

高CO₂濃度環境における水稻生産

(独) 農業環境技術研究所 大気環境研究領域 長谷川利拓

はじめに

大気中のCO₂濃度は、産業革命頃の280ppmから上昇を続け、今日まで約100ppmも上昇した。今後、CO₂排出削減に向けた取り組みがなされたとしても、大気CO₂は増加を続け、今世紀半ばには470～570ppm、今世紀の終わりには540～970ppmにも到達するものと予測されている(IPCC 2001)。CO₂濃度は、それ自体が作物生産に影響するばかりでなく、温暖化や水資源循環の変動などを通じて間接的にも大きな影響を及ぼす。さらに、さまざまな環境ストレスに対する作物の感受性も現在のCO₂濃度条件とは異なる可能性もある。将来の作物生産を予測し、気候変化に適応するための技術開発を行うためには、高CO₂濃度が直接的、間接的に水稻生産に及ぼす影響を定量的に把握することが重要である。

CO₂濃度に対する作物の応答は、これまで主としてCO₂濃度を制御した室内実験で明らかにされてきた。しかし、室内でみられた影響が屋外でどの程度現れるかを実証したり、CO₂濃度が群落環境や作物栄養条件の変化を通じて生育、収量、品質などに及ぼす間接的な影響を解明したりするためには、屋外圃場条件におけるCO₂応答を調査する必要がある。このような背景から、屋外の囲いのない条件で大気CO₂濃度を高める開放系大気CO₂増加 (Free air CO₂ enrichment, FACE)

実験が世界各地で実施されるようになった(世界のFACE地図についてはhttp://www.bnl.gov/face/Research_Sites.aspを参照)。水稻を対象としたFACE実験は、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にて、中国科学院南京土壤研究所が中国江蘇省にて実施している。本稿では、Hasegawa et al (2007)が水稻のFACE実験について取りまとめた内容を基に、将来の高濃度CO₂環境における水稻生産について展望する。

CO₂濃度の上昇が生理過程に及ぼす影響

水稻などのC₃植物^注の光合成速度は、CO₂濃度の上昇とともに大きく増加する。図-1に例示したように、CO₂濃度に対する光合成速度の応答は、400ppm以下の低濃度で顕著で、700～800ppm以上になると頭打ちを示す。C₃植物の光合成では、葉の気孔から取り入れられたCO₂は、葉緑体においてカルビン・ベンソン回路で糖に合成される。今日の大気CO₂濃度条件では、光合成の基質であるCO₂の量が光合成速度の制限要因になっていることが多く、CO₂濃

注 C₃植物は、光合成過程でCO₂の固定をカルビン・ベンソン回路でのみ行う植物である。これに対し、C₄植物は、カルビン・ベンソン回路の他にCO₂を濃縮する経路を持ち、低いCO₂濃度環境でも比較的高い光合成速度を示す。C₃、C₄の呼び方は、CO₂固定において、初期産物がC₃化合物(炭素原子を3つ持つフوسفोगリセリン酸)か、C₄化合物(オキサロ酢酸)であるかの違いに由来する。

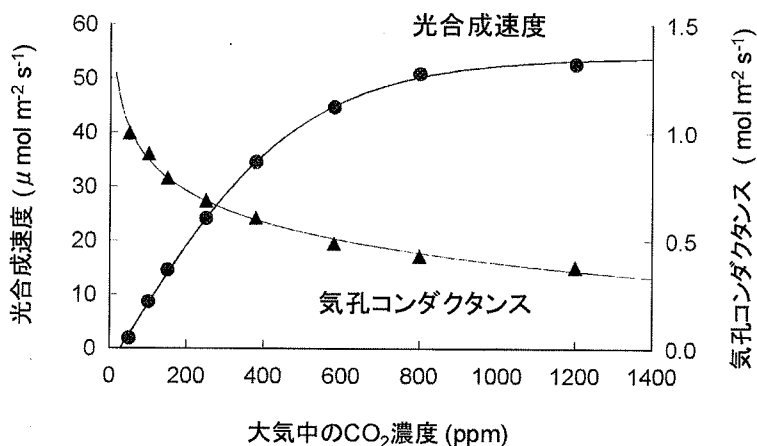


図-1 携帯型光合成・蒸散測定装置を用いてCO₂濃度を変化させたときの分けつ盛期の水稻の個葉の光合成速度および気孔コンダクタンスの測定例。光合成有効放射は1800 μmol m⁻² s⁻¹、温度は25°Cに設定)。

