根系の機能を「見る」

森田茂紀^{*1)}・阿部淳²⁾

1) 東京農業大学農学部

2) 東海大学農学部

要 旨：圃場における作物根系の生理的活性を、出液速度を指標として測定・評価し、収量形成との関係等について考察を行った。すなわち、水稻の生育に伴う出液速度を測定し、 $\text{出液速度} = \text{根量} \times \text{生理的活性}$ と考えて解析したところ、個々の根の生理的活性は比較的早く低下していた。しかし、根系全体の根量が増加するため出液速度は増加し、出穂期ごろに最大となり、新根の発生がなくなる登熟期間に急速に低下していくことが明らかとなった。また、出液速度の推移と収量との関係を検討した結果から、登熟期間における根系全体の老化をどのように抑えるかがポイントと考えられた。出液中の窒素を分析することも可能で、 $\text{窒素吸収量} = \text{出液速度} \times \text{窒素濃度}$ と考えて解析したところ、登熟期間中に窒素の吸収能力も低下していることが明らかとなった。これらの知見は、根系の側から収量増加を検討するときに大いに参考になるものである。

キーワード：根系機能、根系構造、生理的活性、出液速度、出液成分。

Grasping root system activity : Shigenori MORITA^{*1)} and Jun ABE²⁾ (¹⁾Faculty of Agriculture, Tokyo University of Agriculture, ²⁾School of Agriculture, Tokai University)

Abstract : Bleeding sap rate was monitored to evaluate physiological activity of whole root systems in field-grown rice plants on the condition that bleeding sap rate will be determined by the combination of the total root length and its physiological activity. Bleeding sap rate of rice plants increased to reach the maximum at the heading stage mainly because of increase in root length, and thereafter rapidly decreased during the grain-filling period due to no new root formation. Examination on bleeding sap rate in relation to yield showed the importance of slower senescence of root system to get higher yield. Analysis on nitrogen in bleeding sap can be examined on the condition that nitrogen uptake will be determined by the combination of nitrogen concentration and bleeding sap rate. Such considerations will be helpful to increase yield through improving root system activity.

Keywords : bleeding sap contents, bleeding sap rate, physiological activity, root system architecture, root system function.

はじめに

本シリーズの第1報(森田ら, 2013a)で、フィールドにおける根系調査では、改良土壌断面法(中元ら, 1989; Nakamoto, 1989; 森田・豊田, 1998)とコアサンプリング法とを組合せて根系形態を把握することが、現実的であることを主張した。また第2報(森田ら, 2013b)では、イングロース・コア法を利用することで時間軸を導入し、根系形成について検討した。さらに第3報(森田・阿部, 2014)では、水稻を例にとって根系形態や根系形成と根系構造との関係について考察した。

フィールドにおける作物根系を形態学的な側面から考察する場合の大枠は、以上の3回でほぼカバーできたと考えている。ただし、最終目標は作物根系の機能を向上させることであり、茎葉部の生育や収量・品質に対して根系がどのように、どれくらい貢献しているかを解明しながら、これを改善していくことにある。そのためには、フィールドにおける根系機能、とくに

養水分吸収機能や生理的活性を把握することと、それを根系形態や根系構造と関係づけて考察し、評価することが必要となる。

そこで、この「見る」シリーズの第4報では、出液現象を利用して根系機能や生理的活性を測定・評価することを取り上げ、根系形態との関係も踏まえて考察する。水稻の出液速度をめぐる研究成果については、以前に、このような観点から解説したことがある(森田ら, 2010a, b, c)。本稿は、そこでの議論を基礎にしながら再検討を行っており、検討に用いたデータや文献には重複している点が少なくない。

排水現象と出液現象

森田が山形県の庄内地域で水稻の根系調査に参加した際、「よく穫れるイネは、朝、葉先につく水滴が大きい」という話を聞いた(森田・阿部, 2000)。この水滴は朝露でなく、葉先や葉縁にある水孔から押し出された水である。夜間は気孔が閉じて蒸散が止まり、受動的吸水はほぼなくなる。しかし、能動的吸水は夜間

も続くため、日中に蒸散で植物体から失われた以上の水が吸収されると、余分な水は水孔から排出される。これが、排水 (guttation) と呼ばれる現象である。したがって、排水現象の結果として生まれる水滴の大小は、能動的吸水の基盤となる根の生理的活性の指標となる。そのため、古くから土井・山谷 (1953)、藤井・田中 (1957)、馬場ら (1986) は排水現象に着目した研究を行なっているが、それぞれの研究には課題もあった。

排水現象と同様、能動的吸水に基づく現象として出液 (bleeding, exudation) がある。これは、茎葉部の切口から水液が出るもので、代表例としてヘチマの水取りがよく知られている。この出液現象を利用すれば、排水現象より簡単にフィールドにおける根系の生理的活性を測定・評価できる。根の生理的活性の指標としては、従来、呼吸速度や酵素活性 (TTC 還元力や α -ナフチルアミン酸化力) が利用されてきた。しかし、いずれの方法でも、根を掘り出して測定するため、多くの時間と労力を必要とするほか、必要な試薬の中に今日では、安全管理の面で規制されているものがある。根系の一部について測定した結果で根系全体を推定することにも、問題がある。以上のように、従来の手法では、インタクトな状態の根系全体についての生理的活性を継続して測定・評価することが容易でない (阿部・本間, 2003)。その点、出液速度を指標とすれば、現場で根系全体を対象とし、非破壊的に、比較的容易に、根系の生理的活性を測定・評価できるというメリットがある (森田・阿部, 1999a, 阿部・本間, 2003)。

