

博士論文

リモートセンシングによる植物群落の蒸発散指標と
フェノタイピングに関する研究

内藤 裕貴

目次

略語	4
第1章 序論	6
1.1. 研究の背景	6
1.2. 植物群落リモートセンシングの概要と原理	9
1.2.1. 分光反射特性を利用した植物群落リモートセンシングの原理	9
1.2.2. 温度情報を利用した植物群落リモートセンシングの原理	12
1.3. 既往の研究	13
1.3.1. 植物群落の蒸発散指標に関する研究	13
1.3.2. フィールドフェノタイピングに関する研究	16
1.4. 本研究の目的	21
1.5. 本論文の構成	22
第2章 衛星リモートセンシングによる植物群落の優占種の違いが蒸発散指標 に与える影響の解析	23
2.1. 対象地域と使用データ	23
2.1.1. 研究対象地域	23
2.1.2. 使用したデータ	23
2.2. 解析方法	33
2.2.1. 解析の手順	33
2.2.2. 解析に用いた指標	35
2.2.3. 指標作成のための前処理	38
2.2.4. 植生図による NDVI と iTVDI の比較	45
2.3. 結果と考察	46
2.3.1. NDVI 画像と iTVDI 画像	46
2.3.2. 植物群落の優占種ごとの NDVI 平均値	49
2.3.3. 植物群落の優占種ごとの iTVDI 平均値	55

2.3.4. 考察	62
2.4. 本章のまとめ	67
第3章 地上リモートセンシングによるイネ作物群落フィールドフェノタイピングと QTL 解析	68
3.1. 材料および方法	68
3.1.1. 栽培品種と特性	68
3.1.2. 実験計画と圃場レイアウト	68
3.1.3. 表現型計測システム	73
3.1.4. 画像処理と植生指標・植被率の計算	77
3.1.5. 画像撮影と形質の計測	83
3.1.6. 回帰分析と QTL 解析	85
3.2. 結果と考察	87
3.2.1. 生育時期・施肥量・品種による SR と収量関連形質の変化 (2012 年) ..	87
3.2.2. 植生指標・植被率と収量関連形質の間の決定係数	89
3.2.3. 植生指標・植被率と粒重との間の決定係数の時系列変化	91
3.2.4. 生殖成長期における植生指標と粒重との間の決定係数	93
3.2.5. 植生指標による QTL 解析	95
3.2.6. 考察	97
3.3. 本章のまとめ	102
第4章 総括	103
4.1. 本研究の要約	103
4.2. 今後の課題	107
謝辞	108
引用文献	109
付録	120
I. 植物群落を対象とした温度指標	120
II. 植物群落優占種に関する説明	124
III. 効果量の検討	127

IV. フェノタイピングに用いた植生指標	130
V. 植生指標・植被率と収量関連形質との間の決定係数.....	134
VI. 植生指標ごとの QTL 解析の結果	139
VII. 品種ごとの窒素施肥量に対する SR・粒重の変化（2012 年開花期）	141

略語

- AlaAT: Alanine Amino Transferase, アラニンアミノトランスフェラーゼ
- AMeDAS: Automated Meteorological Data Acquisition System, 地域気象観測システム
- CC: Canopy Cover index, 植被率
- CCD: Charge Coupled Device, 電荷結合素子
- CIAT: International Center for Tropical Agriculture, 国際熱帯農業センター
- CSSLs: Chromosome Segment Substitution Lines, 染色体断片置換系統群
- CTVI: Corrected Transformed Vegetation Index, 補正変換植生指標
- CWSI: Crop Water Stress Index, 作物水ストレス指標
- DEM: Digital Elevation Model, 数値標高モデル
- DG: Dough Grain stage, 糊熟期
- DN: Digital Number, デジタル値
- DVI: Difference Vegetation Index, 差分植生指標
- EV: Early Vegetative stage, 初期栄養成長期
- FB-HTP: Field Based High Throughput Phenotyping, フィールドベース高スループットフェノ
タイピング
- FL: Flowering stage, 開花期
- GNDVI: Green Normalized Difference Vegetation Index, 緑色正規化差分植生指標
- GS: Grain Sterility percentage, 不稔歩合
- GW: Grain Weight, 粒重
- HTP: High Throughput Phenotyping, 高スループットフェノタイピング
- iTVDI: improved Temperature-Vegetation Dryness Index, 改良温度-植生乾燥指標
- LV: Late Vegetative stage, 後期栄養成長期
- MKG: Milk Grain stage, 乳熟期
- MODIS: MODerate resolution Imaging Spectroradiometer, 中分解像分光放射計
- MSAVI: Modified Soil Adjusted Vegetation Index, 修正土壌調整植生指標
- MTG: Mature Grain stage, 完熟期

NDVI: Normalized Difference Vegetation Index, 正規化差分植生指標

NIR: Near Infrared, 近赤外

PH: Plant Height, 草丈

PI: Panicle Initiation stage, 幼穗形成期

PL: Panicle Length, 穗長

PN: Panicle Number, 穗数

PVI: Perpendicular Vegetation Index, 垂直植生指標

QTL: Quantitative Trait Locus, 量的形質座位

RGB: Red Green and Blue, 赤・緑・青色

SAVI: Soil Adjusted Vegetation Index, 土壤調整植生指標

SB: Shoot Biomass, 地上部乾物重

SD: Standard Deviation, 標準偏差

SNP: Single Nucleotide Polymorphism, 一塩基多型

SR: Simple Ratio, 単純比

T_a: Atmospheric temperature, 気温

TM: Thematic Mapper, セマティックマップパー

T_s: Surface temperature, 地表面温度

TSAVI: Transformed Soil Adjusted Vegetation Index, 変換土壤調整植生指標

TVDI: Temperature-Vegetation Dryness Index, 温度-植生乾燥指標

TVI: Transformed Vegetation Index, 変換植生指標

VI: Vegetation Index, 植生指標

VIS: Visible, 可視

WDI: Water Deficit Index, 水分欠損指標

WDVI: Weighted Difference Vegetation Index, 重み付け差分植生指標

第1章 序論

1.1. 研究の背景

近年、人間の生産活動による自然環境の悪化に伴い、生態系の包括的な理解と、持続可能な開発の重要性が高まっている (MEA, 2005)。環境分野では、将来の気候変動予測や生態系機能の評価のために、陸上生態系の主たる構成要素である植物群落の役割を解明することが求められている。一方、農業分野では、1940年代から1960年代に緑の革命による穀物の大量増産が達成された (Pingali, 2012)。緑の革命では、半矮性や耐肥性を持つ高収量品種の導入とともに、天然資源を由来とする化学肥料の大量投入が推奨された。そのため、化石燃料の大量消費と、肥料成分の流亡による環境汚染が問題となり、持続可能な形での食料生産が求められている。

これら環境分野・農業分野の問題に共通するのは、植物の特性を理解し、植物の環境に対する応答を解明することが、問題解決のために重要であるということである。なぜなら、自然環境や農業の生産現場において、植物と環境との相互作用が、システム全体に大きな影響を及ぼすからである。例えば環境分野では、植物群落の分布の変化から、植物群落の遷移や、気候変動が植物群落に及ぼす影響、砂漠化の進行程度を評価できる。また、植物群落の機能を調べることで、全球気候モデルの計算に必要な大気中の二酸化炭素の吸収量や、大気汚染ガスの取り込み量の評価も行うことができる。農業分野では、作物群落の生育を調べることで、乾燥や養分欠乏などのストレスの検出を通じて、収量を維持しながら環境負荷の少ない栽培管理の判断材料として利用できる。また、生育途中の作物から得た情報から、最終的な収量を予測する研究も行われている。

環境における植物の役割を理解するためには、植物群落の状態を広範囲にわたり、継続的に観測する必要がある。ここでの植物群落は、一定の範囲内で、複数の植物個体が集合して形成する植物集団を意味している (日本農業気象学会, 1997)。そのためには、広範囲にわたる植物群落を、効率的に観測できる手段が必要である。

リモートセンシング技術は、広範囲にわたる植物群落を効率的に計測する手段の一つとして注目され、数多くの研究事例がある (Hobbs and Mooney, 1990; Jones and Vaughan, 2010)。植物群落のリモートセンシング研究では、対象群落からの分光反射光や蛍光、熱赤外線、マイクロ波、レーザー光といった物理パラメータを受動的または能動的に計測し、非接触・非破壊で、群落の分布や量、機能に関する情報を、間接的に得ている (Hobbs and Mooney, 1990; Henderson and Lewis, 1998; Omasa et al., 2007; Jones and Vaughan, 2010)。近年、リモートセンシング技術が植物群落の研究に広く用いられるようになった要因として、次のようなリモートセンシングが持つ利

点が挙げられる。リモートセンシング技術は広範囲の領域を短時間で計測することができる。一般に植物群落を取扱う研究は、全球規模から圃場レベルまでその規模は様々であるが、多くの研究で広範囲に分布する植物群落を対象としている。従来の直接的なフィールド調査では、広範囲の植物群落を扱うことは、多くの時間と費用を要する作業であり、現実的ではない。一方で、リモートセンシング技術を用いることで、より少ないコストと時間で、広範囲の植物群落を非破壊・非侵襲に観測し、間接的な情報を取得することが可能である。また、リモートセンシング技術は、熱赤外線による温度情報のように、人間の目視では得られない情報を広域で同時に取得することができる。そして、植物群落リモートセンシングは、結果の解釈は異なるものの、植生指標という共通の方法を用いて、空間スケールを問わずに様々な群落対象にアプローチすることができる (ex. 山岳地域の植物群落、圃場の作物群落)。そのため、リモートセンシング技術は、圃場スケールから地域スケール、全球スケールに至るまで、植物群落とその機能を包括的に観測するツールとして、広く普及している。

先行研究のレビュー (Jones and Vaughan, 2010; 大政ほか, 2007; 加藤, 2007; 秋山ほか, 2007) をもとに、表 1-1 では、環境分野・森林分野・農業分野における植物群落を対象としたリモートセンシングの応用例についてまとめた。植物群落リモートセンシングの範囲は多岐に渡る。その中でも、環境分野では近年、地球観測衛星画像から導出された蒸発散指標を用いて、山岳地植生の蒸散程度を評価する研究が注目されている (Rahimzadeh-Bajgiran et al., 2012; Ishimura et al., 2011)。また、農業分野では、近年世界中で大規模なフィールドフェノタイピング施設が構築され (大政, 2016)、リモートセンシング技術によるイネのフェノタイピングの研究が期待されている背景がある。そこで、本研究では、表中下線部の分類に含まれる、植物群落の蒸発散指標と、作物群落のフィールドフェノタイピング、という二つの課題に着目した。

表 1-1 環境・森林・農業分野における植物群落リモートセンシングの研究事例

分野	研究例	利用する情報・手法
環境分野	土地被覆分類	分光反射、マイクロ波
	生物多様性の推定	分光反射
	陸域生態系光合成量（GPP）の推定評価	分光反射
	生物季節（フェノロジー）	分光反射
	<u>自然植生の蒸散機能評価</u>	分光反射、温度
森林分野	森林伐採、森林火災のモニタリング	分光反射、温度、マイクロ波
	バイオマスの推定	分光反射、ライダー
	樹高・群落構造の計測	ライダー、ステレオ画像法
農業分野	作物の生育診断と収量予測	分光反射、蛍光
	作付目録と面積の推定	分光反射、マイクロ波
	<u>育種における作物の表現型計測（フェノ タイピング）</u>	共通
	病害・栄養欠乏によるストレス検出	分光反射、温度
	色素（カロテノイド、キサントフィル） によるストレス応答評価	分光反射（狭帯域）
	含水量評価	分光反射特性、マイクロ波
	光合成の阻害	蛍光
	作物の水ストレス診断と灌漑管理	温度
	バイオマスや葉面積指数、草丈などの作物 群落構造	分光反射特性、ライダー、マイクロ波

1.2. 植物群落リモートセンシングの概要と原理

1.2.1. 分光反射特性を利用した植物群落リモートセンシングの原理

物体に光が入射すると、入射光の一部が透過光や反射光となり、残りが物体に吸収される。入射光のエネルギーに対する、反射光エネルギーの比を、反射率と呼ぶ。反射光エネルギーは入射光エネルギーを超えることはないため、反射率は0～1までの値をとり、無次元量である。光の波長ごとの物体の反射率を分光反射率と呼ぶ。物体によって、それぞれ特徴的な分光反射率を持つため、リモートセンシングではこの分光反射特性を利用して、物体を計測することが可能となる。

植物群落の地上部は主に植物葉、枝、幹、茎などから構成されるが、植物群落の分光反射率に大きな影響を与えるのは、植物葉である。植物葉の分光反射率には、

- 1) 可視域 (400 nm ~ 700 nm) で反射率が小さい。
- 2) 近赤外域のうち、800 nm ~ 1300 nm では反射率が大きく、水の吸収により部分的に反射率が小さくなる (例えば、1450 nm、1950 nm)。

という性質がある (図 1-1)。

可視域で分光反射率が小さいのは、主に植物色素による吸収のためである。植物葉は光合成を行い、光の物理エネルギーを化学エネルギーに変換する。その際、すべての波長の光を使用するわけではなく、光合成に有効である 400 nm ~ 700 nm の波長 (可視域) の光を吸収し使用する (清水ほか, 2011; 内藤ほか, 2015)。したがって、400 nm ~ 700 nm の可視域において、植物葉の反射率は小さくなる。特に、主要な植物色素であるクロロフィルは、吸収帯である青色光 (450 nm 付近) と赤色光 (680 nm 付近) の波長の光を吸収するため、2つの波長に挟まれる緑色光 (550 nm 付近) では、反射率が少しだけ大きくなる。近赤外域の 800 nm ~ 1300 nm では、葉内でほとんど光が吸収されないため、反射率は可視域と比べて大きくなる。しかし、1300 nm 以上の近赤外域では、複数の波長帯 (1200 nm、1450 nm、1950 nm) で水による吸収帯が存在する (図 1-1)。葉の反射率は、これ以外に葉毛やクチクラの状態などで変化する。また、光源の方向によっても変化する (方向性反射率)。

土壌の分光反射特性は、水分量、有機物含有量、酸化鉄含有量、土性、表面粗さ、などの違いの影響を大きく受ける。可視域と近赤外域での土壌の反射率は、波長が長くなるに従って反射率がゆるやかに大きくなる傾向があるが、植物群落のような急激な反射率の変化はない (図 1-1)。

実際の植物群落リモートセンシングでは、単位面積（単位画素）で植物群落と土壌が混在する状態（ミクセル）が問題となる。植被率（植物群落の被覆が占める比率）や葉面積指数（単位面積あたりの葉の片側総面積の割合）が大きい場合、対象エリアは植物群落で覆われるため、反射率は植物群落（植物葉）の分光反射特性に近くなる（可視域と近赤外域の反射率の差が大きい）。一方、植被率や葉面積指数が小さくなると、背景にある土壌が露出するために、反射率は土壌の分光反射特性に近づく（可視域と近赤外域の反射率の差が小さい）。各種の植生指標は、これら植物群落と土壌の分光反射特性の違いをもとに、植生の量が多くなると、値が大きくなるように設計されている。また植生指標から、植生量と関係のある、光合成有効放射吸収率や純一次生産量といった、植物群落による機能も推定することができる（恒川, 2005）。

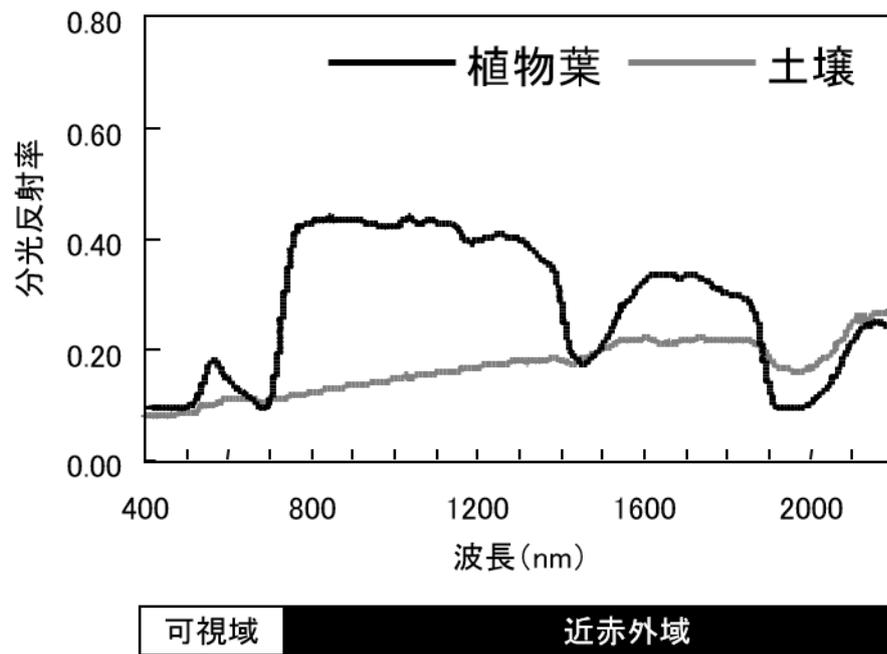


図 1-1： 波長 400 nm～2200 nm における植物葉（キュウリ）と乾燥土壌（ローム）の分光反射率変化の例（Omasa, 2006）

1.2.2. 温度情報を利用した植物群落リモートセンシングの原理

熱赤外リモートセンシングでは、熱赤外放射計などを用いて、植物群落の表面温度情報を計測し、目では見えない蒸散機能を推定することができる（大政ほか, 1988; 清水ほか, 2011; 内藤ほか, 2015）。植物は光合成をおこなうとき、気孔を開孔して二酸化炭素を吸収するが、同時に水分を空気中に放出する。この現象を蒸散というが、植物は水分欠損時や何らかのストレスを受けている場合、気孔を閉じてしまうため、植物から大気への蒸散速度が低下し、植物（キャノピー・葉）の温度が上昇する（大政ほか, 1988）。そのため、植物群落の温度上昇を計測することで、蒸散速度の低下をともなう植物の気孔閉口を検知することができる。Omasa et al. (1981) および大政ほか (1981) では、植物の葉面における熱収支式を解いて、葉温分布から気孔抵抗、蒸散速度そして汚染ガスの吸収量などの葉面分布を定量的に求めている。それらの応用例として、地上やヘリコプターから取得した温度の画像情報を使って、比較的熱環境が一定の条件下で、街路樹や都市近郊の森林を対象とした植物群落のストレス診断をおこなっている（大政ほか, 1990; 大政ほか, 1993）。

1.3. 既往の研究

1.3.1. 植物群落の蒸発散指標に関する研究

宇宙から地球を観測する、人工衛星によるリモートセンシングはここ数十年で発達してきた (Jones and Vaughan, 2010)。衛星による地球観測が本格化する以前にも、航空機を使用した地域スケールでの植物群落モニタリングは行われてきた。先駆的な研究として、1950年代には、Colwell (1956) が可視光と赤外光の航空測量写真を用いて、穀物の収量低下と病害の評価を行っている。また、1970年代には、Bartholic et al. (1972) が航空機搭載の熱赤外スキャナーを用いて、作物の水ストレス診断の研究を行っている。

衛星画像を用いた植物群落リモートセンシングの分野では、分光反射特性を用いたリモートセンシングが最もよく知られた手法である。NDVI (正規化差分植生指標 : Normalized Difference Vegetation Index; Rouse et al., 1974) や SAVI (土壌調整植生指標 : Soil Adjusted Vegetation Index; Huete, 1988) に代表されるような、植生量を評価する植生指標の提案は、リモートセンシングによる植物群落モニタリングをより簡易なものとし、技術の普及に貢献した。研究事例は数多く存在するが、例えば、カナダの森林枯死調査 (Coops et al., 2009) 、サバンナの乾燥度調査 (Verbesselt et al., 2007)、半乾燥地域の干ばつ調査 (Rahimzadeh-Bajgirani et al., 2009) などが挙げられる。Jones and Vaughan (2010) や Hobbs and Mooney (1990) では、植物群落リモートセンシングの研究事例を多く紹介している。

一方、分光反射特性を用いたリモートセンシングと並行して、温度情報を用いた植物群落の蒸散機能評価の研究も行われてきた (清水ほか, 2011; 内藤ほか, 2015)。温度情報を用いた指標として、Jackson et al. (1981) は、圃場における農作物の水ストレス診断のために、CWSI (作物水ストレス指標 : Crop Water Stress Index) を提案した。CWSI は、必要な計測パラメータが少なく計算も容易であるため、農業現場で広く普及した指標である。ただ、CWSI は有用であるが、導出には植物群落が地面を全て覆っている (背景の土壌が見えない) ことを前提条件としている。この欠点を克服するために Moran et al. (1994) は CWSI の考え方を拡張し、植生指標である SAVI を利用して、土壌が見える状態において取得された地表面温度でも、植物の蒸発散速度を評価できる WDI (水分欠損指標 : Water Deficit Index) を提案した。WDI の提案により、成長途中の作物のように植生密度が疎な状況でも蒸発散の評価は可能となったが、WDI では特徴空間の 4 頂点を決定するために純放射量や水蒸気輸送に関する空気力学的抵抗、風速など、多くの現地観測データが必要であり、対象地域の大きさに制限があった。WDI を広域リモートセンシングに応用するため、Sandholt et al. (2002) は、TVDI (温度-植生乾燥指標 : Temperature-Vegetation Dryness

Index) を提案した。TVDI は WDI の考え方を広域リモートセンシング用に単純化したものである。具体的には、対象地域にてリモートセンシングにより取得された地表面温度 (T_s) と植生指標 (NDVI) の 2 つの画像データを使い、画像データの各ピクセルをサンプルとして散布図を描き、4 つの頂点を、多くの現地観測データを使って算出する代わりに、散布図の形状から推定した。

TVDI はさらに改良され、標高差などにより気温の変化が大きな山岳地域に適用可能な iTVDI (改良温度-植生乾燥指標: improved Temperature-Vegetation Dryness Index) が提案された (Rahimzadeh-Bajgirani et al., 2012; Ishimura et al., 2011)。iTVDI は、TVDI で使用していた地表面温度 (T_s) を、地表面温度と気温の差 ($T_s - T_a$) に置きかえることで、空間的に気温が変動するような地域に適用できるよう改良した。

「付録 I. 植物群落を対象とした温度指標」に、上記の 4 指標 (CWSI、WDI、TVDI、iTVDI) についての詳細を示す。

これまで、iTVDI を用いた植生のストレス診断に関する研究が行われてきた。Ishimura et al. (2011) は、湿潤気候下の山岳地、森林領域において森林衰退評価のために iTVDI の有用性を検討した。また、Rahimzadeh-Bajgirani et al. (2012) は、半乾燥地域の高原において、草原の水ストレス評価のための iTVDI の有用性を検討した。その後、北 (2012) によって、赤城山山頂付近の大沼の周辺を対象に、カラマツやカンバ類、ミズナラの植物群落衰退地域を、iTVDI を用いて評価する研究が行われた。既往の研究の結果、iTVDI は、植物群落の蒸散機能を、広域の範囲で評価するのに有用な指標であることが示されている。

iTVDI の値に影響を与える要因については、Tao et al. (2015) が、関東地方の土地被覆の違いが値に与える影響について研究した事例があるのみである。TVDI (または iTVDI) の計算で利用される、地表面温度 (または気温差) と植生指標の間の関係については、影響を与える要因に関する詳細な研究が行われてきた。Lambin and Enrlich (1996) および Sandholt et al. (2002) によれば、両者の間の関係に影響を与える主要因として、土地被覆分類および植被率 (Smith and Choudhury, 1991)、地表面の熱慣性、気象パラメータ (温度、飽差など)、入射放射 (Goward et al., 2002)、土壌水分量 (Nemani et al., 1993)、植物葉の気孔抵抗、対象領域の画像ピクセル数 (Carlson et al., 1995) などが、報告されている。

以上のように、数多くの要因が iTVDI の値に影響を与える可能性がある。しかし、山岳地植物群落の優占種の違いが指標に与える影響については、これまでに詳細な解析が行われていない。自然環境には様々な条件があるが、植物群落はその局地的な気候に長期的に順応して分布しており、場所によって植物群落の優占種は様々な様相を呈している。その場所での植物群落の優占種が持つ、構造や蒸散に関わる特性は異なる (Larcher, 2003)。そのため、植物群落の蒸散機能は、優占種に大

きく依存していると考えられる。そして、これらの植物群落の蒸散機能の違いが、結果的に iTVDI の値に影響を与えたと考えられる。

1.3.2. フィールドフェノタイピングに関する研究

作物生産では、省資源の投入で収量を最大化することが、究極の目標である。そのためには、高収量かつ高効率な作物生産が求められている。それを達成する一つの方法として、少ない水と肥料の投入で高収量を達成する品種の育成がある。そのような品種を実現するためには、従来手法を超える新たな育種手法が必要である。植物学者や育種家にとって、環境に適応できる有用形質の育種を加速するためには、遺伝子型と表現型とを関連付ける新たな技術が必要である (Furbank, 2009; Furbank and Tester, 2011; Fiorani and Schurr, 2013; 大政, 2016)。近年では、定量的で高速・高効率なフェノタイピングが、それらを関連付ける重要な解決策の一つであることが広く知られている。なぜなら、高速・高効率なフェノタイピングは、計測されるべき膨大な数のサンプルセットを処理することができるからである。

しかしながら、従来のフェノタイピング方法では、この目標を達成することは困難である。なぜなら、従来のフェノタイピング手法は低速であり、大量のサンプルセットを処理できないからである。実際のところ、フィールド作業による現場での直接的な計測は、確実であり、容易に行うことができる。しかしながら、多くの場合計測は手作業で行われるため、計測は時間がかかり、重労働である。また、時として計測は植物体の破壊を伴うために、同一の植物体を複数の時点で計測することは困難である。したがって、品種開発の速度を向上させるためには、自動化された作物画像の取得と画像処理を備えた、HTP (高スループットフェノタイピング: High Throughput Phenotyping) プラットフォームが必要である。HTP プラットフォームによって、栽培環境の下で作物の生育をより迅速に定量化し、農業的・生理的に有用な形質を発見するのが可能となる。とりわけ植物のフェノタイピングにとって、画像を用いた手法は有用であり、代表的な手法の一つとなっている (Fiorani et al., 2012; 大政, 2012)。画像計測システムを用いた植物機能の解析は 1980 年代から詳細に研究されており (Omasa, 1990; Omasa et al., 2002)、現在まで続いている。

温室や実験室レベルでの制御環境下では、自動化された HTP システムが多く確立されている。研究事例として、低コストでシロイヌナズナの植物体画像を用いてフェノタイピングするシステム (Tsaftaris and Noutsos, 2009)、旱魃耐性の検出のためのポットを実験に取り入れたシステム (Honsdorf et al., 2014; Vadez et al., 2015)、などがある。イネを対象とした HTP とゲノム機能の分析もまた、近年研究され始めている (Yang et al., 2013)。既往の研究では、様々な重要形質が定量的・自動的に計測された。近年ではさらに、巨大な表現型データセットの効率的な解析、データ管理、結果の可視化を可能とするシステムについての研究や (Klukas et al., 2014)、表現型データを植物機能構造モデルや遺伝子解析へと統合する研究など (Brown et al., 2014)、フェノタイピングにより得られた表現型データの取扱いに関する研究も

始まっている。

これら制御環境下で構築されたシステムは植物フェノタイピングで数多くの研究実績がある。それに比べて、実際に植物が生育するフィールド環境下では、植物フェノタイピングの研究事例は少なく、有用性は明らかにされてこなかった。しかしながら、近年、FB-HTP（フィールドベース高スループットフェノタイピング：field based high throughput phenotyping）が世界各地で構築され始め、フィールド栽培実験の巨大なサンプルセットを計測できる唯一の方法であると知られるようになってきた（White et al., 2012; Araus and Cairns, 2014）。この手法は、植物が適応する複雑で多様なストレスのかかる生育環境のもとで、利用可能な表現型データを収集することができる。そして、それらの表現型データを利用して、相互作用を調べ（George et al., 2014）、他のオミックスデータ（ゲノム、トランスクリプトーム、プロテオーム、メタボローム、メタゲノム）と組み合わせることで（Alexandersson et al., 2014）、フィールドレベルで、遺伝子型と環境との間の相互作用を明らかにすることができる。

近年、世界中でFB-HTPシステムが構築されている。いくつかの種類のFB-HTPシステムは陸上車両型である。例えば、Busemeyer et al. (2013) は BreedVision を提案した。BreedVision はトラクタけん引型のフェノタイピング装置で、作物の分光情報と形態情報を備え付けのマルチセンサによって収集する。同様に、Svensgaard et al. (2014) は PhenoField を提案した。PhenoField はトラクタに取り付けられたジブクレーンに装備された箱型のマルチスペクトル画像化システムである。その他にも手押し式車両型の簡易近接画像計測システム（White and Conley, 2013）や散布機を改造したハイクリアランスの車両型プラットフォーム（Andrade-Sanchez et al., 2014）が提案された。陸上車両型以外にも、小型飛行船、回転翼航空機、固定翼航空機といった無人航空プラットフォームが、近年のFB-HTPにおいて利用可能である（Sankaran et al., 2015; Chapman et al., 2014; Liebisich et al., 2015; Zaman-Allah et al., 2015; Díaz-Varela et al., 2015）。これらの移動型フェノタイピングプラットフォームはより広いエリアの画像を十分な空間解像度で提供できる。しかしながら、移動型プラットフォームには幾つかの欠点がある。例えば、陸上車両型プラットフォームでは、圃場全体を走査し計測するのに時間がかかる。また、車両が圃場内に進入することで、踏圧による耕盤層や、植物体への直接的な被害が発生する恐れがある。航空機型のプラットフォームでは、ペイロードが不十分である、雨風による影響や、導入・運用にかかるコスト、などが問題となる（Deery et al., 2014）。

システムの導入の容易さと、運用の安定性という点で考えると、固定型のプラットフォームもまた、フェノタイピングプラットフォームとして運用可能である。特別なプラットフォームを持たずに、圃場内で、比較的低高度・鉛直上方から作物を

画像化する研究がいくつかの研究者によって行われた (Li et al., 2010; Sakamoto et al., 2012; Kipp et al., 2014; Grieder et al., 2015)。これらの手法は高空間解像度の作物画像を提供し、画像処理によって作物の初期の生育の解析を詳細に行うことが可能である。しかしながら、これらの手法は、大量のサンプル数を処理することが困難である。

タワーや高所作業車のように、高所から広範囲の画像撮影が可能な固定型プラットフォームは、フェノタイピングシステムの導入、維持管理、そして継続的な運用という点において移動型プラットフォームにはない利点がある。タワー型プラットフォームは簡易であり、移動型プラットフォームのように運用のための特別な技術者を用意する必要がない。これは、労力をかけずにフィールドフェノタイピングシステムを構築したい研究者にとって大きなメリットである。さらには、タワーからの計測はプラットフォームが圃場内に進入する必要がなく、作物へ物理的な損害を与える恐れがない。この特徴はとりわけ水田での実験において意味を成す。なぜなら水田では、作物への影響を与えずに、陸上車両型プラットフォームが圃場内を走査することは困難だからである。当然、タワー型プラットフォームには、幾つかの欠点がある。例えば、圃場内の位置によって撮影方向が変化する点、対象作物との距離が遠いために詳細な解析に必要な空間解像度が得られない点、撮影画像内のプロット領域の歪みにより、領域抽出が困難な点、などがある (Deery et al., 2014)。しかしながら、フィールド試験がタワーから観測可能なエリアに含まれ、サンプルサイズが限られている場合には、タワー型プラットフォームは簡易で安定性のある、実用的なフィールドフェノタイピングプラットフォームの一つであると言える。

タワー型プラットフォームでイネの収量関連形質を推定するために、植生指標を用いた慣習的な植物群落リモートセンシングによる方法が有効である。植生指標は可視バンドの反射率と近赤外 (NIR) 反射率の組み合わせから計算される。NIR 反射率は植物群落の健康診断に広く用いられる。なぜなら、健康な植物群落は NIR 光の大部分 (約 800 – 1400 nm) を反射するという分光特性があるからである。穀物を対象としたリモートセンシングの応用には、農学分野や作物管理の分野において、数十年にわたる長い歴史がある (Jones and Vaughan, 2010)。そして、これらの知見をもとに、近年のフィールドフェノタイピング研究が発展している。とりわけ植生指標は、フィールドフェノタイピング研究において、葉緑素含量や葉身窒素含有量、葉面積指数、葉数、バイオマス、収量といった、作物の重要な生育形質を推定するのに広く用いられている (White et al., 2012)。クロロフィル含有量と葉身窒素含有量の推定には、赤・緑・青 (RGB) 色画像も推定に利用された (Wang et al., 2014)。

イネに限れば、既往のリモートセンシング研究では、衛星レベルから地上レベルを含めて、NIR と植生指標を利用した手法が、形質を推定するのに利用されてきた；

作物フェノロジー (Sakamoto et al., 2011)、収量 (Harrell et al., 2011; Tubaña et al., 2011; Mosleh et al., 2015)。とりわけ、葉面積指数 (Shibayama et al., 2011)、葉緑素含量 (Shibayama et al., 2012)、窒素吸収 (Shibayama et al., 2009; 松田ほか, 2010) に関しては、本研究と同様のタワー型プラットフォームを用いて、形質推定を行っている。しかしながら、タワー型プラットフォームを用いて、イネの多品種・多系統の収量関連形質の推定を行った研究は報告されていない。

収量関連形質のように、農業上有用な形質は量的形質である。作物の量的形質は、QTL (量的形質座位: Quantitative Trait Locus) と呼ばれる、多数の遺伝子が関与する染色体上の DNA 領域によって支配されている。そして、染色体上で、QTL の位置を探索する統計的手法を、QTL 解析と呼ぶ。近年、QTL 解析用集団として、染色体の一部が断片的な他品種の染色体に置換された CSSLs (染色体断片置換系統群: Chromosome Segment Substitution Lines) が注目され、簡便かつ高い検出力を持つとして期待されている (神戸, 2009)。イネ CSSLs による QTL 解析の研究として、Ebitani et al. (2005) および神戸 (2009) の研究がある。Ebitani et al. (2005) は、ジャポニカ種であるコシヒカリの染色体の一部をインディカ種である Kasalath に置換した CSSL39 系統を用い、既知の出穂期関連 QTLs に加えて、新たな QTL の存在を示唆した。また、神戸 (2009) は、Ebitani et al. (2005) と同じコシヒカリ/Kasalath の CSSL 39 系統とササニシキ/ハバタキの CSSL39 系統を解析し、草形形質、生理学的有用形質、および食味・バイオマスに關与する QTLs を同定した。

QTL 解析では、従来の手作業によるフェノタイピング方法が一般的であったが、近年、植生指標のような簡便方法を利用した QTL 解析が行われるようになった。これまでに、フィールド環境下の作物群落に対して、植生指標を用いて、小麦 (Pinto et al., 2010; Edae et al., 2014; Graziani et al., 2014; Li et al., 2014; Li et al., 2015; Gao et al., 2015)、トウモロコシ (Lu et al., 2012)、ばれいしょ (Khan et al., 2015)、綿花 (Pauli et al., 2016)、イネ科牧草 (Merewitz, et al., 2012; Merewitz et al., 2014)、などの QTLs が検出された。フィールド環境下で、イネを対象とした植生指標による QTLs の研究については、Henry et al. (2015) がある。Henry et al. (2015) は、IR64 由来の準同質遺伝子系統群を用いて、乾燥条件下での QTLs の効果を植生指標を用いて評価した。しかしながら、フィールド環境下のイネを対象として、植生指標による QTL 解析を行った研究は、これまで行われていない。また、これら既往の研究で用いられた植生指標は、Green Seeker (Tribmle Navigation Ltd., California, USA) や FieldScout (Spectrum Technologies, Inc., Illinois, USA) などの携帯型分光放射計を使用しており、系統ごとに個別に計測するため、スループットの面で課題があった。そのため、より広範囲の作物を短時間で計測できる、リモートセンシングによる画像計測が期待されていた。リモートセンシングによる QTL 解析については、Virlet et al. (2015) が、航空機から得られたマルチスペクトル画像を用いて、

植生指標に関与するリンゴ樹の QTLs を同定した例があるが、イネを対象とした研究はこれまで行われていない。

1.4. 本研究の目的

背景と既往の研究を踏まえ、本研究の目的を以下のように設定した。まず、植物群落の蒸発散に関する研究については、衛星リモートセンシングにより得られた蒸発散指標 iTVDI を対象とし、植物群落の優占種の違いが、iTVDI に有意差を与えるのか調べる。そして、その結果が iTVDI を用いた植物群落の蒸散機能診断モニタリングへの応用に及ぼす影響について考察する。また、iTVDI とともに、植生量の指標である NDVI に関しても、評価する。次に、フィールドフェノタイピングの分野では、地上リモートセンシング技術を利用したタワー型のフィールドフェノタイピングシステムを使用し、イネ作物群落の植生指標からフィールドフェノタイピングの有効性を検討する。本システムを用いて、イネの商用品種、収量関連遺伝子導入系統群、染色体断片置換系統群を対象として、生育途中に取得された植生指標・植被率からの収量関連形質の推定を試みる。併せて、CSSLs を用いて、植生指標による QTL 解析を行い、本システムの有効性を検討する。

1.5. 本論文の構成

本論文は全4章構成となっている。

第1章の序論に引き続き、第2章では、山岳地の植物群落を対象として、衛星リモートセンシングによる蒸散機能を評価する研究について議論する。植生図の区分をもとに、植物群落の優占種の違いが、蒸発散指標 iTVDI に有意差を与えるのか調べる。そして、その結果が iTVDI を用いた植物群落の蒸散機能診断モニタリングへの応用に及ぼす影響について考察する。また、iTVDI と併せて、植生指標である NDVI に関しても、評価を行う。

第3章では、地上リモートセンシングによるフィールドフェノタイピング研究について議論する。本研究ではまず、タワー型のフィールドフェノタイピングシステムを使用し、イネの生育ステージごとに画像撮影を行い、植生指標・植被率を計算する。得られた植生指標・植被率と、イネの収量関連形質の回帰分析を行い、決定係数をもとに収量関連形質の推定の精度を評価する。次に、使用したフィールドフェノタイピングプラットフォームの検証のために、CSSLs から、植生指標を用いて QTLs の検出を試み、本システムの有効性を検討する。

最後に、第4章において、総括を行う。

第2章 衛星リモートセンシングによる植物群落の優占種の違いが蒸発散指標に与える影響の解析

2.1. 対象地域と使用データ

2.1.1. 研究対象地域

研究対象地域として、北海道摩周湖の周辺地域 (394.7km²) を選択した (図 2-1)。領域は、北緯 43 度 30 分 18 秒～43 度 40 分 5 秒、東経 144 度 27 分 22 秒～144 度 44 分 27 秒、標高 123m～1034m までの領域である。領域内には阿寒国立公園があり、公園内で植生の大幅な改変は無いと考えられる。また、この地域は亜寒帯湿潤気候に属し、1000m 以下の比較的低い標高差のなかで、高山低木種や草本植物、針葉樹から広葉樹まで、様々な植物種が対象地域内に分布している。このような特性が、優占種間の蒸発散指標を比較する本章の目的に適していたため、この地域を選択した。

2.1.2. 使用したデータ

(1) Landsat TM (Thematic Mapper)

先行研究では、地球観測衛星の Terra および Aqua に搭載されている MODIS (MODerate resolution Imaging Spectroradiometer : 中分解撮像分光放射計) センサの画像を用いていた (Rahimzadeh-Bajgiran et al., 2012; Ishimura et al., 2011)。しかしながら、MODIS の空間分解能は、可視光領域から中間赤外領域で 250、500、1000 m、熱赤外領域では 1000 m のみであり、植物群落の優占種ごとの解析を行うには十分な空間解像度ではない。

そのため、今回は衛星画像としてより空間分解能の高い、Landsat-5 に搭載されたセンサ TM (Thematic Mapper) から取得された衛星画像を使用した。TM の空間分解能は、可視光領域から中間赤外領域で 30 m、熱赤外領域では 120 m である。TM は、地球観測衛星 Landsat 4 号 (2001 年 6 月 15 日運用終了) および 5 号に搭載されている分光放射計である。表 2-1 に Landsat 5 号の仕様、表 2-2 に TM の仕様、表 2-3 に TM のバンド別観測波長帯に関する情報を示す。これらの情報は、一般財団法人リモートセンシング技術センターの Web サイトで公開されている衛星総覧データベース (リモート・センシング技術センター, 2015) の情報を参考にした。データのプロダクトは、Level 1T であり、Level 1 Product Generation System によって放射量補正、システム幾何補正、地形補正 (オルソ補正) が既に処理されている。

