

# 水稻地上部干物质积累动态的定量模拟\*

李艳大<sup>1</sup> 汤 亮<sup>1</sup> 陈青春<sup>1</sup> 张玉屏<sup>1,2</sup> 曹卫星<sup>1</sup> 朱 艳<sup>1\*\*</sup>

(<sup>1</sup> 南京农业大学江苏省信息农业高新技术研究重点实验室, 南京 210095; <sup>2</sup> 中国水稻研究所, 杭州 310006)

**摘 要** 选用 4 个不同株型水稻品种进行不同施氮水平的田间试验, 于主要生育期测定植株地上部干物质积累量 (DMA), 并对 DMA 及出苗至成熟期累积辐热积 (TEP) 进行归一化处理, 建立了基于相对 DMA (RDMA) 和相对 TEP (RTEP) 的水稻相对干物质积累 (RDMA) 动态模型, 进而定量分析了水稻干物质积累过程的动态特征. 结果表明: Richards 方程能够准确描述水稻地上部干物质积累的动态模式, 具有明确的生物学意义, 具体方程式为  $RDMA = 1.0157 / (1 + e^{3.6329 - 7.5907 \times RTEP})^{1/0.5574}$ ,  $r = 0.9938$ ; 利用独立的水稻田试验资料对所建模型进行了检验, 水稻不同 RTEP 所对应的 DMA 观测值与模拟值之间的根均方差为  $0.86 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ . 根据水稻地上部干物质积累速率方程的 2 个拐点, 可将整个干物质积累过程划分为前、中和后期 3 个阶段, 发现水稻干物质最大积累速率及其出现时的相对辐热积和相对干物质积累量分别为 2.24、0.56 和 0.46.

**关键词** 水稻 干物质积累 辐热积 生长分析 Richards 方程

**文章编号** 1001-9332(2010)06-1504-07 **中图分类号** S314 **文献标识码** A

**Dry matter accumulation in rice aboveground part: Quantitative simulation.** LI Yan-da<sup>1</sup>, TANG Liang<sup>1</sup>, CHEN Qing-chun<sup>1</sup>, ZHANG Yu-ping<sup>1,2</sup>, CAO Wei-xing<sup>1</sup>, ZHU Yan<sup>1</sup> (<sup>1</sup>Jiangsu Province Key Laboratory for Information Agriculture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; <sup>2</sup>China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2010, 21(6): 1504–1510.

**Abstract:** A field experiment with four rice (*Oryza sativa* L.) cultivars and different nitrogen application rates was conducted, with the dry matter accumulation (DMA) in the cultivars aboveground part measured at their main growth stages. The dynamic model of relative dry matter accumulation (RDMA) was established with the normalized DMA and TEP (product of thermal effectiveness and PAR) from emergence to maturity, and the temporal characteristics of DMA changes was quantitatively analyzed based on the RDMA model. The dynamic changes of the RDMA could be well described with Richards equation, i. e.,  $RDMA = 1.0157 / (1 + e^{3.6329 - 7.5907 \times RTEP})^{1/0.5574}$  ( $r = 0.9938$ ). The model was validated with independent field experiment datasets, involving different eco-sites, cultivars, and nitrogen application rates. The RMSE (root mean square error) between the simulated and observed values of DMA at varied RTEP was  $0.86 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ . According to the two inflexion points of dry matter accumulation rate equation, the whole process of dry matter accumulation could be divided into early, middle, and late phases. The maximum dry matter accumulation rate ( $AR_{\max}$ ), relative TEP at  $AR_{\max}$ , and relative dry matter accumulation at  $AR_{\max}$  were found to be 2.24, 0.56, and 0.46, respectively.

**Key words:** rice (*Oryza sativa* L.); dry matter accumulation; product of thermal effectiveness and PAR; growth analysis; Richards equation.

\* 教育部新世纪优秀人才支持计划项目 (NCET-08-0797)、国家高技术研究发展计划项目 (2006AA10Z219, 2007AA10Z219, 2007AA10Z225)、国家重点基础研究发展计划项目 (2009CB118608) 和江苏省自然科学基金项目 (BK2009307) 资助.

\*\* 通讯作者. E-mail: yanzhu@njau.edu.cn

2009-12-14 收稿, 2010-04-01 接受.

