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*

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: 温度傾斜型 CO₂ 濃度制御チャンバー (TGC) を用い、2 段階の CO₂ 濃度 ($\cong 350 \mu\text{LL}^{-1}$, $690 \mu\text{LL}^{-1}$) と 4 段階の温度条件とを組み合わせる生育させた水稻 (アキヒカリ) 個体群の収量およびその構成要素器官の生長反応を 1991 年と 1992 年の 2 作期について検討した。実験に供した温度範囲は、全生育期間の平均気温として 1991 年は 27.2~31.1°C, 1992 年は 26.0~29.3°C であった。約 2 倍増の CO₂ 濃度 ($690 \mu\text{LL}^{-1}$) 処理による水稻の最大増収率は最も低温、すなわち現行の外気温もしくはそれに近い温度条件下で得られ、1991 年と 1992 年にそれぞれ 40% と 22% であった。この収量増加は、主として CO₂ 濃度倍増処理による単位面積当たりの穎花数の増加に帰せられ、登熟歩合や粒重に対する CO₂ 濃度の効果は相対的に小さかった。CO₂ 濃度倍増処理による穎花数の増加率、ひいては増収率の年次間差異は、N 施肥量の年次間の違い (1991 年: 24 g N m^{-2} , 1992 年: 12 g N m^{-2}) を反映した結果と考えられる。一方、現行の気温より高温条件下における収量は、CO₂ 濃度にかかわらず、気温上昇に伴って急激に低下した。気温上昇にともなう減収程度は CO₂ 濃度倍増区で大きい傾向にあり、高温条件下では収量に対する CO₂ 濃度の効果がみられなくなった。高温条件下での収量低下の原因はまず高温による不稔穎花の増加に求められ、次に不完全登熟粒の増加にあった。不稔穎花の発生は開花期の日最高気温の平均値と最も密接に関係していることが認められた。

キーワード: 穎花数, 温度傾斜型 CO₂ 濃度制御チャンバー, 気温, CO₂ 濃度, 収量, 水稻, 不稔。

Effects of Elevated CO₂ Concentration and High Temperature on Growth and Yield of Rice II. The effect on yield and its components of Akihikari rice: Han Yong KIM, Takeshi HORIE, Hiroshi NAKAGAWA and Kuniyuki WADA (*Faculty of Agriculture, Kyoto University, Sakyo-ku, Kyoto 606, Japan*)

Abstract: Yield and its component organs of rice (cv. Akihikari) were examined for populations grown under two different CO₂ concentrations (350 and $690 \mu\text{LL}^{-1}$) $\times$ four temperature regimes in temperature gradient chambers (TGCs) in two cropping seasons of 1991 and 1992. The temperature treatments ranged 27.2~31.1°C in 1991 and 26.0~29.3°C in 1992 on average over the entire growth period. The relative yield increases by nearly doubling the CO₂ concentration under the lowest temperature conditions were 40% and 22% in 1991 and 1992, respectively. These yield increases were mainly attributable to the increased spikelet number per unit area by elevated CO₂, whereas the CO₂ effects on ripening percentage and weight of single grain mass were relatively small. The difference in the CO₂ enhancement rate in the spikelet number and hence in the yield between the two years was considered to reflect the difference in the nitrogen (N) application rate, as total amounts of N applied were 24 g m^{-2} in 1991 and 12 g m^{-2} in 1992.

With the increase in temperature, yields at ambient and elevated CO₂ concentrations decreased drastically with a more pronounced reduction with elevated CO₂, resulting in no CO₂ enrichment effect on rice yield at higher temperatures. The yield decline at higher temperatures was primarily due to an increase in the number of sterile spikelets and slightly due to the increase in imperfectly ripened grains. The spikelet sterility was most closely related to the daily maximum temperature averaged over the flowering period.

Key words: Air temperature, CO₂ concentration, Rice, Spikelet number, Sterility, Temperature gradient chamber, Yield.

