

马尾松自由授粉家系生长和材质的遗传分析及联合选择*

周志春 金国庆 周世水

摘要 对9年生81个自由授粉家系的研究发现,马尾松高、径生长,树干通直度,分枝性状和木材基本密度在家系间差异显著,具有适度的遗传力,而未发现管胞长度显著的家系效应。由于高、径生长和基本密度呈微弱的正相关至微弱的负相关,进行生长迅速家系的选择并不会致使幼龄材材性的变劣。利用通直度和分枝习性等指标可以对高、径生长和木材密度进行间接选择。分枝角可能是一个独特的指标,它独立于其它多数性状。借助于约束或无约束选择指数能有效地进行生长、材质兼优家系的选择。最后还就纸浆材的选择策略和多性状选择指数进行了论述。

关键词 马尾松、生长—材质性状、家系变异、指数选择

马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)是优质的造纸原料树种,广泛分布于我国南方各省。随着经济的发展和人民生活水平的提高,纸浆材的木材耗用量将成倍增长,因此纸浆材的良种选育应作为我们的一个主要研究方向。一个完善和成功的育种方案应该包括对干形、生长和适应性改良的主程序和对材性改良的次程序。相对于生长性状而言,虽然材性是一个次要性状,但如不考虑,可能在价值和生产方面造成巨大的损失^[1]。迄今为止,有关马尾松生长和材性遗传与变异的研究主要集中在种源水平上^[2~4],而在家系水平上的研究较少,且多侧重于生长性状^[5]。为了提高造纸工艺林的木材产量和质量,营建纸浆材种子园是一个有效途径。本文利用已建立的81个自由授粉家系子代测定林,以研究生长和材质遗传与变异,结合已有的研究结果提出一个较完善的生长和材性选择育种方案,借助于选择指数筛选出一批生长和材质兼优的家系和个体,用于纸浆材种子园的营建。

1 材料与方 法

试验林设置在浙江省开化县林科所的试验基地,包括81个(加1个对照)自由授粉家系,这些家系来源于浙江省马尾松主要分布区内所选的优树。1982年采种,1983~1984年育苗造林,造林按完全随机区组设计,10次重复,4株单列小区。1993年春进行木材取样,在每重复每小区内选择一株优势木作为样木,在其胸高处的上坡方位用直径为6mm的生长锥取得由树皮至髓心的完整无疵木芯,同时测量其树高(m)、胸径(cm)和通直度(1~5分)。选取具有最粗

1993-08-30 收稿。

周志春助理研究员,金国庆(中国林业科学研究院亚热带林业研究所 浙江富阳 311400);周世水(浙江省开化县林业科学研究所)。

* 本文属国家“八五”科技攻关项目“马尾松短周期工业用材良种选育”和浙江省攻关项目“马尾松造纸材良种选育”内容的一部分。

侧枝的那一轮,测量最粗轮生枝基部的粗度,与主干的角度,点数该轮中轮生枝数,以作为样株的侧枝粗度(mm),分枝角(1~5分),及侧枝数(支)。

木芯基本密度和木芯最外轮管胞长度的测定方法详见参考文献[2]。

按常规线性模型进行方差分析,性状的单株和家系遗传力,性状间遗传相关和相关遗传力以及间接选择效率的估算见参考文献[5]。在统计分析时,通直度、枝角和枝数这些得分性状的数据经 $X^{1/2}$ 转化,而枝粗的数据经 $1/X$ 转化。依据 Cotterill 等^[6]的等权法求得性状的相对经济权重,参考陈瑶生等^[7]的通用选择指数原理进行家系生长—材质联合选择。

2 结果与分析

2.1 生长和材质的家系遗传和变异

表1的方差分析表明,高、径生长,树干通直度,分枝性状以及木材基本密度具有显著的家系效应,而管胞长度在家系间的差异则不显著。从性状的单株和家系遗传力来看,胸径、枝粗和枝数受较强的遗传控制,而树高和枝角的遗传力较低,呈弱度至中度遗传。

