

作物の形態研究法：マクロからミクロまで 根の形態測定法：フラクタル解析の利用

巽二郎

(京都工芸繊維大学生物資源フィールド科学教育研究センター)

根系の形態や土壌中の分布は、根圏を通じた養水分の獲得や植物体の支持などの植物生育の基本的な機能と密接に関わるものであり、環境条件やストレスに対応して変化する。根系のマクロな外部形態は構築構造 (root system architecture) を有し、この構造は発育モデル (growth model) やトポロジーモデル (topological model)、形状モデル (geometric model) などで定量的に記述・解析される。ここではそれらのなかで最も新しい方法の1つであるフラクタルモデル (fractal model) についてその解析法と応用および研究の動向を紹介する。

1. 根系記述モデル

根系の構築構造 (Fitter and Stickland 1992) は、主根 (または節根) とそれから生じる分枝根 (側根) により基本的に形成される。分枝根の形成は根系形態の著しい特徴のひとつであり、分枝次元により1次、2次、3次分枝根などと区別される。発育モデルでは分枝次元によって分枝根を根系要素 (root member) として整理し、根系の形態的特徴が記述される (Yamauchi ら 1987)。この方法の利点は直感的な構造の把握に適していることである。しかし計測にあたって多大の労力と時間を要する欠点がある。たとえば播種後31日目の陸稲の根系にはすでに42,394本の側根が生じており (Yamauchi ら 1987)、生育ステージの進行とともに側根の本数は急速に増加する。

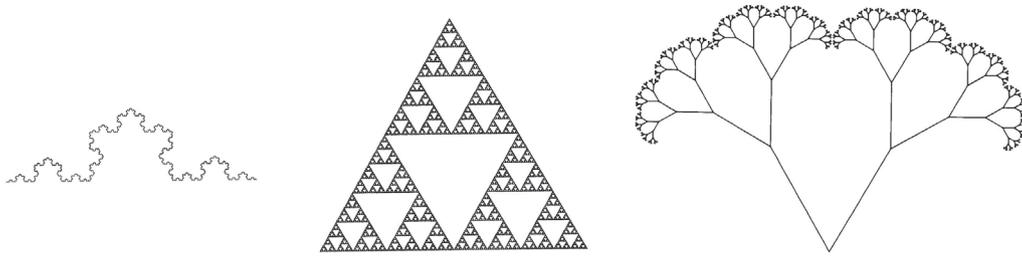
いっぽうトポロジーモデルは分枝パターンに着目して記述する方法である (Fitter and Stickland 1992)。そのことにより発育モデルでは不十分であった分枝パターンの記述や分枝次元を異にする根の間の関連性を統一的に把握することが可能となる。分枝根軸および分枝の間の根軸をリンク (link) と呼び、それぞれ外部リンク (external link) と内部リンク (internal link) に区別する。外部リンク (分枝根に相当する) は分枝次元によって分類されるのではなく、各外部リンクから根系の基部までの経路上に存在する内部リンクの数 (パス長, path length) によって区分される。根系のトポロジー的な特徴は、アルチチュード (altitude, a) すなわち最大のパス長をもつ外部リンク、および総パス長 (total path length, PE) すなわち全ての外部リンクのパス長の合計、の2つのパラメータによって定量化される。この方法の詳細は他の文献 (巽 1999, 巽 2002) を参照されたい。いっぽう形状モデルではトポロジーモデルにおいて脱落していた分枝長や分枝角度などの要素を加味したもので、外

部・内部リンク長などが重要なパラメータとして追加される。これらのモデルは非常に有効であるが、発育モデルと同様にデータの採取に時間とコストがかかる。根系画像からトポロジーを自動的に測定するソフトが開発されているが (Berntson 1992)、側根同士が交差したり重なり合ったりすると測定できないなどの制約がある。