本研究は、大気中の温室効果ガス (CO₂) 濃度の上昇とそれに伴って予測されている地球温暖化が各地域の水稻の生育・収量に及ぼす影響を評価するモデルの開発に必要な基礎的データを得ようとするものである。

著者らは、前報⁶⁾において、生育温度を異にして長期間にわたり通常大気の約 2 倍の CO₂ 濃度を与

えた水稻個体群の発育、分けつや葉面積の生長、乾物生産および根系の発達など栄養器官の生長を中心に検討した。その結果、高 CO₂ 濃度環境下では、発育 (出穂) が促進され、その促進程度は高温で大きいこと、分けつと乾物生産量は生育時期によらず顕著に増加するが、葉面積の拡大は生育初期のみに認められること、およびそれらに及ぼす温度の影響は比較的小さいことを示した。さらに、CO₂ 濃度の倍増処理は水稻乾物生産を 24% 増加させ、それ

* 一部は、第 195 回講演会 (1993 年 4 月) において発表。

に及ぼす温度の影響は小さいことを明らかにした。これらにつづき本報では収量およびそれを構成する生殖器官の生長について報告する。

長期間にわたる CO₂ 濃度倍増処理が水稻収量に及ぼす影響についてのデータは、他の高経済性作物に比べ非常に限られて^{1,4,7,18)} あり、それに温度の影響を考慮したデータはさらに限られている^{1,4)}。CO₂ 濃度を通常大気の約 2 倍に高めたときの水稻の増収率についての過去の研究では、Baker ら¹⁾ の 6% から Ziska & Teramura¹⁸⁾ の 73% に至るまで、かなりの大きな差異がみられる。これは、高 CO₂ 濃度に対する水稻の収量反応が CO₂ 以外の環境要因によって強く影響されることを示唆するものである。その環境要因としては、光および N を含む無機養分などがあるが、とくに、高温不稔との関係で温度の影響が大きいと考えられる。高温不稔を視野にいった温度と CO₂ 濃度の複合的影響を適切に評価するには、これまでの研究で行われている昼・夜温処理のみならず、気温の日・季節変化の影響までを考慮する必要がある。そこで、本研究では可能な限り自然条件に近い環境下で CO₂ 濃度と温度の複合処理が可能な TGC 装置 (Horie ら³⁾) を用い、長期間の CO₂ 濃度と温度の複合処理が水稻個体群の収量とその構成要素に及ぼす影響を明らかにしようとした。

材料と方法

実験は、水稻品種アキヒカリを供試し、1991 年と 1992 年の 2 作期について、前報⁶⁾ と同一の温度傾斜型 CO₂ 濃度処理装置 (TGC) 2 棟を用いて、自然 CO₂ 濃度 ($\cong 350 \mu\text{LL}^{-1}$) と CO₂ 濃度倍増 ($690 \mu\text{LL}^{-1}$) 区を設定して行った。各 TGC 内の設定温度区、栽培管理および施肥量なども前報と同一であるので、以下、調査方法のみについて述べる。

収量調査は、1991 年は各 CO₂ × 温度処理区ごとに 3 株、1992 年は 6 株のすべての穂を対象とした。ただし、両年とも高温区では穎花の不稔に伴う遅れ穂が発生したので、正常的な穂（以下、遅れ穂を除く収量とする）とは区別して調査を行った。また、TGC 内の開口部に近接し、外気温に最も近い温度区（外気温区、26.0～27.5℃）以外の温度区では CO₂ 濃度にかかわらず、登熟歩合が非常に低かったため、m² 当たりの総粒数、そして稔実歩合と稔実粒千粒重を主な収量構成要素とし、稔実粒重を収量とした。すべての粒を対象に、比重 1.00 と 1.06

の濃度別塩水選を行い、粒の比重が 1.00 以下、1.00～1.06 および 1.06 以上のものに分け、さらに比重 1.00 以下の粒については、触手により不稔粒（子房の発達認められない粒）と早期発育停止粒に区分した。これらの測定値をもとに、全粒を不稔粒、早期発育停止粒（比重 1.00 以下）、不完全登熟粒（比重 1.00～1.06）および登熟粒に分類し、それらの割合を求め、温度および CO₂ 濃度との関係を検討した。

