

野豌豆属4种植物种子萌发的积温模型分析

胡小文 王娟 王彦荣*

草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州大学草地农业科技学院, 兰州 730020

摘要 以青藏高原野豌豆属窄叶野豌豆(*Vicia angustifolia*)、山野豌豆(*V. amoena*)、歪头菜(*V. unijuga*) 3种野生植物与一种当地栽培植物救荒野豌豆(箭筈豌豆) (*V. sativa*) ‘兰箭3号’种子为材料, 在5、10、15、20、25及30 °C下进行萌发实验, 应用种子萌发的积温模型对上述4种植物萌发对温度的响应特征进行了比较分析。结果表明: 1)基于萌发速率($1/T_g$)对种子萌发温度最低温 T_b 值的估计受萌发率(g)的影响较小; 与此不同, 除‘兰箭3号’种子外, 对萌发最高温 T_c 值的估计, 受到 g 的显著影响。这表明种群内所有种子个体萌发的 T_b 值相对恒定, 但 T_c 值在有些物种中变异较大; 2)基于重复概率单位回归分析估计的种子萌发 T_b 值与基于萌发速率估计的值较为接近; 而由此方法估计的 T_c 值则与萌发率为50%时的估计值较为接近; 3)相比多年生豆科植物歪头菜和山野豌豆, 一年生豆科植物箭筈豌豆‘兰箭3号’与窄叶野豌豆具有相对较低的 T_b 与 T_c 值; 4)积温模型可准确地预测休眠破除后豆科植物种子在不同温度条件下的萌发进程。

关键词 豆科, 种子萌发, 温度, 积温模型

Thermal time model analysis for seed germination of four *Vicia* species

HU Xiao-Wen, WANG Juan, and WANG Yan-Rong*

State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystems, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

Abstract

Aims The study aimed to: 1) investigate the accuracy of thermal time model in predicating seed germination response to temperature for different legume species after dormancy release; 2) compare temperature requirements for seed germination of different legume species from the Qingzang Gaoyuan.

Methods The seeds of four *Vicia* species were germinated over the constant temperature range of 5–30 °C at 5 °C interval. The effects of temperature on seed germination were summarized in terms of the thermal time model for germination.

Important findings The base temperature (T_b) did not differ significantly within each sub-population by regressing germination rate on sub-optimal temperatures. In contrast with T_b , the ceiling temperature (T_c) differed significantly within each sub-population by regressing germination rate on supra-optimal temperature in all species except *Vicia sativa*. These imply the base temperature for all individual seeds in the populations were relative constant, but the ceiling temperatures may vary within the sub-populations. T_b value estimated by repeated probit analysis was quite close to the value estimated by regressing germination rate within sub-optimal temperatures; however, T_c value estimated by this method was close to the value estimated with T_{50} . Compared to two perennial legume species, annual legume species had lower T_b and T_c . The thermal model was accurate to predict the germination time course under different temperatures.

Key words Leguminosae, seed germination, temperature, thermal time model

温度是影响种子萌发的一个关键因素, 早在19世纪中期, 德国学者Sach就提出使用温度三基点即最低温、最适温与最高温来描述种子萌发对温度的需求(Bewley & Black, 1994)。一般认为, 种子萌发对温度的需求特性有利于其调整萌发时机, 以在特定生境下最大程度地增加幼苗的存活, 因而对于物

种对环境的适应及其延续具有重要意义(Baskin & Baskin, 1998)。因物种与所处生境的不同, 种子萌发对温度的反应存在较大差异, 如一般温带植物种子萌发的最低温与最高温都较低, 而热带植物的均较高; 对于同一植物, 由于所处环境不同, 种子萌发对温度的需求也存在不同程度的差异, 如Trudgill

等(2000)研究表明生长在英国的紫羊茅(*Festuca rubra*)种子萌发的最低温与积温均值分别为4.7 °C与56 °C·d; 而分布在青藏高原东缘的紫羊茅种子萌发的最低温与积温均值则分别为0.11 °C与139.92 °C·d(王梅英等, 2011)。

基于种子萌发对温度的响应特征, Garcia-Huidobro等(1982)提出种子萌发的积温模型(thermal time model), 经过数十年的发展和完善(Ellis *et al.*, 1986; Covell *et al.*, 1986; Alvarado & Bradford, 2002; Bradford, 2002), 积温模型已广泛应用于定量分析种子萌发对温度的需求(Ellis *et al.*, 1986; Steinmaus *et al.*, 2000; Al-Ahmadi & Kafi, 2007; Qiu *et al.*, 2010)。这一模型主要基于以下基本假设: 1)亚适温($T < T_0$)或超适温($T > T_0$)温度范围内, 种子萌发速率($1/t_g$, 萌发率达到一定百分比 g 时所需要时间的倒数)与萌发温度成线性正(负)相关(方程2); 2)同一种群内, 个体萌发的最低温(T_b)与最高温(T_c)恒定不变; 3)种群内个体萌发需要累积一定的积温值(温度×时间), 但与萌发温度阈值不同, 种群内个体萌发所需积温值存在变异, 随萌发率 g 的变化而变化, 且符合正态分布(Ellis *et al.*, 1986):

$$\text{当 } T < T_0, \theta_{1T(g)} = (T - T_b)t_g \text{ 时, } GR_g = 1/t_g = (T - T_b) / \theta_{1T(g)} \quad (1)$$

$$\text{或当 } T > T_0, \theta_{2T(g)} = (T_c - T)t_g \text{ 时, } GR_g = 1/t_g = (T_c - T) / \theta_{2T(g)} \quad (2)$$

