

水稻 1 次根の空間的分布を評価するための方法*

森 田 茂 紀・根 本 圭 介

(東京大学農学部)

1992 年 7 月 7 日受理

要 旨 : 水稲根系の形態について研究していく場合、根系の構成している 1 次根の伸長方向は、重要な形質となる。著者等は、1 次根の伸長方向を定量的に推定するための方法を開発改良してきた。しかし、ある根系における 1 次根の空間的な分布を評価したり、異なる根系を相互に比較する方法は、いまだ確立していなかった。そこで、1 次根が空間的に均等に伸長していることを仮定した水稻 1 次根均等伸長モデル(均等モデル)を想定した。この均等モデルの特性について検討を行なった結果、1 次根の走向角(1 次根と水平面とのなす角度)を θ とした場合、走向角別の 1 次根の頻度分布が $\cos \theta$ であること、走向角の平均値が約 32.7° であること、走向角が 0-30° と 30-90° の 1 次根の数が等しいことなどが分かった。実際に、水稻品種むさしこがねおよび IR 50 の根系における 1 次根の走向角別頻度分布を均等モデルと比較したところ、いずれの品種も斜横方向が若干「空いて」いるが、斜下方向が若干「混んで」いるという傾向を示した。さらに、両品種の差異についてみてみると、IR 50 に比較してむさしこがねが下方向で 1 次根の相対的な密度が高いことも分かった。以上のように、均等モデルは 1 次根の空間的分布における品種間差異の解析にも有効であることが分かった。

キーワード : 1 次根、空間的分布、根系、伸長方向、水稻、モデル。

A Method for Evaluating Spatial Distribution of Primary Roots in Rice : Shigenori MORITA and Keisuke NEMOTO (Faculty of Agriculture, The University of Tokyo, Tokyo 113, Japan)

Abstract : Growth direction of primary roots is a quite important factor determining distribution of a rice root system. Our group has developed and improved a method for estimating the growth direction of each primary root. We do not have, however, any method to evaluate the spatial distribution of primary roots of a root system and to compare different root systems. In this paper, the root system model was proposed on the assumption that primary roots of the model elongate uniformly in any direction. A consideration of the model showed that (1) the frequency distribution of primary roots with reference to their growth angle θ (to the horizon) was $\cos \theta$, (2) the average growth angle of all primary roots was around 32.7°, and (3) the number of primary roots with growth angle of 0-30° was the same as those with 30-90°. The root systems of rice cultivars Musashikogane and IR50 were examined using the model. Both of the root systems were a little sparse in horizontal-oblique direction and a little dense in oblique-vertical direction. A more detailed analysis showed the varietal difference: root system of Musashikogane was deeper than that of IR50. These data indicated the effectiveness of the model as a standard to evaluate root systems.

Key words : Growth direction, Model, *Oryza sativa* L., Primary roots, Rice, Root system, Spatial Distribution.

水稻の根系の構造を定量的に理解するためには、根系全体を対象とするだけでは不十分であり、根系を 1 次根の数、直径、長さ、伸長方向あるいは分枝程度などの形質に分解して検討していく必要がある。なかでも 1 次根の伸長方向は、根系の形態や分布に関わる重要な形質である。水稻の場合、1 次根は株の中心から放射状に直線的に伸長しているとみなすことができるため、1 次根の数と伸長方向の空間的分布が分かれれば、根系の形態的特徴をかなりの程度把握することが可能である。しかし、1 次根の数はまだしも、伸長方向を定量的に把握することは困難であったため、研究が進んでいなかった。著者等のグループは、水稻 1 次根の伸長方向を推定する方法

