

総 説

イネの洪水被害と冠水抵抗性

坂上潤一¹⁾・曾根千晴¹⁾・中園幹生²⁾

¹⁾ 国際農林水産業研究センター, ²⁾ 名古屋大学大学院生命農学研究科)

要旨: イネは、湛水耐性を持つ数少ない作物の一つであるが、長期間の完全冠水下では生育が衰退する。今後、温暖化による浸水面積の増大や集中豪雨の発生頻度の増加などが予測されており、洪水常襲地域の稲作において、洪水被害対策は極めて重要である。その一つとして、イネの冠水ストレス抵抗性の向上があげられる。一般にイネは、冠水条件下で地上部の伸長速度を速め、水面上の好気条件を得て光合成による乾物生産をおこない、生産を拡大していく冠水回避性を示す。冠水回避性には、節間伸長に関わる *SNORKEL1, 2* (*SKI, 2*) 遺伝子が関与しており、浮イネや深水イネに共通している。一方、イネの中には冠水中の地上部の茎葉伸長を抑制することで伸長に伴う炭水化物の消費を抑制して生存を維持する冠水耐性を示す品種もある。冠水耐性には、伸長抑制に関わる *SUBMERGENCE1* (*Sub1*) 遺伝子の関与が明らかになっている。幼苗期のイネが急激な水位上昇をともなう短期間の完全冠水（フラッシュフラッド）に遭遇した場合、イネ体内のエチレン濃度が増加し、茎葉部の伸長促進、および葉身のクロロフィルの障害を助長し、伸長のためのエネルギー消費が増大して、炭水化物の枯渇を招くことが多い。しかし、冠水耐性イネは、冠水中の体内エチレン濃度の上昇を抑制し、ジベレリンに対する感受性をも低下させることで茎葉部伸長を抑制し、炭水化物の需給バランスを保つことが可能である。これら異なるイネの冠水抵抗性と生存戦略の知見は冠水抵抗性品種の育成に貢献することが期待される。

キーワード: イネ, 冠水抵抗性, 洪水, 植物ホルモン, *SNORKEL1*・*2*, *Sub1*.

1. はじめに

洪水被害は毎年のように世界各地で問題となっている。2008年にメディアで報告された洪水記録は世界30カ国で合計52回あり、低平地にある農地における洪水被害は広域に及んだ(清水・北村2010)。特に洪水被害が集中する地域は東・東南アジア、サブサハラアフリカ、中南米など開発途上諸国を中心に拡大している。例えば、2008年10月、中国の長江流域が洪水被害に見舞われ、被災者の数は5000万人以上に達した。同年、わが国でも時間雨量100mmを超えるゲリラ豪雨が発生し、冠水被害が多数報告された(大場2010)。こうした大洪水の被害が、1988年ごろを境に地球規模で急増している。さらに、2011年の3月11日に発生した地震による津波によって大洪水が発生し、東北地方の太平洋側沿岸では農地が広範囲にわたって浸水したことは、極めて記憶に新しい。洪水危険地域に住む人口の割合が米国で10%なのに対し、日本では50%である(国土交通省2007)ことから、わが国は洪水に対して脆弱であるといえる(Hallegattaら2010)。一方で、地球上の人間活動による温室効果ガスの排出が気温の上昇を招いていることは良く知られており、温暖化による海面上昇や台風の大規模化によって、浸水面積が増えることが予測されている(鈴木2007)。このように世界中で高まる洪水リスクに対して、作物学的見地から洪水による農地の冠水害を軽減するなど

の対策を講ずることは極めて重要である。地球温暖化による集中豪雨等の発生形態、発生位置がどのように変化していくかなどの予測は容易ではないが、近年の豪雨の発生頻度が多くなってきていることは明らかで、作物栽培における湿害や冠水害はより深刻な問題となってくると考えられる(大場2010)。

アジア地域における主要穀物であるイネは、河川流域等を中心に栽培がおこなわれているが、毎年のように洪水が発生して冠水被害を受けている。被害軽減のためには、土壌灌漑的な洪水対策に加えて冠水に適応できるイネ品種の導入が重要である。また、わが国では、水田の高度利用を目的とした転換畑への畑作物の導入が進められ、食糧自給率の向上が図られているが、過湿害によるコムギ、ダイズやトウモロコシなどの収量の低減と品質の低下が普及の大きな足枷となっており、湿害を回避する抵抗性品種の育成が期待されている。このように、冠水・過湿によるストレス下で植物や作物の生育を維持し収量を確保する事は、国内外の作物生産にとって重要な課題であり、そのためには、低酸素の嫌気条件下における耐性機能や回避作用などの過剰水に対するストレス抵抗性を向上させることが必要である。

最近イネにおいては、冠水に対する耐性遺伝子(Xuら2006)、また伸長性遺伝子(Hattoriら2009)の詳細が明らかになるなど、冠水抵抗性向上に密接に関連した研究開発

が推進されている。また、コムギ、ダイズやトウモロコシなど畑作物においては、通気組織の発達や酸素漏出の防止などが耐湿性と関連していることが明らかになってきた(Mano and Omori 2007)。これら、冠水害や湿害、いわゆる過剰水ストレス抵抗性向上に関連した作物生理学的研究には、わが国の研究者がさまざまな分野で関与し成果を上げているが、国内における認知は十分ではない。本総説では、今後予想される地球規模の環境変化において益々顕著化すると予測される冠水被害の軽減に貢献するために、冠水ストレスとイネの生育の関係について、その現状と問題点を整理するとともに、イネの冠水抵抗性とその生存戦略にかかわる知見をとりまとめて論じた。

2. アジア・アフリカの氾濫稲作と日本国内の冠水被害

(1) アジア・アフリカ地域の氾濫稲作の現状と活用

48カ国からなるアジア地域の面積は、世界の陸地の24%に過ぎないが、そこに世界人口の約60%にあたる人々が暮らしている。さらに、モンスーン地帯に限れば、世界人口の54%が集中している。これらの地域では、湿潤な気候のために、古くから水田作がおこなわれてきた。このように豊富な水資源を農業生産に利用する一方で、過剰な降雨は洪水を引き起こし、毎年のようにイネの冠水被害が発生している。このような洪水常襲地帯では、水田の氾濫パターンや地形の変化に応じたコメ生産、いわゆる氾濫稲作が伝統的に営まれてきた。例えば、雨季の洪水による氾濫が顕著なカンボジアのメコンデルタ地域の水田では、緩やかに増水しながら、1m前後の水深が長期間にわたって続く場合があるが、そこでは深水イネ、浮イネの栽培がおこなわれている。深水イネ、浮イネは、それぞれの生育環境が水深0.5~1m、1m以上の水条件で栽培されると定義されている(坂上2009)。また、2~3m以上の水深が長期間にわたる場合は、増水中にイネの作付けはおこなわれず、水が引いた後の減水期に作付けを開始する減水栽培がおこなわれている(春山ら2009)。このように、メコン河流域では、洪水環境を積極的に活用した稲作が展開されており、また水田はただ単にコメ生産の場としてだけでなく、洪水の軽減機能としての役割も果たしていると考えられる。

