イネの発育過程のモデル化と予測に関する研究

第2報 幼穂の分化・発達過程の気象的予測モデル*

中 川 博 視・堀 江 武

(京都大学農学部)

1994年7月26日受理

要 旨 : 日々の気温と日長の経過からイネの幼穂分化期, 出穂期およびその間の幼穂の発育ステージを動的に予測するモデルを導き, 水稻品種日本晴, コシヒカリおよび IR36 の3品種に適用した。出芽から出穂に到る発育過程を幼穂分化期の前後で環境反応が異なるとの仮定のもとにモデル化した。すなわち, 出芽時の発育指数(DVI)を0, 幼穂分化時のそれを1, 出穂時のそれを2と定め, この制約条件の下で, 発育速度(DVR)と気温および日長との関係を与える数式のパラメータを, 京都で行った3品種の作期移動試験の幼穂分化期および出穂期のデータを用いて, 各品種・各発育相別に決定した。得られたパラメータ値から, 水稻発育の環境反応は幼穂分化期の前後の発育相で異なることが示唆された。モデルによる3品種の水稻の幼穂分化期および出穂期の推定精度は標準誤差でそれぞれ2.1~2.4日, 1.5~2.3日であったが, 幼穂分化期で発育相を分割しないで, 出芽から出穂までのDVRの環境反応を不変と仮定したモデルによる同データの出穂期推定の標準誤差は1.8~3.6日であった。これより, 発育相の分割によってモデルの推定精度が向上し, 生育予測・診断のための幼穂分化期および出穂期の予測を実用的精度で行うことが可能と考えられる。さらに, 以上のようにして求めたDVI値と幼穂の発育ステージとの間には, 品種や環境によらずほぼ一定の関係が認められたことから, モデルによって幼穂の発育ステージをも気象の経過のみから推定・予測可能であることが示唆された。

キーワード : イネ, 出穂, 発育, 発育指数, 発育速度, モデル, 幼穂分化, 予測。

Modelling and Prediction of Developmental Process in Rice II. A model for simulating panicle development based on daily photoperiod and temperature : Hiroshi NAKAGAWA and Takeshi HORIE (*Laboratory of Crop Science, Faculty of Agriculture, Kyoto University, Sakyo-ku, Kyoto 606, Japan*)

Abstract : Under the hypothesis that environmental responses of ontogenetic development of rice are different before and after panicle initiation (PI), a model for simulating rice panicle development and heading date was synthesized. In this model, the values of the developmental index (DVI) which is a continuous variable representing rice development stage are defined to be 0 at the emergence, 1.0 at PI and 2.0 at the heading, respectively. Under this defining condition of DVI, we determined, for each developmental phase before and after PI, the values of parameters of the equation giving the developmental rate (DVR) as a function of daily mean temperature and photoperiod, by using the Simplex method and rice phenology data. Field experiments on three cultivars of Nipponbare, Koshihikari and IR36, in Kyoto over four years using a range of sowing dates in each year, provided data for the parameter estimation and model validation. The values of parameters thus obtained suggested that DVR responses to temperature and photoperiod are different between the vegetative and reproductive development phases. The model explained dates of PI and heading of the three cultivars more accurately than the previous model, in which DVR responses to the environment were assumed to be unchanged before and after the PI. A close correspondence was observed between the DVI values calculated by the model and the morphological development stage of rice panicle, irrespective of environmental conditions and cultivars, suggesting that the model is applicable for the prediction of the panicle development from environmental conditions.

Key words : Development, Developmental index, Developmental rate, Heading date, Model, Panicle development, Prediction, Rice.

イネの出芽から幼穂分化, 出穂・開花を経て成熟に到る個体発生的な発育過程を環境の推移から動的かつ定量的に説明・予測し得るモデルを開発することが本研究の目的である。

前報⁵⁾では, これら発育ステージを環境条件から動的に予測するモデルの基本構造とパラメータの推

定法を提案し, その考え方のもとに日々の気温と日長の経過からイネの出穂期を予測するモデルを導き, 水稻品種日本晴に適用したところ, 従来の有効積算温度法に比べて高い精度でその出穂期が推定できることを示した。前報のモデルは品種の選択や作期の策定などの目的に対しては有効であるが, 気象の変動に対応して的確な栽培管理を行うための生育

