

# 大気CO<sub>2</sub>増加、温暖化で水稻の生育、収量はどうなる

大気環境研究領域

長谷川 利拡

## 1. はじめに

産業革命以降、大気中のCO<sub>2</sub>濃度は 280ppmvから約 100ppmvも上昇した。今後、CO<sub>2</sub>排出削減に向けた取り組みがなされたとしても、大気CO<sub>2</sub>濃度は増加を続け、今世紀半ばには 470～570ppmv、今世紀の終わりには 540～970ppmvにも到達するものと予測されている (IPCC, 2001)。CO<sub>2</sub>を始めとする温室効果ガスの濃度上昇は、温暖化や水資源循環の変動などを通じて、世界の農作物生産に大きな影響を及ぼすことが懸念されている。特に世界人口のおおよそ半数が主食とするコメの生産変動は、今後のアジアの食料事情に甚大な影響を及ぼす恐れがある。そのため、今後予想される環境の変化に対して水稻がどのように応答するかを明らかにし、その影響を的確に予測することが重要である。

温暖化は寒地における低温ストレスの発生頻度を低下させるものの、生育期間の短縮、高温や水ストレスの増加により、農作物生産を減少させることが懸念される。一方、大気CO<sub>2</sub>濃度の上昇は、光合成を促進して農作物の成長と収量を増加させる。しかしながら、その程度は、品種、栽培条件、地域によって異なる可能性がある。さらに、異常な低温や高温、あるいは病害虫など、実際の圃場で頻繁に発生する減収要因が、CO<sub>2</sub>濃度上昇に伴ってどのように変化するかは十分に解明されていない。地球環境変化が農作物生産に及ぼす影響を的確に予測し、適応するための新しい栽培体系を提示するためには、高CO<sub>2</sub>濃度による増収効果と主要な減収要因への影響を実験的に明らかにする必要がある。

ここでは農業環境技術研究所、東北農業研究センター、中国農業科学院南京土壤研究所が共同で進めてきたCO<sub>2</sub>増加実験結果を中心に、高CO<sub>2</sub>濃度と温暖化環境が水稻の成長、収量に及ぼす影響について最近の成果を紹介する。

## 2. 研究の内容・成果

### 1) 大気CO<sub>2</sub>増加の影響

植物の成長におけるCO<sub>2</sub>の重要性が明らかになったのは、19世紀になってからである (ホール・ラオ, 1980)。20世紀初頭からは植物を高CO<sub>2</sub>濃度環境にさらすCO<sub>2</sub>増加実験が、温室や人工気象室などを利用して実施されるようになった。Kimball (1983)は、過去に実施された多くのCO<sub>2</sub>増加実験の結果 (37 作物種, 430 データセット) をとりまとめ、CO<sub>2</sub>倍増による作物の増収効果は平均すると 33%程度であると推定した。これらの主にポットを用いた室内実験から、CO<sub>2</sub>濃度に対する植物の生理的応答が明らかにされてきたが、地球規模の気候変化に対する食料生産や炭素循環の応答を明らかにするためには、増加し続ける大気中のCO<sub>2</sub>濃度に対する作物群落や自然植生の応答をできる限り実際の圃場に近い条件で明らかにする必要性が高まった。

このような背景から、1970年代半ばから圃場栽培用のチャンバー実験が、1980年代後半からは圃場条件で高CO<sub>2</sub>環境を囲いなしで実現する開放系大気CO<sub>2</sub>増加 (Free-Air CO<sub>2</sub>

Enrichment, FACE) 実験が始められ、植物生理や収量だけではなく、土壌—植物—大気系におけるエネルギー、物質循環を対象とした研究も展開されるようになった (Allen et al, 1992)。水稻を対象としたFACE実験は、1998年に農業環境技術研究所と東北農業研究センターが岩手県雫石町で開始した。イネFACE実験装置は、図1に示すように農家水田の一角にCO<sub>2</sub>放出用のチューブを正八角形状(差し渡し12m)に設置し、コンピューター制御で中央部のCO<sub>2</sub>濃度を外気よりも200ppmv高くするように風上側からCO<sub>2</sub>を放出するシステムである(詳しくは小林(2001)を参照)。2001年からは同様のシステムを用いて中国江蘇省における水稻—コムギFACE実験が実施されている。一方、FACE実験では測定が難しい群落レベルのCO<sub>2</sub>ガス交換の測定が可能な大型人工気象室(図2)や、温度とCO<sub>2</sub>の相互作用を解明するためのCO<sub>2</sub>制御型温度勾配チャンバーなども開発され、研究目的に応じた使い分けがなされている。