アフリカ地域の水問題といえば、降雨不足による旱魃被害のイメージが強いが、西アフリカのギニア湾岸諸国や内陸地域においては洪水が頻繁に発生し、人間や農地に被害をもたらしている。2010年には、アフリカ西部と中部で雨期に発生した洪水により、ナイジェリア、ニジェール、ガーナなど少なくとも16カ国で計377人が死亡し、農地が荒廃するなどの被害が出た(荒川・藤田2010)。一方で、アジア地域と同様に河川流域の洪水常襲地帯では、雨季の氾濫を活用した稲作が伝統的に営まれている。西アフリカを東西に横断するニジェール河沿いにあるモプティからトンブクツー周辺の流域では、乾季から雨季にかけて最大面積

12000 haの大氾濫原が出現する(坂上ら2008, 坂上2010)。水田を区分する畦畔や排水路はなく、平原を牛耕したあと、降雨の始まりとともに播種を開始し、播種後は水位上昇とともにイネは伸長を繰り返し、退水時期に収穫を行う。栽培は、化学肥料や農薬を一切使わずに行っており、自然循環に適応した極めて伝統的な手法が受け継がれている。アフリカ固有のアフリカイネと呼ばれる*Oryza glaberrima* Steud.は晩生品種であり、高い感光性、節間伸長性および非穂発芽性を示すことから、氾濫域での適応性は極めて高く、また食味の点などからも農家に好まれ、栽培されている。*O. glaberrima*はマリ国内のニジェール河流域の栽培地だけでも、120以上の多様な品種が見つまっている。

(2) 日本におけるイネの冠水被害

一般的に日本の河川は、勾配が大きく水流が早いため、大河川下流の平野部で開発が進んだのは中世以降のことと考えられている(津野1976)。その後も、モンスーン気候特有の台風や大雨により、土地改良事業が本格的に行われる以前の河川下流域は頻繁に洪水被害があった。洪水被害の発生要因は、台風および長雨、豪雨による堤防の決壊などによる突発的なものが多い。また、その冠水期間は、土地整備や排水設備の整った近年では数日程度(注:福島県農業試験場1999, 即時対応試験研究平成10年度登熟初期に冠水した水稻の病害発生および玄米の品質・食味, 1-15)であるが、その昔は、40日間の連続的な冠水などによって収穫が皆無になることもしばしばあった(大谷・白木1942)。例えば、日本の代表的な稲作地帯である新潟県の蒲原平野は、その昔は常に洪水の危険と冠水被害に苦しむ低生産力地域であり、特に湛水のひどい地域では「3年に1作」という状態であった(永田1984)。

冠水による水稻への影響について、移植後から成熟期まで1~7日間の冠水処理を行ったところ、分けつ期の冠水では、草丈の伸長が大きくなり、茎葉が枯死し、穂数が減少、出穂期が遅延し、幼穂形成期から出穂期の冠水では、幼穂の枯死が激しく、出穂が遅延かつ不揃いになり、穂数および登熟歩合が著しく減少した(注:氏家四郎・斎藤豊治・加藤力1955, 水稻の冠水被害に対する調査(第I報)-(生育時期別被害状況について)-。農林水産省宮城統計調査事務所 試験研究資料 第6集, 水稻の冠水被害に関する調査, 1-42)。一方で、穂揃期になると穂の冠水抵抗性が增大し、登熟期以後の冠水は収量に大きな影響はないようであるが、品種など条件によっては穂発芽が発生する(泉1953)。このような冠水被害に対し、栽培技術の改善など様々な対策がとられてきた。移植期の冠水においては、苗代再仕立(晩播晩植)や、極早生品種の導入による晩期栽培が行われた(泉1953)。退水後に徒長した苗を移植する場合は、剪葉を行った(天辰ら1954, 佐賀県2011)。また、栽培管理の面からは、冠水中は出来るだけ排水に努め、1枚の葉だけでも早く水面上に抽出させ、泥が稲に付着して

第1表 イネの冠水抵抗性の特徴.

生存戦略	冠水耐性	冠水回避	
適応環境	2週間以内のフラッシュフラッド (初期成長)	短～中期の浅水 (初期成長)	長期の深水
冠水抵抗性の特徴	エチレン濃度抑制による 地上部低伸長	急激な茎葉伸長	急激な茎部あるいは 節間伸長による好気条件の獲得
関与する主な遺伝子	<i>Sub1A</i>	<i>Sub1C</i>	<i>SNORKEL1, 2</i>
冠水中の炭水化物の消費	少	高	高

いる場合は、退水際にイネ株を揺り動かして葉面の泥を取り除くことを推奨している (泉 1953). 冠水中に半日も苗の葉先が抽出すると、著しく被害は軽減され (天辰ら 1954), さらに、濁水は被害を大きくすることから、退水後は速やかに新しい水に入れ替えるのがよいと報告されている (佐賀県 2011).

アジア地域の特にモンスーン地帯で数千年の持続性をもつ最適作物はイネであることは明らかである (増本 2010). アフリカ地域においても、近年稲作ブームが拡大し、特に天水地での稲作振興が進められているが、気候モデル予測においては、地球温暖化によって強い雨の頻度が増加する傾向が現れている (Allen and Ingram 2002). このように、今後、降雨の年次変動の拡大や局地的な豪雨による洪水被害の拡大が懸念されることから、洪水が頻繁に発生するような地域での稲作導入にあたっては、前述のアジア・アフリカ地域で実践されている氾濫稲作の事例を参考にすることが望まれる。また、洪水に適応した氾濫稲作の多様性の維持と栽培品種の機能の積極的な活用が、今後の自然と調和した稲作を確立する上で重要であろう。3月11日に発生した東北地方太平洋沖地震による津波で、流失や冠水等の被害を受けた水田の推定面積は6県約2万haに上る (農林水産省 2011). わが国では、このような冠水被害の軽減に向けた対応策への取り組みを強化していくことが重要であり、嫌気条件で高い適応性を示すイネの過剰水ストレスのメカニズムの解明と抵抗性の向上は、洪水常襲地域の稲作振興に貢献できるであろう。

