

植物発育論 第12回 発育の量的な表現方法とその応用

1. 成長と発育

予習1. 人間の一生には大きな節目がいくつかあるように植物の一生にも大きな節目と考えることができる段階(発育段階)がある。

① 植物の一生にとって重要な節目(発育段階)について思いつくものを列挙せよ。

発芽, 出芽, 開花, 結実, 紅葉, 落葉, 栄養繁殖器官形成(ジャガイモ, サツマイモなど), 萌芽などいろいろ考えられる

① 成長と発育

( **成長** ) ( **growth** )

生物が量的に大きくなることを( **成長** )という。例えば, 細胞分裂によって細胞の数が増えること, 体重が増加することなどである。植物においては, 水分を除去した( **乾物重** )の増加, ( **草丈** )の伸長, ( **葉面積** )の拡大などを( **成長** )ととらえる。

( **発育** ) ( **development** )

生物が成育にともない, 形態的, 機能的に変化することを( **発育** )という。成長が量的な変化であるのに対し, 発育は( **質的** )な変化ととらえることができる。発育が進んでいくうちに特徴的な発育現象が起こる。例えば, ( **発芽** ), ( **花芽形成** ), ( **開花** ), ( **結実** ), 球根の形成, 落葉, 休眠などである。これらの発育にともなり特徴的な現象で区切られる時期を( **発育段階** )という。

成長と発育の違い

種子の発芽のときには種子に貯蔵された栄養が分解され, 胚の細胞が発芽に必要な活動を始めるときの発育は進んでいる一方, 栄養が利用されるので乾物重は減少し, 細胞数の増加もみられない。このように成長が停止していても発育が進むことは珍しくない。落葉性樹木の落葉も同じように考えることができる。その一方で, 茎頂分裂組織で新しい葉原基が分化することは発育とも成長ともとらえることができる。茎頂分裂組織での新しい葉原基の分化にともない, 植物の形態は変化していくことが一般的だからである。一方, 葉の数の増加は成長ととらえることができる。このように成長と発育は関連して, 同時並行に進むことが一般的であるので, 生育(growth and development)ということばを使うこともある。

予習1.

② 人間の一生の大きな節目には年齢を重ねると自動的に迎えるもの(七五三, 小学校入学)もあれば, 一定の条件を満たさないと迎えられないもの(大学卒業, 就職)もある. ①で列挙したものの中から, 植物において一定の条件を満たさないと迎えられない発育段階とどのような条件を満たしたらその発育段階を迎えることができるかを説明せよ.

例えば, キクの開花 短日条件を満たさないと開花しない  
コムギの開花 春化(低温要求性)と長日条件を満たす

② 発育をどのように量的に表現するか?

成長は重さ, 長さ, 面積などの量的な変化であり, 量的な表現は容易である. しかし, 発育は質的な変化なので, そのまま量的には表現できない.

方法1: 発育段階に数字を当てる方法

Zadoksら(1974)による方法

発育は群落の中の植物個体すべてが同時に進むわけではないので, 全個体のうちの50%がある発育段階に達したときに, その群落全体がその発育段階に達したと記録するのが一般的である. 出穂のように重要な発育段階では, 例えば, イネでは全個体のうち10%, 50%, 90%の個体が出穂した発育段階を( 出穂始め ), ( 出穂期 ), ( 穂ぞろい期 )と呼ぶ.

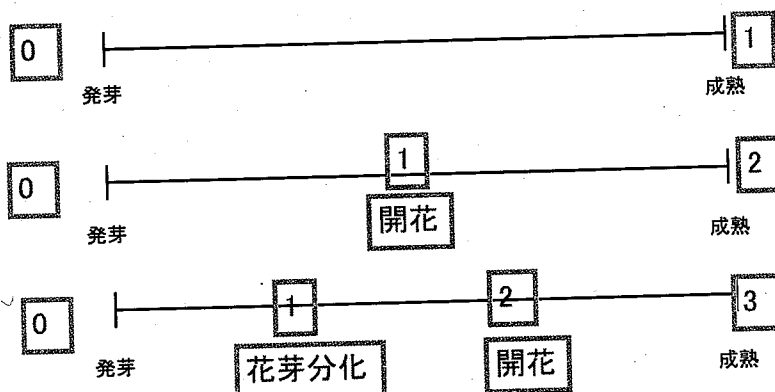
表1 Zadoksによるイネ科作物を記述する10段階のスケール. 各発育段階はさらに10等分され, 小数第1位を記述する.

