

イネ根系形成の分子機構の解明とその乾燥ストレス回避に向けた育種利用

誌名	育種学研究 = Breeding research
ISSN	13447629
著者名	犬飼,義明
発行元	日本育種学会
巻/号	14巻1号
掲載ページ	p. 27-32
発行年月	2012年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



特集記事

イネ根系形成の分子機構の解明とその乾燥ストレス回避に向けた育種利用

犬飼義明

名古屋大学大学院生命農学研究科, 名古屋市, 〒464-8601

Molecular mechanism of root system formation and their application to breeding for drought avoidance in rice

Yoshiaki Inukai

Grad. Sch. Bioagr. Sci., Nagoya Univ., Nagoya 464-8601, Japan

キーワード

イネ, 根系形成, 乾燥回避, 突然変異体, 根型育種

1. はじめに

世界のイネ栽培面積の約3分の1, アジアでは約半分を占めている天水田では, 一般に灌漑水田に比べて収量は半分以下であり, その生産性の向上は喫緊の課題である (MacLean *et al.* 2002). また, 今後危惧される世界的な環境変動により, 現在世界で約7500万 haある灌漑水田のうちの約20%が2025年までに水不足に陥る危険性が指摘されている (Tuong and Bouman 2003). 本稿では, 天水田における水ストレスを回避する上で重要な根系形態について検討するとともに, 少しずつその一端が見えてきた根系形成の分子機構について紹介したい。

2. 天水田での乾燥ストレス回避に重要な根系形態

耐旱性 (drought resistance) は, 従来から乾燥逃避性 (drought escape), 乾燥回避性 (drought avoidance), 乾燥抵抗性 (drought tolerance), 乾燥回復性 (drought recovery) に分けて考えられてきた (Fukai and Cooper 1995, Kamoshita *et al.* 2008). 乾燥逃避性は植物体が水ストレスに遭遇しないように生活環を変える適応戦略で, 早生品種の導入により成功を取めている (Fukai *et al.* 1999, Jongdee *et al.* 2006). 乾燥回避性は, 例えば深根性により土壌下層からの水吸収を維持し, 植物組織が乾燥ストレスにさらされる程度を軽減する適応戦略である (Kato *et al.* 2006, 2007, Lilley and Fukai 1994, Yoshida and Hasegawa 1982). 乾燥抵抗性は, 浸透圧調節のように植物体内の水分が低下しても代謝機能の低下を防ぐ戦略を指す (Serraj and Sinclair 2002, Yamaguchi-Shinozaki and Shinozaki 1994). また乾燥回復性は, 乾燥ストレス後の降雨または

灌漑に応答して成長量を回復させる能力である (Siopongco *et al.* 2005, 2006, Subere *et al.* 2009). このうち, 根系形態の改良は特に乾燥回避性を高める戦略と言える。

一般に, 天水田には深さ20 cmあたりに硬盤層が存在し, これにより根の下層への伸長が抑制される。硬盤層は不透水層であるため, これより下層が湿潤状態であっても根はその水を吸収することができない。そこで著者らは, 土壌深度20 cm部位にビニールシートを敷き, 根の下層への伸長と水の上層への移動を阻害することで, 限られた土壌空間より水吸収効率を高めるために重要な根系形態を解析した。その際, 湿潤から乾燥まで連続的な土壌水分勾配を発生させることを可能にする Line source sprinkler 法を導入し, 様々なイネ品種を評価した。その結果, ストレス下での総根長と地上部乾物重との間には有意な正の相関が認められたため, 高いストレス回避能力は乾燥ストレス下での根長の維持や増加によりもたらされると考えられた (Kanou *et al.* 2007)。

一方, 地上部形態の大きく異なる品種間において耐旱性を比べる上では, 根系発達の違いが実際にどの程度ストレス回避に貢献しているのかを判断するのは困難である。そこで, 基本的な遺伝背景は日本晴であるが, 一部の染色体断片が Kasalath 由来の断片に置換されている染色体断片置換系統群 (CSSL, 農業生物資源研究所イネゲノムリソースセンターより分譲) 54系統を用いてストレス回避能力を評価した結果, 乾燥ストレス下での地上部成育の維持能力が最も高い系統として CSSL50 が選抜された (図1A)。湿潤条件下における地上部成育, および根系発育には日本晴と CSSL50 との間で有意な差は見られなかったが, 本系統の乾燥ストレス下における総根長は反復親品種である日本晴の約2倍にまで達し, また光合成速度や分けつ数は乾燥下においても高く維持されていた (図1B, C, Kano *et al.* 2011, Kano-Nakata *et al.* 2011)。以上より, 乾燥ストレス下において根の長さを維持, あ

