北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

基于遗传效应和气候变量的日本落叶松微纤丝角预测

陈东升 吴春燕 谢允慧 金英博 张扬 孙晓梅

Microfibril angle prediction of *Larix kaempferi* based on genetic effects and climate variables

Chen Dongsheng, Wu Chunyan, Xie Yunhui, Jin Yingbo, Zhang Yang, Sun Xiaomei

引用本文:
陈东升, 吴春燕, 谢允慧, 金英博, 张扬, 孙晓梅. 基于遗传效应和气候变量的日本落叶松微纤丝角预测[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(7):44–54. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230063
Chen Dongsheng, Wu Chunyan, Xie Yunhui, Jin Yingbo, Zhang Yang, Sun Xiaomei. Microfibril angle prediction of *Larix kaempferi* based on genetic effects and climate variables[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(7):44–54. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230063

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230063

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

基于混合效应的长白落叶松一级枝条基径预估模型

Prediction model of base diameter of primary branch for *Larix olgensis* based on mixed effects

北京林业大学学报, 2020, 42(10): 1–10. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200133

基于气候因子的兴安落叶松天然林单木直径生长模型构建

Development of individual–tree diameter increment model for natural *Larix gmelinii* forests based on climatic factors

北京林业大学学报, 2022, 44(8): 1–11. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210353

亚热带日本落叶松人工林枯落物及土壤层水文效应

Hydrological effects of litter and soil layers of *Larix kaempferi* plantation in subtropical regions

北京林业大学学报, 2021, 43(8): 60–69. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200259

应压木细胞壁S_2层的微纤丝螺旋角对其抗压韧性的影响

Effects of microfibril helix angle in the S_2 layer of compression wood cell wall on the compressive toughness of it

北京林业大学学报, 2023, 45(4): 136–146. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220506

基于混合效应模型及生存分析方法的落叶松云冷杉林单木生存模型研究

Study on single tree survival model of mixed stands of *Larix olgensis*, *Abies nephrolepis* and *Picea jazoensis* based on mixed effect model and survival analysis method

北京林业大学学报, 2022, 44(1): 1–8. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200112

气候敏感的杉木树高胸径非线性混合效应模型研建

Development of climate–sensitive nonlinear mixed–effects tree height–DBH model for *Cunninghamia lanceolata*

北京林业大学学报, 2023, 45(9): 52–61. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230052

DOI:10.12171/j.1000−1522.20230063

基于遗传效应和气候变量的日本落叶松微纤丝角预测

陈东升[1] 吴春燕[1] 谢允慧[1] 金英博[2] 张 扬[2] 孙晓梅[1]
（1. 林木资源高效生产全国重点实验室，国家林业和草原局林木培育重点实验室，中国林业科学研究院林业研究所，北京 100091；
2. 辽宁省清原满族自治县大孤家林场，辽宁 清原 113305）

摘要:【目的】分析遗传效应和气候变量对日本落叶松木材微纤丝角的影响，建立预测模型，预测终端收获木材的质量，旨在提高遗传材料的选育效率和促进目标材种的定向培育。**【方法】**以 20 个日本落叶松无性系为研究对象，通过木芯取样测定了林龄从 4 年到 15 年连续 12 个年轮的微纤丝角，分析了微纤丝角与林龄和年轮宽度的关系，建立了微纤丝角基础预测模型，然后对微纤丝角和气候变量进行相关性分析，采用混合效应模型构建了含有遗传效应和气候变量的日本落叶松微纤丝角预测模型。**【结果】**(1)微纤丝角随着林龄的增加呈减小趋势，随年轮宽度的增加呈增加趋势，不同无性系间微纤丝角变化规律明显不同。(2)含有林龄和年轮宽度的基础模型确定系数(R^2)为 0.43，均方根误差(RMSE)为 4.391；加入平均年降水量和冬季平均降水量后模型 R^2 为 0.54，RMSE 为 4.039；采用混合模型建立的含遗传效应和平均年降水量、冬季平均降水量的微纤丝角预测模型 R^2 为 0.81，RMSE 为 3.061。(3)平均年降水量和冬季平均降水量增加会增大日本落叶松微纤丝角，两个气候变量解释了微纤丝角变异的 11%；遗传效应对日本落叶松微纤丝角变异有重要影响，可解释微纤丝角变异的 27%。**【结论】**相较于平均年降水量和冬季平均降水量，遗传效应对木材微纤丝角影响更大。而且不同无性系的微纤丝角对气候因素变化的响应不同，无性系 I6-7-075、I8-4-30 和 J28-6 对于气候变化更钝化，是生态适应性更强的无性系，适合进一步在日本落叶松适生区推广应用。

关键词：日本落叶松；无性系；微纤丝角；气候因素；遗传效应；混合效应模型
中图分类号：S791.223 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2024)07−0044−11
引文格式：陈东升，吴春燕，谢允慧，等. 基于遗传效应和气候变量的日本落叶松微纤丝角预测 [J]. 北京林业大学学报，2024，46(7)：44−54. Chen Dongsheng, Wu Chunyan, Xie Yunhui, et al. Microfibril angle prediction of *Larix kaempferi* based on genetic effects and climate variables[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(7): 44−54.

Microfibril angle prediction of *Larix kaempferi* based on genetic effects and climate variables

Chen Dongsheng[1] Wu Chunyan[1] Xie Yunhui[1] Jin Yingbo[2] Zhang Yang[2] Sun Xiaomei[1]
(1. State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation of National Forestry and Grassland Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;
2. Dagujia Forest Farm, Manchu Autonomous County, Qingyuan 113305, Liaoning, China)

Abstract: [**Objective**] This paper analyzes the effects of genetic and climate changes on wood microfibril angle of *Larix kaempferi* and establishes predictive models of wood microfibril angle, it can be used to predict the quality of harvested wood at the end, intending to improve the breeding efficiency of genetic materials and promote targeted cultivation of target species. [**Method**] 20 clones of *Larix kaempferi* were selected as the research objects. The microfibril angle of 12 consecutive annual rings of the forest aged from 4 to 15 years was measured by wood core sampling, the relationship between microfibril angle and tree age

收稿日期: 2023−03−21 **修回日期:** 2023−05−18
基金项目: “十四五”国家重点研发计划(2023YFD2200801)，国家自然科学基金项目(31971652)。
第一作者: 陈东升，副研究员，硕士生导师。主要研究方向：森林培育与可持续经营。Email：nefucds@126.com 地址：100091 北京市海淀区香山路东小府 1 号中国林科院林业所。
责任作者: 孙晓梅，研究员，博士生导师。主要研究方向：人工林育种与培育。Email：xmsun@caf.ac.cn 地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

and ring width was analyzed. A basic prediction model for microfibril angle was established, and the correlation between microfibril angle and climate variables was analyzed, a mixed effect model was used to establish a prediction model for microfibril angle of *Larix kaempferi*, which includes genetic effects and climate variables. [**Result**] The microfibril angle decreased with the increase of tree age, while increased with the increase of width of annual ring, the change of microfibril angle was obviously different among varied clones. The basic model containing tree age and ring width had an R^2 of 0.43 and RMSE of 4.391. After adding average annual precipitation and winter average precipitation, the model had an R^2 of 0.54 and RMSE of 4.039. The prediction model of microfibril angle with genetic effects, average annual precipitation, and winter average precipitation was established using a mixed model, with R^2 of 0.81 and RMSE of 3.061. [**Conclusion**] An increase in average annual precipitation and winter average precipitation will increase the microfibril angle of *Larix kaempferi*, and two climate variables explain 11% of the microfibril angle variation. Genetic effects have a greater impact on microfibril angle of *Larix kaempferi*, accounting for 27% of microfibril angle variation. Moreover, the microfibril angles of different clones exhibite different responses to climate changes. Clone I6-7-075, I8-4-30 and J28-6 are more passivity towards climate change, making them more ecologically adaptable and suitable for further application in suitable areas of *Larix kaempferi*.

