

ムギ類、牧草の越冬機構

阿部二郎 (北海道農業試験場)

Strategies for Winter Survival in Winter Cereals and Temperate Grass.
Jiro Abe
(Hokkaido National Agricultural Experiment Station)

北海道の夏は多くの地帯で熱帯起源のイネの栽培が可能ほど、気温や日照には可成り恵まれているが、生育期間が比較的短い。それで夏作物の利用が難しい冷温期間も有効に活用するコムギ、牧草などの越冬作物の比重が大きい。しかし、北海道の冬はシベリア寒気団の影響を受けて厳しくかつ長く、その越冬生向上を図るために研究が積み重ねられてきた。本稿では作物の越冬性に関して、作物進化及び発現機構の両面から考察したい。

1. 越冬性におけるコムギの種内分化

北海道で栽培されてきた作物をみると、秋播き1・2年生作物(コムギ、オオムギ、ライムギ、エンバク、ナタネ、ビート、エンドウ。ただしエンバク等の越冬性の劣る作物は春播き栽培されている)と多年生作物(アマ、アルファルファ、アカクローバ、シロクローバ、チモシー、オーチャードグラス、ライグラス)はHarlan(1975)によるNear Eastern Complexに起源している。そして越冬性を向上させて寒冷地へと栽培地帯を拡大させた。しかし作物により越冬性増大の程度は異なり、ムギ類ではエンバク<オオムギ<コムギ<ライムギの順に優れ、マメ類でもエンドウがソラマメより優れている。

別の面からは北上に伴って gene base が狭まることを示し、遺伝子の多様性を保つ起源地からの優良遺伝子の導入の必要があるが、その際越冬性の低下を招かぬように努めなければならない。また我々は冬雨・夏乾燥の地中海気候帯で越冬性を進化させた作物を対象にしているが、別の環境条件の植物は異なった発現機構を示すことも予想され、その解明により新たな展開も期待される。

コムギでは異なった限界環境に適応するために品種の分化が認められた(天野・尾関 1981)。

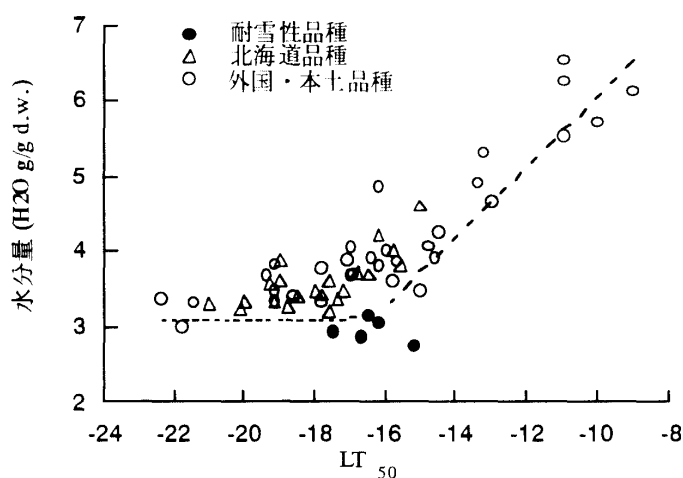


図1. 耐凍性と冠部水分量の関係

すなわち、越冬性に係わるストレス耐性で最も重要な耐凍性と雪腐病抵抗性は冬が北海道ほど厳しくない地帯の品種では両者がほぼ一致するが、道北のように根雪期間が150日に及ぶ豪雪地帯や道東の数十cmも土壌凍結する厳寒地帯の何れにも適応することはコムギでは困難とみられる。

