

第2の緑の革命を目指した 化学的アプローチ

名古屋大学 理学研究科 物質理学専攻（化学系）

博士後期課程 1年

上田彩果

要旨

かつて、人口増加による世界的な飢餓は「緑の革命」によって救われた。「緑の革命」とは「高収量品種の導入」と「化学肥料の大量投入」「かんがい施設の設備」により農業の生産量が飛躍的に増加したことを指す。しかしながら、このような技術革新から60年ほどたった現在、再び深刻な食糧不足が世界的な問題として危惧されている。食糧問題は人口増加による需要量の著しい増加と供給量の低迷が原因である。供給量の低迷の原因は、土壌汚染、干ばつによる農地の砂漠化や人口増加による農地の都市化によって農地面積の増加が低迷していることにある。また、近年異常気象により世界中の農業が打撃を受けている。今後も異常気象が増えるとさらなる被害が農業に降りかかると予想される。

この供給量の減少を食い止めるために、第2の緑の革命とも言うべき農業改革が求められている。私は改革の緒の一つとして植物の環境ストレスに着目すべきだと考えている。植物の環境ストレスを低減させることができれば、年々厳しくなっている異常気象や環境変化にも対応することができると考えられる。現在、環境ストレスを低減させる方法として主流であるのは、植物に育種や遺伝子組み換え技術を用い、ストレス耐性遺伝子を組み込んだ品種を作成する方法である（遺伝学的アプローチ）。また、新たな概念としてバイオスティミュラントという考え方も出てきている。バイオスティミュラントは植物に対する温度や湿度などの非生物学的ストレスを制御することにより気候や土壌のコンディションに起因する植物のダメージを軽減し、健全な植物を提供する天然の農業資材のことを指す。

有機化学を専攻している私の視点から、植物の環境ストレスを低減する方法として非生物学的ストレスに対する耐性、もしくは回避能力を付与する分子の投与を提言したい（化学的アプローチ）。遺伝学的アプローチが永続的な方法であるのに対し、化学的アプローチは付与する植物の部位や時期を制御することができる。そのため分子によるストレス耐性/回避能力付与は急激な気象変化にも対処しやすいといった利点がある。さらに、分子の標的を植物に備わる基本的な生理現象とすることで一つの植物種に限らず多様な植物種に対しても適用することができる。実際にこれまで、植物のストレス耐性/回避能力を高める分子が合成されてきているものの、実用に至った例はごくわずかであり、さらなる研究が急務である。今後研究が進み、この化学的アプローチと遺伝的アプローチやバイオスティミュラントを地域や扱うタイミングによって組み合わせることで環境ストレスを打破し、食糧生産の増加へ向かう第2の緑の革命を起こせることに期待したい。

はじめに

現代、日本は飽食の国であり、飢えには縁遠いものになっているが、世界的には今もなお約 6 億 9000 万人（世界人口の 8.9%）が飢餓に苦しんでいると言われている^[1]。これまで、世界全体では世界人口を養うことができる穀物量があり、食料の絶対量が不足しているわけではなく、貧富の差や天候の差から生じる食料の偏在が主な原因と言われてきた。しかしながら、近い将来、人口増加により根本的な食糧不足に陥ると予測されている。さらに、増加する異常気象により、農作物の生産は困難を極め、食糧不足に拍車がかかっている。これは日本も例外ではなく、異常気象による農林水産業の被害額が年々増加傾向にある。2009 年には被害額は 875 億円だったのに対し、2018 年には 5,679 億円に増加し、異常気象による被害が拡大していることが明らかである^[2]。年々激しくなる異常気象に対し、何か対策を講じなければ日本の農業の将来の雲行きも怪しいのではないだろうか。このような状況の中、現在有機化学を専攻している私にこれからの農業に貢献できることはないだろうかと考え、有機化学者の視点でここに提言したいと思う。

I. 緑の革命以降の世界の食糧問題

かつて、人口増加による世界的な飢餓は「緑の革命」によって救われた。「緑の革命」とは「高収量品種の導入」と「化学肥料の大量投入」「かんがい施設の設備」により農業の生産量が飛躍的に増加したことを指す。実際に世界の穀物の単収は 1960–1970 年代の「緑の革命」によって 1961–1963 年の平均 1.4 t/ヘクタールから 2002–2004 年の平均 3.2 t/ヘクタールへと 2.3 倍に増加した^[2]。さらに食糧危機が回避されただけでなく、需要量の増加を上回る供給量の増加によって食糧の安全保障は確保され、穀物価格の長期的な低落傾向によって都市の労働者を中心とする消費者は大いに恩恵を受けた。

しかしながら、このような技術革新から 60 年ほどたった現在、再び食糧不足が世界的な問題として危惧されている。この食糧問題は需要量の著しい増加と供給量の低迷が原因である。1951 年に約 25 億人だった人口は、約 70 年たった現在、約 3 倍の 76 億人と爆発的に増加している。さらに、2050 年には人口が 93 億人を超えると予測されている^[3]。増え続ける人口に見合う食糧を確保するためには、今より 1.7 倍も生産量を増やす必要があると言われている^[3]。また、人口増加に加え、開発途上国の経済発展に伴う食肉需要拡大による穀物の飼料利用や先進国でのバイオ燃料利用の増加などが世界の穀物需要の逼迫と価格上昇を加速させている。

