

## 光熱単位を用いたソバの数理生態学的発育モデル

井上直人・加藤 太

信州大学 農学部 〒399-4598 長野県上伊那郡南箕輪村8304

### はじめに

東アジア起源の代表的な雑穀の一つであるソバ (*Fagopyrum esculentum* Moench) とダツタンソバ (*Fagopyrum tataricum* Gaertn.) においても、日長や温度に対する反応の変異は大きいことが知られている。ソバの起源地は、東チベットの東端の三峡地域であることがほぼ確定されている (Ohnishi, 1995, 1998, Ohnishi and Matsuoka, 1996, Ohnishi and Konishi, 2001)。この地域は、北緯30度と低緯度であることから、日長反応が比較的大きい遺伝子型が多く存在するものと考えられる。

また、日本では、播種期と収量の関係の分析から、「夏栽培生態型」と「秋栽培生態型」が認められている (氏原・俣野, 1978)。低緯度のソバの起源地においては、日長に対して比較的敏感に反応する「秋栽培生態型」であったが、夏季の日長が長い高緯度に伝播する過程で、日長に対する反応が鈍い「夏栽培生態型」が分化・成立し、遺伝的に多様化してきたと考えられてきた。しかしながら、こうした生理生態的形質の地理的分布や種内分化についての詳細は、まだほとんど解明されていない。

最近、自殖性を導入したソバの日長反応性に関する QTL 解析が行われ、日長反応性が複数の遺伝子の作用であるとともに、表現型変異の20から14%の変異を説明できる光周期感受性候補遺伝子で構成される経路によって制御されていることが報告されている (Hara *et al.*, 2011)。このことから、日長に反応する発育速度には多数の遺伝子が関与していることが推察される。また、日長と温度に対する複雑な反応機構が考えられる発育速度は、更に多くの遺伝子が関与していることが容易に推定される。

ソバに限らず、どのような作物でも、変動する環境下で確実に発育し生殖するために、光と温度は発育に正確に反映される。したがって、詳細な遺伝的機構や生理生態学的機構が不明であっても、発育速度は気象をもとにして、かなり正確に予測できるは

ずであり、発育におけるそれらの環境に対する応答を表す簡単な数理生態学的モデルが開発されている (Horie and Nakagawa, 1990)。そうしたモデルの補助変数 (パラメータ) を在来種や品種ごとに確定することによって、そのパラメータに関する遺伝解析を進めることが可能になる。

これまで、発育反応を記述する多くの簡易数理生態学的モデルが探索されてきたが (Loomis and Conner, 1992)、日長と温度に対する複雑な環境応答の解析はもちろんのこと、遺伝的に複雑な背景を持った収量の予測のためにも (Horie, 1992)、表現型を環境因子の関数として記述できるモデルが有効なことがわかっている。

ところが、こうした作物・気象モデルの策定にあたって、調査するために気象を完全に制御することは困難であり、多くの作物の品種の反応の解析はいまだに進展していない。特にソバは環境に対する表現型可塑性が大きく、解析の必要性が高い。

そこで、この研究では、ソバの播種期の移動試験における出芽から開花までの日長と温度データのみを用いて、発育速度 (出芽から開花までの日長の逆数) を説明するモデルを考え、その定数を求めることを目的にした。そして、その定数と品種の自生地、由来となっている地域の地理的条件との関係を分析して、作物の伝播に伴う、生理生態的変異について考察した。

### 材料及び方法

#### モデルの基本構造

植物の開花や成熟などの発育現象は、これらの現象にむかって量的な変化が進行する。その変化の積算値が一定に到達するときに、質的变化が現れると考える。この量的な変化の速度を、de Wit *et al.* (1970) は発育速度 (developmental rate, DVR) とし、その積算値を、発育指数 (developmental index, DVI) と定義した。

この両者の関係は、

$$1 = DVI = \int_0^n DVR dt \doteq \sum_0^n DVR_i \quad (1)$$

受付日 2012年12月17日

受理日 2013年2月8日

と表せる。ここで  $DVR_i$  は出芽後  $i$  日目の発育速度,  $DVI$  は出芽後  $n$  日目の発育指数である。

古くはフランスの Réaumer (1735) が, 生物の増殖速度は温度に依存していることに着目し, さらに「線型温度目盛り」をも考案した。それ以来, 温度が増殖や発育速度に及ぼす解析は進展し, 植物の発育速度と温度の関係が明らかにされてきた。とりわけ, 植物の発育速度は日平均気温と発育限界気温の差で簡単に説明できる場合があり, 定式化されてきた。それを  $DVR$  で表現すると(2)式ようになる。

$$DVR = f_1(T) = (T - Tb) / TU \quad (2)$$

ここで,

$f_1(T)$ : 日平均気温の関数

$T$ : 日平均気温 ( $^{\circ}\text{C}$ ), (日最高気温 + 日最低気温) / 2, 変数

$Tb$ : 発育限界気温, 発育できる最低気温で, 普通は酵素活性を失う  $5^{\circ}\text{C}$ 程度とされる。

$TU$ : 熱単位, thermal unit ( $^{\circ}\text{C}\cdot\text{d}$ )

