

文章编号: 1001-1498(2000) 05-0464-05

# 马尾松无性系种子园结实初期异交水平分析

金国庆<sup>1</sup>, 秦国峰<sup>1</sup>, 周志春<sup>1</sup>, 徐高健<sup>2</sup>, 储德裕<sup>2</sup>

(1. 中国林业科学研究院 亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400;

2. 浙江省淳安县姥山林场, 浙江 淳安 311700)

**摘要:** 利用 1993 年和 1994 年测定数据, 采用球果饱满种子百分率方法估算马尾松无性系种子园异交率。研究发现 8 ~ 9 年生马尾松无性系种子园在结实初期自交率较高, 异交水平较低。利用不同杂交组合估算的各亲本无性系在自由授粉情况下的异交率差异较大, 两年中分别为 44.7% ~ 98.1% 和 30.8% ~ 96.8%, 平均为 73.5% (标准误差  $SE = 17.3\%$ ) 和 69.2% (标准误差  $SE = 21.3\%$ )。异交率在无性系间变异较小, 在无性系内不同组合间变异较大, 前者变异系数仅为后者的 35.3% ~ 53.0%。相同双亲组合的异交率在相邻两年度间差异不显著, 并存在着显著的正相关。同时, 还发现异交率与座果率有显著的线性正相关关系。最后对影响异交率的主要因素进行了讨论。

**关键词:** 马尾松; 无性系种子园; 异交水平; 饱满种子百分率

中图分类号: S722.8<sup>+</sup>3 文献标识码: A

有性繁殖是深入开展植物育种工作的基础, 而交配系统作为有性繁殖最全面的反映, 是植物遗传改良的重要理论依据。交配系统是指控制配子及其结合形成合子的所有属性<sup>[1]</sup>, 是群体遗传学研究的一个核心内容, 在确定植物种群的遗传组成、遗传结构以及基因流等方面有着非常重要的作用<sup>[2]</sup>。研究群体交配系统的方法很多, 诸如同工酶、饱满种子百分率、表型突变(如白化苗)和萜烯分析等。鉴于交配系统在植物遗传育种中的重要性, 自 20 世纪 80 年代以来, 国内外对许多主要造林树种的交配系统进行了研究<sup>[2-4]</sup>, 其中主要是采用同工酶标记技术, 其次是运用饱满种子百分率等方法进行研究<sup>[5]</sup>。

马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.) 是我国分布最广的松类树种, 是雌雄同株异花、风媒传粉和自交亲合植物。近 10 多年来, 在马尾松主要产区建立了大约 1 100 hm<sup>2</sup> 无性系种子园, 现已陆续投产。无性系种子园由表型优异的优树无性系组成, 目的是使各无性系间能进行充分的自由授粉, 大量生产遗传品质经过改良的种子。种子园异交水平的高低关系到种子的遗传品质和遗传多样性<sup>[6]</sup>, 这是种子生产者非常关心的一个重要问题。本研究尝试利用饱满种子百分率分析法估算马尾松无性系种子园结实初期的异交水平, 分析有关影响因素, 为种子园的经营管理提供理论指导。

## 1 材料与方法

试验设在浙江省淳安县姥山林场马尾松一代无性系种子园, 该种子园概况见参考文献

收稿日期: 2000-02-22

基金项目: “八五”国家科技攻关“马尾松短周期工业用材良种选育”专题(8018-01-02)和浙江省科技攻关“马尾松工业用材良种选育技术研究”(91-025-(V))内容

