

作物栽培において予測される問題

2. 干ばつ・洪水環境下での作物の生産性

小山博之・榎本拓央・山本義治

キーワード 乾燥, 冠水, シグナル伝達, 転写因子, 施肥管理

1. はじめに

大気中の二酸化炭素濃度の上昇などにより進行する地球温暖化は、作物生産に様々な負の影響をもたらす原因となることが危惧されている。これには、既に顕在化しつつあるイネなどの主要作物における高温不稔障害の様な直接的な障害に加えて、海洋温度の上昇による大気循環の変化によって洪水(冠水)や干ばつ(乾燥)が世界各地で頻発するようになるような間接的なものも含まれる。例えば、国立環境研究所が実施した地球シミュレーターによる解析では、南米沖の海水温度の上昇により南米大陸での降雨パターンが変化し、熱帯・亜熱帯雨林であるアマゾンがサバンナ化することと沿海部の豪雨の頻度が増加することを予測している(Shiogama *et al.*, 2011)。これは、従来は南米沖で発生し大陸内部深くに到達していた雲が、温暖化により温められた海洋上では熱帯・亜熱帯低気圧様に発達するようになり、沿海部で豪雨をもたらして消失するようになるためと考えられる。このような変化は、大陸内部・陸地でも大気循環に影響を及ぼし、豪雨の増加と降雨頻度の低下が世界各地で生じると予測されている。これは、様々な場所で、作物が冠水と長期の乾燥による障害を発生させるリスクが増加することを意味している。このような障害によるリスクを低減させるには、作物の乾燥や冠水ストレス耐性を向上させたり、栽培管理により回避する手法を開発したりすることが必要であると考えられる。

ここでは、植物のストレス生理、栄養生理の観点から、乾燥と冠水ストレス耐性に関する最近の研究動向を含めた知見を紹介し、さらにそのような研究が示す品種改良の方向性についても言及する。

2. 乾燥ストレスとその耐性機構

植物は、根から十分な水分を獲得できないと乾燥ストレスにさらされることになる。海洋気候の影響を受け水不足が起きにくい日本ではなかなか実感できないが、乾季が存在する地域ではその間の降雨の間隔が数週間開くだけで、収量の著しい低下を伴う苛烈な乾燥ストレスが生じる。このような状況でも、生育できたり生き残れたりすることが、乾燥耐性には重要な要素である。

乾燥ストレスは、乾燥応答現象である気孔閉鎖による間接的な障害と、より苛烈なストレスに引き起こされる細胞死を伴う不可逆的な障害の二つのフェーズに分けられる(Valliyodan and Nguyen, 2006)。前者の気孔閉鎖現象は、植物が持つ耐性機構でもあるがCO₂の取り込みや蒸散の抑制による物質輸送の停滞などにより成長が低下する(Cheong *et al.*, 2007)。一方、苛烈なストレスは、細胞の脱水(水分量の著しい低下)によるもので、異常なイオン・溶質濃度が異常なレベルに達することにより生じる、膜構造の不具合や可溶性タンパク質の凝集による細胞機能の喪失に起因し、細胞死をも引き起こす不可逆的な現象である(Umezawa *et al.*, 2006)。この不可逆的な反応を遅延させるために、植物は、気孔閉鎖に引き続いて様々な細胞応答により耐え忍ぶ。その主要な応答は、適合溶質(高浸透圧に適合するための溶質)やある種のストレス防御タンパク質を誘導的に合成するものである。

適合溶質の代表例は、アミノ酸(プロリン)、糖アルコール(トレハロース、ラフィノース)、グリシンベタイン(四級アンモニウム化合物(QAC)の一種)などである(Valliyodan and Nguyen, 2006)。ストレス防御タンパク質には、超親水性タンパク質であるLEAタンパク質(late embryonic abundant proteins)や、熱ショックタンパク質(HSP)が存在する(Umezawa *et al.*, 2006)。種子発芽の際に蓄積することに由来する名前を持つLEAは、デハイドリン(DHN)などいくつかのサブグループを持ち、適合溶質と類似の作用により脱水時に細胞質の親水性を維持してタンパク質や膜の変性を防ぎ(Hong-Bo *et al.*, 2005)、HSPは分子シャペロンとしてタンパク質や膜を保護する(Wang *et al.*, 2004)。その他の応答としては、非特異的な

植物のストレス応答である抗酸化応答 (ROS 応答) も含まれることが知られている (Miller *et al.*, 2010).

これらの応答では、転写活性化が重要な役割を担っており、シロイヌナズナにおいては、プロリン合成に関わる Δ 1-pyrroline-5-carboxylate synthetase (P5CS1) (Urano *et al.*, 2009), 糖アルコール合成に関わる galactinol synthase (AtGolS1,2,3) (Taji *et al.*, 2002) 及び raffinose synthase (ATSIP2, SIP1) (Maruyama *et al.*, 2009) などの遺伝子発現が活性化される。また、LEA (ERD10, RD17, Rab18, ERD10, ERD14, RD29A, RD29B など), HSP の遺伝子発現も活性化されることが知られている。これらの遺伝子の転写誘導は、それ自身が乾燥などで誘導される場合が多い転写因子、DREB (Dehydration Responsive Element Binding Protein) 等により制御されている。

3. 乾燥ストレス応答のマスタースイッチとシグナル伝達経路

遺伝子発現活性化による乾燥ストレス応答を担うシグナル伝達経路には、マスタースイッチの役割を担う転写因子として AREB (ABA-Responsive Element Binding Protein) 及び DREB/CBF に制御される (1) アブシシン酸 (ABA) 依存性経路と (2) DREB/CBF 依存性経路に加えて、(3) 活性酸素 (ROS) 依存性経路の三つが存在する。それぞれの経路は、独立に制御されている (図1A)。

