

群落表面温度の隔測に基づく高温・高 CO₂ 濃度環境下の 水稻の蒸散・熱収支特性の解析

本間香貴¹⁾・中川博視¹⁾・堀江武^{*1)}・大西宏明¹⁾・金漢龍²⁾・大西政夫¹⁾

(¹⁾京都大学・²⁾科学技術振興事業団)

要旨: 地球環境変化に対する作物応答を明らかにするために、高温・高 CO₂ 濃度環境がイネ群落の蒸散とガス拡散抵抗に与える影響を調査した。CO₂ 濃度をそれぞれ 365 と 700 $\mu\text{L L}^{-1}$ に設定した 2 棟の温度傾斜型 CO₂ 濃度制御チャンバー (TGC) の各々に 3 温度区 (実験期間内平均気温 29.8, 30.4, 32.5°C) を設け、水稻品種アキヒカリと IR 36 を栽培し、実験に供試した。各温度・CO₂ 濃度処理区で 8 月 2 日 (幼穂形成期) から 8 月 22 日 (出穂期) まで、乾湿球温度、群落表面温度 (T_c) と純放射量を測定し、また、マイクロライシメータ法を利用して蒸発散量 (E) も測定した。 E の測定値と微気象データをもとに得られた水蒸気と熱輸送に対する空気力学的拡散抵抗 (r_a) は、全処理区、全計測期間を通じてほぼ一定値の 11.7 s m^{-1} で推移した。この r_a 値と T_c および微気象データを熱収支式に代入し、 E および群落拡散抵抗 (r_c) を求めたところ、 E の推定値とライシメータ法による実測値は、両品種とも非常によく一致した。両品種の r_c は全ての温度・CO₂ 濃度処理区において、全天日射量が 500 W m^{-2} 以上で最小値 ($r_{c,\min}$) に達した。最も低い温度区では、高 CO₂ 濃度によって、自然 CO₂ 濃度環境下よりも $r_{c,\min}$ が 40~49%、 T_c が 1.4~1.6°C 増加し、 E が 14~16% 減少した。しかし、この高 CO₂ 濃度の影響は生育温度の上昇につれて減少した。このような $r_{c,\min}$ の温度と CO₂ 濃度に対する反応は、イネのこれらの環境に対する長期の適応現象によるものと思われた。以上より、地球の温暖化は、CO₂ 濃度の上昇によるイネの水利用効率の向上効果を減少させることが示唆された。

キーワード: イネ、温度傾斜型 CO₂ 濃度制御チャンバー (TGC)、気温、群落拡散抵抗、群落表面温度、CO₂ 濃度、蒸発散速度、リモートセンシング。

大気中の二酸化炭素 (CO₂) 濃度の上昇とそれによって予期されている地球気候変化が作物生産に及ぼす影響を評価するには、作物の長期的 CO₂ 濃度反応を温度などの他の環境要因との相互作用を考慮しながら明らかにする必要がある。著者らは、これまでに水稻個体群の発育、葉面積生長、乾物生産、収量の形成など種々の生産過程に及ぼす高温・高 CO₂ 濃度の影響を実験的に明らかにする (Nakagawa ら 1993, 金ら 1996 a, b) とともに、それらのデータを組み込んだ地球環境変化の水稻への影響予測モデルを開発してきた (Horie ら 1995 b)。しかしながら、水資源の限られた地域における水稻生産に及ぼす高温・高 CO₂ 濃度環境の影響を明らかにするには、さらに作物群落からの蒸発散、水利用効率などの水分生理パラメータの温度・CO₂ 濃度反応についてのデータが必要である。また、植物群落は地球生態系において CO₂ のシンク、蒸発面および熱交換面としての機能ももっており、植物群落の環境形成作用を考える上でも、群落蒸発散や気孔の環境応答を明らかにすることは重要である。

一般に、高 CO₂ 濃度処理によって、気孔開度が減少し、個葉蒸散速度は低下する (Morison and Gifford 1983, Morison 1987) といわれているが、個々の作物について、それらの長期間の CO₂ 濃度処理に対する反応、さらにそれらに及ぼす温度と CO₂ 濃度の相互作用の影響についてのデータは限られている。群落蒸散速度は葉面積指数 (LAI) や群落構造に影響され、また、ポット実験では根

系の制限が気孔開度に影響を及ぼす可能性 (Arp 1991) があるため、地球環境変化の影響評価研究では群落条件下での作物の蒸散速度の測定・解析データが求められている。イネでは、ポット実験から CO₂ 濃度の上昇により気孔拡散コンダクタンスと葉からの蒸散速度が減少する (Imai and Okamoto-Sato 1991) こと、および模擬水田で栽培された水稻の群落蒸発散速度は高 CO₂ 濃度処理によって減少し、水利用効率は増加する (Baker ら 1990, 和田ら 1993) が、温度の上昇につれ再び蒸散速度が上昇し、水利用効率の増加程度が減少する (和田ら 1993) こと等が報告されている。水稻の蒸散特性に及ぼす温度と CO₂ 濃度の相互作用を群落レベルでとらえた研究は Baker and Allen (1993, 1994), 和田ら (1993) に限られており、群落条件下で気孔の水蒸気拡散コンダクタンスが、CO₂ 濃度と温度の複合環境変化にどのように反応するかについては未解明である。

一方、群落レベルの蒸発散特性の解析法として、群落熱収支モデル (Monteith 1973) と葉温や群落表面温度の遠隔測定を組み合わせ、群落の蒸散速度や拡散抵抗などを推定する方法 (Jackson ら 1987, 井上 1987) が開発されてきている。しかしながら、これらは空気力学的拡散抵抗の評価の困難さから、人工気象室やチャンバー内での測定にはあまり応用されてこなかった。本研究では、マイクロライシメータ法による蒸散測定と熱画像を用いた葉温の遠隔計測とを組み合わせることにより TGC (Temperature

Gradient Chamber, Horie ら 1995 a) 装置内の水稻群落の群落蒸発散速度および群落の拡散抵抗を測定する方法を考案し、その方法を用いて、TGC によって温度と CO_2 濃度の複合処理を与えた水稻群落について熱収支、蒸発散速度および群落抵抗を測定し、それらの温度・ CO_2 濃度反応を明らかにしようとした。

