

水稻花粉扩散的模拟研究

胡凝^{1,2}, 陈万隆², 刘寿东², 罗卫红^{1,*}, 赵莉莉², 高蓓²

(1. 南京农业大学农学院, 南京 210095; 2. 南京信息工程大学应用气象学院, 南京 210044)

摘要:水稻花粉扩散可导致基因飘流问题, 尤其是转基因水稻, 其外源基因的扩散可能会引发一系列的环境安全问题。为了模拟花粉扩散过程, 2007 年和 2009 年分别在南京(32°01'N, 118°52'E)和溧水(31°35'N, 119°11'E), 以两优培九为材料, 各组织了一次田间试验。通过空气中的花粉扩散浓度的观测和微气象塔梯度环境要素的采集, 采用高斯烟羽模型为基础, 利用最小二乘法, 模拟了水稻花粉的扩散浓度, 并利用独立试验数据验证了模型效果。结果表明: 花粉释放集中在始花期后第 1 天到第 5 天的 09:00—11:00, 且花粉释放量与开花量显著相关($r=0.880^{**}$)。花粉浓度的模拟值和实测值变化趋势一致, 其均方根误差和相对误差分别为 0.509 粒/($\text{m}^2 \cdot \text{d}$)和 3.47%。该花粉扩散模型可以正确反映花粉扩散浓度的分布特征。但在花粉浓度的预测精度上, 尤其是预测花粉远距离传播时, 仍需要改进。

关键词:水稻; 花粉; 扩散; 高斯烟羽模型

A model for simulating rice pollen dispersal

HU Ning^{1,2}, CHEN Wanlong², LIU Shoudong², LUO Weihong^{1,*}, ZHAO Lili², GAO Bei²

1 College of Agriculture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

2 College of Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China

Abstract: Pollen dispersal from rice results in gene flows. The transgenic flow from transgenic rice can be risky for environmental safety. In order to investigate the pollen disposal processes, field experiments with a hybrid rice (*Oryza sativa* L. cv. indica) were conducted in Nanjing (32°01'N, 118°52'E) and Lishui, (31°35'N, 119°11'E) Jiangsu, China in 2007 and 2009. The concentration of pollen grain in the air was measured and the gradient data of the environment factors were obtained from a meteorological tower. A model for simulating rice pollen dispersal was developed based on the Gaussian plume model. Least square regression was used to estimate the mean pollen grain release rate. Independent experimental data were used to validate the model. The results showed that the peak of pollen release in the filed scale occurred from 09:00 to 11:00 during 1—5 day after anthesis. The amount of pollen releasing was significantly dependent on the flowering number ($r=0.880^{**}$). The simulated rice pollen concentration agreed well with the measured one. The root mean square error and the relative error between the simulated and the measured values were, respectively, 0.509 grain/($\text{m}^2 \cdot \text{d}$) and 3.47%. The results indicate that this pollen dispersal model can properly simulate pollen distribution in the air. Improvements, however, are needed for the model to predict the concentration of pollen grain, especially at the larger scale field.

Key Words: rice; pollen; dispersal; Gaussian plume model

水稻抗虫(Bt, CpTI)、抗病(Xa21)、抗除草剂(bar)、耐旱、耐盐、改良品质等转基因研究已取得重大突破, 即将批准转基因水稻的商业化生产^[1-3]。但转基因作物的生态安全性和食用安全性至今没有定论^[4-5]。因此, 转基因水稻的花粉扩散及由此产生的基因飘流规律的研究迫在眉睫。

基金项目:科技部转基因生物新品种培育重大专项资助项目(2008ZX08011-001); 国家自然科学基金资助项目(40975072)