作物产量形成的过程实质上是干物质积累与分配的过程<sup>[1]</sup>, 作物产量的高低取决于干物质的积累及其向籽粒运转分配的比例<sup>[2]</sup>. 干物质是作物光合作用形成的最终产物, 与经济产量呈显著正相关<sup>[3]</sup>, 群体光截获量和光能利用率是影响作物干物质积累的重要因素之一<sup>[4-6]</sup>. 因此, 通过定量分析作物干物质积累动态特征, 有利于及时采取有效调控措施, 构建合理株型结构, 提高群体光能利用率和单位面积产量. 国内外许多学者在作物干物质积累、分配及运转方面进行了广泛研究<sup>[7-10]</sup>, 也有学者通过数学模型的方法对作物干物质积累动态进行了定量模拟分析, 如孙成明等<sup>[11]</sup>建立了 FACE 条件下水稻干物质积累随生理发育时间的动态模型; Bouman 等<sup>[12]</sup>和孟亚利等<sup>[13]</sup>通过模拟光合作用和呼吸作用建立了水稻干物质积累的机理模型; 林瑞余等<sup>[2]</sup>用 3 次多项式对干物质积累动态进行了模拟, 但其模型参数没有明确的生物学意义; Yan 等<sup>[14]</sup>、王信理<sup>[15]</sup>、Villegas 等<sup>[16]</sup>、傅迎军<sup>[17]</sup>、Yu 等<sup>[18]</sup>、Sheehy 等<sup>[19]</sup>、秦舒浩等<sup>[20]</sup>和侯玉虹等<sup>[21]</sup>使用 Logistic 方程描述了作物的干物质积累动态, 但邢黎峰等<sup>[22]</sup>研究发现, Logistic 方程的可塑性较差. 尽管上述作物干物质积累动态模型各具特色, 也有一定的应用价值, 但由于研究方法不同, 所建模型形式、模型中的参数个数及参数的数值等均存在一定差异. 因此, 建立一个简单适用、能够准确反映水稻干物质积累动态的普适性模型显得十分必要. 为此, 本研究通过不同水稻品种和不同氮素水平的田间试验, 借鉴“归一化”方法<sup>[23]</sup>, 对水稻相对干物质积累量与相对辐射热积之间的关系进行模拟, 并利用推导出的特征参数定量分析了水稻干物质积累动态特征, 以期水稻生物量积累及产量形成的定量模拟提供一种简化途径.

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

试验 1 于 2007 和 2008 年 5—10 月在江苏省南京市农林局江宁试验站 (31°56' N, 118°59' E) 进行. 试验站耕作层土壤有机质 21.1 g · kg<sup>-1</sup>、全氮 1.16 g · kg<sup>-1</sup>、碱解氮 103.94 mg · kg<sup>-1</sup>、速效磷 43.46 mg · kg<sup>-1</sup>、速效钾 80.52 mg · kg<sup>-1</sup>. 采用裂区设计, 主区为氮肥, 副区为品种. 设 3 个供氮水平, 氮肥 (尿素, 含 N 46.4%) 用量分别为 110 (N<sub>1</sub>)、220 (N<sub>2</sub>) 和 330 kg N · hm<sup>-2</sup> (N<sub>3</sub>), 供试水稻品种为弯曲穗型两优培九 (LYPJ, 杂交籼稻) 和直立穗型武香粳

14 号 (WXJ14, 常规粳稻), 每处理 3 次重复. 株行距为 20 cm × 28 cm, 单本移栽, 南北行向, 小区之间以埂相隔, 埂上覆膜, 独立排灌. 小区面积 27 m<sup>2</sup>, 5 月 24 日播种, 6 月 29 日移栽, 其他同大田管理.

试验 2 于 2008 年 5—10 月在江苏省南京市农林局江宁试验站进行. 试验站耕作层土壤有机质 19.2 g · kg<sup>-1</sup>、全氮 1.1 g · kg<sup>-1</sup>、碱解氮 103.6 mg · kg<sup>-1</sup>、速效磷 43.08 mg · kg<sup>-1</sup>、速效钾 80.6 mg · kg<sup>-1</sup>. 采用随机区组设计. 设 4 个供氮水平, 氮肥 (尿素, 含 N 46.4%) 用量分别为 0 (N<sub>0</sub>)、130 (N<sub>1</sub>)、260 (N<sub>2</sub>) 和 390 kg N · hm<sup>-2</sup> (N<sub>3</sub>), 供试水稻品种为直立穗型武香粳 14 号 (WXJ14, 常规粳稻) 和直立穗型 27123 (27123, 常规粳稻), 每处理 3 次重复. 株行距为 15 cm × 25 cm, 单本移栽, 南北行向, 小区之间以埂相隔, 埂上覆膜, 独立排灌. 小区面积 29.25 m<sup>2</sup>, 5 月 24 日播种, 6 月 25 日移栽, 其他同大田管理.

试验 3 于 2008 年 5—10 月在浙江富阳中国水稻研究所试验站 (30°05' N, 119°56' E) 进行. 采用裂区设计, 主区为氮肥, 副区为品种. 设 3 个供氮水平, 氮肥 (尿素, 含 N 46.4%) 用量分别为 0 (N<sub>1</sub>)、120 (N<sub>2</sub>) 和 180 kg N · hm<sup>-2</sup> (N<sub>3</sub>), 供试水稻品种为弯曲穗型两优培九 (LYPJ, 杂交籼稻) 和弯曲穗型国稻 6 号 (GD6, 杂交籼稻), 每处理 3 次重复. 株行距为 20 cm × 28 cm, 单本移栽, 南北行向, 小区之间以埂相隔, 埂上覆膜, 独立排灌. 小区面积 21.2 m<sup>2</sup>, 5 月 26 日播种, 6 月 20 日移栽, 其他同大田管理.

### 1.2 测定项目与方法

**1.2.1 干物质量** 于水稻分蘖、拔节、孕穗、抽穗、乳熟、蜡熟和成熟期, 分别在每小区选取代表性稻株 4 株, 根据植株器官发育情况, 将样品植株分离为叶、茎鞘和穗, 在 105 °C 杀青 30 min, 80 °C 烘干 48 h 至恒量后称量, 然后计算单位土地面积的地上部干物质量.

