

つくばみらいFACE実験によるイネの高CO₂応答の検証[‡]

1 (独) 農業環境技術研究所

²太陽計器 (株)長谷川 利拡^{1,*} 酒井 英光¹ 常田 岳志¹ 中村 浩史²
白井 靖浩¹ 林 健太郎¹ 吉本 真由美¹ 福岡 峰彦¹

今後予測される大気CO₂濃度上昇が水稻生産に及ぼす影響を実際の水田で調べ、対応策を検討するための研究拠点として、茨城県に「つくばみらいFACE実験施設」を2009年に設置した。本解説では、岩手県雫石町で実施したイネFACE実験とつくばみらいFACEの結果から、高CO₂によるイネの増収効果の変動要因を紹介した。雫石とつくばみらいで共通に用いた「あきたこまち」の収量は、FACE処理によって平均で13%増加したが、増収効果は冷害年を除くと、生育期間の平均気温が高くなるほど低下した。高CO₂濃度による増収効果は、品種によっても異なり、つくばみらいFACEでは、増収率に3%から36%まで大きな違いがあった。ここで得られた結果は、温暖化影響の将来予測に反映させるとともに、高温・高CO₂濃度環境に適合した新品種の開発に活用する。

1. はじめに

大気中のCO₂濃度は、産業革命頃の約280 ppm から100 ppm 以上も上昇した。特に、1960年以降の増加は著しく、過去50年間に75 ppm 上昇し、数年後には400 ppm 台に到達することが確実視されている (<http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/global.html>)。さらに、今後、CO₂排出削減に向けた取り組みがなされたとしても、大気CO₂濃度は上昇を続け、今世紀半ばに470~570 ppm、今世紀末には540~970 ppm にも到達すると予測されている¹⁾。

CO₂濃度の上昇は、温暖化や水資源循環の変化といった地球規模での環境変動の原因になると同時に、それ自体が作物の光合成、水利用に影響する。また、今後予想される温度上昇や降水量・パターンの変化が作物に及ぼす影響も高CO₂濃度（以下、高CO₂）環境下で現れる。さらに、作物を含む植物の高CO₂応答は、生態系の炭素循環にも大きく影響するため、気候変動と植生との相互作用においても中心的な役割を担う。

植物の高CO₂応答については、主に温室や人工気象室などの閉鎖系で研究されてきたが、地球規模の気候変化に対する食料生産や炭素循環の応答を明らかにするためには、できる限り実際の圃場に近い条件で

明らかにする必要性が高まった。このような背景から、屋外で囲いのない条件で大気CO₂濃度を高める開放系大気CO₂増加 (Free air CO₂ enrichment、FACE) 実験が、1989年にアメリカ合衆国のアリゾナ州で畑作を対象として始まり、その後、様々な植物種に適用されるようになった（世界各地のFACEサイトについては、<http://www.niaes.affrc.go.jp/outline/face/globalface.html>を参照）。また、近年は、別々に実施された実験結果をまとめるメタ解析などの手法が応用されるようになり、「平均的な」高CO₂応答の理解は、大きく進展した。

アジアの基幹作物であるイネを対象としたFACE実験は、1998年に岩手県雫石町（北緯39°）で純CO₂ガスを放出するシステムとして開始したものが世界で最初である²⁾。その後、2001年には、雫石で開発したFACEシステムが中国江蘇省（北緯31°）に導入され、イネのCO₂応答に関する知見が蓄積されてきた。しかし、気候変動の影響を予測し、温暖化に対応するための技術や、温暖化を緩和する技術を開発するためには、作物や農地の物質循環が気候変動に対してどのように応答するかを理解し、その影響が品種や栽培管理によってどの程度変動するかを明らかにすることが重要である。このような背景から、寒冷地のイネ

[‡] 解説特集「植物とCO₂」

* 連絡先 E-mail: thase@affrc.go.jp

単作地帯で実施してきた雫石FACEは2008年の実験を最後に終了し、2009年12月には、より温暖な地域で学際的な研究を展開するために、茨城県に「つくばみらいFACE実験施設」を新設した。本論文では、まずこれまでのFACE実験における収量応答を振り返った後、つくばみらいFACEで得られた最近の結果について紹介する。