度の上昇は単純にCO₂の供給を増加することによって、カルビン・ベンソン回路における糖合成を加速させる。光合成の促進は、稲体重、ひいては子実収量の増加をもたらす。この増収効果はCO₂施肥効果と呼ばれ、将来の食料生産にプラスを与える重要な因子と考えられている。実際、気候シナリオと作物モデルを組み合わせる将来の主要穀類の生産を予測した研究例では、CO₂施肥効果を考慮しなかった場合、2050、2080年にはほとんどの地域で減収となるが、CO₂増加による増収効果を考慮すれば、プラスの影響が見込まれる地域もあり、世界全体では大きな減収はないとされる(Parry et al 2004)。

しかし、こうした予測には、温室効果ガスの排出シナリオ、気候シナリオにおける不確実性に加えて、作物の環境応答における不確実性も含まれる。たとえば、これまでのFACE実験から、CO₂施肥効果の程度は、C₃植物の中でも種によって大きく異なることが知られている(Kimball et al 2002)。また、トウモロコシに代表されるC₄植物

では、現在の水準からCO₂濃度が上昇したとしても、光合成の促進は小さく、増収効果も顕著ではない(Long et al 2006)。また、CO₂増加による光合成や成長程度は、温度や窒素、水分条件に依存し、高温条件や水欠乏条件ではCO₂増加の効果は大きくなる一方で、窒素欠乏条件では小さくなることが報告されている(たとえばKimball et al 2002の総説を参照)。さらに、CO₂増加による光合成の促進程度は、生育期間中にも変化することが知られている。こうしたいわゆる“ダウンレギュレーション”は、人工気象室における水稻群落レベルでも、FACE実験でも認められている(Seneweera et al 2002; Chen et al 2005; Sakai et al 2006)。このように、高CO₂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必要がある。また、ダウンレギュレーションの程度を軽減できれば、CO₂増加によるプラスの効果を高めることも期待できる。

CO₂濃度が群落の水利用に及ぼす影響

CO₂濃度の上昇は、光合成速度を増加させるとともに、葉の気孔の開き方を小さくすることが古くから知られている。その結果、葉から大気への水蒸気の通りやすさ（気孔コンダクタンス）が小さくなる。したがって、同じ葉面積ならばCO₂濃度が高い条件では群落の水消費が少なくてすむことになる。実際、雫石のFACE実験では、約200ppmのCO₂濃度上昇によって、水稻群落の水消費は約8%程度減少した（Yoshimoto et al 2005b）。一方、CO₂施肥効果によって乾物重は増加したことから、植物が消費した水の量に対する乾物生産の割合（水利用効率）は、高CO₂濃度区が対照区に比べて20%近く増加した。

CO₂増加に伴う気孔コンダクタンスおよび作物の水消費の減少は、C₃植物に限らず、光合成のCO₂応答が小さいC₄植物でも広く認められる（Kimball et al 2002; Ainsworth and Rogers 2007）。その結果、水分が不足する環境においては、CO₂による水ストレスの度合いが軽減でき、トウモロコシでもFACEによる増収効果が認められる事例も報告されている（Leakey et al 2006）。ただし、CO₂増加と同時に進行する温暖化に伴い、蒸発要求量は大きくなるものと予測されており、CO₂増加による蒸散の減少が打ち消される可能性もある。このように将来の農耕地における水収支は、降水量の変化に加えて、温度、CO₂の変化が蒸発散に及ぼす影響にも依存するため、農耕地の水収支も作物を含むシステムとして評価することが必要である。