値	発育段階 (Phenostage)
0	発芽 (germination)
1	幼植物の成長 (seedling growth)
2	分けつ (tillering)
3	茎伸長 (stem elongation)
4	穂ばらみ (booting)
5	出穂 (inflorescence emergence)
6	開花 (anthesis)
7	乳熟 (milky grain)
8	糊熟 (doughy grain)
9	成熟 (ripe)

ソバなどは畑全体をみるとだらだらと1ヶ月くらい開花し続ける  
このような場合, 花があるから開花期としたら最初のわずかししか開花していない時期を開花期としてしまう. したがって, 全体の半分が開花する時期まで調査し続ける必要がある

方法2: 発育指数 (developmental index, DVI) と発育速度 (developmental rate, DVR) を定義する

発育指数とは発育段階に数値を当てることで定義でき, 一番簡単なのは発芽 (あるいは出芽) を0, 成熟を1とするものである.



発育速度は1日にどれだけ ( 発育指数 ) が大きくなるかで定義される.

図1:

日本晴は日長に反応して、開花時期が変わる水稻である。発育速度 (DVR) は日長が 10 時間のときよりも日長が 15 時間の方が ( 大きい・小さい ) ので、イネは ( 短日 ) 植物である。気温が 30℃, 日長が 10 時間のとき, DVR は ( 0.019 ) day<sup>-1</sup>となるので, 出芽から開花まで約 ( 53 ) 日必要であると計算できる。

$$1 \div 0.019 = 52.63$$

オオムギ (品種あまぎ二条) の場合, 発育速度 (DVR) は日長が 10 時間のときよりも日長が 15 時間の方が ( 大きい・小さい ) ので, オオムギは ( 長日 ) 植物である。気温が 15℃, 日長が 13 時間のとき, DVR は ( 0.0175 ) day<sup>-1</sup>となるので, 出芽から開花まで約 ( 57 ) 日必要であると計算できる。

$$1 \div 0.0175 = 57.14$$

図1 イネとオオムギにおける出芽から開花までの発育速度と気温および日長との関係。  
発育指数は出芽を 0, 開花を 1 とする。

### 3. 量的に表された要因を数式で関連づける

#### ① 環境要因の量的な表現

「暑い・寒い」を量的に表現する

温度と体で感じる暑さ・寒さは必ずしも一致しない

人間の感覚と気温は一致するとは限らない。同じ気温でも ( 湿度 ) や ( 気流の速度 ) が異なると感覚で感じる暑さ・寒さの程度と物理的な温度は一致しない。

物理的な測定値である ( 温度 ), ( 湿度 ), ( 風速 ) などは測定機器を使って、精密に測定できる。しかし、だからといってそれがそのまま生物の成長や発育などの反応に利用できるというわけではない。

#### ② 環境要因を数式で関連づける

洗濯物の乾きやすさを決める

洗濯物 (素材は同じとする) の乾きやすさを決める環境要因はおもに4つある

( 温度 ), ( 湿度 ), ( 風速 ), ( 日射量 )

この4つのうち、1つだけが変化し、残りの3つが一定ならば、洗濯物が乾きやすいかどうかは容易にわかる。しかし、現実にはこれらの4つはそれぞれ変化できるから洗濯物が乾きやすいかどうかを決めるには4つの要因を一緒に評価する必要がある。

洗濯物の乾きやすさと植物から水が失われやすさ、土壌からの水分の失われやすさなどにおいて、関連する物理的な法則は共通している。洗濯物の乾きやすさと可能蒸発散量（土壌および植物から水が蒸発して失われる程度）は同じように考えられる。