2. これまでのFACE実験における増収効果

FACE実験システムは、八角形から円形に近い試験区（リングと呼ばれる）内のCO₂濃度を外気より高めるものである。リングサイズは試験地によって様々であるが、通常リングの直径が8 m以上で、圃場単位で反復を設けたものが大規模FACEと呼ばれる。2012年現在、作物を対象とした大規模FACEは世界に6か所あり、いずれも今世紀半ばを想定した550 ~ 600 ppmのCO₂濃度条件の影響を研究している³⁾。制御方法については、いくつかの方法が提案されてきた^{4,5)}が、現在の作物FACEは、リング周辺に設置した放出チューブのうち風上側から純CO₂を放出するものが主流で、リング中央のCO₂濃度を設定濃度に保つよう自動制御する。

各地で実施されたFACE実験の結果は、メタ解析⁶⁾や総説において取り上げられている⁵⁾。CO₂の濃度を外気よりも約200 ppm 高めると、C₃植物の光合成は、30~40%程度促進され⁷⁾、乾物重、ひいては収量が増加することが報告されている。イネの場合、雫石、中国FACEの結果から、高CO₂による増収は14%程度で、収量構成要素では主に穂数の増加が増収に大きく貢献していた⁸⁾。欧米で実施されたコムギ、オオムギ、ダイズ、テンサイなどのC₃光合成回路を持つ主要作物を対象としたFACE実験でも、ほぼ10~20%程度の増収率が報告されている⁹⁻¹¹⁾。C₄光合成回路を持つトウモロコシやソルガムでは、土壌水分が十分にある場合にはFACEによる増収はほとんど認められなかった^{9,12)}。また、C₃植物でも、バレイショやワタのように、30%を超えるような大きな増収効果が認められるものがあるなど、高CO₂応答には大きな種間差があることも知られている⁹⁾。

FACE実験の結果は、しばしば温室や人工気象室などの閉鎖系におけるCO₂応答と比較され、FACEによる増収率は、閉鎖系における増収率よりも、小さい傾向にあることが指摘されている^{13,14)}。しかし、

FACE実験ではCO₂濃度の変動が自然条件のものよりも大きく、それによって高CO₂の影響を過小評価しているとの指摘もある¹⁵⁾。このように、今のところ、将来の環境を模倣する完璧な実験系は存在しない。閉鎖系実験では、多くの品種の同時比較や、群落や生態系応答の調査は難しいが、CO₂濃度、温度条件などを、高い精度で制御することができる。FACE実験は、環境制御精度では閉鎖系に劣る上に、気温の制御が難しいなどの問題はあるが、閉鎖系では扱えないような多数の品種の検定や群落応答、生態系応答を取り扱うことが可能である。今できることは、それぞれの実験系の利点をうまく活用して、定量性の高い予測や適応技術の開発につなげることである。また、異なる実験系の比較に加えて、気候条件の異なる地点、年次のFACE実験の結果の相違を詳細に解析することも、有効な手法と考えられる。新たに設置したつくばみらいFACEは、イネFACE実験の地点間比較においても、重要な貢献が期待される。

3. つくばみらいFACE実験拠点の概要

つくばみらいFACE実験拠点は、水田を対象としたFACE実験としては、1998年に開始した雫石FACE、2001年に開始した中国江蘇省FACEに続く3地点目の水田FACEとして、2009年12月に設置された。緯度としては、雫石FACE、中国FACEの中間に位置し、双方との比較が可能である。同地は小貝川の流域で、周辺には30 ha 以上の比較的均質な沖積土壌の水田が広がる¹⁶⁾。図1に示すように、0.5 ha 前後の水田（長辺100 m）4筆を借り上げ、それぞれに高CO₂処理区と外気CO₂区を設けた。各処理区（リング）の大きさは、多くの品種や栽培条件を検定できるよう、雫石町の直径12 m、面積120 m²対して、直径17 m、約240 m²に倍増した。実験は2010年の栽培シーズンから開始し、現在も継続中である。CO₂制御方法は雫石と同様であるが、雫石FACEと同等あるいはそれ以上の制御精度を得ることができた¹⁷⁾。試験区内には、雫石FACE実験で用いた品種に加え、来歴や形態特性の異なる品種、水地温を約2°C高める水地温上昇区、窒素施肥水準の区などを設けて、CO₂と各種要因の組み合わせがイネの成長、収量、品質などに及ぼす影響を研究している。

