

コムギの耐湿性と通気組織に関する研究レビュー

小柳 敦史

抄 録

湿害はわが国のコムギの収量を低下させ、不安定にしている最大の要因といわれているが、コムギには実用的な耐湿性品種がなく、有望な遺伝資源も見あたらない。これに対してイネをはじめとする湿生植物は、体内に通気組織を形成し根端に酸素を運ぶために湿害を受けない。通気組織はコムギでも湛水誘導的に形成されるが、その通気系は根の基部や茎との接点で閉じていて、植物体全体としては十分に機能していない。コムギの根の通気組織や耐湿性の品種間差異に関する研究はいくつかあるが、いずれも耐湿性品種の開発には結びつかなかった。今後、耐湿性の強いコムギを作り出すためには、イネのようにあらかじめ十分な機能を持つ恒常的な通気組織を形成し、空隙率の高い根を通じて根端に空気を送る機能を持たせることが不可欠である。

キーワード：コムギ、根、通気組織、空隙率、耐湿性

平成23年 4 月12日受付 平成23年 6 月29日受理

本報告は、生研センターイノベーション創出事業の一環としてとりまとめたものである。

A review of waterlogging tolerance and aerenchyma in wheat

Atsushi OYANAGI

Abstract

Excess soil moisture stress is the most serious problem in wheat production in Japan, but we do not have practical waterlogging tolerant cultivars and genetic resources in wheat. Rice and other wetland plants have a constitutive aerenchyma system. Wheat could form root aerenchyma in flooding conditions; however, the wheat aerenchyma system does not work well because it is not connected at the root-shoot junction. There are some reports on varietal differences in flooding-induced aerenchyma and waterlogging tolerance in wheat. However, these varieties were not effective for wheat breeding. New wheat cultivars showing waterlogging tolerance must have a constitutive aerenchyma that supplies oxygen to the root tip in high porosity roots, as in rice.

Key Words: wheat, root, aerenchyma, porosity, waterlogging tolerance

I はじめに

コムギは比較的乾燥した気候に適する作物で、全世界の栽培面積の75%が年間降水量400-900mmの地域に含まれている（星川 1980）。これに対して、わが国のコムギの主産地である北海道、関東北部、九州北部の平年の降水量をみると、帯広市が920mm、熊谷市が1,243mm、福岡市が1,632mmで、特に西日本では海外のコムギの栽培適地に比べて降水量が多い。一方、わが国では米の生産過剰対策として、水田で稲作から畑作への転作が実施されており、水田面積258万haのうち約100万haで転作が行われ（石原 2010）、そのうちの約20万haでコムギが栽培されている。これに伴い、コムギは、従前からの水稻との二毛作に加えて、転作作物として水田で栽培される割合が高くなっている（川口 2010a）。

農林水産省の作物統計によると、最近の10年間の水田作と畑作を合わせたコムギの湿害の被害面積は年平均で4万7千haにのぼるが、これはコムギの作付面積全体の約24%となっており、水田作コムギに限ってみれば、全体の約二分の一の面積で湿害が発生していることになる（小柳 2010）。このように、湿害はコムギの収量を低下させ、不安定化させている最大の要因であ

る（江口 1986）。

コムギの湿害は、コムギの生育ステージにより発芽・出芽期の湿害と生育期の湿害に分けられる（間野・小柳 2009）。発芽・出芽期に湿害を受けると収穫が皆無となるなど深刻な被害をもたらす。一方、生育期に湿害を受けると写真1のように葉が黄化し、分げつ数が減少し、草丈が低下して収量が少なくなり、品質も劣化して大きな問題となる。秋播きの場合、生育期の湿害は秋季に雨が多いと幼植物の段階で発生するほか、積雪のある地域では春季に融雪水による湿害が起こる。また、コムギが登熟期となり、周囲の水田で代かきの準備が始まると地域全体の地下水位が上昇して湿害を受ける。土壌の過湿にともなうコムギの生育阻害の原因は温度により異なり、低温の冬季には主に根系の酸素不足が原因となり、温度が上昇する春季には土壌中の微生物の活動で生成される還元物質による害が加わる（山崎 1952）。

コムギの湿害は海外でも広い範囲で発生しており、特にインド、中国、エジプトのナイル川のデルタ地帯などで問題になっている。インドの北インドーガンジス平原だけでも、時として



写真1 湛水処理により発生させたコムギの湿害

250万haのコムギが被害を受けるという。また、湿害は南及び東南アジアのイネームギ地帯（たとえば、ベトナム、タイ、バングラディシュ）やアメリカ合衆国の南部（ジョージア州やミシシッピ州、ルイジアナ州）などでも広く発生している（Samad *et al.* 2001）。さらに、通常は旱魃が問題になりやすいオーストラリアでも、湿害が発生して問題になる地域がある。コムギの主産地のひとつである西オーストラリア州では、最大で栽培面積の4割にあたる165万haで湿害が発生するといわれている。その原因としては、降雨の不均一性や粘土質の上に砂が積もった土壌構造によることが指摘されている（川口 2010b）。なお、オーストラリアのような乾燥地では、土壌の表層に多くの塩が集積しており、土壌の表面水や浅い層の地下水に塩類が多く溶けこむために、湿害は塩害とともに起こることが特徴的である。さらに、降水量が少ないために灌漑栽培が行われている地域でさえも、灌漑

水の排水不良により一部に湿害が発生することもある。

コムギの栽培で湿害を防ぐためには、圃場の排水機能を高めることが最大の対策となる。わが国の水田では明渠、暗渠、弾丸暗渠及び心土破碎を組み合わせた排水対策が行われており、西日本ではそれらに加えて畝立て栽培により湿害を防ぐ努力がなされている。しかし、これらの排水対策には多くの労力と費用が必要となり、生産者への負担が大きい（農研機構作物研究所 2011）。

このため、コストのかからない湿害対策として、耐湿性が強い品種を作出して普及させることが求められている（間野・小柳 2009）。耐湿性品種が持つべき遺伝的特性としては発芽・出芽期の特性も重要であるが（武田 1986）、本稿で生育期の耐湿性と関係の深い通気組織に焦点を合わせてとりまとめる。