を考案²⁾・改良^{4,5,7)}して、個々の 1 次根の伸長方向をある程度の精度で推定することを可能にした。しかし、ある根系における 1 次根の空間的分布をどのように評価するか、また異なる根系の 1 次根の空間的分布をどのように比較するかという方法については充分に検討していなかった。そこで一つの試みとして、著者等は、異なる根系における 1 次根の走向角の分布における差異をノンパラメトリック法によって検定する手法を提案した¹⁾。ただし、この方法では 1 次根の走向角の分布が同じか、異なるかという点しか問題にできず、異なる場合、どのように異なるか、という点までは立ち入ることができなかった。そこで、本研究では、水稻 1 次根の空間的な分布を評価するための基準となるような仮想的な根系モデルを想定し、この根系モデルを利用し

* 大要是第 178 回講演会(昭和 59 年 10 月)において発表。

た思考実験と考察を行なうとともに、この根系モデルを利用して実際の水稻の根系を評価することを試みた。

材料と方法

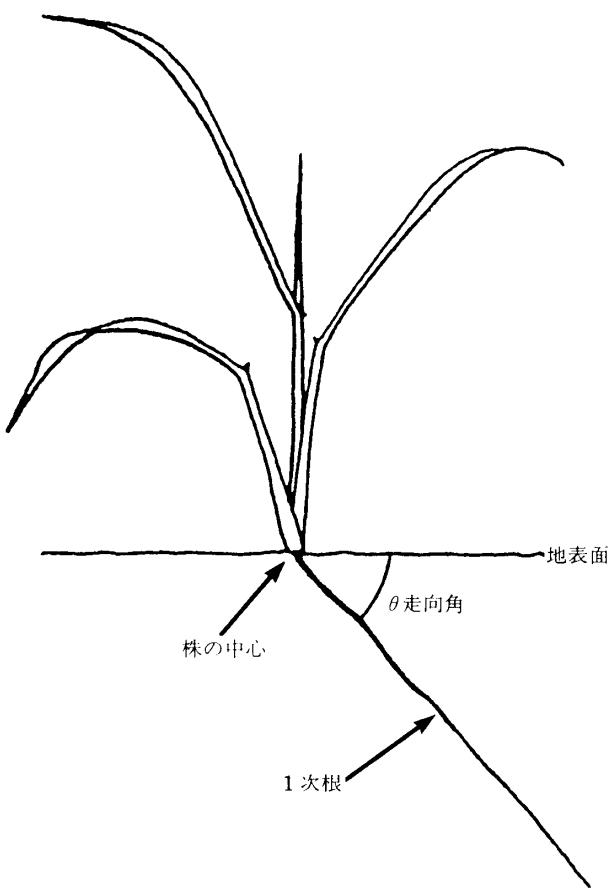
1. 1次根均等伸長モデル

水稻の根系を構成する1次根の空間的分布を評価するために、立体角(1点が、ある距離だけ離れた面に対して張る角)に着目して1次根の伸長方向別の“混み方”を評価することとし、株の中心を頂点とする様々な方向の錐における、立体角当たりの1次根数の偏りを指標とすることにした。ある根系において、立体角当たりの1次根数が相対的に横方向で少なく、下方向で多いとしたら、その根系は横方向は“空いており”，下方向が“混んでいる”と評価できるということである。このような考え方に基づいて、本研究では次のような仮想的な根系モデルを想定した。すなわち、株を中心にして土壤中の如何なる方向においても1次根の“混み方が一様である”，すなわち、株の中心を頂点とする任意の錐において立体角当たりの1次根数が一定であるような根系を考えた。この根系モデルのことを以下、水稻1次根均等伸長モデル、あるいは、単に均等モデルと呼ぶことにする。実際の根系における1次根の空間的分布を評価するためには、その根系における1次根の走向角(1次根と水平面とがなす角度、第1図)別の頻度を、均等モデルと比較すればよい。例えば、走向角が小さい(横方向に伸長している)1次根の頻度が均等モデルよりも実際の根系で高く、走向角が小さい(下方向に伸長している)1次根の頻度が均等モデルよりも実際の根系で低い場合は、この根系は横方向が“混んで”おり、下方向は“空いている”ということになる。

