

## マメ科作物の根群形成に関する研究

田 中 典 幸

(作物学研究室)

昭和52年4月30日 受理

### Studies on the Growth of Root Systems in Leguminous Crops

Noriyuki TANAKA

(Laboratory of Crop Science)

Received April 30, 1977

#### Summary

The diversity with form of root system is observed among the leguminous crops. Generally, this diversity becomes clearer with the progress of growth. The clarification on the cause and contents of this diversity has not yet been performed enough. Accordingly, I consider that the understanding of root system formation has been fragmental and the community and characteristic of the crops has not been grasped systematically.

Therefore, the systematization of contents of this diversity and its process of formation in order to obtain a collective understanding is the main object of this study.

Accordingly, first on the basis of consideration that the vascular bundle system organs forming roots is the fundament for root formation, I clarify the vascular bundle system in main root, hypocotyl and stolon. Next, on the viewpoint that the process of root system formation is composed of three basic and common elements, elongation, branching and thickening, the study on formation of root system in the following 25 leguminous plants has proceeded:

*Glycine max* Merr., *Phaseolus angularis* L., *Phaseolus vulgaris* L., *Vigna sinensis* Endl., *Dolichos lablab* L., *Canavalia gladiata* DC., *Lespedeza striata* H. et A., *Lupinus luteus* L., *Arachis hypogaea* L., *Cassia mimosoides* L., *Trifolium hybridum* L., *Trifolium incarnatum* L., *Pisum sativum* L., *Phaseolus aureus* Roxb., *Vicia faba* L., *Vicia sativa* L., *Vicia villosa* Roth., *Vicia hirsuta* S.F. Gray., *Trifolium alexandrinum* L., *Trifolium repens* L., *Trifolium Pratense* L., *Trifolium subterraneum* L., *Medicago sativa* L., *Melilotus officialis* L., *Astragalus sinicus* L.

#### 1. Relationship between the vascular bundle system in the main root, hypocotyl and stolon and the formation of root

Main organs forming roots in the leguminous crops are main root, hypocotyl and stolon. Since all roots are endogenously formed, they are connected to the vascular bundles. The radial bundles of the prototypes from 2 to 6 were found in main root, but especially the radial bundle of 4-prototype (arch) was the most frequent followed by the bundle of 3-prototype and the 2-prototype radial bundle could be found only in lupine. In comparison with gramineous crops showing the multi (poly)-prototype, the concentration into 3 to 4-prototypes is characteristic in leguminous crops (Fig. 2).

Although it has been considered that these prototypes are tentatively constant in crops, I understand in the light of certain variations in alfalfa, broad bean, kidney bean and others that it is not always constant. Sometimes, 4-prototype was found in alfalfa of 3-

prototype and 5-prototype was also found in both broad bean and ladino clover of 4-prototype, and 6-prototype was found in kidney bean. But the frequency of their appearance was very low, 2 or 3 percent at the highest except in broad bean where the highest is 20 percent. On the other hand, the hypocotyl is situated at the transition region of the vascular bundle system from root to stem, and disposition of vascular bundle at this region shows that radial bundle of root and collateral bundle of stem are mutually intricated with each other.

Prototype	Crop
di-arch	lupine(e)
tri-arch	pea(h), common vetch(h), hairy vetch(h), chinese milk vetch(e), alfalfa(e)
tetra-arch	soybean(e), sward bean(e), cowpea(e), hyacinth bean(e), green gram(e), kidney bean(e), alfalfa(e), red clover(e), peanut(e), broad bean(h), red bean(h), crimson clover(e), sub-clover(e), white clover(e), Japan clover(e)
penta-arch	broad bean(h), ladino clover(e)
hexa-arch	kidney bean(e)

(e)...epigeal, (h)...hypogeal

Accordingly, the length of this transition region affects greatly the disposition of bundles in whole hypocotyl. The crops of epigeal cotyledons had generally a short transition region and the transition often ended a few millimeters away from the base of hypocotyl, but many crops of hypogeal cotyledons had long transition regions. In the former, there are crops of which the collateral bundles are branched after the transition and also others they are not branched. Soybean, peanut, lupine and others are examples of branching. In the case of soybean, the number of vascular bundles is first 4 and then 6 after branching and increasing farther up to 10 (Fig. 3, A). In the case of peanut, the number increases from 4 to 14 (Fig. 3, B). This fact can be grasped as the potential increases in directions of root appearance on hypocotyl. On the other hand, as the example of long transition region, in pea with hypogeal cotyledons the transition does not end at the epicotyl but at the first internode. (Fig. 5) The case of vetch and broad bean is also similar to that.

The formation of roots at the transition region is few in these crops except broad bean. But, red bean although is hypogeal, the transition region is only 2 or 3 mm long. This point being similar to kidney bean in the genus *Phaseolus* with epigeal cotyledons, the relation between both species is interesting taxonomically. And, it is characteristic that the number of vascular bundles of red bean is as many as 12 at the lower part of hypocotyl, and they run parallel without branching. (Fig. 4, A).

I consider the fact that many roots are formed when the molding is performed at the hypocotyl of red bean is closely connected with large number of vascular bundles as well as the unbranching of vascular bundles.

In the case of white clover, the stolons elongate from the leaf axils of main stem and propagate on the earth surface with the formation of nodes, but one or several roots appear from each node (Fig. 6). In strawberry clover also stolon develops, but the formation of nodal roots is found only to a certain degree, although a distinct development is found in white clover. The formation of nodal roots is initiated at the nodes next to the main stem and develops up to the nodes near the tip, but the rooting part of the node are right and left alternation; a petiole and a lateral bud develops from the same side.

According to the anatomical observation of these relations, first in the internode of

stolon annular arrangement of 8 or 9 collateral bundles with somewhat different shapes around pith is found. Next, the three collateral bundles ( $l_1$ ,  $l_2$  and  $l_3$ ) among them depart to the petiole, and the vascular bundles between them on the same side branch to axillary bud, meanwhile primordia of the adventitious roots originate on the upper and lower shoot gaps located opposite to the shoot trace of the axillary bud which is to be developed into secondary stolon (Fig. 7). Accordingly, they appear on the same side as the petioles and axillary buds.

## 2. Three patterns of branching habits in the main root

While it is apparent that the root system of leguminous crops is formed with main root as the central axis, with observation of complex of branching roots of different length and diameter we meet with a problem by some means the process of its formation should be clarified.

In the case of gramineous crops, the parts of root formation are limited to the nodes and transit gradually from older (lower) nodes to younger (upper) nodes. The means to clarify the process of root system formation is easily obtainable with advancement of the research. Instead, in the case of leguminous crops, no reliable criterion can be found. Additionally, research is more difficult because thickening growth occurs in the leguminous crops different from gramineous crops.

In order to obtain the means for clarification, I decided first that the research on the branching process should be performed exactly from the initial stage of development. From the results obtained it was clear that there are three patterns of branching habit through the growth period. It is proper that they are classified roughly into types of pea, soybean and alfalfa.

The branching habit of 'pea type' has the very simple pattern in which the branching initiates at a region close to the base of main root and reaches gradually towards root tip (Fig. 8, A).

'Alfalfa type' has the complicate pattern with repeated branching of pea type (Fig. 9 and Fig. 10). The intermediate branching habit of both types is found in the 'soybean type' (Fig. 8, C)).

The discovery of such branching habit can bring forth useful means to clarify systematically the formation process of root system which had been hitherto considered to be complicated and unsolvable.

## 3. Three patterns of secondary growth of thickening in the main root

The pattern of thickening growth in the main root and the branching roots is the important factor in the analysis of the formation of root system in leguminous crops in addition to the above mentioned branching habit. Especially, from the fact that the form of root system is characterized by the thickening growth, it is necessary to find the fundamental pattern for classification of the diversity among crops.

The thickening growth initiates following the maturation of primary central cylinder tissues and progresses in approximately parallel with the increase in plant height. Accordingly, it is recognized that the form of root system becomes more characteristic from the middle period of growth. The thickening growth initiates at the base of the main root and to the branching roots, generally the direction of thickening varying with the type of crop and not uniform, but it is convenient to classify the pattern if thickening growth in the main root into three types, 'little thickening', 'basal thickening' and 'extensive thickening' (Fig. 11). The type of little thickening is found in pea and vetch, and the thickening growth of main root is small and scarcely found in branching roots.

The type of basal thickening is found in soybean, kidney bean and others, thickening is prominent at the basal of the main root, and little toward the tip, and it is characteristic that the form of the main root takes the shape of a funnel (Fig. 11, 12).

On the other hand, the type of extensive thickening growth is found in alfalfa and red clover, and the thickening is prominent on the whole main root.

According to the observation of thickening growth of branching roots on the basis of thickening type of main root, it can be clarified that there is a close relationship between both thickenings. Namely, most of the roots branching from the part of prominently thickened region in main root thicken proportionately, but the thickening of roots branching from the part of little thickened area of the main root is little. Such a relationship between both is clarified further by obtaining the correlation between diameters of main root and branching root (Fig. 14-16). With the secondary roots of diameter over 1 mm in peanut, a correlation value as high as 0.820 is obtained (Fig. 17). It can be concluded that the thickness of roots branching from a main root is variable depending on the thickness of each main root. When these values are arranged according to the coefficient of variation (CV) obtained on the cross section area of each branching root, they can be classified into three following groups (Table 7).

Vetch, pea and others are contained in the group of the smallest CV value; alfalfa and red clover are contained in that of the largest value; soybean and kidney bean and others found intermediate. This classification is interesting with its correspondence to that of thickening growth type in main root. Again, such a classification on the basis of thickness of branching roots is connected closely with the form of root system, and the first group shows the fibriform root, the third group shows the arborescent roots and the second group stands intermediate (Fig. 18).

Further, there is a close positive correlation between the diameter of branching roots and the length of roots (Fig. 36). Since the vertical distribution of roots relates to the length of main root and the horizontal distribution is determined by the length of branching root, the distribution of root systems can be testified by the type of thickening growth in main root.

The vertical and horizontal distributions are superior in alfalfa of the thickening growth type and a case in which deep-rooted distribution can be found. However, shallow-rooted distribution of shallow vertical and broad horizontal distribution is found in the basal thickening type. The distribution of roots with little thickening type is considerably affected by the depth of cultivated soil. (Fig. 37).

It has been hitherto known that in main root of alfalfa and red clover contained a high content of starch. Their main roots belong to the type of extensive thickening growth when total available carbohydrate (TAC) content and their thickening types are stated in connection. As to the TAC content, the highest value was obtained in the extensive thickening type and lower in the order of basal thickening type and little thickening type (Table 9, 1-7). This trend agrees with the trend of thickening in main root, and shows that the storage function of roots has a close relation to the thickening.

#### 4. Adventitious roots developed from hypocotyl

In some leguminous crops, roots are formed in hypocotyl by deep sowing or molding, and sometimes their growth overcome the growth of branching roots from the main root. In our country, molding on soybean had been performed for a long time and recently the effect has been usually recognized to depend on functions of root formed on hypocotyl. In fact, roots grow often from the hypocotyl also in the case of ordinary cultivation, without molding, but these roots are not distinguished from the roots from the main root. These

roots are only several in number and they have not been in question. Not only in soybean (Table 10) but also in broad bean (Fig. 24), kidney bean (Fig. 20) and others roots emerge often from hypocotyls. In these crops, the growth of climbing crops tends to be somewhat inferior in rooting to bushy crops. (Table 11). But, in pea, vetch and others even though they have vine, rooting from hypocotyl is scarcely recognizable. Such a difference among crops is understandable as a difference with divisional function of parenchyma tissue among vascular bundles forming adventitious roots on histological observation.

This division activity seems to have a close relation to thickening of hypocotyl, being the hypocotyls with higher level of thickening having a greater number of roots with active growth. For example, 4 mm diameter of the hypocotyl of soybean at the germination reaches 20 mm at the latter period of growth, but the diameter of pea hypocotyl is only about 5 mm even at the later period of growth. (Fig. 25).

These seem to show that the division of parenchyma cells among vascular bundles is promoted by thickening growth and accordingly the formation of roots increases. Difference of growth between above mentioned crops both bush and vine types seems to depend on the degree of thickening growth and the length of growth period. Again, roots are scarcely formed from hypocotyls of crops with main root of thickening type, but one of these causes is considered to depend on the active growth of roots of main root system.

### 5. Adventitious roots developed from the stem

There are a few cases in which roots are formed on the terrestrial branches touching the soil in the peanut varieties of creeping type. These roots are short and do not enter into the earth, but they seem to play some role in the growth of branch and bearing of peanut. On the other hand, stolons develop in white clover and one or several number of nodal roots are formed from each node.

Coordinating the above mentioned results with the systematical arrangement of various roots composing the root system of leguminous crops and factors concerning the formation of roots, these results can be finally summarized to the following classification table.

Grouping of crop	Habit of root branching	Type of secondary thickening growth	Form of root
1	pea type	little thickening	fibrous
2	soybean type	basal thickening	medium
3	alfalfa type	extensive thickening	arborescent
	Distribution of root system	Storage function of TAC	development of adventitious roots
1	changeable	low	meagre
2	shallow	intermediate	prominent
3	deep	high	few

## 目 次

第1章 緒 論 .....	8
第2章 主根, 胚軸およびほふく枝における維管束体系と根の形成 .....	11
第1節 緒 言 .....	11
第2節 実験材料および方法 .....	12
第3節 実験結果 .....	13
§1 主根における維管束配列と根の形成 .....	13
§2 胚軸における維管束配列と根の形成 .....	15
2.1 地上子葉性作物 .....	15
2.1.1 胚軸において維管束が分枝するもの .....	15
2.1.2 胚軸において維管束が分枝しないもの .....	17
2.2 地下子葉性作物 .....	17
§3 ほふく枝における維管束配列と根の形成 .....	18
§4 主根における分枝習性 .....	20
4.1 エンドウ型 .....	20
4.2 ダイズ型 .....	22
4.3 アルファルファ型 .....	23
第4節 考 察 .....	26
第3章 肥大生長 .....	28
第1節 緒 言 .....	28
第2節 実験材料および方法 .....	30
第3節 実験結果 .....	31
§1 主根における肥大生長のパターンとその類別 .....	31
1.1 肥大型 (アルファルファ型) .....	34
1.2 基部肥大型 (ダイズ型) .....	34
1.3 小肥大型 (エンドウ型) .....	36
§2 分枝根の肥大生長 .....	36
2.1 肥大生長の小さな作物 .....	36
2.2 肥大生長の大きな作物 .....	38
§3 主根と分枝根の肥大相関 .....	39
§4 主根の肥大生長型と炭水化物の貯蔵性 .....	43
4.1 肥大型作物 .....	43
4.2 基部肥大型作物 .....	44
4.3 小肥大型作物 .....	45
第4節 考 察 .....	46
第4章 不定根の形成 .....	48
第1節 緒 言 .....	48
第2節 実験材料および方法 .....	49
第3節 実験結果 .....	49
§1 不定根形成の作物間差異 .....	49

1.1	ダイズ	49
1.2	インゲンマメ	50
1.3	アズキ	50
1.4	ヤエナリ, ササゲおよびナタマメ	52
1.5	ラッカセイ	52
1.6	ソラマメ	55
1.7	エンドウおよびコンモンベッチ	56
1.8	ルーピンおよびクローバー類	56
§2	胚軸の肥大生長と不定根の形成との関係	56
§3	胚軸と主根の識別	58
第4節	考 察	61
第5章	主要マメ科作物における根群の生育と形状	63
第1節	緒 言	63
第2節	実験材料および方法	63
第3節	実験結果	63
	ダイズ	63
	ラッカセイ	65
	アズキ	66
	ナタマメ	67
	ササゲ	68
	インゲンマメ	69
	ソラマメ	70
	エンドウ	72
第4節	考 察	72
第6章	綜合考察	72
	摘 要	77
	引用文献	78

## 第1章 緒 論

## 1

植物が根を持ったのは約4億年も前のことと考えられている。植物はこの根によって陸上に定着し、その生命を維持するとともに進化発展して今日のような体制をもつに至った。根の文字は語源的にもそれが本(モト)の意を表わし、根源、根本、根底、根幹、根絶……などの熟語もモト、モトイ、オコリといった意味をもっている。根は地中に止まって地上部を支える本体であり、巨大な樹木を支える見えざる力の“モト”として古人には感知せられたに違いない。英語の root は後期の Old English にのみ現われてくる言葉で、その語源をたどれば Middle English の rot, Old English の rōt, Old Norse の rōt でラテン語 radix と同語系である。さらに遡れば Anglo-Saxon の wyrt から Indo-European の w̥r̥d や wōd の2つの文字に到達すると言われ、その意味は根であり、origin, foundation, source, basis, ground, supporting-part などの意味を有している。今日、作物として栽培されるものは地上部の生長量に比適するほどの根群を有しており、作物生産の基礎的役割を果たしている。作物栽培のための耕耘、施肥、水管理などはすべて直接的には根を対象として行なわれるものであり、根圏の環境を人為的に制御することをねらいとしたものである。にもかかわらず、目に触れやすい同化器官や生殖器官に研究が集中して根に関する研究が少ないのはそれがインビジブルな環境にあるばかりか、研究の困難性によるためと考えられる。とくに、フィールドにおける根群の生長を連続的に追跡する研究に至っては、ごく限られたものとなっている。なかでも、マメ科作物は種類が多くその根群も複雑多様であるため、この分野に関する既往の研究は個々の作物を対象として行なったものがほとんどで、いわば各論的であり、マメ科作物の根群の形成に関する総則を見出すまでには至らなかった。

Weaver<sup>(11)</sup> は塹壕法による直接的な観察によってフィールドにおける個々の作物の独自の根の習性を明らかにするとともに根の形態が根圏環境によって広汎に変化することを指摘した。

約50年前に行なわれたこの研究はフィールドにおける根の分布領域の広大さと根群の多様性を明示することによって、肥培管理の対象が根系にあるべきことを教えた。Weaver 以後の研究には根の形態や機能そのものを対象としたもののほかに、作物生産に関与する根の役割を解明するものが多く見られるようになった。

ところで、これらの研究を作物別に見ればその大半がイネ科作物によって占められ、マメ科作物に関するものは比較的少ない。とくに、わが国においてはその傾向が強い。多くは水稻の根に集中し、マメ科作物の根については掘り下げられた研究も僅かで、全体として不明のまま残されてきた。

既往の研究でとくに本論文に関係あるものを中心に概観すれば、わが国では古くからダイズの培土が行なわれており、その増収機構が不定根の形成にあるとして加藤ら<sup>(46,47,48)</sup>、福井ら<sup>(31)</sup>、菅野ら<sup>(45)</sup>、山崎ら<sup>(116)</sup> はもっぱら胚軸に対する培土時期とそこから生育する不定根の生理的機構について論じた。同じくダイズについて小林ら<sup>(57)</sup> は土壌の種類と根群の分布について調査し、水田跡土壌では火山灰土壌に比べ地表面に多く分布することを認め、増島<sup>(62)</sup> は土壌水分と根群の生育および養分吸収について観察し、根の伸長は土壌水分張力を増すほどまた土壌の容量を増すほど減少するとした。ダイズはわが国における主要な食用作物であるが、根群の形成に関する研究は著者ら<sup>(93,94,95,96,97)</sup> の研究の他には見当たらない。ラッカセイの根群について藤吉ら<sup>(29)</sup> は大粒種、小粒種における根群の分布について観察し、大粒種は主根が長く分枝根の分布の中、深さが大き



いのに対して、小粒種は主根が短かくて分枝根の分布の巾は大差なく浅く分布することを明にした。また、主根および分枝根の肥大生長に論及してそれらの品種間差異を明らかにした。一方、牧草の根に関する研究も近年みられるようになり<sup>103,104,105,106</sup>、上野<sup>107</sup>、西川<sup>97,98</sup>、田中<sup>96,97</sup>はアルファルファの根の生理生態について観察した。川竹<sup>52,53</sup>は牧草を含む地下子葉類の胚軸における維管束の分かれ方を組織解剖的に明らかにし、さらに、レッドクローバー、ベッチ、ダイズに対する施肥法と根群形成との関係について検討した。福井<sup>30</sup>、土井<sup>15</sup>はクローバー類、レンゲ、エンドウ、ソラマメ、ベッチおよびダイズの根の酸化力についても比較し、マメ科は禾本科・菊科にやや劣ることを示した。有門<sup>1</sup>、吉原<sup>118</sup>はダイズおよびアルサイククローバーの根における通気組織の発達が耐湿性を大きくしていると報告した。また、ストロンによって繁茂する白クローバーの節根について上野<sup>104,106,107</sup>はその形成、主根との代替性、土壌への定着等に関して研究を行なった。以上がわが国において行なわれた研究でありその数はきわめて少なく、マメ科作物の根は“おおかた”不明の領域におかれていることがわかる。マメ類に関する著書にも根の性状に関する記述が少なく、たとえあっても……“根は甚だ深く”、……“強力な直根を有し”、……“細根は地表層に多く分枝する”……等々、全般的に抽象的で漠然とした表現が多いことからもうなずける。しかし、マメの栽培においても根の重要性は古くから指摘されてきた。宮崎安貞<sup>66</sup>は扁豆（八升豆）の栽培について「その根さえ肥地によりはびこりぬれば、そのつるは民家の軒家の上にはい……みのり多くよろしき物なり」。また、佐藤信淵<sup>85</sup>は眉兒豆（いんげんまめ）を作るさい……棚のごときものを造りこれにまとわしめ時々その根を肥養（こやし）で豊熟せしむるときは、三千石の豆を得るは難事に非ざるなり」と述べている。根を実りの基本とみる思潮はここにも流れている。

他方、外国におけるこの分野の研究は牧草を対象にしたものが主流をなすが、食用作物についてもいくつかの種類が取扱われている。まず、フィールドにおけるアルファルファ、クローバー類の根の生態が Weaver<sup>111</sup> によって観察されたのを始めとして、Lamb ら<sup>59</sup>、Fox & Lipps<sup>25</sup>、Carlson<sup>9</sup>、Ferrant & Sprague<sup>23</sup>、Bushnell ら<sup>7</sup> は土性と根群の形成について分枝、肥大、分布の諸問題を解明した。また、アルファルファの根の生育に対するイリゲーションの影響については Duley<sup>16</sup>、Kiesenback<sup>55</sup> によって研究された。エアレーションに関連するものとしては Lowton & Tesar<sup>61</sup>、Weaver<sup>111</sup> があり、重粘土では分枝根の生育がすぐれることを観察した。また、Geisler<sup>32</sup> がエンドウの根の形態に及ぼす酸素の影響を、Loehwing<sup>60</sup>、Peterson<sup>73</sup> はダイズについて、Evans & Ebert<sup>21</sup> はソラマメの莖葉から根への酸素の移行について報告した。Bruner<sup>6</sup> はラッカセイの根群の生育を、Raper & Barber<sup>79</sup> はダイズ根群の品種間差異を明らかにした。Poham<sup>75</sup> は石灰施用と根の分布、Wiersum<sup>113</sup> はソラマメの根による心土の利用の問題を検討した。ところで、牧草生産と関連して地上部の刈取、再生産に対する根の役割や根自身の被る影響についても数多く報告された。アルファルファ、クローバー類に関するものがとくに多く、Graber ら<sup>34</sup>、Grandfield<sup>35</sup>、Grauman ら<sup>36</sup>、Willard<sup>114</sup>、Harrison<sup>38</sup>、Smith<sup>88</sup>、Hilderband & Harrison<sup>41</sup>、Reynolds ら<sup>80</sup>、Virtanen ら<sup>110</sup> は刈取によって何れも根量の減少を表すことを明らかにした。また、Keim & Beadle<sup>54</sup> は播種時期と越冬の問題を論じた。また、一方では根の形態に従った分類が行なわれた。Meyer<sup>64</sup>、Bolton<sup>5</sup> はアルファルファの根群を主根型、分枝根型、中間型に分類し、草型との関連性を示唆した。Cannon<sup>8</sup> はマメ科を含む植物の根群を10のタイプに分類した。以上のようなフィールドにおける根群の生態を対象とした研究と並行して、根の組織に関する研究も行なわれた。Bell<sup>4</sup>、Clowes<sup>11</sup> がダイズについて、Torry, Popham<sup>75</sup>、Gourley ら<sup>32</sup> はエンドウ、また、McMurry & Fisk<sup>63</sup>、Hayat & Heimsch ら<sup>39</sup> は *Melilotus* 属および *Cassia* 属、Simonds<sup>86</sup>、Wolfanger<sup>115</sup> はアルファルファについてそれぞれ組織の分化、維管束の

配列、胚軸での転移などを組織解剖学的に解明した。

以上、マメ科作物の根の生育を中心に研究の大略を述べたが、既往の研究によって取扱われた作物の種類は少なく、とくに食用作物においては数種を数えるにすぎない。これは、マメ科作物の食糧としての地位が禾本科作物に比べ低いことにもよろうが、根群の多様性と複雑性に由来する面もあろう。ともあれ、マメ科作物全体を対象として根群の形成を追求し総合して根群体系を確立する試みはまったく意図されなかったということである。

## 2

マメ科作物の根群は形態的にみてきわめて多様であるが、いずれの根群もその形成は幼根の伸長によって始まる。その後、幼根は1本の主根として伸長しながら分枝を行ない第2次根を生じ、さらに、第3次根、第4次根と順次、高次の分枝根を分枝する。また、一方では肥大が進行する。このようにして根群はつねに伸長し、分枝し、さらに肥大しながら生育し、土壤中に立体的な広がり構成して地上部を固着すると同時に養水分の吸収網や貯蔵体制を確立し、根群としての機能を発揮するのである。すなわち、伸長と分枝と肥大生長の有機的な組合せによって根群が形成されるのである。そのさい、作物によって伸長の優劣や分枝の粗密や、また肥大生長に大小があることが多様な根群を形成する原因となっている。作物によっては分枝は旺盛であるが肥大が劣っていたり、伸長も肥大も優れるのに分枝が少ないといった例を生じるのである。言うまでもなく、根の生育は遺伝と環境の産物である。かといって、両者の影響を別個に切離して解明することは不可能であるけれども、根群の形成を先に述べた伸長、分枝、肥大の三つの観点から解析し、さらに総合するならばその特性がよりの確に把握されるに違いない。深根性や浅根性の問題あるいは作物間差異の問題も一層具体的な明確さをもって説明されるはずである。

なお、マメ科作物では他の双子葉植物と同じく、根の形成される部位が主根以外にも広く分布しているので、根をそれぞれの出現部位に従って類別して観察を進めることにした。

本研究は以上の視点に立ってフィールドにおける根群の形成を究明し、さらに総合して根群形成の総則を見だし、その体系を確立したものである。これからのマメ栽培のために重要な指針を与えるものと信じている。

## 3

著者は本研究を開始するに先だって、昭和28年から約7年間を藤井義典教授の「稲麦における根の生育の規則性に関する研究<sup>28)</sup>」に携わる機会を得た。稲麦の根は繊細であり、本数も多く、しかも生育環境が水田であることから調査も困難で一見手のほどこしようがないように思われた。しかし、節の分化を基調とした冠根の生育に着目するに及んでようやく解絡の緒が見つかり、やがて整然たる生育の規則性が解明されるに至った。このことが著者にマメ科作物の根群を手掛けさせる契機となった。しかし、マメ科作物の場合は根を形成する節の分化がないばかりか肥大生長を行なうのでイネ科に比べてはるかに難解に思われた。はじめ数年間は食用作物といわず牧草といわず片っ端から一つ一つ丹念に観察していった。連日、いろいろな根を調べているうちに、4年目頃から3つの基本的な生育パターンのあることがおぼろげながら浮んできた。以来10余年、今なお継続中のものである。この間、連日、圃場で根を掘り出す作業が続いた。根を損傷しないように水道水で掘り出す作業は苦しく忍耐を要するものであった。炎熱の太陽のもとで1株の根群を掘り出すのに数日もかかることはしばしばであった。また厳冬の寒風の中で終日凍えながら根掘りを敢行した。冬の日短かく夜間照明下の作業が幾夜も続いた。その間、幾度もひるみそうになったが藤井義典教授は終始一貫して著者を激励し勇気づけられた。ここに特記して心から

感謝するものである。

恩師九州大学名誉教授片山 佃先生にはつねに高所から著者の研究を見守られ、適切な助言を賜るとともに折あるごとに初心にかえることをさとされた。銘記して生涯の指針としたい。

また、副島増夫氏をはじめ作物学専攻生の献身的な協力によって本研究に邁進することができた。

東京大学教授川田信一郎先生には本論文の校閲を賜った。先生の農学に対する深い造詣と学問追求の情熱に接し凱切な指導によって纏め上げることができた。

東京大学教授村田吉男博士，同教授中島哲夫博士，同助教授石原愛也博士，同助教授玖村敦彦博士，同山崎耕宇博士には論文の詳細についてその専門分野からの懇切な指導・助言を賜った。これら諸先生方に深甚の感謝を捧げるものである。

## 第2章 主根，胚軸およびほふく枝における維管束体系と根の形成

### 第1節 緒 言

マメ科作物における根群の形成は禾本科作物とは異なる。マメ科作物の根群は一般に幼根が伸長して生じた主根を中心に形成されるのが原則である。これに対し、禾本科作物の根群は節の形成にともない、それぞれの節部から生育する冠根によって形成される (Fig. 1)<sup>28,72,101</sup>。マメ科作

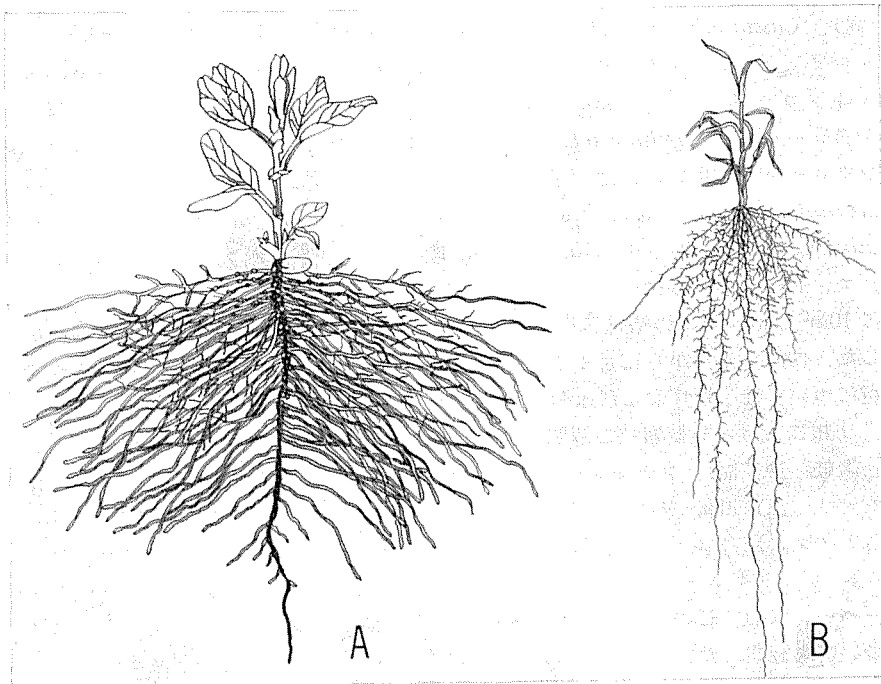


Fig. 1. Development of root systems in leguminous crop and graminaceous crop. The former root system (A) is formed with the main root as the central axis, whereas the latter (B) develops from the nodes.

