

山杨材性群体变异趋势及个体遗传差异的研究*

顾万春 李 斌 郭文英

摘要 在山杨主要分布区随机抽取 6 个天然群体,每群体随机抽样 15 株采集木芯,分析结果表明:群体间及个体间的木材密度和纤维长度差异都极显著。群体平均密度 0.4321 g/cm^3 ,极差 0.0662 g/cm^3 ;平均纤维长度 1.0775 mm ,极差 0.2650 mm 。东北、华北群体的密度呈梯度变异,纤维长度的梯度变异不明显。木材密度群体重复率 0.541 ,个体重复率 0.471 ;纤维长度重复率分别是 0.471 与 0.412 。不同群体、不同年轮组的密度与纤维长度的个体重复率有所不同。密度、纤维长度等与生长性状呈微弱遗传相关,可以进行材性与生长的同步遗传改良。

关键词 山杨、木材密度、纤维长度、材性群体变异、材性个体遗传差异

山杨(*Populus davidiana* Dode)是我国山区先锋树种和重要工业用材树种。遗传改良工作于 80 年代中期列入科研计划,种源与无性系试验林的试材尚达不到材性试验要求。本研究针对中国山杨分布特点和天然林生长状况,在主要分布区的 6 个省抽样采集天然林试材,研究山杨木材密度和纤维性状的株内变异、群体内个体变异及探索群体间变异趋势。有关山杨木材密度和纤维的株内变异模式、幼—成龄相关、早期选择依据以及活立木木芯取样可行性等研究已作出结论^[1]。

在林木材性育种研究中,目前有两类做法:A 类是在种源、家系、无性系等试验林中采集试材,该类试材因其在同一环境条件试验,可比性强,遗传分析的精度较高,无疑是主要做法;B 类是缺少试验林的情况下,在树种分布区中随机抽样或在同一块林分中抽样个体进行材性分析,研究群体变异的一般性趋势,或剖析群体内个体遗传变异^[2,3]。该文属于后一类研究,为山杨材性育种提供一般性遗传背景的积累。

1 材料与方 法

1.1 试材取样

在山杨主要分布区调研基础上,对黑龙江、吉林、辽宁、河北、河南 6 省山杨天然林各抽样 1 个群体。被抽样的群体林相整齐,林分组成以 30 年生山杨为主,属当地的中上等立地条件,近 20 年未经破坏或采伐,要求林分实生起源为主,河南西部山区找不到实生起源林分,只能选择林相整齐的天然次生的萌生林分。6 个群体地理跨度: $33^{\circ}47' \sim 46^{\circ}06' \text{ N}$, $111^{\circ}38' \sim 132^{\circ}50' \text{ E}$,海拔变幅 $280 \sim 1300 \text{ m}$,反映了山杨天然林分布的实际情况,具有代表性。

在抽样的林分中设置 1 hm^2 或 100 株(山杨)的样地,各样地随机抽样 15 株,采集木芯试 样;同时,随机测量 30 株计算林分生长量(表 1)。采集木芯的 15 株样株,统一用 7 mm 口径生

1994—06—06 收稿。

顾万春研究员,李斌,郭文英(中国林业科学研究院林业研究所 北京 100091)。

* 本研究属 1990 年国家自然科学基金资助课题“杨树材质遗传与参数的研究”的部分内容。试材取样得到黑龙江、吉林、辽宁、河北、山西、河南等省林业部门的大力支持。

