

課題名	大気CO <sub>2</sub> 増加が農業生態系に及ぼす影響のFACE実験による解明と予測		
担当研究機関	独立行政法人農業環境技術研究所 独立行政法人農業・生物系特定産業技術研究機構 東北農業研究センター		
研究期間	平成14 - 16年度	合計予算額 (当初予算額 へ-ス)	114,680千円(うち16年度 38,200千円)
研究体制	<p>(1) 温暖化と大気CO<sub>2</sub>増加が農作物と病虫害に及ぼす影響の解明(独立行政法人農業・生物系特定産業技術研究機構 東北農業研究センター)</p> <p>(2) 温暖化と大気CO<sub>2</sub>増加が農業生態系に及ぼす影響のプロセスモデリング(独立行政法人 農業環境技術研究所)</p>		
研究概要	<p>1. 序(研究背景等)</p> <p>大気CO<sub>2</sub>の増加と温暖化は、世界の農作物生産に大きな影響を及ぼすものと予想される。温暖化は、農作物の生育期間の短縮、高温や水ストレスの頻発などにより、農作物生産に負の影響を与える。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が、その効果は温度、品種、施肥窒素量など、他の要因にも依存するので、大きな不確実性を含む。さらに、異常な低温や高温、あるいは病虫害など、実際の圃場で頻繁に発生する減収要因が、CO<sub>2</sub>濃度上昇でどのように変化するかは、ほとんど分かっていない。</p> <p>温暖化により、高温によるストレスが激化する一方で、低温によるストレスは軽減するとみなされる。しかし、温暖化に伴って、各種農作物の栽培北限がより高緯度に移動するであろうし、平均的には温暖化するとしても、年々の気象変動が増大し、低温障害の確率は変わらない可能性もある。従って、温暖化後もとくに中・高緯度地域では、低温が主な生産制限要因になると考えられ、低温障害が高CO<sub>2</sub>濃度下で変化するかどうかは、重要な問題である。この他、地球環境変化に伴う病虫害発消長の変化も懸念される。こうした地球環境変動が農作物生産に及ぼす影響を的確に予測するために、また実際に新しい栽培体系を開発するためにも、予測される地球環境変動に適応した品種特性や栽培管理方法を、できるだけ速やかに明らかにすることが必要である。</p> <p>地球環境変化は、作物生理に対する直接的な影響に加えて、土壌や土壌 - 植物系における炭素・窒素循環への影響を通じて作物の生育・収量に影響する。さらに、大気CO<sub>2</sub>の増加は、水田からのメタン放出を助長することが明らかになってきた。将来想定される高CO<sub>2</sub>濃度環境が、水田における水稲生産機能に及ぼす影響と、水田が温室効果ガスの放出に及ぼす影響を解明・予測し、生産と環境への負荷を同時に考慮した対策技術の方向を提示するためには、水田生態系における多数の過程の相互関連を考慮し、主要過程と環境要因の関係を積み上げたプロセスモデルが必要である。</p> <p>これまでも気候変動の作物収量への影響を評価・予測するために、主としてチャンバー実験の結果などを基に、イネの成長・収量予測モデルが提案されてきた。また、土壌プロセスについては、窒素と炭素の代謝を包括的に表す生物地球化学モデルDNDC (DeNitrification DeCcomposition) がNew Hampshire大学のC. Liらによって開発され、水田を含む農耕地生態系からの温室効果ガス放出の推定に利用されている。しかしながら、これらが将来想定される水田環境の土壌・植物プロセスを再現することができるかは未検証である。今後予想される環境変化が農作物成長と農業生態系に及ぼす影響を評価し、適応のための技術開発方向の提示するためには、生態系操作実験とモデリングの有機的な連携の下に、プロセス間の相互作用を考慮した研究の推進が必要である。</p> <p>2. 研究目的</p> <p>本研究の目的の一つは、大気CO<sub>2</sub>増加と温暖化が作物の成長過程と病虫害に及ぼす影響を実験的に解明することである。そのために、農家水田の大気CO<sub>2</sub>濃度を高めるFACE実験と、CO<sub>2</sub>濃度と気温を同時に高めることができる大型TGC(温度勾配チャンバー)実験を実施する。具体的には、以下の項目に着目して研究を進めた。なお、実験で設定した高CO<sub>2</sub>濃度条件は、いずれも外気+200ppmvである。</p> <p>(1) 水田における開放系CO<sub>2</sub>制御を効率的かつ高精度に行うために、FACE装置を改良する。</p> <p>(2) 将来の高CO<sub>2</sub>濃度環境に適応した品種特性や施肥管理方法を明らかにするために、品種の早晚性と窒素施肥パターンの違いが、高CO<sub>2</sub>濃度下でのイネの成長と窒素代謝に及ぼす影響を、FACE実験で解明する。</p> <p>(3) 低温・高温による稔実障害や登熟不良に及ぼすCO<sub>2</sub>濃度の影響を解明する。すなわち、高濃度CO<sub>2</sub>が開花期の高温による受精障害および登熟期の高温による白粒発生を直接的に助長するか否を大型TGC実験で明らかにする。さらに、これまでまったく研究されていない低温による稔実障害に及ぼすCO<sub>2</sub>濃度の影響について、TGCにおける冷水処理実験と冷夏であった2003年のFACE実験から明らかにす</p>		

