•研究报告•

水杉原生种群核心种质资源的繁殖特性

吴漫玲¹ 姚 兰^{1*} 艾训儒¹ 朱 江¹ 朱 强¹
王 进¹ 黄 小¹ 洪建峰²¹ (湖北民族大学林学院园艺学院, 湖北恩施 445000)² (星斗山国家级自然保护区管理局, 湖北恩施 445000)

摘要: 水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)原生种群天然更新困难, 为探究其原因是否与繁殖特性有关, 本文以其核心种质资源(40株个体)为对象, 通过对生境、母树个体和种子性状的调查, 并结合田间播种试验, 分析其繁殖特性。以方差分析检测不同母树个体间种子性状、发芽率和幼苗生长特征的差异; 采用相关性分析和多元线性回归模型分析个体性状对其种子、发芽率及幼苗生长的影响; 通过Logistic模型拟合, 分析幼苗生长的节律参数。结果显示: (1) 40株母树个体仅有7株产种, 产种率仅为17.50%, 且不同母树个体间产种量差异显著($P < 0.05$)。 (2) 不同母树个体间的种子千粒重、种子发芽率、幼苗存活率和基径生长量均存在显著差异($P < 0.05$)。 (3) 7株母树个体种子的平均发芽率为19.73%, 幼苗平均存活率为73.42%, 不同母树之间差异显著($P < 0.05$)。 (4) 母树个体的胸径与种子千粒重、种子发芽率呈显著负相关($P < 0.05$), 种子发芽率与幼苗存活率呈极显著正相关($P < 0.001$), 树高与幼苗存活率呈显著正相关($P < 0.05$)、与幼苗基径呈极显著正相关($P < 0.001$)。 (5) 母树树高对幼苗存活率有显著正效应($P < 0.05$), 胸径对种子发芽率有显著负效应($P < 0.05$)。 (6) 苗高、基径的生长符合“S”型生长曲线($R^2 \geq 0.928$)。水杉原生种群产种量低, 种子发芽率低、幼苗存活率较低, 且不同母树之间差异显著可能是造成其天然更新困难的原因。

关键词: 水杉; 原生种群; 核心种质资源; Logistic模型

The reproductive characteristics of core germplasm in a native *Metasequoia glyptostroboides* populationManling Wu¹, Lan Yao^{1*}, Xunru Ai¹, Jiang Zhu¹, Qiang Zhu¹, Jin Wang¹, Xiao Huang¹, Jianfeng Hong²¹ School of Forestry and Horticulture, Hubei Minzu University, Enshi, Hubei 445000² Administration Bureau of Xingdoushan National Nature Reserve, Enshi, Hubei 445000

Abstract: In order to explore the reproductive characteristics of *Metasequoia glyptostroboides*, we explored a native population of original *Metasequoia glyptostroboides*. We investigated the core germplasm of 40 individuals of native *Metasequoia glyptostroboides* and collected data on habitats, parent trees and seed traits. We used field experiment to analyze reproductive characteristics. We detected differences in seed traits, germination rate and seedling growth characteristics among different parent trees using ANOVA. The effects of individual traits on seeds, germination rate and seedling growth were analyzed with correlation and linear regression models. The results showed that: (1) There were only 7 strains from 40 mother trees, the seed yield rate was 17.50%, and the difference in seed yield of 7 original mother trees was significant ($P < 0.05$). (2) There were significant differences in seed weight (1,000 grain), seed germination rate, seedling survival rate and base diameter growth among individuals of different parent trees ($P < 0.05$). (3) The average germination rate of seeds from seven mother trees was 19.73%, and the average survival rate of seedlings was 73.42% (inter-individual rates were also significantly different ($P < 0.05$)). (4) Diameter at breast height (DBH) was negatively correlated with seed weight and germination rate ($P < 0.05$), while seed germination and seed weight ($P < 0.05$), seed germination and seedling survival ($P < 0.001$), and tree height and seedling survival ($P < 0.05$) were positively correlated. (5) The height of mother tree was positively correlated to

收稿日期: 2019-06-12; 接受日期: 2019-08-14

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503100)“极小种群野生植物种质资源保护技术与示范”课题(2016YFC0503102)、湖北民族大学博士启动基金(MY2018B027)和湖北省自然科学基金(2019CFB229)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: 24752851@qq.com

seedling survival rate ($P < 0.05$), and DBH was negatively correlated to seed germination rate ($P < 0.05$); and (6) Seedling growth (height and base diameter) conforms with logistic growth ($R^2 \geq 0.928$).

Key words: *Metasequoia glyptostroboides*; original population; core germplasm; Logistic growth

水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)为杉科水杉属植物,是第四纪冰川孑遗物种,有植物界“活化石”之称,在《中国植物红皮书》中列为国家一级保护植物,且被世界自然保护联盟(International Union for Conservation of Nature, IUCN)列为极危等级(<https://www.iucn.org/>)。水杉的发现被公认为是20世纪我国乃至世界植物界的重大事件(胡先骕和郑万钧, 1948),其原生种群对研究古植物学、演化生物学、古气候学、古地理学和地质学以及裸子植物系统发育等方面具有十分重要的价值。