出液速度の推移と評価

出液速度の測定・評価を標準化するため、まず測定時刻と測定時間を決めることにした。水田で慣行栽培した同一株の出液速度を追跡したところ、茎葉部を切

第1図 水稻の株当たりの出液速度の日変化 (森田・阿部 2002)。

除する時刻に関係なく、茎葉部の切除直後から出液速度は徐々に減少し、最終的に非常に低い値となった (森田・阿部, 2002)。このように、茎葉部の切除は出液速度を低下させるため、測定は短時間で済まなければならない。

そこで、水田で慣行栽培した水稻で、1時間ごとに毎回新たに標準的な生育を示した株を選定して出液速度を測定した。その結果、水稻の出液速度は時刻による変化は比較的小さく、午前中にピークを持つ、緩やかな日変化を示した (第1図, 森田・阿部, 2002)。葉位別に葉身基部で出液を採取した結果も、同じような傾向を示している (平沢ら, 1983)。そこで、これらの結果を踏まえて、イネの出液速度は午前中に測定することにした。

水田で慣行栽培した水稻の出液速度を、生育を追って午前中に調査した結果、株当たりの出液速度は田植え直後から増加を始め、出穂期ころピークに達した後、登熟期間中に急激に減少した (第2図, 森田・阿部, 2002)。平沢ら (1983) も、同様の推移傾向を報告している。ここで、「出液速度 = 根量 × 根量当たりの生理的活性」として、出液速度の評価を行うことにした (阿部・森田, 2004)。すなわち、このように仮定し、出液速度を根量で割り、単位根量当たりの出液速度を算出すれば、イネの生育に伴う根の生理的活性の推移を考察することができる (森田・阿部, 2002)。ただし、時間や労力などの制約から、毎回詳細な根系調査を実施することは現実的ではないので、以下のような方法で根量を推定した。

出液速度と根系形成

水稻の体は、ファイトマー (形態的単位) が積み重なってできており、順次、形成されるファイトマーから冠根が出現する (森田, 1994; Nemoto et al., 1995)。

第2図 水稻の生育に伴う株当たりの出液速度の推移 (森田・阿部 2002)。

ファイトマーに着目して根系形成を解析した結果、異なる品種を比較した場合も (森田ら, 1997), 同じ品種で栽培条件を比較した場合も (阿部ら, 2000), 株全体のファイトマー総数と冠根の総数との間には密接な線形関係が認められた。したがって、稲株を構成するファイトマー数が分かれば、根系を構成する冠根数の相対値として利用できる。ファイトマーの定義から、株全体の葉の総数 (枯れ上がった葉を含む) が、稲株を構成するファイトマーの総数になる。そこで、それぞれの生育時期の出液速度を総葉数 (ファイトマー総数) で割り、冠根 1 本当たりの出液速度の相対値を推定することにした。

以上のようにして推定した単位根量当たりの生理的活性は、株当たりの出液速度より早い時期から緩やかに減少しており、出穂期以降は株当たりの場合と同様に急速に減少した (第 3 図)。冠根はファイトマーから出現して伸長し、側根を形成する。個根の生理的活性は比較的早い時期にピークに達し、すぐに低下を始める。ただし、ファイトマー形成が急速に進んでいくため、ファイトマーから出現する冠根数の増加が、個根の生理的活性の低下より相対的に大きく、株当たりの出液速度は増加していく。出穂期前後になると新しい冠根の出現や伸長がほぼ終り、側根の枯死・脱落により根長が減少するため (Sakaigaichi et al., 2007), 個根の生理的活性の低下が顕著に現われて、株当たりの出液速度が急激に減少すると考えられる (森田・阿部, 2002)。同様の現象は圃場で栽培したトウモロコシでも確認されている (森田ら, 2000)。

環境条件と出液速度

収量形成と出液速度との関係を考察する前に、環境条件がイネの出液速度に及ぼす影響について簡単にみておきたい。

第 3 図 水稻の生育に伴うファイトマー当たりの出液速度の推移 (森田・阿部 2002)。

水稻品種に関係なく、地温が高いと茎当たりの出液速度 (単位根量当たりの出液速度と考えてよい) も高い (大橋・静川, 2000)。また、地温が高いほど茎当たりの出液速度が指数関数的に増加すること、その際の温度係数 Q_{10} は 2.2 であり、呼吸速度とほぼ同じ値であることも報告されている (山口ら, 1995b)。さらに、呼吸阻害剤を処理すると出液速度が低下する (平沢ら, 1983)。これらの事実から、出液現象の背景には、呼吸を基盤とする生理現象があると考えられる。実際、穂孕み期以降の根の呼吸速度と茎当たりの出液速度との間には、有意な正の相関関係が認められる (山口ら, 1995b)。以上の研究成果は、根系の生理的活性を測定・評価するために、出液速度が指標となることを強く支持するものである。

出液速度の温度反応性には、品種間差異が認められる。すなわち、低温処理により出液速度が低下する程度は、品種の耐冷性に対応していた (楊ら, 2001)。ただし、出液速度に対する低温の影響は、土壤水分によっても異なる。通常、湛水条件下で栽培される水稻の出液速度も、落水などによる土壤水分の影響を受ける。中干しすると出液速度が急激に低下し、再度、湛水すると急激に増加して、中干し前のレベルに戻る (第 2 図, 森田・阿部, 2002)。ただし、根の生理的活性が中干し前に比べて上昇したかどうかは明らかでない。

地温や土壤水分含量が出液速度に影響を及ぼすことは、コムギ (小柳, 1995) やダイズ (馬ら, 2004) でも知られている。これらの畑作物では、出液速度が最大となる土壤水分率があり、それより乾燥しても過湿になっても出液速度は低下する。そのほか、出液速度が培地の窒素濃度に大きな影響を受けることが、たとえばトマトで報告されている (Minshall, 1964, 1968)。