る。

- (4) 温暖化で発育が促進されることは言うまでもないが、イネではCO<sub>2</sub>濃度上昇によってさらに出穂や成熟期が早まる。この促進作用が、イネの内的変化によるものなのか、あるいは単に気孔抵抗の増大に伴う作物体温や群落温度の上昇によるものかをTGC実験で明らかにする。
- (5) イネの最重要病害であるイネいもち病と紋枯病の発生に及ぼすCO<sub>2</sub>濃度上昇の影響をFACE実験で確認するとともに、高CO<sub>2</sub>濃度下のイネが通常大気CO<sub>2</sub>濃度下のイネよりも、いもち病胞子の侵入頻度が高いか、また葉表皮細胞表面のクチクラ・珪酸重層が厚いか否かを実験的に解明する。また紋枯病の株間および株内病勢進展に、CO<sub>2</sub>濃度が影響するか否かを解明する。
- (6) ダイズわい化病の媒介者として重要なジャガイモヒゲナガアブラムシを用いて、高CO<sub>2</sub>濃度が植物への影響を介して害虫に作用する可能性とメカニズムを明らかにする。

本研究のもう一つの目的は、大気CO<sub>2</sub>増加と温暖化が農作物の成長と農業生態系に及ぼす影響を予測し、適応のための技術開発の方向性を示すことである。そのために、既存の土壌中の炭素・窒素代謝プロセスモデルと植物の水稲の成長・収量予測モデルが大気CO<sub>2</sub>増加の影響を的確にシミュレートできるように、FACEおよびチャンバーによる実験結果に基づき検証・改良する。

本研究では、種々の生態系を対象にメタンや亜酸化窒素の放出量の推定に用いられてきた生物地球化学モデルDNDCを取り上げ、水田生態系における高CO<sub>2</sub>濃度への応答に適用する上での問題点を明らかにし、必要な改良を行う。DNDCの中では、特にイネの成長プロセスと土壌中の物質代謝プロセスに着目し、地球環境変化の影響を的確に予測するためのモデルの高度化を行う。

### 3. 研究の内容・成果

#### (1) 温暖化と大気CO<sub>2</sub>増加が農作物と病虫害に及ぼす影響の解明

##### FACE実験装置の改良

岩手県雫石町の農家水田に設置したFACE実験装置は、8本のガスチューブで実験区を囲み、純CO<sub>2</sub>ガスを風向に応じて放出するものである。これまでは、風上側3本のチューブを開放して風下にガスを流す方式を用いていたが、本研究では8本のガス放出チューブ圧を、風向に応じて独立に制御するシステムを設計・試作した。この新しい制御システムの導入により、従来と同等の制御性能を維持しながら、無駄な放出を抑制してガス放出量を約20%削減できることがわかった。

##### 乾物生産・収量の高CO<sub>2</sub>応答

早晩性(熟期)の異なる水稲5品種(きらら397、かけはし、あきたこまち、ひとめぼれ、コシヒカリ)を、2003年と2004年にFACE実験に供試した。また、あきたこまちについては、施肥窒素の量および施用方法が異なる区を設け、CO<sub>2</sub>濃度と施肥窒素の相互作用を調査した。その結果、高CO<sub>2</sub>による乾物生産・収量の増加率は、早生品種が晩生品種よりも大きい傾向にあり、幼穂形成期のイネ体窒素濃度がその差異を説明する重要な指標となることがわかった。すなわち年次、品種、施肥法を超えて、イネ体窒素濃度があるレベル以下になると高CO<sub>2</sub>による乾物促進の程度が低下することを明らかにした。さらに倒伏程度の大きかった多窒素区では、高CO<sub>2</sub>が倒伏の被害を軽減するという新知見を得た。

