

水稻群体分蘖动态模型构建与应用

王小卉^{1,2}, 李绪孟^{1,2*}, 唐启源², 邹丹³, 罗友谊⁴, 李可夫⁵,
彭剑¹, 李灿⁶, 曹乐平⁷

(1. 湖南农业大学信息与智能科学技术学院, 长沙 410128; 2. 湖南农业大学农学院, 长沙 410128;
3. 衡阳市农业科学院, 衡阳 421200; 4. 衡山县农业农村局, 衡阳 421399; 5. 同济大学国家书院, 上海, 200092;
6. 宁远县农业农村局, 宁远 425600; 7. 湖南生物机电职业技术学院, 长沙, 410127)

摘要: 为定量分析水稻群体茎蘖数量动态变化过程及分蘖动态特征, 该研究使用双 Logistic 模型分别描述分蘖发生与死亡过程, 建立水稻群体分蘖动态模型; 根据水稻分蘖过程的时序特征定义描述分蘖过程的特征指标, 并推导出分蘖特征指标的计算式; 基于不同基因型品种的种植方式、种植时期、种植密度下水稻分蘖动态数据集检验模型优度和适应性; 并应用分蘖动态模型和指标探索分蘖动态对种植密度的响应规律。结果表明, 所建模型对不同基因型水稻品种在不同种植方式、种植时期和种植密度下的分蘖动态数据拟合优度较好, 标准均方根误差 S_{RMSE} 服从均值小于 5% 的 Gamma 分布, 并且 99% 的 S_{RMSE} 小于 10%。基于所建模型计算的分蘖特征指标 (包括模型参数) 对种植密度有很好的响应; 留一法检验表明模型的预测性较好, 观测值与模拟值的 $R^2=0.96$ 。所建模型能够精确描述水稻茎蘖数量演变过程, 具有很好的拟合优度、适应性和可解释性, 可用于分析基因、环境、农艺措施对分蘖动态的影响, 分蘖特征指标可望成为分析基因与环境互动的重要表型参数, 对指导水稻精准栽培也有重要理论价值和实际意义。

关键词: 水稻; 模型; 分蘖动态; 双 Logistic 模型; 种植密度; 参数拟合

doi: 10.11975/j.issn.1002-6819.202309173

中图分类号: S112

文献标志码: A

文章编号: 1002-6819(2024)-10-0213-09

王小卉, 李绪孟, 唐启源, 等. 水稻群体分蘖动态模型构建与应用[J]. 农业工程学报, 2024, 40(10): 213-221. doi: 10.11975/j.issn.1002-6819.202309173 <http://www.tcsae.org>

WANG Xiaohui, LI Xumeng, TANG Qiyuan, et al. Construction and application of dynamic tillering model for rice population[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering (Transactions of the CSAE), 2024, 40(10): 213-221. (in Chinese with English abstract) doi: 10.11975/j.issn.1002-6819.202309173 <http://www.tcsae.org>

0 引言

水稻分蘖数量是十分重要的表型参数^[1-2], 分蘖发生时间影响分蘖的发育质量, 最终分蘖数直接关系到群体产量。分蘖动态受基因类型^[1-4]和环境^[5-8]的影响, 自 20 世纪 20 年代以来, 水稻分蘖一直是水稻育种、栽培和作物模型研究的关注重点^[3,8-11]。水稻分蘖研究可归为 4 个方面: 一是水稻分蘖控制基因的研究, 重在定位分蘖性状的控制基因, 以辅助分子育种^[1]; 二是水稻分蘖发生规律及影响因素的研究, 重在个体分蘖特征、特性的描述^[11]; 三是水稻群体分蘖数量研究, 重在寻求群体分蘖动态与时间或生境因子间的关系方程^[10]; 四是水稻群体分蘖动态的模拟研究, 重在找出最优分蘖动态的影响因素组合, 指导水稻生产农艺措施的实施^[12]。依据解释

变量的选择, 水稻群体分蘖动态模型可归纳为 4 类: 一是根据主茎叶龄计算水稻理论分蘖数的数学模型^[11]; 二是根据时间建立的分蘖消长模型^[13]; 三是根据有效积温建立的分蘖动态模型^[14]; 四是依据若干生境因素建立的复合模型^[12]。水稻群体分蘖的动态变化是积温、密度、肥料、水分等诸多生境因素综合作用的结果, 以叶龄为解释变量的局限性在于叶龄本身也受诸多生境因素的影响^[15-16]。因此, 从模型的普适性考虑, 以时间替代综合环境因素更合适。依据模型的表达形式, 水稻群体分蘖动态模型可归纳为 4 类^[10,17]: 多项式模型、Logistic 模型、修正 Logistic 模型、指数模型。然而这些模型都存在可解释性和普适性差的问题, 不能全面、系统地描述水稻群体分蘖的消长变化全过程, 应用并不广泛。

种植密度是调控水稻群体的重要措施。围绕水稻群体对种植密度响应规律的试验研究^[18-19]表明种植密度越小分蘖期茎数上升越慢, 分蘖高峰后的茎数下降也越缓慢。通常情况下, 分蘖动态是种植密度试验的常规观测项目, 然而由于分析工具的限制, 分蘖数据的利用质量并不高, 没有很好揭示分蘖动态对种植密度的响应规律。为此, 本文根据群体分蘖随时间的变化特征, 引入与分蘖发生与死亡相关的时滞参数, 建立水稻群体分蘖数量动态模

收稿日期: 2023-09-22 修订日期: 2024-01-27

基金项目: 湖南省重点研发计划项目 (2022NK2047); 现代农业产业技术体系岗位专家项目 (CARS-01-26); 湖南农业大学双一流建设项目 (SYL2019001); 创新平台与人才计划-农村科技特派员 (2022NK4167)

作者简介: 王小卉, 博士, 研究方向为作物生长模型。

Email: xh.wang@hunau.edu.cn

*通信作者: 李绪孟, 博士, 副教授, 研究方向为作物生长模型、精准农业。Email: xm.li@hunau.edu.cn

型, 并对模型进行检验, 分析分蘖动态对种植密度的响应规律。

1 材料与方法

1.1 Logistic 模型

设 $x(t)$ 为 t 时刻的种群数量, 描述种群动态数量的 Logistic 模型^[20-21] 的微分形式为

$$\frac{dx}{dt} = ax\left(1 - \frac{x}{N}\right) \quad (1)$$

式中 a 为无生境资源制约情况下的种群相对增长率, $\lim_{x \rightarrow 0} (dx/dt)/x = a$ 。 N 为最大种群数量, 表示生境资源负荷能力。当 $x = N/2$ 时, 式 (1) 的右边取最大值, 即 $x(t) = N/2$ 对应于种群的最大增长速率。设种群的初始数量为 x_0 , 式 (1) 的解析解为 $x(t) = \frac{N}{1 + (N/x_0 - 1)e^{-at}}$, 记 $b = \ln(N/x_0 - 1)/a$, 则 Logistic 模型的表达式为

