

総 説

開花期の高温によるイネ (*Oryza sativa* L.) の不稔

松井 勤

(岐阜大学応用生物科学部)

要旨：地球の温暖化に伴い、高温によるイネの不稔の発生頻度が増すのではないかと懸念されている。温暖化が高温不稔を通じてイネの収量に及ぼす影響を明確にすること、それに対する対策をその効果と共に示すことは、作物学分野の重要な課題である。この総説は、主に開花期の高温によるイネの不稔発生を対象とした。まず、開花期の高温による不稔の発生条件に関連するこれまでの報告を整理した。次に、高温不稔の発生の仕組みに関する研究について解説し、最後に、耐性品種の育種を中心とした対策技術の創出において重要な、高温不稔に対する耐性に関する研究の現状について解説した。

キーワード：イネ、開花期、開花時刻、高温不稔、受粉、地球温暖化、穂温。

1. はじめに

2003年夏、長江中下流域は、記録的な猛暑となった。この年、江蘇省、湖北省、安徽省において、イネの不稔が大量に発生し、品種によっては穎花の不稔率が50%以上に達した。不稔の原因は開花期の高温と考えられている (Wang ら 2004)。地球の温暖化が進行した場合、アジアにおいてこのような高温による不稔の発生頻度が増し、イネの収量が不安定となる可能性が示されている (Cruz ら 2007)。

このイネの不稔発生の予測は、作物シミュレーションモデルを用いて行われた (Nakagawa ら 2003)。さらに、作物シミュレーションモデルによる高温不稔の発生予測は、TGC (Temperature Gradient Chamber) と呼ばれる温度傾斜型チャンバー (Horie ら 1995) 内や人工気象装置内での不稔の発生と温度条件との関係に基づいている (Nakagawa ら 2003)。しかし、このような人為的に制御された環境条件での不稔発生に基づく予測は、実際に圃場で発生する不稔の発生率を大きく見積もっているのではないかと疑問を呈する研究者もいる (Angus 1997)。研究者の間で見解が異なるのは、実際の田畑において、どのような条件で高温不稔が発生するのかが明確でないためである。つまり、現状では温暖化によって高温不稔の発生が大きな問題になるのかわからないのか、また、どのような地域で問題になる可能性があるのか、を断言できる科学的根拠は十分でない。温暖化がイネの収量に及ぼす影響を正しく評価するためには、高温不稔の発生条件の解明が必要である。

一方で、作物シミュレーションモデルによる温暖化が日本のイネ収量に与える影響の評価は、1.5℃程度の開花期の高温耐性の向上が温暖化による不稔の発生を大きく軽減する可能性を示している (Horie ら 1996, Nakagawa ら

2003)。このことから、高温に強いイネ品種の育種、導入は、温暖化対策として有効な対策の一つと考えられる。

不稔の発生条件の解明に加えて、高温耐性品種の育成等の対策技術をその効果と共に示すことは、作物学分野の重要な課題である。この総説では、主として開花期の高温によるイネの不稔に関するこれまでの研究を扱う。まず、高温不稔の発生条件について、これまでの報告を概観する。次に、開花期の高温による不稔発生の機構に関するこれまでの研究を解説し、最後に耐性品種の育成に欠かせない耐性の品種間差異に関する研究の現状について紹介する。

2. 開花期の高温による不稔の発生条件

(1) 圃場における高温不稔の発生温度

Osada ら (1973) は、タイの乾期後半に出穂させたイネにおいて、品種により数%~45%の空秕の発生を観察した。開花期の気温と空秕発生率との関係から、開花期の高温が不稔発生のおもな原因の一つであり、日最高気温が34~35℃の日が続くと受精障害が発生すると考えた。

長江流域における、2003年夏の異常高温による不稔の発生に際しては、中国の研究者による報告がある。王・仲 (2004) は、南京市および溧陽市で高温不稔に関する調査を行い、品種と場所によっては結実率が67%~29%にまで低下したことを報告した。開花期に相当する7月下旬から8月上旬の21日間の日最高気温の平均値は35℃程度で、最高値は39.5℃に達していた。趙ら (2003) は、安徽省内の農村で調査を行い、結実率が60%~32%にまで低下していたことを報告している。開花期に相当する7月23日~8月2日までの10日間の日最高気温は、平均値で37.2℃、最高値で39.6℃であった。また、安徽省馬鞍山市で行った王ら (2004) らの調査では、品種により結実率は90%から18%で、出穂期に当たる7月下旬から8月上

旬の日最高気温の平均値は36.7℃で最高値は39.8℃であった。

2007年には、日本でも関東、東海地方、その他の地域において、35℃を超える猛暑日が頻繁に観測された。石丸ら(2008)は、館林市において、出穂後5日間の最高気温が38℃に達すると不稔率が10%を超える圃場が多かったことを報告している。また、長谷川ら(2008)は、つくば市の精密圃場で発生した不稔について、開花期の日最高気温34℃以上の積算値が不稔の発生率をよく説明すると報告している。

他方、オーストラリアやカリフォルニアでは、日最高気温が40度を超えても稔実に大きな影響はない(Angus 1997)。

以上の報告から、水田条件において、開花期の日最高気温が35℃前後に達すると不稔が発生し始め、40℃近くになると大きく稔実率が低下する場合がある。日本でも、最高気温が38℃に達すると、高温による不稔の発生が確認できる程度に増加し始める。ただし、オーストラリア、カリフォルニアでは最高気温が40℃に達するような場合にも不稔率はあまり高くないようである。このような不稔発生の地域間差は、栽培されているイネ品種の高温耐性の差異に加えて、後で述べるように、気温以外の気象要因にもよっているようである。