现存水杉原生种群分布在湖北利川、湖南龙山、重庆石柱之间的三角区域内,呈散生或小集群分布。Chu和Cooper (1950)对利川水杉坝的水杉群落进行调查研究时,发现林下有大量的幼苗和幼树,以此推断水杉种群在一段时间内可以稳定发展。然而,李建华和班继德(1989)发现水杉种群的分布格局表现为随机分布,受人为干扰严重,群落结构简单,林下缺少幼苗和幼树。尤冬梅等(2008)发现很多水杉原生群落林下种植了玉米(*Zea mays*)和黄连(*Coptis chinensis*)等作物,这些作物严重破坏了水杉林下的原生环境,使得水杉天然更新困难。林勇等(2017)发现水杉原生母树年龄结构分布不均,呈现出“倒金字塔”形,缺少幼苗和幼树,自然更新极差。因此,水杉原生种群的自然更新障碍及人工繁殖关键技术逐渐成为学术界关注的重点,有众多学者对水杉自然更新困难的原因开展了探索与研究。如,华东师范大学近几年研究了水杉自然更新、交配系统与扩散格局、野生种群遗传多样性的时空格局和种质资源保护^{①②③}。李庆梅等(2008)发现,球果和种子是物种繁殖系统的最重要组分,处于强大的选择压力下,有很大的生态适应性,它们同时也受到较强的遗传控制,最具有区分和比较的意义。另外,过去几十年,国内外学者对水杉种子萌发也做过大量的研究,例如水杉种子的储藏方式(景丹龙等, 2011)、硒元素对水杉种子萌发的影响(郭秋菊等, 2018)、水杉种子的生理生态(辛霞等, 2004)、枯落物覆盖对水杉种子萌发的影响(尤冬梅和马广礼, 2008)、以及地下水位、埋藏深度和光照对水杉种子

萌发和幼苗生长的影响^④等。但水杉栽培引种区种子活力差,遗传多样性低(Kuser et al, 1997; 李晓东等, 2003),遗传多样性的丧失会造成物种趋向灭绝(李媛媛, 2006),只有现存的水杉原生母树种群保留着最完整的基因库^⑤。

截至目前,尚未有研究对原生种群的繁殖特性进行详细分析。鉴于水杉原生种群所含的遗传信息对于种群恢复和维持的重要性,本文针对原生种群核心种质资源母树开展繁殖特性的研究,以期从水杉原生种群繁殖特性的角度,分析和阐明其产种、发芽、幼苗生长与存活这一段生活史的规律,以验证导致水杉原生种群自然更新困难的原因是否与母树产种量少、种子质量差、种子发芽率低、幼苗存活率低等有关,为进一步获取水杉原生种群天然更新困难的原因和致危机制提供参考和借鉴。

1 材料与方法

1.1 原生母树性状调查

水杉原生种群现存地理坐标为29°44′–30°39′ N, 108°21′–109°18′ E, 海拔800–1,500 m。该地属热带季风湿润性山地气候,年均降水量1,500 mm,集中在5–9月,占全年降水的70%以上。夏季极端高温为35℃,冬季极端低温约为–5℃,平均气温为22℃左右。天然水杉群落80%集中在以利川市小河地区为中心的河谷地带,地形为马蹄形盆地,南北长约30 km,东西宽约20 km,区域内溪流密布。土壤多为黄壤和黄棕壤。2017–2018年间对利川市境内现存的5,663株水杉原生母树个体进行年龄、胸径、树高、冠幅,以及周围30 m范围内的房屋、农田、道路等指标进行测量和调查。

① 刘玉配 (2015) 濒危物种水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)自然种群的更新限制研究. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.

② 陈文文 (2016) 水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)自然种群交配系统和扩散格局研究. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.

③ 王思思 (2017) 水杉野生种群遗传多样性的时空格局及种质资源保护. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.

④ 张岚 (2011) 水杉种子萌发和幼苗生长特性的研究. 硕士学位论文, 华中师范大学, 武汉.

⑤ 崔敏燕 (2011) 濒危物种水杉种群的引种和生存力分析. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.

1.2 核心种质资源的确定

华东师范大学陈小勇教授课题组在2017年对3,000份水杉原生母树个体的活体样本通过微卫星分子标记, 以等位基因差异筛选出40株核心种质资源。

1.3 球果及种子样本采集与性状测定

40株水杉母树中, 仅有7株产种, 个体编号分别为0723、1011、4534、4541、5685、5705和5741。采集全部新鲜球果及时带回实验室, 计算每株母树的新鲜球果产量, 同时测定每株母树的球果千粒重。然后将球果置于阳台上阴干至种子完全从球果中脱离, 测定每株母树种子产量及其种子千粒重。球果千粒重和种子千粒重采用精度为万分之一的电子天平测定, 每组数据3个重复。

1.4 田间播种及幼苗性状的测量

2018年4月初, 在利川市林业科学研究所实验基地(108°5'12" E, 30°16'1" N)开展田间播种试验, 基地海拔1,120 m, 土壤为山地黄壤。在大田中选取地面平缓的区域, 依次进行除草、整地和杀菌。按不同母树个体分开播种, 将种子均匀撒播在地表, 播种密度为3粒/cm², 然后在种子上面铺一层细土(颗粒大小2–3 mm), 厚度约为2 mm, 再在上面均匀地覆盖一层稻草, 厚度约为5 mm, 遮盖率达到80%以上。完成后, 浇水使土壤和稻草湿透。

