

大麦发育模型及其光敏感参数

刘桃菊 李 晖 唐建军 戚昌瀚 陈美球 *

江西农业大学 江西省作物生理生态与遗传育种重点实验室 南昌 330045

摘要 :为了确定光周期对作物影响的连续变化规律 ,采用大麦自交系为材料 ,通过大麦自交系从长日照到短日照和从短日照到长日照环境有规律地进行相互转移的试验方法 ,定量地研究了光周期对大麦自交系诱导的响应。结果表明 :光周期对大麦生长发育的影响呈阶段性线性关系。据此将大麦花前期发育阶段划分为基本营养生长期 (*BVP*)、光敏感期 (*PSP*)和光敏感后期 (*PPP*)。建立了光周期影响大麦发育的数学模型 ,计算出花前期各发育阶段的天数 ,然后根据大麦光温发育模拟模型确定模型参数 :它们分别是 f_0 (最短花前期)、 θ_1 和 θ_2 (光敏感期起始时间和光敏感期终止时间)、 δ (光敏感系数) ,估出 96 个大麦品系 (包括两个亲本)的发育模型参数。计算结果表明 :96 个大麦品系均受光周期的影响 ,不同的大麦品系感光性差异较大 ,最早的在出苗后 9.78d 就进入光敏感期 ,最迟的在播种后 41.49d 进入光敏感期 ,最快的 9.2d 通过光敏感期 ,最慢的光敏感期一直持续到抽穗前 ;不同的发育阶段光周期对大麦的影响也有明显的区别 ,表现为光敏感期强烈地受光周期的影响 ,而在基本营养生长期和光敏感后期的影响较小 ,并分析了大麦抽穗前各发育阶段的长短与感光性强弱的关系。

关键词 大麦 ;发育模型 ;光敏感参数

文章编号 :1000-0933 (2007)11-4412-07 中图分类号 :Q948 文献标识码 :A

Development model and photoperiod sensitive parameters in barley

LIU Tao-Ju , LI Hui , TANG Jian-Jun , QI Chang-Han , CHEN Mei-Qiu *

Jiangxi Agricultural University , Jiangxi Provincial Key Laboratory for Crop Physiology Ecology and Genetic Breeding , Nanchang 330045 , China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (11) 4412 ~ 4418.

Abstract : Reliable prediction of crop development in the field requires quantitative knowledge of relevant environmental factors. An important approach is to determine the duration when crops respond to photoperiod. The objective of this study was to investigate the continual regulation of effect of change in photoperiod on individual genotypes of a genetic population. The recombinant inbred line (RIL) population was used as experiment materials. The population consists of 94 RILs and the two parents , 'Apex' and 'Prisma'. Initially , half of the pots for each recombinant inbred line were placed in long-day light (LD) , while another half in short-day (SD) light. Plants were mutually transferred from LD to SD and from SD to LD environments at regular intervals. The effects of photoperiod on the recombinant inbred line population in barley (*Hordeum vulgare* L.) were quantified.

The results showed that the effect of photoperiod on barley development appeared linear relationship , and based on this , the time from sowing to flowering can be divided into three successive phases : a basic vegetative phase (*BVP*) , a photoperiod-sensitive phase (*PSP*) and a post-PSP phase (*PPP*). Furthermore , a mathematic model assessing the effect of photoperiod on barley development was developed , and the lengths of each of three phases from sowing to flowering was then

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (30060036)

收稿日期 2007-04-11 ; 修订日期 2007-09-13

作者简介 刘桃菊 (1965 ~) ,女 ,江西湖口县人 ,教授 ,主要从事作物系统模拟和作物生理生态研究. E-mail :ltj06@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail :cmq12@263.net

Foundation item : This work was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30060036)

Received date 2007-04-11 ; **Accepted date** 2007-09-13

Biography LIU Tao-Ju , Professor , mainly engaged in crop system simulation and physiological ecology. E-mail :ltj06@163.com

estimated. Based on an ecophysiological development model as a function of daily temperature and photoperiod , photoperiod sensitive parameter was calculated. These parameters were f_0 (the minimum number of days to flowering at the optimum temperature and photoperiod) , θ_1 and θ_2 (the development stages for the start and the end of the photoperiod-sensitive phase , respectively) , and δ (the photoperiod sensitivity). The result showed 96 individuals (including the two parents) of the recombinant inbred line population in barley were affected by photoperiod. But there was much difference between various recombinant inbred lines. The earliest one responded to photoperiod was 9.78 days after sowing and the latest one 41.49 days ; the fastest one passed photoperiod sensitive phases was 9.2 days and the slowest one until flowering. On the other hand , there was also significant difference between various development phases for the same individuals of the recombinant inbred line population. The barley growth was strongly affected by photoperiod in photoperiod-sensitive phase (PSP) , but weakly in basic vegetative phase (BVP) and in post-PSP phase (PPP). The relationship between the length of various development phases of the preflowering and the photoperiod sensitive intensity was also analyzed.