$$x(t) = \frac{N}{1 + e^{-a(t-b)}} \quad (2)$$

1.2 分蘖数量动态模型的构建

常规条件下, 水稻群体分蘖数随播种出苗或移栽返青后的有效积温呈单峰曲线变化。若不考虑自然灾害、生物及人为因素对水稻分蘖的实际影响, 水稻分蘖后期保持数量, 实质上是水稻分蘖发生数量与死亡数量之差。因此, 分蘖数量由分蘖发生和分蘖死亡决定。出苗或移栽返青后, 分蘖数量变化的影响因素以分蘖发生为主, 随着分蘖数量的增加, 水稻间生境资源竞争加剧, 特别是光照辐射的竞争, 群体下部光照时间和辐射强度急剧下降。这导致两个方面的变化, 一是分蘖的发生减缓直至停止 (或为蘖芽没有达到肉眼能够观测到的尺度就死亡), 二是群体内已经发生的弱小分蘖开始死亡。相对于分蘖的发生, 分蘖死亡的开始时间滞后。由于分蘖的发生和死亡都受生境资源的影响, 因此分蘖发生和死亡数量的变化都符合“S”曲线, 可使用经典的 Logistic 函数描述。

设 $N_T(t)$ 为 t 时刻水稻群体的分蘖数, $N_G(t)$ 、 $N_D(t)$ 分别为从种植到时刻 t 水稻群体累计发生的分蘖数 (包括基本苗数) 和累计死亡的分蘖数, 根据上述分析可得:

$$N_G(t) = \frac{N_g}{1 + e^{-a_1(t-b_1)}} \quad (3)$$

式中 N_g 为分蘖发生总数, 一般情况下, 大于或等于观测的最大分蘖数; a_1 为固有相对增长率; b_1 为分蘖增速最大的时刻, 当 $t=b_1$ 时 $N_G(t) = N_g/2$, 已经发生的分蘖数量为的分蘖发生总数的一半。

$$N_D(t) = \frac{N_d}{1 + e^{-a_2(t-b_2)}} \quad (4)$$

式中 N_d 为死亡的分蘖总数, 小于实际最大分蘖数; a_2 为固有相对死亡率; b_2 为分蘖死亡最快的时刻, 当 $t=b_2$ 时 $N_D(t) = N_d/2$, 已经死亡的分蘖数量为的分蘖死亡总数的一半。正常情况下, 分蘖死亡最快的时刻滞后于分蘖发

生最快的时刻, 即 $b_2 > b_1$ 。由此有:

$$N_T(t) = \frac{N_g}{1 + e^{-a_1(t-b_1)}} - \frac{N_d}{1 + e^{-a_2(t-b_2)}} \quad (5)$$

1.3 分蘖过程与分蘖特征指标

水稻种植后的分蘖大致经历如下过程 (图 1): (1) 返青后分蘖开始发生, 即分蘖始期; (2) 分蘖加速达到最快, 即分蘖盛期; (3) 分蘖减速直至停止, 即分蘖终期, 期间分蘖开始死亡, 即消蘖始期; (4) 消蘖加速达到最快, 即消蘖盛期; (5) 消蘖减速直至停止, 即消蘖终期。此后, 分蘖数量基本保持不变。结合分蘖过程和 Logistic 模型定义分蘖特征指标如下:

分蘖总数 N_g : 分蘖完成后, 发生的分蘖总数。

分蘖固有相对增长率 R_{gi} : $R_{gi} = a_1$ 。

分蘖始期 T_{st} : 即分蘖发生的开始时刻。此时发生的分蘖数为 0, 因为 $N_G(t)$ 为单调函数, $\lim_{t \rightarrow -\infty} N_G(t) = 0$, 故 $T_{st} = -\infty$, 这不符合实际情况。为此, 定义 T_{st} 为分蘖发生数累计达到 $(1-p)N_g$ 所需的时间, $N_G(T_{st}) = (1-p)N_g$, $T_{st} = b_1 + \frac{1}{a_1} \ln\left(\frac{1-p}{p}\right)$, 其中 p 为接近 1 的数, 研究发现 $p=0.95$ 时, 计算的相关生物学变量与实际观测值更接近, 因此, 无特别说明时本文取 $p=0.95$ 。

分蘖盛期 T_{pt} : 即分蘖发生速率最大的时刻, 由 Logistic 模型可知, $N_G(T_{pt}) = N_g/2$, $T_{pt} = b_1$ 。

分蘖最大速率 R_{mt} : 即分蘖发生的最大速率。由 Logistic 模型可知, 当 $N_G(t) = N_g/2$ 时分蘖速率最大, 即 $R_{mt} = \left. \frac{dN_G(t)}{dt} \right|_{N_G(t)=\frac{N_g}{2}} = \frac{N_g}{2} = \frac{a_1 N_g}{4}$ 。

分蘖终期 T_{et} : 即分蘖的终止时刻。定义 T_{et} 为累计发生的分蘖数达到 $p \cdot N_g$ 所需的时间, $N_G(T_{et}) = p \cdot N_g$, $T_{et} = b_1 - \frac{1}{a_1} \ln\left(\frac{1-p}{p}\right)$ 。

分蘖历期 D_t : 从分蘖始期 T_{st} 到分蘖终期 T_{et} 经历的总时长, $D_t = T_{et} - T_{st} = -\frac{2}{a_1} \ln\left(\frac{1-p}{p}\right)$ 。

消蘖总数 N_d : 分蘖死亡完成后, 死亡的分蘖总数;

消蘖固有相对死亡率 R_{id} : $R_{id} = a_2$;

消蘖始期 T_{sd} : 即分蘖死亡的开始时刻。类似于 T_{st} , $T_{sd} = b_2 + \frac{1}{a_2} \ln\left(\frac{1-p}{p}\right)$ 。

消蘖盛期 T_{pd} : 即分蘖死亡速率最大的时刻。由 Logistic 模型可知, $N_D(T_{pd}) = N_d/2$, $T_{pd} = b_2$ 。

消蘖最大速率 R_{md} : 即分蘖死亡的最大速率, 由 Logistic 模型可知, 当 $N_D(t) = N_d/2$ 时分蘖死亡的速率最大, 即 $R_{md} = \left. \frac{dN_D(t)}{dt} \right|_{N_D(t)=\frac{N_d}{2}} = \frac{N_d}{2} = \frac{a_2 N_d}{4}$ 。

消蘖终期 T_{ed} : 即分蘖死亡的终止时刻。类似于 T_{et} , $T_{ed} = b_2 - \frac{1}{a_2} \ln\left(\frac{1-p}{p}\right)$ 。

消蘖历期 D_d : 从消蘖始期 T_{sd} 到消蘖终期 T_{ed} 经历的总时长, $D_d = T_{ed} - T_{sd} = -\frac{2}{a_2} \ln\left(\frac{1-p}{p}\right)$ 。

