

杂种杨树纸浆用材良种材性的 遗传变异和选择*

刘洪谔 童再康 刘力 毛迎春 韩一凡

(浙江林学院, 临安 311300)

(中国林科院林研所)

摘要 测定了黑龙江绥化杨树品种试验林14个无性系12龄的树高 H_t 、胸径 D_t 和材积 V_t 。由胸径处钻取木芯,按2 a一段分6个生长轮,研究了生长轮直径 D_r 、容重 S_g 、纤维长 L_f 、纤维宽 W_f 、长宽比 L_w 、纤维(双)壁厚 T_f 、腔径 D_f 和壁腔比 T_d 的遗传变异和选择。以年龄、无性系综合地进行方差分析,结果表明所有性状在无性系间都有显著差异,最好的比最差的高出106%~20%。 D_r 、 L_f 和 L_w 对年龄直线回归, S_g 和 W_f 对年龄曲线回归。基于小区平均值估算的性状重复力(R_c): H_t 、 D_t 和 V_t 分别为0.85、0.62和0.64;基于无性系平均值估算的重复力(R_e): S_g 、 W_f 、 T_f 和 T_d 都达0.91以上, D_r 、 D_f 和 L_w 达0.86以上,最低的 L_f 也达0.63,说明这些性状的遗传性都较强。按12龄表型值进行单性状选择,增益最高(V_t)25.2%,最低(L_f)3.4%,以 V_t 、 S_g 、 L_f 、 W_f 、 L_w 和 T_f 6个重要性状进行综合指标选择,选出全面优良的3个无性系,增益高达31.9%。

关键词 杂种; 杨属; 木材性质; 变异(遗传学)

中图分类号 S722.3

国内外大量的试验研究和生产实践表明,在阔叶材中杨木是适宜于制浆而又广泛应用的材种。但杨树的种类繁多,多年来又选育出大量的新品种,其中不少品种是根据生长速度、抗性和适应范围等标准选育的。最近10 a来,随着纸浆工业基地林的营建,对杨树良种的要求不但要材积增长快,而且要木材的密度大,纤维的含量高,纤维的质量好,以便在等量的干材中得到更多量的优质纤维。

为了配合黑龙江绥化地区营建杨树纸浆工业基地林的良种选择,我们在原有长期测验林进行适生速生选择的基础上,分析研究了杂种杨后代无性系木材性状的遗传变异和改良。

1 材料和方法

试验材料采自绥化12龄杂交杨品种试验林的14个无性系,编号为中绥1、2……12、中绥

收稿日期: 1993-09-05

*“八五”国家科技攻关资助项目

44 和小黑 14, 它们分别是美洲黑杨 [*Populus deltoides* (A)], 小叶杨 [*P. simonii* (B)], 欧洲黑杨 [*P. nigra* (C)], 青杨 [*P. cathayana* (D)], 美杨 [*P. pyramidalis* (E)] 和箭杨 [*P. thevestina* (F)] 的种内、种间杂交后代中选出的无性系。其亲本组合如表 1 (Z_S 代表中 绥, X_h 代表小黑)。

从试验林完全随机区组的 3 个区组的每小区取 1 株生长接近中等的单株, 记录树高 H_{112} 和胸径 D_{112} 。用生长锥在胸高直径处与树干垂直钻取木芯, 平坦地按东西方向, 山坡地按与坡长垂直方向钻取, 共取 42 个木芯。

将木芯妥善保存, 带回室内, 从髓心向外按 2 个年轮分段, 共分 6 段, 测出每段长度。先浸水, 用苯乙醇抽提 24 h, 之后再浸泡水中, 使吸水饱和, 用饱和含水率法测定木材容重^[1]。

将测定容重后的木芯段用硝酸法离析, 用番红染色后, 随机取 40~50 根完整的纤维, 在 XST-2 型投影显微镜下测定其长度, 30 根纤维测定其宽度和腔径, 求平均值, 再计算长宽比、(双)壁厚和壁腔比。

观测性状用符号代表(表 2)。依生长轮测得数据下标用 1~2、3~4……11~12, 如 S_{01-2} 、 S_{03-4} ……、 S_{011-12} 。

表 1 亲本组合

Table 1 Combinations of parents

交配 亲本	父			本		
	A	C	D	C×B	E×C	F×C
A	Z_S-1		Z_S-4		Z_S-3	Z_S-9
母	Z_S-5		Z_S-8		Z_S-6	Z_S-12
	Z_S-11					
B		X_h-14		Z_S-7		
本		Z_S-2		Z_S-44		
		Z_S-10				

