

木荷种源苗高生长参数变异研究

张萍^{1,3}, 周志春^{1*}, 金国庆¹, 王月生², 王晖²

(1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400; 2. 浙江省淳安县富溪林场, 浙江 淳安 311700; 3. 北京市林业科技推广站, 北京 100029)

摘要:利用 28 个木荷种源苗高生长节律的观测材料,通过采用 Logistic 方程拟合其苗高生长,求算和揭示最大生长速率(MGR)、线性生长速率(LGR)、线性生长量(TLG)和线性生长期(LGD)4 个苗高生长参数的种源差异和地理变异模式。研究结果显示:利用 Logistic 方程可较好地拟合木荷种源苗高生长的动态变化,其决定系数皆在 0.92 以上。不管是 Logistic 方程的 3 个生物学参数 a 、 b 、 c ,还是上述 4 个苗高生长参数在种源区间和种源区内种源间都存在显著的遗传变异。研究发现:种源 MGR、LGR、TLG 与产地纬度呈显著的负相关,都表现出明显的纬向渐变地理模式,其变异主要来源于种源区内种源间(42.84%~43.41%),其次来源于种源区间(11.07%~13.15%);LGD 在种源区和种源区内种源两个层次的方差分量都相对较小(6.9%和 8.4%),且未发现与产地经纬度的显著相关性。苗高生长参数间的相关分析发现:木荷种源苗高线性生长量的增加并非由于线性生长期的延长,而是由于最高生长速率和线性生长速率的提高所致。

关键词:木荷;种源;苗高;生长参数;地理变异

中图分类号:S722 **文献标识码:**A

Provenance Differences of Seedling Shoot Elongation Parameters in *Schima superba*

ZHANG Ping^{1,3}, ZHOU Zhi-chun¹, JIN Guo-qing¹, WANG Yue-sheng², WANG Hui²

(1. Research Institute of Subtropical Forestry, CAF, Fuyang 311400, Zhejiang, China;
2. Fuxi Forest Farm of Chun'an County, Zhejiang Province, Chun'an 311700, Zhejiang, China;
3. Beijing Municipal Forestry Science and Technology Extension Station, Beijing 100029, China)

Abstract: The periodicity of seedling shoot elongation in *Schima superba* was observed to illustrate provenance differences of growth parameters such as maximum growth rate (MGR), linear growth rate (LGR), total linear growth (TLG) and linear growth day (LGD) by using logistic curve function. The result showed that the seedling shoot elongation in *Schima superba* was preferably fitted by logistic curve, whose determinant coefficients were more than 0.92. There are significant differences among provenances and provenances zones for three biological parameters of logistic equation (a , b , c) and four seedling shoot elongation parameters (MGR, LGR, TLG, LGD). MGR, LGR and TLG were found to be negatively related to the latitude of provenance and appear a classical latitude cline variation pattern. The variation for three parameters above was mainly derived from provenances (42.84%~43.41%) and provenance zones (11.07%~13.15%). LGD seemed to be not related to the longitude and altitude of provenance. The differences among both provenances and provenance zones were small for LGD. Correlation analysis demonstrated that the increase of TLG was attributed to the acceleration of MGR

收稿日期: 2005-02-24

基金项目: 浙江省科技厅“十五”攻关重点项目“林树种结构调整支撑技术与示范”(011102166)、浙江省科技厅一般项目“木荷高效生物防火和材用优良种源筛选和应用”(2004C32072)和福建省林业厅科技项目“木荷地理种源试验”

作者简介: 张萍(1975—),女,硕士,现在北京市林业科技推广站工作。

* 通讯作者(Corresponding Author)

and *LGR*, but the prolongation of *LGD*.

Key words: *Schima superba*; provenance; seedling shoot elongation; growth parameter; geographic variation

木荷(*Schima superba* Garnd. et Champ.)是我国南方各省区的高效生物防火和优良用材树种,在生态公益林和商品用材林建设中占有重要地位。自启动木荷育种计划以来,项目组系统研究揭示了木荷苗木主要经济性状的种源差异和地理模式^[1],并结合利用分子标记初步划分了木荷种源区^[2]。本文选用S型生长曲线对木荷种源苗期高生长进行拟合,据生长曲线方程参数的生物学意义及其在种源区间和种源区内种源间的变异,分析来自不同产地木荷种源苗高的生长特性,从而为选育早期速生的木荷种源提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料和试验设计

