低圧環境における植物の生育

石神靖弘・後藤英司

千葉大学大学院園芸学研究科 271-8510 千葉県松戸市松戸 648

Plant Growth under Hypobaric Conditions

Yasuhiro ISHIGAMI and Eiji GOTO

Graduate School of Horticulture, Chiba University, Matsudo 648, Matsudo, Chiba 271-8510, Japan

Abstract

In order to achieve plant production in a closed ecological life support system (CELSS) in space, environmental control is a key technology because the environment is completely artificial. One advantage of the CELSS in space is that each module's gas composition and total pressure can be regulated at an optimal level. For example, the nitrogen contained in air is not necessary for plant growth, and low oxygen concentration may enhance net photosynthesis by reducing photorespiration. Hypobaric conditions, obtained by reducing nitrogen and oxygen concentrations, could facilitate gas control, reduce construction costs, and simplify maintenance of modules on a lunar base and in plant production systems on Mars. This review summarizes previous papers and evaluates significant effects of total pressure on growth and development of higher plants, especially crops. Previous studies showed that photosynthesis and transpiration of plants were enhanced under low total pressures because gas diffusion rates increase at low total pressures. Spinach and lettuce in vegetative stages can grow normally under 25 to 50 kPa total pressures. Seeds of rice and *Arabidopsis thaliana* germinated at 25 kPa total pressure. Flowering was normal in *Arabidopsis* under hypobaric conditions. Seed growth of soybean and *Arabidopsis* under low total pressures with a low O₂ partial pressure was greater than under the atmospheric pressure with the same O₂ partial pressure. This indicates that O₂ concentrations inside siliques were maintained higher by the higher diffusion rates prevailing under hypobaric conditions. The results indicate that if total and partial pressures are controlled precisely, plants can grow normally in their life cycle from germination to harvest under hypobaric conditions.

Keywords: gas diffusion, partial pressure, photosynthesis, seed, total pressure

緒 言

多くの高等植物、とくに栽培作物は平地の気圧である1気圧(約101 kPa)に順応して進化してきた。そして遺伝的には1気圧下で栄養成長が促進され、花芽形成、種子繁殖をする能力を備えている。地上の低い気圧の地域である高地は、気圧が低いだけではなく、呼吸・光合成に必要なO₂ガスおよびCO₂ガス分圧も低くなり、また低温になるため、平地に順応した植物を高地に移植しても正常な成長は得にくい。気圧

と植物の関係は、高山植物の低い気圧への適応性に関連して研究されてきたが、対象とする気圧の範囲は小さかった。また、気圧は与えられるものとの認識があり、植物の生育環境としての気圧を積極的に制御しようとする試みはほとんどなかった。

ところで、宇宙空間は微小重力環境であると同時に高真空環境である。地上と異なる宇宙の特殊環境として、微小重力、宇宙放射線、真空の3要素が重要であるが、植物については微小重力と放射線についての研究が主であり、圧力については注目度が低かった。しかし近い将来、有人宇宙活動

のために閉鎖生態系生命維持システム (Closed ecological life support system, CELSS) を構築し、ガス交換、水浄化および食料供給の目的で植物を育成する場合には、1 気圧という固定観念にとらわれることなく、積極的に真空環境の利用を検討すべきである¹⁾。真空の宇宙空間で CELSS を構築する場合、植物生産を低圧下で行えれば、生産施設の隔壁を簡素化でき、ガスリークも抑制できる。そのため、月面基地および火星基地における植物生産施設の設計コンセプトでは低圧栽培が検討されている²⁻⁴⁾。実際には、植物には O_2 、 CO_2 ガスおよび水蒸気の混合気体を与える必要があるため、真空というよりは 0.1 気圧から 1 気圧までの低圧環境が検討対象になる。このような背景から、1980 年代後半よりフランス、ドイツ、日本、米国、カナダの研究者により、人工的な低圧と植物生育の関係解明の研究が行われている。

低圧は極限ガス環境の一種である。極限ガス環境とは、 O_2 ガス分圧、 CO_2 ガス分圧および水蒸気分圧を 1 気圧と同値に維持しながら N_2 ガス分圧だけを減圧して全圧を低下させる低圧環境だけではなく、 O_2 および CO_2 ガス分圧の組成が平地と大きく異なるガス環境や、 N_2 ガスを He や Ar で置換する空気環境を含めている。これは、月面や火星のような地球上とは異なるガス組成・気圧のガス環境をも想定するためである。

