作物学におけるモデリングとその発展方向

中川博視（京都大学農学部）

Modelling in Crop Science and its future Hiroshi Nakagawa (Kyoto University)

はじめに

現代社会は様々な局面で可能性と制約という二背反律のもとに展開すべく運命づけられているといえるだろう。農業においても、急激な人口増や高品質な作物への需要の高まりなどが、ますます作物生産性の向上と高品質化の可能性追求を要求する一方、地域環境汚染や地球規模での環境問題の出現など、種々の制約に直面することを余儀なくされている。このような状況下で効率的で生産力の高い農業をめざすには、ある一つの傑出した技術の作出だけでなく、複雑に絡み合う要素間のバランスを的確にとらえること、および情報を高度に活用した総合的な技術体系の確立が必要であろう。そのような観点から、システムの異なる階層をつなぎ複雑な系全体を理解しようとするモデル化研究の必要性が、作物学においても一層高まるものと感じている。

しかし、一口にモデルと言っても実に様々なモデルが存在する。プラモデルもモデルであるように、何も数式で表されたものばかりがモデルと言うわけではない。実在する現象やシステムあるいは対象物がある仮定や基準のもとに認識し、記述あるいは再構築したものがモデルであり、そのプロセスがモデル化である。作物の分野に限ってもミクロなレベルからマクロなレベルに到るまで種々のモデルが存在する。この報告では、いわゆる作物の生育・収量のシミュレーションモデルを中心に置きつつ、それ以外の作物学におけるモデルや関連分野のいくつかのモデルをトピックス的に拾いながら作物学におけるモデルとその発展方向について議論を進めていきたい。

1. 作物学とモデル

作物学の分野で単にモデルといえば、作物の生育・収量のシミュレーションモデルを指す場合が多いが、生物学のヒエラルキーの各レベルでのモデルが考えられる。図1は生物学で扱う対象を分子、細胞といったミクロなレベルから生態系、地球環境圏といったマクロなレベルまでに階層化してとらえた図である。例えば、作物の光合成を例にとった場合、反応中心の構造や光合成経路といった分子レベルでの研究対象に対するモデル化から、葉緑体の構造や細胞内での葉緑体の配置、基質の拡散経路としての細胞表面積や柵状組織と海綿状組織の配置などの細胞や組織レベルの課題、個葉レベルの光合成の環境反応、それらの総体としての群落光合成、さらに地域レベルや地球規模での植物群落の炭酸ガス収支の問題など、すべての階層でモデル化の対象となる問題が考えられる。

各階層でのモデル化は、対象とする階層より下部の階層に説明を求め、上部構造にそのモデル構築の目的や意義を求めるのが普通である。言い換えれば、それが意識的に行われるにせよ無意識的であるにせよ、モデルは異なる階層の知識や理解をつなぐ手段となっているのである。作物の生育・収量の予測モデルのようにシステム論的な方法をとる場合、特にそのような点が明確に意識されながらモデル化が行われる。他の科学と同様に作物学においてもその発展につれ研究領域の著しい細分化がもたらされたが、そのようないわゆる還元主義的な研究に欠けている部分を補う総合化の手段としてモデル化とシミュレーションを位置づけることができよう。この総合化とは、上に述べた異なる階層間の橋渡しと、同一階層内の複雑な因果関係の網を合理的に統合することの両者の意味を含んでいる。このように、モデル化研究は近代科学の抱える一つの大きな弱点である総合化手段の欠落の解消を目指しながら、同時にシステムを理解する上で欠落している個別分野の新たな研究課題の発掘と各個別分野での仮説の検証と提示という局面でも寄与しようとしている。モデル化に際しては

図1. 生物学のヒエラルキー。

、研究対象としている実在システムの中から本質的なものを取り出し、できる限り単純化することが望ましい。そして、開発されたモデルの評価は、正確性、一般性、真実性という三つの観点から行うことができ、良いモデルとは目的に応じてそれらの三者をバランスよく兼ね備えたものといえるだろう。

