成される¹⁶⁸⁾。したがって, 維管束数と不定根の出現方向とは密接な関係をもつてくる。この点に関連して, とくに下胚軸における維管束数に注目すると, 下胚軸で維管束が分枝するものとししないものがあり¹⁶⁶⁾, 前者は分枝によつて維管束数が増加する。ダイズなどはその例であつて, 初め下胚軸基部で4個であつたものが子葉節下部では10個に増加する。これにともなつて, 不定根の出現方向は増加することになるが, それが直ちに出現数の増加につながるとは限らない。**不定根 (adventitious roots)** は広く維管束植物に分布し, 植物のいろんな部位に形成される。豆科作物の不定根は栽培的にも注目されてきた。たとえば, ダイズの培土による増収の原因は培土によつて胚軸から生育する不定根の働きによることが明らかにされている⁷⁶⁾⁴⁹⁾⁷⁸⁾。ダイズの場合, 培土時期の早晩によつて不定根の生育に差がみられるが, 播種後25日から30日目頃に培土を行なつた区で出現数も多く生育も良好である。培土後条件がよければ7日ないし10日で不定根が出現する。出根は下胚軸の基部から始まつて順次子葉節方向へおよび, 主根における求頂的な分枝とは背反的である。不定根の生育が良好なものにはダイズ, ソラマメ, アズキ, インゲン, ヤエナリ, ササゲ, フジマメなどがある。一般に, ツル性のものではやや劣る傾向が認められる¹⁶⁶⁾。これに対して, エンドウやベッチなどでは不定根の生育がほとんどみられない¹⁶⁹⁾。ところで, 不定根が発生する条件としては維管束間柔細胞の分裂機能が旺盛なことが必要と考えられる。それに関して第2次肥大生長の進行が深い関係をもつようである。すなわち, 胚軸の肥大生長が大きなものでは不定根の生育も旺盛である。ダイズでは発芽時に下胚軸の直径が4 mm 前後であつたものが, 生育後期には20 mm に肥大したのに対し, エンドウの胚軸は生育期間を通してきわめて徐々に肥大し, 生育後期になつても胚軸直径は5~6 mm にすぎなかつた (第14図)。ラッカセイでは胚軸の肥大がかなり大きいにもかかわらず不定

第 14 図 胚軸の肥大経過 (田中)

根の生育はほとんどみられないが¹⁶⁷⁾、これは胚軸の皮層細胞の分化と深い関係があり、皮層細胞の崩壊によつて生じた細胞膜の集積層およびコルク層の形成が根原基の伸長を妨げるためと考えられる。なお、この時期には胚軸が収縮して直径はむしろ減少する。胚軸の肥大の経過は作物によつて一様ではない(第 14 図)。各作物とも発芽後 10 日～15 日頃まではほとんど直径の増加がみられないが、20 日前後から肥大し始めおよそ 30 日から 60 日間連続する。もちろん肥大開始の時期、継続期間、程度および推移は作物によつて一様ではない。しかし、肥大生長の旺盛なタイプ(I)と貧弱なタイプ(II)に大別されるようである。前者はさらに肥大の推移から a, b の 2 群に細分される。a 群にはダイズ、ヤエナリ、アズキおよびソラマメが含まれ、発芽後 90 日ないし 100 日の長期にわたつて著しい肥大生長を示す。これに対し、b 群では肥大生長期間が比較的短かく(60 日～70 日)肥大の程度も前者に比べて小さいものでナタマメ、ササゲ、フジマメ、およびラッカセイなどがこれに属する。ラッカセイでは発芽後 3 週間目頃から胚軸直径が減少し始め、発芽当時よりも小さくなるが 1 カ月目頃から再び増加する。連続降雨後に一時的に不定根が出現するのちようど肥大が開始される時期と一致する。一方、肥大生長の貧弱なタイプ(II)では生育期間を通して肥大がきわめて緩やかに進行し、その程度も小さいものでエンドウやベッチなどがその代表的なものである。ところで、以上の類別と不定根の生育を対比して観察すると、両者の間に深い関連のあることが了解される。すなわち、不定根の生育は I のタイプでは良好で II のタ

イプでは貧弱である。また、I の中でも a 群がもつとも旺盛で b 群では幾分劣る。このように、両者の関係はきわめて密接である。しかしながら、アルファルフアやクローバー類では胚軸の肥大生長が大きいにもかかわらず不定根の生育は貧弱である。これは、胚軸そのものが短かいほかに、主根系根群(main root system)の生育がきわめて旺盛なことによるものであろう。もともと、主根系根群と胚軸系根群(adventitious root system)の生育の間には相互補償的な面があり、代替性のあること¹⁸²⁾によるものではなからうか。

ほ伏枝における根群の形成：ほ伏枝(stolon)をもつ作物としてはホワイトクローバーのほか、サブクローバーやストロベリークローバーがあるが、ホワイトクローバー以外には見るべき不定根の生育はない。ホワイトクローバーではストロンに節が形成されると各節から 1 本ないし数本の節根(nodal roots)が出現する。節根の形成は主茎の基部節から始まり順次先端の節におよぶのがたてまえである。出根位置は左右交互で葉柄、花梗および側芽の生育する位置も同じ側である。一般に、1 節から 1 本を生じる場合の位置は節の側面下部であるが、2 本以上を生じる場合は節の側面上部である。この上部からの根(上位根)はストロンを裏返しにして上部を地面に接着すると、通常は約 50% の出根が認められるにすぎないのに、92% が発根するという¹⁸³⁾。また、IBA のラノリンペーストを作り上位根の出根部に塗布すると、0.05% の濃度で 63%, 0.5% で 74% の出根が認められた。上位根、下位根の数は通常 1 本であるが³²⁾、まれに 2 本以上出ることがあり筆者は最高 4 本を認めた。1 節あたりの根数が多くなる時期は梅雨期のしかも連続降雨の後であることから地面の湿りと深い関係をもっていることが考えられる。これらの節根は主根の機能低下にともなつてそれぞれの節ごとに独立した根群が形成される。ストロンには通常 8 個ないし 9 個の並立維管束が環状に配列している(第 15 図, A)。節根の発生は胚軸の場合と異なつて維管束間柔細胞からは形成されず、側芽への枝跡が分離するさいに生ずる上・下の葉隙に形成される¹⁸⁴⁾(第 15 図, B)。

5. 肥大生長と根群の生育

豆科作物の根は禾本科作物の根と相違して肥大生長を行なう特徴がある³⁶⁾²³⁾。禾本科作物の中にも肥大生長を行う種類があるが²⁶⁾、一般にはみられない。肥大生長にともなう内部組織の変化は双子葉植物一般にみ

第 15 図 ストロンにおける維管束配列と節根の形成 (ラヂノクローバー) (田中)

