

総 説

イネ科作物の耐湿性研究の現状と今後の展開方向

間野吉郎¹⁾・小柳敦史²⁾

(¹⁾ 畜産草地研究所, ²⁾ 作物研究所)

要旨: コムギ, オオムギおよびトウモロコシなどのイネ科畑作物について, 耐湿性の品種間差異, その遺伝性, そして通気組織などの耐湿性関連形質に関する研究の状況を取りまとめる. また, 今後に期待される耐湿性研究の新しい方向について触れたい. イネ科畑作物の耐湿性は種間では異なることが知られているが, 品種間・系統間差異は不明瞭で, いずれの作物においても実用的な耐湿性品種の開発には至っていない. 最近, 近縁種・野生種において耐湿性の改良に利用できる遺伝資源が見つかってきており, それらが持つ根の通気組織や浅根性などの耐湿性に関連する遺伝子をマーカー選抜によって栽培種に導入することで画期的な耐湿性作物を作出することも現実的な目標となってきた.

キーワード: オオムギ, コムギ, 湿害, 耐湿性, 通気組織, トウモロコシ.

1. はじめに

2008 年現在の我が国の耕地面積は 463 万ヘクタールであり, そのうちの 54% に当たる 252 万ヘクタールが水田となっている. 近年は米の消費減退を受けた生産調整に伴い, 水田の 1/3 以上の面積で転作が行われ, その多くで畑作物が栽培されている状況にある. 水田は湛水機能を持つため保水力が高い反面排水機能が低く, 畑作物を栽培するとしばしば湿害の発生が問題になる (第 1 図).

湿害は土壌の過剰水分に基づく土壌の空気不足に起因して, 作物が生育障害を起こす現象と定義される (吉田 1977a). 湿害は発生する生育ステージにより発芽前, 発芽および出芽時における湿害と出芽後の植物体に対する湿害に大別される (武田 1986). 発芽前の湿害は種子の耐水性が, 発芽時の湿害は種子の感水性がそれぞれ関係し, そして出芽時の湿害には幼芽が土壌から抽出する能力も関係すると考えられる. これに対して植物体に対する湿害は, 根の低酸素耐性や還元土壌で生成する生育阻害物質に対する耐性, さらには植物体の内部通気系の発達との関係が深い (山崎 1952, 有門 1975). このようにそれぞれの生育時期の湿害は, その発生や耐性のメカニズムを異にすると考えられる.

本稿では, 発芽前, 発芽および出芽時の湿害は扱わず, 出芽後の植物体に対する湿害を対象にする. また, イネ科などの単子葉の作物とマメ科などの双子葉の作物では湿害の発生様相や耐湿性のメカニズムが大きく異なると考えられるため, ここではイネ科作物のみ対象とし, 主としてコムギ, オオムギおよびトウモロコシについて研究の動向と

今後の方向性を取りまとめることとする.

2. 耐湿性の品種間差異

これまでの研究をみると, イネ科作物の耐湿性には明瞭な種間差がみられる. Kono ら (1987) は, 9 種のイネ科夏作物の耐湿性と耐乾性を比較し, 1) イネとハトムギは耐湿性が強く, 耐乾性が弱い, 2) シコクビエとヒエは耐湿性, 耐乾性ともに強い, 3) トウジンビエ, モロコシ (ソルガム) およびトウモロコシは耐湿性も比較的強く耐乾性が高い, そして 4) アワは耐湿性が弱く, 耐乾性が高いと述べている. 同様に冬作物についても耐湿性に種間差があることが知られている (Yamauchi ら 1988). このうちムギ類では, 一般的にオオムギに比べてコムギの耐湿性が強いと言われている



第 1 図 トウモロコシの湿害圃場. Mano and Omori (2007a) より転載.

2009 年 4 月 6 日受理. 連絡責任者: 間野吉郎 〒 329-2793 栃木県那須塩原市千本松 768

TEL 0287-37-7690, FAX 0287-36-6629, mano@affrc.go.jp

本総説は, 平成 20 年度 (財) サッポロ生物科学振興財団研究助成および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.

る (吉田 1977b)。

(1) コムギ

コムギの耐湿性の品種間差異に関する報告は多い。東海近畿農業試験場の池田ら (1955) は、水田圃場に長さが 2.4 m の傾斜畦 (高さが下部で 9 cm, 上部で 33 cm に傾斜) を作り、各畦の斜面に標準品種と検定品種 (51 品種) を並べて播種した。そして 1 月中旬から成熟期まで圃場を湛水し、畦の高い位置の株から低い位置の株への稈長の減少程度を標準品種と比較した。その結果から、農林 58 号、農林 43 号および岐阜早生小麦 26 号の耐湿性が強いとした。また、桐山・田谷 (1975) はコムギ 20 品種を圃場に栽培し、生育の中期に約 1 か月間の湛水を行い、収量および収量構成要素を無処理区と比較した。その結果、農林 36 号などを耐湿性が強い品種であるとした。また、他にも各地で同様な品種比較が多数行われている。吉田 (1977b) は、これらのコムギの耐湿性の品種間差異に関係する研究結果をまとめて、「供試品種、検定法、強弱の分類法などが異なるために一概には言えないが、我が国での耐湿性品種は、農林 20 号、農林 36 号、農林 43 号、農林 50 号、農林 58 号などである」とした。