II 回避に関わる特性

生育期の湿害を軽減するための植物側の特性としては、土壌の過湿状態から免れる回避か、土壌の過湿に対する耐性のいずれかに関係する特性が必要である。このうち湿害の回避に関わる遺伝的特性としては、コムギでは早生化と浅根化をあげることができる。

1) 早生化

わが国では、コムギ作のほとんどが秋播きコムギであるが、秋播きは梅雨入り前後に収穫期を迎えるために登熟期に湿害を受けることがある。したがって、早生化は耐湿性向上のための目標形質のひとつになり得るが、穂に対する雨ぬれの害、特に穂発芽や病害の発生を防ぐため、早生化はわが国のコムギ育種では古くから重要な育種目標となってきた。その結果、西日本のコムギ品種の改良は十分に進み、入梅入り前後に収穫期を迎える品種が開発されている。一方、

東日本や北日本でも、今後さらに早生化させることにより、降水量が多くなる前に収穫することができるようになれば、湿害を回避しやすくなると考えられる。

2) 浅根化

イネはコムギなどの畑作物に比べて浅い根系を作るが（小柳 1998）、浅い根系を持つ植物は、地下水位が上昇した際に湿害を回避するのに有効であるだけでなく、湛水状態で地表根を形成しやすいと考えられる。土壌が過湿になった場合でも、土壌の表層では比較的酸素濃度が高く、好気的な環境が維持される。このため、湿害を回避できる品種を育成するために、浅根化は改良目標のひとつとなる。ただ、湿害が問題になりやすい西日本においては、これまでも育種のなかで無意識的に浅根化が進められてきた（関塚 1950）。その結果、現在の西日本の品種は世

界的にも浅い根系を作る品種が多くなっている。

耐湿性の向上に及ぼす浅根化の効果を明らかにするため、小柳ら（2004）は実験的に浅根性の系統を作出し、深根性の系統と耐湿性を比較した。その結果、浅根性の系統群は、深根性の系統群に比べて若干、耐湿性が強いという結果が得られたが、その程度は実用的な観点からは不十分であることも同時に明らかになった。このため、浅根化のみでコムギの耐湿性品種が育成できるとは考えにくい。また、コムギが極端

に浅根化すると排水の良い圃場や畝立て栽培などでは乾燥害や枯れ熟れ様病害が起こることも考えられるため注意を要する。

一方、逆に深根性のムギほど耐湿性が強いとする見方もある（山崎 1952）。これは、耐湿性はオオムギに比べコムギで若干、強いといわれているが、コムギはオオムギよりも深い根系を作るためであろう。このように、浅根化による湿害の回避については、種間で考える場合と品種間で考える場合で見方が異なる。

III 耐性に関わる根の特性

植物が土壌の過湿に耐えるために必要な特性は、主に根に関わるものであり、それらは生理的な特性と形態的な特性に分けることができる。根の生理的な特性のなかで代表的なものは、低酸素条件下で無気呼吸を続ける能力である。無気呼吸は、根が長期の低酸素条件下でも生存を続けるために必要となる（Armstrong 1979, Jackson and Drew 1984, 塩野ら 2008）。反面、低酸素状態に置かれた根がエネルギー効率の高い好気呼吸を続けるためには、根の内部を通じて地上部から酸素を取り入れる通気系が必要となる。この通気系を構成する通気組織は、イネなどの湿生植物で顕著に見られるが、イネ科の作物に限らずダイズなどの双子葉の作物においても耐湿性に関わる重要な形態的特徴である（Shimamura *et al.* 2003, 2010）。また、根の外皮や皮層の外側の細胞層が木化（リグニン化）することで根の構造を維持し、過湿な還元土壌で生成する生育阻害物質から根の内部を保護する役割を持つと考えられている。このため、木化は根を湿害から守るための重要な形質となる（山崎 1952）。

1) 耐湿性に関わる根の内部構造の差異

山崎（1952）は畑作物の湿害について土壌学、植物学及び作物学に及ぶ総合的な研究を行った。そのなかで、耐湿性との関係において、根の皮

層細胞の配列や土壌が過湿となった時の通気組織の形成程度や木化の程度などを観察し、草本植物を8群に分類した（表1）。そのうち、第1～3群の植物は耐湿性が弱く、第4～8群には耐湿性が強い植物が多く含まれている。コムギ及びオオムギを含む第3群の植物は、過湿により根の外皮及び皮層が共に木化するもので、皮層の細胞は斜列に配置され、湿地では巨大な細胞間隙ができるとされている。第3群のコムギやオオムギは、第1群のネギやニンジン、第2群のジャガイモ、トマト、ソバなどよりも多湿な土壌に栽培できるが、第4群のワサビ、第5群のサトイモ、第6群のハス、第7群のイネ、第8群のイグサなどに比べれば耐湿性が弱い。このうち、第6～8群の植物には恒常的な通気組織を作り耐湿性が強い作物が多い。

通気組織は皮層細胞の崩壊によって生ずるため、皮層の細胞が直列に配置されているか、斜列に配置されているかで、形成される通気組織の形が違ってくる。イネなどの第7群の植物では皮層の細胞が直列に配置されているため、その通気組織は放射方向に長い形態となる。なお、この山崎（1952）の研究は、その後英国のJustin and Armstrong（1987）により追認され、発展した。