(1) の ABA 依存性経路は、①誘導的な ABA 合成による、② ABA 応答性転写因子 AREB の活性化と、③その標的遺伝子のシス配列である ABRE (ABA-Responsive Element) への結合を介した転写活性化から構成される (Yoshida *et al.*, 2010)。一方、(2) の DREB 依存性経路は、① DREB 遺伝子の転写活性化と、②その標的シス配列である DRE (Dehydration-Responsive Element) への結合と転写活性化から構成される (Yamaguchi-Shinozaki and Shinozaki, 2006)。シロイヌナズナには DREB1 と

DREB2 のサブファミリーが存在し、乾燥ストレス応答を担う DREB2 (Liu *et al.*, 1998) と、凍結/低温ストレス応答を担う DREB1/CBF (Gilmour *et al.*, 1998) がよく知られている。DREB1 と DREB2 は、ストレス軽減機能を担う DRE を持つ遺伝子は共通であるが、自身の転写活性化が起きる上流のシグナル (ストレスの種類) は異なる (Sakuma *et al.*, 2002)。LEA タンパク質や適合溶質合成経路の酵素をコードする遺伝子の多くは、ABA 依存性経路及び DREB 依存性経路により転写活性化される (Yamaguchi-Shinozaki and Shinozaki, 2006)。(3) の活性酸素依存性経路は、様々な生物・環境ストレス応答で活性化される特異性が低い多様な ROS により活性化される経路である。この経路は、様々な ROS により制御され、例えば過酸化水素は細胞内、細胞間シグナル分子として機能するが、活性酸素の除去酵素群カタラーゼ (CAT)、アスコルビン酸ペルオキシダーゼ (APX)、アスコルビン酸のリサイクリング酵素 (MDAR)、レドックス関連酵素類 (GST, GR)、HSP 群 (HSP18/20, HSP70, HSP100) の発現活性化を誘導する (Miller *et al.*, 2010)。この経路の中で、(2) の DREB/CBF 依存性経路について研究が盛んなのは、DREB 遺伝子の過剰発現株が顕著な乾燥ストレス耐性を獲得したこと (Liu *et al.*, 1998; Kasuga *et al.*, 1999) や、ABA や ROS が関与する経路と比べると乾燥ストレス応答に対する特異性が高いことが動機となっている。

DREB 遺伝子の過剰発現体では、乾燥応答を担う多数の乾燥応答性遺伝子の発現が増加するが (Sakuma *et al.*, 2006; Maruyama *et al.*, 2009)、これは DREB 自身の発現活性化による標的遺伝子の転写誘導が起きることから、DREB は乾燥耐性制御システムのマスタースイッチと言える。このことから、DREB/CBF 依存性経路を制御するシグナルの特徴は、DREB の発現応答の特性が決めることを意味している。一方、前述の通り DREB 遺伝子の活性化は乾燥ストレスで誘導される DREB2 と、低温ストレスにも反応する DREB1/CBF が存在する (Sakuma

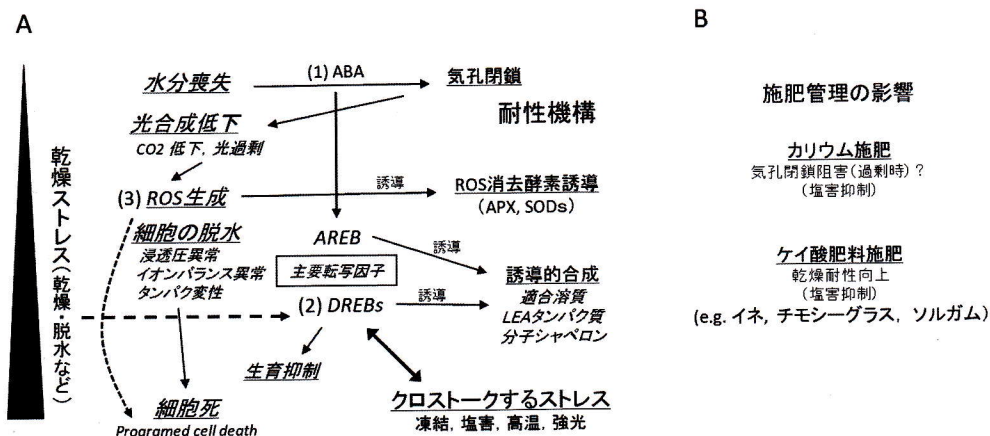


図1 乾燥ストレス時における障害・耐性機構(A)並に施肥管理(B)に関する概要図

(1): ABA 依存性経路, (2): DREB/CBF 依存性経路, (3): 活性酸素 (ROS) 依存性経路。ストレス時における障害は斜体文字で表されている。

et al., 2002). これらの DREB の転写活性化については、受容体によるストレスの認識から DREB の転写活性化に至るシグナルの分子機構は分かっていないが、DREB の転写に影響を与えるいくつかの分子は同定されている。

興味深いことは、これらには生育や光受容等の他の制御経路の分子が見出されていることである。例えば、DREB2 の転写は GRF7 (GROWTH REGULATING FACTOR7) により抑制されている (Kim et al., 2012)。一方、DREB1/CBF の転写は光受容体である CRY (CRYPTOCHROME) や PHYB (PHYTOCHROME B) の下流で光応答制御 (短日応答) を受ける (Franklin and Whitelam, 2007; Lee and Thomashow, 2012)。このことは、(2) の DREB/CBF 依存性経路は成長や光応答などの植物にとって基本的なシステムと関連して作動していることを示唆している。

4. 冠水ストレスとその耐性機構

水に沈められた状態を指す「冠水 (submerge)」により、生物は「低酸素障害 (hypoxia)」若しくは「無酸素障害 (anoxia)」を引き起こす。冠水状態では光が弱く光合成による酸素及び糖質供給が低下するが、hypoxia/anoxia による障害も暗黒下で助長される (Bailey-Serres et al., 2012)。この糖欠乏と無酸素に起因する障害はがん細胞を初めとする医療及び動物分野でも盛んに研究されていることから (e.g. human: Bertout et al., 2008; turtle: Madsen et al., 2013)、ここでは、それらの研究でも用いられる hypoxia を冠水状態を代表する用語として用いる。