Key Words : Barley ; development model ; photoperiod-sensitive parameter

作物生长模拟是系统科学与信息技术在农业中应用的重要领域 ,自 20 世纪 80 年代迅速发展 ,国内外进行了广泛的研究 ,至今已发展了种类繁多、目的多种多样的作物模拟模型^[1~4] ,建立了包括水稻、小麦、玉米、棉花等主要农作物的生长发育模拟模型^[5~12]。在这些模拟模型中起重要作用的是作物发育期模型 ,它在整个作物生长模型中起控制作用 ,控制着作物生长模型在不同的发育阶段调用相应的子模块 ,是其它子模块的基础 ,只有准确生育期的预测 ,才能较准确地预测作物的源库形成和产量形成。作物生育期的长短主要取决于作物从播种到开花期的长短 ,而开花到成熟期的长短相对较稳定。花前期的长短受品种的遗传特性及环境因子的双重影响 ,其中温度和光周期是影响花前长期长短的两个主要环境因子 ,温度对作物发育速率影响的定量研究已有较多的报道^[13~18] ,而光周期对作物发育速率影响的定量研究尚少见报道。为了确定光周期对作物影响的连续变化 ,选择大麦重组自交系为材料 ,研究光周期对大麦发育影响的基因型差异的连续变化规律及环境影响 ,为进一步量化光周期对作物发育的影响提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试大麦材料由荷兰 Wageningen 大学育种系提供 ,是由 Apex 和 Prisma 2 个春性大麦栽培品种杂交 ,经 8 代单粒传培育而成的 94 个自交纯系 (RIL)。

1.2 试验方法

试验于 2002 ~ 2003 在江西农业大学试验站网室与暗室进行 ,11 月 8 日将亲本和 94 个自交系分别播种在 $\phi 10\text{cm} \times 20\text{cm}$ 的小钵中 ,每钵装土 1.5 kg ,播种 3 粒 ,最后定苗至 1 株/钵 ,钵土含有机质 2.335% ,全 N 0.1052% ,有效 N $100.35\mu\text{g/g}$,有效 P $23.91\mu\text{g/g}$,有效 K $244.137\mu\text{g/g}$ 。每品系播种 30 钵 ,每 96 个品系 (94 个 RIL + 两个亲本)为一组 ,共 2880 钵 ,将一半置于短日照处理 ,另一半置于长日照处理。短日照处理 (SD) 为 10h 光照时间 ,每天 7:00 ~ 17:00 从暗室移至室外接受 10h 自然光照 ,长日照处理 (LD) 为 15h 光照时间 (辅助光照时间为 5:00 ~ 7:00 ,17:00 ~ 20:00 ,光强 $> 1000\text{m}$ 烛光)。播种齐苗后 ,每隔 10d ,从 SD 处理取出一组移入 LD ,再从 LD 处理取出一组移入 SD ,转移日期 (月/日)分别为 :11/25、12/5、12/15、12/25、1/4、1/14、1/24、2/3、2/13、2/23、3/5、3/15、3/25、4/4 ,以确定各品系对光周期反应的起始点与终止点 ,被转移的植株在新的光周期条件下生长直至抽穗 ,一直处于 SD 或 LD 条件下的植株作 CK。抽穗时每天观察记载各处理 96 个品系的抽穗期 ,以主茎芒抽出 1cm 的当天记为抽穗期。