种子出苗后, 在田垄中随机设置3个30 cm × 30 cm的样框, 将嵌入框内的种苗计数, 计算发芽率。之后, 每15 d调查1次, 根据存活的幼苗数量计算存活率; 在每个样框中随机抽取10株幼苗进行苗高和基径测定, 获得幼苗生长指标。种子发芽率和幼苗存活率计算公式如下:

$$\text{发芽率: } Gr = \frac{Ga}{Gn} \times 100\% \quad (1)$$

$$\text{存活率: } SR = \frac{Ns}{Ga} \times 100\% \quad (2)$$

式中, Ga 为发芽种子数量, Gn 为播种种子数量, Ns 为幼苗存活数量。

1.5 数据处理与分析

利用单因素方差分析(one-way ANOVA)比较不同母树个体的种子、幼苗性状的差异; 采用相关性分析和多元线性回归模型分析个体性状对其种子发芽率及幼苗生长的影响; 采用SPSS 22.0对7个水杉母树幼苗的苗高、基径生长节律数据进行Logistic模型拟合(李峰卿等, 2018), 分析7个母树幼苗生长

节律参数。

Logistic模型拟合方程为:

$$y = \frac{k}{(1 + e^{a-bt})} \quad (3)$$

式中, y 为幼苗苗高累计生长量, k 为拟合苗高的极限值, t 为生长时间, a 和 b 为待定系数。

参照杨志玲等(2011)的方法计算水杉不同母树幼苗苗高、基径生长节律参数, 生长节律参数包括物候期参数和生长参数。其中, 物候期参数包括线性生长始期(t_1)、线性生长末期(t_2)和线性生长期(LGD), 生长参数包括最大线性生长速率(MGR, 即连日生长量最大时的生长速率)、线性生长速率(LGR, 即线性生长期内的平均生长速率)、线性生长量(TLG, 即线性生长期内的生长量)和线性生长量占总生长量的百分率。公式如下:

$$t_1 = \frac{(a - 1.317)}{b} \quad (4)$$

$$t_2 = \frac{(a + 1.317)}{b} \quad (5)$$

$$LGD = \frac{2\ln(2 + \sqrt{3})}{4} = \frac{2.634}{b} \quad (6)$$

$$MGR = v_{max} = \frac{1}{4}bk \quad (7)$$

$$LGR = \frac{2}{9}bk \quad (8)$$

$$TLG = \frac{k}{\sqrt{3}} \quad (9)$$

2 结果

2.1 母树个体及其繁殖性状特征

调查的40株母树个体主要分布在海拔1,000–1,300 m范围内, 大部分沿河流、水沟分布, 基本处于山体的中下部或山谷地带, 且有人为活动的干扰(表1)。其中, 仅有7株产种, 产种率仅为17.50%; 这7株个体的年龄范围为75–160年, 平均年龄107年, 变异系数为33.19%; 种子平均发芽率为19.73%, 变异系数为25.95%, 幼苗平均存活率为73.42%(表2)。

2.2 母树个体性状与繁殖特性的关系

母树树高与幼苗存活率和基径呈显著正相关, 母树胸径与种子发芽率呈显著负相关($P < 0.05$)(表3)。多元回归分析显示, 母树树高对幼苗的存活率和基径有显著正效应, 树高增加, 幼苗的存活率和基径也随之增加; 母树胸径对种子发芽率有显著负

表1 40株水杉原生母树个体性状特征及产种情况

Table 1 Characteristics of individual traits and seed production of 40 *Metasequoia glyptostroboides* original mother trees

原始编号 Mother tree no.	包含等位 基因个数 Number of alleles*	分布特点 Distribution characteri- stics	树高 Tree height (m)	胸径 Diameter at breast height (cm)	冠幅 Crown diameter (m ²)	海拔 Altitude (m)	30 m范围内环境因素 Environmental factors within 30 m	2017年产种量 Yield in 2017	备注 Remarks
0628	11	集群 Cluster	26	85.67	56.72	1,110	道路、水沟 Road and ditch	未产种 No	
0691	12	散生 Scattered	31	59.55	56.72	1,160	荒土 Wasteland	未产种 No	断梢 Shoot break
0713	9	散生 Scattered	25	54.14	19.63	1,100	道路、河沟 Road and river ditch	未产种 No	
0723	12	散生 Scattered	37	78.03	63.59	1,120	黄连 <i>Coptis chinensis</i>	15.21 g	
0732	11	散生 Scattered	20	31.53	12.56	1,120	道路、河沟 Road and river ditch	未产种 No	
0735	10	散生 Scattered	19	27.07	9.62	1,120	道路、河沟 Road and river ditch	未产种 No	
0744	14	集群 Cluster	39	45.86	78.50	1,170	黄连 <i>Coptis chinensis</i>	未产种 No	
0745	11	集群 Cluster	32	55.10	94.99	1,160	山坡、河沟 Hillside and river ditch	未产种 No	
0791	10	散生 Scattered	24	63.69	113.04	1,190	水沟、油竹林 Ditch and <i>Bambusa surrecta</i> forest	未产种 No	
0815	10	集群 Cluster	43	92.36	63.59	1,100	道路 Road	未产种 No	
0859	13	散生 Scattered	28	61.78	28.26	1,140	苗圃地、房屋 Nursery and house	未产种 No	
0861	12	散生 Scattered	26	46.50	23.75	1,140	竹林 Bamboo forest	未产种 No	
0950	13	集群 Cluster	38	78.03	44.16	1,170	山林路边、荒地 Mountain roadside and wasteland	未产种 No	
0956	10	散生 Scattered	32	54.14	38.47	1,190	水沟 Ditch	未产种 No	
0975	10	散生 Scattered	24	64.01	33.17	1,140	苗圃地 Nursery	未产种 No	断梢 Shoot break
0981	15	集群 Cluster	37	81.85	56.72	1,130	黄连、水沟 <i>Coptis chinensis</i> and ditch	未产种 No	
0996	11	散生 Scattered	37	69.11	50.24	1,140	水沟 Ditch	未产种 No	断梢 Shoot break
1005	13	散生 Scattered	30	62.74	38.47	1,130	金银花、土坎 <i>Lonicera japonica</i> and ridge	未产种 No	
1009	11	散生 Scattered	—	—	—	—	—	—	已死亡 Dead
1011	10	散生 Scattered	39	76.11	56.72	1,170	水沟、道路 Ditch and road	0.36 g	
2415	10	散生 Scattered	42	78.66	113.04	1,090	房屋、竹林 House and bamboo forest	未产种 No	
2416	12	散生 Scattered	33	78.34	63.59	1,090	道路、牛圈 Road and bought	未产种 No	
2421	12	散生 Scattered	29	84.39	188.60	1,120	道路、柳杉 Road and <i>Cryptomeria fortunei</i>	未产种 No	
4534	8	集群 Cluster	30	76.43	44.16	1,103		307.45 g	

