

文章编号: 100F-1498(2002)06-0680-07

桉木种源苗期生长和固 N 能力的变异*

贺超英, 陈益泰

(中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400)

摘要: 1996 年秋采集桉木自然分布区四川盆地及其周边地区的 19 个产地的种子用于种源试验研究。苗期研究结果表明, 在不同种源之间, 种子性状(千粒质量、发芽率)、苗木生长性状(高径生长、分枝数、根茎比)、固 N 性状(根瘤量、固 N 酶活力、叶 N 量)和抗冻性等均存在显著或极显著的差异。不同性状变异量的相对大小和种源遗传力估计值高低顺序是: 抗冻性 > 生长性状 > 固 N 性状。苗木生长性状与固 N 性状之间存在着较高的正向遗传相关, 与抗冻性之间也有一定正相关。应用综合指数法筛选出南江、都江堰和金堂 3 个最优种源, 可供生产单位参考应用。桉木苗木大多数性状与种子产地海拔高度呈负相关, 与经度呈正相关, 而与纬度关系轻微, 呈现出以垂直变异为主、经向变异为次、纬向变异不明显的地理变异特点。

关键词: 桉木; 种源变异; 苗木生长; 固 N 能力; 抗冻性

中图分类号: S722.7 S792.14

文献标识码: A

桉木(*Alnus cremastogyne* Burkill) 是我国特有树种, 原分布于四川盆地及其周边地区。由于它速生、能结瘤固 N 改良土壤、喜水湿、适应性广及其木材的多种用途, 近些年来, 桉木已成为长江流域丘陵山地水土保持林、混交林、江湖滩地防护林和短周期工业用材林的重要造林树种。桉木原分布区面积虽然不大, 但分布区内自然环境因子变化多端, 长期自然选择和人工选择的结果使桉木产生了丰富的变异^[1]。在长江中下游地区进行桉木造林应该从何处调种最佳? 这是林业部门遇到的一个实际问题。要回答这个问题, 应该进行种源试验。国外关于桉木属植物的种源研究相当广泛而深入, 但我国桉木种源的研究报道甚少^[2-8], 为适应生态环境建设和林业产业发展的需要, 有必要加强对桉木等多功能树种的研究。本文介绍桉木种源试验苗期研究结果。

1 材料和方法

桉木参试种子采自四川盆地及其周边地区中的 19 个产地, 其地理位置列在表 1。

1996 年秋每个产地选定 1-2 片天然林或当地起源的人工林(少数为散生树), 采集 10-12 株母树(间距 50 m 以上)种子加以等量混合后代表 1 个种源。此外, 蒙自桉木(*A. nepalensis* D. Don) 和江南桉木(*A. trabeculosa* Hand. -Mazz.) 各有 1 个种源同时参加试验。

每个参试种源各数 300 粒种子, 重复 4 次, 测定千粒质量和室内发芽率。

收稿日期: 2002-06-03

基金项目: “九五”国家攻关专题“长江中下游防护林植物材料选育和培育技术研究”(96-007-02-07)

作者简介: 贺超英(1972), 男, 甘肃金昌人, 博士。

* 本文是第一作者硕士学位论文的部分内容, 经过整理修改而成, 孙海菁助研参与了数据整理, 特此致谢!

表 1 桫木种源试验采种点地理因子概况

树种	采种点	海拔/m	纬度/(°′)	经度/(°′)	树种	采种点	海拔/m	纬度/(°′)	经度/(°′)	
桫木	陕西宁强	460	32 50	106 15	桫木	湖北宣恩	930	29 59	109 23	
	甘肃文县	600	32 46	105 10		四川雅安	850	30 00	103 03	
	四川广元	460	32 27	105 52		四川峨嵋	900	29 36	103 30	
	四川平武	800	32 25	104 35		四川荣县	380	29 31	104 22	
	四川南江	550	32 21	106 52		四川石草	1 650	29 30	102 03	
	四川苍溪	500	31 45	105 56		四川石棉	1 250	29 15	102 24	
	四川达县	570	31 16	107 28		四川沐川	600	28 53	104 01	
	四川盐亭	580	31 31	105 24		四川珙县	550	28 16	104 43	
	四川都江堰	700	30 59	103 40		江南桫木	安徽黄山	350	29 49	108 21
	四川金堂	600	30 51	104 26		蒙自桫木	云南会泽	2 500	26 25	103 17
	四川邛崃	890	30 25	103 29						