收稿日期:2009-06-08; **修订日期:**2010-01-20

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

水稻花粉扩散浓度的分布与多数微粒的扩散形式一样,符合尖峰态分布^[6],与气象因子的关系十分密切,尤其是风速、风向、沉降速度、湍流强度^[7-9]。近年来,广泛地应用模型来研究转基因作物的花粉扩散及由此产生的基因飘流问题。比如,指数或乘幂等类型的经验模型被应用于花粉浓度和基因飘流率分布的模拟以及最佳隔离距离预测^[10-12]。此外,大气扩散模型也是一个重要的解决途径,比经验模型更具有普适性^[13]。研究的结果表明,IDF(individual dispersal function)或 Kernels 模型模拟花粉扩散时发现这类模型比指数类的模型更符合花粉的扩散曲线,尤其是在长距离扩散或是扩散浓度衰减较慢时预测的效果会更好^[14-15]。其次,还有大量以 Lagrangian 理论为基础的花粉扩散模式,如 Lagrangian random-flight model^[16-17]和 Raupach^[18-20]所提出局地近场模型(LNF, Localised near field)。高斯烟羽模型(GPM, Gaussian plume model)的应用虽然不多^[21-22],但是基因飘流较为简便的模式,作者认为在区域性的基因飘流风险评估中具有广阔的应用前景。Spijkerboer 等^[23]仅利用云量、风速和时间资料,曾实现了马铃薯冠层上方孢子扩散的模拟。而且,Loos 等^[20]对比高斯烟羽模型和局地近场模型的结果,也证实了离源大于 7.5m 时高斯烟羽模型同样适合模拟花粉扩散与基因飘流。

但是无论是哪种模型,都必须考虑到如何在自然条件下获取模型的参数。因此,为将研究结果应用于我国转基因商业化生产过程前及过程中的基因飘流风险评估,本研究拟以高斯烟羽模型为基础,结合水稻的开花习性特点,通过最小二乘法来估算花粉释放率,建立水稻的花粉扩散模型,揭示其浓度分布的规律与气象条件的关系。

1 材料和方法

1.1 材料与试验地

本试验以两优培九(*Oryza sativa* L. cv. indica)为材料,分别于 2007 年在南京信息工程大学的农业气象试验站(试验 1)、于 2009 年在江苏省农业科学院溧水植物基地(试验 2)进行了 2 次水稻花粉扩散的田间试验。

试验 1 试验田总面积约 12000m²,东西向长约 120 m,南北向宽约 100 m。花粉源面积约为 900m²,位于试验田东南侧,长宽均为 30 m 左右,其东西向平坦开阔。试验期间的盛行风向为东风,花粉源下风方向约 90 m 内为水稻田,90 m 以外为裸地。

花粉源为两优培九,播种期为 2007 年 5 月 10 日,秧龄为 30d,移栽密度为 26 cm × 23 cm,始花期为 8 月 22 日,末花期为 8 月 29 日,平均株高为 1.1m。除花粉源外,试验田内还种植武育梗 3 号,为避免武育梗 3 号的花粉干扰试验,采用了花期隔离的方式,播种期为 2007 年 5 月 20 日,开花期为 2007 年 9 月 2—9 日。试验田周围未种植其他作物。

试验 2 试验田总面积为约 300000 m²,平坦开阔,东西向宽约 300 m,南北向长约 1000 m。其中花粉源面积约为 2500 m²,位于试验田中间,长宽均为 50 m 左右。试验期间盛行风向为偏东风,花粉源的下风方向 100 m 内为水稻田,100 m 以外为灌溉渠和网室。

试验以两优培九为材料,播种期为 2009 年 6 月 20 日,秧龄为 20d,移栽密度为 26.5 cm × 14.5 cm,开花期为 2009 年 9 月 18—26 日,平均株高 1.0 m。除花粉源外,试验田内其余水稻品种大多在 9 月 15 日前结束开花,试验期间剩余少量的开花植株在每日载玻片放置前人工割除。