其中, $\theta_{1T(g)}$ 或 $\theta_{2T(g)}$ 表示亚适温或超适温条件下种子萌发所需要的积温; T_b 表示亚适温条件下种子萌发的最低温度; T_c 表示超适温条件下种子萌发的最高温度; GR_g 为萌发速率; t_g 表示种子萌发率达到一定百分比 g 时所需要的时长。

由模型的基本假设以及方程(1)、(2), 即可根据种子培养过程中的积温值对种子萌发进程进行预测(Cheng & Bradford, 1999; Bradford, 2002), 这一预测方程由萌发温度阈值(T_b , T_c)、萌发率达到50%所需要的积温值($\theta_{T(50)}$)以及积温值的标准偏差 $\sigma_{\theta T}$ 所决定(方程(3))。

$$\text{probit}(g) = \{\log[(T - T_b)t_g] - \log\theta_{1T(50)}\} / \sigma_{\theta 1T},$$

或

$$\text{probit}(g) = \{\log[(T_c - T)t_g] - \log\theta_{2T(50)}\} / \sigma_{\theta 2T} \quad (3)$$

其中, $\text{probit}(g)$ 为由累积萌发率转换来的概率单位, $\theta_{1T(50)}$ 或 $\theta_{2T(50)}$ 为种子群体萌发所需积温的均值, $\sigma_{\theta 1T}$ 或 $\sigma_{\theta 2T}$ 为经对数转换后的种子群体所有个体所需积

温的标准偏差, 在数值上等于概率回归方程斜率的倒数。

应用积温模型对种子萌发进程进行预测, 首先要对种子萌发的温度阈值如 T_b 、 T_c 进行估计。这一过程可通过两种途径来实现, 一是建立种子萌发速率与萌发温度的线性回归方程, 由方程外推获得萌发的温度阈值; 二是根据方程(3)应用重复回归单位分析(repeated-probit)获得。

种群内个体萌发 T_b 、 T_c 不变假设模型已成功用于预测许多作物种子的萌发, 但与大田作物不同, 野生植物由于没有经过人工选育, 其种群内变异相对较大, 在一定程度上可能影响这一模型在预测植物种子萌发中的应用。已有研究(Ellis *et al.*, 1986; Ellis & Butcher, 1988)表明种子萌发率达到不同百分比时的温度阈值并非如假设的一样保持不变, 尤其是在超适温条件下, T_c 产生较大程度的变异。而基于对不同作物品种萌发积温模型的分析研究(Ellis *et al.*, 1987)也表明, 不同品种间植物种子萌发的温度阈值存在一定程度的差异, 因此在应用积温模型对种群内变异较大的群体进行预测时需要慎重。

基于此, 本研究拟以青藏高原东缘3种野生和1种栽培豆科植物种子为材料: 1)探讨积温模型的基本假设是否适用于研究豆科植物种子萌发对温度的需求特性; 2)比较不同豆科植物种子萌发对温度的需求特性及其生态学意义。

1 材料和方法

1.1 材料

供试种子由农业部牧草与草坪草种子质检中心(兰州)提供, 实验前各样品贮藏于室温条件下待用。其中救荒野豌豆(箭筈豌豆)(*Vicia sativa*)使用在当地选育成功的栽培品种‘兰箭3号’(下文均称‘兰箭3号’), 其他植物种子均直接采集于当地的野生植物种群, 为确保种子的代表性, 每种至少采集上百株植物。种子样品其他信息详见表1。

1.2 发芽实验方法

4种豆科植物种子除‘兰箭3号’种子外, 窄叶野豌豆(*Vicia angustifolia*)、山野豌豆(*V. amoena*)、歪头菜(*V. unijuga*)种子均用解剖刀切破种皮, 破除物理休眠, 贮藏于室温条件待用。

发芽实验设置5、10、15、20、25、30 °C 6个温度, 黑暗条件下进行萌发。每个种设置4个重复,

表1 供试种子基本信息

Table 1 Basic information of testing seed

种名 Species	采收时间 Harvest time	产地 Collection site	生活型 Life form	硬实率 Hardseededness (%)	千粒重 1 000 seeds weight (g)
窄叶野豌豆 <i>Vicia angustifolia</i>	2010	甘肃夏河 Xiahe, Gansu	一年或两年生 Annual or biennial	91	20.5
山野豌豆 <i>V. amoena</i>	2011	甘肃夏河 Xiahe, Gansu	多年生 Perennial	90	20.3
歪头菜 <i>V. unijuga</i>	2010	甘肃夏河 Xiahe, Gansu	多年生 Perennial	90	10.3
‘兰箭3号’ <i>V. sativa</i> cv. ‘Lanjian 3’	2010	甘肃夏河 Xiahe, Gansu	一年或两年生 Annual or biennial	0	68.5

