

细叶桉地理种源生长性状遗传 变异的分析与评价*

徐建民 吴坤明 吴菊英 白嘉雨

摘要 本文对细叶桉10个地理种源5年生6个性状的观测资料,运用数量遗传学原理和多元统计分析方法进行分析和评价。结果表明:细叶桉各性状差异极显著或显著,且受中至较强的遗传影响。性状间存在较强的表型和遗传相关。从综合遗传值分析得出,昆士兰种源优于新南威尔士和维多利亚种源,尤以13443(Kenney River)和13544(Gladstone) QLD种源为最好。用综合遗传值,计算了种源群体间的遗传距离,为该树种进一步的遗传改良提出建议。

关键词 细叶桉、地理种源、遗传参数

细叶桉(*Eucalyptus tereticornis* Sm.)在澳大利亚属天然林,其自然分布区的纬度($5^{\circ}20'$ ~ $38^{\circ}08' S$)在所有桉属树种中跨度最大,垂直分布从海滨台地至1150 m的昆士兰高原,是世界各地广泛引种和栽培的主要树种之一¹⁾。其中以巴西的引种、栽培、改良和利用最为成功²⁾。

我国对细叶桉较系统的引种和栽培研究,是近十年由中澳国际合作广西东门项目和中国林业科学研究院热带林业研究所 ACIAR 项目开始实施。现以种源选择和栽培技术研究为主,并开始了家系试验和无性繁殖的遗传改良。

华南地区水热资源丰富,是我国桉树人工林的主产区。为此,在该地区选择适应性强、产量高的种和种源,以替代目前生产上使用较差的种尤为重要³⁾。本试验目的是选择适应海南西南部半干旱地区生长快、产量高、且具有一定抗风能力的优良种源。

1 材料和方法

1.1 材料来源

种源的天然分布及其生态背景见图1、表1,试验用种由澳大利亚中心提供。

1992—03—20收稿。

徐建民助理研究员,吴坤明,吴菊英,白嘉雨(中国林业科学研究院热带林业研究所 广州 510520)。

*本文系中澳国际合作项目(8848)“澳大利亚阔叶树种引种与栽培试验”研究内容之一。本所揭育泽(现已调离)、温秋莲同志参加部分工作,邱炳朝研究员、李炎香副研究员、钟惠甫先生精心审阅,在此一并致谢。

1) Jacobs M R. 桉树栽培. 罗马:联合国粮农组织,1981. 610~611。

2) 洪菊生,刘复华,黄东志等. 巴西桉树人工林栽培技术考察报告. 1991。

3) 白嘉雨. 建立“澳大利亚阔叶树种引种与栽培试验”目的意义及其发展. 澳大利亚树种在中国的栽培和利用国际研讨会论文集. 1988. 5~9。

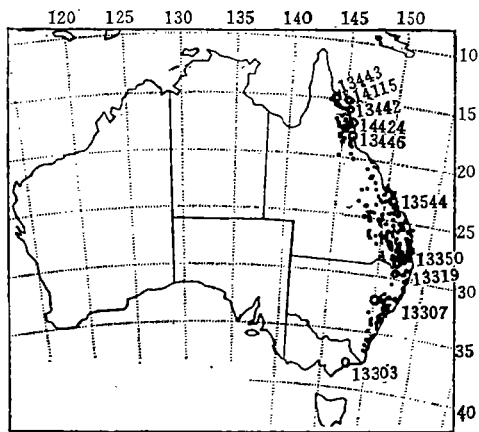


图1 各种源在澳大利亚细叶桉天然林中的位置

1.2 试验地概况

试验地位于海南省乐东县尖峰岭岭头, $18^{\circ}42' N$, $108^{\circ}52' E$, 海拔20 m, 距海岸1 km。属季风热带气候, 受海洋影响, 年均温 $25.2^{\circ} C$, 极端低温 $5.6^{\circ} C$ 。年降雨量1082.7 mm, 以8、9月降雨量居多, 11月至翌年5月为干旱季节。影响大的台风次数2.7次/a。土壤为花岗岩发育的砂质燥红土, 有机质含量(0~40 cm 土层)0.58%。原生植被为耐干旱的有刺灌丛, 造林地为短枝木麻黄(*Casuarina cunninghamiana* Miq)、窿缘桉(*E. exserta*)采伐迹地。