一方、多くの品種・系統の耐湿性を比較するため、施設内で幼苗検定が行われた。岡山大学資源生物科学研究所と中国農業試験場でコムギ 2018 品種・系統の耐湿性を調べた結果 (武田ら 1987)、国際トウモロコシ・小麦改良センターの品種 CIMMYT 1053, CIMMYT 1148, ネパールの品種 N-2459, パラグアイの品種 VULTURE “S”, ユーゴスラビアの品種 NS-55-21, NS-302, ISKRA, NOVOSADSKA CRVENA を観察による耐湿性スコアの高い品種として選定した。また、国内の品種では農林 12 号、オマセコムギ、フクホコムギおよびコユキコムギを選定している (中国農業試験場 1989)。

以上のようにいくつかの生育ステージにおいて様々なコムギ遺伝資源の耐湿性の検定が古くから行われてきた。しかし、その後も研究者間で耐湿性が強いコムギ品種についての一致した見解を得るに至らず、現在でも栽培実験や育種の現場で共通に利用されるような遺伝資源は見出されていない。

(2) オオムギ

オオムギについては岡山大学資源生物科学研究所のオオムギ系統保存施設が保有する世界各地の品種を用いた大規模な耐湿性試験がなされている。武田 (1989) は 4096 品種の幼植物の耐湿性を検定し、2~3 葉期から一貫して湛水栽培しても出穂・登熟する極強品種を見出した。それらは、大麦新 1 号、愛知横綱、早生麦、畿内 8 号、白珍子、六條、キカイハダカ、春播六角麦、大治 9、Thonje 13、Thangja 3、Meladongri、Gangori 2、2525、Wien、3626、Deder 2、Dabat 5、Jimma 6 および Byng などである (Setter

and Waters 2003 に武田私信として記載)。

また、浜地ら (1988) は、ビールオオムギの耐湿性の交配母本を選定する目的で、圃場で生育の中期に畦間に湛水処理を行った。その結果から、耐湿性の優れた品種として成城 17 号、愛知早生ゴールデン、K-3、露 22 号、エビス、岩手メンシュアリー、中泉在来、コウゲンムギおよび独 53 号をあげた。

武田 (1989) の選抜した極強品種は後述するように遺伝解析などに用いられており、また、浜地ら (1988) の選抜した品種を交配母本に用いて耐湿性品種の開発を目指した例はあるものの、これまでのところオオムギにおいても強い耐湿性を持つ実用品種の育成までには至っていない。

(3) トウモロコシ

トウモロコシの耐湿性の品種間差異に関する報告は、自殖系統 5 系統と F₁ ハイブリッド 5 系統について 4~5 葉期に 6 日間湛水処理を行い乾物重の系統間差異を見たもの (Fausey ら 1985) が報告されているが、ムギ類の品種間差異の報告のような極めて多数の遺伝資源を検定した研究はみられない。

最近になって、日本やインドにおいてトウモロコシの耐湿性の品種間差異に関する研究が活発に行われている。間野ら (2002) は、主に日本のトウモロコシ 223 自殖系統についてポットに播種後 2 週間目に地表面から上 1 cm の湛水処理を行い、播種後 4 週間目に地上部乾物重を測定して対照区との比率から耐湿性を評価した。その結果、トウモロコシの耐湿性は連続変異を示し、耐湿性が強い系統として N196, B73 Ht, Na27, Na53 および Mi62 を選抜した。また、インドでは、国際トウモロコシ・小麦改良センターの自殖系統など合計 225 系統の耐湿性を簡易スクリーニング法と圃場検定を組み合わせ耐湿性を評価し、安定して耐湿性が強い 5 系統 (CML-327, CML-425, CA 00106, CM-118, CM-500) を選抜している (Zaidi ら 2004)。

3. 耐湿性の遺伝

耐湿性は一般に遺伝支配の量的形質であると考えられており、従来からの手法である総当たり交雑や交雑後代から遺伝率を推定するなどの解析が行われている。また、DNA マーカーを利用して関与する遺伝子の染色体領域を推定する量的形質遺伝子座 (QTL) 解析は、10 年ほど前にオオムギでの報告があるものの、それ以降はしばらくみられなかった。ようやく最近になって耐湿性の QTL 解析がオオムギ、トウモロコシでみられるようになった。

(1) コムギ

コムギにおいては、Boru ら (2001) が F₁, F₂, F₃ および戻し交雑世代において耐湿性の遺伝様式を推定している。3 葉期から 40 日間にわたって湛水処理を行い、葉のクロロシスを指標とした耐湿性を評価した。実験に供した

組み合わせにおいては相加効果が大きく早期選抜が可能であるとしている。また、Collaku and Harrison (2005) は圃場条件下における耐湿性の遺伝率を推定し、比較的遺伝率が高い粒重は早い世代での選抜が効果的であるが、子実収量は遺伝率が低いと報告している。しかし、コムギの QTL 解析についてはこれまでのところまだ報告がない。

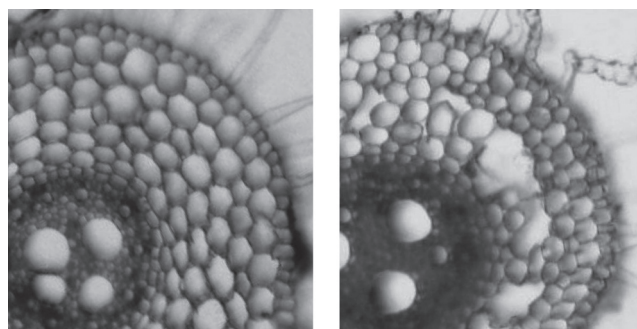
(2) オオムギ

耐湿性の遺伝解析に関する研究はオオムギが最も進んでいる。武田 (1989) は 13 品種を用いた総当たり交雑を行い、幼植物における耐湿性には遺伝子の相互作用が存在し、遺伝率は広義で 0.54、狭義で 0.44 であり耐湿性の強い方向が優性であることを明らかにした。Zhou ら (2007) は、幼植物において 6 品種を用いた総当たり交雑を行い、葉枯れ程度を指標とした耐湿性は主に相加効果に支配されており、遺伝率が高く (広義、狭義いずれも 0.73) 早い世代における選抜が効果的であると指摘している。