表 2 观测的性状和代号

Table 2 Observed traits and their symbol

性 状	代号	单位	性 状	代号	单位
单株树高	H_t	m	纤维宽	W_f	μh_t
单株胸径	D_t	cm	长宽比	L_w	比值
单株材积	V_t	m^3	(双)壁厚	T_f	μm
生长轮直径	D_r	cm	腔 径	D_f	μm
容 重	S_0	$g \cdot cm^{-3}$	壁腔比	T_d	比值
纤维长	L_f	mm			

达到各种年龄时(2、4……12龄时)胸高断面积在逐渐增大, 各生长轮测出的性状值也在变化。要计算达到各种年龄时的性状平均值, 则需将各生长轮数据与其断面积相乘再加起来除以总面积, 得出加权平均值, 记为 2、4……12, 如 S_{02} 、 S_{04} …… S_{012} 。

对各性状分年龄作单因素(无性系)的方差分析, 综合 6 个年龄作双因素(无性系, 年龄)的方差分析。根据期望方差组分的分析估算性状的重复力(表 3, 公式 1, 公式 2)。

表 3 单因素和双因素方差分析格式

Table 3 Form of ANOVA for one-or two-factors

SOV	df	EMS	SOV	df	EMS
无性系	C-1	$V_e + BV_e$	无性系	C-1	$V_e + BV_{ea} + ABV_e$
重 复	B-1	$V_e + CV_b$	年 龄	A-1	$V_e + CV_{ba} + BV_{ca} + BCV_e$
误 差	(C-1)(B-1)	V_e	重复(年龄内)	A(B-1)	$V_e + CV_{ba}$
			无性系×年龄	(C-1)(A-1)	$V_e + BV_{ea}$
			误 差	A(C-1)(B-1)	V_e

$$R_i = V_c / (V_e + V_c) \quad (1)$$

$$R_c = V_c / (V_c + V_{ca}/A + V_e/AB) \quad (2)$$

单性状选择, 用公式(3)计算选择增益:

$$\Delta G\% = (i\delta_p R_c / \bar{x}) \times 100\% \quad (3)$$

综合多性状选择最优无性系用综合选择指数[公式(4)]进行选择:

$$I = \sum b_i x_i \quad (4)$$

式中, b_i 为 i 性状加权的系数, 它等于 $W_i R_c / \bar{x}_i$, W_i 和 \bar{x}_i 为 i 性状加权系数和平均值, x_i 为 i 性状值。

2 结果与讨论

2.1 变异

分析达到各种年龄时(2、4……12)由无性系、年龄、重复和无性系×年龄交互作用引起的方差, 经 F 检验表明: 分析的 8 个性状的重复之间都没有呈现显著差异, 而所有性状在无性系间都出现显著差异。除去(双)壁厚和壁腔比两性状之外, 其他性状在不同的年龄阶段间也呈现显著差异, 而无性系×年龄的互作只在生长轮直径和纤维长两性状中具显著效应。

为了对性状的表现有一个总体的概念, 我们列出 14 个无性系在 12 龄时各性状的平均值、变异幅度和最大值/最小值的比值(表 4)。可以看出, 虽然这些无性系已经过一次选择, 但相互之间比较, 各无性系之间在生长量、容重和纤维质量上仍有很大的差别。如材积和壁腔比相差 1.0 倍以上, 纤维壁厚相差近 0.9 倍, 胸径和纤维腔径相差近 0.4 倍, 而树高相差最小, 也达到 0.2 倍。这说明选择的潜力还是很大, 育种的前景堪为乐观。

2.2 随年龄的变异趋势

众所周知, 树高、胸径和材积等生长特性在衰老期到来之前总是随年龄的增长而增加的, 而对于材性随年龄的变化规律则研究得较少。根据我们方差分析的结果, 容重、纤维长、纤维宽和长宽比 4 个性状在不同年龄阶段有显著差异。试用直线回归和曲线回归进行拟合, 结果表明(表 5), 容重和纤维宽