2 结果与分析

2.1 大麦发育阶段的划分

根据大麦花前期发育阶段对光照敏感程度的不同 ,将其划分为不受光周期影响的基本营养生长期

(*BVP*)、光敏感期 (*PSP*)和光敏感后期 (*PPP*)。由于大麦从短日照条件移入长日照条件和从长日照条件移入短日照条件的光敏感期不同,又把光敏感期分成短日照条件的光敏感期 (PSP_S)和长日照条件的光敏感期 (PSP_L)。短日照条件的光敏感期 (PSP_S)是指播种后先呆在短日照条件下,然后逐次转移到长日照条件,测定光敏感期的起始点与终止点的时间间隔即为 PSP_S ,而最后一组没有转移,始终呆在短日照条件下,其植株的花前期为 $f_{\max} = BVP + PSP_S + PPP$;长日照条件的光敏感期 (PSP_L)是指播种后先呆在长日照条件下,然后逐次转移到短日照条件,测定光敏感期的起始点与终止点的时间间隔即为 PSP_L ,而最后一组没有转移,始终呆在长日照条件下,其植株的花前期为 $f_{\min} = BVP + PSP_L + PPP$ 。大麦花前期发育模式见图 1。

2.2 大麦发育模式的描述

发育阶段用无量纲值 θ 来表示:播种时 $\theta = 0.0$,开花时 $\theta = 1.0$,在播种与开花期间每天的发育速率为 R ,用下述发育模型来估算^[15,19]:

$$R = \begin{cases} g(T)/f_0 & \text{如果 } \theta \leq \theta_1 \text{ 或 } \theta \geq \theta_2 \\ g(T)h(P)/f_0 & \text{如果 } \theta < \theta_2 \end{cases}$$

式中 $g(T)$ 为温度效应函数^[20] f_0 为最适温光条件下的最短花前期,这里重点讨论光敏感期内的光周期效应函数 $h(P)$ 及光敏感期起始点 θ_1 与光敏感期终止点 θ_2 的估算。

光敏感期内(即 θ 处于 θ_1 与 θ_2 之间),光周期函数 $h(P)$ 可定义为^[21,22]:

$$h(P) = 1 - \delta(P_0 - P)$$

式中 P_0 为最适日照时数, P 为实际日照时数, δ 为光敏感系数,对长日照作物为正值,短日照作物为负值。

根据图 1 的发育模式,在长日照条件下,大麦发育的最短花前期为:

$$f_{\min} = BVP + PSP_L + PPP$$

在短日照条件下,大麦发育的最长花前期为:

$$f_{\max} = BVP + PSP_S + PPP$$

在光敏感期内植株开花期的估算比较复杂,假设在光敏感期内植株的光敏感性不变,则抽穗期与置换日期呈线性关系,这一关系可用数学式表示为:

$$f = a + b t$$

式中 a 和 b 为待估参数, t 为播种到每次转移的间隔时间, f 为抽穗期。当大麦生长处于光敏感期内,从长日照处理置换到短日照处理时,图 1 中的线性片断 AB 表示开花期与置换时间之间的关系, A 点是最长花前期, B 点是最短花前期,则:

$$\begin{aligned} A \text{ 点: } BVP + PSP_S + PPP &= a + b BVP \\ B \text{ 点: } BVP + PSP_L + PPP &= a + b (BVP + PSP_L) \end{aligned}$$

联立上述两式,求得 a 、 b 两参数值为:

$$\begin{aligned} a &= BVP \times (PSP_S/PSP_L) + PSP_S + PPP \\ b &= 1 - PSP_L/PSP_S \end{aligned}$$

将 a 、 b 两参数值代入开花期与置换日期的关系式,得出在光敏感期内大麦由长日照转移到短日照的花前

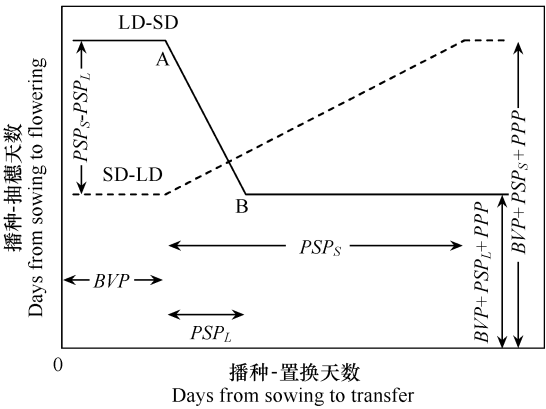


图 1 播种后在不同时期从 SD 转移到 LD (虚线)或从 LD 转移到 SD (实线)条件时播种-抽穗天数与播种-置换天数关系示意图
Fig. 1 The relation between days from sowing to flowering and time transferred from short-day (SD) to long-day (LD) conditions (broken line) or from LD to SD conditions (solid line) at various time after sowing