作者简介: 金国庆(1963-), 男, 浙江慈溪人, 副研究员。

[7], 供试亲本所在试验区 1986 年嫁接, 1991 年开始正常开花结实。

分别于 1992 年和 1993 年利用相同的无性系开展  $6 \times 6$  全双列遗传交配设计的控制授粉试验, 调查测定每一杂交组合及各无性系亲本自由授粉的座果率(健康成熟球果百分率)和饱满种子百分率。这里, 座果率等于采种时健康球果数除以花数, 饱满种子百分率(%)等于饱满种子数除以 2 倍的球果鳞片数再乘以 100。据此可利用如下公式估算亲本无性系在种子园自由授粉情况下的自交率<sup>[5,8]</sup>,  $S = (P_x - P_w) / (P_x - P_s)$ , 式中  $P_x$ 、 $P_s$  和  $P_w$  分别为异花、自花和自由授粉球果的饱满种子百分率。因马尾松属混合交配模型, 异交率  $T = 1 - S$ <sup>[9]</sup>。异交率数据经反正弦转换后, 用 SAS/STAT 软件<sup>[10]</sup>进行方差分析和成对数据差异的  $t$  检验。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同亲本的异交率

2.1.1 不同无性系的异交水平 利用不同杂交组合估算各亲本无性系在自由授粉情况下的异交率数据列于表 1。由表中数值分析可知, 各组合的异交率差异较大, 1993 年和 1994 年分别为 44.7% ~ 98.1% 和 30.8% ~ 96.8%, 平均为 73.5% (标准差  $SE = 0.173$ ) 和 69.2% ( $SE = 0.213$ ), 这一异交水平明显低于大多数其它针叶树种的异交率, 而较接近赖焕林<sup>[9]</sup>对广西覃塘马尾松无性系种子园异交率的研究结果。无论以  $\delta$  为观测次数计算 之间差异, 还是以  $\sigma$  为观测次数分析  $\delta$  之间差异, 方差分析结果显示, 在结实初期的 2 个年度, 异交率在无性系间均未达显著性差异(表 2)。因此, 在估算种子园异交水平时, 不能单凭个别组合, 而应尽量充分利用多个组合的数据来估算。

2.1.2 同一无性系不同组合估算的异交率 虽然异交率在无性系间差异不显著, 但利用同一无性系不同组合估算其在自由授粉情况下的异交率时发现, 异交率在同一无性系的不同组合间变异较大, 这从表 3 中的变异系数很容易看出。同一母本不同父本组合间和同一父本不同母本组合间平均变异系数, 1993 年分别为 22.7% 和 23.4%, 1994 年分别为 31.4% 和 30.0%; 而母本平均在不同父本间和父本平均在不同母本间的变异系数, 1993 年仅为 8.5% 和 12.4%,

表1 不同亲本的异交率

年 份	亲本无性系	父 本						平均	
		1	2	3	4	5	6		
1993	母	1	-	0.948	0.853	0.611	0.775	0.487	0.735
		2	0.548	-	0.581	0.447	0.810	0.932	0.664
		3	0.586	0.491	-	0.828	0.845	0.932	0.736
		4	0.550	0.656	0.521	-	0.871	0.462	0.612
		5	0.730	0.608	0.862	0.821	-	0.937	0.791
		6	0.905	0.844	0.688	0.981	0.933	-	0.870
	平均	0.664	0.709	0.701	0.738	0.847	0.750	0.735	
1994	母	1	-	0.889	0.809	0.471	0.857	0.308	0.667
		2	0.519	-	0.388	0.449	0.909	0.784	0.610
		3	0.565	0.387	-	0.833	0.802	0.903	0.698
		4	0.596	0.660	0.356	-	0.912	0.413	0.587
		5	0.686	0.453	0.802	0.871	-	0.920	0.746
		6	0.937	0.891	0.570	0.968	0.857	-	0.845
	平均	0.661	0.656	0.585	0.718	0.867	0.666	0.692	

