

特集：発生予測とシミュレーション〔4〕

水稻生育モデルの害虫被害予測への応用

農林水産省九州農業試験場 ^{わた}渡 ^{なべ}邊 ^{とも}朋 ^{なり}也

は じ め に

I 被 害 解 析

1993 年の冷夏は、全国の水稲生産にきわめて重大な影響を与えた。このように極端でなくとも、気象要素の変動は毎年の作物生産量の変動に大きな影響を与えている。

作物生産の変動量の大きさを、気象要因及び品種、栽培条件、病虫害の発生量など、影響を及ぼすと思われる各要素ごとの寄与率、あるいはそれらの相互作用の大きさに分割して知ることができれば、栽培戦略のコスト配分などの観点から有用である。作物生育モデルは、これら多くの要素の変化を取り込みながら生育量・収量の変動解析を行うための重要な手法である。

さて総合的害虫管理技術の開発には、巖・桐谷 (1973) に基づけば以下の技術が不可欠とされる。①害虫の個体数変動及び作物の生長、収量構成過程の動的解析に基づくモデル化、②害虫密度や気象条件及び防除手段を変化させた場合の、害虫発生動態や作物の被害量の定量的な評価法、③害虫の個体数変動及び作物生長過程の的確なモニタリング手法、また被害許容水準の設定も、害虫管理技術の重要な要件であり、本誌でも多くの研究者により何度も取り上げられ、理論的な検討がなされた (城所・桐谷, 1982; 足立・中筋, 1985 など)。さらにダイナミックな被害許容水準策定にも作物生育モデルの利用が不可欠とされている (中筋, 1981)。ところが、重要性のかけ声とはうらはらに、作物生育モデルの害虫管理への応用に関する研究は、我が国ではほとんどなされておらず、KAWAMOTO et al. (1986) によりダイズの水稲モデルを利用した補償作用のモデル化が行われた例が唯一である。一方、海外では作物生育モデルと害虫動態モデルを組み合わせ、最適な害虫管理システムを構築する試みが 1970 年代からなされている (HUFFAKER, 1980; RABBINGE et al., 1989 など)。

そこで本報告では、長距離移動性イネウンカ類 (トビイロウンカ及びセジロウンカ) による水稲加害に対して、筆者が進めている被害解析研究と水稲生育モデルの応用についての試みを中心に紹介する。

本文に入るに先立ち、水稲生育モデルを用いたウンカ類の吸汁加害の評価に関して、ご指導いただいた京都大学農学部堀江武 教授に厚くお礼申し上げる。

Application of Rice Crop Growth Model to the Forecasting of the Crop Damage Caused by Insect Pests. By Tomonari WATANABE

害虫の加害による作物の被害量の推定は、害虫管理技術を構築するための重要な基礎データとされている (巖・桐谷, 1973)。加藤 (1953) は被害解析を「害虫の摂食等により損傷を受けた作物の反応過程の動態を解析すること」と定義した。もちろんこの定義には反応の結果としての収量も含まれるが、そこにいたる反応過程を解析することの重要性を指摘したものとして意義がある。「反応過程の動態」をどのように測定すればよいであろうか。矢島 (1988) は、水稲において生育量把握として従来から用いられている草丈及び茎数の計測だけでは、最高分げつ期以降の物質生産量を十分に把握できないことを示した。そして、生育経過を植物体の乾物重の増加として追跡し、あわせて同化器官である葉面積を測定することにより、単なる相関分析の段階から、環境要因と植物の物質生産の生理生態的な因果関係の解明へと展開されるとした (矢島, 1988)。被害解析においても、被害の程度を物質生産過程への影響としてとらえ、光合成量に関与する重要な因子である葉面積や、その蓄積の結果である乾物重の変化を通して、水稲の生育を定期的に調査することが必要となる。先の加藤 (1953) の定義の重要性は、巖・桐谷 (1973) により強調されたが、我が国における継続的な研究の発展はほとんどみられてこなかった。わずかに、ミカン園における害虫とミカン樹の生長を調べた大串 (1990) らの先駆的な仕事のほかに、那波 (1988) によりツマグロヨコバイの吸汁加害による水稲の生理的变化が調査された例と、川本 (1987) や SUZUKI (1991) により、ダイズ害虫の加害形態及び加害時期と部位別乾物重の変化の関係が解析されているのみである。