Key words: *Larix kaempferi*; clone; microfibril angle; climate factor; genetic effect; mixed effect model

木材质量是影响木材利用的最重要因素。微纤丝角作为衡量木材质量的一个重要指标，影响木材的刚度、强度、干缩性和尺寸稳定性，进而是决定木材性能的关键因素之一[1]。木材微纤丝角和其他微观特征会影响针叶材管胞大小和细胞壁厚度，与木材力学强度呈负相关关系[2−3]。在树木中，微纤丝角通常在髓心附近较高，然后迅速下降，在成熟材时接近稳定的值[4−5]。但微纤丝角会受到树木特征[6]、遗传效应[7−9]、经营措施[10−11]等影响。此外，环境条件如立地质量、海拔高度、无霜天数、温度和降雨等可影响树木的生长率，进而也影响微纤丝角的变化[12−13]。国内外学者已经从定性的角度分析了不同环境条件下木材微纤丝角的变异规律，但是对于木材微纤丝角的定量模拟预测研究还不够深入，建立微纤丝角等木材特征预测模型可使森林经营者得到终端木材产品质量的一些信息，有助于进行更加合理的森林经营决策[14−15]。在国外，一些重要商品材的木材质量模型已经建立，可以来预估终端收获木材的质量[16−18]，国内这方面研究还存在明显不足，仅李耀翔等[19]、张亚朝[20]采用混合模型和支持向量回归建立了兴安落叶松(*Larix gmelinii*)微纤丝角模型，费本华等[21]建立了银杏(*Ginkgo biloba*)微纤丝角预测模型。但这些模型仅考虑微纤丝角和形成层年龄的关系，并未将其他因素(环境条件、遗传效应等)加入到模型中。

日本落叶松(*Larix kaempferi*)在我国引种已有 100 多年历史，是我国引种最成功的树种之一，由于其具有适应性强、早期速生、产量高、材质好、用途广等优点，已成为我国温带(吉林、辽宁、内蒙古、河北、山东等)、暖温带(山西、河南、陕西、甘肃等)及中北亚热带(湖北、湖南、重庆、四川等)亚高山区营造速生丰产林的主要树种，在我国面积已达到 30 万 hm^2 以上。但长期以来的研究仅关注日本落叶松的生长性状，而对材性性状的研究较少，随着人工林木材的多功能利用，其材性性状越来越受到重视，这就亟需我们深入了解其材性性状，开展基于木材材性性状的定向培育技术研发。因此，本研究以日本落叶松为研究对象，利用林龄、年轮宽度建立预测微纤丝角的基础模型，并将遗传效应和环境变量引入模型中，分析遗传效应和环境因素对微纤丝角变异的影响，以期为日本落叶松定向选育和木材利用提供理论支撑。

1　研究区概况与研究方法

1.1　研究区概况

试验地点在河南省嵩县五马寺林场，该林场位于伏牛山脉腹地，是暖温带与北亚热带过渡带，海拔 1 400 ~ 1 600 m，年平均气温 8.4 ℃，最高气温在 7 月份达 24.7 ℃，最低气温在 1 月份达−15.5 ℃，年降水量 800 ~ 1 200 mm，相对湿度 80%，无霜期 178 d，土壤为棕壤。

1.2　研究方法

1.2.1　不同无性系微纤丝角、林龄、年轮宽度的测定

日本落叶松无性系评比试验林建于 1998 年，参试无性系 80 个，造林采用完全随机区组设计，4 次重复，4 株小区，造林后逐年对生长数据进行调查。

2013 年树龄 15 年时，在 80 个无性系中随机选取 20 个无性系，每个无性系选 3 个单株，在胸径处采用内径 12 mm 生长锥进行木芯取样，然后将木芯委托澳大利亚联邦科学与工业研究院（CSIRO）采用 SilviScan 进行材性指标测定，测定指标包括年轮宽度、微纤丝角，共测定了林龄从 4 年到 15 年连续 12 个年轮数据[7]。20 个无性系的基本信息见表 1。

1.2.2 气象数据获取

文中气象因子数据采用 ClimateAP（3.10）进行获取，通过输入试验地经纬度坐标、海拔高度和年份来获取与林分年龄相对应的每年气象因子数据，共获得林龄从 4 年到 15 年连续 12 年的气象数据，具体气象变量包括年平均温度、平均最暖月温度、平均最冷月温度、最暖月与最冷月平均温差、年平均降水量、年热湿指数、夏季热湿指数以及冬季、春季、夏季和秋季的平均温度和降水量，气象因子变量统计见表 2。

1.2.3 基础模型建立

由于常见的基础模型为微纤丝角与林龄的相关

表 1 日本落叶松 20 个无性系生长与微纤丝角统计

Tab. 1 Statistics of growth and microfibril angle of 20 *Larix kaempferi* clones

无性系 Clone	胸径 DBH/cm	树高 Tree height/m	微纤丝角 Microfibril angle/ (°)	年轮宽度 Ring width/mm
Ⅱ0-01	10.83 ± 2.79	10.86 ± 1.77	30.06 ± 2.82	6.21 ± 1.14
Ⅱ5-9-30	10.33 ± 2.86	10.69 ± 2.07	22.12 ± 4.48	5.64 ± 2.23
ck-5	5.88 ± 2.74	6.88 ± 2.08	21.08 ± 3.49	4.81 ± 2.23
F0-19	12.00 ± 2.73	11.43 ± 2.06	28.83 ± 3.47	8.96 ± 2.22
F0-4	9.40 ± 2.78	8.89 ± 2.14	27.63 ± 1.94	5.47 ± 1.37
I5-1-011	6.52 ± 2.81	6.68 ± 2.17	29.18 ± 5.01	3.45 ± 1.32
I6-7-075	9.57 ± 2.87	8.85 ± 2.24	29.90 ± 5.14	5.35 ± 1.61
I8-4-30	8.82 ± 2.87	9.22 ± 2.26	26.46 ± 4.90	4.89 ± 0.75
J11-7	7.86 ± 2.83	8.28 ± 2.20	32.55 ± 4.70	7.41 ± 2.17
J11-9	7.67 ± 2.68	8.79 ± 2.04	25.09 ± 5.69	4.32 ± 0.80
J21	9.95 ± 2.70	9.71 ± 2.06	28.66 ± 5.25	6.43 ± 1.47
J28-6	12.22 ± 2.83	11.94 ± 2.08	32.73 ± 2.08	5.85 ± 1.23
J50-5	6.50 ± 2.82	8.02 ± 2.16	24.96 ± 3.28	3.84 ± 0.56
J50-9	6.18 ± 2.81	6.68 ± 2.17	26.48 ± 3.55	3.44 ± 0.83
中 1-12	8.64 ± 2.79	8.20 ± 2.17	29.24 ± 2.61	5.24 ± 0.95
中 1-2	9.93 ± 2.73	10.96 ± 2.17	24.55 ± 3.20	5.06 ± 1.36
中 1-3	10.10 ± 2.84	9.69 ± 2.20	31.21 ± 2.98	7.86 ± 2.35
中 3-1	9.72 ± 2.74	9.51 ± 2.09	24.10 ± 5.32	6.68 ± 2.04
中 3-10	6.41 ± 2.84	7.01 ± 2.20	28.53 ± 3.59	3.67 ± 1.24
中 4-3	8.61 ± 2.81	8.89 ± 2.17	23.61 ± 3.42	3.85 ± 0.76
总计 Total	8.86 ± 1.90	9.06 ± 1.58	27.35 ± 5.10	5.42 ± 2.12

注：数值为平均值 ± 标准误差。Note: values are mean ± standard error.