最近の *Agronomy Journal* は内容によって項目別に論文が掲載されているが、*Agronomic models* の項目には作物の生育・収量の予測モデルを中心に毎号数編の論文が掲載されている。日作紀においても、直接間接を問わずモデル化研究に関する論文は少なからず掲載されている。生育・収量の予測モデル以外にも、根長密度モデル (Suga ら、1988) や根のフラクタル解析 (Tatsumi ら、1989) などの形態の記述モデル、リモートセンシング技術と熱収支モデルを組み合わせた植物体情報の計測 (Inoue、1987)、炭素同位体識別能 (Farquhar ら、1982) を用いた光合成経路判別や水利用効率の測定、生化学的経路に基づいた葉緑体や個葉レベルの光合成モデル (Farquhar ら、1980 ; Sharkey, 1985)、土壌水分が気孔開度に及ぼす直接的影響の解明 (Passioura, 1988) など、各個別分野におけるモデル化研究およびモデル化に通づる研究も盛んに行われている。

そのような各個別分野の知見を総合化したものの一つのクラスとして、主として作物の個体群を対象とする生育・収量の予測モデルがある。これについては後に詳述するとして、さらにそれを足がかりに時間的、空間的、社会経済的方向に展開する研究が考えられる。すなわち、農場単位での土地利用や作付体系の最適化、畜産を含む複合経営の問題、気象の年次変動を考慮した長期的な展望のもとでの作物生産の安定化と最適化および経営のリスク分析、そしてそれらを総合した意志決定支援システムの開発などの農場単位での課題から地域レベルの同様な問題、さらに最近では地球環境問題などのよりマクロな問題もその範疇に入ってきている。このような個体群以上のレベルでの課題は、従来から行われてきた実験的な手法のみでは解決が困難である場合が多く、モデル化研究の果たす役割がより重要となる分野であるが、*Agricultural Systems* のようにそのような研究を活発に取り扱っている専門誌も存在する。

以上みてきたように、種々のレベルでのモデル化研究が作物学の発展に寄与し得ると考えられるが、ここでは、最も典型的なモデル化研究の例として、作物の生育・収量の予測モデルを取り上げ、その現状と展望を述べることにする。しかし、その前に関連分野のモデル化研究の幾つかを紹介してみたい。

2. 関連分野におけるモデル化研究

生物学の他の分野と同様に、植物についても分子遺伝学的な研究が盛んになってきているが、最近よく話題に上り、成功した例として花の器官分化におけるABCモデルがある。これは、シロイヌナズナの花のホメオティック突然変異体を用いた遺伝学的な解析から、Meyerowitz ら (1991) によって提案された簡潔な仮説である。シロイヌナズナの野生型の花は、外側から内側に向かってがく、花弁、雄ずい、心皮がそれぞれ同心円状の領域に配列するが、ABCモデルの説明に従えば、第1の同心円状領域 (最も外側) ではクラスA遺伝子の作用によってがくが、第2領域ではクラスA遺伝子とクラスB遺伝子の作用によって花弁が、第3領域ではクラスB遺伝子とクラスC遺伝子の作用によって雄ずいが、第4領域ではクラスC遺伝子が働いて心皮が形成される。また、クラスA遺伝子とクラスC遺伝子の作用する領域は、互いに排他的であるとする。このモデルは各遺伝子の突然変異体株にできた花を見事に説明していた。さらに重要なことは、このモデルによって各クラスの遺伝子が発現する時期や場所がどのように制御されているのか、また、各遺伝子間の相互作用はどのように調節されているのかといった問題が提起され、分子レベルでのそれらの解析へと繋がっていったのである。これなどは、シンプルで的確なモデルがその研究分野に見通しと作業仮説を与え、研究を進める大きな力となり得ることを示したよい例であろう。

一方、生態学の分野に目を向けてみると、ゲーム理論を用いた進化的安定戦略の解明、種間競争や共存のモデル解析、植物群落の更新過程を含めた動態のモデル化など、フィールドワークとともに、モデル化研究が盛んに行われている。例えば、Hara (1984) はヒマワリ群落のサイズ動態をコルモゴロフの前進方程式を用いて確率論的にとらえ、生長のサイズ依存性とそのゆらぎがサイズ動態に及ぼす影響を明らかにした。Kohyama (1989) は、イスノキ、シキミ、ヒサカキの3種混合群落の生長をサイズ構造と各樹種の生態的パラメータを含むモデルで表し、各樹種の生長の時間依存性を経験的な形で陽に与えてやらなくとも、各樹種の生長と樹種交替をシミュレートすることに成功している。Iwasa (1991) は、風上側の隣接個体よりある程度以上高い個体が枯

死するという単純な仮定から縊枯れ更新過程が自律的に生成され得ることを示した。この分野でモデル化研究に分類されるものには枚挙に暇がないが、特に最近では野外調査を行う研究者が数理モデルを普通の道具として使いこなすようになってきている。

