

作物形態学講座 8 作物個体群の発育形態学

森田茂紀*

(東京大学)

18. 個体群の発育形態学

これまでの章では、とくに断わらなかつたが、主に個体レベル以下の問題を取り上げてきた。しかし、作物は普通、個体群（群落）状態で栽培される。個体群は必ずしも個体の掛算として捉えられるわけではなく、個体群レベルに固有の問題を持っている。そこで、個体群に係るいくつかの問題について、簡単にふれておきたい。

(1) 栽植密度の影響

個体群レベルにおける重要な問題として、栽植密度の影響がある。これは単位面積当たりの個体数、いいかえると個体密度の問題として捉えることができる。移植栽培した水稻の場合を考えてみると、単位面積当たりの株数、株当たりの個体数（植付け苗数）、移植様式という3つの異なる問題を含んでいる（村田ら 1986）。水稻の収量に対する栽植密度の影響については、古くから非常に多くの事例研究が行なわれてきた（川嶋 1986）。その結果、収量に対する個体密度の効果は株当たり個体数を増やすよりも、単位面積当たりの株数を増やす方が効果が大きく、この効果は、個体密度が高いレベルまで認められることが知られている（村田ら 1986）。

ただし、個体密度が高くなるにつれて、収量に対する効果が頭打ちになることも認められている。大阪市立大学の吉良竜夫の研究グループは、この点について精力的に研究を進めた結果を理論的に考察し、一定条件下における生物学的収量は個体密度に関係なく、時間の経過とともに一定になるという「最終収量一定の法則」を提唱した（川嶋 1986）。また、相対生長の法則を利用して、経済的収量についても同じことがいえるとした。これはダイズを用いた研究に基づく理論であるが、水稻の経済的収量においても「最終収量一定の法則」が成り立つことが確認された、と考えられている（村田ら 1986、農林省農林水産技術会議事務局昭和農業技術発達史編纂委員会編 1993）。しかし、経済的収量について「最終収量一定の法則」が成り立たない場合も確認されている。これは、作物によって生育特性が異なるためであり、収量キャパシティが減少する場合があるためと考えられている（村田ら 1986）。なお、「最終収量一定の法則」自体にいくつかの問題が含まれており、実際には最適栽植密度があると想定している研究者もいる（川嶋 1986）。

また、栽植様式（移植様式）には様々なものがあり、研究も行われているが（池田 1995），現在までのところ、すべての様式をカバーする統一的原理は見い出されていない。栽植様式の影響は、個体密度の高低によって異なることも明らかとなっている（村田ら 1986）。

(2) 個体群の構造

以上の栽植密度に関する問題は、個体群光合成速度がどのように推移するかという視点から考察することができる。個体群光合成速度の問題について検討するには生長解析について押さえておいた方がよいが、取り扱い範囲を少し逸脱するので、これは別に教科書や参考書（村田ら 1986, Hunt 1990, 池田 1995）を参照して頂くことにして、以下では個体群光合成速度を規定する個体群の構造について解説する。

個体群光合成速度は様々な要因によって影響を受けるが、最も重要な要因は葉面積指数（leaf area index, LAI），受光態勢，個葉の光合成速度の3つであると考えられている（窪田 1999）。単位土地面積当たりの葉面積である葉面積指数は、生育とともに増加する。葉面積指数の増加に伴って受光率や個体群生長速度も増加するが、やがて頭打ちとなる。受光率が最大に達するときの葉面積指数を、限界葉面積指数（critical LAI）と呼ぶ。葉面積指数が限界葉面積指数に達するまでは葉面積の拡大が重要であるが、限界葉面積に達した後は、個葉の光合成速度や受光態勢が重要となる。葉面積指数が限界葉面積指数を越えてさらに増加する場合は、呼吸速度の変化によって個体群生長速度が低下することがあり、そのときは最適葉面積指数（optimum LAI）が存在することになる。さらに生育後期には、葉の枯死によって葉面積が減少することがあり、葉面積が再び問題となる。これらの最適葉面積指数、限界葉面積指数、個体群生長速度の最大値は個体群構造によって、すなわち個体群の葉がいかに効率よく光を吸収するかによって大きな影響を受ける（平沢 1999）。