材料と方法

1. 栽培概要

実験は京都大学農学部付属農場に設置されている 2 棟の TGC 装置を用いて 1994 年に行った。TGC 装置は、透明フィルムで被覆したトンネル型チャンバー（長さ 26 m, 幅 2.05 m, 高さ 1.7 m, 南北棟）である。この装置の CO_2 濃度や気温などの制御特性については Horie ら (1995 a) に示されているので、ここでは装置の概略と実験区の構成について記述する。一方のチャンバーは CO_2 供給・制御システムによって日中 (5:00 から 19:00) の CO_2 濃度を水稻の全生育期間にわたり、ほぼ一定の $700 \mu\text{L L}^{-1}$ に保ち、他方のチャンバーは自然 CO_2 濃度 ($\approx 365 \mu\text{L L}^{-1}$) とした。ただし、夜間は両チャンバーともに自然 CO_2 濃度とした。チャンバーは片側が開口し、反対側が閉口している。昼間は閉口部に取り付けられたファンによって排気し、チャンバーの開口部から閉口部へ空気の流れを生じさせることによってチャンバーの長軸方向に一定の温度勾配がつくり出される。夜間はオイルヒーターの暖気を逆に閉口部より流入させることによって、同様の温度勾配が保たれる。最も高温となる閉口部の気温が常に外気+約 4°C になるように、昼間はファンの換気速度、夜間はオイルヒーターの出力の調節によって自動制御した。チャンバーの開口部付近は、外気にほぼ等しい気温条件に保たれている。

チャンバーの開口、中央部および閉口部付近（それぞれ、開口部より 3, 12, 21 m の位置）に 3 温度区を設けた（以後、それぞれ、ST 区、MT 区、HT 区と呼ぶ）。各チャンバー内には 4.5 m 間隔で、各温度区の中央から等距離 (2.25 m) になるように空気攪拌用のファンを設置した。これによって装置横断面の温度むらを低減するとともに、各温度区の平均風速を等しくした。各温度区には 1 品種当たり長軸（南北）方向に約 2 m の幅をとり、そこでの気温および湿度は各区中央での値を代表値として用いた。これは TGC 装置内の温度勾配が約 $0.16^\circ\text{C m}^{-1}$ であることから、温度区内の気温差は軽微であると考えたことによる。

水稻品種アキヒカリと IR 36 を供試し、IR 36 は 6 月 14 日に、アキヒカリは 6 月 24 日にペーパーポットに 1 粒播きで播種した。屋外で育苗した苗を両品種とも 7 月 12 日に TGC 装置内に設けた枠水田に 1 株 2 本植え、栽植密度 25 株 m^{-2} ($20 \text{ cm} \times 20 \text{ cm}$) で移植した。各温度区を 2 分割し、一方をアキヒカリに他方を IR 36 にあてた。測定に

供した温度区以外の場所にも両品種を移植し、できる限り一様な群落状態で栽培した。枠水田は TGC 装置内を 40 cm の深さに掘り下げ、不透水性のビニルシートを張った上に水田土壌を充填したもので、幅 1 m, 長さ 24 m, 耕作土の深さ 30 cm であった。基肥として堆肥 2 kg m^{-2} , N, P_2O_5 , K_2O を成分量でそれぞれ 7, 15, 9 g m^{-2} 施肥し、穂肥 (8 月 12 日) として N, K_2O を 3, 5 g m^{-2} , 実肥 (9 月 14 日) として N を 2 g m^{-2} を同様に施肥した。水管理は常時湛水状態とし、水の供給は水温の温度勾配を乱さないように低温側から行った。

2. 計測方法

TGC 装置内の環境計測は乾湿球温度、全短波放射量そして純放射量を自動計測装置（ハイブリッドレコーダ、横河電機）で 6 秒間隔で連続測定し、コンピュータ（YEW-MAC, 横河電機）のハードディスクに自動保存した。ただし、純放射量は、放射収支計（CN-11, 英弘精機）を自然 CO_2 -TGC 内の中央部付近の群落上に設置して測定した値を全処理区の代表値として用いた。さらに乾湿球温度については、アスマン通風乾湿計で適時測定を行い、自動記録されたデータを校正してデータ解析に供した。各温度区中央に、マリOTT管の原理を利用した小型ライシメータ（幅: 20 cm, 長さ: 60 cm, 土壌深: 30 cm）（堀江・桜谷 1982）を設置し、マリOTT管内の水位変化から水稻群落の蒸発散量を 1 時間単位で求めた。水稻群落の表面温度は、TGC 装置内の 1.4 m の高さに設置した赤外放射温度計（サーモトレーサー 6 T 62, 日本電気三栄）により 1 時間 3 回以上測定し、1 時間単位の解析の場合これらの平均値を使用した。赤外放射温度計による計測は、南側から俯角 20° 、群落の赤外放射率を 0.96 として行ったが、これは俯角が $10^\circ \sim 20^\circ$ の範囲では測定値が俯角や視野角によってあまり変化しないこと、および一般に多くの植物の葉で赤外放射率が 0.95 以上であること（井上 1986）に基づく。また、計測時には画面中央付近にライシメータ内の個体が写り込むようにした。計測は 8 月 2 日～8 月 22 日の間の晴天日に行った。計測期間のイネの发育ステージは幼穂分化期から穂ばらみ期の間にあった。アキヒカリの葉面積指数 (LAI) は、8 月 2 日で約 2.6 ± 0.3 （平均値±処理区間の標準偏差）、8 月 22 日で 3.5 ± 0.2 、IR 36 では同様に 4.9 ± 0.7 、および 4.9 ± 0.4 であった。8 月 5 日に群落直上の風速を熱線風速計（DA 300, 芝浦電子）で測定した。

3. 解析に使用したモデル式

Monteith (1973), Jackson ら (1987), 井上 (1987) などを参照して、作物群落の熱収支モデルと群落表面温度から蒸散速度および群落抵抗を算出するモデルを以下のよう導いた。作物群落の熱収支は次式のように表される。

$$R_n = G + H + \lambda E \quad (1)$$

ここで R_n は純放射量フラックス (W m^{-2})、 G は地中伝導

熱フラックス (W m^{-2}), H は顕熱フラックス (W m^{-2}), λ は水の気化潜熱 (J g^{-1}), そして E は蒸発散速度 ($\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$) である。