每重复50粒;以胚根突出种皮视为发芽,萌发初始每8 h统计1次发芽率,发芽高峰期后,每天统计1次,最长持续28天,发芽高峰期后,培养期间所有重复连续3天不再有新的种子发芽,即结束实验。

1.3 数据分析

在进行温度参数的估计之前,根据6个测试温度条件下最终萌发率与萌发速率(以发芽率达到50%时所需时间的倒数表示),确定种子的最适萌发温度(萌发率最高,萌发速率最快),除‘兰箭3号’种子萌发最适温度为16 °C外,其他3种植物种子的最适萌发温度均为20 °C,据此将种子的萌发温度划分为亚适温与超适温两个温度范围。

种子萌发温度阈值的估计采用两种方法:1)根据各温度条件下种子萌发进程,应用概率单位回归分析(probit analysis)法,以10%为间隔,分别计算获得萌发率达20%至80%时所需时间(t_g)。在亚适温或超适温条件下,分别建立种子萌发速率($1/t_g$, 萌发率 $g = 20\%, 30\%, 40\%, 50\%, 60\%, 70\%, 80\%$)与萌发温度的线性回归方程,回归直线与 X 轴的交点为萌发温度阈值,两条回归直线交点所在位置则为种子萌发的最适温度。积温根据模型方程(1)或(2)计算得到。2)应用重复概率单位回归分析法(repeated probit analysis)计算得到萌发的最低温与最高温,基础温度的代入间隔为0.5 °C,直到所获回归方程残差均方最小(Ellis *et al.*, 1986; Steinmaus *et al.*, 2000)。积温根据方法2)建立的回归方程,当Probit (g) = 0时,即萌发率为50%时, $\theta_{1T(50)}$ 或 $\theta_{2T(50)}$ 为种子群体萌发所需积温均值;回归方程斜率的倒数为积温的标准偏差 $\sigma_{\theta 1T}$ 或 $\sigma_{\theta 2T}$ 。在获得萌发温度参数的基础上,根据方程(3)建立各温度条件下的种子萌发进程模型。所有数据的统计分析均采用SPSS 17.0进行,Excel 2010作图。

2 结果和分析

2.1 基于种子萌发速率对萌发温度阈值的估计

萌发温度阈值的估计值受种子萌发率(g)的影响,呈现出随萌发率(g)的增加, T_b 、 T_o 值依次增加,而 T_c 值持续降低的变化趋势(图1)。其中4种豆科植物种子萌发最低温及最适温的变幅范围较小,如窄叶野豌豆种子萌发的 T_b 、 T_o 变幅范围分别为0.24–0.43 °C及19.45–20.36 °C,山野豌豆种子萌发的 T_b 、 T_o 值变幅范围分别为3.16–3.33 °C与19.80–19.92 °C。相比 T_b 、 T_o 值,除‘兰箭3号’外,其他3个种萌发的最高温(T_c)随萌发率的变化,变异较大,分别为29.91–32.75 °C(窄叶野豌豆)、35.90–39.58 °C(山野豌豆)及35.93–40.72 °C(歪头菜)。与此不同,‘兰箭3号’种子萌发的 T_b 、 T_o 、 T_c 值随萌发率的变化相对较小,其变幅范围分别为–0.46 – –0.79 °C、15.45–16.14 °C及31.66–32.32 °C(图1)。

种子萌发温度阈值在4个测试植物种中存在一定差异,其中 T_b 值表现为山野豌豆>歪头菜>窄叶野豌豆>‘兰箭3号’, T_o 值表现为歪头菜>山野豌豆>窄叶野豌豆>‘兰箭3号’,而 T_c 值表现为歪头菜>山野豌豆>‘兰箭3号’>窄叶野豌豆(表2)。

除‘兰箭3号’种子萌发的最适温度约为16 °C外,其他3种参试植物种子萌发的最适温度约为20 °C,据此确定4种植物种子萌发的亚适宜温度与超适宜温度范围(表2)。在亚适温条件下,参试4种植物的种子萌发速率随温度升高而升高,且与萌发温度呈显著线性相关;而在超适温条件下,种子萌发速率随温度升高而降低,且二者呈显著线性负相关(图1;表2)。