表1 生长和材质性状的方差分析及遗传力的估算

性 状	均 值 X	方 差 分 量			遗 传 力	
		σ_b^2	σ_s^2	σ_e^2	h_s^2	h_f^2
树高(m)	4.17±0.19	0.048 229	0.013 038**	0.256 818	0.19	0.34
胸径(cm)	6.52±0.55	0.142 474	0.191 188**	1.112 666	0.59	0.63
通直度 ^①	1.78±0.10	0.004 591	0.004 251**	0.066 324	0.24	0.39
枝角 ^①	1.79±0.07	0.001 086	0.001 355*	0.036 685	0.14	0.27
枝粗 ^②	0.35±0.03	0.000 218	0.000 414**	0.004 964	0.32	0.45
枝数 ^①	2.63±0.14	0.004 852	0.009 164**	0.103 223	0.33	0.46
基本密度(g/cm ³)	0.390 7±0.012 6	0.000 046	0.000 052**	0.001 055	0.19	0.33
管胞长度(mm)	2.76±0.08	0.004 218	—**	0.070 022	—	—

注:ns 差异不显著; * 5%水平显著; ** 1%水平显著。 σ_b^2 、 σ_s^2 和 σ_e^2 分别为区组、家系和机误的方差分量; h_s^2 、 h_f^2 为单株和家系的遗传力。①数据经 $X^{1/2}$ 转换;②数据经 $1/X$ 转换。

本次研究中生长和分枝性状的遗传力估算值低于秦国峰等^[5]所报道的,造成这一差异虽与两者在家系组成、林分年龄和所处环境不同有关,但主要是由于抽样致使遗传力的估算值偏低。作者曾发现,对马尾松遗传测定林进行固定抽样时,随着小区株数的不断增加,其遗传力估算值就愈接近全部测定时的真实水平^[8]。有关马尾松通直度和木材性状家系遗传的研究很少,据已有的报道大多数针叶树通直度和木材密度的狭义遗传力较高,如火炬松通直度的遗传力为0.39,木材密度的遗传力在0.4~0.7之间^[1],本次研究发现马尾松通直度的单株和家系遗传力分别为0.24和0.39,而木材基本密度分别为0.19和0.33,和树高遗传控制水平相近,都呈弱至中度的遗传。

2.2 生长和材质性状间遗传相关和间接选择

了解生长、形质和木材性状之间的相互关系具有非常重要的意义,对育种工作来讲,性状间的相关可能是有利的或是不利的,由于经常要同时对若干个性状进行改良,这样每个性状所获得的遗传进展都取决于性状间的相互关系。表2列出了7个生长和材质性状之间的表型、遗传和环境相关系数,发现木材基本密度与树高和胸径分别呈微弱的正相关和微弱的负相关,遗

传相关系数分别为 0.136 6 和 -0.239 3, 这样并不因选择生长迅速的家系而致使木材密度降低。树干越通直, 分枝越粗, 高、径生长就越迅速, 木材密度就越低。侧枝数与高、径生长呈显著正相关, 与木材密度则相互独立。试验还发现分枝角除与通直度呈显著负相关外, 与其它性状的相关性都较低, 这与秦国峰等^[5]的研究是一致的。分枝角可能是一个独特的性状, 在选择育种中要加以注意。

表 2 生长和材质性状间表型(P)、遗传(G)和环境(E)相关系数

性 状		树 高	胸 径	通直度	枝 角	枝 粗	枝 数
胸 径	P	0.616 5					
	G	0.717 1					
	E	0.578 3					
通直度	P	0.398 9	0.213 7				
	G	0.628 4	0.419 4				
	E	0.268 9	0.011 2				
枝 角	P	-0.018 9	0.030 0	-0.167 8			
	G	-0.135 6	0.038 1	-0.621 5			
	E	0.031 6	0.027 5	0.050 8			
枝 粗	P	-0.162 6	-0.574 7	0.015 4	0.097 9		
	G	-0.137 6	-0.699 4	-0.139 7	0.212 2		
	E	-0.180 9	-0.445 9	0.128 9	0.037 4		
枝 数	P	0.253 2	0.417 2	0.112 8	0.119 0	-0.108 6	
	G	0.428 6	0.625 8	0.284 1	0.191 7	-0.263 2	
	E	0.139 3	0.172 1	-0.015 9	0.018 6	0.024 3	
基本密度	P	0.025 9	-0.145 3	-0.058 9	0.028 5	0.268 5	-0.029 5
	G	0.136 6	-0.239 3	-0.307 0	0.025 4	0.675 8	0.046 3
	E	-0.029 4	-0.072 5	0.080 2	0.030 0	0.011 2	-0.080 2

