

土 壌 環 境 と 根 の 発 達

小 柳 敦 史*

Soil Conditions and Root Development

Atsushi OYANAGI*

* National Agriculture Research Center

Abstract

Effects of soil conditions on root system were reviewed. Soil type, fertilization, tillage and soil water condition affect total root length, root depth and specific root length of winter wheat. Significant difference in the root system was also found for some arable crops and genotypes. Ideal type of crop root system was discussed in relation to grain yield, grain quality and sustainable agriculture.

Key words : genotype, root depth index, root system, soil conditions, wheat

1. はじめに

Weir *et al.* (1984) は、英国国土の約 600 地点におけるコムギの多収データを解析した結果、収量の変動の 18~19% が土壌の種類で説明できたと報告している。同じ調査で、品種の効果が 12% 以下、播種期や降水量の効果が 4% 以下であったことと考え合わせると、作物の生育と収量における土壌条件の重要性が理解できる。

土壌は主として根系を通して植物に影響を与えるが、圃場に生育している作物の根系の研究には困難が多いため (ラッセル, 1956), 土壌環境と作物収量の間には、常に根系というブラックボックスが介在して両者の関係の解析的なアプローチを阻んでいる。

土壌環境が作物の根系に及ぼす影響を明らかにするためには、さまざまな条件で作物を栽培し、それぞれについて根系を調査することが必要である。これは労の多い作業ではあるが、両者の関係を解きほぐすことにより、土壌管理の立場からは耕起や施肥などを通じて土壌環境を適切に制御することができるようになり、作物育種の立場からは多様な土壌環境に合った根系を持つ品種を開発することができるようになる。その結果として、収量だけでなく、品質の向上、環境保全型農業の確立など、現在、私たちが直面している多くの問題の解決へのアプローチが可能となる。

ここでは先ず、根系に対する土壌環境の影響を調べる

際的前提となる根系の遺伝的変異について整理し、次に根量や根系の形態に与える土壌の種類、施肥、耕起及び土壌水分の影響について、これまでの知見をまとめるとともに、冬作コムギを用いた著者らの試験結果を紹介する。なお、本稿では根系の特徴を表す主な指標として、圃場面積当たりの総根長、根系の深さ、および根の直径の指標となる根長/根重比 (総根長を根乾物重で除した値) を取り上げて、根系に及ぼす土壌環境の影響を整理する。

2. 根系の遺伝的変異

1) 作物間差異

作物の根系には 2 つのタイプがあり、コムギやイネなどの単子葉植物は細い多くの不定根から成る「ひげ根型根系」を形成し、ダイズなどの双子葉植物は種子から生ずる 1 本の太い主根から側根が出て「主根型根系」を形成する (中元, 1998)。根量については Yamaguchi and Tanaka (1990) がいくつかの作物を栽培して比較した結果、根量はコムギ (86 km²/m²) および水稻 (78 km²/m²) で多く、トウモロコシがそれに次ぎ (50 km²/m²)、ダイズは少なく (39 km²/m²)、バレイショはさらに少ない (21 km²/m²) ことを明らかにしている。また、深さ別に根量を調査したデータ (Hasegawa *et al.*, 1979) を用いて、図-1 のようにして根系の平均的な深さを示す「根の深さ指数」 (小柳, 1998) を計算したところ、トウモロ

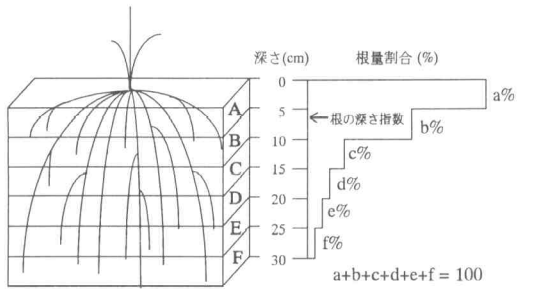


図-1 根の深さ指数の求め方

注：深さ 30 cm までの根を深さ 5 cm ごとの層に分けて根量を測定した場合の計算例。層の深さの中央値 (cm) に各層に含まれる根の割合 (%) をかけて 100 で割る。根の深さ指数の単位は cm。(小柳, 1998 より)

