

気象と作物の生産過程との関係についてのシステム生態学的研究

誌名	農業気象
ISSN	00218588
巻/号	422
掲載ページ	p. 165-170
発行年月	1986年9月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



気象と作物の生産過程との関係についての システム生態学的研究

堀 江 武

(京都大学農学部作物学研究室)

1. はしがき

今を去る 21 年前に大学で作物学を専攻して、東京西ヶ原の農業技術研究所気象科に入所した私にとって、農業気象学という学問はとてもまぶしい存在でした。当時の西ヶ原の気象科には学会を代表するようなすぐれた研究者が何人もおられ、非常に斬新でかつ論理的な研究を展開しておられました。これらの先輩達がやっておられる農業気象学に比べて、私の学んできた農学は土臭く、かつ経験主義的のかたまりのように、当時の私には思えませんでした。

このように、いささか自信喪失的になりながらも、とにかくも先輩達の研究を理解しようと努め、また自分のこれからの研究の柱となるべきものを模索しました。また農技研在職 19 年間のほとんどにわたり、机を並べて指導を受けた内嶋善兵衛博士をはじめ、多くの先輩にも助言を仰ぎました。こうした中で、おぼろげながらも自分がこれから取り組むべき研究の柱のようなものが浮かびあがってまいりました。それは農業気象学で用いられている、物理的あるいは数理的な解析手法を用いて、作物の生育や収量に及ぼす気象の影響が定量的に説明・予測できるようにしよう、ということでした。つまり、それまで主として統計的な手法を用いて取り扱われていました、気象と作物の生育・収量との関係を、作物の生理・生態や微気象の知見に基づいた機構的(メカニスティック)なモデルによって動的にしかも定量的に説明、予測できるようにしよう、というものです。これこそが経験の学である作物学と演繹的色彩の強い農業気象学とを止揚する道、というような多少おおげさな考えをもっていました。

私がこのような研究を指向する大きな契機となったものの一つに、植物生理学と群落微気象学を見事に統一した論理によって、光と植物群落の物質生産との関係を説

昭和 61 年 5 月 29 日 日本農業気象学会全国大会にて発表

明、予測することに成功した Monsi, Saeki (1953) の研究があります。以後今日まで物質生産過程に着目して、気象と作物の生育・収量との関係を説明・予測するモデルを追い求めてまいりました。その過程で、同じ考え方の下に精力的に研究を展開していたオランダの de Wit 教授の門をたたいたりもしました。研究を進めていくうち、作物の環境反応の捕らえ所のない多様性・複雑性を眼のあたりにして、農学における経験と科学の止揚がいかに大変なことであるかを、身にしみて感じさせられました。その都度、裏日本育ち特有のねばり腰のようなものでしのぎながら、今日に至っているというのが実情です。

このような私の未熟な研究に対して、この度はからずも日本農業気象学会賞という、大変に荣誉ある賞を頂くことになり、光栄に思うと同時に気はずかしい気持ちで一杯でございます。私のこれまでの成果といえば、このような分野で多少なりとも、ものが言えるようになったという程度で、農業の生産現場に貢献するには、なお乗り越えねばならない課題が多くあります。そういう訳で、私はこの賞をこの研究に対する皆様からの励ましと受け止めて、今後の研究を進める糧とさせて頂きたく存じます。この機会に、これまでの私の研究を振り返るとともに、今後の展望といったことについて述べさせていただきます。

2. 研究の構想と展望

気象と作物の生育・収量との関係は、これまで主として重回帰などの統計的手法を用いて解析され、予測が試みられている。しかしこの方法には、モデルを作成するために用いたデータの範囲(地域、年次)を超えてモデルを適用できないこと、及び時間を考慮した生長、即ち生長の動態を取り扱うことが困難という二つの問題点がある。真に有効なモデルとは、作物の生育の各時点で生育現況が把握できるとともに、その後の生育の予測ができ、

栽培管理に必要な情報が得られるものである必要がある。
 本研究は、上に述べたようなこれまでの研究の問題点を踏まえた上で、図1に模式的に示すような構想と展望のもとに、気象と作物の生育・収量との関係を解明し予測しようとするものである。この構想と展望は、研究開始当初にはこれほど明確なものではなかったが、仕事を進めるうちに次第に固まってきたものである。

