

文章编号: 1001-1498(2006)02-0188-04

# 日本落叶松无性系微纤丝角遗传变异的研究<sup>\*</sup>

马顺兴<sup>1,3</sup>, 王军辉<sup>1\*\*</sup>, 张守攻<sup>1</sup>, 孙晓梅<sup>1</sup>, 王笑山<sup>1</sup>, 丁彪<sup>2</sup>, 刘淑梅<sup>2</sup>

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091;

2. 辽宁省清原县国有大孤家林场, 辽宁 清原 113305; 3. 河南农业大学林学院园艺学院, 河南 郑州 450002)

**摘要:**对 10 个 10 年生日本落叶松无性系的早材和晚材微纤丝角进行了测定, 结果表明: 早、晚材微纤丝角无性系间差异极显著, 同一年轮内早材微纤丝角大于晚材。日本落叶松微纤丝角的径向变异规律为: 在髓心处最大, 以后逐渐减小。早、晚材微纤丝角与树木年轮间的变异模式(径向变异)以对数和乘幂式方程拟合效果较好,  $R^2$  ( $R$  为相关系数)均在 0.8 以上。早、晚材微纤丝角同树高、形率、树皮厚度、主枝粗、枝干比、主枝夹角、主枝长的相关关系不显著, 早、晚材微纤丝角同胸径、冠幅的相关关系达到显著水平; 早材与晚材的微纤丝角也相关显著。早材和晚材的微纤丝角受中到强度遗传控制, 广义遗传力分别为 0.767 4、0.804 3。按照 20% 的选择率, 早材和晚材的微纤丝角的遗传增益分别为 21.82% 和 29.75%。

**关键词:**日本落叶松; 无性系; 微纤丝角; 遗传参数; 选择效率

中图分类号: S791.223

文献标识码: A

## Study on Genetic Variation of Tracheid Microfibril Angle of Japanese Larch Clones

MA Shun-xing<sup>1</sup>, WANG Jun-hui<sup>1</sup>, ZHANG Shou-gong<sup>1</sup>, SUN Xiao-mei<sup>1</sup>, WANG Xiao-shan<sup>1</sup>, DING Biao<sup>2</sup>, LIU Shu-mei<sup>2</sup>

(1. Research Institute of Forestry, CAF, Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration Beijing 100091, China;

2. Dagujia Forest Farm, Qingyuan 113305, Liaoning, China; 3. Forestry and Horticulture College of Henan Agriculture

University, Zhengzhou 450002, Henan, China)

**Abstract:** Genetic variations of tracheid microfibril angle of earlywood and latewood of ten 10-year-old Japanese larch clones were investigated. The result revealed that the microfibril angle of earlywood and latewood had a high significant difference among clones. The microfibril angle of earlywood and latewood showed a highly significant difference among different rings. The microfibril angle of earlywood and latewood decreased with the increase of growth ring age. The variation pattern of microfibril angle of earlywood and latewood at DBH from pith to bark was well fitted by logarithm and power equation ( $R^2 > 0.8$ ). The broad sense heritability estimates of clones were 0.767 4 and 0.804 3, indicating the microfibril angle of earlywood and latewood was under strong genetic control. The average genetic gains were 21.82% and 29.75% for the microfibril angle of earlywood and latewood if 20% of the best clones was selected.

**Key words:** Japanese larch; clones; microfibril angle; genetic parameter; selection efficient

日本落叶松 (*Larix kaempferi* Carr.) 是我国北方及南方亚高山区的重要造林针叶树种, 具有早期速生、成林快、易于栽培、适应性广等特点, 是速生针叶纸浆树种, 受到国内外广泛重视。由于无性系利

收稿日期: 2005-08-09

基金项目: 国家“十五”科技攻关子课题“落叶松良种选育和高效栽培技术”(2004BA515B0401)和国家林业局重点项目“落叶松、云杉优质纸浆材良种区域化试验”(2003-016-L16)的资助

作者简介: 马顺兴(1979—), 男, 河南郑州人, 在读硕士。\* 通讯作者: 王军辉, E-mail: wangjh@rif.forestry.ac.cn

\* 本文承蒙中国林科院林业研究所的马常耕研究员审阅并提出修改意见, 辽宁省清原县国有大孤家林场的王有才高工等参与研究调查工作, 特此一并致谢!

