

벼의 생육온도에 따른 출엽양상과 출엽속도 추정모델

이충근*[†] · 이변우** · 윤영환* · 신진철*

*작물시험장, **서울대학교 농업생명과학대학

Temperature Response and Prediction Model of Leaf Appearance Rate in Rice

Chung Kuen Lee*[†], Byun Woo Lee**, Young Hwan Yoon* and Jin Cheol Shin*

*National Crop Experiment Station, RDA, Suwon 441-857, Korea

**Coll. of Agric. and Life Sci. Seoul Nat'l Univ. Suwon 441-744, Korea

ABSTRACT : Under the constant daylength of 13 hours and growth temperatures of 15°C to 27°C, the final number of leaves (FNL) on the main culm was constant as 15 regardless of temperature in rice variety 'Kwanganbyeo'. Leaf appearance rate (LAR) increased with rising temperature and decreased with phenological development. Threshold temperature (T₀) was not constant across growth stages, but increased with phenological development. Effective accumulated temperature (EAT), which is calculated by the summation of values subtracting T₀ from daily mean temperature, is closely related with number of leaves appeared (LA). LA was fitted to bilinear, quadratic, power and logistic function of EAT. Among the functions, logistic function had the best fitness of which coefficient of determination was R₂=0.995. Therefore, LAR prediction model was established by differentiating this function in terms of time:

$$\frac{dL}{dt} = (T_1 - T_0) \cdot (-a^{-1} \cdot b^{1/c} \cdot c \cdot (a - L)^{(c-1)/c} \cdot L^{(c+1)/c})$$

where dL/dt is LAR, T₁ is daily mean temperature, L is the number of leaves appeared, and a, b, and c are constants that were estimated as 41.8, 1098.38, and -0.9273, respectively. When predictions of LA were made by LAR prediction model using data independent of model establishment, the observed and predicted LA showed good agreement of R² ≥ 0.99.

Keywords : rice, temperature, leaf appearance, final number of leaves, model

위도 상으로 온대지역에 위치한 우리나라의 경우 무상기간이 짧고, 출수전후 및 등숙기에는 저온피해가 우려되어 벼의 재배시기 이동 가능폭이 매우 제한적이다. 따라서 출수기가 조금만 변화여도 벼의 생육이나 수량성에 큰 영향을 미치게

되고 그 정도는 재배환경 및 품종에 따라 다르게 나타난다. 따라서 벼의 생육환경 변화에 따른 발육반응을 정확하게 이해하는 것은 벼의 안전재배기술 확립에 매우 중요하다.

출엽은 온도에 따른 벼의 발육단계를 알기 위하여 사용될 수 있는 중요한 발육양상중 하나이며(Ellis *et al*, 1993; Gao *et al*, 1992), 화분과에서는 지엽이 완전 전개한 후 곧 이삭이 출현하므로(Ritchie and NeSmith, 1991), 최종엽수가 알려지면, 출수기는 출엽을 기초로 해서 예측될 수 있다(Grant, 1989; Miller *et al*, 1993).

일장이 감광성 품종에서 단지 일장감응기(PSP)에만 영향을 주는 것(Collinson *et al*, 1992; Shibta *et al*, 1973; Vergara and Chang, 1985)과는 다르게, 온도는 모든 품종에서 출수기까지 전 생육기간에 영향을 준다(Yoshida, 1981). 온도는 식물의 생육과 수량을 조절하는 가장 중요한 환경 요인 중 하나로써 모든 생물학적 과정은 온도에 따라 반응속도가 달라지는데, 모든 과정의 온도반응은 최저 또는 유효한계온도(T_{min}), 최고 온도(T_{max}), 최적온도(T_{opt})의 반응으로 구분될 수 있다(Cross and Zuber, 1972; Shaykewch, 1995; Yan and Hunt, 1999). 일반적으로 고온은 벼의 출수를 빠르게 하고, 저온은 출수를 지연시키지만(Hanyu *et al*, 1983; Vergara and Chang, 1985), 고온에서 출수를 지연시킨다는 보고도 있다(Ahn, 1968).

본 연구에서는 온도가 벼의 출엽양상에 미치는 영향을 검토하였으며, 또한 이를 토대로 하여 벼의 출엽속도 추정모델 설정과 모델의 적용 가능성을 검토하였다.