様々な植物種の全圧およびガス分圧の育成可能範囲を調べることは、植物学的にも、植物の潜在能力を理解する上でも有意義である。筆者らは、多くの植物は大気中の N_2 ガスを直接は利用しないことに着目し、 N_2 ガスを減じた低圧環境における植物育成の可能性を探るため、低圧チャンバーを用いて実験を行っている。本稿では低圧環境下での植物反応および生育に関する既往研究を解説する。また著者らが近年取り組んでいる低圧下の生殖成長に関する研究成果の一端をも紹介する。

種子発芽

イネとシロイヌナズナでは、 O_2 分圧を適切に制御すれば、25 kPa までの低圧でも 1 気圧と同等に発芽する⁵⁾。シロイヌナズナでは 25 kPa から 10 kPa に下げると発芽しなかったことから、この全圧範囲に発芽の限界圧が存在するようである。イネでは 25 kPa までの低圧では、同一 O_2 分圧であれば全圧が低いほど発芽率が高くなった⁵⁾ (Fig. 1)。その理由は、ガス拡散係数は全圧に反比例するため、低圧下では O_2 ガス拡散速度が上昇するために種子内に 1 気圧下におけるよりも多くの O_2 が供給されるためと考えられる。これは低圧下における呼吸に関する正のガス拡散効果と言える。

Fig. 1 Effect of total pressure on percentage germination of rice at 3 DAS (days after seeding) under various O_2 partial pressures.

栄養成長

1. 光合成と蒸散

初期の研究では、気圧の低い高地を想定した低圧研究として、低圧条件下で光合成量が増加したとの報告^{6,7)}やトマト苗を低圧下で栽培した報告⁸⁾がある。その後、宇宙 CELSS を念頭においた研究が始まった。全圧 20 kPa、 O_2 分圧 4 kPa、 CO_2 分圧 0.180 kPa の条件下でコムギの生育は 1 気圧条件と比較して分けつ数・乾物数ともに増加し、蒸散速度が 2 倍になったとの報告⁹⁾や全圧 40 kPa 下のトマトの成長は 1 気圧下よりも遅かったとの報告¹⁰⁾がある。He *et al.*¹¹⁾ は 50 kPa のレタスとコムギの乾物成長は 1 気圧 (101 kPa) 条件よりも大となったと報告している。He *et al.*¹²⁾ は低圧下のレタスの光合成と成長について、全圧を低下させる効果と低酸素の効果とを切り分けて考察した。しかしこれらの実験では光合成に関わる CO_2 分圧、光呼吸と暗期呼吸に関わる O_2 分圧、蒸散に関わる水蒸気分圧および飽差を試験区間で同一にするための制御をしていない。多くの実験では各ガス分圧は全圧に比例して減少しているため、どの要因が生育に正または負の効果を及ぼしたのか明確にならなかった。他方、前述の既往研究や Corey *et al.*¹³⁾ の実験から、全圧が低下すると CO_2 ガス拡散速度が高くなるために光合成が促進される可能性が示唆された。

Goto *et al.*^{14, 15)} は、高地の低圧環境とは異なり、全圧を減少する際に O_2 と CO_2 を 1 気圧の大気と等しい分圧に保ったまま、窒素のみを減少させていく方法 (Fig. 2) により、ホウレンソウとトウモロコシの葉の光合成速度と蒸散速度を測定した。またガス拡散理論に基づく理論値と実測値を比較した。その結果、全圧が低くなると、 CO_2 ガスの拡散係数が大きくなり葉

Fig. 2 Concept of application of hypobaric condition for growing plants.

Fig. 3 Photosynthetic and transpiration rates of maize plants under various total air pressure conditions (1-hour measurement).

面境界層抵抗と気孔抵抗が小さくなるため、同じ CO₂ 分圧であれば低圧の方が光合成速度が上昇すること、同じ水蒸気分圧であれば、常圧環境下に比べ蒸散速度が上昇することを示した (Fig. 3)。これは低圧下における光合成に関する正のガス拡散効果と言える。

