

杉木种子发芽率和苗木 高生长的近交效应

陈益泰 何贵平 李恭学

(中国林业科学研究院亚热带林业研究所)

摘要 在杉木种子园中对6个无亲缘关系的无性系进行了双列杂交,包括自交。同时取亲本的自由授粉种子作为对照。在他们的子代林中,取一个全同胞家系和一个自由授粉家系,各选4至6株开花植株连同它们的亲本,分别进行自交、回交、同胞内交配和异交测定。结果表明,杉木近交使得种子发芽率和苗木高生长量大幅度下降。近交衰退随着近交系数(F)的增加而加大。同异交相比,自交、回交和全同胞交配、半同胞交配组合的种子发芽率分别平均降低约88%、42%和20%,苗木平均高度分别下降27%、17%和13%左右。结果也显示,在不同个体之间近交衰退程度存在明显差异。

关键词 杉木; 近交衰退; 种子发芽率; 苗木高生长

林木的繁殖系统(Breeding System)是决定林木改良策略的重要生物学依据。其中,近交效应的研究显得尤为重要。这是由于:①近交直接关系到群体的遗传组成,影响到多世代育种的持续增益;②近交影响到种子基地的种子品质和产量;③在少数树种中,近交有可能成为一种有效的育种方法。近交包括自交和有亲缘关系个体间的交配。从60年代以来,国外学者有关近交(主要是自交)的研究报道日益增多,涉及到可育性、遗传负荷、近交几率和近交效应等。关于近交效应,湿地松(Kraus and Squillace, 1968; Snyder, 1968)、东部白松(Kriebel, 1974)、花旗松和小干松(Sorensen and Miles, 1974)、桉树(Eldidge and Griffin, 1983)、黑云杉(Park and Fowler, 1983)、挪威云杉(Anderson等, 1974)等大量研究表明,绝大多数树种的自交使得种子产量、成苗率和树木生长量产生明显的下降。杉木自交引起座果率、种子重量、健全种子率和苗木生长量的显著降低^[1,2]。本文同时研究杉木自交和具有不同亲缘个体之间交配后代的苗期表现,为多世代育种和种子生产提供参考依据。

一、材料和方法

A组 1978年在杉木种子园内选取6个无性系做包含自交在内的全双列交配。采集的自交、杂交种子和各亲本的自由授粉种子,各种分别数取4份,每份100粒,作种子性状和室内发芽试验,其余种子进行容器育苗,1980年造林。因自交苗木太少,未参加造林试验。

本文于1989年6月19日收到。

B组 以上杂交试验林至1986年春已有部分植株开花。为研究近交效应，从中选一个全同胞家系FS-10，取6株开花植株 F_{1-101} 至 F_{1-106} 和它们的母本P-14、父本P-15，按照半双列杂交型式进行交配，包括：①自交($F_{1i} \times F_{1i}$)，②回交($F_{1i} \times P-15$)，③全同胞交配($F_{1-i} \times F_{1-j}$)，④异交($F_{1-i} \times P-X$ 无缘混合花粉)，研究近交效应。

C组 从自由授粉家系OP-28中选取4个开花植株 F_{1-281} 至 F_{1-284} 和它们的母本P-17，按照B组同样的方式交配。

为保证交配结果的可靠性，防止花粉污染，雌球花均套双层纸袋，凡授粉时发现破袋一律废去。由于有些植株花数不足或授粉不足等原因，导致一些组合未能得到种子或苗木，实际有效的组合数，B组25个，C组19个。1987年1月，两组试验所得种子，每组合各取正常种子300粒，按随机区组设计，重复3次，在温室内成行放置装有营养土的纸质容器内播种，每行排10只纸杯，每小区播100粒。出苗后，及时统计出苗率。同年四月，按同样的设计将容器移入圃地，每杯留1—3株幼苗。年底每小区随机取样10株苗测定苗高，不足10株者逐株测定。按照常规方法进行统计分析。

二、结果与分析

1. 种子百粒重、发芽率和出苗率 A组6个亲本全双列杂交所得种子的百粒重和室内发芽率测定结果见表1。可见种子百粒重在不同亲本之间差异很大，高低相差一倍。与异交和自由授粉相比，自交种子的重量一般有所下降，但平均而言，影响不甚明显。而不同亲本之间自交对种子重量的影响存在较大的差异。在表1中还可见，异交种子通常比自由授粉种子重量减低，这可能是因人工套袋造成的小环境对种子发育产生不良影响所致。