(2) 制御環境下における不稔発生の温度条件

1) 疑似日変化条件

金ら(1996)は、TGCと呼ばれる、外気温と平行に気温が日変化する温度傾斜型のチャンバー(Horieら1995)内に小さな水田を造り、出穂前後の7日間の日最高気温の平均値と稔実率との関係を検討した。開花期の高温耐性が中程度と考えられるアキヒカリ(Matsuiら2001a)で、開花前後の7日間の日最高気温の平均値が36℃を超えると不稔が発生し始め、40℃に達すると稔実率が20%に低下した。Oh-eら(2007)は、同じくTGCを用いて開花期の高温耐性がやや強いと考えられる日本晴に高温処理を施した。出穂始期～穂ぞろい期の最高気温が36℃を超えると不稔が10%を超えた。丸山・大場(2006)は、ポット栽培した日本型イネ6品種、インド型イネ2品種を用いたTGCの実験の結果から、50%の不稔を生じる日最高気温(出穂後3日間の平均値)は、日本型品種では品種によって35.3～38.8℃、インド型品種では39.1～39.5℃であったと報告している。草薙・鷺尾(1974)は、屋外の気温変化を擬してサインカーブを描くようにコントロールしたファイトロンを用いた水稻のポット生育試験で、生育期間中の日最高気温を35℃に設定した区で品種により21%～45%の不稔が発生したと報告している。

制御環境下における不稔の発生温度と圃場における発生温度を日本型品種について比べると、TGC内での発生温度がやや低い場合がある。制御環境下での実験と屋外での

調査では、気象の計測位置(圃場実験では群落の直上や近傍で気温を計測していない場合がある)だけでなく、風速、湿度などイネの穂の温度にかかわる(西山・佐竹1981)さまざまな環境が異なる。また、発生温度が低いと考えられる丸山・大場(2006)と草薙・鷺尾(1974)の実験では、材料をポットで栽培している点が共通している。金ら(1996)が用いたTGCでは、ある晴天日の10時～11時に計測された群落の表面温度が気温より2.2～4.0℃低かったと報告されている(本間ら1999)のに対し、草薙・鷺尾(1974)が用いたファイトロンでは、日中、植物体の温度は気温より高かったと報告されている。気温・湿度に加えて、根域環境の違いが植物の体温等を通じて不稔の発生温度に関係しているかもしれない。また、ファイトロンでは、処理室内に大きな温度むらが生じ、植物が遭遇する気温が設定温度と大きく異なる場合がある(草薙・鷺尾1974)。

2) 昼温一定条件

Satake and Yoshida(1978)は、自然光型ファイトロンを用いたインド型品種の高温耐性比較試験で、夜温(16時間)21℃一定とし、昼温(8時間)を種々に変えた場合、開花期5日間の処理により、感受性品種では昼温32℃、耐性品種では38℃で不稔が発生し始めた(稔実率80%)と報告した。Matsuiら(2001b)は日本型品種を用いて同様の実験を行い、夜温(14時間)26℃として昼温(8時間)を種々に変えた6日間の高温処理の結果から、50%の不稔を生じる昼温を感受性品種で37.5℃、耐性品種で40℃と報告している。Weerakonら(2008)は、日本型品種、インド型品種、それぞれ2品種に穂ばらみ期～登熟期まで昼温(6時間)、夜温(18時間)、相対湿度を種々に変えた試験で、相対湿度60%では、昼温34℃で稔実が10%以上低下したことを報告している。

ファイトロン等の環境制御装置が作り出す環境は、再現性が高く、品種間の耐性の差異等を明らかにするのに適している。概して、昼温を一定とした制御環境下では、特に高温に弱い品種を除けば、昼温が35℃を超えると高温による不稔が発生し始め、38℃を超えると耐性品種でも明らかに稔実率が低下するようである。耐性品種と感受性品種の稔実率の差異が顕著となるのは昼温37～38℃である。

高温不稔の発生には、温度だけでなく、高温の持続時間も強く関係している(Satake and Yoshida 1978)。また、高温環境として設定される昼温時間帯には、高温に対する感受性が最も高いとされる開花時刻(Satake and Yoshida 1978)が含まれている。通常、屋外の気温は午後2時前後に最高に達し、開花時刻の気温はそれより低い。風速や湿度、根域環境の違いに加え、このような気温の変化のパターンの違いが不稔の発生に強く関与すると考えられ、昼夜一定条件での不稔発生温度と圃場条件で生じる不稔の発生温度を単純に比較することはできない。実際、日本型品種で比較した場合、昼温一定条件下で高温不稔が発生する昼温

(Matsui ら 2001b, Weerakoon ら 2008) は圃場条件下での最高気温を指標とした発生温度 (石丸ら 2008, 長谷川ら 2008) に比べて、低い傾向がある。

(3) 感受性の時期

Satake and Yoshida (1978) は、ファイトトロンを用いて昼夜温一定の処理を施し、稈実から見たイネの感受性は開花期に最も高く、ついで穂ばらみ期 (出穂 9 日前) の感受性が高いことを示した。長谷川ら (2008) は、2007 年における圃場調査から、出穂前後の 5 日間の 34℃ 以上の気温の積算値が不稔の発生率を比較的好くあらわすことを示しており、Satake and Yoshida (1978) の結果と一致する。一方、石丸ら (2008) は、同年の圃場調査の結果から、あさひの夢の不稔率は出穂前後の 5 日間の最高気温との相関が強かったが、コシヒカリでは出穂前 10 日前後の 5 日間の最高気温との相関が強かったと報告している。コシヒカリは、開花期の高温耐性が中程度のアキヒカリ (Matsui ら 2001b) に比べて、開花期の高温耐性が強いと考えられる (Matsui ら 1997a)。開花期の高温に強い品種では、穂ばらみ期の感受性が相対的に強くなり、不稔発生の主な原因となると解釈できる。

開花期の花の感受性の時期について、Satake and Yoshida (1978) は、気温と高温遭遇時間の異なる 5 日間の高温処理を高温耐性中程度と考えられる品種に対して施し、処理期間中と前後に開花した花の受精率から、高温による不稔は開花当日の高温により発生すると結論した。また、この実験では開花日前後の高温による累積効果は認められていない (佐竹 1990)。

これに対し、開花日前の高温による不稔の発生や受粉障害に対する累積効果を示す報告もある。佐藤ら (1973) は昼温 (6 時～19 時) 35℃、夜温 (19 時～6 時) 30℃ 3 日間の高温処理を開花期の水稻農林 17 号に施し、処理 1 日目～2 日目および処理後 1 日目～3 日目に開花した小花の不稔率が 10% 以下であったのに対し、処理開始から 3 日目に開花した小花の不稔率が 25% と最も高かったことを報告している。この結果は、開花日前の高温の累積効果を示している。Matsui ら (2000b) は、葯の不裂開について開花日前の高温の累積効果を認めている。また、鍋島ら (1988) は、開花期のササニシキに 40℃、相対湿度 80% で 2 時間 (9 時～11 時) の高温処理を施し、小花の着生位置を基に高温遭遇日と不稔率との関係を検討し、開花 1 日～2 日前に高温に遭遇した小花の不稔率が開花当日に高温に遭遇した小花の不稔率よりも高かったと報告している。

