

ダイズにおける根系の量的解析*

田中典幸・窪田文武*・有馬進・田口光浩**

(佐賀大学農学部・*九州大学農学部・**長崎県庁)

平成元年10月10日受理

要 旨：大型ポットで栽培したダイズの根長，根重，根径の相互関係を明かにし，ダイズ根系に関する数学モデルの作成を試みた。(1) 根の分枝，伸長は，生育初期段階から旺盛であり，1個体当りの総根長は開花期には3,500 m に及んだ。また，主根も生育に伴い肥大し，開花期には基部直径が20 mm に達した。(2) 主根基部直径と1個体の全根重量との間には有意な相関関係が得られ，両者は3次曲線式で示された。また，その他の諸形質についても密接な相関関係が示された。(3) ダイズ1個体の根を根径1 mm の幅で階級別(太さ別)に分類した場合，各階級内の合計根長と主根基部直径との関係は次式で示された。

$$F = 4.78 \cdot D^{3.45} \cdot X^{-4.8}$$

ここで，F はある根径階級に含まれる根の合計長，X は根径の階級値，および D は主根基部直径を示す。ダイズの主根基部直径を測定し，本式に代入すれば，種々の生育段階の個体における根長と根径との関係を求めることができる。

キーワード：根径，根系システム，根重，根長，ダイズ，パイプモデル理論。

Quantitative Analysis of Root System in Soybean Plant (*Glycine max* (L.) Merrill) : Noriyuki TANAKA, Fumitake KUBOTA*, Susumu ARIMA and Mitsuhiro TAGUCHI** (*Faculty of Agriculture, Saga University, Honjo, Saga 840, Japan, *Faculty of Agriculture, Kyushu University, Hakozaki, Higashi-ku, Fukuoka 812, Japan, **Nagasaki Prefectural Office, Edo-cho, Nagasaki 850, Japan*)

Abstract: In order to make a mathematical model for soybean root system, the length, weight and diameter of the primary and lateral roots in soybean plants grown in pots were investigated and their mutual relationships were examined. (1) The elongation and branching of roots were vigorous from early to flowering stage, and the total length of roots per plant reached a maximum of about 3,500 m at the flowering stage. The diameter of the primary root base also with growth time and reached approximately 20 mm at the flowering stage. (2) The relationship between the diameter of primary root base and the total root weight in a plant was represented by a cubic equation with a statistically high regression coefficient. Close mutual-relationships were also found among the other root characters. (3) When the roots in a plant were classified by 1 mm range of root diameter, the relationship between the total root length within each class and the diameter of primary root base was represented by the equation ;

$$F = 4.78 \cdot D^{3.45} \cdot X^{-4.8}$$

Where F is the total length within a certain root diameter class, X is the class value of root diameter and D is the diameter of the primary root base. The equation is applicable to the soybean root system at any growth stage. The relationship between the root length and the root diameter in a plant at various growth stages may be obtained by substituting the diameter of the primary root base into the equation.

Key words : Pipe model theory, Root diameter, Root length, Root system, Root weight, Soybean.

筆者らは，ダイズの生産性を解明する過程で種々の土壌条件下における根系形成について調査を行っており，環境条件にともなう根系構造の変化の多様性を報告してきた¹⁰⁾。また，根系構造が多様に化するなかで根系形成における基本的形質，例えば，根の分枝習性⁵⁾や肥大生長^{8,9)}などには一定の法則性が保持されることも明らかにした。さらに，これらの法則性に基づいて1本の根の形状から，根系全体の様相を把握することも試みた⁷⁾。本報告では，これまでの研究基盤の上に立って，根系各形質の相互関係をさらに詳しく解明し，パイプモデル理

論^{3,4)}を基礎に根系に関する数学モデルの作成を試みた。

従来，ダイズ根系の調査にはざん壕法，モノリス法およびコアサンプラー法などが使用されてきたが，いずれも多大の時間と労力を必要とし，サンプリングがきわめて困難な場合も少なくなかった。この点，数学モデルを用いれば，根系全体の様相と相関が高い一部の形質を測定するだけで根系の全体像を把握することが可能であり，ダイズの実産性解明に有力な情報となり得る。ここでは，数学モデルの作成を行うとともにその実際的な活用法について論議した。

