

湿害軽減による多収を目指した麦・大豆の 栽培技術と耐湿性育種のイノベーション

麦・大豆栽培における湿害の現実と研究展開

川口健太郎

抄 録

わが国における水田転換畑で発生する畑作物の湿害について、その軽減克服のために何が必要かを討議するシンポジウムを行った。そこでは、湿害の軽減には、まず圃場管理における排水対策が基本にあることを確認した。また、新しく卵菌という病原菌の関与が明らかとなり、その防除による湿害軽減が期待された。これらは現場ですぐ使える技術として有効である。さらに、日本の気象、土壌環境において畑作物を安定的に生産するには、長期的な観点での耐湿性作物開発の取組みが重要である。耐湿性を付与する新しい考え方として、通気組織形成遺伝子の利用に期待がかけられた。湿害問題は難しく、研究継続の難しさも報告されたが、耐湿性のメカニズムの解明など、基礎的な研究に継続して取り組みながら、現場への技術導入には分野を結集しての協力体制をとることにより、耐湿性研究のイノベーションが果たされる可能性が示された。

キーワード：湿害 畑作物 水田転換畑 耐湿性 通気組織 卵菌 近縁野生種 遺伝子組換え

平成23年 5 月 9 日受付 平成23年 6 月29日受理

脚注 1：本稿は、生研センターイノベーション創出事業の一環として取りまとめたものである。

脚注 2：本文中、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－からの引用は、「記録」と称する。

Research activities on wet injury of wheat, barley and soybean in Japan

Kentaro KAWAGUCHI

Abstract

Wet injury of wheat, barley and soybean occurs frequently in Japan farming areas. To mitigate and resolve the problem, we held a symposium where stakeholders and basic scientists discussed this issue. First, we confirmed that good drainage manipulation in fields is a fundamental means to avoid wet injury. Second, a new finding about the relationships between pathogens and soybean seeds during germination was reported. Therefore, it suggested that pathogen control may diminish wet injury during germination. A hot topic was a novel approach to establish tolerant lines against waterlogging by genetic modification techniques using candidate genes for aerenchyma formation from *Zea nicaraguensis*. Wet injury is one of the most difficult constraints to resolve in agriculture; however, it is expected that advances in research through collaborative investigation by integrated research fields of various disciplines will help to reduce wet injury.

Key Words: Wet injury, Upland crops, Rice-wheat-soybean rotation, Aerenchyma, Tolerance to Waterlogging, *Pythium*, *Phytophthora*, Wild relatives

I 緒 言

湿害は、日本の麦、大豆の生産現場で慢性的に発生し、収穫量の低下を引き起こしており、畑作物生産における最大の課題となっている。湿害の発生原因の1つは、わが国の気象条件にあり、麦や大豆の発芽とその後の生長に好適な水分をはるかに越える降水量があること。もう1つは、水稻を作付けするべく基盤整備されてきた水田を畑として利用する、水田輪作あるいは水田転換畑で栽培していることも被害を助長する要因となっている。食糧増産を目標に、湿潤を好む稲を安定的に生産するため、狭く急傾斜の国土に豊富な水を利用して築き上げてきた日本の米作り環境の中で、稲とは性質が正反対の、比較的乾燥を好む畑作物を生産するという一見矛盾した現状の中では、湿害を解決することが十分な畑作物生産を行う上での必須条件と考えられている。

このような状況で研究現場に求められていることは、湿害の被害を軽減する圃場管理の方法や栽培方法であり、また、耐湿性の強い品種の開発である。これまで、現場での湿害の軽減、

ひいては克服を目指した研究が進められてきた。しかし、湿害の研究は難しい。その主な理由は、湿害の原因となる発生箇所が地下部であるために被害の症状が分かりにくい上、解析がしにくい。また、湿害の発生要因は多様で複雑を極めている。このため、今なお湿害対策の基本は圃場の排水管理にとどまり、畑作物には実用的な耐湿性品種はまだ開発されていない。

農研機構作物研究所では、以上のような状況を踏まえ、今一度、湿害の現実を把握するとともに、耐湿性メカニズムの生理・遺伝学的な研究分野における最近の研究トピックスを紹介し、湿害の研究アプローチについて考える農研機構シンポジウムを開催した（平成22年度農研機構シンポジウム2010年12月7日「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－」、以下シンポジウムと記載）。本報告は、シンポジウムの講演と質疑および総合討論で出された話題を中心に、畑作物の湿害の現状とその対策技術および耐湿性研究を展望するものである。

II 湿害の現状

湿害の現状を捉えるため、まず、湿害とは何かをとりあげる。湿害という概念だけでなく、日本の作物生産現場で実際に発生している湿害の実態を正確にとらえることが、対策を考える上での基本となる。

1 湿害の定義

湿害について、吉田（1977）は、「湿害とは、土壤の過剰水分に基づく土壤の空気不足に起因して、作物が生育障害を起こす現象をいう」とした。湿害は作物の生育障害としてあらわれ、

その原因は土壤の空気不足であり、さらに空気不足の原因は土壤の過剰水分に由来することを示している。一方、広辞苑（第六版）では次のように解説されている。「しつーがい【湿害】土壤水分の過剰による農作物への被害。水の停滞によって根が呼吸困難におちいり壊死するなど。」（新村 2008）。吉田の定義よりも一般的な表現だが、第二文で水の停滞による根の呼吸困難という例が記載されていることが興味深い。広辞苑の【湿害】の項目は、1998年出版の第五版には見えない。湿害の問題が意識されたのは最近10年程であり、一般には湿害は、低温、降

霜、日照り、水不足などにより引き起こされる農業災害に比較して認知度は高くないと思われる。

2 湿害が問題となる背景

わが国で湿害が特に問題とされる背景の一つには、食料確保の課題がある。近年、生活が安定向上化するにつれ、食生活が多様化し、小麦製品や、畜肉の消費が拡大した。輸入自由化などの動きを受け、麦や、家畜を飼育するための飼料のほとんどは海外からの輸入に依存していることから、食料自給率の低下をもたらした。平成21年概算の統計で、品目別での自給率は小麦は11%、大豆は6%となっている。これにより、米の消費が減退し、水稻を栽培するために長年整備してきた水田が耕作放棄地として余る状態である。

食料の国内需要における海外依存度の高さは将来にわたっての食料の安定的な確保という面での懸念がある。このため、麦を水稻のない冬場の水田で栽培し、また、大豆などの畑作物や、トウモロコシ等の飼料作物を、稲の代わりに水田に作付けすることとなった。作物生産現場の維持と食料自給率の改善という2つの課題を同時に解決できるアイディアではあるが、畑作物にとって、わが国は降水量が比較的多く、そして、水田は排水性が悪いため土壌が過湿となって根の生長が阻害され、湿害が発生しやすい環境であることが問題となっている。日本での湿害は、水田という稲を効率よく栽培するために人工的に造成された圃場で輪作を行い畑作物を生産することにより発生するという珍しい現象となっている（小柳 2010）。