재료 및 방법

본 연구는 2000년 1월부터 5월까지 농촌진흥청 작물시험장 인공기상동에서 수행하였고, 공시품종은 작물시험장에서 육성한 광안벼로 하였으며, 재배양식은 담수표면산파로 하였다. 파종방법은 1~2 mm 최아시킨 종자를 1/5000 와그너포트에 포트당 6립씩 파종하여 본엽 2엽기에 3개체를 제외한

[†]Corresponding author: (Phone) +82-31-290-6687 (E-mail) leegaka@rda.go.kr

<Received March 26, 2001>

나머지는 슈아내고 생육시켰다. 시비는 성분량으로 N, P₂O₅, K₂O를 포트당 각각 0.44 g, 0.18 g, 0.23 g을 주었으며, 이때 P₂O₅는 전량 기비로, N은 기비, 분얼비, 수비로 각각 40%, 30%, 30%, K₂O는 기비와 수비로 각각 70%와 30%로 분시하였다. 이후 재배관리는 작물시험장 표준재배법에 준해 수행하였다.

온도와 출엽과의 관계(실험1)

실험1은 동일일장 조건에서 온도변화가 벼의 출엽 및 출수에 미치는 영향을 검토하기 위한 것으로 출엽양상 및 출엽속도는 주로 온도 및 일장에 의해 영향받으므로, 온도 효과만을 검정하기 위하여 일장이 10시간 정도인 1월 24일 인공기상실에서 파종하여 30,000 lux 인공광으로 보광하여 13시간의 동일 일장조건을 만들었으며, 온도처리는 일평균 15, 18, 21, 24, 27°C로 하였고, 낮과 밤의 일교차는 6°C로 하였다. 각 처리 온도별로 포트당 3개체 4반복을 생육시켜서 일주일 간격으로 엽수를 조사하였고, 이삭이 지엽에서 10 cm이상 추출되었을 때를 출수기로 하여 1일 간격으로 조사하였다.

온도 변화에 따른 출엽변화(실험2)

실험2는 발육단계에 따라 온도변화에 의한 출엽반응이 어떻게 나타나는지를 검토하기 위해서 주 생육온도인 24°C와 27°C에서 재배된 식물체를 파종부터 1주일 간격으로 4포트씩 15, 18, 21, 24, 27°C로 옮겨서 7일 동안 온도변화를 준 후 다시 주 생육온도(24, 27°C)에서 생육시켰다. 엽령은 각 온도 처리 전과 후에 조사하였으며, 출수기 조사는 실험1과 동일하였다. 주 생육온도가 24°C인 식물체는 출수할 때까지 온도처리를 하였으며, 주 생육온도가 27°C인 식물체는 공간이 부족하여 파종후 7주까지 온도처리를 하였다.

출엽속도 추정모델의 적합성 검정

출엽모델에 의한 출수기 예측과 적용성을 검증하기 위하여 본 연구에서는 실험1의 자료를 이용하여 유효적산온도와 출엽수와의 관계를 bilinear, quadratic, power, logistic 함수에 적합시켰으며, 이 중 가장 추정력이 높은 함수를 출엽속도 추정모델로 설정하였으며 실험2의 자료를 이용하여 모델의 적합성을 검토하였다.

결과 및 고찰

파종후 일수와 출엽과의 관계

일장을 13시간으로 고정하고 온도를 15~27°C의 범위로 달리하여 생육온도에 따른 최종 출엽수와 파종후 지엽이 완전전개 할 때까지의 생육일수를 조사한 것이 Table 1이다. 15°C에서는 출엽속도가 너무 느려서 발아 후 148일이 되었음에도 불구하고 엽령이 13.3까지밖에 전개되지 못하였으며, 결국 실험

Table 1. Final number of leaves and days from sowing to heading as affected by growth temperature under constant daylength of 13 hours.

Growth temperature	Days from sowing to heading	Final number of leaves
18	148	16
21	99	15
24	77	15
27	63	15

*Daylength were longer than 13 hours during later photosensitive period.

기간 내에 출수하지 못했다. 지엽이 완전 전개 될 때까지 걸리는 기간은 온도가 높을수록 짧아졌다.

최종엽수는 18°C에서 16엽까지 전개된 것을 제외하고는 21, 24, 27°C에서 모두 15엽까지 전개되었다. 18°C에서 최종엽수가 1엽 더 전개된 것은 온도가 낮아서 발육일수가 길어짐에 따라 인공기상동 외부의 일장이 길어지면서 일장감응기(Photosensitive period, PSP)의 일장이 13시간 이상으로 길어졌기 때문이었다. 따라서 동일한 일장조건에서 온도는 벼의 최종엽수에 영향하지 못한다는 것을 알 수 있다(Table 1). 이것은 동일 일장조건에서 온도에 의해 최종엽수가 변하지 않는다는 다른 많은 보고들(Shibata *et al*, 1973; Summerfield *et al*, 1992; Yin *et al*, 1996; Yin and Kropff, 1996)과 일치하였다.