また、大久保・武田 (1994) によって圃場レベルの耐湿性の総当たり交雑も報告されており、収量形質の耐湿性には相加的効果が大きく作用しており、耐湿性が強い方向が優性であることから世代を進めてからの選抜が効果的であるとしている。浜地ら (1989) は、耐湿性が強いビールオオムギ品種成城 17 号などを親にした 4 組み合わせに由来する各 40~63 系統を供試し、湛水区の葉枯れ程度を指標にして耐湿性の遺伝率を算出したところ、0.07~0.28 と小さいことを示している。

以上のように、オオムギの耐湿性の遺伝様式は供試品種、生育ステージ、検定方法によって異なる。そして、耐湿性の遺伝率は報告によって大きく異なり、その要因の一つとして遺伝解析に供試した品種における遺伝変異の程度が異なることが考えられる。例えば、遺伝率が中程度であった武田 (1989) の報告は世界各地の 4000 以上の品種の中から選抜した品種を用いた解析であり、遺伝率が低かった浜地ら (1989) の報告はビールムギの遺伝変異の中から選抜した品種を用いた解析である。また、生育ステージによっては安定した評価が難しいため、遺伝率が低くなる場合がある。このような複雑な形質については、関与する遺伝子の染色体上の位置を QTL 解析によって特定し、それらの情報を蓄積することによって生育ステージごとの遺伝様式を整理、分類することが可能となり、耐湿性育種のための基礎的な情報として活用できる。

オオムギの耐湿性の QTL 解析についての初めての報告は圃場条件下において行った岩佐ら (1998) のものであり、そこでは Stepte × Morex の倍加半数体系統を圃場条件下で生育中期から成熟期まで湛水处理して農業形質を調査した。QTL 解析の結果、1H、2H、4H、5H および 7H 染色体上に一株穂重を支配する QTL が見出され、またこれらの染色体上には出穂期、稈長、葉枯れ程度、耐湿性スコアなどと関連する QTL がクラスターになって存在するこ



第2図 湛水条件下におけるコムギの通気組織 (右). 左は非湛水条件下のコムギ (通気組織なし).

とを明らかにした。最近になって Li ら (2008) による QTL マッピングが報告された。TX9425 (耐湿性強) × Franklin (弱) と Yerong (強) × Franklin (弱) の 2 組み合わせの倍加半数体系統を用いて葉のクロロシス、植物体の生存率、地上部バイオマスの減少率などを指標とした耐湿性を検定した結果、合計 20 の QTL が見出された。これらの QTL の情報と従来から行われている圃場選抜とを組み合わせることによって耐湿性育種が可能であると述べている。

(3) トウモロコシ

トウモロコシにおける耐湿性の遺伝性に関して、Silva ら (2007) は F_1 、 F_2 および戻し交雑集団の地上部および地下部の乾物重の分離から、耐湿性は補足的な作用を持つ複数の遺伝子に支配されているとした。また Sultana ら (2007) は熱帯系のトウモロコシ 7 系統を使った総当たり交雑において、圃場条件下における耐湿性が主に優性遺伝子の支配であることを明らかにした。

一方、トウモロコシの植物体における耐湿性を支配する QTL 解析の初めての報告は Mano ら (2006a) であり、耐湿性が強いトウモロコシ自殖系統 F1649 と弱い H84 の交雑 F_2 集団 178 個体を供試して地上部の葉枯れ程度を指標とした耐湿性の QTL 解析を行ったところ第 1 染色体に QTL が検出された。また Qiu ら (2007) は、耐湿性が強いトウモロコシ自殖系統 HZ32 と弱い K12 の交雑 F_2 集団 288 個体を供試して地上部の乾物重や草丈などの対照区比を指標とした耐湿性の QTL 解析を行ったところ、中程度の作用力の QTL が主に第 4 と第 9 染色体に検出された。しかし、これまでのところでは、トウモロコシの種内では作用力の大きい耐湿性に関与する遺伝子は見出されていない。

4. 耐湿性の関連形質

以上のようにイネ科畑作物の耐湿性に品種変異が存在し、QTL 解析によって関与する遺伝子の染色体上の位置まで特定するという研究が進行している。しかし、生育量などの植物体全体で見た耐湿性の遺伝率はあまり高くない場合が多く、また、QTL 解析によって見出された耐湿性に関

与する遺伝子の作用力も必ずしも大きくない。そこで、耐湿性に関連する要因それぞれについて解析して形質を細分化することで実験の再現性を高め、QTL解析における遺伝子座の検出感度を高めることが求められる。植物体の耐湿性に関係する要因としては、低酸素条件下における根の呼吸や養分吸収力、還元土壌で生成する生育阻害物質（二価鉄や硫化水素など）に対する耐性などもあるが、ここでは品種間比較などによって耐湿性との関連性が示されている根の通気組織と根系分布についての報告を紹介する。

