

高温・高 CO₂ 濃度環境が水稻の生育・収量に及ぼす影響

第1報 発育, 乾物生産および生長諸形質について*

金 漢 龍・堀 江 武・中 川 博 視・和 田 晋 征

(京都大学農学部)

1996年4月16日受理

要 旨: 予測される地球規模の環境変化が水稻生産に及ぼす影響を明らかにするため, 温度傾斜型 CO₂ 濃度処理装置 (TGC) を用い, 水稻アキヒカリの群落を対象に異なる温度と CO₂ 濃度の複合処理を行い, 発育, 乾物生産および生育諸特性に及ぼす影響について検討した。TGC は長さ 26 m, 幅 2.05 m, 高さ 1.7 m のトンネル型のチャンパーであり, その長軸に沿って常に 4°C の温度勾配が生じるように, 通気速度をコンピュータ制御により調節した。実験には 2 つの TGC を用い, 1 つの TGC は現行の大気 CO₂ 濃度 ($\cong 350 \mu\text{LL}^{-1}$) を, 他方は $690 \mu\text{LL}^{-1}$ の CO₂ 濃度を維持させた。ポット (1/5000 a) 植の水稻を TGC 内に 20株 m^{-2} の密度で配置したポット植群落 (1991 年) と TGC 内の枠水田に 25株 m^{-2} の密度で移植した枠水田群落 (1992 年) にそれぞれ肥料を十分あたえ, CO₂ × 温度の複合処理を全生育期間にわたり行った。CO₂ 濃度倍増処理は水稻の出穂に向けての発育を促進し, 出穂を早めた。その促進率は高温ほど大きく, 出穂までの平均気温が 30°C の場合のそれは 11% にも及んだ。草丈に対する CO₂ 濃度および温度の影響は小さかったが, 茎数は CO₂ 濃度に強く影響され, 全茎数と有効茎数とも CO₂ 濃度倍増処理によって顕著に増加した。CO₂ 濃度倍増処理の葉面積への影響は, 幼穂分化期ごろまでの生育初期以降は極めて小さくなり, 過去の研究結果とよく一致した。乾物生産は CO₂ 濃度倍増処理によって顕著に高まったが, それに対する温度の影響は小さく, 2 作期の全温度区を平均してみた CO₂ 濃度倍増処理による最終乾物重の増加率は約 24% と推定された。なお, この乾物増加率の温度反応は過去の研究結果と異なったが, これは, 過去の研究は光が殆ど生育を制限しない孤立個体に基づいたものであるのに対し, 本実験の群落条件下では光が生育の制限要因となったためであると考えられる。

キーワード: 温度傾斜型 CO₂ 濃度制御チャンパー, 乾物生産, 気温, CO₂ 濃度, 水稻, 生長と発育, 地球規模の気候変化, 根の発達。

Effects of Elevated CO₂ Concentration and High Temperature on Growth and Yield of Rice I. The effect on development, dry matter production and some growth characteristics: HanYong KIM, Takeshi HORIE, Hiroshi NAKAGAWA and Kuniyuki WADA (*Faculty of Agriculture, Kyoto University, Sakyo-ku, Kyoto 606, Japan*)

Abstract: Phenological development, biomass production and the related growth characteristics of rice (cv Akihikari) in canopy were measured over the entire growth period under different CO₂ concentrations and air temperature regimes in temperature gradient chambers (TGCs), in order to clarify the effects of anticipated global climate change on rice production. The TGC is a plastic tunnel with the dimensions of 26m in length, 2.05m in width and 1.7m in height in which air was ventilated at varying rates to created a 4°C temperature gradient along its longitudinal axis. Two TGCs were used for this experiment; one was kept at ambient CO₂ ($\cong 350 \mu\text{LL}^{-1}$) concentration and the other at $690 \mu\text{LL}^{-1}$ throughout the entire growth period. CO₂ × temperature treatments were applied to potted rice plants displaced in TGC at the density of 20hills m^{-2} in 1991, and on transplanted plants on soil bed in TGC at 25hills m^{-2} in 1992. In both years, a sufficient amount of nutrition was applied in split. The nearly doubled CO₂ concentration ($690 \mu\text{LL}^{-1}$) accelerated phenological development of rice toward heading with more pronounced effects at higher temperatures. The number of days to heading of elevated CO₂ plants at 30°C was 11% less than that of ambient CO₂ plants. The elevated CO₂ concentration remarkably promoted both total and productive tiller numbers, whereas it gave a negligibly small effect on plant height. Also, the elevated CO₂ concentration gave minor effects on leaf area index except at the initial growth stage, coinciding with the previous workers' results. The elevated CO₂ concentration markedly promoted crop dry matter production, on which temperature appeared to give negligibly small effects. The relative enhancement rate by the doubled CO₂ on crop dry weight at maturity was estimated to be 24% as average over the entire temperature range (26~30°C) in both years. The insensitive temperature response in the enhancement rate was contrary to previous workers' results. This is considered to be due to previous workers' results being based on largely isolated plants where radiation might less limit the growth than in the present experiment in the canopy condition.

Key words: Air temperature, Biomass production, CO₂ concentration, Global climate change, Growth and development, Rice, Root development, Temperature gradient chamber.

* 一部は, 第 195 回講演会 (1993 年 4 月) において発表。

高 CO₂ 濃度は葉の気孔コンダクタンスの低下⁹⁾, Rubisco 活性低下¹¹⁾ や葉緑体の機能低下など¹³⁾ を介し, 光合成における CO₂ の利用効率をいくぶん低下させるものの, 一般に, 多くの C₃ 作物の光合成速度, 物質生産, 生長もしくは, 子実収量を高め⁸⁾, 概して作物生産に正の効果をもたらすと考えられている。その一方, CO₂ は温室効果ガスの一つであるため, その濃度増加が気温の上昇をもたらす可能性は非常に高く⁹⁾, 大気中の CO₂ 濃度上昇と作物生産との関係をより正確に把握するためには, CO₂ 濃度のみならず, 温度の影響を含めて検討する必要がある。