セジロウンカの加害形態と水稲被害

セジロウンカは梅雨期に水田に長距離移動により飛来侵入するが、本種の加害形態と被害の様式は、水稲品種、作付時期あるいは地域により複雑に変化する (那波, 1994)。筆者らは、6 月下旬に移植を行う九州北部の普通期作を対象とし、水田へ成虫を放飼して、セジロウンカの加害形態と生育及び収量との関係を調査した結果、飛来侵入時期に雌成虫の産卵が引き起こす葉鞘部の変色による初期生育遅延は、株当たり 10 頭程度までは水稲生育とともに回復し収量への影響もみられなかった (渡邊・寒川, 1994a)。この調査では生育は草丈、茎数だけを調査したが、その後葉面積と乾物重を測定した結果

も、同様の傾向となった(渡邊ら, 1994)。これに対して、栄養生長期から生殖生長期初期に幼虫及び成虫による吸汁加害を受けた場合、粒数の減少を通じて収量にも影響を及ぼした(渡邊・寒川, 1994a)。

ウンカ類のように植物の篩管液を吸汁する昆虫では、加害の形態を人為的な方法で再現することは、現在のところ困難である。そこで、ポット植えた水稻にふ化幼虫を密度を変えて放飼し、羽化直後に回収し、セジロウンカ及び水稻の乾物重の変化を調べた(渡邊・寒川, 1994b)。加害区での乾物重の対照区からの偏差を、回収した時点におけるセジロウンカの総乾物重に対してプロットすると、セジロウンカの乾物重が1 mg 増加すると、水稻乾物重が32.3 mg 減少することが示された(図-1)。寒川(1992)により測定されたセジロウンカ老齢幼虫、及び未産卵雌成虫の日当たり吸汁量から、セジロウンカが1 mg の成虫になるのに吸汁した総篩管液乾物重を求めると、約7 mg と推定された。この値はさきに示した水稻の乾物減少量の約22%に過ぎない。この結果はセジロウンカの吸汁加害が、篩管液の収奪という直接加害だけでなく、水稻の生育生理に間接的な影響を与えていることを示している。

作物の被害量が害虫の加害量より大きくなる例はアブラムシで知られており(BARLOW et al., 1977; RABBINGE et al., 1981; ROSSING et al., 1989 など)、間接的な影響として光合成速度及び光利用効率の低下(RABBINGE et al., 1981)や、維持呼吸量の増大(ROSSING et al., 1989)が知られている。

筆者の調査でも、水稻の最上位展開葉における光合成速度はセジロウンカの乾物重が増加するにつれて低下し、特にウンカの総乾物重が40~60 mg (初期密度が

100 頭区から 200 頭区)の範囲で急減し、葉色値も同様に低下した(図-2)(渡邊・寒川, 1994b)。葉色値の低下は葉の黄化を表しており、セジロウンカの総吸汁量の増加により、葉の黄化及び光合成速度の低下が起こっていることが示された。

このように単に害虫の個体数と収量、あるいは乾物重の変化との関係をみるのではなく、害虫による加害量を植物の物質生産的基盤で定量化する(例えば乾物重の収奪あるいは葉面積の減少)ことにより、植物への影響が収奪量だけで説明できるのかどうか、いいかえると直接加害だけを考えればよいか間接害も考える必要があるのかを明らかにすることができる。ウンカ・ヨコバイ類あるいはアブラムシのような吸汁性害虫による間接害としては、上に述べた①光合成速度の低下、②光利用効率の低下、③維持呼吸量の増加のほか、④同化産物の移行阻害(内藤, 1977; KENMORE, 1980; 那波, 1988)があげられる。

害虫の加害に対する植物の反応としては、加害されても生長量あるいは収量が変化しないか、もしくは増加する現象(補償作用)が知られている。植物の個体レベルで補償作用が起こる場合には、加害を受けても上記の①~④の変化が起こらないか、あるいは逆に増加することがあると考えられる(群落レベルでは受光環境の変化など他の要因も考えられる)。従来、漠然と「植物の活力」のようにとらえられてきた補償作用という現象も、①~④の変化を定量的に測定することで、具体的に生育モデルへ組み込むことが可能となる。