A...70-day-old broad bean seedling B...60-day-old wheat seedling<sup>111)</sup>

物の主根に相当する種子根の数も作物によって異なっており、水稲では1本<sup>81,98)</sup>、小麦では5本ないし6本<sup>72)</sup>、エンバクやトウモロコシで3本を生じ、その寿命も短いとされている<sup>40,90)</sup>。マメ

科作物ではいずれの作物も主根は1本でしかも生育の終りまで生存し、その機能を維持しているのが普通である<sup>103,111)</sup>。なお、マメ科作物では定根(主根および主根から形成される分枝根)のほか、作物によっては胚軸やほふく枝の節などから不定根を生ずる<sup>2,3,17,49)</sup>。これらの根の発生はすべて内生的で、中心柱の維管束と連絡している<sup>22)</sup>。なお、発生した根原基は生長にともなって皮層、表皮を貫いて外部に現われる<sup>20,21,22)</sup>。禾本科の場合は出現する部分が明瞭に限定されているので、出現の周期性や規則性を見いだすことができる<sup>26,27,43,51)</sup>。

一方、マメ科作物では出根が広い部分にわたって行なわれるので、出根の規則性を見いだすことが難しい。加えて、肥大生長を行なうことも一層複雑なものにしている。本章では根群形成の中核となる部分の維管束体系を明らかにし、根の発生<sup>注1)</sup>との関係について組織的な観察を行なうとともに、分枝根の形成についても詳細な追跡調査を行なって、分枝過程における規則性を見いだすことを目的とした。

## 第2節 実験材料および方法

主根を対象として行なった実験では地上子葉性のものとして *Glycine max* Merrill ダイズ(玉錦)、*Phaseolus vulgaris* L. インゲンマメ(江戸川、虎ウズラ)、*Vigna sinensis* Endl. ササゲ(三尺ササゲ)、*Dolichos lablab* L. フジマメ(佐賀在来紅花)、*Phaseolus radiatus* L. var. *typicus* Prain ヤエナリ(タイ国産)、*Canavalia gladiata* Dc. ナタマメ(白ナタマメ)、*Lespedeza striata* Hook. et Arn. ヤハズソウ、*Lupinus luteus* L. 黄花ルーピン、*Arachis hypogaea* L. ラッカセイ(千葉半立)、*Cassia mimosoides* L. var. *nomame* Makino カワラケツメイ、*Medicago sativa* L. アルファルファ(アトランチック)、*Astragalus sinicus* L. レンゲ(岐阜種)、*Melilotus officinalis* L. スイートクローバー、*Trifolium Pratense* L. レッドクローバー、*Trifolium hybridum* L. アルルサイククローバー、*Trifolium subterraneum* L. サブクローバー、*Trifolium incarnatum* L. クリムソククローバーを用いた。地下子葉性のものとしては *Pisum sativum* L. エンドウ(ウスイ)、*Phaseolus radiatus* L. var. *aurea* Prain アズキ(大納言)、*Vicia faba* L. ソラマメ(川副在来)、*Vicia sativa* L. コンモンベッチ、*Vicia villosa* Roth ヘアリーベッチ、*Vicia hirsuta* S.F. Gray カラスノエンドウを供試した。

圃場に10m<sup>2</sup>(2m×5m)の播種床を作り、表土を15cmの深さまで5mm目の篩にかけて均一に整地した。1966年4月から12月までの間に繰返し播種し、生育初期のまだ肥大生長が進んでいない材料について徒手切片および永久プレパラートを作って観察した。

他方、主根における分枝習性の解明に当たっては、エンドウ(ウスイ、衣笠)、ソラマメ(川副在来、讃岐、於多福)、コンモンベッチ、ダイズ(アキセンゴク)、ラッカセイ(改良和田岡)、インゲンマメ(江戸川)、アズキ(宝)、ルーピン(黄花ルーピン)、ヤエナリ(タイ国産)、ナタマメ(白ナタマメ)、フジマメ(佐賀在来紅花)、ササゲ(三尺ササゲ)、アルファルファ(アトランチック)、レッドクローバー(ハミドリ)、レンゲ(岐阜種)、ラジノクローバー、エヂブチアノクローバー、なお、このほかにヘアリーベッチならびに雑草カラスノエンドウ、スズメノエンドウについても観察した。

エンドウ、ソラマメおよびベッチの栽培は、まず、圃場を40cmの深さに反転耕起し、よく碎土して根圏を均一にしておき、播種3日前に10アール当り窒素1.4kg、加里3.7kgおよび燐酸

注1) 根の内部に根原基の生ずる現象を「根の発生」または「発根」、つぎに根原基が根の組織内で分化する過程を「根の生長」、さらに、根の表皮を破って外部に現われる現象を「出根」または「根の出現」、出現した根が伸長、分枝、肥大する現象を「根の生育」とし、根の発生から生育までの全過程を包括して「根の形成」と呼ぶことにする。

3.7kg を全層に施した。播種は10月中旬から12月中旬にかけて行なった。実験年および播種日はそれぞれの実験結果に明示した。種子はウズプルン1000倍液で30分消毒した後 25°C の定温器内で発芽したものを播種した。根の調査は5日ないし7日毎に10株から15株を水道水で土を除去しながら掘取って行なった。ダイズ、ラッカセイ、インゲンマメ、アズキ、ヤエナリ、ナタマメ、フジマメおよびササゲの栽培に当たっては同じく、圃場を40cmの深さまで反転耕起してよく碎土し、1m<sup>2</sup> 当り消石灰 45g、過石 30g を全層に施肥した。1963年6月5日 1m<sup>2</sup> 当り硫安 15g、塩加 25g を基肥として施し、その後、8月10日 1m<sup>2</sup> 当り硫安 5g、塩加 10g を追肥した。6月7日催芽種子を畦間 60cm、株間 20cm として1粒播した。各品種10列、各列14株立としそれぞれ140株を育成した。根の調査には1回に1列(14株)を水道水で丁寧に掘取った。生育が進むにつれて隣接した列の根が交錯してきたので生育後期には供試列の両側を犠牲にし、観察個体を傷めないように留意して掘取った。

アルファルファ、レッドクローバー、レンゲ、ラジノクローバー、エチブチアンクローバーおよびスイートクローバーについては、1960年から1963年の3年間にわたって観察した。圃場を深さ40cmまで耕起しよく碎土したのち1m<sup>2</sup> 当り硫安 9g、過石 18g、塩加 12g および炭カル 15g を全層に施し整地した。作物毎に9m<sup>2</sup> (3m×3m) の実験区を設け畦間 60cm、株間 20cm の間隔で点播し、その後間引きして1本立とした。播種は10月から11月にわたって行なった。播種翌年の3月から約1年間、15日ないし30日間隔で根群の調査を行なった。

ほふく枝における節根の観察に当たっては1970年10月20日ラジノクローバーを播種した。圃場 25m<sup>2</sup> (5m×5m) を30cmの深さに耕し、30cm×30cmの間隔で点播したのち間引きして1株とした。肥料は25m<sup>2</sup> 当り硫安 200g、過石 500g、塩加 375g および消石灰 2.5kg を基肥に施した。ほふく枝および節根における維管束の観察は播種翌年の5月から7月にかけて適時採取し、連続切片および可性加里による腐蝕法によって観察した。

### 第3節 実験結果

#### §1 主根における維管束配列と根の形成

主根の維管束数は作物によってほぼ一定しており、同数の木部および節部が交互に放射状に配列することが Esau<sup>20)</sup>、Hayward<sup>40)</sup>、Cheadle<sup>41)</sup>、猪野<sup>42)</sup>、小倉<sup>69)</sup>、Fahn<sup>22)</sup>、Eames & McDaniel<sup>17)</sup> によって明らかにされている。これらは木部と節部の組数によって2原型、3原型などと呼ばれる。シダ植物では2ないし3原型<sup>37)</sup>、双子葉植物では2ないし5原型、単子葉植物では6原型以上のものが多く、多原型となる傾向が強い<sup>70)</sup>。しかし、Esau<sup>20)</sup>、Preston<sup>77)</sup>、によればこの数は異なる植物群の一般的な特徴ではあるが決して不変のものではない。つぎに、主根の生育が進むとその生長点から少し離れた部位に第2次根が内生的に発生してくる。その原基は原生木部に接する内鞘細胞の分裂によって形成されるのがたてまえであるので、根原基の位置は原型数によって決まることになる。根原基はやがて皮層、表皮を貫いて出根し、2原型のものでは主根上に2縦列、3原型のものでは3縦列の根列が認められる。この関係はマメ科作物以外の作物でも同様で、2原型のダイコン、ハウレンソウでは分枝根は2列に、4原型のニンジンでは4列に、5原型のサツマイモでは5列の根列が形成されることが明らかにされている。マメ科作物および二、三のマメ科雑草における主根の原型数および作物間差異について観察した結果、以下のことが明らかとなった。ルーピンでは2つの木部が中心柱の中央に1列に並び、それと平行してこれを取囲むように弧状をした2つの節部が配列する (Fig. 2, A)。第2次根の発生する位置についてみると根は1列に並んだ木部の両端から対称的に出現し、主根上では2縦列が認められた。しばしば主根にねじれを生じる場合がみられたが、この場合も2列の根列は依然として根軸と対称

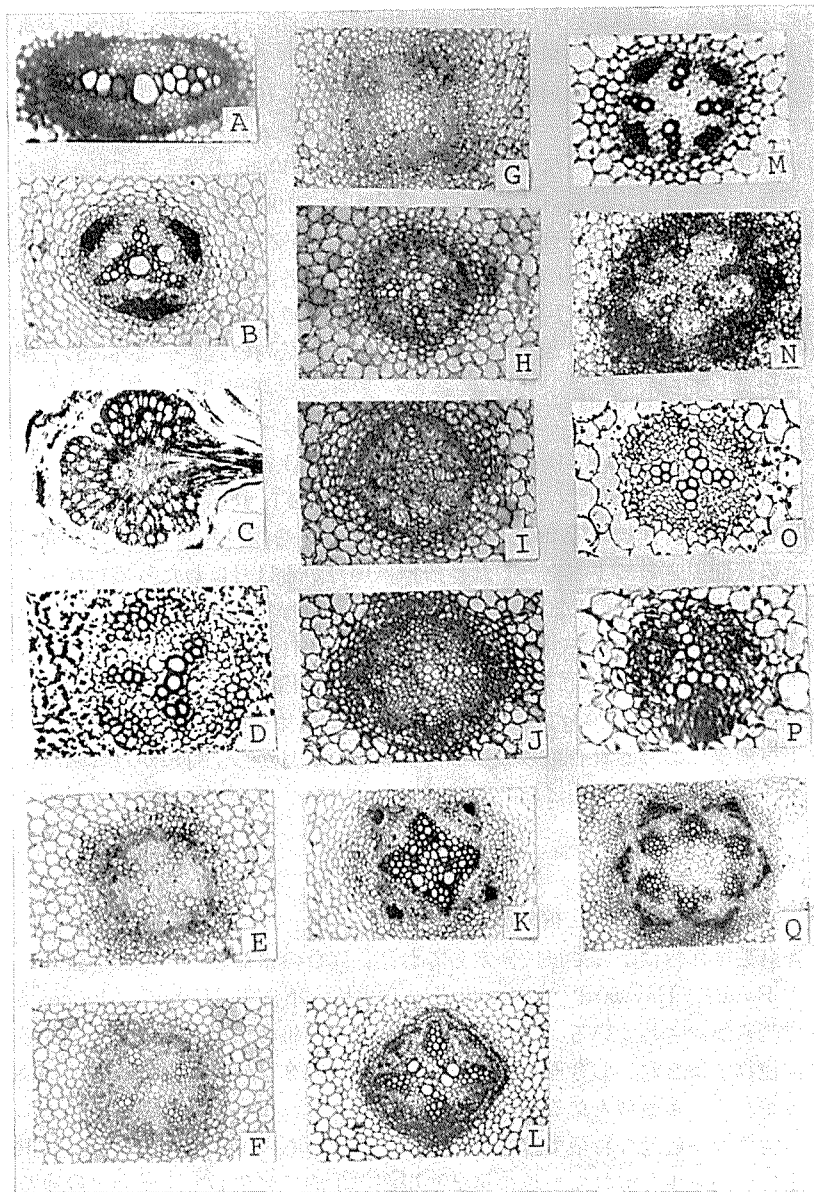


Fig. 2. Prototypes of the main roots in leguminous crops. Radial bundles of 2 to 6-arch were found in the main roots. These prototypes (component number of xylem and phloem) are tentatively constant in crops, but sometimes 4-arch was found in alfalfa of a 3-arch and 5-arch was also found in either broad bean or ladino clover, and 6-arch was found in kidney bean.

- |                       |                    |                    |
|-----------------------|--------------------|--------------------|
| A. Lupine             | G. Sword bean      | M. Broad bean (4)  |
| B. Common vetch       | H. Green gram      | N. Broad bean (5)  |
| C. Pea                | I. Cowpea          | O. Alfalfa (4)     |
| D. Chinese milk vetch | J. Hyacinth bean   | P. Alfalfa (3)     |
| E. Soybean            | K. Kidney bean (4) | Q. Kidney bean (6) |
| F. Red bean           | L. Peanut          | ( )...arch         |

的に認められた。

エンドウ<sup>76)</sup>、コンモンベッチ、ヘアリーベッチおよび後者と同じ *Vicia* 属のカラスノエンドウ、ススメノエンドウのほかレンゲ、アルファルファに3原型が認められた。しかし、この場合、3原型のものが大部分を占めていたが、なかに4原型のものが若干認められた (Fig. 2, O)。ベッチ、エンドウ、レンゲも3原型を示し、木部と篩部はそれぞれほぼ120度の角度で配列するので<sup>99)</sup>、第2次根は3縦列をなして主根上に認められた。

ダイズ、アズキ、ナタマメ、フジマメ、ササゲ、ラッカセイ、ヤエナリ、インゲンマメ、レッドクローバーおよびソラマメに4原型が認められた。4原型の場合は木部と篩部が直角方向に配列し、第2次根は4直角方向に出現した。ソラマメ、アズキを除けば他はすべて地上子葉性のものであった。

ソラマメの川副在来品種には4原型を示すものが大部分であったが、5原型を示すものが約20%みられた (Fig. 2, N)。また、インゲンマメでは4原型のものが普通にみられたが例外的に6原型のものが虎ウズラ品種に見いだされた (Fig. 2, Q)。

## §2 胚軸における維管束配列と根の形成

根から茎への維管束構造の変化、すなわち放射維管束から並立維管束への転移は一般に胚軸で行なわれる。転移の行なわれる部位はとくに転移帯と呼ばれるが、この部位には根と茎の維管束が相互に入り混んでいる。転移帯においてはまず木部が2分して、胚軸の縦軸に対し180°の廻転をしたのち内側の篩部と接合する。この過程において木部維管束の配列はかなり乱れるが、その部分からも不定根の形成が見られるので、本項においてはこの点についても観察した。

### 2.1 地上子葉性作物

転移して並立型に移行した維管束のその後の変化には明らかに2つのタイプがあり、一つは子葉節附近まではまったく分枝することなくそのまま平行して上走するタイプと胚軸内で分枝するタイプが認められた。このような特性は不定根の発生部位の変化をもたらすことになるので、とくに下胚軸で維管束が分枝するものと、しないものに分けて述べる。

#### 2.1.1 胚軸<sup>注2)</sup>において維管束が分枝するもの

Fig. 3, A はダイズの下胚軸—子葉節—上胚軸において維管束の分枝の様子を示したもので、a, b, c, d は各部位の横断面を示している。下胚軸下部で転移を完了した4つの並立維管束 (a) は下胚軸の中央部よりやや子葉節に近い位置でそれぞれ2分していったん8個になるが、つづいて中央の4つのうち互いに隣接する維管束が接合して新しい維管束5, 6となるため全体で6個の維管束配列となる (b)。つぎに、中央部に対応する5, 6の維管束はそれぞれ両側へ分枝して5', 5''および6', 6''を生じるので10個に増加する。子葉節では3, 2および4, 1の2対の維管束が子葉跡を分枝する。上胚軸へ移ると両側の1および4はそれぞれ新しい分枝を生じるが、これらはまもなく接合して2個の維管束となる。子葉節で中央の5, 6は再び2分するので上胚軸では結局14個の維管束がみられることになる (d)。

ラッカセイの場合 (Fig. 3, B) は子葉が地表面で展開するので、下胚軸は通常土中に存在する。下胚軸の維管束はダイズの場合と同様に幾度も分枝が行なわれる。下胚軸下端では転移が進み (a)、やがて下胚軸中央部よりやや下部で分枝が始って10個に増加し (b)、さらに子葉節直下で14個になる (c)。上胚軸では先に生じた維管束が再び2分して計30個に増加した (d)。

ルーピンの胚軸でも維管束の分枝が観察される (Fig. 3, C)。主根は2原型であるが、これが

注2) 一般に胚軸という場合は hypocotyl のみを指すのが通例となっているが、本論文では胚軸を下胚軸 (hypocotyl) と上胚軸 (epicotyl) に区別して呼ぶことにする。

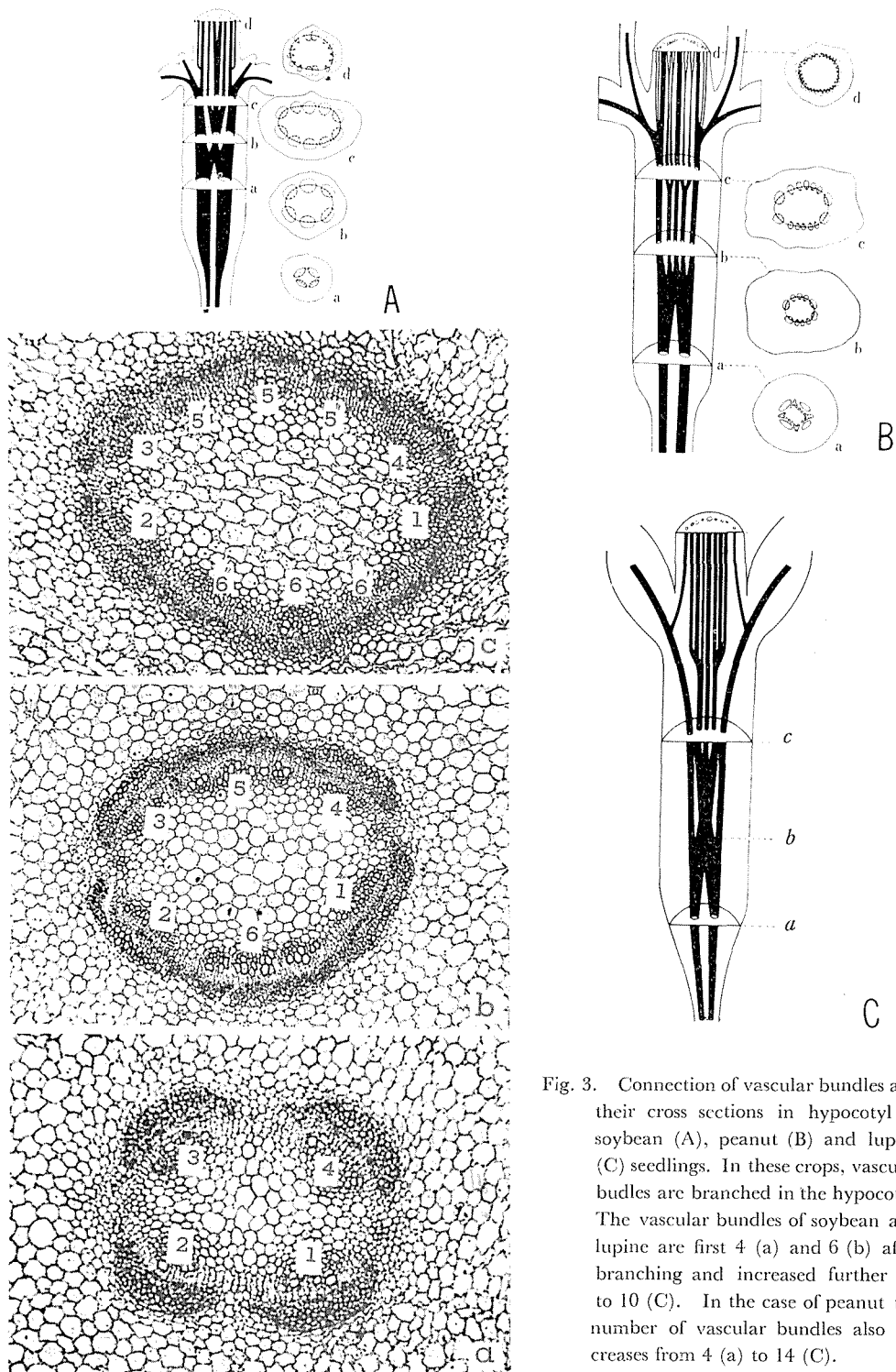


Fig. 3. Connection of vascular bundles and their cross sections in hypocotyl of soybean (A), peanut (B) and lupine (C) seedlings. In these crops, vascular bundles are branched in the hypocotyl. The vascular bundles of soybean and lupine are first 4 (a) and 6 (b) after branching and increased further up to 10 (C). In the case of peanut the number of vascular bundles also increases from 4 (a) to 14 (C).



下胚軸下端部の転移帯で分枝して4個の並立維管束になり (a), 中央部よりやや下部で6個 (b), 子葉節直下では中央の維管束が両側に分枝を出して10個に増加する (c). さらに上胚軸でも分枝が行なわれて18個の維管束配列となる.

### 2.1.2 胚軸において維管束が分枝しないもの

インゲンマメ, ササゲ, ナタマメ, フジマメおよびヤエナリでは下胚軸で転移したのちはまったく維管束の分枝は行なわれず, 主根の原型数と同数の並立維管束がみられ髓を中心に環状に配列する. 上胚軸では分枝するのが認められ, ナタマメでは16個に他は12個の維管束配列となった.

## 2.2 地下子葉性作物

維管束の転移が下胚軸下端部で完了せず, かなり長い距離にわたるものが多かった. これらの作物では子葉が土中にあるため, 下胚軸と上胚軸の一部が完全に根と同じ環境におかれることも, その原因の一つであろう.

アズキは地下子葉性の中ではむしろ例外的で, 維管束の転移がきわめて短かい距離 (2mm ないし 3mm) で完了する (Fig. 4). 子葉節直下で子葉側の維管束が2分することから転移が始まって, 子葉節直下で6個になり, つづいて子葉節上部で中央部の維管束もその両側に分枝し, これと先に2分した維管束からさらにその外側に分枝した維管束とが接合して10個になる. これらはさらに内側にも分裂して接合し, 上胚軸では結局12個の維管束が認められた.

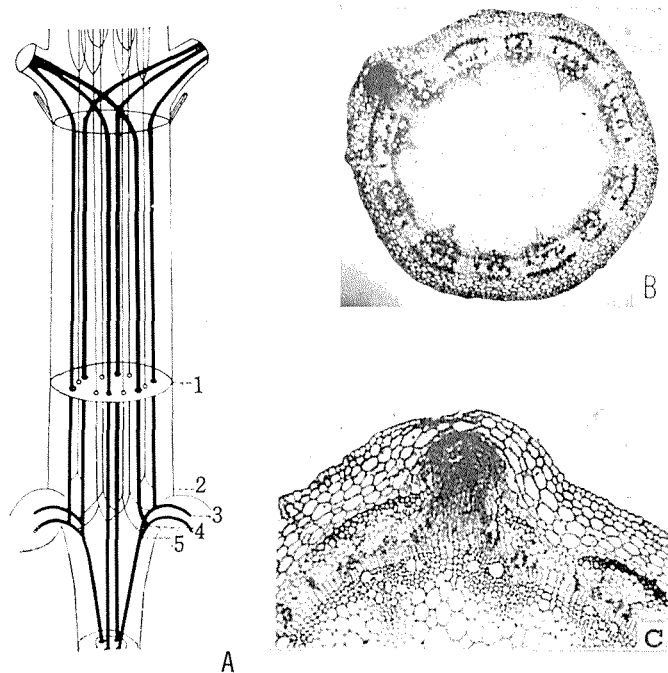


Fig. 4. Connection of vascular bundles in epicotyl of red bean (A) and their cross sections (B, C). Although red bean is hypogeal, the transition region of 2 or 3 mm long exceptionally. The number of vascular bundles is as many as 12 at the lower part of hypocotyl, and they run parallel without branching.

これに対し, エンドウでは維管束の転移がかなり長い距離にわたって行なわれる<sup>33)</sup>. 転移は, 通常, 子葉節直下から始まって上胚軸を通り, 第1節間に至ってようやく完全な並立型になる.

上胚軸から第3節間では茎といわれるにもかかわらず、中心柱と皮層部とが判然と識別され、根の内部形態に酷似している。Fig. 5に示された中心柱の維管束は維管束鞘の連絡をたどりながら節部の配列を示したものである。節部の外側にはそれぞれ維管束鞘が発達しているので、維管束鞘間が発根部位に当る。一方、子葉跡が横走する際に分枝した2つの並立維管束 (I, II) が上胚軸の皮層部に認められるほか、それらを結ぶ線をほぼ2等分する線上に位置する2個の維管束からそれぞれ繊維鞘 (A, B) が分枝し、皮層中を上走する。

上胚軸では2個の維管束が接合した状態ではまだはっきり分離しないが (a)、第1節間ではこれらが分離し、6個の維管束が見出された (b)。維管束 I, II は節間の皮層中を上走し、各節ではそれぞれ分枝して葉跡となる。これに対し繊維鞘は交互に葉に這入る。

ソラマメでは主根の放射4原型が上胚軸で転移して6個の並立維管束になる。転移は子葉節直下で4個の導管がそれぞれ2分することから始まり、その一対が子葉跡となる。したがって、ソラマメの子葉跡は2個である。皮層部に2個の並立維管束と2個の繊維鞘が介在するのはエンドウの場合と同様であった。上胚軸中央部あたりでは6個の節部が認められるにもかかわらず、完全な並立維管束がみられないばかりか、中央部の2つはいちじるしく接近していて、維管束の分離が不完全な場合が多くこの部位からの発根は見いだせなかったが、分離した維管束からは不定根が発生した。第1節に近づくとさらに両者が分枝して、中央に新しい維管束を生じ、8個の並立維管束となる。第1節では葉跡を分枝し、第1節間では10個の維管束になる。

コンモンベッチの主根は3原型で子葉跡は1個である。転移はエンドウの場合と同様なパターンを示したが、かなり長い距離にわたって行なわれ、第3節間において4個の完全な並立維管束が認められた。供試作物の中ではもっとも長い転移帯を示した。

### §3 ほふく枝における維管束配列と根の形成

ほふく枝をもつ作物としてホワイトクローバーのほか、サブクローバーやストローベリークローバーがあり<sup>18)</sup>、本項ではほふく枝の維管束体系と不定根の形成との関係について観察した。

節根の形成は主茎の基部節から始まり順次先端の節におよぶのが普通であり、しかも、出根部位は各節ごとに左右交互となる。葉柄や花梗および側芽の生育する部位もこれと全く同じ側である。一般に、1節から1本を生ずる場合の位置は葉柄基部側面下であるが、1節から2本以上を生じる場合にはたいてい他の1本は葉柄基部上面から出根する (Fig. 6)。したがって、ほふく枝から背地的な方向に出現した上位根 (ur) は地中へ入るために一旦彎曲して伸びることが必要となる。そのため、出根後まもなく晴天が続いて乾燥したり強い日射に当たったりすると地表に達す

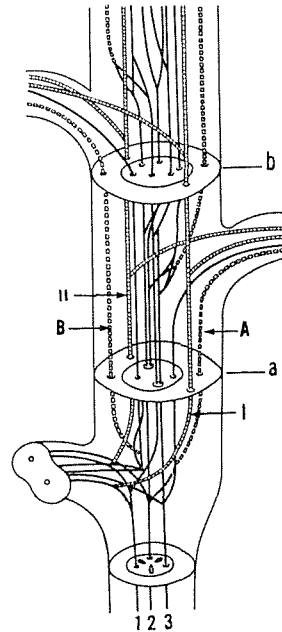


Fig. 5. Connection of vascular bundles in epicotyl and the first internode in pea. Generally, the transition region does not finish at the epicotyl (a) and continues to the first internode (b).

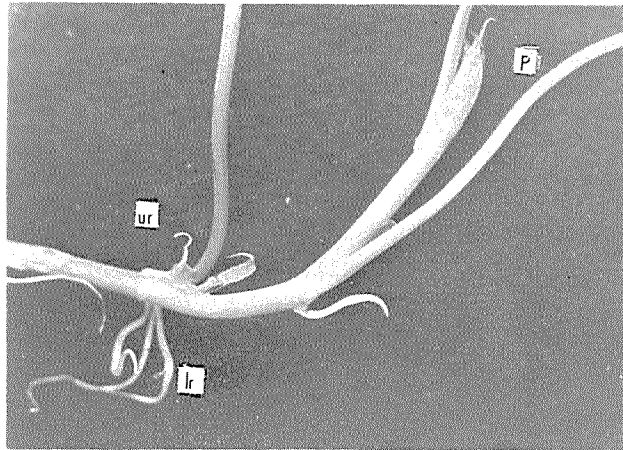


Fig. 6. Development of nodal roots in white clover. In white clover, one nodal root is usually produced at each node of the stolon. In this case, three roots appear from the lower rooting place and one root from the upper part of the node.

p...petiole ur...upper root lr...lower roots

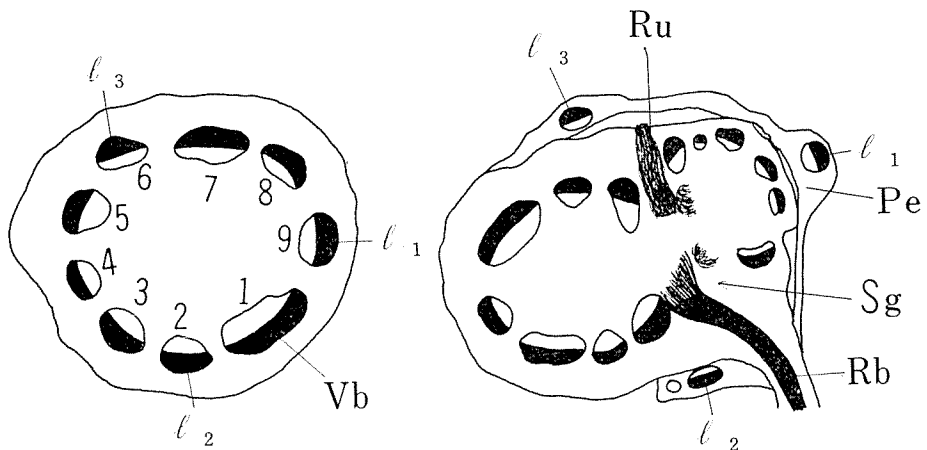
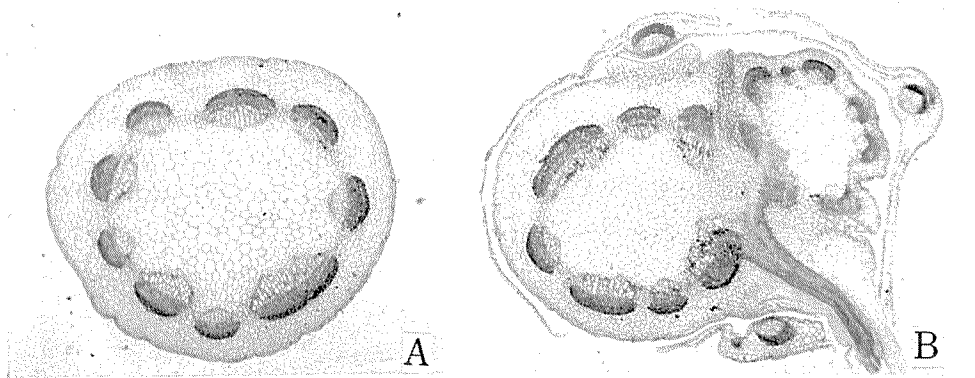


Fig. 7. Transversal section of an internode (A) and the node (B) produced the nodal roots in a stolon of white clover. The annular arrangement of 9 collateral bundles (Vb) with somewhat different shapes around pith (A). And the three of them ( $l_1$ ,  $l_2$  and  $l_3$ ) depart to petiole (Pe) and the nodal roots (Ru, Rb) originate on the upper and lower parts of the shoot gap (Sg).

るまえに枯死するものが多くみられる。下位根 (lr) と比較して出根数も少なかったが、地中に達する割合もきわめて少なかった。

つぎに、ほふく枝の維管束体系を内部解剖的にみると、まず節間においては、その横断面 (Fig. 7) から解るように、それぞれ大きさの異なった並立維管束が髓のまわりに環状に配列する。その数は節間によって若干の変異があり、8個から9個の場合が多く、まれに11~13個のものが認められた。しかし、1本のほふく枝についてみれば、節間の違いによる維管束の変動は少なかった。Fig. 7, A は節間の維管束数が9個の場合の横断面図である。維管束の配列が対称的でないのは、葉柄や節根がほふく枝から左右交互に出現するのと関係がある。この横断面図では葉柄、花梗および節根が、図の右側に形成される場合の配列となっている。9個の維管束のうち  $l_1, l_2, l_3$  は葉柄へ移行するものであって、節の分化に伴って移動し始めるのでほかの維管束と容易に区別することができる (B)。また、節間においてもこれらの維管束を観察することは比較的容易である。葉鞘の中央の維管束  $l_1$  は他の2つのもの ( $l_2, l_3$ ) より若干大きく、これらは円周の4分の1よりやや離れた間隔で位置しており (Fig. 7, B)、とくに節の近くにおいては維管束  $l_1$  は1層明瞭である。節間の中央部では、これらと同じ形をした維管束が幾つもあるため識別がむずかしいが、そのさいには、維管束の中に必ず形の大きいもの (1, 5) が存在するので、これを目標にして観察すれば、それに隣接し、しかも大維管束の属さない半円側のものが  $l_2, l_3$  であり、 $l_1$  は下側の大維管束を挟んで  $l_2$  と対応しているのでわかりやすい。すなわち、図 A で大型の維管束の存在する側が葉柄、花梗および節根の形成される側である。つぎに、節根が形成される場合を観察すると、ストロンの地面側とその上部反対側に原基の形成が可能で Ru, Rb が発生するときには葉柄鞘を突破して出現することになるが、その位置は葉跡の移行と平行して分化の始まった側芽への枝跡が分離するさい生じる茎隙 (shoot gap) にのみ節根が生ずることになる。すなわち、側芽の枝跡に接する茎隙から節根の原基が形成されることになる。その時期は枝跡の分枝にともなって惹起される柔細胞分裂の最盛期である。

#### §4 主根における分枝習性

##### 4.1 エンドウ型

このタイプにみられる分枝根の生育過程はもっとも単調で、主根の伸長にともなって、その基部から求頂的に分枝が行なわれるものである。一度、分枝した部位から新たに分枝する現象はまったくみられないので、一定根長における第2次根数は全生育期間を通じて変化がなかった。

Table 1. Root development of pea (*Pisum sativa*).

Date	Jan. 20	Feb. 20	Apr. 8	May 6	June 1
Plant height (cm)	38.3	59.6	95.0	145.0	157.5
Distance 0- 5 cm	27.8* (4)**	26.6 (4)	27.7 (4)	29.3 (4-5)	30.6 (5)
from the 5-10	20.1 (3)	18.8 (3)	18.9 (4)	22.3 (4)	20.2 (5)
base of 10-15	18.0 (3)	15.8 (3)	17.9 (4)	16.6 (4)	17.2 (4-5)
main root 15-20	14.3 (2)	14.5 (3)	16.2 (3-4)	14.1 (4)	12.7 (4)
Total no. of roots	80.2	75.7	80.7	82.3	80.7

\* number of secondary roots every 5 cm from the base of main root

\*\* degree of branch roots

Table 1 shows the process of the root system formation of pea in the pea type. Total number of first order branch roots in the certain root-length are constant through the whole period of growth. This means that the new first order branch roots don't emerged any more. At the same time, the high order branch roots (secondary and tertiary...) elongate orderly from base to tip of mother roots.

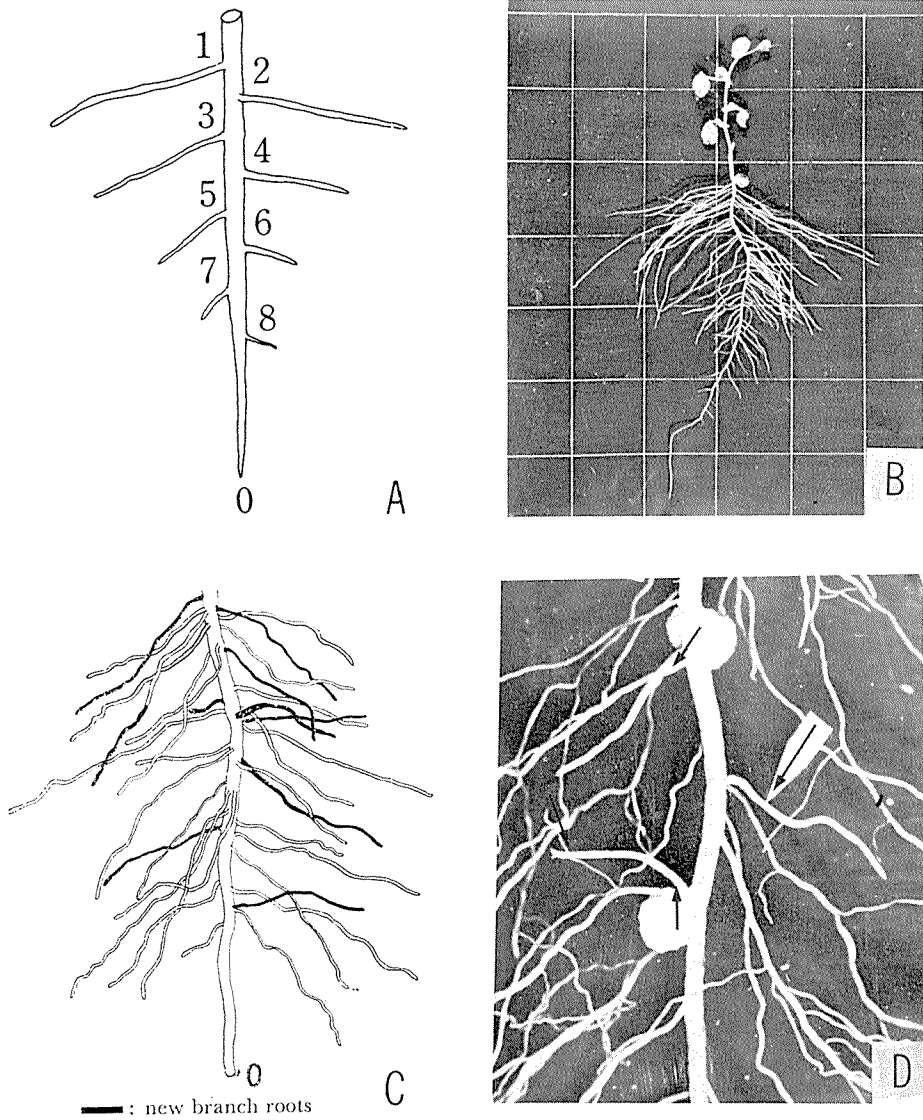


Fig. 8. Habits of root branching in pea and soybean. In pea (A, B), once first order branches grow at the base of the main root and extend to the root apex no similar branches appear any more. In soybean (C, D), new branch roots (arrow marked in figure D) appear temporary mainly from the main root and vigorous branch roots.

1, 2, ... 8... appearance order of branch roots      0.....main root

ソラマメやベッチなど *Vicia* 属に含まれる作物の根は典型的にこのタイプを示した。分枝習性としてはもっとも単純なタイプと言える。

1) エンドウ

Table 1 はエンドウの根の生育経過を示したものである。生育期間を通して第2次根の総数が一定なのは、新たに第2次根の出根がなかった結果である。分枝根の密度は基部から遠ざかるにつれて粗になる傾向があったが、基部から 20cm までの部分に出現した第2次根数は生育前期から後期までほとんど変らなかった。Table 1 に示したエンドウの分枝次位の進み方も、主根→第

2次根→第3次根→第4次根→……と直進的な分枝の生育がその基調となっており、主根の基部を起点として、根群形成が求頂的な方向にのみ展開されるのが特徴である (Fig. 8, A).

## 2) ソラマメ

ソラマメにおいても分枝根の形成過程はエンドウとまったく同様に、いったん分枝した部位からはもはや分枝根は形成されなかった。このタイプの作物では第3次、第4次の高次の分枝根の分枝経過にも、主根における第2次根の分枝経過と同様な、もっぱら求頂的な分枝習性のみが認められた。

なお、ベッチのほかカラスノエンドウおよびスズメノエンドウでもこの分枝習性がみられた。これらの植物はいずれも *Vicia* 属のものであることから、先に述べたように、属の特性としてエンドウ型の分枝習性を示したものと考えられる。

## 4.2 ダイズ型

### 1) ダイズ

播種後30日頃までの分枝習性には、エンドウ型と変わったところはないがそれ以後、不規則的に第2次根が新たに出現するのが認められた。とくに、主根の基部から 10cm ないし 15cm の部分

Table 2. Root development of soybean (*Glycine max*).

