

油松无性系雌雄球花量变异和稳定性评价*

张华新 李军 李国锋 沈熙环

摘要 于1985~1995年在河南省卢氏县油松种子园连续观测了31个无性系的雌雄球花产量,结果表明,雌、雄球花量无性系间差异达极显著水平,两者无性系重复力在分析的6a中分别高于65.12%和86.49%。无性系雌、雄球花量与年度的交互效应亦达到极显著水平,其方差分量分别为12.03%和37.94%。由于雌、雄球花量存在大小年现象,无性系选择尚须在稳定性筛选的基础上进行。不同无性系雌、雄球花量年份稳定性差异大,所分析的31个无性系中,雌、雄球花量稳定的无性系各有20和22个,因此,选择花量大且稳定的无性系建园是可能的。此外,还就雌、雄球花量变异对球果中饱满和空籽数及种子遗传组成的影响作了讨论。

关键词 油松 种子园 无性系 雌雄球花 交互作用 稳定性

种子园无性系开花结实受遗传、生理及气候等因素的影响,不同年份和无性系间存在一定差异,影响了种子园年份间的种子产量、种子的遗传组成和遗传多样性,生产上也难于制订相应的育苗和造林规划。此外,年度间花量变异也会影响子代测定的可靠性,造成无性系选择时误选率增大。国内外在种子园管理中,重视无性系间雌雄球花量的差异,对油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)、杉木(*Cunninghamia Lanceolata* (Lamb.) Hook.)、欧洲赤松(*P. sylvestris* Linn.)和花旗松(*Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco)等树种作了较为深入的研究^[1~7],对油松和杉木等树种还作了无性系结实稳定性评价^[8~9]。当前,油松种子园正处于改建和向1.5代种子园转变的过渡阶段,生产上急需一批子代生长好且开花量适宜的无性系作为建园亲本。为此,研究不同无性系开花稳定性有现实意义,同时也为种子园的经营管理,开花大小年的合理调控和种子产量预测提供了科学依据。

1 材料和方法

1.1 种子园概况和材料调查

河南省卢氏县油松种子园地处油松中心分布区南缘,总面积27.3hm²,分4大区。无性系顺序错位排列,株行距5m×5m。平均树高6m左右。试验材料为种子园第 大区的31个无性系,于1981年定植,1984年进入开花期。在1985~1989、1992~1995年花期实测了31个无性系各4个分株的雌雄球花产量。1990和1991年调查了各无性系单株平均雌雄球花量。并根据开花年龄,把发育阶段划分为结实初期(1985~1990年)和结实盛期(1991~1995年)。统计分析时没有包括1990和1991年的材料。

1996—09—06 收稿。

张华新助理研究员(中国林业科学研究院林业研究所 北京 100091);李军,李国锋(河南省林木种苗站);沈熙环(北京林业大学)。

* 本文系林业部“八五”重点课题“油松种子园经营管理技术的研究”的部分研究内容。

1.2 统计方法

无性系雌雄球花量的统计分析模型为:

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + (\alpha\beta)_{ij} + Y_{k(j)} + e_{ijk}$$

式中: Y_{ijk} ——第 j 个年份第 i 个无性系第 k 个分株的观测值, μ ——观测值总平均; α_i ——第 i 个无性系效应值; β_j ——第 j 个年份效应值; $(\alpha\beta)_{ij}$ ——第 i 个无性系和第 j 个年份的互作效应值; $Y_{k(j)}$ ——第 j 个年份内第 k 个分株效应值; e_{ijk} ——剩余效应值。

先对各年份的误差均方作 Bartlett χ^2 同质性检验, 确定后 6 个年份的误差均方同质, 作年度联合方差分析。

无性系雌雄球花量的稳定性分析采用 Francis 的基因型分组法, Eberhart 和 Russell 提出的回归分析模型, 生产力指数 (PQI) 采用 Wricke 模型。种子园配子贡献平衡指数和无性系基因型值的计算见文献 [10]。

2 试验结果与分析

2.1 无性系雌雄球花产量的年份变化

在种子园中, 无性系雌雄球花量年份间的起伏是造成种子减产的原因之一。自 1985 年以来计算了卢氏种子园 11 个年份 31 个无性系雌雄球花量的平均数和表型变异系数, 将无性系共 155 株分为 4 类: ①高产稳定; ②高产不稳定; ③低产稳定; ④低产不稳定。在每类中各选择 1 个有代表性的无性系, 将其雌雄球花量的年份变化绘成图 1。雌雄球花量年份间呈有规律的波状变化, 大小年周期约为 4 a, 雄球花的大小年节律要比雌球花同步推后一年。在种子园结实初期雌球花量大小年不甚明显, 进入盛期后, 大小年间花量差距明显扩大。而雄球花多分布在树冠中下部生长势衰弱的枝条上, 对营养要求较低, 大小年没有雌球花那么明显。此外, 4 类无性系的雌雄球花量的年份变化也不尽相同, 表现为产量较高的无性系, 年份间的变化较大, 产量较低的年份间稍稳定。