1.2 观测方法与内容

1.2.1 花粉扩散浓度的观测

花粉源开花期间,即 2007 年 8 月 22—29 日(8 月 28 日,雨,未观测)和 2009 年 9 月 19—25 日(9 月 21 日,雨,未观测),组织花粉扩散试验,于盛行风下风方向的 0—100 m 区域内为花粉捕捉区,放置若干花粉捕捉点,测定不同距离不同高度上的花粉浓度。其中,2007 年在捕捉区内共设置了 32 个花粉捕捉点,位于 4 条平行于风向的射线上,每条射线上各有 8 个捕捉点,分别距离花粉源 0、1、2、5、10、20、50、80 m;2009 年在花粉源的正东方向设置了 9 个花粉捕捉点,分别距离花粉源 4、7、10、15、20、40、60、80、100 m,在东北方向和东南方向

各设置 2 个捕捉点,分别距离花粉源 20 m 和 40 m。

花粉捕捉点的高度为 1.0—1.1m,位于水稻穗顶,由 3 片水平放置和 3 片垂直放置的载玻片组成,每片载玻片上涂上凡士林以粘附扩散的花粉。在试验期,每日开花前将载玻片放置于田间的花粉捕捉点,并于开花结束后收回所有载玻片。取回的载玻片用 100 倍的电子显微镜读取 20 个视野的平均花粉量,除以视野面积以计算单位面积的花粉粒数^[6]。

1.2.2 气象资料的观测

采用 PTWD-2A 型温度传感器和 PTD-2A 型湿度传感器分别测定 8 个高度(1.0、1.6、2.5、3.2、4.2、5.7、7.2、10.0m)的温度和湿度,采用 EC-9S 型数字风速传感器测定 5 个高度(1.6、2.8、4.2、7.2、10.0m)的水平风速,采用 EC-9X 型风向传感器测定 10.0m 处水平风向及其风向脉动角,用 TBQ-2 型总辐射表测定冠层上方的总辐射强度。以上数据用 TRM-ZS1 型气象生态环境监测系统,每 10s 采集一次,每 30min 存储一组平均值。

1.2.3 开花习性的观测

各试验分别选取 5 个观测小区,每个小区有 25 株(5 株×5 株),每日下午挂牌统计各小区当日新抽出叶鞘的穗数,计算两优培九的出穗速度。

于花粉扩散试验的同期,选取 30 穗挂牌观测其每日开花动态。在 7:00—15:00 的各整点之间调查开花的颖花数,并于记录后剪去已开放的颖花,直到挂牌穗上的颖花全部开放完毕为止。计算 30 穗的平均值反映全天的开花动态。

2 模型的建立

2.1 Gaussian Plume Model(GPM)的应用

在均匀定常的湍流场,假定稻田连续均匀地释放花粉粒,且释放的花粉粒全部被水稻冠层和附近地面吸收,则可用连续点源的高斯烟羽模型(Gaussian Plume Model,GPM)描述下风方向的水稻花粉浓度,即^[24]:

$$q(x, y, z) = \frac{Q(i, j, H)}{2\pi u_H \sigma_y \sigma_z} \exp\left[-\frac{(y-j)^2}{2\sigma_y^2} - \frac{(z-H)^2}{2\sigma_z^2}\right] \quad (1)$$

式中, q 为下风方向 (x, y, z) 位置的花粉浓度(粒/ m^3); Q 为花粉源强(粒/s), (i, j, H) 为花粉源的坐标位置; $\bar{u}_H$ 为 H 高度处的平均风速(m/s); σ_y 、 σ_z 分别为侧向和垂直向的扩散参数(m)。

公式(1)用花粉源位置确定原点,以开花期的盛行风向为 y 轴建立坐标系。当盛行风向与模拟时段的平均风向不一致时,用(2)式进行坐标转换:

$$q(x', y', z) = q(\cos\theta \cdot x + \sin\theta \cdot y, \cos\theta \cdot y - \sin\theta \cdot x, z) \quad (2)$$