外見的には植物の hypoxia 障害は、茎葉の黄化、根の伸長抑制と根腐れとして現れ、やがて枯死する (Kramer, 1951)。この時に、細胞内では有酸素呼吸の停止によるエネルギー代謝破綻、発酵などの代替的なエネルギー

生産とも関係する代謝破綻、細胞質の酸性化 (アシドーシス) や ROS 集積と関係するアポトーシス誘導などが生じている (Bailey-Serres et al., 2012)。植物は、ストレスに耐え破綻を遅らせる細胞レベルの応答と、酸素の獲得や保持を可能とする形態形成レベルの応答を組み合わせ、hypoxia に対応している。これらを制御する分子機構の一端が、2000 年以降明らかになってきており、(1) エチレン依存性経路、(2) 活性酸素 (ROS) 依存性経路、(3) 代謝リプログラム依存性経路などが存在する (図 2A)。

浮きイネなどの特殊なものを除いても、イネはマングローブと並んで冠水環境の土壤に適応する進化を遂げた植物である。これらの植物は、還元環境の土壤に適応する特殊な根の構造を持つ。イネの通气組織と同様な組織はトウモロコシでも形成され、これは (1) のエチレン応答経路の下流に組み込まれた応答であり、典型的な (2) の ROS 集積によりアポトーシスを誘導する分子である RBOH (Respiratory Burst Oxidase Homolog) の誘導に加えて、還元状態で増加してフェントン反応の原因となる Fe²⁺ 等の不活性化を抑える機能を持つと考えられる MT (Metallothionein) の抑制が原因と考えられている (Rajhi et al., 2011)。一方、イネは根内の空気を維持するのに適した、radial oxygen loss (ROL) バリアとよばれる、スベリンやリグニンなどの疎水性物質を集積した細胞層を形成するが、その生合成経路も ROS などにより転写誘導により調節されている (Kotula et al., 2009; Shiono et al., 2011, 2014)。浮きイネではジベレリン合成を亢進させる酸素獲得が知られるが (Hattori et al., 2009)、通常イネでは逆にジベレリンシグナルを、GA レセプター直下のシグナル伝達抑制分子 (DELLA タンパク) を活性化して (Fukao and Bailey-Serres, 2008)、成長を抑制し 2 週間程度の冠水を乗り切る。後者の応答は、エネルギーを

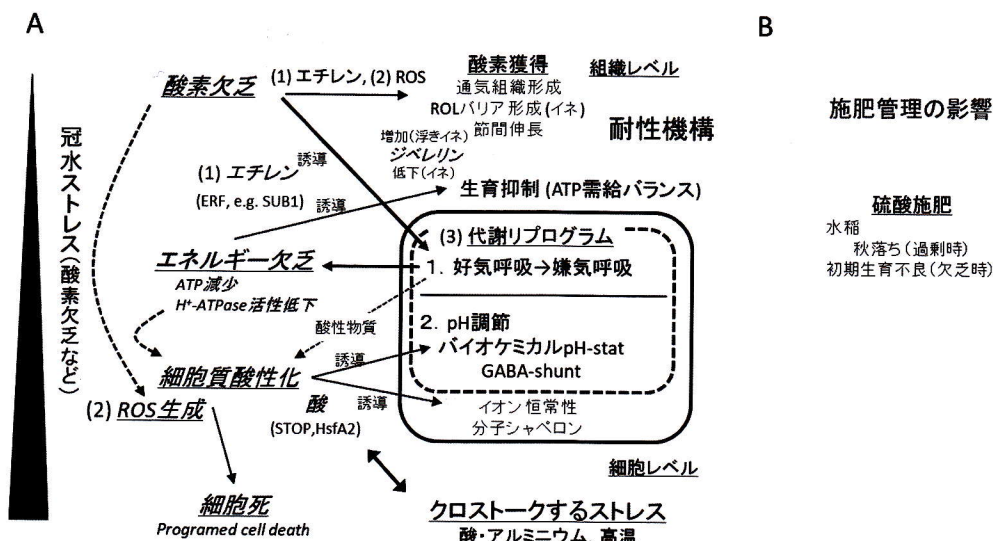


図2 冠水ストレス時における障害・耐性機構(A)並に施肥管理(B)に関する概要図

(1): エチレン依存性経路, (2): 活性酸素 (ROS) 依存性経路, (3): 代謝リプログラム依存性経路。ストレス時における障害は斜体文字で表されている。

必要とする生育自体を止めることで、様々な細胞レベルでの障害をやり過ごす仕組みと考えられる。

生物全般に当てはまる話ではあるが、hypoxiaでのエネルギー生産は基本的に発酵に頼らざるを得ない。この際には、代謝全体をスイッチング(リプログラム)するが、植物もアルコールデヒドロゲナーゼ(ADH)やピルビン酸デカルボキシラーゼ(PDC)、乳酸デヒドロゲナーゼ(LDH)等の発酵系酵素、スクロース合成酵素(この場合、スクロースをUDP-グルコースとフルクトースに異化する)を亢進して、解糖系でのATP生産を活性化する(Ismond *et al.*, 2003; Bieniawska *et al.*, 2007; Mithran *et al.*, 2013)。一方、ATPレベルの低下はH⁺-ATPaseによるH⁺排除を低下させ、乳酸などの酸性発酵産物の蓄積も加わり、細胞質は酸性化する(Drew, 1997)。これには、LDHも経路に含まれるバイオケミカルpHスタットや(Sakano, 1998)、H⁺を補足するGABA-shuntを亢進して対応する(Bown and Shelp, 1997)。このような、(3)の代謝リプログラムは一時的なエネルギー生産の維持や細胞内pHの向上性維持に不可欠である(Bailey-Serres *et al.*, 2012)。さらに、hypoxiaからの回復期にグルタミン脱水素酵素が必須である(Tsai *et al.*, 2016)等、代謝はhypoxia耐性に様々な局面で機能することも報告された。これらの代謝リプログラムに関わる酵素の多くは、転写制御により活性化する(Klok *et al.*, 2002)。