また、農業工学の研究者が、工学的手法を作物学の分野に適用しようという試みを始めている。例えば、渋沢(1992)はL-systemを拡張発展させたモデルにより土壌硬度に対する根系の形態的な応答をうまく記述している。この分野では、フラクタル、カオス、オートマトン、ニューラルネット、人工生命などの新しい言葉が飛び交っているが、それらの概念が作物学が対象とする系に本質的であれば採り入れる価値が十分にあるし、そうでなければ言葉に振り回されないという態度で望むべきであろう。しかしながら、いわゆる逆問題の解析法や種々の最適化の技法をはじめ、工学分野の数学的手法は我々にも価値のあるものが多い。

最近、生物学、物理学、経済学、コンピュータ科学などの広い分野にわたって注目を集めている話題として複雑系についての研究があるが、その例としてKauffmann(1991)の仕事を紹介しよう。人間のゲノムには約10万の遺伝子があるが、これらの遺伝子のどの部分が活性化するかで生じる細胞の種類が違ってくる。各遺伝子が活性と不活性の2つの状態をとると考えると、2の10万乗というほとんど無限に近い組み合わせが得られるが、この中からどのようにして限られた種類の細胞を生み出す遺伝子の活性状態が作り出されるのだろうか。Kauffmannは、この問いに答えるために、この系の全体に近傍の2つの遺伝子のうちどちらかが活性化していればその遺伝子も活性化するというような条件を適用して、ランダムな初期状態からシミュレーションを行ってみた。すると、何ステップか後には結局約370の状態しか出現しなくなった(カオス理論のアトラクターに相当する)のである。この数は、人間の細胞の種類数245に極めて近いものであり、人間以外の動物にもこれを当てはめてみたところ、この法則が成り立っているようだった。遺伝子に限らず、複雑な系の中での局所的な相互作用は自己組織化を促すように働いている。彼はこれを「カオスの縁への秩序」と呼んだ。

以上、幾つかのトピックスを通じて周辺分野のモデル化研究を垣間みた。これらの研究が作物学に直接役立つかどうかは別にして、常にそれらの動向に関心を払っておくことが、作物学におけるモデル化研究の深化・発展、および新分野の開拓の機会を増やしてくれるものと信じている。

3. 作物の生育・収量予測モデル

(1) 現在までの到達点

作物が圃場で生育し収量が形成される過程を、環境および栽培管理と関係づけてモデル化して捉えようとする、いわゆる生育・収量の予測モデルの開発研究が、1970年代初頭より世界各国で非常に活発になってきている。このようなモデルは統計的、静的なモデルと対比させて、機構的、動的なモデルと呼ばれているが、そのような研究が盛んになってきた理由として二つの理由が考えられる。一つは始めに述べたように農学あるいは生物学の深化・発展に必要な総合化の手段としての意義であり、他の一つは作物の生理・生態についての研究成果と急速に発達を遂げた情報処理技術との結合によって、収量予測やより合理的な生育診断技術の構築をめざそうとするものである。

環境と作物の生理・生態についての知見を積み上げて、環境の経過から作物の生育・収量を動的に予測するモデルとして、多種多様な作物について多くのモデルが公表されてきた(Joyce & Kickert, 1987)。また、同一作物でも複数のモデルが提案されている。これは国や地域によって生育の制限となる環境要素が異なること、モデル化の考え方や方法が研究者によって異なることから生じている。このようなモデルの例としてHorie(1987)が開発した、気象の経過から水稻の生育・収量を動的に予測するSIMRIW (Simulation Model for Rice and Weather relationship) をごく簡単に説明したい。

SIMRIWでは、イネの生育過程を図2に模式的に示すようにモデル化してとらえている。まず生育期間の長さを支配する発育現象は、出芽時にゼロ、出穂時に1そして成熟時に2の値をとる発育指数(DVI)なる連続変数によって数量化されている。生育各時点でのDVI値は気温と日長の関数として与えられる日々の発育速度(DVR)をその時点まで積算して与えられている。生育各時点における乾物重は、その時点までに作物が吸収した日射エネルギーに比例するとして計算され、日射エネルギーの吸収率は葉面積生長サブモデルによって得られる葉面積指数を用いて与えられる。玄米収量は乾物重に収穫指数を乗じて求められるようになっている。収穫指数は品種の特性であるのみならず、同一品種でも生育各時点の発育指数と不稔歩合によって変化するようにモデル化されている。SIMRIWによって予測されるのは、農家レベルの実際の

