

基于生理生态过程的大麦顶端发育和物候期模拟模型

邹 薇^{1,5}, 刘铁梅², 潘永龙², 姚 娟³, 蔡 剑¹, 庄恒扬⁴, 郭华春⁵, 曹卫星^{1,*}

(1. 南京农业大学江苏省信息农业高技术研究重点实验室, 南京 210095; 2. 华中农业大学植物科技学院, 武汉 430070;

3. 华中农业大学理学院, 武汉 430070; 4. 扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室, 扬州 225009;

5. 云南农业大学农学与生物技术学院, 昆明 650201)

摘要:为改进已有的大麦生理发育时间模拟模型(YDmodel),以扬州地区5个品种春播条件下的顶端发育和物候发育观测资料和历史资料为依据,构建了基于生理发育时间的顶端发育和物候期机理模型。模型量化了热效应、光周期、春化效应对发育的影响,引入了7个遗传参数,分别为播种到出苗所需的有效积温、灌浆期发育基点温度、生理春化时间、临界日长、光周期反应起始点、最短苗穗期、最短灌浆期。本模型在YDmodel基础上的改进主要有3点:(1)将每日生理发育时间的增量乘以水肥丰缺因子,改为除以水肥丰缺因子表现水肥对大麦发育的影响,客观体现了大麦在水肥丰缺条件下的发育延迟或提早现象;(2)将三段线性函数改为非线性函数表达春化效应和相对热效应,确立了不同品种相对春化效应和相对热效应的曲线族;(3)将线性函数改为正弦函数表达不同品种光周期效应。经测算,各大麦品种到达单棱期、二棱期、雌雄蕊分化期、药隔形成期、雌蕊柱头二裂分叉期、雌蕊柱头毛状突起期等顶端发育阶段的生理发育时间分别为2.6、5.6、11.3、13.1、15.3、18.2、28.7d,到达出苗期、拔节期、抽穗期、灌浆期和成熟期等主要物候期的生理发育时间为0、13.1、28.7、32.8、51.5d,形成了不同大麦品种在不同气候和栽培条件下统一的衡量发育的定量尺度。

关键词:大麦;顶端发育;物候发育;生理发育时间;模拟模型

文章编号:1000-0933(2009)02-0815-09 中图分类号:Q141,Q945,S512 文献标识码:A

A process-based simulation model on apical development and phenological stages in barley: model description

ZOU Wei^{1,5}, LIU Tie-Mei², PAN Yong-Long², YAO Juan³, CAI Jian¹, ZHUANG Heng-Yang⁴, GUO Hua-Cun⁵, CAO Wei-Xing^{1,*}

1 Hi-tech Key Laboratory of Information Agriculture of Jiangsu Province, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China;

2 College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

3 College of Science, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

4 Key Laboratory for Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province, Yangzhou 225009, China

5 College of Agronomy and Biological Technology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(2): 0815 ~ 0823.

Abstract: To modify the original physiological development time (PDT) model (YDmodel), a new model (BarleyGrow) was developed based on the data from Yangzhou field experiment on five cultivars at spring sowing date. Three processes (thermal effectiveness, photoperiod and vernalization) were quantified and used to create the model. Seven parameters were used in the model included accumulated temperatures from sowing to germination (GDD_0), basic temperatures in filling period (Tb_{max}), physiological vernalization times (PVT), critical day lengths (DLc), start times of photoperiod response (PPs), minimum times from emergence to heading (EHmin) and from heading to maturity (FDmin). With this method, we had several important differences compared to the YDmodel. First, the ratio of daily increment of PDT and the deficit of both water and nitrogen was used to estimate the effect of environment (instead of their product). Second, a nonlinear

基金项目:国家自然科学基金资助项目(60673052)和国家863计划资助项目(2006AA10A303, 2006AA10Z219)

收稿日期:2007-07-10; 修订日期:2008-12-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: caow@njau.edu.cn

function was adopted to describe vernalization and thermal effectiveness (instead of three-stage linear function). Third, sinusoidal function was used to describe photoperiod curve cluster for different cultivars (instead of linear function). Physiologically, our model estimated 2.6 days to reach the single ridge stage, 5.6d to the double ridge stage, 11.3d to the stamen and pistil initiation stage, 13.1d to the anther separation stage, 15.3d to the pollen mother cells stage and 18.2d to the tetrad stage. Phenologically, estimations were 13.1d to reach the jointing stage, 28.7d to the heading stage, 32.8d to the grain filling stage and 51.5d to the maturity stage. *PDT* was consequently used as a unified scale for measuring developmental progress of different cultivars under different climates and cultural practices.