葉が過繁茂になり相互遮蔽が起こると、葉面積指数より受光態勢が重要になる。受光態勢に関連した個体群構造（canopy architecture）について検討するためには、生産構造図（productive structure diagram）が役に立つ。生産構造図というのは、光合成器官・非光合成器官の乾物重、および個体群内の相対照度の垂直分布を図示したものである。生産構造図からみた個体群構造は、種や品種によって

異なることが明らかになっている。実際は、個体群の葉面積指数を上から下に向かって積算した積算葉面積指数に対する相対照度の関係から、吸光係数を算出する。吸光係数が小さい方が個体群内への光の透過性が高く、個体群としての生産性が高くなる。その場合、個体群内の多くの葉は弱光条件下にあるので、弱光条件でも個葉の光合成能力が高いことが期待される(窪田 1999)。

以上は、垂直方向からみた個体群構造の話であるが、水平方向に着目した場合、個体群の生育は必ずしも均一ではない。水田となる前の土地利用形態を含めて土壤条件が不均一であったり、施肥にムラがあつたりすると、生育が齊一にならない場合がある。このほか、水田の周辺部分の水稻は、内部の水稻に比べて生育が旺盛で、収量も高いのが普通である。また、中央部分の水稻が倒伏しても、周辺部分の水稻は倒伏しないことが多い。このように、個体群の周辺部分に位置している個体の生育が、個体群内部の個体の生育と異なる現象を、周縁効果(border effect)あるいは周辺効果(marginal effect)と呼んでいる。これは個体群の周辺と内部とで、地上部地下部の生育環境が異なるためと考えられる。そのため、水田で調査を行なう場合、普通は周辺の最低限2列を対象から外す。また、移植時の欠株やサンプリングによって個体群内部に空間ができた場合も、その周辺は避けた方がよい。逆にいえば、周縁効果が認められるような生育の旺盛な個体が多ければ、個体群としての収量も高いものとなるという考え方から、一定間隔で空間を作る条抜き栽培を実施している農家もいる。その他、直播栽培の場合は条播であっても、個体当たりの茎数の変異が大きくなる。この問題については、個体群内における近隣個体間の干渉という視点からの解析が必要である(根本ら 1992)。なお、以上は同一作物の同一品種を栽培した場合を想定しているが、異なる作物や品種を栽培する場合の問題もある(Stoskopf 1981)。この問題はアグロフォレストリー(Nair 1993)などにつながる重要なものであるが、本講座の範囲を越えてくるので、ここでは取り扱わない。

19. 作物形態学における重要な指標

本連載の最後に、イネを中心とした作物の形態や生育に関する指標のうちで、重要と考えるもの整理しておきたい。日本語(英語、略号):簡単な解説(単位の例、記載がないものは無名数)の順序で記載した。本連載中で解説したものについては、参考箇所をあげてある。また、アステリスクは、著者がとくに重要と考える指標である。指標自体、もれなく体系的に整理できているわけではないし、アステリスクで示した重要度は著者の独断的な判断であることをお断りしておきたい。なお、本章を作成するにあたって、村田ら(1986)のほか、多くの文献を参考にしたが、具体的な引用は省略した。

(1) 茎葉部の形態や生育の指標

生育段階 (developmental stage): 12.(2) および 14.

(4) を参照.*

草型 (plant type): 総合的に捉えた茎葉部全体の生育特性.*

草丈 (plant length): 土壌面から、人為的に立たせた植物個体の先端までの長さ(cm).

草高 (plant height): 土壌面から、自然状態の植物個体あるいは植物個体群の最も高い部位までの長さ(cm).

茎数 (stem number): 主茎および側枝(分げつ)の合計の数。イネ科作物の場合、最終的に穂をつける有効茎と、穂をつけない無効茎とを区別することがある(plant⁻¹, m⁻²).*

葉齢 (plant age in leaf number): 14.(1) を参照.*

葉齢指数 (leaf number index): 14.(2) を参照.

補葉齢: 14.(2) を参照.

葉間期 (plastochrone): 13.(1) を参照 (day leaf⁻¹).

出葉間隔 (phyllodechone): 13.(1) を参照 (day leaf⁻¹).

葉面積 (leaf area): 個体当たりの葉の面積の合計(m²).*

葉面積指数 (leaf area index, LAI): 単位土地面積当たりの葉面積(m² m⁻²).*

限界葉面積指数 (critical leaf area index): 受光率が最大値のときの葉面積指数(m² m⁻²).