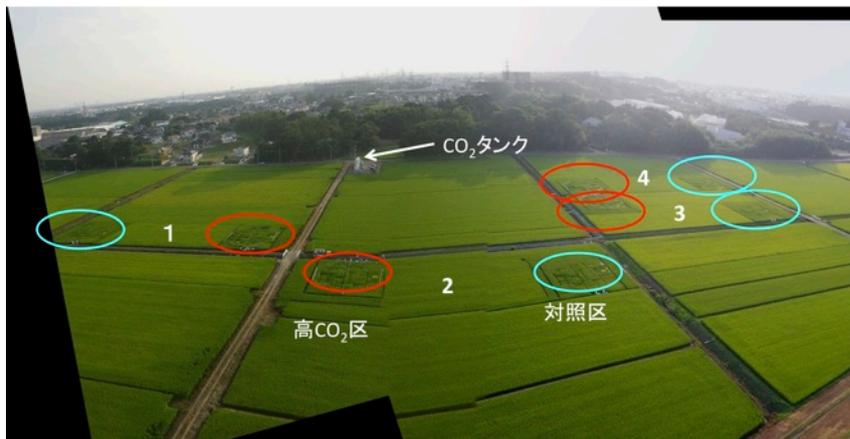


図1 つくばみらいFACE実験拠点4筆の水田において、それぞれ高CO₂区(赤丸)と対照区(青丸)を配置。

4. 雫石とつくばみらいにおける高CO₂による増収効果

雫石における7年とつくばみらいにおける2年に共通に用いた品種「あきたこまち」の高CO₂による増収効果を比較した¹⁶⁾。生育期間中の平均気温は、雫石で18.4~21.4°Cであったのに対し、つくばみらい市は24.2~25.2°Cで、幅広い温度条件で増収効果を比較できた。同一品種の高CO₂応答を、複数のFACE地点で比較したのは、他の植物種を含めても例がない。対照区と高CO₂区での平均収量はそれぞれ578 g m⁻²と654 g m⁻²で、13%の増収が認められた¹⁸⁾。

しかし、高CO₂による収量への影響は、毎年の温度条件で異なり、最低気温を記録した冷害年次(雫石2003年、生育期間中の平均気温18.4°C)には認められず、その他の年次では、増収はするものの、その程度は高温になるとともに低下する傾向が認められた

(図2左)。高CO₂による増収率を、地上部全重と収穫指数(全重に占める収量の重量割合)から解析すると、地上部全重の増加率と温度には有意な関係が見られず(図2中)、収穫指数は低温、高温条件でマイナスとなる傾向が認められた(図2右)。高CO₂による光合成の促進は、高温条件で高まるものと考えられている¹⁹⁾。しかしながら、生育期間を通じた乾物生産においては、高CO₂による影響は、高温条件で高まる傾向は認められなかった。一方、金ら¹⁸⁾、Matsui et al.²⁰⁾は、チャンバー実験から、高温による不稔が高CO₂条件で悪化し、収穫指数も低下することを報告した。最も高温であったつくばみらい2010年において、あきたこまちの出穂・開花期頃の最高気温は、不稔発生の閾値とされる34~35°C²¹⁾であった。これまでの報告どおり、高CO₂によって気孔コンダクタンスは低下し、その結果群落温度はFACE区の方が