表1 (续) Table 1 (continued)

原始编号 Mother tree no.	包含等位 基因个数 Number of alleles*	分布特点 Distribution characteristics	树高 Tree height (m)	胸径 Diameter at breast height (cm)	冠幅 Crown diameter (m ²)	海拔 Altitude (m)	30 m范围内环境因素 Environmental factors within 30 m	2017年产种量 Yield in 2017	备注 Remarks
4541	12	集群 Cluster	30	105.73	50.24	1,153		221.12 g	
4546	13	散生 Scattered	30	123.25	153.86	1,036	道路、河流、农田、蚁害 Road, river, farmland and ant harm	未产种 No	10 m处分岔为两株, 根部外露 Two branches at 10 m, with exposed roots
4562	14	集群 Cluster	31	74.84	38.47	1,363	河流 River	未产种 No	
4566	14	集群 Cluster	32	71.97	30.66	1,323	河流 River	未产种 No	
5235	14	集群 Cluster	32	56.37	33.17	998	水沟 Ditch	未产种 No	
5581	12	集群 Cluster	31	35.67	33.17	1,018	水沟、农田 Ditch and farmland	未产种 No	
5590	13	集群 Cluster	32	62.10	56.72	1,006	房屋、道路、农田 House, road, farmland	未产种 No	
5614	15	集群 Cluster	30	41.72	23.75	1,039		未产种 No	
5618	16	集群 Cluster	33	48.41	33.17	1,040		未产种 No	
5637	13	集群 Cluster	31	87.90	50.24	1,019	房屋、道路、农田、蚁害 House, road, farmland and ant harm	未产种 No	
5641	14	集群 Cluster	27	57.32	44.16	1,067	水沟 Ditch	未产种 No	
5685	14	集群 Cluster	36	78.66	113.04	1,073	河流 River	440.40 g	
5702	14	集群 Cluster	31	52.87	23.75	1,040	道路、河流、农田 Road, river and farmland	未产种 No	
5705	13	集群 Cluster	29	42.04	15.90	1,043	道路、河流、农田 Road, river and farmland	728.64 g	
5716	12	集群 Cluster	29	49.04	19.63	1,061	水沟 Ditch	未产种 No	
5741	15	集群 Cluster	32	72.61	50.24	1,213	河流 River	1,213.28 g	

* 数据由华东师范大学陈小勇教授提供 The data is provided by Professor Xiaoyong Chen of East China Normal University

表2 7株水杉原生母树个体性状特征及繁殖特性
Table 2 Individual traits and reproductive characteristics of seven *Metasequoia glyptostroboides* original mother trees

性状 Traits	均值 ± 标准差 Mean ± SD	最大值 Max.	最小值 Min.	变异系数 Coefficient of variation (CV, %)	F
年龄 Age (yr)	107.14 ± 35.57	160.00	75.00	33.19	—
树高 Tree height (m)	33.29 ± 3.99	39.00	29.00	11.99	—
胸径 Diameter at breast height (cm)	63.30 ± 19.97	123.25	27.07	29.96	—
冠幅 Crown diameter (m ²)	52.60 ± 39.18	188.60	9.62	69.38	—
鲜果千粒重 Cone thousand-grain weight (g)	2,592.58 ± 617.62	3,798.85	1,957.90	23.82	—
种子千粒重 Seed thousand-grain weight (g)	2.01 ± 0.41	2.56	1.47	20.40	22.402***
发芽率 Sprouting percentage (%)	19.73 ± 5.12	26.67	10.56	25.95	19.144***
存活率 Survival rate (%)	73.42 ± 19.30	100.00	44.11	26.29	4.539*
基径 Base diameter (mm)	1.51 ± 0.27	1.88	1.16	17.88	10.333***
苗高 Seedling height (mm)	130.27 ± 18.80	168.60	112.43	14.13	2.645