表 4 14 个无性系 12 龄时性状的平均值、变幅和最大值/最小值的比值

Table 4 Mean, range and maximum/minimum of traits at age 12 years of 14 clones

性 状	平 均 值	变 幅	最 大 值 / 最 小 值
H_{t12}/m	16.80	18.58~15.50	1.20
D_{t12}/cm	25.87	29.61~21.23	1.39
V_{t12}/m^3	0.423 3	0.569 1~0.280 1	2.03
$S_{g12}/g \cdot cm^{-3}$	0.349 5	0.399 3~0.321 2	1.24
L_{f12}/mm	0.967 0	1.021 3~0.777 9	1.31
$W_{f12}/\mu m$	25.37	28.02~22.42	1.25
$L_{w12}/\text{比值}$	38.25	42.17~32.01	1.32
$T_{f12}/\mu m$	3.518	5.080~2.727	1.86
$D_{f12}/\mu m$	21.85	25.06~18.25	1.37
$T_d/\text{比值}$	0.170 3	0.243 7~0.118 5	2.06

的, 而对于材性随年龄的变化规律则研究得较少。根据我们方差分析的结果, 容重、纤维长、纤维宽和长宽比 4 个性状在不同年龄阶段有显著差异。试用直线回归和曲线回归进行拟合, 结果表明(表 5), 容重和纤维宽

表 5 材性性状随年龄增长趋势的函数关系式

Table 5 Function formula of wood traits with ages indicating the increasing trend

性 状	函 数 关 系 式	r
容重/ $g \cdot cm^{-3}$	$S_g = 0.315 2 + 0.034 2 \lg A$	0.974 8
纤维长/mm	$L_f = 0.612 6 + 0.031 4 A$	0.990 7
纤维宽/ μm	$W_f = 22.978 + 2.388 \lg A$	0.982 6
长宽比/比值	$L_w = 26.686 + 1.005 A$	0.993 6

与年龄为对数函数关系,而纤维长和长宽比与年龄成简单直线相关。

按14个无性系容重的年度平均值来看,起始点(2龄时)为 0.3237 g/cm^3 ,终点(12龄时)为 0.3495 g/cm^3 ,比已有个别报道^[2,3]杨树容重多在 0.4 g/cm^3 以上要低一些。

在这14个无性系中有3个无性系在个别年度容重达到 0.4000 g/cm^3 及以上。可以认为,就整体来说,容重尚未达到最高值,但是增长的速度已经显然减缓,停止增长点大致出现在8至10龄时,这和于-苏等研究的结果^[3]相近。据Talbert等人报道^[4],火炬松的容重也有类似的大小和时间的变化。

纤维长度随年龄的变化,早就被Sanio所揭示^[5],并被植物学界称之为Sanio's law。就是说树干的断面上,其纤维长均由髓心向外,随年龄递增而依次增加,达到最大长度而稳定。根据本研究测定的数据来看,由2龄的 0.656 mm 到12龄的 0.967 mm ,呈直线的增长,说明在12年生时纤维长度尚未达到稳定阶段。许多研究者^[3,6,7]测定杨树成熟材的纤维长度多在 1.100 mm 以上,而我们测定的所有无性系在12龄时的纤维长,也有多个无性系达到 1.000 mm 以上,这可说明稳定阶段即将到达。

研究结果也表明纤维宽度的增长也已经进入缓慢年龄阶段,虽然纤维宽是随纤维长的增加而增加,但并不一定为直线的相关关系。例如杨延赋等推导两者为二次函数的曲线关系^[7],即: $W_f = a + bL_f + cL_f^2$ 。其中: W_f 为纤维宽; L_f 为纤维长; a, b, c 为常数。

由于纤维长快速增长,而纤维宽缓慢增长,因此长宽比自然也是快速增长,与年龄仍然处于直线相关阶段。至12龄时平均长宽比达到38.25,个别无性系达到40.00以上。

2.3 无性系×年龄互作

综合分析了生长轮直径和纤维长两性状,可以看到,无性系×年龄的交互作用呈显著的差异。这说明不同的无性系随着年龄的增长,其胸高直径和纤维长度的增加速度是不一致的。在一定的年龄,有的快,有的慢,有的还可能停止或下降,因而出现明显的交互效应。这说明在对这种性状进行选择时,不能凭1个年度的表现,而需要综合考虑多个年度的表现。例如以纤维长来说,在10龄时 Z_5-2 和 Z_5-6 分别为 0.851 和 0.973 mm ,而至12龄时前者增长到 0.914 mm ,而后者降低到 0.778 mm ,如果只按1个年度的表现决定取舍,则很可能错选。