Leaf age	1.1	2.4	3.3	4.2	5.4	6.3	7.2	8.4	9.6	11.5
Plant height	26.9	26.7	33.7	34.1	38.7	53.0	58.3	59.9	61.0	63.7
0—5 cm**	3*	3	3	4	4	4	4	5	5	5
5—10	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3—4
10—15	2	2	2	2—3	3	3	3	3	3	3
15—20	1	2	2	2	2	2—3	3	3	3	3
Total no.*** of roots	95.0	106.6	108.2	111.5	118.4	118.4	119.6	125.8	139.7	156.7

\*: degree of branch roots

\*\* : distance from the base of main root

\*\*\*: in the 20 cm length of main root

Soybean type can be regarded as standing halfway between the pea type and alfalfa type. As shown Table 2, total number of secondary roots in the certain root-length (20 cm) increases gradually with the growth of stage, because the new branch roots appear again from the main root. But it is not so markedly and regularly as alfalfa type.

に多く認められた。また、その部分から発達している第2次根に新根の発生がみられた。このことが、エンドウ型の分枝習性と異なるところである (Fig. 8, C, Table 2).

このような分枝習性は一見、つぎに述べるアルファルファ型とよく似ているように思えるが、実態はかなり異ったものである。ダイズの場合は第一に新根の出現が数の上で少ないばかりか不規則で週期性が見出されないこと。第二に一定の限られた短かに期間だけに分枝が行なわれることである。この習性はラッカセイ、インゲンマメ、アズキ、ヤエナリ、ナタマメ、ササゲにも見いだすことができる。

### 2) ラッカセイおよびインゲンマメ

ラッカセイでは第2次根数が播種後50日前後から次第に増加したが、基部 5~6cm の部分にとくに出根が多い。ダイズ型の作物では主根基部に多く出現する傾向が一般にあるが、インゲンマメではとりわけこの傾向が顕著である。しかし、出根数それ自体は他の作物に比べると少ない (Table 15).

### 3) アズキ

アズキでは主根基部から 15cm の部分の出根数に緩慢な増加がみられたが、播種後20日から30

日にかけて一段と増加した (Table 14). 開花期に増減がみられたのは、生育の貧弱な分枝根が脱落したり、新たに出根したりするのが原因である.

4.3 アルファルファ型

1) アルファルファ

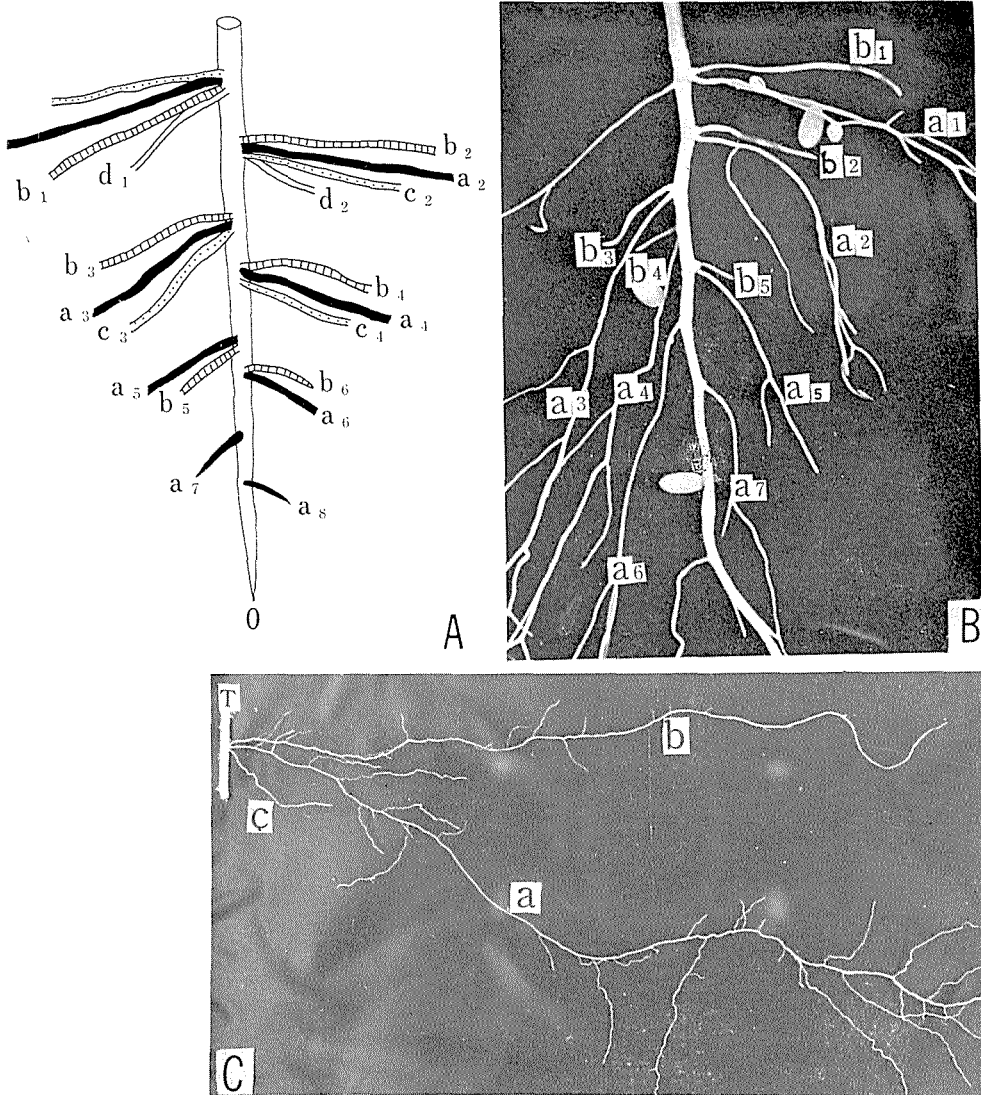


Fig. 9. Schematic diagram showing the habit of root branching in alfalfa. The main root (0) grows first, and the first order branches ( $a_1, a_2, \dots, a_8$ ) appear from the vase of main root and extend toward the root apex in succession. But subsequently, the second group of first order branches ( $b_1, b_2, \dots, b_6$ ) begin to develop. Following their development, the subsequent group of  $c_1, c_2, \dots, c_4$  and  $d_1, d_2$  begin periodically to take shape. This characteristic can be observed also in the case of branches of the second and third orders (A).

B...root branching in Chinese milk vetch (*Astragalus sinicus* L.)

C...root branching in alfalfa (*Medicago sativa* L.)

a, b, c, d...each group of the secondary roots which has different period of branching

このタイプの第2次根の分枝経過を Fig. 9 に模式的に示した。発芽後、まず主根(0)が伸びると、続いてその基部から先端部に向かって第2次根  $a_1, a_2 \dots a_8$  が順次出根、伸長した。その後、ふたたび主根の基部から出根がみられ、 $b_1, b_2 \dots b_8$  が  $a_1, a_2 \dots$  につづいて逐次出現した (Fig 9, B)。

このような、波状的な出根の繰り返しが、さらに  $c_1, c_2 \dots c_4$  として現われ、 $d_1, d_2$  も同様の順序に従って出根した。しかも、その出根には一定の周期性がみられた (Table 3)。なお、興味あることは、 $b_1, b_2 \dots$  と  $c_1, c_2 \dots$  と  $d_1 \dots$  などの根の原基が、原則として最初に出根した  $a_1, a_2 \dots a_8$  のそれぞれに隣接して形成されることであった。このことは分枝根の出根回数と周期を知るための指標となった。たとえば、Fig. 9, A~C における a, b, c, d の文字は、それぞれ同じ部位からの出根数を表わすと同時に、そこからの出根数をも示している。この部位を内部解剖的に観察すると、Fig. 10 のようになる。すなわち、先に出根した分枝根に隣接してつぎつぎと根原基が生

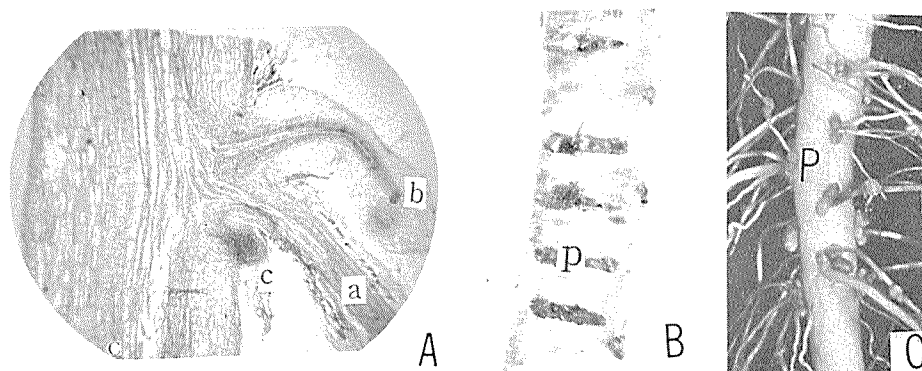


Fig. 10. Vertical section of the root-shooting position in chinese milk vetch (A) and the external form of the root-shooting position in alfalfa (B) and egyptian clover (C).

a...the initial branch root      b...the second branch root  
c...differentiating root

Table 3. Root development of alfalfa (*Medicago sativa*).

Date	Dec. 7	Jan. 1	Feb. 2	Mar. 14	Apr. 12	May 17	May 31*
Plant height (cm)	2.7	2.9	3.8	5.7	22.4	50.3	55.6
Leaf age							
Period of root emergence	2.6	3.5	4.3	7.5	10.0	20.1	23.2
a	34.2***	30.1	30.7	29.7	36.8	40.6	40.0
b	.	.	1.1	3.7	12.4	21.6	30.9
c	.	.	.	.	2.8	8.9	17.7
d	.	.	.	.	.	1.2	7.0
e	.	.	.	.	.	.	2.6
Total number of roots**	34.2	30.1	31.8	33.4	52.0	72.3	98.2

a, b, c, d, e: each group of the primary roots which has different period of branching

\*: the beginning of flowering

\*\* : in the 15 cm length of main root

\*\*\*: number of roots which belonged to the each group

Table 3 shows the result of the growth in Atlantic alfalfa plants sown in 1961, November 3. Development of first order branches to place four to five times by the time when the plant began to blossom. The total number of roots increases gradually with the growth stage. As to the interval of period of emergence, it requires the long period in cold season and vice versa in warm season.



じており、第1周期 (a) に続いて第2周期 (b) が、さらに第3周期 (c) の分枝根が互いに隣接して出根していることが理解できる。このように出根が隣接して繰り返されると、Fig. 10 の B. アルファルファ、C. エヂプチアクローバーに見られるような明瞭な出根域が形成される。これはこの型に属する作物特有のものである。この出根域の出来る部位は、分枝根の出現方向と一致するため、両作物とも主根上垂直面に3縦列をなして現われている。しかしながら、出根はつねに出根域からばかり行なわれるとは限らず、単独に出根する場合もしばしば認められた。

Table 3 はアトランチックアルファルファの根の生育である。この表からアルファルファにおいては5月下旬の開花始めまでに、ほぼ5回の周期で第2次根が主根の基部から求頂的に出根したことがわかる。このような分枝習性は主根において観察されるばかりでなく、第2次根、第3次根……などの高次の分枝根においても認めることができた。1周期に要する日数も気温の低い時期にはかなり長く、気温の上昇にともなって次第に短縮される。なお、アルファルファの根では第1次放射組織ばかりでなく、次生放射組織が良く発達していた。これに対し、ソラマメの根では第1次放射組織そのものの発達が貧弱であり次生放射組織の発達はほとんど認められなかった。

また、組織の木化の進み方を調べた結果、タイプ間に差が認められた。アルファルファ型に比べて、エンドウ型の方が早期に木化し始める傾向が観察された。とくに、放射柔組織における木化をみると、アルファルファでは分裂帯（放射組織内形成層）付近の柔細胞に木化がみられなかったが、ソラマメ型では生育早期に木化が進行した。このような相違はタイプ間あるいは作物間における肥大生長の大小と高い相関関係を持っているように考えられた。肥大生長については次章において詳しく触れるが、アルファルファでは肥大生長が旺盛であり、エンドウではきわめて小さいことがわかった。

## 2) レンゲ

11月1日、岐阜晩生を第2章2節の耕種法にしたがって播種した。主根の伸長は前述のアルファルファに似て旺盛で、1月8日の調査では草丈は1cm前後であったのに、主根は25cmの長さ達し、15cmから18cmの深さまで第2次根の生育がみられた。

主根からの分枝根の生育はアルファルファ型を示し、主根の基部から根端に向かって繰り返し周期的に出根するのが認められた (Fig. 9, A~B)。レンゲの場合、第2次根の出根間隔は、初め2mmから5mmであって、アルファルファの4mmに比べて比較的粗であった。しかし、繰り返し第2次根が出根して密度も次第に高くなり、主根基部から根端寄りの20cmの部分に形成された第2次根の総数は、1月8日に44本、4月13日に102本と増加し、5月19日には125本と著しい増加を示した。

## 3) クローバー類

レッドクローバー、エヂプチアクローバー、クリムソンクローバー、スイートクローバーを11月1日、前記の耕種法によって播種した。これらのクローバーはいずれも第1本葉、または第2本葉が出葉した状態で越冬した。一般に、生育の初期では地上部の生育に対して根の伸長は速やかで、たとえば、エヂプチアクローバーでは1月8日に主根長は15cm~30cmに達し、レッドクローバーではすでに第2次根の生育が認められた。これらの作物では共通してアルファルファ型の根の生育を示したが、なかでもエヂプチアクローバーでは分枝根が生育中に腐敗したり、また、過湿などの損傷を受け易く、そのための枯死脱落がしばしば見受けられたが、一方、新しい第2次根の出根も多かった。レッドクローバーに比べて、はるかに急速に第2次根数が増加していることも分枝根の腐敗が早いことと関係があるように思われた。播種晩年の4月以降になると、主根の肥大生長が著しくなり、同時に第2次根の中にも肥大するものが現われた。永年生のレッドクローバーやスイートクローバーには、肥大した第2次根の数も多く、肥大の程度も

1年生作物のレンゲやエデプチアクロバー、クリムソクローバーに比べて大きかった。

この場合、肥大の著しい第2次根は根長も長く生育も旺盛で、このような根が出根すると、それらの基部からつぎつぎに出根する第2次根の形成が抑制される傾向が認められた。その結果、肥大根が形成された出根域では結果的に出根数が少なかった。したがって、アルファルファ型では根の肥大生長が進み始める時期から次第に第2次根の分枝順序が不揃いになり、したがって、分枝周期も不明確になりがちであった。とくに分枝根における肥大生長の旺盛なアルファルファ、レッドクローバー、スイートクローバーなどではこの傾向が強く認められた。多くの場合、生育が進んだ段階では、アルファルファなどにみられたような分枝習性が認めにくくなったが、1年生のレンゲやエデプチアクロバーでは、大きく肥大する第2次根の数も少ないので、アルファルファ型の分枝習性が生育後期まで依然として認められる場合が多かった。

#### 第4節 考 察

供試作物に現われた主根の維管束配列は、2原型から6原型におよんだが、なかでも4原型を示すものが16種でもっとも多く、ついで3原型の7種あり、全体の約85%がこの両原型によって占められることになる。2原型は *Beta*, *Solanum*, *Rhaphanus* にも認められるが<sup>40)</sup>、供試作物ではルーピンにのみ見いだされた。Knobloch<sup>86)</sup> らによれば2原型の根では分枝根の形成される部位が木部に対する位置とは限らず、篩部に対する位置や木部と篩部の中間部に位置することが認められている。しかし、ルーピンの分枝根は木部に対する位置のみに形成され、それ以外の部位には形成されなかった。ところで、3原型を示す作物に地下子葉性のものが多いことは2原型や4原型を示す作物に地上子葉性のものが多いことと対比して分類学上興味のもたれる点であり、川竹<sup>52)</sup>もこのことを指摘している。また、*Vicia* に一定した3原型の配列があることは Compton<sup>12)</sup>によって報告されている。エンドの根については Gourley は例外を認めながらも3原型が通常みられることを指摘し、エンドウについて Torrey<sup>100)</sup> は根端部から遠ざかるにつれて根の原型が1原型から2原型、さらに3原型に変化することを見いだしている。アルファルファの根についても多くの観察があり、Wolfanger<sup>115)</sup> は3原型が一般型であるが胚軸の基部で4原型になることを認めた。そのほか Simonds<sup>86)</sup> はアルファルファの幼苗について観察し、そのほとんどが3原型で4原型を示すものは見いだされなかったと述べた。Van Tieghem と Winter<sup>109)</sup> は例外的に4原型のものを観察したが、Winter によれば主根の基部が age の進むのにつれて4原型に変化するのだという。筆者の場合、基部で4原型であったものはかなり根端に近い部位においてもなお4原型が見いだされることから、同じ品種の中に3原型を示す個体が存在すると考えてもさしつかえないように思われた。しかし、Winter 自身も述べるように3原型をもってアルファルファの一般型とみなしてさしつかえないと考える。なお、5原型および6原型をもつものが二、三見いだされた。しかしながら、これらの作物では3原型ないし4原型を示す品種が多く、5原型と6原型を示す品種は少ないものと思われる。このほか、同じ作物の中で異なった原型を示すものが二、三見いだされたことについては、すでに Flaskämper<sup>24)</sup> のソラマメについての観察がある。氏はソラマメの苗から子葉を取り去ったとき根の生育が抑制されると同時に、根の維管束が6から4へ減少するのを観察した。一方、同じ個体の中でも主根と分枝根の原型が異なるものが見いだされており<sup>12)</sup>、筆者もラジノクローバーのほふく枝から形成される節根について調査した結果、4原型のものをもっとも多かったが、3原型および5原型のものもみられた。この場合の変異は分枝次位の高低と密接な関係があり、分枝次位が高くて細い根に3原型、分枝次位が低くて太い根に5原型がみられる傾向があった。6原型以上のものは供試作物中には認められなかった。以上の観察は作物間、品種間または個体間に変異が存在することを示すもので、先に

Esau<sup>20)</sup>の指摘したとおりである。このような変異は遺伝的な原因に基づくもののほか、環境の影響によって生じることも十分考えられるが、根に現われる原型数は作物群あるいは種の特性を

維管束配列	作物名 (e…地上子葉性, h…地下子葉性)
2 原型	ルーピン (e)
3 原型	エンドウ (h), コンモンベッチ (h), ヘアリーベッチ (h), カラスノエンドウ (h), スズメノエンドウ (h), レンゲ (e), アルファルファ (e)
4 原型	ダイズ (e), フジマメ (e), ナタマメ (e), サザゲ (e), ヤエナリ (e), アルファルファ (e), レッドクローバー (e), ラッカセイ (e), ソラマメ (h), クリムソクローバー (e), アズキ (h), ヤハズソウ (e), カワラケツメイ (e), ラジノクローバー (e)
5 原型	ソラマメ (h), ラジノクローバー (e)
6 原型	インゲン (e)

示す重要な形質とみなすことができよう。

つぎに、胚軸における維管束配列は放射維管束から並立維管束へ転移した後に維管束が分枝するか、しないかによって大きく変化するが、基本的には地上子葉性かあるいは地下子葉性かによって規定される面が大きい。転移の様相や転移帯の長短は作物によって異なるようであり Fahn<sup>22)</sup>, Eames ら<sup>17)</sup> は転移帯がきわめて短かくて、1mm に達しないものから 20mm~30mm と長いものまでいろいろの変異のあることを述べている。Fahn<sup>22)</sup> は地下子葉性作物の転移帯がもっとも長く、子葉節を越え第1節あるいはそれ以上の節におよぶことを明らかにした。したがって転移のおこる位置は作物によっては根と胚軸の境界部であったり、胚軸の中央部または上端部であったりする。川竹は莖中において中心柱維管束が並立的になるのは、ソラマメでは第3節間、スイートピー、エンドウでは第4節間であることを見いだした。他方、胚軸における不定根の発生と維管束配列との関係やその生長の過程は主根における分枝根の発生の様相とよく似ており、枝の内鞘に相当する維管束間柔細胞組織に不定根原型が発生する。すなわち、並立維管束では原則として維管束間柔細胞に不定根原基が発生するのが原則で<sup>20)</sup>、ここでも維管束の数や位置と深い関係をもってくる。ところで、維管束が分枝することは根の形成に対してどのような影響つものであろうか。根の形成には生理的諸要因が作用するのももちろんであるが、ただ、根原基を持が形成される場としての維管束間柔細胞の状態だけに問題をしぼるならば、分枝することによって維管束間の間隔（とくに分枝の行なわれる部位では）が極端に狭くなり、そのため、分裂組織としての維管束間柔細胞組織も狭められ、この部分における根の発生が制限されることが容易に考えられる。したがって、分枝が繰返されるダイズ、ラッカセイ、ルーピンなどでは維管束の分枝によって維管束間の発根部位は増加するが、一方では根の形成が制限される領域も拡大されるので、維管束の分枝をただちに根数の増加として結びつけることには問題がある。このほか、維管束間の広狭は根の発生の難易性ばかりでなく、根の太さとも深い関係があるように思われる。このことについてはさらに第6章において触れたい。

つぎに、ホワイトクローバーのほふく枝からは、特定の維管束間のみ根の形成が行なわれるが、佐々木<sup>24)</sup>はストロベリークローバーからも僅かながら節根が形成されることを報告している。これは胚軸または莖に根が形成される場合にはみられない特異な現象である。通常は下位根の出根が多く、上位根の出根が少ない。この上位根について上野<sup>107)</sup>は発根ホルモンの作用を推測し、

ほふく枝を裏返しにして上部を地面に接着したところ、通常の状態では50%前後の出根が認められるにすぎないのに、逆位置にした場合は92%が出根したという。また、氏は IBA のラノリンペーストを作り、上位根の出根部に塗布したところ、0.05%の濃度のときに63%が、また、0.5%では74%の上位根が出根するのを観察した。ところで、ほふく枝の各節から出根する上位根または下位根の数は Erith<sup>19)</sup> も指摘するように、通常1本の場合が多かったが、まれに2本以上出ることがあり (Fig. 6)、最高4本が認められた。その時の諸条件によって原基数が左右されるものと思われる。1節当りの根数が多くなる時期は梅雨期のしかも連続降雨の後であることから、地面の湿りと深い関係をもっていることが考えられた。Piper<sup>74)</sup> はラジノクローバーの生育が灌水地で旺盛であると述べていることも、ほふく枝の伸長と相俟って良好な節根の生育によることを裏付けるものであろう。

なお、サブクローバーはホワイトクローバーと同じようなほふく枝を持ち、同じような維管束配列を示すにもかかわらずまったく出根がみられない。このことは何らかの生理的要因に基づくものと思われるが、今後さらに追究の予定である。

つぎに、主根にみられる第2次根の出根パターンは、原則としてそのまま第3次根、第4次根の出根経過を示すものである。Johnes<sup>44)</sup> は根が切断されたり、損傷を受けるとその基部から新しい根が形成されることを報告しているが、アルファルファ型では、最初に出根した分枝根に隣接してつぎつぎに分枝が行なわれる (Fig. 9)。その結果として、根の外部に数本の根がまとまって観察され、その部位に一つの出根域が形成されることになる。これはこのタイプ独得のもので他のタイプには認められない。その出根域の縦断図 (Fig. 10) によってもそれぞれの分枝根がきわめて隣接した位置にしかも時期を異にして出根しているのがわかる。ところで、これらの分枝根原基は主根の放射柔組織に起源している。この放射組織は根の内部における生活細胞への養分供給およびガス交換の役目をなすものと考えられている<sup>91)</sup>。根の中心部から放射状に射出し、第2次肥大生長につれてつねに活発な分裂を行なっているため、新しい第2次根の発生とも直接的な関係をもつものと思われた。したがって、第2次肥大生長の大小と分枝習性との関係は先に述べた放射組織の分裂機能、ひいては根原基形成能とも関連する。アルファルファ型のように旺盛な肥大生長が長期にわたって維持されるものでは、その過程を通して根原基の形成が行なわれることは当然予想される。一方、エンドウ型のようにほとんど肥大しないものでは放射組織の分裂機能も貧弱であり、根原基の形成されるチャンスもほとんどなく、したがって、新しい分枝根の出根もみられないことになる。このように、肥大生長は分枝根の出根パターンと密接に関係しており、それぞれの分枝習性を特徴づけているように思われた。なお、アルファルファ型の分枝習性は一般に根の肥大生長の大きい多年生作物に多くみられるが、レンゲの場合は1年生でしかも肥大生長のあまり大きくない作物でありながら、このタイプの習性を示したことは興味深い。

### 第3章 肥大生長

#### 第1節 緒言

マメ科植物の根は禾本科植物の根と相違して第2次肥大生長を行なう特徴がある。Esau<sup>20)</sup>, Cheadle<sup>10)</sup>, Desilva<sup>14)</sup> によれば禾本科植物の中にも肥大生長を行なう種類のあることが報告されているが、一般に禾本科作物ではみられないのが原則である。

肥大生長にともなう内部組織の変化は、双子葉植物一般にみられるパターンと全く同様で、まず初生篩部の内側にある柔細胞が分裂組織に変わり形成層を作る。形成層は内側に次生木部、外

側には次生篩部を形成する。初めこの形成層はきれぎれであるが、ついには初生木部に接した内鞘の細胞も分裂組織化し、形成層は互いに連続して一つの形成層輪を作る。その後の発達には茎の場合と同様で、内側に木部、外側に篩部を形成しながら肥大生長を行なう。このさい、初生篩部は第2次組織の発達につれて外側に押し出されて遂に消失するが、初生木部は根の中央に放射状をなして残る。肥大生長が進むと表皮、皮層、内皮は亀裂を生じて崩壊する。また内鞘からは、しばしばコルク形成層が生じ、根はコルク化した層で覆われる<sup>99)</sup>。肥大生長の始まる時期はきわめて早く、一般に第1次中心柱組織の成熟に続いて始まるとされるが、Hayward<sup>10)</sup>によればそれ以前にも始まりうるといふ。

ところで、根の肥大生長は植物の種類によって異なるばかりか、それぞれの植物の個々の根によって著しく相違することは Esau<sup>20)</sup> も指摘するとおりである。このことによってマメ科作物の根群はますます多様な形態をもつようになり、作物特有の根貌が生じる。ともあれ、マメ科作物における根群の生育は主根先導型であり、その肥大生長も主根に始まって分枝根へ波及する経過をたどる。それだけに、主根における肥大生長の様相はその後の根群の肥大生長にも大きく影響し、ひいては根群全体の生育とも深い関係をもってくる。したがって、本章ではまず根群の肥大生長を解明するための第一段階として主根を対象に観察し、そのパターンを明らかにした。

主根の基部に始まった肥大生長はやがて分枝根に移り、その基部から先端部へと波及するが、分枝根の肥大が進むにつれて根群の形態もいろいろと複雑に変化し、作物による特徴がみられるようになる。このことは同時に根の量的増加をもたらし、またその機能とも深い関連をもってくる。われわれが根貌として把える根群の様相は、まさしく主根および分枝根、とりわけ後者の肥大生長に基くものであり、その特徴は作物間差異として認識され記述されることが多い<sup>注2)</sup>。従来、分枝根の肥大生長に関した研究はきわめて少なかったが、藤吉ら<sup>20)</sup>はラッカセイの第2次根の直径について調査し、それが主根上の出現位置によって大きさを異にするばかりか、主根の肥大部で大きいこと、さらには品種間にも差のあることを観察した。

Weaver<sup>11)</sup> は土壌条件によって分枝根の肥大程度が異なることを観察し、レッドクローバーにおいて土壌条件が良好であれば、主根と同じ大きさの分枝根が多数生じるのを認めた。また、アルファルファについては主根の肥大が小さいわりに良く分枝を行なうが、そのさい太い分枝根と細い分枝根が形成されるのを認めた。一方、プレニーにおいては太い分枝根も少なかったが細い分枝根も少なかったという。Esau<sup>20)</sup> も分枝根の中に肥大しないものがあることを見いだしている。しかし、従来の研究は分枝根の肥大生長について、体系的にきめ細かく検討するまでには至らなかった。

本章ではまず個々の作物の分枝根における肥大生長の実態を明らかにし、それが主根の肥大生長とどのような関連をもつかについて検討した。ついで、作物間の比較を行なって主根の肥大生長型と分枝根の肥大性との関係を解明した。なお、根は多かれ少なかれ炭水化物の貯蔵に関与しており、皮層、維管束、射出組織、髄などの柔組織に澱粉その他を貯蔵することが知られている。しばしば根がとくに肥大して貯蔵組織が大きく発達する場合もある(例、貯蔵根)。貯蔵物質として一般に根に貯えられる無窒素有機物は澱粉がもっとも多く<sup>83)</sup>、その他糖分やヘミセルロースがある<sup>85)</sup>。マメ科牧草のクローバー、アルファルファでは、いずれも澱粉を主要な貯蔵養分としている<sup>85)</sup>。ところで、前章で明らかにした主根および分枝根の肥大生長型は、作物間の肥大生長由来のものであり、これらの肥大生長型と炭水化物の貯蔵性との間にも、一連の関連性があるものと考えられた。そこで本章では肥大生長型による炭水化物の貯蔵性についても検討した。

注2) 従来、根群の特徴を細かい、太い、強大などの言葉で表現している例からもわかる。

## 第2節 実験材料および方法

主根基部の肥大生長については主根基部の直径を連続的に測定して、その推移と作物間差異を明らかにした。供試作物はダイズ（玉錦）、ラッカセイ（千葉半立）、インゲンマメ（佐賀在来紅花）、ナタマメ（白ナタマメ）、ササゲ（三尺ササゲ）、エンドウ（ウスイ）およびアルファルファ（アトランチック）であった。

なお、主根における肥大生長のパターンを観察するため、上記の作物につぎのものを追加した。すなわち、レッドクローバー、ヤエナリ（タイ国産）、アズキ（大納言）、インゲンマメ（ツル性：黒衣笠、筑柴衣笠、アメリカ平莢。ツルナシ性：白黒、長ウズラ、江戸川、マントル）、コンモンベッチ、ソラマメ（川副在来）で、そのほかに参考としてスイートクローバー、サブクローバー、レンゲ（岐阜晩生）、エデプチアクローバーおよび雑草のカラスノエンドウ、スズメノエンドウを供試した。

耕種法はダイズと同じで調査は2週間ごとに行なった。毎回5～6株を水道水で丁寧に土を除きながら掘出し、主根基部から20cmの長さにならって1cmきざみにその直径を測定した。

実験は1965年から1966年にわたり付属農場で行なった。圃場3アールを大型耕耘機で40cmの深さに耕起し消石灰30kg、過石7kgを全面散布して耕耘した。その後、硫安3.5kg、加里1.6kgを元肥として施し整地した。追肥は開花始めに硫安1.5kg、加里2.0kgを施した。観察圃は作物当たり7.5m<sup>2</sup>（2.5m×3m）とし、畦間40cm、株間40cmに点播し発芽後間引きして1株立とした。播種は夏作物は5月～6月、冬作物は11月に行なった。播種日はそれぞれの実験結果に付記した。肥大の調査は各作物5株について、それぞれの主根基部をあらかじめ丁寧に土を除いて露出させたのち、基部から2cmの位置をデバイダーではさみ、それを物指上へ移して計測した。調査後は土を基部に復元した。調査は3日ごとに同一部位について行ない連続した肥大推移を追った。なお、これと平行して地上部の生育経過も調査した。

分枝根の肥大生長の経過および特性の調査については、つぎの実験材料と方法によって行なった。供試作物は秋播のものとしては、エンドウ（ウスイ）、コンモンベッチ、ソラマメ（川副在来）、アルファルファ（アトランチック）、レッドクローバー、スイートクローバー、ラジノクローバー、レンゲ、バーシムを用い、春播のものとしては、ラッカセイ（千葉半立）、ダイズ（玉錦）、アズキ（大納言）、インゲンマメ（トラマメ、江戸川）、ヤエナリ、ササゲ（三尺ササゲ）およびナタマメ（白ナタマメ）を用いた。

圃場を約30cmの深さに耕起砕土して均一になるように整地し、基肥として1アール当り消石灰16.9kg、硫安1.5kg、過石1.8kgを全層に施した。それぞれの作物について1.2m<sup>2</sup>（1.1×1.1m）の実験区を設け、その4隅と中心点を結ぶ線の中央各4カ所と中心点の計5カ所に播種した。調査に当っては水道水で根を掘り出したのち、主根の基部から20cmにならって出現しているすべての分枝根を対称にそれらの直径を測定した。測定値は測定基部から1cm離れた部位の大きさを示す。つぎに、主根の肥大生長型と炭水化物の貯蔵性については、3つの肥大生長型からそれぞれ代表的なものを数種選んだ。

これらの作物の種子を2000分の1アールワグネルポットに土壌を詰め、基肥としてポット当り硫安2g、過石10g、塩加2gおよび消石灰5gを全層に施したものに播種した。さらに、追肥としてアルファルファおよびレッドクローバーには3月20日、他の作物には7月26日、ポット当りハイポネックス5gを水溶液として施した。

なお、健全な分析材料を得るため生育途中にマラソン2000倍数を数回散布してアブラ虫を防除した。ツル性のフジマメ、ササゲ、エンドウおよびコンモンベッチには支柱を用いた。

分析に用いる材料は水道水を用いてポットから洗い出した後、葉、莖および根部に分けて乾燥し、粉碎機で100メッシュ以上の微粉末として定量に供した。

炭水化物の定量は、Weinmann 氏の方法<sup>112)</sup>によって行ない、利用態炭水化物総量 (Total Available Carbohydrate) を定量した。すなわち、粉末サンプル 0.1g~1.0g を 100cc の三角フラスコに入れ、蒸溜水 100cc を加えたのち長いガラス棒を立てたゴム栓で瓶口を密栓し、30分間湯煎上で煮沸、その後、室温まで冷却した。冷却後、0.5% タカデアスターゼ液 (市販のものを透析したもの) 10cc と緩衝液 (0.2N 酢酸+0.2N 酢酸ソーダ) 10cc を加えて、44時間 37°C~38°C の恒温器中に静置した。除蛋白後、25% HCl 0.75cc を加え、環流冷却器をつけて30分間煮沸して加水分解した。その後、25% NaOH で中和し、メスフラスコに入れて定容 (250cc) としたものを 2cc~5cc を取り出し、Somogyi 法によって環元糖として定量した。

### 第3節 実験結果

#### §1 主根における肥大生長のパターンとその類別

主根の肥大性は作物によって著しく相違しており、肥大性の著しいもの (アルファルファ) から、極端に小さいもの (エンドウ) まで認められた (Table 4, 1~9)。測定値をみても前者では基部の直径が 15mm ないし 20mm にも達する反面、後者では 5mm 前後といった小さいものであった。

さらに、根の直径が基部からある程度遠ざかったところで急に細くなるなどのいろいろなタイプが認められた。そこで、これらを形態的な特徴から3つのグループに分類することができた。

Table 4(1~9). Secondary thickening growth of the main roots.

Table 4-1. Alfalfa.

Date	Feb. 20	Apr. 28	May 25	June 23	Aug. 14
Plant height (cm)	2.8	28.7	74.0	98.2	105.4
Diameter of hypocotyl (mm)	2.1	3.3	7.3	9.1	12.8
0*	1.7**	2.9	7.5	8.9	12.8
5	1.3	2.8	6.8	8.9	11.3
10	1.2	2.5	5.8	7.4	9.6
15	1.0	2.1	5.0	6.6	7.5
20	1.0	1.5	4.0	5.4	6.0

\* position from the base of main root

\*\* diameter of main root at the position

Table 4-2. Red clover.