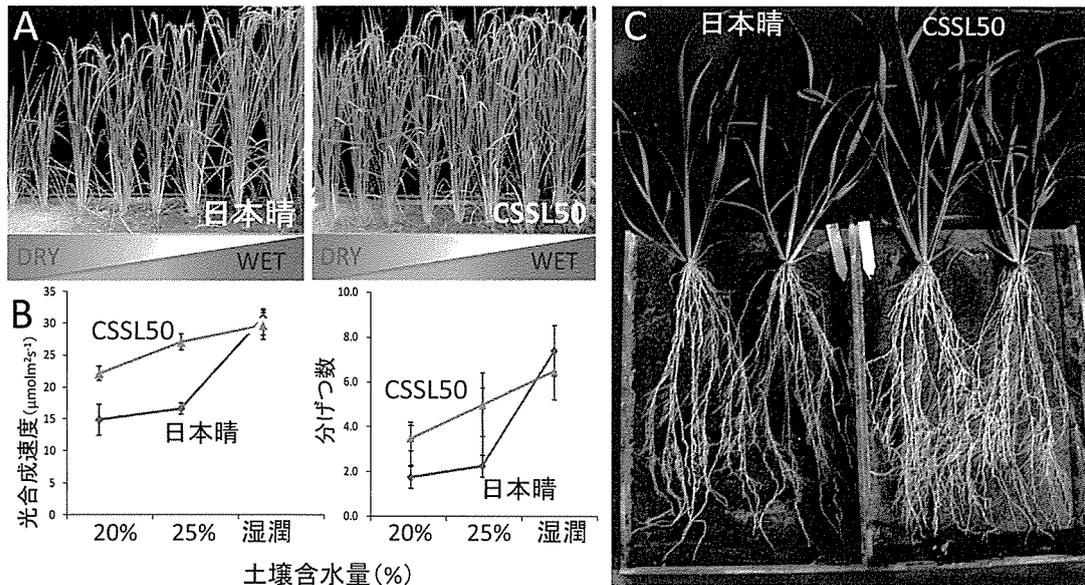


図1. 乾燥ストレス下での日本晴とCSSL50の成育の比較

A および B: Line source sprinkler 法による乾燥ストレス回避能力の評価

B: 土壌含水量の低下に伴う光合成速度と分げつ数の推移

C: 乾燥ストレス下での根系形態の違い

日本晴に比べ、根張りの良いCSSL50は乾燥ストレス下における地上部の生育が維持された。

るいは増加できる能力が、限られた水の積極的な吸収を通して光合成量、ひいては乾物生産の減少を回避する上で非常に重要であることが確認された。

しかしながら、CSSL50においても低土壌水分条件下では湿潤条件下に比べ地上部成育の完全な維持はできていないことを考慮すると、ストレス下で生産された限られた光合成同化産物の大部分を根系発育のために使用するのには得策とは考えがたい。つまり、根系の発達を目指した品種育成を進めていく上では、常に地上部との光合成同化産物の競合を考慮する必要がある。イネの根系は、大まかには基部茎葉節から発生する不定根(冠根)と、それらから発生する側根により構成される。冠根はその直径の太さから、側根と同じ長さを確保するにはより多くの光合成同化産物が必要であり、ストレス下での総根長を維持、および発達させる上では、より側根の発達が優れた根系形態へと改良することが有効であろう。

3. 根の発生および伸長成長の分子機構

地上部諸形態の著しい遺伝的改良の成功例に比べ、根系形態の改良はめざましい成果が得られていない。この要因に、根系形成機構の遺伝支配に関する情報が他の器官に比べ圧倒的に少ないことがあげられる。イネの根系は冠根と側根により構成されるが、上述のように根系形態の改良を目指す上では両者を区別して進める必要がある。そこで著者らは、冠根および側根間の遺伝支配の共通性および相違性を把握するため、両者あるいはいずれかの根の数が著しく減少する *crown rootless (crl)* 変異体、

およびいずれの根の伸長も著しく阻害される *root growth inhibiting (rt)* 変異体の特徴を精査するとともに、それらの原因遺伝子の単離とその機能を解析することを通して、徐々に根系形成機構の一端を明らかにしてきた(図2)。

(1) オーキシンの輸送およびシグナル伝達を制御する遺伝子

根の発生にはオーキシンが正に作用することが古くから知られている。イネにおいても、オーキシン生合成に関与する *OsYUCCA1* 遺伝子の過剰発現により根の発生が著しく増加することが報告されている(Yamamoto *et al.* 2007)。オーキシンは方向性をもって能動的に輸送されることが知られており、このオーキシン極性輸送は細胞内において主に細胞膜に局在する PIN-FORMED (PIN) タンパク質輸送複合体によって制御されている(Gälweiler *et al.* 1998, Okada *et al.* 1991)。その結果として形成されるオーキシンの濃度勾配は、重力など環境に対する応答や胚発生および器官発生などに欠かせない要因である(Blilou *et al.* 2005, Friml *et al.* 2003, Grieneisen *et al.* 2007)。

