

大気CO₂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

(1) 温暖化と大気CO₂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	
地域基盤研究部	連携研究第2チーム	岡田益己・下野裕之
地域基盤研究部	病害管理研究室	石黒 潔
地域基盤研究部	害虫生態研究室	榊原充隆

平成14～16年度合計予算額 104,630千円
(うち、平成16年度当初予算額 34,881千円)

[要旨] 地球温暖化とCO₂濃度上昇が、作物の生長や収量ならびに病虫害の発生動態に及ぼす影響を実験的に解明し、地球環境変動に適応する品種や栽培管理方法の確立に役立てるため、CO₂濃度を外気および外気 + 200ppmに制御したFACE(開放系大気CO₂増加)実験とTGC(温度勾配チャンパー)実験を実施し、(1)FACE装置の改良、(2)水稻品種の乾物生産・収量応答、(3)温度ストレスによる水稻の障害不稔と登熟障害、(4)イネ発育の早晩性、(5)イネいもち病および紋枯病の発生様相とその変動要因、(4)ジャガイモヒゲナガアブラムシの生活史形質について研究した。(1)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新しいFACE装置を開発し、従来と同等の制御性能を維持しつつガス放出量を約20%削減できた。(2)では2年間のFACE実験から、幼穂形成期の窒素濃度があるレベル以下になると高CO₂による乾物促進の程度が低下すること、促進作用の品種・年次・施肥法による差をこの現象で説明できることを明らかにした。さらに高CO₂は、倒伏の被害を軽減するという新知見を得た。(3)では、穂ばらみ期の低温障害について、高CO₂下で籾数が増えると障害不稔が増える傾向にあることを明らかにした。2003年冷害時のFACE実験では、この作用により高CO₂の収量増効果が、大幅に低下した。開花受精期の高温障害および登熟初中期の高温による白粒発生について、CO₂濃度の前歴がイネ体質を変化させて高温に対する感受性を高める作用は認められなかった。(4)では、気温(地上部体温)に対する応答の変化が大きい低温域で、高CO₂による前進作用があることを明らかにした。また前進作用の品種間差が、地上部感温性の違いによることを示唆する貴重なデータを得た。(5)では、FACE実験の結果から、高CO₂下でいもち病が多発する原因として、イネ体の珪素含量が減少し、それにつれていもち病に対する感受性が高まる説が有力なこと、また高CO₂下で紋枯病が多発する原因としては、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を明らかにした。(6)では、ジャガイモヒゲナガアブラムシの内的自然増加率が、高CO₂下で増大する傾向は認められず、ダイズわい化病の感染率が高CO₂で著しく高まる危険性が低いことを明らかにした。

[キーワード] CO₂、FACE、イネ、温度ストレス、病虫害

1. はじめに

大気CO₂の増加と温暖化によって、農作物生産は大きな影響を受けると予想されている¹⁾。温暖化により、農作物の生長期間が短くなり、また高温と水不足の激化により、農作物生産は減収に向かう。一方、大気

CO₂濃度の上昇は光合成を促進して、農作物の生長と収量を増加させる。しかし、CO₂濃度上昇の効果は、温度、品種、施肥窒素量など、他の要因によって変化するために、ばらつきが大きい²⁾。実際、本研究グループが1998年から2000年に実施したFACE(開放系大気CO₂増加)実験(以下、FACE-I)では、高CO₂濃度によりイネの収量が5-15%増加し、その程度は施肥窒素量に依存することが明らかになった³⁾。

一方、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、CO₂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。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CO₂濃度下で変化するかどうかは、重要な問題である。また、地球環境変化に伴う病害虫発生活動の変化も懸念される。

実際の農作物生産においては、農作物の環境反応や病害虫の影響等を考慮して、各地域に合った品種と施肥基準その他を組み合わせる栽培体系が確立している。現行栽培体系は、当然ながら現在の気候とCO₂濃度に適応して開発されたものであり、温度が最大5℃、CO₂濃度が200-300ppm高い将来の環境には、別の栽培体系が適しているだろう。そうした新しい栽培体系に移行することで、温暖化による減収を軽減し、高CO₂濃度による増収をさらに高める可能性がある。それ故、地球環境変化が農業生産に及ぼす影響は、現在の予想とは相当異なったものとなるかも知れない。ただし、品種をはじめとして栽培体系の確立には時間がかかり、栽培体系の移行は簡単ではない。

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。

2. 研究目的

大気CO₂増加と温暖化が作物の生長過程と病虫害に及ぼす影響を実験的に解明することが、本研究の目標である。そのために、農家水田の大気CO₂濃度を高めるFACE(開放系CO₂濃度増加)実験⁴⁾と、CO₂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⁵⁾を実施する。

FACE実験では、水稻の生長・乾物生産・収量に及ぼすCO₂濃度上昇の影響が、作物体の窒素吸収に依存するメカニズムを解明する。先に高CO₂濃度の増収効果が、作物体の窒素吸収に依存することを紹介したが、高CO₂濃度による生長促進効果は、生育期間を通じて一定ではない。FACE-Iの結果によれば、高CO₂濃度による生長促進は、生育中期の幼穂形成期で30%前後に達するにも関わらず、成熟期では10%程度に低下し、特に出穂期以降に限れば、高CO₂濃度の効果はほとんど認められない。この結果には、高CO₂濃度に対する光合成の順化(アクリメーション)や、作物体の窒素吸収・分配が関与すると考えられる⁶⁾。FACE-Iでは、この他に、早晚性の異なる品種間では、高CO₂濃度による生長促進程度が違うという予備的結果を得ており、これも窒素吸収・分配パターンの違いによる可能性がある。そこで本研究では、品種の早晚性と窒素施肥パターンの違いが、高CO₂濃度下でのイネの生長と窒素代謝に及ぼす影響を実験的に解明し、将来の高CO₂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。

TGC実験では、温度ストレス(低温・高温)による稔実障害や登熟不良に及ぼすCO₂濃度の影響を解明する。穂ばらみ期の低温障害や開花期の高温障害に作物体の窒素濃度が影響することはよく知られている。高濃度CO₂下では、イネ体の窒素濃度が減少するので、障害不稔の軽減が期待されるが、例えば開

花期高温による受精障害は高濃度CO₂でむしろ増加する⁷⁾。この現象が、高濃度CO₂に伴うイネ体質の変化によるものか、あるいは気孔抵抗の増加による作物体温や群落温度によるものかは明らかでない。高濃度CO₂下でイネ体の高温感受性が増すか否かを検討する。さらに登熟期の高温による白粒発生についても、同様の観点から考察する。一方、低温障害に及ぼすCO₂濃度の影響については、これまでまったく研究されていない。窒素濃度から期待されるように、高濃度CO₂下で障害不稔が軽減するのか、あるいは高温障害と同様に逆の結果となるのかを明らかにする。

品種の早晩性は、上記のいずれのプロセスにも大きく作用する。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CO₂濃度上昇によってさらに出穂や成熟期が早まると報告されている^{8), 9)}。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検討する。

さらにFACEとTGC実験を利用して、病害虫に対する作物体の感受性の変化を解析する。FACE-Iの実験で、イネの最重要病害であるいもち病と紋枯病の発生が、高CO₂濃度下で増加する傾向が見られた¹⁰⁾。どちらも原因は未確定だが、状況証拠から以下のメカニズムが想定される。高CO₂濃度下でイネの気孔抵抗が増加し、葉面からの蒸散量が低下する結果、蒸散流とともに葉に運ばれる珪素量が減り、表面での珪素沈着量が低下する。その結果、葉表皮細胞の物理的強度が低下し、いもち病菌胞子が侵入しやすくなる。一方紋枯病は、菌核が田面を浮遊し、イネの茎に付着して伝播・発病する。高CO₂濃度でイネの分けつ数が増えるために、菌核が付着しやすくなり、また茎数が増えるので株元の湿度が高まり、その結果発病が助長される。以上の仮説を検証するために、本研究では、高CO₂濃度下のイネは通常大気CO₂濃度下のイネよりも、いもち病菌胞子の侵入頻度が高いか否か、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。また紋枯病では、株間の発病進展、および下位葉鞘から上位葉鞘に至る病勢進展に、CO₂濃度の影響があるか否かを解明する。

一方、害虫については、高CO₂濃度下での植物反応の違いが、植物を餌とする害虫の増殖性や生活環境に影響する可能性が考えられる。こうした植物・昆虫間のフィードバック系を検討するには鋭敏な生物検定系を用いる必要がある。アブラムシ類は植物の種や品種、部位、切除後日数によって増殖率やモルフ出現率に差が生じることが知られているため、生物検定系として有望である。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CO₂濃度植物害虫の作用メカニズムを解明し、地球環境変動に適應した病虫害防除法の確立に寄与する。

以上の結果をとりまとめて、サブテーマ2のプロセスモデルの構築に資するとともに、将来の地球環境に適應する品種や栽培管理方法の確立に貢献する。

3. 研究方法

(1) FACE装置の改良

純CO₂ガス放出型FACEは、Okadaら⁴⁾によって開発され、Migliettaら¹¹⁾により改良が加えられた。ともに8本のガス放出チューブで実験区を囲み、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である。前者が3本のチューブから同量のガスを放出するのに対し、後者では中央のチューブと隣接する2本のチューブの放出量をそれぞれ5:4の比としている。これは、中央のチューブから放出されるガスが流下する面積に対して、隣接の2本が風向となす角度が小さいためにガス流下面積が小さいという、幾何学的な考慮による(図1)。このアイデアをさらに発展させて、風上側の3あるいは4本のチューブからの放出量を、風向となす角度に応じてそれぞれ独立に制御するシステムを設計・試作した。すなわち8本のチューブそれ

それぞれに放出圧力を調節するバルブを取り付け、風上側のチューブと風向とのなす角度の正弦値に比例して、3ないし4本の放出圧力の割合を求める。各チューブ圧力をこの割合に保ちながら、放出圧力の絶対値を、リング中央のCO₂濃度と設定濃度に応じてPID制御アルゴリズムで決定する。測定と制御の間隔は従来通り5秒である。なお風速が0.3m s⁻¹以下の時は、風向測定値の信頼性が大幅に低下するので、従来通り一つおきの4本のチューブから同量のガスを放出し、4本のセットを15秒間隔で切り替えた。

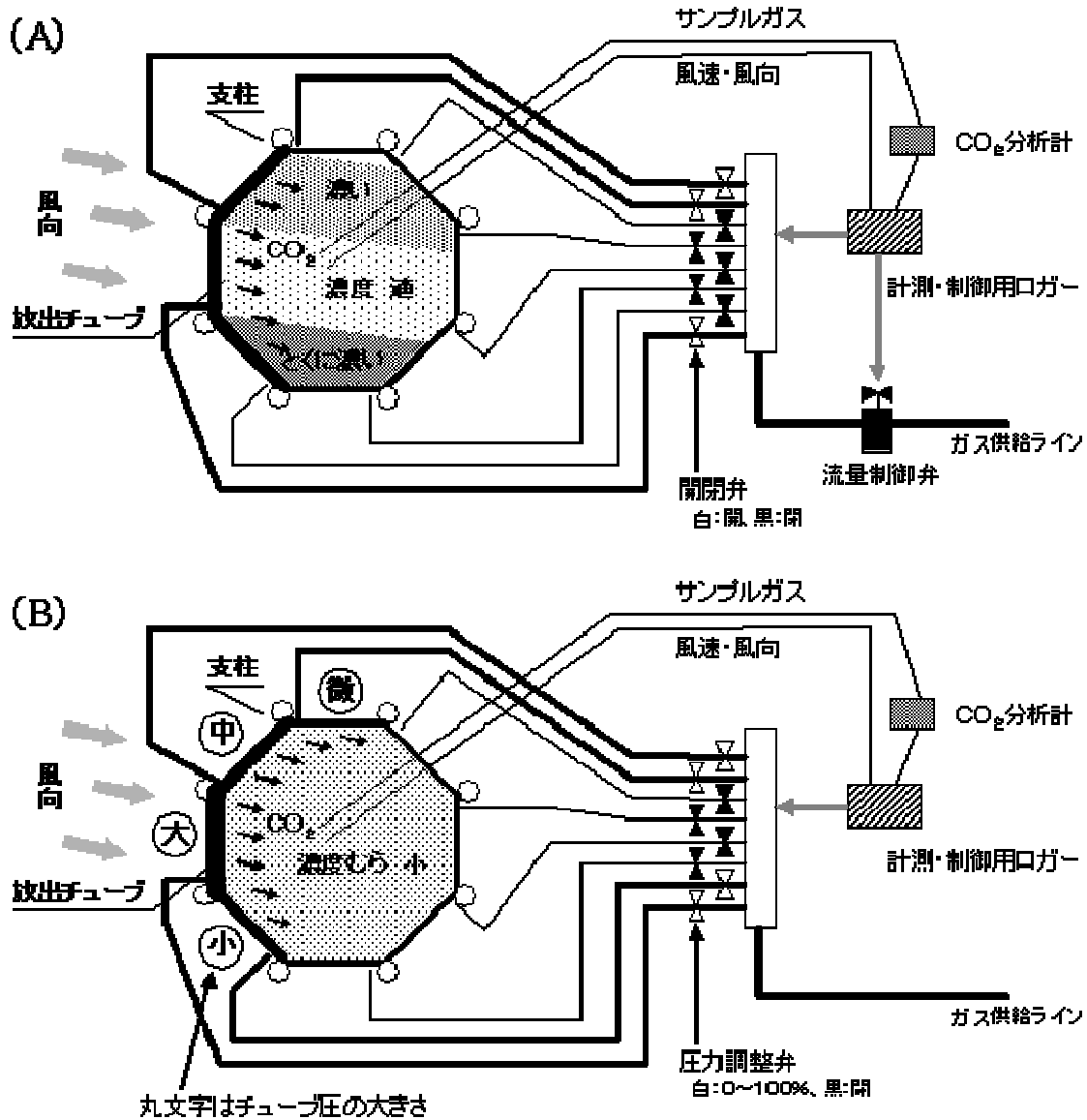


図1. 従来のFACE装置(A)と改良型FACE装置(B)の構成とCO₂濃度の空間むらを説明する概念図

(2) 水稻品種の乾物生産・収量応答

早晩性(熟期)の異なる水稻品種: 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、CO₂濃度が外気および外気+200ppmに制御された温室で育苗し、2003年5月21日、2004年5月20日に岩手県栗石町のFACE実験圃場に移植した。FACE実験圃場には、CO₂濃度を外気+200ppmに制御した高CO₂区と外気濃度の対照区を各4反復設置した。栽植密度は周囲農家の慣行に則して19株/m²と

した。品種の早晩性に伴う窒素吸収過程の違いと CO₂ 濃度との相互作用をできる限り単純に解析するため、施肥は全量基肥(窒素 8g N /m²、リン酸 30g P₂O₅/m²、カリ 15g K₂O /m²)とし、とくに窒素については肥効調節型肥料を主体にした LP70:80% + 硫安:20%を「標準」とした。一方、CO₂ 濃度と施肥窒素の相互作用を解析するために、品種:あきたこまちを用いて、3水準の施肥窒素条件、標準(LP区)(N=8 g m⁻² [LP70 80% + 硫安 20% (全量基肥)])、慣行区(9 g m⁻² [硫安分施(60:20:20%、基肥:分けつ期:幼穂形成期)]、多肥区(15 g m⁻² [硫安分施(40:30:30%)]))。但し、2003年は2水準の施肥条件 [LP区、慣行区]とした。リン酸とカリウムは、すべての区で同一量を植え付け前に施用した。

出穂期を特定するため、各品種6株の穂ばらみ茎数に占める出穂した穂数の割合を継続的に計測し50%に達した日を出穂期とした。3~4生育ステージ(分けつ盛期、幼穂形成期、出穂期、成熟期)に各反復について8株採取し、地上部乾物重(80、72時間乾燥)を計測するとともに、ケルダール法により窒素濃度を定量した。これとは別に成熟期に、2003年:各区32株、2004年:各区24株をサンプリングし、収量と収量構成要素を計測した。さらに2004年は台風による倒伏が発生したので、収穫直前に株の基部に分度器をあて、倒伏程度を5段階(1=0-18°、2=19-36°、3=37-54°、4=55-72°、5=73-90°)に分けて評価した。

(3) 温度ストレスによる水稻の障害不稔と登熟障害

穂ばらみ期低温障害不稔

実験には、東北農業研究センターのTGC2棟を利用し、そのうち1棟のCO₂濃度を外気濃度(以下、対照区)に維持し、また他の1棟は昼夜を問わず外気濃度+200ppmに制御した(以下、高CO₂区)。水稻品種ササニシキをそれぞれの試験区で578穴のセルトレイを用いて育苗し、生育のそろった苗を選んで容積15リットルのポットに2個体ずつ移植した。2002年度は施肥窒素量に3水準を設け、個体当たり窒素施肥量は、低窒素区0.6gN、中窒素区0.9gN、高窒素区1.2gN、リン酸とカリは、いずれも等量(個体あたり1.2gP₂O₅、0.8gK₂O)とした。2003年度は、個体当たり施肥量を窒素0.6gN、リン酸1.2gP₂O₅、カリ0.8gK₂Oとした。なお2001年のデータも併せて解析するが、個体当たり施肥量は窒素0.63gN、リン酸1.56gP₂O₅、カリ0.83gK₂Oであった。生育の全期間を通じてポットをTGCの最高温部に配置し、低気温による障害が起こらないようにした。またポット位置を毎週2回入れ替え、ポット間の生育むらを極力軽減した。

一部のサンプルを解体調査し、幼穂長が1-2mmに達した日を、その区の幼穂形成期とした。2002年は低窒素区で、高CO₂区のほうが対照区よりも4日ほど早く幼穂形成期に達したが、高窒素区ではCO₂区間で幼穂形成期に差が見られなかった。また2003年は、高CO₂区と対照区に幼穂形成期の差が見られなかった。幼穂形成期の翌日から、以下の冷水処理を行った。周囲を断熱した1m角、深さ60cmの水槽にポットを沈め、低温感受性の高い穂ばらみ期の穂がすべて水中に浸るように設置した。土壌面からの水深は約25cmである。水槽に井戸水を導入し、水温が19.5℃になるようにバルブの開閉を自動制御した。水温測定には0.05℃以下の精度で検定した白金抵抗測温体を使用した。水槽内の水温むらを抑えるために、ポンプで水を循環した。

水槽はすべてTGCの最高温部に置いて、水面上に出た穂が低温による障害を受けないようにするとともに、出穂開花期に穂が高温障害を受けないように、水槽設置場所の最高気温を35℃以下に制御した。さらに、上記冷水処理に用いなかったポットを水槽周囲に配置して、低・高気温による障害が穂に生じないことを確かめた。

水槽を各TGCに4台ずつ置き、2002年は各窒素処理につき2ポットを各水槽に配置した(各水槽に計6

ポット、各TGCに計24ポット)。2003年度は、冷水処理中あるいは処理以前のCO₂の作用を見るために、CO₂濃度の異なる2つのTGC処理間でポットを以下のように移動した。処理開始前まで高CO₂区で育てたポットと対照区で育てたポットのうち、それぞれ8ポットはそのまま同じ処理区に置いた。また別の8ポットは8月8日まで同処理区に置き、以降は他方の処理区に移動した。さらに別の8ポットは、冷水処理開始と同時に他処理区に移動した(表1)。冷水処理終了後は再度処理区を交換せず、そのままの配置とした。

表1. 2003年冷水処理におけるCO₂処理区間のポット移動配置表

ポット移動処理名		冷水処理前 (7/25以前)	冷水処理前半 (7/25-8/8)	8/8以降
対照 ポット	A A A	対照区		
	A A E	対照区		高CO ₂ 区
	A E E	対照区	高CO ₂ 区	
CO ₂ ポット	E E E	高CO ₂ 区		
	E E A	高CO ₂ 区		対照区
	E A A	高CO ₂ 区	対照区	

幼穂形成期に各CO₂処理から4ポット、出穂期と成熟期には窒素処理とCO₂処理ならびにポット移動処理の各々から4ポットを採取し、地上部を葉身(葉)と葉鞘(茎)に分けて、葉面積、乾物重、窒素濃度を測定した。また収穫期の穂について、稔実籾と不稔籾の数を調査し、全籾数に対する稔実籾数の割合を稔実歩合とした。

2003年冷夏のFACE実験のサンプルについても、同様に稔実歩合を測定した。

開花受精期高温障害不稔

開花受精時の高温が受精障害を起こす要因として、温度(気温)だけではなく、湿度も重要である¹²⁾。温湿度を高精度に制御し、開花受精期のイネの穂を処理するための“穂チャンバー”を開発した(図2)。エアポンプで外気を湿度調整タンクに導入し、タンク内でエアレーションすると、タンク通過後の空気の露点温度がタンク内の水温とほぼ同等になる。この原理を利用すると、タンク水温をヒーターと冷却水で制御することにより、目標の湿度に設定できる。次にこの空気をラインヒーターで目標の気温まで上昇させて、アクリル製円筒(内径33mm、外径40mm、長さ220mm)の穂チャンバーに導き、チャンバー内を流下させて穂を処理する仕組みである。チャンバーの周囲に透明塩ビチューブを巻き付けてウォータージャケットとし、別の温水タンクから目標気温と同じ温度の水を循環させ、チャンバー内での気温低下を防いだ。同一の装置に2つの穂チャンバーを取り付けた。1つの穂チャンバーに5~6穂を挿入し、穂のみに対する温湿度の影響を解析できるシステムとした。予備試験の結果を参考にして、気温設定を5時~16時まで37℃、その他の時間帯は30℃とし、露点温度は週日24℃に設定した。

前項と同様の方法で水稻品種コシヒカリをTGCで育苗し、生育の揃った苗を選んで容積5リットルのポットに移植した。株当たり施肥量は、窒素0.3gN、リン酸0.6gP₂O₅、カリ0.4gK₂Oである。開花期以前(前歴)のCO₂濃度が、イネ体の高温感受性に影響するかどうかを検討するため、高温処理開始時に、高CO₂区のポット(処理以前は高CO₂区で育成)と対照区のポット(処理以前は対照区で育成)の一部を交互に移

動した(表2)。CO₂濃度前歴の異なるサンプルからそれぞれ2～3穂を選んで、同一の穂チャンバー内に挿入した。なお高温処理後は、再びそれぞれのTGCに戻した。毎日16時以降に、当日開花した穎花を確認し、2日の処理期間中に開花した穎花について不稔歩合を調査した。株あるいは穂を替えて2日間の処理を計4回繰り返した。

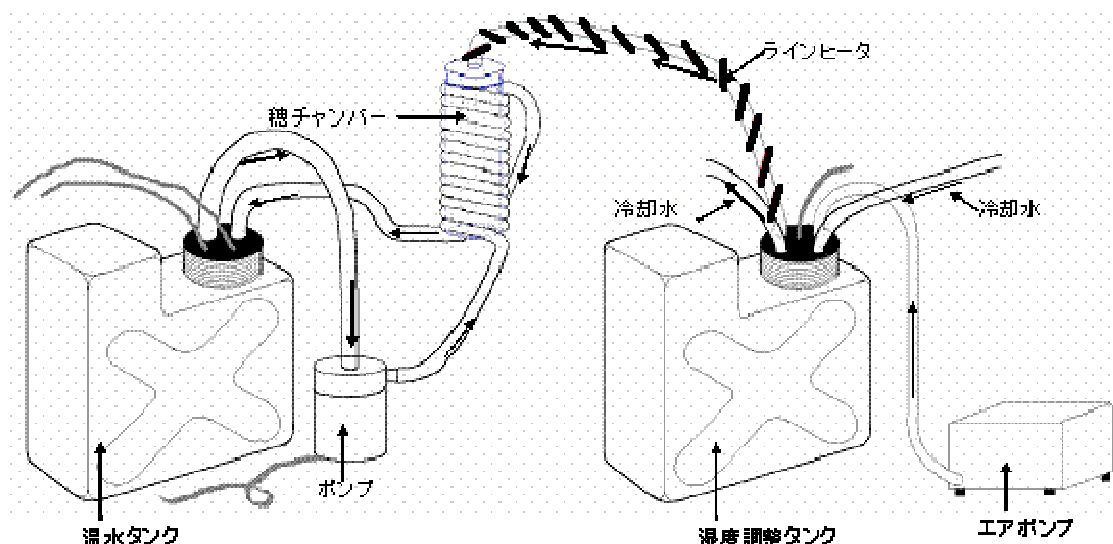


図2. 穂チャンバーの温湿度制御機器構成

表2. 高温処理におけるCO₂処理区間のポット移動配置表

ポット移動処理名		高温処理前	高温処理中
対照 ポット	AA	対照区	
	AE	対照区	高CO ₂ 区
CO ₂ ポット	EE	高CO ₂ 区	
	EA	高CO ₂ 区	対照区