2.2 面源的花粉扩散

当稻田面积较大时,近似点源的处理误差较大。这里将大面源划分为 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 的若干小面源,将每个小面源简化为点源,采用点源的 GPM 公式(1),则 $M\text{ m} \times N\text{ m}$ 的花粉源在下风方向 (x, y, z) 处的花粉浓度 $q'(x, y, z)$ 则可修正为:

$$q'(x, y, z) = \sum_{i=-M/2}^{N/2} \sum_{j=-N/2}^{N/2} q(x, y, z) \quad (3)$$

2.3 花粉扩散的累积量

理论上,若不考虑玻片对气流的影响,单位时间内落在玻片上的花粉粒数应该是空气中花粉浓度与风速的乘积,即 $\bar{u}_H \times q'(x, y, z)$ (粒/($\text{m}^2 \cdot \text{s}$)),进而得到单位面积日花粉累积量 $\sum q'(x, y, z)$ (粒/($\text{m}^2 \cdot \text{d}$))为:

$$\sum q'(x, y, z) = \sum [\bar{u}_H \times q'(x, y, z) \times \Delta t] \quad (4)$$

2.4 扩散参数 σ_y 、 σ_z

风向脉动标准差可以直接反应湍流对花粉微粒的扩散稀释能力,本研究用风向脉动与扩散函数法确定扩散参数,即:

$$\begin{aligned}\sigma_y &= \sigma_A \cdot x \cdot f_y(x) \\ \sigma_z &= \sigma_E \cdot x \cdot f_z(x)\end{aligned}\quad (5)$$

式中, x 为与花粉源距离; σ_A 、 σ_E 分别为风向方位角与高度角脉动的标准差, 由超声风速仪直接观测并计算得到; f_y 、 f_z 为扩散函数, 利用 Draxler^[25] 给出的 f 值计算公式进行估算:

$$f_{y,z} = 1/[1 + 0.9(T/T_i)^{0.5}] \quad (6)$$

其中, T 为扩散时间 ($T = x/\bar{u}_H$); T_i 为特征时间, 即 f_y 或 f_z 等于 0.5 时的扩散时间, Draxler^[25] 确定其值分别为 300s 和 50s。

2.5 穗部风速 $\bar{u}_H$

根据近地层风速垂直分布的观测, 在数米以下的贴地层风速垂直分布呈对数率^[26-27], 即:

$$\bar{u} = \frac{u_*}{\kappa} \ln \frac{z-d}{z_0}$$

其中 $\bar{u}$ 为 z (m) 高度处的平均风速 (m/s); u_* 为摩擦速度 (m/s); κ 为卡门常数 (取 0.4); d 为零平面位移高度 (m), 这里取 $0.63H$ ^[28]; z_0 为粗糙度高度 (m)。 u_* 和 z_0 用 5 个高度的风速观测资料以最小二乘法估算^[26], 得到 z_0 的平均值为 0.10m。

$\bar{u}_H$ 则由可(8)式估算:

$$\bar{u}_H = \bar{u}_{10} \cdot \ln[(H-d)/z_0] / \ln[(10-d)/z_0] \quad (8)$$

2.6 模型的调试和验证

(1) 式中的花粉源强 Q 是非常重要的输入值, 但由于水稻花粉量大 (每朵颖花的花粉量约 10000 粒) 且花粉微粒小 (直径约 42 μm ^[29]), 难以准确测量不同时刻的花粉源强。因此, 本研究利用试验 1 的数据 (7d 试验, 198 组样本) 通过最小二乘法估计每日每小时水稻花粉的平均释放量, 即

$$\sum [\sum q'_{\text{sim}} - \sum q'_{\text{obs}}]^2 \rightarrow \min \quad (9)$$

