

文章编号: 1001-1498(2001)01-0054-06

不同磷营养环境下马尾松 优良种源的抽梢行为*

周志春¹, 戴德升², 吴吉富², 兰永兆²

(1. 中国林业科学研究院 亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400;

2. 福建省武平县林业局, 福建 武平 364300)

摘要: 在研究马尾松优良种源树高生长对不同磷投入水平遗传反应的基础上, 进一步研究优良种源与磷环境有关的抽梢行为和机理。试验林按种源(5个)和磷肥两因素完全随机区组设计, 设置磷不投入(P_0)、低投入(P_1 , 100 g 株⁻¹钙镁磷肥)和高投入(P_2 , 400 g 株⁻¹钙镁磷肥)3种磷肥处理, 3年生时的结果表明不同种源的抽梢次数与磷环境关系较小, 年梢生长对磷投入的敏感性因种源不同而异。不同种源年梢长度对施用磷肥的反应可由其固定生长量和自由生长量的变化来解释。与磷环境有关的性状遗传分析显示, 随着磷环境的改善, 种源间抽梢长度和自由生长量的差异增加, 而固定生长量的差异则减小, 抽梢次数变化不大。磷环境不仅影响抽梢性状的遗传差异, 而且影响抽梢性状间的遗传相关关系。低磷胁迫下(P_0), 年抽梢长度与其固定生长量呈显著负相关($r = -0.6919$), 与自由生长量呈显著正相关($r = 0.9914$)。施用磷肥后, 年抽梢长度仅与自由生长有关, 固定生长和自由生长间不存在相互制约关系。

关键词: 马尾松; 优良种源; 磷营养环境; 抽梢行为

中图分类号: S722.7

文献标识码: A

年梢生长是最重要的林木经济性状之一, 通过增加平均年抽梢长度可以达到提高长期的高生长速度和木材产量的目的。不同林木基因型的枝梢发育型式不同且相对稳定, 有些树种在1a中有2次或多次周期性生长, 反映了对不同气候环境自然选择的一种适应特性^[1]。然而年抽梢长度易受环境影响, 对营养环境变化反应敏感。Jiang等报道扭叶松(*Pinus contorta* var. *latifolia*)家系苗木在适宜营养环境中的多次抽梢率较胁迫条件下要高^[2]。Cannell等对来自西加云杉[*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.]南部种源的优树子代测定时观测到, 在较好立地上自由生长量对不同家系前6a的树高排序影响较大, 在较差的立地上则影响较小^[3]。Lascoux等发现构成年抽梢长度的茎单元数和茎单元平均长度两项指标对欧洲赤松(*Pinus sylvestris* L.)苗木年抽梢长度的贡献因氮营养环境不同而异^[4]。设计系列营养环境梯度, 研究不同林木基因型的抽梢行为和机理, 有助于树高性状的早期选择及对树高生长的遗传控制。

收稿日期: 2000-03-28

基金项目: “九五”国家科技攻关“马尾松优质纸浆用材树种良种选育及培育技术研究”专题(96-011-01-01)及中国林科院亚林所和福建省武平县人民政府科技合作项目

作者简介: 周志春(1963-), 男, 江苏丹阳人, 研究员, 博士。

*福建省武平县林业局林荣联、谢晓明、饶大华等参加部分试验工作, 谨致谢忱。

马尾松 (*Pinus massoniana* Lamb.) 是我国亚热带地区最重要的工业用材树种之一,虽然该区域水热资源丰富,但森林土壤缺磷严重。据鲁如坤等^[5]报道,广泛分布于长江以南的 2 亿多公顷红壤系列土壤其全 P 含量在 $0.35 \sim 0.52 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 间,其中亚热带低丘台地的砖红壤和赤红壤低于 $0.35 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,多以难溶性闭蓄态的磷酸铁铝存在,有效 P 含量极低。作者曾报道^[6],施用磷肥可提高马尾松幼林树高生长,但不同种源对施用磷肥的反应式样差异很大,有的种源对磷投入敏感,有的则不敏感。本文将继续利用设置在闽西地区的马尾松优良种源与磷肥互作试验林测定材料,研究几个优良种源在磷不投入、低投入和高投入这一磷营养梯度上的抽梢行为,为林木遗传资源、环境资源和经营措施间的优化配置提供理论指导。