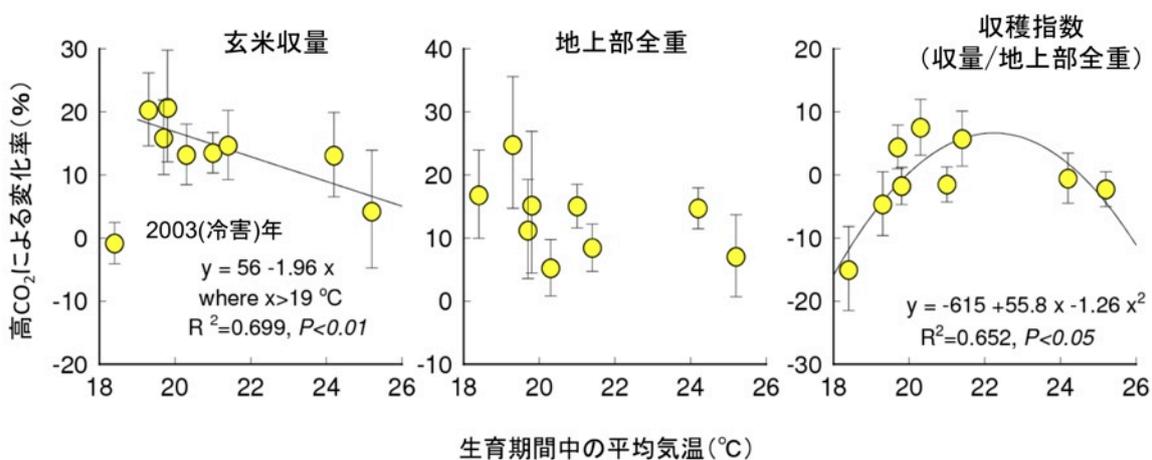


図2 FACE実験を実施した9年(雫石7年、つくばみらい2年)の生育期間中の平均気温と、共通品種として用いた「あきたこまち」の玄米収量(左)、地上部全重(中)、収穫指数(収量/地上部全重)(右)との関係

Haegawa et al.¹⁶⁾から。縦棒は平均値の標準誤差。1998-2000年のデータはKim et al.²³⁾、2003および2004年のデータはShimono et al.²⁴⁾から。

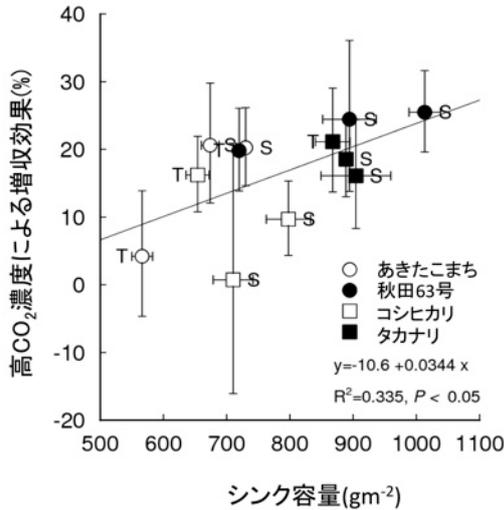


図3 高CO₂による玄米収量の変化率と品種のシンク容量の関係

雫石（2007、2008年）、つくばみらい（2010年）の結果。Hasegawa et al.¹⁶⁾から。縦棒は平均値の標準誤差。ただし、シンク容量は水田面積当たりの粒数と成熟時の玄米1粒重の積で、全粒が登熟した場合の潜在収量を示す。ここで示したシンク容量は、各品種、各年次の高CO₂区と対照区の平均値。シンボル脇のアルファベットは試験地を示す（S—雫石、T—つくばみらい）。

高まった。実際、2010年のあきたこまち稔実率は、FACE区において対照区よりも低い傾向にあり、そのことが収穫指数の応答にも影響したものと考えられる。異なる温度条件下での高CO₂による増収効果については、さらなる検証が必要であるが、9年間のあきたこまちの応答からすると、温暖化した場合には、高CO₂濃度による増収効果が期待どおりに発揮されず、予測よりも低くなる可能性が示唆された。

