

市販の園芸用土を用いたオオムギの酸性土壌耐性評価法の開発と 県内普及品種の品種間差

原口雄飛*・轟 貴智・甲斐浩臣

オオムギの新品種育成において、酸性土壌で発生する生育障害に対する耐性の付与は重要な育種目標であり、酸性土壌耐性を簡便に評価できる選抜手法が望まれる。そこで、園芸用土を用いて調製した配合土による酸性土壌耐性の評価を試みた。市販の園芸培土とピートモスを 10 : 2 の質量比で混和した配合土は pH が 4.5 程度となり、この配合土 10kg 当たり粒状苦土石灰を 72 g 混和すると配合土の pH は 6.0 程度となった。これら 2 種類の pH の異なる配合土で、酸性土壌感受性とされる「Morex」と、福岡県内で普及している酸性土壌耐性が不明のオオムギ 7 品種を評価したところ、pH が 4.5 程度の配合土で「Morex」を含む 6 品種は根部伸長が抑制されたが、「しゅんれい」と「イチバンボシ」の 2 品種は抑制されなかった。根部伸長が抑制された 6 品種と抑制されなかった「しゅんれい」は酸性土壌耐性に関する DNA 多型が「Morex」と同様の感受性型であったが、「イチバンボシ」は耐性型とされる DNA 多型を示した。以上の結果から、調製した配合土によりオオムギ品種・系統の酸性土壌耐性程度を評価できることが示唆された。この配合土による評価法は、配合土の調製方法や栽培管理が簡便で、播種後から短期間で評価できることから、オオムギ新品種の育成過程において活用できる。

[キーワード：酸性土壌，酸性土壌耐性，オオムギ，特性検定]

A Simple Evaluation Method for Acid Soil Tolerance in Barley Using Commercially Available Soil Materials. HARAGUCHI Yuhi, Takatomo TODOROKI and Hiroomi KAI (Fukuoka Agriculture and Forestry Research Center, Chikushino, Fukuoka 818-8549, Japan) *Bull. Fukuoka Agric. For. Res. Cent.* 4:41-47 (2018)

Provision of tolerance to acid soil stress is one of the most important objectives in barley breeding programs, so a simple evaluation method for assessment of tolerance to culture soil is required. We evaluated acid soil tolerance in barley using commercially available soil materials. Culture soil consisting of gardening culture soil and peat moss in the mass ratio 10:2 with a pH of about 4.5, and this combined with granular dolomitic lime to control pH to about 6.0 were used. 'Morex', previously reported as an acid-sensitive barley cultivar, and 7 barley cultivars popular in Fukuoka Prefecture were cultivated in these two culture soils. Root elongation of 'Morex' and 5 other cultivars was inhibited by low pH conditions in comparison with normal pH, but root elongation of 'Shunrei' and 'Ichibanboshi' were not. Furthermore, analysis of DNA polymorphisms associated with acidic tolerance revealed that only 'Ichibanboshi' has polymorphism of tolerant type, but other cultivars including 'Shunrei' do not. These results showed that the established culture soil system was useful for evaluation of acidic tolerance in barley. This system provides the convenience of easy handling and good control of soil quality, eliminating work for cultivation from sowing to root length measuring.

[Keywords: acid soil, acid soil tolerance, barley, screening system]

緒言

オオムギは穀物の中でも特に酸性土壌に弱く、土壌 pH が低い場合は発根が抑制されて生育が著しく不良となる(永田・松田 1957, 第 1 図)。Gazey と Davies (2009) はオオムギの生育に適する pH の下限値を 4.8 とし、表土の pH を 5.5 以上に保つよう推奨している。また、福岡県では、土壌 pH を改善目標値である 6.0 ~ 6.5 に保つため苦土石灰等の石灰質資材を毎年施用するよう推奨している(福岡県農林水産部 2010)。福岡県内の麦類圃場における土壌 pH の実態については報告が無いが、水稻と共に麦類との輪作体系で栽培される大豆圃場については、改善目標値である pH 6.0 を下回る圃場が全体の 50% 以上を占める(石塚ら 2016)。また、経営の大規模化に伴う省力栽培の広がりから土壌改良資材の投入量不足が進んだ場合(新良 2013)や、多収を狙う多肥栽培(渡邊ら 2016)の普及で硫酸施用量

が増加した場合、土壌の酸性化はさらに加速すると予想される。したがって、オオムギ新品種の育成において酸性土壌耐性の付与は重要な育種目標の 1 つであると考えられる。