表1 种子百粒重和发芽率在交配类型间的差异

	母 本	自 交 S	异 交 ^① O	自由授粉 OP	$\frac{S-O}{O}$ (%)	$\frac{S-OP}{OP}$ (%)
百 粒 重 (g)	03	0.790	0.855	0.890	-7.6	-11.2
	14	0.500	0.559	0.513	-10.6	-2.5
	15	0.958	0.858	0.933	11.6	2.7
	17	0.968	0.979	1.025	-1.0	-5.6
	21	0.658	0.669	0.763	-1.6	-13.8
	25	0.640	0.634	—	0.9	—
	平均**	0.775	0.784	0.825	-1.1	-6.1
发 芽 率 (%)	03	1.3	60.0	58.5	-97.8	-97.8
	14	0	36.7	32.3	-100	-100
	15	11.8	48.0	51.0	-75.4	-76.9
	17	2.8	63.8	53.3	-95.6	-94.7
	21	4.7	51.3	43.0	-90.8	-89.1
	25	0.3	32.1	—	-99.1	—
	平均 ^②	4.1	52.0	47.6	-92.1	-91.4

①异交为5个组合之平均值；

②亲本25号未参加平均。

种子发芽率虽然在不同亲本之间有较大差别, 自交的影响也有所不同, 但相同的是都出现了严重的自交衰退效应。自交使得种子发芽率平均下降了90%以上。各亲本自交种子发芽率平均只有4.1%, 某些亲本几乎完全丧失发芽率。而异交和自由授粉种子发芽率平均高达52%和47.6%。这里, 自由授粉种子发芽率低于异交, 是因为自然情况下, 存在少量自交的缘故。

B组和C组试验中出苗率的观测分析结果列在表2和表3。分析表明, 以 F_1 代植株为材料进行交配, 其种子发芽率在不同交配类型之间和同一类型内不同家系之间均出现了极显著差异, 而交配类型间的差异更大。为了更准确地比较, 表3剔去了缺失异交数据的材料, 从表中看到自交与异交间差距最大, B组和C组的异交平均出苗率分别为40.6%和46.8%, 自交只有5.9%和6.7%, 分别下降了80.8%和85.4%。回交平均出苗率为24.5%和22.5%, 分别比异交下降38.5—51.8%。全同胞交配(B组)的平均出苗率22.3%, 明显低于自由授粉家系内交配(C组, 近似地看作半同胞交配)的出苗率37.5%。它们分别相应比异交减低38.9%和19.5%。从表3中还可以清楚看出, B组全同胞交配与回交的平均出苗率相近, 而C组半同胞交配的平均出苗率则明显高于回交, 这种情况的出现, 是由于全同胞之间的亲缘关系与亲子关系相同, 而半同胞之间亲缘关系较之亲子关系更远一些的缘故。

表2 F_1 代材料不同交配类型间出苗率的方差分析

变异来源	B组			C组		
	自由度	均方	F值	自由度	均方	F值
区组	2	4.11	0.36	2	14.71	1.41
家系	24	412.78	30.60**	18	465.52	44.63**
交配类型	3	2486.40	21.33**	3	2310.89	23.96**
类型内家系	21	116.55	8.64**	15	96.44	9.25**
剩余	45	13.49		36	10.43	
总的	71			56		

表3 F_1 代材料不同交配类型间出苗率的差异 (单位: %)

	母本	自交	回交	同胞交配①	异交	S-O	B-O	FS-O
		S	B	FS	O	O	O	O
B组	F_1-101	—	22.0	21.1	50.7	—	-56.6	-58.4
	F_1-103	2.3	14.0	18.9	26.7	-91.4	-47.6	-29.2
	F_1-104	9.3	23.7	23.3	27.0	-65.6	-12.2	-13.7
	F_1-105	6.0	19.0	—	40.7	-85.3	-53.3	—
	F_1-106	—	44.0	26.0	57.7	—	-22.8	-54.4
	平均	5.9	24.5	22.3	40.6	-80.8	-38.5	-38.9
C组		S	B	HS	O	S-O	B-O	HS-O
		O	O	O	O	O	O	O
	F_1-282	6.7	26.3	31.2	49.7	-88.5	-47.1	-37.2
	F_1-283	10.0	22.0	37.5	43.0	-76.7	-48.8	-12.8
	F_1-284	3.3	19.3	43.7	47.7	-91.1	-59.5	-8.4
	平均	6.7	22.5	37.5	46.8	-85.4	-51.8	-19.5