3. イネの冠水抵抗性メカニズム

(1) 冠水に対するイネの生育反応の差異

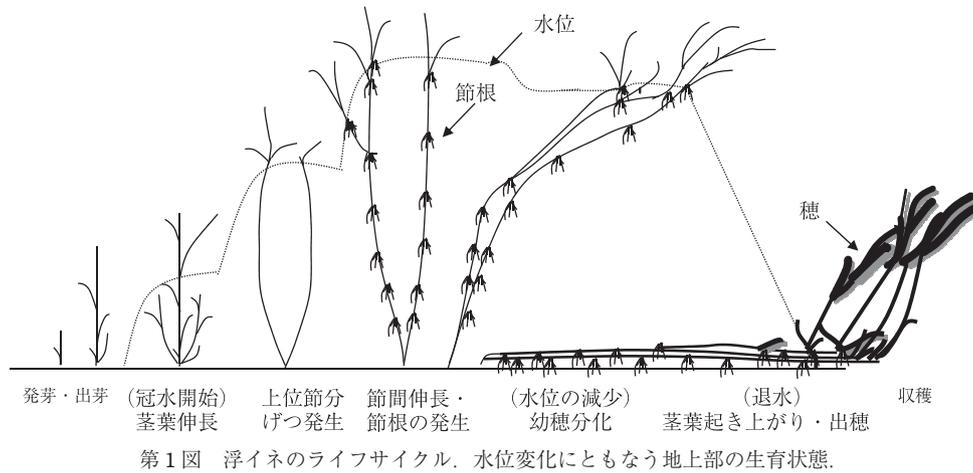
水中では、酸素、二酸化炭素などの気体の溶解度は低く、その拡散速度は大気中に比べて1万倍遅い (Armstrong 1979). そのため、水田等の水面が沈滞した水条件下では、夜間の藻類の呼吸量増加によって酸素濃度は低下し、水中のイネ体内のエネルギー代謝に影響を及ぼしている (Palada and Vergara 1972). 冠水によるイネの障害は、水深、冠水期間、温度、水濁度、窒素施肥量の増加、および日射量の減少によって助長される (Palada and Vergara 1972).

一般的に、栽培イネは冠水など低酸素の嫌気条件に遭遇すると、正常な生育状態に比べて地上部の伸長速度を速めることで葉や茎を上位方向に展開し、高酸素の好気条件を

得ようとする性質 (冠水回避性/Submergence escape) を示す (第1表). この性質は深水などを回避する点で優れている. たとえば、長期間にわたって耕地が冠水する洪水常襲地などで栽培される浮イネや深水イネは、水位上昇に伴って誘発される節間や茎葉伸長が顕著で、冠水を回避する性質が極めて強い (Suge 1987). 浮イネおよび深水イネは洪水の到来前に直播きされる場合が多く、幼植物期には普通のイネ品種と変わらない生育を示すが、いったん洪水が到来すると増水に同調して草丈が伸長する. 浮イネの場合、草丈を1日に20~25cmも伸長させ、最大5mにまで達し (Vergara ら 1976), 葉身と葉鞘の伸長を除いた節間の伸長だけでも1日に8cmの伸長を示す場合がある (Kawano ら 2008b). 一方、短期的な豪雨や鉄砲水のような急激な水位上昇によって、地上部の植物体がすべて水に覆われる完全冠水条件下においては、茎葉部の急激な伸長は、体内に蓄積した炭水化物の消費を助長するなど、生育が減衰する場合が多い. これは、冠水等の低酸素条件下の嫌気代謝のメカニズムと関連している (Setter and Laureles 1996). イネは、完全に冠水するとエネルギー獲得のための嫌気代謝をおこなうが、成長に必要なエネルギー量 (ATP) は、高酸素条件の好気代謝の場合では、グルコース1分子あたり38モルのATPを作り出すのに対して、嫌気代謝では、わずか2モルのATPしか得ることができない. そのため、冠水下では、イネの生育に必要なエネルギー利用効率率は極めて悪く、低酸素条件が長期間に及ぶとイネ体内の炭水化物が枯渇し枯死にいたる. 反面、冠水条件下では地上部の茎葉部伸長を抑制することにより、炭水化物の消費を抑制し、冠水中の生存を維持しようとする性質を示すイネがある. この性質を冠水耐性 (Submergence tolerance) と呼んでいる. 特に、幼苗期のイネは冠水に対して脆弱であることから、この時期の冠水耐性を向上し、退水後の嫌気条件から好気条件へのドラスティックな環境変化への適応性を高めることは極めて重要である. これら、冠水耐性を示すイネは、*SUBMERGENCE1* (以降 *Sub1* と呼ぶ) と呼ばれる遺伝子を有していることが明らかになっており (Xu ら 2006), 最近では交雑育種によって *Sub1* を導入した高収量イネ品種が育成されている (Neeraja ら 2007).

(2) 節間伸長による冠水回避性

浮イネや深水イネは、冠水が長期間にわたる栽培環境によく適応しているが、主に前者は節間、後者は茎葉の伸長



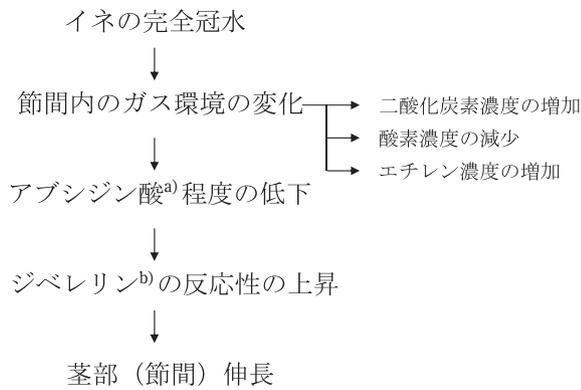
が冠水中の生育の特徴である (Sakagami ら 2009)。両者には形態的な特徴の差異も見られ、浮イネは一般的なイネに比べて伸長節間数が多く、節間長も長い (第1図)。また、浮イネは退水後に倒伏し、節から節根を発生するのに対して、深水イネは茎が太く倒伏はあまり見られない場合が多い。浮イネは、アジアやアフリカの洪水常襲地で栽培されているが、異なる栽培種の *O. sativa* と *O. glaberrima* の浮イネ性には共通性があり (Mochizuki ら 1998, Sakagami ら 2009)、それぞれの野生種である *O. rufipogon* および *O. barthii* にも見られる性質であること、また、南米に生息する野生種 *O. glumaepatula* にも浮イネ性のあることが報告されている (Morishima ら 1962)。このように節間伸長は浮イネに共通して顕著であり、浮イネの節間伸長による冠水回避のメカニズムについては、冠水に伴う節間内空隙のエチレン濃度の上昇に加えて、アブシジン酸の減少とジベレリン濃度の増加、あるいはその反応性が指摘されている (Kende ら 1998)。このように、冠水中のエチレン濃度の変化は、過剰水ストレスの反応であり、冠水中のエチレン濃度は、葉よりも節間 (茎) において高まると考えられている。Vergara ら (1976) は、エチレンと節間伸長性の関係を明らかにするために、播種から節間伸長するまでの時間に着目して、その伸長能力を評価したところ、節間伸長までの期間が短いほど冠水回避性が高まったことから、冠水条件下のイネの生存にエチレンが密接に関係している可能性が示された。さらに、最初に伸長を開始する節間 (Lowest elongated internode: LEI) の節位、また、一日あたりの節間伸長量 (Rate of internodal elongation: RIE) を品種間で比較したところ大きな変異があり、LEI と RIE は負の相関関係が見られた (Inouye 1985, Kawano ら 2008b)。このことから、イネの生息地の水環境が冠水条件下のイネの伸長能力に関係していることが示唆された。