2. フラクタルと根系

フラクタルとは Mandelbrot が提唱した幾何学で、従来の数学では取扱いが困難であった複雑な形を記述することができる。フラクタルとは特徴的な長さをもたない図形や構造、現象などの総称としても使用される。たとえばフラクタル図形の1つであるコッホ曲線 (第1図) は、連続しているが全ての部分がギザギザでどの点においても微分できない性質を持つ。ギザギザでないと思われる部分について解像度を上げて拡大しても、もとの図形と同じギザギザの形が現れてくるのである。したがってコッホ曲線の長さは無限大となるが、その長さは測定に用いる物差し (あるいはコンパスの長さ) によって変化する。つまり物差し (あるいはコンパス) の目盛りが細かいほど全長が長く測定されるのである。このようにコッホ曲線は特徴的な長さをもたないが、全体の形が部分の形と相似形であるという特長をもつ。これを自己相似性 (self-similarity) といい、フラクタルの大きな特長のひとつである。つまり測定スケールを変化させても同じ形が見えてくる (ミクロの形態の中にマクロの形態が含まれる) のである。

数学的な図形ばかりでなく自然界に存在する複雑な形の多くがフラクタルであることが明らかになり、1980年に降に多くの分野でフラクタル幾何学の応用がはじまった。フラクタル図形の複雑さは自己相似性にもとづくフラクタル次元 (D) によって定量的に示すことができ、Dが高い



第1図 コッホ曲線 (左), シェルピンスキーのガスケット (中) およびフラクタル樹形 (右). (巽 1999)

ほど図形の複雑さが増大する (Mandelbrot 1982). Tatsumi ら (1989) は根系の解析にはじめてフラクタルを応用し, 根系形態の解析にフラクタルモデルが適用可能であることを示した. フラクタル解析は根系画像をもとにコンピュータを用いて比較的簡便に根の形態の複雑さを定量化できるという特長がある. 根の形態・分布の複雑さは, 分枝密度や分枝角度, トポロジー (分枝パターン), 分枝根長などの, 根系構築構造を直接規定する各種要素の組み合わせによって形成される総合的なパラメータであり, 個々の構築要素と D との関係は生育条件や植物種などによって変動するのが普通である. この点から D は根形態の複雑さの側面をフラクタルにより定量的に抽出した指標ということができ, 根系構築構造に直接もつづいた従来の発育モデルなどとはやや異なる記述法である.

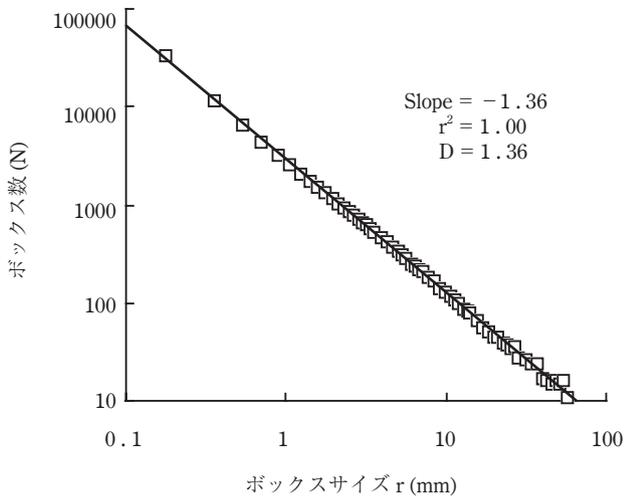
根系の形態や生理機能と D との関連について多くの研究がなされた. 根系の発育とともに D が増加すること (Fitter and Stickland 1992, Lynch and van Beem 1993, 巽 1995, Tatsumi and Takagai 1997, Nielsen ら 1999), 根系の D が分枝密度, トポロジー, 根長などの構築構造と密接な関係をもつこと (Fitter and Stickland 1992, Tatsumi and Takagai 1997, Nielsen ら 1997, Ketipearachchi and Tatsumi 2000a) が明らかにされた. 植物種間 (Fitter and Stickland 1992, Ketipearachchi and Tatsumi 2000b) やイネ, インゲン, ソルガム, トウモロコシなどの品種間において根系の D が変化すること (Izumi ら 1995, Masi and Maranville 1998, Nielsen ら 1999, Costa ら 2003, Walk ら 2004), マツの苗木の品質により根の D が変動することが示された (Diebel and Feret 1993). さらに根のフラクタル次元はトウモロコシにおける窒素施肥量や低リン酸土壌におけるインゲンのリン吸収と関係する (Eghball ら 1993, Nielsen ら 1999) ことが明らかにされた. またイネとトウジンビエにおいて窒素や有機物の施肥により変化する (Okamoto and Okada 2004). いっぽうアグロバクテリウム感染によりラッカセイの根系 D が増加すること (Akasaka ら 1998), 養液栽培トマトの出液濃度は地上部重と高い相関をもつが, 根系 D が地上部重と密接に関連することが報告された (中野ら 2002). 野外植生の根系 D が調べられ, 土壌トレンチ法により求めた根系 D が植生タイプに応じて変化することが示された (Dannowski and Block 2005).