この式では  $Tb$  と  $TU$  はパラメータ。

長日植物である春コムギでは, 重要な発育指標である光熱単位を導入したモデル(3)式があり, 播種期から開花期までの期間では光熱単位が有効であるとされている (Loomis and Conner, 1992)。

$$DVR = f_1(T)f_2(L) = (T - Tb)(L - Lb) / PTU \quad (3)$$

ここで,

$DVR$ : 発育速度, developmental rate ( $\text{d}^{-1}$ )

$f_1(T)$ : 日平均気温の関数

$T$ : 日平均気温 ( $^{\circ}\text{C}$ ), 変数

$Tb$ : 発育限界気温,  $Tb = 5$

$f_2(L)$ : 日長の関数

$L$ : 明期の長さ (h), 変数

$Lb$ : 絶対長日植物では限界日長 (h) の近似値である。

$PTU$ : 光熱単位, photothermal unit ( $^{\circ}\text{C}\cdot\text{hd}$ )

この式の  $Tb$  と  $Lb$  と  $PTU$  はパラメータ。

温度と日長に感応する短日植物イネでは, 非線型式を導入して推定に成功している (Horie, 1992)。またダイズでも同様のモデルが単純な重回帰モデルより優れていることが報告されている (Sinclair *et al.*, 1991)。

ソバは温度と日長に感応する短日植物であり, イネと同様に日長と温度が独立して発育速度に関与すると考えられる。ソバではこれまで  $DVR$  の推定モデルは無いが, 道山らの精密な人工気象室を用いた要因試験 (1994, 2004) から, しの夏そばでは,

下記のような関係が明らかになっている (図 1 と 2)。そこで, 以下の式を構築できる。

$$DVR_j = f_1(T)f_2(L) = (T_j - Tb)(24 - L_j) / PTU' \quad (4)$$

ここで,

$DVR_j$ :  $j$  播種期における出芽から開花までの期間における平均の発育速度, developmental rate ( $\text{d}^{-1}$ ), 期間長の逆数

$f_1(T)$ : 出芽から開花までの期間における平均の日平均気温の関数

$T_j$ :  $j$  播種期における出芽から開花までの期間における平均の日平均気温 ( $^{\circ}\text{C}$ ), 変数

$Tb$ : 発育限界気温, ここでは, 恒温器での発芽試験データから  $Tb = 5$  と仮定した。

$f_2(L)$ : 出芽から開花までの期間における平均の日長の関数

$L_j$ :  $j$  播種期における出芽から開花までの期間における平均の明期長 (h), 変数

$24 - L_j$ :  $j$  播種期における出芽から開花までの期間における平均の暗期長 (h), 変数

$PTU'$ : 光熱単位, photothermal unit ( $^{\circ}\text{C}\cdot\text{hd}$ )