Date	Feb. 8	March 25	April 15	May 17	June 19	Jul. 16
Plant height (cm)	3.0	5.0	10.7	52.0	76.8	96.3
Diameter of hypocotyl (mm)	1.2	1.4	3.2	7.2	9.7	13.3
0*	1.2**	1.3	3.0	7.1	9.6	13.2
5	1.1	1.1	2.7	6.0	8.3	9.5
10	0.8	0.9	2.4	3.5	5.1	6.0
15	0.5	0.8	1.7	2.6	3.6	4.6
20	0.4	0.5	1.1	2.5	2.5	4.5

Table 4-3. Soybean.

Date	June 28	Jul. 14	Jul. 28	Aug. 12	Aug. 29
Plant height (cm)	33.4	71.5	90.6	94.5	95.5
Diameter of hypocotyl (mm)	4.0	7.4	11.5	15.8	21.5
0*	3.5**	6.0	10.0	15.0	22.3
5	1.5	2.0	2.1	2.5	4.3
10	1.0	1.1	1.6	1.5	3.2
15	1.0	0.9	1.0	1.3	2.8
20	0.8	0.4	0.9	0.8	2.0

Table 4-4. Red bean.

Date	June 28	July 14	July 28	Aug. 12	Aug. 28
Plant height (cm)	12.3	27.8	47.3	64.5	92.6
Diameter of hypocotyl (mm)	3.1	4.7	10.0	12.0	20.0
0*	2.8**	4.6	8.0	12.0	18.5
5	1.0	1.3	2.3	3.0	4.5
10	0.9	1.0	2.2	1.3	2.1
15	1.0	1.0	1.7	1.3	1.2
20	0.6	0.7	1.0	0.7	0.9

Table 4-5. Kidney bean (bush type).

Date	June 22	July 14	July 28	Aug. 12
Plant height (cm)	32.0	41.0	44.0	43.5
Diameter of hypocotyl (mm)	5.6	7.8	11.0	9.0
0*	6.5**	7.4	11.0	9.0
5	1.4	2.8	4.0	2.5
10	1.0	2.0	4.0	2.8
15	1.1	1.2	2.5	2.3
20	0.8	1.0	2.0	2.0

Table 4-6. Kidney bean (pole type).

Date	June 17	July 1	July 14	July 28
Plant height (cm)	36.4	178.0	290.0	312.0
Diameter of hypocotyl (mm)	4.5	5.0	7.4	7.0
0*	3.2**	5.4	5.7	5.5
5	1.0	1.8	2.0	1.3
10	1.0	1.2	1.2	1.4
15	1.0	1.0	1.2	1.1
20	0.9	1.0	0.9	0.9



Table 4-7. Broad bean.

Date	Dec. 1	Dec. 28	Feb. 2	March 1	Apr. 17	May 11
Plant height (cm)	12.9	17.9	26.1	46.8	93.3	136.0
Diameter of hypocotyl (mm)	5.0	6.7	10.7	13.2	18.0	19.1
0*	4.2**	5.9	10.5	12.9	16.9	18.5
5	1.6	3.2	4.4	7.1	9.5	8.8
10	1.1	1.5	2.1	4.3	6.0	4.7
15	1.0	1.0	1.4	2.6	4.1	3.4
20	1.0	1.0	1.2	2.2	3.0	2.5

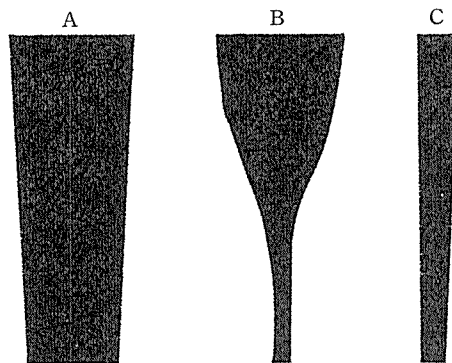
Table 4-8. Peanut.

Date	June 28	July 14	July 28	Aug. 12	Aug. 29
Plant height (cm)	14.7	28.8	36.4	44.2	53.2
Diameter of hypocotyl (mm)	5.0	7.0	8.9	10.3	11.0
0*	4.0**	6.0	8.6	10.3	9.6
5	3.0	3.0	4.0	3.8	3.8
10	1.5	1.4	2.1	2.1	2.1
15	1.0	1.3	1.6	1.7	1.9
20	1.0	0.9	1.2	1.4	1.7

Table 4-9. Pea.

Date	Dec. 1	Dec. 26	Feb. 2	March 12	Apr. 17
Plant height (cm)	11.3	16.3	25.5	41.2	77.3
0*	1.7**	2.9	3.2	4.1	5.7
5	1.1	1.2	1.2	2.2	3.3
10	1.0	0.8	1.1	1.9	2.3
15	1.0	0.8	0.9	1.7	2.2
20	0.2	0.6	0.9	1.3	2.0

Table 4(1-9) gives the diameter of the main roots at 5 cm intervals from the base of the root measured at various stages of their growth. The activity of the secondary growth is greatest at the base and least near the root tip of the root. The degree of thickening varied according to the species, from about 20 mm to 5 mm at the base of the main root.



A...extensive thickening type B...basal thickening type C...little thickening type  
Fig. 11. Three fundamental types of secondary thickening growth of the main roots in legumes.

1. 肥大型 (アルファルファ型)
2. 基部肥大型 (ダイズ型)
3. 小肥大型 (エンドウ型)

であって、それらのパターンは Fig. 11 のように模式的に示すことができる。

なお、基部肥大型では草型の違いによってさらに2つのグループに類別できるようである。すなわち、草型が有限生長を示すグループと無限生長を示すグループである。

### 1.1 肥大型 (アルファルファ型)

この型の作物は、主根全体にわたって肥大生長が旺盛なのが特徴である。アルファルファ、レッドクローバーのほかにはスイートクローバー、クリムソンクローバー、エチプチアクローバーなどのクローバー類が含まれる。アルファルファでは、気温の上昇する3月から夏期の高温、乾燥期にかけて僅かに肥大率の減少がみられたが、8月中旬には基部の直径が12.3mmとなり生育初期の太さの約8倍、先端部では生育初期の直径の6倍にも達した (Table 4-1)。主根の直径は基部から先端にかけて緩やかな勾配で細くなり、ゴボウ根状を呈した。Fig. 12, a, b はアルファルファおよびレッドクローバーの主根である。両者はいずれも多年生作物であるので、年の

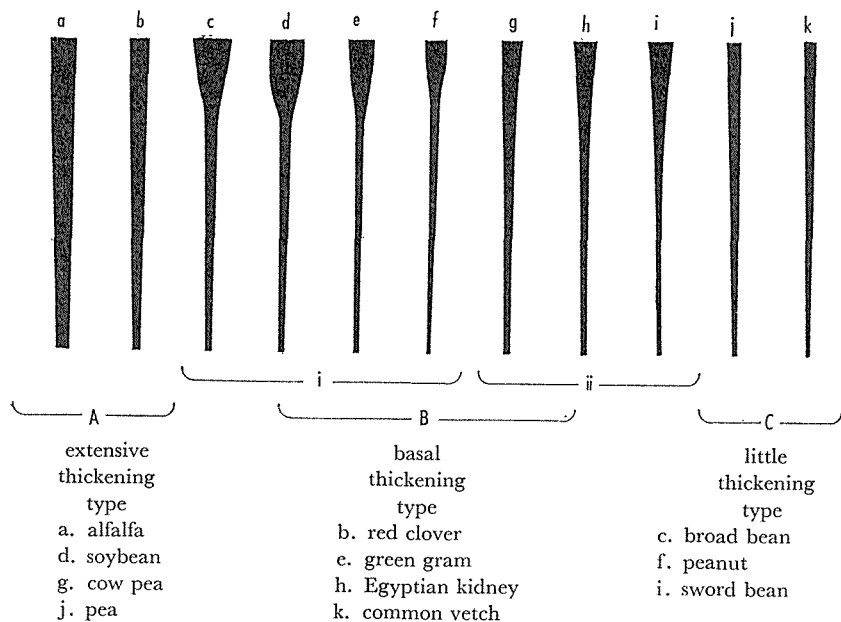


Fig. 12. Classification of the thickening types of main roots in leguminous crops.

経過と共に主根の直径も大きくなる。アルファルファでは、3年目に20mm~30mmに達したものが数多くみられた。レッドクローバーもアルファルファと同じ傾向を示したが、先端部の肥大生長がやや小さく、主根の形態は幾分、先細りのものとなった。すなわち、アルファルファでは基部から20cm離れた部位の直径が基部の約2分の1になっているのに比べ(8月14日)、レッドクローバーでは約3分の1となっていた。ところで、これらの作物では土壌条件によって、とくに根の肥大が左右されるようであるが、アルファルファの肥大生長はいずれの土壌条件下でも旺盛で、典型的な肥大型を示した。

### 1.2 基部肥大型 (ダイズ型)

ダイズ、アズキ、ソラマメ、ヤエナリ、インゲンマメ、ラッカセイ、ササゲ、ナタマメがこの

特徴を示した。

主根の基部から 2cm ないし 3cm 離れた部位から急に肥大生長が減少するため、根径も細くなって、その形態は漏斗状を呈するようになる。しかし、作物によって肥大形態に若干の相違があり、急に細くなるものとして、ダイズ、アズキ、ヤエナリ、ラッカセイおよびソラマメが、いくらか緩やかに細くなるものとして、ナタマメ、ササゲがみられた。この相違は、たまたま草型の相違と一致しており、前者が有限生長を示すのに対し、後者は無根生長を示した。

そこで、基部肥大型を区分して観察を行なった。

#### 基部のくびれが大きいもの

ソラマメでは冬の気温が低い期間も、主根の基部では肥大生長が連続して盛んに行なわれるのに対して、それより先端寄りの部分では比較的小さかったので、2月にはいると両者の差が形の上でも明瞭になり始めた。たとえば、4月17日の調査では、基部の直径が 16.9mm、それから 5cm 離れた部位で 9.5mm、基部から 20cm 根端寄りの部位では 3mm となり、主根の太さは基部から 6cm 前後のところまで約半分に減少した。

ダイズの場合も肥大生長の経過や特徴はソラマメの場合とまったく同様であった。発芽後、基部から 5cm の部分ではとくに肥大生長が旺盛であったが、なかでも基部より 1cm~2cm の部分では顕著で、8月下旬には 20cm に達した。これに対して、基部より 5cm~10cm の部分では8月中旬までにわずかな肥大がみられたに過ぎず、基部より 10cm 以上離れた部分では全く肥大がみられなかった。ただ、盛花期から結莢期にかけて（8月中旬から下旬）主根全体にわたった肥大生長が進行するさい若干の増加がみられるが、その場合でも基部の肥大に比べると約10分の1にすぎなかった。そのため8月29日の調査時には典型的な漏斗状となった。

このような傾向は、アズキ、ヤエナリ、ラッカセイにおいても認めることができた。しかし、落花生の場合は品種によって基部のくびれが緩やかな形態を示す場合もあり、つぎに述べるタイプとの中間的な性格もうかがわれた。

また、インゲンマメでは主根基部のごく短い部分（1cm）に限って肥大し、それより先端寄りの部分ではほとんど肥大しなかった。とくに基部から 10cm 以上離れると、出根当初の根径がそのまま生育後期まで維持されるケースが多かった。これに加えて、インゲンマメでは生育当初から胚軸が大きいこともあって、きわめて早い時期にタイプの特徴が認められた。

#### 基部の“くびれ”が緩やかなもの

このタイプでは、肥大生長の及ぶ範囲が前者よりもやや広く、そのために基部のくびれが緩かになる。ササゲ、ツルインゲンおよびナタマメなどの“ツル性”の草型をもつものにこのタイプの特徴（Fig. 12, g, h, i）がみられるのであって、インゲンマメでは主根の形態と草型との間に一連の関係が認められたのである<sup>注3)</sup>。

そこで、インゲンマメについてはさらに草型と肥大型の関連を詳しく調査した。すなわち、供試品種としてはツル性の衣笠、黒衣笠、アメリカ平莢および筑紫、ツルナン性品種としては長ウズラ、江戸川、マントルおよび白黒を用い、草型の違いによる主根の肥大形態の変化を比較観察したのである。

その結果、両者の示す主根の形態は Fig. 13, 1~4, 5~8 で示すことができる。ところで、インゲンマメでは、胚軸と主根の境界部付近から太い分枝根を出根する習性があり（第5章3節）、そのため境界部が隆起することもあってツル性の中にもツルナン性のものに若干似た形態がみられるが、そのことを考慮に入れて観察すれば、両者の形態の差を区別することができる。

いずれにしても、両草型の相違が根の形態的な差異として、一応、識別されるとはいうものの、

注3) きわめて興味ある問題で、先に述べた Meyers<sup>64)</sup> の観察とも一致する。

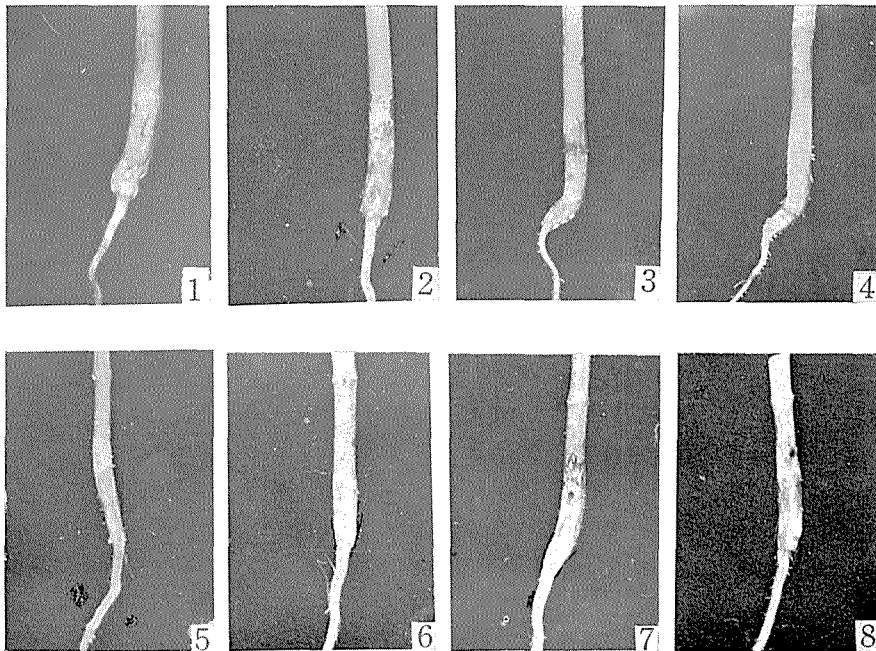


Fig. 13. Comparison of the shape of main roots in bush type (1-4) and pole type (5-8) in the varieties of kidney bean. The shape of main roots of bush type varieties are remarkably constricted but that of pole one are not so remarkable.

- |              |                  |                     |
|--------------|------------------|---------------------|
| 1. Shirokuro | 4. Mantle        | 7. Kinugasa         |
| 2. Nagauzura | 5. Kuro kinugasa | 8. America hirasaya |
| 3. Edogawa   | 6. Chikushi      |                     |

その相違は僅かなものであり、地上部の顕著な相違からみればきわめて小さいものでしかない。しかし、草型と根の形態の間に一つの対応関係が見いだされたこと、とくにそれが主根の形態として現われたことは、主根が根群形成の中心軸であるだけにきわめて興味深い。この問題については第6章においてさらに論及したい。

### 1.3 小肥大型 (エンドウ型)

供試作物の中ではエンドウおよびコンモンベッチの両者がこのタイプの特徴を示したほか、参考に供したカラスノエンドウやスズメノエンドウもこのタイプに属することがわかった。このタイプの特徴は生育の全期間を通して、主根全体の肥大生長が小さいことである。例えば、エンドウでは主根基部の直径がほぼ最大に達する4月中旬でもわずか6mm程度にすぎず、肥大の推移もきわめて緩慢で、3月まではほとんど肥大が認められない。コンモンベッチではさらに小さく5mm以下である。したがって、このタイプの主根は先端部と基部の太さの差が小さく、その形態は前述した肥大型を相似的に小さくしたような形になった。なお、このタイプの特徴がコンモンベッチと同じ、*Vicia* 属のカラスノエンドウやスズメノエンドウにも認められたことは興味深い。

## §2 分枝根の肥大生長

### 2.1 肥大生長の小さい作物

Fig. 14 はエンドウにおいて主根の基部から 20cm にわたる部分に出現した第2次根の直径を生育時期別に測定したものである。この図から、エンドウでは2月下旬までは肥大生長はほとんど

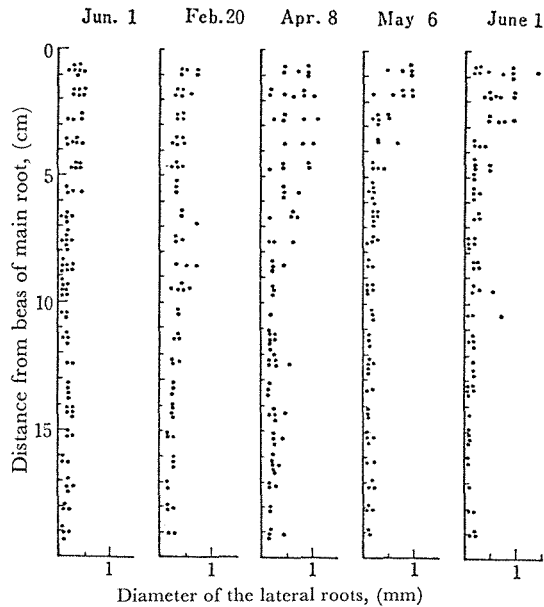


Fig. 14. Diameters of lateral roots developing along 20 cm from the base of main roots in pea.

ど行なわれず、直径の大部分が  $0.1\text{mm}\sim 0.5\text{mm}$  の範囲内にあり直径が  $1\text{mm}$  に達するものは見いだされず、出根当時の大きさと変りがなかった。しかし、その後わずかながら肥大生長が進み、4月8日の調査では主根基部から  $10\text{cm}$  までの部分に出根したものに直径の増加が認められた。しかしながら、 $10\text{cm}$  より先端寄りの部分では肥大した根がほとんどみられず、直径も  $0.5\text{mm}$  以下であった。5、6月になると基部に出根したものを除いて、直径がかえって減少する傾向がみられたが、これは根が老化して収縮したものと考えられた。これと同じ傾向は主根の肥大生長型が同型のコンモンベッチにおいても認められた。すなわち、その直径が最大に達する4月8日の調査時にも  $1\text{mm}$  以上のものはごくわずかで、その他は  $1\text{mm}$  に達しなかった。なお、個体によっては基部  $10\text{cm}$  の部分よりも先端部分に、数本、肥大するものが見いだされたが、その程度はきわめて小さく、エンドウの場合と大差がなかった。

一方、これらの作物に比較してやや肥大生長の大きいものにソラマメ、ラッカセイがある。ソラマメでは第2次根の直径が出根時すでに  $1\text{mm}$  前後あり、エンドウ、ベッチに比べるとかなり大きい。この直径は翌春（4月9日）の調査時までにはほとんど変化がなかったが、5月6日の調査では、主根の基部から  $10\text{cm}$  の距離までの部分に出根したものにわずかな肥大がみられた、直径は出根当時の約2倍（ $2\text{mm}$  前後）に達した。しかし、 $10\text{cm}$  から先端寄りに出根したものでは生育全期間を通してほとんど肥大生長がみられず、出根当時の太さと全く同様であった。

ラッカセイの場合もこれとよく似ており、主根基部から  $10\text{cm}$  までの部分に出根した第2次根の中に僅かに肥大するものがあったが、直径はほとんど  $1\text{mm}$  から  $2\text{mm}$  の範囲内であった。基部  $10\text{cm}$  の部分より先端寄りではソラマメ同様ほとんど肥大するものが認められなかった。なお、ラッカセイの特徴は、肥大する第2次根が基部だけに集中せず、基部から約  $10\text{cm}$  の距離にわたっていたことおよびその部分に出根したすべての根がいずれも肥大することであった。この場合も基部に出根したもののほど太く、基部から離れるにつれて主根の太さの減少するのと比例して細くなった。

### 3.2 肥大生長の大きい作物

ダイズでは播種後7月上旬まではほとんど肥大生長がみられず、第2次根の直径は0.5mm以下で出根時の大きさ(0.5mm±0.1mm)とほぼ同じであった(Fig. 15)。しかし、7月中旬から急

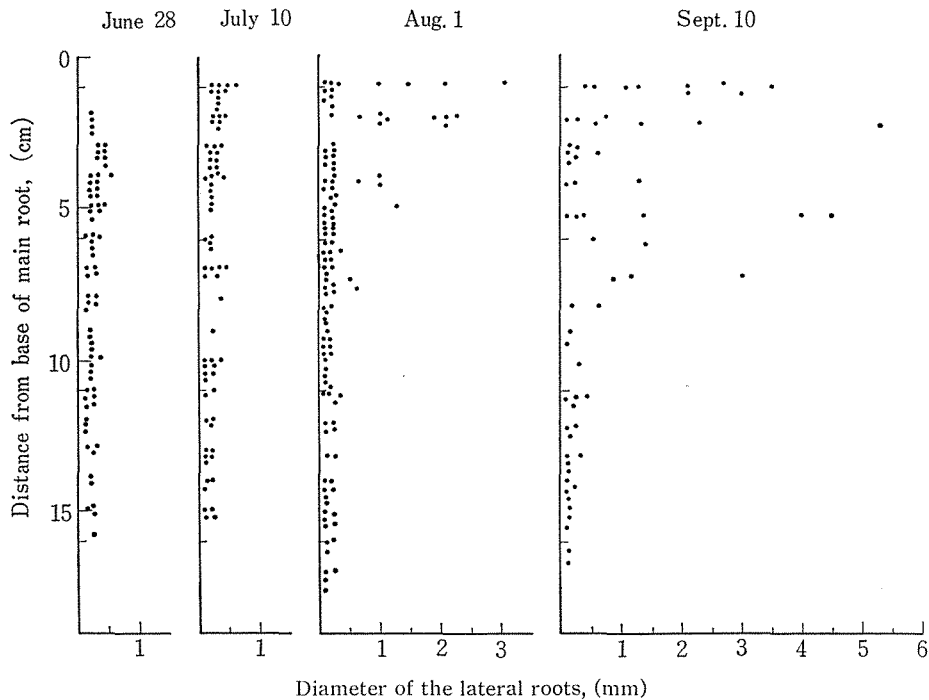


Fig. 15. Diameters of lateral roots developing along 20 cm distance from the base of main roots in soybean.

速に肥大し始め、主根の基部から5cmの距離までの部分に出根したものの肥大が顕著で直径が2mm前後になった。なかでも基部に生じたものは8月1日には3mmに達した。これらの根はその後1カ月間にさらに肥大して、9月10日には4mmから6mmに達したが、この時期には肥大が土壌表面より10cmの深さにおよび大半の第2次根が肥大した。しかし、残りの半数は出根当時のままで、まったく肥大生長がみられなかった<sup>注4)</sup>。これに対して、基部10cm部分よりも先端寄りに出根したものはほとんど肥大する様子になかった。すなわち、ダイズでは基部付近(主根が著しく肥大する部分)に出根したもののだけが肥大して太い根に生長し、根長も長くなって根群の主要部を占めるようになる(第5章3節)。

これとまったく同様な傾向がアズキ、ヤエナリ、インゲンマメにおいても認められた。とくに、インゲンマメでは主根と胚軸の境界部位に出根した第2次根が生育初期から肥大して、それより先端寄りに出根する第2次根をはるかに凌駕する特徴がみられた。

他方、ササゲ、ナタマメなどの“ツル性”作物では主根の基部に出根した第2次根ばかりでなく、かなり先端寄りに出根した第2次根にも肥大するものがあり、ツルナシ性作物とは多少違った傾向が見いだされた。すなわち、ツルナシ性作物では第2次根で肥大生長のおよぶ範囲が基部付近に限られる場合が多かったが、ツル性作物では主根の基部より20cm近くまで第2次根の肥大するのがみられた。

注4) その結果、太さの異なる2種類の根を生じることについては、第2章3節においても言及した。

肥大生長が主根全体にわたって旺盛な作物では、分枝根の肥大もかなり先端寄りの部分にまでおよぶのが観察された。このような様相を示す作物の大部分は永年生作物であるが、中には1年生や短年生作物もあった。すなわち、永年生作物のアルファルファでは4月初めから次第に第2次根の直径が大きくなり、その後、生育が進むにつれてますます増大し、5月には3mm、6月には4mm、7月には5mmに達するものが数多くみられた (Fig. 16)。この図には播種の翌年に

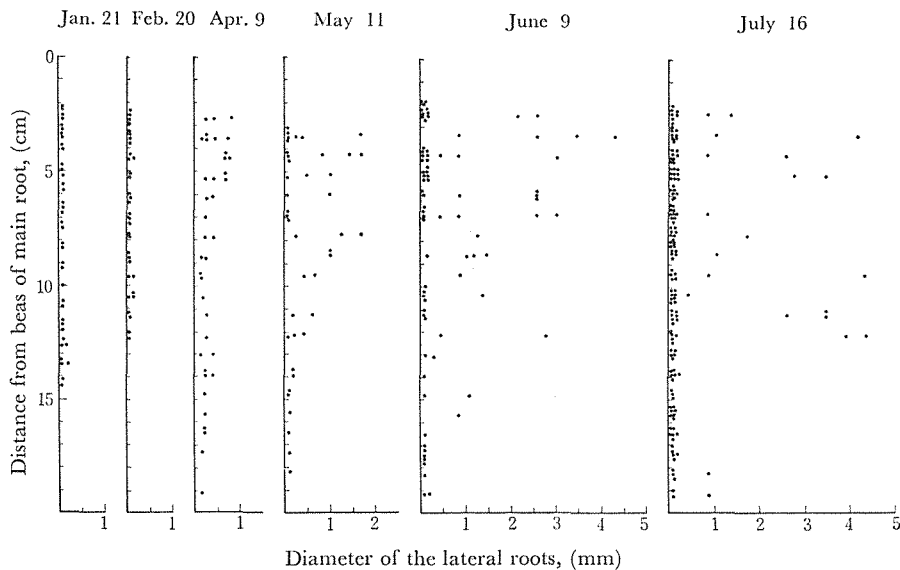


Fig. 16. Diameters of lateral roots developing along 20 cm distance from the base of main roots in alfalfa.

あたる7月16日までの成績しか示されていないのが、筆者の観察でも生育年次が進むにつれて主根および分枝根の直径は次第に大きくなり、播種後3年目には主根の直径が20mmから30mm、第2次根の直径も10mm前後のものが多数認められた。

一方、これとは対照的に直径が0.1mmといったきわめて小さいものが生育各期に観察されたが、この中には古い根で全然肥大しなかったもののほか、新しく2次的に出根した第2次根も含まれていた。

レッドクローバーでは肥大の程度がアルファルファに比べると幾分小さかったが、きわめて類似した傾向を示した。すなわち、主根の肥大にともなって分枝根の肥大も大きくなり、レッドクローバーよりもいくらか肥大する傾向がみられた。そのほか、このグループとしてパーシム、レンゲでも同様な傾向が認められたが、いずれも一年生作物であるため、生育期間が短く肥大生長そのものは大きい値を示さなかった。

### §3 主根と分枝根の肥大相関

第2項の結果をみると、主根の肥大生長型と分枝根の肥大との間には密接な関係があることに気づく。すなわち、小肥大型の主根をもつエンドウやベッチでは分枝根の肥大生長も小さいが、肥大型のアルファルファやレッドクローバーでは分枝根の肥大も大きく、しかもそれらが主根のかなり先端寄りの部分まで分布するのが認められる。また、基部肥大型のダイズやアズキでは主根の基部に出根した分枝根の肥大がとくに著しく、先端寄りの細くなった部分には直径の小さい分枝根が多く分布した。一方、作物の種類を問わず、まったく肥大しない分枝根も数多く見いだ

されたが、これらはひとまず除外して、肥大生長の大きいものだけについて上記の関係を検討すると、主根の肥大生長型と分枝根の肥大との間にはかなり密接な関係が見いだされる。すなわち、主根の肥大が盛んな部分では分枝根の肥大も僅かであった。そこで、両者の関係を明瞭にするため、第2節で供試した二、三の作物について第2次根の直径とその出根部位における主根の直径との相関々係を求めた。Fig. 17 はラッカセイについての第2次根の直径とその出根部位におけ

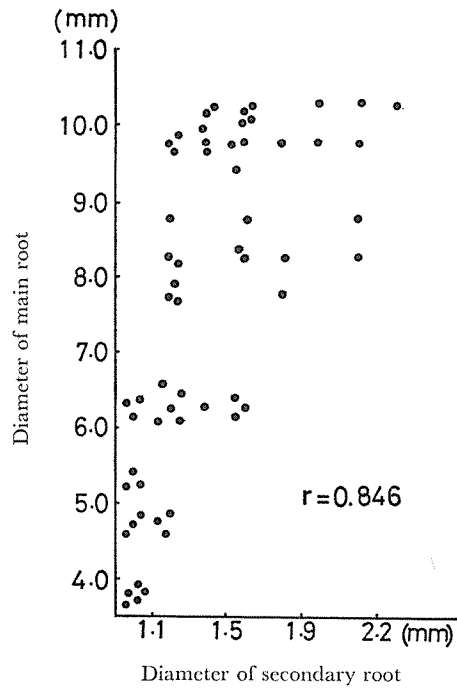


Fig. 17. Correlation between the diameter of main roots and that of secondary roots in peanut.

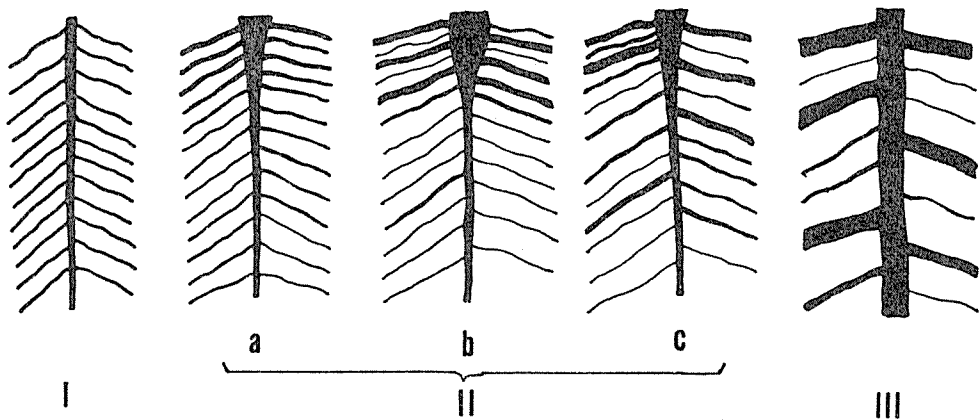


Fig. 18. Relation in thickening growth between main and lateral roots. In the little thickening type (I), the lateral roots thickened also little; in the basal thickening type (II), the thick lateral roots concentrated at the basal part of the main root; and in the extensive thickening type (III), the thick lateral roots aporadically developed along the whole length of the main root.



Table 5. Variation of diameters of the secondary roots elongated at 20 cm in length of the main root.

Diameter (mm)	soybean	red bean	sword bean	peanut	cowpea	kidney bean	common vetch	broad bean	red clover	lupine	pea	alfalfa
0.1	43*	33	27	5	6	80	78	1	270	6	26	513
0.2	62	73	69	29	33	157	48	2	157	31	135	59
0.3	210	117	134	98	120	267	36	8	59	84	154	10
0.4	77	39	72	124	57	117	13	1	13	10	94	2
0.5	43	31	28	82	72	77	20	44	13	136	254	5
0.6	42	7	18	39	11	27	10	4	9	9	30	
0.7	18	10	11	29	19	14	9	26	10	22	36	
0.8	14	14	13	29	31	20	7	58	9	63	67	
0.9	19	9	10	20	11	7	1	66	2	18	39	
1.0	23	11	14	49	28	17	6	77	13	31	39	
1.1	2		4	16	6	1		13	1	9	14	
1.2	1	6	10	31	8	5		31	2	7	24	2
1.3	5	5	3	15	15	9		4	4	6	3	
1.4	1	2	1	14	2	1		4	2			
1.5	5	4	9	26	19	13		38	1	13	13	3
1.6	1		4	11	1	2		1		1	4	1
1.7	2	3	2	9	6	1		2		2	3	
1.8	4	5	3	23	11	4		17	4	4	2	
1.9			4	10	2	2				1		
2.0	7	6	5	21	12	12		18	6	11	9	7
2.1	3	1	4	8	5	2		4				
2.2	1	1	1	3	1	1			2			2
2.3	2	2	2	4	6	6			2	3	1	1
2.4			2		3			1	1			
2.5	5	6	1	3	4			4	1	5	3	2
2.6	1	2	1		1	1						
2.7				1				1				
2.8		3	1		4				3	1		
2.9						1		1				
3.0	8	3	2		4	1		5	2	5		9
3.1			2									
3.2	1	3	4	2	1							1
3.3		2							1			
3.4		1										
3.5	1	2	5			1			1	1		1
3.6	2											
3.7	1	3										
3.8		3	1		1							
3.9		1										
4.0	5	9	3		2			1	1	1		7
4.1												
4.2		1										
4.3		1	3									
4.4	1											
4.5		5	2		1				1			
4.6	1											
4.7		1	1									
4.8		2		1								1
4.9		1										
5.0	6	3	1		1					2		6
5.1												
∫												
9.0	15	14	1									

\* frequency

る主根の直径との相関図で+0.846という高い正の相関値が得られた。ナタマメでは1.5mm以上の第2次根について+0.820の高い相関値が得られた。以上各作物について得られた相関係数を整理すれば、

ラッカセイ	$r=+0.846$	直径 1mm 以上の根につき
ナタマメ	$r=+0.820$	“ 1.5mm “
ヤエナリ	$r=+0.832$	“ 5mm “

このような主根と分枝根の密接な関係は主根を主軸として形成されるマメ科作物の根の生育過程を連帯づけ、さらに体系づける大きな要因となっている。ところで、本節において明らかになった主根と分枝根の関係は模式的に Fig. 18 のように示すことができよう。

すなわち、I, III はそれぞれ小肥大型および肥大型である。IIは基部肥大型で I, III の中間的な性格を持ち、かなり巾広い変異 (a, b, c) がみられる。その中で II-a の分枝根は I 型とほぼ同じ肥大の様相を示し、II-c は III 型に類似し、II-b がちょうど両者の中間型とみることができるのであって、これらの5つの類型は根群形成を解明する場合の骨格となると考える。

前記の結果は分枝根の肥大と主根の肥大生長型との間には深い関係があることを示しているとともに、同じ主根に形成される分枝根にも変異の生じることを示すものであった。

そこで、作物ごとの変異を検討するためそれぞれの主根に形成される第2次根の直径を調査し、Table 5 に示した。

この表から第2次根の太さのバラツキがわかるが、1～2の作物を除けば同じ主根から出根した第2次根の直径の分布は小さい直径領域に集中する傾向が強く、正規分布を示すものはほとんどなかった。しかし、一応の目安を得るために第2次根の断面積について変異係数を求め作物間の比較を行なった (Table 6)。その結果得られた CV 値に従ってその小さいものから大きい順に

Table 6. Coefficient of Variation (CV) of the cross section areas of each secondary root.

Crop	CV
Common vetch	150.6
Broad bean	113.5
Pea	164.0
Peanut	103.7
Lupine	242.9
Red bean	257.7
Sword bean	270.0
Cowpea	211.2
Kidney bean	264.2
Soybean	362.6
Red clover	406.4
Alfalfa	419.4

Table 7. Grouping of crops based on CV values of the diameter in secondary roots.

Group	Coefficient of Variation	Crops
1	100~200	Common vetch, Pea Broad bean, Peanut
2	201~400	Lupine, Red bean Cowpea, Kidney bean Soybean, Sword bean
3	401~500	Alfalfa, Red clover

整理すると、およそ3つのグループに大別できるように思われる (Table 7)。第 I グループにはベッチ、エンドウなどの小肥大型のものが含まれる。つぎに第 II のグループには基部肥大型の作物がほとんど全部含まれる。そのため、肥大しない第2次根と極端に肥大する第2次根の差が大きく、変動値を大きなものにしてある。

このような分枝根の太さの変異に基づいた分類は根群の形状 (根貌) と密接に結びつくもので、変異が小さければ禾本科作物の繊維状根に類似した形状を呈し、一方、変異が大きければ木本性植物の樹枝状根を呈するに至る。II, III のグループに属する作物では生育が進むにつれて次第に根貌が明瞭になる。たとえば、第2次根についてみても、出根後2カ月までは太さが均一で、3、4カ月たってからその差がみえ始める。その経過はつぎの表からもわかる (Table 8)。

Table 8. Coefficient of Variation (CV) of the diameter in secondary roots and their change with time.