また、山崎（1952）は土壌の過湿にともなう根の木化にも着目した。これに関して、最近の研究で、木化（リグニン化）や木栓化（スベリ

表 1 耐湿性との関係からみた根の形態的特徴による草本植物の分類

	分類の基準	主な植物種	耐湿性	備考
第1群	外皮・皮層に木化が見られない	ネギ、タマネギ、ニンジン、レンゲ	耐湿性が比較的弱いものが多い	皮層の細胞は斜列で、細胞間隙は少ない。
第2群	外皮は木化し、皮層は木化しない	ジャガイモ、トマト、ソバ	第1群よりやや土壌の多湿に耐える	皮層の細胞は斜列。
第3群	外皮と皮層が共に木化する	コムギ、オオムギ	第1, 2群より多湿な土壌に栽培できる	皮層の細胞は斜列で、湿地では巨大な細胞間隙ができる。
第4群	中心柱が木化する	アブラナ、ワサビ、サツマイモ	かなりの土壌多湿に耐える	
第5群	根にタンニン様物質を含む	サトイモ、スギナ	湿地に強い	皮層の細胞は斜列のものが多い。
第6群	皮層に特有な細胞間隙をもつ	ハス、カヤツリグサ、クワイ、オモダカ	一般に耐湿性が強い	外皮・皮層に木化がみられないものが多い。皮層の細胞は特異的な配列。
第7群	外皮が強く木化し、皮層内に巨大な細胞間隙を生ずる	水稻、陸稻、ハトムギ、ツユクサ	沼沢地に生育するものが含まれる	皮層の細胞が直列で、正常な生育条件下でも大きな細胞間隙を生ずる。
第8群	外皮・表皮・根毛が強く木化し、皮層内に細胞間隙を生ずる	イグサ、カキツバタ	耐湿性の極めて強いものが含まれる	

山崎 (1952) より抜粋。

ン化) した外皮は、通気組織を通じて運ばれてくる酸素が根端に到達する前に、放射方向に根の外に漏出することを防ぐROL (Radial Oxygen Loss, Armstrong 1979) バリアとして機能していることが明らかになりつつあり(塩野ら 2008, 石澤 2010)、これも耐湿性に関わる根の形態的な特徴としてあげられている。

2) 通気組織の種類と機能

通気組織は、単子葉の作物ではイネ、双子葉の作物ではレンコン (ハス) を代表とする多くの湿生植物の根や茎葉部によく発達する空洞で、これを通じて地上部から地下部に酸素が輸送され、湛水条件下でも根や根端が窒息することなく成長する仕組みが作られている (山崎 1952, 有門 1955a,b, Justin and Armstrong 1987, 巽 1998)。

通気組織は、その形成過程の違いから破生通気組織と離生通気組織に分けることができる

(Justin and Armstrong 1987, 石澤 2010)。破生通気組織は、器官の一部の細胞が死ぬことにより空洞ができるものである。イネの根では、土壌の水分条件に関わらず通気組織が形成されるため恒常的な通気組織といわれている。一方、コムギやトウモロコシの根では、土壌が過湿や湛水状態になって初めて通気組織が形成されるため、湛水誘導的な通気組織といわれている。トウモロコシの根やトマトの茎にみられる破生通気組織の形成には植物ホルモンのエチレンが関係することがよく知られており、エチレンの作用によりセルラーゼなどの活性が高くなり細胞が分解される (Kawase 1981)。しかし、根の破生通気組織の形成において、皮層のある細胞が分解され、他の細胞が分解されずに残るメカニズムは、いまだに解明されていない。

一方の離生通気組織は、細胞死を伴わずに細胞層が離れることにより形成されるものであり (Seago *et al.* 2005, 塩野ら 2008)、水生植物で

発達が著しい（石澤 2010）。典型的な離生通気組織は、ガマやアブラナ科の植物などの根で形成されるが、その形成機構に関する研究は少ない（塩野ら 2008）。

また、通気組織は別な見方から根の基本組織中にできる1次通気組織と内皮や内鞘の分裂によってできる2次通気組織に分類できる。1次通気組織はイネやコムギ、トウモロコシのようなイネ科作物で形成され（間野・小柳 2009, 巽 1998）、2次通気組織はダイズなど双子葉の作物によく形成される（Shimamura *et al.* 1993, 2010, 巽 1998）。

通気組織を通じて根端部に送られる酸素は、その一部が根から土壤中に漏出し、土壤の還元的环境を酸化的に変える役割も担っている。これにより、過湿に伴い還元土壤中で生成する有害な Mn^{2+} や Fe^{2+} を酸化して根からの過剰な吸収を抑制している（井上 2010）。

このように、過湿な土壤中で植物が生育するためには、多くの植物で通気組織が重要な役割を担っていることは間違いないが、一方で、湿地に生育しているにも関わらず、通気組織を作らない植物もある（上埜 1998）。このため、植物が湿地で生育するために通気組織が不可欠であると断定することはできないようである。

3) コムギにおける通気系

コムギでは、通常は根に通気組織が形成されないが、土壤が過湿状態になると皮層に誘導的

な破生通気組織が形成される（図1）。コムギが湛水状態に置かれると約2日で種子根の根端から基部側2-5cmほどの所から皮層に誘導的な通気組織が形成されはじめる（Haque *et al.* 2010）。

有門（1955a,b）はコムギとオオムギを含む多くの作物について、植物体全体の通気系に関する先駆的な研究を行った。図2のように、減圧するためのガラス器具に植物を取り付け、強制的に空気を通すのに必要な圧力を測定した。その結果、イネではわずかな圧力をかけるだけで通気されるが、畑作物では高い圧力をかけないと体内に空気が流れない。この結果から、強い耐湿性を示す作物は機能の高い通気系を持つとした。

コムギやオオムギで通気に高い圧力が必要となるのは、葉鞘が茎に接着する部分や根の基部に細胞間隙がみられず通気系が閉じているためであるが、あらかじめ湛水条件で生育させておくと通気に必要な圧力が低下する。ただし、その場合でも、コムギやオオムギの通気圧は、イネに比べればかなり大きいことから、通気能力は不十分である。特に、出穂期以降は伸長節間部の葉鞘基部に通気間隙を欠き、植物体全体としては通気系がほとんど閉塞する。なお、有門（1955a,b）の研究は、その後、わが国では発展しなかったが、約30年後にドイツのErdmann *et al.*（1988）により、コムギの通気系は根と茎の接点でつまっていることや周囲が酸素不足に