A. 節間 B. 節 Ru. 上位根原基 Rb. 下位根 Vb. 維管束 $l_{1,2,3}$. 葉柄へ移行する維管束 Lg. 葉隙

られるパターンと全く同様ですすでに前述したとおりである。ところで、根の肥大生長は作物の種類によつて異なるばかりか、それぞれの作物の個々の根によつて著しく相違する。このことは豆科作物の根をますます多様な形態にし、作物特有の根貌を生じる原因となっている。ともあれ、豆科作物における根群形成は主根先導型であり、根群中まず最初に肥大が進むのは主根基部で次第に根端部に移行すると同時に分枝根へも波及する。それだけに、主根における肥大生長の様相はその後の根群の肥大生長にも影響し、根群全体の生育とも深い関係をもつてくる。さて、主根について肥大のおよぶ範囲や程度によつて、3つの型に大別することができる(第16図)。すなわち、小肥大型(エンドウ型)、基部肥大型および肥大型(アルファアルファ型)である¹⁷⁰⁾。小肥大型はエンドウやベッチ類にみられるように、生育が進んでも主根の肥大は微々たるもので分枝根はほとんど肥大しない。基部肥大型はダイズ、アズキ、インゲンなどにみられるように肥大のおよぶ範囲が主根の基部附近に限られ、それより先端寄りの部分ではほとんど肥大しないために主根の肥大形態は漏斗状を呈する。また肥大型ではアルファアルファやクローバー類のように、主根全体にわたって肥大が著しい。一方、主根の示すこれらの肥大型と分枝根の肥大生長との間には密接な関連が見出される¹⁷¹⁾。すなわち、小肥大型の主根をもつエンドウやベッチは分枝根の肥大も小さいが、肥大型のアルファアルファやレッドクローバーでは分枝根の肥大も大きく、しかもそれらが主根のかなり先端寄りの部分まで分布している。一方、基部肥大型のダイズやアズキでは主根の基部に出根した分枝根の肥大がとくに著しく先端寄りの細い部位から出根する分枝根はほとんど肥大しない。第17図は両者の関係を模式的に示したものである。つぎに、分枝根の出現している部位の主根の直径と分

第 16 図 マメ科作物における主根の肥大生長型 (田中)

第 17 図 マメ科作物における主根の肥大型と分枝根の肥大との関係 (田中)

枝根の直径との相関係数を求めると、ラッカセイで +0.846 (直径 1mm 以上の根について)、ナタマメで +0.820 (直径 1.5mm 以上の根) ときわめて高い値が得られる。なお、分枝根の直径と根長との間にも、高い正の相関が存在する。たとえば、アルファアルファでは +0.806 という高い相関値が得られる。このことは主根の肥大型→分枝根の肥大→分枝根長→根群の分布への一連の関連性を示している¹⁷²⁾。一般に、肥大生長型の根群は垂直分布・水平分布ともに優れ、いわゆる深根性となり、基部肥大型では垂直分布が浅く水平分布の広い、いわゆる浅根性の分布がみられる。小肥大型の根群分布は耕土の深さや土壌条件に左右される面が大きく、一般に耕土が深く膨軟な場合は深根性となつて、表層土を水平に長く伸長する。主根の肥大型を分類するにあたっては草型と根群の生育(肥大生長も含めて)の関係についても充分検討したが、両者の間に密接な関係を見出せなかつた。ただ、インゲンの有限生長型 (determinate type) と無限生長型 (indeterminate type) の間に若干の形態的関連性を認めたにすぎない。しかし、藤吉ら⁴⁸⁾はラッカセイについて草型の異なる千葉 43 号 (大粒、ほ伏性) の根群は水平分布が広く、改良和田岡 (大粒、立性) は狭いことを挙げている。また、Meyers¹⁰⁸⁾

はアルファアルファの地上部の生育型を 1. 伏型 2. 登はん型 3. 直立型の 3 つに分類し、それぞれに対応する根群の生育型を 1. 側根型 2. 中間型 3. 主根型とした。また、Bolton¹²⁾によれば *Medicago sativa* は系統によつてちがいはあるが、*M. falcata*, *M. media* にくらべ分枝根、細根 (root let) の数が少なく主根型に属するものが多い。これに対し、*M. falcata* では一般に繊維状の細根に富む根群を形成し主根はほとんど存在しない。*M. media* は crown の直下で著しい分枝根の生育がおこり、ほとんどが主根に直角方向に伸長する傾向があるとされている。これらの例はいずれも根群形貌の品種あるいは種間差異について述べたものである。後者の場合についてはその差異が通常明白であり、根群の形貌から作物の種類を推定することは可能と思われる。しかし、それが品種間差異となると極端に草型が相異なる場合を除いて両者の間に明瞭な差異を認めることはむずかしいのではあるまいか。その原因の一つはやはり、根群の生育が環境条件によつて大きく影響されることであろう。つぎに、根の肥大型と貯蔵炭水化物の含量について調べてみると、肥大型、基部肥大型、小肥大型の順に低くなっている。この傾向は主根における肥大傾向と一致しており、根群の炭水化物貯蔵機能もその肥大性と関係が深い。

6. 根の研究 方法

根の研究が方法的に困難なのはそれが土壤中に生育するからである。そのため、自然状態での観察がむづかしい。たとえ、根を掘り出しても根と土を分離するさいに根は多くの損傷を受けることになる。しかしながら、これらの困難を克服して根のあるべき“すがた”や“はたらき”を解明しようとして多くの研究方法が考案され工夫されてきた。それらは大別して A. 根系の調査方法に関するもの B. 根の生育の量的表示に関するもの C. 根の生理機能に関するものの 3 つに分けられる。

A. 根系調査

1) ブロック法 (Soil-block washing method) : 根の生育している土壌を大きなブロックのまま掘上げ、土を洗い流して根を観察する方法である。Pavlychenko¹³⁴⁾は大きな木框で根の生育している土壌柱を取囲み、これを引上げて水槽に浸し土を除いて根を観察した。この方法では側溝掘り、掘取框の打込み、ブロック掘上げそして搬出に大へんな労力を要するほか、調査圃場のつづれ地の大きいことを計算に入れて

おく必要がある。おもに全根重を測る場合に用いられる。

2) 塹壕法¹⁹⁾ (Trench-tracing method) : 調査したい植物の近くに観察者の這入れるような壕を掘り、通常垂直な土壌断面より錐またはへらで土を落しながら根を追跡して行く方法である。土壌断面に出てくる根系をガラス板や紙に写しとつて、根の形態を中心に根圏環境と根の生育との関係を明らかにすることができる。また、一定間隔の土壌断面についての描写を重ね合せて総合根群図を作成すれば、ある程度の量的な観察も可能である。