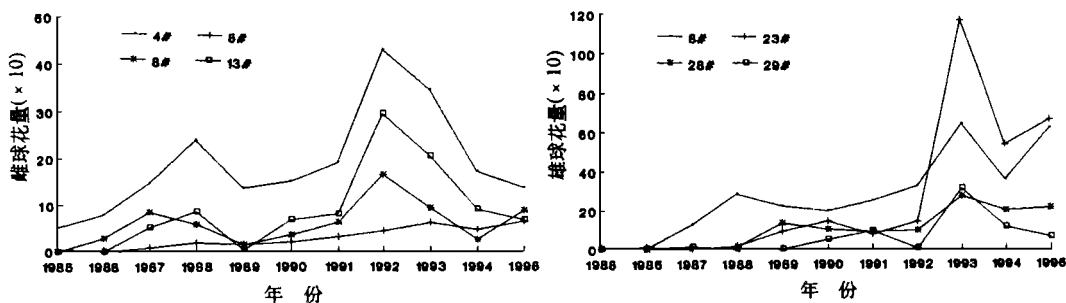


图 1 油松 4 类无性系雌雄球花量年份间变异
(雌、雄球花量单位为个, 下同)

不同年份无性系间在雌雄球花量和相对序次上存在差异, 表 1 列出了雌雄球花量在 6 a 间的遗传和表型相关系数。雌球花量在多数年份间表型相关系数达到显著和极显著水平, 其遗传相关系数比表型相关系数高出近 1 倍, 其中, 1988 ~ 1992 年的相关系数最大, 达到 0.952。雄球花量年份间遗传相关系数大于表型相关系数, 但两者差异没有雌球花量明显。可见, 尽管年份间雌雄球花量有较大波动, 但各个无性系在不同年份的序次相对稳定。

表1 雌雄球花量年份间遗传相关和表型相关

年份	雌 球 花						雄 球 花					
	1987	1988	1989	1992	1993	1994	1987	1988	1989	1992	1993	1994
1987		0.815	0.804	0.833	0.683	0.581		0.594	0.873	0.790	0.643	0.411
1988	0.562		0.834	0.952	0.796	0.741	0.442		0.304	0.547	0.465	0.383
1989	0.423	0.514		0.670	0.870	0.800	0.780	0.301		0.852	0.718	0.550
1992	0.558	0.460	0.464		0.691	0.717	0.636	0.547	0.682		0.869	0.538
1993	0.429	0.492	0.340	0.338		0.433	0.551	0.345	0.571	0.698		0.673
1994	0.356	0.288	0.346	0.346	0.404		0.309	0.232	0.369	0.401	0.555	

注:上下半角分别为遗传和表型相关系数;相关系数0.35和0.45即达到0.05和0.01显著水平。

2.2 雌雄球花量在无性系间的差异

油松种子园无性系间雌雄球花量存在极显著差异(表2)。在1987~1989和1992~1994年间,无性系雌、雄花量的重复力均大于65.12%和86.49%。历年雌球花量的遗传和表型变异系数相对平稳,而雄球花量稳定性较差。6a中雌球花量高产的无性系分别是同年低产无性系的36.5、18.3、41.5、11.4、12.3和19.1倍,其中,在1992年高产和低产无性系的差异达445个。雄球花量高产无性系分别是同年低产无性系的186.8、282.8、2220.3、369.1、1397.5和734.5倍,在1989年高产和低产的差距最大,达到2220个。图2示31个无性系在6a中雌雄球花量的差异。在不同年份无性系间雌雄球花量有不同的变异规律,雌雄球花的绝对产量,无性系间在结实初期差距较小,随后增大;而相对产量则初期较大,随后较小。可见,根据雌雄球花量选择无性系有较大的潜力。考虑结实的稳定性能增加选择的可靠性。

表2 6个年份无性系雌雄球花量变异分析

年份	雌 球 花						雄 球 花					
	平均值	变幅	CV(%)	重复力	F值	方差分量(%)	平均值	变幅	CV(%)	重复力	F值	方差分量(%)
1987	47.92	4~146	63.39	0.72	3.58	39.07	17.69	0~187	254.87	98.04	50.97	92.30
1988	75.07	13~238	61.74	0.82	5.59	53.45	29.29	0~283	218.70	87.12	7.76	62.83
1989	27.05	2~83	79.53	0.83	5.88	54.47	206.57	0~2220	246.18	95.17	20.69	82.62
1992	161.46	43~488	56.81	0.82	5.63	52.47	180.36	3~1089	140.03	93.07	14.43	77.05
1993	151.18	28~344	54.14	0.73	3.67	38.56	396.05	0~1397	87.48	95.23	20.99	82.28
1994	74.98	9~171	59.64	0.65	2.87	31.56	255.30	0~734	78.39	86.49	7.40	61.55