一方、急速な需要量の増加に対し供給量の伸びは鈍化している。緑の革命により 1960 年代の世界の単収の伸びは 3.0%であったが、1970 年代には 2.0%、1980 年代 1.7%、1990 年代 1.3%と次第に小さくなっている^[3]。これらの原因は、土壌汚染、干ばつによる農地の砂漠化や人口増加による農地の都市化によって農地面積の増加が低迷していることに関与する。中でも砂漠化は顕著で、毎年 500–600 万ヘクタールという日本の農地面積を上回る膨大な広さの農地が砂漠化している^[3]。加えて、近年増加している異常気象により世界中の農業が打撃を受けている。平均気温の上昇は作物の適作地の移動を余儀なくし、記録的な高温や日照不足は作物の収量低下を招いている。また、身近な例として日本では台風や大雨が猛威を振るっており、2019 年の台風 19 号とその後の大雨の被害だけでも農業関係の被害は 2000 億円超である^[4]。このように異常気象は食糧の確保を脅かしており、今後も異常気象が増えつづけるとさらなる被害が農業に降りかかると予想される。

II. これからの農業に求められるもの

現在、世界では増え続ける食糧需要量に見合う供給量の増加が求められている。しかしながら、農業を取り巻く環境は前述した通り、農地の減少や異常気象によって厳しくなる一方である。この供給量の減少を食い止めるには、第 2 の緑の革命とも言うべき農業改革が求められている。私は改革の緒の一つとして植物の環境ストレス耐性に着目すべきだと考えている。異常気象などが植物にストレスを与え、世界中の農業が打撃を受けている現状から、植物が環境ストレスを打破するための一手があれば、それは第 2 の緑の革命になるに違いない。

そもそも植物は自らの意思で移動できないため、刻々と変化する自然環境にしなやかに順応するストレス耐性機構を有する。植物にとって環境ストレスとは、植物が営む生理活動を阻む有害な環境刺激である。一言に環境ストレスといっても様々な要因が存在し、生物的な要因によって生じるものを生物的ストレス、非生物的な要因によるものを非生物的ストレスと呼ぶ(図 1)。前者は植物間の自然淘汰や他生物との相互作用、すなわちカビ・細菌・ウイルスなどの病原体による病気、センチュウ・昆虫などの病害虫による感染・食害などである。後者は風や圧力、重力、切断や被食などの物理的ストレスや温度、浸透圧、水分、塩分、酸素、栄養(ミネラル)、pH などの化学的ストレスが挙げられる。自然界ではこれら複数のストレスが同時に、または時間をずらして植物に作用するのが一般的である。

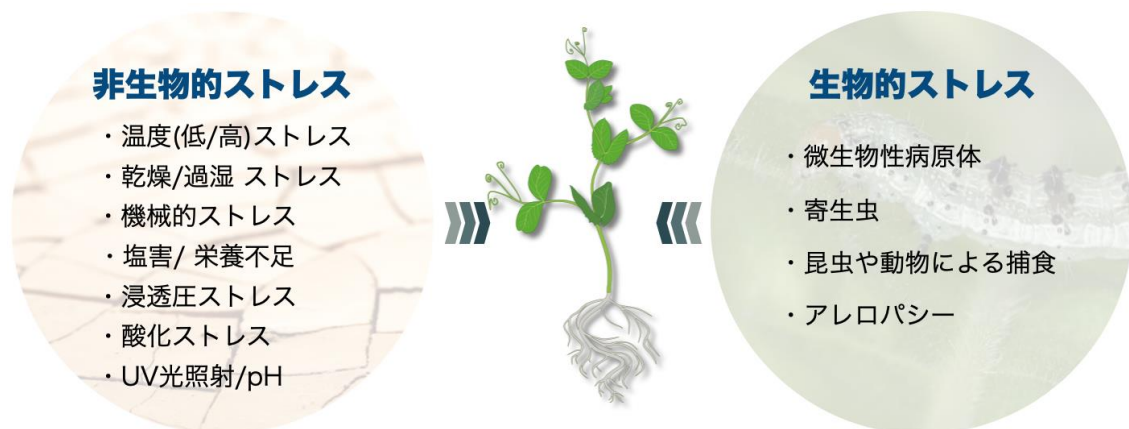


図 1: 植物を取り巻く環境ストレス (筆者が作成)

植物はこの環境ストレスの影響を低減するために二つの応答機構をもっている。一つは耐性と呼ばれるもので、ストレスの原因となる因子を受け入れ、ストレスに適応していく機構であり、主に細胞レベルで観察される。耐性の具体例として、高温ストレス下における熱ショックタンパク質の合成による細胞機能維持や、乾燥ストレス下における細胞の浸透圧調整を行う適合溶質合成の促進などが当てはまる (図 2)。もう一つの応答機構は回避と呼ばれ、ストレスの因子の拒絶や排除を行う機構であり、細胞・組織・器官の各階層で観察される。回避の具体例として、高温ストレス下における気孔開口による蒸散の促進や、乾燥ストレス下における気孔閉鎖による蒸散の停止などがあてはまる (図 2)。このように植物は様々な耐性機構や回避機構を幾重にも作用させることで、複合的な環境ストレスに対応している。

