

水稻品種オオチカラ由來の短根性準同質遺伝子系統 IL-srt1 の 根系形態と地上部地下部関係

趙 仁貴¹・劉 建¹・塩津文隆¹・豊田正範^{2*}

楠谷彰人²・武田 真²・一井眞比古²

¹愛媛大学大学院連合農学研究科, ²香川大学農学部

要　旨：水稻品種オオチカラ由來の短根性準同質遺伝子系統 IL-srt1 の生育および根系形態を圃場試験とポット試験で調査し、オオチカラとの比較を通じて短根による地上部地下部関係への影響を検討した。IL-srt1 の株当たり地上部乾物重、分けつ数、総根長および総根重は、試験方法にかかわらずほぼ全生育期間でオオチカラを下回っていたが、株当たり冠根数に差はなかった。根重/根長比は根の平均直径が太いために IL-srt1 の方が高かったが比重に差はなかった。モノリス法による根系調査の結果、生育時期や土壤位置にかかわらず IL-srt1 の根長密度は低く、根域は狭かった。株当たり地上部乾物重の差は茎数の違いに基づいており、出穂期までの茎当たり地上部乾物重に差はなかった。IL-srt1 の茎当たり根長は短いが茎あたり冠根数が多く、またエイジの若い冠根の割合が高いことで茎当たりではオオチカラと同程度の養水分供給能力を達成したと推察された。また、生育初期から根域の広さが供給可能な養水分量を介して分けつの生育や有効化に深く関与すると考えられた。

キーワード：イネ、根系、準同質遺伝子系統、短根、地上部地下部関係

Root Morphology and Interrelationship between Shoot and Root Growth of a Short-root Near Isogenic Line IL-srt1 Derived from Rice Cultivar Oochikara : Rengui ZHAO, Jian LIU, Fumitaka SHIOTSU (United Graduate School of Agr. Sci., Ehime Univ.), Masanori TOYOTA, Akihito KUSUTANI, Shin TAKETA and Masahiko ICHII (Fac. of Agr., Kagawa Univ.)

Abstract: The growth and morphology of IL-srt1, a short-root near isogenic line derived from rice cultivar Oochikara, were characterized by paddy field and pot experiments, with particular focus on the interrelationship between shoot and root growth. The shoot dry weight, stem number, root length and root dry weight per hill of IL-srt1 were lower than those of Oochikara, but the number of crown roots per hill was the same for two cultivars (line). The root weight / root length ratio of IL-srt1 was higher than that of Oochikara, which was attributed to the difference of the mean root diameter, not to the specific gravity of roots. Root system surveys by monolith method revealed that IL-srt1 had smaller root length density at everywhere in soil, and narrow rooting zone. The number of stem per hill was responsible for the difference of shoot dry weight per hill, and there was no difference in shoot dry weight per stem. It was assumed that larger number of crown roots and higher percentage of young crown roots of IL-srt1 as compared to Oochikara might compensate for shorter root length per stem, and attained the same water and nutrient supply per stem. It was also assumed that the rooting zone would closely relate to the emergence and survival of tillers through the ability of water and nutrient supply.

Keywords: Near isogenic line, Rice, Root system, Shoot-root, Short-root.

作物の根は植物体を固定するほか、養水分の吸收や植物ホルモンの生成などの働きを持つ重要器官であり、その形態や機能は地上部の生育や収量にも大きく影響する(森田・阿部 1999)。こうしたことから、作物の根に関する栽培学的研究が近年多数行われるようになってきた(前田・平井 2002, 森田ら 1995a, b, 田中ら 1992,

王ら 1997)。一方、根を対象にした遺伝学的研究は、地上部形質に比べて極めて少ない。しかし、将来は根の形態や生理機能などを直接の対象にした育種が行われる可能性もあり(一井 1994, 姜・森田 2000), そのためにも根についての遺伝的知見を集積していく必要があると思われる。

根の生長や形態形成に関する遺伝機構を解析するためには突然変異体の利用が有効な手段と考えられている(一井 1994)。水稻においては、根の伸長性に関わる突然変異遺伝子 *srt* (Kitano and Futsuhara 1989), *srt1*(一井・石川 1992, 1993, Ichii and Ishikawa 1997), *srt2*(梁・一井 1996a, b), *srt5*(Yao ら 2002), *srt6*(Yao ら 2003), 無側根突然変異遺伝子 *Lrt1*(Chhun ら 2003, 郝・一井 1999) や *alfl* (Debi ら 2003) などをもつ突然変異系統が育成され、その特性解析が進められている。突然変異遺伝子 *srt1*に関しては、水稻品種オオチカラ由来の短根突然変異体 RM1 および RM2 の解析が行われ、草丈は野生型と同じであるが根長は顕著に短く(一井・石川 1992), アンモニアや硝酸の根重当たり吸収速度が野生型より多く、根の硝酸還元酵素活性も高いこと(一井・石川 1993), 根軸方向の皮層細胞長が短いこと(Ichii and Ishikawa 1997)などが明らかにされている。しかし、これらの特性解析は養液栽培やポットで栽培した幼植物を対象に行われたものであり、圃場条件下、および全生育期間にわたる根や地上部の生育特性についてさらに調査する必要がある。また、作物の地上部地下部関係の解明に関しては、根系形態のみが異なり、地上部の特性は等しい同質遺伝子系統の利用が期待されている(小柳ら 2001)。しかし、これまでのところ同質遺伝子系統を用いた地上部地下部関係の解析例は報告されていない。

