

解 説

植物根の直径の変動と土壌の物理性

飯嶋盛雄

Dynamic Aspects of Plant Root Diameter and Soil Physical Conditions

Morio Iijima

School of Agriculture, Nagoya University

Key words : Root diameter, Root system development, Soil physical stresses

(Soil Phys.Cond.PlantGrowth,Jpn,37-43,1993)

1. はじめに

土壌中に生育する植物根の養水分吸収機能を研究する場合には、個々の根の機能に加えて、根系の土壌中での分布や根と土壌との接触などの生態学的な観点からみた機能が重要である。根系の分布については、土壌中での縦方向や横方向の広がりやを定量的に捉える上で、単位土壌体積当りの根長(根長密度)が多くの研究で調べられている。一方、根と土壌の接触の状態を定量的に表示するために、多くの場合、根の表面積が指標として用いられるが、研究報告は前者に比べ圧倒的に少ない。その理由として表面積の推定には根の長さや直径が必要であるが、この直径を測定することがきわめて煩雑であることが挙げられる。また、根長と同程度の精度で直径を捉え得るかどうかについての疑問もある。さらに、根と土壌が実際に接触している面積を定量化する試みに至っては、根の直径の問題をさらに深く掘り下げて調査する必要がある、限られた研究報告しか見あたらない。本稿では、土壌中で生育する植物根の直径の問題に関して、とくにその様々な変動に焦点を当て、土壌の物理性との関わりから議論を展開する。

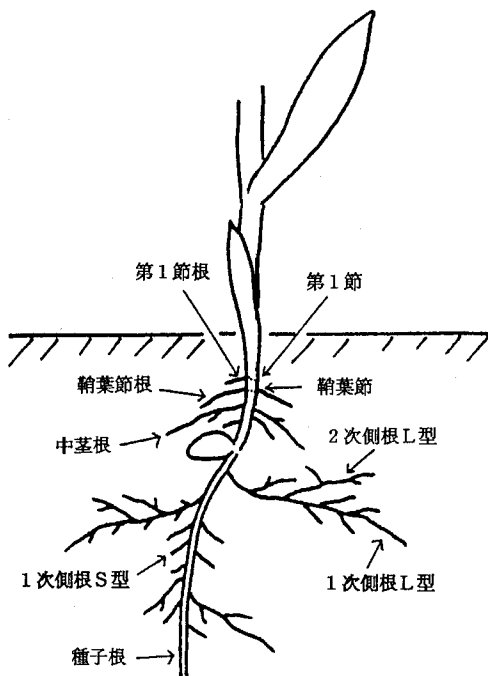


図-1 イネ科作物の根系構成要素

2. 根の直径の測定法

イネ科植物の根系は様々な種類の要素から構成される(図-1)、一般にそれらの直径は数十 μm から数mmの単位までである(例. 表-1)。従来、これらの直径は、実体解剖顕微鏡下で、個々の根について直接測定されてきた。最近の試みとしては、中性子ラジオグラフィーを応用した根の直径の測定法^{40,41)}、画像解析システムを用

根系構成要素の名称には様々なものがあり、統一されていない。本稿では、次のような名称を選んだ。種子から発根する根—種子根。種子と鞘葉節との間(中茎部)から発根する根—中茎根。鞘葉節から発根する根—鞘葉節根。第1節から発根する根—第1節根。節位が上がるにつれ順次、第2、第3、・・・節根。これらの根の総称—主軸根。主軸根から発根する根—1次側根。根軸上にさらに高次の側根を発生する側根—L型側根、発生しない側根—S型側根、1次側根上に発根する側根—2次側根、分枝次元が上がるにつれ順次、3次、4次・・・側根。

名古屋大学農学部

キーワード： 根の直径、根系発達、土壌の物理的ストレス

表-1 土壌圧縮によるイネ科作物根の直径変化
(Iijima and Kono, 1991¹⁶⁾より一部のデータを引用)

