

李风童,包建忠,孙 叶,等. 兰花种子萌发研究进展及对国兰杂交育种的启示[J]. 江苏农业科学,2015,43(10):13-16.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2015.10.003

兰花种子萌发研究进展及对国兰杂交育种的启示

李风童,包建忠,孙 叶,刘春贵,马 辉,张 甜,陈秀兰

(江苏里下河地区农业科学研究所,江苏扬州 225007)

摘要:综述了中国兰花育种概况以及兰花种子萌发研究现状,对共生萌发及非共生萌发技术在兰花种子萌发中的应用进行了总结,重点阐述了种子胚胎发育特点及发育阶段对种子非共生萌发的影响,指出了深入研究国兰种子胚胎发育特性的必要性,旨在为今后促进中国兰花育种提供参考。

关键词:兰花;种子萌发;胚胎发育;中国兰花育种

中图分类号: S682.310.36 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2015)10-0013-03

广义的兰花是整个兰科(Orchidaceae)植物的总称,是目前单子叶植物中最大的一个科,同时也是单子叶植物中最进化的一个科。兰花广泛分布于全世界各地,据统计约有 800 个属,30 000~35 000 个种^[1]。国兰特指中国境内兰属(*Cymbidium* Sw.)植物部分地生种,中国是兰属植物的分布中心,目前已记载有 49 种,其中 19 种为特有种^[2]。中国兰作为中国的传统名花,因其株型典雅、花姿优美、幽香四溢,自古以来深受人们的喜爱,主要以春兰[*C. goeringii* (Rehb. f.) Rehb. f.]、蕙兰(*C. faberi* Rolfe)、建兰[*C. ensifolium* (L.) Sw.]、墨兰[*C. sinense* (Jackson ex Andr.) Willd.]、寒兰(*C. kanran* Mak.)等地生兰为代表^[3]。

兰花因其重要的观赏、经济及科研等价值,种子萌发机理一直是各国兰科植物学家所研究的热点之一,为部分濒危兰花的保育及重要观赏兰花的育种作出了重要贡献,但部分地生兰种子萌发机理仍然是当前研究的难点,国兰方面的相关研究基础更为薄弱。本研究综述了当前部分兰花种子发育方面的研究进展以及国兰杂交育种概况,重点阐述了可能影响兰花种子萌发的胚胎学机理,旨在为提高国兰种间杂交种子萌发率以及国兰杂交育种效率提供技术依据。

1 中国兰花杂交育种概况

中国兰花在我国有着悠久的栽培历史,在长期的野外采集和栽培中出现了许多优良的变异品种。近 20 年来,深受日本、韩国、台湾兰花市场的影响,国兰的采挖、种植、销售产业发展较快,选择育种成为当时国兰育种的重要手段,虽然也选育出许多优良的自然变异植株(品种),但却导致国兰自然资源掠夺性的采挖和珍贵种质资源外流^[4],积极有效开展国兰育种工作,推进国兰种质资源创新就显得迫在眉睫。吴汉珠等首

次报道了中国兰应该综合采用生物技术、核技术、杂交育种等多种途径进行育种,并相继报道了 49 个杂交组合的种子萌发情况,其中包括了兰属内地生种与地生种之间的杂交,培育出新品种 10 多个^[5],这是我国兰花栽培历史上一个新的起点。近年来,基因克隆^[6-7]、体细胞快繁^[8-10]、辐射诱变^[11-12]、同工酶分析^[13]、分子标记^[14-16]等技术手段已在国兰育种及种质资源评价中有所应用,为提高国兰育种效率提供了参考,但效果却极为有限,开展国兰种间以及品种间常规杂交育种仍然是国兰育种中使用最为普遍、最重要的一种方法。