そこで本研究では、オオチカラとその短根性準同質遺伝子系統 IL-*srt1* を圃場およびポットで栽培し、全生育期間における地上部と根の生育および形態の特性をその原品種オオチカラとの比較を通じて明らかにするとともに、短根という特性が水稻の地上部地下部関係に及ぼす影響について検討することを目的とした。

材料と方法

水稻品種オオチカラとその短根性準同質遺伝子系統 IL-*srt1* を供試し、2003 年と 2004 年の両年に圃場とポットにて栽培試験を実施した。

1. 短根性準同質遺伝子系統 IL-*srt1* の育成

RM1 は水稻品種オオチカラの種子に 200Gy のガンマ線を照射して得られた M_2 種子約 10 万粒から選抜された短根突然変異体で、その短根性は劣性単一遺伝子 *srt1* に支配される(Ichii and Ishikawa 1997)。RM1 に原品種オオチカラを 6 回連続戻し交配し、オオチカラの遺伝的背景に RM1 の持つ短根性遺伝子 *srt1* を導入して短根性準同質遺伝子系統 IL-*srt1* を作出した。戻し交

配には、各戻し交配後に自殖を行って分離した短根個体を使用した。こうして得られた BC₆F₄ (2003 年) と BC₆F₅ (2004 年) 世代の IL-*srt1* をオオチカラと共に実験に供試した。

2. 圃場試験

香川大学農学部学内水田(細粒グライ土壤、作土深約 20cm)で実施した。両年とも育苗は水耕培養で行った。すなわち、0.2%ベノミル水和剤で消毒し、イオン交換水(30°C)中で 24 時間催芽させた種子を、培養液(木村氏 B 液)の中に浮かべたネットに播種し、ガラス室内で養成を続けた。2003 年は催芽種子の播種後 19 日目(葉齢 3.7)の苗を 6 月 12 日に、2004 年は播種後 20 日目(葉齢 3.5)の苗を 6 月 10 日に 1 株 1 本で水田に手植えした。栽植密度は株間 10cm、条間 40cm (25 株/m²) とし、施肥量は窒素、リン酸、カリを 8.5kg/10a ずつ全量基肥で施与した。水管理は常時湛水とした。

3. ポット試験

風乾後篩いにかけた水田土壤を 4.0kg 充填した 1/5000a のワグネルポットに、圃場試験と同じ苗を 2003 年は 6 月 13 日、2004 年は 6 月 11 日に 1 ポット 2 本ずつ移植し、1 週間後に間引きしてポット当たり 1 本立てとした。両年とも基肥として化成肥料(窒素 15%, リン酸 15%, カリ 10%)を 1 ポット当たり 2g、追肥として移植後 10 日目と 40 日目に硝酸アンモニウムをそれぞれ 1 ポット当たり 1g 与えた。

4. 生育調査

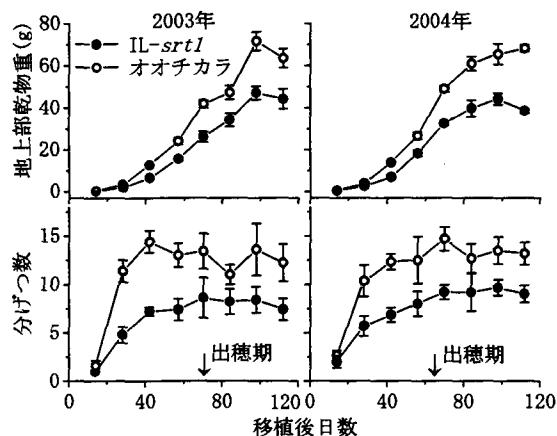
いずれの試験も移植後 2 週間毎に生育調査を実施した。各調査時のサンプリング数は、圃場試験では 2003 年が 5 株、2004 年が 6 株、ポット試験では 2003 年が 3 ポット、2004 年が 5 ポットである。両試験とも茎数、地上部乾物重、および最終回の生育調査では主茎葉数を調査したほか、ポット試験では株ぎわで冠根を切り離してその数を記録し、各冠根の根軸の長さを物差しで測った後、ルートスキャナー(Comair LTD)で側根を含む総根長を測定した。また、総根体積と乾燥後の総根重を測定した。水田ではサンプリングする株の地上部を切断した後、株を中心として条方向へ 5cm、条間方向へ左右各 20cm、地表面から深さ 30cm の土壤を改良モノリス法で採取し、これを株からの水平距離 10cm 每、深さ 10cm 每に 12 個のブロックに切り分け、根を洗い出してルートスキャナーで根長を測定した後、根の乾物重を測定した。また、株元を含

