

第4章

インビトロ条件下での水稲種子根系の形態における 表現型変異の解析

これまでの章では、日本型ならびにインド型水稲各1品種を用いて、根端培養法によって生育した水稲種子根系の形態を解析し、各品種の根系の形態的特徴を把握するのに適した培養条件を確立するために、主として種子根軸より供試材料である根端を切り取る時期（第2章）、および培養根系を採取して形態調査を行うための適切な培養期間（第3章）についての検討を行った。その結果、置床後2日目に切り取った根端を、3週間培養した根系について、調査を行うのが妥当であるという結論を導いた。

そこで本章では、それらに基づいた培養種子根系の形態調査から、根系発達における水稲品種間の差異を明らかにしようと試みた。まずそれに先立って、根系の分枝パターン複雑さを数値化し、品種間比較を容易にするため、根系構造をより正確に評価することが可能なトポロジー指数の選定を第1節において行った。続いて第2節で、日印交雑水稲品種「統一」とその育成に関わった水稲6品種を供試し、各品種の根系形態を比較することによって、根系発達における遺伝子型変異と環境因子の影響について考察を行った。

第1節 根系の分枝パターンの評価における2つの異なる トポロジー指数の比較

1. 緒言

緒論および前章にも記したように、近年トポロジー解析による根系構造の特徴づけ

が試みられるようになってきている。この解析法では、根系の分枝パターンの複雑さを評価するために、根数や根長などとは独立したものと考えられている (Berntson 1994a) トポロジー指数が用いられる。根系の分枝パターンに、両極端の2つのタイプが存在することは既に示した通りであるが、ある根系のマグニチュード (μ) が与えられたときに、トポロジー学的に導き出される変数、すなわち根系のアルチチュード (a) と外部パス長の総和 (Pe) の値は、第4-1図に示したように、根系の分枝パターンが魚骨型のときに最大値をとり、逆に二叉型の時に最小値をとる。つまり、根系の a と Pe の値は、例外なくこの範囲内にある訳であり、植物の根系の分枝パターンの複雑さは、 μ と a あるいは Pe から計算されるトポロジー指数によって定量的に評価することが可能であると考えられている。

Fitter et al. (1988) は、側根の発生する確率が全ての根軸上で完全に均等であると仮定した場合 (ランダム分枝) に、根系がとりうる全ての分枝パターンにおける任意の μ についての a や Pe を求め、その期待値 $\{E(a) \cdot E(Pe)\}$ に対する実際に計測した根系の a や Pe の比、すなわち $a/E(a)$ や $Pe/E(Pe)$ によって分枝パターンの複雑さを定量化することを提唱した。つまり、それらの指数が1よりも大きいか (魚骨型)、あるいは小さいか (二叉型) によって、根系がどちらの型により近いかを評価しようとした。

これに対して、魚骨型根系において任意の μ が与えられた場合の理論的な a と Pe の最大値 {本節では Fitter (1991) に従って $\text{Max}(a) \cdot \text{Max}(Pe)$ の様に記載する} に対する a と Pe の比は、すでに Werner and Smart (1973) の論文の中で触れられており、それぞれ *reduced diameter* (diameter はアルチチュードと同義語) と *reduced exterior pathlength* という名称が与えられている。本節ではこれらを $a/\text{Max}(a)$ および $Pe/\text{Max}(Pe)$ の様に記載するが、どちらのトポロジー指数も根系の分枝パターンが完全な魚骨型の時に最大値として1という値をとり、分枝パターンが複雑化するにつれて小さくなる。

そこで本節では、 a や Pe の期待値、あるいは最大値を基準とする2種類のトポロジー指数の根系発達に伴う経時的变化を追跡し、分枝パターンの複雑さを表す指標として用いるにはどちらの方が適当であるかを比較・検討した。

2. 材料と方法

任意の μ が与えられたとき、 a と Pe の期待値、および最大値は次に示す式によって求めることができる (Werner and Smart 1973)。

$$E(a) = 1.4 \cdot (2\mu - 1)^{0.58}$$

$$E(Pe) = 2^{2(\mu-1)} / \left(\frac{1}{2^{\mu-1}} \cdot {}_{2^{\mu-1}}C_{\mu} \right)$$

$$\text{Max}(a) = \mu$$

$$\text{Max}(Pe) = (\mu^2 + 3\mu - 2) / 2$$

これらのうち最初のもは、コンピュータを用いたランダム分枝のシミュレーションモデルによって根系の μ を様々に変えて $E(a)$ を求め、その計算結果から得られた μ に対する $E(a)$ の回帰式である。また2番目の式において、 ${}_{2^{\mu-1}}C_{\mu}$ は、 $2^{\mu-1}$ 個の中から μ 個のものを取り出す場合の組み合わせの数を示す。上記の式によって得られる a と Pe の期待値および最大値をもとにして、 a および Pe のそれらに対する比で示されるトポロジー指数、すなわち $a/E(a)$ と $Pe/E(Pe)$ あるいは $a/\text{Max}(a)$ と $Pe/\text{Max}(Pe)$ を計算した。

Fitter et al. (1988) は、 a および Pe が μ に従属している変数であるため、トポロジー指数も根系サイズによる影響を受けること、その問題点を解消するためには μ の常用対数 ($\log \mu$) を共変量とした共分散分析が必要であることを報告している。そこで、本研究においても根系サイズの影響を除去するために、2元配置 (品種 \times 採取時期) による共分散分析を行ってトポロジー指数の修正平均を計算した。

トポロジー解析には前章で用いたものと同じの根系、すなわち6週間にわたって毎週採取した水稻2品種 (台中在来1号およびユーカラ) の培養種子根系を材料として

供試し、根系発達に伴うトポロジー指数の経時的变化を追跡した。さらには、側根の発生数や次式で計算される平均分枝次元 (MBO) といった発育学的根系形質とトポロジー指数との間の相関係数を求めた。そして、基準値の異なるいずれのトポロジー指数が、根系の量的発達や分枝パターンの複雑化の過程、および根系形態の品種間での違いをより正確に表現しているかという点について比較検討した。

$$\text{MBO} = \frac{1 \times 1 \text{ 次側根数} + 2 \times 2 \text{ 次側根数} + 3 \times 3 \text{ 次側根数} + \dots}{\text{総側根数}}$$

3. 結果

第4-1表は、1週間ごとに採取した水稻2品種の培養種子根系におけるマグニチュード (μ)、および側根の平均分枝次元 (MBO) の経時的变化を示したものである。 μ は台中在来1号において1週目から4週目までの平均値間に、ユーカラにおいては2週目と3週目および3週目と6週目の平均値間に、それぞれ5%水準で有意差が認められた。両品種とも、1週目に採取した種子根系には2次側根は未発生で、側根は1次のみであり、MBOの値も1.00であった。その後、台中在来1号では2週目から3週目にかけて、ユーカラでは2週目から4週目にかけてMBOの有意な増加が認められた。これらの結果は、その期間中に根系の分枝次元における高次化が進行したことを示している。

次に、根系のトポロジー指数の経時的变化を第4-2表に示した。1週目には、根系の $a/\text{Max}(a)$ と $Pe/\text{Max}(Pe)$ は両品種ともMBOと同じく1.00 (完全魚骨型根系における最大値) であった。その後、根系発達が進んで高次側根の発生が増加するにつれてトポロジー指数は有意に減少し、分枝パターンが完全な魚骨型から離れて複雑化したことを指数の変化から読みとることが可能であった。

一方、 $a/E(a)$ と $Pe/E(Pe)$ は1週目から2週目にかけて台中在来1号では急激に増加し、ユーカラではそれよりもやや緩やかに増加した。この指数の推移は分枝パ

ターンが魚骨型へ近づいたことを意味するが、実際にはMBOがほぼ一定であることで示されるように、分枝パターンの複雑さはほとんど変化しなかった(第4-1表)。このような指数の増加は、 $a/E(a)$ と $Pe/E(Pe)$ とが μ に対する従属性の大きい指数であるため、1週目から2週目の間に起こる μ の急激な増加による影響を受けたことに起因しているものと思われた。さらに、台中在来1号においては2週目から3週目、ユーカラにおいては2週目から4週目にかけて有意な分枝次元の高次化が起こったにもかかわらず、これらのトポロジー指数は有意な変化を全く示さなかった(第4-2表)。

また、分枝パターンを品種間で比較すると、MBOによって示されているように(第4-1表)、ユーカラの方が台中在来1号よりも高次分枝の発生する比率が低く、魚骨型分枝に近かった。しかし、本来ならユーカラの方が大きくなるべき指数が小さいことから明らかなように、 $a/E(a)$ や $Pe/E(Pe)$ ではこの現象を正しく表現できないことを示すものである(第4-2表)。このことはすでに述べた通り、台中在来1号の方がユーカラよりも根系の μ がはるかに大きいこと(第4-1表)と、 $a/E(a)$ と $Pe/E(Pe)$ の μ に対する強い従属性(第4-3右図)に因っていることは明らかである。これに対して、 $a/\text{Max}(a)$ と $Pe/\text{Max}(Pe)$ を指標とした場合には、2品種間の分枝パターンの複雑さにおける差異は正確に表現されていた(第4-2表)。

これらの結果から、 $a/E(a)$ と $Pe/E(Pe)$ では分枝パターンの複雑さの変化が μ の増加によって打ち消され、時には μ による影響が上回ってしまうために、分枝パターンの経時的変化や品種間における複雑さの違いを正しく表現することができないものと推察された。

次に、 $\log \mu$ を共変量とし、共分散分析によって計算したトポロジー指数の修正平均を第4-3表に示した。培養期間が延びるにつれて、 $a/E(a)$ や $Pe/E(Pe)$ の修正平均は全体的に見ると小さくなり、分枝パターンが複雑化したことを表現している。しかし、第4-1表に示したように、台中在来1号において根系のマグニチュードが

急激に増加する1週目から2週目にかけて、これらの修正平均においても未補正の指数と同様に増加が認められた。また、培養期間の後半に認められた分枝パターンの複雑さにおける品種間差異も、これら修正平均の変化から読みとることは困難であった。これらのことは、 $a/E(a)$ や $Pe/E(Pe)$ においては、共分散分析によってもサイズの影響が完全には取り除かれていないことを示すものと解釈された。

一方、 $a/Max(a)$ と $Pe/Max(Pe)$ の修正平均において、根系発達に伴う経時的変化の幅は未補正の指数と比べて小さくなっていた(第4-3表)。台中在来1号では1週目から2週目にかけて $a/E(a)$ や $Pe/E(Pe)$ と同様に、 μ の変化による影響を受けて修正平均の増加が認められた。また、品種間差異も未補正の指数に比較すると、明確には表現されていなかった。これらのことから、 $a/Max(a)$ と $Pe/Max(Pe)$ の場合は、共分散分析を行うことは有効でないと判断された。

これまでの結果を通して、根系発達に伴う2種類のトポロジー指数の経時的変化が、分枝パターンの複雑さの推移とより一致していると思われるものを、それぞれ第4-2表と第4-3表のいずれかから選び、指標としての適合性を比較した。第4-4表には、 $a/E(a)$ や $Pe/E(Pe)$ の修正平均(第4-3表)、および未補正の $a/Max(a)$ と $Pe/Max(Pe)$ (第4-2表)と、発育学的根系形質(L型1次側根数、2次側根数、およびMBO)との間の相関係数を示した。なお、未補正の $a/E(a)$ と $Pe/E(Pe)$ (第4-2表)、および $a/Max(a)$ と $Pe/Max(Pe)$ の修正平均(第4-3表)における相関係数は、いずれも第4-4表に示した値に比べて小さいため示さなかった。

L型1次側根と、そこから発生する高次側根(本節では大部分が2次側根)は、分枝パターンおよび量的発達に非常に大きな役割を果たしている(Yamauchi et al. 1987ab)。全ての場合にトポロジー指数と発育学的根系形質との相関係数は有意であったが、とくに $a/Max(a)$ と $Pe/Max(Pe)$ における相関係数の方が高くなっていた。このことから、 $a/Max(a)$ と $Pe/Max(Pe)$ は、 $a/E(a)$ や $Pe/E(Pe)$ に比べて、発育学的な分枝パターンの複雑さと良く一致することが明らかとなった。

4. 考察

本節の結果は、期待値を基準とした $a/E(a)$ と $Pe/E(Pe)$ 比よりも、最大値を基準とした比、すなわち $a/Max(a)$ と $Pe/Max(Pe)$ を指標とした方が、水稻培養種子根系の分枝パターンの複雑さの経時的変化および品種間差異を、より正確に評価しうることを明確に示した。

近年、Fitter あるいは Berntson を中心とした研究グループは、根系の分枝パターン評価の指標として、それまでの回帰直線の傾きに代わって、容易に求めることが可能な期待値を基準とした比、 $a/E(a)$ と $Pe/E(Pe)$ を用いているが、彼らの研究の多くは分枝パターンの種間差異、あるいは環境条件の違いに対する反応を調査するために、同時に採取した根系の形態を比較しており、本節のように生育期間の異なる根系を対象として、根系発達に伴う分枝パターンの経時的変化を調査した例はあまり見当たらない。その中で、Fitter and Stickland (1992b) は、シロツメクサの根系を経時的に採取し、トポロジー解析によって $a/E(a)$ が発芽後 15 日目から 27 日目の間に有意に増加することを報告している。しかし、この間に分枝パターンが魚骨型に近づいたとは考えにくく、根系発達に伴うマグニチュードの増加に引きずられて $a/E(a)$ が増加した可能性が大きいと思われる。このことは、生長解析のように根系のマグニチュードの変化が必然的に生じる場合には、 $a/E(a)$ や $Pe/E(Pe)$ の使用を控えるべきであることを示している。

したがって、根系の分枝パターン評価に $a/E(a)$ と $Pe/E(Pe)$ を適用するのは、特定の条件を満たした場合に限定する必要があると判断された。そのような条件は、根系サイズが比較的類似しており、しかもランダム分枝パターンに近い ($a/E(a)$ や $Pe/E(Pe)$ の値が 1 に近い) 場合であろう。それ以外の場合は、Fitter et al. (1988) によれば根系サイズの影響を大いに受けるため (第 4-2 表)、共分散分析を行うことが必要となるが、本節で使用した根系の場合、 μ の影響を完全に排除することはできなかつた。その上、共分散分析は、次のようないくつかの弱点を持つと考えられる。

それは、分析に複数の区が必要であるという点と、常に一定の補正が行われる訳ではないことによって（修正平均は他の区の共変量すなわち、 $\log \mu$ をも含めて計算されるために、補正は当然それらによって左右される）、修正平均が絶対性を失っているという点である。したがって修正平均を尺度として、異なるいくつかの実験で得られた根系の分枝パターンの複雑さを比較するのは困難であると考えられた。

本節で使用した水稻の培養種子根系の場合、全培養期間を通して a と Pe の値がそれぞれの期待値よりもはるかに上回っており、ランダム型ではなく魚骨型に近い分枝パターンを示していた。しかも、根系はほとんど例外なく、生長に伴って完全魚骨型分枝からランダム分枝へと推移するものである。したがって、完全魚骨型分枝の場合における最大値からの偏移の程度を表す指数、 $a/\text{Max}(a)$ と $Pe/\text{Max}(Pe)$ を分枝パターンの経時的変化の評価に用いることは十分に根拠を持っていると言えよう。また、分枝パターンが最も単純な魚骨型分枝において、指数の最大値が常に 1 という固定値を取るため、根系の分枝の複雑化の過程を表示したり、他の実験結果との比較を行ったりする上で非常に都合が良いと思われる。

したがって、トポロジー指数 $a/\text{Max}(a)$ と $Pe/\text{Max}(Pe)$ は、イネの種子根系における分枝パターンの複雑さを解析して形態を特徴づける場合に用いる指標としては、 $a/E(a)$ や $Pe/E(Pe)$ よりも適していると結論した。また、イネ以外の作物種においても比較的魚骨型に近い分枝パターンをとるようなものについては、 $a/\text{Max}(a)$ と $Pe/\text{Max}(Pe)$ を根系のトポロジー解析に適用することが可能であると考えられる。

しかしながら、根系の分枝パターンが非常に複雑で、ランダム分枝から二叉型分枝の範囲に分布するような場合には、これらの指数もやはり μ の影響をかなり受けるものと予想される。その場合は共分散分析を行う必要も出てくるとと思われるが、イネ根系の場合は a と Pe が期待値を下回ることはほとんど考えられないので、本研究の今後の解析においては、とくに問題にしなくても良いと判断された。ただし、先にも述べたように μ に従属している変数、 a と Pe から計算されるトポロジー指数が、根

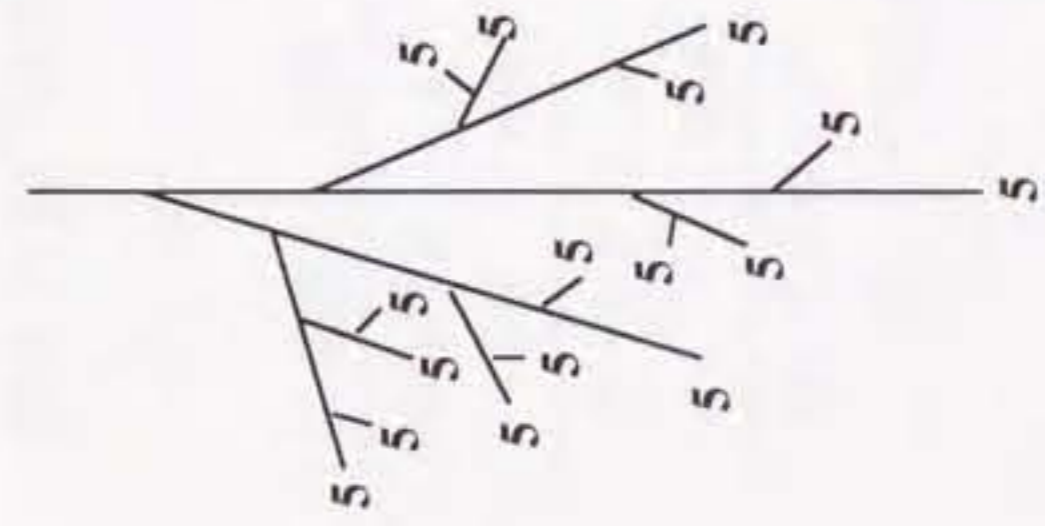
系サイズの影響を受けることは避けられないので、これらを根系発達に伴う分枝パターン複雑さの経時的変化の解析に用いるのは、あくまで生育期間が比較的短く、 μ の変化が小さいケースに限るべきであり、生育が長期にわたる場合の解析には新たな指数を考案する必要があると考えられる。

5. 摘要

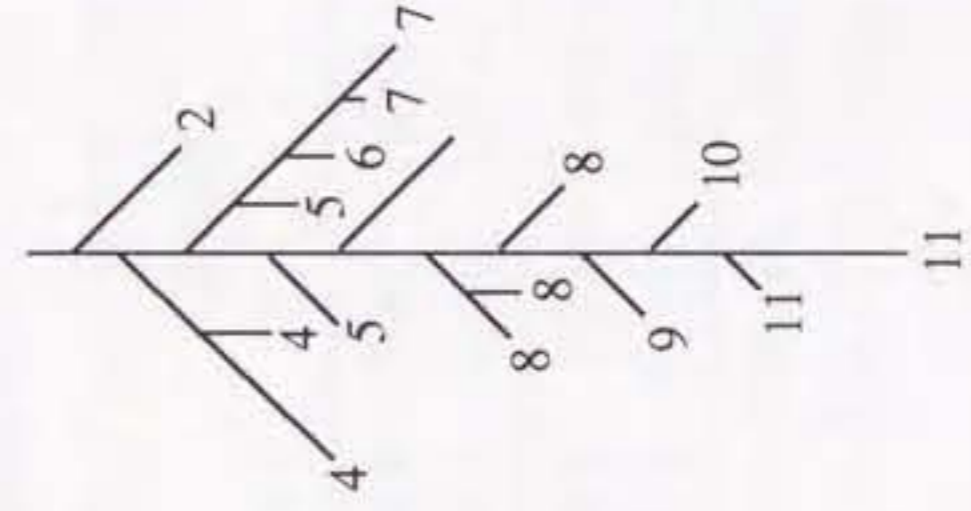
根の分枝パターンの評価に用いられるトポロジー指数を求める際に、アルチチュード (a , 最長の外部パス長) と外部パス長の総和 (Pe) について、根がランダムに分枝すると仮定したときの期待値 $\{E(a), E(Pe)\}$ に対するそれぞれの比 $\{a/E(a), Pe/E(Pe)\}$ と、最も単純な分枝パターンである魚骨型の場合の最大値 $\{Max(a), Max(Pe)\}$ に対するそれぞれの比 $\{a/Max(a), Pe/Max(Pe)\}$ とで表される指数が提唱されている。そこで前章で供試したものと同一の材料、すなわち経時的に採取した水稻2品種の培養種子根系のトポロジー解析を行い、根系発達に伴うこれらの指数の経時的変化を追跡することによって、実際の分枝パターンの複雑さをどちらがより正しく表現しているかについての検討を行った。

$a/E(a)$ と $Pe/E(Pe)$ は、マグニチュード (μ) に対する従属性の大きい指数であり、分枝パターンの複雑化による指数の減少を、根系サイズの増大による影響が打ち消してしまうために、実際の複雑さの変化と一致した推移を示さなかった。これに対して $a/Max(a)$ と $Pe/Max(Pe)$ はサイズの影響を受ける程度がより小さく、側根の発生数や平均分枝次元 (MBO) といった根系形質との間に高い相関を示していたことから、これらを指標とすることによって、分枝パターンにおける複雑化の過程や品種間差異を正確に把握できることが明らかとなった。以上の結果に基づき、 $a/Max(a)$ と $Pe/Max(Pe)$ は、水稻の培養種子根系における分枝パターンの複雑さを数値化して形態を特徴づけるための指標としては、 $a/E(a)$ と $Pe/E(Pe)$ よりも適していると結論した。

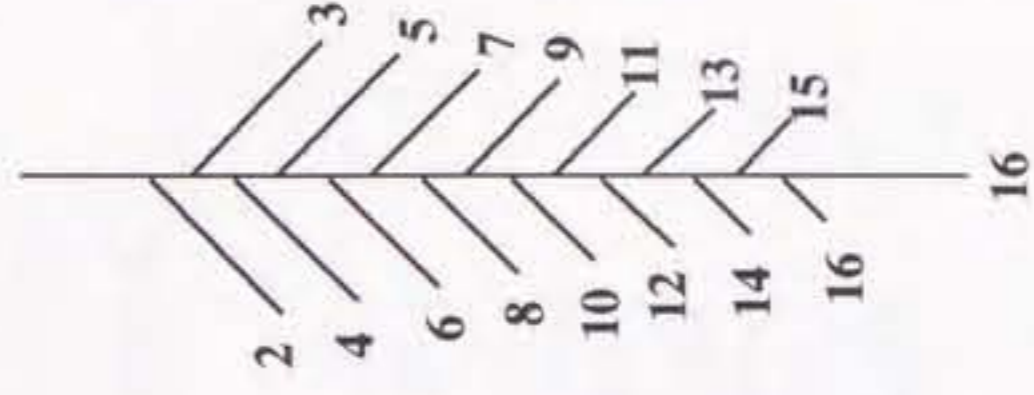
二叉型 ←————→ 魚骨型



$a = 5$
 $Pe = 80$
 (最小値)



$a = 11$
 $Pe = 111$



$a = 16$
 $Pe = 151$
 (最大値)

第4-1図 マグニチュード (μ) = 16の様々な分枝パターンを持った根系におけるアルチチュード (a) および外部パス長の総和(Pe) の値。

第4-1表 水稲2品種の培養種子根系における根系マダグニチュード
(μ) および側根の平均分枝次元 (MBO) の経時的変化.

品種	形質	培養期間					
		1	2	3	4	5	6
台中在来 1号	μ	32 a	241 b	574 c	849 d	994 d	950 d
	MBO	1.00 a	1.04 a	1.27 b	1.34 b	1.38 b	1.37 b
ユーカーラ	μ	71 a	94 a	132 b	168 bc	160 bc	180 c
	MBO	1.00 a	1.01 a	1.15 b	1.27 c	1.23 c	1.24 c

注) アルファベット異なる平均値間には, Duncanの多重検定法
によって培養期間の間で5%水準の有意差が存在することを示す.

第4-2表 水稻2品種の培養種子根系におけるトポロジ-指数の経時的変化.

品種	トポロジ-指数						
	1	2	3	4	5	6	
台中在来 1号	$a/E(a)$	2.02 a	4.56 b	4.78 b	5.07 b	5.02 b	4.79 b
	$Pe/E(Pe)$	1.74 a	4.14 b	4.53 bc	5.19 c	4.89 bc	5.04 c
	$a/Max(a)$	1.00 a	0.96 a	0.71 b	0.64 bc	0.59 bc	0.56 c
	$Pe/Max(Pe)$	1.00 a	0.93 a	0.68 b	0.65 b	0.57 b	0.58 b
ユ-カラ	$a/E(a)$	2.87 a	3.17 ab	3.13 ab	3.01 ab	3.09 ab	3.24 b
	$Pe/E(Pe)$	2.49 a	2.81 b	2.90 bc	2.92 bc	2.97 bc	3.09 c
	$a/Max(a)$	1.00 a	0.99 a	0.87 b	0.75 c	0.78 bc	0.78 bc
	$Pe/Max(Pe)$	1.00 a	0.99 a	0.90 a	0.80 b	0.83 b	0.82 b

第4-1表脚注参照.

第4-3表 根系サイズによる補正を行った水稻2品種の培養種子根系におけるトポロジー指数の経時的変化.

品種	トポロジー指数						
	1	2	3	4	5	6	
台中在来 1号	$a/E(a)$	4.09	4.48	3.77	3.65	3.43	3.25
	$Pe/E(Pe)$	3.86	4.05	3.50	3.73	3.26	3.46
	$a/Max(a)$	0.86	0.96	0.78	0.74	0.70	0.66
	$Pe/Max(Pe)$	0.82	0.94	0.77	0.77	0.71	0.72
ユーカーラ	$a/E(a)$	4.08	4.09	3.68	3.30	3.44	3.47
	$Pe/E(Pe)$	3.73	3.75	3.46	3.22	3.33	3.32
	$a/Max(a)$	0.92	0.92	0.83	0.73	0.76	0.77
	$Pe/Max(Pe)$	0.89	0.91	0.85	0.78	0.80	0.80

数値は $\log \mu$ を共変量とした2元配置(培養期間×品種)の共分散分析による修正平均 (Fitter et al. 1988).

第4-4表 水稻2品種の培養種子根系におけるトポロジー指数と側根の数ならびにMBOとの間の相関係数.

品種		$a/E(a)$	$Pe/E(Pe)$	$a/Max(a)$	$Pe/Max(Pe)$
台中在来 1号	L型1次側根数	-0.935 **	-0.877 *	-0.992 ***	-0.990 ***
	2次側根数	-0.921 **	-0.831 *	-0.972 **	-0.966 **
	MBO	-0.908 *	-0.838 *	-0.997 ***	-0.996 ***
ユーカーラ	L型1次側根数	-0.984 ***	-0.981 ***	-0.994 ***	-0.993 ***
	2次側根数	-0.983 ***	-0.987 ***	-0.989 ***	-0.995 ***
	MBO	-0.996 ***	-0.997 ***	-0.999 ***	-0.999 ***

*, **, ***: それぞれ5, 1, 0.1%レベルで有意

相関係数は, $a/E(a)$ と $Pe/E(Pe)$ については第4-3表の修正平均値, $a/Max(a)$ と $Pe/Max(Pe)$ については第4-2表の未補正の値によって計算した.

第2節 種子根系の発達に及ぼす水稻品種間の遺伝子型変異 および環境変異の影響

1. 緒言

イネにおいて、根系のいわば“骨格”を規定する主根軸の空間的拡がりの品種間差異については、すでに緒論でも述べたように数多くの報告がなされている (Chang et al. 1972, 原田ら 1994, 長井・広田 1958, Yoshida et al. 1982, etc) . さらに、根系表面積の拡大に極めて重要な役割を果たしている側根 (川島 1988a, Yamauchi et al. 1988a) の発達に関しても、ルートスキャナやコンピュータによる画像解析など根長自動測定法の開発を契機として、多くの情報が得られるようになってきた (Hasegawa et al. 1994, 川島 1988b, Morita et al. 1988, 森田ら 1995, Tanaka et al. 1993 および 1995) . これらの研究においては、側根の発達について根長や根長密度などの指標を用いて定量的に評価している.

しかし、すでに何度も繰り返し触れたように、イネには外観的特徴および内部構造の異なる2種類の側根が存在し (Juiano and Aldama 1937, 川田・芝山 1966, 河野ら 1972, Yamauchi et al. 1988a) , それらには機能面でも違いの存在する可能性が指摘されている (Yamauchi 1993) . これらの知見は、根系構造を正しく理解するためには、側根の発達を単に根長や表面積などの量的な拡大戦略の一側面で捉えるのは不十分であることを示している. それにもかかわらず、2種類の側根の発生と発達によって決定される根系形態 (分枝構造) 上の水稻品種間の差異は、現在のところ未だ十分に理解されているとは言えない.

そこで、第2章および第3章において設定した条件に基づいて水稻7品種の根の培養を行い、得られた種子根系の形態を定量的に解析した. 緒論でも触れたが、根系の遺伝子型変異は、複数の生育条件下での比較によって評価すべきであるという見解

(O'Toole and Bland 1987) に従って、本節では2つの環境因子* を組み合わせた合計4つの区を設けた。根系調査には、根数・根長と側根分枝密度などの発育学的形質を表す指標に加えて、数学的解析によって得られるトポロジー指数の $a/\text{Max}(a)$ と $Pe/\text{Max}(Pe)$ 、および幾何学的変数の平均リンク長などの指標を用い、まず各指標による形態的特徴の評価の妥当性(普遍性)を検討した。そして、それらの指標によって環境因子に対する品種群の根系形質の応答反応を解析した。これらの結果に基づき、種子根系の分枝構造を中心に各品種の根系構造における遺伝子型変異について考察を加えた。

2. 材料と方法

供試品種としては、第4-2図に示した様に、日印交雑水稻品種・統一、およびその育成系図内にある品種群の中から選んだ6品種の合計7品種を用いた。ユーカラは日本型品種、Petaはジャワ島品種で、それ以外の低脚烏尖、IR-8、台中在来1号および菜園種はインド型品種である。

種子の発芽法および根端培養の方法は、前章までと同じである。ただし、本章ではこれまでに行ってきた根端培養法(第2-1図)に加えて、地上部器官の有無が根系発達に及ぼす影響をみるために、発芽・発根した種子から胚乳を除き、胚盤ごと幼芽と種子根を採取し、それをそのまま同じ培地で培養するという方法も用いた(インタクト培養、第4-3図)。なお、培養中に発根してくる節根は、種子根系と共に生育させた。両培養法ともに、これまでの実験を通して用いてきたR2培地の他に、新たに作成したR2C培地(R2培地にカザミノ酸=カゼインの加水分解産物を0.1%添加した培地)を使用し、培地の栄養条件と根系発達との関係を調査した。2つの培地の最

* 本節の生育条件のうち、地上部の有無は厳密には環境因子ではないが、自律的な発達を行う培養根系にとって、地上部を外部“環境”因子と見なすことも決して不当ではないと考えられるので、本節では環境因子の1つとして扱うこととした。

も大きな違いは窒素源にあり、R2 培地が無機窒素である硝酸態窒素のみを 44.5ppm 含むのに対して、R2C 培地はそれに加えて主にアミノ酸の形で存在する有機態窒素を 82.6ppm 含んでいる。したがって、R2 培地による根端培養 (Ex-R2 区)、R2C 培地による根端培養 (Ex-R2C 区)、R2 培地によるインタクト培養 (In-R2 区) および R2C 培地によるインタクト培養 (In-R2C 区) という 4 つの生育条件を設定したことになる。

種子置床後 2 日目に、種子根の根端 1 cm を 2 本、あるいは胚盤・幼芽付きの種子根を 1 本、培養液中に移した。なお反復数が 10 個体となるように、根端培養では 5 フラスコ、インタクト培養では 10 フラスコの反復を設けた。3 週間後に根系を採取し、平均的な生育を示した個体を選んで種子根系の形態的特徴を調査した。種子根系の定量的解析は発育学的形質の直接計測の他、前節の結果を踏まえたトポロジー解析によっても行った。さらに、幾何学的解析として平均リンク長の計算も行った。

Fitter (1986, 1987, 1988) は、根系をリンクの集合体とするトポロジー的概念 (第 3-2 図) に基づいて、1 つの根系内でのリンクの平均長を分枝構造の評価の指標として用いることを提唱した。根端から分岐点までの距離である外部リンク長は、S 型側根、および種子根軸や L 型側根の根端から最も近い側根まで (側根未発生部位) の長さに、2 つの分岐点間の距離である内部リンク長は、側根分枝の間隔 (あるいは発根密度の逆数) に相当する。そこで、本節では外部リンクと内部リンク別に、それぞれの平均長を次に示す方法によって計算した。平均外部リンク長 (今後は単に外部リンク長と呼ぶ) は、全ての S 型側根および側根未発生部位の長さの合計を外部リンクの総数 (すなわち総根数) で割ることによって求めた。また、平均内部リンク長 (同じく内部リンク長と呼ぶ) は種子根軸と L 型側根のうち側根未発生部位を除いた長さの合計を、内部リンクの総数 (すなわち総根数 - 1) で割ることによって求めた。

なお、カザミノ酸添加培地で生育した培養種子根系は非常にもろく、根系を無傷で 2 次元的に展開して画像に変換することが不可能であったため、前章で用いたフラク

タル解析は行わなかった。

3. 結果

1) 発育学的根系形質

第4-4図a~dに、それぞれ4つの培養条件下における水稲7品種の3週間後の根系像を示した。これらの図からも、根系発達に少なからぬ遺伝子型変異が存在すること、および環境因子が大きく影響を及ぼすことがうかがわれた。

培養種子根系の種子根軸長、総根数および総根長を第4-5図に示した。種子根軸長は低脚烏尖、IR-8、台中在来1号、およびPetaではEx-R2区よりもEx-R2C区、In-R2区よりもIn-R2C区の方が短くなり、培地へのカザミノ酸添加による抑制効果が認められたが、この傾向は他の品種では明らかでなかった(第4-5図上)。根端培養とインタクト培養とを比較すると、種子根軸長は菜園種とユーカラにおいて、インタクト培養の方が顕著に長く、地上部器官の存在による促進効果が認められたが、他の品種では明らかでなかった。

総根長は、品種に関係なくIn-R2C区が最も大きい値をとっていた(第4-5図下)。このことは、培地へのカザミノ酸添加と地上部器官の存在が、とくに側根の伸長による総根長の増加を促進することを示している。ただし、ユーカラでは根端培養においてカザミノ酸が例外的に抑制効果を示した。一方、総根数においてPeta、統一、菜園種の3品種は、カザミノ酸添加と地上部器官の促進効果が認められたが(第4-5図中)、ユーカラではカザミノ酸の効果は認められなかった。それら以外の低脚烏尖、IR-8、台中在来1号では、2つの因子による複雑な交互作用が認められ、各因子単独の総根数に対する促進効果は認められなかった。種子根軸長、総根数および総根長の3つの形質を総合的に見ると、低脚烏尖、IR-8、台中在来1号の3品種が、多くの区で根系発達に優れる傾向を示した。

第4-6図に、種子根軸1cm当たりのL型およびS型1次側根の発根密度を示し

た。L型1次側根の発根密度は、どの品種においても根端培養とインタクト培養を通じて、カザミノ酸添加によって高まった(第4-6図上)。その効果は、とくに低脚烏尖、IR-8、台中在来1号、Petaおよび統一に明瞭に認められた。しかし、地上部器官の影響には一定の傾向は認められなかった。一方、S型1次側根の発根密度においては、L型1次側根で顕著に認められたカザミノ酸や地上部器官の有無による区間の変動は、いずれの品種においても比較的小さかった(第4-6図下)。したがって、IR-8が低脚烏尖やTN-1に比べて発根密度が小さいといったように、異なる区に共通する品種間差異を見い出すことが可能であった。

なお前章において、S型1次側根の平均長が種子根系の形態を特徴づけるために有効な指標であると述べたが、それは後に示す外部リンクの平均長とほぼ同一のものであり、次項でとりあげることにした。

2) トポロジー指数および幾何学的変数

第4-7図に根系の分枝パターンの複雑さを表す $a/\text{Max}(a)$ と $Pe/\text{Max}(Pe)$ を示した。これら2種類の指数は、互いにどの品種・区においても比較的近い値を示していた。ほとんどの品種でR2区の両指標は、R2C区よりも大きく(第4-7図)、R2培地で生育した根系はR2C培地で生育したものに比べて分枝パターンがより単純で、魚骨型に近いことを示した。

次に幾何学的変数である外部リンクと内部リンクの平均長を、第4-8図に示した。いずれの品種においても、対応する区間の外部リンク長の方が内部リンク長よりも大きかった。インタクト培養の2つの区を見ると、菜園種を除く全ての品種において、In-R2区に比べてIn-R2C区の外部リンク長の方が明らかに長くなっていた(第4-8図上)。しかしながら、根端培養では培地の異なる2区間の傾向は品種によって様々で、一定の傾向は認められなかった。

内部リンク長は、Peta以外の品種において、4つの区の中ではIn-R2C区が最も大きい値を取っており(第4-8図下)、総根長(第4-5図下)の場合と同様に、カ

ザミノ酸と地上部器官による促進効果が認められた。

数学的解析によって得られるこれらの指標には、いずれも4つの区のそれぞれに顕著な品種間差異を認めることが可能であったが、全ての区に共通する傾向はほとんど存在しなかった。したがって、培養条件に関係なく発現するような確固たる各品種の形態的特徴を見出すことは困難であると思われた。

4. 考察

1) 異なる指標間の関係

これまで使用してきた各指標による根系形態形質の評価の妥当性を検討するため、根系の発育学的形質と、トポロジー指数または平均リンク長との相関係数を、28の平均値(4生育区×7品種)を用いて計算し、第4-5表に示した。トポロジー指数は、側根の平均分枝次元(MBO)のみならずL型1次側根および2次側根に関する全ての形質と有意な相関を示した。この理由は、これらの形質が前章と同じく分枝パターンに直接影響するためであろうと思われた。さらに、トポロジー指数は総根数および総根長との間にも有意な相関係数を有していた。このような相関関係は、分枝パターンの複雑な根系が量的発達にも優れることを意味しており、根系の分枝パターンが魚骨型から離れて複雑化する過程と、量的発達過程とが同時に進行するという前章と同様の理由に因るものと推察された。