Satake and Yoshida (1978) は、さらに、開花日の花の感受性の時間帯についても検討を加えている。開花期の高温耐性中程度の品種を用い、開花期の異なる時間帯に高温に遭遇させ、不稔率を調査した結果、高温に対する感受性は、開花時に最も強かった。

開花期の不稔は高夜温によっても引き起こされる。夜温

が 32～33℃ に達すると不稔が発生する (Satake and Yoshida 1978, Cheng ら 2009)。昼温により引き起こされる不稔の発生に及ぼす夜温の影響については明らかになっていない。

以上より、不稔の発生からみたイネの高温に対する感受性が、開花期と穂ばらみ期に高まることは間違いない。ただし、開花日の高温により生じる不稔には、開花時の気温が強く関わるために、単純に他の日や時期と感受性の強弱を比較することはできない。Satake and Yoshida (1978) のデータを詳細にみると、高温処理開始直後 (38℃、1 時間以内) に開花した花では不稔の発生率が低く、また、開花前日に著しい高温 (41℃、4 時間) に遭遇すると翌日に開花した花にも不稔を生じる場合がある。このことから、開花時間帯でも、ごく短時間の高温を与えた場合、また、開花時刻以外の気温が不稔にかかわっている場合、たとえば、夜温が極端に高い場合や、開花時刻後に大きく気温が上昇する場合には、開花日以前の高温による不稔の発生が相対的に増すと考えられる。時期による高温感受性の強弱は、どのような環境条件を想定するかによる。

(4) 湿度の影響

高温による不稔は、乾燥地域や乾期作において、よく観察される (Osada ら 1973, Matsushima ら 1982)。また、乾燥地域の研究者には、高温による不稔の原因が花粉の乾燥であるとするものもある (Roy and Acharya 1981)。これらのことから、乾燥は高温不稔を助長する要因の一つと考えられてきた。しかし、制御環境下では、高湿度が高温による不稔発生を助長するという報告が多い。

Matsushima ら (1982) は、スーダンの砂漠という極端な高温乾燥条件で、灌漑を行いイネの周年栽培試験を行なった。出穂期を中心とした 10 日間の午前 8 時の相対湿度が低い場合に高温による不受精が発生しやすかったと報告している (Matsushima ら 1982)。ただし、気温と午前 8 時の相対湿度との間の関係は吟味されておらず、低い相対湿度での不受精の増加が空気乾燥によるものとは断定できない。

西山・佐竹 (1981) は、制御環境下でのインド型品種を用いた実験において、高温条件下では湿度の低い条件で稈実率が高まる傾向を認めた。同様の傾向は日本型品種でも認められている (鍋島ら 1988, Matsui ら 1997a, Weerakoon ら 2008)。湿度は籾の温度に影響を与える (Nishiyama 1981)。鍋島ら (1988) は、恒温恒湿器を用いて開花期の日本型品種に 30 分間の異なる温度湿度処理を与え、同じ気温でも高湿度条件で籾の温度がより高くなること、籾の温度を指標とすることで、異なる高温・相対湿度条件下における不稔籾および発育停止籾の発生率をよく説明できるとしている。同様に、Weerakoon ら (2008) は、穂ばらみ期から成熟期まで自然光型ファイトトロンを用いて異なる温湿度処理を施し、同じ気温では高湿度で不稔の発生が多く、実験に用いたインド型品種、日本型品種それぞれ 2 品種では、気温よりも籾表面温度を用いることによって異なる

る温湿度条件下での不稔の発生がよく説明できることを認めている。これらの報告は、高湿度が穂温を高めることを通じて高温不稔の発生を助長することを示している (Weerakoon ら 2008)。

吉本ら (2007) は、極端な乾燥熱風 (最高気温 40℃ 以上、相対湿度 20% 以下) が吹き付けるオーストラリア・リベリナ地域の水田、および、高湿度 (気温 35℃、湿度 70%) で弱風条件の湖北省荊州市の水田において、気象と穂温を観測し、42℃、相対湿度 15% の熱風が水田に吹き込んだ場合、群落内の穂温は気温より 7 度も低く 35℃ 程度であったこと、対照的に、高湿度弱風条件下で穂温が気温よりも 4℃ 高くなった事例を報告している。この報告は、制御環境下だけでなく、圃場条件でも穂温を参照することの重要性を示している。

以上のように、これまでのところ、ファイトトロンにおいても、圃場条件においても、空気の乾燥により不稔が増すという証拠はない。むしろ、高い湿度は、おそらく穂温の上昇を通じて、不稔の発生を助長する場合がある。

(5) 大気中の CO₂ 濃度の影響

地球の温暖化は、CO₂ をはじめとする大気中の温室効果ガス濃度の上昇によって引き起こされる。大気中の CO₂ 濃度の上昇が高温不稔の発生に何らかの影響を及ぼすならば、温暖化が高温不稔の発生に及ぼす影響を評価する場合に、CO₂ 濃度の影響を正しく反映させる必要がある。

金ら (1996) は、TGC を用いて移植期から成熟期まで群落状態のイネに対して高温 CO₂ 倍增処理を施し、高 CO₂ 濃度条件下では、より低い温度で高温による不稔が発生することを示した。CO₂ 濃度の倍增により、不稔の発生から見た花の感受性は、1.9℃ 高まった (Nakagawa ら 2003)。Matsui ら (1997b) は、オープントップチャンバーを用いて、群落状態のイネに対し移植期から成熟期までの高温 (外気 + 4℃) 高 CO₂ 濃度 (外気 + 300 μmol⁻¹) 処理を施して、同様に高 CO₂ 濃度処理が不稔の発生を助長することを示し、柱頭上の発芽花粉の数から、この CO₂ 濃度の違いによる不稔の発生の差異は気温にして 1~2℃ に相当すると評価した。長期の高 CO₂ 濃度条件は通常の CO₂ 濃度条件に比べて葉の気孔開度の減少による蒸散抑制を通じて穂温を高める (本間ら 1996) ことから、穂温の上昇が原因の一つと考えられる。これについて、長谷川ら (2006) は、蒸散抑制剤を用いて、イネの群落蒸散の抑制が不稔の発生を引き起こすことを実証している。また、長谷川ら (2008) は、施肥窒素量が少ない場合に不稔の発生がより多かったことを指摘している。高 CO₂ 濃度による施肥効果は、同化量を増すことで稲体の窒素濃度を下げる場合がある (Kim ら 2003) ことから、高い大気中 CO₂ 濃度は稲体の窒素濃度の低下を通じて不稔の発生を助長している可能性もある。ただし、Osada ら (1973) は、窒素の多施用による若干の稔実率の低下を報告している。また、Cheng ら (2008) は、