コシ、ダイズおよびコムギでは、根の深さ指数が 19~24 cm で根系は深い、イネは同じ畑条件で栽培しても根の深さ指数が 10 cm 程度で、根系の深さは他の作物の半分程度になることが分かっている。さらに、根の直径の指標となる根長/根重比は、ひげ根型根系を作る作物で大きく (根が細く)、主根型根系を作る作物では小さい (根が太い)。このように、根量や根系の形態は作物の間で遺伝的に大きな差異が認められる (岩間, 1998)。

2) 品種間差異

根量や根系の形態は作物間だけでなく品種間でも異なり、O'Toole and Bland (1987) がそれらをまとめている。著者らも、乾燥した地域の多いオーストラリアのコムギ品種と湿潤な日本のコムギ品種を同じ圃場で栽培し、生育後期に根系を調査した結果、オーストラリアの品種は日本の品種に比べて根量が少なく、根系が深く、根が太い (根長/根重比が小さい) ことを明らかにした。興味深いのは、オーストラリアの品種は日本の品種に比べて根量が少ないにも関わらず、出液速度からみた根系全体の能動的吸水量 (平沢, 1998) が多かったことである。このことは、土壌の深い層の根が水分の吸収に大きな役割を果たしている可能性があることを示している。また、同じ条件で栽培しても、北日本で栽培されるコムギ品種は深い根系を形成し、関東以西の品種は浅い根系を形成する傾向にあることが古くから指摘されている。これは、北日本では厳しい寒さに対して根系の深い品種が有利であるのに対し、水田裏作の多い関東以西では土壌の過湿に対して根系の浅い品種が有利なため、品種育成の過程で両地域において根の重力屈性の異なる品種が

選抜されてきたことによるのではないかと推測されている (Oyanagi, 1994)。

このように、根には大きな遺伝的変異がみられるため、根系に及ぼす土壌環境の影響を調べる際には、供試作物や供試品種の根の遺伝的特性を十分に考慮する必要がある。

3. 土壌の種類の影響

北海道大学の波多野・高橋 (1992) が、土壌の種類別にコムギの根系を調べた例によると、地上部乾物重は栽培された土壌の種類でほとんど差異がなかったにもかかわらず、単位圃場面積あたりの総根長は、疑似グライ土で 25 km/m²、火山性土で 110 km/m²、砂丘未熟土で 50~100 km/m²、低地土で 80~100 km/m²、泥炭質グライ土で 180 km/m² と著しく異なることを報告している。また、他にも土壌の種類別に根系の比較を行った例があるが、互いに離れた地点での比較では気象条件の影響も表れてしまうのが問題である。そこで、著者らは農業研究センター土壌肥料部畑土壌肥料研究室が造成した大規模な土壌圃場 (写真-1) でコムギを栽培して根系調査を行った (小柳ら, 1988)。この圃場は、縦横 20 m × 25 m の無底のコンクリート製の枠 4 つから成り、それぞれに種類の違う土壌が深さ 80 cm まで充填されている。充填された土壌は、茨城県内の淡色黒ボク土、厚層多腐植黒ボク土および灰色低地土と愛知県内の赤色土である。赤色土は固相率が高く可給態窒素が少ないのが特徴で、コムギを栽培すると窒素不足のため葉色が淡くなり、収量は少ない。また、黒ボク土は可給態リン酸が少ないの



写真-1 4種類の土壌が充填された圃場

注：農業研究センター土壌肥料部畑土壌肥料研究室により造成された圃場で、手前が灰色低地土 (茨城県)、左が赤色土 (愛知県)、奥が厚層多腐植黒ボク土 (茨城県)、右が淡色黒ボク土 (茨城県)。