(1) 通気組織

根系が湛水状態に置かれた場合に、体内に通気系を発達させ（第2図）、植物体内を通して根端に酸素を送ることができる植物種では耐湿性が強いと言われる（山崎 1952, 有門 1975）。そこで、以下にコムギ、オオムギおよびトウモロコシについて通気組織に関する研究知見を取りまとめる。

1) コムギ

Boru ら（2003）は、人工気象室で生育させたコムギ5品種の幼植物を材料に2~3週間湛水処理を行った。耐湿性の強い品種の根の空隙率（porosity）は12~20%であったのに対して弱い品種では6~8%であり、通気組織形成程度も同様の傾向がみられた。Huang ら（1994）はコムギ6品種の幼植物を水耕栽培して、通気処理の有無で14日間あるいは21日間処理を行い、引き続いて通気して回復程度を観察した。耐湿性の強い品種は弱い品種と比較して冠根数が増加するとともに通気組織の発達程度が大きいことが明らかとなった。

圃場条件下においても両者の関連性が報告されており、春播きコムギ17品種をオーストラリアの圃場条件下で断続的な湛水条件下（自然条件下）で栽培した際の収量と不定根の通気組織形成程度との間には正の関係（ $r^2=0.59$ ）が認められた（Setter ら 1999, Setter and Waters 2003）。ここで Setter ら（1999）は通気組織などの耐湿性に関係する形質に連鎖するDNAマーカーが見出されれば、圃場試験を行わずに大規模な遺伝資源を短期間で評価することができると述べている。一方で、最近のインドとオーストラリアの共同プロジェクトにおいて、両国の酸性土壌やアルカリ土壌など複数の地域で耐湿性の圃場試験が行われた（Setter 2006）。そこでは実験に供試したコムギの品種は皮層の28~48%と十分な通気組織を形成しており、耐湿性には通気組織の形成に加えて微量元素に対する抵抗性が必要な場合があると指摘している。

2) オオムギ

Pang ら（2004）は温室でポット栽培したオオムギ6品種を材料に3~4葉期の植物体を3週間にわたり湛水処理を行った。通常栽培では不定根には通気組織は形成されな

かったが、湛水条件下では耐湿性の強いTX9425は弱いNaso Nijo（なす二条と推定）と比較して通気組織形成程度が顕著に大きく、耐湿性の相違の1つの要因として湛水条件下の通気組織の形成能の違いが示唆された。また、岡山大学資源生物科学研究所の大規模なおオムギ耐湿性試験（武田 1989）において選抜された高度な耐湿性を示す品種には、湛水条件下において形成される地表根に大きな通気組織がみられることが報告されている（Stanca ら 2003）。なお、前述したコムギの圃場試験を行った Setter ら（1999）は、同様な圃場条件下でオオムギについても検討しているが、オオムギでは供試した8品種において不定根の通気組織形成程度と収量との間には関連性はみられていない（Setter ら 1999, Setter and Waters 2003）。

3) トウモロコシ

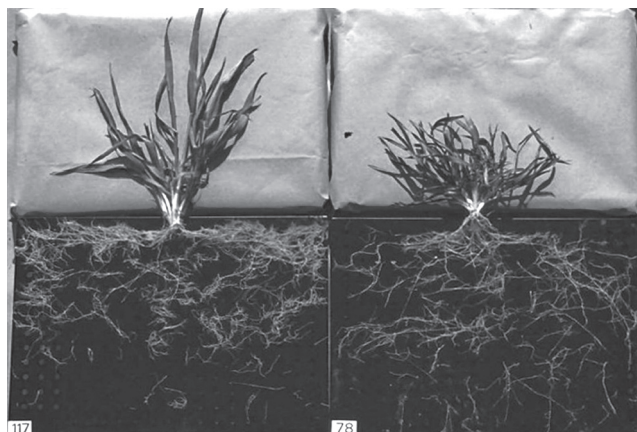
Lizaso ら（2001）は温室で栽培したベネズエラ在来のトウモロコシ2系統の幼植物を用いて6日間の湛水処理を行った。非湛水条件下の不定根の空隙率には差異がなかったが、湛水条件下では耐湿性の強い系統Agua Blancaは弱いLa Maquinaよりも根の空隙率が大きく、耐湿性と通気組織形成との関連性が示された。また、熱帯・亜熱帯系トウモロコシ自殖系統（25系統）の圃場試験を行った Zaidi ら（2007）の報告では、生育前期における7日間の湛水処理を行った際の子実収量と根の空隙率には強い有意な相関があり（ $r=0.72$ ）、一方で非湛水条件下においては関連性がみられなかった（ $r=-0.11$ ）。

このようにコムギ、オオムギ、トウモロコシの研究例を概観すると、耐湿性と通気組織の形成程度には関連性がある報告が多い。それに加えて、多湿環境に適応しているイネや水生植物においては顕著に発達した通気組織が形成されるということから、従来から言われているように通気組織は嫌気条件下において低酸素となった根端に酸素を供給する役割があることは明らかである。

(2) 根の分布

水田転換畑では降雨後に地下水位が上昇しても土壌の表面近くは比較的条件が良い場合が多いため、地表の近くに根を多く分布する浅根化により耐湿性が強くなることが考えられる。浅根性と耐湿性との関連性は一般には知られているものの、それらの関係を調べたものはコムギの研究以外はほとんどない。トウモロコシの近縁種テオシントにおいては浅根性と関係する節根の角度を支配するQTLが報告されているが（Omori and Mano 2007）、根の角度と耐湿性の関係は検討されていないため、ここではコムギの研究例に絞って紹介する。

小柳ら（2001）は、コムギの根の分布に品種間差異があることを利用して（第3図）、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系交配して多く