これまでに、酸性土壌においてオオムギの生育を抑制する主要因はアルミニウムイオン毒性であることが明らかにされている(Ma ら 2014)。アルミニウム (Al) は土壌の粘土鉱物を形成する元素であり、土壌中に普遍的に存在するが、pH 5.5 以下の酸性土壌では Al³⁺イオンとして溶出し、コムギにおいては数 10 分から数時間のうちに根の伸長を阻害する(Ryan ら 1992, 山地・馬 2015)。近年、様々な作物で Al³⁺耐性遺伝子が発見されており、Al³⁺耐性の分子メカニズムについての研究も進んでいる(Ryan ら 2011, Ma ら 2014)。オオムギにおいては Al³⁺耐性を制御する遺伝子座 *Alp* が第 4 染色体にあり(Wang ら 2007)、そこに座乗する遺伝子 *HvACT1* (*Al-Activated Citrate*



土壌 pH : 4.7

5.3



圃場で発生した酸性土壌障害

第1図 オオムギの酸性土壌障害

1) 福岡県麦栽培技術指針 (2010) より

Transporter 1) が Al^{3+} の無毒化に関与することが明らかにされた (Ma ら 2004, Zhou ら 2013, Ma ら 2016)。Fujii ら (2012) は、オオムギにおける Al^{3+} 耐性品種では *HvAACT1* の 5' 非翻訳領域に約 1kb のトランスポゾン様配列が挿入されており、その影響で *HvAACT1* が根端付近で高発現し、根圏へのクエン酸分泌量を増加させることを明らかにした。分泌されたクエン酸は根圏に存在する Al^{3+} と錯体を形成して Al^{3+} を無害化するため、*HvAACT1* の 5' 非翻訳領域に約 1kb の挿入を持つ品種は酸性土壌耐性となるが、この挿入の有無を検出できる DNA マーカーも開発されている (Fujii ら 2012)。また、*HvAACT1* については 3' 非翻訳領域に存在する 21bp の欠失が Al^{3+} 耐性に関与するとの報告もあり、その DNA 多型を標的とした DNA マーカーである *HvMATE-21* も開発されている (Bian ら 2013, Ma ら 2016)。以上のように、現在見つかっているオオムギ Al^{3+} 耐性品種の大部分は、*HvAACT1* の発現を調整する 2 か所の DNA 多型のいずれか、もしくは両方を持つと考えられる。

このように、オオムギの酸性土壌耐性に関するメカニズムは明らかになりつつあるが、新品種育成においては多検体についての酸性土壌耐性の有無を評価する方法が必要である。これまでに、 Al^{3+} に起因する酸性土壌障害への耐性

系統の選抜法は、 Al 水溶液を用いて水耕栽培する方法や、特定地域から採取した酸性土壌により栽培する方法が報告されている (Wang ら 2006)。 Al 水溶液による水耕栽培法は、根部の評価が簡便である点、pH や各種栄養素の厳密な調整が可能である点、植物体の非破壊調査が可能な点など、利点は多い (Carver・Ownby 1995)。しかし、 Al^{3+} を含む水耕液の調製や pH の調整、発芽種子の別容器への移動、頻繁な水耕液の交換が必要であり (Ma ら 1997, Tamas ら 2006)、一度に評価できる供試数が制限されると考えられる。一方、特定地域から採取した酸性土壌による評価では、栽培管理が簡便なため多数の系統を一度に評価し易いが、その使用にあたっては土壌の採取場所、採取時期、採取後の保管条件に留意する必要がある、検定を安定して継続する難しさが指摘されている (Scott・Fisher 1989)。

そこで本論文では、簡便で継続的にオオムギの酸性土壌耐性系統を選抜する方法として、一定品質のものが容易に入手可能である市販の園芸用土を用いた評価法を検討した。

材料および方法

1 供試材料

Ma ら (2004) が報告した酸性土壌 (Al^{3+}) 感受性品種である「Morex」(皮性六条オオムギ) と、福岡県内で普及しているオオムギ品種である「ほうしゅん」、「しゅんれい」、「はるみやび」(いずれもビール用皮性二条オオムギ)、「はるしづく」、「ニシノホシ」、「はるか二条」(いずれも食糧用皮性二条オオムギ)、「イチバンボシ」(食糧用裸性六条オオムギ) を用いた。いずれの品種も種子庫 (温度 5℃、湿度 40%) に 1 年以上保管し、休眠が十分に打破された種子を用いた。発芽率は「Morex」は 89.2%、他の品種は 98% 以上であった。園芸用土は清新産業社製の赤玉土主体の園芸培土および全農グリーンリソース株式会社製の pH 無調整のカナダ産ピートモスを、また、pH 調整用資材として津久見ドロマイト工業株式会社製の粒状苦土石灰を用いた。