が特徴で、コムギは初期生育が貧弱で分けつが少なく、収量が少ない。これに対して、灰色低地土は肥沃でコムギの収量性は高い（佐藤ら，1988）。

1987年10月、著者らはこの圃場に共通の施肥条件とした区画と各土壌に合わせて施肥改善を行った区画を設け、コムギ農林61号を播種した。生育初期の分けつ期にあたる2月から、生育後期の登熟期にあたる5月にかけて根系の調査を行った。根の採取は改良モノリス法で行い、播種条の方向に5cm、播種条と垂直な方向に40cmの部分の深さ25cmまでの土壌を採取した。採取した土壌を深さ12.5cmの線の上層と下層に二等分して根を洗い出し、それぞれについてルートスキャナー（Comair社製 Root Length Scanner）で根長を測定し、乾燥して秤量した。これらの値から、総根長、根の深さ指数および根長/根重比を算出した。

写真-2に淡色黒ボク土および赤色土で栽培したコムギの農林61号の根系の例（Sato *et al.*, 1990）を示した。淡色黒ボク土では根系が浅く、根は細い。一方、赤色土では深い層にも多くの根が見られ、根は太い。表-1に各土壌の同一施肥区の2～5月の根系の調査結果を示した。根量は、生育初期には淡色黒ボク土で少なく、生育後期には赤色土の根量が他の土壌に比べて少なかった。このように、土壌によって根量増加のパターンは大きく異

なっていたが、これは土壌由来の養分の可給態化が、冬季から春季にかけて、温度の影響を受けて大きく変化するためではないかと考えられた。また、赤色土では根系が深く根が太い（根長/根重比が小さい）傾向にあり、黒ボク土では根系が浅く根が細いことが数字で示された。そして、これらの土壌ごとの根系の特徴は、調査時期にかかわらずほぼ一定していた。

一方、施肥改善区では、全ての土壌に堆肥を投入したのに加え、赤色土では窒素施用量を増し、両黒ボク土ではリン酸施用量を増した。表-1ではデータは省略したが、施肥改善の結果、淡色黒ボク土では初期の根量が約2倍に増加し、赤色土では生育期間全体で根量が2割程度増加した。しかし、根系の深さや根の太さについては、各土壌とも施肥の影響はほとんどみられなかった。

仮に、収量性の高い灰色低地土の根系を理想型と考えると、他の土壌でも根系の形態をそれに近づけることが多収への道となる。しかし、赤色土や淡色黒ボク土で土壌の特性に合わせた施肥改善を行い、高い収量を得た場合でも、根系の深さや根の太さなど根系の形態的な変化は少なく、根系はあいかかわらず土壌特有の形態を示していた。このことは、多収を実現するための理想的な根系形態はひとつの形に決めることができず、土壌の種類や作物の栽培条件に応じた理想型を考える必要があること

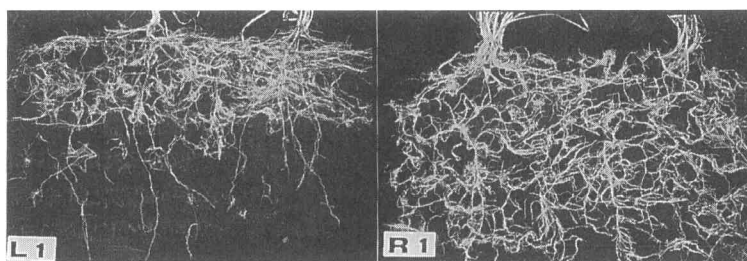


写真-2 土壌の違いによる根系の差異

注：左は淡色黒ボク土，右は赤色土における生育中期のコムギの根系。
写真-1の枠圃場における深さ30cmまでの根系。（Sato *et al.*, 1990より）

表-1 土壌の種類がコムギの根長、根の深さ指数および根長/根重比に及ぼす影響

土壌の種類/ 調査時期	根 長				深さ指数 5 月	根長/根重比 5 月
	2 月	3 月	4 月	5 月		
	(km/m ²)				(cm)	(m/g)
淡色黒ボク土	1.47	3.66	6.76	9.47	6.50	176
厚層多腐植黒ボク土	2.62	3.59	6.15	7.43	6.85	118
赤 色 土	2.97	3.58	4.33	4.14	8.93	62
灰色低地土	2.80	5.22	7.50	6.35	6.74	95