この研究構想は、気象と作物の生育・収量との関係を、その背後にある作物の生理・生態的あるいは微気象の物理的過程を有機的に積み上げたモデルによって説明・予測する、という考え方に基づいている。すなわち、これまでの農学研究がより基本的、本質的なものを求めて細分化されていった方向とは逆に、このように細分化されていった各分野で得られている諸法則や知見を積み上げて、気象と作物の生育・収量の関係というより大きなシステムの解明に向けて再構築しようとするものである。この再構築の過程で、各素過程における研究の不完全もしくは不十分な点が浮かび上がって来る。要するに、このモデル化研究によって、対象とするシステムにおける個と全体の関係を明かにし、システムの行動に対する論理的な説明を可能にする。これがこの研究の第1の目的である。

次に、上のような過程を経て開発したモデルを用いて、実際に栽培されている作物の生育・収量の動態の評価と予測、作物生産の気象的リスク分析、さらには作物の気候立地や安定多収作期の策定などの実際場面に貢献することが、この研究の将来展望といえる。

研究の構想と将来展望は以上のようなものであるが、実際に仕事を進めてみると研究というものとは頭で画いていたほ

どにはスムーズに行かないことを、いやと言うほど味う羽目になった。図1の左半分の領域で、モデルを組み立てては崩すということの繰り返しが続いた。この研究を開始して20年があつという間に経過し、ようやく図の右半分の応用場面に移行する糸口のようなものが見え出して来た、というのが現在の状況である。

3. 研究結果の概要

この研究は、土壌水分と無機養分は適正に管理されているという前提のもとに、作物の個葉の光合成反応から出発し、個体群の物質生産を経て成長に至る一連の過程を逐次モデル化して積み上げ、もって作物の生育・収量と気象との関係を説明、予測する、というものである。このような低レベルの現象を基礎としながら、より高レベルの現象を説明していくという積み上げ型の研究の各段階で得られた成果の概要をこの構成に沿って、以下に述べたいと思う。

(1) 個葉の光合成・蒸散の気象反応

このシステム生態学的な研究の出発点となるのが、一枚の葉の光合成の気象反応である。これに対しては種々のアプローチの方法が可能であるが、大阪府大の矢吹教授らが先鞭をつけておられた、光合成反応を葉と周辺大気との間の物質(CO₂)とエネルギーの交換過程として捉え、モデル化することにした。こうすることによって物理的な取り扱いが可能となるとともに、群落微気象の成立に強く関与している蒸散反応も同時にモデル化することができ、群落レベルへの拡張が容易と考えたからである。個葉の光合成、蒸散反応を上のようにして捉えるためには、光合成の反応中心であるクロロプラストから周

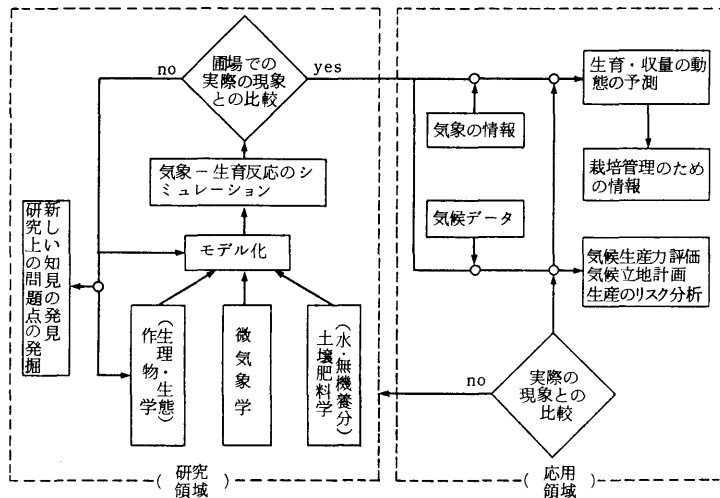


図1 作物の生育動態の気象的予測モデルに関する研究の構想と展望

辺空気までの間に介在する葉面境界層，気孔そして葉肉のガス拡散抵抗と内的および外的環境条件との関係を明らかにする必要がある。このうちの葉面境界層の抵抗は物理的なものであって，これまでの研究によってかなり明らかにされているが，その他の抵抗はいずれも生理的なメカニズムに支配されており，実験によってのみ把握できる。そこで種々の環境条件下で光合成と蒸散を同時に測定して，これらの拡散抵抗を求めるための装置を作成した。この装置を用いて，イネ，キュウリ，ヒマワリの葉のこれら拡散抵抗と風速，葉温，湿度および光との関係を求め，それらを関数によって表わした。