育苗试验点设置在浙江省淳安县富溪林场,计有安徽、浙江、江西、福建、湖南、广东、广西等7省区36个木荷种源参试。木荷种源试验的采种林分为当地起源的天然纯林或混交林,年龄15 a以上,林相整齐,分布较均匀,结实较多。选择20株以上的优良母树采种,母树间距50 m以上^[1]。2002年3月中旬播种,试验按完全随机区组设计,条播3行小区,行间距20 cm,3次重复。苗期除草、施肥、灌溉及病虫害防治等按正常生产进行管理。鉴于木荷刚出苗时生长缓慢,7月初才开始进入速生阶

段的生长特性^[3](7月份前苗高3~4 cm),自7月9日起,每小区选10株平均木,每7 d定株观测记录其苗高,直至生长停止,共计调查18次,调查期126 d。

1.2 数据处理和数学模型^[4]的建立

S型生长曲线用于描述某一种群受空间约束的生长过程,其特点是开始生长缓慢,随着环境条件的变化,某一时间段内生长速度较快,近于线性生长,达到一定界限之后,生长速度又趋于缓慢,直至停止生长^[5,6]。由于S生长曲线具有这一特点,在林木生长动态和变化规律研究中得到了广泛的应用^[7,8]。

S型生长曲线有几个重要的参数(图1):其一是最大生长量(*a*),它常常是培育的直接目标;其二是最大生长速率(*MGR*),为平均生长速率的1.5倍,可以代替平均生长速率进行比较,是重要的生长速率参数;其三是物候期参数:线性生长期始点 t_1 、终点 t_2 、中点 t_0 及线性生长持续期($t_2 \sim t_1$),也就是线性生长期(*LGD*)是生长过程的关键阶段。这阶段的生长速率为线性生长速率(*LGR*),这一阶段的生长量为线性生长量(*TLG*),对总生长量起着决定性作用,其中 t_1 与 t_2 点的生长速率为平均生长速率,中点的生长速率为最大生长速率,这在林木培育上具有重要的价值。

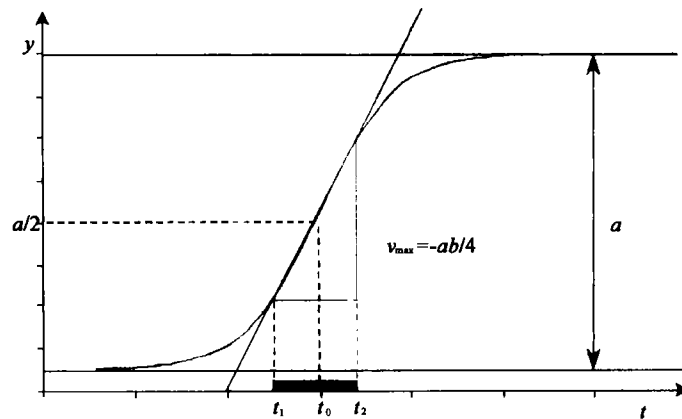


图1 S型生长曲线^[4]

Logistic 方程是常用于描述生物S型生长过程的数学模型,可以较好地拟合木荷苗高生长过程,S生长曲线方程见:

$$y = \frac{a}{1 + e^{b(1-c)}} \quad (1)$$

对S生长曲线方程(1)求导,得:

$$v = \frac{Dy}{Dt} = -b y (1 - \frac{y}{a}) \quad (2)$$

式中, y 为任一时刻 t 时木荷植株的苗高, a 为植株苗高的最大生长量, b 为其内禀自然增长率, c 为 1/2 生长期的时间点, v 为生长速度。

S 生长曲线方程(1)上的拐点为 $(t_0, a/2)$, 该点的生长速度 v 达到最大值(MGR), 即 $v_{max} = -\frac{ab}{4}$

植株在整个生长期内的平均生长速率或称总平均生长速率:

$$v = -\frac{1}{6}ab = \frac{2}{3}v_{max} \quad (3)$$

生长方程(2)上有 2 个拐点 (t_1, y_1) 和 (t_2, y_2) , 其中: t_1 是线性生长开始的时间, t_2 是线性生长结束的时间, 线性生长期 $t_{1,2}$ (LGD) 可用方程(2)求得:

$$t_{1,2} = t_0 \pm \frac{1}{b} \ln(2 + \sqrt{3}) \quad (4)$$

t_1, t_2 间近线性生长速率(LGR)为 $\frac{ab}{6}$; t_1 到 t_2 这段时间的苗高线性生长量(TLG)为:

$$y_{1,2} = \frac{1}{6} (3 \mp \sqrt{3}) a \quad (5)$$

1.3 统计与遗传分析

利用上述方程, 求算所有观测植株苗高生长的各生物学参数, 并采用 SAS/GLM 软件进行方差分析, 揭示苗高各生长参数在种源区和种源区内种源两个层次的遗传变异。通过与产地地理气候因子的相关分析, 阐明苗高生长参数的地理变异模式。因育苗试验第 3 重复有 7 个种源育苗不理想, 及一些