表 2 不同亲本异交率方差分析

年 份	亲 本	变 异 来 源	<i>DF</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>Pr &gt; F</i>
1993	母 本	无性系	5	0.309 65	0.061 93	1.53	0.217
		机 误	24	0.969 49	0.040 40		
		合 计	29	1.279 14			
	父 本	无性系	5	0.138 05	0.027 61	0.58	0.714
		机 误	24	1.141 09	0.047 55		
		合 计	29	1.279 14			
1994	母 本	无性系	5	0.315 28	0.063 06	1.07	0.401
		机 误	24	1.412 44	0.058 85		
		合 计	29	1.727 72			
	父 本	无性系	5	0.300 13	0.060 03	1.01	0.434
		机 误	24	1.427 59	0.059 48		
		合 计	29	1.727 72			

1994 年也只有 13.8% 和 13.7%，无性系间的变异系数只有无性系内不同组合间变异系数的 37.4% ~ 53.0%，这与 Shaw 等<sup>[11]</sup>对花旗松 [*Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco] 种子园内个体间异交率研究结果一致。个体间自交可育程度和各杂交组合特殊亲合力的不同是导致这一现象的主要原因<sup>[12]</sup>。

表 3 不同亲本的异交率变异

年 份	无性系	母 本					父 本				
		最大	最小	平均	<i>SE</i>	<i>CV</i> / %	最大	最小	平均	<i>SE</i>	<i>CV</i> / %
1993	1	0.948	0.487	0.735	0.186	25.3	0.905	0.548	0.664	0.154	23.2
	2	0.932	0.447	0.664	0.200	30.1	0.948	0.491	0.709	0.185	26.1
	3	0.932	0.491	0.736	0.188	25.5	0.862	0.521	0.701	0.155	22.1
	4	0.871	0.462	0.612	0.161	26.3	0.981	0.447	0.738	0.209	28.3
	5	0.937	0.608	0.791	0.128	16.2	0.933	0.775	0.847	0.060	7.1
	6	0.981	0.688	0.870	0.113	13.0	0.937	0.462	0.750	0.252	33.6
	平均 <sup>①</sup>	0.847	0.664	0.735	0.063	8.5	0.870	0.612	0.735	0.091	12.4
1994	1	0.889	0.308	0.667	0.261	39.2	0.937	0.519	0.661	0.166	25.1
	2	0.909	0.388	0.610	0.225	37.0	0.891	0.387	0.656	0.236	36.0
	3	0.903	0.387	0.698	0.215	30.9	0.809	0.356	0.585	0.217	37.1
	4	0.912	0.356	0.587	0.221	37.6	0.968	0.449	0.718	0.241	33.6
	5	0.920	0.453	0.746	0.186	24.9	0.912	0.802	0.867	0.045	5.2
	6	0.968	0.570	0.845	0.159	18.9	0.920	0.308	0.666	0.286	42.9
	平均 <sup>①</sup>	0.867	0.585	0.692	0.096	13.8	0.845	0.587	0.692	0.095	13.7

①表中“平均”是指表1中母本或父本均值的相应参数。

## 2.2 异交率在不同年度间的变异

年度间异交率成对数据经 *t* 检验表明, 相同双亲组合的异交率在年度间虽有变异, 但差异不显著。相反, 经相关分析表明异交率在年度间存在着显著或极显著的线性正相关, 其中以母本估算的平均异交率年度间相关系数为 0.984, 达极显著水平, 以父本估算的平均异交率年度间相关系数为 0.870, 达显著水平。

## 2.3 异交率与座果率的关系

某一群体异交率的高低直接影响到该群体的遗传多样性<sup>[1]</sup>。通过对 1993 年的异交率与座

果率的相关分析发现, 同一母本不同父本组合的平均异交率与相应座果率的相关系数和同一父本不同母本组合的平均异交率与相应座果率的相关系数分别为 0.854 1 和 0.958 3, 有显著或极显著的线性正相关, 表明座果率高的杂交组合(家系)比座果率低者具有较丰富的遗传多样性。

