

# 小麦发育过程及生育期机理模型的研究 I. 建模的基本设想与模型的描述 \*

严美春 曹卫星 \* \* 罗卫红 江海东 (南京农业大学农业部作物生长调控重点开放实验室, 南京 210095)

**【摘要】** 将小麦发育的温度效应曲线化, 以发育生理生态过程为基础, 利用作物生理发育时间 (Physiological Development Time, 简称 PDT) 为尺度, 提出系统地预测小麦顶端发育阶段和物候生育期的模拟模型。预测的顶端发育阶段包括单棱期、二棱期、小花原基分化期、雌雄蕊原基分化期、药隔期、四分体期、抽穗期。物候发育阶段包括种子萌发、出苗期、分蘖期、越冬期、返青期、拔节期、孕穗期、抽穗期、开花期、灌浆期、成熟期。模型中用来描述特定品种发育遗传差异的参数有温度敏感性、生理春化时间、光周期敏感性和基本早熟性, 分别体现了不同品种小麦在热效应、春化作用、光周期反应以及最早开花时间这四方面的遗传特性, 共同决定了不同品种到达各发育阶段的生理发育时间。

**关键词** 小麦生育期 生理发育时间 机理模型

**A mechanistic model of phasic and phenological development of wheat I. Assumption and description of the model.**

YAN Meichun, CAO Weixing, LUO Weihong and JIANG Haidong (Key Laboratory of Crop Growth Regulation, MOA, Nanjing Agric. University, Nanjing 210095). -Chin. J. Appl. Ecol., 2000, 11(3): 355 ~ 359.

The temperature effectiveness for wheat development was non-linearized and the apical and phenological development stages were systematically predicted by the scale of physiological development time which was based on the ecophysiological development process. The predicted apical development stages included single ridge stage, double ridge stage, floral initiation stage, stamen and pistil initiation stage, anther separation stage, tetrad stage, and heading stage, while the predicted phenological development stages included germination stage, emergence stage, tillering stage, winterovering stage, green turning stage, jointing stage, booting stage, heading stage, flowering stage, grain filling stage, and maturity stage. Four cultivar specific parameters were used to describe the genotypic differences of wheat development. They were temperature sensitivity, physiological vernalization time, photoperiod sensitivity, and intrinsic earliness, reflecting the genetic properties of different cultivars in thermal effectiveness, vernalization, photoperiod response and shortest time required for reaching flowering, respectively. The four parameters determined the physiological development time required for each development stage of different cultivars.

**Key words** Wheat, Development stage, Physiological development time, Mechanistic model.

## 1 引言

小麦的生育期是预测小麦器官建成和产量形成的基础。如何准确预测不同环境条件下小麦生育期对于确定品种的种植区域、安排农作制度、制定适时农艺措施等都具有重要的理论意义和实用价值。目前, 国际上已经建立了 10 多个小麦生长的计算机模拟模型<sup>[1, 8, 9, 12, 13]</sup>, 但所有这些模型都没有很好地体现出小麦春化作用、光周期反应的过程与阶段发育的关系以及基因型效应, 因而无论在应用推广或机理研究等方面都有不同程度的局限性。近来, 曹卫星等<sup>[2]</sup>提出以作物生理发育时间为基础来预测阶段发育, 并且将基本早熟性这一品种遗传特性引入生育期模型, 较好地解释了春化作用和光周期反应对小麦生育进程的影响, 揭示了品种间生育期差异的基因型效应。但是, 与其他生育期模型一样, 该模型简化了小麦发育对温度的反应, 而且仅对二棱期、顶小穗形成期和抽穗期主要

发育阶段进行了预测, 因而有待于改善和发展。本文在现有模型的基础上, 将小麦发育的温度效应曲线化, 以作物生理发育时间为尺度, 系统地预测小麦的顶端发育阶段和物候发育期, 客观地反映了小麦发育的生理生态过程及生育规律, 较好地解决了以往模型中的不足。