水田は水稻を安定的に栽培するために作り上げられてきた装置であり、傾斜地の多い国土に水をため、ダムのような役割を果たし、水資源を確保し、水に由来する栄養分の供給や田面に生息する窒素固定菌の作用により地力が維持される。また、永久に近く連作ができるなど、多くの利点を持つ。この利点を生かしつつ、多様な作目を栽培し、農業生産の安定を図り、かつ、ある一定の自給力を維持できる体制を持つこと

が重要と考えられる。このため、日本農業の現状の中での湿害の問題の位置づけは大きく、耐湿性が向上すれば、自給率向上のための必要条件の1つが得られると考えられる。

一方、湿害の問題はわが国だけでなく、海外でも問題となっている（Samad *et al.* 2001）。オーストラリア大陸は古い大陸といわれ、土壌生成作用によりデュプレックスソイル（二重土壌）という構造をもち、土壌の下層に粘土があり、その上層に砂が乗っている。広大な農地には傾斜があり、降雨があると凹地に水が集積する上に、粘土層により水の浸透が阻害され、湛水条件となって湿害が発生する（Setter *et al.* 2003）。アジアでは日本と同様に水田での輪作でしばしば湿害が発生しているが、インドでは灌漑用運河の流域で堤防からの水漏れによる湿害が報告されている（Setter *et al.* 2009）。アメリカ大陸においては、北米では早春に播種されるトウモロコシの生育初期の湿害が、南米ではアマゾン川流域に新たに開拓された畑でのダイズの湿害が問題となっている。各国の気候や土壌、作付体系、農業慣行等によりその問題のあり方は異なるが、わが国での湿害研究は、その延長上に国際貢献できる可能性がある。

3 湿害の発生に関与する要因

湿害は、作物の生育時期により、種子の発芽過程で生じるものと出芽後の植物体の生育過程で生じるものに大別される。発芽に必要なエネルギーは、子葉や胚乳に貯蔵された物質の異化により獲得する。種子は土中に播種されるため、必要な酸素はほとんど土壌に含まれる空気依存するが、土壌の過湿による空気不足は、呼吸鎖での酸化的リン酸化反応を抑制し、発芽率の低下及び出芽遅延、ひいては圃場の苗立ち率の減少となって減収に結びつく。低酸素による発芽障害は、麦、大豆に共通した問題と考えられるが、このような生理的な障害に加え、大豆の場合は乾燥種子が急激に吸水することで子葉が崩壊する物理的な障害も大きな要因となっている。大豆は地域により播種期が梅雨時期と重な

ること、夏作で隣接する水田からの漏水の影響を受けること、大豆の生育遅延と引き替えに雑草が繁茂し圃場環境がさらに悪化することなども、収量の低下を助長する。

植物体の生育過程では、土壌中にある根が過湿の影響を受ける。そして、土壌の酸素の不足は、段階的に土壌環境を変化させていく。まず、過剰な水は気相率およびガス拡散効率を下げるので酸素濃度が低下する。これにより、酸素を多く消費する根端の生長が阻害される。次に、低酸素状態が継続すると、土壌の酸化還元電位が還元方向に傾く。この影響で土壌中の硝酸イオンが酸素を奪われ、窒素ガスとなって拡散す

る（脱窒）。さらに還元化が進むと鉄やマンガンイオンが植物に有害な2価体となる。これらの結果、根の主要機能である吸水や養分吸収が阻害され、光合成速度の低下、茎葉の黄化、草丈の低下、麦では茎数、大豆では分枝数の減少となって植物体全体に生育が抑制される。

わが国では4次にわたる長期土地改良計画および近年の計画により、水田圃場の排水促進が暗渠の設置により成し遂げられ、排水の著しく悪い還元化水田の面積は少なくなったと考えられる。関東南部で見られる湿害の多くは、酸素不足によるものと考えられている（森 記録 p. 64）。

Ⅲ 湿害・耐湿性研究の現状と展開

これまで、湿害の被害の軽減、克服を目指して多くの研究が行われてきたが、耐湿性は困難形質とされ、また、シンポジウムの最初の講演は、「湿害、この本当に難しい問題…」（小柳 記録 p.3）という言葉でスタートしている。本章では、まず、湿害研究における留意点について述べた後に、現地における湿害調査や実験環境における湿害試験での手法と配慮すべき点に触れる。次に、2毛作地帯では従来から行われてきた排水管理を中心とする湿害回避技術を含め、栽培管理を中心とした湿害対策技術について述べる。

1 湿害の発生現場における調査法と留意点

湿害を解決することの難しさは、冒頭に述べたように（1）わが国の多雨環境、（2）乾燥を好む畑作物の特性、（3）保水力の高い水田での栽培という現実の状況に起因するが、それだけが理由ではない。既に述べた湿害の定義では作物と、空気、水、土壌の関連を簡潔に示しているが、これらに加えて湿害の被害程度は、光、気温（温度）、地形、土壌構造、土質、土壌微生

物等の影響も受ける。作物を取り巻く環境は千変万化して捉えにくく、また、現場での作物の生育状況は主に地上で目視で観察できるのに対し、湿害の発生原因は地下の土壌にあって見分けにくいことから、その間の因果関係を明らかにするのは容易ではない。

現場での湿害の発生のしかたにはいろいろなパターンがある。地域による気象の違いはもちろん、周辺の地形、傾斜、圃場表面の凹凸、地下部の土壌構造と土質、地力、履歴等により一筆毎に異なる。季節や作物の種類と生育段階、栽培法など、挙げればきりが無いが、作物の生長に関わる全ての要因が関係しているとも言える。個々のケースで、何が原因となっているかを見極めるには、上記のような要因の状態についての情報が必要であり、経験も必要とする。湿害の発生している現地の圃場を調査していると、1筆全体に均一に被害が出ている場合もある。しかし、被害の場所が部分的で、ムラがある場合もある。前者では、いちどきに多量の降雨があり、圃場全体が一定期間、過湿状態であったのだろうか、後者では、圃場の凹凸であったり、作業機の車輪跡であったり、農家の方に聞き取ると、区画整理の前は川底であったとか、

道路を付け替えたという話を伺うことがある（小柳 記録 p.10）。このため、湿害の対策については、圃場のことをよく知っている農家の方の経験が大切な情報となっている（田中 記録 p.20）。湿害の難しさに関しては生産現場と実験環境では異なるが、自分が対象とする湿害について、その原因と結果の関係をできるだけ理解することが重要なステップである。

