

马尾松种子园及其附近人工林的 亲子代群体遗传结构分析*

赖焕林 王章荣

摘要 利用同工酶标记对广西覃塘林场马尾松无性系种子园及其附近一人工林的亲子代群体遗传结构进行研究。研究表明,不论是种子园还是附近人工林均表现为:亲代群体处于遗传平衡状态,杂合体相对过量,但子代已偏离遗传平衡,杂合体相对不足,亲子代的基因频率变化不大。种子园亲代群体的遗传多样性略高于子代,而附近人工林的亲代群体遗传多样性略低于子代。本文研究的种子园具有较宽的遗传基础,该种子园附近人工林的遗传多样性与种子园接近,但不论是人工林本身还是它的子代其多样性平均水平都较种子园的亲代和子代略低。

关键词 马尾松 种子园 人工林 遗传结构

纵观各国林木改良的历史,本世纪40年代以来针叶树种的遗传改良基本上是围绕着种子园的建立而开展的。目前世界范围内已建立种子园的树种已达72个以上,涉及松科、杉科、柏科、南洋杉科、桃金娘科、壳斗科、马鞭草科、樟科、胡桃科、桦木科、蔷薇科、蝶形花科、槭树科、藜科等针阔叶树种^[1],这些建园树种也是世界范围内的主要造林树种。一旦种子园投产,一定地区的造林用种便有了相对固定的来源,种子园成为育种与育林的最终连接桥梁。种子园生产种子的遗传品质决定着未来林分的质量,因此了解种子园子代的遗传结构具有十分重要的意义。子代群体的遗传结构与其亲代的遗传结构是密切相关的,为了探讨它们之间的关系,本文对种子园的亲代与子代的遗传结构进行比较。同时考虑到一般人工林的建立材料和经营方式与种子园有所不同,为了更深刻地揭示造成亲子代遗传结构变化的诸多因子的作用,对靠近本次研究的种子园的一片人工林也开展同样的研究。

1 材料与方法

1.1 种子园及其附近人工林概况

本文研究的马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)无性系种子园位于广西贵港市覃塘林场。该种子园于1977年规划,其中种子生产区66.67 hm²,优树收集区10 hm²,子代测定区6.67 hm²。种子生产区于1980年嫁接,包括168个无性系。在离该种子园边缘不足200 m处有一片马尾松人工林,林龄约20~25 a,造林用种为普通商品种子(未改良种子),该林分目前长势与结实状况良好。当地群众在采种季节有时也从该林分采种给林业部门。

1.2 种子样品采集分析

1996—09—10 收稿。

赖焕林讲师,王章荣(南京林业大学森林资源与环境学院 南京 210037)。

* 本研究属1993年江苏自然科学基金资助项目“林木人工群体交配系统遗传学研究”部分内容。感谢王明庥院士、陈天华教授对研究及论文提出了许多宝贵意见!

从种子园的 、 、 、 、 、 、 、 大区采集了 38 个无性系的自由授粉种子。采集方法是: 将采种母树上的所有球果采下, 混合均匀, 再从中随机取 5 个, 风干脱粒保存, 样品代号为 SO。

在种子园附近人工林(简称 NSO) 随机选择 20 株母树进行采种。每株采 5 到 10 个球果不等, 视球果发育好坏而增减, 球果处理方法与 SO 样品相同。

将上述样品种子按文献[2]报道的方法进行同工酶分析, 对 SO 样品, 每个单系种子至少分析 12 粒种子的胚乳与相应的胚, 对 NSO 样品每个单系至少分析 8 粒种子的胚及相应的胚乳。用胚乳的分析结果代表亲代, 相应胚的数据则代表其子代。为了便于比较亲代与子代的遗传结构, 选用在胚与胚乳中没有数据缺失的 3 个酶系统 MDH, PGM, MNR。对其中的多态性位点(包括 MDH₂, PGM, MNR₂) 进行分析。对相应酶系统的遗传方式请见文献[2]。

1.3 统计方法

主要统计参数包括: 期望杂合度(H_e), 观测杂合度(H_o), 等位基因有效数(N_e), 固定指数(F) 等, 对这些参数的估算方法请参见文献[3]。同时分析了各群体与 Hardy-Weinberg 平衡的偏离程度(χ^2) (对 N_e (Effective Number of Alles) 的翻译, 葛颂(1989)^[3] 将它译为“有效等位基因数”, 为避免“有效基因”和“无效基因”之误, 笔者将它译为“等位基因有效数”)。