注:F值均达到极显著差异水平。

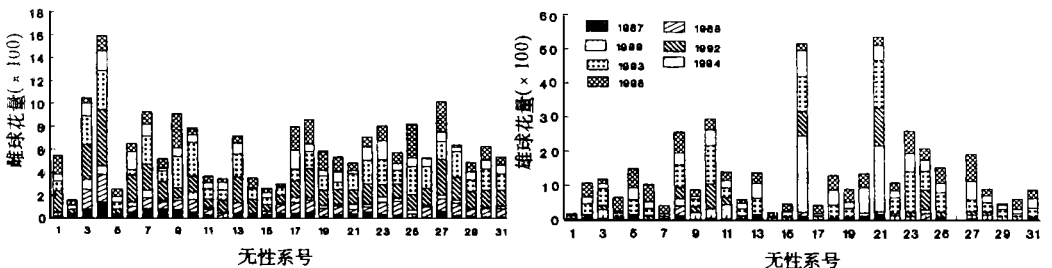


图2 31个无性系在6个年份的雌雄球花量差异

2.3 雌雄球花量在无性系内的差异

同一无性系不同分株由于所处立地、砧木、接穗和嫁接技术等的影响,雌雄球花量不尽相同,表3说明卢氏种子园6a中无性系内的雌雄球花量变异均较小,仅在1993年,无性系内分株间的差异达到显著水平,其余5a均没有显著差异,多数年份方差分量小于1%,结实盛期变异有增大的趋势。雌球花量分株间的差异要大于雄球花量。系内分株间的差异比无性系间的要小得多。可见,雌雄球花量主要受遗传控制。

表3 无性系内分株间雌雄球花量的变异分析

性 状	年 份	F 值	方差分量		4#			5#			8#			13#		
			F 值	(%)	平均	变幅	CV (%)	平均	变幅	CV (%)	平均	变幅	CV (%)	平均	变幅	CV (%)
雌球花	1987	0.38	< 1	146	85 ~ 215	34.36	5	2 ~ 9	54.77	84	56 ~ 130	35.87	52	16 ~ 100	64.41	
	1988	0.62	< 1	238	185 ~ 284	18.61	20	17 ~ 25	15.76	59	34 ~ 75	25.74	85	62 ~ 119	25.31	
	1989	1.67	< 1	75	45 ~ 110	32.99	16	7 ~ 23	37.93	15	1 ~ 28	86.61	4	2 ~ 6	47.38	
	1992	2.50	2.20	487	198 ~ 689	36.73	43	14 ~ 83	58.27	164	112 ~ 243	29.51	224	164 ~ 325	29.25	
	1993	2.95*	3.63	344	177 ~ 526	41.15	61	13 ~ 134	79.52	92	59 ~ 181	55.59	203	156 ~ 238	15.23	
	1994	1.38	< 1	171	84 ~ 307	50.02	46	22 ~ 72	39.17	25	4 ~ 79	123.29	89	61 ~ 126	26.69	
雄球花	1987	2.33	< 1	128	79 ~ 199	35.81	0	0 ~ 0	0	3	0 ~ 9	112.11	13	4 ~ 25	61.30	
	1988	0.26	< 1	282	166 ~ 414	36.39	18	0 ~ 73	173.68	14	0 ~ 47	136.22	0	0 ~ 0	0	
	1989	2.08	< 1	220	169 ~ 320	28.03	91	60 ~ 125	26.73	134	24 ~ 280	73.33	0	0 ~ 0	0	
	1992	0.84	< 1	324	212 ~ 549	42.36	142	50 ~ 240	47.43	95	47 ~ 167	46.32	3	0 ~ 11	176.41	
	1993	3.36*	1.26	640	373 ~ 965	41.16	1162	862 ~ 1657	26.05	272	118 ~ 506	57.81	309	124 ~ 540	49.02	
	1994	0.69	< 1	355	153 ~ 556	43.52	532	273 ~ 945	52.04	198	82 ~ 320	44.45	111	84 ~ 145	22.26	

注: * 为 0.05 显著水平, ** 为 0.01 显著水平, 下同。

2.4 无性系雌雄球花量与年份变异分析和稳定性评价

2.4.1 变异分析 表4示雌雄球花量在无性系间、年份间、无性系×年份互作、年份内分株间的差异均达到显著或极显著水平,其中,雌球花量无性系间、年份间、无性系×年份互作的方差分量分别为17.78%、33.32%和12.03%,雄球花量各为27.92%、17.30%和37.94%,与雌球花相比,雄球花量无性系×年份互作效应的方差分量更大。在此基础上作稳定性参数估算方差