Tollenaar *et al*(1979)은 파종후 일수와 출엽과의 관계가 직선적인 관계라고 하였으나 본 연구에서는 Fig. 1에서 처럼 곡선적인 관계로 Yin *et al*(1997)과 Yin and Kropff(1996)의 결과와 일치하였다. 이러한 비선형적 관계는 출엽속도가 발육 전기간에 걸쳐 일정한 것이 아니라 발육단계에 따라서 다르게 나타난다는 것을 의미하며, Fig. 2에서 엽수 진전에 따라 출엽속도는 감소되었다. 또한 저온에서 고온으로 갈수록 엽수진전

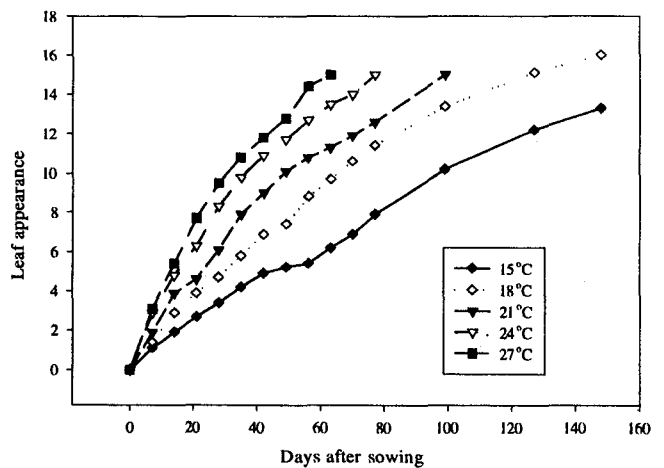


Fig 1. Leaf appearance in relation to the days after sowing under different growth temperatures and constant daylength of 13 hours.

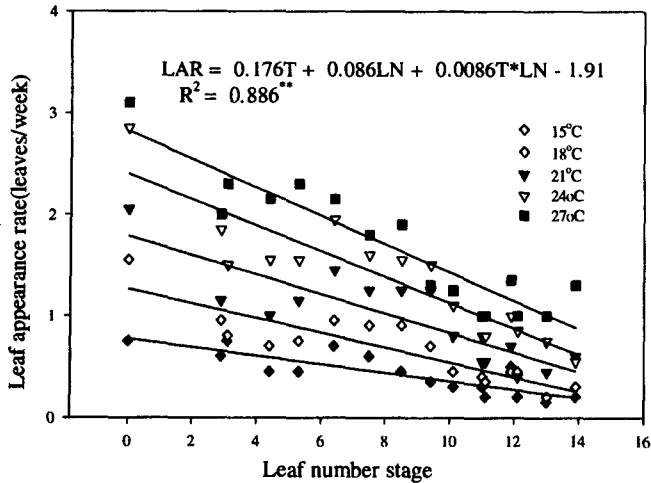


Fig. 2. Relationship of leaf appearance rate (LAR) with leaf number stage (LN) and growth temperature (T) under constant daylength of 13 hours.

에 따른 출엽속도의 감소 정도가 크게 나타났는데, 이는 생육 후반기에는 저온과 고온에 의한 출엽속도 및 발육속도의 차이가 적어진다는 것을 의미하며, 따라서 이것은 유수분화기부터 출수기까지의 기간 즉, 생식생장기(RP)가 영양생장기(VP)에 비해 연차간 또는 지역간 변이가 매우 적다(Vergara *et al.*, 1965, Vergara and Chang, 1985)는 점을 설명해 주는 것으로 생각된다. 또한 발육이 진전되면서 출엽속도가 감소되는 것은 뒤에 나오는 엽일수록 엽초와 엽신의 길이가 커지기 때문에 이들이 완전히 신장하는데는 더 많은 시간이 걸리기 때문인 것으로 생각된다.

엽령에 따른 출엽의 온도반응 차이

주 생육온도인 24°C와 27°C에서 온도변화에 따른 출엽속도의 변화를 엽령별로 나타낸 것이 Fig. 3로써, 15, 18, 21, 24, 27°C로 각각 온도변화를 주었을 때 온도가 높아짐에 따라서

출엽속도가 직선적으로 증가하는 관계를 보였다. Summerfield *et al.*(1992)은 임계온도(threshold temperature, T_0) 보다 높고 최적온도(T_{opt}) 보다 낮은 온도조건(유효적산온도와는 달리 시간개념이 제외된 조건)에서 온도에 대한 반응이 직선적이라고 하였으며, 이것은 광안변의 T_{opt} 가 27°C 이상이기 때문인 것으로 생각된다.

이 관계를 1차 회귀 직선을 이용하여 출엽속도가 0이 되는 임계온도를 추정하였다. 임계온도는 엽령에 따라서 주 생육온도가 24°C에서는 10~14°C, 주 생육온도가 27°C에서는 9~13°C로 비슷한 경향을 보였다. 대부분의 생육모델에서는 온도에 의해 발육속도 또는 출엽속도를 추정하는 과정에서 임계온도를 고정된 하나의 값으로 가정하였으나, 본 연구에서는 임계온도가 엽령이 진전됨에 따라서 높아지는 관계를 보였다 (Table 2, Fig. 4).