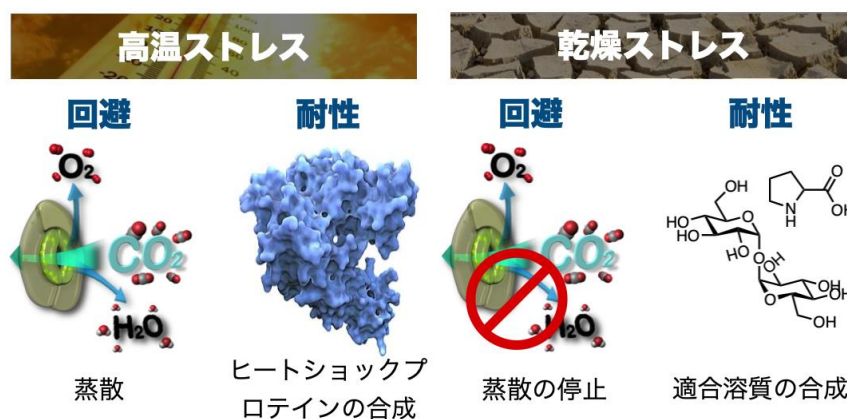


図 2: 植物の環境ストレス応答機構 (筆者が作成)

このように植物はしなやかなストレス対応能力をもっているが、これまでの人類の活動に起因する世界的な異常気象や、温暖化、砂漠化などによって、植物のストレス対応

能力が限界を迎えている。作物は、もともと、種の時点で、収穫時の最大収穫量が遺伝的に決まっている。ところが、発芽時や、苗の時期、開花期、結実期、収穫直前などに、病気や害虫（生物的ストレス）、温度や湿度（非生物的ストレス）により、本来、収穫できるはずだった収量が減少していく。本来、収穫できる量と実際に収穫した量の差を収量ギャップという（図3）^[5]。現在、非生物的ストレスの著しい増加によって収量ギャップが大きくなりつつある。実際に、世界主要穀物であるトウモロコシ、コメ、コムギ、ダイズの生産に対して異常気象が与えた被害額は合計で年間424億ドルにも上ると見積もられている^[6]。そこで非生物的ストレスを軽減することができれば、生産率が上昇すると考えられる。

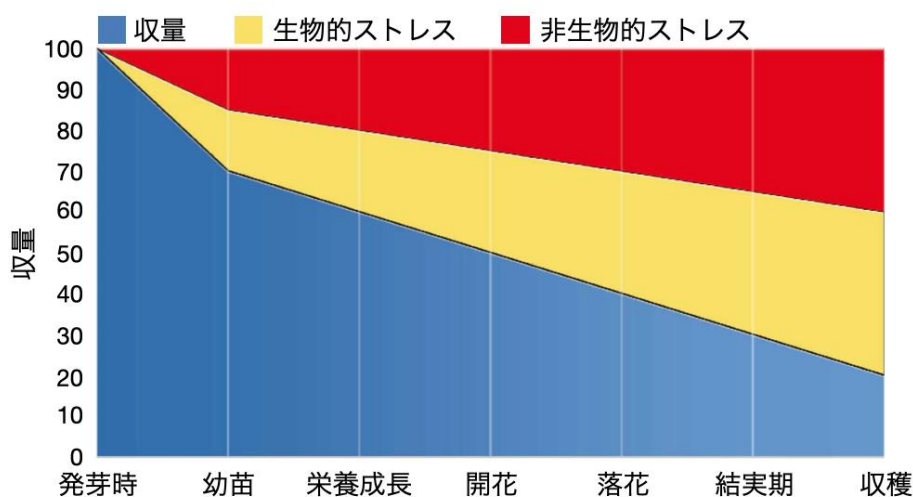


図3: 潜在的収量とその低下及びストレスの種類
(日本バイオスティミュラント協議会 HP より引用)

III. 植物の非生物的ストレス低減に向けた取り組み

(1) 遺伝学的アプローチ

環境ストレスが植物に与えられた時、植物はそれを打破するために多数の遺伝子、すなわち、環境ストレス耐性遺伝子が働くことが知られている。この遺伝子は植物に過剰発現、もしくは外部導入することで、植物に環境ストレス耐性を付与することができるため、研究対象として注目されている。植物に環境ストレス耐性を付与する方法のうち、最も古くから行われている方法の一つに育種がある。育種は交配法や化学薬品・放射線による突然変異処理、細胞融合法を用いて植物同士を掛け合わせることで、より良い性質（遺伝子）をもつ植物を生み出す方法である。緑の革命の際にも、メキシコの国際トウモロコシ・コムギ改良センター（CIMMYT）やシリアの国際乾燥地農業研究センター

