

水稻生育のコンピューターシミュレーション（第1報）

稻 村 達 也・古 山 賢 二・徳 山 博 康

Computer Simulation of Rice plants Growth. I.

Tatsuya INAMURA, Kengi KOYAMA and Hiroyasu TOKUYAMA

緒

言

実験材料および方法

水稻の生育・収量と気象との関係を解析する方法としては、両者間の統計学的な解析から導かれる重回帰式¹⁾などがある。この統計学的な収量予測モデルは数学的厳密性が保たれているため、当面の収量予測等に良く使用されている。しかし、このモデルは、モデルを組み立てるために使用したデータの範囲（地域・年次）を大きく超えて使用することはできない。さらに、生育過程における気象の影響を動的に捉えることが困難であるという問題点が指摘されている。このようなことから最近では、気象と作物の生育・収量との関係を作物の生理・生態面から動的に捉える非統計的なモデルが研究・開発されている。この種のモデルは、気象と作物の生育・収量との関係に関与する生理・生態的および物理的な経過を逐次積み上げて作成したプロセス積上げ型と、それを簡便化した簡略型に分けられている⁴⁾。

筆者らは、乾田直播水稻における重回帰式による生育・収量の予測モデルを作成し、高収管理の重要な分岐点を見出した。しかし、ここで作成されたモデルの適用できる範囲は解析に用いた標本群に限定され、新しい環境条件をもつ所への適用には限界があった。

そこで、本研究は水稻における非統計的な生育・収量の動態予測モデルの作成を、——つまり単なる生産予測にとどまらず——、農業生産のリスク分析や安定多収作期の策定などが可能なモデルの開発を目的としている。本報告はその第一歩として“IWAKI モデル”³⁾を参考に、圃場で栽培した水稻個体群から得られたデータをもとに、上記の内容に沿った時間軸を考慮したシミュレーション・モデルを作成しようとするものである。すなわち、1981年、'83年および'84年の3ヶ年水稻を同一作期で圃場栽培し、部位別乾物重、葉面積および葉身中チッソ濃度等の推移を調査し結果をモデル化したところ、水稻生育の動態を乾物重の動きとして説明できるモデルが作成できたので報告する。

1. 試験区の構成と栽培条件

水稻個体群の部位別乾物重、葉面積および葉身中チッソ濃度等の推移に及ぼす年次（気象）や栽培密度の影響を調べるために、奈良農試圃場において第1表に示す6通りの異なる条件下水稻を栽培した。いずれの年次とも中生品種“あそみのり”を用い、乾糲100g/箱の播種量で30~35日間箱育苗した。なお、生育を均一にするため'83、'84年の移植は手作業で実施した。

'81年は半発酵牛糞施用区を、'83、'84年には栽培密度の異なる区を設け、水稻個体群の生育量を変化させた。また'83年は6月中旬から7月中旬にかけて低温が続き、逆に'81、'84年はおおむね夏から秋にかけての高温年となつたため結果的に、気象条件の異なる条件下で水稻を生育させることができた。

各試験区の大きさは'81年が50m²、'83、'84年は300m²であり、個体群として取り扱いが可能と判断された。除草、病害虫防除および水管理等の栽培管理は慣行によった。

2. 調査方法

各年次とも1区20株の生育調査個体を設け、約2週間隔で草丈と茎数を調査した。生育調査の翌日に、生育調査個体の茎数の推移を目やすに生育中庸な3~5株を抜きとり、葉面積（'83、'84年）測定後通風乾燥し、部位別（葉身、葉鞘、稈、穂、根および葉身、葉鞘の枯死部）乾物重を測定した。

各部位への同化産物の分配率は、一定期間毎の各部位の乾物重の増加量と全乾物重の増加量より求めた。例えば、葉身への分配率は次式より求めた。

$$\frac{\Delta F}{Pn} = \frac{F2 - F1 + Fd}{(F2 + C2) - (F1 + C1) + (Fd + Cd)}$$

第1表 試験区の構成

	年次	播種日	移植日	栽植密度	出穗期	成熟期	備考
A 1	1981	5月10日	6月15日	30×18cm	8月29日	10月25日	半発酵牛糞 2.5 t / 10a
A 2	1981	5月10日	6月15日	30×18cm	8月29日	10月25日	
A 3	1983	5月15日	6月15日	30×10cm	8月26日	10月24日	乾燥牛糞 2.5 t / 10a, ベントナイト 1 t / 10a
A 4	1983	5月15日	6月15日	30×20cm	8月26日	10月24日	同上
A 5	1984	5月15日	6月15日	30×10cm	8月27日	10月22日	乾燥牛糞 2.5 t / 10a
A 6	1984	5月15日	6月15日	30×20cm	8月27日	10月22日	同上