$PTU'$  は品種固有の定数で, すべての播種期試験の平均値で計算した仮の定数である。

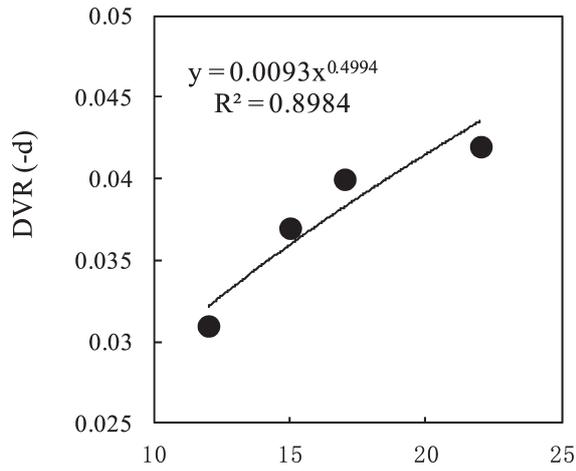
この式の  $Tb$  と  $PTU'$  はパラメータ。

## 結 果

ソバとダットンソバのモデルの骨格の検証

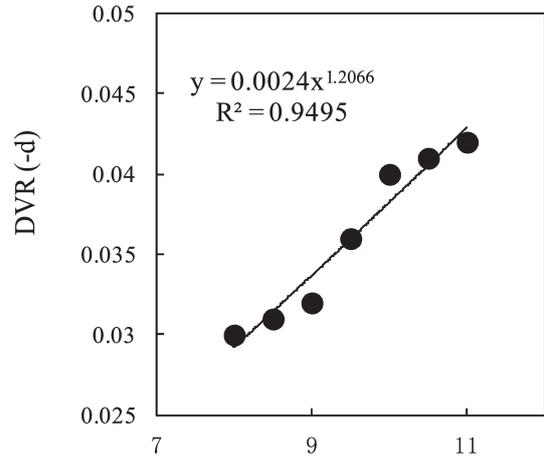
この温度と日長に対する独立した環境応答の関数の積であるとする(4)式のようなモデルの有効性を予備的に検証するために, 生理生態的な特徴が大きく異なる代表的な 4 品種 (表 1) を用いた栽培試験をした。2009年に, 播種期を10日間隔で変えた試験を17回実施した。試験は3反復のポット試験でポットあたりの個体数は5で, 乱塊法で配置した。試験はハウス内で, 霜害, 過乾燥, 異常高温を避けるように開閉や散水量を調節して実施した。試験期間における気温と日長データを示すと図3のようである。また, 出芽から開花までの日数は品種にもよるが, 最短と最長で15~25日の開きが生じた (図4)。

これらの播種期試験における出芽から開花までの期間平均の日平均気温と, 期間平均の日長データを用いて, 各播種期での期間平均した  $DVR_j$  との単相関分析をした (表2)。その結果, いずれの品種でも,  $(T_j - 5)$  や  $(24 - L_j)$  との単相関よりも,  $(T_j - 5)(24 - L_j)$  との単相関係数がより高くなった。このことは, 温度と日長の単独の関数を乗じた



有効気温 ( $T-5$ )

図1 人工気象室における気温の影響  
しなの夏そば  
Michiyama *et al.* (1999) から作図



短い ← 暗期長 ( $24-L$ ) → 長い

長日 ← 日長 ( $L$ ) → 短日

図2 人工気象室における日長の影響  
しなの夏そば、( $24-L$ ) は暗期長で  $L$  が明期長  
道山ら (2004) から作図

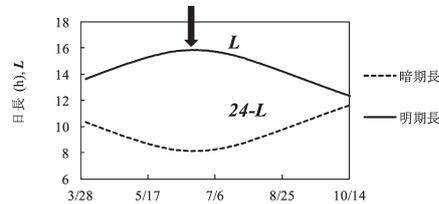
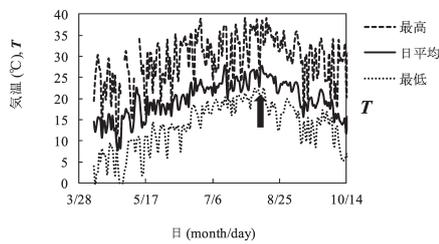


図3 播種試験における気温と日長

注) ←は試験期間中の温度と日長のピークの時期を示す

表1 供試品種の産地の地理的情報

種	品種	記号	緯度 (°)	標高 (m)	場所	備考
ソバ	しなの夏そば	S	36°51'	1000	長野県 上水内郡木島平村	夏栽培生態型、早生
	信濃1号	A	36°12'	750	長野県 塩尻市	中間栽培生態型、中生
ダツタンソバ	気の力	T2	34°20'	2000	中国陝西省 泰嶺、黄牛	晩生
	信濃くろつぶ	T4	28°50'	2800	Nepal, Dolpa dist.	極晩生

注1) 品種の由来となった在来種の地理的情報。

信濃1号は昭和19年に、長野県桔梗ヶ原分場（塩尻市）が、福島県の在来種から育成したが、塩尻周辺で採種・維持が続いているので、塩尻市とした。

(4)式の型の関数が有効であることを示している。さらに(4)式のPTU'は品種別に計算され、表2のようになった。これを用いて計算したDVR<sub>j</sub>と実際のDVRは供試品種のデータをすべて用いた場合でも、R<sup>2</sup>=0.876 (r=0.936) と高い相関関係が認められた(図5)。