分蘖保持数 N_r : 水稻增加的分蘖数, 等于分蘖总数

减去消蘖总数，即 $N_r = N_g - N_d$ 。

1.4 数据来源

数据来源于 2019—2020 年课题组进行的 3 个水稻栽培试验，试验 1 为不同种植方式的比较，试验 2 为不同种植密度的比较，试验 3 为不同播种时间的比较。

试验 1：2019 年在湖南省益阳市大通湖区（北纬 $N29^{\circ}10'17''$ ，东经 $E112^{\circ}28'45''$ ）宏硕水稻种植合作社进行。试验品种为甬优 1538 和黄华占，采用 6 种植方式：机械化插秧、机械化有序抛秧、机械化有序穴直播、手工插秧、手工抛秧、手工直播。3 次重复，完全随机设计，共 36 个小区在同一丘水稻田中。移栽处理 5 月 27 日播种育秧，6 月 16 日移栽；直播处理 6 月 4 日播种，各处理病、虫、水肥管理保持一致，用种量均为 30 kg/hm^2 。机械化插秧、机械化有序抛秧、手工插秧、机械有序穴直播株行距为 $25 \text{ cm} \times 16 \text{ cm}$ ，手工无序抛秧密度为 25 蔸/m^2 ，每个小区标定 10 穴水稻进行分蘖数观测；手工无序撒播按 3 g/m^2 用种量均匀播种，用 $40 \text{ cm} \times 50 \text{ cm}$ 四边形边框选出 0.20 m^2 范围的植株进行分蘖调查。移栽后 11~51 d 每隔 5 d 观测一次分蘖数，共 10 次。

试验 2：2019 年在湖南省长沙市长沙县（北纬 $N28^{\circ}03'59.17''$ ，东经 $E113^{\circ}11'52.47''$ ）顺勇水稻种植合

作社进行。试验品种为徽两优 898、Y 两优 900 和天优华占，采用手工移栽种植，设 6 种移栽密度，分别为 15、18.75、22.5、26.25、30、33.75 穴/ m^2 ，3 个重复，采用完全随机设计，共 54 个小区在同一丘水稻田中。育秧日期、移栽日期、水肥管理等完全相同。每个小区标定 10 穴水稻进行分蘖数观测。移栽后 15~65 d 每隔 5 d 观测一次分蘖数，共 11 次。

试验 3：于 2019—2020 年在湖南省长沙市长沙县顺勇水稻种植合作社（北纬 $N28^{\circ}03'59.17''$ ，东经 $E113^{\circ}11'52.47''$ ）进行。试验品种为徽两优 898、Y 两优 900 和 Y 两优 911，采用手工移栽种植，设 6 个播种时期，分别为 3 月 15 日、3 月 20 日、3 月 25 日、3 月 30 日、4 月 5 日、4 月 10 日，四叶一心移栽，移栽时间分别为 4 月 20 日、4 月 24 日、4 月 26 日、4 月 30 日、5 月 5 日、5 月 8 日，3 个重复，采用完全随机区组设计，共 54 个小区，在同一丘水稻田中，每个试验小区面积为 $50 \text{ m}^2 (4 \text{ m} \times 12.5 \text{ m})$ 。株行距均为 $20 \text{ cm} \times 20 \text{ cm}$ ，水肥管理等完全相同。每个小区标定 10 穴水稻进行分蘖数观测。移栽后 15~80 d 每 5 d 观测一次分蘖数，共 15 次。

使用 3 个试验的分蘖数量观测数据进行模型检验，其中试验 2 徽两优 898 的数据用于模型解释。

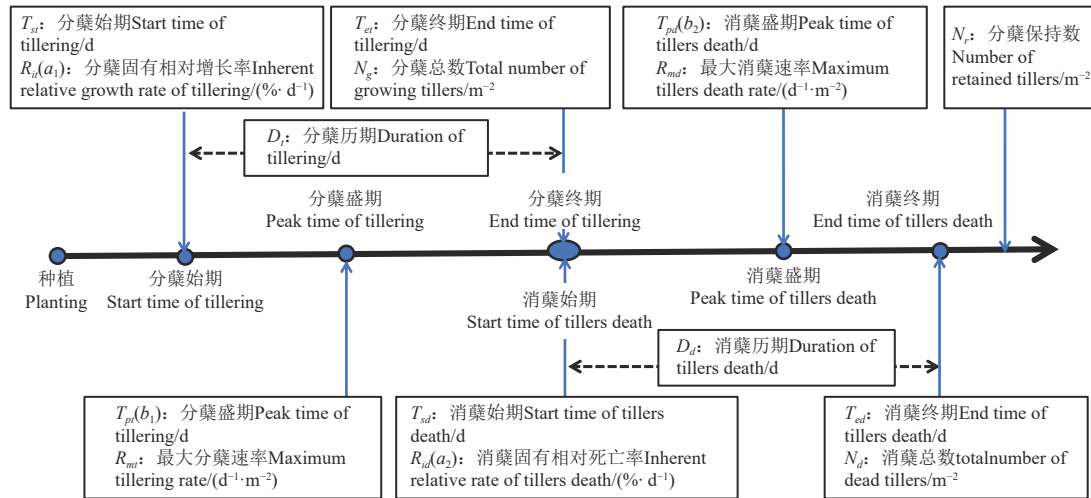


图 1 水稻分蘖动态过程及分蘖特征指标

Fig.1 Dynamic process and characteristic index of tillering in rice

1.5 模型参数计算

分蘖数量动态模型（式（5））是非线性模型，本文利用最小二乘法确定模型参数，使用 Matlab R2016a 软件的 Levenberg-Marquardt 算法计算模型参数^[22-23]。根据参数的生物学意义，限定 6 个参数的范围为： $\max(\text{观测分蘖数}) < N_g < 1.2 \cdot \max(\text{观测分蘖数})$ ； $0 < a_1 < +\infty$ ； $0 < b_1 < +\infty$ ； $0 < N_d < 1.2 \cdot \max(\text{观测分蘖数}) - \text{最后一次观测的分蘖数}$ ； $0 < a_2 < +\infty$ ； $15 < b_2 < 65$ 。

1.6 模型检验方法

采用模拟值与观测值的标准均方根误差 S_{RMSE} （计算方法见式（6））检验模型模拟效果， $S_{RMSE} < 10\%$ ，表明模拟值与实际观测值一致性非常好， $10\% \sim 20\%$ 为比较

好， $20\% \sim 30\%$ 为模拟效果一般， $S_{RMSE} > 30\%$ 表明模拟值与实际值偏差大，模拟效果差^[24-25]。

$$S_{RMSE} = \sqrt{\sum_{i=1}^n (O_i - S_i)^2 / n} \times \frac{1}{\bar{O}} \times 100\% \quad (6)$$