細胞質酸性化は、タンパクの立体構造を崩すためシャペロン(HSP)の合成誘導も有効な戦略であることが魚類の研究で知られている(Martin *et al.*, 1998)。一方、酸素不足によるミトコンドリア電子伝達系への酸素の供給低下はROS生産を増加させる。また、先にも述べたようにhypoxiaが問題となるがん細胞の内部では、Fe²⁺の割合が増加して細胞毒性が高いヒドロキシラジカルを生成する(Toyokuni 2008)。これに対応する応答として、植物はアスコルビン酸ペルオキシダーゼ(APX)を転写誘導する(Banti *et al.*, 2010)。これらの防御を超えた、酸性化とそれにより助長されるROS生成はアポトーシスを誘導する。

このような耐性機構の一部は、分子進化に組み込まれている可能性が高い。マングローブは、本来は別の酵素として働くタンパク質の一部に、分子シャペロン活性を持つマングリンを発現している(Yamada *et al.*, 2002)。これは、耐塩性に加えてhypoxia耐性にも機能している可能性がある。

5. 冠水ストレス耐性のマスタースイッチとその耐性機構

がん腫瘍内部のhypoxia応答では、マスタースイッチであるHIF1(Hypoxia inducible factor 1)タンパク質が、様々なシステムの転写活性化を行っている(Semenza, 2003)。植物でも同様なマスタースイッチが見つかっている。栽培イネの洪水耐性を決定するQTLから、SUB1(Submerge1)が同定された。このSUB1の多

型は、イネの被試験集団の約70%の耐性差を説明し、イネが2週間の冠水状態にさらされても生き残ることが可能となる(Xu and Mackill, 1996)。このSUB1は、それ自体はエチレン制御を受けるエチレンレスポンスファクター(ERF)-VII型の転写因子であるが、ジベレリン制御を受けて節間伸長制御系遺伝子などの発現を制御する(Xu *et al.*, 2006; Fukao and Bailey-Serres, 2008)。シロイヌナズナの相同タンパクRAP2.12も同様な遺伝子の発現を制御している(Licausi *et al.*, 2011)。イネにおいてSUB1は重要なhypoxia耐性タンパク質であるが、細胞レベルの耐性獲得には他の転写因子も機能している。

シロイヌナズナでは、hypoxia条件下でROSの消去に働くAPXと、分子シャペロンHSPを転写制御するHsfA2がhypoxia耐性に貢献する。実際、高温誘導性でもあるHsfA2を過剰発現させたシロイヌナズナは、hypoxia耐性が強化されていた(Banti *et al.*, 2010)。一方、hypoxia耐性による細胞質酸性化の回避に関わるGABA-shuntを構成しhypoxia耐性に関わるとされるGAD(glutamate decarboxylase)や(Miyashita and Good, 2008)、hypoxia耐性に貢献するGDHは(Tsai *et al.*, 2016)、元々は酸ストレス耐性転写因子として同定されたSTOP1(Sensitive TO Proton Rhizotoxicity1)により転写制御される(Sawaki *et al.*, 2009)。stop1変異体はhypoxia感受性を示し、さらに分子シャペロンのいくつかも転写制御することから、hypoxia耐性のマスタースイッチの一つとも考えられる(Enomoto *et al.*, 未発表)。このSTOP1は陸上植物すべてが保持するが(Ohyama *et al.*, 2013)、hypoxia耐性が高いイネではタンパク質のコア部分(ジクフィンガードメイン部分)が相同性を持つSTOP1様タンパク質のコピー数が、シロイヌナズナ等に比べるとはるかに多い(Yamaji *et al.*, 2009)。このことは、STOP1様タンパク質のコピー数が、イネのhypoxia耐性の強さの一部を説明する可能性を示している。一方、STOP1はアルミニウム耐性遺伝子である、ALMT1やMATEを様々な植物で転写制御する(Sawaki *et al.*, 2009; Ohyama *et al.*, 2013)。タバコ培養細胞でのアルミニウム応答研究では、ROS消去能力や糖の取り込み能力などの、hypoxia耐性とも関連性が高い経路が、アルミニウム耐性に貢献するとの報告もある(Abdel-Basset *et al.*, 2010)。hypoxia耐性とアルミニウム耐性の関係の理解には、環境抵抗性のクロストークや、陸上適応の分子進化の点からの研究が必要であろう。

6. 品種改良や施肥管理による乾燥耐性、冠水耐性の向上

乾燥耐性や冠水耐性は、世界の食料需給に関わる重要なストレス耐性であることから世界的に遺伝子組換えも含む様々なアプローチによる品種改良が試みられている。乾燥耐性に関しては、マスタースイッチであるDREB転写因子の過剰発現による乾燥耐性の向上は、様々な作物で試みられている。恒常発現プロモーターでDREB転写因

子を過剰発現した場合には激しい生育抑制が生じることや (Kasuga *et al.*, 1999), それをストレス応答性のプロモーターを用いて回避する手法など技術的な改良がなされている (Sakuma *et al.*, 2006). また, 乾燥ストレス耐性を担う ROS 消去酵素, LEA, HSP タンパク質をコードする遺伝子の過剰発現も乾燥耐性を向上することが報告されている (Umezawa *et al.*, 2006). この既知の分子の過剰発現による分子改良は, 多型 (発現量若しくはタンパク多型) を利用した Genomic Selection やゲノム編集による標的育種により早晚実施されると考えられる (e.g. Genomic Selection: Desta and Ortiz, 2014, ゲノム編集: Soyk *et al.*, 2017). 一方, イネの SUB1 も同様に, hypoxia 耐性の分子育種に既に用いられている (Xu *et al.*, 2006). このような既知の分子機構に対応した品種改良戦略に加えて, 環境変動を見据えた新しい耐性戦略を持つことも重要と思われる.