表1 山杨6个天然群体地理生态因子与林分概况

| 地 点 | 北纬 (°'N) | 东经 (°'E) | 海拔高 (m) | 土壤 名称 | 林分 起源 | 林分 组成 | 林分 郁闭 度 | 立地 指数 (m) | 年均温 (°C)② | 年降 水量 (mm) | ≥5℃ 积温 (°C) | 林分平均生长状况 | | |
|---------|-------------|-------------|------------|----------|----------|----------|---------------|-----------------|--------------|------------------|-------------------|-----------|------------|-----------|
| | | | | | | | | | | | | 年龄 (a) | 胸径 (cm) | 株高 (m) |
| 黑龙江省迎春 | 46 06 | 132 50 | 280 | 暗棕壤 | 实+萌 | 10 杨 | 0.9 | 22 | 2.8 | 536.3 | 2 806 | 51.1 | 27.02 | 21.63 |
| 吉林省八家子 | 42 31 | 128 58 | 350 | 暗棕壤 | 实+萌 | 9 杨+1 杂 | 0.9 | 24 | 4.9 | 525.9 | 3 026 | 45.1 | 22.91 | 22.35 |
| 辽宁省宽甸 | 40 43 | 124 47 | 300 | 草甸黑土 | 实+萌 | 10 杨 | 0.8 | 18 | 6.4 | 1 158.0 | 3 320 | 25.0 | 16.20 | 16.37 |
| 河北省青龙 | 40 24 | 118 57 | 800 | 灰黑土 | 实+萌 | 7 杨+3 杂 | 0.7 | 16 | 5.0 | 566.5 | 3 813 | 31.1 | 20.31 | 16.06 |
| 山西省关帝山① | 37 47 | 114 48 | 1 300 | 棕壤土 | 实+萌 | 10 杨 | 0.8 | 16 | 4.7 | 590.6 | 3 687 | 38.0 | 18.41 | 16.43 |
| 河南省栾川 | 33 47 | 111 38 | 830 | 黑褐土 | 萌 | 5 杨+5 杂 | 0.6 | 14 | 10.7 | 642.3 | 4 315 | 33.6 | 16.66 | 13.37 |

①有些地点的生态因子查不到(如关帝山),借用邻近气象站的数据;②由于当地气象站的海拔与群体林海拔有一定差距,年均温一栏按 $[\pm 0.6 \text{ } ^\circ\text{C}/100 \text{ m}]$ 的公式进行了换算。

长锥在胸径处南北向钻取无疵木芯条^[1]。

1.2 材性测试方法

木材密度与纤维长度是公认的材性育种主要指标^[2,3]。为此,选用木材密度与纤维长度等性状为研究性状。木芯材性测定,自髓心向外每5年轮为1组,最外不足5年的归并为1组。根据Smith^[4]的饱和含水量法测定木材基本密度;同时,用常规法离析,在($\times 40$ 倍)显微镜下测定纤维长与宽。纤维测定将每个年轮组分成5组试样,每组观测10根,测定50根纤维的数据。

1.3 数据分析

测试数据整理,对每份样品值按Grubbs^[5]准则作数据粗值剔除,被剔除值用该样品均值代替;在材性生长过程分析中,宽甸群体不足30a,用回归预测方法估算26~30a,年龄组材性数值,可靠性为95%。为了消除髓心至树皮木材体积平方渐增的差异,计算性状值时按不同年轮组木材体积加权。方差分析、回归分析等常规统计分析参照斯蒂尔^[6]有关方法。

评价群体与个体的遗传参数,因其试材不是在同一块试验林中取样,只是在山杨主要分布区中随机抽样以及在群体中随机抽取样株,属于随机样本的重复测定。为此,采用重复率(R)来表征试材的遗传差异,近似地代表广义遗传力(h_b^2)的大小^[7,8]。有关重复率(R)和遗传相关(r_G)等计算,采用Falconer R. S^[7]和大庭喜八郎^[8]的计算式。用重复率(R)代替遗传力(h^2),并采用Namkoong^[9]方法预测估算一定选择强度下的木材密度与纤维长度的改良增益。