式中 n 为样本数， O_i 为第 i 个样本的观测值， S_i 为第 i 个样本的模拟值， \bar{O} 为样本观测均值。

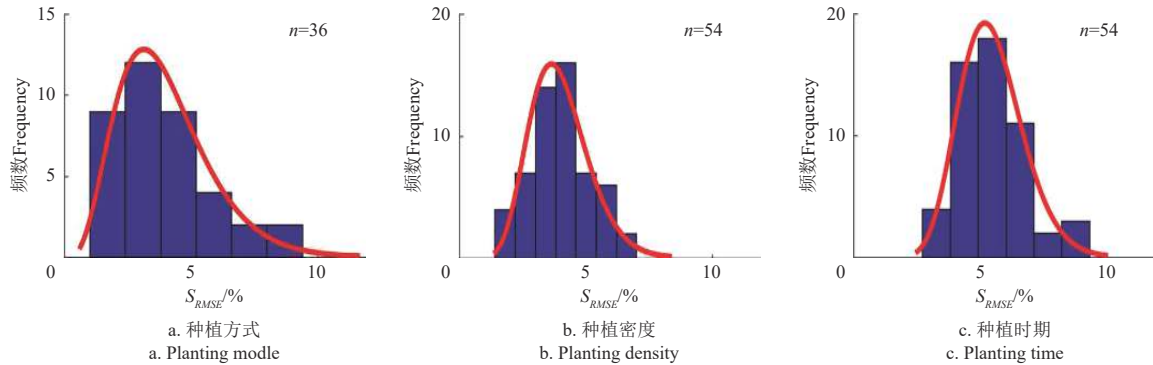
2 结果与分析

2.1 模型的拟合优度分析

利用模型拟合各试验的分蘖动态数据，模拟值与实际观测值的 S_{RMSE} 的频次分布如图 2。由图 2 可知，种植方式试验的 S_{RMSE} 介于 $1.6\% \sim 8.9\%$ 之间；种植密度试验

的 S_{RMSE} 介于 0.019~0.069 之间；种植时期试验的 S_{RMSE} 介于 2.9%~9.1% 之间。种植方式试验的 S_{RMSE} 服从 gamma (4.7634, 0.0083) 分布，均值为 0.0395, $S_{RMSE} < 10\%$ 的概率为 99.41%；种植密度试验的 S_{RMSE} 服从 gamma (11.6329, 0.0034) 分布，均值为 0.0396, $S_{RMSE} <$

10% 的概率为 99.99%；种植时期试验的 S_{RMSE} 分布服从 gamma (18.7747, 0.0029) 分布，均值为 0.0544, $S_{RMSE} < 10\%$ 的概率为 99.31%。由此可见，所建模型对不同基因型水稻品种在不同种植方式、播种时期和种植密度下的分蘖动态数据拟合优度较好。



注：n 为样本数。Note: n is number of samples.

图2 分蘖数量模拟值与实际观测值的标准均方根误差的分布频次

Fig.2 Distribution frequency of standard root-mean-square error (S_{RMSE}) between simulated value and actual observed value of number of tillers

2.2 基于双 Logistic 模型的种植密度对分蘖动态的影响分析

2.2.1 分蘖过程的基本特征

基于分蘖动态模型，试验 2 徽两优 898 的分蘖观测数据的拟合效果如图 3。结果表明，种植密度在 15.00~

33.75 穴/m² 时，在移栽之后，单位面积分蘖数加速增加，随后增速减缓，在移栽后 45~50 d 达到高峰，之后加速减少随后缓慢减少，在移栽后 70 d 左右基本不再变化；分蘖盛期 T_{pt} 在移栽后 (26±3)d 左右，消蘖盛期 T_{pd} 在移栽后的 (54±3)d 左右。