浮イネの遺伝的特性について、前述の LEI と RIE を指標にして、バングラデシュの浮イネ品種 Bhadua と日本型品種の Taichung 65 の交雑に由来する F_2 集団を用い、QTL 解析をおこなった (Kawano ら 2008b)。その結果、LEI につ

いては第3および第12染色体上に、RIE については、第1と第12染色体上に QTL が検出された。Nemoto ら (2004) も、バングラデシュの浮イネ品種 Goai と非浮イネ品種の Patnai 23 の交雑に由来する F_2 集団を用いて QTL 解析をおこなった結果、第3および第12染色体上に LEI に関与する QTL を検出し、とくに第12染色体上の QTL の寄与率が高いと指摘している。同様に、Hattori ら (2007, 2008) も第1、第3および第12染色体上に浮イネの深水依存的な節間伸長に関与する QTL を検出している。以上のことから、節間伸長には、浮イネに共通して第12染色体上に重要な遺伝子があるものと推測された。さらに、Hattori ら (2009) は、第12染色体上に座乗する浮イネの節間伸長に密接に関連した *SNORKEL1* (以降 *SK1* と呼ぶ) および *SNORKEL2* (以降 *SK2* と呼ぶ) の遺伝子を同定した。これら2つの遺伝子は、エチレンシグナル伝達に関与するエチレン応答因子 (Ethylene Response Factors: ERFs) をコードしていることが明らかになった。興味深いことに、野生稲の *O. rufipogon* の浮イネ性を示す系統 (W0120) にも *SK1*, *SK2* の遺伝子が存在する。また、野生稲の *O. glumaepatula* の浮イネ性を示す系統 (IRGC 105668) では、*SK2* および *SK2* 様遺伝子が存在するのに対して、*SK1* 遺伝子は存在しないようである。一方、野生稲の *O. nivara* の浮イネ性を示さない系統 (W0106) では、*SK1* 遺伝子は存在するが、*SK2* 遺伝子は存在しない。このように浮イネ性を示す栽培稲、野生稲が共通して持つ遺伝子は *SK2* であることから、*SK2* 遺伝子の方が深水条件下での節間伸長に重要であることが示唆される (Hattori ら 2009)。これらの遺伝子は、ジベレリンの合成量を増加させて浮イネの節間伸長を誘導していると考えられることから、冠水条件下のイネの伸長性には、いくつかの植物ホルモンが密接に関与していることは明らかである。

(3) 冠水抵抗性に及ぼす植物ホルモンの影響

エチレンは、果実の成熟に関与する特殊な植物ホルモンとして知られているが、イネの成長に関与する重要な植物ホルモンの一つでもある。エチレンは一般に植物の横方向



第2図 冠水中のイネの植物ホルモンの働き。

^{a)} 成長抑制, ^{b)} 成長促進

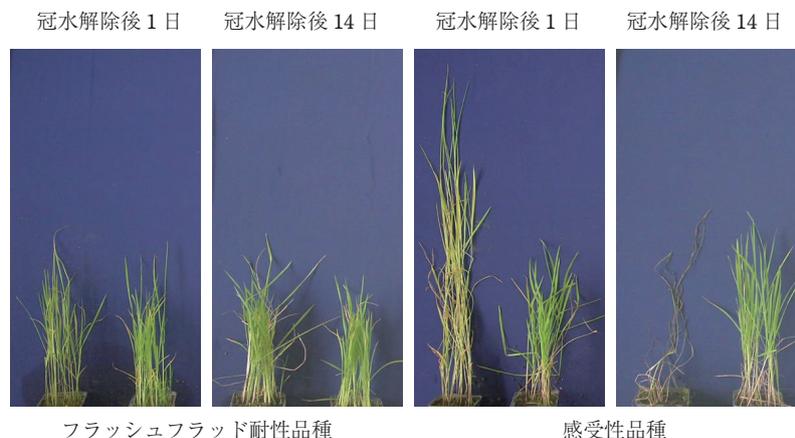
への伸長を助長する。しかし、イネをはじめとする半水生、水生植物において、エチレンは縦方向への伸長を促進している (Ku ら 1970)。イネの種子発芽後の生育初期においては、まず子葉鞘やメソコチルが著しく伸長する (Suge 1974)。これは、エチレンが胚盤からスクロースをメソコチルへ転流促進することで、メソコチルの糖の蓄積を増加させ、伸長を助長しているためである (Ishizawa and Esashi 1988)。水中での気体拡散は著しく減少するため、気体であるエチレンはイネの体内に蓄積される。イネなど半水生植物は通気組織が発達しており、一旦空气中に葉先が抽出すれば、大気中の酸素を効果的にとらえ下部組織に輸送することができる。水中でイネ体内のエチレン濃度が増加する現象は、エチレンの作用によって地上部をいち早く伸長させ、水面上の好気条件を得て生存を維持する性質を、イネの進化の過程で獲得したのではないかと考えられる。

冠水抵抗性には、エチレンのほかにアブシジン酸やジベレリンなども密接に関連している。前述の節間伸長は長期的な冠水を回避する重要な形質である。冠水によって水位が上昇すると、イネの節間組織内の酸素濃度が低下し、二

酸化炭素およびエチレン濃度の上昇などがおきる (第2図)。エチレン濃度の上昇は、成長を抑制するアブシジン酸濃度の低下を促す。このアブシジン酸量の減少は、アブシジン酸を活性の低いファゼイン酸に変換する ABA 8'-hydroxylase をコードする遺伝子の発現がエチレンによって誘導されるためである (Saika ら 2007)。また、エチレンはアブシジン酸と拮抗的な作用を示すジベレリンの感受性を増加させている。この一連の植物ホルモンの作用が結果的に節間伸長を誘導している (Kende ら 1998)。

(4) フラッシュフラッド (Flash Flood) 耐性の特徴

短期間の完全冠水にイネが遭遇すると、イネは、好気から嫌気環境、そして退水後の嫌気から好気環境への変化に素早く適応しなければならない (Ito ら 1999)。フラッシュフラッドとは、イネの幼苗期において、集中的な豪雨等によって数日間から2週間程度の期間で、水位が急激に上下するような条件である。この時期のイネは、草丈が低く成長器官形成も不十分であることから、フラッシュフラッドに対しては脆弱であり、生育初期に数日以上の完全冠水に遭うと、生育衰退または枯死する。この急激な水位上昇によって、イネは草丈の伸長速度を早め、葉を水面上に展開し、嫌気的環境から逃れようとする。しかしながら、短期間の急激な地上部伸長は、浅水 (数十 cm 以下) 条件を除き、退水後の倒伏や細胞伸長にともなう器官傷害が生じ、また冠水による炭水化物量の減少と光合成能力の低下などが影響し、好気条件に十分に適応できない。フラッシュフラッド耐性イネは、このような障害による影響を回避するために、形態および生理的メカニズムを変化させ、水中における地上部伸長を抑制することにより抵抗性を維持している。Setter and Laureles (1996) は、冠水中の草丈の伸長量とフラッシュフラッド抵抗性には負の相関が見られることを示した。このように冠水中のイネの草丈伸長の抑制は、フラッシュフラッド耐性の向上に重要な形質といえる。第3図に、幼苗期に7日間完全冠水した後のフラッシュフラッド



