

马尾松遗传参数估算和 优良家系评选

秦国峰 周志春 金国庆 洪杏春 尤国清 黎永生

(中国林业科学研究院亚热带林业研究所)

(中国林业科学研究院亚热带林业实验中心)

章洪明 朱礼明

(安徽省黄山市林科所)

黄辉

(浙江省淳安县姥山林场)

摘要 对浙、赣两省二批马尾松天然林优树子代测定林的研究表明,家系生长性状和分枝性状具有丰富的遗传变异,通过选择可望获得较大的遗传增益;树高、地径、冠幅、分枝长和分枝角受中度或强度的遗传控制,分枝数和分枝粗呈弱度至中度遗传;生长性状和分枝性状之间存在着不同程度的遗传相关,为间接选择和多性状选择提供了可能;高径生长的遗传型 \times 环境互作效应(GEI)显著,而冠幅的GEI效应不显著。采用育种值评定法初选出40个较为优良的家系,并对遗传参数估算精度和育种值评定法效果进行了讨论。

关键词 马尾松;遗传参数;家系评选

子代测定是种子园建立中的重要环节,不仅为优良家系的评选和种子园的留优去劣提供了依据,而且对于探明性状的遗传控制机理,遗传相关,遗传型 \times 环境互作,预测性状的改良效果,以及制定林木育种方案都是不可缺少的。有关马尾松优树子代的初步研究^[1,2]认为,马尾松家系遗传变异丰富,家系选择在选种方案中具有独特的重要地位。本文是我们几年来对子代测定一次较为详细的研究总结,旨在初步筛选一批优良家系,估算性状的若干重要遗传参数,为马尾松遗传改良方案的进一步完善和种子园遗传品质的进一步提高提供理论依据。

1 材料和方法

分析的数据来自我们营造的第一、二批优树子代测定林的调查材料,第一批参试的28个家系(包括一个对照CK₁),优树亲本选自浙江省淳安、建德两县的马尾松主要林区,1983年采种,1984~1985年在淳安县姥山林场育苗、造林,随机区组设计,造林为4株方形小区,10次重复。测定性状有5年生时的树高、地径、冠幅、第三轮的分枝数、分枝粗、分枝长和分枝角。第二批参试的家系来源于浙江和江西二省马尾松主要自然分布区内选出的优树,1984年采种,1985~1986年分别在浙江淳安、安徽屯溪和江西分宜三个地点育苗造林,造林也按随机区组设计,8株双行或单行小区,5次重复,三个地点参试的家系数分别为103,70

和58(包括二个对照 CK_1 和 CK_2 ①),其中有48个共同家系。由于某些区组 and 家系的数据有不同程度的缺失,为了保证设计的完整性和试验的精度,在数据处理时作了一些取舍。5年生时的树高、地径和冠幅值用于统计分析。

子代测定材料单点和多点方差分析模型,性状单株和家系遗传力的估算见文献[1],性状的相关遗传力和遗传相关依据戴君惕(1983)[3]公式估算,而遗传增益的估测应针对林木改良方案中亲本材料利用的不同类型而进行[4]。

2 结果和分析

2.1 家系遗传变异和遗传参数估算

2.1.1 家系间遗传差异及性状遗传力 对淳安、屯溪和分宜三个差异较大立地条件下的子代测定林材料的方差分析表明(表1),马尾松家系幼龄期生长性状和分枝性状的差异,都达到了显著和极显著的水平,树高、地径和冠幅的加性遗传变异系数高达10%~14%,分枝数、分枝粗、分枝长和分枝角的加性遗传变异系数也较高,分别为4.00%、6.02%、9.94%和7.76%,说明马尾松这一物种具有丰富的家系遗传变异,家系选择具有很大的潜力。

性状遗传力的大小,对于我们决策一项育种方案或考虑遗传改良的程度具有重要的指导意义,但遗传力的大小常因参试的遗传材料、立地条件和树龄不同而有变化,它与特定环境条件下(包括立地、气候和年份等)群体的遗传结构有关。从我们对三个地点的单点分析结果(见表1)来看,树高、地径和冠幅的单株和家系遗传力都较高,其中树高受到的遗传控制最