制御環境下において高夜温により発生した不稔の発生には高 CO₂ 濃度の影響はなかったことを報告している。

大気中 CO₂ 濃度が高温不稔の発生に及ぼす影響については、影響の大きさ、作用の仕組みの両方について、まだ不明な点が多く、さらに検討が必要である。

3. 高温不稔の発生の仕組み

(1) 不稔の直接の原因となるプロセス

Osada ら (1973) が、タイで発生した不稔がヨード反応を示さないことから、不稔の原因は受精であることを確認したのち、主にファイトトロンを用いて高温不稔発生の仕組みの解明が試みられてきた。佐藤ら (1973) は、ファイトトロンを用いて開花期に 3 日間高温処理 (35/30℃) されたイネで、花粉の充実不良、開葯不良を観察し、これが不稔の原因と考えた。Weerakoon ら (2008) も穂ばらみ期~成熟期の高温条件下 (36, 34/30℃, 60%, 80% R.H.) において充実花粉の減少と受粉不良を報告している。Satake and Yoashida (1978) は、ファイトトロンを用いて、高温不稔を発生させる高温条件下で健全な花粉を用いた人工授粉を行い、開花中に極端な高温 (41℃) に遭遇させた場合を除いては、不稔の原因が雌蕊側でないことを示した。さらに、高温条件下における開葯や受粉、柱頭上での花粉の発芽を詳細に観察し、開花期の高温により不稔を生じやすい品種では、開葯の不良もしくは開葯位置の遅れによる受粉不良が受精の原因であり、高温に強い品種では、受粉後の花粉の発芽不良が主な原因であるとした。鍋島ら (1988) は、40℃、2 時間 (9 時~11 時、湿度 80%) の高温処理を施した日本晴、ササニシキの受粉調査から、開花当日の高温により開葯の不良が認められたこと、開花 1~2 日前の高温により開花日の高温よりも多くの不稔を生じたが、受粉不良は見られず、花粉の発芽不良及び花粉管の伸長不良が観察されたことを報告している。Matsui ら (2001b) は、日本型イネ 9 品種にファイトトロンを用いて 8 時間、6 日間の高温処理を施し、昼温 37.5℃ 条件下で開花した花では受粉不良が不稔の主な原因と考えられたが、昼温 40℃ では、花粉の発芽以降の過程にも悪影響が認められたと報告している。また、Matsui ら (2005) は、高温高湿度 (昼温 37℃、6 時間、> 90% R.H.) 3 日間の処理で、ほぼすべての葯が裂開していたにもかかわらず、多くの花粉が葯内に残り、受粉不良となったことを観察した。

不稔の原因が受精であり、受精の原因が主に雄蕊の側にあるという点では多くの研究者の見解が一致している。高温により、葯の裂開・花粉の飛散の不良による受粉障害、花粉の発育不良・発芽障害、花粉管の伸長阻害などを生じるが、そのいずれが不稔の主な原因となるかは研究者の報告によって異なっている。おそらく、処理方法や環境の違い、品種の違いによりイネの反応が異なるものと推察される。大ざっぱに見て、受粉不良については、開花日を含む気温が高くなるほど不裂開が多くなり (Satake and

Yoshida 1978, Matsui ら 2001b), 高湿度, 弱風条件下で気温がそれほど高くない場合には, 葯は裂開するが, 花粉が葯からこぼれないことが原因となる (Matsui ら 2005) ようである。花粉の障害は, 最高気温や夜温が高い場合 (佐藤ら 1973, Satake and Yoshida 1978, 鍋島ら 1988, Cheng ら 2008, Weerakoon ら 2008) にしばしば認められる。イネの受粉能力が高い場合には発芽不良が不稔の原因となる場合があるようである (Satake and Yoshida 1978)。後に述べるように, 葯の裂開には花粉が重要な働きをしていると考えられ, 葯の不裂開には花粉の障害も関わっている可能性がある。

実際の不稔発生場面において, どのプロセスが不稔の直接の原因であるかは, 耐性品種を育成するうえで重要な情報かもしれない。不稔が発生している現場において, あるいは将来予測される気象条件のもとで, どのプロセスが不稔の直接の原因となるかについて検討が必要である。

(2) イネの開葯のメカニズムと高温による開葯阻害に関する仮説

イネの開葯のプロセスは, 葯壁の単純な乾燥と考えられている (星川 1990)。しかし, 開花時の高温は葯壁の乾燥を促進すると考えられ, 開葯を単純な乾燥プロセスと考えると, 高温が葯の裂開を阻害する現象を説明することはできない。Matsui ら (1999b) は, 人工気象装置内で開花するイネでは葯の裂開時に花粉がわずかに膨張し, 花粉の直径と葯の裂開には相関が認められること (Matsui ら 1999a), 閉花受粉するオオムギでは雌蕊や葯への物理的な刺激が開葯と花粉の膨張を引き起こすこと (Matsui ら 2000a) などから, 花粉の膨張が開葯の重要な原動力の一つであると考えている。実際, 開葯不良が生じる高温条件下では, 開花時の花粉の直径が常温条件下における直径よりもわずかに小さく, 花粉の膨張が開葯の原動力であるという仮説に符合する (Matsui ら 2000b)。しかし, 花粉の膨張の生理的な仕組みについては不明な点が多く (Matsui ら 2000c), また, 自然条件下でも開葯時に同様の膨張が起こっているかは確認されていない。