むブロックでは株ぎわで冠根を切り取ってその数を記録した。株あたりの根長および根重の合計値を圃場試験での総根長、総根重とし、各ブロックの根長を土壤体積で割って根長密度を算出した。根長密度はそれぞれの深さ別に株の左右の平均値で示した。

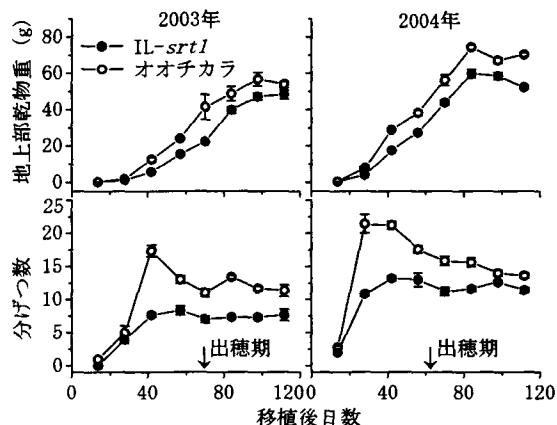
結果

1. 地上部の生育

株当たりの地上部乾物重は、試験年、試験方法にかかわらず、移植後42日以降の全ての調査日においてIL-srt1の方がオオチカラよりも少なかった(第1図、第2図)。分けつ数も同様に、試験年、栽培方法にかかわらず全生育期間にわたりIL-srt1の方がオオチカラよりも少なかった。なお、両年の圃場試験および2003年のポット試験での主茎葉数は、調査個体の全てがIL-srt1は14枚、オオチカラは15枚であった。2004年のポット試験の主茎葉齢の平均値は



第1図 圃場試験における株あたり地上部乾物重と分けつ数の推移。縦棒は標準誤差。



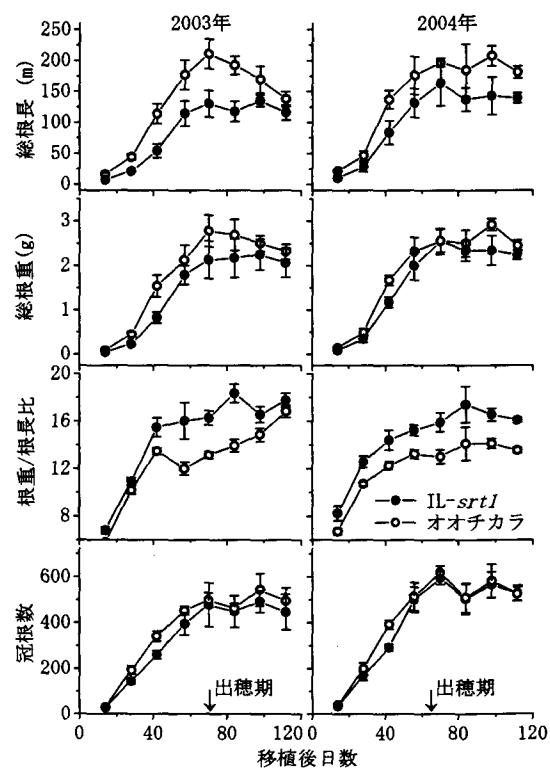
第2図 ポット試験における株あたり地上部乾物重と分けつ数の推移。縦棒は標準誤差。

IL-srt1が14.2枚、オオチカラが14.6枚であり、両者に有意な差はなかった。

2. 根量と根の形態

IL-srt1の総根長と総根重は、2003年のポット試験における移植後28日目まで、および2004年圃場試験の出穂期を除き、試験年と試験方法にかかわらずオオチカラよりも少なかった(第3図、第4図)。なお、総根重と総根長の品種・系統(以下、系統と省略)間差は圃場試験よりもポット試験の方が明らかであるが、これは圃場試験が根系の一部を採取するモノリス法で得た結果であるのに対し、ポット試験では全ての根を採取して調査しているためである。