データ形式は、各バンドにおけるセンサで観測した放射輝度の強度を、DN（デジタル値：Digital number）と呼ばれる 8bit の量子化レベルで表された数値で記録している。Landsat は太陽準回帰軌道をとっているため、撮影時刻は各時期とも現地時刻午前 10 時付近とほぼ同じ時間帯である。Landsat TM は、可視光から熱赤外までに計 7 バンドの観測波長帯を有している。今回は TM から取得された画像のうち、赤色光（Band 3：0.63 - 0.69 μm ）および近赤外光（Band 4：0.76 - 0.90 μm ）のデータから各植生指標を算出した。これらのバンドの空間分解能は 30 m である。

今回使用した TM 画像は、アメリカ地質学研究所が公開しているデータ（<http://earthexplorer.usgs.gov/>）のうち、夏季で状態のよいもの（雲やノイズの影響が少ないもの）を使用した。画像の撮影現地時刻は 2006 年 8 月 6 日 10 時 0 分 58.9 秒（現地時刻）である。撮影日は夏期であり、植物群落は十分に繁茂していると考えられる。また、同年 8 月 4 日には、領域内の弟子屈気象観測所で、63mm/d の雨量を観測した。これらを考慮すると、対象地域の植物群落は十分に蒸散していると考えられる。

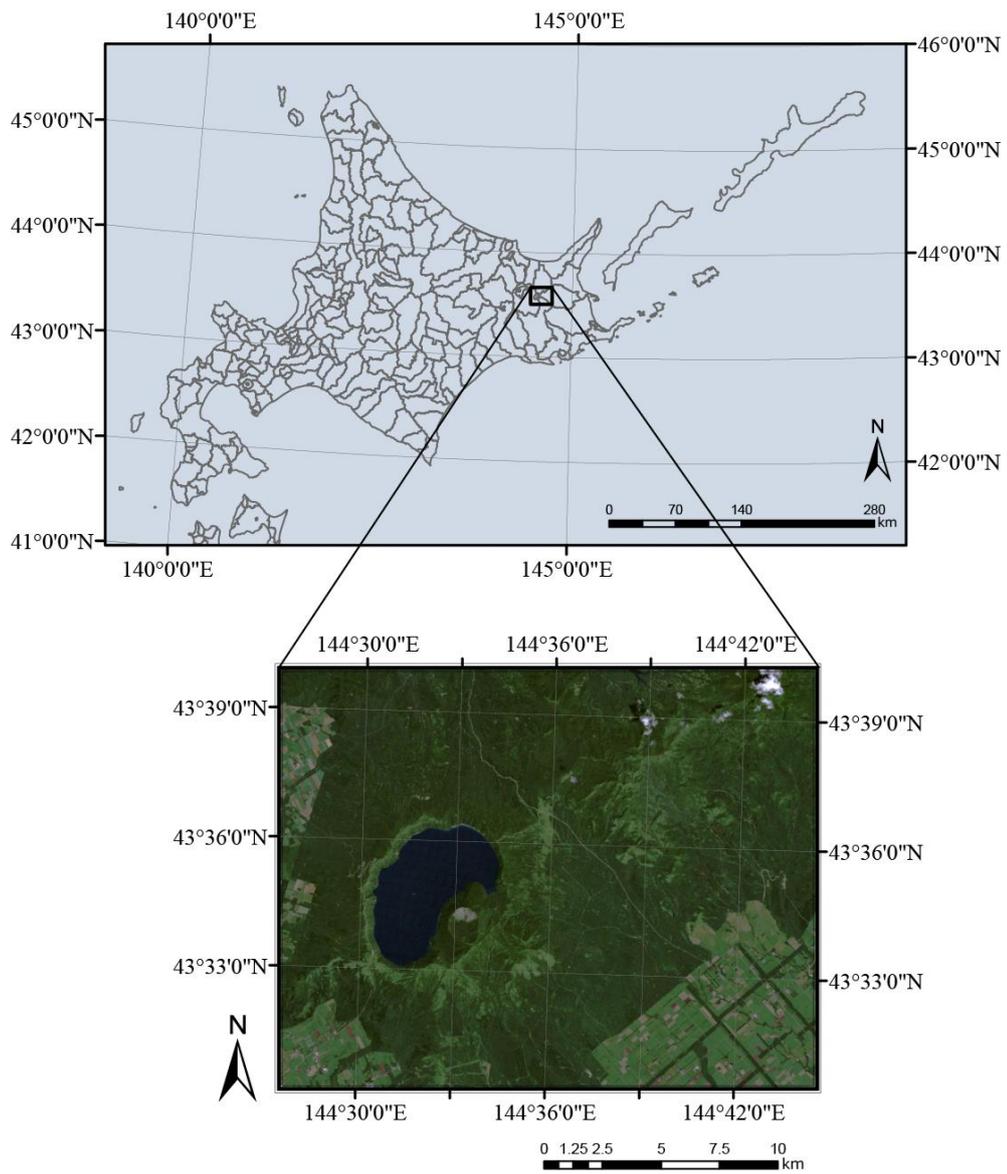


图 2-1 研究对象地域

表 2-1 : Landsat 5 号の仕様

Landsat 5 号	
開発機関	NASA
打上げ日	1984.03.01
打上げ機	Delta 3925
運用状態	2013.01.15 (終了)
軌道	太陽同期準回帰軌道
周期	98.9 分
高度	705 km
軌道傾斜角	98.2 度
赤道通過地方太陽時	10:00 AM
回帰日数	16 日 (233 周回)

表 2-2 : Thematic Mapper の仕様

TM (新型多波長可視赤外画像放射計)	
地表分解能	30m (Band 1-5, 7)、120m (Band 6)
観測幅	185 km
地表位置決定精度	±250 m (90%) (without Ground Control)
バンド間レジストレーション	0.2 pixel (90%)
信号量子化レベル	256 (8bit word)
データレート	85 Mbps
質量	1,938 kg

表 2-3 : Thematic Mapper バンド別観測波長帯に関する情報

観測バンド	観測波長帯 (μm)	主な応用分野
Band 1	0.45-0.52	沿岸水のマッピング・土壌と植物の識別・落葉樹と針葉樹の区別
Band 2	0.52-0.60	植物の活力度
Band 3	0.63-0.69	植物の種類を決定するためのクロロフィル吸収
Band 4	0.76-0.90	バイオマス調査・水塊分布
Band 5	1.55-1.75	植物水分測定・雪と雲の区分
Band 6	10.4-12.5	植物のヒートストレス測定・温度のマッピング
Band 7	2.08-2.35	熱水作用のマッピング

(2) ASTER GDEM (数値標高モデル : DEM)

研究対象地域の気温画像を推定する際に、標高による影響を補正するため、数値標高モデル (DEM) を使用した。本章では DEM データとして、先行研究である Ishimura et al. (2011) との整合性を持たせるために、ASTER 全球 3 次元地形データサイト (<http://gdem.ersdac.jspacesystems.or.jp/>) で公開している ASTER GDEM 数値標高モデル (DEM) を使用した。ASTER とは地球観測衛星 Terra に搭載されたセンサーであり、経済産業省と米国航空宇宙局による国際共同プロジェクトである。ASTER では、直下視と後方視の 2 方向から地球上の同一地域を観測し、立体視の原理で 3 次元地形データ (DEM) を作成している。研究対象地域の標高画像を、図 2-2 に示す。解析上、DEM データを Landsat 画像へと座標変換する際には、補間方法としてニアレストネイバー法を使用した。

(3) AMeDAS (Automated Meteorological Data Acquisition System)

研究対象地域の気温画像を推定するために、気象庁が公開している AMeDAS のデータを使用した (<http://www.data.jma.go.jp/gmd/risk/obsdl/>)。AMeDAS の気象データベースから、使用する Landsat TM 画像の撮影時刻に近い、2006 年 8 月 6 日 10 時における、対象地域周囲に分布する 3 観測点 (川湯、弟子屈、上標津) の気温データ (1 時間値) を取得し、使用した。AMeDAS 観測点の分布を図 2-3 に、観測点の詳細情報を表 2-4 に示す。

(4) 自然環境保全基礎調査 植生図

植物群落の優占種による NDVI、iTVDI の違いを評価するため、環境省生物多様性センターが実施した第 6 回自然環境保全基礎調査成果の 1/2.5 万植生図 (<http://www.biodic.go.jp/>) を使用した。自然環境保全基礎調査植生調査は、自然環境保全施策の推進等において重要な資料となる現存植生図を全国的に整備、全国の植生現況を把握することを目的に、1973 年実施の第 1 回調査以降、30 年以上に渡り継続して実施されている調査である。今回は、環境省生物多様性センターのホームページで公開されている、shape ファイル形式の GIS データを用いた。使用した植生図の作成年次は 2004 年であり、TM 画像の撮影日 (2006 年 8 月 6 日) の約 2 年前に作成された。この間、領域内で大きな植生遷移や改変が行われなかったと仮定して、植生図をグラウンドトゥルスデータとして使用した。

植生図に基づき、解析に用いた優占種 14 区分と裸地土壌の分布を図 2-4 に、優

占種の詳細な情報を表 2-5 に示す。解析に用いた優占種は、解析のための十分なピクセル数を確保するために、対象領域内に約 1000 以上のピクセルを持つ優占種を選択した。また、本章で使用した全 14 の優占種の解説を、「付録Ⅱ. 植物群落優占種に関する説明」に記した。今回、解析に使用した優占種は、表 2-5 の通りである。全 14 種の優占種は、大きく「低木」「草本」「ダケカンバ」「高木」、の 4 種類に分類される。

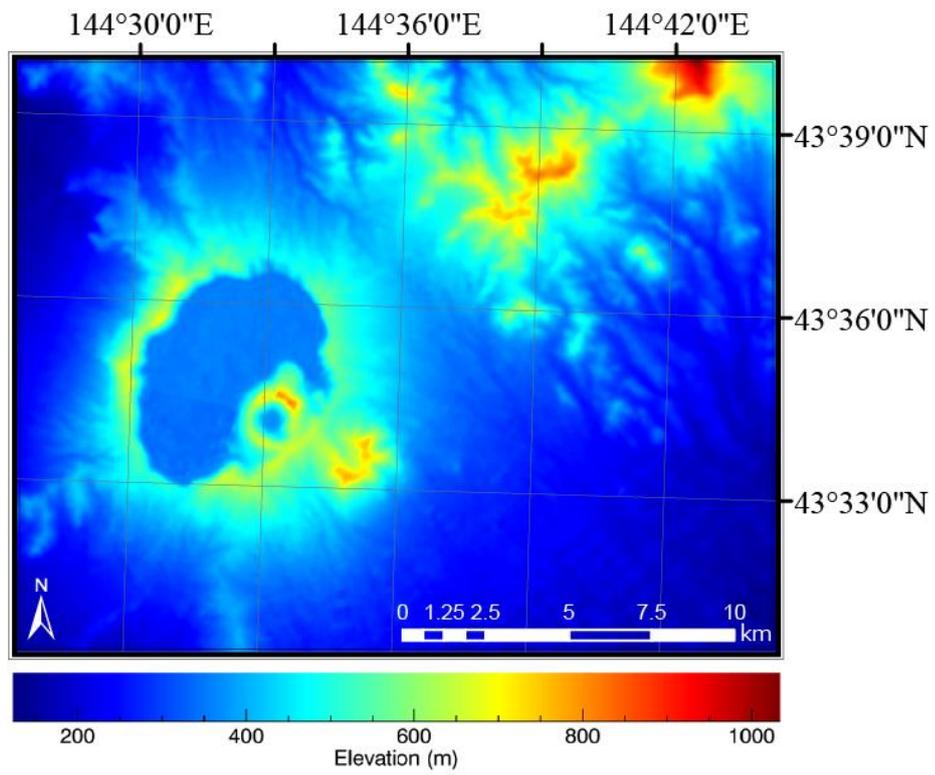


図 2-2 対象地域の標高画像

表 2-4 : AMeDAS 観測点の一覧

	地名	地名 (かな)	緯度		経度		標高 (m)	気温 (°C)
			度	分	度	分		
1	川湯	カユ	43	37.0	144	27.4	158	24.3
2	弟子屈	テシカガ	43	30.6	144	28.0	170	24.5
3	上標津	カミハヅ	43	31.2	144	44.8	181	25.7

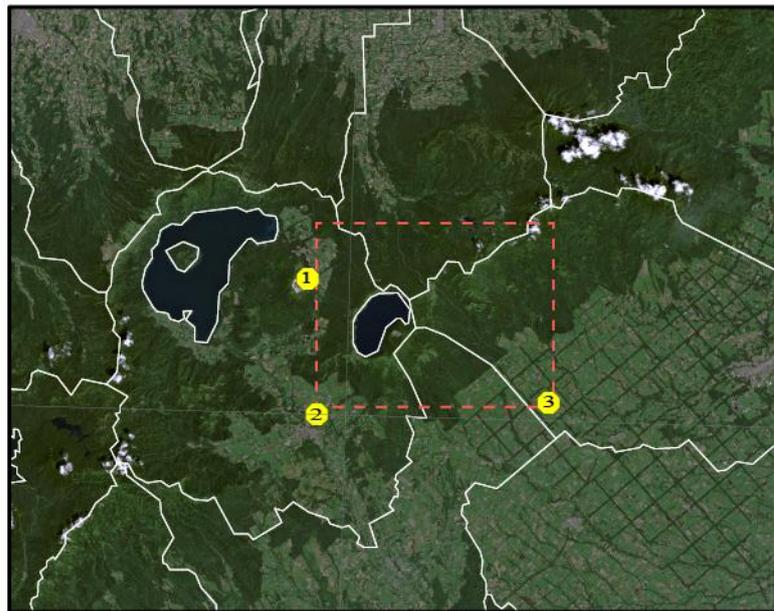


図 2-3 : AMeDAS 観測点の分布
(点線は研究対象領域を、黄色丸は観測点の位置を示している)

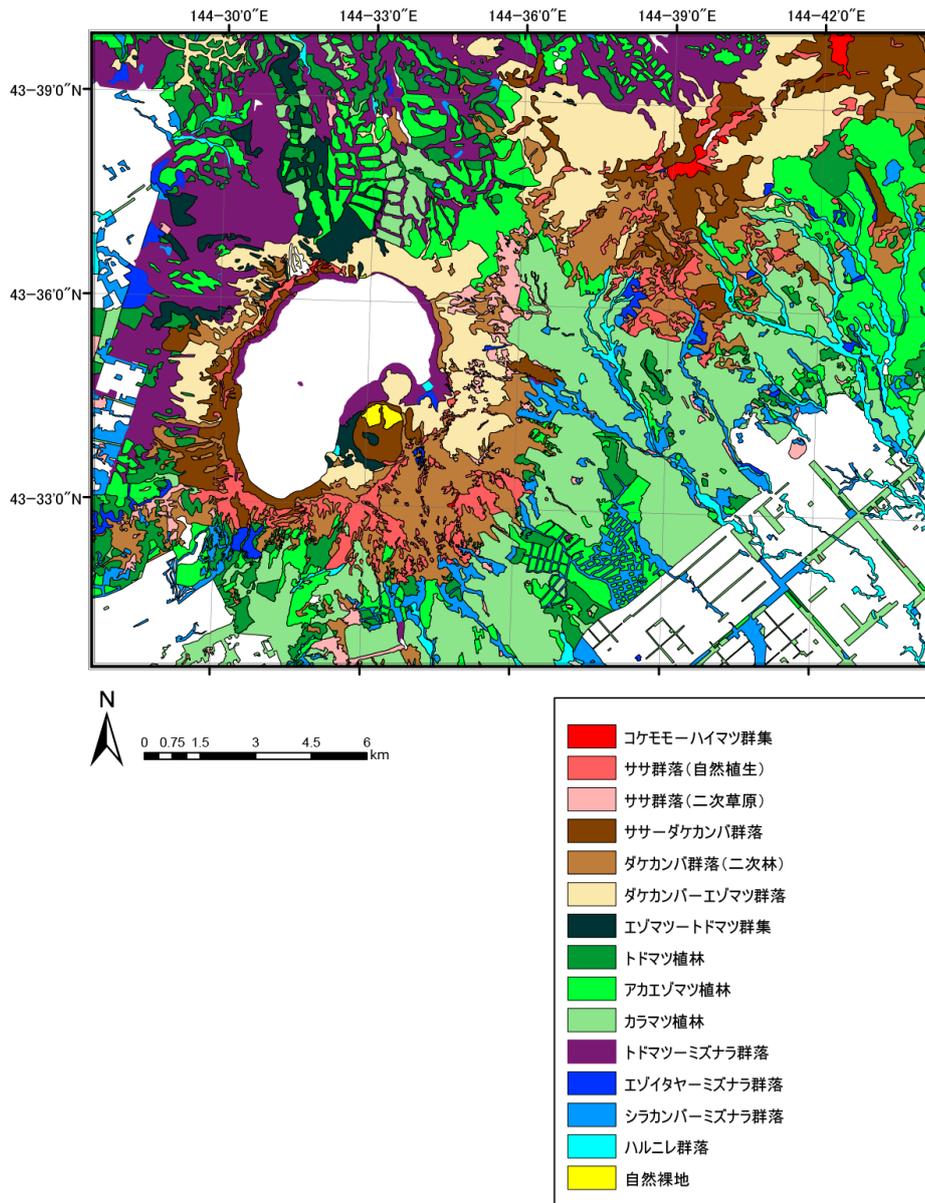


図 2-4： 解析に用いた 14 区分の優占種と自然裸地の分布

表 2-5： 解析に用いた 14 区分の優占種

番号	分類	優占種	学名	対象 Pixel 数
1	低木	コケモモ-ハイマツ群集	<i>Vaccinio-Pinetum pumilae</i>	987
2	草本	ササ群落 (自然植生)	<i>Sasa spp. Community</i>	14923
3		ササ群落 (二次草原)	<i>Sasa spp. Community</i>	7856
4	ダケカン	ササ-ダケカンバ群落	<i>Sasa spp.-Betula ermanii community</i>	21460
5	バ	ダケカンバ群落 (二次林)	<i>Betula ermanii community</i>	39879
6		ダケカンバ-エゾマツ群落	<i>Betula ermanii, Picea jezoensis</i>	38005
7	高木 (針	エゾマツ-トドマツ群集	<i>Piceo-Abietetum sachalinensis</i>	8227
8	葉樹)	トドマツ植林	<i>Abies sachalinensis plantation</i>	27668
9		アカエゾマツ植林	<i>Picea glehnii plantation</i>	47490
10		カラマツ植林	<i>Larix kaempferi plantation</i>	71644
11	高木 (針 広混交)	トドマツ-ミズナラ群落	<i>Abies sachalinensis-Quercus mongolica ssp. crispula community</i>	43096
12	高木 (広 葉樹)	エゾイタヤ-ミズナラ群落	<i>Acer mono var. glabrum-Quercus mongolica ssp. crispula community</i>	4467
13		シラカンバ-ミズナラ群落	<i>Betula platyphylla var. japonica-Quercus mongolica ssp. crispula community</i>	21675
14		ハルニレ群落	<i>Ulmum davidiana</i>	11437

2.2. 解析方法

2.2.1. 解析の手順

本章の解析手順を図 2-5 に示す。青色の太線枠は、2.1 節で説明した使用データを、点線枠は、変換や演算といった処理を、実線枠は、解析の途中で作成される画像を、二重線枠は、最終的に作成する画像を示している。また、平行四辺形は平面データ（画像）、長方形は点データを表している。使用データのうち Landsat TM に関しては、図中にて、解析に使用する Band 3, 4, 6 に関してのみ記載している。しかし実際には、全てのバンドに対して処理を行っている。最終的には、NDVI 画像、iTVDI 画像を導出し、2.1.2 節で述べた植生図を用いて、14 の優占種の平均値を比較する。以後、本章では、下記に示した指標および処理について説明する。

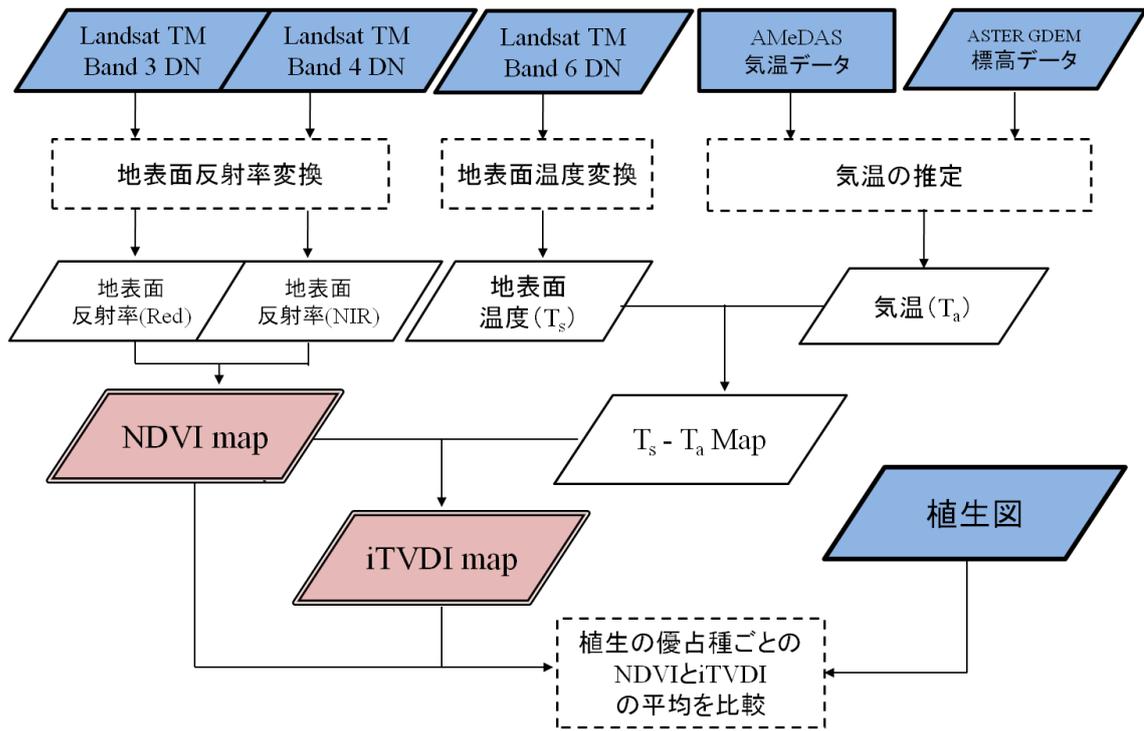


図 2-5 本章の解析手順

2.2.2. 解析に用いた指標

植物群落の状態を評価するために、さまざまな指標が用いられる (Jones and Vaughan, 2010; 大政ほか, 2007; 清水ほか, 2007)。本章では、植生量を評価するために NDVI、蒸発散を評価するために iTVDI を解析に使用した。

(1) NDVI (正規化差分植生指標)

NDVIは、可視域と近赤外域の分光反射率を用いた指標である (Rouse et al., 1974)。NDVIは、近赤外域と可視域の反射率の差を、2つの反射率の和で除算することで、-1 から+1 までの値に正規化した式として定義される (式 2.1)。

$$NDVI = \frac{NIR - VIS}{NIR + VIS} \quad (\text{式 2.1})$$

ここで、*NIR*は近赤外域 (Near infrared) の反射率を示し、*VIS*は可視域 (Visible) の反射率を示す。NDVIは、ピクセルでの植生量が多いほど、値が1に近づく。本章では、*NIR*の値として、Landsat TM Band4 (750 nm ~ 900 nm) から計算された地表面反射率を、*VIS*の値として、クロロフィル吸収帯の赤色光である Landsat TM Band3 (603 nm ~ 690 nm) から計算された地表面反射率 (*Red*) を使用した。なお、水や氷など、植生が存在しない状態では、NDVIは負の値をとる。

(2) iTVDI (改良温度-植生乾燥指標)

iTVDIは、植物群落の表面温度を用いた指標であり、目では見えない蒸散機能を推定することができる (清水ほか, 2011、内藤ほか, 2015)。iTVDIは、NDVIと $T_s - T_a$ より構成される特徴空間から、算出される。前述の通り、NDVIはそのピクセルの植生量 (植物群落の被覆が占める比率) を示している。また、エネルギー収支式から、日射や気流が一定という条件下では、 $T_s - T_a$ は蒸発散速度を表す値として用いられる (Ishimura et al., 2011)。iTVDIの一般的な定義は、以下の通りである (式 2.2)。

$$iTVDI = \frac{(T_s - T_a)_{\text{obs}} - (T_s - T_a)_{\text{min}}}{(T_s - T_a)_{\text{max}} - (T_s - T_a)_{\text{min}}} \quad (\text{式 2.2})$$

ここで、 $(T_s - T_a)_{\text{obs}}$ はあるピクセルで観測された地表面温度 (T_s) と気温 (T_a) との差である。 $(T_s - T_a)_{\text{min}}$ と $(T_s - T_a)_{\text{max}}$ はそれぞれ、台形状内での同一の NDVI の値における $(T_s - T_a)$ の最小値、最大値を示している。

iTVDI の実際の計算では、まず、iTVDI の特徴空間 (NDVI v.s. $T_s - T_a$) を作成する。主に植物群落と土壤の土地被覆からなるエリアを対象として iTVDI 特徴空間上にピクセル毎の値をプロットすると、散布図は、台形状のかたちを示す (図 2-6)。図 2-6 において、この台形の 4 つの頂点 P、Q、V、W は、それぞれ、「十分に灌水された植物」、「水ストレスのかかった植物」、「十分に灌水された土壤」、「乾燥した土壤」を示している。ここで台形の P-V の線を wet edge、Q-W の線を dry edge と呼ぶ。Wet edge、dry edge の導出は、特徴空間上のプロットを NDVI の値で分割し (0 から 1 までの NDVI を 0.05 幅の 20 区画に分割)、各区画に含まれるプロットの温度差 ($T_s - T_a$) を正規分布と仮定し $\pm 3\sigma$ の点 (dry edge の場合 $+3\sigma$ 、wet edge の場合 -3σ 、 σ は分布の標準偏差である) を得て、20 点を使って最小二乗法により直線をあてはめることで、それぞれの直線を算出した。

この台形内でのピクセルの位置から各ピクセルの植生密度 (NDVI) における蒸発散量 ($T_s - T_a$) を式 2.3 のように、相対的に評価することが出来る。

$$iTVDI = 1 - \frac{CB}{AB} = \frac{AC}{AB} \quad (\text{式 2.3})$$

CB、AB、ACは各線分の長さを示す。iTVDI の値は、0 から 1 の値をとり、領域内で相対的に蒸発散が小さいほど 1 に近づき、蒸発散が大きいほど 0 に近づく。TVDI では地表面温度 T_s を蒸発散速度に対応させていたが、iTVDI は T_s ではなく「地表面の温度 T_s 」と「気度 T_a 」の差 $T_s - T_a$ を代わりに用いている。 $T_s - T_a$ を使用するメリットとして、1) T_s よりも $T_s - T_a$ のほうがより正確に蒸発散速度と対応する値であるという点、2) T_s に含まれる標高の影響を補正できる点、が挙げられる (石村, 2012)。

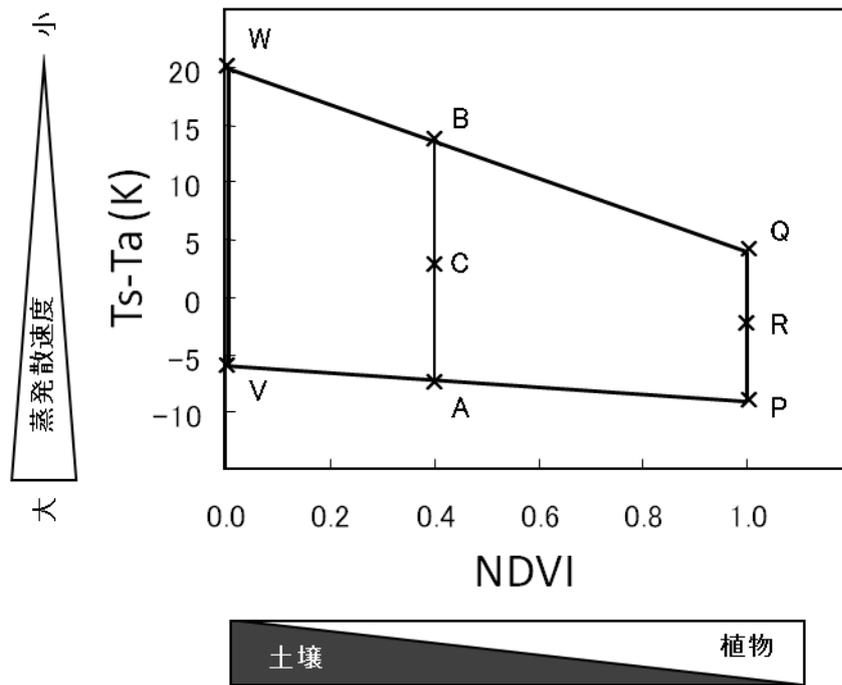


図 2-6 iTVDI 特徴空間の概念図

2.2.3. 指標作成のための前処理

(1) 地表面反射率画像の作成

今回取得した Landsat TM データは、センサで観測した各バンドの放射輝度の強度を、DN と呼ばれる 8bit で表された数値で記録している。しかしながら、可視域～中間赤外域の波長を扱う衛星リモートセンシングでは、地表面における各バンドの反射率をもとに解析を行う事が望ましい。そのため、TM センサで観測された可視光～中間赤外域バンド (1～5,7) の DN を、最終的には地表面反射率の値へと変換しなければならない。DN から地表面反射率へと変換する流れを図 2-7 に示す。

はじめに、Landsat TM の DN を、提供されている変換式 (Chander and Markham, 2003) を用いて大気上端の放射輝度 (Radiance) へと変換する。

$$L_{\lambda} = \left(\frac{LMAX_{\lambda} - LMIN_{\lambda}}{Q_{cal\ max} - Q_{cal\ min}} \right) Q_{cal} + LMIN_{\lambda} \quad (式 2.4)$$

ここで、 L_{λ} は大気上端での放射輝度 ($W\ m^{-2}\ sr^{-1}\ \mu m^{-1}$) であり、 Q_{cal} はピクセルの DN、

$Q_{cal\ max}$ は DN の最大値 (=255)、 $Q_{cal\ min}$ は DN の最小値 (=0) である。 $LMAX_{\lambda}$ は

$Q_{cal\ max}$ に対応するセンサの最大放射輝度 ($W\ m^{-2}\ sr^{-1}\ \mu m^{-1}$) であり、 $LMIN_{\lambda}$ は $Q_{cal\ min}$

に対応するセンサの最小放射輝度 ($W\ m^{-2}\ sr^{-1}\ \mu m^{-1}$) である。表 2-6 に TM センサの各バンドでの $LMAX_{\lambda}$ と $LMIN_{\lambda}$ の値を示す (Chander and Markham, 2003)。

変換式により算出された放射輝度は大気上端での値であるが、解析では地表面に分布している植物群落を対象としている。そのため、大気上端の放射輝度を、地表面反射率へと変換する必要がある。大気上端の放射輝度を、地表面反射率へと変換する際には、大気の影響を考慮しなければならない。地表面へと入射する光および反射される光は、大気を透過するが、その際に光は大気による吸収のために減衰する。そのため、大気放射伝達モデルを用いて大気の影響を評価する必要がある。本章では、大気補正の方法として、リモートセンシング解析ソフトウェア ENVI (Exelis VIS, Inc., Boulder, USA) に搭載されている FLAASH モジュールを使用した。FLAASH は可視域～中間赤外域 (3 μm 以下) までの波長を簡便に大気補正するソフトウェアであり、大気放射伝達モデルとして、アメリカ空軍研究所と Spectral Sciences Inc.

が共同開発した MODTRAN4 を採用している。FLAASH は各バンドの大気上端放射輝度を入力値として、大気透過をシミュレーションし、最終的には各バンドの地表面反射率を出力として算出することができる。算出した各バンドの地表面反射率画像を、図 2-8 および図 2-9 に示す。図 2-8 では、算出した地表面反射率 (Band 1, 2, 3) の値をそれぞれ、青、緑、赤に割り当てて表示している。また、図 2-9 では、算出した地表面反射率 (Band 4, 5, 7) の値をそれぞれ、赤、緑、青に割り当てて表示している。解析とは無関係ではあるが、表示に際し、両画像ともにヒストグラム正規化を行い、明瞭性を高めている。

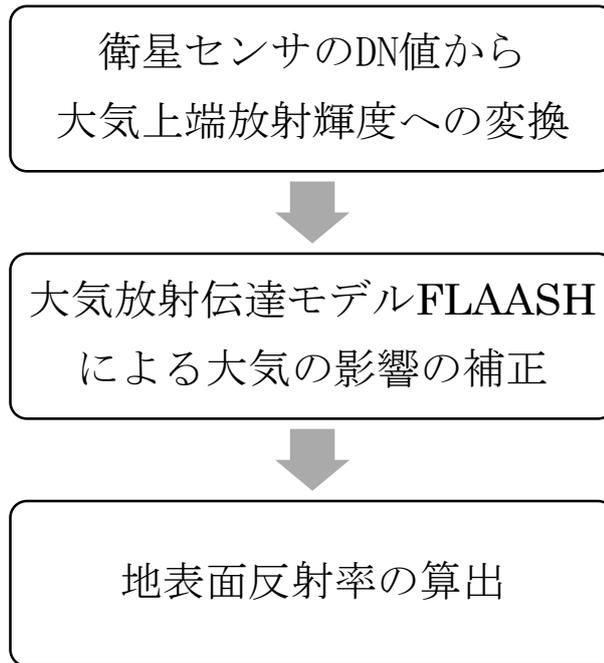


図 2-7 DN 値から地表面反射率を導出する手順

表 2-6 TM の最大・最小放射輝度

Band	$L_{MIN\lambda}$ ($W\ m^{-2}\ sr^{-1}\ \mu m^{-1}$)	$L_{MAX\lambda}$ ($W\ m^{-2}\ sr^{-1}\ \mu m^{-1}$)
1	-1.52	193.0
2	-2.84	365.0
3	-1.17	264.0
4	-1.51	221.0
5	-0.37	30.2
6	1.2378	15.303
7	-0.15	16.5



図 2-8 : 算出した地表面反射率画像
(Landsat TM Band 1, 2, 3)



図 2-9 : 算出した地表面反射率画像
(Landsat TM Band 4, 5, 7)

(2) 地表面温度画像の作成

プランクの法則とウィーンの変位則により、絶対温度が 0 K 以上の物質からは、電磁波が放出されており（放射）、その放射の強度ならびに波長分布は、物体の温度に依存している。土壌や植物群落からの放射のピーク波長はおよそ 10 μm 程度であり、TM センサでは、Band 6 で熱赤外波長帯（10.4~12.5 μm ）を観測しているため、地表面温度を計算することができる。Band 6 の DN は、(式 2.4) を用いて放射輝度 L_{B6} へと変換し、最終的に式 (式 2.5) (Chander and Markham, 2003) を用いて、地表面温度 (T_s) を算出した。

$$T_s = \frac{K2}{\ln\left(\frac{K1}{L_{B6}} + 1\right)} \quad (\text{式 2.5})$$

ここで、K1 ($\text{W m}^{-2} \text{sr}^{-1} \mu\text{m}^{-1}$) および K2 (K) は、放射輝度から地表面温度へと変換する校正定数であり、TM (Landsat 5 号) の場合 K1 = 607.76、K2 = 1260.56 である。図 2-10 に導出された研究対象域の地表面温度 (T_s) 画像を示す。

(3) 気温画像の作成

iTVDI 画像を作成するには、NDVI 画像、地表面温度 (T_s) 画像、気温 (T_a) 画像が必要である。NDVI 画像と地表面温度画像については、Landsat TM データより導出できる。しかしながら、気温画像については、衛星リモートセンシングデータからは導出することができない。そこで、気温 (T_a) 画像は、周辺に分布する AMeDAS 観測点（川湯、弟子屈、上標津）の気温データを空間補間することで推定した。

空間補間は、式 2.6 に基づいて行った。まず、3 観測点の気温データを、観測所の標高データをもとに、気温逓減率を用いて海拔 0 m での値にした。次に、式 2.6 第 1 項で、各ピクセルの標高 0 m での気温を、3 観測点の気温を距離の逆数で重みづけし、平均をとることで推定した（距離重みづけ平均法：張, 2001）。最後に、式 2.6 第 2 項で、前述した数値標高モデル (DEM) により、気温逓減率を用いて標高に応じた温度補正を施すことで、それぞれのピクセルの気温を推定した。

$$T_{a,i} = \sum_{k=1}^3 \frac{\left(\frac{t_k + \gamma \cdot z_k}{d_{i,k}} \right)}{\left(\frac{1}{d_{i,k}} \right)} - \gamma \cdot z_i \quad (\text{式 2.6})$$

ここで、 $T_{a,i}$ は、対象のピクセル*i*における気温である。 z_i はピクセル*i*における標高であり DEM から得られる。 t_k 、 z_k はそれぞれ観測点 *k* の気温、標高である。また、 $d_{i,k}$ はピクセル*i*から観測点 *k* への距離である。 γ は気温逓減率であり、国際標準大気での 6.49 K/km (ELR) を使用した。この気温の推定方法は、先行研究と同様の方法である (石村, 2012; 北, 2012)。推定の妥当性に関しては、石村 (2012) の研究で、丹沢地域で RMSE=0.49K の精度で推定可能との報告がある。図 2-11 に導出した研究対象地域の気温 (T_a) 画像を示す。

(4) 土地被覆分類とマスク処理

iTVDI 画像を導出するためには、土壌と植物群落のみが含まれる領域での、NDVI と $T_s - T_a$ との散布図を作成しなければならない。そのため、土壌と植物群落以外の土地被覆は除外する必要がある。本章では、教師あり分類法である最尤法によって、対象地域内を 5 クラスに分類した (植生、土壌、雲、影、水)。分類には Landsat の Band1~5,7 のデータを使用した。分類後、iTVDI の計算に不要なクラス (雲、影、水) を除外するマスクを作成し、地表面反射率画像、地表面温度画像、気温画像へと適用した後に、それぞれの指標を計算した。

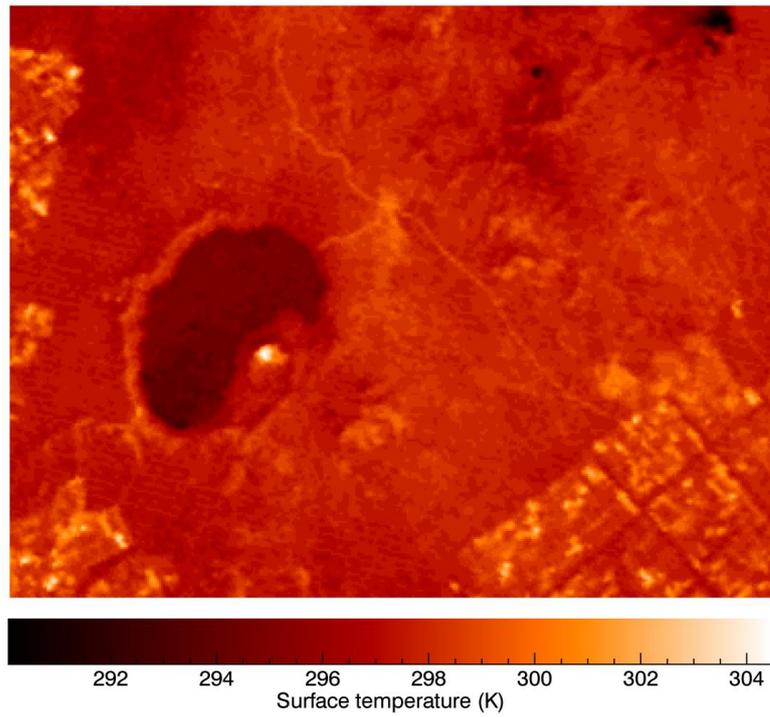


図 2-10 : 研究対象地域の地表面温度 (T_s) 画像

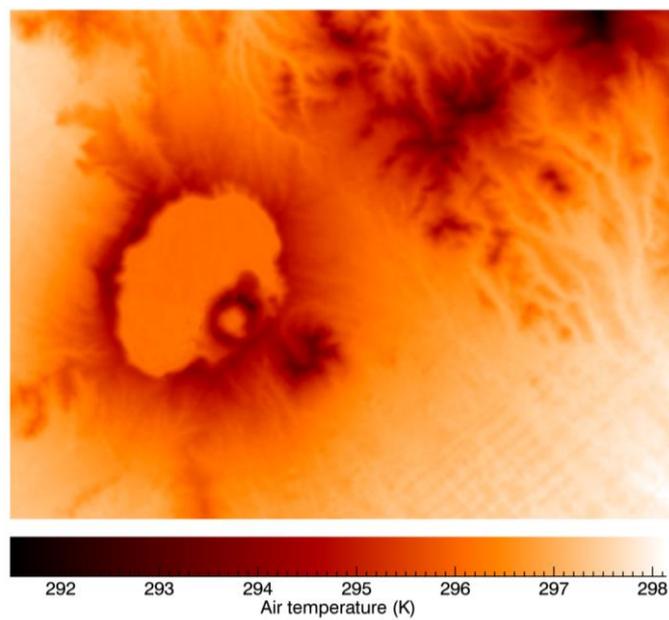


図 2-11 : 研究対象地域の気温 (T_a) 画像

2.2.4. 植生図による NDVI と iTVDI の比較

植物群落の優占種の間で、指標の平均値を比較した。まず、区分ごとに NDVI と iTVDI の平均値と SD（標準偏差：Standard Deviation）を求めた。その後、Tukey-Kramer 検定によって、平均値の間に有意差（有意水準 5%）があるかを検定した。なお、平均値による比較については、植生区分内の植生状況の違いに注意しなければならない。現存植生図で区分された領域は、優占種以外の構成種も生育しており、立地条件などにより様相は異なっている。また、植被率や樹冠疎密度といった植生量についても、区分内で立地条件により異なっている。これらの違いを考慮した上で、平均値の比較を行った。