2. 均等モデルを利用した解析例

均等モデルを利用した解析の対象とした根系は、以下のようにして準備したものである。すなわち、1985年に東京大学農学部圃場で1/2000aのワグナーポットに水稻品種むさしこがねおよびIR50を移植栽培した。ポットに田無畑土壤を充填した後、窒素、リン酸およびカリそれぞれ成分量1gを全層施肥し、1ポット1株、1株1個体で移植した。生育の初期は畑状態、その後常時湛水状態とし、追肥は行なわなかった。

材料の採取は出穗期に行なった。すなわち、株を中心にして、ステンレス製の円筒(直径15cm)を土



第1図 水稻における株の中心と1次根の走向角とを示す模式図。

壌中に鉛直方向に挿入し、円柱状の土壤ごと掘取った。土壤を丁寧に洗い流し、根系を FAA(ホルマリン・酢酸・エタノールの混合液)で固定・保存した。それぞれの根系について、1次根の長さを測定し、その根長と株の大きさを利用して1次根の走向角を測定した^{4,5)}。なお、円筒で切断された1次根の長さについては、株基部の大きさを考慮した補正^{4,5)}を行なったが、株基部が完全な球形ではないなどの理由により、横方向に伸長していた1次根の一部は補正後の根長が円筒半径より短く、走向角が推定できなかった。これらの1次根は、便宜上、走向角が0-10°の範囲に入るとして取扱うこととした。このようにして得られたデータを1次根の走向角別の頻度分布に整理し、均等モデルとの比較検討を行なった。

結 果

1. 均等モデルの特性

水稻根系を構成している1次根の空間的な分布を評価するために、水稻1次根均等伸長モデルを想定した。この均等モデルでは、すでに述べたとおり、1次根の“混み方が一様である”と仮定している。こ

の場合、走向角が θ から $\theta+d\theta$ の範囲に入る1次根数の、総1次根数に占める頻度は、 $\cos\theta d\theta$ となる。したがって、走向角が α ラジアンから β ラジアンの範囲にある1次根の頻度は、

$$\int_{\alpha}^{\beta} \cos\theta d\theta = \sin\beta - \sin\alpha$$

となる。これを利用して走向角別に分級した1次根の総1次根数に対する割合を算出すると、第2図のようになる。判り易く言い替えると、均等モデルにおける1次根の走向角別の頻度分布が $\cos\theta$ となるということである。この均等モデルにおける1次根の走向角の平均値 M は、

$$\begin{aligned} M &= \int_0^{\pi/2} \theta \cos\theta d\theta \\ &= [\theta \sin\theta + \cos\theta]_0^{\pi/2} \\ &= (\pi/2 - 1) \text{ ラジアン} \\ &\approx 32.7^\circ \end{aligned}$$

となる。なお、走向角が 0 から θ までの範囲の1次根の累積頻度 $F(\theta)$ は、

$$\begin{aligned} F(\theta) &= \int f(\theta) d\theta \\ &= \int \cos\theta d\theta \\ &= \sin\theta \end{aligned}$$

である。均等モデルにおける総1次根数を1と仮定しており、

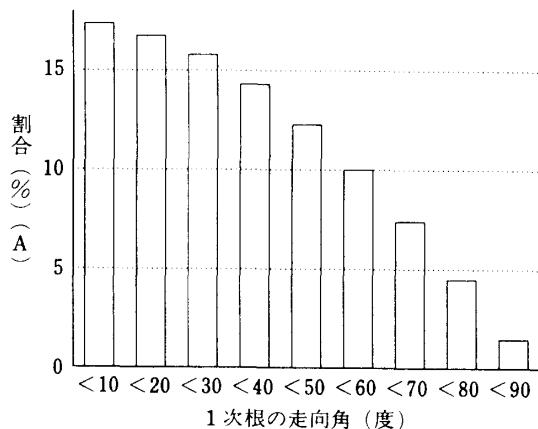
$$\begin{aligned} \int_0^{\pi/2} f(\theta) d\theta &= \sin(\pi/2) - 0 \\ &= 1 \end{aligned}$$