**1.2.2 气象资料** 利用设置于试验站的 WS-GPI 气象观测站 (Delta 公司, 英国) 自动测定整个生育期内每天的光合有效辐射 (photosynthetically active radiation, PAR) 和温度, 测定时间间隔为 30 min.

### 1.3 数据处理与分析

**1.3.1 辐射热的计算** 辐射热 (TEP) 为相对热效应与光合有效辐射 (PAR) 的乘积<sup>[24-26]</sup>. 相对热效应 (relative thermal effectiveness, RTE) 指作物在实际温度条件下生长单位时间与作物在最适温度条件下生长单位时间的比例. 每小时相对热效应与温度的关系式如下:

$$RTE = \begin{cases} 0 & (T \leq T_b) \\ (T - T_b)/(T_o - T_b) & (T_b < T < T_o) \\ 1 & (T = T_o) \\ (T_m - T)/(T_m - T_o) & (T_o < T < T_m) \\ 0 & (T \geq T_m) \end{cases} \quad (1)$$

式中: $T_o$  为生长最适温度(℃); $T_b$  为生长下限温度(℃); $T_m$  为生长上限温度(℃); $T$  为每小时的平均温度(℃). 水稻的  $T_o$  和  $T_m$  分别为 30℃ 和 42℃, 粳稻和籼稻的  $T_b$  分别为 10℃ 和 12℃<sup>[27]</sup>.

每小时相对辐热积(hourly relative product of thermal effectiveness and PAR, HRTEP,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ )由各个小时的平均相对热效应乘以相应小时内总光合有效辐射得到:

$$HRTEP = RTE \times PAR \times 3600 \quad (2)$$

式中,  $PAR$  为 1 h 内平均瞬时光合有效辐射( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ).

每日相对辐热积(daily relative product of thermal effectiveness and PAR, DRTEP,  $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ )可将 24 h 的相对辐热积累加得到:

$$DRTEP = \sum (HRTEP \times 10^{-6}) \quad (3)$$

将每日相对辐热积进行累加,就得到整个生育期的累积辐热积(product of thermal effectiveness and PAR, TEP,  $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}$ ):

$$TEP_{i+1} = TEP_i + DRTEP_{i+1} \quad (4)$$

式中: $TEP_{i+1}$  为第  $i+1$  天的累积辐热积( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}$ ); $TEP_i$  为第  $i$  天的累积辐热积( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}$ ); $DRTEP_{i+1}$  为第  $i+1$  天的每日相对辐热积( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ).

1.3.2 数据归一化 将不同生育期的实测干物质积累量和累积辐热积均进行归一化处理,分别得到相对干物质积累量和相对辐热积,其算式分别为:

$RDMA_i = DMA_i / DMA_h, RTEP_i = TEP_i / TEP_h$ . 式中: $RDMA_i$  为相对干物质积累量; $DMA_i$  为不同生育期的干物质积累量( $\text{t} \cdot \text{hm}^{-2}$ ); $DMA_h$  为收获时的干物质积累量( $\text{t} \cdot \text{hm}^{-2}$ ); $RTEP_i$  为相对辐热积; $TEP_i$  为不同生育期的累积辐热积( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}$ ); $TEP_h$  为收获时的累积辐热积( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}$ ); $RDMA_i$  和  $RTEP_i$  的取值范围均为 0~1.

采用 SAS 8.0 软件中的 PROC ANOVA 进行方差分析,用 LSD 法进行多重比较.

1.4 建模与检验方法

试验 1 获得的观测资料主要用于模型构建,试验 2 和 3 获得的观测资料主要用于模型检验. 基于归一化数据,以相对辐热积为自变量、相对干物质积累量为因变量,利用 Curve Expert 1.3 软件对相对辐热积与相对干物质积累量之间的关系进行模拟筛选,建立具有生物学意义的相对干物质积累动态模型.

模型检验采用国际上常用的根均方差(root mean square error, RMSE)对模拟值与观测值间的符合度进行分析. RMSE 值越小,表明模拟值与观测值的一致性越好,模型的模拟结果越准确、可靠. RMSE 的算式如下:

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (OBS_i - SIM_i)^2}{n}} \quad (5)$$

式中: $OBS_i$  为观测值; $SIM_i$  为模拟值; $n$  为样本容量.