外部リンク長が、S型1次側根や2次側根(その大部分がS型)の平均長と非常に高い正の相関係数を示すことは自明の理であるが、種子根軸長やS型1次側根の発根数との間にも有意な負の相関が認められた。しかし、今のところこの原因を明らかにすることはできなかった。

内部リンク長は、総根数の大部分を占めるS型1次側根や2次側根の発根密度との間に、有意な負の相関を有していた。興味深いことに、この指標はS型1次側根数以外の側根の発根数および長さ、さらには総根数や総根長との間に有意な正の相関係数

を示した。このことから、培養条件下においては外部リンクよりも内部リンクの平均長の方が、発育学的根系形質の発達と同調する程度の大きいことが明らかとなり、内部リンク長がトポロジー指数と並んで培養種子根系の発達程度を評価する場合に、有効な指標となり得る可能性を示した。

以上、トポロジー指数と平均リンク長は、根数、根長、側根1本当たりの平均長、側根分枝密度といった発育学的根系形質の大部分との間に有意な相関関係を有しており、これらの指標が、以後の考察において各品種の種子根系の形態的特徴を評価する上で、十分な妥当性を有していると判断された。このことは、これまで主に発育学的形質によって表現されてきた側根の分枝構造を、数学的解析値を用いた簡潔な表示によって把握可能であることを意味するものであり、この点については、さらに第6章で詳細に考察を加えたい。

2) 環境因子に対する根系の形態形質の応答反応

各区・各品種の平均値(合計28)を用いて、培地(2水準)×地上部(2水準)×品種(7水準)という繰り返しのない三元配置による分散分析を行い、根系形質に対する培地、地上部器官、品種の主効果ならびにそれらの交互作用の検定を行った(第4-6表)。なお、繰り返しのある配置では、主効果と交互作用(2因子および3因子間)の全てが極めて高い有意水準(0.1%以下)を示したため、各因子の効果を考察することは不可能であった。

発育学的形質の部分ですでに触れたように、培地と地上部器官の両者は、種子根軸長に対して影響を与えた。第4-6表に明らかなように、両者は独立して作用するが、後者の効果の方が大きかった。根系全体の発達を表す総根数と総根長のうち、総根数は地上部の影響を強く受けていた。それに対して総根長においては、有意な培地と地上部の交互作用が検出されたが、それぞれの要因による主効果はそれ以上に大きく、2つの要因による単独の強い影響を受けることが明らかとなった。折谷ら(1984)は、水稻種子根の根端培養において、培地への0.1%濃度カザミノ酸の添加によって種子

根軸の伸長は阻害されるが、分枝根の伸長は促進されるため、根系全体の発育が著しく増加する様相を示すと報告している。また、水稻において胚盤を付けたまま培養を行う方が、根端培養よりも根系発達に優れるという報告もなされている(川田ら1968b, Lai and Hou 1983)。本研究の結果は、これらの因子に対する根系の応答反応を、より具体的に明らかにしたものだといえる。培地の効果は、カザミノ酸の添加による生長促進作用であり、培地環境の栄養状態(窒素レベル)の改善という面から容易に理解されるが、地上部器官の効果も何らかの生長物質を供給することによって種子根系の生育を促進したものと考えられた。さらに有意な交互作用は、第4-5図下のIn-R2C区の総根長の増加からも明らかのように、総根長に対するこれら2つの因子の相乗効果を示しているものと思われた。

L型1次側根の発根密度に対する効果は、培地、品種および両者の交互作用において有意であったが、地上部器官の影響が非常に小さいことが興味深い点であると考えられた。川田ら(1975)は、培地中の糖の濃度が“分枝している”2次根(本研究でL型1次側根という呼び名を用いている)の発根密度に影響を及ぼすと述べている。本研究で対象としたのは培地中の窒素であって同一ではないけれども、同様に養分レベルがL型1次側根の発生に効果を持つことを確かめた。

一方、S型1次側根の発根密度に対する培地の有意な主効果は認められず、L型1次側根とは逆に地上部器官の有意な主効果が検出された。インビトロ培養系において、環境因子に対する反応が異形根間で異なるという現象は、これまで全く報告されていない。根箱の土壤水分条件を変えてダイズ根系の形態を調査したKono et al. (1987a)は、表現型の可塑性程度がL型側根とS型側根では全く異なることを見出したが、本節の結果もそれを支持するものとして非常に注目すべきであると思われる。

分枝パターンの複雑さの指標であるトポロジー指数に及ぼす栄養レベルの影響については、過去にいくつかの報告がある(Fitter 1988, Fitter et al. 1988, Fitter and Stickland 1991 および 1992a)。それらによると、栄養レベルの増加に従って指数が減

少し、根系の分枝パターンが魚骨型から二叉型へと、複雑化の方向へ推移すると述べられている。一方、地上部器官の影響についてはこれまで全く言及されていない。そこで、分枝パターンに及ぼす地上部の影響を検討するために、 $a/\text{Max}(a)$ を横軸に、総根長の常用対数を縦軸にとって、それぞれ28の平均値(7品種×4処理区)をプロットし、第4-9図を作成した。同じ色の丸印に対して、三角印が全体的に左上に移動していることは、培地に有機態窒素を加えると総根長が増加し、同時に $a/\text{Max}(a)$ が減少して分枝パターンが複雑化することを示している。一方、丸印と三角印のいずれにおいても、黒は白に対して垂直に移動していることから、インタクト培養では根長は増加するが、 $a/\text{Max}(a)$ は同じレンジに入っており、分枝パターンの複雑さはそれほど変化しないという興味深い事実を示した。これは、第4-6表に示したように、トポロジー指数に対する培地の主効果が非常に高い有意水準を示すのに対して、地上部器官のそれが極めて低いという事実によっても裏付けられた。したがって、培地の窒素源(形態あるいはレベル)の違いは根系の量的発達程度のみならず、これまでの研究と同様に分枝パターンの複雑さにも影響を及ぼすのに対して、地上部器官の有無は分枝パターンに対してほとんど影響しないことが明らかとなった。さらに、この結果は分枝パターンの決定に大きな影響を持ち、環境因子に対する反応性がトポロジー指数と類似するL型1次側根の発根密度と密接に結び付いているものと推察された。

根端培養区における反応性が品種間で大きく異なったことと、ユーカラが Ex-R2 区で極めて大きい値を示したことから、外部リンク長に対する効果は地上部器官の主効果だけが有意であった。カザミノ酸添加によって外部リンク長は概ね増加する傾向を示したが、根端培養において一部の品種の外部リンク長が減少したことは(第4-8図)、根長の短い2次側根数が増加したことによるものと推察される。このことは、高次側根の発生初期には、外部リンク長が必ずしも総根長に伴って増加しないことを意味する。Fitterを中心としたこれまでの研究においても、窒素レベルが外部リ

リンク長に及ぼす影響は調査されてきたが、実験の条件設定によって様々な結果が導き出されているため、未だ一定の傾向は見い出されていない (Fitter 1988, Fitter et al. 1988, Fitter and Stickland 1991 および 1992a)。一方、彼らは窒素レベルの増加は内部リンク長に影響を与えないか、あるいは減少させると報告しているが (Fitter et al. 1988)、本研究では第 4-6 表に示すように、培地および地上部器官のいずれにおいても、有意な促進効果が見い出された。しかしながら、2 因子間の交互作用も全て有意であったために、主要因を特定することはできなかった。そのため、幾何学的変数に対する環境因子の影響については、今後の研究によって解明すべき必要があると思われる。

3) 種子根系の発達様式における遺伝子型変異

Sadhu and Bhaduri (1984) は、コムギの根系発達における表現型が、根の生育する培地の性質に応じて多様に変化するために、遺伝子型変異を覆い隠してしまうと報告している。本章の水稲の培養種子根系においても、多くの根系形質では環境因子の主効果が品種の主効果に比べてはるかに大きく (第 4-6 表)、生育区ごとに非常に異なった根系形態を示していたことに加えて (第 4-4 図 a~d)、根系形質の応答反応にも品種間で大きな差異を認めた。しかしながら、総根長などのいくつかの形質については、複数の区に共通して認められる遺伝子型変異をある程度は見出すことが可能であった。また、どの形質についても、1つの区の中では品種間差異を明瞭に認めた。

そこで、総根長における遺伝子型変異、さらには環境因子と品種との交互作用の大きい形質についても、応答反応の違いや特定の生育条件下で認められる変異に基づいて、各水稲品種の生態型ごとに根系発達様式を特徴づけ、分類することを試みた。

過去における培養根系の生育の品種間比較に関する研究をみると、インド型水稲品種の培養根は、日本型水稲品種に比べて旺盛な発育を示すと報告されている (Hou and Lai 1983, 金・井之上 1987, Lai and Hou 1983)。本研究でも、総根長に代表さ

れる量的発達能力において同様の傾向が認められ、In-R2区を除いて、インド型水稻品種の低脚烏尖、IR-8 および台中在来1号は、その他の品種に比べて根系発達に優れる傾向を示した(第4-5図)。なお、In-R2区の場合、品種間差異は他の区とはかなり異なる独特の傾向を示した。この理由については今のところ明らかではないが、この区においてはIn-R2C区よりも栄養レベルが低く、地上部や節根がより強力なシンク器官として作用したために、種子根系の発達が他の器官との相互作用によって大きな影響を受けながら行われたということも原因の一つと考えられる。

これら3品種のうち低脚烏尖と台中在来1号は、総根数と総根長(第4-5図)、トポロジー指数(第4-7図)、および平均リンク長(第4-8図)といった多くの根系形質において、極めてよく類似していた。それに対して、IR-8は総根数の区間変動(第4-5図中)やS型1次側根の低い発根密度(第4-6下図)、あるいはIn-R2区で非常に優れた量的発達と複雑な分枝パターン(低いトポロジー指数)を示すといった点(第4-5図および第4-7図)で、それら2品種とは明確に区別された。

ジャワ島品種のPetaは、どの区においても種子根系の量的発達に劣っていた(第4-5図)。一方、分枝パターンについて見ると、R2培地で生育した場合は比較的魚骨型に近かったのに対して、R2C培地で生育した場合には、先に挙げたインド型3品種のように比較的小さいトポロジー指数を示していた(第4-7図)。このような培地の効果は同様にL型1次側根の発根密度に対しても認められたが、地上部の影響はさほど顕著ではなかった(第4-6図上)。

日印交雑品種の統一では、根系の量的発達に対して地上部と培地の促進効果が認められた(第4-5図上)。統一ではL型1次側根の発根密度やトポロジー指数に対しても、培地だけでなく地上部の効果が顕著に認められるという点で、インド型品種やジャワ島品種とは異なっていた(第4-6図上および第4-7図)。この点に関しては、ユーカラがトポロジー指数において同様の傾向を示していた(第4-7図)。

菜園種は、台湾在来のインド型水稻品種であると記載されているが(菊池ら1985)、

粒形は日本型品種に近い短粒で、他のインド型品種よりも、総根数と総根長では統一、種子根軸長ではユーカラにむしろ近い値を示した(第4-5図)。しかし、菜園種は根端培養において、高いL型1次側根の発根密度(第4-6図上)と、トポロジー指数が小さく複雑な分枝パターンを有するという点(第4-7図)で、統一やユーカラと明確に区別された。

ユーカラは、In-R2区を除いて7品種の中で最も魚骨型に近い単純な分枝パターンを示した(第4-7図)。これは、言うまでもなくL型1次側根の低い発根密度に起因している(第4-6図上)。また、この品種はEx-R2区において非常に長い外部リンク長を有するという傾向を示した(第4-8図上)。この区では、ユーカラの全ての1次側根は非常に細く、また分枝能もほとんど有していないが、通常に観察されるようなS型1次側根に比べて著しく長いという特徴を持っていた。

第2章、第3章においてすでに考察したが、根端培養法を用いた他の研究でも述べられているように、あるいはTa et al. (1981)、Ta and Ohira (1981 および 1982ab)が一連の水耕栽培実験を通して明らかにしたように、日本型水稻品種の根が有する硝酸イオンの吸収および同化能はインド型品種に比べて劣っている。さらに泉ら(1993)は、培養根を用いた実験で、根系全体の量的発達および分枝パターンに非常に大きな役割を果たすL型1次側根の発生と発達には、有機態窒素の供給が必要であることを見い出している。これらの点から貧弱な量的発達、低いL型1次側根の発根密度並びに単純な分枝パターン、そして長いけれども極めて細い1次側根といったEx-R2区におけるユーカラの培養根系に認められる特徴は、硝酸イオンを利用する能力が低いことと密接な関係を持っているものと推察される。しかしながら、他の区ではカザミノ酸や地上部器官が介在し、根系発達に影響を及ぼす要因がさらに複雑であるため、種子根系の形態的特徴に認められた差異の原因は、インタクト植物内での物質分配や、根による有機態窒素の吸収と代謝に関する研究を行った上で説明されるべきであろう。

以上、本節では根系発達に及ぼす地上部との相互作用と土壤環境の影響の両者を除去できる根端培養法、および後者を除去しうるインタクト培養法を採用することによって、これまで記してきたように、根独自の形態形質における遺伝子型変異を容易に認識することが可能であると思われた。したがって、培養条件下で発達した根系の形態比較は、根の形質における遺伝子型変異に着目して選抜を行う上で、非常に有効であると考えられる。しかしながら、各品種の特徴づけを完全なものとするためには、言うまでもなく培養系で認識された根系の形態的特徴が、土壤環境が存在する場合にも同様に発現されるのかという点について、土耕実験を行って確認することが必要であろう。

5. 摘要

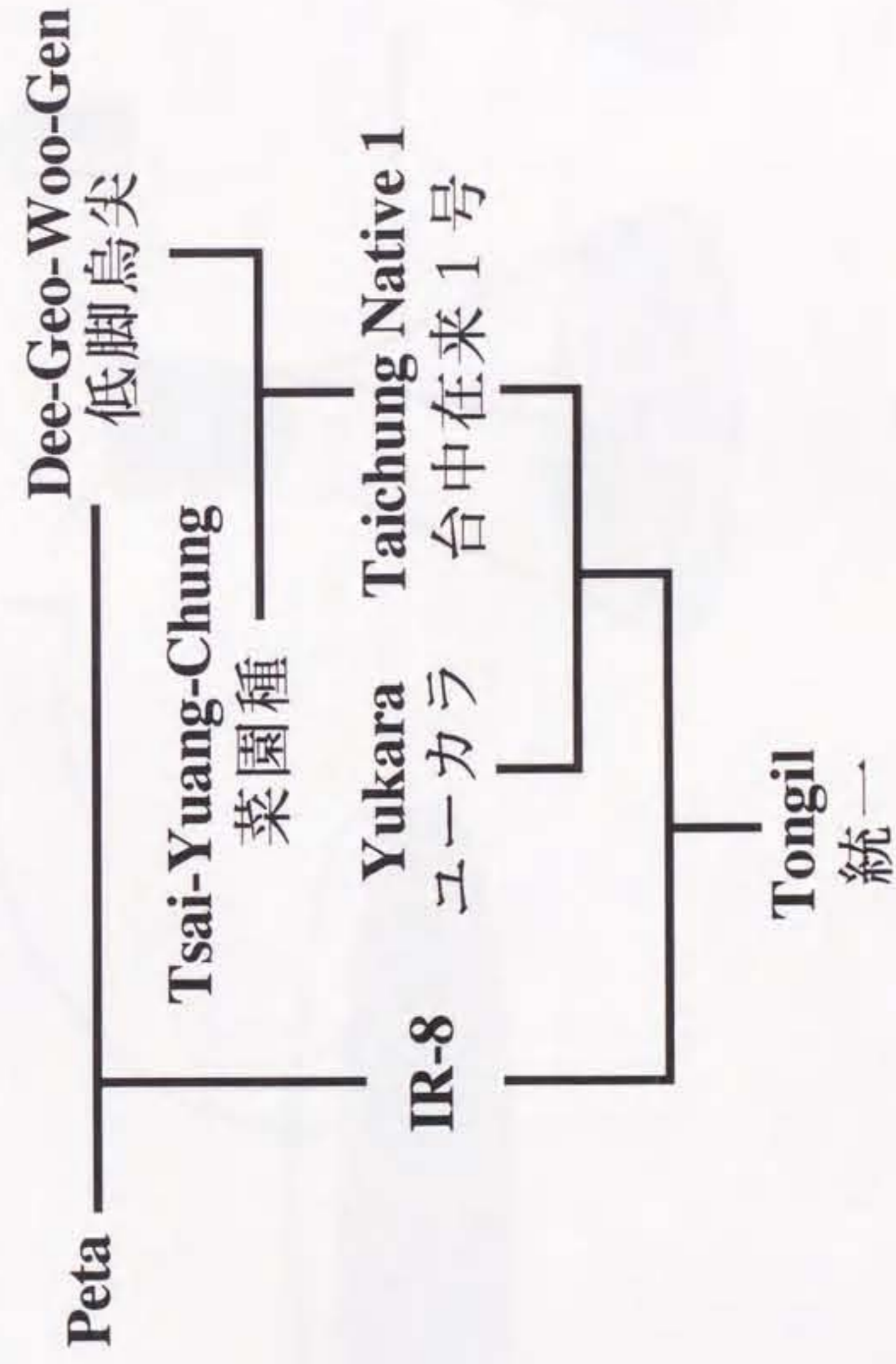
第2章および第3章において設定した培養条件に基づいて、水稻7品種の根の培養を行い、得られた種子根系の形態を定量的に解析した。複数の生育条件下での品種間比較によって根系の遺伝子型変異を総合的に評価するため、本節では2つの環境因子（培地の窒素源および地上部器官の有無）を組み合わせた合計4つの生育条件を設けた。根系形態の解析には、根数や根長などの発育学的形質に加えて、数学的解析によって得られるトポロジー指数の $a/\text{Max}(a)$ と $Pe/\text{Max}(Pe)$ 、および幾何学的変数の平均リンク長を指標として用いた。まず、各指標による形態的特徴の評価の妥当性（普遍性）を検討した。そして、それらの指標によって環境因子に対する品種群の根系形質の応答反応を解析した。これらの結果に基づき、種子根系の分枝構造を中心に各品種の根系発達様式における遺伝子型変異について考察を加えた。

まず、トポロジー指数、平均リンク長は、根数、根長、側根1本当たりの平均長、側根分枝密度といった発育学的根系形質の大部分との間に有意な相関係数を示し、各品種の根系が持つ形態的特徴を評価するための指標として、これらが十分な妥当性を有していると判断した。また、これまで主に発育学的形質によって表現されてきた側

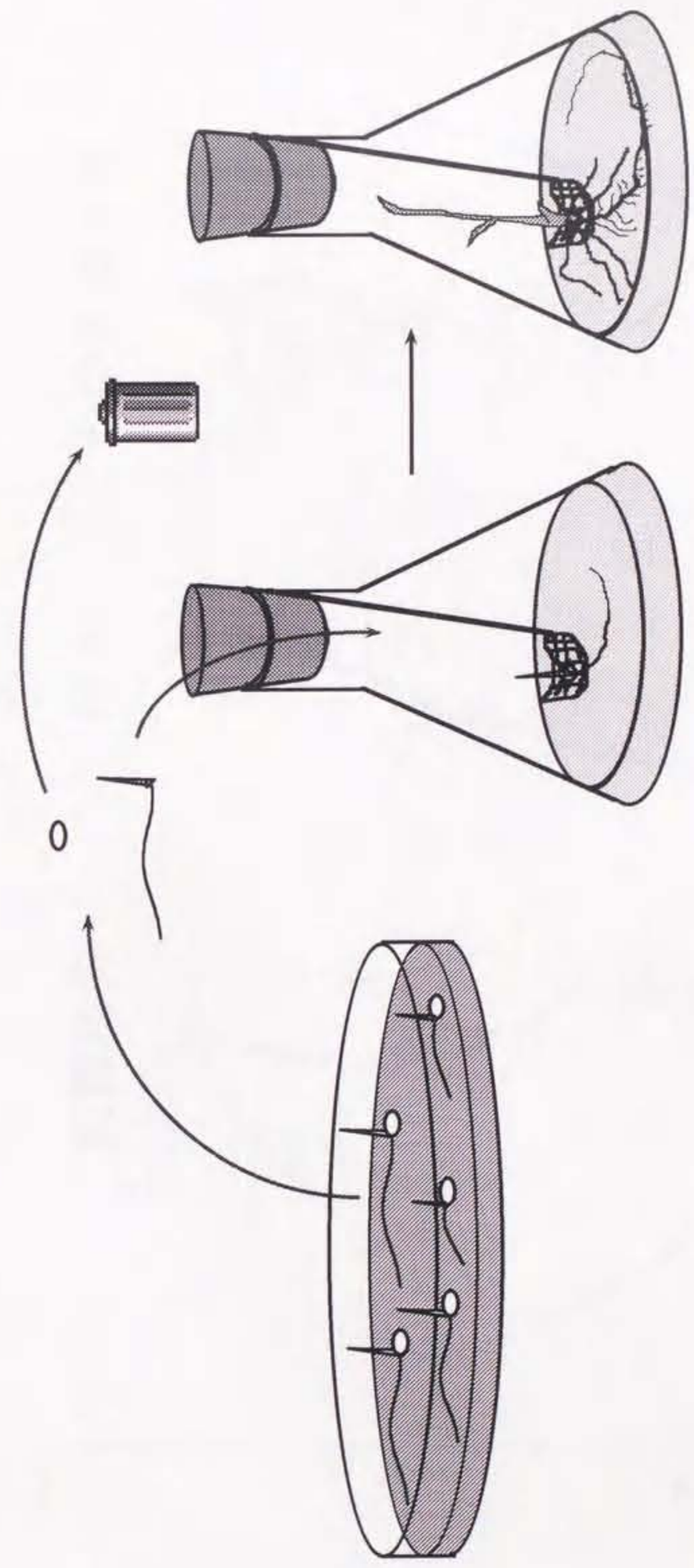
根の分枝構造を、数学的解析による指標を用いた簡潔な表示によって、的確に把握できる可能性を示した。

環境因子に対する根系の応答反応では、L型1次側根とS型1次側根の反応が全く異なるという現象が、表現型における可塑性と異形根性との関連という点で、とくに注目された。また、培地の窒素源の違いが根系の量的発達程度と（トポロジー指数やL型1次側根の発根密度で示される）分枝パターンに大きな影響を及ぼしていたのに対して、地上部の有無は主に前者に対してのみ認められ、後者への影響は極めて小さいことも明らかとなった。根系の外部リンク長と内部リンク長は生育環境によって大きく変動したが、本研究では環境因子がそれらに及ぼす影響について、一定の傾向を見出すことはできなかった。

本節の培養種子根系の発達は、生育区間での多様性が非常に大きく、環境因子と品種との有意な交互作用のため、全ての区に共通した品種間差異を見出すことは困難であったが、総根長や応答反応の違いなどを尺度として、各水稻品種の根系発達様式を生態型ごとに特徴づけ、分類することは可能であった。そして、インド型品種の中でも低脚烏尖や台中在来1号が非常に類似した根系発達様式を示すのに対して、IR-8は、それらとは多少異なること、菜園種はむしろ日印交雑品種の統一や日本型品種のユーカラに近いことなどを見出した。培養系で発達した根系形態の比較は、根独自の形態形質における遺伝子型変異を検出することが容易なことから、選抜を行う際に非常に有効であると判断した。



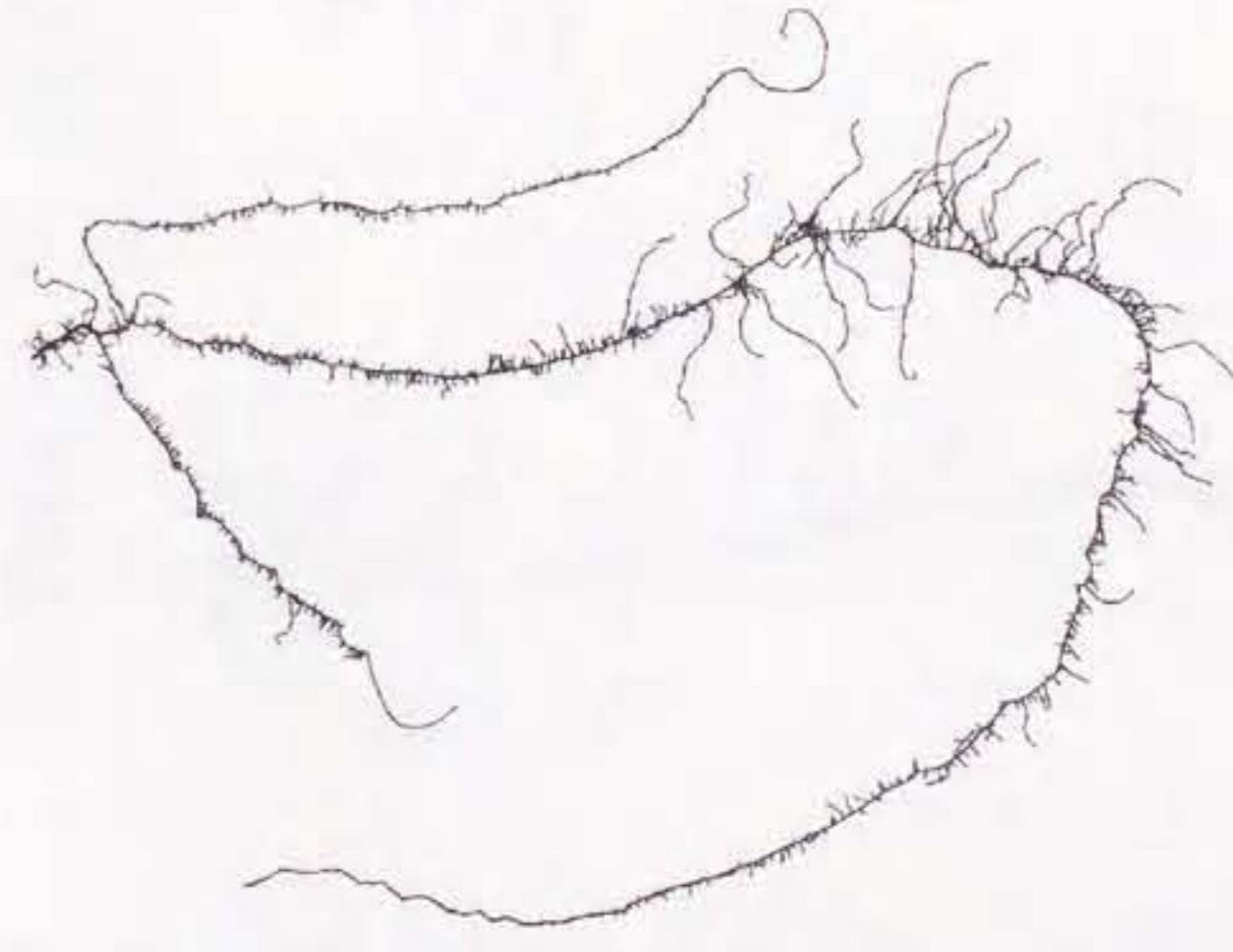
第4-2図 本研究で供試した水稲7品種の類縁関係 (左側の品種が母本)



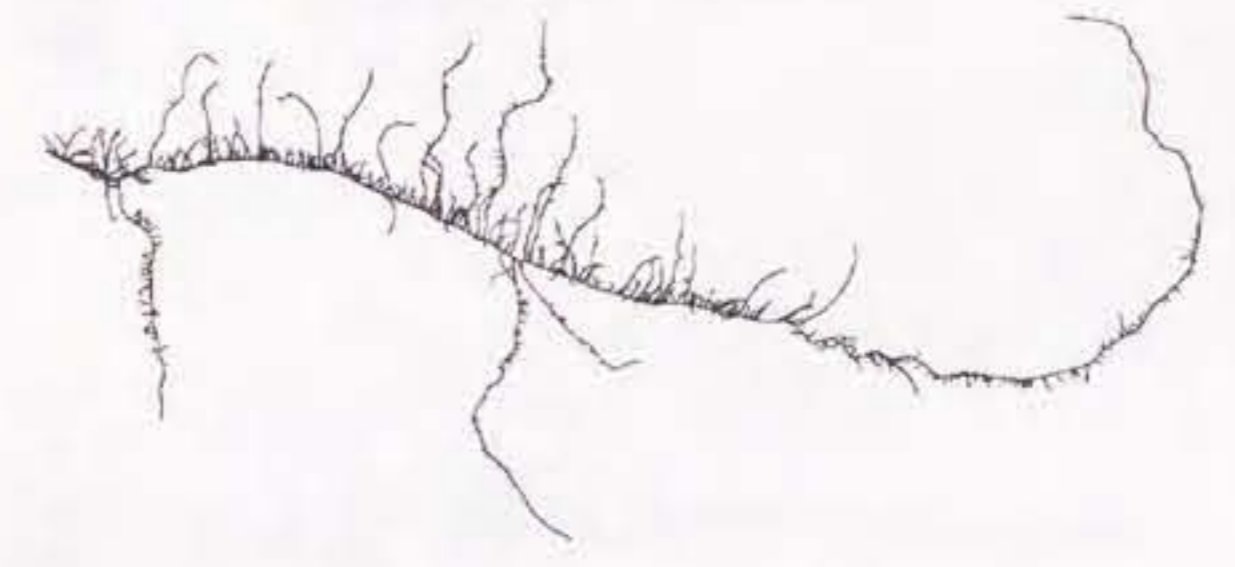
第4-3図 インタクト培養法の手順.

(cm) 0 10 20 30

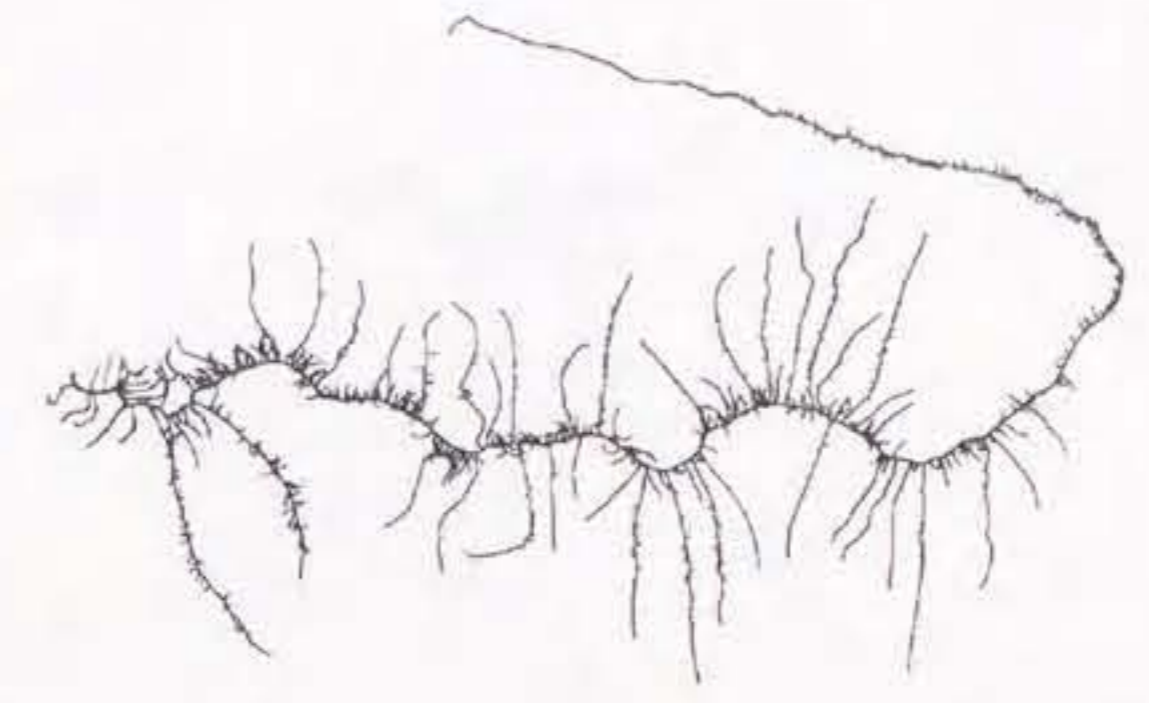
低脚烏尖



IR-8



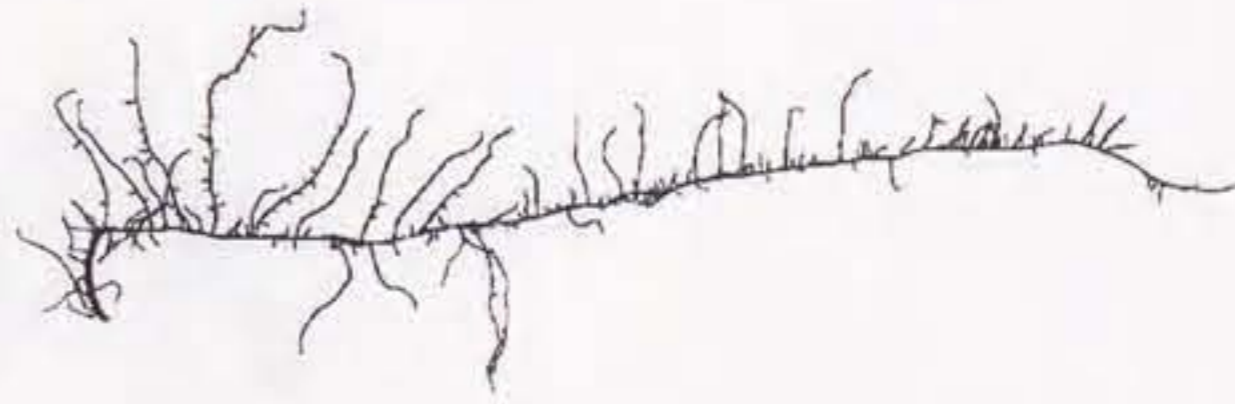
台中在来1号



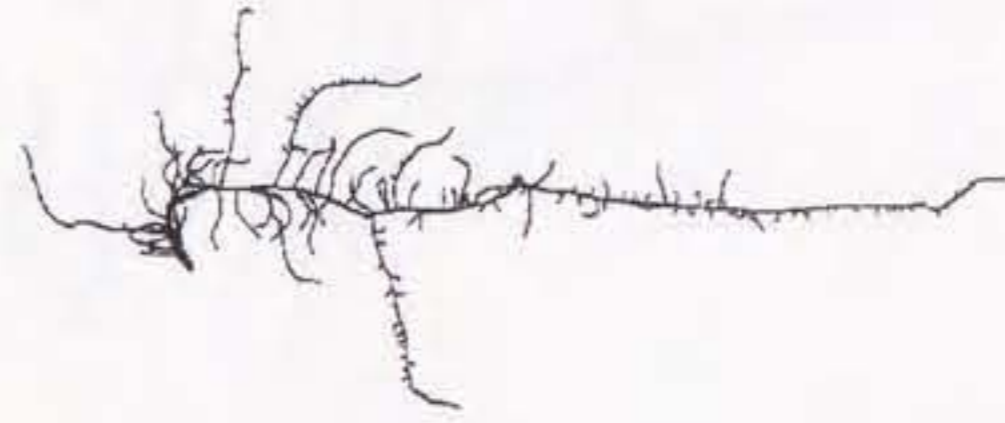
第4-4図a R₂培地で3週間根端培養した水稻種子根系.

(cm) 0 10 20 30

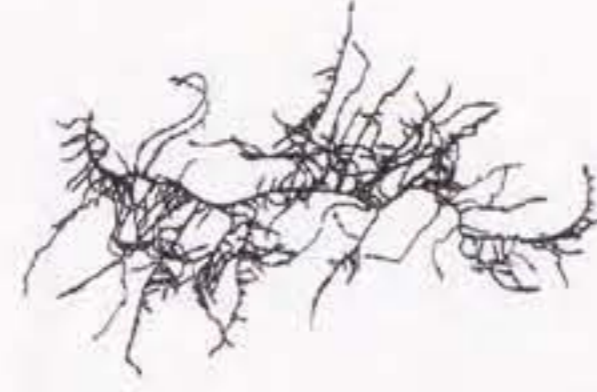
Peta



統一



菜園種



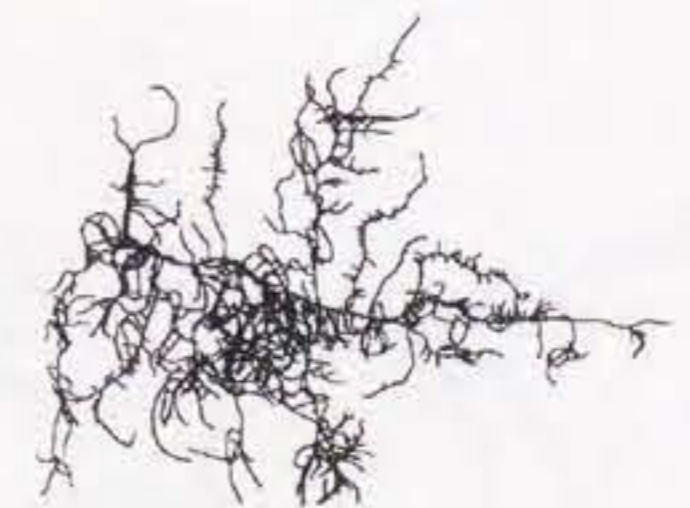
ユーカーラ



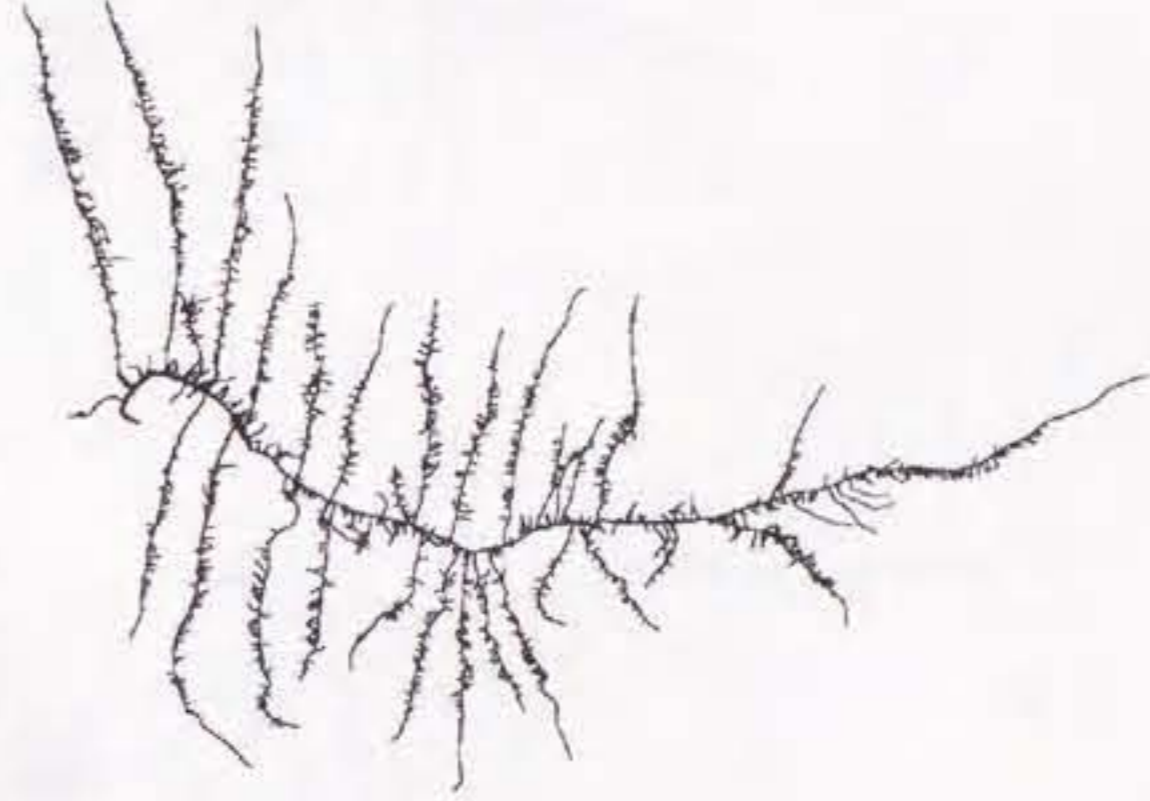
第4-4図 a つづき.