登熟期の高温による白粒発生

登熟期の高温条件を安定して実現するために、TGC最高温部に幅0.9m、奥行き0.7m、高さ1.4mのミニチャンバーを設置し、ヒーターと換気扇でその気温を一定に制御した。設定気温は、6時～16時まで35℃、その他の時間帯は28℃とした。但し、湿度は制御せず成り行きとした。

前項と同様の方法で水稻品種コシヒカリをTGCで育苗し、移植後は前項と同様の基準で栽培し、開花期から2週間高温処理を行った。この実験でも開花期以前の前期CO₂濃度の影響を見るために、高CO₂区と対照区のTGC間で、高温処理時にポットを交換した(表2)。成熟後に白粒の割合を目視で調査した。

(4) イネ発育の早晩性

TGCを用いてCO₂濃度と温度が発育の早晩に及ぼす影響を解析するために、以下の3種類の実験を行

った。育苗条件は前項と同様である。

[実験] 北海道と東北品種の比較(2002年、2003年)

北海道品種: 坊主5号、きらら397および東北品種: あきたこまち、ササニシキを、容積7リットルのポットに移植し、TGCの中温区に配置した。株当たり施肥量は、窒素: 0.3 gN、リン酸: 0.5 gP₂O₅、カリ: 0.5 gK₂Oとした。すべての穂について出穂日を記録し、株内の穂の50%が出穂した日をその株の出穂日とした。

[実験] 気温勾配と作期移動試験による出穂反応の解析(2003年)

水稻品種: きらら397、あきたこまち、コシヒカリを、容積5リットルのポットに各品種1本ずつ、計3本移植し、TGC内の約7の気温勾配上5カ所に配置した。第1作期は、4月15日播種、5月15日移植、第2作期は、5月13日播種、6月12日移植、第3作期は6月13日播種、7月14日移植である。株当たり施肥量は、窒素: 0.3 gN、リン酸: 0.6 gP₂O₅、カリ: 0.4 gK₂Oとした。前項と同様の方法で出穂日を調査した。

[実験] 穂の分化に及ぼす水温、気温、作期の影響解析(2004年)

水稻品種: きらら397とあきたこまちを、容積5リットルのポットに各品種4本ずつ、計8本移植した。株当たり施肥量は、窒素: 0.1 gN、リン酸: 0.2 gP₂O₅、カリ: 0.13 gK₂Oとした。第1作期は4月15日播種、5月10日移植、第2作期は5月17日播種、6月8日移植である。

内法87cm角、深さ25cmの水槽を用意し、井水とヒーターを用いて水温18.5(以下、低水温区)と21.5(以下、高水温区)に制御した水温処理区を設けた。各水槽に各作期3ポットを設置し、幼穂形成期頃までの期間、生長点が水中に沈むよう、ポット土壌面から2~3cmの水位に保った。これらの組をTGC内の気温勾配上の3カ所(以下、低気温区、中気温区、高気温区)に配置した。

各ポットから各品種1株(水槽当たり3株)を選び、約1週間おきに主稈葉齢を調査した。幼穂形成期に達したと推定される時期に、各ポットから各品種3株(水槽当たり9本)を1~2日おきに順次解体し、幼穂長を測定した。これら経日データから幼穂長が1.5mmに達した日を内挿し、幼穂形成期とした。葉齢調査株については、出穂日も調査した。

(5) イネいもち病および紋枯病の発生様相とその変動要因

いもち病

ア 自然発病条件における発病程度の比較

FACE実験において、CO₂処理区間でいもち病の発生程度に差があるかを確認するため、自然発病条件下における葉いもち発生程度を調査した。2003年は、接種を行わないイネでも葉いもちの自然発病・流行があったので、高CO₂区および対照区のイネ2品種(あきたこまち、ササニシキ)につき、それぞれ各反復40株の株当たり葉いもち病斑数を7月24日に調査した。なお、2004年には自然発病条件での発病は少なかったため、調査を行わなかった。

イ 病原菌接種による調査

高濃度CO₂条件および通常大気条件下におけるイネのいもち病に対する感受性を調べるため、FACE実験圃場でいもち病菌の接種を行い、いもち病の病斑数および発芽しいもち病菌がイネの葉表面に形成した付着器から葉の表皮細胞に侵入した頻度を調査した。また、これらの差異とイネ体栄養との関係を調べるため、いもち病菌接種時の最上位展開葉を接種時に採集し、葉の珪素含量および可溶性非タンパク態窒素含量を分析調査した。詳細は以下の通りである。

(ア) 接種方法

高CO₂区および対照区のそれぞれの反復ごとに、2列×3株計6株のイネ(品種:あきたこまち)に、接種

当日の日没時、いもち病菌孢子懸濁液を株当り20mlずつ、噴霧器で満遍なく噴霧し、直後に6株に枠を被せ、翌日の夜明け直後朝日が当たる直前まで厚さ0.07mmのポリエチレンフィルムで覆って、イネ体表面が濡れた状態に保つことによって接種を行った¹²⁾。接種は、2003年においては、供試品種の第10葉がほぼ展開した6月23日と第11葉がほぼ展開した6月29日の日没時から2回行った。2004年も同一条件で試験を行い、接種は供試品種の第10葉がほぼ展開した6月25日に2003年と同様の方法で日没時に噴霧接種を行い、翌日夜明け直後まで接種したイネを被覆し、植物体表面で長時間結露が保てるようにした。

孢子懸濁液は、2003、2004のいずれの年においても、オートミール寒天培地上で培養したイネいもち病菌(長69-150株)の菌叢表面を豚毛歯ブラシで軽くこすった後、BLBランプ下に1日間保持して、孢子を菌叢表面に形成させ、それを滅菌蒸留水で洗って、ティッシュペーパーで濾しとり、トーマの血球計算盤を用いて孢子濃度を調整し、Tween20を0.02%となるように加えて調製した。

(イ) 発病調査

2003、2004のいずれの年においても、接種を行った株を接種開始3日後に根ごと掘り上げて、東北農業研究センター構内のポット置き場に移して経過観察を行い、接種14日目に接種時最上位展開葉を摘葉し、葉身当たりの病斑数(病斑中央部に灰褐色部分があるものを病斑として計数)を調査した。

(ウ) 孢子の侵入頻度調査

それぞれの接種開始 96 時間後に、接種時完全展開葉を両試験区の各反復から 10 枚程度採取し、直ちにラクトフェノール・アルコール液に浸漬した。その後、サンプルはドラフト内において数分間 95 で湯煎し、溶液を酢酸含有塩化ナトリウム溶液に移し替えて浸漬後、同様に 5 分間湯煎した。さらに、50%、70%、95%、100%のアルコール脱水シリーズ(減圧下で各 20 分間)を行った。次に減圧下でサリチル酸メチル中に移し(2 回繰り返し)、葉を透明化してこの状態で検鏡まで保存した。

保存したサンプルを 0.2%クリスタルバイオレット入りのサリチル酸メチルで溶液に数分間浸漬後、サリチル酸メチルで適宜脱色し、葉の表面をスライドグラス側に向けて置き、倒立顕微鏡で葉表面の機動細胞上に点在する発芽孢子の付着器を探し、その侵入様相を、(a)付着器直下の細胞に変化なし、(b)付着器直下の細胞が褐変化、(c)付着器直下の細胞に侵入した菌糸が観察される、(4)付着器直下の細胞に侵入した菌糸が隣接細胞まで広がっている、の4カテゴリーに分類した。なお、(a)は侵入をしていないもの、その他を侵入したものと見なした。

(I) イネ葉身の栄養状態

2003、2004のいずれの年においても、両処理区の各反復から接種直後に最上位展開葉葉身を採取し、直ちに80 で熱風乾燥後、試料を粉碎し、珪素含量および可溶性非タンパク態窒素含量の定量を行った。珪素含量分析では、粉碎した試料を硫酸・過酸化水素で分解後、No5の濾紙で液を濾過し、濾紙ごと電気炉で熱して、珪酸の重量を求め、これから、乾物当たりの珪素含量を算出した。また、可溶性非タンパク態窒素は、試料を30分間熱水抽出し、30%トリクロロ酢酸溶液を加えてタンパク質を沈殿させ、No2の濾紙で濾過後、濾液の窒素含量をマイクロケルダール法で定量した。

紋枯病

ア 自然発病下における紋枯病発病進展過程の比較

高CO₂区および対照区の各反復において、2003年には7月8日、7月24日、9月2日および10月3日の計4回、2004年には7月1日、7月26日および8月20日の計3回、いずれも各区40株ずつ発病の有無を調査し、発病株率の推移を求めた。

イ 接種条件下における紋枯病発病進展過程の比較

2003年、2004年のいずれの年次とも、の高CO₂区および対照区の各反復の品種あきたこまち3列×3株(列間0.3m、株間0.175m)の中央株の株内水面付近に、稲わらで培養したイネ紋枯病菌を挿入接種した。接種日は、2003年が7月8日、2004年は7月1日とした。その後、2003年には7月24日、9月2日および10月3日の3回、2004年には7月26日と8月20日の2回にわたり、当該9株の発病の有無を調査し、発病株割合を求めた。

(6) ジャガイモヒゲナガアブラムシの生活史形質

ダイズ - ジャガイモヒゲナガアブラムシ系を用いて、生活史形質にCO₂濃度の増加が及ぼす影響を調査した。窒素固定を行う根粒菌を持つT202と持たないT201のダイズ同質遺伝子系統をそれぞれ高CO₂TGCと現在の標準大気CO₂濃度の対照TGCで栽培し、1週間ごとに摘葉した葉を、ジャガイモヒゲナガアブラムシ有翅胎生虫と無翅胎生虫に与え、気温23℃、日長が昼16時間夜8時間(夏条件)の人工気象室で全個体が死亡するまで飼育し、産仔数を調べた。得られた産仔曲線から各個体ごとに生活史形質の係数を算出した。アブラムシは夏条件で無翅胎生虫を産生しつづける盛岡産のクローンを供試した。祖母世代を夏条件、母世代を気温20℃、昼10時間夜14時間の(秋・春条件)で、レタス葉を与えて飼育し、有翅胎生虫を出現させた。2003年はダイズを2作期栽培し、有翅胎生虫の実験を4回繰り返した。2004年も2作期のダイズを用いて、無翅胎生虫の実験を3回繰り返した。

4. 結果・考察

(1) FACE装置の改良

新システムで8本のチューブ圧を独立に制御した結果、ガス放出量が大幅に低減した(図3)。旧システムでは、風向に正対していないチューブからも正対チューブと同量のガスを放出していたが、この部分の無駄な放出を新システムが大幅に抑制した効果である。その結果、実験期間を通して約20%の放出量削減となった。

新システムと旧システムの時間的・空間的な制御性を比較したところ、両者に大きな違いは認められなかった。旧システムの欠点とされたリング中央のCO₂濃度が低く外周の濃度が同心円状に高くなる現象は、無風時に全方向からガスを放出する場合にのみ顕著に発生する⁴⁾。新システムでも無風時の制御方式が同じなので、この点は改善されていない。一方、風速0.3m s⁻¹以上では、CO₂濃度の空間むらがほとんどないことが旧システムでも確認されている⁴⁾。従って、有風時(風速0.3m s⁻¹以上)の風向とチューブ放出量との幾何学的関係の考慮¹¹⁾は、空間的な制御特性の改善に大きく寄与しないことが分かった。

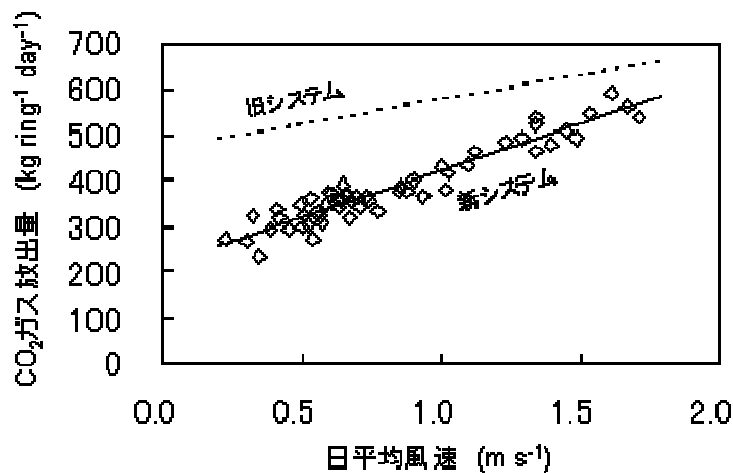


図3. 日平均風速と1リング・1日当たりのCO₂ガス放出量の関係
波線は旧システムの回帰直線

表3に各リング中央における、2003年と2004年の移植日から収穫期までの平均CO₂濃度とTAR (Target Achievement Ratio: FACE区のCO₂濃度/設定濃度)を示す。

表3. FACEリングにおけるCO₂濃度とTAR

CO ₂ 濃度 (ppmV)					
年次	A-ring	B-ring	C-ring	D-ring	対照区
2003	597	602	594	605	384
2004	582	571	566	585	385
TAR					
年次	A-ring	B-ring	C-ring	D-ring	
2003	1.03	1.04	1.02	1.04	
2004	1.00	0.98	0.97	1.00	

(2) 水稻品種の乾物生産・収量応答

気温は、2003年が2004年より生育期間を通じた平均値で1.5℃低く、特に早生・中生品種の生殖生長期間にあたる移植後50～80日目には特に低温に推移し最大10℃もの温度差が認められた(図1)。日射量も同様の傾向を示し、2003年が2004年より生育期間を通じた平均で15%低かった。すなわち、2003年は低照・低温年、2004年は高照・高温と対照的な2年に試験を行った。

出穂期は、高温・高照年の2004年にはすべての品種で高CO₂により1～3日の促進がみられたが、低温・低照年の2003年には高CO₂の効果が認められなかった(除ひとめぼれ)(表1)。異なる施肥窒素条件下でも、高CO₂による同様の出穂促進が認められた(2004年)。この年次による違いは、植物体温の変化の影響が関わっているものと考えられた。すなわち、高CO₂は気孔を閉鎖させることにより、植物体からの蒸散による気化冷却の効果を低下させ、植物体温を上昇させるが、日射量が少なかった2003年には2004年に比べその効果が現れにくかったものと考えられた。

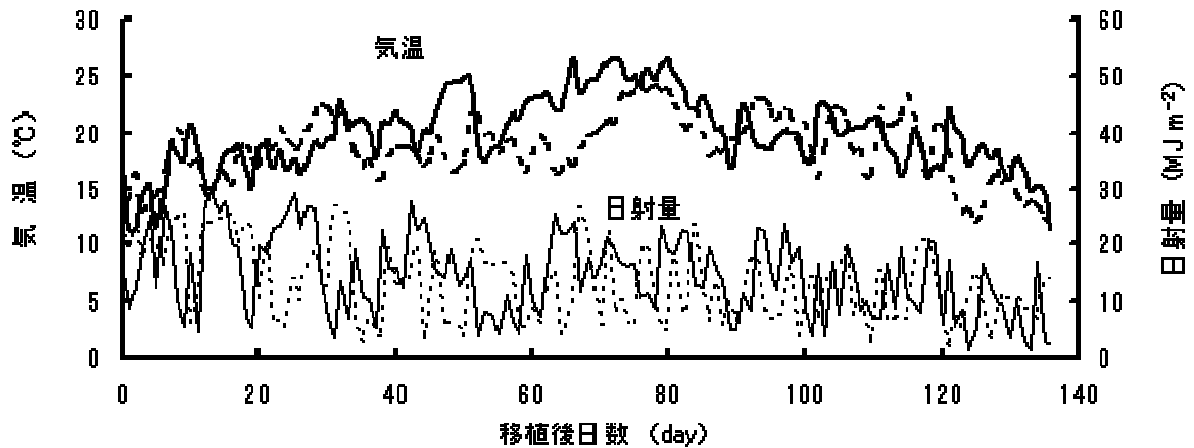


図4. 日平均気温と日射量の推移. 波線は2003年、実線は2004年

表4. 高 CO₂ が水稻5品種の出穂期に及ぼす影響. ()内は、日数差 = FACE 区 - 対照区

品種・施肥	2003年			2004年				
	対照	FACE	日数	対照	FACE	日数		
きらら397	7/27	7/27	(0)	<i>ns</i>	7/19	7/17	(-2)	+
かけはし	8/2	8/3	(0)	<i>ns</i>	7/24	7/24	(0)	<i>ns</i>
あきたこまち	8/12	8/13	(0)	<i>ns</i>	8/3	7/31	(-3)	***
ひとめぼれ	8/20	8/18	(-3)	+	8/6	8/4	(-2)	*
コシヒカリ	8/29	8/29	(0)	<i>ns</i>	8/16	8/13	(-3)	*
慣行施肥	-	-			8/3	8/1	(-2)	*
多肥	-	-			8/4	8/2	(-2)	+

+: $p < 0.10$, *: $p < 0.05$, ***: $p < 0.001$

成熟期の地上部乾物重は、高 CO₂ により 10~20%増加が認められたが、その程度が年次、品種、施肥法により異なった。乾物の増加程度は、2004 年は晩生品種ほど低い傾向がみられたが、2003 年には晩生品種でも早生品種と同等であった(図5)。また、窒素施肥条件間の比較では、高 CO₂ による乾物重の増加程度は、2004 年には LP 区が慣行区と多肥区より低い、2003 年には LP 区でも慣行区と同様であった(図6)。なお、地上部乾物重の絶対値は 2004 年が 2003 年より 11~23%大きく、また品種間では熟期の遅い品種が早い品種より大きく、952 から 1288 g m⁻²(2003 年)、1087 から 1526 g m⁻²(2004 年)の変異がみられた(対照区)。

年次・品種・施肥による成熟期の地上部乾物重の高 CO₂ による増加程度に差異をもたらす要因として、葉身の窒素濃度の変化を検討する。幼穂形成期についてみると、早生品種ほど高く、また年次間では生育量の小さかった2003年が2004年より高かった(図7)。窒素施肥間では明瞭な差異が認められないが、2003年の窒素濃度が2004年より高かった(図略)。幼穂形成期の窒素濃度と図5および6でみられた高 CO₂ による乾物重の増加程度との関係を見ると、年次、品種、施肥法を超えて、窒素濃度が約 32mg g⁻¹

以下になると高 CO₂ による乾物促進の程度が低下する傾向が認められた(図8)。一方、出穂期の葉身の窒素濃度との間には明瞭な関係が認められなかった(図略)。このことは、幼穂形成期の窒素濃度を制御することでより高い乾物生産応答を引き出す可能性を示唆するものであった。

高 CO₂ による籾数の増加は、早生品種のきらら397が23~27%と他の品種に比べ兩年通じて大きかった(図9)。高 CO₂ による籾数の増加は、茎数の増加を起因とし、その茎数が幼穂形成期以前にほぼ決定されることから、図7でみられた早生品種の示す幼穂形成期における高い窒素濃度が作用しているものと考えられた。

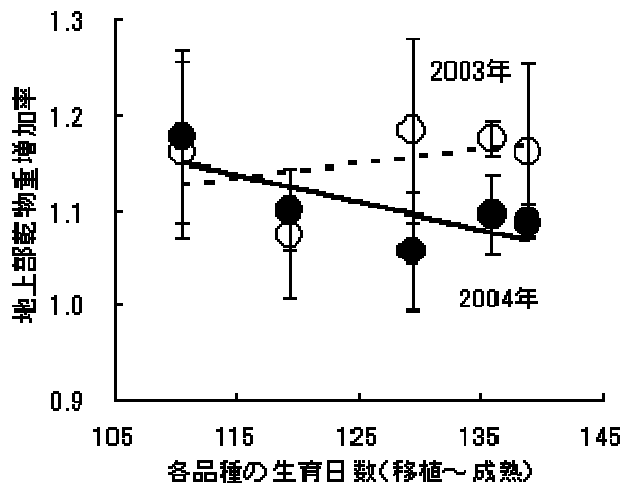


図5. 高CO₂が水稻5品種の地上部乾物重増加率に及ぼす影響
 乾物重増加率=FACE区乾物重/対照区乾物重
 棒線は標準誤差(n=4). 施肥はLP.
 生育日数は2カ年の平均

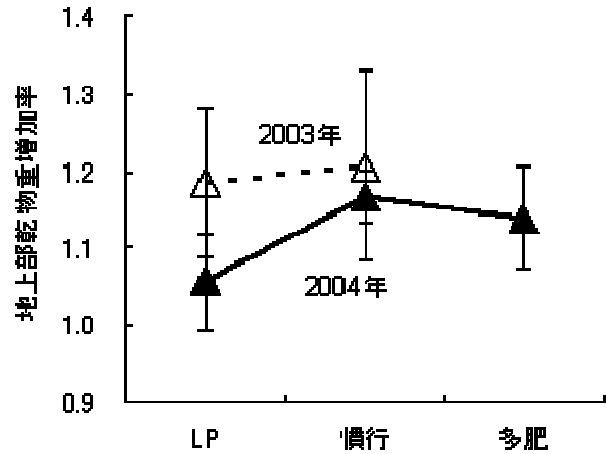


図6. 窒素施肥法が高CO₂による地上部乾物重増加率に及ぼす影響
 品種:あきたこまち. 棒線は標準誤差(n=4)

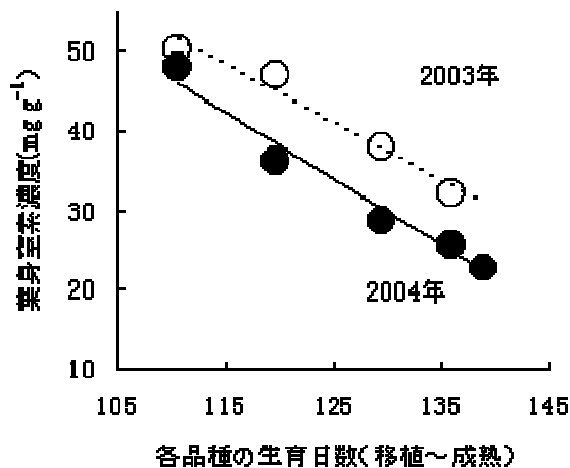


図7. 水稻5品種の葉身の窒素濃度(対照区)
 施肥はLP. 生育日数は2カ年の平均

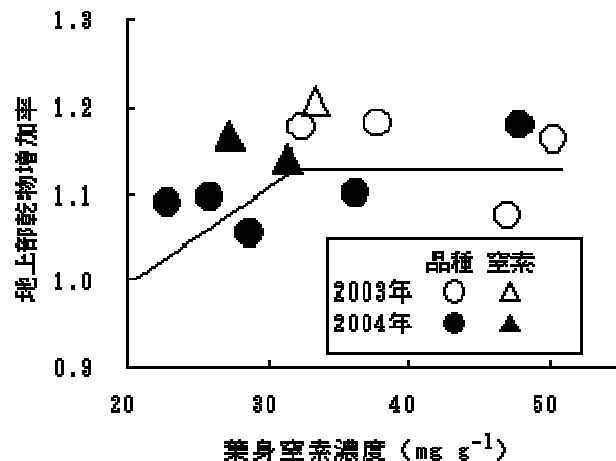


図8. 幼穂形成期の葉身窒素濃度と地上部乾物重増加率の関係
 乾物重増加率=FACE区乾物重/対照区乾物重

子実収量への効果についてみると、高温年の2004年は早生品種のきらら397が初数の増加と同じく23%の高い収量増加が認められたが、低温年の2003年においては高CO₂が障害型不稔の発生が助長し、その結果、初数の増加に比べて収量の増加程度が小さくなった。そのため、高CO₂による収量の促進に2003年には品種間で明瞭な傾向が認められなかった。この高CO₂と低温との相互作用は、世界で初めて圃場レベルで観測した貴重な事例であり、将来の水稻の生産を予測する上で重要な情報になるものと考えられた。