例えば, わが国では生産調整のための休耕田で畑作物 (例えばダイズ等) の生産が行われてきた. ダイズの湿害耐性は米国などのダイズ生産国では問題とされてこなかった形質であるが, 国内事情から耐湿性に関する研究が進められてきた (Takahashi *et al.*, 2006; Mano and Oyanagi, 2009). その中では, ダイズの植物体全体の hypoxia 耐性が根の耐湿性の品種間差で説明がつくことなど (Jitsuyama, 2015), 畑作物が冠水するような状況での品種改良に関する知見が得られている. 同様な, 転作田を想定した耐湿性に関する研究は土壌肥料学会では多く取り組まれていることから (諸遊, 1983; 阿江・仁紫, 1983; 高橋ら, 2008), その分子機構を解明する研究は世界的な品種改良に貢献することが期待される. 同様に干ばつ状態での水稻の乾燥耐性の向上も研究対象として意味がある. 水稻は, 耐湿性に関する適応を遂げているが乾燥には弱い. これは, 乾燥応答遺伝子のプロモーターでは, 必ずしも DRE 配列が濃縮されないことから, DREB 制御経路を進化させてこなかったことも一因と考えられる. これには, 栽培イネの近縁種である *Oryza glaberrima* を起源とする, 一時的な乾燥耐性の品種改良などが取り組まれている (Ndjiondjop *et al.*, 2012). 近縁種のゲノム解析が進む状況もあり, 従来は考慮されなかった作物と冠水, 乾燥ストレス耐性の研究が進むことが期待される.

一方, 施肥管理, 土壌管理による乾燥や hypoxia 耐性向上との関係も重要な研究課題と考えられる (図 1B, 図 2B). ケイ酸肥料が乾燥害や塩害を軽減することは圃場試験で調べられ, 水稻では ROS 生成の抑制や光合成能力の維持などにケイ酸が作用するなどにより乾燥耐性が向上すると考えられている (Ma, 2004). 同様なケイ酸肥料による乾燥障害軽減効果は, チモシーグラスやソルガムでも報告されている (Hattori *et al.*, 2005; Radkowski and Radkowska, 2018). 一方, hypoxia に対して硫酸根肥料の施肥は, 水稻の秋落ちの原因となる硫化水素生成を助長することなどのネガティブな印象が持たれている (三井

ら, 1948). しかし, 近年の研究では, 水稻圃場で初期生育時にむしろ S 欠乏が生じる現象や (辻, 2010), H₂S 自体はエンドウ豆の根端において hypoxia に誘導される細胞死を抑制するとの報告もある (Cheng *et al.*, 2013). さらに, カリウム (K) 肥料は乾燥害とクロストークする塩ストレスを軽減することは知られているが, ある種の植物では気孔の開放を誘発して乾燥害を助長することが懸念されている. 例えば, 気孔を開くには孔辺細胞内への K の流入が必要であるが, シロイヌナズナにおいて AKT1 カリウムトランスポーター活性を制御する CIPK23 の変異体は茎葉部における K の体内分配が低下して, 気孔を開く能力が抑制されて乾燥耐性を発現する (Cheong *et al.*, 2007). 施肥によるストレスの制御は, 用いる品種の養分吸収特性も考慮しながら実施する必要があるであろう.

7. おわりに

地球温暖化は, 高温不稔や生育抑制などの直接的な影響に加えて, 乾燥や冠水などの作物の生産性に負の影響を与えることが予想される. これに対応するためには, 大豆の耐湿性や, イネの乾燥耐性などこれまでの栽培慣例では, 主要な育種課題として想定しなかった方向での品種改良などが必要になるかもしれない. それと同時に, 従来よりも温暖化する高緯度地域の農耕地としての活用や, 地域ごとの作付けする作物の変更なども有効と思われる. その一方で, hypoxia 耐性や乾燥耐性に関しては藻類から作物に至るストレス適応戦略の分子機構を理解することも, 新しい品種改良の概念を提供するためには有効である. 実際, 最近報告されたゼニゴケのゲノム情報を含む, 高等植物から藻類までの植物種のゲノム情報を比較することで, 植物ホルモン応答や DREB 経路の獲得などの進化の過程を推定できるようになっている (Bowman *et al.*, 2017). 一方, hypoxia 耐性に関しては発酵のような耐性機構が藻類を含む下等植物で既に獲得されていることから (Catalanotti *et al.*, 2013), いくつかの hypoxia 耐性機構は植物が陸上にかかる前の段階で既に獲得していたとも考えられる.

謝辞: 本稿で示した内容の一部は科研費 (基盤 B 18H02113) による補助を受けたものであり, ここに御礼申し上げる.

文 献

- Abdel-Basset, R., Ozuka, S., Demiral, T., Furuichi, T., Sawatani, I., Baskin, T.I., Matsumoto, H., and Yamamoto, Y. 2010. Aluminium reduces sugar uptake in tobacco cell cultures: A potential cause of inhibited elongation but not of toxicity. *J. Exp. Bot.*, **61**, 1597–1610.
- 阿江教治・仁紫宏保 1983. ダイズ根系の酸素要求特性および水田転換畑における意義. *土肥誌*, **54**, 453–459.
- Bailey-Serres, J., Fukao, T., Gibbs, D.J., Holdsworth, M.J., Lee, S.C., Licausi, F., Perata, P., Voisenek, L.A.C.J., and van Dongen, J.T. 2012. Making sense of low oxygen sensing. *Trends Plant Sci.*, **17**, 129–138.