2. 成長

Goto *et al.*¹⁴⁾ は植物個体群を低圧環境で養液栽培する実験装置 (Fig. 4) を製作し、全圧 50 kPa におけるホウレンソウの 10 日間の栽培試験で、低圧下で栄養生長が促進される可能性を示した。また 25 kPa でホウレンソウを発芽から収穫まで栽培し、1 気圧と同等の乾物成長が得られることを示した。Iwabuchi *et al.*¹⁶⁾ は、ホウレンソウを全圧 25 kPa、O₂ 分圧 21 kPa、CO₂ 分圧 0.040 kPa の低圧環境下で播種から収穫まで長期間 (31 日間) 栽培し、低圧下での成長速度が常圧下とほぼ変わらないこと、また低圧下でも 1 気圧と同等の乾物成長が得られることを示した。Iwabuchi and Kurata¹⁷⁾ は、ホ

ウレンソウを全圧 25 kPa、O₂ 分圧 20 kPa、CO₂ 分圧 0.040 kPa の低圧に曝露したところ、短期間では気孔コンダクタンスの上昇により光合成速度や蒸散速度が上昇したが、長期間の曝露では気孔コンダクタンスが低下し、光合成速度、蒸散速度とも変化はほとんどなかったと報告している。Spanarkel and Drew¹⁸⁾ は、レタスを全圧 70 kPa、O₂ 分圧 21 kPa、CO₂ 分圧 0.07 kPa の低圧・高 CO₂ 分圧環境下で発芽から長期間 (35 日間) 栽培し、正常に栽培を行えたと報告している。以上から、養液栽培を用いている場合、低圧下で蒸散が盛んになっても水分ストレスを生じることはなく、蒸散および養水分吸収に負の影響はないと考えられる。

光合成については、低圧下における正のガス拡散効果があるため短期間では光合成の促進が見られる。しかし CO₂ 施用と同様で、低圧下で光合成促進の効果がどの程度の期間維持できるかは、作物種および他の環境条件で異なると考えられた。以上をまとめると、適切なガス分圧制御を行えば、

Fig. 4 Schematic diagram of the plant growth system for hypobaric conditions. The system can control N_2 , O_2 , and CO_2 pressures separately, and can grow plants at low pressures without opening the chamber cover: from germination-seedling stage-growing stages-to harvest.

植物は1気圧 (101 kPa) から25 kPaまでの低い全圧下でも栄養成長は正常に行われることが明らかになった。

生殖成長

光合成に基づく栄養成長は、前述のように、低圧下において1気圧と同程度または増加することが示された。しかし、花芽分化、開花、受精、種子成長を含む生殖成長は気圧の影響を受けやすいと考えられる。宇宙 CELSS の候補作物は、イネ、コムギ、ダイズ、ラッカセイ、サツマイモ、ジャガイモ、ハツカダイコン、レタス、ホウレンソウ、トマトなど多岐にわたるが、その多くは生殖成長期を経てはじめて可食部を得られるため、低圧と生殖成長の関係を調べることは重要である。しかし、実験の難しさから、海外の研究者はほとんど取り組んでいないのが現状である。

1. シロイヌナズナ

筆者らはまず、モデル植物の1つであるシロイヌナズナを用いて生殖成長を調査した^{5,19)}。種子成長期において、 O_2 分圧を2 kPaの低酸素条件として全圧（ここでは N_2 分圧と O_2 分圧の和）が1気圧（全圧101 kPa、 N_2 分圧99 kPa）の場合、種子発達の前期（開花後4～5日目）では70%、後期（開花後9～12日目）では30%が不稔種子になった（Fig. 5）。つまり、種子成長に低酸素障害が発生したと考えられる。しかし、 O_2 分圧を2 kPaの低酸素条件としつつ全圧を50 kPa（ N_2 分圧48 kPa）、21 kPa（ N_2 分圧19 kPa）と低下するにつれて低酸素障害が緩和された。これは低圧下における種子成長に関する正のガス拡散効果と言える。

光合成速度は低圧区（ N_2 分圧 kPa/ O_2 分圧 kPa =

Fig. 5 Seed development of *Arabidopsis* exposed to various total pressures with 2 kPa O_2 partial pressure during different DAF (days after flowering).

Common environmental conditions: CO_2 partial pressure 55 Pa, vapor pressure 1.98 kPa. Air temperature 23 °C, PPFD 35 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Bars indicate S.E. (n = 6–51).

