根系の形成を「見る」

森田茂紀*・関谷信人・阿部 淳

東京大学大学院農学生命科学研究科

要 旨：フィールドで栽培した作物の根系の形態や分布を把握するために、改良塹壕法+コアサンプリング法を利用することを、以前に提案した。ただし、この方法で把握できるのは、ある生育段階における根系形態でしかない。根系の機能を考察するためには、根の発生と枯死・脱落を含めた根系の形成過程を把握することが必要である。このような根系動態を把握するために、これまでにいくつかの方法が開発・利用されてきたが、本稿ではその中からイングロース・コア法（あるいはメッシュバッグ法）を利用することを提案する。この方法では、調査時点における根の現存量のほか、土壌中に埋め込んだメッシュバッグに入り込んだ根量を測定するが、根の発生と枯死・脱落の収支として現存量が決まるという考え方に基づいている。土壌の攪乱など若干の問題点もあるが、この方法を利用することで、根系形成を定量的に把握することができる。牧草の根の生長や、林木の細根の動態を調査するために利用されてきた方法であるが、1年生作物の根系研究に利用することにも意義がある。イングロース・コア法を用いて根の動態に関する研究が進めば、炭素を中心とする物質循環に関する理解が深まり、例えば、地球温暖化対策につながる可能性もある。

キーワード：イングロース・コア法、メッシュバッグ法、根系形成、ライゾトロン、ミニライゾトロン。

Grasping root system development: Shigenori MORITA, Nobuhito SEKIYA and Jun ABE (Graduate School of Agricultural and Life Sciences, the University of Tokyo)

Abstract : We previously recommended an improved soil profile method to grasp root system morphology of field-grown crops. As a next step to consider function of their root system, we chose in-growth core method (or mesh bag method) from several methods developed to understand root system development so far. In-growth core method will be superior to examine root system development, because it enables us to calculate the balance between formation and dying of roots, though it also has several issues to improve including soil disruption. In-growth core method has been used for study on the root turnover in perennial plants such as forage grass and trees, and we think it better to introduce this method for root research of annual crops as well. It will lead to understand material balance in agricultural ecosystem including global warming countermeasures.

Keywords : in-growth core method, mesh bag method, root system development, rhizotron, mini-rhizotron.

はじめに

フィールドで栽培された畑作物の根系形態を把握する方法として、現時点では改良土壌断面法（中元, 1989; Nakamoto et al., 1989; 森田・豊田, 1998）を利用して根量と分布の様相を解析することが最適であること、必要に応じて、コアサンプリング法を組み合わせることが現実的な選択であることを主張した（森田ら, 2013）。ただし、ここで把握することができる根系の形態は、ある時間断面におけるものでしかない。

たとえば、水稻の収量と、成熟期における根量の関係を検討した結果、両者の間に正の相関関係が認められるという報告が古くからある（丁, 1933; 丁, 1937; 岩槻, 1932; 森, 1954; 原田ら, 1984a, 1984b）。しかし、

これらの研究を展開させることは、容易でない。それは、時間軸を考慮した考察ができないからである。すなわち、最終的な収量は成熟期に決まるが、実際の収量を規定する収量構成要素（単位面積当たり穂数, 1穂粒数, 登熟歩合, 粒重）は生育期間を通じてそれぞれ異なる期間（部分的に重複することはあるが、それぞれが必ずしも同じではない期間）に決定し、その後、最終的な収量が決まることになる（松島, 1959）。

成熟期における根系形態についても、同様のことがいえる。すなわち、ひげ根型根系の場合は種子根の出現以降、順次出現する節根や、種子根・節根の上に形成される側根の総体として、また、主根型根系の場合は種子から出現した主根が伸長肥大するとともに、その上に側根が形成されて伸長し、さらに分枝した総体

第1図 モノリス法による水稻の根系調査の事例 (川田ら, 1963)

A, B, C, D, Eの順に、生育段階を追って採取した根系を並べている。いずれも異なる株の根系であるが、茎葉部が標準的な生育を示したものであることから、このようにして根系が形成され则认为る。