表4 31个无性系雌雄球花量方差分析和稳定性参数估算方差分析

性状	变异来源	自由度	均 方	方差分量 (%)	变异来源	自由度	均 方
雌球花	无性系	30	45 294.89**	17.78	无性系	30	11 323.72**
	年度	5	373 795.20**	33.32	年度+ (无性系×年度)	155	4 809.65**
	无性系×年度	150	7 420.05**	12.03	年度(线性)	1	467 243.80**
	年度内重复	18	7 025.72**	1.41	无性系×年度(线性)	30	3 926.66**
花机误		540	3 148.99	35.47	合并离差	124	1 294.01**
					合并误差	558	787.25
雄球花	无性系	30	975 758.30**	27.92	无性系	30	243 939.60**
	年度	5	2 532 208.01**	17.30	年度+ (无性系×年度)	155	67 783.81**
	无性系×年度	150	195 766.10**	37.94	年度(线性)	1	3 165 260.01**
	年度内重复	18	35 334.45**	0.45	无性系×年度(线性)	30	72 129.66**
花机误		540	19 079.57	16.39	合并离差	124	41 752.70**
					合并误差	558	4 769.89

分析(表4),结果雌雄球花量无性系间、年份+(无性系×年份)、年份(线性)效应和无性系×年份(线性)互作效应均达到了显著或极显著水平,表明无性系雌雄球花量回归系数间存在显著差异,即不同无性系对年份环境指数的反应是不一致的。

2.4.2 稳定性评价 各无性系在不同年份的环境适应性参数 b_i (回归系数)和无性系稳定性参数 S_{di}^2 见表5。不同无性系雌雄球花量 b_i 和合并离差有极显著差异,说明无性系间年份稳定性存在很大差异。进一步检验各无性系 b_i 与1及 S_{di}^2 与0之间的差异显著性,并根据 b_i 和 S_{di}^2 对31个无性系开花稳定性作出评价。在31个无性系中,雌雄球花量稳定的无性系各有20和22个,分别占65%和71%,多数无性系雌雄球花量的遗传分量占表型值的比值相对稳定,有关参数的变动主要由无性系×年份(线性)回归所决定。

表5 31个无性系年份稳定性差异及综合评价

无性系	雌球花			雄球花			雌球花			雄球花		
	b_i	$S_{di}^2 \times 100$	类别	b_i	$S_{di}^2 \times 100$	类别	平均值	PQI	名次	平均值	PQI	名次
1	1.0313	2.27		0.1948	-42.17		63.38	-0.5873	24	23.21	-1.5003	29
2	0.2254*	-7.09		0.7543	-27.57		19.58	-1.5702	31	108.75	-0.6863	18
3	1.6492*	0.91		1.1473	21.50		167.17	1.7436	2	175.29	-0.0532	11
4	2.6236*	15.16*		0.3491	-36.31		243.58	3.4597	1	44.08	-1.3016	26
5	0.3141*	-5.77		1.1643	24.66		31.88	-1.2947	30	154.67	-0.2494	13
6	0.7843	51.43*		0.5795	-17.38		97.21	0.1725	13	87.42	-0.8893	12
7	1.3486	-3.47		0.2010	-40.19		136.88	1.0634	3	31.88	-1.4178	28
8	0.7821	5.73		1.0381	57.42		73.25	-0.3655	19	325.04	1.3717	4
9	1.0587	46.99*		0.5272	-16.23		102.71	0.2961	11	114.75	-0.6292	17
10	1.2841	31.44*		2.6228*	391.74*		121.92	0.7274	5	435.08	2.4188	3
11	0.4733	-7.45		0.7662	69.21*		51.88	-0.8455	26	192.46	0.1102	7
12	0.7325	-5.82		0.5521	-38.38		52.63	-0.8287	25	82.96	-0.9317	21
13	1.5718	-7.48		1.2875	111.75*		109.54	0.4495	7	179.54	-0.0127	9
14	0.8384	-3.41		0.1626	-45.59		45.54	-0.9878	28	18.29	-1.5470	30
15	0.3229*	-6.10		0.3372	-27.39		38.50	-1.1459	29	45.21	-1.2909	25
16	0.3247*	-0.89		2.8933*	5340.11*		47.50	-0.9438	27	822.17	6.1020	2
17	0.5522	11.29*		0.2329	-36.81		100.42	0.2446	12	35.71	-1.3813	27
18	1.4100	6.49		1.1196	149.65*		109.33	0.4448	8	146.92	-0.3231	14
19	0.8696	-6.61		0.7166	-13.04		71.13	-0.4132	20	90.41	-0.8608	20
20	0.4972	0.66		0.7942	769.19*		69.38	-0.4525	23	159.38	-0.2046	12
21	0.8077	-2.45		3.3521*	3870.99*		71.00	-0.4160	21	851.54	6.3815	1
22	1.2588	1.07		1.1558	-6.98		105.25	0.3531	10	144.21	-0.3489	15
23	0.8114	23.08*		2.8323*	482.78*		114.54	0.5618	6	324.46	1.3662	5
24	0.6699	-1.21		1.0812	368.13*		81.71	-0.1756	17	290.42	1.0423	6
25	1.3781	15.14*		1.3928	36.18		90.42	0.0200	14	179.33	-0.0147	10
26	1.1956	-2.02		0.0001	-47.23		89.17	-0.0081	15	2.50	-1.6973	31
27	1.6046*	21.95*		1.0271	204.80*		126.88	0.8388	4	189.46	0.0817	8
28	1.5173	1.34		0.7232	-44.66		105.88	0.3672	9	119.38	-0.5852	16
29	0.8981	-5.92		0.7112	14.11		69.71	-0.4450	22	72.63	-1.0300	22
30	1.2327	-5.30		0.4731	-27.01		87.38	-0.0483	16	54.33	-1.2041	24
31	0.9317	-6.86		0.8103	19.38		80.00	-0.2139	18	105.75	-0.7149	19

