

日本のコムギの倒伏抵抗性と強稈性

農研機構中日本農業研究センター
転換畑研究領域
松山 宏美

はじめに

コムギやイネは、倒伏すると受光態勢が悪化して光合成量が減退し、通道組織が破壊されて転流が阻害され、収量と子実品質が低下する(図-1)。多肥栽培をすると倒伏しやすくなるため、増収には倒伏抵抗性の向上が不可欠である。

コムギの倒伏は、クロルメコート剤、エテホン剤などの植物成長調整剤による節間伸長の抑制によって防ぐことができる。世界的なコムギの多収地域ではクロルメコート剤の使用が広く普及し、稈長1m以上になる長稈品種を葉剤で短稈化させることで倒伏抵抗性を高め、多肥栽培を行っている(図-2)



図-1 倒伏したコムギの様子(上:茨城県つくば市, 下:茨城県桜川市)



図-2 ニュージーランド農家圃場で観察した飼料用多収コムギの開花期頃の様子 2012年12月撮影。クロルメコート剤を2回、トリネキサバックエチル剤を1回散布しており、稈長は約70cmであった。

(松山 2013; 渡邊 2014)。日本では、北海道のコムギ作の一部で使用されているものの、本州以西には普及しておらず、現状では、植物成長調整剤の使用以外の方法で倒伏抵抗性を確保する必要がある。

欧米のコムギ作における倒伏は、稈が曲がって折れる Stem lodging と、真っ直ぐな稈が傾き根元から倒伏が起る Root lodging の二つに分類される(Pinthus 1973)。対して日本では、稈が折れる挫折型倒伏、稈が曲がる湾曲型倒伏、根系が関与し根元から倒伏



図-3 倒伏の種類

が起こる転び型倒伏の三つに分類している(図-3)。日本のコムギでは、登熟期に穂が風雨にあたることにより重みを増し稈が曲がって戻らなくなる湾曲型倒伏が多く発生し(江口 2001)、倒伏抵抗性には稈の長さだけでなく強度も関係すると考えられる。

日本の近年のコムギ品種も含めた品種群を対象とした倒伏抵抗性や強稈性に関する研究は、ほとんど行われていない。本稿では、コムギの多収化のため、強稈性に着目した倒伏抵抗性に関する育種および栽培学的な研究を紹介する。

1. 「日本のコムギコアコレクション」の倒伏抵抗性と強稈性

(1) これまでの品種育成における倒伏抵抗性と強稈性の変化

「日本のコムギコアコレクション」は、膨大な数の遺伝資源の中から日本のコムギの遺伝的変異を幅広く反映するように選定された品種のセットで、国立研究開発法人 農業・食品産業技術総合研究機構 遺伝資源研究センターの農業生物資源ジーンバンクに保存されている。このセットのうち 94

品種・系統を茨城県つくば市の圃場で2年間栽培し、倒伏の発生状況や強稈性を調査した。

倒伏抵抗性に関わる稈長と稈基部の挫折時モーメント（折れ曲がりに抵抗する強さを示す）の変化を検討したところ、1976年以降に成立した品種の中には稈長100 cmを超える長稈の品種はなかった一方で、稈基部の挫折時モーメントはいずれの年代でもほぼ変わらないばらつきがあった（図-4）。稈長は品種育成の過程で必ず調査される形質である上、遠観でも判断できるが、強稈関連形質は遠観では判断しにくい。また、強稈性は稈の太さや稈壁の厚さ、かたさなど、複数の形質の影響を受けるため、倒伏抵抗性育種の過程では単一遺伝子で決定される短稈化が進み、強稈化はあまり進まなかったものと考えられる。

短稈化に関与する遺伝子は収量性にも影響し、減収を引き起こす可能性が高い（柏木ら 2007）。草丈が低いと葉面積密度が増加し、CO₂および水蒸気の拡散効率が減少して群落光合成が低下する（黒田ら 1989）。コムギの育成品種は、40年程前から80 cm～85 cmの短稈品種になっており、近年では、収量性の観点から短稈化が限界を迎えている可能性がある。