湿害の調査をする場合、湿害が出る圃場の土壌水分は、そうでない圃場に比較して作期を通じて高い傾向にあるため、最初に土壌水分をチェックすることが有効である（小柳 記録 p.11）。TDR水分計等、簡易な方法で土壌水分を測り、生育の異なる地点で水分過多であれば湿害と見て良いと思われる。圃場内のばらつきを見たい場合は、1筆は排水路と道路の間隔で長さが100m、もう一辺の幅が30～100mの矩形になっているときに、10m間隔で格子状に圃場を区切り、その交点を測定点として土壌水分を測定する。水分計のプロープを挿入する場所が5cmもずれると微妙な凹凸、耕起溝、土塊の有無などが影響して大きな誤差が生じることがあり、同一地点では3回測定し、その平均値または中央値をとっている（小柳 2008）。

土壌水分を面的にとらえると同時に地上部の生育も測定すると、両者の関係が明らかになる。土壌水分が高い地点にある小麦は、草丈が低下する傾向、すなわち収量が低下している関係が報告されており、最近わかってきた興味深い現象として、潜在的な湿害がある（小柳・川口 2009、小柳 2010）。現地で外観では湿害が出ていないように見える場所を調査してみると、圃場内部の土壌水分にはムラがあり、土壌水分が高い場所ほど草丈が低いという傾向が見える（小柳 記録 p.7）。これまで湿害と呼んできた現象と、潜在的な湿害とを線引きすることは難しいが、土壌水分と収量の明瞭な関係性を示すグラフを見ると、湿害研究は収量性にかかわる重要な研究であると再確認できる。

過湿条件での酸素不足の呼吸阻害による生理的な湿害の場合は土壌水分を測定すればよいが、低地や川沿い、水田近くでは地下水位を、強湿

田での還元化の進んだ田での還元物質による湿害では酸化還元電位を、踏圧による物理的な要因が大きい湿害では土壌硬度をというように、その場所での湿害の主要原因と思われる情報を得ることが重要で、併せて、土壌の基本的な特性をおさえておくことも必要になる。湿害と思っていたものが、実は肥料不足であったりということはよくある話である。このように、栽培の現場の調査においては、きちんと作物や圃場の状態を見て、湿害の原因を見極めていくのが基本となるが、それには経験が必要であることを痛感する。

3 湿害の試験と耐湿性検定法

試験圃場やポット（植木鉢）を利用して、人為的に湿害を再現して研究することがある。一般的にこのような実験の場では、生産現場の圃場を調査する場合とは異なり、実験者の仮説に基づいて実験計画をデザインできる。特に、条件を単純化して、要因別の影響を調べることができるのが利点である。しかし、湿害研究の場合は、得られる結果が思い通りにならないことが多い。例えば、生育期に湿害を発生させるために、水田やポットで麦、大豆を栽培しておき、湛水処理を行なう。当然、湛水する処理区の生育量は湛水しない対照区に比較して低下することを期待している。ところが、対照区よりも処理区の生育量が上回ることがよくある（小柳 記録 p.8）。思い通りにならないのは、仮説が間違っているか、あるいは計画通りに条件設定ができていないかであろう。このため、一般的には、仮説を再構築するか、条件を改善すれば望む結果が得られることが多い。しかし、湿害の場合は要因が多いので、土壌、水、気温、実験場所、等々、考えられる要因を1つずつチェックしようとする、季節が変わり、今度は作物の生育状態が気温や日長に影響されて変動してしまう。最終的に、極端な劣悪環境を処理区として設定し、生育の劣る結果を得たとしても、これが現場の湿害を再現しているかは疑わしいことになる。このため、湿害をよく知る経験者

は、実験条件の設定や結果の解釈をたいへん慎重に行なっている（間野 記録p.46）。

耐湿性品種開発の第一歩としては既にある品種間での耐湿性の差を明らかにすることが重要と考えられる。しかし、耐湿性評価を行うにも、これまでに述べた理由で、結果のばらつきが非常に大きい。その原因は、精密な試験圃場であっても土壌表面には微妙な凹凸などがあり、検定する環境を均一に揃えることが難しいことが挙げられる。また、湛水試験を行うと、往々にして透水により水位が下がる。水位を一定に維持しようとして給水すると、酸素を多く含む水が常に圃場に流れ込むこととなり、これは水耕栽培のような環境で、湿害が発生しない（小柳 記録 p.11）。さらに、湛水条件は常に水が張ってあるため、対照の畑条件より地温や水分が安定している。畑条件では乾燥と湿潤が繰り返すことによるストレスがかかり、特に、ポット試験では、限られた容積のため土壌水分の変化が激しい。ばらつきを少なくするには、処理区、対照区の両方の条件に注意を払う必要がある。

ここまで、耐湿性検定に関わる条件設定の難しさについて述べたが、もう一方の作物側の問題が残っている。作物や生育時期によっても異なるが、耐湿性は、種内の変異の幅が狭く、検定条件をきちんと整えたとしても、差がでないし、さらには、そのような種内の変異を利用した耐湿性育種は困難な場合があるのではという意見もある。このような耐湿性の議論に関しては、第Ⅲ章に述べることとする。

4 栽培管理を中心とした湿害対策技術

作物生産の現場で、湿害の被害に遭うことが予想される場合、その対策を事前に立てておくこととなる。理想的な方法は、圃場の状態に照らして適切な耐湿性を有する作物や品種を選んで作付けすることだが、経営上の要請や圃場履歴などその他の条件も考慮する必要があるし、そもそも畑作物には耐湿性の極めて高い品種はない。まずは、圃場での湿害軽減対策の基本は圃場の排水管理であり、その上で、発芽時また

は生育期の湿害のメカニズムに対応した対策が考えられる。

1) 圃場管理技術

作物の湿害を軽減するための圃場管理技術は、主に排水の促進を目的とし、主に、根の周囲の土壌の空気不足状態を改善する。地下の管理として本暗渠とそれに直交する弾丸暗渠の設置、地表の管理としては明渠の設置と畝立て栽培が基本となっている。暗渠の施工などでは比較的長期の作業時間を要するため、前作の収穫と後作の播種の作期間に余裕がない場合は、全体の作付体系の中で、余裕のある時期に施すことが基本となっている（渡邊 2010）。

シンポジウムでの話題では、現在、福岡県における米麦大豆技術普及の総括責任者である田中浩平氏により福岡県の排水対策の例が紹介されたが、麦は排水対策、大豆は団地化と播種作業に基本を置いた考え方で北部九州地方での湿害の現実を踏まえた対策をとっている（田中 記録 p.12-21）。この地域では昔から湿害対策の意識が高く、農家自らが圃場の条件に適した排水および耕種技術を選んで利用している（田中 記録 p.20）。大豆では播種時期が梅雨にあたる地方があり、発芽・出芽時の湿害の被害が大きくなる。この問題は後述するが、各地で工夫された対策技術として、浅耕一工程播種法、3粒点播法（田中ら 2004）、耕うん同時畝立て作業技術（細川 2005）、有心部分耕栽培（吉永ら2008）等が報告されており、シンポジウムにおいても研究発表があった（加藤 記録 p.66、片山ら 記録 p.67）。