1 材料与方 法

试验地概况和试验设计详见参考文献[6],这里简单加以说明。马尾松优良种源与磷肥互作试验林设置在福建省武平县九进塘林业科技试验示范区,试验地肥力中等偏低,土壤缺磷严重,前茬为经择伐的杉木低产林。试验林按种源与磷肥两因素完全随机区组设计,有广西岑溪(A₁)、广东高州(A₂)、广东信宜(A₃)、福建武平(A₄)和江西崇义(A₅)5个优良种源参试,设置磷不投入(P₀)、低投入(P₁, $100 \text{ g} \cdot \text{株}^{-1}$ 钙镁磷肥)和高投入(P₂, $400 \text{ g} \cdot \text{株}^{-1}$ 钙镁磷肥)3种磷肥处理,4次重复,4列7行28株小区,株行距 2 m × 2 m,块状整地,穴规格 40 cm × 40 cm × 30 cm。1997年4月1日利用半年生容器苗上山定植,植苗前在穴底均匀施入磷肥。

在苗木定植后第3年冬季量测每试验小区中间部分10株树木的树高值和当年抽梢性状值,包括抽梢长度、抽梢次数、固定生长量(第1次抽梢量)、自由生长量(当年抽梢长度减去第1次抽梢量)。

以试验小区内单株测定值为单位,分别按种源、磷肥单因素进行方差分析以检验种源和磷肥对抽梢性状的影响,方差分析时抽梢次数经 $(x+1)^{-1/2}$ 转换。抽梢性状的遗传参数按磷不同投入水平分别估算,包括性状均值、种源间变异系数、种源广义遗传力、性状遗传相关等。用 SAS/STAT 软件进行方差分析和遗传相关分析。

2 结果与分析

2.1 不同种源的抽梢行为对磷投入反应的差异

在不同磷环境中5个优良种源栽植后第3年的抽梢长度、抽梢次数、固定生产量和自由生长量的平均值列于表1。方差分析结果显示(表2),马尾松不同种源的抽梢行为对施用磷肥的遗传反应是不同的。

广西岑溪、广东高州、信宜和江西崇义种源地处马尾松分布区的南部或中南部,为2次抽梢型种源,试验曾观察到在一年中最多有4次抽梢生长,而福建武平种源地处分布区中部,一年抽梢1次或2次。研究发现,随着磷环境的改善,除广西岑溪种源的抽梢次数略有增加外,其它种源的抽梢次数较稳定,对磷投入似不敏感。

年抽梢长度是由固定生长和自由生长两部分组成,年抽梢长度对磷投入的反应可由此两指标的变化来解释。广西岑溪、广东高州和江西崇义3个种源的年抽梢长度对磷投入有显著的反应。地处云开大山中部的广西岑溪种源,通过磷低投入和高投入,3年生时的年抽梢长度

表1 不同磷环境中5个优良种源造林第3年时的抽梢性状值

种源	磷水平	抽梢长度/m		抽梢次数/次		固定生长量/m		自由生长量/m	
		均值	>CK/ %	均值	>CK/ %	均值	>CK/ %	均值	>CK/ %
广西岑溪 (A ₁)	P ₀ (CK)	0.93		2.17		0.60		0.32	
	P ₁	1.26	36.5	2.53	16.6	0.54	-10.0	0.61	90.6
	P ₂	1.19	28.0	2.28	5.1	0.73	21.7	0.46	43.8
广东高州 (A ₂)	P ₀ (CK)	0.90		2.53		0.46		0.45	
	P ₁	1.06	17.8	2.32	-8.3	0.61	32.6	0.46	2.2
	P ₂	1.14	26.7	2.43	-3.8	0.59	28.3	0.55	22.2
广东信宜 (A ₃)	P ₀ (CK)	0.99		2.23		0.60		0.39	
	P ₁	1.28	29.3	2.40	7.6	0.73	21.7	0.54	38.5
	P ₂	1.17	18.2	2.40	7.6	0.60	0	0.57	46.2
福建武平 (A ₄)	P ₀ (CK)	0.81		1.65		0.59		0.21	
	P ₁	0.86	6.2	1.64	-0.6	0.65	10.2	0.21	0
	P ₂	0.91	12.4	1.80	9.1	0.66	11.9	0.24	14.3
江西崇义 (A ₅)	P ₀ (CK)	1.13		2.40		0.60		0.53	
	P ₁	1.15	1.8	2.36	-1.7	0.65	8.3	0.50	-5.7
	P ₂	1.40	23.9	2.55	6.3	0.71	18.3	0.69	30.2