収量 (Y_a) ではなく気象からみた一つの可能収量 (Y_p) であるが、両者の間には $Y_a = K Y_p$ なる密接な関係がある (図3)。この比例係数 K は、総合的な稲作の技術レベルを表す一つの指標とみることができ、この値をモデルの予測値に乗ずることによって、実際の収量に及ぼす気候や気象の影響を評価することが可能である。

現時点までの作物の生育・収量の予測モデルの開発研究によって次のようなことが可能になってきている。まず、作物の花芽分化、発達、開花そして成熟などの発育段階を、気温、日長などの経過から動的に推定・予測できるようになっている。例えば、水稻では筆者らのモデルによって日本各地に栽培された主要品種の、幼穂分化期、穎花分化期、出穂期、成熟期が毎日の日長、気温もしくは水温の経過から2、3日の誤差範囲で推定・予測できる。一部の都道府県ではこのような発育サブモデルとメッシュ気象情報システムとを組み合わせ、地域毎の作物の発育段階を予測し、栽培管理のための情報が提供できるようなシステムをすでに実用に供している。またSIMRIWで紹介したように、幾つかの作物では気象以外の要因が最適に管理されている場合あるいは土壌水分と窒素の一方もしくは両者が生長の制限要因となる場合の乾物重の生長動態および収量をかなりの確に予測し得るに到っている。しかしながら、制御不可能な環境要素である気温や日射などと制御可能な水および窒素などとの両者の相互作用によって生長が微妙に変化するような場面に有効に適用できるモデルは見当たらない。例えば、SIMRIWの場合、ある一定の広がりをもった地域の平均収量の年次変動はかなりよく説明・予測し得るが、地域内の個々の水田間における収量の差異を説明できるには到っていない。

このようなこれまでのモデルの限界を打ち破り、モデルを単なる地域平均的な収量予測から、個々の圃場の収量の成立過程の予測と診断に適用できるようにするには、形態的要素と窒素要因をモデルに組み込んでいくことが特に重要と考えられる。以下に、この二点を含めて、作物の生育・収量の予測モデル開発研究の課題と展望について述べる。

図2. 水稻の生育過程とそのモデル化 (Horie ら、1992)。T、L、Sはそれぞれ気温、日長時間および日射量、 W_t は全乾物重、 F は葉面積指数、 k は作物の吸光係数、 C_s は日射-乾物変換効率、 r と r_0 は植被と地面の反射率を表す。

図3. 日本とアメリカのそれぞれについての、モデルにより評価された水稻の気候生産力と実際の収量との関係 (Horie, 1987)。数字は地域名を示し、日本では1新潟；2長野；3富山；4埼玉；5岡山；6愛知；7高知；8鹿児島、そしてアメリカでは1カリフォルニア；2ミシシッピー；3ルイジアナ；4アーカンソー；5テキサス、である。

(2) 今後の課題と展望

a. 形と量をつなぐ

上に述べたように、これまでのモデルは主として物質生産過程に着目して組み立てられているが、これに形態的要素を組み入れていくことが一つの重要な課題である。そのなかでも収量器官の形成過程、例えば禾穀類では穎花数の成立過程と登熟過程のモデル化が最重要であろう。というのは、それらが収量の決定に重要な要因であるということに加えて、生育診断が形態的要素である収量構成要素をベースになされているからである。

図4はイネとコムギの葉原基、小穂原基、小花原基の数の時間変化を横軸に发育指数DVIを用いて模式的に表した図である。イネ、コムギともに収量キャパシティを約700g/m²とした。コムギがイネの2倍弱の1粒重を持つことを考慮すれば、小花分化直後において、コムギはイネの約2倍の収量キャパシティを持っていることになる。このようにコムギの小花分化能力が高いのは、イネに比べて发育の初期から生殖器官の发育が開始されること、小穂内の小花の分化が無制限的に行われることなどの发育形態的な要因とも関係していると思われる。また、イネでは分化した小花の多くの部分が退化せずに残るのに対して、コムギではその半分以上が退化してしまうし、さらに、出穂期以降も乾物生産の多少によって稔性のある小花数は減少し得る。実際、イネでは幼穂形成期の窒素保有量と穎花数の相関が高いとされているが、コムギでは出穂約2週間前の遮光処理が他のステージに比べて最も穎花数を減少させる（Fisher, 1985）。このように、イネでは最終的な穎花数が主として分化穎花数によって支配されているのに対して、十分な栄養生長を行ったコムギでは分化した多量の穎花を出穂期前後の乾物生産に応じて退化させて最終的な穎花数レベルに調整しているのだろう。また、イネの穎果は硬くかみ合わされた内穎と外穎によってきびしくその最大容積が制限されているのに対して、コムギではある程度の可塑性を持っていることから、穎花数が収量を規定する程度は種によって異なっているはずである。しかしながら、このような種特異的な发育形態的情報を十分に考慮した作物の生育・収量の予測モデルはいまだ開発の途上である。