3) モノリス法 (Monolith method) : まず、調査したい作物の近くに塹壕を掘つて、その垂直断面に第 18 図のような框を当てがい、外から槌で叩いて框跡を土壌断面に付け、その付いた条の外側の土を削りとつて土壌モノリスを浮き出させ切取つて室内に運んで調査する。Weaver らの用いた最初の框は木製であつたが、現在用いられているのは鉄製でしかも根を自然状態に保つために土壌断面に当てがう盤面に多くの釘が取付けてある (第 18 図)。改良モノリス法は安間、小田氏ら³⁾によつてモノリス法を改良したものである。この方法だと圃場に壕を掘る必要がなく、多数のサンプルが採取できる特徴がある。操作はまず打抜框を調査株を中心として打込み、続いて框の縁に添つて切取板を打込んで合せ上方の孔に鉄棒を通して引き上げたのち、洗滌台へ移して水洗観察する。台へ移すさい打抜框とサンプルの間に切取板(小)を打込んでサンプルを框から切離すことも行なわれる。通常、框には厚さ 3mm の鉄板が用いられる。サイズは根系の広がりやを考慮して設計すればよい。最近、Nelson 氏ら¹¹⁹⁾は第 19 図に示すような一種の改良モノリス法を考案したが、氏らの使用したものは巾 152 cm、深さ 91 cm、厚さ 41 cm ときわめて大規模で根系全部を土壌モノリスの中にスッポリ含むものである。掘上げるときは水圧が利用され框がしまる構造になつている。操作にあつてはあらかじめ 10 cm 巾の溝を調査する土壌モノリスの周囲に掘る必要がある。

4) 打込採取法 (Soil-core sampling method) :

第 18 図 モノリス框 (釘付き)

第 19 図 根系採取框 (Nelson)

第 20 図 水稻根掘取器 (稲田)

この方法は角型または円型のサンプラーを根圏土壌中にハンマーかパイプレーターで打込み、手や油圧（または水圧、空気圧で掘上げたのち、サンプラーから土柱を取出し、その中に含まれる根について調査する方法である。この方法では根系全体の状態をある限られた土柱から推測される場合に用いられる。サンプラーが小さければ労力も少なくて済み能率的に行なうことができる。ただし、サンプリング場所の選定とサンプリング数の検討が必要となる。古くは Jacques⁶⁹⁾ の用いたもので金属キャップのついた角型のものがあるが、その後わが国でも色々と改良あるいは創意工夫されて色々な種類のものが用いられている。

水稻根掘取器：稲田氏⁶⁹⁾の考案になるもので、厚さ 3 mm の鉄板 4 枚を蝶ナットで止めて囲った程度の極く簡単なものである（第 20 図）。鉄板は外側を剥つて刃をつけてある。鉄枠は奥行き 15 cm、巾 9 cm～21 cm（株間距離に合わせて調節できる）、深さ 20 cm である。また、上から 4～5 cm の間にある 1 cm 巾の長いスリットは土層を上層 5 cm とその下 15 cm に別けて根を調査するためのものであり、ここから手すきを入れて切断する。なお、洗滌器具は鉄枠（20×20×30 cm）に六面金網をめぐらしたもので丁度ねずみ

第 21 図 起振式根掘機 (川竹)

取りに似ている。金網の目は 3 mm 以下とする。なお、内側には土塊を砕き易いように鉄棒の突起を数個とりつけてある。この金網籠の中に掘取った土塊を入れ前後上下に振盪して根を洗い出す。

起振法：川竹ら⁸⁹⁾は core sampler の打込に vibrator を用いて省力化と作業時間の短縮化をはかつたものである。第 21 図がその全容で高さ 2 m のリーダーに vibrator を取り付け、その下に摺動部および衝撃部をもうけて根掘取器を取付ける。Vibrator box 内には平行の 2 本の軸に取付けられた 4 個ずつの偏心重錘が左右対称に高速で廻転し、そのために生じる振動が水平方向に互に打消し合い垂直方向のみに倍加されて激しく振動し、根掘枠を土中へ打込む、打込が完了したらピンを通して掘取枠をパイプレーターに固定し、適度の振動を与えながら巻上げる。

円筒打抜法 (coring-tube method)：従来、掘取器として四角または長方形のものが使用されたが、その後円筒が使用されるようになった。この方法は層別に根の分布や生育を把握するのにきわめて適している。佐本ら¹⁵⁰⁾は直径 26 cm、高さ 66 cm のかなり大型の鉄製円筒を用いて、水稻根の調査を行なっているが、Rothamsted 試験場の Welbank ら¹⁹²⁾の使用している coring-tube は（第 22 図）直径 7.62 cm（内径 7.06 cm）、長さ 94 cm で内側に brass tube (B) を入れている。この内管は 2 つの半円筒が合わされており、coring tube を引上げたのち、内管を引出

第 22 図 コアリング・チューブの構造
(Welbank)

- A. 金属キャップ
B. Brass tube
C. 刃先

第 23 図 コアリング・チューブの刃先の構造
(田中)

して2つに開き中の土柱を取出す。coring-tubeの先端には鋭い刃(c)がネジ込式に取付けてあり、内管を引出すときにはこれを外す。また、上部には鉄製のキャップ(A)を覆せ、これを叩いて土中に打込む。筆者は先端の刃の部分に工夫をこらし(第23図、A, B, C)、土壌の種類や状態によつて使い分けている。Aは壤土に適し、Bは土柱の直径より管径が小さいので土がしまる結果となり、coring-tubeだけが引上げられ土柱がそのまま取残されるといつた心配がなくなる。砂質土壌や軽しろう土に用いる。Cの場合は前者とは逆で、土柱の直径より管径が太いので水田土壌のように管壁に粘着するものに用いる。

一般にcoring-tubeの打込みにはハンマーやクラッシャーを改良したものが用いられ、引上げにはジャッキや油圧・空気圧が利用されている。取出した土柱は一定の長さで切断して層別に分け、水洗して根数・根量を測定する。GarwoodやTysonら⁵⁰⁾は層別に

分けた土柱の上部断面を蒸溜水瓶で洗滌し、その面に現われた根をwhite roots, brown rootsおよびdead rootsなどに細分し、活力根の分布やその季節的推移についても調査している。このようなcoring-tubeによるsoil-core samplingは圃場をあまりあらかず、しかも能率的に行なうことができるので今後は打込み、引上げ機の小型簡略化をすすめ、高性能の根洗機を製作して根の調査を普遍化することが期待される。ローザムステッド試験場で使用されている根洗機は数百万円もする大規模なもので、ほとんど機械任せで洗根が行なわれている。

5) 金網法: もつばら根系の分布を調査する場合に用いられる。一般に金網を一定の間隔で土壌中に水平に埋設し、伸長した根を網目で固定する。そうすると、土を洗い落すとき根系の乱れが少ない。筆者は¹⁶⁷⁾金網を縦に同心円状に固定したものを考案して、落花生の根の分布を調査したが、この方法は上記の方法と比べて土詰め、水洗いが容易であるばかりか、根系の全貌を立体的に観察できる特徴がある。