表1 性状总体平均值、方差分量 and 遗传力估算值

性 状	总体平均值 ($\bar{x} \pm Sd$)	加性遗传 变异系数 ($\sqrt{\sigma_A^2} / \bar{x}$)	方 差 分 量		遗 传 力		备 注	
			σ_f^2	σ_e^2	h_f^2	h_t^2		
1986 年 子 代 测 定 林	淳 树高(m)	2.36 ± 0.22(0.36)②	12.22	0.020 814**	0.104 924	0.44	0.66	95个家系
	安 地径(cm)	5.55 ± 0.60(1.03)	12.88	0.127 867**	0.930 638	0.35	0.48	4次重复
	点 冠幅(m)	1.56 ± 0.15(0.24)	12.20	0.009 055**	0.050 205	0.42	0.61	8株小区
	屯 树高(m)	2.23 ± 0.15(0.23)	10.56	0.013 879**	0.039 189	0.59	0.99	70个家系
	溪 地径(cm)	5.25 ± 0.40(0.65)	10.16	0.070 991**	0.345 818	0.45	0.68	4次重复
	点 冠幅(m)	1.41 ± 0.10(0.16)	10.08	0.005 058**	0.021 832	0.48	0.75	8株小区
	分 树高(m)	2.10 ± 0.19(0.31)	13.80	0.021 021**	0.077 343	0.58	0.85	57个家系
	宜 地径(cm)	6.35 ± 0.56(0.89)	13.56	0.185 262**	0.611 901	0.60	0.93	5次重复
	点 冠幅(m)	1.65 ± 0.13(0.21)	12.18	0.010 081**	0.035 564	0.59	0.88	8株小区
1985 年 子 代 测 定 林	淳 树高(m)	2.81 ± 0.18(0.39)	10.56	0.021 993**	0.121 066	0.70	0.75	
	安 地径(cm)	7.16 ± 0.49(1.04)	10.78	0.148 668**	0.933 372	0.61	0.55	
	点 冠幅(m)	1.97 ± 0.13(0.27)	10.10	0.009 911**	0.063 268	0.61	0.54	28个家系
	分 分枝数③	2.44 ± 0.08(0.22)	4.00	0.002 375*	0.046 967	0.34	0.19	10次重复
	安 分枝粗(cm)	2.10 ± 0.11(0.29)	6.02	0.003 994*	0.081 915	0.33	0.19	4株小区
	点 分枝长(m)	1.27 ± 0.08(0.18)	9.94	0.003 990**	0.027 356	0.59	0.51	
	分 分枝角(°)	67.00 ± 3.11(5.97)	7.76	6.771 370**	28.822 281	0.70	0.76	

①、②——分别为以小区平均值和小区内植株估算的表型标准差;③——数据经 \sqrt{x} 转换。

① CK_1 为淳安县优良林分种子, CK_2 为浙江省商品种子。

强, 地径和冠幅略低, 这与我们已有的报道是吻合的^[2]。这里发现性状遗传力估算值与参试的家系数有关, 家系数少, 区组内环境条件容易控制, 环境方差就较小, 统计出的遗传力就较高。四个分枝性状中分枝长和分枝角的遗传力很高, 而分枝粗和分枝数的遗传力较低, 呈弱度至中度遗传。

2.1.2 性状间的遗传相关及相关遗传力 表

2 列出了淳安试验点第一批28个家系子代测定林7个生长和分枝性状间的表型和遗传相关系数, 发现分枝角这一性状与高径和其它分枝性状是相互独立的, 遗传相关程度很弱 ($r_G = 0.03 \sim 0.26$), 这为选择高径生长迅速、分枝角较小的品系提供了可能。分枝数和分枝粗也是独立的 ($r_G = 0.04$), 然而冠幅、分枝数、分枝粗、分枝长与高径生长存在着高度的遗传相关, 若采用常规方法选择