最適葉面積指数 (optimum leaf area index): 純生産量が最大となる葉面積指数(m² m⁻²).

積算葉面積指数 (accumulated leaf area index): 葉層の上面から葉層内の一定の高さまでの葉面積指数の積算値(m² m⁻²).

葉色 (leaf color): 葉色板の基準色と比較したり、SPAD メータによる測定値を利用することが多い.*

新鮮重・生体重 (fresh weight): 採取した時点の植物体の重さ(g).

乾物重 (dry weight): 採取後一定期間(例えば80°Cで2日間)乾燥させた後の植物体の重さ(g).*

葉面積比 (leaf area ratio, LAR): 個体全体の乾物重に対する葉面積の比(cm² g⁻¹).

葉重比 (leaf weight ratio, LWR): 個体全体の乾物重に対する葉の乾物重の比(g g⁻¹).

比葉面積 (specific leaf area, SLA): 葉の乾物重当たりの葉面積。比葉重の逆数(cm² g⁻¹).

比葉重 (specific leaf weight, SLW): 葉面積当たりの葉の乾物重。比葉面積の逆数(g cm⁻²).

C/F比: 光合成系の乾物重に対する非光合成系の乾物重の比(g g⁻¹).

蒸散速度 (transpiration rate): (g dm⁻² hr⁻¹, g m⁻² s⁻¹).

光合成速度 (photosynthesis rate): (mg CO₂ dm⁻²

hr^{-1} , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

呼吸速度 (respiration rate) : ($\text{mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ hr}^{-1}$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

純同化率 (net assimilation rate, NAR) : 葉面積当たりの乾物增加速度 ($\text{g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$).

個体群生長率 (crop growth rate, CGR=LAR×NAR) : 単位面積・単位時間当たりの乾物重の増加量 ($\text{g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$).

相対生長率 (relative growth rate, RGR=LAI×NAR) : ある時点における乾物重当たりの乾物重生産効率 ($\text{g g}^{-1} \text{ day}^{-1}$).

栽植密度 (planting density) : 単位面積当たりの株数あるいは個体数 (m^{-2}).*

植付け苗数 (plant number per hill) : イネを移植する場合の 1 株当たりの苗数 (hill^{-1}).

収量 (yield) : 単位面積当たりの収穫部分の乾物重 (g m^{-2} , t ha^{-1}).*

収穫指数 (harvest index) : 個体全体 (実際は茎葉部や地上部だけを対象とすることも多い) の乾物重に対する収穫部分の乾物重の比 (g g^{-1}).*

地上部／地下部比 (shoot-root ratio, S/R ratio, top-root ratio, T/R ratio) : 根系の乾物重に対する茎葉部の乾物重の比, あるいは地下部重に対する地上部重の比. 逆数を利用することもあるので注意が必要 (g g^{-1}).

(2) 根系の形態や生育の指標

根系の類型 (type of root system) : 典型的には, 主根型根系 (main root system) とひげ根根系 (fibrous root system) に分類できる.

根域の大きさ (size of rooting zone) : 根系が分布している土壤領域の大きさ. 普通, 幅や深さで示す (m).

根系開度 (spreading angle of root system) : 根系の分布を株あるいは個体の基部を中心とした円錐と考えた場合の頂角 (°).

到達深度 (rooting depth) : 根系を構成している根の中で, 最も深くまで分布しているものの深さ (m).*

根の深さ指数 (root depth index) : 根の重さからみた根系の重心の深さ (cm).*

根長密度 (root length density, rooting density) : 単位土壤容積中に含まれる根の長さの合計 (cm cm^{-3} , cm^{-2}).

根重密度 (root weight density) : 単位土壤容積中に含まれる根の重さの合計 (mg cm^{-3}).

根数密度 (root number density) : 土壤断面の単位面積当たりの根の数の合計 (cm^{-2}).

根の数 (root number) : (plant^{-1})

根の長さ (root length) : (m plant^{-1}).*

分枝次元 (branching order) : 主根や節根を 1 次根, 1 次根から分枝した根を 2 次根とナンバリングする場合と,

主根や節根から分枝した側根を 1 次側根, 1 次側根から分枝した側根を 2 次側根とナンバリングする場合とがある.