結 果

1. 収量とその構成要素

2 カ年の収量およびその構成要素を第 1 表に示した。収量は、生育期間の平均気温が外気温もしくはそれに近い温度条件下（1991 年：27.2～27.6℃、1992 年：26.0～26.1℃）では、CO₂ 濃度倍増処理によって顕著な増収が認められ、両年を通じて CO₂ 濃度が約 $350 \mu\text{LL}^{-1}$ の自然 CO₂ 濃度区では稔実粒収量が $607\sim 681 \text{ g m}^{-2}$ であったのに対し、 $690 \mu\text{LL}^{-1}$ の CO₂ 濃度倍増区のそれは $818\sim 882 \text{ g m}^{-2}$ であった。しかし、温度条件が外気温より高温側に移るにつれ両 CO₂ 濃度区とも収量の急激な低下が見られ、また、その低下程度は自然 CO₂ 濃度区より CO₂ 濃度倍増区の方で、そして 1991 年より 1992 年の方でそれぞれ大きい傾向にあった。収穫指数 (HI) は、1991 年の外気温区を除いて、全般的に CO₂ 濃度倍増区で低く、収量の温度反応をおおむね反映した結果となった。

一方、収量構成要素についてみると、穎花数は、両年とも CO₂ 濃度倍増処理によって顕著に増加した。これは CO₂ 濃度倍増処理により穂数と 1 穂穎花数がともに増加したことによる。これらの収量構成要素は、CO₂ 濃度にかかわりなく概して高温ほど低くなる傾向にあった。すなわち、第 1 図に示すように、穎花数は両 CO₂ 濃度区とも移植あるいは処理開始後幼穂分化期までの気温との間に負の相関が認められ、稔実率の低下とともに高温による減収の原因となっていたことがわかった。稔実歩合は、両年とも外気温条件下では CO₂ 濃度倍増処理により若干向上したものの、高温になるにつれて収量とほぼ同様の CO₂ 濃度および温度反応を示した。したがって、高温条件下での収量は実験年次、CO₂ 濃度によらず主に稔実歩合に支配されたといえる。一方、千粒重は、外気温条件下では高 CO₂ 濃度区でやや大きかったが、50%以上の不稔（稔実歩合

Table 1. Yield and its components of Akihikari rice grown at different temperature regimes under ambient ($350 \mu\text{LL}^{-1}$) and elevated ($690 \mu\text{LL}^{-1}$) CO_2 concentrations.

Years	CO_2 conc. (μLL^{-1})	Mean air temp. ($^{\circ}\text{C}$)	Paddy yield (g m^{-2})	Number of			Fertility (%)	1000 grain weight (g)	HI (%)
				panicles (m^{-2})	spikes ($\times 10^4 \text{m}^{-2}$)	spikes panicle $^{-1}$			
1991	350	27.2	607	380	3.19	83.9	92.3	20.6	39.3
		28.3	665	380	3.38	88.9	92.3	21.3	38.2
		29.2	551	367	3.34	91.0	84.1	19.6	35.4
		30.6	350	333	2.48	74.5	74.3	19.0	23.6
	690	27.6	882	418	4.29	102.6	94.4	21.8	45.5
		28.3	699	407	4.15	102.0	86.9	19.4	38.4
		29.4	540	387	3.80	98.2	72.5	19.6	32.6
		31.1	296	427	3.30	77.3	52.8	17.0	16.2
1992	350	26.0	681	413	4.00	96.8	90.2	18.9	49.8
		27.0	586	363	3.50	96.8	86.7	19.3	45.6
		28.0	575	358	4.09	114.4	77.7	18.1	38.2
		29.2	121	329	3.25	97.7	23.0	16.2	9.9
	690	26.1	818	446	4.49	100.7	91.1	20.0	47.0
		26.9	458	400	4.23	105.8	55.5	19.5	29.5
		27.8	99	383	4.10	108.7	14.0	17.2	9.2
		29.3	11	429	4.39	102.6	2.7	9.3	2.0

That yield and 1000 grain weight are represented as dry weight.

Fig. 1. Relationship between number of spikelets per unit area and average air temperature over the period from treatment initiation to panicle initiation under ambient ($350 \mu\text{LL}^{-1}$, open symbols) and elevated ($690 \mu\text{LL}^{-1}$, closed symbols) CO_2 concentrations.
*: Statistically significant at 5% level.