一方群落表面と大気間の顕熱および潜熱フラックスは次のように表せる。

$$H = (C_p \rho (T_c - T_a)) / r_a \quad (2)$$

$$\lambda E = (C_p \rho (e_c^* - e_a)) / (\gamma (r_a + r_c)) \quad (3)$$

ここで C_p は空気の定圧比熱 (J g^{-1}), ρ は空気の密度 (g m^{-3}), T_c は群落表面温度 ($^{\circ}\text{C}$), T_a は気温 ($^{\circ}\text{C}$), r_a は空気力学的拡散抵抗 (s m^{-1}), e_c^* は T_c における飽和水蒸気圧 (hPa), e_a は大気の水蒸気圧 (hPa), γ は乾湿計定数 ($\text{hPa } ^{\circ}\text{C}^{-1}$), r_c は群落拡散抵抗 (s m^{-1}) である。ただし水蒸気と熱の輸送に関する空気力学的拡散抵抗は等しいものと仮定した。完全被覆群落では G は他の熱収支項に比べて小さいため、これを無視すると、(1), (2) 式により E は次式のように表せる。

$$E = (R_n - C_p \rho (T_c - T_a) / r_a) / \lambda \quad (4)$$

また r_c は (3) 式を変形して、次式によって与えられる。

$$r_c = (C_p \rho (e_c^* - e_a)) / (\gamma \lambda E) - r_a \quad (5)$$

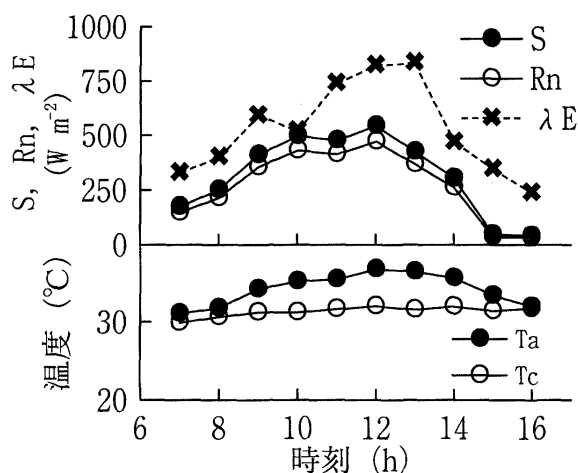
したがって r_a が既知であれば、 R_n , T_c , T_a および e_a の測定値と物理定数から (4), (5) 式を用いて E および r_c が推定できる。そこでライシメータによる E の実測値と微気象データを用いて r_a を次式によって決定した。

$$r_a = C_p \rho (T_c - T_a) / (R_n - \lambda E) \quad (6)$$

結 果

1. 群落熱収支および微気象要素の日変化

TGC 内の全短波放射 S , 純放射 R_n , 気温 T_a , 水稻群落の潜熱フラックス (E , および群落表面温度 T_c の日変化の計測結果のうち、よく晴れた日の代表的なものを第1図に示した。この計測例では純放射を上回るエネルギーが



第1図 自然CO₂-TGC装置のST区で生育させた水稻品種アキヒカリ群落の入射全短波放射フラックス (S), 純放射フラックス (R_n), 蒸発散フラックス (λE), 気温 (T_a) および群落表面温度 (T_c) の日変化 (8月9日)。ただし、 λE はライシメータによる実測値である。

蒸発散に費やされており、いわゆるオアシス効果が認められた。蒸発散によって費やされるエネルギーが大きいため、 T_c は日中常に気温より低く、その日変化の大きさは気温に比べて小さかった。第1図のデータから (5), (6) 式を用いて空気力学的拡散抵抗 r_a および群落拡散抵抗 r_c を求めた (第2図)。算出された r_a は10時の異常値を除けば比較的安定していた。また r_c は朝から正午過ぎにかけて低下した後、再び増加しており、気孔の開閉をよく表していると考えられた。

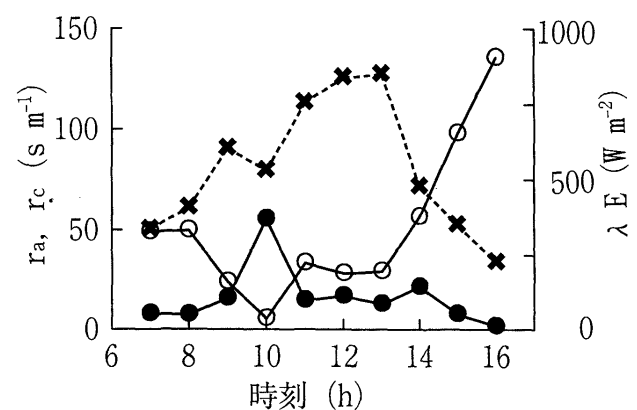
2. 空気力学的拡散抵抗 r_a と微気象の多次元計測に基づく蒸発散速度 E の推定

8月2日～8月22日の計測期間中に得られた両品種、全処理区の r_a 値のうち、第2図の10時に記録されたような異常値を除いて平均したところ、 11.7 s m^{-1} となった。一方、8月5日にTGC内の各温度区の間平均風速を測定したところ、風速は全ての温度区をこみにして $0.71 \pm 0.12 \text{ m s}^{-1}$ (平均値±処理区間の標準偏差) であった。これは全処理期間にわたって、各温度区の間平均風速が等しくなるように攪拌用ファンを各温度区から等距離の位置に設置した、初期の目的が達成されたことを示している。9月5日に攪拌用ファンの風速を変化させ、風速と r_a の関係をIR36について求めたところ、風速 w (m s^{-1}) と r_a の間には次式の関係が認められた (第3図)。

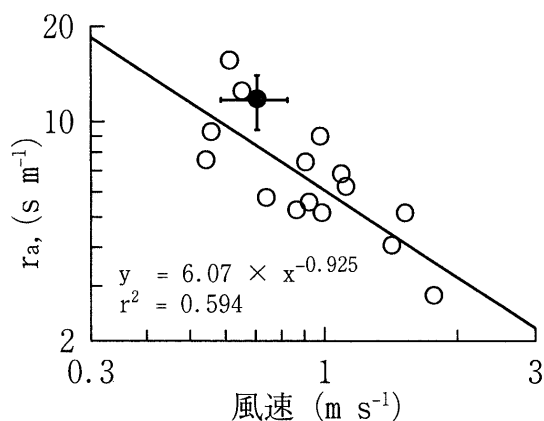
$$r_a = 6.07 w^{-0.925} \quad (7)$$

8月2日～22日の全処理区の r_a の平均値と8月5日に計測した風速の平均値との関係 (第3図、黒塗りのシンボル) は、上式で表される関係曲線の上にほぼ乗っていた。

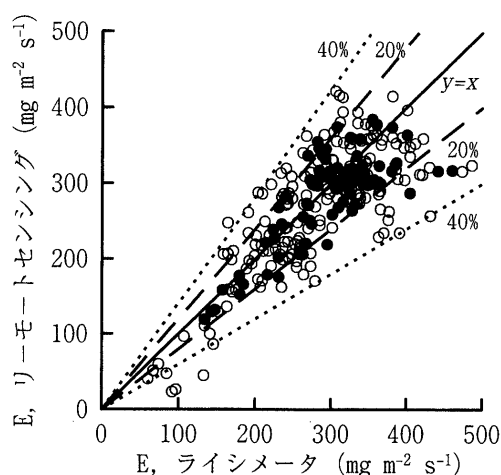
全計測期間にわたって各処理区の r_a の差異は比較的小さかったので、平均値 11.7 s m^{-1} を用いて (4) 式より蒸発散速度を推定し、ライシメータの実測値と比較した (第4