蒸発 液体（ここでは水）が気体となること

蒸散 植物体から水が水蒸気形で大気へ出ていくこと

代表的な蒸発散の推定法である Penman 法は以下の式で表される。

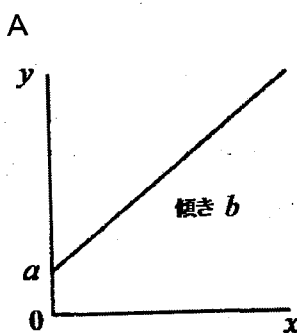
$$E = \frac{\Delta/\gamma \cdot R_n + E_a}{\Delta/\gamma + 1} \text{ (mm/day)}$$

$$E_a = 0.35(e_a - e_d)(0.5 + u_2/100) \text{ (mm/day)}$$

洗濯物でも綿、化繊、あるいは色などで乾きやすさが変わるようにPenmanの式もある条件を満たす植物群落における可能蒸発散量を推定する式である

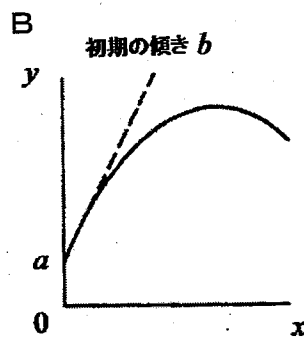
複数の要因が関係するならば、数式を使わないと正確には判断できない。しかし、基本的にはまず1つの要因とその結果をグラフをみて理解することも大切である。

予習2. 植物は環境に対する反応をグラフにして表すことは、量的に記述するための第一歩である。代表的なグラフのパターン3つ (A, B, C) を以下に示した。それにA, B, Cにあてはまる、環境に対する植物の反応を考えてみよ (例: 気温と光合成)。



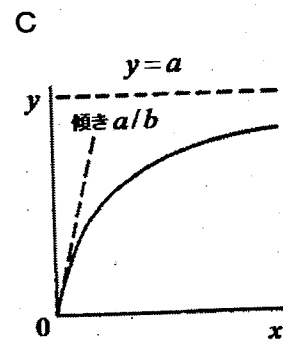
生物学、農学では定義域を限定して利用することが多い

B, Cのようなパターンでも部分的にはAで近似できるなら、計算が簡単なAにすることもできる



最適な条件があり、そこから小さくても大きくても値が減る(あるいは増える)場合

温度との関係



増やしていくと反応が増えるが、だんだん飽和して反応が鈍くなる(生物によくありそうなパターン)

光の強さと光合成量

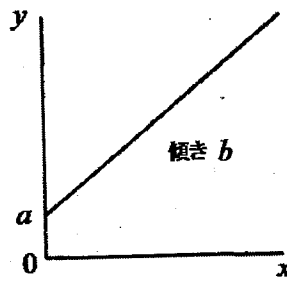
環境条件(気温、光、二酸化炭素など)と生物の反応を数式で表すと便利である  
しかし、まずグラフにその関係を表してみ、基本的なグラフと比較して、どのパターンかをかंगाえることが大事である。農業は収穫量が大事なので、数字で評価することも重要である

③ 数式表現とグラフによる直感的な表現  
直線的な関係 (一次式)

原因が大きくなると ( **単調** ) に結果が大きくなるあるいは小さくなる関係。

労働時間と収入, 光を当てた時間と水の蒸発量, 紫外線照射量とシャーレの菌数

シャーレの菌数が0以下になると直線ではない...  
ふつうは定義域を決めるとよい



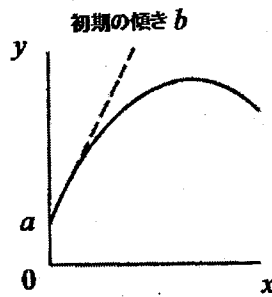
関数  $y = a + bx$   
傾き  $dy/dx = b$

2次曲線 (放物線)

( **最適** ) な値がある反応

気温と発育 (発芽日数, 開花日数など)  
肥料と収量

ただし温度の場合, 低温側は緩やかで高温側は急カーブかもしれない

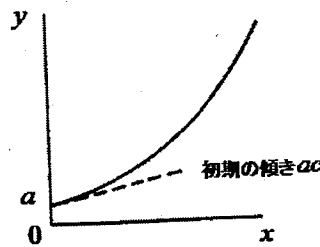


関数  $y = a + bx + cx^2$   
傾き  $dy/dx = b + 2cx$

指数関数 (成長曲線型)