低脚烏尖



IR-8



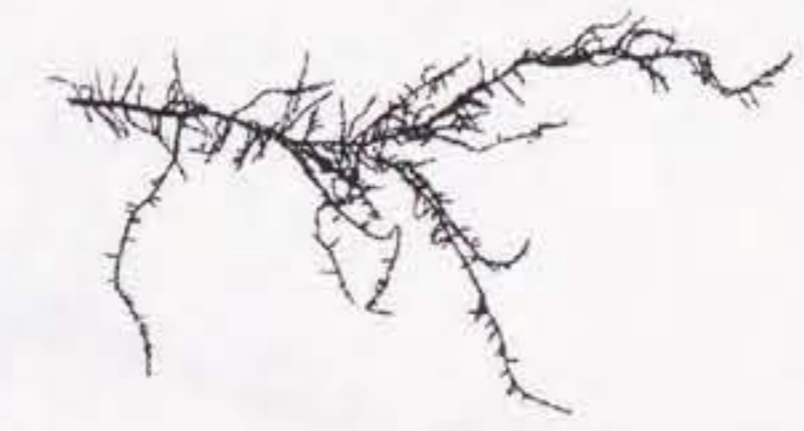
台中在来1号



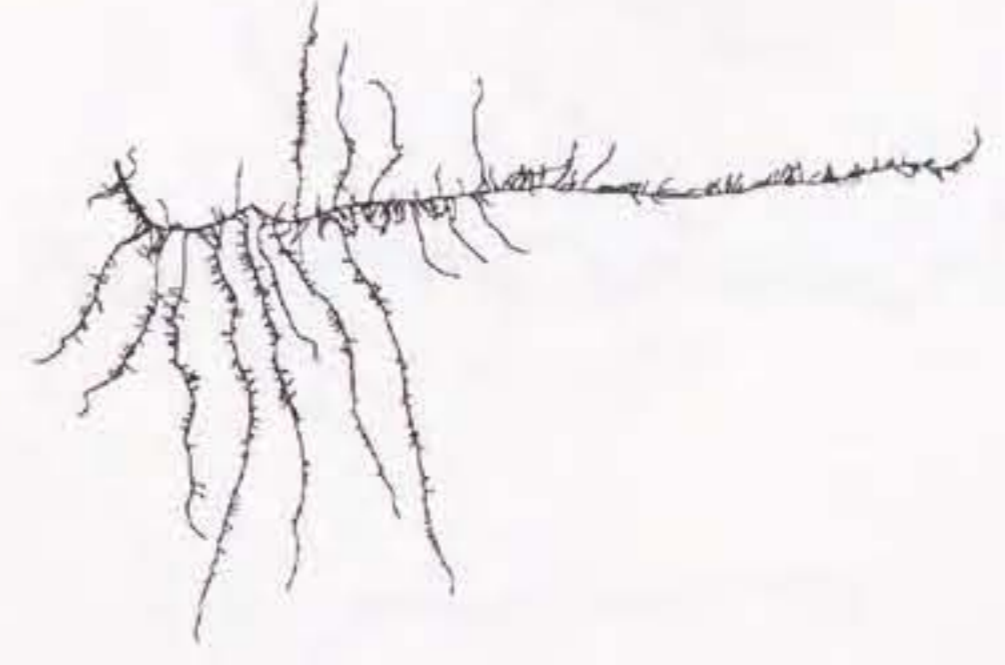
第4-4図b R_{2c}培地で3週間根端培養した水稻種子根系.



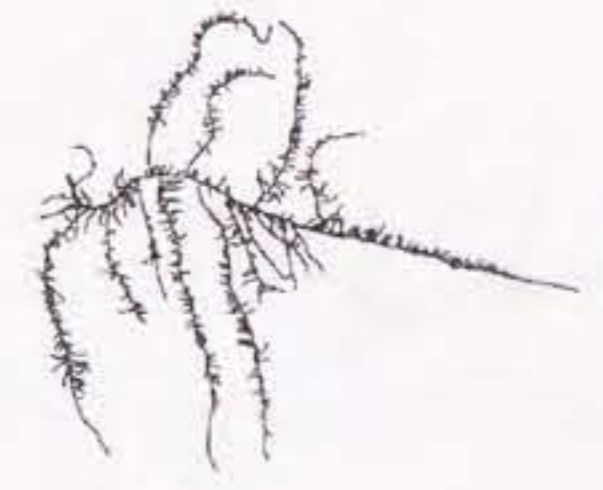
Peta



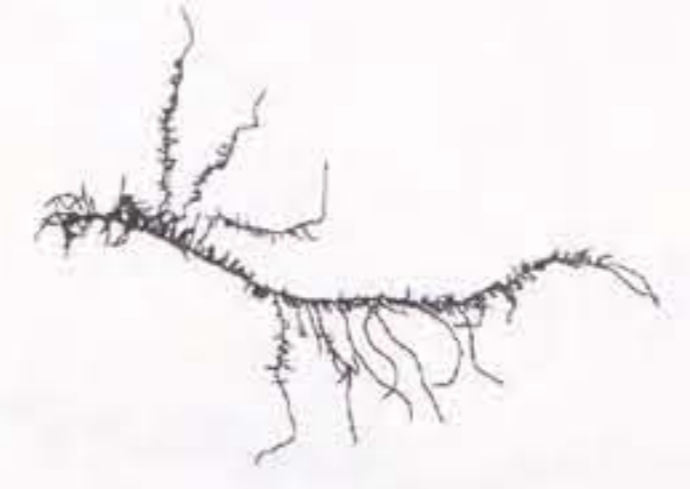
統一



菜園種



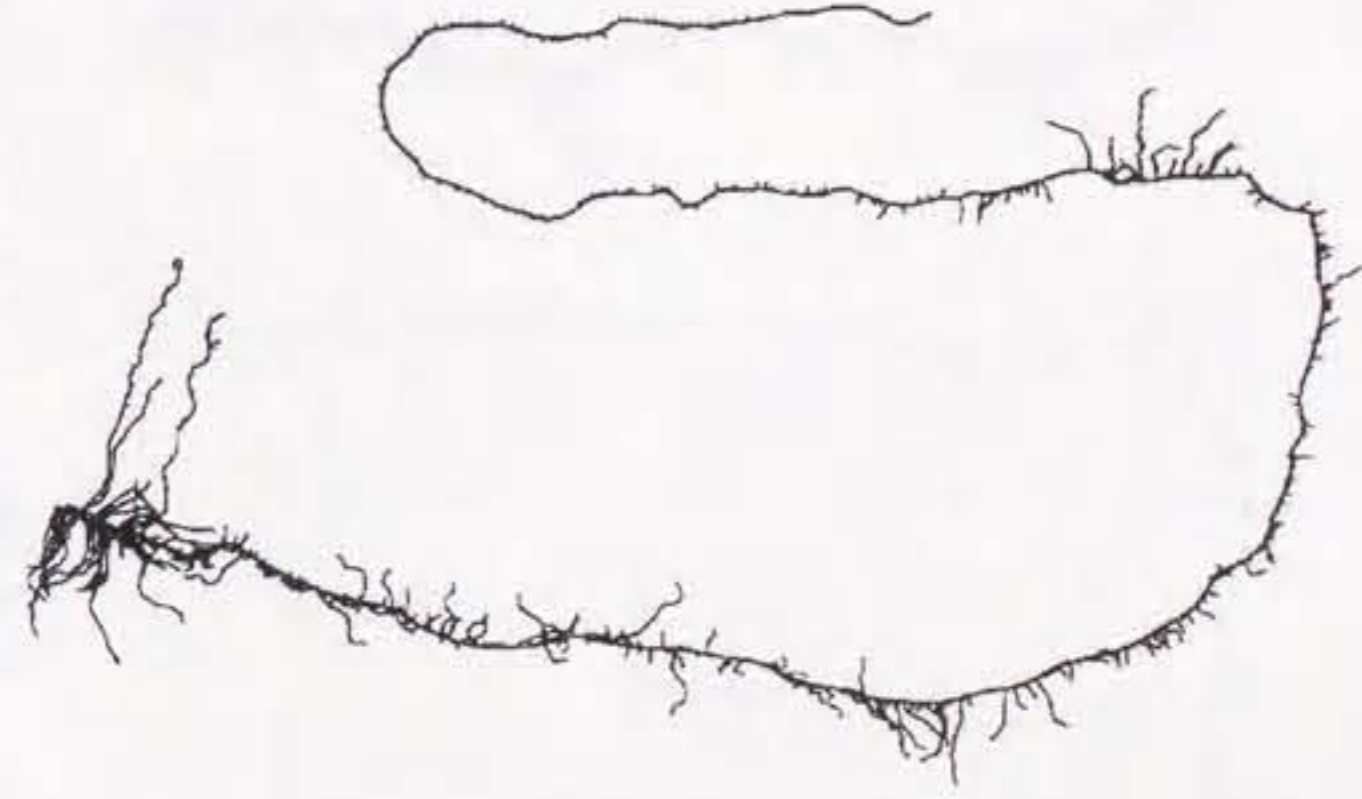
ユーカーラ



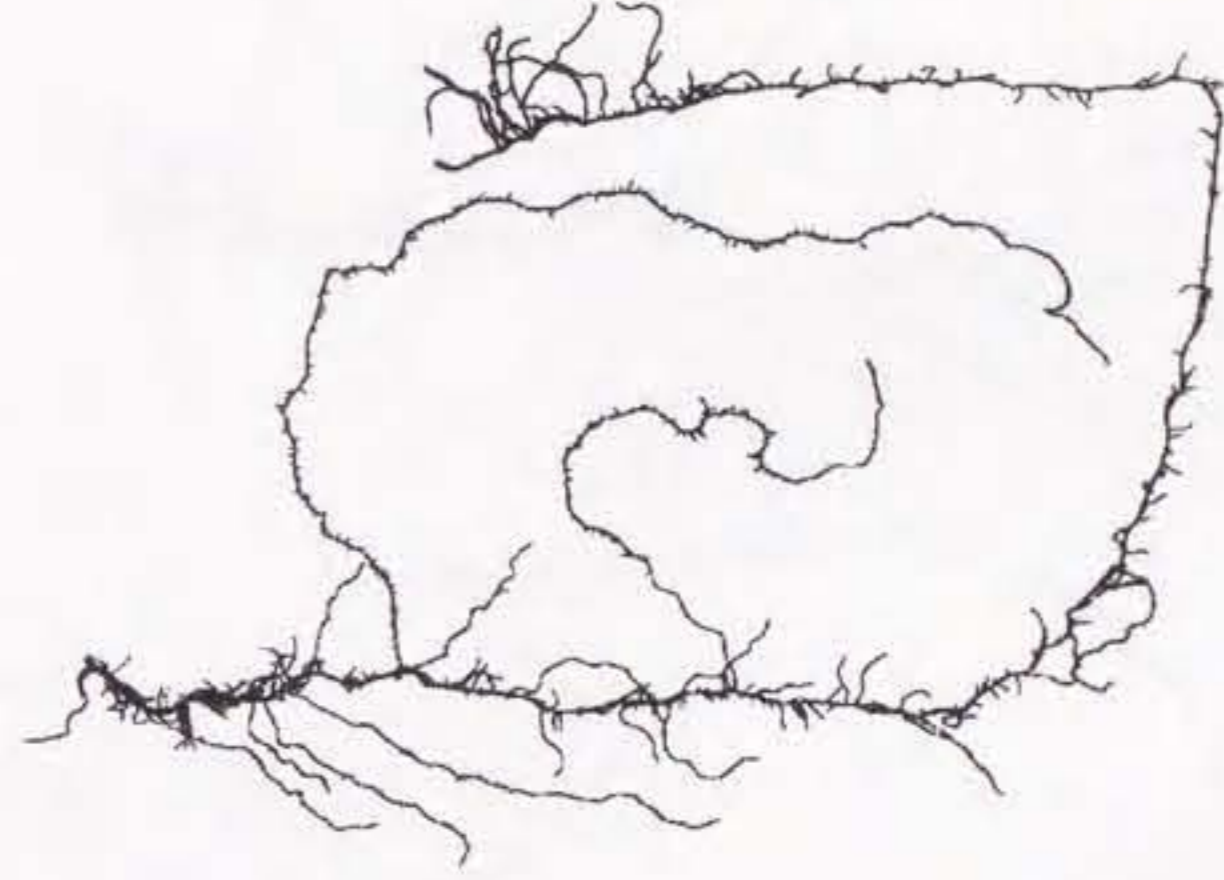
第4-4図b つづき.

(cm)
0 10 20 30

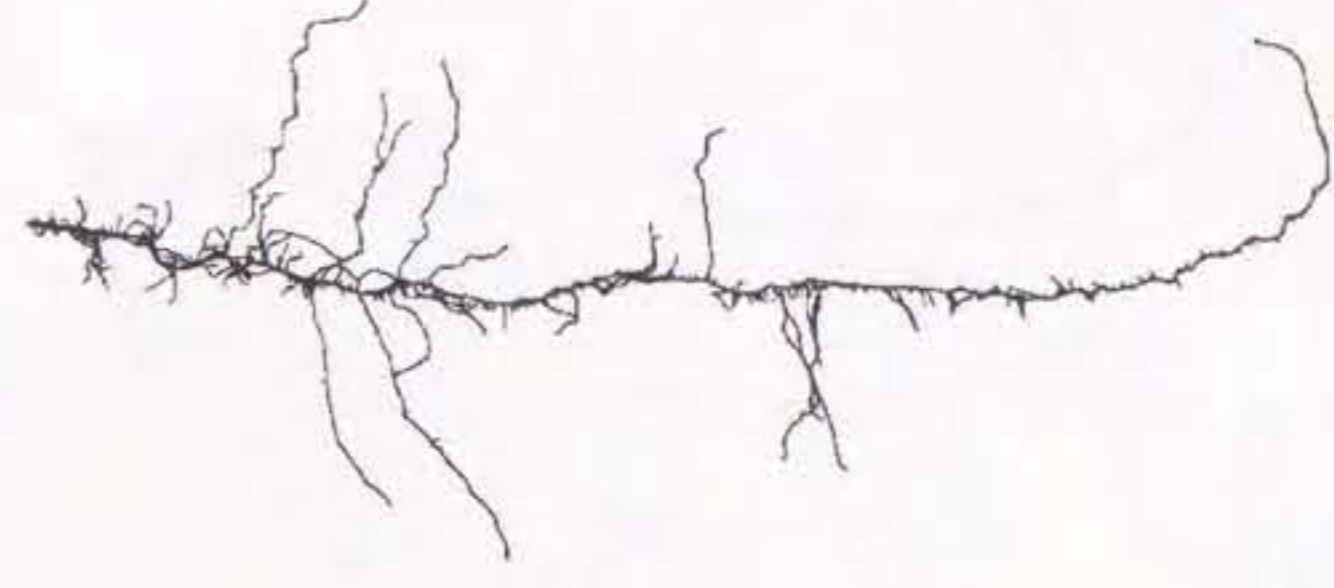
低脚烏尖



IR-8



台中在来1号



第4-4図c R₂培地で3週間インタクタト培養法した水稻種子根系.

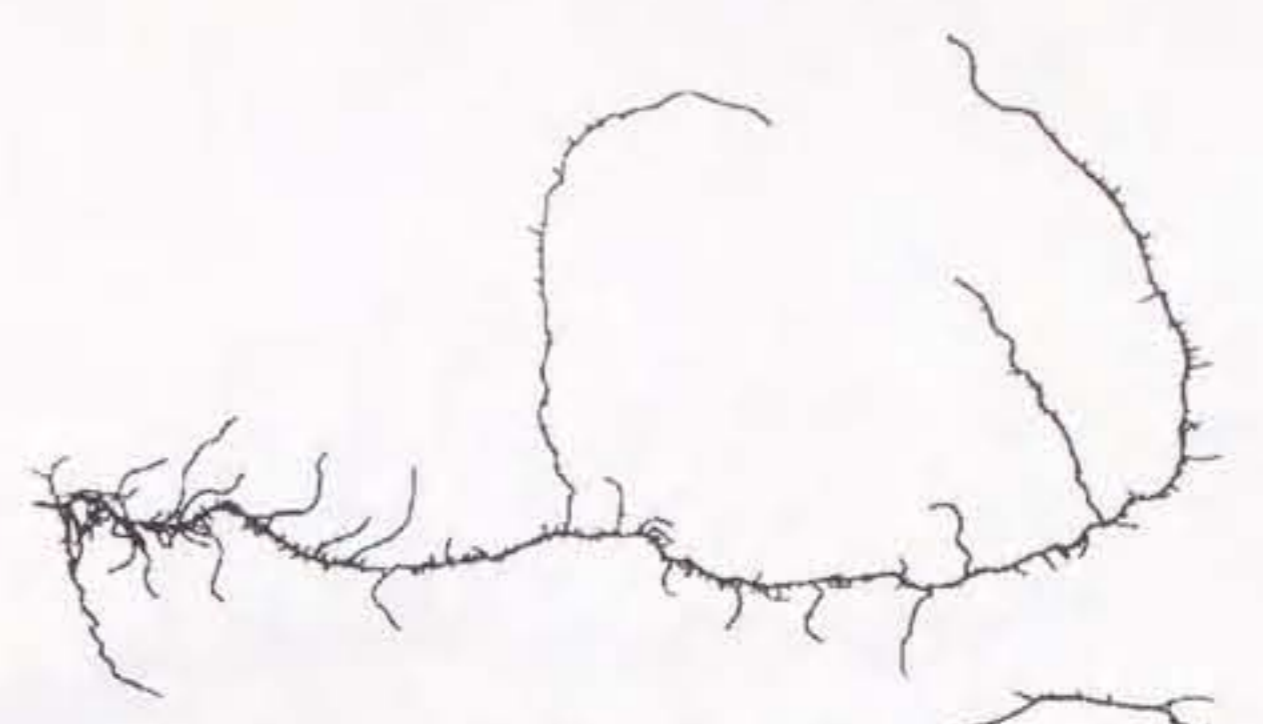
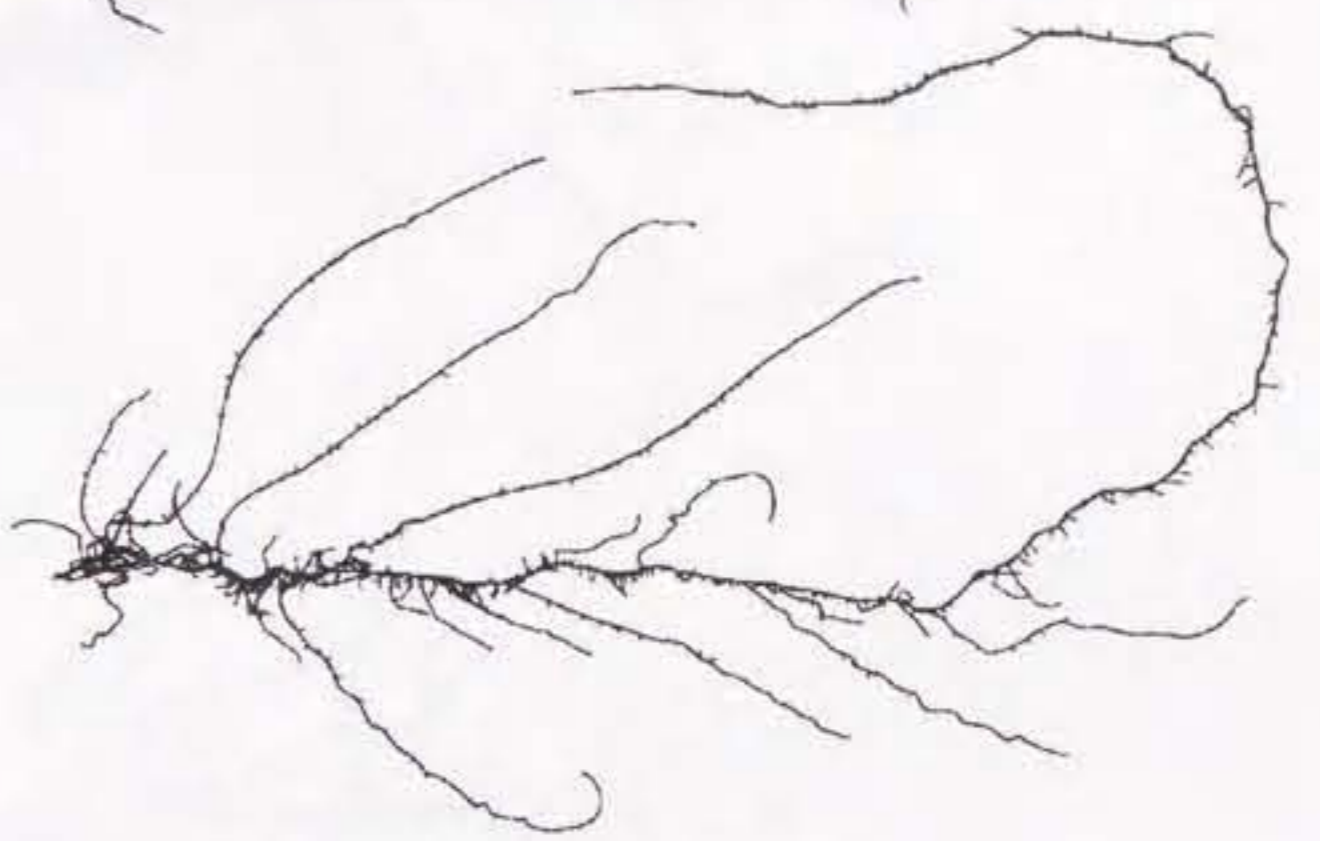
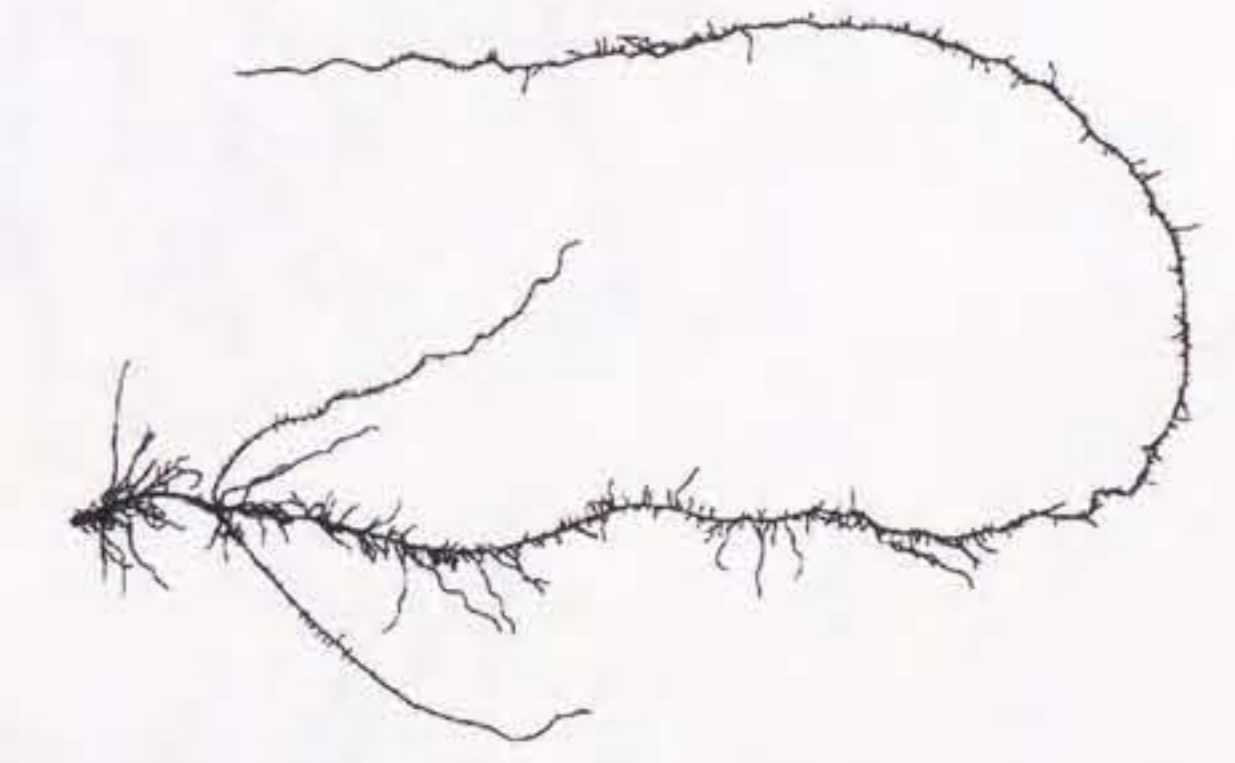
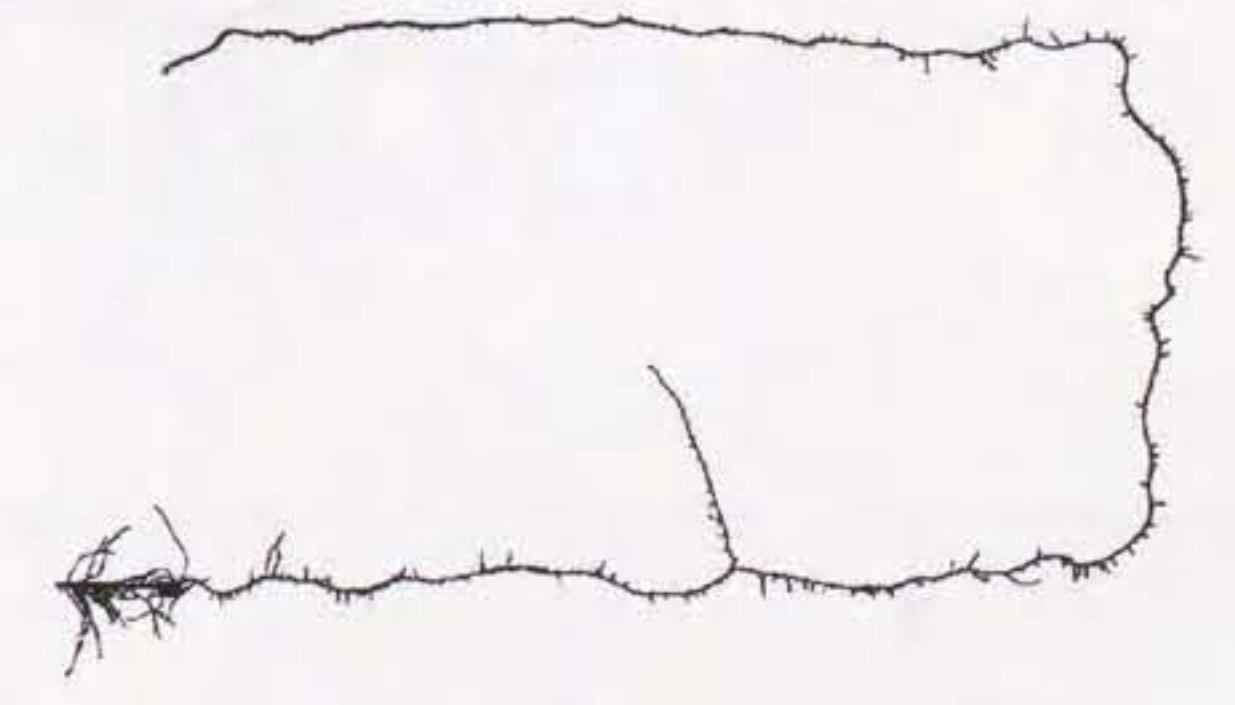


Peta

統一

菜園種

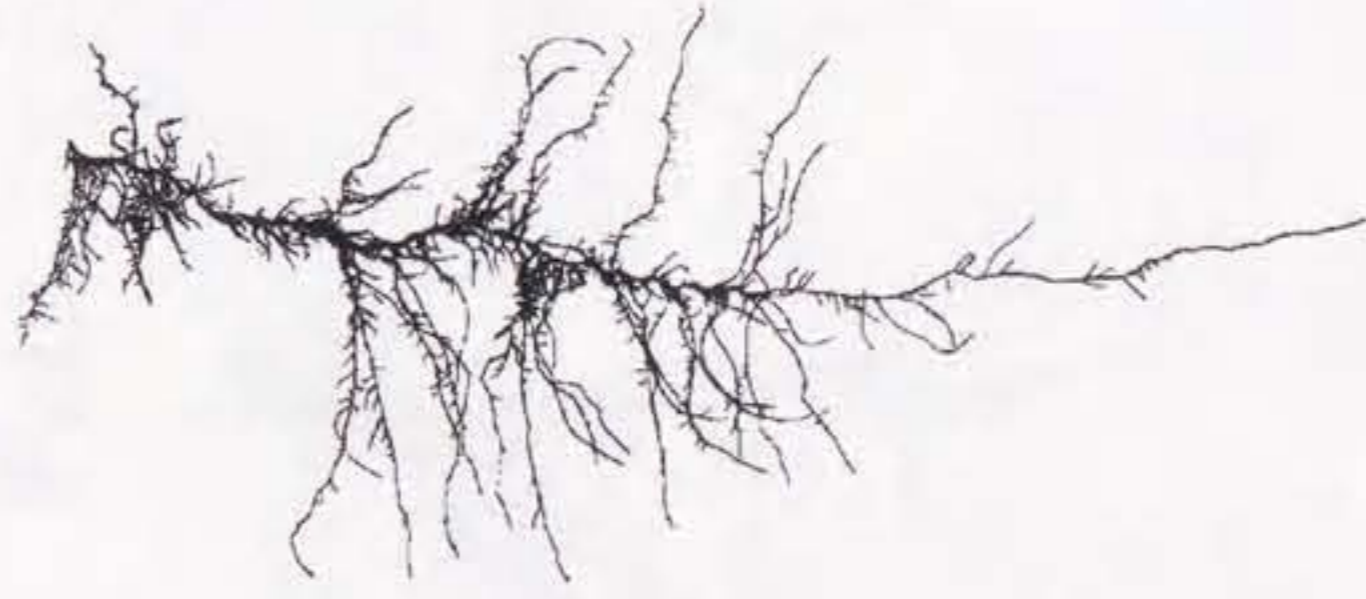
ユーカーラ



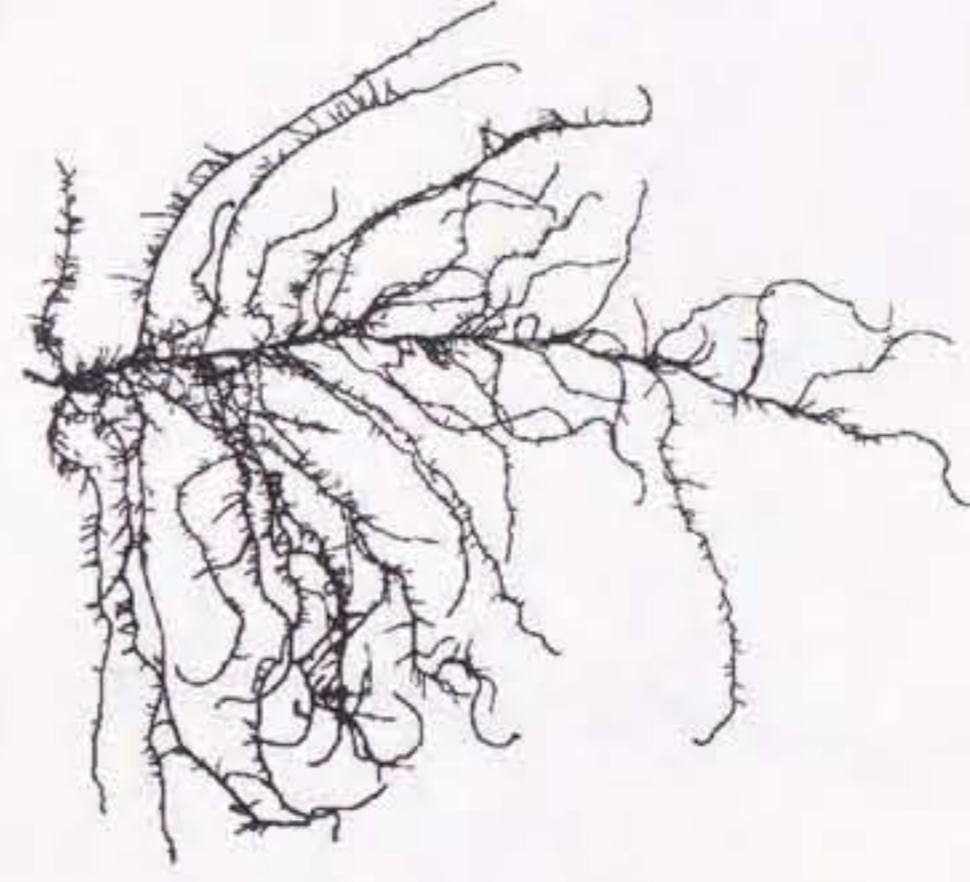
第4-4図c つづき.

(cm) 0 10 20 30

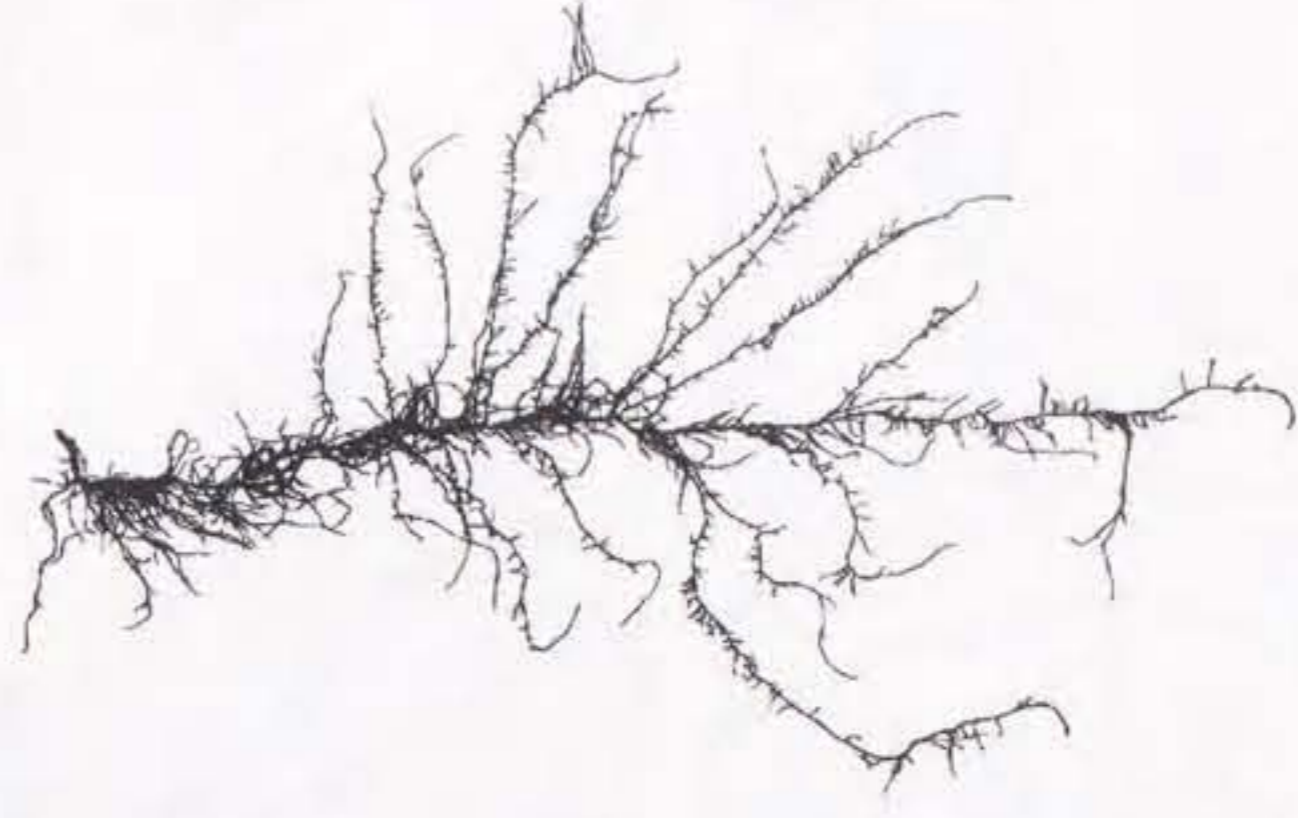
低脚烏尖



IR-8



台中在来1号

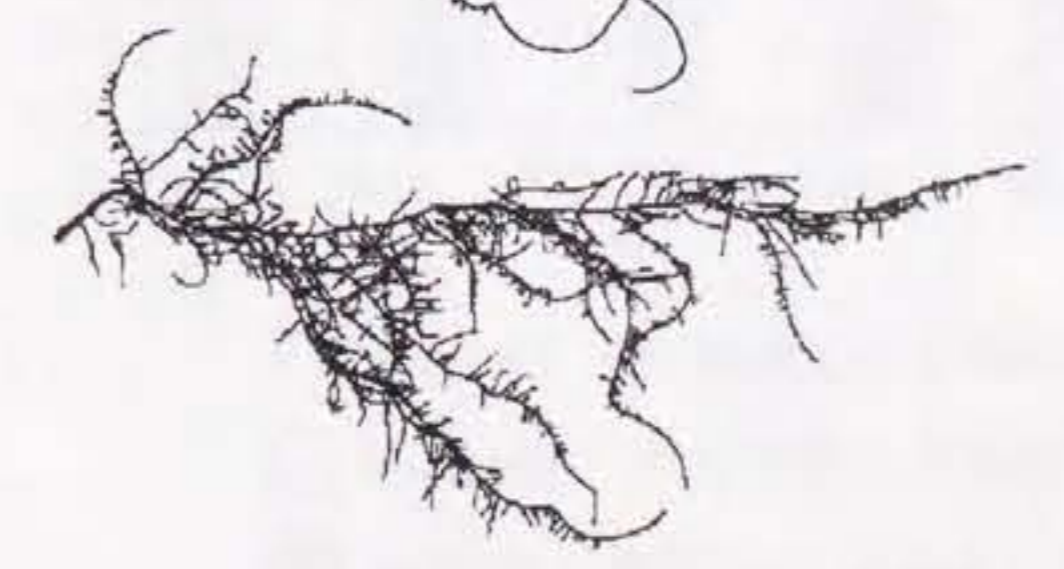


第4-4図d R_{2c}培地で3週間インタクト培養した水稻種子根系.