従来の研究では, おもに CO₂ 濃度要因のみに着目し, しかもごく短期間の CO₂ 富化 (生育期間中のある特定時期に数時間あるいは, 数日) にともなう生理的もしくは生化学的反応について調べたものは多いが, 長期間 (幼植物から成熟まで) にわたる CO₂ × 温度の複合処理が水稻の生育諸特性に及ぼす影響について検討した例は極く限られている^{1,2,6)}。Imai ら⁶⁾ は, それぞれ一定の昼温と夜温のもとで, ポット植の水稻に高 CO₂ 濃度 (700 μLL^{-1}) を成熟期まで与え, CO₂ 濃度倍化による乾物生産の増加率は昼/夜温が 28/21°C では 16%, 33/26°C では 51% の, 極めて大きな温度効果を報告している。一方, 群落状態の水稻を用いた Baker ら²⁾ は, CO₂ 濃度倍化 (660 μLL^{-1}) による乾物生産増加率は昼/夜温が 28/21°C (平均 24.1°C) で 8.2%, 28/21°C (平均 25.1°C) で作期により 15~37%, 31/31°C で作期により 29~36% そして 34/27°C で 12.5% と, 温度の影響は比較的小さいことを示している。このように, 温度と CO₂ 濃度の水稻乾物生産に及ぼす複合的影響は十分に解明されているとは言いがたい。これは孤立個体に近いポット植であるか, あるいは群落条件であるかなどの実験条件の違いを反映して現れたものと考えられる。現在, 大気中の CO₂ など温室効果ガス濃度の上昇に伴って予測される地球温暖化が各地域の作物生産に及ぼす影響を評価し, 適切な対策を講ずることが求められている。そのためには, 世界の最重要作物である水稻について, その生産に及ぼす地球環境変化の影響を適確に予測するモデルの開発が必要であるが, モデル開発には CO₂ 濃度と温度の水稻に対する複合的な影響についてのデータの蓄積が必要である。本研究はこのような目的のもとに, 可能な限り自然条件に近い条件下で CO₂ 濃度と温度の複合

処理を行うため新たに開発した温度傾斜型 CO₂ 濃度制御チャンバー (Temperature Gradient Chamber; TGC, Horie ら⁵⁾) を用いて, 水稻の生育および乾物生産など生育諸特性に及ぼす CO₂ 濃度と温度の複合的影響を明らかにしようとするものである。

材料と方法

1. TGC 装置による CO₂ 濃度および温度の制御と測定

実験は, 1991 年と 1992 年の 2 作期について京都大学農学部 の圃場に設置した温度傾斜型 CO₂ 濃度制御チャンバー (Temperature Gradient Chamber, 以下 TGC と略する) で行った。TGC は放射の透過率に優れた (75~80%) 透明 polyethylene terephthalate film (太陽工業 sixlight 型) で被覆したトンネル型の 2 棟のチャンバー (長さ 26 m, 幅 2.05 m, 高さ 1.7 m) で, 両チャンバーともに片側が開口し, 反対側が閉口している。1 つのチャンバーの開口部側には CO₂ 供給システムと濃度制御システム (COSGH-250 E 型) を取り付け, それらをコンピューター制御することにより TGC 内の CO₂ 濃度を水稻の全生育期間にわたりほぼ一定の 690 μLL^{-1} に保持した。他方のチャンバーは対照区として自然 CO₂ 濃度 ($\cong 350 \mu\text{LL}^{-1}$) に保ち, 温度処理のみを行うチャンバーである。なお, TGC 内の CO₂ 濃度は赤外線ガス分析計 (堀場 ASSA-100 型) を用いて全生育期間にわたってモニターした。

この TGC システムでは, 昼間はチャンバーの開口部から閉口部へ一定速度で空気を通気することにより, 太陽エネルギーによってチャンバーの長軸方向に温度勾配を作り出すことができる。通気は閉口部に取り付けた 2 基の換気ファンによって行い, 開口部と閉口部に取り付けた温度計の示度差が 4°C になるように換気ファンの回転速度をコンピューター制御した。TGC 内の夜間の温度勾配は閉口部に取り付けた 7 kW のオイルヒーター (長府 SH-71 G 型) によって行った。すなわち, 夜間には換気ファンを昼間と逆方向に回転させることにより, 閉口部のオイルヒーターからの暖気を TGC 内に導入し, 開口部で排出させた。すると, チャンバーからの自然放熱によって夜間にも開口部から閉口部に向けて正の温度勾配が生ずるが, オイルヒーターの出力を調節することにより, 開口部と閉口部の温度差を 4°C に保った。この TGC 装置の特徴は可能な限り

自然条件に近い温度の日変化や季節変化を保持しながら、平均気温を TGC の長軸に沿って連続的に変化させられることにある。全生育期間にわたり 5:00~19:00 を昼間と設定し、CO₂ 富化 TGC 内の CO₂ 濃度は日中だけ 690 μLL^{-1} に高め、夜間は自然 CO₂ 濃度とした。TGC の開口部から 0, 3.5, 9.5, 14.5, 21.5 および 24 m 地点の群落上 30 cm の位置に通気型熱伝対温度計を取り付け、乾・湿球温を測定した。乾・湿球温度計の出力はデータロガー (横河 YEWMAC 300 型) を介してパーソナルコンピュータに連続的に収集した。このようにして測定した TGC 内の 6 点での乾・湿球温の測定値を直線補間して、TGC 内の長軸に沿った 20 cm 間隔の温度を求め、解析に使用した。この TGC 装置のより詳細な構造および温度、CO₂ 濃度制御特性は Horie ら⁵⁾ に記載のとおりである。

2. 供試品種と栽培方法

1991 年および 1992 年のいずれの実験においても日本型水稻品種アキヒカリを用いた。1991 年の実験はポット植の水稻個体を TGC 内に群落状に配置して行い、1992 年は TGC 内の粹水田に群落状に移植して行った。