天野・尾関(1981)は世界各地からの遺伝資源を調査したところ、コムギは耐寒(凍)型と耐雪型に分化し、北海道品種は中間型に分類されることが判明した。桑原ら(1993)は両者の特性について以下のことを明らかにした。①従来、耐凍性と水分含量は負の相関を有するとされており、耐凍性の低い範囲の品種ではその関係が認められる(図1)。しかし、一定の耐凍性(図では-15℃)に達すると比較的低い耐凍性品種でも水分は最低値に達するものもみられ両者の相関は認められなくなる。しかし耐凍性品種は耐雪性品種とともに最も低水分である。このことは越冬限界環境に適応するためには水分を最小にすることが必要であることを示唆している。②個体重についてみると耐凍性品種は後述するように茎葉の生産器官の生育を抑制することもあり、最小のグループに属す。耐雪性品種は最大から最小まで広範囲に分布しており、植物の大きさで分類できない。③秋早くから地表に匍匐する耐凍性品種は冠部(クラウン)の全地上部重に対する割合が最も高い。それに対し、耐雪性品種は生産器官の割合を高く保つので冠部割合が小さいことが示され、耐凍性品種と本形質で明確に区別される。また、生理的形質、例えば炭水化物代謝においても差異が認められ、耐凍性品種は耐凍性向上に係わる少糖類が多く、一方、耐雪性品種は少糖類が少ない代わりに貯蔵糖としての多糖類の含量が極めて高く、遅くまで高い水準を保つことが認められる(吉田未発表)。このようにコムギにおいては異なったストレスに対し品種を分化させて対応しているのに対し、越冬性が極めて優れているチモシーは北海道程度の寒さや雪に対しては同一品種で問題なく越冬している。

2. 越冬性獲得機構—ハードニング

植物はハードニング(低温馴化: cold acclimation)によって冬季ストレス(winter stress)のみならず低温下の光阻害(photoinhibition)等にも耐える能力を獲得し、越冬中の代謝エネルギーと翌春の萌芽・生育するための養分を蓄積する(表1)。

表1. ハードニング過程と植物の反応

| | | ハードニング(10-12月) | | 冬眠(1-3月) | |
|--------|--------|----------------|-------|----------|---------------|
| | | 誘導 | 発達 | 維持 | |
| 環境シグナル | ⇒ 受容 ⇒ | 誘導物質 | ⇒ 遺伝子 | ⇒ 応答(生理) | ⇒ (形態) --- 休眠 |
| 日長(短日) | 葉 | ABA | cor | 脱水 | T/R比低下 |
| 気温(低温) | age | | | 光合成産物分配 | 代謝低下 |
| | | | | 代謝系変換 | 細胞膜肥厚 |
| | | | | | ストレス対応 |

1) ハードニングの誘導

多くの樹木は短日でハードニングが誘導されるが、草本は主として低温(10°C以下)で誘導される。日長要因で誘導される植物も限界日長以上の長日環境でも低温によりハードニングが誘導される。また冬が温暖な地帯に適應している品種ほど限界気温は低く、秋遅くまで旺盛な生育を続ける。

ペレニアルライグラスの西欧品種は5-7°Cで誘導されたが、ニュージーランド品種は2-5°Cと低かった(Fuller & Eagles 1980)。環境シグナルにコムギは発芽過程から感応してハードニングを開始するが、アルファルファでは3葉期まで無感応である。それが炭水化物が不足するのか内生ホルモンなどの問題かは不明である。

ハードニング処理直後にアブジジン酸(ABA)が増大し、またその施与により耐凍性が向上することから、Chen et al. (1983)はABAが耐凍性関連遺伝子 *cor* (cold-regulated gene)の発現の引き金と考えている。

2) 雪腐病抵抗性の発達

低温とともに大きな影響を与える雪腐病に対する抵抗性もハードニングによって発達する。短期間で検定できる常温接種法を開発してコムギ品種の紅色雪腐病抵抗性を調査したところ、根雪までの積算気温が多い年ほど大きな抵抗性を認め、植物体の大きさと抵抗性が関係あるということを示した(図2)(Nakajima & Abe, 1990, 1994)。また抵抗性系統 PI 173438 と中程度の抵抗性の東北品種の間の抵抗性の差異は氷点下になって生じることが判明し、次に述べる耐凍性発達に及ぼす氷点下温度の役割と似ており、ハードニング