表 2 气候变量连续 12 年统计数据

Tab. 2 Statistical data of climate variables for 12 consecutive years

气候变量 Climate variable	平均值 Mean value	最小值 Min. value	最大值 Max. value	标准差 Standard deviation
年平均温度 Annual mean temperature/℃	15.60	15.00	16.20	0.37
平均最暖月温度 Mean warmest monthly temperature/℃	27.18	26.10	28.00	0.54
平均最冷月温度 Mean coldest monthly temperature/℃	2.20	−0.10	3.40	1.04
最暖月与最冷月平均温差 Average temperature difference between the warmest and coldest month/℃	24.97	23.10	27.30	1.18
年平均降水量 Annual mean precipitation/mm	1 202.16	899.00	1 526.00	169.13
年热湿指数 Annual heat and humidity index/%	21.75	16.40	28.10	3.19
夏季热湿指数 Summer heat and humidity index/%	294.33	113.00	374.00	66.13
冬季平均温度 Winter mean temperature/℃	4.03	2.90	5.60	0.92
春季平均温度 Spring mean temperature/℃	16.26	14.80	17.30	0.71
夏季平均温度 Summer mean temperature/℃	26.21	25.30	27.20	0.54
秋季平均温度 Autumn mean temperature/℃	15.87	15.20	16.90	0.50
冬季平均降水量 Winter mean precipitation/mm	62.16	28.00	109.00	22.32
春季平均降水量 Spring mean precipitation/mm	253.16	155.00	364.00	61.44
夏季平均降水量 Summer mean precipitation/mm	671.33	473.00	912.00	158.79
秋季平均降水量 Autumn mean precipitation/mm	219.50	129.00	441.00	95.56

模型，所以我们首先根据微纤丝角随林龄的径向变化趋势，选用以下 6 种模型建立微纤丝角与林龄的基础模型[19]。然后，在获得的微纤丝角与林龄最优模型的基础上，再考虑年轮宽度与微纤丝角的相关性，将年轮宽度加入到模型中。

$$\text{直线方程：}\ y = a_1 + a_2 x + \varepsilon \tag{1}$$

$$\text{对数方程：}\ y = a_1 + a_2 \ln x + \varepsilon \tag{2}$$

$$\text{多项式方程：}\ y = a_1 + a_2 x + a_3 x^2 + \varepsilon \tag{3}$$

$$\text{乘幂式方程：}\ y = a_1 x^{a_2} + \varepsilon \tag{4}$$

$$\text{单分子式：}\ y = a_1 (1 - \mathrm{e}^{-a_2 x}) + \varepsilon \tag{5}$$

$$\text{Logistic方程：}\ y = \frac{a_1}{1 + \mathrm{e}^{a_2 x}} + \varepsilon \tag{6}$$

式中：y 为微纤丝角；x 为林龄；a_1，a_2，a_3 为模型参数；ε 为模型误差项。

然后根据预测模型的确定系数(R^2)和均方根误差(RMSE)选取最合适的基础模型，R^2 越大、RMSE 越小的模型的预测效果越好。

$$R^2 = 1 - \sum_{i=1}^{n} (y_i - \hat{y}_i)^2 / \sum_{i=1}^{n} (y_i - \bar{y})^2 \tag{7}$$

$$\mathrm{RMSE} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n} (y_i - \hat{y}_i)^2}{n}} \tag{8}$$

式中：y_i 是因变量的观测值；$\bar{y}$ 是因变量观测值的平均值；$\hat{y}_i$ 是模型预测值；n 是样本数。

1.2.4　混合模型建立

在建立微纤丝角最合适的基础模型后，采用 R 软件中的 cor 函数包对微纤丝角和上述获取的气候变量进行相关性分析，获取相关性显著的气候变量，采用逐步回归法将相关性显著的气候变量加入基础模型中，并根据方差膨胀因子(VIF)判定多重共线性。在建立了耦合气候变量的微纤丝角预测模型后，通过引入随机效应来描述无性系间的变异，构建预测微纤丝角的非线性混合模型，分析遗传效应对木材材性指标微纤丝角的影响。非线性混合模型一般形式[22]如下。

$$\begin{cases} y_{ij} = f\left(\varphi_{ij}, x_{ij}\right) + \varepsilon_{ij},\ i = 1,2,\cdots,M, j = 1,2,\cdots M_i \\ \boldsymbol{\varphi}_{ij} = \boldsymbol{A}_{ij}\boldsymbol{\beta} + \boldsymbol{B}_{ij}\boldsymbol{b}_i, \\ \boldsymbol{b}_i \sim N(0, \boldsymbol{D}), \varepsilon_{ij} \sim N(0, R_{ij}) \end{cases}$$

式中：y_{ij} 是第 i 个无性系第 j 次微纤丝角观测值，M 是无性系数量，M_i 是第 i 个无性系木材微纤丝角观测值；x_{ij} 是对应于微纤丝角观测值的林龄；$\boldsymbol{\beta}$ 是 $(p \times 1)$ 维固定参数向量；$\boldsymbol{b}_i$ 是 $(q \times 1)$ 维随机参数向量；$\boldsymbol{A}_{ij}$ 和 $\boldsymbol{B}_{ij}$ 是包含有 0 和 1 的设计矩阵；$\boldsymbol{D}$ 是随机参数的方差协方差矩阵；R_{ij} 是无性系内方差协方差结构；ε_{ij} 是模型的误差项；$\boldsymbol{\varphi}_{ij}$ 为回归参数向量。

1.3　数据分析

文中应用 R 软件的 nls、nlme 函数包拟合日本落叶松微纤丝角的基础模型和含有气候变量的非线性混合模型，估计微纤丝角模型参数值。作图采用 R 软件中 ggplot 函数和 Excel 制作。基础模型和混合模型的拟合精度均采用 R^2 和 RMSE 指标来评价。

2　结果与分析

2.1　日本落叶松不同无性系微纤丝角

日本落叶松不同无性系微纤丝角的平均值为 27.35°。微纤丝角随着林龄的增加呈减小趋势，林龄 4 年到 15 年，平均值从 29.67°逐渐下降到 24.24°(图 1)。微纤丝角随年轮宽度则呈增加趋势，即年轮越宽微纤丝角越大(图 2)，表明树木生长越快会导致微纤丝角增加。虽然微纤丝角随林龄的总体变化趋势一样，但是在不同无性系间微纤丝角的变化趋势不同，如无性系 Ⅱ 5-9-30 随林龄增加微纤丝角下降趋势较快，而无性系 F0-4 则下降平缓。同样，微纤丝角随年轮宽度的变化趋势在不同无性系间表现不同。因此，应用混合模型建立含有无性系效应的微纤丝角模型是必要的。

2.2　微纤丝角基础模型建立

基于树木年龄、年轮宽度和微纤丝角的关系，采用研究方法中列出的 6 个基础模型建立了微纤丝角的预测模型，通过对 6 个基础模型拟合后的 R^2 和 RMSE 比较得出，其中 Logistic 方程(模型 6)表现最优(表 3)，其 R^2 为 0.43，RMSE 为 4.391，可解释微纤丝角变异的 43%。所以我们以模型 6 为基础模型。

2.3　耦合遗传效应和气候变量的日本落叶松微纤丝角预测模型

林龄从 4 年到 15 年连续 12 年的气象数据如表 2 所示。通过对表 2 中的气候变量与微纤丝角进行相关性分析，发现微纤丝角与平均最暖月温度、平均最冷月温度、最暖月与最冷月平均温差、年平均降水量、年热湿指数、夏季热湿指数、冬季平均温度、夏季平均温度、冬季平均降水量、夏季平均降水量显著相关(表 4)，将相关性显著的气候变量逐个以及不同组合加入到上述建立的微纤丝角基础模型(模型 6)中，由于相关性显著的气候变量较多，以及超过两个气候变量加入后出现多重共线性，所以仅在表 5 中列出单个和两个气候变量加入后的最优模型结果。最终年平均降水量和冬季平均降水量加入到微纤丝角基础模型中预测效果最优(模型 8)，且模型的预估参数均有意义($p < 0.01$)，模型 R^2 提高到

