

## イネ開花時の高温不稔発生要因および関連形質の解明

松井勤(岐阜大学)・小林和広(鳥根大学)

開花期頃の異常高温が水稻の稔実を大きく低下させて、減収をもたらす恐れがあることは、40年以上前から指摘されてきた。地球温暖化とともに、高温不稔発生のメカニズム解明、予測精度の向上、対策技術の開発などの必要性が高まっている。被推薦者の1人松井勤氏は、1990年代から高温不稔のメカニズム解明に取り組み、2003年には「水稻の開花期の高温による不稔と葯の裂開機構に関する研究」の業績で、第9回の日本作物学会研究奨励賞を受賞した。研究奨励賞の業績では、葯の裂開過程や開穎との同期性を精緻に調査し、鱗被膨張などの物理的的刺激が引き金となって、花粉粒が膨張し、これが原動力となって開葯を引き起こすというメカニズムを解明し、高く評価された。また、日本型稲品種間で高温不稔に対する反応が大きく異なり、それが葯の形態による可能性があることも指摘した(業績1)。

奨励賞受賞後、松井氏は小林和広氏と共同で、開花期高温不稔に関する研究を次の3つの分野で大きく発展させた。

1. 高温常襲地帯における高温不稔発生の実態と変動要因の解明
2. 高温耐性に及ぼす品種間差異と遺伝的背景との関連の解明
3. 開花時刻に及ぼす環境要因および内生物質の影響の解明

業績の多くは両氏が共同で発案、実施したものであるが、松井氏は主に高温不稔の品種間差異について形態特性と遺伝的背景との関連の解明を、小林氏は主に高温感受性が高い開花時刻に着目して、その変動要因の解明を主導した。その成果は以下のように要約される。

### 1. 高温常襲地帯における高温不稔発生の実態と変動要因の解明

両氏が研究を開始した1990年代から2000年代前半は、今日ほど猛暑日の出現がなく、高温不稔の研究は主に人工気象室などの室内実験で行われていた。過去の研究から、高温不稔は開花時の最高気温が34~35°Cを超えると多発することが報告されていたが、オーストラリアCSIROのJohn Angus博士とのやり取りの中で、オーストラリアでは最高気温が40°Cに到達するのに、イネの高温不稔による減収は観測されていないとの情報を得た。一方、中国江蘇省農業科学院のCailin Wang博士からは、2003年に中国長江中流域で高温不稔による減収被害があった。これらを契機に、2004年頃から高温常襲地帯における屋外圃場における不稔発生実態に関する研究を開始した。

オーストラリアの水田地帯は、高温であるが乾燥している。このため蒸散による熱の持ち去りが大きく、群落温度が気温よりも低くなって高温不稔が回避されているという仮説を立て、微気象や稔実を測定した。その結果、開花時の湿度は20%前後と低く、さらに風も強かったため蒸散冷却が盛んに行われる条件であることを確認した。実際、赤外線放射温度計で測定した穂の表面温度は、外気温が約40°Cの条件であっても、高温不稔が発生するとされる34~35°Cよりも低く、減収につながるような不稔発生を回避していることを明らかにした(業績2,3)。

一方、アジアモンスーンにおける高温常襲地帯の中国長江中流域については、長江大学のXiaohai Tian教授、江蘇省農業科学院Cailin Wang教授と連携し、湖北省荊州市、江蘇省南京市での観測を開始した。荊州の観測では、開花時の湿度が70%以上と高い上に風速も小さく、外気温が33°C程度でも穂温は37°Cにも至り、不稔が発生することを確認した(業績4)。さらに、3か年12品種の現地圃場における不稔発生の変動を解析し、開花時の風速が3.5 m s<sup>-1</sup>以下の条件では気温が32°C以上で不稔が発生することを示した(業績5)。また、高温不稔の発生が群落内における穂の相対的な高さにも依存するかを調べた実験から、不稔が最も低くなる穂の最適高が存在し、風速3 m s<sup>-1</sup>以下の微風条件では、概して群落表面に近い高さが稔実の安定に寄与することを明らかにした(業績6)。また、同様の実験を穂の傾斜角についても行い、穂が垂線に対して30°以上傾くと不稔が増加することも明らかにした(業績7,8)。

### 2. 高温耐性に及ぼす品種間差異と遺伝的背景との関連の解明

2003年までに、日本型稲品種の高温耐性に葯の形態が関与していることを明らかにした後、より広範な品種を対象とした遺伝的変異の研究に取り組んだ。まず、日本型、インド型など多様な18品種の稔実関連形質の比較において、高温開花時の葯の裂開長が大きく異なり、葯基部の裂開長が長い品種の方が柱頭につく花粉粒が多く、高温において受精率が高いことを明らかにした。また、葯基部裂開長は、インド型品種よりも日本型品種の方が概して長く、高温条件でも安定した受精ができることを明らかにした(業績9)。さらに、高温水準と処理期間を変更した室内実験で、高温不稔に対する耐性の品種間差異は、1~3日程度短期の処理では葯基部の裂開長が大きく影響するが、3~5日の厳しい処理に対しては裂開した葯の割合も大きく関連することを見出した(業績10)。