4. 開花時の高温による不稔発生を回避する形質

(1) 不稔を回避する仕組み

すでに述べたように, 高温不稔の被害地域からはきわめて大きな品種による不稔の発生程度の違いが報告されている。しかし, 多くの場合, 圃場における不稔の発生は, 登熟期に判明する。したがって, どのようにして品種間に大きな稔実の差異が生じたかを圃場条件で詳細に検討することは困難な場合が多い。このため, 耐性のメカニズムや耐性にかかわる形質については, 多くの場合, 人為的に制御された高温環境や, 通常の圃場条件で検討されてきた。これまでに, 高温不稔を回避するための形質として研究が進められているのは, 受粉の安定性, 早朝開花性, 低穂温,



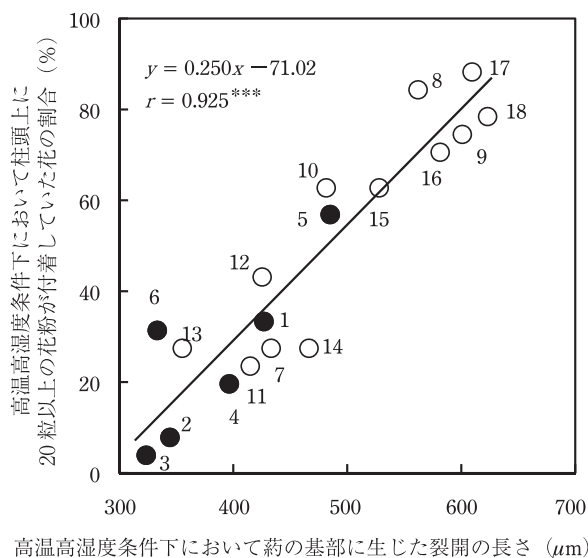
第1図 日本のイネ品種に見られる葯の裂開の品種間変異。品種：左から, 無芒愛国, 銀坊主, 保村3号, 曲玉。基部(下)の裂開が大きい品種では受粉が安定する傾向がある。

である。

開花期以外の時期の高温感受性も品種によって異なると考えられるが, この点については明らかになっていない。

(2) 受粉の安定性

Satake and Yoshida (1978) は, ファイトトロンを用いた再現性のある制御環境下で, インド型品種を用いて開花期の高温による不稔に対する耐性の品種間差異を検討し, 受粉能力の差異が高温耐性にかかわっていることを示した。このような高温条件下における受粉能力の品種間差異は, 常温条件下における受粉能力と相関をもっており, 不稔を生じないような低い温度でも受粉能力が耐性の指標として利用できる可能性がある (Mackill ら 1982)。受粉能力の差異は, 高温条件下における葯の裂開のタイミングと裂開力によって決定される。すなわち, 高温耐性品種の N22 では, 開花時に葯がまだ穎内にあるうちに完全に裂開するのに対し, 耐性の弱い品種である BKN6624 では, 葯が穎の外に垂れ下がったところに完全に裂開するものがみられる程度であり, このため, 両品種の受粉数に大きな差が生じていた (Satake and Yoshida 1978, 佐竹 1990)。IRRI は, 現在も N22 を高温耐性をもつ対照品種としているが, これまでに N22 を超える耐性の品種は見つかっていないようである。Matsui ら (2001b) は日本型品種を用いて同様の実験を行い, 昼温 37.5℃ の条件では, 受粉能力の差異が高温耐性を決定し, 40℃ の条件では, これに加えて, 花粉発芽以降の過程も耐性の品種間差異に関与することを示している。また, Matsui ら (2000b) は, 制御環境下における高温耐性が強い日本晴と弱いヒノヒカリの花粉粒の直径の変化と葯の裂開能力との関係から, ヒノヒカリの葯に比べて日本晴の葯は, 花粉膨張により生じる葯内の圧力に対し容易に裂開すると推察した。高温条件下での稔実率と葯のセプタムにおける裂開腔の発達の間には相関が認められ (Matsui ら 2001a, 2002), 高温条件下における葯の裂開力にはセプタムにお



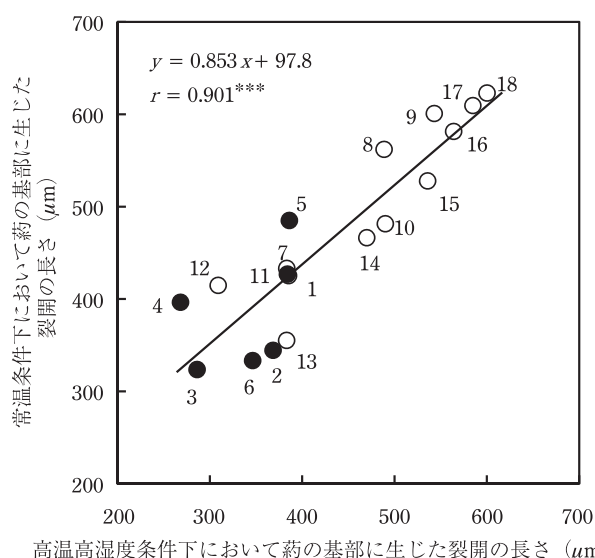
第2図 高温高湿度条件下（昼温37℃，6時間，>90% R.H.）における葯基部に生じた裂開の長さ（μm）と受粉の安定性との関係（Matsui ら 2005）。図中番号は品種を表す：1 三桂草，2 WAB450-1-B-P-38-HB，3 タカナリ，4 IR72，5 IR65564-44-2-2，6 Banten，7 染分，8 保村3号，9 コシヒカリ，10 日本晴，11 穀良都，12 銀坊主，13 不作不知，14 竹成，15 平一本，16 曲玉，17 亀治2号，18 金南風。○日本の品種，●海外の品種。