なお、本章では、多重比較による有意差検定を主に行ったが、表 2-5 の通り、検定に使用した各優占種の標本数（ピクセル数）は約 1000 から 70000 程度と大きく、今回の検定では統計的有意差が得られやすい条件であったと言える。そこで、「付録Ⅲ. 効果量の検討」において、標本数に依存しない指標である効果量についても同様に検討した。

2.3. 結果と考察

2.3.1. NDVI 画像と iTVDI 画像

作成した NDVI 画像と iTVDI 画像をそれぞれ、図 2-12、図 2-13 に示す。図中、黒色で表示された部分は、マスクされた領域を示している。

NDVI は定義上、-1 から 1 までの値をとる。今回対象とする地域では、土壌と植物群落の土地被覆が多いため、NDVI は 0 以上の値をとった。図 2-12 を図 2-13 と比べると、NDVI の値は植生の領域で高く、裸地土壌（摩周岳の一部）や農場の一部では低いことがわかる。植生では、NDVI の値は概して高く、優占種の間でわずかな違いが見られる程度であった。

一方、iTVDI は、0 から 1 までの値をとる指標である。iTVDI の画像は、NDVI の画像とは対照的に、地形の影響を受け、空間的に値がかなり変動していた（図 2-13）。iTVDI は対象領域内での相対値ということもあり、優占種の間で大きく異なる値を示した。概して、これら NDVI・iTVDI の結果は、丹沢山地を対象とした研究とよく対応していた（石村, 2012）。

iTVDI 画像を作成する際使用した、対象領域内での iTVDI 特徴空間を図 2-14 に示す。横軸に植生量を表す NDVI、縦軸に蒸発散速度を表す $T_s - T_a$ から構成され、それぞれの点は各ピクセルに対応している。対象領域は日本の山岳地域であり、植物群落が多く繁茂するために、NDVI が高い領域に点が分布していた。ただし、対象地域には、森林や草原以外にも、自然裸地面や灌漑された農場など、様々な土地被覆が存在しているため、分布図は図 2-14 のような台形形状となった。

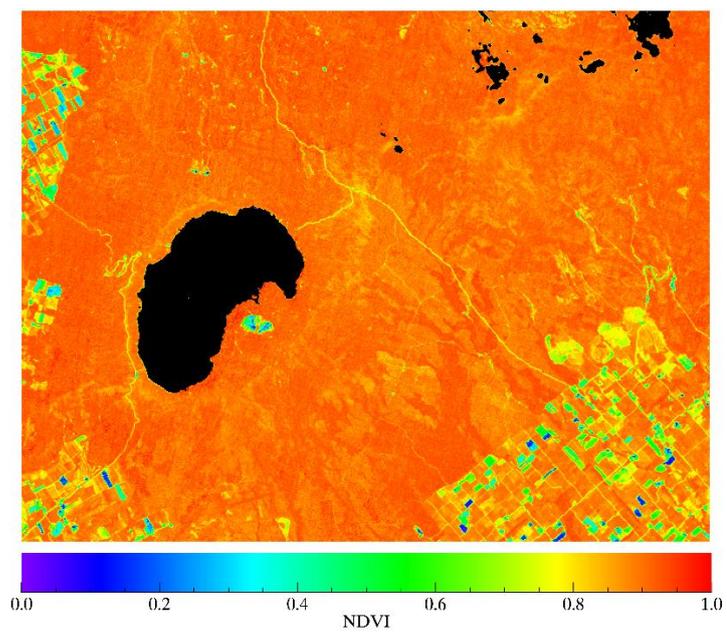


図 2-12 : NDVI 画像 (黒はマスク領域)

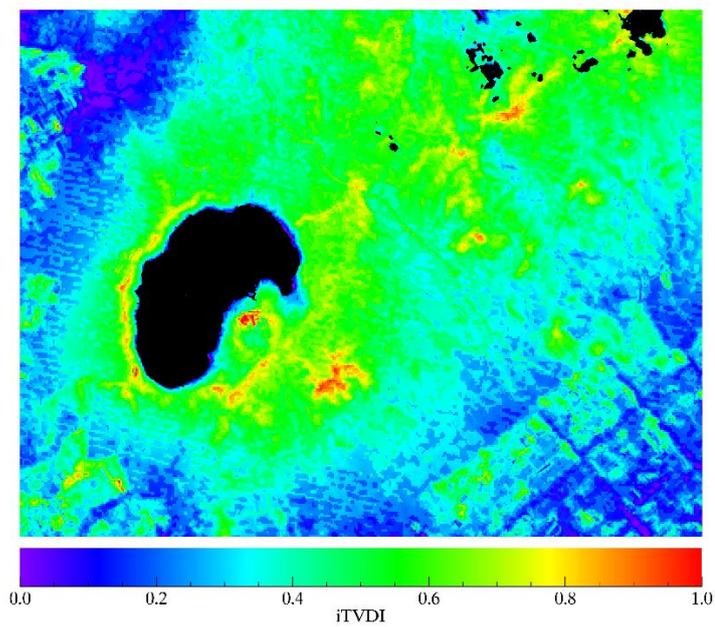


図 2-13 : iTVDI 画像 (黒はマスク領域)

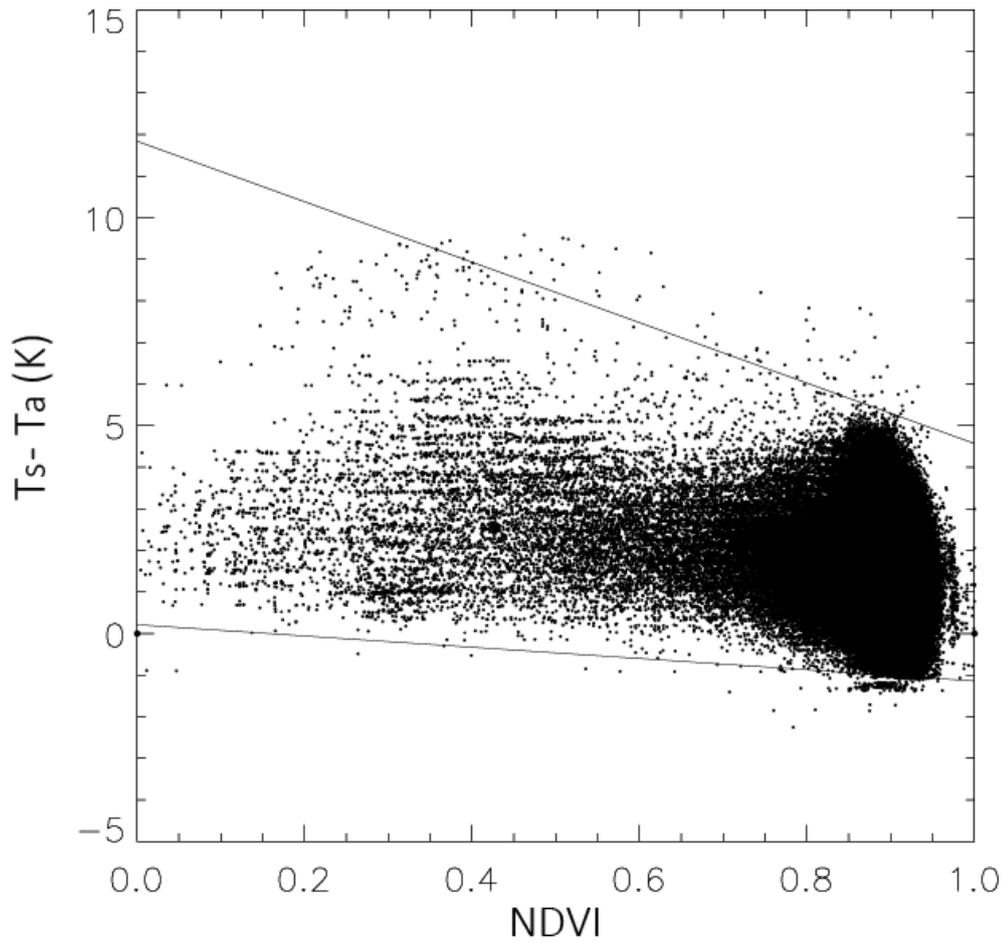


図 2-14 : iTVDI の特徴空間

(分布の上端線は dry edge、下端線は wet edge を表す)

2.3.2. 植物群落の優占種ごとの NDVI 平均値

作成した NDVI 画像をもとに、植生図（図 2-4）を用いて優占種ごとの NDVI の平均値を比較した（図 2-15; 表 2-7）。バーは標準偏差（SD）を示し、異なる添字は Tukey-Kramer 検定で、有意差（有意水準 5%）を示している。NDVI は、全ての優占種で高く、その範囲は 0.88~0.91 であった。

有為差検定の結果をもとに、NDVI の値を比較すると、最小値は、コケモモ-ハイマツ群集であり、ササ（二次草原）、ササ（自然植生）、の順に小さかった。これらは、「低木・草本」のグループに分けられ、NDVI の値は、0.88 程度であった。一方、NDVI の最大値は、トドマツ植林であり、トドマツ-ミズナラ群落、エゾイタヤ-ミズナラ群落の順に大きかった。これらの NDVI の値は 0.90 程度であり、「高木」グループに属していた。「高木」グループに属しているその他の優占種（針葉樹、針広混交林、広葉樹）と、「ダケカンバ」グループもまた、同程度の値（約 0.90）であった。

以上をまとめると、植生量を表す NDVI については、優占種で値は同程度であったが、特に「低木・草本」と「ダケカンバ・高木」との間に、若干の差が見られ、わずかにダケカンバ・高木の植生量が大きいことが示された。NDVI の水準によりおおまかに分けると、(1)「低木・草本」グループ（水準 h, i）と、(2)「高木・ダケカンバ」グループ（水準 a から g）の、2つのグループに分けられた。(1)で 0.88 程度であり、(2)は 0.90 程度で飽和していた。ただし、「高木」グループのうち、カラマツ植林と、ハルニレ群落では、NDVI の値は特に低かった。

図 2-16、図 2-17、図 2-18 に、それぞれの植生の優占種（低木・草本・ダケカンバ、高木 針葉樹、高木 針広混交林・広葉樹）ごとの NDVI 画像を示す。優占種の間で、NDVI が異なることが確認できる。そして、比較的 SD が大きかった区分（ササ群落（二次草原）、エゾマツ-トドマツ群集、カラマツ植林、エゾイタヤ-ミズナラ群落、シラカンバ-ミズナラ群落、ハルニレ群落）では、立地条件により NDVI に差があり、SD が大きい要因であったことが確認できる。

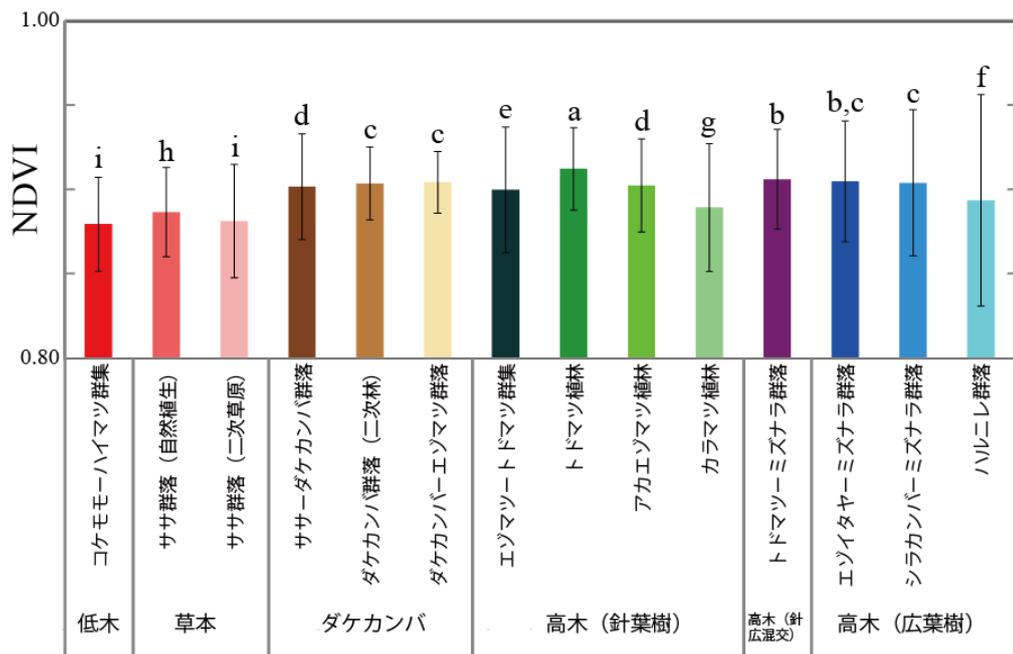
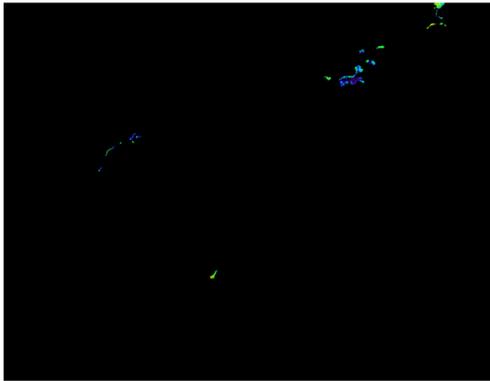


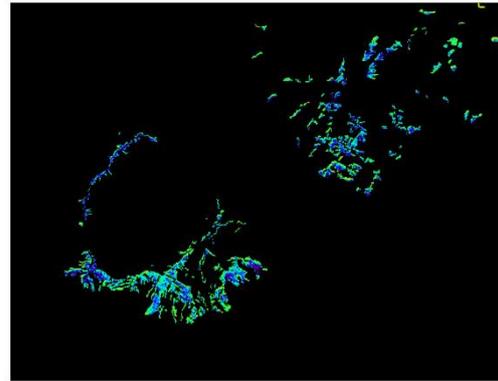
図 2-15： 植物群落の優占種ごとの NDVI 平均値

表 2-7： 植物群落の優占種ごとの NDVI 平均値

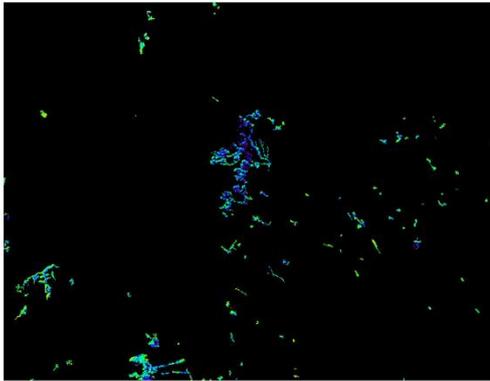
分類	優占種	NDVI	SD
低木	コケモモーハイマツ群集	0.880	0.028
草本	ササ群落（自然植生）	0.887	0.026
	ササ群落（二次草原）	0.882	0.034
ダケカンバ	ササーダケカンバ群落	0.902	0.031
	ダケカンバ群落（二次林）	0.904	0.022
	ダケカンバーエゾマツ群落	0.905	0.018
高木（針葉樹）	エゾマツートドマツ群集	0.900	0.037
	トドマツ植林	0.913	0.024
	アカエゾマツ植林	0.903	0.028
	カラマツ植林	0.890	0.038
高木（針広混交）	トドマツーミズナラ群落	0.906	0.03
高木（広葉樹）	エゾイタヤーミズナラ群落	0.905	0.036
	シラカンバーミズナラ群落	0.904	0.043
	ハルニレ群落	0.894	0.063



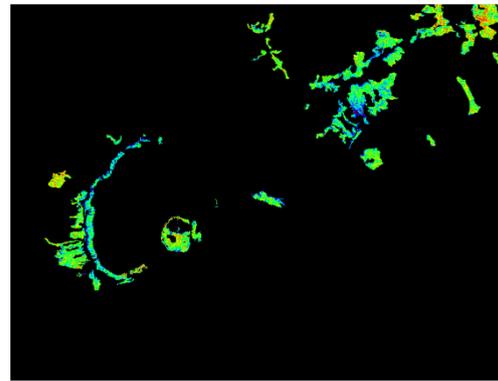
コケモモハイマツ群集



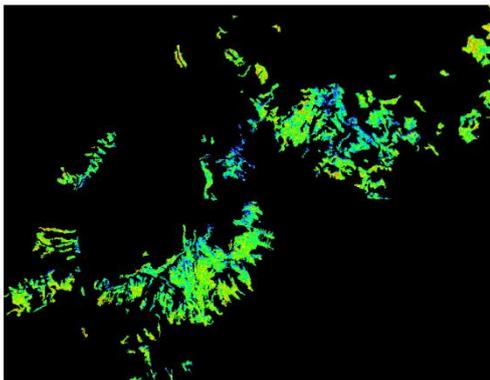
ササ群落 (自然植生)



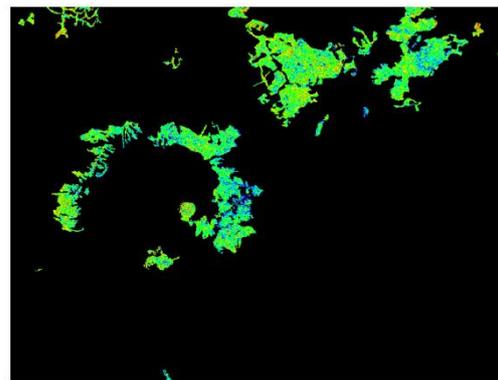
ササ群落 (二次草原)



ササ-ダケカンバ群落



ダケカンバ群落 (二次林)



ダケカンバ-エゾマツ群落

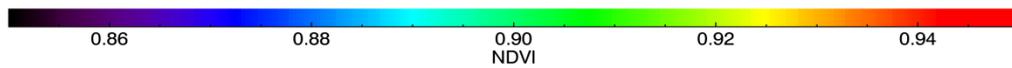
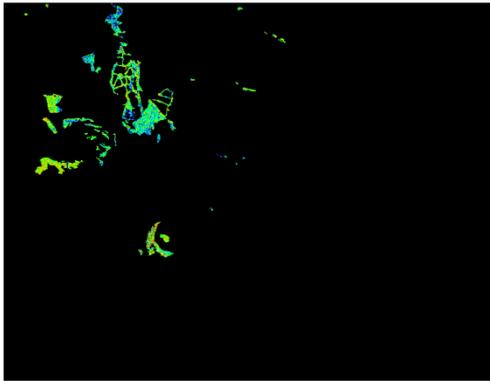
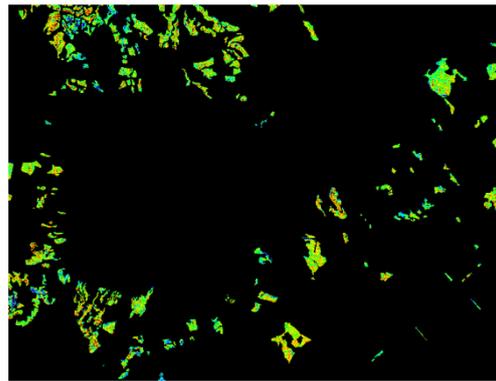


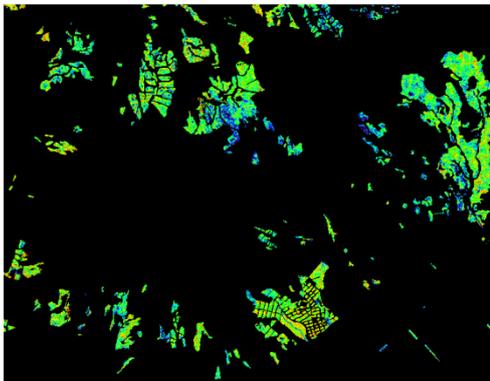
図 2-16： 植物群落の優占種ごとの NDVI 画像 (低木・草本・ダケカンバ)



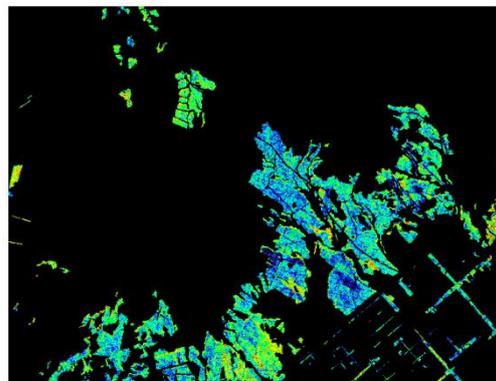
エゾマツートドマツ群集



トドマツ植林



アカエゾマツ植林



カラマツ植林

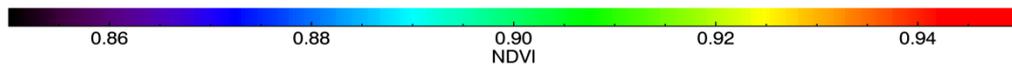
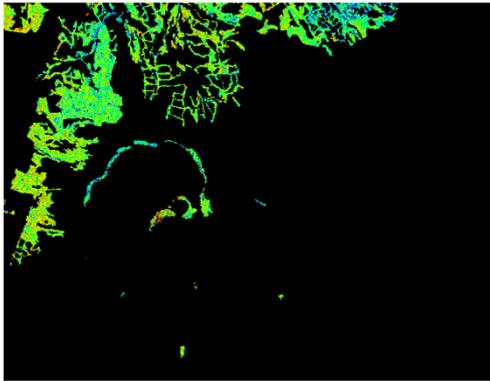
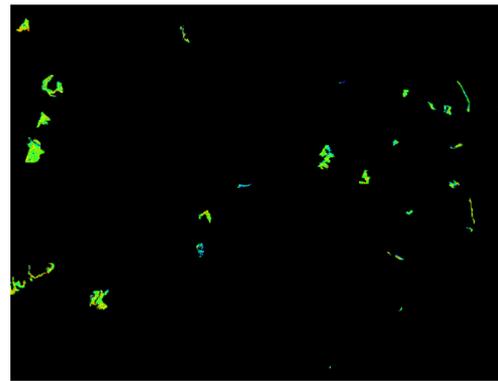


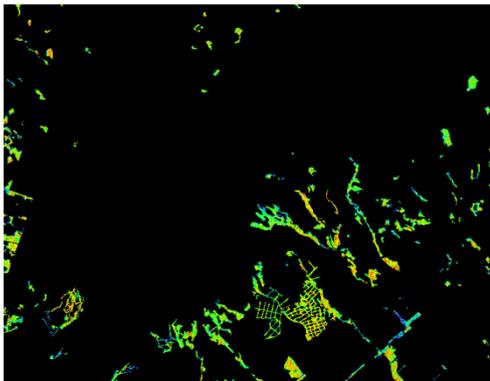
図 2-17： 植物群落の優占種ごとの NDVI 画像（高木 針葉樹）



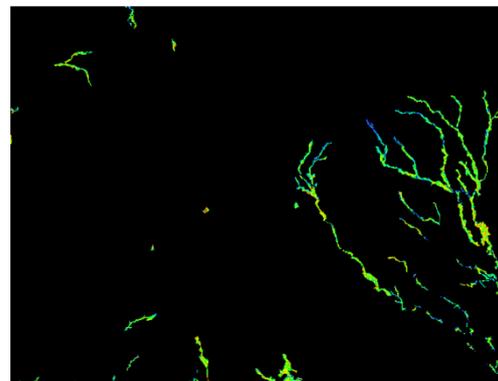
トドマツ-ミズナラ群落



エゾイタヤ-ミズナラ群落



シラカンバー-ミズナラ群落



ハルニレ群落

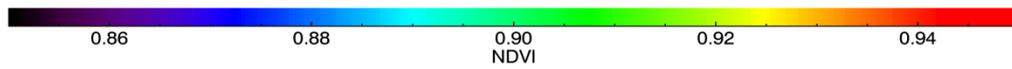


図 2-18 : 植物群落の優占種ごとの NDVI 画像 (高木 針広混交林・広葉樹)

2.3.3. 植物群落の優占種ごとの iTVDI 平均値

NDVI と同様に、作成した iTVDI 画像をもとに、植生図を用いて優占種ごとの iTVDI の平均値を比較した (図 2-19; 表 2-8)。バーは標準偏差 (SD) を示し、異なる添字は Tukey-Kramer 検定で、有意差 (有意水準 5%) を示している。iTVDI では、NDVI とは異なった優占種による傾向を示した。定義より、iTVDI が低いほど、群落蒸発散している事を示している。iTVDI の値は、NDVI と比較して、優占種の間で差が大きく、平均値は大きく変動していた (0.29 のハルニレ群落から 0.74 のコケモモ-ハイマツ群集)。これは、iTVDI がその対象領域内での相対値であるためである。

有為差検定の結果をもとに、iTVDI の値を比較すると、最小値は、ハルニレ群落であり、エゾイタヤ-ミズナラ群落、カラマツ植林、の順に小さかった。iTVDI の値は 0.3 程度であった。これらは、「高木」のグループに分けられ、その他の「高木」グループの優占種 (針葉樹、針広混交林、広葉樹) もまた、0.3 から 0.4 の値を示していた。他にも、1) ハルニレ群落が最小の iTVDI を示している点や、2) NDVI では「ダケカンバ」グループと「高木」グループの間で大きな差が見られなかったが、「ダケカンバ」グループの iTVDI の値が「高木」グループの iTVDI の値よりも大きかった (0.53 以上、蒸発散が小さかった) 点、などが結果として挙げられる。

一方、iTVDI の最大値は、コケモモ-ハイマツ群集であり、ササ (自然植生)、ササ-ダケカンバ群落の順に大きく、値はそれぞれ、0.74、0.65、そして 0.56 であった。これらは「低木・草本・ダケカンバ」グループに属していた。ただし、ササ (二次草原) は ダケカンバグループと同程度の値であった。

以上をまとめると、蒸発散量を表す iTVDI については、(1) 「低木・ササ (自然植生)」グループ (水準 A, B)、(2) 「ササ (二次草原)・ダケカンバ」グループ (水準 C から F)、(3) 「高木」グループ (水準 G から J)、という 3つのグループに分かれた。

また、iTVDI に関する結果として、

NDVI の低かった「低木・ササ (自然植生)」では iTVDI が高く、NDVI の高かった「ダケカンバ」以外の「高木」グループでは iTVDI が低かった。

同じササ群落でも、自然植生と二次草原の間では、iTVDI の値に有意差がみられた。

といった点があげられる。

図 2-20、図 2-21、図 2-22 に、それぞれの植物群落の優占種（低木・草本・ダケカンバ、高木 針葉樹、高木 針広混交林・広葉樹）ごとの iTVDI 画像を示す。iTVDI でも、優占種の間で、値が異なることが確認できる。そして、同一植生区分のなかで、立地条件により iTVDI の値が異なることが確認できる。例えば、ササ群落（自然植生）では、山頂部や尾根筋等などで iTVDI の値が比較的高かった。ダケカンバを含む区分では、とくにササ群落と接する領域で、iTVDI が高い傾向を示した。また、高木の区分では、標高差による影響があり、高い標高の領域ほど、iTVDI の値が高かった。

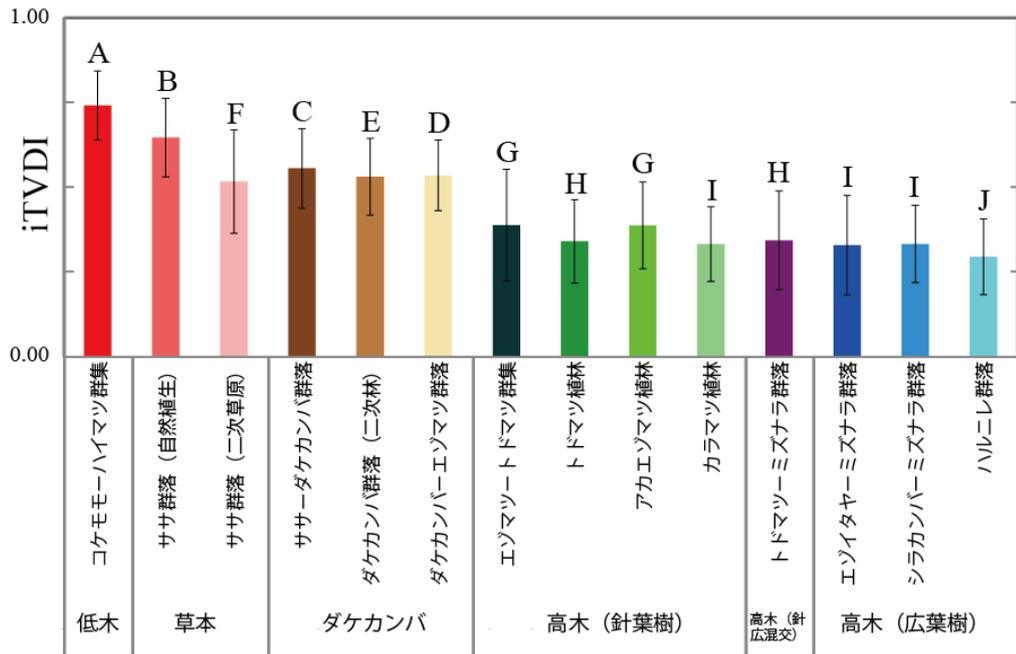
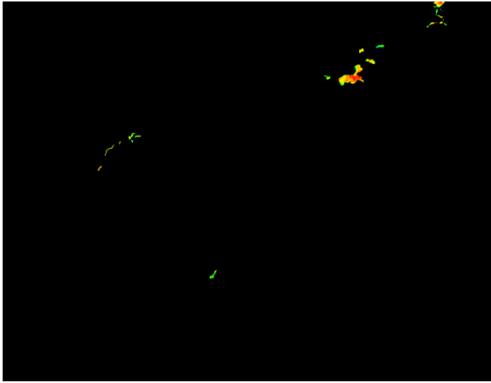


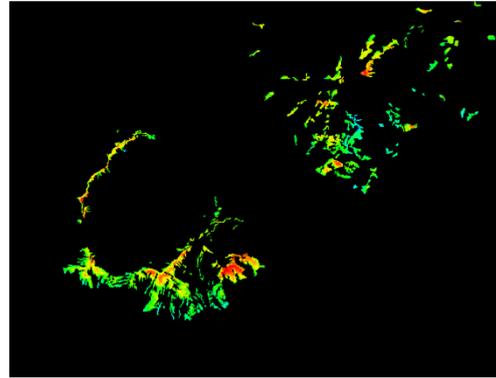
図 2-19 : 植物群落の優占種ごとの iTVDI の平均値

表 2-8：植物群落の優占種ごとの iTVDI 平均値

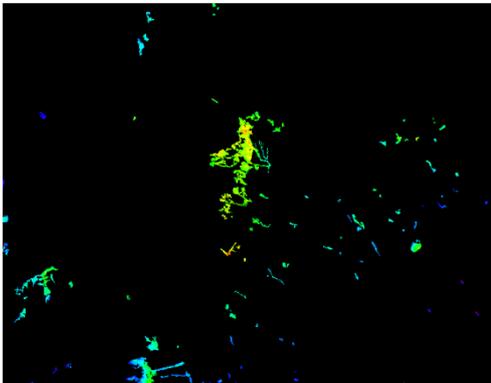
分類	優占種	iTVDI	SD
低木	コケモモーハイマツ群集	0.74	0.102
草本	ササ群落（自然植生）	0.65	0.116
	ササ群落（二次草原）	0.52	0.153
ダケカンバ	ササーダケカンバ群落	0.56	0.118
	ダケカンバ群落（二次林）	0.53	0.114
	ダケカンバーエゾマツ群落	0.54	0.104
高木（針葉樹）	エゾマツートドマツ群集	0.39	0.165
	トドマツ植林	0.34	0.123
	アカエゾマツ植林	0.39	0.128
	カラマツ植林	0.33	0.11
高木（針広混交）	トドマツーミズナラ群落	0.34	0.145
高木（広葉樹）	エゾイタヤーミズナラ群落	0.33	0.147
	シラカンバーミズナラ群落	0.33	0.114
	ハルニレ群落	0.29	0.112



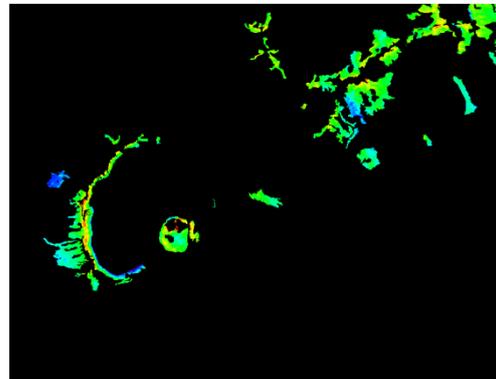
コケモモ-ハイマツ群集



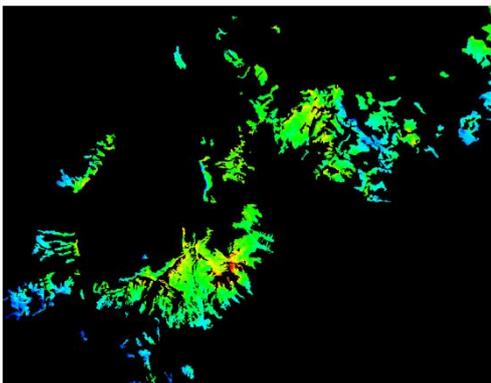
ササ群落 (自然植生)



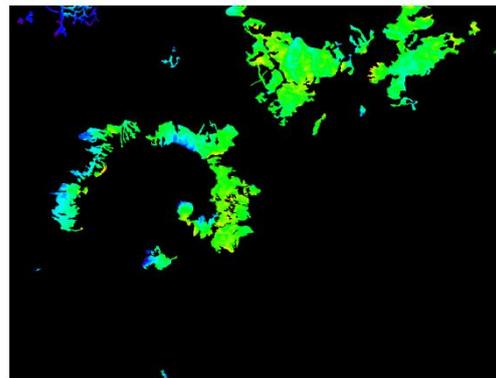
ササ群落 (二次草原)



ササ-ダケカンバ群落



ダケカンバ群落 (二次林)



ダケカンバ-エゾマツ群落

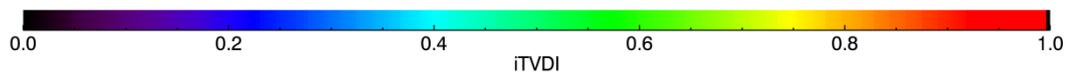
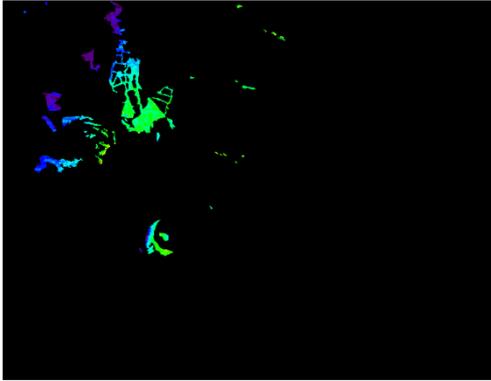
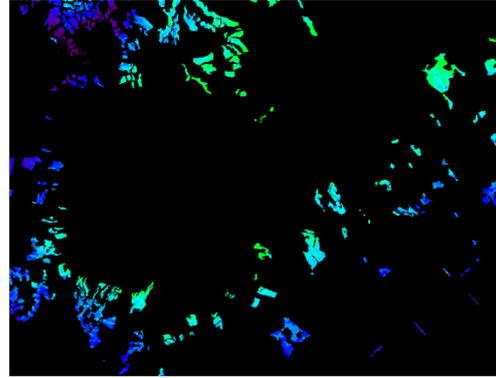


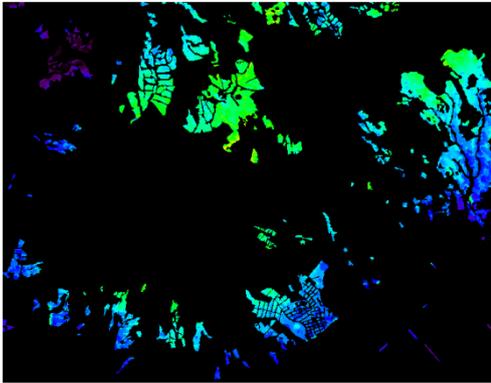
図 2-20 : 植物群落の優占種ごとの iTVDI 画像 (低木・草本・ダケカンバ)



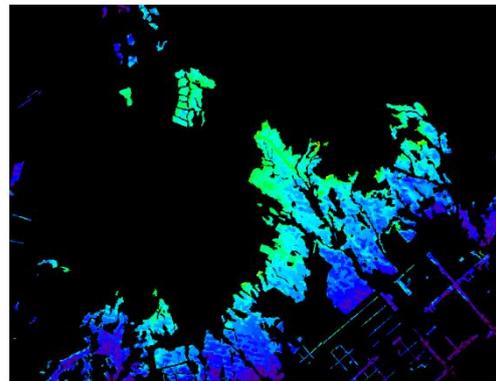
エゾマツ-トドマツ群集



トドマツ植林



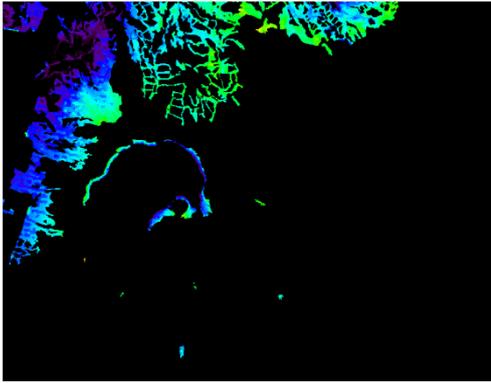
アカエゾマツ植林



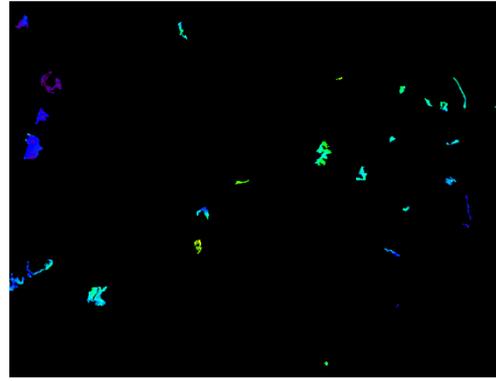
カラマツ植林



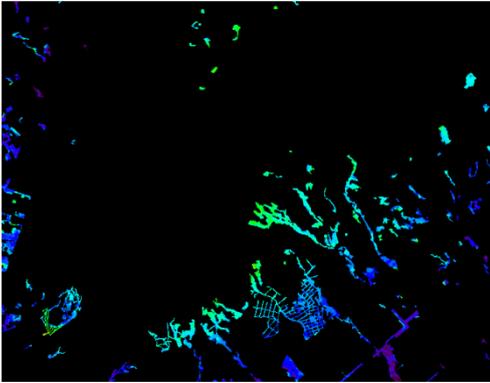
図 2-21 : 植物群落の優占種ごとの iTVDI 画像 (高木 針葉樹)