1991 年は、5 月 24 日に播種し、6 月 14 日 (幼苗の葉齢 6.0) に、畑土壌と水田土壌を 1:1 の割合で混合充填した 1/5000 a ワグナーポットに 1 株 2 本植えて移植した。しばらく戸外で生育させたのち、6 月 25 日 (葉齢 7.0) より、TGC 内の水槽 (長さ 24 m, 幅 1.2 m, 深さ 0.3 m) に 20 cm \times 25 cm の密度でポットを配置して群落状態 (20 株 m^{-2}) にした。自然 CO₂ TGC および CO₂ 富化 TGC とも、1991 年はその開口部から閉口部に向かって 1.4, 7.4, 13.4 および 19.4 m の位置に幅 1.25 m の温度区を設けた。厳密には幅 1.25 m の温度区内でも開口部側と閉口部側には温度差があることになるが、その温度差は各温度区の平均温度 $\pm 0.12^\circ\text{C}$ 以下であった。データの解析にあたっては、同一温度区内でこの温度差を考慮して、6 地点の温度測定値を直線補間してそれぞれの個体の位置する地点の温度条件を求め、水稻の生育と温度の関係を求めた。CO₂ 濃度処理は収穫に至るまで 350 μLL^{-1} (自然 CO₂ 濃度 TGC) と 690 μLL^{-1} (CO₂ 富化 TGC) の濃度で行った。肥料は、元肥として N-P₂O₅-K₂O を成分量で 14-24-24 g m^{-2} (0.7-1.2-1.2 g Pot⁻¹) 施し、また、幼穂分化期頃に N を追肥として 10 g m^{-2} (0.5 g Pot⁻¹) 施肥した。

1992 年は、TGC 内の水槽の底地面をさらに 0.1 m 掘り下げ、ビニールシートを張って水田土壌を充填し、長さ 24 m, 幅 1.2 m, 深さ 0.3 m の粹水田を作り、水稻を栽培した。4 月 28 日に播種し、育苗箱で出芽させたのち戸外で育苗した。TGC 内の粹水田に湛水後、6 月 5 日 (葉齢 6.0) に 25 株 m^{-2} の栽培密度 (1 株 2 本植え) で移植し、その翌日より、1991 年と同様の CO₂ 濃度の処理を収穫に至るまで行った。自然・富化の両 CO₂ TGC とも、その開口部から閉口部に向かって、3.5, 9.6, 14.1 および 20.1 m の位置に幅 0.8 m の 4 温度区を設けた。1991 年同様、同一温度区内で温度差が生じたが、その温度差は各温度区の平均温度 $\pm 0.08^\circ\text{C}$ と、極めて小さい値であったが、前年同様の温度直線補間によりデータ解析に供した。施肥量は m^2 あたり N:12 g, P₂O₅:15 g, K₂O:14.4 g とし、N と K₂O はその 3/4 を元肥として施し、残りは追肥として出穂直後に施した。

両年とも栽培全期間を通じて常時湛水状態とし、自然の水田群落でみられるような光環境を与えるために、寒冷紗を用いて TGC の横からの入射光を遮断した。なお、抜き取り調査によって生じる群落の破壊は、TGC の一面にあらかじめ設けておいた補植用個体を移植してなるべく群落状態を崩さないようにした。

3. 生育調査の方法

以上のような温度および CO₂ 濃度環境と栽培条件のもとで生育したアキヒカリの出穂期 (遅発分げつを除いた有効茎の 50%が出穂した日) を調査するとともに、草丈、茎数、器官別乾物重および葉面積の調査を、1991 年は処理後 17 日、51 日および 84 日に、1992 年は処理後 30 日、60 日および 90 日にそれぞれ行った。これらの調査時期は、便宜上、処理後日数を基準にしているため、发育段階がすべての処理区で等しいとは限らないが、各年の処理後日数順におおむね幼穂分化期、出穂期および成熟期に相当する時期であった。1991 年は、いずれの調査時期とも各処理区につき 3 株を、1992 年は、幼穂分化期と出穂期には 3 株を、成熟期には 6 株を根を含めて抜き取り、常法により器官別の乾物重、葉面積、草丈、茎数を測定した。なお、根の採取にあたっては、1991 年はポットごとに、1992 年は株もとを中心に 1 辺 20 cm の立方体の土塊を注意深く採取し、丁寧に水洗、異物を取り除き、乾物重を測定した。

結 果

1. 発育

自然 CO₂ 濃度・27°C 区における処理開始から出穂まで日数を1として各区の相対出穂日数を求め、それと CO₂ 濃度および温度との関係を第1図に示した。CO₂ 濃度倍増処理はすべての温度条件下で水稻の出穂を促進した。この場合、自然 CO₂ 濃度下での出穂日数は27~28°Cで最小になり、それより低温および高温になるほど出穂が遅延したが、CO₂ 濃度倍増区では高温ほど出穂日数が短くなった。この結果を27°C以下とそれ以上の温度条件に分けてみると、27°C以下でのCO₂ 濃度倍増処理による出穂促進率は2~3%であってその値は統計的に有意でなかった ($2.149 \text{ ns} < t(0.05, 5) = 2.571$) が、それ以上の温度条件下での促進率には有意差が認められた ($6.667^{**} > t(0.01, 7) = 3.499$)。すなわち、28°Cおよび30°CでのCO₂ 濃度倍増化による出穂促進率はそれぞれ6%および11%であった。これより、水稻発育のCO₂ 濃度反応は温度に強く影響されることがわかった。

2. 草丈

成熟期における最終草丈のCO₂ 濃度および温度に対する反応を第2図に示した。外気温もしくはそれに近い温度条件下での草丈はCO₂ 濃度倍増化に殆ど影響されなかったが、生育期間の平均気温が28°C以上の温度条件下でのそれはCO₂ 濃度倍増処理によって若干抑えられる傾向にあった。実験年次間に見られる草丈の違いは栽培方法の違い、特にNの施肥量の違いに起因するものと考えられた。

3. 茎数

成熟期における最終全茎数と有効茎数のCO₂ 濃度および温度に対する反応を第3図に示した。全茎数と有効茎数ともCO₂ 濃度倍増処理によって著しく増加した。また、両CO₂ 濃度区とも全茎数は温度上昇にしたがって増加し、各年の最も高温側では外気温側の1.7~3倍にも達した。有効茎数は、CO₂ 濃度倍増区では全茎数の温度反応と同様、温度上昇とともに多くなったが、自然CO₂ 濃度区では1992年の最も高温区(29.1°C)で顕著な増加が認められたものの、温度の影響は比較的小さかった。CO₂ 濃度倍増下では温度上昇につれて全茎数が増加するのみならず、有効茎数も増加した。全茎数および有効茎数のこのような温度反応は開花期の高温(特に、日最高気温)により不稔が生じ、そ