目前,中国兰尤其是原生种,因其优良的抗性、香味和观赏特性已作为重要亲本被广泛应用到大花蕙兰等洋兰的杂交育种中去^[17-20]。近年来,虽然针对国兰种间杂交育种的报道逐渐增多,而国兰新品种的人工培育工作无论是从规模上,还是在研究进展方面,基本处于刚刚开始探索阶段,在种间远缘杂交方面更是缺乏系统研究。张志胜等开展了中国兰花墨兰和春兰、建兰和墨兰、建兰和寒兰等种间杂交研究,发现不同杂交组合杂交种子萌发率存在较大差异,但并未深入研究其原因^[17];徐晓薇等开展了寒兰和春兰、寒兰和墨兰种间杂交研究,发现杂交成功,但未对杂交种子的萌发开展深入研究^[2];李枝林等曾开展蕙兰与墨兰的种间杂交,但因数量较少,只开展了 2 朵花的杂交,并未得到杂交种子^[21]。相对于洋兰在品种改良方面取得的巨大成功,中国兰的杂交育种工作进展及商品化进程则相当缓慢,其中一个重要原因就是其杂交种子萌发难,杂种试管苗生产效率低^[17]。国兰杂交种子尤其是远缘杂交种子培养比洋兰困难,种子萌发需时长,萌发率低。作为国兰育种的关键环节,种子的萌发直接关系到国兰杂交育种的效率和成败。因此,对国兰杂交尤其是远缘杂交种子发育特性以及萌发机理开展深入研究,建立高效萌发体系尤为必要。

2 兰花种子萌发研究现状

2.1 兰花种子的共生萌发

兰花种子极其微小,种皮内仅有 1 个发育不完全的胚,没有胚乳和子叶,只有脂滴和少量蛋白质,缺乏萌发过程中所需要的后备营养^[22-24],自然条件下萌发率极低。20 世纪初,法国的 Bernard 和德国的 Burgeff 就证实,只有感染了合适的真

收稿日期:2014-11-27

基金项目:国家自然科学基金(编号:31301805);江苏省自然科学基金(编号:BK2012269);江苏省科技支撑计划(编号:BE2013352);江苏省农业科技自主创新资金[编号:CX(12)2017]。

作者简介:李风童(1982—),男,山东德州人,副研究员,研究方向为观赏植物遗传育种与生殖发育。E-mail:lfitchian@163.com。

通信作者:陈秀兰,研究员,研究方向为辐照加工与辐射育种。

E-mail:yzchl@163.com。

菌后,兰科植物的种子才能在自然生态条件下萌发生长,随着国内外学者的深入研究,逐渐确立了兰花种子与真菌菌根的共生体系^[25]。目前,兰花菌根已成为菌根研究中很重要的组成部分,众多研究表明,兰花菌根在促进兰花种子萌发及幼苗生长方面具有重要的生态作用。一是兰花种子只有经过真菌菌丝穿过种皮之后,通过胚胎细胞消化菌丝的方式才能萌发,在萌发的早期阶段利用真菌分解原球茎中的贮存物,并向其提供有机和无机养分保证原球茎的生长发育^[26-28];二是虽然大部分兰花在成苗后可独立进行光合作用,不需要真菌提供碳源,但是兰花和真菌已形成共生体系,仍然会通过共生真菌吸收环境中的磷、磷、钾等营养元素及水分^[29-31]。目前,国外对于兰花菌根研究较为深入,在真菌的分离、鉴定和筛选等方面也较为成熟,兰花种子共生萌发技术已经在许多兰科植物中有所应用,并取得较高的种子萌发率和成苗率^[32-34]。国内对于兰花菌根研究则相对比较薄弱,主要集中在菌根真菌多样性分析^[35-36]和真菌的分离和鉴定^[37-38],对于共生萌发的研究则较少。杨友联等采用从独蒜兰(*Pleione bulbocodioides*)分离的菌根真菌与其种子在燕麦培养基上共生萌发,发现不同菌根真菌种有的能明显促进种子萌发,有的则会引起原球茎死亡^[39]。范黎等研究发现,开唇兰小菇(*Mycena anoectochila*)可与天麻(*Gastrodia elata*)种子共生,并显著促进其原球茎的生长^[25]。虽然兰花种子共生萌发技术对于促使幼苗根系菌根化、提高幼苗成活率具有重要意义,对于部分野生兰花的保育具有重要价值,但兰花与其共生真菌之间的关系十分复杂,许多问题诸如对真菌的专一性、真菌的侵入机制、兰花与真菌共生系统调控、营养物质转运等的了解仍然远远不够,加之共生萌发技术的操作极为繁琐,致使其在生产上的应用十分有限,因此,非共生萌发技术在兰花繁殖及育种研究中仍然占有非常重要的地位。