## 2 建模的基本原理与假设

通过对大量文献资料特别是国外最新研究成果的分析与归纳<sup>[2~13]</sup>, 提出以下几个基本设想作为建模的理论依据。1) 小麦的一生, 从播种到成熟大体可划分为 3 个阶段, 即播种到出苗、出苗到抽穗、抽穗到成熟, 其中出苗以前和抽穗以后主要受热效应的影响, 表现为生长过程, 而出苗以后到抽穗则受到多种发育因子的影响, 即春化作用、光周期反应、热效应以及基本

\* 国家杰出青年科学基金(39725021) 和国家教委跨世纪优秀人才基金资助项目。

\* \* 通讯联系人。

1999 - 04 - 05 收稿, 1999 - 07 - 16 接受。

早熟性相互作用共同决定小麦的发育速率,顶端发育主要在这一阶段完成。2)每天的春化进程与相对光周期效应互作共同决定了每天热效应的作用程度,即每天热敏感性。春化作用完成以前,相对光周期效应对发育的影响受到每天春化进程的调节;春化作用完成以后,相对光周期效应成为影响发育的主导因子。从春化完成到顶小穗形成期相对光周期效应对发育的影响尤为显著,而从顶小穗形成期到抽穗期光周期反应逐渐减弱,对发育速率的影响也逐渐减小,直到抽穗期减小为0。3)现有生育期模型中或者将器官的外部性状与内部性状混合定义生育期;或者完全按照麦株外部形态的变化来划分生育期,经验性较强,不够明确。本文提出一种新的生育期划分及预测方法,即以预测茎顶端发育为主线,根据小麦的物候发育与顶端发育在小花原基分化期以后有较好的同步关系进而预测物候发育期。4)本模型中预测的顶端发育阶段主要有单棱期、二棱期、小花原基分化期、雌雄蕊原基分化期、药隔期、四分体期,物候发育阶段主要有萌发、出苗期、分蘖期、越冬期、返青期、拔节期、孕穗期、抽穗期、开花期、灌浆期、成熟期,其中雌雄蕊原基分化期与物候拔节期、四分体期与孕穗期有着较好的同步性。5)小麦生育的最低、最适及最高温度随着生育阶段的变化而变化,从播种到成熟期发育的最低、最适及最高温度均呈增加的趋势。6)小麦生育过程对温度的反应呈正弦函数指数和余弦函数指数的关系,而温度与春化效应的关系则以正弦函数指数、线性函数和余弦函数指数这3段函数来描述。7)影响小麦发育进程的品种遗传参数为温度敏感性(Temperature Sensitivity,简称TS)、光周期敏感性(Photoperiod Sensitivity,简称PS)、生理春化时间(Physiological Vernalization Time,简称PVT)和基本早熟性(Intrinsic Earliness,简称IE),它们分别体现了不同品种小麦在热效应、光周期反应、春化作用以及到达开花所需的最短生理时间这4方面的遗传特征值,共同决定了不同品种到达各发育阶段所需的恒定的生理发育时间。

### 3 结果与分析

#### 3.1 昼夜温度变化与热时间

$$RTE(I) = \begin{cases} \left[ SIN \left( \frac{T_{emp}(I) - T_b}{T_o - T_b} \times \frac{\pi}{2} \right) \right]^{ts} \\ \left[ COS \left( \frac{T_{emp}(I) - T_b}{T_m - T_o} \times \frac{\pi}{2} \right) \right]^{ts} \end{cases}$$

$$DTE = \frac{1}{8} \times \sum_{i=1}^8 RTE(I) \quad (6)$$

方程(5)、方程(6)中, $ts$ 为品种特定的温度敏感性,这是模型中出现的第一个品种遗传参数。依据现有文献资料报道,本模型中基点温度、最适及最高温度在二棱期以前分别设为0、20、32,二棱期到抽穗期分别为3.3、22、32,抽穗期到成熟期分别为5.1、25、35<sup>[10,13]</sup>。