著者らは、冠根および側根の発生数がいずれも減少する *crl4* 変異体の原因遺伝子の単離をマップベースクローニング法により試み、*CRL4/OsGNOM* はシロイヌナズナの *GNOM/EMBRYO DEFECTIVE30 (EMB30)* に相同性の高い遺伝子であることを明らかにした(Kitomi *et al.* 2008, Liu *et al.* 2009)。*GNOM/EMB30* はエンドソームと細胞膜との間の小胞輸送に関わる GTP 結合性タンパクである ADP ribosylation factor (Arf) を活性化させる Arf guanine exchange factor (Arf-GEF) をコードしており、オーキシ

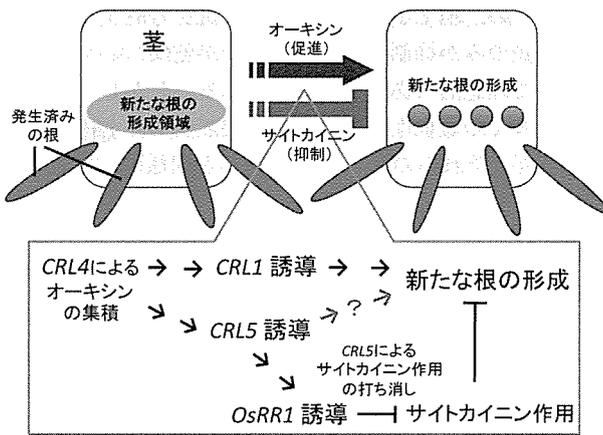


図2. CRL遺伝子群による根形成の制御機構

根の発生は植物ホルモンのオーキシシンにより正に、またサイトカニンにより負に制御される。CRL4遺伝子がオーキシシンを根形成領域へ局所的に集積させ、オーキシシン信号伝達を促す。これにより、CRL1やCRL5遺伝子の発現が上昇し、最終的に新たな根の形成が誘導される。その際、CRL5遺伝子はOsRR1遺伝子等の発現を促し、サイトカニンによる負の作用を打ち消している。(Inukai et al. 2005, Kitomi et al. 2008, 2011より作図)

ン排出キャリアーであるPIN1のリサイクルを制御している (Geldner et al. 2003, Steinmann et al. 1999)。そこで *crl4* 変異体の地上部および地下部におけるオーキシシン輸送能をトレーサー実験により測定し、野生型の輸送能と比較した結果、*crl4* 変異体のオーキシシン輸送能は野生型に比べ著しく低下していた。加えて、基部茎葉節でのオーキシシンの局在を可視化するため、*DR5:GUS* を *crl4* 変異体と野生型に導入した形質転換体を作出した。*DR5* はオーキシシン応答性シス配列 (AuxRE) を複数連結させた人工プロモーターであり、このコンストラクトを導入することで植物体内のオーキシシン局在をGUS染色により可視化できる (Sabatini et al. 1999, Scarpella et al. 2003)。野生型の基部茎葉節における *DR5:GUS* の染色は、維管束と辺周部維管束環に接する柔細胞で観察されたが、*crl4* 変異体においては維管束でのGUS染色はほとんど観察されず、かすかなGUS染色が柔細胞全体に広がり、野生型で見られた明らかな局在性は観察されなかった。これらの結果から、CRL4/OsGNOMはイネにおいてシロイヌナズナのGNOM/EMB30と同様にオーキシシン極性輸送に関与し、冠根および側根原基形成領域での局所的なオーキシシンの蓄積や濃度勾配を確立することで根の形成を促すことが示唆された。

一方、オーキシシンシグナルの伝達はAUXIN (AUX) / INDOLE-3-ACETIC ACID (IAA) タンパク質とAUXIN RESPONSE FACTOR (ARF) タンパク質の相互作用によって制御される (Liscum and Reed 2002)。オーキシシンが存在しないときはAUX/IAAタンパク質とARFタンパク質がヘテロダイマーを形成し、ARFの転写活性が抑制されてオーキシシンシグナルは伝達されない。しかしオーキ