2 酸性土壌耐性評価用配合土の調製

オオムギでは酸性土壌障害による根部伸長の抑制が pH 6.0 と比較して pH 5.0 以下で顕著となる (永田・松田 1957)。また、福岡県内の生産現場では pH 4.7 の土壌で重度の酸性土壌障害が生じた例がある (第 1 図)。そのため、本研究では pH 4.5~5.0 程度の配合土を調製することとした。園芸培土に混和するピートモス量の違いによる pH の変化を検討するため、園芸培土とピートモスを 10:0~10:4 の質量比で混和した配合土を調製した (第 2 図)。また、オオムギの成長に適し、対照として使用できる適正 pH の配合土を調製するため、園芸培土:ピートモス=10:2 の配合土に混和する粒状苦土石灰量を検討した (第 4 図)。

3 評価用配合土の pH 測定

調製した配合土 10 g に蒸留水 25ml を添加し、振盪機で約 18 時間緩やかに振盪後、pH を測定した。また、栽培試験では、オオムギを播種して一定期間栽培し、植物体の根

長を測定する際に配合土を採取して、上記と同様の方法で pH を測定した。

4 酸性土壌耐性評価法の検討

(1) 調製した配合土による酸性土壌障害の発生程度
多検体の評価は栽培期間が短い幼苗期に実施するのが効率的であるため、調査時期は 1 葉期とした。また、酸性土壌障害程度の指標としては、出芽後 2 日目から Al^{3+} の影響を強く受けるとされる根長 (Wang ら 2006) を調査対象とした。

酸性土壌感受性品種「Morex」のみを用いた試験を 2017 年 1 月 17 日～ 2 月 24 日に福岡県農林業総合試験場のガラス室で行った。容量 9.5L のプランターに園芸培土のみ、園芸培土：ピートモス=10：1 (質量比) の配合土、および園芸培土：ピートモス=10：2 (同上) の配合土をそれぞれ充填して 3 種類の試験区とし、各プランターに 3cm の深度で 6 粒ずつ播種した。播種後に水道水で十分にかん水し、その後かん水は行わず、自然光下で約 10 日間養成した。ガラス室内にはヒーターを設置し、室内温度が 18℃ 以上となるよう調整した。養成後、最長根の長さを調査した。

(2) 「Morex」および県内普及品種の酸性土壌耐性評価
試験は人工気象器を用い、日長 10 時間、18℃ (恒温) の条件で行った。長さ 45cm×幅 35cm×深さ 16cm のプラスチック容器の底面 4 隅に水抜き用の穴を空け、酸性条件および対照条件の配合土をそれぞれ充填して 2 試験区とし、各品種を 3cm の深度で 6 粒ずつ播種した。播種後に水道水で十分にかん水し、その後かん水は行わず、7 日間養成した後に最長根の長さを調査した。

なお、試験 (1)、(2) とも発芽しなかった種子がある場合はその種子を調査対象から外した。最長根長の解析には各処理区における最大値と最小値を除いた値を用いた (n= 2～ 4)。

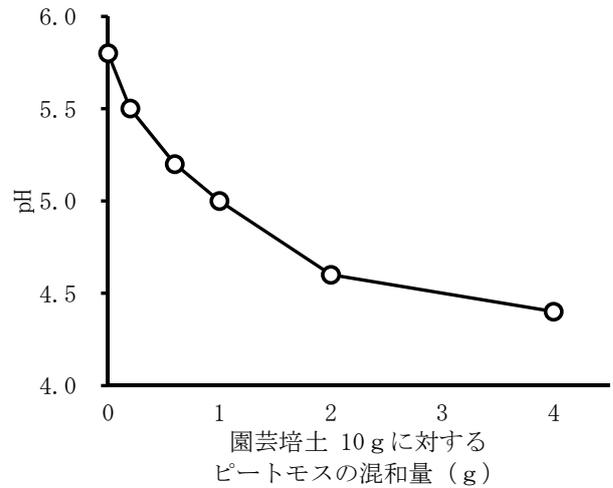
5 酸性土壌耐性に関する DNA 多型の検定

園芸培土で正常に生育した各品種の幼苗から 1 辺 5mm 程度の葉片を採取し、QuickExtract™ Plant DNA Extraction Solution(epicentre)により DNA を抽出した。DNA 抽出液は最終的な PCR 反応液 11.1μl の系に対し 2.0μl を使用した。