第2図 自然CO₂濃度・ST区におけるアキヒカリ群落の蒸発散フラックス (λE , ライシメータ: $\times$) と微気象データから推定した群落拡散抵抗 (r_c : $\circ$) と空気力学的拡散抵抗 (r_a : $\bullet$) の日変化 (8月9日)。



第3図 9月5日に風速を変えながら IR 36 群落について計測した、風速と空気力学的拡散抵抗 (r_a) との関係 (○), および8月2日~8月22日に得られた、両品種、全処理区の r_a の平均値と8月5日に測定した全区の平均風速との関係 (●)。ただし誤差線は処理区間の標準偏差を示している。



第4図 ライシメータとリモートセンシング法によって測定された蒸発散速度 (E) の比較。ただし、8月2日~8月22日の日中に測定されたデータを1時間 (○) および3時間平均 (●) でプロットした。

図)。実測値はマリOTT管内の水位変化を1時間毎に測定して得た。一方、(4)式による蒸散速度の推定値は瞬間値であるが、実測値の計測時間に合わせて1時間単位で平均を求めた。両者の間には蒸散速度が小さい領域を除いてほぼ1:1の直線関係が認められた。1時間単位で計測した場合の誤差は約40%と比較的大きかったが、3時間単位の平均値について比較すると誤差は約20%以内となった。これは、1時間単位の計測ではマリOTT管内の数mmから2cmの水位変化を最小目盛り1mmのものさしで測定しているために、実測値自体がかなりの誤差を含んでいるためと考えられた。

第1表は、微気象データ、群落表面温度 T_c の遠隔的測定値およびそれらをもとに推定された水稻群落の潜熱および顕熱フラックスである。ただし、表中のデータはよく晴

れた日の10時~11時の間に各処理区につき3回の測定を行い、平均したものである。表より高 CO_2 濃度処理によって葉温の上昇が認められる。葉-気温差で比較した高 CO_2 濃度処理による葉温の上昇は、ST区で1°C強、HT区で約0.5°Cであった。一方、潜熱フラックス λE は高 CO_2 処理によって減少した。ST区では、高 CO_2 濃度区の λE は自然 CO_2 濃度区のその約85%であったが、高温下では両者の差が小さくなった。

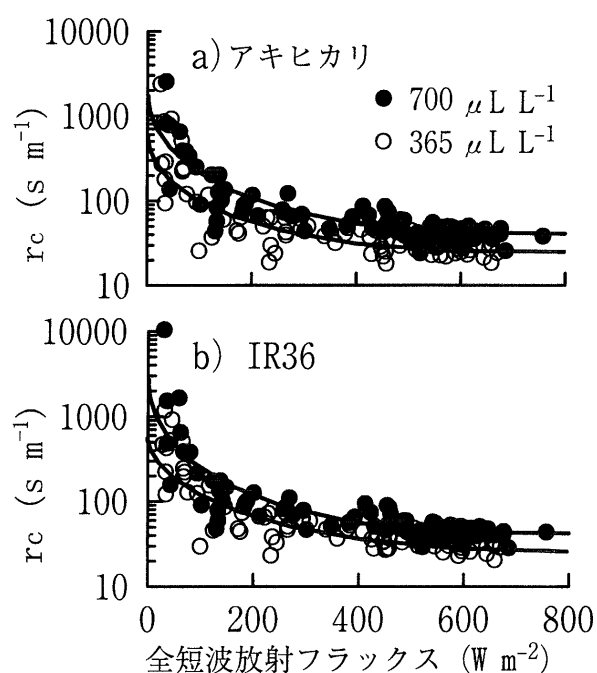
3. 群落拡散抵抗 r_c の温度・ CO_2 濃度反応

以下、 r_c の解析では $r_a = 11.7 \text{ s m}^{-1}$ と仮定し、微気象データと T_c の瞬間値から (5) 式を用いて推定した r_c 値を用いて行った。ST区の r_c は、光強度の上昇と共に減少し、550 W m^{-2} 以上で最小値に達した (第5図)。また全

第1表 水稻群落の表面温度と熱収支に及ぼす CO_2 濃度と温度の影響。

品 種	CO_2 濃度 ($\mu\text{L L}^{-1}$)	生育期間平均気温 ($^{\circ}\text{C}$)	T_a ($^{\circ}\text{C}$)	T_c ($^{\circ}\text{C}$)	$T_c - T_a$ ($^{\circ}\text{C}$)	VPD (hPa)	λE (W m^{-2})	H (W m^{-2})	Rn (W m^{-2})
アキヒカリ	700	29.6	36.5	33.8	-2.7	34.5	761	-275	486
	700	30.2	36.9	34.7	-2.2	26.6	717	-225	492
	700	32.1	38.2	36.5	-1.7	23.8	676	-177	499
	365	29.9	36.2	32.2	-4.0	34.4	908	-416	493
	365	30.6	36.7	34.6	-2.2	24.7	715	-224	490
	365	32.8	39.1	36.8	-2.3	28.6	722	-236	486
IR 36	700	29.6	36.5	33.9	-2.6	34.5	751	-265	486
	700	30.2	36.9	34.8	-2.1	26.6	712	-220	492
	700	32.1	38.2	36.4	-1.9	23.8	691	-192	499
	365	29.9	36.2	32.5	-3.7	34.4	877	-385	493
	365	30.6	36.7	34.4	-2.3	24.7	732	-241	490
	365	32.8	39.1	36.8	-2.3	28.6	722	-236	486

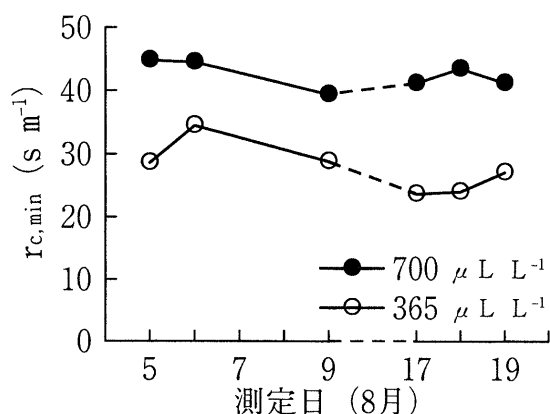
ただし、8月6日の10:00~11:00時に測定した値の平均値である。 T_a 、 T_c 、VPD、 λE 、H、Rnは、それぞれ、気温、群落表面温度、大気飽差、潜熱フラックス、顕熱フラックスおよび純放射フラックスを表す。