期为：

$$f = t + PSP_s - (t - BVP)PSP_s/PSP_L + PPP$$

同理 ,在光敏感期内 ,大麦由短日照转移到长日照的花前期为：

$$f = t + PSP_L - (t - BVP)PSP_L/PSP_s + PPP$$

根据光照试验中得到的大麦从播种到抽穗的天数 ,和采用单纯形迭代法可求出 BVP 、 PSP_s 、 PSP_L 和 PPP 这 4 个发育阶段天数。

根据上述计算的四个发育阶段天数 BVP 、 PSP_s 、 PSP_L 和 PPP 就可以进行模型中光敏感参数的估计：

$$f_0 = BVP + PSP_L + PPP$$

$$\theta_1 = BVP / f_0$$

$$\theta_2 = (BVP + PSP_L) / f_0$$

$$\delta = (1 - (PSP_L / PSP_s)) / (P_N - P_Y)$$

式中 P_N 、 P_Y 分别为短日条件和长日条件下的日照时数 ,在本试验中分别为 10h 和 15h。

2.3 大麦发育模型光敏感参数的估计

2.3.1 不同大麦品系对光照诱导的反应

通过大麦光照转移试验 ,获得了 96 个大麦品系的播种-抽穗天数 (f) ,其大部分结果都遵循图 1 的生长发育模式。图 2 列出了 196-33 和 115-23 两个有代表性大麦品系对光照诱导的反应 ,结果表明：(1) 96 个大麦品系都不同程度地受光照时间的影响 ,表现为一直呆在长日照条件下 ,均明显缩短生育期；一直呆在短日照条件下 ,均明显延长生育期 ,有的品系甚至严重推迟抽穗期。(2) 大麦越早由 SD 转到 LD 条件下 ,播种至抽穗的天数越短 ,即提早抽穗；反之越迟由 SD 转到 LD 条件下 ,播种至抽穗的天数则越长；由 LD 转到 SD 的情况正好相反。(3) 当大麦生长发育处于光敏感阶段时进行置换 ,播种至抽穗的天数产生剧烈变化 ,而大麦生长发育处于基本营养生长期和光敏感后期时 ,播种至抽穗的天数变化较平稳 ,说明大麦光敏感阶段光周期对大麦生长发育影响较大 ,而基本营养生长阶段和光敏感后期光周期对其生长发育作用较小。(4) 个别品系整个花前期均受光周期的影响 ,从出苗后一直持续到抽穗前 ,表现为整个花前期的长短均随置换天数的变化而变化。

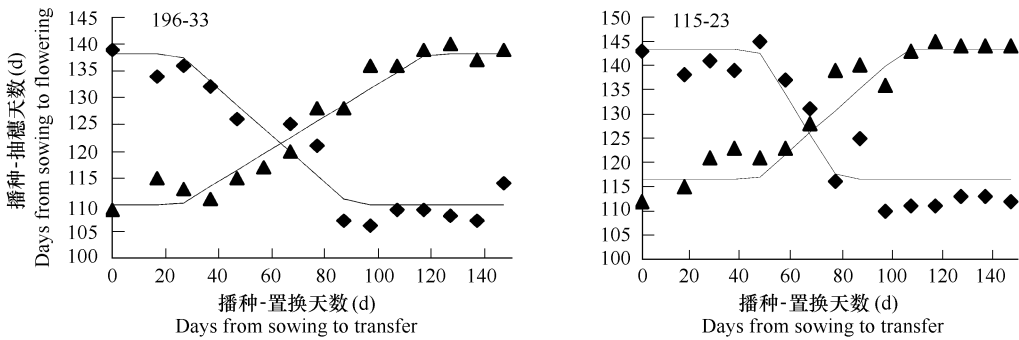


图 2 置换时间对大麦抽穗期的影响

Fig. 2 The effect of transferred time on barley flowering

Triangle : from short-day (SD) to long-day (LD) ; Lozenge : from LD to SD

2.3.2 不同大麦品系光敏感特性的分析

根据大麦发育模型 ,计算出 96 个品系的 BVP 、 PSP_s 、 PSP_L 和 PPP ,结果表明光周期对大麦的影响呈阶段性线性关系 ,而且长日照条件下的光敏感阶段比短日照条件下的光敏感阶段短 ,即所有的品系均是 $PSP_L < PSP_s$ 。