良好な排水を妨げる要因として土壌の構造上で問題になるのが、水稻栽培に起因する耕盤（鋤床）である。耕盤は物理的な障害となって、排水はもとより根の伸長を阻害する（島村 記録 p.30-31）。このため、耕盤破碎の技術が研究され、プラウ耕による天地返し、カルチベータによる心土破碎等による畑作物の増収効果が地域レベルの研究報告やプロジェクト成果集等で紹介されている（検索語として「耕盤」と「地域水田農業」、「水田輪作」等の組合せを用

い、Web検索すると情報が得られる)。転作畑として継続的に畑状態で利用するのであれば、畑地としての条件整備を行っていけばよいが、水稲との水田輪作を行う場合は、湛水できる状態に復元することになる。耕盤の破碎程度が大きくなるほど透水性が良くなり漏水の問題が出るため、程度に応じた復元のための土壌管理法の報告の例がある(小田原ら 1991)。また、乾土効果により地力窒素の効果が大きく出る。このことから、水田復元を考慮に入れて破碎程度を設定することが必要だし、復元初年目には代かきを入念に行なうことで漏水を防ぐことや、窒素施肥量に気をつけることが注意点としてあげられる。復元田における水稲の窒素吸収割合や根の活力という点からも耕盤破碎のネガティブな効果は見られないとする報告もある(高橋・山室 1992)。

従来の水田生産性を高めるための土地改良については、用排水という圃場までの水の供給と排出という入り口、出口の制御であったが、新しく開発された地下水位制御システム(FOEAS)については、水田内部の地下水位を簡易に制御できる新しいデザインであり、水稲だけでなく、畑作物の生育に合わせた水管理を行なえることにより、大豆(島田ら 2007、島村 記録 p.31)や、小麦(島田ら 2010)にも増収効果があることが報告されている。

2) 施肥法

湿害の症状として、葉色クロロシスの問題がある。この際、窒素施肥を調節することで対症的に被害が軽減できる(杉本ら 1993)。ダイズの場合は、過剰な窒素は根粒活性を低下させ減収につながるため、北陸地方の重粘土転換畑では被覆尿素を基肥に用いると収量の増加があり、湿害の軽減効果があるとされている(松崎ら 2006)。

3) 種子予措技術

大豆では特に、梅雨時の過湿環境での発芽期の湿害が問題となっており、次章では病害の関係でも述べるが、種子の状態によっても湿害被

害の程度が異なってくる。大豆の発芽時の湿害では、過湿環境に播種された乾燥種子が急激に吸水し、子葉が破壊されることが原因となっている場合が多い。発芽の問題に関してはプライミング技術やペレット化の技術が野菜やシュガービートの種子に応用されているように、大豆では、種子水分の調節を行うと過湿条件での良好な発芽に有効であることが報告され(中山ら 2004、2005)、普及に向けての手法の改善が進められている(国立 記録 p70、国立ら2010、千田ら2009)。オオムギ、コムギにおいても播種期に秋雨に遭いやすい北陸地方などでは適期播種ができない場合があり、過酸化カルシウム剤の粉衣による発芽率の向上や圃場での苗立率の上昇、ポリエチレングリコールを使用したプライミング処理による発芽率の向上について、一定の効果が報告されている(渡邊ら 1991)。

病害防除の観点からも、作物の湿害を軽減する方法が提言されている。シンポジウムでは、中央農業総合研究センターの加藤雅康氏は、これまでは単に湿害と片付けられてきたダイズの苗立ち不良には、種子への卵菌類の日和見感染が関係していることを紹介している(加藤 記録 p.22-28)。卵菌はもともと病原性が弱く、ダイズには感染しないが、過湿ストレスによりダイズの発芽が阻害されるような条件ではダイズの病害感受性が高まり、罹病することである。大豆の病害という観点では、ピシウム菌の関与(景山ら 1982)や、ダイズ苗立枯病の新発生病害としての報告(児玉ら 2009)があり、低温が発病程度を助長すること(清水・児玉 2010)、また、関連してダイズ種子の殺菌剤施用が苗立率向上に寄与するという報告は多数あった。しかし、大豆の発芽期の湿害への卵菌の関与の仕方についてはこれまで知見がなく、未知の卵菌類の関与が示唆されていた(加藤ら 2010)。冠水は卵菌類の遊走子の放出を促すとともに大豆種子の抵抗反応を低下させる役割を果たしていると考えられている。日和見感染菌の生態については不明な点が多いが、卵菌の防除効果を持つ薬剤の登録も進んでおり、農薬使用による湿害軽減が果たせる可能性が出てきて

いる（三輪 記録 p69）。湿害と病害との関係については、さらに研究を進めることにより、

防除効果の高い技術の開発が期待される。

IV 耐湿性畑作物品種開発に向けた研究の方向性

圃場の排水対策を中心とした湿害対策は、現時点での基本的な方策として必須なものであるが、加えて、耐湿性品種が利用できれば、湿害の軽減に大きな効果があると考えられる。これまでに転換畑専用の強い耐湿性を有する品種は作出されていないものの、わが国では1950年代から畑作物や飼料作物の耐湿性研究の蓄積があり、その後に開発された革新的な技術を用いたアプローチでのブレイクスルーが期待されている。耐湿性検定を行った結果、品種・系統間の耐湿性の強弱が明らかな場合には、遺伝解析や形態、生理機能解析等により、耐湿性の根拠を明らかにするアプローチがとれる。一方、耐湿性検定が難しく、その差が明瞭でない場合には、耐湿性を構成する重要形質を評価し、その発現程度を高めることにより結果的に耐湿性を向上させようとする試みがある。さらに、有望な形質が種内にない場合は、遺伝資源として交雑可能な近縁種、野生種の形質の導入、最後に、遺伝子組換え技術の利用を想定した、他種の形質の導入が考えられる。

1 耐湿性の品種間差

1) コムギ・オオムギ

圃場での耐湿性検定の困難さは第2章に述べたが、コムギの生育期の耐湿性に関して、愛知県農業総合試験場では1筆の耐湿性検定圃場を設置し、起生期の約1ヶ月の湛水条件での耐湿性検定を進めてきた。圃場内の傾斜や凹凸等の不均一性の影響をできるだけ排除するため、比較品種を常に検定系統とセットで栽植することによって標準化を図り、下葉や穂の枯れ程度を指標として耐湿性を評価することで、「ニシカゼコムギ」や「イワイノダイチ」の障害程度が