2.2 基于Probit分析对萌发温度参数的估计

由Probit回归分析获得的 T_b 值在4个物种中均略

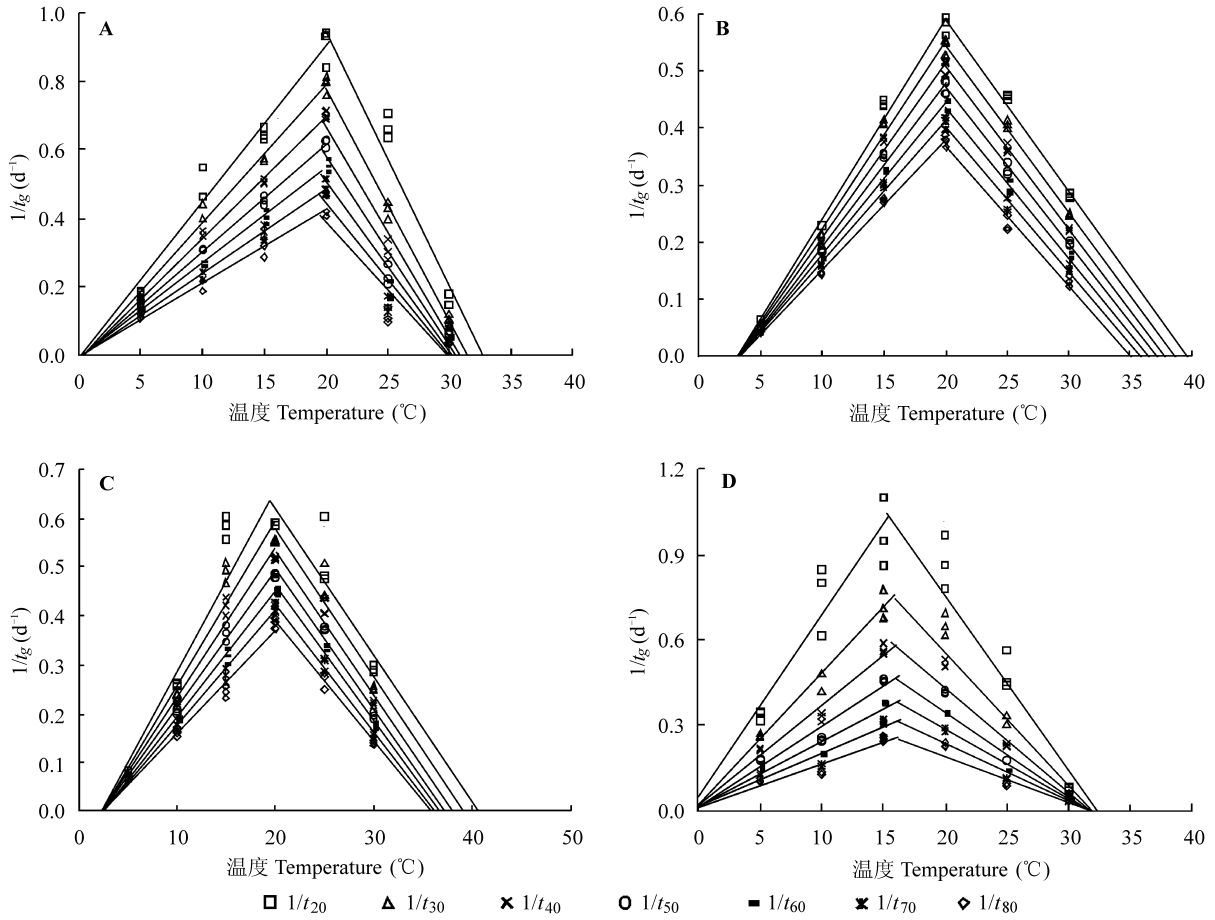


图1 种子萌发速率($1/t_g$)与萌发温度的线性关系。A, 窄叶野豌豆。B, 山野豌豆。C, 歪头菜。D, ‘兰箭3号’。
Fig. 1 Linear regression of germination rate ($1/t_g$) as a function of temperature. A, *Vicia angustifolia*. B, *V. amoena*. C, *V. unijuga*. D, *V. sativa* cv. ‘Lanjian 3’.

表2 基于 T_{50} 与萌发温度回归分析估计的4种植物种子萌发的温度阈值
Table 2 Estimation of temperature threshold value with a linear regression of seed germination rate $1/t_{50}$ as a function of temperature in four *Vicia* species

种 Species	T_b (°C)	T_o (°C)	T_c (°C)	回归方程 Regression equation	R^2	δ	θ_T (°C·d)
窄叶野豌豆 <i>Vicia angustifolia</i>	0.43	19.64	30.53	$y = 0.0315x - 0.0134(T_b)$	1.00	0.72	31.70
				$y = -0.0556x + 1.6975(T_c)$	0.95	6.95	16.30
山野豌豆 <i>V. amoena</i>	3.29	19.84	37.17	$y = 0.0287x - 0.0944(T_b)$	1.00	1.23	34.88
				$y = -0.0274x + 1.0184(T_c)$	0.99	0.95	35.62
歪头菜 <i>V. unijuga</i>	2.44	20.09	37.37	$y = 0.028x - 0.0684(T_b)$	0.99	1.26	35.88
				$y = -0.0286x + 1.0687(T_c)$	0.98	2.00	35.37
‘兰箭3号’ <i>V. sativa</i> cv. ‘Lanjian 3’	-0.48	16.05	31.66	$y = 0.0281x + 0.0135(T_b)$	0.93	5.06	35.67
				$y = -0.0297x + 0.941(T_c)$	0.94	4.43	35.14

T_b , 最低温; T_c , 最高温; T_o , 最适温; θ_T , 积温。

T_b , bare temperature; T_c , ceiling temperature; T_o , optimum temperature; θ_T , accumulated temperature.