2 结果与分析

2.1 水稻地上部干物质积累动态

由图 1 可以看出,随着出苗后累积辐热积的增加,水稻地上部干物质积累量呈“慢-快-慢”的 S 型

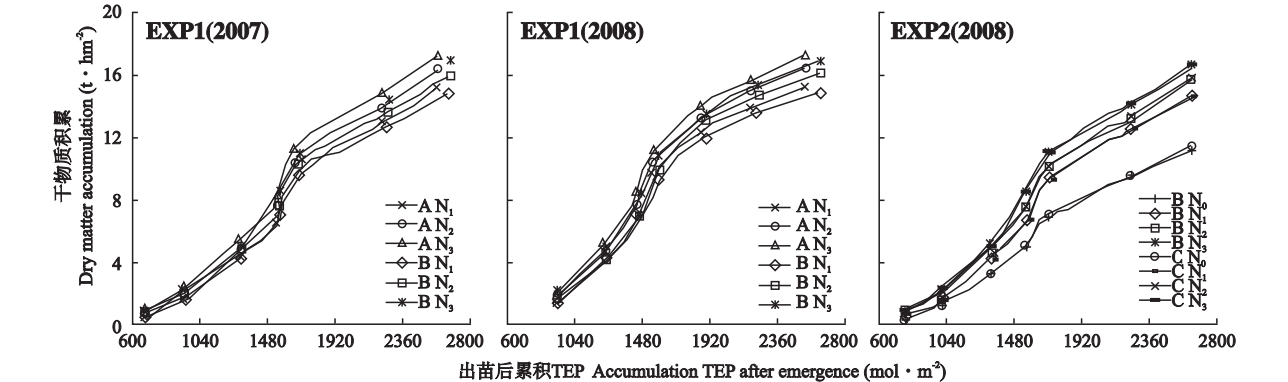


图 1 水稻地上部干物质积累量随出苗后累积辐热积(TEP)的变化  
Fig. 1 Change of aboveground dry matter accumulation with accumulated TEP after emergence of rice.  
Exp1: 试验 1 Experiment 1; Exp2: 试验 2 Experiment 2. A: 两优培九 Liangyoupei9; B: 武香粳 14 号 Wuxiangjing 14; C: 品种 27123 Variety 27123.  $N_0 \sim N_3$ : 施氮水平 Nitrogen levels. 下同 The same below.



曲线变化;3 个不同株型水稻品种的地上部干物质积累量在拔节前增长缓慢,拔节至灌浆期增长迅速,此后的增长又趋缓慢,至成熟期达最大值,但不同株型品种收获时的干物质积累量(DMA<sub>h</sub>)及相应的累积辐热积存在差异.两优培九、武香粳 14 号和 27123 的 DMA<sub>h</sub> 分别为 15.21 ~ 17.47、11.17 ~ 17.08 和 11.38 ~ 16.73 t · hm<sup>-2</sup>,相应的累积辐热积分别为 2542.42 ~ 2593.83、2634.58 ~ 2674.73 和 2634.58 mol · m<sup>-2</sup>.

2.2 水稻相对干物质积累动态最佳模型的筛选

对试验 1 中获取的 2007 和 2008 年水稻地上部干物质积累量(DMA)与出苗至成熟累积的辐热积(TEP)进行归一化处理后,利用 Curve Expert 1.3 软件对相对干物质积累量(RDMA)与相对辐热积(RTEP)之间的关系进行拟合,得到了包括 Richards 模型等在内的 10 多个拟合模型,其中,拟合效果较好的 7 个模型的相关系数均达 0.99 以上,标准差小于 0.05(表 1).

为筛选出具有生物学意义、能较好反映水稻相对干物质积累动态变化规律的模型,分别对上述 7 个模型求极限值,其中,模型 6 和 7 均不能对水稻干物质积累过程的变化做出合理解释;然后对前 5 个模型求 RTEP = 0 与 RTEP = 1 时的 RDMA 值,当 RTEP=0 时,模型 4 的 RDMA 值趋于 0,模型 5 的 RDMA 值为负数,均没有生物学意义,而模型 2 的 RDMA 值偏大;通过比较模型 1(Richards 模型)与模型 3(Logistic 模型)可知,模型 3 为模型 1 的一个特例,即当 d=1 时,模型 1 经适当转化后即为模型 3. Logistic 模型具有固定的拐点,只能描述一种特定形状的 S 型曲线,而 Richards 模型是由参数 d 的大小所决定的一簇曲线,在描述多种变形的 S 型曲线时的可塑性更大,模型拟合效果较好,且各参数具有明确的生物学意义.因此,本文选择 Richards 模型作

为水稻相对干物质积累动态模型,其表达式为:

$$y = \frac{a}{(1 + e^{b-cx})^{1/d}} \tag{6}$$

式中:y 为 RDMA;x 为 RTEP;a、b、c 和 d 为常数,其中,a 为相对潜在最大干物质积累量,b 为相对干物质积累初始值参数,c 为相对干物质增长率参数,d 为形状参数.当 x = 0 时,y = a/(1 + e<sup>b</sup>)<sup>1/d</sup>,即 a/(1 + e<sup>b</sup>)<sup>1/d</sup> 为水稻出苗时的 RDMA 值;当 x = 1 时,y = a/(1 + e<sup>b-c</sup>)<sup>1/d</sup>,即 a/(1 + e<sup>b-c</sup>)<sup>1/d</sup> 为水稻成熟时的 RDMA 值.因此 Richards 模型能够对水稻干物质积累进行较合理的解释,符合干物质积累动态变化规律.

2.3 水稻相对干物质积累动态最佳模型的关键参数分析

试验 1 中两年不同品种与氮素水平下的水稻相对干物质积累动态拟合模型的相关系数均大于 0.99,且各模型的相应参数间差异不显著(表 2).因此,将试验 1 两年不同处理数据放在一起进行拟合(图 2),将拟合方程中的各参数与表 2 中的相应参数进行显著性检验,所得 t 值均大于 t<sub>0.05</sub>,说明拟合得到的水稻相对干物质积累模型能够较好地模拟不同处理条件下水稻地上部干物质积累动态.