シン存在下では、SCF^{TR1} ユビキチンリガーゼ複合体と26Sプロテアソームによるタンパク質分解活性の上昇や、AUX/IAAタンパク質自身による負のフィードバックによってAUX/IAAタンパク質が分解される (Gray et al. 2001)。AUX/IAAタンパク質が分解されるとARFタンパク質の転写活性が回復してオーキシシンシグナルが下流へと伝達され、最終的に根の発生が誘導される。したがってAUX/IAAタンパク質が安定化し分解されにくくなったシロイヌナズナの機能獲得型突然変異体では側根数が減少することが報告されている (Fukaki et al. 2002, Hamann et al. 2002, Rogg et al. 2001, Tatematsu et al. 2004, Tian and Reed 1999, Uehara et al. 2008, Yang et al. 2004)。著者らもこのAux/IAAファミリーに属する遺伝子の機能獲得型イネ突然変異体 (*OsiAa13*) を見出した結果、本変異体では側根数のみが減少し、冠根の形成には異常が認められなかった (著者ら未発表)。Arf-GEFをコードするCRL4遺伝子と相同性の高い遺伝子はイネゲノム中に2コピーのみであったのに対し、Aux/IAAファミリーに属する遺伝子は31コピー存在している。したがって、後者に属する個々の遺伝子はそれぞれ機能分化が進んでいることが想定され、冠根と側根を区別して根系形態を改良する上での有用利用が期待される。

(2) オーキシシンシグナル伝達後に根原基形成を誘導する遺伝子

上述のように、通常、AUX/IAAタンパク質によりオーキシシン信号伝達は阻害されているが、オーキシシンの受容後にはAUX/IAAタンパク質が分解され、その結果としてARFタンパク質の転写能が回復し、下流因子の制御を通してオーキシシン反応が進行する。しかしながら、どのような遺伝子群がARFタンパク質の下流で機能しているのかはほぼ未解明のままであった。著者らは、冠根の発生数が著しく減少する *crl1*、および *crl5* 変異体を選抜し、ポジショナルクローニングによる原因遺伝子 (CRL1/ARL1, CRL5) の単離、および機能解析を通して、これらの遺伝子はともにARFタンパク質の直接の標的因子である可能性が高いことを示した。このうち *crl1* 変異体は、十分な養水分を与えた場合には野生型とほぼ同様に成育が可能であり、CRL1/ARL1遺伝子の根特異的な作用性が認められた (Inukai et al. 2001)。このCRL1/ARL1遺伝子は植物特有の転写因子であり、新しい器官が作られる部位で特異的に機能することが報告されているASYMMETRIC LEAVES2 (AS2) /LATERAL ORGAN BOUNDARIES (LOB) ファミリーに属する遺伝子であった (Shuai et al. 2002, Inukai et al. 2005, Liu et al. 2005)。興味深いことに、この遺伝子座の変異程度の違いにより冠根形成能力に大きな差異が認められ、null alleleである *arl1* 変異体は生育期間を通して全く冠根を形成できないのに対して、weak alleleである *crl1* 変異体は正常個体に比べ数は少ないもののある程度の冠根を形成することが可能

であった。このことは、*CRL1/ARL1* 遺伝子の変異箇所や発現量に注目することで、冠根形成数を人為的に望ましい数に制御できることを示唆している。

一方、*CRL5* 遺伝子は AP2/ERF 型転写因子をコードする新たな根の制御因子であった。上述のように、根の発生はオーキシンにより正に制御される一方、サイトカイニンには負の制御を受ける。サイトカイニンを外生投与すると根の発生が阻害され (Laplaze *et al.* 2007)、サイトカイニンの分解に関与する遺伝子を過剰発現させた形質転換体では根の発生が増加することが報告されている (Werner *et al.* 2001)。このように両ホルモンは根の発生に対して拮抗的に作用するが、この拮抗作用の分子機構は未解明の部分が多く残されていた。これに関して著者らは、1) *CRL5* 過剰発現体では野生型に比べサイトカイニンの根形成阻害作用の影響を受けにくい、2) 実際にサイトカイニンシグナル伝達を負に制御する *OsRR1* 遺伝子等の発現量が過剰発現体では増加し、逆に *cr15* 変異体では減少する、および 3) *cr15* 変異体においてサイトカイニンシグナル伝達の負の制御因子である *OsRR1* を *CRL5* プロモーター制御下で発現させた形質転換個体 (*ProCRL5:OsRR1/cr15*) では、有意な冠根数の増加が観察されることを明らかにした (Kitomi *et al.* 2011)。

以上より、オーキシンにより誘導を受けた *CRL5* 遺伝子はサイトカイニン信号伝達を負に制御することを通して冠根の発生を促すと考えられ、本遺伝子は両ホルモン間の拮抗作用の制御に関して中心的な役割を担うものと推定された。加えて、この *CRL5* 遺伝子の過剰発現個体では顕著に側根数が増加することが判明し、側根発育の優れた根系形態への改良は *CRL5* 遺伝子やその下流因子であるサイトカイニン関連遺伝子群の発現量の改変により可能になると期待される。