3. フラクタル次元

フラクタル次元の実用的な測定法としてコンパス法やボックス法, 質量法などがある (高安 1986). コンパス法とはコンパスで測定対象の曲線や輪郭などをなぞり, 全長の測定に必要な回数を求める. コンパス幅を広く変化させてそれぞれの場合における必要回数を記録する. このことによりスケール変化に対する図形情報 (この場合はコンパス回数) 変化の関係からフラクタル次元を求める方法である. コンパス法と同様に粗視化の度合いを変える方法で, 広く利用される方法としてボックス法 (box-counting method) がある. 原理は次のようである. まず測定対象の画像を任意のサイズ (r) の格子で覆い, 画像が含まれるボックス (格子) の数 (N) をカウントする. r を広い範囲で変化させて各 r における N つまり $N(r)$ を求める. 両対数グラフに r と $N(r)$ をプロットすると (フラクタル図形では) 右下がりの回帰直線が得られる (第2図). つまり下記のべき乗の式が成り立つ.

$$N(r) = kr^{-D} \quad (1)$$

ここで k は定数. D をボックスカウント次元または単にボックス次元と呼び, ボックス法で求まるフラクタル次元である. 図で見ると右下がりの回帰直線の傾きの絶対値がフラクタル次元 D を与える (Tatsumi ら 1989, 巽 2002). 平面図形の場合, D は 1 から 2 の間の値となり, 直線では 1, 平面を埋める曲線 (ペアノ曲線) では 2 となる. また土壌断面の根のような点の分布では D は 0 から 1 の間をとる. 自然界のフラクタルの場合, スケールの非常に小さな場合や大きな場合では, 図形のもつ構造が消失してべき乗の関係が崩れる. D を求めるためには, 通常 2 オーダー以上の r 範囲で良い直線性 ($r^2 > 0.99$) が成り立つ必要がある. 根系の場合, 0.2 mm 程度から数 10 mm 程度のスケールにわたって良好な直線関係が認められる (Tatsumi ら 1989, Tatsumi and Takagai 1997). 実際の測定では ImageJ の利用が便利である (前頁脚注参照). フラクタル測定用マクロプログラム (同, 脚注参照) によりフラクタル次元を求める. この際, r - $N(r)$ の両対数プロットによりべき乗関係が成り立つ範囲について確認が必要である.



第2図 ボックス法で求めた r - N (r) の両対数関係. 発芽7日目のキマメ根系の画像を測定. 求める D は 1.36 である. (巽 1997)

4. フラクタル存在量

ボックス法で得られる r - N (r) の両対数プロットの y 軸との切片の値すなわち式 (1) の定数 (k) はフラクタル存在量 (fractal abundance, FA) と呼ばれる (Walk ら 2004). Eghball ら (1993) は同じ D をもつ根系においても異なる k が存在することを指摘し, 根系形態の識別に利用可能であることを初めて指摘した. その後 Walk ら (2004) はインゲン根系において, 根系形態と養分獲得の解析において D と FA が有用なパラメータであることを指摘した. FA はフラクタル測度からみた根の分布密度に相当するパラメータであり, 根長と密接に関連している (Walk ら 2004).