栽培方法と出液速度

水稻の栽培研究で、出液速度を指標として根の生理的活性を検討する事例が増えている。例えば、農家水田で乳苗移植栽培を行うと、登熟期における出液速度の減少は慣行の稚苗移植栽培に比べて緩やかである (森田ら, 1995, 1996; 折谷ら, 1997)。この結果は、生育後期における根の生理的活性は、慣行区に比べて乳苗区で相対的に高いことを示しており、出穂後における下葉の色 (SPAD 値) の低下が、慣行区より乳苗区でやや緩やかなことと呼応している。生育後期における水稻根の生理的活性と光合成速度が関連していることを示唆する報告もある (Jiang et al., 1994a, 1994b) ので、今後の技術開発の結果次第では乳苗移植栽培の収量レベルを向上できる可能性がある。乳苗区の土壤表層に分布する根のかかなりの部分は、「うわ根」 (川田ら, 1963) と考えられる。「うわ根」は、一般に側根がよ

く発達すること (川田・副島, 1974), また, 側根の発達した冠根は出液速度が高いことが知られている (山崎・阿部, 1987). したがって, 生育後期の乳苗区で根の生理的活性が比較的高いことは, 個根の形態と密接に関連している可能性が高い (阿部・森田, 2003; 阿部ら, 2003).

イネは根に通気組織を形成し湛水条件に適応しているが, 透水性が低い場合は土壌の還元化によって根に障害が生じることがあり, 保水性を高めるための代掻きを省略する無代掻き栽培により, 生育後半の根の活性が高まる可能性がある. 不耕起・無代掻き栽培した水稻の登熟期間中の出液量は, 耕起・代掻き栽培に比較して高く維持された. また, 登熟期間中の出液量の減少程度は不耕起・無代掻き栽培の方が緩やかであった (本林ら, 2004). 無代掻き栽培すると, 代掻き栽培より生育後期の出液速度が高く維持されることは, 別に報告がある (三原, 2009). ただし, その事例では収量は代掻き栽培に劣っており, 根の生理的活性が高いことが, 収量に十分反映されていなかったと考えられる.

下田代ら (2009) が肥料の組合せについて検討した結果, 出液速度は年次や施肥で大きく変異していたため, とくに登熟期間中は推移に着目することが望ましい. なお, この研究では, 出液速度が最高に達するのが出穂期より少し前であったり, 登熟期間中に小さなピークが認められたが, これは西南暖地における水稻の生育特性に対応している可能性もあり, 興味深い.

著者らは, タイの水田で異なる施肥条件で栽培されたイネの出液速度を測定したことがあるが, 成熟期における出液速度と収量の間に密接な正の相関関係が認められた (Songmuang et al., 1997). また, 中国の福建省の山間部には透水性が著しく低い強湿田が広く分布しており, 収量が低いレベルに留まっていることが問題である. そこで, 福建省農業科学院稲麦研究所の李義珍博士が畝立栽培を考案した結果, 1987 年から栽培が広がり, 収量が著しく増加した. 現地調査を行った結果, 慣行栽培に比較して畝立栽培では株当たりの出液速度も, 茎当たりの出液速度も非常に高い値を示した (森田ら, 1997). この結果は, 強湿田では畝立栽培をすることで根系環境が改善され, 根の生理的活性が高く維持されていることを示唆している.

収量形成と出液速度

すでにみたように, 収量形成において重要な登熟期に, 根系全体の出液速度が急激に減少する (平沢ら, 1983; 蔣ら, 1988; 森田・阿部, 2002). これは, 根系の機能的な面から収量形成を考えていく場合, 出液速度が重要な手掛かりとなることを示唆している. そこで, 収量形成の指標として登熟期間中の穂重を取り上

げ, 出液速度との関係について検討を行った結果, 両者の間に有意な負の相関関係が認められ, 穂重が増加するのに伴って出液速度が減少していた (第 4 図, 森田・阿部, 1999b, 1999c). 異なる収量レベルにおいても検証したところ, 同じような相関関係が認められたが, 両者の回帰直線は収量レベルによって異なった (森田・阿部, 2001).

収量の形成過程や最終収量と出液速度との間に密接な関係が認められたことから, 登熟期間中に穂と根系との間で光合成産物の分配を巡る競合が存在し, かつ, 登熟期間中の根の生理的活性が登熟, ひいては最終収量に大きな影響を与えていると考えられる. そこで, 出穂直後に株全体の穂を取り除く処理を行ったところ, 登熟期間中の出液速度の減少は対照区より緩やかであった (森田・阿部, 1999b, 1999c). 一方で, 水田の周辺に位置している株には周縁効果が認められたので, これを利用して検討したところ, 出液速度が高い株ほど最終的な穂重も大きい傾向が認められた (森田・阿部, 1999c).

以上のことから, 高い収量をあげるために, とくに登熟期間中の根系の生理的活性が高いこと, 低下が緩やかであることが必要と考えられる. すなわち, 収量の向上を実現させる 1 つの方途として, 籼の登熟は進行させつつも根系の老化を遅らせることがあるのではないかと, 著者らは考えている.

品種特性と出液速度

河西ら (2003) が, ポット栽培した水稻・陸稻 14 品種の出液速度と根重・根長を測定したところ, 生育前半は単位根量当たりの出液速度に大きな変異が認められず, 出液速度の品種間差は根量の違いによると考えられた. 生育後半は根量だけでなく, 根量当たりの出液速度にも品種間差異が認められた. また, 単位根長

第 4 図 水稻登熟期における穂重と出液速度の関係 (森田・阿部 1999b).

