

窒素施用量が水稻の分枝根形成に及ぼす影響 および分枝根の量的評価

佐々木 修

(作物学研究室)

平成13年8月10日 受理

Quantitative Estimation of Lateral Roots in Rice Plants (*Oryza sativa* L.) grown with Different Amounts of Nitrogen Application

Osamu SASAKI

(Laboratory of Crop Science)

緒 言

水稻の根系は1次根(種子根, 冠根)とそれから発生する多数の分枝根から構成されている。イネ科作物におけるこれらの根の量的把握は従来, ライムギ²⁾, オオムギ⁶⁾などの畑作物で行われており, 微細な分枝根の総量(長さ, 体積, 表面積)が1次根のそれらより著しく勝ることが指摘されている。例えば Dittmer²⁾によると, 播種後4カ月のライムギの根系全体に対する分枝根の割合は, 長さ, 体積, 表面積のいずれについても99%以上に達することを報告している。水稻についても近年精力的な検討が行われ^{7-9, 17, 22, 23)}, 川島⁹⁾が成熟期の水稻について測定した結果によると, 分枝根が長さで97%, 表面積で76%を占め, 分枝根が根系の実質的な構成要素であると報告している。一方, 根系を構成するこれらの種類の根の総量およびそれぞれの量的割合は生育環境の違いによって動的に変動すると考えられるが, この点についての蓄積は畑作物, 水稻のいずれについてもほとんどない。そこで本実験においては窒素(硫酸アンモニウム)の施用量を変えてポット栽培を行い, 根系の一部(第7, 8要素の根)ではあるが, 1次根および種類別の分枝根について, その分布状態を調べ, さらにそれぞれの根の量的構成の変動について検討を行った。

材料と方法

供試材料は水稻品種: 無芒愛国で, 1980年, 東京大学農学部構内の圃場において, 1/2000 a のワグナー

ポットに栽培したものを用いた。ポットに充填した土壌は, 東京大学附属多摩農場の畑土壌で, これに基肥としてポット当たり, リン酸(過リン酸石灰)およびカリ(塩化カリ)を成分量でそれぞれ1g全層に施用した。また, 窒素(硫酸アンモニウム)については施用量を変え, 成分量で1gを施用した区(以下, N1区とする)と2g施用した区(以下, N2区とする)の2処理区を設けた。6月12日, 各処理区それぞれ5ポットに, 第5葉展開期の苗を1株1本植えて移植し, 水管理は常時湛水状態とした。8月28日(乳熟期)に材料の採取を行った。その際, 根の生育に対するポット壁の影響を取り除くため, 側面および底面に沿って, 土壌を2cmの厚さで削り落として除去した後, 土壌を洗い流し, FAAで固定した。各処理区の材料について, 平均的な生育を示した3個体を解体し, 主茎の第7~8要素をそれぞれ単離した。これらの要素から出根した1次根(冠根)のうち, 基部直径(冠根基部から2cmの部位を測定)が1.0~1.1mmを示す下位根を選び, 分枝根の発生密度および長さを測定した。なお, 一般に水稻の1次根からは直径の小さい2次根(平均直径75 μ m, 以下, S型2次根とする)と直径の大きい2次根(平均直径150 μ m, 以下, L型2次根とする)が発生し, L型2次根からはさらに直径の小さい3次根(平均直径70 μ m, 以下, S型3次根とする)の発生する事が認められている¹⁰⁾。本実験で得られた材料についても, これら3種類の分枝根の発生が認められ, それより高次の分枝根の発生は認められなかった。

結 果

1. 茎葉部および1次根

本実験で調査に供した主茎第7および第8要素の1次根の出根・伸長期はそれぞれ第10~13葉出葉期および第11~14葉出葉期と推定される。そこでこれらの1次根が伸長を完了したと考えられる第14葉出葉期についてN1区およびN2区の茎葉部の生育状況をみると、株当たりの茎数はそれぞれ16.2本、19.5本、草丈はそれぞれ66.3cm、71.3cmであり、いずれもN2区が若干勝っていた。また、採取後の主茎第7および第8要素の1次根（下位根）についてみると、主茎1本当たりの根数はそれぞれ23.5本、24.6本で、茎葉部と同様処理区による差はほとんど見られなかったが、平均直径（基部より2cmの部位を測定）はそれぞれ1.02mm、0.88mmであり、N2区の方が若干細い傾向を示した。