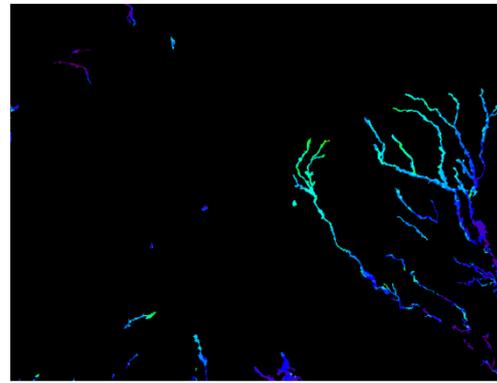
トドマツ-ミズナラ群落



エゾイタヤ-ミズナラ群落



シラカンバ-ミズナラ群落



ハルニレ群落

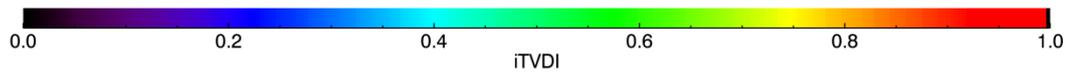


図 2-22 : 植物群落の優占種ごとの iTVDI 画像 (高木 針広混交林・広葉樹)

2.3.4. 考察

(1) NDVI 平均値の傾向に関する考察

結果より、植生量を表す NDVI の結果に関しては、(1)「低木・草本」グループと、(2)「高木・ダケカンバ」グループの、2つのグループに分けられ、(1)で 0.88 程度であり、(2)は 0.90 程度で飽和していた。これは、(1)のグループと(2)のグループの植生量の違いであると考えられる。一般に、NDVI の値は、非線形ながらも、植被率（植生の被覆が占める比率）や葉面積指数（単位面積あたりの葉の片側総面積の割合）といった植生量と正の関係があることが知られている(Jones and Vaughan, 2010)。Gamon et al. (1995) は、NDVI の値が葉乾物重や葉面積密度といった植生量と相関があり、高木、低木、草本の順に植生量が低下するほど、NDVI の値が低下することを示している。この結果は本研究の傾向と一致しており、「低木・草本」グループと「ダケカンバ・高木」グループの差は植生量の違いによるものであると考えられる。一般に、高木の方が低木・草本の群落よりも葉面積指数が大きい。例として、様々な文献から参照した、植物種ごとの葉面積指数の違いを、表 2-9 に示す。ハイマツでは 5 以上の葉面積指数をとることがあるとの報告もあるが(Kajimoto., 1989)、今回、コケモモ-ハイマツ群集では NDVI の平均値は低かった (0.88)。これは、ハイマツのような高山低木群落は、山の山頂部分の表層に分布するため、裸地土壌や岩石などとのミクセルを形成しているために、植被率が低かったため、NDVI の値が低い値を示したと考えられる。また、表 2-9 より、高木のうち、針葉樹と広葉樹との間には LAI に差が有るが、今回の結果では、針葉樹と広葉樹の NDVI は、同程度であり (0.90 程度)、大きな差は認められなかった。NDVI は、高植生密度で感度が低いことが知られており (Gitelson et al., 1996)、本研究では、NDVI の値が 0.90 程度で飽和していたことが考えられる。また、神野 (2006) は、QuickBird 画像を用いて北海道苫小牧市内国有林のカラマツ、広葉樹、トドマツ、エゾマツ、アカエゾマツの NDVI を比較した結果、樹種間に大きな差は認められなかったと報告しており、カラマツを除いて、本研究の結果と一致している。

NDVI に関するその他の結果として、高木グループのうち、カラマツ植林と、ハルニレ群落では、NDVI の値は特に低かった。カラマツ植林の NDVI が他の針葉樹と比べて低かったのは、間伐といった森林管理の要因に加えて、落葉性による葉形態・樹冠構造といった要因が考えられる。ハルニレ群落については、溪畔林であり、摩周湖畔や沢沿いの谷といった日陰に多く生息していた。ハルニレ群落の NDVI のばらつきが比較的大きかったことも考慮すると、水とのミクセル（複数の構成要素が混在しているピクセル）や、日陰などの影響で、NDVI が低くなったと考えられる。

(2) iTVDI 平均値の傾向に関する考察

iTVDI の値を比較することにより、それぞれの植生ごとの蒸散を直接的に比較することが可能である (Ishimura et al., 2011)。加えて、優占種ごとに NDVI の値に有為差はあるものの、iTVDI の特徴空間上では、NDVI のとりうる値域 (0.00 から 1.00) に対して、今回の優占種がとる NDVI の値 (0.88 から 0.91) はほぼ一定であるとみなすことができる。

蒸発散量を表す iTVDI については、(1) 「低木・ササ (自然植生)」グループ、(2) 「ササ (二次草原)・ダケカンバ」グループ、(3) 「高木」グループ、という 3 つのグループに分けることができる、という結果を得た。それを踏まえた結果に関して、

- ① NDVI の低かった「低木・ササ (自然植生)」では iTVDI が高く、NDVI の高かった「ダケカンバ」以外の「高木」グループでは iTVDI が低かった。
- ② NDVI では大きな差が見られなかった「ダケカンバ」グループと「高木」グループが、iTVDI では有意差が認められた。
- ③ 同じササ群落の間でも、自然植生と二次草原の間で iTVDI の値に有意差が認められた (水準 B と F)。
- ④ 広葉樹のうち、ハルニレ群落では特に低い iTVDI の値を示した (水準 J)。

といった点があげられる。

植物の葉面積あたりの蒸散速度の最大値は、生活形 (低木、草本、常緑樹、落葉樹、など) と適応した生育環境 (沼沢植物、陰性-陽性植物、など) によって決まる (Larcher, 2003)。参考として、植物種ごとの蒸散速度最大値の違いを、表 2-10 に示す。例えば、今回の対象であるハイマツは、植物タイプは矮性低木であり、生育環境は高山ヒースに近く、葉面積あたりの最大蒸散速度は 1.8~3 である。

①に関しては、この傾向は、植物種による蒸散速度の違いに加えて、植生量の違いが原因として考えられる。植生量が大きい方が、最大蒸発散量が大きいということ意味している。つまり、NDVI の低い「低木・ササ (自然植生)」では、植生量が小さいために、可能な蒸発散量が小さくなるため、iTVDI が高い値を示したと考えられる。この結果は、植生量が増加 (減少) すると、植物群落の葉面気孔が増加するため、群落全体の蒸散輸送抵抗が減少 (増加) し、最大蒸散速度が増加 (減少) するという一般的な知見と一致している (Mauser and Schädlich, 1998)。上記の通り、高木は草本よりも大きな葉面積指数を有しているため、iTVDI の値が低かったことは妥当な結果である。低木に関しては、低い植被率や風衝条件といった様々な要因

により、高い iTVDI の値を示したと考えられる。

②に関して、ダケカンバが高木よりも iTVDI が高い値を示したことは興味深い。文献値（表 2-9）より、ダケカンバの葉面積指数がその他の高木よりも低いにもかかわらず、ダケカンバと高木の NDVI は同程度であった。そのため、NDVI はダケカンバと高木の植生量の違いを検出することが出来ず、値が 0.9 程度で飽和したと考えられる。ダケカンバと高木の NDVI が同程度であったとすると、iTVDI の値は、定義より、温度差 ($T_s - T_a$) の値の大小によって決定される。そのため、ダケカンバの温度差は、高木よりも差が大きかったと推測される。ダケカンバの温度差が大きかった要因として、a) 陽樹のダケカンバは樹冠密度が疎であるため、林床植生であるササが露出したために、蒸散速度が低かった（群落構造）、b) 高木群落と比べてダケカンバ自体の蒸散速度が低かった（樹種の蒸散特性）、という 2 つの可能性が考えられる。a) に関しては、ササの iTVDI がダケカンバと同程度ないし高かったことを考えると、林床植生であるササの露出が iTVDI の値を高めたという仮説は妥当である。一方、b) に関して、表 2-10 ではダケカンバのような陽樹は、その他の高木よりも最大蒸散速度が高いという値を示しており、今回の現象とは逆である。そのため、今回ダケカンバの iTVDI が高かった主な理由は前者 a) の要因によることが大きいと考えられる。ダケカンバを含む区分の iTVDI の図（図 2-20）でも、ササと接する領域では iTVDI の値が高くなったことから、林床ササの露出が、ダケカンバの iTVDI に影響を与えた可能性がある。ただし、その他の要因として、摩周湖外輪山におけるダケカンバはオゾンの影響が考えられる（小池ほか, 2012）。この地域のダケカンバは、オゾンにより衰退が著しいといった報告もあり、環境ストレスによる気孔閉口が、蒸散速度を低下させ、高い iTVDI の値を示したことも考えられ、今後さらに詳細に解析する必要がある。

③に関しては、NDVI では差はわずかであった (0.13) ことを考えると、これら 2 つの iTVDI の差は植生量の差ではなく、植物群落の生育条件の差によるものであると考えられる。表 2-10 より、ササのようなイネ科単子葉植物は、ツンドラと草地との環境の違いにより、1 オーダー異なる蒸散速度を示している。このように生育条件は、植物群落の蒸散速度を決定する重要な要因である。植生図（図 2-4）と標高図（図 2-2）を基に、ササ群落の分布を見ると、ササ（自然植生）の一部に、山頂部や尾根筋等に分布している群落があり、それらの iTVDI が高かったために、植生区分としての平均値を高めたと考えられる。この場合、土壌層が薄く、水分ストレスを受けやすい可能性があるため、気孔は閉口しやすく、蒸散が低下しやすい状況が想定される。一方のササ（二次草原）は、伐採跡地や山火事跡地に成立する二次草原であり、大部分は気候条件が中庸な地域に立地していた。そのため、自然環境条件は厳しくなく、十分に蒸散が行われていたために、植生区分の平均値が低下したと考えられる。

④に関しては、前述の通り、溪畔林であるハルニレ群落は、十分な水が供給される環境にあることで、蒸散潜熱が大きくなり、iTVDI が低下したと考えられる (Larcher, 2003)。

既往の研究では確認されてこなかった、iTVDI の樹種・植物群落の優占種の影響について、本章では考察してきた。以上の結果を総合すると、iTVDI が変動する要因は、主に2つ考えられる。一つ目は、植生量（葉面積指数や植被率、樹冠密度など）や、植物種と生育条件により決まる蒸散特性といった、優占種に由来する変動、二つ目は、水分ストレスに伴う気孔閉口などの、植物の生理的な応答による変動である。前者については、本章の結果より、優占種によって iTVDI の値に統計的有意差があることから認められた。また、常緑樹や落葉樹といった大きな土地被覆分類の条件でも、iTVDI の値に統計的有意差があることが報告されている (Tao et al., 2015)。一方、後者については、リモートセンシングによる作物の水ストレス診断で利用されている知見であり (Jackson et al., 1981; Moran et al., 1994)、森林衰退モニタリングに関する既往の研究でも示された (Ishimura et al., 2011)。

蒸発散指標 iTVDI を植物群落の蒸散機能をモニタリングに利用する場合、二つの要因のうち、後者による変動を検出するべきであるといえる。例えば、先行研究では、植生が比較的均一な条件で、TVDI による蒸散機能・乾燥程度の診断を利用して、アマゾンの森林伐採地域の検出や (Cho et al., 2016)、メコン流域農地の干ばつモニタリング (Son et al., 2012) が行われている。一方、本研究のような、山岳地の植物群落を対象としたモニタリングでは、領域内に多様な樹種が混生し、植生図の同一区分のなかでも、立地条件によって状況は異なっている。このため、植物の iTVDI が高い原因が、何の要因によるものかを切り離して議論する必要がある。例えば、図 2-20 のような、同一区分の iTVDI 画像に注目し、iTVDI が高い領域が、植生量や立地条件といった要因では説明できない場合、何らかの原因で、植生は気孔閉口により蒸散速度が低下している可能性が示唆される。そのため、気孔閉口による蒸散速度低下した地域を検出するために、植物群落の優占種による蒸散特性の違いを考慮することが重要である (Naito et al., 2012)。

表 2-9：植物種ごとの葉面積指数の参考値

分類	植物種	葉面積指数 ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$)	参考文献
低木	ハイマツ	5	Kajimoto., 1989
草本	クマザサ	1.85±1.17	Sakai and Akiyama, 2005
ダケカンバ	ダケカンバ	4.5±1.0	Sumida et al., 2009
高木 (落葉針葉樹)	カラマツ	4.2	堤, 1989
高木 (常緑針葉樹)	常緑針葉樹 (温帯)	(最頻) 12	Larcher, 2003
高木 (落葉広葉樹)	落葉広葉樹 (温帯)	(最頻) 5	

表 2-10：植物のタイプと環境条件による蒸散速度の最大値 (Larcher, 2003)

植物タイプ	生育環境	本研究の分類	気孔開口時の蒸散速度 ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
矮性低木	高山ヒース	低木 (ハイマツ)	1.8~3
イネ科	ツンドラ	草本 (ササ)	0.2~0.35
	草地		3~4.5
温帯の落葉樹	強光に適応した種	ダケカンバ 高木 (広葉樹)	(1.5) 2.5~3.7
	強光に適応した種	高木 (広葉樹)	(0.8) 1.2~2.2
常緑針葉樹		高木 (針葉樹)	1.4~1.7

2.4. 本章のまとめ

本章では、植物群落の蒸散機能を広域で評価するのに有用な、蒸発散指標 iTVDI を対象とし、全 14 種類の優占種について、植物群落の優占種の違いが、iTVDI に有意差を与えるのか調べた。そして、その結果が iTVDI を用いた植物群落の蒸散機能診断モニタリングへの応用に及ぼす影響について考察した。また、iTVDI とともに、植生量の指標である NDVI に関しても、評価を行った。

作成した NDVI 画像より、今回の研究対象域での植物群落は、NDVI の値は全ての優占種で値が大きく、14 種の優占種の値の範囲は、0.88 から 0.91 であった。また、作成した iTVDI の画像は、NDVI の画像とは対照的に、地形の影響をうけ、空間的に値が大きく変動しており、優占種の間で異なる値を示していた。

植生図を用いて優占種ごとの NDVI の平均値を比較した結果、NDVI は、全ての優占種で値は同程度であったが、「低木・草本」と「ダケカンバ・高木」との間に、若干の差が見られ、高木の植生量が大きいことが示された。同様に、優占種ごとの iTVDI の平均値を比較した結果、NDVI と比較して、優占種で値の差が大きく、大きく変動していた (0.29 程度から 0.74 程度)。iTVDI の値が同程度のグループを大まかに分けると、「低木・ササ (自然植生)」グループ、「ササ (二次草原)・ダケカンバ」グループ、「高木」グループ、という 3 つのグループに分けられ、優占種による蒸散特性の違いが、iTVDI の値として示された。

これらの結果を踏まえ、iTVDI が変動する要因として、1) 植生量 (葉面積指数や植被率、樹冠密度など) や、植物種と生育条件により決まる蒸散特性といった、優占種に由来する変動、2) 水分ストレスに伴う気孔閉口などの、植物の生理的な応答による変動、という 2 つの要因を考察した。この観点から、iTVDI を用いて、植物群落の蒸散機能 (またはストレス) をモニタリングする際には、植物群落の優占種による蒸散特性の違いを考慮することが重要であることを示した。

第3章 地上リモートセンシングによるイネ作物群 落フィールドフェノタイピングと QTL 解析

3.1. 材料および方法

3.1.1. 栽培品種と特性

本章で使用したイネの品種・系統を表 3-1 に示す。2012 年の実験では、6 種類の品種と pOsAnt1/AlaAT を持つ 6 種類のホモ接合 Nerica-4 遺伝子組換え体を使用した (Arcadia Biosciences, Inc., California, USA)。2013 年の実験では、5 種類の品種と、Curinga と *Oryza rufipogon* (IRGC 105491) 交配由来の CSSLs のうち 3 系統を使用した (Ogawa et al., 2014a)。2014 年の実験では、2013 年度と同様、両親とその CSSLs48 系統を実験に使用した。

3.1.2. 実験計画と圃場レイアウト

実験は、コロンビア国パルミラに所在する CIAT (国際熱帯農業センター: International Center for Tropical Agriculture) の水田圃場で実施した。CIAT は北緯 3 度 30 分、西経 76 度 21 分、海拔 965 m に位置しており、年平均気温 26°C、年間降水量は 1000 mm である。実験は 3 年間に渡って実施された (図 3-1)。2012 年は乾期 (8 月~12 月)、2013 年は雨季 (1 月~7 月)、そして 2014 年は再び乾期 (8 月~12 月) に行われた。実験に先がけて、トウモロコシを無施肥で 2 時期栽培し、土壌中に残存する窒素の影響を除去した (Ogawa et al., 2014b)。2012 年と 2013 年の実験では、主にタワー型のフィールドフェノタイピングシステムを使用し、イネの収量関連形質の推定に最適な条件を調べた。一方、2014 年の実験では CSSLs による QTL 解析を通して、本システムの可能性を検討した。

実験の試験区は、窒素施肥量の異なる 3 処理区に対し、反復区を用意した (図 3-2)。反復数は、2012 年は 3 反復、2013 年は 2 反復である。1 区画の株数は、2012 年は 32 株 (8 株 (1.2 m) × 4 株 (0.75 m))、2013 年は 48 株 (7 株 (1.2 m) × 6 株 (1.5 m))、2014 年は 28 株 (7 株 (1.2 m) × 4 株 (0.75 m)) である。処理区は、2012 年、2013 年の実験では 3 施肥区 (無施肥区、基準施肥区、半施肥区) を設けた。無施肥区では窒素施肥を行わなかった。基準施肥区では、コロンビアにおける施肥推奨量に基づき、総量として 180 kgN ha⁻¹ を投入した (Berrío et al., 2002)。施肥は尿素として、60 kgN ha⁻¹ を 3 回に分けて行った。1 回目は移植 2 日後、2 回目は移植 10 日後、3 回目は移植 30 日後である。半施肥区では、総量として 90 kgN ha⁻¹

¹を投入した。基準施肥区と同時期に、それぞれ 30 kgN ha^{-1} を3回に分けて投入した。2014年の実験では、無施肥区と基準施肥区のみ用意した。その他の肥料は、3処理区とも同様に、移植2日後に施肥推奨量 (KH_2PO_4 : 70 kg ha^{-1} , KCl : 60 kg ha^{-1} , ZnSO_4 : 25 kg ha^{-1} , FeSO_4 : 80 kg ha^{-1} , B : 0.4 kg ha^{-1} 微量元素: 60 kg ha^{-1}) を施肥した。移植には、育苗箱で播種後21日経過した苗を使用した。移植間隔は列間隔 25 cm 、列内株間隔 20 cm である。品種・系統により開花日数が異なるため、圃場内での開花期を揃えるために、それぞれの品種・系統の移植日を調節した。作物生育期間を通しての収量低下を避けるため、定植前に出芽散布除草剤を散布し、写真撮影前に人力で除草を行った。

表 3-1. 実験に使用した品種と系統

2012 年 : 6 品種 6 系統

品種	起源	分類	栽培環境
Nerica4	アフリカ	<i>japonica x O. glaberrima</i>	水稲
Nerica4: T1, T2, T3,T4, T5,T6	Arcadia Inc.,	Nerica4 + AlaAT gene	水稲
Curinga	ブラジル	<i>Tropical japonica</i>	陸稲
IR64	フィリピン	<i>indica</i>	水稲
Fedearroz 174	コロンビア	<i>indica</i>	水稲
Fedearroz Mokari	コロンビア	<i>indica</i>	水稲
<i>O. rufipogon</i> (IRGC 105491)	南アジア	<i>Wild speacies</i>	-

2013 年 : 5 品種 3 系統

品種	起源	分類	栽培環境
Nerica4	アフリカ	<i>japonica x O. glaberrima</i>	水稲
Curinga	ブラジル	<i>Tropical japonica</i>	陸稲
Fedearroz 174	コロンビア	<i>indica</i>	水稲
<i>O. rufipogon</i> (IRGC 105491)	南アジア	<i>Wild speacies</i>	-
CT21375	CIAT	<i>indica</i>	水稲
CSSLs 106, 115 and 120	CIAT	<i>Curinga x O. rufipogon</i>	-

2014 年 : 2 品種 48 系統

品種	起源	分類	栽培環境
Curinga	ブラジル	<i>Tropical japonica</i>	陸稲
<i>O. rufipogon</i> (IRGC 105491)	南アジア	<i>Wild speacies</i>	-
CSSLs from 101 to 148	CIAT	<i>Curinga x O. rufipogon</i>	-

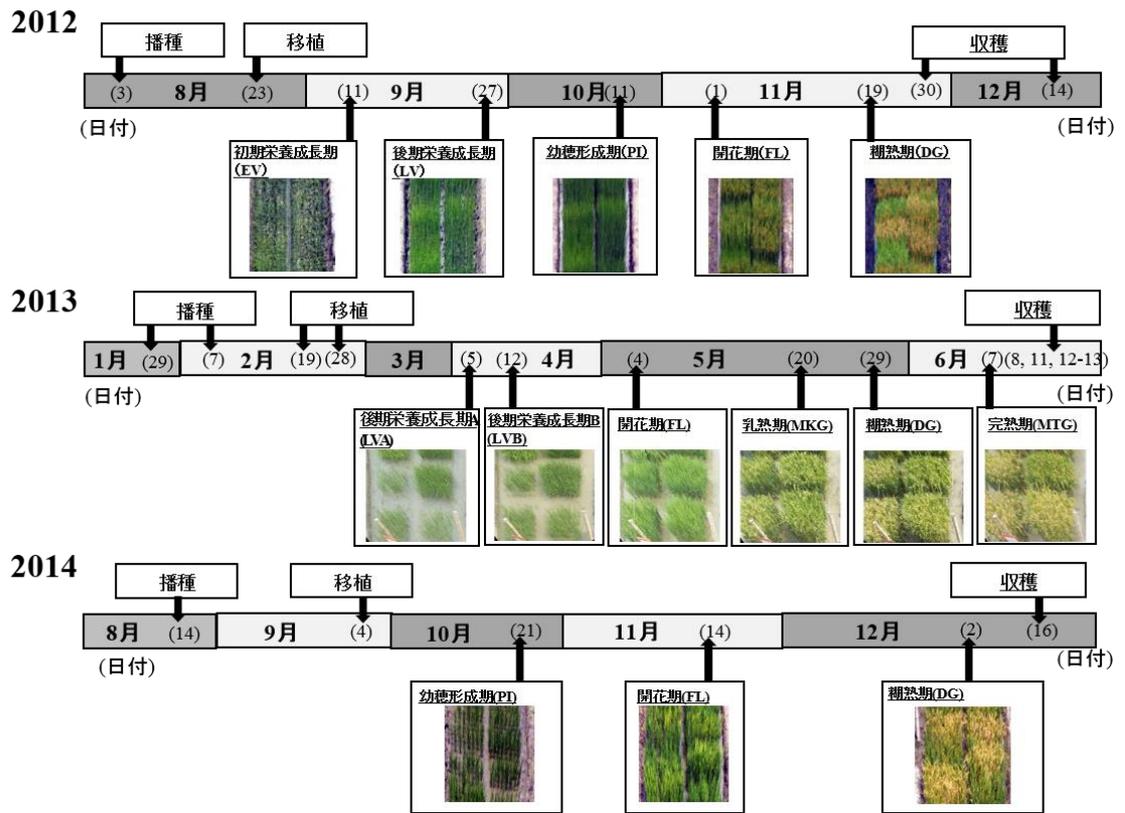


図 3-1.3 実験のスケジュール

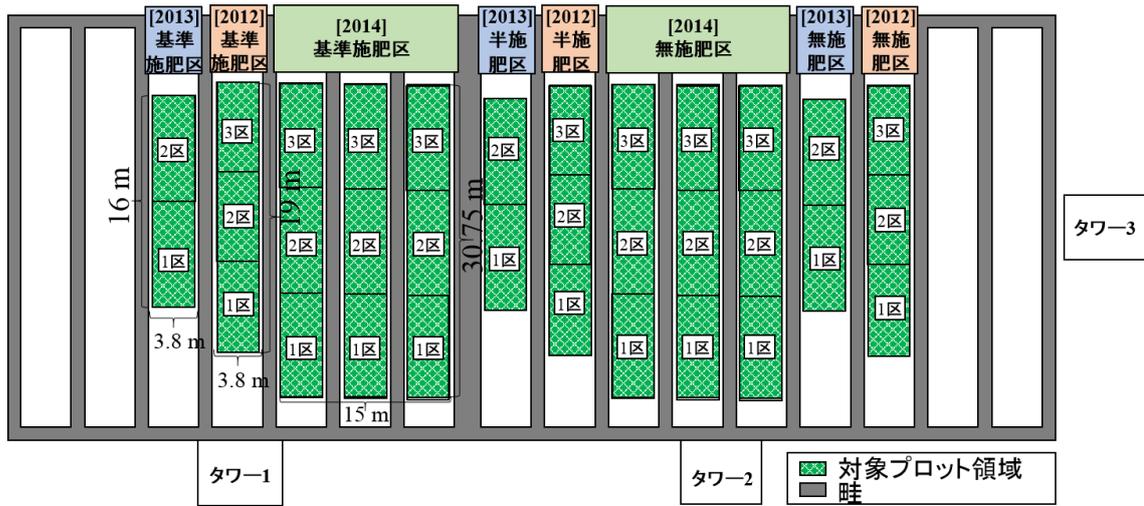


図 3-2 実験試験区（施肥区・反復区）とタワーの配置図

3.1.3. 表現型計測システム

本研究では、CIAT と東京大学の間で構築した農場モニタリングシステムを使用した（浦野ほか，2015）。マルチスペクトル画像は、通常の可視カメラ D300s（Nikon Imaging Japan Inc., Tokyo, Japan）と D80（Nikon Imaging Japan Inc., Tokyo, Japan）を改造したの 2 種類の一眼レフカメラで撮影した（図 3-3）。カメラの有効画素数は、可視カメラは 12.3 メガピクセルであり、近赤外カメラは 10.2 メガピクセルである。可視カメラでは RGB 画像を撮影し、赤色波長、緑色波長、青色波長の画像を取得する。一方、近赤外カメラでは近赤外波長の画像を取得する。近赤外カメラでは、CCD センサへハイパスフィルター IR-85（HOYA Corp., Tokyo, Japan；透過限界波長 850 nm）を取り付けることで、近赤外波長帯の感度特性を持たせている。

画像システムは、3つの観測タワー上に設置されている（図 3-4）。タワーの高さはそれぞれ 8m であり、実験圃場周囲に配置されている。それぞれのタワーからの画角を図 3-5 に示す。3 年間の実験では、2 つのタワー（タワー1、タワー2）から撮影された、計 8 方向の画像を解析に使用した。画像の撮影時刻については、画像内での陰影効果を除去し、太陽位置とセンサの相対的な角度が変わらないよう、正午前後に撮影を行った。また、タワーからの距離の違いにより、画像内のプロットの撮影方向は影響を受ける。そのため、同一品種の反復区をタワーからの距離が異なるよう配置し、平均化することで、距離の影響を補正した。

撮影した画像は、浦野ほか（2015）が構築した CIAT と東京大学との間のデータシェアリングシステム（図 3-6）により共有し、東京大学にて画像解析を行った。図 3-6 のうち、赤枠に囲まれた 2 つの部分（フィールドフェノタイピングシステム・画像解析）について、本研究では中心に行った（内藤ほか，2014）。フィールドフェノタイピングシステムについては、CIAT の圃場にて、現地の作業者と調整の上で画像の撮影方法を決定し、運用した。また、画像解析については、データシェアリングシステムにて転送後、主に東京大学にて画像処理を行い、植生指標と植被率を計算した。

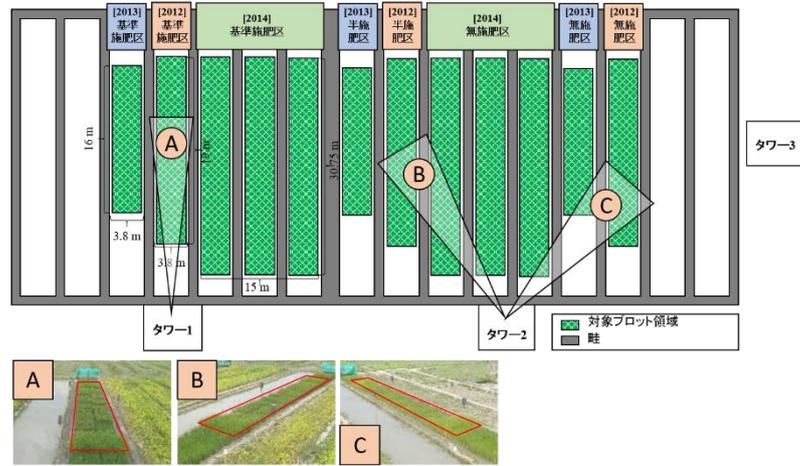


図 3-3 マルチスペクトル画像計測システム

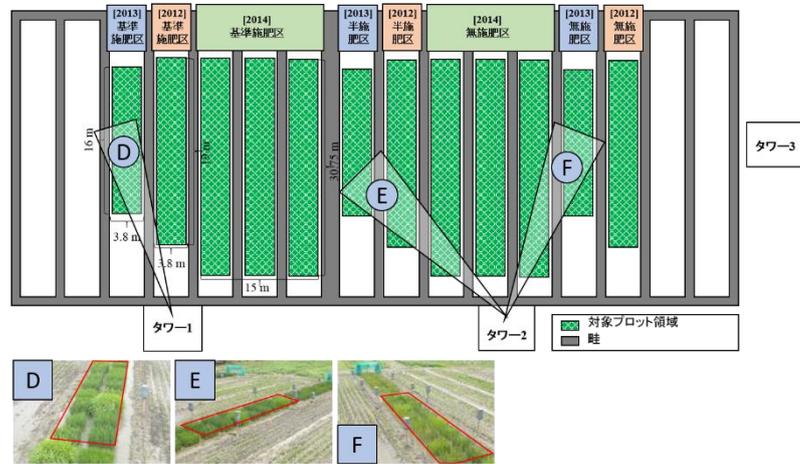


図 3-4 観測タワー

2012年



2013年



2014年

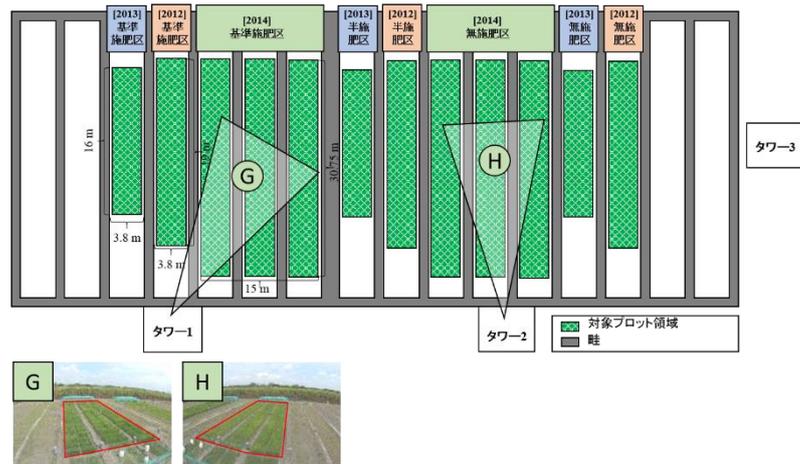
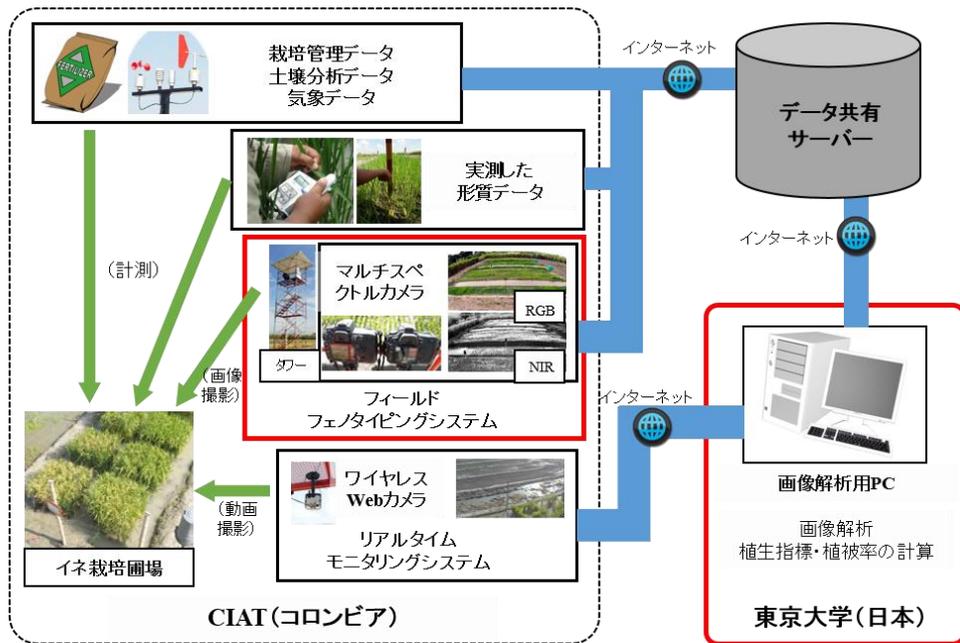


図 3-5 撮影方向と画角

(画角の画像中、赤枠で囲まれた部分は対象プロット領域を示している)



※赤枠内は本研究で担当した部分

図 3-6 CIAT と東京大学のデータ共有システムの概要

3.1.4. 画像処理と植生指標・植被率の計算

撮影された画像を、以下の手順で処理を行った（図 3-7）。

(1) 画像のレジストレーション

撮影時期と撮影方向ごとに、可視カメラで撮影された RGB 画像（3 波長帯）と近赤外画像（1 波長帯）の計 4 波長帯の画像が取得されている。RGB 画像と近赤外画像は異なるカメラで撮影しているため、画像間に若干の視差が生じている。これらの視差を補正するために、RGB 画像の座標系に、NIR 画像を合わせた。作業は、リモートセンシングソフトウェア ENVI (Exelis VIS, Inc., Boulder, USA) のレジストレーションツールを使用して、画像間で画場周辺 4 点以上の対応点 (Ground Control Point) を指定し、幾何変換 (アフィン変換) を行った。画素の補間方法については、ニアレストネイバー法を使用した。以上の操作を、全ての時期の画像間で行い、最終的に全画像を同一の座標系へと変換した。

(2) 反射率変換

元画像は 8-bit の DN で記録されている。DN を、画角内に設置した反射基準面 (グレーボックス) を参照することで、各ピクセルの反射率を計算した。以下の式を用いて、画像内で座標 (x, y) のピクセルの波長 w の反射率 $R_{x,y,w}$ を計算した。

$$R_{x,y,w} = \frac{DN_{x,y,w}}{DN_{ref,w}} R_{ref,w} \quad (\text{式 3.1})$$

ここで、 $R_{ref,w}$ は反射基準面における波長 w の反射率、 $DN_{x,y,w}$ は座標 (x, y) のピクセルにおける波長 w のデジタル値、 $DN_{ref,w}$ は反射基準面における波長 w のデジタル値、である。本計算では、カメラの応答が、放射輝度に対して線形に応答することを仮定している。反射基準面の反射率は、予め実験室の分光光度計 V-570 (JASCO Corp., Tokyo, Japan; 積分球は ISN-470 を使用) で測定した値を使用した。

(3) 幾何変換

観測タワーからの撮影は斜上方から行われるため、画像内のプロット領域は歪んでいる。歪んだ状態のままでは、プロット領域を抽出することが困難である。そのため、歪み補正を行い、プロット領域の形状を長方形となるよう幾何変換 (アフィン変換) した (図 3-7 (3))。補間方法として、ニアレストネイバー法を使用した。

(4) プロット領域の抽出

幾何変換後、画像内の各プロット領域を指定した。操作は、ENVI の関心領域選択ツールを用いて、解析者の目視により領域抽出した。領域は作物キャノピーの上面のみを抽出した。上面は、生育期間を通して反射率が変化することが予想される。例えば、栄養成長期から開花にかけては、葉の反射率が主要な要素であり、生殖成長

期後半から登熟期にかけては葉と穂が反射率の主要素である。

(5) 植被率と植生指標の計算

各プロット領域を選択後、それぞれの植被率 (Canopy Cover Index, CC) と植生指標 (Vegetation Indices, VIs) の計算を行った。植被率 (CC) は、栄養成長期の初期において、画像を用いた作物フェノタイピングの重要なパラメータの一つである。植被率は初期の栄養生長状態を反映する指標であり、分けつ数、葉面積指数、バイオマス、といった草型に関する形質との間に正の相関を示すことが知られている (Li et al., 2010)。植被率はプロット領域全体のピクセルのうち、植生が占めるピクセルの割合によって計算される。各ピクセルが植生かの判定は、様々な指標によって行われる。例えば RGB 画像を用いた解析の場合、 $SAVI_{Green} > 0$ の条件で植生を判定する例や (Li et al., 2010)、緑色と赤色の差の閾値を用いて判定する例などがある (Wang et al., 2013)。今回は近赤外画像を計測しているため、NDVI を植生ピクセルの判定に使用した。判定では、判別分析法により、分離度が最大となる値を NDVI の閾値とした。植被率を用いる注意点として、一般に植被率は鉛直上方から撮影された画像から算出される。しかしながら本章では、タワーを用いており、斜上方から撮影されている。そのため、本章では、斜上方から撮影した画像により計算された植被率の性能について、検討した。

植被率に加えて、各種の植生指標 (VIs) も同様に導出した。2012 年・2013 年の比較に用いた全 24 種の植生指標を表 3-2、表 3-3、表 3-4 に示す。表 3-2 に、既往のレビューで報告されている指標から選択した 10 指標を示す (Silleos et al., 2006; Jones and Vaughan, 2010; 大政ほか, 2007)。これらの指標では、植生指標の可視波長帯に、赤色反射率を使用している。各植生指標の解説については、「付録Ⅳ. フェノタイピングに用いた植生指標」に掲載する。また、表 3-3、表 3-4 にそれぞれ、表 3-2 で定義された指標のうち、土壌線を利用しない植生指標について、赤色反射率を緑色反射率に置き換え定義した 7 指標 (表 3-3)、青色反射率に置き換え定義した 7 指標 (表 3-4) を示す。2014 年の実験では、2012 年、2013 年の実験の結果に基づき、土壌線を利用しない植生指標 6 種 (SR, DVI, NDVI, CTVI, SAVI, MSAVI) と、緑色反射率を使用した 6 指標 (SR_{Green} , DVI_{Green} , $GNDVI$, $CTVI_{Green}$, $SAVI_{Green}$, $MSAVI_{Green}$)、青色反射率を使用した 6 指標 (SR_{Blue} , DVI_{Blue} , $NDVI_{Blue}$, $CTVI_{Blue}$, $SAVI_{Blue}$, $MSAVI_{Blue}$) の計 18 指標を解析に用いた。植生指標の計算に関しては、各プロットの領域全体の反射率をそれぞれ平均し、計算に用いた。いくつかの植生指標では、土壌線のパラメータを必要とする。土壌線は、プロット領域周囲の土壌部分を抽出し、赤色反射率-近赤外反射率特徴空間で最小二乗法により直線をあてはめて求めた。植被率・植生指標の計算は、統合開発環境 IDL (Exelis VIS, Inc., Boulder, USA) を使用して、指標計算の自動化プログラムを作成し、各プロットの値を算出した。