50%以下) を発生させるような高温条件下では CO_2 濃度にかかわらず著しく低下し, 1992 年の CO_2 濃度倍増の 29.3°C 区では 9.3 g に過ぎず, 高

温環境は稈歩合の低下のみならず, 穎花のサイズや稈歩合への同化産物の転流にも強く影響していることがうかがわれた。

そこで, 温度上昇に伴ってより急激な千粒重の低下が見られた 1992 年の稈歩合を対象に, 3 水準の登熟程度別の粒数を調べ, 全稈歩合のなかで各々の粒の占める割合を求め, それと稈歩合への同化産物の転流量が最も多いと思われる期間, すなわち, 穂揃後 10 日間¹⁷⁾ の平均気温および CO_2 濃度との関係を第 2 図に示した。登熟粒数 (比重 1.06 以上) は, 外気温条件下では CO_2 濃度倍増処理区 (右) で 10% 程度高く, 早期発育停止粒 (比重 1.00 以下) 数も少なくなったが, 不完全登熟粒 (比重 1.00~1.06) 数は自然 CO_2 濃度区のそれとほとんど変わらなかった。穂揃後 10 日間の平均気温 28.8°C 以上の温度条件では CO_2 濃度にかかわらず温度上昇につれ登熟粒数の割合が急激に低下する一方, 早期発育停止粒の割合が大幅に増加した。温度上昇に伴う登熟粒数の減少および早期発育停止粒数の増加の程度は自然 CO_2 濃度区よりも CO_2 濃度倍増区の方が大きい傾向にあり, 穂揃後 10 日間の平均気温 31°C 以上の温度域では稈歩合のほぼ 100% が早期発育停止粒であった。

Fig. 2. Percentage of fully developed (A), partially developed (B) and undeveloped grain (C) as a function of average temperature over 10 days after the full heading under ambient (left) and elevated (right) CO₂ concentrations in 1992 experiment.

2. 開花期の気温と不稔および収量

水稻の高温不稔が開花期前後の気温、特に開花時の気温に支配される¹⁴⁾ことから、開花時の気温の指標として出穂日を中心とする前後3日の計7日間の日最高気温の平均値をもとめ、それと稔実歩合との関係を第3図に示した。稔実歩合は、実験年次によらず開花期の気温条件に強く支配され、CO₂濃度倍増処理区と自然CO₂濃度区でそれぞれ35°Cと36°Cを越すと、高温による不稔が発生し始め、それより高温になるにつれて、稔実歩合は急激に低下した。その低下程度は両CO₂濃度区間で有意差は認められなかった ($1.119 \text{ ns} < t(0.05, 14) = 2.145$) もの、CO₂濃度倍増区の方が大きい傾向にあった。また、不稔発生の臨界温度もCO₂濃度倍増区が約1°C低く、約50%の不稔を発生させる開花時の最高気温についてみても、自然CO₂濃度区では39.5°Cと推定されたのに対し、CO₂濃度倍増区では38.0°Cと推定された。このように開花期の高温は不稔を誘発し、稔実歩合を低下させ、さらに前報⁶⁾に報告した多くの遅発分げつあるいは遅れ穂の発生の原因となった。

以上のように、高温条件下での収量低下の主因は不稔穎花の発生にあり、そしてCO₂濃度倍増区でより低い温度で不稔が発することが明らかになった。そこで、高温不稔の発生と最も関係の深い出穂期を中心とする7日間(開花期)の日最高気温の平均値と遅れ穂による補償収量を含めた全稔実収量との関係を各年度のCO₂濃度区ごとに求め、第4

Fig. 3. Percentage of fertility as a function of daily maximum air temperature averaged over flowering period for rice grown under ambient (open symbols) and elevated (closed symbols) CO₂ concentrations.

図に示した。開花期の気温が高いほど不稔率が高かったため、遅れ穂とその穎花数も高温区ほど多かったが、それによる収量の補償力はきわめて小さく、したがって全収量は第1表に示された遅れ穂を除く収量をわずかに上回る程度に過ぎなかった。遅れ穂による収量の補償力が小さかったのは、出穂期以降も引き続き高温によりその穎花の多くがまた不稔となったりあるいは成熟に至らなかったためであった。

Fig. 4. Paddy rice yield as a function of daily maximum air temperature averaged over flowering period for rice grown under ambient (open symbols) and elevated (closed symbols) CO₂ concentrations.