* 大要は第183回講演会(1987年4月)において発表。

予測・診断技術の一部として活用するには、出穂期のみならず幼穂の発育段階をも高い精度で予測することがモデルに求められている。イネの発育現象を環境条件から説明・予測するためのモデルは数多く提出されている^{2,4,5,10)}が、幼穂の発育段階の予測まで含めたものは見当たらない。

そこで本報では、前報⁹⁾で一つの相として扱った出芽から出穂に到る発育相を発育現象の実態に即して幼穂分化期の前後で栄養生長相と生殖生長相に分割し、各発育相別に前報と同構造のモデルを適用することによって幼穂分化期の予測を可能とするとともに予測精度の向上を図ろうとした。改良したモデルを水稻品種日本晴、コシヒカリ、IR36の幼穂分化期および出穂期の予測に適用した結果、発育相の分割により予測精度の向上が認められ、かつ、モデルより得られた発育指数 DVI 値と幼穂の発育ステージとの関係を用いることにより、幼穂分化期、出穂期のみならず、その間の発育ステージをも気温と日長の経過から推定・予測可能なことが示唆されたので報告する。

材料と方法

1. 播種期移動試験による発育データの収集

水稻品種、日本晴、コシヒカリおよび IR36 の 3 品種を供試し、1985 年から 1988 年の 4 年にわたって種々の播種期を設けて京都大学農学部附属農場で栽培した。4 年間を通算した総作期数は日本晴とコシヒカリでは 19、IR36 では 12 である (第 1 表)。断根等の植え傷みや高播種密度による出葉の抑制を避けるため、ペーパーポットに 1 粒播きして育苗した苗を、1 株 1 本植え、30 cm×15 cm あたり 1 株 (22.2 株/m²) の栽植密度で本田に移植した。移植時の葉齢は、播種期によって異なったが、日本晴についてみると 3.2~6.0 の範囲であった。本田の施肥管理は各品種に標準的なものとし、成分量 (kg/10 a) にして窒素 12~13 (日本晴)、8~12 (コシヒカリ)、16~20 (IR36)、リン酸 12 (全品種)、カリ 11~12 (全品種) とした。このうち窒素は、元肥、最高分げつ期、幼穂分化後約 10 日目、穂揃い期の 4 回に分けて施し、リン酸とカリは、元肥と幼穂分化後約 10 日目の 2 回に分けて施した。年によって窒素施肥量が多少異なるが、1987 年と 1988 年に同じ実験圃場で行った窒素施肥がイネの発育に及ぼす影響を調べた実験結果¹¹⁾から、本研究の目的にとっては、その違いはあまり大きな影響を及ぼさないと考えられた。

以上のようにして栽培した各品種、各作期のイネについて出芽期、幼穂分化期および出穂期を調査した。最終的に出芽した個体の 80% 以上が出芽した日をもって出芽期、出穂すると思われる全茎の 50% が出穂した日をもって出穂期とした。幼穂分化期は、主稈の生長点を実体顕微鏡下で観察し、星川⁶⁾に基づき形態的に決定した。ただし、第 1 苞原基分化期の判別は困難であったので、苞原基増加期の前日を便宜的に幼穂分化期とした。また、一部の作期については、幼穂長を 3~6 日毎に調査した。1 回の調査あたり、3~5 個体の主稈の幼穂長を測定し、その算術平均を調査日の幼穂長とした。

2. 幼穂の分化・発達過程の気象的予測モデル

前報⁹⁾のモデルでは、出芽から出穂に到る過程を一つの相として扱ったが、本報ではその過程を幼穂分化期で二つの発育相に分割し、それぞれに前報と同構造のモデルを適用した。すなわち、出芽時、幼穂分化時、出穂時の発育指数 DVI の値として、それぞれ 0, 1, 2 を与え、栄養生長相および生殖生長相の発育速度 DVR を気温 T および日長 (天文日長) L の関数として次式のように与えた。

栄養生長相:

$$DVR = \begin{cases} f_1(T), & (DVI < DVI_1^*) \\ f_1(T) \cdot g_1(L), & (DVI \geq DVI_1^*) \end{cases} \quad (1)$$

生殖生長相:

$$DVR = \begin{cases} f_2(T) \cdot g_2(L), & (DVI < DVI_2^*) \\ f_2(T), & (DVI \geq DVI_2^*) \end{cases} \quad (2)$$