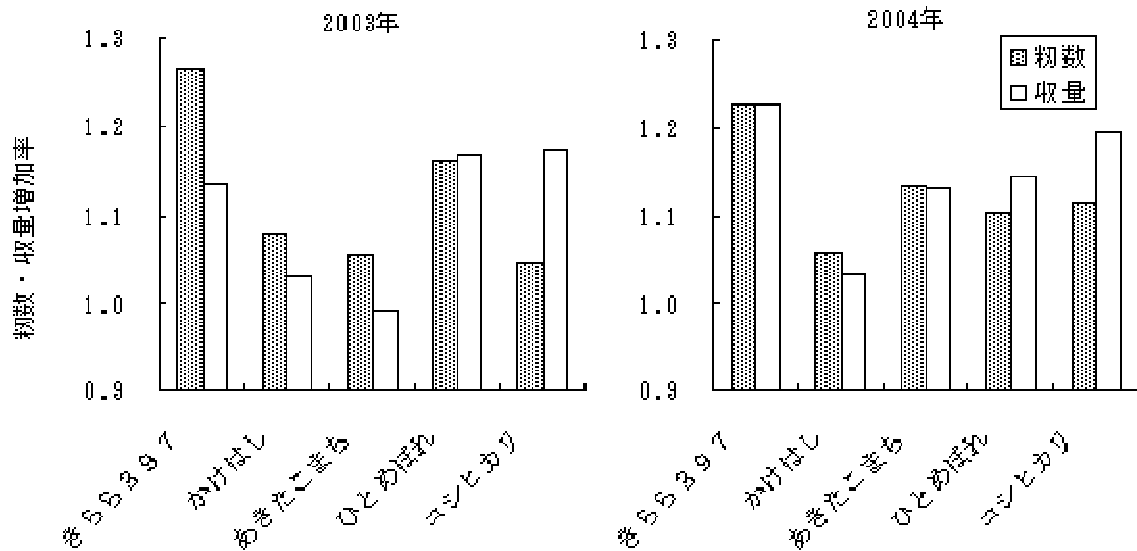


図9. 水稻5品種の初数と収量の増加率。増加率 = FACE区 / 対照区

高CO₂が収量や品質に強く影響する倒伏に及ぼす影響についてみると(2004年)、倒伏程度の大きい多肥区では、高CO₂は倒伏程度を有意に低下させるという新知見を得た(図7)。この知見の栽培管理上の意義は大きい。すなわち、高CO₂による乾物生産・収量をより高めるためには、窒素の多施用が必要であるが、それに伴う倒伏の被害については悪化することがなく、むしろ軽減されることを示すものであった。ただし、倒伏程度は高CO₂により1ランク軽減したに過ぎず、将来の環境下においても品種ならびに栽培法による倒伏の軽減を図る必要はあるものと考えられる。

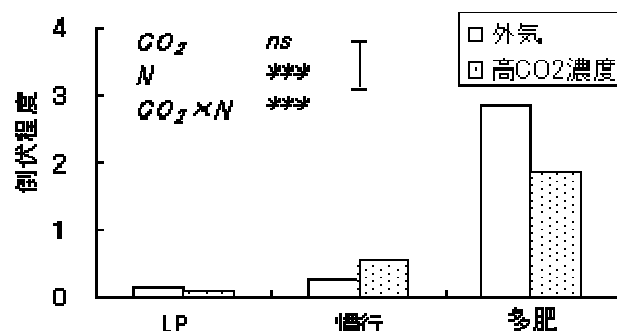


図10. 倒伏程度にCO₂濃度並びに施肥窒素が及ぼす影響
 左上の統計は分散分析の結果(* p<0.05, ***p<0.001)
 棒線はCO₂と施肥窒素間のLSD(p<0.05)

以上、気象条件の大きく異なる2年における高CO₂に対する品種ならびに施肥窒素応答の比較によ

り、特に幼穂形成期までの窒素施肥法ならび品種特性を改善することにより、高 CO₂ に対する応答を制御できる可能性を示した。加えて、高 CO₂ による障害型不稔の助長など温度環境との相互作用があることを明らかとした。現在も続く CO₂ 濃度上昇は、年次間での気象変動を大きくすることが予測されていることから、今後は高 CO₂ と温度との相互作用の解明することで、より綿密な栽培管理ならびに品種選抜に役立つものと考えられた。

(3) 温度ストレスによる水稻の障害不稔と登熟障害

穂ばらみ期低温障害不稔

図11に2001年実験の結果も含む3年間の不稔歩合と株当たり総粒数を示した。2003年は表1のEEE区およびAAA区のみを示す。2001年、2002年の低窒素区で、高CO₂区の不稔歩合が有意に大きい。2003年は逆に対照区が大きかった。このように不稔歩合の変動は、CO₂濃度に対して一定ではなかった。一方、総粒数についてもほぼ同様の傾向が見られた。すなわち2002年の低窒素区では高CO₂区の不稔歩合が有意に大きく、2003年は対照区が大きかった。2つの図を比較すると、粒数が増加した場合に、不稔歩合が増加する傾向がある。

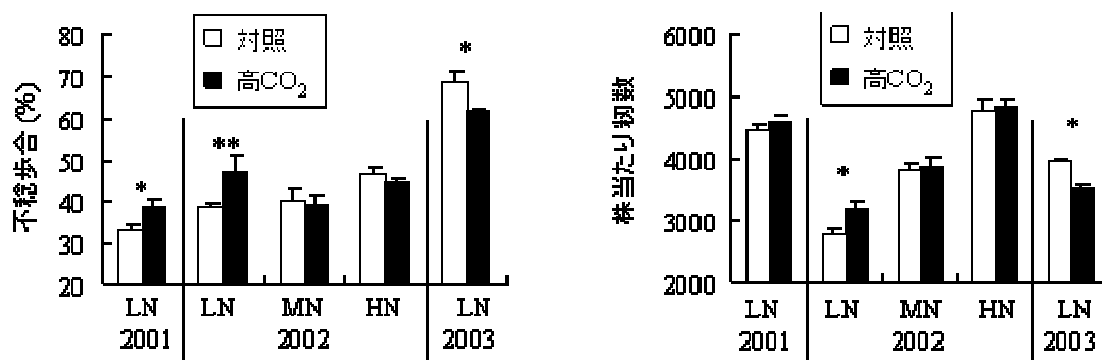


図11. 不稔歩合と株当たり総粒数の比較

LN: 低窒素区、MN: 中窒素区、HN: 高窒素区. * p<0.05, ** p<0.01.

総粒数はCO₂濃度の違いにかかわらず、幼穂形成期の窒素吸収量と高い相関がある³⁾。図12に、2002年と2003年の実験で求めた両者の関係を示す。冷水処理を行わない株では、両者がほぼ直線関係になった。一方、冷水処理を行うと、いずれの例でも無処理に比べて粒数が顕著に増加し、そのばらつきもやや大きくなった。幼穂形成期前後の温度処理が粒数の増減に影響すると示唆されていることから、冷水処理開始のわずかなタイミングによって、粒数の違いが生じたと考えられる。このことについては、さらに検討の必要があるが、一般的に高CO₂下では粒数が増えるため、低温時に障害不稔を受けやすくなる

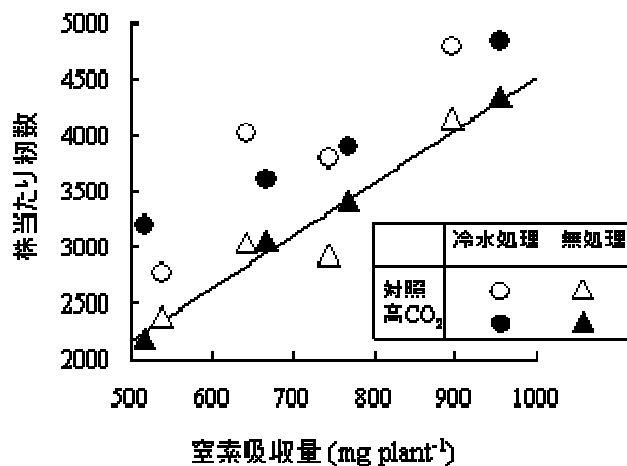


図12. 幼穂形成期の窒素吸収量と総粒数の関係

と示唆される。

2003年は、先に述べたとおり、異常な低温年であった。FACE実験においても、低温の影響を受けて、障害不稔が多発した。図13に示すように、早生品種ほど穂ばらみ期の低温に長く曝され、この結果、きらら397で不稔歩合が最も高まった(図14)。

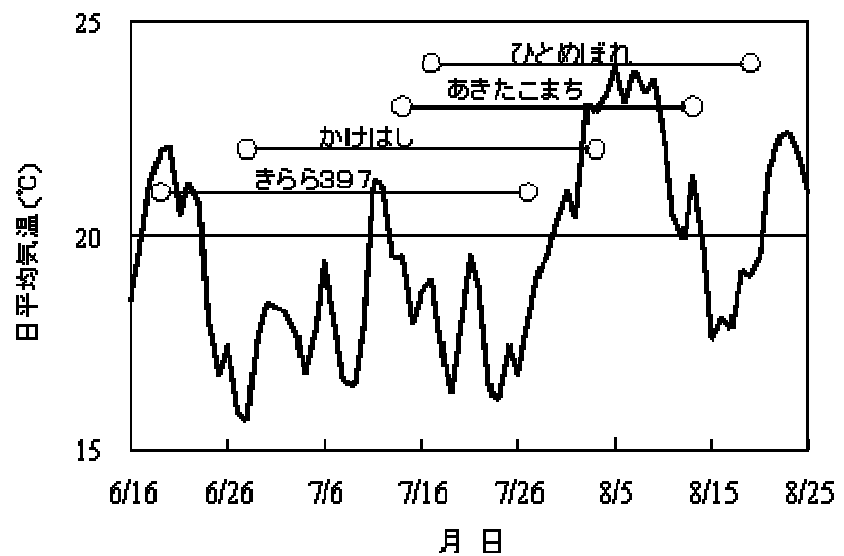


図13. 2003年FACE実験における日平均気温の推移
横棒は各品種の幼穂形成期から出穂期を示す

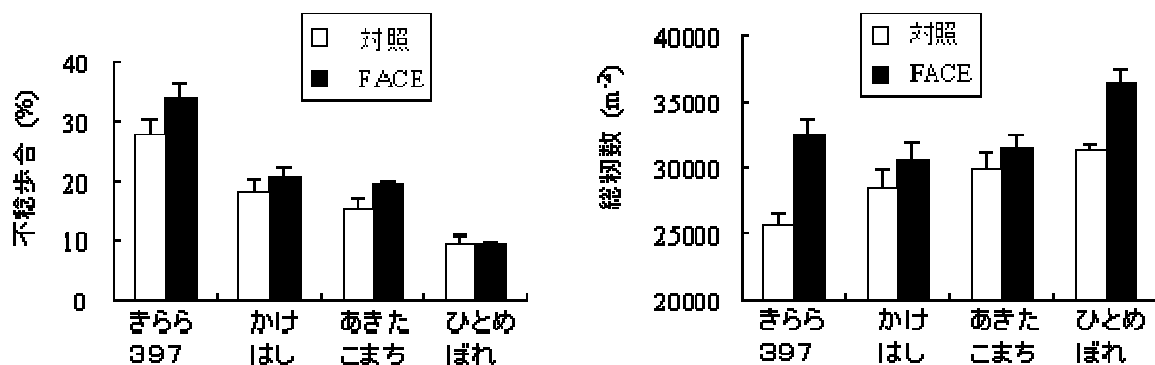


図14. 2003年FACE実験における不稔歩合と総粒数の比較

不稔歩合の小さいひとめぼれを除いて、FACE区の不稔歩合が対照区に比べて大きい傾向にあり、とくにきらら397では有意な増加が認められた。またいずれの品種においても総粒数がFACE区で大きくなり、不稔歩合の増加とほぼ対応している。2003年は表3に示したとおり、CO₂処理区間で発育の違いが現れなかった。従って、以上の結果はステージのずれではなく、高CO₂による粒数の増加が、不稔歩合を高める可能性を強く示唆する。さらに冷害時には高CO₂による粒数の増加効果が、障

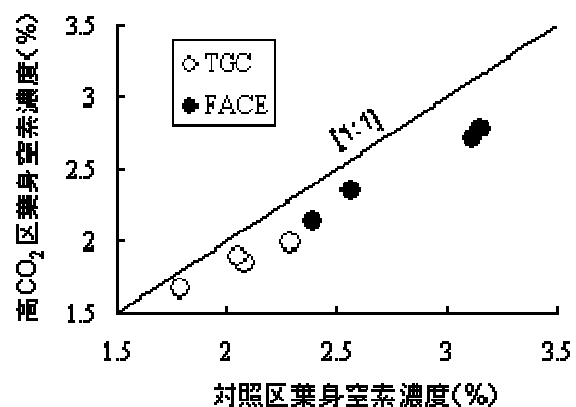


図15. TGCならびにFACE実験における出穂期における葉身窒素濃度の比較

害不稔の増大でキャンセルされ、収量増加が大幅に低下することもきら397の例で明らかになった。なおTGC実験およびFACE実験のいずれにおいても、葉身中の窒素濃度は高CO₂区で減少した(図15)。このことから、高CO₂の乾物増加に伴う窒素の希釈作用は、低温障害不稔の低下に寄与しないことが分かった。

2003年のTGC実験では、冷水処理期間中のCO₂濃度の影響を見るために、表2に示すようにTGC間でポットの移動を行った。不稔歩合及び総粒数のいずれにおいても、ポットの移動効果は認められなかった(図16)。冷水処理期間中のCO₂濃度の影響はなく、不稔歩合や粒数を決定する作用は、幼穂形成期以前の前歴によると判断される。

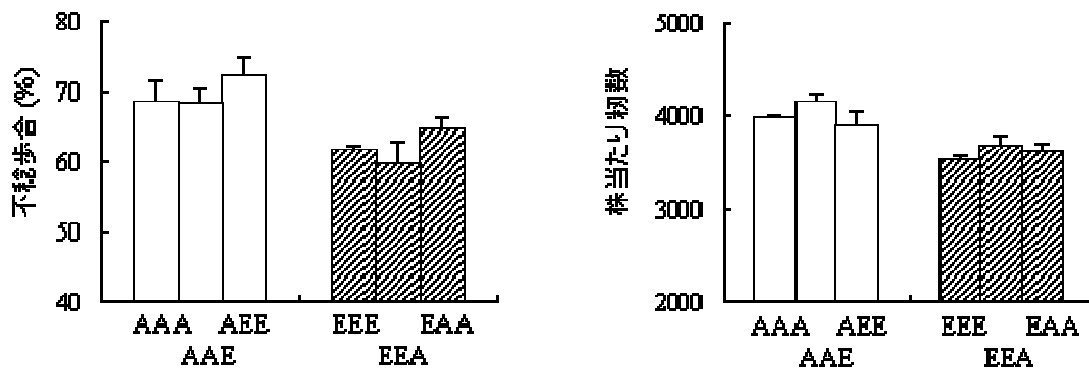


図16. 不稔歩合および株当たり総粒数に及ぼす前歴ならび冷水処理期間中のCO₂濃度の影響

開花受精期高温障害不稔

図17に計4回の処理の平均稔実歩合を比較した。開花期以前のCO₂濃度の前歴効果に有意な差が認められなかった。また高温処理中のCO₂濃度の影響には若干の差が現れたが、これも有意ではなかった。このことから、高CO₂条件がイネの体質を変化させ、高温に対する感受性が高まる可能性は低いことが判明した。これまでに観測された高CO₂下での高温障害不稔の増加は、気孔抵抗の増大に伴う群落温度の上昇が、穂の温度を上昇させることが原因と考えられる。

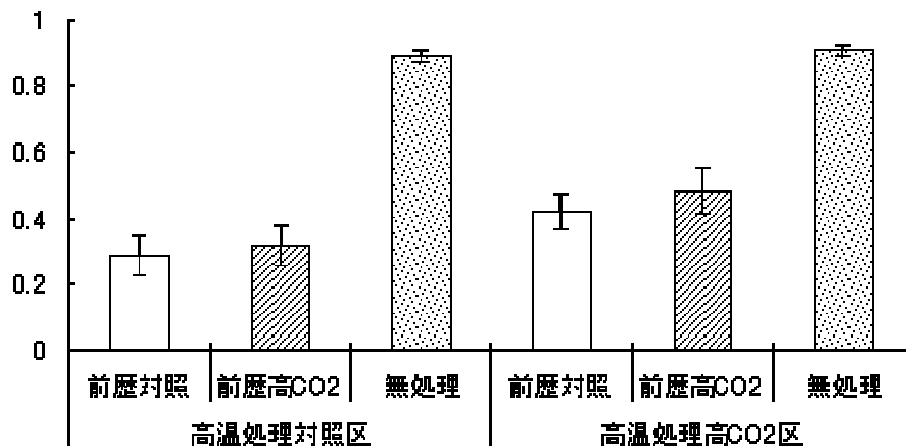


図17. 開花期受精期の高温障害による稔実歩合の変化

登熟期の高温による白粒発生

図18に登熟初中期の高温による白粒発生を比較した。高温処理開始以前のCO₂濃度の前歴効果に有意な差が認められなかった。また高温処理中のCO₂濃度の影響にも有意差はなかった。このことから、高CO₂条件がイネの体質を変化させ、白粒が発生しやすくなるという生理的变化の可能性は低いことが判明した。これまでに観測された高CO₂下の白粒の増加は、前項の開花受精期高温障害と同様、気孔抵抗の増大に伴う群落温度の上昇が主因と考えられる。

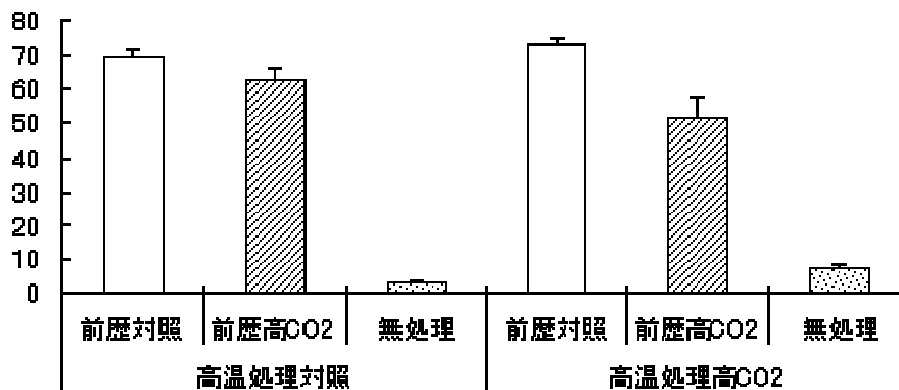


図18. 登熟初中期の高温による白粒発生と比較

(4) イネ発育の早晚性

実験の結果を図19に示した。あきたこまちやササニシキでは、高CO₂により出穂が早まるが、坊主5号やきらら397では早まらない。坊主5号は穂数が少なく穂揃いも悪いので、データに誤差があるということ差し引いても、両グループの反応は明らかに異なる。また出穂の早まる品種でも、少照・低温の2003年はその程度が小さかった。このことから高CO₂による作物体温の上昇が、何らかの作用を持つと推定される。

実験では、出芽から出穂までの平均発育速度(DVI_H = 出芽～出穂まで日数の逆数)を比較した(図20)。きらら397は、作期によらず気温の上昇とともにほぼ直線的に発育速度が増加した。これに対して、コシヒカリは作期の影響が大きく、気温への依存性は小さかった。あきたこまちは両者の中間的な反応で、第1作期(4/18出芽)が他の2作期と異なる傾向を示した。これらの反応から、コシヒカリで高CO₂による出穂の前進が小さいことは容易に説明できる。しかし気温応答性が最も大きいきらら397で出穂が早まらないことの説明が難しい。

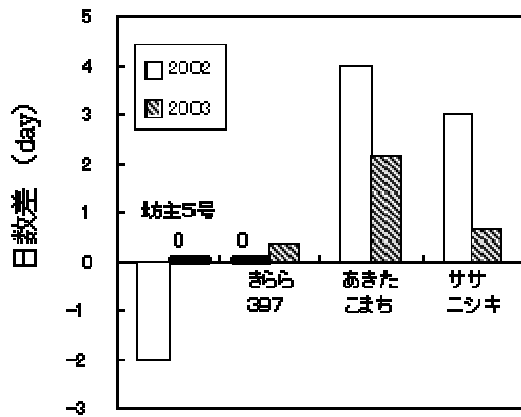


図19. 高CO₂による出穂前進の品種間差
日数差=対照区-高CO₂区

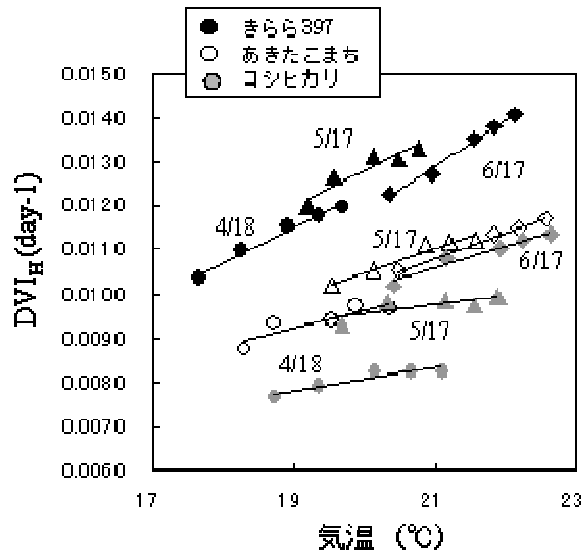


図20. 平均発育速度と気温の関係(対照区)
図中の日付は出芽日

そこでこれらの温度反応には、気温だけではなく水温(生長点温度)も関係していると考えて実験を実施した。ポットを使う個体レベルの実験では、高CO₂の気孔抵抗増大が水温まで上昇することはない。きらら397のような品種の温度応答が、もし水温に大きく依存しているとしたら、高CO₂による発育の前進は起こらないだろう。図21に各処理における主稈葉齢の推移を示した。主稈葉齢の展開は出穂の2~3週間前までは水温に支配され、気温やCO₂濃度の影響を受けない。従って基本栄養生長相は、水温(生長点温度)が支配していると考えるのが妥当であろう。