2 结果与分析

2.1 种子园亲代子代群体遗传结构的比较

种子园亲代群体与其子代群体的遗传结构比较结果见表 1。从表 1 可以看出种子园亲代与子代的基因频率均有所变化, 在分析的 3 个多态性位点上, 亲代群体的观测杂合度均高于子代群体, 在 MDH₂、PGM 等位点上亲代群体的期望杂合度及等位基因有效数高于子代群体, 但是 H_e 、 N_e 从亲代到子代下降的幅度〔(亲代数值-子代数值)/亲代数值×100%〕很小, MDH₂ 位点 H_e 、 N_e 的降幅分别为 0.83%、0.80%, 在 PGM 位点 H_e 、 N_e 的降幅分别为 0.55%、0.88%。在 MNR₂ 位点子代的 H_e 与 N_e 稍有提高。从总体平均水平看亲代与子代的遗传多样性变化很小, H_e 、 N_e 均如此, 但是亲代群体杂合体相对过量($F < 0$) 而子代群体则纯合体相对过量($F > 0$); 另外子代群体除在 MNR₂ 位点保持平衡外, 其它两个位点均已极显著地偏离遗传平衡。

表 1 种子园亲代与子代的遗传结构

位点	MDH ₂		PGM		MNR ₂		平均	
	亲代 ₁	子代 ₁	亲代 ₁	子代 ₁	亲代 ₁	子代 ₁	亲代 ₁	子代 ₁
基因	$a = 0.4474$	$a = 0.4307$	$a = 0.4605$	$a = 0.4099$	$a = 0.3409$	$a = 0.4145$		
频率	$b = 0.5526$	$b = 0.5693$	$b = 0.1579$	$b = 0.1469$	$b = 0.6591$	$b = 0.5846$		
			$c = 0.3816$	$c = 0.4432$				
H_o	0.4211	0.4134	0.6842	0.4593	0.6250	0.4808	0.5786	0.4510
H_e	0.4945	0.4904	0.6174	0.6140	0.4494	0.4597	0.5204	0.5214
N_e	1.9781	1.9622	2.6136	2.5905	1.8161	1.8509	2.1359	2.1345
F	0.1484	0.1570	-0.1080	0.2520	-0.3907	-0.0448	-0.1168	0.1214
χ^2	0.8371	10.5649	1.4412	83.0755	5.8988	0.4619		
	NS	***	NS	***	*	NS		

注: NS 表示不显著, * 表示 5% 显著水平, *** 表示 1% 显著水平, 以下各表含义与此相同。

2.2 种子园附近人工林亲代之间遗传结构比较

关于种子园附近人工林的亲代群体(PA₂)与子代群体(OF₂)的遗传结构分析结果见表2。从表2看亲代群体与遗传平衡没有显著偏离,各位点均表现为杂合体过量(*F*);子代群体除MDH₂位点未显著偏离遗传平衡外,其它两个位点均已偏离遗传平衡;亲代之间的基因频率稍有改变。有趣的是从亲代与子代的多位点平均水平来看,子代的遗传多样性略有提高,但幅度很小。这与种子园亲代之间的遗传多样性变化趋势有所不同,估计营造该人工林的种子来源较广,且受种子园花粉的影响。不过由于该林分亲代之间的多样性变化幅度很小,可以认为连续世代的亲代之间的遗传多样性保持相对稳定。

表2 种子园附近人工林亲代与子代的遗传结构

位点	MDH ₂		PGM		MNR ₂		平均	
	亲代 ₂	子代 ₂	亲代 ₂	子代 ₂	亲代 ₂	子代 ₂	亲代 ₂	子代 ₂
基因	<i>a</i> = 0.400 0	<i>a</i> = 0.439 6	<i>a</i> = 0.375 0	<i>a</i> = 0.362 6	<i>a</i> = 0.500 0	<i>a</i> = 0.361 1		
频率	<i>b</i> = 0.600 0	<i>b</i> = 0.560 4	<i>b</i> = 0.050 0	<i>b</i> = 0.091 5	<i>b</i> = 0.500 0	<i>b</i> = 0.638 9		
			<i>c</i> = 0.575 0	<i>c</i> = 0.565 8				
<i>H</i> ₀	0.600 0	0.503 4	0.600 0	0.338 0	0.684 2	0.583 3	0.628 1	0.479 4
<i>H</i> _{<i>e</i>}	0.480 0	0.492 7	0.526 2	0.562 2	0.500 0	0.461 4	0.502 1	0.505 5
<i>N</i> _{<i>e</i>}	1.923 1	1.971 2	2.110 8	2.284 2	2.000 0	1.856 7	2.011 3	2.037 4
<i>F</i>	-0.250 0	-0.021 7	-0.140 3	0.398 7	-0.368 4	-0.264 2	-0.252 9	0.037 6
<i>χ</i> ²	1.250 0	0.039 5	0.660 2	40.841 5	1.884 7	5.676 7		
	NS	NS	NS	***	NS	*		