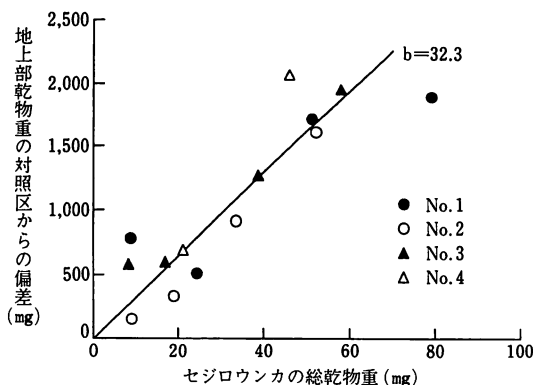


図-1 ポット植えた水稻にセジロウンカふ化幼虫を羽化まで密度を変えて放飼した場合の、実験終了時のセジロウンカ総乾物重と水稻地上部乾物重の無放飼区における地上部乾物重からの偏差の関係(渡邊・寒川, 1994b)

No.1~4 は実験の反復。b=32.3 は原点を通る直線を仮定した場合の傾き。

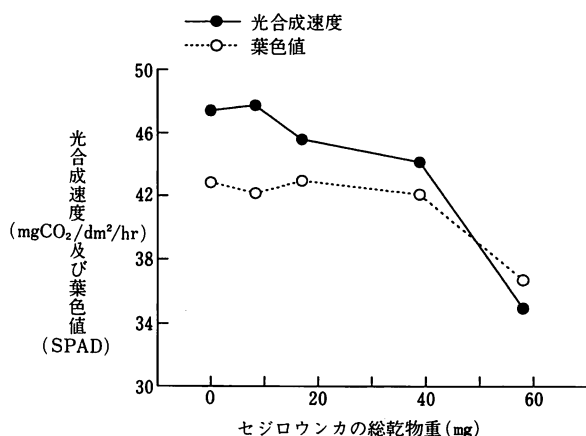


図-2 ポット植えた水稻にセジロウンカふ化幼虫を羽化まで密度を変えて放飼した場合の、実験終了時のセジロウンカ総乾物重と最上位展開葉の光合成速度及び葉色値との関係(渡邊・寒川, 1994b)

光合成速度は LICOR 社の Li6200 を、葉色値は MINOLTA 社の SPAD502 を用いて測定した。

II 作物生育モデルの利用

I で述べた直接害と間接害,あるいは補償作用を気象条件の変動などと併せて評価するためには,どのような生育モデルが必要であろうか。以下は, PENNING DE VRIES (1989) 及び高見・小林 (1994) を参考に話を進める。

例えば水稻の乾物生産量と移植後の日数との間には, 簡単なロジスティック式が成り立つかもしれない。しかし, この関係は単に両者の間を一つの数式で結び付けて「記述」したにすぎず, 気象条件, 栽培条件等の変化によっては, 数式に含まれるパラメータの値は大きく変化する (PENNING DE VRIES et al., 1989)。害虫の密度と作物の収量 (あるいは減収量) との関係も同様になる。これに対して作物の生長のプロセスやメカニズムを栽培環境や気象条件の変動を含めて, 個別に記述していく方法 (高見・小林, 1994) は「説明モデル」などと呼ばれ (PENNING DE VRIES et al., 1989), 影響の「推定」だけでなく「理解」にも役立つ (高見・小林, 1994)。

作物生長をどのようなプロセスに分けて記述するかは, モデルの目的や頑健性の程度による。水稻の乾物生産を例にとると, 群落の日々の光合成量による CO_2 の取り込み, 呼吸, 炭水化物の乾物への変換, 部位別の分配などに分ける方法と, 群落が吸収する日射量に応じて乾物生産量を求める方法が知られている。前者としては MACROS (PENNING DE VRIES, 1989) が, 後者では, SIMRIW (HORIE et al., 1992) や PRISM (岡田・小林, 1987) などが知られている。SIMRIW では収量 (玄米重) は全乾物重に収穫指数 h をかけて求められるが, h は水稻の発育ステージの関数である (HORIE et al., 1992)。また h に高温や低温による不稔歩合を関数として導入することにより, 温暖化に伴う日本各地の収量変動 (堀江, 1993) や, 1993 年の冷害の要因解析 (堀江, 1994; 矢島, 1994) が試みられた。