△F: 葉身の増加量 Fd: 葉身の枯死量

Pn: 純同化量 Cn:n 時点での非光合成系の乾物重

Fn:n 時点での葉身乾物重 Cd: 非光合成系の枯死量

葉身中のチッソ濃度は、乾物重を測定した葉身をケルダール分解し、セミ・ミクロ法により測定した。

群落吸光係数は、群落上の水平照度を 100 とした場合の群落内水平照度（相対照度）を、群落相対照度計をもちいて測定し、上記試料を層別に刈取り、層別の葉面積を測定し次式より求めた。

$$\ln \frac{I}{I_0} = -K F$$

I : 任意の高さにおける群落内水平照度

I₀ : 群落上における水平照度

F : 任意の高さより上層にある葉の葉面積指数

K : 群落吸光係数

各試験区とも成熟期に茎数・草丈が平均値に近い 5 個体を抜き取り、収量構成要素の調査を行った。収量調査は 1 区 2 ケ所の円形坪刈りを実施した。

日平均気温および日日射量は場内観測であり、日長時間は理科年表より求めた。なお、正午の最大日射は次式より求めた。

$$I_0^M = 1.031 R^M + 34.3$$

$$R^M = 2R/D$$

I₀^M: 正午の最大日射 (KLUX)

R: 日日射量 (ly) D: 日長時間 (hr)

実験結果

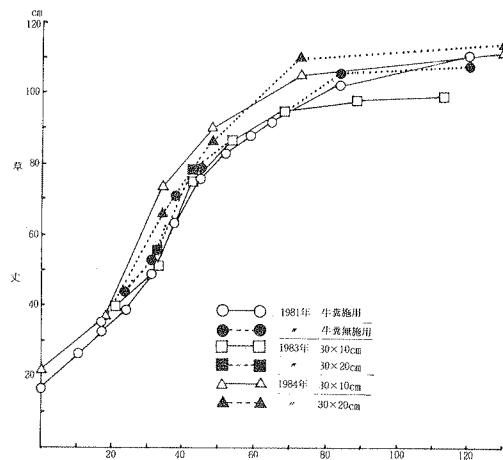
1. 水稻生育の調査結果

1) 生育の概要

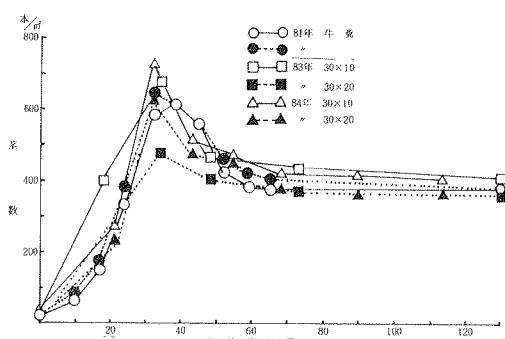
3ヶ年 6 試験区の移植時点での苗の形質を第2表に、

第2表 年次別で見た移植時の苗質

	草丈	葉令	乾物重		
			葉身	葉鞘+稈	根
		cm	mg/本	mg/本	mg/本
1981年	17.2	3.2	13.3	18.0	6.2
1983年	18.0	3.4	13.5	17.8	8.7
1984年	22.0	3.6	16.5	22.4	7.6



第1図 移植後日数で見た草丈の推移



第2図 移植後日数で見た茎数の推移

草丈と茎数の推移を第1、2図に示す。各試験区とも草丈は移植後75日目（出穂期）頃にはほぼ最高となり以後微増した。'84年の草丈が常に高く推移し、成熟期における草丈は'84年、'81年そして'83年の順となった。

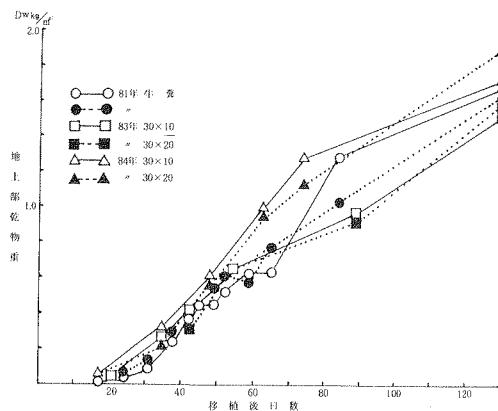
一方、茎数は移植後30～35日目頃に最高となり、以後漸減しながら同55日目頃（幼穗形成期）より一定となつた。全生育期間を通じて密植区が粗植区より常に多くなり、量高分ケツ期の茎数は'83年の粗植区で480本/

m^2 と極端に少なくなったが、成熟期における茎数（穂数）はどの区とも400本/ m^2 前後となつた。

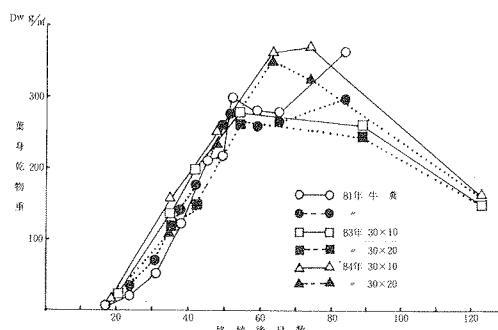
次に乾物生産の動態を知るために、地上部乾物重、葉身乾物重および葉面積指数（LAI）の推移を、第3、4、5図に示す。地上部乾物重は直線的に増加しているが、葉身乾物重とLAIは出穂期頃に最大に達した後、登熟期には漸減した。3要素とも常に密植区の生長曲線が高く推移し、密植区における旺盛な生育が良く示されている。