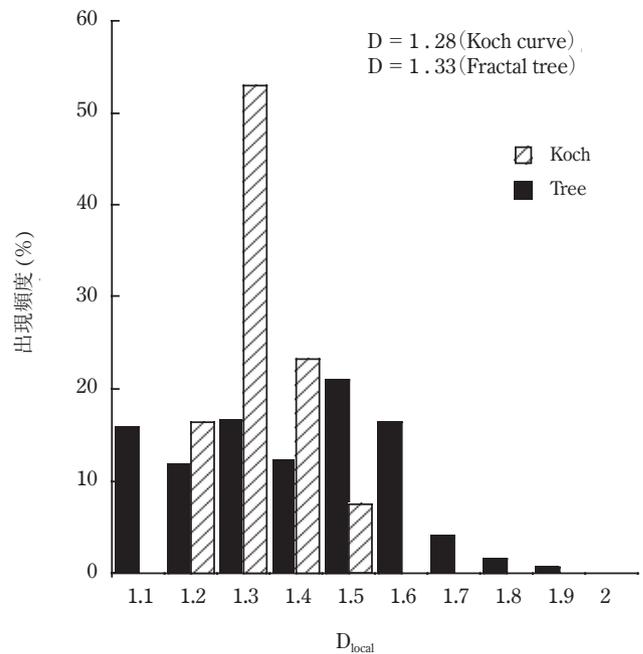
5. マルチフラクタル

スキャナで取り込んだコッホ曲線とフラクタル樹形 (第1図) について, ささまざまな部位における比較的狭い範囲について測定したフラクタル次元 (局所次元, local fractal dimension) の頻度分布 (局所次元スペクトル) を第3図に示した. この測定には質量法が適している. 図形上の任意の点を中心にサイズの異なる円 (直径, r) もしくは正方形 (一辺, r) を置き, それらの中に含まれる画素数 (M) を数える. r を変えて M (r) を計測する. 図形がフラクタルの場合, 対数グラフに r と M の計測値をプロットすると正の傾きをもった回帰直線が得られる. この傾きが求められる D で質量次元と呼ばれる. すなわち,

$$M(r) = Fr^D \quad (2)$$

ここで F は係数.

この測定法はボックス法とよく似ているが, ボックスに含まれる画素の情報に加味している点に違いがある. 第3図においてコッホ曲線は比較的狭い範囲に局所次元が分布するのに対し, フラクタル樹形では幅広く分布する. これはフラクタル樹形が一様でないフラクタル (no-uniform fractal) のためである. 一様でないフラクタルでは局所的



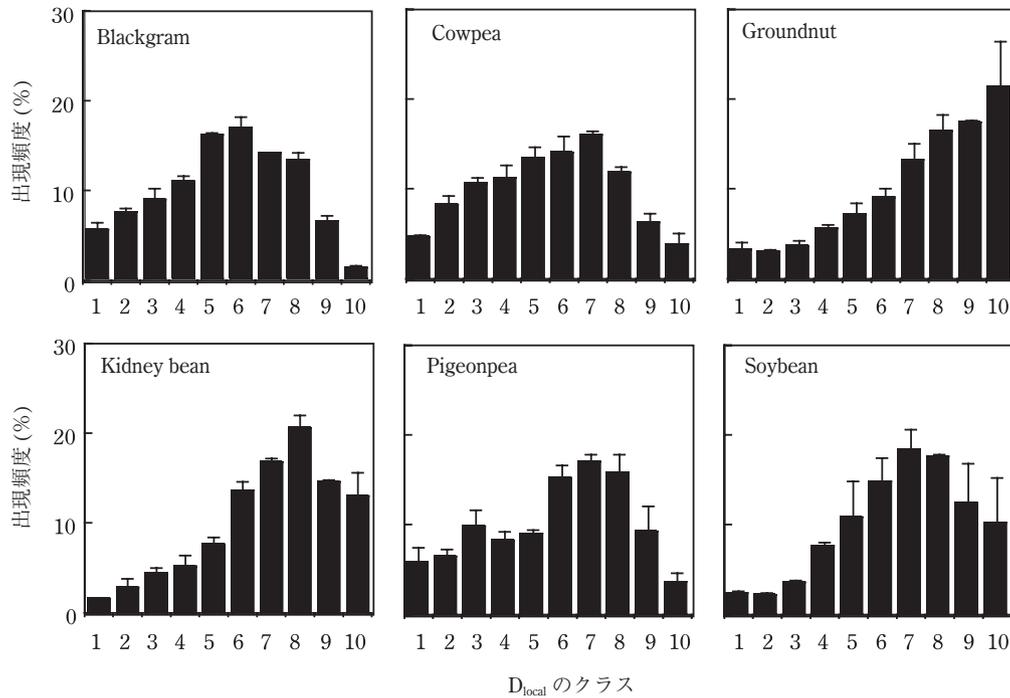
第3図 コッホ曲線とフラクタル樹形における局所次元 (D_{local}) の分布. (巽 1999)