注:表中“类别”项内 为稳定性; 为对环境敏感,适应优良环境; 为预测可靠性和稳定性差。

2.4.3 产量和稳定性的联合选择 由于无性系间雌雄球花量稳定性存在差异, 因而选择无性系时, 必须考虑这种差异, 并在无性系开花量稳定性分析的基础上, 对无性系花量高低和稳定性好坏进行比较(表 5)。对于雌球花, 以产量高和年份稳定性好为入选标准, 当入选率为 25% 时, 有 7#、17#、18#、22#、24#、26#、28#、31# 等 8 个结实多且稳定性高的无性系($\bar{X} > 80$) 入选, 选择增益可达 12.78%。而雄球花则以产量适中和年份稳定性高为宜, 当入选率为 35% 时, 有 2#、3#、5#、6#、8#、11#、19#、22#、25#、28#、31# 等 11 个花量适中和稳定性高的无性系($85 < X < 330$) 入选。由于 31 个无性系开花量与其子代生长不存在显著相关($r = 0.323, r_s = 0.146$), 因此选择子代生长快和开花量多而稳定的无性系是可能的。Byram^[7] 在对火炬松种子园亲本雌花量与子代生长关系的研究也得出了同样的结论($r = 0.054 \sim 0.399$)。

3 讨 论

3.1 雄花量年度差异对球果中饱籽数和空籽数的影响

由于油松种子园无性系雄球花量的年度差异, 不同年份配子产量不一致, 球果性状也会发生变化。1995 年花期结束后第 10 天, 采集了卢氏种子园 5 个区组中 6、8、10、12 和 14 龄嫁接植株的雌球果, 镜检珠孔和珠心内捕获的花粉粒数。6~14 龄的球果平均每个珠孔分别捕获 1.09、2.47、2.75、3.78 和 5.88 粒花粉, 最终到达珠心的花粉相应为 1.05、1.50、2.37、2.27 和 2.76 粒。可见, 种子园结实初期, 由于雄配子产量低, 雌球花接受的花粉较少, 因而球果产籽率也较低。随后, 雄配子量增加幅度很大, 雌球花的受粉状况得到改善, 球果中饱满种子量也随之增加。图 3 是 14 个无性系单位球果饱籽数和空籽数的年度变化情况。在结实初期各无性系单位球果中的饱籽数较少, 最多时也仅有 21.63 粒, 1986~1989 年间无性系平均饱籽数分别为 9.11、4.94、15.53 和 8.07, 年份间有一定波动, 并且这种波动与雄球花量的年份间波动是一致的。当种子园进入结实盛期后, 随着雄球花量的增加, 单位球果的饱籽数显著提高, 最高的无性系单位球果的饱籽数达到 42 个, 结实盛期单位球果饱籽数比初期时增加 2.76 倍。球果空籽数年份间的变化情况与饱籽数相似, 6 个年份球果中空籽数无性系平均为 2.71、2.52、4.91、2.54、8.69 和 5.90 个, 球果中空籽数随饱籽数增加而上升, 这与自交机会相应增加有关。无性系饱籽数和空籽数年份间变化的稳定性较差(表 6), 除少数年份间相关系数达到显著或极显著水平外, 多数年份间相关系数很小, 甚至不少年份间呈负相关。由于雄球花量在不同年份间变化较大, 受粉状况的差异不仅存在于无性系间, 也存在于同一无性系不同年份间。此外, 不同年