* 大要は，第185回講演会(昭和63年4月)において発表。

材料と方法

供試材料としてダイズ品種フクユタカを用いた。本品種を砂壤土を充填した排水孔付きの鉄製方形ポット (60×60×50 cm) 12 個を用いて栽培し、実験に供した。土壌の充填に先だって 4 隅に鉤が付いた鉄製の底板 (50×50 cm) をポットの内底に敷き、その上に根系調査用の金網円筒枠を乗せ、固定した。金網円筒枠は直径 (10, 30, 50 cm) が異なる金網製の筒 (高さ各 40 cm) を同心円状に配置、固定したものである⁶⁾。このような円筒枠を用いれば、播種時の土詰めが容易であるばかりでなく、根系調査時、除泥を行う際の根系構造の崩れを防ぐための支持枠となり、根系構造を立体的に観察することが可能となる (第 1 図)。金網円筒枠の配置は、

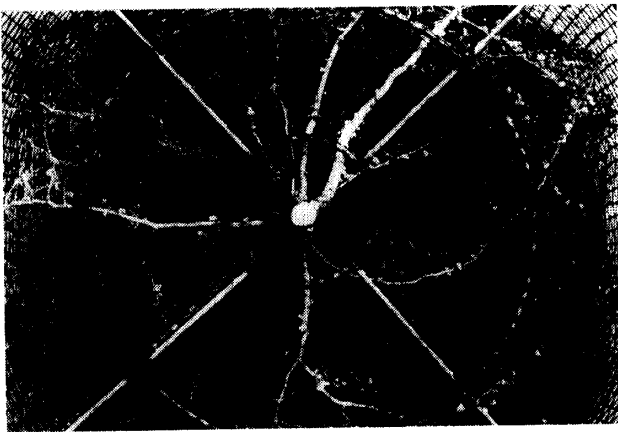


Fig. 1. Root system washed out at the flowering stage.

調査時における根系の大きさを予測して変化させ、播種後 10~30 日目の個体を調査するポットには 2 重円筒枠 (直径 10, 30 cm)、これ以降に調査するものについては 3 重円筒枠 (直径 10, 30, 50 cm) を使用した。

1986 年 7 月 8 日、佐賀大学農学部ビニルハウス内に配置した各ポットの中心にダイズ種子 3 粒を播種 (播種深度 2 cm) し、その後、出芽、子葉展開が良好なものを選び 1 本立で栽培した。水管理は一般的な畑作栽培に準じ、表層土壌が乾燥した場合のみ灌水を行い、土壌が過湿にならないように留意した。基肥として、10 a 当たり換算で窒素、リン酸、カリをそれぞれ 4 kg、また、追肥として、9 月 1 日に窒素、カリをそれぞれ 2 kg 施用した。培土は行わなかった。圃場においても、ポット栽培と同じ施肥条件で、栽培を行い、初期生育段階における根系形質解析のための補助資料とした。

ポットおよび圃場栽培した個体を対象にして、出芽から播種後 125 日目まで生育段階を追って、根系の調査を行った。ポットの金網円筒枠内に伸長した根系を調査する場合、はじめに、チェーンブロックを用いて底板ごとポット内の土壌全量を引き上げ、ついで、水道水で根と金網円筒を洗い出し、根の立体分布状況、主根、分枝根各部位の直径、根長、根重および根の伸長方向などを計測した。