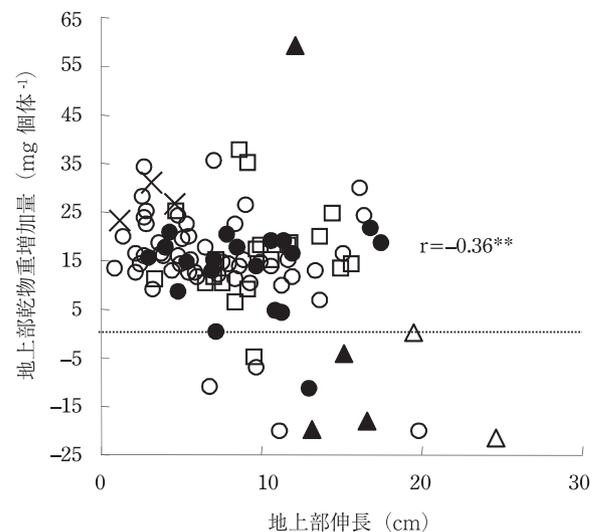
第3図 短期間の冠水がイネの生育に及ぼす影響。完全冠水期間は播種後15日目から7日間。図は冠水解除してから1日目および14日目の生育状態を示す。図の植物体の左側は冠水処理区、右側が非冠水区。

ド耐性品種と感受性品種のイネの冠水ストレスからの回復の程度を示した。感受性品種は完全冠水によりその草丈伸長が促進され、冠水解除後14日目には枯死した。一方、フラッシュフラッド耐性品種の冠水中の草丈伸長は感受性品種に比べて小さく、冠水解除後の生育も良好であった。その理由として、冠水中の炭水化物代謝の違いが考えられている (Setterら 1997, Itoら 1999, Ramら 2002, Jackson and Ram 2003)。完全冠水下では弱光と二酸化炭素量の不足により光合成速度が低下し、炭水化物の供給が減少する。そのような環境下で細胞分裂などのエネルギー消費を伴う草丈の伸長と、伸長した草丈を維持するためのエネルギー消費は炭水化物の供給と需要のバランスをくずし、炭水化物量の枯渇を招いている (Ramら 2002, Jackson and Ram 2003)。また、茎および葉の伸長に影響を及ぼしているイネ体内のエチレン濃度上昇は、葉身のクロロフィルの分解に密接に関係していると推測されている (曾根ら 2010)。フラッシュフラッド耐性イネは冠水中の草丈の伸長を抑えることによりエネルギー消費量を最小限にして、短期間の冠水を乗り切る生存戦略を選択していると考えられる。しかしながら、これら水ストレスに対する生理的反応性は、十分に明らかになっていない。

フラッシュフラッド耐性イネ品種 FR13A 由来の冠水耐性に寄与する QTL 解析が行われた結果、第9染色体に座乗する *Sub1* 遺伝子座が同定された (Xu and Mackill 1996)。*Sub1* 遺伝子座には、エチレン応答因子 (ERF) をコードする *Sub1A*, *Sub1B*, *Sub1C* という相同性の高い遺伝子が連続して座乗している。フラッシュフラッド耐性が異なるイネ品種間の *Sub1* 遺伝子座の比較解析等により、*Sub1A* がフラッシュフラッド耐性に関わる遺伝子であることが明らかになった (Xu and Mackill 1996)。*Sub1A* 遺伝子は、冠水条件下でのイネのエチレンに対する感受性の低下に寄与するとともに、スクロース合成酵素と細胞の伸長にかかわるエクспанシンの遺伝子の発現抑制に関与している (Fukaoら 2006)。さらに、冠水条件下において *Sub1A* 遺伝子は、ジベレリンの負の情報伝達因子である *Slender rice-1* (SLR1) および *SLR1 Like-1* (SLRL1) の分解を抑制することによって、ジベレリンに対する感受性を低下させ、イネの草丈伸長の抑制に寄与することが明らかになった (Fukao and Bailey-Serres 2008)。

(5) 退水時に生じる障害の軽減

冠水耐性の低い植物では、冠水中に障害が生じるだけでなく、退水後の嫌気環境から好気環境へ移行する際にも、様々な障害が生じる。それらの障害の原因は、活性酸素の発生、養水分吸収の低下による茎葉部の乾燥ストレス、およびアセトアルデヒドの発生などが考えられる。冠水中の植物体の炭水化物量不足は冠水解除後の好気的環境への対応に大きな影響を及ぼし、冠水中の嫌気的環境下から冠水解除後の好気的環境への対応の差異、活性酸素に対する防御反応と関係している (Kawanoら 2002)。フラッシュフラッ



第4図 冠水中の地上部伸長量と冠水解除後の地上部乾物重増加量との関係。供試品種数は *O. sativa* 68品種, *O. glaberrima* 6品種および種間雑種26系統。陸稲/*O. sativa*: ●, 水稲/*O. sativa*: ○, 陸稲/*O. glaberrima*: ▲, 水稲/*O. glaberrima*: △, 陸稲/種間雑種: ■, 水稲/種間雑種: □, 冠水耐性品種/*O. sativa*: ×. **: 1%水準で有意。

ド耐性イネは、感受性イネに比べて、冠水中に炭水化物を起源とする抗酸化物質であるアスコルビン酸を多く有しており、冠水解除後の活性酸素による障害が感受性イネに比べて少ない (Kawanoら 2002)。興味深いことに *Sub1A* 遺伝子は、活性酸素消去系遺伝子や乾燥応答性遺伝子の発現を増大させることで、退水時に茎葉部で生じる活性酸素の発生や乾燥ストレスによる障害の軽減に寄与することが報告された (Fukaoら 2011)。

さらに、退水時にはエタノール発酵系の最終産物であるエタノールが酸化されて、毒性の高いアセトアルデヒドの量が急激に増加することが知られている。イネにおいては、ミトコンドリア内でアセトアルデヒドを毒性の低い酢酸に酸化する反応を触媒する *Aldehyde dehydrogenase-2a* をコードする *ALDH2a* 遺伝子が、退水時に発生するアセトアルデヒドの無毒化に寄与することが示唆された (Tsujiら 2003)。冠水処理によってイネの *ALDH2a* の mRNA 量は急激に増加するのに対して、*ALDH2a* タンパク質の蓄積量は冠水中にはあまり増加せず、退水時に急激に増加することが明らかになった (Nakazonoら 2000, Tsujiら 2003)。このことからイネは冠水中に *ALDH2a* の mRNA を大量にプールしておき、退水時にこれを直ちに翻訳することで *ALDH2a* を増加させていることが考えられた。実際に、退水時には *ALDH* 活性が増加し、アセトアルデヒド量も減少していた。このような反応は冠水耐性の低いトウモロコシなどでは観察されないことから、イネは退水時に *ALDH2a* を増加してアセトアルデヒドによる障害を回避できることから、他のイネ科植物よりも冠水耐性が高いと考えられた (Tsujiら 2003, Meguroら 2006)。現時点では、