トビイロウンカ吸汁加害の水稻生育への影響

トビイロウンカは通常飛来侵入後第 3 世代に個体数のピークを持つ (久野, 1968) ため, 吸汁加害による水稻被害もおもに出穂期以降に出現する。高密度の加害は水稻の枯死を引き起こす。本種は水稻の篩管液を選択的に吸汁する (SOGAWA, 1982)。そこで, 筆者らは吸汁加害を水稻からの炭水化物の収奪とみなして, 水稻生育及び収量への影響のモデル化を試みた (渡邊ら, 未発表)。利用したモデルは MACROS である。このモデルでは移植から登熟までの地上部乾物重, 葉面積及び子実重の推移を生理生態的な過程を積み上げることにシミュレートする。このモデルを構成する関係式は, 個別にみれば記述モデルである。パラメータの多くは IR36 などのインディカ品種で得られた結果であり, 必ずしも我が国ですぐに実用に耐えるとはいえない。しかし, 水稻生育のプロセスを実験的に明らかにし, 各要素の変化がシステム

の挙動に及ぼす影響を把握するという思考過程には非常に有効なモデルと思われる。また, 本モデルで使用されているシミュレーション言語 PCSMP は, 他的高级言語に比べて構成システムの情報伝達力に優れており, システムの理解や仮説の導入が行いやすい。PENNING DE VRIES et al. (1989) や RABBINGE et al. (1989) の教科書は, 作物生育や病虫害の影響などのシステムと PCSMP の理解が同時にできるような構成になっている。

筆者は出穂期以降のトビイロウンカの吸汁による影響を解析することを目的とし, MACROS を出穂時を起点とした穂への乾物の転流蓄積及び葉面積の減少過程のモデルに改変し, 吸汁加害の部分をつけ加えて利用した。モデルは光合成, 同化産物収支, 及び葉面積の変化などにいくつかの仮定をおいた 2 種類 (基本モデル, 拡張モデル) を作製した。以下に, 基本モデルの構成を PENNING DE VRIES et al. (1989) を参考に述べる。

光合成: 個葉の光合成曲線のパラメータ, 葉面積, 日射量, 暦日及び緯度に基づいて MACROS の光合成サブルーチンにより計算される。

葉面積: 出穂期を最高値として, 後は発育ステージに応じて一定面積が枯れる。

呼吸: 各部位の維持呼吸 (温度に依存する) 及び穂の成長呼吸 (日当たり蓄積量に依存する) に分けて計算する。

子実生産: 穂への同化産物の蓄積量は, 発育ステージ, 気温, 潜在的な最大可能子実重との比などに依存する穂の同化産物要求量, 及び蓄積同化産物量から決められる転流可能量の大小関係によって決まる。水稻の発育は気温や日長により規定されるが, 出穂期以降は気温によってのみ登熟が進むとした。シミュレーションは 1 日を単位として行い, 登熟期が終了するか, あるいは蓄積同化産物が 3 日間連続して負になった時点で終了とした。

トビイロウンカの吸汁: 日当たり同化産物 (炭水化物) から必要量を収奪するとした。つまり同化産物はまずトビイロウンカによって一部が収奪され, 残りが蓄積プールにまわり, 蓄積量に応じて転流可能量が決定される。吸汁量は水稻の生育ステージ及び気温の関数である (寒川, 1992) が, 取り扱いを簡単にするため, モデルの中では収奪される乾物重 CDEMAB を次のように表した。

$$\text{CDEMAB} = \text{SRBP} * \text{AWBP} * \text{NUBP}$$

ここで SRBP は 1 g のトビイロウンカが 1 日に吸汁する同化産物量, AWBP はトビイロウンカ 1 頭の重さ, NUBP は 1m^2 当たりのトビイロウンカの個体数である。