2 结果分析

2.1 群体间材性变异

6个群体分析结果,两个木材性状在群体间差异极显著(表2,图1、2)。30年生平均木材密度(g/cm^3)序位与数值是:迎春0.4588,栾川0.4466,八家子0.4349,青龙0.4316,宽甸0.4282,关帝山0.3926;群体间极差达0.0662。30年生平均木材纤维长(mm)序位和数值是:宽甸1.247,八家子1.106,迎春1.097,青龙1.028,栾川1.005,关帝山0.982;群体间极差达0.265。由此可知,山杨群体间在木材密度与纤维长度方面存在足够的表型差异,包括遗传与环境差异,可供试验选择之用。不同群体在木材密度与纤维长度两方面的序位不一致,木材密度较高的是迎春、栾川和八家子;纤维长度较大的是宽甸、八家子和迎春。不难看出,山杨6个群体覆盖区中,位于东北地区的迎春、八家子、宽甸等群体的材质较优良,是材质育种中可供选择的优良原始材料群体。

表 2 木材密度与纤维长方方差分析及重复率比较

| 变 因 | 自由 度 | 木 材 密 度 | | | 纤 维 长 | | | 期 望 均 方 |
|-------------|------|---------|--------|-------|----------|----------|-------|--|
| | | 均 方 | 方 差 比 | 重 复 率 | 均 方 | 方 差 比 | 重 复 率 | |
| 群 体 间 | 5 | 0.718 2 | 18.3** | 0.541 | 0.087 17 | 16.541** | 0.471 | $\sigma_b^2 + n\sigma_i^2 + n\sigma_e^2$ |
| 群 体 内 个 体 间 | 84 | 0.039 2 | 6.12** | 0.471 | 0.005 27 | 5.166** | 0.412 | $\sigma_b^2 + n\sigma_i^2$ |
| 误 差 | 450 | 0.006 4 | | | 0.001 02 | | | σ_e^2 |

注:群体 $p=6$, 各群体的个体 $t=15$, 每个体内的年轮组 $n=6$ 。群体重复率 = $\sigma_b^2 / (\sigma_b^2 + \sigma_e^2)$, 个体重复率 = $\sigma_i^2 / (\sigma_i^2 + \sigma_e^2)$ 。