ここでは、主根を 1 次根、1 次根から発生した根を 2 次根、さらに、2 次根から発生した根を 3 次根とした。2 次以上の高次根の総称を分枝根とし、1

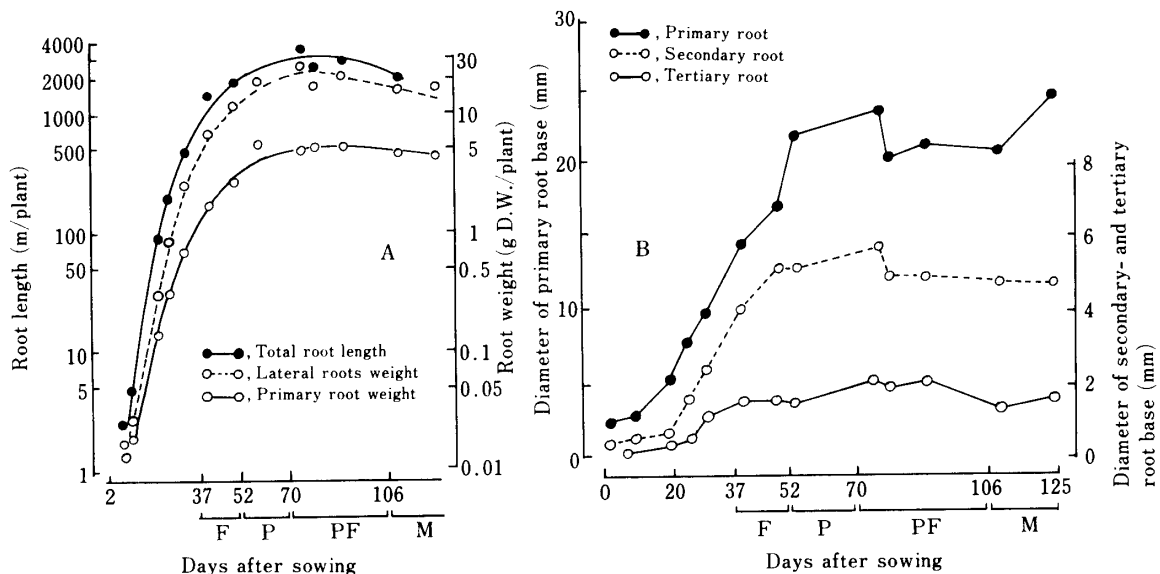


Fig. 2. Changes in diameter, length and weight of roots with growth. (F, flowering stage; P, podding stage; PF, pod filling stage; M, maturing stage)

次根と区別した。また、1次根基部の直径や断面積は、金網円筒枠の上端、すなわち、地表面位置での測定値とした。直径が2 mm以下の根の長さの測定にはルートスキャナー (Comair 社製) を用いた。

結 果

1. 根長、根重および根径の生育にともなう変化

生育初期から後期に至るまでの根長、根重および根径の変化を第2図 (A, B) に示した。1次根は、播種後10日目には、30 cm以上に伸長し、ポットの底部に達した。2次根も播種後20日目頃までには、30 cm以上の長さとなり、ポット側壁に達するものが見られた。また、3次根も2次根に数日遅れて発根、伸長を開始し、播種後60日目には8次根まで認められた。このように根の伸長は生育初期から旺盛であり、総根長は開花、結莢期には3,500 m前後に達した (第2図 A)。根重は根長とほぼ平行する形で増加し、結莢期までに最大値に達し、1次

根重量は5 g/個体、また、分枝根の合計重量は20 g/個体となった。結莢期以後は根長、根重とも増加せず、ほぼ一定か若干減少する傾向を示した。

次に、根の肥大経過をみると、1次根の直径は開花終期まで増加し続け、基部直径が20 mm以上に達した (第2図 B)。2次根および3次根の肥大も開花期まで続き、基部直径は、それぞれ5 mmおよび2 mmに達した。

2. 根長、根重および根径の相互関係

根系を構成する主要形質の相互関係を検討するため、全生育期間中の測定値をこみにして第3図 (A, B, C) には、1次根基部直径と地下部重との関係、2次根基部直径と2次根・根系重量 (当該2次根およびそれから発生した分枝根の合計重量) との関係、および分枝根重と分枝根長との関係を示した。地下部重は1次根基部直径の増加にともない増大した (第3図 A)。両者の関係は3次関数で回帰され、1%水準のきわめて高い相関係数 ($r=$