2.4 水稻相对干物质积累动态最佳模型的检验

将任意时刻的相对辐热积代入相对干物质积累动态模型(图 2),就可以求出与之相对应的相对干物质积累量,相对干物质积累量与收获时的干物质积累量相乘即可模拟出该时刻的干物质积累量.利用本研究中试验 2 和 3 的观测资料对所建立的相对干物质积累动态模型进行检验,由图 3 可以看出,模拟值与观测值之间具有较好的一致性,该模型对分蘖、拔节、孕穗、抽穗、灌浆和成熟期水稻地上部干物质积累量值进行预测的 RMSE 为 0.86 t · hm<sup>-2</sup>,R<sup>2</sup> 为 0.969.

表 1 水稻相对干物质积累动态模型  
Tab.1 Dynamic models of relative dry matter accumulation in rice

模型 Model	参数 Parameter				相关系数 r	标准差 SD	y 值 y value		
	a	b	c	d			x→∞	x=0	x=1
$y = a / (1 + e^{b-cx})^{1/d}$	1.0157	3.6329	7.5907	0.5574	0.9938 **	0.0374	a	1.4318×10 <sup>-3</sup>	0.9818
$y = (ab+cx^d)/(b+cx^d)$	0.0336	0.0675	1.0485	5.1379	0.9936 **	0.0380	c	3.3600×10 <sup>-2</sup>	0.9843
$y = a / (1 + be^{-cx})$	0.9904	218.8469	9.3890		0.9933 **	0.0385	a	4.5050×10 <sup>-3</sup>	0.9726
$y = ae^{-e^{b-cx}}$	1.0744	2.7960	5.3618		0.9930 **	0.0395	a	8.2800×10 <sup>-8</sup>	0.9949
$y = a - be^{-cx^d}$	0.9842	1.0013	4.9097	3.4609	0.9928 **	0.0403	a	-1.7100×10 <sup>-2</sup>	0.9768
$y = ab^{1/x} x^c$	14.0378	0.0707	-2.3264		0.9925 **	0.0407	0	-	0.9925
$y = e^{a+b/x+clnx}$	2.6412	-2.6488	-2.3257		0.9925 **	0.0407	+∞	-	0.9924

模型中 x 和 y 分别表示 RTEP 和 RDMA x 和 y in the model represented RTEP and RDMA, respectively. \* \* P<0.01. 下同 The same below.

表 2 试验 1 中不同水稻品种和氮素水平下的相对干物质积累动态最佳模型参数  
Tab. 2 Parameters of optimal model for relative dry matter accumulation under different rice cultivars and nitrogen rates in experiment 1

品 种 Cultivar	氮素水平 Nitrogen level	模型参数 Model parameter				<i>r</i>	标准差 SD
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>		
两优培九 Liangyoupeijiu	N <sub>1</sub>	1. 0203	3. 6722	7. 5864	0. 5274	0. 9918 **	0. 0505
	N <sub>2</sub>	1. 0164	3. 6783	7. 5789	0. 5602	0. 9939 **	0. 0426
	N <sub>3</sub>	1. 0135	3. 5807	7. 5866	0. 5475	0. 9942 **	0. 0415
武香粳 14 号 Wuxiangjing 14	N <sub>1</sub>	1. 0136	3. 6823	7. 6205	0. 5509	0. 9946 **	0. 0406
	N <sub>2</sub>	1. 0153	3. 5909	7. 6015	0. 5442	0. 9950 **	0. 0391
	N <sub>3</sub>	1. 0138	3. 5242	7. 5216	0. 5697	0. 9954 **	0. 0367

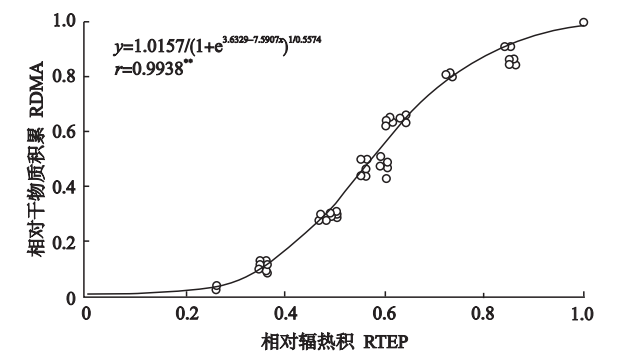


图 2 基于 Richards 方程的水稻相对干物质积累动态曲线  
Fig. 2 Dynamic curve of relative dry matter accumulation in rice based on Richards equation.

2.5 水稻相对干物质积累动态最佳模型的应用

Richards 模型实际上是描述水稻地上部干物质积累量随着时间的延长而增加、且向参数 *a* 渐近的一簇曲线. 通过对 Richards 模型的分析, 可推导出一系列具有生物学意义的特征参数, 用以定量分析水稻干物质积累动态变化特征.