る裂開腔の発達程度が関与している可能性がある。

開穎に前後して，イネの葯の基部および頂部に裂開が生じる（品種によっては基部と頂部に生じた裂開がつながる場合もある）。その裂開の形状は，品種によって異なることが古くから知られている（盛永・栗山 1944，小倉 1951，第1図参照）。裂開の形状の差異は，受粉の安定性に関わっている（Matsui and Kagata 2003）。Matsui ら（2005）は高温高湿度条件下（昼温37℃，6時間，>90% R.H.）で国内外の品種の受粉を観察し，受粉の安定性と葯の基部の裂開部の長さとの間に強い相関関係を見つけた（第2図）。高温高湿度環境下では，日本の品種の受粉は海外の品種に比べて安定していたが，これは，日本の品種の葯基部の裂開部が海外の品種に比べて大きいためと考えられた。また，高温条件下における基部の裂開の長さと常温条件下でのそれとの間には強い正の相関関係が認められる（第3図）。このことから，葯基部の裂開の長さは高温耐性系統の選抜のための簡便なマーカーとしても役立つであろう。

(3) 早朝開花性

Satake and Yoshida (1978) が示したように，不稔の発生から見たイネの高温感受性は開花時に高まる。イネの花は，正午までの時間帯に一斉に開花する場合が多い。開花時の高温が不稔の直接の原因であり，より早い時刻の環境が開花・受精に有利であれば，早朝に開花する花は，高温を避けて開花・受精を終えることができ，受精に有利であると考えられる（西山・佐竹 1981）。今木ら（1987）は，最高気温が39℃（11時～14時）夜温27℃（19時～6時）とな



第3図 高温高湿度条件下における葯基部に生じる裂開の長さと常温条件下におけるそれとの関係（Matsui ら 2005）。図中シンボルと数字は第2図と同じ。

るように気温を日変化させた温度制御ガラス室を用い，密陽23号，青々の開花のピークがコシヒカリよりも2時間早いこと，密陽23号では早く開花した穎果の登熟歩合が高温時間帯及びその後咲いた花よりも高いこと，コシヒカリでは最高気温に達する前に開花した花の柱頭に付着していた花粉の数が最高気温に達した後に開花したものよりも多かったことを報告している。この報告は，制御環境下ではあるが，早朝開花の有利性を実際に示している。開花時刻は環境の影響を受けるが，遺伝的にも制御されており，交配により早朝開花の性質を導入することができる（Nishiyama and Blanco 1981）。近年，温暖化対策の一環として，IRRIにおいて，早朝開花品種の探索が再び活発に行われている（Sheehy ら 2005，Heuer and Howell 2007）。*Oryza sativa* の中にも，早朝6時に開花する系統があるようで，今後は，圃場における効果の確認と早朝開花に関与するQTLのマッピングが行われるようである（Heuer and Howell 2007）。

(4) 穂温

穂の温度もしくは初穂の温度は，高温不稔の発生の原因となる生理的な障害に直接関わる重要な要因であると考えられる（西山・佐竹 1981）。同じ環境条件下でも初穂の温度は品種により異なる（Weerakoon ら 2008）。福岡ら（2007）は，異なる生態型を含む21品種のイネの穂の蒸散コンダクタンスに，0.11～0.79 cm s⁻¹の大きな品種間差異が存在することを認めた。さらに，吉本（2007）は，この報告をふまえて，穂温推定モデルを用いて蒸散コンダクタンスと穂温との関係を解析し，0.11～0.79 cm s⁻¹のコンダクタンスの違いは，日本のようなやや湿潤な条件でも3.5℃，オーストラリア，リベリナのような乾燥した条件では5℃もの

穂温の違いを生じることを示した。これまでに報告された耐性品種と感受性品種の耐性の品種間差異は、せいぜい4.5~6.5℃であり、低穂温による高温回避の効果は条件次第でそれに匹敵すると期待される。

穂の温度は蒸散の影響だけでなく日射の影響を強く受ける。このため、穂の位置が低く、止め葉に隠れるような場合には、止め葉が穂への直射を遮ることにより穂温が低くなり、高温条件下での受精に有利となる場合があると考えられる(丸山・大場 2006)。

5. おわりに

イネの高温不稔研究に強く求められているのは以下の2点であろう。1つは、予測される気候変動のもとで、どのような地域にどの程度不稔が生じるかをできるだけ正確に評価することである。もう1つは、耐性品種の育成を含めて対策技術を確立し、その効果・限界を明確にすることである。

不稔予測のためには、どのような条件で不稔が発生するかを明確にする必要がある。しかし、圃場条件や制御環境下における不稔の発生条件や感受性時期に関するこれまでの研究の結果は、一致していない場合がある。すでに述べたように、その一部は、処理方法の違いや品種間差異によっていと考えられるが、気温以外の気象要因、すなわち、湿度、風速、日射等も穂の温度を通じて観察結果に大きな影響を及ぼしていると考えられる。Oueら(2005)やYoshimotoら(2005)が提案する穂温を推定するモデルは、CO₂濃度や湿度を含む様々な物理環境や稲体の条件が穂温を通じて不稔の発生とどのようににかかわっているかを明確にすることにより、穂温以外の要因と不稔の発生とのかかわりの理解を助ける。また、さらに、不稔の発生を気象要因から予測・評価する上で重要な役割を果たすと期待される。

耐性については、関連すると考えられる3つの形質、受粉の安定性、早朝開花性、穂温に関する研究が進められている。いずれの形質も、数℃の耐性の向上の効果が期待されるが、それらの期待は、制御環境下や、不稔が発生しない屋外条件での観察や実験の結果に基づいており、不稔が発生する現場でどの程度の効果があるかの検討は十分でない。それぞれの形質がどのような環境で、どの程度の効果を持つかを不稔発生の現場での観察や実験を通じて明確にする必要があるだろう。

地球の温暖化が現実味を帯び、高温不稔に関する研究が盛んにおこなわれるようになってきた。これまでは、実際の高温不稔がどのような環境でどのような仕組みにより引き起こされるかについての情報が十分でなかったこともあり、「とりあえず高温に遭遇させる」という研究が中心であったように感じる。今後は、不稔発生地域との連携による現場でのデータ収集、穂温推定モデル等を援用した不稔発生条件や耐性の理解、それに基づいた制御環境による実験や耐性品種の選抜法の確立へと研究をすすめる必要がある。

と考える。

謝辞：この総説をまとめるにあたり、文献を紹介いただいた、中国江蘇省農業科学院の王才林教授、農業環境技術研究所の吉本真由美博士および島根大学の小林和広博士にお礼申し上げます。