Table 2의 엽수와 임계온도(T_0)와의 관계를 나타낸 것이

Table 2. Threshold temperatures for leaf appearance estimated at different leaf number stages by linear regressions between leaf appearance rate and temperatures as shown in Fig. 3.

Main growth temperature : 24°C Main growth temperature : 27°C			
Leaf number stage	T_0^{\dagger}	Leaf number stage	T_0
2.9	10.0	3.1	9.3
4.4	11.8	5.3	11.6
6.4	10.6	7.5	9.1
8.5	10.8	9.4	12.3
10.1	11.9	11.1	12.5
11.0	10.8	12.1	11.6
11.9	13.7	-	-
13.0	13.5	-	-
13.9	14.0	-	-

$^{\dagger}T_0$: Threshold temperature

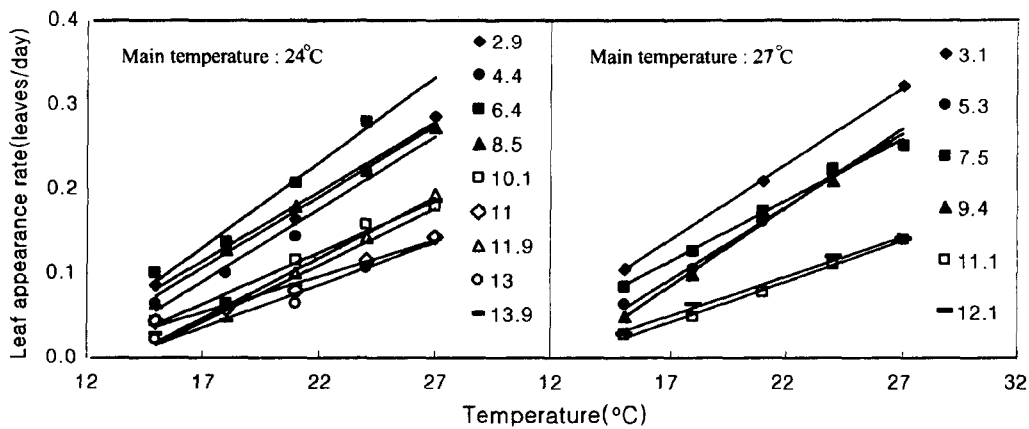


Fig. 3. Relationship between the leaf appearance rate and the growth temperature treated at different leaf number stage for 7 days.

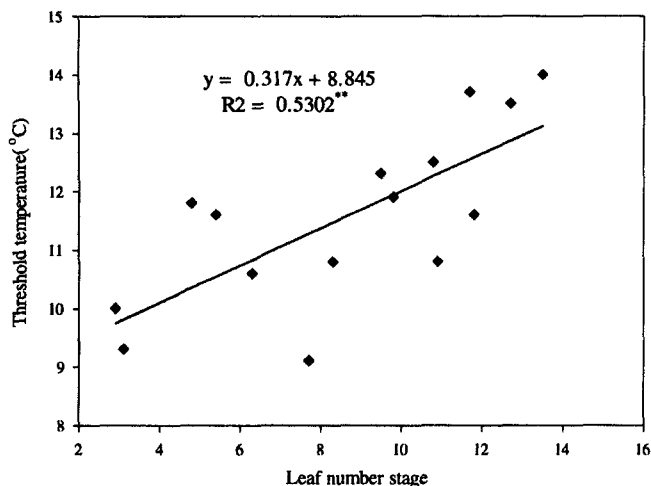


Fig. 4. Relationship between threshold temperature and leaf number stage.

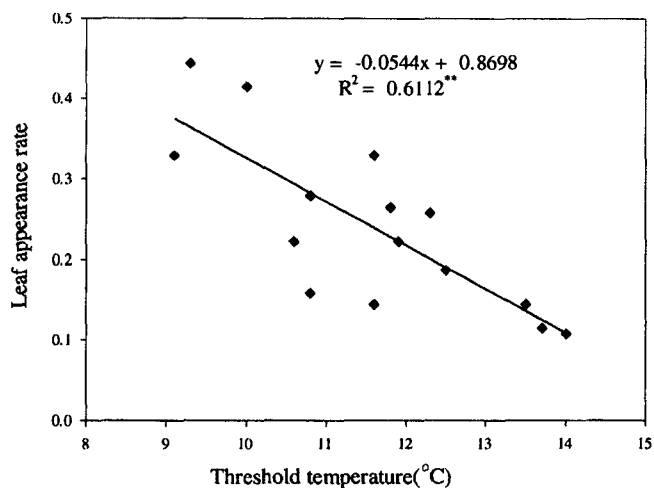


Fig. 5. Relationship between leaf appearance rate and threshold temperature.