この(4)式は、種や品種が違ってても、温度と日長に対する感度は変わらないという仮のモデルである。しかしながら、実際には種や品種によって環境要因

に対する感受性が違うため、感度の違いを表現するパラメータを含む発育モデルが必要である。そのパラメータの変異こそが、品種が分化してゆく過程で生じた遺伝的変異を考察できるものだからである。そこで、先の人工気象室のデータを参考にして、感度を示す係数をつけて「べき関数」、 $DVR=f_1(T)f_2(L)=c(T-Tb)^a(24-L)^b/PTU$  (5)式を考える。これは、生産関数の一種である。ここで、

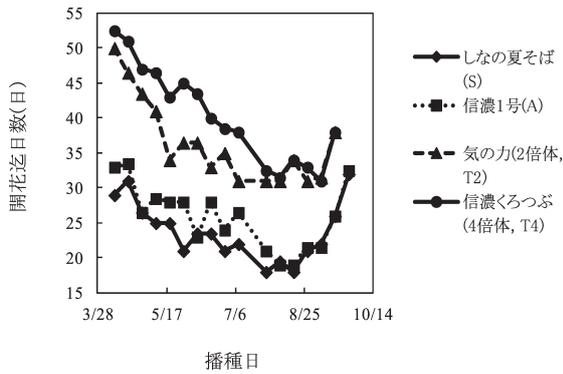


図4 播種期が出芽から開花迄日数に及ぼす影響

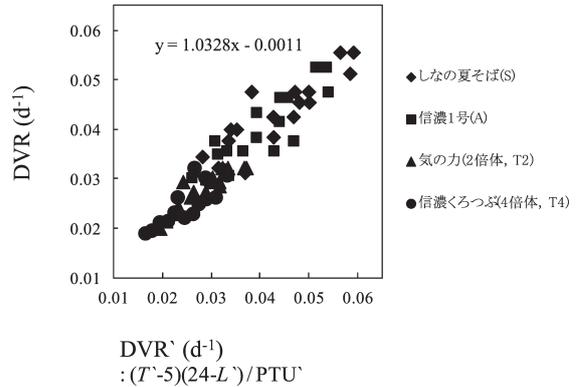


図5 発育モデル(4式)による発育速度の推定

表2 発育速度と気温、日長の関係

種	品種	PTU'	発育速度との単相関係数			n
			T'-5	24-L'	(T'-Tb)(24-L')	
ソバ	しなの夏そば	3208.4	0.871**	0.108	0.872**	17
	信濃1号	3500.5	0.701*	0.186	0.866**	17
ダットンソバ	気力の	5007.2	0.706*	0.305	0.859**	16
	信濃くろつぶ	5593.3	0.401	0.780**	0.840**	16

注1) \*は1%水準、\*\*は0.1%水準で有意なことを示す。

注2) PTU'が大きいほど、出芽から開花までの温度と暗期長の積算値が大きくなり、晩生であることを示す。

DVR: 発育速度, developmental rate (d<sup>-1</sup>)

f<sub>1</sub>(T): 日平均気温の関数

T: 日平均気温 (°C)

Tb: 発育限界気温, Tb=5

f<sub>2</sub>(L): 日長の関数

L: 明期の長さ (h)

24-L: 暗期の長さ (h)

PTU: 光熱単位, photothermal unit (°Chd)

PTUは品種固有の定数

a, b: 環境要因に対する反応の強さを示すもので、弾性係数である。この値が大きいと DVR に及ぼす影響が大きいのことを意味する。また、c は定数項である。

ここで、発育モデルにおける弾性係数 (a と b) および PTU を推定するための統計モデルを考える。

j 播種期における出芽から開花までの期間平均 DVR である DVR<sub>j</sub> は、出芽から開花までの期間平均の日平均気温 (T<sub>j</sub>) と期間平均の日長 (L<sub>j</sub>) により変動する。すなわち、

$$DVR_j = c(T_j - 5)^a(24 - L_j)^b / PTU' \quad (6)$$

である。ここで、PTU' は、一つの品種で行った、すべての播種試験の平均 PTU であり、品種固有の定数である。(5)式から、PTU' を移項して、次式が得られる。

$$(DVR_j \cdot PTU') = c(T_j - 5)^a(24 - L_j)^b \quad (7)$$

両辺を自然対数変換すると、(8)式の線型モデルが得られ、そのパラメータは統計的に推定できる。

$$\ln(DVR_j \cdot PTU') = a \cdot \ln(T_j - 5) + b \cdot \ln(24 - L_j) + \ln(c) \quad (8)$$