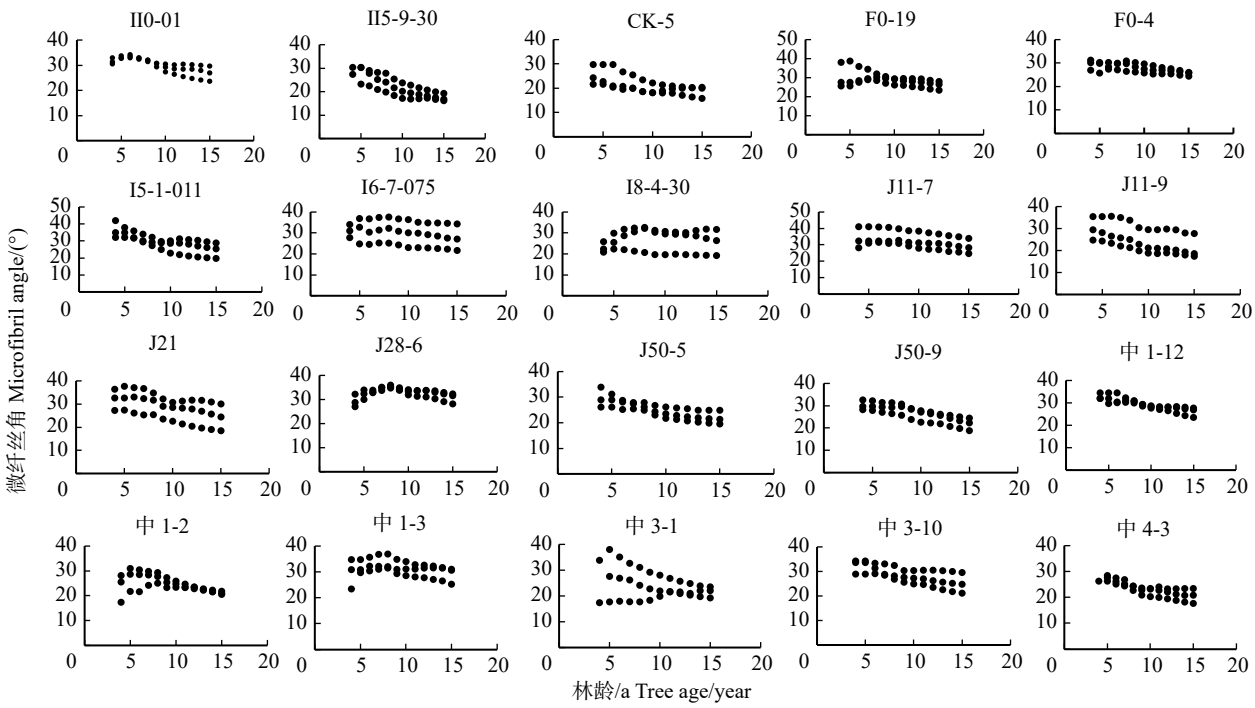


图 1 日本落叶松微纤丝角随林龄的变化规律

Fig. 1 Variation law of microfibril angle of *Larix kaempferi* with forest age

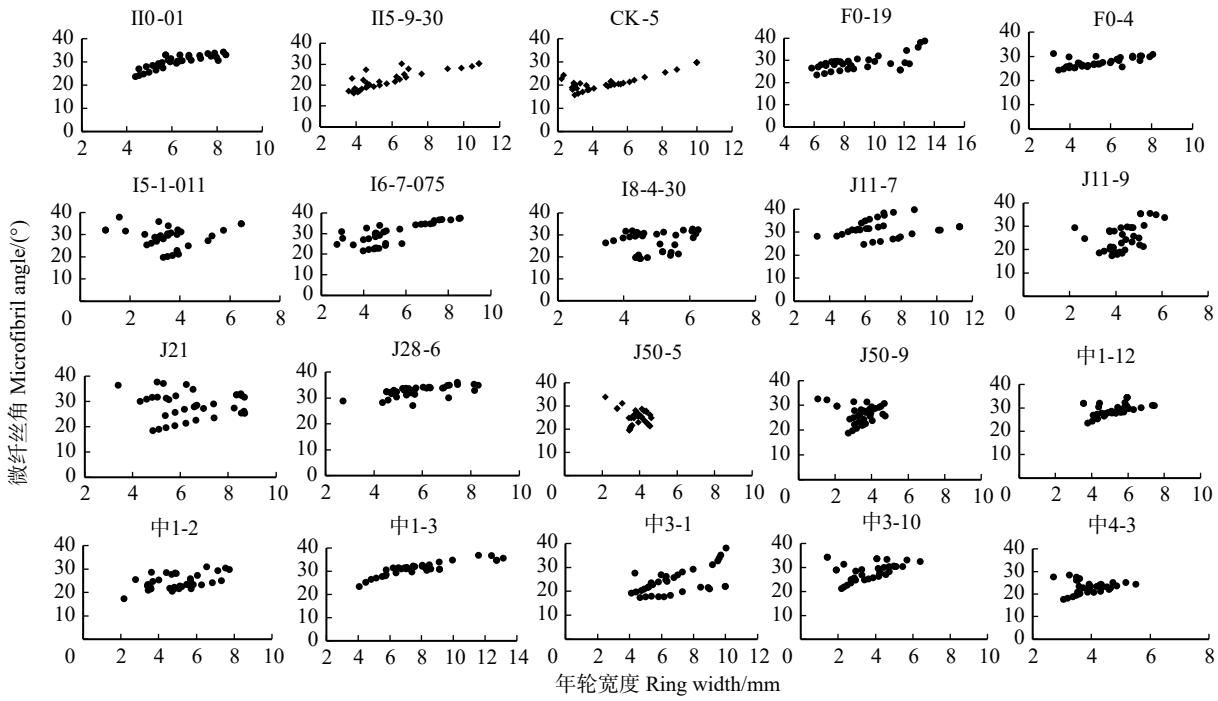


图 2 日本落叶松微纤丝角随年轮宽度的变化规律

Fig. 2 Variation law of microfibril angle of *Larix kaempferi* with annual ring width

0.54，RMSE 降低到 4.039，气候变量加入的微纤丝角模型（模型 8）比基础最优模型（模型 6）的 R^2 提高了 11%，表明气候变量可解释微纤丝角变异的 11%。

由于无性系间微纤丝角存在显著差异，因此，在模型 8 的基础上考虑无性系间的差异作为随机效应，建立了耦合遗传效应和气候变量的微纤丝角混合效应模型（模型 9）（表 6），模型的 R^2 提高到 0.81，RMSE 降低到 3.061，与模型 8 相比，加入遗传效应模型 9 的 R^2 提高了 27%，表明无性系间的遗传效应解释了微纤丝角变异的 27%，遗传效应对日本落叶松微纤丝角变异有重要影响。应用模型 9 得到日本落叶松不同无性系微纤丝角预测效果见图 3，从图中可以看出，模型的总体拟合效果较好，体现了不同无性系间的差异，但当林龄小的时候拟合精度较差，这可能与林龄小的时候主要靠近髓心处，取样难度大导致测量不准确有关。通过模型拟合后更直观的

表 3　微纤丝角基础模型参数和统计量

Tab. 3　Basic model parameters and statistics of microfiber angle

模型序号 Model No.	模型形式 Model form	模型参数 Model parameter				R^2	RMSE
		a_1	a_2	a_3	a_4		
模型1 Model 1	$y=a_1+a_2T+a_3W_R$	27.33	−0.47	0.83		0.24	4.597
模型2 Model 2	$y=a_1+a_2\ln T+a_3\ln W_R$	30.72	−4.54	4.03		0.26	4.572
模型3 Model 3	$y=a_1+a_2T+a_3T^2+a_4W_R$	28.89	−0.87	0.02	0.84	0.27	4.537
模型4 Model 4	$y=(a_1+a_2W_R)T^{a_3}$	31.14	1.10	−0.14		0.30	4.502
模型5 Model 5	$y=(a_1+a_2W_R)\left(1-e^{-a_3T}\right)$	21.99	0.98	3.80		0.35	4.445
模型6 Model 6	$y=(a_1+a_2W_R)/\left(1+e^{a_3T}\right)$	53.79	1.82	0.03		0.43	4.391

注:y表示微纤丝角,T表示林龄,W_R表示年轮宽度。下同。Notes: y is microfibril angle, T is tree age, and W_R is ring width. The same below.