筆者らの研究室では以上のような観点のもとに、水稻の生育・収量の気象的予測モデルの改良発展のために種々の研究を行っているところであるが、その中から塚口ら（1994）が水稻の登熟に関して行った仕事について簡単に紹介したい。図5は、水稻の登熟初期の籾1粒当たりの利用可能炭水化物量と充填率の関係を示している。ここでいう充填率とは、収量キャパシティに対する粗玄米収量の割合を百分率で表したものである。図より、水稻の登熟が登熟初期の乾物供給力に大きく支配されていること、および乾物供給力に対する反応に明らかな品種間差のあることがわかる。

高見ら（1990）は収量が登熟相の乾物供給力と収量キャパシティのうち小さい方によって決定されるという単純なモデルを提案した。このようなモデルは、作物の登熟をシンクソースのバランスとして捉えるときに基本となる考え方ではあるが、日本晴など一部の水稻品種では実収量が収量キャパシティに達していないにもかかわらず、登熟中期以降に茎葉部に乾物を再蓄積することや図5の結果から、事実はそう単純でないことが容易に想像できる。高見のモデルに図5に示された関係を持ち込むことによって、乾物供給力と登熟の間の量的関係について若干の考察を試みたい。高見の登熟モデルは収量、収量キャパシティ、登熟相の乾物生産量および出穂期の非構造化炭水化物を、それぞれ、 Y 、 Y_p 、 ΔW 、 NSC とすれば、次式のように表せる。

$$Y = \min(Y_p, \Delta W + NSC) \quad (1)$$

高見のモデルは、 Y と ΔW 、 NSC の関係を模式的に表した図6において破線で示されている。ここでは、 Y_p が登熟初期の乾物供給力によって制限される（図5）ことを考慮するために、収量 Y を次式で与えることにしよう。

$$Y = \min(Y_p, Y_p', \Delta W + NSC) \quad (2)$$

ただし、 Y_p' は充填率 γ を用いて

$$Y_p' = Y_p \cdot \gamma \quad (3)$$

と定義する。 γ は図5より、

$$\gamma = a \cdot \{(\Delta W_{10} + NSC) / n\} + b \quad (4)$$

と近似することができる。ただし、 ΔW_{10} は穂揃い後10日間の乾物生産量、 NSC は穂揃い期の貯蔵炭水化物量、 n は単位面積あたりの穎花数である。さらに、便宜的に、

$$g_{max} = Y_p / n, \quad \beta = \Delta W_{10} \cdot \Delta W \quad (5)$$

とおけば、次式が得られる。

$$Y_p' = \beta a g_{max} \cdot \Delta W + a g_{max} \cdot NSC + b \cdot Y_p \quad (6)$$

(2)、(6)式によって、 Y と ΔW および NSC の関係がモデル化されたことになる。以上のようにして与えたモデルを、 β が一定と仮定して模式的に示したものが図6の太い実線である。乾物の供給量が極端に少ない領域では高見のモデルと同じく、物質の供給力によって収量が規定されるが、 ΔW がある値以上に増加すると、 ΔW の値によって決定される Yp' によって収量が制限される。この領域では、シンクとソースの両者によって収量が決定されており、 ΔW の増加に対する収量の増加曲線の傾きは1以下となる。さらにそれ以上に ΔW が増加すると、収量は収量キャパシティによって定まる最大値に達する。つぎに図5の結果を用いて日本晴と密陽23号について(6)式のパラメータを決定して、モデルから予想される収量と登熟相の乾物生産量と