##### 温度ストレスによる水稲の障害不稔と登熟障害

水稲品種ササニシキをTGCにおける生殖成長期冷水(19.5℃)処理実験に供試し、低温による障害不稔に及ぼすCO<sub>2</sub>濃度の影響を調査した。3年間の実験結果の解析から、低温による障害不稔は、イネ体の大きさに比べて籾数が増えると、増えることが判明した。一方、高CO<sub>2</sub>の乾物増加に伴うイネ体窒素濃度の希釈作用は、低温障害不稔の低下に寄与しなかった。すなわち、CO<sub>2</sub>濃度上昇は籾数を増加させるが、それに伴って冷害危険性が増す結果、高CO<sub>2</sub>による増収効果は冷害時に大幅に低下する。

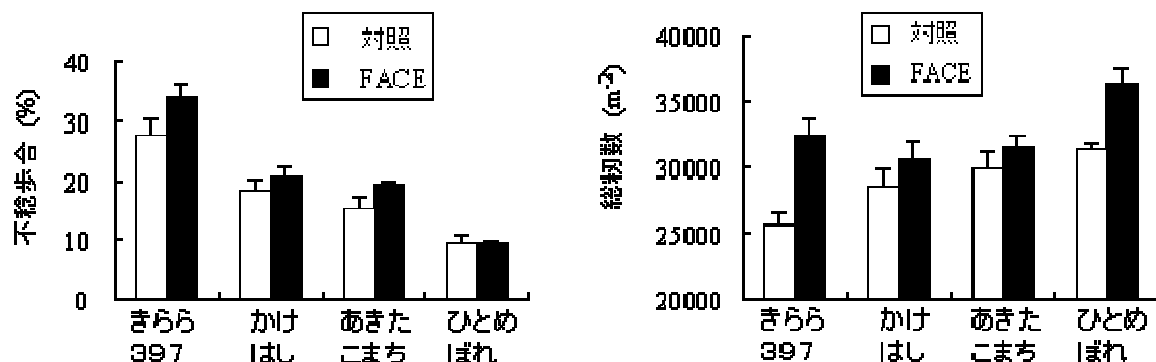


図1. 2003年FACE実験における水稲4品種の穎花不稔歩合(左)と単位土地面積当たりの籾数(右)

2003年のFACE実験では、早稲品種のきらら397が冷害危険期に低温に遭遇し、障害不稔が多発した。籾数が対照区よりも多かった高CO<sub>2</sub>区では、不稔歩合も有意に高かった。すなわち、TGCで得た結果が圃場条件ではじめて確認された(図1)。

開花期の穂周辺の温湿度を高精度に制御する穂チャンバーを開発し、開花期以前の(前歴)CO<sub>2</sub>濃度が、イネの高温不稔に対する感受性に影響するかを調査した。開花受精期の高温障害については、前歴CO<sub>2</sub>濃度の影響は認められなかった。

登熟期の高温条件を安定して実現するために、TGC最高温部にミニチャンバーを設置し、昼夜の温度をそれぞれ35、28 に制御した。開花期から2週間高温処理を行ったところ、登熟初中期の高温による白粒発生に及ぼす高CO<sub>2</sub>の効果は認められなかった。したがって、高CO<sub>2</sub>が高温不稔や登熟不良を引き起こす主因は、群落温度の上昇に伴う穂の温度上昇などの間接的な要因であると考えられた。

#### イネ発育の早晚性

TGCにおける品種比較実験の結果、高CO<sub>2</sub>による発育の前進作用が、早生の北海道品種で小さく、中生の東北品種で大きいなど、品種によって異なること、また少照年には小さいことを明らかにした。さらに、気温(地上部温度)と水温(成長点および根部温度)を独立に制御した実験から、高CO<sub>2</sub>による発育促進は低気温域で顕著になることを認めた。すなわち、発育の高CO<sub>2</sub>応答の品種間差が地上部感温特性の違いによることを示唆する貴重なデータを得た。