以上から、年次間では'81年は秋まさり型、'83年は6月から7月の低温による生育量のやや不足した生育型、そして'84年は全般に旺盛な生育型を示し、処理間では牛糞施用区および密植区が旺盛な生育型を示した。

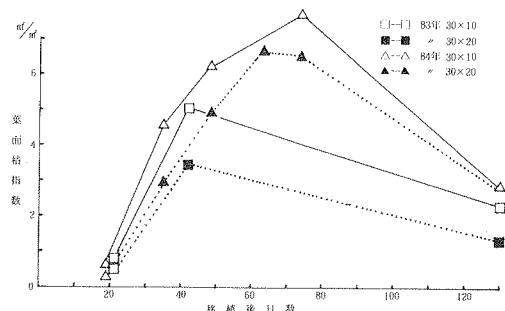
3ヶ年の収量構成要素などを第3表に示す。最終の全乾物中に占める収量の比率（収穫指数）は環境条件にかかわらず一定とされているが²⁾、年次によって0.33から0.40まで変動した。しかし、同一年次では牛糞施用の有無、栽植密度等の処理が異っても収穫指数はほぼ一定であった。



第3図 移植後日数で見た地上部乾物重の推移



第4図 移植後日数で見た葉身乾物重の推移



第5図 移植後日数で見た葉面積指数の推移

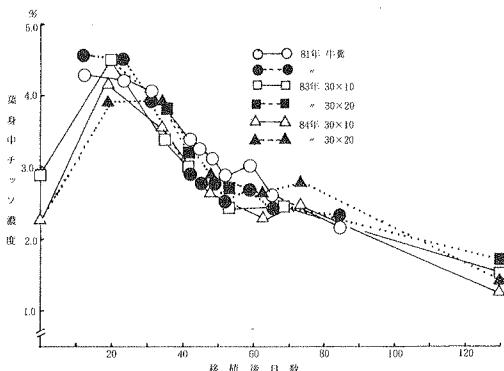
第3表 収量構成要素、収量および収穫指数

	穂数 本/ m^2	穎花数 百個/ m^2	登熟歩合 %	千粒重			全乾物重 kg/a	収穫指数※
				g	粗玄米重 kg/a	精玄米重 kg/a		
A 1	牛糞30×18	379	312	6.70	22.9	6.78	169.9	0.399
A 2	30×18	379	277	8.06	24.0	6.60	164.4	0.401
A 3	30×10	415	285	8.75	22.9	6.06	160.7	0.377
A 4	30×20	365	287	8.54	22.3	5.98	165.0	0.362
A 5	30×10	408	310	8.76	24.0	6.38	185.0	0.345
A 6	30×20	367	319	8.06	23.9	6.67	201.5	0.331

※ 収穫指数 = 粗玄米重 / 全乾物重

2) 葉身中チッソ濃度の推移

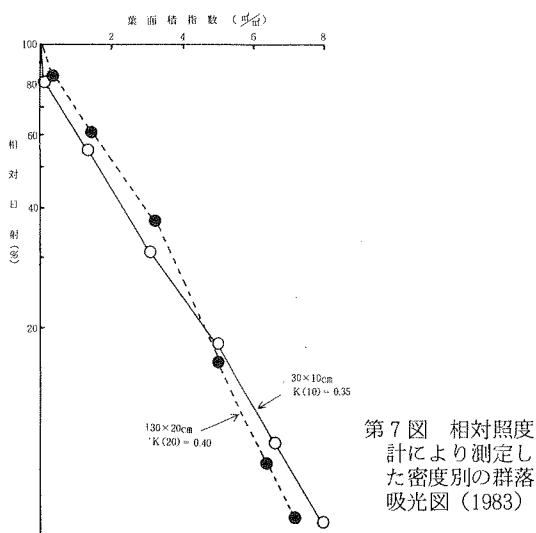
第6図に、移植直後から成熟期にいたる葉身中チッソ濃度の推移を示す。移植時のそれは'83年で2.87%、'84年で2.23%となるが、これは両年の苗質の差によると思われた(第2表)。チッソ濃度は移植後10~20日にかけて急激に上昇し、その後漸減するが幼穂形成期に相当する移植50日目より減少傾向は緩やかになり、出穂期にあたる75日目にかけて一定となった。なお、'83年と'84年ではこの期間にわずかながら増加が認められるが、その後は緩やかに減少し成熟期に1.5%前後となった。処理区では、牛糞施用区と粗植区がおおむね高く推移した。