(3) 根原基形成後の伸長成長を制御する遺伝子

著者らは、細胞伸長の異常により冠根および側根のいずれの伸長も著しく抑制される *rt* 変異体の原因遺伝子を単離した結果、*RT* 遺伝子は膜結合性エンド型 1,4-β グルカナーゼをコードしており、シロイヌナズナの *KORRIGAN* (*KOR*) と相同性が高いことを明らかにした (Inukai *et al.* 2012)。これまでの報告により、*kor* 変異体では細胞壁の主成分であるセルロースが著しく減少していることなどから、*KOR* 遺伝子はセルロース合成に関与することが報告されている (Nicol *et al.* 1998, His *et al.* 2001, Lane *et al.* 2001, Sato *et al.* 2001)。しかしながら、*rt* 変異体ではそのようなセルロース成分の減少は認められない一方、ヘミセルロース含量が有意に増加していたことから、*RT* 遺伝子はセルロース合成ではなく細胞壁の *dissassembly* 過程を制御することにより、細胞壁の強度をゆるめ、根の伸長を促すと考えられた (Inukai *et al.* 2012)。

前述のように冠根はその直径の太さから、側根と同じ長さを確保するにはより多くの光合成同化産物が必要

であるため、地上部成育との競合回避を考慮すると、冠根の伸長のみが抑制される根系形態が乾燥ストレス回避にとって理想的であろうと考えられる。しかし、これまでに数多くの短根性を示すイネの突然変異体が報告されているが、それらの全ては *rt* 変異体と同様に、冠根および側根のいずれの伸長も阻害されていた (Rebouillat *et al.* 2009)。そこで現在、著者らは *rt* 変異体において正常な *RT* 遺伝子を側根特異的発現プロモーターの制御下で発現させることにより、冠根の伸長は抑制されたままであるが、側根の伸長は回復する形質転換体の作出を試みている。このような解析からも、乾燥回避にとって理想的な根系形態に関わる有用な情報が得られることを期待したい。

4. おわりに

天水田における水ストレスは畑状態で起こる乾燥ストレスとは質的に異なり、硬盤層より上の作土は不定期な降雨によって湛水 (嫌気) と乾燥 (好気) 条件をくり返し、この変動が生産性の低下を招くと指摘されている (Wade *et al.* 2000)。実際に、天水田環境に適した品種は乾燥条件から再灌水を行った場合に根系発育が促され、これにより蒸散の回復能力が他品種よりも優れていることが報告されている (Bañoc *et al.* 2000, Siopongco *et al.* 2005, 2006, Subere *et al.* 2009)。これに関して著者らは、前述の染色体部分置換系統群を用い、日本晴に比べ *CSSL47* は乾燥ストレス条件を経て嫌気条件に移された場合には、根端への酸素輸送機能を担う通気組織の形成能力が高く、また逆に嫌気条件を経て乾燥ストレス条件に移された場合には側根発生能力が高いことを明らかにした (Suralta *et al.* 2008a, 2008b, 2010)。さらに土壤水分変動ストレスを繰り返し処理した圃場栽培試験下において、*CSSL47* は日本晴に比べてより高く光合成速度を維持し、また最終的な収量性も高い傾向を示した (Niones *et al.* 2012)。したがって天水田での安定生産性を目指す上では、このような根系形態の可塑的反応性に関わる遺伝子座についても注目し、乾燥に強だけでなく、激しく変動する土壤水分環境に適応できる品種を育成することが重要であろう。今後の研究課題としたい。

謝辞

本研究を遂行するにあたっては、名古屋大学の北野英己教授、山内章教授、松岡信教授、芦荻基行教授、および石川県立大学の坂本知昭准教授に多大なるご指導、ご支援を賜りました。また、名古屋大学大学院生命農学研究科、および名古屋大学生物機能開発利用研究センターの寿崎 (伊藤) 百代博士、Roel R. Suralta 博士、仲田 (狩野) 麻奈博士、木富悠花博士、Jonathan M. Niones 博士をはじめ、関係研究分野の多くの方々からも多大なご協力