种源发芽率低苗木数量少, 最终参与分析的种源有 28 个^[1]。

2 结果与分析

2.1 木荷种源苗高生长方程拟合和生物学参数估算

表 1 按北缘、中部和南部 3 个种源区分别列出了 28 个木荷种源苗高拟合生长方程的生物学参数。结果发现: 各种源拟合方程的决定系数 R^2 变化在 0.923 ~ 0.966 间, 平均为 0.949, 说明 Logistic 拟合曲线与实测值间的符合程度较高, 用拟合方程的理论值来估测实际值具有较高的准确性(图 2)。从表中数据可清楚地看出, 参数 a 即苗高最大生长量的变异趋势是: 南部种源区 > 中部种源区 > 北缘种源区, 但南部种源区与中部种源区差异相对较小, 前者比后者大 10.3%, 而南部和中部种源区与北缘种源区间则差异显著, 分别相差 37.0% 和 24.3%; 参数 b 即苗高的内禀自然增长率在 3 个种源区间无明显差异; 参数 c 即 1/2 生长期的时间点, 南部种源区与中部种源区间差异不大, 但与北缘种源区平均相差 3 d, 也就是北缘种源区种源苗期生长比南部种源区平均提前约 6 d 封顶, 这是分布区北部的种源为躲避冻害表现出来的一种适应生态学特性。 a, b, c 参数不仅在种源区间存在差异, 而且在种源区内种源间差异更为明显, 如在南部种源区内参数 a 最大的广东广宁(32.201) 和最小的福建武平(21.001) 相差 53.3%。

表 1 28 个地理种源苗高生长 Logistic 拟合曲线的生物学参数

种源	a	b	c	R^2	种源	a	b	c	R^2		
北缘种源区	安徽绩溪	16.967	-0.044	37.532	0.947	福建尤溪	28.438	-0.045	38.588	0.923	
	太平	19.869	-0.043	38.242	0.955	建瓯	25.543	-0.044	41.167	0.956	
	浙江开化	20.009	-0.045	39.883	0.945	武夷山	25.942	-0.045	38.728	0.963	
	淳安	26.015	-0.046	38.798	0.934	政和	25.587	-0.046	39.874	0.954	
	平均	20.715	-0.045	38.614	0.945	连城	29.230	-0.042	40.398	0.924	
南部种源区	福建武平	21.001	-0.043	39.436	0.964	中部种源区	华安	20.864	-0.039	39.366	0.965
	广东韶关	25.448	-0.042	37.698	0.948	江西永丰	29.069	-0.049	38.940	0.927	
	阳山	29.470	-0.046	44.288	0.949	德兴	28.729	-0.045	39.583	0.958	
	广宁	32.201	-0.045	41.629	0.965	婺源	25.429	-0.046	34.575	0.943	
	河源	27.780	-0.050	41.450	0.954	龙南	23.946	-0.045	37.893	0.955	
	翁源	30.391	-0.046	39.518	0.939	湖南城步	27.286	-0.044	43.143	0.948	
	湖南嘉禾	30.133	-0.040	49.076	0.944	桑植	24.466	-0.046	38.835	0.952	
	桂阳	28.250	-0.043	43.865	0.953	茶陵	25.371	-0.048	36.065	0.936	
	广西桂林	31.374	-0.046	38.416	0.950	浏阳	20.522	-0.042	38.207	0.966	
	梧州	27.828	-0.043	39.383	0.962	平均	25.744	-0.045	38.954	0.948	
	平均	28.388	-0.044	41.476	0.953						

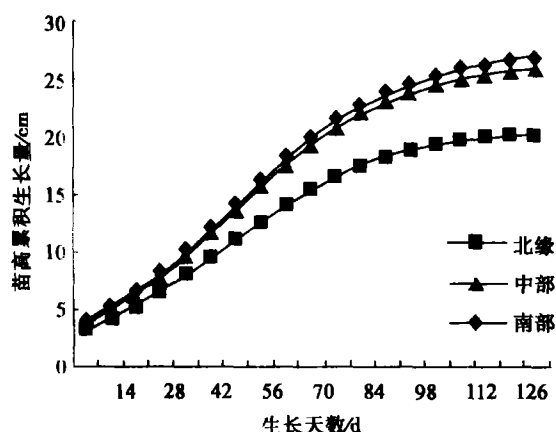


图2 3个种源区苗高生长的 Logistic 拟合曲线

2.2 不同地理起源木荷苗高生长参数的差异

表2分别列出3个木荷种源区4个苗高生长参数(MGR 、 LGR 、 TLG 、 LGD)和2个物候期参数(t_1 、 t_2)。对比分析发现,木荷苗高线性生长的起始时间(t_1)在3个种源区间差异不大,在7月中旬木荷苗