第6図 移植後日数で見た葉身中チッソ濃度の推移

3) 群落吸光係数

'83年に測定した葉面積指数と相対照度との関係を第7図に示した。群落吸光係数は光の強さの垂直方向の減衰を特徴づける定数であり、この値が大きいほど単位LA I当りの相対照度の減少が急激である。イネ型の群落での群落吸光係数は0.3~0.5の範囲であることが多く、

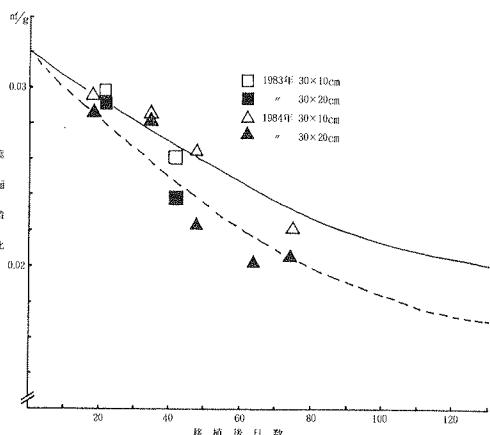


第7図 相対照度計により測定した密度別の群落吸光図(1983)

本報告では30×10cm区が0.35、30×20cm区が0.40となった。これは、30×20cm区の葉の傾斜角(水平面となす角)が30×10cm区より小さいためと思われる。

4) 葉面積比(SLA)

葉面積比は、葉身重と葉面積との間の換算に必要である。第8図に、'83、'84年に測定した葉面積比を示す。年次による差は認められず、密植区が常に高く推移した。



第8図 移植後日数で見た葉面積比(SLA)の推移

2. モデル化

1) モデルの構成

このモデルは、シミュレーション開始時(移植時)の面積当りの部位別乾物重(初期値)および気象条件を入力すれば、水稻群落の生育状態を部位別乾物重の動きとして、経時的に表わすものである。このモデルを第9図に示す。モデルは、群落の総同化、呼吸、同化産物の分配と転流、および葉身の枯死の4サブシステムより構成されている。

シミュレーションの実行には、第4表に示したデータを用いるが、気象条件は場内観測であり、水稻の生育条件はシミュレーション圃場での実測である。

シミュレーションは、6月15日の中苗移植を対象とし、品種は“あそみのり”を標準とし、6月15日から130日間をシミュレートする。

2) サブシステムの内容

① 群落の総同化

日総同化量は黒岩の式⁵⁾を応用している。

$$PI = \frac{0.2839 \times D}{A \times K} \times \ln \left(\frac{1 + \sqrt{1 + \frac{A \times K \times Q}{1 - M}}}{1 + \sqrt{1 + \frac{A \times K \times Q \times e^{(-K) \times L_o}}{1 - M}}} \right)$$

ただし、 $A = (116 - PO) / (50 \times PO)$

PI : 日総同化量 PO : 個葉の光合成速度

D : 日長時間 K : 群落吸光係数

L_o : 葉面積指数 M : 0.9

第4表 シュミレーションの入力条件

気象条件	① 日平均気温 (半旬) ② 日長時間 (旬) ③ 正午の照度 (半旬)
水稻の生育条件	① 部位別乾物重の初期値 ② 葉身中チッソ濃度の推移 ③ 群落吸光係数 (密度別) ④ 葉面積比 (密度別)

個葉の光合成速度は、葉身中チッソ濃度と正の相関を持ち、出穗前後にその値が上昇する等の季節変化を示すことが知られている。そこで、個葉の光合成速度(PO)は、葉身中チッソ濃度(N)の一次関数(P3)と、穂への同化産物の分配率(D6)の影響を14日遅れてうける光合成速度の増加分(P4)との和になると推定した。