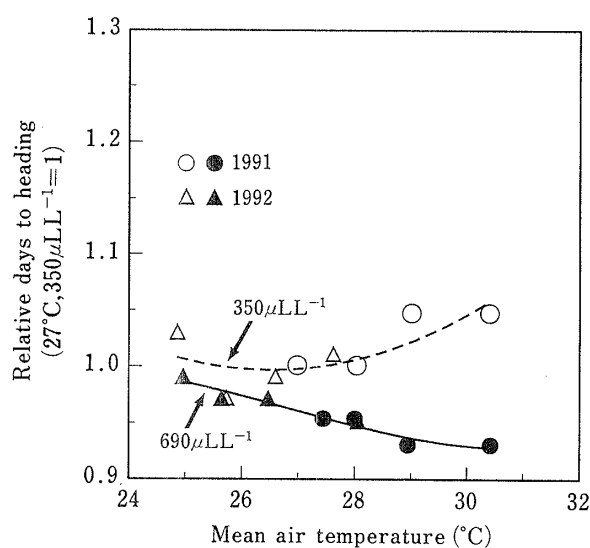


Fig. 1. Phenological development described as relative days to heading of rice cultivar Akihikari as a function of average air temperature over the period from treatment initiation to heading under ambient ($\approx 350 \mu\text{LL}^{-1}$, open symbols) and elevated ($690 \mu\text{LL}^{-1}$, closed symbols) CO₂ concentrations.

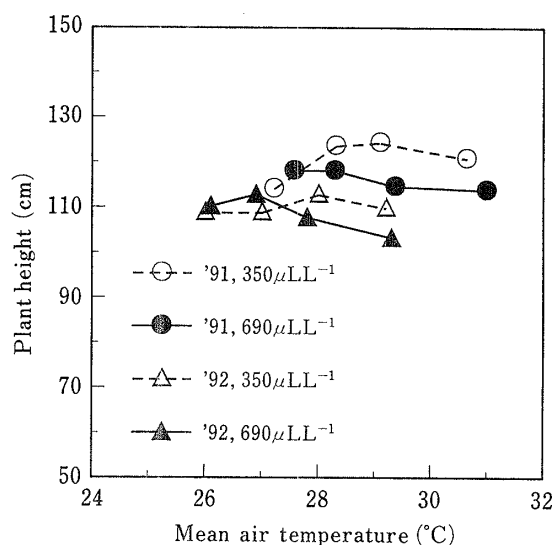


Fig. 2. Plant height as a function of average air temperature over entire growth period under ambient (open symbols) and elevated (closed symbols) CO₂ concentrations.

の結果として登熟初・中期にかけて遅発分げつあるいは遅れ穂が多数発生したことによるところが大きかった。

4. 葉面積

幼穂分化期、出穂期および成熟期における葉面積指数のCO₂ 濃度および温度反応を第4図に示した。幼穂分化期の葉面積はCO₂ 濃度倍増処理によって

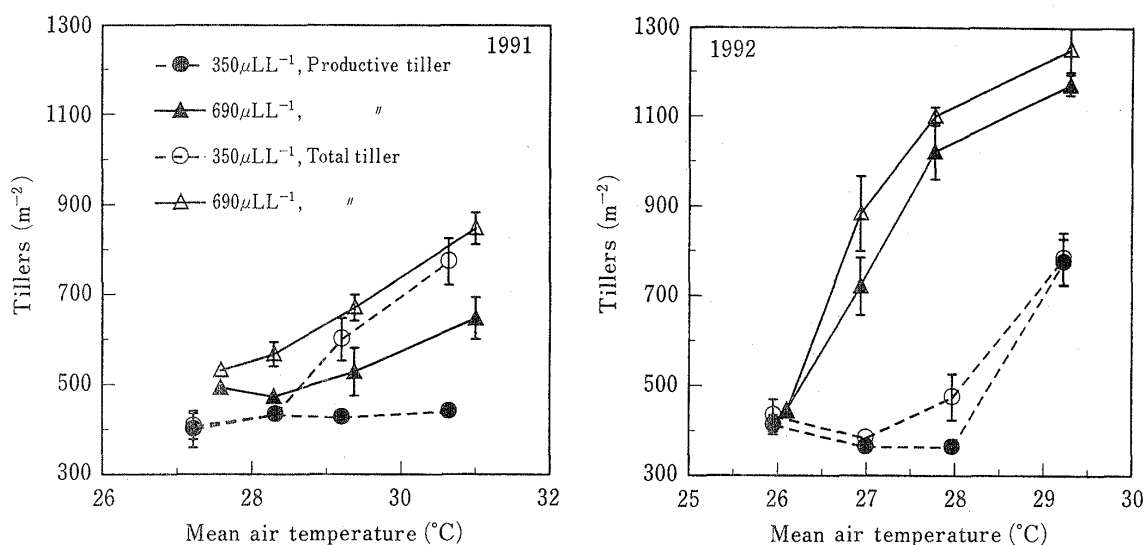


Fig. 3. Total (open symbols) and productive tiller (closed symbols) numbers as a function of average air temperature over the entire growth period under ambient and elevated CO₂ concentrations. Vertical bars indicate standard errors.