#### 3.3 相对春化效应

从播种到成熟,小麦的生长和发育自始至终都受到温度的影响。现有的模型中几乎都是用日均温来表示每天的气温,这种方法简便易算,适用于昼夜温差较小的地区,而对于昼夜温差较大的地区,这种方法则不能真实客观地描述作物发育过程对温度的实际反应,因而造成的误差较大。本模型中将一天24h分成8个时间段,利用温度变化因子( $T_{fac}$ )及日最高温( $T_{max}$ )和最低温( $T_{min}$ )来计算每个时段的温度( $T_{emp}$ ),得到8个代表昼夜温度变化模式的温度值<sup>[1,2]</sup>。其中,温度变化因子用来描述一天之中的温度变化模式。这种方法比日平均温度更准确地反映作物生长发育与温度的关系。

$$T_{fac} = 0.931 + 0.114 \times I - 0.0703 \times I^2 + 0.0053 \times I^3 \quad (i = 1, 2, \dots, 8) \quad (1)$$

$$T_{emp}(I) = T_{min} + T_{fac}(I) \times (T_{max} - T_{min}) \quad (2)$$

生长度日的计算公式为:

$$DTT = \frac{1}{8} \times \sum_{i=1}^8 (T_{emp}(I) - T_b) \quad (3)$$

$$GDD = SUM(DTT) \quad (4)$$

方程(3)中, $DTT$ 表示每天的热时间, $T_b$ 为基点温度。每天热时间的累积形成生长度日。

#### 3.2 相对热效应

利用公式(1)和(2)计算的8个温度值以及基点温度( $T_b$ )、最适温度( $T_o$ )、最高温度( $T_m$ )来计算一天中8个时段的相对热效应值(Relative Thermal Effectiveness,简称RTE)(方程5),经平均得到每日热效应(Daily Thermal Effectiveness,简称DTE)(方程6),从而获得没有受到发育速率调节的基本热效应。不同温度与热效应的关系用正弦指数方程或余弦函数指数来描述(方程5、图1)。

$$\begin{pmatrix} T_b & T_{emp} & T_o \end{pmatrix} \quad \begin{pmatrix} T_b & T_{emp} & T_o \end{pmatrix} \quad (5)$$

相对春化效应与温度的关系用3段函数来量化描述,分别为正弦函数指数、线性函数以及余弦函数指数(方程7,图2)。方程7中, $T_{bv}$ 表示春化最低温度, $T_{ol}$ 为春化最适温度范围的下限值,其值分别设定为-1和1;而 $T_{ou}$ 为春化最适温度范围的上限值, $T_{mv}$ 为春化最高温度, $vef$ 为春化效应因子,它们的值均随不同品种生理春化时间(PVT)的不同而连续变动<sup>[1,2]</sup>,其关系可用方程8、9、10表示。其中,方程10是通过将

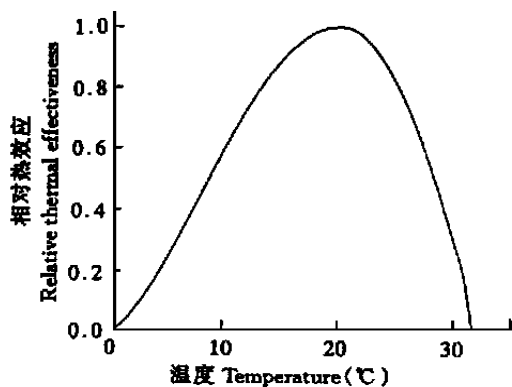


图1 相对热效应与温度的关系

Fig.1 Relationship between relative thermal effectiveness and temperature.

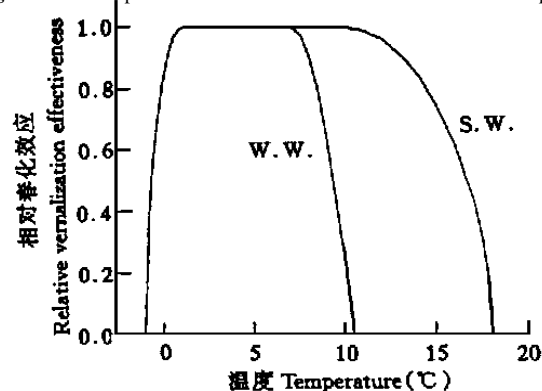


图2 相对春化效应与温度的关系

Fig.2 Relationship between relative vernalization effectiveness and temperature.

s.w: 强春性小麦 Strong spring wheat, w.w: 强冬性小麦 Strong winter wheat.