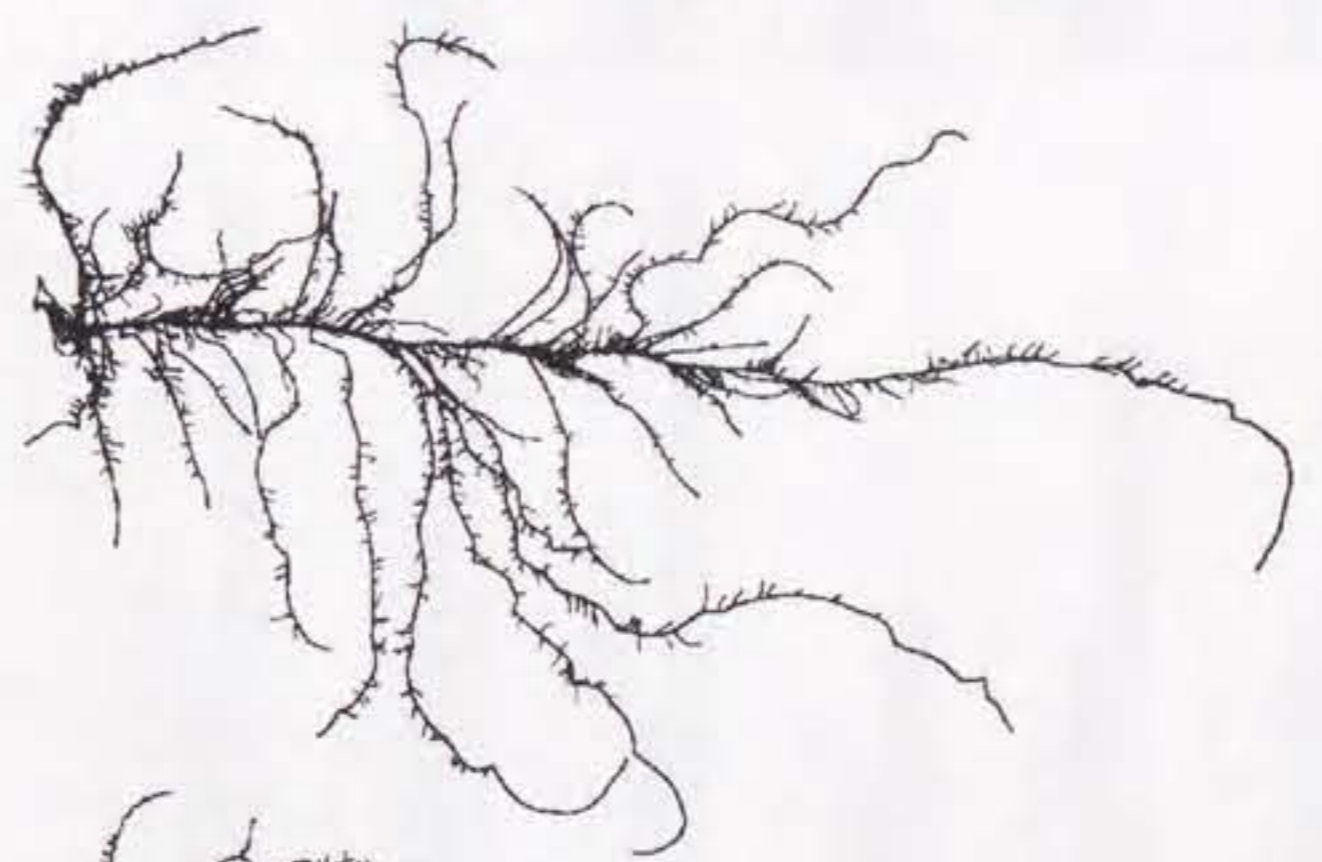
[Faint, illegible text on the left page, likely bleed-through from the reverse side.]

(cm) 0 10 20 30

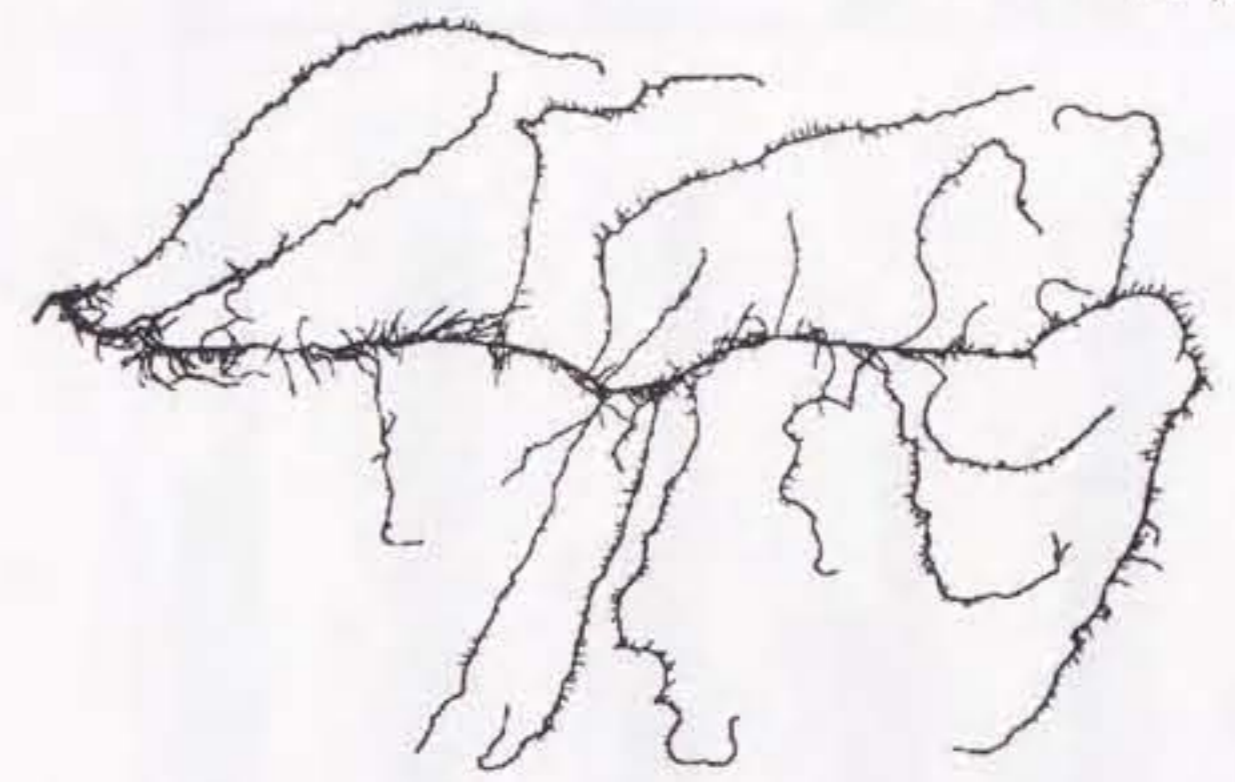
Peta



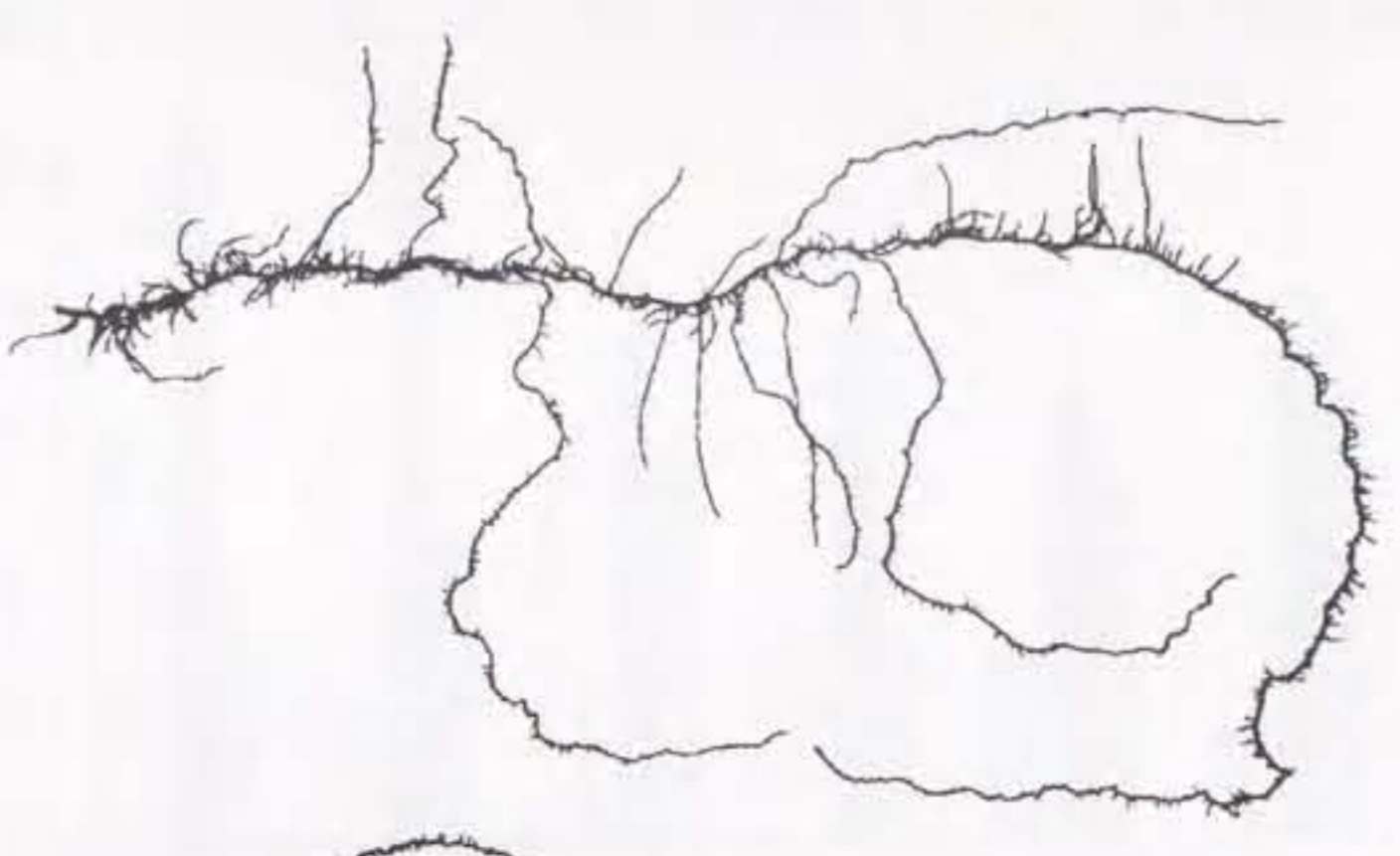
統一



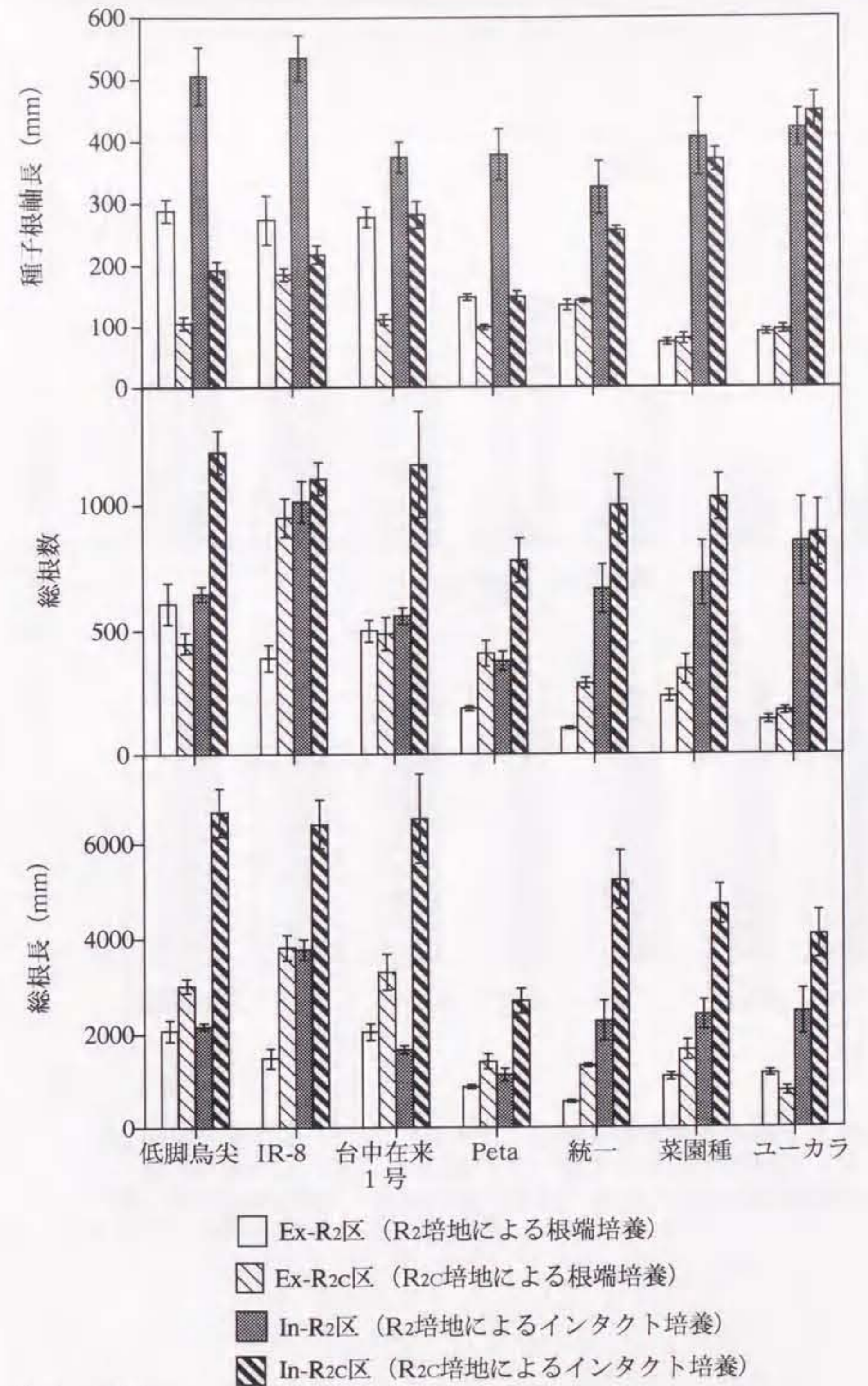
菜園種



ユーカーラ

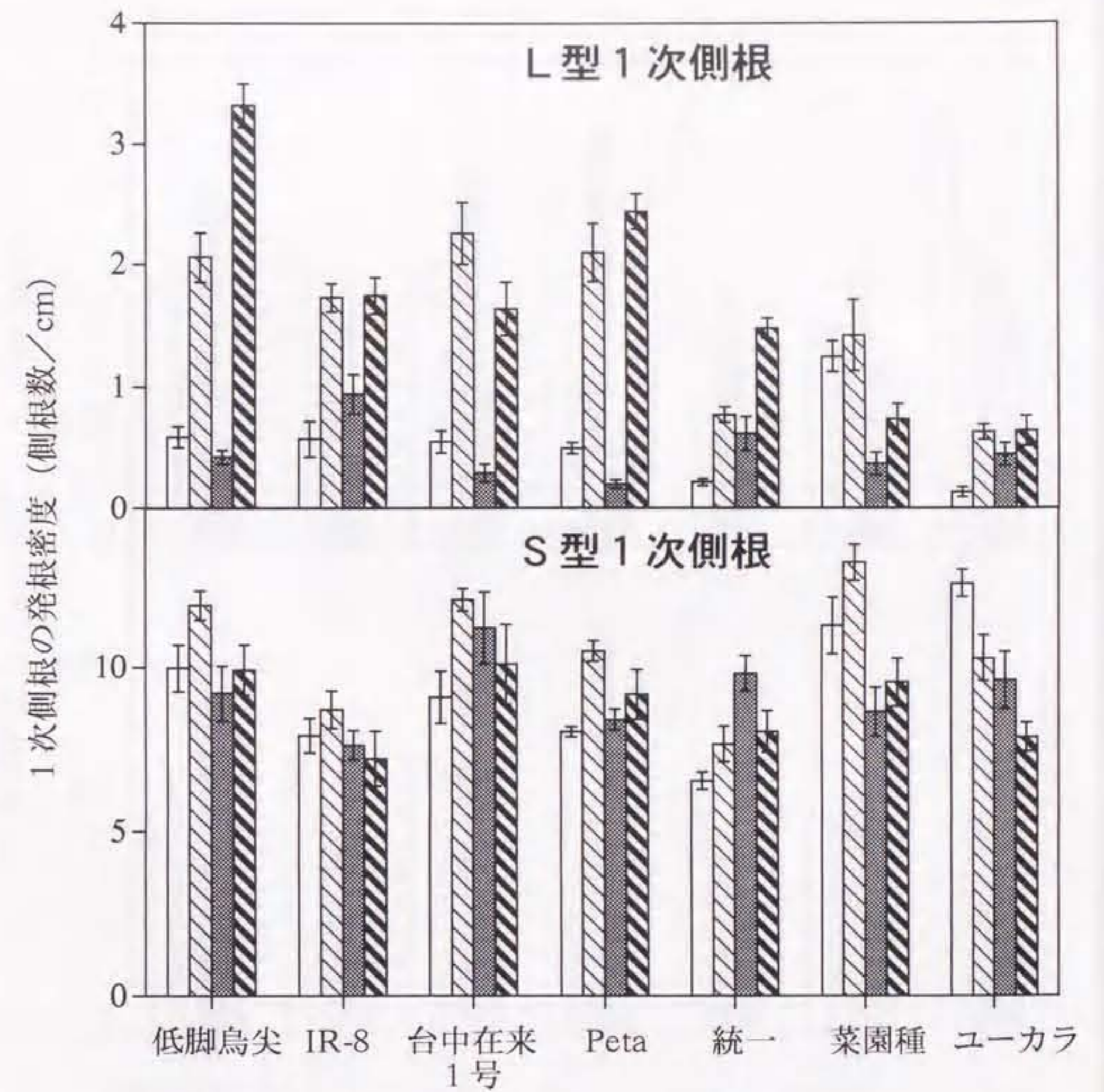


第4-4図d つづき.



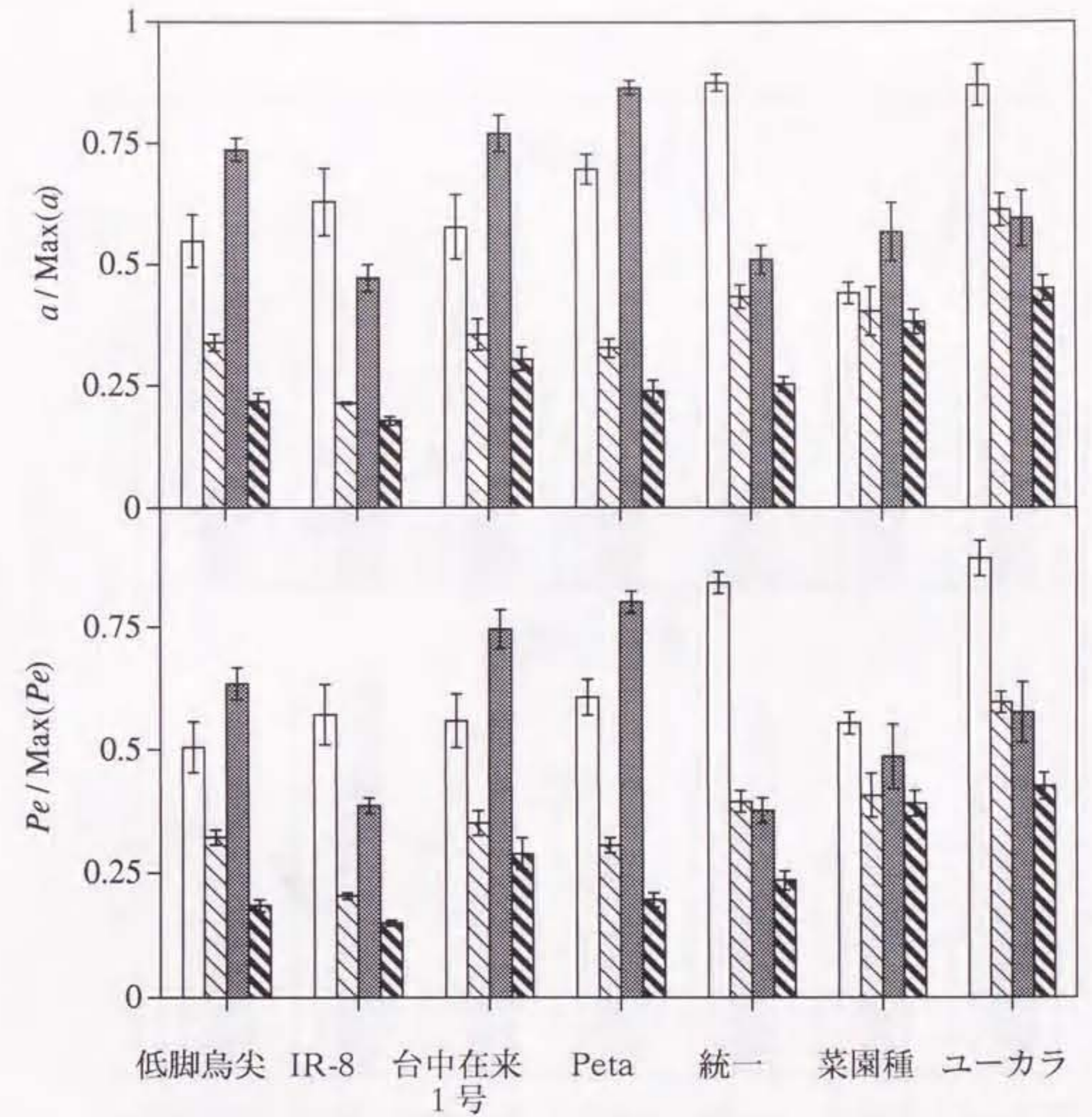
第4-5図

4つの培養系で3週間生育させた水稲7品種の種子根系の種子根軸長(上), 総根数(中)および総根長(下)の比較。エラーバーは標準誤差を表す。



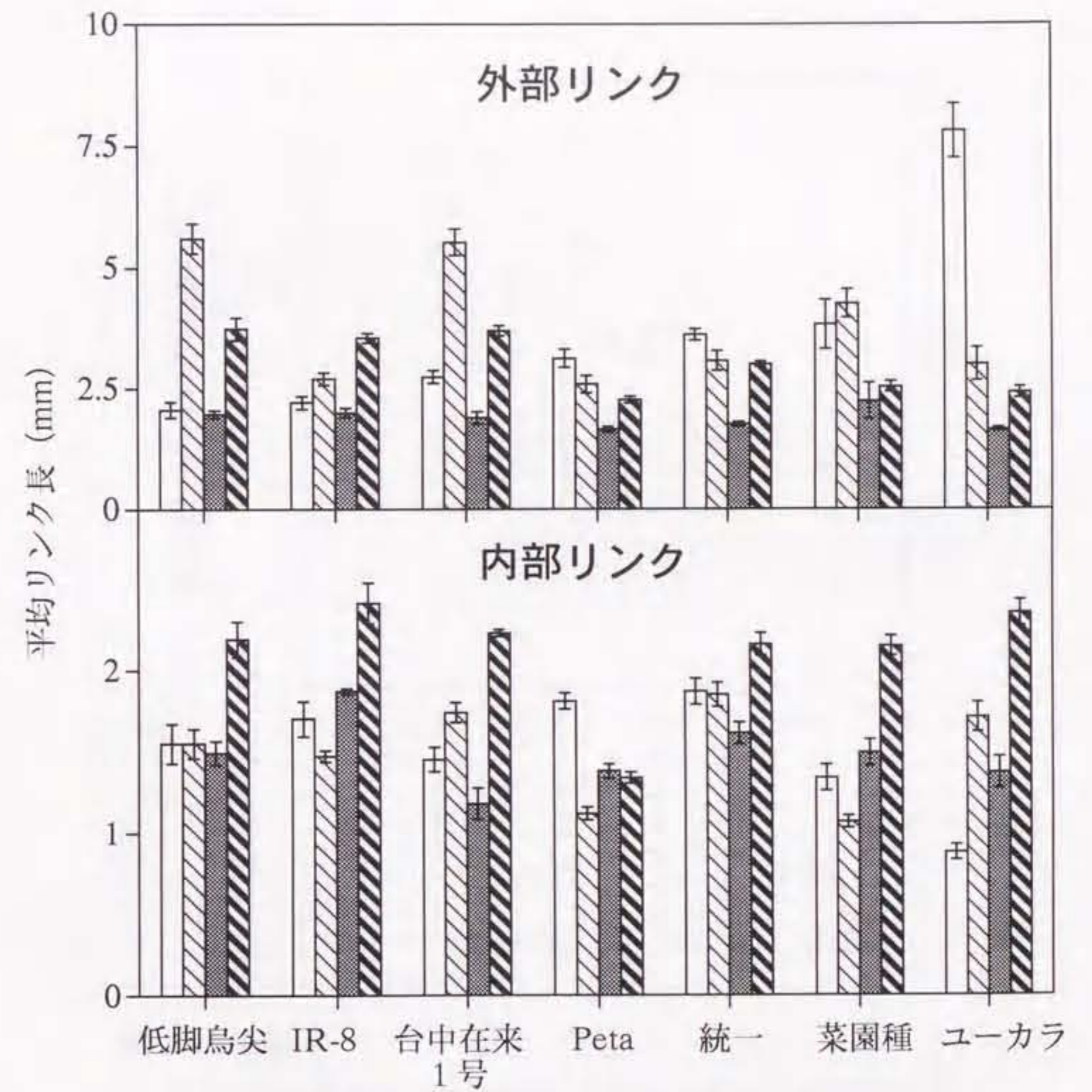
第4-6図

生育条件の異なる4つの培養系で3週間生育させた水稲7品種の種子根系におけるL型1次側根(上)およびS型1次側根(下)の種子根軸1cm当たり発根密度の比較. エラーバーは標準誤差を表す. 凡例は第4-5図を参照.



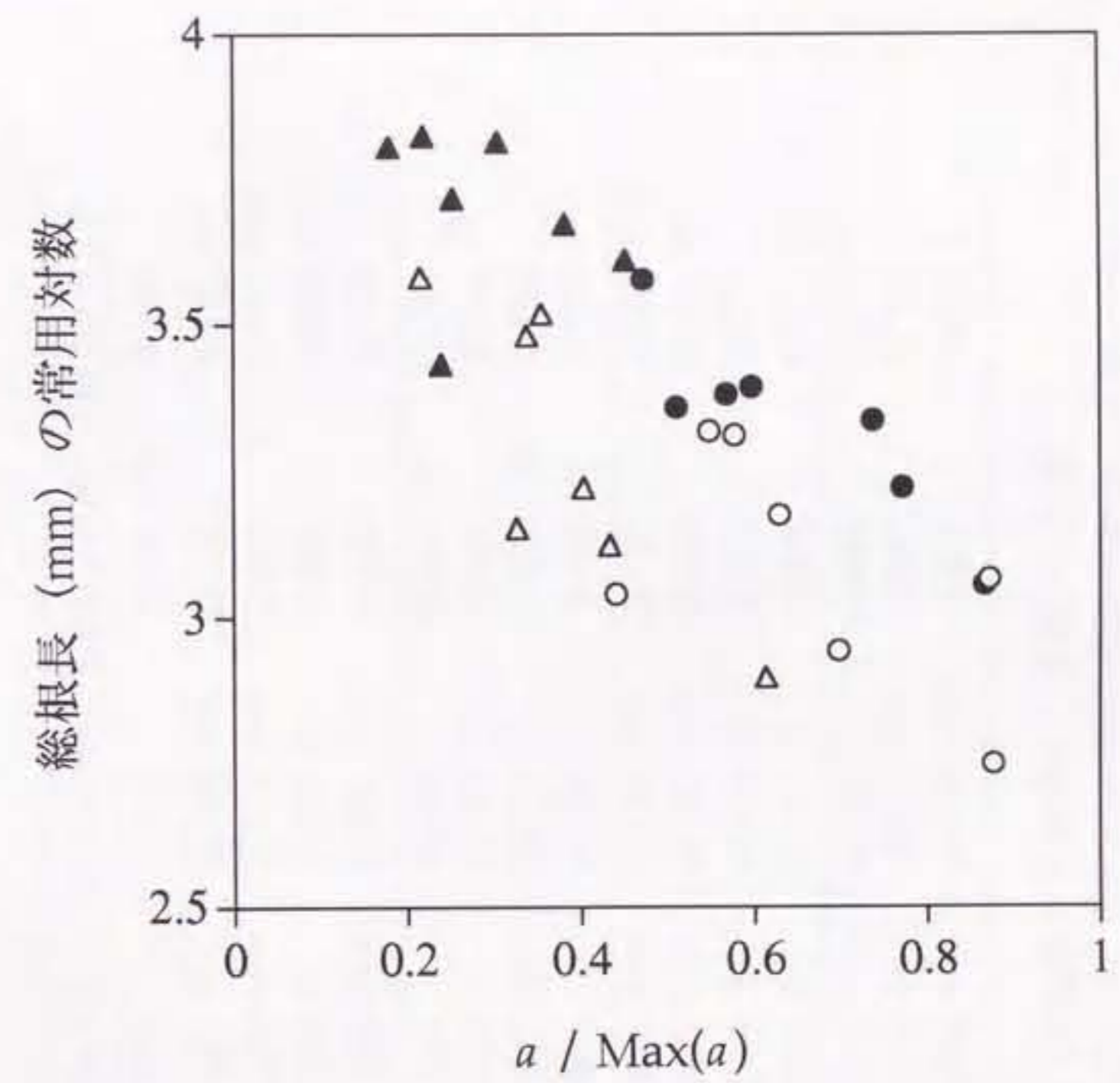
第4-7図

生育条件の異なる4つの培養系で3週間生育させた水稲7品種の種子根系におけるトポロジー指数, $a/\text{Max}(a)$ (上) と $Pe/\text{Max}(Pe)$ (下) の比較. エラーバーは標準誤差を表す. 凡例は第4-5図を参照.



第4-8図

4つの培養系で3週間生育させた水稻7品種の種子根系の外部リンク(上)と内部リンク(下)の平均長の比較。エラーバーは標準誤差を表す。凡例は第4-5図を参照。



○ Ex-R2区 △ Ex-R2c区
 ● In-R2区 ▲ In-R2c区

第4-9図

4つの培養系で3週間生育させた水稻7品種の種子根系におけるトポロジー指数と総根長との関係。凡例の略号については第4-5図を参照。

第4-5表 根系の發育学的形質と、トポロジー指数ならびに平均リンク長との間の相関係数.

	$a/\text{Max}(a)$	$Pe/\text{Max}(Pe)$	外部リンク長	内部リンク長
種子根軸	長さ	0.219	-0.644 ***	0.226
L型1次側根	数	-0.725 ***	-0.123	0.575 **
	長さ	-0.695 ***	-0.099	0.777 ***
	平均長	-0.394 *	-0.081	0.685 ***
	発根密度	-0.832 ***	0.260	0.219
S型1次側根	数	0.245	-0.601 ***	0.092
	長さ	-0.367	0.041	0.542 **
	平均長	-0.512 **	0.860 ***	0.194
	発根密度	-0.044	0.548 **	-0.570 **
2次側根	数	-0.814 ***	-0.110	0.609 ***
	長さ	-0.801 ***	0.239	0.551 **
	平均長	-0.549 **	0.792 ***	0.079
	発根密度	-0.507 **	0.005	-0.532 **
根系全体	数	-0.631 ***	-0.300	0.577 **
	長さ	-0.710 ***	0.032	0.703 ***
	MBO	-0.996 ***	0.055	0.422 *

注) 相関係数は28の平均値 (7品種 × 4処理区) を用いて計算.

*, **, ***; それぞれ5, 1, 0.1%レベルで有意であることを示す.

MBO: 側根の平均分枝次元 (第4章第1節, 材料と方法の項を参照).

第4-6表 三元配置 (培地×地上部器官×品種) による根系の發育学的形質,
トポロジー指数および幾何学的変数に対する各要因の主効果ならび
に交互作用の検定.

自由度	培地 (1, 6)	地上部 (1, 6)	品種 (6, 6)	培×地 (1, 6)	培×品 (6, 6)	地×品 (6, 6)
種子根軸長	27.23 **	92.00 ***	1.89	3.87	3.39	2.67
総根数	9.77 *	41.99 ***	2.28	1.77	0.26	0.68
総根長	67.20 ***	73.03 ***	7.75 *	19.94 **	2.20	1.26
L型1次側根密度	83.64 ***	0.09	5.27 *	0.80	5.32 *	2.28
S型1次側根密度	2.57	11.60 *	10.38 **	8.65 *	3.04	5.16 *
<i>a</i> / Max (<i>a</i>)	64.78 ***	1.98	2.39	0.95	1.43	1.85
<i>Pe</i> / Max (<i>Pe</i>)	40.32 ***	3.66	2.12	0.08	0.70	1.40
外部リンク長	1.88	7.52 *	0.62	1.33	1.61	0.88
内部リンク長	49.84 ***	53.19 ***	9.51 **	51.75 ***	11.09 **	5.69 *

注) 数値は分散分析によるF値.

*, **, ***: それぞれ5, 1, 0.1%レベルで有意であることを示す.