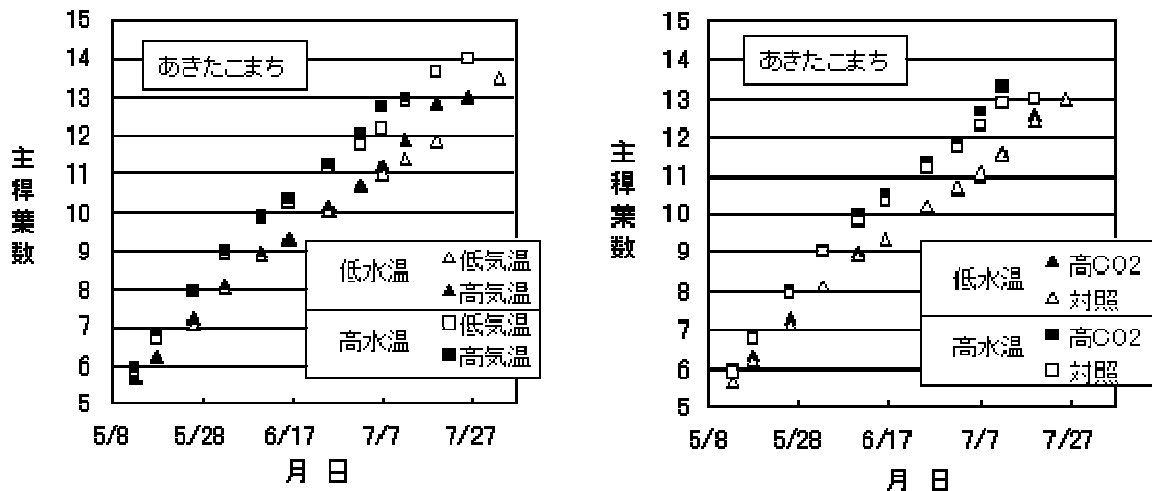


図21. 主稈葉数の推移. 左: 気温の影響比較. 右: CO₂濃度の影響比較

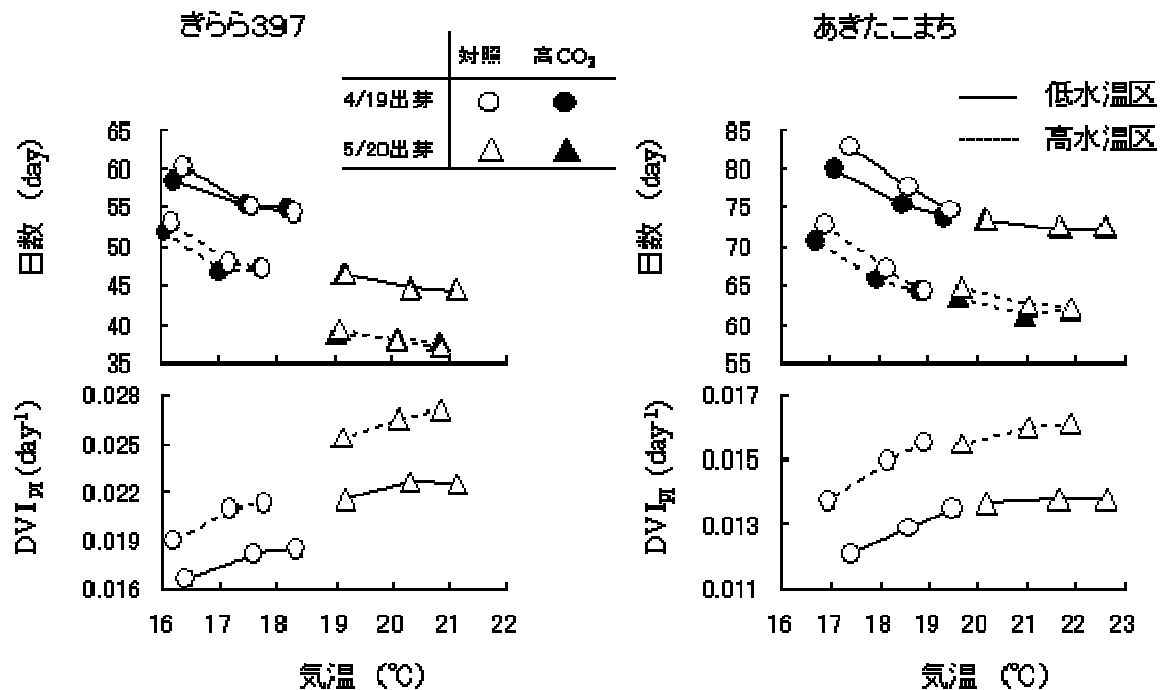


図22. 水温制御実験における出芽～幼穂形成始期までの平均気温と日数および発育速度 (DVI_{PI}) との関係。発育速度は対照区のみ。左: きらら397、右: あきたこまち

基本栄養生長相の長短を水温で制御し、気温に対する反応だけを抽出したのが、図22である。仮に気温(地上部温度)に反応する感温相があるとしたら、本来、感温相の気温で示すのが適切である。しかし本実験では感温相の開始時期を特定できないので、ここでは単純に出芽から幼穂形成期までの気温を用いた。出芽から幼穂形成期までの日数および発育速度(DVI_{PI})とも水温の影響を強く受けるが、気温の作用も大きい。これは、気温に支配される地上部感温性の存在を強く示唆する。高CO₂の作用は、気温に対する発育反応の変化が大きい低温域で顕著に現れた。高CO₂による発育前進が小さい品種きらら397でも、低温域ではわずかに前進することが分かった。きらら397があきたこまちに比べて前進効果が小さいのは、生育期間自体あるいは地上部感温期間が短く、高CO₂下での作物体温上昇作用を受けにくいためと考えられる。

第1作期と第2作期の気温反応が、ほぼ1本の曲線で見えるのは興味深い結果である。短日の影響が大きくなる第2作期で気温反応がなくなるのは、日長の作用と考えられるが、高温域では実際に気温反応が小さくなることも予想される。

(5) イネいもち病および紋枯病の発生様相とその変動要因

いもち病

ア 自然発病条件における発病程度の比較

2003年における発病調査の結果を表5に示した。この結果から、調査した2品種とも、高CO₂区のいもち病発病程度が高い傾向にあったが、P=0.10で有意差が確認されたのは品種「ササニシキ」のみで、品種「あきたこまち」では差が有意とは言えなかった。これは、品種「あきたこまち」では4反復の一つで、対照区の病斑数が多くなる逆転の関係が見られたためと考えられた。

表5 . FACE試験圃場で自然発病した葉いもちの発病程度

品種	葉いもち病斑数 / 株(7/24)	
	高CO ₂ 区	対照区
ササニシキ*	0.89	0.25
あきたこまち	1.21	0.54

*印を付した品種では両処理区間にP=0.10の危険率でt検定による有意差がある。

イ 病原菌接種による調査

高CO₂区の方が対照区よりも葉いもちの発生が激しくなる要因を解析するため、接種を行って発現する葉いもち病斑数で発病程度の評価を試みた。表6に2003年の6月23日に接種を行った試験の結果を示した。株当たりの病斑数には、高CO₂区と対照区の間にはP=0.085の危険率でt-検定による有意差が見られ、高CO₂区の方が病斑数が多かった。これらの結果は、これまでの報告してきた結果と一致する。

表6 . いもち病菌接種による葉いもちの発病程度(2003年)

反復・平均値	葉いもち病斑数 / 株	
	高CO ₂ 区	対照区
	14.0	3.1
	7.0	2.8
	10.4	1.3
	1.8	4.2
平均値	8.3	2.8

6月23日接種、7月9日病斑調査。両区の平均値はP=0.085の危険率でt検定により有意差が認められる。

一方、2004年の6月25日に接種を行った試験の結果を表6 - 2に示した。その結果、株当たりの病斑数には、高CO₂区と対照区の間にはt-検定による有意差はみられず、2003年度の傾向とやや異なった。

表6 - 2 . いもち病菌接種による葉いもちの発病程度(2004年)

反復・平均値	葉いもち病斑数/株	
	高CO ₂ 区	対照区
	60.3	25.2
	97.8	103.0
	50.8	45.0
	38.4	39.3
平均値	61.8	53.1

6月25接種、7月12日病斑調査。両区の平均値はP=0.10の危険率でt検定を行っても有意差は認められなかった。

(ウ) 胞子の侵入頻度調査

葉面に付着しているいもち病菌の付着器を観察して、そこからの侵入行動の有無を判定した(表7)。しかし、2003年の実験では、葉身の面積当たりに見られる付着器が極めて少なく、統計処理(²検定)を行うには十分な例数を観察できなかった。

表7 . 最上位展開葉におけるいもち病菌付着器の侵入行動の比較(2003)

付着器の行動	観察付着器数	
	高CO ₂ 区	対照区
侵入	5	1
非侵入	7	4
合計観察数	12	5

* 6月23日採取サンプルの分析結果(接種後96時間)。

2004年には、接種条件等に注意して試験を行った結果、高CO₂区と対照区を対にして4反復配置した試験区のうち、3反復では、十分な付着器が観察された試験区が、対の片側しか得られなかった。第4反復では、対となる両試験区で、多数の付着器が観察できた。その結果を表7 - 2に示したが、いもち病菌胞子の発芽管先端でイネ葉表面に形成された付着器から表皮細胞への進入頻度は、高CO₂区と対照区の間には²検定により、差が認められなかった。なお、反復を込みにして、同様に高CO₂区と対照区の間で進入頻度に差が認められるか²検定を行ったが(データ省略、合計381付着器を観察)、この場合にも両者間で進入頻度に差は認められなかった。

表7 2. 最上位展開葉におけるいもち病菌付着器の侵入行動の比較(2004)

付着器の行動	観察付着器数	
	高CO ₂ 区	対照区
侵入	19	5
非侵入	126	24
合計観察数	145	29

*6月29日採取サンプルの分析結果(接種後96時間)。

(I) イネ葉身の栄養状態

2003年に実施した試験で、6月23日の接種時における最上位展開葉の珪素含量を表8に示した。高CO₂区の方が対照区と比較してP=0.028の危険率で有意に低かった。一方、可溶性非タンパク態窒素含量も同表に示したが、高CO₂区の含量は対照区より、P=0.014の危険率で有意に低かった。

表8. 最上位展開葉における珪素および可溶性非タンパク態窒素含量(2003)

成分	成分含有量(mg/g)		有意水準(P)
	高CO ₂ 区	対照区	
珪素	2.4	2.9	0.028
可溶性非タンパク態窒素	4.3	4.8	0.014

*6月23日採取サンプルの分析結果。いずれの成分においても、両処理区間において、表記した危険率でt検定により有意差が認められる。

2004年に実施した試験で、6月25日の接種時における最上位展開葉における珪素含量と可溶性非タンパク態窒素含量は、表8-2に示した。その結果、珪素含量についても可溶性非タンパク態窒素含量についても、高CO₂区と対照区の間で統計的に有意な差は認められなかった。

表8-2. 最上位展開葉における珪素および可能性非タンパク態窒素含量(2004)

成分	成分含有量(mg/g)		有意差
	高CO ₂ 区	対照区	
珪素	2.4	2.3	N.S.
可溶性非タンパク態窒素	3.1	3.6	N.S.

*6月25日採取サンプルの分析結果。いずれの成分においても、両処理区間において、t検定により有意差は認められなかった。

(オ) 考察

これまで行ってきた試験の結果から、高CO₂区が対照区よりもいもち病(葉いもち)の発病が激しくなる原因として、同一の菌量を接種した場合、高CO₂区のイネの方が発現する病斑数が多い傾向にあることが挙

げられた。すなわち、いもち病菌がイネ表面に付着してから、病斑が発現するまでのイネの抵抗反応に何らかの差異が生じていると考えられた。

その原因を探るため、2003年と2004年の両年にわたり、いもち病に対するイネの感受性(抵抗反応が相対的に弱い生理状態を感受性が高いという)に関係するイネの栄養成分として、代表的な珪素含量¹³⁾と可溶性非タンパク態窒素含量¹⁴⁾を、病斑の発生する場である接種時最上位展開葉について分析した。ここで、珪素含量が高いと一般的に感受性が下がること、可溶性非タンパク態窒素含量が高いと感受性が高まることが知られている。2003年の分析結果によれば、高CO₂区では明らかに珪素含量が低く、可溶性非タンパク態窒素含量が高い傾向が明らかであった。一方、2004年の結果では、珪素含量および可溶性非タンパク態窒素含量のいずれについても2003年と同様の傾向は伺えたが、統計的な有意差は認められなかった。2004年は、接種後の発現病斑数で推定したいもち病感受性にも差が認められず(表6-2)、発芽胞子が形成した付着器からイネ体への侵入への侵入頻度についても差がみられず、その原因は必ずしも明らかではないが、いもち病に関しては高CO₂区と対照区との差が得られにくかったと考えられる。しかし、高CO₂区が対照区よりもイネの感受性が高く、それに伴い最上位展開葉の珪素含量が低く、可溶性非タンパク態窒素含量が高い傾向は認められた。

このうち、珪素含量の反応は実際の発病程度の反応をよく説明できていたが、可溶性非タンパク態窒素含量といもち病の発病程度の反応とは逆の傾向があった。そのため、ここでは、高CO₂区におけるいもち病の発病度の上昇に対しては、可溶性非タンパク態窒素は主要な役割を果たしていないが、珪素含量の反応とは良く一致しており、珪素の挙動がいもち病に対する感受性に何らかの影響を及ぼしている可能性が考えられた。

珪素がいもち病の抵抗反応に関係する機構については、未だに確証がないが、一つの仮説として、珪素がイネ表皮細胞のクチクラ表面層直下にクチクラ・珪酸重層を形成し、それがいもち病菌の侵入に対する物理的抵抗に関与し、珪素含量が高いほど侵入抵抗が高いのではないかとする説がある¹⁵⁾。これまで、この仮説を証明した研究例はないが、その仮説を検証するため、いもち病菌がイネ体表面に形成した付着器からの侵入頻度を観察した。2003年の試験では十分な数の付着器を観察することができず確実な結論は得られないものの、高CO₂区では付着器からの侵入がより容易である傾向が伺えた。一方、2004年の試験では接種法を改良したため十分数の付着器を観察可能であったが、高CO₂区と対照区における付着器からの侵入頻度の間に有意差はみられなかった。なお、2004年は前述したように、両区間におけるいもち病に対する感受性に有意差が見いだせなかった。以上のことから、必ずしも十分な結果が集積していないが、高CO₂区でいもち病の発病程度が高まった原因の一つとして、珪素含量が低く、表皮細胞のクチクラ・珪酸重層の強度が弱く、そのため付着器から侵入できるいもち病菌の頻度がより高かったことが挙げられる。

紋枯病

ア 自然発病下における紋枯病発病進展過程の比較

これまでの研究から、高CO₂区では発病株率が対照区に比べて顕著に増加する傾向が見られたので、ここでも発病株率の推移について注目した。その結果、やはり高CO₂区では対照区よりも発病株率の増加が著しいことが再確認された(図23)。

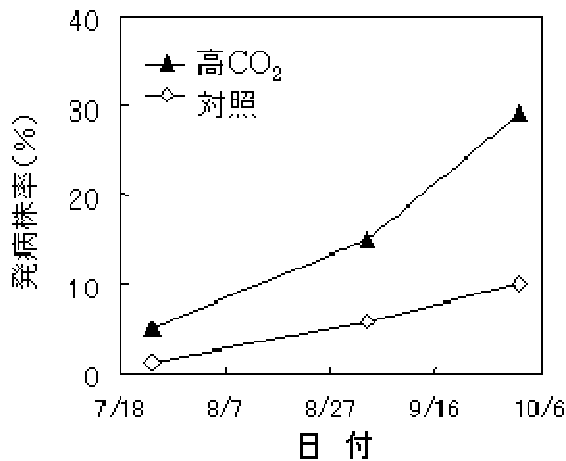


図 2.3. 紋枯病自然発病下におけるFACE区および対照区の発病株率の推移

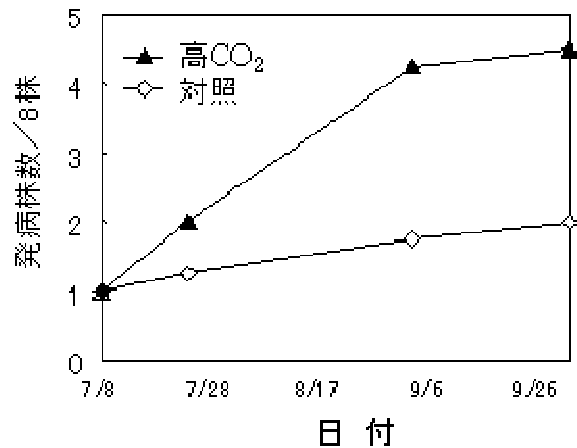


図 2.4. FACE区および対照区において紋枯病を接種した(7/8)特定株から周囲8株への伝染による発病株の増加過程

イ 接種条件下における紋枯病発病進展過程の比較

上記の原因が、伝染源となる水面に浮遊して株元に付着した越冬菌核からの感染頻度が高くなるためであるか、あるいは発病した株から隣接する株へ、紋枯病菌の菌糸による伝染が盛んになるためであるか判然としなかった。そこで本年度は、特定株に接種を行い、そこから周辺株への拡大様相を調査した。その結果、明らかに高CO₂区の方が対照区よりも、周囲の株への伝染頻度が高かった(図2.4)。このことから、少なくとも高CO₂条件において紋枯病の発病株率の増加が対照区よりも著しい原因は、主に発病株から周辺への伝染の頻度が高CO₂条件でより高くなるためと考えられる。その機構については、本実験の範囲内では明らかではないが、高CO₂区では株当りの茎数の増大が顕著であるため、隣接株最外周の茎葉間の距離がより近く、菌糸による伝染がより容易になる可能性、あるいは茎数が多く、群落が鬱閉し、そのため群落内の湿度が極めて高くなり、菌糸による伝染が起こりやすくなるという理由が考えられる。

(6) ジャガイモヒゲナガアブラムシの生活史形質

CO₂濃度が外気+200ppmの高CO₂区と外気濃度の対照区で、根粒着生の異なる同質遺伝子系統のダイズを栽培することにより、CO₂濃度と根粒による窒素供給の2要因で、ダイズ葉の栄養状態が変化する。例えば、登熟期の葉の窒素濃度は、高CO₂区のT201(非着生)で1.3%、T202(着生)で3.5%、対照区のT201で2.2%、T202で3.8%と大きな変動を示した。これらのダイズから切除した葉を給餌して、ジャガイモヒゲナガアブラムシ有翅胎生虫と無翅胎生虫の生活史形質に及ぼすCO₂濃度の影響を調査した。

ジャガイモヒゲナガアブラムシの生活史形質は、有翅虫(表9)、無翅虫(表10)とも試験区間で有意に異なった。アブラムシのクローンや供試したダイズ品種が同一でも生活史形質は著しく変動したことから、アブラムシの生活史形質はダイズ葉がうけたCO₂濃度の差より、ダイズ葉の日齢や生育時点の光環境、水分ストレスといった他の生理条件を反映している可能性が高いと考えられる。内的自然増加率にCO₂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CO₂下で内的自然増加率を低下した。従って、高CO₂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。

表9. ジャガイモヒゲナガアブラムシ有翅虫の生活史形質に対するダイズ品種とCO₂濃度の影響

試験	品種	CO ₂ 濃度	幼虫期間	産仔前期間	増殖率	1世代期間	内的自然増加率
Exp.1 (03/08/27 ~)	T201	対照	8.7 ± 0.2	1.4 ± 0.2	23.4 ± 2.6	13.8 ± 0.4	0.220 ± 0.009
		高CO ₂	8.9 ± 0.2	1.1 ± 0.3	34.1 ± 3.1	15.3 ± 0.5	0.231 ± 0.011
	T202	対照	8.1 ± 0.2	1.5 ± 0.2	24.3 ± 2.4	12.5 ± 0.4	0.242 ± 0.008
		高CO ₂	8.6 ± 0.2	1.5 ± 0.2	37.8 ± 2.0	15.5 ± 0.3	0.235 ± 0.007
	<i>p</i> 値	品種	<0.05	0.365	0.374	0.222	0.140
		CO ₂ 濃度	0.102	0.567	<0.001	<0.001	0.792
	品種 × CO ₂ 濃度	0.390	0.518	0.583	0.110	0.336	
Exp.2 (03/10/27 ~)	T201	対照	8.7 ± 0.3	1.1 ± 0.2	35.7 ± 2.5	14.8 ± 0.5	0.243 ± 0.008
		高CO ₂	9.0 ± 0.3	1.4 ± 0.2	38.6 ± 2.6	16.7 ± 0.5	0.220 ± 0.008
	T202	対照	8.7 ± 0.3	1.7 ± 0.2	36.7 ± 2.4	16.5 ± 0.5	0.219 ± 0.008
		高CO ₂	9.8 ± 0.3	1.8 ± 0.2	35.8 ± 2.6	18.0 ± 0.5	0.198 ± 0.009
	<i>p</i> 値	品種	0.186	0.059	0.711	<0.01	<0.05
		CO ₂ 濃度	<0.05	0.469	0.687	<0.01	<0.05
	品種 × CO ₂ 濃度	0.186	0.706	0.445	0.644	0.909	
Exp.3 (04/07/22 ~)	T201	対照	7.9 ± 0.2	1.5 ± 0.2	29.6 ± 5.8	13.6 ± 0.9	0.239 ± 0.012
		高CO ₂	7.8 ± 0.2	1.6 ± 0.2	17.2 ± 7.3	12.8 ± 1.2	0.202 ± 0.016
	T202	対照	8.1 ± 0.1	1.1 ± 0.2	19.7 ± 5.2	12.8 ± 0.8	0.221 ± 0.012
		高CO ₂	7.9 ± 0.2	1.5 ± 0.2	33.0 ± 5.8	14.4 ± 0.9	0.238 ± 0.012
	<i>p</i> 値	品種	0.376	0.253	0.633	0.687	0.489
		CO ₂ 濃度	0.376	0.253	0.943	0.714	0.451
	品種 × CO ₂ 濃度	0.656	0.495	<0.05	0.215	0.051	
Exp.4 (04/08/17 ~)	T201	対照	8.5 ± 0.2	1.6 ± 0.2	27.2 ± 3.3	14.1 ± 0.5	0.220 ± 0.008
		高CO ₂	8.3 ± 0.2	2.0 ± 0.2	28.7 ± 3.3	14.5 ± 0.5	0.230 ± 0.008
	T202	対照	8.9 ± 0.2	1.7 ± 0.2	33.1 ± 3.5	15.0 ± 0.5	0.232 ± 0.008
		高CO ₂	8.6 ± 0.2	1.6 ± 0.2	34.8 ± 3.3	14.7 ± 0.5	0.238 ± 0.009
	<i>p</i> 値	品種	0.059	0.660	0.084	0.271	0.234
		CO ₂ 濃度	0.285	0.541	0.640	0.944	0.346
	品種 × CO ₂ 濃度	0.910	0.204	0.978	0.420	0.806	