0/21)、低酸素区 (99/2)、低圧低酸素区 (8/2と0/10)のいずれにおいても、対照区に比べて増加した (Fig. 6A)。2 kPaの低酸素区で光合成が大となったのは光呼吸が抑制されたためと考えられる。一方、低圧区で光合成が大となったのは低圧下の CO_2 ガス拡散効果と考えられる。DNAマイクロアレイ法により、特徴的変動を示す遺伝子群の代表として、無酸素呼吸とストレス適応全般に関与するアルコール脱水素酵素 (ADH) 遺伝子を選定した。植物は酸素欠乏になると、無酸

Fig. 6 Photosynthetic rate (A) and *ADH* mRNA expression in leaves (B) of *Arabidopsis* exposed to various total pressure conditions (2-day experiment).

See Fig.5 for common experimental conditions. *ADH* mRNA expression was determined by RT-RT-PCR. *Actin* mRNA was used as an internal control. Bars indicate S.E. (n = 4).

素呼吸を行う。その際、アルコール脱水素酵素を必要とし、*ADH*を発現する。よって、*ADH*発現量は酸素欠乏の指標となる。光合成速度を測定したのと同じ処理区における*ADH*発現量を調べたところ、低酸素区において大量に発現したが、低圧にすることによって発現量が減少した (Fig. 6B)。また、窒素が存在しない0/21区と0/10区では*ADH*の発現は対照区と変わらなかった。つまり、N₂ガスが全くない低圧下(0/21区、0/10区)でも、シロイヌナズナは低酸素を感知していない。低圧下では、酸素ガス拡散速度が上昇するために鞘内の酸素分圧が高まり、種子の成長期において低酸素障害が緩和されると考えられる。

また12 kPaまでの低圧下でも花芽形成および開花はストレスを受けることなく正常に行われた。以上のことから、シロイヌナズナは、全圧が12 kPa (水蒸気分圧約2 kPaとCO₂分圧約0.05 kPaを含む)でO₂分圧が10 kPaの低圧低酸素環境下でもseed to seedの栽培が可能であることが示された。

2. ダイズ

食用作物は、植物の生理的特性、低圧に曝露する生育ステージ、貯蔵器官の種類などによってシロイヌナズナとは下限圧が異なる可能性がある。ダイズやソルガム²⁰⁾においては、5.1 kPaの酸素分圧では、種子は不稔になる。また、イネでは3.5 kPaの酸素分圧に出穂後20日間曝露したところ、種子の生産性が減少したとの報告がある²¹⁾。シロイヌナズナでは2.5 kPaの長期低酸素曝露によって、種子が不稔化することが示されている²²⁾。このように植物種によって差異はあるが、ある一定値以下の低酸素では種子が不稔化することがわかって

いる。子実成長期の鞘および子実の内部は通常の酸素分圧下でも低酸素状態である²³⁾。そのため、ガス組成を変えずに減圧すると子実が酸素欠乏を起こし、子実成長が抑制されると考えられる。しかし、低圧下ではガス拡散速度が上昇するため、鞘および子実内部の酸素欠乏が緩和される可能性がある。そこで、通常の大気組成の101/21区(全圧/酸素分圧)、通常の大気を約3分の1に減圧した32/7区の両区におけるガス拡散速度の影響を考察するために通常大気から酸素分圧のみを減圧した101/7区の3試験区を設け、低圧環境がダイズの子実成長および*ADH*発現量に及ぼす影響を調査した。

3試験区ともに子実成長が確認でき、形態の異常は見られなかった (Fig. 7)。実験終了時の子実生体重量は有意差がみられ、大きい順に101/21区、32/7区、101/7区であった (Fig. 8A)。32/7区と101/7区の子実の*ADH*発現量は101/21区と比べて有意に大となった (Fig. 8B)。これは32/7区と101/7区の子実で低酸素を感知したためと考えられる。葉の*ADH*発現量は101/21区(小)、32/7区(中)、101/7区(大)の順に大きくなる傾向がみられたが、子実ほどの変化はなかった (Fig. 8C)。これは、葉では光合成による酸素放出により、酸素欠乏が緩和されたためと考えられる。

32/7区の子実生体重量は101/7区よりも有意に大であった。前述のように、低圧下ではCO₂ガス拡散速度の上昇により光合成速度が増加する。32/7区の子実が101/7区のそれと比べ大となったのは、低圧下においては正のガス拡散効果によって光合成が促進され、子実への転流が増加したためと考えられる。本結果から32 kPaの低圧下でも子実成長が可能なが示されたが、1気圧下と同等の子実成長を得る条件を求めるための条件をさらに調査する必要がある。

宇宙 CELSS における候補作物の1つであるダイズでは、

Fig. 7 Seed development of soybean plants exposed to different total and O_2 pressures during 14 days. Common environmental conditions: CO_2 partial pressure 50 Pa, vapor pressure 3.17 kPa. Air temperature 25 $^{\circ}C$, PPF 180 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$.