当たりの出液速度と比根長 (= 根長 / 根重比) との間に密接な正の相関関係が認められ、側根の発達程度が出液速度に大きな影響を与えていることが示唆された。

著者ら (阿部・森田, 2002) が、収量レベルや草型が異なる 4 品種について出液速度と収量性との関係について検討した結果、登熟期間中の穂重の増加と出液速度の減少の間に密接な負の相関関係が認められた。しかし、穂重と出液速度との間に得られた回帰直線が、品種によって必ずしも同じではないことも分かった (第 5 図)。たとえば、多収品種のタカナリでは他の品種に比較して回帰直線の勾配が小さく、登熟期間中の根の生理的活性の低下、すなわち根の老化が緩やかと考えられた。国際稲研究所による New Plant Type (NPT) の育成初期の系統である IR65598-112-2 は、穂重および出液速度のいずれも他の品種より有意に小さく、この系統を日本で栽培した場合は、根の生理的活性も初めの登熟も、十分な能力を発揮できないと考えられた。

また、水田で栽培した多収性品種アケノホシと日本晴の出液速度を比較した場合、つねにアケノホシの方が日本晴より大きい値を取った。これには、茎葉部の生育に伴う根系の量的な発達も大きく寄与しているはずである。ただし、出穂期以降のアケノホシの出液速度の低下が、日本晴に比べて緩やかであることにも注目しておきたい (蔭ら, 1988)。

楠谷ら (2000) は、多数の日本品種とアジア各国で育成された多収性品種を供試して出穂期と成熟期の出液速度を測定した。その結果、登熟歩合と出液速度減少率との間に有意な負の相関関係が認められたことから、出液速度減少率 (= $1 - [\text{成熟期の出液速度} / \text{出穂期の出液速度}]$) が低い品種は登熟期間中の根の老化が緩やかで、初めの登熟にも有利と考えられた。

以上の事例において、出穂以降の出液速度が高い、あるいは低下が緩やかな場合は登熟期間中の光合成速度が高く維持されており、光合成産物の穂と根系への分配でも競合が起らないため、根系では能動的吸水

だけでなく、受動的吸水もストレスを受けない。このことがまた光合成速度の維持に寄与し、最終的な収量レベルも高いものになると考えられる (平沢ら, 1992; 蔭ら, 1988; Jiang et al., 1994a, 1994b)。

以上のように、登熟期間中の出液速度に着目して収量形成を考察する場合、まず出液速度を根量と単位根量当たりの生理的活性とに分けて検討することが望ましい。また、出液速度の絶対値だけでなく、推移に注目することが極めて重要であり、出液速度が最も高くなる出穂期に対して、登熟期間中にその出液速度がどの程度低下するかが、根系の老化を示す指標になると考えられる。

窒素吸収の日変化

以上、出液速度を指標にして根の生理的活性を測定・評価した研究についてみてきた。出液現象では得られた出液の成分を分析することも可能で、これによって植物栄養学的・植物生理学的な知見も得られる (梶田, 1989; Masuda et al., 1990; 梶田・島田, 1993; Minshall, 1964, 1968; 森田・豊田, 2000)。

そこで、水田でコシヒカリを慣行栽培して出液を採取し、収量形成に大きな影響を及ぼす窒素の濃度を測定したところ、午前中にピークを有する緩やかな推移を示した (Sakaiguchi et al., 2007)。すなわち、出液中の窒素濃度は日の出とともに急激に上昇し、午前中に最高値に達した後、徐々に減少して、日没とともに急激に減少した。一方、出液速度の日変化が比較的小さく、茎葉部への窒素転流速度 (= 窒素濃度 × 出液速度) の日変化は、出液中の窒素濃度とほぼ同じ推移を示した。

出液成分の分析でモニタリングした窒素吸収は、昼夜で違いが認められた (Sakaiguchi et al., 2007)。同じ結果は、すでにポット栽培のイネで報告されていたが (境垣内ら, 2005)、水田でも確認できた。茎葉部の切除の影響もあるかもしれないが、ほかにも同じような報告 (Delhon et al., 1995; 森田・豊田, 2000) があることから、イネでも窒素の吸収に光条件が大きな影響を与えていると推察される。

窒素吸収と根系形成

株当たりの窒素吸収量は生育に伴って増加し、出穂期に最高値を示した後、急激に減少した。株当たりの総根長も同じような推移を示した。そのため、総根長と出液速度との間には、生育期間を通じて、有意な正の相関関係が認められた。したがって、出液速度は第一義的には総根長によって規定されていると考えられる (Sakaiguchi et al., 2007)。

出液中の窒素濃度は、出液速度よりかなり早くから減少傾向が認められた。1つの理由として、元肥に由

第 5 図 水稻登熟期における穂重と出液速度の関係における品種間差異 (阿部・森田 2002)。

来する土壌中の窒素がイネに吸収されて減少したことがある。また、根系を構成している個根の生理的活性が低下したことも、関係すると考えられる (Sakaigaichi et al., 2007)。総根長と出液の窒素濃度との間には密接な正の相関関係が認められたが、両者の間に得られた回帰直線は、出穂の前と後とで異なっており、単位根長当たりの窒素濃度は出穂前より出穂後の方が低かった (第6図)。

茎葉部への窒素の転流速度 (= 窒素濃度 × 出液速度) は出液速度とほぼ同じ動きを示した (第7図)。これは、生育期間を通じて出液中の窒素濃度の変異が、出液速度に比較して小さいからである (Sakaigaichi et al., 2007)。折谷・葭田 (1970) はポット栽培した水稻を用いて、出液現象を利用して窒素の吸収をモニタリングしたところ、同様に幼穂形成期ころにピークを示した。