図1 岩手県岩手郡雫石町の農家水田における開放系大気CO<sub>2</sub>増加実験風景

正八角形状(差し渡し12m)に設置されたチューブから、風向きに応じてCO<sub>2</sub>を放出し、正八角形内のCO<sub>2</sub>濃度を外気よりも約200ppmv高める装置



図2 大型の自然光型人工気象室, クライマトン(茨城県つくば市農業環境技術研究所)における実験風景

環境制御ならびに群落ガス交換の測定が可能

これまでの水稲FACE実験の結果から、大気CO<sub>2</sub>濃度の上昇は、圃場条件においても乾物生産を促進することによって子実収量を増加させることが確認された。その増収程度（標準窒素施肥条件）は、岩手県雫石町および中国江蘇省ともに14%前後（図3）であった。また、コムギ、ダイズなどの他の主要C<sub>3</sub>作物におけるFACE実験においても15%前後の類似した増収率が報告されている。これらイネを含む主要作物の高CO<sub>2</sub>濃度による増収率は、C<sub>3</sub>植物のFACE実験をとりまとめたメタ解析<sup>1</sup>（平均約24%、Long et al., 2004）や多くのチャンバー実験における増収率よりも低かったことから、食料生産の将来予測においてCO<sub>2</sub>施肥効果が過大評価されているとの指摘もある（Long et al, 2006）。一方、バレイショやワタにおいては、極めて大きな収量応答が認められるなど、高CO<sub>2</sub>濃度に対する応答には大きな種間差が存在することも明らかになってきた。異なる地域で実施されたFACE実験データをさらに詳細に解析することによって、将来の作物生産予測の精度を向上するだけでなく、高CO<sub>2</sub>濃度環境に適した品種・栽培技術を開発する上でも重要な知見が得られるものと考えられる。

CO<sub>2</sub>濃度による乾物や収量の増加のドライビング・フォースである群落光合成の促進程度について、その生育期間中の推移をクライマトロン・チャンバーにて測定した。群落光

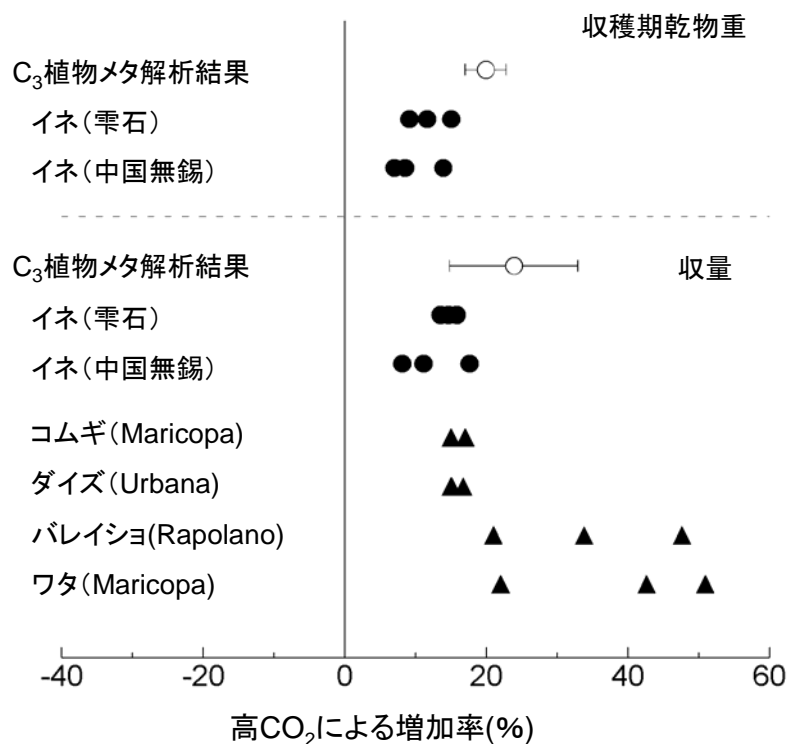


図3 FACE実験における収穫期乾物重および子実収量の高CO<sub>2</sub>濃度（外気+約200ppmv）処理による増加率の比較

Hasegawa et al. (2005)の総説にMorgan et al. (2005)によるダイズのデータを加えた。メタ解析はC<sub>3</sub>植物のFACE実験についてLong et al (2004)が行った結果。コムギ、バレイショ、ワタのデータはKimball et al (2002)による。これらのデータは水や窒素を十分に与えた条件の結果。