1991年よりも1992年の方が出穂期前後7日間の最高気温が高く、かつ1991年はポット植個体の群落状配置そして1992年は碎水田栽培と、両年の実験条件が異なったことなどを反映して稈実収量の温度反応には年次間差異が認められた。しかし、自然CO₂濃度区とCO₂濃度倍増区の収量の相対的關係は両年とも類似していた。第4図の結果をもとに開花期の気温（出穂期前後7日間の平均日最高気温）とCO₂濃度倍増による収量増加率との關係を推定するため、第4図のそれぞれ年度の各CO₂濃度区の稈実収量（Y, g m⁻²）と開花期最高気温（T, °C）との關係を次式で近似した。

$$Y = -15.2 T^2 + 1001 T - 15842.8 \quad (1991 \text{ 年, } 350 \mu\text{LL}^{-1} \text{ 区, } r^2 = 0.999)$$

$$Y = -5.9 T^2 + 301.7 T - 2680.9 \quad (1991 \text{ 年, } 690 \mu\text{LL}^{-1} \text{ 区, } r^2 = 0.994)$$

$$Y = -38.4 T^2 + 2796.4 T - 50220 \quad (1992 \text{ 年, } 350 \mu\text{LL}^{-1} \text{ 区, } r^2 = 0.952)$$

$$Y = 4.2 T^2 - 499.2 T + 13424.5 \quad (1992 \text{ 年, } 690 \mu\text{LL}^{-1} \text{ 区, } r^2 = 0.977)$$

上の諸式を用いて、各年度の各CO₂濃度区ごとの収量を開花期の平均日最高気温別に求め、自然CO₂濃度区の収量に対するCO₂濃度倍増区のその比率（自然CO₂濃度区の収量=1）として第5図に示した。CO₂濃度倍増処理による増収程度は開花期の気温条件に大きく支配されることが明らかに

Fig. 5. Relative enhancement rate by nearly doubled CO₂ (690 μLL⁻¹) concentration in paddy yield as a function of daily maximum air temperature averaged over flowering period.

なった。すなわち、CO₂濃度倍増化による増収率は、開花期の平均日最高気温が32°Cのときには約40%であったが、気温の上昇とともに低下し37°Cでは0%となった。このことは、CO₂濃度倍増処理の増収効果は開花期の最高気温が32°Cから37°Cに至るまで1°Cの昇温ごとに約8%ずつ低下することを示している。さらに、37°C以上の温度範囲でのそれは負の値となったが、これは、主としてCO₂濃度倍増区の稈実歩合が自然CO₂濃度区のそれより低かった（第3図）ことを反映している。ただし、37°C以上の温度範囲ではいずれのCO₂濃度区においても収量の絶対値が極めて小さく、若干の収量変化にもその比率は大きく変動するので、高温下でのCO₂濃度倍増化による減収率データはおおよその値を与えているにすぎない。

3. 現行の気温条件下でのCO₂濃度倍増が収量とその構成要素に及ぼす影響

以上の結果を踏まえて、一部の稲作地帯を除けば高温不稈障害が栽培上ほとんど問題にならない現行の気温条件下で、CO₂濃度だけが2倍増した場合の収量変化およびそれを支配する作物体要因について、1991年と1992年の外気温区のデータをもとに検討を行った。すでに第1表でも指摘したことであるが、第6図に示すように外気温区の収量はCO₂濃度倍増により、1991年と1992年にそれぞれ40%と22%の増収が認められた。この増収率の年次間差異は穎花数増加率の年次間差異とほぼ一致してお

Fig. 6. Relative enhancement rate by doubled CO₂ (690 μLL⁻¹) concentration in yield and its components for rice grown under current temperature conditions in 1991 and 1992.