	稲 (cv. 農林11号)		ハトムギ (cv. 京都)		モロコシ (cv. 埼玉)		トウモロコシ (cv. Robust30-71)	
	対照区 (mm)	肥大率 (%)	対照区 (mm)	肥大率 (%)	対照区 (mm)	肥大率 (%)	対照区 (mm)	肥大率 (%)
籾葉節根	0.51	133	1.25	94	0.82	130	1.05	104
中莖根	0.39	97	0.83	93	0.34	—	0.64	102
種子不定根*			0.80	89			0.86	92
種子根	0.61	90	0.88	91	0.70	80	1.14	117
1次側根L型	0.17	118	0.30	113	0.31	145	0.38	108
S型	0.11	118	0.23	126	0.15	180	0.27	148
計	0.12	127	0.23	134	0.18	178	0.29	142
2次側根L型					0.21	129		
S型					0.15	160		
計	0.06	117	0.14	143	0.15	167	0.15	167
3次側根					0.10	140		

各データは、2週齢の根系上に発生した根の直径 (FAA液で固定したもの) の平均値。主軸根 (種子根, 種子不定根, 中莖根, 籾葉節根) の直径については、根軸に沿って5mm間隔で測定した。側根については、種子根軸上に発生した各側根について根軸上を3-5点測定し、各々の側根について平均直径を求めた。側根は、L型 (その根軸上にさらに高次の側根を発生した根) とS型 (高次側根を発生しなかった根) に分類して測定した。肥大率は、対照区に対する圧縮区の割合を%で示した。供試土壌 (壤質砂土) の容積重は、対照区1.33 g/cm³, 圧縮区1.50 g/cm³。

* 種子不定根: 一般には種子根と呼ばれているが、種子根より僅かに遅れて出現する主軸根であり、胚内の胚軸上から発生する根⁷⁾。

いて根の太さ別に根長を測定する方法²⁶⁻²⁸⁾、などがある。前者については、特殊な装置を必要とすることや、測定精度 (50 μm) の点などから現在のところ一般には用いられることが少ない。後者についても、とくに直径を170 μm毎に分級²⁹⁾した根の長さを求めることに力点がおかれ、直径測定の精度という点で今後の研究が待たれる。一方、根の直径を直接測定せずに、根の太さ要因を推定する方法もある。それは根長と根重から、比根長 (根長/根重, 乾物重当りの長さ) を求め、根系全体の太さ的パラメータを得る方法^{3,6,8,9)}である。しかし、例えば比根長が大きい根系は、はたして個々の根が細くなったのか、あるいは分枝次元の高い、つまり、より細い側根が増加したのかは判定できない。したがって現在でも、実体解剖顕微鏡下で直接、根の直径を測定するのが、唯一正確な方法であろう。

直径を直接測定する場合、根のどの部位をもって直径とするかについても問題がある。例えば、後述するように最も測定の簡易な主軸根にしても一本の根の部位によって大きな変異がある。通常、ストレス因子が働かない場合、イネ科作物根は根端に向かうほど直径が減少する場合が多い^{1,21,43)}。例えば、イネにおいて基部の直径が等しい主軸根についても、根軸の基部から先端に向かって徐々に先細りするもの、基部近くで急激に直径が減少するもの、直径の減少が少ないものなどのタイプがある²⁾。とくにイネ科作物については、生育が進んで根長が大き

くなるほど、根端の直径の減少率が大きくなることから、根長が減少するようなストレス因子と直径の増減との関係を調査するような場合には、根端の測定のみでは問題があるとする見解もある¹⁾。しかし根軸の部位によって直径が変動するにしろ、根の基部あるいは根端から一定の距離をもって直径と見なしている場合が多い。