由于形质性状与高、径生长和木材密度间存在着不同的遗传相关, 我们可以通过树干通直度和分枝习性等特性对树高、胸径和木材基本密度进行间接选择以获得增益。表 3 列出了性状间的相关遗传力和各种间接选择的相对效率, 发现树干通直度对树高, 枝粗对胸径和基本密度, 枝数对高、径生长的间接选择均具有较高的选择效率, 特别是枝粗对基本密度的间接选择效率高达 79.51%, 我们可以通过选择较细侧枝的家系以提高木材基本密度。

表 3 性状间的家系相关遗传力和间接选择效率

性 状	家系相关遗传力			间接选择相对效率(%)		
	树高	胸径	基本密度	树高	胸径	基本密度
通直度	0.227 9	0.208 4	0.110 2	67.49	32.95	33.51
枝 角	0.022 9	0.015 7	0.007 5	6.78	2.48	2.28
枝 粗	0.053 8	0.374 5	0.261 5	15.93	59.22	79.51
枝 数	0.170 5	0.341 2	0.018 7	50.49	53.95	5.53

2.3 生长—材质的联合选择

一个理想的优良品系应该是材积生长量大, 树干通直, 侧枝细小而平展, 幼龄材基本密度高而材性均匀。树干通直度影响木材纹理和应压木含量进而影响纸浆材的质量。分枝习性与

节的数量、大小和性质有关,节是重要的木材缺陷,节周围应压木和松脂含量高,制浆时得率低而化学能耗高。其实选择树干通直和理想分枝习性的品系比材性的直接改良更能有效地提高木材质量。由于纸浆材的定向选育涉及多个目的性状,生长和材质联合选择的最好方法就是利用选择指数。在构建选择指数时,选择6个主要的生长和材质经济指标,包括树高(H)、胸径(DBH)、通直度(BL)、枝角(BA)、枝粗(BD)和木材基本密度(SG),按等权法^[6]其经济相对权重向量 $a=(1.00, 0.36, 1.89, 2.78, 6.52, 15.68)$ 。各种约束和无约束选择指数的遗传参数列于表4。指数分析时将以单性状直接选择结果作为参照值。

表4 各种约束和无约束选择指数的遗传参数

性状相对经济权重	期望遗传进展(ΔG)							指数遗传力
	树高(m)	胸径(cm)	通直度	枝角	枝粗	基本密度(g/cm ³)		
多性状指数选择								
①生长、材质并重(Qual Emphasis) $H=1.00; DBH=0.36; BL=1.89;$ $BA=2.78; BD=6.52; SG=15.68$	A_1	0.071 8 (1.52)	0.193 2 (2.96)	0.020 8 (1.17)	0.003 0 (0.17)	0.001 7 (0.49)	0.002 3 (0.59)	0.506 1
	B_1	0.073 3 (1.56)	0.252 7 (3.88)	0.028 6 (1.61)	0.001 2 (0.07)	-0.002 9 (-0.83)	0 (0)	0.482 9
②生长为主(Growth Emphasis) $H=100.00; DBH=36.00; BL=1.89;$ $BA=2.78; BD=6.52; SG=15.68$	A_2	0.074 2 (1.58)	0.342 8 (5.26)	0.029 8 (1.67)	0.001 8 (-0.10)	0.009 5 (-2.71)	0.001 0 (-0.26)	0.642 4
	B_2	0.051 4 (1.09)	0.240 2 (3.68)	0.021 3 (1.20)	-0.001 2 (-0.07)	-0.006 9 (-1.97)	0 (0)	0.306 2
③形质为主(Form Emphasis) $H=1.00; DBH=0.36; BL=189.00;$ $BA=278.00; BD=652.00; SG=15.68$	A_3	0.019 3 (0.41)	-0.106 1 (1.63)	0.003 5 (0.20)	0.005 8 (0.32)	0.001 2 (3.57)	0.003 2 (0.82)	0.444 2
	B_3	0.006 8 (0.14)	-0.038 2 (-0.59)	0.001 5 (0.08)	0.002 1 (0.12)	0.004 4 (1.26)	0 (0)	0.041 4
单性状简单直接选择		0.066 9 (1.42)	0.346 2 (5.31)	0.040 7 (2.29)	0.019 1 (1.07)	0.013 6 (3.88)	0.004 1 (1.06)	