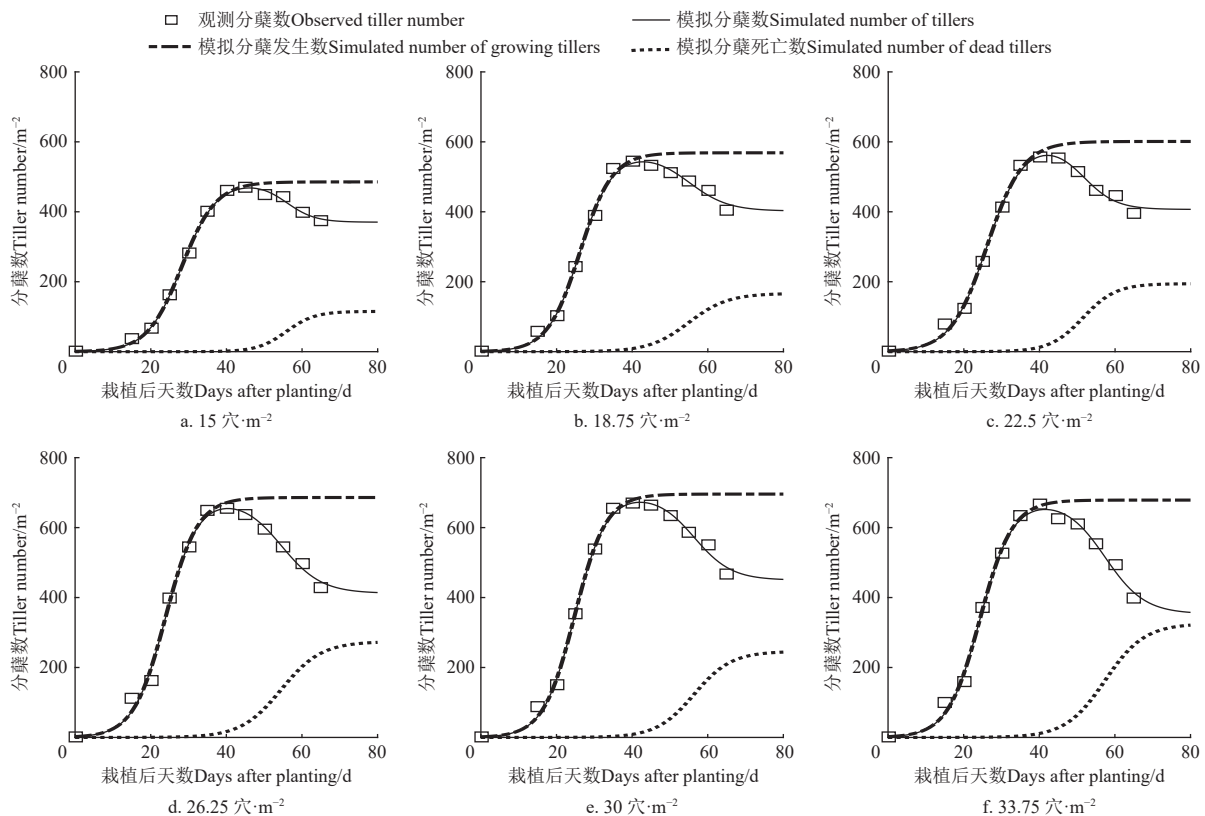


图3 不同种植密度的分蘖数模拟结果

Fig.3 Simulation of tiller dynamics in transplanting density test

2.2.2 分蘖特征指标对种植密度的响应

基于试验 2 徽两优 898 的 6 个种植密度的模型参数

分别计算分蘖特征指标，并利用线性模型、幂函数模型和二次函数模型分析各指标对种植密度的响应。由

于只有 6 个密度水平，趋势分析的模型选择原则如下：以 R^2 为评价标准，优先线性模型、幂函数模型较好的一个，若线性模型、幂函数模型的 R^2 均小于 0.5，再选择二次函数模型进行分析。趋势分析结果如图 4，结果表明，分蘖特征指标对种植密度的响应呈现出一定的规律：分蘖特征指标对种植密度的响应存在明显的趋势， R^2 均大于 0.7，除分蘖固有相对增长率 R_{it} 、消蘖盛期 T_{pd} 、分蘖始期 T_{st} 、分蘖终期 T_{et} 外，其余分蘖特征指标的 R^2 均大于 0.8。消蘖盛期 T_{pd} 的 P 值为 0.164、消蘖始期 T_{sd} 的 P 值为 0.096，其余分蘖特征指标趋势性检验的 P 值均小于 0.05，即趋势显著，其中分蘖总数 N_g 、消蘖总数 N_d 、消蘖固有死亡率 R_{id} 、分蘖保持数 N_r 、消蘖最大速率 R_{md} 趋势性检验的 P 值均小于 0.01，即趋势

极显著。除分蘖盛期 T_{pt} 和消蘖始期 T_{sd} 外，分蘖动态特征指标随种植密度的变化趋势服从幂函数。分蘖总数 N_g 、分蘖固有相对增长率 R_{it} 、分蘖保持数 N_r 、消蘖终期 T_{ed} 、消蘖历期 D_d 、分蘖最大速率 R_{mt} 、消蘖最大速率 R_{md} 随种植密度增加呈幂函数增加，幂函数的指数小于 1，即随种植密度增加而减速增加；分蘖盛期 T_{pt} 、消蘖固有相对死亡率 R_{id} 、分蘖始期 T_{st} 、分蘖终期 T_{et} 、分蘖历期 D_i 随种植密度增加呈幂函数降低，幂函数的指数大于 -1，即随种植密度增加而减少的速率逐步降低；消蘖总数 N_d 随种植密度增加呈幂函数增加，幂函数的指数大于 1，即随种植密度增加而加速增加；消蘖盛期 T_{pd} 、消蘖始期 T_{sd} ，先随种植密度增加而减小，达到最小后逐步增加。

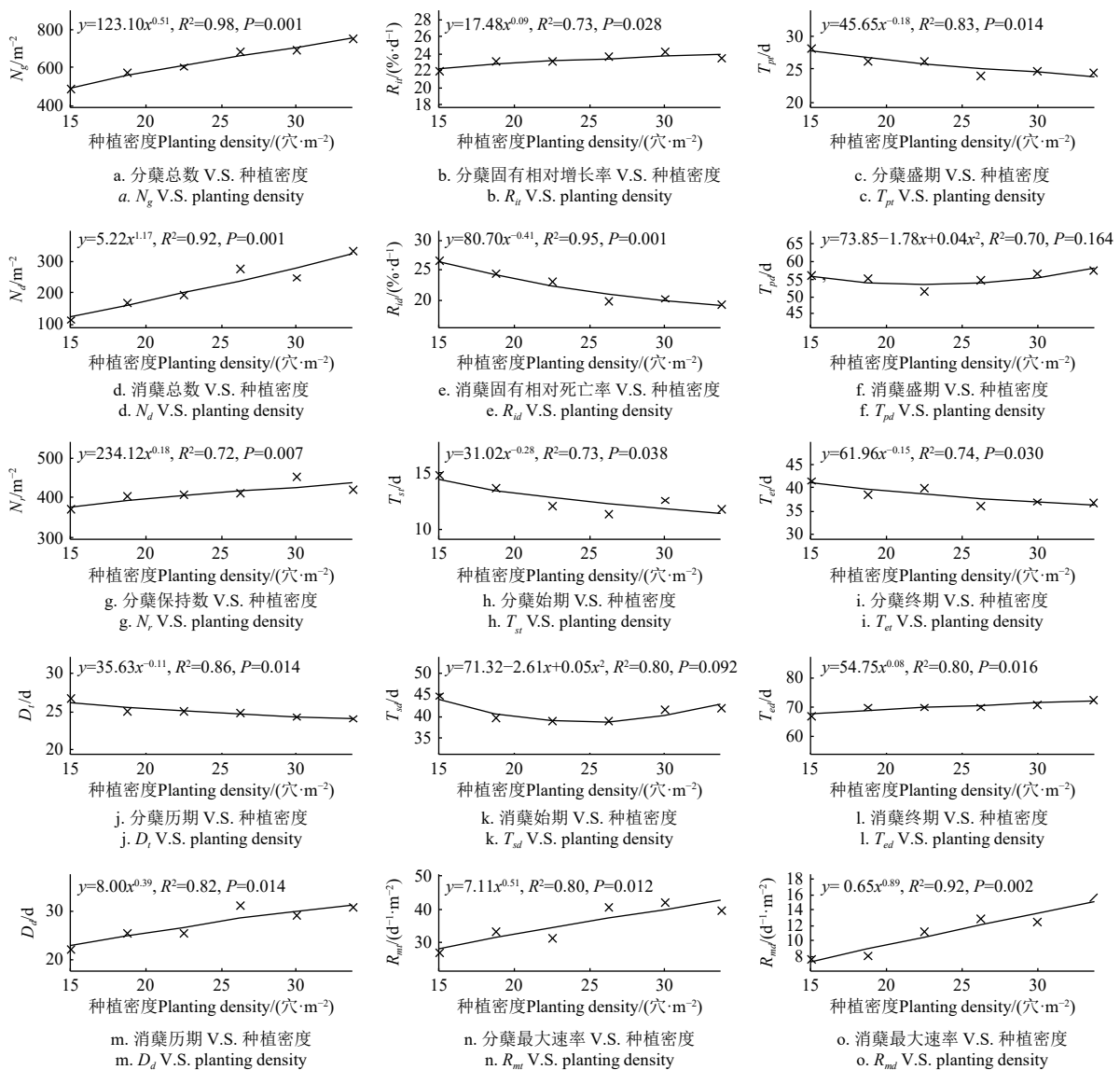


图 4 分蘖特征指标对种植密度的响应

Fig.4 Trend of dynamic characteristic indicators of tillers with changing of transplanting density

2.3 模型的留一交叉检验

本研究采用留一法对模型进行交叉验证。基于本文构建的分蘖动态模型，结合模型参数对种植密度的响应，

预测其分蘖动态。利用 6 个密度中的 5 个分蘖数据集建立模型，以预测剩余一个密度处理的分蘖动态。预测值与实测值的对比如图 5 所示，预测值与实测值的 $R^2=0.96$ 。