* $P < 0.05$; *** $P < 0.001$

效应, 胸径增大, 发芽率随之下降(表4)。

2.3 幼苗生长节律参数

不同母树个体苗高Logistic拟合方程的决定系数为0.928–0.993 (表5), 说明该模型拟合值可信度较高。7株母树幼苗的物候期参数存在差异(表6)。不同母树个体苗高的速生期起止时间和持续时间存在明显差异, 1011号母树开始时间和结束时间均最晚, 4534号母树是最早进入线性生长期的, 也最早结束。7株母树幼苗的苗高生长参数间也有差异, 但

差异程度不同, 线性生长量占总生长量百分率的差异小于最大线性生长速率和线性生长速率的差异。

不同母树个体幼苗基径Logistic拟合方程的决定系数为0.983–0.993 (表7), 说明该模型拟合值可信度较高。7株母树个体的幼苗基径物候期参数及生长参数间有差异(表8), 不同母树线性生长期的起止时间和持续时间不同, 5741号母树最先进入线性生长期, 4534号母树最晚结束线性生长期, 且线性生长期持续时间最长。1011号母树最大线性生长速

表3 7株水杉原生母树性状与繁殖特性之间的相关性
Table 3 Correlation between maternal traits and reproductive characteristics of seven *Metasequoia glyptostroboides* original mother trees

	年龄 Age	树高 Tree height	胸径 Diameter at breast height	冠幅 Crown diameter	鲜果千粒重 Cone thousand-grain weight	种子千粒重 Seed thousand-grain weight	发芽率 Sprouting percentage	存活率 Survival rate	基径 Base diameter	苗高 Seedling height
年龄 Age	1									
树高 Tree height	0.494	1								
胸径 Diameter at breast height	0.047	0.149	1							
冠幅 Crown diameter	0.120	0.643	0.534	1						
鲜果千粒重 Cone thousand-grain weight	-0.245	0.150	-0.221	0.543	1					
种子千粒重 Seed thousand-grain weight	-0.159	0.225	-0.732	0.001	0.677	1				
发芽率 Sprouting percentage	-0.468	-0.533	-0.843*	-0.607	0.305	0.659	1			
存活率 Survival rate	0.403	0.852*	0.541	0.588	-0.213	-0.230	-0.786*	1		
基径 Base diameter	0.449	0.878**	0.146	0.308	-0.186	0.148	-0.459	0.866*	1	
苗高 Seedling height	0.236	0.718	0.012	0.232	0.041	0.396	-0.238	0.562	0.818*	1

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$

表4 水杉原生母树性状对种子发芽和幼苗生长的影响
Table 4 Effects of mother tree traits on seed germination and seedling growth of *Metasequoia glyptostroboides* original mother trees

	年龄 Age			树高 Tree height			胸径 Diameter at breast height			冠幅 Crown diameter		
	回归系数 Regression coefficient	决定系数 Determination coefficient	P	回归系数 Regression coefficient	决定系数 Determination coefficient	P	回归系数 Regression coefficient	决定系数 Determination coefficient	P	回归系数 Regression coefficient	决定系数 Determination coefficient	P
发芽率 Sprouting percentage	-0.14	0.06	> 0.05	-0.82	-1.41	> 0.05	-0.48	0.65	< 0.05	-2.89	0.24	> 0.05
存活率 Survival rate	0.31	0.20	> 0.05	3.94	0.60	< 0.05	0.61	0.21	> 0.05	5.00	0.19	> 0.05
基径 Base diameter	0.002	-0.15	> 0.05	0.05	0.50	< 0.05	0.003	-0.15	> 0.05	0.03	-0.11	> 0.05
苗高 Seedling height	0.02	-0.20	> 0.05	1.41	-0.09	> 0.05	-0.37	-0.05	> 0.05	-1.45	-0.16	> 0.05

表5 不同水杉母树幼苗苗高生长曲线方程的拟合参数
Table 5 Parameters of height-logistic-equation of different *Metasequoia glyptostroboides* mother trees

母树编号 Mother tree no.	拟合方程参数 Logistic equation parameters					
	生长极限 Growth limitation (<i>k</i>)	待定系数 Undetermined coefficient (<i>a</i>)	待定系数 Undetermined coefficient (<i>b</i>)	决定系数 Determination coefficient (<i>R</i> ²)	检验值 Levene (<i>F</i>)	<i>P</i>
0723	481.375	4.633	0.037	0.991	1,283.823	0.001
1011	394.882	4.922	0.038	0.981	570.855	0.001
4534	251.838	4.352	0.041	0.928	142.671	0.001
4541	321.098	5.137	0.043	0.976	456.289	0.001
5685	333.246	4.585	0.038	0.953	222.561	0.001
5705	351.429	4.404	0.037	0.993	1,640.055	0.001
5741	318.744	4.126	0.036	0.937	165.176	0.001

表6 不同水杉母树苗高的物候期参数和生长参数
Table 6 Phenophase and growth parameters of different *Metasequoia glyptostroboides* mother trees