#### イネいもち病および紋枯病の発生様相とその変動要因

FACE実験圃場におけるイネいもち病、紋枯病の発生様相・進展過程の観察、および接種試験の結果から、高CO<sub>2</sub>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確認した(紋枯病について図2に示す)。いもち病ではその機構として、イネ体の可溶性非タンパク態窒素が高くなり、それにつれてイネの感受性が高くなる可能性と、イネ体とくに葉身の珪素含量が減少し、それにつれてイネいもち病に対する感受性が高まる可能性が考えられたが、後者のみが支持された。珪素含量が感受性に及ぼす機構をさらに探るため、イネ体へのいもち病菌の侵入行動を観察し、高CO<sub>2</sub>のイネで侵入頻度が高まる傾向を得た。一方、紋枯病は、発病株から周辺株への伝染による発病株率の増加率が高CO<sub>2</sub>区で高いことが多発の原因と考えられ、その機構として、株当りの茎数増加により、隣接株茎葉間の距離が短くなること、あるいは群落内の微気象条件が株間伝染に好適になることなどが考えられた。

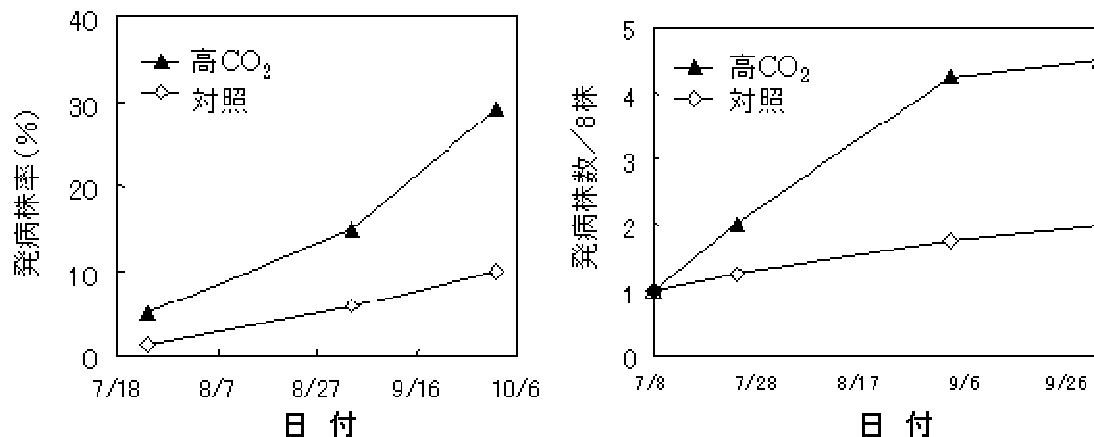


図2. 2003年FACE実験における紋枯病自然発病におけるFACE区および対照区の発病株率の推移(左)と紋枯菌を7/8に接種した特定株から周囲8株への伝染による発病株の増加過程(右)。

#### ジャガイモヒゲナガアブラムシの生活史形質

ダイズわい化病の媒介者として重要なジャガイモヒゲナガアブラムシの有翅胎生虫と無翅胎生虫に、異なるCO<sub>2</sub>濃度で生育したダイズ葉を給餌することによって、ジャガイモヒゲナガアブラムシの有翅胎生虫の生活史形質に及ぼす大気CO<sub>2</sub>濃度影響を検討した。内的自然増加率(天敵影響がない条件での単位時間当たり増殖速度)にCO<sub>2</sub>濃度の作用が有意に現れた実験もあったが、いずれも場合も高CO<sub>2</sub>下で内的自然増加率を低下した。したがって、高CO<sub>2</sub>条件下で本種が増加し、ダイズわい化病などの被害を激化させる可能性は低いと判断された。

## (2) 温暖化と大気CO<sub>2</sub>増加が農業生態系に及ぼす影響のプロセスモデリング

### 植物プロセスの改良と検証

既存の植物成長プロセスモデル、MACROS (Modules of an Annual CROp Simulator) を岩手県雫石町のFACE実験に適用したところ、同モデルがイネの成長に及ぼす高CO<sub>2</sub>濃度の影響を過大評価する一方で、窒素施肥に対する反応を過小評価するなど、気候変動の影響評価や適応技術の開発に資するには重大な問題があることを示した。その原因としては、高CO<sub>2</sub>濃度による個葉光合成の促進率が的確に反映されていないこと、葉面積展開に対する窒素依存性が十分に考慮されていないことが考えられた。