ここで、最小二乗法で得られた定数項 ln(c) と(5)式の PTU' から、次式によって発育モデル(5)式の PTU が計算される。

$$PTU = PTU' / \exp(\ln(c)) \quad (9)$$

統計的な(8)式によって得られたパラメータと、(9)式から求めた PTU を表3に示した。決定係数 (R<sup>2</sup>) と重相関係数 (r) は高く、モデルの説明力は高いと考えられた。また、温度と日長に対する感応性を標準偏回帰係数によっても評価できる(表4)。温度に対する感応性 (a) は「しなの夏そば」と「信濃1号」は同等で、「気力の」はやや低く、「信濃くろつぶ」は最も低かった。また、日長に対する感応性 (b) は「しなの夏そば」が極めて低く、「信濃1号」と「気力の」は同等で、「信濃くろつぶ」は最も高かった。

これらの数理生態学的な発育モデルから、「信濃くろつぶ」は高い感光性を持ち、長日条件下で発育速度が遅延して、開花が遅くなり、栄養成長が過大と

表3 発育モデルのパラメータと推定力

種	品種	PTU'	PTU	統計モデルの係数			R <sup>2</sup>	r	n
				a	b	ln(c) [定数項]			
ソバ	しなの夏そば	3208	338	0.7513	0.2890	2.2496	0.813	0.902	17
	信濃1号	3501	912	0.7179	0.7386	1.3452	0.704	0.839	17
ダツタンソバ	気の力	5007	866	0.5912	0.7146	1.7553	0.721	0.849	16
	信濃くろつぶ	5593	2287	0.5125	1.2013	0.8945	0.939	0.969	16

注1) PTU は、全ての播種期試験の結果の平均 PTU' を  $\exp(\ln(c))$  で除した数値。

なって、収量が低下し易いことが示された。したがって、この品種は、高緯度地方での栽培には適さないと言える。推定された最終的なモデル式は以下のとおりである。

推定された発育モデル式

「しなの夏そば」:

$$DVR = (T-5)^{0.7513} (24-L)^{0.2890} / 338$$

「信濃1号」:

$$DVR = (T-5)^{0.7179} (24-L)^{0.7386} / 912$$

「気の力」:

$$DVR = (T-5)^{0.5912} (24-L)^{0.7146} / 866$$

「信濃くろつぶ」:

$$DVR = (T-5)^{0.5125} (24-L)^{0.2013} / 2287$$

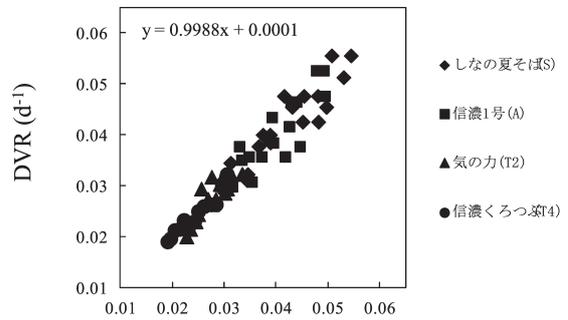
すべての供試品種の播種期における発育速度を、それぞれのモデルによって算出して1つの図にして相関をとると、 $R^2=0.968$  ( $r=0.984$ ,  $n=66$ ,  $P < 0.001$ ) となり、図5より高い相関が得られた(図6)。また、開花まで日数(d)は発育速度( $d^{-1}$ )の逆数なので、直ちに変換・計算できる。

その相関関係は  $R^2=0.982$  ( $r=0.991$ ,  $n=66$ ,  $p < 0.001$ ) となり、すべての品種を含めて、このモデルは、高い推定力があることがうかがえた(図7)。

最後に、そのモデルのパラメータと品種の自生地、由来となっている地域の地理的条件との関係を分析して、作物の伝播に伴う、生理生態的変異についての関係を調べた。表5に示されるように、わずかに4品種ではあるものの、育成の親となった在来系統の採集場所の緯度とパラメータ  $b$  と光熱単位 (PTU) には有意な負の相関が認められた。また、標高とはパラメータ  $a$  にのみ有意な負の相関が認められた。緯度が高い品種ほど、日長に対する感受性は低下し、また開花するまでの光熱単位は小さくなり、早生化することがわかった。

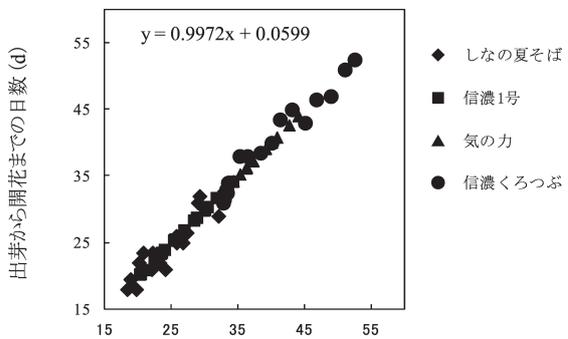
表4 発育モデルによる温度と日長に対する感応程度の評価

種	品種	標準偏回帰係数	
		a	b
ソバ	しなの夏そば	0.9560	0.2138
	信濃1号	0.8830	0.5284
ダツタンソバ	気の力	0.8215	0.5963
	信濃くろつぶ	0.5713	0.9633