为了减少试验期间昼夜与季节性温度波动对发育的影响 ,将自然条件下花前期的实际天数转化为最适温度条件下 (最低温 = 0℃ ,最适温 = 21℃ ,最高温 = 35℃)的生理日数 ,再利用转化的数据 ,应用上述模型重新

计算出重组自交系及其亲本的 BVP 、 PSP_S 、 PSP_L 和 PPP 表 1 列出了 94 个自交系及其亲本 BVP 、 PSP_S 、 PSP_L 和 PPP 的变化范围,从表 1 可以看出:(1)两亲本的光敏感阶段和非敏感阶段的差异不大,而且所有品系的平均值与两亲本也较接近,但自交系出现了超亲分离现象。(2)最小基本营养生长期为 9.78d,也就是说有的品系在出苗后 10d 左右就进入光敏感期,最大基本营养生长期为 41.49d,说明不同的大麦品系感光起始点差异较大。(3)在 15h 光照条件下,光敏感期持续时间最短的为 9.2d。(4)光敏感后期的最小值为 0.78d,说明该品系光敏感期一直持续到抽穗前。

表 1 94 个大麦品系及父母本的 BVP 、 PSP_S 、 PSP_L 和 PPP 变化
Table 1 Variation of BVP 、 PSP_S 、 PSP_L and PPP of two parents and 94 lines

项目 Item	亲本 Parents				
	Prisma	Apex	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Average
BVP	29.15	27.13	41.49	9.78	27.73
PSP_S	42.82	40.05	75.11	23.15	42.73
PSP_L	25.27	23.07	54.02	9.2	25.2
PPP	17.08	16.53	27.05	0.78	16.63

2.3.3 光敏感期与大麦发育特性的关系分析

表 2 列出了大麦抽穗前各发育阶段的相互关系,从表 2 可以看出:(1)基本营养生长期越长,则光敏感后期也越长,其受长日照或短日照影响的阶段越短,这类品种对光照要求较弱。(2)基本营养生长期越短,则光敏感后期也越短,其受长日照或短日照影响的阶段越长,这类品种对光照要求较强。(3)在长日照条件下受光周期影响的阶段 (PSP_L) 越长,则在短日照条件下受光周期影响的阶段 (PSP_S) 也越长,相关系数 0.9787,达极显著差异,这类品种对光照要求也较强。

表 2 大麦 BVP 、 PSP_S 、 PSP_L 和 PPP 间的相互关系

Table 2 Relation coefficient between BVP 、 PSP_S 、 PSP_L and PPP

参数 parameters	PSP_S	PSP_L	PPP
BVP	-0.9082 **	-0.9071 **	0.7718 **
PSP_S		0.9787 **	-0.8421 **
PSP_L			-0.8645 **

2.3.4 大麦发育模型光敏感参数的估计

根据上述发育模型及算得的 96 个品系的 BVP 、 PSP_S 、 PSP_L 和 PPP 进一步求出模型中 4 个输入参数的数值:它们分别是最短花前期 (f_0)、光敏感期起始点 (θ_1)、光敏感期终止点 (θ_2) 和光敏感系数 (δ)。两亲本及 94 个自交系 4 个参数的变化范围如表 3,从表 3 可以看出:(1)亲本 Prisma 的光敏感系数为 0.082,亲本 Apex 的光敏感系数为 0.0848,重组自交系群体光敏感系数变化于 0.0554 ~ 0.1333,变化差异较大,变异系数为 19.4%。(2)两亲本光敏感起点之间及光敏感终点之间差异较小,但是 94 个自交系间的光敏感起点的变化差异较大, θ_1 变化范围为 0.1466 ~ 0.5552,变异系数为 20.3%,而 94 个自交系间光敏感终点变化差异小, θ_2 变化范围为 0.6239 ~ 0.9890,变异系数为 9.4%。说明品系对光周期的敏感性主要是由光敏感起始点决定的,而与光敏感终止时间关系较小。

表 3 94 个大麦品系及父母本光敏感参数的变化

Table 3 Variation of photoperiod sensitive parameter of two parents and 94 lines

参数 Parameter	亲本 Parents		RILS			CV (%)
	Prisma	Apex	分布区间 Variation range		$\bar{X} \pm SD$	
f_0 (d)	71.50	66.73	62.16	79.60	69.55 \pm 3.9446	5.7
θ_1	0.4077	0.4065	0.1466	0.5552	0.3971 \pm 0.0805	20.3
θ_2	0.7611	0.7523	0.6239	0.9890	0.7629 \pm 0.0718	9.4
δ	0.0820	0.0848	0.0554	0.1333	0.0851 \pm 0.0165	19.4