Date	Jan. 21	Feb. 20	Apr. 9	May 7	June 9	July 16
Pea	47.6	40.9	61.0	75.5	80.8	—
Alfalfa	16.5	28.6	57.8	114.5	146.9	241.1

Date	June 28	July 10	Aug. 1	Sept. 9	Oct. 20
Soybean	66.3	79.3	111.7	161.0	182.3

また、アルファルファでは生育初期には第2次根の大きさがきわめて均一であったが、4、5、6月と急速に肥大が進み、6月には変動値が始めの約15倍となった。

一方、第 I グループのエンドウでは成熟期に入って変異がやや増大したが、それでも生育初期の約2倍にすぎなかった。他方、第 II グループのダイズの場合は、両者のちょうど中間的な特性を示した。

#### §4 主根の肥大生長と炭水化物の貯蔵性

##### 4.1 肥大型の作物

アルファルファおよびレッドクローバーの莖、葉ならびに根 (主根と側根<sup>注5)</sup>) について生育別にTACを定量し、その推移をアルファルファ (Table 9-1) およびレッドクローバー (Table 9-2) に乾物%で示した。この場合、アルファルファについてみれば、主根における TAC の値はどの時期においても莖葉部に比べて著しく高いことがわかる。主根では常に30%前後を示すのに対して、莖葉部の値はほとんど10%以下であった。5月6日は開花始、6月11日は満花期から種子形

Table 9-1. Change of total available carbohydrate (TAC) content in alfalfa (*Medicago sativa*).

Date	May 6	May 16**	June 11
Leaves	7.9*	8.3	9.1
Stems	4.7	6.2	10.2
Main root	28.5	31.0	35.3
Side roots	9.4	11.8	9.5

\* TAC content (%) per dry matter

\*\* Flowering time (full bloom)

注5) 側根とは第2次根、第3、第4……等の分枝根全体を総称したものである。

Table 9-2. Change of TAC content in red clover (*Trifolium pratense*).

Date	May 6	May 16**	June 11
Leaves	5.9*	8.2	8.8
Stems	6.4	10.6	7.6
Main root	22.7	26.6	24.8
Side roots	7.6	8.2	9.7

\* } as in Table 9-1  
 \*\* }

成期に相当し、TAC は最高の35.3%を示した。これに対し茎葉部ではほとんど10%以下であった。分枝根における含量は主根に比べると常に1/3程度でかなり低かったが、それでも茎葉部に比べればいずれも高い値を示した。

レッドクローバーについても同じような傾向が観察されたが、ただ、アルファルファに比べると全体的にレベルが低いようであり、主根の含量も25%前後であった。しかし、茎葉の含量に比べればいちぢるしく高くなっており、およそ3倍の値が得られた。しかし、この場合も分枝根の含量は主根のそれに比べればはるかに低く約1/2以下となっていた。なお、アルファルファ、レッドクローバーではおびただしい澱粉粒が肥大した主根の放射柔組織を中心に、篩部、木質部に認められることから<sup>68)</sup>、これらの根が炭水化物の貯蔵部としての役割を果たしていることは明らかである。

#### 4.2 基部肥大型の作物

基部肥大型では主根の形態を2つのタイプに細分したので、本章においても (i) ツルナシ性の場合と (ii) ツル性の場合の2つに分けて観察した。

##### (i) ツルナシ性の場合

ダイズ (Table 9-3) およびアズキ (Table 9-4) では全生育期間を通して茎葉における TAC 含量が主根よりも高くなっており、とくに葉における値がかなり高かった。

Table 9-3. Change of TAC in soybean (*Glycine max.*).

Date	July. 10	July 25	Aug. 9	Aug. 24	Sept. 8	Sept. 23	Oct. 8
Leaves	12.4*	9.1	10.6	9.5	16.2	13.9	12.0
Stems	5.9	5.9	7.2	7.6	13.0	16.4	16.8
Main root	5.6	5.8	6.0	6.3	9.2	8.1	7.2
Side roots	3.4	3.6	3.7	3.8	4.2	4.6	3.2

\* TAC % per dry matter

Table 9-4. Change of TAC content in red bean (*Phaseolus radiatus*).

Date	July 10	July 25	Aug. 9	Aug. 24	Sept. 8	Sept. 23	Oct. 8
Leaves	9.4*	9.4	8.2	9.0	9.6	14.3	13.9
Stems	5.8	5.4	6.9	8.8	12.6	15.6	14.4
Main root	4.0	4.4	4.6	5.2	11.2	10.3	10.3
Side roots	3.8	3.0	3.3	3.2	3.7	3.4	3.6

\* TAC % per dry matter

ダイズでは9月上旬までは葉の値がもっとも高かったが、その後、茎の値がしだいに高くなり9月以降は葉の含量を凌駕した。

一方、根においても9月8日に最高値を示し、それ以後しだいに減少した。

分枝根においては生育初期から一貫して低く3~4%の範囲に止まったが、それでも9月8日

から9月23日にかけては生育期間中もっとも高い値を示した。また、9月8日の時点では主根の肥大生長もほとんど終りその直径は最大に達していた。他方、草丈も9月8日には最高となり、茎の伸長も停止してよいよ生殖相への移行期に相当した。

アズキにおいてもサイズとほぼ同じ傾向がみられた。TACは初め葉においてもっとも高かったが、開花期に入ると(9月8日から9月23日にかけて)茎の値が高くなり、葉のそれを凌駕した。主根においても開花期になって急速に増加し、それ以前の2倍以上に達した。

一方、分枝根においては生育期間を通してつねに低い値が保たれ、生育時期による変動があまりみられなかった。

#### (ii) ツル性の場合

ササゲにおいてもツルナシ性とほぼ同じような傾向がみられたが、ササゲでは主根の値がきわめて高く、8月5日には23%を示し最高に達した。これは肥大型に近い値であり、この時期には分枝根においても肥大型につぐ高い値が得られた(Table 9-5)。

Table 9-5. Change of TAC content in cowpea (*Vigna sinensis*).

Date	June 21	July 6	July 21	Aug. 5	Aug. 18
Leaves	14.6*	12.1	14.4	13.0	8.8
Stems	7.8	6.8	15.6	18.7	14.2
Main root	7.3	12.0	18.2	23.0	19.4
Side roots	3.6	4.5	7.1	8.8	6.3

\* TAC% per dry matter

ササゲでは開花以前の葉茎の値も根の値も最高に達した。しかし、結莢期に入るとしだいに減少した。

### 4.3 小肥大型の作物

エンドウおよびコンモンベッチではそれぞれ Table 9-6 および Table 9-7 に示すように、すでに記した肥大型とはまったく対照的で、茎葉の方が根よりも TAC の含有率は著しく高かった。

Table 9-6. Change of TAC content in pea (*Pisum sativa*).

Date	March 15	March 25	Apr. 9	Apr. 23	May 6
Leaves	9.3*	9.0	13.4	17.2	14.6
Stems	10.1	11.5	14.5	19.1	16.2
Main root	5.8	5.4	6.4	8.8	7.3
Side roots	2.7	2.2	3.6	5.7	4.1

\* TAC% per dry matter

なかでも、エンドウでは生育全期間を通して茎がもっとも高く、葉のそれよりもつねに1~2%高くなっていた。一方、根では茎葉に比べて常に低い値が得られ、4月23日を除けば茎の1/2にも達しなかった。

コンモンベッチでは茎と葉の含量にはっきりした差異はなかったが、根と比較すると主根のおよそ2倍という高い値を示した。

このように、小肥大型では根の値が茎葉に比べて低いのが特徴的で肥大型や基部肥大型の根に比べても低い値が得られた。

また、基部肥大型の場合は茎と主根の値が近似していたのに対して、小肥大型では茎の値が主根よりも常に高く両者の差の大きかったことも一つの特徴と言える。なお、分枝根の含量は主根よりもはるかに低くエンドウ、ベッチともに主根の1/2ないし1/3であった。

Table 9-7. Change of TAC content in common vetch (*Vicia villosa*).

Date	March 15	March 25	Apr. 9	Apr. 23	May 6
Leaves	5.6*	11.4	9.4	14.6	9.5
Stems	8.2	8.6	10.6	12.9	9.9
Main root	4.1	4.6	4.1	8.0	5.5
Side roots	3.6	2.9	2.6	4.9	3.8

\* TAC% per dry matter

TAC content in the roots agrees with the trend of thickening in main root, that is, the type of extensive thickening growth shows the highest value among the crops and becomes lower in the order of basal thickening type and small thickening type.

ところで、エンドウ、ベッチとも4月23日の調査時には茎、葉、根のTAC含量が一斉に増加を示した。この一時期を除けば根のTAC含量はきわめて低く、むしろ茎、葉において高いことから小肥大根群の炭水化物貯蔵性は本来小さいものと考えられる。

#### 第4節 考 察

主根の肥大型を分類するに当っては草型との関係についても充分検討したが、両者の間に高い相関は見出せなかった。ただ、インゲンマメの有限生長型（ツルナシ型）と無限生長型（ツル性）の間に若干の形態的相関を認めたとすぎない。しかし、既往の研究では両者の間に相関が認められるとしたものがいくつかある。藤吉ら<sup>29)</sup>はラッカセイについて、大粒種と小粒種の根群の分布範囲にかなり品種間差のあることを認めた。すなわち、大粒種は主根が長く分枝根の分布の幅、深さが大きいのに対して、小粒種は側根の分布の幅は大差ないが、主根が短かく浅く分布するとした。なかでも、千葉43号（大粒、ほふく性）は水平分布が広く、改良和田岡（大粒、立性）は狭いことを挙げた。この両品種は粒形がほぼ等しいことから、根群の分布範囲の違いは両者の草型に関係しているように思われる。また、Meyers<sup>64)</sup>はアルファルファの地上部の生育型を1. ほふく型 2. 登はん型 3. 直立型の3つに分類し、それぞれに対応する根群の生育型を1. 分枝根型 2. 中間型 3. 主根型とした。すなわち、ほふく型のもは分枝根の多い根群をもつ分枝根型であり直立型のもは深根型であるとしている。また、Bolton<sup>5)</sup>によれば *Medicago sativa* は系統によってちがいはあるが、*M. falcata*, *M. media* にくらべて分枝根、細根の数が少なく主根型に属するものが多い。これに対し、*M. falcata* では一般に繊維状の細根に富む根群を形成し主根はほとんど存在しない。*M. media* は著しい分枝根の生育がCrownの直下でおこり、ほとんどが主根に直角方向に伸長する傾向があると言われている。なお、水稻について行なわれた大田<sup>71)</sup>らの観察でも草型と根の形質との間に密接な関係が認められた。すなわち、穂数型の稲では要素別にみた上位根の割合が多く、根が細かい傾向があり、穂重型は下位根の割合が多く根が太い傾向があるという。これらの結果を見れば根群の生育は環境条件の影響を強く受けるが、それ以上に遺伝的な支配を大きく受けることが理解出来る。著者の観察でも、根群形貌の種間差異は明白であり、根群の形貌から作物の種類を推定することは可能と思われる。しかし、それが品種間差異となると、極端に草型が相違する場合を除いて両者の間に明瞭な差異を認めるまでには至らなかった。すなわち、ラッカセイの立性、半立性およびほふく性の3つの草型についてそれらの根群の形貌を観察し、とくに、主根の肥大形態について照合したが明瞭な対応関係は見いだせなかった。品種の段階になれば、もはや根群の形貌から品種なり系統の来歴を推定することはむづかしいのではあるまいか。その原因の一つは、やはり、根群の生育が環境条件によって大きく影響されることであろう。Weaver<sup>111)</sup>はレッドクローバーの主根の太さにふれ、乾燥土壌では直根が2又または3又に分枝し、それらの直径は5mmから6mmにすぎないものが多いと述

べ、成熟した根群の場合でも主根の直径は約 1.3cm で基部から 30cm あたりで急に細くなり、基部の太さの半分に達したものはきわめて少ないことを認めている。Upchurch ら<sup>108)</sup>、Lowton ら<sup>61)</sup>はアルファルファの根が通気の良い砂質土壌で生育した場合には、粘質土壌で生育したものより根径が大きくなる現象や重粘な土壌では分枝根の生育が良好であるのに対して通気の良い土壌では主根の生育が良くなることを明にした。このような根圏における土壌水分、通気、土壌構造、作土の深さなどによって根群の形貌が大きく影響される結果<sup>58)</sup>、環境条件によって変わりやすい表現型が変化し、品種間の比較が難かしくなるものと考えられる。地上部の刈取りもまた根群の生育を左右し根群の形貌に大きな影響を及ぼすことが知られており、Harrison<sup>38)</sup>、Smith<sup>88)</sup>、Comstock<sup>13)</sup>、上野ら<sup>103)</sup>は一様に、刈取りによって根の生長が一時抑制されることを報告している。Weaver<sup>111)</sup>は開花初期に2回の刈取りを行なったものは根の直径が29%減少したことを認めた。そのさい直径が 2.5cm 以上のものは余りなく、一般には 1.3cm ぐらいのものが多かったことを報告した。さらに主根は基部から 30cm あたりで急に細くなり、基部の半分以下となるのを認めている。また、スイートクローバーについては主根の直径が生育初期に 1mm から 3mm あったものが、4カ月目には 5mm となり、12カ月目には 25mm から 28mm に増加することを観察した。なお、生存年数による根の肥大生長について、アルファルファの場合は永年生作物であるため、調査期以降も数年にわたって肥大が続行するが、Tuganaeva<sup>102)</sup>によれば生育2年目の生育がもっとも良いようであり、3年目に入ると若干、根量は減少する。生育2年目の9月以降の生育がとくに著しいという。

分枝根の肥大については Weaver<sup>111)</sup>も指摘したように、古い根の中には生育日数が経過しても一向に肥大が進行しないものがみられるが、この原因については今のところ不明である。しかし、出根後かなり早い時期に肥大する根と肥大しない根に運命づけられるようであり、その原因については今後究明されねばならない。

つぎに、分枝根における肥大生長の変異を知る目的で第2次根の直径の変動係数を求め、それに基いて根群を3つのグループに大別したのでこの問題について触れてみたい。結果的には CV 値のもっとも小さいグループに小肥大型の主根をもつ作物全部と基部肥大型を示すものが一部含まれることになった。前者は肥大生長そのものがきわめて小さいこともあって、分枝根相互における直径の変異も少なく、CV 値が小さくなるのは当然の結果と言えるが、基部肥大型の主根をもつソラマメやラッカセイでは如何なる理由で CV 値が小さくなったのであろうか。この点について調査してみると、ソラマメでは主根基部の肥大が大きいかかわりなく、この部分からの分枝根の肥大が余り大きくないばかりか、肥大程度が近似していることである。さらに根端寄りの部分では主根・分枝根ともにほとんど肥大が進まず直径が均一なことが CV 値を小さくしている原因と考えられる。一方、ラッカセイの場合は、主根基部に出現した分枝根と根端寄りに出根した分枝根の直径の差異が 2mm 以下であるばかりか、分枝根の太さが主根基部から根端寄りになるにつれて順次連続的に小さくなるのが CV 値を小さくした原因であろうと思われる。著者は CV 値の大小によって類別した根群について、I グループに属する根群を等径分枝根群 (homogenous root system)、第 III グループを異径分枝根群 (heterogenous root system) と呼んで両根群の特徴を表現することが適当であろうと考えている。

つぎに、本章で明らかにした TAC 含量と根群の肥大型との関係について述べたい。既往の研究によってもアルファルファやレッドクローバーの主根ではいずれも澱粉を主要な貯蔵炭水化物としており、その含量が著しく高いことが知られている<sup>65)</sup>。Grandfield<sup>35)</sup>、Smith<sup>88)</sup>、Willard<sup>114)</sup>、西川<sup>67)</sup>、上野ら<sup>103)</sup>は地上部の刈取、再生長の機構と関連して根における貯蔵炭水化物の消長を明らかにしている。これらの実験結果によれば TAC の値は地上部が生長する早春に減少して最

低に達し、その後、次第に増加して満花期を中心に最高に達する。Smith<sup>88)</sup>の成績によれば最低時にも14~15%を示し最高時には37~38%を示している。またソラマメについての玉置ら<sup>92)</sup>の調査によれば、地上部のチッソおよび炭水化物は生育初期には高いが以後しだいに減少し、莖・莢に貯えられたのち子実へ移行することを明らかにし、さらに根では初期に糖分、後期に澱粉が多いとした。供試作物についての観察では、根のTAC貯蔵性には2つの特徴があるように思われる。一つは常に根のTAC含量が高いグループで、他は生育の一時期(通常開花始期)に限って根のTAC含量が増加するグループである。もちろん、これら2つのグループの間に中間的なグループが存在する。ともあれ、根が炭水化物の積極的な貯蔵の役割を果すか否かは、根の肥大性と密接に関連しているように考えられる。

#### 第4章 不定根の形成

##### 第1節 緒言

不定根は広く維管束植物に見出され、植物の種々な部位に形成される。マメ科作物においてもしばしば不定根の形成がみられ栽培的にも注目されてきた。ダイズの培土栽培や深溝栽培は積極的に胚軸における不定根の形成を促し、これが収量の増加に寄与することを目的としたものである。胚軸は幼芽と幼根の間の部分で種子では胚部の軸となっており、植物体においては子葉節を境に上胚軸と下胚軸に分けられる。普通栽培における不定根の形成も地下子葉性のもものでは上胚軸から、また地上子葉性のもものでは下胚軸から形成されることが多い(Fig. 19)。

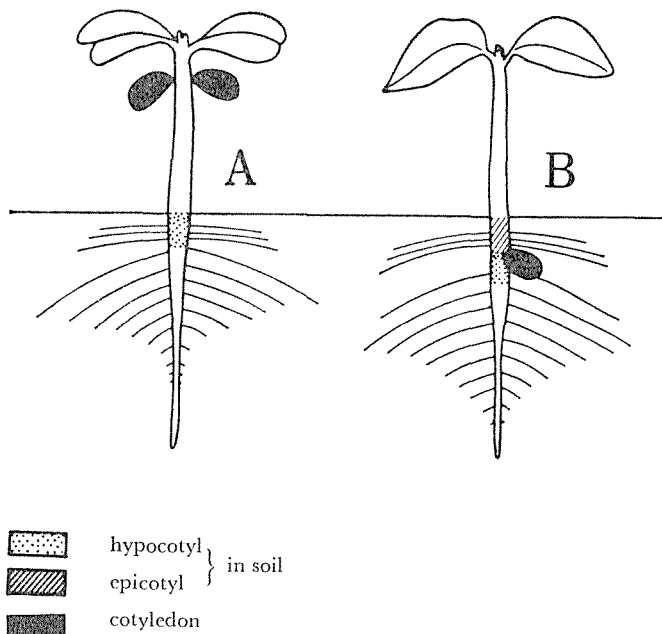


Fig. 19. Diagram showing the rooting-parts of adventitious roots in both plants with different germination habits.

- A. epigeal plant
- B. hypogeal plant



本章において観察する不定根は胚軸に形成されるものが中心で、切断や挿木等によって生ずる不定根については観察しなかった。

## 第2節 実験材料および方法

夏季に栽培するもの5種を供試した。すなわち、地上子葉性のものとしてはダイズ（中鉄砲，コガネダイズ），インゲンマメ（江戸川，長ウズラ），ヤエナリ（ビルマ産）およびササゲ（三尺ササゲ）で，地下子葉性のものとしてはアズキ（大納言）を供試した。

以上の作物を1966年5月下旬から6月上旬にかけて適時播種した。圃場を35~40cmの深さに耕起し，1m<sup>2</sup>当り消石灰20g，硫酸10g，過石20g，塩加10gを施した。追肥は行わなかった。播種の深さは2cm，栽培密度は畦間60cm，株間20cmの3粒播とし発芽後間引きして1本立とした。1作物について南北3列畦，1列8本植で計24株となった。培土の時期はダイズを除いて播種後20日を目安に行なった（作物によっては多少の遅速がある）。培土の高さは子葉節（アズキの場合は複葉節）まで行った。ダイズについては5月15日所定の耕種法に従って播種したのち，培土を播種後20日，25日，30日，35日および45日の5回にわけて行った。

根群の観察にあたっては水道水を用いて丁寧に土を除去し，根を傷つけないように掘取った。

ラッカセイについての実験は1965年と1967年の2回に行った。1965年には改良和田岡（立性），千葉半立（半立性）および千葉43号（ほふく性）の3品種を供試し，5月16日播種した。播種前圃場を40cmの深さまで反転耕起し，消石灰20kg，過石6kgを全層に施した。1週間後，硫酸2.5kg，塩加4kgを施し，さらに耕耘して作土全体をなるべく均一にし，畦間60cm，株間20cmの栽植密度とした。

1967年には供試品種を増加し，立性17，半立性5，ほふく性7の計29品種（実験結果 Table 12）を供試した。耕種法は1965年の場合と同様とし，5月20日に畦間80cm，株間15cmの1列植とした。

ソラマメについては圃場を約40cmに深耕し基肥として1m<sup>2</sup>当り消石灰10g，過石10g，硫酸7gおよび塩加7gを全層に施し，1966年10月16日深さ2cmに播種した。栽植密度は60cm×20cmの1本植とした。根は水道水で丁寧に土を除去しながら掘取り観察した。培土栽培ではあらかじめ畦幅60cmに深さ6cmの作条を掘り，その底に株間20cmの間隔で播種し，種子の大きさによって1cm程度に覆土した。培土は主茎の第4葉，第6葉および第9葉の展開する時期（11月7日，11月23日および1月10日）を目安に行い掘上げた溝土で培土した。したがって，培土の深さは6cmとなり，主茎の第3節の高さとほぼ一致した。

エンドウ（ウスイ）およびコンモンベッチ（市販）の場合は前項と同様の耕種法によって，普通区，培土区および深播区を設け観察に供した。11月15日（播種後2週間目），11月25日および12月3日の各時期に第2節の高さまで培土した。栽植密度はどの区も40cm×50cmの1本植とした。12月20日掘取調査を行った。

ルーピン（甘ルーピン）およびクローバー類についてもソラマメ，エンドウ，ベッチと同じ耕種法によって栽培し，11月1日に播種した。培土は行わなかった。調査は1967年（播種翌年）3月から4月にかけて行った。

## 第3節 実験結果

### §1 不定根形成の作物間差異

#### 1.1 ダイズ

第1章で述べたように，ダイズでは胚軸で維管束が分枝するため維管束数は基部において最初

4個であったものが6個になり、さらに子葉節寄りでは14個に増加する。その結果、これにともなって不定根の出現方向も増加する (Fig. 3, A)。培土に被覆されない部分からの不定根の発達は見られないが、梅雨期の湿度の高い時期に強い降雨があり、そのさい土がはね返って胚軸に付着すると、あたかも培土したような状態になって泥土の付着部位から不定根が出根した。雨が続いて湿度が高く保持されると5mm前後に伸長したが、その後の晴天による乾燥で枯死消失した。

一方、培土した区では一勢に不定根が出現した。しかし、培土時期の早晚によってその生育に差が見られた。さらに、播種後25日目および30日目に培土を行った区で不定根の出根数も多く生育もきわめて良好な結果が得られた。播種後25日目および30日目に培土を行うと条件がよければ7日ないし10日で不定根が出現する。根の出現は先にも述べたように下胚軸の基部から始まって、順次、子葉節方向へおよぶ。中鉄砲において下胚軸から出根した根数については、播種後20日培土区から35日培土区まではほとんど等しく30本前後であったが、45日培土区では出根数が著しく減少した。一方、上胚軸においては20日培土区では出根数が少なく11本に過ぎなかったが、25日培土区から出根数も著しく増加し35日培土区では最高の64本を記録した (Table 10)。培土時期

Table 10. Development of adventitious roots from hypocotyl and epicotyl depend on the time of molding in soybean.

Time of molding	Plant height (cm)	Number of adventitious roots		Total
		epicotyl	hypocotyl	
non-molding	78.0	0	6*	6
20 days after sowing	78.0	11	30	41
25 days	78.0	42	28	70
30 days	82.0	46	29	75
35 days	80.0	64	27	91
40 days	80.0	14	8	22

\* number of roots longer than 2 cm  
Variety (Nakateppo)  
Sowing (May 15), Observation (July 8)

The growth of adventitious roots of soybean for which earthing up was practised on the 25th and the 30th days after sowing was greater than that in those plots for which earthing up was practised on any other dates.

によって出根数が異なったのは培土時における胚軸組織の分化状態や植物体の生育段階の他に土壤水分、地温などの外的条件があげられる。

### 1.2 インゲンマメ

発芽後2~3日経って、主根の基部から第2次根が出根するがそれと前後して不定根が下胚軸から出根する。その数は4~5本の場合が多かった (Fig. 20, A)。このようにきわめて早い時期に不定根が出根する例は他の作物に見られない特性である。これらの不定根はその後の生育もきわめて旺盛で、主根の基部に出根した数本の分枝根と共によく伸長・分枝して根群の主要部を占める結果となった (Fig. 20, B)。培土すると1週間目頃から不定根が出根するが、これらは発芽直後に胚軸の基部から出根したものに比べると根径も小さく、根長も短かく生育はかなり劣った。なお、インゲンマメでは草型の違いによって不定根の生育に差がみられるようで、例えば虎豆(ツル性)では江戸川(ツルナシ性)よりも出根数が少なく、その生育も貧弱な傾向がみられた。

### 1.3 アズキ

培土の対象となる上胚軸の長さが他の作物よりも長いということのほか、維管束数の多いこ

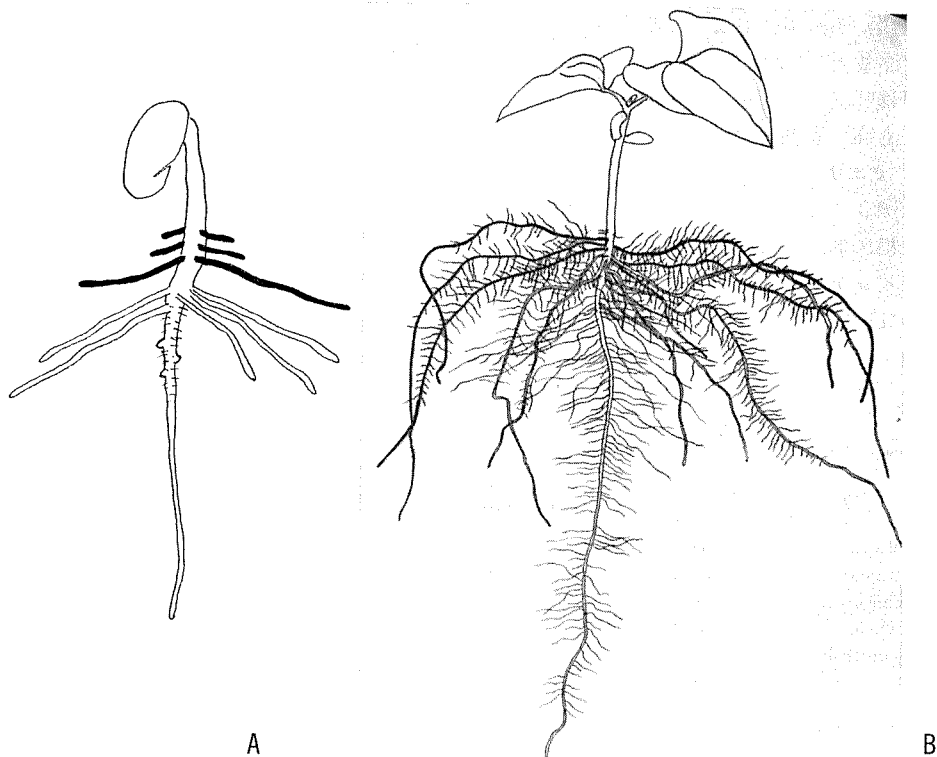


Fig 20. Development of adventitious roots (black roots) from hypocotyl in kidney bean.  
black root ..adventitious roots  
A ..4 days old seedling    B . 2 weeks old seedling

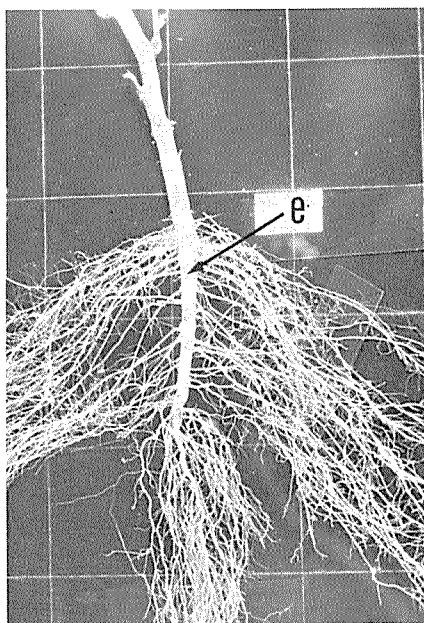


Fig. 21. Development of adventitious roots from epicotyl (arrow) with molding in red bean (*Phaseolus angularis* L.).

と(12個)が出根数および出根方向を多くしているが、さらにこれらの維管束が分枝や交錯することなく並走していることが、いっそう根の形成を良好なものにしたと思われた。なお、不定根の生育は旺盛で(Fig. 21, Table 11) 乾物量からみた全根重に対する割合は供試作物の中ではもっとも高く4割にも達した。

#### 1.4 ヤエナリ, ササゲおよびナタマメ

ヤエナリではアズキに比べて不定根の数は少なかったが、生育は旺盛で根長は60~80cmに達し主根に形成される根群を凌駕した。ササゲおよびナタマメではダイズ, アズキ, ヤエナリおよびインゲンマメなどのツルナシ性のものにと比べると、不定根数が少なく、根重も軽かった(Table 11)。

Table 11. Difference of development of adventitious roots after molding in bush type and pole type.

Crop	Plant height	Number of adv. roots	Weight of adv. roots (a)	Weight of roots (b)	a/a + b%
Soybean	98.1 cm	27.6	7.2* + 1.9	14.6 + 2.5	32.1
Red bean	87.8	47.8	5.0 + 1.0	7.5 + 1.3	40.0
Green gram	78.3	32.3	8.1 + 3.2	17.0 + 1.4	32.2
Cowpea	286.0	13.1	1.7 + 0.2	13.2 + 0.6	11.1
Hyacinth bean	216.3	15.2	2.3 + 1.2	17.2 + 5.9	11.8
Sword bean	311.0	12.6	2.7 + 0.4	23.2 + 5.8	10.4

\* weight of dry matter (g)

Difference of growth of adventitious roots between two types (with and without vine) was found. It seems to depend on the difference of thickening growth and growth period of their hypocotyls (Fig. 13).

#### 1.5 ラッカセイ

ラッカセイの子葉は地表面で展開する習性があるので播種の深さに応じて胚軸が伸長し、子葉を地表面まで押し上げる。そのため、播種の深さに応じて下胚軸が伸長する。マメ科作物は子葉の展開位置によって地上子葉性と地下子葉性に分類されるが、ラッカセイの場合は地表子葉性と呼ぶのが適当である。

先にも述べたとおり、ラッカセイでは一般に不定根の生育はほとんど認められないことが多いが、1965年の調査の際に圃場で千葉43号の胚軸から多数の若い不定根が生育しているのを認めた(Fig. 22, A)。たまたま調査時期が梅雨期であったので降雨による影響が考えられた。そこで、1967年には29品種を供試して降雨を中心に改めて不定根の生育について観察した。その結果6月中旬から下旬の調査ではわずか3品種に出根が認められる状態であったが、7月中旬の梅雨明けの調査では多数の品種から不定根が出根しているのがみられた。すなわち、7月17日には28品種に認められるようになった。

このように一斉に根が出現した7月1日から7月17日の間には320mmにのぼる降雨が記録されており、1965年にも連続降雨の後に不定根の生育が観察されたことから、降雨が根の形成に対して大きな影響を持つことが推察された。この問題についてはさらに検討することにした。

Table 12には不定根生育の品種間差異を示したが、この表で・印は出根数が2~3本で生育がきわめて貧弱。+は5~10本、++は15~20本前後が生育して Fig. 22, B 程度になったものである。これからみると、品種によってかなりの相違がみられたが草型(立性, 半立性, ほうく性)との間にはっきりした関係が見出されなかった。ただ傾向としてスパニッシュおよびヴァレンシ

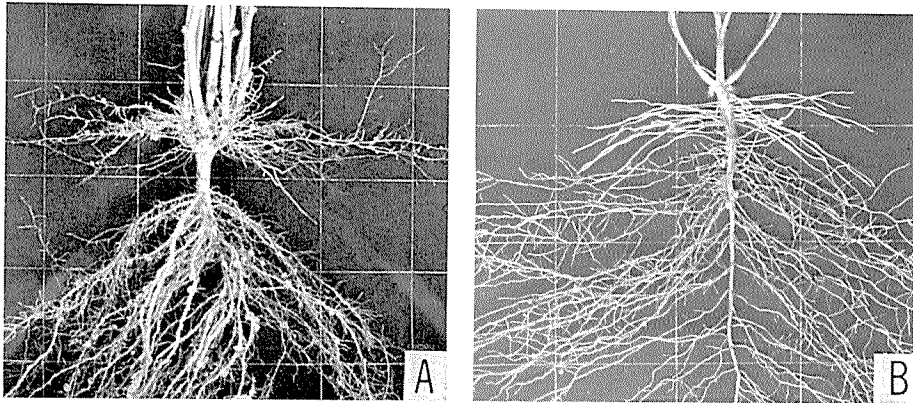


Fig. 22. Development of adventitious roots from hypocotyl in peanut. In the peanut, adventitious roots appeared from hypocotyl were a few in number and poor in growth (A). However, they were sometimes recognized after long heavy rainfall (B)

Table 12. Varietal differences of the growth of adventitious roots in peanut.

Plant type		Variety	Adventitious roots
Spanish type	erect	Java No. 13	++
	"	Tokushimazairai	..
	"	Schwartz 21	.
	"	Chibashoryu	++
	"	Kintoki	.
Valencia type	"	Hojoshoryu	.
	"	Hotakuchuryu	.
Spanish × Virginia	"	Valencia	.
	"	Kanto No. 4	.
	"	" No. 5	.
Virginia type	"	Fuji No. 2	.
	"	Kairyowadaoka	++
	"	Tachrakkasei No. 1	.
	"	Tachirakuda No. 1	.
	"	Kanto No. 1	.
	"	Murasakidairyu	+
	"	Chibahandachi	.
	"	Azumahandachi	+
	"	Kanto No. 3	.
	"	Chiba No. 55	++
prostrate	Chiba No. 43	.	
South East Runner type	"	Kagoshima Kanyu	+
	"	Shoei	++
	erect	Senegal No. 6	++
	"	Tanganica 2C	+
	prostrate	South East Runner	++
"	Kankoku	.	
"	Virginia Jambo	++	

. quite few in number and poor in growth

+ 5 to 10 roots

++ more than 10 roots

In peanut, adventitious roots derived from hypocotyl were quite few in number and poor in growth, but varietal differences were observed. In case of Spanish and Valencia types, the emergence hypocotyl roots was very difficult, while in the cases of Virginia and Southeast Runner types, it seemed somewhat easy.