2. 2次根

1次根に形成されるS型2次根の根数は基部から先端に向かうに従って増加し、8cm部位で最大（N1区：25.5本、N2区：30.0本）となり、それより先端側ではN1区では大きな変動を示さなかったが、N2区では若干減少傾向を示した（Fig.1）。また、8cm部位より先端側における根数はN2区の方が若干勝っていた。これらの結果より1次根1本当たりに形成されるS型2次根の総数を算出すると、N1区の450本に対してN2区では483本となり、N2区が若干多かった。次にS型2次根の根長をみると、

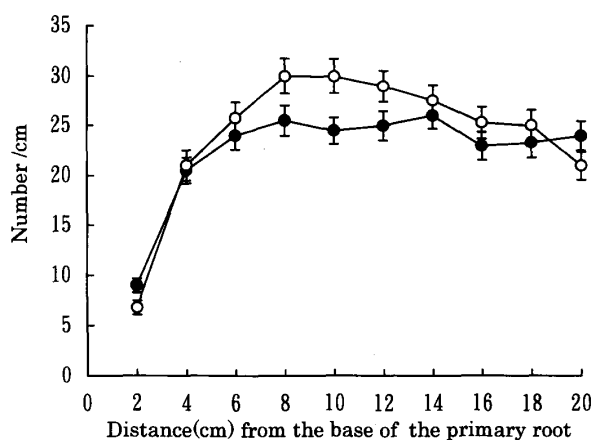


Fig. 1. Density of the thin secondary lateral roots which were formed on the primary root axes.

● : N1 treatment, ○ : N2 treatment.
Vertical bars indicate \pm standard error.

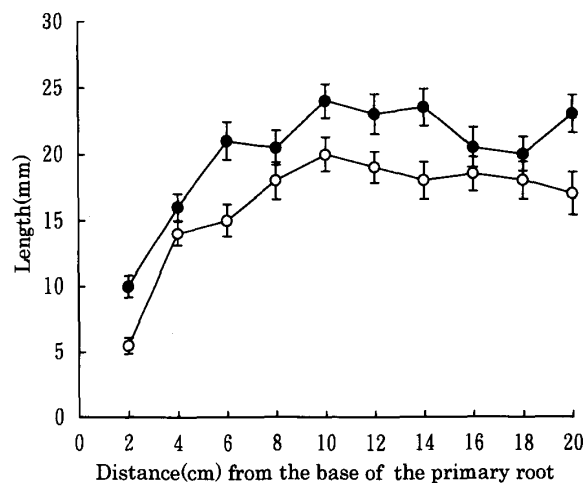


Fig. 2. Average length of the thin secondary lateral roots which were formed on the primary root axes.

● : N1 treatment, ○ : N2 treatment.
Vertical bars indicate \pm standard error.

N1区では1次根の基部から離れるに従って長くなり、10cmの部位で最大（N1区：24.0mm、N2区：20.1mm）を示し、それより先端側での変動は小さかった（Fig.2）。また、いずれの部位においても根長はN1区で勝っていた。これらの測定結果をもとに1次根1本当たりに形成されるS型2次根の総根長を算出すると、N1区の941.6cmに対してN2区では835.6cmであった。

1次根に形成されるL型2次根はS型2次根に比較して根数は著しく少ないが根長が長いという特徴を持っていた（Fig.3）。根数についてみると、S型2次根と同様、1次根基部から離れるに従って増加