として、それぞれの時点での根系の形態が存在する。これは、いずれの生育段階でも同じことであり、それまでの生育期間における根系形成の積み重ねとしての根系形態を見ていることになる (森田, 2000)。

さらに、注意しておかなければならないことがある。すなわち、その場合の根系形態は古い根系の上に順次、新しい根がどんどん積み重ねられていくだけではなく、古い根の枯死脱落も同時に起こっているため、発生と枯死・脱落の両者の差し引きの結果を見ているという点である。生育段階を追ってコムギの根長を測定してみると、増加するだけでなく、減少している時期もあることは (森田・奥田, 1995)、このことを明確に示している。根にライフサイクルがあること (森田, 2000) を考えれば当然のことであるが、作物の根系調査では、強く意識されてこなかったのではなかろうか。

そこで、改良塹壕法を利用して根系形態を観察するだけでなく、根系の形成過程を定量的に把握するためにイングロース・コア法 (メッシュバッグ法ともいう (Boehm, 1979)) を利用して根の形成と枯死も把握することを提案したい。本稿は、根系調査法に関する総説ではなく、作物の根系形成を把握することへのアプローチを考えた第2段である。

破壊的調査法とその限界

フィールドにおける作物根系の形成過程を明らかにしようという場合、通常は、同一圃場で栽培した個体群の中から毎回、平均的な生育を示す個体を選び出し、その個体の根系をモノリス法のような破壊的な方法で調査し、その結果をつなぎ合わせていく (川田ら, 1963)。異なる個体の根系を調べているのであるが、茎葉部がほぼ同じような生育を示す個体は根系も同じような形成過程を経ていると仮定し、その時点その時点の根系形態をつなぐことで根系の形成過程を描こうという考え方である (第1図)。

もちろん、このような解析方法でも根系形態の変化を大まかに捉えることができるし、平均的な生育を示した個体について反復を取れば、定量的にも精度の高いデータを取ることができる。たとえば、円筒モノリス法を利用して水稻の根長を追いかけた結果、株当たりあるいは単位面積当たりの総根長 (側根を含む) は生育とともに増加し、出穂期前後に最高値に達した後、登熟期間中に減少することが明らかになった (第2図; Sakaigaichi et al., 2007)。

水稻の場合、出穂前後に新しい冠根の出現が終了すること (川田ら, 1963)、その後しばらくの間は新しい側根の形成が続くこと (川田・副島, 1974) が、明ら

第2図 水田で栽培した水稻の株あたりの総根長の推移 (Sakaigaichi et al. 2007)

かとなっている。出穂後に総根長が減少しているの、冠根がなくなっていなければ、それまでに形成された側根が消えたことになる。このこと自体は、古くから推測されていたことであるが、定量的に実証された意義は大きい。

以上のように、側根を含めた総根長は、個々の根の形成と枯死脱落との差し引きの結果を示しているにすぎない。したがって、破壊的な根系調査を行った結果をつなぎ合わせても、現存量の推移を把握することはできても、根系形成の実態を理解することには十分でない。そこで、フィールドで栽培した作物について、ある生育段階における根系の形態を把握することができたら、つぎのステップとして根系形成の実態を定量的に把握するため、イングロース・コア法という方法を利用して、形成過程を含めて考察することを本稿で提案したい。その前に、これまでに開発・利用されてきた根系形成に関する主要な研究方法について、簡単にみておこう。

非破壊調査法とその限界

根系の形成過程を研究することが難しい大きな理由は、根が土壌中であって直接観察することができないことにある。この問題を解決するために従来から利用されてきた方法の一つは、土耕せずに透明な培地を利用することである。その代表例が水耕栽培であり、葉ざし法を利用した研究 (第3図; 川田ら, 1980) も、その一つといえる。また、寒天培地を用いる場合、寒天濃度が低ければ根が透けて見える (川田ら, 1980)。根箱法を利用すれば、土耕の場合であっても、ガラスやアクリルでできた壁面に現れる根を直接、観察・測定

第3図 “葉ざし” 法 (水耕) で生育させた水稻冠根の生育状況 (川田ら, 1980)