ただし、

$$f_j(T) = 1 / [1 + \exp\{-A_j(T - Th_j)\}] / G_j, \quad (j=1, 2) \quad (3)$$

$$g_j(L) = \begin{cases} 1 - \exp\{B_j(L - Lc_j)\}, & (L < Lc_j) \\ 0, & (L \geq Lc_j) \end{cases} \quad (j=1, 2) \quad (4)$$

である。ここで、 G_j , Th_j , Lc_j , A_j , B_j および DVI_j^* ($j=1, 2$) はパラメータであり、それぞれ次のような意味をもっている。 G_j は各発育相の最小日数、 Th_j はある日長条件下で発育速度が 1/2 になる温度、 Lc_j は限界日長、 A_j と B_j はそれぞれ温度係数と日長係数、そして DVI_j^* は日長に感応し始める ($j=1$) または日長感応性を失う ($j=2$) 発育指数である。上に示した式において、日長感応性のない品種またはそれを考慮する必要のない場合は、気温のみの関数 (3) 式を DVR とする。また、非感光相の存在を考慮しても予測精度に変化がみられない場合は、 $f_j(T) \cdot g_j(L)$ を DVR とする。

Table 1. Emergence date (E), panicle initiation date (PI), heading date (H), numbers of days from E to PI (E~PI) and from PI to H (PI~H) of 3 rice cultivars grown in different seasons at Kyoto.

Year	Nipponbare					Koshihikari					IR 36				
	E	PI	H	E~PI	PI~H	E	PI	H	E~PI	PI~H	E	PI	H	E~PI	PI~H
1985	16 May	21 Jul.	20 Aug.	66	30	17 May	9 Jul.	9 Aug.	53	31					
	25 May	25 Jul.	23 Aug.	61	29	25 May	17 Jul.	15 Aug.	53	29					
	3 Jun.	27 Jul.	27 Aug.	54	31	3 Jun.	22 Jul.	19 Aug.	49	28					
	17 Jun.	1 Aug.	29 Aug.	45	28	17 Jun.	28 Jul.	25 Aug.	41	28					
1986	18 Mar.	21 Jun.	28 Jul.	95	37	18 Mar.	12 Jun.	20 Jul.	86	38					
	3 Apr.	25 Jun.	2 Aug.	83	38	3 Apr.	21 Jun.	25 Jul.	79	34					
	19 Apr.	5 Jul.	9 Aug.	77	35	19 Apr.	25 Jun.	29 Jul.	67	34	19 Apr.	7 Jul.	9 Aug.	79	33
	3 May	14 Jul.	15 Aug.	72	32	3 May	4 Jul.	5 Aug.	62	32	3 May	12 Jul.	14 Aug.	70	33
	21 May	23 Jul.	23 Aug.	63	31	21 May	16 Jul.	14 Aug.	56	29	21 May	20 Jul.	23 Aug.	60	34
	3 Jun.	29 Jul.	27 Aug.	56	29	6 Jun.	26 Jul.	21 Aug.	50	27	3 Jun.	2 Aug.	3 Sep.	60	32
	20 Jun.	3 Aug.	31 Aug.	44	28	20 Jun.	1 Aug.	28 Aug.	42	27	20 Jun.	14 Aug.	17 Sep.	55	34
	14 Jul.	19 Aug.	10 Sep.	36	22	15 Jul.	19 Aug.	15 Sep.	36	27	14 Jul.	5 Sep.	— ¹⁾	53	— ¹⁾
1987	26 Mar.	20 Jun.	27 Jul.	86	37	24 Mar.	7 Jun.	16 Jul.	75	39					
	13 Apr.	29 Jun.	31 Jul.	77	32	12 Apr.	19 Jun.	24 Jul.	68	35	13 Apr.	2 Jul.	7 Aug.	80	36
	14 May	17 Jul.	18 Aug.	64	32	14 May	7 Jul.	5 Aug.	54	29	14 May	17 Jul.	17 Aug.	64	31
	23 May	22 Jul.	21 Aug.	60	30	23 May	12 Jul.	11 Aug.	50	30	23 May	22 Jul.	21 Aug.	60	30
1988	24 Jun.	7 Aug.	2 Sep.	44	26	24 Jun.	1 Aug.	28 Aug.	38	27	24 Jun.	14 Aug.	15 Sep.	51	32
	22 Mar.	27 Jun.	4 Aug.	97	38	22 Mar.	17 Jun.	23 Jul.	87	36	22 Mar.	6 Jul.	11 Aug.	106	36
	24 Apr.	6 Jul.	11 Aug.	73	36	24 Apr.	23 Jun.	29 Jul.	60	36	24 Apr.	6 Jul.	10 Aug.	73	35

1) Growth and development ceased before heading due to cool temperature.