そこで、高CO<sub>2</sub>応答で最も重要である個葉光合成応答モデルに関して、生化学的プロセスを基礎とし、CO<sub>2</sub>濃度の影響を明示的に記述するFarquharらの光合成モデル(以下、Farquharモデル)の導入と、窒素への依存性が高い葉面積推定モジュールの改良を行った。

Farquharモデルの導入では、その主要パラメータである最大CO<sub>2</sub>固定速度( $V_{c,max}$ )と最大電子伝達速度( $J_{max}$ )を、2種類のチャンパーと水田におけるCO<sub>2</sub>増加実験で調査し、両パラメータと葉面積当たりの窒素含有量との間に極めて頑健な正の相関があること、この関係を広範な条件に適用できることを示した。さらに、これらのパラメータから推定される個葉光合成速度を積算し、群落CO<sub>2</sub>収支を測定できる自然光型環境制御室にて得られた群落の光合成速度実測値と比較したところ、モデル推定値と実測値がよく一致したことから、本モデルによって頑健な光合成推定が可能であることがわかった。

MACROSがイネ成長の高CO<sub>2</sub>影響を過大評価したことを修正するために、吸収窒素と温度から葉面積を推定するモデルを導入した。以上のサブモデルを統合して、CO<sub>2</sub>濃度、窒素栄養、温度が主要な生理過程に及ぼす影響を取り入れたイネの成長モデルを開発し、本モデルがFACE実験で得られた葉面積、窒素吸収、乾物生産、収量の動向と高CO<sub>2</sub>濃度への応答をほぼ妥当に再現することを確認した(図3)。

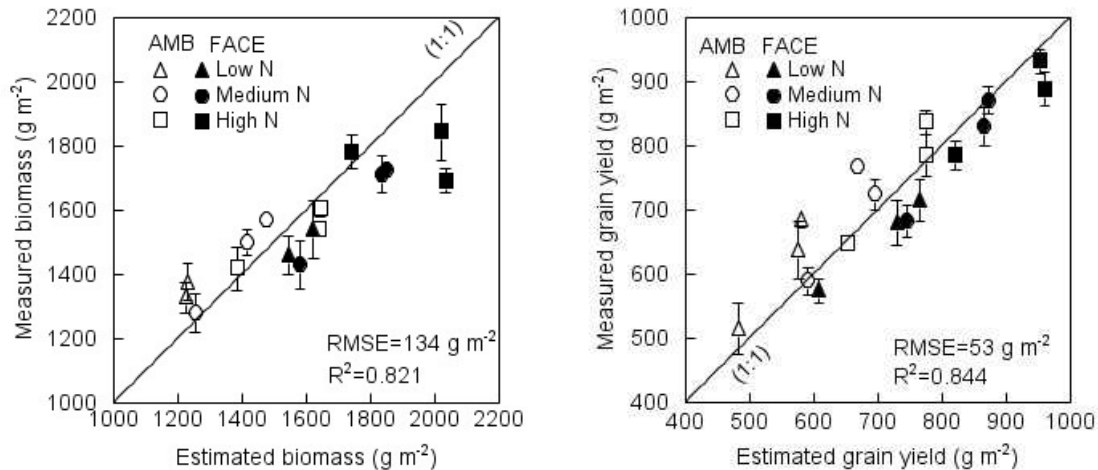


図3. 1998~2000年のFACE実験の3窒素区における収穫時乾物重(左)と子実収量(右)の実測値と推定値。縦棒は実測値の標準誤差, RMSEは吸い越智標準誤差, R<sup>2</sup>は決定係数。

### 土壌プロセスの改良と検証

大気CO<sub>2</sub>濃度の上昇が水田土壌の化学性に与える影響を把握し、またモデルを検証するデータを得るために、2003、2004年に岩手県雫石町にて実施したFACE実験で土壌水と土壌を定期的に採取して分析した。その結果、大気CO<sub>2</sub>濃度の上昇は土壌中CO<sub>2</sub>濃度を増加させ、Mg<sup>2+</sup>とCa<sup>2+</sup>の溶出を促進するが、湛水後の土壌還元の進行には大きな影響を持たないことを示した。