Fig. 8 Seed growth (A), *ADH* mRNA expression in seeds (B) and leaves (C) of soybean plants exposed to different total and O_2 pressures during 14 days.

See Fig. 7 for common experimental conditions. *ADH* mRNA expression was determined by RT-RT-PCR. *Actin* mRNA was used as an internal control. Bars indicate S.E. ($n = 4$). Letters indicate significance at $P < 0.05$ levels determined by Turkey's multiple range test.

低圧栽培実験の留意点

1 気圧の平地で低圧環境のチャンバーを製作し、内圧を低く維持するのは難しい技術である。しかし環境調節工学の知見と技術を応用すれば、実現可能である。それでも制御が難しい点は湿度と溶存酸素である。低圧チャンバーが開放型の場合は、常に真空ポンプで排気して低圧を維持する。そのためにガス分圧を調節した流入空気を多量に流し続ける。この空気が乾燥していれば、加湿による湿度制御は容易である。しかし開放型は任意の全圧およびガス分圧条件を設けるために流入空気中のガス混合比を変える必要がある。これには相当量の純ガスを必要としコストがかかるため、長期間の実験には不向きである。閉鎖または半閉鎖型の場合は、水蒸気分圧を一定に維持するためには系内に発生する蒸発散による水蒸気量の増加に見合う除湿能力を持つ機器で除湿を行う

必要がある。しかし、低圧下で効率的に除湿する安価な機器がないのが問題である。

Paul *et al.*²⁴⁾ は、高湿度の低圧低酸素に曝露したシロイヌナズナにおいて、生理学的には脱水・乾燥は起こっていないにも関わらず、脱水・乾燥に関連する遺伝子群が発現していることをDNAマイクロアレイ法によって確かめた。高湿度環境下では飽差が小さいため、植物内外の水蒸気の出入りが低湿度環境下にくらべて見かけ上少ない。しかし、同じ高湿度条件でも、低圧下では気体の分子拡散速度が高いため、低圧下では、実際には多くの水分子が気孔から流出し、その分多くの水分子が流入していると考えられる。このように、低圧下では高湿度下でも蒸散が盛んに行われる可能性があり、生育に最適な水蒸気分圧および飽差が1気圧におけるものと値が異なると考えられる。

これまでに低圧環境下では20.9 kPaよりも低い O_2 分圧でも、正のガス拡散効果によって葉や子実は低酸素障害になり

にくいことが示された。しかし、養液栽培を行う場合、飽和溶存酸素濃度は水面が接する空気中の O_2 分圧に比例する。そのため、低 O_2 分圧での栽培や、光呼吸を抑制するための低 O_2 分圧処理を行うと、溶存酸素濃度が低下し、根が酸素欠乏になる可能性が高くなる。ただし、全圧が低いと O_2 ガス拡散速度が大きく、水耕養液への酸素の溶解速度が大となる可能性もある。作物ごとに溶存酸素要求量が異なることから、養液栽培中の溶存酸素の動態を調査し、対象作物の溶存酸素要求量および下限濃度を調べて低圧実験を行うことが重要である。

おわりに

これまでの知見をまとめると、植物は、 O_2 分圧、 CO_2 分圧および水蒸気分圧と気温を適値に維持すれば、0.2 気圧という低圧でも発芽～栄養成長～生殖成長～種子生産に至る生活環を行う能力を十分に備えていることがわかる。これは植物学分野でも過去に見出さなかった興味深い知見である。0.2 気圧の低圧環境で高等植物が進化したとは考えにくい、0.2 気圧に適応する能力を持っていることは驚きである。重力環境については、すでに、微小重力下でも環境調節を適切に行えば植物はほぼ正常に生育することが示されている。今後さらに関連研究が進展し、このような植物の潜在能力を宇宙空間や極限環境等における植物生産だけでなく、地球上の植物生産にも活用できるようになることを期待したい。