低于由萌发速率线性回归模型外推获得的值, 但二者非常接近; 而由Probit回归计算得到的 T_c 值与萌发率为50%时, 由线性回归模型外推获得的估计值

接近(表3)。亚适温条件下, 4种植物种子萌发至50%所需要的积温值分别为歪头菜(40.2) > 山野豌豆(38.2) > ‘兰箭3号’(38.1) > 窄叶野豌豆(32.8); 而在

表3 基于Probit回归估计的萌发温度阈值

Table 3 Estimation of temperature threshold value with repeated Probit analysis in four *Vicia* species

种 Species	T_b (°C)	T_c (°C)	回归方程 Regression equation	R^2	δ	θ_T (°C·d)
窄叶野豌豆 <i>Vicia angustifolia</i>	0.0	32.5	$y = 2.2063\ln x - 7.7004(T_b)$	0.84	0.45	32.8
			$y = 0.7734\ln x - 2.4399(T_c)$	0.79	1.29	23.4
山野豌豆 <i>V. amoena</i>	3.0	37.0	$y = 3.6854\ln x - 13.428(T_b)$	0.89	0.27	38.2
			$y = 2.8209\ln x - 10.105(T_c)$	0.91	0.35	35.0
歪头菜 <i>V. unijuga</i>	2.0	37.0	$y = 4.3563\ln x - 16.095(T_b)$	0.91	0.23	40.2
			$y = 3.2947\ln x - 11.701(T_c)$	0.95	0.30	34.9
‘兰箭3号’ <i>V. sativa</i> cv. ‘Lanjian 3’	-2.0	31.0	$y = 1.2441\ln x - 4.5295(T_b)$	0.93	0.80	38.1
			$y = 0.9857\ln x - 3.2453(T_c)$	0.97	1.02	26.9

表注同表2。

Notes see Table 2.

超适温条件下, 其萌发对积温值的需求表现为山野豌豆(35) > 歪头菜(34.9) > ‘兰箭3号’(26.9) > 窄叶野豌豆(23.4)(表3)。

2.3 不同温度条件下种子萌发进程的模拟

由图2可见, 基于积温模型参数可对种子萌发进程进行较为准确的预测。除歪头菜种子在25 °C条件下外, 所有观测物种在不同温度条件下萌发进程的拟合度均在80%以上, 特别是当种子萌发温度接近种子萌发最适温度时, 拟合度超过90%。

3 讨论

3.1 种子萌发温度阈值的估计

积温模型一个很重要的应用是对种子萌发温度阈值的估计, 这些参数一方面有利于了解种子萌发对温度的适应范围, 另一方面也是计算种子萌发所需积温值的重要参数。目前用于种子萌发温度阈值的估计方法主要有两类(Steinmaus *et al.*, 2000; Steadman & Pritchard, 2003): 一类是建立种子萌发速率与温度的关系, 由模型外推获得, 这一方法相对简单, 但存在一定的局限性, 首先是萌发速率的计算方法, 尽管萌发速率是以萌发率达到一定百分比 g 时所用时间的倒数来表示, 但这一时间往往不能从实际统计的数据中直接获得, 而需要借助萌发时间与萌发率的数学关系推测得到(Steinmaus *et al.*, 2000; Bradford, 2002)。而因研究习惯的差异, 计算方法不尽相同, 如Brown和Mayer (1988)比较了多种用于描述累计萌发率 g 与萌发时间 t 关系的数学函数, 指出Weibull函数较适于描述二者的关系。但也有些研究(Steinmaus *et al.*, 2000; 王梅英等, 2011)认为累积萌发率与时间的关系用logistic函数或者

概率单位函数来描述更为合适。这种计算方法的不同, 可能使得最终的估计值存在一定差异。此外, 由于模型假设所有种子个体萌发的温度阈值是一致的, 因而, 理论上萌发率 g 的变化并不影响温度阈值的估计, 但实际情况可能不同。如王梅英等(2011)分别采用萌发达到25%、50%与75%时所需时间对10种禾本科种子萌发温度阈值进行估计, 发现萌发率达到不同百分比时的温度阈值存在一定差异。本研究发现萌发率不同时, 种子萌发温度阈值存在不同程度的差异, 特别是对萌发最高温的估计差异较大。前人亦有类似的研究结论(Ellis *et al.*, 1986; Colbach *et al.*, 2002)。有趣的是, 尽管最终估计值不同, 但以萌发达到不同萌发率所需时间倒数与温度建立的线性回归方程均具有较高的决定系数。这在一定程度上给研究结果的可比性带来了困难(Steinmaus *et al.*, 2000)。此外, 由于这一计算方法所获温度阈值是通过建立方程外推而得到的, 因而无论是从生物学还是统计学的角度, 对其结论的可靠性都应慎重对待(Phelps & Finch-Savage, 1997)。另一类方法则是根据大部分植物种萌发进程的规律, 假设其符合某种分布函数。一种常用的方法是利用重复回归单位分析进行温度阈值的估计, 其优点在于结果直接通过原始数据推导获得, 可克服第一类方法统计学上的不足。但通过这类方法的计算过程相对繁琐, 更重要的是, 在应用回归分析过程中, 只有在积温模型3个基本假说都成立的前提下, 这种分析所获结论才有意义。如本研究发现, 通过不同萌发率估计获得的 T_b 值相对稳定, 符合积温模型有关种群内所有种子萌发 T_b 值恒定的假设; 但对于萌发 T_c 值, 由不同萌发率计算估计的值存在