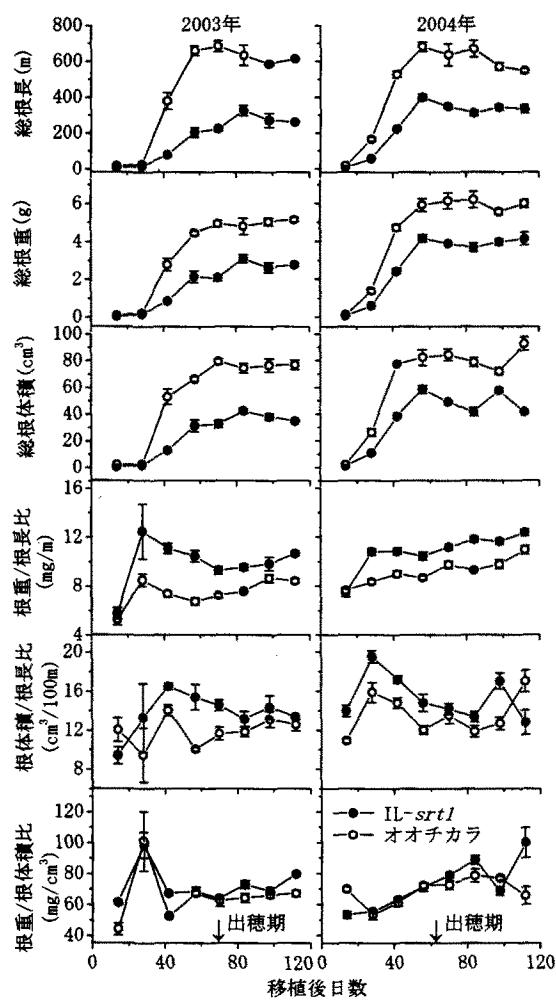
単位根長あたりの根の重さを表す総根重/総根長比(以下、根重/根長比)は、圃場試験では両年とも生育期間を通じてIL-srt1が高かった(第3図)。ポット試験での根重/根長比も、圃場試験と同様にIL-srt1が高く推移していた(第4図)。ところで、根重/根長比は、平均的な根の直径を表す根体積/根長比と根の比重を表す根重/根体積比の積として表すことができる。そこで、ポット試験では総根体積を測定し、総根体積/総根長比(以下、根体積/根長比)と総根重/根体積比(以下、根重/根体積比)を算出し、これらの推移を系統間で比較した。総根体積は



第3図 圃場試験における株あたり総根長、総根重、冠根数と根長/根重比の推移。縦棒は標準誤差

総根長の推移と同様に出穂期に向けて増加した後、成熟期までほぼ同程度の水準で推移しており、2003年の移植後28日目までを除き、両年ともIL-srt1の総根体積がオオチカラよりも終始少なかった。根体積/根長比は両年ともほぼすべての調査日においてIL-srt1がオオチカラを上回ったが、根重/根体積には両年とも明らかな系統間差がみられなかった。

冠根数は両系統とも試験年、試験方法にかかわらず全生育期間にわたりほぼ同様の推移を示した(第3図、第5図)。また、ポット試験で調査した平均冠根長は出穂期まで伸長を続け、その後はほぼ同じ水準で推移していた。いずれの試験年においてもIL-srt1の平均冠根長は、オオチカラの約16~69%であり、全調査日を平均すると約46%であった。総根長に占める側根の割合(以下、側根割合)は両年ともほぼすべての調査日においてIL-srt1の方がオオチカラよりも少なかった。



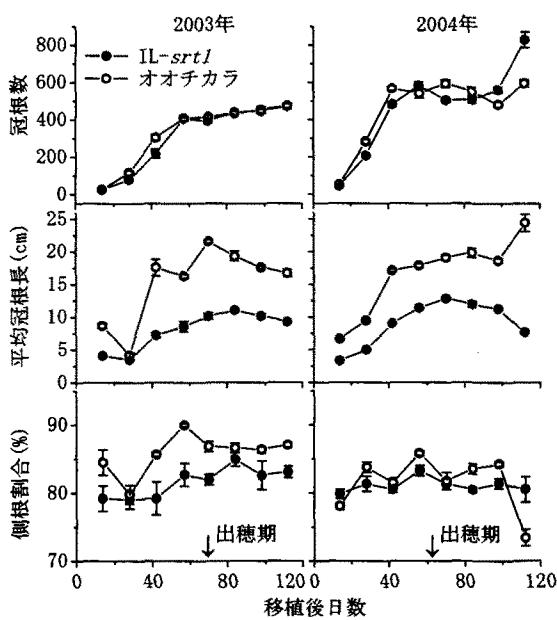
第4図 ポット試験における株あたり総根長、総根重、総根体積、根重/根長比、根体積/根長比および根重/根体積比。縦棒は標準誤差。