CO₂濃度とストレス要因との相互作用

CO₂増加に伴う気孔コンダクタンスの減少は、水利用を減少させる一方で、蒸散による群落冷

却効果を低下させる。雫石におけるFACE実験では、高CO₂濃度区の群落表面温度は、対照区に比べて昼間の平均で約0.3℃高く推移した（Yoshimoto et al 2005b）。開花期頃の異常高温は、稔実障害を引き起こすことが、これまでのチャンバー実験の結果から明らかにされている（Satake & Yoshida 1978; Matsui et al 2001）ことから、CO₂濃度上昇による群落や穂の温度の上昇は、高温不稔の発生を助長する恐れがある。将来環境下における水稻の不稔を予測するためには、こうした環境条件の影響を考慮する必要がある。そのためには、開花期頃の穂温を推定することが極めて重要である。このような背景から、Yoshimoto et al (2005a)は、日本と中国のFACE実験水田における微気象観測結果から、CO₂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。さらに、本モデルを中国FACE水田に適用したところ、高CO₂濃度による穂温の上昇効果は、開花日頃に0.5～1℃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CO₂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CO₂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。実際、中国FACE実験では、高CO₂環境において白未熟粒の割合が増加することが報告されている（Yang et al 2007）。これには、FACE処理による籾数増加の影響もあるが、穂温が対照区に比べて高く推移したことも少なからず影響しているものと考えられる。このようにCO₂増加に伴う気孔コンダクタンスの減少は、水利用効率を高める一方で、高温障害に対して

は負の影響を与えることが予想される。したがって、高温回避性、耐性を高めるような育種、栽培がこれまで以上に重要になる。

イネいもち病、紋枯病といった主要病害の発生も高CO₂濃度によって高まることが懸念されている。Kobayashi et al (2006)は、雫石のFACE実験でイネいもち病菌、紋枯病菌を接種したところ、高CO₂条件では、対照区と比較して、イネいもち病および紋枯病が多発しやすい傾向にあることを報告した。高CO₂区でもいもち病の発病程度が高まった一因としては、高いCO₂によりイネ葉身の珣素含有量が減少し、表皮のクチクラ・ケイ酸重層が薄くなり、いもち病の侵入頻度が高まることが考えられている。一方、紋枯病については、CO₂増加に伴う分げつ数の増加が、発病株から周辺株への伝染を早めた可能性がある。いずれについても、今後より詳細なメカニズムの解明が望まれる。

おわりに

大気CO₂濃度の上昇は、作物の光合成の促進、水利用効率の向上といったプラスの影響を持つ一方で、温度ストレスや病害ストレスを助長することがFACE実験などを通じて明らかになってきた。さらに、温暖化や水資源の変動の影響をあわせると、将来の作物生産は、今日よりも大きな環境変動にさらされることが予想される。したがって、環境ストレスを回避したり、耐性を高めたりする品種や栽培管理技術がこれまで以上に要求される。適応のための技術オプションをできる限り多く準備するとともに、それらが作物生産や地域環境にどのようなインパクトを与えるかを定量的に評価することも重要である。さらに、食料と環境問題に取り組むためには、より広義の適応として、高CO₂濃度・温暖

化環境下で地域資源を有効に活用し、環境への負の影響を緩和するような作物生産システムをデザインすることが望まれる。そのために、食料生産と環境負荷とのトレードオフも考慮した総合的な評価手法の開発を進めている。