①同胞交配的数值为1—3个交配组合的平均值。

在同一交配类型内，不同家系的出苗率及其近交衰退程度也存在显著差异。例如，异交后家系间的出苗率低到26.7%，高达57.7%，自交之后下降的幅度为65.5—91.4%，回交下降幅度为12.2—59.5%，变动幅度相当大。

2. 苗木的高生长 在A组的苗期试验中(表4)，只有亲本17、21和25在一个重复中培育出自交苗，其生长量比异交下降了3.0—21.2%。同时，亲本之间衰退效应也存在较大差异。

表4 三个亲本不同类型交配后代苗木高生长量比较 (单位: cm)

母 本	自 交 S	异 交 O	自由授粉 OP	$\frac{S-O}{O}$ (%)	$\frac{S-OP}{OP}$ (%)
17	19.1	19.7	19.3	-3.0	-1.0
21	14.5	18.4	18.5	-21.2	-21.6
25	19.3	22.2	—	-13.1	—

B组和C组试验中的苗木高度，在不同交配类型之间出现了极显著差异(表5)。由于试验误差较大，类型内家系之间的差异在B组刚达到显著水平，在C组未出现统计上的明显差异。总的看来，苗高差异与出苗率相比相对较小。但总的变异趋势仍与出苗率相似。从表6看出，自交比异交高生长平均降低了30.5%和38.7%，同胞交配和回交的苗高居于自交与异交之间。需要提及的是，苗木生长量出现了与出苗率有所不同的情况，在B组，全同胞交配和回交的苗高分别比异交降低13.3%和21.2%，两者有一定差距，不如出苗率性状那样十分接近。再则在C组试验中，与异交相比，半同胞交配苗高下降13.5%，回交下降17.8%，没有象出苗率那样，半同胞交配后代比回交后代出现小得多的衰退效应。产生这些情况可能是取样误差所引起。

表5—6反映了不同交配类型之间苗木高度家系平均值的差异，家系内苗高的变异程度是否也存在差异呢？为此计算了各家系苗高的变异系数，再按不同交配类型计算平均变异系数。结果是：自交为 0.297 ± 0.076 ，回交 0.221 ± 0.019 ，全同胞交配 0.241 ± 0.044 ，半同胞交配 0.231 ± 0.029 ，异交 0.234 ± 0.030 。可见在回交、同胞交配与异交之间，苗高的变异程度相差无几，但自交后代苗木生长的株间差异明显增大。事实上本试验中的6个自交系中，有4个系的变异系数在0.32—0.36之间。由此可见，自交系内的株间选择在杉木育种中的价值，值得进一步研究。

表5 F_1 代材料不同交配类型苗木高度的方差分析

变异来源	B 组			C 组		
	自由度	均 方	F 值	自由度	均 方	F 值
区 组	2	222.91	18.77**	2	657.09	42.58**
家 系	23	44.74	3.75**	17	43.60	2.83*
交配类型	3	191.33	8.41**	3	159.46	8.49**
类型内家系	20	22.76	1.91*	14	18.78	1.22
剩 余	45	11.94		34	15.43	
总 的	70			53		

表6 F_1 代材料不同交配类型苗木高度的差异 (单位: cm)

	母本	自交	回交	同胞交配 ^①	异交	$\frac{S-O}{O}$	$\frac{B-O}{O}$	$\frac{FS-O}{O}$
		S	B	FS	O	(%)	(%)	(%)
B组	F_1-101	—	23.6	17.9	27.2	—	-13.2	-34.2
	F_1-103	10.2	20.2	18.0	18.2	-44.0	11.0	-1.1
	F_1-104	14.9	19.1	17.6	24.1	-38.2	-20.7	-27.0
	F_1-105	14.6	19.9	—	22.1	-33.5	-10.0	—
	F_1-106	—	16.9	19.7	25.4	—	-33.5	-22.4
	平均	13.2	19.9	18.3	23.4	-38.7	-13.3	-21.2
C组		S	B	HS	O	$\frac{S-O}{O}$	$\frac{B-O}{O}$	$\frac{HS-O}{O}$
	F_1-282	20.6	22.0	25.8	30.7	-32.9	-28.3	-16.0
	F_1-283	19.7	26.3	26.2	30.2	-34.8	-12.9	-13.2
	F_1-284	22.5	27.0	26.2	29.5	-23.7	-8.5	-11.2
	平均	20.9	25.1	26.1	30.6	-30.5	-17.8	-13.5