Key Words: barley; apical development; phenological stage; physiological development time; simulation model

大麦早熟、丰产、适应性广、营养价值高,兼有食用、饲用、酿造用等多种用途,在广大地区发展迅速^[1]。大麦的生长发育主要受气候因素的影响^[2],系统深入地研究不同地域气候因子与大麦发育的定量关系具有重要的理论和实践意义。

国内外对大麦发育模拟模型的研究较少^[3~9]。1993年,陈杰等基于 Penning de Vries 的 MACROS 模型建立了大麦的生育期模拟模型^[3],它与荷兰的 SUCROS 模型^[4]一样,仅仅考虑了每日白天温度与发育进程的关系,未全面定量春化作用、光周期反应、热效应与阶段发育的关系及基因型差异。殷新佑等^[6~9]建立的大麦生育期模拟模型,充分考虑了温度和光周期对发育的影响,初步研究了通过 QTL 定位技术确定大麦生育模型参数,但尚未考虑春化作用对大麦发育的延迟及抽穗后不同品种熟性的遗传差异。此后,刘桃菊等建立了不同品系大麦遗传参数库^[7~9],对不同光照条件对大麦生长发育的影响进行了深入的分析。近年来,曹卫星等提出以生理发育时间为基础来预测小麦^[10]、水稻^[11]、棉花^[12]、油菜^[13]等作物的发育进程,充分反映了各种不同作物的遗传效应和环境因素对发育进程的影响,因而均具有较好的预测效果。2006年,徐寿军等^[14]建立了基于生理发育时间的大麦顶端发育和物候期模拟模型,可较全面地预测大麦生长的顶端发育和物候发育的各个时期。模型引入了一些品种遗传参数,较好地解释了春化作用、光周期效应、遗传特性对大麦发育进程的影响,揭示了品种间生育期差异的遗传效应。但是,与其他生育期模型类似,该模型简化了大麦发育对温度、光周期的反应,并且发育期模型的验证资料还不够广泛,因而有待于改进算法及充分检验。

本文旨在以大麦生理生态过程为主线,提出一个新的基于生理发育时间的大麦阶段发育与生育期模拟模型,并采用多年多点的试验资料对模型进行广泛的验证,以着重提高模型的机理性和适用性。预期结果将有助于推进大麦生长模拟研究,建立基于模型的大麦生长决策支持系统,从而促进作物栽培学的数字化和精确化发展。

1 材料与方 法

试验于 2004~2005 年在扬州大学实验农场进行,土壤肥力中等。供试品种为扬饲麦 1(YS1)、扬饲麦 3(YS3)、扬农啤 1(YN1)和苏引麦 3(SY3)。设 6 个播期,分别于 10 月 15 日、10 月 25 日、11 月 5 日、11 月 15 日、11 月 25 日和翌年 3 月 6 日播种,小区面积 25 m²,重复 3 次。施尿素(含 N 46%) 326 kg hm⁻²,基追比为 7:3,分别于播种前和拔节期施入。另基施过磷酸钙(含 P₂O₅ 38%) 375 kg hm⁻²,氯化钾(含 K₂O 60%) 120 kg hm⁻²。系统观察记载各处理的主要生育期和顶端发育阶段。当年的气象资料由扬州大学农学院提供。比较各品种的发育进程,找出到达各发育阶段所需的最小有效积温,辅助确定最适条件下大麦到达各生育阶段所需的最小有效积温,用于计算各发育阶段所对应的生理发育时间。

2 模型的建立

2.1 大麦生理发育时间的计算原理

生理发育时间是指在最适发育的温光条件下大麦完成发育所需的最短时间。根据文献资料^[1,2,15~19]和本试验春播条件下不同品种的数据资料,找出最适温光条件下大麦到达各物候发育和顶端发育期的最小有效

积温,除以各阶段的最适发育温度,得到大麦完成不同发育阶段所需的最短生理时间,各生理时间的累加即得大麦完成不同物候发育和顶端发育以及一生所需的生理发育时间(d)。经测算,确定大麦顶端发育各阶段的生理发育时间如下:出苗期、单棱期、二棱期、雌雄蕊分化期、药隔形成期、雌蕊柱头二裂分叉期、雌蕊柱头毛状突起期、抽穗期分别为0、2.6、5.6、11.3、13.1、15.3、18.2、28.7d。大麦的主要物候期的生理发育时间为:拔节期13.1d、抽穗期28.7d、灌浆期32.8d、成熟期51.5d。

2.2 生理发育时间模型中的参数

基于大麦的春化作用、热效应、光周期反应以及遗传特性,大麦生理发育时间(PDT)模型引入了7个彼此相互独立的品种遗传参数来表现不同品种的内在遗传差异,分别为播种到出苗所需的有效积温(GDD_0)、灌浆期基点温度(Tb_{max})、生理春化时间(PVT)、临界日长(DLc)、光周期反应起始点(PPs)、最短苗穗期(EHmin)和最短灌浆期(FDmin)。

根据文献资料^[1,2,15-19]和本试验研究结果,采用 GDD_0 表现不同大麦品种播种到出苗所需的有效积温的差异,取值范围为60~135℃d; Tb_{max} 体现不同大麦品种进入灌浆期所要求的基点温度的差异^[15-19],取值范围为5~7℃;PVT指不同大麦品种完成春化作用所需的最短生理天数^[1,2,15-19],取值范围0~60d;DLc体现不同大麦品种在小于此日长条件下不能发育^[15-19,20],取值范围为7~14h;PPs表现不同大麦品种对光周期反应的起始点不同^[6-8,20-22],单位同生理发育时间,取值范围0~5.6d,即出苗(生理发育时间为0d)到二棱期(生理发育时间为5.6d);EHmin和FDmin指大麦在最适发育的温光条件下出苗到抽穗、抽穗到成熟所需的最短相对时间^[6],取值0.5~2,体现不同大麦品种在最适温光条件下品种内在决定的发育速率的快慢。