低く、湛水条件での生産性が高い傾向が示された。ここで近年育成された「東海103号」は、生地物性の改良及び低灰分化によるめんの食感及び色相の向上並びに早生・多収・良質を育種目標に、MAS（DNAマーカーによる選抜技術）を利用して生地物性を強める4種のグルテニン遺伝子（*Glu-A1b*、*Glu-B1b*、*Glu-A3d*、*Glu-B3g*）を集積した最初のコムギ品種であり、耐湿性に関しては、比較の「農林61号」を中、「イワイノダイチ」をやや強としたときに、「東海103号」はやや強とされている（藤井ら 2009）。愛知県の検定でも、耐湿性が極めて高いコムギ系統は見いだされておらず、耐湿性強の標準品種が十分に設定できないことから、品種間の差異を明瞭に示すことには苦労があると聞いている。他の麦類では、ビール麦は小麦より耐湿性の弱い大麦の中でもさらに弱いとされているが、その育成地の1つである栃木県農業試験場でも耐湿性検定圃場を設け、幼苗期の検定および簡易評価基準の策定や遺伝資源のスクリーニングを行っている（加藤ら 2007）。今後、再現性のある耐湿性検定結果を継続して付加していくことにより、耐湿性という形質を今まで以上により具体的な結果として蓄積できる体制があることは重要と考えられる。

発芽期の耐湿性に関しては、オオムギを材料として、発芽前の冠水耐性（耐水性）、発芽中の水分耐性（感水性）を調査した研究があり、多数の遺伝資源を用いた耐性検定により、葉の黄化程度によってその品種系統間差の存在が示されている（武田1986）。同じ研究グループで、オオムギあるいはコムギの幼苗期の耐湿性の品種間差異も報告されており、この成果は耐湿性育種への利用もされているものの、品種育成までには至っていない。イネ科作物の耐湿性の品

種間差及び遺伝解析についての従来の報告を詳細に検討した報告（間野・小柳 2009）があるが、これまでにQTL解析により見いだされた耐湿性に関する遺伝子の作用力は必ずしも大きくないことが指摘されている。

最近、オオムギの幼苗期の耐湿性検定に関して、武田らの試験の追試が行われ、耐湿性の強い品種が確認された（間野 記録 p.42-43）。耐湿性検定では、実験者が異なると結果に一貫性がないなど、再現性の低さが大きな問題となって進展してこなかった。間野らの報告で、種内の変異が実験により再確認されたことは大きな前進と考えられる。

2) ダイズ

わが国では、北海道の中央農業試験場のグループがダイズの耐湿性遺伝資源として有望な系統「植系32号」を発見している（鴻坂 記録 p.71）。北海道での湿害の危険期である開花期に圃場での湛水処理により検定したところ、地上部の萎凋程度を指標にして、既知の耐湿性資源と比較してもその被害程度が小さかった。「植系32号」はインドネシア由来の遺伝資源「WILIS」を導入して育成された中間母本（ダイズわい化病耐性）であった（田澤ら 2008）。ダイズわい化病はアブラムシによって媒介されるウイルス病で、北海道の大豆栽培における最重要病害のひとつである。「植系32号」は湛水処理条件で、他の品種に比較し不定根の旺盛な生長が顕著な特徴を持ち、接ぎ木実験によって、その根部の作用が示されている。また、二次通気組織が発達し、根粒の着生も多いとされている（鴻坂ら 2010）。通気組織の発達を可能にしているメカニズムや、病害抵抗性との関連があるのかなど、興味深い系統であり、今後の応用に向けても研究の発展が期待される。

ダイズの耐湿性に関して、関与する遺伝子座を明らかにするQTL解析が米国の北部（VanToai *et al.* 2001）及び南部（Reyna *et al.* 2003、Cornelius *et al.* 2005）で、圃場の湛水条件により行われている。どちらも共通のarcherという品種を親にそれぞれの地域の品種を掛け合わ

せた後代の複数の組換え自殖系統を用いて検定しており、北部品種ではSat_064というSSRマーカーの近傍に耐湿性遺伝子を見いだしたが、南部品種では両親の組み合わせにより異なるが、Sat_064ではない17或いは15のマーカーに関連が示唆された。それぞれのマーカー近傍にはダイズ茎疫病（*Phytophthora sojae*）の抵抗性に関連する遺伝子Rpsが座乗していることが示されており、特に南部では病害が湿害に大きな影響を及ぼしていることから、その関連性が示唆されている。

大豆の発芽時の冠水耐性には、明らかな品種間差があり、有名な例は「Peking」という品種である。強い品種ほど吸水速度が低いこと、さらに、発芽率の低下し始める酸素濃度の閾値が低いことも特徴として認められる（Tian *et al.* 2005）。また、種皮の色や種子サイズが関与し、これは、吸水速度に関連していると思われるが、4つのQTLが見いだされている（Sayama *et al.* 2009）。

2 耐湿性に関与する重要形質

1) 通気組織とROLバリア

植物には、低酸素に適応してエネルギーを生産する無機呼吸という生理機能を持つが、酸素が十分に利用可能になるまで“生き延びる”ことはできても、わが国の水田土壌のような環境では長期にわたり過湿状態が継続するため“多収”を求めることはできない。根は地下にあるが、茎葉は地上にあり、大気中の酸素を利用できる。地上部から地下部への酸素の拡散を促進するのが通気組織であり、水生植物の根によく発達している（中園 記録 p.48）。

コムギを湛水処理すると、根には皮層細胞の部分的な崩壊により破生細胞間隙が誘導される。これは好気条件下では見られない。この間隙は根の生長軸に沿って連続的に形成され、ガスの拡散が容易になる。植物の根の通気組織の内部では、酸素は根の基部側から根端側へ拡散する。根端は酸素要求量が高いので、酸素濃度が低く、その濃度勾配が拡散の原動力となる（塩野ら

2008)。通気組織の発達程度が耐湿性と関係があるとして、コムギ品種間差異を調べた研究があるものの（例えば、Huangら1994）、その結果は他者によって追認できずに終わっている。コムギでは、イネと比較すると、通気組織の形成速度が遅く、また、根の基部で形成されにくいため（Haqueら 2010）、通気組織に関する品種間差があったとしても、耐湿性に影響するほどの差がないのが原因かもしれない。

ダイズについては、これまで湿害に適応する能力がないとされていたが、その根系にスポンジ状の二次通気組織が形成され、これが大気中の酸素を湛水下の根や根粒に供給する通路として機能し、湛水に適応する能力があることが報告された（Shimamura *et al.* 2010）。シュノーケルのような役割を持つダイズの通気組織は、湿害に強いダイズを開発するためのツールとしての利用が期待されるが、やはりコムギで述べたように、湛水下で誘導的に形成されるため、嫌気条件となってから通気組織が形成され根端や根粒に酸素が供給されるまでに時間がかかり、その間に生育阻害を受けてしまう（島村 記録 p.35）。

生産の現場への応用を議論するには時期尚早かもしれないが、通気組織は耐湿性に関与する重要な形質の1つであり、畑作物の通気組織の発達程度は低く、その形成促進は耐湿性を向上させる期待がある。このために、まず通気組織形成機構の解明が重要な手がかりとなる（島村 記録 p.36-37）。