を頂きました。この場をお借りして、皆様に厚くお礼申し上げます。

引用文献

- Bañoc, D.M., A. Yamauchi, A. Kamoshita, L.J. Wade and J.R. Pardales Jr. (2000) Genotypic variations in response of lateral root development to fluctuating soil moisture in rice. *Plant Prod. Sci.* 3: 335–343.
- Blilou, I., J. Xu, M. Wildwater, V. Willemsen, I. Paponov, J. Friml, R. Heidstra, M. Aida, K. Palme and B. Scheres (2005) The PIN auxin efflux facilitator network controls growth and patterning in *Arabidopsis* roots. *Nature* 433: 39–44.
- Friml, J., A. Vieten, M. Sauer, D. Weijers, H. Schwarz, T. Hamann, R. Offringa and G. Jürgens (2003) Efflux-dependent auxin gradients establish the apical-basal axis of *Arabidopsis*. *Nature* 426: 147–153.
- Fukai, S. and M. Cooper (1995) Development of drought-resistant cultivars using physio-morphological traits in rice. *Field Crop Res.* 40: 67–86.
- Fukai, S., G. Pantuwan, B. Jongdee and M. Cooper (1999) Screening for drought resistance in rainfed lowland rice. *Field Crop Res.* 64: 61–74.
- Fukaki, H., S. Tameda, H. Masuda and M. Tasaka (2002) Lateral root formation is blocked by a gain-of-function mutation in the *SOLITARY-ROOT/IAA14* gene of *Arabidopsis*. *Plant J.* 29: 153–168.
- Geldner, N., N. Anders, H. Wolters, J. Keicher, W. Kornberger, P. Muller, A. Delbarré, T. Ueda, A. Nakano and G. Jürgens (2003) The *Arabidopsis* GNOM ARF-GEF mediates endosomal recycling, auxin transport, and auxin-dependent plant growth. *Cell* 112: 219–230.
- Gray, W.M., S. Kepinski, D. Rouse, O. Leyser and M. Estelle (2001) Auxin regulates the SCF^{TIR1}-dependent degradation of AUX/IAA proteins. *Nature* 414: 271–276.
- Grieneisen, V.A., J. Xu, A.F. Marée, P. Hogeweg and B. Scheres (2007) Auxin transport is sufficient to generate a maximum and gradient guiding root growth. *Nature* 449: 1008–1013.
- Gälweiler, L., C. Guan, A. Müller, E. Wisman, K. Mendgen, A. Yephremov and K. Palme (1998) Regulation of polar auxin transport by AtPIN1 in *Arabidopsis* vascular tissue. *Science* 282: 2226–2230.
- Hamann, T., E. Benkova, I. Baurle, M. Kientz and G. Jürgens (2002) The *Arabidopsis* *BODENLOS* gene encodes an auxin response protein inhibiting MONOPTEROS-mediated embryo patterning. *Genes Dev.* 16: 1610–1615.
- His, I., A. Driouich, F. Nicol, A. Jauneau and H. Hofte (2001) Altered pectin composition in primary cell walls of korrigan, a dwarf mutant of *Arabidopsis* deficient in a membrane-bound endo-1,4-β-glucanase. *Planta* 212: 348–358.
- Inukai, Y., M. Miwa, Y. Nagato, H. Kitano and A. Yamauchi (2001) Characterization of rice mutants deficient in formation of crown roots. *Breed. Sci.* 51: 123–129.
- Inukai, Y., T. Sakamoto, M. Ueguchi-Tanaka, Y. Shibata, K. Gomi, I. Umemura, Y. Hasegawa, M. Ashikari, H. Kitano and M. Matsuoka (2005) *Crown rootless1*, which is essential for crown root formation in rice, is a target of an AUXIN RESPONSE FACTOR in auxin signaling. *Plant Cell* 17: 1387–1396.
- Inukai, Y., T. Sakamoto, Y. Morinaka, M. Miwa, M. Kojima, E. Tanimoto, H. Yamamoto, K. Sato, Y. Katayama, M. Matsuoka and H. Kitano (2012) ROOT GROWTH INHIBITING, a rice endo-1,4-β-D-glucanase, regulates cell wall loosening and is essential for root elongation. *J. Plant Growth Regul.*: DOI 10.1007/s00344-011-9247-3.