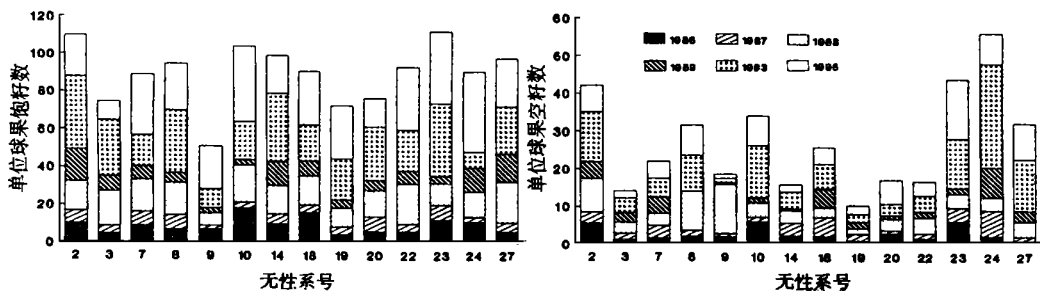


图 3 无性系球果饱籽数和空籽数的年份变化

份花期气候条件和花粉生活力的差异也是造成球果中饱籽数和空籽数变化的重要原因。

表 6 球果中饱籽数和空籽数年度间相关

年度间	饱 籽 数			空 籽 数		
	表型	遗传	秩次	表型	遗传	秩次
1986 ~ 1987	0.021	- 0.168	0.095	0.093	0.071	0.187
1986 ~ 1988	0.134	0.052	- 0.099	0.041	0.149	0.152
1986 ~ 1989	0.026	- 0.062	- 0.042	- 0.038	- 0.029	- 0.077
1986 ~ 1993	0.012	- 0.113	- 0.055	0.186	0.399*	0.371
1986 ~ 1995	0.303	0.675* *	0.446*	0.378	0.651* *	0.389*
1987 ~ 1988	0.048	0.140	0.081	- 0.144	- 0.367	- 0.424*
1987 ~ 1989	0.053	0.069	0.112	0.449*	0.911* *	0.631* *
1987 ~ 1993	0.323	0.847* *	0.684* *	0.248	0.722* *	0.429*
1987 ~ 1995	0.012	- 0.270	- 0.235	0.107	0.256	0.231
1988 ~ 1989	0.156	0.413*	0.358	- 0.168	- 0.309	- 0.350
1988 ~ 1993	0.024	0.290	0.103	0.003	- 0.072	0.262
1988 ~ 1995	0.053	0.001	0.024	- 0.052	- 0.067	0.231
1989 ~ 1993	0.076	0.259	0.169	0.303	0.722* *	0.437*
1989 ~ 1995	- 0.054	- 0.179	- 0.244	0.087	0.140	0.266
1993 ~ 1995	- 0.227	- 0.423*	- 0.437*	0.332	0.725* *	0.820* *

3.2 种子园雌雄花量年份变化与子代遗传组成的关系

在不同年份无性系间雌雄配子量存在一定差异, 种子园内无性系间的交配机率不相等, 子代的遗传组成也不尽相同^[6]。图 4 是油松种子园不同年份雌雄球花量相同贡献率时无性系比例差异, 雄球花量的贡献率年度间变异极大, 1987 ~ 1989 和 1992 ~ 1995 年间分别由 5%、6%、5%、11%、22%、23% 和 29% 的无性系贡献了全园 50% 的雄球花, 变异系数为 64.36%。与此相比, 雌花量年度间的变异相对平稳, 7 个年份各由 29%、31%、23%、31%、31%、29%、26% 的无性系贡献了 50% 的雌球花, 变异系数仅为 9.87%。为确切了解各年份无性系间雌雄球花量差异对种子园配子库的影响, 把卢氏种子园 7a 无性系雌雄球花量的频率分布绘成图 5, 并结合配子贡献平衡指数, 定量阐述年份间雌雄球花量差异对种子园子代遗传组成的影响, 该种子园在不同年份各无性系非等量贡献时的曲线与等量贡献时有明显偏差。1987 ~ 1989 和 1992 ~ 1995 年的雌雄球花量平衡指数见表 7。由雌球花量估算的平衡指数年份间变异系数为 6.45%, 大年(1988 和 1992 年)的平衡指数稍高, 以花量总和计算的平衡指数分别为 0.584 6 和 0.669 9, 以平均值计算的相应为 0.686 5 和 0.714 8, 大年过后的次年, 平衡指数也较高, 而头年的平衡指数较低。雄球花平衡指数年份间的差异要大于雌球花, 变异系数为 51.12%, 结实初期平衡指数很小, 随年龄增加逐渐增大。以上分析可以得出, 大年比平年和小年所产种子有更宽的遗传基础。Matziris 和 El-Kassaby 等^[4-6]在对黑松和西加云杉种子园花量变异的研究中也得出了相似的结论。不同年份无性系间雌雄球花量的显著差异引起的少数无性系垄断配子的现象, 势必会影响种子的遗传品质和增益(表 7)。在同一年份, 种子园子代的平均基因型值均小于亲本平均基因型值, 平均增益下降 15%。在不同年份, 随树龄增加, 无性系配子贡献平衡性逐渐得到改善, 其子代平均基因型值也逐步提高。此外还发现, 在结实初期和盛期大年收获的种子平均基因型值较高, 这跟大年时各无性系配子贡献相对均衡有关。在卢氏种子园, 各年份个别无性系对种子园的花粉垄断是影响子代基因型值的主要因素, 因此, 为消除不同年份