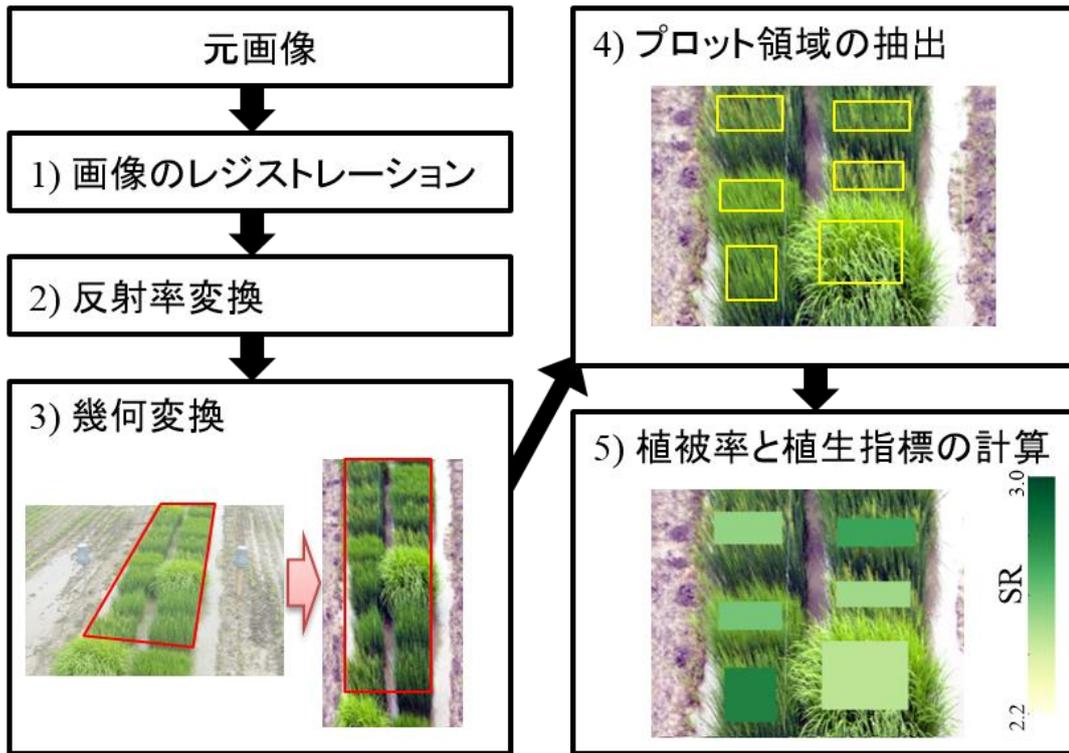


図 3-7 画像処理の手順

表 3-2. 本章で使した植生指標 (赤色反射率)

植生指標	定義	参考文献
SR (Simple ratio)	$SR = \frac{\rho_{NIR}}{\rho_{Red}}$	Birth and McVey (1968)
NDVI (Normalized Difference Vegetation Index)	$NDVI = \frac{\rho_{NIR} - \rho_{Red}}{\rho_{NIR} + \rho_{Red}}$	Rouse et al. (1974)
TVI (Transformed Vegetation Index)	$TVI = \sqrt{\frac{\rho_{NIR} - \rho_{Red}}{\rho_{NIR} + \rho_{Red}}} + 0.5$	Derring et al. (1975)
CTVI (Corrected Transformed Vegetation Index)	$CTVI = \frac{NDVI + 0.5}{ NDVI + 0.5 } \times \sqrt{ NDVI + 0.5 }$	Perry and Lautenschlager (1984)
SAVI (Soil-Adjusted Vegetation Index)	$SAVI = \frac{\rho_{NIR} - \rho_{Red}}{\rho_{NIR} + \rho_{Red} + L} (1 + L)$	Huete (1988)
DVI (Difference Vegetation Index)	$DVI = \rho_{NIR} - \rho_{Red}$	Tucker (1979)
PVI (Perpendicular Vegetation Index)	$PVI = \frac{(b\rho_{NIR} - \rho_{Red}) + a}{\sqrt{b^2 + 1}}$	Perry and Lautenschlager (1984)
TSAVI (Transformed Soil-Adjusted Vegetation Index)	$TSAVI = \frac{a(\rho_{NIR} - a\rho_{Red} - b)}{\rho_{Red} + a\rho_{NIR} - ab + 0.08(1 + a^2)}$	Baret and Guyot (1991)
MSAVI (Modified Soil-Adjusted Vegetation Index)	MSAVI $= \frac{2\rho_{NIR} + 1 - \sqrt{(2\rho_{NIR} + 1)^2 - 8(\rho_{NIR} - \rho_{Red})}}{2}$	Qi et al. (1994)
WDVI (Weighted Difference Vegetation Index)	$WDVI = \rho_{NIR} - \gamma\rho_{Red}$	Richardson and Wiegand (1977); Clevers (1988)

a, γ : 土壤線の傾き; b: 土壤線の切片; L: 土壤調整係数(0.25); ρ_{NIR} : 近赤外反射率; ρ_{Red} : 赤色反射率

表 3-3. 本章で使用した植生指標（緑色反射率）

植生指標	定義
SR_{Green}	$SR_{Green} = \frac{\rho_{NIR}}{\rho_{Green}}$
GNDVI (Gitelson et al.1996)	$GNDVI = \frac{\rho_{NIR} - \rho_{Green}}{\rho_{NIR} + \rho_{Green}}$
TVI_{Green}	$TVI_{Green} = \sqrt{\frac{\rho_{NIR} - \rho_{Green}}{\rho_{NIR} + \rho_{Green}}} + 0.5$
$CTVI_{Green}$	$CTVI_{Green} = \frac{NDVI_{Green} + 0.5}{ NDVI_{Green} + 0.5 } \times \sqrt{ NDVI_{Green} + 0.5 }$
$SAVI_{Green}$	$SAVI_{Green} = \frac{\rho_{NIR} - \rho_{Green}}{\rho_{NIR} + \rho_{Green} + L} (1 + L)$
DVI_{Green}	$DVI_{Green} = \rho_{NIR} - \rho_{Green}$
$MSAVI_{Green}$	$MSAVI_{Green} = \frac{2\rho_{NIR} + 1 - \sqrt{(2\rho_{NIR} + 1)^2 - 8(\rho_{NIR} - \rho_{Green})}}{2}$

L: 土壌調整係数(0.25); ρ_{NIR} : 近赤外反射率; ρ_{Green} : 緑色反射率

表 3-4. 本章で使用した植生指標（青色反射率）

植生指標	定義
SR_{Blue}	$SR_{Blue} = \frac{\rho_{NIR}}{\rho_{Blue}}$
$NDVI_{Blue}$	$NDVI_{Blue} = \frac{\rho_{NIR} - \rho_{Blue}}{\rho_{NIR} + \rho_{Blue}}$
TVI_{Blue}	$TVI_{Blue} = \sqrt{\frac{\rho_{NIR} - \rho_{Blue}}{\rho_{NIR} + \rho_{Blue}}} + 0.5$
$CTVI_{Blue}$	$CTVI_{Blue} = \frac{NDVI_{Blue} + 0.5}{ NDVI_{Blue} + 0.5 } \times \sqrt{ NDVI_{Blue} + 0.5 }$
$SAVI_{Blue}$	$SAVI_{Blue} = \frac{\rho_{NIR} - \rho_{Blue}}{\rho_{NIR} + \rho_{Blue} + L} (1 + L)$
DVI_{Blue}	$DVI_{Blue} = \rho_{NIR} - \rho_{Blue}$
$MSAVI_{Blue}$	$MSAVI_{Blue} = \frac{2\rho_{NIR} + 1 - \sqrt{(2\rho_{NIR} + 1)^2 - 8(\rho_{NIR} - \rho_{Blue})}}{2}$

L: 土壌調整係数(0.25); ρ_{NIR} : 近赤外反射率; ρ_{Blue} : 青色反射率

3.1.5. 画像撮影と形質の計測

植生指標と植被率を計算するために、生育期間の各生育ステージで、イネ画像を撮影した（図 3-1）。撮影した時点は、2012 年の実験では、初期栄養成長期（early vegetative stage, EV）、後期栄養成長期（late vegetative stage, LV）、幼穂形成期（panicle initiation stage, PI）、開花期（flowering stage, FL）、糊熟期（dough grain stage, DG）である。また、2013 年の実験では、後期栄養成長期 A（late vegetative stage A, LVA）、後期栄養成長期 B（late vegetative stage B, LVB）、開花期（flowering stage, FL）、乳熟期（milk grain stage, MKG）、糊熟期（dough grain stage, DG）、完熟期（mature grain stage, MTG）、である。2014 年の実験では、幼穂形成期（panicle initiation stage, PI）、開花期（flowering stage, FL）、糊熟期（dough grain stage, DG）である。

また、収穫時には、穂数（panicle number, PN）、穂長（panicle length, PL）、粒重（grain weight, GW ; 1 株あたりの収量）、地上部乾物重（shoot biomass, SB）、不稔歩合（grain sterility percentage, GS）、草丈（plant height, PH）、の計 6 項目の収量関連形質を計測した。穂数は 1 株当たりの穂数を計測した。穂長は 1 株内の最長稈の穂首から穂先までの長さを直尺で計測した。粒重は 1 株の全籾粒を乾燥機（60℃）で 10 日間乾燥させた後、電子天秤（M-power 3100g d=0.01, Sartorius AG, Göttingen, Germany）を用いて重量を計測した。乾燥程度は、水分計（GMTGrind™ Grain Moisture Tester, Agratronix, Ohio, USA）で計測した含水率を参考にし、籾粒含水率の平均値が 14% 程度であることを確かめた。地上部乾物重は 1 株当たりの茎・葉を乾燥機（60℃）で 10 日間乾燥後、電子天秤を用いて重量を計測した。不稔歩合は 1 株当たりの全籾から 5 g 取り出し、不稔籾を手作業で分別し、全粒数に対する不稔籾数を計算した。草丈は 1 株の地際から最後部までの長さを直尺により計測した。いずれの形質も、1 プロット当たりボーダーを除く 7 株を計測し、それらの平均値をプロットの値とした。加えて、2014 年開花期には、止葉窒素濃度と SPAD 値を計測し、QTL 解析に使用した。止葉窒素濃度は Kjeldahl 法を用いて、CIAT 土壌分析施設で計測した。SPAD 値は SPAD-502 chlorophyll meter (Konica Minolta Inc., Tokyo, Japan) を用いて計測した。収量関連形質は予め二元配置分散分析を行い、品種、窒素処理区、品種と窒素処理区の交互作用によって各標本の平均値の間に優位差があることを確認した（表 3-5）。

表 3-5. 収量関連形質と品種・処理区との間の二元配置分散分析の結果

		PN	GW	SB	GS	PH	PL
2012	品種	**	**	**	**	**	**
	処理区	**	**	**	**	**	**
	交互作用	*	**	**	**	**	**
2013	品種	**	**	**	**	**	**
	処理区	**	**	**	**	**	**
	交互作用	NS	**	**	**	**	*
2014	品種	**	**	**	**	**	**
	処理区	**	**	**	**	**	**
	交互作用	**	**	**	**	**	**

PN: 穂数; GW: 粒重; SB: 地上部乾物重; GS: 不稔歩合 ; PH: 草丈; PL: 穂長

*, ** はそれぞれ、有意水準 5%、1%で、統計的に有意であることを示し、NS は有意差がないことを示している。

3.1.6. 回帰分析と QTL 解析

本章の解析の流れを述べる。まず、生育期間を通しての植生指標の傾向を把握するために、Simple Ratio (SR) の空間分布と時系列変化を確認し、収穫期における収量関連形質と比較した。次に、3 年間の実験について、回帰分析を行った。第一に、分析は年ごとに、各画像撮影時期 (2012 年 5 時期、2013 年 6 時期、2014 年 3 時期) で得られた全 24 種の植生指標 (2014 年は 18 指標)・植被率と、6 種の収量関連形質 (2014 年は 4 種: 穂数、粒重、地上部乾物重、草丈) との間で、単回帰分析を行った。回帰分析の結果、得られた決定係数を元に、形質推定に有望な時期と植生指標の組み合わせを決定した。第二に、2012 年・2013 年開花期に得られた、赤色反射率を利用した植生指標・植被率と、6 種の収量関連形質との間で回帰分析を行い、決定係数が高く推定に有望な収量関連形質を調べた。開花期が選ばれたのは、上記の全時期での回帰分析の結果、最も安定して決定係数が高い傾向が見られたためである。同様に、赤色反射率を利用した植生指標が選ばれたのも、全指標での回帰分析の結果、決定係数が比較的高い傾向が見られたためである。第三に、収量関連形質のなかでも、粒重推定に有効な生育時期を決定するため、2012 年・2013 年生育期間を通しての決定係数の時系列変化を調べた。収量関連形質 6 種のなかで粒重のみを解析したのは、粒重が 1 株当たりの収量であり、最も重要な形質の一つであると考えたからである。第四に、2012 年・2013 年の生殖成長期における植生指標・植被率と粒重との間の決定係数を調べ、粒重推定に最適な時期と植生指標の組み合わせを決定した。植生指標と収量関連形質との間の回帰分析には、全ての窒素処理区を含めた。回帰分析の前に、各窒素処理区内の反復は品種・系統ごとに平均した。標本数は、2012 年の実験で 36 (12 品種×3 処理区)、2013 年の実験で、24 (8 品種×3 処理区)、2014 年の実験で 100 (50 系統×2 処理区) である。回帰は線形単回帰分析を行い、得られた決定係数を評価した。

次に、2014 年に栽培した CSSLs について、植生指標を用いた QTL 解析を行った。今回は、Curinga (CIAT が開発したブラジルの商用品種) の遺伝的背景に一回親である *O.rufipogon* (草丈が長く収量が少ない野生種) の染色体断片が染色体上に移入された CSSL 系統と、反復親である Curinga との間で、形質の平均値を比較した。両者の平均値の間で有意差が認められる場合、その領域での染色体断片の置換によって表現型に有意差があったとみなし、QTL である可能性が高い領域として検出した。平均値の比較はスチューデントの t 検定により行った。植生指標に関しては、2012 年・2013 年において良好な結果を示した、土壌線を利用しない植生指標 6 種 (SR, DVI, NDVI, CTVI, SAVI, MSAVI) に加え、赤色反射率に代わり緑色反射率を使用した 6 指標 (SR_{Green}, DVI_{Green}, GNDVI, CTVI_{Green}, SAVI_{Green}, MSAVI_{Green})、青色反射率を使用した 6 指標 (SR_{Blue}, DVI_{Blue}, NDVI_{Blue}, CTVI_{Blue}, SAVI_{Blue}, MSAVI_{Blue}) の計 18 指標を使用した。また、6 種の収量関連形質と開花期の葉に関わる形質

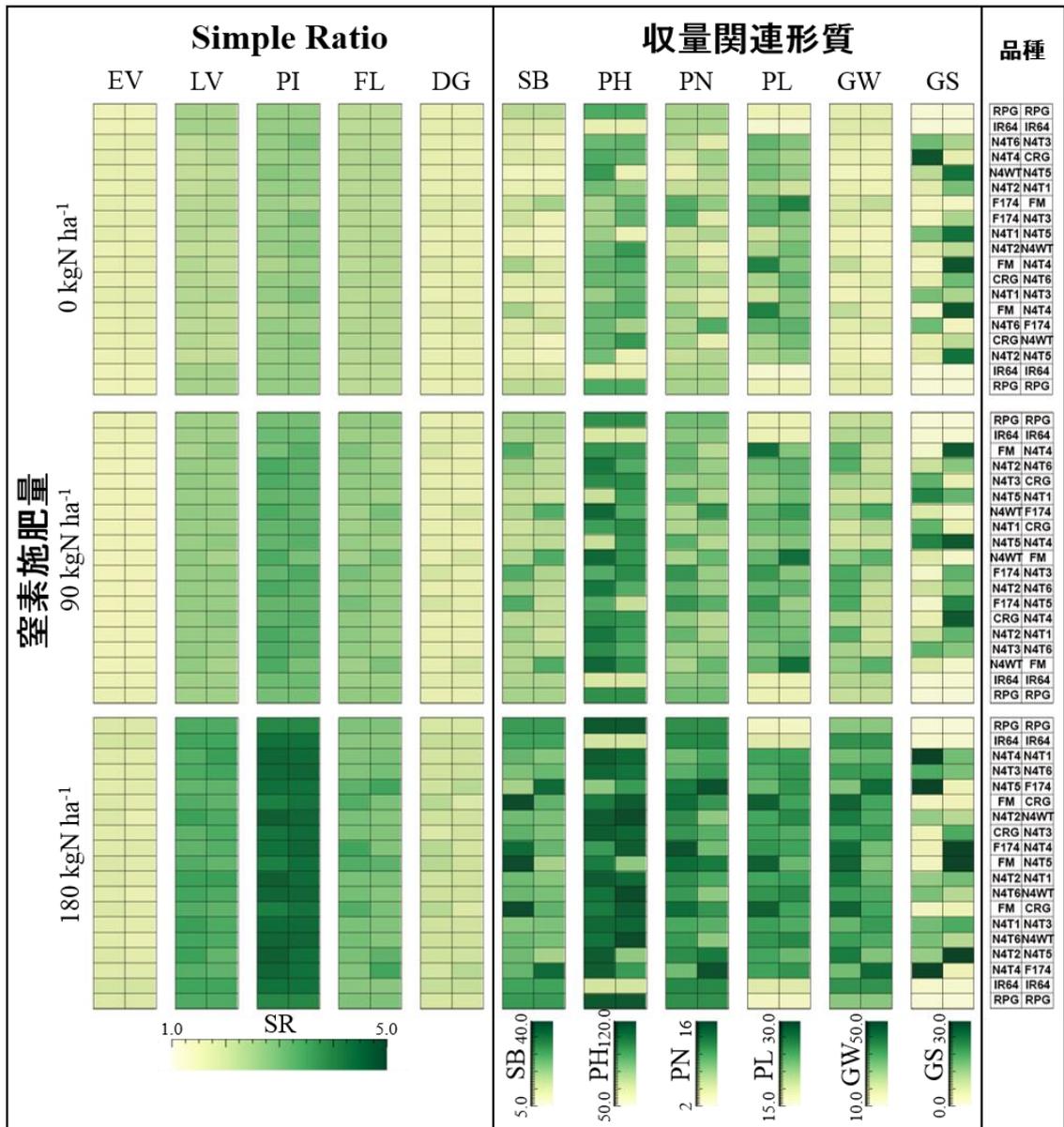
(SPAD 値、止葉窒素濃度) については、計 18 株のデータを平均化して使用した。QTL 解析は、CIAT で開発された QTL 解析ソフトウェア CSSL Finder (Lorieux, 2005) を使用した。閾値については、第一種過誤による誤検出を避けるため、有意水準 0.1% とした。使用した遺伝子型データセットについては、コーネル大学の McCouch 研究室にて作成した、238 の BeadXpress SNP (一塩基多型: Single Nucleotide Polymorphism) マーカーのデータセットを使用した (Thomson et al., 2012)。

3.2. 結果と考察

3.2.1. 生育時期・施肥量・品種による SR と収量関連形質の変化（2012 年）

3 年間の実験を行ったが、いずれも、生育時期・施肥量による植生指標の変化の傾向は同様であった。例として、図 3-8 に、2012 年の実験の、リモートセンシングシステムにより計測された Simple Ratio (SR) の空間分布とその時系列変化と、収穫時に計測した収量関連形質の空間分布を示す。SR はイネの緑色程度の状態を反映している。SR を窒素施肥量の違いでみると、施肥量の多い処理区ほど、全期間を通して、群落の緑度の増加に伴い、SR も高い値を示した。SR の時系列変化をみると、栄養成長期では（初期栄養成長期 EV～幼穂形成期 PI）、イネ群落の成長に伴い、SR も増加している。幼穂形成期（PI）で SR はピークを迎えると、生殖成長期後（開花期 FL～糊熟期 DG）、登熟の進行と共に、SR は減退した。そして、減退の程度は、窒素施肥が多い処理区ほど、その減退速度が抑制された。窒素施肥量の処理区の間で差に着目すると、SR が比較的高い時期（LV, PI, FL）で、処理区の間で差が大きかった。

収量関連形質では、不稔歩合（GS）では処理区の間で大きな違いが見られなかった。一方、その他の形質では、施肥が多い処理区ほど、高い値を示した。以上のような処理区による値の同様の違いが、植生指標と収量関連形質との間の相関に寄与することが考えられる。同様に、収量関連形質に関する品種の違いもまた、植生指標が反映していた。例えば、開花期以降、SR は品種間で差が大きくなり、その傾向は地上部乾物重（SB）、穂数（PN）、粒重（GW）の品種による傾向と一致していることが確認できた。



EV: 初期栄養成長期; LV: 後期栄養成長期; PI: 幼穂形成期; FL: 開花期; DG: 糊熟期
 SB: 地上部乾物重 (g) ; PH: 草丈 (cm) ; PN: 穂数 (本) ; PL: 穂長 (cm) ; GW: 粒重 (g) ; GS: 不稔歩合 (%)
 F174: Fedearroz 174; FM: Fedearroz Mokari; CRG: Curinga; RPG: *O. rufipogon*; IR64: IR-64; N4: Nerica 4 野生種(N4WT)および遺伝子導入系統(N4T1-6)

図 3-8 生育時期・施肥量・品種による SR と収量関連形質の変化 (2012 年)

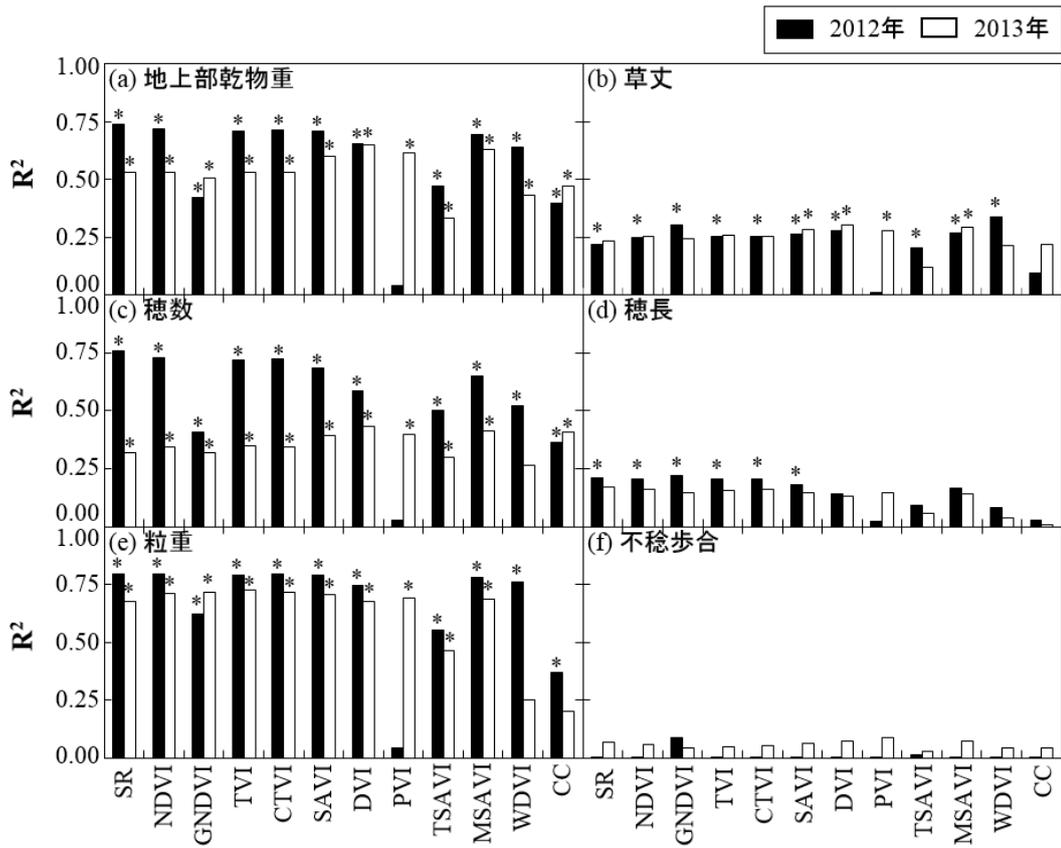
3.2.2. 植生指標・植被率と収量関連形質の間の決定係数

3年間の実験について、回帰分析の結果を、「付録 V. 植生指標・植被率と収量関連形質との間の決定係数」に示す。詳細は付録にて述べたが、全実験を通して、開花期での決定係数の値が高く、安定していた。また、植生指標に用いた可視バンドのうち、赤色反射率を利用した指標が、緑色・青色反射率を利用した指標に比べ、決定係数が同程度ないし上回る結果となった。年間では、2014年の決定係数は、2012年・2013年と比べ低かった。この結果を踏まえ、以降の回帰分析結果については、赤色反射率を利用した植生指標（表 3-2）に、先行研究により定義された GNDVI を加えた 11 種の指標について、2012年・2013年の結果を中心として述べる。

2012年および2013年の開花期における11種の植生指標・植被率と、収穫期における6種の収量関連形質との間の決定係数を、図 3-9 に示す。収量関連形質の中で、地上部乾物重、穂数、粒重が植生指標との間で高い決定係数を示し、植生指標による推定の可能性を示した。一方、その他の形質（不稔歩合、草丈、穂長）では、低い決定係数を示し、本システムによる形質推定は困難であった。

植生指標の違いに着目すると、推定に有望な形質（穂数、粒重、地上部乾物重）では、土壌線を利用した植生指標（PVI、TSAVI、WDVI）は、土壌線を利用しない植生指標（SR、NDVI、GNDVI、TVI、CTVI、SAVI、DVI、MSAVI）と比べ、低い決定係数であった。定義上 NDVI の改良指標である TVI や CTVI に関しては、結果は NDVI と大きな差は無かった。緑色バンドを使用した GNDVI は、赤色バンドを使用した NDVI と比べて、2012年で低く、2013年で同等の結果を示した。SAVI、MSAVI の決定係数は、年によって若干の程度はあるものの、NDVI と同様の結果を示した。

開花期の植被率（CC）は、全ての実験と収量関連形質を通して、土壌線を利用しない植生指標を上回る決定係数を示すことは無かった。



*: 1%水準で統計的有意であることを示す

図 3-9 2012 年・2013 年開花期における植生指標・植被率と
収量関連形質との間の決定係数

3.2.3. 植生指標・植被率と粒重との間の決定係数の時系列変化

図 3-10 に、2012 年・2013 年の実験における植生指標・植被率と粒重の間の決定係数の時系列変化を示す。

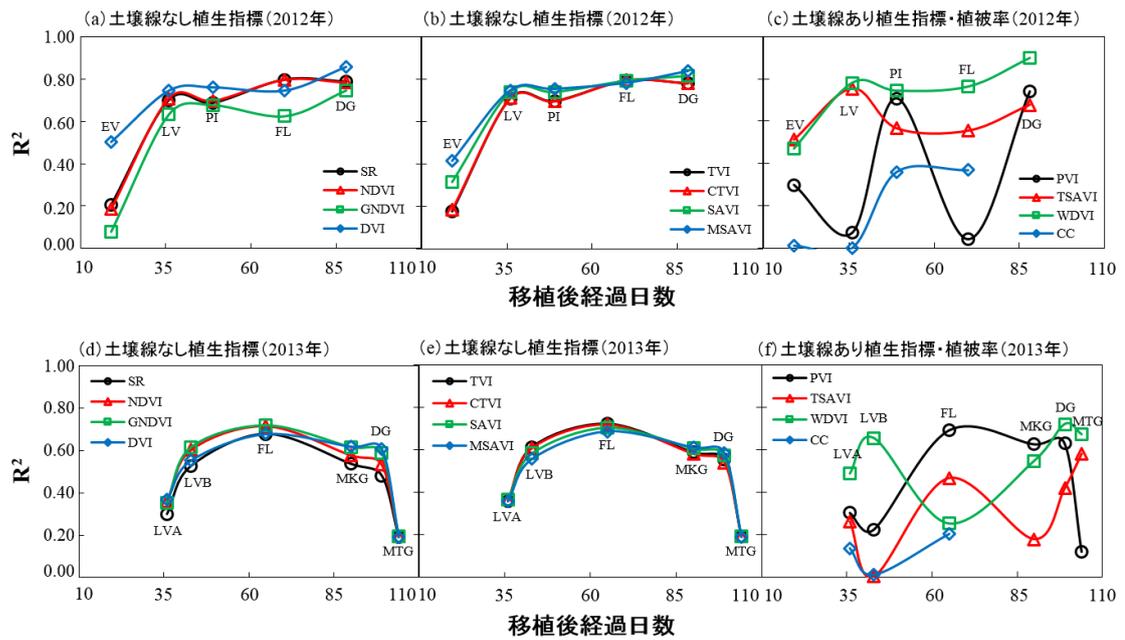
始めに、図 3-10 (a, b, c)に、2012 年の実験結果を示す。土壤線を利用しない植生指標については (図 3-10 (a, b))、NDVI、TVI、CTVI の結果は SR と同等であった。これらの植生指標の決定係数は、栄養成長期間 (初期栄養成長期 (EV) から後期栄養成長期 (LV) にかけて) 単調増加したが、その後、糊熟期 (DG) まで 0.70 から 0.80 程度のほぼ横ばいであった。DVI、SAVI、MSAVI は、NDVI や SR と比べて初期栄養成長期 (EV) での決定係数が 0.2 から 0.3 程度高かったが、後期栄養成長期 (LV) 以降、その差は無くなった。緑色バンドを利用した GNDVI は、赤色バンドを利用した NDVI と比べて、生育期間全体を通して若干低い決定係数を示した。

土壤線を利用した植生指標と植被率 (CC) に関しては (図 3-10 (c))、WDVI と TSAVI が、初期栄養成長期 (EV) から後期栄養成長期にかけて DVI と同程度の比較的高い決定係数を示した (0.5 から 0.75 程度)。後期栄養成長期 (LV) 以後、WDI は、他の土壤線を利用しない植生指標と同様の時系列変化を示したが、TSAVI は決定係数 0.6 程度で推移した。PVI は、WDVI や TSAVI と比べて、生育期間を通して決定係数は大きく変動した。そして、PVI と TSAVI の決定係数は、土壤線を利用しない植生指標や、WDVI の決定係数を上回ることは無かった。植被率 (CC) については、栄養成長期から生殖成長期を通して、他の植生指標の決定係数を大きく下回った。

次に、図 3-10 (d, e, f)に、2013 年の実験結果を示す。土壤線を利用しない植生指標については (図 3-10 (d, e))、2012 年とは異なり、全ての植生指標の決定係数が同様の時系列変化を示した。具体的には、栄養成長期間に決定係数が増加し、開花期に最大を迎え、登熟期以降減少した。2012 年と 2013 年の実験では、共通して、多くの植生指標が、生殖成長期、特に開花期付近で決定係数が高い傾向を示した。

土壤線を利用した植生指標 (PVI、TSAVI、WDVI) では (図 3-10 (f))、2012 年と同様、2013 年においても、生育期間を通して、決定係数の値が大きく変動した。植被率については、2012 年と同様、栄養成長期から生殖成長期を通して、他の植生指標の決定係数を上回ることは無かった。

年間の決定係数を比較すると、一般に、多くの土壤線を使用しない植生指標で、2012 年の決定係数は 2013 年の決定係数を上回った。



2012年(a, b, c)

EV: 初期栄養成長期; LV: 後期栄養成長期; PI: 幼穂形成期; FL: 開花期; DG: 糊熟期

2013年(d, e, f)

LVA: 後期栄養成長期 A; LVB: 後期栄養成長期 B; FL: 開花期; MKG: 乳熟期; DG: 糊熟期; MTG: 完熟期

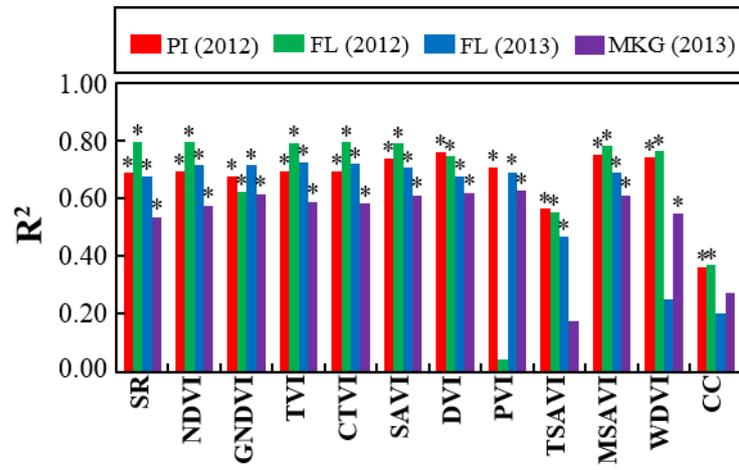
図 3-10 植生指標・植被率と粒重との間の決定係数の時系列変化

3.2.4. 生殖成長期における植生指標と粒重との間の決定係数

3.2.3 節の結果より、2012 年・2013 年の両実験を通して、生殖成長期の植生指標の決定係数が高く、粒重推定に有望であることが確かめられた（図 3-10）。図 3-11 では、生殖成長期である幼穂形成期（PI、2012 年）、開花期（FL、2012 年・2013 年）、乳熟期（MKG、2013 年）の 3 時期に絞り、11 種の植生指標・植被率と粒重との間の決定係数を比較した。

概して、2012 年の決定係数は、2013 年の決定係数を上回った。そして、生殖成長期のなかでは、11 種の植生指標と植被率のうち、6 種の植生指標（SR, NDVI, TVI, CTVI, SAVI, MSAVI）が両実験で、開花期が最も決定係数が高い結果を得た（0.78 ~ 0.80）。そのなかでも、2012 年における開花期の SR が、生殖成長期全体を通して最も決定係数が高かった（0.80）。SR は、その他の時点でも、比較的高い決定係数を示した；2012 年幼穂形成期で 0.69、2013 年乳熟期で 0.54 であった。

DVI については、2012 年の幼穂形成期（PI）で決定係数が 0.76 であり、開花期（FL）の 0.74 を上回った。また、土壌線を利用した植生指標（PVI, TSAVI, WdVI）では、同じ生殖成長期のなかでも、時期によって決定係数が大きく異なった。WdVI は、2012 年において、6 種の植生指標（SR、NDVI、TVI、CTVI、SAVI、MSAVI）に匹敵する良好な結果を示したが（幼穂形成期で 0.74、開花期で 0.76）、2013 年では決定係数が大きく低下した（開花期で 0.25、乳熟期で 0.54）。緑色バンドを使用する GNDVI では、赤色バンドを使用する NDVI と比べ、2013 年乳熟期では決定係数が若干上回ったが、2012 年開花期では大きく下回った。植被率については、全生殖成長期間を通して、他の植生指標に比べ、決定係数は低かった。



PI: 幼穂形成期; FL: 開花期; MKG: 乳熟期

* は1%水準で統計的有意であることを示す

図 3-11 生殖成長期における植生指標・植被率との間の決定係数

3.2.5. 植生指標による QTL 解析

植生指標ごとの QTL 解析の結果を、「付録VI. 植生指標ごとの QTL 解析の結果」に示す。全植生指標の解析結果の要約を、表 3-6 に示した。検出領域全体の結果として、植生指標については、第 4、第 7、第 8、第 9、第 11、第 12 染色体上の計 8 箇所、QTLs を検出した。従来手法で計測した形質については、収量関連形質 6 種のうち、基準施肥区の粒重を用いて第 3 染色体に 1 箇所、基準施肥区の穂数を用いて第 12 染色体に 1 箇所、それぞれ検出した。また、開花期の SPAD 値と止葉窒素濃度で、第 7 染色体に 1 箇所、検出した。地上部乾物重、草丈、穂長、不稔歩合については、QTLs は検出されなかった。

植生指標と従来手法で計測された形質という、二種類の手法を用いて検出された QTLs を比較すると、第 12 染色体で、幼穂形成期・開花期の植生指標に関する QTLs が検出されたが、そのうち幼穂形成期の植生指標で検出された領域が、穂数に関わる領域と重複していた。一方、粒重に関しては、植生指標との間で領域の重複は認められなかった。第 7 染色体については、幼穂形成期の植生指標と SPAD 値・止葉窒素濃度で QTLs が検出されたが、領域は重複しなかった。また、植生指標によって検出された第 4、8、9、11 染色体上の領域は、今回の収量関連形質で検出された領域とは一致しなかった。

表 3-6. 本フィールドフェノタイピングシステムで検出された QTLs

形質	時点	処理区	染色体	マーカー	領域 (Mb)
植生指標 (18 指標)	幼穂形成期	無施肥区	4	id4007444-id4011696	22.83-34.11
植生指標 (3 指標)	幼穂形成期	基準施肥区	7	id7000609-id7001208	4.66-7.15
植生指標 (18 指標)	幼穂形成期	基準施肥区	12	id12001102-id12005677	2.43-16.74
植生指標 (2 指標)	幼穂形成期	基準施肥区	8	id8000171-id8000514	0.53-1.75
植生指標 (18 指標)	開花期	無施肥区	8	id8004756- id8005810	17.94-21.18
植生指標 (18 指標)	開花期	基準施肥区	9	id9000233-id9000580	0.88-10.75
植生指標 (18 指標)	開花期	基準施肥区	11	id11001777-id11005855	15.81-18.69
植生指標 (18 指標)	開花期	基準施肥区	12	id12006190-id12008796	18.59-24.85
粒重	収穫期	基準施肥区	3	id3002476-id3004123	4.32-7.68
SPAD 値	開花期	基準施肥区	7	id7000142-id7000609	0.74-4.66
止葉窒素濃度	開花期	基準施肥区	7	id7000142-id7000609	0.74-4.66
穂数	収穫期	基準施肥区	12	id12003803-id12005677	9.54-16.74

3.2.6. 考察

フィールドフェノタイプピングシステムを用いて、植生指標と植被率による、イネの6種の収量関連形質の推定を試みた。タワーからの撮影では、イネ作物キャノピーの上部表面における平均反射率を基に植生指標を計算したが、全実験を通して、3種の収量関連形質（穂数、粒重、地上部乾物重）との間で決定係数が高く、生育途中での形質推定の可能性が示された。決定係数の低かった3種の収量関連形質（不稔歩合、穂長、草丈）のうち、不稔歩合や穂長といった形質は、植生指標との間で高い相関は見られなかった。これは、今回使用したカメラが、群落中の穂や粒を解析する十分な空間解像度を持っていなかったことが原因の一つとして考えられる。また、草丈に関しても、全実験を通して決定係数が0.3程度以下と、十分な推定結果を得ることができなかった。考えられる要因として、本研究では、作物群落の表層部の光学特性の変化のみを解析しているため、体積や高さに対する情報を得ることができなかったためと考えられる。加えて、今回の実験では、年や処理区によってカメラの画角が大きく変化したために（図3-5）、草丈情報を得ることが困難であった。草丈の推定については、キャノピー体積から計算する手法や、ステレオ画像法による解析(Paproki et al., 2012)、または3次元ライダーによる計測(Omasa et al., 2007)などを導入することで、可能となると考えられる。

植被率は、初期栄養成長期に植物体の生育を示す指標として知られており、その性能が期待された。しかしながら、本システムでは、実験全体を通して植生指標に劣る結果となった。いくつかの原因が考えられるが、大きな原因の一つとして撮影方向の問題がある。通常、植被率の計算には、鉛直上方からの画像を使用する。しかしながら今回は、1枚の画像で撮影できる領域を広げるためにタワーからの斜上方からの画像を使用しており、適切な植被率の計算が行えなかったと考えられる。また、タワーからの距離に応じて、プロットの空間解像度が異なるため、特に遠方のプロットに関しては十分な空間解像度を確保することができず、植生部分と非植生部分の分離ができなかったと考えられる。

植生指標に関しては、土壌線を利用した植生指標（PVI、TSAVI、WDVI）については、決定係数が低く、推定のための有用な指標とはならなかった。土壌線を利用した植生指標では、直線回帰により土壌線を導出したが、回帰のための土壌サンプルが、土壌状態により大きく影響を受けた。今回の実験では、水田実験により、適切な状態の土壌サンプルを毎時期取得することが困難であったと考えられる。

粒重の推定では、赤色反射率を使用した植生指標が、緑色反射率や青色反射率を使用した植生指標と比べて、良好な結果を得た。これは、赤色反射率のほうが、クロロフィル含有量、植被率、葉面積指数、作物群落構造といった、様々な植物群落特性の違いを反映しているためであると考えられる。Gitelson et al. (1996) の報告

では、高密度植物群落においては、赤色波長の光吸収は飽和に達するため、赤色に比べ緑色波長帯のほうが、植物群落特性の違いを反映できる、と報告している。しかしながら、今回は、赤色反射率を用いた植生指標の方が、緑色反射率を用いた植生指標の決定係数を上回った。その理由として、対象の作物群落の植生密度が、赤色波長で飽和するほど高密度ではなかった点、また、CCD センサ上で計測される緑色波長帯が、Gitelson et al. (1996) の定義する緑色波長帯と比べ、より広波長帯に感度を持っている点、などが考えられる。