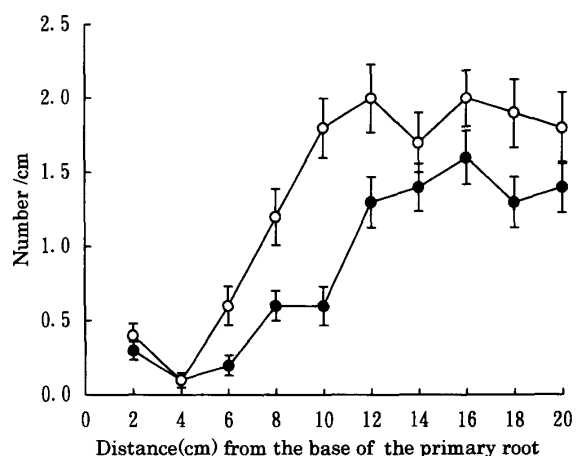


Fig. 3. Density of the thick secondary lateral roots which were formed on the primary root axes.

● : N1 treatment, ○ : N2 treatment.
Vertical bars indicate \pm standard error.

し、12~16cm部位で最大（N1区：1.6本，N2区：2.0本）に達し、それより先端側ではほぼ一定となった。また、根数は1次根のいずれの部位においてもN2区がN1区より勝っており、S型2次根の場合と同様の傾向を示した。これら結果をもとに1次根1本当たり形成されるL型2次根の総数を算出すると、N1区の17本に対してN2区では27本となり、N2区が著しく多かった。根長はN1区およびN2区で類似しており、1次根基部から8~10cmの部位で最大（N1区：65.0mm，N2区：60.0mm）を示し、それより先端側ではほぼ一定となった（Fig.4）。以上の結果をもとに1次根1本当たり形成されるL型2次根の総根長を算出すると、N1区の92.5cmに対してN2区では133.8cmであった。

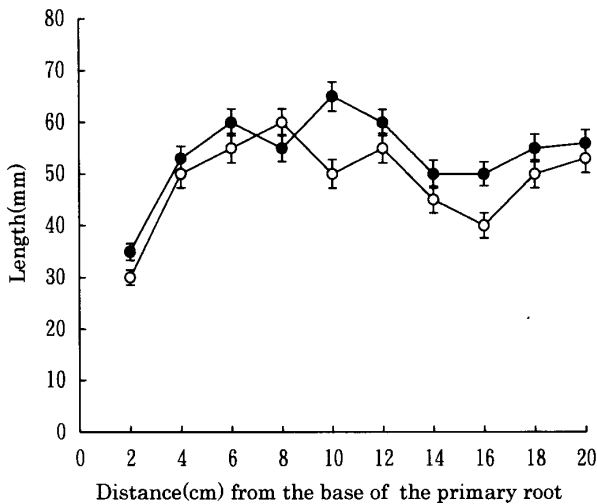


Fig. 4. Average length of the thick secondary lateral roots which were formed on the primary root axes.

● : N1 treatment, ○ : N2 treatment.
Vertical bars indicate \pm standard error.

3. 3次根

S型3次根の根数はL型2次根の基部から離れるに従って増加し、3cm部位で最大（N1区：11.5本，N2区：12.0本）に達し、それより先端側で再び減少した（Fig.5）。また、N1区とN2区の間には差は認められなかった。根長はL型2次根の基部側で長く、2cm部位で最大（N1区：16.0mm，N2区：12.5mm）となり、それより先端側で急激に減少した（Fig.6）。また、根長はいずれの部位においてもN1区がN2区より若干長かった。これらの結果からL型2次根1本当たり形成されるS型3次根の総根長を算出すると、N1区の56.5cmに対してN2区では45.6cmであった。さらに、1次根1本当たり