従来のDNDCモデルで雫石FACE水田のメタンフラックスおよび土壌Ehを予測したところ、本モデルはメタンフラックスを大幅に過大評価すること、および湛水土壌のEhを著しく過小評価することがわかった。水田土壌中のメタンの生成は、嫌氣的条件における鉄、マンガンなどの一連の還元過程の最終段階である。したがって、モデルでメタン生成量を予測するには、メタン生成に至るまでの鉄などの還元過程を正しく計算する必要がある。また、大気CO<sub>2</sub>の増加が土壌の還元過程に及ぼす影響を把握することも必要である。そこで、水田土壌中の主要な電子受容体である鉄の還元過程のモデルを改良し、FACE実験水田での観測データによってモデルを検証した。また、植物からの炭素供給を定式化した植物モデルと土壌モデルを統合し、水田からのメタン放出量に対する大気CO<sub>2</sub>濃度の影響を予測できるか検証した。その結果、改良DNDCモデルは、雫石のFACE実験水田における土壌のFe還元、酸化還元電位およびメタン放出量の変化を概ね再現することがわかった(図4)。

#### 4. 考察

本研究グループが1998年から2000年に実施したFACE実験では、大気CO<sub>2</sub>濃度が200ppmv増加することによって、イネの収量が5~15%増加し、その程度は施肥窒素量に依存することを明らかにした。本研究では、早晚性の異なる品種を対象にして、高CO<sub>2</sub>応答の遺伝的変異とその要因を解析したところ、イネ体の窒素濃度の重要性が明らかになってきた。すなわち、高CO<sub>2</sub>環境に適応する品種を探索する上でも、窒素とCO<sub>2</sub>濃度の相互作用が重要な役割を果たすものと考えられる。MACROSは、個葉の光合成速度の光依存度を群落レベルにスケールアップし、得られた光合成産物から植物体を構成する物質に変換する過程が機構的に記述されているために、これまでの多くの作物モデルの骨子として用いられてきた。しかし、本モデルは、CO<sub>2</sub>濃度に対する光合成反応を経験的関数で扱うこと、窒素依存

度の高い葉面積を獲得炭素の関数で表していることから、CO<sub>2</sub>濃度と窒素の相互作用を反映できない。本研究では、Farquharの光合成モデルを導入し、その主要パラメータを葉身窒素の関数で表した。また、葉面展開に及ぼす窒素制限の影響を取り入れたことによって、窒素とCO<sub>2</sub>濃度の相互作用を反映した予測が可能であった。ただし、本モデルでも多窒素、高CO<sub>2</sub>区の乾物生産・収量を過大評価する傾向にあった。このことは、モデルでは十分に評価できない収量制限要因が存在することを示唆している。

多窒素が収量に及ぼす負の影響には、倒伏に対する抵抗性の低下が挙げられる。本研究でも、多窒素区では倒伏が認められたが、高CO<sub>2</sub>はその倒伏程度を有意に軽減することを初めて示した。この倒伏軽減効果は、高CO<sub>2</sub>によって籾数や穂重が増加し、倒伏モーメントが増大していることを考慮すれば特筆に価する。ただし、倒伏耐性を高めるような栽培管理や品種の育成は、今後も重要であることに変わりはない。

イネいもち病への感受性は、多窒素施肥によって高まることが知られている。本研究では、いもち病だけでなく紋枯病の発生が高CO<sub>2</sub>によって激しくなることを明らかにした。いもち病では高CO<sub>2</sub>による珪素含量の減少が、紋枯病では繁茂度の増加に伴う隣接株への伝染頻度の増加などが原因として考えられる。このように多肥と高CO<sub>2</sub>の組み合わせは、これらの病害を一層助長する可能性があることから、耐病性育種や薬剤防除体系に加えて、珪酸資材投入、栽植様式の見直しをも含めた繁茂度の制御など、複合的な対策技術を考慮する必要がある。

温度ストレスによる不稔は、わが国の水稻生産にとって最大の変動要因である。温暖化は冷害の発生頻度を減少させ、寒冷地の稲作に正の影響を与えるという予測もあるが、本研究で示したように、生殖成長期の低温による不稔は、籾数増加による高CO<sub>2</sub>の増収効果を相殺する可能性が高い。したがって、冷温障害に対する対策は、わが国の水稻生産にとって今後も重要な課題といえる。一方、温暖化でより強く懸念されている開花期の高温不稔も、高CO<sub>2</sub>条件で悪化することが示唆されている。すなわち、不稔を発生させない安全な温度領域が、高CO<sub>2</sub>環境下では狭くなる可能性がある。本研究では、稔実の温度感受性に及ぼす大気CO<sub>2</sub>濃度の影響が、主として間接的なものである可能性を示したが、稔実歩合を的確に推定するための定量的な理解が得られたとは言いがたい。温度とCO<sub>2</sub>濃度の影響を取り入れた稔実推定モデルの開発には、不稔生理の環境応答研究を深化させるとともに、群落の熱収支や穂温の推定モデルとの連携が重要である。