な D が測定場所に依存して変動すること, すなわちマルチフラクタル (multifractal) の性質を持つことが知られている. これを用いて大域的な D とは別に局所次元のスペクトルによって図形のフラクタル特性をさらに詳しく分析することができる (Landini 1996). これがマルチフラクタル解析法である. 筆者ら (Ketipearachch and Tatsumi 2000b) は数種のマメ科根系分布の特徴を局所次元により分析し, 種間における根系の構築構造のちがいが局所次元スペクトル (根系上の多数の点において測定された局所次元の頻度分布) に反映されることを明らかにした (第4図). 中野ら (2002) は養液トマト根系において, ボックス次元と比較して局所次元からもとめた根系 D の方が地上部重と根重のそれぞれとより高い相関を示すことを報告した. またキャッサバ根系の局所次元スペクトルが解析された (Izumi and Iijima 2002). このように根系におけるマルチフラクタル解析の可能性が示されたが, 根系形態の諸特性との関係についてはまだ明らかにされていない.

6. 空隙性

異なる形の図形が同じ D を示す場合がしばしば認められる. これを区別するフラクタルパラメータの一つとして空隙性 (lacunarity, Λ) がある (Mandelbrot 1982). 空隙性は図形に含まれるギャップに関する影響を記述する測度であり, 図形のテクスチャー (質感) に関係している. 空隙性を計算する方法が提案されているが, それぞれに長所と短所が存在する (Allain and Cloitre 1991). Landini ら (1995) は次のようにして網膜の血管分布の空隙性を求めた.

質量法において D を求めるために用いた式 (2) の右辺の係数 F は, 両対数グラフの回帰直線の y 軸切片に相当す



第4図 各種マメ科作物の根系のマルチフラクタルスペクトル。横軸は局所次元 D_{local} の階級 (0.1 毎に増加する), 縦軸は各クラスにおける測定値の出現頻度 (%) (Ketipearacchi and Tatsumi 2000b)。

る。いま測定しようとする図形上の様々な場所を中心にして質量法で r -M (r) 関係を測定すると、回帰直線から得られる F が場所によって変動するだろう。この変動は観測する範囲に存在するギャップの大きさや数の分布と関係している。Mandelbrot (1982) が与えた式に F を当てはめ、質量の係数 F に関連する空隙性 Λ として次のような計算式が得られる。

$$\Lambda = \left\langle \left(\frac{F}{\langle F \rangle} - 1 \right)^2 \right\rangle \quad (4)$$