引用文献

- Angus, J. 1997. Rice production. A book review on 'Modeling the Impact of Climate Change on Rice Production in Asia'. *Field Crops Res.* 52 : 286–287.
- Cruz, R.V., H. Harasawa, M. Lal, S. Wu, Y. Anokhin, B. Punsalma, Y. Honda, M. Jafari, C. Li and N. Nuu Ninh 2007. Asia climate change 2007 : Impacts, Adaptation and Vulnerability. In Parry, M.L., O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden and C.E. Hanson, eds., *Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge. 469–506.
- Cheng, W., H. Sakai, K. Yagi and T. Hasegawa 2008. Interactions of elevated (CO₂) and night temperature on rice growth and yield. *Agric. Forest Meteorol.* 149 : 51–58.
- 長谷川利拡・福岡峰彦・吉本真由美・酒井英光 2006. 蒸散抑制処理による群落温度の上昇はイネの不稔を増やした。日作紀 75(別 1) : 226–227.
- 長谷川利拡・石丸努・近藤始彦・桑形恒男・内海美砂子・福岡峰彦・吉本真由美 2008. 2007 年の夏季高温条件における水稻不稔歩合の変動要因の解析。日作紀 77(別 1) : 368–369.
- Heuer, S. and G.J. Howell 2007. Maintaining spikelet fertility at high temperatures : tolerance or avoidance? Cool rice for a warmer world. *Abstracts.* 14–15.
- 本間香貴・中川博視・堀江武・大西宏明・金漢龍 1996. 高温高 CO₂ 濃度がイネの生育収量に及ぼす影響。第9報 葉温および穂温に与える影響。日作紀 65(別 2) : 89–90.
- 本間香貴・中川博視・堀江武・大西宏明・金漢龍・大西政夫 1999. 群落表面温度の隔測に基づく高温・高 CO₂ 濃度環境下の水稻の蒸散・熱収支特性の解析。日作紀 68 : 137–145.
- Horie, T., H. Nakagawa, J. Nakano, K. Hamotani and H.Y. Kim 1995. Temperature gradient chambers for research on global environment change. III. A system designed for rice in Kyoto, Japan. *Plant Cell Environ.* 18 : 1064–1069.
- Horie, T., T. Matsui, H. Nakagawa and K. Omasa 1996. Effect of elevated CO₂ and global climate change on rice yield in Japan. In Omasa, K., K. Kai, H. Taoda, Z. Uchijima and M. Yishino eds., *Climate Change and Plants in East Asia*. Springer-verlag, Tokyo. 39–56.
- 星川清親 1990. 開花・受精・穎果の発達。松尾孝嶺・清水正治・角田重三郎・村田吉男・熊澤喜久雄・蓬原雄三・星川清親・前田英三・山崎耕字編, 稲学大成 第一巻 形態編。農山漁村文化協会, 東京. 273–306.
- 福岡峰彦・吉本真由美・長谷川利拡 2007. イネの穂における蒸散特性の品種間差異とその動態。農業気象学会 2007 年春季大会講演要旨 : 15.
- 今木正・徳永修司・尾原伸哉 1987. 開花時刻から見た水稻の開花期高温障害について。日作紀 56(別 2) : 209–210.