6) 根箱法: 木箱の1側面をガラス面とし、そこに現われる根系の様子を観察する。根箱の代りに、透明の合成樹脂製のポット²⁰⁰⁾や単にゴムホースをU字状に曲げ、その両側にガラスをあてて紐で固定した簡単なもの⁹⁹⁾などが使用されている。根箱あるいはポットで生育した根系の様相は自然状態とはかなり異なる場合が多いが、根の生育の季節的な消長を知るのには便利である。

7) 観察室(室): イギリスのEast Malling試験場にあるRoot Observation Laboratory¹⁴³⁾はきわめて大規模なもので、地下観察室の長さが約20m、巾3m、天井の高さが2.5mで観察者が自由に歩き廻ることができる。側壁はガラス面となつていて室外の圃場に植えた果樹の根系が観察できる。顕微鏡や低速カメラなどを固定して撮影することも可能で、根端や根毛の観察をはじめ、微生物、土壌粒子、有機物、肥料などとの関連性を生態的に捉えている。

8) 土壌を使わない観察法

フォッグ・ボックス(Fog-Box)は培養液を霧状にして箱中に拡散させて根を培養し、いわゆるspray cultureによつて作物を栽培するものである。箱の前面をガラス張りにして適時根の生育を観察する。江原氏ら³¹⁾はVyvyanの装置¹⁸⁸⁾を参考にして塩化ビニールを用いて製作した。装置はコンプレッサー、アトマイザー、フォッグボックス本体の3部から構成されている。培養液は水耕栽培に用いるものと同じ組成と

濃度のものが用いられる。その他、水耕、礫耕、砂耕などが行なわれるほか、0.75~2%の寒天⁶⁰⁾培地も用いられる。

B. 根の量的表示

1) 重さ：根重は根の生育量を示すもつとも手近な尺度として測定され、生体重や乾物重で示される。生体重を測定する場合には水洗後吸湿力の強い布か濾紙で根を挟み軽くおさえて根の表面に附着している水を取除き速かに秤量する。乾物重は根を水洗後乾燥器に入れ 95°C に 30 分保つた後 70°C で 24 時間乾燥して測定する。土粒の附着が多い場合は測定誤差が大きくなるので、洗根するさい掛け流しにして毛筆やブラシで丁寧に泥を洗い落すことが必要である。一般に生体重と乾物重の間には高い正の相関があるが、これらの使用にあたっては考慮が払われなければならない。たとえば乾物生産については乾物重で示すのが適当であろうが、生理機能や含有成分の割合などは乾物重当りで示すよりは生体重当りで示した方が実際の状況により近いように思われる。

2) 長さ：根長 (root length) を決定することの難しさは小さな土塊の中にもきわめて長い根があることである。たとえば 1 l の土塊中に含まれる根長は

草地	364~3434m	Pavlychenko	1957
小麦	66~548m	Dittmer	1938
コーヒー	11m 以上	Nutman	1934
サトウキビ	18m 以上	Evans	1938

とされている。そのため、根系の全根長を求めることは容易ではない。Newman¹²²⁾ はサンプル中の全根長を求める方法を攻究し数学的な検討を加えた。以下、同氏の Line Intersection Method の大要を述べる。まず、coring-tube で掘取つた一定容積の土壌をよく洗滌して、その中に含まれる根を取り出してビーカーに入れ水を加えて根が塊りにならないようにほぐす。ハサミで切断することも行なう。つぎに、矩形の浅い木框の底部に布を張つて平底の皿をつくりこの中にビーカー内の根を移す。そして、広い水槽中に根の這入つた上記の木枠を浸し、ちょうど和紙をすくときの要領で布底一面に根を散らばして水から引上げ別の容器に移す。容器には根の配列された面積を知るために

dish mark がつけてあり、布 (polythene 製) を通して見る事ができる。一方、実態顕微鏡の接眼レンズの中に hair-line を入れ、これを容器の側の支持台にパンタグラフ式の手で固定する。準備がととのつたところで、実態顕微鏡を任意に移動させ、視野内の hair-line と根との交点を数え、次の計算式によつて全根長を算出する。

$$R = \frac{\pi NA}{2H}$$

R = 根の全長
H = hair-line の全長
N = hair-line と根の交点
A = 矩形の面積

3) 根の表面積 (Root surface)：根と根圏との接触面積であり、根の生理作用ときわめて深い関係がある。しかし、適確な測定法が未だ見出されていない。

滴定法 (Titration method)：Wilde & Voigt¹⁹⁵⁾ の考案による方法で、まず根を水洗後風乾して水を切り、3N-HCl に 15 秒間浸漬する (時間厳守のこと)。過剰の酸液を除くため 5 分間しずくをたらし、その後 250 ml の蒸留水を入れたビーカーに移し最低 10 分間攪拌する。つぎに、この液 100 ml をとりフェノールフタレインを加えて 0.3 N-NaOH で滴定しその ml 数で表面積を示す。

重量法 (Gravimetric method)：Carley & Watson²¹⁾ の方法で、上記の滴定法より正確だといわれる。操作は水と $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ を 1:6 の割合で加えた溶液 600 ml をビーカーにとつて秤量する。つぎに、この液に水洗後 10 秒間ほど風乾した根をつけ、引上げて 30 秒間しずくをビーカー内にたらし再び秤量してその減量から根の表面積を表示する。

その他の方法として長井¹¹⁸⁾ は根の重さ (W) から水稻根の表面積を求め $A \propto W^{2/3}$ で示されたとした。筆者は大豆の根を黒インクで染色し、自動葉面積計を使つて根の投影面積を求めこれに π に相当する常数を乗じて表面積を求めた¹⁷³⁾。得られた数値は近似値であるが (第3表)、根は葉面積の数倍もの表面積を持つていたことがわかつた。

4) 根の体積 (root volume)：volume を測定する方法としては比重瓶によるほか、直接メスシリンダーに投入して増加量を読むやり方などがある。ここに述べる Novoselov¹²⁵⁾ の考案した方法はきわめて操作

第3表 大豆の根の表面積と葉面積の推移 (田中)

播種後日数	12	15	25	35	55	65	75	85
葉面積	20.7 cm ²	51.9	238.4	600.9	3051.8	4226.2	6690.2	8901.5
根面積	108.2	100.2	804.9	1481.3	6335.4	7363.0	12,747.0	17082.4

第 24 図 根系のためのボリュームメーター
(Novoselov)

が簡単でしかも正確である。第 24 図に従えば先づゴム管 (k) のコック (K) を開いたままでシリンダー (a) に水を注ぎ H_1 の高さにする。その後ビューレット (m) を動かして 0 の目盛に合わせコックを閉じる。根をシリンダーに投じると水位は H_2 の高さに上る。そこで、コックを開きビューレットを次第に下降し、その水位がもとの h_1 になるまで下げその時のビューレットの ml 数を読めばよい。