(ICARDA) が育種によって乾燥に強いコムギの品種群を開発している^[7]。

このような品種改良は 1982 年に植物における遺伝子組換え技術が確立され、飛躍を遂げた。遺伝子組換え技術を用いた植物の改良は分子育種と呼ばれ、別の生物由来の遺伝子でも導入可能である点や、目的の遺伝子を含めた少数の遺伝子しか変化を及ぼさない点、品種改良までの時間短縮などが行える点において、これまでの育種と異なっている^[8]。分子育種が主流となってからは、植物がどのようにして環境ストレスを感知し、そしてどの遺伝子が働くかを理解することが、ストレス耐性の高い植物を開発する際の常套手段となっている^[9]。近年では、ゲノム解析が飛躍的な進化を遂げたことにより、DNA マーカーにより品種間の遺伝子の比較やストレス耐性に関する有益な情報から新たな品種を作るテーラーメイド分子育種^[10]の検討がおこなわれている。また、最近注目を集めているゲノム編集技術 CRISPR-Cas9 系を用いて、自在にストレス耐性遺伝子を組み込むことが可能となっている^[11]。

このように、育種は様々な進化を遂げ、優れたストレス耐性をもつ植物の開発に大きな貢献を果たしてきた。しかし、このような方法は恒常的な環境ストレスには効果を発揮するが、一過性の環境ストレスに対しては対応することができない。また、育種では作物ごとに個別にストレス耐性を付与した品種を作り出す必要がある。植物種ごとに育種の難易度が異なることも相まって、育種は必ずしもすべての作物に対して適応できる方法ではないと言える。

(2) バイオステミュラント

近年、「バイオステミュラント」という新たな概念の農業資材がヨーロッパを中心に世界中で発展している。バイオステミュラントは日本語に直訳すると「生物刺激剤」であり、ヨーロッパバイオステミュラント協議会による定義では「農業用バイオステミュラントには、作物の生理学的プロセスを制御・強化するために、植物または土壌に施用される化合物、物質および他の製品の多様な製剤が含まれる。バイオステミュラントは、作物の活力、収量、品質および収穫後の保存性を改善するために、栄養素とは異なる経路を通じて植物生理に作用する。」とされている。つまり、植物に対する非生物学的ストレスを制御することにより気候や土壌のコンディションに起因する植物のダメージを軽減し、健全な植物を提供する農業資材のことを指す。日本では以前から使用されてきた海藻資材、ぼかし肥料などがバイオステミュラントにあたる。多くのバイオステミュラントは天然成分や、動植物由来の抽出物、微生物起源の代謝産物などから作られているものが多い。規定が少し難しいが、日本では害虫/雑草の防除また植物の成長制御を管轄する農薬や、植物に栄養を供給する肥料、さらには土壌に物理的改変

を与える土壌改良材のいずれにも該当しない製品カテゴリーを指す（図4）^[5]。

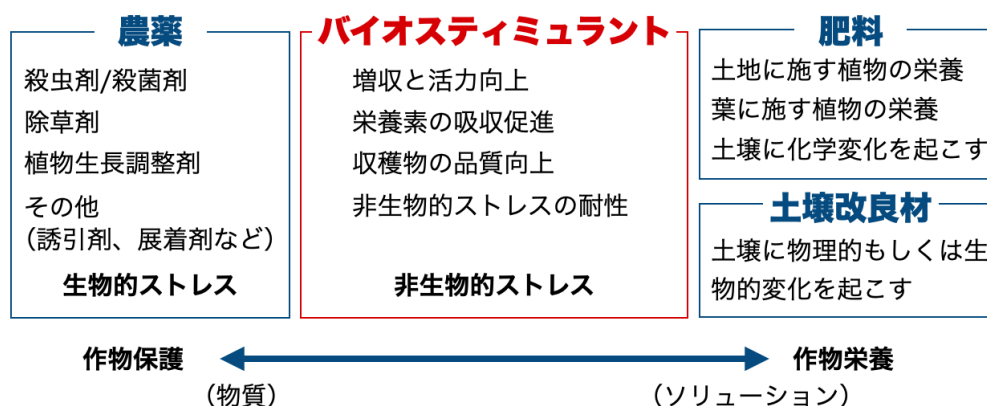


図4: バイオスティミュラントの定義
(日本バイオスティミュラント協議会 HP より引用し改変)

日本ではまだ聞き慣れないバイオスティミュラントであるが、世界規模で近年バイオスティミュラントの使用量は増加しており、2014年には世界で1,400億円市場に達している。この市場は急激に成長しており、2022年には約3,663億円になる見通しである^[5]。ドイツのBASFやバイエル、インドのUPLといったメーカーが手掛けるなど、世界でバイオスティミュラントが注目されていることが見て取れる。

遺伝的アプローチに比べ、普遍的な植物に使用することができ、なにより既存の植物に使用できる点がバイオスティミュラントの利点である。しかし、作用機序が明確にされていないものが多く、バイオスティミュラント自体の規格化、標準化等が曖昧な部分がある。さらに、バイオスティミュラントの効果を判断するのに大変な労力と時間がかかる。これは改善を必要とする植物生理メカニズムとバイオスティミュラントの作用がマッチしていない、バイオスティミュラントの散布タイミングが合っていない、生体刺激因子の量が足りないなどの点が起因している。まだまだ不明瞭なことが多いバイオスティミュラント製品であるが、作用機序が解明され、目的の変化が現場レベルでリアルタイムに測れるような評価系を発展させることができれば、バイオスティミュラントの技術進歩と浸透は飛躍するであろう。