これら葯の形態的特性の違いが、高温常襲地帯の不稔被害の軽減にどの程度貢献するかについて、中国江蘇省および湖北省の現地圃場で実証実験を開始した。ほぼ毎年猛暑となる中国南京市の杣水田で、高温耐性の異なる6品種の栽培実験を行い、稔実の安定性に寄与すると考えられた3形質(葯の基部裂開長、早朝開花性、低穂温)の寄与を検討したところ、葯の基部裂開長が高温時の稔実にも最も重要な効果があることがわかった(業績11)。さらに、日本晴×Kasalathの染色体断片置換系統を用いた実験から、葯の基部裂開長を遺伝的に100 μm長くすると、高温耐性レベル(不稔率が50%に低下する温度)を0.66°C程度引き上げることができると推定した(業績12)。さらに、葯形態の遺伝について、回復系統6品種、細胞質雄性不稔系統8品種およびそれらの不完全ダイアレル交配によるF1、48系統を対象に遺伝解析を行ったところ、葯の基部裂開長の狭義の遺伝率は約77%と高く、F1品種の基部裂開長の遺伝的改変が可能であることを明らかにした(業績13)。日本晴×Kasalathの戻し交雑自殖系統群を材料とした実験から、葯長、葯頂部裂開長、基部裂開長に関してそれぞれ3~4のQTLを検出した(業績14)。この他、9311×日本晴由来の染色体断片置換系統からは、第2染色体と第10染色体に基部裂開長に影響する有望なQTLを検出した(業績15)。

### 3. 開花時刻の環境応答の解明

開花時刻は受精時の温度環境に影響する重要な要因であるが、開花時刻の変動に及ぼす環境要因の影響は明らかではなかった。そこで、圃場栽培した5品種の開花時刻をデジタルカメラで撮影・記録し、気象要因との関係を解析したところ、開花日の朝6~9時の気温、日射および大気飽差が開花時刻に影響することを明らかにした。具体的には、開花当日の朝の気温が高い、日射が強い、飽差が低いなどの条件で開花が早まった。ただし、これら気象要素に対する反応は品種によって異なることを示した(業績16)。イネの開花を早める操作として、ジャスモン酸メチル施用の効果を調査し、開花当日における開花前の薬剤処理により開花が早まること、処理で強制的に開花時刻を早めた場合には、必ずしも稔実が安定しないことなどを明らかにした(業績17, 18)。また、今後予測される大気CO<sub>2</sub>濃度の上昇が開花時刻や稔実に及ぼす影響を明らかにするために、つくばみらい開放系大気CO<sub>2</sub>増加実験で6シーズン稔実関連の形質を測定した。その結果、高CO<sub>2</sub>濃度条件(外気+200ppm)は、外気CO<sub>2</sub>に比べて、わずかではあるが有意に開花時刻を早めること(業績19)、高CO<sub>2</sub>濃度条件では9:00~12:00の気温が高いほど稔実が低下することなどを明らかにした(業績20)。

以上のように、両氏は、イネの高温不稔のメカニズムや品種間差異に関する室内実験による知見を、高温常襲地帯の水田条件で実証した。群落微気象やイネの形態が不稔に大きく影響するという知見は、世界に先駆けて明らかにされたものである。高温耐性の品種間差異については、葯の裂開長が主因であること、その遺伝率は高く有望なQTLが存在することなど、マーカー育種にも役立つ重要な知見を得た点でも高く評価される。また、開花時刻の変動に関する知見は、開花時高温不稔の発生予測に重要な役割を果たすとともに、高温回避の適応にも役立つものである。これらの成果は、気候変動下の水稻の安定生産に大きく貢献するものであり、日本作物学会賞を授与するに値する研究業績と評価される。