C. 根の活力測定

1) α ナフチルアミン酸化力¹⁹⁹⁾: α ナフチルアミンが根に酸化されてオキシ・ナフチルアミン(赤紫色)となり、根の表面に沈着する程度によつてその酸化力を判定する。水稻根の場合は土層別あるいは節位別に分級された根をよく水洗し、沄紙で軽く包んで外部の水分を除いたのち、その 1~2 g を 100 ml の瓶に入れ、40 ppm α ナフチルアミン溶液と M/10 リン酸緩衝液の等量混合液 50 ml を加えてよく振盪する。10 分後に第 1 回のサンプリングを行ない 2 ml を試験管に採取する。残部には栓をして振盪機にかけ 20°C で 3 時間~6 時間後に第 2 回サンプリングを行なつて、 α ナフチルアミンを定量し両者の差から水稻根による α ナフチルアミン酸化量を算出する。なお、 α ナフチルアミン溶液は自動酸化を行なうので、根を加えないブランクを同様に操作する必要がある。 α ナフチルアミンの定量は 2 ml の検液を蒸溜水 10 ml を入れた試験管にとり、これに 1% の Sulphanic acid 溶液 1 ml (スルファニール酸 1 g を 30% 酢酸液 100 ml

に溶かす) および 100 ppm NaNO_3 溶液 1 ml を加えて攪拌し、5 分間室温で放置して発色させたのち、蒸溜水を加えて全量を 20 ml とし 20~60 分の間に分光光度計 (510 m μ のフィルターを用いる) で比色する。光電光度計ではフィルター 50 を使用して比色する。 α ナフチルアミンの酸化量は反応前後の差からブランク試験の値を差引いて求められる。 α ナフチルアミンの酸化力の分布状態はパーオキシダーゼの分布と一致する。

2) TTC の還元力²⁰⁵⁾: TTC (Triphenyltetrazolium Chloride) は還元されると不溶性のトリフェニルフォルマザンを生成する。フォルマザンの着色は空気中の酸素によつて自動酸化されない利点がある。操作は 1% TTC 溶液, 0.4 M コハク酸溶液, M/10 リン酸緩衝液 (pH 7.0) を 1:5:4 の割にまぜたものに根を入れ、水稻根では 37°C, 暗黒に 2~3 時間において赤色の着色程度を観察する。トリフェニルフォルマザンの定量による判定もできる。

3) 呼吸の測定²⁰⁵⁾: 水洗した根を沄紙に挟んで付着水を取りさつたものを用いる。根を細かく切断することはさける。試料は体重 1 g を標準にして 10 mg 単位まで重量を測定する。測定にはふつうワールブルグ検圧計を用いる。容器の主室に根および 1~2 ml の蒸溜水または緩衝液 (pH 7, M/15~M/30 リン酸緩衝液) を入れ、副室に 0.2~0.3 ml の 10% KOH 溶液を入れておこなう。測定温度は夏作物は 30°C, 冬作物は 25°C でおこなう。水稻根の場合は表面に硫化鉄が付着しておればその酸化によつて O_2 吸収が異常に高くなるので、 O_2 吸収と同時に CO_2 排出をも同時に測定する。 CO_2 排出の測定は、 O_2 吸収の測定のさいの組成から、副室の KOH をのぞき、そのかわり側室に 3 N 硫酸を 0.2 ml 加えて、一定時間後主室に移し、液層に溶解している CO_2 を追出してから目盛をよむ。この値と、別に測定した O_2 吸収量との差から CO_2 排出量が求められる。一方、水中溶存酸素の定量¹⁷⁴⁾を行なつて根の呼吸を測定することも行なわれる。一般に、ウインクラ (Winkler) 水中溶存酸素定量分析法によつて行なう。

4) 同位元素の利用: 実際の圃場でいわゆる“living roots”の分布を知るために、Newbould¹²¹⁾ や Russel¹⁴⁵⁾ は異なる深さからの養分吸収を測定しその土層における“living roots”の分布を察知した。操作は、まず外径が 6.8 mm のポリエチレン管の中に内径より若干細い鉄杖をさし込み、それによつてポリエチレン管を土中の所定の深さに挿入する。その

後、この鉄杖を引上げるさいにポリエチレン管の底を 1 cm ほど引上げ、管の先端と穴底との間に小さな空隙をつくる。つぎに、管径の小さいポリエチレン管（直径 2.5 mm）の一端に連続注入器をつけたものを土中の管内にさし込み、底部の空隙にアイソトープを注入する。通常 ^{32}P が使用される。一定期間後、地上部への移行量を調査し、各土層における living roots の分布状況を知る。また一方では、地上部を対象に幾本かの分けつ茎を選定し、連続注射器で ^{86}Rb を $1\ \mu\text{l}$ あてて注入する。その後、一定間隔で soil-core sampling を行ない土層別に分けて ^{86}Rb の根への移行量を測定し、living roots の分布状況を知る。上野ら¹⁸⁵⁾は ^{14}C を用いて機能の高い根と機能を消失した根を区別できることを示した。すなわち、測定しようとする草地内の牧草に無底のプラスチック・チャンパー（ $30\times 50\times 30\ \text{cm}$ ）を覆せ、底の縁は細い溝に埋め込みこれに酸液を流して完全な気密状態とする。これに空気ポンプと $^{14}\text{CO}_2$ 発生装置を連絡する。ガスは 1 分間約 1 l の速度でチャンパーへ送られ、植物は $25^\circ\sim 30^\circ\text{C}$ で 1 時間 ^{14}C ($100\ \mu\text{C}$) にあてられる。

その後、soil-core sampling を行ない根を水洗したのち、1 分間沸とう水で煮沸し乾燥してシートに貼りオートラジオグラフによつて判定する。なお、チッソの放射性同位元素である ^{15}N は半減期が短い（10 分）ために、安定同位体である ^{15}N （重チッソ）の利用も行なわれている。

D) 根の塩基置換容量 (C. E. C.) の測定⁶⁸⁾ : 根の塩基置換容量の測定に多数の材料を供試し、また種間の比較を行なうには percolation method（乾燥粉末を使う）が適し、根の表皮の置換性を生のまま知る場合は電気透折して滴定する方法が行なわれる。

第 25 図 根の C. E. C 測定管 (位田)

Percolation method : よく洗った根を 60°C で乾燥、粉碎の後、60 メッシュの篩でふるつて 0.2 g 秤量し第 25 図のようなロートに脱脂綿をつめ、8 g の石英砂とよく混ぜて入れ、40 ml の 0.05 N HCl で汙過し、100 ml の純水で洗い pH 7 の 0.2 N 酢酸カルシウム 80 ml を注いで Ca を根に飽和させ、ついで純水 80~120 ml でよく洗い 0.05 N HCl 50 ml で根によつて置換保持された Ca を汙過し、Ca は蛍光スペクトル分析計または EDTA 法で定量する。