表2 按磷投入水平的抽梢性状单因素方差分析

种源	性状	变异来源			
		区组	磷肥	区组×磷肥	机误
广西岑溪 (A ₁)	年抽梢长度	0.117 5	1.229 6(37.14) **	0.033 1(0.33)	0.099 0
	年抽梢次数	0.038 6	0.122 9(4.17) +	0.029 5(0.79)	0.037 4
	固定生长量	0.006 7	0.182 6(5.62) *	0.032 5(0.72)	0.045 0
	自由生长量	0.075 0	0.852 6(36.91) **	0.023 1(0.25)	0.093 3
广东高州 (A ₂)	年抽梢长度	0.225 6	0.612 8(3.38) +	0.181 3(2.49) *	0.072 9
	年抽梢次数	0.120 3	0.024 4(0.77)	0.031 8(0.89)	0.035 6
	固定生长量	0.049 6	0.277 3(23.70) **	0.011 7(0.36)	0.032 9
	自由生长量	0.378 4	0.116 5(0.54)	0.214 4(3.65) **	0.058 8
广东信宜 (A ₃)	年抽梢长度	0.121 0	0.830 4(1.19)	0.700 1(9.27) **	0.075 5
	年抽梢次数	0.025 7	0.045 9(0.31)	0.149 9(4.63) **	0.032 4
	固定生长量	0.025 1	0.245 7(3.01)	0.081 7(1.71)	0.047 7
	自由生长量	0.220 0	0.359 9(0.79)	0.457 8(11.56) **	0.039 6
福建武平 (A ₄)	年抽梢长度	0.353 9	0.094 2(0.88)	0.107 6(1.13)	0.094 9
	年抽梢次数	0.130 9	0.038 8(0.95)	0.040 9(0.87)	0.046 9
	固定生长量	0.068 5	0.047 9(0.78)	0.061 8(1.01)	0.060 9
	自由生长量	0.303 8	0.012 8(0.19)	0.068 2(1.20)	0.057 0
江西崇义 (A ₅)	年抽梢长度	0.329 3	0.878 3(8.70) *	0.100 9(1.00)	0.101 2
	年抽梢次数	0.032 1	0.037 9(1.82)	0.020 8(0.65)	0.032 1
	固定生长量	0.086 1	0.114 2(3.28) +	0.034 8(0.76)	0.045 8
	自由生长量	0.263 4	0.412 9(8.71) *	0.047 4(0.68)	0.070 2

注:表内数据为均方,括号内为F检验值。 **——1%显著水平; *——5%显著水平; +——10%显著水平。

较磷不投入(或缺磷)分别提高36.5%和28.0%,磷低投入水平下年抽梢长度的增加归因于自由生长量的提高,而在磷高投入时不仅自由生长量增加,固定生长量也同时增加。广东高州种

源年抽梢对磷投入的反应式样与广西岑溪种源类似,只是在磷低投入下固定生长量对年抽梢长度的增加贡献较大。与上述两种源不同的是,磷低投入对江西崇义种源的抽梢行为作用很小,磷高投入时才显示有较大效果,此时年抽梢长度增加可同时归因于固定生长量和自由生长量的提高。虽然在方差分析时未发现广东信宜种源抽梢行为的磷肥效应,但对比分析仍可看出,不管是磷低投入还是磷高投入,年抽梢长度都有一定程度的增加,主要缘因自由生长量的提高。研究发现施用磷肥对福建武平种源的抽梢行为影响较小。

2.2 不同施磷水平下抽梢性状的遗传分析

2.2.1 抽梢性状种源差异和种源广义遗传力

虽然本文参试的种源来自马尾松分布区的中南部,利用其估算遗传参数有一定的局限性,但用之研究磷肥施用水平对遗传参数的影响却有较大的现实意义。种源变异系数和种源效应 F 检验值显示(表 3),缺磷的立地若施以磷肥,年抽梢长度和其自由生长量在种源间遗传差异增加。通过施用磷肥,年抽梢长度的种源广义遗传力由 0.35 提高到 0.84~0.89,自由生长量的种源广义遗传力由 0.56 上升到 0.90 左右。发现抽梢次数较为稳定,3 种磷投入水平上的平均抽梢次数在 2.20~2.29 之间,种源差异随磷营养环境的变化很小,种源广义遗传力仅变化在 0.84~0.92 这一较小范围内。与自由生长量的反应式样相反,种源间固定生长量的差异随着磷环境的改善而变小。