A, B, C, D, Eの順に、第8, 第9, 第10, 第11, 第12 ファイトマーの冠根の生育を示す。いずれも、Uは上位根、Lは下位根 (ファイトマーの茎部分の頂端側および基部側から出た冠根) を示す。

することが可能である。グロースポーチ法 (Ohdan et al., 1995; 劉ら, 2008) は、原理としては小型の根箱法のようなものである。グロースポーチ法よりさらに特殊な環境として根を空中に保持し、その根に水耕液を吹き付ける噴霧栽培 (ミスト栽培) もある (本間・佐波, 2002a, b)。

以上のように、時間を追って根の生育を観察・測定するために様々な方法が利用されてきたが、問題点も少なくない。例えば、①根が生育する培地が土壌でない場合は、根の形態が土耕した場合とは著しく異なる、②根の培地が土壌であっても、観察のためのガラス板・アクリル板 (根はアクリル板との相性が悪く、逃げる人が多い) と土壌との間が特殊な環境となっており (土壌硬度が小さく、水や空気が通りやすい)、根が伸長しやすいので、土壌中の姿が再現できているとは限

らない, ③いずれの方法を採用するにせよ, 根の生育を観察することができる範囲が限定されるため, 幼植物の根系, すなわち生育初期における小型の根系を取り扱うことになり, 根域が制限されるため, フィールドの根系とは異なる可能性があることを, 頭に入れておく必要がある。

中性子線法(中西, 1995)やAE法(下田代ら, 1998)のように非破壊的に継続して根の生育を調査するハイテク法も開発されており, 限定された条件では威力を発揮するが, やはり狭い範囲における小さい根系しか取り扱うことができない限界がある。

ライゾトロン法

以上のような問題点を克服して, 圃場における作物の根系形成を非破壊的に継続して観察・測定する方法として, ライゾトロン法が開発された。著者の1人である森田は, 1996年にアメリカのクレムソン大学で開催された第5回国際根研究学会シンポジウム(Root demographies and their efficiencies in sustainable agriculture, grassland and forestry ecosystems)に参加したときに, エクスカーションでジョージア大学に設置されているライゾトロンを見学した。このライゾトロンでは, 地下に造った部屋のガラスでできている壁に現れた作物の根を, 定期的に異なる色のマーカーでトレースして根系の形成を観察・測定していた(第4図)。

帰山・山崎(1983)は東京大学農学部構内の畑にライゾトロンを設置して, トウモロコシの根系形成を観察することで, 生育時期別に土壌中のどこに節根が伸長するかを明らかにした(第5図)。このようにライゾトロンを利用すれば, 圃場における大型根系の形成

第4図 ジョージア大学に設置されたライゾトロンの壁面に現れた根を観察時期別に異なるマーカーで記録したシート(森田原図)

過程を非破壊的に, しかも継続して観察することができるし, 土壌部位別の根の生育について詳細に観察できるというメリットがある。このライゾトロンは, フィールドで通常の何十倍かに拡大した根箱と考えることもできる。ただし, かなり大がかりな装置なので, 設置に多くの予算と労力が必要となる。また, 装置を移動することができないので, 研究場所や対象作物が限定され, 反復を取ることは容易でない。また, ライゾトロンでも壁面と土壌との間が特殊な環境になる(水や空気が通りやすく, 時々, 光があたる)ので, 注意が必要である

森田は2000年にオランダで開催された第3回不定根形成国際シンポジウムに参加した際, エクスカー

第5図 ライゾトロン法で観察・測定したトウモロコシの根系形成(帰山・山崎, 1983)
グラフ中の黒丸は, それぞれの期間中に伸長している根端の位置を示す。

ションでワーゲニンゲンにある国際植物研究所 (Plant Research International) を訪問し、ここで根研究施設 (Rhizolab) を見学した (森田・犬飼, 2000)。これは、典型的なライゾトロンとは異なるが、同じアイデアを利用している。ここでは、根の生育を観察・測定するための窓ガラスはなく、壁の所々に水平方向の穴が開いており、そこに透明の管が挿入されている。そこに、次節で取り上げるミニライゾトロンを挿入して、根の観察・測定を行うようになっている (そのほか、各種センサーが組込まれており、地温、土壤水分、電気伝導度などが測定できるし、土壤中の期待や液体を採取して分析することもできる)。ここで利用しているミニライゾトロンとは、どういうものであろうか。