无性系间花粉量的悬殊差异, 对种子园进行辅助授粉是必要的。

表 7 无性系配子贡献差异和亲子代树高平均基因型值

(单位: cm)

年 份	平衡指数				基因型值			
	雌球花		雄球花		亲本		子代	
	总和	平均	总和	平均	总和	平均	总和	平均
1987	0.593 4	0.664 9	0.123 3	0.141 0	65.72	65.72	46.51	43.32
1988	0.584 6	0.686 5	0.184 0	0.186 0	65.17	65.17	49.46	50.69
1989	0.383 8	0.583 0	0.195 0	0.204 6	65.18	65.18	56.58	45.83
1992	0.669 9	0.714 8	0.545 6	0.407 9	64.79	64.79	56.23	55.38
1993	0.616 4	0.699 3	0.592 8	0.562 0	65.85	65.85	52.37	49.45
1994	0.605 1	0.681 5	0.583 5	0.574 7	64.99	64.99	54.43	52.88
1995	0.608 6	0.622 8	0.600 6	0.673 4	65.15	65.15	57.19	56.47

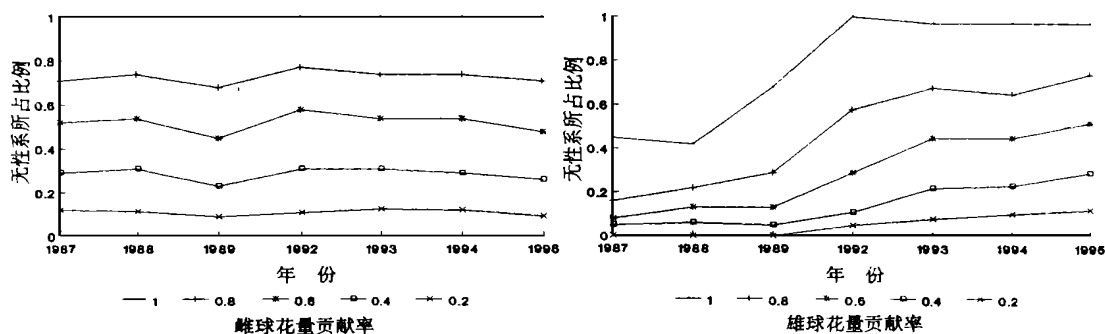


图 4 雌雄球花量相同贡献率时无性系比例的年度差异

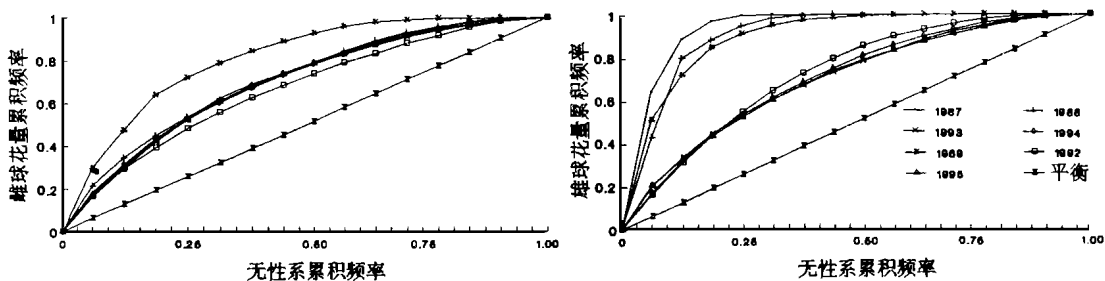


图 5 不同年份无性系雌雄球花量频率分布情况

4 结 论

(1) 卢氏种子园大小年周期大致为 4 a。结实初期雌球花大小年不明显, 进入盛期, 大小年花量差距扩大; 产量较高的无性系年份间的变化一般较大, 较低的年份稳定性稍好。雄球花大小年开花现象没有雌球花明显。

(2) 无性系间雌雄球花量有极显著差异, 这种差异丰年大于欠年, 盛期大于初期。6 a 中雌雄球花量无性系重复力分别高于 65.12% 和 86.49%。在所有观测年份中, 同一年中雌雄球花高产的无性系分别是低产无性系的 11.4~41.5 倍和 186.8~2 220.3 倍。