電気透折による方法 : 電気透折法の半透膜にはコロジオン膜またはセロハンを使い、よく水洗した 5~8 g の根を液温が 45°C 以上にならないよう、また 2 A 以上の電流が流れないように、電極と換水に注意しながら透折する。電流が 0.1 A になつて 4~20 時間後、根を 150 ml の 1 N-KCl 中に入れ、15 分おいて 0.01 N-KOH で pH 7.0 まで、あるいは methylred-methylenble indicator を使い、滴定時間を 5 分にしておいて滴定する。

引用文献

1. 相見 霊三 1961. 日作紀 29 : 51—54.
2. ALBERDA, Th. 1953. Plant and Soil 5 : 1—28.
3. 安間正虎・小田桂三郎 1953. 関東々山農業試験場報告 4 : 1—10.
4. 有門博樹 1955. 日作紀 24 : 53—58.
5. 有門博樹 1956. 日作紀 24 : 289—295.
6. 有門博樹 1960. 日作紀 29 : 55—56.
7. AVERY, G. S. 1930. Bot. Gaz. 89 : 1—39.
8. 馬場 赴 1958. 農技研報 D7 : 1—157.
9. BAHEYNS, J. 1938. Inst. Natl. Et. Agron. Belge.
10. BERGMAN, W. 1958. Z. PflErnähr, Düng 80 : 218—224.
11. BERTHON, R. 1943. Acad. des Sci. Compt. Rend. 216 : 308—309.
12. BOLTON, J. L. 1962. Alfalfa, Leonard Hill, London.
13. BOSEMARK, N. O. 1954. Physiol. Plant. 7 : 497—502.
14. BOYNTON et al, 1938. 88 : 569.
15. BRAY, R. H. 1954. Soil. Sci. 78 : 9—22.
16. BREAZEAL, J. F. 1930. Arizona Agric. Expt. Sta. Tech. Bull. 29.
17. BREACHLEY, W. E. and V. G., TACKSON, 1921. Ann. Bot., Lond. 35 : 533—556.

18. BUCK, C. D. 1949. A Dictionary of Selected Synonyms in principal Indo-European Language 522.
19. BÜNNING, E. 1956. General processes of differentiation. The growth of leaves (edited by F. L. Milthorpe) London. 18—30.
20. CANNON, W. A. 1923. Science 58 : 331.
21. CARLEY, H. E. and R. D. WATSON, 1966. Soil Sci. 102 : 289—291.
22. CARLSON, F. A. 1925. J. Amer. Soc. Agron. 17 : 336—345.
23. CHEADLE, 1937. Amer. J. Bot. 31 : 81—92.
24. CORMACK, R. G. H., Lemay, P. and G. A. MacLachlan, 1963. Jour. Exp. Bot. 14 : 311—315.
25. DeHANN, J. B. 1943. Rijis Plant (原島訳：稲体解剖記載)
26. DeSILVA, B. L. T. 1936. Ceylon Jour. Sci. Sec. A, Bot. 12 : 127—135.
27. 土井弥太郎 1951. 日作紀 19 : 191—193.
28. 土井弥太郎・菅谷豊司・越永幸男・村上信一 1951. 日作紀 19 : 194.
29. 土井弥太郎 1951. 日作紀 19 : 247.
30. EAMES & McDANIELS, 1947. An Introduction to Plant Anatomy McGraw-Hill, 279.
31. 江原 薫・山田芳雄・池田 一・名田陽一 1965. 日作紀 34 : 484—488.
32. ERITH, 1924. White Clover R & P Clark, Edinburgh.
33. ERNEST, K. 1967. A comprehensive Dictionary of the English Language, Amsterdam, Elsevier Publishing Co. Vol. 11.
34. ESAU, K. 1953. Plant Anatomy John Wiley and Son's Inc. N. Y. 486.
35. ESAU, K. 1953. Plant Anatomy John Wiley and Son's Inc. N. Y. 498—503.
36. ESAU, K. 1964. Plant Anatomy John Wiley and Son's Inc. N. Y. 504.
37. EVANS, M. W. and F. O. Grover, 1940. Jour. Agric. Res. 61 : 481.
38. EWART, A. J. 1894. [Cited by Miller E. C. 1938. Plant Physiology, with reference to the green plant. 2nd edn. pp. 1232. N. Y. McGraw Hill].
39. FADEEL, A. A. 1962. Physiol. Plant. 15 : 130—147.
40. FAHN, A. 1967. Plant Anatomy Pergamon Press. 242.
41. FAHN, A. 1967. Plant Anatomy Pergamon Press 264—269.
42. 藤原彰夫 1955. 農及園 30 : 622.
43. 藤井義典 1952. 佐賀大農学彙報 1 : 1—11.
44. 藤井義典・田中典幸 1956. 佐賀大農学彙報 4 : 1—16.
45. 藤井義典・田中典幸 1959. 日作紀 28 : 217—218.
46. 藤井義典 1961. 佐賀大農学彙報 12 : 1—117.
47. 藤井義典 1959. 日作紀 28 : 15—16.
48. 藤吉清次・加藤智道・鈴木 弥 1956. 農林省農業改良技術資料 8 : 46—52.
49. 福井重郎・小島睦男・鎗木 寿 1959. 日作紀 27 : 377—378.
50. GARWOOD, E. A. 1968. J. British Grassland Soc. 23 : 117—128.
51. GLIEMEROTH, G. 1955. Landw. Forsh. Sonderheft 6 : 69—85.
52. GLIEMEROTH, G. 1957. Z. Acker-u. Pfl. Bau. 103 : 1—21.
53. GOEDEWAAGEN, M. A. J. 1955. [cited by Troughton 1962.]
54. GOEDEWAAGEN, M. A. J. 1937. Soil Sci. 44 : 185—202.
55. GOEDEWAAGEN, M. A. J. 1942. Versl. landbouwk. Onderz. 173.
56. GOEDEWAAGEN, M. A. J. and J. J. SCHUURMAN, 1956. Proc. 7th Internat. Grassl. Congr. 45—55.
57. 後選和歌集 12. 恋四.
58. GUTTENBERG, H. 1940. Hand Buch der Pflanzen Anatomie Band 8.
59. GUTTENBERG, H. 1940. Hand Buch der Pflanzen Anatomie Band 8 : 34—41.
60. HANSEL, 1952. Bodenkultur 6 : 152—162.
61. HÄNDEL, H. 1952. Z. Pflanzen 35 : 117—136.
62. HARDESTY, B. and F. C. Elliot, 1956. Agron. J. 48 : 406—409.
63. HENDRICKSON, H. A. and VEIHMAYER, F. J. 1931. Plant Physiol. 21 : 445.
64. HUNTER, A. S. and O. J. KELLEY, 1946. Plant Physiol. 6 : 567.
65. 猪野俊平 1954. 植物組織学 内田老鶴圃 130—160.