- Banti, V., Mafessoni, F., Loreti, E., Alpi, A., and Perata, P. 2010. The heat-inducible transcription factor HsfA2 enhances anoxia tolerance in Arabidopsis. *Plant Physiol.*, **152**, 1471–1483.
- Bertout, J.A., Patel, S.A., and Simon, M.C. 2008. The impact of O₂ availability on human cancer. *Nat. Rev. Cancer*, **8**, 967–975.
- Bieniawska, Z., Paul Barratt, D.H., Garlick, A.P., Thole, V., Kruger, N.J., Martin, C., Zrenner, R., and Smith, A.M. 2007. Analysis of the sucrose synthase gene family in Arabidopsis. *Plant J.*, **49**, 810–828.
- Bowman, J.L., Kohchi, T., Yamato, K.T., Jenkins, J., Shu, S., Ishizaki, K., Yamaoka, S., Nishihama, R., Nakamura, Y., Berger, F., Adam, C., Aki, S.S., Althoff, F., Araki, T., Arteaga-Vazquez, M.A., Balasubramanian, S., Barry, K., Bauer, D., Boehm, C.R., Briginshaw, L., Caballero-Perez, J., Catarino, B., Chen, F., Chiyoda, S., Chovatia, M., Davies, K.M., Delmans, M., Demura, T., Dierschke, T., Dolan, L., Dorantes-Acosta, A.E., Eklund, D.M., Florent, S.N., Flores-Sandoval, E., Fujiyama, A., Fukuzawa, H., Galik, B., Grimanelli, D., Grimwood, J., Grossniklaus, U., Hamada, T., Haseloff, J., Hetherington, A.J., Higo, A., Hirakawa, Y., Hundley, H.N., Ikeda, Y., Inoue, K., Inoue, S.I., Ishida, S., Jia, Q., Kakita, M., Kanazawa, T., Kawai, Y., Kawashima, T., Kennedy, M., Kinose, K., Kinoshita, T., Kohara, Y., Koide, E., Komatsu, K., Kopischke, S., Kubo, M., Kozuka, J., Lagercrantz, U., Lin, S.S., Lindquist, E., Lipzen, A.M., Lu, C.W., De Luna, E., Martienssen, R.A., Minamino, N., Mizutani, M., Mizutani, M., Mochizuki, N., Monte, I., Mosher, R., Nagasaki, H., Nakagami, H., Naramoto, S., Nishitani, K., Ohtani, M., Okamoto, T., Okumura, M., Phillips, J., Pollak, B., Reinders, A., Rövekamp, M., Sano, R., Sawa, S., Schmid, M.W., Shirakawa, M., Solano, R., Spunde, A., Suetsugu, N., Sugano, S., Sugiyama, A., Sun, R., Suzuki, Y., Takenaka, M., Takezawa, D., Tomogane, H., Tsuzuki, M., Ueda, T., Umeda, M., Ward, J.M., Watanabe, Y., Yazaki, K., Yokoyama, R., Yoshitake, Y., Yotsui, I., Zachgo, S., and Schmutz, J. 2017. Insights into land plant evolution garnered from the marchantia polymorpha genome. *Cell*, **171**, 287–304.e15.
- Bown, A.W., and Shelp, B.J. 1997. The metabolism and functions of γ -aminobutyric acid. *Plant Physiol.*, **115**, 1–5.
- Catalanotti, C., Yang, W., Posewitz, M.C., and Grossman, A.R. 2013. Fermentation metabolism and its evolution in algae. *Front. Plant Sci.*, **4**, 1–17.
- Cheng, W., Zhang, L., Jiao, C., Su, M., Yang, T., Zhou, L., Peng, R., Wang, R., and Wang, C. 2013. Hydrogen sulfide alleviates hypoxia-induced root tip death in *Pisum sativum*. *Plant Physiol. Biochem.*, **70**, 278–286.
- Cheong, Y.H., Pandey, G.K., Grant, J.J., Batistic, O., Li, L., Kim, B.G., Lee, S.C., Kudla, J., and Luan, S. 2007. Two calcineurin B-like calcium sensors, interacting with protein kinase CIPK23, regulate leaf transpiration and root potassium uptake in Arabidopsis. *Plant J.*, **52**, 223–239.
- Desta, Z.A., and Ortiz, R. 2014. Genomic selection: Genome-wide prediction in plant improvement. *Trends Plant Sci.*, **19**, 592–601.
- Drew, M.C. 1997. OXYGEN DEFICIENCY AND ROOT METABOLISM: Injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **48**, 223–250.
- Franklin, K.A., and Whitelam, G.C. 2007. Light-quality regulation of freezing tolerance in Arabidopsis thaliana. *Nat. Genet.*, **39**, 1410–1413.
- Fukao, T., and Bailey-Serres, J. 2008. Submergence tolerance conferred by Sub1A is mediated by SLR1 and SLRL1 restriction of gibberellin responses in rice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **105**, 16814–16819.
- Hattori, T., Inanaga, S., Araki, H., An, P., Morita, S., Luxová, M., and Lux, A. 2005. Application of silicon enhanced drought tolerance in Sorghum bicolor. *Physiol. Plant.*, **123**, 459–466.
- Hattori, Y., Nagai, K., Furukawa, S., Song, X.J., Kawano, R., Sakakibara, H., Wu, J., Matsumoto, T., Yoshimura, A., Kitano, H., Matsuoka, M., Mori, H., and Ashikari, M. 2009. The ethylene response factors SNORKEL1 and SNORKEL2 allow rice to adapt to deep water. *Nature*, **460**, 1026–1030.
- Hong-Bo, S., Zong-Suo, L., and Ming-An, S. 2005. LEA proteins in higher plants: Structure, function, gene expression and regulation. *Colloids Surf. B Biointerfaces*, **45**, 131–135.
- Ismond, K., Dolferus, R., and Pauw, M De 2003. Enhanced low oxygen survival in Arabidopsis through increased metabolic flux in the fermentative pathway. *Plant Physiol.*, **132**, 1292–1302.
- Jitsuyama, Y. 2015. Morphological root responses of soybean to rhizosphere hypoxia reflect waterlogging tolerance. *Can. J. Plant Sci.*, **95**, 999–1005.
- Kasuga, M., Liu, Q., Miura, S., Yamaguchi-Shinozaki, K., and Shinozaki, K. 1999. Improving plant drought, salt, and freezing tolerance by gene transfer of a single stress-inducible transcription factor. *Nat. Biotechnol.*, **17**, 287–291.
- Klok, E.J., Wilson, I.W., Wilson, D., Chapman, S.C., Ewing, R.M., Somerville, S.C., Peacock, W.J., Dolferus, R., and Dennis, E.S. 2002. Expression profile analysis of the low-oxygen response in arabidopsis root cultures. *PLANT CELL ONLINE*, **14**, 2481–2494.
- Kotula, L., Ranathunge, K., Schreiber, L., and Steudle, E. 2009. Functional and chemical comparison of apoplastic barriers to radial oxygen loss in roots of rice (*Oryza sativa* L.) grown in aerated or deoxygenated solution. *J. Exp. Bot.*, **60**, 2155–2167.
- Kramer, P.J. 1951. Causes of injury to plants resulting from flooding of the soil. *Plant Physiol.*, **26**, 722–736.
- Lee, C.-M., and Thomashow, M.F. 2012. Photoperiodic regulation of the C-repeat binding factor (CBF) cold acclimation pathway and freezing tolerance in Arabidopsis thaliana. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **109**, 15054–15059.
- Licausi, F., Kosmacz, M., Weits, D.A., Giuntoli, B., Giorgi, F.M., Voesenek, L.A.C.J., Perata, P., and van Dongen, J.T. 2011. Oxygen sensing in plants is mediated by an N-end rule pathway for protein destabilization. *Nature*, **479**, 419–422.
- Liu, Q., Kasuga, M., Sakuma, Y., Abe, H., Miura, S., Yamaguchi-Shinozaki, K., and Shinozaki, K. 1998. Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low-temperature-responsive gene expression, respectively, in Arabidopsis. *Plant Cell*, **10**, 1391–1406.
- Ma, J.F. 2004. Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **50**, 11–18.
- Madsen, J.G., Wang, T., Beedholm, K., and Madsen, P.T. 2013. Detecting spring after a long winter: Coma or slow vigilance in cold, hypoxic turtles? *Biol. Lett.*, **9**, 20130602.
- Mano, Y., and Oyanagi, A. 2009. Trends of Waterlogging Tolerance Studies in the Poaceae. *Jpn. J. Crop. Sci.*, **78**, 441–448.