第5章

根箱で生育した水稻種子根の外部形態の定量的解析

1. 緒言

作物生産は、言うまでもなく土壌と切り離しては成り立たないものであり、前章において調査した培養条件下での根系発達における遺伝子型変異は、土壌中に発達した作物根系の変異と比較することによって初めて意味を持つ。Yamauchi et al. (1987b) は、根箱で生育した13種のイネ科作物の種子根系の定量的解析を行って、形態的特徴を種間で比較し、根系構造に基づき「集中型」と「分散型」に分類した。そして、前者に属する種の種子根系においてS型1次側根の発根密度は高く、その全根系の長さに占める割合が大きいのに対し、後者に属する種では相対的にS型1次側根の密度や構成比率が前者に比べて小さく、逆にL型1次側根の占める割合が高くなり、また特にL型1次側根の根長が長いといった差異があることを明らかにした。

緒論でも述べたように、土壌中で発達した根系に関するイネの品種・系統間における比較研究の大部分は、専ら主根軸に見られる変異を対象として行われてきた。一方、根系の最も主要な機能の1つである養水分の吸収と輸送という局面から見ると、土壌空間での側根の配置も極めて重要であるにもかかわらず、本研究でこれまで調査対象として注目してきたような、側根の異形根性によって発現される分枝構造の変異に関する知見の蓄積は極めて少ない。そこで本章では、前章と同一の水稻品種群を供試し、土壌栽培によって得られるインタクト植物の種子根系を材料として定量的解析を行い、その結果に基づいて各品種の形態的特徴を比較することによって、根系の分枝構造における遺伝子型変異を明らかにしようとした。

しかしながら、圃場における根系の発達は実に多様な要因によって支配されており、すでに述べたように、根系形質の多くを占める量的形質においては、土壌環境の複雑

さに起因する環境変異によって表現型変異の中に遺伝的変異を見出すことが非常に困難である場合が多い。例えば川田・芝山(1965)は、ワグナーポットで栽培した愛国に比べて、水田で栽培した農林41号の根における単位根量当りのL型1次側根の発根数が多いことを見出したが、それが栽培条件(土壌環境)の相違によるものか、品種の特性に基づくものかは不明であったと述べている。このことから、土壌を培地として根系の品種間比較を行う場合には、栽培条件を同一にすることは勿論のこととして、環境変異が入り込む余地を少しでも減らすために、ポット栽培などの生育環境が単純化された実験系を用いることが多い。その一方で、実験結果を圃場に還元するためには生育系がなるべく自然状態に近いことが望ましい。

Kono et al. (1987b) らの考案した改良根箱法は、根系発達の行われる土壌空間を制限するという容器法の最大の欠点を除けば、土壌の孔隙率や水分分布を比較的均一に調整できるため、根箱内で生育する根系の個体差を小さくすることが可能であること、根箱を地下壕に収納すれば、自然に近い地温環境を根系に与えることなど多くの優れた点を持っている。さらにピンホード法を用いることによって、土壌中での根系の空間配置を乱さず、根を無傷に近い状態で採取するという根系研究にとって非常に重要な点を実現することができる。これらの利点を考慮して、本章では土耕栽培において改良根箱法を採用することとした。そして、遺伝子型変異の調査には不可欠な複数の生育条件区を確保するために、異なる土壌水分条件の2つの実験区を設定した。

水分条件は、土壌環境要因の中でも根系発達に及ぼす影響が最も大きいものの1つである(田中1974)。イネの場合、主根軸を主要な調査対象とした研究はすでにくつつか行われ、根数・根長あるいは伸長方向や分布パターンなどが土壌水分によって変化することが知られている(森田・山崎1990)。しかしながら、遺伝子型変異の場合と同じく、側根の分枝構造の土壌水分に対する反応に関しては、定量的解析が欠落してきたことによって未だ十分に理解されているとは言い難い。そこで、その点を

根系の定量的解析によって明らかにすることは、根系における遺伝子型変異の検出にも重要な意味を持つものである。

ところで、根系の分枝構造の評価に数学的な解析手法が取り入れられるようになって以来、土壌水分条件がトポロジー指数や平均リンク長に及ぼす影響について、これまでもいくつか報告されている (Berntson and Woodward 1992, Berntson 1994, Fitter 1985, Fitter 1986, Fitter and Stickland 1992a)。しかし、それらは野草など作物以外の植物種を供試しており、イネについては根系発達に対する環境要因の効果を、数学的解析を用いて定量的に評価したような事例は、現在に至るまで見当たらない。前章において、根系の形態的特徴を表現するために数学的解析による指標を用いることの有効性を認めた。したがって、当然のことながら、土壌条件下での水稻根系の発達に及ぼす土壌水分の影響についても、遺伝子型変異の調査と同様に、数学的解析を行うことによって理解が極めて容易になるものと予想される。そこで本章においても、数学的解析法 (トポロジー解析, フラクタル解析, 幾何学的解析) を、根数・根長といった発育学的形質の直接計測と並行させ、水稻種子根系の定量的調査を行うこととした。

2. 材料と方法

前章で供試したのと同じ水稻 7 品種を、根箱 (24cm×2 cm×40cm) で栽培した。土壌は風乾後に 2 mm の篩を通した木曾川壤質砂土を用い、1 箱当たり 2.6kg を Kono et al. (1987b) の方法に従って根箱に充填した。使用土壌には、あらかじめ化成肥料 (N, 12%; P, 16%; K, 14%) を土壌 1 kg 当たり 0.2 g (根箱当たり 0.52 g) 加え、良く混合した。

このように調整した 14 個の根箱を、水を漲った水槽 (地中に設けられたコンクリート製水槽) の中に移し、飽和容水量に達するまで浸漬した。その後、半分の根箱を水槽の外へ取り出し、圃場容水量に達するまで水を排出させた。土壌水分処理区とし

て、週1回上記の方法で灌水を行う畑地区と、湛水状態を継続する湛水区という2つの区を設けた。

水稻7品種の種籾をベンレート(0.1%溶液)で消毒した後、水道水に浸漬し、30°Cの恒温器内で48時間静置した。1995年5月5日に、催芽種子を根箱に各品種1粒ずつ(計7粒)3cm間隔で播種した。なお、播種位置による影響がどの品種も等しくなるように、畑地区と湛水区について7反復の根箱を設けた。水稻の栽培はビニールハウス内で行ったが、地温の日変化がなるべく小さくなるように、先述した水槽の中に根箱を置いて、根系が発達する部分が自然状態と同じく地表面下に位置するようにした。

これまでの培養実験における根系発達との比較を行う意味も含めて、3週間の栽培期間の後に地上部および根系採取を行った。まず、茎数と葉齢を記録し、地表面を境として鋏によって地上部を切り取り、80°Cで72時間乾燥させた後、乾物重を測定した。続いてピンボード法(Kono et al. 1987b)によって根系を採取し、培養根と同様の方法で固定と染色を行った。根系から種子根を分離し、各品種ごとに生育のなるべく揃った3個体を選んで根系形態の定量的解析を行った。まず第3章に示した方法で、根系像をデジタル画像に変換した後、フラクタル次元(D)を測定した。さらに、これまでと同じく根数と根長などの発育学的形質の直接法による計測に加えて、トポロジー指数や幾何学的変数(平均リンク長)の計算も行った。なお、節根については分枝構造解析は行わず、発根数のみを調査した。

3. 結果

まず、第5-1表に地上部(茎数、葉齢および乾物重)と節根(発根数)に関する調査項目の測定値を、そして第5-2表には、これらの形質に対する品種、土壤水分および両者の交互作用について検定した結果を示した。4つの形質全てにおいて、品種の主効果は極めて高い有意性を示した。一方、2因子交互作用は茎数だけが有意で

あった。2つの区を比較すると、土壤水分条件の違いによって茎数や節根数が大きく異なることが明らかとなった(第5-1表)。したがって、これら2形質では極めて有意水準の高い土壤水分の主効果が検出された(第5-2表)。これに対して、葉齢や乾物重においてはこのような区間における違いは明瞭でなく、土壤水分の主効果は全く認められなかった。

第5-1図aに畑地区、同図bに湛水区で、それぞれ生育した7品種の種子根系の画像を示した。根系像では2つの区の間での相違がとくに著しく、根系発達の様式においては品種間の変異よりも区間変異の方が大きいことをうかがわせた。

第5-3表には、定量的解析結果のうち発育学的根系形質である種子根軸長、総根数および総根長をまとめた。種子根軸長は、全ての品種において畑地区の方が湛水区に比べて長かった。また、両区とも有意な品種間差異が認められたが、変異の幅は畑地区の方がやや大きかった。総根数においても、畑地区では有意な品種間差異が見出され、総根数の小さい品種からユーカラ、菜園種、統一、そして最も大きいPetaに至るまで順位づけることが可能であった。これに対して湛水区では品種間差異の幅は小さく、僅かに低脚烏尖とPetaが他の品種に比べて大きいという傾向が認められたに過ぎなかった。両区を比べると、総根数では湛水区に対しておよそ2倍から3倍も畑地区の方が大きい値を示した。

総根長に対して土壤水分条件がもたらす影響は比較的小さく、どの品種においても畑地区と湛水区の間での差異は総根数に比較すれば小さかった。畑地区では、菜園種とユーカラが、総根数と同様に総根長においても小さい値を示していた。また湛水区でも、変異の幅は小さくなってはいたが、同様の傾向を見出すことができた。

第5-2図に、トポロジー指数の $a/\text{Max}(a)$ と $Pe/\text{Max}(Pe)$ を示した。どの品種においても $a/\text{Max}(a)$ の値が畑地区よりも湛水区で大きいことから、分枝パターンがより単純で魚骨型に近いことを示した(第5-2図上)。一方、どちらの区においても品種間差異は全く認められず、区内においては全ての品種の根系がほぼ同じ複雑

さを持った分枝パターンを示すということが明らかとなった。Pe/Max(Pe)では有意な品種間差異が低脚烏尖、IR-8 および統一の3品種とユーカラの間に認められたが、それ以外は $a/\text{Max}(a)$ と全く同様の傾向を示した(第5-2図下)。

種子根系におけるフラクタル次元(D)は畑地区よりも湛水区の方が高く、トポロジー指数とは逆に、側根発達が規定する根系分布の複雑さは、湛水区においてより大きい傾向を示した(第5-3図)。なお、菜園種は畑地区において、ユーカラは湛水区においてそれぞれ最も低い値を示していただけでなく、畑地区でもやはり低い値を示していた。

第5-4図に平均リンク長を示したが、外部リンクの方が内部リンクよりも長く、前者の方が明らかに土壌水分の違いによって変化する度合いが大きかった。畑地区では Peta が、湛水区では菜園種とユーカラが外部リンク長において最も小さい値を示し、両区を通しての共通した傾向は見い出されなかった(第5-4図上)。Peta は内部リンク長においても畑地区で最も小さく(第5-4図下)、しかも同様の傾向が湛水区においても認められたことから、この品種が小さくまとまった根系形態を持つことが明らかであった。他の品種においても、平均リンク長で品種間差異を見出すことはできたが、両区における傾向は必ずしも同じでなかったため、このような特徴づけを行うことはできなかった。

4. 考察

1) 遺伝子型変異

地上部・節根形質と同様に(第5-2表)、種子根系の形質に及ぼす水分条件と品種の2要因の主効果ならびに交互作用の検定結果を第5-4表に示した。品種の主効果は、トポロジー指数以外の全ての形質において有意であった。土壌水分との有意な交互作用を含まない品種の単独の主効果は、フラクタル次元(D)において認められたに過ぎなかった。しかしながら、総根長における品種の主効果は、表中の8形質の

中でも最も大きい値を示し、水分条件との交互作用も相対的に小さかった。したがって、2つの生育区を通じての共通した品種間差異を見い出すことも比較的容易であるように思われた。

まず、畑地区の菜園種とユーカラは、他の品種よりも総根長が有意に短くなっていただけでなく、第5-3表における他の2形質、すなわち種子根軸長と総根数においてもほぼ同様の傾向を示していた。これに対して第5-2~4図に示した数学的解析による指標の中で、D(第5-3図)以外にはこれらと類似した傾向を見い出すことはできなかった。とくに、これら2品種のリンク長は、他の品種と比べて際立っては短くない点が注目された(第5-4図)。したがって、この両品種において根系発達が劣る原因は、根系を構成する個々の側根の伸長性が小さいことよりも、その発生数、すなわち総根数が少ないことに求める方が妥当であるように思われた。さらに、このことは1次側根の発生の場合である種子根軸長の短さにも、一部起因していると考えられた。

Sirohi et al. (1978) は、コムギ根系の側根発達における品種間差異は、灌水を行わない条件でのみ明確に表現されたと報告している。本章の湛水区の場合もこれと同様に、総根長における遺伝子型変異の幅は畑地区に比べると小さくなっていたが、菜園種とユーカラの根系発達能力が低いという傾向を、ここでも見い出すことが可能であった(第5-3表)。しかしながら、総根数には他品種と比較してそれほどの違いがなかったことから、品種間差異の主な原因は、畑地区とは異なっているものと推察された。

畑地区では、総根数と総根長における品種間差異が類似した傾向を示したことから(第5-3表)、根系を構成する個々のリンクの長さは、どの品種も同じ様な値をとることは当然であるが、湛水区では内部リンク・外部リンクとも比較的大きな変異が存在していた(第5-4図)。とくに、菜園種やユーカラは外部リンク長が短いことから(第5-4図上)、これら2品種では、側根の伸長性の小さいことが総根長に劣

る主因であると考えられた。さらに、内部リンク長にも品種間差異が認められたが(第5-4図下)、この形質は側根の発生頻度を反映していることから、やはり根系発達において認められる品種間差異の原因になっているものと推察された。

一方、その他の形質に関して、このような品種間差異を見出すことは、変異の幅が小さいことや区において傾向が異なっていることから、かなり困難であった。とくに、トポロジー指数においては、品種間差異はほとんど発現しなかった(第5-2図)。この事実は、これらの形質においても存在するはずの遺伝子型変異が、地上部との相互作用や根圏効果によって覆い隠された可能性を示唆するものと思われた。

2) 土壌水分の影響

第5-3表に示した総根長が、どの品種も畑地、湛水両区の間で比較的近い値を取っていたことから予想されたように、土壌水分の主効果はほとんど認められなかった(第5-4表)。しかしその他の形質においては、D以外には品種との有意な交互作用も認められたけれども、非常に有意水準の高い主効果が検出された。したがって、本章の解析結果を端的に述べるならば、土壌水分の異なる2つの区で生育した種子根系を対比した場合、側根の量的な発達程度はほとんど同じであるが、その分枝構造は著しく異なるということになる。

土壌の乾燥ストレスによって根系発達が抑制されるというような特殊なケース(阿部ら1994, Reddy and Kuladaivelu 1992)を除けば、畑状態での側根の発達は湛水状態よりも優れていることがすでに知られている(Alberda 1953, 番場・大久保1981)。さらには、L型側根の発生数が低土壌水分条件下で増加することを、とくに注目すべき事実として記載している事例もいくつか存在する(藤井1959および1960, 川田・芝山1966, 河野1990)。本章の畑地区においても、L型1次側根の発生頻度は湛水区に比べてはるかに大きく、トポロジー指数で示した分枝パターンもより複雑であった。

平均リンク長は、外部リンク・内部リンクともに土壌水分によって影響を受けてい

たが、とくに外部リンク長は、どの品種も湛水区に比べて畑地区の方が3倍から4倍程度も長くなった(第5-4図上)。これに対して、内部リンク長は区間の差異が小さく(第5-4図下)、土壌水分の主効果も外部リンク長に比べると極めて小さくなっていた(第5-4表)。これらのことは、この形質が比較的保守的な性格(Kono et al 1987a)を有していることを明らかに示すものである。

これまでも、土壌水分含量の違いによって、トポロジー指数や平均リンク長が変化することは報告されているが、それらの報告の中には、発育学的形質と同様に本章とは逆の結果を示すものも見受けられる。すなわち、灌水の量が少なくなるほどトポロジー指数が大きくなり、単純な分枝パターンを示す場合や(Berntson and Woodward 1992, Berntson 1994a, Fitter 1985)、外部リンク長が長くなる場合である(Berntson and Woodward 1992, Berntson 1994a, Fitter 1986)。灌水量の減少が水分ストレスを引き起こし、根系発達が阻害されたならば、分枝パターンの単純化も十分に起こりうると思われる。このように、トポロジー指数や平均リンク長の土壌水分に対する応答反応は、水分処理のレベル、あるいは植物種によって多様性を示すものと予想される。さらに水分条件の違いが、非常に多くの要因と密接に関連しながら根系の形成に影響を与えていることから(森田・山崎 1990)、普遍的な結論を導き出そうとするならば、土壌中の酸素濃度や酸化還元電位といった他の環境要因も考慮に入れた、より詳細な実験を行う必要があると思われる。

これまで、土壌水分がフラクタル次元に及ぼす影響については全く明らかにされていなかった。本章で示したように、 D は常に湛水区において畑地区よりも高くなっていた(第5-3図)。この傾向は、平均外部リンク長と一致していたが(第5-4図上)、トポロジー指数とは逆であった。すなわち、トポロジー指数は畑地区の方が湛水区よりも小さく、分枝パターンの複雑さの程度は畑地区の方でより大きくなっていた(第5-2図)。したがって、本章で扱った水稻種子根系の場合、 D が示すとされる根系分布の複雑度(巽 1995)は、側根の分枝パターンの複雑さ(分枝性)ではなく、

その平均長（伸長性）と密接な関係を持つことが明らかとなった。

ここまでの考察を総括すると、根系形態に発現する供試品種間の差異は、畑地区と湛水区との間の変異よりもはるかに小さかった。しかし、菜園種とユーカーラの総根長が他の品種よりも小さいという傾向は両区に共通しており、側根の発達能力には明確な遺伝子型変異が存在することを認めた。そして、その原因が畑地区では（種子根軸長にも遠因を持つ）総根数の違い、湛水区では外部リンク長によって表される側根の平均長と、内部リンク長によって表される側根の発根密度の違いにあることを見出した。また、畑地区の種子根系は湛水区に比べてトポロジー指数が小さく、より複雑な分枝パターンを示したのに対して、湛水区の種子根系は畑地区よりも外部リンク長が大きく、側根の平均長が大きいという、形態的特徴の相違点が導き出された。

これらのことから、数学的解析を用いて、畑地区では側根の分枝が、湛水区ではその伸長が優先するという両区の根系発達様式の違いを、数値によって表示することが可能であることを示した。また、それぞれの区の根系発達において比重が置かれている点での遺伝子型変異によって、種子根系の分枝構造の表現型変異が発現することが明らかとなった。

5. 摘要

前章と同一の水稲品種群を供試して、土壌栽培によって得られたインタクト植物の種子根系の形態的特徴を品種間で比較し、側根の発生と発達によって規定される分枝構造における遺伝子型変異を明らかにしようとした。また、それに際して、土壌水分条件の異なる2つの実験区を設定し、側根の分枝構造に対して土壌水分が与える影響を、根系の定量的解析によって明らかにすることを試みた。

畑地区（週1回灌水）と湛水区（常時湛水）という2つの実験区を設け、改良根箱法によって水稲7品種をビニールハウス内で3週間生育させ、根系を採取した。なお本章においても、根数や根長などの発育学的形質の直接計測と、数学的解析（トポロ

ジー解析, フラクタル解析, 幾何学的解析) とを並行させ, 水稻種子根系の定量的調査を行った. その結果, 菜園種とユーカラの種子根系の総根長が, 畑地区と湛水区を通じて他の品種よりも小さいことから, これら2品種が側根の発達能力に劣るという特徴を見出した. さらに, 根系の発達様式に認められた品種間および区間での違いの原因についても考察し, 次の2点を明らかにした.

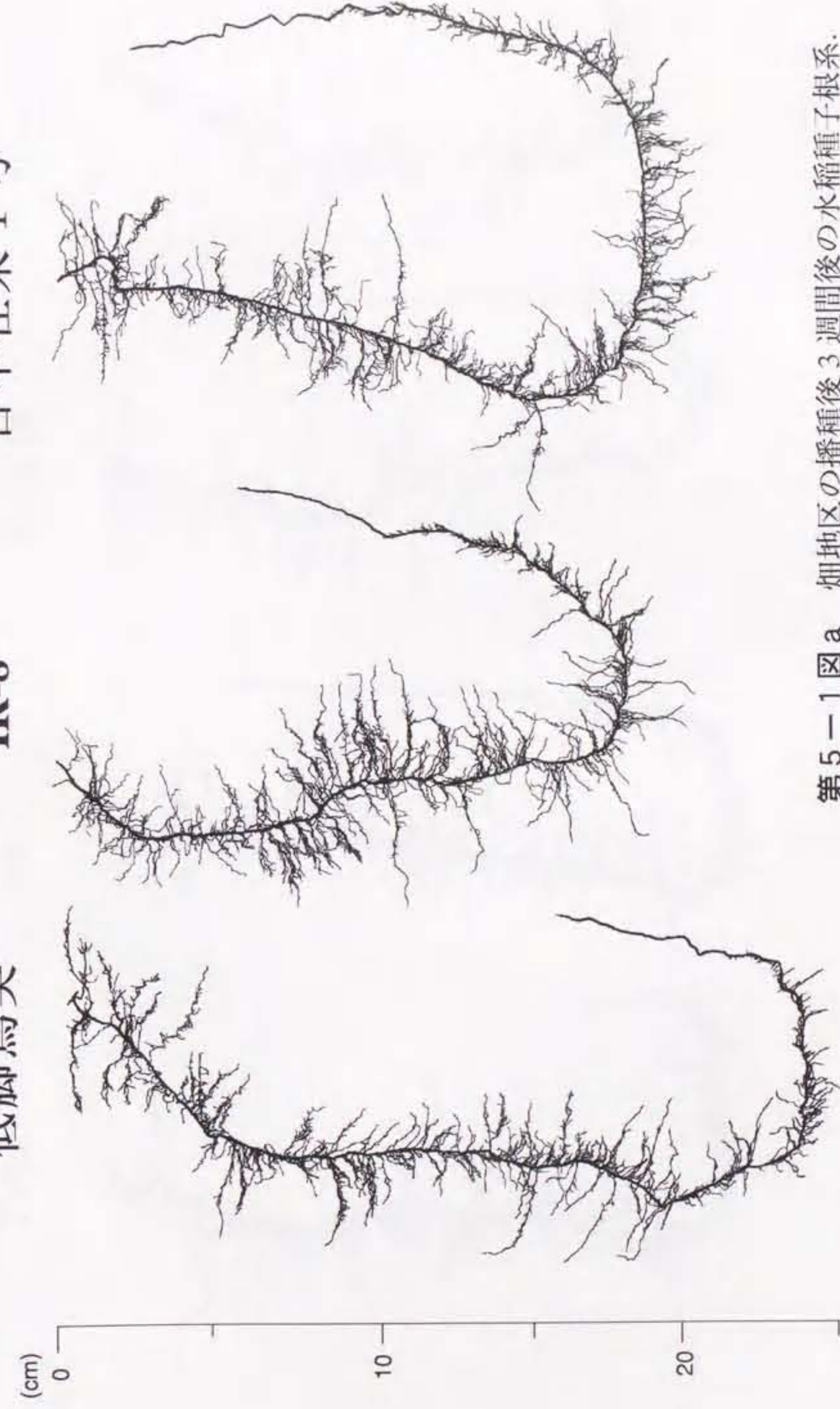
- 1) 総根長の比較によって認められた側根の発達能力における品種間差異は, 畑地区では総根数の違いに起因していたのに対して, 湛水区では外部リンク長によって表される側根の平均長や, 内部リンク長によって表される側根の発根密度の違いに起因していた.
- 2) 畑地区の根系は湛水区に比べてトポロジー指数が小さく, より複雑な分枝パターンを示したのに対して, 湛水区の根系は畑地区よりも外部リンク長が大きく, 側根の平均長が大きいという形態的特徴を有していた.

これらのことから, 数学的解析を用いて, 畑地区では側根の分枝, 湛水区ではその伸長が優先するという, 両区の根系発達様式の違いを数値によって表示することが可能であることを示した. また, それぞれの区の根系発達において比重が置かれている点での遺伝子型変異によって, 種子根系の分枝構造の表現型変異が発現することが明らかとなった.

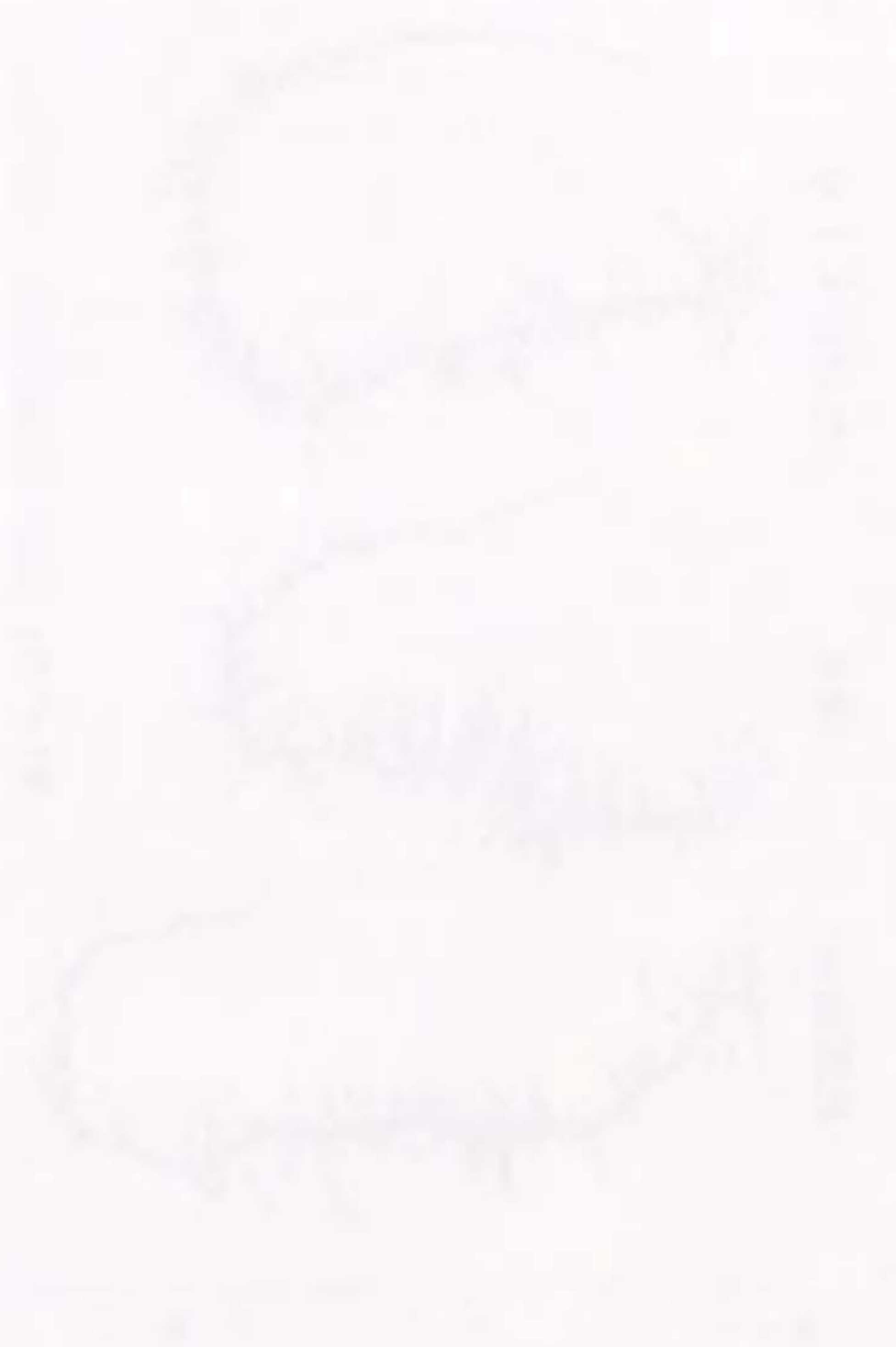
低脚烏尖

IR-8

台中在来1号



第5-1图a 知地区の播種後3週間の水稻種子根系.

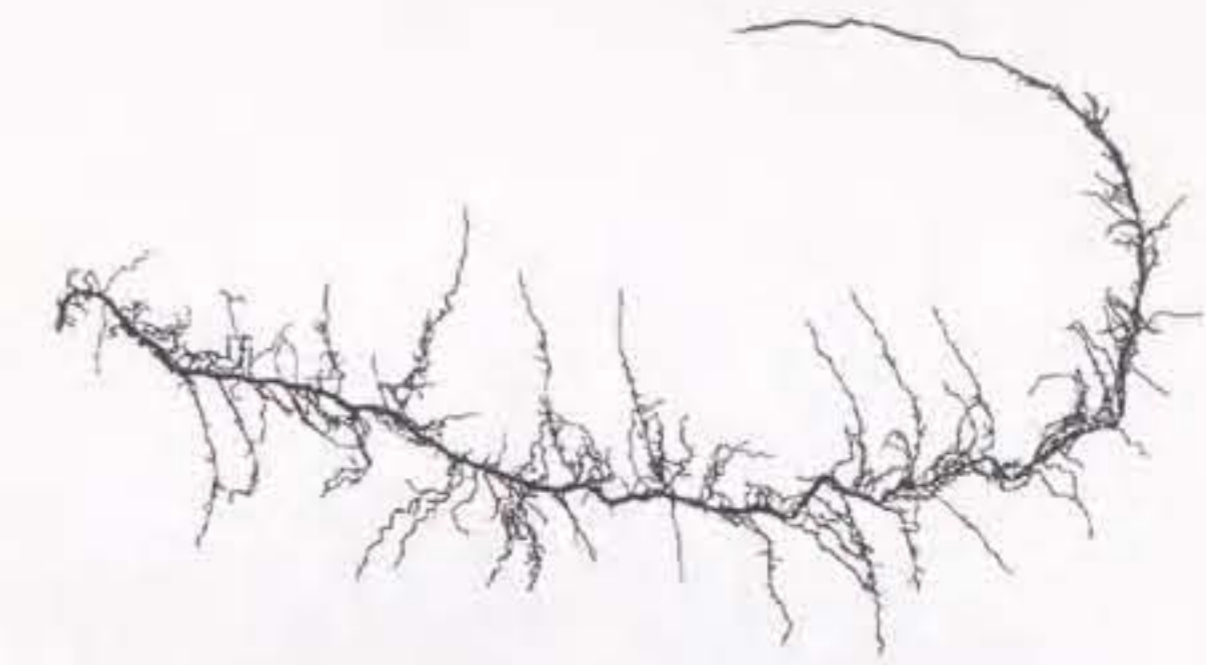
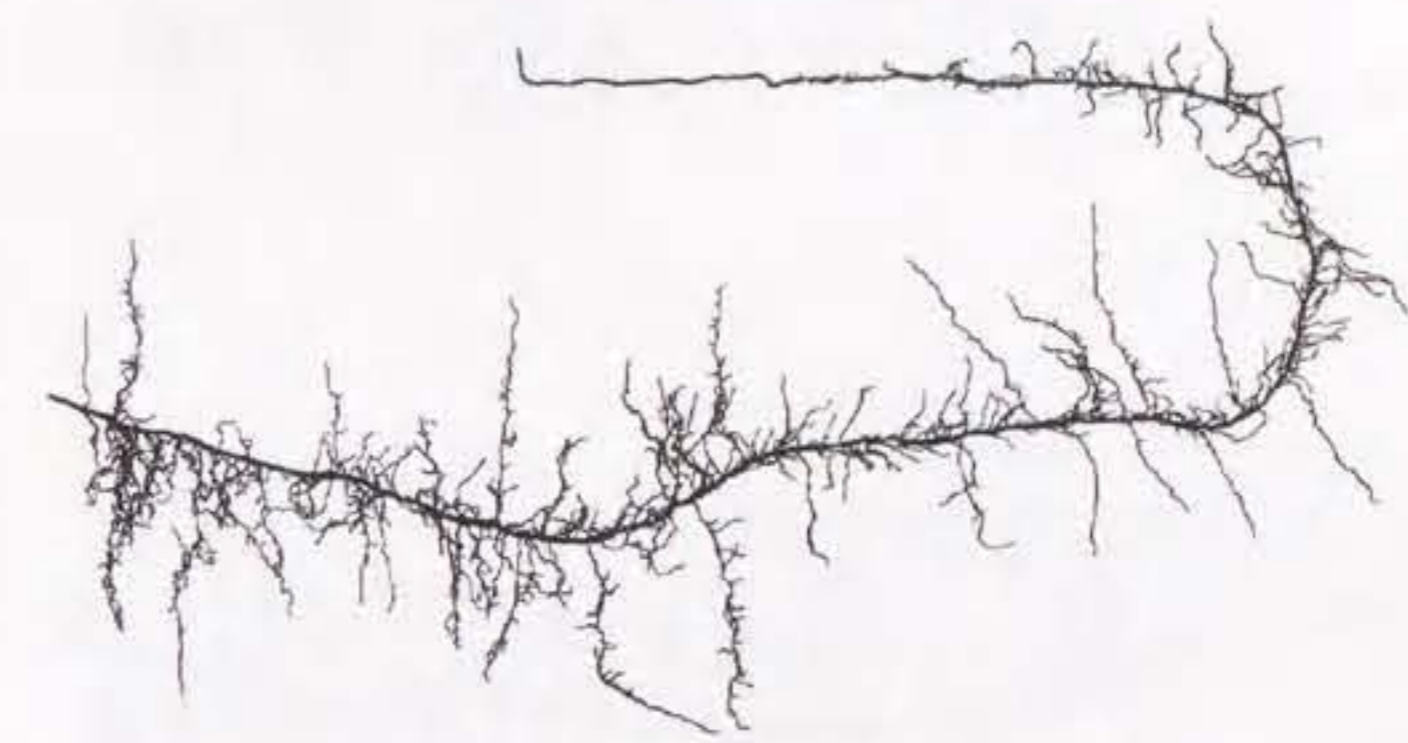
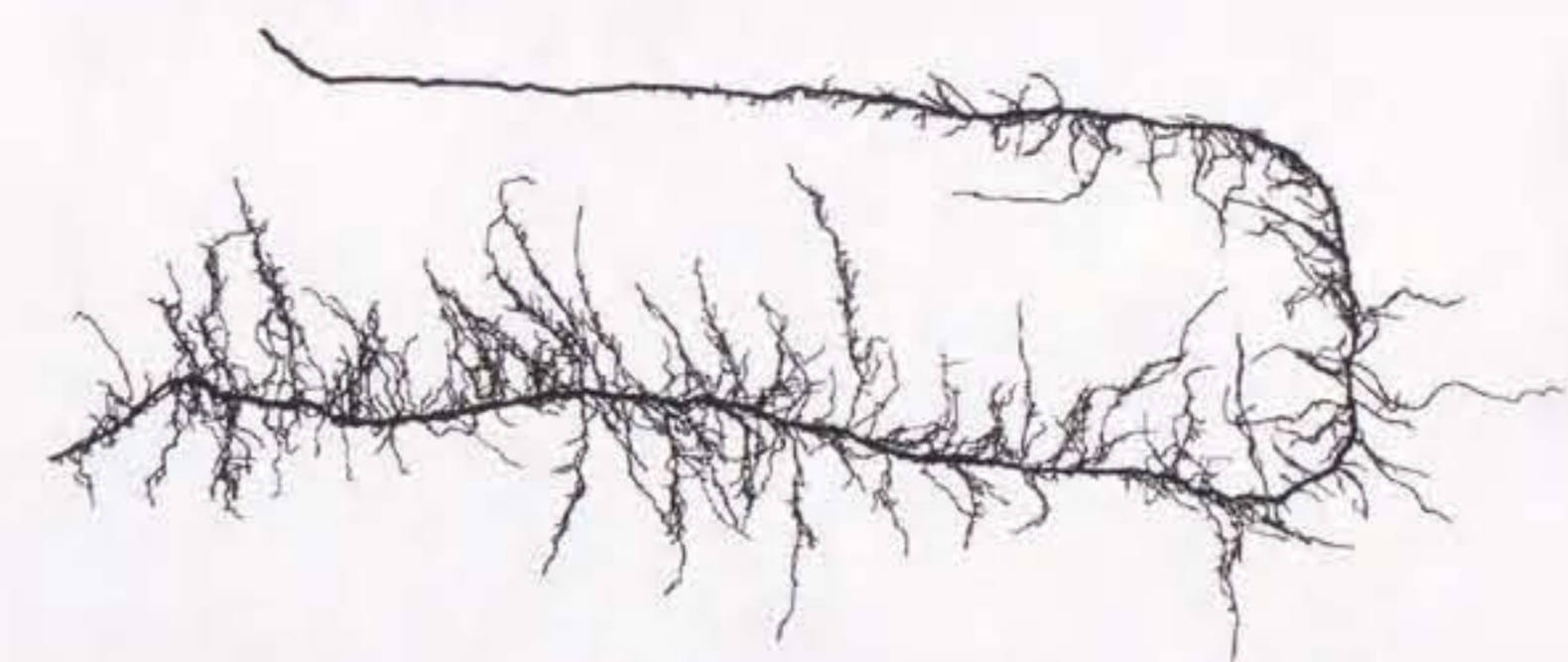
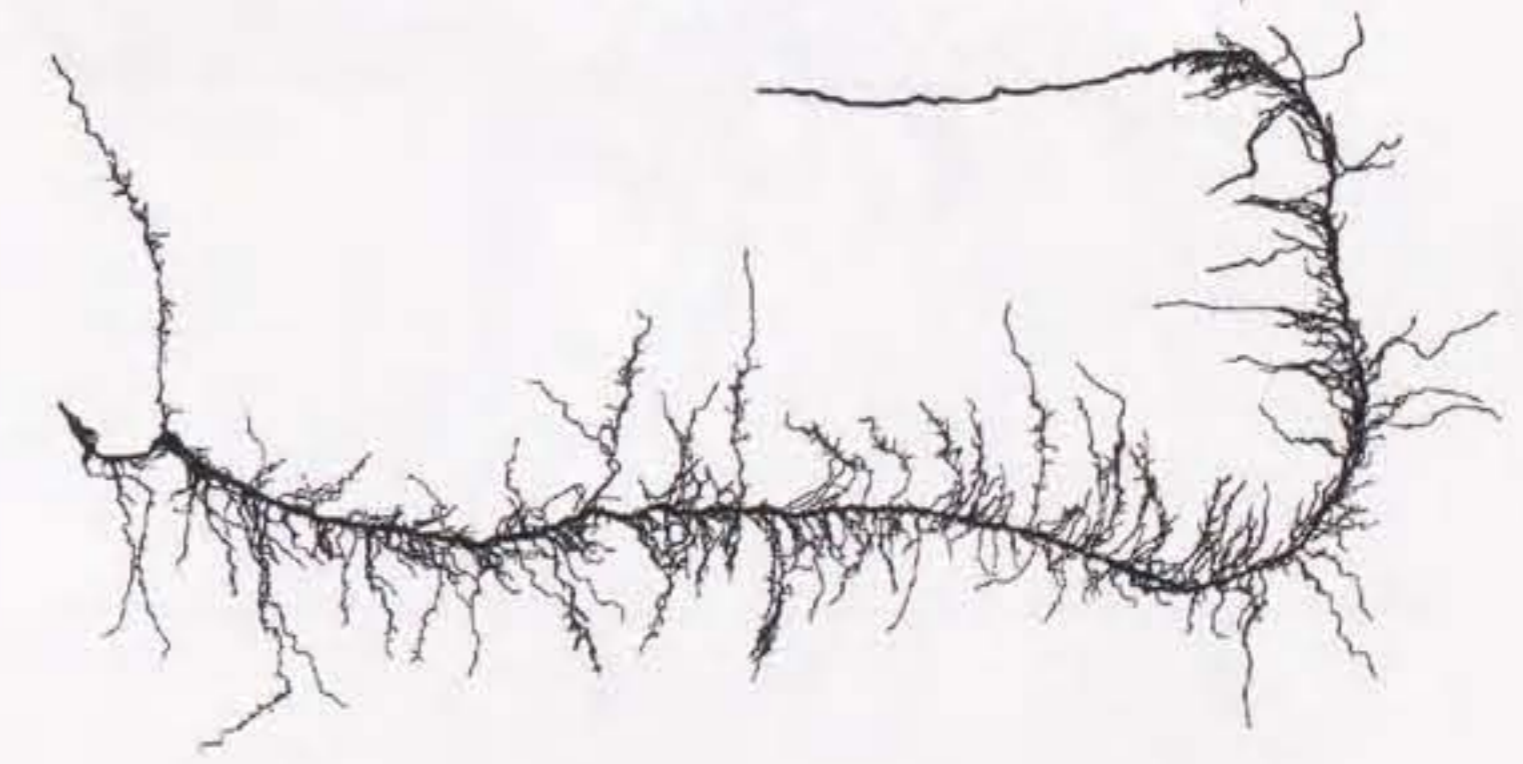
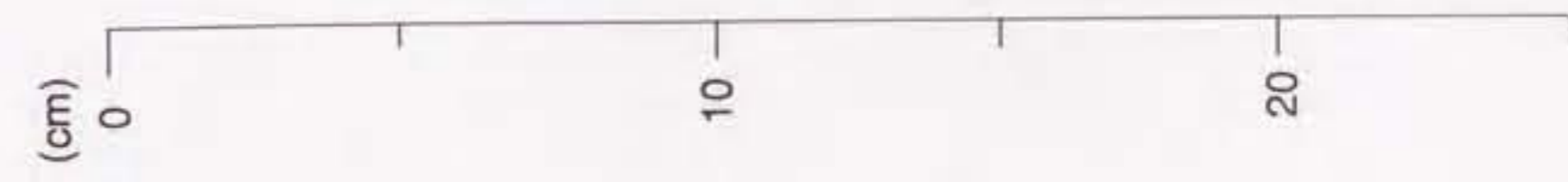