$$PO = P3 + P4$$

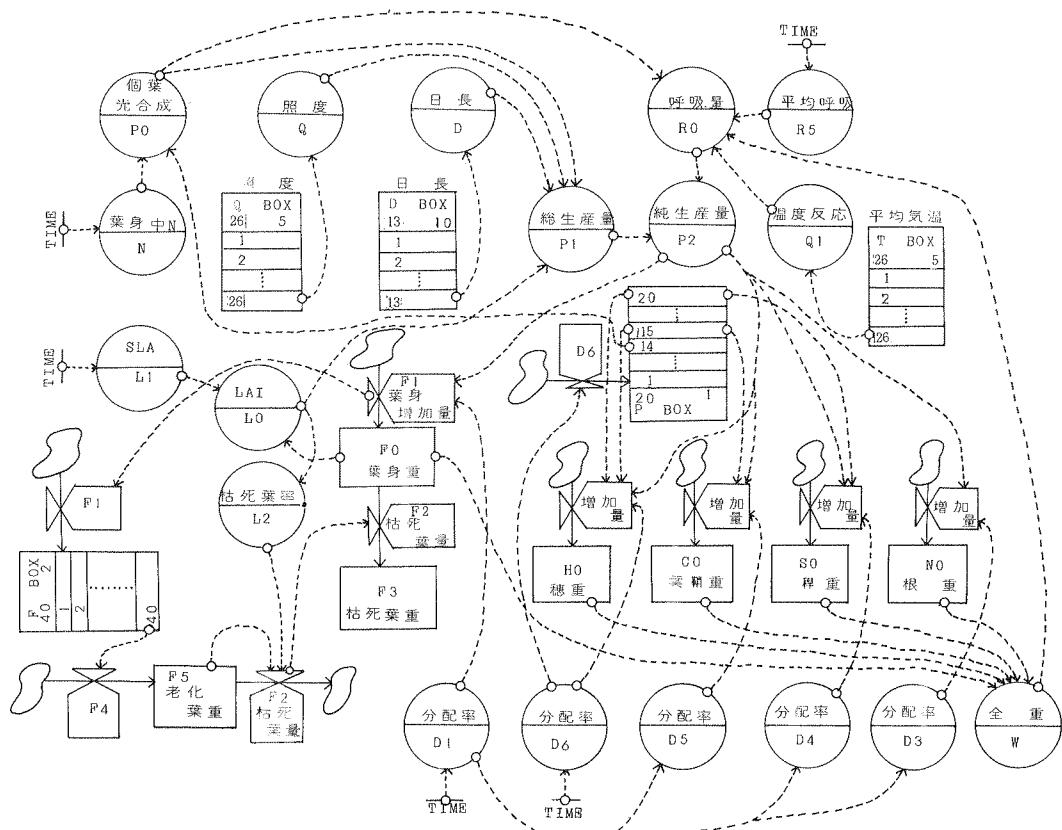
$$P3 = 9.68 \times N - 6.82$$

なお、個葉の光合成速度と葉身中チッソ濃度との関係は村田⁷⁾を参考とし、水稻の生長をモデル的に説明できるように、水稻で知られている光合成速度の値より大きく設定した。

② 呼 吸

呼吸は同化部と非同化部に分けられ、次式によって計算する。

$$RO = 0.000612 \times (18 \times R5 \times (HO + SO + CO) + 6 \times R5 \times NO + 240 \times PO \times (1 - 0.0625 \times LO) \times LO) / Q1$$



第9図 水稻個体群の生長シミュレーションモデル

RO: 日呼吸量	CO: 葉鞘量
R5: 平均呼吸率	NO: 根重
HO: 穂重	LO: 葉面積指数
SO: 稗重	Q1: 溫度反応

③ 同化産物の分配と転流

実測された部位別乾物重と全乾物重の推移より同化産物の各部位への分配率を推定するため、まず第10図に葉身への分配率の経時的变化を示す。これをもとに各分配率の基本的関係を下記の通りとした。

$$D3=0.2 \times D1$$

$$D4=1-2.2 \times D1-D6$$

$$D5=D1$$

D1: 葉身への分配率 D5: 葉鞘への分配率

D3: 根への分配率 D6: 穂への分配率

D4: 稗への分配率

同化産物の分配にも無機養分が関与し、特に栽培上で顕著な効果を持つのはチッソ栄養とされている。津野らは⁸⁾分け付期における葉身のチッソ濃度と、同化産物の葉身への分配率との間に正の高い相間を認めていた。しかし、本報告では両者間に上記の関係を認める事ができなかった。そこで、各部位における同化産物の分配率を環境条件によっても一定とし、その基本分配率を第11図に示す。

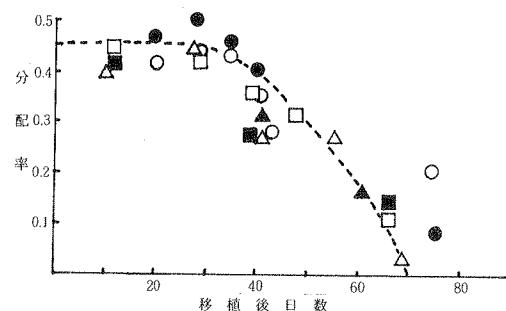
葉身への分配率は“IWAKI モデル”に比較して、減少が緩かになっている。移植時に 0.45、移植後 50 日（出穂前 25 日）に 0.4、そして移植後 75 日（出穂期）に 0.04 と減少し、その後は 0.04 で一定と設定した。根への分配率は“IWAKI モデル”的 0.6 倍と小さく設定した。穂への分配は幼穂形成期（移植後 50 日）より始まり、分配率は指數関数的に増加し、出穂期に 0.5 となり、出穂 8 日後に 0.9 と最大となり、その後は 0.9 で一定と設定した。

また、出穂後の葉鞘と稗における貯蔵養分の穂への転流が、穂への同化産物の分配速度に比例して、葉鞘で 20 日、稗で 15 日遅れて発生すると推定した。なお、モデルの中で転流は同化産物のマイナスの分配と考え、このマイナス分が穂への分配のプラス分になるとを考えた。