3. 茎当たりでみた生育の比較

株当たりの地上部生育と根量の系統間差をさらに検討するため、茎当たりに換算した諸形質を比較したところ、茎当たり地上部乾物重は、2003年のポット試験および2004年の圃場試験において出穂期以降に若干の系統間差がみられたものの、少なくとも出穂期までは試験年、試験方法にかかわらず系統間に差はなかった(第6図、第7図)。一方、茎当たり根長に関しては、全ての根を調査対象としたポット試験では全生育期間にわたりIL-srt1の方がオオチカラよりも短かった。茎当たりの冠根数は試験年、試験方法にかかわらず、ほとんどの調査日においてIL-srt1がオオチカラを上回っていた。

4. 根系分布とその推移

株からの距離と土壤の深さ別の根長密度の推移を系統間で比較した結果、ほぼ全ての位置においてIL-srt1の根長密度はオオチカラよりも低く推移しており、その傾向は両年ともほぼ同様であった(第8図)。ただし、株からの距離0~10cm、深さ0~10cmにおいて、IL-srt1の根長密度は、2003年ではオオチカラを終始下回っていたものの、2004年の出穂期以降では系統間差は明らかではなかった。また、同じく距離0~10cm、深さ10~20cmにおいては、いずれの調査時においてもIL-srt1の根長密度はオオチカラよりも低かったが、2004年の出穂期とその2週間前の結果に系統間差はなかった。



第5図 ポット試験における株あたり冠根数、平均冠根長および総根長に占める側根の割合(側根割合)。縦棒は標準誤差。

考 察

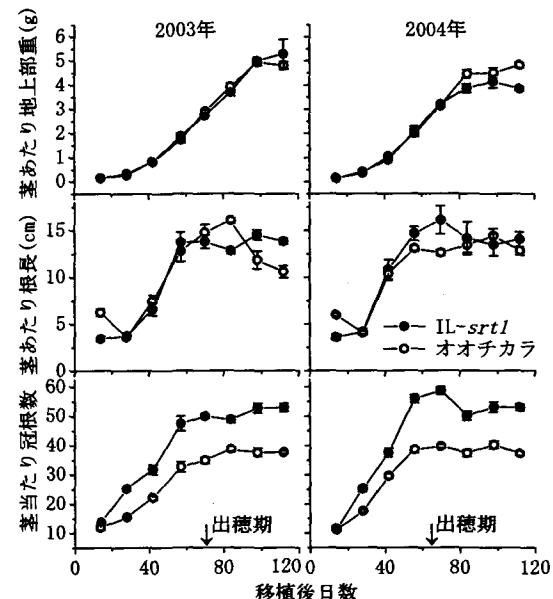
1. IL-srt1の根系の特徴

IL-srt1の総根長は試験年、試験方法にかかわらず、ほぼ全ての調査日において IL-srt1 がオオチカラよりも短かった (第3図、第4図)。これは株当たり冠根数はオオチカラと同程度であったものの、平均冠根長がオオチカラの約 46% であることと側根の割合が少ないためであった (第3図、第5図)。本試験の平均冠根長の結果は、オオチカラの短根突然変異体 RM1 の幼植物の冠根長は野生型の約 50% であったという報告 (一井・石川 1992) と一致する。なお、RM1 の短根の原因について、Ichii and Ishikawa (1997) は最終的な根軸方向の皮層細胞長が野生型の約 60% と短いことが原因であることを明らかにしたが、本結果から、この短根特性は栽培条件にかかわらず、また生育期間を通じて変わらないことが推察された。また、IL-srt1 の水田下での根域は明らかにオオチカラよりも狭いことがモノリス法による調査で明らかとなった (第8図)。なお、IL-srt1 の根重/根長比は生育期間を通じてオオチカラを上回っていたが、この原因是、比重 (根重/根体積比) の違いに基づくのではなく、根の平均直径 (根体積/根長比) が太いためであった (第4図)。