増加したが、それに及ぼす温度の影響は小さく、全温度区を平均してみた葉面積のCO₂濃度倍増処理による増加率は1991年と1992年にそれぞれ12%と19%であった。一方、処理開始後50日以上経過した出穂期における葉面積のCO₂濃度および温度による差異はいずれの実験年次においても認められなかった。成熟期の葉面積は、両CO₂濃度区とも高温ほど大きく、1991年の場合、いずれの温度区においてもCO₂濃度倍増区が自然CO₂濃度区を下回った。1992年には、外気温区では1991年と同様のCO₂反応を示したものの、高温側では逆の反応を示し、全茎数(第3図)をそのまま反映する結果となった。以上より、幼穂分化期ごろまでの比較的生育初期には、CO₂濃度倍増処理は水稻の葉面積の拡大に促進的に働き、第5図に示すように両CO₂濃度区間の葉面積の拡大程度の差異はそのまま乾物生産の違いとして現れるが、それ以降になるとCO₂濃度の葉面積への影響はみられなくなることが分かった。

5. 乾物生産

出穂期および成熟期の最終乾物重のCO₂濃度および温度反応を第6図に示した。出穂期における乾物重は、両年ともいずれの温度条件下においてもCO₂濃度倍増区で顕著に増加した。1991年は、出穂期までの平均気温が約27°C(≒外気温)~30.5°Cの範囲にあり、この温度範囲では温度の違いによる乾物生産の差異はほとんど見られず、CO₂濃度倍増区と自然CO₂濃度区における全温度区平均の乾

物重はそれぞれ約1250 g m⁻²と1000 g m⁻²であった。一方、1992年は両CO₂濃度区とも乾物重は26.5°C付近で最大となり、それより低温および高温側では若干低下する傾向にあったが、その差は有意ではなく、CO₂濃度倍増区と自然CO₂濃度区における全温度区平均の乾物重はそれぞれ約1190 g m⁻²と900 g m⁻²であった。成熟期における最終乾物重とCO₂濃度および平均温度との関係は出穂期の場合とほぼ同様の傾向を示した。

つぎに、CO₂濃度倍増処理による乾物重の増加率について、ポット植(1991年)と粋水田植条件(1992年)との比較を行った(第7図)。第6図にも示されたように、乾物重の温度反応に一定の傾向が見られなかったため、全温度区の平均値を求め、その値を比較に用いた。その結果、粋水田植条件下でのCO₂濃度倍増化による乾物増加率は、出穂期にはポット植条件下でのそれを顕著に上回ったが、幼穂分化期と成熟期には両者間の差異は小さかった。また、その増加率は、ポット植条件では生育が進むにしたがって次第に低くなり、粋水田植条件では出穂期に最大となったが、両条件とも成熟期に最も低かった。

各生育時期における各処理区の根重と根重比率を第1表に示した。根重は、いずれの栽培条件および生育時期においてもCO₂濃度倍増処理により顕著に高まった。根重と生育温度との間には、両CO₂濃度区とも出穂期までは一定の関係が見られなかったが、成熟期には高温ほど根重が大きくなる傾向に

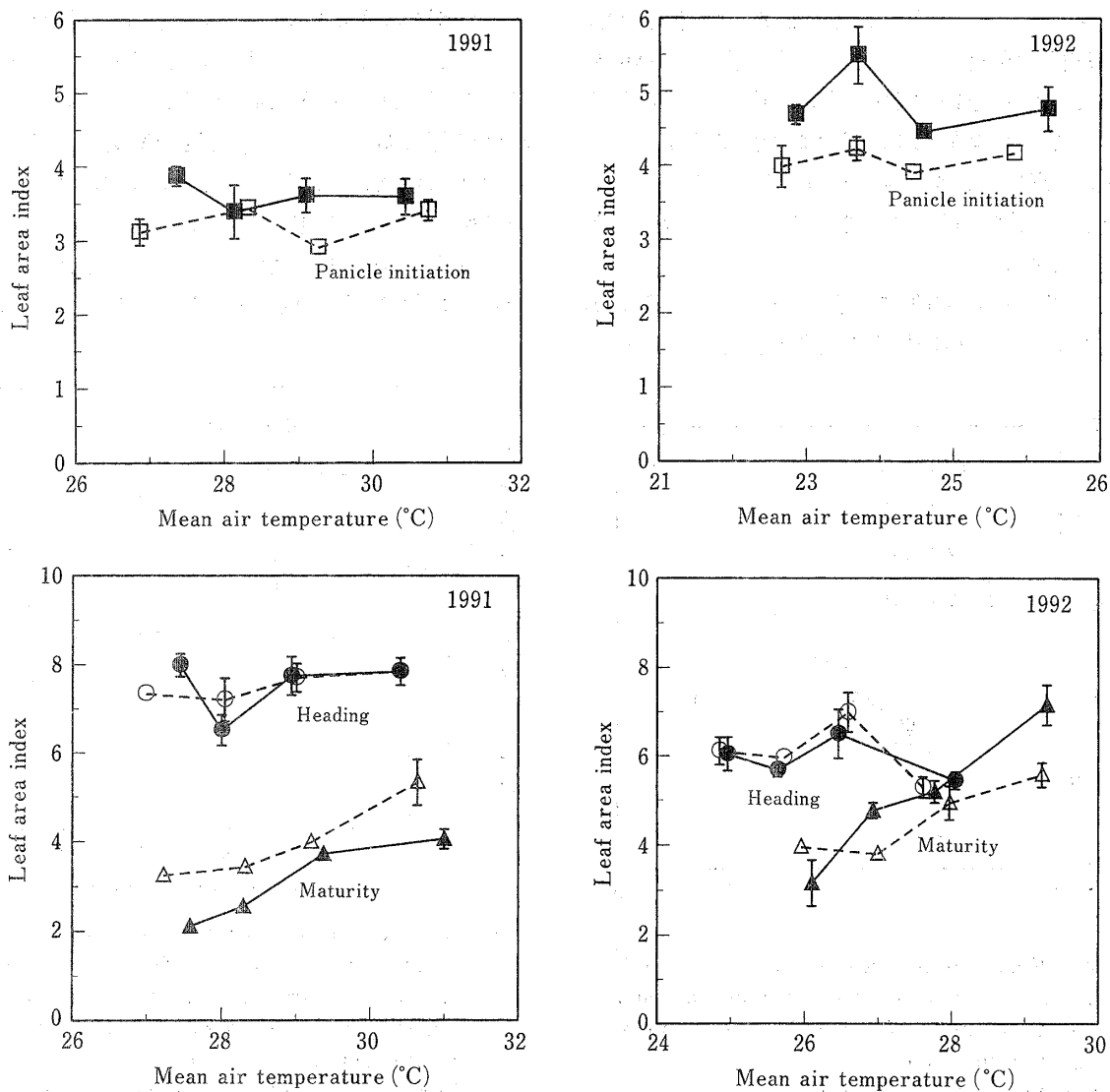


Fig. 4. Leaf area index as a function of average air temperature over the period from treatment initiation to each development stage under ambient (open symbols) and elevated (closed symbols) CO₂ concentrations.