2.5.1 水稻地上部干物质积累阶段的划分 水稻

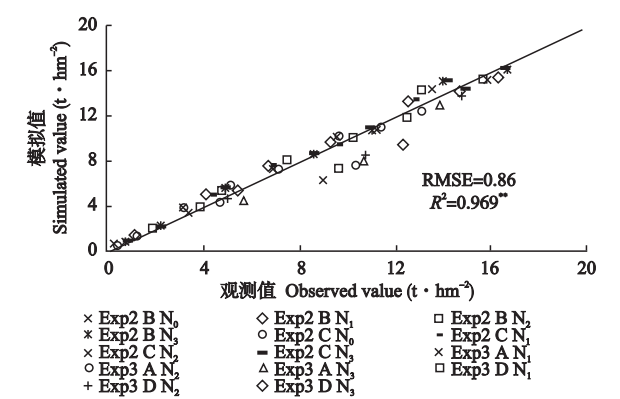


图 3 不同生态点、不同品种和不同氮素水平下水稻地上部干物质积累量观测值与模拟值的比较  
Fig. 3 Comparison of simulated with observed dry matter accumulation under different eco-sites, cultivars and nitrogen rates in rice.

Exp3: 试验 3 Experiment 3. D: 品种 GD6 Variety GD6.

相对干物质积累动态的 Richards 模型呈明显的 3 阶段增长趋势, 即前期为干物质积累渐增期, 中期为干物质积累快增期, 后期为干物质积累缓增期. 对式 (6) 求一阶导数, 得到水稻地上部干物质积累速率 (AR) 方程, 该方程有 2 个拐点, 对干物质积累速率方程求二阶导数, 并令其为 0, 得到 2 个拐点处的相对辐热积值 *t*<sub>1</sub> 和 *t*<sub>2</sub>:

$$t_1 = -\ln\left(\frac{d^2 + 3d + d\sqrt{d^2 + 6d + 5}}{2e^b}\right)/c \quad (7)$$

$$t_2 = -\ln\left(\frac{d^2 + 3d - d\sqrt{d^2 + 6d + 5}}{2e^b}\right)/c \quad (8)$$

Darroch 等<sup>[28]</sup>研究表明, 作物生长达到峰值 *a* 的 95% 时生长完成, 因此, 水稻地上部干物质积累到峰值 *a* 的 95% 时即为实际干物质积累终期 (*t*<sub>3</sub>), 其算式如下:

$$t_3 = -\ln\left[\frac{(100a/95)^d - 1}{e^b}\right]/c \quad (9)$$

将水稻相对干物质积累模型 (图 2) 中的参数 *a*、*b*、*c* 和 *d* 代入式 (7) ~ (9), 得 *t*<sub>1</sub> = 0.40、*t*<sub>2</sub> = 0.71、*t*<sub>3</sub> = 0.91. 由此可将试验地水稻地上部干物质积累过程划分为 3 个阶段: 前期 0 ~ 0.40; 中期 0.40 ~ 0.71; 后期 0.71 ~ 0.91.

2.5.2 水稻地上部相对干物质积累动态最佳模型的特征参数 通过对水稻相对干物质积累动态模型的分析, 可以推导出干物质最大积累速率及其出现时的相对辐热积和相对干物质积累量等特征参数.

对式 (6) 求二阶导数, 并令其为 0, 得到干物质最大积累速率出现时的相对辐热积, 将该值代入式 (6) 的一阶导数方程, 得到干物质最大积累速率; 将干物质最大积累速率出现时的相对辐热积代入式 (6), 得到干物质最大积累速率出现时的相对干物质积累量. 各特征参数的算式如下:

$$AR_{TEP} = (b - \ln d)/c \quad (10)$$

$$AR_{\max} = \frac{a \times c}{(1 + d)^{(d+1)/d}} \quad (11)$$

$$ARDMA = \frac{a}{(1 + d)^{1/d}} \quad (12)$$

式中:  $ARTEP$  为干物质最大积累速率出现时的相对辐热积;  $AR_{\max}$  为干物质最大积累速率;  $ARDMA$  为干物质最大积累速率出现时的相对干物质积累量. 将水稻相对干物质积累模型(图 2) 中的参数  $a$ 、 $b$ 、 $c$  和  $d$  代入上述各特征参数式, 得到  $ARTEP = 0.56$ 、 $AR_{\max} = 2.24$ 、 $ARDMA = 0.46$ . 由此可知, 到达水稻干物质最大积累速率时的相对辐热积为 0.56, 处于水稻孕穗期的干物质积累量约占总干物质积累量的 1/2.

### 3 讨 论

干物质积累是作物产量形成的基础, 定量分析作物生产过程中干物质积累动态变化是揭示作物产量形成和掌握高产群体调控指标的重要内容<sup>[14]</sup>. 生长函数可以解释作物生长发育特征, 且推导出的特征参数具有生物学意义, 因此许多研究者运用 3 次多项式和 Logistic 模型分析了水稻、小麦和玉米的干物质积累动态变化特征, 有研究表明, Richards 模型较 Logistic 模型更适合描述作物的 S 型生长曲线<sup>[29-30]</sup>, 但这些模型在不同品种、栽培措施和气象条件下, 其模型参数差异较大, 通用性不强. 针对上述问题, 有学者提出利用“归一化”方法可消除因品种、栽培措施和气象条件等不同而引起的模型参数变化, 提高模型的通用性. 张旭东等<sup>[31]</sup>利用“归一化”方法建立了夏玉米叶面积指数(LAI)与积温间的归一化模型, 对 4 年不同生育期的 LAI 和积温分别进行归一化处理, 消除了年际间积温、品种和栽培措施的不同所引起的方程参数变化, 用同一方程式对多年的叶面积动态规律进行了表达, 提高了方程的可信度和通用性. 付雪丽等<sup>[23]</sup>、张宾等<sup>[32]</sup>利用“归一化”方法分别建立了不同作物粒重和 LAI 与生育天数的动态共性模型, 实现了模型分析禾谷类作物粒重和 LAI 动态的普适性, 利于作物间粒重和 LAI 的直观横向比较.

