

文章编号: 1001-1498(2000) 05-0505-07

# 油松雌球果发育对枝条生长的影响

张华新

(中国林业科学研究院 林业研究所, 北京 100091)

**摘要:** 通过对油松种子园无性系生殖生长和营养生长协调关系的研究, 发现多数无性系 2 年生球果的发育对 2 次芽数、2 次顶芽长及侧枝数和当年雌球花芽的分化无显著影响; 但 2 年生球果发育降低当年顶枝生长量, 增加侧潜芽数; 不同无性系当年生顶枝长、侧枝总长和 2 次顶芽长差异显著, 而 2 次芽数、侧枝数和侧潜芽数则差异不明显。母枝总干质量和枝条类型对当年生总干质量的直接通径系数分别为 1.234 2 和 0.440 0, 对多元决定系数的直接因子贡献各为 0.786 0 和 0.349 6, 可见生殖枝的当年生干物质积累比营养枝稍多, 生殖枝中茎、针叶和 1 年生球果当年生干物质积累与营养枝的同等器官比例基本相仿; 2 年生球果的发育因降低了树体的营养水平, 从而引起结实大小年。此外, 还就合理采样、雌球果发育对树体营养生长的影响等作了进一步讨论。

**关键词:** 油松; 无性系; 生殖生长; 营养生长; 雌球花; 通径分析

中图分类号: S722.8+3 文献标识码: A

油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.) 雌球花(果)从原基分化至发育成熟需 2 a, 1 年生雌球花(果)和 2 年生球果在同一树体可同存 5~6 个月, 营养生长和生殖生长的矛盾突出, 开花结实大小年明显, 雌球花和 1 年生球果败育相当严重, 影响了油松种子园生产潜力的发挥<sup>[1,2]</sup>。因此, 研究和掌握油松生殖生长和营养生长之间的关系及其相互影响, 是油松种子园管理中一个亟待解决的问题。近几年, 国外在种子园研究中对生殖生长和营养生长的相互矛盾和协调做了初步工作, 认为母枝上着生雌球果并不直接影响枝条翌年的营养生长<sup>[3]</sup>。国内在种子园研究中通过施肥来减低丰歉年的产量差异, 但对树体营养生长和生殖生长的矛盾和相互关系缺乏合理的试验和解释<sup>[4]</sup>。本项研究从生殖生长对营养生长的影响着手, 揭示油松球果发育和枝条营养生长之间的矛盾和关系, 以便采取合理的营养调节和树体管理措施, 控制树体生长和促进结实, 达到油松种子园优质、高产的经营目的。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料和采样方法

试验于 1995 年和 1997 年的秋季在内蒙古自治区宁城县黑里河林场大坝沟种子园进行, 选择 1979 年定植有代表性的 6 个无性系作试材。样枝为 2 年生母枝和母枝上生长的当年生枝条。其中, 生殖枝即母枝上着生雌球果者, 营养枝则相反。从 6 个无性系分别采集 122 个枝条, 其中生殖枝平均 67 个, 营养枝 55 个, 成对的 47 个, 由于同一母枝营养枝和生殖枝成对存在的数量有限, 作为补充也采集了一部分来自不同母枝的营养枝和生殖枝(表 1)。因 2 a 材料的分

收稿日期: 1999-06-16

基金项目: 国家林业局重点课题“油松种子园经营管理技术研究”(920101)的部分内容

作者简介: 张华新(1962-), 男, 浙江慈溪人, 副研究员, 遗传育种学博士。

析结果接近,文章分析数据以 1997 年材料为主。

对两种枝条类型分别记录:(1)1年生和2年生球果数、鲜质量和干质量。因2年生球果的大部分干物质积累发生在第2年,故被划归当年生长中。1年生球果平均干质量小于0.4g,小于当年生总干质量的3%,不会影响研究结果的精确性;(2)2年生和当年生枝条长、粗、鲜质量和干质量;(3)2年生枝条和当年生顶枝针叶数、针叶总长、均长、鲜质量、干质量;(4)当年生侧枝数、侧枝总长、枝鲜质量和干质量,针叶数、总长、鲜质量、干质量,侧枝总鲜质量和总干质量;(5)当年生枝和2年生枝总干质量;(6)2次芽数、2次顶芽长。