(2) 倒伏抵抗性と強稈性の関係

試験に供試した「日本のコムギコアコレクション」94品種・系統のうち、2年とも倒伏した57品種・系統を稈長の大小によって3グループに分け、

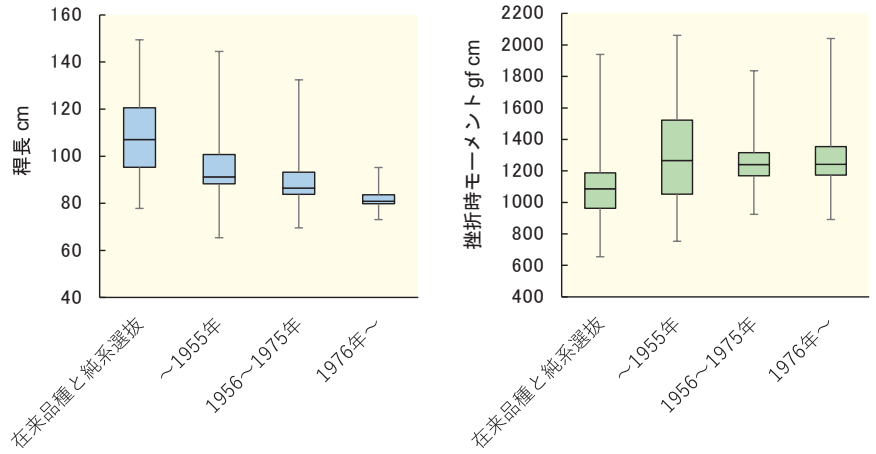


図-4 品種・系統の成立時期別の稈長および稈基部の挫折時モーメントの箱ひげ図
「日本のコムギコアコレクション」に含まれる94品種・系統の2年の栽培の平均値を元に作図。稈基部の挫折時モーメントは、支点間距離4 cmの支点上に切り出した節間を置き、中央部に8.3 mm 秒⁻¹の速度で荷重を加えて得られた最大応力として読み取った。

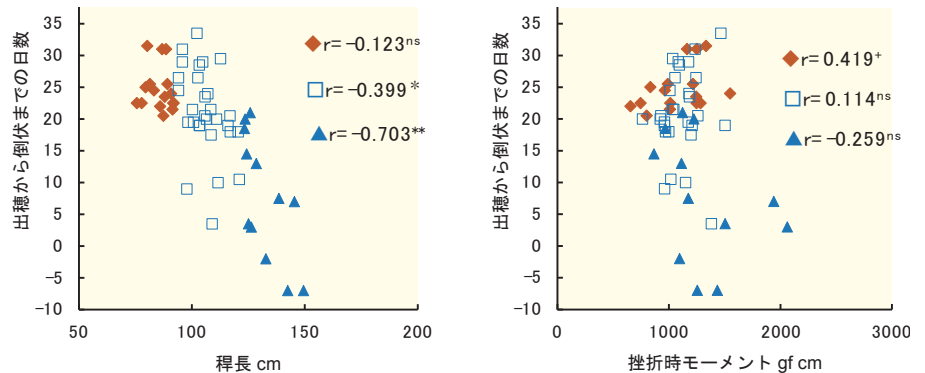


図-5 稈長および稈基部の挫折時モーメントと出穂から倒伏までの日数の関係
「日本のコムギコアコレクション」に含まれる94品種・系統のうち2年とも倒伏した57品種・系統の2年の平均値。◆は稈長93.4 cm未満の短稈グループ、□は稈長93.4 cm以上121.5 cm未満の中稈グループ、▲は稈長121.5 cm以上の長稈グループの値を示す。rは相関係数。図中の**は1%水準、*は5%水準、+は10%水準で相関係数が有意であることを示し、nsは有意でないことを示す。

各形質と出穂から倒伏までの日数の関係を検討した。グループの分け方は、94品種・系統の稈長の値の最小値（「小麦農林10号」の65.4 cm）と最大値（「札幌春小麦」の149.5 cm）の間を等しい長さの3区間に区切り、稈長93.4 cm未満の品種を短稈グループ、稈長93.4 cm以上121.5 cm未満の品種を中稈グループ、稈長121.5 cm以上の品種を長稈グループとした。中稈および長稈グループでは、稈長と出穂から倒伏までの日数の間に有意な負