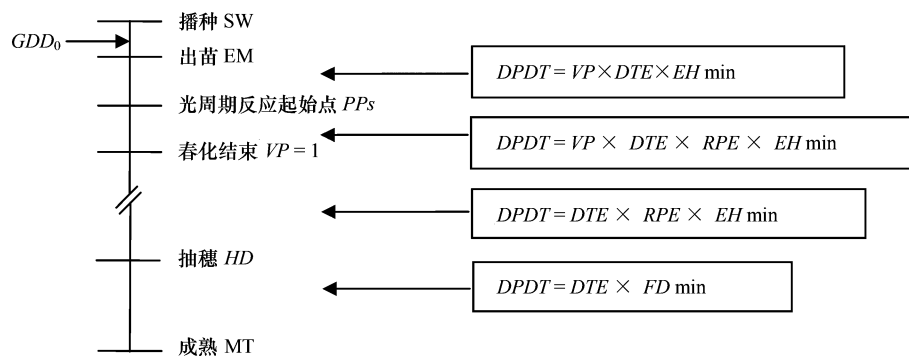


图1 春化作用、热效应、光周期、品种特性与大麦发育进程的关系

Fig. 1 The relationships of barley development progress to vernalization, thermal effectiveness, photoperiod and cultivar characters

GDD_0 表示从播种到出苗所需的有效积温 GDD_0 means the effective accumulated temperature from sowing to germination; $DPDT$ 表示每日大麦生理发育时间进程 $DPDT$ means the daily progress of physiological development time; VP 表示春化进程 VP means vernalization progress; DTE 表示热效应 DTE means daily thermal effectiveness; RPE 表示相对光周期效应 RPE means relative photoperiod effectiveness; PPs 表示光周期反应起始点 PPs means the physiological development time for the start of the photoperiod-sensitive phase; $EHmin$ 表示最短苗穗期 $EHmin$ means the minimum time from emergence to heading under optimum temperature and photoperiod; $FDmin$ 表示最短灌浆期 $FDmin$ means the minimum time from heading to maturity under optimum temperature; SW 表示播种期 SW means sowing time; EM 表示出苗期 EM means emergence time; HD 表示抽穗期 HD means heading time; MT 表示成熟期 MT means maturation time

2.3 生理发育时间的计算

大麦从出苗到抽穗的生理发育时间进程(DPDT)主要由春化效应(从播种时开始计算,VP)、光周期效应(RPE)、热效应(DTE)和最短苗穗期(EHmin)相互作用共同决定,顶端发育主要在这一阶段完成;抽穗后,主要由热效应(DTE)和最短灌浆期(FDmin)来决定成熟进程。大麦每日的生理发育时间进程(DPDT)的计算如图1所示,在不同的发育阶段计算有所不同。氮肥和水分的丰缺均会影响大麦的发育进程。

$$PDT_{i+1} = PDT_i + DPDT_i / \max(NDF_i, WDF_i) \quad (1)$$

$$WDF = AEVC/PEVC \quad (2)$$

$$NDF = (ANCL - LNCL) / (MNCL - LNCL) \quad (3)$$

式中, NDF 是氮素丰缺因子, WDF 为水分丰缺因子, 二者取值范围均为 0 ~ 1。AEVC 和 PEVC 分别为作物冠层实际蒸腾和潜在蒸腾, 可由土壤水分平衡模型计算得出, $ANCL$ 、 $LNCL$ 和 $MNCL$ 分别为进入叶组织中的实际含氮量、不可逆氮浓度和叶片自由生长氮浓度, 由土壤氮平衡模型计算而来。土壤水肥过程模型均由南京农业大学提供^[22-25]。

2.3.1 昼夜温度变化与时段温度

考虑到昼夜温差对作物发育的实际影响, 本模型将一天 24h 划分 8 个温度段 (i), 利用温度变化因子 ($Tfac(i)$) 及日最高温度 (T_{max}) 和最低温度 (T_{min}) 来计算每个时段的温度 ($T(i)$), 它比日平均温度更能准确地反映作物发育与温度的关系^[10]。

$$Tfac(i) = 0.931 + 0.0114 \times i - 0.0703 \times i^2 + 0.0053 \times i^3 \quad i = 1, 2, \dots, 8 \quad (4)$$

$$T(i) = T_{min} + Tfac(i) \times (T_{max} - T_{min}) \quad (5)$$

2.3.2 春化效应

每日春化效应 (DVE) 是一天内 8 个温度段相对春化效应 ($RVE(i)$) 的平均值。 $RVE(i)$ 与温度的关系采用 3 段函数来表示。

$$RVE = \begin{cases} 0 & T_{mw} \leq T(i) \text{ or } T(i) \leq T_{bv} \\ \left[\sin\left(\frac{T(i) - T_{bv}}{T_{ov} - T_{bc}} \times \frac{\pi}{2}\right) \right]^{0.5} & T_{bv} \leq T(i) \leq T_{ov} \\ \left[\cos\left(\frac{T(i) - T_{ov}}{T_{mw} - T_{ov}} \times \frac{\pi}{2}\right) \right]^{vef} & T_{ov} \leq T(i) \leq T_{mw} \end{cases} \quad (6)$$