表1 细叶桉参试种源基本情况

种批号	母树株数	地理位置	纬度(°' S)	经度(°' E)	海拔(m)	气候类型
13303	5	Sale 维多利亚	38 07	147 04	10	中湿夏凉冬季降雨气候
13307	8	Windsor 新南威尔士	33 32	150 50	100	中湿夏凉冬季降雨气候
13319	6	N of woolgoolga 新南威尔士	29 55	153 12	30	中湿夏凉冬季降雨气候
13350	10	S of Urbenville 新南威尔士	28 36	152 24	400	中湿夏热冬季降雨气候
13544	10	40 km N of Gladstone 昆士兰	23 44	151 01	10	夏热冬旱夏季降雨气候
13446	4	NTH of Cardwell 昆士兰	18 16	146 00	40	热带冬旱夏季降雨气候
14424	30	Raven Shoe 昆士兰	17 39	145 21	700	热带冬旱夏季降雨气候
13442	7	N of Mareeba 昆士兰	16 55	145 25	380	热带冬旱夏季降雨气候
14115	30	S of Helenvale 昆士兰北部	15 46	145 14	120	热带冬旱夏季降雨气候
13443	10	Kennedy River 昆士兰	15 26	144 11	60	热带冬旱夏季降雨气候

1.3 田间设计与试验林营建

试验按随机区组设计, 以种源为处理, 当地窿缘桉作对照, 4次重复, 每小区20株, 株行距 $2 m \times 2 m$ 。机耕全垦后人工挖穴, 规格 $40 cm \times 40 cm \times 40 cm$, 每穴施过磷酸钙150 g、干牛粪1000 g作基肥。于1986年8月建立试验林。

1.4 调查及统计分析方法

对1987年10月和1991年8月两次强台风危害情况进行调查, 以风倒倾斜度为 $0 \sim 75^{\circ}$ 和风折株数进行统计, 抗风指数 $(ITR) = 1 - (\text{受害株数} / \text{调查株数}) \times 100\%$ 。树高(H)、胸径(DBH)、枝下高(UBH)、高径比(VBH)、保存率(RCS)为5年生调查数据。分析前用 Bartlett 检验法^[1]对数据进行方差齐性检验, 并对保存率、抗风指数进行 $\arcsin \sqrt{x_i}$ 变换。

统计分析以小区为单位, 其数学模型:

$$x_{ij} = \mu + g_i + r_j + e_{ij} \quad (1)$$

式中 x_{ij} 为性状观测值; μ 为总体平均数; g_i 为种源效应; r_j 为区组效应; e_{ij} 为随机误差。

对种源各性状进行方差分析、协方差分析和相关分析, 分解相应方差分量。计算各性状的广义遗传力(h_B^2)、表型相关系数(r_{Dij})和遗传相关系数(r_{Gij})。

$$h_B^2 = \frac{\sigma_{g_i}^2}{\sigma_{P_i}^2} \quad (2)$$

$$r_{kij} = \frac{CovP_{ij}}{\sqrt{\sigma_{g_i}^2 \times \sigma_{g_j}^2}} \quad (3)$$

$$r_{gij} = \frac{Covg_{ij}}{\sqrt{\sigma_{g_i}^2 \times \sigma_{g_j}^2}} \quad (4)$$

根据遗传相关系数, 列出遗传相关系数矩阵 R 。

$$R = \begin{bmatrix} r_{11} & r_{12} & \cdots & r_{1n} \\ r_{21} & r_{22} & \cdots & r_{2n} \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ r_{n1} & r_{n2} & \cdots & r_{nn} \end{bmatrix}$$

用 Jacobi 法计算特征根(λ_i)和特征向量(L_i), 并计算主成分的累积贡献率。

一般情况下, 当前 m 个主成分的累积贡献率:

$$g = \sum_{i=1}^m \lambda_i / \sum_{i=1}^p \lambda_i \geq 0.85 \text{ 时, 选取主成分个数 } m。$$

各种源各性状的标准化遗传值为:

$$\tilde{g}_{ik} = \bar{x}_{ik} / \sqrt{\sigma_{g_i}^2} \quad (5)$$

利用 \tilde{g}_{ik} 计算新的综合指标(综合性状遗传值):

$$\tilde{g}_{ij} = \frac{1}{\sqrt{\lambda_i}} \sum_{k=1}^p L_{ik} \tilde{g}_{ik} \quad (6)$$