の関係があったが、短稈グループでは、稈長と出穂から倒伏までの日数に関係はなく、稈基部の挫折時モーメントが小さいほど倒伏までの日数が短かった（図-5）（松山ら 2014）。短稈な品種群では稈基部が脆弱なほど倒伏抵抗性が低く、短稈品種の倒伏抵抗性をさらに向上させるためには強稈化が有効である。

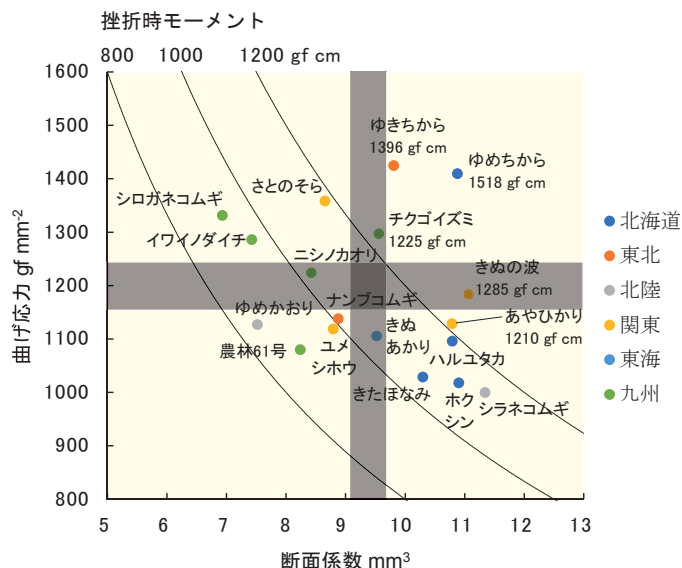


図-6 現在主力として栽培されている18品種の稈基部の断面係数と曲げ応力
2年の栽培の平均値。灰色の範囲は18品種の平均値±標準誤差の範囲。断面係数は節間の横断面を中空楕円とみなして形状を測定し算出した。曲げ応力は挫折時モーメントを断面係数で除した値として求めた。

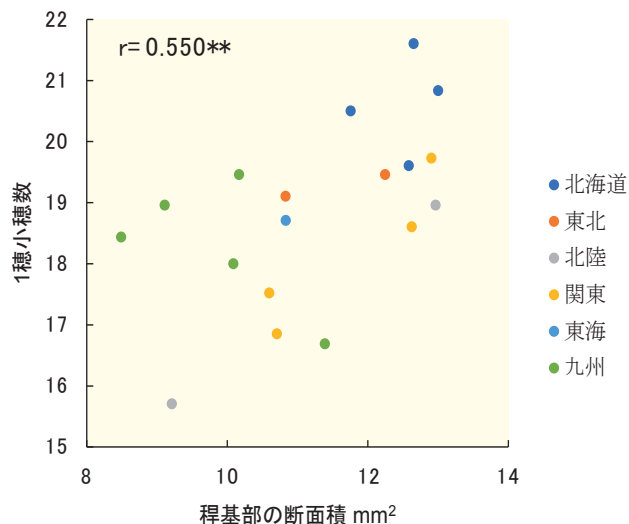


図-7 現在主力として栽培されている18品種の稈基部横断面の断面積と1穂小穂数
2年の栽培の平均値。rは相関係数で、**は1%水準で相関係数が有意であることを示す。

2. 近年の代表的なコムギ品種の強稈性

(1) 品種ごとの強稈性の特徴

強稈化は明確には進んでおらず、現在主力品種として栽培されている品種の中には稈が強いものも弱いものもある。最近育成された品種を含む近年の代表的なコムギ18品種について、稈の折れ曲がりに抵抗する強さを示す挫折時モーメントに加え、横断面の形状で決まる強さの値である断面係数を測定し、挫折時モーメントを断面係数で除した値として曲げ応力を算出し、比較した。

北海道で2010年に育成された「ゆめちから」は、稈基部の挫折時モーメントが大きく、比較に用いた18品種中で最も強稈であった(図-6)(松山ら2020)。また、強稈である品種のうち、「ゆきちから」および「チクゴイズミ」は、曲げ応力は大きく断面係数は中程度であった一方で、「きぬの