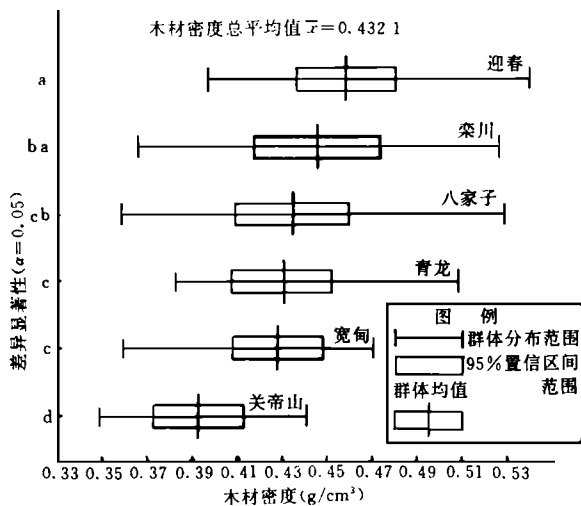


图 1 30 年生山杨群体木材密度均值、差异显著性、置信区间和极差

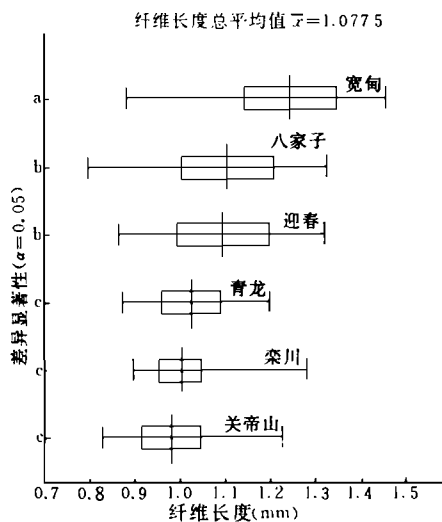


图 2 30 年生山杨群体木材纤维长度均值、差异显著性、置信区间和极差

对山杨群体地理分布进行分析,木材密度由北向南逐渐下降,从东北至华北呈连续变异(梯度变异),除柰川群体外,5 群体木材密度与纬度呈正相关, $r=0.9417$ 。纤维梯度变异不怎么明显,5 群体与纬度呈弱相关, $r=0.3075$ 。柰川群体位于南端,木材密度排序第 2,纤维长度排序第 5,木材密度变异似乎属于东北至华北连续变异大种群之外的亚群。从表型上看,山杨材性梯度变异与美洲山杨(*Populus tremuloides* Michx.)有所不同, Bonsc 与 Valeneine^[2]在美国滨湖区威斯康星州等地采集山杨,不同天然群体试材进行测定,发现木材密度从北到南有增加趋势。当然,其材性变异规律尚待进一步研究。

2.2 群体内个体间材性遗传差异与重复率

图 1、2 看到,不同群体的密度与纤维长个体间变幅(极差)不同,个体间相对变幅木材密度大于纤维长度,较优良的群体内个体变异都大于较差群体内个体变异幅度。迎春、八家子两个群体内变异较大,在群体选择基础上可供选择优良材质个体的概率较高;而关帝山、青龙两个群体在密度与纤维长方面个体间变异较小,个体选择潜力相对较低。譬如,30 年生平均木材密度(g/cm^3)在迎春群体中个体最大值达 0.539 6,八家子群体中个体最大值达 0.529 2,而个体最小值分别是 0.399 4 与 0.361 1,个体间相对极差分别为 35%与 46%;密度最低的关帝山群体中个体最大值 0.430 8,个体最小值 0.349 3,相对极差 23%。

用重复率大小反映木材性状重复值的稳定性,在遗传评价中可替代遗传力使用。表2看到,密度群体间重复率0.541,个体间重复率0.471;纤维长分别为0.471与0.412。密度重复率略高于纤维长,群体重复率略高于个体。这一结果,在6个群体分别进行的重复率分析中得到重现(表3),分群体重复率仍是密度大于纤维长,但重复率数值偏高,密度平均重复率0.575,纤维长平均重复率0.484。

为探寻山杨材性在生长过程中的稳定程度,进行了不同年龄组的重复率分析。表4看到,密度重复率在前5个龄组中从0.398至0.591逐渐提高,第6个年轮组0.543略有下降;纤维长重复率第1年轮组0.401,第2年轮组0.389,第3~5个年轮组逐渐提高,

第6个年轮组与前1年轮组接近。两材性性状重复率变化总的趋势是:11~15至16~20龄组趋于稳定,这一组重复率与年轮组间密度与纤维长相对增长率变化相一致^[1]。这一结果,从材性遗传稳定性方面验证了“11~20 a 是山杨材性成熟龄起始阶段”、“15 a 左右进行材性早期选择具有可行性”的结论。

2.3 材性与生长的性状相关

用年轮宽表征山杨径粗生长性状,分别与木材密度、纤维长、纤维宽进行表型、遗传和环境相关分析。表5看到,密度与年轮宽之间存在着很微弱的负遗传相关,纤维长和宽与年轮宽呈微弱正遗传相关。密度与年轮宽的遗传相关系数-0.179,说明生长快的树木其木材密度有下降趋势,但不意味着所有的生长快的树木其密度值都低。 $|r_G|=0.179$ 数值在密度遗传变异中仅有 $|r^2|=3.2\%$ 的变异性与生长快慢有关。

木材密度与纤维长、宽呈微弱的正遗传相关,但相关值低。纤维长与宽遗传相关极密切, $r_G=0.325$,其结果与他人研究结论相一致^[2,3]。

2.4 材性与生长同步选择的可能性及材性选择预测

在材性与生长性状遗传相关分析基础上,通过坐标分析评价材性与生长同时改良的可能性。以木材密度、纤维长作纵坐标,年轮宽作横坐标,可设想一个二维平面图(图略),图上90株树作散点,并以纵、横坐标均值作线,把平面划成4个象限(块),结果是:(1)在密度与年轮坐标图中,密度与生长皆低(左下象限)个体占27.6%,密度低生长好(右下象限)占22.5%,密度高生长低(左上象限)占31.1%,密度与生长皆好(右上象限)占18.8%;(2)纤维长与年轮坐标图中,4个象限依次为24.3%,27.1%,27.9%和20.9%。不难看出,约有20%左右的山杨个体,属于生长与材性均较优良的范畴,通过科学的育种途径,实现材性与生长同步改良是可行的。