- Jongdee, B., G. Pantuwan, S. Fukai and K. Fisher (2006) Improving drought tolerance in rainfed lowland rice: an example from Thailand. *Agric. Water Manage.* 80: 225–240.
- Kamoshita, A., R.C. Babu, N.M. Boopathi and S. Fukai (2008) Phenotypic and genotypic analysis of drought-resistance traits for development of rice cultivars adapted to rainfed environments. *Field Crop Res.* 109: 1–23.
- Kano, M., Y. Inukai, H. Kitano and A. Yamauchi (2011) Root plasticity as the key root trait for adaptation to various intensities of drought stress in rice. *Plant Soil* 342: 117–128.
- Kano-Nakata, M., Y. Inukai, L.J. Wade, J.D.L.C. Siopongco and A. Yamauchi (2011) Functional roles of root plasticity in water uptake and shoot dry matter production under water deficit conditions in rice. *Plant Prod. Sci.* 14: 307–317.
- Kanou, M., Y. Inukai, H. Kitano and A. Yamauchi (2007) Identification of key root traits for adaptation of rice genotypes to various intensities of water stress. *Proceedings of the 2nd International Conference on Rice for the Future*: 216–220.
- Kato, Y., A. Kamoshita and J. Yamagishi (2007) Evaluating the resistance of six rice cultivars to drought: root restriction and the use of raised beds. *Plant Soil* 300: 149–161.
- Kato, Y., J. Abe, A. Kamoshita and J. Yamagishi (2006) Genotypic variation in root growth angle in rice (*Oryza sativa* L.) and its association with deep root development in upland fields with different water regimes. *Plant Soil* 287: 117–129.
- Kitomi, Y., A. Ogawa, H. Kitano and Y. Inukai (2008) *CRL4* regulates crown root formation through auxin transport in rice. *Plant Root* 2: 19–28.
- Kitomi, Y., H. Ito, T. Hobo, K. Aya, H. Kitano and Y. Inukai (2011) The auxin responsive AP2/ERF transcription factor *CROWN ROOTLESS5* is involved in crown root initiation in rice through the induction of *OsRR1*, a type-A response regulator of cytokinin signaling. *Plant J.* 67: 472–484.
- Lane, D.R., A. Wiedemeier, L. Peng, H. Hofte, S. Vernhettes, T. Desprez, C.H. Hocart, R.J. Birch, T.I. Baskin, J.E. Burn, T. Arioli, A.S. Betzner and R.E. Williamson (2001) Temperature-sensitive alleles of RSW2 link the KORRIGAN endo-1,4-β-glucanase to cellulose synthesis and cytokinesis in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 126: 278–288.
- Laplaze, L., E. Benkova, I. Casimiro, L. Maes, S. Vanneste, R. Swarup, D. Weijers, V. Calvo, B. Parizot, M.B. Herrera-Rodriguez, R. Offringa, N. Graham, P. Doumas, J. Friml, D. Bogusz, T. Beeckman and M. Bennett (2007) Cytokinins act directly on lateral root founder cells to inhibit root initiation. *Plant Cell* 19: 3889–3900.
- Lilley, J.M. and S. Fukai (1994) Effect of timing and severity of water-deficit on four diverse rice cultivars. I. Rooting pattern and soil-water extraction. *Field Crop Res.* 37: 205–213.
- Liscum, E. and J.W. Reed (2002) Genetics of AUX/IAA and ARF action in plant growth and development. *Plant Mol. Biol.* 49: 387–400.
- Liu, H., S. Wang, X. Yu, J. Yu, X. He, S. Zhang, H. Shou and P. Wu