つぎに，このようにして得られた気象要素と各拡散抵抗との関係を CO_2 と水蒸気の輸送式に組み込み，それと葉面の熱収支式とを同時に解くことによって，種々の環境条件下における光合成，蒸散および葉温を求めるモデルを開発した。このモデルを用いてのシミュレーションの結果の一例が図2に示されている。 C_3 植物の葉の光—光合成曲線は一般に飽和型になるといわれているが図に見られるように，それは環境条件によっては不飽和型にもあるいは最適値型にもなり得ることを明かにした。すなわち低温条件下ではそれは不飽和型になるが，これは光が増すにつれて葉温が上昇して葉肉抵抗が減少するためである。高温条件下でそれが最適値型になるのは，光の増加とともに葉温が上昇し，葉面飽差が高まって気孔抵抗が大きくなるためである。一般に作物の葉の光合成は風速とともに高まると言われているが，本モデルシミュレーションの結果から，それは高温条件下においてのみ言えることであり，低温条件下では逆に減少するこ

とも明かにした。作物の葉の光合成，蒸散の環境反応は，このように複雑でかつ多様であることは実験的にも明かにされている。本研究によって得られたモデルは，このような光合成，蒸散の環境反応の多様性に対する一定の論理的説明と予測を可能にするものと考えている。

(2) 作物個体群の光合成・蒸散の気象反応

上に説明した個葉のモデルを個体群もしくは群落条件下に適用して，その光合成・蒸散の気象反応を説明・予測するには，群落内で個々の葉が置かれている環境条件，即ち微気象を考慮しなければならない。この群落微気象の形成には，群落の幾何学的構造に加えて作物の光合成や蒸散反応それ自体がかかわっている。すなわち圃場条件下では，環境と作物の反応とは作用，反作用を通じての相互依存的な関係にある。本研究の第2段階として，この関係を考慮した光合成，蒸散の気象的予測モデルの開発研究を行なった。

まず日射環境を介して光合成や群落微気象の形成に最も強い影響を与えている，群落の構造を宇田川武俊博士らとともに測定した。この測定データを解析して，作物個体群の幾何学的構造が，葉の平均傾斜角とその分散とによって与えられるベータ分布関数によってよく表わせることを示し，それによって群落構造を類型化した。このようにして類型化された群落構造と関係づけて，群落内の日射環境を明かにした。つぎにこの群落構造—日射環境のモデルに，前節で説明した個葉の光合成，蒸散のモデルを組み合わせ，さらに群落内外の物質とエネルギーの交換過程をも考慮して，作物個体群の光合成，蒸散を評価するモデルを作成した。このモデルによって作物個体群内の微気象と光合成，蒸散反応を同時に評価・予測することができる(図3)。

このようなモデル解析によって，通常の気象条件下で作物個体群の光合成や物質生産に支配的に大きな影響をおよぼしている環境要因は日射であり，ついで葉温であることを明かにした。これは群落条件下では，葉面境界層の抵抗に比較して，気孔や葉肉のガス拡散抵抗は少なくとも一桁は大きくなり，且つこれら二つ抵抗を支配している要因は，土壤水分が適正である限り，日射と葉温であるからである。これに加えて，孤立した個葉の場合と異なり，群落条件下では日射を除いては，外界のストレスの環境を緩和するような微気象環境が形成されることもこの原因