トビイロウンカの吸汁が子実重の変化に与える影響を基本モデルにより計算した結果を図-3 に示した。葉面積, 地上部乾物重, 蓄積同化産物重の初期値は, 九州農

業試験場において品種レイホウを用いて1989,1990年に行った被害解析データに基づいて与えた。また気温、日射量も同場における1989年の実測値を用いた。トビイロウンカの密度の増加とともに子実重は低下するが、密度をいくら増加させてもシミュレーションは登熟を完了させ、枯死は起こらなかった。つまり篩管液の収奪（直接害）だけを組み込んだのでは、トビイロウンカによる被害を再現できなかったのである。そこで、葉の枯死過程に同化産物収支を考慮したモデルの拡張を試みた。

基本モデルでは同化産物はすべてまとめて取り扱っていたが、実際には各葉位において同化産物の転流先は同一ではない。またトビイロウンカは通常株元に生息している。そこで水平方向に等分した葉面積の各層ごとに物質収支を以下のように考えて、拡張モデルを作成した。

①葉面積の初期値を5等分する。②各葉層で生産された日ごとの同化産物量からまず葉の維持呼吸量を引く。③トビイロウンカが収奪する同化産物は、生存する最下位葉層において負担する。④残った同化産物は、葉以外の部分の維持呼吸及び穂の成長呼吸量を差し引いた後、蓄積プールへ運ばれる。⑤穂への同化産物の蓄積過程は基本モデルに準じる。⑥同化産物量収支が負になった葉層はその一部が枯死する。⑦最下位葉層がすべて枯死した場合、トビイロウンカが収奪する同化産物は次の葉層が負担する。ここで、②～⑦は、シミュレーションの終了まで繰り返される。また、シミュレーションの終了条件として、基本モデルの条件に加えて、葉面積が一定以下になった場合、及び蓄積同化産物及び日当たり余剰同化産物が同時に負になった場合を付け加えた。

拡張モデルの上でトビイロウンカの密度を変化させたところ、平均密度が株当たり100頭以上の場合、水稻は登熟終了前に枯死した（図-4）。筆者が5年間の水田内の

トビイロウンカ個体群の個体数変化と空間分布を、枯死株の発生面積とあわせて解析した結果、枯死株の部分のトビイロウンカの平均密度は、200～500頭/株と推定されたことから（渡邊、未発表）、モデルの結果は水田での現象を再現していると思われる。水稻の下位葉の光合成量は、上位葉の30～50%であり、呼吸量は純光合成量の40%程度なので、わずかながらも乾物生産にはプラスの働きをしている（佐藤・金、1980）が、これにトビイロウンカの収奪系が付け加わった場合、同化産物収支がマイナスになるという拡張モデルの仮説は、十分妥当性があると思われる。

また、トビイロウンカの吸汁による実際の各葉位の光合成速度の変化を、安定同位体 ^{13}C でラベルした CO_2 の取り込み量を指標として調べたところ、下位葉身の光合成速度の低下が上位葉に比べて顕著であった（渡邊ら、未発表）。光合成速度の低下を引き起こす最大の要因は葉身の窒素濃度の変化である（VAN KEULEN and SELIGMAN, 1987）。今回は炭水化物の収支による葉の枯死過程を組み込んだが、篩管液から同時に収奪される窒素成分の動態を考慮したモデル化も検討する必要があるであろう。

モデルの利用

上記のようにトビイロウンカと水稻の作用系をモデル化することにより、被害の形成過程をダイナミックにとらえることができる。図-5は出穂期以降の異なる時点から、一定密度のトビイロウンカの加害が一定期間だけ起こったとした場合の、登熟期の子実重の変化を拡張モデルを用いて示したものである。密度は200頭、加害期間は15日とし、5日ずつ加害開始時期をずらした。登熟期の葉面積指数は、出穂後35日以降を除くと加害開始期間にあまり関係はないが、子実重は加害が早いほど減少が大きくなった。これは初期に受けた葉面積の減少が、子