Fig. 4인데, 엽수진전에 따라 임계온도(T_0)가 증가함을 알 수 있다. 임계온도(T_0)가 증가한다는 것은 식물체가 생장을 하기 위해서는 더 높은 온도조건이 필요하다는 것을 의미하며, Fig. 5는 각 엽수 단계에서의 임계온도와 출엽속도를 비교해 본 것으로서 부(-)의 상관 관계가 있었다. 따라서 발육진전에 따른 임계온도(T_0)의 증가는 출엽속도의 감소와 밀접한 관계가 있음을 알 수 있다.

유효적산온도와 출엽과의 관계

유효적산온도(effective accumulated temperature, EAT)와 출엽과는 밀접한 관계가 있다. EAT는 일평균온도에서 임계온도(T_0)를 뺀 값을 적산한 것으로서 T_0 에 따라서 출엽과 EAT에 의한 출엽수의 추정 정확도가 달라진다. 임계온도를 0.5°C의 간격을 두어 산출한 EAT와 출엽과의 관계를 Quadratic, Power

Table 3. Coefficients of determination of the functions relating the number of leaves appeared to the effective accumulated temperatures which were calculated using different threshold temperatures.

Threshold temperature (°C)	Function		
	Quadratic	Power	Logistic
9.0	0.992	0.991	0.993
9.5	0.993	0.992	0.994
10.0	0.993	0.993	0.995
10.5	0.992	0.993	0.994
11.0	0.990	0.991	0.993
11.5	0.986	0.989	0.990
12.0	0.980	0.984	0.981
12.5	0.971	0.976	0.977

및 Logistic 함수에 적합시켰을 때 T_0 가 9~ 12.5°C의 범위에서 Quadratic 함수의 결정계수(R^2)는 0.971~ 0.993, Power 함수는 0.976~0.993, Logistic 함수는 0.977~ 0.995로 나타났고, 이 T_0 범위 외에서는 더욱 낮은 값을 나타내었다(Table 3). 모든 함수에서 10°C가 가장 높은 R^2 를 보였으며, 이것은 이 온도를 임계온도로 적용했을 때 EAT에 의한 출엽수의 추정이 가장 정확도가 높다는 것을 의미한다.

따라서 본 연구에서는 EAT와 출엽과의 관계를 구명하기 위해서 임계온도를 10°C로 하여 산출된 EAT와 15, 18, 21, 24, 27°C에서 생육시킨 벼에서 7일 간격으로 조사한 엽령을 이용하였다. 지엽이 완전히 전개한 시기를 정확하게 알 수 없었으므로, 출수기에 지엽보다 1엽이 더 나온 것으로 간주하여 계산에 이용하였다. 즉 실제 조사된 최종엽수는 18°C에서 16엽, 21, 24, 27°C에서는 15엽이었으나, 출수기의 최종엽수는 이보다 1엽이 더 많은 17엽과 16엽으로 간주하였다.

EAT와 출엽관계를 Bilinear, Quadratic, Power 그리고 Logistic 함수를 이용하여 나타낸 것이 Fig. 6으로써 Gao *et al.*(1992)과 Yin and Korpff(1996a, b)의 결과와 마찬가지로 비선형적 관계를 보였다. Quadratic 함수는 적산온도에 따른 출엽속도의 증가가 후반기에 급격히 감소하면서 최종엽수를 과소 추정하였고, 이와는 반대로 Bilinear 함수와 Power 함수는 발육이 진전됨에 따라 출엽속도가 감소함에도 불구하고 출엽속도에 거의 변화가 없어 결국 최종엽수를 과대 추정하였으며, 특히 고온에서 그 정도가 심하였다.

각 함수의 추정 계수들은 고도로 유의하였고 결정계수(R^2)는 0.9928~0.9950으로 비교적 높은 값을 보였으며, 특히 Logistic 함수가 0.9950로 가장 높은 값을 보였다(Table 4). Logistic 함수 또한 고온에서 최종엽수를 과대 추정하는 경향은 있지만 Bilinear과 Power 함수에 비해 그 정도가 작았으며, 결정계수(R^2)도 가장 높은 수치를 보여서 본 연구에서는 Logistic 함수를 온도에 의한 출엽속도 추정모델로 설정하였다.