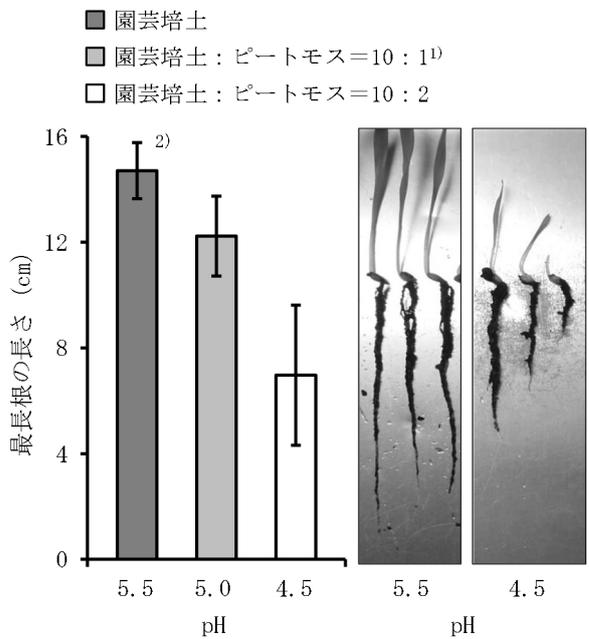
HvAACT1 の 5' 非翻訳領域への挿入多型検定は Fijii ら (2012) の primer を用いて行った。DNA ポリメラーゼは KOD FX Neo (東洋紡ライフサイエンス事業部) を用いた。PCR 反応は 94℃ 5 分間の処理ののち、熱変成 94℃ 30 秒、アニーリング 60℃ 30 秒、伸長反応 72℃ 2 分を 1 サイクルとして 5 サイクル行い (ただしアニーリング温度をサイクル毎に 1℃ ずつ下げた)、再び熱変成 94℃ 30 秒、アニーリング 60℃ 30 秒、伸長反応 72℃ 2 分を 1 サイクルとして 30 サイクル行い、最後に 72℃ 10 分間の処理を行った。PCR 反応後の電気泳動には 2% アガロースゲルを用い、増幅 DNA 断片はエチジウムブロマイド染色で検出した。

HvMATE-2I による検定は Bian ら (2013) が示した方法に従った。DNA ポリメラーゼは KOD FX Neo を用いた。増幅

DNA 断片はエチジウムブロマイド染色で検出した。



第 2 図 ピートモスの混和量と pH



第 3 図 園芸培土とピートモス配合土における「Morex」の根部伸長

- 1) 割合は質量比
- 2) グラフ中のエラーバーは標準偏差 (n=3) を示す

結果

1 酸性土壌耐性評価用配合土の調製

市販の園芸培土にピートモスを混和したところ、ピートモスの混和量を増やすほど配合土の pH は低下し、園芸培土：ピートモス=10：1 および 10：2 の質量比で混和すると、配合土の pH はそれぞれ 5.0、4.6 となった (第 2 図)。

園芸培土とこれら 2 種類の配合土を用い、酸性土壌 (Al^{3+})

感受性品種である「Morex」を材料としてプランター栽培試験を行った。その結果、ピートモスの混和割合が多く pH の低い配合土ほど根長が短くなり (第 3 図)、園芸培土:ピートモス=10:1 および 10:2 の配合土において「Morex」に酸性土壌障害が生じたことが示唆された。したがって、「Morex」で根部伸長阻害が顕著であった園芸培土:ピートモス=10:2 の配合土 (以下、10:2 配合土) を低 pH 条件用の配合土として選定した。