2.2 兰花种子的非共生萌发

目前,国内外对于兰花种子非共生萌发的研究报道大多集中在对非共生培养体系中培养基配方进行筛选^[20,40-42]、对种子进行预处理^[43-45]等方面,用以提高种子的萌发率。但以上方法仅仅依靠改变种子萌发的外在环境,种子本身的发育特点是否直接影响种子萌发率还不得而知。许多研究发现,兰花未成熟种子的萌发率要显著高于成熟种子的萌发率。如杓兰属(*Cypripedium*)几个种的成熟种子萌发远比未成熟种子困难^[46-47]。Deb 等认为纹瓣兰(*Cymbidium aloifolium* (L.) Sw.)授粉后果实的发育阶段是其种子能否顺利萌发的关键因素,同时发现授粉后 9 个月的未成熟种子萌发效果最好,而大于 11 个月的种子萌发出畸形^[48]。徐晓薇等研究了果龄对寒兰杂交种子萌发的影响,发现杂交授粉后 180~240 d 为寒兰种子的最佳采收时间,早于 180 d,种子萌发欠佳;晚于 240 d,种子萌发率显著下降^[2]。以上研究均表明,兰花种子在不同发育阶段存在不同的萌发特性。有研究报道,兰花种子发育过程中,蛋白及多糖含量发生了变化,胚柄细胞起着重要的调节作用^[49-51]。此外,兰花种子发育后期珠被细胞会发生角质化也会影响种子萌发,Yamazaki 等对金兰(*Cephalanthera falcata*)人工授粉后 50~120 d 的种子萌发及发育特性进行研究,发现授粉后 70 d 的种子萌发率达到最高,时间越长萌发率越低,同时发现种子发育后期(授粉后 90 d),包围

胚胎的内珠被开始积累木质素,并最终纤维化和角质化,有可能导致种子的休眠^[41]。Lee 等也发现台湾杓兰(*Cypripedium formosanum*)种子发育后期(授粉后 135 d)萌发率极低,内珠被同样检测到角质化物质,同时利用不同培养基配方和对种子进行预处理等方法检测种子萌发率,认为种子的采收时间更能影响种子的萌发率^[52]。

3 对国兰杂交育种的启示

国兰种内及种间杂交结实较容易,普遍可得到杂交果实,但种子萌发困难,国内对于影响其萌发的机理研究报道较少,借鉴前人相关研究成果,我们得出如下设想:(1)杂交种子发育是否正常?既然能结实说明可完成部分授粉受精,但是,因为种子极其微小,受精以后胚胎的发育是无法预知的,成熟种子的胚胎是否正常?正常种子比例是多少?种子活力如何?可开展深入研究。(2)如果胚胎发育异常,相关机理是什么?胚胎发育与其细胞超微结构变化、营养物质积累以及胚柄细胞的活动状态都有紧密的联系,具体哪个环节出现异常?还需要深入研究。(3)如果胚胎发育正常,是什么原因导致了种子萌发率低?可结合胚胎发育特性、检测珠被细胞角质化物质积累以及培养基配方的影响等方面进行探讨。国兰在我国有着悠久的栽培历史,而且蕴含浓厚的兰文化,5 种国兰各具特色,如春兰株型典雅;蕙兰香气浓郁,抗逆性强;墨兰叶形漂亮,叶色变异丰富;建兰可多季开花且花色花型变异丰富;寒兰则株型修长,香味清醇。开展中国兰种内和种间远缘杂交育种具有非常重要的意义,如能明确影响其种子萌发的胚胎学机理,同时结合不同发育阶段杂交种子在不同培养基配方的非共生萌发情况,揭示胚胎发育特性与种子萌发的关系,上述研究工作不仅将有助于我们从细胞水平上为建立国兰杂交种子的高效萌发体系提供理论支持,而且可采取有效措施适时采收杂交种子、缩短国兰育种周期促进国兰种质资源创新,也可进一步丰富国兰生殖生物学资料,为国兰其他相关研究提供重要的理论依据。