大田育苗试验于 1997 年在浙江安吉进行。圃地为沙壤土,条播,随机区组设计,双行小区,重复 4 次。3 月中旬下种,6 月每小区定苗 30—40 株。在每小区标定 5 株苗木,从 4 月起至 11 月止,每月观测 1 次苗高生长量;6 月末和 9 月中分两次在每小区随机取苗 10 株,观测根系结瘤株数比例和单株瘤质量,9 月观测时每小区采根瘤混合样品 1 g,按乙炔还原法测定固 N 酶活性,同时采集小区叶片混合样品分析 N、P 含量。年底每小区随机取苗 10 株测定苗高、基径、分枝数。为了解桫木不同种源苗木的抗寒性,在 12 月中旬每种源取 10 支等径枝条,重复 3 次,切成 1 cm 长小段,分别置于 10、-10、-30 ℃ 3 种处理条件下,用 DOS-11C 型电导仪测定电导值的变化。

同年在浙江富阳进行容器育苗。以黄泥土掺沙加适量 P 肥为基质,塑料薄膜袋为容器。每种源播种 10 袋成单行小区,随机排列,重复 4 次,至 6 月每袋定苗 2 株。11 月中旬每小区取 5 株平均苗,重复 3 次,测定根、茎、叶之干质量,计算根茎比(根系干质量与茎干质量之比)和叶质量比(叶干质量占总干质量的比例)。

统计分析应用方差分析、相关分析方法,广义遗传力计算按 $1-1/F$ 公式,评定优良种源采用综合指数选择法,即:

$$I = \frac{H_1^2}{\sigma_{p_1}} \cdot X_1 + \frac{H_2^2}{\sigma_{p_2}} \cdot X_2 + \dots + \frac{H_n^2}{\sigma_{p_n}} \cdot X_n = \sum_{i=1}^n \frac{H_i^2}{\sigma_{p_i}} \cdot X_i$$

式中: I 为选择指数, $H_1^2 \dots H_n^2$ 分别为各性状的广义遗传力。 $\sigma_{p_1} \dots \sigma_{p_n}$ 分别为各性状表型方差。 $1/\sigma_{p_1} \dots 1/\sigma_{p_n}$ 分别为各性状的经济权重。

2 结果和分析

2.1 种源间苗期性状的变异

2.1.1 种子千粒重和室内发芽率 桫木各种源千粒质量平均为 0.487 g,变幅 0.345—0.681 g,种源间差异极显著。广元、金堂、平武种源千粒质量最大(≥0.6 g),最轻的是宣恩、峨嵋、邛崃 3 种源(≤0.4 g)。而江南桫木 1.424 g,蒙自桫木 0.908 g,种间差异悬殊。桫木种子平均发芽率 41.8%,种源间变幅为 17.5%—70.0%,其差异更为显著。盐亭、金堂、雅安种子发芽率最高(≥60%),都江堰、宣恩种源最差(≤20%)。蒙自桫木发芽率 30%,江南桫木仅为 2%。种子千粒质量和发芽率的差异,除了取决于采种母树、种源、物种的遗传特性之外,还与采种林

分的起源、组成、种实成熟期、采种期等有较大关系。

2.1.2 苗高生长节律 在3月中旬播种后20d左右,桫木幼苗开始出土。4-5月底,苗木高生长极其缓慢(图1)。进入6月,苗木生长显著加快,根系开始结瘤。7-8月间苗木高生长进入速生期,大多数种源在9月份达到生长高峰(仅峨