$T_{ou} - T_{mv}$  段曲线简化为线性并求线性方程的斜率, 然后根据春化效应的实际曲线拟合的方法加以校正而得到. 1 天中 8 个时段春化作用的强弱以相对春化效应 (Relative Vernalization Effectiveness, 简称 RVE) 来描述, 而每日春化效应 (Daily Vernalization Effectiveness, 简称 DVE) 则为这 8 个相对春化效应的平均值 (方程 11). 生理春化时间是本模型中出现的第二个品种特定的遗传参数, 其变化范围为 0 ~ 60d, 即对于极强春性品种来讲, 其生理春化时间为 0, 而极强冬性品种则为 60<sup>[2]</sup>. 因此, 强春性品种春化的最适上限温度及最高温度分别为 10 和 18, 强冬性品种为 7 和 10.5, 而春化效应因子  $vef$  的变化范围则为 0.5 ~ 1.

$$RVE(I) = \begin{cases} \left[ \sin \left( \frac{T_{emp}(I) - T_{bv}}{T_{ol} - T_{bv}} \times \frac{\pi}{2} \right) \right]^{0.5} & (T_{bv} < T_{emp} < T_{ol}) \\ 1 & (T_{ol} < T_{emp} < T_{ou}) \\ \left[ \cos \left( \frac{T_{emp}(I) - T_{ou}}{T_{mv} - T_{ou}} \times \frac{\pi}{2} \right) \right]^{vef} & (T_{ou} < T_{emp} < T_{mv}) \\ 0 & (T_{mv} < T_{emp} < T_{bv}) \end{cases} \quad (7)$$

$$T_{ou} = 10 - PV T / 20 \quad (8)$$

$$T_{mv} = 18 - PV T / 8 \quad (9)$$

$$vef = 2 - 0.0167 \times PV T \quad (10)$$

$$DVE = \frac{1}{8} \times \sum_{i=1}^8 RVE(I) \quad (11)$$

### 3.4 春化进程

小麦春化天数 (Vernalization Days, 简称 VD) 表现为每日春化效应的累积形式. 当春化天数累积不超过特定品种春化生理时间的 1/3 时, 若温度高于 27, 就会发生脱春化作用, 且脱春化效应 (Devernalization Effectiveness, 简称 DEVE) 随温度的升高而加强<sup>[1,2]</sup>. 有资料表明气温每升高 1, 减少 0.5 个春化日 (方程 12). 每天脱春化效应 (Daily Devernalization Vernalization Effectiveness, 简称 DDEVE) 为 1 天中 8 个时间段脱春化效应的平均值 (方程 13). 当春化天数累积达到某一特定品种生理春化时间的 1/3 后, 则不会再发生脱春化作用.

$$DEVE(I) = (T_{emp}(I) - 27) \times 0.5 \quad (T_{emp} > 27) \quad (12)$$

$$DDEVE = \frac{1}{8} \times \sum_{i=1}^8 DEVE(I) \quad (13)$$

因此, 实际春化天数受到每天的春化效应和脱春化效应的共同影响 (方程 14、方程 15), 而春化进程 (Vernalization Progress, 简称 VP) 则用累积的春化天数占生理春化时间的分数来表示 (方程 16、图 3).

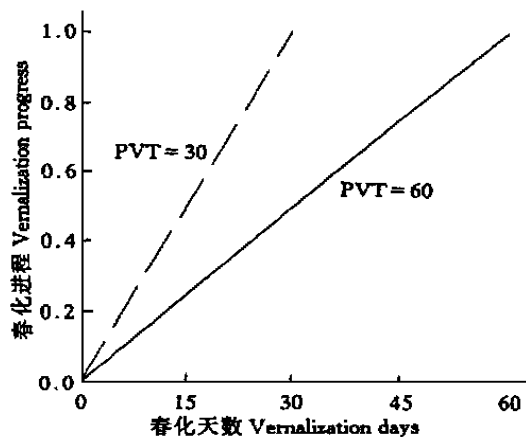


图3 春化进程与春化天数及品种生理春化时间的关系

Fig.3 Relationship between vernalization progress and vernalization days and physiological vernalization time.