2.3 种子园与附近人工林亲代群体的遗传结构比较

从表3来看,总的说来种子园亲代群体PAR₁比附近人工林亲代群体PAR₂的遗传变异更为丰富,这两个群体在研究的位点上基本上保持了遗传平衡。从这两个群体的固定指数*F*来看,在大部分位点上种子园附近人工林观测杂合度与期望杂合度的偏离程度高于种子园群体,其原因推测是:种子园的栽培条件相对比较优越,优树材料进入种子园后尚未进行进一步的淘汰;而人工林从种子到幼苗乃至林地幼树均受到较强的人工和自然选择的影响,由于选择大都利于杂合体的生存,从而使人工林的杂合度较种子园更高。

表3 种子园与附近人工林亲代群体的遗传结构

位点	MDH ₂		PGM		MNR ₂		平均	
	亲代 ₁	亲代 ₂	亲代 ₁	亲代 ₂	亲代 ₁	亲代 ₂	亲代 ₁	亲代 ₂
<i>H</i> ₀	0.421 1	0.600 0	0.684 2	0.600 0	0.625 0	0.684 2	0.578 6	0.628 1
<i>H</i> _{<i>e</i>}	0.494 5	0.480 0	0.617 4	0.526 2	0.449 4	0.500 0	0.520 4	0.502 1
<i>N</i> _{<i>e</i>}	1.978 1	1.923 1	2.613 6	2.110 8	1.816 1	2.000 0	2.135 9	2.011 3
<i>F</i>	0.148 4	-0.250 0	-0.108 0	-0.140 3	-0.390 7	-0.368 4	-0.116 8	-0.252 9
<i>χ</i> ²	0.837 1	1.250 0	1.441 2	0.660 2	5.898 8	1.884 7		
	NS	NS	NS	NS	*	NS		

2.4 种子园与附近人工林子代的遗传结构比较

从表4可以看出,种子园子代群体OF₁以及种子园附近人工林子代OF₂在大部分位点上均已偏离遗传平衡状态,导致这一结果的原因是多方面的,其中主要原因之一是种子园与附近人工林进行的是非随机交配。平均水平上,OF₁与OF₂群体均表现为杂合体相对不足,OF₁的

遗传多样性高于 OF_2 (以 H_e 、 N_e 为主要指标)。与表 3 相比较不难看出, 子代的遗传变异水平主要取决于它们各自的亲代群体。

表 4 种子园与附近人工林子代的遗传结构

位点 群体	MDH2		PGM		MNR2		平均	
	子代 ₁	子代 ₂	子代 ₁	子代 ₂	子代 ₁	子代 ₂	子代 ₁	子代 ₂
H_0	0.413 4	0.503 4	0.459 3	0.338 0	0.480 8	0.583 3	0.451 0	0.474 9
H_e	0.490 4	0.492 7	0.614 0	0.562 2	0.459 7	0.461 4	0.521 4	0.505 5
N_e	1.962 2	1.971 2	2.590 5	2.284 2	1.850 9	1.856 7	2.134 5	2.037 4
F	0.157 0	-0.021 7	0.252 0	0.398 7	-0.044 8	-0.264 2	0.121 4	0.037 6
χ^2	10.564 9	0.039 5	83.075 5	40.841 5	0.461 9	5.676 7		
	***	NS	***	***	NS	*		

3 讨论与结论

(1) 根据 Mitton^[4]的分析, 针叶树种的期望杂合度的平均值为 0.270, 根据 Brown^[5]的统计其平均值为 0.387 6(变幅 0.14~0.55, 共分析了包括 *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga* 等属的 17 个树种)。本次研究的种子园亲代群体的平均期望杂合度为 0.520 4, 说明种子园亲代具有较高的遗传多样性, 遗传基础比较广泛, 这验证了 Wheeler & Jech^[6]的观点: 遗传学家们不必担心种子园由于群体数量有限可能导致遗传变异较天然群体低的问题。本文研究的种子园无性系数目高达 168 个, 多于国外大多数种子园(大约 30~70 个无性系), 这也是维持较宽遗传基础的有力保障。

对该马尾松种子园子代的遗传多样性分析表明: 种子园生产的种子其多样性明显高于马尾松天然林^{(1), (2), (3)}, 至少与已有的有关针叶树种的较高数值(如文献[5])相持平。Szmidt(1984)通过对欧洲赤松种子园子代与天然林分种子的分析结果也表明: 与天然林子代相比, 种子园子代的遗传多样性并没有显著下降^[7]。由于大部分种子园生产的种子生长量方面都可获得较高的遗传增益, 由此进一步说明种子园作为林木改良途径具有十分明显的优势。