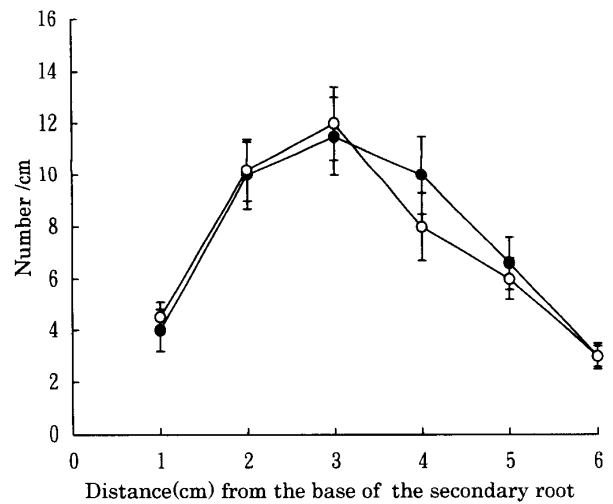


Fig. 5. Density of the thin tertiary lateral roots which were formed on the thick secondary lateral root axes.

● : N1 treatment, ○ : N2 treatment.
Vertical bars of each plot indicate standard error.

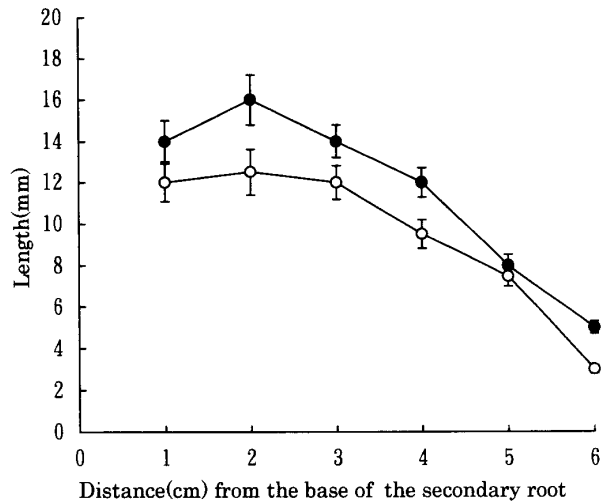


Fig. 6. Average length of the thin tertiary lateral roots which were formed on the thick secondary lateral root axes.

● : N1 treatment, ○ : N2 treatment.
Vertical bars indicate \pm standard error.

形成されるL型2次根の根数（N1区：17本，N2区：27本）を勘案して、1次根1本当たり形成されるS型3次根の総根長を算出すると、N1区の960.2cmに対してN2区では1230.0cmとなり、N2区がN1区より著しく長かった。

4. 1次根および分枝根の表面積

養水分吸収は根の表面を介して行われることから、その表面積の大小は吸収機能を評価する上で重要で

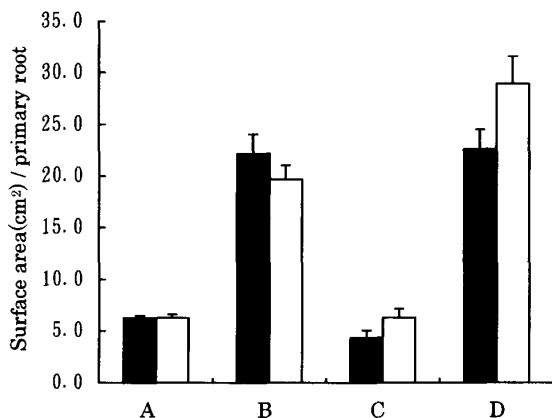


Fig. 7. Surface area of the primary root and of the each order lateral root.

■ : N1 treatment, □ : N2 treatment.

A: Primary root, B: Thin secondary lateral root, C: Thick secondary lateral root, D: Thin tertiary lateral root.

Vertical bars indicate \pm standard error.