参考文献:

- [1] Arditti J. Fundamentals of orchid biology [M]. Toronto: John Wiley & Sons, 1992: 691.
- [2] 徐晓薇, 柴明良, 杨燕萍, 等. 寒兰杂交及种子离体萌发研究 [J]. 园艺学报, 2011, 38(10): 2010-2016.
- [3] 陈心启, 吉占和. 中国兰花全书 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1998.
- [4] 曾碧玉, 朱根发, 刘海涛, 等. 兰花选育种研究进展 [J]. 中国农学通报, 2005, 21(12): 272-276.
- [5] 吴汉珠, 王续衍, 林泰碧, 等. 兰花多途径综合育种初报 [J]. 西南农业学报, 1986, 1(2): 23-25.
- [6] 胡立霞, 徐京, 庞基良, 等. 春兰 × 大花蕙兰杂种 *AGL6* 同源基因的克隆及其功能研究 [J]. 园艺学报, 2011, 38(2): 317-326.
- [7] 向林, 秦德辉, 李小白, 等. 蕙兰 B 类 *MADS-box* 基因的克隆及表达分析 [J]. 园艺学报, 2011, 38(12): 2333-2341.
- [8] 吴汉珠, 王续衍, 林泰碧, 等. ‘中国兰’茎顶组织培养研究 [J]. 园艺学报, 1987, 14(8): 203-207.
- [9] Shimasaki K, Uemoto S. Rhizome induction and plantlet regeneration of *Cymbidium goeringii* from flower bud cultures *in vitro* [J]. Plant Cell Tissue and Organ Culture, 1991, 25(1): 49-52.