注：写真-1の枠圃場で同一な施肥条件とした試験区における調査結果。（小柳ら，1988より）

を示している。

4. 窒素施肥の影響

窒素施肥は作物の生育や収量に大きな影響を及ぼすが、根系に与える影響を調査した例は少なく、結果も一定していない (トラウトン, 1987)。この原因のひとつは、根系に及ぼす窒素施肥の影響が、供試された圃場の窒素肥沃度によって異なるためではないかと考えられた。そこで、著者らは窒素肥沃度が異なる隣接する 2 枚の水田圃場で窒素施用量を変えてコムギを栽培し、根系の調査を行った (小柳ら, 1989)。一方はダイズ跡の転換畑作、他方は水稲跡の水田裏作で、ダイズ跡の圃場の作土は水稲跡に比べて 2 倍程度の可給態窒素量で、各試験区の地上部の生育量からみて、両圃場の土壌窒素含量の差は施肥窒素量として 4~6 kg/10 a 程度に相当すると考えられた。

1988 年 11 月、両圃場に窒素無施用区、窒素 10 kg/10 a 区 (基肥 4 kg/10 a + 追肥 6 kg/10 a) および窒素 14 kg/10 a 区 (基肥 8 kg/10 a + 追肥 6 kg/10 a) を作り、コムギ農林 61 号を栽培した。土壌窒素肥沃度の低い水稲跡の圃場において、2 月~5 月に改良モノリス法により根を調査した結果を表-2 に示した。窒素無施用区では、生育初期には根長の値は比較的大きかったにもかかわらず、その後減少して登熟期の根量はむしろ少なくなった。このことは、土壌の窒素肥沃度が低い圃場では、コムギは生育の初期において地上部よりも根系を優先的に発達させたことを示している。一方、窒素施用区では根量が増え、根系全体は浅くなり、根は細くなっていた。

表-2 ではデータを省略したが、土壌の窒素肥沃度が高いダイズ跡圃場では、窒素施用により地上部の乾物重や窒素含量は増加したものの、根系への影響は少なかった。すなわち、窒素施用の有無にかかわらず、ダイズ跡圃場では根量は多く (5 月の調査で各区とも 11.7~12.2 km/m²)、根系は浅く (同じく根の深さ指数 7.9~8.8 cm)、根は細かった (根長/根重比 163~177 m/g)。

窒素無施用区の子実収量は水稲跡圃場で 215 kg/10 a、

ダイズ跡圃場で 498 kg/10 a であったが、窒素施用により両圃場とも最高で 600 kg/10 a 程度の収量となった。また、収穫期にコムギの地上部の最終的な窒素含量を調べたところ、両圃場とも窒素施用量の増加に伴って圃場面積当たりの地上部窒素含量は増えていた。水稲跡の圃場とダイズ跡の圃場では窒素肥沃度だけでなく、土壌の物理的性質なども異なる可能性があるため断定的なことはいえないが、窒素肥沃度の低い圃場では、窒素施用は根量と窒素吸収量の両方を増加させ、窒素肥沃度の高い圃場では窒素施用は根量を増加させず、窒素吸収量のみを増加させるものと考えられた (小柳ら, 1989)。

5. 耕起の影響

現在のコムギ栽培においては、プラウやロータリを用いて耕起した後に播種するのが一般的である。これに対して、不耕起栽培は土壌の流亡の防止や作物生産の省力化が可能となるため、近年、南米のコムギやダイズの栽培などで、大きな広がりを見せている。