Sub1A 遺伝子が効率的なアセトアルデヒドの無毒化に寄与しているかどうかは不明であり、今後の研究の進展が待たれる。

(6) イネ栽培種の冠水抵抗性の差異

イネ属栽培種のアジア固有の *O. sativa* とアフリカ固有の *O. glaberrima* の間には、冠水に対する反応性に違いのあることが明らかになっている (Joho ら 2008, Kawano ら 2008a, 2009, Sakagami ら 2009). *O. sativa*, *O. glaberrima* および NERICA を含む種間雑種の合計 100 品種の播種後 12 日目のイネ幼植物を水深 1 m で 7 日間コンクリートタンクで完全冠水して生育を比較した (Kawano ら 2008a). その結果、冠水中の地上部伸長と冠水解除後の乾物重増加には負の有意な相関が認められた (第 4 図). さらにクラスターおよび主成分分析から、冠水反応性の品種間変異は *O. sativa* で大きい、*O. glaberrima* は小さいことが明らかになった。また、*O. glaberrima* については、1 品種 (Saligbeli) を除き、*Sub1* 遺伝子を持つ品種群とはまったく異なる反応性を持ち、冠水中の地上部伸長と退水後の乾物重増加割合の減少が特徴的であった。さらに、圃場試験からも、*O. glaberrima* は 10 日間の完全冠水中に高い地上部伸長性を示すが、退水後に倒伏することで生育が衰退することが示されている (Joho ら 2008). 一方で、生育中期の 30 日以上、深水条件においては、*O. glaberrima* は *O. sativa* に比べて高い生育パフォーマンスを示す。これは冠水条件下における茎葉伸長性、水面上の葉面展開力および光合成能力の向上によって乾物生産を増加させているためであろうと考えられた (Sakagami ら 2009). Saligbeli については、冠水中の地上部伸長が大きいにもかかわらず、退水後の乾物生産も高いことから、*Sub1* とは異なる冠水抵抗性機能を示していると考えられ、その機能は冠水期間中の光合成と関連している可能性がある。Setter and Laureles (1996) は、冠水中の地上部伸長と冠水耐性には負の相関があるとしている。その点からも、Saligbeli に見出された地上部伸長による冠水抵抗性の機能は極めて興味深い。

4. 今後の展望

現在までにイネの冠水抵抗性の解明にかかわるさまざまな研究がすすめられてきた。しかしながら、その機能の詳細はまだ十分には明らかになっていない。一方で、冠水抵抗性イネの育成による実用的な成果も見られる。IRRI (国際イネ研究所) の研究グループは、IR64 と冠水耐性遺伝子 *Sub1* を有するイネ品種 FR13A から作出された IR64-*Sub1* 品種の収量が在来種よりも高いことを示した (PhilRice 2009). また、Hattori ら (2009) は、水位上昇をすばやく感知して節間伸長を制御する遺伝子の同定に成功するとともに、浮イネの成長メカニズムについて分子レベルで明らかにした。このように、洪水の条件に応じた、成長機能やストレス抵抗性遺伝子の同定、また新品種の開発など、今後の研究の展開において有用な基盤情報は集積

されつつある。

世界的に見て貧困層の多いサブサハラアフリカ諸国においては、近年、アジア地域で発展を遂げてきた稲作の収量性とコメの食味などが注目され、コメ生産量は年々増大しており、稲作振興は農業開発の面からも期待されている。同地域の 1990 年ごろまでのイネの栽培面積の大半は陸稲であったが、2000 年以降現在まで、低湿地 (水田) 稲作が急速に拡大し、その割合は増加している。この理由として、イネが湛水条件下で高い収量パフォーマンスを示すため、栽培地が畑地から低湿地へ移行していったものと推測される。しかしながら、低湿地のうち 8 割以上は依然として天水依存型であり、わが国のような灌漑水田は極めて少ない。そのため、水のコントロールは十分ではなく、天水田においては、集中豪雨などによる洪水の発生が頻繁で、特に排水施設の不良な水田においては、長期間の冠水被害の危険度が高い。したがって、短期から長期、浅水から深水のそれぞれの水環境に対応する冠水抵抗性の高いイネの導入はコメ生産の安定化に貢献するであろう。しかしながら、*Sub1* 遺伝子においても、約 2 週間以上の完全冠水には十分な耐性機能が得られないなど、その耐性は十分であるとは言いがたい。洪水常襲地域におけるコメ生産の安定化のためには、冠水抵抗性に関連する機能改善と形質の強化が望まれるが、安定的に生産量を増大していくためには、適正な品種の改良に加えて、栽培環境に適応した生産管理技術の確立が重要である。特に、効果的な施肥と抑草技術の向上は当該地域における課題となる。

謝辞：本研究を取りまとめるにあたり、国連大学教授伊藤治博士にご助言、ご指導をいただいた。ここに深く感謝の意を表します。

引用文献

- Allen M.R. and J.W. Ingram 2002. Constraints on future changes in climate and the hydrologic cycle. *Nature* 419 : 224 – 232.
- 天辰克己・阿部新一・波津久文芳・和田学 1954. 水稲水害対策の結果に対する知見. *九州農業研究* 14 : 7 – 13.
- 荒川直樹・藤田香 2010. ウソホント!? 環境の科学・特別編 [どうなるどうする世界の温暖化] 洪水 : 2070 年に 1 億 5000 万人が被災. *日経エコロジー* 127 : 75 – 77.
- Armstrong, W. 1979. Aeration in higher plants. *Adv. Bot. Res.* 7 : 225 – 331.
- Fukao, T., K. Xu, P.C. Ronald and J. Bailey-Serres 2006. A variable cluster of ethylene response factor-like genes regulates metabolic and developmental acclimation responses to submergence in rice. *Plant Cell* 18 : 2021 – 2034.
- Fukao, T. and J. Bailey-Serres 2008. Submergence tolerance conferred by *Sub1A* is mediated by SLR1 and SLRL1 restriction of gibberellin responses in rice. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 105 : 16814 – 16819.
- Fukao, T., E. Yeung and J. Bailey-Serres 2011. The submergence tolerance regulator *Sub1A* mediates crosstalk between submergence and drought tolerance in rice. *Plant Cell* 23 : 412 – 427.
- Hallegetta, S., N. Ranger, S. Bhattacharya, M. Bachu, S. Priya, K. Dhore,