注: A ——无约束选择; B ——使基本密度遗传进展为0的约束选择,选择强度 $i=1$ 。括号内为遗传增益的绝对值。

假设各性状表型标准差的单位变化具有同等的重要性,此时无约束指数(A_1)的遗传力较高(0.506 1),树高和通直度获得较大的遗传进展,胸径、枝角、枝粗和基本密度却低于单性状

表5 10个人选优良家系生长和材质均值和选择指数

家系	性状均值							选择指数		
	树高(m)	胸径(cm)	通直度(1~5)	枝角(1~5)	枝粗(cm)	枝数(支)	基本密度(g/cm ³)	管胞长度(mm)	B_1	A_2
12	5.00	7.22	3.13	2.99	2.85	7.54	0.408 1	2.80	7.82	384.52
13	5.12	7.18	3.57	3.17	2.79	7.36	0.374 5	2.81	7.98	384.56
16	4.94	7.72	3.26	3.28	2.99	7.11	0.379 0	2.70	7.95	398.94
19	4.74	7.51	3.00	3.76	3.04	8.52	0.378 6	2.74	7.88	387.18
25	5.05	7.37	3.54	3.28	2.91	7.45	0.394 8	2.77	8.01	391.75
27	4.79	7.35	3.35	2.96	3.07	6.34	0.432 6	2.88	7.79	392.83
32	5.09	7.16	3.45	3.35	2.79	6.48	0.391 4	2.81	8.00	383.86
43	4.92	7.46	3.64	2.99	2.87	7.73	0.381 9	2.71	7.94	396.61
52	5.09	7.52	4.18	3.50	2.93	6.51	0.386 7	2.75	8.24	402.28
79	4.92	7.90	3.44	3.10	2.72	7.43	0.378 5	2.59	8.06	411.26
CK	4.50	6.51	2.94	3.69	2.68	6.89	0.405 7	2.76	7.62	357.59

的直接选择。当对基本密度作约束选择时,枝粗发生了负向进展,而高、径生长和通直度获得了理想效果。如我们强调生长改良作为育种的主程序(这里性状的经济权重扩大 100 倍),这时的无约束指数(A_2)较为理想,指数遗传力高达 0.642 4,高、径生长和通直度获得的巨大增益可以补偿因枝角、枝粗和木材密度负向进展引起的损失。与指数 B_1 相比较,指数 B_2 的选择结果相似,但遗传力较低。当将注意力放在形质指标上时,虽然树木形质得到了改良,但高、径生长进展非常缓慢甚至发生负向进展,这不符合我们的选育目标。综观上述, B_1 和 A_2 是两个较理想的选择指数。根据这两个指数选出了 10 个优良家系,生长和材质均值以及 B_1 、 A_2 两个指数值列于表 5(见前页)。

3 问题与讨论

在纸浆材的遗传改良中,选择是最易见效的一种育种手段。一个物种经过长期的自然选择,多数性状存在着极为丰富的遗传变异,只要稍加选择就可以获得所期望的效果,如对美国南方松木材密度作中等强度的选择之后,每立方米的木材可净增 49 kg 的干物质。近 10 年来,全国已建立了相当规模的各种马尾松遗传测定林,现在大多已到 1/3~1/2 的轮伐期,这时的研究结果可以很好地用来制定纸浆材的选择育种策略。据作者几年来的研究^[2,3]发现,马尾松生长和木材性状存在着显著的种源和家系效应,具有明显的地理遗传变异规律,生长和木材性状受适度的遗传控制,具有很大的改良潜力。与生长性状相比,木材基本密度的种源效应较小,而个体间的差异较大。虽然生长和木材性状存在着显著的基因型×环境互作,但其实际意义不大。我们坚持如下的选择策略:

(1)生长和干形的改良应作为马尾松纸浆材育种的主要内容,材性改良作为其补充。在木材众多性状中,木材密度是影响木材最终产品性质最主要的内在因子,材性的改良应着力于这一性状,其它诸如管胞形态、化学组成等性状,相信能通过遗传育种获得增益的,但由于在经济上自然增长的价格无法把握,测定时又费时费财,因此可以较少考虑。分枝习性与木材重要缺陷——节的形成有关,可依据性状间的遗传相关对生长和材性进行间接选择。