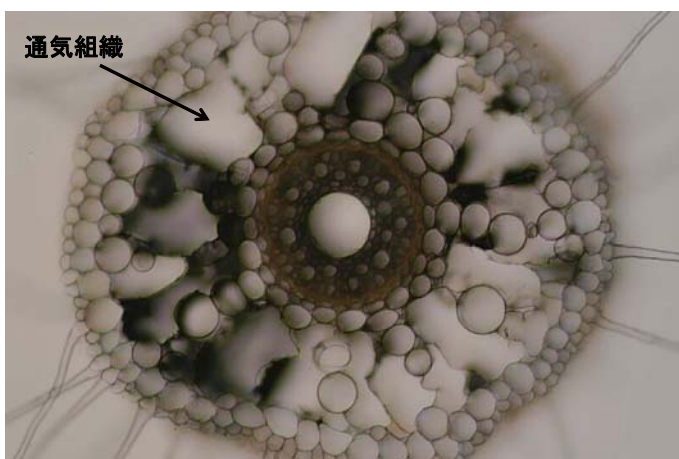


図1 コムギの根に形成された誘導的な通気組織

写真提供：島村聡博士

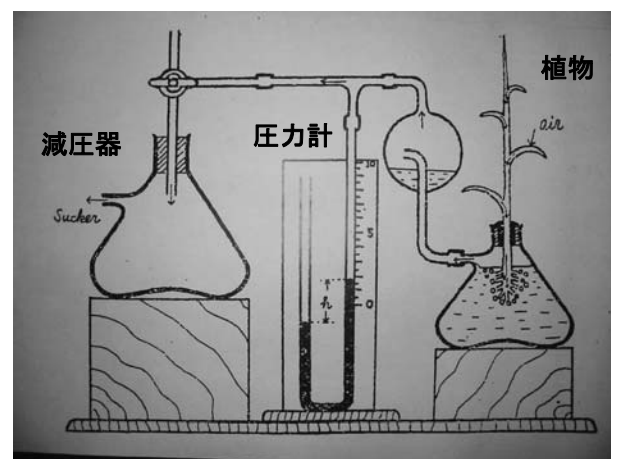


図2 植物の通気性を測定するための有門（1955）の方法

なるとそこに空隙ができて通気されるようになることなどがようやく再確認された。

IV コムギの耐湿性の品種間差異

わが国では有門 (1955a,b) の研究以降、コムギの通気組織に関する研究は行われなかったが、耐湿性品種の育成を念頭において、コムギの耐湿性の品種間差を調べた研究が多く行われた。その代表例として、同時期に東海近畿農業試験場で行われた耐湿性検定を取り上げる。

池田ら (1954, 1955) は、三重県に所在した東海近畿農業試験場の水稻作付け跡の水田に長さ 2 m40cm、幅45cmの傾斜畝を数多く作り、コムギ29品種、オオムギ21品種を栽培して耐湿性の検定を行った。傾斜畝は低いところで地表面から 9 cm、高いところで33cmに傾斜させ、コムギでは検定する品種と比較するコムギ「埼玉27号」を並べて植えた。葉令が3-4となる1月の中旬から成熟期まで、水田の水深を畝の低い部分と同じ高さとなるように調節して、湿害を発生させた。

収穫期に稈長を指標として品種による耐湿性の強弱を判定したところ、いずれの品種も、稈長は畝の低い場所に植えられた個体ほど低くなったが、その低下程度を同じ畝に植えた比較品種「埼玉27号」と比較し、播種位置にともなう稈長の減少程度を比べることにより、耐湿性を判定した。

また、池田ら (1954, 1955) は、圃場検定と同じ品種を用いて土壌恒温槽を用いた幼苗検定も行った。長さ80cm、幅18cm、深さ24cmのブリキ箱2個に土をつめ、コムギとオオムギを生育させ、2葉期に達したときに一方のブリキ箱を湛水処理した。これにより、処理前には600mVであった土壌の酸化還元電位は、処理後5日で230mV、処理後11日で100mVに低下した。葉枯れ程度を指標として耐湿性を評価したが、このような条件で、オオムギは湛水後4～5日で葉枯れが現れはじめ、コムギでは5～7日で葉枯れが現れ始めた。葉枯れ程度の品種間差が明瞭

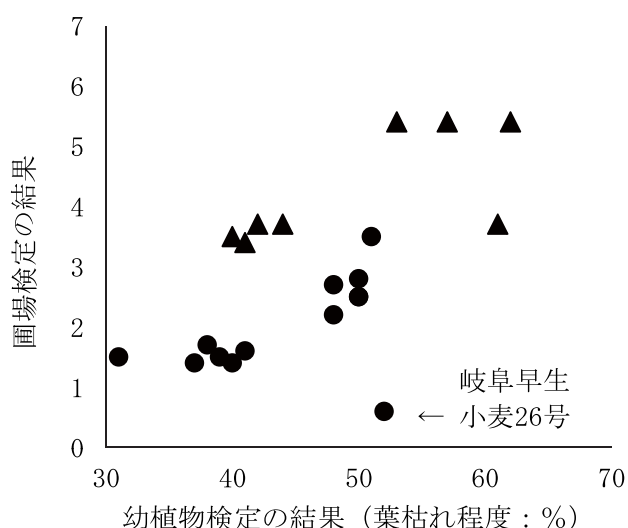


図3 土壌恒温槽を用いて調べたコムギとオオムギの葉枯れ歩合と圃場で調べた耐湿性の関係 (池田ら 1954)