Vertical bars are the same as those in Fig.3.

あり、その傾向はCO₂濃度増倍区でより顕著であった。1991年のポット植条件と1992年の粋水田植条件との根重を比較すると、出穂期と成熟期の根重は両条件の間に大差なく、幼穂分化期の根重は粋水田条件の方がおよそ2倍も大きかったが、CO₂濃度増倍化による根重の増加程度は逆にポット植条件で高かった。一方、全乾物重の中で根重の占める割合、すなわち根重比率について見ると、両条件とも幼穂分化期と出穂期には、根重比率とCO₂濃度および温度との間に明瞭な関係は見られなかったが、成熟期にはCO₂濃度にかかわらず高温ほど高くなる傾向を示した。これは高温条件下で穎花の不稔が発生したため、根が同化産物のシンクとして機能し

たことによると考えられる。

考 察

1. 乾物生産に及ぼすCO₂濃度と温度の影響

水稻アキヒカリの群落に長期間にわたりCO₂×温度の複合処理を行った本実験の結果より、水稻の乾物生産はその生育時期にかかわらずCO₂濃度増倍処理によって顕著に高まるが、それに及ぼす温度の影響は小さいことが明らかになった。また、CO₂濃度増倍処理は、移植後幼穂分化期頃までの比較的生育初期には葉面積の拡大を促進し、吸収日射量を増加させ、乾物生産を高める（第5図）と考えられるが、その以降、CO₂濃度区間に葉面積の差異は

認められない (第4図) もの、乾物生産は CO_2 濃度倍増区で顕著に高かった (第6図)。この結果を Horie ら⁴⁾ の乾物生産モデルに基づいて考察すれば、幼穂分化期以降の CO_2 濃度倍増処理による乾物生産の増加は吸収日射量の増加によるものでなく、それを乾物へ変換する効率の向上に起因するということになる。

一方、成熟期の最終乾物重について、自然 CO_2 濃度区に対する CO_2 濃度倍増区の比を求め、それ

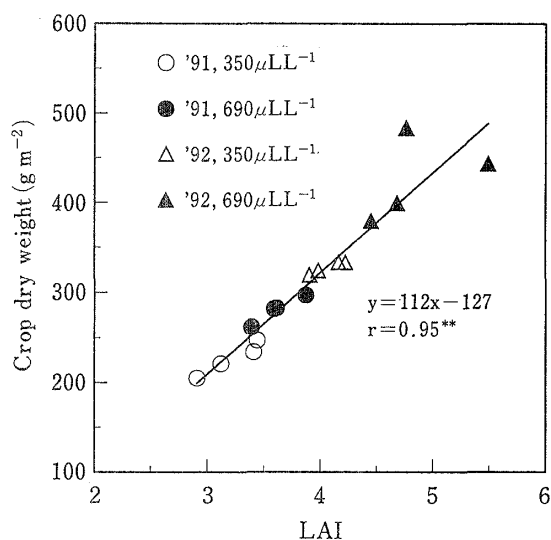


Fig. 5. Relationship between crop dry weight and LAI at panicle initiation under ambient (open symbols) and elevated (closed symbols) CO_2 concentrations.

** ; Statistically significant at 1% level.

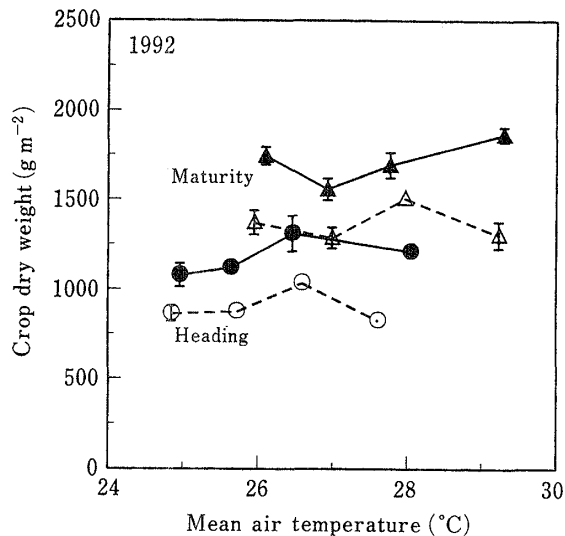
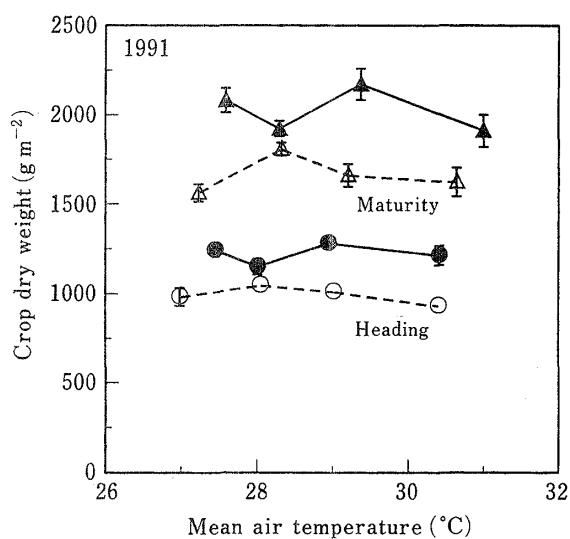


Fig. 6. Crop dry weight as a function of average air temperature over the period from treatment initiation to each development stage under ambient (open symbols) and elevated (closed symbols) CO_2 concentrations.