粒重推定に関しては、最も安定して決定係数の高い生育フェーズは、開花期付近であった (図 3-10)。この結果は、リモートセンシングを用いたコメの収量予測に関する先行研究の報告 (Mosleh et al., 2015) と、おおむね一致しており、本システムの結果が妥当であるといえる。また、生殖生長期のうち、2012 年開花期における SR が、粒重との回帰分析の結果、最も決定係数が高かった。SR が最も決定係数が高かった点については、2012 年開花期で他の指標 (NDVI, VI, CTVI, SAVI, MSAVI) も決定係数が同程度 ($R^2=0.78$ 以上) であったことを考慮すると、SR の高い決定係数は、計算式の定義に寄与する SR 特有の性質ではなく、開花期で得られた分光反射特性に寄与するものであると考えられる。つまり、近赤外・赤色反射率により計測された、品種・処理区間での植生量の違いが、開花期の時点で、収穫期の粒重と最も相関が高かったために、結果として植生指標によって粒重が間接的に推定されたと考えられる。

決定係数の値 ($R^2=0.80$) の程度については、先行研究では、無人航空プラットフォームから計測された生育中期の NDVI を使用して、同程度 ($R^2=0.73$) の精度でイネの収量予測をしている事例がある (Swain et al., 2010)。また、携帯型分光放射計 (Green Seeker, Trimble Navigation Ltd., California, USA) を使用してイネ作物群落の NDVI を計測し、収量予測の回帰モデルを作成した結果、幼穂形成期で決定係数 0.36、幼穂分化期で 0.42 程度であった (Harrell et al., 2011)。Swain et al. (2010) および Herrell et al. (2011) の研究では、NDVI と単位面積当たり収量とを比較しており、本研究で比較した粒重 (1 株当り収量) と同一ではない。しかしながら、先行研究において、単位面積当たりの株数が一定であったと仮定した場合、本研究で採用したタワー型システムの精度は、航空機プラットフォームと同程度であり、地上計測の結果を上回ったと言える。2013 年の決定係数の時系列推移では、栄養成長期で植生指標の決定係数は増加し、生殖成長期の開花期付近で決定係数は最大に達し、登熟期以降 (糊熟期、完熟期) 決定係数は減少した。生殖成長期では、イネ作物群落の植物量が最大となり、植生密度や高クロロフィル含有量といったイネ作物群落の状況を反映しているため、高い決定係数の結果が得られたと考えられる。また、登熟期以降に決定係数が減少したのは、登熟の進行による葉の黄化により、イネ作物群落間での植生指標の差が減少したことが考えられる。

年次の異なる全3回の実験では、実験計画や生育環境が異なる条件下にも関わらず、開花期で得られたSR, NDVI, TVI, CTVI, DVI, SAVI, MSAVIらの植生指標が、全ての実験を通して、粒重との間で決定係数が高く、粒重推定に有望であるという結果となった。年次ごとに見ると、2012年の決定係数が最も高く(0.79程度)、次いで2013年であり(0.70程度)、2014年の決定係数が最も低かった(0.28から0.45程度)。これら年による決定係数の差にはいくつかの原因が考えられる。2012年に比べ、2013年の決定係数が低い原因として、実験に使用した品種・系統の生理的特性のばらつきが考えられる。2013年では、生理特性が大きく異なる5品種と染色体断片置換系統3系統を使用した。2012年の実験では、全12種のうち、その半数の6種に、生理特性がより均一なNerica 4の遺伝子組替体6系統を使用した。そのため、2012年の方が、栽培品種間の生理特性のばらつきが小さく、より高い決定係数の結果につながったと考えられる。2014年の実験で、さらに決定係数が低かったのは、使用した品種がCuringaとO. rufipogonのCSSL系統という、植物群落構造の大きく異なる親同士の掛け合わせによる実験であり、系統間の植物群落構造のばらつきが多かった点、そして半施肥区を用意しない2処理区での実験のため、窒素施肥量の違いによる生育の差が、決定係数に反映されなかった点、の2点が大きく考えられる。ただし、3実験を通して決定係数の程度の違いはあるが、どの実験を通して開花期における6つの指標(SR, NDVI, TVI, CTVI, SAVI, MSAVI)で粒重との決定係数が高く、粒重推定に有望であるという結果が得られた。

なお、今回の回帰分析では、品種・窒素施肥区を全て含めて分析を行った。そこで、回帰分析後に、品種または窒素施肥の違いについて、更なる検討を行った(「付録VII. 品種ごとの窒素施肥量に対するSR・粒重の変化(2012年開花期)」)。2012年開花期のSRが、窒素施肥の違いによる粒重変化を反映するか検討した結果を、付録VII.に示す。

2014年の実験では、植生指標によるQTL解析を行った。既往の研究では、フィールド環境下のイネを対象とした植生指標によるQTL解析は報告されていない。イネのQTLsが植生指標に与える影響については、Henry et al. (2015)の研究がある。Henry et al. (2015)は、IR64/AdaySel準同質遺伝子系統群から同定されたQTLsを導入することで、乾燥条件下で収量、作物群落のNDVI、キャノピー温度が改良されたことを示した。この結果は、植生指標に関わるQTLsが、収量に影響を与える可能性を示唆している。他にも、近赤外光や植生指標を用いた分光リモートセンシングの研究では、イネの分光反射特性から、作物群落の植生量を推定し、その植生量と相関関係があるという仮定のもとで、窒素吸収(Shibayama et al., 2009)や収量(Harrell et al., 2011; Tubaña et al., 2011; Mosleh et al., 2015)を間接的に推定してきた。また、NDVIやGNDVI、SRといった植生指標は、葉面積や葉傾斜角度分布といった作物キャノピーの植物群落構造と関係があり、間接的に光合成機能に関わる

関数として報告されている (Raun et al. 2001; Aparicio et al. 2000; Gitelson et al. 1996)。このように、近赤外光を用いた植生指標によるイネの形質評価は、作物の収量や、それに関連する光合成機能に関わる形質の QTL 検出への可能性が示されている。

本研究では、フィールド環境下のイネ作物群落を対象として、分光画像から得られた植生指標による QTL 解析を行った。結果、第 4、7、8、9、11、12 染色体上の計 8 箇所に QTLs が検出され、これまで報告されてきた携帯型分光放射計による方法と同様、QTL 解析への利用可能性が示されたと言える。QTLs を検出した植生指標により検出された QTLs と、従来手法で計測した形質により検出された QTLs とを比較した結果、植生指標を用いた手法の方が、従来手法と比べてより多くの QTL 領域を検出した。植生指標は、葉面積指数やクロロフィル含量などの植生量に関わる情報を総合的に含む。そのため、植生指標により検出された QTL 領域は、様々な形質が関係しており、より多くの QTLs が検出されたと考えられる。

植生指標により検出された QTL については、幼穂形成期の植生指標を用いて第 12 染色体上に検出された QTL 領域が、穂数により検出した領域と重複していた。これは、使用したフィールドフェノタイピングシステムが、生育期間の早い時期において、穂数のような収量に関わる形質の QTL を検出できる可能性を示している。第 7 染色体上では、幼穂形成期の植生指標と、開花期の SPAD 値・止葉窒素濃度によって QTL が検出されたが、両者の領域は重複しなかった。粒重については、回帰分析では良好な結果が得られたが、QTL 解析の結果、粒重に関する第 3 染色体の QTL は、植生指標によって検出されなかった。

植生指標によって検出された第 4、8、9 染色体上の QTL については、今回、従来手法により計測された形質との領域の重複は認められなかった。しかし、同年乾期 (2 月～6 月) に実施された反復実験 (Ogawa et al., 2016) では、第 4 染色体上に地上部乾物重に関する QTL (マーカー: id4005120-id4007907; 領域: 17.68-24.36 (Mb)) が、第 8 染色体上に SPAD 値に関する QTL (マーカー: id8000171; 領域: 0.53 (Mb)) が、第 9 染色体上に穂数に関する QTL (マーカー: id9000233-id9000580; 領域: 0.88-10.75 (Mb)) が、それぞれ検出され、いずれも、本実験の植生指標により検出された領域と重複していた。また、他の材料との比較ではあるが、先行研究にて、第 4 染色体領域には、Guanghui116/LaGrue 組換え自植系統において分けつ数に関与する QTLs (30.77-34.58 (Mb)) が (Zhou et al., 2013)、第 12 染色体領域には、日本晴/Kasalath 組換え自植系統において分けつ数に関与する QTLs (5.60-18.86 (Mb)) が (Wissuwa et al., 1998)、それぞれ同定され、本実験の植生指標による領域と一致した。材料は異なるが、本研究においても、分けつ数のような草型関連の QTLs が見出される可能性が示されたと言える。

染色体上のうち、第 7、8 染色体上では、一部の植生指標によって QTL が検出さ

れた。第7染色体上の領域については、該当指標以外の全指標でも、領域に分散比 (F 値) のピークを同様に有していたことを考慮すると (付録VI.)、検出された QTL は、該当指標のみに関与せず、全指標に共通する近赤外反射率と可視域反射率の特性に関与している可能性が高い。第8染色体の一部領域 (0.53-1.75 (Mb)) については、青色反射率を用いた植生指標が特に高い分散比を示したことから、青色反射率に関与する可能性が考えられる。

また、第11染色体のように、従来的手法では検出されなかったが、植生指標によってのみ検出された QTL 領域も存在した。この結果は、従来手法では検出できなかった QTL 領域を、植生指標によって検出できる可能性を示唆している。しかしながら、植生指標は植生量に関する形質の情報を複合的に含んでいるため、植生指標によって検出された QTL が関与する表現型については、本研究では具体的に明らかにされなかった。今後、これらの QTL 領域が関わる有用農業形質について、さらなる調査が必要である。

3.3. 本章のまとめ

本章では、イネ作物群落の植生指標を得るための一眼レフカメラを搭載した、タワー型のフィールドフェノタイピングシステムを使用し、生育途中に取得された植生指標と植被率から様々な品種・系統の収量関連形質の推定を試みた。本章で得られた知見として、1)タワー型システムでは、植被率は植生指標と比べ、収量関連形質との決定係数が低かった。2)本システムでは、生殖成長期で得られた植生指標が、粒重との間で最も安定して決定係数が高く、推定に最も有望であった。3)6種の植生指標（SR, NDVI, TVI, CTVI, SAVI, MSAVI）は、生殖成長期間のうち、開花期で最も決定係数が高い結果が得られた。4)生殖成長期間中、2012年開花期で得られたSRと粒重との間で、最も高い決定係数を示した（ $R^2 = 0.80$ ）。また、2014年のQTL解析の結果、本システムを用いて、穂数に関わるQTLを生育途中の幼穂形成期における植生指標で検出できる可能性を示した。これらの結果を基に、本章で使用したタワー型フィールドフェノタイピングシステムは、収量に関わる形質を、多くの系統で短時間に計測する可能性を示すことができたと言える。

第4章 総括

4.1. 本研究の要約

自然環境や作物の生育環境では、植物と環境の相互作用が、システム全体に大きな影響を及ぼす。そのため、環境・農業・森林分野に関わる諸問題解決のためには、植物の特性を理解し、植物の環境に対する応答を明らかにすることが重要である。環境中の植物の役割を理解するためには、植物群落の状態を広範囲にわたり、継続的に観測する必要がある。植物群落リモートセンシングは、広範囲の植物群落を効率的に計測する手段の一つとして注目され、植物群落の環境応答の調査に広く利用されている。リモートセンシング技術を用いることで、より少ないコストと時間で、広範囲の植物群落を観測し、非接触・非破壊で、群落の分布や量、機能に関する間接的な情報を取得することが可能である。植物群落リモートセンシングが利用される研究分野は多岐に渡る。その中でも本論文では、植物群落の蒸発散指標と、作物群落のフィールドフェノタイピング（表現型計測）、という二つの課題について検討した。

本論文は4章で構成されている。第1章の序論では、植物群落リモートセンシングに関する研究背景を述べた後、分光反射特性と温度情報を利用した植物群落リモートセンシングの原理を述べた。そして、リモートセンシングによる植物群落の蒸発散指標とフェノタイピングに関する既往の研究をまとめた。

第2章では、衛星リモートセンシングによる山岳地植生の蒸発散指標の研究について述べた。本研究では、これまで詳細な解析が行われてこなかった、植物群落の優占種の違いと蒸発散指標 $iTVDI$ （改良温度-植生乾燥指標）の関係を、植生量の指標である $NDVI$ （正規化差分植生指標）とともに明らかにした。研究対象地域は、亜寒帯湿潤気候に属する北海道阿寒国立公園内摩周湖の周辺地域（ 394.7km^2 ）の山岳地帯を選択した。解析には、衛星画像として Landsat TM 画像（現地時刻 2006 年 8 月 6 日 10 時 0 分 58.9 秒 撮影）、ASTER GDEM 数値標高モデル（DEM）、現地気象データとして、AMeDAS のデータを使用した。これらのデータから、地表面反射率画像、地表面温度画像、気温画像を作成し、最終的に $NDVI$ 画像、 $iTVDI$ 画像を導出した。植物群落の優占種による $NDVI$ と $iTVDI$ の値の違いを評価するため、環境省生物多様性センターが実施した第 6 回自然環境保全基礎調査成果の植生図を使用し、全 14 種の優占種の間で $NDVI$ と $iTVDI$ の平均値を比較した。

植生図を用いて優占種ごとの $NDVI$ の平均値を比較した結果、 $NDVI$ は、全ての優占種で値が大きく、 $NDVI$ の値の範囲は 0.88~0.91 程度であった。 $NDVI$ は、全ての優占種でほぼ同程度であったが、「低木・草本」と「ダケカンバ・高木」との

間に、若干の差が見られ、高木の植生量が大きいことが示された。同様に、優占種ごとの iTVDI の平均値を比較した結果、NDVI に比べて、優占種の間で値の差が大きかった (0.29 程度から 0.74 程度)。iTVDI の値が同程度なグループとして、「低木・ササ (自然植生)」グループ、「ササ (二次草原)・ダケカンバ」グループ、「高木」グループ、という 3 つのグループに分けられ、優占種による蒸散特性の違いが、iTVDI の値として示された。これらの結果を踏まえ、iTVDI が変動する要因として、1) 植生量 (葉面積指数や植被率、樹冠密度など) や、植物種と生育条件により決まる蒸散特性といった、優占種に由来する変動、2) 水分ストレスに伴う気孔閉口などの、植物の生理的な応答による変動、という 2 つの要因を考察した。そして、iTVDI を用いて植物群落の蒸散機能 (またはストレス) 診断を行う際には、植物群落の優占種による蒸散特性の違いを考慮する重要性を示した。

第 3 章では、地上リモートセンシングによる作物群落のフィールドフェノタイプピングに関する研究について述べた。近年、フィールド環境下での作物のフェノタイプピングの重要性が高まる中で、タワー型リモートセンシングシステムによる慣習的な植生指標による計測手法の、フェノタイプピングへの応用が期待されてきた。本研究では、国際熱帯農業センター (CIAT、コロンビア) と共同で、タワー型のフィールドフェノタイプピングシステムを使用し、植生指標によるイネの形質の推定と量的形質座位 (QTL) 解析について検討した。形質の推定については、イネを対象とした 3 年間にわたる栽培実験を実施し、生育途中に取得された植生指標・植被率と収量関連形質との間で単回帰分析を行った。QTL 解析については、染色体断片置換系統群 (CSSLs) を用いて、植生指標による QTL 解析を行い、従来手法により計測された形質による QTL 解析の結果と比較した。

実験は、CIAT の水田圃場で、3 年間 (2012 年 8 月~12 月、2013 年 1 月~7 月、2014 年 8 月~12 月) にわたり実施された。2012 年の実験では、6 品種と Nerica-4 遺伝子組換え体 6 系統、2013 年の実験では、5 品種と Curinga/*Oryza rufipogon* (IRGC 105491) の CSSLs 3 系統、2014 年の実験では 2013 年と同じ CSSLs 48 系統とその両親を実験に使用した。栽培条件については、窒素施肥の異なる 3 処理区 (基準施肥区 180 kgN ha^{-1} 、半施肥区 90 kgN ha^{-1} 、無施肥区 0 kgN ha^{-1}) を用意し、それぞれ 3 反復区を設けた。撮影では、通常の可視カメラ (Nikon D300s) と近赤外カメラ (Nikon D80 を改造) の 2 種類の一眼鏡カメラで撮影し、赤色、緑色、青色、近赤外波長のマルチスペクトル画像を取得した。画像システムを搭載する観測タワーの高さは 8 m であり、実験圃場周囲に配置した。撮影した画像は、CIAT と東京大学との間のデータシェアリングシステムにより共有し、東京大学にて画像解析を行った。画像転送後、画像処理を行い、各プロットにおける全 24 種の植生指標と植被率を算出した。画像の取得時期は、イネの生育期間中の各生育フェーズから選んだ。撮影時点は、2012 年の実験では 5 時期 (初期栄養成長期、後期栄養成長期、幼穂形成期、

開花期、糊熟期)、2013年の実験では6時期(後期栄養成長期A、後期栄養成長期B、開花期、乳熟期、糊熟期、完熟期)、2014年の実験では3時期(幼穂形成期、開花期、糊熟期)である。また、収穫時に6種類の収量関連形質(穂数、粒重、地上部乾物重、不稔歩合、草丈、穂長)を計測した。

2012年と2013年の実験では、主にタワー型のフィールドフェノタイプピングシステムを使用し、植生指標による収量関連形質の推定を目的とした。本実験では、イネの収量関連形質の推定に最適な条件を調べるために、生育期間中の植生指標・植被率と収穫時における収量関連形質の間で単回帰分析を行った。分析の結果、以下の結果を得た。第一に、本システムにより得られた植被率は収量関連形質との決定係数が低く、形質推定に適さないことが示された。第二に、収量関連形質のうち粒重、穂数、地上部乾物重に関して、植生指標による形質推定の可能性が示された。第三に、3年間の実験を通して、生殖成長期開花期付近で得られた植生指標が、粒重との間で安定して決定係数が高く、推定に有望であった。第四に、計算した植生指標のうち、6種(SR, NDVI, TVI, CTVI, SAVI, MSAVI)については、粒重との間で、生殖成長期間のうち開花期で最も決定係数が高かった。第五に、生殖生長期中、2012年開花期で得られたSRと粒重との間で、最も高い決定係数を示した($R^2=0.80$)。一方、2014年の実験では植生指標によるQTL解析を行った。そして、植生指標によるQTL解析の結果を、従来手法により計測された形質のQTL解析の結果と比較することで、本システムによるQTL解析の可能性を検討した。QTL解析では、スチューデントのt検定により各CSSLと反復親であるCuringaとの間の植生指標・収量関連形質の平均値を比較した。QTL解析の結果、植生指標を用いて、第4、第7、第8、第9、第11、第12染色体上の8箇所、QTLsを検出した。従来手法により計測した形質については、収量関連形質のうち、粒重を用いて第3染色体に1箇所、穂数を用いて第12染色体に1箇所、それぞれ検出した。また、開花期のSPAD値と止葉窒素濃度で、第7染色体に1箇所検出した。これらのQTLsの中でも、第12染色体で検出された穂数に関わる領域は、幼穂形成期で得られた植生指標に関わる領域と重複していた。以上のフィールドフェノタイプピングシステムを用いた結果から、生育期間の早い時期において、穂数のような収量に関わる形質のQTLを検出できる可能性が示された。

最後に、第4章において、本論文の総括と今後の展望を述べた。

以上、本論文では、山岳地植生とイネ作物群落を対象として、植物群落リモートセンシングの二分野の課題について検討した。その結果、リモートセンシングによる山岳地植生の蒸発散指標評価においては、優占種の違いを考慮する重要性を示した。一方、イネ作物群落のフィールドフェノタイプピングでは、リモートセンシングにより、収量関連形質を推定するために有効な植生指標やその時期、また、フィー

ルド環境下での QTL 検出の利用可能性を示した。

4.2. 今後の課題

第2章では、植物群落の優占種により蒸発散指標 iTVDI の値に有意差があることを示した。今後、iTVDI を用いて、植物群落の蒸散機能（またはストレス）診断を行う際には、植物群落の優占種による蒸散特性の違いを考慮することが重要である。つまり、iTVDI の値が高い領域が存在する場合、その理由が、a) その場所の局地的な気候に長期的に順応した結果分布する、植物群落の優占種が示す蒸散の特性に由来する要因、と b) 水欠損や環境大気汚染といった植物の短期的なストレスによる、植物群落の蒸散機能の低下による要因、とを切り分ける工夫が必要である。たとえば、ある植物種に関して、蒸散機能低下による衰退地域を検出するには、同一植物種の領域のみに関して、健全木領域を含めた iTVDI の値の分布から外れ値を検出するといった工夫が必要であると考えられる。

また、第3章で扱ったフェノタイピングシステムの今後の展望としては、処理時間の短縮と労力削減のために、作物プロット領域の自動抽出が望まれる。現在の手作業で行っている領域抽出を自動化することで、本来の意味での高スループットを達成し、より迅速に解析結果をカウンターパートへと提供できると期待できる。また、タワー型フェノタイピングシステムを、ドローンのような移動型プラットフォームと組み合わせることで、計測対象となるサンプル数を増加させ、タワー型システムの欠点を補うことができると考えられる。また、画像解析アルゴリズムを完全自動化し、Web ベースでの画像解析システムを提供することができれば、カウンターパートが直接画像解析を行うことができ、現場で即座に表現型の解析結果が得られる。そして、解析者は解析の労力が軽減され、更なる方法論の開発に取り組むことが可能となる。第3章で述べたフィールドフェノタイピングシステムが、現在地球上で問題となっている環境問題や持続可能な農業生産活動を達成するための一つの解決策となることを、今後期待する。

謝辞

本研究を遂行し博士論文をまとめるに当たり、多くのご支援とご指導を賜りました、指導教官および本論文の主査である大政謙次教授に深く感謝の意を表します。

そして、本学位論文の審査を担当して頂いた副査の先生方には、心より感謝申し上げます。農学国際専攻 国際農業開発学研究室の岡田謙介教授、水利環境工学研究室の飯田俊彰准教授、農学国際専攻 国際森林環境学研究室の露木聡准教授、生物環境情報工学研究室の細井文樹准教授には、お時間を割いていただき、ご指導頂きました。

生物環境情報工学研究室の清水庸助教には、本研究をまとめる上で、数えきれないほど多くの親身なご指導をして頂きました。改めて深く御礼申し上げます。

また、本研究成果を論文として投稿するに当り、共同研究者である国熱帯農業センター (CIAT) の石谷学博士、Michael Gomez Selvaraj 博士、小川諭志氏、Milton Orlando Valencia 氏、Lucia Alba Chavez 氏、当研究室 OB の Parinaz Rahimzadeh-Bajigiran 博士、浦野豊博士、木村駿佑氏、毛利拓樹氏には数多くのご協力を頂きました。深く御礼申し上げます。

最後に、長きに渡る学生生活を支えて頂いた家族に感謝いたします。他にも多くの方々に、ご支援ご教授頂き、全ての方々のお名前を挙げて御礼申し上げられないのは残念ではありますが、この場を借りて心から謝意を表します。

2015 年 12 月 内藤 裕貴

引用文献

- Alexandersson, E., Jacobson, D., Vivier, M. A., Weckwerth, W., Andreasson, E., 2014. Field-omics – understanding large-scale molecular data from field crops. *Frontiers in Plant Science* 5, 286.
- Andrade-Sanchez, P., Gore, M. A., Heun, J. T., Thorp, K. R., Carmo-Silva, A. E., French, A. N., Salvucci, M. E., White, J. W., 2014., Development and evaluation of a field-based high-throughput phenotyping platform. *Functional Plant Biology* 41, 68-79.
- Aparicio, N., Villegas, D., Casadesus, J., Araus, J. L., Royo, C., 2000. Spectral vegetation indices as nondestructive tools for determining durum wheat yield. *Agronomy Journal* 92(1), 83- 91.
- Araus, J. L., Cairns, J. E., 2014. Field high-throughput phenotyping: the new crop breeding frontier. *Trends in Plant Science* 19(1), 52-61.
- Baret, F., Guyot, G., 1991. Potentials and limits of vegetation indices for LAI and APAR assessment. *Remote Sensing of Environment*, 35(2), 161-173.
- Bartholic, J., Namkem, L. N., Wiegand, C. L., 1972. Aerial thermal scanner to determine temperatures of soils and crop canopies differing in water stress. *Agronomy Journal* 64(5), 603–608.
- Berrío, L. E., Sanint, L. R., Correa, F., Tulande, E., 2002. Respuesta al uso de nitrógeno en variedades de arroz sembradas en Colombia, 1950–1999. *Foro Arrocero Latinoamericano* 8(2), 22–23.
- Birth, G. S., McVey, G. R., 1968. Measuring the color of growing turf with a reflectance spectrophotometer. *Agronomy Journal* 60(6), 640-643.
- Brown, T. B., Cheng, R., Sirault, X. R., Rungrat, T., Murray, K. D., Trtilek, M., Furbank, R. T., Badger, M., Pogson, B. J., Borevitz, J. O., 2014. TraitCapture: genomic and environment modelling of plant phenomic data. *Current Opinion in Plant Biology* 18, 73-79.
- Busemeyer, L., Mentrup, D., Möller, K., Wunder, E., Alheit, K., Hahn, V., Maurer, H. P., Reif, J. C., Würschum, T., Müller, J., Rahe, F., Ruckelshausen, A., 2013. BreedVision – a multi-sensor platform for non-destructive field-based phenotyping in plant breeding. *Sensors* 13(3), 2830-2847.
- Carlson, T. N., Gillies, R. R., Schmugge, T. J., 1995. An interpretation of methodologies for indirect measurement of soil water content. *Agricultural and Forest Meteorology* 77(3-4), 191-205.
- Chander, G., Markham, B. L., 2003. Revised Landsat-5 TM radiometric calibration procedures and post-calibration dynamic ranges. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*. 41(11), 2674–2677.
- Chapman, S. C., Merz, T., Chan, A., Jackway, P., Hrabar, S., Dreccer, M. F., Holland, E., Zheng, B.,

- Ling, T. J., Jimenez-Berni, J., 2014. Pheno-Copter: a low-altitude, autonomous remote-sensing robotic helicopter for high-throughput field-based phenotyping. *Agronomy* 4, 279-301.
- Clevers, J. G. P. W., 1988. The derivation of a simplified reflectance model for the estimation of leaf area index. *Remote Sensing of Environment*, 25(1), 53-69.
- Cho, J., Ryu, J. H., Yeh, P. F., Lee, Y. W., Hong, S., 2016. Satellite-based assessment of Amazonian surface dryness due to deforestation. *Remote Sensing Letters* 7(1), 71-80.
- Colwell, R. N., 1956. Determining the prevalence of certain cereal crop diseases by means of aerial photography. *Hilgardia*. 26(5), 223-286.
- Coops, N. C., Wulder, M. A., Iwanicka, D., 2009. Large area monitoring with a MODIS-based Disturbance Index (DI) sensitive to annual and seasonal variations. *Remote Sensing of Environment*. 113(6), 1250-1261.
- Deery, D., Jimenez-Berni, J., Jones, H., Sirault, X., Furbank, R., 2014. Proximal remote sensing buggies and potential applications for field-based phenotyping. *Agronomy* 4(3), 349-379.
- Derring, D. W., Rouse, J. W., Haas, R. H., Schell, H. H., 1975. Measuring “forage production” of grazing units from Landsat MSS data. *Proceedings of the Tenth International Symposium of Remote Sensing of the Environment, ERIM, ANN Arbor, Michigan*, 1169-1198.
- Díaz-Varela, R. A., Rosa, R., León, L., Zarco-Tejada, P. J., 2015. High-resolution airborne UAV imagery to assess olive tree crown parameters using 3D photo reconstruction: application in breeding trials. *Remote Sensing* 7(4), 4213-4232.
- Ebitani, T., Takeuchi, Y., Nonoue, Y., Yamamoto, T., Takeuchi, K., Yano, M., 2005. Construction and evaluation of chromosome segment substitution lines carrying overlapping chromosome segments of *indica* rice cultivar ‘Kasalath’ in a genetic background of *japonica* elite cultivar ‘Koshihikari’. *Breeding Science* 55(1), 65-73.
- Edae, E. A., Byrne, P. F., Haley, S. D., Lopes, M. S., Reynolds, M. P., 2014. Genome-wide association mapping of yield and yield components of spring wheat under contrasting moisture regimes. *Theoretical and Applied Genetics* 127(4), 791-807.
- Fiorani, F., Rascher, U., Jahnke, S., Schurr, U., 2012. Imaging plants dynamics in heterogenic environments. *Current Opinion in Biotechnology* 23(2), 227-235.
- Fiorani, F., Schurr, U., 2013. Future scenarios for plant phenotyping. *Annual Reviews of Plant Biology* 64, 267-291.
- Furbank, R.T., 2009. Plant phenomics: from gene to form and function. *Functional Plant Biology* 36, v-vi.

- Furbank, R. T., Tester, M., 2011. Phenomics - technologies to relieve the phenotyping bottleneck. *Trends in Plant Science* 16(12), 635-644.
- Gamon, J. A., Field, C. B., Goulden, M. L., Griffin, K. L., Hartley, A. E., Joel, G., Peñuelas, J., Valentini, R., 1995. Relationships between NDVI, canopy structure, and photosynthesis in three Californian vegetation types. *Ecological Applications* 5(1), 28-41.
- Gao, F., Wen, W., Liu, J., Rasheed, A., Yin, G., Xia, X., Wu, X., He, Z., 2015. Genome-wide linkage mapping of QTL for yield components, plant height and yield-related physiological traits in the Chinese wheat cross Zhou 8425B/Chinese Spring. *Frontiers in Plant Science* 6, 1099.
- George, T. S., Hawes, C., Newton, A. C., McKenzie, B. M., Hallett, P. D., Valentine, T. A., 2014. Field phenotyping and long-term platforms to characterise how crop genotypes interact with soil processes and the environment. *Agronomy* 4(2), 242-278.
- Gitelson, A. A., Kaufman, Y. J., Merzlyak, M. N., 1996. Use of a green channel in remote sensing of global vegetation from EOS-MODIS. *Remote Sensing of Environment* 58(3), 289-298.
- Goward, S. N., Xue, Y., Czajkowski, K. P., 2002. Evaluating land surface moisture conditions from the remotely sensed temperature/vegetation index measurements: An exploration with the simplified simple biosphere model. *Remote Sensing of Environment* 79(2), 225-242.
- Graziani, M., Maccaferri, M., Royo, C., Salvatorelli, F., Tuberosa, R., 2014. QTL dissection of yield components and morpho-physiological traits in a durum wheat elite population tested in contrasting thermos-pluviometric conditions. *Crop and Pasture Science* 65(1), 80-95.
- Grieder, C., Hund, A., Walter, A., 2015. Image based phenotyping during winter: a powerful tool to assess wheat genetic variation in growth response to temperature. *Functional Plant Biology* 42(4), 387-396.
- Harrell, D. L., Tubaña, B. S., Walker, T. W., and Phillips, S. B., 2011. Estimating rice grain yield potential using Normalized Difference Vegetation Index. *Agronomy Journal* 103(6), 1717-1723.
- Henderson, F. M., Lewis, A. J., 1998. Principles and application of imaging radar. *Manual of Remote Sensing*, 2. John Wiley and Sons, New York.
- Henry, A., Swamy, B. P. M., Dixit, S., Torres, R. D., Batoto, T. C., Manalili, M., Anantha, M. S., Mandal, N. P., Kumar, A., 2015. Physiological mechanisms contributing to the QTL-combination effects on improved performance of IR64 rice NILs under drought. *Journal of Experimental Botany* 66(7), 1787-1799.
- Hobbs, R. J. and Mooney, H. A., 1990. *Remote sensing of biosphere functioning*, Springer-Verlag, New York.
- Honsdorf, N., March, T. J., Berger, B., Tester, M., Pillen, K., 2014. High-throughput phenotyping to

- detect drought tolerance QTL in wild barley introgression lines. *PLOS ONE* 9(5), e97047.
- Huete, A. R., 1988. A soil-adjusted vegetation index (SAVI). *Remote Sensing of Environment* 25(3), 295-309.
- Ishimura, A., Shimizu, Y., Rahimzadeh-Bajgirani, P., Omasa, K., 2011. Remote sensing of Japanese beech forest decline using an improved Temperature Vegetation Dryness Index (iTVDI). *iForest* 4, 195-199.
- Jackson, R. D., Idso, S. B., Reginato, R. J., Pinter, P. J. 1981. Canopy temperature as a crop water stress indicator. *Water Resources Research* 17(4), 1133–1138.
- Jones, H. G., Vaughan, R. A., 2010. Remote sensing of vegetation: principles, techniques, and publications. Oxford University Press, New York.
- Kajimoto, T., 1989. Aboveground biomass and litterfall of *Pinus pumila* scrubs growing on the Kiso mountain range in central Japan. *Ecological Research* 4(1), 55-69.
- Khan, M. A., Saravia, D., Munive, S., Lozano, F., Farfan, E., Eyzaguirre, R., Bonierbale, M., 2015. Multiple QTLs linked to agro-morphological and physiological traits related to drought tolerance in potato. *Plant Molecular Biology Reporter*, 33(5), 1286-1298.
- Kipp, S., Mistele, B., Baresel, P., Schmidhalter, U., 2014. High-throughput phenotyping early plant vigour of winter wheat. *European Journal of Agronomy* 52, 271-278.
- Klukas, C., Chen, D., Page, J., 2014. Integrated analysis platform: an open-source information system for high-throughput plant phenotyping. *Plant Physiology* 165(2), 506-518.
- Lambin E. F., Enrich, D., 1996. The surface temperature-vegetation index space for land cover and land-cover change analysis. *International Journal of Remote Sensing* 17(3), 463-487.
- Larcher, W., 2003. *Physiological plant ecology*. Springer-Verlag, Berlin.
- Li, X. M., Chen, X. M., Xiao, Y. G., Xia, X. C., Wang, D. S., He, Z. H., Wang, H. J., 2014. Identification of QTLs for seedling vigor in winter wheat. *Euphytica* 198(2), 199-209.
- Li, X. M., He, Z. H., Xiao, Y. G., Xia, X. C., Trethowan, R., Wang, H. J., Chen, X. M., 2015. QTL mapping for leaf senescence-related traits in common wheat under limited and full irrigation. *Euphytica* 203(3), 569-582.
- Li, Y., Chen, D., Walker, C. N., Angus, J. F., 2010. Estimating the nitrogen status of crops using a digital camera. *Field Crops Research* 118(3), 221-227.
- Liebisch, F., Kirchgessner, N., Schneider, D., Walter, A., Hund, A., 2015. Remote, aerial phenotyping of maize traits with a mobile multi-sensor approach. *Plant Methods* 11, 9
- Lorieux, M., 2005. CSSL Finder: a free program for managing introgression lines,

<http://mapdisto.free.fr/>. 2015 年 12 月 15 日確認

- Lu, Y., Xu, J., Yuan, Z., Hao, Z., Xie, C., Li, X., Shah, T., Lan, H., Zhang, S., Rong, T., Xu, Y., 2012. Comparative LD mapping using single SNPs and haplotypes identifies QTL for plant height and biomass as secondary traits of drought tolerance in maize. *Molecular Breeding* 30(1), 407-418.
- Mausser, W., Schädlich, S. 1998. Modeling the spatial distribution of evapotranspiration on different scales using remote sensing data. *Journal of Hydrology* 212–213, 250–267.
- Merewitz, E. B., Belanger, F. C., Warnke, S., E., Huang, B., 2012. Identification of quantitative trait loci linked to drought tolerance in a colonial × creeping bentgrass hybrid population. *Crop Science* 52(4), 1891-1901.
- Merewitz, E., Belanger, F., Warnke, S., Huang, B., Bonos, S., 2014. Quantitative trait loci associated with drought tolerance in creeping bentgrass. *Crop Science* 54(5), 2314-2324.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Moran, M. S., Clarke, T. R., Inoue, Y., Vidal, A., 1994. Estimating crop water deficit using the relation between surface-air temperature and spectral vegetation index. *Remote Sensing of Environment* 49(3), 246-263.
- Mosleh, M. K., Hassan, Q. K., Chowdhury, E. H., 2015. Application of remote sensors in mapping rice area and forecasting its production: a review. *Sensors* 15(1), 769-791.
- Naito, H., Rahimzadeh-Bajigiran, P., Shimizu, Y., Hosoi, F., Omasa, K., 2012. Summer-season differences in NDVI and iTVDI among vegetation cover types in Lake Mashu, Hokkaido, Japan using Landsat TM data. *Environmental Control in Biology* 50(2), 163-171.
- Nemani, R., Pierce, L., Running, S., Goward, S., 1993. Developing satellite-derived estimates of surface moisture status. *Journal of Applied Meteorology* 32(3), 548-557.
- Ogawa, S., Selvaraj, M. G., Fernando, A. J., Lorieux, M., Ishitani, M., McCouch, S., Arbelaez, J. D., 2014a. N- and P- mediated seminal root elongation response in rice seedlings. *Plant and Soil* 375(1), 303-315.
- Ogawa, S., Valencia, M. O., Ishitani, M., Selvaraj, M. G., 2014b. Root system architecture variation in response to different NH₄⁺ concentrations and its association with nitrogen-deficient tolerance traits in rice. *Acta Physiologiae Plantarum*, 36(9), 2361-2372.
- Ogawa, S., Valencia, M. O., Lorieux, M., Arbelaez, J. D., McCouch, S., Ishitani, M., Selvaraj, M. G., 2016. Identification of QTLs associated with agronomic performance under nitrogen-deficient conditions using chromosome segment substitution lines of a wild rice relative; *Oryza*

rufipogon. Acta Physiologiae Plantarum (in press).

- Omasa, K., Hashimoto, Y., Aiga, I., 1981. A quantitative analysis of the relationships between SO₂ or NO₂ sorption and their acute effects on plant leaves using image instrumentation. Environment Control in Biology 19(2): 59-67.
- Omasa, K., 1990. Image instrumentation methods of plant analysis. In: Linskens, H.F., Jackson, J.F. (Eds.) Modern methods of plant analysis. Springer-Verlag, Berlin, 203-243.
- Omasa, K., Saji, H., Youssefian, S., Kondo, N., 2002. Air pollution and plant biotechnology. Springer-Verlag, Tokyo.
- Omasa, K., 2006. Image Sensing and Phytobiological Information. In: CIGR – The International Commission of Agricultural Engineering. (Eds.) CIGR Handbook of Agricultural Engineering. ASABE, Tsukuba, 217-231.
- Omasa, K., Hosoi, F., Konishi, A., 2007. 3D lidar imaging for detecting and understanding plant responses and canopy structure. Journal of Experimental Botany 58(4), 881-898.
- Paprocki, A., Sirault, X., Berry, S., Furbank, R., Fripp, J., 2012. A novel mesh processing based technique for 3D plant analysis. BMC Plant Biology 12, 63.
- Pauli, D., Andrade-Sanchez, P., Carmo-Silva, A. E., Gazave, E., French, A. N., Heun, J., Hunsaker, D. J., Lipka, A. E., Setter, T. L., Strand, R. J., Thorp, K. R., Wang, S., White, J. W., Gore, M. A., 2016. Field-based high throughput plant phenotyping reveals the temporal patterns of quantitative trait loci associated with stress-responsive traits in cotton. G3-Genes Genomes Genetics (in press).
- Perry, C. Jr., Lautenschlager, L. F., 1984. Functional equivalence of spectral vegetation indices. Remote Sensing of Environment 14(1-3), 169-182.
- Pingali, P. L., 2012. Green Revolution: Impacts, limits, and the path ahead. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 109(31), 12302-12308.
- Pinto, R. S., Reynolds, M. P., Mathews, K. L., McIntyre, C. L., Olivares-Villegas, J., Capman, S. C., 2010. Heat and drought adaptive QTL in a wheat population designed to minimize confounding agronomic effects. Theoretical and Applied Genetics 121(6), 1001-1021.
- Qi J., Chehbouni, A., Huete, A. R., Kerr, Y. H., Sorooshian, A., 1994. A modified soil adjusted vegetation index. Remote Sensing of Environment, 48(2), 119-126.
- Rahimzadeh-Bajgiran, P., Shimizu, Y., Hosoi, F., Omasa, K., 2009. MODIS vegetation and water indices for drought assessment in semi-arid ecosystem of Iran. Journal of Agricultural Meteorology 65(4), 349-355.