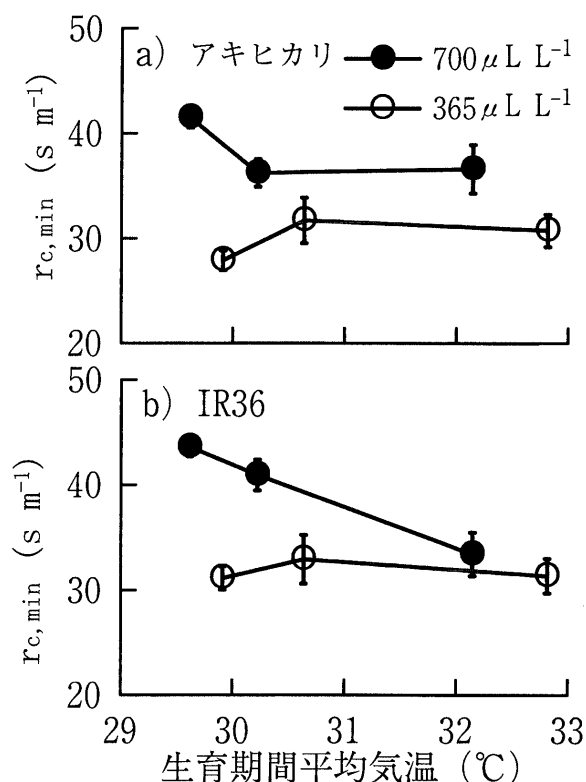
第5図 リモートセンシング法によって測定されたアキヒカリ (a) と IR 36 (b) の ST 区の群落拡散抵抗 (r_c) の光強度に対する反応。ただし、8月2日～8月12日に計測したデータの瞬間値をプロットした。

ての光条件下で高CO₂濃度処理による r_c の増加が見られた。

他の温度区でも同様の結果が得られたため、550 W m⁻²以上で r_c は最小に達すると考え、8月2日～8月22日の各温度区毎にその条件下で得られた r_c を平均し、群落拡散抵抗の最小値 $r_{c,min}$ とし、それと生育期間平均気温の関係を求めた (第6図)。ST区では、 $r_{c,min}$ は高CO₂濃度環境下でアキヒカリでは49%、IR 36では40%増加した。しかし生育期間平均気温が上昇するにつれ、自然CO₂濃度区の $r_{c,min}$ はほとんど変化しないのに対し、高CO₂濃度区の $r_{c,min}$ は減少したため、両CO₂濃度間の $r_{c,min}$ 値の差



第7図 ST 区のアキヒカリについて測定日毎に算出した群落抵抗の最小値 ($r_{c,min}$) の経日変化。



第6図 8月2日～8月12日の期間に得られた群落拡散抵抗の最小値 $r_{c,min}$ (全短波放射フラックス 550 W m⁻²以上で得られた r_c の平均値) と生育期間の平均気温およびCO₂濃度との関係。ただし、縦線は各処理区の $r_{c,min}$ の標準誤差を示している。

は小さくなった。さらにST区のアキヒカリについて8月2日～8月22日の測定日毎の $r_{c,min}$ を求めたところ、 $r_{c,min}$ はほぼ一定の値を示し、この計測期間ではステージによる蒸散特性の変化は小さかった (第7図)。さらにこの傾向は全ての区および品種で同様であった。

$r_{c,min}$ の計算に用いた r_c 値、すなわち8月2日～8月22日の全短波放射 550 W m⁻²以上の条件で得られた r_c 値について、葉温との関係を第8図に示した。個々のデータのばらつきは比較的大きいが、回帰直線でみた各処理区の r_c の温度反応にはつぎのような傾向が認められた。両品種ともST区、MT区では T_c の上昇につれて r_c が上昇、すなわち気孔が閉じたが、高温区の r_c は T_c の上昇につれて減少するか、またはほぼ一定となった。同一葉温では生育期間の平均気温が高い区の r_c 値のほうが小さかった。

考 察

1. 熱収支モデルによる群落蒸散速度Eおよび群落拡散抵抗 r_c の推定法

本研究では、 T_c と群落微気象データから熱収支モデルを使用して、Eおよび r_c を推定した。この場合、何らかの方法で r_a をあらかじめ与える必要がある。例えば、井上 (1986) は葉面境界層を層流と仮定し、葉幅の代表値と風速を用いて計算した理論値を代用した。しかしながら、

種々の理由から理論値は必ずしも実測値に一致しない(堀江 1981) こと, TGC 内の風速分布は野外条件と異なると考えられることから, ここではライシメータによって測定した蒸散速度をもとに r_a を決定した。

微気象データは群落の直上約 10 cm の位置で計測したので, ここで得られた r_a は主として葉面境界層抵抗と葉層間の空気層の抵抗の合成抵抗と考えることができる。通常, 葉層間の空気層の抵抗は葉面境界層抵抗より小さく, r_a に与える影響は葉面境界層抵抗が支配的である(堀江 1981)。葉面境界層が層流である場合, 抵抗は風速の $-1/2$ 乗に比例し, それが乱流である場合は $-4/5$ 乗に比例する(武智・長谷場 1967)。TGC 装置内の r_a の実測値は風速の約 -0.9 乗に比例していた(第 3 図) ので, ここでは葉面境界層が乱流的であると考えられた。また, この関係は測定系の妥当性を裏付けていると思われる。風速を変化させた 9 月 5 日以外の通常の処理期間は, 計測場所間の平均風速の変動は約 17% と小さかったので, 風速による r_a の変化も小さいものと考えられる。水稻個葉の葉面境界層抵抗は自由対流によっても影響を受けるが, その効果は通常強制対流に比べて小さく(堀江 1981), 測定期間および処理区間の葉-気温差の変異も比較的小さかったので, 葉-気温差の変化による r_a の変化も小さいものと考えられる。実際, r_a の日変化は小さく(第 2 図), 処理区間の標準偏差も 2.3 s m^{-1} と小さかった。以上より, r_a の値として一定値の 11.7 s m^{-1} を使用して問題ないと判断した。