モデルで求められた DVR ( $d^{-1}$ )  
:  $(T-5)^a (24-L)^b / PTU$

図6 発育モデル(7式)による発育速度の推定



モデルで求められた  
出芽から開花までの日数 (d)

図7 発育モデル(7式)による開花まで日数の推定

### 考 察

(7式)のモデルにおいて、パラメータ  $a$ ,  $b$ , PTU

表5 発育パラメータと品種の由来となった在来種の地理的情報の相関

地理情報	発育パラメータ		
	a	b	PTU
緯度	0.931	-0.967*	-0.967*
標高	-0.963*	0.747	0.806

注1) \*は、5%水準で有意な相関があることを示す。

を推定できたので、日によって変動する気象データからも日々のDVRを推定できると考えられる。Inoue *et al.* (1998) はソバの数理生態学的発育モデルを初めて提唱しているが、非線形モデルでパラメータ数も多いことが問題であった。その点本モデルは3つのみであり、精度も高く、より実用的なものとなり、未知の栽培地の気象データから開花日の事前の予測がつくと考えられた。

この結果から、数理生態学的なソバとダツタンソバの発育モデルは有効で、「信濃くろつぶ」の発育特性も解明された。これらの成果はこの新品種の栽培と普及にとって重要な情報であると考えられた。ヒマラヤ高地ではダツタンソバの茎葉部の野菜としても利用され、Vyacheslavovna and Efimovna (2004) は、その機能性成分は開花期始めに最も高まり、野菜としての価値が高まることを指摘している。ダツタンソバの開花期の環境調整技術の基礎情報として、このモデルの利用が期待できる。

日長に対する感受性は、パラメータ *b* で比較すると、低緯度の在来種由来の「信濃くろつぶ」が「しなの夏そば」の約4倍高いと推定された。他方、温度感受性は、パラメータ *a* で比較すると、標高が高い場所由来の品種ほどは小さく、低い傾向があると推定された。

ネパール由来の「信濃くろつぶ」の温度に対する感受性は、*a* で比較すると、日本の中部山岳地帯の高冷地での夏栽培に適した「しなの夏そば」の約0.68倍と、やや低いと推定された。このことは、温度に対する感受性の変異は日長に対するほどには遺伝的に大きく変化しているわけではないことを示唆するものである。

ネパールやミャンマーにかけては熱帯サバンナ気候と温帯林と熱帯雨林が隣接して複雑に分布している (Harlan, 1992)。その付近のサバンナ気候のところでは、4月から9月までの雨季の期間にソバを播種し、種子を利用する目的での栽培時期を規定するのは、主に水分環境である。そうした環境では、温度と水分が十分にある雨季の期間を十分に使って

栄養成長を大きくすることが作物としては有利で、光熱単位 (PTU) が大きくなる主な理由と考えられた。

こうした場所では、温度に敏感な早生の品種を栽培する必然性は小さいと考えられる。温度要因によって発育をコントロールする必然性は乏しい。こうした環境では、年次間差の大きい温度環境よりも、雨季の終わりを日長で敏感に察知するほうが確実にと推察される。このことが、低緯度品種の日長に対する反応性 (*b* が大きい) が高い理由と考えられる。

農学分野では、古くから、低緯度に「感光性品種」が多く、高緯度には「感温性品種」が多く分布すると指摘されてきた。ソバとダツタンソバでもこうした傾向は同じであるが、「感光性品種」や「感温性品種」というのは、あくまで相対的に見たことであって、伝播・拡散の過程で、主に日長に対する感受性の遺伝的変異が拡大してきたものと推察された。

ただし、ここに供試したダツタンソバは標高2000~3000mの在来品種から選抜されたものである。実際のダツタンソバは、標高4000m近い高地~1000mの広い範囲で栽培されているので (Fujita *et al.*, 2003)、温度に対する感応性の変異は実際にはもっと大きいことが予想される。また、ダツタンソバの起源地は普通ソバのそれに近いと考えられるものの、解明されているわけではない。温度に対する感応性 (*a*) の遺伝的変異は、今後、祖先種、起源地付近の在来種、高地の在来品種を用いた播種期試験に基づくモデル解析によって解明できると考えられた。