$$VD1 = SUM(DVE - DDEVE) \quad (0 < VD < 0.3 PV T) \quad (14)$$

$$VD2 = SUM(DVE) \quad (0.3 PV T < VD < PV T) \quad (15)$$

$$VP = (VD1 + VD2) / PV T \quad (\text{当 } PV T = 0 \text{ 时, } VP = 1) \quad (16)$$

### 3.5 相对光周期效应

光周期随季节和纬度而规律性地改变, 本模型中

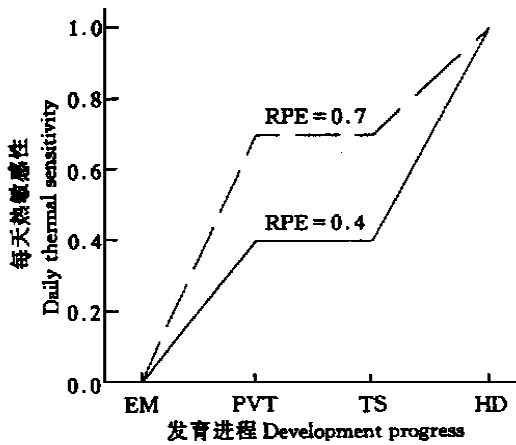


图4 假设相对光周期效应恒定的条件下每天热敏感性的阶段性变化  
Fig. 4 Phasic changes in daily thermal sensitivity under hypothetical constant relative photoperiod effectiveness.

EM: 出苗期 Emergence date, PVT: 生理春化时间 Physiological vernalization time, TS: 顶小穗形成期 Terminal spikelet formation stage, HD: 抽穗期 Heading date.

光周期 (PHOT) 的变化模式采用 CERES-Wheat 等模型中的计算方法 (方程 17、18、19) [1,2].

$$DEC = 0.4093 \times \sin(0.0172 \times (DOY - 82.2)) \quad (17)$$

$$DLV = \frac{-\sin(0.01745 \times LAT) \times \sin(DEC) - 0.1047}{\cos(0.01745 \times LAT) \times \cos(DEC)} \quad (18)$$

$$PHOT = 7.639 \times \arccos(DLV) \quad (19)$$

方程 (17) 中,  $DEC$  为太阳高度角,  $DOY$  为儒历天数; 方程 (18) 中,  $LAT$  为纬度,  $DLV$  为临时变量, 用来

$$DTS = \begin{cases} RPE \times VP \\ RPE \\ RPE + (1 - RPE) \times \frac{PDT - FTTS}{PETHD - FTTS} \end{cases}$$

方程 (21) 中,  $PDT$  为生理发育时间,  $PDTTS$  和  $PETHD$  分别为顶小穗形成期和抽穗期的  $PDT$  要求.

### 3.7 生理发育时间

每天热效应、每天热敏感性以及基本早熟性的互作决定了每日生理效应 (Daily Physiological Effectiveness, 简称 DPE), 其累积形成了生理发育时间 (PDT) (方程 22、23).

$$DPE = DTE \times DTS \times IE \quad (22)$$

$$PDT = \sum(DPE) \quad (23)$$

方程 (22) 中  $IE$  为基本早熟性, 是本模型中出现的第 4 个品种特定的遗传参数, 其取值范围为 1 ~ 0.6. 最早熟的春性品种其基本早熟性为 1, 而极晚熟的冬性品种其基本早熟性为 0.6, 其它所有品种的基本早熟性均介于两者之间 [2].

### 3.8 顶端发育阶段与物候期的预测

本模型利用生理发育时间恒定的原理来预测不同类型小麦品种的顶端发育阶段. 对大量文献报道及观

确定日长.

试验表明长日照条件下出现最短苗穗期, 且 20h 是小麦发育的临界光周期, 短日抑制发育的程度随品种的光周期敏感性 (PS) 而变化. PS 是本模型中出现的第 3 个品种特定遗传参数. 每天光周期对小麦发育的影响用相对光周期效应 (Relative Photoperiod Effectiveness, 简称 RPE) 来描述 (方程 20) [1,2].