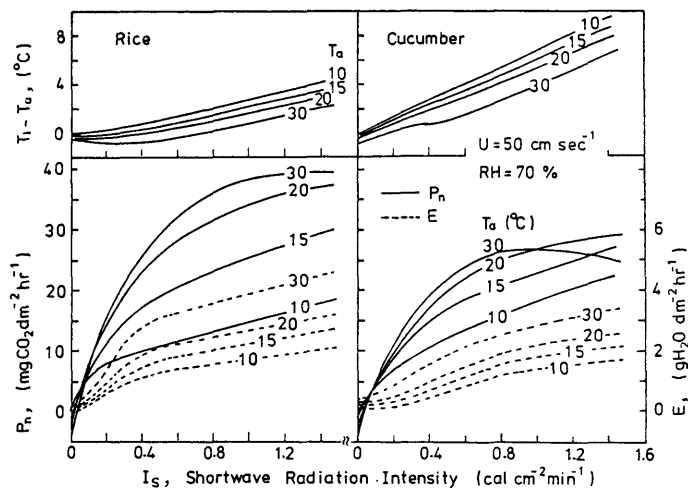


図2 イネとキュウリの葉の光合成(P_n)，蒸散(E)および葉温(T_l)と日射(I_s)および気温(T_a)との関係のモデルシミュレーションの結果

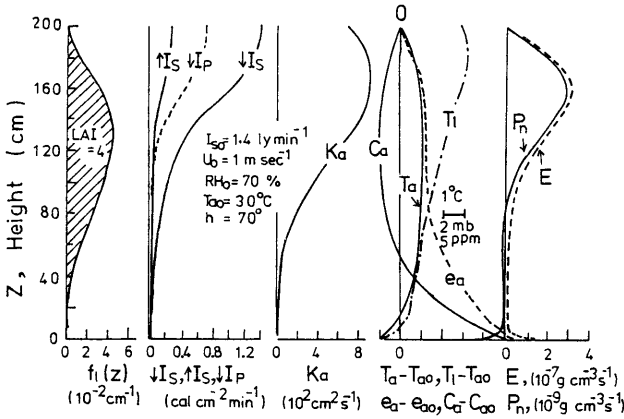


図3 モデルによって予測されたヒマワリ個体群内の日射 ($\downarrow I_s$, $\uparrow I_s$), 拡散係数 (K_a), CO_2 濃度 (C_a), 水蒸気圧力 (e_a), 葉温 (T_l), 気温 (T_a) および光合成 (P_n), 蒸散 (E) の垂直分布

となっている。

以上のような解析結果に基づいて、気象と作物の生育・収量との関係を説明・予測するモデルに必要な要因として日射と葉温を取り上げることとした。

(3) 作物の生長と呼吸

作物の光合成のモデルを生長と結びつけるためには、光合成産物から生体組織を構成する物質への転換過程を支配している呼吸反応のモデル化が必要である。これまでの研究から作物の全呼吸をこの光合成産物の転換に関係した生長(構成)呼吸と、生体機能を維持するための維持呼吸とに分けて考えた方が生長現象を理解しやすい、とされている。そこで、水稻とヒマワリについて、実験的に生長呼吸と維持呼吸を求めて、生長モデルに組み込めるようにパラメータ化を行なった。

このため、個体全体の光合成、呼吸が測定可能なグロ

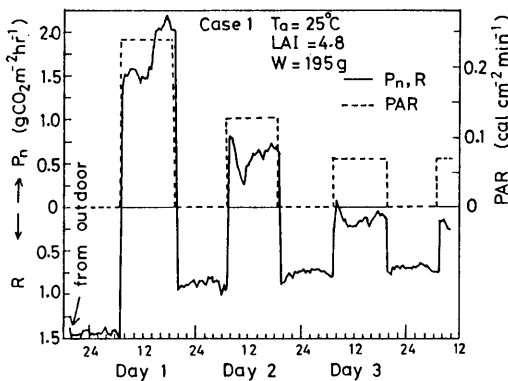


図4 日を追って光強度を段階的に変化させたときの、水稻の昼間の光合成 (P_n) と夜間の呼吸速度 (R) との関係

ーステンパー内で、日を追って光強度を段階的に変化させて、昼間の光合成と夜間の呼吸との関係を測定して、図4に示すような結果を得た。昼間の光合成が高いと、夜間の呼吸も高く、一般に両者は比例関係にあることがわかった。この比例係数から求めた、光合成産物から生体組織を構成する物質への変換効率 K の値は、水稻で0.77そしてヒマワリで0.65 $\text{gdw/gCH}_2\text{O}$ あった。一方、昼間の光合成と夜間の呼吸との比例関係の y 軸切片の値を用いて推定した、単位時間・単位乾物重あたりの維持呼吸率 M は、両作物とも 25°C で $0.012\sim 0.017 \text{gCH}_2\text{O/gdw/day}$ であった。

このようにして、光合成産物の転換効率 K と維持呼吸率 M が得られると、作物個体群の生長速度は次の式によって表わすことができ

る。

$$\frac{dw}{dt} = K(P_g - MW)$$

ただし P_g は個体群の総光合成速度で、前節に示したモデルによって求めることができる。

(4) 生長過程のモデル化とシミュレーション

以上の物質生産とともに、作物の生育・収量を支配する重要な過程である発育、同化産物の各器官への分配および葉面積の拡大生長についても、主としてヒマワリについての実験データをもとに、次のようにモデル化、パラメータ化した。

作物の開花、成熟などの発育段階は、播種時に0、開花時に1の値をとる発育ステージなる連続変数で表わした。この発育ステージは、日平均気温の関数である発育速度を積算して与えられるようにモデル化されている。