あると考えられる。そこで上記の測定結果をもとに1次根1本を構成するそれぞれの根の表面積を計算によって求めた (Fig. 7)。なお、算出にあたっては1次根, S型2次根, L型2次根およびS型3次根の直径をそれぞれ $1000\mu\text{m}$, $75\mu\text{m}$, $150\mu\text{m}$ および $70\mu\text{m}$ とした。総表面積はN1区が 55.43cm^2 , N2区が 61.22cm^2 でありN2区の方が若干勝っていた。その内訳を見ると, 1次根, S型2次根, L型2次根およびS型3次根は, N1区がそれぞれ 6.3cm^2 , 22.2cm^2 , 4.4cm^2 , 22.6cm^2 , N2区がそれぞれ 6.3cm^2 , 19.7cm^2 , 6.3cm^2 , 29.0cm^2 であり, いずれの処理区においても1次根の割合は著しく小さく (10.3~11.3%), 約90%は分枝根によるものであった。また, 総表面積に対するL型2次根の表面積の割合は小さい (7.9~10.3%) もの, とくにN2区においてはL型2次根が多く, このことが1次根1本当りのS型3次根の増大 (47.3%) に反映したものであることがわかった。

考 察

1次根1本当たり (長さ: 20cm) に形成される2次根の根数および平均根長は処理区によって異なっていた。N1区およびN2区におけるS型2次根の根数はそれぞれ450本, 483本であるのに対し, L型2次根は17本, 27本であり, いずれもN2区で勝っており, その傾向は特にL型2次根で著しかった。

一方, 2次根の平均根長をみると, S型2次根はそれぞれ 20.2mm , 16.3mm であるのに対しL型2次根は 53.9mm , 48.8mm であり, いずれも若干ではあるがN1区で勝っていた。また, S型3次根の場合も, 根数は両区で明瞭な差は認められなかったものの, 平均根長は明らかにN1区で勝っていた。以上のように, 窒素の施用量が増加すると2次根, とくにL型2次根の形成数が増加するのに対し, 根長はむしろ抑制される傾向となった。一般に2次根始源体は親根の内鞘細胞の分裂によって内生的に発生し, 発育の早い時期に直径の異なるL型とS型の始源体に分化し, 出根後の伸長は2次根自身の根端分裂組織の細胞分裂・伸長によって行われる^{10, 21)}。従って, 1つの要因が分枝根の形成に関与する場合, 始源体の発生と出根後の生長に対する影響は必ずしも一致しないものと考えられる。本実験の場合, N1区に比較してN2区の方が2次根始源体の発生および直径の増大に対して促進的に, また出根後の2次根の根端分裂組織の細胞分裂・伸長に対してはむしろ抑制的に作用したものと考えられる。

次に, 2次根の形成と生育環境に関する従来の報告によると, 1次根の生長が土壌硬度あるいは土壌粒子の抵抗によって阻害された場合¹⁰⁾, 生長点が何らかの原因で損傷を受けた場合^{1, 21)}, 間断灌漑や中干し等土壌水分を抑制した場合^{13, 16)}, あるいは土壌中で根が屈曲を伴って伸長した場合^{5, 18)}などにL型2次根の形成が増加することが指摘されている。また, 茎葉部を遮光^{19, 20)}したり窒素肥料^{3, 4, 14, 15, 19)}や堆肥¹²⁾を多く施用する事によって, S型2次根およびL型2次根の形成数が増加するが, 1次根の生長はむしろ抑制されることが知られている。このように種々の環境要因によって2次根の形成は影響を受けるが, とくに興味深い点は, 1次根の生長が抑制あるいは阻害される条件下で, 2次根の形成が促進されることが多いということである。本実験の場合, 材料の採取時にポット壁面に接する土壌を切除したため, 測定に供した1次根の多くは根端側で切断されており, 1次根の全長を測定することはできなかった。しかし, 直径が小さい1次根ほど根長は短くなる傾向が認められること^{11, 17, 20)}から, 本実験の場合もN1区に比較してN2区の方が1次根の根長は劣っていたものと推察される。このことを考慮すると, 窒素施用量の少ないN1区では, 根系は大きい根域の分枝密度が低い「分散型」の形態に, また, 窒素施用量の多いN2区では, 根系は小さく根域の分

枝密度が高い「集中型」の形態をとるのではないかと推察される。この点に関しては、窒素施用量の幅を広げ、1次根の生長と分枝根の形成の関係についてさらに検討する必要がある。