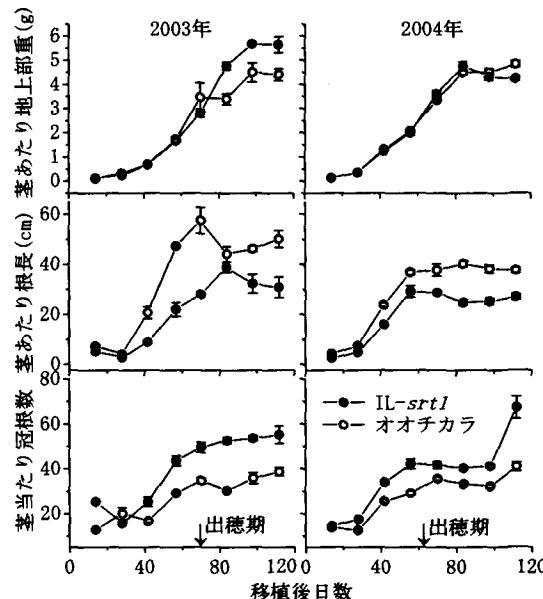
2. 地上部地下部関係

オオチカラに対する IL-srt1 の株当たり地上部乾物重の割合は、いずれの試験年、試験方法においても全生育期間を通じて約 70% 程度で

あった (第1図、第2図)。しかし、茎当たりの平均値で比較した場合、出穂期迄の地上部乾物重はほぼ同じであった (第6図、第7図)。この事実は、IL-srt1 とオオチカラの地上部乾物重の差は分けつ数の相違に基づくこと、また、茎当たりでみた場合、根の養水分の供給能力はほぼ同じであることを示唆している。さらに、根の形態を比較すると、全ての根を調査したポット試験における茎当たりの根長は、生育期間を通じて IL-srt1 の方が短かった (第6図、第7図)。一方、茎当たり冠根数は試験年、試験方法にかかわらず IL-srt1 の方がオオチカラよりも常に多かった (第6図、第7図)。以上のことから、IL-srt1 は茎当たり根長が短いという短所を茎当たりの冠根数が多いことで補っており、このため、根系構造は異なっていても結果的にオオチカラと同程度の茎当たり地上部乾物重を達成していると考えられる。ここで、冠根数が多いことが根長が短いことをどのように補償できるのかという点を考察するため、まず茎当たり冠根数に相違をもたらす原因について考えてみたい。茎当たり冠根数はファイトマーの数と発根ファイトマー数、およびファイトマー当たりの冠根数に分割できる (森田ら 1997)。一般に、主茎葉数と発根ファイトマー数との間には正の相関関係がある (川島・伊藤 1977) ので、主茎葉数の少ない IL-srt1 の方が発根ファイトマー数が多いとは考えにくい。したがって、IL-srt1 の茎当たり冠根数が多いのは、ファイトマー当たりの冠根数が多いためと考えられる。既に、



第6図 園場試験における茎あたりの地上部乾物重、根長および冠根数。縦棒は標準誤差。



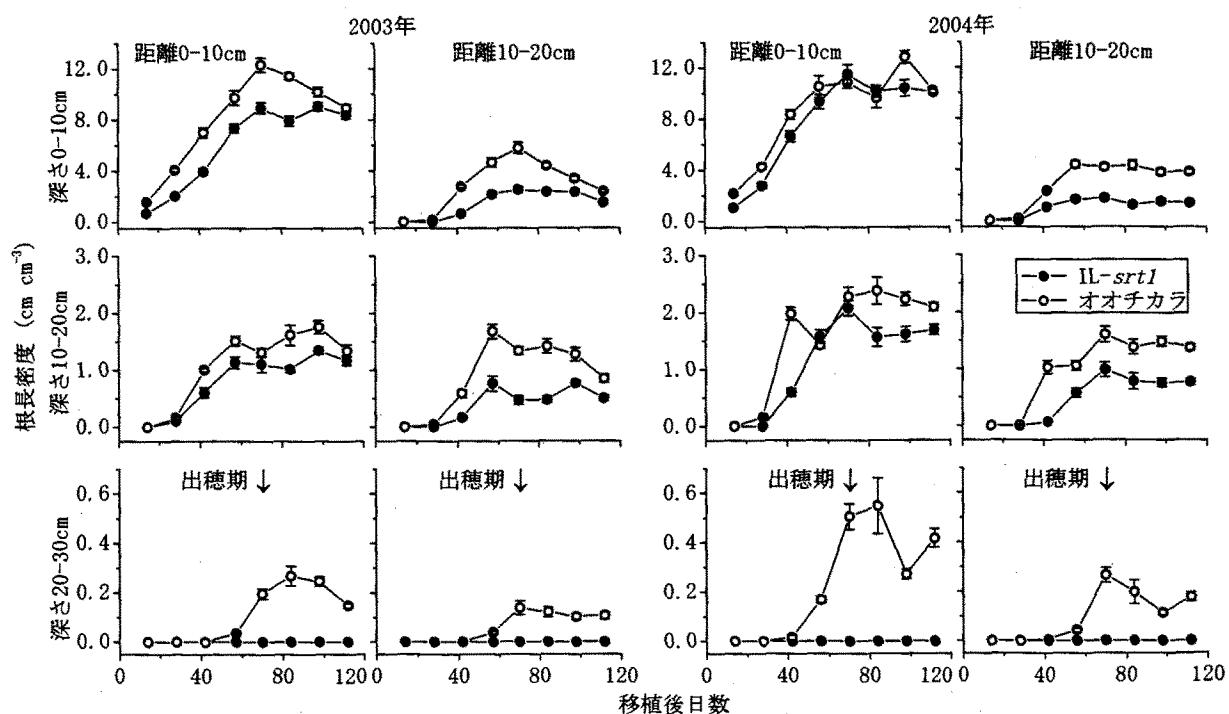
第7図 ポット試験における茎あたりの地上部乾物重、根長および冠根数。縦棒は標準誤差。