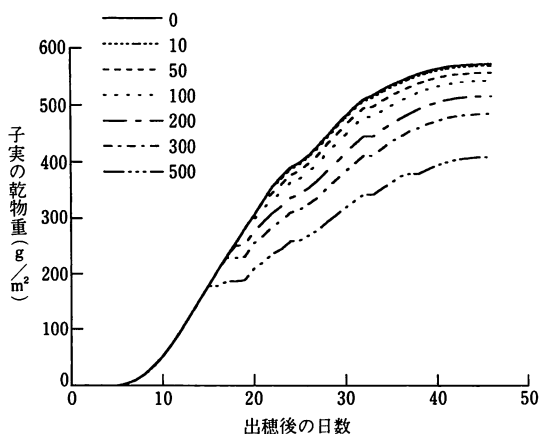


図-3 トビイロウンカの吸汁加害が子実乾物重の推移に及ぼす影響（基本モデル）（渡邊ら、未発表）
図中の各線はトビイロウンカ株当たり個体数の違いによるシミュレーションの変化を示す。

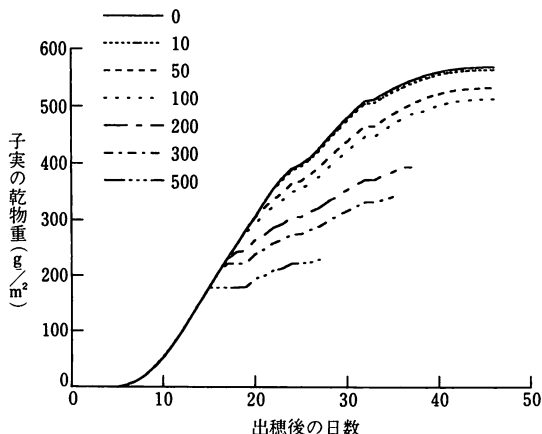


図-4 トビイロウンカの吸汁加害が子実乾物重の推移に及ぼす影響（拡張モデル）（渡邊ら、未発表）
シミュレーションが途中で止まっている場合は、イネがその時点で枯死したことを示す。

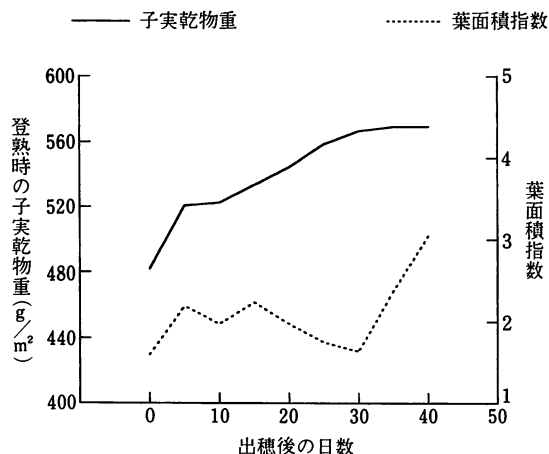


図-5 拡張モデルを用いて計算した、トビイロウンカの加害開始時期の違いによる登熟時の子実乾物重及び葉面積の変化(渡邊ら, 未発表)

株当たり 200 頭, 15 日間の加害を出穂から 5 日ずつずらせて与えた場合の変化。

実生産量に大きく影響しているためと思われる。出穂後 30 日以降に加害が開始した場合の子実生産量は、対照区と差はなかった。害虫の密度と収量の関係を静的にとらえた場合には、加害量が同じなのに被害量が異なってもその要因は明らかにできない。上記のようなモデル化により、はじめて加害時期の収量へ与える影響を、吸汁による葉面積の低下を通して、定量的に評価することが可能となった。このことは最適害虫管理を行っていくうえでの作物モデルの重要性を示している。

おわりに

現在、東アジア全域で「米生産におけるシミュレーション及びシステム分析」計画が、国際稲研究所、オランダ農業生物・土壤肥料研究所 (AB-DLO), 及びワーゲニンゲン農科大学により推進されている (PENNING DE VRIES et al., 1991)。本計画は 1984 年に開始され、現在第 3 期 (1992~1995 年) に入っており、「日本を除く」東アジア諸国の水稻生産に対して、水稻生育モデル及びシステム分析の手法を用いた最適な栽培管理、品種選定、病虫害防除などを行おうというものである。コンピュータの利用、解析手法などのトレーニング、ワークショップを行うとともに、統一品種を用いた水稻生育、気象、土壌関係のデータベースを作成している。筆者は 1994 年 4~5 月にかけて開かれた拡大ワークショップに参加する機会を得た。現在水稻生育モデルとして MACROS の改良版の ORYZA-1 が利用されている。このモデルも MACROS と同様に、我が国の品種、栽培環境に直接当てはめることはできない。しかし、同じモデルを通して他分野あるいは他国の研究者と、共同研究や意見交換が行