嵴种源出现在8月)。10月份高生长明显下降,11月份生长甚微,逐渐停止。桫木不同种源之间苗木高生长节律变化趋势大体一致,但种间差异较大。江南桫木的生长高峰出现在8月,10月份就基本停止生长。蒙自桫木没有明显的生长高峰。

2.1.3 苗木生长量和生物量结构 据调查分析,桫木1年生苗木苗高、地径和分枝数等生长性状在不同种源间差别极为显著(图2、表2)。都江堰和南江2个种源苗木生长最佳,比最差种源石草苗高增加43%和33%。苍溪、邛崃、雅安、宣恩种源较好,生长最差的是石草、平武、石田种源。蒙自桫木和江南桫木苗木生长量远远不如桫木,苗高不及桫木平均值的1/2和1/3,地径也低于桫木。

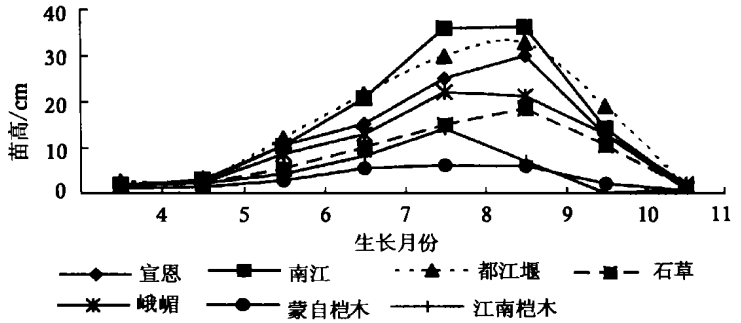


图1 几种桫木苗期高生长节律

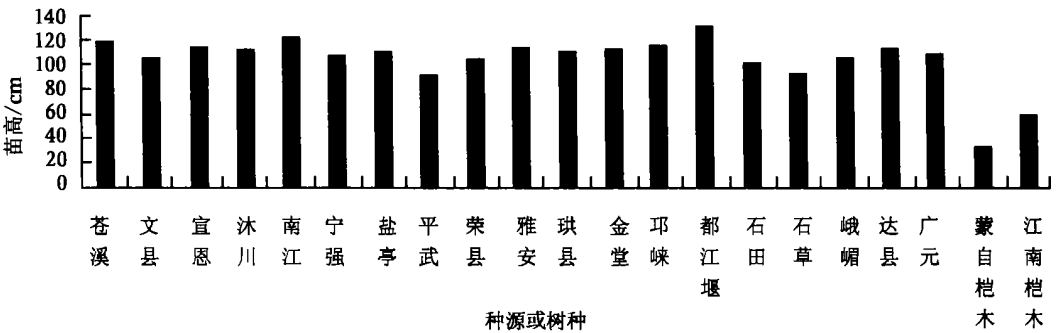


图2 桫木各种源(或种)苗高生长

表2 桫木种源及江南桫木、蒙自桫木苗木生长表现及变量分析

性状	桫木			江南桫木	蒙自桫木
	平均值	变幅	F 值	平均值	平均值
高生长/cm	110.3	91.7-131	3.97**	33.5	58.6
地径/mm	7.9	6.6-9.4	2.83**	5.0	7.4
分枝数/个	2.7	2.2-3.4	3.13**	1.7	1.1
根茎比	0.96	0.78-1.08	3.04**	1.54	1.07
叶质量比	0.26	0.23-0.29	3.14**	0.19	0.28

注:表中**号示0.01水平差异显著。

苗木分枝数与高生长量关系密切,都江堰苗高最大,分枝也最多(3.4个),平武种源分枝最少。江南桫木和蒙自桫木苗木分枝数少于桫木,但就分枝密度而言,江南桫木最大。

桉木苗根茎比、叶质量比在种源间也存在极显著差异。根茎比最大的种源是达县、广元, 最小的是沐川、峨眉。叶质量比石草、平武种源最大, 而都江堰、宁强种源最低。种间比较, 蒙自桉木与桉木相近, 而江南桉木的根茎比(1.54)明显大于桉木和蒙自桉木, 叶质量比(0.19)却明显小于桉木和蒙自桉木。这就是说, 江南桉木根系比较发达, 叶量相对较少。