波」および「あやひかり」は、曲げ応力は中程度で断面係数は大きい特徴を持ち、挫折時モーメントが大きい要因は異なった。

極強稈の水稲多収品種「リーフスター」(加藤ら2010)は、親である「中国117号」の断面係数が大きい形質と「コシヒカリ」の曲げ応力が大きい形質を引き継いでいるとされている(大川・石原1997)。コムギにおいても、異なった特徴を持つ強稈品種間で交配することによって、これまでの品種以上に倒伏抵抗性の大きい形質を付与できるかもしれない。稈の物理的な形質を測定して品種・系統の強稈性の特徴を明らかにすることで、強稈化によって倒伏抵抗性を強化した品種の育成を、効率的に行える可能性がある。

(2) 強稈性と収量性

18品種の稈基部の横断面の断面積と1穂小穂数の間には、有意な正の関係があった(図-7)。水稻の染色体断片置換系統群を用いて同定された強い稈の量的形質遺伝子座SCM2は、穂

構造を制御することが報告されている遺伝子APO1と同一であり、この遺伝子の多発現によって茎の強度が高まり、籾数も増加することが明らかになっている(Ookawa et al. 2010)。コムギでも同様の制御が存在する可能性が考えられ、コムギの品種育成におけるシンク能の強化と強稈化は相反しない可能性が示された。

また、断面積と1穂小穂数には同じ傾向の育成地域間差がみられ、コムギの主要な産地である北海道、関東、九州の品種を比べると、北海道の品種の稈基部の断面積と1穂小穂数は大きく、関東の品種は中間、九州の品種は小さい範囲にあった。同じ育成地で作られた品種は、同じ環境で選抜され、共通の交配親を持つことも多いため、ある程度共通の特徴を持っている。例えば、北海道では株の閉じた品種、九州では株の開いた品種が多く、株の開閉のような草型は、分けつ消長と関係している。水稻では、有効茎歩合が高い生育をした場合、押し倒し抵抗値が顕著に大きく、倒伏抵抗性に寄与す

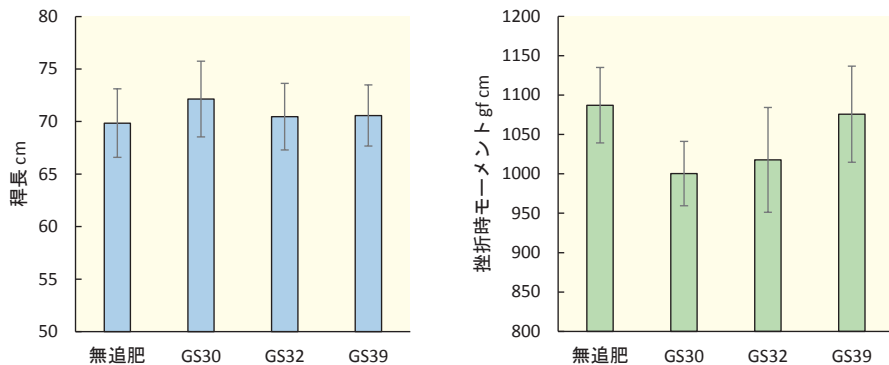


図-8 窒素追肥の施用時期が稈長と稈基部の挫折時モーメントに及ぼす影響
供試品種は「あやひかり」と「イワイノダイチ」。稈長は2年の栽培の平均値、挫折時モーメントは1年の栽培の値。GSはZadoksの成長スケール(Growth Stage)で、GS30は茎基部(第1葉の付け根)から幼穂の先端までが1cm以上になった時期、GS32は第2節間2cm以上かつ第3節間2cm未満の時期、GS39は止葉展開期にあたる。