ミニライゾトロン法

ライゾトロンのように、非破壊的に根の生育を継続して観察・測定できるという利点を生かしながら、さらに機動性をあげて反復をとることを容易にしたものにミニライゾトロンがある (第6図)。作物を栽培する圃場の土壤中に透明な円筒を差し込んでおき、定期的にその円筒の中にカメラやスキャナーを差し込んで、壁面に現れた根を観察・測定する装置である。

このようにして壁面に現れている根の画像を比較検討していけば、根の発生と枯死・脱落とを詳細に把握することができる。すなわち、時間 t_1 で認められなかった根の像が時間 t_2 で認められれば、その根は時間 t_1 から時間 t_2 までの間に新たに発生したことになるし、反対に、時間 t_1 で認められていた根の像が時間 t_2 で認められなければ、その根は時間 t_1 から t_2 までの間に枯死・脱落したことになる (第7図)。

第6図 ミニライゾトロンを利用した水稻の根系形成の観察・測定 (森田原図)

水平に対して 45° の角度で水田中に透明なアクリル管を挿入して、その中にスキャナーあるいはマイクロカメラを挿入して、壁面に現れた根の画像を取り込み、解析する。アクリル管の地上部分は光が入らないようにアルミ фольで覆うとともに、雨水や田面水が入らないように蓋をしておく。この写真は、キヤノンの円筒形スキャナーを用いた CID 社の CI-600。

なお、円筒から光や雨水が入ることを避けるために遮光したり、蓋をする。また、土壤中に差し込む円筒の壁面に沿って根が伸長し易いので、土壤表面に対して 45 度の傾斜をつけて差し込むことが多い。このような工夫をしても、壁面に現れる根の量にはバイアスがかかると考えておいた方がよい。それは、土壤表層では横方向に伸長する根が多く、土壤深層では下方向に伸長する根が多いからである。そのため、壁面に現

第7図 ミニライゾトロンで取り込んだ水稻根の画像 (長谷部・未発表)

左 (時間 t_1 : 根は黒) より右 (時間 t_2 : 根は赤) の方が進んだ生育段階を示す。いずれの場合も、壁面に現れた根を写し取った後に重ね合わせ、新たに現われた根は、この2つの生育段階の間に形成されたもの、消えた根は枯死・脱落・分解したものとする。

第8図 イングロース・コア法によるエريانサス根の採取 (関谷原図)

A: メッシュの掘り取り, B: メッシュの中に伸長した根, C: 掘り出したメッシュ.

れた根の長さは格子法や画像解析により測定できるが、この値から土壌中の根量や根長密度を推定すると誤差が大きくなる可能性が高い。このような原理的な問題に加えて、水稻の場合には側根が樹木の細根よりかなり細い場合が多いため、鮮明な根の画像を得にくいという問題もある。以上のように、ミニライゾトロン法を利用して根量の測定や推定をすることには限界があり、慎重に考えた方がよい。根の発生と枯死・脱落の様相をピンポイントで観察することに限定すれば、大きな力を発揮することは間違いない。

イングロース・コア法

以上のように、根系形成を研究するためにいくつかのものが考案されており、ライゾトロンやミニライゾトロンを利用すれば、フィールドにおける根系形成を、根の発生と枯死とに分けながら観察・測定することが、

ある程度はできる。しかし、いずれも問題点や限界があり、根系形成を定量化して正確なデータを取得することは難しい。そこで、根のターンオーバー、すなわち形成と枯死・脱落を含めた根系形成を定量的に検討するには、これとは別の方法が必要となるので、著者らはイングロース・コア法の利用を提案したい。