表3 木材密度与纤维长度的重复率比较

| 群体名 | 黑龙江 迎春 | 吉林 八家子 | 辽宁 宽甸 | 河北 青龙 | 山西 关帝山 | 河南 栾川 | 平均值 |
|------|-----------|-----------|----------|----------|-----------|----------|-------|
| 木材密度 | 0.524 | 0.513 | 0.685 | 0.582 | 0.597 | 0.550 | 0.575 |
| 纤维长度 | 0.480 | 0.442 | 0.421 | 0.438 | 0.514 | 0.606 | 0.484 |

表4 6群体90株样材的木材密度与纤维长度年轮组重复率

| 年轮组 | 1~5 | 6~10 | 11~15 | 16~20 | 21~25 | 26~30 | 平均值 |
|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 木材密度 | 0.398 | 0.477 | 0.536 | 0.575 | 0.591 | 0.543 | 0.520 |
| 纤维长度 | 0.401 | 0.389 | 0.424 | 0.450 | 0.463 | 0.457 | 0.432 |

表5 木材密度、纤维性状与生长性状的表型、遗传、环境相关

| 相关类别 | 表型相关 (r_P) | 遗传相关 (r_G) | 环境相关 (r_E) |
|----------|-------------------|-------------------|-------------------|
| 木材密度—年轮宽 | -0.144 | -0.179 | -0.232* |
| 纤维长—年轮宽 | 0.175 | 0.202 | 0.134 |
| 纤维宽—年轮宽 | 0.097 | 0.106 | 0.139 |
| 木材密度—纤维长 | 0.208* | 0.114 | -0.136 |
| 木材密度—纤维宽 | 0.007 | 0.135 | -0.214 |
| 纤维长—纤维宽 | 0.294** | 0.325** | 0.285** |

通过山杨年轮组相对增长率稳定性^[1]与重复率分析,选择 15 年生为早期材性选择年龄,该年龄的木材密度与纤维趋于成熟。以 15 a 为选择年限,并用表 2 中重复率代替遗传力,群体选择采用 20% 的入选率($i=0.777$),群体内选择采用 3% 的入选率($i=2.268$),材性改良 1 世代的预期增益:木材密度分别提高 3.77% 与 5.64%,纤维长分别提高 2.06% 与 3.18% (表 6)。

表 6 采用 2 种选育方法 1 个世代材质改良的预期增益

| 选择方法 | 木材密度 | | 木材纤维长 | |
|----------|---------|--------------------------|---------|----------|
| | 相对值 (%) | 绝对值 (g/cm ³) | 相对值 (%) | 绝对值 (mm) |
| 群体选择 | 3.77 | 0.016 97 | 2.06 | 0.027 3 |
| 在群体中选择个体 | 5.64 | 0.025 38 | 3.18 | 0.033 4 |

3 结论与讨论

(1) 山杨木材密度与纤维长度两材性性状,在群体间、个体间存在显著差异,材性接近或略优于美洲山杨与产地朝鲜的山杨,均属于中等遗传控制的性状。山杨 6 群体 30 年生个体的平均木材密度 0.432 1 g/cm³,平均纤维长 1.077 5 mm,重复率分别为 0.471 与 0.412。美洲山杨 27~30 年生平均木材密度 0.343~0.432 g/cm³,纤维长 0.93(0.86~1.17) mm,广义遗传力分别为 0.393~0.580 与 0.35~0.51^[2];朝鲜的山杨 92 株 27.8 年生平均木材密度 0.38(0.29~0.45) g/cm³^[10]。不同群体、不同年轮组个体木材密度与纤维长度重复率不同。