表 3 不同磷环境下抽梢性状的种源变异和种源广义遗传力

性 状	磷水平	均值	变异范围	种源变异 系数	种源效应 F 检验值	种源广义 遗传力
年抽梢长度/m	P ₀	0.95	0.81~1.13	7.60	1.55	0.35
	P ₁	1.12	0.86~1.28	14.28	9.11**	0.89
	P ₂	1.16	0.91~1.40	13.91	6.39**	0.84
年抽梢次数/次	P ₀	2.20	1.65~2.53	6.12	6.69**	0.85
	P ₁	2.25	1.64~2.53	6.46	11.79**	0.92
	P ₂	2.29	1.80~2.55	5.11	6.09**	0.84
固定生长量/m	P ₀	0.57	0.46~0.60	9.98	4.57*	0.78
	P ₁	0.64	0.54~0.73	5.56	2.41 ⁺	0.59
	P ₂	0.66	0.59~0.73	7.34	2.40 ⁺	0.58
自由生长量/m	P ₀	0.38	0.21~0.53	23.93	2.28	0.56
	P ₁	0.46	0.21~0.61	31.06	9.02**	0.89
	P ₂	0.50	0.24~0.69	31.13	7.71**	0.87

2.2.2 抽梢性状间的遗传相关

营养环境影响性状的遗传表达^[7],进而影响性状间的相互关系。表 4 列出了磷不同投入水平下抽梢性状的遗传相关系数。分析发现在磷不投入情形下,年抽梢长度与固定生长量呈显著负相关,与自由生长量呈显著的正相关,固定生长量大的种源年抽梢较短。施用磷肥后,不管是磷低投入还是高投入,年抽梢长度仅与自由生长有关,而固定生长对年抽梢的贡献不大,两者的相关性很小,这意味着在利用南部优良种源营建商品林时,可通过施用磷肥改善林地的营养环境促使其自由生长的优势得到发挥,达到提高年梢长度的目的。在缺磷逆境胁迫下固定生长量和自由生长量呈显著负相关关系。由于固定生长取决于前一年的冬芽形成,在缺磷条件下若固定生长量过大,将影响随后磷营养的有效供给,进而影响其自由生长。但随着磷环境的改善,固定生长与自由生长间不存在这种制约关系,它们之

表 4 随磷环境变化的抽梢性状间的遗传相关系数

施磷水平	性 状	年抽梢次数	固定生长量	自由生长量
磷不投入 (P ₀)	年抽梢长度	0.711 5	- 0.691 9	0.991 4
	年抽梢次数		0.038 7	0.566 9
	固定生长量			- 0.802 0
磷低投入 (P ₁)	年抽梢长度	0.964 8	0.242 0	1.030 3
	年抽梢次数		0.531 4	0.972 0
	固定生长量			0.320 0
磷高投入 (P ₂)	年抽梢长度	0.967 4	- 0.046 3	0.992 8
	年抽梢次数		0.265 9	0.875 2
	固定生长量			- 0.236 8

间的相关性不大。结果还显示,在不同磷水平下,抽梢次数与年抽梢长度及抽梢次数与自由生长量间都存在显著的正相关,这种正相关关系随着磷环境的改善而提高,但过高的磷投入则有减弱的趋势。