66. 稲田勝美 1960. 農及園 **35** : 877.
67. 猪坂正之 1962. 宮崎大学農学部研究時報 **7** : 15.
68. 位田藤久太郎・堀 士郎・奥田 東 1958. 土肥誌 **29** : 260—262.
69. JACQUES, W. A. 1937. The N. Z. Jour. Sci. Tech. 267—271.
70. 鎌田悦男 1956. 日作紀 **25** : 145—146.
71. KMOCH, H. G. et al, 1957. Agron. J. **49** : 20—25.
72. KMOCH, H. G. 1960. Z. Acker-u. PflBau **110** : 425—437.
73. 片山忠夫 1961. 日作紀 **29** : 229—233.
74. 片山 佃・中村公則・明石文男 1955. 日作九支報 **9**.
75. 片山 佃 1951. 稲麦の分蘖研究 養賢堂 **60**.
76. 加藤一郎・川原政夫・内藤文男・谷口利策 1957. 東海近畿農試研報 **5** : 118—128.
77. 加藤常賢 1971. 漢字の起源 角川書 **995**.
78. 菅野行也・山崎慎一 1954. 農及園 **29** : 916.
79. 川田信一郎・石原 邦 1961. 日作紀 **29** : 345—348.
80. 川田信一郎・石原 邦 1961. 日作紀 **29** : 387—391.
81. 川田信一郎・山崎耕宇・石原 邦・芝山秀次郎・頼 光隆 1963. 日作紀 **32** : 163—180.
82. 川田信一郎・石原 邦・塩谷哲夫 1964. 日作紀 **32** : 250—253.
83. 川田信一郎・芝山秀次郎 1965. 日作紀 **33** : 423—431.
84. 川田信一郎・頼 光隆 1965. 日作紀 **34** : 210—216.
85. 川田信一郎・頼 光隆 1965. 日作紀 **34** : 440—447.
86. 川田信一郎・石原 邦・角田昌一 1967. 日作紀 **36** : 68—73.
87. 川田信一郎・大橋幸成・山崎耕宇・石原 邦. 日作紀 **38** : 434—441.
88. 川竹基弘 1955. 日作紀 **24** : 12—15.
89. 川竹基弘 1963. 農業技術 **18** : 175—177.
90. 児島如水 1793. 農稼業事.
91. 河野恭広・山田正記 1969. 日作紀 **38** : 477—488.
92. 香山俊秋・宮坂 昭・武舎武保・伊藤榮治 1958. 日作紀 **27** : 31—34.
93. KRAMER, P. J. 1949. Plant and soil water relationships McGraw-Hill N. Y. 347.
94. LEAVITT, R. 1904. Proc. Boston Nat. Hist **31** : 273—313.
95. LEISHOUT, 1957. [cited by Troughton 1962]
96. LOEWING, W. F. 1952. Iowa Academy of Science **38** : 71—72.
97. LOOMIS, W. E. 1953. Iowa State College Press. 197—217.
98. LUNDEGARDH, H. 1927. Soil Sci. **23** : 417.
99. 前田正男 1954. 農及園 **29** : 809—810.
100. 万葉集 四巻 562.
101. MARTIN, E. S. 1934. J. Coun. Sci. Industr. Res. Aust. **7** : 87—93.
102. 増島 博 1936. 北海道農試彙報 **82** : 40—45.
103. 松平敬夫 1962. 中国農試報 **12** : 165—272.
104. MAXIMOV, N. A. and A. S. KRIZILIN, 1936. Plant Physiol. **11** : 457—460.
105. MCCALL, M. A. 1934. J. Agric. Res. **48** : 283—321.
106. MERRY, J. 1941. The development of the embryo. Bull. Torrey bot. Cl. **68**.
107. METZGER, W. H. 1938. J. Amer. Soc. Agron. **30** : 80.
108. MEYERS, W. M. 1959. Handbuch der Pflanzenzüchtung. Paul Pray, Berlin.
109. MICHAEL, G. von and W. BERGMANN, 1954. Z. PflErnähr. Düng. **65** : 180—194.
110. MITSCHERLICH, E. A. 1949. [cited Wiersum]
111. MILTHORPE, F. L. 1950. Ann. Bot. Lond. N. S. **14** : 79—89.
112. 三井進午・栗原 淳 1955. 土肥誌 **30** : 427.
113. 三井進午・麻生末雄・熊沢喜久雄 1951. 土肥誌 **22** : 46—52.
114. 三井進午・熊沢喜久雄・石原達夫 1953. 土肥誌 **24** : 45—50.
115. 宮崎安貞 1697. 農業全書.
116. 森 敏夫 1960. 東北農研彙報 **11** : 1—164.
117. MULDER, E. G. 1954. Plant and Soil **5** : 246—306.
118. 長井 保・俣野敏子 1959. 日作紀 **28** : 4—6.
119. NELSON, W. W. and R. R. ALLMARAS, 1969. Agron. Jour. **61** : 751—754.
120. NETOLITZSKY, F. [cited by Esau, 1953]
121. NEWBOULD, P. and F. B. ELLIS, 1969. Root Growth Butterworths London 400.
122. NEWMAN, E. I. 1966. J. appl. Ecol. **3** :