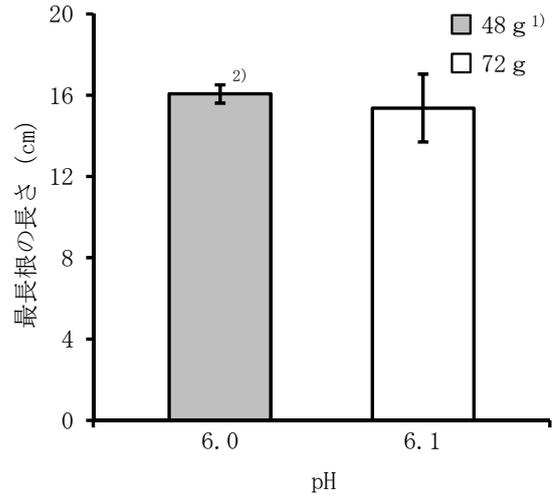
続いて、対照区に使用する適正 pH 配合土を調製した。10kg 当たりの 10:2 配合土に粒状苦土石灰を 48 g もしくは 72 g 混和すると、pH はそれぞれ 6.0, 6.1 とほぼ同等になった (第 4 図)。このように対照配合土を調製できたが、他作物の事例で、配合土への石灰の過剰混和により生育障害が生じるとの報告がある (國武ら 2002)。そこで、粒状苦土石灰の混和量の違いが根部伸長に及ぼす影響を確認するため、粒状苦土石灰を 48 g もしくは 72 g 混和した 10:2 配合土で「Morex」を 1 葉期まで栽培した。その結果、72 g 混和した区で個体間差がやや大きくなったものの、48 g 混和した区と 72 g 混和した区の間で最長根長の顕著な差は見られなかった (第 4 図)。したがって、粒状苦土石灰の量が多い方が 10:2 配合土と粒状苦土石灰を均一に混和し易いため、対照配合土の調製には 72 g の粒状苦土石灰の使用が適当と判断した。最後に、粒状苦土石灰を混和した 10:2 配合土 (対照) と、混和しない 10:2 配合土 (低 pH 条件) で「Morex」を栽培したところ、後者では根長が有意に短くなった (第 5 図)。したがって、これら 2 種類の配合土は酸性土壌耐性の評価に使用できると考えられた。

2 「Morex」および県内普及品種の酸性土壌耐性評価

上記 2 種類の配合土を用いて、酸性土壌耐性の品種間差を評価できるか検討した。粒状苦土石灰非混和の低 pH 配合土で「しゅんれい」、「イチバンボシ」を除く 6 品種は根部伸長が有意に抑制された (第 6 図)。それら 6 品種を比較すると、根部伸長の抑制程度は「はるか二条」が最も小さく、「はるしづく」が最も大きかった。したがって、「しゅんれい」および「イチバンボシ」は酸性土壌耐性を有すると評価された。また、根部伸長が抑制されたものの、その程度が小さかった「はるか二条」も、他 5 品種と比較して酸性土壌に強い可能性が示唆された。

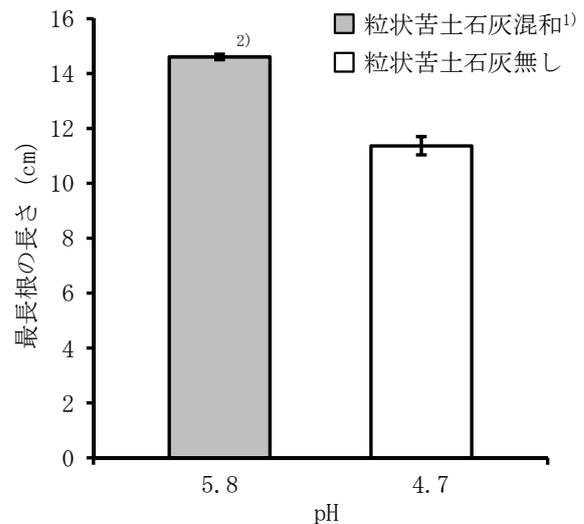
3 酸性土壌耐性に関する DNA 多型の検定

供試品種の酸性土壌耐性に関する遺伝的背景を明らかにし、栽培試験の評価結果と比較検討するため、各品種について酸性土壌 (Al³⁺) 耐性に寄与する既知の DNA 多型を検定した (第 7 図)。Fujii ら (2012) が報告した *HvAACT1* の 5' 非翻訳領域に存在する DNA 多型の検定では、いずれの品種も酸性土壌感受性のパターンを示した (第 7 図上段)。一方、Bian ら (2013) が報告した *HvMATE-21* マーカーによる検定では「イチバンボシ」だけが酸性土壌耐性のパターンを示し、他の品種は酸性土壌感受性のパターンであった (第 7 図下段)。