図4. イネとコムギの葉原基、小穂原基、小花原基数の発育指数DVIの進展に伴う変化。ただし、DVI=0、1、2はそれぞれ、出芽、出穂、成熟を表している。また、図中の矢印は幼穂分化期をさしている。

図5. イネの籾1粒当たりの穂揃い後10日間の利用可能炭水化物量と充填率との関係(塚口ら1994)。

図6. 登熟相の乾物生産量(ΔW)および出穂期の非構造性炭水化物量(NSC)と収量との関係を表す単純なモデルの模式図。

図7. 簡易登熟モデルによって予想される収量と ΔW との関係。ただし、収量キャパシティと出穂期の NSC 量は両品種ともに、それぞれ、 700g/m^2 、 200g/m^2 とした。図中の破線は高見のモデルを表している。

の関係を示したのが図7である。ただし、両品種ともに収量キャパシティを 700g/m^2 、出穂期の非構造化炭水化物蓄積量を 200g/m^2 、 $\beta = 0.5$ とした。密陽23号は高見のモデル（図中の点線）に近い反応をするのに対して、日本晴ではそれから大きく離れている。極端な水ストレス条件などを除き、通常的环境下ではむしろ Y_p によって収量が制限されている場合が多いと思われる。そのような条件では、物質供給力とシンクサイズが同じ場合でも日本晴と密陽23号で 100g/m^2 程度の収量差が生じることが予想される。このことは、収量予測のみならず、水稻の多収を考えるとときに、穎花数、乾物生産だけでなく、図5に示されたようなシンクの活性自体にも目を向けることが重要であることを示唆している。塚口らはそのような観点から、さらに品種によるシンク活性の違いを生理的、形態的、生態的側面から明らかにしようと研究を続けている。

この例からも明らかのように、モデルの改良・発展は実験的な裏付けがあって初めて可能であり、単なるコンピュータの操作のみではなし得ない。実験研究とモデル化研究は相互に刺激しながら車の両輪の如く発展すべきものであるとは使い古された言葉ではあるが、しかし、まさにそのようにして進んで行くべきものであろう。

b. 窒素栄養

作物の生育・収量の予測モデルを発展させる上でもう一つの重要な要素は、窒素が作物の生育・生産過程に与える影響をモデルに合理的に取り入れることである。これは、作物の栽培技術のなかで窒素の駆け引きが最も重要なものの一つとなっているからである。

土壌中の窒素の無機化モデル、作物による窒素の吸収モデルをはじめとして、葉面積生長のモデル化、穎花数の成立過程のモデル化にも窒素栄養は最も重要な構成要素である。また、障害不稔に及ぼす低温と窒素の相互作用を明らかにすることも、モデルを生育診断に用いる際に極めて重要であろう。

c. 遺伝学的、育種学的情報との結合

作物の生育・収量の予測モデルでは、品種の特徴が個々の生理的過程を反映したパラメータによって表される。このようなパラメータの遺伝的変異の範囲やパラメータ間の相関、さらには生理的パラメータと遺伝子との対応などが明らかにされれば、品種の特性をモデルによって記述するにとどまらず、育種によるある形質の改良の可能性評価やある地域や環境のもとで求められる品種の特徴を描き出すのに、モデルを使用することが可能となるだろう。今後、育種法の発達によって必要な形質が容易に導入される時代がくるならば、一層、個々の形質だけでなく、それらの総合的なバランスのもとに品種を評価することが必要になってくるのではあるまいか。

先に花の器官分化のABCモデルを紹介したが、このモデルが成功した理由は、遺伝子と形質の発現を階層的に捉えた点にあると思われる。すなわち、遺伝子の作用する位置的な領域と遺伝子の組み合わせによって、それぞれの領域に分化する器官の種類が説明できたのであった。遺伝子とモデルの生理的パラメータを結びつけるには、このような視点が必要であると思われる。例えば、作物の早晩性に関わる幾つかの遺伝子が育種学者によって同定されているが、それぞれの遺伝子が基本栄養生長性に作用するのか、感光性に作用するのか、感光性の中でも必要な誘導処理回数と限界日長のどちらに作用するのか、あるいは複数の過程に作用しているのか、などということをはっきりとさせていく必要があるだろう。この例のように、複雑な遺伝的要素と環境との相互作用とによって、一つの量的な形質（この場合は幼穂分化または出穂までの日数）が発現するような場合、数理モデルで関係する情報を整理することによって、次へのステップに繋がるのではないかと考えている。