IV. ストレス突破分子の創製の提言

上記のように様々なアプローチから非生物的ストレスを突破するための技術が検討/開発されているが、有機化学を専攻している私は合成化学者独自の視点で、できること

は何かを考えた。これまで有機化学は生長調整剤や除草・殺虫剤を世に送り出すことで農業に貢献してきた。化学合成による農薬の登場は農産物の収穫量増加や効率化を促進した。日本では農薬が登場した1955年から2005年の50年間に、1000平方メートルあたりの収量は米が約1.5倍、キャベツが約2倍になった^[4]。また、雑草取りは1949年には手作業で10アールあたり約50時間かかっていたが、除草剤の使用により1999年には約2時間まで減った^[3]。世間では農薬は大敵のようなイメージがあるが、現在の日本の農薬は厳格な基準が定められており、生産者、消費者、環境の安全に最大限の配慮がなされている。また、近年では様々な種類の農薬が開発されており、単に成長を早めるものだけでなく、種無しブドウの制作やトマトなどの着果、肥大、熟期促進なども農薬で行うことができる。このように植物の様々な生理現象を分子で制御することが可能である。

そこで、異常気象が増加し、植物の非生物学的ストレス応答が限界を迎える中、ストレスに対する耐性、回避能力を付与するような分子があれば新たな革命が巻き起こるのではないかと考えられる(図5)。本文ではこのように植物にストレス耐性、もしくは回避能力を付与できる分子を「ストレス突破分子」と定義する。



図5: ストレス突破分子の概念 (筆者が作成)

遺伝学的方法が永続的な方法であるのに対し、分子でストレス耐性、回避能力を付与する化学的アプローチは分子を植物に与えるタイミングや散布の仕方によって、付与する植物の部位や時期を制御することができる。そのため急激な気象変化にも対処しやすいといった利点がある。また、植物に備わる基本的な生理現象を標的とすることで一つの植物種に限らず多様な植物種に対しても適用することができる。近年の突発的な非生物学的ストレスに対応するために、この化学的アプローチを遺伝学的方法と相補的に用いることができればより供給量の増加を望むことができるであろう。

これまで、ストレス突破分子につながる研究がいくつか報告されており、ここでその分子を種類に分けて紹介する。この研究の黎明期には、植物がストレス応答遺伝子を働か

せるために放出するシグナル物質（メッセンジャー）を外部から添加することで、ストレス耐性の付与に成功している（図 6）。代表的なものとして、メラトニン^[12]やポリアミン^[13]、酢酸^[14]の外部添加により、植物への乾燥ストレス耐性や熱ストレス耐性の付与が達成されている。また、植物ホルモンがストレス応答において重要な役割を果たしていることが知られている。例えば、乾燥や塩による浸透圧によってかかる水ストレスに関して耐性を生み出すアブシジン酸（ABA）^[15]や、オゾン等による酸化ストレスや紫外線にストレス応答を示すジャスモン酸^[16]、さまざまなストレス経路に関連しているサリチル酸やブラシノステロイド、ジベレリンなどであり、これらの外部添加により植物にストレス耐性が付与されたという報告がある^[16,17]。近年では、ストリゴラクトンの外部添加によって植物に乾燥ストレス耐性を付与できることが明らかになった^[18]。さらにストレスから細胞内器官を保護するために植物が産生する適合溶質であるプロリンやグリシンベタイン、トレハロースなどの外部添加によっても、乾燥や塩ストレス耐性を付与できることが確認されている^[16]（図 6）。また、小分子だけでなく、中分子サイズのペプチドを用いたストレス耐性付与の例も存在する。2018 年、関らは塩ストレス応答の際に発現するペプチドを発見し、そのペプチドを化学合成し、外部から投与することで塩ストレス耐性を付与可能であることを見出した^[19]。