母树编号 Mother tree no.	物候期参数 Phenophase parameters			生长参数 Growth parameters			
	线性生长初期 Early stage of linear growth (d)	线性生长末期 Final stage of linear growth (d)	线性生长期 Stage of linear growth (d)	最大线性生长速率 The maximum linear growth rate (mm/d)	平均线性生长速率 Average linear growth rate (mm/d)	线性生长量 Quantity of linear growth (mm)	线性生长量占总生长量的百分率 Linear growth as a percentage of total growth (%)
0723	89.622	160.811	71.189	4.453	3.958	277.922	59.13
1011	94.868	164.184	69.316	3.751	3.335	227.985	59.37
4534	74.024	138.268	64.244	2.581	2.295	145.399	57.62
4541	88.837	150.093	61.256	3.452	3.068	185.386	58.42
5685	86.000	155.316	69.316	3.166	2.814	192.400	60.06
5705	83.432	154.622	71.189	3.251	2.890	202.898	59.29
5741	78.028	151.194	73.167	2.869	2.550	184.027	55.71

表7 不同水杉母树幼苗基径生长曲线方程的拟合参数
Table 7 Parameters of base diameter-logistic-equation of different *Metasequoia glyptostroboides* mother trees

母树编号 Mother tree no.	拟合方程参数 Logistic equation parameters					
	生长极限 Growth limitation (<i>k</i>)	待定系数 Undetermined coefficient (<i>a</i>)	待定系数 Undetermined coefficient (<i>b</i>)	决定系数 Determination coefficient (<i>R</i> ²)	检验值 Levene (<i>F</i>)	显著水平 Significant level (<i>P</i>)
0723	8.454	4.277	0.028	0.983	634.530	0.001
1011	8.097	5.496	0.038	0.993	1,491.536	0.001
4534	5.286	3.280	0.019	0.981	581.010	0.001
4541	5.318	4.152	0.030	0.987	832.258	0.001
5685	4.356	4.672	0.037	0.985	716.288	0.001
5705	3.769	3.739	0.029	0.992	1,343.069	0.001
5741	3.702	3.565	0.029	0.988	915.982	0.001

率与平均线性生长速率最大，其次是0723号母树。
苗高的线性生长期结束时间均比基径早，除5741号母树的基径进入线性生长期的时间略早于苗高外，其余母树的基径进入线性生长期的时间均比苗高晚(表6, 8)。水杉幼苗的苗高和基径在一年的生长周期内，线性生长量占总生长量的百分率达到

55%以上，说明线性生长期是年生长周期过程中非常重要的时期。但从水杉幼苗苗高和基径的线性生长期的持续时间来看，基径的线性生长期持续时间高于苗高，这表明水杉幼苗的苗高停止生长之后，基径还处于生长状态。不同母树苗高、基径的Logistic拟合曲线见图1和图2。

表8 不同水杉母树基径的物候期参数和生长参数
Table 8 Phenophase and base diameter parameters of different *Metasequoia glyptostroboides* mother trees

母树编号 Mother tree no.	物候期参数 Phenophase parameters			生长参数 Growth parameters			
	线性生长始期 Early stage of linear growth (d)	线性生长末期 Final stage of linear growth (d)	线性生长期 Stage of linear growth (d)	最大线性生长速率 The maximum linear growth rate (mm/d)	平均线性生长速率 Average linear growth rate (mm/d)	线性生长量 Quantity of linear growth (mm)	线性生长量占总生长量的百分率 Linear growth as a percentage of total growth (%)
0723	105.714	199.786	94.071	0.059	0.053	4.881	63.23
1011	109.974	179.289	69.316	0.077	0.068	4.675	60.95
4534	103.316	241.947	138.632	0.025	0.022	3.052	79.07
4541	94.500	182.300	87.800	0.040	0.035	3.070	60.79
5685	90.676	161.865	71.189	0.040	0.036	2.515	58.90
5705	83.517	174.345	90.828	0.027	0.024	2.176	62.17
5741	77.517	168.345	90.828	0.027	0.024	2.137	60.88

图1 不同水杉母树幼苗苗高生长曲线
Fig. 1 Curve fitting of seedling height-logistic-equation of different *Metasequoia glyptostroboides* mother trees

图2 不同水杉母树幼苗基径生长曲线
Fig. 2 Curve fitting of base diameter-logistic-equation of different *Metasequoia glyptostroboides* mother trees

3 讨论

3.1 7株核心种质资源母树繁殖特性的差异

本研究调查发现40株核心种质资源原生母树只有7株产种, 产种率低且产种量小。结合王希群(1994)研究发现水杉母树产种呈现“丰-平-歉-歉”的年际变化趋势, 产种量年际间变化较大。说明水杉原生种群产种量小且不稳定, 水杉原生种群产种量低可能是造成其天然更新困难的原因。余诚棋等(2010)认为林木变异存在多种模式, 在不同母树个体和家系水平上不同性状变异差异较大。本研究通过实验发现种子发芽率低, 仅为19.73%, 变异系数为25.95%, 说明水杉种子质量差, 不同母树之间繁殖变异明显。这可能与水杉花器官成熟较晚且雌雄器官成熟时间不一致有关。雄花花期晚于雌花花期,

导致产生有胚种子的概率较低, 而有胚种子少直接影响了种子发芽率。

3.2 母树个体性状对繁殖特性的影响

研究发现, 原生母树的4个个体性状中, 树高对幼苗的存活率和基径生长有显著的正效应, 树高增加, 幼苗的存活率和基径也随之增加, 母树胸径对种子发芽率有显著负效应, 胸径增大, 发芽率随之下降。母树年龄、平均冠幅对种子发芽和幼苗存活与生长没有显著影响。郭洪岭等(2014)研究影响黄连木(*Pistacia chinensis*)果实产量和种子命运的因素时发现, 树高与果实产量呈正相关, 说明较高的个体比较低的个体对繁殖更有利, 这可能与母树生长活力有关, 偏于向上生长的母树可能生活力更旺盛, 能接触到更多阳光、更易于受粉, 所以能够产