環境誘導的に形成される破生通気組織の形成メカニズムに関しては、エチレンのシグナル伝達の関与が示されていたが、詳細は明らかでなかった（Shiono *et al.* 2008）。最近、トウモロコシを実験材料として利用し、その根に通気組織が形成される条件とされない条件で、レーザーマイクロダイセクションという手法を使い顕微鏡レベルで根の皮層のみの組織を切り出し、そこでの遺伝子発現をマイクロアレイという網羅的な遺伝子発現の解析手法を用いた研究で、活性酸素消去系、カルシウムを介したシグナル伝達系、細胞壁のゆるみと分解系を制御する遺伝

子の発現に特徴的な変化が認められ（Rhaji *et al.* 2011）、皮層特異的に活性酸素が発生するメカニズムが遺伝子発現調節により細胞死を誘導し、通気組織が形成されるというモデルが提案されている（Yamauchi *et al.* 2011）。

以上は、元来、耐湿性の弱い畑作物の有する耐湿性形質であるが、一方、水田において高い生産性を示す作物を材料として、その耐湿性形質を研究することにより、畑作物にその知見を応用し、耐湿性の強い品種を作ることが期待される。このような例に、イネの根の過湿土壌への適応戦略として、根端への効率的な酸素供給に関わる通気組織の形成に加え、ROLバリアの機能が重要な形質として考えられている（中國記録 p.49）。ROLはradial oxygen lossの略で、根の通気組織から放射方向に根の表面に向かい酸素が土壌に漏出する現象のことである。すなわち、根に含まれる酸素は通気組織中を濃度勾配により根端側へ縦方向に拡散していくが、同時に放射方向にも拡散してしまう。効率的な酸素供給という面では、横方向の漏出が少ない方が根端への酸素供給量は増える。イネの根は、好気条件ではROL現象が見られるが、嫌気条件になると誘導的に根の基部で漏出が抑えられる現象がある。これをROLバリアという。バリアの物質的基礎は未解明だが、スベリンやリグニンの蓄積が関わっていることが知られ、その合成に関わる遺伝子の関与が示唆されている。ROLバリア形成に関係する遺伝子やROLバリアの物質的基礎が分かれば、形成メカニズムの制御機構の理解も進み畑作物の耐湿性向上への寄与が期待される（Shiono *et al.* 2011）。

2）不定根の発生と根の分布

圃場の土壌では、表面に近いほど酸素濃度が高いと考えられるので（長谷川 1994）、地表近くに根が多く分布する浅根性の品種は、深根性の品種に比較して耐湿性が高いことが期待される。小麦の浅根性の品種（あやひかり）と深根性の品種（Rosella、キヌヒメ）を3系交配して作出した多くの姉妹系統の中から、根の分布の異なる系統を選抜して調べた結果、浅根性

のグループは深根性に比べて15%多収であるという結果が得られた（小柳ら2004）。不定根を早期に誘導することによってダイズの耐湿性が向上したとの報告もある（李ら 2003）。

以上、根の形態的な耐湿性関連形質について記述したが、耐湿性に寄与する特性には、生理的な形質も関与している。根の還元耐性は、酸化還元電位の低下による毒性の強い還元物質への耐性や、還元物質を酸化し無毒化するような根の酸化力により発揮され、また、低酸素下でのエネルギー生産には嫌気代謝活性が関与する。作物はこれら特性を複合的に利用して適応すると考えられるため、単一の形質だけの改良では耐湿性向上効果が低いとも考えられる。耐湿性関連形質の単独効果と複合効果については知見がほとんどないが、多くの鍵を集めることも有用かもしれない。

3 通気組織に着目した耐湿性作物開発の現状

1) トウモロコシの例

イネ科の作物ではトウモロコシもムギと同様に湿害の問題を抱え、トウモロコシ育種先進国の米国においても播種期の耐湿性の重要性が示唆されているにもかかわらず、実用的な耐湿性品種はない（間野 2010）。そこで、種内変異に比較し大きな変異をもつテオシントを耐湿性遺伝資源として利用している画期的な研究がある（Mano and Omori 2007、間野・大森2008）。テオシントはトウモロコシの祖先種ともいわれ、トウモロコシと同じZea属に亜種も含め7種に分類される。中米にある自生地では年間降水量が2000ミリを超える地域や、生育期間中に水位が地表+50cmにもなるような場所で生育サイクルを全うするテオシントもある。テオシントの持つ耐湿性形質として、1) 湛水条件で地表近くに多くの不定根を伸長する、2) 根によく発達した通気組織を形成する、3) 還元土壌の有毒物質に耐性を示す、があり、また最近、ニカラグアのテオシントの根にはROLバリアがあることが示唆されている（安彦ら 2010）。テオ

シントはトウモロコシと交雑可能で、後代にも稔性があるため、根の耐湿性形質に着目したQTL解析による遺伝子座の特定が進んでいる。さらに、実用的な耐湿性トウモロコシの育成に向けて、テオシントを交配親に用いたトウモロコシ系統の耐湿性系統の作出が進められている。多様性程度の高い遺伝資源、準同質遺伝子系統や染色体置換系統など解析のための植物材料の重要性など、ムギやダイズの耐湿性育種にとって、参考となる先例といえることができる（間野 記録 p.37-47）。さらに、有望な遺伝資源の見つかっていないトウモロコシ以外の畑作物に対して、テオシントから単離した遺伝子を導入し、耐湿性畑作物を開発するという共同研究を進めており、次に紹介する。

2) 遺伝子組換え

種内変異が小さく、交雑により導入できる有望な形質（遺伝子）が見あたらない場合は、種の外に資源を求める必要がある。ムギの根では、通気組織を形成するものの、その発達程度は低く、さらにROLバリアはない。このため、それらの形質をイネやテオシントから導入しようとする共同研究が進んでいる（安倍ら 2009）。これまでに、ニカラグアのテオシントの持つ通気組織形成に関するQTL遺伝子候補が4つ見いだされ（中園 記録 p.50）、順次、コムギへの導入が進められている（森ら 2010、安倍・森 記録 p.74）。この研究の最終目標は畑作物の耐湿性向上であるが、まずは、イネやテオシントで得られた遺伝子を導入した形質転換体の特性を解析することで、遺伝子の機能を推定することから始まる。もともと通気組織形成能の低いコムギを遺伝子組換えの宿主として用いることで、通気組織形成能の向上効果が観察しやすいのではと考えられている。新しい技術が世の役に立つこと、また、耐湿性研究の革新的な進歩を成し遂げるために重要なステップと考えている。