( **制限** ) がないときの成長

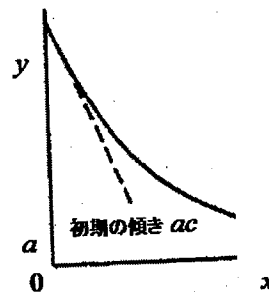
細胞分裂, 微生物の増加, ねずみ算



関数  $y = ae^{cx} (c > 0)$   
傾き  $dy/dx = ace^{cx} = cy$

指数関数 (分解曲線型)

分解, 死などによって量が減っていき, 補充がない場合に使う。

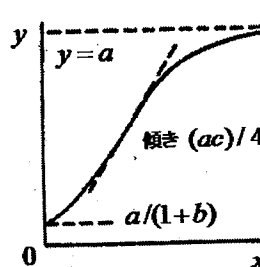


関数  $y = ae^{-cx} (c > 0)$   
傾き  $dy/dx = ace^{-cx} = -cy$

ロジスティック曲線

成長開始のときはほとんど制限がなく, 成長とともに, 環境からの制限が大きくなっていく場合の成長

シャーレや試験管の中の微生物増加  
群落での植物の成長 (乾物重の増加など)

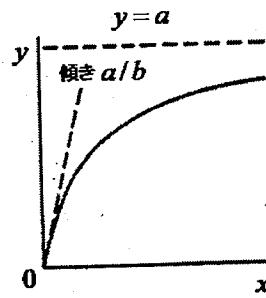


関数  $y = a/(1 + be^{-cx})$   
傾き  $dy/dx = cy(a - y)/a$

双曲線

値が大きくなるほど反応値は大きくなるが、ある上限以上は大きくならない場合

光の強さと光合成速度  
餌の量と成長量

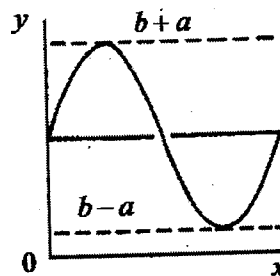


関数  $y = a/(b+x)$   
傾き  $dy/dx = ab/(b+x)^2$

正弦曲線

( 周期 ) のある場合

一日の気温の変化



関数  $y = a \sin x + b$   
傾き  $dy/dx = a \cos x$

4. 簡単なモデルの一例

① ( 積算温度 )

光周性や低温要求性を除けば、一般に植物は温度が高くなるほど成長や発育が早く進む傾向にある。例えば種子の発芽はふつう温度が高くなるほど早くなる。

そこで毎日の平均気温を加算して、一定の温度に達したときに発芽が起こると考える(近似する)。日ごとに加算した値を( 積算温度 )といい、単位は( °C日 )である。(英語では heat unit 熱単位ということが一般的である)。0°C以下は0°Cとして、加算しない。

例：イネの種子は積算温度 100°C日で発芽すると仮定したら・・・

日数	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	発芽日
例1	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	4 日目
例2	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	4 日目
例3	20	22	22	20	15	18	20	22	21	25	6 日目
例4	25	21	9	10	8	18	10	16	23	9	7 日目

② 有効積算温度

積算温度では0°C以上の温度を積算する。しかし、実際には夏作物では10°C、冬作物では5°C以下になると生育がほとんど停止する。そこで生育が停止する温度(基準温度、発育ゼロ点)以上の温度だけを日ごとに積算する方がより正確に発育を予想できる。このような積算温度を特に有効積算温度と呼ぶ。

例：イネの種子は基準温度 10℃，有効積算温度 50℃日で発芽すると仮定したら・・・

日数	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	発芽日
例1	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	
例2	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	
例3	20	22	22	20	15	18	20	22	21	25	
例4	25	21	9	10	8	18	10	16	23	9	

基準温度 10℃をそれぞれの温度から引く。マイナスになった値は0にする。

日数	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	発芽日
例1	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	4日目
例2	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	3日目
例3	10	12	12	10	5	8	10	12	11	15	6日目
例4	15	11	0	0	0	8	0	6	13	0	9日目