(9) 式中, n 为观测样本数; sim 表示模拟值, obs 表示实测值; $\sum q'$ 为每日花粉扩散量。

为验证花粉扩散模型的可靠性, 用试验 2 的数据 (8d 试验, 104 组样本) 对花粉浓度的模拟值和实测值进行比较。均方根误差 (Root mean square error, $RMSE$) 和相对误差 (Relative estimation error, RE) 描述模型的预测效果。但花粉扩散浓度随距离的增加指数形式衰减, 若直接计算浓度的 $RMSE$ 和 RE , 会扩大近源处花粉浓度 (高浓度) 的预测效果, 而忽略了远缘处的预测效果。因此, 本研究用花粉浓度的对数值计算 $RMSE$ 和 RE , 即:

$$RMSE = \sqrt{\sum [\ln(\sum q'_{\text{sim}}) - \ln(\sum q'_{\text{obs}})]^2 / n} \quad (10)$$

$$RE = RMSE / [\ln(\sum q'_{\text{obs}}) / n] \quad (11)$$

$RMSE$ 和 RE 值越小, 表明模拟值与实测值的偏差小, 模拟效果好。

3 结果与分析

3.1 水稻花粉源强的变化

利用试验 1 的数据通过最小二乘法估计的每日每小时水稻花粉源强如图 1 所示。结果显示, 整个花期的花粉释放集中在始花期后的第 1 天到第 5 天, 占总量的 90% 以上, 其中第 3 天是释放的高峰日, 占总量的 1/3 左右。而日 09:00—11:00 则是花粉释放的高峰段。两者的相关程度更达到 0.01 以上的显著水平 ($r = 0.880^{**}$, $n = 35$)。可见, 花粉源强的变化规律与水稻的开花习性基本一致, 开花量是决定花粉释放的主要因素。

3.2 花粉扩散浓度的模拟结果

为验证花粉扩散模型的可靠性, 将 $\ln(\sum q')$ 的模拟值与实测值进行对比。结果如图 2 所示, 由 104 个样本得出模拟值和实测值的相关程度为 0.866, 达到 0.01 的显著水平。其次, 模拟值和实测值回归方程的系

数接近 1 且 $R^2 = 0.672^{**}$ 。可见,模拟值 $\ln(\sum q'_{\text{sim}})$ 与实测值 $\ln(\sum q'_{\text{obs}})$ 的变化趋势一致。花粉扩散日累积量的预测值均方根误差为 0.509 粒/($\text{m}^2 \cdot \text{d}$),相对误差为 3.47%,花粉扩散模型可以反映多种环境条件下($\bar{u}_H$ 变化在 0.3—4.3 m/s)花粉扩散浓度的分布特征。但在低花粉浓度环境下,其均方根误差存在增大的趋势,因此在预测花粉远距离传播时,模型的预测效果仍需要改善。

4 讨论

4.1 水稻基因飘流的风险

水稻虽是自花授粉作物,但仍有 0.2%—0.3% 的天然异交率,而且还会随着外来花粉浓度的增加上升到 1%—4% 左右^[30-31]。因此,不同品种水稻间存在着天然的基因飘流现象。栽培水稻不同品种间的基因飘流,会导致受体品种的种子纯度和质量发生下降。尤其我国是杂交稻生产大国,年种植面积 1500 万 hm^2 左右,在杂交稻制种过程中有大量不育系,由于其不产生有活力的花粉,外来水稻花粉落至不育系柱头上可导致很高的异交率,从而影响种子的纯度^[26]。此外,我国南方 8 省又有普通野生稻(*Oryza rufipogon* L.)分布,它们与栽培稻(*O. sativa* L.)同具 AA 基因组,可天然杂交,无种间生殖隔离屏障,会影响野生稻群体的遗传组成和遗传结构。转基因水稻的环境释放和商品化生产,可能会使得外源转基因通过基因飘流扩散至非转基因水稻品种及其野生近缘种,从而可能会引发一系列的生物安全问题^[4]。

4.2 水稻花粉扩散

花粉扩散和基因飘流是两个不同的概念。只有扩散出去的活花粉在受体花柱中萌发并受精结实后才会产生基因飘流,花粉扩散是基因飘流的前提,只有在花粉扩散的距离范围内,才可能发生基因飘流。因此,水稻花粉扩散研究是基因飘流的重要基础。