用已成当今纸浆材生产的重要遗传控制手段,无性系选育成为育种的主导方向。研究无性系材性是改善落叶松纸浆材的关键内容之一,所以作者在选育速生无性系的同时,对材质改良给予了极大关注。本文以 10 个 10 年生日本落叶松无性系为材料,研究微纤丝角在无性系间、年轮间的遗传变异水平和径向变异模式,探讨日本落叶松微纤丝角改良的潜力;同时对日本落叶松微纤丝角的遗传控制、遗传参数及与生长和形质性状的相关关系进行统计分析,为确定日本落叶松生长和材质性状的联合遗传改良策略提供理论依据,同时也为无性系的早期选择和人工林的定向培育提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验林概况

试验林位于辽宁省清原县大孤家林场,地理位置为 124°20'06"E, 41°47'52"N,海拔 300 m,属暖温带大陆性季风气候。冬季漫长寒冷,夏季炎热多雨,年平均气温 4.6℃,极端最高气温 36.5℃,极端最低气温 -37.6℃,大于 10℃ 的年活动积温 2720.3℃;无霜期 129 d,平均日照 2433 h,年降水量 780 mm;土壤为暗棕壤。试验林建在山坡中下部开耕农田上。

1994 年春选用 2 年生日本落叶松扦插苗造林,包括 20 个无性系,它们来源于辽宁宽甸由各地选出的 2 年生超级苗建成的采穗圃,分属辽宁宽甸、辽宁五龙、辽宁大孤家林场和山东崂山林场等超级苗。造林采用随机完全区组试验设计,4 次重复,4 株小区,株行距 2 m × 2 m。造林头两年每年人工除草 2 次,未施肥和松土。

### 1.2 取样和测定方法

2003 年底调查各个无性系的生长和形质性状,包括树高、胸径、形率、冠幅、树皮厚度、主枝长、主枝粗、主枝夹角等;2004 年初,从 20 个无性系中随机抽取 10 个无性系,每个无性系从 3 个区组中分别抽样 1 株标准木,共 30 株,伐倒取胸径处圆盘作为测定微纤丝角的试材。

在圆盘上从髓心到树皮方向锯成截面为 1 cm × 1 cm 的木条。然后按年轮早、晚材分别制样,其中早材弦面切片厚 18 μm 左右,晚材弦面切片厚 10 μm 左右。各年轮的早、晚材微纤丝采用碘结晶法测量,每个年轮内测 20 根管胞,然后取其平均值作为微纤丝角的测量值。测定工作由东北林业大学材料与科学学院完成。对每份样品测定数据按 Grubbs

准则做粗值剔除。为了消除髓心至树皮木材年轮断面积渐增差异,计算早材和晚材微纤丝角时按不同年轮组木材断面积加权,以客观反映日本落叶松无性系胸高处木材的早材和晚材微纤丝角<sup>[1~4]</sup>。

### 1.3 统计分析方法

用 SAS 6.12 版本统计软件 GLM (一般线性模型) 模块进行方差分析;用 ARCOMP 模块中的 REML (限制最大似然估计法) 方法进行方差分量的估算;用 REG 模块进行回归方程的模拟;用 CORR 模块计算性状之间的 Pearson 相关系数<sup>[5]</sup>。

无性系重复力根据 Falconer<sup>[6]</sup>的方法计算,遗传变异系数、表型变异系数和性状的遗传增益根据 Namkoong<sup>[6]</sup>的方法计算。

## 2 结果与分析

### 2.1 无性系间微纤丝角的变异

方差分析结果(表 1)表明:10 个无性系早、晚材微纤丝角的差异极显著。日本落叶松的早、晚材微纤丝角基因型间有广泛的变幅,无性系间差异显著,说明在无性系水平上进行日本落叶松微纤丝角改良是可能的,预示进行早、晚材微纤丝角的无性系选择是切实可行的,有可能取得良好的效果。已有研究表明,油松 (*Pinus tabulaeformis* Carr.) 不同家系间微纤丝角差异显著<sup>[7]</sup>,杉木 (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.) 不同无性系间微纤丝角的差异达到极显著水平<sup>[8]</sup>。

表 1 10 年生日本落叶松无性系微纤丝角方差分析

| 性状     | 变异来源 | 自由度 | 均方     | F 值   | Pr > P  |
|--------|------|-----|--------|-------|---------|
| 早材微纤丝角 | 无性系  | 9   | 70.25  | 10.90 | 0.000 1 |
|        | 区组   | 2   | 109.10 | 16.92 | 0.000 1 |
|        | 年轮   | 7   | 193.38 | 29.99 | 0.000 1 |
| 晚材微纤丝角 | 无性系  | 9   | 76.94  | 13.33 | 0.000 1 |
|        | 区组   | 2   | 98.16  | 17.01 | 0.000 1 |
|        | 年轮   | 7   | 308.61 | 53.48 | 0.000 1 |