アタイプでは出根しにくく、ヴァージニアおよびサウスイーストランナーではいくらか出根しやすいように思われた。しかしながら、ラッカセイの胚軸における不定根の形成はダイズ、アズキなどに比べると比較にならぬほど貧弱であった。すなわち、根長は5cm以下のものが大部分で、15cm前後まで伸長して第3次根を分枝したのはごくまれであった。そこで、不定根の生育しにくい原因を解明する目的で下胚軸の組織解剖学的観察を行なった。Fig. 23はその分化を示した

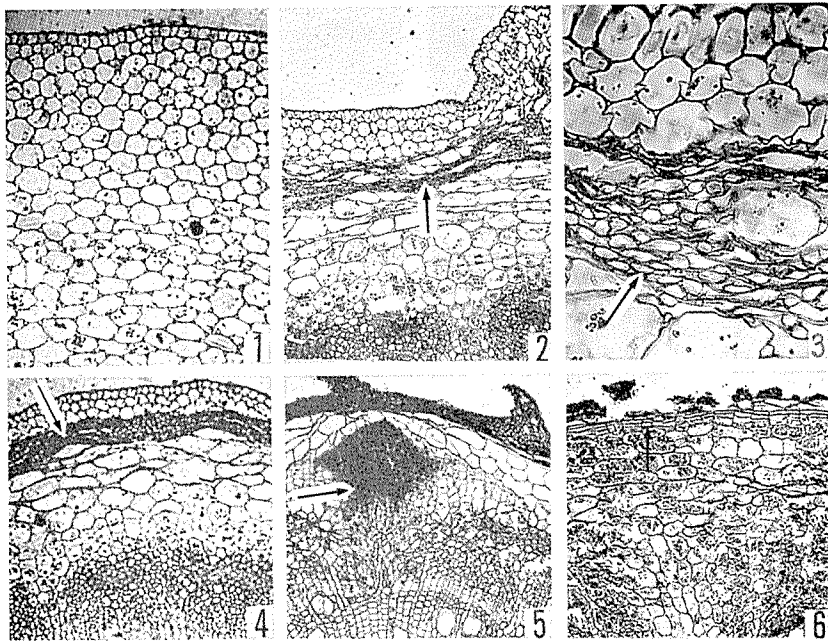


Fig. 23. Differentiation of cortex cells of the hypocotyl in peanut. Variety...Chibahandachi, Sowing...May 22

1. Cortex cells at 7 days after germination
- 2-4. Accumulation of cell membranes resulting from the collapse of the cortex cells.
5. The root primordium is seemed to restrain by the layer of the accumulated cell membranes.
6. The cork layer arrow is formed under the layer of collapsed cell membranes.

ものである。細胞崩壊の生ずる以前の皮層には約30の細胞層がみられるが (Fig. 23, 1), 発芽後10日 (6月15日) ごろから、皮層のほぼ中央部の細胞の形に変化が現われ始め次第に収縮するのが認められた。最初は1層ないし2層の細胞がしだいに内容物を失って扁平になり (Fig. 23, 2, 3), さらにその内側の細胞層に広がり内部の5層目から20層の範囲に及んだ。これらの層の細胞膜は内容物の消失にともなって漸次集積して皮層の中央部に環状の層を形成するようになる (Fig. 23, 4)。その後この層の外側にある皮層および表皮も内容物を失って収縮し、しだいに崩壊脱落するに至った (Fig. 23, 5)。頂度この時期には環状の細胞膜層の内側に根原基が認められるにもかかわらず、その伸長が環状の細胞膜集積層に妨げられて伸長が停止している状態が観察された (Fig. 23, 5)。つづいてこの層のすぐ内側にコルク形成層が出現したが、その発達はあまり顕著ではなかった。その原因は胚軸がつねに土壤中にあるためであろう。コルク形成層が働き始めると細胞膜の集積した環状状態はしだいに剥落し、これに代ってコルク層の発達がみられた (Fig. 23, 6)。胚軸の外部形態も表皮および皮層の分化に伴って変化することになる。播種後

20日前後まではほとんど変化はないが、内部的にはすでに皮層細胞の収縮、空洞化が進んでおり、そのため1カ月目になると胚軸基部の環状隆起が消失して、胚軸全体の表面に“ヒダ”が認められるようになった。しかも、まもなく肥大生長が進むとコルク層が発達し、表皮部の環状細胞膜集積帯は遂に剥落する。やがて胚軸は木質化して硬くなり、色も白色から黄褐色に変化する。

つぎに、ラッカセイでは生育後期に莢実の肥大が始まるころ地上枝の地際の部分に不定根が形成されたが、一般に灌水しない場合はこのような不定根が形成されることはまれで、実際には3cmから5cm程度の根長のもが多かった。

### 1.6 ソラマメ

**普通栽培：**ソラマメは地下子葉性であるので普通栽培の場合も下胚軸および上胚軸の一部が地中で伸長し、そこから不定根が生育する。播種後1月目に上胚軸長は約30mmとなりその2/3が地上に伸長した。不定根の原基は発芽後3週間目には外部から肉眼的に認められるような突起に生長した。4週間目には子葉節に近い根から伸長し始め、順次、上部へ及んだ。その出現方向は子葉節付近では4縦列であったが、上部では6縦列となった。これは主根における放射維管束(4原型)が上胚軸において6個の並立維管束に転移し、それぞれの維管束間柔細胞から不定根形成が行われたためである。

不定根の生育を時期的にみると、12月から2月にかけては低温のため伸長は緩慢であったがいくらか伸長した。3月になって気温が上昇すると、生育は旺盛となり出根数も増加して4月中旬には40本近くになった。これらの不定根には第3次根が分枝し根粒を着生するものが多く認められた。しかし、これらの不定根の長さや太さは定根に比べるといずれも細く短い傾向があり、根長は15cm以下、直径は2mm以下のものが多かった。

**培土栽培：**培土によって胚軸から多数の不定根が形成されたが、ダイズと同様に培土の時期によってその生育に相違がみられた。

すなわち、第4葉展開期に培土したものでは3月23日には5cm以上に伸長した不定根が30本前後に達したが、その後もよく伸長分枝してその生育は第6葉期および第9葉期培土区に比べてもっとも良好であった。ソラマメの場合も第4葉展開期にはすでに胚軸の肥大生長が始まっており、それにともなって維管束間柔細胞の分裂も盛んになり、不定根の形成される可能性もきわめて高い状態にあったと考えてよい (Fig. 24, A)。

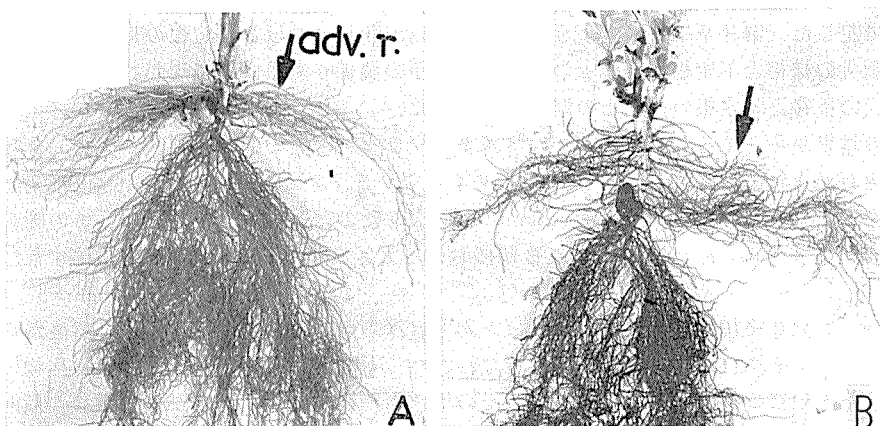


Fig. 24. The growth of adventitious root from epicotyl (arrow) according to molding and deep sowing treatment. (Broad bean 160-day-old)

A: Molding at the period of development of 4th leaf of the main stem. B: Deep sowing treatment

**深播栽培：**深播すると胚軸が著しく伸長して結果的には生育初期から培土された状態になって胚軸全体から出根がみられるが、出根密度が他の区に比べて粗であるため (Fig. 24, B) 根数としては第4葉展開期培土区のものにおよばなかった。しかし、その他の区に比べれば根数も多く生育もすぐれていた。

#### 1.7 エンドウおよびコンモンベッチ

胚軸からの出根は普通区はもちろん培土区においてもまったく認められなかったが、6cm 深播した区では不定根の生育がみられた。深播区についてみれば、エンドウの場合、上胚軸の約6～7cm が地中で伸び地上に抽出するのは1cm 前後であった。地中に伸びた胚軸からは10本前後の不定根が出根したが、それらは根長が50cm から60cm に達し、第4次根が分枝していたばかりか根粒の着生数も多かった。

つぎに、ベッチの場合はエンドウに比べて上胚軸からの出根数がやや少ないほかに、胚軸の伸長も劣る傾向がみられた。そのため、胚軸が地上に現われないで地表下に第1葉節、第2葉節が埋没する状態となったがこれらの節間に不定根の形成されるのがみられた。

以上の結果から、エンドウ、ベッチでは深播した場合に限って不定根の形成がみられることがわかった。いったん芽が地上に抽出してしまうと培土しても不定根は形成されなかったのである。この点はダイズやソラマメの場合と著しく異なる点であった。

#### 1.8 ルーピンおよびクローバー類

ルーピンの不定根は時期的にかなり遅れて出現する傾向がみられた。開花以前には主根と胚軸の境界部付近にわずか数本出現するにすぎなかったが、開花中期から後期にかけて多数の不定根が密にしかも隣接して出根してきた。そのため、出根列 (胚軸の両側に対称的に2列) に沿って亀裂を生じることがあり、その亀裂部分から新たに不定根が形成される場合もみられた。不定根の長さは10cm から15cm と比較的短く、第4次根の生育がわずかにみられる程度で寿命も短かった。

クローバー類では下胚軸の長さが3mm から5mm と極端に短いために、胚軸と主根の識別がむづかしいこともあるが、不定根の形成はほとんど認められなかった。たとえあったとしてもその生育は貧弱であろうと考えられた。

## §2 胚軸における肥大生長と不定根の形成の関係

すでに記した (第3章第3節) ように、供試作物の胚軸における不定根の形成をみていると、胚軸の肥大の様相と不定根の形成との間には何等かの関係があるように思われたので、本節では胚軸肥大の推移と不定根の形成との関係を検討した。

前節の結果から言えることはダイズ、アズキ、ソラマメなどの胚軸の肥大が大きい作物では不定根の生育がきわめて旺盛なことである。ダイズやソラマメでは発芽当時上胚軸の直径が4mm 前後であったものが、生育後期には20mm に肥大したのに対しエンドウやベッチの胚軸は生育期間を通してきわめて徐々に肥大し、後期における太さは5mm ないし6mm にすぎなかった (Fig. 25)。

各作物とも発芽後10日～15日頃まではほとんど直径の増加がみられないが20日前後から急に肥大し始め、およそ30日から60日連続して行なわれた。もちろん、その時期・期間は作物によって異なり、肥大生長の程度にも大小がみられその推移も一様ではない。しかし、推移の傾向は2つのタイプに大別されるようである。

すなわち、一つは肥大生長の旺盛なタイプ I (a) であり、他は貧弱なタイプ II である。なお、前者は肥大の経過からさらに a, b の2群に細分されるようである。すなわち、a 群にはダイズ、



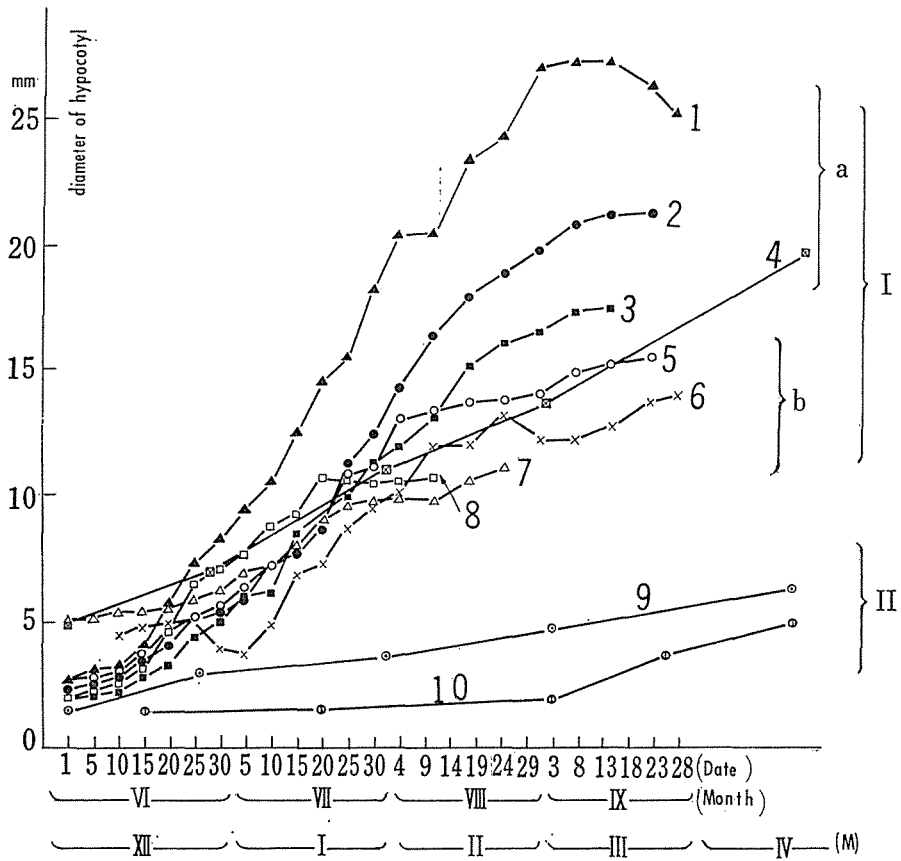


Fig. 25. Transition of the secondary thickening growth of hypocotyl or epicotyl in representative leguminous crops.

- |                  |   |          |   |         |
|------------------|---|----------|---|---------|
| 1. Soybean       | } | group Ia | } | group I |
| 2. red bean      |   |          |   |         |
| 3. green gram    | } | group Ib |   |         |
| 4. broad bean    |   |          |   |         |
| 5. hiacinth bean |   |          |   |         |
| 6. peanut        |   |          |   |         |
| 7. sword bean    |   |          |   |         |
| 8. cowpea        |   |          |   |         |
| 9. pea           | } | group II |   |         |
| 10. common vetch |   |          |   |         |

The close relation between the growth of adventitious roots and that of secondary thickening growth of the epicotyl or hypocotyl was recognized. In the group I, especially group Ia with vigorous thickening growth, the adventitious roots greatly developed and in the group II with little thickening growth, the adventitious roots hardly developed.

ヤエナリ、アズキおよびソラマメが含まれ、それぞれ発芽後90日ないし100日間の長期にわたって著しい肥大生長を示すのに対し、b群では肥大生長期間が比較的短く、肥大の程度も前者に比べて小さいもので、ナタマメ、ササゲおよびラッカセイなどがこれに属する。b群の作物では肥大生長の旺盛な期間が発芽後60日ないし70日で、前者に比べておよそ30日も短い。なかでもラッカセイでは発芽後3週間目頃から胚軸の直径が減少し始めて発芽当時よりも小さくなるが、

1月目頃から再び増加する。しかしその期間は30日程度で8月上旬にはすでに横ばいの状態となる。連続降雨後に不定根が生育するのもちょうどこの時期と一致する。

一方、肥大生長の貧弱なタイプでは生育期間を通して肥大生長がきわめて緩やかに進行し、その程度も小さいものでエンドウやベッチなどがその代表的なものである。

ところで、以上の分類と不定根の発達状況を対比すると、両者の間に深い関連のあることが了解される。すなわち、Iのタイプでは不定根の生育が良好で、IIのタイプでは不定根の生育が貧弱であった。また、Iのタイプをa, b群に類別したがその生育はa群においてもっとも旺盛で、b群では前者よりかなり劣る生育を示した。このような対応関係は結果的には肥大程度の大小と不定根の優劣とが一致することを示すが、一方、肥大生長が急速に進行する作物なのか、否かといった特性およびその期間の長短に着目してみると不定根形成との間には密接な関係が認められるようであった。すなわち、前述したラッカセイ（通常は不定根はほとんど出根しない）において降雨後に不定根が一斉に出根する時期も、ちょうど胚軸が急速に肥大している時期であり、またダイズ、アズキその他の作物で培土による出根率の高い時期もまさしく肥大生長が急速に進行している時期と一致する。

### §3 胚軸と主根の境界部の判別法

マメ科作物の根群形成は主根を中心に行なわれるが、主根以外の部分からも根が出現して根群の形成にあずかる。すなわち、種子の発芽様相や栽培法によって土中に埋没した部分から多数の根を生じて、主根と並んで根群形成をするばかりでなく、胚軸から出現した根は機能的にも重要な役割を果すことがわかってきた。また、作物によっては主茎や分枝のほかほふく枝などに根を生ずるものがある。このように、マメ科作物では主根のほか種々な部分から根が出現して根群は形成されるのであるが、どの部分から出現した根が根群の主要部分を形成するかという点に着目すると、1. 主根系根群、2. 胚軸系根群、3. 茎系根群の3つのグループに分かれる結果となった。ところで、これらの根群を判別するに当っては根の形成される部分を区別する必要がある。まず、上胚軸は子葉節から第1節まで、下胚軸は子葉節から主根までの部分となり、上・下両胚軸の区別は子葉節によって明瞭にできる。しかし、下胚軸と主根の区別は両者の間に節がないので判然としないのである。そこで本項では下胚軸と主根の境界を判別するための実験を行なった。

#### 3.1 根毛の発生の有無による判別法

発芽後、主根が5cm前後に伸びたものを用いて根毛の発生部分について観察した。根毛は根の表皮細胞が変形したものであるから、その発生の有無は下胚軸と主根を判別する一つの指標とみることができる<sup>50)</sup>。供試作物のうち、ラッカセイ<sup>注5)</sup>を除いて根毛の発生が認められた。

しかし、根毛の発生がみられないラッカセイの場合は胚軸の下端部が環状に隆起しその下部が急に細くなっているため、この部位を主根との境にするのが適当と考えられた。他の作物では根毛の発生する部位と発生しない部位とが比較的判然としており、Fig. 26, Aの・印は主根において根毛の発生するもっとも基部寄りの部位で胚軸と主根の境界部に当たる位置を示したものである。このような根毛による境界部の存在は地上子葉性および地下子葉性のいずれのタイプにも見出すことができた。

#### 3.2 表皮および皮層細胞の形状による判別法

出芽後、主根が個長してまだ第2次根の生育がみられない時期に、Fig. 26, Aに示した・印部を中心に内部組織の観察を行ったところ、これを境にして表皮細胞の形状に相違が認められた。

注5) 起伏のある表面が根毛に代わって吸収作用をするように考えられている<sup>117)</sup>。

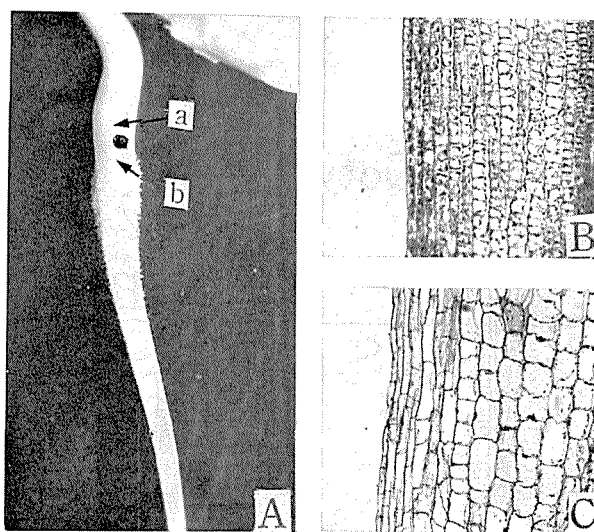


Fig. 26. The border position (dot) between hypocotyl (a) and main root (b) discriminated by the occurrence of root hairs and their vertical sections (B and C).

Fig. 26, B は境界部からそれぞれ 1.5mm 上部ないし 2.0mm 下部付近の縦断面図である。胚軸の表皮細胞は大きいほぼ均一で比較的正方形に近いのにくらべ、根では縦に細長い形の細胞が多く、しかもその長さにはかなりの変異がみられた<sup>注6)</sup>。

一方、胚軸の皮層では表皮とほぼ同様な形状がみられたが、根の皮層では内層にかけて次第に幅の広い大きな形の細胞に変化するのがみられた。このような細胞の形の違いは主根の伸長が胚軸の伸長よりも早く始まることの一つの原因になっている。とくに地上子葉性のものではこの傾向が強かった。なお、これらの変化は・印の上下 1.5mm ないし 2.0mm の部分で明瞭に認められるので両者の転移はきわめて狭い巾で行われることがうかがえる。地下子葉性のものはエンドウの例にみられるように両者に著しい相違がみられなかったが、これは下胚軸と主根基部の伸長がほぼ同時に行われるためであろう。これについては維管束構造の転移とも深い関係があり後述する。なお、この時期の胚軸細胞にはおびただしい貯蔵澱粉粒が観察されたが、根部細胞にはほとんど見いだされなかった。

### 3.3 維管束の転移帯と最初に分枝する第2次根の位置による判別法

維管束の配列型は根と莖で異なり、根では放射維管束がみられるが胚軸で転移が起って莖では並立維管束を示すようになる。したがって、維管束型の違いも根と莖を区別する一つの指標と考えられる。しかし、作物によって転移の起こる位置や転移帯の軸方向の長さが一様でない。Fig. 27 は根毛の発生、維管束の配列および最初に分枝する第2次根の位置との関係を模式的に示したものである。すなわち、地上子葉性のダイズ、インゲンマメ、ササゲ、ナタマメ、ヤエナリおよびラッカセイは、この図で示した A タイプに属するもので根毛の発生する最も胚軸寄りの位置と維管束の転移帯および最初に分枝する第2次根の位置がほとんど一致していた。維管束の転移は境界部を中心におよそ 3mm ないし 5mm のきわめて短い長さで起こるのがみられた。B タイプは地下子葉性のものにみられるタイプである。アズキの場合は根毛発生の最も基部寄り

注6) この長短細胞の存在については従来多くの研究があり<sup>82)</sup>、根毛の発生と密接な関係のあることが知られている。

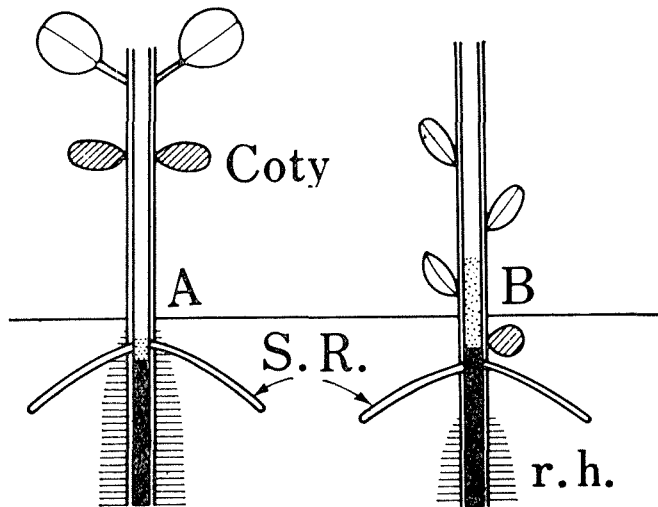


Fig. 27. Diagrams showing the relation between the position of occurrence of root hairs and the first branched-secondary roots and the transition zone of the vascular bundles. In epigeal plants (A), these factors coincide each other, but in hypogean plants (B), three positions do not coincide.

coty. ...cotyledon                      ........transition zone  
 S.R....secondary root  
 r.h....root hairs

の部位から転移が始まり、子葉節のわずか上位で完全に並立維管束となるのが観察された。他の地下子葉性作物に比べて転移帯の軸方向の長さが短い。エンドウ、ソラマメおよびベッチでは根の放射維管束が子葉節直下まで進入し、子葉節付近からようやく転移が起り始め上胚軸から第1節を経て第2節間に至って完全な並立維管束に転移する。転移帯では中心柱と皮層部が判然と識別されて根の形態と似ており完全な並立型がみられなかった。最初に分枝する第2次根も子葉節近くから現われるものが多かった。

地下子葉性のものうちアズキは例外的であった。すなわち、維管束の転移帯をはじめその他の形質も地上子葉性作物の場合と全く同様な特徴を示した。しかし、多くの地下子葉性作物では地中で伸長する部分には根としての構造が残存するのが普通であって、この場合には根毛が発生するもっとも基部よりの部位と転移帯との位置がずれることになり、根毛の発生していない部分でも中心柱は依然として根の構造がみられるので、主根と胚軸を区別することがむづかしい。そこで、最初に分枝する第2次根の位置と上記の2形質との関係を原基形成の段階で観察した。その結果、地上子葉性では放射維管束から並立維管束に配列が移行するさい原生木部が2分して次第に外側へねじれ始める位置に相当していることが明らかとなった<sup>95)</sup>。

一方、地下子葉性の場合も木部が分かれ始める位置に相当しており、いずれの場合も転移の徴候が見え始める部位から発生してくることがわかった<sup>注7)</sup>。従って、最初に分枝する第2次根の出現部位をもって胚軸と主根の根群を区別する一つの指標と見なし得る可能性がみられた。この最初に出現する第2次根に予め印をつけた苗を圃場に移植し、適時堀取って調査したところ、地上子葉性のものについては一般に他の根に比べて生育が良く、根長・分枝ともすぐれ第3次根、

注7) 初めに外部に現われてくる根の数については3本同時に出る場合もあり、また1本の場合もあって一定しなかった。

第4次根の形成される時期も早かった。また、肥大生長の程度も大きくて根径が太くなり、肥大生長の小さい不定根とは区別がつきやすかった。そのほか、地下子葉性のもでも上記のような傾向がみとめられたが、アズキを除けば第2次根の肥大そのものが小さかったので地上子葉性のようには顕著でなかった。

一方、主根の肥大形態がこの根の分枝している付近で急に細くなる傾向が見受けられたので、主根の形によっても間接的にその位置を知ることができた。

#### 第4節 考 察

一般に、莖または胚軸に形成される不定根は内生的に発生するのが原則で、それを生ずる器官の維管束組織の近傍に発生することが知られている。すなわち、若い莖では維管束間柔細胞に発生し、古い莖では放射組織内の内鞘に当たる柔細胞の分裂によって生じるのが通則であり、まれに、cambial zone の分裂によって生じることも Smith<sup>87)</sup> によって報告されている。Stangler<sup>89)</sup> によれば根原基の形成される部位は内鞘領域であるが、莖によってはもはや機能を持たない第1次節部の最外層からも形成されることがあるという。以上の結果は主根における分枝根の形成ときわめて類似しており、結局は母莖における維管束配列と密接な関係にあることがわかる。

発芽後、子葉が地上へ出て展開するものでは一般に下胚軸の長いものが多いにもかかわらず、維管束の転移帯は比較的短いことが特徴である。これらの作物の維管束転移は胚軸基部においてほとんど完了し、その上部では並立維管束が中央部の大きな髄を囲んで環状に配列し、典型的な莖の維管束配列を示すのである。ところが、地上子葉性の場合には下胚軸において維管束の分枝するものが見出されたのである。この場合、維管束が分枝することによって不定根の形成にどのような関連を生じるのか、この点に若干触れる必要があろう。とはいえ、この問題は広範な要因を含んでいるので、ただ、問題を根原基の形成される場としての維管束間柔細胞組織にしばって考えてみたい。維管束の分枝によって維管束数が増加し、同時に維管束間柔細胞組織が増加する。このことは、胚軸の横断面における不定根の形成部位の増加につながってくる。しかし、分枝によって横断面における維管束間の隣接距離が極端に狭くなる部分を生じることも結果的に起ってくる。そのため、維管束間柔細胞の分裂機能にも影響し、根の形成が制限される状態が生じることも容易に想像される。したがって、分枝が繰返されるダイズ、ラッカセイ、ルーピンなどでは出根部位が増加する反面、根の形成される領域も拡大されることになり、ストレートに維管束の分枝を出根数の増加として結びつけることには問題が生じる。このほか、維管束間の隣接距離の広狭は根の形成の難易性ばかりでなく、根の太さとも深い関係を持っているようであり、今後解明しなければならない問題である。

ところで、わが国には古くから行われている栽培法の一つに培土栽培がある。近時、培土効果が解明されるに及んで、それが胚軸に形成される不定根の働きによるものとする考えが広く認められるようになった。すなわち、不定根が生育すると養水分の吸収が旺盛になり、花芽分化期から胚珠の發育肥大期にかけて植物体内における養水分の競合を緩和し、着生芽の増加、落蕾、落花、落莢および不稔粒の発生など、生理的障害を防ぐ上に顕著な役割りを果たすことが明らかにされた。これに関連して、不定根の形成される適当な培土の深さが検討された。加藤<sup>47,48)</sup> は培土による出根は播種後25日目前後が盛んで、培土後1週間目に始まり1カ月目で終るが晩生品種ほど出根能力が高いとした。山崎ら<sup>16)</sup> も極晩生品種の方が出根数が多く、また早期に第1複葉まで培土した場合が根の生育は良好であるという。管野ら<sup>45)</sup> も新根の形成について同様のことを観察している。この問題については従来も組織学的観点から検討され、不定根が形成されやすい状態あるいは形成可能な状態として胚軸の木化が進んでいないことが必要条件として考えられてきた。しか

し、既往の研究で示された木化組織の大小は、胚軸の横断面についてフロログルシンと濃塩酸によって鮮紅色を呈する部分の多少を指摘したものであった。もちろん、この部分の多少は胚軸組織全体の分化程度を示す目安であり、不定形の形成との関連も大きいと考えられる。

しかし、直接的には根の原基が形成される維管束間柔細胞の状態が問題にされるべきであろう。それは根の形成が維管束間柔細胞の分裂機能と切離せない関係にあるからである。そこで、この点を考慮して胚軸における肥大生長の推移に着目し、不定根の形成を検討したところ多くの作物において密接な関係が認められたのである。したがって、肥大生長期間の長い作物では培土した場合の根の形成期間も長いということになる。肥大生長が速に行なわれている段階での胚軸は形成層の分裂が盛んで、それに伴ってしだいに皮層部は外部へ押し出される結果、そこには一種の“ひずみ”に似た状態が作り出され、きわめてアンバランスな状態がつけられる結果、維管束間柔細胞の分裂を刺激することによって根の形成される条件を高めているのではあるまいか。したがって、不定根の形成を促進するための培土は胚軸の肥大生長の旺盛な時期に行うのが有効ということになる。ダイズにおいて、培土時期が遅くなるにつれて不定根の形成が劣ってくるのは肥大生長の衰えと深い関係をもつために他ならない。また、一般にツルナン性作物における不定根の生育がツル性に比べてすぐれるのも両者の肥大生長期の違いや大きさの差に基くためと思われる。さらに、エンドウやベッチにおいて培土を行っても不定根が形成されないのは、生育初期から肥大生長がほとんどみられない性質と関係がある。ただ、深播した場合のみ根が形成される原因についてはさらに検討を要するが、おそらく胚軸が急速に伸長するさい活潑な細胞分裂も行われるであろうし、伸長に伴う細胞分裂の過程で不定根の形成される条件が生じたものと思われる。つぎに作物による不定根の生育を比較すると、一般にインゲンマメに限らず、ヤエナリおよびアズキなどでは胚軸と主根の境界部に形成される根の生育はその他の部分から出る根に比べて旺盛で、根径も太く根長も長くなるものが多かった。とくにインゲンマメではこの傾向が著しい。これは第3章で述べた主根と分枝根の相似肥大によるものである。ところで、不定根の生育に対しても、土壌水分、地温、培土時期および期間、主根系根群の生育状況などはかなりの影響をもつように思われる。例えばラッカセイの不定根が梅雨期の降雨後に出現し、夏季の乾燥期に枯死脱落するのはその一例である。ソラマメの場合も深播区において不定根の生育が良好であったのは、その分布する土層が他の区に比べて深いために低温の影響が少なかったこともあるが、土壌水分に恵まれた点も大きな要因と考えられる。また、第4葉展開期に培土した区で不定根の生育が良好であったのは胚軸の肥大生長が旺盛な時期であったのと同時に、出根後の土壌温度が比較的高かったことや、出根後の生育期間が他の区よりも長かったことなどが関係していると思われる。一方、アルファルファやクローバーに不定根の形成がみられないのは、胚軸の長さがきわめて短いことのほかに、これらの作物では定根（主根系根群）の生育がきわめて旺盛なことによるものであろう。もともと、定根と不定根の生育には相互補償的な面があり、代替性があることが知られていることから推察することができるがさらに検討する必要がある。

つぎに、根群の類別については、地上子葉性のもものでは Fig. 27 に示されるように、①根毛の発生する主根上のもっとも基部寄りの位置、②表皮や皮層細胞の形が変化する位置、③維管束の転移帯および④最初に分枝する第2次根の位置の4者がほとんど同一部分で一致するので、この線に着目して主根に形成された第2次根と胚軸に形成された第2次根を区別することができることになり、具体的にはこの位置から出根する第2次根の特徴を第一の着目点とし、これに主根の肥大形態など<sup>注8)</sup>を参考にして主根と胚軸の区別を行なうことがもっとも良い方法のように考え

注8) 根粒の形成状況

られる。一方、地下子葉性のもものではエンドウ、ソラマメおよびベッチのように下胚軸にも根の放射維管束が認められるほか、作物によって維管束の転移帯に長短があり、最初に分枝する第2次根の位置にも変異がみられるので、この場合はむしろ一律に子葉節をもって主根と胚軸を区別する基準とする方がまぎらわしくなく、より適当であると考えられた<sup>注9)</sup>。この子葉節は生育後期になっても残存して見分けができるので甚だ好都合であることもわかった。

## 第5章 主要マメ科作物における根群の生育と形状

### 第1節 緒言

マメ科作物の根群形成にみられる共通性の一つは主根がその中核となることである。したがって、主根の形貌と根群の形貌の間に密接な関連性が見いだされるのである。これまでの章ではおもに主根の生育を中心に分枝や肥大生長を通して作物間の共通性を追求してきたが、本章ではむしろ個々の作物の根にみられる生育習性の特徴を捉えることにした。

### 第2節 実験材料および方法

供試作物：ダイズ（アキセンゴク、コガネダイズ、赤莢）、アズキ（宝）、ナタマメ（白ナタマメ）、ササゲ（三尺ササゲ）、インゲンマメ（虎丸鶉）、ラッカセイ（改良和田岡、千葉半立、千葉43号）、ソラマメ（川副在来）、エンドウ（うすい）。

播種日：ラッカセイ（1965、5月16日）、ナタマメ、ササゲ、アズキ（1965、5月21日）、ダイズ、インゲンマメ（6月7日）、エンドウ（1967、10月2日）、ソラマメ（1968、10月20日）。

耕種法：圃場 18m<sup>2</sup> (3m×6m) を 35~40cm の深さまで反転耕起してよく碎土し、1m<sup>2</sup> 当たり消石灰 45g、過石 30g を全層混入。播種 2 日前に基肥として 1m<sup>2</sup> 当たり硫酸 15g、塩加 25g を施し、生育中期に硫酸 5g、塩加 10g を m<sup>2</sup> 当たり追肥した。

栽植密度：畦巾 50cm、株間 25cm に 3 粒宛点播し、発芽後間引きして 1 本立とした。

調査法：根の調査に当たっては 10~12 株を 1 回の調査に水道水を用いて掘取ったほか、改良モノリス法を併用した。なお、ラッカセイの場合は新に考案した金網法による観察も試みた。この方法はそれぞれ小直径の異なる金網円筒を同心円状に固定して土中に埋設するもので、その中央部に播種する。中心になる円筒網の直径は 10cm で高さが 60cm、網目 1cm×1cm で、その外側に順次 10cm の間隔で同じ高さの円筒網を取付けた。この方法では①土の詰入れが容易であること、②水平への根の固定がより確実であること、③根張りの観察が立体的にしかも各円筒番号と位置によつて的確な記載ができる利点がある。

### 第3節 実験結果

#### ダイズ

主根長が 10cm に達するころから、主根基部に形成された第2次根の生育が旺盛となり、播種後 10 日目にはすでに 30cm に達し第3次根、第4次根が発達する。1 カ月目にはさらに 50cm 前後に伸長して主根の生育を凌駕するようになる (Fig. 28, B)。しかし、根端寄りに形成された第2次根の発達は生育初期から貧弱で、時日の経過とともに両者の差はいっそう明らかになってくる。ところで、1 カ月以後、ダイズ型の分枝習性として一時的に主根の基部 10cm の部分から

注9) 下胚軸からまれに数本の胚軸根が発達することがあるが、この場合、これらの根は主根系根群の中に包含することにした。

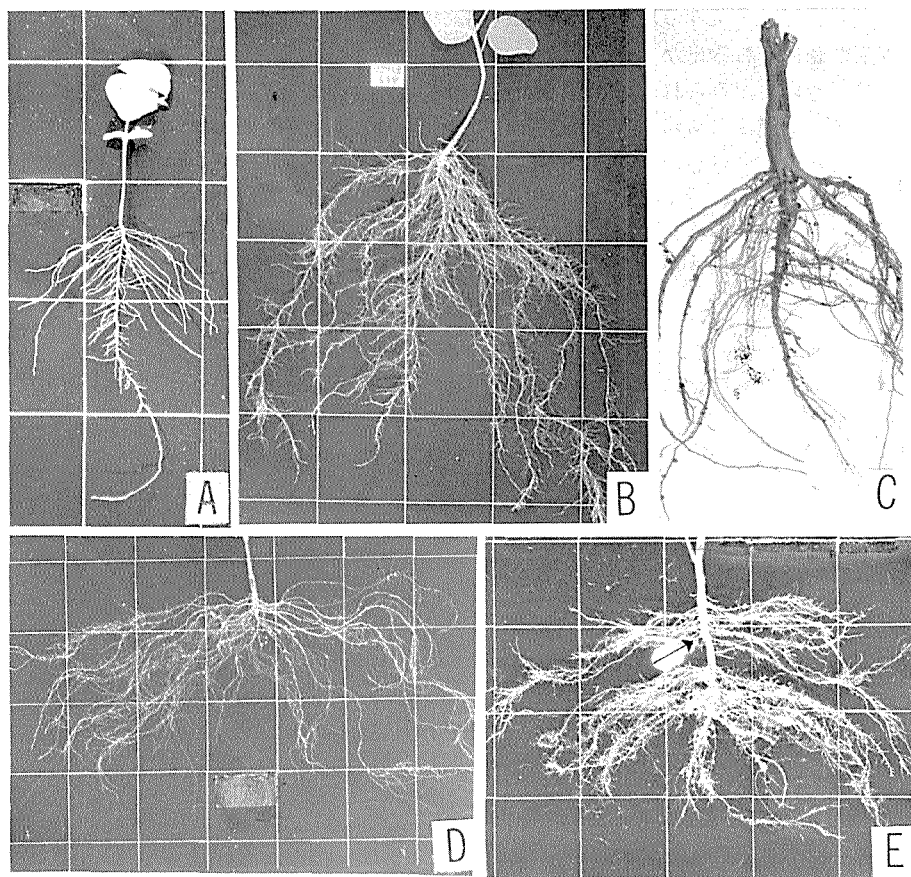


Fig. 28. Root system of soybean (*Glycine max* Merr.)