- (2005) ARL1, a LOB domain protein required for adventitious root formation in rice. *Plant J.* 43: 47–56.
- Liu, S., J. Wang, L. Wang, X. Wang, Y. Xue, P. Wu and H. Shou (2009) Adventitious root formation in rice requires OsGNOM1 and is mediated by the OsPINs family. *Cell Res.* 19: 1110–1119.
- MacLean, J.L., D. Dawe, B. Hrdy and G.P. Hettel (eds) 2002. Rice Almanac IRRI, WARDA, CIAT, FAO, Los Baños (Philippines), Bouaké (Côte d'Ivoire), Cali (Colombia) and Rome (Italy). pp. 1–253.
- Nicol, F., I. His, A. Jauneau, S. Vernhettes, H. Canut and H. Hofte (1998) A plasma membrane-bound putative endo-1,4- β -D-glucanase is required for normal wall assembly and cell elongation in *Arabidopsis*. *EMBO J.* 17: 5563–5576.
- Niones, J.M., R.R. Suralta, Y. Inukai and A. Yamauchi (2012) Field evaluation on functional roles of root plastic responses in the dry matter production and yield of rice under continuous cycle of transient soil moisture stresses using chromosome segment substitution lines. *Plant Soil* (in press).
- Okada, K., J. Ueda, M.K. Komaki, C.J. Bell and Y. Shimura (1991) Requirement of the auxin polar transport system in early stages of *Arabidopsis* floral bud formation. *Plant Cell* 3: 677–684.
- Rebouillat, J., A. Dievert, J.L. Verdeil, J. Escoute, G. Giese, J.C. Breittler, P. Gantet, S. Espeout, E. Guiderdoni and C. Périn (2009) Molecular genetics of rice root development. *Rice* 2: 15–34.
- Rogg, L.E., J. Lasswell and B. Martel (2001) A gain-of-function mutation in *IAA28* suppresses lateral root development. *Plant Cell* 13: 465–480.
- Sabatini, S., D. Beis, H. Wolkenfelt, J. Murfett, T. Guilfoyle, J. Malamy, P. Benfey, O. Leysner, N. Bechtold, P. Weisbeek and B. Scheres (1999) An auxin-dependent distal organizer of pattern and polarity in the root. *Cell* 99: 463–472.
- Sato, S., T. Kato, K. Kakegawa, T. Ishii, Y.G. Liu, T. Awano, K. Takabe, Y. Nishiyama, S. Kuga, S. Sato, Y. Nakamura, S. Tabata and D. Shibata (2001) Role of the putative membrane-bound endo-1,4- β -glucanase KORRIGAN in cell elongation and cellulose synthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 42: 251–263.
- Scarpella, E., S. Rueb and A.H. Meijer (2003) The *RADICLELESS1* gene is required for vascular pattern formation in rice. *Development* 130: 645–658.
- Serraj, R. and T.R. Sinclair (2002) Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant Cell Environ.* 25: 335–341.
- Shuai, B., C.G. Reynaga-Peña and P.S. Springer (2002) The lateral organ boundaries gene defines a novel, plant-specific gene family. *Plant Physiol.* 129: 747–761.
- Siopongco, J.D.L.C., A. Yamauchi, H. Salekdeh, J. Bennet and L.J. Wade (2005) Root growth and water extraction responses of doubled-haploid rice lines to drought and rewatering during the vegetative stage. *Plant Prod. Sci.* 8: 497–508.
- Siopongco, J.D.L.C., A. Yamauchi, H. Salekdeh, J. Bennet and L.J. Wade (2006) Growth and water use response of doubled-haploid rice lines to drought and rewatering during the vegetative stage. *Plant Prod. Sci.* 9: 141–151.
- Steinmann, T., N. Geldner, M. Grebe, S. Mangold, C.L. Jackson, S. Paris, L. Galweiler, K. Palme and G. Jürgens (1999) Coordinated polar localization of auxin efflux carrier PIN1 by GNOM ARF GEF. *Science* 286: 316–318.
- Subere, J.O.Q., D. Bolatete, R. Bergantin, A. Pardales, J.J. Belmonte, A. Mariscal, R. Sebidos and A. Yamauchi (2009) Genotypic variation in responses of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) to drought and rewatering. I. Root system development. *Plant Prod. Sci.* 12: 462–474.
- Suralta, R., Y. Inukai and A. Yamauchi (2008a) Genotypic variations in responses of lateral root development to transient moisture stresses in rice. *Plant Prod. Sci.* 11: 324–335.
- Suralta, R., Y. Inukai and A. Yamauchi (2008b) Utilizing chromosome segment substitution lines (CSSLs) for evaluation of root responses under transient moisture stresses in rice. *Plant Prod. Sci.* 11: 457–465.
- Suralta, R., Y. Inukai and A. Yamauchi (2010) Dry matter production in relation to root plastic development, oxygen transport, and water uptake of rice under transient soil moisture stresses. *Plant Soil* 332: 87–104.
- Tatematsu, K., S. Kumagai, H. Muto, A. Sato, M. Watahiki, R.M. Harper, E. Liscum and K. Yamamoto (2004) *Massugu2* encodes AUX/IAA19, an auxin-regulated protein that functions together with the transcriptional activator NPH4/ARF7 to regulate differential growth responses of hypocotyl and formation of lateral roots in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* 16: 379–393.
- Tian, Q. and J.W. Reed (1999) Control of auxin-regulated root development by the *Arabidopsis thaliana* *SHY2/IAA3* gene. *Development* 126: 711–721.
- Tuong, T.P. and B.A.M. Bouman (2003) Rice production in water scarce environments. In “Water productivity in agriculture: limits and opportunities for improvement” (J.W. Kijne, R. Barker and D. Molden, eds), CABI Publishing, Wallingford, UK. pp. 53–67.
- Uehara, T., Y. Okushima, T. Mimura, M. Tasaka and H. Fukaki (2008) Domain II mutations in CRANE/IAA18 suppress lateral root formation and affect shoot development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 49: 1025–1038.
- Wade, L.J., A. Kamoshita, A. Yamauchi and T. Azhiri-Sigari (2000) Genotypic variation in response of rainfed loeland rice to drought and rewatering I. Growth and water use. *Plant Prod. Sci.* 3: 173–179.
- Werner, T., V. Motyka, M. Strnad and T. Schmülling (2001) Regulation of plant growth by cytokinin. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 10487–10492.
- Yamaguchi-Shinozaki, K. and K. Shinozaki (1994) A novel cis-acting element in an *Arabidopsis* gene is involved in responsiveness to drought, low-temperature, or high-salt stress. *Plant Cell* 6: 251–264.
- Yamamoto, Y., N. Kamiya, Y. Morinaka, M. Matsuoka and T. Sazuka (2007) Auxin biosynthesis by the *YUCCA* genes in rice. *Plant Physiol.* 143: 1362–1371.
- Yang, X., S. Lee, J.H. So, S. Dharmasiri, N. Dharmasiri, L. Ge, C. Jensen, R. Hangarter, L. Hobbie and M. Estelle (2004) The IAA1 protein is encoded by *AXR5* and is a substrate of SCF^{TIR1}. *Plant J.* 40: 772–782.
- Yoshida, S. and S. Hasegawa (1982) The rice root system: its development and function. In “Drought resistance in rice” IRRI, Los Baños, Laguna, Philippines. pp. 97–114.