種々の気象条件下で栽培した水稻品種の出芽後幼穂分化に到るまでの日数（以後、出芽～幼穂分化日数などと記す）と生育期間の気温および日長データから、前報⁵⁾の方法によって (1) 式のパラメータを決定すると、気温と日長の経過のみから幼穂分化期を推定・予測可能なモデルが与えられる。同様に、幼穂分化～出穂日数を用いて (2) 式のパラメータを決定することによって出穂期の気象的予測モデルが与えられる。以上のようにして求められるモデルの DVI 値と幼穂分化から出穂に到るまでの幼穂の发育ステージとの間に、環境条件にかかわらず一定の関係が認められるならば、この関係を利用してモデルより予測される DVI 値から幼穂の发育ステージをも連続的に推定・予測することが可能となる。

結 果

1. 播種期移動試験の結果

日本晴、コシヒカリおよび IR36 の各作期の出芽期、幼穂分化期および出穂期を第 1 表に示した。1986 年 7 月 14 日に芽出した IR36 が低温のために出穂に到らなかった他は、各品種、各作期とも順調な生育を遂げた。作期による发育期間の変動は幼穂分化までの日数の変動のほうが明らかに大きかったが、幼穂分化～出穂日数もかなりの変動を示し、日本晴の場合、その範囲は 22 日～38 日にわたっていた。幼穂長と幼穂分化後の日数との関係を第 1 図に示した。同図には、日本晴については 17 作期分、コシヒ

カリについては 9 作期分、IR36 については 4 作期分のデータがプロットされている。多様な作期を含む日本晴では、幼穂分化後の日数と幼穂長との関係は作期、すなわち気象による変異が大きく、幼穂が全長に達するのに要する日数の変異は 10 日以上に及んだ。

2. モデルの適用結果

(1), (2) 式の发育パラメータを第 1 表の出芽～幼穂分化日数と幼穂分化～出穂日数を最もよく説明す

Fig. 1. Time courses of young panicle length of 3 rice cultivars grown in different environments.

○ Nipponbare (17 cropping seasons)
● Koshihikari (9 cropping seasons)
△ IR36 (4 cropping seasons)

Table 2. Values of developmental parameters of Equations (1) and (2) estimated by using the data sets in Table 1, and standard deviation of residuals (s.d.) of model estimation.

Developmental Phase	Cultivar	A	Th (°C)	B	Lc (hours)	G (days)	DVI*	s.d. (days)
Emergence to Panicle Initiation	Nipponbare	0.1912	20.61	0.7891	15.43	27.80	0.50	2.4
	Koshihikari	0.2366	19.29	0.7453	15.97	29.24	0.45	2.1
	IR 36 ¹⁾	0.4933	18.71	—	—	51.92	—	2.1
Panicle Initiation to Heading	Nipponbare	0.4019	17.42	0.5153	15.76	18.81	—	1.6
	Koshihikari	0.3797	17.96	0.5332	16.18	20.22	—	1.0
	IR 36 ¹⁾	0.4577	20.26	—	—	31.52	—	1.9

Equation (1) (emergence to panicle initiation):

$$DVR = \begin{cases} 1/[1 + \exp\{-A(T - Th)\}]/G, & (DVI < DVI^*) \\ \text{Max}[0, 1 - \exp\{B(L - Lc)\}]/[1 + \exp\{-A(T - Th)\}]/G, & (DVI \geq DVI^*) \end{cases}$$

Equation (2) (panicle initiation to heading):

$$DVR = \text{Max}[0, 1 - \exp\{B(L - Lc)\}]/[1 + \exp\{-A(T - Th)\}]/G$$

where G is a minimum number of days required for completing the respective phenophase; Th is the temperature at which DVR is the half of the maximum under a given day length; Lc is the critical day length for development; DVI* is the value of DVI at which the crop becomes sensitive to photoperiod; A and B are the parameters to define the curvature.