$r_a = 11.7 \text{ s m}^{-1}$ と仮定して (4) 式を用いて計算した E はライシメータによる実蒸発散速度と密接な関係が認められた(第 4 図)。前述のように, 1 時間単位の測定ではライシメータの実測値自体が 10~40% の誤差を含み得るので, 個々のデータはばらついたが, 平均時間を長く取ることによって平均値と実測値の間の誤差は小さくなった。リモートセンシングによる蒸発散速度の推定値は, 蒸散速度がごく小さい領域で過小評価しているが, それ以外での偏りは大きくなかった。また, 本研究で推定された r_c 値は日射量の増加につれて低下し(第 5 図), 合理的な反応を示していた。以上より, T_c の遠隔測定値を利用した熱収支モデルによる蒸発散速度および群落拡散抵抗の推定法を TGC 内の水稻群落に適用することが可能と考えられた。この方法によって, 群落の E および r_c を, 非破壊的かつ迅速に測定することが可能となった。

2. 高温・高 CO_2 濃度環境下における群落蒸発散速度 E および群落拡散抵抗 r_c

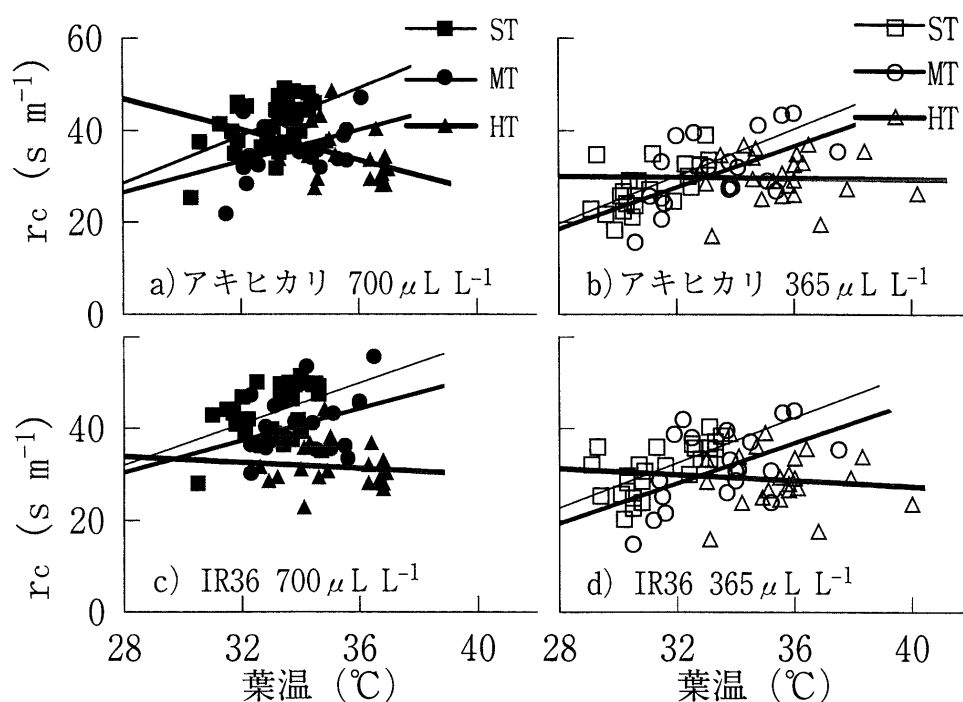
ここでは, 本研究で用いた非破壊・非接触的な計測法によって得られた, 水稻群落の E および r_c の高温・高 CO_2 濃度反応について考察を進める。強日射条件下で, 外気温度に近い ST 区で得られた 1 時間の平均蒸発散速度は, 高 CO_2 処理によってアキヒカリで 16%, IR 36 で 14% 減少した。ところが, 生育温度が外気より高い MT 区, HT

区では, その減少率が 0~6% となり, 高 CO_2 濃度処理が E に及ぼす影響が小さくなった(第 1 表)。この傾向は, 著者らが TGC 装置内の水稻群落の全生育期間の積算蒸散量をライシメータによって測定して得た結果(和田ら 1993) と同様であった。

r_c によって, 飽差や日射量などの環境条件の影響を除去し, 蒸散に及ぼす植物側の要因を捉えることが可能である。 r_c は, 群落を構成する個葉の気孔拡散抵抗 (r_s) の群落全体についての合成抵抗であり, r_s のみならず LAI とも関連している。しかし, 実験に用いた範囲の温度, CO_2 濃度処理が LAI に及ぼす影響は比較的小さく(Baker and Allen 1992, Nakagawa ら 1993, 金ら 1996 a), 本研究においても, そのことを確認したので, r_c の反応は r_s の反応を反映しているものと考えられる。 r_c の実測例としては, イネ(測定地:スリランカ)で得られた $8.5 \sim 62.5 \text{ s m}^{-1}$ (日変化), アルファルファの $25 \sim 71.4 \text{ s m}^{-1}$ (ドイツ, 季節変化), コムギの $25 \sim 400 \text{ s m}^{-1}$ (イギリス, 日変化)(Jones 1992), などがある。また, 足立ら(1995) は群落上層葉の気孔抵抗を直達日射受光率で補正して水稻群落の群落抵抗を約 30 s m^{-1} と見積もった。本研究で得られた水稻群落の r_c 値は, 高日射条件下で $28 \sim 44 \text{ s m}^{-1}$, 日変化の範囲は約 $28 \sim 300 \text{ s m}^{-1}$ (自然 CO_2 濃度区) であり, オーダーとしてはそれらの研究結果に近く, 妥当な値であると考えられた。

ST 区における r_c の高日射下での最小値 $r_{c,\min}$ 値は高 CO_2 処理によってアキヒカリで 49%, IR 36 で 40% 増加したが, 生育温度の上昇とともに, この増加率は低下し, 最も高温の HT 区では増加率がアキヒカリと IR 36 でそれぞれ, 19%, 7% となった。すなわち, 長期間の高 CO_2 濃度処理によって気孔が部分的に閉鎖するが, 高温・高 CO_2 濃度条件下では気孔が再び開き, CO_2 濃度による気孔開度の差異が小さくなることが示唆された。また, $r_{c,\min}$ 値の CO_2 濃度・温度反応は, 上記の E の反応をよく説明していた。 r_c 値が 49% 増加すれば, 拡散コンダクタンス ($1/r_c$) としては 33% 減少することになる。高 CO_2 濃度処理による E の減少率が拡散コンダクタンスの減少率の約半分であったのは, 気孔の部分的閉鎖によって葉温が相対的に上昇し, 葉面飽差が増加する(Morison and Gifford 1984) からである。

さらに, 第 6 図に見られた r_c の温度反応が, 測定時の温度条件の違いによる短期的な温度反応によるものか, 生育温度に対する長期的な順化反応によるものかについて検討を行った。第 8 図において, ST 区, MT 区では, 両 CO_2 濃度条件で r_c が T_c の上昇につれて増加していること, また, 各温度区のデータが同一直線上にないことから, 短期的な温度反応のみで第 6 図の傾向を説明することは不可能であった。高 CO_2 濃度処理区では, 同一 T_c 値においても, 生育温度の上昇とともに r_c が低下して(第 8 図) おり, 第 6 図の温度反応は主として順化を伴う長期