高进入迅速生长期,历时60d左右,即9月中旬后木荷苗高快速生长期结束而进入苗木硬化期。最大生长速率(MGR)是南部种源区最大,均值为 $0.298 \text{ cm} \cdot \text{d}^{-1}$,北缘种源区最小,均值为 $0.230 \text{ cm} \cdot \text{d}^{-1}$,两者相差30%。线性生长速率(LGR)也是南部种源区最大($0.265 \text{ cm} \cdot \text{d}^{-1}$),北缘种源区最小($0.204 \text{ cm} \cdot \text{d}^{-1}$),前者是后者的130%。然而线性生长期(LGD)在种源区间几乎无差异,均为60d左右。线性生长量(TLG)是南部种源区最大,为北缘种源区的1.32倍。从上述分析可得出:4个苗高生长参数 MGR 、 LGR 、 LGD 、 TLG 皆有类似的变异趋势,即南部种源区>中部种源区>北缘种源区(表2)。进一步的相关分析发现 MGR 、 LGR 和 TLG 3个苗高参数间相关关系紧密($r=0.996 \sim 1.000$),而与 LGD 的相关性不显著,这意味着木荷种源苗高线性生长量的增加并非由于线性生长期的延长,而是因为最高生长速率和线性生长速率的提高所致。

表2 3个种源区的苗高生长参数和物候期参数

种源区	线性生长始期 (t_1)/d	线性生长终期 (t_2)/d	最大生长速率 (MGR)/($\text{cm} \cdot \text{d}^{-1}$)	线性生长速率 (LGR)/($\text{cm} \cdot \text{d}^{-1}$)	线性生长量 (TLG)/cm	线性生长期 (LGD)/d
北缘种源区	8.953	68.275	0.230	0.204	12.125	59.322
中部种源区	10.790	69.691	0.296	0.263	15.481	58.900
南部种源区	9.933	70.248	0.298	0.265	15.971	60.315

方差分析结果显示:木荷4个苗高生长参数在种源区间和种源区内种源间都存在显著和极显著的遗传差异(表3),意味着这两个变异层次上的选择都是有效的。比较发现, MGR 、 LGR 、 TLG 3个苗高生长参数的遗传变异主要来源于种源区内种源间(42.84%~43.41%),其次来源于种源区间

(11.07%~13.15%)。种源区间的变异仅为种源区内种源间变异的1/4左右。 LGD 这一苗高生长参数在种源区和种源区内种源两个层次上的遗传变异虽然都达统计学上的显著水平,但方差分量都较小,仅分别为6.87%和8.37%。

表3 木荷4个苗高生长参数的方差分析结果

变异来源	最大生长速率 MGR		线性生长速率 LGR		线性生长量 TLG		线性生长期 LGD	
	方差分量	%	方差分量	%	方差分量	%	方差分量	%
种源区	0.001*	11.07	0.001*	12.00	1.722*	13.15	1.851*	6.87
种源区内种源	0.003**	42.84	0.003**	43.24	5.684**	43.41	2.253*	8.37
机误	0.003	46.09	0.003	44.76	5.534	43.44	22.441	84.76

注: +, *, ** 显著性概率分别为0.10, 0.05和0.01(下同)。

2.3 木荷苗高生长参数的地理模式及产地气候影响的因子

表4给出了木荷种源苗高生长参数与产地地理气候因子的相关分析结果。研究发现: MGR 、 LGR 和 TLG 3个苗高生长参数与产地纬度都呈显著的负相关,而与产地经度相关性较小,也就是说与分布区北部的种源相比,分布区的南部种源生长最为迅速,最

大生产速率、线性生长速率和线性生长量都较高。与木荷苗木主要经济性状一样^[4],产地温度是造成这3个苗高生长参数纬向渐变模式的主要环境因子。线性生长期(LGD)的地理变异模式与上述3个生长参数不同,种源线性生长期与产地纬度的相关性较小,与产地经度存在一定的正相关。