3 小结与讨论

以大麦重组自交系为材料,通过不同光照时间处理置换试验,获得了 94 个 RIL 和两个亲本的光敏感参数 BVP、PSP_S、PSP_L和 PPP,结果表明,光周期对大麦的影响呈阶段性线性关系,不同的大麦品系感光性差异较大。以往的作物发育模型较深入地研究了温度对发育速率的影响^[7,23,14,16,18],而光照对发育速率的影响,有的发育模型仅用一个感光性指数来反映,甚至有些发育模型干脆不考虑品种的感光性^[16,18],这一方面是因为对品种感光性的研究相对薄弱,相应的参数难以获得,另一方面是人为使模型简单化,便于应用,这是导致模型预测功能差,适应性弱,通用性不强的主要原因,一旦离开了模型的研究区域或外推到其它环境中,和更换新的作物品种,模型的预测效果就变得很差。本研究表明作物并不是整个花前期均受光周期的影响,只有光敏感期才受光周期的影响,在光钝感期仍然只需考虑温度的影响,但是不同的品种光敏感期差异很大,因此如何正确估计光敏感期的起始点与终止点,是调试模型感光性输入参数的前提。本试验推导了一个简单有效的方法来估算不同品种的光敏感期的长短,为正确调试模型感光性输入参数提供参考。

关于不同的大麦品系对光照诱导的反应,结果表明 96 个大麦品系都不同程度地受光照时间和光照长度的影响,长日照明显缩短生育期,短日照延长生育期,但不同的大麦品系对光照诱导的反应差异很大,有的品系在出苗后 10d 左右就进入光敏感期,而最长的基本营养生长期为 41.49d;有的品系能快速通过光敏感期,有的品系光敏感期持续时间很长,一直到抽穗前,大麦不同的发育阶段对光照诱导的反应也不同,表现为在光敏感期发育快慢强烈地受光周期的影响,而在其前后的光钝感期的影响较小。不同大麦品系对光照敏感性的差异主要是由光敏感起始点决定的,而与光敏感终止点关系较小。

本研究以春性大麦为材料,春性大麦不需要春化处理,发育只受温度和光周期的影响,因而我们针对水稻研制的光温发育模型 RICAM 仍可直接应用^[12],不需要考虑春化作用所需要的低温条件,而对于需要春化处理的麦类作物品种,模型输入参数的确定还需进一步研究。

References :

[1] Cao W X , Luo W H. Crop system simulation and intelligent management. Beijing : Higher Education Press , 2003.

[2] Gao L Z , Jin Z Q , Huang Y , *et al.* Rice Cultivational Simulation-Optimization-Decision Making System. Beijing : Chinese Agricultural Science and Technology Press , 1992.

[3] Guo Y Q , Guo X Y , Zhao C J , *et al.* Design and implementation of a dynamic knowledge model for suitable cultivars and sowing time of maize. Scientia Agricultura Sinica , 2006 , 39 (2) : 274 — 280.

[4] Zhu Y , Cao W X , Yao X , *et al.* Development and testing of a dynamic knowledge model for wheat cultural management. Scientia Agricultura Sinica , 2005 , 38 (2) : 283 — 289.

[5] Mckinion J M , Baker D N. Application of the GOSSYM/COMAX system to cotton crop management. Agricultural Systems , 1989 , 31 : 31 — 35.

[6] Feng L P. A dynamic simulation model for wheat development. Acta Agron Sin , 1997 , 23 (4) : 418 — 424 .

[7] Gao L Z , Jin Z Q , Huang Y *et al.* Rice clock model : a computer model to simulate rice development. Agricultural Forest Meteorology , 1992 , 60 : 1 — 6.

[8] Hodges T , Botner C. Using the CERES-maize model to estimate production for U. S. cornbelt. Agric For Meteorol , 1987 , 40 : 293 — 303.

[9] Kropff M J , van Laar H H , Matthews R B. ORYZA1 : An ecophysiological model for irrigated rice production. SARP Research Proceedings , Wageningen (Netherlands) : 1994 , 37 — 41.