5. FACEによる増収効果の品種間差異

あきたこまちに加え、形態特性の異なる3品種を2地点のFACE実験で比較した（試験年、2007、2008、2010年）。高CO₂による増収率は品種間でも有意に異なった。また、いずれの地点でも、粒（もみ）数の多い「タカナリ」と、粒の大きい「秋田63号」で増収率が高い傾向にあった。これらの特性は、品種の潜在的な収量を示すシンク容量（すべての粒が完全に充実した場合に想定される収量で、全粒数と1粒重の積で表される）を高める性質である。実際、シンク容量が大きい品種の場合に、高CO₂による増収率も高いことが示された（図3）。

つくばみらいでのFACE実験では、さらに多くの品種を用いて高CO₂の影響を調査した。その結果、高CO₂濃度による各品種の増収率には、3～36%の広い範囲で変動することがわかった。高CO₂応答の品種間差異について、収量構成要素による重回帰分析を行ったところ、穂数、一穂粒数など、シンク容量に関する構成要素が重要であったが、それらに加えて、登熟の良否が関わる登熟歩合の向上も、増収効果を高めた重要な要素であることがわかった（図4）。これらは、高CO₂による増収効果を遺伝的に高める際に重要な知見である。一方、乾物生産の高CO₂応答における品種間差異は、収量ほどは大きくなかったことから、ここで認められた品種間差異は、主に大きなシンクを確保し、そこに十分な光合成産物を供給することで得られたものと考えられる。乾物生産の高CO₂応答を向上させて増収を図るためには、ソース機能の遺伝的変異に関する研究も重要になるものと考えられる。

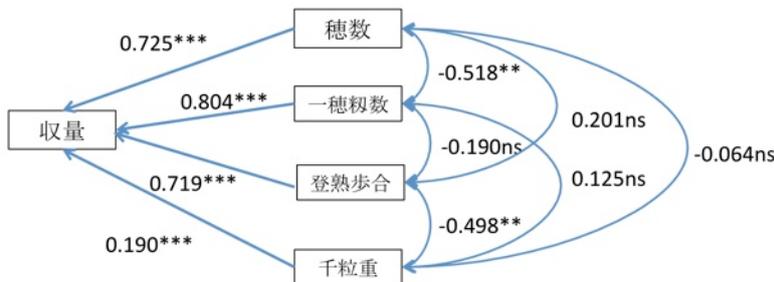


図4 つくばみらいFACEにおける8品種の高CO₂による増収効果の品種間差異に及ぼした収量構成要素の影響¹⁶⁾

片矢印に添えられた数値は各収量構成要素が高CO₂による収量増加に及ぼした影響の標準化重回帰係数。収量構成要素間の両矢印に添えられた数値は相関係数。*** および** は、それぞれ回帰係数あるいは相関係数が、0.1、1% の水準で有意であることを、nsは有意でないことを示す。

6. 今後の展望

FAO（国際連合食糧農業機関）の報告では、増加し続ける世界の人口を養うため、2050年までに主要作物の生産量を、現在よりも70%程度増加させることが必要とされる²²⁾。農地面積の拡大には制約もあることから、これを気候変動条件下で達成するためには、気候変動が作物生産に及ぼす影響のメカニズムを理解し、新たな品種や栽培技術の開発が不可欠である。FACE実験は、そのための

実証的研究手法として重要な役割を果たすことが期待されるが、現在、農作物を対象としたFACE実験は、世界で6か所のみ（特にイネでは2か所のみ）で、日本で実施した2地点のFACE実験の結果は、世界的にも貴重なデータと考えられる。今後、さらに世界のFACE研究者の連携を深めて、地点や作物種を超えた横断的解析を進め、収量予測モデルの予測精度の向上、高CO₂環境に適応した品種の開発に役立てたい。