筆者らの提案したイネの発育モデルでは、イネの幼穂分化にいたるまでの発育相を日長に感応しない幼若相と感光相の2相に分割し、そのそれぞれの最適環境下で得られる最少の日数を G_1 、 G_2 とする。そして、表記を簡単にするために、

$$G = G_1 + G_2, \quad DVI^* = G_1 / G \quad (7)$$

とおく。いわゆる基本栄養生長性は G に幼穂分化後出穂までの最少日数を加えたものである。そして、幼穂分化にいたるまでの発育速度を日長 L および日平均気温 T の関数として次式のように与える。

$$DVR = \begin{cases} 1/[1+\exp\{-A(T-Th)\}]/G, & (DVI < DVI^*) \\ [1-P \cdot \exp\{B(L-L_c)\}]/[1+\exp\{-A(T-Th)\}]/G, & (DVI \geq DVI^*, L < L_c) \\ (1-P)/[1+\exp\{-A(T-Th)\}]/G, & (DVI \geq DVI^*, L \geq L_c) \end{cases} \quad (8)$$

ここで、 L_c は限界日長、 B は日長反応曲線の形を決めるパラメータ、 P は日長感応性の強さを表すパラメータで質的日長反応を示す品種では1、量的日長反応性の品種では1以下の値、そして中日性品種では0の値をとる。また、 A および T_h は温度反応を特徴づけるパラメータである。ただし、発育指数 DVI は出芽後の日々の DVR 値を積算したもので、出芽時に0、幼穂分化時に1とあらかじめ定義しておく。幼穂分化後出穂までの発育相も同様にモデル化することができる。このモデルによって、幅広い環境条件で栽培された水稻品種の幼穂分化日および出穂日が説明・予測可能であるばかりでなく、少ないパラメータで発育現象を合理的に表現することができる。したがって、早晚性に関わる遺伝子がどのパラメータに作用するのかを調べることによって、早晚性の遺伝学的な理解を深めることが可能になると考えている。さらに、そのような対応関係が明らかにされれば、ある遺伝子型によって生み出される発育の環境反応を予測することも可能になるだろう。

d. 応用研究

作物の生育・収量の予測モデル開発の重要な目的の一つは、生育診断技術として活用することである。特に、近年のメッシュ気候図を始めとする情報処理技術の発達と結ぶことによって、地域的な広がりの中で迅速に必要な情報を提供することが可能になりつつある。また、リモートセンシング技術と組み合わせることも今後の課題であろう。例えば、葉面窒素濃度をリモートセンシングにより把握し、モデルの入力変数として用いることや、生育の途中のステージでリモートセンシング情報により、モデルの予測結果の実態からのずれを適宜修正しながら用いるといった方法も考えられる。さらに効果的な栽培管理指針を生み出すために、病虫害や雑草害を評価するためのサブモデルを組み込んでいく研究も現在、盛んに行われ始めている。また、このような生育診断技術を技術普及の現場でどのように用いるかという方法論も基礎的な研究に劣らず重要であろう。筆者はモデルによる生育診断情報を各農家が鵜呑みにするのではなく、一つの物差しとして日々の栽培管理に生かしていただければ幸いだと思う。そして、良い意味での批判的な眼差しによって生育予測診断モデル自身も鍛えられるはずである。

このようなモデルのもう一つの重要な応用場面は、それをもとに、作物個体群の理解にとどまらず、農場レベル、地域レベルの研究に発展させていくことである。最近では、作物の生育・収量予測モデルを地球環境変化が作物生産に与える影響の予測・評価研究に応用することなどのように、さらにマクロなレベルへの展開も盛んに行われるようになってきた。筆者らもそのために、高 CO_2 濃度・高温環境にモデルを適用し得るよう、その拡張・発展のための研究を行っているところである。人間の活動が地球規模での環境に影響を与えるまでにその規模を拡大してきた現代では、環境変化が作物生産に及ぼす影響と作物生産が地球環境に与える影響の両面からの研究が必要となってきた。

以上、作物の生育・収量の予測モデルを中心にモデル化研究の意義、現状と展望について述べてきた。作物学において個々の分野の深化・発展が必要なことはいうまでもないが、その一方で、作物学という学問分野の最終的な目標を地域的な広がりの中での作物生産とするならば、個々の分野の知見の統合を指向する研究方向もまた重要なはずである。このような作物学の総合化への手段としてのモデル化の位置付けを再び強調して結びとしたい。