### 3 讨 论

遗传和环境等因子的不同都可能引起树种交配系统在群体和个体间的差异<sup>[13-16]</sup>。马尾松是具有较高程度自交亲合的树种, 在种子园中它可以接受相同无性系同一或不同植株的花粉, 自交的可能性较大, 从而降低了异交率。姥山马尾松一代无性系种子园 1991 年开始投产, 1992 年和 1993 年试验时种子园花粉量相对不足。考虑到交配设计的需要, 选择了具有较多、♂ 花的无性系作为杂交亲本。据对白云杉(*Picea glauca* Voss)、花旗松、西黄松(*Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws.) 等研究<sup>[9, 17]</sup>认为植株的、♂ 花量与其自交率呈正相关关系, 而且雄花多的个体往往较雌花多的个体具有更高的自交率。本试验所选的 6 个无性系因♂ 花量比邻近其它无性系的平均♂ 花量相对较多, 自身的花粉云密度较高, 致使其自交率较高。

异交率与种子园林分密度有关<sup>[18, 19]</sup>, 开花植株密度大, 则异交率高。马尾松属于雌雄同株异花、自交亲合的风媒传粉植物, 密度低时, 亲缘关系较远的植株提供的花粉少, 近交和自交的机会多。本研究所用材料是在种子园结实初期, 开花植株密度较低, 因而测得的异交率较低。

本文中  $P_x$  值是由一个母本和一个父本的特殊结合下得到的异花授粉球果的饱满种子百分率, 但由于无性系杂交的特殊亲合力差异较大, 如果用多个父本的混合花粉代替单个父本的花粉进行杂交, 可能会提高相应的  $P_x$  值。根据自交率估算公式, 当  $P_x$  值增大时,  $S$  也会随之增大, 从这一点上说, 估算的异交率值可能偏高。

除了上面这些影响因子外, 种子园的地形和花期的风及降水等也会影响植株的异交率<sup>[9, 20]</sup>, 这些在此不再进行讨论。

鉴于上述原因, 为提高马尾松种子园种子的遗传品质和产量, 可采取如下措施: (1) 因马尾松近交衰退现象比较明显, 故在营建种子园进行无性系配置时, 应把同一无性系不同分株间的距离尽量拉开, 这样有利于提高异交率。(2) 在无性系配置时应设法把开花结实习性(包括雌雄花期、花量等)相同或相近的不同无性系放在一起, 有利于提高异交率及种子的遗传多样性。(3) 种子园投产初期, 由于花粉量不足, 而且无性系间开花量相差极大, 少数无性系的花粉主导着整个种子园的授粉, 这时采集较多花量的花粉, 混合后进行人工辅助授粉, 可提高种子产量和品质。

### 参考文献:

- [1] Barrett S C H, Eckert C G. Variation and evolution of mating systems in seed plants [A]. In: Kawano S. Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants[M]. London: Academic Press, 1990. 229 ~ 254.
- [2] 陈小勇, 宋永昌. 黄山钓桥青冈种群的交配系统与近交衰退[J]. 生态学报, 1997, 17(5): 462 ~ 468.
- [3] Mitton J B. The dynamic mating systems of conifers[J]. New Forests, 1992, 6: 197 ~ 216.
- [4] 赖焕林, 王章荣, 陈天华. 林木群体交配系统研究进展[J]. 世界林业研究, 1997, 5: 10 ~ 15.
- [5] Charlesworth D, Charlesworth B. Inbreeding depression and its evolutionary consequences[J]. Ann Rev Ecol Syst, 1987, 18: 237 ~ 268.
- [6] Nakamura K, Ishida K. Inbreeding depression in highly self-fertilizing tree species [R]. Annual Report of the Hokkaido

Research Center. Hokkaido, Japan: Forestry and Forest Products Research Institute, 1998, No. 1997, 41 ~ 42.