(2) 山杨木材密度在东北、华北分布区呈梯度变异,由北向南密度有所下降,但中原山区材性表型存在特异性;纤维长度变异不甚明显。木材密度与纤维长度两性状群体内变异程度,以黑龙江与吉林的山杨群体较丰富,在东北地区山杨群体内再选择材性改良效果较好。

(3) 山杨木材密度、纤维长等材性性状与生长性状(年轮宽)呈微弱的相关,存在材性好而且生长较好的个体群,约占样本总数的 20% 左右。根据 Namkoong^[9]方法预测山杨群体与个体选择效益,木材密度分别是 3.77% 与 5.64%,纤维长分别为 2.06% 与 3.18%。肯定了对山杨天然群体进行材性遗传改良的可行性。

(4) 如果把材性研究分为 A、B 两类取材方法,A 类是在试验林取材,B 类是对树种重要分布区抽样取材,本研究属于 B 类取材方法。在美洲山杨材性抽样研究中也已采用同样方法。主要思想在于:视山杨种群为对象,6 个群体为随机的一级样本,每个群体中随机抽样的个体为二级样本,采用完全随机的统计分析方法来估算两级误差并估算重复率^[2,6,8]。重复率值略高于遗传力值,可以替代遗传力作遗传评价^[7,8]。本研究中将重复率替代遗传力估算选择增益,存在偏高估算值的可能性;但作为山杨缺乏 A 类抽样方法试验基础的前提下探索性研究,其结果对山杨材性育种将起到积极作用。

参 考 文 献

- 1 顾万春,李斌,张立飞,等. 山杨材性个体内遗传变异的研究. 林业科学研究,1994,7(5):561~566.
- 2 Zobel B J. Wood variation—its causes and control. Berlin Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo: Springer-Verlag, 1989.
- 3 Zobel B J. Talbert, Applied Forest Tree Improvement. New York: John Wiley & Sons, 1984.
- 4 Browning, Bertie Lee. Methods of wood chemistry. New York: Interscience. 1967, Vol. 1 Chapter 12.
- 5 Van Buijtemen J P. Industry 360 lexington Avenue. New York: Tappi, 1967, 52(2):257~259.

- 6 斯蒂尔(杨纪珂译). 数理统计的原理和方法. 北京: 科学出版社, 1979, 60~107.
- 7 Falconer R S. Introduction to quantitative genetics. New York: Longman Inc, 1981.
- 8 大庭喜八郎, 腾田征. 林木育种学. 东京: 文永堂出版, 1991. 70~104.
- 9 Namkoong G. Introduction to quantitative genetic in forestry. London: Castle House Pub. , 1981.
- 10 卢义来(朴顺伊译). 山杨优树的生长形态及经济特性变异. 林育研报, 1989, 25: 11~29.

Study on Populational Variation Tendency and Genetic Variation of Wood Quality of Inter-tree of *Populus davidiana*

Gu Wanchun Li Bin Guo Wenying

Abstract 6 natural populations were selected in the main distribution regions of *Populus davidiana* and 15 trees were sampled randomly from each population. One increment core was removed from each sampled tree at breast height for testing wood quality characteristics. The result shows that variations of wood specific gravity and fiber length of inter-tree among populations are both significant at 0.01 level. Mean and extreme deviation of wood specific gravity and fiber length are 0.432 1 g/cm³, 0.066 2 g/cm³, 1.077 5 mm, 0.265 1 mm respectively. A gradient variation pattern of wood density has been found among the populations, but that of fiber length not. Repeatability rate of wood density and fiber length of the population and individual tree are, respectively, 0.541, 0.471 and 0.471, 0.412. Repeatability rates of intra-population and of inter-population among annual ring group are different slightly. Genetic correlation of wood × growth is lower, which interprets that genetic improvement of both wood and growth can be carried out synchronizedly.

Key words *Populus davidiana*, wood density of population, fiber length, populational variation of wood characteristics, genetic variation of wood property of inter-tree.