式中 \tilde{g}_{ij} 为第 i 个主成分的第 j 个种源的综合遗传值; λ_i 为第 i 个特征根; \tilde{g}_{ik} 为第 k 个性状的第 j 个种源的标准化遗传值。

$$\text{根据公式: } D^2_{ij} = \sum_{k=1}^p (\tilde{g}_{ki} - \tilde{g}_{kj})^2 \quad (7)$$

算出第 i 个种源和第 j 个种源之间的遗传距离。分析数据输入计算机, 用 GENSTAT^[2] 4.03 分析处理。

2 结果与分析

2.1 种源性状方差分析

种源各性状的方差分析(表 2)表明: 种源在 H 、 UBH 、 RCS 和 ITR 的差异为极显著, DBH 和 VHD 的差异显著。种源方差占总方差的比重, 在性状上各不相同, UBH 最大 0.86, 依次是 ITR 0.75、 RCS 0.69、 H 0.57、 VHD 0.46、 DBH 0.45。说明种源的各性状受到中至较强的不同程度的遗传影响。

2.2 种源性状遗传参数的估算

表 3 列出的种源各性状的遗传参数, 说明性状的表现受遗传控制程度各不相同。性状遗传变异系数的大小顺序是 $UBH > RCS > ITR > H > DBH > VHD$; 广义遗传力是 $UBH > ITR > H > RCS > DBH > VHD$ 。因试验是单点试验, 区域性环境方差无法删除, 因此, 性状 h_B^2 估计值存在偏高的可能性。

表2 各性状方差分析

变异来源	自由度	均			方		
		<i>H</i>	<i>DBH</i>	<i>UBH</i>	<i>VHD</i>	<i>RCS</i>	<i>ITR</i>
区 组	3	5.437	7.219	0.482 7	172.03	265.1	167.4
种 源	9	9.160	7.104	4.470 9	190.60	977.3	910.1
机 误	27	1.373	1.622	0.216 1	50.41	169.7	129.1
<i>F</i> 值		6.672**	4.379*	20.685**	3.781*	5.759**	7.051**

注: $F_{0.05} = 2.25$, $F_{0.01} = 4.60$ 。

表3 各性状遗传参数

性 状	<i>H</i>	<i>DBH</i>	<i>UBH</i>	<i>VHD</i>	<i>RCS</i>	<i>ITR</i>
遗传方差 V_g	1.947	1.371	1.064	35.048	201.9	195.25
遗传变异系数 $G_{CV}(\%)$	16.65	15.67	30.65	5.23	22.55	18.08
广义遗传力 h_B^2	0.59	0.39	0.83	0.36	0.54	0.60

2.3 种源性状的相關分析

数量性状的遗传是受多基因的控制, 由于基因之间的相互作用和多因一效以及一因多效的效应, 使得性状之间往往彼此相关联。了解细叶桉种源性状间的相关程度, 对权衡性状的选择, 提高育种改良成效至关重要。

表4表明: 细叶桉种源性状间的遗传相关系数大于表型相关系数, 说明遗传相关较表型相关更能揭示性状间的内在真实联系。*H*、*DBH*、*UBH*、*RCS*、*ITR*之间呈正相关, 且*H*、*DBH*和*UBH*相关紧密。*VHD*除与*UBH*和*RCS*之间呈正相关外, 还与*H*、*DBH*和*ITR*呈负相关。

表4 性状间的表型(对角线以下)和遗传(对角线以上)相关

	<i>H</i>	<i>DBH</i>	<i>UBH</i>	<i>VHD</i>	<i>RCS</i>	<i>ITR</i>
<i>H</i>	—	0.951 4	0.969 3	-0.043 8	0.867 3	0.723 3
<i>DBH</i>	0.946 2	—	0.858 3	-0.346 0	0.853 3	0.844 1
<i>UBH</i>	0.851 8	0.700 8	—	0.166 4	0.779 4	0.592 7
<i>VHD</i>	-0.227 7	-0.512 8	0.095 5	—	-0.139 4	-0.483 9
<i>RCS</i>	0.410 3	0.320 6	0.539 0	0.018 9	—	0.695 9
<i>ITR</i>	0.354 0	0.325 4	0.452 4	-0.116 9	0.603 6	—

2.4 综合性状遗传值

在进行综合性状遗传值分析之前, 有必要对种源各性状权衡取舍。为了达到对种源适生、高产和具有一定抗风能力的遗传评价, 选取了方差分析极显著、且性状间彼此相关紧密的*H*、*DBH*、*UBH*、*RCS*和*ITR*进行分析。