3. 土壌の物理的ストレスと根の直径

(1) 土壌の物理的ストレス

土壌の物理的ストレスには、乾燥、嫌気、機械的抵抗、高温、低温ストレスなどがある。植物根は、各々のストレスに応じて肥大あるいは収縮する。例えば、嫌気^{5,30)}、機械的抵抗^{16,32)}に関していえば、根は一般に肥大する。同様に高温³³⁾や低温²⁹⁾ストレスにおいても、根は肥大するという見解が一般的であるが、肥大の程度や測定方法を疑問視する見解もある¹⁾。一方、乾燥ストレスについては、逆に根は一般に収縮する^{31,40)}。これらの物理的ストレスで、とくに機械的抵抗については、土壌中では乾燥や嫌気ストレスと同時にストレス因子になり易く、複合ストレスを形成することが多い¹⁵⁾。従って、嫌気と機械的抵抗については、両者ともに根を肥大させる方向にストレスが働き、一方、乾燥と機械的抵抗については収縮と肥大という逆方向にストレスが働くことになる。このような、複合ストレス下の根の直径の変化量を評価す

るためには、各々のストレスの程度を把握する必要が生じる。

(2) 直径変化の形態的特性

機械的抵抗^{29,42)}や乾燥¹⁹⁾ストレスによって引き起こされる根の直径変化は、主に皮層組織の厚さが変化すること起因する。中心柱直径は、これらのストレス下では、さほど変化しない。一方、低温条件下では、中心柱直径は増加し¹³⁾、とくに中心柱直径が根の直径と同程度に増加した、すなわち中心柱や皮層等の組織に分け隔てなく直径の増加が同程度に起こったとする報告²⁰⁾もある。

植物根の皮層組織の厚さは、根が機械的な障害に出会った場合に、大きく変化する。例えば、根は金網やガラス管の様な障害物に対して、その直径をほぼ中心柱の直径近くまで減少させる、すなわち、皮層を非常に薄くさせる能力を持っている³⁴⁾。皮層組織がある程度自由に変形することによって、三角形¹¹⁾や長方形¹⁰⁾の形状をした根も見られる。

(3) 土壌中での機械的抵抗の分布と根の直径

植物根は、土壌中を伸長していく過程で、土壌粒子を

排除し孔隙空間を押し広げる際に、土壌の機械的抵抗を受ける。実際の圃場条件下では、土壌粒子が不規則に配置するだけにとどまらず、粒子の密度も様々であり、しかも土壌水分条件が時間とともに変化する事から、根は変化に富んだ機械的抵抗を経験する。著者らは、この機械的抵抗の土壌中での空間的な分布と、根の肥大生長との関連性を定性化することを試みた¹⁷⁾。根箱土壌で2週間生育した陸稲について、下方にまっすぐ伸長した種子根を取り出し、根軸と全ての1次側根の直径を部位別に求め、自作した針型(直径2.3mm)の貫入硬度計¹⁸⁾を用いて得た土壌の機械的抵抗の微細な変異との関係を調べた(図-2)。その結果、とくに圧縮土壌条件下において機械的抵抗の土壌深度別の変異のパターンと、根の直径の変動パターンが良く一致することを見いだした。このことは、根が伸長していく過程で根端が経験した土壌の機械的抵抗の大きさが、根の肥大生長の履歴として根軸上に記録されたことを意味する。別の見方をすると、根の直径を調査することによって、土壌の機械的ストレスの変動をある程度把握することもできよう。この実験においては、容積重の比較的小さな対照土壌では、土壌の機械的抵抗の大きさと根の肥大程度との対応関係を明