本研究将不同生育期的实测水稻干物质积累量和累积辐热积进行归一化处理, 进而对相对干物质积累量和相对辐热积进行模拟筛选, 建立了符合水稻干物质积累动态变化特征的归一化模型, 并利用独立的田间试验资料对所建模型进行了初步的测试与检验. 结果表明, Richards 模型对水稻地上部干物质积累过程具有较好的描述性, 其相关系数为 0.9938; 本文所建模型采用辐热积作为模拟干物质

积累动态的时间尺度, 克服了侯玉虹等<sup>[21]</sup>没有考虑光温因子对干物质积累的影响. Richards 模型虽然对作物的 S 型生长曲线具有较好的描述性, 但当相对辐热积趋向无穷大时, 相对干物质积累量则趋向  $a$ , 因此不能用于描述作物的负生长过程.

通过求解水稻相对干物质积累动态模型中的相关特征参数, 可对水稻干物质积累动态变化特征进行定量分析. 本研究利用干物质积累速率方程的 2 个拐点将水稻整个干物质积累过程划分为前(渐增期)、中(快增期)和后期(缓增期)3 个阶段, 具有明确的生物学意义, 比实际观测法<sup>[1]</sup>更确切并更易操作. 研究表明, 水稻干物质最大积累速率出现于孕穗期, 这与王伯伦等<sup>[33]</sup>和林瑞余等<sup>[2]</sup>的研究结论一致; 此时的干物质积累量约占总干物质积累量的 1/2, 这与邹应斌等<sup>[34]</sup>的研究结论一致. 表明本模型对水稻干物质积累动态变化特征具有较好的解释性. 当然, 本研究仅基于有限的资料对模型进行了初步验证, 尚缺乏多年多点多处理试验资料的支持, 因此模型的可靠性及其参数的稳定性还有待进一步校正与核实.

### 参考文献

- [1] Wu W-G (吴文革), Zhang H-C (张洪程), Qian Y-F (钱银飞), et al. Analysis on dry matter production characteristics of middle-season indica super hybrid rice. *Chinese Journal of Rice Science* (中国水稻科学), 2007, **21**(3): 287-293 (in Chinese)
- [2] Lin R-Y (林瑞余), Liang Y-Y (梁义元), Cai B-Q (蔡碧琼), et al. Characteristics of dry matter accumulation and partitioning in the process of yield formation in different rice cultivars. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), 2006, **22**(2): 185-190 (in Chinese)
- [3] Yang H-J (杨惠杰), Li Y-Z (李义珍), Yang R-C (杨仁崔), et al. Dry matter production characteristics of super high yielding rice. *Chinese Journal of Rice Science* (中国水稻科学), 2001, **15**(4): 265-270 (in Chinese)
- [4] Ruiz RA, Bertero HD. Light interception and radiation use efficiency in temperate quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) cultivars. *European Journal of Agronomy*, 2008, **29**: 144-152
- [5] Acreche MM, Briceno-Felix G, Martín Sánchez JA, et al. Radiation interception and use efficiency as affected by breeding in Mediterranean wheat. *Field Crops Research*, 2009, **110**: 91-97
- [6] Chen Y-H (陈雨海), Yu S-L (余松烈), Yu Z-W (于振文). Relationship between amount or distribution of PAR interception and grain output of wheat communities. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2003, **29**(5): 730-734 (in Chinese)
- [7] Arduini I, Masoni A, Ercoli L, et al. Grain yield, and dry matter and nitrogen accumulation and remobilization in durum wheat as affected by variety and seeding rate. *European Journal of Agronomy*, 2006, **25**: 309-318