第8図 8月2日～8月12日の期間にアキヒカリ (a, b) と IR 36 (c, d) の各温度・CO₂ 処理区における、全短波放射フラックス 550 W m⁻² 以上の条件下での群落拡散抵抗 r_c と葉温の関係。

的反応であることが示唆された。また興味深いことに、 T_c に対する r_c の短期的反応パターン自体が生育温度によって変化していた。すなわち、最も高温の HT 区では、他の 2 温度区とは異なり、葉温の上昇につれて r_c が減少するか、ほぼ一定値となった。イネの光合成の最適温度の高温限界は約 33～35°C (Yoshida 1981) であるから、葉外と葉内の CO₂ 濃度比が一定に保たれる (Wang ら 1979) のであるなら、第 8 図の温度域においては温度の上昇につれて r_c は増加するはずである。ST, MT 区では実際にそのような温度反応を持っていたが、HT 区では光合成活性に関わらず、小さい r_c 値を保ち続けた。この反応が、どのような生理的メカニズムに基づくかはわからないが、生存に係わるような高温条件下では葉温を低下させる適応的な反応であろう。

長期間の高 CO₂ 濃度処理によって作物の個葉の気孔抵抗 (r_s) が増加、もしくは気孔拡散コンダクタンス ($g_s (= 1/r_s)$) が減少することは、多くの研究によって確かめられている。例えば、Morison (1987) は文献的に 25 種 (C3:19 種, C4:6 種) の植物についてのデータを整理し、CO₂ 濃度が 2 倍になったときの g_s の減少を約 40% と見積もった。ただし、この値の計算には、測定前に長期間の高 CO₂ 濃度処理を行った実験から得られたものとそうでないものの両者が使用されていること、ポット実験と圃場実験など実験条件が種々であること、種によって反応の違いのある可能性があることから、個々の種についてはさらに詳しく検討する必要がある。Morison and Gifford (1983) の測定では、自然 CO₂ 濃度条件下でポット栽培し

たイネの g_s は CO₂ 濃度を 2 倍にすることによって、34%～50% 減少した。今井・村田 (1978) はポット栽培したイネに長期間の高 CO₂ 処理を与えると、測定時の CO₂ 濃度を等しくしても r_s が増加し、気孔開度に及ぼす CO₂ 濃度の前歴効果があると結論した。しかし、Baker ら (1990) の模擬水田を用いた実験では、長期間の高 CO₂ 濃度処理が気孔開度に与える前歴効果は比較的小さいことが示唆された。このような反応の違いがもたらされる要因の一つに、ポットによる根圏の制限が考えられる (Arp 1991)。したがって、地球環境変化の影響予測研究にはできるだけ圃場に近い条件で得られたデータが必要である。模擬水田の水稻群落を用いて得られた本研究の r_c 値は高 CO₂ 処理によって 7～49% 増加した。これは拡散コンダクタンスとしては、6～33% の減少であった。個葉で測定した Morison and Gifford (1983) の結果と比較して、群落レベルで測定した本研究の拡散コンダクタンスの減少率のほうが小さかった。

長期間の温度と CO₂ 濃度の複合処理が作物群落の蒸散特性に及ぼす影響を報告した研究は極めて少ないが、イネでは、通常の温度条件下では高 CO₂ 濃度処理によって群落の蒸散速度は抑制されるが、その度合いは温度の上昇とともに減少する (Baker 1993, 和田ら 1993) ことが報告されている。また、個葉レベルでは、イネの g_s は高 CO₂ 濃度条件下で温度の上昇とともに上昇することが報告されている (Imai and Okamoto-Sato 1991)。本研究での結果は、それらの現象を支持するとともに、群落蒸散速度の高温・高 CO₂ 濃度反応が r_c 、ひいては気孔開度を通じて生

じていることを明らかにした。また、蒸散速度を支配する r_c の温度反応が、短期的な温度反応ではなく順化を伴う長期的な温度反応であること、さらにその温度反応の傾向が CO_2 濃度条件によって異なることを示唆した。

一般に高 CO_2 濃度処理によって作物の乾物生産が増加し、蒸発散速度は減少するので、多くの場合、高 CO_2 濃度条件下で作物の水利用効率は向上する。イネの場合、高 CO_2 濃度処理による乾物生産の増加率が、通常の温度範囲では温度によって大きな影響を受けない (金ら 1996 a) ので、本研究で明らかにされた r_c の温度・ CO_2 濃度反応から次のことが示唆される。すなわち、現行気温条件では、 CO_2 濃度の上昇によって水利用効率が上昇するが、温度の上昇とともに高 CO_2 濃度環境下での水利用の有利性は減少する。気孔腔内 CO_2 濃度と大気中 CO_2 濃度の比 (C_i/C_a) はほぼ一定である場合が多い (Wang 1979) が、高温・高 CO_2 濃度条件下ではこの値が上昇している可能性がある。

また、本研究の結果から高温・高 CO_2 濃度環境が水稻群落の熱収支構造に変化をもたらすことが推測される。高 CO_2 濃度環境は、相対的に潜熱フラックスを減少させ、顕熱フラックスを増加させる。しかし、それに温度の上昇が加わった場合は CO_2 濃度による r_c の差異が比較的小さくなるので、熱収支構造の変化は小さくなるものと思われる。この熱収支構造の変化は環境に及ぼす影響とともに、穎花の不稔現象のような植物体温度に密接に関係する生産上の諸過程に影響を及ぼす意味でも重要であろう。