$$DVE = \frac{1}{8} \times \sum_{i=1}^8 RVE(i) \quad (7)$$

$$vef = \frac{1}{2.125 - 0.025 \times PVT} \quad (8)$$

式中, T_{bv} 为春化最低温度, T_{ov} 为春化最适温度, T_{mw} 为春化最高温度, PVT 为生理春化时间。 vef 为春化效应因子, 也是生理春化时间的函数, 体现了不同大麦品种对不同温度段的春化响应不同。

根据文献资料^[16], 得到春化最低温度与生理春化时间的回归方程 (图 2) 以及春化三基点温度之间的关系。

$$T_{bv} = \begin{cases} 10 \times \left[\cos\left(\frac{PVT - 5}{25} \times \frac{\pi}{2}\right) \right]^{0.5} & 5 \leq PVT \leq 30 \\ 0 & 30 \leq PVT \leq 60 \end{cases} \quad (9)$$

$$T_{ov} = T_{bv} + \frac{T_{mw} - T_{bv}}{3} \quad (10)$$

$$T_{mw} = 8.48 + 1.71 \times T_{bv} \quad (11)$$

春化进程则由累积春化天数占生理春化时间的分数来表示, 值在 0 ~ 1 之间, 1 表示春化完成。

$$VP = \begin{cases} (\sum DVE) / PVT & PVT \neq 0 \\ 1 & PVT = 0 \text{ or } VP > 1 \end{cases} \quad (12)$$

不同品种的相对春化效应与春化温度之间曲线关系不同, 每一个品种对应一条曲线, 这些不同的曲线构成了反映不同品种之间差异的曲线族。冬性品种不仅春化所需的最低、最高温度均较低, 春化所需的温度范围也较窄; 而春性品种春化所需的最低、最高温度均较高, 春化所适应的温度范围也较宽; 半冬性品种春化最低、最高温度及春化的温度适应范围均在冬性品种与春性品种之间 (图 3)。

2.3.2 相对热效应

同样采用分段函数来计算每日 8 个时段的相对热效应 ($RTE(i)$), 图 4, 一日的热效应 (DTE) 为 8 个时段

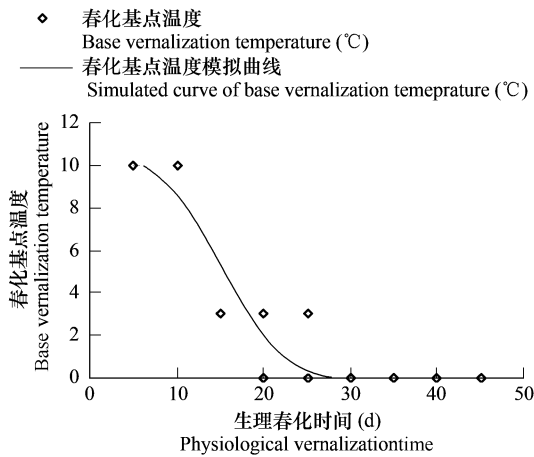


图2 春化基点温度与生理春化时间的回归关系

Fig. 2 Relationship of the basic vernalization temperature to physiological vernalization time

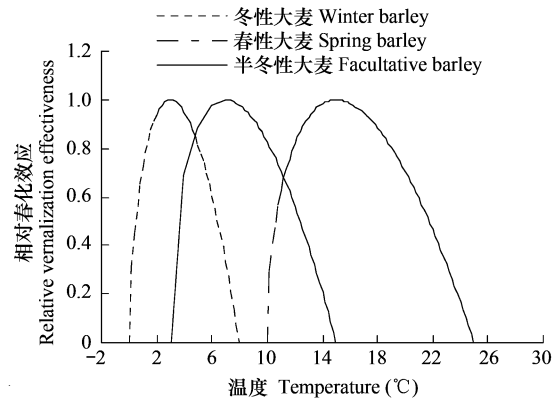


图3 相对春化效应与温度的关系

Fig. 3 Relative vernalization effectiveness in relation to temperature

相对热效应的平均值:

$$RTE(i) = \begin{cases} \left[\sin\left(\frac{T(i) - Tb}{To - Tb} \times \frac{\pi}{2}\right) \right]^2 & Tb \leq T(i) \leq To \\ \left[\cos\left(\frac{T(i) - To}{Tm - To} \times \frac{\pi}{2}\right) \right]^{\frac{Tm - To}{To - Tb}} & To \leq T(i) \leq Tm \\ 0 & T(i) < Tb \text{ or } T(i) > Tm \end{cases} \quad (13)$$

$$DTE = \frac{1}{8} \times \sum_{i=1}^8 RTE(i) \quad (14)$$

不同品种在各发育阶段所要求的发育基点温度不同,根据文献资料^[15-19],将灌浆期发育基点温度 (Tb_{max}) 作为品种遗传参数,得到不同大麦品种发育基点温度 (Tb) 随 Tb_{max} 和生理发育时间 (PDT) 的变化方程。

$$Tb = \begin{cases} (Tb_{max} - 5) + 5 \times \left[\sin\left(\frac{PDT}{51.5} \times \frac{\pi}{2}\right) \right]^3 & 0 \leq PDT \leq 32.8 \\ Tb_{max} & 32.8 \leq PDT \leq 51.5 \end{cases} \quad (15)$$