参考文献

- Ainsworth E, Rogers A (2007) The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell Environ.* 30: 258-270.
- Chen GY, Yong Z, Liao Y, Zhang DY, Chen Y, Zhang HB, Chen J, Zhu JG, Xu DQ. (2005) Photosynthetic acclimation in rice leaves to free-air CO₂ enrichment related to both ribulose-1,5-bisphosphate carboxylation limitation and ribulose-1,5-bisphosphate regeneration limitation. *Plant Cell Physiol.* 46:1036-1045; doi:10.1093/pcp/pci113
- Hasegawa T, Shimono H, Yang LX, Kim HY, Kobayashi T, Sakai H, Yoshimoto M, Lieffering M, Ishiguro K, Wang YL, Zhu JG, Kobayashi K, Okada M. (2007) Response of rice to increasing CO₂ and temperature: Recent findings from large-scale free-air CO₂ enrichment (FACE) experiments. In Aggarwal PK, Ladha JK, Singh RK, Devakumar C, Hardy B, editors. 2007. Science, technology, and trade for peace and prosperity. Proceedings of the 26th International Rice Research Conference, 9-12 October 2006, New Delhi, India. Los Baños (Philippines) and New Delhi (India): International Rice Research Institute, Indian Council of Agricultural Research, and National Academy of Agricultural Sciences.

- Macmillan India Ltd. 439-447 (http://www.irri.org/publications/catalog/pdfs/science_technology.pdf).
- 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, Kobayashi K, Bindi M. (2002) Responses of agricultural crops to free-air CO₂ enrichment. *Adv. Agron.* 77:293-368.
- Kobayashi T, Ishiguro K, Nakajima T, Kim H Y, Okada M, Kobayashi K. (2006) Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration on the infection of rice blast and sheath blight. *Phytopathol.* 96:425-431.
- Matsui T, Omasa, K, Horie T. (2001) The difference in sterility due to high temperature during the flowering period among japonica-rice varieties. *Plant Prod. Sci.* 4:90-93.
- Parry ML, Rosenzweig C, Iglesias A, Livermore M, Fischer G. (2004) Effects of climate change on global food production under SRES emissions and socio-economic scenarios. *Global Environ. Change* 14:53-67.
- Sakai H, Hasegawa T, Kobayashi K. (2006) Enhancement of rice canopy carbon gain by elevated CO₂ is sensitive to growth stage and leaf nitrogen concentration. *New Phytol.* 170: 321-332.
- Satake T, Yoshida S. (1978) High temperature-induced sterility in indica rice at flowering. *Japan. J. Crop Sci.* 47:6-10.
- Seneweera SP, Conroy JP, Ishimaru K, Ghanoum O, Okada M, Lieffering M, Kim HY, Kobayashi K. (2002) Changes in source-sink relations during development influence photosynthetic acclimation of rice to free-air CO₂ enrichment (FACE). *Funct. Plant Biol.* 29: 945-953.
- Yang L, Wang Y, Dong G, Gu H, Huang J, Zhu J, Yang H, Liu G, Han Y. (2007) The impact of free-air CO₂ enrichment (FACE) and nitrogen supply on grain quality of rice. *Field Crops Res.* 102: 128-140.
- Yoshimoto M, Oue H, Kobayashi K. (2005a) Responses of energy balance, evapotranspiration and water use efficiency in rice canopies to free-air CO₂ enrichment. *Agric. Forest Meteorol.* 133: 226-246.
- Yoshimoto M, Oue H, Takahashi H, Kobayashi K. (2005b) The effects of FACE (Free-Air CO₂ Enrichment) on temperatures and transpiration of rice panicles at flowering stage. *J. Agric. Meteorol.* 60:597-600.

新刊

シダ植物

村田威夫・谷城勝弘／著
A5判 136頁
定価：1,905円＋税

「シダ」という植物は、わかりにくく難しいと思われがちですが、「くらし」と「かたち」を通して植物としての特徴をよく理解することによって、身近なものになってきます。本書はシダの形態、生態からシダの調べ方、身近なシダ90種の図鑑部を含む最適の入門書です。

全国農村教育協会

〒110-0016 東京都台東区台東1-26-6
TEL03-3839-9160 FAX03-3839-9172

ホームページ<http://www.zennokyo.co.jp>
Eメール：hon@zennokyo.co.jp