根据这5个性状的遗传相关系数, 组成了5阶遗传相关系数矩阵, 用Jacobi法得综合性状特征根(λ_i), 累积贡献率(g_i)和特征向量(L_i), 见表5。

从表5可以看出, 第一主成分的特征根最大($\lambda_1 = 4.366 1$), 其余依次锐减。说明综合性状的遗传方差占居第一主分量的比重最大, 贡献率达87.32%, 相应的特征向量 L_1 均为正值,

反映了各性状对综合性状的贡献为正向响应。依照累积贡献率大于85%的一般性原则,用第一主分量的综合遗传值,就可对各种源作出综合评价,结果见表6。

表5 特征根、特征向量和累积贡献率

主成分	第一主成分	第二主成分	第三主成分	第四主成分	第五主成分	分量来源
特征向量 L_i	0.469 9	-0.292 9	-0.107 2	-0.056 0	-0.823 9	<i>H</i>
	0.465 5	0.099 2	-0.238 5	-0.785 8	0.314 7	<i>DBH</i>
	0.439 1	-0.609 6	-0.194 3	0.427 8	0.463 4	<i>UBH</i>
	0.438 8	0.129 7	0.884 0	0.042 5	0.086 2	<i>RCS</i>
	0.420 8	0.718 3	-0.335 3	0.441 1	-0.001 7	<i>ITR</i>
特征根 λ_i	4.366 1	0.373 1	0.195 8	0.062 8	0.002 2	
贡献率(%)	87.322 2	7.461 5	3.915 1	1.256 6	0.044 6	
累积贡献率(%)	87.322 2	94.783 7	98.698 7	99.955 4	100.000 0	

表6 种源第一主成分综合性状遗传值

种源号	13303	13307	13319	13350	13544	13446	14424	13442	14115	13443
综合遗传值	3.302 1	4.598 3	5.124 6	4.950 7	6.739 2	5.642 6	6.187 0	5.922 2	5.538 0	7.029 9
排序号	10	9	7	8	2	5	3	4	6	1

从表6可以得出,大于平均综合遗传值($\bar{g} = 5.503 5$)的种源是13443、13544、14424、13442、13446和14115,均为昆士兰种源。其中以13443(Kennedy River, QLD)种源的综合遗传值最大,说明该种源群体5个性状的优良基因频率最高,其次是13544(North of Gladstone, QLD)种源群体。优良基因频率最低的种源群体是13303(Sale 维多利亚)和13307(Windsor 新南威尔士)种源。

2.5 种源群体的遗传距离

根据公式(7),算出细叶桉种源群体间的遗传距离其极差为0.010 9~13.896 5,见表7。遗传距离越小,说明两个种源群体间的遗传差异越小,反之,遗传差异则大。

表7 种源群体间的遗传距离

种源号	13443	13544	14424	13442	13446	14115	13319	13350	13307
13544	0.084 5								
14424	0.710 5	0.304 9							
13442	1.227 0	0.667 5	0.070 1						
13446	1.924 6	1.202 5	0.296 4	0.078 2					
14115	2.225 8	1.442 9	0.421 2	0.147 6	0.010 9				
13319	3.630 2	2.606 9	1.128 7	0.636 2	0.268 3	0.170 9			
13350	4.423 1	3.198 7	1.528 4	0.943 8	0.478 7	0.344 9	0.030 2		
13307	5.912 7	4.583 5	2.524 0	1.752 7	1.090 6	0.883 0	0.277 0	0.124 2	
13303	13.896 5	11.813 7	8.322 6	6.864 9	5.477 9	4.999 2	3.321 5	2.717 9	1.680 1