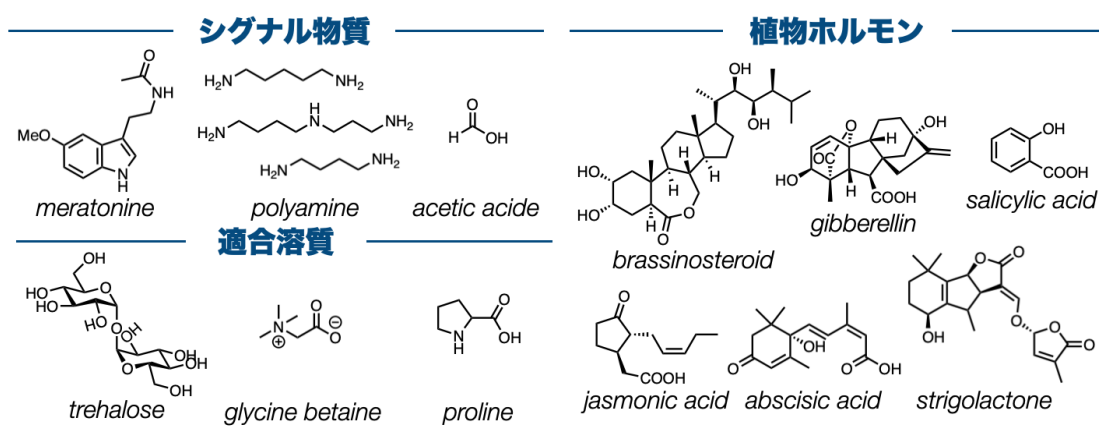


図 6: 外部添加によりストレス耐性付与する内在性分子（筆者が作成）

このような内在性分子を外部から添加する手法は植物ストレス耐性付与に一定の効果認められるものの課題もある。例えば、内在性分子は、植物内において複数の役割を担っていることが多いため、それらの外部添加は狙ったストレス耐性付与以外の副作用が起こる可能性をはらんでいる。また、内在性分子の生物活性の強度には分子の化学安定性や代謝安定性、輸送能、標的分子への親和性が大きく依存している。そのため、特定の機能を効率的に活性化させるためには、分子設計に基づく人工小分子の開発が求められている。近年、そのような人工小分子を開発した先駆的な研究例がいくつか報告

されている (図 7)。1999 年、Vettakkorumakanka らはジベレリン (GA) アゴニストであるトリアゾールパクロブトラゾールを用いて、植物への熱ストレス耐性の付与に成功している^[20]。また、2016 年、轟らは ABA の代謝不活性化酵素のみを選択的に阻害する分子アブシナゾール E3M^[21]を、2013 年、2019 年には岡本らが活性や安定性を強化した ABA アゴニストのキナバクチン^[22]・オパバクチン^[23]を用いて、それぞれ乾燥ストレス耐性の付与に成功している。一方、このような植物ホルモンに関連したストレス耐性付与以外の研究例として、2018 年に報告された木下らの研究がある^[24]。彼らは植物の回避機構の一つである気孔閉口を制御する分子 SCL1 を使い、蒸散を抑えることで乾燥回避能力の付与に成功している。

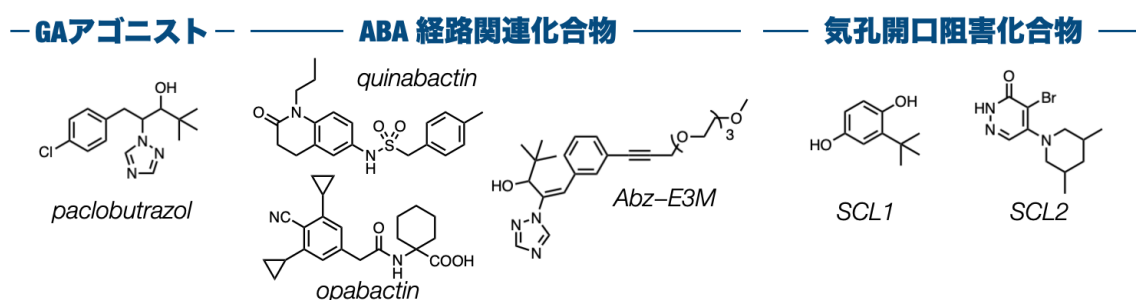


図 7: 外部添加によりストレス耐性、もしくは回避能力を付与する人工合成分子 (筆者が作成)

このように様々な植物の生理作用に着目し、ストレス突破分子開発が進められている。しかし、小分子を用いた化学的アプローチの研究例は遺伝学的方法に比べると圧倒的に少なく、農業への応用検討は不十分なままである。したがって、迫り来る世界的かつ急激な食糧危機を乗り越えるために、化学的アプローチによる植物へのストレス耐性、回避能力付与に関する研究や、分子を用いた植物生理学的な理解を深める研究は急務であり、さらに加速させる必要がある。

V. ストレス突破分子の創製への課題

有機化学者の端くれである私も新たなストレス突破分子を開発すべく日々研究をおこなっている。主に 3 つの分子に着目し、その生理作用を明らかにし、農業応用可能な分子設計を目指している。1 つめにストレス突破分子として注目したのは植物へのストレス耐性付与が知られている植物ホルモン、ブラシノステロイドのアゴニストである。ブラシノステロイドはその複雑な構造から大量供給が困難であるため、より簡便に合成可能なブラシノステロイドのアゴニスト分子の開発が望まれている。2 つめに植物の最

重要過程であり、環境ストレスの影響を受けやすい受精について着目し、受精促進分子の開発に取り組んでいる。最後に気孔の開口阻害分子による植物内の水分保持を活かし、乾燥回避能力を付与する小分子の開発を目指している。どの分子も農業応用可能なレベルには至っていないが、それぞれのシード分子の発見には成功している。ストレス突破分子開発研究に携わっている一人として、実際に研究において課題であると感じた点を最後に述べたい。

まず、境界領域研究であるため進展しづらい点である。この研究は植物生理学と有機化学のどちらにも精通する必要がある。植物内での分子の作用機序を明らかにし、毒性や溶解性改善に向けた分子構造のチューニングをするためにはそれぞれ、植物生理学と有機合成のスペシャリストが必要である。しかし、異分野の研究者間での価値観の共有不足やそれぞれの研究背景の理解不足のため進行が遅れることが多い。双方の分野の背景や価値観を理解し、複数の研究者の異なった切り口の考えを繋ぐことができる人材により、新たなステージへ研究を進めることができる。現在、私は2つの研究室と共同研究しているが、有機合成だけでなく、共同研究先でおこなう生物実験も実際自分の手で行うことで、価値観の共有および異分野への理解を促進させている。今後は、単なる共同研究ではなく、両分野を新たな視点で融合させられるような人材を育てて行くことで、このような領域の研究が加速するのではないかと考えられる。