FACEでは、作物のCO₂応答とともに、土壌-作物系の物質循環に及ぼす気候変動の影響も重要な研究対象である。気候変動下での炭素動態は、農業の気候変動緩和効果を知る上で最も重要な要素であるが、炭素の循環速度は窒素動態が密接な関連を持つ。本稿では十分に紹介できなかったが、つくばみらいにおいては、炭素に加えて窒素の動態にも着目した研究を展開している。さらに、これらの変化をつかさどる土壌中の微生物の変化を対象とした研究にも着手している。高CO₂は、直接的には光合成・蒸散という気孔を介したガス交換に影響するが、その影響は食料生産や物質循環にかかわる様々なプロセスに波及する。つくばみらいFACEでは、作物学、農業気象学、大気環境科学、土壌学、微生物学などの学際的な研究チームで、気候変動に対する農耕地の応答の仕組みを解明し、気候変動への適応・緩和技術を検証する試みを継続する予定である。

Received March 18 2013, Accepted March 25, 2013,
Published April 30, 2013

参考文献

1. Fisher, B., Nakicenovic, N., Alfsen, K., Corfee Morlot, J., De la Chesnaye, F., Hourcade, J.-C., Jiang, K., Kainuma, M., LaRovere, E., Matysek, A., Rana, A., Riahi, K., Richels, R., Rose, S., Van Vuuren, D., and Warren, R. (2007) Issues related to mitigation in the long term context. in *Climate Change 2007: Mitigation. Contribution of Working Group III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Metz, B., Davidson, O. R., Bosch, P. R., Dave, R., and Meyer, L. A. Eds.) pp. 169-250, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
2. 小林和彦 (2001) FACE (開放系大気CO₂増加) 実験. 日作紀 70, 1-16
3. Meehl, G. A., Stocker, T. F., Collins, W. D., Friedlingstein, P., Gaye, A. T., Gregory, J. M., Kitoh, A., Knutti, R., Murphy, J. M., Noda, A., Raper, S. C. B., Watterson, I. G., A.J., W., and Zhao, Z.-C. (2007) Global Climate Projections. in *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K. B., Tignor, M., and Miller, H. L., Eds.), pp. 747-845, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
4. Ainsworth, E. A., Beier, C., Calfapietra, C., Ceulemans, R., Durand-Tardif, M., Farquhar, G. D., Godbold, D. L., Hendrey, G. R., Hickler, T., Kaduk, J., Karnosky, D. F., Kimball, B. A., Körner, C., Koornneef, M., Lafarge, T., Leakey, A. D. B., Lewin, K. F., Long, S. P., Manderscheid, R., McNeil, D. L., Mies, T. a, Miglietta, F., Morgan, J. a, Nagy, J., Norby, R. J., Norton, R. M., Percy, K. E., Rogers, A., Soussana, J.-F., Stitt, M., Weigel, H.-J., and White, J. W. (2008) Next generation of elevated [CO₂] experiments with crops: a critical investment for feeding the future world. *Plant Cell Environ.* 31, 1317-1324.
5. Leakey, A. D. B., Ainsworth, E. a, Bernacchi, C. J., Rogers, A., Long, S. P., and Ort, D. R. (2009) Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. *J. Exp. Bot.* 60, 2859-2876.
6. Long, S. P., Ainsworth, E. a, Rogers, A., and Ort, D. R. (2004) Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *Ann. Rev. Plant Biol.* 55, 591-628.
7. Ainsworth, E. A., and Rogers, A. (2007) The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. *Plant Cell Environ.* 30, 258-270.
8. Hasegawa, T., Shimono, H., Yang, L., Kim, H. Y., Kobayashi, T., Sakai, H., Yoshimoto, M., Loefflering, M., Ishiguro, K., Wang, Y., Zhu, J., Kobayashi, K., and Okada, M. (2007) Response of rice to increasing CO₂ and temperature : recent findings from large-scale free-air CO₂ enrichment (FACE) experiments. in *Science, Technology, and Trade for Peace and Prosperity* (Aggarwal, P. K., Ladha, J. K., Singh, R. K., Devalumar, C., and Hardy, B. Eds.) pp. 439-447, Macmillan India, Ltd., Los Banos, Philippines and New Delhi, India.
9. Kimball, B., Kobayashi, K., and Bindi, M. (2002) Responses of agricultural crops to free-air CO₂ enrichment. *Adv. Agron.* 77, 293-368.
10. Morgan, P. B., Bollero, G. A., Nelson, R. L., Dohleman, F. G., and Long, S. P. (2005) Smaller than predicted increase in aboveground net primary production and yield of field-grown soybean under fully open-air [CO₂] elevation. *Global Change Biol.* 11, 1856-1865.
11. Weigel, H. -J., and Manderscheid, R. (2012) Crop growth responses to free air CO₂ enrichment and