水稻花粉粒径平均约为 42—43 μm ^[29],与大气中较大的尘埃粒子直径相当,因此水稻花粉扩散过程可以用大气扩散模式来描述。为了估算各种条件下水稻花粉扩散的时空分布及其变化,选用高斯烟羽模型。它是在理想条件下对欧拉平流-扩散方程所求的一种典型分析解。它适合在小尺度、地形平坦、湍流定常和花粉充分扩散并在空间分布符合正态条件下计算大气扩散浓度的分布。这不仅由于水稻花粉寿命只有几分钟至几十分钟^[32],有效扩散距离短,水平尺度仅为几百米,因此采用高斯烟羽模型来模拟水稻花粉扩散是适宜的,田间试验结果证实了:在大部分情况下,高斯烟羽模型是适于描述水稻花粉的扩散。而且高斯烟羽模型的各种参数相对简单,对输入气象资料的要求也非常灵活,并且容易获取,既可用地面气象台站的数据,也可用区域大气数值模式的产品作为输入。

4.3 花粉扩散模型的效果

高斯烟羽模型虽然在简便性上有一定的优势,但应用前提是平稳均匀的湍流、花粉浓度符合正态形式等

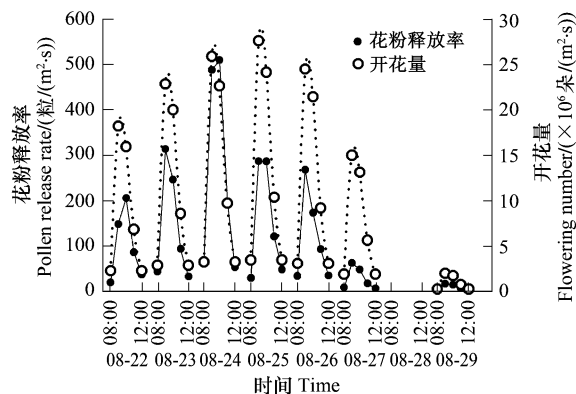


图1 2007 年开花期间 1 m × 1 m 源花粉释放率的日变化模拟结果

Fig. 1 Diurnal variation of pollen release rate from a source of 1 m × 1 m at the whole flowering period

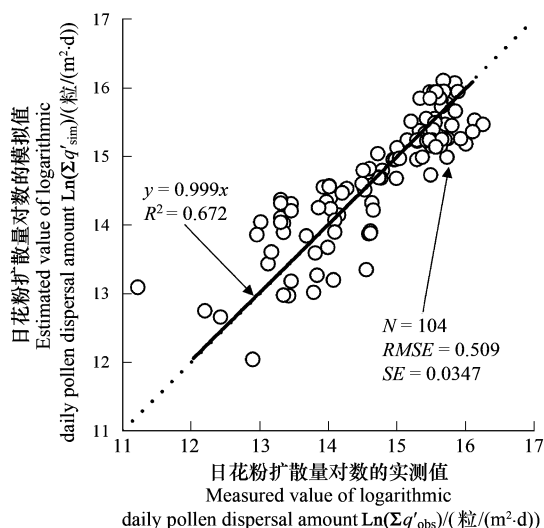


Fig. 2 水稻花粉扩散日累积值的模拟效果

Fig. 2 The effect of daily pollen dispersal amount

等,因此有它的适用范围。根据观测结果,虽模型预测值和实测值的一致性非常好($r = 0.866^{**}$),但观测数据的变化仍有约 $1/3$ ($R^2 = 0.672$) 无法用花粉扩散模型来表达,尤其在远距离传播时(扩散尺度为 10^2 m)的预测效果仍需要改进。在扩散参数研究中只选取了 Draxler^[25] 的扩散函数法,但受取样点的限制,未曾对该扩散函数的形式及参数进行验证,而模型的输出结果确实显示了 Draxler 的函数形式和参数在 10^0 — 10^2 m 尺度上可能存在较大的误差,因而对于水稻花粉扩散而言扩散参数仍有更大的改进空间。

致谢:感谢项目首席科学家彭于发研究员对本课题组的支持,感谢海南大学袁潜华教授和广东省农业科学院王丰研究员的宝贵意见,感谢参加花粉扩散试验的老师 and 同学,尤其是姚克敏、张富存两位老师以及史佩剑、庞博同学的大力帮助。