横軸の幼苗検定は数値が小さいほど耐湿性が強いことを示す。縦軸は圃場の傾斜畝における稈長を指標とした耐湿性の相対評価で、数値が小さいほど耐湿性が強いことを示す。

〇: コムギ、▲: オオムギ

「岐阜早生小麦26号」は、圃場検定で耐湿性が最も強いとされたコムギ3品種のうちのひとつ。

に現れたのはオオムギで6～9日、コムギで7～11日であったため、この時期に品種比較を行った。

池田ら (1954, 1955) は、上記の圃場検定と幼苗検定の結果は、早生品種「岐阜早生小麦26号」など一部の例外を除けばほぼ一致したとし (図3)、圃場検定の結果から「農林58号」、「農林43号」及び「岐阜早生小麦26号」の3品種を耐湿性が強い品種として選定した。しかし残念ながらその後、これらの品種を用いて耐湿性の品種が育成されることはなかった。これは圃場試験においては圃場内で湿害の発生程度が不均一なことが多く、田面のわずかな凹凸が検定結果に影響を与えるために誤差が大きくなり、実験の再現性が低いことと関係していると考えられる (小柳ら 2004)。また、ここで行われた幼苗検定は (池田ら 1954)、湿害を発生させやすくするために温度を25℃に上げて行われたが、実際

の圃場でこの温度になるのは、コムギが収穫を終えた夏季となることから、冬作物であるコムギにとって必ずしも適切な温度条件ではなかったという問題も抱えていた。

わが国では、これ以外にもコムギの耐湿性の品種比較が数多く行われてきたが、研究例により選定された品種が異なり（吉田1977a,b）、有望な遺伝資源を特定することはできなかった。これは、研究者によって供試品種、検定法、耐湿性の強弱の基準や分類法などが異なるためと考えられたが（吉田1977a,b）、実はそれだけではなく、コムギの耐湿性の品種間差自体が極め

て小さいことを示しているのではないかと思われる。実際、農業研究センターにおいて、池田ら（1954）が耐湿性品種として選定した「農林58号」及び「農林43号」を含む国内の130余りのコムギ品種を過湿な水田圃場と対照の畑圃場で栽培して比較した例でも、両圃場の草丈は密接な正の相関関係にあり、草丈における品種と処理の交互作用関係はみられなかった（安倍ら2009）。このことは、畑圃場で生育の良い品種は過湿な水田圃場でも生育が良いということを示しており、実用的な耐湿性品種は存在しないといえる。

V コムギの耐湿性と通気組織の関係

海外のいくつかの研究では、コムギの根の誘導的な通気組織の形成量に品種間差異があるとしたうえで、通気組織を形成しやすく、空隙率の高い品種は耐湿性が強いという報告がなされている。これらの報告では、通気組織の形成程度は根の横断切片を顕微鏡観察して、通気組織の面積が皮層の面積または根全体の面積に占める割合が算出されている。また、根の空隙率は、根全体の通気組織の形成量を測定するために、通気組織の中にある空気を水で置換し、図4のような比重ビン（ピクノメーター）で測定する



図4 根の空隙率を測るために用いる比重ビン（ピクノメーター）
手前は大きさの比較のためのクリップ。

方法で行われている（上埜 1998）。

1) カリフォルニア大学における研究例（コムギ品種「Pato」）

1969年にYu *et al.* (1969) により、根の空隙率とコムギの耐湿性との関係が報告された。この研究ではオオムギ、トウモロコシ、ヒマワリ、トマトとともにコムギ2品種「Pato」と「Inia」が供試された。高さ43cm、直径11cmの円筒形の容器に土をつめ、コムギを2週間生育させて処理を開始した。排水区、地上1cmの水位で11日間連続湛水する完全湛水区、2日間湛水して5日排水するサイクルを繰り返す一時的湛水区を設け、コムギの生育と根の空隙率を調べた。測定の結果、完全湛水処理によりコムギ品種「Pato」では根の空隙率が15%程度となり、コムギ品種「Inia」の2倍程度大きかった。コムギ品種「Pato」は湛水による障害が少なかったが、これは根の空隙率が高くなるため、通気系が機能したと結論づけた。ところが、この実験では、湛水区におけるコムギの乾物重は「Pato」が1.9gであり、「Inia」が3.5gであった（表2）。一方、排水区の乾物重は「Inia」が7.9gであったのに対して、「Pato」は3.3gであったことから、排水区との比率を計算すると確かに「Pato」

表2 湛水处理条件下におけるコムギ植物体の乾物重

品種	排水区 (g)	完全湛水区 (g)	一時的湛水区 (g)
Pato	3.3	1.9*(58%)	2.3*(70%)
Inia	7.9	3.5*(44%)	5.8 ^{ns} (73%)

Yu *et al.* (1969) より抜粋. 括弧内の数字は対排水区比.

*: 排水区との差が5%水準で有意, ns: 有意差なし.

のほうが耐湿性は強いということになる。ところが、湛水区の間で生育量の絶対値を比較すると「Inia」のほうが大きいため、見方によっては耐湿性の強弱の結論が逆転する。さらに同じ実験で、一時的湛水区で地上部の乾物重をみると絶対値だけでなく、排水区との比率でも「Inia」の値が若干大きいため、「Pato」は耐湿性が強いという著者らの結論には疑問が残る。

2) ジョージア大学における研究（コムギ品種「Savannah」）

Huang *et al.* (1994) は、コムギの耐湿性の育種に活用する目的で、コムギ6品種の耐湿性を評価した。コムギ品種「Bayles」、「FL302」、「Coker-9766」、「BR34」、「Gore」及び「Savannah」を供試し、14日または21日間、通気した培養液と低酸素条件とした培養液で育て、茎葉及び根の乾物重と根の通気組織の形成程度を調べた。このうち21日間処理を行った場合、「Savannah」と「Gore」は、低酸素処理区の地上部（茎葉）の乾物重は通気区の74%あるいは65%であったが、その他の4品種は40%台に低下した（表3）。また、根の乾物重も「Savannah」などでは低下程度が少なかった。一方、根の通気組織は、「Savannah」と「Gore」は根の皮層の面積に占

める通気組織の面積の割合が25%以上であったが、他の4品種は10-20%に過ぎなかった。このことから、特にコムギ品種「Savannah」は、低酸素条件にしたときに根に通気組織を形成しやすく、そのために生育量が低下しない耐湿性品種であると結論づけた。なお、この「Savannah」は、ルイジアナ州立大学のMusgrave博士から圃場試験の結果として「耐湿性が強い品種」として紹介されたとしているが（Huang *et al.* 1994）、翌年発表されたMusgrave (1994) の関連の論文では、そもそも「Savannah」は供試品種に含まれておらず、コムギ品種の耐湿性の品種間差自体が不明瞭であったとの結論が述べられている。