图 1 表明:10 个无性系早材微纤丝角均值为 19.52°, 变异范围为 17.59°~22.08°;无性系晚材微纤丝角均值为 15.26°, 变异范围为 13.45°~18.58°;无性系早材和晚材微纤丝角变异系数分别为 9.43% 和 12.43%。本研究仅包括 10 个无性系,并不能充分展示这一性状的遗传变异水平,但已说明日本落叶松的基因型在微纤丝角性状上具有丰富的遗传变异,通过开展无性系选择必将有很大的遗传增益。

### 2.2 日本落叶松微纤丝角的径向变异趋势

图 2 和图 3 为 10 个无性系胸径处早材和晚材

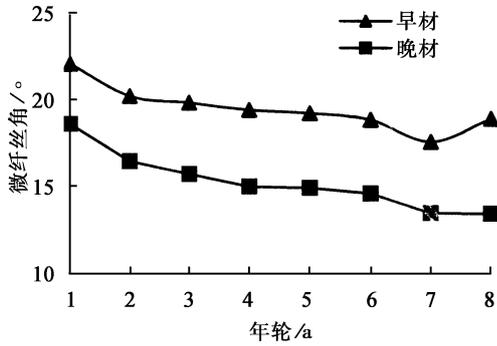


图 1 日本落叶松无性系胸径处微纤丝角的径向变异

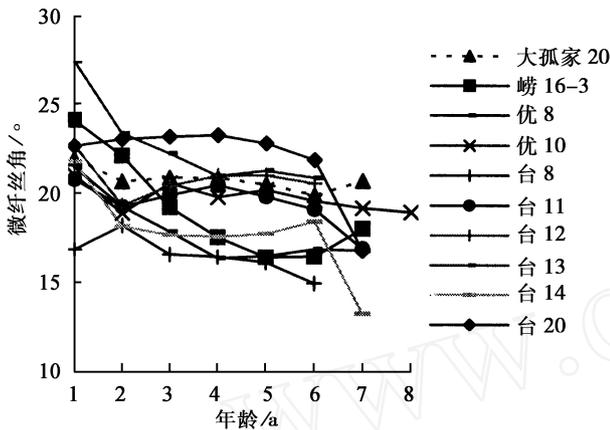


图 2 日本落叶松无性系胸径处早材微纤丝角的径向变异

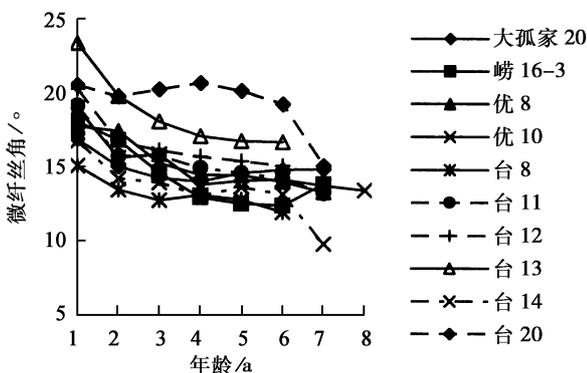


图 3 日本落叶松无性系胸径处晚材微纤丝角的径向变异

微纤丝角的变异趋势。方差分析结果表明(表 1), 10个无性系胸径处不同年轮的早、晚材微纤丝角存在显著差异( $p=0.0001$ )。在同一年轮内早材微纤丝角比晚材的大。10个无性系早、晚材微纤丝角的径向变异都遵循共同的模式。从图 1 可以看出, 10个无性系早材的平均微纤丝角是从第 1 年轮的 22.08 减小到第 7 年轮的 17.59; 到第 8 年轮增大到 18.94; 这种例外的原因不详。早材的微纤丝角差异随着年轮序列的增加幅度逐渐变小, 到第 4 年轮后, 变化幅度为 0.5; 但第 8 年轮的变化幅度为 1.35; 其原因是否与气候有关, 如干旱年份等, 需要

进一步研究。10个无性系晚材平均微纤丝角则从第 1 年轮的 18.58 一直减小到第 8 年轮的 13.45; 且变化幅度也是随年轮数的增长而逐渐变小, 到第 4 年轮后, 变化幅度趋于平缓。不同树种间其径向变异模式不尽相同, 但也存在基质普遍性模式, 如对杉木、马尾松 (*Pinus massoniana* Lamb.) 等树种的研究表明: 这些树种微纤丝角都是髓心处最大, 从髓心向外到树皮沿径向微纤丝角逐渐变小<sup>[4,9~15]</sup>。