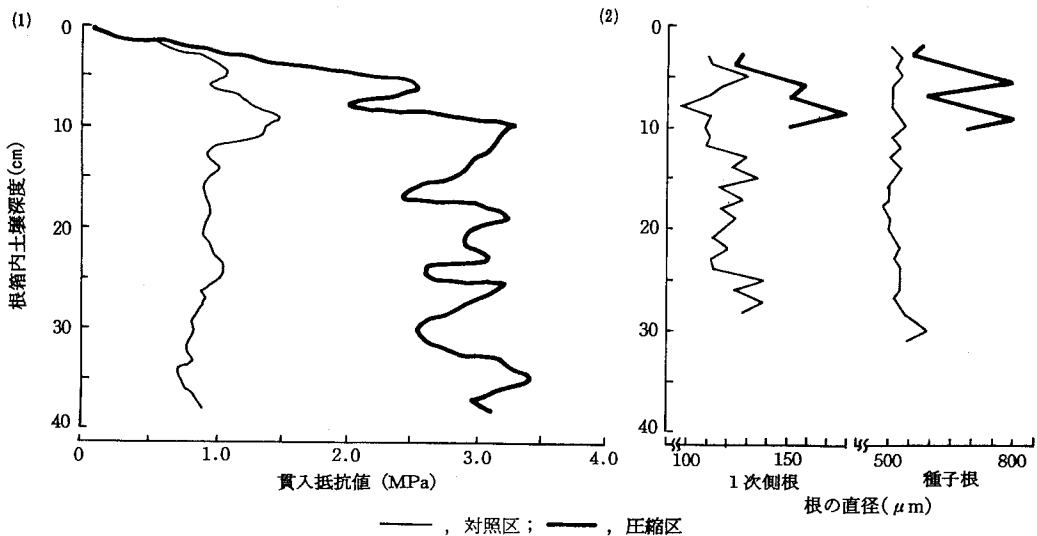


図-2 土壌の機械的抵抗と陸稲根の直径の土壌深度別変動パターン
(Iijimaら, 1990¹⁷⁾より引用)

- (1) 根箱(深さ40cm×幅24cm×厚さ2cm)内に壤質砂土を充填し、灌水1週間後の貫入抵抗値を土壌深度1cm毎に針型貫入硬度計で測定した。土壌容積重は、対照区が 1.33g/cm^3 、圧縮区が 1.50g/cm^3 。
- (2) 2週齢の陸稲根系の種子根軸と種子根軸上の1次側根の直径の変動、種子根軸の直径は5mm間隔で測定した。また、1次側根は、それぞれの根について3~5点計測し、種子根軸1cm間隔で、その上に発生した側根の平均直径を表示した

確に捉えることができなかったが、さらに詳細な調査をすることによって、通常の機械的抵抗条件下においても、根軸がある程度の履歴を残す可能性があるものと考えている。

図-2の圧縮条件における根の直径を根軸に沿ってみると、長さ10cmたらずの間でも、約520から800 μ mまでの変異がある。このように一本の根軸にしても、どの部位の直径を代表値とするかで得られる値が異なることになる。先に根の基部や根端から一定の距離の部位の直径をもって代表値とするのが一般的であると述べたが、研究目的によってはこの点にも充分注意を払う必要がある。

(4)直径変化に関わる遺伝的要因

作物の根系は、起源や内部構造そして機能が異なる様々な根から構成される。土壌の物理的ストレスによって引き起こされる直径の変化の様相が、それらの根の間で異なるかどうかという点は、根系発達と土壌の物理性との関係を理解する上で、きわめて重要である。そこで著者は、機械的ストレスを受けたイネ科作物根系の全ての構成要素の根について、その肥大程度の差異を調査した(表-1)。その結果はこれまで述べてきた、機械的ストレスを受けると根は肥大するという見解を支持するものであったが、構成要素によっては、肥大が明らかでない根もあり、また肥大程度も1.1から1.8倍までの間で変異が認められた。量的に根系の大部分を占める側根に着目すると、全体的に分枝性を持つL型側根より、分枝性を持たないS型側根の方が肥大率が高い傾向があった。また、L型とS型を含めた全側根から求めた肥大率の平均値は、両者の中間にならない場合もある(例、陸稲とハトムギの1次側根の計)。これは、比較的太いL型側根の出現率が圧縮条件で増加するためであり、肥大率を考える場合に、各構成要素の形成数にも留意する必要がある。