1) Photoperiodic effect could be ignored within data range of day length used for estimating parameters.

Fig. 2. Estimated developmental rate DVR of 3 rice cultivars in the phases from emergence to panicle initiation (A) and panicle initiation to heading (B) as a function of daily mean air temperature and day length. Numerals on the graph show day length (hour).

Fig. 3. Frequency distribution of daily mean air temperature and day length during periods from emergence to panicle initiation (A) and panicle initiation to heading (B) as related to the phenological data of Nipponbare rice in Table 1, which were used for estimating developmental parameters.

るように品種毎、発育相毎に前報⁵⁾に示したようにシンプレックス法によって推定した(第2表)。ただし、IR36は日長感応性を考慮しても残差二乗和が改善されなかったためDVRを気温のみの関数とし

た。また、生殖生長相の非感光相の存在も同様の理由から無視した。第2表のパラメータの値を用いて求めた、気温および日長と3品種の1日当りの発育速度DVRとの関係は第2図のようであった。パラ

Fig. 4. Relationship between estimated and observed numbers of days from emergence to panicle initiation (A) and from panicle initiation to heading (B) of 3 rice cultivars grown in different seasons at Kyoto. Symbols are the same as those in Fig. 1.

メータの推定に使用した気温および日長データの範囲は、栄養生長相ではそれぞれ8~32°Cと12.0~14.5時間、生殖生長相では20~32°Cと12.6~14.5時間であった(第3図)。

第2図より、パラメータの推定に使用した気温データの範囲に限っても、3品種ともに发育の温度反応は非線形であること、IR36は他の2品種に比べて发育の最低温度が高いことが指摘できる。また、日長感受性は日本晴>コシヒカリ>IR36の順に弱くなり、IR36ではパラメータの推定に使用した日長データの範囲内で、日長感受性が無視できた。さらに、コシヒカリと日本晴では、生殖生長相の发育速度が栄養生長相のそれより低い温度で最大値に達し、25°C以上の温度であまり変化しないこと、および生殖生長相の限界日長 L_c が栄養生長相のそれに比較して大きいことから、幼穂分化後には日長感受性が相対的に小さくなると推定された。IR36では両发育相間で发育速度の環境反応に顕著な差が認められなかったが、他の2品種に比べてデータセット数が少なく、同程度の残差二乗和を与えるパラメータの組が複数存在したので、それが品種の特性か否かをここで決定することはできなかった。

本報のモデルによって、パラメータの推定に使用した3品種の広範な出芽~幼穂分化日数および幼穂分化~出穂日数のデータが、標準誤差にして、前者は2.1~2.4日、後者は1.0~1.9日の精度で説明された(第4図)。

3品種の幼穂長とDVIとの間には、作期、品種にかかわらず、ほぼ一定の関係が認められ(第5図)、

Fig. 5. Relationship between values of DVI and young panicle length of 3 rice cultivars grown in different environments. Symbols are the same as those in Fig. 1.

また、葉耳間長とDVIとの間にも同様に密接な関係がみられた。そこで、これらの関係を用いて Suge and Osada¹⁴⁾ のフロラル・ステージの基準表に基づき、DVI値とフロラル・ステージの関係を求め、第3表に示した。ただし、穎花分化に到るまでの幼穂の发育ステージは幼穂長によらず星川⁶⁾に基づいて形態的に決定した。第3表の関係をを用いれば、モデルによって幼穂分化期および出穂期のみならずその間の幼穂の发育ステージを気象の経過のみから推定・予測することが可能と考えられる。

考 察

まず、前報⁵⁾で提出したモデルを本報のように発

Table 3. Relationship between floral stages of rice proposed by Suge and Osada¹⁴⁾ and DVI values calculated by using the developmental parameters in Table 2.