- F. Rafique, P. Mathur, N. Naville, F. Henriët, A. Patwardhan, K. Narayanan, S. Ghosh, S. Karmakar, A. Patnaik, A. Abhayankar, S. Pohit, J. Morlot-Corfee and C. Herweijer 2010. Food risk, climate change impacts and adaptation benefits in Mumbai : An initial assessment of socio-economic consequences of present and climate change induced flood risks and of possible adaptation. OECD Environment Working Papers No. 27.
- 春山成子・伊藤健・桶谷政一郎 2009. 洪水氾濫特性と水稻栽培パターン-カンボジア・メコンデルタを事例として-. 農村計画学会誌 28 : 57-63.
- Hattori, Y., K. Miura, K. Asano, E. Yamamoto, H. Mori, H. Kitano, M. Matsuoka and M. Ashikari 2007. A major QTL confers rapid internode elongation in response to water rise in deepwater rice. *Breed. Sci.* 57 : 305-314.
- Hattori, Y., K. Nagai, H. Mori, H. Kitano, M. Matsuoka and M. Ashikari 2008. Mapping of three QTLs that regulate internode elongation in deepwater rice. *Breed. Sci.* 58 : 39-46.
- Hattori, Y., K. Nagai, S. Furukawa, X.J. Song, R. Kawano, H. Sakakibara, J. Wu, T. Matsumoto, A. Yoshimura, H. Kitano, M. Matsuoka, H. Mori and M. Ashikari 2009. The ethylene response factors *SNORKEL1* and *SNORKEL2* allow rice to adapt deep water. *Nature* 460 : 1026-1030.
- Inouye, J. 1985. Variation of elongation ability in the Asian floating rice (*Oryza sativa* L.). *JARQ* 19 : 86-91.
- Ishizawa, K. and Y. Esashi 1988. Action mechanism of ethylene in the control of sugar translocation in relation to rice coleoptile growth. I. Sucrose metabolism. *Plant Cell Environ.* 29 : 131-141.
- Ito, O., E. Ella and N. Kawano 1999. Physiological basis of submergence tolerance in rainfed lowland rice ecosystem. *Field Crops Res.* 64 : 75-90.
- 泉清一 1953. 稲の水害とその対策. 農及園 28 : 1071-1074.
- Jackson, M.B. and P.C. Ram 2003. Physiological and molecular basis of susceptibility and tolerance of rice plants to complete submergence. *Ann. Bot.* 91 : 227-241.
- Joho, Y., K. Omasa, N. Kawano and J-I. Sakagami 2008. Growth responses of seedlings in *Oryza glaberrima* Steud. to short-term submergence in Guinea, West Africa. *JARQ* 41 : 157-162.
- Kawano, N., E. Ella, O. Ito, Y. Yamauchi and K. Tanaka 2002. Metabolic changes in rice seedlings with different submergence tolerance after desubmergence. *Environ. Exp. Bot.* 47 : 195-203.
- Kawano, N., O. Ito and J-I. Sakagami 2008a. Flash flooding resistance of rice genotypes of *Oryza sativa* L., *O. glaberrima* Steud., and interspecific hybridization progeny. *Environ. Exp. Bot.* 63 : 9-18.
- Kawano, R., K. Doi, H. Yasui, T. Mochizuki and A. Yoshimura 2008b. Mapping of QTLs for floating ability in rice. *Breed. Sci.* 58 : 47-53.
- Kawano, N., O. Ito and J-I. Sakagami 2009. Morphological and physiological responses of rice seedlings to complete submergence (Flash flooding). *Ann. Bot.* 103 : 161-169.
- Kende, H., E. Van der Knaap and H.T. Cho 1998. Deepwater rice : A model plant to study stem elongation. *Plant Physiol.* 118 : 1105-1110.
- Ku, H.S., H. Suge, L. Rapport and H.K. Pratt 1970. Stimulation of rice coleoptile growth by ethylene. *Planta* 90 : 333-339.
- 国土交通省 2007. 1. わが国の概要, (1) 我が国の国土条件, 目で見えるダム事業 2007, 3-6.
- Mano, Y and F. Omori 2007. Breeding for flooding tolerance maize using "teoshinte" as a germplasm resource. *Plant Root* 1 : 17-21.
- 増本隆夫 2010. アジア地域における洪水環境と洪水を活用した作物栽培. 坂上潤一・中園幹生・島村聡・伊藤治・石澤公明編, 湿地環境と作物-環境と調和した作物生産をめざして-. 養賢堂, 東京. 220-235.
- Meguro, M., H. Tsuji, Y. Suzuki, N. Tsutsumi, A. Hirai and M. Nakazono 2006. Analysis of expression of genes for mitochondrial aldehyde dehydrogenase in maize during submergence and following re-aeration. *Breed. Sci.* 56 : 365-370.
- Mochizuki, T., K. Ryu and J. Inouye 1998. Elongation ability of African floating rice (*Oryza glaberrima* Steud.). *Plant Prod. Sci.* 1 : 134-135.
- Morishima, H., K. Hinata and H. Oka 1962. Floating ability and drought resistance in wild and cultivated species of rice. *Indian J. Genet. Plant Breed.* 22 : 1-11.
- 永田恵十郎 1984. 第4章 土地改良事業の展開と農業生産力の形成メカニズム. 玉城哲・旗手勲・今村奈良臣編, 水利の社会構造. 東京大学出版会, 東京. 129-168.
- Nakazono, M., H. Tsuji, Y. Li, D. Saisho, S. Arimura, N. Tsutsumi and A. Hirai 2000. Expression of a gene encoding mitochondrial aldehyde dehydrogenase in rice increases under submerged conditions. *Plant Physiol.* 124 : 587-598.
- Neeraja, C.N., R. Maghirang-Rodriguez, A. Pamplona, S. Heuer, B.C.Y. Collard, E.M. Septiningsih, G. Vergara, D. Sanchez, K. Xu, A.M. Ismail and D.J. Mackill 2007. A marker-assisted backcross approach for developing submergence-tolerance rice cultivars. *Theor. Appl. Genet.* 115 : 767-776.
- Nemoto, K., Y. Ukai, D.Q. Tang and Y. Kasai 2004. Inheritance of early elongation ability in floating rice revealed by diallel and QTL analysis. *Theor. Appl. Genet.* 109 : 42-47.
- 農林水産省 2011. 津波により流出や冠水等の被害を受けた農地の推定面積 (平成23年3月29日付けプレスリリース). 農林水産省大臣官房統計部農村振興局. <http://www.maff.go.jp/j/press/nousin/sekkei/110329.html> (2011/10/27 閲覧).
- 大場和彦 2010. わが国における洪水とその農業被災. 坂上潤一・中園幹生・島村聡・伊藤治・石澤公明編, 湿地環境と作物-環境と調和した作物生産をめざして-. 養賢堂, 東京. 209-215.
- 大谷義雄・白木養 1942. 水稻品種に於ける冠水抵抗性の検定法に就いて (予報). *日作紀* 13 : 285-290.
- Palada, M.C. and B.S. Vergara 1972. Environmental effects on the resistance of rice seedlings to complete submergence. *Crop Sci.* 12 : 209-212.
- PhilRice 2009. *Sub1* unscathed by wet season woes. http://www.philrice.gov.ph/index.php?option=com_content&task=view&id=850&Itemid=103 (2011/8/24 閲覧).
- Ram, P.C., B.B. Singh, A.K. Singh, P. Ram, P.N. Singh, H.P. Singh, E.I. Boamfa, F.J.M. Harren, E. Santosa, M.B. Jackson, T.L. Setter, J. Reuss, L.J. Wade, V.P. Singh and R.K. Singh 2002. Submergence tolerance in rainfed lowland rice : physiological basis and prospects for cultivar improvement through marker-aided breeding. *Field Crops Res.* 76 : 131-152.
- 佐賀県 2011. 冠水対策水稻. http://www.pref.saga.lg.jp/web/shigoto/_1075/_32933/ns-nousisetu/boujocenter/_10660/kisyougai/kansui/kanssuitou.html (2011/5/19 閲覧).