①同胞交配的数值为1—3个交配组合的平均值。

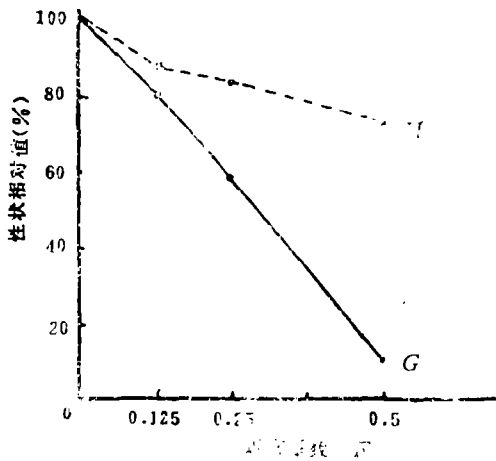


图1 杉木近交衰退与近交系数之间的关系
H, 苗木高度 G, 种子发芽率

发芽率的近交衰退比苗木生长更甚,基本上呈直线下降。近交系数由0→0.125→0.25→0.5,种子发芽率平均下降了19.5%、42.0%和88.1%,而苗木高度平均下降13.5%、16.7%和27.2%。

三、讨论和建议

从以上结果可以得出的初步结论是,杉木的近交导致种子发芽率、出苗率和苗木生长量的严重衰退,种子发芽率(出苗率)较之苗木高生长衰退更甚。衰退程度与近交系数密切相

3. 近交衰退与近交系数之间的关系

不同类型交配后代间种苗性状出现的显著差异,可以进一步追踪至不同组合亲缘关系的差别。在群体遗传学上,近交系数 F 是用来衡量由两个配子结合而成的个体的近亲繁殖程度的一个指标, F 越大,反映该个体的亲本配子之间亲缘越近。自交一代其近交系数为0.5,回交后代近交系数为0.25,全同胞间交配后代为0.25,半同胞间交配为0.125,无亲缘个体间的交配(异交)后代,其近交系数为0。现利用前面三组试验中出苗率、发芽率和苗高数据按近交系数进行归并计算,结果如图1所示。明显可见,两个性状的近交衰退程度随着近交系数的增加而加大。发

关，近交系数越高，衰退越大。杉木的近交衰退在不同个体之间存在差别。

据叶培忠、陈岳武等研究表明，杉木自交是形成涩粒种子的主要因素。自交与人工异交和自由授粉相比，涩粒率增加40—100%，种子千粒重下降5—40%，成苗率比异交降低20—90%。在本试验中，自交对杉木种子重量的影响不甚明显(未区分健全种子和涩粒)，但使种子发芽率比异交平均下降了88%(65%—100%)，苗木高度平均降低了27%(3%—44%)。同其它树种的研究结果相比较，杉木的近交问题不容忽视。Sorensen and Miles (1974)报道，自交对花旗松和小干松的种子重量、发芽率几乎没有影响，但使一年生苗高产生了18%和21%的下降，且随年龄增大而增加。Kriebel(1974)报道，东部白松的自交使树高生长(5—10 a)比异交下降12%—44%。Eldridge和Griffin(1983)对一种桉树经13 a田间试验发现，自交家系树木大量死亡，存活率只有31.2%，比自由授粉家系下降57%。又据Libby等(1981)研究，红杉自交后代在苗圃和造林一年后，高生长为异交后代的65%—80%。造林14 a后，自交家系平均树高和直径只有相应异交家系的42%和29%。综上所述，预计在造林之后，特别在成林后竞争加剧情况下，杉木生长的近交衰退有可能变得更加严重。

杉木的近交衰退随着近交系数的增加而加大，这同Anderson等对挪威云杉的研究结果相似。这是由于亲缘相近的个体间交配比亲缘较远的个体间交配，使隐性有害基因纯合的机率更高的缘故。虽然杉木自交比同胞内交配和回交产生更大幅度的活力减退，但在生产实践中实际造成的不利影响，可能还是后者更大。因为自交不容易成苗，即使成苗后也很差，易因生长不良而被剔除。相反，同胞内交配和回交，其种子发芽率仍有正常异交种子的60%—80%，且苗木生长不是很差，因而参加造林造成危害的可能性更大。