イングロース・コア法の考え方は、以下のようなものである。生育時期 A において、調査地域の数か所から、株の近くから土壌コア（たとえば、直径 5cm×深さ 20cm）を掘り出す。このときに採取した土壌中に含まれていた根量を現存量 (A) とする。予め篩にかけて準備した土壌（根が含まれていない）をメッシュバッグに充填し、元の場所に埋め戻す。このメッシュバッグを再度、生育時期 B に掘り出し（第 8 図）、その中に存在する根をコア根量 B とする。生育時期 A には、このメッシュバッグの中に根はなかったのに、

第9図 イングロス・コア法による根系形成の解析例 (長谷部・未発表)

イングロス・コア法を利用して水田で栽培した水稻品種タカナリと日本晴の根系形成を解析した一例。

コア根量 B は生育時期 A ～ B に新たに形成された根量ということになる。また、このメッシュバッグとは別に、生育時期 B に新たに掘り取った土壌コアに含まれている根量を測定し、現存量 B とする。生育時期 A 以後に根が形成され、また一部が枯死して、その差し引きの結果が現存量 B になっているので、

現存量 A + (A ～ B の形成量) – (A ～ B の枯死量) = 現存量 B

ということになる。(A ～ B の形成量) はコア根量 B なので、

現存量 A + コア根量 B – (A ～ B の枯死量) = 現存量 B
(A ～ B の枯死量) = 現存量 A + コア根量 B – 現存量 B

ということになる。このような測定と計算を繰り返していけば、生育を追って根の形成と枯死がどのように推移するかを定量的に把握できる (第9図)。

この方法で難点とされるのは、埋め込んだメッシュバッグの中の土壌環境が周辺の本来の土壌とは硬度や水分含量が異なったり、メッシュバッグの周辺に隙間ができたりして、インタクトな土壌条件の場合より根の形成量が過大評価あるいは過小評価される可能性があることである。そのため、メッシュバッグの埋め込み作業には、十分な配慮が必要である。

おわりに

イングロス・コア法は、必ずしも新しい手法ではなく、多年生作物である牧草の根のターンオーバー研究に以前から用いられてきた方法である (Oliveira, et al., 2000)。また、林学分野でも樹木の根、とくに細根の動態を研究するために、よく使われている (Hirano et al., 2009)。根系形成に関する発育形態学的な研究において発生と枯死・脱落とを含めた動態を把握する必要があることは、多年生植物に限ったことではない。

すでに指摘したように、イネを含む1年生作物でも、根系の機能に関する研究を深めていくための前提として必要なことである。このような観点からの研究は、植物体を通した炭素を中心とする物質循環に関する理解にとっても重要であり、地球温暖化対策にもつながる可能性がある。

謝辞 本稿の一部は、(独)新エネルギー・産業技術総合開発機構 (NEDO) の「セルロース系バイオエタノール革新的生産システム開発事業」における研究成果を、また一部は日本学術振興会科学研究費補助金基盤研究 (B) 「天水田イネ・陸稲における土壌ストレス要因と根系形質関連 QTL の相互作用評価」(課題番号: 22405042 研究代表者: 山内章) における研究成果を含んでいる。第7図と第9図は長谷部寛氏 (現在、全国農業協同組合中央会) の修士論文 (2006年・東京大学) から改変・転載したものである。

引用文献

- Boehm, W. 1979. Methods of Studying Root Systems. Springer-Verlag, Berlin. 91.
- 本間知夫, 佐波哲次 2002a. 噴霧耕装置を利用したチャの根に関する研究成果の紹介 (1). 農業および園芸 77 : 828-832.
- 本間知夫, 佐波哲次 2002b. 噴霧耕装置を利用したチャの根に関する研究成果の紹介 (2). 農業および園芸 77 : 928-934.
- 原田二郎・山崎耕宇・中元朋実・三宅晃・梅田泰一郎 1984a. 農家水田に生育した水稻の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. 日作紀 53 : 307-312.
- 原田二郎・山崎耕宇・梅田泰一郎・三宅晃・中元朋実 1984a. 農家水田に生育した水稻の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. 日作紀 53 : 313-319.