2.4 重复力

重复力是某一性状表现在群体中重复出现的概率,它受基因控制,为遗传力的上限,是衡量性状稳定性的一个指标。

按各年龄时小区平均值估算出各种年龄时的重复力, $R_{c2}, R_{c4}, \dots, R_{c12}$,当为负值时,不列出。括号内的数值是按年龄段(1~2, 3~4, ..., 11~12)估算的。 $R_{\bar{c}}$ 是综合6个年龄以各无性系的平均值为基础估算的重复力(表6)。

可以看出,生长轮直径的重复力随年龄而逐渐提高,容重除4龄时明显降低外,也基本上如此逐年升高。这和刘洪涛等报道的欧美杨^[8]和柳杉^[9]的胸径重复力(广义遗传力)及Vargas-Hernandez等报道的花旗松^[10]的容重遗传力随年龄增加的情况相同。

纤维长和长宽比重复力的总趋势是随年龄增加,但中间有起伏。纤维(双)壁厚则相反,重复力随年龄的增加而缩小。纤维腔径和壁腔比的重复力值开始和终结近似,中间变化无明显规律。

以最终(12龄)的 R_{c12} 估值比较,单株树高和容重最大(0.85和0.87),其次为纤维长

表 6 按小区平均值和无性系平均值估算的重复力 R_C 和 $R_{\bar{C}}$ Table 6 Calculated repeatabilities R_C and $R_{\bar{C}}$ on the basis of plot mean and clone mean

性 状	R_{C_1}	R_{C_4}	R_{C_6}	R_{C_8}	$R_{C_{10}}$	$R_{C_{12}}$	$R_{\bar{C}}$
D_f	0.243	0.336	0.494	0.550	0.612	0.622	0.887
S_g	0.631	0.256	0.580	0.730	0.830	0.865	0.955
L_f	0.234	(0.356)	—	(0.099)	(0.705)	(0.713)	0.626
W_f	0.504	0.506	0.298	0.365	0.540	0.538	0.924
L_w	0.071	0.607	0.344	0.228	0.478	—	0.869
T_f	—	0.576	0.403	0.408	0.463	0.327	0.926
D_f	(0.495)	(0.557)	(0.173)	(0.062)	(0.591)	(0.367)	(0.856)
T_d	0.225	0.572	0.303	0.427	0.490	0.354	0.913

(0.71), 单株胸径和单株材积相近(0.62和0.64), 纤维宽为0.54, 纤维壁厚、腔径和壁腔比均小于0.40。

以无性系均值估算的重复力 $R_{\bar{C}}$, 普遍高于分年龄估算的重复力 R_C 。容重、纤维宽、壁厚和壁腔比都达0.91以上, 生长轮直径、纤维腔径和长宽比都达0.86以上。其原因是在综合分析时把年龄引起的方差由误差方差中分离出来, 从而缩小了表型方差的结果。

2.5 选择

选择纸浆用材良种, 固然要求生长快、材积生长量大, 但同时要求生物出产量多, 即容重大。而对制浆来说, 材种容重最好在0.40~0.60 g/cm³之间。因为容重过小, 体积大而重量轻, 蒸球的装入量减少, 降低单位蒸球日产量, 而容重过大, 材质坚硬, 煮浆耗碱耗时增加, 亦不合算。

纤维长度的增加, 使成纸的撕裂度增强。纤维宽度的增加在一定限度内(低于纤维重0.2 mg/m时)也加强撕裂度, 但过此限度, 则导致纸页均度变差, 单位面积内纤维总数减少, 从而使撕裂度下降。纤维长宽比值以大为好。

纤维壁厚形成组织膨松而多孔的纸张, 撕裂度大而张力与爆破因子下降, 壁薄则具高度张力爆破和耐折, 但撕裂度低。腔径宜大, 壁腔比宜小, 可以制成薄型纸张。

根据这些要求, 我们对纤维宽、壁厚和壁腔比采用负向选择, 对其他性状均用正向选择。按12龄时的表型(纤维长和长宽比按10龄时)进行单性状选择, 计算各性状的选择增益如下(从大到小): 单株材积为25.2%, 壁腔比为22.7%, 壁厚为13.4%, 容重为13.0%, 单株胸径为11.6%, 腔径为9.6%, 单株树高为8.5%, 纤维宽为7.4%, 长宽比为5.5%, 纤维长为3.4%。