同化産物の各器官への分配率は発育ステージのみの関数として、作物の種に応じた固有の曲線によって与えた。葉面積の拡大生長については、種々のモデル化を試みたが作物の生長モデルに組み込めるところには至らず、結局、葉重に比葉面積を乗じて求めるという、古典的な方法を用いざるをえなかった。

以上に概要を説明した、作物の生育と収量形成にかかわる諸過程は連立微分方程式の形で表わされ、連続系のシミュレーション言語CSMPによってプログラミングされている。このモデルは作物の生理・生態についての基本的なパラメータが与えられれば、土壌水分と肥料条件が適正に管理されている場合の生育・収量の動態変化、すなわち気象からみたポテンシャルな生長がシミュレートできる。このモデルにヒマワリについての生理・生態的パラメータの値を入れて、気象の経過からその生育、

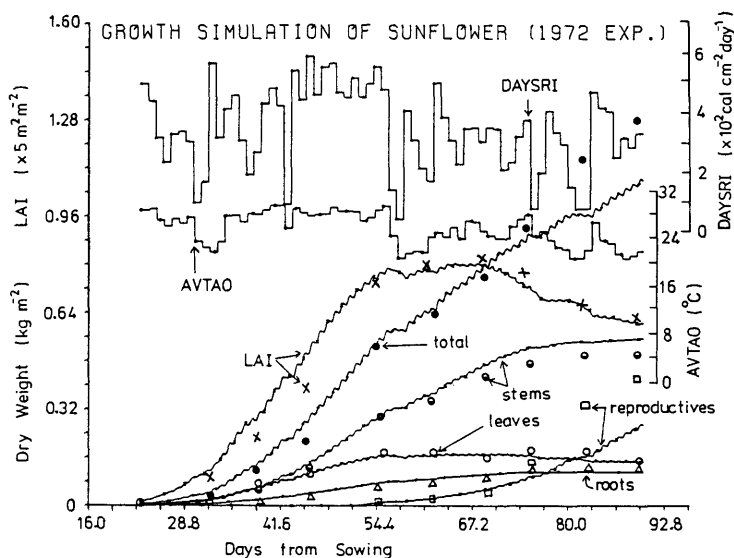


図5 モデルによるヒマワリの生育動態のシミュレーションと実測

収量の動態変化のシミュレーションを行なった結果が、実測値と比較して図5に示されている。図にみられるように、モデルは開花期ごろまでのヒマワリの、気象変化に対応した生育動態をかなりよく再現できることがわかった。しかしこの時期を過ぎると、モデルの予測精度が次第に低下することもわかった。これは作物の光合成、呼吸についてのパラメータを全生育期間を通じて一定としているところに原因がある。このようにまだ改善すべき点はあるものの、作物の生育プロセスに基づいたモデルによって、生育・収量の気象反応を説明・予測することは射程内に入ったと考えている。

最後に、作物の生育に関与する諸要因のうち、支配的に大きな影響を及ぼす要因を明かにする目的で、モデルを用いてパラメータ感度テストを行なった。その結果、生育全期間を通じて生長に大きな影響を及ぼす要因は、光-光合成曲線の立ち上がりの角度、光合成産物の変換効率そして日射量であることがわかった。初期生育に限って大きな影響を及ぼす要因は、上の要因の他に、葉面積の生長に関係した葉への同化産物の分配率と比葉面積であった。これに対して、葉の傾斜角や呼吸の温度係数は生長に対する影響の非常に小さい要因であることが明らかになった。このことはモデルをより簡略化しながらしかも予測精度の向上を図る上で、重視すべき要因についての示唆を与えている。

4. これからの課題

「気象と作物の生育・収量との関係に関する生理・生態的及び物理的過程を積み上げて、気象の経過からそ

れを説明・予測するモデルを開発する」という、とてつもない大きなテーマにとりつかれて、20年を超す歳月をかけてそれを追い求めて来た。そのほとんどが試行錯誤の繰り返しであったが、少なくともそこに至る道筋と可能性は示し得たと思っている。

今後このような考え方をより発展させて、図1の右半分に示したような、農業の実際場面に寄与できるようにするためには、次の二点が重要である。その第一は、ここに説明した気象と作物の生育・収量にかかわる諸過程を十分に踏まえた上で、モデルを思い切って単純化することである。第二は、生育制御手段として非常に重要な肥料成分、特に窒素の影響を組み込んだモデルにすることである。このようなモデル化研究こそが、作物生産学における経験と科学を止揚するものと考えている。