- Maruyama, K., Takeda, M., Kidokoro, S., Yamada, K., Sakuma, Y., Urano, K., Fujita, M., Yoshiwara, K., Matsukura, S., Morishita, Y., Sasaki, R., Suzuki, H., Saito, K., Shibata, D., Shinozaki, K., and Yamaguchi-Shinozaki, K. 2009. Metabolic pathways involved in cold acclimation identified by integrated analysis of metabolites and transcripts regulated by DREB1A and DREB2A. *Plant Physiol.*, **150**, 1972–1980.
- Miller, G., Suzuki, N., Ciftci-Yilmaz, S., and Mittler, R. 2010. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant Cell Environ.*, **33**, 453–467.
- Mithran, M., Paparelli, E., Novi, G., Perata, P., and Loreti, E. 2013. Analysis of the role of the pyruvate decarboxylase gene family in *Arabidopsis thaliana* under low-oxygen conditions. *Plant Biol.*, **16**, 28–34.
- 三井進午・麻生末雄・熊澤喜久雄 1948. 作物の養分吸収に関する動的研究(第1報) 水稻根の養分吸収に対する硫化水素の影響について. *土肥誌*, **22**, 46–52.
- Miyashita, Y., and Good, A.G. 2008. Contribution of the GABA shunt to hypoxia-induced alanine accumulation in roots of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.*, **49**, 92–102.
- Martin, M., Hernandez, C., Bodega, G., Suarez, I., and Boyano, M. 1998. Heat-shock proteins expression in fish central nervous system and its possible relation with water acidosis resistance. *Neuroscience Research*, **31**, 97–106.
- 諸遊英行 1983: 水田転換に伴う土壌の理化学性的変化. *土肥誌*, **54**, 434–441.
- Ndjiondjop, M.N., Seek, P.A., Lorieux, M., Futakuchi, K., Yao, K.N., Djedatin, G., Sow, M.E., Bocco, R., Cisse, F., and Fatondji, B. 2012. Effect of drought on *Oryza glaberrima* rice accessions and *Oryza glaberrima* derived-lines. *Asian J. Agric. Res.*, **6**, 144–157.
- Ohyama, Y., Ito, H., Kobayashi, Y., Ikka, T., Morita, A., Kobayashi, M., Imaizumi, R., Aoki, T., Komatsu, K., Sakata, Y., Iuchi, S., and Koyama, H. 2013. Characterization of At-STOP1 orthologous genes in tobacco and other plant species. *Plant Physiol.*, **162**, 1937–1946.
- Rajhi, I., Yamauchi, T., Takahashi, H., Nishiuchi, S., Shiono, K., Watanabe, R., Mliki, A., Nagamura, Y., Tsutsumi, N., Nishizawa, N.K., and Nakazono, M. 2011. Identification of genes expressed in maize root cortical cells during lysigenous aerenchyma formation using laser microdissection and microarray analyses. *New Phytol.*, **190**, 351–368.
- Sakano, K. 1998. Revision of biochemical pH-stat: Involvement of alternative pathway metabolisms. *Plant Cell Physiol.*, **39**, 467–473.
- Sakuma, Y., Maruyama, K., Osakabe, Y., Qin, F., Seki, M., Shinozaki, K., and Yamaguchi-Shinozaki, K. 2006. Functional analysis of an *Arabidopsis* transcription factor, DREB2A, involved in drought-responsive gene expression. *Plant Cell*, **18**, 1292–1309.
- Sakuma, Y., Liu, Q., Dubouzet, J.G., Abe, H., Yamaguchi-Shinozaki, K., and Shinozaki, K. 2002. DNA-binding specificity of the ERF/AP2 domain of *Arabidopsis* DREBs, transcription factors involved in dehydration- and cold-inducible gene expression. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **290**, 998–1009.
- Sawaki, Y., Iuchi, S., Kobayashi, Y., Kobayashi, Y., Ikka, T., Sakurai, N., Fujita, M., Shinozaki, K., Shibata, D., Kobayashi, M., and Koyama, H. 2009. STOP1 regulates multiple genes that protect *Arabidopsis* from proton and aluminum toxicities. *Plant Physiol.*, **150**, 281–294.
- Semenza, G.L. 2003. Targeting HIF-1 for cancer therapy. *Nat. Rev. Cancer*, **3**, 721–732.
- Shiogama, H., Emori, S., Hanasaki, N., Abe, M., Masutomi, Y., Takahashi, K., and Nozawa, T. 2011. Observational constraints indicate risk of drying in the Amazon basin. *Nat. Commun.*, **2**, 253–257.
- Shiono, K., Ogawa, S., Yamazaki, S., Isoda, H., Fujimura, T., Nakazono, M., and Colmer, T.D. 2011. Contrasting dynamics of radial O₂-loss barrier induction and aerenchyma formation in rice roots of two lengths. *Ann. Bot.*, **107**, 89–99.
- Shiono, K., Yamauchi, T., Yamazaki, S., Mohanty, B., Imran Malik, A., Nagamura, Y., Nishizawa, N.K., Tsutsumi, N., Colmer, T.D., and Nakazono, M. 2014. Microarray analysis of laser-microdissected tissues indicates the biosynthesis of suberin in the outer part of roots during formation of a barrier to radial oxygen loss in rice (*Oryza sativa*). *J. Exp. Bot.*, **65**, 4795–4806.
- Soyk, S., Müller, N.A., Park, S.J., Schmalenbach, I., Jiang, K., Hayama, R., Zhang, L., Van Eck, J., Jiménez-Gómez, J.M., and Lippman, Z.B. 2017. Variation in the flowering gene SELF PRUNING 5G promotes day-neutrality and early yield in tomato. *Nat. Genet.*, **49**, 162–168.
- Taji, T., Ohsumi, C., Iuchi, S., Seki, M., Kasuga, M., Kobayashi, M., Yamaguchi-Shinozaki, K., and Shinozaki, K. 2002. Important roles of drought- and cold-inducible genes for galactinol synthase in stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.*, **29**, 417–426.
- Takahashi, T., Hosokawa, H., and Matsuzaki, M. 2006. N₂ fixation of nodules and N absorption by soybean roots associated with ridge tillage on poorly drained upland fields converted from rice paddy fields. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **52**, 291–299.
- 高橋智紀・細川 寿・松崎守夫 2008. 重粘質転換畑における土壌鎮圧によるダイズ種子の吸水促進効果. *土肥誌*, **78**, 1–7.
- Toyokuni, S. 2009. Role of iron in carcinogenesis: Cancer as a ferrotoxic disease. *Cancer Sci.*, **100**, 9–16.
- Tsai, K.-J., Lin, C.-Y., Ting, C.-Y., and Shih, M.-C. 2016. Ethylene-Regulated Glutamate Dehydrogenase Fine-Tunes Metabolism during Anoxia-Reoxygenation. *Plant Physiol.*, **172**, 1548–1562.
- 辻藤吾 2000. 水稻の初期生育抑制障害発生に伴う水田土壌中の硫黄含量の変化とその実態. *土肥誌*, **71**, 472–479.
- Radkowski, A., and Radkowska, I. 2018. Effects of silicate fertilizer on seed yield in timothy-grass (*Phleum pratense* L.). *Ecol. Chem. Eng. S.*, **25**, 169–180.
- Umezawa, T., Fujita, M., Fujita, Y., Yamaguchi-Shinozaki, K., and Shinozaki, K. 2006. Engineering drought tolerance in plants: discovering and tailoring genes to unlock the future. *Curr. Opin. Biotechnol.*, **17**, 113–122.
- Urano, K., Maruyama, K., Ogata, Y., Morishita, Y., Takeda, M., Sakurai, N., Suzuki, H., Saito, K., Shibata, D., Kobayashi, M., Yamaguchi-Shinozaki, K., and Shinozaki, K. 2009. Characterization of the ABA-regulated global responses to dehydration in *Arabidopsis* by metabolomics. *Plant J.*, **57**, 1065–1078.
- Valliyodan, B., and Nguyen, H.T. 2006. Understanding regulatory networks and engineering for enhanced drought tolerance in plants. *Curr. Opin. Plant Biol.*, **9**, 189–195.
- Wang, W., Vinocur, B., Shoseyov, O., and Altman, A. 2004. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response. *Trends Plant Sci.*, **9**, 244–252.
- Xu, K., and Mackill, D.J. 1996. A major locus for submergence tolerance mapped on rice chromosome 9. *Mol. Breed.*, **2**, 219–224.