最後に、根を構成する1次根およびそれぞれの種類の分枝根について量的な観点から比較したい。いずれの処理区においても総表面積に対する1次根の表面積の割合は著しく小さく、約90%は分枝根によって占められていた。また、S型2次根の表面積はN1区、N2区でそれぞれ22.2cm²、19.7cm²であり、処理区間の差は小さかったことから、N2区の総表面積がN1区のそれに勝った原因は、主としてL型2次根の形成がN2区で著しく、そこにさらに多数のS型3次根が形成されたことによるものと考えられた。根系の総表面積に対する分枝根が占める割合について、Yamauchiら²²⁾は、播種後1カ月の水稻では分枝根の割合が77%に達すること、また、川島⁹⁾も成熟期の水稻を調査し、ほぼ同様の結果を得ている。本結果はこれらより高い値が得られたが、これには1次根の基部20cmに測定範囲が限られたことが反映した可能性が考えられる。いずれにしても根の総表面積の大部分が直径70~150μmという微細な分枝根によって占められていることから、これらが養水分吸収の実質的な構成要素であると考えられ、今後さらに環境条件と分枝根形成の動態との関係についてさらに検討する必要がある。

要 約

窒素（硫酸アンモニウム）の施用量を変えて水稻のポット栽培を行い、1次根および種類別の分枝根について、その分布状態を調べ、さらにそれぞれの根の量的構成の変動について検討を行った。

1. 1次根1本当たり（長さ：20cm）に形成される2次根の根数および平均根長は処理区によって異なっていた。N1区およびN2区におけるS型2次根の根数はそれぞれ450本、483本であるのに対し、L型2次根は17本、27本であり、いずれもN2区で勝っており、その傾向は特にL型2次根で著しかった。一方、2次根の平均根長をみると、S型2次根はそれぞれ20.2mm、16.3mmであるのに対しL型2次根は53.9mm、48.8mmであり、いずれも若干ではあるがN1区で勝っていた。また、S型3次根の場合、根数は両区で明瞭な差は認められなかったものの、平均根長は明らかにN1区で勝っていた。以上のように、窒素の施用量が増加

すると2次根、とくにL型2次根の形成数が増加し、根長はむしろ抑制される傾向となった。

2. 根を構成する1次根およびそれぞれの種類の分枝根について量的な観点から比較したところ、いずれの処理区においても総表面積に対する1次根の表面積の割合は著しく小さく、約90%は分枝根によって占められていた。また、S型2次根の表面積はN1区、N2区でそれぞれ22.2cm²、19.7cm²であり、処理区間の差は小さかったことから、N2区の総表面積がN1区のそれに勝った原因は、主としてL型2次根の形成がN2区で著しく、そこにさらに多数のS型3次根が形成されたことによるものと考えられた。

文 献

- 1) Crossett, R. N., Campbell, D. J. and Steward, H. E. : Compensatory growth in cereal root systems. *Plant Soil*, **42**, 673-683 (1975)
- 2) Dittmer, H. J. : A quantitative study of the root and root hairs of a winter rye plant (*Secale cereale*). *Am. J. Bot.*, **24**, 417-420 (1937)
- 3) Drew, M. C., Saker, L. R. and Ashley, T. W. : Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. I. The effect of nitrate concentration on the growth of the axes and laterals. *J. Exp. Bot.*, **24**, 1189-1202 (1973)
- 4) Drew, M. C. and Saker, L. R. : Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. II. Localized, compensatory increases in lateral root growth and rates of nitrate uptake when nitrate supply is restricted to only part of the root system. *J. Exp. Bot.*, **26**, 79-90 (1975)
- 5) 藤井義典：稲・麦における根の生育の規則性に関する研究。佐賀大学農学彙報, **12**, 1-117 (1961)
- 6) Hackett, C. : A study of the root system of barley. I. Effects of nutrition on two varieties. *New Phytol.*, **67**, 287-300 (1968)
- 7) 川島長治：水稻の根系形成に関する研究 第1報 主根における分枝根の生育。日作紀, **57**, 8-18 (1988)
- 8) 川島長治：水稻の根系形成に関する研究 第2報 分けつにおける分枝根の生育。日作紀, **57**, 19-25 (1988)
- 9) 川島長治：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 (1988)
- 10) 川田信一郎・芝山秀次郎：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 (1965)
- 11) 川田信一郎・芝山秀次郎：水稻冠根における2次根の分