表10. ジャガイモヒゲナガアブラムシ無翅虫の生活史形質に対するダイズ品種とCO₂濃度の影響

試験	品種	CO ₂ 濃度	幼虫期間	産仔前期間	増殖率	1世代期間	内的自然増加率
Exp.3 (04/07/21 ~)	T201	対照	7.2 ± 0.2	1.5 ± 0.2	60.9 ± 6.0	17.0 ± 0.9	0.243 ± 0.010
		高CO ₂	6.9 ± 0.2	1.8 ± 0.2	63.9 ± 5.3	17.8 ± 0.7	0.240 ± 0.008
	T202	対照	7.5 ± 0.2	1.5 ± 0.2	46.8 ± 5.3	14.6 ± 0.7	0.260 ± 0.008
		高CO ₂	7.3 ± 0.2	1.5 ± 0.2	71.7 ± 6.0	17.2 ± 0.9	0.252 ± 0.010
	p値	品種	0.140	0.482	0.576	0.058	0.132
		CO ₂ 濃度	0.309	0.482	<0.05	<0.05	0.583
品種 × CO ₂ 濃度		0.795	0.349	0.059	0.274	0.744	
Exp.3 Exp.4 (04/08/18 ~)	T201	対照	9.4 ± 0.8	1.8 ± 0.2	52.6 ± 6.3	18.5 ± 0.9	0.213 ± 0.010
		高CO ₂	8.6 ± 0.8	2.3 ± 0.2	61.3 ± 6.6	20.8 ± 0.9	0.200 ± 0.010
	T202	対照	7.4 ± 0.8	2.1 ± 0.2	55.6 ± 6.3	16.8 ± 0.9	0.239 ± 0.010
		高CO ₂	8.1 ± 0.8	1.7 ± 0.2	47.1 ± 6.6	16.2 ± 0.9	0.238 ± 0.011
	p値	品種	0.125	0.423	0.390	<0.01	<0.01
		CO ₂ 濃度	0.932	0.827	0.985	0.364	0.537
品種 × CO ₂ 濃度		0.323	<0.05	0.190	0.115	0.562	
Exp.4 (04/08/24 ~)	T201	対照	7.2 ± 0.3	1.3 ± 0.2	48.9 ± 5.7	15.0 ± 0.7	0.260 ± 0.010
		高CO ₂	7.1 ± 0.3	1.6 ± 0.2	46.1 ± 6.0	15.0 ± 0.7	0.250 ± 0.010
	T202	対照	7.2 ± 0.3	1.6 ± 0.2	55.0 ± 5.7	15.0 ± 0.7	0.252 ± 0.010
		高CO ₂	7.2 ± 0.3	1.8 ± 0.2	46.4 ± 5.7	14.5 ± 0.7	0.260 ± 0.010
	p値	品種	0.859	0.266	0.582	0.846	0.907
		CO ₂ 濃度	0.859	0.099	0.335	0.650	0.916
品種 × CO ₂ 濃度		0.859	1.000	0.620	0.718	0.342	

5. 本研究により得られた成果

- (1) 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新しいIFACE装置を開発し、従来と同等の制御性能を維持し、無駄な放出を抑制してガス放出量を約20%削減した。
- (2) 高CO₂による乾物生産・収量促進は、早生品種が晩生品種より大きい。幼穂形成期の窒素濃度がその差異を説明する重要な指標となることを示した。すなわち年次、品種、施肥法を超えて、窒素濃度があるレベル以下になると高CO₂による乾物促進の程度が低下することを明らかにした。さらに高CO₂は、倒伏の被害を軽減するという新知見を得た。
- (3) 穂ばらみ期の低温障害について、イネ体の大きさに比べて籾数が増えると、障害不稔が増えることが判明した。高CO₂下では、一般的に籾数が増えるので、籾数増加に伴って冷害危険性が増すことが分かった。この結果、高CO₂による収量増の効果は、冷害時に大幅に低下する。さらに高CO₂の乾物増加に伴う窒素の希釈作用は、低温障害不稔の低下に寄与しないことを明らかにした。開花受精期の高温障害については、開花期以前のCO₂濃度の前歴影響は認められず、高CO₂下で高温障害不稔が増えるのは、群落温度の上昇に伴う穂の温度上昇が主因と考えられる。登熟初中期の高温による白粒発生についても、開花期受精障害と同様、CO₂の前歴効果は認められなかった。
- (4) 高CO₂による発育の前進作用は、早生の北海道品種で小さく、中生の東北品種で大きい。さらに感光性の強い品種で小さい。また少照年には小さい。これらから高CO₂による作物体温上昇の関与が示唆される。基本栄養成長性を水温で制御した実験から、気温(地上部体温)に対する応答の変化

が大きい低温域で前進作用があることを明らかにした。地上部感温特性の違いが、品種間差をもたらす主因と考える。

- (5) 高CO₂条件では標準CO₂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再確認した。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CO₂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CO₂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。
- (6) 高CO₂でもジャガイモヒゲナガアブラムシの内的自然増加率は増加せず、ダイズわい化病の感染率が高CO₂で著しく高まることはなさそうである。

6. 引用文献

- 1) Parry, M., *et al.* (1999). *Global Environmental Change* 9: S51-S67.
- 2) Kimball, B.A. *et al.* (2002). *Advances in Agronomy* 77: 293-368.
- 3) Kim, H.Y. *et al.* (2001). *New Phytologist* 150: 223-229.
- 4) Okada, M. *et al.* (2001). *New Phytologist* 150: 251-260.
- 5) Okada, M. *et al.* (2000). *Biotronics* 29: 43-55.
- 6) Kim, H.Y. *et al.* (2003). *Global Change Biology* 9: 826-837.
- 7) 金漢龍ら (1996). *日本作物学会紀事* 65: 644-651.
- 8) Kobayashi, K. *et al.* (2001). *Structure and Function in Agroecosystem Design and Management*, 371-395.
- 9) Huang, J-Y. *et al.* (2002). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 13: 1210-1214.
- 10) Kobayashi, T. *et al.* (2002). *Abstracts of 3rd International Rice Blast Conference*, 79.
- 11) Miglietta, F. *et al.* (2001). *New Phytologist* 150: 465-467.
- 12) 西山岩男 (1985). *イネの冷害生理学*, 北海道大学図書刊行会, 313pp.
- 12) Kobayashi, T. *et al.* (2001). *Ann. Rept. Plant Prot. North Japan* 52: 21-23.
- 13) Ishiguro, K. (2001). *Silicon in Agriculture*, Elsevier, 277-291.
- 14) Ishiguro K. (1994). *Rice Blast Disease*, CAB International, 435-449.
- 15) Yoshida, S. *et al.* (1962). *Jpn. J. Soi. Sci. Plant Nutr.* 8:107-113.

[研究成果の発表状況]

(1) 誌上発表(学術誌・書籍)

N.P.R.Anten, T.Hirose, Y.Onoda, T.Kinugasa, H-Y.. Kim, M.Okada, K. Kobayashi: *New Phytologist*, 161,459-471(2003)

“Elevated CO₂ and nitrogen availability have interactive effects on canopy carbon gain in rice”

K.Inubushi, W.Cheng, S.Aonuma, M.M.Hoque, K.Kobayashi, S.Miura, H-Y.Kim, M.Okada: *Global Change Biology*, 9,1458-1464(2003)

- “Effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on CH₄ emission from a rice paddy field”
H-Y.Kim, M.Lieffering, K.Kobayashi, M.Okada, S.Miura: *Global Change Biology*, 9,826-837(2003)
- “Seasonal changes in the effects of elevated CO₂ on rice at three levels of nitrogen supply: a free air CO₂ enrichment (FACE) experiment”
H-Y.Kim, M.Lieffering, K.Kobayashi, M.Okada, M.W.Mitchell, M.Gumpertz: *Field Crops Research*, 83,261-270(2003)
- “Effects of free-air CO₂ enrichment and nitrogen supply on the yield of temperate paddy rice crops”
M.Lieffering, H-Y.Kim, K.Kobayashi, M.Okada: *Field Crops Research*, 88,279-286(2004)
- “The impact of elevated CO₂ on the elemental concentrations of field-grown rice grains”
K.Kurata, K.Seyama, H.Nakamura, M.Okada, K.Kobayashi: *Environment Control in Biology*, 42,295-303(2004)
- “An idea of concentration gradient FACE (Free Air CO₂ Enrichment) and preliminary experiment of its control using a neural network”
K.Kobayashi, H-Y.Kim, M.Lieffering, S.Miura, M.Okada: *Journal of Agricultural Meteorology*, 60,475-479(2005)
- “Paddy rice responses to free-air CO₂ enrichment”
M.Okada, H.Shimono, Y.Yamakawa, M.Inoue, K.Kobayashi: *Journal of Agricultural Meteorology*, 60,589-592(2005)
- “Effects of elevated CO₂ on floral sterility of rice plants caused by low temperature”
H.Ikawa, H.Oue, M.Yoshimoto, K.Kobayashi, M.Okada: *Journal of Agricultural Meteorology*, 60,593-596(2005)
- “Effects of FACE on rice leaf photosynthesis and transpiration in a paddy field -Changes of parameters in Farquhar and Ball-Berry models under elevated CO₂”
Y.Ibaraki, K.Iwabuchi, M.Okada: *Journal of Agricultural Meteorology*, 60,641-644(2005)
- “Chlorophyll fluorescence analysis for rice leaves grown under elevated CO₂ conditions”
S.Morita, T.Sakaigaichi, J.Abe, K.Kobayashi, M.Okada, H.Shimono, Y.Yamakawa, H-Y. Kim, T.Hasegawa: *Journal of Agricultural Meteorology*, 60,961-964(2005)
- “Structure and function of rice root system under FACE condition”
T.Hashimoto-Yasuda, M.Ikenaga, S.Asakawa, H-Y.Kim, M.Okada, K.Kobayashi, M. Kimura: *Soil Science and Plant Nutrition*, 51,91-100(2005)
- “Effect of free-air CO₂ enrichment (FACE) on methanogenic archaeal communities inhabiting rice roots in a Japanese rice field”

(2) 口頭発表

- K.Ishiguro: *International FACE Workshop: Short- and long-term effects of elevated atmospheric CO₂ on managed ecosystems*, 20(2004)
- “Elevated atmospheric CO₂ increases susceptibility of rice plants to blast and sheath blight diseases”

- 岡田益己、長谷川利拡、井上めぐる：農業環境工学関連5学会2003年合同大会(2003)
「高濃度CO₂が水稻出穂の早晩に及ぼす影響」
- 境垣内岳雄、森田茂紀、阿部淳、小林和彦、岡田益己：第19回根の研究集会(2003)
「FACE条件下における水稻根系の形態および生理的活性」
- 榊原充隆：日本応用動物昆虫学会講演要旨集第47集，62(2003)
「ジャガイモヒゲナガアブラムシ各モルフの生活史形質に寄主植物が及ぼす影響」
- 榊原充隆：日本応用動物昆虫学会講演要旨集第48集，29(2004)
「ジャガイモヒゲナガアブラムシ有翅胎生虫の生活史形質へのCO₂濃度の影響」
- H.Sasaki, T.Hara, S.Miura, M.M.Hoque, S.Ito, H-Y.Kim, M.Okada, K.Kobayashi: International FACE Workshop: Short- and long-term effects of elevated atmospheric CO₂ on managed ecosystems, 82(2004)
“Analysis of carbon distribution in rice plants fed ¹³C at elevated concentration of CO₂”
- K.Kobayashi, H-Y.Kim, M.Lieffering, M.Okada, S.Miura, T.Hasegawa: The 6th International Symposium on Plant Responses to Air Pollution and Global Changes, 132(2004)
“Number of spikelets is the key determinant of rice yield responses to CO₂ enrichment under interaction with nitrogen availability and temperature”
- H.Shimono, Y.Yamakawa, M.Okada, T.Hasegawa, K.Kobayashi: The 6th International Symposium on Plant Responses to Air Pollution and Global Changes, 134(2004)
“Genotypic variations in biomass production of rice plants under free air CO₂ enrichment (FACE)”
- H.Shimono, M.Yoshimoto, Y.Yamakawa, M.Okada, T.Hasegawa, K.Kobayashi: The 6th International Symposium on Plant Responses to Air Pollution and Global Changes, 264(2004)
“Genotypic variations in radiation/water use efficiency of rice plants under free air CO₂ enrichment (FACE)”
- 榊原充隆：日本応用動物昆虫学会講演要旨集第49集，105(2005)
「CO₂濃度がジャガイモヒゲナガアブラムシの生活史形質に及ぼす影響」
- 下野裕之、岡田益己、山川泰弘、小林和彦、長谷川利拡：第219回日本作物学会（2005）
「大気CO₂濃度上昇による水稻の乾物生産促進における品種間差異」
- 下野裕之、岡田益己、山川泰弘、小林和彦、長谷川利拡：第219回日本作物学会（2005）
「大気CO₂濃度上昇は水稻の倒伏を軽減する」

(3) 出願特許

なし

(4) 受賞等

なし

(5) 一般への公表・報道等

なし

(6) その他成果の普及、政策的な寄与・貢献について

学術誌等への公表を通じて成果の普及を図り、地球環境変動予測ならびに食料生産予測に貢献する。

大気CO₂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

(2) 温暖化と大気CO₂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

地球環境部 生態系影響ユニット 長谷川利拡

地球環境部 物質循環ユニット 麓 多門

平成14～16年度合計予算額	10,050千円
(うち、平成16年度当初予算額)	3,319千円)

[要旨]地球環境変動が農業生態系に及ぼす影響の評価ならび適応に必要な技術開発に役立てるために、既存の農業生態系と農作物成長予測モデルの妥当性を開放系大気CO₂増加(FACE)やチャンバー実験の結果を用いて検証し、農耕地の炭素・窒素循環を取り扱うことができる生物地球化学モデルDNDCとイネの成長プロセスモデルが高CO₂濃度環境下の諸過程を再現できるように改良した。

植物プロセスでは、従来のモデルがイネの光合成速度、葉面積成長に及ぼす高CO₂濃度の影響を過大評価することを明らかにした。そこで、光合成応答に、高CO₂の影響を生化学過程に基づき明示的に取り扱うことができるFarquharの光合成モデルを導入するため、必要なパラメータの推定、気孔コンダクタンスモデルとの連携、群落光合成レベルでの検証を行い、同モデルが群落光合成の高CO₂濃度に対する応答をほぼ再現することを示した。さらに、吸収窒素と温度に基づく葉面積成長モデルを導入することによって、イネ生育の各プロセスの制限要因を適切に記述できるよう改良した。以上を統合したイネ成長モデルが、圃場条件で得られた乾物生産、収量の高CO₂濃度への応答をほぼ再現することを確認した。

土壌物質代謝プロセスでは、従来の生物地球化学モデルDNDCが、湛水水田土壌における炭素代謝を正確に推定できないことを明らかにした。水田土壌の酸化還元が大きく影響する土壌のFeの還元過程を新たに導入した。FACE実験水田における観測では、土壌のFe還元や酸化還元電位に対して大気CO₂増加の影響は現れなかったが、大気CO₂の増加により土壌中のCO₂が増加しCaとMgの溶脱が促進されることを明らかにした。また、従来のDNDCモデルではFACE水田のメタンフラックス等を正確に予測できなかったため、土壌中での電子供与体の生成を定量的に計算するなどの改良を加えた結果、改良DNDCモデルは大気CO₂の増加が水田からのメタンフラックスに与える影響を概ね予測できた。以上のモデルにより、高CO₂がイネの光合成、成長、水利用および土壌炭素・窒素代謝プロセスに及ぼす影響を包括的に推定することが可能になった。本モデルが異なる土壌、品種、気候帯に適用できるようにすることが、今後の重要な課題である。

[キーワード]CO₂、成長プロセスモデル、生物地球化学モデル、イネ、シミュレーション

1. はじめに

今後予想される地球規模の環境変動に対して、食料確保のための対策を講ずるには、今後50年を見通した温暖化と大気CO₂濃度の上昇が農耕地生態系に及ぼす変化を予測し、環境と農業生産の両面を考慮した高度な対策技術の開発が望まれる。さらに農耕地からの温室効果ガスが、将来想定される環境下でどの程度発生するかなども予測し、リスク評価と対策技術の開発に結びつけるためには、個別要因の評価だけでなく、包括的な生態系応答への研究展開が必要である。

水田は、他の農耕地生態系に比べて高い持続可能性を持つが、温暖化効果の強いメタンの主要な発生源の1であることも指摘されている¹⁾。温室効果ガスの増加は、地球規模での温暖化を進行させる一方で、温度上昇は水田におけるメタン生成、拡散、大気へ輸送を促進する。さらに、大気CO₂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²⁾。将来想定される高CO₂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。

気候変動に対する耕地生態系の応答モデルは、できる限りアーティファクトの少ない実験で検証することが強く望まれる。圃場で困いのない条件で高CO₂濃度環境を実現する開放系大気CO₂増加(FACE)実験は、現在のところもっともアーティファクトの少ない生態系操作実験と考えられる。最初のFACE実験が、ワタを対象にミシシッピ州で行われてから17年が経過し、今日ではFACE実験結果のみを取り扱ったメタ解析も行われるようになった³⁾。これらの研究で明らかになってきたのは、実験室あるいは理論によって予測、短期的に観察される植物、土壌の環境応答が、長期的なそれと異なる点である^{4,5)}。このような違いが生じるのは、気候変動の植物生理に及ぼす直接的な影響が、順化に伴い変化することや、土壌や土壌 - 植物 - 大気系における炭素・窒素循環への影響が長期間蓄積し、生態系レベルでの応答に変化が生じることなどによるものと考えられる。

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、主として小規模な人工気象室における実験で得られた結果を基に、イネの成長・収量予測モデルが提案されてきた⁶⁾。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⁷⁾、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用いられている⁸⁾。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、さらに今後の影響評価、技術開発方向の提示に利用できるかは未検証である。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。

2. 研究目的

本研究は、今後予想される気候変動がイネの成長、養分吸収、水田土壌の炭素・窒素代謝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を最終目標とする。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CO₂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、優れた生物地球化学モデルとして、これまでも種々の生態系に適用され、メタンや亜酸化窒素の放出量の推定に用いられてきたDNDCを取り上げ、水田生態系における高CO₂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、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図る。

3ヵ年の研究実施期間において、まず1年目には既存のDNDCに植物の炭素代謝プロセスを表すMACROS (Modules of an Annual CROp Simulator)⁹⁾を組み込み、岩手県雫石町で実施したFACE実験条件に適用し、既存モデルの改良すべき点を明らかにした。2年目、3年目には土壌、植物プロセスに改良を加えた。植物成長プロセスでは、MACROSが高CO₂の応答を過大評価する一方で、施肥窒素レベルへ

の応答を過小評価することが問題であった。そこで、高CO₂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、CO₂濃度の影響を明示的に記述するFarquharらの光合成モデル¹⁰⁾ (以下、Farquharモデル) の導入と検証を、窒素応答では葉面積、分けつ増加など窒素への依存性が高い形質のモデル改良を行った。

土壌プロセスでは、従来のDNDCモデルが雫石FACE実験水田からのメタン放出量を再現できないことが明らかになった。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CO₂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CO₂濃度の影響を予測できるか検証した。

3. 研究方法

(1) 植物プロセスの改良と検証

Farquharの光合成モデルの導入

高CO₂に対する作物応答を取り入れたモデルを構築するために、これまでに作物モデルで頻りに用いられてきたMACROS⁹⁾ を導入した。本モデルは、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。大気CO₂濃度(Ca)が個葉の光合成速度に及ぼす影響には、Goudriaan and Unsworth¹¹⁾ に従い、対象とするCO₂濃度と標準濃度(ここでは340ppm)との比を対数で表すベータファクターモデルを用いた。すなわち、あるCaにおける光合成速度は、標準濃度におけるそれに対して(1+ ln(Ca/340))倍となる。本式におけるβ値を既定値の0.8として、岩手県雫石町におけるFACE実験水田の条件(1998~2000年; 大気CO₂濃度は外気濃度(対照)区および外気+200ppmv区; 窒素施肥、3水準)にモデルを適用したところ、モデルは実測された乾物重や葉面積の高CO₂濃度への応答を著しく過大評価する一方で、窒素施肥に対する反応を過小評価した(図省略)。その原因としては、ベータモデルが高CO₂濃度による個葉光合成の促進率を正しく反映していないこと、葉面積展開に対する窒素依存性を十分に考慮していないことが挙げられた。すなわち、本モデルにはイネ成長の高CO₂濃度および窒素施肥への応答の根幹である光エネルギーの吸収(葉面積展開)と利用(光合成)の両面において、本質的な問題があることがわかった。さらに、ベータファクターモデルは、大気CO₂増加に対する光合成促進率を経験的に示したものに過ぎず、イネではしばしば観測される生育に伴う光合成促進効果の低下^{12,13)}などは考慮されていない。

そこで、個葉の光合成過程の高CO₂応答を生化学反応レベルから合理的かつ明示的に記述するFarquharモデルを導入した。Farquharモデルでは、個葉の光合成速度(A)がリブローズ1,5-2リン酸(RuBP)が十分ある(RubiscoのCO₂固定速度によって律速される)場合の光合成速度(A_v)と、RuBPが不足している(電子伝達速度によって律速される)場合の光合成速度(A_j)のいずれかに律速される。すなわち、

$$A = \min(A_v, A_j)$$

$$A_v = V_{cmax} (C_i - \Gamma^*) / (C_i + K_c(1+O/K_o)) - R_d$$

$$A_j = J_c (C_i - \Gamma^*) / (4C_i + 10.5 \Gamma^*) - R_d$$

$$J_c = ((I + J_{max} - ((I + J_{max})^2 - 4 I J_{max})^{1/2}) / 2)$$

ただし、 R_d は暗呼吸速度、 $V_{c,max}$ は最大CO₂固定速度、 K_c , K_o はCO₂, O₂に対するミカエリス定数、 C_i は葉内CO₂濃度、 O_i は葉内O₂濃度、 Γ^* はCO₂補償濃度(光呼吸と光合成が等しくなるCO₂濃度)、 J_c は電子伝達速度、 J_{max} は光飽和時の最大電子伝達速度、 α は光合成曲線の初期勾配、 β は光-光合成曲線の凸度、 I は葉面光強度である。

これらのパラメータのうち、 A_v , A_j の反応を特徴づけるパラメータである $V_{c,max}$ と J_{max} を取り上げ、大気CO₂濃度、発育ステージ、葉の窒素栄養状態などにどのように影響されるかを調査した。すなわち、東北農業研究センター内温度勾配型CO₂濃度制御チャンバー(グラディオトロン)および農業環境技術研究所内自然光閉鎖型環境制御チャンバー(クライマトロン)において、2水準のCO₂濃度条件(外気と外気+200ppmv)で水稲2品種(農林8号とその着粒突然変異系統で農業生物資源研究所放射線育種場が育成したRM645)をポット栽培した。生育期間中に3ないし4回、主茎の最上位展開葉を対象に携帯型光合成・蒸散測定システム(Li-Cor社製、LI-6400)を用いて、リーフチャンバー内のCO₂を段階的に変化させた条件で葉身のCO₂交換速度を測定した。得られた A と C_i の関係から、 $V_{c,max}$ と J_{max} をLong and Bernacchi¹⁴⁾の方法で算出した。以上のデータと、雫石FACE実験で品種あきたこまちを対象に測定した結果¹³⁾を用いて、 $V_{c,max}$ と J_{max} に関わる要因を解析した。

気孔コンダクタンスモデルとの結合

Farquharモデルでは、光合成速度の計算に大気CO₂濃度(C_a)条件ではなく、葉内CO₂濃度(C_i)を用いる。そのため、 C_a から A を推定するためには、気孔コンダクタンスの応答モデルが必要になる。しかし、気孔コンダクタンスの環境応答については、機構的理解が十分ではなく、経験的モデルがいくつか提示されているに過ぎない(Katul et al¹⁵⁾によるモデル比較研究を参照)。本研究ではKatul et al¹⁵⁾が用いたモデルのうち、大気CO₂濃度(C_a)、相対湿度(RH)、光合成速度(A)の影響の取り扱いが異なる次の3種の気孔コンダクタンス(g_s, CO_2)モデルを、Farquharモデルと結合し、光、大気CO₂濃度、湿度および葉内窒素への依存性を比較した。

ア. Normanモデル: $g_s, CO_2 = A / \{C_a(1 - R_c)\}$

ただし R_c は C_i (葉内CO₂濃度)/ C_a 比で環境条件によらず一定と仮定。

イ. Wong/Duninモデル: R_c が飽差の二次関数で表されると仮定。

ウ. Ball/Berryモデル: $g_s, CO_2 = g_0 + g_1 A RH / C_a$, ただし g_0 と g_1 は経験定数で、LI-6400の測定から、それぞれ0.079と6.7と設定。