土壌の機械的ストレスによる根の肥大程度については、この様に根の種類による差異が認められる。異なる種類の根は、それぞれ異なる遺伝的形質を持っているので、それらの形質が機械的ストレスによって変化する程度、すなわち遺伝的形質の可塑性の違い、が機械的ストレスを受けた根の直径変化に関与していることが充分に考えられる。しかし、この差異が生じるメカニズムについては現在ほとんど解明されておらず、今後の研究に待つところが大きい。

マメ科作物の根は生育にともない第2次肥大生長をすることが知られている³⁰⁾。例えば、インゲンマメでは、主軸根の直径は栄養生長期から成熟期にかけて4から6倍

に肥大する³⁰⁾。田中(1971)は、マメ科作物16種の主軸根の肥大の様相を調査し、その肥大程度から肥大型、基部肥大型、小肥大型の3つのタイプに大別し³⁰⁾、さらにこれらのタイプと側根の肥大との間に密接な関連性を見いだした³¹⁾。このことは、マメ科作物根の第2次肥大生長に関して、明確な遺伝的差異を示すものである。従って、土壌の物理的ストレスとマメ科作物根の肥大との関係を論じる場合には、このような遺伝的差異も考慮に入れることが重要であろう。

4. 根の直径における日周変動と水吸収

Huckら(1970)は植物根の直径が日変化するという極めて興味深い観察を行った¹⁹⁾。彼らは圃場条件下で生育した9週齢のワタを用いて、地表下80cm部位の成熟した側根を透明なパネル越しに5分間隔でこま取り撮影した。5日間の実験期間中に、土壌の水ポテンシャルが地表下60cm部位で-0.5MPaから-0.7MPaに減少したが、草丈の増加率から判断して当期間中のホストレスの程度がそれ以前と比べてとくに大きいとは考えられなかった。根の直径は地上部の日射量に応じて日変化し、最大日射量を記録した正午から約3時間後に、最大直径(明け方)と比較して約40%直径が減少した。

ポリエチレングリコールを用いて水耕液の浸透圧を調節することによって人為的に強い乾燥条件を根に与えた実験例では、例えば、ソラマメで50%³¹⁾、ダイズで30%⁴⁰⁾直径が減少したとする報告がある。とくに、切断根を空气中で乾燥させた報告では、小麦で60%⁴⁾直径が減少するが、乾燥処理を除くと元の直径に復帰したとする報告があり、Huckらが観察したワタにおける40%の直径の日変化は、根の解剖学上決して極端な数値ではないと考えられる。

Huckらはこの直径の日変化は、根の吸水量と地上部器官からの蒸散量との差から生じたものと考えた。仮に、根の直径が40%近く日変化するという実験結果が普遍的な現象であるならば、ほとんどの場合定常状態を想定して組み立てられてきた、根の養水分や酸素等の吸収モデルは再検討をせまられることになるが、それはかなり複雑なものになる。例えば根が収縮した場合には根と土壌溶液との接触が減少し、その結果接触面積によって制限される根への水やイオンの移動は減少するであろう。

Huckらが観察した根は、パネル面に沿って生育し、比較的土壌粒子と根との接触が緩やかな、土壌密度の小さな部位に存在したものであり、ある意味では特殊な土壌環境にさらされた根であった。そこで、TaylorとWillat(1983)は、中性子ラジオグラフィを用いるこ

とによって、土壌粒子と根が緊密に接触した条件下におけるダイズ幼植物の根の直径変動を調査した⁴⁰⁾。その結果、土壌の水ポテンシャルが -0.2MPa 以上の比較的湿った土壌では、乾燥処理をかけた根の直径変動は、測定誤差の範囲内であることを示した。このことは地上部の蒸散にともない、根のとくに皮層中の水が失われても土壌と根が緊密に接触していれば、土壌から水が供給されるため根の収縮が起こらない可能性を示唆している。しかし、彼らはこの実験結果そのものは根の直径の日周変動を否定するものではないとも明言している。いずれにせよ、根の直径が、ある条件下で大きく日周変動しうることは、皮層組織の柔軟さを示すものであり、今後の研究の進展が期待される。