- [10]姜玲,张明涛,陈泽雄,等. 墨兰组织培养结合化学处理脱除建兰花叶病毒(CymMv)的研究[J]. 园艺学报,2005,32(6): 1056-1060.
- [11]傅雪琳,张志胜,何平,等. ^{60}Co γ 射线辐照对墨兰根状茎生长和分化效应研究[J]. 核农学报,2000,14(6):333-336.
- [12]刘璐璐,柴明良,徐晓薇,等. γ 射线辐照对春兰根状茎生长及抗氧化酶活性的影响[J]. 核农学报,2008,22(1):23-27.
- [13]叶庆生,文李,潘瑞炽,等. 利用同工酶和 SDS-PAGE 技术对一些兰属(*Cymbidium*)品种的分析[J]. 热带亚热带植物学报,1999,7(4):337-341.
- [14]Huang Y, Li F, Chen K S. Analysis of diversity and relationships among Chinese orchid cultivars using EST-SSR markers[J]. Biochemical Systematics and Ecology,2010,38(1):93-102.
- [15]蹇黎,朱利泉. 寒兰品种类型的 SRAP 分子鉴定[J]. 中国农业科学,2010,43(15):3184-3190.
- [16]Wang H Z, Lu J J, Hu X, et al. Genetic variation and cultivar identification in *Cymbidium ensifolium* [J]. Plant Systematics and Evolution,2011,293(1/4):101-110.
- [17]张志胜,何琼英,傅雪琳,等. 中国兰花远缘杂交及杂交种子萌发的研究[J]. 华南农业大学学报,2001,22(2):62-65.
- [18]朱根发,陈明莉,罗智伟,等. 墨兰与大花蕙兰种间杂种原球茎的诱导及增殖研究[J]. 园艺学报,2004,31(5):688-690.
- [19]朱根发,王碧青,陈明莉,等. 大花蕙兰与兰属植物种间杂交研究[J]. 植物学通报,2005,22(4):445-448.
- [20]陈瑶瑶,张燕,张琛,等. 杂交兰“韩国桃花” \times 蕙兰种间杂交种子无菌萌发特征研究[J]. 园艺学报,2009,36(3):441-446.
- [21]李枝林,王玉英,王卜琼,等. 兰花远缘杂交育种技术研究[J]. 中国野生植物资源,2007,26(4):52-56.
- [22]Singh F. Differential staining of orchid seeds for viability testing [J]. American Orchid Society Bulletin,1981,50:416-418.
- [23]Arditti J, Ernst R. Physiology of germinating orchid seeds [M]//Arditti J. Orchid biology: reviews and perspectives III. New York: Cornell University Press,1984:177-222.
- [24]Smereci E A, Currah R S. Symbiotic germination of seeds of terrestrial orchids of North America and Europe [J]. Lindleyana,1989,1: 6-15.
- [25]范黎,郭顺星,肖培根,等. 天麻种子萌发过程与开唇兰小菇的相互作用[J]. 菌物系统,2001,20(4):539-546.
- [26]Richardson K A, Peterson R L, Curah R S. Seed reserves and early symbiotic protocorm development of *Plantanthera hyperborean* (Orchidaceae) [J]. Canadian Journal of Botany, 1992, 70: 230-291.
- [27]王贺,徐锦堂. 天麻幼苗菌根细胞内酸性磷酸酶的细胞化学研究[J]. 植物学报,1993,35(10):772-778.
- [28]Fan L, Guo S X, Xu J T. Interaction between protocorms of *Gastrodia elata* (Orchidaceae) and *Mycena dendrobii* in symbiotic germination [J]. Mycosystema,1999,18(2):219-225.
- [29]Yoder J A, Zettler L W, Stewart S L. Water requirements of terrestrial and epiphytic orchid seeds and seedlings, and evidence for water uptake by means of mycotrophy [J]. Plant Science,2000,156(2): 145-150.
- [30]Cameron D D, Leake J R, Read D J. Mutualistic mycorrhiza in orchids: evidence from plant-fungus carbon and nitrogen transfers in the green-leaved terrestrial orchid *Goodyera repens* [J]. The New Phytologist,2006,171(2):405-416.
- [31]Cameron D D, Johnson I, Leake J R, et al. Mycorrhizal acquisition of inorganic phosphorus by the green-leaved terrestrial orchid *Goodyera repens* [J]. Annals of Botany,2007,99(5):831-834.
- [32]Shimura H, Koda Y. Enhanced symbiotic seed germination of *Cypripedium macranthos* var. *rebutense* following inoculation after cold treatment [J]. Physiologia Plantarum,2005,123(3):281-287.
- [33]Stewart S L, Kane M E. Symbiotic seed germination of *Habenaria macroceratitis* (Orchidaceae), a rare Florida terrestrial orchid [J]. Plant Cell Tissue and Organ Culture,2006,86(2):159-167.
- [34]Johnson T R, Stewart S L, Dutra D, et al. Asymbiotic and symbiotic seed germination of *Eulophia alta* (Orchidaceae) - preliminary evidence for the symbiotic culture advantage [J]. Plant Cell Tissue and Organ Culture,2007,90(3):313-323.
- [35]李璐滨,胡陶,杨凯,等. 中国兰属植物菌根真菌的 AFLP 多样性分析[J]. 园艺学报,2008,35(1):81-86.
- [36]段春芳,李枝林,方飞,等. 云南几种兰花菌根真菌的分离鉴定[J]. 西南农业学报,2010,23(3):756-759.
- [37]颜容. 独花兰菌根真菌的研究[D]. 北京:北京林业大学,2005.
- [38]胡陶,李璐滨,杨凯,等. 中国兰属植物菌根真菌的分离与鉴定[J]. 北京林业大学学报,2008,30(3):132-135.
- [39]杨友联,刘作易,朱国胜,等. 独蒜兰种子共生萌发研究[J]. 微生物学通报,2008,35(6):909-912.
- [40]Kitsaki C K, Zygouraki S, Ziobora M, et al. *In vitro* germination, protocorm formation and plantlet development of mature versus immature seeds from several *Ophrys species* (Orchidaceae) [J]. Plant Cell Reports,2004,23(5):284-290.
- [41]Yamazaki J, Miyoshi K. *In vitro* asymbiotic germination of immature seed and formation of protocorm by *Cephalanthera falcata* (Orchidaceae) [J]. Annals of Botany,2006,98(6):1197-1206.
- [42]Godo T, Komori M, Nakaoki E, et al. Germination of mature seeds of *Calanthe tricarinata* Lindl., an endangered terrestrial orchid, by asymbiotic culture *in vitro* [J]. In Vitro Cellular & Developmental Biology - Plant,2010,46(3):323-328.
- [43]Miyoshi K, Mii M. Enhancement of seed germination and protocorm formation in *Calanthe discolor* (Orchidaceae) by NaClO and polyphenol absorbent treatments [J]. Plant Tissue Culture Letters,1995, 12:267-272.
- [44]Miyoshi K, Mii M. Stimulatory effects of Sodium and calcium hypochlorite, pre-chilling and cytokinins on the germination of *Cypripedium macranthos* seed *in vitro* [J]. Plant Physiology,1998,102(4): 481-486.
- [45]黄家林,胡虹. 黄花杓兰种子无菌萌发的培养条件研究[J]. 云南植物研究,2001,23(1):105-108.
- [46]St Arnaud M, Lauzer D, Barabe D. *In vitro* germination and early growth of seedling of *Cypripedium acaule* (Orchidaceae) [J]. Lindleyana,1992,7:22-27.
- [47]de Paul m A, Remphrey W R, Palmer C E. The cytokinin preference for *in vitro* germination and protocorm growth of *Cypripedium candidum* [J]. Annals of Botany,1995,75:267-275.
- [48]Deb C R, Pongener A. Asymbiotic seed germination and *in vitro* seedling development of *Cymbidium aloifolium* (L.) Sw.: a multipurpose orchid [J]. Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology,2011,20(1):90-95.