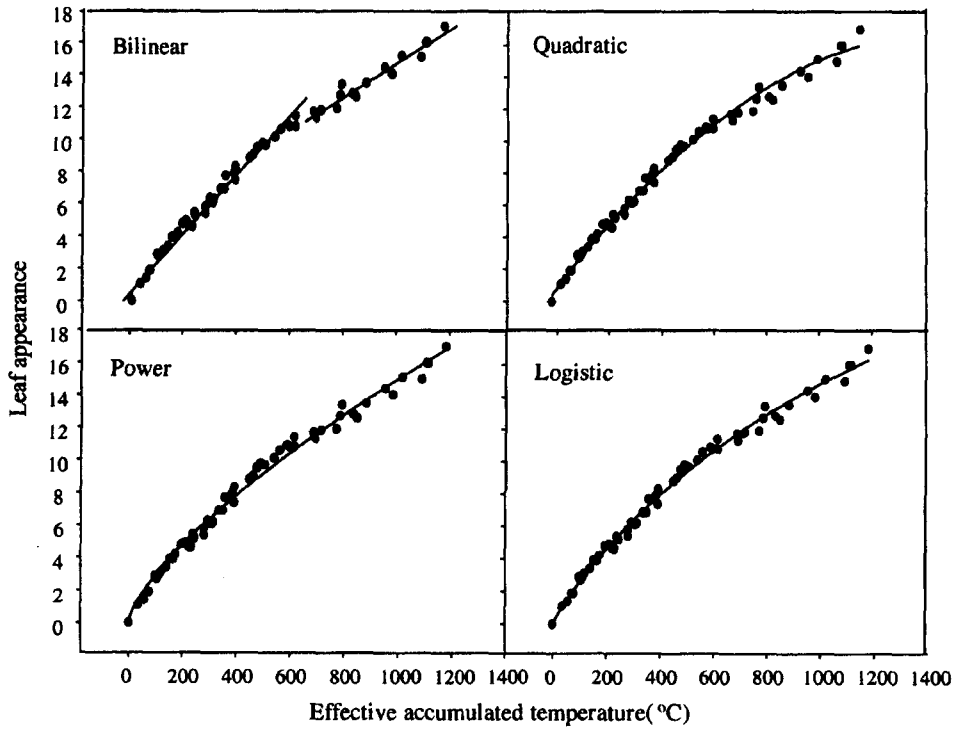


Fig. 6. Bilinear, quadratic, power, and logistic relationships between the effective accumulated temperature using the threshold temperature of 10°C and the number of leaves appeared.

Table 4. Estimated parameters and coefficients of determination of the functions, relating the number of leaves appeared to the effective accumulated temperature using threshold temperature of 10°C as as in Fig. 6.

Function	Equation	Estimated parameter			R ²
		a	b	c	
Bilinear	y = a ₁ x+b ₁	0.0180***	0.6383***	-	0.9934
	y = a ₂ x+b ₂	0.0105***	4.201***	-	
Quadratic	y = ax ² +bx+c	-7.083e-6***	0.0216***	0.3823**	0.9932
Power	y = ax ^b	0.1097***	0.7116***	-	0.9928
Logistic	y = a/(1+bx ^c)	41.8***	1098.38***	-0.9273***	0.9950

, *Significant at the probability levels of 1% and 0.1%, respectively.

온도에 의한 출엽속도 추정모델 설정 및 검증

온도에 대한 출엽반응은 Logistic 함수에 의해 식(1)로 나타낼 수 있다.

$$L = f(T_a) = \frac{a}{(1+bT_a^c)} \quad \text{식(1)}$$

여기에서 L은 엽수, T_a는 유효적산온도, 그리고 a, b, c는 계수이다. 식(1)을 유효적산온도(T_a)로 미분하면 식(2)가 된다.

$$\frac{dL}{dT_a} = f(T_a) \quad \text{식(2)}$$

유효적산온도 T_a는 일평균온도(T_i)에서 T₀를 뺀 값이므로 dT_a=(T_i-T₀) · dt로 표현할 수 있다. 여기에서 t는 시간으로 단

위는 1일이다. 따라서 식(2)는 출엽속도를 나타내는 식으로 다음과 같이 바꿀 수 있다.

$$\frac{dL}{dt} = (T_i - T_0) \cdot f(T_a) \quad \text{식(3)}$$

식(1)과 식(3)으로부터 T_a를 소거하면 출엽속도는 식(4)로 나타낼 수 있다.

$$\frac{dL}{dt} = (T_i - T_0) \cdot (-a^{-1} \cdot b^{1/c} \cdot c \cdot (a-L)^{(c-1)/c} \cdot L^{(c+1)/c}) \quad \text{식(4)}$$

본 연구에서는 1~2 mm의 최아종자를 사용하였으므로 파종 당시의 엽수를 0.01로 가정하였다. 파종 당일부터 일평균온도(T_i)와 임계온도(T₀=10°C)를 이용하여 출엽속도를 구한 후 이