分枝密度 (branching density, linear frequency of lateral root) : 親根の単位根長当たりの側根の数 (cm^{-1}).

分枝係数 (branching coefficient) : 総 1 次根長に対する総根長の比. この値が大きいことは分枝が発達していることを意味している (m m^{-1}).

分枝指数 (branching index) : 1 次根の単位長さ当たりに形成された全次元の側根の総長. この値が大きいことは, 分枝が発達していることを意味している (m m^{-1}). 具体的には, (総根長 - 総 1 次根長) / 総 1 次根長として計算する. また, 分枝指数 = 分枝密度 × 平均側根長という関係があるため, 同時に分枝密度を測定すれば, 分枝程度を密度と長さに分けて解析できる. なお, 分枝指数 = 分枝係数 - 1 という関係がある.

比根長 (specific root length) : 総根重に対する総根長の比 (mg m^{-1}). この値が大きいことは相対的な直径が小さいこと, あるいは分枝が発達していることを示す.*

根の直径 (root diameter) : 根のどの部位で測定するかが問題で, 基部で測定することが多い (μm , mm). そのほか, 根軸に沿った変化割合を算出することもある (mm mm^{-1}).

根の伸長方向 (root growth direction) : 水平方向あるいは鉛直方向に対して根がなす角度 (°).*

根の重さ (root weight) : (mg plant^{-1} , g plant^{-1}). *

根の色 (root color) :

根端長 (root tip length) : 根端から, 最初に出現した側根までの距離. この値が大きいことは, 伸長速度が大きいことを示している (cm).

吸水速度 (water absorption rate) : ($\text{mg hr}^{-1} \text{ plant}^{-1}$, $\text{g day}^{-1} \text{ plant}^{-1}$).

出液速度 (bleeding sap rate, xylem sap rate) : ($\text{mg hr}^{-1} \text{ plant}^{-1}$, $\text{g day}^{-1} \text{ plant}^{-1}$).*

20. おわりに

以上, 著者の考える作物形態学および関連分野における主な問題について解説してきた. 連載を終了するにあたって, 作物形態学からみた今後の作物学について考えることを少しだけコメントしておきたい.

(1) 各種作物の発育形態学的な記載

イネに関しては, 「解剖図説イネの生長」(星川 1975) がすでに古典的名著といえるし, 最近, 「稻学大成 第1巻 形態編」(松尾ら 1990) も出版された. しかし, その他の作物に関する本となると, 一部に形態学を取り扱った章がある程度で, 発育形態学的な情報を体系的に整理した新しいものはほとんどないといってよい. しかし, 名古屋大学大学院の巽二郎氏が整理した未発表データによれば, この 25 年間に日作紀および PPS に掲載された論文で取り扱っ

ている作物種数は合計 90 種を越えており、日本作物学会がイネ学会や水稻学会ではないことがよく分かる。今後は、作物の多様性がますます重要になると考えられるし、新たな資源植物を開発・利用する必要性も出てくる。その場合、それぞれの作物や資源植物が、どのように生育するかという発育形態学的な知見がすべての研究の基礎であり、また、すべての研究の総合ともいえる。

したがって、現時点における経済的価値だけにとらわれず、すでに作物として開発されたものはもちろん、今後利用される可能性を有する資源植物を含めて、発育形態学的な記載を行なう必要がある。その場合、それぞれの作物の収穫部分について着目すること、また、その形成過程が環境ストレスによってどのような影響を受けるかを明らかにすることが重要である。収穫部分を規定している形質は一定の順序で決定するが、いずれの形質も遺伝的背景と環境条件の影響を受けている。しかも、環境条件・栽培管理の影響を大きく受ける期間の時期や長さも、形質によって異なるということを忘れてはならない（森田 2000）。なお、環境反応を検討するために今後さらに事例研究を積み重ねていく必要があるが、その場合の視点を確立しておく必要がある（森田 1994 a, b）。