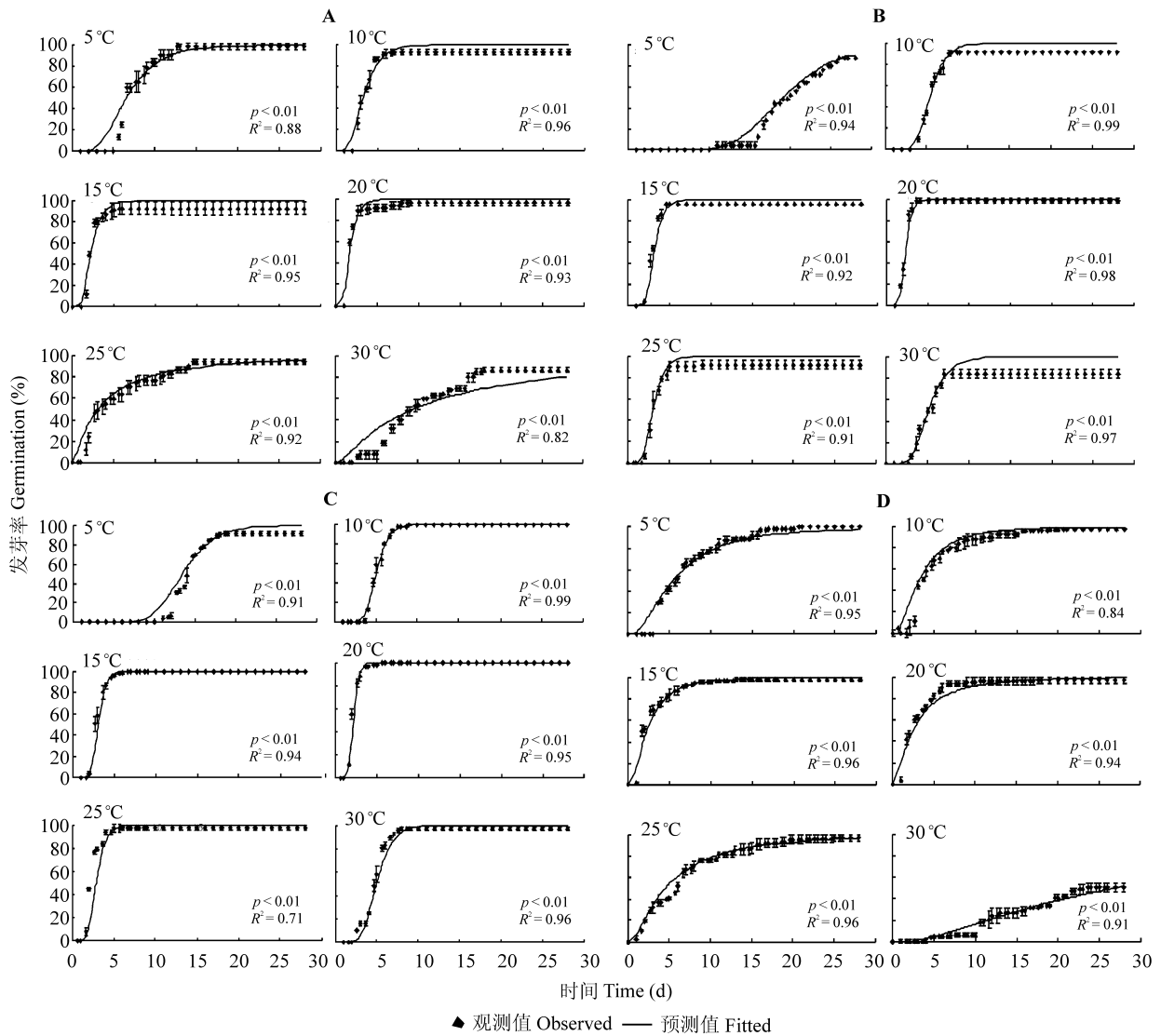


图2 温度对4种野豌豆属植物种子萌发进程的影响。A, 窄叶野豌豆。B, 山野豌豆。C, 歪头菜。D, ‘兰箭3号’。
Fig. 2 Effect of temperature on observed (symbols) and fitted (lines) for four *Vicia* species germination. A, *Vicia angustifolia*. B, *V. amoena*. C, *V. unijuga*. D, *V. sativa* cv. ‘Lanjian 3’.