生更多高质量的种子。本研究调查的原生母树胸径变幅主要集中在27.07–123.25 cm之间,只有3株母树胸径低于40 cm,因此,水杉原生种群母树胸径过大可能是导致水杉种子质量差的重要因素。水杉母树树高对于幼苗的存活率和基径生长的正效应,有利于指导人工培育水杉时进行优树优种选择。本研究还发现5741号母树产种量高,但发芽率较低,且幼苗生长较差;1011号母树产种量低,发芽率低,但幼苗存活率高,幼苗生长指标良好。综合考虑,5705号母树产种量高,发芽率高,是栽培育苗的良好种源选择。

3.3 水杉幼苗生长节律参数

生长表型性状是最直观、最能反映苗木总体长势的易测定指标(王琦和朱之悌, 1995)。“S”型生长曲线可以用于描述某一种群受空间约束的生长过程(卢恩双等, 2002),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加快,接近线性生长,达到一定界限之后,生长速度又趋于缓慢,直至生长停止(杨志玲等, 2011)。“S”型生长曲线动态和变化规律已在林木生长的研究中得到了广泛验证(洪伟等, 2004; 麻文俊等, 2010)。水杉幼苗苗高在一年内线性生长期内的生长量占总生长量的55.71%–60.06%,基径在一年内线性生长量占总生长量的58.90%–79.07%。杨志玲等(2011)研究了厚朴(*Magnolia officinalis*)幼苗生长节律参数,发现厚朴苗期苗高线性生长量占总生长量的58.03%–61.73%,基径线性生长量占总生长量的63.01%–79.41%。水杉幼苗的线性生长量占总生长量的百分比相较于厚朴略低。线性生长期是符合“S”型生长曲线的苗木的关键时期,这一阶段苗木的生长量对于整个生长量起着至关重要的作用。因此,在水杉播种育苗的实践过程中,要重点把握这一生长阶段,做好追肥、锄草、病虫害防治等工作。在线性生长期结束后,幼苗回到缓慢生长的阶段,此阶段重点在于促进苗木木质化,以提高育苗成活率。另外,水杉幼苗苗高生长持续时间均小于基径生长持续时间,因此,基径可以作为在育苗过程中判断幼苗是否进入休眠的判定标准之一。

参考文献

Chu KL, Cooper WS (1950) An ecological reconnaissance in the native home of *Metasequoia glyptostroboides*. Ecology,

31, 260–278.

- Guo HL, Li ZW, Xiao ZS (2014) Factors influencing the fruit crops and seed fates of *Pistacia chinensis*: The results of structural equation modeling. Biodiversity Science, 22, 174–181. (in Chinese with English abstract) [郭洪岭, 李志文, 肖治术 (2014) 应用结构方程模型解析影响黄连木果实产量和种子命运的因素. 生物多样性, 22, 174–181.]
- Guo QJ, Wang ZM, Deng ZZ (2018) Influences of different sodium selenite concentrations on seed germination of *Metasequoia glyptostroboides*. Guihaia, 38, 1319–1325. (in Chinese with English abstract) [郭秋菊, 王志鸣, 邓桢珍 (2018) 不同浓度亚硒酸钠溶液对水杉种子萌发的影响. 广西植物, 38, 1319–1325.]
- Hong W, Wu CZ, Yan SJ (2004) Modification of population growth model. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 22, 23–26. (in Chinese with English abstract) [洪伟, 吴承祯, 闫淑君 (2004) 对种群增长模型的改进. 应用与环境生物学报, 22, 23–26.]
- Hu XS, Zheng WJ (1948) On the new family *Metasequoiaceae* and on *Metasequoia glyptostroboides*, a living species of the genus *Metasequoia* found in Szechuan and Hupen. Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology, 1, 153–161. (in Chinese with English abstract) [胡先骕, 郑万钧 (1948) 水杉新科及生存之水杉新种. 静生生物调查所汇报, 1, 153–161.]
- Jing DL, Liang HW, Wang YB, Wang J, Zhang DC (2011) Influence of different light and storage temperature on germination rate and enzyme activities of *Metasequoia glyptostroboides* seeds. Hubei Agricultural Sciences, 50, 3980–3983. (in Chinese with English abstract) [景丹龙, 梁宏伟, 王玉兵, 王静, 张德春 (2011) 不同光照及储藏温度对水杉种子萌发及酶活性的影响. 湖北农业科学, 50, 3980–3983.]
- Kuser JE, Sheely DL, Hendricks DR (1997) Genetic variation in two *ex situ* collections of the rare *Metasequoia glyptostroboides* (Taxodiaceae). Silvae Genetica, 46, 258–264.
- Li JH, Ban JD (1989) Specialty populations of *Metasequoia glyptostroboides* in China. Journal of Henan Normal University (Natural Science), (4), 49–55. (in Chinese with English abstract) [李建华, 班继德 (1989) 中国特产的水杉群落. 河南师范大学学报(自然科学版), (4), 49–55.]
- Li FQ, Chen HW, Zhou ZC, Chu XL, Xu ZY, Xiao JJ (2018) Analysis on variation of seed and seedling traits of superior trees of *Ormosia hosiei* and primary screening of optimum family. Journal of Plant Resources and Environment, 27, 57–65. (in Chinese with English abstract) [李峰卿, 陈焕伟, 周志春, 楚秀丽, 徐肇友, 肖纪军 (2018) 红豆树优树种子和幼苗性状的变异分析及优良家系的初选. 植物资源与环境学报, 27, 57–65.]
- Li QM, Xie ZQ, Sun YL (2008) Study on seedling adaptability of *Abies chensiensis*. Forest Research, 21, 481–485. (in Chinese with English abstract) [李庆梅, 谢宗强, 孙玉玲 (2008) 秦岭冷杉幼苗适应性的研究. 林业科学研究, 21, 481–485.]