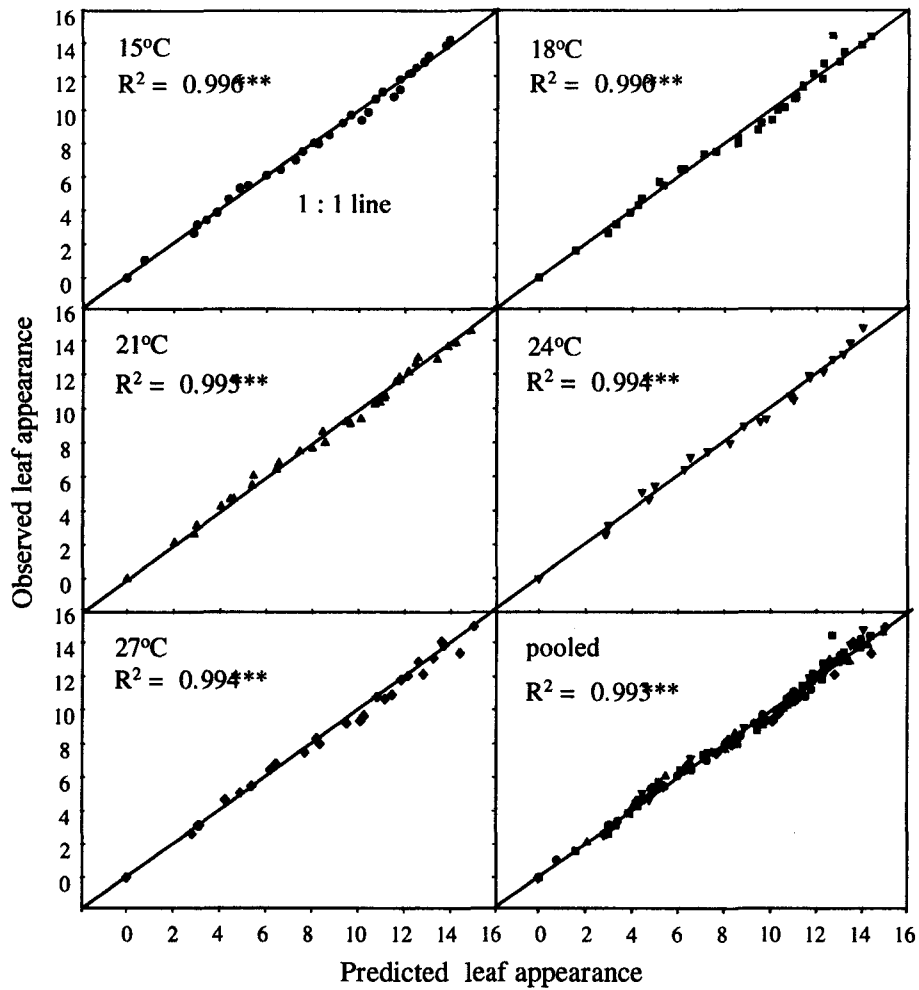


Fig. 7. Comparison of observed and predicted number of leaves appeared under different temperature treatments. Predictions were made by the equation(4) derived from logistic function in Table 6.

를 적산하면 최종엽수를 추정할 수 있다.

실험1에서 주 생육온도인 24°C와 27°C에서 생육시킨 벼를 파종 후 7일부터 1주일 간격으로 15, 18, 21, 24, 27°C로 옮겨서 7일 동안 온도변화를 준 후 다시 주 생육온도(24, 27°C)에서 생육시켰다. 이때 각 온도처리 전과 후에 출엽반응을 조사하였으며, 또한 식(4)에 의하여 각 온도처리에 대한 출엽을 추정하여 실제 조사된 엽수와 1:1 대응시킨 것이 Fig. 7이다. 결정계수(R²)가 15~27°C 온도처리에서 0.990~0.996의 범위로 모델에 의한 출엽속도 추정 정확도가 매우 높았다.

적 요

본 연구는 광안벼를 공시하여 동일한 일장 조건에서 온도에 따른 벼의 출엽 및 출수 반응을 검토하여 온도에 의한 출엽속도 추정모델을 설정하고자 하였던 바 결과를 요약하면 다음과 같다.

1. 13시간의 동일한 일장에서 최종엽수는 15엽으로 온도에

따라 변하지 않았다.

2. 출엽속도는 저온에서 고온으로 갈수록 증가하였으며, 고온일수록 발육진전에 따른 출엽속도 감소정도가 컸다.

3. 온도변화에 따른 출엽속도는 15~27°C의 범위에서는 온도가 높아짐에 따라 직선적으로 높아지는 1차 회귀 관계를 보였다. 임계온도는 발육진전에 따라 높아지는 경향을 보였다.

4. 임계온도를 10°C로 하였을 때 유효적산온도와 출엽과의 관계는 Logistic 함수에 의하여 가장 잘 표현되었다(R²=0.995). 하루당 출엽속도는 다음의 식으로 표현되었다.

$$\frac{dL}{dt} = (T_i - T_0) \cdot (-a^{-1} \cdot b^{1/c} \cdot c \cdot (a-L)^{(c-1)/c} \cdot L^{(c+1)/c})$$

여기서 dL/dt는 출엽속도, T_i는 일평균기온, L은 엽수이고 a, b, c는 상수로 각각 41.8, 1098.38, -0.9273이다.