次のグラフは一定の温度で2品種のイネ(コシヒカリとハナエチゼン)の種子を発芽させたときに発芽に必要な日数と処理温度の関係を表したものである。

コシヒカリの場合、基準温度 (10)℃とすると、発芽に必要な有効積算温度は (40)℃日、ハナエチゼンの場合、基準温度 (10)℃とすると、発芽に必要な有効積算温度 (60)℃日、このように考えるとほぼ右のグラフを説明できる。

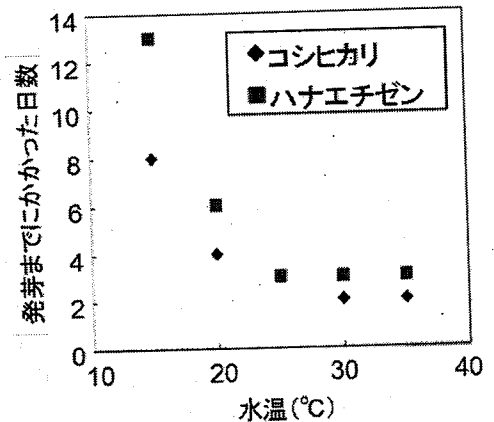


図2 水稲2品種(コシヒカリ, ハナエチゼン)における水温と発芽に必要な日数の関係

★ 有効積算温度の限界

実際には温度と発育速度の関係は直線的ではない。積算温度は直線的な関係が成り立つという仮定のもとにあるので、実際の温度と発育の関係を必ずしも正確に表現するとは限らない。しかし、栽培に適した環境条件で栽培される作物について限定すれば、ほとんど温度反応を直線とみなしてよい温度範囲で作物が栽培されることが一般的であり、積算温度は簡便なのでよく利用される。

図3 発育期間と期間中の平均温度の関係と積算温度モデルの場合との比較

③ 発育指数と発育速度による方法

温度だけでなく、光周性や低温要求性などがからむと有効積算温度ではうまく発育を予測できない。

図4 イネとオオムギにおける出芽から開花までの発育速度と気温および日長との関係。発育指数は出芽を0、開花を1とする。イネにおける発育速度 DVR を求める式は以下の通り。

$$DVR = \frac{1}{G} \cdot \frac{1 - \exp\{B(L - L_c)\}}{1 + \exp\{-A(T - T_h)\}}$$

5. シミュレーションモデルの活用例

① サクラの開花予想 **低温要求性を満たすと休眠が打破される  
そのあとは温度が高いほど早く開花する**

② 冷害にもっとも弱い発育段階の予測

イネは出穂・開花前2週間ほど前に当たる小孢子分化初期にもっとも低温に弱く、このとき低温障害を受けると花粉の発育が妨げられて、収量が減少する。しかし、この危険な時期に深水灌漑をすると水の保温によって障害の程度を軽減できる。したがって、イネが小孢子分化初期にあたるかを知ることは冷害防止の上で重要である。このときイネの幼穂はまだ葉の中にあるから外から見ても判断できない。

イネがいつ出穂するかをシミュレーションする

公開されたもの 京都大学大学院農学研究科作物学研究室

<http://www.cropscience.kais.kyoto-u.ac.jp/>

現地の農家などの利用に限定 オーストラリア

**オーストラリアにおける稲作では冷害がもっとも  
恐れられる気象災害である(近年は水不足で栽培  
が激減した)。**

さらに発育の量的な表現方法とその応用について学びたい人は  
食糧生産の生態学 農林統計協会 第5章 P148~180

稲作科学の基礎 博友社 P46~55

作物学総論 朝倉書店 3. 作物の発育と適応 P31~40

作物生理学 朝倉書店 作物の発育の量的な表現方法全般

物理的環境と生物の関係について学びたい人は

生物環境物理学の基礎 森北出版

新農業気象・環境学 朝倉書店

今回の小テストと次回の予習

今回の講義を復習するために小テストを受けてください。さらに次回の予習課題を moodle に提出してください。

小テスト、予習は <https://moodle.cerd.shimane-u.ac.jp/moodle/> を見てください。