温暖化によって発育が促進されるため、現行の品種の栽培期間は短縮化されることが指摘されている。高CO<sub>2</sub>も発育を促進することが知られているが、本研究はその程度が、品種によって異なることを明らかにした。発育の高CO<sub>2</sub>応答における遺伝的変異は、生育期間や老化促進を介して乾物・収量に影響することも予想される。さらに、今日の発育予測が高CO<sub>2</sub>環境では傾向的な誤差を生む可能性もある。本研究では高CO<sub>2</sub>による発育促進が、成長点温度ではなく、地上部温度との相互作用に依存することを明らかにした。この新知見は、発育の環境応答の定量的理解を深めるための端緒になるものと期待される。

発育特性に加えて形態特性とその高CO<sub>2</sub>応答も、適応品種・技術の探索には重要である。本研究の品種間比較でも示唆されたように、高CO<sub>2</sub>による収量増加は、分けつ数、穂数、籾数などの器官数増加に大きく依存する。一方、植物体からのメタンの放出は、分けつ数増加によるメタンコンダクタンスや根からの炭素供給の増加によって高められる。すなわち、高CO<sub>2</sub>による成長促進は、強い温暖化効果を持つメタンの放出を助長する。本研究では、従来のDNDCで問題であった、湛水に伴う土壌還元過程を改良するとともに、分けつ数に基

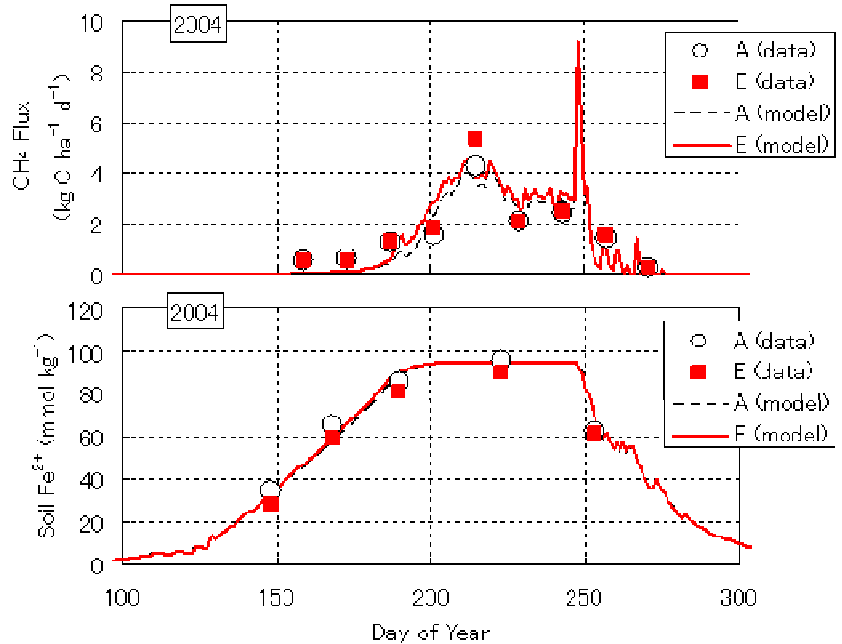


図4. 改良 DNDC モデルによる 2004 年のメタンフラックスおよび土壌 Fe<sup>2+</sup>濃度の予測値と実測値との比較 (A, 対照; E, FACE)

づく植物体メタンコンダクタンスの推定や根からの炭素供給の影響をも導入した。したがって、改良DNDCは大気CO<sub>2</sub>増加と温暖化が生産性と環境負荷の双方に及ぼす影響を評価するための有効な手法として期待される。しかしながら、本モデルの不確実要因を抽出し、異なる気候・土壌条件や品種に適用するためには、今後も環境操作実験とモデル化の両輪を有機的に連携させた研究が望まれる。