- 139—145.
123. NISHIMURA, M. 1922. *Japan Jour.* 155—185.
124. 野田愛三, 1963. 香川大学農学部紀要 **13**: 46.
125. NOVOSELOV, N. S. 1960. *Fiziologiya Rastenii* **7**: 243—244.
126. NOWOTNOWNA (Nowotny), 1937. *J. Agric. Sci.* **27**: 503—510.
127. 岡島秀夫 1962. イネの栄養生理 農文協.
128. 岡島秀夫 1960. 東北大農研彙報 **12**: 1—146.
129. O'KELLEY, J. C. and P. H. CARR, 1954. *Amer. Jour. Bot.* **41**: 261—264.
130. 小倉忠治 1957. 日作紀 **25**: 154—156.
131. 小倉 謙監修 1957. 植物の事典 東京堂 75.
132. PAVLYCHENKO, T. K. 1942. *Publ.* 1088. *Canad. Nat. Res. Coun.* 46.
133. PAVLYCHENKO, T. K. 1937. *Ecology* **18**: 62—79.
134. PAVLYCHENKO, T. K. 1937. *Canad. Jour.* Vol. 15, sec. C. 2.
135. PERCIVAL, J. 1921. *The Wheat Plant a monograph* Duckworth and Co. London.
136. POPHAM, R. A. 1955. *Amer. Jour. Bot.* **42**: 267—273.
137. REIZ, M. E. 1929. *Amer. J. Bot.* **16**: 770—779.
138. 李 鐘薫・太田保夫 1970. 日作紀 **39**: 505—510.
139. ROBBINS, W. W. 1924. *The Botany of Crop Plants* 2d ed., P. Blakeiston's Son & Co., Philadelphia.
140. ROBINSON, W. O. 1930. *Soil Sci.* **30**: 197—217.
141. ROBERTSON, D. W. et al. 1934. *Tech. Bull.* 11. *Colo. Agric. Expt. Sta.* [cited Miller, 1938].
142. ROGERS, W. S. 1939. *J. Pomol.* **17**: 99.
143. ROGER, W. S. 1968. *Root Growth Butterworths* London. 361—376.
144. ROW, H. and J. READER, 1957. *Amer. Jour. Bot.* **44**: 596—601.
145. RUSSEL, R. S. and F. B. ELLIS, 1968. *Nature Lond.* **217**: 582.
146. 斉藤文次 1954. 九州農試報告 **2**: 283—291.
147. 酒井寛一 1941. 遺伝学雑誌 **17**: 35—40.
148. 坂村 徹 1951. 植物生理学 下巻 裳華房 170.
149. SALLANS, B. J. 1942. *Sci. Agric.* **23**: 17—26.
150. 佐本啓智・山川 勇・宇田昌義・山田 実 1959. 東海近畿農研報 **11**: 91—103.
151. 佐藤信淵 1829. 草本六部耕種法.
152. SCHUURMAN, J. J. 1955. [cited by Troughton 1962].
153. SCHWARZ, F. 1883. *Unters. Bot. Inst. Tübingen*, **1**: 135—188.
154. SIMMONS, P. M. and B. J. SALLANS, 1933. *Sci. Agric.* **13**: 439—448.
155. SINGH, K. 1952. *J. Sci. Fd. Agric.* **3**: 514—525.
156. SMITH, S. N. 1934. *J. Amer. Soc. Agron.* **20**: 785—804.
157. SMITH, T. O. and O. BUTLER, 1921. *Ann. Bot. Lond.* **35**: 189—225.
158. 副島増夫・川田信一郎 1969. 日作紀 **38**: 442—446.
159. SOMMER, A. L. 1936. *J. Agric. Res.* **52**: 133—148.
160. STURGIS, 1936. *Louisiana Agric. Exp. Sta. Bull.* **271**: 37.
161. 鈴木新一・志賀一一 1953. 中国農試報 **2**: 57—72.
162. 田口亮平 1963. 植物生理学 養賢堂 197.
163. 滝島康夫 1963. 農技研報告 **B13**: 119—252.
164. 田中典幸・副島増夫 1964. 佐賀大農学彙報 **20**: 45—55.
165. 田中典幸 1964. 日作紀 **33**: 17—24.
166. 田中典幸 1968. 日作紀 **37**: 424—429.
167. 田中典幸 1968. 日作紀 **37**: 656—661.
168. 田中典幸・藤井義典・副島増夫 1969. 日作紀 **38**: 547—553.
169. 田中典幸 1971. 日作紀 **40**: 63—68.
170. 田中典幸 1971. 日作紀 **40**: 69—74.
171. 田中典幸 1971. 日作紀 **40**: 306—310.
172. 田中典幸 1972. 日作紀 **41** (別 1): 187.
173. 田中典幸・安永秀樹 1971. 日作紀 **40** (別 1)
174. 田崎忠良・田口亮平 1970. 植物生理生態学実習 養賢堂 174.
175. TAYLOR, J. W. and McCALL, 1936. *J. Agric. Res.* **52**: 557—568.
176. TEPE, W. and E. LEIDENFROST, 1958. *Landw. Forsch.* **11**: 217—230.

177. 藤堂保明 1963. 漢字語源研究—上古漢語の単語家族の研究 学燈社 794.
178. 戸蒔義次・管 六郎 1960. 食用作物 養賢堂 33.
179. 戸蒔義次・天辰克己編 1970. 稲作診断各論 下巻 農業技術協会 20—21.
180. TROUGHTON, A. 1962. The roots of temperate cereals Commonwealth Agricultural Bureaux.
181. TURNER, T. W. 1929. Bot. Gaz. 8 : 85—95.
182. 上野昌彦・吉原 潔 1968. 日草誌 13 : 195—198.
183. 上野昌彦・吉原 潔 1968. 日草誌 14 : 100—103.
184. 上野昌彦・土屋 茂 1968. 日草誌 14 : 116—118.
185. UENO, M. YOSHIHARA, K. and T. OKADA, 1967. Nature 213 : 530—532.
186. VAN RAALTE, M. H. 1941. Ann. Bot. Gard. Buitenzorg 51 : 43.
187. VLAMIS, J. and A. R. DAVIS 1944. Plant Physiol. 19 : 33.
188. VYVYAN, M. C. and G. F. TROWELL, 1952. East Malling Res. Sta. 95—100.
189. WEAVER, J. E. 1926. Root development of field crops. McGraw-Hill N. Y.
190. WEAVER, J. E., KRAMER, J. and M. REED, 1924. Ecology 5 : 26—50.
191. WEAVER, J. E. 1919. The ecological relations of roots. Carnegie Inst. Washington Pub. 286.
192. WELBANK, P. J. 1968. Root Growth [edited by Whittington] Butterworths London 411—412.
193. WEST, E. S. 1934. J. Coun. Sci. Industr. Res. Aust. 7 : 87—93.
194. WIERSUM, L. K. 1967. Plant and Soil 27 : 383—400.
195. WILDE, S. A. and G. K. VOIGT 1955. Analysis of soil and plants for Foresters and Horticulturists J. W. Edward, Ann. Arbor, Michigan. [cited from Carley, 1966].
196. WILSON, K. 1936. Ann. Bot. 50 : 121.
197. 山田 登・猪山純一郎 1953. 21 : 197—198.
198. 山田 登・村田吉男・長田明夫・猪山純一郎 日作紀 22 : 55—56.
199. 山田 登・太田保夫・中村 拓 1961. 農及園 36 : 1983—1985.
200. 山形 恂・土井弥太郎 1957. 日作紀 26 : 93.
201. 山川 寛・岸川英利 1957. 日作紀 26 : 94—95.
202. 山本健吾 1955. 日作紀 23 : 253.
203. 山根一郎・宇佐見昭宣・池田邦郎・大向信平 1956. 東北農試報 10 : 134—155.
204. 山根一郎・佐藤和夫 1961. 東北農研彙 12 : 217—229.
205. 吉田武彦 1966. 土肥誌 37 : 65—67.
206. 吉原 潔・川鍋祐夫・岡田忠篤 1953. 農及園 28 : 201—202.