Peta

統一

菜園種

ユーカーラ



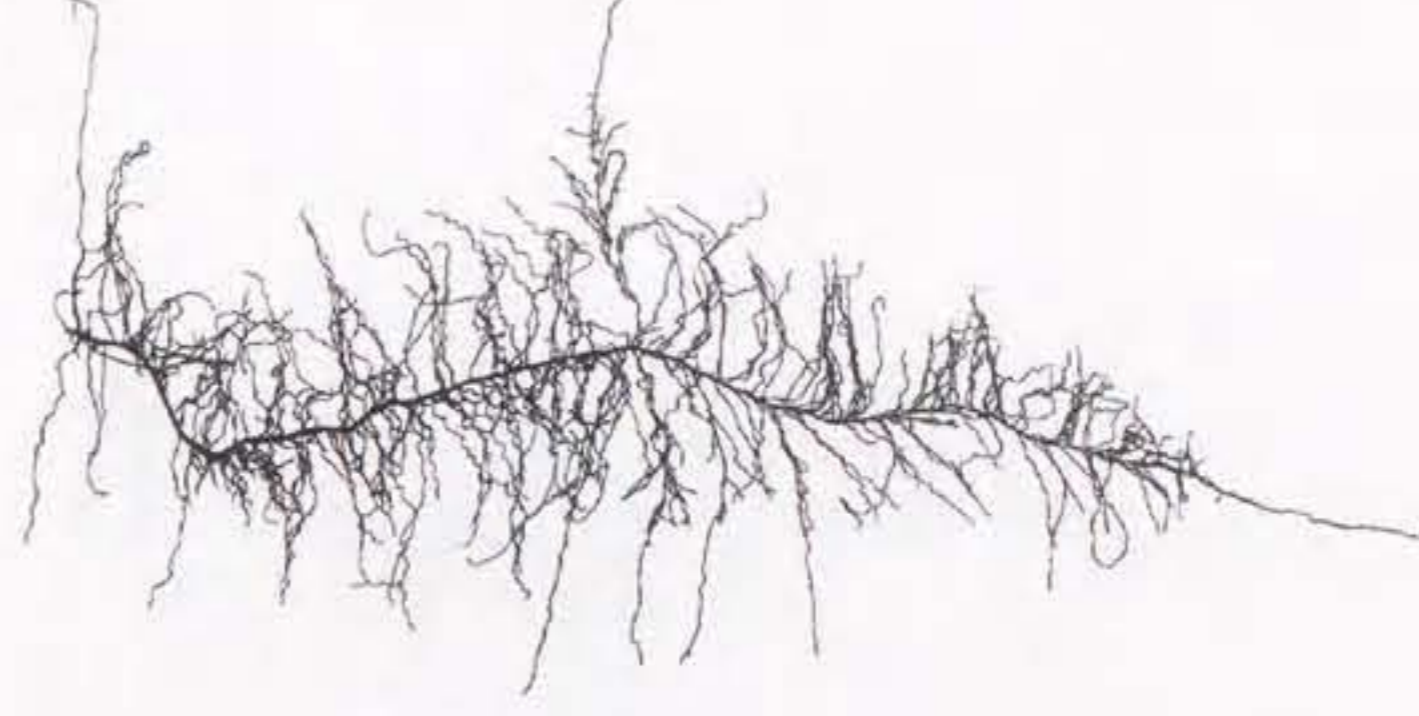
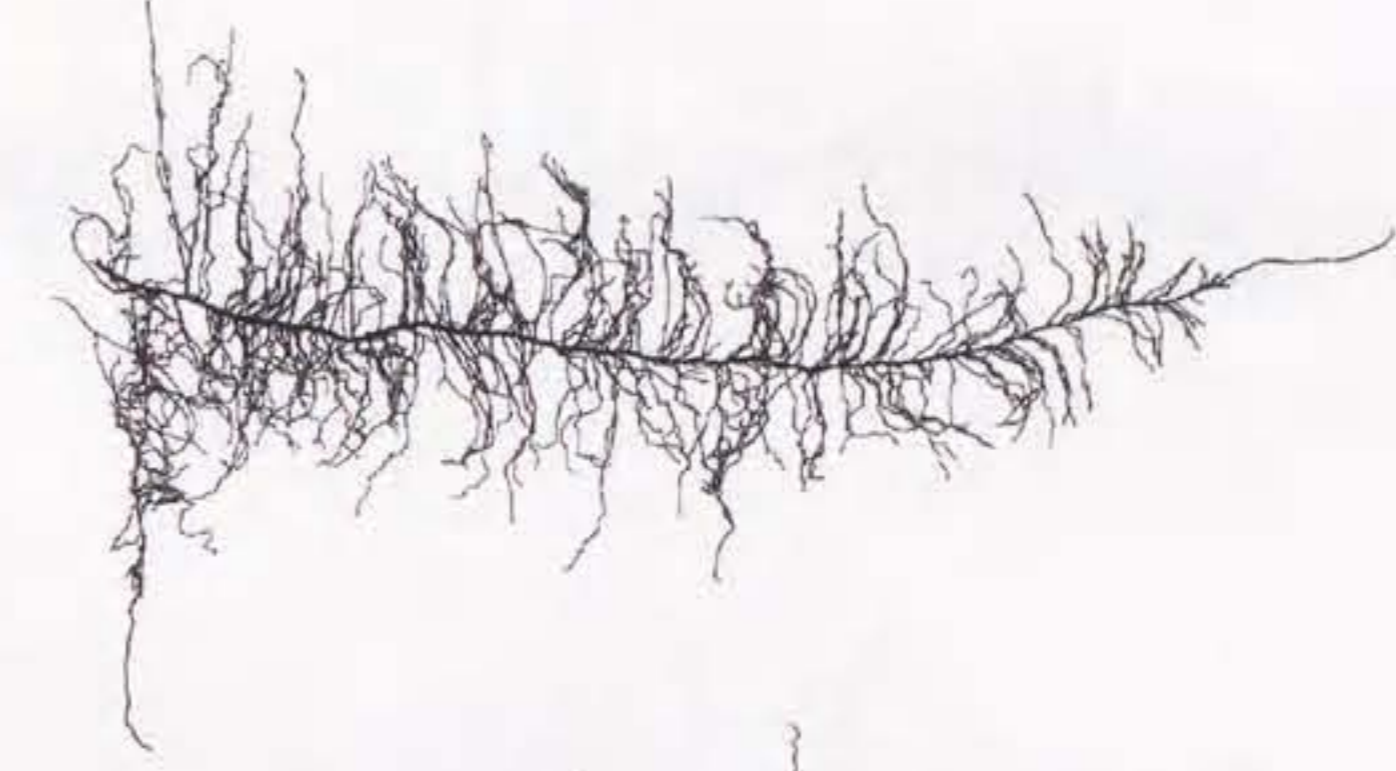
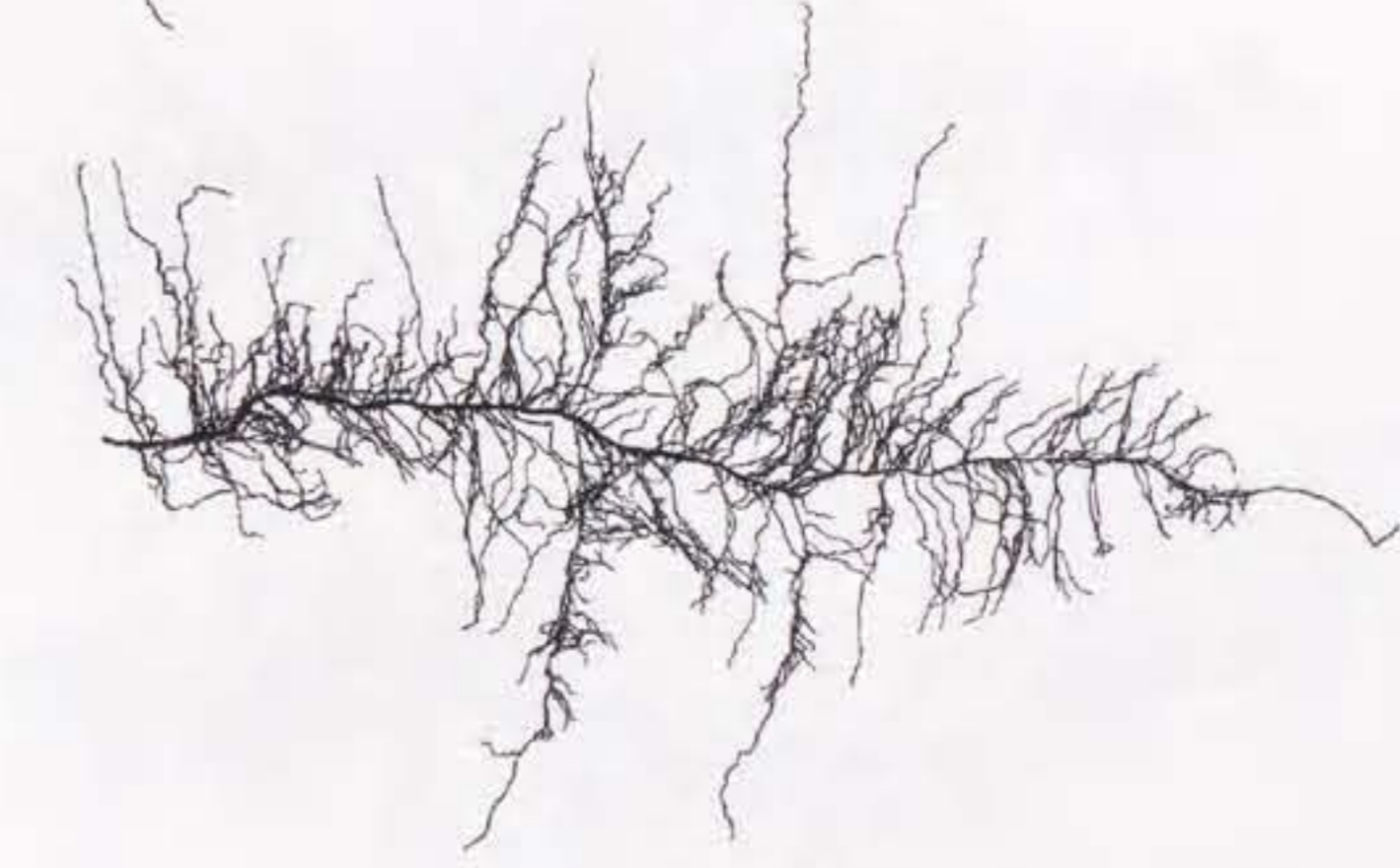
第5-1図a つづき

低脚烏尖

IR-8

台中在来1号

(cm) 0 10 20



第5-1图b 湛水区の播種後3週間の水稻種子根系.

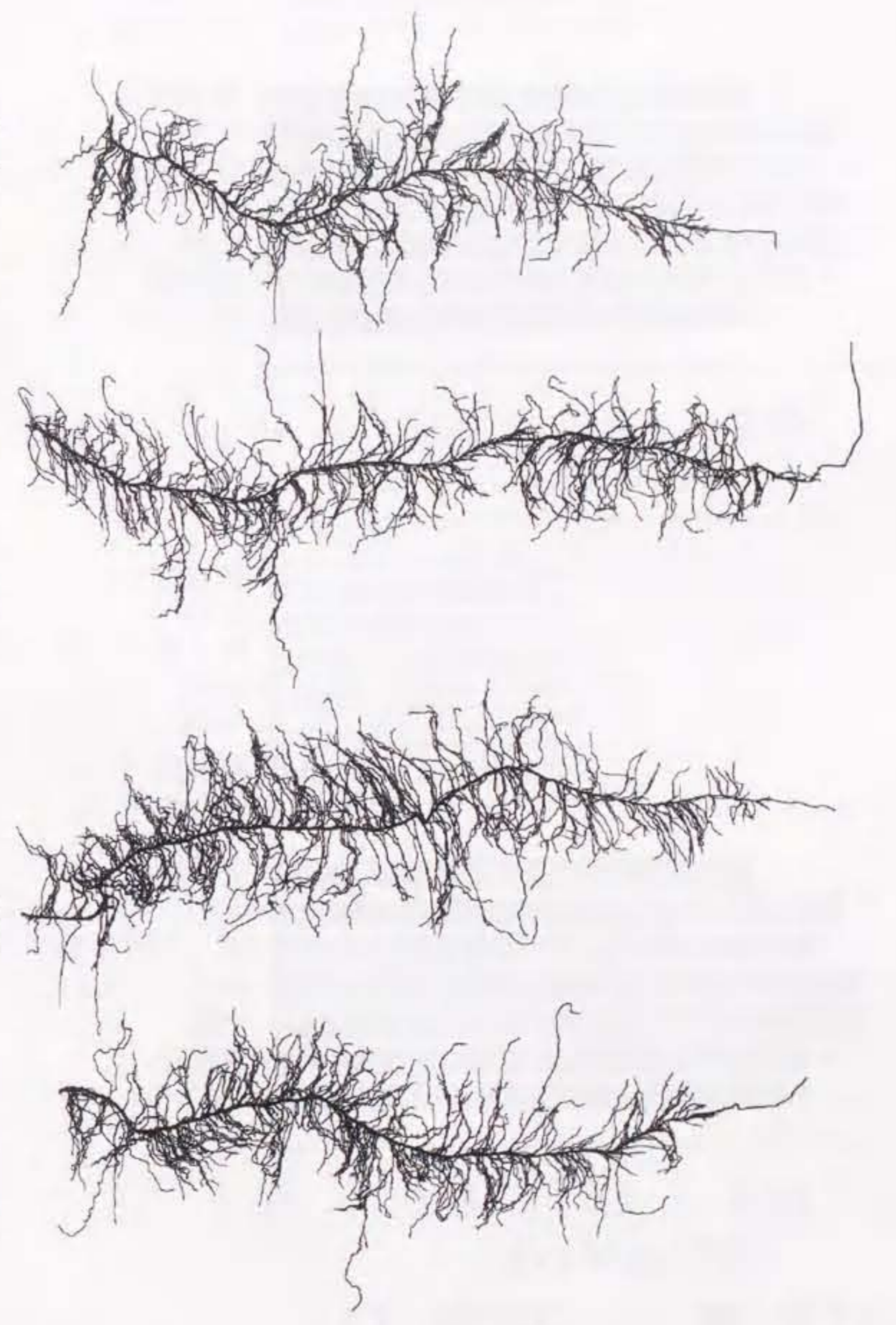
(cm) 0 10 20

Peta

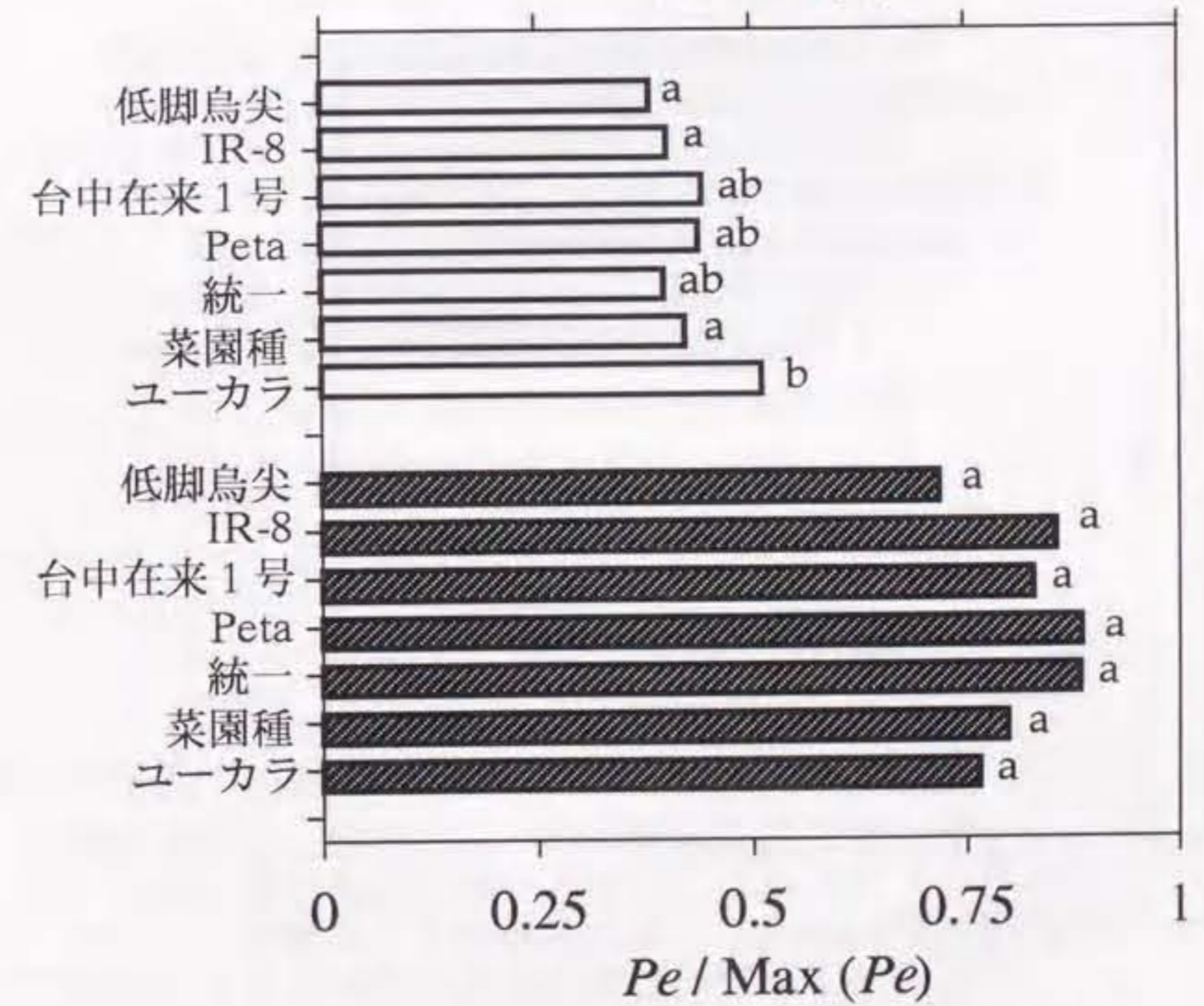
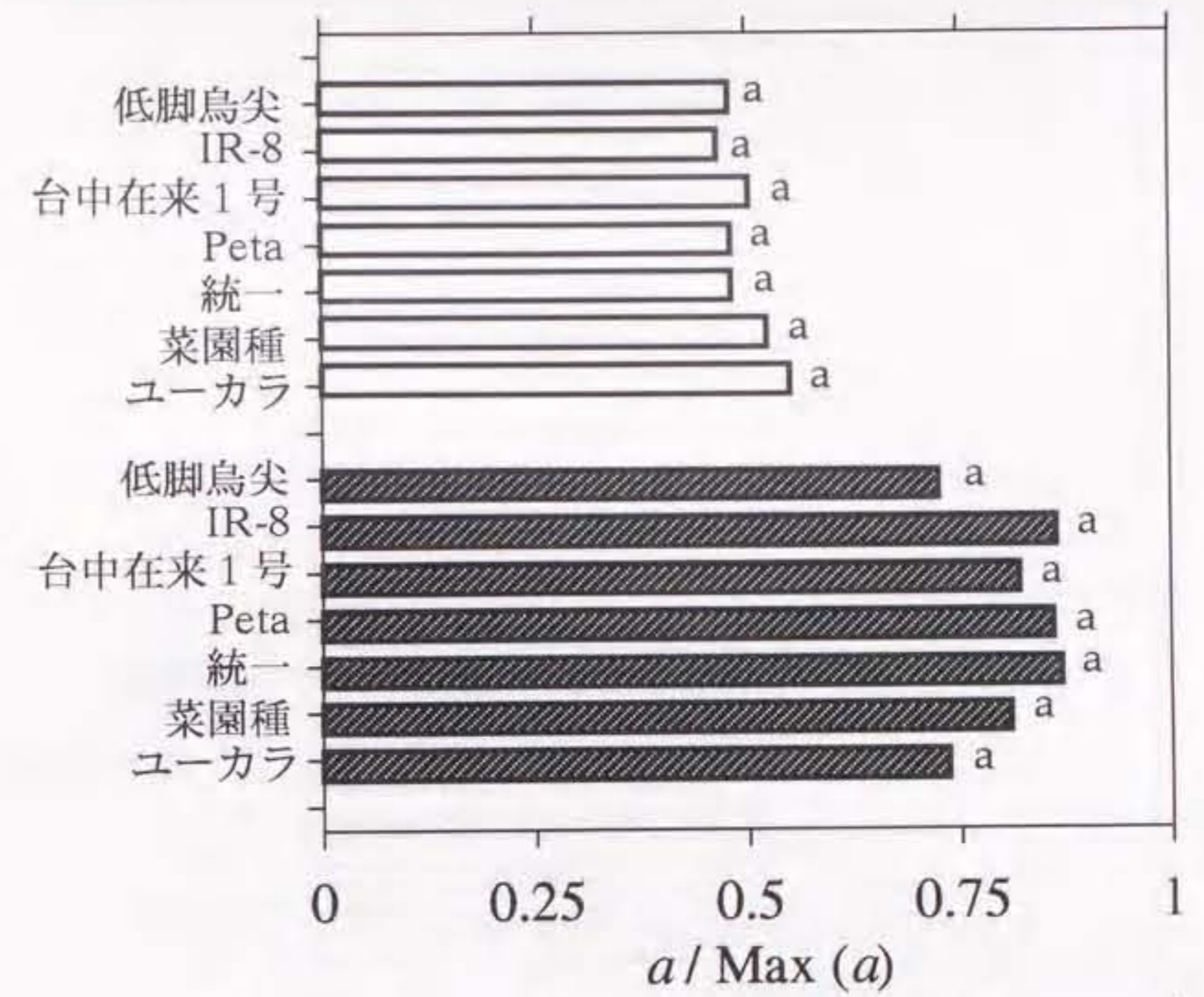
統一

菜園種

ユーカーラ



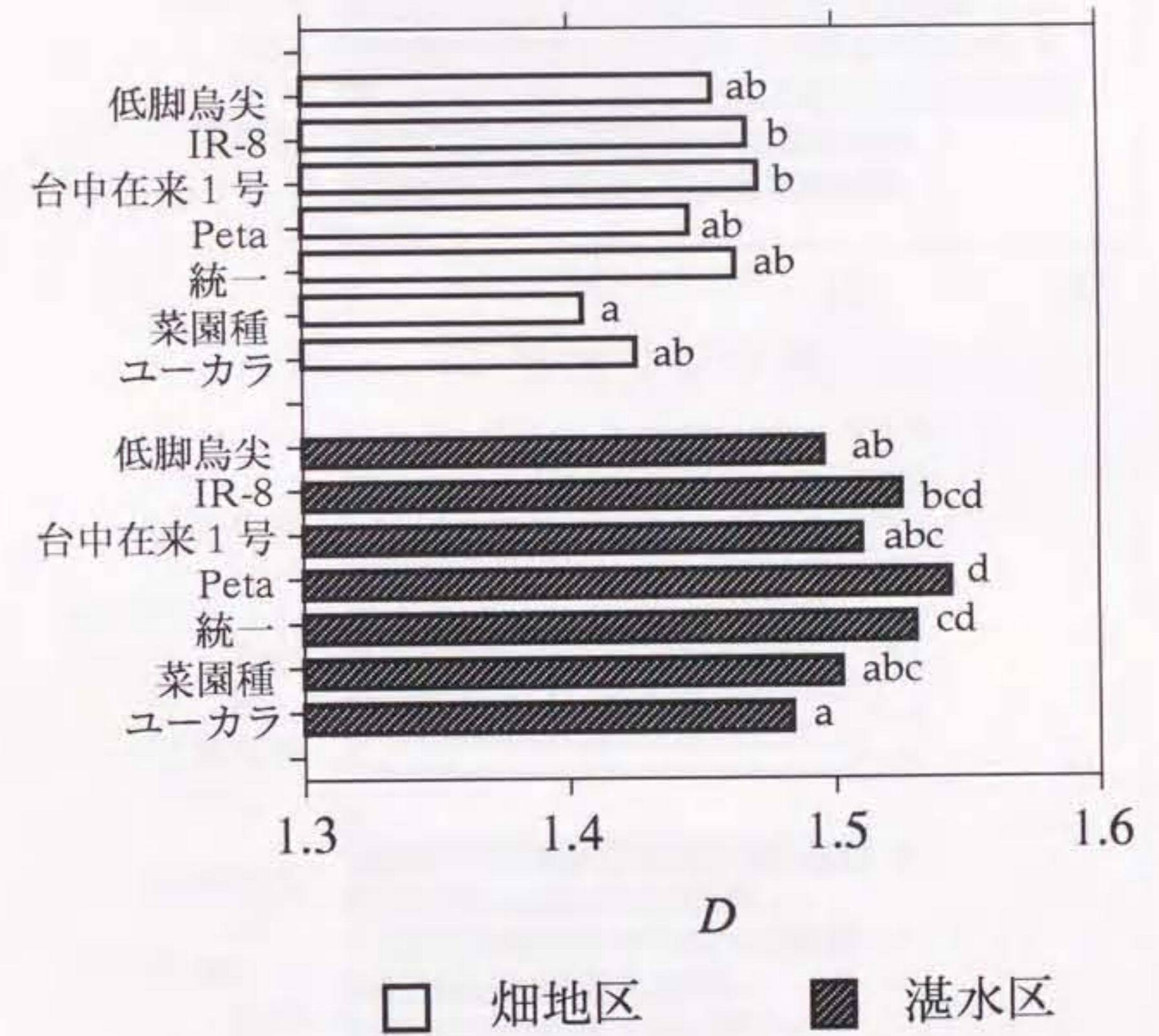
第5-1図b つづき



第5-2図

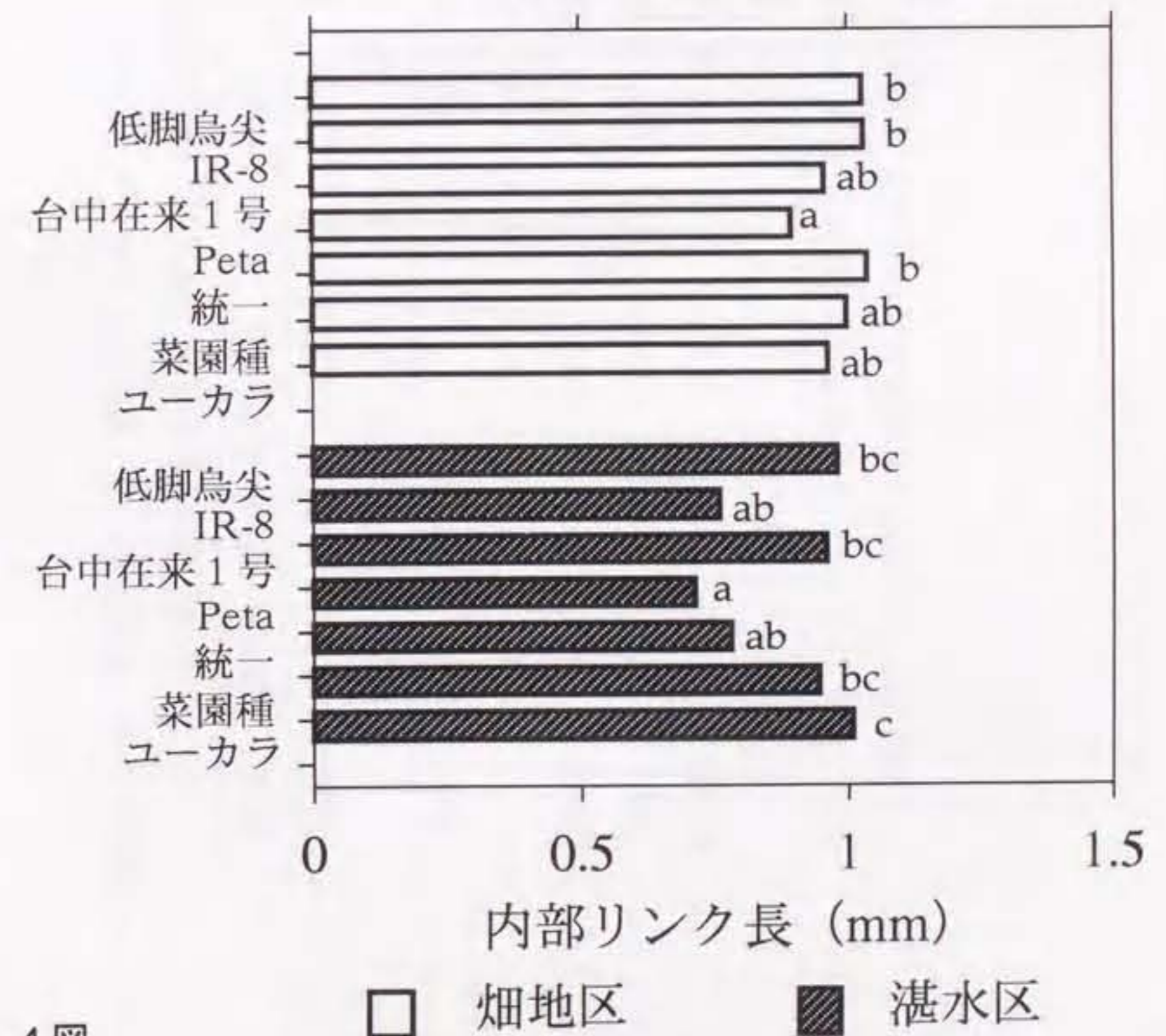
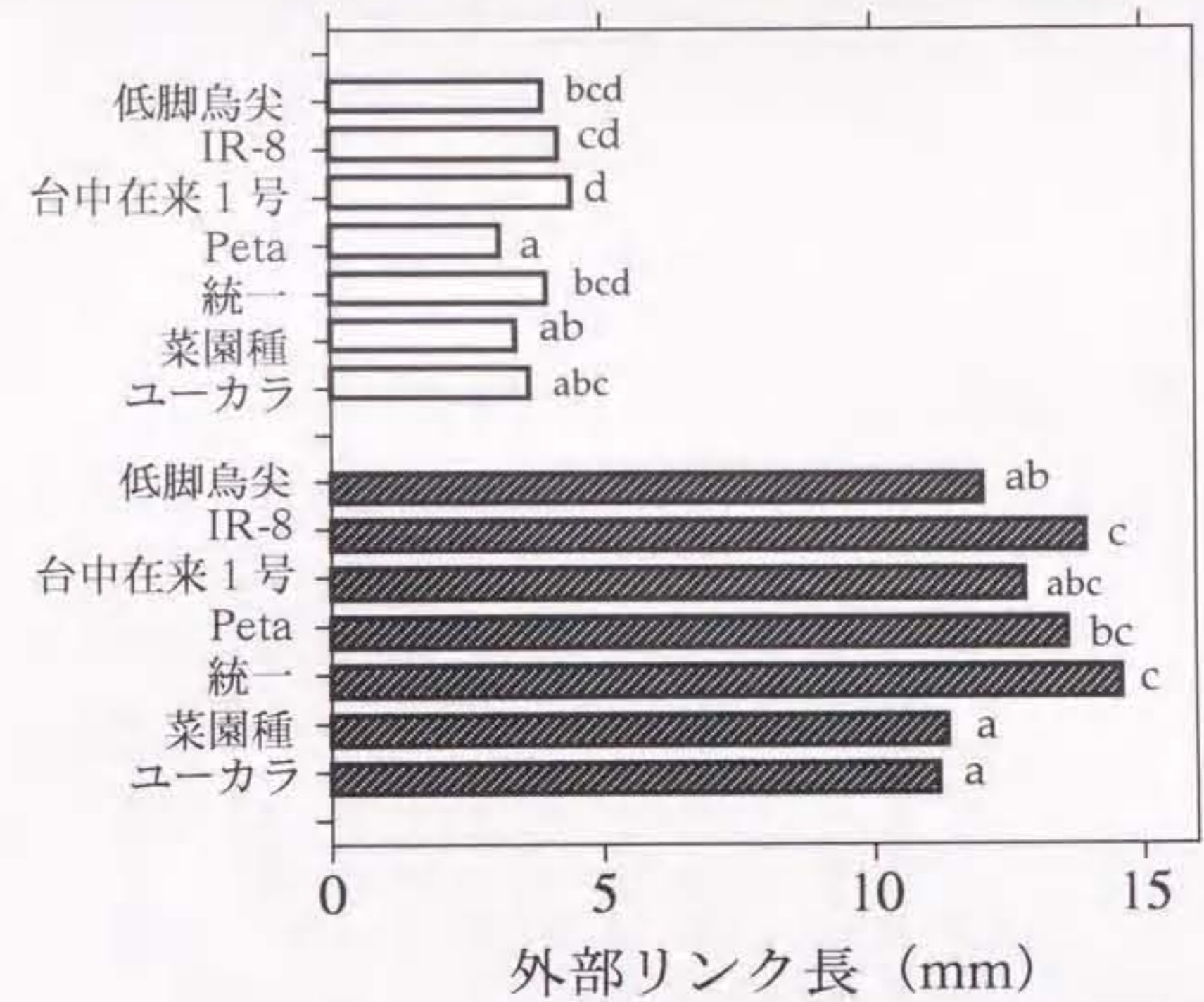
□ 畑地区 ■ 湛水区

根箱法を用い、異なる2つの土壤水分条件で3週間生育させた水稲7品種の種子根系における $a / \text{Max}(a)$ (上)と $Pe / \text{Max}(Pe)$ (下)の比較。アルファベットの異なる平均値間には、Duncanの多重検定法によって品種間で5%水準の有意差が存在することを示す。



第5-3図

根箱法を用い、異なる2つの土壤水分条件で3週間生育させた水稲7品種の種子根系におけるフラクタル次元(D)の比較。アルファベットの異なる平均値間には、Duncanの多重検定法によって品種間で5%水準の有意差が存在することを示す。



第5-4図

根箱法を用い、異なる2つの土壤水分条件で3週間生育させた水稲7品種の種子根系における外部リンク(上)と内部リンク(下)の平均長の比較。アルファベットの異なる平均値間には、Duncanの多重検定法によって品種間で5%水準の有意差が存在することを示す。

第5-1表 根箱法を用い、異なる2つの土壌水分条件で3週間生育させた

水稲7品種における地上部および節根形質の比較.