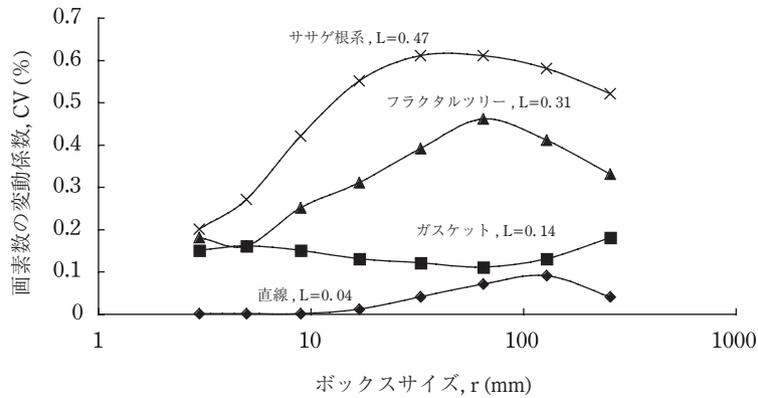
ここで $\langle \rangle$ は期待値を示す記号。

この2次式は観測される質量と期待される質量とのくい違いを示している。空隙性が高い場合は F と $\langle F \rangle$ との差が大きくなり Λ が大きくなる。いっぽう空隙性が低い場合は F と $\langle F \rangle$ との差が小さくなり、両者の比が1に近づく。したがって Λ が0に近づく。たとえば図形が直線や円などの場合、その上のどの場所を中心にして測定しても F は変動せず、したがって期待値の F と測定値の F とは一致する。よって $F/\langle F \rangle$ の比は1となり、空隙性 Λ はゼロと計算される。

いっぽう Smith ら (1996) は次のようにして神経細胞の形態の空隙性を求めた。サイズ r のボックスを図形上のたくさんの場所に置き、そこに含まれる画素数 (M) の変動係数 (CV) を調べた。次にボックスサイズを広い範囲で変化させ、同様に測定した。対象とする図形の空隙性は、各ボックスサイズにおいて得られた CV の平均値すなわち空隙指数 (L) として示される。これは質量の変動係数との関連で定義される空隙性であり、広く利用されている。

第5図にこの方法で求めた各種図形における、ボックスサイズ r ともなう CV の変化を示した (巽 1999)。この場合、空隙指数 L (CV の平均値) は直線で低く、ササゲ根系で最も高い。

神経細胞において D と L の間に高い負の相関が報告され (Smith ら 1996)、また発育程度の異なるインゲン根系において、両者に負の相関が認められた (巽 1999)。最近 Walk ら (2004) は圃場栽培した浅根性と深根性のインゲン根系において、根系形態の品種間差が D では区別できないが L を用いて区別できる場合のあることを示し、また根の難溶性養分の競合力と L が正の相関を示すことを明らかにした。このように L は根系形態の解析において D とならぶ有用なフラクタル測度だと考えられる。しかし L と根系の構築構造との関係はほとんどわかっていない。 L は根と根の間のギャップサイズの分布特性を示していることから、分枝密度や分枝角度、分枝根長の不均一性と関連すると想像される。根の間のギャップは土壤中の養分吸収の場面で重要な意味をもっている。根の養分吸収領域は獲得する養分の種類により異なり、リンのような難移動性の養分では狭く、硝酸のような易移動性の養分では広い。根と根のギャップが狭いと難移動性の養分の吸収に有利であり、また根の構築コストも少なくすむ。しかし易移動性の養分吸収には不利である (Walk ら 2004)。根のギャップサイズの分布特性は、移動性の異なる養分の獲得と根の構築コストとのトレードオフ関係を最適化するための戦略と関係していると推定される。空隙指数 L は ImageJ のマクロを利用して求めることができる。根系の空隙性についての研



第5図 サイズ r の異なるボックスを用いて 100 カ所の画像上の場所で測定した画素数の変動係数 (CV) および各ボックスサイズ r における CV の平均値から求めた空隙指数 (L). (巽 1999)

究の今後の進展が期待される。

7. 3次元フラクタル

フラクタル理論上では d 次元空間中での D 次元フラクタルの m 次元におけるスライス (断面) は、通常 $D - (d - m)$ 次元で与えられる (巽 1998). 3次元におけるダイズ、ソバ、トマトの根系分布がフラクタルであることが明らかにされた (田中ら 1990, Eshel 1998, 中道ら 1998). Berntson (1994) は根箱栽培した根系の平面投影画像から求められた D は、形態の過度の単純化のために根の成長の違いを十分に表現できない場合があると指摘した. Nielsen ら (1997) はインゲン根系のコンピュータモデルを用いて 1次元と 2次元断面および 3次元空間における D の相互関係を調べ、根系の 2次元断面をもとにして 3次元空間における D を比較的正確に推定可能であることを示した. Walk ら (2004) はモデル根系の 2次元断面画像による解析をもとに 3次元における D の推定が可能であるが、3次元 FA と 3次元 L の推定には不向きであることを示唆した. しかし実際の根系についてこれらの関係はまだ調べられていない. いっぽうアグロフォレストリーにおける樹木根系全体の構築構造とバイオマスについて、土壌トレンチで調べた根の分布からそれらを推定するためにフラクタルモデルが利用され、その有効性が指摘されている (Salas ら 2004).