表4 木荷种源苗高生长参数与产地地理气象因子的相关

苗高生长参数	经度	纬度	年均温	1月均温	7月均温	≥10℃积温	年降水量	无霜期
最大生长速率 <i>MGR</i>	-0.042	-0.511**	0.249	0.326	0.164	0.292	0.110	0.566**
线性生长速率 <i>LGR</i>	0.131	-0.543**	0.341*	0.356*	-0.024	0.361*	0.008	0.512**
线性生长量 <i>TLG</i>	0.054	-0.626**	0.341*	0.418*	0.127	0.354*	0.084	0.948**
线性生长期 <i>LGD</i>	0.279	-0.123	0.131	0.111	-0.120	0.070	0.206	-0.511**

3 小结与讨论

构建生长模型估算相关的林木生长参数,可以较好地揭示不同林木基因型生长特性差异及内在规律,并可根据生长特性差异实施科学的育林措施以提高林木生长量。林木生长参数或生物学参数估算是人工林培育的基础研究内容,而选用适宜的生长模型则是其关键^[7]。本文选用 Logistic 方程拟合木荷种源苗高生长动态,发现其拟合程度很好。基于 Logistic 拟合方程,估算了拟合方程的3个生物学参数 a 、 b 、 c ,以及木荷在苗高线性生长阶段(7—9月速生期^[6])的4个关键生长参数,即最大生长速率(*MGR*)、线性生长速率(*LGR*)、线性生长量(*TLG*)和线性生长期(*LGD*)。研究发现,木荷苗高生长的相关参数在种源区间和种源区内种源间都存在显著的遗传变异。与木荷的苗木生长、根系特征、叶片形态等性状一样^[5],*MGR*、*LGR*、*TLG*表现出明显的纬向渐变地理模式,产地温度是造成这种纬向变异模式的主要环境因子,其变异主要来源于种源区内种源间(42.84%~43.41%),其次来源于种源区间(11.07%~13.15%),而*LGD*的种源区和种源区内种源效应都相对较小。与分布区北部的种源相比,来自分布区南部的种源其*MGR*、*LGR*、*TLG*都较高。结合4个苗高生长参数间的相关分析,可以认为木荷南部种源的苗高生长量大,不是由于其线性生长期的增长,而是由于线性生长速率的提高和线性生长量的增加之故,这也意味着在木荷苗高或树高线性生长期内宜采用通过提高线性生长速率的育苗育林技术措施,而难以通过延长线性生长期来达到提

高种源高生长的目的。

本研究得出木荷苗高生长参数 *MGR*、*LGR*、*LGD* 都表现为南部种源区 > 中部种源区 > 北缘种源区的规律;但有研究报道,存在显著的基因型与环境互作会影响不同地点苗高或树高生长参数的种源变异规律,如 Chuine^[7]发现在两个环境条件反差较大的立地上,小干松(*Pinus contora* Dougl. ex Loud)种源的苗高生长节律变异模式差异较大,抽高生物学参数在两个试验点间出现了相反的种源变异规律。鉴于此,在利用上述获得的木荷种源苗高生长参数时要考虑到环境条件的影响。

参考文献:

- [1] 张萍, 金国庆, 周志春, 等. 木荷苗木性状的种源变异和地理模式[J]. 林业科学研究, 2004, 17(2):192~198
- [2] 张萍. 木荷地理种源变异及分子基础[D]. 北京:中国林业科学研究院, 2004
- [3] 刘卫东. 木荷苗期年生长规律的观察初报[J]. 安徽林业科技, 1993(1):18~20
- [4] Chuine L, Aitken S N, Ying C C. Temperature threshold of shoot elongation in provenance of *Pinus contora* [J]. Can J For Res, 2001, 31(8):1444~1455
- [5] 游水生, 王海为, 廖祖辉. 锥栗1年生播种苗的年生长规律[J]. 福建林学院学报, 2003, 23(2):102~105
- [6] 王福林. 一种生长曲线的参数估计方法[J]. 生物数学学报, 1997, 12(5):398~40
- [7] 陶国玉. 一种确定生长曲线参数的新方法[J]. 北京农业工程大学学报, 1986(1):74~80
- [8] 傅大立, 杨绍彬, 丛培生. 泡桐苗期年生长参数的分析研究[J]. 林业科学研究, 2001, 14(3):301~306
- [9] 秦光华, 姜岳忠, 马玲, 等. 欧美杨新无性系苗期年生长模型的研究[J]. 内蒙古林业科技, 2003(2):40~43