である。 $F(\theta) = 0.5$ となるような θ 、すなわち、 θ の中央値は、 $\pi/6$ ラジアン ($=30^\circ$) であるが、このことは、均等モデルでは走向角が $0-30^\circ$ の1次根の数と走向角が $30-90^\circ$ の1次根の数とが同じであることを意味している。

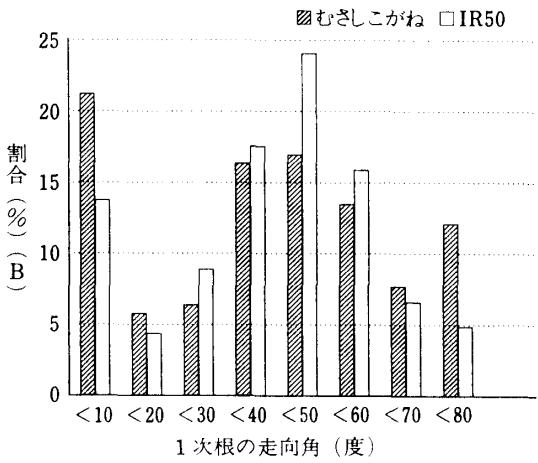
2. 均等モデルを利用した解析例

均等モデルを利用して、実際の水稻根系の解析を行なった。むさしこがねおよびIR50における走向角別の1次根数の、総1次根数に対する割合を算出したところ、両品種に共通したパターンがみられた(第3図)。すなわち、いずれの品種においても、走向角 $0-10^\circ$ および $40-50^\circ$ にそれぞれ1次根数のピークが認められた。むさしこがねでは、これに加えて $70-80^\circ$ に小さなピークがあったが、全体的にみると両品種間に顕著な差異を認めることは困難であった。

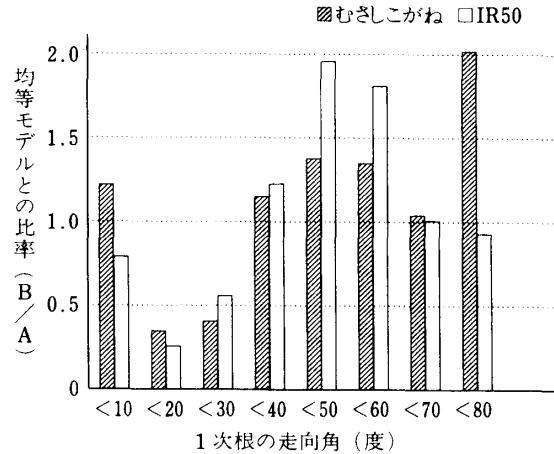
そこで、走向角別の1次根数の頻度(総1次根数に対する割合)を、均等モデルと比較した。実際の



第2図 水稻1次根均等伸長モデルにおける走向角別の1次根の頻度(総1次根数に対する割合)。



第3図 水稻品種むさしこがねおよびIR50における走向角別の1次根の頻度(総1次根数に対する割合)。



第4図 水稻品種むさしこがねおよびIR50における走向角別にみた1次根の頻度の均等モデルに対する比率。

比率が 1 であることは均等モデルと等しいこと、1 より大きいことは「混んでいる」こと、1 より小さいことは「空いている」ことを、それぞれ示している。

根系における走向角別の1次根の頻度を均等モデルにおける頻度で割った比率で検討した(第4図)。いずれの品種の場合も、以上のようにして算出した比率は走向角の階級によって異なっていたが、全体的にみると分布密度1.0を中心として大小の両側にほぼ同程度の変異を示した。やや詳細にみてみると、いずれの品種の場合も、斜横方向は若干「空いて」いたのに対して、斜下方向は若干「混んで」いるという傾向が認められた。以上のような比較を行なうことによって、走向角別の1次根の頻度(第3図)の上では必ずしも明瞭ではなかった品種間の差異を明確に把握することができた。すなわち、IR50に比較してむさしこがねでは、下方向の1次根の密度が著しく高い傾向が認められた。