于1998年7月3日,对其中的1号和2号2个无性系分别选择5个样枝,在7:00~19:00每隔2h用Li-6200便携式光合作用分析仪测定样枝上营养枝和生殖枝当年生针叶净光合速率。

## 1.2 研究方法

应用 $t$ 检验测定营养枝和生殖枝当年生性状的差异。应用多元数量化模型测定当年生性状与2年生性状的线性回归关系。随后用逐步回归和通径分析对变量进行双重筛选,最后对主要因子作通径分析,其中因子贡献即各分量对总决定度的相对贡献值。

$$\text{直接贡献值: } DC_i = P_{ij}^2 / (P_{ij}^2 + |P_{iy}r_{ij}P_{jy}|)$$

$$\text{间接贡献值: } IC_{ij} = P_{iy}r_{ij}P_{jy} / (P_{iy}^2 + |P_{iy}r_{ij}P_{jy}|)$$

式中, $P$ 为通径系数, $r$ 为相关系数。

## 2 结果与分析

### 2.1 营养枝和生殖枝当年生性状间的差异

从表2可见,只有9号无性系营养枝与生殖枝的1年生球果数、球果干质量存在极显著差异,其营养枝平均着生了2.08个雌球花,且12个营养枝中仅1个未着生雌球花。相反,其生殖

表2 6个无性系营养枝和生殖枝间当年生性状 $t$ 检验结果

无性系	样枝		结果枝/根	1年生球果数		1年生球果干质量		侧枝数		2次芽数	
	类型	数量/根		平均/个	$t$ 值	平均/g	$t$ 值	平均/根	$t$ 值	平均/个	$t$ 值
9	R	14	2	0.14		0.04		2.57		2.86	
	G	12	11	2.08	7.41**	0.59	5.72**	2.92	0.93	3.33	0.87
1	R	18	11	1.01		0.33		2.95		2.37	
	G	10	5	0.90	0.24	0.31	0.11	3.36	0.74	2.82	0.82
10	R	14	11	1.86		0.50		2.86		2.29	
	G	14	14	1.86	0	0.53	0.20	2.93	0.23	2.65	0.98
2	R	6	4	0.67		0.17		3.50		2.33	
	G	6	5	2.17	1.39	0.73	2.63*	3.33	0.35	3.01	1.01
3	R	11	8	1.01		0.23		2.73		3.45	
	G	10	7	1.31	0.67	0.34	0.92	2.40	0.61	3.02	0.53
5	R	3	1	0.67		0.17					
	G	2	1	0.51	0.18	0.10	0.29				

表1 6个无性系样枝类型和数量

无性系	枝条类型	枝条数量/根			
		母枝	顶枝	侧枝	2次芽
9	R	14	14	36	40
	G	12	12	36	36
1	R	19	19	56	45
	G	11	11	37	31
10	R	14	14	40	32
	G	14	14	41	37
2	R	6	6	21	14
	G	6	6	20	18
3	R	11	11	30	38
	G	10	10	24	30
5	R	3	3	14	13
	G	2	2	9	6
总和	R	67	67	197	182
	G	55	55	167	158

注:R——生殖枝,G——营养枝。

枝平均只有 0.14 个雌球花, 14 个生殖枝竟有 12 个未着生雌球花。这说明多数无性系母枝上球果的发育对翌年雌球花的分化没有引起不良影响, 基因型对雌球花分化有一定影响, 但不是主要因素。此外, 5 个无性系营养枝与生殖枝间侧枝总数和 2 次芽数也没有显著差异, 说明不同无性系产生结果母枝的能力相近。