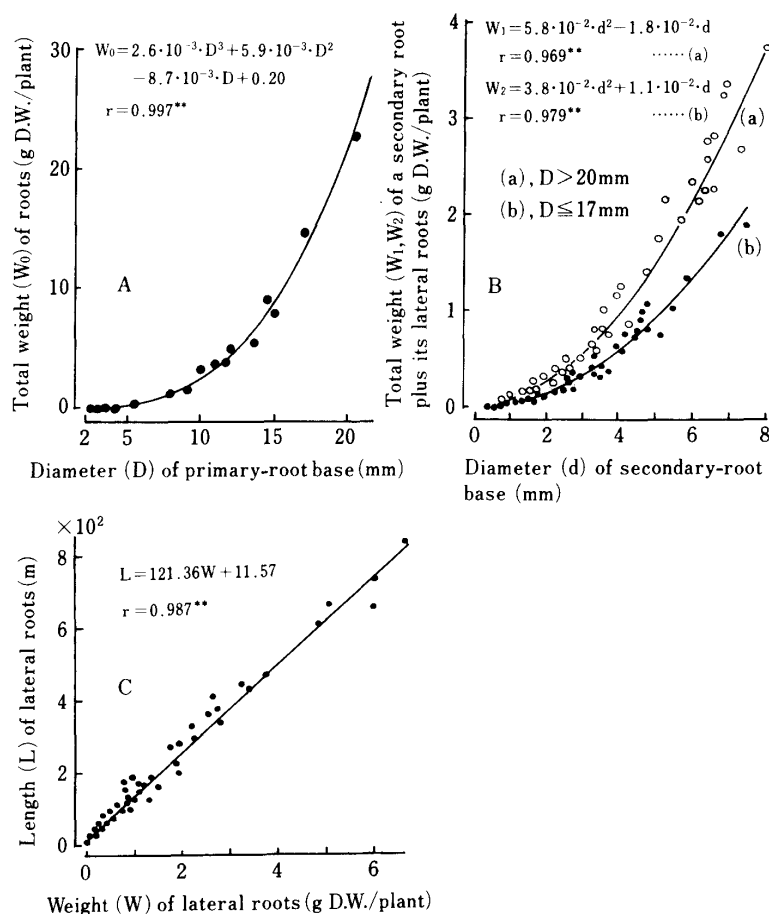


Fig. 3. Relationships between diameter of primary root base and total root weight per plant (A), between diameter of a secondary root base and total weight of the secondary root plus its lateral roots (B), and between weight and length in lateral roots (C). Note; Eq. (a) and (b) in Fig. B are representable in the cases where the secondary root bases are more than 20 mm and not more than 17 mm in diameter, respectively.

0.997) が得られた。回帰式を用いて1次根基部直径の測定値から1個体の根の合計重量を推定することが可能であった。2次根の基部直径と2次根・根系重量との関係も上記とほぼ同様であり、2次関数で示され、高い相関関係が得られた(第3図B)。しかし、2次根基部直径と2次根・根系重量との関係式は、1次根基部直径に連動して変化し、1次根基部直径が20 mm以上と17 mm以下の個体に大別した場合、それぞれ異なる2つの回帰曲線式にまとめられた。基部直径が同一である2次根を比較した場合、1次根基部直径が大きい個体に属する2次根・根系重量が大きな値となる興味深い結果が得られた。分枝根重と分枝根長との間にはきわめて高い相関関係($r=0.987$)が得られ、1次式で表された(第3図C)。

以上のように、根重、根長および根径は、それぞれ密接な関係にあることが明らかになるとともに、1次根基部直径がこれらの形質の支配因子として関与することが示唆された。

3. パイプモデルのあてはめと根系モデルの作成

パイプモデル理論は、Shinozaki^{3,4)}らによって提示された理論であり、おもに樹木の分枝様相を定量的に解析するために用いられる。ダイズ根系を単位パイプ系の集合とみなせば、ダイズの1次根断面積と1次根から分枝する2次根の断面積との関係にパ

イプモデル理論を適用することができる。この場合、ダイズの1次根上の位置の移動にともなう1次根断面積の変化量が、その移動区間から分枝する2次根の基部断面積の合計値に等しいことになる。すなわち、1次根上の2つの異なる位置を基部に近い方からA、Bとし、A、Bにおける1次根断面積をそれぞれa、b、また、1次根上AとBにはさまれた区間から分枝する2次根の基部断面積を $s_1, s_2, s_3, \dots, s_n$ とすると、1次根断面積の減少量 d ($d=a-b$)と2次根基部面積の合計量($s_1+s_2+s_3+\dots+s_n$)は等しくなり、(1)式で示される。

$$d=s_1+s_2+s_3+\dots+s_n \quad \dots\dots\dots(1)$$

パイプモデル理論のダイズ根系への適合性を検討するため、第4図(A)には、1次根を長さ5 cmの間隔で切断し、各切断片における切り口両端の断面積の差と切断片から分枝した主要1次根(根径1 mm以上)の基部断面積の合計値との関係を示した。両者は、(1)式から得られる理論直線($y=x$)よりも若干急な傾きを示した。特に、小さい値の領域では2次根断面積の合計値が1次根断面積の減少値よりも低く示され、ダイズ根系にパイプモデル理論をそのまま当てはめられないことが示唆された。