- nitrogen fertilization: Rotating barley, ryegrass, sugar beet and wheat. *Eur. J. Agron.* 43, 97-107.
12. Leakey, A. D. B., Uribelarrea, M., Ainsworth, E. A., Naidu, S. L., Rogers, A., Ort, D. R., and Long, S. P. (2006) Photosynthesis, productivity, and yield of maize are not affected by open-air elevation of CO₂ concentration in the absence of drought. *Plant Physiol.* 140, 779-790.
 13. Long, S. P., Ainsworth, E. A., Leakey, A. D. B., Nosberger, J., and Ort, D. R. (2006) Food for thought: lower than expected crop yield stimulation with rising CO₂ concentrations. *Science* 312, 1918-1921.
 14. Ainsworth, E. A. (2008) Rice production in a changing climate: a meta-analysis of responses to elevated carbon dioxide and elevated ozone concentration. *Global Change Biol.* 14, 1642-1650.
 15. Bunce, J. A. (2012) Responses of cotton and wheat photosynthesis and growth to cyclic variation in carbon dioxide concentration. *Photosynthetica* 50, 395-400.
 16. Hasegawa, T., Sakai, H., Tokida, T., Nakamura, H., Zhu, C., Usui, Y., Yoshimoto, M., Fukuoka, M., Wakatsuki, H., Katayanagi, N., Matsunami, T., Kaneta, Y., Sato, T., Takakai, F., Sameshima, R., Okada, M., Mae, T., and Makino, A. (2013) Rice cultivar responses to elevated CO₂ at two free-air CO₂ enrichment (FACE) sites in Japan. *Function. Plant Biol.* 40, 148-159.
 17. Nakamura, H., Tokida, T., Yoshimoto, M., Sakai, H., Fukuoka, M., and Hasegawa, T. (2012) Performance of the enlarged Rice-FACE system using pure CO₂ installed in Tsukuba, Japan. *J. Agric. Meteorol.* 68, 15-23.
 18. 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.
 19. Long, S. P. (1991) Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations: Has its importance been underestimated? *Plant Cell Environ.* 14, 729-739.
 20. Matsui, T., Namuco, O. S., Ziska, L. H., and Horie, T. (1997) Effects of high temperature and CO₂ concentration on spikelet sterility in indica rice. *Field Crops Res.* 51, 213-219.
 21. Satake, T., and Yoshida, S. (1978) High temperature-induced sterility in indica rices at flowering. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 47, 6-17.
 22. Bruinsma, J. (2009) The resource outlook to 2050. By how much do land, water use and crop yields need to increase by 2050? in *Technical papers from the Expert Meeting on "How to Feed the World in 2050"* pp. 1-33, Rome, 12-13 October 2009.
 23. Kim, H. Y., Lieffering, M., Kobayashi, K., Okada, M., Mitchell, M. W., and Gumpertz, M. (2003) Effects of free-air CO₂ enrichment and nitrogen supply on the yield of temperate paddy rice crops. *Field Crops Res.* 83, 261-270
 24. Shimono, H., Okada, M., Yamakawa, Y., Nakamura, H., Kobayashi, K., and Hasegawa, T. (2008) Rice yield enhancement by elevated CO₂ is reduced in cool weather. *Global Change Biol.* 14, 276-284.

Testing the Response of Rice to Elevated [CO₂] at the Tsukuba FACE Facility

Toshihiro Hasegawa^{1,*}, Hidemitsu Sakai¹, Takeshi Tokida¹, Hirofumi Nakamura²
 Kentaro Hayashi¹, Yasuhiro Usui¹, Mayumi Yoshimoto¹, Minehiko Fukuoka¹

¹National Institute for Agro-Environmental Sciences

²Taiyokeiki Co. Ltd.