<sup>1</sup> これまでの論文結果を集めて、処理の効果を統計的に表すための解析。

合成は、分けつ期には高CO<sub>2</sub>濃度（外気+300ppm）処理によって約 20-30%増加したのに対して、登熟期には対照区と大きな違いはみられなくなった(図 4、Sakai et al., 2006)。こうしたいわゆる環境に対する応答の低下（“ダウンレギュレーション”）は、FACE実験の個葉光合成でも認められている（Seneweera et al., 2002）。言い換えれば、高CO<sub>2</sub>濃度環境における乾物生産や収量を予測するためには、生育期間中に生じる作物応答の変化を考慮することが重要である。高CO<sub>2</sub>濃度による窒素濃度の低下、老化の加速などがダウンレギュレーションの重要な要因と考えられており、現在それらを考慮した水稻の成長・収量予測モデルの開発を進めている段階である。

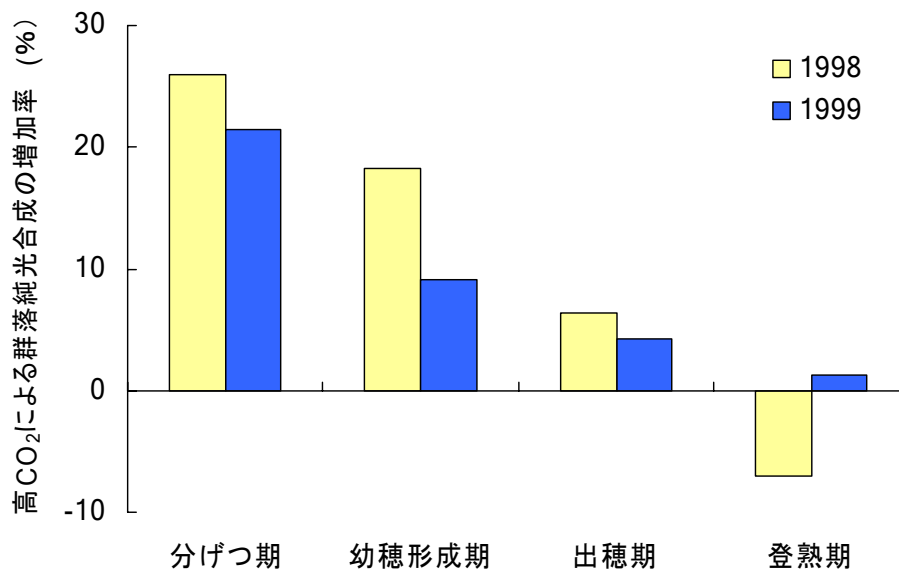


図 4 クライマトロン・チャンバーのCO<sub>2</sub>交換速度から求めた群落純光合成速度の高CO<sub>2</sub>濃度（+300ppmv）による増加率の季節変化  
Sakai et al (2006) の 1998, 1999 年の結果から作図.

## 2) 温度の影響

温度は作物の成長、収量形成に関わるほぼすべての過程に大きな影響を及ぼす環境要因である。したがって、その変動はコメ生産に大きな被害をもたらすことがある。特に、開花前約 2 週間から開花期頃の異常温度は、稔実障害を通じて収量を激減させる。実際、寒冷地においては夏季の異常低温に起因する冷温障害が収量変動の最大の要因である。また、開花期頃の異常高温も稔実障害を引き起こす。これまでのチャンバー実験の結果から、開花期頃の温度が 34~35℃以上になると稔実歩合が低下し、40℃以上になるとほぼすべての穎花が不稔になることが明らかにされ（Satake & Yoshida, 1978、Matsui et al., 2001）、今後予想される温暖化が、高温不稔を多発させ、収量変動を著しくするのではないかと懸念されている。

実際の圃場条件における高温不稔には、種々の要因が関与するために、単純に気温のみから不稔歩合を推定することは容易ではない。たとえば、圃場の水稻群落の微気象環境はチャンバーとは大きく異なり、気温と感受器官である穂の温度に著しい差が生じる場合がある。たとえば、Yoshimoto et al (2005b) による中国江蘇省の水田の観測例では、穂温が