V 今後の展開への期待（結論に換えて）

湿害の被害を軽減するためには、湿害の定義から考えて、まず根圏の慢性的な酸素不足を解消することが一番の解決策であろう。根圏の通気性を確保するためのルートは、一つは根の外からのアプローチであり、圃場管理の多くの経験と研究の蓄積があり新たな技術も生まれている。もう一つの根の内側からのアプローチには、植物の重要な耐湿性形質として、地上部と地下部を結ぶ通気組織の機能を利用しようとする考えがあり、実現に向けて、有望な材料づくりや新技術利用の取組みが進んでいる。一方、発芽期の湿害の場合、種子は地表下に播種されることがほとんどであるため、植物体内の通気系には期待できないが、種子の耐性形質に品種間差が見いだされている。さらに、病害の観点から見た湿害の軽減の可能性や、施肥法の改善で、湿害を受けた作物の維持回復を図ることも考えられている。湿害には、作物やその生育時期などに多様な原因が考えられるが、それぞれに対応した研究が進展しており、その成果が早く現場に応用されることを期待したい。

シンポジウムの最後には総合討議が行われ、湿害・耐湿性に関する疑問、方向性について議論した。そのトピックを以下に記述する。

1) 耐湿性の強い品種の開発について

生育期の湿害に有効と思われる通気組織に着目した研究については、テオシントや、ダイズ

「植系32号」などの素材もあり期待される。作物種によっても異なるが、種内の変異の利用で耐湿性品種が開発できるかについては議論が分かれると思われた。発芽時の湿害については、ダイズは品種間差の利用、種子調製などの工夫に加え、卵菌を含む病原菌対策が期待される。ムギに関しても日和見菌の影響が興味深い。

2) 研究を現場に結びつける

耕盤の問題を例にとり、農業技術全体のポテンシャルを上げるには、農業環境、育種、栽培の3者の総合力の必要性が指摘された。農研機構のダイズ300Aセンターでは、「ダイズの栽培技術は多くの分野の総合である。すぐ普及できる栽培技術がなかなかできなかったのは、多分野との共同研究が少なかったためではないか」（有原 2004）という報告があり、また、近年は専門分野で深く仕事をするようになり、個々の成果が上がったが、それを現場の技術とするための統合研究の重要性が説かれている（堀江 2009）。

3) 世界の農業問題への寄与

湿害研究は世界での今後の農業を左右するくらいの大きな課題であり、世界の人口の半分以上を支えているアジアモンスーン地帯での農業体系という観点では、耐湿性が一番大切な形質ではないか。

あとがき

湿害は古い問題であり、社会的な要請もある新しい問題でもある。難しい課題だけに、地道な研究の継続が望まれる。現在、問題解決を目指したいくつかのアプローチがあるが、時間スケールで近い目標、遠い目標があり、常に新し

い技術を用いて、繰り返しトライし、価値のあるイノベーションを成し遂げることが期待される。この報告では、湿害研究における失敗事例にも触れた。これは、湿害実験を行った研究者の多くが経験していると思われ、シンポジウム

でもとりあげられたが、論文として公表されることはない。湿害には関与する要因が多いため、単一の力よりも複数の総合力が大きな成果を成

し遂げる鍵となっているように思う。お互いの持つ経験や、情報を共有することがこの研究分野の進展につながると考えられる。

謝 辞

本論文の作成にあたっては、農研機構作物研究所小田俊介博士および勝田眞澄博士より貴重

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, 739-745.

安彦友美・間野吉郎・塩野克宏・堤信浩・中園幹生 (2010) テオシント (*Zea nicaraguensis*) の耐湿性に関わる特性。育種学研究, 12 (別1), 190.

有原丈二 (2004) 大豆300A研究センターの目指すもの。日本作物学会紀事, 73, 355-358.

千田洋・国立卓生・島田信二 (2009) ダイズ調湿種子の発芽力を維持する保管方法。日本作物学会紀事, 78, 219-224.

Cornelius, B., P. Chen, Y. Chen, N. de Leon, J. G. Shannon and D. Wang (2005) Identification of QTLs underlying water-logging tolerance in soybean. Molecular Breeding, 16, 103-112.

藤井潔・辻孝子・吉田朋史・井澤敏彦・船附稚子・池田達哉 (2009) めんの食感、色、生地物性に優れる小麦新品種「東海103号」の育成。愛知農業総合試験場研究報告, 41, 35-45.

長谷川周一 (1994) 作物の水・酸素要求に対する土壌の供給力。土壌の物理性, 69, 55-66.

Haque, M. E., F. Abe and K. Kawaguchi (2010) Formation and extension of lysigenous aere-

nchyma 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.

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.

堀江武 (2009) 農学研究における還元的アプローチと統合的アプローチ。日本作物学会紀事, 78, 399-406.

細川寿 (2005) 湿害回避のための大豆耕うん同時畝立て作業技術。農業技術, 60, 254-257.

景山幸二・宇井格生・成田保三郎・山口宏 (1982) ダイズの連作障害と*Pythium* spp.の関係。日本植物病理学会報告, 48, 333-335.

加藤雅康・南田佳祐・東條元昭・国立卓生・千田洋・濱口秀生・島田信二 (2010) 多湿土壌条件下におけるダイズの出芽前腐敗への数種の未知卵菌類の関与。日本植物病理学会報, 76, 43.

加藤常夫・渡邊浩久・長嶺敬 (2007) ビール大麦の耐湿性評価法及び育種素材。栃木県農業試験場研究報告, 59, 55-60.