(2) 分子生物学的研究の成果の利用

植物学分野において、遺伝子レベルの研究が急速に進んでいる（朝日新聞社 2001）。すでにいくつかのモデル動物やモデル植物では、全ゲノムの塩基配列が完全あるいはほぼ完全に決定されており、遺伝子の総数も推定されている。ただし、機能が明らかになっている遺伝子は多くなく、例えばヒトの場合は約 3 分の 1、塩基配列の相同性から機能を推定できるものを含めても、約 3 分の 2 でしかない（榎 2001）。したがって、残りの遺伝子については機能を解明する地道な研究が必要であるし、その先のタンパク質の機能となると、さらにこれからという状況である（朝日新聞社 2001）。これまで分子生物学が成功してきたのは、取り扱っているシステムにおける要素の対応関係が明確だからであるが、細かいレベルでものを見るようになるとそれだけ世界が大きくなり、解明しなければならないことも増えることになる（養老 1986）。したがって、分子生物学的な手法を利用した研究の成果が実際の農業場面で利用されるようになるには、まだ少し時間がかかるが、期待されるところは大きい。

例えば、個体群の生産性をあげるために、これまで草型を改良して受光態勢を改善することに重点が置かれてきたが（角田 1960），今後は個葉の光合成速度を上げることも重要と考えられる（窪田 1999）。その場合、C₄ 植物の遺伝子を C₃ 植物に導入することが最も有望視されている。しかし、見通しは必ずしも明るくはなく、また、成功したとしても二酸化炭素濃度が増加している状況下での効果はあまり期待できないとう予測もある（堀江 2000）。し

たがって、収量形成を規定している形質に何と何があり、その相互関係がどうなっているか、また、環境応答がどうであるかというような、従来から指摘されている課題がどこまで解明されているかを体系的に整理しなおしてみる必要がある。それができて初めて、どこを攻めれば最も効率的であるかが決まることになる。

分子生物学的な手法を利用した研究の成果が大いに期待される分野としては、この他にストレス耐性の向上がある（朝日新聞社 2001）。重要なものとして、水ストレス、塩ストレス、温度ストレスなどがあり、研究が行なわれている。ただし、これらのストレス耐性には多くの形質が係っているため、収量形成の場合と同様に、それぞれのストレス耐性のメカニズムについて、とくに発育形態学の視点からみた場合に関係してくる形質やその相互関係を明らかにしておかないと、分子生物学的な手法を利用した研究が進まないし、得られた成果を有効に利用できない。ここに作物形態学の重要な課題の一つがある。

(3) 作物栽培をシステムとして考える

環境問題および食料問題を考える場合の視点としてももう一つ重要なことは、作物栽培ひいては農業をシステムとして捉えるということである。例えば、地球温暖化に関連して二酸化炭素の濃度の上昇が問題となっており、これに対処する研究として FACE PROJECT が世界各地で行なわれている（小林 2001）。日本では、世界で初めて水田で栽培される水稻を対象とした RICE FACE PROJECT が実施された（Kobayashi ら 1999）。このプロジェクトでは、高二酸化炭素濃度に対する水稻個体群の生育や収量の反応を検討したことはいうまでもないが、生態系を構成するその他の要素である雑草・害虫・病原菌などについても調査が行なわれ、窒素やメタンなどの動きもモニタリングされた。

これまで、自然生態系に対する農業生態系の特徴を認識し（村田ら 1986），耕地生態系におけるエネルギーの固定を含むエネルギーの流れ、物質の循環という視点を確立することによって多くの成果があがってきた（小田ら 1972）。今後、必要なことの一つは、生態系の中でバイオマスとして捉えた部分を、実際の作物個体群の構造とリンクさせて理解することだと考えている。例えば、草型と個体群の物質生産との関係はもっと研究されてよいし、反対にいえば草型を規定する形質の解明や制御は大きな課題である。すでに指摘したように、同一作物の個体群だけでなく、生態系内のバイオマスと構造との関係は、間作・混作やアグロフォレストリー、ひいては低投入持続型農業（low-input sustainable agriculture, LISA）の研究にもつながる視点であろう。個体群生態学など関連分野における知見を積極的に取り入れることも期待される。もう一つは、土壤生態系、その中にある作物根系を含めた、エネルギーの流れや物質の循環をどこまで定量的に把握できるか

ということである。

以上、強引なこじつけではあるが、最後の最後は我田引水で、根のことで終わりたい。作物栽培における重要な管理作業は、土壤を介して作物個体群の根系に働き掛けるものであることが多い。限界地における収量の底上げをしたり、比較的条件のいい所で安定的に高い収量を維持するためには、そこにおける環境条件において、選定した作物や品種を栽培する場合にどのような根系が理想型であるかという設定目標を明らかにするとともに（山内 1998），実際の作物個体群の根系をその理想型根系に近づけるような生育調節・栽培制御技術の確立が必要である。これは「根をデザインする」という考え方（東海林・阿部 1997，小島ら 1998）に通じるものである。この考え方を実現させていくためには、根系の形態と機能をリアルタイムでモニタリングする必要がある（Morita 2000）。