さらに、ストレス突破分子は散布の仕方やタイミングによって時間空間的制御が可能になるが、実際に効率よくストレス耐性を発現できる投与タイミングの検討を綿密に行わなければならない。実験室レベルではポット栽培により、擬似的にストレス条件を与えることで試験が可能であるが、実際の農地ではストレスを再現することが困難であり、ポット栽培で観測できた活性も農地では確認できない可能性がある。

また、農薬製品であるがゆえの課題も多くある。まず、いくつもの厳正な毒性試験を突破しなければ実際には活用できない。上記で述べたように、消費者、生産者、環境の3方向へのリスクを考えた毒性試験が必要である。さらに、医薬品と異なり、大量生産が可能かつ低コストでの供給が求められる。農薬が高価だと、その分、農産物の原価も上がってしまうためより低コストかつ簡便に使用できるものでなければならない。

このように様々な課題があるものの、他のアプローチでもそれぞれに課題があり、特段この化学的アプローチだけが困難というわけではない。これまで、様々な苦勞の末に多くの農薬が生み出されてきたように一つ一つの課題を解決し、実際の農地で活躍できる分子が生み出せるのではないだろうか。

おわりに

本文では迫りくる食糧問題の原因とその解決策についての提案をおこなった。中でも、私は植物をとりまく環境ストレスに着目し、現状、開発が進む遺伝学的アプローチとバイオスティミュラントだけでなくストレス突破分子を用いた化学的アプローチを提言した。ストレス突破分子の実用化までの道のりは長く、課題も多いが、実現することができれば、この分子が活躍することが大いに期待できる。さらに、この化学的アプローチと既存の遺伝的アプローチやバイオスティミュラントを地域や扱うタイミングによって組み合わせることで環境ストレスを打破し、食糧生産の増加へ向かう第2の緑の革命を起こせることに期待したい。

参考文献

- [1] 報告書「2020年世界の食料安全保障と栄養の現状」：健康的で経済的に入手可能な食事の実現に向けたフードシステムの変革 国際農研
https://www.jircas.go.jp/ja/program/program_d/blog/20200720
- [2] 「過去10年の農林水産関係被害額」農林水産省, 2018
https://www.maff.go.jp/j/wpaper/w_maff/h30/h30_h/trend/part1/chap0/c0_1_01.html
- [3] 八木宏典 監修 「史上最強カラー図解 最新 世界の農業と食料問題のすべてが分かる本」, ナツメ社, 2013, p98, 92, 56, 230
- [4] 「台風19号とその後の「低気圧による大雨」による農林水産関係被害の概要」農林水産省, 2019
<https://www.jacom.or.jp/nousei/news/2019/11/191125-39743.php>
- [5] 「バイオスティミュラントとは？」日本バイオスティミュラント協議会, 2019
<https://www.japanbsa.com/biostimulant/biostimulant-jbsa.html>
- [6] Iizumi, T.; Shiogama, H.; Imada, Y.; Hanasaki, N.; Takikawa, H.; Nishimori M. “Crop production losses associated with anthropogenic climate change for 1981–2010 compared with preindustrial levels” *Int. J. Climatol.* **2018**, p5405-5417
- [7] 塩井佑三, 井上弘, 近藤矩朗 共編 「ベーシックマスター 植物生理学」 オーム社, 2009, p339-341
- [8] Nadeem, A. M.; Nawaz, A. M.; Shahid, Q. M.; Doğan, Y.; Comertpay, G.; Yıldız, M.; Hatipoğlu, R.; Ahmad, F.; Alsaleh, A.; Labhane, N.; Özkan, H.; Chung, G.; Baloch, S. F. “DNA molecular markers in plant breeding: current status and recent advancements in genomic selection and genome editing” *Biotechnol. Biotechnol. Equip.* **2018**, p261-285
- [9] 篠崎和子 著 「環境ストレス耐性作物の開発」 学術の動向, 2011, p10-15
- [10] 芦刈基行, 榊原均 共著 「分子育種を利用したイネの生産性向上」, 植物の生長調節, 2016, p108-112
- [11] Zafar, A. S.; Zaidi, S. S.; Gaba, Y.; Singla-Pareek, L.S.; Dhankher, P. O.; Li, X.; Mansoor, S.; Pareek, A. “Engineering abiotic stress tolerance via CRISPR/ Cas-mediated genome editing” *Journal of experimental botany.* **2020**, p470-479
- [12] (a) Zhan, H.; Nie, X.; Zhang, T.; Li, S.; Wang, X.; Du, X.; Tong, W.; Song, W. “Melatonin: A Small Molecule but Important for Salt Stress Tolerance in Plants” *Int. J. Mol. Sci.* **2019**, p709-727 (b) Jahan, S. M.; Shu, S.; Wang, Y.; Chen, Z.; He, M.; Tao, M.; Sun, J.; Guo, S. “Melatonin

alleviates heat-induced damage of tomato seedlings by balancing redox homeostasis and modulating polyamine and nitric oxide biosynthesis” *BMC Plant Biology* **2019**, p414-430