第3図 コムギ浅根性品種（左）と深根性品種（右）。

の姉妹系統を作り、その中から浅根性の9系統（水田における根の平均的な深さ：9.67 cm）と深根性の9系統（同：10.89 cm）を選抜した。これらの系統には根系の分布以外の遺伝的な形質がランダムに入っていると考えられるため、両群を比較することにより根系分布が耐湿性に及ぼす影響を知ることができる。これを過湿な水田圃場に栽培して調べた結果、浅根性の系統群は深根性の系統群に比べて15%多収であった。このことから、イネ科の畑作物を浅根化させることによって耐湿性が向上することが実証されたとと言える。しかし、この実験において圃場の凹凸に伴う耐湿性の評価誤差が大きいことも明らかになり、さらに多様な営農場面においては耐湿性評価を左右する要因の多い中で、どのような圃場条件においても耐湿性を発揮することができる実用品種の育成が困難であることがわかった（小柳ら 2004）。

5. 異種の遺伝子を利用した耐湿性の向上への挑戦

前節ではコムギ、オオムギ、トウモロコシにおいて湛水条件になると根の皮層部分に通気組織が形成され、このように誘導される通気組織形成と耐湿性との関係を述べた。しかしその形成には作物種や根の部位にもよるが、一般に数日から10日以上を要するため、過湿状態におかれても直ちに適応することができず通気組織ができやすい耐湿性が強い品種でもある程度の湿害を受けてしまうと考えられる。一方、イネや水生植物では好気条件下（非湛水条件下）においても根の発達に伴い通気組織を形成し、湛水条件になった場合でも通気組織の肥大化も迅速に行われる。そこで、本節では非湛水条件においても通気組織を形成するというユニークな特性を持つ近縁種・野生種を中心に紹介する。

(1) *Hordeum marinum* を利用したコムギの耐湿性の改良の試み

オオムギの野生種である *Hordeum marinum* は海岸付近の湿地帯に自生しており（von Bothmer and Jacobsen 1985）、

耐塩性が強いとともに（Mano and Takeda 1998）、通気組織の形成程度が大きいことから耐湿性の遺伝資源としても注目されている（McDonald ら 2001）。Garthwaite ら（2003）は *Hordeum* 属 35 系統について通気条件と嫌気条件（stagnant solution; 停滞水を模した寒天溶液）で生育、通気組織形成を調べた。その結果、通気条件下において根端から 50 mm の部分の通気組織は栽培オオムギの 2% に対して近縁種・野生種においては 10% 以上であり、特に *H. intercedens* と 2 倍体の *H. marinum* ssp. *gussoneanum* の通気組織の形成程度が大きかった。また、嫌気条件においては、栽培オオムギの 12% に対して近縁種・野生種においては 20% 以上であった。

前述の McDonald ら（2001）や Garthwaite ら（2003）が示したように、*H. marinum* はよく発達した通気組織が形成され、同時に ROL バリア [Barrier to Radial Oxygen Loss; 詳細は塩野ら（2008）の総説を参照] によって根からの酸素漏出を抑える。*H. marinum* が持つこれらの形質を交雑によってコムギに導入することで耐湿性の強いコムギの作出が期待できるとしている（Colmer ら 2007）。従来からオオムギの野生種からオオムギ栽培種、あるいはオオムギの野生種からコムギへの交雑による遺伝子導入は極めて困難であったが、最近 Islam ら（2007）によって *H. marinum* × コムギの複倍数体が作出された。この材料を用いてコムギの遺伝的背景に *H. marinum* の通気組織形成能を支配する遺伝子などを導入し、それらの表現型に及ぼす影響を解析している（Colmer ら 2007）。このアプローチによって通気組織形成能を持つ高度耐湿性コムギの作出が期待できる。

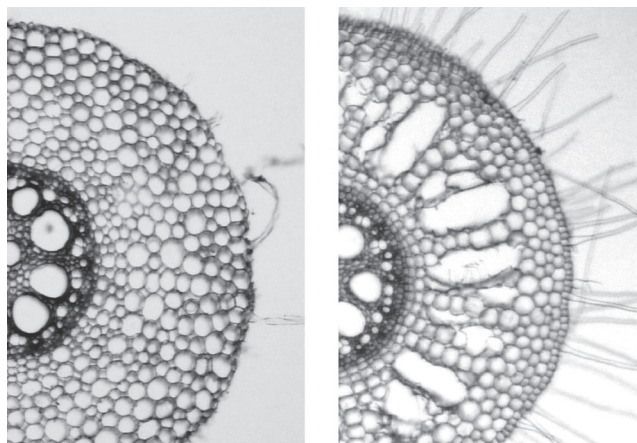
(2) ミズタカモジを用いたコムギの耐湿性の改良の試み

我が国でもコムギの近縁種を利用してコムギの耐湿性を向上させようとする試みが始まっている。コムギの近縁種であり、我が国に自生する絶滅危惧種の一つであるミズタカモジを利用しようとするものである。

コムギ・エギロプス属野生種の中にはコムギの耐病性や環境ストレス耐性の遺伝資源となり得るものがあり、カモジグサはその一つである。日本でみられるカモジグサ類には 6 倍性のカモジグサと 4 倍性のアオカモジグサがあるが、もう一つの 6 倍性種ミズタカモジは田の畦などに自生する多年草で、コムギの耐湿性の遺伝資源として注目される（笹沼 2004）。ミズタカモジの耐湿性は強く（Kubo ら 2007）、コムギとの雑種もある程度耐湿性が強いが（小柳ら 2007）、その雑種は不稔であることからこれまでのところミズタカモジの遺伝子がコムギに導入された例はない。

(3) テオシントを用いたトウモロコシの耐湿性の改良の試み

トウモロコシの近縁種であるテオシントはメキシコを中心とした中米に分布しており、亜種を含めると 7 種に分類



第4図 非湛水条件下におけるテオシント *Z. nicaraguensis* の通気組織 (右). 左はトウモロコシ Mi29 (通気組織なし).