フラクタルモデルは根のコンピュータシミュレーションに応用され (Shibusawa 1994, van Noordwijk ら 1994), 根の分枝パターンや空間分布の生成アルゴリズムを構築する際の有力な武器である. 土壌もまたフラクタル構造である (Anderson ら 1996). 今後さらにデータの集積が進めば、根系の一部について得られた形態情報をもとに、フラクタルモデルを利用して根系全体の形態や分布を高い精度でシミュレーションすることが可能となるであろう.

引用文献

- Akasaka, Y., M. Mii and H. Daimon 1998. Morphological alterations and root nodule formation in *Agrobacterium rhizogenes*-mediated transgenic hairy roots of peanut (*Arachis hypogaea* L.) Ann. Bot. 81 : 355–362.
- Allain, C. and M. Cloitre 1991. Characterizing the lacunarity of random and deterministic fractal sets. Physic. Rev. A 44 : 3552–3558.
- Anderson, A. N., A. B. McBratney and E. A. FitzPatrick 1996. Soil mass, surface, and spectral fractal dimensions estimated from thin section photographs. Soil Sci. Soc. America. J. 60 : 962–969.
- Berntson, G. M. 1992. A computer program for characterizing root system branching patterns. Plant Soil 140 : 145–149.
- Berntson, G. M. 1994. Root system and fractals: How reliable are calculations of fractal dimensions? Ann. Bot. 73 : 281–284.
- Costa, C., L. M. Dwyer, P. Dutilleul, K. Foroutan-pour, A. Liu, C. Hamel and D. L. Smith 2003. Morphology and fractal dimension of root systems of maize hybrids bearing the leafy trait. Can. J. Bot. 81 : 706–713.
- Dannowski, M. and A. Block 2005. Fractal geometry and root system structure of heterogenous plant communities. Plant and Soil 272 : 61–76.
- Diebel, K. E. and P. P. Feret 1993. Using fractal geometry to quantify loblolly pine seedling root system architecture. South. J. Appl. Forest. 17 : 130–134.
- Eghball, B., J. R. Settini, J. W. Maranville and A. M. Parkhurst 1993. Fractal analysis for morphological description of corn roots under nitrogen stress. Agron. J. 85 : 287–289.
- Eshel, A. 1998. On the fractal dimension of a root system. Plant Cell Environ. 21 : 247–251.
- Fitter, A. and T. R. Stickland 1992. Fractal characterization of root system architecture. Funct. Ecol. 6 : 632–635.
- Izumi, Y., Y. Kono, A. Yamauchi and M. Iijima 1995. Analysis of timecourse changes in root system morphology of rice in excised root culture. Jpn. J. Crop Sci. 64 : 626–643.
- Izumi, Y. and M. Iijima 2002. Fractal and multifractal analysis of cassava root system grown by the root-box method. Plant Prod. Sci. 5 : 146–