さらに、出液の窒素分析によって窒素吸収を議論できるかどうかを検討するため、植物体の窒素分析を行った。その結果、出液の窒素分析から推定した窒素吸収量は植物体の窒素量より少なかったが、最高分けつ期以降、両者の間には有意な正の相関関係が認められた (第8図)。出液の窒素分析では若干、過小評価になる可能性があるが、出液の窒素分析自体はイネの植物栄養学的研究に有効であると考えられる (Sakaigaichi et al., 2007)。

出液からみた追肥効果

追肥は稲作における重要な管理作業の1つであり、窒素追肥を行なうと3日目には光合成機能が上昇し、その効果が2～3週間維持されることや (三井・石井, 1939)、根の生理的活性の指標である α -ナフチルアミン酸化力が高まること (松崎ら, 1972) などが報告されている。しかし、追肥適期を外すと節間伸長が起

こり倒伏しやすくなるし、施肥量が多すぎると無効分げつを増やし過繁茂となりやすい (松島, 1973)。したがって、追肥した窒素が、いつ、どれくらい稲体に吸収されるかを正確に把握しておく必要がある。しかし、植物体の窒素分析では時間単位の検討を行うことが困難なので、出液中の窒素分析を行なった。このような試みは、これまでも行なわれたことがあるが (折谷・葭田, 1970; 山口ら, 1995a; 山口ら, 2001)、ここではポット試験と水田試験とを組合せて、さらに詳細に検討した (境垣内ら, 2005)。

その結果、窒素追肥の3時間後には、追肥区と対照区の出液中の窒素濃度に違いはみられず、6時間後に初めて追肥区の方が窒素濃度が高くなった (第9図)。水耕した稲に ^{15}N でラベルした硫酸を与えると、6分後には葉に存在することが確認されている (Kiyomiya et al., 2001)。水耕栽培すると追肥した窒素が直ちに培地に拡散し、根系全体から吸収されるが、実際の水田で追肥した窒素をすぐに吸収できるのは土壤表層に分布している根に限られ、下層の根も含めた根系全体から窒素が吸収されるには時間がかかると考えられる (境垣内ら, 2005)。

吸収された窒素の濃度および量は、追肥後24時間目に最大となり、その後、漸減して、追肥後7日目に追肥区と対照区とで出液中の窒素濃度や窒素量に差が認められなくなった (第9図)。この間に吸収された窒素総量は、追肥で与えた窒素の約55%であった。以上は、安藤ら (1985) が ^{15}N でラベルした硫酸を穂肥として施用したときの結果とほぼ同じであり、出液の成分分析が追肥窒素の挙動を把握するのに有効であることが確認された (境垣内ら, 2005)。ポットと圃場とでは栽培環境や窒素の施肥量が大きく異なるが、いずれの場合も出液の窒素濃度の最大値は、追肥後24時間目で約250ppmと一致していたことは興味深い。

第6図 水稻の株当たりの総根長と出液速度の関係 (Sakaigaichi ら 2007)。

第7図 水稻の生育に伴う出液速度、出液中の窒素濃度および窒素量の推移 (Sakaigaichi ら 2007)

出液の窒素濃度や窒素量の変化から約 12 時間遅れて、追肥区の出液速度が対照区よりも高くなり、7 日目でも、追肥区の出液速度は対照区より高かった。したがって、出液の窒素濃度や窒素量が増加したことが出液速度上昇の引き金になっていることは確かである。ただし、時間的ずれがあることは、同時に、出液速度との間に正の相関関係がある呼吸速度 (山口ら, 1995b) などの代謝過程も関係している可能性を示唆している。

また、追肥区の葉色は出液速度の増加よりさらに遅れて、追肥後 48 時間後に初めて対照区より高くなった。稲作現場では、従来から葉色を利用してイネの窒素状態を診断することが簡便な評価法として広く普及しているが、出液の窒素分析を行えば、葉色診断より迅速で詳細に評価できることが明らかとなった (境垣内ら 2005)。

なお、窒素施肥によって出液速度も上昇したと考えられる点も検討するために、コシヒカリとタカナリを水田で栽培し、調整肥に窒素肥料でなく珪酸カリを使ったところ、コシヒカリでは出液速度、出液中窒素濃度、葉身窒素含有率が上昇したが、タカナリでは変化が認められなかった。したがって、出液速度が上昇すれば、出液中の窒素濃度が増加し、その結果、葉身窒素含有率も増大することも考えられる。この結果も出液中の成分分析によって根の養水分吸収の様相を迅速、かつ容易に把握することができた一例といえる (山口ら 2004)。

出液の分析を、追肥効果や、先に述べた生育に伴う窒素吸収の変化の研究に応用することで、水稻の多収技術あるいは環境への負荷が小さい少肥栽培技術の進展に寄与することが期待される。

第 8 図 水稻の生育に伴う窒素吸収の累積量の推移 (Sakaigaichi ら 2007)

出液成分の分析研究

出液の成分研究では、窒素のほか、サイトカニンが取り上げられることが多い。たとえば、多収性水稻品種アケノホシは日本晴に比べて葉の老化が遅く、登熟期間中の光合成速度が高く維持されることがわかっており、アケノホシの収量が高い理由と考えられる。葉の老化には、根から転流するサイトカニンが関係しているので、出液中のサイトカニンが注目されている。