(3) 在无性系内分株间,雌雄球花量差异较小,年份间变异不尽相同,多数年份差异未达到显著水平。雌球花量分株间的差异大于雄球花量,雌雄花量这种差异在盛期呈增大趋势。

(4) 无性系雌雄球花量 \times 年度互作效应达到极显著水平,两者的方差分量分别为12.03%和37.94%。在31个无性系中,雌雄球花量稳定的无性系各有20和22个。雌、雄球花分别以产量高和年份稳定性好,及产量适中和稳定性好为入选标准,各选出8个雌球花稳定性好产量高($X > 80$)及雄球花稳定性好和花量适中($85 < X < 330$)的无性系。用这些无性系建园,可以达到稳定高产的目的。

(5) 球果饱籽数和空籽数的年份波动与雄球花量的年份波动是一致的。结实初期单位球果饱籽数较少,随雄球花量的增加,单位球果饱籽数和空籽数也随之增加。进入结实盛期,花粉不足的矛盾得到缓和,花期中气候状况和花粉生活力就成为球果性状年度间不稳定的原因。

(6) 在大小年无性系间雌雄花量、交配几率和配子贡献存在一定差异,影响了子代的遗传组成。雌花在大年内平衡指数稍高,小年较低。雄球花配子平衡指数年份间的差异较雌球花大,在结实初期平衡指数很小,随年龄逐渐增加。对现有种子园可通过辅助授粉和树体修剪来调节无性系配子贡献率,以减少大小年对子代遗传组成的影响。

参 考 文 献

- 1 沈熙环,匡汉辉,张华新,等.提高油松种子园产量和品质的若干对策.见:沈熙环主编.种子园技术.北京:北京科学技术出版社,1992.169~176.
- 2 陈晓阳,沈熙环,等.四个杉木种子园的花量和种子产量的观测和分析.北京林业大学学报,1995,18(1):38~45.
- 3 Brown I R. Flowering and seed production in grafted clones of scots pine. *Silvae Genetica*, 1971, 20: 121~132.
- 4 El-Kassaby Y A, Reynolds S. Reproductive phenology, parental balance and supplemental mass pollination in a sitka spruce seed orchard. *For. Ecol. Manag.*, 1990, 31: 45~54.
- 5 Matziris D. Variation in cone production in a clonal seed orchard of black pine. *Sil. Genet.*, 1993, 42(2~3): 136~141.
- 6 Schmidting R C. Genetic variation in fruitfulness in a loblolly pine seed orchard. *Sil. Genet.*, 1983, 32(3~4): 76~80.
- 7 Byram T D, Lowe W J, McGriff J A. Clonal and annual variation in cone production in loblolly pine seed orchards. *For. Sci.*, 1986, 32(4): 1067~1073.
- 8 李悦,沈熙环,李继钢,等.油松无性系再选择及去劣疏伐.见:沈熙环主编.种子园优质高产技术.北京:中国林业出版社,1994,84~92.
- 9 梁一池.杉木种子园无性系结实稳定性分析.见:沈熙环主编.种子园优质高产技术.北京:中国林业出版社,1994,154~158.
- 10 陈晓阳,黄智慧.杉木无性系开花物候对种子园种子遗传组成影响的数量分析.北京林业大学学报,1996,17(3):1~9.

The Clonal Variation of Female and Male Strobilus Production and Evaluation of Stability for *Pinus tabulaeformis* Carr.

Zhang Huaxin Li Jun Li Guofeng Shen Xihuan

Abstract The successive observations on the female and male strobilus production in *Pinus tabulaeformis* Carr. seed orchard, located in Lushi County, Henan Province, were carried out during 1985 ~ 1995. There was a fluctuation in female and male strobilus production with about a 4-year-cycle, and the fluctuations of cone with filled seeds among the years coincided with the male strobilus production, the variations of the cones with filled and emptied seeds did not tend to be stable until abundant cone production. There were significant differences for strobilus production between clones, clonal repeatability of female and male strobilus production over the years were all over 65.12% and 86.49% respectively, greater differences for strobilus production in a seed year than alean year, and in abundant cone period than initial period, and smaller differences between ramets within clone. The interactive effects of different clone and year for female and male strobilus production were significant, and variance components of interactive effects for female and male strobilus production were 12.03% and 37.94% respectively. 20 clones of stable production for female strobilus and 22 for male were selected from 31 clones.

Key words *Pinus tabulaeformis* Carr. seed orchard clone female and male strobilus interaction stability

Zhang Huaxin, Assistant Professor (The Research Institute of Forestry, CAF Beijing 100091); Li Jun, Li Guofeng (Forest Seed and Seedling Station of Henan Province); Shen Xihuan (Beijing Forestry University).