される. テオシント *Zea luxurians* は非湛水条件下で通気組織が形成され, また, トウモロコシとの交雑 F_1 植物体においても通気組織が形成されることから通気組織形成能は遺伝形質であることが明らかとなった (Ray ら 1999). また, Mano ら (2006b) はテオシント 4 系統の非湛水条件下における通気組織形成能を観察し, テオシントの中にも通気組織ができる系統とできない系統が存在することを明らかにした. テオシントの中には Ray ら (1999) が報告した *Z. luxurians* 以外にも, それと近い種である *Z. nicaraguensis* において明瞭な通気組織が形成され (第4図), 湛水条件下においてはさらに発達した通気組織を形成する (Mano ら 2006b). この *Z. nicaraguensis* はニカラグアの河口付近の水浸しの地域に自生しており, そのような環境においても草丈が 5 m 以上になるというユニークな耐湿性遺伝資源である (Bird 2000).

トウモロコシとテオシントの交雑は一般に容易で, また交雑 F_1 , F_2 . さらに戻し交雑後代も得られることから, テオシント *Z. nicaraguensis* の持つ通気組織形成能を従来の DNA マーカーを用いた交雑育種でトウモロコシに導入することは可能である. しかし, 短期間で数多くの分離個体の形質評価が困難であったが, 大森 (2008) によって根の通気組織形成能の簡易評価法が確立されたことで, ここ数年で関与する遺伝子のマッピングが急速に進んだ (Mano and Omori 2007a). トウモロコシ B64 × *Z. nicaraguensis* の F_2 集団の解析の結果, *Z. nicaraguensis* は主に第1染色体に QTL を持つことが明らかとなり (Mano ら 2007b), 戻し交雑によって通気組織形成能を支配する QTL を優良トウモロコシ自殖系統 Mi29 へ導入することが進められている. 以上のようにテオシントにおいて通気組織の遺伝解析についての情報が蓄積されてきている.

6. おわりに

トウモロコシでは, 最近の研究で近縁種テオシントの遺伝資源の利用により交雑による耐湿性系統の作出が可能で

あることが示された. しかしコムギでは *H. marinum* やミズタカモジを用いた取り組みが進んでいるものの, 目的とする野生種の染色体領域のみをコムギに導入することは困難であると思われる. さらにオオムギなどの他の畑作物では交雑可能で極めて耐湿性が強い遺伝資源が見つかっておらず, QTL 解析は進み始めてきたものの, 依然としてオオムギの遺伝変異を超えた画期的な耐湿性品種の作出は極めて困難な状況にある.

著者らは, これまでにない実用的な耐湿性品種を作出するためのアプローチとして, 根や茎葉部などの組織の一部を精密にサンプリングするためのレーザーマイクロダイセクション法 (Nakazono ら 2003, 高橋・中園 2006, Ohtsu ら 2007) と発現遺伝子を検出するトランスクリプトーム解析を組み合わせた手法に加え, テオシントの通気組織形成能を導入したトウモロコシ準同質遺伝子系統という有利な材料を使うことによって通気組織形成能に関与する遺伝子を単離して, さらにこれを耐湿性が不十分なコムギに遺伝子導入することで, これまでになかった画期的な耐湿性畑作物を開発するという共同研究に着手した. この新技術は耐湿性が問題となっているコムギのみならず, オオムギ, そしてバイオマス作物として注目されているソルガムの耐湿性向上にも応用可能である. これにより, 転換畑や水田二毛作におけるコムギなど畑作物の生産が安定することになり, ひいては我が国の食料自給率の向上につながるものが期待される.

謝辞: 本稿を取りまとめるにあたり, 生研センターイノベーション創出事業「イネ科作物の耐湿性に関わる通気組織形成能の機構解明」(課題番号: H20 年度/シーズ一般枠-01-02) の研究を共同で実施している東京大学大学院農学生命科学研究科の中園幹生博士, 農研機構作物研究所の川口健太郎博士および安倍史高博士のご校閲をいただいた. 記して感謝の意を表する.

引用文献

- 有門博樹 1975. 通気組織系と作物の耐湿性. オリエンタル印刷, 東京. 149.
- Bird, R. McK. 2000. A remarkable new teosinte from Nicaragua: Growth and treatment of progeny. *Maize Gen. Coop. Newsl.* 74: 58–59.
- Boru, G., M. van Ginkel, W.E. Kronstad and L. Boersma 2001. Expression and inheritance of tolerance to waterlogging stress in wheat. *Euphytica* 117: 91–98.
- Boru, G., M. van Ginkel, R.M. Trethowan, L. Boersma and W.E. Kronstad 2003. Oxygen use from solution by wheat genotypes differing in tolerance to waterlogging. *Euphytica* 132: 151–158.
- 中国農業試験場 1989. ストレス耐性遺伝資源のスクリーニング (1) 環境耐性②耐湿性ムギ類 (コムギ). 総合農業試験研究計画・成績概要集, 総合農業, 作物生産. 冬作物, 小麦, I-4-8-b.
- Colmer, T.D., A.K.M. R. Islam, A.J. Garthwaite and A.I. Malik 2007. Waterlogging and salinity tolerance in wild *Hordeum* species: physiological basis and prospects for use in cereal improvement. In *Proc. 9th Conference of the International Society for Plant*