式中,32.8 和 51.5 分别为大麦灌浆期和成熟期所对应的生理发育时间(d)。

根据文献资料^[15-19],得到大麦发育的最适温度 (To)、最高温度 (Tm) 为基点温度 (Tb) 的函数。

$$To = 20 + Tb \quad (16)$$

$$Tm = 30 + Tb \quad (17)$$

图4中的2条曲线分别体现了2个不同基点温度要求的大麦品种 ($Tb1$ 型和 $Tb2$ 型) 的热效应差异。从图中可以看出, $Tb1$ 型品种在适宜的温度条件下发育进程较快,这主要是由于该品种的发育基点温度低于 $Tb2$ 型品种。

2.3.2 光周期反应

大麦的光照阶段要求一定天数的较长日照条件。在24h连续光照条件下,大麦在5~10d内即可通过光照阶段^[16]。因此,将生理光周期 (Physiological photoperiod, 简称PP) 定义为最适日长(24h)条件下完成光周期所需要的最短时间,其取值范围为5~10d。

据文献资料^[6-8,17,20],不同原产地的大麦品种对光周期反应的敏感程度不同,表现为不同要求的临界日长和光照敏感阶段起始点。因此,将临界日长 (DLc) 和光周期反应起始点 (PPs) 作为大麦品种的遗传参数。

临界光周期 (Critical photoperiod, 简称 CP) 是指在临界日长条件下完成光周期所需的最短时间, 为临界日长的函数 (图 5)。生理光周期为临界光周期的 1/3。

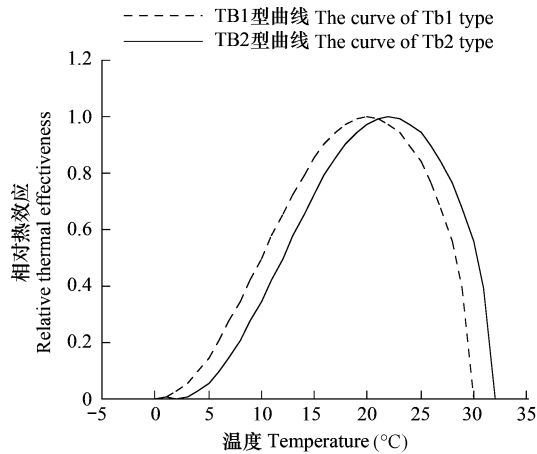


图 4 不同基点温度下相对热效应随温度的变化动态

Fig. 4 Dynamic changes of relative thermal effectiveness to varied temperatures with two base temperatures

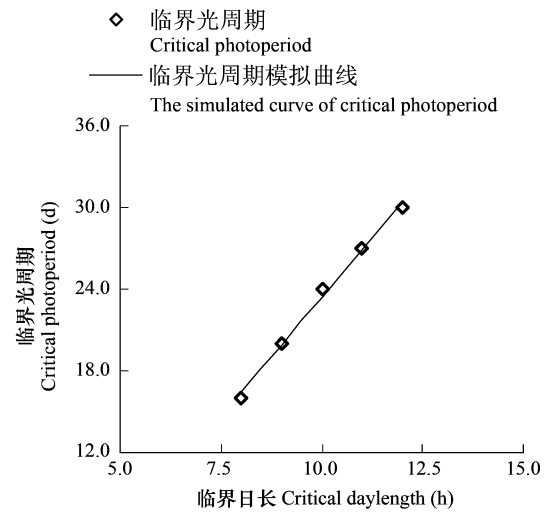


图 5 大麦品种临界光周期与临界日长的关系

Fig. 5 Relationship between critical photoperiod and critical daylength in barley

$$CP = 3.5 \times DLc - 11.6, \text{ 当 } 7 \leq DLc \leq 12 \quad (18)$$

$$PP = \frac{1}{3} \times CP \quad (19)$$

每日光周期效应 (DPE) 为每日日长 (DL) 和临界日长 (DLc) 的函数。由于不同品种的临界日长不同, 因此不同品种的每日光周期效应也是一个曲线族。其中, 光敏感型品种 (DLc 较大) 和光钝感型品种 (DLc 较小) 位于曲线族的左右两侧, 中间型品种位于两曲线之间 (图 6)。

$$DPE = \begin{cases} 0 & DL < DLc \text{ 或 } PDT \leq PP_s \\ \sin\left(\frac{DL - DLc}{24 - DLc} \times \frac{\pi}{2}\right) & DLc \leq DL \leq 24 \text{ 和 } PDT > PP_s \end{cases} \quad (20)$$