群落光合成の予測精度の検証

これまでに、個葉光合成を積み上げて、群落光合成、乾物生産、収量を予測するモデルは開発されているが、モデルの検証には主として乾物重の推移が用いられ、群落光合成レベルのモデル推定精度を確かめた例は少ない。特に、高CO₂濃度に対する群落光合成の応答については、測定データが極めて限られていることもあり、モデルの妥当性は十分に検証されていない。そこで本研究では、Farquharの個葉光合成モデルを積み上げて、群落光合成の高CO₂応答が適切に再現されるかを、クライマトロンチャンバーにおける群落レベルのCO₂収支の計測(酒井ら、未発表データ。ただし測定方法についてはSakai et al. ¹²⁾を参照)を基に検証した。なお、個葉光合成を群落光合成に積算する場合には、群落内日射成分

および葉身窒素の垂直分布の取り扱い方の違いが、推定結果に影響を及ぼすことが指摘されている^{16,17)}。そこで日射成分については、群落への入射日射量をすべて散乱光として扱う1成分モデルと、直達光と散乱光に分けて取り扱う2成分モデルを、葉身窒素濃度の鉛直分布については、群落平均の葉身N濃度を用いるNarea均一モデルと、葉身窒素濃度が上層から下層に指数関数的に減少するNarea傾斜モデルを設け、計4通りの方法を供試した。なお、自然光型チャンバーの群落側面からの入射については、Luo et al.¹⁸⁾の方法を用いて補正した。

吸収窒素に基づく葉面積指数、分げつモジュールの導入と成長モデルの検証

MACROSは、群落受光率に大きな影響を及ぼす葉面積を、葉身乾物重に比葉面積を乗ずることによって計算する。しかし、葉面積の増加には、窒素による制限が極めて大きいことが知られており、CO₂の増加で光合成が促進されて、葉身への炭素供給が高まった場合でも、葉面積は有意に増加しない場合が多い(Long et al.³⁾が行ったFACE実験結果のメタ解析を参照)。そこで、葉面積成長には、Hasegawa & Horie¹⁹⁾による窒素制約型の葉面積展開モデルを導入した。また、植物体のメタンコンダクタンスにも影響する分げつ数の増加については、Watanabe et al.²⁰⁾が示した分げつ出現モデル、窒素による制限を加えたモジュールを新たに導入した。以上のモデルを雫石FACE実験水田において行った2水準のCO₂濃度、3水準の窒素水準条件に適用した。

(2) FACE試験が土壌還元過程と土壌化学性に与える影響

現場計測とサンプリング:大気 CO₂ 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。イネ移植直後に、対照区とFACE区の水田(それぞれ4反復)の作土層に土壌水採取用のポラスカップを3本ずつ埋設した。ポラスカップの埋設位置は、2003年は隣接する4つのイネ株のほぼ中央とし、2004年はイネ株の近傍とした。イネ栽培中2~3週間毎にポラスカップを減圧して土壌水を採取した。また、白金電極を隣接する4つのイネ株のほぼ中央(深さ5cm)に埋設しておき、携帯型酸化還元電位(Eh)計を接続して土壌のEhを測定した。さらに、Fe²⁺を定量するため各水田から0-5cm深の土壌を採取した。

化学分析:湿潤状態の土壌から酢酸ナトリウム緩衝液(pH3)でFeを抽出し、o-フェナントロリンによる比色法でFe²⁺を定量した。別途重量法で湿潤土の水分を測定し、乾土当たりのFe²⁺濃度を求めた。土壌水はメンブランフィルター(0.22 μm)でろ過し、各種イオン(Na⁺, K⁺, NH₄⁺, Mg²⁺, Ca²⁺, F⁻, Cl⁻, NO₃⁻, PO₄³⁻, SO₄²⁻)をイオンクロマトグラフィーで定量し、溶存有機態炭素(DOC)を全炭素分析装置で定量した。

(3) 土壌モデルの改良と検証

各プロセスの改良

従来のDNDCモデル(version 7.9C)の適合性を検討するため、雫石のFACE水田に対してシミュレーションを行い、1998-2000年に実測した土壌Ehおよびメタンフラックスと比較した。その結果、既存のDNDCモデルはメタンフラックスを大幅に過大評価し、湛水土壌のEhは実測値よりも低く推定することがわかった。このことから、従来のDNDCモデルでは有機物の分解、土壌の還元、メタン生成などのプロセスに問題があると考え、本研究においてこれらのプロセスのモデルを改良した。

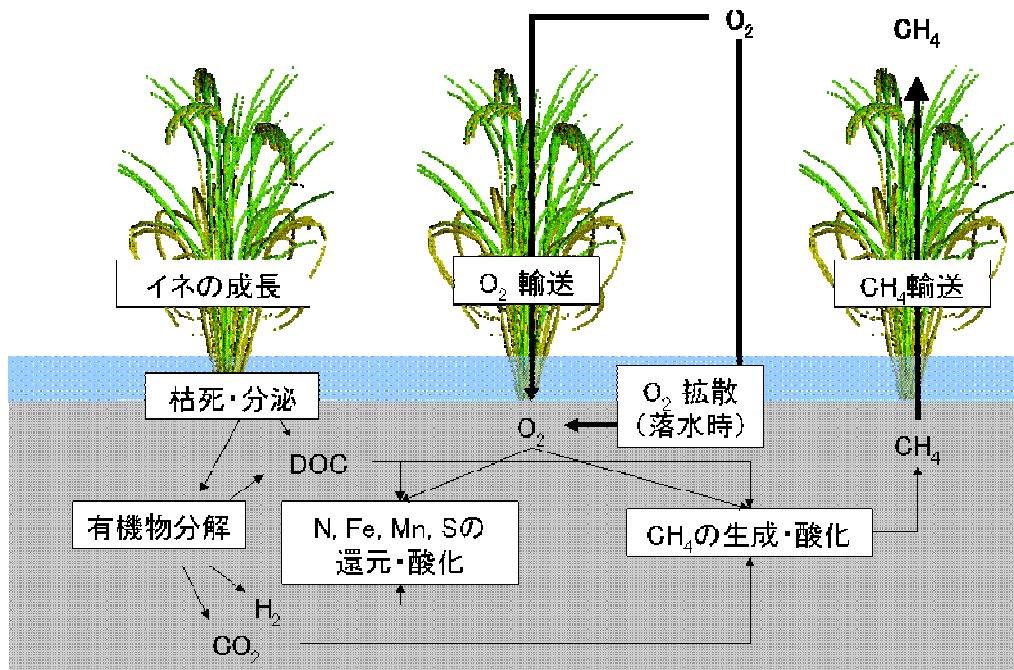


図1 改良DNDCモデルの土壌モデルの概念図

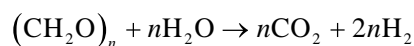
図1に改良した土壌モデルの概念図を示す。このモデルでは、有機物の嫌氣的分解による H_2 とDOCの生成量を計算し、 H_2 とDOCを電子供与体とする鉄の還元やメタンの生成速度を計算する。また、落水時などで土壌中に酸素(O_2)が存在する場合は、酸素による鉄やメタンの酸化を計算する。そして、イネを通したメタンの放出速度を拡散モデルで計算する。各プロセスモデルの概略を以下に述べる。

ア. 有機物の分解

土壌中の有機物を植物残渣、微生物バイオマス、腐植などの画分に分ける。腐植は安定でほとんど分解されないと仮定するが、その他の画分の分解速度を次のような一次反応速度式で計算する。

$$\frac{d}{dt}[C] = -SDR f_T f_M f_N f_{O_2} f_{clay} f_{tillage} [C]$$

ここで、 $[C]$ ($kg\ C\ ha^{-1}$)は各有機物画分の含有率、 SDR (day^{-1})は速度定数であり、 f_T f_M f_N f_{O_2} f_{clay} および $f_{tillage}$ (-)はそれぞれ土壌温度、水分、有効窒素濃度、酸素濃度、粘土含有率および耕起の影響をあらわす係数である。嫌氣的に有機物が分解されるとき、次式に従って H_2 が生成されると仮定する。



イ. 酸化還元反応

土壌中の NO_x 、 Fe^{3+} 、 Mn^{4+} および SO_4^{2-} の還元速度は、電子受容体と電子供与体を基質とするミカエリス・メンテン型の反応速度式で計算する。

$$\frac{d}{dt}[R] = V_{\max} \cdot \frac{[A]}{K_A + [A]} \cdot \frac{[D]}{K_D + [D]} Q_{10}^{\frac{T-30}{10}}$$

ここで、 $[R]$ (mol kg^{-1}) は還元状態の化学種の濃度、 $[A]$ (mol kg^{-1}) は電子受容体 (NO_x , Fe^{3+} , Mn^{4+} または SO_4^{2-}) の濃度、 $[D]$ (mol m^{-3}) は電子供与体 (H_2 または DOC) の濃度である。また、 V_{\max} ($\text{mol kg}^{-1} \text{h}^{-1}$) は最大還元速度、 K_A (mol kg^{-1}) と K_D (mol m^{-3}) はそれぞれ電子受容体と電子供与体に対する飽和定数、 T () は土壌温度であり、 Q_{10} () は反応の温度依存性を表す定数である。土壌中に O_2 が存在する場合は、次の一次反応速度式で還元状態の化学種の酸化速度を計算する。

$$\frac{d}{dt}[R] = -k_{ox}[R]$$

ここで、 k_{ox} (h^{-1}) は一次の反応速度定数である。

嫌氣的土壌の酸化還元電位を計算するため、水田土壌の培養実験のデータ²¹⁻²⁶)を基に、FeとSの還元割合から Eh (mV) を推定する以下の経験式を導いた。

$$Eh = -189.1 - 310.8 \log \frac{[\text{Fe}^{2+}]}{[\text{Fe}_{\text{red}}]} \quad (-180 < Eh \leq 300)$$

$$Eh = -220.5 - 131.8 \log \frac{[\text{H}_2\text{S}]}{[\text{S}_{\text{red}}]} \quad (Eh \leq -180)$$

ここで、 $[\text{Fe}_{\text{red}}]$ と $[\text{S}_{\text{red}}]$ (mol kg^{-1}) はそれぞれ被還元性のFeおよびSの含有率である。

ウ. メタンの生成、酸化と放出

メタンの生成速度は、電子供与体を基質とするミカエリス・メンテン型の反応速度式で計算する。

$$M_p = V_{\max} \frac{[D]}{K_D + [D]} Q_{10}^{\frac{T-30}{10}}$$

一方、メタンの酸化速度はメタンと酸素を基質とするミカエリス・メンテン型の反応速度式で計算する。

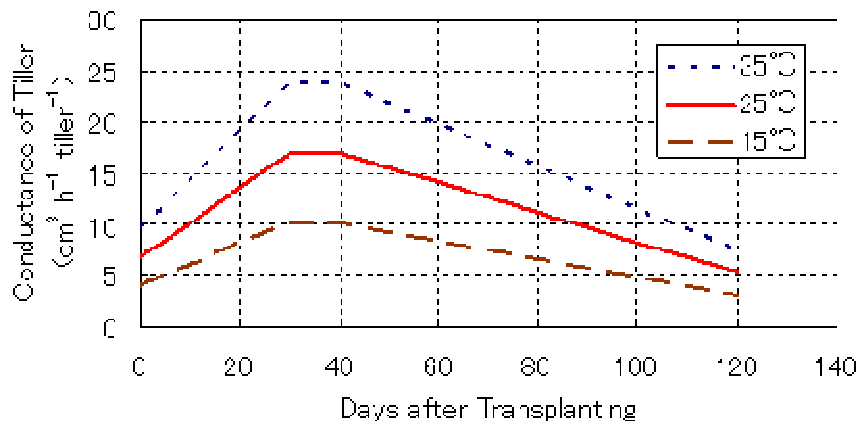


図2 メタンの拡散に対するイネ茎のコンダクタンスを表す関数

$$M_o = V_{\max} \cdot \frac{[\text{CH}_4]}{K_{\text{CH}_4} + [\text{CH}_4]} \cdot \frac{[\text{O}_2]}{K_{\text{O}_2} + [\text{O}_2]} Q_{10}^{\frac{T-25}{10}}$$

そして、イネを通じた大気へのメタン放出速度を次式の拡散モデルで計算する。

$$M_E = D_{\text{tiller}} N_{\text{tiller}} [\text{CH}_4]$$

ここで、 D_{tiller} ($\text{m}^3 \text{h}^{-1} \text{tiller}^{-1}$) は茎1本当たりのコンダクタンス、 N_{tiller} (m^{-2}) は茎数、 $[\text{CH}_4]$ (mol m^{-3}) は土壌水のメタン濃度である。 D_{tiller} は、室内実験での実測結果²⁷⁾に基づいて、地温と移植後日数の関数(図2)として与える。

土壌有機物組成の初期化

既存のDNDCモデルでは土壌有機物の組成(植物残渣、微生物、腐植などの割合)に既定値を使うため、有機物の組成が実際と大きく異なる可能性があった。そのため、改良DNDCモデルによる計算では、以下の方法で土壌有機物の組成を初期化した。すなわち、それぞれの水田では、ほぼ同一の有機物(稲ワラ、堆肥など)が長年にわたり継続的に施用される場合が多いので、土壌有機物の組成はほぼ定常状態にあると仮定した。この仮定に基づき、それぞれの水田で平均的と思われる気象と有機物施用シナリオで計算を繰り返し、ほぼ定常状態に達した土壌有機物組成を初期値とした。

改良DNDCモデルの検証

雫石のFACE水田で1999年と2004年に実測したメタンフラックスと土壌Ehあるいは Fe^{2+} 濃度と予測値を比較してモデルを検証した。なお、2004年のメタンフラックスの実測値はHoqueによる未発表データである。また、FACE実験期間中は水田に有機物を施用していないが、農家が管理している期間は毎年堆肥を $2500 \text{ kg C ha}^{-1}$ 相当施用していると仮定した。

4. 結果・考察

(1) 植物プロセスの改良と検証

Farquharの光合成モデルの導入

グラディオトロンとクライマトロンという2種類の異なるチャンパー実験と雫石FACE実験において、個葉の光合成測定結果からFarquharモデルの主要パラメータである最大電子伝達速度(J_{\max})および最大 CO_2 固定反応速度($V_{c,\max}$)を推定した。いずれの実験においても、 $V_{c,\max}$ と J_{\max} は、高 CO_2 処理および生育ステージの進行に伴い低下した。しかし、 J_{\max} および $V_{c,\max}$ と葉面積あたりの葉身窒素含量(N_{area})との間には、極めて高い正の相関があり(図3)、その関係は CO_2 処理や生育ステージ間で大きく異ならなかった。このことは、両パラメータのステージや CO_2 濃度による変動は、主として N_{area} の変化を介するものであり、本関係を基に頑健な推定が可能であることを示している。そこで $V_{c,\max}$ と J_{\max} を N_{area} の関数として表し、Farquharモデルに導入した。ただし、Farquharモデルに必要なその他のパラメータは、Medlyn et al²⁸⁾がメタ解析で示した、 C_3 植物では一般的な値を用いた。

気孔コンダクタンスモデルとの結合

Farquharモデルを用いるためには、外気 CO_2 濃度(C_a)から葉内 CO_2 (C_i)を推定するのに気孔コンダク

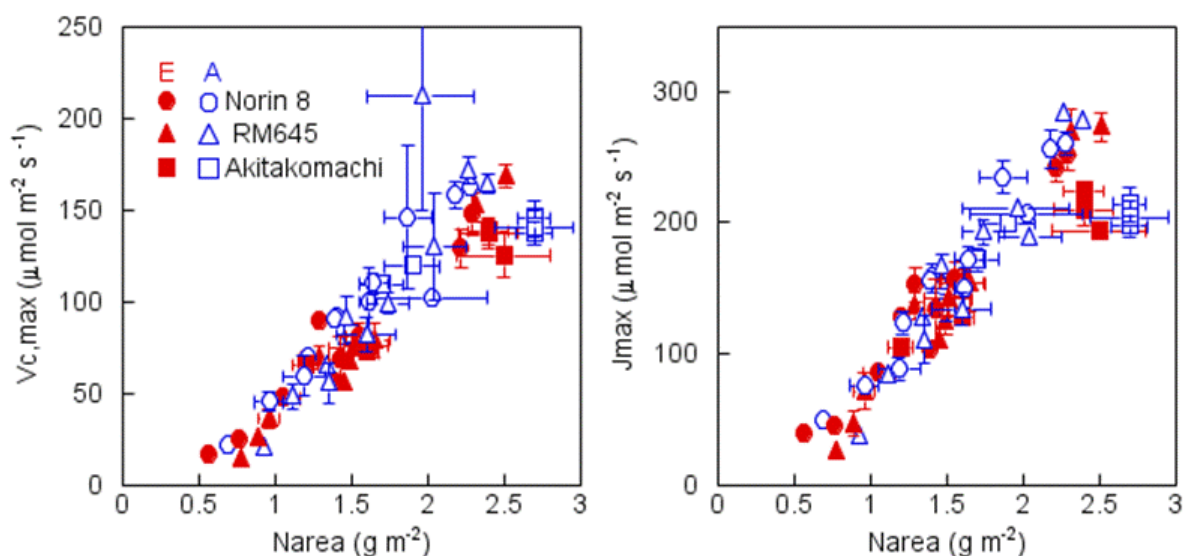


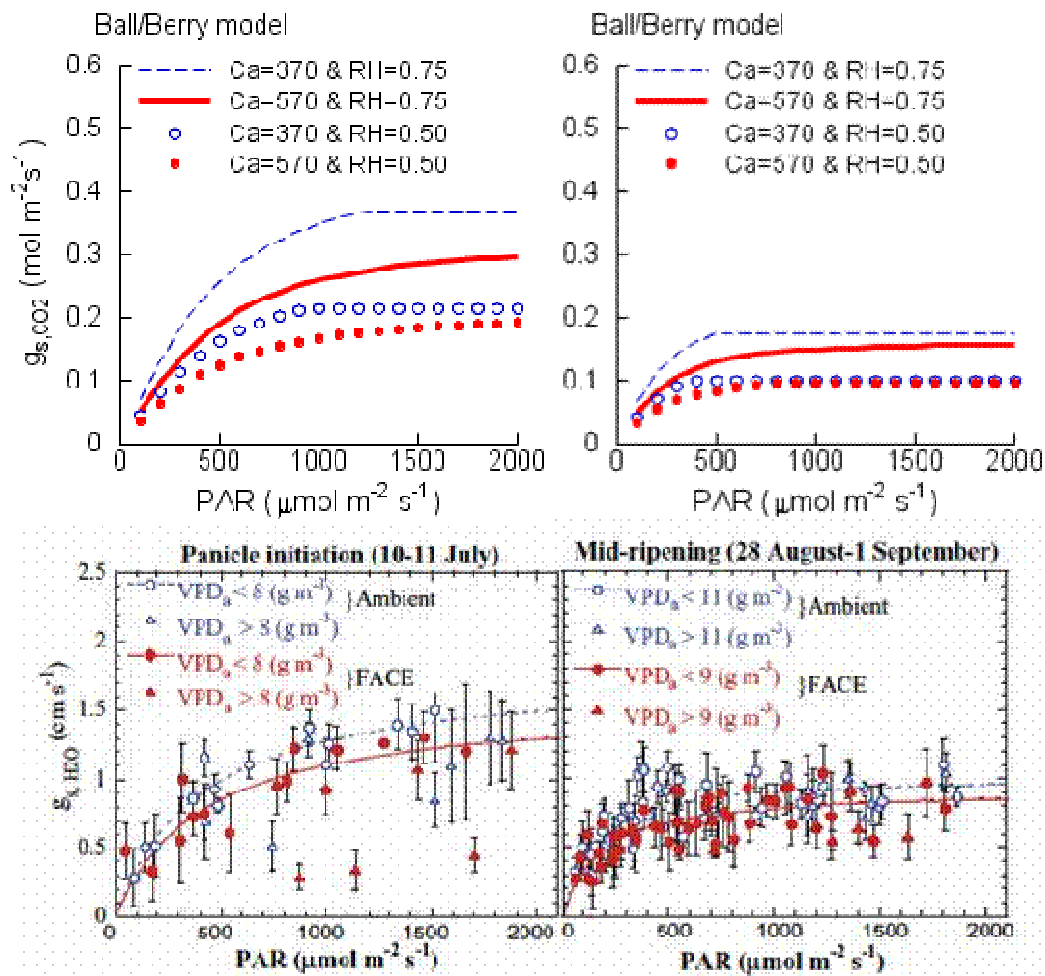
図3 水稲3品種の葉面積あたりの葉身窒素含量(Narea)と最大CO₂固定速度 (V_{c,max}), 最大電子伝達速度(J_{max})との関係. クライマトロン, グラディオトロン, FACE実験での測定結果. ただし, FACEの実験データは1999年の試験から (Seneweera et al¹³). Eは高CO₂区, Aは外気CO₂区.