(2) 根据本研究结果, 种子园子代与其亲代相比, 遗传多样性略有下降, 但降幅不大, 以 H_e 、 N_e 为主要指标时可以说亲代之间几乎没有改变。种子园附近人工林亲代之间的遗传多样性变化趋势与种子园亲代之间的变化趋势不同, 种子园附近人工林的子代遗传多样性略有上升, 但亲代之间的变化幅度也是十分微小的。尽管人工林和种子园都已受到人类活动的干扰, 但它们的亲代之间的这种变化与天然林亲代之间的变化基本一致。Roberds & Conkle(1984)^[8]对火炬松天然林的亲代群体与子代群体的研究表明: 亲代之间各位点上的最常见等位基因的频率没有明显变化, 亲代群体表现为杂合体过量, 子代则杂合体不足。从生物进化的历史来看, 在外界环境条件没有发生突发性的剧变时, 上下两个连续世代间的遗传结构如果发生变化的话, 这种变化不会太大, 这是一个物种得以持续稳定地繁衍的重要条件, 上述结果可以认为是这种状况的一个具体表现。

(3) 本次研究的马尾松人工林是在种子园种子开始用于造林之前营建的, 其遗传多样性与种子园接近, 但不管是人工林自身还是它的子代遗传多样性都较种子园亲代和子代略低。

1) 葛颂. 用同工酶研究马尾松群体的遗传结构. 南京林业大学硕士研究生学位论文, 1986.

2) 解荷锋. 马尾松天然群体的同工酶遗传变异和遗传结构研究. 南京林业大学硕士研究生学位论文, 1986.

3) 黄启强. 马尾松同工酶遗传变异研究. 贵州林科院(鉴定材料), 1993.

参 考 文 献

- 1 王章荣, 赖焕林. 种子园发展现状与种子园产量和质量的提高. 见: 沈熙环主编. 种子园优质高产技术. 北京: 中国林业出版社, 1994. 9 ~ 13.
- 2 Lai H L, Chen T H, Wang Zh R, et al. Inheritance of isozymes in megagametophytes of masson pine (*Pinus massoniana* Lamb.). In: Shen X H (ed). Forest Tree Improvement in the Asia-Pacific Region. Beijing: China Forestry Publishing House. 1995. 10: 53 ~ 58.
- 3 葛颂. 用同工酶定量分析林木群体变异和分化的方法. 西南林学院学报, 1989, 9(1): 83 ~ 91.
- 4 Mitton J B. Conifers. In: Tanksley S D & Orton T J (eds). Isozymes in Plant Genetics and Breeding Elsevier Science Publishers. Amsterdam, Part B. 1983, 443 ~ 472.
- 5 Brown A H D. Genetic characterization of plant mating systems Ib: Broen A H D(ed). Plant population genetics, breeding and genetic resources. Sinzuer Associates Inc. Sunderland Ma. 1990, 145 ~ 162.
- 6 Wheller N C, Jech K S. The use of electrophoretic markers in seed orchard research. New Forests, 1992, 6: 311 ~ 328.
- 7 Szmidt A E. Genetic studies of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) domestication. Swed. Univ. Agri. Sci. Ph. D. Dissertation. Umea, 1984.
- 8 Roberds J H, Conkle M T. Genetic structure in loblolly pine stands: allozyme variation in parents and progeny. For. Sci, 1984. 30(2): 319 ~ 329.

Comparison of Genetic Structure between Parents and Progeny from a Masson Pine Seed Orchard and a Plantation Nearby

Lai Huanlin Wang Zhangrong

Abstract Genetic structure of parents and their progeny from a masson pine clonal seed orchard and a plantation near the orchard in Guigan, Guangxi Province was studied with isozyme markers. The results showed that for both the seed orchard and the plantation near the seed orchard, the parental populations did not deviate from the Hardy-Weinberg Equilibrium significantly with excess of heterozygots, the progeny populations had the opposite case, i. e. deviating from the Equilibrium significantly with excess of homozygots. There was a small difference in gene frequencies between the parents and their progeny. Progeny of the seed orchard got a little lower gene diversity than that of its parental population, while the progeny of the plantation near the seed orchard got a little higher gene diversity than that of its parents. The genetic base of the seed orchard was fairly wide. Although both parents and offspring from the plantation near the seed orchard held relatively lower gene diversities than those from the seed orchard, the difference between them was very small.

Key words *Pinus massoniana* seed orchard plantation genetic structure