相对光周期为每日光周期效应的累积值与生理光周期的比值, 当每日累积的相对光周期效应达到生理光周期时, 相对光周期效应为 1, 光周期反应结束。

$$RPE = \begin{cases} \sum DPE/PP & \sum DPE < PP \\ 1 & \sum DPE \geq PP \end{cases} \quad (21)$$

3 讨论与结论

目前国外已经建立的大麦模型以荷兰 SUCROS 模型为代表^[5], 采用积温法来计算发育进程, 没有考虑品种遗传参数、光周期和春化作用对发育进程的影响, 仅预测了抽穗和成熟 2 个物候期。国内比较有代表性且精度较高的大麦模型为徐寿军等的大麦发育模型 (YDmodel)^[14], 可以模拟顶端发育和物候发育的不同阶段。因此, 本文重点比较 YDmodel 与本模型的差异。两模型的共同点是, 在定量模拟大麦生育期时, 同样认为温度、光周期、春化作用、品种遗传特性对大麦的发育存在着一定的影响, 几者共同决定大麦的顶端发育和物候发育进程。但本模型与 YDmodel 及 SUCROS 模型相比, 更有解释性和系统性, 具体表现在以下几个方面:

(1) 在播种到出苗阶段的模拟中, 前人均采用一个固定的有效积温来预测出苗期^[10-14], 但不同大麦品种由于其性状不同以及田间水分、土壤情况不同, 导致在播种出苗阶段所需的有效积温有所变化。因此, 本模型首次将播种到出苗的有效积温作为参数, 可以精确地模拟不同品种在不同环境条件下播种至出苗时间的变化

情况,对于干旱和半干旱地区出苗缓慢的情况下模型具有较好的自我调节能力,而不需要在出苗之前运行水分和养分模型,从而扩大了模型的适用范围,减少了出苗期以至整个生育期内的预测误差。

(2)在描述水肥对大麦发育调控效应的过程中,YDmodel 仅考虑了氮素营养对发育的影响,而未考虑水分的效应,且在每日生育进程的算法中,氮素亏缺因子与发育进程呈正相关,与其它各因素之间以乘积的形式表示,也就是说,氮素亏缺会使发育速率相应减慢,似有不妥。本模型首次提出将水分和氮肥亏缺因子以分母的形式来影响发育进程,体现出水肥逆境使大麦加快发育尽早完成生活史的趋势,这与大麦的逆境生态表现是相一致的。

(3)对于越冬性作物而言,不仅存在着对热的需求(热效应),而且也有对冷的要求(春化作用)。不同品种由于对环境的长期适应形成了自身对冷热需求的不同反应,决定了品种特定的遗传差异。本模型较好地体现了不同品种对冷热的反应。在相对热效应计算中,YDmodel 认为存在着最适于发育的温度范围,在此范围内热效应为 1,并且认为不同品种对热效应的反应是一样的。而本模型认为不同品种由于培育环境和遗传特性的不同导致对热效应的最低、最适和最高温度是不同的,并且符合温度三基点的单峰曲线,这与国外研究成果^[6,26~29]是相一致的。在春化作用的定量表达上,本模型采用三基点温度曲线表达春化效应,同样得到了国外研究成果^[6,21]的验证。根据不同品种对春化效应和热效应的不同温度要求本模型建立了不同品种冷热效应曲线族,说明了不同品种在适应自己环境过程中的生态幅偏移(驯化)。

(4)有关光周期效应,YDmodel 认为所有品种的临界日长都是 8h,最适日长都是 14h,在春化完成后开始计算光周期效应,并采用线性函数表达光周期效应。据最新的国内外研究成果,不同大麦品种光周期阶段所需的临界日长不同^[6~8];强冬性大麦品种在春化完成以后才进入光周期效应阶段,而一些半冬性大麦品种在春化阶段就开始光周期效应,强春性品种没有春化阶段,直接进入光周期效应阶段,而且不同品种可能在抽穗前的不同时间完成光周期^[6~8,20]。因此,殷新佑等^[6]在大麦发育期模型中引入了光周期反应起始点和终止点、光周期反应敏感性 3 个遗传参数来描述不同大麦对光周期的反应,忽略了不同品种的临界日长不同,但模型对多个不同类型的大麦品种的开花期模拟精度不是很高,而且,未经试验的品种无法有效地获取该品种的物候期预测结果,这给模型的应用带来了一定的困难。

本文基于大量的文献资料^[4,6,16,18,26~29]建模验证,发现模型参数越多,越容易增大模拟误差。因此,本模型将临界日长和光周期反应起始点作为大麦品种遗传参数,其取值范围分别为 7~14h 和 0~5.6d,体现了不同大麦品种光周期反应的特异性,并首次给出临界光周期和生理光周期的概念,分别指在临界日长和最适日长(24h)条件下完成光周期所需的最短时间,根据参考文献数据^[16]得出二者与临界日长的函数关系。采用相对光周期效应计算大麦的光周期反应,当逐日的光周期效应累积到生理光周期时,相对光周期效应为 1,光周期反应结束。通过调节光周期反应起始点和临界日长使不同品种的光周期反应进程快慢不同,解决了不同大麦品种开始和结束光周期的时间不同的问题,有效地减少了大麦光周期反应上的遗传参数。此外,未经试验的品种只要存在它的一些常规的历史发育资料和气象资料,本模型均可有效地对其发育进程和生育期进行模拟,因而具有更强的解释性和适用性。