依田¹³⁾によれば、パイプモデル理論は、樹木を対象にした場合、以下のような内容となる。すなわち、一本の樹木の非同化部(幹、枝)を一定の長さ(1)の丸太(短材と称する)に切断し、それらを太き別(直径階級別)に分け、各階級に含まれる短材の数と平均直径をそれぞれ f および X とすれば、各階級に含まれる短材の合計断面積(T)は、短材の直径に関係なく一定となる。

$$T=f \cdot \pi \cdot (X/2)^2 \quad \dots\dots\dots(2)$$

(2)式を対数で示すと(3)式が得られ、多くの樹種についてあてはまることが報告されている^{3,4,13)}。

$$\log f = -2 \cdot \log X + \log A \quad \dots\dots\dots(3)$$

($A \dots\dots \text{const.}$)

なお、本式の f (短材の数)に1(短材の長さ)を乗じれば、各直径階級に属する短材の合計長(F)が得られる。

$$\log F = -2 \cdot \log X + \log A_0 \quad \dots\dots\dots(4)$$

(但し、 $A_0=A \cdot 1$)

この数式をダイズ根系にあてはめるため、1次根基部付近(地表下数 cm)の肥大根部の値のみを除外し、全根を直径(d)1 mm幅で11の階級($0 < d_1 \leq 1.0, 1.0 < d_2 \leq 2.0, 2.0 < d_3 \leq 3.0, \dots\dots 10 <$

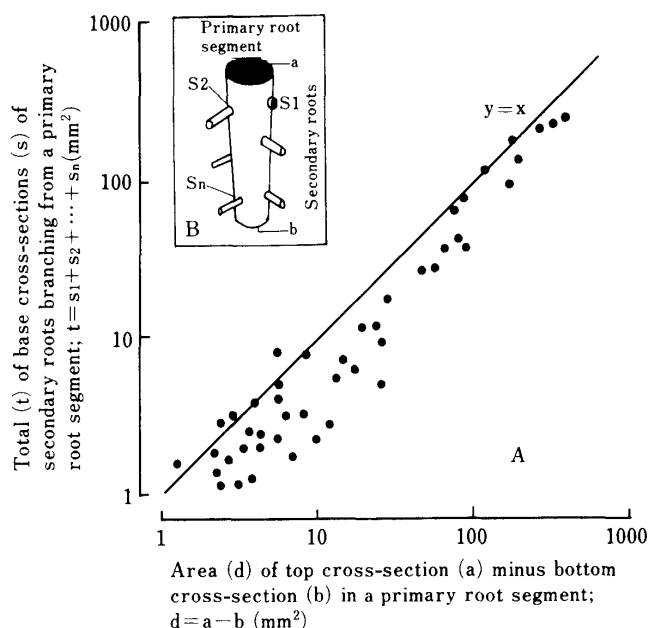


Fig. 4. Relationship between primary root cross-section and secondary root cross-section (A). The design enclosed shows the cross-sectional positions of primary- and secondary roots (B).