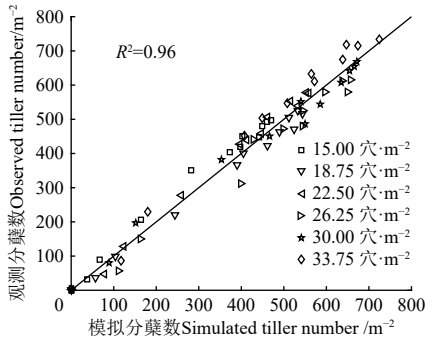


图5 分蘖动态模型的留一交叉验证

Fig.5 Leave one out cross validation for tillering dynamic model

3 讨论

3.1 模型的拟合优度评价

本文模型将水稻群体分蘖数量动态分解为分蘖发生动态和分蘖死亡动态，具有比较广泛的适应性。使用 Logistic 模型描述分蘖发生和分蘖死亡过程，并引入了与分蘖发生和死亡开始时间相关的参数，拟合本文试验观测的分蘖动态数据集优度均很好， S_{RMSE} 均值约为 5%；基于 gamma 分布分析，99% 的 S_{RMSE} 均小于 10% (图 2)，因此，本文模型很好地揭示了水稻群体分蘖数量的动态变化过程。基于模型分析表明：水稻群体分蘖数量动态可分解为分蘖发生动态和分蘖死亡动态，分蘖发生和分蘖死亡过程可使用 Logistic 模型描述，因此，群体的茎蘖数量动态整体呈现单峰变化趋势；其变化全过程经历：开始缓慢增加，后转为快速增加，再转为缓慢增加，然后转为缓慢减少，再转为快速减少，再转为缓慢减少，最后维持基本不变 (图 3)。

3.2 与已有模型比较

本文双 Logistic 模型与前人的 Logistic 模型^[9,25] 比较

见表 1。从表 1 结果可以看出，本文双 Logistic 模型拟合效果存在明显优势，模型参数具有更为确定的生物学意义，同时具备简明的特点和良好性能，其根本原因在于模型更为合理的假设和模型表达形式的改进。

此外，与 DMOR 模型^[10] 比较，本文模型虽然可由 DMOR 模型推导出，但是本文模型具有更好的可求解性能，初值设定更容易、收敛速度更快。由于最小二乘拟合的非线性性，求解迭代常常会陷入局部最优解^[26-27]，数值试验证明 DMOR 模型的求解对初值设定非常敏感，很难获得全局最优解。而本文模型的所有参数都具有生物学意义，使用软件 Matlab R2016a 的 Levenberg-Marquardt 算法计算模型参数时都能得到最优解。硬件配置为 CPU Intel (R) Core (TM) i5-4200U CPU @ 1.6 GHz、内存 4GB 的条件下，单个模型的平均求解时间约为 20 ms。

3.3 模型的应用前景

本文模型不仅拟合优度好、适应性比较广，还具有很强的生物学意义，具有较为广泛的应用前景。本文提炼了与分蘖动态相关 15 个分蘖特征指标，即分蘖总数 N_g 、消蘖总数 N_d 、分蘖保持数 N_r 、分蘖始期 T_{st} 、分蘖盛期 T_{pt} 、分蘖终期 T_{et} 、消蘖始期 T_{sd} 、消蘖盛期 T_{pd} 、消蘖终期 T_{ed} 、分蘖历期 D_i 、消蘖历期 D_e 、分蘖固有速率 R_{it} 、消蘖固有相对增长率 R_{id} 、分蘖最大速率 R_{mt} 、消蘖最大速率 R_{md} 。分蘖特征指标要么为模型参数要么为模型参数的组合，系统地刻画了分蘖发生和分蘖死亡的过程特征。试验证明基于本文模型计算的 15 个分蘖特征指标对种植密度有较好的响应 (图 4)。因此，本文模型可用于研究基因和环境及互作对水稻群体分蘖数量动态的影响，通过动态模型参数的变化规律，揭示基因和环境及互作对水稻群体分蘖数量动态影响规律。

表 1 双 Logistic 模型与前人的 Logistic 模型比较

Table 1 Comparison between double Logistic model and previous Logistic model

| 模型 Model | 模型假设 Assumption | 参数意义 parameters significance | R^2 |
|---|------------------------|---|-------|
| $N(t) = \frac{N}{1 + e^{at+b}}$ [27] | | N 为种群密度上限， a 、 b 、 c 为模型参数 | 0.77 |
| $N(t) = \frac{N}{1 + e^{at^2+bt+c}}$ [9] | 分蘖数量的变化是一个整体过程 | | 0.68 |
| $\frac{1}{N(t)} \frac{dN(t)}{dt} = aN(t) + b - Y \int_0^t N(s)K(s-t)ds$ [27] | | N 为种群密度上限， a 、 b 、 γ 为模型参数，右侧第三项为时迟效应项， $K(s-t)$ 为时迟核函数 | 0.84 |
| DMOR 模型: $NT(t) = \frac{N_g}{1 + C_1 e^{-b_1 t}} - \frac{N_d}{1 + C_2 e^{-b_2 t}} + C$ [10] | 分蘖数量的变化由分蘖的发生和死亡两个过程构成 | C_1 、 b_1 、 C_2 和 b_2 为控制参数， C 是基参数， N_g 为茎蘖发生数量， N_d 为茎蘖死亡数量 ^[10] | >0.91 |
| 本文模型: $N_T(t) = \frac{N_g}{1 + e^{-a_1(t-b_1)}} - \frac{N_d}{1 + e^{-a_2(t-b_2)}}$ | | N_g 为分蘖发生总数， a_1 为固有相对增长率， b_1 为分蘖盛期， N_d 为分蘖死亡总数， a_2 为固有相对死亡率， b_2 为消蘖盛期 | >0.95 |

3.4 模型的后续拓展

虽然本文构建了水稻群体分蘖数量动态模型，并通过试验数据验证了模型拟合优度、适应性和可解释性，但模型仍需进一步完善，还需要从模型检验、模型应用分析与拓展、模型系统化等方面开展后续研究。为此，

需要在更多地域以不同基因型品种为材料开展不同农艺处理的水稻栽培试验，并观测分蘖动态数据，进而验证模型的拟合优度；并基于生物学变量解释基因型和环境对分蘖动态的影响，进一步应用不同分析方法探索模型的拓展，体现品种、生境和农艺对水稻群体分蘖数量动

态影响, 最终系统化模型参数对品种、生境和农艺响应规律, 同时开发相应软件, 实现模拟分蘖动态指导水稻生产的应用目的。此外, 所建模型如何与高通量表型获取^[28]、智能农机^[29]、水稻生理^[30]相结合实现水稻精准栽培也是亟需开展的后续研究。

4 结 论

1) 使用双 Logistic 模型分别描述分蘖发生与死亡过程, 所建的水稻群体分蘖动态模型能够精确描述水稻分蘖过程, 同时具有很好的适应性和可解释性。利用所建模型拟合不同基因型水稻品种在不同种植方式、种植时期和种植密度下的分蘖动态数据的标准均方根误差 S_{RMSE} 服从均值小于 5% 的 Gamma 分布, 并且 99% 的 S_{RMSE} 小于 10%。