タンス(g_s, CO_2)を知る必要がある。水稲の g_s, CO_2 の環境応答に適したモデルを選択するために、 g_s, CO_2 の環境応答を経験的に示す3モデルをFarquharモデルと連携させて、モデル推定値の挙動を比較した。雫石FACE実験においてポロメータ(Li-Cor社製、LI-1600)で実測した気孔コンダクタンス(g_s, H_2O)は、弱光で低く、光合成有効放射とともに大きくなり、強光条件で頭打ちを示した²⁹⁾(図4下)。強光条件の g_s, H_2O は、CO₂濃度の上昇および生育ステージの進行によって低下した。いずれのモデルも大気CO₂濃度、光および葉内窒素に反映される生育ステージの進行に対して類似した g_s, CO_2 の応答を示すことがわかった(図4上)。ただし、実測の g_s, H_2O は、強光条件で大気飽差の影響も受け、低湿条件では気孔が閉鎖する傾向にあった。大気の乾燥に伴う g_s, CO_2 の低下を考慮したWong/DuninとBall/Berryモデルは、FACE実験で観測した気孔コンダクタンスの環境応答と類似した傾向を再現した。気孔は光、湿度、Caなどの環境要因に反応することは知られているが、その応答機構は十分に解明されておらず³⁰⁾、ここで示したWong/DuninとBall/Berryモデルも、経験的なモデルに過ぎないが、現象を再現するという意味からは有用であることが、本実験の結果から確認された。

群落光合成へのスケールアップ

大気CO₂増加による群落光合成の促進率が、モデルによって適切に再現されるか否かは、作物モデルの妥当性を測る重要な指標である。しかしながら、異なるCO₂濃度条件で生育したイネ群落の光合成速度を、生育期間を通じて実測した例は限られており、モデルの検証も十分に行われていない。そこで本研究では、群落レベルのガス収支を記録したクライマトロンチャンバーのイネ群落の光合成速度を用いて、先に示したFarquharモデルの積み上げが、群落光合成速度とその高CO₂濃度に対する促進率を適切に再現できるかを検証した。

日射成分および葉身窒素の鉛直分布の異なる4通りのモデルを、クライマトロンで生育したイネの分けつ



期、幼穂形成期、生殖成長中期、出穂期、登熟中期、成熟期の6時期に適用した。群落推定値のモデル間差異は、日射を1成分として扱った方が2成分とするよりも、葉身窒素の鉛直勾配を取り入れた方が群落内で均一と仮定したものよりも高く推定する傾向にあったが、その変動幅(標準偏差)は、4モデル平均推定値の5%以内であることがわかった。実測との適合度が最も高かった日射1成分と窒素勾配群落の推定値と実測値の関係を図5に示した。モデルは、高CO₂の影響をやや過大評価する傾向はあるものの、6生育時期における実測の群落光合成速度をよく再現するものと考えられた。

図4 大気CO₂濃度(Ca), 相対湿度(RH), 光合成速度(A)の影響の取り扱いが異なる3種の気孔コンダクタンス(g_s,CO₂)モデルの比較。2000年雫石FACE実験で幼穂分化期(左)と登熟中期(右)にポロメータ(LI-1600)で測定した上位葉の気孔コンダクタンス(g_s,H₂O)と光合成有効放射(PAR)との関係。ただし, VPDは飽差。Narea:葉面積当たりの窒素含有量(gm⁻²) Ca:大気CO₂濃度 (μmol mol⁻¹), RH:相対湿度(無次元)、PAR:光合成有効放射(μmol m⁻²s⁻¹)

図4 CO₂気孔コンダクタンス(g_s,CO₂)のPAR, 大気CO₂濃度(Ca, μmol mol⁻¹), 相対湿度(RH, 無次元)および葉身窒素濃度((1) SLN=2.0;(2) SLN=1.2g m⁻²)に対する応答の Ball/Berryモデルによる計算例。

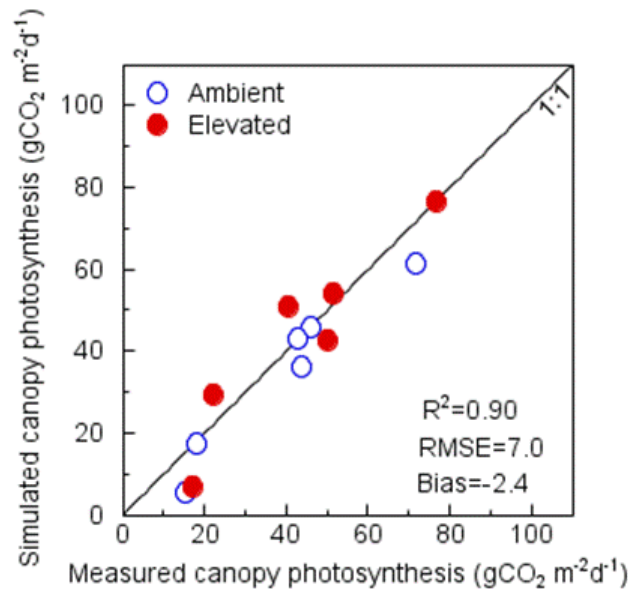


図5 クライマトロンにて外気CO₂(A)および高CO₂(外気 + 300 μmol mol⁻¹, E)濃度条件下で生育したイネの生育6ステージにおける群落光合成量の実測値とFarquhar モデルによる計算値。Farquharモデルでは, 最大炭素固定反応速度と最大電子伝達速度を葉身窒素の一次関数として表し, 群落内の日射の取り扱いは1成分、葉身窒素は傾斜モデル(本文参照)で計算した。

吸収窒素に基づく葉面積指数、分けつモジュールの導入と成長モデルの検証

MACROSが葉面積指数(LAI)の増加を適切に再現できなかったため、LAIの変化を吸収窒素の関数として表すHasegawa and Horie¹⁸⁾の概念を導入した。本モデルでは、葉面積の増加が炭素蓄積ではなく、窒素吸収に依存することを仮定している。LAIは基本的に吸収窒素量に比例して増加するが、その比例係数(吸収窒素1g当たりの葉面積増加)は、低温やステージの進行に伴い小さくなる。また、土壤中に十分な供給量が水稻の窒素要求量よりも小さい場合には、すでに蓄積した窒素の一部を転流して葉面積増加に用いると仮定されている。以上によって、温度上昇や窒素不足に伴う体内窒素の希釈を考慮できる。また、大気CO₂増加による光合成の促進は、稲体からの窒素要求量を増加させるが、それに見合う窒素供給がない場合には窒素濃度が低下する。本モデルでは、高CO₂濃度による乾物生産の促進が体内窒素の希釈する現象を再現することができる。

好適環境下で生育する水稻の分けつは、出葉時期との調和を保ちながら指数関数的に増加する(後藤³¹⁾の総説を参照)。しかし、窒素などの栄養条件や種々の環境ストレスは、分けつの成長に大きな影響を及ぼす。そこで、分けつ増加過程が、出葉間隔に依存する分けつ芽の生成と、窒素などの栄養条件

に依存する分げつ芽の成長・出現、という2過程として捉えるモジュールを導入した。これは、Watanabe et al.²⁰⁾が用いた分げつ発生の規則性を表すモデルに、分げつ成長に必要な窒素条件を加味して実際の分げつ数を決定するモジュールである。

Farquharの光合成モデル、吸収窒素に基づくLAIおよび分げつモデルを導入した全体の成長モデルを、栗石FACE実験条件に適用した。モデルは、イネの窒素吸収、LAIの推移とそれらの高CO₂濃度の影響を妥当に再現した(2000年の結果について図6に示す)が、分げつ数については高CO₂影響を低く推定する傾向にあった。Farquharモデルを基礎とする乾物生産サブモデルは、高CO₂区の影響をやや大きく推定したものの、実測値の動向をよく再現することがわかった。

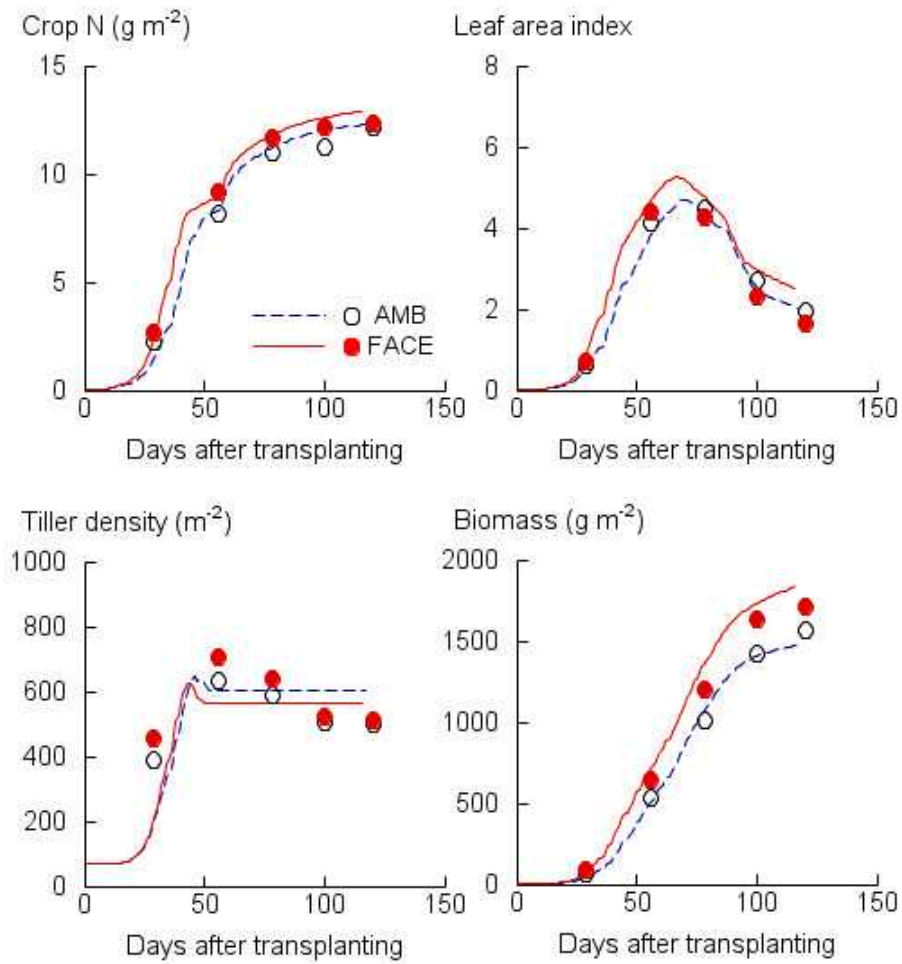


図6 2000年雫石FACE実験の標準窒素区におけるイネの窒素吸収量、葉面積指数(LAI)、茎数および乾物重の実測値(シンボル)と推定値(実線)の推移。品種はあきたこまち。

図7、8に示されるように、異なる年次および窒素水準で得られた窒素吸収量、乾物重および子実収量

についても、モデルによる推定は実測の変動をよく反映したものといえる。ただし、多肥区における乾物重や子実収量については、高CO₂の影響を過大評価する傾向にあった。高CO₂による増収効果が多肥区においてより顕著になることは実際に観察されているが³²⁾、本モデルはその程度を過大評価する傾向にあった。多肥に伴う倒伏や受光態勢の悪化といった負の影響を、十分に反映していないことが原因として考えられる。

ここで示したモデルは、主要な過程の温度反応も取り入れているため、温暖化の影響についても評価が可能である。ただし、収量を激減させる稔実の温度反応および高CO₂との相互作用については、サブテーマ1で示したように、機構解明の研究が緒についた段階である。不稔生理の環境応答研究を深化させるとともに、イネのFACE実験結果を基に開発された群落の熱収支や穂温の推定モデル³³⁾と連携することにより、イネの物理環境と生殖生理プロセスを考慮したモデルに発展させることが期待される。

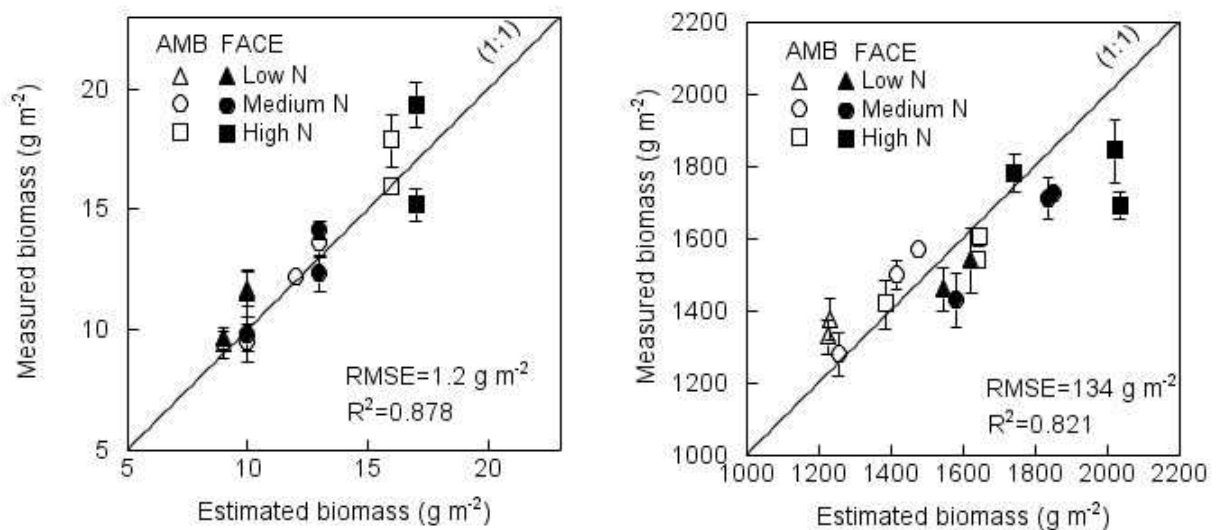


図7 1998、99、2000年の雫石FACE実験の3室素区における収穫時の実測窒素吸収量(左), バイオマス(右)とモデルによる推定収量。縦棒は実測標準誤差、RMSEは推定標準誤差、R²は決定係数。

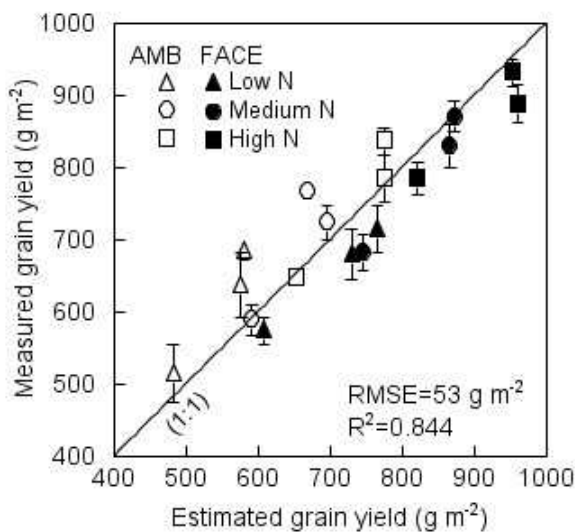


図8 1998、99、2000年の雫石FACE実験の3室素水準における実測収量とモデルによる推定収量。縦棒は実測標準誤差、RMSEは推定標準誤差、R²は決定係数。

主要生理過程の環境応答の遺伝的変異の影響評価についても、モデルの精緻化が要求される。高CO₂環境に適応するための品種特性は、サブテーマ1で徐々に明らかにされつつあるが、モデルがそれらの品種特性の影響を再現したり、将来の品種が具備すべき形質を特定したりするためには、高CO₂応答に関する遺伝的変異がどのような形質にどの程度認められるかを明らかにした上で、それらの影響を取り入れたモデルが必要になる。その際には、特に形態特性を考慮するモデルが重要と考えられる。品種の違いは、生理形質よりも、形態形質の方がより顕著に認められるからである。形態特性の環境応答は、単に生産性との関連だけではなく、メタン発生との関連からも重要である。植物体のメタンコンダクタンスは根や茎の数や形態と密接に関わるからである。したがって、今後も環境操作実験とモデルの精緻化の両輪を有機的に連携させることが、大気CO₂増加と温暖化影響と対策技術の評価には必要である。

(2) 水田土壌の化学性に対する大気CO₂濃度の影響

土壌の還元過程に対する大気CO₂濃度の影響

大気CO₂の増加は光合成を増加させてイネの成長を促すと考えられている。そのため、イネの根から土壌へ供給される有機物が増加し、その有機物の分解によってFe³⁺などの還元を促進し、結果的にメタン生成を促進する可能性がある。そこで、FACE試験水田で土壌のFe²⁺濃度と酸化還元電位(Eh)を測定し、土壌の還元過程に対する大気CO₂濃度の影響を検討した。

図9に、2003年および2004年のイネ栽培期間の土壌Fe²⁺濃度とEhの変化を示す(Ehの測定は2003年のみ)。なお、FACE区は4反復の水田の平均値であるが、対照区はW水田の土壌Fe²⁺濃度が特に低かった(他の水田の半分程度)ため、W水田を除いた3反復の平均である。土壌Fe²⁺は湛水後100日程をかけて約0.09 mol kg⁻¹まで徐々に増加し、FACE区と対照区の間には有意な差はなかった。また、土壌EhについてもFACE区と対照区の間で有意な差はみられなかった。なお、2003年の移植後105日程で土壌Ehが上昇しているのは、一部の水田が予定外に落水してしまったためである。本研究の観測では、土壌のFeの還元と酸化還元電位に対しては大気CO₂濃度上昇の影響がみられなかった。このことから、零石の水田土壌では有機物の供給が比較的多く、Fe還元の制限因子になっていないことが示唆される。

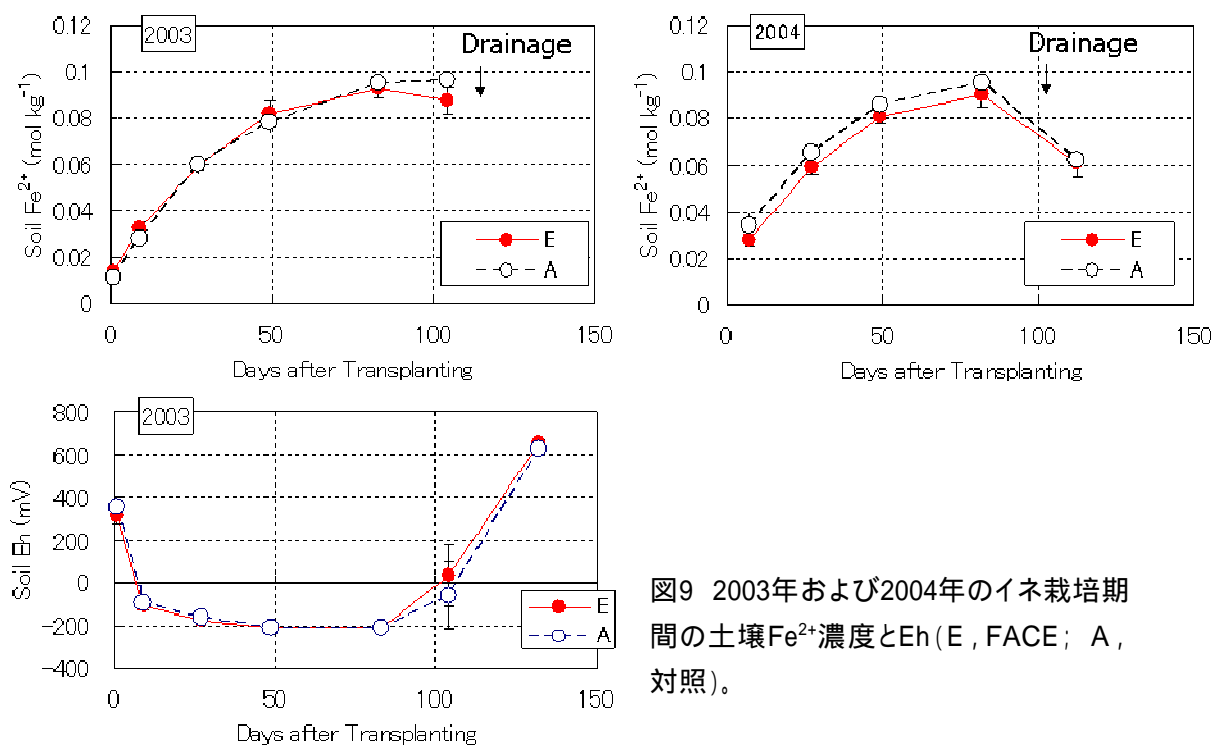


図9 2003年および2004年のイネ栽培期間の土壌Fe²⁺濃度とEh(E, FACE; A, 対照)。

土壌水の化学性に対する大気CO₂濃度の影響

図10に、2003年および2004年のイネ栽培期間の土壌水のCa²⁺およびMg²⁺濃度を示す。また、無機陽イオン(Na⁺, K⁺, NH₄⁺, Mg²⁺, Ca²⁺)の濃度から無機陰イオン(F⁻, Cl⁻, NO₃⁻, PO₄³⁻, SO₄²⁻)の濃度を差し引いた値(Anion Deficit)をとともに示した。Anion Deficitは、炭酸イオン(HCO₃⁻, CO₃²⁻)と有機酸イオンの濃度の和に相当すると考えられる。

塩基性陽イオンのうち、Na⁺とK⁺の濃度についてはFACE区と対照区の間には有意な差が無かった(データは示していない)が、Mg²⁺とCa²⁺の濃度はFACE区で30-40%程度高かった。また、Anion DeficitもFACE区

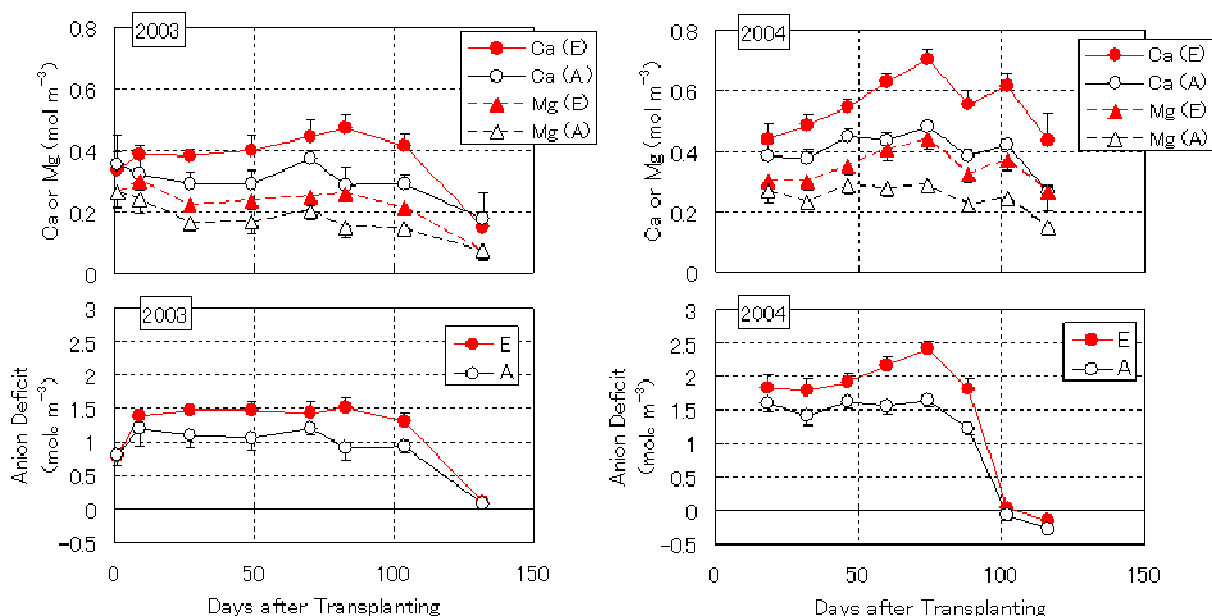


図10 2003年および2004年のイネ栽培期間の土壌水のCaおよびMg濃度とAnion Deficit (E, FACE; A, 対照)

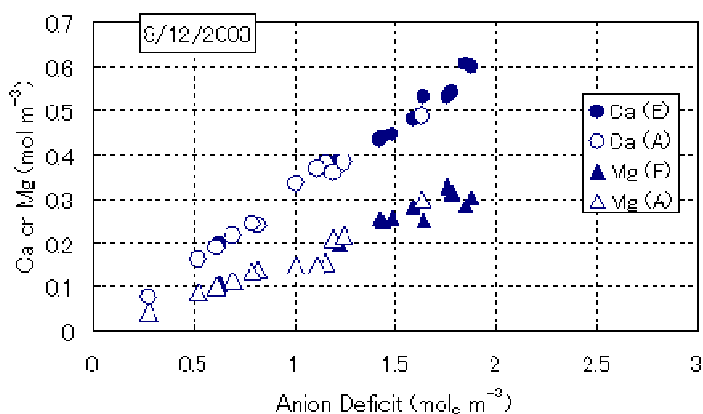
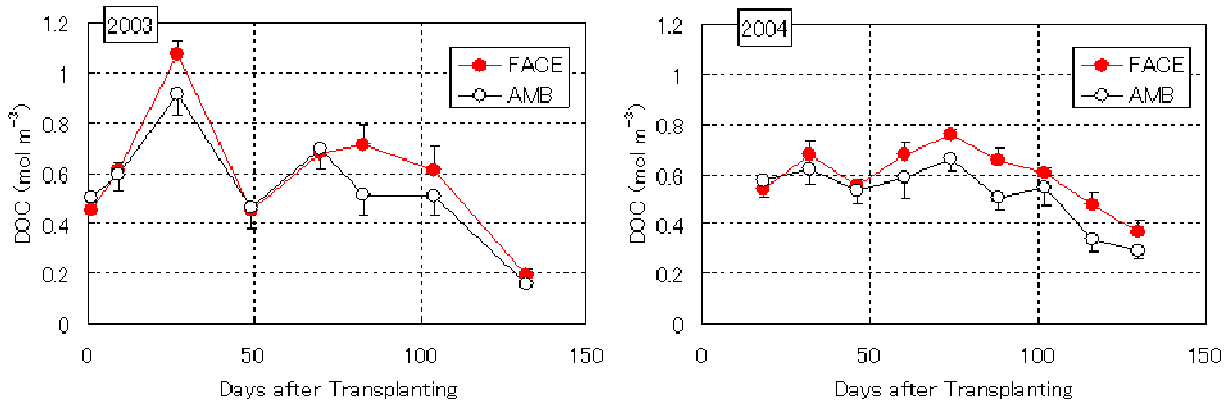


図11 2003年8月12日の土壌水試料のCa²⁺およびMg²⁺濃度とAnion Deficitの関係 (E, FACE; A, 対照)