(5)在 YDmodel 中,无论是对温度还是对光照都是运用线性的分段函数来描述,表示在同一段函数中,对

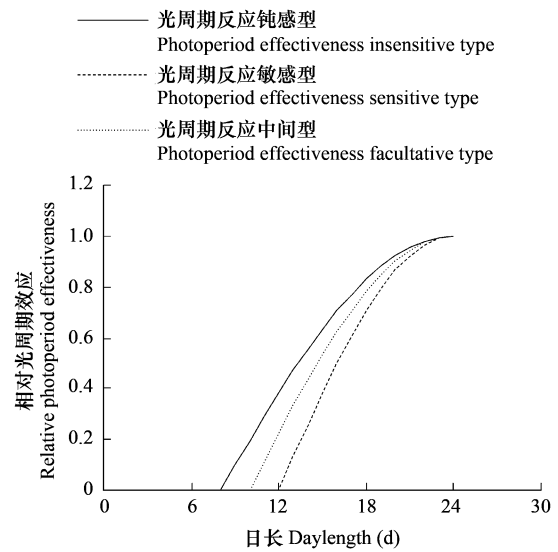


图 6 相对光周期效应与日长的关系

Fig. 6 Relative photoperiod effectiveness in relation to changing daylength

应不同的温度或光照条件大麦均有同样的发育速率(直线的斜率相同),但作物在不同的温度下发育速率是不同的,不论是长期的阶段发育,还是在同一发育期内的短期发育速率,都应该是连续而光滑的曲线变化,因而本模型采用的曲线函数能更有效地描述大麦温光反应的生理生态过程。

References:

- [1] Barley committee of Chinese Crop Science society, Eds. Barley Science in China. Beijing: China Agriculture Science and Technology Press, 1986. 34—43.
- [2] Lu L S. Barley Science in China. Beijing: China Agriculture Science and Technology Press, 1996. 1—30.
- [3] Cheng J, Yang J P. Simulation of growth and development of barley. System Sciences and Comprehensive Studies in Agriculture, 1999, 15(4): 262—265.
- [4] Yin X Y, Tang J J, Lui T J, *et al.* A preliminary study on the QTL mapping of physiological parameters in a crop phenology model for predicting the development duration in barley. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2003, 25(6): 839—843.
- [5] Goudriaan J, H H Van Laar. Modelling Potential Crop Growth Processes. Kluwer Academic Publishers, 1994. 197—206
- [6] Yin X Y, Struik P C, Tang J J, *et al.* Model analysis of flowering phenology in recombinant inbred lines of barley. Journal of Experimental Botany, 2005, 56(413): 959—965.
- [7] Wu Y, Long W W, Hu W H. Studies on physiological parameters of barley development model. Effect of different daylight length on barley development. Journal of Jinggangshan Normal College, 2004, 25(5): 5—7.
- [8] Lui T J, Li H, Tang J J, *et al.* Studies on physiological parameters of barley development model I. Effect of daylight on barley development. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2003, 25(1): 1—4.
- [9] Tang J J, Lui T J, Li H, *et al.* Studies on physiological parameters of barley development model II. Studies on physiological parameters of photoperiodically sensitive and insensitive phases of preflowering development in barley. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2004, 26(6): 863—866.
- [10] Cao W, D N Moss. Modeling phasic development in wheat: an integration of physiological components. Journal of Agricultural Science, 1997, 129: 163—172.
- [11] Meng Y L, Cao W X, Luo W H, *et al.* A process based model for simulating phasic development and phenology in rice. Scientia Agricultura Sinica, 2003, 36(11): 1362—1367.
- [12] Ma F Y, Cao W X, Zhang L Z, *et al.* A physiological development time-based simulation model for cotton development stages and square and boll formation. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16(4): 626—630.
- [13] Liu T M, Hu L Y, Zhao Z H, *et al.* A mechanistic of phasic and phenological development in rape I. Description of the model. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2004, 26(1): 27—31.
- [14] Xu S J, Gu X L, Zhuang H Y, *et al.* Modeling apical and phenological development stages in barley. Journal of Triticeae Crops, 2006, 26(3): 123—127.
- [15] Sun X H. Crop Cultivation Science. Guizhou Science and Technology Press, 1993. 179.
- [16] Zhao Y X, Fang G H, Feng M Y, *et al.* Barley. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 1986. 148—154.
- [17] Wong X Z. Biological Characteristics and Cultivation of Barley. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 1987. 82—167.
- [18] He L R, Li Z W, Yao L S. The Relationship between Development of Barley and Temperature-light. Barley Science in China. Xi'an: Shanxi Scientific and Technical Publishers, 1986. 148—154.
- [19] Diao C Q. Eds. Crop Cultivation Science. Beijing: China Agricultural Publishers, 1994. 127—143.
- [20] Limin A, Corey A, Hayes P. Low-temperature acclimation of barley cultivars used as parents in mapping populations: response to photoperiod, vernalization and phenological development. Plant, 2007, 226: 139—146.
- [21] Mirschel W, Wenkel K O, Schultz A, *et al.* Dynamic phenological model for winter rye and winter barley. Europ. J. Agronomy, 2005, 23: 123—135.
- [22] Hu J C, Cao W X, Jiang D, *et al.* Quantification of water stress factor for crop growth simulation I. Effects of drought and waterlogging stress on photosynthesis, transpiration and dry matter partitioning in winter wheat. Acta Agronomica Sinica, 2004, 30(4): 345—320.
- [23] Hu J C, Cao W X, Luo W H, *et al.* Quantification of water stress factor for crop growth simulation II. Model establishment and validation. Acta Agronomica Sinica, 2004, 30(5), 460—464.
- [24] Hu J C, Cao W X, Luo W H. A soil-water balance model under waterlogging condition in winter wheat. Journal of Applied Meteorological Science, 2004, 15(1): 41—50.