2.1.4 结瘤量、固N酶活力及叶片营养 6月29日第1次观测根瘤情况, 桉木各种源结瘤株数为27%~74%。此时结瘤量很少, 10株根瘤质量平均为0.1g(0.03~0.17g), 最大瘤径在0.5cm左右。蒙自桉木的结瘤量极少, 江南桉木未见根瘤。

9月17日第2次观测时, 绝大多数苗木均见根瘤, 根瘤数明显增多, 瘤径增大, 最大瘤径达1.5cm。桉木各种源平均单株瘤质量为0.29g, 种源间差异极为显著, 高低相差2倍以上。南江种源单株结瘤量最大(0.57g), 金堂、宣恩、达县等较大(≥ 0.40 g), 结瘤最少的是宁强种源。桉木种源间固N酶活力差异达到显著水平, 最高的是盐亭、金堂、达县种源, 最低的是珙县、都江堰和雅安, 高低相差数倍。江南桉木和蒙自桉木的单株结瘤量不及桉木均值的1/2和1/4, 但它们的固N酶活力测定值却大大高于桉木, 分别是桉木种源均值($9.0 \mu\text{mol}(\text{C}_2\text{H}_2) \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)的3.8倍和2.1倍(表3)。

表3 桉木、江南桉木、蒙自桉木苗期固N能力的变异及变量分析

性状	桉木			江南桉木	蒙自桉木
	平均值	变幅		平均值	平均值
9月17日单株瘤量/g	0.29	0.17	0.57	0.12	0.09
固N酶活力/ $(\mu\text{mol}(\text{C}_2\text{H}_2) \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1})$	9.00	2.28	21.03	34.33	19.35
叶片含N量/% ^①	3.78	3.46	4.05	2.84	2.65
叶片含P量/% ^①	0.19	0.16	0.23	0.15	0.14

注: ①该数据是经过将原始数据作反正弦变化后所得。

根瘤固定的N素大部分输送到植株的地上部分。叶片含N量等营养状况在一定程度上可以反映根瘤固N能力的大小。桉木叶片含N量平均为3.78%, 不同种源变动于3.46%~4.05%, 差异达显著水平。苍溪、南江种源含N量高达4%以上。江南桉木和蒙自桉木叶片含N量低于桉木, 只有2.84%和2.65%。

叶片含P量的高低虽然不是固N的结果, 但P是ATP的重要成分, ATP作为能量‘贮库’是固N过程的基本条件之一。桉木不同种源叶片含P量变动于0.16%~0.23%, 金堂、南江种源含量最高。江南桉木和蒙自桉木叶片含P量均略低于桉木。

2.1.5 抗冻性 植物受到冻害影响细胞膜的膜相, 甚至破坏膜结构, 引起细胞质外渗, 电导率就会增加。用在冰冻条件下电导率值的高低和3种温度(10、-10、-30℃)条件处理下电导值的变化率即回归直线斜率*b*的大小作为衡量抗冻性的指标。测定结果表明, 在不同温度条件下, 不同桉木物种和桉木不同种源的电导率值存在极其显著差异。随着温度的下降, 电导率呈明显的线性增加, 而不同种源和物种的电导率的变化率也存在极其显著的差异。会泽蒙自桉木和桉木沐川、达县、平武、广元种源抗冻性最强, 宣恩、金堂种源的抗冻性较强, 而桉木石草种源抗冻性最差, 邛崃、雅安、石田种源较差(图3)。