$$RPE = 1 - PS(20 - PHOT)^2 \quad (20)$$

### 3.6 每天热敏感性

每天的春化进程与相对光周期效应的互作决定了每天热效应的作用程度, 描述了小麦每天对热效应的敏感性 (Daily Thermal Sensitivity, 简称 DTS). 出苗后, 随着生育进程的推移, 春化量逐渐积累, 春化进程逐渐增大直至为 1, 此时春化作用完成. 这期间相对光周期效应对每天热敏感性的影响受到每天春化进程的调节, 这之后相对光周期效应成为每天热敏感性的主导因子. 然而, 从顶小穗形成期到抽穗期光周期反应逐渐减弱, 即小麦对光周期的敏感性逐渐下降, 这表明光周期对每天热敏感性的影响越来越小, 而每天热敏感性的实际值则在逐步增加, 到抽穗期增加到最大值 1 (图 4). 至此小麦阶段发育完成, 之后小麦生长主要受热时间的调控. 本模型中每天热敏感性的计算沿用曹卫星等采用的方法 (方程 21) [2].

$$VD < PVT \quad (21)$$

$$VD \quad PVT \text{ \& } PDT \quad PDTTS$$

$$PDTTS < PDT < PETHD$$

察资料的分析表明, 当生理发育时间累积到 7.4 时, 即到达单棱期; 累积到 9.5 时, 到达二棱期; 累积到 14.5 时, 到达小花原基分化期; 累积到 16.1 时, 到达雌雄蕊原基分化期; 累积到 17.9 时, 到达药隔期; 累积到 21.4 时, 到达四分体期; 累积到 26.8 时, 到达抽穗期.

各物候期的预测可通过生长度日法以及特定物候期与相应茎顶端发育阶段的同步性加以预测. 播种后, 当 GDD 超过 40 度·日, 且土壤含水量达到田间持水量的 70% ~ 75% 时, 到达萌发期, 否则种子不萌发. 从萌发到出苗期的快慢主要由 GDD 和播种深度决定, 它们之间的关系如方程 (24) 所示, 与 CERES-Wheat 中的描述方法相同.

$$EM = 40 + 10.2 \times SDEPTH \quad (24)$$

方程 (24) 中  $EM$  为到达出苗所需的热时间,  $SDEPTH$  为播种深度 (cm), 系数 10.2 是指胚芽鞘在土壤中每伸长 1cm 所需的生长度日. 一般而言, 到达出苗所需的热时间随播种深度的加深而增加. 对于常规栽培播种深度为 3 ~ 4cm 的小麦, 播种后 GDD 累积

到 102 即可到达出苗期. 出苗后经 330.5 GDD 到达分蘖期. 越冬期和返青期的预测则完全按照每天实际气温来决定. 分蘖后, 当日平均气温连续 3d 低于 3℃ 时, 小麦进入越冬期, 开春后当气温连续 3d 高于 3℃ 时即到达返青期. 物候拔节期与雌雄蕊原基分化期同步, 孕穗期与四分体期同步. 抽穗期已在顶端发育阶段中进行了预测. 抽穗后经 105.8 GDD 到达开花期, 开花后经 300 GDD 即到达灌浆期. 开始灌浆到生理成熟期(即灌浆持续期)的长短因品种不同而有所差异. 模型中用 FD 这一品种特定的遗传参数来体现这种基因型差异. FD 是模型中出现的第 5 个遗传参数, 它表示灌浆期所需要的生长度日. 一般而言, 从开始灌浆到成熟期的生长度日在 440~520 这一范围内, 但大多数小麦品种为 480 左右.