- [25] Zhuang H Y, Cao W X, Jiang S X, *et al.* Simulation on nitrogen uptake and partitioning in crops. *System Sciences and Comprehensive Studies in Agriculture*, 2004, 20(1): 5-9.
- [26] Yan W, Hunt A. An equation for modeling the temperature response of plants using only the cardinal temperature. *Annals of Botany*, 1999, 84: 607-614.
- [27] Yin X, Kropff M J, McLaren G, *et al.* A nonlinear model for crop development as a function of temperature. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1995, 77: 1-16.
- [28] Stapper M. SIMTAC: A Simulation Model of Wheat Genotypes. University of New England, ICARDA. 1984.
- [29] Wang E, Engel T. Simulation of phenological development of wheat crops. *Agricultural Systems*, 1998. 58(1):1-24.

参考文献:

- [1] 中国大麦科学委员会. 中国大麦科学. 北京:中国农业科技出版社, 1986. 34~43.
- [2] 卢良恕. 中国大麦科学. 北京:中国农业科技出版社, 1996. 1~30.
- [3] 陈杰, 杨京平. 大麦生长发育的模拟研究. *农业系统科学与综合研究*, 1999, 15(4): 262~265.
- [4] 殷新佑, 唐建军, 刘桃菊, 等. 作物发育模型生理参数的 QTL 定位与应用研究初报——以大麦品系的生育期预测为例. *江西农业大学学报*, 2003, 25(6): 839~843.
- [7] 吴杨, 龙婉婉, 胡文海. 大麦发育模型的生理参数研究——不同光照长度对大麦生长发育的影响. *井冈山师范学院学报*, 2004, 25(5): 5~7.
- [8] 刘桃菊, 李晖, 唐建军, 等. 大麦发育模型的生理参数研究——I. 光照对大麦发育的影响. *江西农业大学学报*, 2003, 25(1): 1~4.
- [9] 唐建军, 刘桃菊, 李晖, 等. 大麦发育模型的生理参数研究——II. 大麦花前光周期敏感与钝感阶段的生理参数研究. *江西农业大学学报*, 2004, 26(6): 863~866.
- [11] 孟亚利, 曹卫星, 周治国, 等. 基于生长过程的水稻阶段发育与物候期模拟模型. *中国农业科学*, 2003, 36(11): 1362~1367
- [12] 马富裕, 曹卫星, 张立祯, 等. 棉花生育时期及蕾铃发生发育模拟模型研究. *应用生态学报*, 2005, 16(4): 626~630.
- [13] 刘铁梅, 胡立勇, 赵祖红, 等. 油菜发育过程及生育期机理模型的研究 I. 模型的描述. *中国油料作物学报*, 2004, 26(1): 27~31.
- [14] 徐寿军, 顾小莉, 庄恒扬, 等. 大麦顶端发育和物候期的模拟. *麦类作物学报*, 2006, 26(3): 123~127.
- [15] 孙晓辉. 作物栽培学(各论). 贵州科技出版社, 1992. 179.
- [16] 赵永新, 方光华, 冯幕衍, 等. 大麦. 上海:上海科技出版社, 1986. 148~154.
- [17] 翁训珠. 大麦生物学特性与栽培. 上海:上海科技出版社, 1987. 82~167.
- [18] 何立人, 李正玮, 要来胜. 中国大麦科学. 西安:陕西科技出版社, 1986. 148~154.
- [19] 刁操铨. 作物栽培学各论. 北京:中国农业出版社, 1994. 127~143.
- [22] 胡继超, 曹卫星, 姜东, 等. 小麦水分胁迫影响因子的定量研究 I. 干旱和渍水胁迫对光合、蒸腾及干物质积累与分配的影响. *作物学报*, 2004, 30(4): 345~320.
- [23] 胡继超, 曹卫星, 罗卫红, 等. 小麦水分胁迫影响因子的定量研究 II. 模型的建立与测试. *作物学报*, 2004, 30(5): 460~464.
- [24] 胡继超, 曹卫星, 罗卫红. 渍水麦田土壤水分动态模型研究. *应用气象学报*, 2004, 15(1): 41~50.
- [25] 庄恒扬, 曹卫星, 蒋思霞, 等. 作物氮素吸收与分配的动态模拟. *农业系统科学与综合研究*, 2004, 20(1): 5~9.