さらに「Savannah」は、最近の英国における研究（Dickin *et al.* 2009）でも供試されている。そこでは、コムギ品種の冬季の湛水へ耐性が5つの試験により評価された。「Savannah」は、その最初の試験に供されたが、耐湿性が強いという結果は得られず、それ以降の試験には供されなかった。このように「Savannah」の耐湿性が強いという報告は、その後、他の研究者の追試により確認されていない。

3) 西オーストラリア大学における研究例（ライコムギ品種「Muir」）

1992年に西オーストラリア大学のThomson *et al.* (1992) がコムギ2品種とライコムギ1品種を用いて耐湿性の評価を行った。ライコムギは、コムギにライムギの遺伝的形質を導入する目的で作られた人工的な属間作物で、すでに広く栽培されており、もし耐湿性が強ければコム

表3 低酸素条件下（21日処理）におけるコムギ6品種の地上部乾物重

品種	茎葉			根		
	通気区 (g/個体)	低酸素区 (g/個体)	比 (%)	通気区 (g/個体)	低酸素区 (g/個体)	比 (%)
Bayles	2.94	1.36	46	0.43	0.15	35
FL302	4.19	1.95	47	0.74	0.12	16
Coker-9766	3.70	1.74	47	0.56	0.17	30
BR34	4.52	2.09	46	0.71	0.36	51
Gore	3.24	2.10	65	0.56	0.33	59
Savannah	2.90	2.15	74	0.42	0.28	67

Huang *et al.* (1994) より抜粋.

比(%)は、低酸素区の数値の対通気区比.

ギの遺伝的な改良に使う遺伝資源として有望であると考えられた。ここで供試されたライコムギ品種は「Muir」であり、供試したコムギ品種は西オーストラリア州で一般に栽培される品種「Gamenya」及び「Kite」であった。

研究では、砂耕で湛水処理を行う区と湛水環境を模した寒天溶液で処理を行う区を設けた。寒天溶液は0.05%または0.1%で、寒天が培養液中の酸素の流動を妨げ、空気中から酸素が溶け込むのを防ぐことにより、湿害が起こりやすい停滞水を模した環境を作るもので、最初に窒素をバブリングして酸素濃度を下げ、模擬的に湿害を生じさせるものである。

実験の結果、表4のように、コムギ品種「Gamenya」は寒天溶液での地上部重が通気区の79%となったが、ライコムギ「Muir」では地上部重の減少は見られなかった。節根の通気組織は、通気した培養液では形成されなかったが、寒天溶液で生育させた場合、通気組織が根の横断面に占める割合は、コムギ品種「Gamenya」で6.7%、ライコムギ「Muir」で12.7%であった。これらのことから、ライコムギ「Muir」は節根に通気組織を形成することにより嫌気条件に耐える性質があるとした。

その後、Watkin *et al.* (1998) が同じ3品種（コムギ2品種とライコムギ1品種）を用いて寒天溶液で育て、節根の根端から5 cmのところの通気組織を観察した結果、根の横断面全体に占める通気組織の割合は、ライコムギ「Muir」が18%で、コムギ「Kite」の14%、コムギ「Gamenya」の12%に比べて有意に大きいとした。また、ライコムギ「Muir」はコムギ2品種に比べて、寒天溶液で有意に多い節根を生じ

させた。しかしながら、地上部の生育を見ると、ライコムギ「Muir」の耐湿性が強いという結論にはならない。

その後、この研究グループは、耐湿性の新たな遺伝資源としてコムギの野生近縁種で耐湿性の強いハمامギクサ (*Hordeum marinum*) に注目し、コムギとの属間雑種を作り、コムギの耐湿性の向上を目指している (Garthwaite *et al.* 2008, 川口・安倍 2010)。このことは、コムギ品種間だけでなく、耐湿性の遺伝資源候補をライコムギに広げてみてもなお、コムギの耐湿性を向上させることができなかったことを示している。

なお、他にもスペルトコムギの耐湿性がパンコムギの耐湿性に比べて強いということを前提にして、スイスのグループがスペルトコムギとパンコムギを交雑してQTL解析を行っているが、耐湿性と関係があるとしたQTLが10個と多数であったこともあり (Burgos *et al.* 2001a,b)、その後の研究の発展には結びついていない。

4) 西オーストラリア州農業局における研究例（金属元素の過剰）

Setter *et al.* (1999) 及びSetter and Waters (2003) は、西オーストラリア州における圃場試験を行い、地下水位と湿害の発生の関係を調べているが、その中でコムギ16品種で比較すると、根に通気組織ができやすい品種ほど過湿な土壌条件での収量が大いことを報告した。しかし、その後は、この関係を否定している (Setter 私信, 塩野ら 2008)。現在、Setter *et al.* (2009) は、コムギの耐湿性は金属イオン (Fe^{2+} 、 Mn^{2+} 及び Al^{3+} など) の過剰害に対する耐性そのものであると考えている。

表4 寒天溶液におけるコムギの茎葉部と節根の生体重

品種	茎葉部の生体重			節根の生体重		
	通気区 (g/個体)	寒天溶液区 (g/個体)	比 (%)	通気区 (g/個体)	寒天溶液区 (g/個体)	比 (%)
Gamenya	5.26±0.32	4.13±0.10	79	0.49±0.06	0.38±0.05	78
Muir	6.19±0.16	6.62±0.43	107	1.67±0.06	1.45±0.14	87

Thomson *et al.* (1992) より抜粋。平均値±標準誤差 (n=3)。
比 (%) は、寒天溶液区の数値の対通気区比。

酸性やアルカリ性が強い土壌では、過湿になると重金属の過剰害が問題になりやすくなるが、Setter *et al.* (2009) は、インドや西オーストラリアで土壌のpHが4や10などの適正範囲外にある圃場で試験を行った結果から、コムギの耐湿性品種は金属元素の過剰害に耐性を持つ品