Floral Stage	Criterion	Corresponding DVI value
0	Differentiating stage of bract primordia	1.00—1.04
1	Differentiating stage of primary rachis-branch primordia	1.04—1.11
2	Differentiating stage of secondary rachis-branch primordia	1.11—1.20
3	Early stage of flower primordia differentiation	1.20—1.34
4	Late stage of flower primordia differentiation	1.34—1.51
5	Stage of reproductive cell formation	1.51—1.58
6	Early stage of reduction division	1.58—1.63
7	Late stage of reduction division	1.63—1.80
8	Stage of pollen formation	1.80—1.94
—	Heading stage (main culms)	1.94
—	Heading stage (all culms)	2.00

育相を幼穂分化期の前後に分割して適用した場合のモデルの予測精度および広域適応性の向上について考察し、ついでこのようなモデルの発育パラメータより推定されたイネ品種の出穂に向けての発育の環境反応について考察する。

京都で栽培して得た3品種の出穂期データ（第1表）に、幼穂分化期で発育相を分割しない前報⁵⁾のモデル（モデル1）と幼穂分化期で分割した本報のモデル（モデル2）を適用したときの自己あてはめの良さを残差標準偏差で比較すると、それぞれ、日本晴、コシヒカリ、IR36の順に3.6, 1.8, 2.3日および2.3, 1.5, 1.9日と、発育相の分割により精度の向上が認められた。日本晴について、パラメータの推定に用いた個々の京都データに対する残差を比較すると、発育相の分割によって多くのデータの残差が改善されていた（第6図）。

次に、今回のパラメータの推定に用いていない、前報⁵⁾の筑波での日本晴の出穂期データ（1982年と1983年にわたり、計12作期の圃場試験と4つの異なる温度環境に制御した人工気象室内の栽培によって得られたデータ）を用いて、京都データのみからパラメータ値を決定した両モデルのバリデーションを行った。このとき、モデル1, 2の筑波データに対する残差標準偏差はそれぞれ4.3日と5.9日であり、モデル2の誤差がかえって大きくなったが、これは第6図に示されているように（ ）で囲まれた1データのみが極端にはずれているためであった。このデータを除いた筑波データに対するモデル2の残差標準偏差は2.9日となり、同データに対するモデ

Fig. 6. Residuals of estimation of days to heading by model 1* (closed symbols) and model 2* (open symbols), plotted against estimated days to heading. Circles indicate the data obtained at Kyoto, which were used for estimating the parameters, and triangles indicate the data obtained at Tsukuba, which were not used for the estimation. Symbols with parentheses correspond to a datum obtained under a constant temperature of 17.3°C at Tsukuba. The 17.3°C was included in the temperature data range used for parameters estimation for model 1, but not for model 2.

*) Model 1: DVR response to temperature and day length is assumed to be constant over the developmental phase from emergence to heading.

Model 2: Different functions are applied for DVR response to the environments before and after the panicle initiation.

ル1のそれ4.3日に比べて小さかった。また、誤差の大きさのみならず、モデル1では前述の1データを除いた筑波データを平均3.5日の過大評価をしていたが、モデル2では1.3日の過大評価と系統的な誤差も小さくなった。モデル2で特別にあてはまりの悪かった1データは生育期間の大部分、少なくとも幼穂分化以後はすべて17.3°Cに制御された人工気象室で栽培したものであり、この温度域は第3図からわかるように生殖生長相のパラメータを決定したデータの温度域を大きく下回るものであった。一方、モデル1でこのデータに対する誤差が比較的小さかったのは、温度に関するパラメータが17.3°Cも十分その範囲に含む出芽から出穂に到る全期間の気温データによって決定されているからである。しかし、モデル1では、第2図に示されているような生育相による環境反応の差異を無視し、両生育相の間の一種の平均的なパラメータが選ばれているため、残差の特に大きかった1データを除く個々のデータに対する当てはまりが劣ったのであろう。したがって、パラメータの推定に用いたデータの気象範囲を越えるデータへの適用を除けば、生育相の分割によってモデルの予測精度と広域適応性も向上すると考えられる。モデルのバリデーションに用いた筑波データは、圃場条件のもののみでも極端な早植から晩植までのデータを含むものであるから、現実的な気象変動の範囲内での予測の安定性はモデル2のように生育相を分割したものが優れていると言えよう。一地域で得た生育データに対応する気象データは、栄養生長相ではなかり広範囲にわたって得られるが、生殖生長相では幅広い作期を設けた場合でも気温の範囲が限定されていた(第3図)。また、パラメータの推定に用いるデータの地域、年次および作期の幅が比較的小さく気温と日長の間に相関関係が認められる場合には、いわゆる多重共線性の問題が生じる可能性もある。したがって、一地域の生育データから決定した生育パラメータを他の地域に適用するには、十分なバリデーションが必要である。