形質	処理区	低脚烏尖	IR-8	TN-1	Peta	統一	菜園種	ユーカーラ
莖数	畑地	3.0 c	2.0 ab	1.9 a	2.4 b	1.7 a	1.9 a	2.1 ab
	湛水	1.6 c	1.0 a	1.4 bc	1.1 ab	1.0 a	1.0 a	1.2 ab
葉齢	畑地	5.4 b	5.3 ab	5.1 a	5.2 ab	5.2 ab	5.4 b	5.3 ab
	湛水	5.4 cd	5.1 ab	5.0 a	5.4 d	5.2 bc	5.3 bcd	5.4 d
乾物重 (mg)	畑地	56.7 bc	60.8 c	46.0 a	60.7 c	58.3 bc	64.6 c	50.0 ab
	湛水	63.4 d	54.8 bc	48.3 a	60.9 cd	60.0 cd	61.2 cd	50.0 ab
節根数	畑地	16.7 bc	15.3 b	13.2 a	18.8 d	15.3 b	17.5 cd	12.7 a
	湛水	12.2 b	9.0 a	8.5 a	13.0 b	8.0 a	9.0 a	8.6 a

注) アルファベットの異なる平均値間には, Duncanの多重検定法によって

品種間で5%水準の有意差が存在することを示す, TN-1: 台中在来1号,

第5-2表 地上部・節根形質に及ぼす土壌水分条件、
品種およびそれらの交互作用の検定
(数値は2元配置によるF値)。

	水分条件 自由度 (1, 84)	品種 (6, 84)	交互作用 (6, 84)
茎数	142.87 ***	8.39 ***	2.86 *
葉齡	0.14	6.23 ***	2.19
乾物重	0.27	5.19 ***	0.86
節根数	155.18 ***	10.53 ***	0.78

*, **, ***: それぞれ5, 1, 0.1%レベルで有意。

第5-3表 根箱法を用い、異なる2つの土壌水分条件で3週間生育させた水稲7品種の種子根系における種子根軸長、総根数および総根長の比較。

形質	処理区	低脚烏尖	IR-8	TN-1	Peta	統一	菜園種	ユーカーラ
種子根軸長 (mm)	畑地	342.0 c	317.0 b	347.7 c	346.7 c	332.0 bc	299.7 ab	273.7 a
	湛水	191.7 ab	187.0 ab	204.3 bc	193.0 ab	198.7 b	219.3 c	181.0 a
総根数	畑地	1110.0 cd	1121.3 cd	1200.7 cd	1310.3 d	1002.0 bc	846.7 ab	746.7 a
	湛水	459.7 b	367.7 a	381.0 a	403.7 b	381.7 a	378.7 a	346.3 a
総根長 (mm)	畑地	5491.0 bc	5839.8 bc	6484.0 c	5230.5 b	5030.3 b	3723.8 a	3445.5 a
	湛水	5940.0 c	5387.2 bc	5245.5 bc	5771.5 c	5868.3 c	4652.7 ab	4194.7 a

注) アルファベットの異なる平均値間には、Duncanの多重検定法によって品種間で

5%水準の有意差が存在することを示す。TN-1: 台中在来1号。

第5-4表 根系諸形質に及ぼす土壌水分条件、
品種およびそれらの交互作用の検定
(数値は2元配置によるF値)。

	水分条件 自由度 (1, 28)	品種 (6, 28)	交互作用 (6, 28)
種子根軸長	549.30 ***	5.11 ***	4.04 **
総根数	486.57 ***	7.55 ***	5.35 ***
総根長	2.71	15.15 ***	3.73 **
a /Max(a)	238.32 ***	0.90	2.25
Pe /Max(Pe)	281.16 ***	1.34	1.66
D	73.28 ***	3.57 **	1.38
外部リンク長	1550.31 ***	6.31 ***	4.47 **
内部リンク長	13.97 ***	3.16 *	2.67 *

*, **, *** : それぞれ 5, 1, 0.1% レベルで有意。

第6章 総合考察

本論文では、研究の主眼を側根の発生と発達によって規定されるイネの根系形態（分枝構造）に関する品種間の遺伝的変異の解明に置いた。この点については、緒論でも触れたが、極めて大きい根系形質の表現型における可塑性（Phenotypic plasticity）の実体をどのように把握し、どのように整理するかの方法論的な未熟さが主因となり、明確な品種間差異を見出すことに成功した例はこれまでほとんどなかったように思われる。

そこで本研究では、このような方法論上の問題点を解決し、この研究領域を進展させるために、①培養条件下（*in vitro*）で生育した根系を材料とすること、②根系調査に数学的解析法を用い、形態・構造の数値的表示を図ること、③近縁品種群を供試すること、という新たな試みを行った。

その上で、水稻の培養種子根系の形態的特徴を品種間で比較し（第4章第2節）、根系発達様式における遺伝子型変異を調査した。さらに、根箱を用いた土耕栽培（第5章）による種子根系についても、同様の品種間比較を行った。

その結果、地上部の存在しない根端培養での比較によって、菜園種とユーカラの根系発達能力が低脚烏尖、IR-8 および台中在来1号よりも劣ることを見出した（第4-5図）。この傾向は、インタクト培養の1つである In-R2C区にも共通しており、さらには根箱で栽培した種子根系にも、ほぼ同様の傾向を2種類の異なる土壤水分条件を通して認めた（第5-3表）。第5-1表に示した地上部形質のうち、とくに乾物重において菜園種とユーカラが小さい値を示していたことから、根箱で栽培した水稻幼植物では、地上部生育の変異が種子根系の発達における遺伝子型変異にも関与していた可能性は否定できない。しかしながら、本研究のインタクト種子根系の発達における遺伝子型変異が、根端培養での変異との間に共通した傾向を示していたことは、地上部の生育とは独立した根自身の発達能力における変異が、その一因となっている

ことを示すものである。さらに、このことは Zobel (1975) が述べたような、根の生長と発達だけを規定しているゲノムの遺伝的変異が関与している可能性を示唆するものでもある。

もっとも、この点は地上部と根系との相互作用にまで言及して検討する必要がある。イネの地上部と根系の生長相関については、すでに報告されているが (森 1960, 菅・山崎 1988), これまで側根の分枝構造に対する地上部の影響について触れたものはない。本研究では、第 4 章において根端培養とインタクト培養条件とを比較し、地上部の存在が根系の量的発達のみを促進し、分枝パターンの複雑さにはほとんど影響しないことを見出した。したがって、根系の分枝パターン、あるいはそれを規定している側根の異形根性は、地上部発育とは独立の遺伝的支配が行われている可能性があり、さらに詳細な研究を行ってそれを確かめたい。

なお、地上部と根系の相互作用は、インタクト種子根系と根端培養の種子根系の発達の間で一致しない部分に表現されている可能性が強い。本研究では地上部を外部環境因子として扱ったため、それらの点は品種 (遺伝) と培養条件 (環境) との交互作用であるとして詳細には考察しなかった。この問題は、今後改めて検討すべき課題であろう。

次に、本研究で用いた実験手法・解析法について、それらを導入した理由を振り返りながら、当初期待していた通りの効果が現実に得られたかどうかという点に関して、順を追って考察を加えたい。

1) 器官培養法を用いたことの意義

通常の作物の根系の生長が、土壌環境や地上部などの多くの要因の影響の下に行われるのに比べ、器官培養法では、根系の生長に影響を与える環境要因の単純化が比較的可能であるため、遺伝変異を検出することが容易になるであろうと予想していた。ここで第 4 章と第 5 章の実験結果を総合して、第 4-9 図と同じくトポロジー指数である $a/\text{Max}(a)$ を横軸に、総根長の対数を縦軸にとって、各生育区・各品種ごとの

平均値をプロットし、第6-1図に示した。同図からも明らかなように、根箱実験においては畑地区・湛水区にかかわらず7つの点が比較的集中的に分布しているのに対して、培養実験では量的発達（総根数）、分枝パターン（トポロジー指数）のいずれにおいても点と点との距離、すなわち品種間における平均値のへだたりが大きいことを示している。

続いて、総根数・総根長、それぞれ2種類のトポロジー指数および平均リンク長という6つの根系形質について、7品種全ての平均値を元にして計算した「平均値の平均値」（種内平均値）に対する各品種の平均値の変動係数を求めて、変異の幅を評価しようと試みた（第6-1表）。第6-1図からも予測されていたように、土壌環境要因の影響のない培養条件下で生育した場合は、根箱で生育した場合に比べて品種間のばらつきが大きくなっており、しかもトポロジー指数を除いて地上部の存在しない根端培養法の方がインタクト培養よりも大きくなっていて、これは生育環境が単純な系であるほど、根系発達を規定するゲノムの遺伝子型変異が、そのまま表現型変異として発現される程度が大きいことによるものと推察される。

ここで、同じ培養系において窒素源の異なる2つの培地で生育した区の間での値を比較してみると、無機窒素のみのR2培地を用いた区の品種間差異の方が大きい場合と、反対に有機態窒素を加えたR2C培地を用いた区の方が大きい場合とが混在しており、培地への有機態窒素（0.1%カザミノ酸）の添加による影響は一様ではなかった。

Charles (1959) は、根端培養法によるノボロギクの根系発達がオーキシン様物質（2-NOA）の添加によって著しく促進されることから、天然オーキシンが根端培養における制限要因であると考えた。そして、2-NOAを含む培地と、それを含まない培地で生育した場合の根系発達を、4系統間で比較した。その結果、2-NOAが無添加の培地では、系統間差異が顕著に認められるのに対して、各系統における最適濃度の2-NOAを加えた場合、すなわち最も良好な生育を示した根系で発現する差異は、はるかに小さいことを見出した（Charles and Street 1959）。系統ごとに

培地の 2-NOA 濃度が異なる場合の生育を比較することに問題はあるにせよ、このことは制限要因の少ない好適な生育環境において、表現型変異の幅が小さくなることを示唆している。

本研究では、培養条件下での根系発達における品種間差異の原因は窒素代謝、とくに硝酸イオンの利用能力の違いにあると繰り返し考察した。したがって、この考え方によれば、有機態窒素を含む R2C 区の方が変異の幅は当然小さくなるはずであるが、実際には前述の Charles における 2-NOA のような効果をカザミノ酸は示さなかった。この理由は、カザミノ酸が生長促進効果を示す濃度の範囲は比較的狭く（川田ら 1967）、しかも好適濃度が品種間で異なる（金・井之上 1987）ことにあると思われる。とくに第 4-5 図上の種子根軸長の反応の多様性にうかがえるように、本研究で採用した 0.1% という濃度が供試品種の全てにおいて好適ではなかったことによるものと推察される。あるいは、特定のアミノ酸の培地への添加が培養根の酵素システムを攪乱したことによって、通常とは異なった代謝系の下での根系発達に導かれたとも考えられる（Butcher and Street 1964）。さらに、カゼインの加水分解産物であるカザミノ酸は、多くのアミノ酸を含む複雑な組成であるため、どの成分が影響を及ぼしているのかを特定するのが困難であるばかりでなく、カゼインの加水分解の方法によって組成の異なる製品が市販されており、培地への使用に際して非常に慎重な配慮を要する。したがって、培養系での根系発達における品種間差異を窒素代謝と関連づけるためには、解決しなければならない多くの課題を今後に残したといえる。

これに対して、根箱実験における畑地区と湛水区を比べると、トポロジー指数や平均リンク長では明確な傾向は認められないものの、総根数と総根長においては畑地区の変異幅が大きくなっており、第 5 章で考察したように Sirohi et al. (1978) のコムギにおける結果と部分的ではあるが一致している。これは、両区の間での総根長には土壤水分の有意な効果が認められなかったことから（第 5-4 表）、湛水条件の方が好適であるというよりは、むしろインド型 3 品種（低脚烏尖・IR-8・台中在来 1 号）

やジャワ島品種 (Peta) の方が、畑条件に適応していることに原因を求めるのが妥当であるように思われた。

これまでは6つの生育環境下における品種間のばらつきを論じてきたが、次に6つの生育環境下における品種内、すなわち個体間のばらつきについて考察を行う。第6-2表は、各生育区における平均値に対する標準偏差の比(変動係数)について、7品種の平均値を示したものである。品種間のばらつきと同様に個体間の変異幅においても、根箱実験における6つの形質すべての値は培養系に比べて半分以下の小さい値を示していた。すなわち、緒論において器官培養法を用いる利点として挙げたような、環境要因の制御が比較的容易であるために、個体間や実験の反復間のばらつきを抑えられるという予想に反した結果となった。また、この場合は窒素源や土壌水分の異なる区の間には差が見い出されないことから、個体間変異の原因は生育環境のような後天的要素ではなく、第2章において考察したように、採取時期などに起因した供試材料の資質の違いといった先天的要因が大きく関係しているものと推察される。

Pandey et al. (1992) は胚の重量や長さ、あるいは胚重/胚乳重比といった種子に関連した形質が、イネの苗の草丈、地上部乾物重、葉齢および分けつ数と有意な相関を持っていたと報告している。本研究の第4章においては、第2章の結果に従って種子置床後できるだけ早い時期に長さの揃った種子根軸から供試材料を採取するように細心の注意を払ったが、このことから考えれば、種子の特性における僅かな違いにおいてさえも、すでに供試材料の個体間変異を引き起こすのに十分であり、それが胚乳を除去した培養法においてより顕著に発現されるということで一応の説明は可能である。このためイネ種子の、とくに胚に関する形質の違いが培養結果に及ぼす影響についても、あるいは調査する必要があるかもしれない。しかしながら、仮にその影響が無視できないものであるとしても、先天的要因が完全に等しい供試材料を得るために、着生位置に起因する穎花の強勢・弱勢はもちろん、栽培条件や成熟時期といった点に至るまで、全ての条件が同一である種子を用いるというようなことは現実には

ほとんど不可能であるといえる。また、地上部の有無という点で異なる2つの培養法（根端培養とインタクト培養）において同じような変異幅を示したことから考えると、このような20%程度の個体間変異は、培養を行う場合にはどうしても避けることができない未知の要因によって生ずるという可能性も否定できない。いずれにしても、本研究で用いた根端培養法やインタクト培養法は、均一な発達程度の根系を得るために用いる実験手法としては、それほど有利ではないことが明らかとなった。

第6-3表は、根系形質における品種間差異から一元配置の分散分析によって有意水準を計算し、品種の効果についての検定を行った結果である。分散分析は各品種の平均値間のばらつきと品種内における個体間のばらつきを元にして行われる。表中の数値からは、根端培養、インタクト培養、根箱と生育環境が複雑化するにつれて危険率は大きくなっていることが読みとれる。根箱ではトポロジー指数と一部の平均リンク長で、統計処理の場面において有意差の有無の判定基準となる5%を超えているのに対して、培養系の中でも、とくに根端培養法では2つの区の全ての形質においてP値が非常に小さく、極めて有意水準の高い品種間差異が存在することは明らかである。これは、品種間差異の検出に培養法を用いた場合、第6-2表に示した個体間変異が大きいというデメリット以上に、第6-1表に示した品種間の変異の幅が大きいというメリットが得られることを物語っている。このことは、根系の生育環境が比較的単純な器官培養法の使用が、根系形質における遺伝子型変異の調査に極めて有効な手段であることを示すものである。

もっとも、培養系で見いだされた遺伝子型変異が、真に根系発達能力の違いを反映しているのか、それとも単に好適な培養条件の違いによって発現しているのかを明らかにするために、土壌栽培による検証が必要なことは既に述べた通りである。

2) 数学的解析法を用いることの是非

本研究では、第3章から第5章まで根系形態の評価に、直接計測によって得られる発育学的形質に加えて、トポロジー指数、平均リンク長およびフラクタル次元といっ

た数学的解析手法による指標を用いてきた。

どの指標についても、コンピュータによる自動解析プログラムが開発されているが (Tatsumi et al. 1989, Berntson 1992), トポロジー指数と平均リンク長を解析するためには、全ての側根を互いに全く重なり合わないよう2次元的に展開して、デジタル画像に変換する必要がある。イネ根系の場合、他の作物種と比べて側根が非常に細く、しかも分枝間の距離が短いため、その必要条件を満たすことは不可能であったことから、本研究ではフラクタル次元のみを画像解析法によって求め、トポロジー指数と平均リンク長については直接調査によって計算した。トポロジー指数だけを求めるならば、根系像のスケッチによる側根の数のデータだけで十分であるが、平均リンク長は側根や側根未発生部位の長さのデータも必要となり、発育学的根系形質を調査するのと、ほとんど同じ手順を踏むことになる。したがって、本研究で用いたトポロジー指数と平均リンク長は、決して緒論で挙げたような「迅速かつ容易に得られる」指標ではなかった。したがって、本章ではこれら2種類の指標が、根系形態の特徴を簡潔に表現するだけでなく、的確にも表現しうるか、という点を中心に検討する。

第3章における $\log Pe / \log \mu$, 第4章の第1節における $a / E(a)$ や $Pe / E(Pe)$ などを除けば、本研究で用いた解析値は根系の分枝構造の複雑さ、あるいは根系の量的発達程度をかなり正確に表現していた。しかしながら、ここでこれらの指標を直ちに、今まで用いられてきた発育学的形質と完全に置き換えることが可能であるという結論を導くには、若干時期尚早であるようにも思われる。その理由の1つに、本研究で用いた根系サンプルにおいて、希に3次・4次側根を発生しているものが観察された以外は、その多くが2次以内の分枝にとどまっており、発育学的な概念による分枝次元と、リンクの集合体という概念に基づいたマグニチュードとの間に、それほど大きな差異は存在しないようにも考えられたことが挙げられる。そこで、本研究で用いたイネよりも生育期間が長く、サイズもはるかに大きい陸稲、トウモロコシとダイズの根系の分枝構造を定量的に解析した他の研究者のデータを用いて、さらに数学的解

析値を推定し、これらの指標を根系構造評価に使用することの妥当性をより詳しく検討しようとした。

第6-4表から第6-6表は、根箱で1ヶ月間生育した陸稲とトウモロコシの全根系を調査したデータ (Yamauchi et al. 1987a) を基にして作成したものである。第6-4表では、根系サイズを表す主根軸数、主根軸長、総根数および総根長の4形質に加えて、側根の分枝構造を外部リンクと内部リンクの平均長、およびトポロジー指数という3つの形質だけで表現するというシンプルな表示法を用いた。この表からはまず、総根長よりも総根数における種間差が大きく、陸稲の方が4倍近い値をとっていることから、根系を構成している側根1本当たりの長さあるいは側根間の距離は、陸稲の方が短いことがうかがえる。このことは、平均リンク長の違いによっても裏付けられており、内部リンク長・外部リンク長とも陸稲の方が小さい値を示していた。したがって平均リンク長における種間差からは、陸稲が緊密で、トウモロコシがまばらな側根発達を示すと評価できるが、これは Yamauchi et al. (1987b) が、前者と後者における根系構造の特徴をそれぞれ集中型と分散型とに分類したことに一致していた。一方、トポロジー指数の $a / \text{Max}(a)$ にはそれほど大きな違いは認められなかったことから、分枝パターンの複雑さはほとんど等しいと評価された。

次に、やはり Yamauchi et al. (1987a) の原表の数値から計算した側根のL型・S型別、あるいは両者を込みにした平均長 (第6-5表) ならびに根軸1 cm当たりの側根の発根密度 (第6-6表) を示した。側根の平均長は、L型・S型にかかわらず2次までは全てトウモロコシの方が大きい値を示していた。また、発根密度の方は逆に陸稲の方が高く、その傾向は1次から3次まで高次のものほど著しくなっていた。したがって、側根の平均長は外部リンク長、発根密度は内部リンク長における種間差に正しく反映されていることが明らかとなった。

別の事例として、異なる灌水条件の根箱で生育したダイズ3個体の播種後38日目の根系を定量的に調査した Kono et al. (1987a) のデータを基にして、同様に作成し

た表を第6-7~9表に示した。第6-7表では数学的解析による指標に限ってみると、内部リンク長ではそれほど顕著な差異が認められなかったのに対して、外部リンク長は、対照区が部分的に灌水を行った他の2つの区よりも長くなっていた。また、 $a/\text{Max}(a)$ は対照区の方が大きい値を示していた。これらの指標の比較から、側根の平均長は対照区の方が長い、発根密度には大きな差は存在せず、分枝パターンは処理区の方が複雑であると判断された。ところが第6-8表の側根の平均長を見ると、対照区の方が外部リンクが長いという傾向は、外部リンクの大部分を占めるS型側根のうちの2次以上の高次側根には反映されていたが、S型1次側根や2次以下のL型側根には認められなかった。また、内部リンク長では区間に大きな差異が存在しなかったのに対して、第6-9表に示した側根の発根密度は、L型1次側根では対照区が大きく、L型2次側根とそこから発生するS型3次側根では、逆に処理区の方が大きいという違いが明瞭に見い出された。

このように、平均リンク長を用いた簡潔な表現方法では、先の陸稲とトウモロコシのような根系構造の大きく異なる種間比較には大きな問題は生じないが、同じ品種で異なる生育条件での処理の効果を見ようとする場合には、側根の次元やタイプまで考慮に入れてはじめて把握することが可能な情報は欠落することが解った。すなわち、緒論で述べたように、側根の平均長や発根密度といった形質を平均化する過程で失われてしまう部分が少なからず見受けられた。したがって、形態的特徴の中で特に注目すべき点については、別に図表として示す必要があると思われた。

一方、トポロジー指数によれば、ダイズの区間比較において $a/\text{Max}(a)$ は処理区の方が小さいことから、より複雑な分枝パターンを持つと評価される(第6-7表)。しかし、これは内部リンク長に差として反映されていないものの、根系全体の中に占める比率の大きい2次・3次側根の分枝密度の違いとして表現されているように思われた(第6-9表)。ところが、陸稲とトウモロコシの $a/\text{Max}(a)$ の値から判断すれば、分枝パターンは両種とも同程度に複雑であるということになる(第6

一4表)。しかし、内部リンク長からも、側根の発根密度(第6-6表)からも、陸稲の方がはるかに分枝の発生する頻度が大きいことは明らかであり、トポロジー指数による評価と実態とは食い違っていた。したがって、トポロジー指数によって表現される「分枝パターンの複雑さ」という意味を、もう一度考えてみる必要があると思われる。

そこで、第4章で使用した1つの根系内での側根の平均分枝次元(MBO)を計算してみると、陸稲が1.78、トウモロコシが1.76で、種間でほとんど違いは認められなかった。また、ダイズ根系の場合は、対照区が2.21であったのに対して上方灌水区、下方灌水区ではそれぞれ2.54と2.55でやや分枝が高度化していることを表していた。言うまでもなく、この傾向は $a/\text{Max}(a)$ において認められた傾向と非常に良く一致していた(第6-4表および第6-7表)。したがって、大部分の側根の分枝次元が2次以内であるような本研究で扱ったイネ根系と同様に、4次側根まで発生が進んだ高次の分枝構造を持った根系においても、トポロジー指数は發育学的形質である分枝次元との間に密接な相関を有することが確かめられた。換言すれば、トポロジー指数は分枝の高次化と対応する指標であるが、発根密度によって示される側根の発生頻度とは直接関係を持たないということである。したがって、根系が側根を分枝する能力を正しく理解するためには、発根密度(それを正しく表現しうる場合には内部リンク長)を尺度とした側根の発生頻度と、トポロジー指数を尺度とした分枝の高次化の程度、という両面から総合的に評価する必要があることを示した。

本研究で供試した水稲7品種間でのトポロジー指数の差異は、第5章の根箱栽培の種子根系ではほとんど認められなかった(第5-2図)。また、第4章の培養種子根系の比較でも、トポロジー指数(第4-6図)には1次側根の発根密度(第4-7図)ほど顕著な差異を見出すことはできなかった。このことや第6-4表から、側根分枝の高次化程度の遺伝的変異は、発生頻度における変異に比べて小さいことが予想される。さらに、これら2つの性質が別個の遺伝的支配を受けている可能性もあり、今

後の課題としたい。

なお、本研究で新たな指標として考案したMBOは、発育学的形質である各分枝次元別の側根数から計算されるため、根系の直接法による定量的解析を行えば、容易に導き出すことが可能であるが、 $a/\text{Max}(a)$ や $Pe/\text{Max}(Pe)$ との間に有意な正の相関を有しており（第4-5表）、側根の高次分枝化の程度を正確に表現しうることが明らかとなった。一方、トポロジー指数のうち $a/\text{Max}(a)$ は、アルチチュードが外観的に明らかである場合を除いて容易には求められない。また、 $Pe/\text{Max}(Pe)$ は、いかなる場合にも全ての外部パス長をもう一度数え直した上で、それらの総和を求める必要がある。そのため、単に分枝の高次化程度を表すのであれば、MBOの方が調査時間の短縮という点からも有利であり、主根軸と側根の識別が困難で分枝次元の決定が不可能な場合はともかく、とくにトポロジー指数がMBOよりも優れる点を見出すことはできなかった。もっとも、本研究で扱った種子根系では、 $a/\text{Max}(a)$ と $Pe/\text{Max}(Pe)$ とが比較的近い値を示すことが多く、これまで両者の違いについて言及する機会がなかった。しかし、高次側根の分布が主根軸やL型側根軸の基部から根端までの間で大きな偏りを示し、 $Pe/\text{Max}(Pe)$ が $a/\text{Max}(a)$ とは異なる値を取るような根系では、それぞれの指数が、分枝パターンの複雑さの中でも別個の意味を持つものと考えらる。また、そのような場合には、両者の比が有効な指標となることも予想される。 a と Pe に関するトポロジー指数の相違点については、これまで十分に考察されていないが、これら2種類の指数が異なる根系において、発育学的根系形質との相関関係を調査することによって、この点を明確にしうると思われる。

次に、フラクタル次元 (D) は、陸稲、トウモロコシとダイズの根系画像を入手しない限り計算不可能であるため、上記のような試みを行うことはできなかった。先述したように、 D は非常に容易に得ることが可能な指標であるけれども、現在のところ具体的に根系形態のどのような特徴を表現しているのかという点に関して、完全には理解されていない（巽 1995）。本研究の第3章において、 D は数や長さの形質に必

ずしも同調して増加しないことを見出したが、これは高貝・巽 (1993 および 1994) が遮光処理を行ったインゲンマメ根系において、総根長の増加とは逆に D が減少することを認めたのと同じく、 D が単なる量的発達の指標ではなく、質的な特性も表すことを示唆している。第 3 章において、ユーカラの方が台中在来 1 号よりも常に D 値は大きかったが、同様の傾向を示していたのは S 型 1 次側根の平均長であった。また、根箱の土壤水分条件に対する D の反応は、S 型側根の平均長との間に密接な関係を持つ外部リンク長と同じであった (第 5 章)。これらのことから、水稻種子根系の場合、 D は側根の分枝性よりも伸長性によって決定づけられていることが明らかとなった。ただし、 D は根系の占有空間の指標であるとも考えられるため、根の太さも非常に大きな影響を及ぼしている可能性が強い。したがって、本研究では調査対象としなかった根の直径も含めて、 D と根系形質との関連性を今後の研究において明らかにする必要があると思われる。

3) 根系の形態的特徴の交雑品種への遺伝

本研究における供試品種群も、これまで多数行われている作物育種と同様に、地上部形質に着目した交雑品種の育成のために用いられたものである。IR-8 は低脚烏尖の草丈が低く、葉がよく立ち、大きな穂をつける性質と、Peta の生育が旺盛で穂の大きい性質とを組み合わせる育種によって育成された。またインド型品種と日本型品種の子孫に現れる遺伝変異の幅を抑え、優良形質をバランスよくもった個体を選抜するために、まず極早生で低温に強く、食味が良いユーカラを台中在来 1 号と交雑し、その F_1 と IR-8 の交雑から育成された品種が統一である (藤巻・鶴飼 1985)。すでに緒論で述べたように、本研究でこれらの品種群を用いた理由の 1 つは、地上部形質と同様に根系形質も育成過程を通して遺伝することは当然であるとしても、育成に用いられた品種の根系の特徴が、交雑品種にどのように反映しているかは、ほとんど明らかにされていないように思われたからである。

そこで本章では先ず根系形質のうち、第 4-5 表に示したものと同様の発育学的形

質、トポロジー指数および平均リンク長という合計 20 形質の平均値を用いて、6つの生育区（それぞれ2つの生育条件における根端培養、インタクト培養および根箱）ごとに主成分分析を行った。第6-10表には、そのうちの1つとして Ex-R2 区の結果をもとに算出した第1および第2主成分における固有値と寄与率、そして各根系形質の固有ベクトルを示した。第1主成分では、発育学的形質のうち数と長さを表す形質が全て正の値を示しており、一般的な主成分分析にみられる傾向と同じく、根系のサイズを表す成分である。それと同様に、L型1次側根の数と長さ、2次側根数、総根数の値が大きくなっており、逆にトポロジー指数が負で最も小さい値をとっていたことから、分枝パターンの複雑さも表す成分と考えられる。これに対して、第2主成分は、S型1次側根と2次側根の平均長や密度において大きい値をとり、内部リンク長で極めて小さい負の値を示していた。発根密度が正の方向、側根分枝間の距離を示す内部リンク長が負の方向に作用していることから、この成分は分枝の発生頻度あるいは側根分布の密集程度を表すと考えられる。また、分枝パターンの複雑化には直接貢献しないS型側根の発達程度も同時に表しているものと思われる。

次に、第1主成分を横軸、第2主成分を縦軸に取り、供試7品種のスコアをプロットした（第6-2図）。水平方向で見ると、総根数と総根長の概ね大きい順に右から左へと品種が並んでいる。また、1次側根の発根密度の大きい品種が上方、小さい品種が下方に位置している。7品種のうちインド型品種はすべて図の右半分位置し、その中でも菜園種が上方、IR-8が下方にあり、低脚烏尖と台中在来1号は第1象限と第4象限の境界付近にある。残りの品種のうち、ユーカラ（日本型品種）は第2象限、Peta（ジャワ型品種）と統一（日印交雑品種）は第3象限にある。このように、各品種の位置する象限によって、根系形態の特徴を生態型ごとに整理できることを見出した。

とくに興味深い点は、台中在来1号とIR-8が花粉親である低脚烏尖と、それぞれの母本品種である菜園種およびPetaを結んだ直線上付近に位置していることである。

さらに、主成分分析に用いた 20 形質について台中在来 1 号と IR-8 の間で比較すると、それらのうちの 16 形質までが母本品種、すなわち菜園種と Peta の間に認められる大小関係と同じ傾向を有していた。また、他の生育区においても、例外的な品種間差異を示した In-R2 区以外ではほぼ同様に 4 分の 3 近くの形質が、それぞれの花粉親に類似するという傾向を認めた。したがって、花粉親の等しいこれら 2 品種の根系形質における特徴の差異は、母本品種から受け継いだ遺伝形質の違いに起因している可能性が強い。

一方、日印交雑品種である統一の場合は、台中在来 1 号や IR-8 のような傾向は認められなかった。統一は第 6-2 図の左下に位置しており、親品種であるユーカラ、台中在来 1 号および IR-8 の主成分得点の平均値をとってはいなかった。ただし、この品種が根系サイズに劣るという点は父方品種の 1 つであるユーカラに、分枝頻度が小さいという点は母方品種の IR-8、あるいはその親品種である Peta に由来していると類推することも可能なように思われる。

このように、交雑品種において親品種の特徴が、どのように反映しているかを各生育区ごとに追跡することもあるいは可能であろう。しかしながら、これまで繰り返し述べたように、根系発達における品種間差異には、実験区を通じて一定した傾向があまり認められなかったことから予想してはいたが、主成分分析の結果による 7 品種の分布パターンにおいても、やはり区間ごとに少なからぬ違いが見い出された（第 6-3 図）。したがって、仮に Ex-R2 区と同様に根系形質の遺伝に関する考察を行ったとしても、生育条件の異なる区に共通する知見を得ることは容易ではなかったと考えられた。

そこで、第 6-3 図のそれぞれ 6 つの生育区において、どの象限に位置しているかという点に注目して、根系サイズおよび分枝の疎密度における各品種の特徴を把握しようとした（第 6-11 表）。まず左側のインド型 3 品種は 6 つの区のうち 5 つで第 1 象限あるいは第 4 象限に入っており、根系サイズが大きい傾向を持つことを示した。しかし、低脚烏尖と台中在来 1 号は、多くの区で同じ象限に入っていたのに対し

て、IR-8 は5つの区で分枝が疎であることを意味する第3・第4象限に位置しており、それらとはやや異なっていた。Peta は培養系の4つの区で根系サイズが小さく、第2・第3象限に位置していた。また、統一は根端培養以外の4つの区で第1・第4象限にあることから、相対的に根系の量的発達が優れていることを示した。残りの菜園種とユーカラの2品種は、3つの区で同じ象限に位置しており、かなりの類似性が見い出されたが、菜園種がほとんどの区で密な分枝を示す第1・第2象限に分布したのに対して、ユーカラは2つの区で第3象限に入っているといった相違点も認められた。

続いて第6-11表をもとにして、任意の2品種が同じ象限にはいった場合を+1点、最も遠い場合、すなわち原点を対照とした反対側の象限に入った場合を-1点として、6つの区における累積得点を求め、種子根系の形態的特徴における品種間の共通性を数値化して、相対的に評価することを試みた(第6-12表)。プラスの数字が大きいほど2品種の共通性は高く、逆にマイナスの数字が小さくなるほど共通性は低いということを意味している。まず低脚烏尖は、子品種であるIR-8、および台中在来1号との間に共通性を示すプラスの値が見い出され、とくに低脚烏尖と台中在来1号との間の共通性が高いことが明らかとなった。また、異母姉妹品種に当たるIR-8と台中在来1号との間にも共通性が認められた。このことは、すでに前段落や第4章で考察した、これらインド型水稻3品種の根系発達様式の類似性を改めて裏付けるものと言える。IR-8は、その他にも子にあたる統一との共通性を有していた。また、Petaはプラスの値を全く示さず、独自の位置にあり、統一は、母本のIR-8に加えて、やはり類縁関係にあるユーカラとも若干の共通性を有していた。また、インド型として分類されている菜園種は、直接の類縁関係は持たないにもかかわらず、表中では2番目に高い共通性をユーカラとの間に有していた。このことは、すでに第4章・第5章で示唆されたように、菜園種がその粒形と同じく、むしろ日本型のユーカラに近い根系発達様式を有することを強く裏付けるものである。

このように、根系の発達様式には、ほぼ各品種の生態型や交雑過程（第4-2図）に対応する形で共通性が見いだされたが、IR-8とPetaのような直系品種間においても、共通性を示さない場合がいくつか認められた。鯨（1994）は、半矮性遺伝子（Sd-1）を同一座に持つ水稻品種の間にも根系角度には大きな変異が存在することから、地上部を支配している半矮性遺伝子が根系形態の角度を支配している可能性は低いと考察している。これと同様に、本研究で供試した品種群についても、根系形質の遺伝様式が必ずしも地上部の遺伝と完全には対応しないことは十分推察されるところである。もっとも、近縁品種間の形態比較のみで遺伝様式を解析することはもちろん不可能であり、この方法の限界を認めざるを得ない。

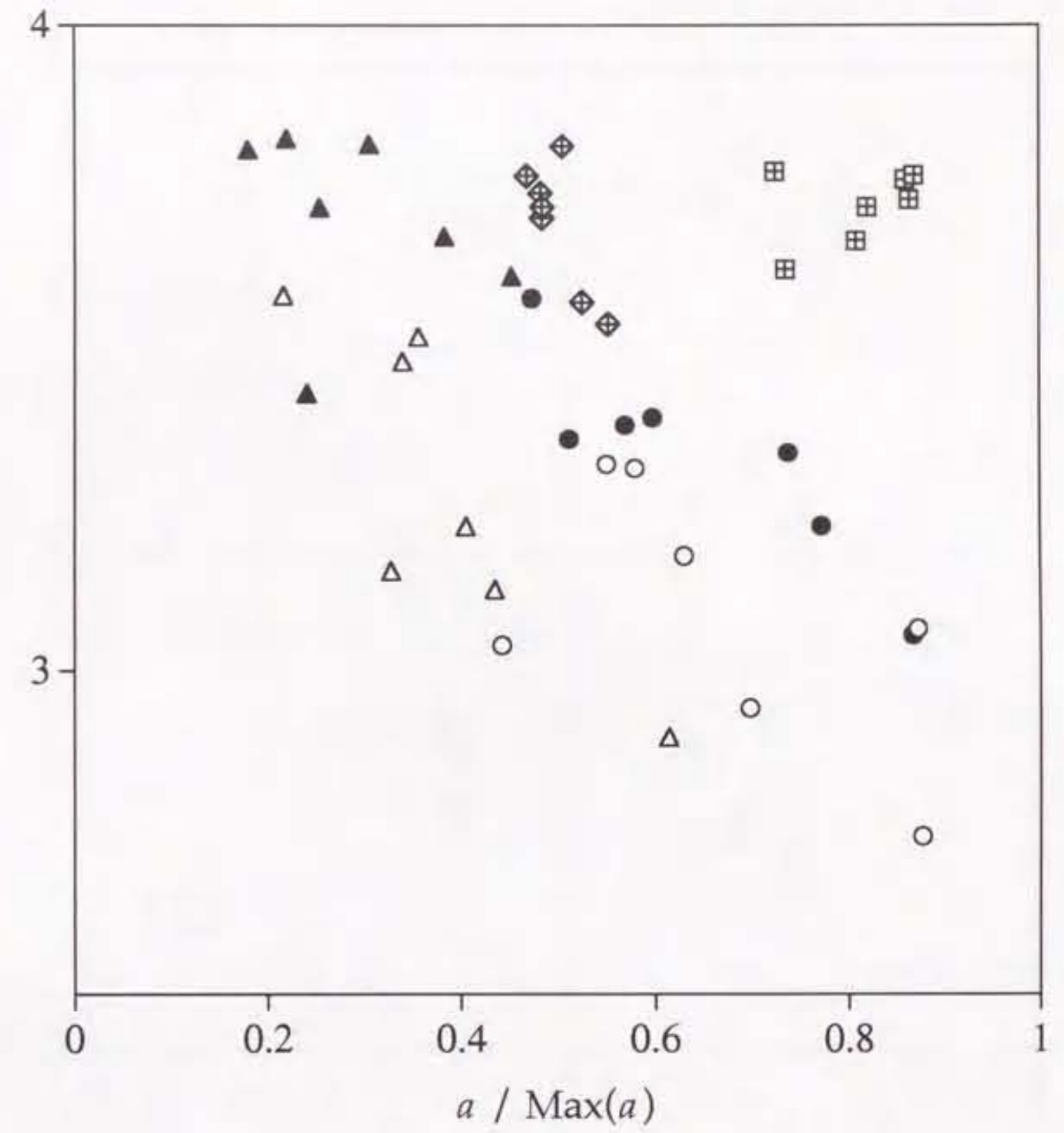
ところで、主成分分析の結果を通して次に述べるような点も見いだされた。サイズを表す主成分、分枝頻度に関わる主成分を構成する各根系形質の固有ベクトルの大きさや方向は、すべての生育区で必ずしも同一ではなく、さらにどの区においてもL型1次側根、S型1次側根あるいは2次側根の間で固有ベクトル値は大きく異なっていた（例えば第6-10表）。このことは、L型1次側根とS型1次側根の環境因子に対する応答反応の違い（第4-6表）とともに、異形側根に対する遺伝的支配が異なることを暗示しており、異形根性に着目して根系調査を行うことが、いかに重要であるかを改めて示すものと言えよう。

本章では、水稻の根系発達における遺伝子型変異の検出に際して、器官培養法、数学的解析法および近縁品種群を用いることの意義を論じてきた。これらは、本章の冒頭で述べたように、根系発達における表現型変異の実体とその整理、換言すれば現象の科学的把握のための方法論の確立と一体をなすものと位置づけられる。その結果、本章の考察によって、それらの有効性と限界を示すことができたと考える。根系の改良を通じての各種不良環境下における作物生産の安定・多収という最終目標を達成するため、現在進められている育種計画を加速させる上で、これらの知見が一定の貢献をなすものとする。

最後に、本研究では Bray (1954) が土壌中での異なる根系領域として区分したうち、根面吸収帯の大部分を占める側根の発達における遺伝子型変異については入念に考察を行った。しかし、もう一方の根系吸収帯を規定する主根軸（節根および種子根）の発達については、第4章のインタクト培養および第5章の根箱栽培で、外観的に明確な品種間差異を認めたが、時間的制約によって定量的解析を十分に行う余裕はなかった。当然のことながら、緒論で触れたように根系の諸機能におけるこれら2種類の根系領域の果たす役割は全く異なっている。すなわち移動性の小さい養分の吸収や微生物との共生などは根面吸収帯が主要な場であるのに対して、移動性の大きい養分の吸収のみならず、植物体の支持や耐旱性にとって大きな意味を持つ深根性などの特性は、根系吸収帯の拡大によって獲得されるものである。したがって、外部形態を基準として機能面で優れた根系を選抜しようとする際には、片方だけでなく、両者を考慮に入れた総合的な評価が行われなければならない。

その場合には、土壌栽培と比較して生育環境を単純化できるという理由から、本研究において遺伝子型変異の検出に有効であると認められた器官培養法を導入することも、非常に有意義ではないかと考えられる。しかし、根系吸収帯は単に主根軸の数や長さだけでなく、走行角によって決定される空間的配置が極めて重要であるため、液体培地中での生育を通してそれを把握することは不可能である。そのため、固形物を培地として発達した根系を、ピンボード法などのように、空間的配置をそのままにして採取できるような手法を編み出す必要がある。とくにこの点を課題として、今後の研究を発展させていきたいと考えている。