引用文献

- Goto E. Environmental control for plant production in space CELSS. In: Plant Production in Closed Ecosystems, eds. E. Goto *et al.*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 279–296. 1997.
- Bucklin RA, Leary JD, Rygalov V, Mu Y. and Fowler PA. Design parameters for Mars deployable greenhouses. In: 31th International Conference on Environmental Systems, July 9–12, 2001, Orlando, FL, SAE Paper 2001–01–2428. 2001.
- Dixon MA, Zheng Y. Variable pressure plant growth chambers for advanced life support studies. In: Abstracts of the International Meeting for Advanced Technology of Environment Control and Life Support. September 26–28, 2001, Aomori, Japan, 19. 2001.
- Wheeler RM, Stutte GW, Subbarao GV, Yorio NC. Plant growth and human life support for space. In: Handbook of plant and crop physiology, ed. M. Pessaraki, Marcel Dekker, Inc., New York. 925–941. 2002.
- Goto E, Arai Y, Omasa K. Growth and development of higher plants under hypobaric conditions. In: Proceedings of 32nd International Conference on Environmental Systems, SAE Technical Paper Series, 2002–01–2439. 2002.
- Gale J. Availability of carbon dioxide for photosynthesis at high altitudes: theoretical considerations. Ecology 53: 494–497. 1972.
- Gale J. Experimental evidence for the effect of barometric pressure on photosynthesis and transpiration. in Proceedings of the UNESCO Symp. Plant response to climatic factors, Uppsala, 1970, 289–294. 1973.
- Rule DE, Staby GL. Growth of tomato seedlings at sub-atmospheric pressures. HortScience 16: 331–332. 1981.
- Andre M, Massimino D. Growth of plants at reduced pressures: experiments in wheat—technological advantages and constraints. Adv. Space. Res. 12(5): 97–106. 1992.
- Daunicht HJ, Brinkjans HJ. Gas exchange and growth of plants under reduced air pressure. Adv. Space Res. 12(5): 107–114. 1992.
- He C, Davies FT, Lacey RE, Drew MC, Brown DL. Effect of hypobaric conditions on ethylene evolution and growth of lettuce and wheat. Journal of Plant Physiology 160(11): 1341–1350. 2003.
- He C, Davies FT, Lacey RE. Separating the effects of hypobaric and hypoxia on lettuce: growth and gas exchange. Physiologia Plantarum 131(2):226–240. 2007.
- Corey KA, Barta DJ, Wheeler RM. Toward Martian agriculture: responses of plants to hypobaric. Life Support Biosph. Sci. 8: 103–114. 2002.
- Goto E, Iwabuchi K, Takakura T. Effect of reduced total air pressure on spinach growth. J. Agric. Meteorol. 51(2): 139–143. 1995.
- Goto E, Ohta H, Iwabuchi K, Takakura T. Measurement of net photosynthetic and transpiration rates of spinach and maize plants under hypobaric condition J. Agric. Meteorol. 52(2): 117–123. 1996.
- Iwabuchi K, Goto E, Takakura T. Germination and growth of spinach under hypobaric conditions. Environ. Control in Biol. 34(3): 169–178. 1996.
- Iwabuchi K, Kurata K. Short-term and long-term effects of low total pressure on gas exchange rates of spinach. Adv. Space Res. 31: 241–244. 2003.
- Spanarkel R, Drew MC. Germination and growth of lettuce (*Lactuca sativa*) at low atmospheric pressure. Physiol. Plant 116: 468–477. 2002.
- Arai Y, Goto E, Omasa K. Growth and Development of *Arabidopsis thaliana* under Hypobaric Conditions. In: Proceedings of 33rd International Conference on Environmental Systems, SAE Technical Paper Series, 2003–01–2478. 2003.

- 20) Quebedeaux B, Hardy RWF. Reproductive growth and dry matter production of *Glycine max* (L.) in response to oxygen concentration. *Plant Physiol.* 55: 102–107. 1975.
- 21) Akita S. Studies on the differences in photosynthesis and photorespiration among crops. *Nogyo Gijutsu Kenkyujo Hokoku* 31: 1–58. 1980.
- 22) Kuang A, Crispi M, Musgrave ME. Control of seed development in *Arabidopsis thaliana* by atmospheric oxygen. *Plant Cell Environ.* 21: 71–78. 1998.
- 23) Rolletschek H, Borisjuk L, Koschorreck M, Wobus U, Weber H. Legume embryos develop in a hypoxic environment. *J. Exp. Bot.* 53: 1099–1107. 2002.
- 24) Paul AL, Schuerger AC, Popp MP, Richards JT, Manak MS, Ferl RJ. Hypobaric biology: *Arabidopsis* gene expression at low atmospheric pressure. *Plant Physiol.* 134: 215–223. 2004.