- Rahimzadeh-Bajgiran, P., Omasa, K., Shimizu, Y., 2012. Comparative evaluation of the Vegetation Dryness Index (VDI), the Temperature Vegetation Dryness Index (TVDI) and the improved Temperature Vegetation Dryness Index (iTVDI) for water stress detection in semi-arid regions of Iran. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 68, 1-12.
- Raun, W. R., Solie, J. B., Johnson, G. V., Stone, M. L., Lukina, E. V., Thomason, W. E., Schepers, J.S., 2001. In-season prediction of potential grain yield in winter wheat using canopy reflectance. *Agronomy Journal* 93(1), 131-138.
- Richardson, A. J., Wiegand, C. L., 1977. Distinguishing vegetation from soil background information. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 43(12), 1541-1552.
- Rouse, J. W., Haas, R. H., Schell, J. A., Deering, D. W., Harlan J. C., 1974. Monitoring the vernal advancement and retrogradation (greenwave effect) of natural vegetation. NASA/GSFC Final report, Greenbelt, MD, USA.
- Sakai T., Akiyama T., 2005. Quantifying the spatio-temporal variability of net primary production of the understory species, *Sasa senanensis*, using multipoint measuring techniques. *Agricultural and Forest Meteorology* 134(1-4), 60-69.
- Sakamoto, T., Shibayama, M., Kimura, A., Takada, E., 2011. Assessment of digital camera-derived vegetation indices in quantitative monitoring of seasonal rice growth. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 66(6), 872-882.
- Sakamoto, T., Gitelson, A. A., Nguy-Robertson, A. L., Arkebauer, T. J., Wardlow, B. D., Suyker, A. E., Verma, S. B., Shibayama, M., 2012. An alternative method using digital cameras for continuous monitoring of crop status. *Agricultural and Forest Meteorology* 154-155, 113-126.
- Sandholt, I., Rasmussen, K., Andersen, J., 2002, A simple interpretation of the surface temperature/vegetation index space for assessment of surface moisture status. *Remote Sensing of Environment* 79(2-3), 213-224.
- Sankaran, S., Khot, L. R., Espinoza, C. Z., Jarolmasjed, S., Sathuvalli, V. R., Vandemark, G. J., Miklas, P. N., Carter, A. H., Pumphrey, M. O., Knowles, N. R., Pavek, M. J., 2015. Low-altitude, high-resolution aerial imaging systems for row and field crop phenotyping: A review. *European Journal of Agronomy* 70, 112-123.
- Shibayama, M., Sakamoto, T., Takada, E., Inoue, A., Morita, K., Takahashi, W., Kimura, A., 2009. Continuous monitoring of visible and near-infrared band reflectance from a rice paddy for determining nitrogen uptake using digital cameras. *Plant Production Science* 12(3), 293-306.
- Shibayama, M., Sakamoto, T., Takada, E., Inoue, A., Morita, K., Takahashi, W., Kimura, A., 2011. Estimating paddy rice leaf area index with fixed point continuous observation of near infrared

- reflectance using a calibrated digital camera. *Plant Production Science* 14(1), 30-46.
- Shibayama, M., Sakamoto, T., Takada, E., Inoue, A., Morita, K., Yamaguchi, T., Takahashi, W., Kimura, A., 2012. Estimating rice leaf greenness (SPAD) using fixed-point continuous observations of visible red and near infrared narrow-band digital images. *Plant Production Science* 15(4), 293-309.
- Silleos, N. G., Alexamdridis, T. K., Ioannis, Z. G., Perakis, K., 2006. Vegetation Indices: advances made in biomass estimation and vegetation monitoring in the last 30 years. *Geocarto International* 21(4), 21-28.
- Smith, R. C. G., Choudhury, B. J., 1991. Analysis of normalized difference and surface temperature observations over southeastern Australia. *International Journal of Remote Sensing* 12(10), 2021-2044.
- Son, N. T., Chen, C. F., Chen, C. R., Chang, L. Y., Minh, V. Q., 2012. Monitoring agricultural drought in the Lower Mekong Basin using MODIS NDVI and land surface temperature data. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 18, 417-427.
- Sumida, A., Nakai, T., Yamada, M., Ono, K., Uemura, S., Hara, T., 2009. Ground-based estimation of leaf area index and vertical distribution of leaf area density in a *Betula ermanii* forest. *Silva Fennica* 43(5), 799-816.
- Svensgaard, J., Roitsch, T., Christensen, S., 2014. Development of a mobile multispectral imaging platforms for precise field phenotyping. *Agronomy* 4(3), 322-336.
- Swain K. C., Thomson, S. J., Jayasuriya, H. P. W., 2010. Adoption of an unmanned helicopter for low-altitude remote sensing to estimate yield and total biomass of a rice crop. *Transactions of the ASABE* 53(1), 21-27.
- Tao, T., Shimizu, Y., Omasa, K., 2015. Differences in NDVI and iTVDI among various land cover types in Kanto region, Japan. *Eco-Engineering* 27(4), 111-116.
- Tubaña, B., Harrell, D., Walker, T., Teboh, J., Lofton, J., Kanke, Y., Phillips, S., 2011. Relationships of spectral vegetation indices with rice biomass and grain yield at different sensor view angles. *Agronomy Journal* 103(5), 1405-1413.
- Thomson, M. J., Zhao, K., Wright, M., McNally, K. L., Rey, J., Tung, C. W., Reynolds, A., Scheffler, B., Eizeng, G., McClung, A., Kim, H., Ismail, A. M., Ocampo, M., Mojica, C., Reveche, M. Y., Dilla-Ermita, C. J., Mauleon, R., Leung, H., Bustamante, C., McCouch, S., 2012. High-throughput single nucleotide polymorphism genotyping for breeding applications in rice using the BeadXpress platform. *Molecular Breeding* 29(4), 875-886.
- Tsaftaris, S. A., Noutsos, C., 2009. Plant phenotyping with low cost digital cameras and image

- analytics. In: Athanasiadis, I. N., Mitkas, P. A., Rizzoli, A. E., Marx Gómez, J. (Eds.), *Information Technologies in Environmental Engineering*. Springer-Verlag, Berlin, 238-251.
- Tucker, C. J., 1979. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment* 8(2), 127-150.
- Vadez, V., Kholová, J., Hummel, G., Zhokhavets, U., Gupta, S. K., Hash, C. T., 2015. LeasyScan: a novel concept combining 3D imaging and lysimetry for high-throughput phenotyping of traits controlling plant water budget. *Journal of Experimental Botany* 66(18), 5581-5593.
- Verbesselt, J., Somers, B., Lhermitte, S., Jonckheere, I., Aardt, J., Coppin, P., 2007. Monitoring herbaceous fuel moisture content with SPOT VEGETATION time-series for fire risk prediction in savanna ecosystems. *Remote Sensing of Environment* 108(4), 357-368.
- Virlet, N., Costes, E., Martinez, S., Kelner, J. J., Regnard, J. L., 2015. Multispectral airborne imagery in the field reveals genetic determinisms of morphological and transpiration traits of an apple tree hybrid population in response to water deficit. *Journal of Experimental Botany* 66(18), 5453-5465.
- Wang, Y., Wang, D., Zhang, G., Wang, J., 2013. Estimating nitrogen status of rice using the image segmentation of G-R thresholding method. *Field Crops Research* 149(1), 33-39.
- Wang, Y., Wang, D., Shi, P., Omasa, K., 2014. Estimating rice chlorophyll content and leaf nitrogen concentration with a digital still color camera under natural light. *Plant Methods* 10, 36.
- White, J. W., Andrade-Sanchez, P., Gore, M. A., Bronson, K. F., Coffelt, T. A., Conley, M. M., Feldmann, K. A., French, A. N., Heun, J. T., Hunsaker, D. J., 2012. Field-based phenomics for plant genetics research. *Field Crops Research* 133(11), 101-112.
- White, J. W., Conley, M. M., 2013. A flexible, low-cost cart for proximal sensing. *Crop Science* 53(4), 1646-1649.
- Wissuwa, M., Yano, M., Ae, N., 1998. Mapping of QTLs for phosphorus-deficiency tolerance in rice (*Oryza Sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 97(5), 777-783.
- Yang, W., Duan, L., Chen, G., Xiong, L., Liu, Q., 2013. Plant phenomics and high-throughput phenotyping: accelerating rice functional genomics using multidisciplinary technologies. *Current Opinion in Plant Biology* 16(2), 180-187.
- Zaman-Allah, M., Vergara, O., Araus, J. L., Tarekegne, A., Magorokosho, C., Zarco-Tejada, P. J., Hornero, A., Albà A. H., Das, B., Craufurd, P., Olsen, M., Prasanna, B. M., Cairns, J., 2015. Unmanned aerial platform-based multi-spectral imaging for field phenotyping of maize. *Plant Methods* 11, 35.
- Zhou, S., Zhu, M., Wang, F., Huang, J., Wang, G., 2013. Mapping of QTLs for yield and its

- components in a rice recombinant inbred line population. *Pakistan Journal of Botany* 45(1), 183-189.
- 秋山 侃, 富久尾 歩, 平野 聡, 石塚 直樹, 小川 茂男, 岡本 勝男, 齊藤 元也, 内田 諭, 山元 由紀代, 吉迫 宏, 瑞慶村 知佳, 2007, 農業リモートセンシング・ハンドブック, システム農学会, 茨城
- 石村 彰大, 2012, 衛星リモートセンシングによる森林衰退評価のための指標開発とその適用. 東京大学大学院農学生命科学研究科生物・環境工学専攻, 修士論文.
- 浦野 豊, 石谷 学, 大政 謙次, 2015, インターネットを利用した農場モニタリングシステム, 「閉鎖生態系・生態工学ハンドブック (生態工学会出版 企画委員会編)」, アドスリー, 東京, 392-398.
- 大政 謙次, 安保 文彰, 相賀 一郎, 橋本 康, 1981, 大気汚染環境下の植物の画像計測 - 熱赤外画像に含まれる生体情報の定量化について -, 計測自動制御学会論文集 17(6), 657-663.
- 大政 謙次, 近藤 矩朗, 井上 頼直, 1988, 植物の計測と診断, 朝倉書店, 東京.
- 大政 謙次, 田島 彰, 宮坂 佳代子, 1990, サーモグラフィによる街路樹 (仙台市ケヤキ並木) の診断, 農業気象 45(4), 271-275.
- 大政 謙次, 清水 英幸, 小川 和雄, 増喜 彰久, 1993, サーモグラフィ装置によるヘリコプターからの樹木の診断, 生物環境調節 31(3), 161-168.
- 大政 謙次, 小西 充洋, 細井 文樹, 2007, 農業・環境分野におけるイメージング情報の多角的利用, 「農業・環境分野における先端的画像情報利用-ファイトイメージングからリモートセンシングまで- (大政謙次 編著)」, 社団法人 農業電化協会, 東京, 10-11.
- 大政 謙次, 2012, 環境科学と「生物環境調節」, 植物環境工学 24(3), 142-149..
- 大政 謙次, 2016, 植物機能リモートセンシングとフェノミクス研究への展開, 学術の動向 21(2), (印刷中) .
- 加藤 正人, 2007, 改訂 森林リモートセンシング - 基礎から応用まで -, 日本林業調査会, 東京
- 神野 明香, 2006, 地球観測衛星"QuickBird"の光学系データ NDVI を利用した落葉樹の分類に関する基礎研究. 高知工科大学物質・環境システム工学科, 卒業論文.
- 神戸 崇, 2009, イネにおける染色体断片置換系統群 (CSSL) および戻し交配後代を用いた有用表現形質に関する量的形質遺伝子座 (QTL) 解析. 東京大学大学院農学生命科学研究科, 博士論文.

- 北 裕弥, 2012, Landsat データを用いた赤城山における森林衰退のモニタリング. 東京大学農学部生物・環境工学専修, 卒業論文.
- 小池 孝良, 北尾 光俊, 渡辺 誠, 2011, ダケカンバの生長特性 - 対流圏オゾンによる成長阻害の可能性 -, 北方林業 63(2), 36-38.
- 清水 庸, 盧 珊, 大政 謙次, 2007, 植生機能のリモートセンシング, 「農業・環境分野における先端的画像情報利用-ファイトイメージングからリモートセンシングまで- (大政 謙次 編著)」, 社団法人 農業電化協会, 東京, 115-125.
- 清水 庸, 石村 彰大, 大政 謙次, 2011, リモートセンシングによる植生衰退状況のモニタリング, 遺伝 65(2): 65-70.
- 張 長平, 2001, 地理情報システムを用いた空間データ分析. 古今書院, 東京
- 堤 利夫, 1989, 森林生態学, 朝倉書店, 東京
- 恒川 篤史, 2005, 緑地環境のモニタリングと評価, 朝倉書店, 東京, 121-134.
- 内藤 裕貴, 細井 文樹, 大政 謙次, 2014, 気象リスク適応のためのリモートモニタリング, 「スマート農業 -農業・農村のイノベーションとサステナビリティ- (農業情報学会 編)」, 農林統計出版, 東京, 373-375.
- 内藤 裕貴, 清水 庸, 大政 謙次, 2015, 分光反射と温度情報を用いた植生リモートセンシング, 「閉鎖生態系・生態工学ハンドブック (生態工学会出版 企画委員会編)」, アドスリー, 東京, 379-385.
- 日本農業気象学会, 1997, 新編 農業気象学用語解説集 - 生物生産と環境の科学 -, 日本農業気象学会, 東京.
- 松田 真典, 保坂 幸男, 大政 謙次, 2010, 機能リモートセンシングによる穀類の品質管理, 遺伝 64(2): 81-86.
- リモート・センシング技術センター, 2015, 衛星総覧, <https://www.restec.or.jp/satellite>, 2015年12月15日確認

付録

I. 植物群落を対象とした温度指標

「1.3.1 植物群落の蒸発散指標に関する研究」で紹介した、植物群落を対象とした温度指標 4 指標 (CWSI, WDI, TVDI, iTVDI) について、既往研究のレビュー (清水ほか, 2011; 内藤ほか, 2015) をもとに、順に説明する。

作物水ストレス指標 (CWSI, Crop Water Stress Index)

CWSI は、Jackson et al. (1981) によって、圃場における農作物の水ストレス診断のために提案された指標である。CWSI の導出において、中心となる考え方は、式 A1.1 に示すとおり、可能 (最大の) 蒸発散速度 $E_{\Gamma p}$ に対する実際の蒸発散速度 E_{Γ} の比である。

$$CWSI = 1 - \frac{\lambda E_{\Gamma}}{\lambda E_{\Gamma p}} = \frac{(T_s - T_a) - (T_s - T_a)_{\min}}{(T_s - T_a)_{\max} - (T_s - T_a)_{\min}} \quad (\text{式 A1.1})$$

このとき、 λ は水の蒸発潜熱、 $E_{\Gamma p}$ は可能蒸発散速度、 E_{Γ} は実際の蒸発散速度である。水ストレスを受けた植生は、蒸散速度が低下するため、CWSI の値は 1 に近づくことになる。この指標は可能蒸発散速度と比較することによって、実際の蒸発散の程度を相対値として表現している。また、蒸発散速度の比は地表面のエネルギー収支式から、「植生 (地表面) の温度 T_s 」と「大気 (気) の温度 T_a 」の差 ($T_s - T_a$) を変数とした式に置きかえることができる (式 A1.1)。下添え字の \max と \min はそれぞれ、 $T_s - T_a$ の最大値と最小値を示す。

水分欠損指標 (WDI, Water Deficit Index)

CWSI の導出では、植生が地面を全て覆っている (背景の土壌が見えない) ことを前提条件としている。WDI は、植生指標 (SAVI) を利用して、土壌が見える状態において取得された地表面温度でも、植物の蒸発散速度を評価できるように、CWSI の考え方を拡張したものである (Moran et al., 1994)。図 A1-1 に、横軸を植被率 (植生の被覆が占める比率)、縦軸を地表面温度から気温を差し引いた値 ($T_s - T_a$) と設定した場合に描かれる台形状のかたちを示す。台形の各頂点 P、Q、V、W は、それぞれ、「十分に灌水された植物」、「水ストレスのかかった植物」、「十分に灌水された土壌」、そして「乾燥した土壌」を示している。CWSI は、地表面温度の測定時に土壌が見えていないとき、すなわち、横軸の植被率が 1.0 のときのみを対象と

している。P 点における $T_s - T_a$ の値は可能蒸発散速度を示すときの値であるため、 $T_s - T_a$ の最小値を示し、反対に Q 点では $T_s - T_a$ の最大値を示す。 $T_s - T_a$ の観測値が R 点のとき、R 点の CWSI は次のように示すことができる。

$$CWSI = 1 - \frac{RQ}{PQ} = \frac{PR}{PQ} \quad (\text{式 A1.2})$$

RQ、PQ、PR は各線分の長さを示す。

WDI は、ある植物の量のもとで、可能蒸発散速度に対する実際の蒸発散速度を比較することから、植被率が 1.0 未満でも適用可能である。図 A1-1 の C 点は、植被率が 0.4 のときを例として示し、C 点における WDI は次のように示すことができる。

$$WDI = 1 - \frac{CB}{AB} = \frac{AC}{AB} \quad (\text{式 A1.3})$$

CB、AB、AC は各線分の長さを示す。

なお、図中の各頂点 P、Q、V、W の 4 点は、純放射量や水蒸気輸送に関する空力的抵抗、風速など、圃場における多くの観測データを使用して算出することになる。また線分 VP と線分 WQ は、植被率を変数とする一次式によって、それぞれ算出可能であるため、C 点における WDI 算出に必要な点 A と点 B はそれらの一次式から求めることができる。

温度-植生乾燥指標 (TVDI/iTVDI, Temperature-Vegetation Dryness Index)

衛星リモートセンシングデータを利用し、山岳地など、広域における植生や土壌の水分状態のモニタリングをおこなう場合、図 2 の 4 つの頂点 (P、Q、V、W) を求めるために必要となる多くの観測データを正確に求めることは難しい。TVDI (Sandholt et al., 2002) や、iTVDI (Rahimzadeh-Bajgiran et al., 2012) は WDI の考え方を利用し、リモートセンシングでの実利用を考慮した指標である。iTVDI の場合、具体的には、①対象地域にてリモートセンシングにより取得された地表面温度 (T_s) と植生指標 (NDVI) の 2 つの画像データと、②対象地域内の気象観測所において記録された気温データを空間補間・標高補正することによって作成した気温 (T_a) の画像データ、を使い、図 2 のように、 $T_s - T_a$ を縦軸に、植生被覆率 (NDVI) を横軸に設定し、画像データの各ピクセルをサンプルとして散布図を描く。そして図 A1-1 における 4 つの頂点 P、Q、V、W を、多くの観測データを使って算出する代わりに、散布図の外縁部の点群から、線分 VP と線分 WQ の代理となる 2 つの直線を推定することによって、各植生被覆率のもとでの iTVDI を算出している。なお、

TVDI の場合、気温 (T_a) の画像データを使用しておらず、温度の情報は地表面温度 (T_s) のみである。したがって、標高差の大きい地域など、対象地域内に気温の差がある場合には正しい推定はできず、適用可能な対象地域の範囲は限定される。

参考文献

Jackson, R. D., Idso, S. B., Reginato, R. J., Pinter, P. J. 1981. Canopy temperature as a crop water stress indicator. *Water Resources Research* 17(4), 1133–1138.

Moran, M. S., Clarke, T. R., Inoue, Y., Vidal, A., 1994. Estimating crop water deficit using the relation between surface-air temperature and spectral vegetation index. *Remote Sensing of Environment* 49(3), 246-263.

Rahimzadeh-Bajgiran, P., Omasa, K., Shimizu, Y., 2012. Comparative evaluation of the Vegetation Dryness Index (VDI), the Temperature Vegetation Dryness Index (TVDI) and the improved Temperature Vegetation Dryness Index (iTVDI) for water stress detection in semi-arid regions of Iran. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 68, 1-12.

Sandholt, I., Rasmussen, K., Andersen, J., 2002, A simple interpretation of the surface temperature/vegetation index space for assessment of surface moisture status. *Remote Sensing of Environment* 79(2-3), 213-224.

清水 庸, 石村 彰大, 大政 謙次, 2011, リモートセンシングによる植生衰退状況のモニタリング, *遺伝* 65(2): 65-70.

内藤 裕貴, 清水 庸, 大政 謙次, 2015, 分光反射と温度情報を用いた植生リモートセンシング, 「閉鎖生態系・生態工学ハンドブック (生態工学会出版 企画委員会編)」, アドスリー, 東京, 379-385.

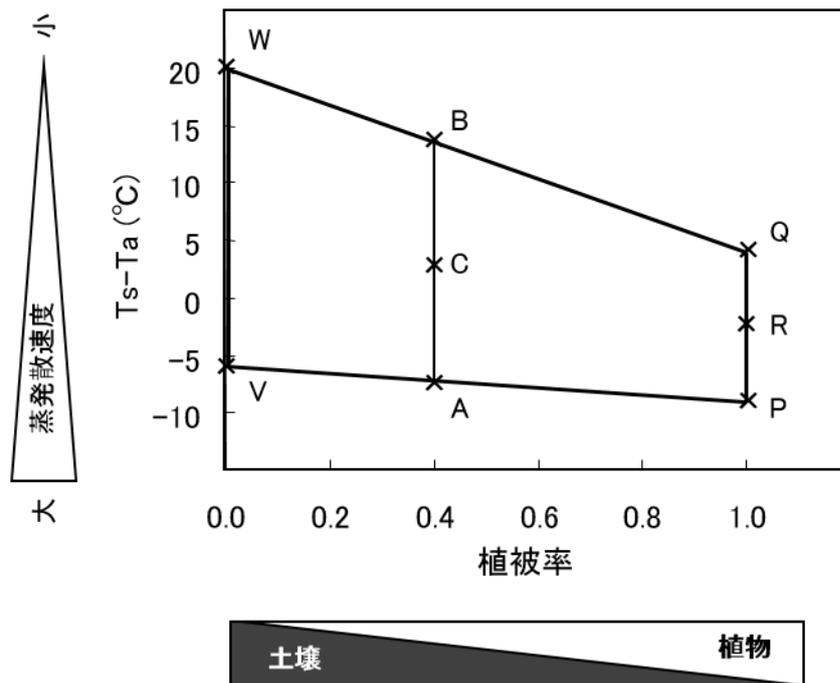


図 A1-1 : WDI 算出のための温度差 ($T_s - T_a$) v.s. 植被率の特徴空間の概略図

II. 植物群落優占種に関する説明

第2章の解析では、環境省生物多様性センターが実施した第6回自然環境保全基礎調査成果の植生図を用いて、全14種の植物群落優占種を使用した。各植物群落の優占種の違いについて、生物多様性センターの統一凡例一覧表 (<http://gis.biodic.go.jp/webgis/sc-016.html>) の内容を抜粋して、以下に表記する。

優占種1：コケモモ－ハイマツ群集

高山や高緯度地方の山地に広範囲にみられる常緑針葉樹低木群落。ハイマツが優占し、キバナシャクナゲ、コガネイチゴ等が混生する。積雪の比較的少ない風衝側斜面や尾根部で発達する。北海道から本州（福井県白山以北）に分布する。

優占種2：ササ群落（自然植生）

コケモモトウヒクラス域のうち、おもに山頂部や尾根筋の風衝地、谷筋のなだれ地や崩壊地に成立するササ群落。日本海側ではチシマザサを中心に、クマイザサ、チマキザサ、オオバザサ等、太平洋側ではミヤコザサ等が優占し、多種のササ類の群落が一括されている。日本海側多雪地に多く、風背側斜面、なだれ地、積雪の残る場所、湿原周辺等にもみられる。なお、風衝地やなだれ地で人為の加わり方の判断が難しい場合は、自然植生として区分する。

優占種3：ササ群落（二次草原）

ブナクラス域における山地の伐採跡地や山火事跡地に成立する二次草原。太平洋側ではエゾミヤコザサ、ミヤコザサ、スズタケ、日本海側ではチシマザサ、クマイザサ、チマキザサの群落が広範囲でみられ、他にハコネダケ、イブキザサ、チュウゴクザサ等の群落があり、これらがササ群落として一括されている。風衝地や残雪のある場所では持続群落となる場合があるので、人為の加わり方の判断が難しい場合は自然植生として区分する。

優占種4：ササーダケカンバ群落

本州のコケモモトウヒクラス域からブナクラス域上部に成立する落葉広葉樹の自然低木林。ダケカンバが優占し、林床にチシマザサが密生することを特徴とする。高山山頂や溪谷斜面上部のなだれ地等に広くみられるが、日本海側では南・西向きに融雪がやや遅い斜面やなだれの少ないところでよく発達する。ミドリユキザサーダケカンバ群団の低海拔で

積雪量の少ないところに分布する。

優占種 5：ダケカンバ群落（二次林）

コケモモートウヒクラス域における伐採地、山火事跡地等に再生した落葉広葉樹の高木二次林。ダケカンバ、ウダイカンバ等が優占する。

優占種 6：ダケカンバーエゾマツ群落

北海道のコケモモートウヒクラス域に分布する常緑針葉樹、落葉広葉樹の混交する高木林。エゾマツ、ダケカンバが混生する。針葉樹林帯（エゾマツートドマツ群集）とダケカンバ帯（ササードケカンバ群落等）との移行帯の植生である。

優占種 7：エゾマツートドマツ群集

北海道のコケモモートウヒクラス域に分布する常緑針葉樹の高木林。エゾマツ、トドマツが優占し、ダケカンバ、エゾイタヤ等がわずかに混生する。山岳地の中庸な立地に気候的極相林として発達する。北海道の石狩低地帯以北に分布する。

優占種 8：トドマツ植林

常緑針葉樹のトドマツの植林。トドマツは北海道全域に自生し、北海道の標高 1000m 以下に広く植栽されている。

優占種 9：アカエゾマツ植林

常緑針葉樹のアカエゾマツの植林。アカエゾマツは北海道全域と本州（早池峰山）に自生し、岩角地、湿原、砂丘等の特殊立地に群落を形成する。北海道では広く植栽されている。

優占種 10：カラマツ植林

落葉針葉樹のカラマツの植林。カラマツは本州中部の火山性崩壊地、河辺等に自生する。高冷に対する抵抗性が高いため北海道から九州まで高海拔地を主に広く植栽されている。

優占種 11：トドマツーミズナラ群落

北海道の黒松内低地以北の地域において、ブナの分布しないブナクラス域の山地や丘陵地に成立する針広混交林。ミズナラ、エゾイタヤ等の落葉広葉樹に常緑針葉樹のトドマツが30～70%の割合で混生する。道央では山地上部を中心に成立し、道東や道北では低地の乾燥しやすい南向き斜面を中心に成立している。道央では針葉樹が択伐されたために生育域が減少している。

優占種 12： エゾイタヤ－ミズナラ群落

ブナが分布しない北海道の黒松内低地以北を中心に分布する、ブナクラス域の山地および丘陵地の落葉広葉樹林。シナノキ、エゾイタヤ、ミズナラ、ヤチダモ等の落葉広葉樹が多数生育するが明瞭な優占種がなく、常緑針葉樹のトドマツが低被度で混生する。生育域の標高や立地が地域により異なる。伐採や針葉樹の択伐等人為的影響を受けた結果、他の群落から退行したものも多く、群落の区分は明瞭でない。針葉樹が択伐された場所では、大径木の樹木群の間にササが繁茂する安定した森林構造を失ったものがみられる。また、伐採の回数が少ない場所では、組成、相観とも自然林に近くなるまで回復したものもある。

優占種 13： シラカンバーミズナラ群落

ブナクラス域において、北海道の黒松内低地以北に分布する針広混交林域の二次林。高さは時に10m以上に達する。シラカンバ、ウダイカンバ、ケヤマハンノキ等先駆植物が混生する林分、林冠が平滑な林分、小径木が密生する若い林分、昔の植生図で伐採跡地だったところ等、二次林と明瞭に判断できるものを抽出する。

優占種 14： ハルニレ群落

ブナクラス域の山地溪畔や沖積地等に成立する落葉広葉樹の湿性林。ハルニレが優占し、ミズナラ、ヤチダモ等が混生する。草本層には大型の広葉草本植物が多数生育する。湿地のハンノキ－ヤチダモ群集に比べ適潤な立地に成立する。

III. 効果量の検討

第2章では、植生指標 NDVI と蒸発散指標 iTVDI の値が、植物群落の優占種の間で、統計的有意差があることが確かめられた。ただし、今回の解析では、各植物群落の標本数(サンプル数)が1000から70000程度と比較的大きいため(表2-5)、危険率 p 値が小さくなる傾向になり、統計的有意差が得られやすい条件であったと言える(水本と竹内, 2010)。そのため、標本数に依存しない指標である効果量(effect size)についても検討し、結果の解釈を行った。

今回は多重比較における群間平均値の差を標準化した効果量として用いられる、Cohen's d を使用した(Cohen, 1992)。Cohen's d は以下の式で定義される。

$$d = \frac{m_1 - m_2}{\sqrt{\frac{s_1^2 + s_2^2}{2}}} \quad (\text{式 A3.1})$$

ここで m_1 、 m_2 、 s_1 、 s_2 、はそれぞれ、群1の平均値、群2の平均値、群1の標準偏差、群2の標準偏差を示している。効果量 d の値が大きいほど、標準偏差を単位として、群間の平均値の差が大きいことを表している。Cohenによれば、 d の値の目安として、0.2以上で効果量は小(small)、0.5以上で効果量は中(medium)、0.2以上で効果量は大(large)、である。表A3-1、表A3-2では、NDVIとiTVDIについて、優占種間の効果量 d の値を示している。なお、表中の効果量 d は、全て絶対値で表示している。

結果、NDVIとiTVDIの効果量を比較すると、NDVIに比べてiTVDIの方が全体として効果量が大きく、実質的により大きな平均値の差があったことが示された。そして、NDVI・iTVDIの効果量は、第2章で行った考察の傾向と一致していた。

NDVIに着目すると、「低木・草本」グループと「ダケカンバ・高木」グループとの間に、効果量中ないし大の差が認められた。さらに、各グループ内では、効果量は小さいしそれ以下であり、種間の差が認められず、平均値が同程度であったことが示された。ただし、例外として、高木のうちカラマツ植林およびハルニレ群落は「低木・草本」との間で効果量中ほどの差は認められなかった。

一方、iTVDIに着目すると、こちらも第2章の考察同様「低木・草本」、「ダケカンバ」、「高木」グループの間で効果量大の差が認められた。各グループに着目すると、「低木・草本」グループでは、低木と草本の間に効果量大の差が認められ、実質的に両分類の間で差があったことが示された。また、「ダケカンバ」「高木」グループはともに、グループ内の効果量は小さいしそれ以下であり、種間でiTVDIの平均値が同程度であったと言える。ただし、例外として、高木のなかでハルニレ群落のみが高木のお他種との間で効果量中の差を示した。この結果は、効果量の面からも、

ハルニレ群落が他の高木と比べて iTVDI が低く、蒸発散速度が高かった結果を示したと言える。また、草本のササ群落（二次草原）とダケカンバとの間では、統計的有意差は確認されたものの、効果量としての差は示されなかった。

これらの結果を踏まえ、以下の二つの結論を得た。一つ目に、「低木」「草本」「ダケカンバ」「高木」それぞれのグループ内では、優占種間で、統計的有意差が示されていたが、効果量では中以上の差が示されず、グループ内の種間は同程度の平均値であった（ただし、ササ（二次草原）、カラマツ植林、ハルニレ群落の例外を除く）。二つ目として、「低木」「草本」「ダケカンバ」「高木」それぞれのグループの間の差に関して、効果量で示された傾向は、統計的有意差をもとにした第2章の傾向とほぼ一致した。これらの結論から、第2章の考察を裏付ける形で、解析の妥当性が示されたと言える。

参考文献

Cohen, J., 1992. A power primer. *Psychological Bulletin* 112(1), 155-159.

水本 篤, 竹内 理, 2010, 効果量と検定力分析入門 ―統計的検定を正しく使うために―, 外国語教育メディア学会 (LET) 関西支部 メソドロジー研究部会 2010 年度報告論集, 47-73.

表 A3-1 優占種間の NDVI 平均値の効果量 *d*

NDVI	低木			草本			ダケカンバ			高木				
	コケモモーハイマツ群集	ササ群落(自然植生)	ササ群落(二次草原)	ササーダケカンバ群落	ダケカンバ群落(二次林)	ダケカンバーエゾマツ群落	エゾマツートドマツ群集	トドマツ植林	アカエゾマツ植林	カラマツ植林	トドマツーミズナラ群落	エゾイタヤーミズナラ群落	シラカンバーミズナラ群落	ハルニレ群落
低木	コケモモーハイマツ群集	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
草本	ササ群落(自然植生)	0.26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	ササ群落(二次草原)	0.06	0.17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ダケカンバ	ササーダケカンバ群落	0.75†	0.52†	0.63†	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	ダケカンバ群落(二次林)	0.97‡	0.70†	0.79†	0.07	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	ダケカンバーエゾマツ群落	1.06‡	0.78†	0.85‡	0.10	0.04	-	-	-	-	-	-	-	-
高木	エゾマツートドマツ群集	0.62†	0.41	0.52†	0.05	0.13	0.16	-	-	-	-	-	-	-
	トドマツ植林	1.25‡	1.00‡	1.05‡	0.37	0.37	0.36	0.39	-	-	-	-	-	-
	アカエゾマツ植林	0.83‡	0.58†	0.68†	0.02	0.05	0.08	0.08	0.38	-	-	-	-	-
	カラマツ植林	0.30	0.08	0.22	0.35	0.46	0.5†	0.28	0.72†	0.39	-	-	-	-
	トドマツーミズナラ群落	0.93‡	0.69†	0.78†	0.14	0.09	0.07	0.19	0.23	0.13	0.49	-	-	-
	エゾイタヤーミズナラ群落	0.79†	0.58†	0.68†	0.09	0.04	0.02	0.14	0.24	0.08	0.42	0.04	-	-
	シラカンバーミズナラ群落	0.67†	0.48	0.58†	0.06	0.01	0.01	0.10	0.24	0.04	0.36	0.06	0.02	-
	ハルニレ群落	0.29	0.15	0.24	0.16	0.21	0.23	0.12	0.39	0.18	0.08	0.25	0.22	0.19

†: 効果量中 (0.5~0.8) ; ‡: 効果量大 (0.8 以上)

表 A3-2 優占種間の iTVDI 平均値の効果量 *d*

iTVDI	低木			草本			ダケカンバ			高木				
	コケモモーハイマツ群集	ササ群落(自然植生)	ササ群落(二次草原)	ササーダケカンバ群落	ダケカンバ群落(二次林)	ダケカンバーエゾマツ群落	エゾマツートドマツ群集	トドマツ植林	アカエゾマツ植林	カラマツ植林	トドマツーミズナラ群落	エゾイタヤーミズナラ群落	シラカンバーミズナラ群落	ハルニレ群落
低木	コケモモーハイマツ群集	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
草本	ササ群落(自然植生)	0.87‡	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	ササ群落(二次草原)	1.73‡	0.96‡	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ダケカンバ	ササーダケカンバ群落	1.69‡	0.78†	0.28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	ダケカンバ群落(二次林)	1.95‡	1.01‡	0.11	0.21	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	ダケカンバーエゾマツ群落	2.00‡	1.01‡	0.14	0.19	0.04	-	-	-	-	-	-	-	-
高木	エゾマツートドマツ群集	2.58‡	1.82‡	0.81‡	1.17†	1.01‡	1.07‡	-	-	-	-	-	-	-
	トドマツ植林	3.55‡	2.56‡	1.27‡	1.79‡	1.61‡	1.70‡	0.33	-	-	-	-	-	-
	アカエゾマツ植林	3.06‡	2.12‡	0.92‡	1.37‡	1.18‡	1.26‡	0.00	0.37	-	-	-	-	-
	カラマツ植林	3.86‡	2.79‡	1.39‡	1.96‡	1.78‡	1.89‡	0.40	0.07	0.46	-	-	-	-
	トドマツーミズナラ群落	3.17‡	2.31‡	1.16‡	1.60‡	1.44‡	1.51‡	0.29	0.02	0.32	0.09	-	-	-
	エゾイタヤーミズナラ群落	3.27‡	2.41‡	1.26‡	1.71‡	1.54‡	1.62‡	0.38	0.09	0.43	0.02	0.10	-	-
	シラカンバーミズナラ群落	3.78‡	2.73‡	1.37‡	1.92‡	1.74‡	1.85‡	0.39	0.07	0.45	0.01	0.08	0.03	-
	ハルニレ群落	4.18‡	3.1‡	1.66‡	2.28‡	2.1‡	2.23‡	0.66†	0.39	0.77†	0.34	0.38	0.26	0.34

†: 効果量中 (0.5~0.8) ; ‡: 効果量大 (0.8 以上)

IV. フェノタイピングに用いた植生指標

植生指標は、植生と非植生（主に土壌）の分光反射特性の違いをもとに、群落の植生量（植被率、葉面積指数、葉緑素含量）が多くなると、値が大きくなるように設計されている。

ここでは、第3章の表3-2で示した10種の植生指標について、順に説明する。

単純比（SR, Simple Ratio）

SRは近赤外域と赤色域における地表面反射率を比で示したものである（Birth and McVey, 1968）。

$$SR = \frac{NIR}{Red} \quad (\text{式 A4.1})$$

ここで、*NIR*は近赤外域（Near infrared）の反射率を示し、*Red*は赤色光反射率を示す。

差分植生指標（DVI, Difference Vegetation Index）

DVIは近赤外域と赤色域における地表面反射率を差で示したものである（Tucker, 1979）。

$$DVI = NIR - Red \quad (\text{式 A4.2})$$

SRと同様、*NIR*は近赤外域（Near infrared）の反射率を示し、*Red*は赤色光反射率を示す。

正規化差分植生指標（NDVI, Normalized Difference Vegetation Index）

SRのままでは0から∞までの値をとり、あまり実用的ではない。また、DVIも同様に値域が一定ではなく実用的ではない。そこで、近赤外域と赤色域の反射率の差を、2つの反射率の和で除算することで、-1から+1までの値に正規化したNDVIが提案されている（Rouse et al., 1974）。

$$NDVI = \frac{NIR - Red}{NIR + Red} \quad (\text{式 A4.3})$$

NDVI は、計算式が単純で理解しやすく、比をとることにより大気効果や地形効果の補正が期待できるため、植生リモートセンシングに広く利用されている。

変換植生指標 (TVI, Transformed Vegetation Index)

補正変換植生指標 (CTVI, Corrected Transformed Vegetation Index)

TVI は NDVI が負の値をとらないよう改良した指標である (Derring et al., 1975)。

$$TVI = \sqrt{NDVI + 0.5} \quad (\text{式 A4.4})$$

また、CTVI は TVI をさらに改良し、TVI が -0.5 以下でも計算できるようにした指標である (Perry and Lautenschlager, 1984)。

$$CTVI = \frac{NDVI+0.5}{|NDVI+0.5|} \times \sqrt{|NDVI + 0.5|} \quad (\text{式 A4.5})$$

TVI、CTVI ともに、NDVI の値がポアソン分布であると仮定し、平方根をとり正規分布を導出することで、ばらつきを安定化させている。

垂直植生指標 (PVI, Perpendicular Vegetation Index)

PVI は土壌線 (Soil line) への垂線の長さで計算される指標である (Perry and Lautenschlager, 1984)。土壌線とは、赤色光の反射率 (*Red*) と近赤外域反射率 (*NIR*) の特徴空間において、さまざまな土壌の種類や土壌の湿り具合の異なるサンプルが示すプロットを回帰して得られる直線であり、傾きがほぼ 1 の直線である。

$$PVI = \frac{NIR - aRed - b}{\sqrt{a^2 + 1}} \quad (\text{式 A4.6})$$

a、*b* は、それぞれ土壌線の傾き、切片である。PVI の等値線は土壌線と平行であり、植生の密度が大きくなると土壌線から離れる方向に移動する。

土壌調整植生指標 (SAVI, Soil Adjusted Vegetation Index)

修正土壌調整植生指標 (MSAVI, Modified Soil Adjusted Vegetation Index)

変換土壌調整植生指標 (TSAVI, Transformed Soil Adjusted Vegetation Index)

植生の密度が小さい場合、センサで取得する情報には、植生以外にも植生の背景となる土壌の情報が入りこんでしまう。この場合、植生指標の値は背景の土壌の状態に大きな影響を受ける。SAVIは、NDVIを修正し、土壌の影響を小さくするために工夫した植生指標である (Huete, 1988)。

$$SAVI = \frac{NIR-Red}{NIR+Red+L}(1+L) \quad (\text{式 A4.7})$$

L は、土壌の影響を除去する補正項であり、近赤外域および赤色域で植物群落を透過する放射の差を補正している。 L の値は植生被覆率に応じて設定する値であり、高植被率の場合は $L = 0$ 、低植被率の場合は $L = 1$ に近い値をとる。

SAVIには様々な改良型が提案されており、SAVIの L 項を繰り返し計算で最適化することにより得られるMSAVI (Modified SAVI) (Qi et al., 1994) や、土壌線をもとに補正係数を決定するTSAVI (Transformed SAVI) (Baret and Guyot, 1991) などがある。

重み付け差分植生指標 (WDVI, Weighted Difference Vegetation Index)

WDVIは差分植生指標 (DVI) の単純な式構造を保ちながら、土壌の影響を除去するよう改良された指標である (Richardson and Wiegand, 1977; Clevers, 1988)

$$WDVI = NIR - \gamma Red \quad (\text{式 A4.8})$$

ここで、 γ は、土壌線の傾きである。土壌線の傾きによる赤色反射率の重み付けは、近赤外反射率における植生の信号を増加させ、土壌輝度の影響を抑制することを意図している。

参考文献

- Baret, F., Guyot, G., 1991. Potentials and limits of vegetation indices for LAI and APAR assessment. *Remote Sensing of Environment*, 35(2), 161-173.
- Birth, G. S., McVey, G. R., 1968. Measuring the color of growing turf with a reflectance spectrophotometer. *Agronomy Journal* 60(6), 640-643.
- Clevers, J. G. P. W., 1988. The derivation of a simplified reflectance model for the estimation of leaf area index. *Remote Sensing of Environment*, 25(1), 53-69.
- Derring, D. W., Rouse, J. W., Haas, R. H., Schell, H. H., 1975. Measuring "forage production" of grazing units from Landsat MSS data. *Proceedings of the Tenth International Symposium of Remote Sensing of the Environment, ERIM, ANN Arbor, Michigan*, 1169-1198.
- Huete, A. R., 1988. A soil-adjusted vegetation index (SAVI). *Remote Sensing of Environment* 25(3), 295-309.
- Perry, C. Jr., Lautenschlager, L. F., 1984. Functional equivalence of spectral vegetation indices. *Remote Sensing of Environment* 14(1-3), 169-182.
- Qi J., Chehbouni, A., Huete, A. R., Kerr, Y. H., Sorooshian, A., 1994. A modified soil adjusted vegetation index. *Remote Sensing of Environment*, 48(2), 119-126.
- Richardson, A. J., Wiegand, C. L., 1977. Distinguishing vegetation from soil background information. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 43(12), 1541-1552.
- Rouse, J. W., Haas, R. H., Schell, J. A., Deering, D. W., Harlan J. C., 1974. Monitoring the vernal advancement and retrogradation (greenwave effect) of natural vegetation. *NASA/GSFC Final report, Greenbelt, MD, USA*.
- Tucker, C. J., 1979. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment* 8(2), 127-150.