如果考虑在这些被测无性系中究竟选择哪些无性系为好, 则必须全面衡量各无性系在各方面的表现, 综合起来全面优良的才能入选。因此我们取最重要的6个性状: 即材积、容重、纤维长、纤维宽、长宽比和壁厚, 用最终12龄的测值导出 I 值的计算公式:

$$I = 1.5024 V_f + 2.7323 S_g + 0.6474 L_f + 0.0227 L_w \\ + 0.0364 W_f - 0.2632 T_f$$

按14个无性系的 I 值大小, 排列的顺序为: 中缓1, 中缓5, 中缓12, 中缓3, 中缓9, 中缓8, 中缓4, 中缓11, 中缓2, 中缓7, 中缓10, 中缓44, 小黑14, 中缓6。

根据实际需要我们可以20.0%的入选率选择前3名,它们是生长量和材性全面优良的无性系,实际改良的增益达到31.9%,比任一单性状选择的增益都高。

从这些无性系的亲本来看,表现最好的无性系的父母本皆为美洲黑杨。以美洲黑杨为母本的无性系优于以小叶杨为母本的。同一组合内〔美黑×(美×欧黑)〕差异最大的是中缓3(名列第4位)和中缓6(列最末位)。一般地说,同一组合,排列名次相近。这同样说明这些性状的遗传控制力较强,在选用杂交亲本时应注意到生长和材性等诸多性状的综合表现。

致谢 中国林科院下学瑜和王克胜两同志参加研究,绥化杨淑贞高工大力支持,在此深表感谢。

参 考 文 献

- 1 Smith D M. *USDA For Serv For Prod Lab Rept*, 1954(2014)
- 2 黄东森,朱湘渝等. 杨树遗传改良. 北京:北京农业大学出版社, 1991. 8~37
- 3 于一苏,付军. 林业科技通讯, 1992(5): 23~25
- 4 Talbert C B, Jett J B et al. *Proc 19th So For Tree Improv Conf*, College Station, IX, 1987
- 5 Sanio K. *Jahrbuch f wissenschaftl Bot*, 1872 (8): 407~420
- 6 朱惠方,李新时. 林业科学, 1962, 7(4): 255~267
- 7 杨延赋,廖盛昌等. 林业科学, 1957, 3(4): 489~497
- 8 刘洪涛,应钟全. 浙江林学院学报, 1987, 4(2): 1~9
- 9 刘洪涛,童再康. 浙江林学院学报, 1991, 8(1): 8~12
- 10 Vargas-Hernandez J, Adams W T. *For Sci*, 1992, 38(2): 467~478

Liu Hong'e (Zhejiang Forestry College, Lin'an 311300, PRC), Tong Zaikang, Liu Li, Mao Yingchun, and Han Yifan. **Genetic Variation and Selection for Wood Properties in Pulpwood Hybrid Poplar. J Zhejiang For Coll**, 1994, 11(1): 1~6

Abstract: The 12-year-old tree height (H_t), DBH (D_t) and volume (V_t) of 14 clones from Suihua poplar test plantation in Heilongjiang were examined. Diameter (D_t), specific gravity (S_g), fiber length (L_f), widness (W_f), ratio of length to widness (L_w), (double) wall thickness (T_f), lumen diameter (D_l) and ratio of wall thickness to lumen diameter (T_d) for each 2-year's growth ring of the cores which extracted from sampled trees at breast height from bark to pith were evaluated. Analysis of variance showed significant differences among clones for all traits. The best clone exceeds the worst one by 106%~20%. Reapitabilities calculated on plot mean basis (R_c) for H_t , D_t and V_t are 0.85, 0.62 and 0.64 respectively, whereas reapitabilities on clone mean basis ($R_{\bar{c}}$) for S_g , W_f , T_f and T_d are 0.91 or more, for D_t , D_l and L_w 0.86 or more, for L_f 0.63. The high parameters indicate the strong inheritance of these traits. D_t , L_f and L_w were linearly regressed to age, S_g and W_f were curvelly regressed to age. The gains from single trait selection based on 12-year-old's phenotypes were ranged from 25.2% for V_t to 3.4% for L_f . The gain from combined (V_t , S_g , L_f , W_f , L_w and T_f) index selection was as high as 31.9% when the best 3 clones were selected.

Key words: hybrids; *Populus*; wood property; variation (genetics)