## 2.2 当年生侧枝、2 次生长与母枝性状间的回归分析

顶枝长、侧枝总长、侧枝总数、侧潜芽和 2 次芽数、2 次顶芽长等是描述当年生长的主要性状。从表 3 可见, 2 次芽数与枝条类型、母枝干质量线性回归关系显著, 各自的偏回归系数和偏相关系数均极显著; 1 年生侧枝总数与枝条类型、母枝总干质量也存在显著的线性回归关系; 1 年生顶枝长与基因型、2 年生球果干质量、母枝粗、母枝总干质量也有显著的线性回归关系, 说明母枝越粗和干质量越大, 1 年生顶枝就越长, 而母枝结果越多, 顶枝则越短, 但由于单位枝的结果数一般以 5 个为上限, 因而实际作用并不明显; 1 年生侧枝总长与不同基因型、2 年生球果干质量、母枝粗、母枝针叶总长和母枝总干质量的线性回归关系极显著; 2 次顶芽长与母枝粗、母枝上针叶均长、母枝针叶平均干质量等也存在显著的线性回归关系。同时还从表 3 可以看出, 2 年生球果对 2 次芽数、2 次顶芽长及侧枝数的影响不明显, 与 1 年生顶枝长的偏回归系数和偏相关系数均为负数, 与侧潜芽的偏回归系数和偏相关系数呈正数, 故 2 年生球果增加可使 1 年生顶枝生长量降低, 使侧潜芽增加。但 2 年生球果的发育并不是简单地取代侧潜芽, 相反生殖枝的侧枝总数(侧枝数与侧潜芽数之和)和 2 年生球果数两者总和比营养枝更多(图 1、2)。此外, 基因型除与 1 年生顶枝长、侧枝总长和 2 次顶芽长有显著的线性回归关系外, 与其余 1 年生性状无明显的线性关系, 说明不同无性系 2 次芽数、侧枝数、侧潜芽数没有明显差异。

表 3 油松母枝性状对 1 年生性状的逐步回归分析

因变量	自变量 (母枝性状)										复相关系数
	枝型	基因型	球果数	枝粗	枝干质量	针叶总长	针叶干质量	针叶均长	针叶均质量	母枝总干质量	
2 次芽数	- 0.53	ns	ns	1.72	0.19	- 0.01	ns	ns	ns	ns	0.654
	- 0.24	ns	ns	0.15	0.22	- 0.16	ns	ns	ns	ns	
侧枝数	- 0.31	ns	ns	ns	ns	ns	0.11	ns	ns	0.08	0.769
	- 0.21	ns	ns	ns	ns	ns	0.14	ns	ns	0.19	
侧潜芽	0.23	ns	0.01	ns	ns	0.01	- 0.12	ns	ns	ns	0.661
	0.18	ns	0.23	ns	ns	0.23	- 0.29	ns	ns	ns	
顶枝长	ns	5.68	- 0.08	6.70	ns	- 0.01	ns	ns	ns	0.84	0.837
	ns	0.45	- 0.25	0.17	ns	- 0.15	ns	ns	ns	0.46	
侧枝总长	- 2.67	- 2.89	- 0.11	11.39	ns	- 0.01	ns	ns	ns	1.58	0.902
	- 0.16	- 0.33	- 0.16	0.22	ns	- 0.24	ns	ns	ns	0.58	
2 次顶芽长	- 0.13	0.53	ns	1.05	ns	ns	ns	- 0.12	6.49	0.02	0.634
	- 0.13	0.41	ns	0.22	ns	ns	ns	- 0.25	0.18	0.10	