次に、京都と筑波の両データをこみにしてモデル1およびモデル2の生育パラメータを決定し直した時の両モデルの当てはまりの良さを比較してみよう。この場合、筑波データには幼穂分化期のデータがないので、幼穂分化期で分けるモデル2については、京都データの出芽～幼穂分化日数、同データの幼穂分化～出穂日数および筑波データの出芽～出穂日数のそれぞれについての残差二乗和の和が最小に

なるように両生育相のパラメータ計11個を同時に決定した。このようにしてパラメータを決定した両モデルによる出穂期の推定における残差標準偏差は、モデル1, 2でそれぞれ3.6日と2.5日となり、生育相の分割により精度の向上が認められた。しかも、この場合、京都データのみから決定したパラメータでは極端に予測誤差が大きかった、筑波の1データも0.0日の残差で説明された。しかし、京都データに対する当てはまりのよさは京都データのみから決定したもののほうが優れていた。これは、水温の影響、あるいは羽生ら³⁾が指摘している温度と限界日長の関係等、本モデルでは考慮されていない要因によって生育の地域間差が生じている可能性を示唆していると思われる。

幼穂分化期の予測は、モデル1を用いて行うことも可能である。日本晴の場合、京都データの幼穂分化期におけるモデル1のDVIの平均値は0.608であった。この値を用いて、モデル1によって日本晴の京都データの幼穂分化期を推定した場合の残差標準偏差は3.0日であり、モデル2のそれ2.4日に比べて精度が劣った。

以上要するに、生育相を幼穂分化期の前後に分けて前報⁵⁾のモデルを適用することにより、モデルの予測精度および広域適応性が改善され、幼穂分化期および出穂期の予測に対して標準誤差約2日という実用的な予測精度が得られた。パラメータの推定に用いるデータに関しては、一地域内での予測を高精度に行う場合には、その地域で幅広い播種期を設けた栽培で得られたデータから生育パラメータを決定するのが最も良いと考えられる。京都と筑波というような広い地域にモデルを適用する場合は両地域のデータを用いてパラメータを決定してその安定性を増すことが望ましいが、一地域のデータのみから決定したパラメータでも、そのカバーし得る気象範囲内ではかなり高い予測精度で他の地域に適用できることが示唆された。

ここで得られたモデルの生育パラメータは幅広い環境に対する品種の出穂反応を高精度に説明していたので、それを用いてイネの出穂現象について考察することが可能と考えられる。

花成誘導が進行する幼穂分化までと分化した花芽の発達過程である幼穂分化後とは、生育速度の気温および日長に対する反応が異なることが本モデルによる解析から推定された。供試した3品種のうち日本晴とコシヒカリでは、日長感應性は幼穂分化前

に比較して若干弱まるものの、幼穂分化後もそれが認められた。菅¹⁵⁾はイネの幼穂分化から出穂に向けての発育に短日処理の必要な品種を報告しているが、本報告の結果もそれを支持している。このことに関して、トウモロコシでは幼穂分化後、もしくは幼穂分化2, 3日後に日長感性を失う⁷⁾こと、ダイズでは逆に日長感性が増大する¹⁶⁾ことが報告されている。

また、幼穂分化後はそれ以前の発育相とは明らかに異なった発育の温度反応を持つことが示された。一般に通常の気象条件では幼穂分化～出穂日数はほぼ一定⁹⁾とされているが、それは25°C以上で発育速度がほぼ温度に無関係になることから生じていると考えられ、低温下では発育の遅延が起きるものと考えられる。

本モデル解析によって、日長に反応しない、いわゆる幼若相の存在が示唆された。 $G \times DVI^*$ によって推定される最適温度での幼若相の長さは、コシヒカリで13.2日であったが、三本ら⁹⁾が日長処理実験によって求めた28°Cでのコシヒカリの幼若相の長さ、13.1日と極めて近いものであった。

限界日長 L_c 値の比較から、日長感性は日本晴>コシヒカリ>IR36の順に小さくなり、IR36ではパラメータの推定に用いられたデータの日長範囲で日長感性がないか、または無視し得ることが示唆された。この解析結果は、日長処理実験によって得られた3品種の日長感性の大小¹²⁾と一致していた。