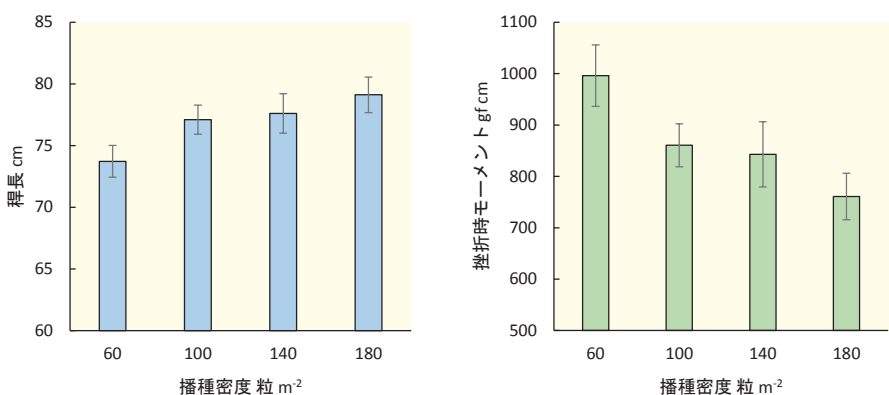


図-9 播種密度が稈長と稈基部の挫折時モーメントに及ぼす影響
供試品種は「あやひかり」と「イワイノダイチ」。2年の栽培の平均値。栽培試験を行った関東の慣行の播種量はm²あたり180～200粒。

る稈の形質が優れるという報告がある(吉永ら 2001)。草型と関連した分けつ特性を介して、強稈関連形質が地域ごとに異なる傾向を持つ可能性が考えられる。

3. 栽培管理がコムギの倒伏抵抗性と強稈性に及ぼす影響

(1) 窒素追肥

増収には窒素追肥が不可欠だが、追肥窒素量が多くなると稈長は長くなり、稈強度は低下し、倒伏しやすくなる(Crook and Ennos 1995; 倉井ら 1998; Berry *et al.* 2000)。窒素追肥の施用時期を変化させた栽培試験を

行って倒伏抵抗性と強稈性への影響を調査したところ、GS30 (GS: ZadoksのGrowth Stage, GS30は茎基部から幼穂の先端までが1cm以上になった時期)からGS32(第2節間2cm以上かつ第3節間2cm未満の時期)の追肥は稈基部の挫折時モーメントを低下させ、倒伏抵抗性を低下させることが明らかになった(図-8)。加えて、GS30の追肥では稈長の増大も見られたため、窒素追肥は茎立期以前より以降に施用した方が、倒伏抵抗性の観点からは有利である(Matsuyama *et al.* 2021)。

しかしながら、多収を狙った栽培の場合、多量の窒素をコムギ作物体に吸収させるために分施を行う必要があ

り、茎立期周辺で複数回の窒素追肥を行うことは避けられない。倒伏抵抗性の高い強稈品種を活用し、施肥管理以外の栽培管理によってその品種の倒伏抵抗性を最大限に利用することが望ましい。

(2) 播種密度

施肥と並んで重要な栽培技術である播種について、播種密度がコムギの収量と倒伏抵抗性および強稈性に及ぼす影響を検討した。播種密度が低いほど稈長は短く、稈基部の挫折時モーメントは大きく、倒伏抵抗性が高かった(図-9)。なお、この栽培試験では、播種密度が低いほどm²あたり穂数が少なかったが1穂粒数が多く、収量は播種密度が低い区でやや多かった。従って、収量性と倒伏抵抗性を両立する方法として播種密度の抑制が有効と推測される(Matsuyama *et al.* 2019)。

強稈で倒伏抵抗性が高い品種を選択し、播種密度を抑制して強稈性と倒伏抵抗性を向上させることは、コムギの倒伏抵抗性と多収性を両立する栽培技術になり得ると考えられる。

おわりに

「緑の革命」では、半矮性遺伝子 *Rht1*, *Rht2* を持つ「小麦農林10号」を用いた交配で、多肥栽培が可能な短稈品種が開発され、コムギの大量増産が可能になった。これまでの日本のコムギ品種育成においても、倒伏抵抗性

の向上は主に短稈品種の開発によって達成されてきており、近年の育成品種のほとんどは *Rht1* か *Rht2* のいずれかを持つ短稈品種である (小島ら 2017)。しかしながら、短稈品種でも単収 600 kg 程度になると倒伏する場合があります、これまで以上の多収を狙うには倒伏抵抗性を強化する必要があります。

加えて、コムギの多収地域であるイギリス、ドイツおよびニュージーランドの多収コムギ品種は、1 穂粒数と千粒重が大きい穂重型に改良されている (松山 2013; 渡邊 2014)。日本の水稻育種においても近年、業務・加工用や飼料用の穂重型多収品種が数多く開発されており、多収コムギ品種も穂重型の方向へ育成される可能性がある。穂重型の品種は地上部モーメントが大きく倒れやすいため、より高い倒伏抵抗性を備えていなければならない。