考 察

まず最初に、本研究において想定した水稻1次根均等伸長モデルについて考察を行なっておきたい。この均等モデルは、株の周囲の空間に1次根が均等に伸長していることを仮定した仮想的な根系モデルである。この均等モデルを想定することは、根系の形態について研究していく上で、いくつかの利点をもつ。例えば、均等モデルにおける1次根の走向角の平均値は $\pi/2 - 1$ ラジアン(=約32.7°)、1次根の走向角の中央値は $\pi/6$ ラジアン(=30°)となる。これらの数値は、根系における1次根の空間的分布について考察を行なうにあたって、有益な見通しを与えるであろう。例えば、1次根が均等に伸長している根系の場合、走向角が30°未満の1次根と30°以上の1次根が同数であるような状況を容易に想定することができるるのである。

本研究では、さらに進んで、均等モデルと実際の根系との比較を試みた。走向角別の1次根の頻度を均等モデルとの比率を用いて検討した結果、第3図のように、比率1.0を中心として、その大小両側にほぼ同程度の変異が認められた。このことは、根系を構成している1次根の空間的分布について検討を行なう場合に、均等モデルが基準として使用可能であることを示唆している。しかも、このような均等モデルとの比較を通して、すなわち1次根の平均的分布状態からの「ズレ」を定量的に把握することにより、根系分布の品種間差異を明確に捉えることができた。すなわち、今回比較検討を行なったむさしこがねとIR50の根系の土壤深層における空間利用に、著しい差異が認められた(第3図)。なお、本研

究で解析を行ったものと同一の材料について、著者等がすでに報告した手法¹⁾を利用して比較検討を行なったところ、両品種の根系における1次根の分布が同じでないことが、5%水準で確認できた。この結果も、根系の分布に品種間差異があることを示してはいるが、それがどのような差異があるかについては、本研究で行なったような比較検討を通して初めて理解できることである。

ただし、本研究において均等モデルを用いて水稻根系を解析した結果は、ある同一条件でポット栽培した水稻2品種を比較した1事例にすぎず、1次根の走向角の推定における補正の問題についても今後さらに検討していく必要があるため、今回の結論を短兵急に一般化することは、現時点では差し控えておきたい。また、ここで論じたのはある株あるいは個体における、しかも1次根に限っての問題であり、個体群における根系の分布についての問題ではないということにも注意しておきたい。すなわち、個体群の根系の総体がどのような分布をしており、空間的にどこが「空いて」いるか、「混んで」いるかという問題はまた別の問題であり、部位別および深さ別の根長密度^{3,6)}を指標としながら検討していくことが必要であろう。

謝辞:本研究を進める過程において、東京大学農学部附属農場の中元朋実博士からは貴重なご意見を頂いた。ここに記して謝意を表するものである。

引 用 文 献

1. Abe, J., K. Nemoto, D.X. Hu and S. Morita 1990. A nonparametric test on differences in growth direction of rice primary roots. *Jpn. J. Crop Sci.* 59: 572-575.
2. 川田信一郎・片野 学 1976. 水稻冠根の土壤中における伸長方向について. *日作紀* 45: 471-483.
3. 間脇正博・森田茂紀・菅 徹也・岩田忠寿・山崎耕宇 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. *日作紀* 59: 89-94.
4. 森田茂紀・岩淵 輝・山崎耕宇 1986. 水稻1次根の伸長方向と粒重との関係—窒素施用量を変えた場合—. *日作紀* 55: 520-525.
5. _____ · _____ · _____ 1987. 水稻茎葉部の生育と1次根の伸長方向との関係. *日作紀* 56: 530-535.
6. _____ · 菅 徹也 · _____ 1988. 水稻における根長密度と収量との関係. *日作紀* 57: 438-443.
7. 山崎耕宇・森田茂紀・川田信一郎 1981. 水稻冠根の伸長方向と直径の関係. *日作紀* 50: 452-456.