アケノホシと日本晴を水田で慣行栽培したところ、穂ばらみ期以降、日本晴よりアケノホシの方が出液速度が高く、根系の生理的活性が高かった。一方、サイトカニンは両品種とも出穂期に増加し、出穂期以降、葉の老化や登熟に伴って減少した。ただし、アケノホシでは葉の老化が遅く、長期にわたって緑を維持したが、サイトカニンの活性も日本晴より低下が緩やかであった (Soejima et al., 1992)。アケノホシを、亀ノ尾、金南風、日本晴、タカナリと比較した研究でも、同じような結果が得られている (古畑ら, 1994)。

アケノホシと日本晴の出液中のサイトカニン濃度の日変化を調べたところ、アケノホシでは 2～4 時、日本晴では 4～6 時にピークを持つ、山型の推移を示した (石原ら, 1993)。

アケノホシと日本晴を水田で栽培し、出液中にどのような種類のサイトカニンが存在するかを調べたところ、ゼアチン (tZ)、リボシルゼアチン (RZ)、イソペンテニルアデノシン (iPA)、が確認された。なかでも結合型ゼアチン (tZ) は、他の遊離型サイトカニンより著しく多く、また日本晴よりアケノホシで多いことから、葉の老化が遅いことには出液中のサイトカニン、とくに tZ が重要な役割を果たしていると考えられる (副島ら, 1990; Soejima et al., 1992)。出穂期以

第 9 図 水稻の追肥後の出液中の窒素濃度の推移 (境垣内ら 2005)

降の登熟期間中におけるサイトカイニンの種類別推移を検討した結果、必ずしも同じではないが、tZが多いことはその他にも報告がある (Soejima et al., 1995)。鯨ら (2001, 2003) は、農家水田で栽培されたコシヒカリの出液中のサイトカイニン (t-ZR) 含有量を調査して、栽培条件によって変異があることを報告している。

また、登熟期間に出液の分析を行ったところ (大川ら, 1997)、止葉および止葉から下に数えて3枚目の葉におけるサイトカイニン活性 (含量) や Rubisco 含量は日本晴よりアケノホシで高く、葉面積当たりのサイトカイニン含量と Rubisco 含量との間には正の相関関係が認められた。

以上の結果から、根から葉へ転流するサイトカイニンの総量は、日本晴よりアケノホシで多く、そのため下葉の枯れ上がりが遅く、上位葉が緑であるため光合成速度も維持され、登熟がよく、収量も高いと考えられる。

なお、同じ品種でも栽培法によって、出液中のサイトカイニン活性が異なることがある。先にあげた「栽培方法と出液速度」で取り上げた、乳苗移植栽培したコシヒカリでは、幼穂形成期以降の出液中のサイトカイニン活性が、稚苗移植栽培したものより高く、下葉の枯れ上がりが少し遅かった (折谷ら, 1997)。

出液速度と根の研究

水稻根系の研究に、出液速度や成分分析が利用されることが多くなってきた。これは、残された半分 (hidden half) としての根系の重要性が認識されるようになってきたことと、出液現象が根の生理的活性を含めた機能的な側面の研究に有効であることが実証されてきたからであろう。

事実、出液速度や成分分析は、稲作現場で根の機能を測定・評価する方法として有効である。ただし、茎葉部を切除した影響を完全には除去できないことや、出液速度の変化による希釈効果は考慮する必要がある。一般に、木部液中の成分の濃度より成分の転流総量 (= 成分濃度 × 木部液速度) の方が重要であると考えられており、木部液速度 = 蒸散速度であるので、常にインタクトな状態との比較検討には留意する必要がある (Schurr, 1998)。

いずれにしても、根の研究を進めるために、茎葉部における葉面積や光合成速度に相当する、基準形質の標準化が必要である (阿部, 1996)。出液速度は、そのような形質の1つとなる可能性が高い。直接、比較検討が可能である出液速度に関するデータが現場からほとんど得られ、また、窒素やサイトカイニン以外の物質に関する植物栄養学的研究が進むこと、さらに、このような機能的データが形態学的な知見と結びつくこと