り、これは、増収率は主に穎花数の増加程度によって決定されることを示している。穂数と千粒重は年次によらず、それぞれ10%と5%程度増加したが、増収への寄与率は穎花数に比べ小さかった。外気温区の収穫指数（HI）は、1991年はCO₂濃度倍増処理により約16%向上したのに対し、1992年は5%程度低下した。このように収穫指数が低下したのは、前報⁶⁾に示したように、1992年はCO₂濃度倍増による顕著な乾物生産の増加に比べ穎花数の増加が相対的に少なかったためと考えられる。

考 察

本報告では、自然CO₂濃度およびCO₂濃度倍増環境下で生育した水稻の収量とそれを構成する生殖器官の生長におよぼす温度の影響について検討を行った。以下、現行気温のもとでCO₂濃度が倍増した場合とそれより高温条件の場合の影響に分け、その結果を考察する。

1. 現行気温条件下でのCO₂濃度の影響

現行気温条件下でCO₂濃度が倍増した場合、収量とその構成要素についてみると（第1表、第6図）、CO₂濃度倍増処理により収量は増収したが、その増収率は1992年の22%から1991年の40%まで変動した。CO₂濃度倍増処理による増収は、両年とも、おもに穂数および1穂穎花数増加に基づく単位面積あたりの穎花数の顕著な増加に求められた。ほかに登熟粒数、千粒重および稔実歩合の増加も増収に幾分貢献していたが、それらの貢献度は穎花数に比べ小さかった。従って、収量増加率の年次

変動は主として穎花数増加率の年次間差に起因していた。CO₂濃度倍増処理は水稻の幼穂分化期ごろまでの窒素（N）吸収を促進すること⁵⁾および、水稻の単位面積当たり穎花数が幼穂形成期から穎花分化期ごろにかけてのN保有量と密接な関係にあること^{2,8,12)}から考えると、CO₂濃度倍増処理による穎花数の増加はN吸収量の増加に帰することができ。したがって、穎花数の増加率ひいては増収率にみられる年次間の差異（第6図）はN施肥量（1991年は24 g m⁻²、1992年は12 g m⁻²）や施肥方法の違いのためN吸収の促進率に年次間差が生じたことによるといえる。

収穫指数は、CO₂濃度倍増により穎花数が十分に確保された1991年（自然CO₂濃度区対比30%増）には約16%高まり、Imai et al.⁴⁾の報告と一致したが、穎花数の増加程度が15%程度に止まった1992年は自然CO₂濃度区を若干下回った。この結果と前報⁶⁾の乾物生産量の増加程度とを考えあわせると、1992年はCO₂濃度倍増による乾物生産の大きな増加量（28%）を十分に受け入れられるほどの穎花数、すなわち、シンクの拡大が相対的に小さかったため、収穫指数が高くならなかったと思われる。

以上を要約すれば、現行の気温条件下においてCO₂濃度が倍増した場合の水稻の収量の増加程度は、それによって増加する乾物生産を十分に受容できるほどの穎花数の確保いかににかかわっており、それには幼穂形成期から穎花分化期ごろにかけてのN管理の影響が大きいと考えられる。

CO₂富化とイネの収量との関係についてはこれまでにImaiら⁴⁾、Kimball⁷⁾、Bakerら¹¹⁾、Ziska & Teramura¹⁸⁾により研究・解析が行われ、通常大気約2倍のCO₂濃度環境下での収量もしくは穂重は、23～72%⁴⁾、13～39%⁷⁾、6～58%¹¹⁾、32～73%¹⁸⁾増加することが報じられているが、研究者間、あるいは同一研究者の結果においても増収率にかなりの変異が見受けられる。この差異は温度、N施肥量、光条件、栽培方法や品種などの違いを反映して表れていると考えられる。特に、本実験と同様に群落条件下でCO₂富化を行った場合（Bakerら¹¹⁾）の増収率は、ポット植えの孤立個体ないしはそれに近い条件下で得られた増収率よりも低いことが認められる。これは前報⁶⁾に示したように、群落条件下では光が生長の制限要因として強く作用するため、CO₂濃度の影響が相対的に小さくなること

によると考えられる。

これまでの研究結果から、CO₂ 濃度倍増化による増収の直接的な要因としては、穂数の増加^{1,4,18)}、穎花数の増加⁴⁾、登熟粒数の増加¹⁾ および登熟期間の延長⁴⁾ が指摘されており、本研究の結果とおおむね一致するが、本研究では CO₂ 濃度倍増により、出穂期は早まったものの、生育後半の葉の枯れ上がり⁹⁾ が早く⁹⁾、登熟期間の延長は認められなかった。