较大差异,表明积温模型有关种群内所有种子萌发 T_c 值恒定的假设并不成立,由此,通过Probit分析所获相关参数的意义也就比较有限。因而,在实际的研究工作中,不妨从多个方面对所获数据进行考察分析。本研究通过种子萌发速率与温度的回归分析表明,测试的3个植物种在超适温条件下种子萌发 T_c 值变异较大,与模型 T_c 值相对恒定的假设并不严格吻合。前人也有研究认为(Alvarado & Bradford, 2002),超适温条件下,种子的最终萌发率受到抑制,由此假设种子群体内所有种子个体萌发的最高温存在变异,而其萌发所需的热量值保持恒定。本

研究是否符合这一假设尚待进一步研究。

3.2 种子萌发温度阈值的种间差异

已有大量研究表明,即使相似生境条件下的不同物种,其种子萌发的温度阈值也存在一定差异(Steinmaus *et al.*, 2000; Trudgill *et al.*, 2000; Wang & Hanson, 2008; 王梅英等, 2011)。与此一致,本研究发现参试的4个植物种中,窄叶野豌豆与‘兰箭3号’具有相对较低的 T_b 值。这可能是由于前者是一年生植物,其繁殖对种子的依赖性更强,较低的 T_b 值有利于其在高寒草甸的早春季节萌发,从而提高其适应性。如在本研究中,窄叶野豌豆与‘兰箭3号’在5

℃条件下的萌发明显快于歪头菜与山野豌豆。另一方面,除了降低 T_b 外,植物也可以通过提高其萌发速率对温度的敏感性(回归方程的斜率)来促进其在早春季节的迅速萌发(Steinmaus *et al.*, 2000)。如窄叶野豌豆种子,虽然其 T_b 值高于‘兰箭3号’,但由于其萌发速率对温度的敏感性较‘兰箭3号’高,因此在10℃条件下的萌发速率反而要高于‘兰箭3号’(图2)。前人研究表明,种子萌发的最低温与其萌发的积温值存在一定的负相关关系(Angus *et al.*, 1981; Trudgill *et al.*, 2000)。但本研究发现,在亚适宜温度条件下,4种豆科植物种子萌发的 T_b 与积温值并不存在类似关系,这可能是由于研究的物种亲缘关系较近,又处于同一生境,所以无论是 T_b 还是积温值,差异不大,一定程度上可能掩盖了这种相关性。

与 T_b 相似,参试的4种植物中,窄叶野豌豆与‘兰箭3号’具有相对较低的 T_c 值。这一特性可能有利于防止种子在高温条件下萌发。此外,基于不同萌发率所获得的种子萌发温度阈值特别是 T_c 值存在一定程度的差异,如窄叶野豌豆、山野豌豆及歪头菜的波动幅度分别为2.84℃、3.68℃及4.79℃,而‘兰箭3号’的 T_c 值变化相对稳定,仅为0.56℃。这可能是由于‘兰箭3号’是栽培种,经过长期的选育,种子群体内部变异较小,萌发特性相对一致所致。这一结果也暗示,种子群体内个体萌发的最高温相对恒定的假设与研究物种是密切相关的。

3.3 种子萌发进程的模拟

基于种子萌发对积温的需求特性,可以准确地预测种子在不同条件下的萌发进程(Alvarado & Bradford, 2002; Hardegree, 2006; Hardegree & Winstral, 2006)。本研究表明,积温模型可以较为准确地描述4种植物种在不同温度条件下的萌发进程,特别是在接近种子萌发最适温的条件下,而在远离萌发适温的条件下,观测值与预测值存在一定程度的偏离,如在5℃和30℃条件下(图2)。造成这种偏离的原因可能在于,萌发温度离 T_b 或 T_c 值越接近,由于实验误差如培养箱温度的波动带来的影响也就越大,从而在一定程度上影响了预测的准确性。此外,由于在本研究中,我们假设种群内所有种子个体萌发的 T_b 与 T_c 值恒定,但正如上文讨论的一样,这一假设的可靠性有待进一步考证,特别是在超适温条件下,种子的最终萌发率往往低于理论上种子的最终萌发率,从而产生一定的偏差。这一结果提

示我们,在建立种子萌发积温模型的过程中,对于接近种子萌发 T_b 值的温度条件下,需要严格控制实验过程中的各个细节,防止实验误差的产生;而在超适温条件下应用该模型对种子萌发进程进行模拟时,要充分考虑到 T_c 值在种子群体内的变异。如Ellis和Butcher (1988)认为群体内种子超适温条件下 T_c 值随萌发率的变化而变化,但个体萌发过程中所需积温值恒定不变,基于此对模型做出相应修改。Alvarado和Bradford (2002)进一步对这一过程进行了分析,认为超适温条件引起种子最终萌发率与萌发速率下降的原因在于改变了种子萌发对水分的敏感性,并在此基础上对种子萌发的水热模型进行了进一步修正。在本研究中,我们仅仅考察了群体内 T_c 值的变异情况,发现其变异特性因种而异。因而,关于种子在超适温条件下的萌发实际情况可能要复杂得多,而不仅仅是 T_c 值恒定或是否具有变异的问题。