が対照区より高かった。さらに、土壌水試料のCa²⁺とMg²⁺濃度は、Anion Deficitの増加に対応して増加していた(その例として、2003年8月12日の土壌水試料の分析結果を図11に示した)。これらの結果から、FACE区では土壌水の炭酸イオンあるいは有機酸イオン濃度が増加して、その対イオンとしてMg²⁺とCa²⁺の濃度が上昇していることがわかる。

ここで、図12にイネ栽培期間の土壌水の溶存有機態炭素(DOC)濃度を示す。FACE区でDOC濃度が高い傾向があったが、対照区との差は最大でも0.2 mol m⁻³以下だった。また、DOC濃度は最高でも約1 mol m⁻³だったので、DOCを酢酸と仮定すれば、それが全てイオン化していたとしても陰イオンとしての濃度は0.5 mol_c m⁻³以下である。したがって、Anion Deficitの大半は炭酸イオンの寄与であると考えられる。すなわち、これらの観測結果は、FACE区では土壌水のCO₂濃度が高くなり、炭酸イオンの対イオンとしてMg²⁺とCa²⁺の溶出が促進されていると解釈できる。森林でのFACE実験では、FACE区で土壌中CO₂濃度



が上昇して塩基性陽イオンの溶脱が促進されることが明らかになり、その主因として樹木の根呼吸と根圏での土壌呼吸の増加が考えられている³⁴⁾。本研究の観測結果も、FACEによってイネの根呼吸が増加し、あるいは根からの有機物の分泌が増加して土壌呼吸を促進し、 Mg^{2+} と Ca^{2+} の溶脱が促進されたことを示唆する。

(3) 土壌プロセスモデルの改良と検証

従来の DNDC モデルの問題点

図 13 に、従来の DNDC モデルで栗石 FACE 水田のメタンフラックスおよび土壌 Eh を予測した結果を

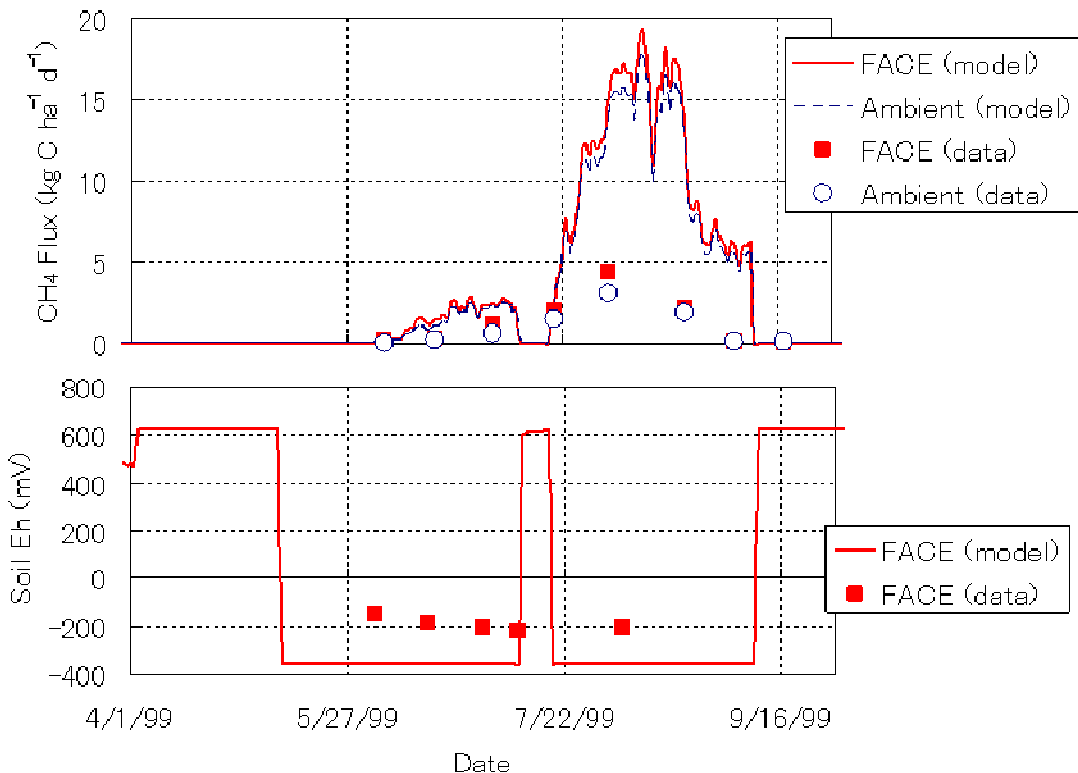


図13 従来のDNDCモデルによるメタンフラックスおよび土壌Ehの予測値と実測値との比較。土壌EhはFACE区と対照区で有意な差がなかったため、FACE区の値のみを示した。

示す。従来の DNDC モデルはメタンフラックスを大幅に過大評価し、また湛水土壤の Eh の予測値は実測より大幅に低かった。これらの原因として、以下のようなモデルの問題点が考えられた。

- ア． 零石の土壤は火山灰土壤であり、腐植が Al と結合して安定化しているため腐植含有率が高い。これに対して、モデルでは土壤有機物の組成に既定値を割り当てている。そのため、易分解性の有機物の含有率を過大評価している。
- イ． Fe の還元やメタンの生成には電子供与体 (DOC と H_2) が必要であり、これらの反応の速度は電子供与体の供給量によって制限されている。しかし、モデルでは電子供与体の供給量を定量的に計算していない。
- ウ． メタン生成を阻害する Fe^{3+} の含有率には土壤によって差があるが、モデルでは既定値を使っていて土壤による違いを考慮していない。

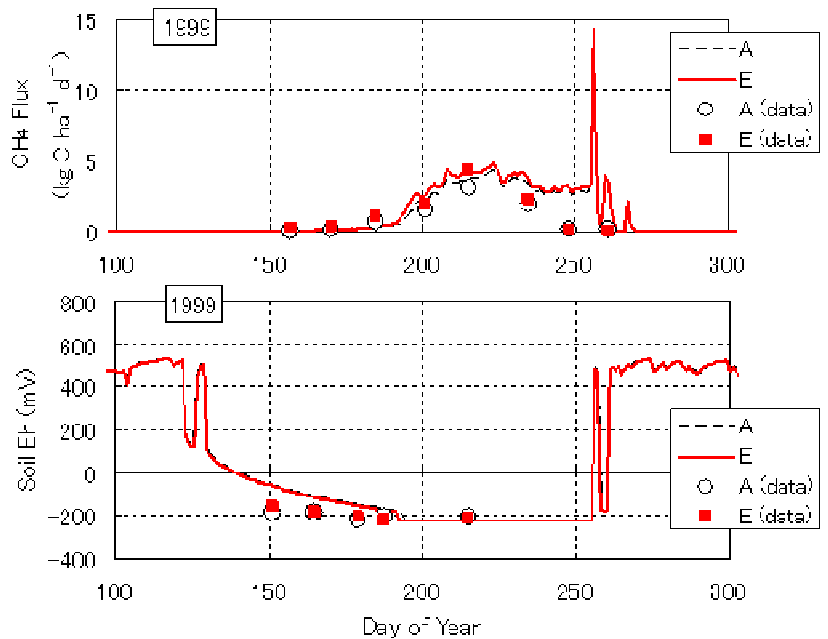


図14 改良DNDCモデルによる1999年のメタンフラックスおよび土壤Ehの予測値と実測値との比較 (A, 対照; E, FACE)

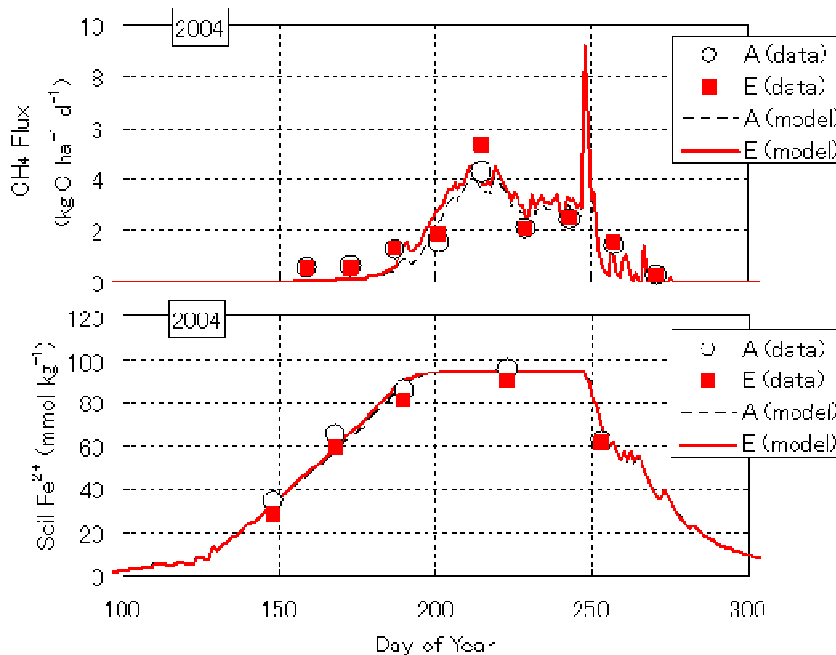


図15 改良DNDCモデルによる2004年のメタンフラックスおよび土壤Fe²⁺濃度の予測値と実測値との比較 (A, 対照; E, FACE)

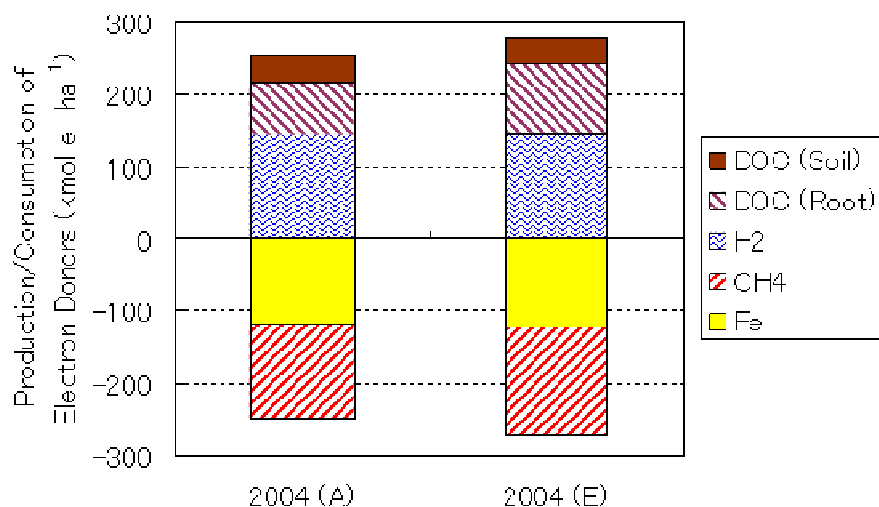


図16 2004年の湛水土壤中での電子供与体(DOCとH₂)の生成量と消費量の計算結果。DOCは、土壌有機物の分解に由来するものとイネ根からの分泌に由来するものに分けて示している(A, 対照; E, FACE)。

改良DNDCモデルの評価

図14と15に、改良DNDCモデルによる予測値と実測値の比較を示す。実測フラックスから推定したイネ栽培期間の対照区とFACE区でのメタン放出量は、1999年に125 kg C ha⁻¹と165 kg C ha⁻¹、2004年に200 kg C ha⁻¹と222 kg C ha⁻¹だった。これに対してモデルによる予測値は、1999年に216 kg C ha⁻¹と249 kg C ha⁻¹、2004年に188 kg C ha⁻¹と218 kg C ha⁻¹だった。1999年は栽培後期のメタンフラックスを過大評価したため、栽培期間のメタン放出量を50-70%過大評価した。しかし、2004年のメタン放出量はほぼ正確に予測し、FACEによるメタン放出量の増加量も実測値と同程度だった。土壌Fe²⁺濃度の予測値も実測値とほぼ一致した。1999年の実測ではイネ栽培後期にメタンフラックスが急減したが、2004年の実測では同様の現象は見られなかったため、1999年には予定外の落水が起きていた可能性がある。

図16に、モデルが計算した土壤中での電子供与体(H₂とDOC)の生成量と、Fe還元とメタン生成による電子供与体の消費量を示す。イネの根から分泌されるDOCがFACE区で約30%増加し、それに対応してFACE区でのメタン生成量が増加している。すなわち、FACE区でメタンフラックスの予測値が増加した主な理由は、大気CO₂の増加で根のバイオマスが増加してDOCの分泌が増え、土壌中でのメタン生成量が増加したためである。

FACE水田での実測値との比較により、本研究で改良したDNDCモデルは、大気CO₂の増加が水田からのメタン放出量に与える影響を予測するのに有効であると考えられる。ただし、現在のモデルでは、茎のコンダクタンス、根の成長、根のDOC分泌速度などに関するパラメータは、限られたイネ品種の実験データから導いている。広域的なメタンフラックスの予測のためには、広範囲の品種に対してモデルを検証する必要がある。

5. 本研究により得られた成果

- (1) 既存の植物成長プロセスモデル、MACROSを岩手県雫石町で実施した開放系大気CO₂増加 (FACE) 実験に適用したところ、本モデルはイネの成長に及ぼす高CO₂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。
- (2) 生化学的過程に基づき、光合成の高CO₂濃度への反応を明示的に取り扱うFarquharモデルを導入するため、その主要パラメータである最大CO₂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CO₂増加実験で調査した。その結果、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り、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、本モデルで推定される個葉光合成速度を群落レベルに積算し、群落CO₂収支を測定できる自然光型環境制御室で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、本モデルにより頑健な光合成推定が可能であることを示した。
- (3) 従来のモデル、MACROSがイネ成長の高CO₂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、CO₂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た。
- (4) 水田FACE実験から、大気CO₂濃度の上昇は土壌中CO₂濃度を増加させ、Mg²⁺とCa²⁺の溶出が促進されるが、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。
- (5) 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。その原因として、Feの還元やメタンの生成には電子供与体 (DOCとH₂) が必要であり、これらの反応の速度は電子供与体の供給量によって制限されているが、モデルでは電子供与体の供給量を定量的に記述していないことなどを指摘した。
- (6) 湛水土壌のFe還元過程と土壌Ehとの関係をモデル化し、DNDCに導入したところ、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フラックスの変化をよく再現することができた。
- (7) 本研究で開発・改良したモデルは、大気CO₂の増加がイネの光合成、成長、収量および土壌中の炭素・窒素プロセスに及ぼす影響を包括的に取り扱うため、今後の環境変動が水稻の生産と水田からのメタン放出量に与える影響を予測するのに有効であると考えられた。

6. 引用文献

- 1) IPCC (2001) *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 241-287.
- 2) Inubushi *et al.* (2003) *Global Change Biology* 9: 1458-1464.
- 3) Long SP *et al.* (2004) *Annual Review of Plant Biology*, **55**, 557-594.
- 4) Ainsworth EA *et al.* (2003) *Plant, Cell and Environment*, **26**, 705-714.
- 5) Braggs EM *et al.* (2003) *Global Change Biology*, **9**, 1214-1222.
- 6) Matthews RB *et al.* (1995) *Modeling the impact of climate change on rice production in Asia*. CAB International, Oxon, UK, 289 pp.
- 7) Li, C. S. *et al.* (2000) *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 58: 259-276.

- 8) Cai Z *et al.* (2003) *Global Biogeochemical Cycles*, **17**, 1107-1116.
- 9) Penning de Vries, F.W.T. *et al.* (1989) Simulation of Ecophysiological Processes of Growth in Several Annual Crops. *Pudoc, Wageningen*, The Netherlands. 271 pp.
- 10) Farquhar GD, von Caemmerer S (1982) Modeling of photosynthetic response to environmental conditions. In *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol 12B* (eds O.L. Lange, P.S. Nobel & C.B. Osmond), pp. 549-587. Springer-Verlag. Berlin.
- 11) Goudriaan J, Unsworth MH, (1990) Impact of Carbon Dioxide, Trace Gases, and Climate Change on Global Agriculture, 111-130. BA Kimball et al eds., ASA, Madison, USA.
- 12) Sakai H *et al.* (2001) *New Phytologist*, **150**, 241-249.
- 13) Seneweera, S *et al.* (2002) *Functional Plant Biology*, **29**, 945-953.
- 14) Long SP, Bernacchi CJ (2003) *Journal of Experimental Botany*, **54**, 2393-2401.
- 15) Katul GG *et al.* (2000) *Plant, Cell and Environment*, **23**, 1313-1328.
- 16) Goudriaan J, van Laar HH (1994) Modeling potential crop growth processes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. 238 pp.
- 17) Hirose T, Warger MJA (1987) *Oecologia*, **72**, 520-526.
- 18) Luo Y *et al.* (2000) *Agricultural and Forest Meteorology*, **100**, 35-48.
- 19) Hasegawa T, Horie T (1997) Modelling the effect of nitrogen on rice growth and development. In M.J. Kropff *et al.* eds., *Applications of Systems Approaches at the Field Level*. Kluwer Academic Publishers, Great Britain. 243-257.
- 20) Watanabe T *et al.* (2005) *Annals of Botany*, (in press).
- 21) 高井康雄(1961a)水田の還元と微生物代謝. *農業技術*, 16:1-4.
- 22) 高井康雄(1961b)水田の還元と微生物代謝. *農業技術*, 16: 51-53.
- 23) 高井康雄(1961c)水田の還元と微生物代謝. *農業技術*, 16: 122-126.
- 24) 高井康雄(1961d)水田の還元と微生物代謝. *農業技術*, 16: 213-216.
- 25) 高井康雄・加村崇雄(1961)水田の微生物の動態. *科学*, 31: 618-624.
- 26) 高井康雄ら(1957)水田土壌の微生物代謝に関する研究(第3報). *農化*, 31: 211-215.
- 27) Hosono T, Nouchi I (1997) *Plant and Soil*, **191**, 233-240.
- 28) Medlyn BE *et al.* (1999) *Plant, Cell and Environment*, **23**, 1475-1496.
- 29) Yoshimoto M *et al.* (2004) Abstracts of the 6th international symposium on Plant Responses to Air Pollution and Global Changes (APGC) 2004, Tsukuba, Japan, 136.
- 30) Hetherington AM, Woodward FI (2003) *Nature* **424**, 901-908.
- 31) 後藤雄佐 (2003) *日本作物学会紀事*, **72**, 1-10.
- 32) Kim HY *et al.* (2003) *Field Crops Research*, **83**, 261-270.
- 33) Yoshimoto M *et al.* (2005) *Journal of Agricultural Meteorology*, **60**, 597-600
- 34) Andrews J. A. (2001) *Global Biogeochemical Cycles*, 15:149-162.

[研究成果の発表状況]

(1) 誌上発表(学術誌・書籍)

T. Hasegawa, Okada, M., Inoue, M., and Shimono H.:

In Fischer T et al eds. "New directions for a diverse planet": Proceedings for the 4th International Crop Science Congress, Brisbane, Australia, 26 September - 1 October 2004.

www.cropscience.org.au (2004).

"Does elevated CO₂ concentration affect lamina length of rice cultivars?"

Sakai H, Kim HY, Hasegawa T, Kobayashi K

In Fischer T et al eds. "New directions for a diverse planet": Proceedings for the 4th International Crop Science Congress, Brisbane, Australia, 26 September - 1 October 2004.

www.cropscience.org.au (2004).

"Rice yield enhancement by elevated CO₂ negatively correlates with hastened occurrence of heading -Results from five years chamber studies-"

T. Hasegawa, K. Kobayashi, M. Lieffering, H-Y. Kim, H. Sakai, H. Shimono, Y. Yamakawa, M. Yoshimoto and M. Okada:

Proceedings of the World Rice Research Conference, 5-7 November 2004, Tsukuba (Japan); International Rice Research Institute (in press).

"Impact of increased source capacity on rice yield: Case study with CO₂ enrichment".

K. Kobayashi, M. Okada, H-Y. Kim, M. Lieffering, S. Miura, T. Hasegawa:

In J. Nosberger *et al* eds. "Managed ecosystems and CO₂", Ecological Studies series, Springer-Verlag (in press)

"3.3. Paddy Rice Responses to Free-Air CO₂ Enrichment"

(2) 口頭発表

K. Kobayashi, T. Fumoto, C. Li: Agronomy Society of America Annual Meeting, Denver, CO., Nov. 2003.

"Modeling responses of rice growth and biogeochemical processes to elevated CO₂ in the Field."

K. Kobayashi, T. Fumoto, C. Li: FACE2004 Workshop, Monte Verit à Switzerland, Mar. 20-25, 2004.

"Modeling the effects of elevated CO₂ on plant growth and methane emission in a Japanese rice paddy"

K. Kobayashi and T. Fumoto: Short- and long-term effects of elevated atmospheric CO₂ on managed ecosystems. Ascona, Switzerland, 20-25 March 2004.

"Modeling the effects of elevated CO₂ on plant growth and soil biochemical processes in a Japanese rice paddy."

T. Fumoto, K. Kobayashi, C. Li: The 6th International Symposium on Plant Responses to Air Pollution and Global Changes, Tsukuba, Ibaraki, Japan, Oct. 19-22, 2004. 67 (2004).

"Modeling soil processes of rice paddy under elevated atmospheric CO₂"

T. Hasegawa, M. Okada, M. Inoue, H. Shimono, K. Kobayashi: The 6th International Symposium on Plant Responses to Air Pollution and Global Changes, Tsukuba, Ibaraki, Japan, Oct. 19-22, 2004. 135 (2004)

"Developmental and morphological responses of rice to elevated CO₂ differ among genotypes"

H. Sakai, T. Hasegawa, K. Kobayashi: The 6th International Symposium on Plant Responses to Air Pollution and Global Changes, Tsukuba, Ibaraki, Japan, Oct. 19-22, 2004. 261 (2004)

“Increased rice canopy respiration by elevated CO₂ and its relation to canopy carbon gain.”

長谷川利拡・下野裕之・酒井英光・岡田益己・井上めぐる・実山豊・小林和彦: 日本作物学会紀事 74(別1): 268 - 269 (2005)

“一穂穎花数が異なるイネ品種の高 CO₂ 濃度に対する成長の応答”

T. Hasegawa, H. Sakai, M. Yoshimoto, K. Kobayashi and M. Okada: International Conference on Research Highlights and Vanguard Technology on Environmental Engineering in Agricultural Systems, Kanazawa, Ishikawa, Japan, September 12 - 15, 2005.

“Modeling rice growth and yield responses to elevated CO₂ concentration” (Abstract 受理済み)

H. Sakai and T. Hasegawa: International Conference on Research Highlights and Vanguard Technology on Environmental Engineering in Agricultural Systems, Kanazawa, Ishikawa, Japan, September 12 - 15, 2005.

“Testing photosynthesis models with measured canopy photosynthesis of rice grown under different CO₂ concentrations” (Abstract 受理済み)

(3)出願特許

なし

(4)受賞等

なし

(5)一般への公表・報道等

サイエンスチャンネル「サイエンスに国境はない(2)程為国、中国」(2004年2月20日にFACEおよびクライマトロンチャンバーにおける温室効果ガス発生の成果などを30分間放映)

http://sc-smn.jst.go.jp/8/bangumi.asp?i_series_code=D030505&i_renban_code=002

(6)その他成果の普及、政策的な寄与・貢献について

2004年10月19～22日に茨城県つくば市で開催された“The 6th International Symposium on Plant Responses to Air Pollution and Global Changes”(第6回大気汚染と地球環境変化に対する植物の反応に関する国際シンポジウム)において、FACE実験に関するセッションを設け、国内外のFACEおよび生態系操作実験の研究者に本研究の成果を紹介するとともに、情報交換を行った。

長谷川利拡, 大気CO₂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,

地球温暖化研究イニシアチブシンポジウム「気候変動研究の現在と将来戦略」研究成果報告集, “地球温暖化研究イニシアチブ(気候変動研究分野), 総合科学技術会議, 195 - 196, 2004年11月.