高径生长迅速的个体, 就无法避免伴随着的冠幅加大, 分枝数增多, 分枝变粗增长, 如何克服这二类性状在遗传上存在的矛盾, 将在另文多性状指数选择中论述¹⁾。

由于性状间存在着不同程度的遗传相关, 为间接选择提供了线索。通过估算性状间的相关遗传力, 可清晰地看出各种间接选择的效率。其实相关遗传力是单个性状遗传力在两个相关性状上的一种延伸, 是在两性状的表型相关中由遗传因素所引起的部份。若选择强度相等, 间接选择相对于直接选择的效率为 $Q = h_{xy}/h_y^2$, 而 $R_k = |h_{xy}| / (|h_{xy}| + |h_{xxy}|)$ 则表示相关遗传变异对总相关变异的贡献率。从表3可以看出冠幅、分枝长和高径生长的相关遗传力都较高, 说明通过冠幅和分枝长来间接选择树高和地径, 具有较高的选择效率, 冠幅、分枝长和高径生长的表型相关变异中, 大部分是由遗传原因引起的, 因此为提高林木单株生长量, 可以在生长早期选择冠幅偏大、分枝偏长的植株, 再通过合理密植, 进而提高单位面积的产量。

表3 性状相关遗传力、间接选择效率以及相关遗传变异贡献率

性 状	狭义相关遗传力		间接选择相对效率(%)		相关遗传变异贡献率(%)	
	树高	地径	树高	地径	树高	地径
冠 幅	0.62	0.37	82.67	67.27	72.94	43.53
分 枝 数	0.29	0.16	38.67	29.09	69.05	34.78
分 枝 粗	0.29	0.24	38.67	43.64	52.73	33.33
分 枝 长	0.48	0.52	64.00	94.55	52.75	68.42
分 枝 角	0.02	0.02	2.67	3.64	14.29	40.00

2.1.3 遗传型×环境交互作用 详细地研究不同种源、家系和无性系对不同环境的反应, 可以为每一造林地确定最适的基因型和最佳的管理系统, 获得最大的经济效益。由于基因型×环境互作(GEI)与森林经营和林木改良有着密切的关系, 许多林木育种学家对GEI、基因型的稳定性和适应性等问题作了较为深入的研究^[5]。

1) 秦国峰、周志春等, 1991, 马尾松子代测定中的指数选择, 杉木、马尾松等树种遗传改良讨论会文集, (湖南通道), 171~176。

表2 性状的表型和遗传相关系数

性 状	树高	地径	冠幅	分枝数	分枝粗	分枝长	分枝角
树 高		0.93	0.98	0.77	0.76	0.78	0.03
地 径	0.81		0.91	0.51	0.73	0.99	0.03
冠 幅	0.85	0.85		0.56	0.67	0.93	0.19
分枝数	0.42	0.46	0.43		0.04	0.52	0.26
分枝粗	0.55	0.72	0.61	0.34		0.94	0.16
分枝长	0.91	0.76	0.78	0.35	0.67		0.05
分枝角	0.14	0.05	0.15	0.09	-0.07	0.01	

注: 表中右上方数字为遗传相关, 左下方为表型相关。

对三个地点48个共同家系材料(另有二个对照)的合并分析发现(表4),树高和地径两性状的GEI效应很显著,对不同的环境条件反应比较敏感,尤其地径这一性状更是如此,冠幅的GEI效应不显著。性状的GEI效应通过对比单点和多点分析时遗传力的估算值也很清楚,由于GEI的存在,多点分析时的遗传力值大大低于单点分析时的估算值,如树高多点分析时家系和单株遗传力分别为0.36和0.22,单点分析时平均值分别为0.54和0.83;而地径这一性状的GEI是如此之大,以至多点分析时的遗传力无法估算。

表4 树高、地径和冠幅多点方差分析

变异来源	自由度	树 高		地 径		冠 幅	
		均 方	F 值	均 方	F 值	均 方	F 值
地 点	2	3.888 676		63.515 653		2.973 129	
地点内区组	10	3.319 706		16.771 811		1.108 411	
家 系	49	0.177 739	1.55*	1.010 104	0.97	0.092 437	2.05**
家系×地点	98	0.114 359	1.53**	1.040 542	1.63**	0.045 181	1.24
机 误	490	0.074 794		0.637 417		0.036 376	