References:

- [1] Bajaj S and Mohanty A. Recent advances in rice biotechnology-towards genetically superior transgenic rice. *Plant Biotechnology Journal*, 2005, 3 (3): 275-307.
- [2] Kathuria H, Giri J, Tyagi H, Tyagi A. Critical Reviews in Plant Sciences, 2007, 26(2): 65-103.
- [3] Gong P T, Huang D J, Huang Z F. China's Biotech Crops, Opportunities and Challenges. *Genomics and Applied Biology*, 2009, 28(2): 209-215.
- [4] Jia S R. Environmental risk assessment of GM crops: progress in risk assessment. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, 37(2): 175-187.
- [5] Lu B R, Snow A A. Gene flow from genetically modified rice and its environmental consequences. *BioScience*, 2005, 55(8): 669-678.
- [6] Song Z P, Lu B R, Chen J K. Pollen flow of cultivated rice measured under experimental conditions. *Biodiversity and Conservation*, 2004, 13 (3): 579-590.
- [7] Bullock J M, Clarke R T. Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia*, 2000, 124(4): 506-521.
- [8] Simpson E, McRoberts N, Sweet J. Out-crossing between genetically modified herbicide-tolerant and other winter oilseed rape cultivars. *Plant Genetic Resources*, 2006, 4(2): 96-107.
- [9] Shaw M W, Harwood T D, Wilkinson M J, Elliott L. Assembling spatially explicit landscape models of pollen and spore dispersal by wind for risk assessment. *Proceedings of the Royal Society B*, 2006, 273(1594): 1705-1713.
- [10] Gustafson D I, Horak M J, Rempel C B, Metz S G, Gigax D R, Hucl P. An Empirical Model for Pollen-Mediated Gene Flow in Wheat. *Crop Science*, 2005, 45(4): 1286-1294.
- [11] Gustafson D I, Brants I O, Horak M J, Remund K M, Rosenbaum E W and Soteris J K. Empirical Modeling of Genetically Modified Maize Grain Production Practices to Achieve European Union Labeling Thresholds. *Crop Science*, 2006, 46(5): 2133-2140.
- [12] Gaines T A, Byrne P F, Westra P, Nissen S J, Henry W B, Shaner D L, Chapman P L. An Empirically Derived Model of Field-Scale Gene Flow in Winter Wheat. *Crop Science*, 2007, 47(6): 2308-2316.
- [13] Beckie H J, Hall L M. Simple to complex: Modelling crop pollen-mediated gene flow. *Plant Science*, 2008, 175(5): 615-628.
- [14] Klein E K, Lavigne C, Picault H, Renard M, Gouyon P. Pollen dispersal of oilseed rape: estimation of the dispersal function and effects of field dimension. *Journal of Applied Ecology*, 2006, 43(1): 141-151.
- [15] Lavigne C, Klein E K, Vallée P, Pierre J, Godelle B, Renard M. A pollen-dispersal experiment with transgenic oilseed rape: Estimation of the average pollen dispersal of an individual plant within a field. *Theoretical Applied Genetics*, 1998, 96(6-7): 886-896.
- [16] Arritt R W, Clark C A, Goggi A S, Lopez S H, Westgate M E, Riese J M. Lagrangian numerical simulations of canopy air flow effects on maize pollen dispersal. *Field Crops Research*, 2007, 102(2): 151-162.
- [17] Klein E K, Lavigne C, Foueillassar X, Gouyon P and Larédo C. Corn pollen dispersal: Quasi-mechanistic models and field experiment. *Ecological Monographs*, 2003, 73(1): 131-150.
- [18] Raupach M R. A practical Lagrangian method for relating scalar concentration to source distribution in vegetation canopies *The Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 1989, 115 (487): 609-632.
- [19] Raupach M R. Applying Lagrangian fluid mechanics to infer scalar source distributions from concentration profiles in plant canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1989, 47: 85-108.
- [20] Loos C, Seppelt R, Meier-Bethke S, Schiemann J, Richter O. Spatially explicit modeling of transgenic maize pollen dispersal and cross-pollination. *Journal of Theoretical Biology*, 2005, 225(2): 241-255.
- [21] Giddings G. Modelling the spread of pollen from *Lolium perenne*. The implications for the release of wind-pollinated transgenics. *Theoretical and*