#### 4 结 语

本模型在以下几个方面有所创新和发展: 1) 用正弦函数指数和余弦函数指数将热效应与温度的关系曲线化, 这是对现有模型中把温度与热效应的关系简化成两段线性函数的一大改进<sup>[1-3,5,9]</sup>. 本模型将温度与热效应的关系用两段不同的函数来量化, 整个曲线呈不对称状, 表明小麦在最适温度以下和最适温度以上的反应不同. 不同品种的温度敏感性即曲线的曲率不同, 曲率越大, 曲线越陡, 表明小麦对温度的反应越敏感, 反之, 则越钝感. 因此, 以曲线曲率所表示的温度敏感性较好地描述了不同小麦品种对温度敏感程度的基因型差异. 2) 以正弦函数指数、线性函数和余弦函数指数这 3 段函数来描述春化效应与温度的关系, 这是对现有模型中将春化作用与温度的关系用 3 段线性函数来简化表述的另一改进之处<sup>[1-3,5,13]</sup>. 本模型在量化春化效应与温度的关系时引入了春化效应因子  $v_{ef}$  这一参数. 它的涵义是不同品种小麦对春化作用的反应不同, 其取值随品种特定的生理春化时间的不同而变化, 间接体现了品种间的遗传差异. 对于冬性品种, 其生理春化时间相对较长, 因而  $v_{ef}$  较大, 春化效应的曲线表现较陡, 因而对温度的反应相对较敏感, 它的最适春化温度范围就相对较窄, 最高春化温度也较低. 对于春性品种, 情况就恰恰相反. 图 2 中标有 w. w. 的曲线是生理春化时间为 60d 的极强冬性品种的相对春化效应曲线, 而标有 s. w. 的曲线是生理春化时间为 0 的极

强春性品种的相对春化效应曲线. 这两条曲线代表两个极端, 其它所有品种的春化最适温度的上限值及最高春化温度随品种的生理春化时间而变, 从而使得不同品种的春化效应曲线、春化最适温度范围以及春化最高温度也随之连续变动. 这种方法明显优于以前的报道中按不同发育特性固定春化温度范围或将春化温度范围线性化的模式<sup>[1,3,13]</sup>. 3) 本模型中用来描述特定品种发育遗传差异的参数有温度敏感性、生理春化时间、光周期敏感性和基本早熟性, 特定品种花后生育期特性用 FD(灌浆持续期所需的生长度日)来描述. 这 5 个遗传参数的生物学意义较明确, 与小麦发育的生理生态过程紧密相关, 且数目不多, 容易获得.

#### 参考文献

- 1 Cao W-X(曹卫星) and Jiang H-D(江海东). 1996. Modeling thermal-photo response and development progress in wheat. *J Nanjing Agric Univ* (南京农业大学学报), **19**(1): 9~16 (in Chinese)
- 2 Cao W and Moss DN. 1997. Modeling phasic development in wheat: a conceptual integration of physiological components. *J Agric Sci*, **129**: 163~172
- 3 Feng L-P(冯利平) and Gao L-Z(高亮之) et al. 1997. Studies on the simulation model for wheat phenology. *Acta Agron Sin* (作物学报), **23**(4): 418~424 (in Chinese)
- 4 Jin S-B(金善宝). 1991. Research of Wheat Ecology in China. Beijing: Science Press. 31~444 (in Chinese)
- 5 Kirby EJM. 1992. A field study of the number of main shoot leaves in wheat in relation to vernalization and photoperiod. *J Agric Sci*, **118**: 271~278
- 6 Kuo S-Z(郭绍铮) and Peng Y-X(彭永欣). 1994. Wheat Crop Science and Technology in Jiangsu Province. Jiangsu: Jiangsu Science and Technology Press. 121~234 (in Chinese)
- 7 Li C-D(李存东) and Cao W-X(曹卫星). 1997. Review on eco-physiological characterization of wheat phasic development. *J Nanjing Agric Univ* (南京农业大学学报), **20**(2): 17~21 (in Chinese)
- 8 McMaster GS and Wilhelm WW et al. 1992. Simulating winter wheat shoot apex phenology. *J Agric Sci*, **119**: 1~12
- 9 Ritchie JT and Nesmith DS. 1991. Temperature and crop development. *Agro Mono*, **31**: 5~29
- 10 Slafer GA and Rawson HM. 1995. Base and optimum temperatures vary with genotype and stage of development in wheat. *Plant, Cell and Environ*, **18**: 671~679
- 11 Slafer GA et al. 1994. Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: a reexamination of some assumptions made by physiologists and models. *Aust J Plant Physiol*, **21**: 393~426
- 12 Waldman SE and Rickman RW. 1996. MODCROP: A crop simulation framework. *Agro J*, **88**(2): 170~175
- 13 Weir AH et al. 1984. A winter wheat crop simulation model without water or nutrient limitations. *J Agric Sci*, **102**: 371~382

作者简介 严美春, 女, 1971 年生, 博士, 研究方向为作物生长模拟. E-mail: caow\_public1.ptt.js.cn