児玉不二雄・清水基滋・藤田正平・鴻坂扶美子 (2010) *Pythium* spp.によるダイズ苗立枯病

- (新称)について. 日本植物病理学会報, 76, 78.
- 鴻坂扶美子・大西志全・藤田正平 (2010) ダイズ中間母本「植系32号」の耐湿性機作. 育種学研究, 12 (別1), 189.
- 国立卓生・千田洋・島田信二・加藤雅康・濱口秀生・田澤純子 (2010) 土壌表面硬度および土壌微生物がダイズ調湿種子の出芽に及ぼす影響. 日本作物学会紀事, 79, 476-483.
- 李廣弘・朴相源・權容雄 (2003) 不定根の早期誘導によるダイズの耐湿性の向上. 日本作物学会紀事, 72, 82-88.
- 間野吉郎 (2010) “トウモロコシ”. 湿地環境と作物—環境と調和した作物生産をめざして—. 坂上潤一ら編集, 養賢堂, 151-156.
- Mano, Y. and F. Omori (2007) Breeding for flooding tolerant maize using “teosinte” as a germplasm resource. *Plant Root* 1, 17-21.
- 間野吉郎・大森史恵 (2008) 植物の根に関する諸問題 [178] テオシントを利用したトウモロコシの耐湿性育種. 農業および園芸, 83, 689-695.
- 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, 441-448.
- 松崎守夫・高橋智紀・細川寿 (2006) 北陸地方の重粘土転換畑におけるダイズの収量, 窒素集積に及ぼす過湿条件, 被覆尿素の影響. 日本作物学会紀事, 75, 13-22.
- 森正彦・安倍史高・川口健太郎 (2010) 根の通気組織形成候補遺伝子を導入した形質転換コムギの作出の試み. 根の研究, 19, 167.
- 中山則和・橋本俊司・島田信二・高橋幹・金榮厚・大矢徹治・有原丈二 (2004) 冠水ストレスが発芽時のダイズに及ぼす影響と種子含水率調節による冠水障害の軽減効果. 日本作物学会紀事, 73, 323-329.
- 中山則和・島田信二・高橋幹・金榮厚・大矢徹治・有原丈二 (2005) ダイズ種子の吸水速度調節が冠水障害の発生に与える影響. 日本作物学会紀事, 74, 325-329.
- 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の記録, 75pp.
- 小田原和弘・荻原武雄・鶴田正明・八重樫耕一 (1991) 田畑輪換における土壌管理法—主として黒ボク土地帯を対象に—. 東北農業研究, 44, 77-78.
- 小柳敦史 (2008) 茨城県稲敷市の大区画水田でみられた2007年産コムギにおける圃場内の生育ムラと土壌の凹凸及び土壌水分との関係—湿害の発生様相—. 日本作物学会紀事, 77, 511-515.
- 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.
- 小柳敦史・川口健太郎 (2009) 茨城県南部の水田圃場における土壌水分とコムギの草丈の関係—2か年延べ26圃場の調査結果—. 日本作物学会紀事, 78, 363-370.
- 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, 300-308.
- Reyna, N., B. Cornelious, J.G. Shannon and C.H. Sneller (2003) Evaluation of a QTL for waterlogging tolerance in southern soybean germplasm. *Crop Science*, 43, 2077-2082.
- Rhajhi, I., T. Yamauchi, H. Takahashi, S. Nishitani, K. Shiono, R. Watanabe, A. Miki, Y. Nagamura, N. Tsutsumi, N. Nishizawa and M. Nakazono (2011) Identification of genes expressed in maize root cortical cells during lysigenous aerenchyma formation using laser microdissection and microarray analyses. *New Phytologist*, 190, 351-368.
- Samad A, C.A. Meisner, M. Saifuzzaman and M. van Ginkel (2001) Waterlogging tolerance. *In* Application of Physiology in Wheat Breeding. Reynolds M. P. *et al.*, eds. Mexico, CIMMYT, 136-144.
- Sayama, T., T. Nakazaki, G. Ishikawa, K.

- Yagasaki, N. Yamada, N. Hirota, K. Hirata, T. Yoshikawa, H. Saito, M. Teraishi, Y. Okumoto, T. Tsukiyama and T. Tanisaka (2009) QTL analysis of seed-flooding tolerance in soybean (*Glycine max* [L.] Merr.). *Plant Science*, 176, 514-521.
- Setter, T. L. and L. 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.
- 島田信二・松浦和哉・金榮厚・藤森新作・若杉晃介・金谷豊・国立卓生・田澤純子 (2007) 低肥沃度水田輪換畑圃場におけるFOEASの地下水位制御がダイズの光合成、窒素固定、収量に及ぼす影響. *日本作物学会紀事*, 76 (別1), 282-283.
- 島田信二・渡邊好昭・浜口秀生・藤森新作 (2010) コムギに対する地下水位制御システム (FOEAS) の効果. *日本作物学会紀事*, 79 (別2), 302-303.
- 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, 277-284.
- 清水元滋・児玉不二雄 (2010) ダイズ苗立枯病の発病におよぼす低温の影響. *北日本病害虫研究報告*, 61, 43-46.
- 新村出編 (2008) 広辞苑 (第六版) 【湿害】の項目, 岩波書店, 1249.
- Shiono, K., S. Ogawa, S. Yamazaki, H. Isoda, T. Fujimura, M. Nakazono and T.D. Colmer (2011) Contrasting dynamics of radial O₂-loss barrier induction and aerenchyma formation in rice roots of two lengths. *Annals of Botany*, 107, 89-99.
- Shiono K., H. Takahashi, T.D. Colmer and M. Nakazono (2008) Role of ethylene in acclimations to promote oxygen transport in roots of plants in waterlogged soils. *Plant Science* 175, 52-58.
- 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, 245-251.
- 塩野克宏・高橋宏和・中園幹生 (2010) “過湿土壌に対する作物の応答と適応機構”. *湿地環境と作物—環境と調和した作物生産をめざして—*. 坂上潤一ら編集, 養賢堂, 123-132.
- 杉本秀樹・佐藤亨 (1993) 水田転換畑におけるダイズの過湿障害 第5報 窒素追肥による湿害の軽減. *日本作物学会紀事*, 62, 47-52.
- 高橋茂・山室成一 (1992) 耕盤の部分破碎が復元田水稻の窒素吸収と根活力に及ぼす影響. *近畿中国農業研究*, 84, 3-5.
- 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, 501-507.
- 田中浩平・福島裕助・尾形武文・岩渕哲也・中原秀人 (2004) 雨の合間でも播種できる大豆の浅耕—工程播種法と3粒点播法. *農業および園芸*, 79, 973-977.
- 田澤暁子・神野裕信・手塚光明・三好智明・鴻坂扶美子・田中義則 (2008) 「WILIS」を母本としたダイズわい化病高度抵抗性系統「植系32号」の育成. *北海道立農試集報*, 92, 51-60.
- Tian, X. H., T. Nakamura and M. Kokubun (2005) The role of seed structure and oxygen responsiveness in pre-germination flooding tolerance of soybean cultivars. *Plant Production Science*, 8, 157-165.
- VanToai, T., N. Fausey and M. McDonald

- (1988) Oxygen requirements for germination and growth of flood-susceptible and flood-tolerant corn lines. *Crop Science*, 28, 79-83.
- VanToai, TT., S.K. St Martin, K. Chase, G. Boru, V. Schnipke, A.F. Schmitthenner and K. G. Lark (2001) Identification of a QTL associated with tolerance of soybean to soil waterlogging. *Crop Science*, 41, 1247-1252.
- 渡邊好昭 (2011) 水田における麦類の増収と多毛作化による生産増加の可能性. 農村と都市を結ぶ, 713, 46-51.
- 渡邊好昭・湯川智行・田中征勝 (1991) オオムギ, コムギの種子予措が発芽及び苗立に及ぼす影響. 北陸作物学会報, 26, 78-80.
- Yamauchi, T., I. Rhajhi and M. Nakazono (2011) Lysigenous aerenchyma formation in maize root is confined to cortical cells by regulation of genes related to generation and scavenging of reactive oxygen species. *Plant signaling & behavior*, 6, 759-761.
- 吉永悟志・河野雄飛・白土宏之・長田健二・福田あかり (2008) 転換畑ダイズ作における有芯部分耕栽培が土壌水分および生育・収量に及ぼす影響. 日本作物学会紀事, 77, 299-305.
- 吉田美夫 (1977) 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.