当然，近交对生产的实际有害影响还取决于种子生产过程中近交机率的高低。Fowler(1978)指出，大多数针叶树种在天然林和人工林条件下，天然自交一般低于10%。林木无性系种子园所获得的增益之中，一部分是由于在种子园内近交的减少(相对于天然林或人工林)所作的贡献。在杉木种子园中，自交的机率有多大，目前尚不清楚。据初步观察分析，无性系的组成和配置，雌雄球花的开花期、雌雄性比和在树冠上的分布以及花期气候等因素，都有可能影响到杉木种子园中的自交机率。其中，雌雄球花盛花期是否重叠是个重要因素。我们曾对龙泉杉木种子园进行连续三年的花期观察，65个无性系中，雌雄球花盛开期平均间隔3—8 d，只有10%—30%的无性系雌雄花盛开期比较接近，间隔在2 d以内。而这些无性系中，多数又是在整个种子园盛花期内开雌球花，它们容易接受到非自身花粉。由此推测，杉木种子园实际发生自交的机率不会很高。在本试验(A组)中，自由授粉种子平均发芽率47.6%，略低于异交的52%，这可以作为自交率不高的粗略证据。既然杉木自交能引起种子发芽率的大幅度下降，那么人工异交与自由授粉种子发芽率的差异，在一定程度上可以反映不同无性系乃至整个种子园的自交水平。

尽管如此，杉木育种者和生产者对近交问题应该引起足够重视，采取必要防范措施，力求避免或减少近交造成损失，最起码可以减少种子产量的损失。为了获得多世代改良的持续增益，应该准备一个足够大的育种群体，并挑选较佳的交配设计，以便进行有效的下一轮选择。在子代林中选择下一代亲本材料时，宁可在较优的多个家系中分别选取一个最优单株，也不愿在一个最优家系中选取几个较优单株(无性系选择例外)。在建立生产性种子园时，一般不应在同一种子园内纳入几个有亲缘关系的无性系，注意使同一无性系或有亲缘的无性系的

不同分株保持最大距离。力求做到辅助授粉，以减少近交，促进异交，提高种子品质。在苗圃生产实践中，应严格剔除生长最差的苗木，它们可能来自近交，以免造成不良后果。

参 考 文 献

- [1] 叶培忠等, 1981, 杉木种子生活力变异的研究, 南京林产工业学院学报, (3), 22—32.
- [2] 陈岳武等, 1982, 杉木种内杂种优势及亲本配合力的分析, 南京林产工业学院学报, (2): 1—20.
- [3] 陈益泰等, 1980, 杉木嫁接种子园的花期观察和分析, 亚林科技, (4): 16—25.
- [4] Sorensen, F. C. et al., 1974, Self-pollination effects on Douglas-fir and Ponderosa pine seeds and seedlings, *Silvae Genetica*, 23 (5): 135—138.
- [5] Kriebel, H. B., 1974, Inbreeding depression in Eastern White Pine, Proc. of 9th Central States Forest Tree Improvement Conference, 48—55.
- [6] Eldridge, K. G. et al., 1983, Selfing effects in *Eucalyptus regnans*, *Silvae Genetica*, 32(5—6).
- [7] Libby, W. J. et al., 1981, Inbreeding depression in selfs of redwood, *Silvae Genetica*, 30(1):15—25.
- [8] Park, Y. S. et al., 1983, Inbreeding in black spruce (*Picea mariana* (Mill) B. S. P.): self-fertility, genetic load, and performance, *Can. J. For. Res.*, 14:17—21.
- [9] Fowler, D. P., 1978, Population improvement and hybridization, *unasyuva*, 30(119—120): 21—26.

THE EFFECT OF INBREEDING ON SEED GERMINATION AND SEEDLING HEIGHT GROWTH OF CHINESE FIR

Chen Yitai He Guiping Li Gongxue

(The Research Institute of Subtropical Forestry CAF)

Abstract Six unrelated clones of Chinese fir in a seed orchard were mated using full diallel mating pattern with selfing and open-pollination. Seeds were collected from each parent, testings were also established. And then, in this progeny test plantation, the 4—6 flowered trees in one full-sib family and one open-pollinated family were chosen to be mated in involving self-, back-, within sib- and outcrossing. Three groups of experiments indicated that inbreeding resulted in much reduction both in seed germination and seedling height growth. The inbreeding depression has increased with the increase of inbreeding coefficients. Comparing with outcrossing, the percentages of seed germination of selfing, backcrossing and full-sib-mating, half-sib-mating have been reduced by about 88 %, 42 % and 20 %, and those of seedling height growth reduced by about 27%, 17% and 13% respectively. There were significant differences in inbreeding depression between the families or mating parents.

Key words Chinese fir; inbreeding depression; seed germination; seedling height growth