2.2 苗木性状的广义遗传力及性状间的相关

2.2.1 种源遗传力 按照孔繁浩先生提出的公式($H^2 = 1 - 1/F$), 估算各性状的广义遗传力

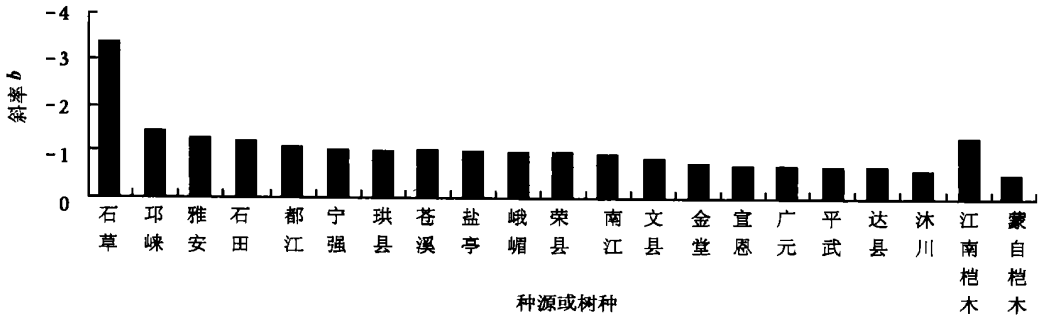


图3 桧木种源在不同温度处理下电导值变化率

值列在表 4。

表 4 桧木苗木性状的种源遗传力

性状	F 值	遗传力
苗高	3.97**	0.75
地径	2.83**	0.65
分枝数	3.13**	0.68
根茎比	3.04**	0.67
叶质量比	3.14**	0.68
根瘤量	1.76**	0.43
固 N 酶活力	1.66*	0.40
叶片含 N 量	1.64*	0.39
叶片含 P 量	1.95**	0.48
抗冻性	53.29**	0.96

表 5 桧木苗木生长性状与固氮性状之间的相关

性状	苗高	地径	分枝数	根瘤量
地径	p 0.905 3			
	G 0.971 9			
	E 0.768 6			
分枝数	P 0.538 0	0.374 6		
	G 0.523 7	0.204 1		
根瘤量	E 0.579 3	0.712 6		
	P 0.485 9	0.368 9	0.208 7	
	G 0.754 6	0.564 1	0.303 3	
叶 N 量	E 0.080 0	0.158 8	0.104 3	
	P 0.680 2	0.591 6	0.324 1	0.165 9
	G 0.922 1	0.935 6	0.427 3	0.654 4
	E 0.466 2	0.263 4	0.236 0	0.243 4

注: P: 表型相关系数, G: 遗传相关系数, E: 环境相关系数。

抗冻性的遗传力值最高, 达 0.96。苗高、地径、分枝数、叶质量比等性状的遗传力值较高, 为 0.65-0.75, 表明这些生长性状较强地受到遗传控制。通过种源选择, 抗寒性和生长性状尤其是苗高, 容易获得改良效果。其它性状的遗传力为 0.39-0.48, 属中等强度的遗传控制, 它们相对地较易受环境的影响, 但种源选择仍然具有一定潜力。

2.2.2 生长性状与固 N 性状间的遗传相关 遗传相关是重要遗传参数之一。在本试验中, 苗高与地径的遗传相关高达 0.97(表 5) 以上, 这是可以预见的一般规律。值得注意的是, 苗高和地径与根瘤量间存在较高的正向遗传相关(0.56-0.75), 尤其是苗高、地径与叶片含 N 量之间的相关系数高达 0.92-0.94。根瘤量与叶 N 量之间也有较高的相关(0.65)。另外, 分枝数与其它性状之间的遗传相关系数相对较低, 这可能与育苗密度过大有关。

桧木苗木生长性状, 尤其是高径生长量, 与苗木根瘤量和叶片含 N 量等固 N 性状之间存在较高的正向遗传相关, 这一点在桧木育种上具有重要的应用价值。

2.3 苗期性状与种子产地地理因子之间的相关

由表 6 看出, 桫木苗期观测性状中大多数性状与其产地的海拔高度呈现不同程度的相关, 其中苗木抗冻性、苗高和地径生长量与海拔的负相关达到极显著和显著水平。即随着海拔增高, 苗木的高径生长量和抗冻性显著降低, 根茎比、根瘤量、叶 N 量等也在下降。但叶质量比例外, 它随着海拔的提高而显著增加。