- Xu, K., Xu, X., Fukao, T., Canlas, P., Maghirang-Rodriguez, R., Heuer, S., Ismail, A.M., Bailey-Serres, J., Ronald, P.C., and Mackill, D.J. 2006. Sub1A is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice. *Nature*, **442**, 705–708.
- Yamada, A., Saitoh, T., Mimura, T., and Ozeki, Y. 2002. Expression of mangrove allene oxide cyclase enhances salt tolerance in *Escherichia coli*, yeast, and tobacco cells. *Plant Cell Physiol.*, **43**, 903–910.
- Yamaguchi-Shinozaki, K., and Shinozaki, K. 2006. Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses. *Annu. Rev. Plant Biol.*, **57**, 781–803.
- Yamaji, N., Huang, C.F., Nagao, S., Yano, M., Sato, Y., Nagamura, Y., and Ma, J.F. 2009. A zinc finger transcription factor ART1 regulates multiple genes implicated in aluminum tolerance in rice. *Plant Cell*, **21**, 3339–3349.
- Yoshida, T., Fujita, Y., Sayama, H., Kidokoro, S., Maruyama, K., Mizoi, J., Shinozaki, K., and Yamaguchi-Shinozaki, K. 2010. AREB1, AREB2, and ABF3 are master transcription factors that cooperatively regulate ABRE-dependent ABA signaling involved in drought stress tolerance and require ABA for full activation. *Plant J.*, **61**, 672–685.
-