種であると考えている。しかし、わが国の農耕地の土壌はほとんどの場合、pHが矯正されていることや強還元田がほとんどなくなったことから、現代のわが国におけるコムギの湿害の発生条件は、これとは大きくことなると考えられる。

VI おわりに

以上のように、コムギを初めとする畑作物の耐湿性に関する研究は、1950年代に山崎 (1952) 及び有門 (1955a,b) により行われた研究が世界に先駆けたものであった。その後、国内外でコムギの育種を目標として耐湿性の検定が数多く行われたが (吉田 1977a,b, Setter and Waters 2003)、いまだに確実な耐湿性品種は見出されていない。また、品種間で耐湿性が異なるということを前提として、耐湿性の遺伝を調べた結果も発表されているが (Boru *et al.* 2001)、その後の品種改良や遺伝研究には結びついていない。このため最近では、耐湿性そのものではなく、耐湿性に関係する遺伝的な形質を育種目標とし、それらを組み合わせることで耐湿性のコムギ品種を作出しようという研究方向がとられ

るようになってきた (安倍ら 2009)。このうち、通気組織に関する研究は山崎 (1952) 及び有門 (1955a,b) の研究以降、主に海外で品種間差異に関する研究が行われた。しかしながら、コムギの湛水誘導的な通気組織の形成能の品種間差は小さく不安定で、いずれのコムギ品種も遺伝資源として十分ではない。このため、イネを初めとする湿生植物から遺伝子技術的な手法を用いて恒常的な通気組織の形成に関与する遺伝子をコムギに導入しようとする試みが始まっている (安倍ら 2009)。これにより、イネのように恒常的な通気組織を形成するコムギが作出されれば、通気組織の役割を解明することができるようになるため、この取り組みに大きな期待が寄せられている。

謝 辞

本原稿の作成にあたり、農研機構作物研究所大豆生理研究チーム (現、農研機構東北農業研究センター水田作研究領域) 島村聡博士に有益

なご助言をいただいた。記して感謝の意を表する。

引用文献

安倍史高・中園幹生・間野吉郎・川口健太郎・小柳敦史 (2009) 植物の根に関する諸問題 [185] -イネ科作物の耐湿性と根の通気組織

に関する共同研究-。農業および園芸, 84(7), 739-745.
有門博樹 (1955a) 通気系の発達と耐湿性との

- 関係（第5報）麦類及び二、三の牧草類に於ける通気系について．日本作物学会紀事，23（4），287-290．
- 有門博樹（1955b）通気系の発達と耐湿性との関係（第6報）麦類及び数種牧草類の湛水処理に対する生態的並びに解剖学的反応．日本作物学会紀事，24（1），53-58．
- Armstrong, W. (1979) Aeration in higher plants. *Adv. Bot. Res.* 7, 226-332.
- Burgos, St., P. Stamp and J. E. Schmid (2001a) Agronomic and Physiological Study of Cold and Flooding Tolerance of Spelt (*Triticum spelta* L.) and Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science*, 187, 195-202.
- Burgos, M. St., M. M. Messmer, P. Stamp and J.E. Schmid (2001b) Flooding tolerance of spelt (*Triticum spelta* L.) compared to wheat (*Triticum aestivum* L.) – A physiological and genetic approach. *Euphytica*, 122, 287-295.
- Boru, G., van Ginkel, M., Kronstad, W. E. and Boersma L. (2001) Expression and inheritance of tolerance to waterlogging stress in wheat. *Euphytica*, 117, 91-98.
- Dickin, E., S. Bennett and D. Wright (2009) Growth and yield responses of UK wheat cultivars to winter waterlogging. *Journal of Agricultural Science*, 147, 127-140.
- 江口久夫（1986）麦生産コストの低減と栽培技術改善の方向．米麦改良，1986年8月号，14-24．
- Erdmann, B., E. M. Wiedenroth and D. Ostareck (1988) Anatomy of the root-shoot junction in wheat seedling with respect to internal oxygen transport and root growth retardation by external oxygen shortage. *Annals of Botany*, 62, 521-529.
- Garthwaite, A. J., W. Armstrong and T. D. Colmer (2008) Assessment of O₂ diffusivity across the barrier to radial O₂ loss in adventitious roots of *Hordeum marinum*. *New Phytologist*, 179, 405-416.
- Haque, M. E., F. Abe and K. Kawaguchi (2010) Formation and extension of lysigenous aerenchyma in seminal root cortex of spring wheat (*Triticum aestivum* cv. Bobwhite line SH 98 26) seedlings under different strengths of waterlogging. *Plant Root*, 4, 31-39.
- 星川清親（1980）新編食用作物．養賢堂，697pp.
- Huang, B., J. W. Johnson, D. S. NeSmith and D. C. Bridges (1994) Root and shoot growth of wheat genotypes in response to hypoxia and subsequent resumption of aeration. *Crop Science*, 34, 1538-1544.
- 井上智美（2010）“水生植物の生態と栄養吸収機能”．湿地環境と作物－環境と調和した作物生産をめざして－．坂上潤一ら編．養賢堂，42-49．
- 石原邦（2010）“21世紀農業技術の方向”．大日本農会叢書 8. 21世紀の農業を考える－第三世代農業の構築を目指して－．大日本農会，139-190．
- 石澤公明（2010）“水生植物の生存戦略”．湿地環境と作物－環境と調和した作物生産をめざして－．坂上潤一ら編．養賢堂，59-63．
- 池田利良・東駿次・川出武夫・西郷昭三郎（1954）麦類品種の耐湿性に関する研究 第1報 麦類品種の耐湿性検定法に関する研究．東海近畿農業試験場研究報告，1，21-26．
- 池田利良・東駿次・川出武夫・西郷昭三郎（1955）麦類品種の耐湿性に関する研究 第2報 麦類に於ける耐湿性の品種間差異．東海近畿農業試験場研究報告，2，11-16．
- Jackson, M. B. and M. C. Drew (1984) “Chapter 3. Effects of Flooding on Growth and Metabolism of Herbaceous Plants”. *Flooding and Plant Growth*. Kozlowski, T. T. ed. San Diego, Academic Press Inc., 47-128.
- Justin S. H. F. W. and W. Armstrong (1987) The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytologist*, 106, 465-495.
- 川口健太郎（2010a）“麦類”．湿地環境と作物－環境と調和した作物生産をめざして－．坂上