辻 (1998) は、これまでに報告された不耕起栽培における根系調査の結果をレビューし、以下のような結論を示している。① 不耕起栽培では土壌表層の根量が増加し、全体として浅い根系が形成される。② 不耕起栽培による浅根化はひげ根型根系を作るイネ科の作物に比べて主根型根系を作るマメ科の作物で起こりやすい。③ その原因は、マメ科作物では一次側根や不定根がより水平に近い角度で伸びるためである。

著者らが茨城県内の水田転換畑で試験したところ、主根型根系を作るダイズだけでなく、ひげ根型根系を作る水稲でも不耕起栽培による浅根化が認められた。しかし、コムギでは浅根化は認められなかった (小柳ら, 1998)。これは、試験を行った関東地方では冬季の降水量が極めて少ないため、冬作でコムギの不耕起栽培を行っても土壌表層が乾燥ぎみに推移し、浅い層の根が多くなるためではないかと考えられた。また、不耕起栽培を行うと、全体の根量が少なくなり、根域が狭くなるとともに根長/根重比は小さく、根が太くなる傾向が認め

表-2 窒素施肥がコムギの根長、根の深さ指数および根長/根重比に及ぼす影響

試験区/ 調査時期	根 長				深さ指数	根長/根重比
	2 月	3 月	4 月	5 月	5 月	5 月
	(km/m ²)				(cm)	(m/g)
窒素無施用区	4.17	3.38	3.89	2.79	10.31	75
窒素 10 kg/10 a 区	2.18	3.79	3.27	4.67	9.80	88
窒素 14 kg/10 a 区	2.40	3.48	5.00	7.06	9.54	105

注：土壌の窒素肥沃度が低い水稲跡の水田裏作での調査結果。(小柳ら, 1989 より)

られた(表-3)。このような根系をもつ作物は環境ストレスに弱い可能性があるため、試みに条間の中央部に緩効性窒素肥料を施用したところ、窒素施用を行った位置の根量が多くなり、不耕起栽培でも比較的広い根系を形成させることができた(小柳ら, 1997)。このように、根系の広がり方は、施肥の位置を変えることにより、不耕起栽培においてもある程度制御できる。

6. 土壌水分の影響

作物は、湿潤な土壌では浅い根系を作り、乾燥した土壌では深い根系を作る。また、土壌の深層まで水分が浸透するような多量の灌水を低い頻度で行うと根系は深くなり、土壌の浅い層のみが湿るような少量の灌水を繰り返すような場合には根系は浅くなるといわれている(ラッセル, 1956)。

このように、土壌の水分条件によって根系の深さが変化するのは、土壌が乾燥している部分での根の生長抑制の補償作用として、土壌水分の好適な層の根がよく伸長し、分枝するためであると説明されている(ラッセル, 1981)。実際、土壌水分はコムギの根の分枝の発達に大きな影響を与える(森田・奥田, 1994)。ところが最近、それだけではなく、根が周囲の土壌水分を感知してその伸長方向を変化させる現象が明らかになってきた。

Nakamoto (1993) は圃場にトウモロコシを栽培し、土壌水分処理を行って節根の伸長方向の調査を行った。その結果、トウモロコシの根系の骨格を構成する節根は、生じた節位によって決まった角度で斜め下方向に伸びていくが、土壌を乾燥条件にすると、根がより下向きに伸びるようになることを報告している。著者らも、コムギの種子根の伸長する角度が土壌の水分条件によって変化することを確認し、これがアブジシン酸による重力屈性の変化によって起こるのではないかと推測した

表-3 耕起がコムギの根長、根の深さ指数および根長/根重比に及ぼす影響

年次	試験区	根長 (km/m ²)	深さ指数 (cm)	根長/ 根重比 (m/g)
1995年	耕起	14.25	8.39	169
	不耕起	6.10	8.86	122
1996年	耕起	14.47	11.02	171
	不耕起	8.91	11.02	122
1997年	耕起	8.33	9.79	102
	不耕起	6.49	10.04	80

注：水田圃場における調査結果。収量は全て 600 kg/10 a 程度。(小柳ら, 1997, 1998 より)