気温よりも0.4–1°C程度低かったのに対し、オーストラリアニューサウスウェールズ州の水田では、約6°C以上も低くなる事例が観測された (Matsui et al., 2007)。これらの違いは、水稻群落の蒸散特性に加えて、日射、湿度、風速といった環境要因の違いに起因する。さらに、将来想定される高CO<sub>2</sub>濃度環境においては、葉の気孔は閉じ気味になることが60年以上も前から知られている (Morrison (1998)による総説)。これによって群落の蒸散は約8%程度低下することがFACE実験の結果から推定されているが、一方群落温度は高CO<sub>2</sub>濃度環境で上昇する (Yoshimoto et al., 2005a)。すなわち、外気温が同様でもCO<sub>2</sub>濃度が上昇すると穂の温度は高くなり、高温不稔の発生を助長する恐れがある。したがって、現在および将来環境下における水稻の稔実を予測するためには、こうした環境条件の影響を考慮して、開花期頃の穂温を推定することが極めて重要である。

そこで、日本と中国のFACE実験水田における微気象観測結果から、CO<sub>2</sub>濃度、日射、風速、大気湿度といった微気象要素および穂、葉の蒸散特性を取り入れた穂周辺の群落熱収支モデルを開発した (Yoshimoto et al., 2005b; 平成17年度主要成果)。さらに、本モデルを中国FACE水田に適用したところ、高CO<sub>2</sub>濃度による穂温の上昇効果は、開花日頃に0.5–1°Cで、その後日数の経過に伴い、より顕著になることがわかった。また、高CO<sub>2</sub>濃度は、穂温の上昇に加えて群落内の湿度を低下させる結果、穂の蒸散も促進した。高CO<sub>2</sub>濃度による穂温上昇と蒸散促進効果は登熟期間全体に及ぶと考えられ、開花時の高温不稔だけではなく、品質にも影響を及ぼす可能性が示唆された。

温暖化により高温障害が激化する一方で、低温障害の発生頻度は軽減するとの見方もある。しかし、今後年々の気象変動が増大すれば、低温障害の発生確率は変わらない可能性もあり、寒冷地で頻発する夏季の異常低温による低温障害は、今後も主要な生産制限要因になると考えられる。近年では、2003年に北海道で作況指数73、東北で80を記録した大きな冷害が発生した。同年に実施した岩手県雫石町のFACE実験でも、障害不稔が発生したが、その程度はFACE区の方が対照区よりも高かった (Okada et al., 2005)。この原因については不明な点が多いが、この結果は、高CO<sub>2</sub>濃度環境が低温障害をも助長する可能性を示唆している。すなわち、高CO<sub>2</sub>濃度環境においては、不稔が発生しない安全な温度範囲が狭くなるかもしれない。したがって、耐暑性、耐冷性品種の育成や、異常温度に対するストレスを回避するような栽培技術の開発が今後も重要である。

### 3. おわりに

大気CO<sub>2</sub>濃度の上昇、温暖化によって水稻の生産環境は大きく変化する。それらの生育・収量に及ぼす影響は、高CO<sub>2</sub>による増収効果と各種ストレスによる減収要因との差し引きで決定される。これまでのFACE実験から、水稻の高CO<sub>2</sub>濃度に対する応答が必ずしも大きくないこと、異常温度に起因する稔実障害が高CO<sub>2</sub>濃度によって助長される可能性があること、さらに本稿では示さなかったが、イネいもち病、紋枯病といった主要病害の発生も高CO<sub>2</sub>濃度によって高まることなど (Kobayashi et al, 2006)、CO<sub>2</sub>濃度と各種ストレス要因との相互作用の存在が明らかになってきた。将来のコメ生産を予測し、適応技術を開発する上では、これらのメカニズムを実験的に解明するとともに、水稻を取り巻く土壌・大気環境と生産との関係を総合的に捉えたモデル化研究を強く推進する必要がある。そのために、第II期中期計画においては、水田土壌—作物系における炭素、窒素代謝、水稻の成長、

収量成立過程の環境応答を包括的に取り扱うモデルの開発に取り組んでいる。

なお、本研究は、農業環境技術研究所が東北農業研究センターなどとの共同研究として実施したものである。

## 参考文献

Allen LH Jr, Drake BG, Rogers HH. and Shinn JH. (1992) Field techniques for exposure of plants and ecosystems to elevated CO<sub>2</sub> and other trace gasses. *In* Hendrey, GH ed. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **11**, 85-119.