- 石丸努・長谷川利雄・近藤始彦 2008. 2007 年におけるイネの不稔発生の実態調査. 日作紀77(別1) : 366-367.
- Kim, H.Y., M. Lieffering, K. Kobayashi, M. Okada and S. Miura 2003. Seasonal change in the effect of elevated CO₂ on rice at three levels of nitrogen supply : a free air CO₂ enrichment (FACE) experiment. *Global Change Biol.* 9 : 826-837.
- 金漢龍・堀江武・中川博視・和田晋征 1996. 高温・高 CO₂ 環境が水稻の生育・収量に及ぼす影響について. 第2報 収量および収量構成要素について. 日作紀 65 : 644-651.
- 草薙得一・鷺尾養 1974. 中国農業試験場の環境調節施設について. 中国農業試験場報告 A 23 : 53-89.
- Mackill, D.J., W.R. Coffman and J.N. Rutger 1982. Pollen shedding and combining ability for high temperature tolerance in rice. *Crop Sci.* 22 : 730-732.
- 丸山篤志・大場和彦 2006. TGC を用いた水稻8品種の受精に対する高温の影響評価. 日本農業気象学会2006年度春季大会講演要旨 : 34.
- Matsui, T., K. Omasa and T. Horie 1997a. High temperature-induced spikelet sterility of japonica rice at flowering in relation to air temperature, humidity and wind velocity conditions. *Jpn. J. Crop Sci.* 66 : 449-455.
- Matsui, T., K. Omasa and T. Horie 1997b. Effect of high temperature and CO₂ concentration on spikelet sterility in indica rice. *Field Crop. Res.* 51 : 213-219.
- Matsui, T., K. Omasa and T. Horie 1999a. Rapid swelling of pollen grains in response to floret opening unfolds anther locules in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Prod. Sci.* 2 : 196-199.
- Matsui, T., K. Omasa and T. Horie 1999b. Mechanism of anther dehiscence in rice (*Oryza sativa* L.). *Ann. Bot.* 84 : 501-506.
- Matsui, T., K. Omasa and T. Horie 2000a. Anther dehiscence in two-rowed barley (*Hordeum distichum*) triggered by mechanical stimulation. *J. Exp. Bot.* 51 : 1319-1321.
- Matsui, T., K. Omasa and T. Horie 2000b. High temperature at flowering inhibits swelling of pollen grains, a driving force for thecae dehiscence in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Prod. Sci.* 3 : 430-434.
- Matsui, T., K. Omasa and T. Horie 2000c. Mechanism of septum opening in anther of two-rowed barley (*Hordeum vulgare* L.). *Ann. Bot.* 86 : 47-51.
- Matsui, T., K. Omasa and T. Horie 2001a. Comparison between anthers of two rice (*Oryza sativa* L.) cultivars with tolerance to high temperatures at flowering or susceptibility. *Plant Prod. Sci.* 4 : 36-40.
- Matsui, T., K. Omasa and T. Horie 2001b. The difference in sterility due to high temperature during the flowering period among japonica-rice varieties. *Plant Prod. Sci.* 4 : 90-93.
- Matsui, T. and K. Omasa 2002. Rice (*Oryza sativa* L.) cultivar tolerant to high temperature at flowering : anther characteristics. *Ann. Bot.* 89 : 683-687.
- Matsui, T. and H. Kagata 2003. Characteristics of floral organs related to reliable self-pollination in rice (*Oryza sativa* L.). *Ann. Bot.* 91 : 473-477.
- Matsui, T., K. Kobayashi, H. Kagata and T. Horie 2005. Correlation between viability of pollination and length of basal dehiscence of the theca in rice under a hot and humid condition. *Plant Prod. Sci.* 8 : 109-114.
- Matsushima, S., H. Ikewada, A. Maeda, S. Honda and H. Niki 1982. Studies on rice cultivation in the tropics. 1. Yielding and ripening responses of the rice plant to the extremely hot and dry climate in Sudan. *Jpn. J. Trop. Agr.* 26 : 19-25.
- 盛永俊太郎・栗山英雄 1944. 稲属植物の葯. 植物学雑誌 58 : 688-690.
- 鍋島学・江幡守衛・石川雅士 1988. 開花期における稲の高温乾燥障害に関する研究. -高温による受精障害-. 日作東海支報 105 : 1-2.
- Nakagawa, H., T. Horie and T. Matsui 2003. Effects of climate change on rice production and adaptive technologies. In Mew, T.W., D.S. Brar, S. Peng, D. Dawe and B. Hardy eds., *Rice Science : Innovations and Impact for Livelihood*. International Rice Research Institute, Los Banos. 635-658.
- Nishiyama, I. 1981. Temperature inside the flower of rice plants. *Jpn. J. Crop Sci.* 50 : 54-58.
- Nishiyama, I. and L. Blanco 1980. Avoidance of high temperature sterility by flower opening in the early morning. *JARQ* 14 : 116-117.
- 西山岩男・佐竹徹夫 1981. イネの高温による障害の研究. 熱帯農業 25 : 14-19.
- 小倉忠治 1951. 水稻の開花. 佐々木喬監修, 総合作物学食用作物編 稲作の部. 地球出版, 東京. 228-247.
- Oh-e, I., K. Saitoh and T. Kuroda 2007. Effect of high temperature on growth, yield, and dry-matter production of rice growth in paddy field. *Plant Prod. Sci.* 10 : 412-422.
- Osada, A., V. Saciplapa, M. Rahong, S. Dhammanuvong and H. Chakrabandho 1973. Abnormal occurrence of empty grains of indica rice plants in the dry, hot season in Thailand. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 42 : 103-109.
- Oue, H., M. Yoshimoto and K. Kobayashi 2005. Effect of free - air CO₂ enrichment on leaf and panicle temperatures of rice at heading and flowering stage. *Phyton* 45(4) : 117-124.
- Roy, A. and N. Acharya 1981. Temperature tolerance. *Intern. Rice Res. Newsl.* 6(4) : 9-10.
- 佐竹徹夫 1990. 高温障害. 松尾孝嶺・清水正治・角田重三郎・村田吉男・熊澤喜久雄・蓬原雄三・星川清親・石原邦・平田熙・石井龍一編, 稲学大成 第二巻 生理編. 農山漁村文化協会, 東京. 633-639.
- Satake, T. and S. Yoshida 1978. High temperature-induced sterility in indica rice at flowering. *Jpn. J. Crop Sci.* 47 : 6-10.
- 佐藤庚・稲葉健吾・戸沢正隆 1973. 高温による水稻の稔実障害に関する研究. 第1報 幼穂形成期以降の生育時期別高温処理が稔実に及ぼす影響. 日作紀 42 : 207-213.
- Sheehy, J., A. Elmid, G. Centeno and P. Pablico 2005. Searching for new plants for climate change. *J. Agric. Meteorol.* 60 : 463-468.
- Wang, C., J. Yang, J. Wa and Q. Cai 2004. Influence of high and low temperature stress on fertility and yield of rice (*Oryza sativa* L.) : Case study with the Yangtze River rice cropping region in China. *World Rice Research Conference 2004. Abstract.* 97.
- 王才林・仲維効 2004. 高温对水稻结实率的影响及其防御对策. 江蘇農業科学 2004 : 15-18.
- 王華銀・張駿・王志潤 2004. 水稻高温熱害調査分析及座対技術探討. 安徽農學通報 2004, 10 : 24, 39.
- Weerakoon, W.M.W., A. Maruyama and K. Ohba 2008. Impact of humidity on temperature-induced grain sterility in rice (*Oryza sativa* L.). *J. Agron. Crop Sci.* 194 : 135-140.

Yoshimoto, M., H. Oue, N. Takahashi and K. Kobayashi 2005. The Effect of FACE (Free – Air CO₂ Enrichment) on temperature and transpiration of rice panicle at flowering stage. *J. Agric. Meteorol.* 60 : 597 – 600.

吉本真由美 2007. イネの高温不稔を群落微気象モデルで解析する. 第23回気象環境研究会資料. 大気環境変化と植物の応答. 農業環境技術研究所, つくば. 71 – 77.

吉本真由美・松井勤・小林和広・中川博視・福岡峰彦・長谷川利弘 2007. 穂温推定モデルによる水稻の高温不稔の気象的要因の解明. *日作紀* 76 (別 2) : 162 – 163.

趙為民・吳金龍・褚敬青 2003. 持續高温對雜交稻結實率影響的調查. *安徽農學通報* 2003, 9 : 33 – 34.

Floret Sterility Induced by High Temperatures at the Flowering Stage in Rice (*Oryza sativa* L.): Tsutomu MATSUI (*Fac. of App. Boil. Sci., Gifu Univ., 1-1, Yanagido, Gifu 501-1193, Japan*)

Abstract : Projected global warming is expected to increase the occurrence of high-temperature-induced floret sterility in rice. Elucidation of the conditions that induce and prevent the sterility would help researchers to predict the impact of climate change on rice yield and to develop countermeasures against yield losses that might result from the high temperatures. This paper describes the floret sterility induced by high temperature especially at the flowering stage. I first surveyed the reports on the conditions that induce floret sterility, and then reviewed the studies on the mechanism of the occurrence. Finally, I reviewed the studies on the tolerance to sterility-inducing high temperatures at the flowering stage.

Key words : Flowering stage, Flowering time, Global warming, Heat-induced floret sterility, Panicle temperature, Pollination, Rice.