致谢 国家重点基础研究规划项目(2007CB-108904)、国家自然科学基金项目(31001030)和兰州大学中央高校科研基本业务费(lzujbky-2012-99)资助。

参考文献

- Al-Ahmadi MJ, Kafi M (2007). Cardinal temperatures for germination of *Kochia scoparia* (L.). *Journal of Arid Environments*, 68, 308–314.
- Alvarado V, Bradford KJ (2002). A hydrothermal time model explains the cardinal temperatures for seed germination. *Plant, Cell & Environment*, 25, 1061–1069.
- Angus JF, Cunningham RB, Moncur MW, Mackenzie DH (1981). Phasic development in field crops. I. Thermal response in the seedling phase. *Field Crops Research*, 3, 365–378.
- Baskin CC, Baskin JM (1998). *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego, USA.
- Bewley JD, Black M (1994). *Seeds: Physiology of Development and Germination* 2nd edn. Plenum Press, New York.
- Bradford KJ (2002). Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. *Weed Science*, 50, 248–260.
- Brown RF, Mayer DG (1988). Representing cumulative germination. 2. The use of the Weibull function and other empirically derived curves. *Annals of Botany*, 61, 127–138.
- Cheng ZY, Bradford KJ (1999). Hydrothermal time analysis of tomato seed germination responses to priming treatments. *Journal of Experimental Botany*, 50, 89–99.

- Colbach N, Chauvel B, Dürr C, Richard G (2002). Effect of environmental conditions on *Alopecurus myosuroides* germination. I. Effect of temperature and light. *Weed Research*, 42, 210–221.
- Covell S, Ellis RH, Roberts EH, Summerfield RJ (1986). The influence of temperature on seed germination rate in grain legumes. I. A comparison of chickpea, lentil, soybean and cowpea at constant temperatures. *Journal of Experimental Botany*, 37, 705–715.
- Ellis RH, Butcher PD (1988). The effects of priming and ‘natural’ differences in quality amongst onion seed lots on the response of the rate of germination to temperature and the identification of the characteristics under genotypic control. *Journal of Experimental Botany*, 39, 935–950.
- Ellis RH, Covell S, Roberts EH, Summerfield RJ (1986). The influence of temperature on seed germination rate in grain legumes. II. Intraspecific variation in chickpea (*Cicer arietinum* L.) at constant temperatures. *Journal of Experimental Botany*, 37, 1503–1515.
- Ellis RH, Simon G, Covell S (1987). The influence of temperature on seed germination rate in grain legumes. III. A comparison of five faba bean genotypes at constant temperatures using a new screening method. *Journal of Experimental Botany*, 38, 1033–1043.
- Garcia-Huidobro J, Monteith JL, Squire GR (1982). Time, temperature and germination of Pearl Millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.) I. Constant temperature. *Journal of Experimental Botany*, 33, 288–296.
- Hardegee SP (2006). Predicting germination response to temperature. I. Cardinal-temperature models and subpopulation-specific regression. *Annals of Botany*, 97, 1115–1125.
- Hardegee SP, Winstral AH (2006). Predicting germination response to temperature. II. Three-dimensional regression, statistical gridding and iterative-probit optimization using measured and interpolated-subpopulation data. *Annals of Botany*, 98, 403–410.
- Phelps K, Finch-Savage WE (1997). A statistical perspective on threshold type germination models. In: Ellis RH, Black M, Murdoch AJ, Hong TD eds. *Basic and Applied Aspects of Seed Biology*. Kluwer Academic Publishers, London. 361–368.
- Qiu J, Bai YG, Fu YB, Wilmshurst JF (2010). Spatial variation in temperature thresholds during seed germination of remnant *Festuca hallii* populations across the Canadian Prairie. *Environmental and Experimental Botany*, 67, 479–486.
- Steadman KJ, Pritchard HW (2003). Germination of *Aesculus hippocastanum* seeds following cold-induced dormancy loss can be described in relation to a temperature-dependent reduction in base temperature (T_b) and thermal time. *New Phytologist*, 161, 415–425.
- Steinmaus SJ, Prather TS, Holt JS (2000). Estimation of base temperatures for nine weeds species. *Journal of Experimental Botany*, 51, 275–286.
- Trudgill DL, Squire GR, Thompson K (2000). A thermal time basis for comparing the germination requirements of some British herbaceous plant. *New Phytologist*, 145, 107–114.
- Wang MY (王梅英), Liu W (刘文), Liu K (刘坤), Bu HY (卜海燕) (2011). The base temperature and the thermal time requirement for seed germination of 10 grass species on the eastern Qinghai-Tibet Plateau. *Pratacultural Science (草业科学)*, 28, 983–987. (in Chinese with English abstract)
- Wang YR, Hanson J (2008). The impact of temperature on seed germination in diverse accessions of 4 wild *Vigna* species. In: Organizing committee of 2008 IGC/IRC Conference eds. *Proceedings of the XXI International Grassland Congress and the VIII International Rangeland Congress (Volume II)*. Guangdong People’s Publishing House, Guangzhou. 557.

责任编辑: 黄振英 责任编辑: 李 敏