で、根系の理解とデザインが進むことを期待している。

謝辞 本稿は、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。

引用文献

- 阿部淳 1996. 農業に寄与する「根」研究の課題. 農園 71 : 772-776.
- 阿部淳, 森田茂紀, 萩沢芳和 2000. ポット栽培したイネ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. 根の研究 9 : 131-134.
- 阿部淳, 森田茂紀 2002. 登熟期における出液速度の推移からみた多収性穂重型水稻品種の特性. 根の研究 11 : 86.
- 阿部淳, 本間知夫 2003. 生理的活性の測定と評価. 森田茂紀編 根のデザイン. 養賢堂, 東京. 48-61.
- 阿部淳, 森田茂紀 2003. 栃木県農家水田において乳苗移植栽培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, 折谷隆志, 森田茂紀, 萩沢芳和 2003. 水稻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—. 農園 78 : 498-504.
- 阿部淳, 森田茂紀 2004. 根の形態と機能に関する学生実験プログラム—根長と根域温度が出液速度に及ぼす影響—. 根の研究 13 : 61-65.
- 安藤豊, 庄子貞雄, 相沢喜美 1985. 水田土壌における穂肥窒素の挙動について. 土肥誌 56 : 53-55.
- 馬場越, 田辺猛, 玉井富士雄 1986. 水稻の耐冷性に関する生理生態的研究 : 第5報 溢液量と品種の耐冷性及び耐肥性との関係. 日作紀 55 (別2) : 181-182.
- Delhon, P., Gojon, A., Tillard, P., Passama, L. 1995. Diurnal regulation of NO₃ uptake in soybean plants I. Changes in NO₃-influx, efflux, and N utilization in the plants during day/night cycle. J. Exp. Bot. 46 : 1585-1594.
- 土井彌太郎, 山谷馨作 1953. 稲葉の溢液現象 (guttation) に及ぼす根の活力の影響. 山口大農学報 4 : 133-162.
- 藤井義典, 田中典幸 1957. 水稻幼苗の品種の早晚による溢液作用について. 日作紀 25 : 131-132.
- 古畑昌巳, 副島洋, 石原邦 1994. 水稻稈基部からの出液速度と出液中サイトカイニン濃度の品種間差について. 日作関東支報 9 : 15-16.
- 平沢正, 荒木俊光, 松田永一, 石原邦 1983. 水稻葉身基部の出液速度について. 日作紀 52 : 574-581.
- 平沢正, 土田政, 石原邦 1992. 水稻における水の通導抵抗と出液速度の関係及び水の通導抵抗が気孔開度の日中低下に及ぼす影響. 日作紀 61 : 145-152.
- 石原邦, 古畑昌巳, 副島洋 1993. 水稻稈基部の出液速度と出液中サイトカイニンについて—夜間と生育に伴う変化に着目して—. 日作関東支報 8 : 13-14.
- 蔭才忠, 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－. 日作紀 57 : 139-145.
- Jiang, D. A., Hirasawa, T. and Ishihara, K. 1994a. Depression of photosynthesis in rice plant with low root activity following soluble starch application to the soil. Jap. J. Crop Sci. 63 : 531-538.
- Jiang, D. A., Hirasawa, T. and Ishihara, K. 1994b. The difference of diurnal changes in photosynthesis in rice plant with different root activities induced by soluble starch application to the soil. Jap. J. Crop Sci. 63 : 539-545.
- 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.
- 川田信一郎, 山崎耕字, 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. 日作紀 32 : 163-180.
- 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. 日作紀 43 : 354-374.
- Kiyomiya, S., Nakahashi, H., Uchida, H., Tsuji, A., Nishiyama, S., Futatsubashi, M., Tsukada, H., Ishioka, S., Watanabe, S., Ito, T., Mizuniwa, C., Osa, S., Matsuhaashi, S., Hashimoto, S., Sekine, T., Mori, S. 2001. Real time visualization of ^{15}N -translocation in rice under different environmental conditions using position emitting tracer imaging system. Plant Physiol. 125 : 1743-1754.
- 鯨幸夫, 狩野紫, 葭田隆治 2001. 水稲根系からの出液中に含まれるサイトカイニン (t-ZR) 含有量と栽培条件との関連性. 北陸作物学報 36 : 53-56.
- 鯨幸夫, 橋本和幸, 葭田隆治, 新屋美紀, 奥野志津枝, 前田裕二郎 2003. 栽培管理が異なる水稲品種コシヒカリの出液中に含まれるサイトカイニン (t-ZR) 含有量. 北陸作物学報 38 : 38-40.
- 楠谷彰人, 崔晶, 豊田正範, 浅沼興一郎 2000. 多収性水稲の品種生態に関する研究－出液速度の品種間差異－. 日作紀 69 : 337-344.
- 馬啓林, 山口武視, 中田昇, 田中朋之, 中野淳 2004. ゲイズ幼植物における茎基部からの出液速度に関与する要因. 日作紀 73 : 431-435.
- 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つ泌液の無機成分濃度. 園雑 58 : 619-625.
- Masuda, M., Tanaka, T., Matsunari, S. 1990. Uptake of water and minerals during the day and the night in tomato and cucumber plants. J. Jap. Soc. Hort. Sci. 58 : 951-957.
- 梶田正治, 島田吉裕 1993. トマト木部いつ泌液の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. 園雑 61 : 839-845.
- 松島省三 1973. 稲作の改善と技術. 養賢堂, 1-393.
- 松崎昭夫, 松島省三, 富田豊雄, 勝木依正 1972. 水稲収量の成立原理とその応用に関する作物学的研究. 第109報 穂揃期窒素追肥が倒伏抵抗性・根の活力・収量及び品質におよぼす影響. 日作紀 41 : 139-146.
- 三原千加子 2009. 無代掻き栽培した水稲の生育・収量と出液速度. 日作紀 78 : 471-475.
- Minshall, Wm. H. 1964. Effects of nitrogen-containing nutrients on the exudation from detopped tomato plants. Nature 202 : 925-926.
- Minshall, Wm. H. 1968. Effects of nitrogenous materials on translocation and stump exudation in root systems of tomato. Can. J. Bot. 46 : 363-376.
- 三井進午, 石井泰一 1939. 水稲の炭素同化作用に対する窒素追肥の影響. 土肥誌 13 : 309-313.
- 森田茂紀 1994. 水稲の根系形成を考える場合の視点 (1) (2). 農園 69 : 933-938, 1031-1036.
- 森田茂紀, 萩沢芳和, 阿部淳 1995. 乳苗移植栽培した水稲の出穂期以降における活力の評価－葉の枯れ上がりと出液速度. 日作関東支報 10 : 27-28.
- 森田茂紀, 萩沢芳和, 阿部淳 1996. 水稲の乳苗および稚苗移植栽培における根系の形態と機能に関する事例研究. 日作関東支報 11 : 18-19.
- 森田茂紀, 萩沢芳和, 阿部淳 1997. 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. 日作紀 66 : 195-201.
- 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, 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. 農家水田で栽培した水稲の出穂後の出液速度. 日作紀 68 (別2) : 168-169.
- 森田茂紀, 阿部淳 1999c. 農家水田で栽培した水稲の出穂後の出液速度と穂重. 日作関東支報 14 : 70-71.
- 森田茂紀, 阿部淳 2000. 水稲の「根の活力」を考える. 農村通信 637 : 14-17.
- 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. 日作紀 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およびメロンの収穫期における出液の速度と成分. 日作紀 69 : 217-223.
- 森田茂紀, 阿部淳 2001. 農家水田で栽培した水稲の出液速度と穂重との関係. 日作関東支報 16 : 42-43.
- 森田茂紀, 阿部淳 2002. 水田で栽培した水稲の出液速度の日変化および生育に伴う推移. 日作紀 71 : 383-388.
- 森田茂紀, 塩津文隆, 阿部淳 2010a. 水稲根系の生理的活性と出液現象 (1). 農園 85 : 766-770.
- 森田茂紀, 塩津文隆, 阿部淳 2010b. 水稲根系の生理的活性と出液現象 (2). 農園 85 : 839-846.
- 森田茂紀, 塩津文隆, 阿部淳, 境垣内岳雄 2010c. 水稲根系の生理的活性と出液現象 (3). 農園 85 : 931-938.
- 森田茂紀, 関谷信人, 阿部淳 2013a. 根系の形態を「見る」. 根の研究 22 : 9-17.
- 森田茂紀, 関谷信人, 阿部淳 2013b. 根系の形成を「見る」. 根の研究 22 : 111-118.
- 森田茂紀, 阿部淳 根系の構造を「見る」. 2014. 根の研究 23 : 99-106.
- 本林隆, 成岡由規子, 和田誉, 平沢正 2004. 不耕起・無代掻き水田で栽培された水稲の乾物生産特性－耕起・代掻き水田で栽培された水稲との比較. 日作紀 73 : 148-156.
- 中元朋美, 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.