引用文献

- 足立文彦・小葉田亨・有本雅幸・今木正 1995. 水稻水利用効率の地域・年度間比較. 第1報 気象および植物体要因を組み入れた群落蒸散量の推定. 日作紀 64: 509—515.
- Arp, W.J. 1991. Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO_2 . *Plant Cell Environ.* 14: 869—875.
- Baker, J.T., L.H. Allen, Jr., K.J. Boote, P. Jones and J.W. Jones 1990. Rice photosynthesis and evapotranspiration in subambient, ambient and superambient carbon dioxide concentrations. *Agron. J.* 82: 834—840.
- Baker, J.T., L.H. Allen, Jr. and K.J. Boote 1992. Temperature effects on rice at elevated CO_2 concentration. *J. Exp. Bot.* 43: 959—964.
- Baker, J.T. and L.H. Allen, Jr. 1993. Contrasting crop species responses to CO_2 and temperature: rice, soybean and citrus. *Vegetatio* 104/105: 239—260.
- Baker, J.T. and L.H. Allen, Jr. 1994. Assessment of the impact of rising carbon dioxide and other potential climate changes on vegetation. *Environ. Pollut.* 83: 223—235.
- 堀江武 1981. 気象と作物の光合成, 蒸散そして生長に関するシステム生態学的研究. 農技研報 A 28: 1—181.
- 堀江武・桜谷哲夫 1982. 蒸発散の測定法 (I). 農業気象 38: 193—195.
- Horie, T., H. Nakagawa, J. Nakano, K. Hamotani and H.Y. Kim 1995a. Temperature gradient chambers for research on global environment change III. A system designed for rice in Kyoto, Japan. *Plant Cell Environ.* 18: 1064—1069.
- Horie, T., H. Nakagawa, H.G.S. Centeno and M.J. Kropff 1995b. The rice crop simulation model SIMRIW and its testing. In Matthews, R.B., M.J. Kropff, D. Bachelet and H.H. van Laar eds., *Modelling the Impact of Climate Change on Rice in Asia*. Cab International, Oxon. 51—66.
- 今井勝・村田吉男 1978. 作物の生長と物質生産におよぼす炭酸ガス濃度の影響. 第4報 みかけの光合成, 暗呼吸および乾物生産におよぼす炭酸ガス濃度処理の後作用. 日作紀 47: 330—335.
- Imai, K. and M. Okamoto-Sato 1991. Effects of temperature on CO_2 dependance of gas exchanges in C_3 and C_4 crop plants. *Jpn. J. Crop Sci.* 60: 139—145.
- 井上吉雄 1986. 作物群落の生産機能および状態の非破壊非接触診断に関する研究. 第1報 自然条件下における作物キャノピーの熱画像解析. 日作紀 55: 261—268.
- 井上吉雄 1987. 作物群落の生産機能および状態の非破壊非接触診断に関する研究. 第3報 群落放射温度と微気象データの多次元センシングによるトウモロコシの蒸散速度の遠隔推定. 日作紀 56: 337—344.
- Jackson, R.D., M.S. Moran, L.W. Gay and L.H. Raymond. 1987. Evaluating evapotranspiration from field crops using airborne radiometry and ground-based meteorological data. *Irrig. Sci.* 8: 81—90.
- Jones, H.J. 1992. *Plants and Microclimate* (Second edition). Cambridge University Press, Cambridge. 106—130.
- 金漢龍・堀江武・中川博視・和田晋征 1996a. 高温・高 CO_2 濃度環境が水稻の生育・収量に及ぼす影響. 第1報 生育, 乾物生産および生長諸形質について. 日作紀 65: 634—643.
- 金漢龍・堀江武・中川博視・和田晋征 1996b. 高温・高 CO_2 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.
- Monteith, J.L. 1973. *Principles of Environmental Physics*. Edward Arnold, London. 1—147.
- Morison, J.I.L. and R.M. Gifford 1983. Stomatal sensitivity to carbon dioxide and humidity. *Plant Physiol.* 71: 789—796.
- Morison, J.I.L. and R.M. Gifford 1984. Plant growth and water use with limited water supply in high CO_2 concentrations. I. Leaf area, water use and transpiration. *Aust J. Plant Physiol.* 11: 361—374.
- Morison, J.I.L. 1987. Intercellular CO_2 concentration and stomatal response to CO_2 . In Zeiger, E. et al. eds., *Stomatal Function*. Stanford University Press, Stanford. 229—251.
- Nakagawa, H., T. Horie, J. Nakano, H.Y. Kim, K. Wada and M. Kobayasi 1993. Effects of elevated CO_2 concentration and high temperature on the growth and development of rice. *J. Agric. Meteorol.* 48: 799—802.
- 武智修・長谷場徹也 1967. 葉温に関する研究 (4) —層流および乱流空気中の葉温の比較—. 農業気象 22: 103—107.
- 和田晋征・堀江武・中川博視・金漢龍・中野雄介 1993. 高温・高 CO_2 濃度環境下のイネの水利用効率. 近畿作育研究 38: 49—50.
- Wang, S.C., I.R. Cowan and G.D. Farquhar 1979. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature* 282: 424—426.
- Yoshida, S. 1981. *Fundamentals of Rice Crop Science*. IRRI, Los Baños, Philippines. 195—211.

Energy Budget and Transpiration Characteristics of Rice Grown under Elevated CO₂ and High Temperature Conditions as Determined by Remotely Sensed Canopy Temperatures : Koki HOMMA¹⁾, Hiroshi NAKAGAWA¹⁾, Takeshi HORIE^{*,1)}, Hiroaki OHNISHI¹⁾, Hang-Yong KIM²⁾ and Masao OHNISHI¹⁾ (¹⁾*Graduate School of Agr., Kyoto Univ., Kyoto 606-8502, Japan*; ²⁾*Japan Science & Technology Corporation*)

Abstract : The effects of elevated CO₂ concentration and high temperatures on transpiration and gaseous diffusive resistances of rice canopy were investigated. Akihikari and IR36 cultivars were grown under two CO₂ concentrations ([CO₂], 365 and 700 $\mu\text{L L}^{-1}$) $\times$ three temperatures (29.8, 30.4 and 32.5°C on average over the experimental period), created by two Temperature Gradient Chambers. From 2 August (panicle initiation) to 22 August (booting), measurements were made of dry and wet bulb temperatures, canopy surface temperatures (T_c) and net radiation along with evapotranspiration (E) measurements by microlysimeters. Aerodynamic resistance (r_a), obtained from the measured E and microclimate data, showed a fairly constant value (11.7 s m⁻¹). Then, r_a , T_c and microclimates data were substituted into energy budget equations to obtain E and canopy resistance (r_c). In all plots, calculated E was in good agreement with measurement by lysimeters, and r_c reached minimum values ($r_{c,\min}$) at solar radiation above 500 W m⁻². Elevated [CO₂] at the lowest temperature plot increased $r_{c,\min}$ by 40–49% and T_c by 1.4–1.6°C and it reduced E by 14–16% of those under ambient CO₂ conditions. With the rising growth temperature, these effects of elevated [CO₂] drastically decreased. The observed $r_{c,\min}$ responses to temperature and [CO₂] seemed to have reflected a long-term acclimation of rice to these environments. These results indicate that anticipated global warming significantly reduces the advantageous effects of elevated [CO₂] on plant water use.

Key words : Canopy resistance, Canopy surface temperature, CO₂ concentration, Evapotranspiration rate, Remote sensing, Rice, Temperature, Temperature gradient chamber (TGC).