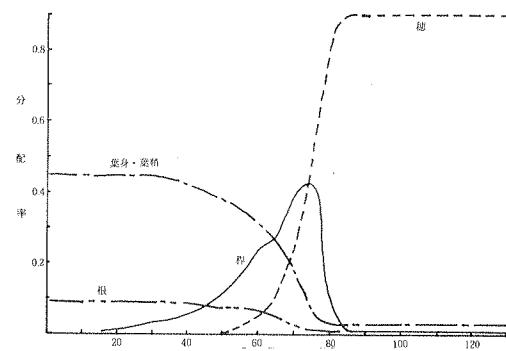
3) 群落吸光係数および葉面積比のモデル

群落吸光係数は栽植密度で異なることが判ったので、粗植区（30 × 20 cm）を 0.40、密植区（30 × 10 cm）を 0.35 とし、'81 年は粗植区と同じ 0.40 とした。

葉面積比は第 8 図で密度別にモデル化した。



第10図 葉身重の動態より計算した葉身への分配率



第11図 各部位における同化産物の基本分配率

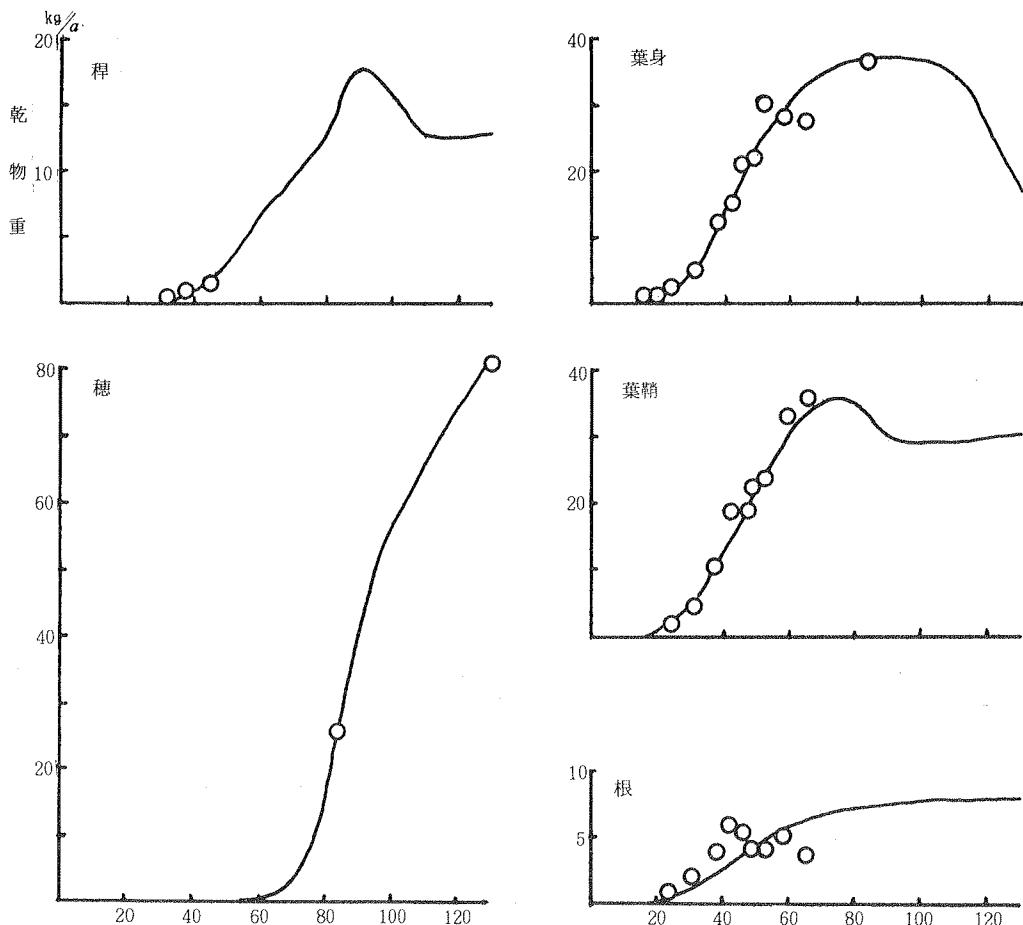
3. シミュレート結果と実測値の比較

シミュレーションの実行には、第 4 表に示す条件を入力し、結果として第 12, 13, 14 図等が得られる。

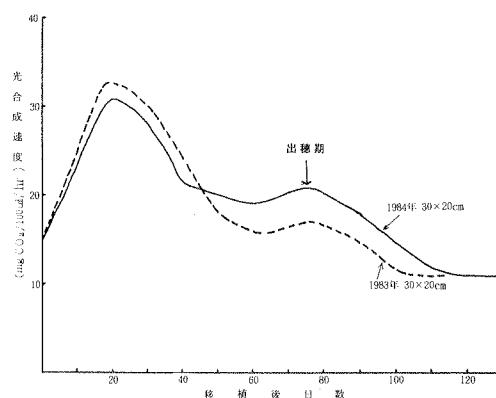
シミュレーションによる部位別乾物重の推移と実測値を比較すると、シミュレート結果は各年次とも実測値の動きと似た動向を示しており、とくに生育前半で良く一致していた。'81 年は処理差をシミュレートできたが、'83, '84 年では密度差をうまくシミュレートできず、特に粗植区で予測値が実測値を下回り、穂では逆に実測値が上回った。しかし、'83 年のやや生育量の不足した生育相および'84 年の旺盛な生育相はシミュレートできた。