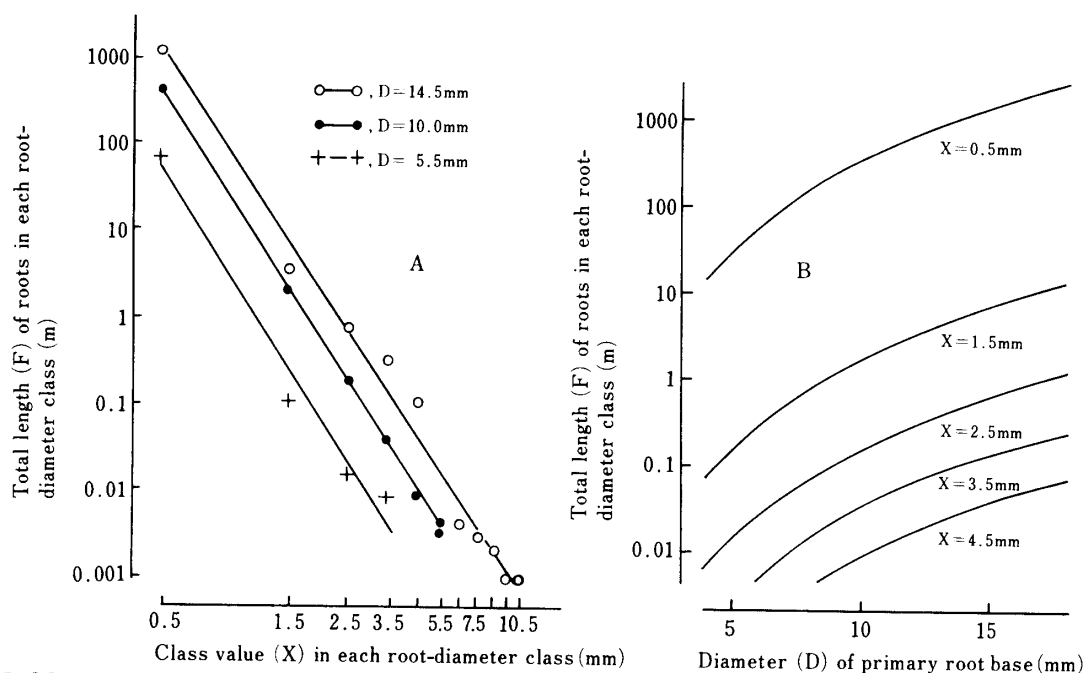


Fig. 5. Mutual relationship between class value of root diameter, total length of roots included in the class and diameter of the primary root base in a plant. Roots were divided into 11 classes by 1 mm range of root diameter. Regression lines on measured values (A), Calculated values from eq. (7) (B).

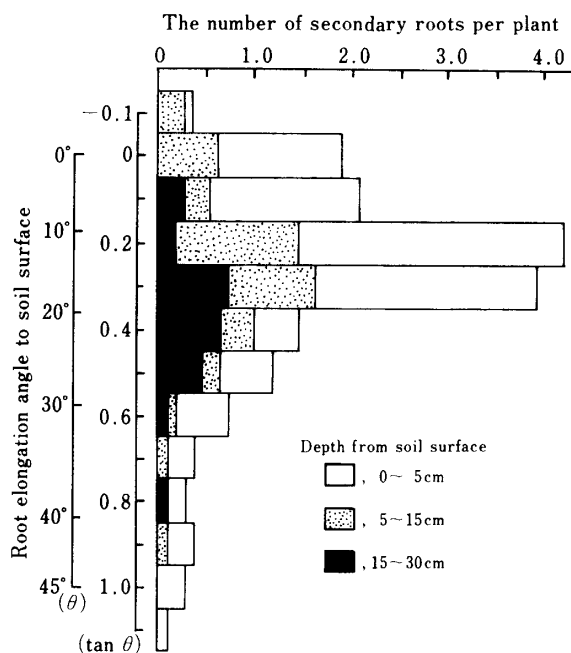


Fig. 6. Elongation angles of secondary roots grown in different depths in soil.

$d_{11} \leq 11.0$) に分け、各階級値 (X) と各階級に含まれる根の長さ (F) との関係を図 5 (A) の対数軸上に示した。ダイズ根系の各階級における平均値は階級値とほぼ等しくなることから、ここでは、平均値の代わりに階級値 (X) を用い、 X は順に 0.5, 1.5, ..., 10.5 とした。根系の階級値 (X) と根長 (F) との関係は (5) 式で表された。

$$\log F = -4.8 \cdot \log X + \log A_0 \quad \dots\dots\dots (5)$$

(5) 式の傾きは -4.8 であり、単純パイプモデルにおける理論値 (-2)¹³⁾ とはかなり異なった値となった。また、第 5 図 (A) に示したように測定個体の 1 次根基部直径 (D) により直線が平行移動し、 D の値が大きくなるとともに A_0 の値も増大した。両者の関係は (6) 式で示された。

$$A_0 = 4.78 \cdot D^{3.45} \quad \dots\dots\dots (6)$$

(5) 式と (6) 式から (7) 式が得られた。

$$F = 4.78 \cdot D^{3.45} \cdot X^{-4.8} \quad \dots\dots\dots (7)$$

(7) 式に 1 次根基部直径の測定値を代入すれば、ダイズ個体における根径別の根長を計算できる。1 次根基部直径が異なる個体の根長を根径階級値別に求めて第 5 図 (B) に示した。1 個体中の各根径階級における根長は、1 次根基部直径が大きくなるとともに増大した。各根径階級における根長をもとてみると、基部直径 (D) が 10 mm の個体の場合には、根径の階級値 (X) が 0.5 mm となる階級に含まれる根の長さ (F) は 375 m, $X=1.5$ mm では $F=1.9$ m, $X=2.5$ mm では $F=17$ cm, $X=3.5$ mm では $F=3.2$ cm, また、 $X=4.5$ mm では $F=1.0$ cm となった。根の大部分は根径 1 mm 以下の細い根であり、1 個体における全根長の 99% 以上を占めた。