注: 性状的上行是偏回归系数, 下行是偏相关系数, 未标 ns 者均达到显著水平。

## 2.3 母枝对当年生枝条干物质积累和分配的影响

经过逐步回归和通径分析双重筛选后, 对主要性状作通径分析(表 4), 母枝总干质量、枝条类型、基因型、针叶数和 2 年生球果干质量是影响当年生长的 5 个最重要因子, 当年生长的总干质量与母枝总干质量、枝条类型的线性回归关系极显著, 偏回归系数为正数, 从通径分析结果也可以看出, 母枝总干质量和枝条类型对当年生总干质量的直接通径系数分别为 1.234 2 和 0.140 0, 两者对总决定度的直接贡献值分别为 0.786 0 和 0.349 6。表明生殖枝当年生干质量积

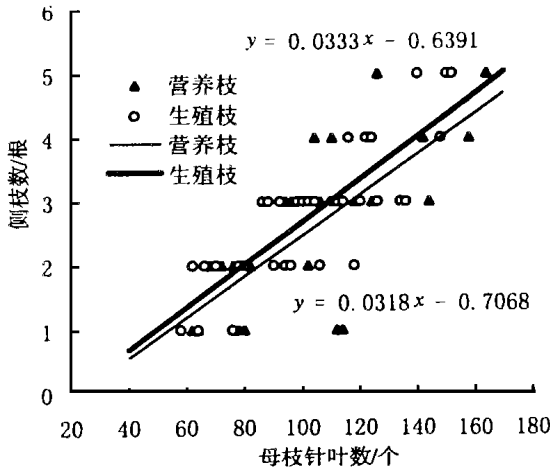


图 1 母枝针叶数与侧枝数的回归关系

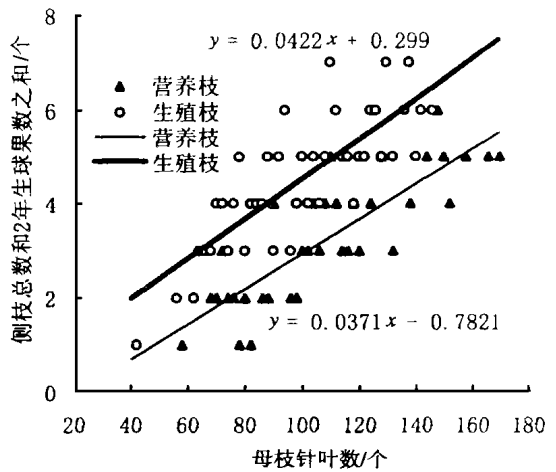


图 2 母枝针叶数与侧枝总数(侧枝数和侧潜芽数之和)和 2 年生球果数的回归关系

累比营养枝更多。同样,2年生球果干质量对顶枝干质量的直接通径系数为-0.068 1,2年生球果数对侧枝干质量的直接通径系数为-0.114 3,2年生球果干质量对1年生总干质量的直接通径系数为-0.113 6。它们对总决定度的直接贡献值分别为0.146 2,0.205 5和0.235 8。从回归关系看,2年生球果数或干质量与当年生总干质量、当年生顶枝和当年生侧枝生长有关但不显著。可见,2年生球果发育并没有显著降低当年生顶枝及侧枝的干物质分配和积累,相反同营养枝相比生殖枝的当年生干质量则更大,生殖枝和营养枝当年生积累的干物质分配到茎、针叶和1年生球果的比例相近(图3)。生殖枝当年生干质量积累中,2年生球果所占比例为35.18%~60.09%,而1年生球果仅占总干质量的0.09%~1.49%;营养枝中1年生球果干质量也仅占总干质量的0.27%~2.94%。对营养枝和生殖枝当年生针叶净光合速率测定结果表明,除了7:00、17:00和19:00生殖枝和营养枝上针叶的净光合速率相近外,其余时间生殖枝上针叶的光合作用能力略高于营养枝,这说明由于生殖枝2年生球果发育所需,除了优先得到养分供应以外,其枝条上的针叶的光合同化能力也不亚于营养枝,甚至要高于营养枝(图4)。