ファイトマー当たり冠根数には品種間差が存在し、これには周辺部維管束環の大きさが関係していることが指摘されている(原田ら 1994, 新田ら 1996)が、これらの報告の中で冠根長との関係は検討されていない。一方、環境要因に関しては、冠根原基数や出現冠根数は多窒素条件ほど増加し(川田ら 1978, 王ら 1997), 遮光処理で減少すること(川田ら 1978), 分げつを除去するとほとんどのファイトマーで冠根数が増加すること(川田・原田 1980)等が報告されている。このような冠根数の変動に関して、王ら(1997)は、冠根原基の分化には窒素、冠根の出現にはデンブンが支配要因の一つであると指摘し、さらに新田ら(1998)は、冠根原基数および出現冠根数は主茎>第2節分げつ>第3節分げつの順に多いが、冠根原基形成率は主茎よりも分げつで高いことを見いだし、その原因として栄養生理的要因の関与を示唆している。以上の知見から、IL-srt1のファイトマー当たり冠根数が多いのは、栄養生理的要因が関与している可能性が高いと考えられる。すなわち、茎当たりでみた場合、地下部に転流する同化産物量に大きな相違がなければ、IL-srt1では冠根の伸長で消費されなかつた同化産物がより多くの冠根を出現させるために転用されたと推察できる。さらに本試験において、茎あたり冠根数は試験年、試験方法にかかわらず出穂期頃まで増加を続け、その後はほぼ同水準で推移すること、また、茎当たり冠根数は生育期間を通じて IL-srt1

が多いこと(第6図、第7図)を明らかにしたが、このことから、出穂期頃までは IL-srt1の方が冠根数が多いだけでなく、エイジの若い冠根が多いことが推察される。根のエイジと機能の関係は不明な点も多いが、エイジの進行で水の通導抵抗が増大することが報告されている(平沢ら 1983)。以上を総合すると、IL-srt1は茎当たり根長がオオチカラより短くても、出穂期頃までは活性が高くエイジの若い根が多い事でオオチカラと同等の養水分供給能力を達成していたと推察される。

3. 分げつと根系との関係

従来から、水稻の個体当たり出現冠根数は茎数によって大きく規定されること(森田ら 1987)、冠根数と穂数との間には栽培地域、品種等にかかわらず高い正の相関関係があること(川田ら 1980)が知られている。このように分げつと根系とは密接な関係にあるが、本結果は短根性という特殊な系統とその原品種を比較したものであり、これらの報告とは一致しない。そこで、本結果における分げつの出現、生育や有効化と根系の関わりについて考察したい。すなわち、IL-srt1の根系はコンパクトであるため(第8図)、根群域の容積が供給可能な養水分量の制限要因となっていると考えられる。このため、生育初期から分げつの出現と生育が抑制された結果、有効茎歩合は高いが、最終的な分げつ数はオオチカラよりも少なかった。一方、オ



第8図 園場試験における土壤の深さ別と株からの距離別の根長密度の推移。縦棒は標準誤差。

オチカラは広い根系から多くの養水分を吸収することが可能であり、生育初期から分げつの出現と生育が活発であった。しかし、分げつ最盛期以降、分げつ間の競合で弱勢な高次・高位分げつは枯死して、根系からの養水分供給量にみあう分げつ数に収束したと考えられる。以上のように、根群域の広さが供給可能な養水分量を介して分げつの出現や有効化を制御し、最終的にはほぼ同程度の茎当たり地上部生育が達成できるように根系と分げつ数とのバランスが保たれている様相が窺われた。