- Applied Genetics, 2000, 100: 971-974.
- [22] Raynor G S, Ogden E C, Hayes J V. Dispersion of pollens from low-level crosswind line sources. Agriculture Meteorology, 1973, 11: 117-195.
- [23] Spijkerboer H P, Beniers J E, Jaspers D, Schouten H J, Goudriaan J, Rabbinge R van der Werf W. Ability of the Gaussian plume model to predict and describe spore dispersal over a potato crop. Ecological Modelling, 2002, 155 (1): 1-18.
- [24] Jiang W M, Sun J N, Cao W J, Jiang R B, eds. Introduction to Air Pollution Meteorology. Beijing: China Meteorological Press, 1993: 53-200.
- [25] Draxler R R. Determination of atmospheric diffusion parameters. Atmospheric Environment, 1976, 10(2): 99-105.
- [26] Chen W L. The estimate of wind resource in the plateau and broad mountain. Geographical Research, 1992, 11(3): 8-11.
- [27] Weng D M, Chen W L, Shen J C, Gao J B, eds. Microclimate and farmland microclimate. Beijing: China Agriculture Press, 1981: 104-109.
- [28] Menteith J L, Unsworth M H, eds. Principles of Environmental Physics (second vesion). New York: American Elsevier Publishing Company, Inc. 1973: 101-120.
- [29] Lu S W, Xu X S, Shen M J, eds. Botany. Beijing: Higher Education Press, 1992: 135-146
- [30] Jia S R, Wang F, Shi L, Yuan Q H, Liu W G, Liao Y L, Li S G, Jin W J, Peng H P. Transgene flow to hybrid rice and its male sterile lines. Transgenic Research, 2007, 16(4): 491-501.
- [31] Wang F, Yuan Q H, Shi L, Qian Q, Liu W G, Kuang B G, Zeng D L, Liao Y L, Gao B, Jia S R. A large scale field study of transgene flow from cultivated rice (*Oryza sativa*) to common wild rice (*O. rufipogon*) and barnyard grass (*Echinochloa crusgalli*). Plant Biotechnology Journal, 2006, 4(6): 667-676.
- [32] OECD (Organisation for Economic Cooperation and Development). Consensus document on the biology of *Oryza sativa* (rice). OECD Environment, Health and Safety Publication. 1999-9-14 [1999-12-6]. [http://www.olis.oecd.org/olis/1999doc.nsf/LinkTo/NT00000C8E/\\$FILE/12E93640.PDF](http://www.olis.oecd.org/olis/1999doc.nsf/LinkTo/NT00000C8E/$FILE/12E93640.PDF).

参考文献:

- [3] 巩鹏涛, 黄东杰, 黄昭奋. 中国转基因作物, 机遇与挑战. 基因组学与应用生物学, 2009, 28(2): 209-215.
- [4] 贾士荣. 转基因作物的环境风险分析研究进展. 中国农业科学, 2004, 37(2): 175-187.
- [24] 蒋维楣, 孙鉴宁, 曹文俊, 蒋瑞宾编著. 空气污染气象学教程. 北京: 气象出版社, 1993: 53-200.
- [26] 陈万隆. 高原和开阔山地风资源的估算. 地理研究, 1992, 11(3): 8-11.
- [27] 翁笃鸣, 陈万隆, 沈觉成, 高家表编著. 小气候与农田小气候. 北京: 农业出版社, 1981: 104-109.
- [29] 陆时万, 徐祥生, 沈敏健编著. 植物学. 北京: 高等教育出版社, 1992: 135-146.