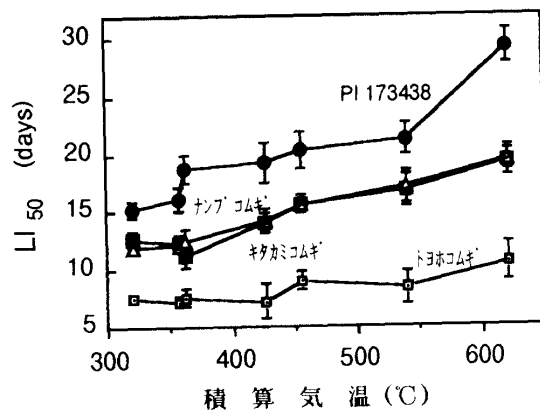


図2. 越冬時までの積算気温と雪腐病の関係

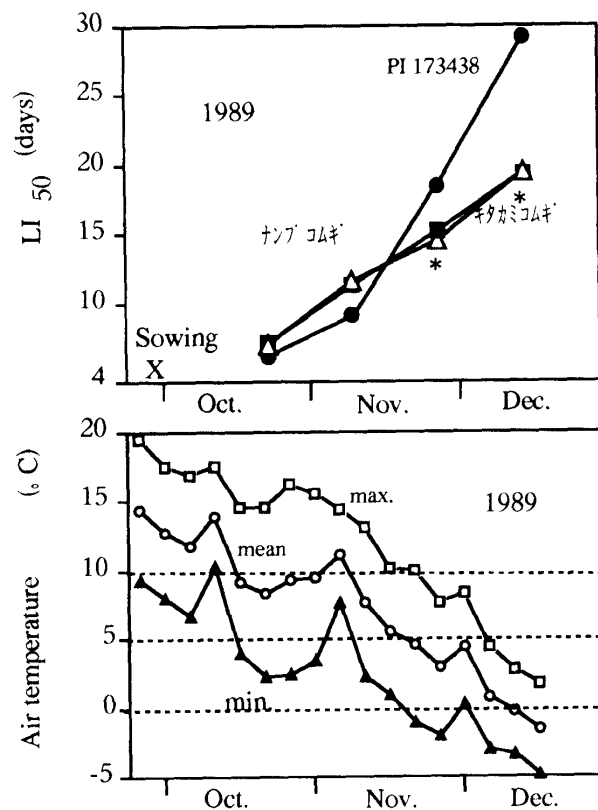


図3. 雪腐病抵抗性の発達と気温(盛岡)

による雪腐病抵抗性の発達を裏づける(図3)。そしてPI 173438は多糖類を多量に蓄積することや同一品種では植物体が大きさと抵抗性が並行することから、雪腐病抵抗性には多糖類の蓄積が関係するとみられる(吉田 未発表)。

3) 耐凍性の発達

札幌でコムギ及び牧草の耐凍性の推移を図4に示した。最低気温が10℃を下回った10月上旬から耐凍性の増大、ハードニングの開始が認められた。最大値に達する12-1月まで耐凍性は増大するが、旬平均最低気温が氷点下となった11月中旬から12月にかけてやや大きな増大が観察された。最大値はチモシー>オーチャードグラス>ペレニアルライグラスであった。コムギはオーチャードグラスより高い値を示したが、ディハードニングの速度が大きく1月以降は逆転した。このように増大開始時期は一定であるが、増大速度の種間・品種間差異が最大値を決定する。また氷点下温度が刺激を与えることも示された。東欧の研究者は後述

するようにハードニングステージを分けて、第一期を0-10℃(日照要求)、第二期は0℃から-2~-3℃(日照不要)としているのに一致する。そして春の気・地温の上昇によりディハードニングを促がされるまではほぼ最大値を維持するとされる。しかしコムギばかりでなく多年生の牧草も1月中旬から可成り激しいディハードニングが認められることは雪腐病防除しても、暗黒・低温(0℃)・多湿(100%

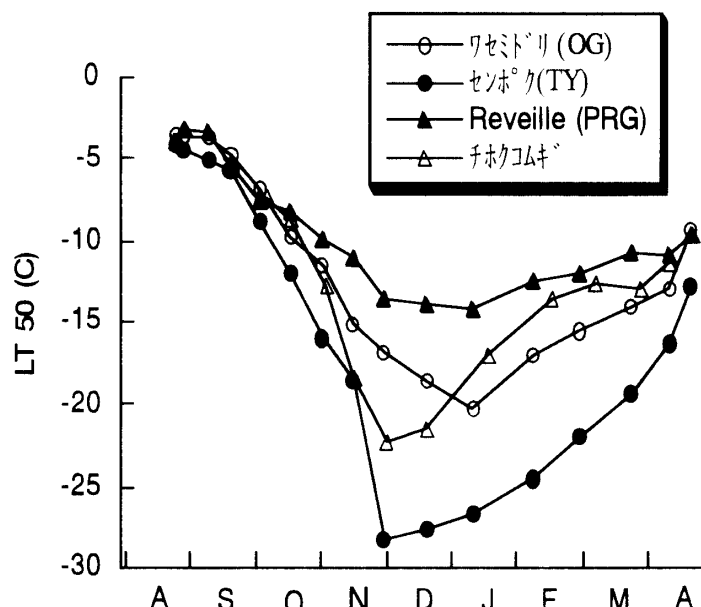


図4. コムギと牧草の耐凍性の季節的推移1992/93.