2.1.4 树高生长量的期望遗传增益 表5列出了表型、家系和家系内个体选择强度分别为1%、5%和10%时对亲本材料不同利用类型的遗传增益,可以发现通过混合表型选择,利用表型优树自由授粉种子造林能取得一定改良效果,如再通过子代测定,利用优良遗传型精选树(即经过家系和家系内个体选择)建立无性系种子园或实生种子园,则可获得更高的遗传增益。这里还发现单点分析时遗传增益的估算值显著地高于多点合并分析时的估算,这是由于单点分析时加性遗传变异中未剔除基因型×环境互作效应方差,遗传力估算值偏高之故。

表5 亲本材料不同利用类型时的期望遗传增益

亲本材料利用类型	淳安点	屯溪点	分宜点	合并分析
1. 优树表型选择	13.28	14.33	17.04	3.95
2. 表型选择, 建立无性系种子园	26.56	28.67	34.09	7.91
3. 表型选择, 经子代测定建立无性系种子园	30.17	29.89	36.98	8.84
4. 表型选择, 经子代测定建立实生种子园	31.18	32.06	38.83	8.88

2.2 优良家系的评定

这里将采用育种值评定法来评选优良家系,由于树高遗传力高,变异性大,并且具有较高的经济价值,因此采用树高这一性状进行分析。各家系(包括CK)观测值均作方差分析,若F值大于1,则各家系观测值按如下公式进行调整,求出某一家系的育种值,然后作家系间育种值差异比较: $Z = \bar{Y} + C(Y - \bar{Y})$ 。式中Z——各家系的育种值; \bar{Y} ——所有家系(包括CK)的总体观测均值; Y——各家系的观测均值; C——校正系数,也即收缩系数。当 $F > 1$, $K(\text{家系数}) > 4$, $C = 1 - 1/F^{[9]}$ 。

由于测定林处于幼龄期,性状表达尚未稳定,考虑到以后的遗传基础不应过窄,现所采用的选择强度不宜过大。根据这一原则,分别试验点列出了观测值和相应育种值分别大于对照(CK₁和CK₂的均值)10%和5%的家系。这样的家系淳安点有22个,屯溪点15个,分宜点14个,共40个家系(见表6,其中11个家系在地点间有重复),这些家系拟作为初次入选的

表6 初选家系树高的观测值和育种值

淳安点			屯溪点			分宜点		
家系号	观测值	育种值	家系号	观测值	育种值	家系号	观测值	育种值
5132	2.750	2.533	5168	2.400	3.330	5157	2.310	2.220
5149	2.575	2.455	5204	2.375	3.315	5204	2.258	2.190
5307	2.550	2.444	5308	2.375	2.315	5406	2.293	2.210
5401	2.750	2.533	5403	2.500	3.388	5416	2.269	2.197
5406	2.625	2.477	5412	2.400	2.330	5418	2.237	2.178
5412	2.800	2.555	5416	2.425	2.344	6105	2.329	2.231
6101	2.675	2.499	5417	2.450	3.359	6118	2.496	2.327
6106	2.575	2.455	6101	2.475	2.374	3134	2.495	2.327
6109	2.550	2.444	6129	2.400	2.330	6137	2.477	2.361
6110	2.650	2.488	6133	2.425	2.344	6207	2.528	2.346
6122	2.650	2.488	6208	2.525	2.403	6208	2.278	2.202
6135	2.775	2.544	6316	2.400	2.330	6209	2.291	2.209
6207	2.600	2.466	6318	2.525	2.403	6309	2.381	2.261
6302	2.650	2.488	6319	2.375	2.315	6403	2.309	2.220
6315	2.550	2.444	6409	2.425	2.344			
6317	2.825	2.566						
6318	2.725	2.521						
6403	2.625	2.477						
6405	2.550	2.444						
6406	2.650	2.488						
6408	2.650	2.488						
6409	2.650	2.488						
CK	2.315	2.340	CK	2.175	2.198	CK	2.029	2.060