- Nemoto, K., Morita, S. and Baba, T. 1995. Shoot and root development in rice related to the phyllochron. *Crop Sci.* 35 : 24-29.
- 大橋善, 静川幸明 2000. 水稻の登熟期間における出液速度の品種間差異と地温の影響. 根の研究 9 : 61-64.
- 大川泰一郎, 小林のり子, 平沢正, 石原邦 1997. 水稻の登熟期における出液中野サイトカイニンおよび無機態窒素の変化－日本晴とアケノホシの比較－. 日作紀 66(別2) : 125-126.
- 折谷隆志, 蓼田隆治 1970. 作物の窒素代謝に関する研究. 第7報 作物体の溢泌液および各器官における可溶態窒素化合物について. 日作紀 39 : 355-362.
- 折谷隆志, 森田茂紀, 萩沢芳和, 阿部淳 1997. 農家水田において移植栽培した水稻の乳苗および稚苗の収量, 出液速度および出液中のサイトカイニン濃度. 日作紀 66(別1) : 216-217.
- 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.
- 境垣内岳雄, 森田茂紀, 阿部淳, 山口武視 2005. 水稻における追肥後の窒素吸収の経時変化. 日作紀 74 : 285-290.
- Sakaigaiichi, T., Morita, S., Abe, J., and Yamaguchi, T. 2007. Diurnal and phonological changes in the rate of nitrogen transpiration monitored by bleeding in field-grown rice plants (*Oryza sativa* L.). *Plant Prod. Sci.* 10 : 270-276.
- Schurr, U. 1998. Xylem sap sampling – new approaches to an old topic. *Trend. Plant Sci.* 3 : 293-298.
- 下田代智英, 五位塚のぞみ, 佐々木修, 松元気志 2009. 西南暖地の普通期水稻栽培における根系活力と登熟について. 日作紀 78 : 465-470.
- 副島洋, 杉山民二, 石原邦 1990. 安定同位体希釈法による水稻品種アケノホシと日本晴の出液中サイトカイニンの比較. 日作紀 59(別2) : 141-142.
- Soejima, H., Sugiyama, T., Ishihara, K. 1992. Changes in cytokinin activities and mass spectrometric analysis of cytokinins in root exudates of rice plant (*Oryza sativa* L.). *Plant Physiol.* 100 : 1724-1729.
- Soejima, H., Sugiyama, T., Ishihara, K. 1995. Changes in chlorophyll contents of leaves and in levels of cytokinins in root exudates during ripening of rice cultivars Nipponbare and Akenohoshi. *Plant Cell Physiol.* 36 : 1105-1114.
- Songmuang, P., Abe, J., Morita, S. 1997. Application of rice straw compost to lowland rice and its effects on root morphology in Thai paddy field. *Root Res.* 6 (Special Issue 1) : 32-33.
- 山口武視, 津野幸人, 中野淳一, 真野玲子 1995a. 登熟期における水稻茎基部からの出液中のアンモニア態窒素ならびに出液中の珪酸：カルシウム比と根呼吸速度との関係. 日作紀 64 : 529-536.
- 山口武視, 津野幸人, 中野淳一, 真野玲子 1995b. 水稻茎基部からの出液に関する要因の解析. 日作紀 64 : 703-708.
- 山口武視, 肝付いづみ, 田中朋之, 中野淳一 2001. 出液の無機成分分析による根の整理活性および養分吸収強化の試み. 日作紀 70(別2) : 206-207.
- 山口武視, 松村佳代子, 佐藤健, 田中朋之, 中野淳一 2004. 水稻茎基部からの出液による肥効発現の評価. 日作紀 73(別2) : 72-73.
- 山崎耕宇, 阿部淳 1987. 水稻根の形態と出液速度との関係. 日作紀 56(別1) : 176-177.
- 楊知建, 佐々木修, 下田代智英 2001. 水稻苗代期の低温障害に関する研究－低温処理が根の生長および出液速度に及ぼす影響. 日作紀 70 : 561-567.