5. 위의 출엽속도 추정모델에 의해 추정된 값은 모델설정에 이용되지 않은 실제 조사 출엽속도와 R²가 0.99 이상으로 추정 정확도가 매우 높았다.

인용문헌

- Ahn, S. B., 1968. Studies on response of rice plant to photoperiod. III. Responses to Korean varieties. *J. Korean Soc. Crop Sci.* 5 : 45-49.
- Collinson, S. T., R. H. Ellis, R. J. Summerfield and E. H. Roberts. 1992. Durations of the photoperiod-sensitive and photoperiod-insensitive phases of development to flowering in four cultivars of rice (*Oryza sativa* L.). *Ann. Bot.* (London) 70 : 339-346.
- Cross, H. Z. and M. S. Zuber 1972. Prediction of Flowering dates in maize based on different methods of estimating thermal units. *Agronomy Journal* 64 : 351-355.
- Ellis, R. H., A. Qi, R. J. Summerfield and E. H. Roberts 1993. Rates of leaf appearance and panicle development in rice (*Oryza Sativa* L.): a comparison at three temperatures. *Agric. and Forest Meteor.* 66 : 129-138.
- Gao, L. S., Jin, Y. Huang and L. Zhang. 1992. Rice clock model: a computer model to simulate rice development. *Agric. and Forest Meteor.* 60 : 1-16.
- Grant, R. F. 1989. Simulation of maize phenology. *Agronomy Journal* 81 : 451-457.
- Hanyu, Y., H. Chujo and S. Yoshida. 1983. Effect of air temperature on floral induction by short day in rice plants. *Jpn. J. Crop Sci.* 52 : 153-142.
- Miller, B. C., T. C. Foin and J. E. Hill. 1993. CARICE : A rice model for scheduling and evaluating management actions. *Agronomy Journal* 85 : 938-947.
- Ritchie, J. T. and D. S. NeSmith. 1991. Temperature and crop development. In Hands, R. J., & Ritchie, J. T, ed. *Modeling Plant and Soil Systems*. Madison, W. I., USA: American Society of Agronomy: 5-29.
- Roberts, E. H. and R. J. Summerfield. 1987. Measurement and prediction of flowering in annual crops, In: Atherton J. G., ed. *Manipulation of flowering*. London : Butterworths, 17-50.
- Shaykewich, C. F. 1995. An appraisal of cereal crop phenology modeling. *Canadian Journal of Plant Science* 75 : 329-341.
- Shibata, M., K. Sakai and Y. Shimazaki. 1973. Effects of air temperature and water temperature at each stage of the growth of lowland rice II. Effect of air temperature and water temperature on the heading date. *Proc. Crop Sci. Soc. Jpn.* 42 : 267-274.
- Summerfield, R. J., S. T. Collinson, R. H. Ellis, E. H. Roberts and F. W. T. Penning De Vires. 1992. Photothermal responses of flowering in rice (*Oryza sativa*). *Ann. Bot.* 69 : 101-112.
- Tollenaar, M., T. B. Daynard and R. B. Hunter. 1979. Effects of temperature on rate of leaf appearance and flowering date in maize. *Crop Science* 19 : 363-366.
- Vergara, B. S. and T. T. Chang. 1985. The flowering response of the rice plant to photoperiod. A review of the literature, 3rd ed. IRRI, Los Banos, Philippines. 75p.
- Vergara, B. S., S. Puranabhavung and R. Lilis. 1965. Factors determining the growth duration of rice varieties. *Phyton* 22 : 17-185.
- Yan, W. and L. A. Hunt. 1999. An Equation for modelling the temperature response of plants using only the cardinal temperature. *Ann. Bot.* 84 : 607-614.
- Yin, X. and M. J. Kropff. 1996. The effect of temperature on leaf appearance in rice. *Ann. Bot.* 77 : 215-221.
- Yin, X., M. J. Korpff and J. Goudriaan. 1996. Differential effects of day and night temperature on development to flowering in rice. *Ann. Bot.* 77 : 203-213.
- Yin, X., M. J. Korpff and J. Goudriaan. 1997. Changes in temperature sensitivity of development from sowing to flowering in rice. *Crop Sci.* 37 : 1787-1794.
- Yin, X., M. J. Kropff, G. McLaren, and R. M. Visperas. 1995. A non-linear model for crop development as a function of temperature. *Agric. and Forest Meteor.* 77 : 1-16.
- Yoshida, S. 1981. *Fundamentals of rice crop science*. Los Banos, Philippines, IRRI .