)の積雪下環境が厳しいストレスを作物に与えていることを示している。

4) 体内水分とハードニング

ハードニングにより水分が減少することは、字義よりも知られる。そして含水率と耐凍性は負の相関があるとされている。しかし、チモシーはオーチャードグラスより含水率は高く、同一作物でも上述したようにコムギでは耐凍性が中庸である耐雪性品種が最も低いことなどから、単なる量の問題でなく質、即ち物性が関係していることを伺わせる。牧草体内水分のH¹スペクトルの半値幅の変化

(Moriyama et al. 投稿中)、コムギ水分のNMR緩和時間(吉田ら1994)から両者の関係が次第に明らかにされてきた。

乾物1g当たりの水分量はハードニングされていない状態(tender state)の6-7gからハードニングによって2-3gに減少する(図5)。そしてハードニング期間中を通して減水が続くのではなく、氷点下気温となり生育がほぼ停止する時期に水分の減少も止まる。それ以降は水分は一定で耐凍性は増大する。水分の変動からハードニングを2ステージに分けると、第1ステージは植物は生育を続け、糖を生産・蓄積し、自由水(free water)の排出を伴って耐凍性を増大させる。第2ステージでは細胞水は束縛水(bound water)が主体となり、貯蔵物質から耐凍性物質等への変換がなされて耐凍性の最大値(hardiness potential)に達する。

これは上述の気温による仕分けと大凡一致するが、植物の状態により区分する我々の考えの方が妥当ではないかと考える。

以上寒さと雪に対して作物品種分化をコムギで示し、それらのストレスに対する抵抗性がハードニングによって獲得され、ハードニング過程には体内水が大きく関わっていることからハードニングステージを水分の状態に分けることを提唱した。ハードニングが0℃付近の低温下でなされており、そのような温度条件下で営まれている生命活動を解明することはハードニングのみでなく、耕種技術として春播きコムギの初冬播き栽培、食品の氷温貯蔵から花成誘導に至る広範囲の問題究明の端緒となると期待される。

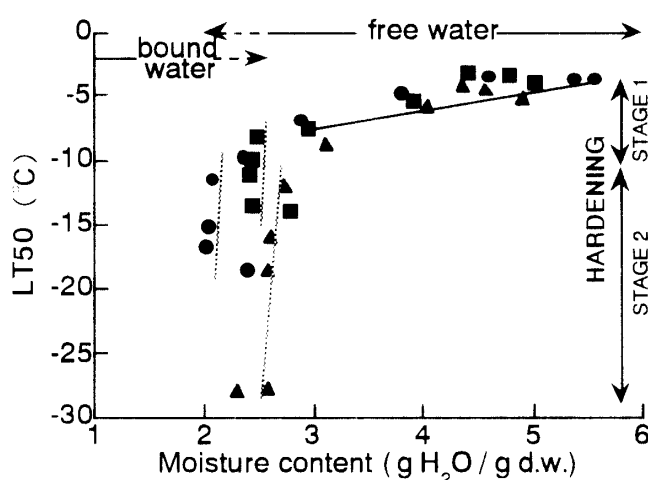


図5.耐凍性と水分量の消長がハードニングステージに及ぼす影響。●:オーチャードグラス、▲:チモシー、■:ペレニアルライグラス

参考文献

- 天野洋一・尾関幸男(1981)道立農試集報 46: 12-21.
 Harlan, Jack R. (1975) *Crops and Man*. pp. 69-70. Madison, USA.
 Kacperska-Palacz, A. (1978) *In "Plant Cold Hardiness and Freezing Stress"* (P.H.Li and A.Sakai, eds) pp.139-152. Academic Press.
 桑原達雄他(1993)育雑 43 (別2): 236.
 Moriyama et al. *J. Japan Grassl. Sci.* (in submission).
 吉田みどり他(1994) *Plant Cell Physiol.* 35(suppl.): 49.