表 4 母枝性状对 1 年生顶枝干质量、侧枝干质量和 1 年生总干质量的通径分析

项目	$X_1$	$X_2$	$X_3$	$X_4$	$X_5$	$X_6$	$X_7$	$Y$
	顶 枝 干 质 量							
枝条类型( $X_1$ )	0.150 9	0.007 7	0.055 1	-0.003 9	-0.005 5	-0.161 3		0.043 0
基因型( $X_2$ )	0.392 5	0.020 0	0.143 4	0.010 1	0.014 3	0.419 7		-0.070 8
球果干质量( $X_3$ )	0.007 5	0.154 7	0.010 5	0.003 7	0.049 0	-0.296 2		
	0.014 4	0.296 6	0.020 1	0.007 1	0.093 9	0.567 9		
	-0.122 2	-0.023 8	-0.068 1	0.000 7	-0.007 0	0.244 0		0.023 7
	0.262 3	0.051 1	0.146 2	0.001 6	0.015 0	0.523 9		
母枝长( $X_4$ )	0.006 9	-0.006 8	0.000 6	-0.084 6	-0.162 2	0.645 1		0.399 0
	0.007 6	0.007 5	0.000 7	0.093 3	0.179 0	0.711 9		
针叶数( $X_5$ )	0.002 3	-0.021 0	-0.001 3	-0.038 0	-0.361 1	1.090 2		0.671 1
	0.001 5	0.013 9	0.000 9	0.025 1	0.238 5	0.720 1		
母枝总干质量( $X_6$ )	-0.018 9	-0.035 5	-0.012 9	-0.042 3	-0.304 9	1.290 8		0.876 3
	0.011 1	0.020 8	0.007 5	0.024 8	0.178 8	0.756 9		
总决定度	0.849 1							

(续表 4)

项 目	$X_1$	$X_2$	$X_3$	$X_4$	$X_5$	$X_6$	$X_7$	Y
侧 枝 干 质 量								
枝条类型( $X_1$ )	0.107 1	0.007 3	0.098 4	- 0.010 2	- 0.054 3	0.085 0	- 0.139 5	0.093 9
基因型( $X_2$ )	0.213 5	0.014 6	0.196 1	0.020 3	0.108 1	0.169 4	0.277 9	
球果数( $X_3$ )	0.006 8	0.114 6	0.008 6	0.175 7	- 0.002 7	- 0.133 9	- 0.042 5	0.126 6
针叶数( $X_4$ )	0.014 1	0.236 3	0.017 8	0.362 3	0.005 6	0.276 2	0.087 7	
针叶干质量( $X_5$ )	- 0.092 2	- 0.008 7	- 0.114 3	- 0.005 0	0.070 7	- 0.092 8	0.172 6	- 0.069 6
针叶均干质量( $X_6$ )	0.165 7	0.015 6	0.205 5	0.008 9	0.127 2	0.166 8	0.310 3	
母枝总干质量( $X_7$ )	0.001 6	- 0.030 0	- 0.000 8	- 0.671 6	0.453 7	- 0.011 2	0.942 3	0.684 2
总决定度	0.000 8	0.001 4	0.000 4	0.318 1	0.214 9	0.005 3	0.446 4	
	- 0.011 1	- 0.000 6	- 0.015 5	- 0.582 3	0.523 2	- 0.159 0	1.073 5	0.828 2
	0.004 7	0.000 3	0.006 5	0.246 2	0.221 2	0.067 2	0.453 9	
	- 0.029 0	0.048 8	- 0.033 7	- 0.023 8	0.264 6	- 0.314 4	0.507 9	0.420 3
	0.023 7	0.039 9	0.027 6	0.019 5	0.216 5	0.257 3	0.415 5	
	- 0.013 4	- 0.004 4	- 0.017 7	- 0.567 1	0.503 4	- 0.143 1	1.115 7	0.873 4
	0.005 7	0.001 8	0.007 5	0.239 8	0.212 9	0.060 5	0.471 8	
总决定度	0.848 7							
1 年 生 总 干 质 量								
枝条类型( $X_1$ )	0.140 0	0.007 5	0.092 0	- 0.002 2	- 0.004 5	- 0.154 3		0.078 4
基因型( $X_2$ )	0.349 6	0.018 6	0.229 6	0.005 8	0.011 3	0.385 2		
球果干质量( $X_3$ )	0.012 2	0.085 4	0.020 6	0.003 2	0.079 9	- 0.292 8		- 0.091 5
母枝长( $X_4$ )	0.024 7	0.173 0	0.041 6	0.006 4	0.161 6	0.592 6		
针叶数( $X_5$ )	- 0.113 4	- 0.010 0	- 0.113 6	0.000 4	- 0.005 8	0.238 3		- 0.014 5
母枝总干质量( $X_6$ )	0.235 2	0.032 1	0.235 8	0.000 9	0.011 9	0.484 1		
总决定度	0.008 4	0.005 5	0.001 0	- 0.049 1	- 0.134 2	0.616 9		0.435 4
	0.007 9	0.006 8	0.001 2	0.060 4	0.165 1	0.758 6		
	0.002 1	- 0.022 8	- 0.002 2	- 0.022 1	- 0.298 7	1.042 4		0.698 7
	0.001 5	0.016 4	0.001 6	0.015 9	0.214 9	0.749 7		
	- 0.017 5	- 0.020 3	- 0.021 5	- 0.024 5	- 0.252 8	1.234 2		0.898 1
	0.011 1	0.012 9	0.013 7	0.015 6	0.160 7	0.786 0		
总决定度	0.883 1							