これで、2年間8回に渡った作物形態学講座を終了することができた。勉強しながら原稿を書いていけばよいという考えが如何に甘かったかを知らされ、また、3ヶ月がこんなにも早く過ぎることを痛感した2年間であった。ただし、川田信一郎・山崎耕宇両先生にご指導頂きながら勉強してきた形態学を基盤として、作物学全体の枠組みを考え直すよい機会となった。内容的に不十分であったことはいうまでもないが、内容云々より連載を終了するところまでなんとか漕ぎ着けたことで、最低限の責務を果たせたと考えたい。なお、本連載は、当時の編集委員会幹事であった吉田智彦氏のアイデアから始まったものであり、現在の編集委員会幹事である齊藤邦行氏に引き継いで頂いた。締切りに遅れがちであった著者をやさしく叱咤激励して下さったお二人に、心より感謝申し上げたい。

引用文献

- 朝日新聞社編 2001. 植物学がわかる。朝日新聞社、東京。1-175。
 平沢正 1999. 堀江武編、作物学総論。朝倉書店、東京。75-116。
 堀江武 2000. 農耕の技術と文化。1-42。
 Hunt, R. 1990. Basic Growth Analysis. Unwin Hyman, London. 1-112.

- 星川清親 1975. 解剖図説イネの生長。農山漁村文化協会、東京。1-1317。
 池田武 1995. 池田武編、作物の生理・生態学大要。養賢堂、東京。186-201。
 川嶋良一 1986. 農業技術研究の原点を求めて。農業技術協会、東京。72-94。
 Kobayashi, K., M. Okada and H-Y. Kim 1999. Horie, T. et al. ed. World Food Security and Crop Production Technologies for Tomorrow. Jpn. Soc. Crop Sci., Kyoto. 213-215.
 小林和彦 2001. 日作紀 70:1-16.
 小島通雅・大沼洋康・坂場光男 1998. グリーン・エイジ 25:42-46.
 窪田文武 1999. 堀江武編、作物学総論。朝倉書店、東京。143-162.
 松尾孝嶺他編 1990. 稲学大成 第1巻 形態編。農山漁村文化協会、東京。1-570.
 森田茂紀 1994a. 農及園 69:933-938.
 森田茂紀 1994b. 農及園 69:1031-1036.
 Morita, S. 2000. Sultan Qaboos University and Petroleum Energy Center ed., Proceedings of the First Oman-Japan Joint Symposium on Water Resources and Greening in Desert. Sultan Qaboos Univ. and Petro. Energy Cen. 17:1-11.
 森田茂紀 2000. 根の発育学。東京大学出版会、東京。70-97.
 村田吉男・玖村敦彦・石井龍一 1986. 作物の光合成と生態。農山漁村文化協会、東京。1-276.
 Nair, P.K.R. 1993. An Introduction to Agroforestry. Kluwer, Dordrecht. 1-499.
 根本圭介・阿部淳・森田茂紀 1992. 日作紀 61 (別2):159-160.
 農林省農林水産技術会議事務局昭和農業技術発達史編纂委員会編 1993. 昭和農業技術発達史 第2巻 水田作編。農林水産技術情報協会、東京。111-162.
 小田桂三郎・田中市郎・宇田川武俊・棟方研 1972. 耕地の生態学。筑地書館、東京。1-283.
 樺佳之 2001. ヒトゲノム—解読から応用・人間理解へ。岩波書店、東京。137-160.
 東海林知夫・阿部昌宏 1997. 緑化工誌 23:26-28.
 Stoskopf, N.C. 1981. Understanding Crop Production. Reston Publishing, Reston. 193-220.
 角田重三郎 1960. 松尾孝嶺編、稲の形態と機能。農業技術協会、東京。179-228.
 山内章編 1998. 植物根系の理想型。博友社、東京。1-172.
 養老孟司 1986. 形を読む、生物の形態をめぐって。培風館、東京。1-226.