马 锐,江 敏,石春林. 气候变化对农业影响评价研究进展 [J]. 江苏农业科学,2015,43(10):16-19.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2015.10.004

气候变化对农业影响评价研究进展

马 锐¹, 江 敏¹, 石春林²

(1. 福建农林大学, 福建福州 350002; 2. 江苏省农业科学院农业经济与信息研究所, 江苏南京 210014)

摘要:农业在我国的国民经济发展中占有重要的地位,气候变化是影响农业最直接的环境因素。近些年我国平均气温升高,气候异常,极端天气频发,对我国气候资源的分配及农业生产造成了严重影响。对气候变化和农业影响评价的研究方法进行了综述,并对研究方法的 3 个不同阶段进行阐述,总结了 3 个阶段的研究特点和发展过程,提出了气候变化影响农业的评价研究中存在的问题并进行展望。

关键词:气候变化;农业影响;极端天气

中图分类号: P467;S16 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2015)10-0016-04

农业在我国经济发展中占据着基础地位,为工业发展提供大量原材料,为国民经济稳定发展提供保障。虽然现代科学技术在很大程度上可以促进农业丰产丰收,但农业生产仍然摆脱不了靠天吃饭的困境。气候变化成为影响农业生产的重要因素。全球近 100 年(1906—2005)的温度线性趋势为 0.74℃。与 1850—1900 年相比,2003—2012 年这 10 年的全球地表平均温度上升了 0.78℃。近百年来,全球平均降水量变化不明显,但区域差异明显,极端干旱洪涝事件频发^[1]。1985 年以来,我国出现了多次全国大范围暖冬天气,其中以西北、华北、东北地区气候变暖最为明显,华北地区同期降水量也明显减少,出现暖干化趋势。气候变暖不但对我国生态环境、社会经济发展等造成重大影响,而且给农业生产带来了巨大损失。本研究探讨气候变化对农业影响评价研究进展,旨在为促进我国农业可持续发展提供依据。