注: 性状的上行是通径系数, 下行是因子贡献值。

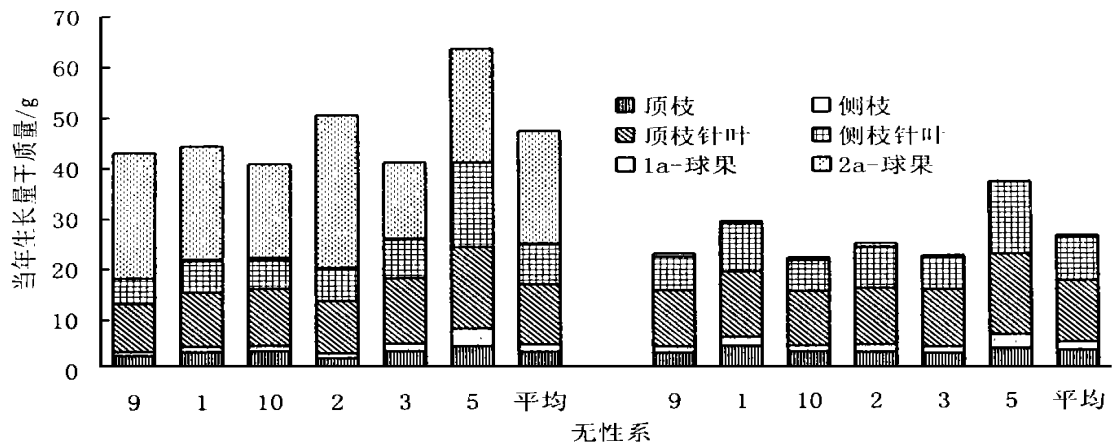


图 3 成对营养枝和生殖枝的当年生干物质积累差异

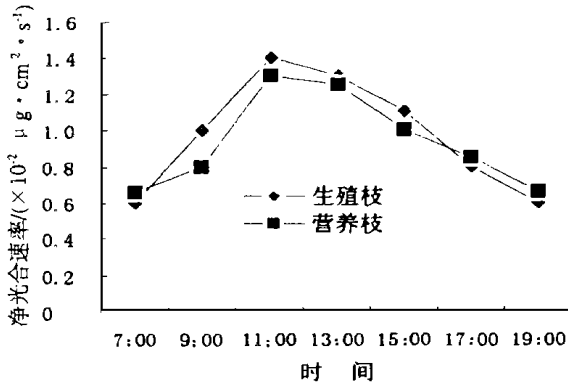


图4 生殖枝和营养枝上针叶净光合速率日变化

### 3 讨论

营养生长和生殖生长的调控对种子植物至关重要。由于不同无性系生长和结实存在遗传差异,同一无性系不同分株也因接穗、砧木和嫁接技术等存在差异,以及同株树冠轮层间明显存在的营养递度差,还有同一无性系不同年份因环境变异等有产量丰歉之分。这就决定这类研究合理抽样的重要性。采样方法因研究目的而异,为减少抽样误差,采样时分别不同无性系,均匀采集树冠各轮层不同部位相同母枝上成对着生的营养枝和生殖

枝,尽可能使比较基础一致。如单纯研究生殖生长对营养生长的影响,样枝可在树冠各个部位随机采集,若研究内容还包括一年生球果数,营养枝和生殖枝应在相同母枝上成对采集。

2年生雌球果在当年生总干质量中占35.18%~60.09%,2年生雌球果的发育增加了侧潜芽数,但侧枝总数却没有减少,其生长量也没有明显降低,相反生殖枝比营养枝当年生干物质积累更多。这可能是:(1)2年生球果使其周围枝条吸收了较多的同化物;(2)生殖枝与纯营养枝相比,对同化物有更强的竞争能力。Dick于1989年对小干松(*Pinus contorta* L.)的研究中证实,生殖枝中母枝针叶 $\text{CO}_2$ 交换率与相近的营养枝相同,表明2年生球果可能提高了枝条的光合速率<sup>[3]</sup>。

### 参考文献:

- [1] 张华新,李凤兰,沈熙环,等.油松无性系雌雄配子体的形成及胚胎发育[J].北京林业大学学报,1997,19(3):1~7.
- [2] 张华新,李军,李国峰,等.油松无性系雌雄球花量变异和稳定性评价[J].林业科学研究,1997,10(2):154~163.
- [3] Dick J M, Leakey R R B, Jarvis P G. Influence of female cones on the vegetative growth of *Pinus contorta* trees[J]. Tree Physiology, 1990, (6): 151~163.
- [4] 迟健.杉木种子园施肥研究[J].亚热带林业科技,1987,15(1):4~12.

## Influence of Female Cones on the Branch Growth of *Pinus tabulaeformis*

ZHANG Hua-xin

(Research Institute of Forestry, CAF, Beijing 100091, China)

**Abstract:** The research on the relationship between reproductive and vegetative growth of *Pinus tabulaeformis* was carried out in 1995 and 1997. Branches bearing two-year-old female cones initiated nearly same second-growing buds, lateral shoots and female strobili as vegetative branches. Neither the number nor the weight of female cones influenced the length of second-growing buds. However, the growth of current terminal shoots was reduced on female cone-bearing branches, and the number of lateral latent buds was increased. There are significant differences in current terminal shoot length, total length of lateral shoots and second-growing terminal bud length among clones, whereas no significant differences in the number of second buds, lateral shoots and lateral latent buds. The direct path coefficients of total dry weight of parent branches and types of branches to current total dry weight are 1.234 2 and 0.440 0 respectively, their direct contributions to multiple decisive coefficients 0.786 0 and 0.349 6 respectively. Branch units with two-year-old female cones produced significantly more total dry weight in the current year than vegetative branch units. Branches bearing female cones allocated between 35% and 60% of the current year's dry weight to two-year-old cones and between 0.1% and 1.5% was allocated to one-year-old female cones. Female cones therefore apparently do not reduce the photosynthetic potential of trees. However, female cones definitely reduced the nutrition of whole tree, which directly resulted in periodic yield of cones bearing on branches in seed orchard. In addition, proper sampling and the effect of growth of female cones on vegetative growth of trees were discussed.

**Key words:** *Pinus tabulaeformis*; clone; reproductive growth; vegetative growth; female cones; path analysis