(Oyanagi *et al.*, 1993)。おそらく、これは土壌の表面が乾燥しても深い層には水が豊富な場合が多いことと関係して、植物が自然に獲得してきた性質ではないかと考えられる。一方、高橋(1992)は、これとは別に、根の周囲に水ポテンシャルの勾配があると根がより水分の多い方に向かって屈曲生長する現象(水分屈性)を明らかにし、その屈曲の大きさは品種間でも異なることが分かっている(Oyanagi *et al.*, 1995)。

陸稲は、降雨が比較的多い日本の条件でも早魃の影響で大きく減収する年がある。茨城生工研の平山ら(1997)は、根系の深い品種の方が早魃に強いという理論的な根拠(長谷川, 1981)に基づいて、実際に根系の深い品種を育成し、耐乾性が高いことを証明した。また、果樹では根域を制限して土壌水分を制御し、品質の良い果実を生産する技術が確立されている(高木, 1998)。さらに、水稻では中干しや間断灌漑、深水管理などの土壌水分の制御により、根系を適切に管理できる可能性が示唆されている(Abe and Morita, 1994)。一方、コムギでは平沢ら(1997)が出穂期の前の1ヶ月間、雨よけ栽培し、土壌を乾燥気味に推移させることにより、根系を深くさせ、根系の活性を生育後期まで維持させることで収量を増加させるという試みを行っている。このように、土壌の水分条件に合わせて遺伝的あるいは栽培的に根系を適切に制御し、作物の収量増加や品質の向上を図る試みが

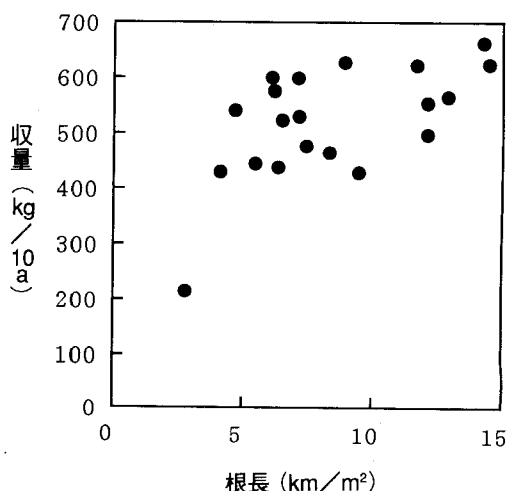


図-2 コムギの根長と収量の関係

注：表-1～3で紹介した試験の全データから作図。調査時期は出穂期以降で、試験を行った場所は茨城県内。根量と収量の関係は、 $r = 0.60$, 1%水準で有意。(小柳ら, 1988, 1989, 1997, 1998より作図)

行われている。

7. おわりに

表-1~3に示した著者らの栽培試験の結果を用いて、コムギの根量と収量の関係を調べてみると、図-2のように、全体的には川田ら(1978)が水稲で示しているデータやBarraclough and Leigh(1984)がコムギで示しているデータと同じように、根量が多いほど収量が多くなる傾向がみられ、両者は1%水準で有意な正の相関関係にあった($r=0.60$)。この関係には、生育の良い条件では根量も収量も多くなるという当然の結果を示しているに過ぎないという見方もあるが、通常の栽培条件下では、少なくとも根量が著しく少ない場合には多収は望めない。一方、根の深さ指数や根長/根重比は、収量と弱い正の相関関係にあるに過ぎなかった。このことは、陸稲(平山ら, 1997)や水稲(森田, 1994)とは異なり、関東地方の冬作コムギの栽培環境では、根系の深さや根の太さは、今のところ多収を目指す際の直接的な改善目標になり得ないことを示している。