引用文献

- Chhun, T., S. Taketa, S. Tsurumi and M. Ichii 2003. The effects of auxin on lateral root initiation and root gravitropism in a lateral rootless mutant *Lrt1* of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Growth Regulation* 39:161–170.
- Debi, B.R., J. Mushika, S. Taketa, A. Miyao, H. Hirochika and M. Ichii 2003. Isolation and characterization of a short lateral root mutant in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Science* 165:895–903.
- 原田二郎・姜始龍・山崎耕宇 1994. 日印交雑稲における根系の形成 第1報 1次根の形成数と伸長方向. *日作紀* 63:423–429.
- 平沢正・荒木俊光・松田永一・石原邦 1983. 水稲葉身基部における出液速度について. *日作紀* 52:574–581.
- 郝再彬・一井眞比古 1999. 無側根および重力屈性異常を示すイネ突然変異体RM109の形態的特性および遺伝解析. *日作紀* 68:245–252.
- 一井眞比古 1994. 植物の根に関する諸問題(16)－突然変異体による遺伝解析－. *農及園* 69:1233–1236.
- 一井眞比古・石川道夫 1992. イネ短根突然変異体の形態と生育特性. *育雑* 42(別2):284.
- 一井眞比古・石川道夫 1993. イネ短根突然変異体の形態と生育特性(2). *育雑* 43(別2):206.
- Ichii, M. and M. Ishikawa 1997. Genetic analysis of newly induced short-root mutants in rice (*Oryza sativa* L.). *Breeding Science* 47:121–125.
- 姜始龍・森田茂紀 2000. 植物の根に関する諸問題(88)－日印交雑稲を中心とした多収性水稻の根系形態－. *農及園* 75:1233–1237.
- 川田信一郎・原田二郎 1980. 水稲の主茎に形成される冠根数の変動－とくに分げつ葉を除去した主茎における場合－. *日作紀* 49:587–592.
- 川田信一郎・原田二郎・山崎耕宇 1978. 水稲茎部に形成される冠根始原体の数および直径について. *日作紀* 47:644–654.
- 川田信一郎・片野学・山崎耕宇 1980. 水稲1株の根群を構成する伸長した冠根数と穂数との関係. *日作紀* 49:317–322.
- 川島長治・伊藤文円 1977. 水稲における主稈葉数と冠根の出現した要素数との関係. *日作紀* 46:343–351.
- Kitano, H. and Y. Futsuhara 1989. Inheritance and gene expression of a root-growth inhibiting mutant in rice (*Oryza sativa* L.). *Proc. of the 6th Internat'l. Congr. SABRAO*, 349–352.
- 梁正偉・一井眞比古 1996a. イネ品種IR8に由来する短根突然変異系統LM10の遺伝子分析. *育雑* 46:373–377.
- 梁正偉・一井眞比古 1996b. イネ品種IR8に由来する短根突然変異体LM10幼植物の形態的特性. *日作紀* 65:473–478.
- 前田忠信・平井英明 2002. 堆肥連年施用水田と化学肥料連年施用水田における土壤の理化学的特性の変化と低農薬栽培した水稻の根系、養分吸収、収量. *日作紀* 71:506–512.
- 森田茂紀・春木康・根本圭介・胡東旭・山崎耕宇 1987. 水稻における根、茎および穂の形態的相互関係－異なる品種を比較した場合－. *日作紀* 56(別2):33–34.
- 森田茂紀・山田章平・阿部淳 1995a. イネの根系形態の解析－成熟期における品種間比較－. *日作紀* 63:58–65.
- 森田茂紀・萩沢芳和・阿部淳 1995b. 乳苗移植栽培した水稻の出穂期以降における活力の評価－葉の枯れ上がりと出液速度－. *日作関東支報* 10:27–28.
- 森田茂紀・萩沢芳和・阿部淳 1997. ファイトマーの数と大きさに着目したイネの根系形成の解析－ポット試験による根量の品種間差の解析例－. *日作紀* 66:195–201.
- 森田茂紀・阿部淳 1999. 植物の根に関する研究の課題. *日作紀* 68:453–462.
- 新田洋司・山本由徳・一柳尚輝 1996. 水稻の冠根原基の形成に関する研究 第2報 不伸長茎部基部側における冠根原基の形成. *日作紀* 65:465–472.
- 新田洋司・山本由徳・永見隆司 1998. 水稻の主茎および分げつの不伸長茎部における冠根原基の形成. *日作紀* 67:543–548.
- 小柳教史・乙部(桐渕)千雅子・柳沢貴司・本田一郎・和田道宏 2001. 種子根伸長角度を指標にした根系の深さが異なるコムギ実験系統群の作出. *日作紀* 70:400–407.
- 田中典幸・原田二郎・有馬進・栄誠三郎 1992. 水稻根群の発育に及ぼすイナベンフィドの影響. *日作紀* 61:56–61.

王余龍・新田洋司・姚友礼・山本由徳 1997. 水稻の根の生育に及ぼす窒素の施用時期および施用濃度の影響—ハイブリッドライス汕優 63 号の場合—. 日作紀 66:588—595.

Yao, S.G., S. Taketa and M. Ichii 2002. A novel short-root gene that affects specifically early root development in rice (*Oryza sativa* L.). Plant Science.

163:207—215.

Yao, S.G., S. Taketa and M. Ichii 2003. Isolation and characterization of an abscisic acid-insensitive mutation that affects specifically primary root elongation in rice (*Oryza sativa* L.). Plant Science. 164:971—978.