Vertical bars are the same as those in Fig.3

と生育期間の平均気温との関係を他の研究者ら^{2,6,14)}の結果とともに示した第8図を見ると、本実験では、生育期間の平均気温が 26°C ~ 30°C のいずれの温度範囲においても CO_2 濃度倍増処理による乾物重の増加が認められたが、その増加率に及ぼす温度の影響には一定の傾向が見られず (図中の太実線, $r=0.175$)、10~40%範囲に分布し、全温度区を平均した乾物生産の増加率は24%であった。この結

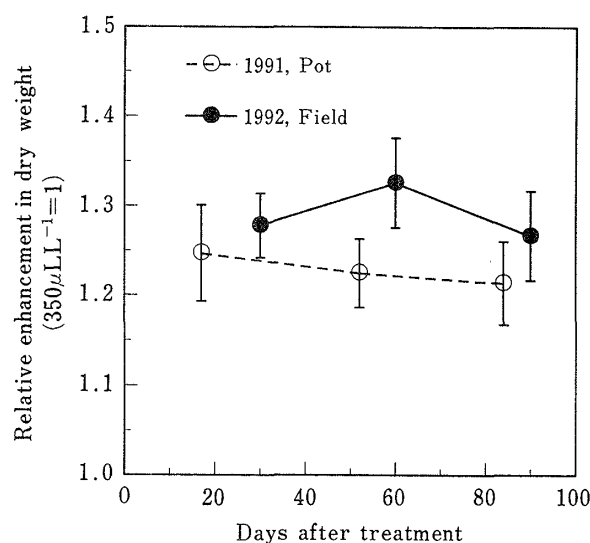


Fig. 7. Changes with time in the relative enhancement rate by nearly doubled CO_2 concentration in crop dry weight of rice grown under pot (open symbol) and field-like (closed symbol) conditions.

Vertical bars indicate standard deviations.

Table 1. Effects of CO₂ concentration, temperature and cultivation conditions on root growth in rice.

Pot condition in 1991					Field condition in 1992				
CO ₂ conc.	Mean air	Days after treatment			CO ₂ conc.	Mean air	Days after treatment		
(μLL ⁻¹)	temp.(°C)	17(PI)	51(H)	84(M)	(μLL ⁻¹)	temp.(°C)	30(PI)	60(H)	90(M)
Root dry weight (gm ⁻²)									
350	27.2	28.3	62.2	61.1	350	26.0	65.2	54.6	52.3
	28.3	30.7	61.7	62.7		27.0	50.0	57.4	44.8
	29.2	21.4	62.2	60.4		28.0	68.1	65.7	72.1
	30.6	27.1	64.1	78.9		29.2	54.3	57.7	88.3
690	27.6	38.0	81.4	73.7	690	26.1	65.2	78.9	89.6
	28.3	30.8	78.1	94.5		26.9	66.2	66.0	74.8
	29.4	40.1	83.1	105.4		27.8	62.1	81.0	104.4
	31.0	33.6	87.8	116.2		29.3	71.9	72.1	142.7
Root dry weight/Total dry weight (%)									
350	27.2	12.9	6.3	3.9	350	26.0	20.2	6.3	3.8
	28.3	12.5	5.9	3.5		27.0	15.1	6.6	3.5
	29.2	10.4	6.2	3.6		28.0	21.4	6.4	4.8
	30.6	11.6	6.9	4.9		29.2	16.4	7.0	6.8
690	27.6	12.9	6.6	3.5	690	26.1	16.3	7.3	5.1
	28.3	11.8	6.8	4.9		26.9	14.9	5.9	4.8
	29.4	14.2	6.5	4.9		27.8	16.4	6.2	6.2
	31.0	12.0	5.2	5.3		29.3	14.9	6.0	7.7

The PI, H and M denote panicle initiation, heading and maturity stages, respectively.

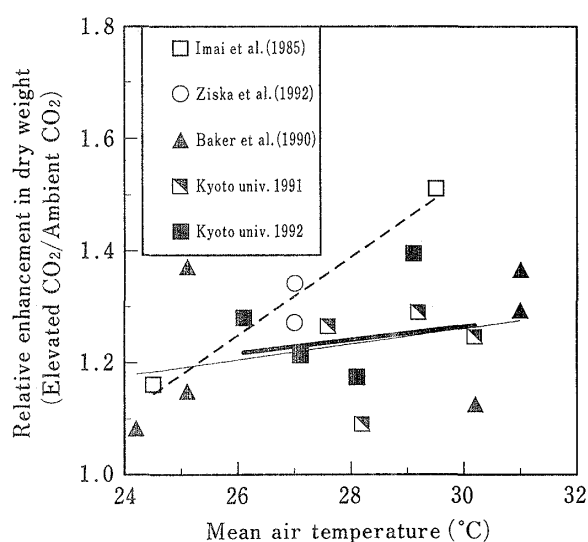


Fig. 8 Relative enhancement rate by nearly doubled CO₂ concentration in total rice crop dry weight at maturity as a function of average air temperature over the entire growth period.

This figure was constructed by plotting the present experimental results together with those from Imai et al. (1985)⁹⁾, Ziska and Teramura (1992)¹⁴⁾ and Baker et al. (1990)²⁾.

果は同じく群落状態の水稻を用いた Baker ら²⁾の結果 (細実線, $r=0.361$) によく一致している。これに対し, 孤立個体の水稻を対象に検討した Imai ら⁹⁾と Ziska & Teramura¹⁴⁾の結果を合わせてみる (破線, $r=0.972^*$) と, その増加率は平均気温が 24.5°C~29.5°C に至るまで温度上昇につれて有意に大きくなった。これら各々の研究には供試品種や他の栽培環境の違いが存在するため, 一概に扱うことは困難ではあるが, CO₂ 濃度倍増処理による水稻乾物生産の増加率の温度反応は群落条件下と孤立個体に近い条件下とは異なることが示唆された。その原因として, 高温下ほど分けつ数は増加する (第3図) ものの, 群落条件下では光が制限要因となるため分けつ増加は乾物生産に反映されないのに対し, 孤立個体条件下では光制限が弱いためにそれが乾物増加につながることを考えられる。これより, 光が生長の制限要因として強く作用する圃場条件下では CO₂ 濃度増加による乾物生産促進率に及ぼす温度の影響は, 通常の温度範囲では小さいと考えられる。