野菜や果樹などで根系や根圏の環境を適切に管理することにより、品質の向上が図られているのと同じように、他の多くの作物においても根系の形態や機能を制御することにより、収穫物の品質向上が可能となるのではないかと期待される。例えば、コムギの品質は子実のタンパク質含量との関係が深く、作土の窒素肥沃度の高い圃場ではタンパク質含量が高くなりすぎて問題になることがある。もし、深い根系を持つ品種を育成し、土壌からの窒素吸収量の変動を抑制することができれば、圃場の違いによる子実のタンパク質含量のばらつきを少なくし、各地域で生産されるコムギの品質の斉一化が実現できるかもしれない(小柳・乙部(桐淵), 1998)。

一方、施肥窒素の地下水への流出などを少なくする環境保全型農業を確立するため、深山ら(1997)は、肥沃な表層に根が多く、根系の浅い水稲品種を作出することで土壌由来の窒素を有効に利用させ、減農薬栽培を実現できるのではないかと考えている。このように、根系の制御を行うことは、単に作物の生産性だけでなく、品質、環境問題の解決にも寄与できる可能性をもっている。

本稿では、土壌環境と根の発達の間を断片的に示すにとどまったが、本号の次頁以降には、根に関するいくつかの新しい研究手法が紹介されており、これらの手法を用いて、作物の根系に対する理解が急速に進んできた。そのような中であって、昨年には根に関する最近の研究結果が、長年にわたる研究の結果とともに体系的にまとめられた(根の事典編集委員会, 1998)。河野・山内(1996)が述べているように、「農耕地の土壌空間の生産

力の向上とその永続性をも視野にいれた理想的な作物根系を作っていく時期が、いよいよやってきた。」といえるのかもしれない。

引用文献

- Abe, J. and Morita, S. (1994): Growth direction of nodal roots in rice: its variation and contribution to root system formation, *Plant and Soil*, **165**: 333~337.
- Barraclough, P.B. and Leigh, R.A. (1984): The growth activity of winter wheat roots in the field: the effect of sowing date and soil type on root growth of high-yielding crops, *J. agric. Sci.*, **103**: 59~74.
- Hasegawa, S., Parao, F.T. and Yoshida, S. (1979): Root development and water uptake under field condition, *IRRI Saturday Seminar*, 24 February 1979.
- 長谷川周一(1981): 陸稲の土壌水分吸収モデル, *土壌の物理性*, **44**: 14~22.
- 波多野隆介・高橋千穂(1992): 各種土壌における秋播小麦の根の分布, 第2回根研究会講演要旨, 7.
- 平沢 正・中村恵美子・大川泰一郎・石原邦(1997): 出穂前約1ヶ月間の土壌水分条件がコムギの乾物生産と生理生態的性質に及ぼす影響, *日作紀*, **66**(別2): 167~168.
- 平沢 正(1998): 出液と根圧の測定. 根の事典編集委員会編, *根の事典*, 朝倉, 東京, 409~410.
- 平山正賢・根本 博・岡本和之・宮本 勝・須賀立夫(1997): 陸稲の耐干性と根の分布との関係, *日作紀*, **66**(別1): 222~223.
- 岩間和人(1998): 根の遺伝的変異. 根の事典編集委員会編, *根の事典*, 朝倉, 東京, 152~227.
- 川田信一郎・副島増夫・山崎耕宇(1978): 水稲における“うわね”の形成量と玄米収量との関係, *日作紀*, **47**: 629~636.
- 河野恭廣・山内 章(1996): 理想的根系と土壌. 山内章編, *植物根系の理想型*, 博友社, 東京, 149~172.
- 深山政治・斎藤幸一・在原克之(1997): 水稲の減化学肥料栽培と根系分布, *根の研究*, **6**: 108~111.
- 森田茂紀・奥田浩之(1994): 土壌水分条件がコムギ幼植物の根の生育, とくに種子根の分枝に及ぼす影響, *日作紀*, **63**: 418~422.
- 森田茂紀(1994): 植物の根に関する諸問題 [13], 水稲の根系形成を考える場合の視点 (1), *農及園*, **69**: 933~938.
- Nakamoto, T. (1993): Effect of soil water content on