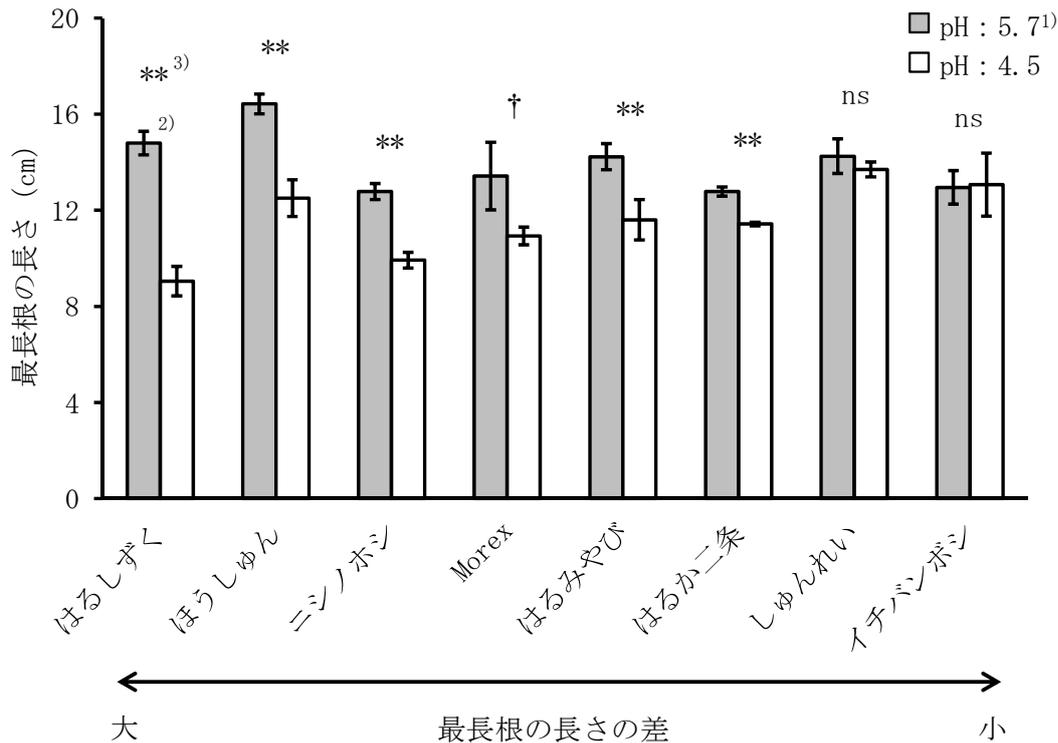
第 4 図 ピートモス配合土への粒状苦土石灰の混和量と「Morex」の根部伸長

- 1) 園芸培土:ピートモス=10:2 の質量比で調製した配合土 10kg に対する粒状苦土石灰の混和量 (g)
- 2) エラーバーは標準偏差 (n=3) を示す



第 5 図 ピートモス配合土の pH と「Morex」の根部伸長

- 1) 園芸培土:ピートモス=10:2 の質量比で調製した配合土 10kg に 72 g の粒状苦土石灰を混和
- 2) エラーバーは標準偏差 (n=2~3) を示す

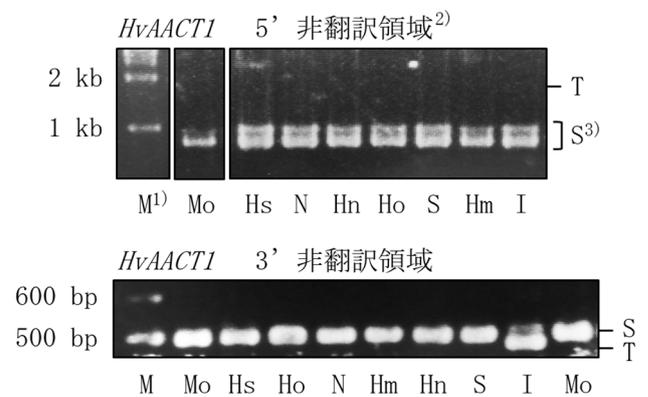


第6図 県内普及品種の酸性土壌耐性評価

- 1) 灰色グラフは粒状苦土石灰を混和した対照配合土, 白色グラフは粒状苦土石灰非混和の酸性配合土
 2) エラーバーは標準偏差 (n=3~4) を示す
 3) t 検定により pH 2 水準間で**は 1%水準で有意, †は 10%水準で有意, ns は有意差無し