2. 高温条件下での CO₂ 濃度の影響

現行の気温よりも高温条件下での CO₂ 濃度倍増処理が収量とその構成要素に及ぼす影響についてみると、外気温より高温側では、CO₂ 濃度によらず、収量の急激な低下がみられた (第1表)。この気温上昇にともなう減収は、主として開花期の高温による不稔の発生に起因する稔実率の低下に基づいているものの、単位面積当たりの穎花数および登熟粒数の減少の影響も無視できない (第1図、第2図)。開花期の高温による稔実率の低下程度は、両 CO₂ 濃度区間で有意差は認められないものの、CO₂ 濃度倍増区で大きい傾向にあった (第3図)。

植物の環境反応はその生育相によって異なり、また、本研究のように気温の日・季節変化を許容する環境下で、各々の生育相において植物が経験する気温条件が異なる場合、平均気温よりも収量構成要素器官が感受性を示す生育相の気温がより重要である。例えば、1992 年は全生育期間の平均気温が1991 年より全体的に 1~2°C 低かったにもかかわらず、気温上昇にともなう稔実率および収量の低下がより激しかったのは、開花期の気温が高く、不稔が多発し、稔実率が著しく低下したからである。Sataka & Yoshida¹⁴⁾ と松井・堀江⁹⁾ は、水稻穎花の受精は開花時の気温に最も高い感受性を示し、そのときの高温が柱頭への花粉の付着と花粉の発芽に影響し、不稔をおこすと報告している。また、佐藤ら¹⁵⁾ は、高温による不稔の原因は開薬不能薬の多発と充実不良花粉の発生にあるとしている。一方、単位面積当たり穎花数と気温の関係について、Munakata¹¹⁾ は、穎花数は出穂前 40 日から 20 日までの気温と密接に関係し、22~23°C をピークとしてある温度に至るまで温度上昇につれ減少することを報告しており、本研究の結果とよく一致した。

通常、粒重もしくは登熟歩合は穎花当たりの利用可能炭水化物あるいは乾物が多いほど高くなるが、高温条件下では不稔が多発し、乾物/稔実粒が顕著に増大されたにもかかわらず、稔実粒のなかで登熟

粒の占める割合は非常に低く、不完全登熟粒や早期発育停止粒の割合が高かった (第2図)。高温条件下での登熟不良は、呼吸増加による炭水化物の不足¹⁰⁾、老化物質の早期蓄積¹³⁾、粒の炭水化物受入能力の早期喪失¹⁶⁾ などがその原因として指摘されているが、本研究では、乾物/稔実粒は十分にあったこと (28°C 以下では 0.043 g/粒、30.5°C 以上では 0.37 g/粒) から考えると、炭水化物の不足のために登熟不良になったとは考えにくく、後者の 2 つの要因がかかわっていたと考えられる。高 CO₂ 濃度が生育後期の葉の老化を促進すること⁹⁾ から、CO₂ 濃度倍増区の穂の枝梗には、より早期に老化物質の蓄積がおこり、そのため、高温下における登熟程度は自然 CO₂ 濃度区を下回ったのではないと思われる。一方、開花期の高温は不稔を介し、多数の遅れ穂を生じさせていたが、引き続き高温により遅れ穂の穎花もまた不稔となったり、あるいは成熟に至らなかったため、それによる収量の補償力はきわめて小さかった (第4図)。したがって、本研究において収量は、稔実率を支配する開花期の気温によって大部分が決定されていたといえよう。

そこで、開花期の 7 日間の平均日最高気温を関数とする収量を求め、自然 CO₂ 濃度区の収量と CO₂ 濃度倍増区のそれとの相対的關係 (自然 CO₂ 濃度区の収量=1) を検討した (第5図)。その結果、CO₂ 濃度倍増処理の増収効果は開花期の気温に強く影響されることが明らかになった。すなわち、水稻の収量に対する CO₂ 濃度倍増処理は開花期の気温条件によって 32°C のときの約 40% の増収から 40°C のときの約 40% の減収をももたらしていることが分かった。この場合、増収効果は 32~36°C の温度範囲で認められるが、この温度範囲内でも高温ほどその値は小さくなった。一方、37°C 以上の気温条件下では、CO₂ 濃度倍増処理によって水稻収量は自然 CO₂ 濃度区よりも減収することが示唆された。これは、第3図に示されているように、開花期の高温による稔実率の低下程度が CO₂ 濃度倍増区で大きかったからである。ただし、この開花期高温不稔に及ぼす CO₂ 濃度の影響については、気温以外にも受精過程に影響すると思われる相対湿度もしくは飽差や風速などの影響をも含めてさらに検討する必要がある。