2. CO₂ 濃度倍増による乾物生産促進率と根圏環境

本実験は、ポット植 (1991) と粋水田植 (1992) という地下部の生育環境の異なる条件下で行ったが、それ以外の条件も多少異なるので、それぞれの条件下で得られたデータの絶対値を直接比較し、両条件間に乾物生産に及ぼす CO₂ 濃度倍増処理の影響に差異が存在するか否かを判断するには無理がある。そこで、自然 CO₂ 濃度区と CO₂ 濃度倍増区の乾物重の相対的關係、すなわち、各々の条件下において CO₂ 濃度倍増処理による乾物重の増加率を生育促進効果とみなし、ポット植と粋水田植条件間のそれを比較検討した。すでに述べたように乾物の増加率に及ぼす温度の影響は小さかったので全温度区の平均値を求め、それを比較に用いた。第7図に示されるように、CO₂ 濃度倍増処理による乾物の増加率は幼穂分化期、出穂期、成熟期の順にポット植条件では 25%、23%、21%であったのに対し、粋水田植条件では 28%、33%、27%であった。このように CO₂ 濃度倍増処理による乾物生産の促進効果は粋水田で高く、ポット植条件では根の量的もしくは質的形質が阻害され、生育が低下する可能性が示唆された。Robbins & Pharr¹⁰⁾ と Thomas & Strain¹²⁾ もポットのような根系の発達を制限し得る栽培条件下では光合成はその生成物のシンクが制限されることによるフィードバック阻害を受け、生育が低下し、高 CO₂ 濃度の生育促進効果が低いことを指摘している。

そこで、本実験では根の発達が、限られたポットの大きさ (1/5000 a) によって実際に影響を受けているかどうかについて根の量的形質としての根重に注目し、粋水田条件との比較を行った。その結果 (第1表)、いずれの条件下においても高 CO₂ 濃度による根重の増加は認められたもののポット植と粋水田植条件との間の根重の差異は、幼穂分化期以外は認められなかった。幼穂分化期には CO₂ 濃度にかかわらず、ポット植条件下の根重が粋水田条件下のそれを約2倍も下回っているが、これは、ポットによって根系の発達が制限されたためとは考えにくい。仮に、それがポットによる根系発達の制限の影響とすれば、ポット植条件では生育が進むにつれその制限は一層大きくなるはずであるが、出穂期と成熟期に両条件間の根重に大差はなかった。したがって、それがポットによる根系発達の制限の影響である可能性は低いと言えよう。

以上を要約すると、CO₂ 濃度倍増処理による乾物の増加率がポット植条件下で低いことと根重あるいは根重比率とは直接的な関係はなく、その原因は栄養の供給・吸収能力や下葉の枯れ上がりなどに求められると考えられる。ポット植条件では、根の量的形質 (根重) は粋水田条件のそれと変わらなかったものの根の空間分布密度が非常に高く、奇形的に分布しやすく、栄養素の吸収面からみた根の質的形質がポットにより何らかの影響を受ける可能性は十分考えられる。したがって、CO₂ 濃度倍増化の乾物生産への影響をより正確に評価するためには、このような可能性を排除した圃場条件下でデータを収集・解析することが望ましい。高温・高 CO₂ 濃度と水稻生育・収量の関係に及ぼす栄養素の吸収・利用の影響などについては次報以降に詳細に検討したい。

引用文献

1. Baker, J. T., L. H. Allen, Jr. and K. J. Boote 1990. Growth and yield response of rice to carbon dioxide concentration. J. Agri. Sci., Cambridge. 115: 313-320.
2. ———, ———, ———, A. J. Rowland-Bamford, J. W. Jones, P. H. Jones and G. Bowes 1990. Temperature effects on rice at elevated CO₂ concentration. 1989 Progress Report. Joint Program of DOE and USDA, University of Florida, Gainesville. 1-70.
3. Hansen, J., A. Lacis, D. Ring, G. Russell, P. Stone, I. Fung, R. Ruedy and J. Lerner 1984. Climate sensitivity: analysis of feedback mechanism. In Hansen, J. and T. Takahashi eds., Climate Processes and Climate Sensitivity. American Geophysical Union, Washington, D.C. 130-163.
4. Horie, T., M. Yajima and H. Nakagawa 1992. Yield forecasting. Agricultural Systems 40: 211-236.
5. Nakagawa, H., J. Nakano, K. Hamotani and H. Y. Kim 1995. Temperature gradient chamber for research on global environment change. III. A system designed for rice in Kyoto, Japan. Plant Cell Environ. 18: 1064-1069.
6. Imai, K., D. F. Coleman and T. Yanagisawa 1985. Increase in atmospheric partial pressure of carbon dioxide and growth and yield of rice (*Oryza sativa* L.) Jpn. J. Crop Sci. 54: 413-418.
7. 金 漢龍・堀江 武・中川博視・和田晋征 1996. 高温・高 CO₂ 濃度環境が水稻の生育・収量に及ぼす影響. 第2報 収量および収量構成要素について. 日作紀 65: 644-651.
8. Kimball, B. A. 1983. Carbon dioxide and agricul-

- tural yield: An assemblage and analysis of 430 prior observations. *Agron. J.* 75: 779–788.
9. Morison, J. I. L. and R. M. Gifford 1983. Stomatal sensitivity to carbon dioxide and humidity: A comparison of two C₃ and two C₄ grass species. *Plant Physiol.* 71: 789–796.
 10. Robbins, N. S. and D. M. Pharr 1988. Effect of restricted root growth on carbohydrate metabolism and whole plant growth of *Cucumis sativus* L. *Plant Physiol.* 87: 409–413.
 11. Rowland-Bamford, A. J., J. T. Baker, L. H. Allen Jr. and G. Bowes 1992. Acclimation of rice to changing atmospheric carbon dioxide concentration. *Plant Cell Environ.* 14: 577–588.
 12. Thomas, R. B. and B. R. Strain 1991. Root restriction as a factor in the photosynthetic acclimation of cotton seedlings grown in elevated carbon dioxide. *Plant Physiol.* 96: 627–634.
 13. Yelle, S., R. C. Beeson Jr., M. J. Trudel and A. Gosselin 1989. Acclimation of two tomato species to high atmospheric CO₂. I. Sugar and starch concentrations. *Plant Physiol.* 90: 1465–1472.
 14. Ziska, L. H. and A. H. Teramura 1992. Intraspecific variation in the response of rice (*Oryza sativa*) to increased CO₂ - photosynthetic, biomass and reproductive characteristics. *Physiol. Plant.* 84: 269–276.
-