- A. 7 days old  
 B. 30 days old  
 C. Main root and thickened branch roots at the time of harvest  
 D. 100 days old  
 E. Adventitious roots developed from the hypocotyl and the first internode (arrow...cotyledon) on the 30th days after sowing.  
 Scale in 10 cm

Table 13. Root development of soybean (*Glycine max*.)

Date	June 29			July 15			Aug. 4			Aug. 25		
Plant height	25.3 cm			42.8			76.6			81.6		
	a**	b***	c****	a	b	c	a	b	c	a	b	c
0- 5*	37.9	4	30.8	41.3	5	43.0	53.8	5	48.8	53.6	6	68.0
5-10	28.7	3	17.5	27.6	4	15.2	31.8	4	28.5	35.7	4	42.0
10-15	19.1	3	18.3	23.0	3-4	16.6	19.6	4	15.2	26.7	4	16.0
15-20	21.0	3	3.1	19.6	3	5.3	19.4	4	18.0	18.7	4	18.0
20-25	15.1	3	2.0	19.6	2	10.0	18.0	3	8.0	20.0	3	7.0
25-30	15.8	2		22.3	2	4.1	17.0	3	4.4	18.1	3	7.0

\* distance from the base of main root

\*\* number of secondary roots

\*\*\* degree of branch root (2...secondary, 3...tertiary...etc.)

\*\*\*\* length of the longest branch root



多くの発根がみられるが、これらの生育もまた貧弱である (Fig. 8, D).

1カ月を過ぎると主根基部の肥大が顕著になり、つづいて第2次根にも肥大が進行するが、その過程で独自の肥大形態を形成する (第3章3節). すなわち、基部に限って著しい肥大がみられ根端部ではほとんど肥大がみられない. 100日を過ぎると肥大程度の小さい根端寄りの第2次根にはしだいに枯死して脱落するものが生じるが、太い分枝根は生育が良好で根長が60cmに達するものも認められる (Table 13).

根群の水平分布は主根を中心に直径1.2m~1.5mの範囲に及ぶが、垂直分布は30cm程度で、大部分の根は深さ15cmの層に分布する (Fig. 28, D).

ラッカセイ

播種後2, 3日ごろから胚軸および主根の伸長が始まり, 5日目には第2次根が主根の周りに4縦列をなして出現する. 主根の伸長は速かで10日目には20cm, 15日目には30cmに達する. 播種後18日には第2次根がすでに主根の基部から20cmの部分に発達し, 主根を中心に30cm以上の領域に達する. 38日目の根群には第3次根, 第4次根の発達が認められた (Fig. 29). 第3

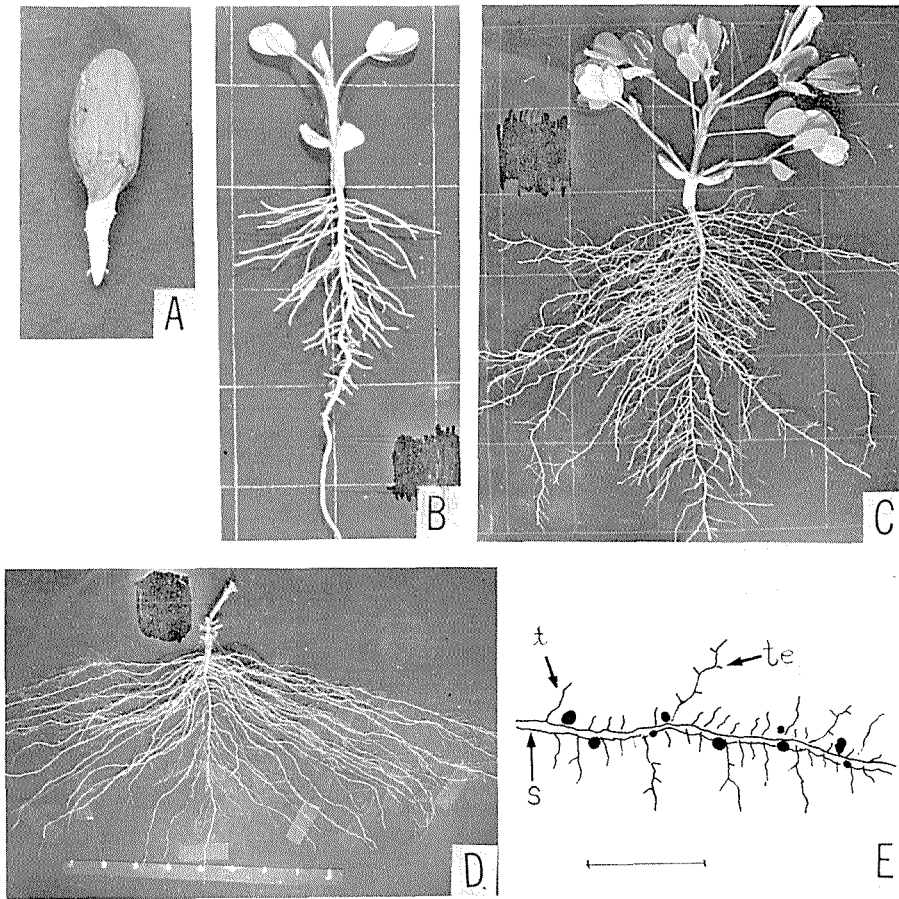


Fig. 29. Root system of peanut (*Arachis hypogaea* L.), variety: Chibahandachi  
 A. germination and rooting    B. 7 days old    C. 35 days old    D. 3 months old  
 E. branch roots system developed from a secondary root (s...secondary root, t...tertiary roots, te...fourthly roots)  
 Scale in 10 cm

次根の中にはまれに 10cm 程度に伸長するものもあるが、大部分は 1cm より短いもので、第 4 次根にいたってはほとんどのものが 2mm から 3mm にすぎなかった。一方、肥大生長が進行するのは主根、第 2 次根が中心で第 3 次、第 4 次根ではほとんど認められない。ところでラッカセイの場合は基部に形成される第 2 次根と根端よりに形成される第 2 次根の間にはダイズで観察されるような生育の優劣がみられない。また、第 2 次根の出根部位による肥大生長の変異はダイズのように大きくなく、根径が 3mm 前後のものから 0.2mm の範囲のものが主根全体にわたって混在しており、ダイズ型に属する作物の中ではもっとも変異の巾が小さかった (第 3 章 3 節)。

生育後期における根群の水平分布は主根を中心に 1m 四方におよび、垂直層への分布は 30cm 前後で比較的浅い。金網法による調査の場合もほぼ同様な分布がみられた。なお、根は木化して硬くなりやすく、エージが進むにつれて根端の白色部分を除き根全体に黄褐色の着色がみられるようになる。

#### アズキ

発芽後 3 日目には主根の基部に第 2 次根が出現するが、これらの中には旺盛な生育をするものと生育途中で枯死脱落するものがあり、2 週間目ごろから両者の徴候が認められるようになる。3 週間目には主根は心土に達して伸長が衰えるが、かわって主根基部の第 2 次根の生育が旺盛と

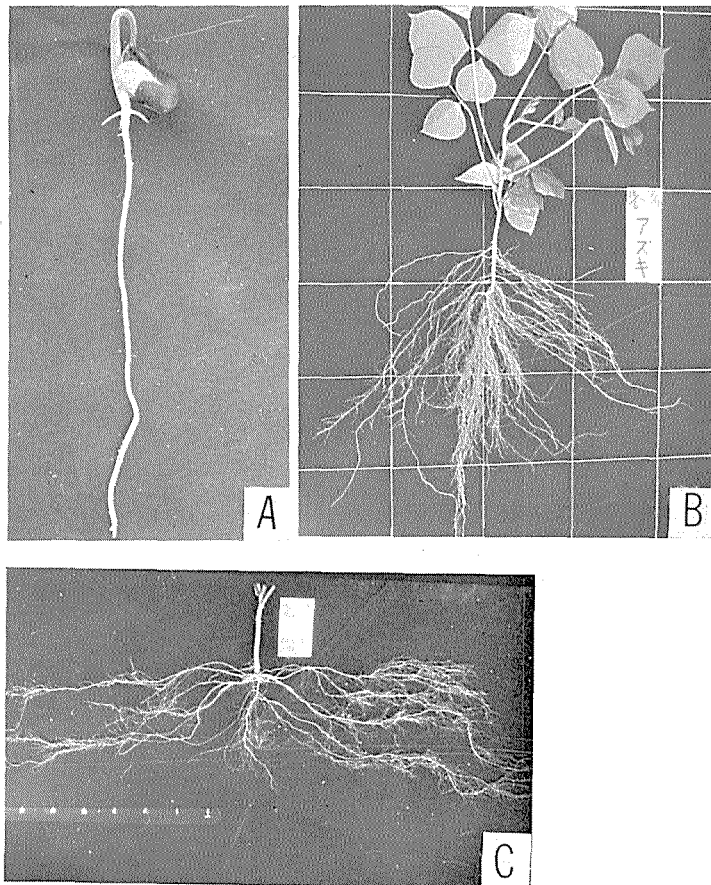


Fig. 30. Root system of red bean (*Phaseolus angularis* L.) variety: Dainagon  
 A. 3 days old    B. 38 days old    C. 48 days old  
 Scale in 10 cm

Table 14. Root development of red bean (*Phaseolus radiatus* L. var. *aurea* Prain).

Date Plant height	June 3 12.6 cm			June 22 30.2			Aug. 4 38.5		
	a	b	c	a	b	c	a	b	c
0-6*	62.6	3	19.0	68.1	4	36.0	46.8	4	39.0
6-12	38.5	3	14.0	42.2	4	17.0	45.4	4	27.0
12-18	26.5	2	2.0	34.8	3-4	10.5	33.5	3	10.0
18-24	3.7	2		29.9	3				
24-30				15.3	2				

\* Distance from the base of main root

a, b, c...as in Table 13

sowing May 7, Variety...Takara

なり1カ月目には30cmから40cmの長さに達する (Fig. 30, Table 14).

また、肥大生長は主根の基部および基部から出根している第2次根においていちぢるしいのに対して根端寄りの部分では主根も第2次根もほとんど肥大せず生育も貧弱である。これらの分枝根の中には播種後1カ月目以前に生育を停止したものがあり、生育後期になって脱落するものが多い。根群の水平分布は比較的浅いが、水平への広がり主根を中心に1m以上の広範な領域におよぶ。

ナタマメ

主根が5cm程度に伸長する頃から第2次根が出始めるが、主根基部(10cmの部分)に形成

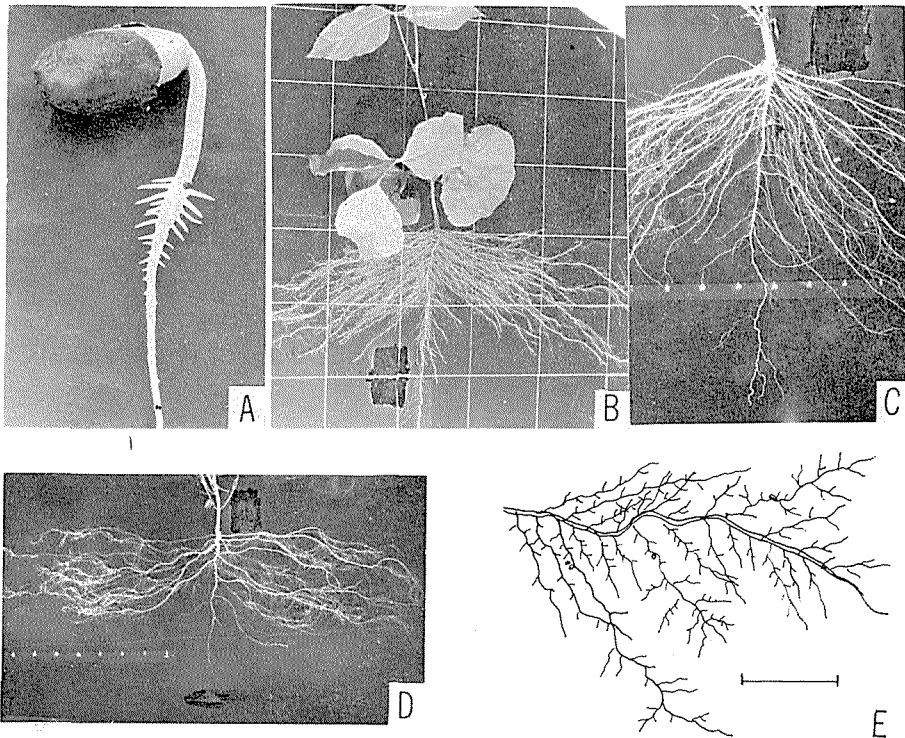


Fig. 31. Root system of sward bean (*Canavalia gladiata* DC.), variety: Shironatamame  
 A. 5 days old    B. 38 days old    C. 100 days old    D. 60 days old  
 E. branch root system developed from a secondary root    scale in 10cm

される第2次根の生育がとくに旺盛で根長が 30cm から 40cm に達して主根の長さを凌駕する (Fig. 31). 2か月を過ぎると主根や第2次根が肥大してくるが胚軸と主根の境界部分の第2次根は生育がとくに旺盛で 60cm 前後にも伸長し, 第5次根の生育が認められる. その結果, 根群の水平分布は両側 1.5cm にも達する広大なものとなるが, 垂直分布は 30cm 前後で浅根性である.

#### ササゲ

根群の生育は同じくツル性のナタマメとよく似ており, 主根の基部付近から出根した第2次根の生育が根端近くに出根している第2次根の生育よりも遙かに旺盛であるばかりでなく播種後1月目には主根の伸長を凌駕する (Fig. 32). 7月末にはこれらの根は 50cm から 60cm に伸長し,

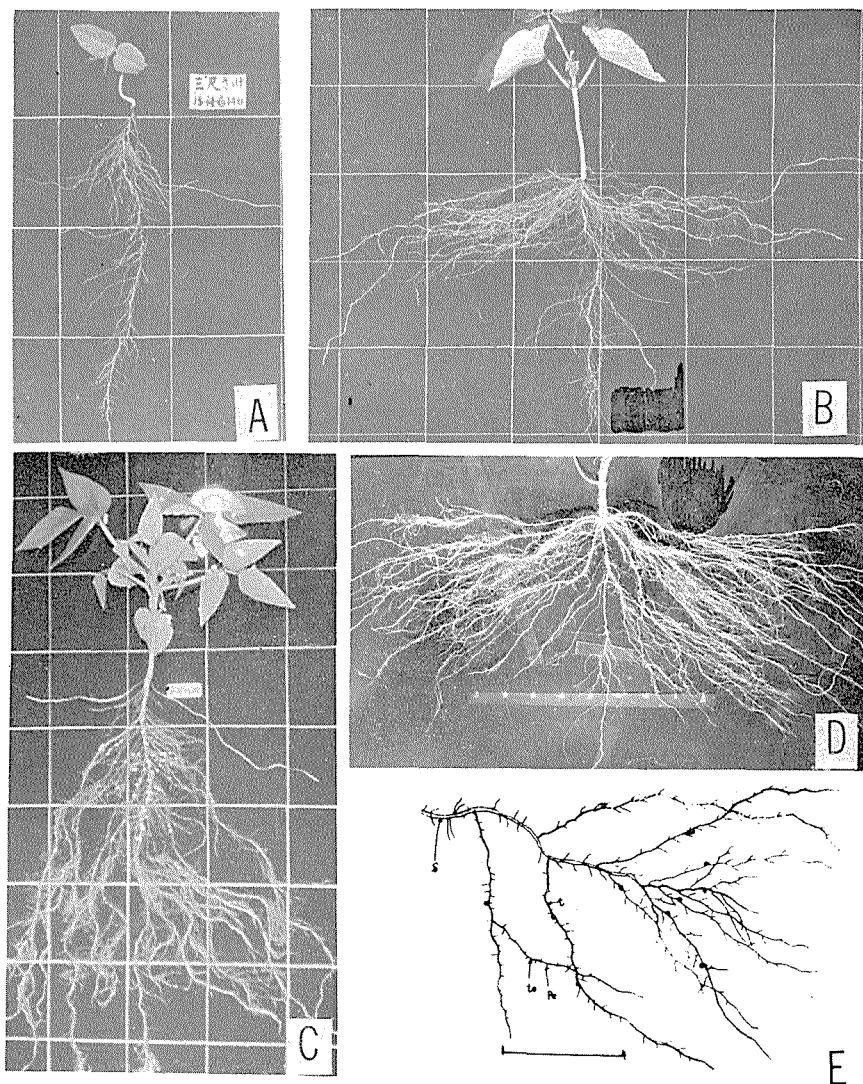


Fig. 32. Root system of cowpea (*Vigna sinensis* Endl.)

A. 2 weeks old

B. 30 days old

C. 43 days old

D. 80 days old

E. branch root system developed from a secondary root

Scale in 10 cm

水平方向への分布は 20cm から 30cm の比較的浅い土層に広がる。

分枝根の特徴として、第 2 次根ばかりでなく第 3 次根の中に生育の良好なものと貧弱なものが区別され、貧弱なものは根長が 5mm 内外で分枝しないが良好なものは 30cm 以上に伸長し第 5 次根の生育が認められる。

インゲンマメ

発芽後、主根が 5cm 前後に伸長したところ胚軸と主根の境界部から第 2 次根が数本同時に出根する。インゲンマメ以外の作物ではその後引続いて主根から第 2 次根が求頂的に出根するのが原則であるが、インゲンマメの場合はこれに先立って不定根が 5~6 本まず出根する。この現象は供試品種に共通して認められるものである。主根の伸長は 1 週間後にはおよそ 30cm に達するが、その直径は細く胚軸の直径に比べて著しく小さいので両者の境界部にはくびれ状の形態が生じる。

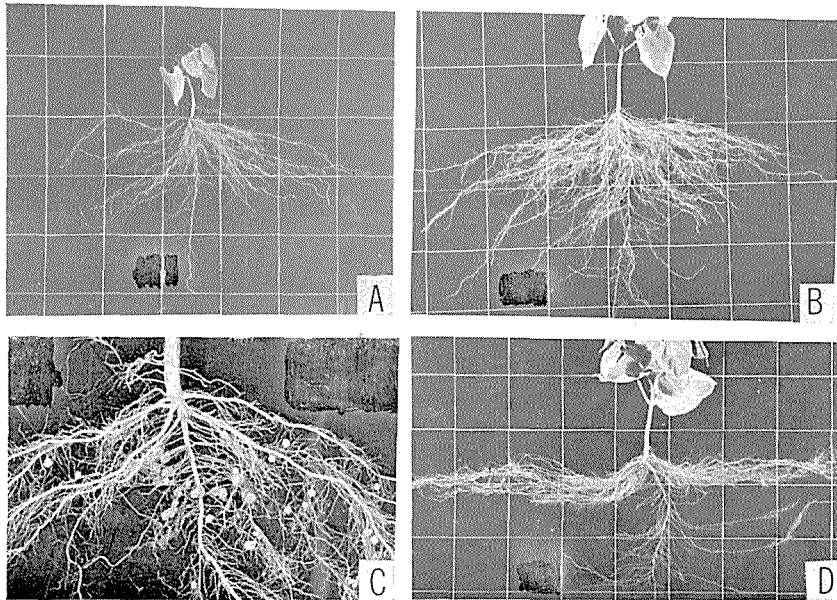


Fig. 33. Root system of kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.), variety: Torauzura  
 A. 2 weeks old    B. 30 days old  
 C. 65 days old, big and long branch roots develop from the lower part of the hypocotyl  
 D. 70 days old  
 Scale in 10 cm

Table 15. Root development of kidney bean (*Phaseolus vulgaris*).

Date	May 28			June 12			July 5		
Plant height	20.8 cm			32.4			45.0		
	a	b	c	a	b	c	a	b	c
0- 6*	87.0	3	27.0	74.0	4-5	48.2	88.4	4-5	58.0
6-12	61.6	2-3	7.0	54.9	4	21.8	47.6	4	33.0
12-18	39.4	2	5.0	52.5	4	7.3	46.0	3-4	15.0
18-24	13.2	2	1.1	42.5	3	12.3	32.7	3	12.0
24-30	—	—	—	28.2	3	5.2	30.0	3	7.0

a, b, c...as in Table 13

sowing...May 7, Variety...Taishokintoki

\* Distance from the base of main root

この境目に出根する数本の第2次根の生育は最初から旺盛で、4週間目には主根の伸長を凌駕するに至る (Fig. 33)。これとは対照的に、根端寄りに出根した第2次根の生育は貧弱で直径は小さく根長も30cmに達するものが数本ある程度で10cm以下のものが多い。40日後には境界部の第2次根とそれらからの分枝根の生育がますます優勢となり、量的には全根重の8割ないし9割を占めるようになる。生育後期になると、主根基部付近の根は60cm前後に伸長し、水平分布は主根を中心に1m以上に及ぶがその半面、垂直分布はいたって浅く10cm内外の表層土に大部分の根が分布する (Table 15)。

#### ソラマメ

発芽するとまもなく主根が伸長し、その基部から順次第2次根を生じるが、一度分枝根が出現した部分からはもはや新しい分枝根の形成は行なわれない。第3次根、第4次根の場合も一貫して求頂的分枝がみられる。第2次根の肥大生長は全体的に小さいため、個々の根の太さが等しく変異の巾が小さいのが特徴である。第2次根、第3次根ともに生育が旺盛でとくに第3次根は30cm以上に伸長するものが多い (Table 16)。それらからさらに第4次根が多数出根し、第5次

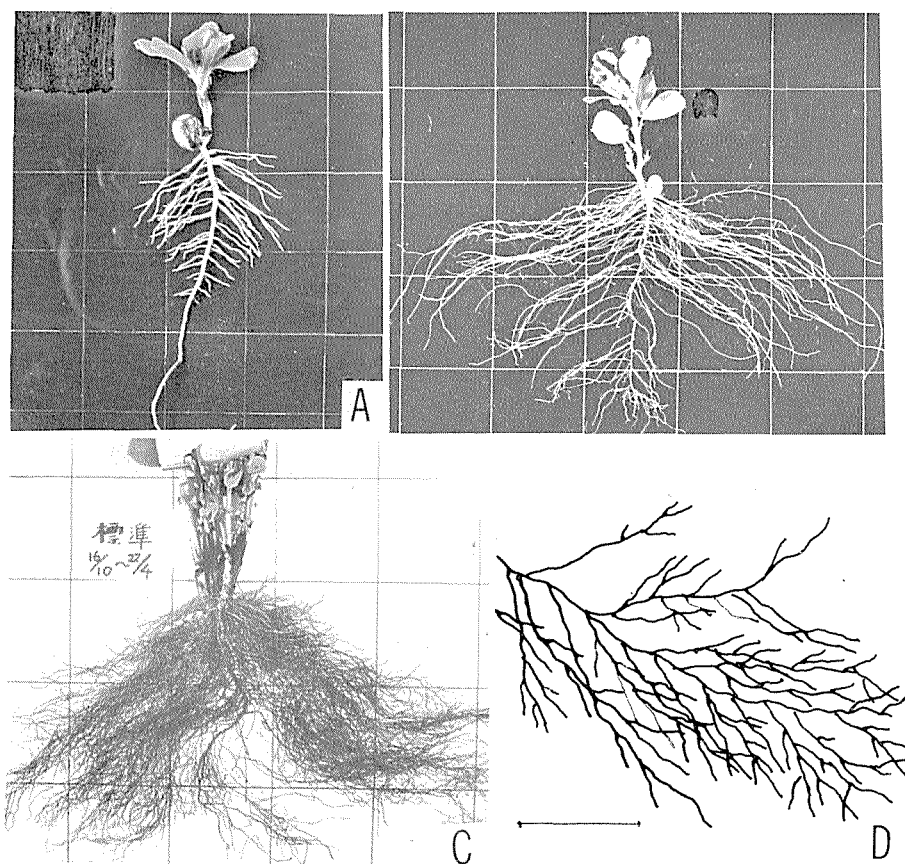


Fig. 34. Root system of broad bean (*Vicia fava* L.), variety: Kawazocozairai

- A. 30 daysold    B. 50 days old
  - C. 6 months and 6 days old, ripening period
  - D. branch root system developed from a secondary root
- Scale in 10 cm

Table 16. Root development of broad bean (*Vicia faba*).

Date	Jan. 20	Feb. 20	Apr. 7	May 11	June 1
Plant height	29.6 cm	41.8	87.8	136.0	142.3
0- 5*	32.4**(3)***	33.1 (4)	35.2 (4)	29.5 (4)	36.7 (4-5)
5-10	17.1 (3)	17.6 (3-4)	18.2 (4)	20.2 (4)	18.1 (4)
10-15	11.6 (3)	11.9 (3)	12.4 (4)	15.8 (4)	14.4 (4)
15-20	8.8 (3)	10.7 (3)	9.4 (3-4)	10.1 (4)	7.6 (4)
Total	71.7	73.3	75.2	75.6	76.8

\* distance from the base of main root

\*\* no. of secondary roots

\*\*\* degree of branch root

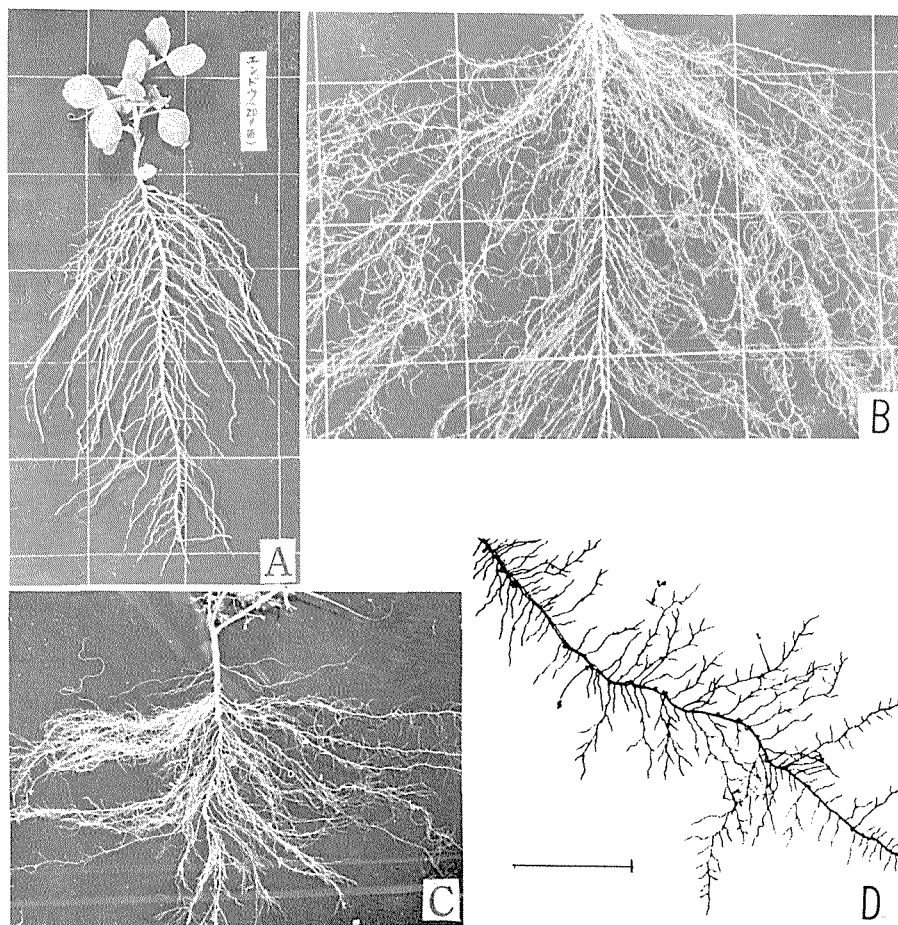


Fig. 35. Root system of pea (*Pisum sativum* L.), variety: Usui

A. 20 days old

B. 3 months old

C. 4 months old

D. branch root system developed from a secondary root

Scale in 10 cm

根もごくまれに発達する (Fig. 34). 第4次根が10cm以上にも及ぶ例はソラマメ以外の作物ではほとんどみられないことで、このことがソラマメの根量を多くしている原因でもある。しかもそれらは細い繊維状根であるため互いに交錯して緻密な根群を形成する。生育後期の第2次根長は60cmから80cmにも達し、垂直分布も耕土の深さに応じてかなり深根性を示す。

#### エンドウ

主根が5cm前後になると第2次根が主根の周りに120度の角度で3縦列に出現するが、分枝はすべて求頂的に行なわれ、いわゆるエンドウ型の典型的な特徴を示す。

主根および分枝根の肥大はきわめて小さいので分枝根は繊維状を呈するがよく伸長し分枝する。15日令の主根は40cm以上の深土層に達し、やがて分枝根の形成部位もその層に達する。第2次根の相互間に生育の著しい優劣はみられないが、それでも主根基部に出根したものの生育が旺盛で、地表層を1m近くも水平方向に伸長する場合は耕土の浅い条件下でしばしばみうけられる。また、第2次根の生育も旺盛で30cm以上に伸長し第4次根が発達することが多く、しかもそれらは細い繊維状根であるため互いに錯そうして緻密な根群を形成する (Fig. 35)。

### 第4節 考 察

高次分枝根の形成の有無や分枝根長の長短は土壌中における根群の分布密度を左右する大きな要因となっている。すなわち、高次の分枝根が形成され、それらの根長が長い場合には根が繁茂交錯して緻密な根群が形成されるが、逆の場合には疎な根群が形成される。すなわち、ラッカセイでは第3次根の出根数が多いにもかかわらずそれらの根長が短くしかも高次の分枝根の形成も少ないので、根群の分布密度は比較的まばらである。加えて、不定根の生育も貧弱であるので地表層における根群の分布は過疎となり、子房柄の土中侵入を容易にしている。このことは莢実の正常な発育にとっても好都合であり、ラッカセイの結実習性に対応したいかにも合理的な根群の性状と言わざるを得ない。一般に、求頂的な分枝習性を原則としているエンドウ型の作物では3次根、4次根の伸長が他の分枝習性(ダイズ型およびアルファルファ型)をもつ作物よりもはるかに長いのが特徴である。ナタマメでは第3次根が長く伸びて第4次根、第5次根を分枝するけれども第3次根の出根数が少ないために、根群としての分布密度は低いものになっている。これに対しササゲでは第3次根の出根数が多い割には伸長する根が少なく、さらに第4次根も短く第5次根もまれに形成される程度であって分布密度の粗な根群を形成する結果となっている。

つぎに、根群の分布範囲に影響する要因として分枝根の中でも第2次根の伸長方向が問題となる。Brunner<sup>6)</sup>によればラッカセイでは第2次根が主根から数インチ水平方向に伸びたのち、しばしば下方へ曲折してあたかも主根に類似した生育を示すという。本章においてもBrunnerの観察と同様に水平方向から垂直方向へ急に下向して伸長する第2次根が数本認められた。しかし曲折する原因については解明することができなかった。

## 第6章 綜 合 考 察

マメ科作物では作物間において根群の形貌に著しい多様性がみられる。一般に、この多様性は生育が進むに従って一般に明瞭になる。既往の研究ではこの多様性の内容や成因についての説明が充分行なわれなかったように思われる。そのため、根群形成についての理解が断片的であり、作物間の共通性や特異性が体系的に把握されなかったのではあるまいか。そこで、本研究では根群形成についての総合的な理解を得るために、この多様性の内容や成立過程の解明を体系的に行なうことを主眼とした。すなわち第1に、根を形成する器官の維管束体系が根形成の基本である



という考えに立ち、主根、胚軸およびほふく枝における維管束体系を明確にした。

つぎに、根群の形成過程は伸長、分枝および肥大生長の3つの基本的かつ共通的な要素によって構成されているという視点に立って、マメ科作物23種の根群形成について研究を進めた。

### 1. 主根、胚軸およびほふく枝における維管束体系と根の形成

マメ科作物において根を形成する主な器官は主根、胚軸およびほふく枝である。根はすべて内生的に形成されるのでこれらの維管束と連絡している。まず、主根では2原型から6原型におよぶ放射維管束が見出されたが、なかでも4原型を示すもののがもっとも多く3原型がこれにつぎ、2原型を示したのは僅かにルーピン1種に過ぎなかった。この点、多原型を示すイネ科作物に比べるとマメ科作物では3原型、4原型に集中していて多原型を示さないのが特徴と言えよう。これらの原型（木部と篩部の組数、arch）は一応作物によって一定したものと考えて差支えないが、アルファルファ、ソラマメ、インゲンマメなどに若干の変異が認められたことによって必ずしも不変のものでないことがわかる。本来、3原型のアルファルファに4原型のものが見出されるほか4原型を基本とするソラマメやラジノクローバーにそれぞれ5原型が、またインゲンマメには6原型が見出されるのである。しかし、それらの出現頻度はソラマメ（川副在来）の約20%を除けばせいぜい2%ないし3%と非常に低いものであった。一方、胚軸は根と茎の維管束の転移帯に当たり、ここでの維管束配列は根の放射維管束と茎の並立維管束とが互に入り込んだ形になっている。したがって、この転移帯の長短は胚軸全体の維管束配列に影響するところが大きい。一般に、地上子葉性作物では転移帯は短かく下胚軸基部の数 mm の部分で転移を完了するものが多いが、地下子葉性作物では転移帯の長いものが多かった。前者には転移完了後、下胚軸で並立維管束が分枝する作物と分枝しない作物とが見出される。ダイズ、ラッカセイ、ルーピンなどは分枝する例である。ダイズの場合は最初4個であったものが分枝して6個となり、さらに10個に増加する。ラッカセイでは4個から14個に増える。このことは一応、胚軸における根の出現方向の増加として捉えることができる。他方、転移帯の長い例として地下子葉性のエンドウでは胚軸で転移が完了せず第4節間に至ってようやく完了する。ベッチの場合もこれと類似しており、これらの作物では転移帯において根が形成されることは少ない。しかし、アズキの場合は地下子葉性でありながらもまったく例外的で転移帯はきわめて短く2mmないし3mmにすぎない。この点は地上子葉性の *Phaseolus* 属インゲンマメと類似しており、分類学の上から両者の関連性について興味もたれる。また、下胚軸での維管束数が12個と多いのも特徴で、これらは分枝することなく並走する。アズキの胚軸に培土を行うと多数の根が形成されるのは維管束数が多くかつ分枝しないことと深い関連がある。