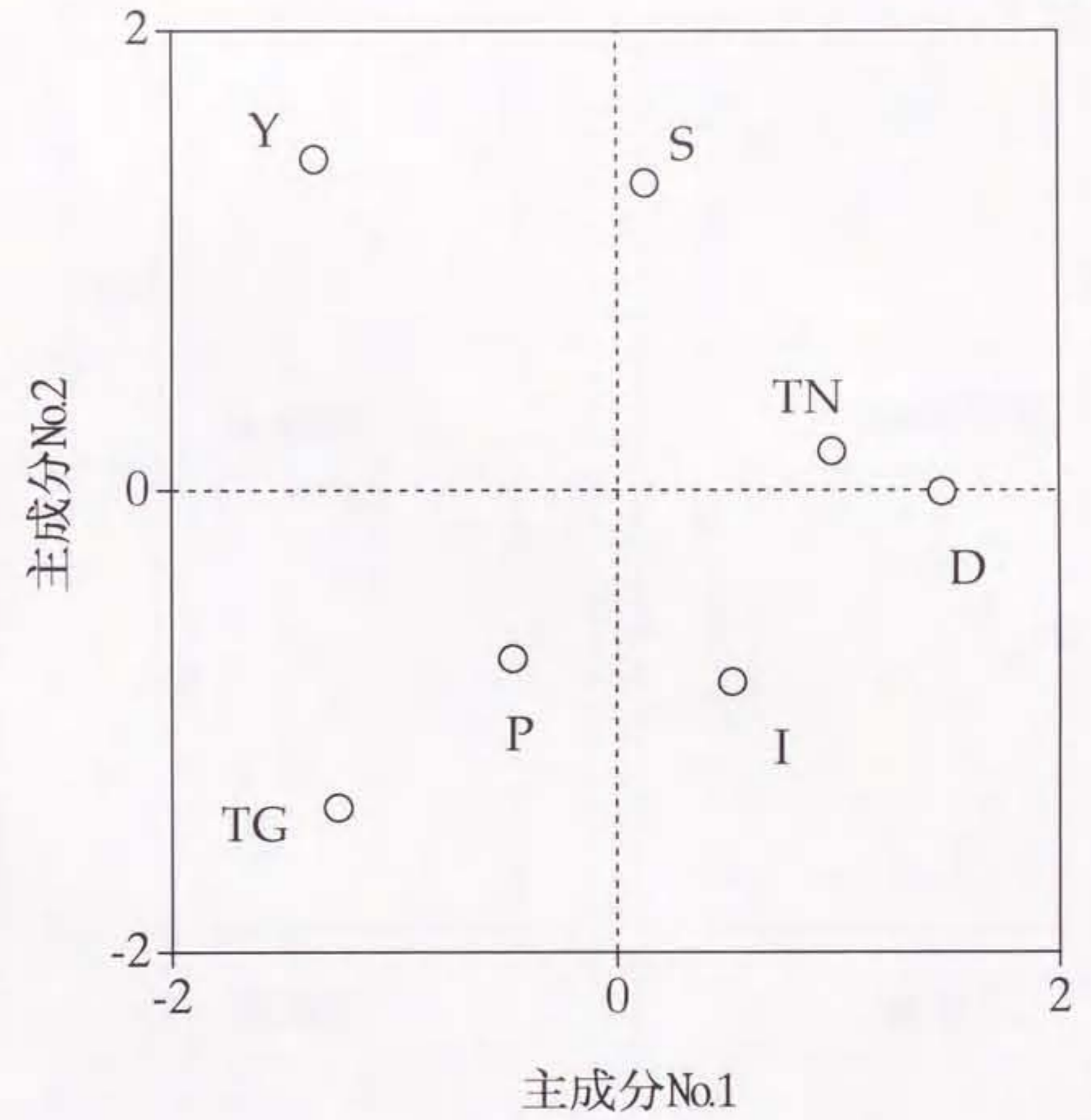
総根長 (mm) の常用対数



根端培養	○	Ex-R2区	△	Ex-R2c区
インタクト培養	●	In-R2区	▲	In-R2c区
根箱	◇	畑地区	田	湛水区

第6-1図

6つの異なる生育条件のもとで3週間生育した水稲7品種の種子根系におけるトポロジー指数と総根長との関係。凡例の略号については第4-5図(培養)および第5章の材料と方法の項(根箱)を参照。

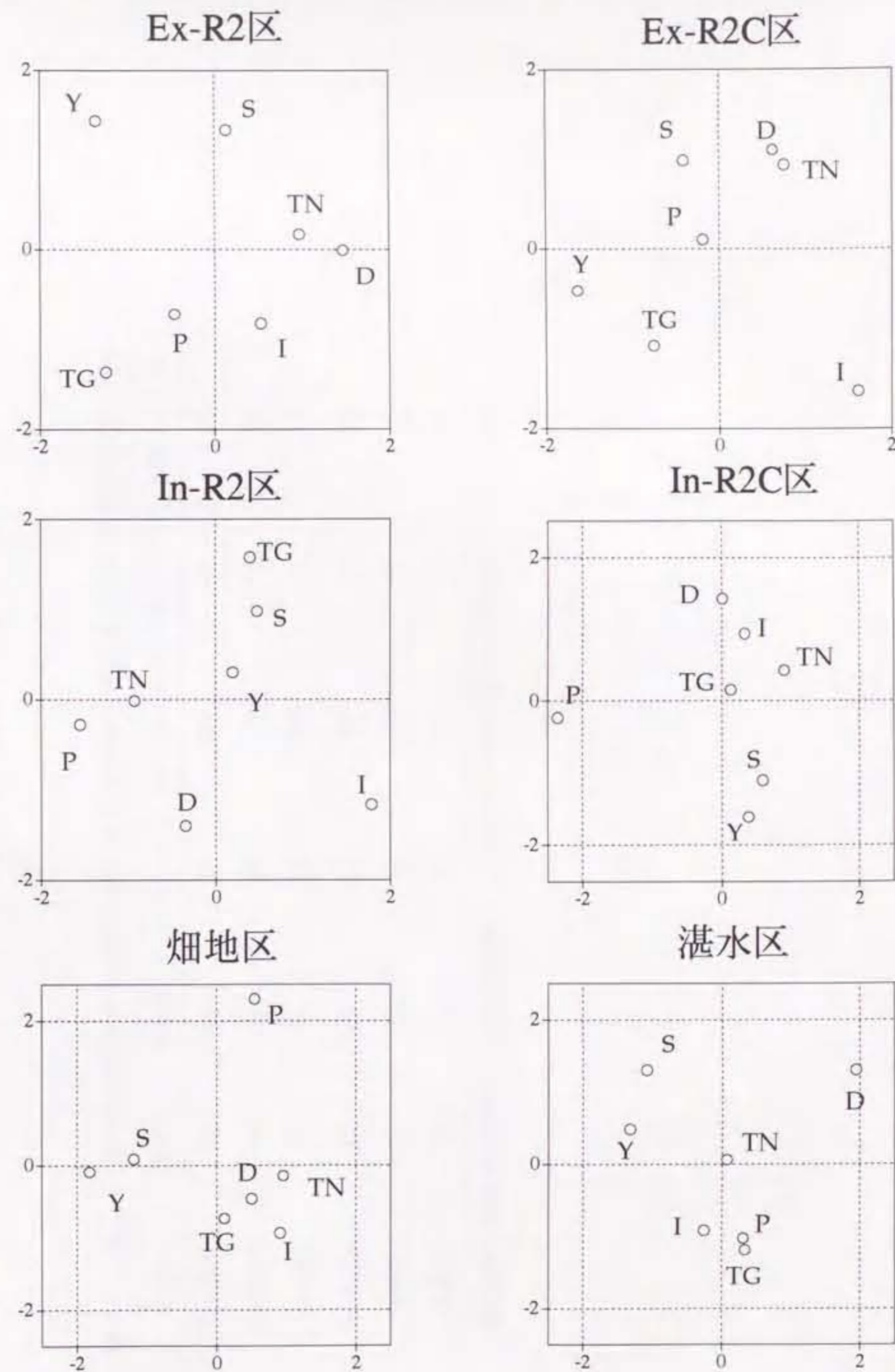


第6-2図

Ex-R2区で3週間生育した水稻種子根系における20形質の主成分分析から得られた第1主成分および第2主成分得点による供試7品種の分布。

D, 低脚烏尖; I, IR-8; P, Peta; S, 菜園種; TG, 統一; TN, 台中在来1号; Y, ユーカラ。

分枝頻度に関わる主成分



第6-3図 根系サイズを表す主成分

6つの異なる生育条件で3週間生育した根系のサイズを表す主成分と分枝頻度に関わる主成分による供試7品種の分布. 図中のアルファベットは第6-2図を参照.

第6-1表 6つの生育条件で3週間生育した根系の形質に認められた品種間のばらつき

生育区	総根数	総根長	$a / \text{Max}(a)$	$Pe / \text{Max}(Pe)$	外部リンク長	内部リンク長
Ex-R2区	63	43	25	24	54	22
Ex-R2C区	56	53	32	33	34	20
In-R2区	29	36	23	29	11	14
In-R2C区	15	29	33	40	21	17
畑地区	19	22	6	10	12	5
湛水区	9	14	7	8	9	10

数値は7品種の平均値の平均を基準とした各品種の平均値の変動係数(%)を表す。

第6-2表 6つの生育条件で3週間生育した根系の形質に認められた個体間のばらつき

	総根数	総根長	$a / \text{Max}(a)$	$Pe / \text{Max}(Pe)$	外部リンク長	内部リンク長
Ex-R2区	25	21	22	21	22	17
Ex-R2C区	29	23	20	18	22	13
In-R2区	26	24	23	27	22	19
In-R2C区	24	23	26	27	14	13
畑地区	10	10	8	10	7	5
湛水区	8	12	8	10	6	7

数値は7品種の変動係数(%)の平均値を表す。

第6-3表 6つの異なる生育条件で3週間生育した根系の形質に認められた品種間差異の検定におけるP値の比較（一元配置の分散分析によって計算し、小数点以下10桁まで表示）。

	総根数	総根長	$a / \text{Max}(a)$	$Pe / \text{Max}(Pe)$	外部リンク長	内部リンク長
Ex-R2区	0.0000000000	0.0000000009	0.0000054765	0.0000032677	0.0000000000	0.0000004023
Ex-R2c区	0.0000000000	0.0000000000	0.0000000621	0.0000000005	0.0000000007	0.0000000004
In-R2区	0.0029099166	0.0000344155	0.0019517918	0.0009174327	0.2020528270	0.0333850305
In-R2c区	0.1570758142	0.0001888564	0.0000816925	0.0000314938	0.0000264225	0.0000865979
畑地区	0.0016751414	0.0001364497	0.3438020862	0.1014077598	0.0021355673	0.0655956086
湛水区	0.0335691515	0.0014668216	0.1984685363	0.3199829118	0.0048676197	0.0431983589

第6-4表

Yamauchi et al. (1987) による解析データから作成した陸稲とトウモロコシの全根系における発育学的形質, および平均リンク長とトポロジー指数の推定値.

	発育学的形質				平均リンク長 (mm)		トポロジー指数
	主根軸数	主根軸長	総根数	総根長	外部	内部	$a/\text{Max}(a)$
陸稲	29	6244	42423	177819	3.1	1.1	0.28
トウモロコシ	17	6136	11645	130085	6.4	4.7	0.30

平均リンク長はS型側根を外側リンク, それ以外の根を内部リンクとみなし, $a/\text{Max}(a)$ は主根軸の根端から基部までの外部パス長(1次側根数+1に等しい)をアルチユードとして計算した.

第6-5表

Yamauchi et al. (1987) による解析データから作成した陸稲とトウモロコシの全根系における側根の平均長 (mm) .

	L型				S型				Total						
	1次	2次	3次	1次	2次	3次	4次	1次	2次	3次	4次	1次	2次	3次	4次
陸稲	16.5	16.0	-	4.7	2.8	3.6	-	7.2	2.8	3.6	-	-	-	-	-
トウモロコシ	64.0	37.1	21.0	10.2	6.1	3.7	2.4	19.7	7.2	3.8	2.4	-	-	-	-

注) -: 発生なし.

第6-6表

Yamauchi et al. (1987) による解析データから作成した陸稲とトウモロコシの全根系における側根の発根密度 (数/cm) .

	L型				S型				Total			
	1次	2次	3次	4次	1次	2次	3次	4次	1次	2次	3次	4次
陸稲	3.94	0.03	-	-	14.78	7.18	9.05	-	18.71	7.21	9.05	-
トウモロコシ	1.01	0.06	0.00	0.00	4.65	1.77	0.94	1.27	5.67	1.83	0.94	1.27

注) -: 発生なし.

第6-7表

Kono et al. (1987) による解析データから作成した異なる土壌水分条件下で生育したダイズの全根系における発育学的形質、および平均リンク長とトポロジー指数の推定値.

	発育学的形質		平均リンク長 (mm)		トポロジー指数	
	直根軸長	総根長	外部	内部		
対照区	431	6251	93738	8.9	6.1	0.06
上方灌水区	416	7156	89687	6.8	5.7	0.04
下方灌水区	438	5894	76555	6.8	6.1	0.03

第6-4表脚注参照.

第6-8表

Kono et al. (1987) による解析データから作成した異なる土壌水分条件下で生育したダイズ的全根系における側根の平均長 (mm) .

	L型				S型				Total						
	1次	2次	3次	1次	2次	3次	4次	1次	2次	3次	4次	1次	2次	3次	4次
対照区	94.5	32.5	20.3	15.5	11.0	7.8	5.1	61.4	13.8	8.1	5.1				
上方灌水區	83.5	37.5	16.8	16.5	10.3	6.4	2.0	49.5	17.8	6.5	2.0				
下方灌水區	106.0	34.5	16.8	14.4	9.6	7.2	3.3	58.0	17.1	7.5	3.3				

第6-9表

Kono et al. (1987) による解析データから作成した異なる土壌水分条件下で生育したダイズの全根系における側根の発根密度 (数/cm) .

	L型				S型				Total			
	1次	2次	3次	4次	1次	2次	3次	4次	1次	2次	3次	4次
対照区	4.64	0.29	0.02	3.34	3.34	1.99	0.84	0.80	7.98	2.29	0.86	0.80
上方灌水区	3.13	0.71	0.01	3.22	1.88	1.37	0.82	6.35	2.60	1.38	0.82	
下方灌水区	2.03	0.77	0.03	2.24	1.78	1.26	0.68	4.27	2.54	1.29	0.68	

第6-10表

Ex-R2区の結果をもとに計算した主成分分析による第1および第2主成分における固有値と寄与率, および各根系形質の固有ベクトル.

		主成分No.1	主成分No.2
	固有値	10.936	5.075
	寄与率	0.547	0.254
	累積寄与率	0.547	0.801
種子根軸	長さ	0.241	-0.180
L型1次側根	数	0.298	-0.056
	長さ	0.296	-0.041
	平均長	0.208	0.155
	発根密度	0.152	0.155
S型1次側根	数	0.257	-0.057
	長さ	0.117	0.184
	平均長	-0.179	0.337
	発根密度	-0.002	0.431
2次側根	数	0.297	0.041
	長さ	0.225	0.227
	平均長	-0.147	0.373
	発根密度	0.173	0.326
根系全体	数	0.290	-0.004
	長さ	0.264	0.097
	MBO	0.237	0.139
トポロジー	$a / \text{Max}(a)$	-0.246	-0.126
指数	$Pe / \text{Max}(Pe)$	-0.274	0.016
平均リンク長	外部リンク	-0.223	0.262
	内部リンク	0.049	-0.407

第6-11表 6つの異なる生育条件で3週間生育した根系の主成分分析による分布図(第6-3図)

において7品種が位置する象限.

生育区	低脚烏尖	IR-8	台中在来1号	Peta	統一	菜園種	ユーカーラ
Ex-R2区	IV	IV	I	III	III	I	II
Ex-R2C区	I	IV	I	II	III	II	III
In-R2区	III	IV	III	III	I	I	I
In-R2C区	I	I	I	III	I	IV	IV
畑地区	IV	IV	IV	I	IV	II	III
湛水区	I	III	I	IV	IV	II	II

第6-12図 7品種が位置する象限(第6-11表)から推定した種子根系の発達様式における共通性.

	低脚烏尖	IR-8	台中在来1号	Peta	統一	菜園種	ユ-カラ
低脚烏尖	-	2	5	0	0	-2	-3
IR-8	2	-	1	-2	2	-2	-1
台中在来1号	5	1	-	-1	-1	-1	-2
Peta	0	-2	-1	-	0	-2	-3
統一	0	2	-1	0	-	-1	1
菜園種	-2	-2	-1	-2	-1	-	3
ユ-カラ	-3	-1	-2	-3	1	3	-

注) 表中の数値は、任意の2品種が同じ象限にはいった場合を+1点、原点を対照とした反対側の象限に入った場合を-1点として、6つの区を通して計算した累積得点.

謝辞

まず本研究を遂行するに当たり、最後まで有益な御助言ならびに懇切な御指導を頂いたのみならず、何度も挫けそうになった私を励まし、元気づけて下さった名古屋大学農学部作物科学研究室の河野恭廣教授には、ここではとても表現し尽くせぬ程に感謝の念で一杯であります。誠にもって厚く御礼を申し上げます。次に、投稿論文の共著者として御助言と御指導を頂いた上、お忙しい中に私の拙稚な英文に目を通して下さった山内章助教授および飯嶋盛雄博士に心から感謝の意を表します。さらには、私のような至らぬ人間に対しても、常に暖かく接して下さった作物科学教室の皆様にも、本当に本当に有難うと言いたい気持ちです。また、トポロジー解析のことで長電話を掛けても、決して迷惑がらずに相談に乗って下さった神戸大学農学部の巽二郎助教授、やはりトポロジー解析に関して2度にわたり手紙を頂いた York 大学の Alastair Fitter 教授、そして1報目と2報目の投稿論文を添削して下さった ViSCA の José Roca Pardales, Jr. 助教授に対しても感謝する次第であります。最後に、いつも私のことを優しく気遣ってくれた家族の一人一人、並びにここに挙げた全ての方々の幸福を心から祈りながら筆を置きたいと思います。

引用文献

- 阿部淳・山本真也・森田茂紀・秋田重誠 1994. 土壤水分条件がイネの分枝根の発達に及ぼす影響. 日作紀 63: 200-201.
- Alberda, Th. 1953. Growth and root development of lowland rice and its relation to oxygen supply. *Plant Soil* 5: 1-28.
- Allard, R. W. and A. D. Bradshaw 1964. Implications of genotype-environmental interactions in applied plant breeding. *Crop Sci.* 4: 503-508.
- 番場宏治・大久保隆弘 1981. 畑作物の根系分布と収量との相互関係. 第3報 畑水稻, 水稻—陸稻交配稻および陸稻の根系分布と根量に対する土壤水分の影響. 日作紀 50: 1-7.
- Berntson, G. M. 1992. A computer program for characterizing root system branching patterns. *Plant Soil* 140: 145-149.
- Berntson, G. M. and F. I. Woodward 1992. The root system architecture and development of *Senecio vulgaris* in elevated carbon dioxide and drought. *Funct. Ecol.* 6: 324-333.
- Berntson, G. M. 1994a. Modeling root architecture: Are there tradeoffs between efficiency and potential of resource acquisition? *New Phytol.* 127: 483-493.
- Berntson, G. M. 1994b. Root system and fractals: How reliable are calculations of fractal dimensions? *Ann. Bot.* 73: 281-284.
- Bhaduri, P. N. and M. Ghosh 1965. Excised embryo culturing in the study of inheritance of root types in rice. *Bot. Mag. Tokyo* 78: 347-352.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* 13: 115-155.
- Bray, R. H. 1954. A nutrient mobility concept of soil-plant relationship. *Soil Sci.* 78: 9-22.
- Brown, R. 1959. The growth of the isolated root in culture. *J. Exp. Bot.* 10: 169-177.

- Butcher, D. N. and H. E. Street 1964. Excised root culture. *Bot. Rev.* 30: 513-586.
- Cannon, W. A. 1949. A tentative classification of root system. *Ecology* 30: 542-548.
- Chang, T. T., G. C. Loresto and O. Tagumpay 1972. Agronomic and growth characteristics of upland and lowland rice varieties. In IRRI ed., *Rice Breeding*. Int. Rice Res. Inst., Los Baños, Philippines. 645-661.
- Chang, T. T., G. C. Loresto, J. C. O'Toole and J. L. Armenta-Soto 1982. Strategy and methology of breeding rice for drought-proun areas. In IRRI ed., *Drought Resistance in Crops with Emphasis on Rice*. Int. Rice Res. Inst., Los Baños, Philippines. 217-244.
- Charles, H. P. 1959. Studies on the growth of excised roots VII. Effect of 2-naphthoxyacetic acid on excised roots from four strains of groundsel. *New Phytol.* 58: 81-84.
- Charles, H. P. and H. E. Street 1959. Studies on the growth of excised roots VI. The effect of certain amino acid and auxin on the growth of excised groundsel roots. *New Phytol.* 58: 75-80.
- De Haan, J. van B. 1911. *De Rijstplant. Eene anatomishe beschrijving der rijst plant.* 原島重彦訳 稲一稲体解剖記載 (1943), 一杉書店, 東京.
- Dittmer, H. J. 1937. A quantitative study of roots and root hairs of a winter rye plant (*Secale cereale*). *Am. J. Bot.* 24: 417-420.
- Drew, M. C., L. R. Saker and T. W. Ashley 1973. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. I. The effect of nitrate concentration on the growth of axes and laterals. *J. Exp. Bot.* 24: 1189-1202.
- Eghball, B., J. R. Settimi, J. W. Maranville and A. M. Parkhurst 1993. Fractal analysis for morphological description of corn roots under nitrogen stress. *Agron. J.* 85: 287-289.
- Ekanayake, I. J., D. P. Garrity, T. M. Masajo and J. C. O'Toole 1985a. Root pulling resistance in rice: Inheritance and association with drought tolerance. *Euphytica* 34: 905-913.

- Ekanayake, I. J., J. C. O'Toole, D. P. Garrity and T. M. Masajo 1985b. Inheritance of root characters and their relations to drought resistance in rice. *Crop Sci.* 25: 927-933.
- Fitter, A. H. 1985. Functional significance of root morphology and root system architecture. In Fitter, A. H., D. Atkinson, D. J. Read and M. B. Usher eds., *Ecological Interaction in Soil*. Blackwell, Oxford. 87-106.
- Fitter, A. H. 1986. The topology and geometry of plant root systems: Influence of watering rate on root system topology in *Trifolium pratense*. *Ann. Bot.* 58: 91-101.
- Fitter, A. H. 1987. An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New Phytol.* 106: 61-77.
- Fitter, A. H. 1988. The ecological significance of root system architecture: an economic approach. In Atkinson, D. ed., *Plant Root Growth - An Ecological Perspective*. Blackwell, Oxford. 229-243.
- Fitter, A. H., R. Nichols and M. L. Harvey 1988. Root system architecture in relation to life history and nutrient supply. *Funct. Ecol.* 2: 345-351.
- Fitter, A. H. 1991. Characteristics and functions of root systems. In Waisel, Y., A. Eshel and U. Kafkafi eds., *Plant Roots: The Hidden Half*. Marcel Dekker, New York. 3-25.
- Fitter, A. H. and T. R. Stickland 1991. Architectural analysis of plant root systems. II. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species. *New Phytol.* 118: 383-389.
- Fitter, A. H. and T. R. Stickland 1992a. Architectural analysis of plant root systems. III. Studies on plants under field conditions. *New Phytol.* 121: 243-248.
- Fitter, A. H. and T. R. Stickland 1992b. Fractal characterization of root system architecture. *Funct. Ecol.* 6: 632-635.
- 藤井義典 1960. 水稻における分岐根の発達について. *日作紀* 28: 15-16.

藤井義典 1959. 水稻における分岐根の発達について その2. 日作紀 29: 66-68.

藤巻宏・鶴飼保雄 1985. 遺伝と育種3 世界を変えた作物. 培風館, 東京. 1-12.

藤原彰夫・小島邦彦 1955. 植物根の生理化学的研究. 第1報 水稻並びに小麦の分離根の生育に及ぼす環境条件の影響について. 土肥誌 26: 295-298.

藤原彰夫・小島邦彦 1959. 植物根の組織培養法. 農業および園芸 7: 1039-1044.

原田二郎・姜始龍・山崎耕宇 1994. 日印交雑当における根系の形成. 第1報 1次根の形成数と伸長方向. 日作紀 63: 423-429.

Hasegawa, H., T. Kon and Y. Kono 1994. Root development of F-1 rice hybrid and parents as affected by nitrogen concentration of culture solution. Soil Sci. Plant Nutr. 40: 531-537.

長谷川新一・中山兼徳・白井恵治 1960. 畑作水陸稲の吸水特性の比較. 日作紀 28: 279-280.

Hou, C. R. and K. L. Lai 1983. Root physiology of japonica and indica rices (*Oryza sativa* L.). 2. Nitrogen uptake and the enzyme activities of nitrogen metabolism. J. Agr. Assoc. China 124: 10-18.

Hurd, E. A. 1968. Growth of roots of seven varieties of spring wheat at high and low moisture levels. Agron. J. 60: 201-205.

一井眞比古 1994. 植物の根に関する諸問題 (16) —突然変異体による遺伝解析—. 農業および園芸 69: 1233-1237.

泉泰弘・河野恭廣 1993. 水稻根の形質に関する品種比較 2. 培養根の窒素代謝における品種間差異. 日作紀 62 (別2): 111-112.

Juliano, J. B. and M. A. Aldama 1937. Morphology of *Oryza sativa* Linnaeus. Philippine agriculturist. 26: 1-27.

川島長治 1988a. 水稻の根系形成に関する研究. 第3報 根の数, 長さ, 体積, 表面積の推移. 日作紀 57: 26-36.

- 川島長治 1988b. 水稻の根系形成に関する研究. 第4報 主稈葉数の異なる品種間の差異について. 日作紀 57: 37-47.
- 川田信一郎・芝山秀次郎 1965. 水稻冠根における分枝根始原体の形成, とくにその形態的様相について. 日作紀 33: 423-431.
- 川田信一郎・芝山秀次郎 1966. 水稻冠根における2次根の分枝の様相. 日作紀 35: 59-70.
- 川田信一郎・石原愛也・角田昌一 1967. 水稻種子根の培養における培地の組成について. 日作紀 36: 68-73.
- 川田信一郎・石原愛也・角田昌一 1968a. 水稻種子根の培養, とくに培養に供試する分離種子根についての検討. 日作紀 37: 442-446.
- 川田信一郎・石原愛也・角田昌一 1968b. 水稻種子根の培養, とくに胚盤を有する種子根などを用いた場合について. 日作紀 37: 447-453.
- 川田信一郎・石原愛也・松井重雄・咲花茂樹 1975. 水稻種子根の培養, とくに糖の種類, 濃度および供給方法が根の生育に及ぼす影響. 日作紀 44: 93-108.
- 川田信一郎・副島増夫・山崎耕宇 1978. 水稻における“うわ根”の形成量と玄米収量との関係. 日作紀 47: 617-628.
- 菊池文雄・板倉登・池橋宏・横尾政雄・中根晃・丸山清明 1985. 短稈・多収水稻品種の半矮性に関する遺伝子分析. 農技研報D 36: 125-146.
- 金晋縞・折谷隆志・井之上準 1986. 根端培養法による日本型水稻と日印交雑水稻における種子根の生長の比較. 日作紀 55: 217-222.
- 金晋縞・井之上準・折谷隆志 1987. 培養液の組成の違いが日本型水稻と日印交雑水稻の分離種子根の生長に及ぼす影響. 日作紀 56: 171-176.
- 金晋縞・井之上準 1987. 韓国の日印交雑水稻品種の交配親ならびにアジアの栽培稲の分離根の生長に及ぼすカザミノ酸の影響. 日作紀 56: 499-502.
- 河野恭廣・山田記正 1969. 水稻根における皮層崩壊現象の発生生理学的研究. 日作紀 38: 477-488.

河野恭廣・山田記正 1972. 水稲根における皮層崩壊現象と側根發育について. 日作紀 41: 256-266.

河野恭廣・井桁正宏・山田記正 1972. 水稲種子根における側根群の發生生理学的研究. 日作紀 41: 192-204.

河野恭廣 1987. 根の形態と機能. 農業技術大系土壤施肥編. 第1巻 土壤の働きと根圏環境 土壤と根圏 (II). 農文協, 東京. 1-19.

Kono, Y., K. Tomida, J. Tatsumi, A. Yamauchi and J. Kitano 1987a. Effects of soil moisture conditions on the development of root system of soybean plant (*Glycine max* Merr). Jpn. J. Crop Sci. 56: 597-607.

Kono, Y., A. Yamauchi, T. Nonoyama, J. Tatsumi and N. Kawamura 1987b. A revised experimental system of root-soil interaction for laboratory work. Environ. Control in Biol. 25: 141-151.

河野恭廣 1990. 土壤要因と形態. 松尾高嶺編 稻学大成 第1巻 形態編. 農文協, 東京 425-438.

鯨幸夫 1994. 植物の根に関する諸問題 (16) —遺伝変異と環境変異—. 農業および園芸 69: 717-725.

熊沢正夫 1979. 植物器官学. 裳華房, 東京. 313-325.

Kwak, K. S., M. Iijima, A. Yamauchi and Y. Kono 1995. Carbon and nitrogen dynamics with aging in seminal root system of rice seedling. Jpn. J. Crop Sci. 64: 629-635.

Lai, K. L. and T. C. Lee 1971a. Physiological and ecological studies on the roots of rice plants. - The effects of casein acid hydrolysate on the growth of excised roots *in vitro*. Mem. Coll. Agr. Natl. Taiwan Univ. 12: 59-72.

Lai, K. L. and T. C. Lee 1971b. Physiological and ecological studies on the roots of rice plants. - The improved culture media for *in vitro* culture of indica rice roots. Mem. Coll. Agr. Natl. Taiwan Univ. 12: 73-94.

Lai, K. L. and C. R. Hou 1983. Root physiology of japonica and indica rice (*Oryza sativa* L.). 1. Growth feature of excised root and embryo culture. J. Agr. Assoc. China 124: 1-9.

森敏夫 1959. 水稻の根と地上部の相対性長. 日作紀 29: 69-74.

Morita, S., T. Suga, Y. Haruki and K. Yamazaki 1988. Morphological characters of rice roots estimated with a root length scanner. Jpn. J. Crop Sci. 57: 371-376.

森田茂紀・菅徹也・山崎耕宇 1988. 水稻における根長密度と収量との関係. 日作紀 57: 438-443.

Morita, S. and H. P. Collins 1990. A method to describe root branching. Jpn. J. Crop Sci. 59: 580-581.

森田茂紀・山崎耕宇 1990. 根系. 松尾高嶺編 稲学大成 第1巻 形態編. 農文協, 東京 120-142.

森田茂紀 1994. 植物の根に関する諸問題 (13) — 水稻の根系形成を考える場合の視点 (1) —. 農業および園芸 69: 933-938.

森田茂紀・山田章平・阿部淳 1995. イネの根系形態の比較—成熟期における品種間比較—. 日作紀 64: 58-65.

長井保・広田秀憲 1958. 根の特性からみた栽培稲品種. (I) 苗代放置稲の二三の生態について. (II) 根径, 発根その他の特性について. 日作紀 27: 217-220.

中川坦 1995. 21世紀の世界の食糧需給を展望する (その2) — 人口・環境問題と食糧安全保障 — 世界の農林水産 5月号: 4-22.

Nicou, R., L. Ségué and G. Haddad 1970. Comparaison de l'enracinement de quatre variétés de riz pluvial en présence ou absence de travail du sol. Agron. Trop. 25: 639-659.

折谷隆志・笹井祐子・野上恵子 1984. 水稻の根端培養に関する2, 3の考察. 日作紀 53 (別2): 222-223.

- O'Toole, J. C. and Soemartono 1981. Evaluation of a simple technique for characterizing rice root system in relation to drought resistance. *Euphytica* 30: 283-290.
- O'Toole, J. C. and W. L. Bland 1987. Genotypic variation in crop plant root systems. *Adv. Agron.* 41: 91-145.
- Pandey, M. P., D. Y. Seshu and M. Akbar 1992. Genetic variation and association of embryo size to rice seed and seedling vigour. *Indian J. Genet. Plant Breed.* 52: 310-320.
- Reddy, T. Y. and R. Kuladaivelu 1992. Root growth of rice (*Oryza sativa*) as influenced by soil-moisture regime and nitrogen. *Indian J. Agron.* 37: 694-699.
- Richards, R. A. and J. B. Passioura 1989. A breeding program to reduce the diameter of the major xylem vessel in the seminal roots of wheat and its effect on grain yield in rain-fed environments. *Aust. J. Agric. Res.* 40: 943-950.
- Russel, R. S. 1977. *Plant root system: Their function and interaction with the soil.* McGraw-Hill, London. 57-58.
- Sadhu, D. and P. N. Bhaduri 1984. Variable traits of root and shoot of wheat. II. Under different cultural conditions and ages. *Z. Acker- und Pflanzenbau* 153: 216-224.
- Schiefelbein, J. W. and P. N. Benfey 1991. The development of plant roots: New approaches to underground problems. *Plant Cell* 3: 1147-1154.
- Sirohi, G. S., D. C. Uprety and O. P. S. Tomar 1978. Studies on the root growth of wheat varieties. *Indian J. Plant Physiol.* 21: 185-196.
- 菅徹也・山崎耕宇 1988. 水稻の生育に伴う根の量的形質の変化および根量と葉の量との生長相関. *日作紀* 57: 671-677.
- Ta, T. C., M. Tsutsumi and K. Kurihara 1981. Comparative study on the response of Indica and Japonica rice plants to ammonium and nitrate nitrogen. *Soil Sci. Plant Nutr.* 27: 83-92.

- Ta, T. C., and K. Ohira 1981. Effect of various environmental and medium conditions on the response of indica and japonica rice plants to ammonium and nitrate nitrogen. *Soil Sci. Plant Nutr.* 27: 347-355.
- Ta, T. C., and K. Ohira 1982a. Comparison of the uptake and assimilation of ammonium and nitrate in Indica and Japonica rice plants using the tracer ^{15}N method. *Soil Sci. Plant Nutr.* 28: 79-90.
- Ta, T. C., and K. Ohira 1982b. Effects of temperature and light intensity on the uptake and assimilation of ^{15}N -labeled ammonium and nitrate in Indica and Japonica rice plant. *Soil Sci. Plant Nutr.* 28: 91-98.
- 高貝公一郎・巽二郎 1993. 施肥レベルと遮光処理がマメ科作物の根系構造におよぼす影響. *日作紀* 62 (別2) : 217-218.
- 高貝公一郎・巽二郎 1994. インゲンマメ根系のトポロジー構造とフラクタル解析. *日作紀* 63 (別1) : 198-199.
- 竹内均・長谷川洋作 1984. 地球生態学 第1章第4節 人間活動のエネルギーと異常気象. 講談社, 東京 46-58.
- 田中典幸 1974. 作物の根に関する研究. *日作紀* 43: 291-316.
- Tanaka, S., A. Yamauchi and Y. Kono 1993. Cultivar difference in the response of root system to nitrogen application in rice plant. *Jpn. J. Crop Sci.* 62: 447-455.
- Tanaka, S., A. Yamauchi and Y. Kono 1995. Root system morphology of four rice cultivars: response of different component roots to nitrogen application. *Jpn. J. Crop Sci.* 64: 148-155.
- Tatsumi, J., A. Yamauchi and Y. Kono 1989. Fractal analysis of plant root system. *Ann. Bot.* 64: 499-503.
- 巽二郎 1992. マメ科作物の根系形態のフラクタル解析 *日作紀* 61 (別1) : 248-249.
- 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.

鳥山國士 1995. イネは世界の食糧危機を救えるか. 農業および園芸 70: 435-436.

Troughton, A. and W. J. Whittington 1969. The significance of genetic variation in root systems. In Whittington, W. J. ed., Root Growth. Butterworths, London: 296-314.

渡邊和男 1995. バイオ作物が食卓に上り始めた—遺伝子組み換え作物をめぐる現状と将来. Newton 9月号 教育社, 東京. 110-115.

Weaver, J. E., J. Krammer and M. Reed 1924. Development of root and shoot of winter wheat under field environment. Ecology 5: 26-50.

Weaver, J. E. 1958. Classification of root system of forbs of grassland and a consideration of their significance. Ecology 39: 393-401.

Werner, C. and J. S. Smert 1973. Some new methods of topologic classification of channel networks. Geogr. Anal. 5: 271-295.

White, P. R. 1934. Potentially unlimited growth of excised tomato root tips in a liquid medium. Plant Physiol. 9: 585-600.

山内 章・河野恭廣 1980. 作物の根群の構造と機能に関する研究. 17. ガラス玉培地と水培地における水稻根の生長の比較. 日作東海支部研究梗概 87: 49-53.

Yamauchi, A., Y. Kono and J. Tatsumi 1987a. Comparison of root system structures of 13 species of cereals. Jpn. J. Crop Sci. 56: 618-631.

Yamauchi, A., Y. Kono and J. Tatsumi 1987b. Quantitative analysis on root system structures of upland rice and maize. Jpn. J. Crop Sci. 56: 608-617.

Yamauchi, A. 1993. Significance of root system structure in relation to the stress tolerance in cereal crops. In Kim, K. J. et al. eds., Low-Input Sustainable Crop Production System in Asia, KCSS, Korea. 347-360.

Yoshida, S., D. P. Bhattacharjee and G. S. Cabuslay 1982. Relationship between plant type and root growth in rice. Soil Sci. Plant Nutr. 28: 473-482.

Yoshida, S. and S. Hasegawa 1982. The rice root system: its development and function. In IRRI eds., Drought resistance in crops with emphasis on rice. Int. Rice Res. Inst. Los Baños, Philippines. 97-114.

Zijlstra, S., S. P. C. Groot and J. Jansen 1994. Genotypic variation of rootstocks for growth and production in cucumber: Possibilities for improving the root system by plant breeding. *Scientia Horticulturae* 56: 185-196.

Zobel, R. W. 1972. Genetics of diageotropica mutant in the tomato. *J. Hered.* 63: 94-97.

Zobel, R. W. 1973. Some physiological characteristics of the ethylene-requiring tomato mutant diageotropica. *Plant Physiol.* 52: 385-389.

Zobel, R. W. 1974. Control of morphogenesis in the ethylene-requiring tomato mutant, diageotropica. *Can. J. Bot.* 52: 735-741.

Zobel, R. W. 1975. The genetics of root development. In Torrey, J. G. and D. T. Clarkson eds., *The development and function of roots*. Academic Press, New York. 261-275.

Zobel, R. W. 1986. Rhizogenetics (root genetics) of vegetable crops. *HortScience* 21: 956-959.

報文目録

1. Izumi, Y., Y. Kono, T. Aoshima, A. Yamauchi and M. Iijima 1995. Effects of physiological and morphological characteristics of root tips excised from rice seminal roots on subsequent growth *in vitro*. Jpn. J. Crop Sci. 64: 622-628.
2. 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: 636-643.
3. Izumi, Y., Y. Kono, A. Yamauchi and M. Iijima 1996. Timecourse changes in two different topological indices with seminal root system development of rice. Jpn. J. Crop Sci. (in press)

公表予定論文

1. Izumi, Y., Y. Kono, A. Yamauchi and M. Iijima 1996. Genotypic variation in the development of seminal root system of rice under different culture conditions *in vitro*. Jpn. J. Crop Sci. (Submitted)
2. Izumi, Y., Y. Kono, A. Yamauchi and M. Iijima 1996. Quantitative analysis of the morphology of seminal root system of rice (*Oryza sativa* L.) grown under different soil moisture conditions. Jpn. J. Crop Sci. (Submitted)