- Anaerobiosis, Matsushima, Sendai. 45.
- Collaku, A. and S.A. Harrison 2005. Heritability of waterlogging tolerance in wheat. *Crop Sci.* 45 : 722–727.
- Fausey, N.R., T.T. VanToai and M.B. McDonald Jr. 1985. Response of ten corn cultivars to flooding. *Trans. ASAE* 28 : 1794–1797.
- Garthwaite, A.J., R. von Bothmer and T.D. Colmer 2003. Diversity in root aeration traits associated with waterlogging tolerance in the genus *Hordeum*. *Functional Plant Biol.* 30 : 875–889.
- 浜地勇次・古庄雅彦・吉田智彦・伊藤昌光 1988. ビール大麦の耐湿性交配母本の選定. *日作紀* 57 : 715–721.
- 浜地勇次・古庄雅彦・吉田智彦 1989. ビールオオムギの耐湿性の遺伝率. *育雑* 39 : 195–202.
- 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 Sci.* 34 : 1538–1544.
- 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. *東近農試研報・栽培部* 2 : 11–16.
- Islam, S., A.I. Malik, A.K.M.R. Islam and T.D. Colmer 2007. Salt tolerance in a *Hordeum marinum*-*Triticum aestivum* amphiploid, and its parents. *J. Exp. Bot.* 58 : 1219–1229.
- 岩佐友彦・高橋秀和・武田和義 1998. オオムギの耐湿性に関する研究IX. 湛水圃場で評価した耐湿性のQTLマッピング. *育雑* 48(別2) : 241.
- 桐山毅・田谷省三 1975. 麦類の生育時期と湿害について. *九州農業研究* 37 : 77–78.
- Kono, Y., A. Yamauchi, N. Kawamura, J. Tatsumi, T. Nonoyama and N. Inagaki 1987. Interspecific differences of the capacities of waterlogging and drought tolerances among summer cereals. *Jpn. J. Crop Sci.* 56 : 115–129.
- Kubo, K., Y. Shimazaki, H. Kobayashi and A. Oyanagi 2007. Specific variation in shoot growth and root traits under waterlogging conditions of the seedlings of tribe Triticeae including Mizutakamoji (*Agropyron humidum*). *Plant Prod. Sci.* 10 : 91–98.
- Li, H., R. Vaillancourt, N. Mendham and M. Zhou 2008. Comparative mapping of quantitative trait loci associated with waterlogging tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). *BMC Genomics* 9 : 401.
- Lizaso, J.I., L.M. Melendez and R. Ramirez 2001. Early flooding of two cultivars of tropical maize. I. Shoot and root growth. *J. Plant Nutr.* 24 : 979–995.
- Mano, Y. and K. Takeda 1998. Genetic resources of salt tolerance in wild *Hordeum* species. *Euphytica* 103 : 137–141.
- 間野吉郎・村木正則・小松敏憲・藤森雅博・秋山典昭・高溝正 2002. トウモロコシ自殖系統における種子の冠水抵抗性および幼植物の耐湿性の変異. *日作紀* 71 : 361–367.
- Mano, Y., M. Muraki and T. Takamizo 2006a. Identification of QTL controlling flooding tolerance in reducing soil conditions in maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Plant Prod. Sci.* 9 : 176–181.
- Mano, Y., F. Omori, T. Takamizo, B. Kindiger, R. McK. Bird and C. H. Loaisiga 2006 b. Variation for root aerenchyma formation in flooded and non-flooded maize and teosinte seedlings. *Plant Soil* 281 : 269–279.
- Mano, Y. and F. Omori 2007a. Breeding for flooding tolerant maize using “teosinte” as a germplasm resource. *Plant Root* 1 : 17–21.
- Mano, Y., F. Omori, T. Takamizo, B. Kindiger, R. McK. Bird, C. H. Loaisiga and H. Takahashi 2007b. QTL mapping of root aerenchyma formation in seedlings of a maize × rare teosinte “*Zea nicaraguensis*” cross. *Plant Soil* 295 : 103–113.
- McDonald, M.P., N.W. Galwey and T.D. Colmer 2001. Waterlogging tolerance in the tribe Triticeae : the adventitious roots of *Critiesion marinum* have a relatively high porosity and a barrier to radial oxygen loss. *Plant Cell Environ.* 24 : 585–596.
- Nakazono, M., F. Qiu, L.A. Borsuk and P. S. Schnable 2003. Laser-capture microdissection, a tool for the global analysis of gene expression in specific plant cell types : Identification of genes expressed differentially in epidermal cells or vascular tissues of maize. *Plant Cell* 15 : 583–596.
- 大久保和男・武田和義 1994. オオムギの耐湿性に関する研究IV. 圃場における耐湿性のダイヤレル分析. *育雑* 44(別1) : 167.
- Ohtsu, K., H. Takahashi, P. S. Schnable and M. Nakazono 2007. Cell type-specific gene expression profiling in plants by using a combination of laser microdissection and high-throughput technologies. *Plant Cell Physiol.* 48 : 3–7.
- Omori, F. and Y. Mano 2007. QTL mapping of root angle in F₂ populations from maize ‘B73’ × teosinte ‘*Zea luxurians*’. *Plant Root* 1 : 57–65.
- 大森史恵 2008. 耐湿性に関わる根の遺伝的特性の簡易評価法の開発. *根の研究* 17 : 137.
- 小柳敦史・乙部(桐測)千雅子・柳澤貴司・本多一郎・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.
- 小柳敦史・乙部(桐測)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. *日作紀* 73 : 300–308.
- 小柳敦史・川口健太郎・高田兼則・笹沼恒男 2007. コムギとミズタカモジの雑種第一代の耐湿性と根の特徴. *根の研究* 16 : 192.
- Pang, J., M. Zhou, N. Mendham and S. Shabala 2004. Growth and physiological responses of six barley genotypes to waterlogging and subsequent recovery. *Aust. J. Agric. Res.* 55 : 895–906.
- Qiu, F., Y. Zheng, Z. Zhang and S. Xu 2007. Mapping of QTL associated with waterlogging tolerance during the seedling stage in maize. *Ann. Bot.* 99 : 1067–1081.
- Ray, J.D., B. Kindiger and T.R. Sinclair 1999. Introgressing root aerenchyma into maize. *Maydica* 44 : 113–117.
- 笹沼恒男 2004. コムギ近縁野生種の進化と多様性. *遺伝* 58 : 45–50.
- Setter, T.L., P. Burgess, I. Waters and J. Kuo 1999. Genetic diversity of barley and wheat for waterlogging tolerance in Western Australia. In 9th Barley Technical Symposium. Melbourne, Aust. 2.
- Setter, T.L. and I. Waters 2003. Review of prospects for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats. *Plant Soil* 253 : 1–34.
- Setter, T.L. 2006. Preliminary report on waterlogging tolerance of wheat in India and Australia. ACIAR project CS1 / 1996 / 025. Department of Agriculture, Western Australia, Perth, Western Australia. 1–23.
- 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 : 173–179.
- Silva, S.D.A., M.J.C.M. Sereno, C.F.L. Silva, A.C. Oliveira and J.F.B. Neto 2007. Inheritance of tolerance to flooded soils in maize. *Crop Breed. Appl. Biotech.* 7 : 165–172.