以上を総合すれば、CO₂ 濃度倍増によって乾物生産量の増大⁹⁾ を通じて単位面積当たりの穎花数が増加し、現行の気温条件 (26~27.5°C) 下では水稻

収量は22~40%増収するが、その増収率は主として穎花数の増加程度にかかっていることが示唆された。一方、大気中のCO₂濃度の倍増時に予測されるような高温条件下では、水稻の乾物生産や穎花数は増えるものの、開花期から登熟期の気温次第では、高温不稔と不完全登熟稲の多発により、現在よりも減収することもあり得ることが本実験より示唆された。この場合、同一気温条件下でもCO₂濃度倍増下の方が自然CO₂濃度下よりも不稔歩合および不完全登熟歩合ともに高まる傾向にあったが、それが如何なる機作に基づいているかについては今後の重要な研究課題である。

引用文献

1. Baker, J.T., Allen Jr., K.J. Boote, 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.
2. 長谷川利弘・N.G. Seligman・堀江 武 1989. 水稻の生育・生産過程に及ぼす窒素栄養の影響に関するシステム解析. 第1報 m²当り穎花数におよぼす窒素の影響. 日作紀 58(別1): 16—17.
3. Horie, T., H. Nakagawa, 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.
4. 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.
5. 金 漢龍・堀江 武・中川博視・和田晋征・瀬尾 充 1994. 高温・高CO₂濃度環境がイネの生育・収量に及ぼす影響. 第6報 アキヒカリとIR36のN吸収とその利用効率について. 日作紀 63(別1): 122—123.
6. ———— 1996. 高温・高CO₂濃度が水稻の生育・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.
7. Kimball, B.A. 1983. Carbon dioxide and agricultural yield: An assemblage and analysis of 430 prior observations. *Agron. J.* 75: 779—788.
8. 小林和広・堀江 武 1994. 水稻の穎花ならびに枝梗分化に及ぼす生殖生長期の体内窒素の影響. 日作紀 63: 193—199.
9. 松井 勤・堀江 武 1992. 高温・高CO₂濃度環境がイネの生育・収量に及ぼす影響. 第2報 開花期高温不稔における高温感受性時期と花粉発芽について. 日作紀 61(別1): 148—149.
10. 松島省三・和田源七 1960. 水稻の収量成立と予察に関する作物学的研究. 第52報 水稻の登熟機構の研究. 日作紀 28: 44—45.
11. Munakata, K. 1976. Effects of temperature and light on the reproductive growth and ripening of rice. *Proc. Symp. on Climate and Rice. IRRI, Los Baños, Philippines.* 187—210.
12. 村山 登 1982. 収穫漸減法則の克服. 養賢堂, 東京. 36—63.
13. 中山治彦 1969. 水稻における穂の老化現象. 第1報 稲の老化と脱水素酵素作用の減退. 日作紀 38: 338—342.
14. Satake, T. and S. Yoshida 1978. High temperature induced sterility in indica rices at flowering. *Jpn. J. Crop Sci.* 47: 6—17.
15. 佐藤 庚・稲葉健五・戸沢正隆 1973. 高温による水稻の稔実障害に関する研究. 第1報 幼穂形成期以降の生育時期別高温処理が稔実に及ぼす影響. 日作紀 42: 207—213.
16. ———— 1976. 水稻の高温稔実障害に関する研究. 第5報 稔実期の高温による稲の炭水化物受入能力の早期減退について. 日作紀 45: 156—161.
17. 塚口直史・堀江 武・大西政夫 1995. 水稻の登熟支配要因とその品種間差異に関する研究. 第1報 日本晴および密陽23号の登熟初期の利用可能炭水化物量と登熟. 日作紀 63(別1): 156—157.
18. 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.