これまでの研究から、日本のコムギの強稈性には大きな品種間差があり、強稈性の特徴にもバリエーションがあることが分かった。異なった特徴の強稈性を持つ品種間で交配することによって、これまでの品種以上に倒伏抵抗性の大きい形質を付与した多収コムギ品種の育成が可能と考えられる。そのためには、まず、育種素材となり得る品種・系統の稈の物理的な形質を測定して、強稈性の特徴を明らかにする必要があります。

また、イネでは量的形質遺伝子座 (QTL) 解析により、異なる生態型の品種に由来する強稈遺伝子 *AP01/SCM2*, *FC1/SCM3* が同定され、コシヒカリに

集積することによって強稈化することが明らかにされている (Ookawa *et al.* 2010; Yano *et al.* 2015)。今後コムギでも、遺伝解析集団を用いた QTL 解析やゲノムワイド関連解析 (GWAS) を通じて、強稈 QTL とその原因遺伝子の同定や、イネで同定されている稈や穂の形態形成の遺伝子のオーソログの発見が進み、コムギ品種の倒伏抵抗性と収量性の改良が飛躍的に進むことが期待される。

また、栽培試験の結果から、播種密度の抑制によってコムギの強稈性と倒伏抵抗性が向上することが示された。先進的な多収栽培を行う北海道の一部のコムギ農家は、倒伏を防ぐために、植物成長調整剤を用いた短稈化のほか、播種量や施肥体系の最適化による茎数の管理など、コストと労力をかけた栽培管理を既に行っている (高橋 2017)。水稻裏作である本州以西のコムギ作では、湿害の発生による苗立ち不足を懸念して播種密度は高めに設定されることが多かったが、近年では、水田における長期畑輪作や排水対策など、苗立ちの安定化に寄与する技術が普及してきている。本州以西においても、播種密度の抑制による倒伏抵抗性と収量性を両立させた多収栽培技術の開発・普及が望まれる。

謝辞

本稿は、日本作物学会第 25 回研究奨励賞を受けた研究内容の一部をまとめたものです。研究の遂行にあたっては、農林水産・食品産業技術振興協会

渡邊好昭博士、東京農工大学大学院農学研究院 大川泰一郎先生に、懇切丁寧なご指導を頂きました。ここに記して、心から感謝いたします。

引用文献

- Berry, P.M. *et al.* 2000. Controlling plant form through husbandry to minimise lodging in wheat. *Field Crops Research*, 67, 59-81.
- Crook, M.J. and A.R. Ennos 1995. The effect of nitrogen and growth regulators on stem and root characteristics associated with lodging in two cultivars of winter wheat. *Journal of Experimental Botany* 46, 931-938.
- 江口久夫 2001. 倒伏の原因と対策. 転作全書 第一巻 ムギ. 農文協, 東京. pp.295-299.
- 柏木孝幸ら 2007. イネの湾曲型倒伏に対する抵抗性の付与. 日作紀 76, 1-9.
- 加藤浩ら 2010. 稲発酵粗飼料向け茎葉多収型水稻品種「リーフスター」の育成. 作物研報 11, 1-15.
- 小島久代ら 2017. 「日本のコムギコアコレクション」の作成と評価. 農研機構報告 作物開発センター 1. 1-13.
- 倉井耕一ら 1998. 小麦の追肥による生育パターンの変化と追肥技術への応用. 栃木農試研報 47, 1-12.
- 黒田栄喜ら 1989. 草高の異なる水稻品種の乾物生産の相違とその要因の解析, とくに個体群内におけるガス拡散に着目して. 日作紀 58, 374-382.
- 松山宏美 2013. 麦類の収量性向上に向けた今後の研究展開 ニュージーランドにおける多収小麦の現状調査 各論: 栽培. NARO 研究戦略レポート 4, 111-115.
- 松山宏美ら 2014. コムギの耐倒伏性の品種間差とその要因. 日作紀 83, 136-142.
- 松山宏美ら 2020. 近年育成された品種を含む代表的なコムギ品種の倒伏抵抗性および強稈関連形質の相違とその要因. 日作紀 89, 119-125.
- Matsuyama, H. and T. Ookawa 2021.