(2)不同变异层次性状的选择应有所侧重。在种源水平上,由于种源间材积生长量差异非常巨大,且材积生长与木材密度呈显著的负遗传相关,因此种源水平的选择,应着重于材积生长,这时材积生长所获得的增益可以弥补在材质上的损失;在家系水平上,应将形质和材性指标包括在内,特别是树干通直度是一个非常重要的指标,改善树木干形,对提高材质能起到事半功倍之效。木材基本密度与高、径生长在家系水平上相关不显著,呈微弱的正相关至微弱的负相关,这两类特性可以并重选择,根据最终产品浆种的不同,使其基本密度处在一定水平的范围内。

(3)由于生长和材性的种源×地点互作效应实际意义较小,可考虑以气候区作为育种区,分别育种区选择造纸材最适种源区和种源,在优良种源区再选择生长和材质兼优的家系和个体,建立纸浆材良种繁育基地。

(4)多性状指数选择是生长、材质兼优种源或家系评选的理想方法。在林木选择育种中,为了充分利用各种信息来源,从多性状角度来评判所测定的遗传型,需要建立一个考虑到各性状表型和遗传型参数的综合指标,这就是选择指数问题。自 Smith-Hazel 提出了综合选择指数后,人们相继提出约束指数、最宜指数和理想进展指数等概念,使选择理论有了进一步的发展,

可以在选择其中一部分性状的同时而使另一部分性状保持不变或使其育种值按一定的改进量变化。常用的主成分分析和典范相关分析虽然考虑了性状的相互联系,却忽略了性状的不等重要性,而选择指数除具有这些方法的优点外,还考虑了各个性状的相对经济权重。与动物和作物相比,确定林木性状的权重是比较困难的。Cotterill 等^[6]曾归纳了求性状经济相对权重的三种方法,这虽与现实有一定的距离,但我们可以根据目标性状的重要程度,扩大某一性状的权重加以完善。利用选择指数可以克服某些性状在遗传上的矛盾性,向着人们所需的特定方向发展。但应注意的是构建选择指数时所考虑的性状不应过多。

参 考 文 献

- 1 Zobel B J, van Buijtenen J P. Wood variation: its causes and control. Springer-Verlag, 1989. 393.
- 2 周志春,傅玉狮,吴天林. 马尾松生长和材性的地理遗传变异及最优种源区的划定. 林业科学研究, 1993, 6(5): 556~564.
- 3 周志春,秦国峰,洪杏春,等. 马尾松生长和木材密度的种源与地点互作效应. 林业科学研究, 1994, (亚林所所庆专刊): 81~88.
- 4 荣文琛,吴天林,岳水林,等. 马尾松造纸材种源选择. 林业科学研究, 1992, 5(1): 7~13.
- 5 秦国峰,周志春,金国庆,等. 马尾松遗传参数估算和优良家系评选. 林业科学研究, 1992, 5(2): 127~133.
- 6 Cotterill P P, Jackson N. On index selection I. Method of determining economic weight. Silvae Genetica, 1985, 34: 56~63.
- 7 陈瑶生,盛志廉. 通用选择指数原理. 遗传学报, 1988, 15(3): 185~190.
- 8 周志春,秦国峰. 马尾松试验林不同测定方法的统计效果分析. 林业科技通讯, 1990, (5): 9~11.

Genetic Analysis and Combined Selection for Growth and Wood Quality of Open-pollinated Families of Masson Pine

Zhou Zhichun Jin Guoqing Zhou Shishui

Abstract Inheritance and variation of growth and wood quality were studied through 81 open-pollinated families of 9-year-old. It was found that there were significant differences between families for tree height, DBH, bole straightness, limb characteristics and wood basic density which were moderately inherited, and while marked effect of family for tracheid length was not found. The poor positive or negative genetic correlation between growth and basic density indicated that growth rate is not an accurate indicator for wood density. The growth and wood density could be manipulated indirectly by selecting bole straightness and branch size. Branch angle was a specific trait independent of other ones. Unrestricted and restricted index were effective methods for selecting fast-growing and high wood quality families. Finally, the problems on selection strategy and multi-trait selection of paper-pulp wood were discussed.

Key words masson pine, growth-wood quality, family variation, index selection

Zhou Zhichun, Assistant Professor, Jin Guoqing (The Research Institute of Subtropical Forestry, CAF Fuyang, Zhejiang 311400); Zhou Shishui (The Forestry Institute of Kaihua County, Zhejiang Province).