- 151.
- Ketipearachchi, K. W. and J. Tatsumi 2000 a. Morphological and architectural properties in root systems of six grain legumes: a fractal approach. *Root Research* 9 : 3–9.
- Ketipearachchi, K. W. and J. Tatsumi 2000 b. Local fractal dimensions and multifractal analysis of the root system of legumes. *Plant Prod. Sci.* 3 : 289–295.
- Landini, G., P. I. Murry and G. P. Misson 1995. Local connected fractal dimensions and lacunarity analyses of 60° fluorescein angiograms. *Invest. Ophthalmology Visual Sci.* 36 : 2749–2755.
- Landini, G. 1996. Applications of fractal geometry in pathology. In *fractal geometry in biological systems, an analytical approach*. P. M. Iannaccone and M. K. Khokha, eds., CRC Press, Boca Raton. 203–246.
- Lynch, J. P. and J. J. van Beem 1993. Growth and architecture of seedling roots of common bean genotypes. *Crop Science* 33 : 1253–1257.
- Mandelbrot, B. B. 1982. *The fractal geometry of nature*. W. H. Freeman & Company, New York (広中平祐監訳, フラクタル幾何学, 日経サイエンス, 1985).
- Masi, C. E. A. and J. W. Maranville 1998. Evaluation of sorghum root branching using fractals. *J. Agr. Science* 131 : 259–265.
- 中道英人・井上直人・俣野敏子 1998. ダツタンソバ根系の立体配置の解析手法. *北陸作物学会報* 33 : 121–125.
- 中野有加・渡邊慎一・岡野邦夫・巽二郎 2002. 養液栽培トマトの湿気中根および水中根の生理活性と形態に及ぼす生育温度の影響. *園芸学雑誌* 71 : 683–690.
- Nielsen, K. L., J. P. Lynch and H. N. Weiss 1997. Fractal geometry of bean root systems: Correlations between spatial and fractal dimension. *Amer. J. Bot.* 84 : 26–33.
- Nielsen, K. L., C. R. Miller, D. Beck and J. P. Lynch 1999. Fractal geometry of root systems: field observations of contrasting genotypes of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) grown under different phosphorus regimes. *Plant and Soil* 206 : 181–190.
- Okamoto, M. and K. Okada 2004. Differential responses of growth and nitrogen uptake to organic nitrogen in four gramineous crops. *J. Exp. Bot.* 55 : 1577–1585.
- Salas, E., H. Ozier-Lafontaine and P. Nygren 2004. A fractal root model applied for estimating the root biomass and architecture in two tropical legume tree species. *Ann. Fore. Sci.* 61 : 337–345.
- Shibusawa, S. 1994. Modeling the branching growth fractal pattern of the maize root system. *Plant Soil* 165 : 339–347.
- Smith, T. G. Jr., G. D. Lang and W. B. Marks 1996. Fractal methods and results in cellular morphology-dimensions, lacunarity and multifractals. *J. Neuro. Method* 69 : 123–136.
- 田中典幸・有馬進・原田二郎・三原実 1990. ダイズの根系構造に関する研究—パイプモデルと相似性について. *日作紀* 59(別1): 252–253.
- 高安秀樹 1986. フラクタル, 朝倉書店, 東京.
- Tatsumi, J., A. Yamauchi and Y. Kono 1989. Fractal analysis of plant root systems. *Ann. Bot.* 64 : 499–503.
- 巽二郎 1995. フラクタル解析による根系分布パターンの定量的評価. *日作紀* 64 : 50–57.
- Tatsumi, J. and K. Takagai 1997. Fractal characterization of root system architecture in legume seedlings. Novak, M. M. and T. G. Dewey, eds, *Fractal Frontiers*, World Scientific, London. 359–365.
- 巽二郎 1998. 根系のフラクタル, 根の事典 (朝倉書店) 98–101.
- 巽二郎 1999. 根系構造のとらえ方: フラクタル次元. 空隙性, およびマルチフラクタル. *土壌の物理性* 82 : 11–19.
- 巽二郎 2002. 根の分枝を測る, ファイテクHow to みる・きく・はかる. ファイトテクノロジー研究会編 (養賢堂): 84–85.
- Van Noordwijk, M., L. Y. Spec and P. de Willigen 1994. Proximal root diameter as predictor of total root size for fractal branching models. I. *Theory. Plant Soil* 165 : 149–160.
- Walk T. C., E. van Erp and J. P. Lynch 2004. Modelling applicability of fractal analysis to efficiency of soil exploration by roots. *Ann. Bot.* 94 : 119–128.
- Yamauchi, A., Y. Kono and J. Tatsumi 1987. Quantitative analysis on root system structures of upland rice and maize. *Jpn. J. Crop Sci.* 56 : 608–617.