個葉の光合成速度のシミュレート結果は、移植後 20 日目に最高値を示したあとは低下し、出穂期にかけてやや高揚するがその後は低下し成熟期に至る。この光合成速度の季節変化的傾向は村田⁷⁾らの報告と一致し、前述した理由により全体に高く設定されている。

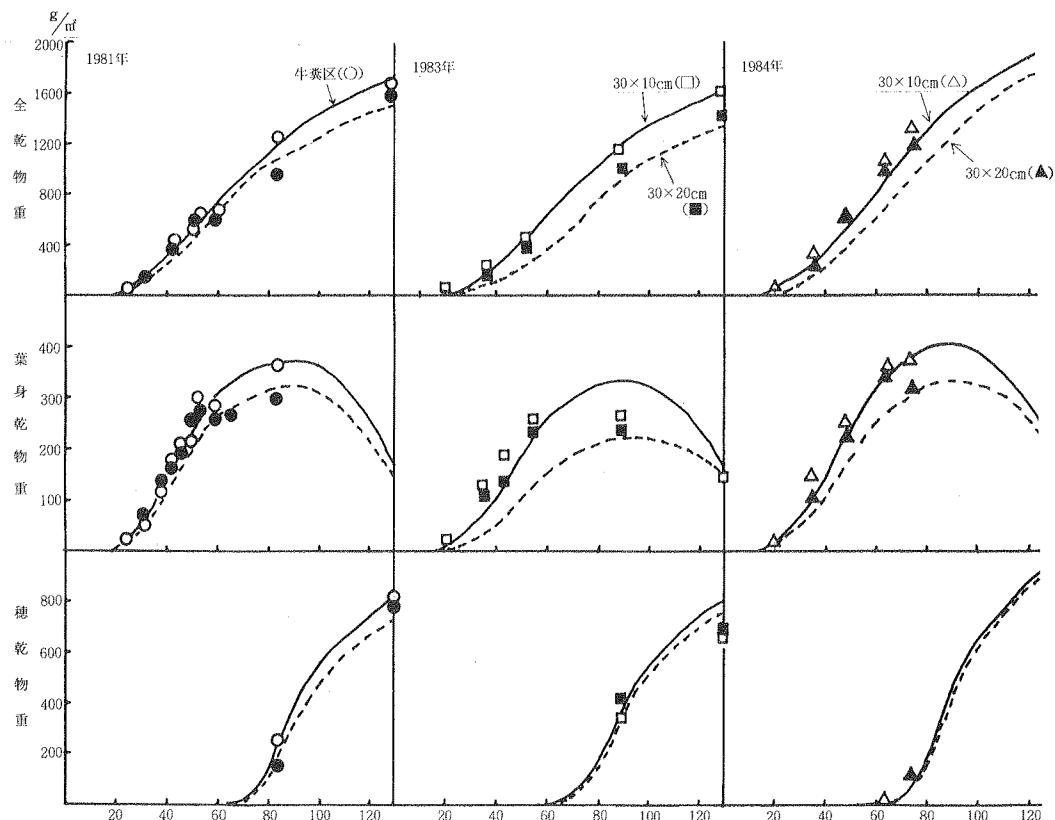
シミュレーションによる成熟期の穂重の推定値と実測された精玄米重収量を比較したところ、両者間に相関係数 0.912(1% レベルで有意) が得られた。



第12図 シミュレーションによる部位別乾物重（実線）と実測値（丸印）
(1981年 牛糞施用区 30×18cm)



第13図 個葉の光合成速度のシミュレーション結果



第14図 シミュレーションによる葉身、穂および全乾物重（実線、破線）と実測値の比較

考 察

1. 個葉の光合成速度

作物の生育・収量と気象との関係を解析する方法として、その関係を作物の生理・生態面から動的に捉える非統計的なモデルが堀江、岩城らによって開発・研究されている。本報告は、圃場栽培した水稻群落の葉身中チッソ濃度の推移、群落吸光係数および同化産物の分配率等を調査・モデル化し、“IWAKI モデル”に穂の動きおよび密度差等のシミュレート機能を追加し、水稻における非統計的な生育・収量の動態予測モデルの作成を試みたものである。

3ヶ年の水稻生育をシミュレートしたところ、その結果は水稻生育相をかなりよく定量的に説明できるが、密度差はうまく処理できず、特に粗植区で予測値が実測値を下回ることが、および穂では予測値が実測値を上回ることが明らかにされた。この事実に基づいて、ここでは原因を明らかにしつつ、今後どのような研究が必要であるかということを中心に、項目別に考察を行うこととする。

個葉の光合成速度と葉身中チッソ濃度との関係は、村田⁷⁾を参考としてモデル化されている。しかし、本シミュレーションによって水稻の生長をモデル的に説明するためには、水稻について知られている光合成速度の値より大きい値が必要であることが判った。IWAKI³⁾も同様のことを探している。