4. 根系の伸長角度

1次根上の各階層（地表から 0～5 cm, 5～15 cm, 15～30 cm）における2次根の伸長角度の分布状況を第6図に示した。伸長角度には地表（水平面）と2次根のなす角度（ θ および $\tan \theta$ の2つの尺度を示した。

2次根の大部分は地表下 5 cm までの1次根上から伸長しており、深い層（15～30 cm）での2次根の発生数は少なかった。全2次根の伸長角度は、ほぼ $0^\circ \sim 45^\circ$ の範囲にあり、 45° を大幅に超えた急角度で伸長するものは認められなかった。浅い層の2次根の伸長角度の平均値は 16.0° であったが、他の層に比較して変動が大きい（ $-6^\circ \sim 47^\circ$ ）のが特徴であった。これに対して、深い層では、伸長角度が安定する傾向にあり、5～15 cm 層における平均値は 12.6° 、また、15～30 cm 層では 20.0° であった。

考 察

ダイズの総根長は、播種後2カ月を経ると 3,500 m 前後に伸長することが示された（第2図 A）。このような長い根を持つ植物の場合、根系全体の掘上げ調査を行うには、多大な労力と時間を必要とする。根系調査にはモノリス法やコアサンプラー法等が一般的に使用されているが、ダイズのように深く、疎な根系を持つ植物を対象にする場合では測定精度は期し難い。このため、ダイズを対象にした簡便で高精度の根系の調査、測定法の創出が必要となる。

根の各形質の相関関係を見ると、1次根基部直径と総根重とは3次曲線式（第3図 A）で、また、2次根基部直径と2次根・根系重量とは2次曲線式で示される（第3図 B）。さらに、分枝根重と分枝根長との間にも相関関係が得られ、直線式で示される（第3図 C）。このように、根系を構成する諸形質は、相互に関係を持ち、相対律を保持しながら生長しているので、根系構造形質の中で測定が容易な形質の一部を測定することにより、測定がより困難な形質の値を推定することができるものと考えられる。

2次根基部直径と2次根・根系重量との関係を示す2次曲線式（第3図 B）は、1次根基部直径に支配される形で変化し、同じ基部直径の2次根を比較した場合、1次根基部直径が大きい個体に属する2次根・根系重量が大となる。このことは、生育ステ

ージが進み、1次根基部が肥大するとともに高次根も充実するためと推察される。

つぎに、根系へのパイプモデル理論の適用を検討する。ダイズ根系に樹木の場合と同様な単位パイプ系の仮説が当てはまるとすれば、1次根断面積の変化量と2次根基部断面積の合計量との関係は、 $y=x$ で示される。両者は $y=x$ の線上に、ほぼ、乗っているが、適合性は必ずしもよくない（第4図 A）。特に、値が小さい場合、2次根断面積合計値が $y=x$ の線を下回る傾向を示す。本実験では、1 mm 以上の基部直径を持つ2次根のみを測定対象にしたため、これが不適合性発生の一因になったと考えられるが、ダイズ根系は、樹木の場合と異なり、一定の傾向をもってパイプモデルの理論値からはずれるものと判断される。

ダイズ根系には、パイプモデル理論で示される係数値をそのまま使用できないので、ここでは、根系構造に関する各形質の相互関係を捉えてダイズ根系の数式化を行い、(7) 式を得た。(7) 式に1次根基部直径を代入すれば、根径階級別の根長を求めることができる（第5図 B）。(5) 式の傾きおよび(7) 式の X の次数が -4.8 であり、(4) 式に示した理論値 -2 の2倍以上の値である。これは、ダイズの根系では、太い根の割合が少なく、細い根の割合が多くなることを意味する。樹木の場合、樹種によりこの値が若干変化することが報告されているが、多くの樹種について理論値（ -2 ）に近い値が示されるようである¹³⁾。また、ダイズの根系の場合、(7) 式の D （1次根基部直径）の次数が 3.45 であり、各根径階級における根長が1次根基部直径との関連で大きく変動する特徴が示された。これらは、ダイズの根が木本植物とは異なる内部形態を持つことに原因があると考えられる。草本植物を対象とする場合のパイプモデル理論の適用については、根内部の形態的特徴との関連で、今後、さらに検討を進めたい。