- Li XD, Huang HW, Li JQ (2003) Genetic diversity of the relict plant *Metasequoia glyptostroboides*. Biodiversity Science, 11, 100–108. (in Chinese with English abstract) [李晓东, 黄宏文, 李建强 (2003) 孑遗植物水杉的遗传多样性研究. 生物多样性, 11, 100–108.]
- Li YY (2006) Phylogenetic Position and Recovery Assessment of *Metasequoia glyptostroboides*. PhD dissertation, East China Normal University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [李媛媛 (2006) 水杉的系统发育地位及恢复评价. 博士学位论文, 华东师范大学, 上海.]
- Lin Y, Ai XR, Yao L, Guo QJ, Zhang MX, Chen J (2017) Population structure and dynamics of *Metasequoia glyptostroboides* parent trees. Chinese Journal of Ecology, 36, 1531–1538. (in Chinese with English abstract) [林勇, 艾训儒, 姚兰, 郭秋菊, 张敏霞, 陈俊 (2017) 水杉原生母树种群结构与动态. 生态学杂志, 36, 1531–1538.]
- Lu ES, Guo MC, Song SD, Yuan ZF (2002) A kind of nonautonomous Logistic growth curve and its application. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 30(4), 127–129. (in Chinese with English abstract) [卢恩双, 郭满才, 宋世德, 袁志发 (2002) 一类非自治的Logistic生长曲线及其应用. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 30(4), 127–129.]
- Ma WJ, Wang JH, Zhang SG, Zhang JG, Zhao K, Jiao YD (2010) Analysis of annual growth parameters for *Catalpa bungei* clones at seedling stage. Journal of Northeast Forestry University, 38(1), 4–7, 11. (in Chinese with English abstract) [麻文俊, 王军辉, 张守攻, 张建国, 赵鲲, 焦云德 (2010) 楸树无性系苗期年生长参数的分析. 东北林业大学学报, 38(1), 4–7, 11.]
- She CQ, Yang WX, Fang SZ, Shang XL (2010) Variation analysis of seedling characters among provenances of *Cyclocarya paliurus*. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 34(1), 34–38. (in Chinese with English abstract) [余诚棋, 杨万霞, 方升佐, 尚旭岚 (2010) 青钱柳种源间苗期性状变异分析. 南京林业大学学报(自然科学版), 34(1), 34–38.]
- Wang Q, Zhu ZT (1995) Study on correlate selection from plus clones of *Populus tomentosa*. Forest Research, 8, 107–111. (in Chinese with English abstract) [王琦, 朱之悌 (1995) 毛白杨优树无性系相关选择研究. 林业科学研究, 8, 107–111.]
- Wang XQ (1994) Production route of *Metasequoia* seeds. Seed, (1), 41. (in Chinese) [王希群 (1994) 水杉种子的生产途径. 种子, (1), 41.]
- Xin X, Jing XM, Sun HM, Lin J, Wang XF (2004) Ecophysiological characteristics of seed germination of the relict plant *Metasequoia glyptostroboides*. Biodiversity Science, 12, 572–577. (in Chinese with English abstract) [辛霞, 景新明, 孙红梅, 林坚, 汪晓峰 (2004) 孑遗植物水杉种子萌发的生理生态特性研究. 生物多样性, 12, 572–577.]
- Yang ZL, Yang X, Tan ZF, Shu X, Wang J, Tan GY (2011) Simulating growth model of different *Magnolia officinalis* provenances at seedling stage. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 39(4), 60–68. (in Chinese with English abstract) [杨志玲, 杨旭, 谭梓峰, 舒泉, 王洁, 檀国印 (2011) 厚朴不同种源苗期生长模型的拟合. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 39(4), 60–68.]
- You DM, Ma GL (2008) Effects of different litter layer depth on seed germination of *Metasequoia glyptostroboides*. Journal of Nanyang Normal University, (6), 51–53. (in Chinese with English abstract) [尤冬梅, 马广礼 (2008) 水杉枯落物对其种子萌发的影响初探. 南阳师范学院学报, (6), 51–53.]
- You DM, Wang ZX, Lei Y, Ma GL (2008) Community classification and dynamics succession of natural forest of *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng. Hubei Forestry Science and Technology, (5), 6–11. (in Chinese with English abstract) [尤冬梅, 汪正祥, 雷耘, 马广礼 (2008) 天然水杉林的群落分类及演替动态. 湖北林业科技, (5), 6–11.]

(责任编辑: 臧润国 责任编辑: 闫文杰)