しかし、水稻葉でみられるチッソと光合成速度との関係を相関関係としてとらえる場合には、水稻の生育ステージ、穂の発育ステージおよび無機養分の濃度範囲について慎重な考慮を払うべきである。さらに、異常気象条件下の水稻の動態を十分予測できるようにするには、光合成速度に及ぼす気象の前歴の効果や適応の問題についての調査・研究が必要である。

2. 群落吸光係数

群落吸光係数は、放射や光の強さの群落内での垂直方

向の減衰を特徴づける定数であり、この値は植物体の草型、葉の透光率等により異なる。自然群落で観察される散光下の値は、イネ型の群落で0.3~0.5、密葉型で0.7~1.0であることが多い。本報告では粗植区が0.35、密植区が0.40であった。粗密による差は、粗植区における葉の傾斜角（水平面となす角）が密植区より小さく、相対照度の減衰がゆるやかとなったためと思われる。

群落吸光係数が栽植密度で異り、粗植区が密植区より大きい事が判った。しかし、この関係が水稻生育を通じて安定的なのか、今後、検討する必要がある。

群落の物質生産に対して支配的に大きな影響を及ぼしている要因は、群落吸光係数であり、ついで葉温であると、Monsi und Saeki⁶⁾は指摘している。本モデルでは、通常の気象観測での平均温度を使用しているが、今後は、外界の気象条件と作物の繁茂度等から葉温を推定する方法の確立が、群落吸光係数との関係で必要と思われる。

3. 同化産物の分配率

同化産物の各部位への分配率は、その後の拡大再生産を決定する要因である。分配率には無機養分が関与し、特に栽培上で顕著な効果を持つのはチッソ養分とされている。さらに、栽植密度が高くなると葉身への分配率が小さくなり、茎への分配率が大きくなることが知られている。しかし、本モデルでは、これらの関係を明らかにする事ができなかったため、分配率を密度処理しなかった。このため、'83、'84年の粗植区で予測値が実測値を上回ったと思われる。この事は、分配率の決定に多くのデータを提供した'81年の予測値が、実測値と良く一致したことからも理解される。

同化産物の分配パターンを環境条件との関係で調査する方法としては、ラジオアイソトープを使用する方法がある。この方法は数日から一週間程度の短期間の現象解明には適しているが、長期間の現象解明には不適とされている。そこで、水稻の全生育期間を通じての分配率の測定には、精度は劣ると思われるが、本報告で用いられた部位別の乾物生長から逆算して求めざるを得ないと考えられる。この場合、測定間隔としては、'81年に実施した1週間隔が良いと思われる。

4. モデル化

本モデルは、水稻群落の葉身中チッソ濃度の推移、群落吸光係数および同化産物の分配率等を調査・モデル化し、“IWAKI モデル”に穗の動きおよび密度差等のシミ

ュレート機能を追加したものである。結果は、密度処理には問題点が残ったが、水稻の生育相はかなりよく定量的に説明できたと思われる。

モデルとしては、穂のシミュレート機能を追加したため、かなり完成度の高いものと思われるが、枯死葉のサブシステムの検討が必要と思われる。つまり、葉面積指数との関係で発生する葉身の枯死モデルに、葉鞘部の枯死を加え、全体としての精度向上が必要と思われる。

摘要

水稻における非統計的な生育・収量の動態予測モデルを作成する目的で、圃場栽培された水稻群落の葉身中チッソ濃度、群落吸光係数および同化産物の分配率を調査し、“IWAKI モデル”に穂の動きおよび密度差等のシミュレーション機能を追加した。

1. 水稻の生育は'81年が秋まさり型、'83年は生育量のやや不足した生育型、および'84年は旺盛な生育型を示した。処理区では、牛糞施用区、密植区の生育が旺盛であった。
2. 水稻葉身中チッソ濃度は、牛糞施用区と粗植区でおおむね高く推移した。
3. 群落吸光係数は粗植区で0.40、密植区で0.35であった。この差は葉の傾斜角によると思われた。
4. 葉面積比は密植区で常に高く、密度別にモデル化した。
5. 実測された部位別乾物重の推移から同化産物の基本分配率をモデル化した。
6. シミュレート結果は、密度処理には問題点があったが、水稻の生育相はかなりよく定量的に説明できた。

引用文献

1. 広崎昭太・御子紫穆 1973. 重回帰モデルによる水稻生育制御の一方法. 農技研報 A-20 : 17-60.
2. 堀江武 1985. イネの生産の気象的評価・予測法に関する研究. 農業気象 40(4) : 331-342.
3. IwaKi, H., 1975. Computer Simulation of vegetative growth of rice plant. In: JIB synthesis Vol.11 : 105-121.
4. 久保祐雄・谷信輝 1982. 世界の食糧と異常気象 213-236. 農林統計協会.
5. 黒岩澄雄 1968. 植物群落における光要因と光合成