3 小结与建议

(1) 试验分析结果表明, 细叶桉不同地理种源的6个性状差异极显著或显著, 且受到中至较强的遗传影响。

(2) 从群体内具有优良基因频率的高低, 进一步地揭示出昆士兰种源优于新南威尔士种源和维多利亚种源($6.1765 > 4.8912 > 3.3021$)。其中昆士兰北部种源13443(Kennedy River)最好, 能适应海南岛西南部半干旱地区的气候, 生长快且具有一定抗风能力, 与对照窿缘桉相比, 性状 H 、 DBH 、 UBH 、 RCS 、 ITR 和 VHD 的引种增益分别为43.65%、31.14%、40.84%、28.23%、36.13%、10.29%。该种源在原产地属低纬度、热带冬旱夏季降雨气候型, 与试验点气候类型(冬旱夏季降雨)一致。其次是13544(40 km N, Gladstone QLD)种源, 与对照窿缘桉相比, 性状 H 、 DBH 、 UBH 、 RCS 、 ITR 和 VHD 的引种增益分别为42.16%、³4.58%、45.44%、-3.79%、34.75%、6.68%。属中纬度、夏热冬旱夏季降雨气候型。最差种源是13303(Sale 维多利亚)和13307(Windsor 新南威尔士)属高纬度、中湿夏凉冬季降雨气候型。此结果与广西东门项目的树种/种源试验结果一致^[3]。从结果看, 今后有必要对昆士兰种源做进一步的种源/家系试验, 同时增加更低纬度的巴布亚新几内亚的种源。

(3) 种源性状广义遗传力的大小顺序是 $UBH > ITR > H > RCS > DBH > VHD$ 。此外根据1~5年生的观测资料统计分析, H 广义遗传力分别为0.65、0.64、0.60、0.60、0.59, 遗传变异系数是15.79%、16.37%、17.07%、17.53%、16.65%; DBH 2~5年的遗传力依次是0.53、0.44、0.43、0.39, 遗传变异系数是26.22%、17.34%、17.82%、15.67%。发现两者遗传力随林龄的增加而逐渐降低, 且有逐渐稳定的趋势。此结果与柳杉和马尾松相似^[4]。因此, 在优树选择时, 不仅要考虑性状遗传力的大小和相关性, 而且还须考虑林龄(即性状遗传变异相对稳定的年龄), 至少不低于3a。

(4) 细叶桉种源群体间遗传距离的差距较大, 这不仅有利于种源选择, 且对下一阶段的遗传改良具有一定的参考作用。在此提出三点建议:

① 选择综合遗传值大, 且种源间遗传距离最短的种源或原种(如13443和13544), 以混合种子或交错配置的方式, 营建种子生产基地, 解决目前造林用种的需求。

② 细叶桉的遗传改良应在遗传距离基础上, 以亚群体形式进行改良。

③ 对引自原产地家系数量大种源多的育种材料, 采用CATHS¹⁾方法进行试验时, 应分成几个试验并在不同地点建立, 每个CATHS有几个种源、50~100个家系。

参 考 文 献

- 1 北京林学院主编. 数理统计. 北京: 中国林业出版社, 1980. 162~164.
- 2 Alvey N G, Banfield C F, Kathleen M Phelps et al. An Introduction to GENSTAT. New York: Academic Press INC. 1982. 77~124.
- 3 Mannion E G, Wei Ju. An Introduction to The Dongmen Eucalypts Afforestation Project. Four-

1) CATHS, Clonal Areas for Testing Hybridising and Seed Production 一种多功能为一体的无性系测定试验方法。

rth International Technical Exchange Seminar. 1989. 12~27.

- 4 秦国峰, 金国庆, 周志春, 等. 马尾松天然林自由授粉家系幼龄期生长性状的遗传变异. 林业科学研究, 1988, 1(3), 260~262.

An Analysis on Genetic Variation in Growth Characters of Geographical Provenances of Eucalyptus tereticornis

Xu Jianmin Wu Kunmin Wu Juying Bai Jiayu

Abstract Ten provenances of *Eucalyptus tereticornis* introduced from Australia were analyzed and evaluated for 6 growth traits five years after planting on the semi-arid area in southwestern Hainan Island. Variance and covariance analyses were estimated to determine heritability of traits and genetic correlation between traits. The results showed that there were highly significant differences in all traits measured and they exerted medium or stronger degrees of genetic control on provenance level (0.36~0.83). The clear bole height, index of typhoon resistance and tree height were apparently inherited. Highly phenotypic and genetic correlations were found among traits. Provenance selection based on principal component values of genetics was made; provenances from Queensland were better than those from New South Wales and Victoria; two superior performance provenances, 13443 from Kennedy River QLD and 13544 from North Gladstone QLD were selected. According to the hereditary stability analysis, the heritability was slowly decreasing with the increase in the age of the tree. Some profitable suggestions were also provided for further improvement in future.

Key words *Eucalyptus tereticornis*, geographical provenance, genetic parameters, semi-arid area

Xu Jianmin, Assistant Professor, Wu Kunmin, Wu Juying, Bai Jiayu (The Research Institute of Tropical Forestry, CAF Guangzhou 510520).