3 结论和讨论

马尾松是我国亚热带东部湿润地区典型的代表性针叶树种,地理种源间的枝梢发育型式差异很大^[8,9]。北部种源的年抽梢完全由固定生长构成,一年抽梢 1 次。云开大山和南岭山脉等南部种源的年抽梢由固定生长和自由生长两部分组成,一年抽梢 2 次或 2 次以上,自由生长是年抽梢长度的一个重要组成部分。地处武夷山脉等中部种源的枝梢发育型式介于两者之间。马尾松不同种源的枝梢发育型式是相对稳定的,而年抽梢长度却与所处环境有关。前文^[6]已证实,不同种源的树高生长对磷投入的反应式样不同,缘因于抽梢行为和抽梢机理的改变。本文发现,施用磷肥对抽梢次数似无影响,种源年抽梢长度对不同磷投入水平的反应主要在于固定生长和自由生长两部分的变化。从本试验结果来看,施以磷肥对中部福建武平种源的抽梢行为改变不大,利用其建立商品林仅需选用肥力中等的立地,可不考虑土壤缺磷与否,施用磷肥是不经济的。与福建武平种源比较,其它 4 个优良种源的抽梢行为对磷低投入或高投入反应敏感,磷营养环境的改善,将首先有利于前一年冬芽的形成而增加茎单元数(NSU),使当年固定生长量提高,其次,这些具有明显二次抽梢特性种源的自由生长的优势性表现得更加显著,这是对新的适宜生境的一种适应反应。在推广应用这些具有明显二次抽梢特性的南部优良种源时可依据这种反应特性,通过选择适宜立地条件或施以磷肥等措施促进固定生长量和自由生长量的增加,使商品林速生丰产。

本文是大田试验结果,虽然缺乏严格控制磷环境的辅助性盆栽试验,受到诸如土壤其它因子、气候的年变化和杂草生长等因子的影响,但基本上能反映马尾松速丰林建设的一些实际情况。今后将进一步开展盆栽试验,结合大田试验结果,以验证优良种源与磷肥的互作效应和互作机理。

参考文献:

- [1] Lanner R M. Patterns of shoot development in *Pinus* and their relationship to growth potential [A]. In: Cannell M G R, Last F T. ed. *Tree Physiology and Yield Improvement* [M]. Academic Press, 1976. 223 ~ 243.

- [2] Jiang I B J , Jonsson A , Eriksson G , et al. Within and between population variation in growth of *Pinus contorta* var. *Latifolia* : a combined study of growth-chamber and field trial experiments [J]. *Silvae Genetica* , 1989 , 38 (5 ~ 6) : 201 ~ 211.
- [3] Cannell M G R , Johnstone R C B. Free or lammas growth and progeny performance in *Picea sitchensis* [J]. *Silvae Genetica* , 1978 , 27 (6) : 248 ~ 254.
- [4] Lascoux M , Kang H , Lundkvist K. Growth of 24 full-sib families of *Pinus sylvestris* L. at six relative nutrient addition rates [J]. *Scan J of For Res* , 1994 , 9 (2) : 115 ~ 123.
- [5] 鲁如坤,谢建昌,蔡贵信,等.土壤—植物营养学原理和施肥[M].北京:化学工业出版社,1998.
- [6] 周志春,吴吉富,兰永兆,等.马尾松优良种源树高生长对不同磷投入水平的反应[J].林业科学研究,2000,13(6):667~672.
- [7] 周志春,黄光霖,陈跃,等.林木营养遗传和改良研究进展[J].世界林业研究,1999,(5):6~9.
- [8] 全国马尾松种源试验协作组.马尾松种源变异及种源区划的研究[J].亚热带林业科技,1987,15(2):81~89.
- [9] 朱守谦,何纪星,张喜,等.不同生物气候带马尾松生长节律的初步研究[J].贵州农学院丛刊,1991,17(2):54~66.

Shoot Growth Behavior of Superior Masson Pine Provenances under Different Phosphorus Environment

ZHOU Zhi-chun¹, DAI De-sheng², WU Ji-fu², LAN Yong-zhao²

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

2. Wuping Forestry Bureau, Fujian Province, Wuping 364300, Fujian, China)

Abstract : The behaviors and mechanisms of shoot growth of superior masson pine provenances were studied to explain height growth response of various provenances to different phosphorus supply. Growth cycles of different provenances were found to be not related to phosphorus environment. The sensitivities of annual shoot growth to phosphorus supply varied with provenances tested. This difference of sensitivity could be explained by changes of fixed growth and free growth. Genetic analysis connected to phosphorus environment indicated that the differences between provenances increased in shoot length and free growth, decreased in fixed growth and did not change in growth, cycles with amelioration of phosphorus environment. It is found that the phosphorus environment influenced not only genetic variation but also genetic correlation among shoot traits. Under low phosphorus or phosphorus stress, shoot length was significantly and negatively related to fixed growth, and positively related to free growth. After phosphorus supplying, the shoot length seems to be only related to free growth.

Key words : masson pine ; superior provenance ; phosphorus environment ; shoot growth behavior