考察

本論文では, 市販の園芸培土とピートモスおよび粒状苦土石灰を混和して pH の異なる 2 種類の配合土を調製し, pH が約 4.5 の配合土でオオムギの根部伸長が阻害されることを明らかにした。この根部伸長抑制は酸性土壌障害の主要な症状で, かつ品種間で酸性土壌耐性の強弱を定量できる指標でもある (Wang ら 2006)。Ma ら (2004) が報告した酸性土壌感受性品種である「Morex」および県内普及 7 品種を評価したところ, 根部伸長が抑制される品種と抑制されない品種が見られた。pH 4.5 の配合土において根部伸長が抑制された「はるしずく」, 「ほうしゅん」, 「ニシノホシ」, 「Morex」, 「はるみやび」, 「はるか二条」は, いずれも DNA マーカーによる検定で酸性土壌感受性型と判定された。一方, Bian ら (2013) が報告した *HvMATE-21* マーカーによる検定で酸性土壌耐性型と判定された「イチバンボシ」では根部伸長の抑制は見られなかった。これらの結果は, 今回調製した配合土により酸性土壌耐性のオオムギ品種・系統が選抜できる可能性を示唆するものであった。また, ビール用皮性二条オオムギ品種である「しゅんれい」でも pH 4.5 の配合土で根部伸長が抑制されなかったが (第 6 図),



第7図 酸性土壌耐性と関連する DNA 多型の検定

- 1) 図中の英字および数字は, M: サイズマーカー, Mo: Morex, Hs: はるしずく, N: ニシノホシ, Hn: はるか二条, Ho: ほうしゅん, S: しゅんれい, Hm: はるみやび, I: イチバンボシ
 2) 上段は *HvAACT1* の 5' 非翻訳領域における約 1-kb の挿入を判定する DNA マーカー (Fujii ら 2012) を, 下段は *HvMATE-21* マーカー (Bian ら 2013) を用いた結果
 3) 図右の S は A1³⁺ 感受性型のバンド位置を, T は A1³⁺ 耐性型のバンド位置を示す

Al³⁺耐性に関連する 2 つの DNA 多型の検定では、いずれも感受性のパターンを示した (第 7 図)。この結果は、「しゅんれい」が未知の酸性土壌耐性遺伝子を持つ可能性を示している。

これまでオオムギの酸性土壌耐性評価法として用いられてきた Al³⁺水溶液による水耕栽培法や特定地域の酸性土壌による栽培法と比較すると、本論文で明らかにした配合土による評価法は、使用する配合土の調製が簡便であり、播種後に 1 度かん水すれば根長測定時までの栽培管理も不要である。また、水耕栽培法では Al³⁺など特定要因に対してのみの耐性評価となるが、配合土では Zhao ら (2003) が述べた酸性条件で遊離する水素イオンそのものの毒性に対する耐性なども含め、より広義な酸性土壌耐性の評価が可能であると推察される。したがって、配合土による選抜では Al³⁺耐性以外の酸性土壌耐性遺伝子を持つオオムギ品種・系統が見つかる可能性がある。また、これまでに発見された国内の耐性品種は、有色モチ性品種の「ムラサキモチ」や大麦若葉用として栽培される六条裸性品種の「赤神力」であり (Fujii ら 2012)、国内で普及するビール用皮性二条オオムギから酸性土壌耐性品種が選抜されたとの報告はない。したがって、「しゅんれい」が酸性土壌耐性を有しているならば、ビール用皮性二条オオムギに酸性土壌耐性を付与する交配親として重要な遺伝資源となり得る。「しゅんれい」の酸性土壌耐性程度については、今後さらに水耕栽培法も利用して解析を進める予定である。

加えて、国内で普及する食糧用六条オオムギで酸性土壌耐性を持つ品種の報告もなく、「イチバンボン」が pH 4.5 の配合土で根長抑制を受けず (第 6 図)、*HvMATE-21* マーカーによる検定で Al³⁺耐性型の多型パターンを示したこと (第 7 図) も重要な知見である。これまで、オオムギの育種機関で酸性土壌耐性について特性評価を実施してきた例はない。今後は古い品種群だけでなく、各用途別で育種に活用し易い現普及品種、有望系統も対象とし、配合土による酸性土壌耐性評価を進めていく予定である。

謝 辞

本研究の遂行にあたり、研究立案に対しご助言を賜りました福岡県農林業総合試験場 資源活用研究センター 苗木・花き部研究員の巢山拓郎博士、ならびに DNA 多型の検出方法をご指導頂きました岡山大学 資源植物科学研究所 准教授の最相大輔博士に深謝いたします。

引用文献

Bian M, Waters I, Broughton S, Zhang X, Zhou M, Lance R, Sun D, Li C (2013) Development of gene-specific markers for acid soil/aluminium tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.) Mol. Breed. 32:155-164.

Carver BF, Ownby JD (1995) Acid soil tolerance in wheat. Adv. Agron. 54:117-173.