1 气候变化对农业影响的研究方法

气候变化对农业生产影响的研究方法主要有观测试验、模型模拟 2 种。观测试验又可分为田间试验、温室或人工气候室试验 2 种。模型模拟主要分为经验模型、机理模型^[2]。

1.1 气候变化对农业影响的观测试验

收稿日期:2014-11-14

基金项目:福建省自然科学基金(编号:2014J01091);中国气象局重点开放实验室基金(编号:AMF201302)。

作者简介:马 锐(1986—),男,安徽阜阳人,硕士研究生,主要从事气候变化对作物模型模拟分析研究。E-mail:mds67@163.com。
通信作者:江 敏,教授,主要从事气候变化对作物模型模拟分析研究。E-mail:fjaujm@163.com。

国外多采用气室试验、田间试验方法。气室试验是由人为设置密闭的或者最上端开放的温室,通过改变 CO₂ 浓度来影响作物生长^[3]。田间试验主要是在田间设置 FACE 处理圈,即在田间设置一定面积的处理圈,直接输入一定浓度的 CO₂,观测在开放式富集 CO₂ 情况下,作物生长发育、物质分配、产量等的变化^[4]。短期作用时,高浓度 CO₂ 有利于 C₃ 作物光合效率提升;长期作用下,C₃ 作物光合效率会低于或者接近普通大气的对照水平,这是由于叶片气孔导度减小所致^[5]。气室试验的优点是可以人为增加温度及 CO₂ 浓度,观察作物生长情况,但气室无法模拟自然环境的状态且带有很多人为因素。采用自由大气 CO₂ 增高(FACE)设置可以在一定程度上克服上述缺陷,但难以实现同时进行增温处理^[6]。

1.2 气候变化对农业影响的模型模拟研究

20 世纪 80 年代以来,很多学者采用模拟试验方法评价气候变化对作物生产的影响,因此,成本低、时效高、变量易于控制的作物模型模拟成为评估气候变化的主要方法^[7]。按照模拟原理,可以分为经验模型模拟、机理模型模拟,其中作物模型按照开发者不同可以分为三大学派。经验模型又叫回归统计模型,早期研究多采用回归统计方法建立气象产量模型或气候生产力模型,分析气候波动与作物产量或气候生产力之间的数量关系;或假定未来气候有一定温度增幅和降水量变幅,利用上述模型或借助某些农业气候指标就气候变化对粮食产量的影响进行估算^[8]。回归统计模型以大量定律、统计假设检验为基础^[9]。经验模型的优点是所需的参数少,不分作物种类品种,可以考虑作物自适应性响应。但这些研究一方面对未来气候的可能变化考虑得较为简单,另一方面,统计方法不能阐明气候变化影响作物生长发育的机理^[10],特

[49] Lee Y I, Yeung E C, Lee N, et al. Embryo development in the lady's slipper orchid, *Paphiopedilum delenatii*, with emphasis on the ultrastructure of the suspensor[J]. *Annals of Botany*, 2006, 98(6): 1311-1319.

[50] Lee Y I, Yeung E C, Lee N, et al. Embryology of *Phalaenopsis amabilis* var. *formosa*: embryo development[J]. *Botanical Studies*, 2008, 49(2): 139-146.

[51] Lee Y I, Yeung E C. The osmotic property and fluorescent tracer movement of developing orchid embryos of *Phaius tankervilleae* (Aiton) Bl[J]. *Sexual Plant Reproduction*, 2010, 23(4): 337-341.

[52] Lee Y I, Lee N, Yeung E C, et al. Embryo development of *Cypripedium formosanum* in relation to seed germination *in vitro*[J]. *Journal of American Society and Horticultural Science*, 2005, 130(5): 747-753.