表 4　气候变量与微纤丝角相关性

Tab. 4　Correlations between climate variables and microfibril angle

变量 Variable	微纤丝角 Microfibril angle
年平均温度 Annual mean temperature	0.032 5
平均最暖月温度 Mean warmest monthly temperature	−0.166 8*
平均最冷月温度 Mean coldest monthly temperature	0.143 3*
最暖月与最冷月平均温差 Average temperature difference between the warmest and coldest month	−0.198 8*
年平均降水量 Annual mean precipitation	0.185 6*
年热湿指数 Annual heat and humidity index	−0.178 8*
夏季热湿指数 Summer heat and humidity index	−0.256 3*
冬季平均温度 Winter mean temperature	0.117 3*
春季平均温度 Spring mean temperature	0.013 8
夏季平均温度 Summer mean temperature	−0.181 3*
秋季平均温度 Autumn mean temperature	−0.005 2
冬季平均降水量 Winter mean precipitation	0.322 8*
春季平均降水量 Spring mean precipitation	−0.016 6
夏季平均降水量 Summer mean precipitation	0.119 0*
秋季平均降水量 Autumn mean precipitation	0.073 7

注:*表示相关系数在$p<0.01$水平显著。Note: * means correlation coefficient is significant at $p<0.01$ level.

表 5　含有气候变量的微纤丝角模型参数和统计量

Tab. 5　Parameters and statistics of microfiber angle model with climate variables

模型序号 Model No.	模型形式 Model form	模型参数 Model parameter					R^2	RMSE
		a_1	a_2	a_3	a_4	a_5		
模型7 Model 7	$y=(a_1+a_2W_R+a_3P_{MADJF})/\left(1+e^{a_4T}\right)$	51.39	1.81	0.022 61	0.026 9		0.48	4.232
模型8 Model 8	$y=(a_1+a_2W_R+a_3P_{MA}+a_4P_{MADJF})/\left(1+e^{a_5T}\right)$	51.49	1.81	−0.000 079	0.022 7	0.026 9	0.54	4.039

注:P_{MADJF}表示冬季平均降水量,P_{MA}表示年平均降水量。下同。Notes: P_{MADJF} is winter mean precipitation, P_{MA} is mean annual precipitation. The same below.

表 6　含有遗传效应和气候变量的日本落叶松微纤丝角预测模型

Tab. 6　Prediction model of *Larix kaempferi* microfibril angle with genetic effects and climate variables

模型 9 Model 9	参数 Parameter	估计值 Estimated value	RMSE	R^2
$y=(a_0+\mu_{1i}+a_1W_R+a_2P_{MA}+a_3P_{MADJF})/(1+\exp((b+\mu_{2i})T))$	a_0	51.594 7	3.061	0.81
	a_1	2.048 7		
	a_2	−0.000 3		
	a_3	0.011 9		
	b	0.027 8		
	$\sigma(\mu_{1i})$	8.212 6		
	$\sigma(\mu_{2i})$	0.022 1		

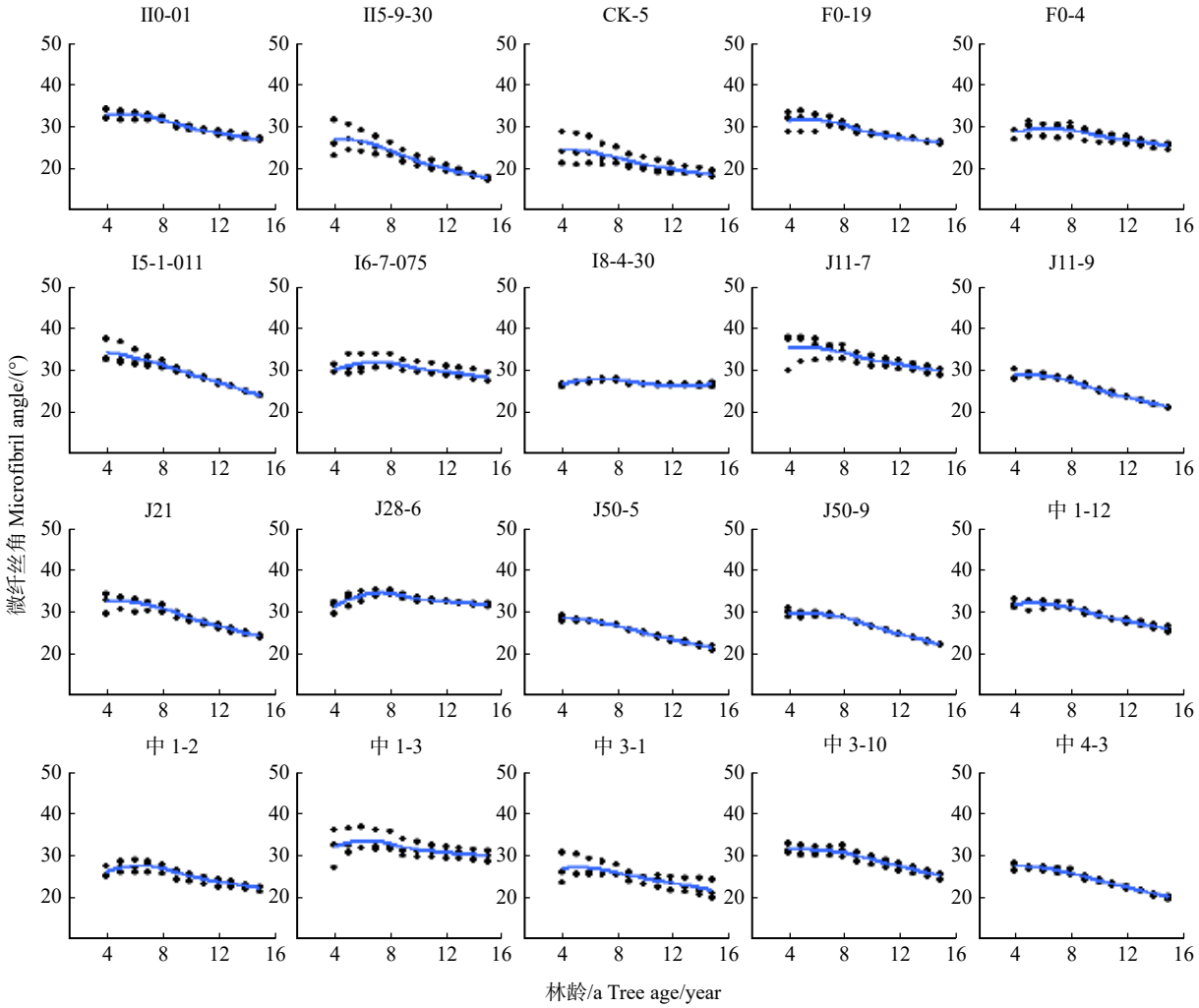
注:μ_{1i}和μ_{2i}表示在模型不同参数条件下的第i个无性系的遗传效应。Note: μ_{1i} and μ_{2i} represent the genetic effect of ith clone in different parameters of model.

看出，一部分无性系微纤丝角随年龄增加表现出快速下降趋势（如无性系 Ⅱ5-9-30、I5-1-011、J11-9 等），而另一部分无性系微纤丝角则表现的较为稳定，下降趋势较缓（如无性系 F0-19、F0-4、无性系 I8-4-30、无性系中 1-3 等），这为我们针对微纤丝角的性状开展无性系早期选择提供了重要的支撑。

此外，通过模型 9 的拟合结果，分析了不同无性系微纤丝角对年平均降水量和冬季平均降水量的响应规律（图 4、5），除了无性系 I6-7-075、I8-4-30 和 J28-6 的微纤丝角较为稳定外，大部分无性系微纤丝角均表现出随着年平均降水量和冬季平均降水量的增加而增加，表明不同无性系微纤丝角对降水量变化的响应有差异，无性系 I6-7-075、I8-4-30 和 J28-6 对于气候变化更钝化。

3 讨论与结论

本研究中日本落叶松不同无性系微纤丝角的范围为 15.78° ~ 41.97°，平均值为 27.35°，略高于其他针叶树种，如欧洲赤松（*Pinus sylvestris*）[1]、火炬松（*Pinus taeda*）[4]、云杉（*Picea asperata*）[15]和兴安落叶松（*Larix gmelinii*）[19]。这可能是由于本文使用的日本落叶松无性系材料林龄偏小、幼龄材较多的原因，已有研究表明幼龄材的微纤丝角更大，范围从 25° ~ 35°，在靠近髓心部分可接近 50°[23]。本文的研究也发现随着林龄的逐渐增大微纤丝角呈现降低的趋势，与樟子松、火炬松、辐射松（*Pinus radiata*）等树种的研究结果一致[1,4,17]。这种变化趋势的原因可能是幼中龄树木需要更大的微纤丝角来减少风载荷降低树干折断的风险[24−26]；另外一种补充性解释认为可能与幼树需要维护水力学安全有关，幼树的根系不太发达，蓄水能力较低[27]，在这种情况下，需要较高的负压将水运输到叶片，幼龄材细胞必须保持较高的微纤丝角防止在高的压强下树木折断或破坏[24]。微纤丝角随着每年年轮宽度的增加而增加，与以往的研究结果相一致[13,28−29]。因此，本文的模型中也包括了每年年轮宽度这个变量，该指标有助于理解相



图中点为微纤丝角值，曲线为模型拟合线。Point in the figure represents microfiber angle value, and the curve represents model fitting line.