### 2.3 日本落叶松微纤丝角的径向变异模型

从前面的分析可看出, 生理年龄是影响微纤丝角的一个主要因素, 所以对 10 个日本落叶松无性系微纤丝角的平均值 ( $Y$ ) 与年龄 ( $X$ ) 进行了回归分析, 并得到回归方程(表 2)。早材微纤丝角与树木年轮间的相关关系以对数和乘幂式方程描述效果较好,  $R^2$  分别为 0.867 和 0.854,  $P$  值都为 0.001, 均达到了极显著水平。晚材微纤丝角与树木年轮间的相关关系以对数和乘幂式描述效果较好, 相关系数分别为 0.972 和 0.968,  $P$  值均为 0.001, 达到了极显著水平。

表 2 微纤丝角与年龄的回归关系

| 微纤丝角 | 回归方程                    | $R^2$ | $P$ 值 |
|------|-------------------------|-------|-------|
| 早材   | $Y=21.5673-0.4551X$     | 0.741 | 0.006 |
|      | $Y=21.7923-1.7147\ln X$ | 0.867 | 0.001 |
|      | $Y=21.8298X^{-0.0858}$  | 0.854 | 0.001 |
|      | $Y=21.6056e^{-0.0230X}$ | 0.743 | 0.006 |
| 晚材   | $Y=18.16-0.6448X$       | 0.883 | 0.001 |
|      | $Y=18.3805-2.3554\ln X$ | 0.972 | 0.001 |
|      | $Y=18.4975X^{-0.1491}$  | 0.968 | 0.001 |
|      | $Y=18.2958e^{-0.0415X}$ | 0.909 | 0.001 |

### 2.4 无性系早、晚材微纤丝角的遗传参数估计

早、晚材微纤丝角的遗传变异系数均较高, 再次说明日本落叶松的无性系微纤丝角较丰富的遗传变异。从广义遗传力(表 3)来看, 早、晚材的微纤丝角都受到中等水平的遗传控制, 早、晚材广义遗传力分别是 0.7674 和 0.8043, 与对辐射松 (*Pinus radiata* D.) 的研究结果相似<sup>[16,17]</sup>, 开展无性系选择改良这一性状是可行的。通过一定强度的选择, 能获得较高的遗传增益, 这对确定日本落叶松工业用材的育种改良计划具有重要意义。在选择率为 20% 的水平下, 早、晚材的预期遗传增益分别为 21.82% 和 29.75%。通过无性系选择能使早材的微纤丝角降低 2.81; 晚材微纤丝角降低 3.52; 具有良好的选择响应。

表 3 日本落叶松无性系微纤丝角遗传参数估算

| 性状     | 遗传方差     | 表型方差     | 广义遗传力   | 遗传变异系数 / % | 表型变异系数 / % | 遗传增益 / % |
|--------|----------|----------|---------|------------|------------|----------|
| 早材微纤丝角 | 21.268 8 | 27.717 0 | 0.767 4 | 23.33      | 26.63      | 21.82    |
| 晚材微纤丝角 | 23.723 5 | 29.494 3 | 0.804 3 | 31.06      | 34.64      | 29.75    |

注:选择强度为 1.40。

## 2.5 微纤丝角与生长、形质性状间的相关关系

从表 4 可以看出,早、晚材微纤丝角同树高、形率、皮厚、主枝粗、枝干比、主枝夹角、主枝长的相关关系不显著,表明这些性状各自独立遗传,可以分别

独立选择,但早、晚材微纤丝角同胸径、冠幅的相关关系达到显著水平,说明径生长快的个体,微纤丝角较小;早材与晚材的微纤丝角显著相关( $r = 0.8601$ ),表明这些性质的同步改良是可能的。

表 4 微纤丝角与生长、形质性状间的表型相关关系

| 性状     | 树高                    | 胸径                    | 形率                    | 冠幅                    | 树皮厚度                  | 主枝粗                   | 枝干比                  | 主枝夹角                 | 主枝长                   |
|--------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|----------------------|----------------------|-----------------------|
| 早材微纤丝角 | -0.342 1<br>(0.064 3) | -0.428 0<br>(0.018 3) | -0.178 9<br>(0.344 3) | -0.376 4<br>(0.040 3) | -0.220 8<br>(0.241 0) | -0.309 5<br>(0.096 0) | 0.118 1<br>(0.533 9) | 0.075 5<br>(0.691 7) | -0.236 9<br>(0.207 5) |
| 晚材微纤丝角 | -0.343 2<br>(0.063 3) | -0.448 3<br>(0.013 0) | -0.225 8<br>(0.230 3) | -0.442 5<br>(0.014 3) | -0.240 8<br>(0.199 9) | -0.172 4<br>(0.362 2) | 0.295 4<br>(0.113 0) | 0.024 4<br>(0.898 1) | -0.274 1<br>(0.142 7) |