- Hirano Y, Noguchi K, Ohashi M, Hishi T, Makita N, Fujii S, Finer L 2009. A new method for placing and lifting root meshes for estimating fine root production in forest ecosystems. *Plant Root* 3 : 26-31.
- 岩槻信治 1932. 水稻の根に関する研究. 農業および園芸 7 : 64-70.
- 婦山長憲, 山崎耕宇 1983. トウモロコシの根系領域の形成と1次根の伸長方向ならびに伸長速度. 日作紀 52 : 508-514.
- 川田信一郎, 山崎耕宇, 石原邦, 芝山秀次郎, 頼光隆 1963. 水稻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茶目した場合の一例. 日作紀 32 : 163-180.
- 川田信一郎, 副島増夫 1974. 水稻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. 日作紀 43 : 354-374.
- 川田信一郎, 片野学, 山崎耕宇 1980. 水稻冠根の伸長方向角度および屈地性について. 日作紀 49 : 301-310.
- 劉建, 辺嘉賓, 塩津文隆, Ghosh, S. C., 豊田正範, 楠谷彰人 2008. 水耕栽培で塩ストレスを与えた水稻品種の耐塩性と根系形態. 日作紀 77 : 326-332.
- 松島省三 1959. 稲作の理論と技術－収量成立の理論と応用－. 養賢堂, 東京.
- 森敏夫 1954. 水稻根の生態的特性に関する研究 (第1報) 水稻根の發育に及ぼす硫化水素の影響: 東北地方の低位生産水田に関する研究 (第6報). 東北大学農学研究所彙報 6 : 1-18.
- 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 —. 日作紀 61 : 689-690.
- 森田茂紀, 奥田浩之 1995. 圃場で栽培シコムギの種子根および節根の伸長および分枝根形成. 日作紀 64 : 14-18.
- 森田茂紀, 豊田正範 1998. 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を用いて栽培したトウガラシおよびメロンの収穫期における根系の形態. 日作紀 67 : 353-357.
- 森田茂紀 2000. 根の發育学. 東京大学出版会, 東京.
- 森田茂紀, 犬飼義明 2000. オランダの根研究施設を見学して. 農業および園芸 75 : 1319-1324.
- 森田茂紀, 関谷信人, 阿部淳 2013. 根系の形態を「見る」. 根の研究 22 : 9-17.
- 中元朋実, 坂本晴一, 下田和雄, 松崎昭夫 1989. アワ, キビ, トウジンビエおよびトウモロコシの根系の比較研究. 日作紀 58 : 530-534.
- Nakamoto, T. 1989. Development of rooting zone in corn plant. *Jap. J. Crop Sci.* 58 : 648-652.
- 中西友子 1995. 生育中の根および根近傍の土壤中の水分像. 農業および園芸 70 : 62-68.
- Ohdan, H., Daimon, H., Mimoto, H. 1995. Evaluation of allelopathy in *Crotalaria* by using a seed pack growth pouch. *Jpn. J. Crop Scie.* 64 : 644-649.
- Oliveira, M.R.G., van Noordwijk, M., Gaze, S.R., Brouwer, G., Bona, S., Mosca, G., Hairiah, K. 2000 Auger sampling, ingrowth cores and pinboard methods. In : Smit, AL., Bengough, A.G., van Noordwijk, M., Pellerin, S., van de Geijn, S.C., Eds., *Root methods : A handbook*. Springer-Verlag, Berlin, 175-210.
- Sakaigaichi, T., Morita, S., Abe, J. and Yamaguchi, T. (2007) Diurnal and phenological changes in the rate of nitrogen transportation monitored by bleeding in field grown rice plants (*Oryza sativa* L.). *Plant Production Science* 10 : 270-276.
- 下田代智英, 稲永忍, 杉本幸裕, 森田茂紀 1998. AE 法を利用した土壤中の植物根の生長の非破壊的計測法. 農業および園芸 73 : 817-821.
- 丁 主一 1933. 水稻の根に関する研究 第1報. 農業および園芸 8 : 109- 118.
- 丁 主一 1937. 水稻の根に関する研究 第2報. 農業および園芸 12 : 830- 838.