ホワイトクローバーでは主茎の葉腋からほふく枝が伸長し、節を形成しながら地表に蔓延するが、各節から1本ないし数本の根が出現する。なお、サブクローバーやストロベリークローバーにもほふく枝が発達するが、節根の形成は後者に若干みられる程度でもっぱらホワイトクローバーにおいてのみ顕著な生育がみられる。

節根の形成は主茎寄りの節から始まって先端寄りの節へおよぶが、出根部位はほふく枝の伸長軸方向に向かって1節ごとに左右交互となっており、葉柄や側芽の形成される側とまったく同じである。これらの関係を内部解剖的に観察すると、まずストロンの節間ではやや形状の異なった8個ないし9個の並立維管束が髓のまわりに環状に配列しているのがみられる。節部においてこれらのうち3個が葉柄へ移行する段階で側芽への枝跡を分離するが、そのさい生ずる茎隙の上部と下部に根が発生する。したがって葉柄や側芽と同じ側に出現する。これらの節根からは分枝根が形成されやがて独立した根群に生育する。

## 2. 分枝根の形成にみられる3つの分枝習性

マメ科作物の根群は主根を中軸として形成されることが解っていても、根長や根径の違った分枝根が複雑に交錯しているのを見るとどのような手順によってその形成過程を解明すべきかという問題に遭遇する。イネ科作物の場合には根の形成される部位が節の近傍に限られていて、古い節（下位節）から新しい節（上位節）へ順次移行するので、この点に着目して調査を進めれば根群の形成過程を解明する手順が得られる。その点、マメ科作物の場合は目安となる確かな手順が見当たらないのである。また、イネ科と違って肥大生長を行うことが一層調査を難解なものにしている。

しかし、解明の手順を得るために分枝根の分枝過程を生育初期から丹念に追跡調査を行った。その結果、生育期間を通して3様の分枝習性のあることを突止めることができた。これらはエンドウ型、ダイズ型およびアルファルファ型として大別するのが適当である。エンドウ型の分枝習性は主根のもっとも基部寄りの部分から分枝が始まり順次根端部におよぶものできわめて単純なパターンである。これに対し、アルファルファ型ではエンドウ型にみられる求頂的な分枝習性が繰返し行われる複雑なパターンである。ダイズ型には両者の中間的な分枝習性がみられた。このような分枝習性の発見はこれまで複雑多岐で手のほどこしようがないと思われた根群の形成過程を系統的に解明するための有力な手段になることは言うまでもない。

## 3. 主根における肥大生長の3つのパターンと分枝根の肥大生長との相関

主根および分枝根における肥大生長の様相は先に述べた分枝習性と並んでマメ科作物の根群形成を解析するさいの重要な要素である。とくに、根群の形貌が肥大生長によって特徴づけられることから、作物間にみられる多様性を分類するための基本的なパターンを見出す必要がある。

肥大生長は第1次中心柱組織の成熟に続いて始まり、草丈の伸長とほぼ並行して推移する。したがって、生育中期頃から根群の形貌は一段と特徴づけられると見てよい。肥大生長は主根の基部に始まり、その後しだいに根端部や分枝根へも波及し求頂性を示すのがたてまえである。しかし、肥大の様相は作物の種類によって異なっており一様ではないが、主根の肥大の様相については小肥大型、基部肥大型および肥大型の3つのパターンに類別するのが適当である。小肥大型はエンドウやベッチ類にみられ主根の肥大はきわめて小さい。分枝根に至ってはほとんど肥大しない。基部肥大型はダイズ、インゲンマメなどにみられ、主根の基部の部分がとくに肥大しそれより根端寄りの部分では肥大が小さいので主根の形貌は漏斗状を呈するのが特徴である。

一方、肥大型はアルファルファやレッドクローバーにみられ主根全体にわたって肥大が著しい。つぎに、このような主根の肥大生長型を基調として分枝根の肥大生長を観察すると、両者の間に密接な相関があることがわかってくる。すなわち、主根の肥大が著しい部分から分枝した根には肥大するものが多く、主根の肥大が小さい部分から分枝した根の肥大は小さい。このような両者の関係は主根の直径と分枝根の直径についての相関係数を求めることによって一層明らかになる。ラッカセイでは直径1mm以上の第2次根について+0.846、ナタマメでは直径1.5mm以上の根について+0.820ときわめて高い値が得られるのである。このような結果は、1本の主根から出現している分枝根の太さもそれぞれ主根の太さに応じて変化することを示している。これらの変化をそれぞれの分枝根の断面積について求めた変異係数の大小に従って整理すると、三つのグループに大別することができる。CV値のもっとも小さいグループにはベッチ、エンドウなどが含まれ、もっとも大きいグループにはアルファルファやレッドクローバーが含まれる。また、両者の中間にはダイズ、インゲンマメなどが位置している。この分類は主根の肥大生長型の分類とよく一致していて興味深い。このような分枝根の太さに基づいた分類は根群の形貌と密接に結び

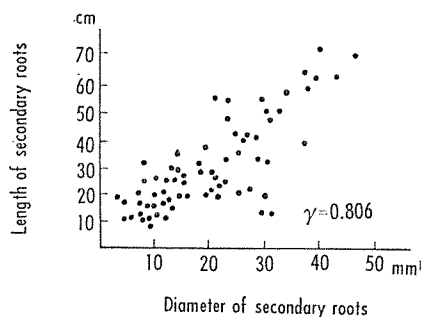


Fig. 36. Correlation between the diameter of secondary roots and their root length in alfalfa.

ついており、第1のグループは繊維状根を示し、第IIIグループでは樹枝状根を呈する。なお、分枝根の直径とその根長との間にも+0.806という高い正の相関が見いだされる (Fig. 36)。

このことは主根の肥大生長型によって分枝根の肥大生長が決定され、その結果がさらに根長にも波及されるといった一連のつながりを示している。一般に、根群の垂直分布は主根長に関係し、水平分布は分枝根長によって決定される場合が多いので、根群の分布に関しても主根の肥大生長型が明示された意義は大きい。肥大生長型のアルファルファでは垂直分布、水平分布ともに優れ、いわゆる深根性の分布がみられる。これに対し、基部肥大型では垂直分布が浅く、水平分布の広い浅根性となる。小肥大型の根群分布は耕土の深さによって影響され耕土の深さに応じた分布が得られる (Fig. 37)。

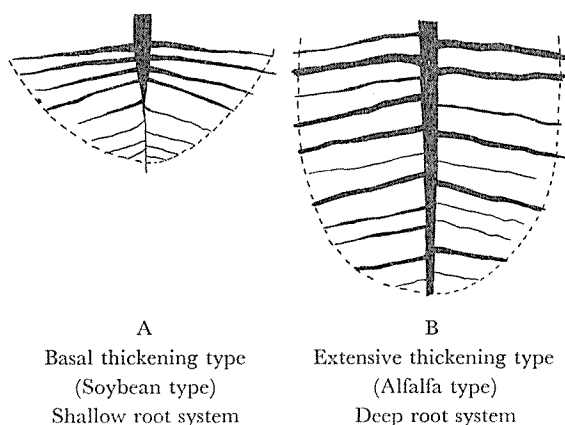


Fig. 37. Distribution of the root systems in relation to their thickening growth types of the main roots. The vertical and horizontal distributions are superior in alfalfa type (B), and a case in which deep-rooted distribution can be found. However, shallow-rooted distribution of shallow vertical and broad horizontal distribution is found in soybean type.

つぎに、主根の肥大生長型と炭水化物の貯蔵性について触れてみたい。

従来からアルファルファやレッドクローバーの主根には澱粉の含量が著しく高いことが知られていた。これらの主根はいずれも肥大型に属しており、供試作物の中でも TAC (利用態炭水化物総量) 含量がもっとも高く、ついで基部肥大型、小肥大型の順に低くなっている。この傾向は

主根における肥大傾向と一致しており、根群の貯蔵機能もまたその肥大性と関係が深いことを示すものである。

#### 4. 胚軸に形成される根

マメ科作物の中には深播したり、培土をすると胚軸に根が形成され、ときには主根系根群の生育を凌駕することがある。わが国で古くから行われているダイズの培土効果は胚軸に形成される根の働きによることが定説化されている。実際には普通栽培の場合も胚軸から根が生育していることが多いが、主根から出現した根と区別して考えられることは少ない。量的にも数本程度にすぎないのであまり問題にはならない。

胚軸からはダイズばかりでなくソラマメ、アズキ、インゲンマメ、ヤエナリ、ササゲなどにおいてもよく出根する。この中でツル性のものはその生育がツルナシ性にくらべてやや劣る傾向が認められる。これに対し、エンドウやベッチなどでは胚軸からの出根はほとんど認められない。このような作物間差異は組織学的にみると不定根の形成される維管束間柔細胞組織の分裂機能の違いとして理解することができよう。ところで、この分裂機能は胚軸の肥大と大きな関係をもっているように思われ、肥大の著しい作物ほど出根数も多く生育も旺盛である。例えばダイズでは発芽当時に下胚軸の直径が4mmであったものが、生育後期には20mmに達し、エンドウでは生育後期になっても胚軸の直径は5mm前後にすぎない。これらの結果は胚軸の肥大に伴って維管束間柔細胞の分裂が促進され、その結果として根の形成も多かったものと思われる。先述した、ツル性とツルナシ性における根の生育の違いも両者間にみられる肥大生長の相違と肥大生長期間の長短によるものと考えてよいのではないだろうか。なお、肥大型の主根を持つ作物の胚軸からはほとんど根が形成されないが、この原因の一つはおそらく主根系根群の旺盛な生育が影響しているものと思われる。

#### 5. 地上枝における根の形成

地上枝において根の形成される場合はきわめて少ないが、ラッカセイ品種ではほふく性の草型を示すものに僅かに見出される。地上枝の中でもとくに枝がほふくして土壌と接触する部分から根が形成される。これらの根は短くて地中に深く入らないが、枝の生育や結実には何等かの役割を果していると思われる。しかし、根の生育は貧弱である。

一方、ホワイトクローバーではストロンが発達し、各節から1本ないし数本の節根が形成される。やがて、これらの節根を中心に分枝根が生育し、主根の機能が低下するにつれて独立した根

	分枝習性	肥大生長型	根群の形貌
第1群	エンドウ型	小肥大型	纖維狀根 (等径分枝根群)
第2群	ダイズ型	基部肥大型	中間狀根
第3群	アルファルファ型	肥大型	樹枝狀根 (異径分枝根群)
	根群の分布	炭水化物の貯蔵性	不定根の生育
第1群	可変性	低い	殆んど認められず
第2群	浅根性	中間	旺盛
第3群	深根性	高い	貧弱

群を形成する。

これまで論じてきた結果を総合して、マメ科作物の根群を構成する諸根群および根群形成に関する諸要因との関連を体系的に整理すると最終的には上記のように分類総括することができる。

## 摘 要

マメ科作物の根群形成に関する総合的な理解を得るために、根群の成立過程を伸長、分枝および肥大生長の立場から、マメ科食用作物および飼料作物25種を対象として、体系的に解明した。

1. 根の形成される主要な部分は主根、胚軸および地上枝である。地上枝にはストロンも含まれる。根はすべて内生的に形成され、これらの部分の維管束と連絡する。

2. 主根では2原型から6原型におよぶ放射維管束が見い出されるが、4原型と3原型を示すものが多く、多原型のものは見い出されない。

3. これらの原型（中心柱における木部と節部の組数）は作物によって一定したものと考えて差支えないが、アルファルファ、ソラマメ、インゲンマメなどに若干の変異が認められた。

4. 胚軸では根の放射維管束と茎の並立維管束の転移が行なわれる。転移帯の長さは作物によって異なり、一般に、地上子葉性作物では短かく、地下子葉性作物では長い傾向が認められる。前者の多くは数 mm で転移が完了するのに対し、後者では数 cm におよぶ例がエンドウ、ベッチなどで認められた。しかし、アズキは例外で転移帯は短かく、2~3mm にすぎず、地上子葉性の *Phaseolus* と類似している。転移帯での維管束配列は根と茎の中間的である。

5. 転移完了後、下胚軸で維管束が分枝するもの（ダイズ、ラッカセイ、ルーピン）が見い出された。これらの作物では分枝することによって維管束数および根の形成が行なわれる維管束間柔細胞組織の増加をもたらすことになる。

6. ホワイトクローバーではストロンが伸長して地表に蔓延するが、その節から1本ないし数本の節根が生育して根群を形成する。節根の形成は主根寄りの節から始まって先端寄りの節へおよぶが、出根位置はストロンの出現軸方向に向かって1節ごとに左右交互となっており、葉柄や側芽の形成される位置と同じである。

7. 節根の形成を解剖的にみると、節間で髄を中心に環状に配列する8個ないし9個の並立維管束のうち3個が葉柄へ移行する。その際、側芽の枝跡も分離するが、その時生じる茎隙の上側部および下底部の2カ所だけに不定根の原基が形成され、他の維管束間柔細胞組織には形成されない。

8. エンドウ型の分根習性は主根の基部から、順次、根端部に向かって求頂的に分枝を行なう単純なパターンである。

これに対し、アルファルファ型ではエンドウ型にみられる求頂的な分枝習性が繰返し行なわれる複雑なパターンである。ダイズ型は両者の中間的な分枝習性を示す。

9. 主根および分枝根における肥大生長の様相は根群の形貌を支配する大きな要素である。作物間に多くの多様性がみられ、肥大の様相は作物によって一様ではないが、主根の肥大生長は小肥大型、基部肥大型および肥大型の3様のパターンに類別するのが適当である。

10. 小肥大型はエンドウやベッチ類に見られるもので、主根の肥大はきわめて小さい。基部肥大型はダイズ、インゲンマメ、ヤエナリなどに見られ、主根の基部の部分がとくに肥大し、根端寄りの部分では肥大が小さいので主根の形貌は漏斗状を呈する。一方、肥大型はアルファルファやレッドクローバーにみられるパターンで主根全体にわたって肥大が著しい。

11. 主根の肥大生長と分枝根の肥大との間には高い密接な関連性が認められる。主根の直径が大きければそこから出現する分枝根の直径も大きい。両者の関係は高い正の相関係数によって

示される。

12. 同じ主根から出現した分枝根の太さも主根の太さに応じて変化するので、これらの変化を各々の断面積について CV 値を求め、それに従って類別すると3つのグループとなり、主根の肥大生長型とよく一致する。このような分枝根の太さに基づいた分類は根群の形貌をよく現わしており、第 I グループの分枝根は直径が全体的に小さいばかりか、直径の変動巾が小さいので、ちょうドイネ科にみられるような繊維状根を呈する。これに対し、第 III グループでは分枝根の太さの変動が大きく樹枝状根となる。第 II グループは中間的で、第 I および III グループのいずれかに近い根貌がみられた。

13. なお、分枝根の直径と根長との間にも高い正の相関が見い出された。このことは、間接的には主根の肥大生長型と分枝根長との間にも一連の関係のあることを示すものにほかならない。一般に根群の分布は主根長および分枝根長によって支配される面が大きいため、主根の肥大生長型によって、根群の分布範囲を推測することが可能となる。

14. 肥大生長型では垂直分布、水平分布ともに優れ、いわゆる深根性の分布となる。基部肥大型では垂直分布が浅くて、水平分布の広いいわゆる浅根性の分布となる。一方、小肥大型の根群の分布は耕土の深さによって大きく影響され、耕土の深浅にほぼ比例した分布範囲を示す。

15. 根群の TAC (利用態炭水化物総量) 含量と根群の肥大性との間にも密接な関係があり、TAC 含量は肥大型 > 基部肥大型 > 小肥大型の順に高くなっており、主根の示す肥大傾向と一致する。

16. 培土や深播を行なうと、胚軸に根が形成されるが、ときには主根系根群の生育を凌駕することがある。基部肥大生長型の主根をもった作物において生育が良好である。この中で、無限生長型(ツル性)のものはその生育が有限生長型(ツルナシ型)のものに比べてやや劣る傾向が認められる。一方、小肥大型および肥大型の主根を持った作物の胚軸からは殆んど形成されないか、きわめて貧弱である。

17. このような作物間差異を生ずる一つの要因として、胚軸における肥大生長の推移が考えられる。例えば、肥大の著しい作物ほど出根数も多く生育も旺盛で、肥大が小さいものでは根の生育も貧弱である。ただし、肥大生長型の作物では殆んど根の形成は行なわれない。おそらく、主根系根群の旺盛な生育に影響されるものであろう。また、ラッカセイの場合は胚軸の組織的な変化によって根の形成が抑制され、生育は貧弱である。

18. 地上枝に根が形成される作物はきわめて稀であるが、ラッカセイのほふく型品種の地上枝に僅かに根の生育が認められた。ホワイトクローバーではストロンが生育し、各節から節根が生育する。節根はやがて節ごとに独立した根群を形成する。

19. マメ科作物の根群形成には作物間差異があつて、かなりの多様性がみられるが、その成立過程における相違は基本的には、分枝習性や肥大生長のパターンおよび植物の形状の違いが要因となっていることは明白で、それらの要因を総合して、それぞれの形成過程や特性を系統的に整理すると、根群は3つのグループに分類される。

## 引用文献

- 1) 有門博樹, 1959. 通気系の発達と作物の耐湿性ととの関係 第11報 地上部の有無と根の呼吸の強さとの関係 日作紀 28, 1.
- 2) Bannan, M. W., 1942. Notes on the origin of adventitious roots in the native ontaric conifers. Amer. Jour. Bot. 29: 593-598.

- 3) Beakbane, 1961. Structure of the plant stem in relation to adventitious rooting. *Nature*. Vol. 192, 954.
- 4) Bell, W. H., 1934. Ontogeny of the primary axis of soja max contributions from the Hull Botanical Laboratory 452. *Bot. Gaz.* 95 (4), 622-635.
- 5) Bolton, J. L., 1962. *Alfalfa*. Leonard Hill, London.
- 6) Bruner, W. E., 1931. Root development of cotton, peanuts and tobacco in central Okulahoma. *Proceedings of the Okurahoma Academy of Science for 1931*. 28-32.
- 7) Bushnell, J., 1941. *J. Amer. Soc. Agron.* 21, 224. [Cited by Russel, 1950].
- 8) Cannon, W. A., 1915. On the relation of root growth and development to the temprature and aeration of the soil. *Amer. Jour. Bot.* Vol. 2, 211-224.
- 9) Carlson F. A., 1925. The effect of soil structure on the character of alfalfa root-systems. *J. Amer. Soc. Agronomy* 17, 336-345.
- 10) Cheadle, 1944. Specialization of vessel within the xylem of each organ in the monocotyledoneae. *Amer. Jour. Bot.* 31, 81-92.
- 11) Clowes, F. A. L., 1953. The cytogenenerative centre in roots with broad columellas. *New Phytol.* 52, 48-57.
- 12) Compton, R. H., 1912. Investigation of seedling structure of the Leguminosae. *Jour. Linn. Soc. Bot.* 41, 1-122.
- 13) Cormack, R. G. H., 1949. A comparative study of developing epidermal cells in white mustard and tomato roots. *Amer. Jour. Bot.* 34, 310.
- 14) De Silva, B. L. T. 1936. The secondary thickening in the roots of *Dracaena*. *Ceylon Jour. Sci. Sec. A. Bot.* 12, 127-135.
- 15) 土井弥太郎, 1952. 作物の根の酸化力に関する研究. 第1報 作物および雑草の種類による差異. *日作紀* 21, 12-13.
- 16) Duley, F. L., 1929. *J. Amer. Soc. Agron.* 21, 224 [Cited by Russel, 1950].
- 17) Eames and MacDaniels, 1947. *An introduction to plant anatomy*. MacGraw-Hill. 289.
- 18) 江原 薫, 1950. 飼料作物学上巻. 養賢堂. 433.
- 19) Erith, 1924. *White Clover* R & P Clark, Edinburgh.
- 20) Easu, K. 1964. *Plant anatomy* John Willey & Sons. N. Y.
- 21) Evans, N. T. S., and M. Ebert, 1960. Radioactive oxygen in the study of gas transport down the root of *Vicia faba*. *Jour. Exp. Bot.* Vol. 11, 32, 246-257.
- 22) Fahn, A. 1967. *Plant anatomy* Pergamon Press Oxford. 247-252.
- 23) Ferrant, N. A., and H. B. Sprague, 1940. *Amer. Soc. Agron.* 38, 423. [Cited by Russel, 1950].
- 24) Flaskämper, P. 1910. Untersuchungen Über die Abhängigkeit der Gefäss-und Sklerenchymbildung von äußeren Factoren nebst einigen Bemerkungen über die angebliche Heterorhizie bei Dikotylen. *Flora* 101, 181-219.
- 25) Fox, R. L., and R. C. Lipps, 1955. Subirrigation and plant nutrition. 1. Alfalfa root distribution and soil properties. *Soil Society Proceedings*, 468-473.
- 26) 藤井義典・田中典幸, 1958. 稲・麦における地上部と根の生育相関について 第2報 水稻における地上部と根の生育について. *佐大農学彙報* 67-79.
- 27) 藤井義典・田中典幸, 1959. とうもろこしの根における生育の規則性 *日作紀* 28, 217-218.
- 28) 藤井義典, 1961. 稲麦における根の生育の規則性に関する研究. *佐大農学彙報* 第12号, 1-117.
- 29) 藤吉清次・加藤智通・鈴木 弥, 1956. 落花生の根系の品種間差異に関する研究. *農林省農業改良技術資料* 第81号, 46-52.
- 30) 福井重郎, 1952. 緑肥飼料作物の水田裏作に対する適応性に関する研究. 第1報 根の酸化力の種類間差異について. *日作紀* 22, 110-112.
- 31) 福井重郎・小島睦男・鎗水 寿, 1959. 大豆の培土が落蕾・落花・落莢に及ぼす影響. *日作紀* 27(3) 377-378.
- 32) Geisler, G., 1964. The morphogenetic effect of oxygen on roots *Plant Physiol.* 39, 85-88.
- 33) Gouley, J. H., 1938. Anatomy of the transition of *Pisum sativum*. *Bot. Gaz.* Vol. 92, 367-383.
- 34) Graber, L. F., Nelson, T., Luckel, W. A., and W. B. Albert, 1927. Organic food reserves in relation to the growth of alfalfa and other perennial herbaceous plants. *Wisconsin Agr. Exp. Sta. Res. Bul.* 80.

- 35) Grandfield, C. O., 1935. The trend of organic food reserves in alfalfa roots as affected by cutting practices. *J. Agr. Res.* **50**, 697-709.
- 36) Graumann, H. O., Webster, J. E., Canode, C. L., and H. F. Murphy. 1954. The effect of harvest practices on the performance of alfalfa. *Okurahoma Agr. Exp. Sta. Bul.* B-433.
- 37) Guttenberg, H. von. Der Primäre Bau der Gymnospermenwurzel. In: K. Linsbauer. [Cited by Esau, 1953].
- 38) Harrison, C. M., 1939. Greenhouse studies of the effect of clipping the tops of alfalfa at various heights on the production of roots, reserve carbohydrates and top growth. *Plant Physiol.* **25** (1), 505-514.
- 39) Hayat, M. W., and C. Heimsch, 1963. Some aspects of differentiation in roots of cassia. *Amer. Jour. Bot.* **50**, 965-971.
- 40) Hayward, H. E., 1951. The structure of economic plants. 39. MacMillan Co. N. Y.
- 41) Hilderbrand, S. C., and C. M. Harrison, 1934. The effect of height and frequency of cutting alfalfa upon consequent top growth and root development. *J. Amer. Soc. Agr.* 790-799.
- 42) 猪野俊平, 1954. 植物組織学. 37. 内田老鶴圃.
- 43) 猪, 坂 正之, 1960. 水稻冠根の発生および初期成育と葉の維管束との関係. *日作紀* **29**, 60-62.
- 44) Johnes, F. R., 1943. Growth and decay of the transient (noncambial) roots of alfalfa. *Amer. Soc. Agron. Jour.* **35**, 625-634.
- 45) 管野行也・山崎慎一, 1954. 大豆に対する中耕培土. *農及園* **29**, 916.
- 46) 加藤一郎, 1954. 大豆の培土効果に関する考察. *農業技術* **9** (6), 16-19.
- 47) 加藤一郎・出原政夫・内藤文男・谷口利策, 1956. 大豆の培土に関する研究. *東近研報* **5**, 5-9.
- 48) 加藤一郎・川原政夫・内藤文男・谷口利策, 1957. 大豆の培土に関する研究. 第II報 培土による不定根の発生及びその品種間差異について. *東近農研究報 栽培部* (4) 69-73.
- 49) 加藤一郎, 1962. 作物体系 第4編豆類 I, 大豆の生育 **14**. 養賢堂.
- 50) 川田信一郎・石原 邦, 1959. 水稻の根における根毛の形成について. *日作紀* **27**, 341-348.
- 51) 川田信一郎・山崎耕宇・石原 邦・芝山秀次郎・頼 光隆, 1963. 水稻における根群の形態形成について, とくにその生育段階に着目した場合の一例. *日作紀* **32**, 163-180.
- 52) 川竹基弘, 1955. 幼苗期における 豆科地下子葉類の外部形態からみた 維管束の分れ方について. *日作紀* **24**, 12-15.
- 53) 川竹基弘・西村 剛・志村 清・石田良作, 1958. 飼料作物の根系発達特性に関する研究. II. 施肥法と青刈大豆, コンモンベッチ及び赤クローバーの根系発達. *日作紀* **27**, 293-294.
- 54) Keim, F. D., and G. W. Beadle, 1927. Relation of time of seeding to root development and winter survival of fall seeded grass and legumes. *Ecology* Vol. **8**, 2, 251-264.
- 55) Kieselback, T. A. et al., *ibid.* 1929. 21, 241. [Cited by Russel, 1950].
- 56) Knobloch, I. W., 1954. Developmental anatomy of chicory. ...The root. *Phytomorphology* **4**, 47-54.
- 57) 小林政明・赤井正志・山県辰雄, 1959. 大豆の採種地に関する研究 土壌の種類と大豆の根系との関係. *山梨農試報*, **1**, 1-8.
- 58) Kramer, P. J., 1969. *Plant and Soil Water Relationships: A Modern Synthesis.* McGraw-Hill Book Company. 113.
- 59) Lamb, P. S., Ahlgren, H. L., and R. J. Muchenhirn, 1949. Root growth of alfalfa, medium red clover, bromegrass and timothy under various soil conditions. *Agr. Jour.* **41**, 10, 451-458.
- 60) Loehwing, W. F., 1934. Physiological aspects of the effects of continuous soil aeration on plant growth. *Plant Physiol.* **9**, 567-583.
- 61) Lowton, K., and Tesar, M. B., 1958. Yield, carbohydrate content and root distribution of alfalfa and bromgrass grown under three levels of applied potash in the Greenhouse. *Agron. J.* **50**, 148-151.
- 62) 増島 博, 1963. 畑の土壌水分分と作物の生育に関する研究. V. 土壌水分, 容重が発芽と根の伸長におよぼす影響. *北海道農試彙報* **82**, 40-45.
- 63) McMurry, E. B., and E. Fisk, 1936. Vascular anatomy of the seedling of *Melilotus alba*. *Bot. Gaz.* **98**, 121-134.
- 64) Meyers, W. M. 1959. *Handbuch der Pflanzenzüchtung.* Paul Parey, Berlin.
- 65) 三井計夫監修, 1965. 飼料作物. 草地ハンドブック. 養賢堂. 33-35.
- 66) 宮崎安貞, 1697. *農業全書* **89**. 岩波書店.
- 67) 西川欣一, 1964. アルファルファの生理的特性に関する研究. 第1報 刈取間隔がアルファルファの



- 生育，収量ならびに根の貯蔵炭水化物におよぼす影響 兵庫農大研報（農学編）6（2） 89-96.
- 68) 西川欣一，1965. アルファルファの生理的特性に関する研究. 第4報 アルファルファの生育に伴う炭水化物含量の推移について. 兵庫農科大学研究報告 第7巻1号, 29-34.
- 69) 小倉 謙，1949. 植物解剖および形態学 養賢堂.
- 70) 小倉 謙監修，1957. 植物の事典. 東京堂 345.
- 71) 太田保夫・李 鐘薫，1970. 水稻の地上部の形質におよぼす根の役割に関する研究. 日作紀 39, 487-495.
- 72) Percival, J., 1921. The wheat plant, a monograph. 25. Duckworth and Co. London.
- 73) Peterson, J. B., 19 . Relations of soil air to roots as factors in plant growth. Soil Sci. 70, 175-185.
- 74) Piper, C. V. 1924. Forage plants and their culture. McMillan. 479.
- 75) Popham, G. G., 1946. Effect of liming different soil layers on yield of alfalfa and on root development and nodulation. Soil Sci. 62, 225-260.
- 76) Popham, R. A., 1955. Levels of tissue differentiation in primary roots of *Pisum sativum*. Amer. Jour. Bot. 42, 529-540.
- 77) Preston, 1943. Anatomical studies of the roots of juvenile toadpole pine. Bot. Gaz. 104, 443-448.
- 78) Priestley, J. H., and C. F. Swingle, 1929. Vegetative propagation from the standpoint of plant anatomy. U. S. Dept. Agr. Tech. Bul. 151.
- 79) Raper C. D., and S. A. Barber, 1970. Root Systems of Soybeans. 1. Differences in root morphology among varieties. Agr. Jour. 62, 581-588.
- 80) Reynolds, J. H., and D. Smith, 1962. Trend of carbohydrate reserves in alfalfa, smooth brome grass and timothy grown under various cutting schedules. Crop. Sci. 2, 333-336.
- 81) Robbins, W. W. 1931. The botany of crop plants. Ed. 3. Philadelphia, Blakiston.
- 82) Row, H. C., and J. R. Reeder, 1957. Root-hair development as evidence of relationship among genera of Gramineae. Amer. Jour. Bot. 44, 596-601.
- 83) 坂村 徹，1951. 植物生理学 上巻 裳華房 508.
- 84) 佐々木泰斗，1952. 飼料作物—経営と計画栽培 193. 産業図書.
- 85) 佐藤信淵，1833. 草本六部耕種法. 牧野書房.
- 86) Simonds, A. O., 1934. Histological studies of the development of the root and crown of alfalfa. Iowa State Col. Jour. Sci. 9, 614-659.
- 87) Smith, A. I., 1936. Adventitious roots in stem cuttings of *Begonia maculata* and *B. semperflorens*. Amer. Bot. 23, 511-515.
- 88) Smith, D., 1962. Carbohydrate root reserves in alfalfa, red clover, and birdsfoot trefoil under several management schedules. Crop. Sci., 2, 75-78.
- 89) Stangler, B. B., 1956. Origin and development of adventitious roots in stem cuttings of chrysanthemum, carnation, and rose. N. Y. (Cornell) Agr. Exp. Sta. Mem. 342.
- 90) Stoddart, 1935. How long do root of grass live? Science 81. 544.
- 91) Swingle, C. F., 1940. Regeneration and vegetation propagation. Bot. Rev. 6, 301-355.
- 92) 玉置 秩・中潤三郎，1958. 蚕豆の生育過程に関する生理学的研究. II. 生育に伴う地上部並びに地下部成分消長の相互関係について. 日作紀. 27（1）， 97-98.
- 93) 田中典幸，1964. マメ科作物における根群の形態形成に関する研究. 1. 主根における根群形成の3つのタイプについて. 日作紀. 33, 17-24.
- 94) 田中典幸・藤井義典・副島増夫，1968. マメ科作物の根群形成に関する研究. 第5報. 落花生の根群について. 日作紀. 37, 655-661.
- 95) 田中典幸・藤井義典・副島増夫，1969. マメ科作物の根群形成に関する研究. 6. 夏作物の胚軸における不定根の生育. 日作紀. 38, 547-553.
- 96) 田中典幸，1971a. マメ科作物の根群形成に関する研究. 8. 主根における第2次肥大生長と3つのタイプについて. 日作紀. 40, 69-74.
- 97) 田中典幸，1971b. マメ科作物の根群形成に関する研究. 9. 側根の肥大生長について. 日作紀. 40, 306-310.
- 98) 戸刈義次・菅 六郎，1960. 食用作物学 33, 養賢堂.
- 99) Torrey, J. G., 1953. The effect of certain metabolic inhibitors on vascular tissue differentiation in isolated pea roots. Amer. Jour. Bot. 40, 525-533.

- 100) Torrey, J. G., 1955. On the determination of vascular patterns during tissue differentiation in excised pea roots. *Amer. Jour. Bot.* 42, 183-193.
- 101) Troughton, A., 1962. The roots of temperate cereals. 3-15. C. A. B. ENGLAND.
- 102) Tuganaeva, N. K., 1961. *Izv. Akad. Nauk. Kazakh. S. S. R.* 2, 75. [Cited by Ueno, 1966].
- 103) 上野昌彦・吉原 潔・川鍋祐夫・岡田忠篤・日高雅子, 1965. マメ科牧草の根に関する研究. 第1報 3種牧草の主根の生存について. *日草誌.* 11 (2), 110-114.
- 104) 上野昌彦・吉原 潔・日高雅子, 1967. マメ科牧草の根に関する研究. 第3報 ラジノクローバーにおける主根の機能的役割制についての一考察. *日草誌.* 13, 100-103.
- 105) 上野昌彦・土屋 茂, 1968. アルファルファの根の形態生理に関する研究. 第2報 根の生育に及ぼす刈取りの影響. *日草誌.* 14, 226-270.
- 106) 上野昌彦・吉原 潔, 1968. マメ科牧草の根に関する研究. 第4報 白クローバーの品種間による節根の生育のちがいが主根の代替性に及ぼす影響. *日草誌.* 13, 195-198.
- 107) 上野昌彦・吉原 潔, 1968. マメ科牧草の根に関する研究. 第5報 白クローバーの節根の定着に及ぼす環境条件の影響. *日草誌.* 14, 100-103.
- 108) Upchurch, R. P., and Lovvorn, R. L. 195. *Agron. J.* 43, 493. [Cited by Ueno, 1966].
- 109) Van Tieghem, P. 1991. *Jour. de Bot.* 5, 117-128. [Cited by Esau, 1953].
- 110) Virtanen, A. L., and N. Manne, 1936. Studies on the winter hardiness of clover. 1. Effect of Cutting on the carbohydrate reserves in red clover roots. *J. Agr. Sci.* 26, 288-295.
- 111) Weaver, J. E., 1926. *Root Development of Field Crops.* McGraw-Hill Co., N. Y.
- 112) Weinmann, H., 1961. Total available carbohydrates in grass and legumes. *Herb. Abst.* 31, 255-260.
- 113) Wiersum, L. K., 1967. Potential subsoil utilization by roots. *Plant and Soil* 27, 383-400.
- 114) Willard, C. J. 1929. Root reserves of alfalfa with special reference to time of cutting and yield. *J. Amer. Soc. Agr.* 595-602.
- 115) Wolfanger, W. C. 1932. Vascular system of young plants of *Medicago sativa*. *Bot. Gaz.* 95, 152-167.
- 116) 山崎慎一・佐藤昭介・野崎光男, 1955. 培土栽培による大豆の増収機構. *農業技術.* 10, 27-31.
- 117) Yarbrough, J. A. 1942. *Arachis Hypogaea.* The seedling, its cotyledon, hypocotyl and roots. *Amer. Jour. Bot.* 36, 758-772.
- 118) 吉原 潔・川鍋祐夫・岡田忠篤, 1953. 莖葉を通して行なわれる根への酸素供給. *農及園.* 28, 201-202.