この数理生態学的モデルは表現形質の変異の説明力が高く、品種の発育の反応は、パラメータ *a*, *b*, 開花までの発育の早晩性を示す光熱単位 (PTU) の3つのみで示せた。これらの値は数学的には独立したものであることから、これらの形質が生理生態学的、遺伝的に独立し、それぞれの変異が集積していると推定された。

## 謝 辞

この研究は、JST 重点地域研究開発推進プログラム (育成研究)、「易脱ぶ性四倍体ダツタンソバ品種を用いた高GABA大粒ソバ米の開発」(平成21~23年度)の支援をうけたものである。ここに福山博干館長、前川泰昭技術参事をはじめとしたJST サテライト浜松の関係者の皆様に感謝申し上げます。

## 引用論文

- 1) de Wit, C. T. de, R. Brouer and F. W. T. Penning de Vries (1970) The simulation of photosynthetic systems. In Proceedings of the International Biological Program. *Process, Technical Meeting, Trebon 1969*. p. 47-60.
- 2) Fujita, K., N. Inoue, Z. Yang, S. Hagiwara and M. Hagiwara (2003) Varietal differences of antioxidant activity in Tartary buckwheat flour as evaluated by chemiluminescence. *Fagopyrum* 20 : 47-52.
- 3) Inoue, N., M. Hagiwara, H. Y. Kim and T. Matano. 1998. A Preliminary study for modeling seed production in common buckwheat. *Fagopyrum* 15 : 35-41.
- 4) Hara T., K. Okuno, R. Ohsawa, H. Iwata and K. Matsui (2011) QTL analysis of photoperiod sensibility in common buckwheat by using markers for expressed sequence tags and photoperiod-sensitivity candidate genes. *Breed. Sci.*, 61 (4) : 394-404.
- 5) Harlan, J. R. (1992) An ecological approach. In “*Crops and Man* (2 ed.)”, p.53-60, American Society of Agronomy, Inc., Crop Science Society of America, Inc., Madison, Wisconsin, USA
- 6) Horie, T. and H. Nakagawa (1990) Modeling and prediction of development process in rice. 1. Structure and method of parameter estimation of a model for simulating developmental process toward heading. *Japanese J. Crop. Sci.* 59 : 687-695 (邦文).
- 7) Horie, T. (1992) Yield forecasting. *Agricultural Systems* 40 : 211-236.
- 8) Loomis, R. S. and Conner, D. J. (1992) Development. In “*Crop ecology*”, p.104-128, Cambridge University Press.
- 9) Matano, T (2002) ソバ学大全 (Food culture of buckwheat [Soba-gaku taizen]). Heibonsha, Tokyo, p. 116-122. (In Japanese)
- 10) 道山弘康・桜井茂樹 (1999) 普通ソバ (*Fagopyrum esculentum* Moench) の生長と発育に及ぼす昼夜の気温の影響. 日作紀 68(3) : 401-407.
- 11) Michiyama, H., K. Tsuchimoto, K. Tani, T. Hirano, H. Hayashi and C. Campbell (2004) Influence of day length on the growth of stem, flowering, the morphology of flower clusters and seed-set in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *Proceedings of the 9<sup>th</sup> International symposium on buckwheat, Prague 2004*. p. 35-40.
- 12) Nuttonson, M. Y. (1955) Wheat climate relationships and the use of phenology in ascertaining the thermal and photothermal requirements of wheat. *American Institute of Crop Ecology, Washington, DC*. p. 388.
- 13) Ohnishi, O. (1995) Discovery of new *Fagopyrum* species and its implication for the studies of evolution of *Fagopyrum* and of the origin of cultivated buckwheat. *Proceedings of the 6<sup>th</sup> International symposium on buckwheat, Ina 1995*. p. 175-190.
- 14) Ohnishi, O. (1998) Search for the wild ancestor of buckwheat. I. Description of new *Fagopyrum* (*Polygonaceae*) species and their distribution in China and Himalayan hills. *Fagopyrum* 15 : 18-28.
- 15) Ohnishi, O. and Matsuoka (1996) Search for the wild ancestor of buckwheat. II. Taxonomy of *Fagopyrum* (*Polygonaceae*) species based on morphology, isozymes and cpDNA variability. *Genes Genet. Syst.* 72 : 383-390.
- 16) Ohnishi, O. and T. Konishi (2001) Cultivated and wild buckwheat in eastern Tibet. *Fagopyrum* 18 : 3-8.
- 17) Réaumur, R. A. F. de. (1735), *Wikipedia*, ([http://en.wikipedia.org/wiki/Ren%C3%A9\\_Antoine\\_Ferchault\\_de\\_R%C3%A9aumur](http://en.wikipedia.org/wiki/Ren%C3%A9_Antoine_Ferchault_de_R%C3%A9aumur)) : Loomis, R. S. and Conner, D. J. (1992) Thermal units. In “*Crop ecology*”, p.117-118, Cambridge University Press.
- 18) Sinclair, T. R., S. Kitani, K. Hinson, J. Bruniard and T. Horie (1991) Soybean flowering date : Linear and logistic models based on temperature and photoperiod. *Crop Science* 31 : 786-790.
- 19) Takimoto, A. and K. Ikeda (1961) Effect of twilight on photoperiodic induction in some short day plants. *Plant and Cell Physiol.* 2 : 213-229.
- 20) 氏原暉男・俣野敏子 (1978) 対馬のソバ. 農耕の技術 1 : 43-59.
- 21) 山本信一 (1961) 耕地上の日射. 農業気象ハンドブック. 農林省振興局研究部監修. 養賢堂, 東京, p. 30-35.
- 22) Vyacheslavovna, G. I. and P. N. Efimovna (2004) Comparative characteristic of buckwheat genotype on ontogenesis flavonols accumulation. *Proceedings of 9<sup>th</sup> International Buckwheat, Prague 2004* : 710-713.