- Stanca, A.M., I. Romagosa, K. Takeda, T. Lundborg, V. Terzi and L. Cattivelli 2003. Diversity in abiotic stress tolerances. In Bothmer, R., T. Hintum, H. Knüpfner and K. Sato eds., *Diversity in Barley (Hordeum vulgare)*. Elsevier, Amsterdam. 280.
- Sultana, R., P. Maniselvan, A. Srivastava, P.H. Zaidi, R.P. Singh and P.P. Singh 2007. Genetic analysis of waterlogging tolerance in tropical maize (*Zea mays* L.). In Proc. 9th Conference of the International Society for Plant Anaerobiosis. Matsushima, Sendai. 91.
- 高橋宏和・中園幹生 2006. レーザーマイクロダイセクション法. 日作紀 75 : 583–585.
- 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41 : 501–507.
- 武田和義・小山内英一・住田哲也 1987. コムギにおける種子耐水性および幼植物耐湿性の品種変異. 育雑 37(別 2) : 286–287.
- 武田和義 1989. オオムギ幼植物耐湿性の品種変異とそのダイアレル分析. 育雑 39(別 1) : 174–175.
- Von Bothmer, R. and N. Jacobsen 1985. Origin, taxonomy, and related species. In Rasmusson, D.C. ed., *Barley*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin. 19–56.
- 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. 農業技術研報 B1 : 1–87.
- Yamauchi, A., Y. Kono, J. Tatsumi and N. Inagaki 1988. Comparison of the capacities of waterlogging and drought tolerances among winter cereals. Jpn. J. Crop Sci. 57 : 163–173.
- 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.
- Zaidi, P.H., S. Rafique, P.K. Rai, N.N. Singh and G. Srinivasan 2004. Tolerance to excess moisture in maize (*Zea mays* L.) : susceptible crop stages and identification of tolerant genotypes. Field Crops Res. 90 : 189–202.
- Zaidi, P.H., P. Maniselvan, P. Yadav, A.K. Singh, R. Sultana, P. Dureja, R. P. Singh and G. Srinivasan 2007. Stress-adaptive changes in tropical maize (*Zea mays* L.) under excessive soil moisture stress. Maydica 52 : 159–171.
- Zhou, M.X., H.B. Li and N.J. Mendham 2007. Combining ability of waterlogging tolerance in barley. Crop Sci. 47 : 278–284.

Trends of Waterlogging Tolerance Studies in the Poaceae : Yoshiro MANO¹⁾ and Atsushi OYANAGI²⁾ (¹⁾*Natl. Inst. of Livest. and Grassl. Sci., Nasushiobara 329-2793, Japan;* ²⁾*Natl. Inst. of Crop Sci.*)

Abstract : Studies conducted on varietal differences in waterlogging tolerance and its hereditary nature are reviewed. Specific focus is directed to waterlogging tolerance-related traits, including root aerenchyma formation in upland crops of Poaceae such as wheat, barley and maize. New breeding approaches to the development of waterlogging-tolerant crops are also discussed. Though the species differences toward waterlogging tolerance are clear in the Poaceae, varietal differences are not clear and cultivars having waterlogging tolerance have not been developed. Genetic resources useful for the breeding of waterlogging tolerance have been recently identified in the wild relatives of several domestic species; and waterlogging tolerant cultivars may be generated by transferring genes controlling root aerenchyma formation and / or shallow rooting to domestic crops via a marker-assisted-breeding approach.

Key words : Aerenchyma, Barley, Excess-moisture injury, Maize, Waterlogging Tolerance, Wheat.