- the gravitropic behavior of nodal roots in maize, *Plant and Soil*, **152**: 261~267.
- 中元朋実 (1998) : 根系の形成. 根の事典編集委員会編, 根の事典, 朝倉, 東京. 76~107.
- 根の事典編集委員会 (1998) : 根の事典, p. 438, 朝倉, 東京.
- O'Toole, J.C. and Bland, W.L. (1987) : Genotypic variation in crop plant root systems, *Adv. Agron.*, **41**: 91~145.
- 小柳敦史・佐藤暁子・江口久夫 (1988) : 異なる土壌におけるコムギの根量及び出液速度と収量, *日作紀*, **57** (別2) : 41~42.
- 小柳敦史・渡辺輝夫・和田道宏 (1989) : 水稲跡圃場とダイズ跡圃場におけるコムギ根系の比較, *日作関東支報*, **4**: 109~110.
- Oyanagi, A., Nakamoto, T. and Morita, S. (1993) : The gravitropic response of roots and the shaping of the root system in cereal plants, *Environ. Exp. Bot.*, **33**: 141~158.
- Oyanagi, A. (1994) : Gravitropic response, growth angle and vertical distribution of roots of wheat (*Triticum aestivum* L.), *Plant and Soil*, **165**: 323~326.
- Oyanagi, A., Takahashi, H. and Suge, H. (1995) : Interactions between hydrotropism and gravitropism in the primary seminal roots of *Triticum aestivum* L., *Ann. Bot.*, **75**: 229~235.
- 小柳敦史・土田志朗・長野間宏 (1997) 緩効性肥料を用いて耕起・不耕起栽培したコムギの生育と根系, *日作関東支報*, **12**: 58~59.
- 小柳敦史 (1998) : 深さの定量化による作物根系の新しいとらえかた, *日作紀*, **67**: 3~10.
- 小柳敦史・南石晃明・土田志朗・長野間宏 (1998) : 汎用水田において耕起および不耕起栽培したコムギ, *ダイズおよび水稲の根の垂直分布の解析*, *日作紀*, **67**: 49~55.
- 小柳敦史・乙部 (桐淵) 千雅子 (1998) : コムギの品質向上を目指した根系の遺伝的制御, *根の研究*, **7**: 117~119.
- ラッセル, E.J. (1956) : 植物生育と土壌, 藤原彰夫他訳, p. 767, 朝倉, 東京.
- ラッセル, R.S. (1981) : 作物の根系と土壌, 田中典幸訳, p. 390, 農文協, 東京.
- 佐藤暁子・末永一博・高田寛之・川口数美 (1988) : 異なる土壌におけるコムギの生育と収量, 第1報 同一施肥水準におけるコムギの生育・収量とその品種間差異, *日作紀*, **57**: 97~104.
- Sato, A., Suenaga, K., Takada, H. and Kawaguchi, K. (1990) : Effect of soil types on the growth of shoots and roots and the grain yields of wheat varieties. *JARQ*, **24**: 83~90.
- 高木敏彦 (1998) : 果樹の根域制限, 根の事典編集委員会編, 根の事典, 朝倉, 東京. 276~278.
- 高橋秀幸 (1992) : 植物の水分屈性, *化学と生物*, **30**: 510~513.
- 辻 博之 (1998) : 不耕起畑における作物の根系, 植物の根に関する諸問題 (61), *農及園*, **73**: 919~923.
- トラウトン, A. (1987) : 作物の根, その生活史を探る, 広田秀憲訳, p. 146, 学会出版センター, 東京.
- Weir, A.H., Rayner, J.H., Catt, J.A., Shipley, D.J. and Hollies, J.D. (1984) : Soil factors affecting the yield of winter wheat : analysis of results from I. C.I. surveys 1979~80. *J. agric. Sci.*, **103**: 639~649.
- Yamaguchi, J. and Tanaka, A. (1990) : Quantitative observation on the root system of various crop growing in the field, *Soil Sci. Plant Nutr.*, **36**: 483~493.

受稿年月日：1999年1月4日
 受理年月日：1999年3月30日