- 潤一ら編, 養賢堂, 139-150.
- 川口健太郎 (2010b) 水不足のオーストラリアで湿害研究. STAFF Newsletter, 2010年1月号, 3.
- 川口健太郎・安倍史高 (2010) 遺伝子組換え技術の農作物への利用に関するこれまでの情勢と2008年における動向. 作物研究所研究報告, 11, 17-30.
- Kawase, M. (1981) Effect of ethylene on aerenchyma development. American Journal of Botany, 68 (5), 651-658.
- 間野吉郎・小柳敦史 (2009) イネ科の耐湿性研究の現状と今後の展開方向. 日本作物学会紀事, 78 (4), 441-448.
- Musgrave, M. E. (1994) Waterlogging effects on yield and photosynthesis in eight winter wheat cultivars. Crop Science, 34, 1314-1318.
- 農研機構作物研究所 (2011) 麦・大豆栽培における湿害の現実と研究展開－水田高度利用に向けた耐湿性の生理・遺伝研究－. 平成22年度農研機構シンポジウム報告集, 75pp.
- 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. 日本作物学会紀事, 67 (1), 3-10.
- 小柳敦史・乙部 (桐渕) 千雅子・柳澤貴司・三浦重典・小林浩幸・村中聡 (2004) 根系の深さが異なるコムギ実験系統群の過湿な水田圃場における生育と収量. 日本作物学会紀事, 73 (3), 300-308.
- 小柳敦史 (2010) 小麦の湿害被害の実態と耐湿性研究の現状. 米麦改良, 2010年5月号, 6-12.
- Samad, A., C. A. Meisner, M. Saifuzzaman and M. van Ginkel (2001) "Waterlogging tolerance". Application of Physiology in Wheat Breeding. Reynolds, M. P. *et al.* eds. Mexico D.F., Mexico, CIMMYT, 136-144.
- Seago, J. L. Jr, L. C. Marsh, K. J. Stevens, A. Soukup, O. Votrubova and D. Enstone, E. (2005) A re-examination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma. Annals of Botany, 96, 565-579.
- 関塚清蔵 (1950) 麦類品種の幼苗期に於ける根系の差異に就いて. 育種研究, 4, 43-46.
- Setter, T. L., Burgess, P., Waters, I. and J. Kuo (1999) Genetic diversity of barley and wheat for waterlogging tolerance in western Australia. Proceedings of 9th Australian Barley Technical Symposium, 2.17.1-2.17.7.
- Setter, T. L. and I. Waters (2003) Review of prospects for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats. Plant and Soil, 253, 1-34.
- Setter, T. L., I. Waters, S. K. Sharma, K. N. Singh, N. Kulshreshtha, N. P. S. Yaduvanshi, P. C. Ram, B. N. Singh, J. Rane, G. McDonald, H. Khabaz-Saberi, T. B. Biddulph, R. Wilson, I. Barclay, R. McLean and M. Cakir (2009) Review of wheat improvement for waterlogging tolerance in Australia and India: the importance of anaerobiosis and element toxicities associated with different soils. Annals of Botany, 103, 221-235.
- Shimamura S., T. Mochizuki, Y. Nada, M. Fukuyama (2003) Formation and function of secondary aerenchyma in hypocotyl, roots and nodules of soybean (*Glycine max*) under flooded conditions. Plant and Soil, 251 (2), 351-359.
- Shimamura, S., R. Yamamoto, T. Nakamura, S. Shimada, S. Komatsu (2010) Stem hypertrophic lenticels and secondary aerenchyma enable oxygen transport to roots of soybean in flooded soil. Annals of Botany, 106 (2), 277-284.
- 塩野克宏・高橋宏和・中園幹生 (2008) 植物は過湿土壌にどのように適応しているのか. 化学と生物, 46 (4), 245-251.
- 武田和義 (1986) ストレス耐性資源作出におけるバイオテクノロジーと遺伝資源 6. 作物の水分ストレス耐性 a. 耐湿性の機構と遺伝資源. 農業技術, 42 (11), 501-507.
- 巽二郎 (1998) "通気組織". 根の事典. 根の事典編集委員会編. 朝倉書店, 14-16.

- Thomson, C. J., T. D. Colmer, E. L. J. Watkin and H. Greenway (1992) Tolerance of wheat (*Triticum aestivum* cvs. Gamenya and Kite) and triticale (*Triticosecale* cv. Muir) to waterlogging. *New Phytologist*, 120, 335-344.
- 上埜喜八 (1998) “土壌の過湿に対する根の形態的・生理的適応”. 根の事典. 根の事典編集委員会編. 朝倉書店, 232-233.
- Watkin, E. L. J., C. J. Thomson and H. Greenway (1998) Root development and aerenchyma formation in two wheat cultivars and one Triticale cultivar grown in stagnant agar and aerated nutrient solution. *Annals of Botany*, 81, 349-354.
- 吉田美夫 (1977a) 水田におけるムギの湿害の理論と実際 (1). 農業技術, 32, 492-496.
- 吉田美夫 (1977b) 水田におけるムギの湿害の理論と実際 (2). 農業技術, 32, 529-534.
- 山崎傳 (1952) 畑作物の湿害に関する土壌化学的並に植物生理学的研究. 農業技術研究所報告, B-1, 1-87.
- Yu, P. T., L. H. Stolzy and J. Letey (1969) Survival of plants under prolonged flooded conditions. *Agronomy Journal*, 61, 844-847.