[10] Penning de Vries F W T , Jansen D M , Berge H F M T , *et al.* Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops. Netherlands : Pudoc Wageningen , 1989.

[11] Qi C , Yin X. A rice growth calendar model (RICAM) and its application. Jan. Agric. Meteo , 1993 , 48 : 831 — 834.

[12] Qi C H , Yin X Y , Liu T J , *et al.* The improvement of the structure and function of RICAM and its application. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis , 1996 , 18 (4) : 371 — 375.

[13] McMaster G S , Wilhelm W W. Growing degree-days : one equation , two interpretations. Agric For Meteorol , 1997 , 87 : 291 — 300.

[14] Russelle M P , Wilhelm W W , Olson R A. Growth analysis based on degree-days. Crop Sci. , 1984 , 24 : 28 — 32.

[15] Xinyou Yin , Van Laar H H. An ecophysiological simulation model for genotype-by-environment interactions. Wageningen : Wageningen Academic Publishers , 2005.

[16] Shen G Q. Nonlinear temperature module of effecting crop development rate. *Meteorology* ,1980 ,6 :9 — 11.

[17] Wang S L. The relationships between temperature and crop growth and their dynamic variation. *Chin J Agro-meteorol* ,1989 ,10 (3) :11 — 15.

[18] Yin X Y. A nonlinear model to quantify temperature effect on rice phenology and its application. *Acta Agron Sin* ,1994 ,20 (6) :692 — 699.

[19] Yin X ,Kropff M J ,Horie T ,*et al.* A model for photothermal responses of flowering in rice I . Model description and parameterization. *Field Crops Research* ,1997 ,51 ,189 — 200.

[20] Liu T J ,Yin X Y ,Qi C H *et al.* Simulation of the Relationship Between Climate Variability and Rice Development and Yield Formation. *Chin J Appl Ecol* ,2005 ,16 (3) :486 — 490.

[21] Loomis R S ,Connor D J. *Crop ecology :productivity and management in agricultural systems.* Cambridge :Cambridge University Press ,1992.

[22] Yin X Y ,Paul C. Struik ,Tang J J ,*et al.* Model analysis of flowering phenology in recombinant inbred lines of barley. *Journal of Experimental Botany* ,2005 ,56 :959 — 965.

[23] Huang C P ,Wang A H ,Hu B M. Study on temperature driven nonlinear models of crop growth and their application. *Journal of Biomathematics* ,2004 ,19 (4) :481 — 486.

参考文献：

[1] 曹卫星 ,罗卫红. 作物系统模拟及智能管理. 北京 :高教出版社 ,2003.

[2] 高亮之 ,金之庆 ,黄耀 ,等. 水稻栽培计算机模拟优化决策系统. 北京 :中国农业科技出版社 ,1992.

[3] 郭银巧 ,郭新宇 ,赵春江 ,等. 玉米适宜品种选择和播期确定动态知识模型的设计与实现. *中国农业科学* ,2006 ,39 (2) :274 ~ 280.

[4] 朱艳 ,曹卫星 ,姚霞 ,等. 小麦栽培管理动态知识模型的构建与检验. *中国农业科学* ,2005 ,38 (2) :283 ~ 289.

[6] 冯利平. 小麦发育期动态模拟模型的研究. *作物学报* ,1997 ,23 (4) :418 ~ 424.

[12] 戚昌瀚 ,殷新佑 ,刘桃菊 ,等. RICAM1.3 的结构与功能的改进及其应用. *江西农业大学学报* ,1996 ,18 (4) :371 ~ 375

[16] 沈国权. 影响作物发育速度的非线性温度模式. *气象* ,1980 ,6 :9 ~ 11.

[17] 王信理. 作物生长与温度的关系及其动态变化. *中国农业气象* ,1989 ,10 (3) :11 ~ 15.

[18] 殷新佑. 水稻发育温度效应的非线性模型及其应用. *作物学报* ,1994 ,20 (6) :692 ~ 699.

[20] 刘桃菊 ,殷新佑 ,戚昌瀚 ,等. 气候变化与水稻生长发育及产量形成关系的模拟研究. *应用生态学报* ,2005 ,16 (3) :486 ~ 490.

[23] 黄冲平 ,王爱华 ,胡秉民. 作物生长温度效应的非线性模型及其比较研究. *生物数学学报* ,2004 ,19 (4) :481 ~ 486.