## 付 録

日長（可照時間）について

この論文における日長は、可照時間（天文日長, $L$ ）  
のことで、 $L$  は地平視差を無視した次の式（山本信

一, 1961) で求められる。

$$\cos(\omega \cdot L/2) = -\tan\phi \cdot \tan\delta$$

ここで、 $\delta$  は太陽の赤緯、

$\phi$  は観測地点の緯度、

$\omega$  は地球自転の角速度である。

## Eco-mathematical model that introduced photothermal unit for predicting developmental rate of *Fagopyrum esculentum* and *tataricum*

INOUE Naoto and KATO Futoshi

Shinshu University, Minamiminowa, 399-4598, Japan

### Summary

A new model was developed for predicting the developmental rate in relation to the daily temperature and day length after seed emergence to first flowering. “**Photothermal unit (PTU)**” concept was introduced into the developmental model for estimating the developmental rate (DVR) to flowering stage. Seventeen cultivation tests were carried out in green house on the AFC field of Shinshu university, and emergence time, flowering time, air temperature and day length were investigated using by four cultivars of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) and tartary buckwheat (*F. tataricum*).

DVR model was defined as follows ;

$$\text{DVR} = f_1(T)f_2(L) = (T - Tb)^a(24 - L)^b / \text{PTU}$$

where, the formula was constructed by 2 functions ( $f_1(T)$  and  $f_2(L)$ ), and included 2 independent variables ( $T$  and  $L$ ) and 3 parameters ( $a$ ,  $b$  and PTU).

DVR : developmental rate ( $\text{d}^{-1}$ )

$T$  : daily mean air temperature ( $^{\circ}\text{C}$ )

$f_1(T)$  : thermal function

$L$  : length of day light period (h)

$f_2(L)$  : photo function

$Tb$  : lower limit temperature for development ( $^{\circ}\text{C}$ ),  $Tb = 5$

$24 - L$  : length of dark period (h)

**PTU : photothermal unit** ( $^{\circ}\text{C h d}$ )

$a$  and  $b$  were exponential parameters.

PTU,  $a$  and  $b$  were determined by each variety.

From the field testing, 3 parameters were determined as follows.

### Common buckwheat

Summer agroecotype, “Shinano natusoba” :  $\text{DVR} = (T - 5)^{0.7513}(24 - L)^{0.2890} / 338$

Intermediate agroecotype, “Shinano-no. 1” :  $\text{DVR} = (T - 5)^{0.7179}(24 - L)^{0.7386} / 912$

### Tartary buckwheat

Common type, “Kinochikara” :  $\text{DVR} = (T - 5)^{0.5912}(24 - L)^{0.7146} / 866$

Tetraploid type, “Shinano kurotsubu” :  $\text{DVR} = (T - 5)^{0.5125}(24 - L)^{1.2013} / 2287$

The high correlation was observed between DVR and DVR estimated by the models ( $R^2 = 0.968$ ,  $r = 0.984$ ,  $n = 66$ ,  $P < 0.001$ ). The latitude of the origin site suggested to affect the values of parameter  $b$  and PTU, and altitude of the sites also suggested to affect the value of parameter  $a$  during the buckwheat evolution.

**Key words :** Photoperiod, Buckwheat, Development, Flowering, Model, Temperature