ホール D.O.・ラオ K.K. (1980) 金井龍二訳「光合成」, 朝倉書店, 東京 102pp.

Hasegawa T, Kobayashi K, Lieffering M, Kim HY, Sakai H, Shiono H, Yamakawa Y, Yoshimoto M. and Okada M. (2005) Impact of increased source capacity on rice yield: Case study with CO<sub>2</sub> enrichment. *In* Toriyama K, Heong KL and Hardy B, eds. "Rice is life: scientific perspectives for the 21st century. Los Baños (Philippines): International Rice Research Institute, and Tsukuba (Japan): Japan International Research Center for Agricultural Sciences. CD.

IPCC (2001) *Climate Change 2001: Synthesis Report. A Contribution of Working Groups I, II, and III to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* Watson, R.T. and the Core Writing Team (eds.) Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 398 pp.

Kimball BA. (1983) Carbon dioxide and agricultural yield: An assemblage and analysis of 430 prior observations. *Agronomy Journal*, **75**, 779-788.

Kimball BA, Kobayashi K. and Bindi M. (2002) Responses of agricultural crops to free-air CO<sub>2</sub> enrichment. *Advances in Agronomy* **77**, 293-368.

小林和彦 (2001) FACE (開放系大気CO<sub>2</sub>増加) 実験, 日本作物学会紀事 **70**, 1-16.

Kobayashi T, Ishiguro K, Nakajima T, Kim H Y, Okada M. and Kobayashi K. (2006) Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on the infection of rice blast and sheath blight. *Phytopathology*, **96**, 425-431.

Long SP, Ainsworth EA, Rogers A and Ort DR. (2004) Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *Annual Review of Plant Biology*, **55**, 557-594.

Long SP, Ainsworth EA, Leakey ADB, Nosberger J. and Ort DR. (2006) Food for thought: Lower-than-expected crop yield stimulation with rising CO<sub>2</sub> concentrations. *Science*, **312**, 1918-1921.

Matsui T, Kobayashi 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 Production Science*, **10**, (in press).

Matsui T, Omasa, K. and Horie T. (2001) The difference in sterility due to high temperature during the flowering period among japonica-rice varieties. *Plant Production Science*, **4**, 90-93.

Morgan PB, Bollero GA, Nelson RL, Dohleman FG. and Long SP. (2005) Smaller than predicted increase in aboveground net primary production and yield of field-grown soybean under fully open-air [CO<sub>2</sub>] elevation. *Global Change Biology*, **11**, 1856-1865.

- Morrison JIL. (1998) Stomatal response to increased CO<sub>2</sub> concentration. *Journal of Experimental Botany*, **49**, 443-452.
- Okada M, Shimono H, Yamakawa Y, Inoue M. and Kobayashi K. (2005) Effects of elevated CO<sub>2</sub> on floral sterility of rice plants caused by low temperature. *Journal of Agricultural Meteorology*, **60**, 589-592.
- Sakai H, Hasegawa T. and Kobayashi K. (2006) Enhancement of rice canopy carbon gain by elevated CO<sub>2</sub> is sensitive to growth stage and leaf nitrogen concentration. *New Phytologist*, **170**, 321–332.
- Satake T. and Yoshida S. (1978) High temperature-induced sterility in indica rice at flowering. *Japanese Journal of Crop Science*, **47**, 6-10.
- Seneweera SP, Conroy JP, Ishimaru K, Ghannoum O, Okada M, Lieffering M, Kim HY. and Kobayashi K. (2002) Changes in source-sink relations during development influence photosynthetic acclimation of rice to free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE). *Functional Plant Biology*, **29**, 945-953.
- Yoshimoto M, Oue H. and Kobayashi K. (2005a) Responses of energy balance, evapotranspiration and water use efficiency in rice canopies to free-air CO<sub>2</sub> enrichment. *Agricultural and Forest Meteorology*, **133**, 226–246.
- Yoshimoto M, Oue H, Takahashi H. and Kobayashi K. (2005b) The effects of FACE (Free-Air CO<sub>2</sub> Enrichment) on temperatures and transpiration of rice panicles at flowering stage. *Journal of Agricultural Meteorology*, **60**, 597-600.