### 研究業績

1. 松井 勤 2009. 開花期の高温によるイネ (*Oryza sativa* L.) の不稔. 日本作物学会紀事 78: 303-311, doi:10.1626/jcs.78.303
2. Matsui, T., Kobayasi, K., Yoshimoto, M. and Hasegawa, T. 2007. Stability of rice pollination in the field under hot and dry conditions in the Riverina Region of New South Wales, Australia. *Plant Prod. Sci.* 10: 57-63, doi:10.1626/pp.10.57
3. Matsui, T., Kobayasi, K., Nakagawa, H., Yoshimoto, M., Hasegawa, T., Reinke, R. and Angus, J. 2014. Lower-than-expected floret sterility of rice under extremely hot conditions in a flood-irrigated field in New South Wales, Australia. *Plant Prod. Sci.* 17: 245-252, doi:10.1626/pp.17.245
4. Tian, X., Matsui, T., Li, S., Yoshimoto, M., Kobayasi, K. and Hasegawa, T. 2010. Heat-induced floret sterility of hybrid rice (*Oryza sativa* L.) cultivars under humid and low wind conditions in the field of Jiangnan basin, China. *Plant Prod. Sci.* 13: 243-251, doi:10.1626/pp.13.243
5. Matsui, T., Kobayasi, K., Yoshimoto, M., Hasegawa, T., Tanaka, TST. and Tian X. 2021. Factors determining the occurrence of floret sterility in rice in a hot and low-wind paddy field in Jiangnan Basin, China. *Field Crops Res.* 267: 108161, doi:10.1016/j.fcr.2021.108161
6. Matsui, T., Kobayasi, K., Yoshimoto, M., Hasegawa, T. and Tian, X. 2020. Dependence of pollination and fertilization in rice (*Oryza sativa* L.) on floret height within the canopy. *Field Crops Res.* 249: 107741, doi:10.1016/j.fcr.2020.107741
7. Win, A., Tanaka, TST. and Matsui, T. 2020. Panicle inclination influences pollination stability of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Prod. Sci.* 23: 60-68, doi:10.1080/1343943X.2019.1698971
8. Win, A., Tanaka, TST. and Matsui, T. 2020. How panicle angle and panicle position in the canopy determine pollination and seed set in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Prod. Sci.* 23: 306-313, doi:10.1080/1343943X.2020.1730702
9. Matsui, T., Kobayasi, K., Kagata, H. and Horie, T. 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
10. Kobayashi, K., Matsui, T., Murata, Y. and Yamamoto, M. 2011. Percentage of dehiscent thecae and length of dehiscence control pollination stability of rice cultivars at high temperatures. *Plant Prod. Sci.* 14: 89-95.
11. Zhao, L., Kobayasi, K., Hasegawa, T., Wang, C-l., Yoshimoto, M., Wan, J. and Matsui, T. 2010. Traits responsible for variation in pollination and seed set among six rice cultivars grown in a miniature paddy field with free air at a hot, humid spot in China. *Agric. Ecosyst. Environ.* 139: 110-115, doi:10.1016/j.agee.2010.07.006
12. Matsui, T. and Hasegawa, T. 2019. Effect of long anther dehiscence on seed set at high temperatures during flowering in rice (*Oryza sativa* L.). *Sci. Rep.* 9:3-10, doi:10.1038/s41598-019-56792-2
13. Zhao, L., Zhu, Z., Tian, X., Kobayasi, K., Hasegawa, T., Zhang, Y., Chen, Z., Wang, C. and Matsui, T. 2016. Inheritance analysis of anther dehiscence as a trait for the heat tolerance at flowering in *japonica* hybrid rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica* 211: 311-320, doi:10.1007/s10681-016-1738-7
14. Tazib, T., Kobayashi, Y., Koyama, H. and Matsui, T. 2015. QTL analyses for anther length and dehiscence at flowering as traits for the tolerance of extreme temperatures in rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica* 203: 629-642, doi:10.1007/s10681-014-1291-1
15. Zhao, L., Zhao, C-F, Zhou, L-H., Lin, J., Zhao, Q-Y, Zhu, Z., Chen, T., Yao, S., Hasegawa, T. and Matsui, T. 2016. QTL mapping of dehiscence length at the basal part of thecae related to heat tolerance of rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica* 209: 715-723
16. Kobayasi, K., Matsui, T., Yoshimoto, M. and Hasegawa, T. 2010. Effects of temperature, solar radiation, and vapor-pressure deficit on flower opening time in rice. *Plant Prod. Sci.* 13: 21-28, doi:10.1626/pp.13.21
17. Kobayasi K. and Atsuta Y. (2010) Sterility and poor pollination due to early flower opening induced by methyl jasmonate. *Plant Prod. Sci.* 13:29-36, doi:10.1626/pp.13.29
18. 小林和広・小林陽介 2015. ジャスモン酸メチル濃度が水稻の開花時刻と受精に及ぼす影響. 日本作物学会紀事 84: 56-63, doi:10.1626/jcs.84.56
19. Kobayasi, K., Sakai, H., Tokida, T., Nakamura, H., Usui, Y., Yoshimoto, M. and Hasegawa, T. 2019. Effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment on flower opening time in rice. *Plant Prod. Sci.* 22: 367-373, doi:10.1080/1343943X.2019.1569472
20. Kobayasi, K., Eydj, MJ., Sakai, H., Tokida, T., Nakamura, H., Usui, Y., Yoshimoto, M. and Hasegawa, T. 2019. Effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment on heat-induced sterility and pollination in rice. *Plant Prod. Sci.* 22: 374-381, doi:10.1080/1343943X.2018.1563496