注:括号内为 Pearson 显著性概率,自由度为 30。

## 3 结论与讨论

(1)日本落叶松 10 个无性系早材微纤丝角的均值为 19.77°,晚材微纤丝角的均值为 15.68°。无性系早、晚材微纤丝角基因型差异极显著,揭示出对日本落叶松的微纤丝角性状作遗传改良是可行的。

(2)10 个无性系胸径处不同年轮的微纤丝角存在显著差异。在同一年轮内早材的微纤丝角比晚材的大。日本落叶松 10 个无性系早、晚材微纤丝角的径向变异规律为:在髓心处最大,以后逐渐减小。

(3)早材和晚材微纤丝角的广义遗传力分别为 0.767 4、0.804 3。按照 20% 的选择率,早材和晚材微纤丝角的遗传增益分别为 21.82% 和 29.75%,微纤丝角优良无性系的选择具有明显的生产价值。

(4)早材微纤丝角与树木年轮间的变异模式(径向变异)以对数和乘幂式方程拟合效果较好, $R^2$  均在 0.8 以上;晚材微纤丝角与树木年轮间的变异模式(径向变异)以对数和乘幂式方程拟合效果较好, $R^2$  均在 0.9 以上。日本落叶松的早晚材微纤丝角同树高、形率、皮厚、主枝粗、枝干比、主枝夹角、主枝长的相关关系不显著,但同胸径、冠幅的相关关系却达到显著水平,预示有选择中的连锁效应;早材与晚材的微纤丝角相关显著。

## 参考文献:

- [1] 泷香香,杨文忠,方升佐. 木材微纤丝角研究的现状和发展趋势 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2002, 26(6): 83~87
- [2] Saka S. Relationship between microfibrillar angles and lignin content in the S2 layer of softwood tracheids [J]. Cellulose chemistry and technology, 1987, 21(3): 225~231
- [3] 孙成志,尹思慈. 十种国产针叶树材管胞次生壁微纤丝角的测定 [J]. 林业科学, 1980, 16(4): 302~303
- [4] 鲍甫成,江泽慧. 中国主要人工林树种木材性质 [M]. 北京:中国林业出版社, 1998: 30~36
- [5] 高惠旋,耿直,李贵斌. SAS 系统 SAS/STAT 软件使用手册 [M]. 北京:中国统计出版社, 1997
- [6] 王明麻. 林木育种学概论 [M]. 北京,中国林业出版社, 1988: 191~208
- [7] Donaldson L A, Burdon R D. Clonal variation and repeatability of microfibril angles in *Pinus radiata* [J]. New Zealand Journal of Forestry, 1995, 25(2): 164~174
- [8] 赵荣军,杨培华,谢斌,等. 油松半同孢子代及亲本木材构造与物理力学的研究 [J]. 西北林学院学报, 2000, 15(2): 24~28
- [9] 黄寿先,施季森,李力. 杉木无性系微纤丝角遗传变异的研究 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2005, 29(1): 11~14
- [10] 费本华,江泽慧,阮锡根. 银杏木材微纤丝角及其生长轮密度相关模型的建立 [J]. 木材工业, 2000, 14(3): 13~15
- [11] 刘盛全. 刺楸木材微纤丝角与组织比量的变异研究 [J]. 安徽农业大学学报, 1996, 23(2): 186~190
- [12] 孙志成,谢国恩. 泡桐属木材的微纤丝角和结晶度 [J]. 木材工业, 1987, 1(2): 24~28
- [13] 郭得荣. 人工林红松微纤丝角变异与管胞长度和拉伸强度的关系 [J]. 东北林业大学学报, 1982, 10(2): 39~47
- [14] 李火根. 美洲黑杨新无性系木材细胞次生壁 S2 层微纤丝角内变异的初步研究 [J]. 西北林学院学报, 1997, 12(3): 61~65
- [15] Donaldson L A. Variation in microfibril angles in among three group of *Pinus radiata* [J]. New Zealand Journal of Forestry, 1993, 23(1): 90~99
- [16] Bonham V A, Bamatt J R. Fiber length and microfibril angle in silver birch [J]. Holzforschung, 2001(55): 159~16
- [17] Donaldson L A. Within and between tree variation in microfibril angles in *Pinus radiata* [J]. New Zealand Journal of Forestry, 1992, 22(1): 77~86