[13] 森口卓哉 著 「植物におけるポリアミンの代謝・制御およびストレス反応への関わり」 *Bull. Natl. Inst. Fruit Tree Sci.* **2004**, p1-20

[14] Kim, J. M.; To, T. K.; Matsui, A.; Tanoi, K.; Kobayashi, N. I.; Matsuda, F.; Habu, Y.; Ogawa, D.; Sakamoto, T.; Matsunaga, S.; Bashir, K.; Rasheed, S.; Ando, M.; Takeda, H.; Kawaura, K.; Kusano, M.; Fukushima, A.; Endo, T. A.; Kuromori, T.; Ishida, J.; Morosawa, T.; Tanaka, M.; Torii, C.; Takebayashi, Y.; Sakakibara, H.; Ogiwara, Y.; Saito, K.; Shinozaki, K.; Devoto, A.; Seki, M. “Erratum: Acetate-mediated novel survival strategy against drought in plants” *Nature Plants* **2017**, p17097-17104

[15] Okamoto, M.; Peterson, C. F.; Defries, A.; Parka, S. Y.; Endod, Y.; Nambarad, E.; Volkman, B. F.; Cutler, R. S. “Activation of dimeric ABA receptors elicits guard cell closure, ABA-regulated gene expression, and drought tolerance” *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2013**, p12132-12137

[16] Hasanuzzaman, M.; Nahar, K.; Alam, M. M.; Roychowdhury, R.; Fujita, M. “Physiological, Biochemical, and Molecular Mechanisms of Heat Stress Tolerance in Plants” *Int. J. Mol. Sci.* **2013**, p9643-9684

[17] (a) Colebrook, H. E.; Thomas, G. S.; Phillips, L. A.; Hedden, P. “The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress” *J. Exp. Biol.* **2014**, p67-75 (b) Maestri, E.; Klueva, N.; Perrotta, C.; Gulli, M.; Nguyen, T. H.; Marmioli, N. “Molecular genetics of heat tolerance and heat shock proteins in cereals” *Plant Mol. Biol.* **2002**, p667-681

[18] Ha, V. C.; Leyva-González, A. M.; Osakabe, Y.; Tran, T. U.; Nishiyama, R.; Watanabe, Y.; Tanaka, M.; Seki, M.; Yamaguchi, S.; Dong, V. N.; Yamaguchi-Shinozaki, K.; Shinozaki, K.; Herrera-Estrella, L.; Tran, P. L. “Positive regulatory role of strigolactone in plant responses to drought and salt stress” *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2014**, p851-856

[19] Nakaminami, K.; Okamoto, M.; Higuchi-Takeuchi, M.; Yoshizumi, T.; Yamaguchi, Y.; Fukao, Y.; Shimizu, M.; Ohashi, C.; Tanaka, M.; Matsui, M.; Shinozaki, K.; Seki, M.; Hanada, K. “AtPep3 is a hormone-like peptide that plays a role in the salinity stress tolerance of plants” *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2018**, p5810-5815

[20] Vettakkorumakankav, N. N.; Falk, D.; Saxena, P.; Fletcher, R. “A Crucial Role for Gibberellins in Stress Protection of Plants” *A. Plant Cell Physiol.* **1999**, p542-548

[21] Takeuchi, J.; Okamoto, M.; Mega, R.; Kanno, Y.; Ohnishi, T.; Seo, M.; Todoroki, Y. “Abscinazole-E3M, a practical inhibitor of abscisic acid 8'-hydroxylase for improving drought

tolerance” *Scientific Reports* **2016**, p37060-37070

[22] Okamoto, M.; Peterson, C. F.; Defries, A.; Park, Y. S.; Endo, A.; Nambara, E.; Volkman F. V.; Cutler, R. C. “Activation of dimeric ABA receptors elicits guard cell closure, ABA-regulated gene expression, and drought tolerance” *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2013**, p12132-12137

[23] Vaidya, S. A.; Helander, D. M. J.; Peterson, C. F.; Elzinga, D.; Dejonghe, W.; Kaundal, A.; Park, S. Y.; Xing, Z.; Mega, R.; Takeuchi, J.; Khanderahoo, J.; Bishay, S.; Volkman, F. B.; Todoroki, Y.; Okamoto, M.; Cutler R. S. “Dynamic control of plant water use using designed ABA receptor agonists” *Science* **2019**, p446-455

[24] Toh, T.; Inoue, S.; Toda, Y.; Yuki, T.; Suzuki, K.; Hamamoto, S.; Fukatsu, K.; Aoki, S.; Uchida, M.; Asai, E.; Uozumi, N.; Sato, A.; Kinoshita, T. “Identification and Characterization of Compounds that Affect Stomatal Movements” *Plant Cell Physiol.* **2018**, p1568-1580

引用文献

図 3: 潜在的収量とその低下及びストレスの種類

図 4: バイオスティミュラントの定義

「バイオスティミュラントとは？」日本バイオスティミュラント協議会 **2019**

<https://www.japanbsa.com/biostimulant/biostimulant-jbsa.html>