- [ 7 ] 金国庆, 秦国峰, 周志春, 等. 马尾松无性系种子园球果产量的遗传变异[J]. 林业科学研究, 1998, 11(3): 277 ~ 284.
- [ 8 ] Brown A H D, Barrett S C H, Moran G F. Mating system estimation in forest trees: Models, methods, and meanings [ A ]. In: Gregorius H R. Population Genetics in Forestry [ M ]. Berlin: Springer-Verlag, 1985. 32 ~ 49.
- [ 9 ] 赖焕林. 马尾松交配系统研究 [ D ]. 南京: 南京林业大学资源与环境学院, 1995.
- [ 10 ] 高惠璇, 耿直, 李贵斌, 等. SAS 系统 · SAS/STAT 软件使用手册 [ M ]. 北京: 中国统计出版社, 1997.
- [ 11 ] Shaw D V, Allard R W. Estimation of outcrossing rates in Douglas-fir using isozyme markers [ J ]. Theor Appl Genet, 1982, 62: 113 ~ 120.
- [ 12 ] Bishir J, Namkoong G. Unsound seeds in conifers: estimation of number of lethal alleles and of the magnitude of external effects [ J ]. Silvae Genetica, 1987, 36: 180 ~ 185.
- [ 13 ] Stern K, Roche L. Genetics of forest ecosystems [ M ]. Berlin: Springer-Verlag, 1974.
- [ 14 ] El-Kassaby Y A, Davidson R. Impacts of pollination environment manipulation on the apparent outcrossing rate in a Douglas-fir seed orchard [ J ]. Heredity, 1991, 67: 55 ~ 59.
- [ 15 ] Chung M S. Biochemical methods for determining population structure in *Pinus sylvestris* L. [ J ]. Acta Forestalia Fennica, 1981, ( 173 ): 28.
- [ 16 ] Erickson V T, Adams W T. Mating system among individual ramets in a Douglas-fir seed orchard [ J ]. Can J For Res, 1990, 20: 1672 ~ 1675.
- [ 17 ] Denti D, Sheon D J. Self-fertilization rate in white spruce: effects of pollen and seed production [ J ]. J Heredity, 1988, 79: 284 ~ 288.
- [ 18 ] Murawsski D A, Hamrick J L. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species [ J ]. Heredity, 1991, 67: 167 ~ 170.
- [ 19 ] Farris M A, Mitton J B. Population density, outcrossing rate and heterozygote superiority in ponderosa pine [ J ]. Evolution, 1984, 38(5): 1151 ~ 1154.
- [ 20 ] 沈熙环. 种子园技术 [ M ]. 北京: 北京科学技术出版社, 1992.

## Analysis on Outcrossing Rate in a Masson Pine Clonal Seed Orchard during Early Phase of Seed Production

JIN Guo-qing<sup>1</sup>, QIN Guo-feng<sup>1</sup>, ZHOU Zhi-chun<sup>1</sup>, XU Gao-jian<sup>2</sup>, CHU De-yu<sup>2</sup>

( 1. Research Institute of Subtropical Forestry, CAF, Fuyang 311400, Zhejiang, China;

2. Laosan Forest Farm of Chunan County, Zhejiang Province, Chunan 311700, Zhejiang, China)

**Abstract:** Proportions of full seeds in outcrossed cones, self pollinated cones, and open pollinated cones in 1993 and 1994 was used to estimate outcrossing rate of a masson pine clonal seed orchard. It was found that there existed higher selfing rate in the masson pine clonal seed orchard at age 8 or 9. The great differences were found between clones from various parents for outcrossing rates under open pollination, which ranged from 44. 7% to 98. 1% (av. 73. 5% ± 17. 3%) in 1993, and from 30. 8% to 96. 8% (av. 69. 2% ± 21. 3%) in 1994 respectively. The outcrossing rates were larger among combinations within clones than among clones. The coefficient of variability of the former was 35. 3% to 53. 0% of the latter. No significant differences were observed for outcrossing rates of the same combinations between two years. Meanwhile, the crossing rates were found to be significantly and positively related to the fertilized cone rates. Finally, main factors affecting crossing rate was discussed.

**Key words:** *Pinus massoniana*; clonal seed orchard; outcrossing rate; proportion of full seeds