根系モデル式の係数決定にあたっては、1次根基部付近の値を除外した。ダイズでは、この部分が変形した肥大根になり易く誤差を生じる原因となるので、これを防ぐための処置である。この部分の長さは数 cm 程度であり、これを除外しても数式の作成や使用に際して、支障とはならない。

本実験で得られた根の深度別の伸長角度（第6図）は、好適な畑作条件下で栽培されたダイズの標準値に近いものと考えられる。一方、筆者らは、ダ

イズの根系形態は、土壤水分条件などで変形し易いことを観察しており^{10,11,12)}、根系をより実態に合わせて解析する場合、根長や根径などの形質に加えて、根の伸長角度や階層別分布状況なども検討材料としなければならない。この場合、全根系の掘上げ調査することが理想的であるが作業上の問題が多いことは前述した通りである。

第3図 A に示した曲線式および (7) 式を用いれば、1次根基部直径を測定するだけで、個体の全根重や根径階級別の根長を非破壊的に求めることができるが、根の伸長角度や層別分布などを知ることにはできない。根系構造の全体的特徴を把握するには、数式の使用に加え、簡単な根系調査を併せて行うことが望ましい。すなわち、1次根に沿った周辺部のみを数十 cm の深さまで採取して、1次根の直径や主要2次根の基部直径、伸長方向など、根系構造の根幹を表す形質を測定し、これに (7) 式等から得られる根長、根径、根重値を連関させれば根系構造の全貌をほぼ把握できるものと考えられる。

(7) 式は、全生育段階の個体について適用できるわけであるが、式の各係数値は品種によって変動する可能性があり、今後、この点についての検討が必要であろう。また、モデル式の係数値決定にあたっては、本実験のように全生育期段階の個体を対象に3,000 m を超える根長の計測などは必ずしも必要ではないと考えられる。根系の各形質は相互に密接な関係を保持することが明らかであるので、若い小型の個体の根系あるいは成熟個体の根系の一部を対象に形質の測定を行えば、比較的容易な作業で数式の係数値を決定できるものと考えられる。

最近では、根のような分枝形態を示す形をフラクタル次元で説明した報告がなされている^{1,2)}。今後、ここで検討したパイプモデル理論を主体とした根系解析法に加え、フラクタル次元の概念を取り入れた解析を行えば、根系構造の数的とらえ方がより明確

になり、根系解析さらには生産性解析の有力な手法となるものと確信する。

引用文献

1. Honda, H., P.B. Tomlinson and J.B. Fisher 1981. Computer simulation of branch interaction and regulation by unequal flow rates in botanical trees. *Am. J. Bot.* 68: 569—585.
2. Morse, D.R., J.H. Lawton, M.M. Dodson and M.H. Williamson 1985. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature* 314: 731—733.
3. Shinozaki, K., K. Yoda, K. Hozumi and T. Kira 1964. A quantitative analysis of plant form — the pipe model theory — I Basic analyses. *Jpn. J. Ecol.* 14: 97—105.
4. ———— and ———— 1964. ————. II Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Jpn. J. Ecol.* 14: 133—139.
5. 田中典幸 1964. マメ科作物における根群の形態形成に関する研究. 第1報 主根における根群形成の3つのタイプについて. *日作紀* 33: 17—24.
6. ———— 1968. マメ科作物の根群形成に関する研究. 第5報 落花生の根系について. *日作紀* 37: 656—661.
7. 田中典幸・藤井義典・副島増夫 1969. ————. 第11報 主根による根群の分布域及び根量の推定について. *日作紀* 38 (別1): 183—184.
8. 田中典幸 1971. ————. 第8報 主根における第2次肥大生長と3つのタイプについて. *日作紀* 40: 69—74.
9. ———— 1971. ————. 第9報 側根の肥大生長について. *日作紀* 40: 306—310.
10. ———— 1977. マメ科作物の根群形成に関する研究. *佐賀大学農学部彙報* 43: 1—82.
11. 田中典幸・窪田文武・有馬 進 1987. 畦畔大豆の根系の機能分化について. *日作紀* 56 (別1): 56—57.
12. ———— 1987. 畦畔大豆の慣行栽培にみる生産生態. *日作紀* 56 (別1): 58—59.
13. 依田恭二 1971. 森林の生態学. 築地書館, 東京. 48—56.