图 3 日本落叶松不同无性系微纤丝角拟合结果

Fig. 3 Fitting results of microfibril angles for different clones of *Larix kaempferi*

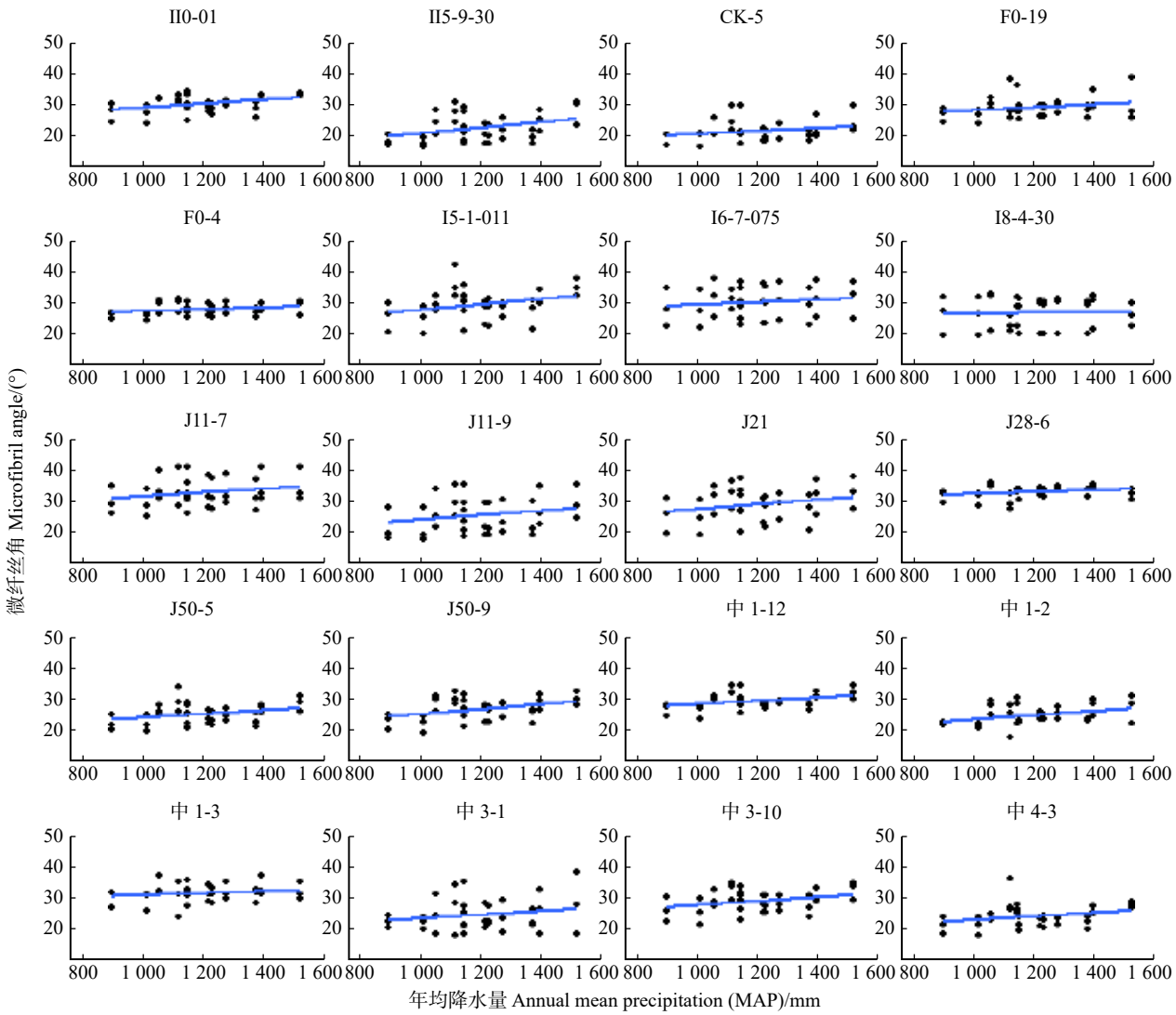


图 4　年均降水量对不同无性系日本落叶松微纤丝角的影响

Fig. 4　Effects of annual mean precipitation on microfibril angle of different clones of *Larix kaempferi*

同林龄的树木在不同的生长速率下微纤丝角的变化情况，如同一林分中相同年龄时优势木可能要比劣势木有更大的微纤丝角，该差异可能是由于早晚材比例变化造成的[30]。Lasserre 等[31]也发现辐射松微纤丝角与树干高径比成负相关，密度大的林分生长速率慢导致微纤丝角显著低于密度小的林分。

木材的微纤丝角也受到气候因子的影响。王莹[32]对大青杨(*Populus ussuriensis*)人工林纤维形态的研究表明年均降水量和冬季降水量正向影响早晚材微纤丝角；Xu 等[33]对青藏高原的云杉研究结果得出降水与微纤丝角呈正相关关系；Reza 等[34]对枫木(*Maple*)的研究认为每月降水的差异显著影响微纤丝角的变化，降水量增加会增大微纤丝角。Giantomasi 等[35]研究也表明木材微纤丝角与 11 月到 2 月的降水有显著的正相关。这与本文的研究结果相似，日本落叶松微纤丝角也与年均降水量以及冬季平均降水量呈正相关关系。这可能因为微纤丝角与年轮宽度是正相关，适当增加降水会促进树木形成层生长、年轮宽度增加，进而影响微纤丝角，此外，冬季降水充足有利于缓解早春干旱，促进树木生长，增加当年的年龄宽度，因此也会增大微纤丝角[13,36]。Wimmer 等[13]对云杉、Jordan 等[4]对火炬松、郭明辉[37]对红松(*Pinus koraiensis*)的研究结果认为温度升高对微纤丝角有负向影响，他们认为可能是由于气温是胞壁率增加的主导促进因子，而胞壁率增加则会限制微纤丝角。但本文的研究中温度对日本落叶松微纤丝角的影响不显著，这也与 David 等[1]对樟子松的研究结果一致，这可能与研究区的温度变化较小有关，本文的研究区 14 年间年温度变化仅从 15°到 16.2°。徐金梅等[38]认为温度和降雨对木材细胞结构影响是正面、负面或不影响的，会因地域和树种而不同，主要决定于该地域该树种的生理活动规律以及研究地的气候条件。

在本研究的日本落叶松 20 个无性系中，平均微纤丝角在 20°～25°之间的有 6 个(无性系号：Ⅱ5-9-30、ck-5、J50-5、中 1-2、中 3-1 和中 4-3)，在 25°～