- Saika, H., M. Okamoto, K. Miyoshi, T. Kushiro, S. Shinoda, Y. Jikumaru, M. Fujimoto, T. Arikawa, H. Takahashi, M. Ando, S. Arimura, A. Miyao, H. Hirochika, Y. Kamiya, N. Tsutsumi, E. Nambara and M. Nakazono 2007. Ethylene promotes submergence-induced expression of *OsABA8ox1*, a gene that encodes ABA 8'-hydroxylase in rice. *Plant Cell Physiol.* 48 : 287 – 298.
- 坂上潤一・八田珠郎・上堂園明・増永二之・梅本貴之・内田諭 2008. ニジェール河内陸デルタ地帯における氾濫原伝統的稲作の実態. 坂上潤一・伊藤治編, アフリカにおける稲作最前線. 国際農業研究情報 57 : 37 – 52.
- Sakagami, J.-I., Y. Joho and O. Ito 2009. Contrasting physiological responses by cultivars of *Oryza sativa* and *O. glaberrima* to prolonged submergence. *Ann. Bot.* 103 : 171 – 180.
- 坂上潤一 2009. アフリカの稲作. 最新農業技術作物 vol1. 農文協, 東京. 121 – 134.
- 坂上潤一 2010. アフリカ地域における洪水を利用した低湿地氾濫原稲作. 坂上潤一・中園幹生・島村聡・伊藤治・石澤公明編, 湿地環境と作物 – 環境と調和した作物生産をめざして -. 養賢堂, 東京. 236 – 241.
- Setter, T.L. and E.V. Laureles 1996. The beneficial effect of reduced elongation growth on submergence tolerance in rice. *J. Exp. Bot.* 47 : 1551 – 1559.
- Setter, T.L., M. Ellis, E.V. Laureles, E.S. Ella, D. Senadhira, S.B. Mishra, S. Sarkarung and S. Datta 1997. Physiology and genetics of submergence tolerance in rice. *Ann. Bot.* 79 : 67 – 77.
- 清水克之・北村義信 2010. 耕地洪水発生メカニズムと特徴. アフリカ地域における洪水を利用した低湿地氾濫原稲作. 坂上潤一・中園幹生・島村聡・伊藤治・石澤公明編, 湿地環境と作物 – 環境と調和した作物生産をめざして -. 養賢堂, 東京. 186 – 193.
- 曾根千晴・伊藤治・坂上潤一 2010. クロロフィル蛍光特性からみたイネの冠水抵抗性の品種間差異. 日作紀 230 別 (2) : 276 – 277.
- Suge, H. 1974. Synergistic action of ethylene with gibberellins in the growth of rice seedlings. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan.* 43 : 83 – 87.
- Suge, H. 1987. Physiological genetics of internodal elongation under submergence in floating rice. *Jpn. J. Genet.* 62 : 69 – 80.
- 鈴木武 2007. 四国を対象とした温暖化による高潮浸水域域の変化の見積. 環境システム研究論文発表会講演集 35 : 251 – 256.
- Tsuji, H., N. Meguro, Y. Suzuki, N. Tsutsumi, A. Hirai and M. Nakazono 2003. Induction of mitochondrial aldehyde dehydrogenase by submergence facilitates oxidation of acetaldehyde during re-aeration in rice. *FEBS Lett.* 546 : 369 – 373.
- 津野幸人 1976. I 水田の歴史と現況. 農業技術体系 作物編 2 – 1. 農山漁村文化協会, 東京. 技 3 – 23.
- Vergara, B.S., B. Jackson and S.K. De Datta 1976. Deep water rice and its response to deep water stress. In : “Climate and Rice” IRRI (ed.), IRRI, Los Baños, Philippines. 301 – 319.
- Xu, K. and D.J. Mackill 1996. A major locus for submergence tolerance mapped on rice chromosome 9. *Mol. Breed.* 2 : 219 – 224.
- Xu, K., X. Xu, T. Fukao, P. Canlas, R. Maghirang-Rodriguez, S. Heuer, A. M. Ismail, J. Bailey-Seeres, P.C. Ronald and D.J. Mackill 2006. *Sub1A* is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice. *Nature* 442 : 705 – 708.

Injury to Rice Plants by Floods and Resistance to Submergence : Jun-Ichi SAKAGAMI¹⁾, Chiharu SONE¹⁾ and Mikio NAKAZONO²⁾ (¹⁾*Jap. Int. Res. Cen. for Agr. Sci., Tsukuba 305-8686, Japan;* ²⁾*Nagoya Univ.*)

Abstract : Rice is one of the few submergence-resistant crops, but cannot grow under extended periods of complete submergence. The frequency of heavy rains and flooding is expected to increase due to global warming. Therefore, flood-control is extremely important in flood-prone rice cultivation areas. In rice plants, shoot elongation is generally accelerated by submergence to escape the submerged condition by photosynthesis under aerobic conditions on the water surface. When completely submerged by an abrupt rise in the water level at the seedling stage for a period of less than two weeks, the ethylene concentration is increased, foliage growth promoted, chlorophyll function in leaves fails, and energy consumption is increased by the rapid elongation, resulting in depletion of carbohydrates. The gene related to the escape from submergence through such internodal elongation is *SNORKEL1, 2* (*SKI, 2*). However, some varieties of rice tolerate complete submergence by inhibiting the elongation of submerged stems and leaves, thus suppressing the consumption of carbohydrates instead. In such submergence-tolerant rice plants, elongation of stems and leaves is inhibited by suppression of the increase of ethylene concentration in the plant, which also decreases the sensitivity to gibberellins. Thus, the plant maintains a balance between carbohydrate supply and demand. The gene related to such submergence tolerance is *SUBMERGENCE1* (*Sub1*). Physiological knowledge of these mechanisms of submergence tolerance will contribute to development of submergence-tolerant varieties of rice.

Key words : Flooding, Plant hormone, Rice, *SNORKEL1 · 2*, *Sub1*, Submergence tolerance.