- [8] Yang J-C (杨建昌), Du Y (杜永), Wu C-F (吴长付), *et al.* Growth and development characteristics of super-high-yielding mid-season japonica rice. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2006, **39**(7): 1336–1345 (in Chinese)
- [9] Ao H-J (敖和军), Wang S-H (王淑红), Zou Y-B (邹应斌), *et al.* Study on yield stability and dry matter characteristics of super hybrid rice. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2008, **41**(7): 1927–1936 (in Chinese)
- [10] Li G-Q (李国强), Tang L (汤亮), Zhang W-Y (张文宇), *et al.* Dynamic analysis on response of dry matter accumulation and partitioning to nitrogen fertilizer in wheat cultivars with different plant types. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2009, **35**(12): 2258–2265 (in Chinese)
- [11] Sun C-M (孙成明), Zhuang H-Y (庄恒扬), Yang L-X (杨连新), *et al.* Dry matter accumulation and allocation models of rice in FACE. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **17**(10): 1894–1898 (in Chinese)
- [12] Bouman BAM, Kropff MJ, Tuong TP, *et al.* ORYZA2000: Modeling Lowland Rice. Los Bannos: International Rice Research Institute, 2001
- [13] Meng Y-L (孟亚利), Cao W-X (曹卫星), Liu X-W (柳新伟), *et al.* Dynamic simulation on photosynthetic production and dry matter accumulation in rice. *Journal of Biomathematics* (生物数学学报), 2004, **19**(2): 205–212 (in Chinese)
- [14] Yan DC, Zhu Y, Wang SH, *et al.* A quantitative knowledge-based model for designing suitable growth dynamics in rice. *Plant Production Science*, 2006, **9**: 93–105
- [15] Wang X-L (王信理). Logistic simulating model on crop dry matter accumulating dynamics. *Chinese Journal of Agrometeorology* (中国农业气象), 1986, **7**(1): 14–19 (in Chinese)
- [16] Villegas D, Aparicio N, Blanco R, *et al.* Biomass accumulation and main stem elongation of durum wheat grown under Mediterranean conditions. *Annals of Botany*, 2001, **88**: 617–627
- [17] Fu Y-J (傅迎军). Study on dry products accumulation and distribution of Mudan 10 maize. *Journal of Maize Sciences* (玉米科学), 2001, **9**(2): 68–69 (in Chinese)
- [18] Yu Q, Liu JD, Zhang YQ, *et al.* Simulation of rice biomass accumulation by an extended logistic model including influence of meteorological factors. *International Journal of Biometeorology*, 2002, **46**: 185–191
- [19] Sheehy JE, Mitchell PL, Ferrer AB. Bi-phasic growth patterns in rice. *Annals of Botany*, 2004, **94**: 811–817
- [20] Qin S-H (秦舒浩), Li L-L (李玲玲). Accumulation and distribution of dry matter and grain filling of spring wheat postanthesis under supplementary irrigation catchment rainfall. *Journal of Soil and Water Conservation* (水土保持学报), 2005, **19**(4): 173–180 (in Chinese)
- [21] Hou Y-H (侯玉虹), Chen C-Y (陈传永), Guo Z-Q (郭志强), *et al.* Establishment of dry matter accumulation dynamic simulation model and analysis of growth characteristic for high-yielding population of spring maize. *Journal of Maize Sciences* (玉米科学), 2008, **16**(6): 90–95 (in Chinese)
- [22] Xing L-F (邢黎峰), Sun M-G (孙明高), Wang Y-J (王元军). Richards growth model of living-organism. *Journal of Biomathematics* (生物数学学报), 1998, **13**(3): 348–353 (in Chinese)
- [23] Fu X-L (付雪丽), Zhao M (赵明), Zhou B-Y (周宝元), *et al.* Optimal model for dynamic characteristics of grain weight commonly used in wheat and maize. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2009, **35**(2): 309–316 (in Chinese)
- [24] Ni J-H (倪纪恒), Luo W-H (罗卫红), Li Y-X (李永秀), *et al.* Simulation of greenhouse tomato dry matter partitioning and yield prediction. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **17**(5): 811–816 (in Chinese)
- [25] Ni J-H (倪纪恒), Luo W-H (罗卫红), Li Y-X (李永秀), *et al.* Simulation of leaf area and dry matter production in greenhouse tomato. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2005, **38**(8): 1629–1635 (in Chinese)
- [26] Li Y-X (李永秀), Luo W-H (罗卫红), Ni J-H (倪纪恒), *et al.* Simulation of leaf area, photosynthetic rate and dry matter production in greenhouse cucumber based on product of thermal effectiveness and photosynthetically active radiation. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering* (农业工程学报), 2005, **21**(12): 131–136 (in Chinese)
- [27] Diao C-Q (刁操钊). Crop Culture Science for South China. Beijing: China Agriculture Press, 1994 (in Chinese)
- [28] Darroch BA, Baker RJ. Grain filling in three spring wheat genotypes: Statistical analysis. *Crop Science*, 1990, **30**: 525–529
- [29] Yang YQ, Wu LH, Wu QM. On the Richards curve. *Journal of Biomathematics*, 2000, **15**: 385–387
- [30] Zhu Q-S (朱庆森), Cao X-Z (曹显祖), Luo Y-Q (骆亦其). Growth analysis on the process of grain filling in rice. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 1988, **14**(3): 182–193 (in Chinese)
- [31] Zhang X-D (张旭东), Cai H-J (蔡焕杰), Fu Y-J (付玉娟), *et al.* Study on leaf area index of summer maize in loess areas. *Agricultural Research in the Arid Areas* (干旱地区农业研究), 2006, **24**(2): 25–29 (in Chinese)
- [32] Zhang B (张宾), Zhao M (赵明), Dong Z-Q (董志强), *et al.* Establishment and test of LAI dynamic simulation model for high yield population. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2007, **33**(4): 612–619 (in Chinese)
- [33] Wang B-L (王伯伦), Gao P-W (高佩文), Dong K (董克). Studies on mathematical model of dry matter accumulation and distribution in high-yielding rice plant population. *Journal of Shenyang Agricultural University* (沈阳农业大学学报), 1988, **19**(3): 9–15 (in Chinese)
- [34] Zou Y-B (邹应斌), Huang J-L (黄见良), Tu N-M (屠乃美), *et al.* Effects of the VSW cultural method on yield formation and physiological characteristics in double cropping hybrid rice. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2001, **27**(3): 343–350 (in Chinese)

作者简介 李艳大,男,1980年生,博士研究生.主要从事作物模拟及信息农学研究,发表论文2篇. E-mail: liyanda2008@126.com

责任编辑 杨弘