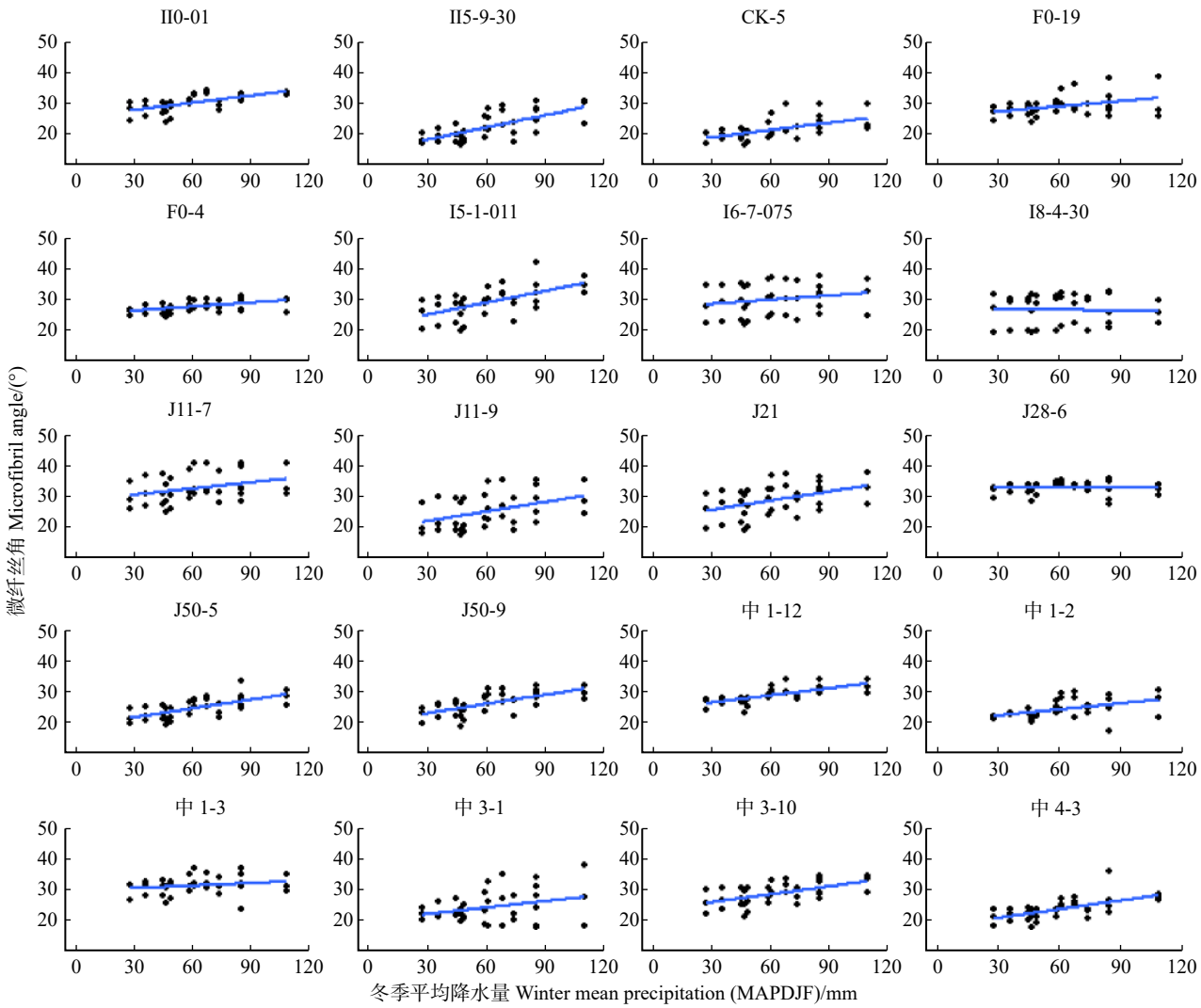


图 5 冬季年均降水量对不同无性系日本落叶松微纤丝角的影响

Fig. 5 Effects of winter mean precipitation on microfibril angle of different clones of *Larix kaempferi*

30°间的有 10 个(无性系号：F0-19、F0-4、I5-1-011、I6-7-075、I8-4-30、J11-9、J21、J50-9、中 1-12 和中 3-10)，在 30°以上的有 4 个(无性系号：II 0-01、J11-7、J28-6 和中 1-3)，不同无性系间微纤丝角差异较大，且随着林龄的变化规律不一致(图 1、2 和 3)，模型的结果也表明无性系间的遗传效应可解释微纤丝角变异的 27%。赖猛[7]使用与本文相同的数据研究发现日本落叶松生长轮微纤丝角、早材微纤丝角和晚材微纤丝角无性系重复力随年龄的变动范围分别为 0.217 ~ 0.714、0.161 ~ 0.755 和 0.328 ~ 0.691，具有较高的遗传效应和变异性。Patrick 等[39]对云杉的研究发现早材微纤丝角遗传力为 0.28，晚材微纤丝角遗传力为 0.34，晚材微纤丝角的遗传效应更高。总之，对樟子松、火炬松、辐射松和杨树等树种的研究均表明微纤丝角有较高遗传效应[40−41]。此外，本文研究还发现无性系 I6-7-075、I8-4-30 和 J28-6 对气候变化的反应更钝化，表明其可能具有更好的生态适应性，无性系 I6-7-075 和 I8-4-30 微纤丝角处于 25° ~ 30°间，而无性系 J28-6 微纤丝角在 30°以上。微纤丝角的大小对木材硬度、弹性模量、干缩性能等特征有重要影响[42]，通常微纤丝角越小，木材的硬度越好，弹性模量越大；但对干缩性能影响则存在轴向和横向的差异，微纤丝角与轴向干缩性能呈正相关，当微纤丝角小于 30°时较为恒定；当微纤丝角大于 30°时，轴向干缩率明显增加，致使板材等易发生翘曲现象，而横向干缩率与微纤丝角则呈负相关关系[43]。因此从定向培育结构材来看，无性系 I6-7-075 和 I8-4-30 应更加适合推广应用。该结果为依据材性定向选育适应性强的无性系提供了重要支撑。

随着我国林木遗传改良进程的加快，人工林培育中遗传材料的广泛应用已显著提高了树木生长量，缩短了轮伐期，由于生长的加快也会造成木材材性上产生较大变异，如本研究中微纤丝角在不同无性系间差异较大，而且对气候变化的响应也不同。这就需要根据培育目标选择合适的遗传材料加以利用，如培育结构材则要考虑材性力学强度好的遗传

材料，培育纸浆材则需考虑纤维长的遗传材料。遗传材料生长和材性等特征还受到环境条件的影响，在推广应用方面还需选择生态适应性强的家系(无性系)材料。因此，还需进一步深入研究遗传、环境和生长与材性特征的相互作用，从而为依据培育目标选育生长、材质优良和适应性强的品系提供支撑。此外，本研究中还建立了定量化的日本落叶松微纤丝角预测模型，对微纤丝角的预测精度达到了81%，而且模型中包含有自变量年轮宽度来体现生长量的变化，可以分析相同年龄下不同生长量树木微纤丝角的变化规律。因此，该模型可以耦合到生长模型系统中来预测不同营林措施下微纤丝角以及木材特征的变化。

参 考 文 献

[1] David A, Barry G, Alexis A, et al. Models for predicting microfibril angle variation in Scots pine[J]. Annals of Forest Science, 2013, 70(2): 209−218.

[2] Barnett J R, Bonham V A. Cellulose microfibril angle in the cell wall of wood fibers[J]. Biological Reviews, 2004, 79: 461−472.

[3] Damon V, David A, Thomas K, et al. Wood density variation in naturally regenerated stands of *Pinus ponderosa* in northern Arizona[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2021, 51(4): 583−594.

[4] Jordan L, Daniels R F, Clark A, et al. Multilevel nonlinear mixed-effects models for the modeling of earlywood and latewood microfibril angle[J]. Forest Science, 2005, 4: 357−371.

[5] Alteyrac J, Cloutier A, Zhang S Y. Characterization of juvenile wood to mature wood transition age in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) at different stand densities and sampling heights[J]. Wood Science and Technology, 2006, 40: 124−138.

[6] Vaughan D, Auty D, Dahlen J, et al. Modelling variation in wood stiffness of *Pinus ponderosa* using static bending and acoustic measurements[J]. Forestry, 2021, 94(2): 232−243.

[7] 赖猛. 落叶松无性系遗传评价与早期选择研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2014.
Lai M. Genotypic evaluation and early selection of *Larix* clones[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2014.