Fujii M, Yokosho K, Yamaji N, Saisho D, Yamane M,

Takahashi H, Sato K, Nakazono M, Ma JF (2012) Acquisition of aluminium tolerance by modification of a single gene in barley. Nat. Commun. 3:713.

福岡県農林水産部経営技術支援課 (2010) 福岡県麦栽培技術指針. 福岡, p. 78.

Gazey C, Davies S (2009) Soil acidity : a guide for WA farmers and consultants. Department of Agriculture and Food, Western Australia, Perth. Bulletin 4784.

石塚明子・小田原孝治・黒柳直彦・藤富慎一・荒木雅登・石橋正文 (2016) 福岡県のダイズ生産圃場における土壌理化学性の実態. 福岡農林試研報 2:19-24.

國武利浩・谷川孝弘・黒柳直彦 (2002) ハイドランジアの底面給水栽培における用土 pH, 用土資材と施肥濃度. 福岡農総試研報 21:30-34.

Ma JF, Zheng SJ, Li XF, Takeda K, Matsumoto H (1997) A rapid hydroponic screening for aluminium tolerance in barley. Plant and Soil 191:133-137.

Ma JF, Nagao S, Sato K, Ito H, Furukawa J, Takeda K (2004) Molecular mapping of a gene responsible for Al-activated secretion of citrate in barley. J. Exp. Bot. 55:1335-1341.

Ma JF, Chen ZC, Shen RF (2014) Molecular mechanisms of Al tolerance in gramineous plants. Plant and Soil 381 : 1-12.

Ma Y, Li C, Ryan PR, Shabala S, You J, Liu J, Liu C, Zhou M (2016) A new allele for aluminium tolerance gene in barley (*Hordeum vulgare* L.). BMC Genomics. 17:186-186.

永田武雄・松田敬一郎 (1957) 大麦幼植物の根の伸長に及ぼす環境の影響 (第 1 報) : pH 及び Al⁺⁺⁺の影響. 土肥誌 28 : 149-152.

新良力也 (2013) 水田輪作の新しいフレームワークと土壌学・植物栄養学の展開方向 4. 輪作体系下の地力の問題と維持管理. 土肥誌 84 : 487-492.

Ryan PR, Shaff JE, Kochian LV (1992) Aluminium toxicity in roots: correlation between ionic currents, ion fluxes and root elongation in Al-tolerant and Al-sensitive wheat varieties. Plant Physiol. 99:1193-1200.

Ryan PR, Tyerman SD, Sasaki T, Furuichi T, Yamamoto Y, Zhang WH, Delhaize E (2011) The identification of aluminium-resistance genes provides opportunities for enhancing crop production on acid soils. J. Exp. Bot. 62:9-20.

Scott BJ, Fisher JA (1989) Selection of Genotypes Tolerant of Aluminium and Manganese. In: Soil Acidity and Plant Growth (Ed Robson AD), Academic Press, Australia, p. 167-203.

Tamas L, Budikova S, Simonovicova M, Huttova J, Siroka B, Mistrik I (2006) Rapid and simple method for Al-toxicity analysis in emerging barley roots

- during germination. Biol. Plant. 50:87-93.
- Wang JP, Harsh R, Zhang GP, Mendham N, Zhou MX (2006) Aluminium tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.): physiological mechanisms, genetics and screening methods. J. Zhejiang. Univ. Sci. B. 7:769-787.
- Wang J, Raman H, Zhou M, Ryan PR, Delhaize E, Hebb DM, Coombes N, Mendham N (2007) High-resolution mapping of the *Alp* locus and identification of a candidate gene *HvMATE* controlling aluminium tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). Theor. Appl. Genet. 115:265-276.
- 渡邊和洋・中園 江・中村大輔・西谷友寛・西村奈月・松島弘明・谷尾昌彦・江原 宏 (2016) 生育後期重点施肥がコムギの生育と収量に及ぼす影響. 日作紀 85:373-384
- 山地直樹・馬 建鋒 (2015) 酸性土壌を突破する植物の戦略. 科学と生物 53 : 32-36.
- Zhao Z, Ma JF, Sato K, Takeda K (2003) Differential Al resistance and citrate secretion in barley (*Hordeum vulgare* L.). Planta 217:794-800.
- Zhou G, Delhaize E, Zhou M, Ryan PR (2013) The barley MATE gene, *HvAACT1*, increases citrate efflux and Al³⁺ tolerance when expressed in wheat and barley. Ann. Bot. 112:603-612.