私がこの研究を始めた頃には、このような研究に対する一般の関心は非常に低いものであった。最近になって、「生育予測・診断」、「稲作情報システム」などという形で、このような技術開発研究が大々的に取り組まれ始めている。今昔の感を持つとともに、責任の重さをひしひしと感じている。これまでの研究に上に述べた二つの観点を取り入れて、作物生産の実際場面に貢献する道を拓いていくことが今後の課題である。

謝 辞

生来的に不器用な私が今日まで研究者の道を行ってきたことができ、その上にこのような賞まで頂けることとなったのは、これまで勤務した職場の諸先輩並に同輩諸氏の御理解、御指導およびご鞭撻によるところが大きい。

特に、東京西ヶ原の農技研気象科から筑波の農業環境技研にかけての19年間のほとんどを机を並べて過ごした内嶋善兵衛博士には、研究の手ほどきから、研究者の生き方にいたる万端の指導を受けた。さらにこの時代には井上栄一、坪井八十二、久保祐雄、小沢行雄、谷信輝、岩崎尚、磯部誠之、岩切敏、桜谷哲夫、井上君夫の各博士をはじめ多くの先輩、同僚諸氏のご支援と励ましを頂いた。農技研気象科の自由で学際的な研究環境の中で、これらのすぐれた研究者と共に仕事できたことを大変な誇りと思っている。さらに第三の職場となった北陸農試の農業気象研究室の室員の皆様からも多くのご支援を受けた。

この研究の続行中には、直接の職場以外にも多くの方々から貴重な御教示と励ましを頂いた。すなわち学生時代の恩師の長谷川浩名誉教授をはじめとする、京大の栗原浩教授(現九州東海大学教授)、黒岩澄雄教授、森脇勉助教授(現山口大学教授)、高見晋一助教授(現北陸農試)、IBP研究を通じて御指導を頂いた東京大学理学部の門司正三名誉教授と佐伯敏郎教授、大胆な研究気風と共にシステム生態学的手法の教示を受けたオランダ農科大学のC.T. de Wit教授、この研究の一部の共同研究者である現農環技研の宇田川武俊博士、折にふれて批判と討論を頂いた大阪府立大学の矢吹万寿名誉教授と筑波大学の及川武久助教授である。この他にも陰に陽に私の研究を支援して頂いた方は数多い。ここに記してお礼を申し上げる。

主要な関連研究論文

- 1) Horie, T. and T. Udagawa, 1971: Canopy photosynthesis of sunflower plants. - its measurements and modeling. - 農技研報告, **A18**, 1-56.
- 2) Horie, T., 1977: Simulation of sunflower growth I. Formulation and parametrization of dry matter production leaf photosynthesis, respiration and partitioning of photosynthates. 農技研報告, **A24**, 45-70.
- 3) Horie, T., 1978: A simulation model for cucumber growth to form basis for managing the plant-environment system. *Acta Horticulture*, **No. 87**, 215-223.
- 4) Horie, T., 1978: Simulation of the growth of sunflower plant canopy in relation to solar radiation. *JIBP Synthesis*, **No. 19**, 260-267.
- 5) Horie, T., 1978: Studies on photosynthesis and primary production of rice plants in relation to meteorological environments I. Gaseous diffusive resistance, photosynthesis and transpiration in the leaves as influenced by radiation and wind speed. 農業気象, **34**, 125-136.
- 6) Horie, T., 1978: Studies on photosynthesis and primary production of rice plants in relation to meteorological environments II. Gaseous diffusive resistance, photosynthesis and transpiration in the leaves as influenced by atmospheric humidity, and air and soil temperatures. 農業気象, **35**, 1-12.
- 7) Horie, T., C. T. de Wit, J. Goudriaan and J. Bensink, 1979: A formal template for the development of cucumber in its vegetative stage I, II, III. *Proc. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen (KNAW)*, Vol. **82**, 433-479.
- 8) Horie, T., 1980: Studies on photosynthesis and primary production of rice plants in relation to meteorological environments III. A model for the simulation of net photosynthesis, transpiration and temperature of a leaf and a test of its validity. 農業気象, **35**, 201-213.
- 9) 堀江 武, 1981: 気象と作物の光合成, 蒸散そして成長に関するシステム生態学的研究, 農技研報告, **A28**, 1-181.