DVRが最大値の1/10となる温度を発育の実質的な下限温度と考えると、日本晴、コシヒカリ、IR36の発育の下限温度は、幼穂分化までの発育相では、それぞれ、9, 10, 14°C、同様に幼穂分化後出穂までの発育相では、12, 12, 15°Cと推定された。日本型品種の出芽から出穂に向けての発育の下限温度は、羽生・内島²⁾、朝隅¹⁾によって、それぞれ、8.5~10°C、8~16°Cと推定されているが、本研究で得られた値もそれらに近いものであった。一般に、日本型品種はインド型品種に比較して種々の生育過程の冷温抵抗性が大きい¹³⁾と言われているが、本モデルによる解析から、インド型品種の出穂に向けての発育の下限温度は日本型品種のそれより3~5°C高いことが示唆された。

本報のモデルによって、ある限定された地域レベルの高精度な発育予測が出穂期のみならず幼穂の分化・発達過程についても可能であること、および京

都と筑波というようなかなり広範囲の地域で栽培された水稻の出穂期が本モデルによってよく説明されることが示唆された。残された課題は本モデルの適用可能な地域範囲の特定、および本邦全域で栽培されているイネの出穂の環境反応を説明するために考慮すべき要因の解明、などである。本報のモデルは限界日長以上の日長で発育速度が0になると仮定しているので、どのような日長条件でも発育速度が決して0にならない、いわゆる量的日長感性品種^{9,12,15)}の極長日条件下での発育速度を記述し、推定することはできない。このような量的日長反応をする品種をも説明できるモデルについては、日長感性性についてのこれまでの知見の再整理をも含めて、次報で報告したい。

引用文献

1. 朝隅純隆 1970. 日本型水稻の出穂に関する生態的研究. 鹿児島県農試創立70周年記念報 48—70.
2. 羽生寿郎・内島立郎 1962. 作物の生育と気象との関連に関する研究. 第1報 水稻の出穂期と気温との関係 (1). 農業気象 18: 109—116.
3. 羽生幸生・中條博良 1987. 水稻の花成における限界日長に及ぼす葉齢ならびに温度の影響. 日作紀 56 (別1): 206—207.
4. Horie, T. 1987. The effect of climatic variations on rice yields in Hokkaido. In Parry, M.L., T.R. Carter and N.T. Konijn eds., The Effect of Climatic Variations on Agriculture in Japan. International Institute for Applied Systems Analysis, Luxemburg. 46—54.
5. 堀江 武・中川博視 1990. イネの発育過程のモデル化と予測に関する研究. 第1報 モデルの基本構造とパラメータの推定法および出穂予測への適用. 日作紀 59: 687—695.
6. 星川清親 1975. イネの生長. 農文協, 東京. 220—225.
7. Kiniry, J.R., J.T. Ritchie, R.L. Musser, E.P. Flint and W.C. Iwig 1983. The photoperiod sensitive interval in maize. Agron. J. 75: 687—690.
8. 松島省三・眞中多喜夫 1956. 水稻幼穂の発育経過とその診断. 農業技術協会, 東京. 38—51.
9. 三本弘乗・築瀬雅則・中條博良 1989. 水稻における幼若期と日長感性の品種比較. 日作紀 58: 628—634.
10. 棟方 研 1982. 出穂期推定のための計算機シミュレーション・モデルの開発. 異常気象対応技術の確立に関する総合研究. 農林水産技術会議事務局. 61—62.
11. 中川博視・堀江 武 1989. イネの発育過程のモデル化と予測に関する研究. (5) 窒素施肥が発育に及ぼす影響の実験的解析. 日作紀 58 (別1): 18—19.
12. ———— 1989. イネの発育過程のモデル化と予測に関する研究. (6) 栄養生長相と生殖生長

- 相の日長感応性の品種間差異の実験的解析. 日作紀 58(別1): 20—21.
13. 西山岩男 1985. イネの冷害生理学. 北海道大図書刊行会, 札幌. 1—313.
14. Suge, H. and A. Osada 1967. Physiology of flowering in rice plants. 1. Synthesis and translocation of floral stimulus. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 36: 32—36.
15. 菅 洋 1982. 作物の発育生理. 養賢堂, 東京. 177—315.
16. Vince-Prue, D. and K.E. Cockshull 1981. Photoperiodism and crop production. In Johnson, C.B. ed., *Physiological Processes Limiting Plant Productivity*. Butterworths, London. 175—197.
-