[8] 黄寿先, 施季森, 李力, 等. 杉木无性系微纤丝角遗传变异的研究 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2005, 29(1): 11−14.
Huang S X, Shi J S, Li L, et al. Genetic variation on tracheid microfibril angle of Chinese fir clones[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2005, 29(1): 11−14.

[9] Lenz P, Cloutier A, MacKay J, et al. Genetic control of wood properties in *Picea glauca*: an analysis of trends with cambial age[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2010, 40: 703−715.

[10] Lundgren C. Microfibril angle and density patterns of fertilized and irrigated Norway spruce[J]. Silva Fennsilva, 2004, 38(1): 107−117.

[11] Jordan L, Re R, Hall D B, et al. Variation in loblolly pine cross-sectional microfibril angle with tree height and physiographic region[J]. Wood and Fiber Science, 2006, 38: 390−398.

[12] Sattler D F, Stewart J D. Climate, location, and growth relationships with wood stiffness at the site, tree, and ring levels in white spruce (*Picea glauca*) in the Boreal Plains ecozone[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2016, 46(10): 1235−1245.

[13] Wimmer R, Downes G M, Evans R. Temporal variation of microfibril angle in *Eucalyptus nitens* grown in different irrigation regimes[J]. Tree Physiology, 2002, 22(7): 449−457.

[14] Houllier F, Leban J M, Colin F. Linking growth modelling to timber quality assessment for Norway spruce[J]. Forest Ecology and Management, 1995, 74: 91−102.

[15] Macdonald E, Gardiner B, Mason W. The effects of transformation of even-aged stands to continuous cover forestry on conifer log quality and wood properties in the UK[J]. Forestry, 2010, 83(83): 1−16.

[16] Moore J, Achim A, Lyon A, et al. Effects of early re-spacing on the physical and mechanical properties of Sitka spruce structural timber[J]. Forest Ecology and Management, 2009, 258(7): 1174−1180.

[17] McLean J P, Evans R, Moore J R. Predicting the longitudinal modulus of elasticity of Sitka spruce from cellulose orientation and abundance[J]. Holzforschung, 2010, 64: 495−500.

[18] Gardiner B, Leban J M, Auty D, et al. Models for predicting the wood density of British-grown Sitka spruce[J]. Forestry, 2011, 84: 119−132.

[19] 李耀翔, 姜立春, 李凤日. 基于混合模型的落叶松微纤丝角模型 [J]. 林业科学, 2012, 48(4): 81−86.
Li Y X, Jiang L C, Li F R. Modeling microfibril angle with mixed models for dahurian larch[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2012, 48(4): 81−86.

[20] 张亚朝, 基于支持向量回归的落叶松木材微纤丝角预测模型的研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2012.
Zhang Y Z. Modeling larch wood microfibril angle based on support vector regression[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2012.

[21] 费本华, 江泽慧, 阮锡根. 银杏木材微纤丝角及其与生长轮密度相关模型的建立 [J]. 木材工业, 2000, 14(3): 13−15.
Fei B H, Jiang Z H, Ruan X G. Study on wood microfibril angle and the correlation models with growth ring density of ginkgo[J]. China Wood Industry, 2000, 14(3): 13−15.

[22] Pinheiro J C, Bates D M. Mixed-effects models in S and S-PLUS [M]. New York: Springer, 2000.

[23] Larson P R, Kretschmann D E, Clark A I, et al. Formation and properties of juvenile wood in southern pines: a synopsis[M]. Madison: Forest Products Laboratory, General Technical Report FPL-GTR-129, 2001.

[24] Lachenbruch B, Moore J R, Evans R. Radial variation in wood structure and function in woody plants, and hypotheses for its occurrence [M]. London: Springer, 2011.

[25] Nicoll B C, Gardiner B A, Rayner B, et al. Anchorage of coniferous trees in relation to species, soil type and rooting

depth[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2006, 36: 1871−1883.

[26] Hale S E, Gardiner B A, Wellpott A, et al. Wind loading of trees: influence of tree size and competition[J]. European Journal of Forest Research, 2012, 131: 203−217.

[27] Domec J C, Gartner B. Age- and position-related changes in hydraulic versus mechanical dysfunction of xylem: inferring the design criteria for Douglas-fir wood structure[J]. Tree Physiology, 2002, 22: 91−104.

[28] Lindström H, Evans J W, Verrill S P. Influence of cambial age and growth conditions on microfibril angle in young Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.)[J]. Holzforschung, 1998, 52(6): 573−581.

[29] Sarén M P, Serimaa R, Andersson S, et al. Effect of growth rate on mean microfibril angle and cross sectional shape of tracheids of Norway spruce[J]. Trees-Structure and Function, 2004, 18(3): 354−362.

[30] Ulvcrona T, Ulvcrona K A. The effects of pre-commercial thinning and fertilization on characteristics of juvenile clearwood of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)[J]. Forestry, 2011, 84(3): 207−219.

[31] Lasserre J, Mason E, Watt M, et al. Influence of initial planting spacing and genotype on microfibril angle, wood density, fibre properties and modulus of elasticity in *Pinus radiata* corewood[J]. Forest Ecology and Management, 2009, 258(9): 1924−1931.

[32] 王莹. 气候因子对人工林大青杨木材解剖特征和物理特征的影响 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2010.
Wang Y. Effect of climatic factors on anatomical characteristics and physical characteristics of plantation ussuri poplar wood[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2010.

[33] Xu J M, Lu J X, Evans R, et al. Climatic signal in cellulose microfibril angle and tracheid radial diameter of *Picea crassifolia* at different altitudes of the Tibetan plateau, northwest China[J]. Wood Science and Technology, 2015, 49: 1307−1318.

[34] Reza B, Majid K, Samane V. The effect of climate on fiber properties of Maplewood (*Acer velutinum* Boiss)[J]. Middle-East Journal of Scientific Research, 2011, 8(4): 739−746.

[35] Giantomasi M A, Junent P E, Villagra A M. Annual variation and influence of climate on the ring width and wood hydrosystem of *Prosopis flexuosa* DC trees using image analysis[J]. Trees-Structure and Function, 2009, 23: 117−126.

[36] Eilmann B, Zweifel R, Buchmann N, et al. Drought induced adaptation of xylem in Scots pine and pubescent oak[J]. Tree Physiology, 2009, 29(8): 1011−1020.

[37] 郭明辉. 红松人工林培育措施与木材品质的关系 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 1996.
Guo M H. Relationships between silvicutural practices and wood quality of Korean pine plantation[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 1996.

[38] 徐金梅, 吕建雄, 鲍甫成, 等. 气候因素对木材细胞结构的影响 [J]. 林业科学, 2011, 47(8): 151−158.
Xu J M, Lü J X, Bao F C, et al. Influence of climate factors on wood cell structure[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2011, 47(8): 151−158.

[39] Patrick L, Alain C, John M, et al. Genetic control of wood properties in *Picea glauca* an analysis of trends with cambial age[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2010, 40(4): 703−714.

[40] Myszewski J H, Bridgwater F E, Lowe W J, et al. Genetic variation in the microfibril angle of loblolly pine from two test sites[J]. Southern Journal of Applied Forestry, 2004, 28(4): 196−204.

[41] Baltunis B S, Wu H X, Powell M B. Inheritance of density, microfibril angle, and modulus of elasticity in juvenile wood of *Pinus radiata* at two locations in Australia[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2007, 37(11): 2164−2174.

[42] Walker J C F, Butterfield B G. The importance of microfibril angle for the processing industries[J]. New Zealand Journal of Forestry, 1996, 40(4): 34−40.

[43] 孙海燕, 苏明垒, 吕建雄, 等. 细胞壁微纤丝角和结晶区对木材物理力学性能影响研究进展 [J]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 2019, 47(5): 50−58.
Sun H Y, Su M L, Lü J X, et al. Research progress on effect of microfibril and crystalline area in cell wall on wood physical and mechanical properties[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2019, 47(5): 50−58.

（责任编辑 赵田芸
责任编委 赵广杰）