えることは、共通の言語をもった強みを感じた。

作物生育モデルとは単に収量予測を行うためだけではなく、作物生育に及ぼす環境条件の影響をシステムとして理解し、その中で重要な要因を検出し定量化するための共通な思考過程である。病虫害管理システムの構築という壮大な計画はさておいても、被害解析研究あるいは害虫作物相互作用系の研究の進展に、作物生育モデルは大きく寄与すると考えている。

引用文献

- 1) 足立 礎・中筋房夫 (1985): 植物防疫 39: 301~307.
- 2) BARLOW et al. (1977): Can. Entomol. 109: 1491~1502.
- 3) HORIE, T. et al. (1992) Agric. Sys. 40: 211~236.
- 4) 堀江 武 (1993): 農及園 68: 258~263.
- 5) ——— (1994): 同上 69: 669~676.
- 6) HUFFAKER, C. B. (1980): New technology of pest control. New York: John Wiley & Sons, 500p.
- 7) 巖 俊一・桐谷圭治 (1970): 総合防除, 講談社, 東京, pp. 39~96.
- 8) 加藤陸奥雄 (1953): 作物害虫学概論, 養賢堂, 東京, 306p.
- 9) 川本 均 (1987): 京都大学学位論文, 144p.
- 10) KAWAMOTO et al. (1986): Ecol. Res. 1: 195~206.
- 11) KENMORE, P. (1980): Ph. D. thesis, University of California, 226p.
- 12) KEULEN, H. van, and N. G. SELIGMAN (1987): Simulation of water use, nitrogen nutrition and growth of a spring wheat crop. Pudoc, Wageningen, 310p.
- 13) 城所 隆・桐谷圭治 (1982): 植物防疫 36: 5~10, 49~54.
- 14) 久野英二 (1968): 九州農試彙報 14: 131~246.
- 15) 那波邦彦 (1988): 応動昆 32: 31~36.
- 16) ——— (1994): 農及園 69: 215~223.
- 17) 内藤 篤 (1977): 応動昆 21: 1~5.
- 18) 中筋房夫 (1981): 昆虫学最近の進歩, 東京大学出版会, 東京, pp. 369~383.
- 19) 岡田益己・小林和彦 (1987): 1987 年度農業気象学会大会 (講要)
- 20) 大串龍一 (1990): 天敵と農薬, 東海大学出版会, 東京, 196p.
- 21) PENNING de Vries et al. (1989): Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops. Pudoc. Wageningen, 271p.
- 22) ——— et al. (1991): IIRI Res. Paper Ser. No 151. 67p.
- 23) Rabbinge, R. et al. (1981): Neth. J. Pl. Path. 87: 217~232.
- 24) ——— et al. eds. (1989): Simulation and systems management in crop protection. Pudoc., Wageningen, 420p.
- 25) ROSSING et al. (1989): ibid. pp. 240~261.
- 26) 佐藤 庚・金 鐘萬 (1980): 日作紀 49: 243~250.
- 27) SOGAWA, K. (1982): Ann. Rev. Entomol. 27: 49~73.
- 28) 寒川一成 (1992): 九農研 54: 104.
- 29) SUZUKI, N. et al. (1991): Appl. Entomol. Zool. 26: 279~287.
- 30) 高見晋一・小林和彦 (1994): 新しい農業気象・環境の科学, 養賢堂, 東京, pp. 174~206.
- 31) 矢島正晴 (1988): 農及園 63: 1013~1018.
- 32) ——— (1994): 平成の大凶作, 農林統計協会, 東京, pp. 67~81.
- 33) 渡邊朋也・寒川一成 (1994a): 応動昆 38: 153~160.
- 34) ——— (1994b): 同上 38 (印刷中)
- 35) ———ら (1994): 同上 38: 169~175.