5. 根の直径変化の意義

これまで概説したように、土壌の物理的環境に応じて植物根は肥大や収縮をするが、そのことが根の生長になんらかの寄与をしているのであろうか。ここでもこれまでと同様に機械的ストレスを例として考えてみる。

伸長する根の根端近傍において根が肥大することによって、土壌の機械的ストレスが緩和されるという仮説が Abdallaら (1969) によって提出された²⁾。この仮説の内容は、機械的ストレスが大きい部位では、1) まず分裂帯において、根軸に対して縦方向の伸長生長が抑制され、次に2) 横方向の肥大生長が行われ、3) 根が肥大することによって土壌粒子が移動し、根端部の周辺の土壌の機械的抵抗が緩和され、4) そして再び縦方向の伸長生長が開始され、機械的抵抗の高い土壌域まで根が伸長する。上記の1) から4) のサイクルが繰り返され、土壌の機械的抵抗に抗して根が伸長するというものである。さらに彼らは、根の肥大生長が根端の下方の機械的抵抗を緩和するという仮説を検証するために、「根貫入シミュレーター」という貫入硬度計を作成した。これは、貫入硬度計のコーンの直上部のロッドに、水圧をコントロールすることによって膨張と収縮が可能なゴム製の袋を取り付けたものである。この装置による測定の結果、先の仮説を支持する結果が得られつつあるとしている²⁾。しかし、その後、このことをさらに追求した論文は提出されていないようである¹²⁾。

根が機械的抵抗に抗して発揮し得る単位面積当りの最大の生長圧 (Maximum Root Growth Pressure) は、植物種や同一の種内の品種間で大きな変異を示すことが知られている³⁹⁾。この単位面積当りの生長圧と根の直径の間には一定の関係はみられないようであるが、Misraら (1986) は、根の直径が大きいほど最大生長圧そのも

のが高くなることを示した²⁵⁾。また、根の直径と圧縮土壌への根の貫入能力の関係についても、直径が大きい根の方が貫入能力が高いとする見解²⁶⁾がある。以上のことから、機械的抵抗を受けて根が肥大すると、根の生長圧や貫入能力が高まる可能性が予測される。

根の伸長と肥大のサイクルや、肥大生長にともなう根の生長圧の変化を実際に測定することによって、直径の変化が根の伸長生長に寄与するか否かを明らかにしていくことが期待される。

6. おわりに

植物根系の形質の中で直径は重要なパラメーターであるにもかかわらず、直径を測定した報告は、長さや重量と比較して圧倒的に少ない。根長測定のように簡易な測定法が開発されれば、間違いなく直径に関するデータの蓄積が進むであろう。現在のところは、その測定に多大な時間や労力を要するが、正確なデータを得るためには直接計測せざるを得ない。とくに、土壌中で生長する根の養水分吸収機能過程の実態を把握するためには、この点は避けては通れない。そして、より多くの研究者が直径の測定をすることによって、簡易な測定法が開発されることが望まれる。

引用文献

- 1) Abbas Al-Ani, M. K., and R. K. M. Hay: The influence of growing temperature on the growth and morphology of cereal seedling root systems, *J. Exp. Bot.*, 34 (149), pp 1720-1730 (1983)
- 2) Abdalla, A. M., D. R. P. Hettiaratchi and A. R. Reece: The mechanics of root growth in granular media, *J. agric. Engng Res.*, 14 (3), pp 236-248 (1969)
- 3) Christie, E. K. and J. Moorby: Physiological responses of semiarid grasses: I. The influence of phosphorus supply on growth and phosphorus absorption, *Aust. J. Agric. Res.*, 26, pp 423-436 (1975)
- 4) Cole, P. J. and A. M. Alston: Effect of transient dehydration on absorption of chloride by wheat roots, *Plant Soil*, 40, pp 243-247 (1974)
- 5) Eavis, B. W.: Soil physical conditions affecting seedling root growth: I. Mechanical impedance, aeration and moisture availability