固 N 酶活力、根茎比、抗冻性与纬度存在一定程度的正相关, 其它性状与纬度关系不明显。大多数性状与经度有不同程度的正相关, 其中根瘤量和抗冻性与经度的正相关达到显著水平, 即东部种源苗木的根瘤量和抗冻性明显地高于西部种源, 高径生长量、分枝数、根茎比、叶 N 量等也随着种子来源的东移而增加。但叶质量比呈现相反的趋势。

2.4 优良种源苗期选择

桫木是多功能优良速生树种, 为最大限度地发挥它的多种用途, 选择生长好、固 N 能力强、抗寒性好的种源是育种者追求的目标。前已表明, 桫木种源苗期生长和固 N 性状有着较高的正相关, 选择生长快的优良种源, 其固 N 能力也得到同步改良。本次选择通过对电导率标准化, 利用其倒数作为抗冻性评价指标, 结果表明, 种源的抗寒能力与生长性状有一定的正相关(0.206 1), 不影响目的性状的选择。因此, 同时进行 3 种性状的改良是可行的。

通过苗高 X_1 、根瘤量 X_2 和抗冻性(电导率倒数) X_3 进行综合指数选择, 选择强度 1.61, 权重为方差倒数, 得到指数方程 $I_i = 0.066 92X_1 + 2.306 41X_2 + 278.477 3X_3$, 选择指数的遗传力为 0.861 2。入选种源分别为南江、都江堰和金堂, 其中南江种源根瘤特多、生长亦佳, 都江堰种源生长突出, 金堂为抗冻性较强的种源(表 7)。

表 6 桫木苗期性状与产地地理因子的相关

性状	海拔	纬度	经度
苗高	-0.452*	0.089	0.343
地径	-0.590**	0.039	0.245
分枝数	-0.147	-0.051	0.221
根茎比	-0.377	0.266	0.440
叶质量比	0.509*	-0.005	-0.354
根瘤量	-0.289	0.149	0.504*
固 N 酶活力	-0.089	0.418	0.181
叶片含 N 量	-0.251	0.159	0.298
叶片含 P 量	-0.006	-0.095	0.004
抗冻性	-0.765**	0.262	0.518*

注: $r_{0.05} = 0.444^*$, $r_{0.01} = 0.561^{**}$

表 7 入选桫木优良种源及增益

种源 (或性状)	苗高/ cm	根瘤量/ (g·株 ⁻¹)	抗冻性	选择指 数值 I
南江	122.8	0.570 0	0.010 5	12.456
都江堰	131.0	0.319 3	0.010 4	12.399
金堂	113.3	0.373 3	0.014 2	12.397
入选种源均值	122.4	0.420 8	0.011 7	12.417
遗传力	0.75	0.43	0.96	
群体均值	110.3	0.293 0	0.010 9	11.09
遗传增益/%	8.23	18.75	7.05	

3 结论与讨论

(1) 不同产地来源的桫木其种子性状(千粒质量、发芽率)、苗木生长性状(苗高、基径、分枝数、根茎比等)、固 N 性状(根瘤量、固 N 酶活力、叶 N 量等)和抗冻性等均存在显著或极显著的遗传差异。桫木与江南桫木和蒙自桫木 3 个物种之间的差异一般大于桫木种内的差异。

(2) 就桫木而言, 不同性状差异量的相对大小和种源遗传力估计值大小顺序是: 抗冻性 > 生长性状 > 固 N 性状。抗寒性和生长性状相对容易进行改良。

(3) 桫木苗木生长性状与固 N 性状之间存在着较高的正向遗传相关, 与抗冻性之间也有一定正相关。因此, 通过综合选择, 获得生长快、固 N 力高、抗寒性强的优良种源是可能的。