Effects of Timing of Supplemental Nitrogen Application on Lodging Resistance and Yield of Wheat (*Triticum aestivum* L.). Japanese J. of Farm Work Research 51, 17-27.

Matsuyama, H. and T. Ookawa 2019. The Effects of seeding rate on yield, lodging resistance and culm strength in wheat, Plant Production Science (DOI:10.1080/1343943X.2019.1702469).

大川泰一郎・石原邦 1997. 水稻の稈基部の挫折強度形質の遺伝的特徴—コシヒカリと中国 117 号との交配 F1～F3 を用いて— . 日作紀 66, 603-609.

Ookawa, T. *et al.* 2010. New approach for rice improvement using a pleiotropic QTL gene for lodging resistance and yield. Nature Communications 1, 132-143.

Pinthus, M.J. 1973. Lodging in wheat, barley, and oats : The phenomenon, its causes, and preventive measures. Adv. Agron. 25, 209-263.

高橋義雄 2017. 小麦 1 トンどり 薄まき・しっかり出芽 太茎でくず麦をなくす. 農山漁村文化協会, 東京. pp.97-99.

渡邊和洋 2014. ヨーロッパにおける多収小麦の現状報告 4. 各論:栽培. NARO 研

究戦略レポート 5, 23-33.

Yano K. *et al.* 2015. Isolation of a novel lodging resistance QTL gene involved in strigolactone signaling and its pyramiding with a QTL gene involved in another mechanism. Molecular Plant 8, 303-314.

吉永悟志ら 2001. 打込み式代かき同時土中点播栽培による湛水直播水稻の耐倒伏性向上—播種様式及び苗立ち密度が耐倒伏性に及ぼす影響—. 日作紀 70, 186-193.

田畑の草種

昼顔 (ヒルガオ)

ヒルガオ科ヒルガオ属のつる性多年草。全国の陽当たりのいい野原や道端、線路際や空き地などに普通。周りの草やフェンスに巻き付くと背高く伸びる。葉は互生し鉤型～矢尻型。葉腋から長い花柄を出し淡紅色～白紅色の花をつける。普通結実せず地下茎で増える。

日本原産の在来種である。

真夏の昼間から、直径 5～6cm の薄紅色のロート状の花をつけるのであるから、古来、目立たないはずはなかった。地下茎は食用になるので、縄文人や弥生人たちもその花を目印に利用していたと考えられる。

その後万葉仮名が使われるようになると、その目立って美しい「昼顔」が記載されだした。美しい花という意味で「容花」と呼ばれ、万葉集に恋の歌として 4 首詠われている。しかし遣唐使が中国から「朝顔」を持ち帰ると、「容花」は「朝顔」へと移っていく。同じころ、ウリ科ではあるが同じような花を咲かせる「夕顔」も「朝顔」の対として平安貴族たちに愛されるようになる。清少納言は枕草子の「草の花は」で「朝顔」、「夕顔」を取り上げ、紫式部は源氏物語の中に「夕顔」や「朝顔の姫君」を登場させる。

(公財)日本植物調節剤研究協会
兵庫試験地 須藤 健一

朝の早いうちから咲き始め、昼前には萎んでしまう朝顔、同じように夕方に咲き始め翌日の午前中には萎んでしまう「夕顔」。平安貴族たちはそれらの艶やかな一日花に儂さを重ね合わせた。

平安期以降、「朝顔」「夕顔」を詠った歌は多い。しかし「昼顔」は、となると近代まで待たねばならない。

大正期の歌人木下利玄にこんな歌があった。

真昼野に昼顔咲けりまじまじと

待つものもなき昼顔の花 (1914 年『銀』)

爽やかな朝の「朝顔」、暮れ泥む夏の夕べの「夕顔」と違って「昼顔」には真っ青な空と灼熱の太陽が似合う。こんな情景である。

真夏の炎天下、灼熱の太陽を浴びながら自転車走らせる。道幅は自転車同士がお互いに走りながらすれ違えるほど。ペダルを踏む青年の額に汗が迸る。昼下がりで誰もいない。左手には生け垣が、右手には長い間手入れもされていないで草生した公園。子供たちが走り回っているのだろうか公園の草はあちこちで踏みつけられている。公園の片隅に小さな花壇。その花壇に並ぶようにして 5cm ほどのピンク色の花が咲き誇る。ヒルガオである。