- as influenced by bulk density and moisture levels in a sandy loam soil, *Plant Soil*, 36, pp 613-622 (1972)
- 6) Eissenstat, D.M.: On the relationship between root length and the rate of root proliferation: a field study using citrus rootstocks, *New Phytol.*, 118, pp 63-68 (1991)
 - 7) Esau, K.: *Anatomy of seed plants*, 2nd ed., John Wiley & Sons, New York, pp 525, (1965)
 - 8) Fitter, A.H.: Effects of nutrient supply and competition from other species on root growth of *Lolium Perenne* in soil, *Plant Soil*, 45, pp 177-189 (1976)
 - 9) Fitter, A.H.: Functional significance of root morphology and root system architecture, In: *Ecological interactions in soil*, (Eds.) A.H. Fitter, D. Atkinson, D.J. Read, M.B. Usher, Blackwell Scientific Publications, London, pp 87-106 (1985)
 - 10) Gerard, C.J., H.C. Mehta and E. Hinojosa: Root growth in a clay soil, *Soil Sci.*, 114, pp 37-49 (1972)
 - 11) Goss, M.J.: Effects of mechanical impedance on root growth, PhD Thesis, University of Reading, (Russell, R.S. (32) より引用, pp 170) (1974)
 - 12) Hettiaratchi, D.R.P.: Soil compaction and plant root growth, In: *Soil productivity and pollution*, (Eds.) D.J. Greenwood, P.H. Nye and A. Walker, The Royal Society, London, pp 35-47 (1990)
 - 13) Huang, B.R., H.M. Taylor and B.L. McMichael: Effects of temperature on the development of metaxylem in primary wheat roots and its hydraulic consequence, *Ann. Bot.*, 67, pp 163-166 (1991)
 - 14) Huck, M.G., B. Klepper and H.M. Taylor: Diurnal variation in root diameter, *Plant Physiol.* 45, pp 529-530 (1970)
 - 15) 飯嶋盛雄: 根の生長と土壌の機械的抵抗(1), *農業及園芸*, 67(1), pp 1151-1156 (1992)
 - 16) Iijima, M and Y. Kono: Interspecific differences of the root system structures of four cereal species as affected by soil compaction, *Jpn. J. Crop Sci.*, 60(1), pp 130-138 (1991)
 - 17) Iijima, M., Y. Kono and J. Tatsumi: Mutual relationship between patterns of soil penetration resistance and root radial expansion growth of upland rice, *Environ. Control in Biol.*, 28(2), pp 53-60 (1990)
 - 18) Iijima, M., J. Tatsumi and Y. Kono: Development of a device for estimating penetration resistance of the soil in the root box, *Environ. Control in Biol.*, 28(2), pp 41-51 (1990)
 - 19) Jupp, A.P. and E.I. Newman: Morphological and anatomical effects of severe drought on the roots of *Lolium Perenne* L., *New Phytol.*, 105, pp 393-402 (1987)
 - 20) Kiel, C. and P. Stamp: Internal root anatomy of maize seedlings (*Zea mays* L.) as influenced by temperature and genotype, *Ann. Bot.*, 70, pp 125-128 (1992)
 - 21) 川田信一郎, 松井重雄: 水稲冠根の伸長にともなう直径の変化について, *日作紀*, 47(4), pp 629-636 (1978)
 - 22) 川田信一郎, 佐々木修, 山崎耕宇: 水稲根における分枝の様相, とくに冠根の直径と分枝との関係について, *日作紀*, 49(1), pp 103-111 (1980)
 - 23) Macduff, J.H., A. Wild, M.J. Hopper and M.S. Dhanoa: Effects of temperature on parameters of root growth relevant to nutrient uptake: Measurements on oilseed rape and barley grown in flowing nutrient solution, *Plant Soil*, 94, pp 321-332 (1986)
 - 24) Materechera, S.A., A.R. Dexter and A.M. Alston: Penetration of very strong soils by seedling roots of different plant species, *Plant Soil*, 135, pp 31-41 (1991)
 - 25) Misra, R.K., A.R. Dexter and A.M. Alston: Maximum axial and radial growth pressures of plant roots, *Plant Soil*, 95, pp 315-326 (1986)
 - 26) Morita, S., S. Thongpae, J. Abe, T. Nakamoto and K. Yamazaki: Root branching in maize: I. "Branching index" and methods for measuring root length, *Jpn. J. Crop Sci.*, 61(1), pp 101-106 (1992)
 - 27) Nakamoto, T.: Development of rooting zone in corn plant, *Jpn. J. Crop Sci.*, 58(4), pp 648-652 (1989)
 - 28) 中元朋実, 坂本晴一, 下田和雄, 松崎昭夫: アワ, キビ, トウジンビエおよびトウモロコシの根系の比較研究, *日作紀*, 58(4), pp 530-534 (1989)
 - 29) Peterson, W.R. and S.A. Barber: Soybean root