2) 分蘖特征指标对种植密度的响应为线性模型或幂函数模型或二次函数模型的趋势明显, R^2 均大于 0.7, 除分蘖固有相对增长率 R_{ir} 、消蘖盛期 T_{pd} 、分蘖始期 T_{st} 、分蘖终期 T_{et} 外, 其余分蘖特征指标的 R^2 均大于 0.8。根据水稻分蘖过程时序特征定义的分蘖特征指标对种植密度有很好的响应, 可用于分析种植密度对分蘖动态的影响, 可望成为分析基因与环境互作的重要表型。

【参 考 文 献】

- [1] ZHANG N, YU H, YU H, et al. A core regulatory pathway controlling rice tiller angle mediated by the lazy1-dependent asymmetric distribution of auxin[J]. *The Plant Cell*, 2018, 30(7): 1461-1475.
- [2] 李会霞, 田岗, 王玉文, 等. 谷子杂交种与亲本性状的遗传相关性[J]. *中国农业科学*, 2020, 53 (2): 239-246.
LI Huixia, TIAN Gang, WANG Yuwen, et al. Genetic correlation coefficients of foxtail millet traits between parents and hybrids[J]. *Scientia Agricultura Sinica*. 2020, 53 (2): 239-246. (in Chinese with English abstract)
- [3] WANG J, WU B, LU K, et al. The amino acid permease OsAAP5 regulates tiller number and grain yield in rice[J]. *Plant Physiology*, 2019, 180(2): 1031-1045.
- [4] 王萌萌, 杨沈斌, 江晓东, 等. 光温要素对水稻群体茎蘖增长动态影响的分析及模拟[J]. *作物学报*, 2016, 42(1): 82-92.
WANG Mengmeng, YANG Shenbin, JIANG Xiaodong, et al. Analysis and simulation of impact of light and temperature on rice tillering[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2016, 42(1): 82-92. (in Chinese with English abstract)
- [5] 俞双恩, 张梦婷, 陈凯文, 等. 灌排模式和施氮水平对水稻株高与茎蘖生长动态的影响[J]. *农业机械学报*, 2019, 50(11): 210-218.
YU Shuang'en, ZHANG Mengting, CHEN Kaiwen, et al. Effects of irrigation and drainage modes and nitrogen levels on rice plant height and tiller growth dynamics[J]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 2019, 50(11): 210-218. (in Chinese with English abstract)
- [6] 熊瑞恒, 杭玉浩, 王强盛, 等. 麦秸还田配施基肥提高机插超级粳稻分蘖成穗及产量[J]. *农业工程学报*, 2015, 31(18): 136-146.
XIONG Ruiheng, HANG Yuhao, WANG Qiangsheng, et al. Wheat straw returned combined with nitrogen as base fertilizers and topdressing at tiller stage improving the tiller emergency, earbearing traits and yield for machine-transplanted super japonica rice[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering (Transactions of the CSAE)*, 2015, 31(18): 136-146. (in Chinese with English abstract)
- [7] 田广丽, 周毅, 孙博, 等. 氮素及栽培密度影响水稻分蘖动态的机制[J]. *植物营养与肥料学报*, 2018, 24(4): 896-904.
TIAN Guangli, ZHOU Yi, SUN Bo, et al. Effects of nitrogen and transplanting density on the mechanisms of tillering dynamic of rice[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2018, 24(4): 896-904. (in Chinese with English abstract)
- [8] 曹中盛, 李艳大, 叶春, 等. 基于高光谱的双季稻分蘖数监测模型[J]. *农业工程学报*, 2020, 36(4): 185-192.
CAO Zhongsheng, LI Yanda, YE Chun, et al. Model for monitoring tiller number of double cropping rice based on hyperspectral reflectance[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering (Transactions of the CSAE)*, 2020, 36(4): 185-192. (in Chinese with English abstract)
- [9] 孙成明, 庄恒扬, 杨连新, 等. 开放式空气 CO₂ 浓度增高对水稻茎蘖动态影响的模拟研究[J]. *农业环境科学学报*, 2006(5): 1122-1126.
SUN Chengming, ZHUANG Hengyang, YANG Lianxin, et al. Simulation study on effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on tiller dynamic of rice[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2006(5): 1122-1126. (in Chinese with English abstract)
- [10] 王夫玉, 黄丕生. 水稻群体茎蘖消长模型及群体分类研究[J]. *中国农业科学*, 1997, 30(1): 57-64.
- [11] 凌启鸿, 苏祖芳, 张洪程, 等. 水稻品种不同生育类型的叶龄模式[J]. *中国农业科学*, 1983, 16(1): 9-18.
LING Qihong, FANG Zufang, ZHANG Hongcheng. The leaf-age model of development process in different varieties of rice[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 1983, 16(1): 9-18.
- [12] 殷新佑. 对预测作物发育的积温法的评价[J]. *作物学报*, 1999, 25(4): 474-782.
- [13] YIN Xinyou. A critical appraisal of thermal time approach for predicting crop development[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1999, 25(4): 474-782.
- [13] KARIALI E, RANI K S, KUMAR M P. Individual tiller dynamics of two wild *Oryza* species in contrasting habitats[J]. *Plant Production Science*, 2008, 11(3): 355-360.