V. 植生指標・植被率と収量関連形質との間の決定係数

第3章では、植生指標・植被率と収量関連形質との間で、単回帰分析を行った。分析は年ごとに、各画像撮影時期（2012年5時期、2013年6時期、2014年3時期）で得られた全24種の植生指標（2014年は18指標）・植被率と、6種の収量関連形質（2014年は4種：穂数、粒重、地上部乾物重、草丈）との間で、単回帰分析を行った。

表A5-1に、2012年の決定係数を示す。2012年では、収量関連形質のうち、地上部乾物重、穂数、粒重で決定係数が高く、草丈、穂長、不稔歩合で決定係数が低かった。以下、決定係数の高い3つの形質（地上部乾物重、穂数、粒重）について、生育ステージの違いでは、初期栄養成長期で全体的に決定係数が低かったが、後期栄養成長期以降、決定係数は高く推移した。可視バンドの違いについては、初期栄養成長期で、青色反射率を使用した植生指標の決定係数が若干高かったが、後期栄養成長期以降、赤色反射率を使用した植生指標の決定係数が、緑色・青色の決定係数を上回った。植被率（CC）は、他の植生指標に比べて、決定係数は低かった。

次に、表A5-2に、2013年の決定係数を示す。2013年では、収量関連形質のうち、地上部乾物重、粒重で決定係数が高かったが、穂数は若干低い決定係数を示した。草丈、穂長、不稔歩合は、2012年と同様、決定係数が低かった。以下、決定係数の高い2つの形質（地上部乾物重、粒重）について、生育ステージの違いでは、初期栄養成長期で全体的に決定係数が低かったが、後期栄養成長期以降、糊熟期に至るまで高く推移し、完熟期で低下した。特に、地上部乾物重では乳熟期で、粒重では開花期でピークを迎えた。可視バンドの違いについては、地上部乾物重では、赤色反射率を使用した植生指標の決定係数が比較的高い決定係数を示した。また、粒重については、赤色反射率を使用した植生指標と、緑色反射率を使用した植生指標の決定係数が、比較的高かった。2013年でも、植被率は、他の植生指標に比べて、決定係数は低かった。

表A5-3に、2014年の決定係数を示す。2014年では、4種の収量関連形質のうち、地上部乾物重、穂数、粒重で決定係数が高く、草丈の決定係数は低かった。ただし、2012年・2013年に比べて、決定係数は全体的に低かった（0.48程度以下）。生育ステージの違いでは、糊熟期よりも、幼穂形成期または開花期の決定係数が高かった。可視バンドの違いについては、いずれの形質でも、赤色反射率を使用した植生指標と、緑色反射率を使用した植生指標の決定係数は同程度であり、青色反射率を使用した植生指標の決定係数と比べて高かった。2014年でも、植被率は、他の植生指標に比べて、決定係数は低かった。

以上の結果をまとめると、3年間の実験全体を通して、収量関連形質のうち、地

上部乾物重、穂数、粒重の決定係数が高かった。生育ステージの違いでは、いずれの実験でも、開花期付近の生殖生長期間（幼穂形成期から乳熟期）で、決定係数の値が高く、安定していた。また、可視バンドの違いについては、地上部乾物重と粒重について、生殖生長期の植生指標のうち、赤色反射率を利用した指標の決定係数が、緑色・青色反射率を利用した指標に比べ、同程度ないし上回った。

表A5-2: 植生指標と取量間連形態との間の決定係数(2013年)

	SB	PH	PN	PL	GW	GS	SR _{Green}	GNDVI	TVI _{Green}	CTVI _{Green}	DVI _{Green}	SAVI _{Green}	MSAVI _{Green}	SR _{Blue}	GNDVI	TVI _{Blue}	CTVI _{Blue}	DVI _{Blue}	SAVI _{Blue}	MSAVI _{Blue}	PVI	TSAVI	WDVI	CC			
LVA	SR	0.45	0.06	0.25	0.09	0.30	0.06	0.45	0.07	0.25	0.09	0.31	0.05	SR _{Blue}	0.39	0.05	0.25	0.04	0.15	0.06	PVI	0.38	0.07	0.25	0.07	0.30	0.02
	NDVI	0.43	0.07	0.30	0.07	0.36	0.02	0.43	0.08	0.28	0.08	0.35	0.02	NDVI _{Blue}	0.33	0.05	0.26	0.03	0.19	0.00	TSAVI	0.24	0.10	0.13	0.11	0.26	0.04
	TVI	0.40	0.07	0.30	0.07	0.36	0.01	0.40	0.08	0.28	0.07	0.35	0.01	TVI _{Blue}	0.30	0.05	0.26	0.03	0.22	0.00	WDVI	0.61	0.14	0.44	0.10	0.49	0.06
	CTVI	0.42	0.07	0.30	0.07	0.37	0.01	0.42	0.08	0.28	0.07	0.36	0.01	CTVI _{Blue}	0.32	0.05	0.26	0.03	0.20	0.00	CC	0.05	0.03	0.16	0.05	0.13	0.26
	DVI	0.51	0.09	0.34	0.07	0.37	0.04	0.51	0.10	0.32	0.08	0.36	0.04	DVI _{Blue}	0.47	0.09	0.33	0.05	0.28	0.03							
	SAVI	0.47	0.08	0.32	0.07	0.37	0.03	0.47	0.09	0.30	0.08	0.36	0.03	SAVI _{Blue}	0.41	0.07	0.30	0.04	0.24	0.02							
	MSAVI	0.49	0.09	0.32	0.08	0.36	0.04	0.49	0.09	0.31	0.08	0.35	0.04	MSAVI _{Blue}	0.45	0.08	0.32	0.05	0.26	0.03							
LVB	SR	0.59	0.16	0.37	0.12	0.52	0.06	0.60	0.19	0.36	0.12	0.55	0.06	SR _{Blue}	0.62	0.19	0.47	0.04	0.32	0.06	PVI	0.36	0.17	0.15	0.07	0.22	0.07
	NDVI	0.58	0.17	0.40	0.11	0.60	0.03	0.59	0.20	0.40	0.12	0.61	0.04	NDVI _{Blue}	0.53	0.17	0.44	0.05	0.38	0.01	TSAVI	0.05	0.04	0.00	0.00	0.00	0.02
	TVI	0.54	0.16	0.40	0.10	0.61	0.01	0.56	0.19	0.40	0.11	0.63	0.01	TVI _{Blue}	0.50	0.16	0.42	0.05	0.38	0.00	WDVI	0.57	0.22	0.53	0.05	0.66	0.03
	CTVI	0.57	0.17	0.41	0.11	0.61	0.02	0.59	0.20	0.40	0.12	0.62	0.03	CTVI _{Blue}	0.52	0.17	0.43	0.05	0.38	0.01	CC	0.02	0.00	0.01	0.04	0.01	0.14
	DVI	0.65	0.23	0.44	0.09	0.55	0.05	0.65	0.23	0.42	0.10	0.55	0.06	DVI _{Blue}	0.67	0.25	0.48	0.06	0.48	0.05							
	SAVI	0.62	0.20	0.43	0.10	0.58	0.04	0.62	0.22	0.41	0.11	0.59	0.05	SAVI _{Blue}	0.63	0.22	0.48	0.06	0.46	0.03							
	MSAVI	0.64	0.21	0.43	0.09	0.56	0.05	0.64	0.22	0.41	0.10	0.56	0.06	MSAVI _{Blue}	0.67	0.24	0.48	0.06	0.46	0.05							
FL	SR	0.53	0.23	0.32	0.17	0.68	0.07	0.51	0.23	0.31	0.15	0.69	0.05	SR _{Blue}	0.52	0.30	0.50	0.02	0.33	0.01	PVI	0.61	0.28	0.40	0.14	0.69	0.09
	NDVI	0.53	0.25	0.34	0.16	0.71	0.06	0.51	0.24	0.32	0.15	0.72	0.04	NDVI _{Blue}	0.55	0.35	0.50	0.03	0.40	0.00	TSAVI	0.33	0.12	0.30	0.06	0.47	0.03
	TVI	0.53	0.26	0.35	0.16	0.72	0.05	0.51	0.25	0.32	0.14	0.73	0.03	TVI _{Blue}	0.55	0.36	0.49	0.04	0.42	0.00	WDVI	0.43	0.22	0.27	0.04	0.25	0.04
	CTVI	0.53	0.26	0.34	0.16	0.72	0.06	0.51	0.24	0.32	0.15	0.72	0.04	CTVI _{Blue}	0.55	0.36	0.49	0.04	0.41	0.00	CC	0.47	0.22	0.41	0.01	0.20	0.05
	DVI	0.65	0.30	0.43	0.13	0.68	0.08	0.63	0.29	0.41	0.13	0.68	0.07	DVI _{Blue}	0.74	0.37	0.56	0.08	0.60	0.06							
	SAVI	0.60	0.28	0.40	0.15	0.71	0.07	0.57	0.27	0.37	0.14	0.71	0.05	SAVI _{Blue}	0.71	0.39	0.57	0.07	0.57	0.03							
	MSAVI	0.63	0.29	0.41	0.14	0.69	0.07	0.61	0.28	0.39	0.13	0.69	0.06	MSAVI _{Blue}	0.74	0.38	0.57	0.08	0.59	0.05							
MKG	SR	0.75	0.45	0.45	0.21	0.53	0.17	0.62	0.37	0.34	0.20	0.58	0.10	SR _{Blue}	0.72	0.40	0.50	0.17	0.60	0.09	PVI	0.71	0.40	0.44	0.16	0.63	0.12
	NDVI	0.72	0.44	0.43	0.22	0.58	0.15	0.61	0.37	0.33	0.21	0.61	0.09	NDVI _{Blue}	0.66	0.40	0.44	0.20	0.60	0.09	TSAVI	0.25	0.11	0.17	0.14	0.18	0.12
	TVI	0.69	0.43	0.42	0.23	0.59	0.14	0.60	0.36	0.33	0.21	0.63	0.09	TVI _{Blue}	0.65	0.40	0.43	0.20	0.59	0.08	WDVI	0.40	0.11	0.30	0.15	0.55	0.06
	CTVI	0.71	0.44	0.42	0.23	0.58	0.15	0.60	0.36	0.33	0.21	0.62	0.09	CTVI _{Blue}	0.65	0.40	0.44	0.20	0.60	0.09	CC	0.12	0.08	0.17	0.00	0.27	0.00
	DVI	0.62	0.29	0.38	0.22	0.62	0.12	0.55	0.24	0.32	0.21	0.64	0.08	DVI _{Blue}	0.56	0.23	0.38	0.19	0.63	0.08							
	SAVI	0.68	0.37	0.41	0.23	0.61	0.13	0.58	0.31	0.33	0.21	0.64	0.09	SAVI _{Blue}	0.62	0.31	0.42	0.20	0.63	0.08							
	MSAVI	0.65	0.32	0.40	0.22	0.61	0.13	0.57	0.27	0.32	0.21	0.64	0.09	MSAVI _{Blue}	0.59	0.27	0.40	0.20	0.64	0.08							
DG	SR	0.57	0.25	0.27	0.28	0.48	0.17	0.49	0.24	0.23	0.24	0.55	0.10	SR _{Blue}	0.44	0.14	0.20	0.39	0.43	0.17	PVI	0.65	0.34	0.39	0.19	0.63	0.11
	NDVI	0.58	0.28	0.30	0.29	0.53	0.16	0.51	0.25	0.25	0.24	0.59	0.10	NDVI _{Blue}	0.43	0.18	0.20	0.44	0.46	0.16	TSAVI	0.15	0.08	0.17	0.09	0.42	0.02
	TVI	0.58	0.30	0.30	0.30	0.55	0.15	0.51	0.26	0.25	0.25	0.61	0.10	TVI _{Blue}	0.42	0.18	0.19	0.44	0.45	0.16	WDVI	0.50	0.20	0.36	0.19	0.72	0.08
	CTVI	0.58	0.29	0.30	0.30	0.54	0.15	0.51	0.25	0.25	0.24	0.59	0.10	CTVI _{Blue}	0.42	0.18	0.20	0.44	0.46	0.16	CC	0.08	0.01	0.09	0.00	0.03	0.01
	DVI	0.58	0.24	0.32	0.26	0.61	0.13	0.53	0.22	0.29	0.22	0.64	0.10	DVI _{Blue}	0.54	0.20	0.32	0.29	0.65	0.12							
	SAVI	0.58	0.26	0.31	0.28	0.57	0.15	0.52	0.24	0.27	0.23	0.62	0.10	SAVI _{Blue}	0.51	0.20	0.28	0.35	0.59	0.14							
	MSAVI	0.58	0.25	0.32	0.26	0.59	0.14	0.52	0.23	0.28	0.22	0.62	0.10	MSAVI _{Blue}	0.53	0.20	0.30	0.31	0.63	0.13							
MTG	SR	0.33	0.11	0.09	0.22	0.19	0.11	0.29	0.11	0.07	0.17	0.20	0.07	SR _{Blue}	0.27	0.04	0.08	0.35	0.27	0.11	PVI	0.29	0.16	0.09	0.11	0.12	0.07
	NDVI	0.32	0.12	0.09	0.23	0.19	0.10	0.28	0.11	0.06	0.18	0.20	0.07	NDVI _{Blue}	0.26	0.06	0.08	0.43	0.30	0.11	TSAVI	0.32	0.14	0.30	0.10	0.58	0.03
	TVI	0.30	0.13	0.08	0.23	0.19	0.09	0.26	0.11	0.06	0.18	0.19	0.06	TVI _{Blue}	0.26	0.06	0.08	0.44	0.31	0.11	WDVI	0.53	0.21	0.36	0.20	0.67	0.10
	CTVI	0.32	0.13	0.09	0.23	0.19	0.10	0.27	0.11	0.06	0.18	0.20	0.07	CTVI _{Blue}	0.26	0.06	0.08	0.44	0.30	0.11	CC	0.27	0.22	0.17	0.04	0.38	0.02
	DVI	0.32	0.11	0.10	0.21	0.19	0.11	0.29	0.10	0.08	0.17	0.19	0.09	DVI _{Blue}	0.31	0.07	0.10	0.31	0.25	0.13							
	SAVI	0.32	0.11	0.09	0.22	0.19	0.10	0.28	0.11	0.07	0.17	0.19	0.08	SAVI _{Blue}	0.29	0.06	0.09	0.37	0.28	0.12							
	MSAVI	0.32	0.11	0.09	0.21	0.19	0.11	0.29	0.10	0.08	0.17	0.19	0.08	MSAVI _{Blue}	0.30	0.06	0.10	0.33	0.26	0.13							

SB: 地上部乾物重; PH: 草丈; PN: 穂数; PL: 穂長; GW: 粒重; GS: 不稔歩合

LVA: 後期栄養成長期A; LVB: 後期栄養成長期B; FL: 開花期; MKG: 乳熟期; DG: 熟期; MTG: 完熟期

※太字は1%水準で統計的有意であることを示す

表A5-3: 植生指標と収量関連形質との間の決定係数(2014年)

		SB	PH	PN	GW					SB	PH	PN	GW		
PI	SR	0.05	0.09	0.14	0.29	SR _{Green}	0.05	0.10	0.14	0.30	SR _{Blue}	0.00	0.03	0.01	0.10
	NDVI	0.03	0.08	0.11	0.27	GNDVI	0.04	0.10	0.13	0.28	NDVI _{Blue}	0.00	0.04	0.01	0.10
	CTVI	0.03	0.08	0.11	0.26	CTVI _{Green}	0.04	0.10	0.13	0.27	CTVI _{Blue}	0.00	0.04	0.01	0.10
	DVI	0.17	0.19	0.29	0.45	DVI _{Green}	0.18	0.20	0.31	0.46	DVI _{Blue}	0.17	0.20	0.27	0.44
	SAVI	0.10	0.15	0.22	0.38	SAVI _{Green}	0.12	0.16	0.24	0.39	SAVI _{Blue}	0.08	0.14	0.15	0.33
	MSAVI	0.14	0.17	0.27	0.42	MSAVI _{Green}	0.16	0.18	0.28	0.43	MSAVI _{Blue}	0.14	0.18	0.23	0.40
FL	SR	0.35	0.22	0.42	0.22	SR _{Green}	0.32	0.21	0.40	0.23	SR _{Blue}	0.11	0.07	0.17	0.14
	NDVI	0.36	0.21	0.43	0.22	GNDVI	0.33	0.21	0.41	0.24	NDVI _{Blue}	0.06	0.04	0.15	0.10
	CTVI	0.36	0.21	0.43	0.22	CTVI _{Green}	0.33	0.21	0.41	0.24	CTVI _{Blue}	0.06	0.04	0.15	0.10
	DVI	0.31	0.20	0.45	0.33	DVI _{Green}	0.29	0.20	0.44	0.34	DVI _{Blue}	0.14	0.10	0.26	0.24
	SAVI	0.37	0.22	0.48	0.30	SAVI _{Green}	0.34	0.22	0.48	0.32	SAVI _{Blue}	0.11	0.07	0.22	0.19
	MSAVI	0.35	0.22	0.48	0.32	MSAVI _{Green}	0.33	0.22	0.47	0.34	MSAVI _{Blue}	0.13	0.09	0.25	0.22
DG	SR	0.21	0.06	0.02	0.02	SR _{Green}	0.22	0.08	0.03	0.04	SR _{Blue}	0.17	0.05	0.03	0.03
	NDVI	0.19	0.06	0.02	0.02	GNDVI	0.21	0.07	0.03	0.04	NDVI _{Blue}	0.15	0.05	0.02	0.02
	CTVI	0.19	0.05	0.02	0.02	CTVI _{Green}	0.20	0.07	0.03	0.04	CTVI _{Blue}	0.15	0.05	0.02	0.02
	DVI	0.15	0.04	0.03	0.03	DVI _{Green}	0.15	0.05	0.03	0.05	DVI _{Blue}	0.09	0.02	0.02	0.03
	SAVI	0.18	0.05	0.02	0.02	SAVI _{Green}	0.19	0.06	0.03	0.04	SAVI _{Blue}	0.12	0.04	0.02	0.03
	MSAVI	0.17	0.05	0.02	0.03	MSAVI _{Green}	0.17	0.06	0.03	0.05	MSAVI _{Blue}	0.11	0.03	0.02	0.03

SB: 地上部乾物重; PH: 草丈; PN: 穂数; PL: 穂長; GW: 粒重; GS: 不稔歩合

PI: 幼穂形成期; FL: 開花期; DG: 糊熟期

※太字は1%水準で統計的有意であることを示す

VI. 植生指標ごとの QTL 解析の結果

第 3 章では、2014 年に栽培した *Curinga/O.rufipogon* の CSSLs について、植生指標 18 指標を用いた QTL 解析を行い、従来手法で計測した形質の解析結果と比較した。

表 A6-1 に、従来手法で計測した形質による QTL 解析の結果を示す。本実験では、基準施肥区の粒重を用いて第 3 染色体に 1 箇所、基準施肥区で開花期に計測した SPAD 値・止葉窒素濃度を用いて第 7 染色体に 1 箇所、基準施肥区の穂数を用いて第 12 染色体に 1 箇所、それぞれ検出した。収量関連形質のうち、地上部乾物重、草丈、穂長、不稔歩合では、QTLs は検出されなかった。

一方、表 A6-2、表 A6-3、表 A6-4、表 A6-5、表 A6-6、表 A6-7、に、植生指標を用いて検出された QTLs を、染色体ごとに示す。本実験では、植生指標を用いて、第 4、第 7、第 8、第 9、第 11、第 12 染色体の 6 箇所に、QTLs を検出した。

このうち、第 4、第 8、第 9、第 11、第 12 染色体上で、指標によって若干の領域の違いはあるが、全植生指標に関与する領域を検出した。具体的には、第 4 染色体上に（表 A6-2）幼穂形成期・無施肥区の条件下で、第 8 染色体上に（表 A6-4）開花期・無施肥区の条件下で、第 9 染色体上に（表 A6-5）開花期・基準施肥区の条件下で、第 11 染色体上に（表 A6-6）開花期・基準施肥区の条件下で、そして第 12 染色体上に（表 A6-7）、幼穂形成期・基準施肥区、および、開花期・基準施肥区の両条件下で、それぞれ異なる領域が検出された。

一方、第 7、第 8 染色体上では、一部の植生指標によって、QTLs が検出された。第 7 染色体上に（表 A6-3）、幼穂形成期・基準施肥区の条件下で 3 指標（CTVI、CTVI_{Green}、CTVI_{Blue}）に関する QTL が検出された。そして、第 8 染色体上の一部に、幼穂形成期・基準施肥区の条件下で、2 指標（DVI_{Blue}、MSAVI_{Blue}）に関与する QTL が検出された。第 7 染色体上の領域については、3 指標以外でも、全ての指標で該当領域に分散比（F 値）のピークを同様に有していたが、閾値を超えなかったため QTL は検出されなかった。第 8 染色体上の一部領域については、2 指標以外にも、青色反射率を利用した指標で該当領域に分散比のピークを有していた。

表A6-1: 収量関連形質に関するQTLs

形質	時点	処理区	染色体	マーカー	領域 (Mb)
粒重	収穫期	基準施肥区	3	id3002476-id3004123	4.32-7.68
SPAD値	開花期	基準施肥区	7	id7000142-id7000609	0.74-4.66
止葉萎黄濃度	開花期	基準施肥区	7	id7000142-id7000609	0.74-4.66
穂数	収穫期	基準施肥区	12	id12003803-id12005677	9.54-16.74

表A6-2: 植生指標に関するQTLs (第4染色体)

形質	時点	処理区	染色体	マーカー	領域 (Mb)
SR	幼穂形成期	無施肥区	4	id4009672-id4011696	29.59-34.11
NDVI	幼穂形成期	無施肥区	4	id4009672-id4011696	29.59-34.11
CTVI	幼穂形成期	無施肥区	4	id4007444-id4011696	22.83-34.11
SAVI	幼穂形成期	無施肥区	4	id4009672-id4011696	29.59-34.11
DVI	幼穂形成期	無施肥区	4	id4009672-id4011696	29.59-34.11
MSAVI	幼穂形成期	無施肥区	4	id4009672-id4011696	29.59-34.11
SR _{Green}	幼穂形成期	無施肥区	4	id4007444-id4011696	22.83-34.11
GNDVI	幼穂形成期	無施肥区	4	id4009672-id4011696	29.59-34.11
CTVI _{Green}	幼穂形成期	無施肥区	4	id4007444-id4011696	22.83-34.11
SAVI _{Green}	幼穂形成期	無施肥区	4	id4009672-id4011696	29.59-34.11
DVI _{Green}	幼穂形成期	無施肥区	4	id4009672-id4011696	29.59-34.11
MSAVI _{Green}	幼穂形成期	無施肥区	4	id4009672-id4011696	29.59-34.11
SR _{Blue}	幼穂形成期	無施肥区	4	id4009672-id4011696	29.59-34.11
NDVI _{Blue}	幼穂形成期	無施肥区	4	id4009672-id4011696	29.59-34.11
CTVI _{Blue}	幼穂形成期	無施肥区	4	id4007444-id4011696	22.83-34.11
SAVI _{Blue}	幼穂形成期	無施肥区	4	id4009672-id4011696	29.59-34.11
DVI _{Blue}	幼穂形成期	無施肥区	4	id4009672-id4011696	29.59-34.11
MSAVI _{Blue}	幼穂形成期	無施肥区	4	id4009672-id4011696	29.59-34.11

表A6-3: 植生指標に関するQTLs (第7染色体)

形質	時点	処理区	染色体	マーカー	領域 (Mb)
CTVI	幼穂形成期	基準施肥区	7	id7000609-id7001208	4.66-7.15
CTVI _{Green}	幼穂形成期	基準施肥区	7	id7000609-id7001208	4.66-7.15
CTVI _{Blue}	幼穂形成期	基準施肥区	7	id7000609-id7001208	4.66-7.15

表A6-4: 植生指標に関するQTLs (第8染色体)

形質	時点	処理区	染色体	マーカー	領域 (Mb)
DVI _{Blue}	幼穂形成期	基準施肥区	8	id8000171-id8000514	0.53-1.75
MSAVI _{Blue}	幼穂形成期	基準施肥区	8	id8000171-id8000514	0.53-1.75
SR	開花期	無施肥区	8	id8004756-id8005235	17.94-19.7
NDVI	開花期	無施肥区	8	id8004756-id8005235	17.94-19.7
CTVI	開花期	無施肥区	8	id8004756-id8005235	17.94-19.7
SAVI	開花期	無施肥区	8	id8004756-id8005235	17.94-19.7
DVI	開花期	無施肥区	8	id8004948-id8005810	18.76-21.18
MSAVI	開花期	無施肥区	8	id8004756-id8005810	17.94-21.18
SR _{Green}	開花期	無施肥区	8	id8004756-id8005235	17.94-19.7
GNDVI	開花期	無施肥区	8	id8004756-id8005235	17.94-19.7
CTVI _{Green}	開花期	無施肥区	8	id8004756-id8005235	17.94-19.7
SAVI _{Green}	開花期	無施肥区	8	id8004756-id8005235	17.94-19.7
DVI _{Green}	開花期	無施肥区	8	id8004756-id8005810	17.94-21.18
MSAVI _{Green}	開花期	無施肥区	8	id8004756-id8005810	17.94-21.18
SR _{Blue}	開花期	無施肥区	8	id8004948-id8005810	18.76-21.18
NDVI _{Blue}	開花期	無施肥区	8	id8004756-id8005810	17.94-21.18
CTVI _{Blue}	開花期	無施肥区	8	id8004756-id8005235	17.94-19.7
SAVI _{Blue}	開花期	無施肥区	8	id8004756-id8005235	17.94-19.7
DVI _{Blue}	開花期	無施肥区	8	id8004948-id8005810	18.76-21.18
MSAVI _{Blue}	開花期	無施肥区	8	id8004948-id8005810	18.76-21.18

表A6-5: 植生指標に関するQTLs (第9染色体)

形質	時点	処理区	染色体	マーカー	領域 (Mb)
SR	開花期	基準施肥区	9	id9000348-id9001136	2.43-4.92
NDVI	開花期	基準施肥区	9	id9000233-id9000580	0.88-10.75
CTVI	開花期	基準施肥区	9	id9000233-id9000580	0.88-10.75
SAVI	開花期	基準施肥区	9	id9000233-id9000580	0.88-10.75
DVI	開花期	基準施肥区	9	id9000233-id9000580	0.88-10.75
MSAVI	開花期	基準施肥区	9	id9000233-id9000580	0.88-10.75
SR _{Green}	開花期	基準施肥区	9	id9000233-id9000580	0.88-10.75
GNDVI	開花期	基準施肥区	9	id9000233-id9000580	0.88-10.75
CTVI _{Green}	開花期	基準施肥区	9	id9000233-id9000580	0.88-10.75
SAVI _{Green}	開花期	基準施肥区	9	id9000233-id9000580	0.88-10.75
DVI _{Green}	開花期	基準施肥区	9	id9000233-id9000580	0.88-10.75
MSAVI _{Green}	開花期	基準施肥区	9	id9000233-id9000580	0.88-10.75
SR _{Blue}	開花期	基準施肥区	9	id9000348-id9001136	2.43-4.92
NDVI _{Blue}	開花期	基準施肥区	9	id9000233-id9000580	0.88-10.75
CTVI _{Blue}	開花期	基準施肥区	9	id9000233-id9000580	0.88-10.75
SAVI _{Blue}	開花期	基準施肥区	9	id9000233-id9000580	0.88-10.75
DVI _{Blue}	開花期	基準施肥区	9	id9000233-id9000580	0.88-10.75
MSAVI _{Blue}	開花期	基準施肥区	9	id9000233-id9000580	0.88-10.75

表A6-6: 植生指標に関するQTLs (第11染色体)

形質	時点	処理区	染色体	マーカー	領域 (Mb)
SR	開花期	基準施肥区	11	id11001777-id11005855	15.81-18.69
NDVI	開花期	基準施肥区	11	id11001777-id11005855	15.81-18.69
CTVI	開花期	基準施肥区	11	id11001777-id11005855	15.81-18.69
SAVI	開花期	基準施肥区	11	id11001777-id11005855	15.81-18.69
DVI	開花期	基準施肥区	11	id11001777-id11005855	15.81-18.69
MSAVI	開花期	基準施肥区	11	id11001777-id11005855	15.81-18.69
SR _{Green}	開花期	基準施肥区	11	id11001777-id11005855	15.81-18.69
GNDVI	開花期	基準施肥区	11	id11001777-id11005855	15.81-18.69
CTVI _{Green}	開花期	基準施肥区	11	id11001777-id11005855	15.81-18.69
SAVI _{Green}	開花期	基準施肥区	11	id11001777-id11005855	15.81-18.69
DVI _{Green}	開花期	基準施肥区	11	id11001777-id11005855	15.81-18.69
MSAVI _{Green}	開花期	基準施肥区	11	id11001777-id11005855	15.81-18.69
SR _{Blue}	開花期	基準施肥区	11	id11001777-id11005855	15.81-18.69
NDVI _{Blue}	開花期	基準施肥区	11	id11001777-id11005855	15.81-18.69
SAVI _{Blue}	開花期	基準施肥区	11	id11001777-id11005855	15.81-18.69
DVI _{Blue}	開花期	基準施肥区	11	id11001777-id11005855	15.81-18.69
MSAVI _{Blue}	開花期	基準施肥区	11	id11001777-id11005855	15.81-18.69

表A6-7: 植生指標に関するQTLs (第12染色体)

形質	時点	処理区	染色体	マーカー	領域 (Mb)
SR	幼穂形成期	基準施肥区	12	id12001102-id12003594	2.43-8.87
NDVI	幼穂形成期	基準施肥区	12	id12001102-id12004293	2.43-11.22
CTVI	幼穂形成期	基準施肥区	12	id12001102-id12005677	2.43-16.74
SAVI	幼穂形成期	基準施肥区	12	id12001102-id12003594	2.43-8.87
DVI	幼穂形成期	基準施肥区	12	id12001102-id12000718	2.43-7.93
MSAVI	幼穂形成期	基準施肥区	12	id12001102-id12000718	2.43-7.93
SR _{Green}	幼穂形成期	基準施肥区	12	id12001102-id12004293	2.43-11.22
GNDVI	幼穂形成期	基準施肥区	12	id12001102-id12004293	2.43-11.22
CTVI _{Green}	幼穂形成期	基準施肥区	12	id12001102-id12005677	2.43-16.74
SAVI _{Green}	幼穂形成期	基準施肥区	12	id12001102-id12004293	2.43-11.22
DVI _{Green}	幼穂形成期	基準施肥区	12	id12001102-id12000718	2.43-7.93
MSAVI _{Green}	幼穂形成期	基準施肥区	12	id12001102-id12000718	2.43-7.93
SR _{Blue}	幼穂形成期	基準施肥区	12	id12001102-id12000718	2.43-7.93
NDVI _{Blue}	幼穂形成期	基準施肥区	12	id12001102-id12004293	2.43-11.22
CTVI _{Blue}	幼穂形成期	基準施肥区	12	id12001102-id12005677	2.43-16.74
SAVI _{Blue}	幼穂形成期	基準施肥区	12	id12001102-id12004293	2.43-11.22
DVI _{Blue}	幼穂形成期	基準施肥区	12	id12001102-id12004293	2.43-11.22
MSAVI _{Blue}	幼穂形成期	基準施肥区	12	id12001102-id12004293	2.43-11.22
SR	開花期	基準施肥区	12	id12006190-id12008796	18.59-24.85
NDVI	開花期	基準施肥区	12	id12006190-id12008796	18.59-24.85
CTVI	開花期	基準施肥区	12	id12006190-id12008796	18.59-24.85
SAVI	開花期	基準施肥区	12	id12006190-id12008796	18.59-24.85
DVI	開花期	基準施肥区	12	id12006190-id12008796	18.59-24.85
MSAVI	開花期	基準施肥区	12	id12006190-id12008796	18.59-24.85
SR _{Green}	開花期	基準施肥区	12	id12006190-id12008796	18.59-24.85
GNDVI	開花期	基準施肥区	12	id12006190-id12008796	18.59-24.85
CTVI _{Green}	開花期	基準施肥区	12	id12006190-id12008796	18.59-24.85
SAVI _{Green}	開花期	基準施肥区	12	id12006190-id12008796	18.59-24.85
DVI _{Green}	開花期	基準施肥区	12	id12006190-id12008796	18.59-24.85
MSAVI _{Green}	開花期	基準施肥区	12	id12006190-id12008796	18.59-24.85
SR _{Blue}	開花期	基準施肥区	12	id12006190-id12008796	18.59-24.85
NDVI _{Blue}	開花期	基準施肥区	12	id12006190-id12008796	18.59-24.85
CTVI _{Blue}	開花期	基準施肥区	12	id12006190-id12008796	18.59-24.85
SAVI _{Blue}	開花期	基準施肥区	12	id12006190-id12008796	18.59-24.85
DVI _{Blue}	開花期	基準施肥区	12	id12006190-id12008796	18.59-24.85
MSAVI _{Blue}	開花期	基準施肥区	12	id12006190-id12008796	18.59-24.85

VII. 品種ごとの窒素施肥量に対する SR・粒重の変化（2012 年開花期）

窒素施肥量の水準の違いについて、品種ごとに、2012年開花期で得られた SR と、収穫期で得られた粒重とを比較した（図 A7-1）。各水準間の平均値の比較では、一元配置分散分析を行い、Tukey-Kramer の多重比較によって有意差検定を行った。有意水準は 1% である。図中、エラーバーは標準誤差を示し、異なる添え字は、水準間で有意差があったことを示している。

図 A7-1 より、全ての品種で、窒素施肥量の増加に伴う粒重の増加が、開花期の SR で反映された。

品種間でみると、粒重に差が認められた。そして、SR は、数種類の品種の特性を反映していた。例えば、Fedearroz174 と FedearrozMokari の SR は他の品種に比べ高い値を示し、粒重が高い傾向と一致していた。対照的に、IR64 の粒重は他の品種に比べ高かったが、SR は比較的 low かった。Nerica-T5 も同様に、粒重は低かったが、SR は比較的高い値を示した。

各品種における水準間の多重比較の結果、全 12 品種のうち、8 品種（Fedearroz 174、Fedearroz Mokari、Curinga、N4-WT、N4-T1、N4-T3、N4-T4、N4-T6）については、粒重と SR の有意差は一致したが、4 品種（IR64、O. rufipogon、N4-T2、N4-T5）については、粒重と SR の有意差は一致しなかった。具体的には、O. rufipogon、N4-T2 では SR が半施肥区と基準施肥区の間で有意差が認められず、N4-T5 では SR が無施肥区と半施肥区の間で有意差が認められなかった。IR64 については、無施肥区と半施肥区の間で粒重は有意差が認められたが、SR では認められず、半施肥区と基準施肥区の間で粒重は有意差が認められなかったが、SR では認められた。

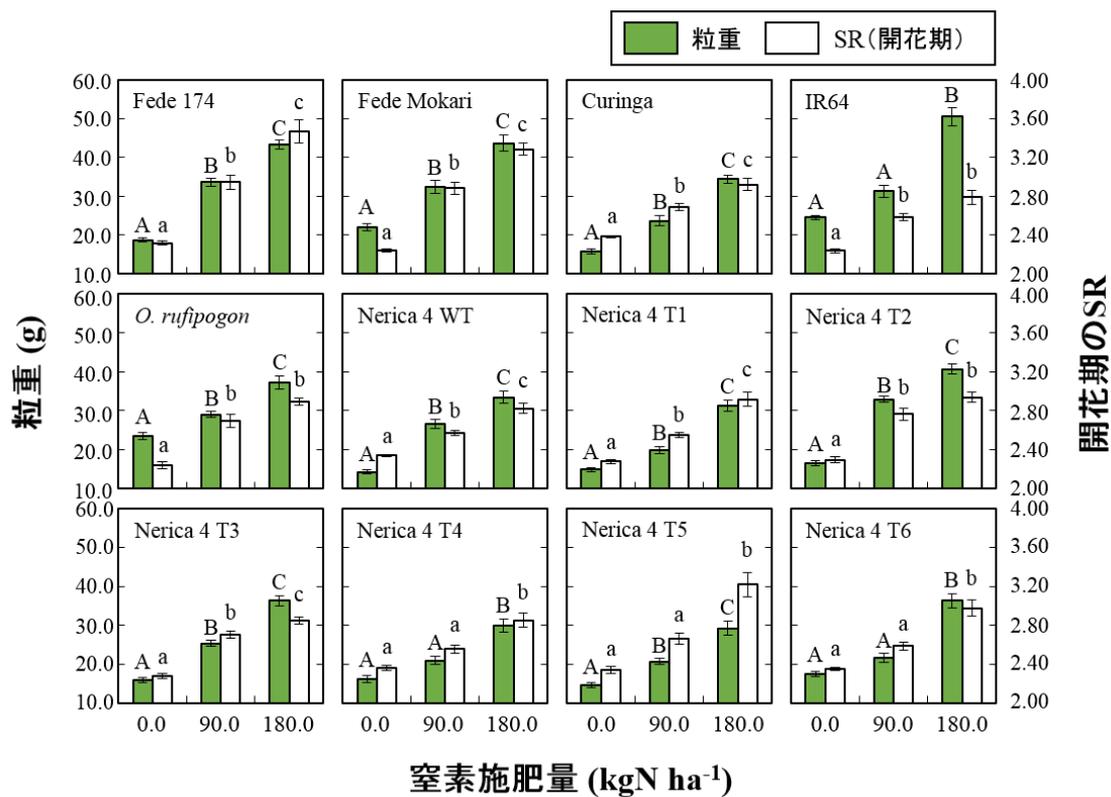


図 A7-1 : 2012 年開花期における SR と収穫期における粒重の
品種ごとの窒素施肥量に対する変化