- morphology and K uptake, *Agron. J.*, 73, pp 316-319 (1981)
- 30) Pitman, M.G. : Adaptation of barley roots to low oxygen supply and its relation to potassium and sodium uptake, *Plant Physiol.*, 44, pp1233-1240 (1969)
- 31) Rowse, H.R. and D. Goodman : Axial resistance to water movement in broad bean (*Vicia faba*) roots, *J. Exp. Bot.*, 32 (128), pp 591-598 (1981)
- 32) Russell, R.S. : Plant root systems : Their function and interaction with the soil, McGraw-Hill, London, pp169-218 (1977)
- 33) Sattelmacher, B., H. Marschner and R. Kuhne : Effects of the temperature of the rooting zone on the growth and development of roots of potato (*Solanum tuberosum*), *Ann. Bot.*, 65, pp 27-36 (1990)
- 34) Scholefield, D. and D. M. Hall : Constricted growth of grass roots through rigid pores, *Plant Soil*, 85, pp 153-162 (1985)
- 35) Stoffella, P. J., R. F. Sandsted, R. W. Zobel and W. L. Hymes : Root characteristics of black beans : II. Morphological differences among genotypes, *Crop Sci.*, 19, pp 826-830 (1979)
- 36) 田中典幸 : マメ科作物の根群形成に関する研究 : 第8報 主根における第2次肥大生長とその3つのタイプについて, *日作紀*, 40, pp 69-74 (1971)
- 37) 田中典幸 : マメ科作物の根群形成に関する研究 : 第9報 側根の肥大生長について, *日作紀*, 40, pp 306-310 (1971)
- 38) 田中典幸 : 作物の根に関する研究, *日作紀*, 43(2), pp 291-316 (1974)
- 39) Taylor, H. M. and L. F. Ratliff : Root growth pressures of cotton, peas, and peanuts, *Agron. J.*, 61, pp 398-402 (1969)
- 40) Taylor, H. M., and S. T. Willatt : Shrinkage of soybean roots, *Agron. J.*, 75, pp 818-820 (1983)
- 41) Willatt, S. T., R. G. Struss and H. M. Taylor : In situ root studies using neutron radiography, *Agron. J.*, 70, pp 581-586 (1978)
- 42) Wilson, A. J., A. W. Robards and M. J. Goss : Effects of mechanical impedance on root growth in barley, *Hordeum vulgare* L. : II. Effects on cell development in seminal roots, *J. Exp. Bot.*, 28 (106), pp 1216-1227 (1977)
- 43) 山崎耕宇, 埴山長憲 : トウモロコシにおける1次根の直径と2次根の形成, *日作紀*, 52(1), pp 59-64 (1983)

(受稿年月日 1993年6月1日)