- 枝の様相. 日作紀, **35**, 59-70 (1966)
- 12) 川田信一郎・副島増夫: 水稻根の生育, とくに“うわ根”の形成と堆肥施用との関係について. 日作紀, **45**, 99-116 (1976)
- 13) 川田信一郎・副島増夫: 水稻根における“うわ根”の形成と水管理との関係について. 日作紀, **46**, 24-36 (1977)
- 14) 川田信一郎・丸山幸夫・副島増夫: 水稻における根群の形成について, とくに窒素施用量を変更した場合の一例. 日作紀, **46**, 193-198 (1977)
- 15) 川田信一郎・副島増夫・田吹亮一: 水稻における“うわ根”の形成と窒素施用法, とくに追肥との関係. 日作紀, **46**, 254-260 (1977)
- 16) 川田信一郎・片野学: 水稻冠根の伸長方向並びに分枝根形成に及ぼす水管理の影響. 日作紀, **46**, 543-557 (1977)
- 17) 川田信一郎・佐々木修・山崎耕宇: 水稻根における分枝の様相, とくに冠根の直径と分枝との関係について. 日作紀, **49**, 103-111 (1980)
- 18) Russell, R. S. and Goss, M. J. : 'Physical aspects of soil fertility—The response of roots to mechanical impedance'. *Neth. J. Agric. Sci.*, **22**, 305-318 (1974)
- 19) 佐々木修・山崎耕宇・原田二郎・川田信一郎: 水稻の分枝根形成に及ぼす窒素施肥量および茎葉部への遮光・剪葉の影響. 日作紀, **50**, 457-463 (1981)
- 20) 佐々木修・山崎耕宇・川田信一郎: 水稻冠根の伸長に伴う直径の変動と2次根の出現密度との関係. 日作紀, **52**, 1-6 (1983)
- 21) 佐々木修・山崎耕宇・川田信一郎: 水稻における2次根始原体の発育経過. 日作紀, **53**, 168-175 (1984)
- 22) Yamauchi, A., Kono, Y. and Tatsumi, J. : Quantitative analysis on root system structures of upland rice and maize. *Jpn. J. Crop Sci.*, **56**, 608-617 (1987)
- 23) Yamauchi, A., Kono, Y. and Tatsumi, J. : Comparison of root system structures of 13 species of cereals. *Jpn. J. Crop Sci.*, **56**, 618-631 (1987)

Summary

The present study was conducted to elucidate the effect of different levels of nitrogen fertilizer application on the lateral root formation along the axis of the primary (nodal) root in rice plants. Two kinds of treatment plot were provided as follows ; N1-plot (5g ammonium sulfate was applied per 1/2000a Wagner pot), N2-plot (10g was applied per pot). The results are summarized as follows:

In both treatment plots, two types of lateral roots were found according to their diameter and length. Thick and long lateral roots branch higher order laterals on their axis, while thin and short ones do not.

The number of both thin and thick secondary lateral roots per primary root in the N2-plot was more than that in the N1-plot, and this tendency was prominent in the case of thick secondary lateral roots. However, their average length in the N1-plot was longer than that in the N2-plot. The average length of thin tertiary lateral roots in the N1-plot was longer than that in the N2-plot, but the numbers of thin tertiary lateral roots in each plot were almost equal.

Total surface area of the whole roots (the primary root and the each order lateral root) in the N1-plot and in the N2-plot was 55.4cm^2 and 61.2cm^2 , respectively. Lateral roots in both treatment plots accounted for about 90% of the surface area of the whole root. The difference in the surface area of the thin secondary lateral roots in both treatment plots were slight. These results indicated that the greater total surface area in the N2-plot was due to the high level of development of the thick secondary and thin tertiary lateral roots.