- [14] LI T, ANGELES O, MARCAIDA M, et al. From ORYZA2000 to ORYZA (v3): An improved simulation model for rice in drought and nitrogen-deficient environments[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, s237-238: 246-256.
- [15] LIU Y, GU D, DING Y, et al. The relationship between nitrogen, auxin and cytokinin in the growth regulation of rice (*Oryza sativa* L.) tiller buds[J]. *Australian Journal of Crop Science*, 2011, 5(8): 1019-1026.
- [16] KARIALI E. Environmental factors undermine genetic expression of tiller dynamics in wild rice *Oryza nivara* and *Oryza rufipogon*[J]. *American Journal of Plant Sciences*, 2014, 5(18): 2617-2622.
- [17] GOTO Y, HOSHIKAWA K. Tillering behavior in *Oryza sativa* L. III: The pattern and the relative rate of increase in tiller number[J]. *Japanese Journal of Crop Science*, 1989, 58(1): 60-67.
- [18] PASUQUIN E, LAFARGE T, TUBANA B. Transplanting young seedlings in irrigated rice fields: Early and high tiller production enhanced grain yield[J]. *Field Crops Research*, 2008, 105(1-2): 141-155.
- [19] HARUNUR R M, GOSWAMI P C, FARUK H M, et al. Mechanised non-puddled transplanting of boro rice following mustard conserves resources and enhances productivity[J]. *Field Crops Research*, 2018, 225: 83-91.
- [20] 陈彦光. 人口与资源预测中 Logistic 模型承载力参数的自回归估计[J]. *自然资源学报*, 2009, 24(6): 1105-1114.
CHEN Yanguang. Carrying capacity estimation of logistic model in population and resources prediction by nonlinear autoregression. *Journal of Natural Resources*[J], 2009, 24(6): 1105-1114. (in Chinese with English abstract)
- [21] DRESCHER G K. Maximum likelihood estimation of the attributable fraction from logistic models[J]. *Biometrics*, 1993, 49(3): 865-872.
- [22] LIU X, Gao Y, ZHANG B. A new global optimization algorithm for a class of linear fractional programming[J]. *Mathematics*. 2019, 7(9): 867.
- [23] BIRGIN E G, KREJIC N, MARTINEZ J M. Inexact restoration for derivative-free expensive function minimization and applications[J]. *Journal of Computational and Applied Mathematics*, 2022, 410: 114193-114193.
- [24] LI X M, WANG X H, WEI H L, et al. A technique system for the measurement, reconstruction and character extraction of rice plant architecture[J]. *Plos One*, 2017, 12(5): e0177205.
- [25] 薛正平. 水稻群体密度增长模型探讨——一种具有时迟效应的 Logistic 模型[J]. *中国农业气象*, 1989, 10(2): 1-4.
XUE Zhengping. An exploration of growth model for rice colony density—a logistic model with time-lag effect[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 1989, 10(2): 1-4.
- [26] 张博, 高岳林. 求线性比式和问题全局解的输出空间分枝定界算法[J]. *计算数学*, 2022, 42(2): 233-256.
ZHANG Bo, GAO Yuelin. An output-space branch-and-bound algorithm for finding the global solution of the sum-of-linear-ratios problem[J]. *Mathematica Numerica Sinica*, 2022, 42(2): 233-256. (in Chinese with English abstract).
- [27] LIAO H, PEI W, WEI Y, et al. A spectral CT-based nomogram for predicting the response to induction chemotherapy in nasopharyngeal carcinoma[J]. *Clinical radiology*, 2022, 77(8): 600-606.
- [28] 陈慧颖, 宋青峰, 常天根, 等. 基于 YOLOv5 m 和 CBAM-CPN 的单分蘖水稻植株表型参数提取[J]. *农业工程学报*, 2024, 40(2): 307-314.
CHEN Huiying, SONG Qingfeng, CHANG Tiangen, et al. Phenotypic parameters extraction of single-tiller rice based on YOLOv5 m and CBAM-CPN[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering (Transactions of the CSAE)*, 2024, 40(2): 307-314. (in Chinese with English abstract).
- [29] 于丰华, 曹英丽, 许童羽, 等. 基于高光谱遥感处方图的寒地分蘖期水稻无人机精准施肥[J]. *农业工程学报*, 2020, 36(15): 103-110.
YU Fenghua, CAO Yingli, XU Tongyu, et al. Precision fertilization by UAV for rice at tillering stage in cold region based on hyperspectral remote sensing prescription map[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering (Transactions of the CSAE)*, 2020, 36(15): 103-110. (in Chinese with English abstract).
- [30] 王琰, 陈志雄, 姜大刚, 等. 增强叶片氮素输出对水稻分蘖和碳代谢的影响[J]. *作物学报*, 2022, 48(3): 739-746.
WANG Yan, CHEN Zhixiong, JIANG Dagang, et al. Effects of enhancing leaf nitrogen output on tiller growth and carbon metabolism in rice[J]. *Acta Agron Sin*, 2022, 48(3): 739-746. (in Chinese with English abstract).

Construction and application of dynamic tillering model for rice population

WANG Xiaohui^{1,2}, LI Xumeng^{1,2*}, TANG Qiyuan², ZOU Dan³, LUO Youyi⁴, LI Kefu⁵,
PENG Jian¹, LI Can⁶, CAO Leping⁷

(1. College of Information and Intelligence, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; 2. College of Agronomy, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; 3. Hengyang Academy of Agricultural Sciences, Hengyang 421200, China; 4. Agriculture and Rural Bureau of Hengshan County, Hengyang 421399, China; 5. Guohao Academy, Tongji University, Shanghai 200092, China; 6. Ningyuan County Bureau of Agriculture and Rural Affairs, Ningyuan 425600, China; 7. Hunan Biological And Electromechanical Polytechnic, Changsha, 410127, China)

Abstract: Here a dynamic model was developed on the tiller number of the rice population. The double Logistic model was also used to quantitatively analyze the dynamic process of the tiller occurrence and the extinction. A set of indicators was defined to describe the tillering dynamics, including the total number of growing tillers(N_g), the total number of dead tillers(N_d), the number of retained tillers(N_r), the start time of tillering(T_{st}), the peak time of tillering(T_{pt}), the end time of tillering(T_{et}), the start time of tillers death(T_{sd}), the peak time of tillers death(T_{pd}), the end time of tillers death(T_{ed}), the duration of tillering(D_t), the duration of tillers death(D_d), the inherent rate of tillering(R_{it}), the inherent rate of tillers death(R_{id}), the maximum tillering rate(R_{mt}), the maximum tillers death rate(R_{md}). According to the temporal characteristics of the rice tillering, the formula was derived to calculate the indicators of the tillering dynamics. The goodness and adaptability of the model were tested with the dynamic datasets of the rice tillers under different genotypes, transplanting, sowing time, and transplanting density. The model and the indicators were used to explore the dynamic tillering response to the cultivation density. The results were as follows. (1) The model shared the better fitting for the dynamic dataset of rice tillers under different genotypes, transplanting, planting time, and transplanting density. The standard root mean square error (S_{RMSE}) was followed by the Gamma distribution with the mean was less than 5% and 99% S_{RMSE} less than 10%. (2) The dynamic indicators and model parameters of tillers after calculation showed a better response to the cultivation density. Taking the planting density test of Huiliangyou 898 as an example, the number of tillers per unit area was accelerated and then slowed down after transplanting at 15 to 33.75 hills/m². The number of tillers per unit area reached the peak at 45-50 d after transplanting. After the peak, the number of tillers per unit area decreased rapidly and then slowed down slowly. There was no change in the number of tillers per unit area about 70 d after transplanting. T_{pt} and T_{pd} were about (26±3) d and (54±3) d after transplanted, respectively. An outstanding trend was achieved in the response of the tillering characteristic index to planting density. Except for T_{pt} and T_{sd} , the tillering characteristic index followed the power function. N_g , R_{it} , N_r , T_{ed} , D_d , R_{mt} , and R_{md} showed a power function increase with the increase of planting density, and the exponent of the power function was less than 1, indicating the slow-down trend. T_{pt} , R_{id} , T_{st} , T_{et} , and D_t also decreased as a power function with the increase of planting density. The exponent of the power function was greater than -1, that is, the decreasing rate gradually decreased with the increase in planting density. N_d increased as a power function with the increase of planting density, where the exponent of the power function was greater than 1, indicating the accelerated increase. T_{pd} and T_{sd} decreased with the increase of planting density and then increased gradually after reaching the minimum. (3) A better prediction was achieved, where the R^2 between the observed and simulated values were 0.96. Therefore, the model can accurately describe the evolution in the number of rice tillers, indicating the better goodness of fitting, adaptability, and interpretability. The model can be applied to the dynamic regularity of the tiller number under the genotypic varieties and the agronomic measures. The tillering dynamic indicators can be expected to serve as the important phenotype in the interaction between genes and environments.

Keywords: rice; model; tillering dynamics; double Logistic-model; planting density; parameter fitting