本研究应用综合指数法筛选出南江、都江堰和金堂3个最优种源,其综合性状优良,遗传增益高,可供生产单位参考应用。

(4) 桉木苗木大多数性状表现与种子产地海拔高度呈负相关,与经度呈正相关,而与纬度关系轻微。桉木苗期地理变异趋势呈现以垂直变异为主、经向变异为次、纬向变异不明显的特点。这一变异特点不同于大多数广为分布的其它树种,这是由于桉木分布于四川盆地的特殊环境(地形地貌、气候)中经过长期自然选择所形成的结果。作者认为,植物的表现与地理因子之间的关系只是表面现象,实际起作用的是温度、湿度、雨量、日照等气候因子。在桉木分布区的西南部,即大渡河流域、邛崃山脉一带,那里地势高、雨雾多,湿度大、日照少的小气候,可能是形成高海拔地区桉木抗寒性弱的主要原因,对此尚需深入研究。

参考文献:

- [1] 陈益泰,李桂英,王惠雄. 桉木自然分布区内表型变异的研究[J], 林业科学研究, 1999, 12(4): 379-385
- [2] 王军辉,顾万春,夏良放,等. 桉木优良种源(群体)/家系的选择研究——生长的适应性和遗传稳定性分析[J], 林业科学, 2000, 36(3): 59-63
- [3] 王军辉,顾万春,夏良放,等. 桉木种源(群体)/家系材性性状的遗传变异[J], 林业科学研究, 2001, 14(4): 362-368
- [4] DeWald L E, Steiner K C. Phenology, height increment, and cold tolerance of *Alnus glutinosa* populations in a common environment[J]. *Silvae Genetica*, 1986, 35(5-6): 205-211
- [5] Ager A A, Heilmen P E, Stettler R F. Genetic variation in red alder (*Alnus rubra*) in relation to native climate and geography[J]. *Can J For Res*, 1993, 23: 1930-1939
- [6] Onokpise O U, Hall R B. Evaluating European black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) provenance for short rotation forestry[J]. *Commonwealth Forestry Review*, 1994, 73(2): 113-120
- [7] Cornelius J, Mesen F, Corea E, et al. Variation in growth and form of *Alnus acuminata* Kunth. grown in Costa Rica[J]. *Silvae Genetica*, 1996, 45(1): 24-30
- [8] Huh M K. Genetic diversity and population structure of Korean alder (*Alnus japonica*; Betulaceae) [J]. *Can J For Res*, 1999, 29: 1311-1316

Variation in Seedling Growth and Nitrogen-fixing Capacity of *Alnus cremastogyne* Provenances

HE Chaoying, CHEN Yr-tai

(Research Institute of Subtropical Forestry, CAF, Fuyang 311400, Zhejiang, China)

Abstract: Trait variation in seedling stage of nineteen *Alnus cremastogyne* provenances from their native region Sichuan Basin and periphery mountain area was studied. All of the traits, including 1 000 seeds weight, germination rate, seedling height (H) and base diameter (D) growth, root/shoot ratio for drying weight (RSR), nodulation weight (NOW), fixing-nitrogenase activity (FNL), nitrogen concentration in leaf (NCL), and resistance to freezing (REF), are significantly different among provenances. The trait variation and provenance heritability is that REF > growth traits > nitrogen-fixing traits. There are higher positive genetic relations between growth traits and nitrogen-fixing traits. The vast majority of seedling traits have negatively related with elevation of the seed source, especially significant for REF, D and H, and positively related with the longitude, especially significant for REF and NOW. FNL, RSR and REF have positive relation with latitude, others almost no relation with it. This specific property for geographical variation maybe depended on special environment in Sichuan Basin, where *Alnus cremastogyne* occupies.

Key words: *Alnus cremastogyne*; provenance variation; seedling growth; nitrogen-fixing capacity; freezing resistance