对象。从各点初评结果来看,有很大一部分入选的家系(53%~73%)来自江西中北部。由于我们所测定的家系大致属于中亚热带东北部地区,因此江西中北部可能是这一范围内优良家系的集生区,这些家系应值得注意和重视。

3 问题与讨论

3.1 遗传参数估算的精度

性状遗传参数的估算是林木遗传育种中一个主要的基础性研究内容,对于林木育种方案的制定和森林经营措施的实施具有重大的理论指导意义和实践意义。然而遗传参数的估算精度往往难以把握,受到许多因子的影响,诸如遗传测定材料、田间试验设计、立地、土壤、气候条件及所采用的估算方法,它是与特定群体遗传结构有关的一个动态函数。以群体的育种结构来估算自由授粉家系分量可能难以施行, Park等(1987)指出个体间存在着亲缘关系、近交繁殖,家系方差分量不是等于加性遗传方差(σ_A^2)的1/4,而是接近加性遗传方差的1/3^[7]。利用单点材料,以小区均值为计算单位,估算的家系方差包括了家系×地点和家系×重复等互作效应,使得加性遗传方差和协方差估值偏高,影响了性状遗传力、遗传相关及期望遗传增益等参数的精度。据叶培忠等(1981)对2年生杉木种子园自由授粉家系树高的研究发现,单一点狭义遗传力为多个地点估值的4~7倍^[8],本文也出现类似的情况,因此我们应根据多

个地点的试验结果来估算性状的狭义遗传力,并按 Park等(1987)的观点加以修正。另外遗传参数的估算还因参试的家系数、试验重复数和小区大小有关。我们主张参试家系和小区大小不应过多过大,以提高每一重复内微立地条件相对一致性,并适当增加试验的重复次数。

3.2 育种值评定法的效果

育种值评定法虽是对某单一性状(如树高、胸径和材积)的独立淘汰选择,未从多性状角度来综合评判,但与观测值的简单对比法相比,却是从家系遗传本质上来进行分析的,家系间育种值的差别,反映了遗传本质上的差别,其优势能从亲本遗传给子代。这里我们利用第一批子代测定材料对育种值法和综合选择指数法的评选结果作一比较分析,以说明育种值评定法的效果。

按 Shelbourne等(1980)提出的 Equal Emphasis 法求得生长和分枝性状的相对经济权重^[9],并参考吴仲贤(1979)建立综合选择指数^[10]。表7列出了28个参试家系树高观测值、育种值和综合选择指数值。我们分别按观测值、育种值和指数值的大小选择6个最优家系(表中带*者),可以看出利用这三种方法进行评选,虽然家系排秩有些差异,但其选择结果却是一致的,说明育种值评定法是一种较为简单的、选择效果较为理想的方法。

表7 28个家系(包括CK)的树高观测值、育种值以及综合选择指数

家系号	观测值	育种值	综合选择指数	家系号	观测值	育种值	综合选择指数
5102	2.69	2.73	7.56	5137	3.03*	2.96*	8.68*
5103	2.42	2.54	6.73	5141	2.85	2.84	7.92
5104	2.51	2.60	7.07	5143	2.97*	2.92*	8.83*
5109	2.71	2.74	7.62	5144	2.73	2.75	7.26
5112	2.87	2.85	7.96	5145	2.86	2.84	7.96
5117	2.55	2.63	6.97	5146	2.67	2.71	7.37
5118	2.92	2.89	8.19	5148	2.88	2.86	8.02
5120	2.48	2.58	7.06	5149	2.80	2.80	7.95
5121	2.78	2.79	7.65	5150	2.81	2.81	7.85
5126	2.51	2.60	6.90	5151	2.80	2.80	7.73
5128	3.02*	2.96*	8.51*	5152	2.88	2.86	8.06
5131	2.97	2.92	8.35	5153	3.31*	3.16*	9.42*
5132	3.01*	2.95*	8.44*	5203	2.74	2.76	7.47
5133	3.05*	2.98*	8.78*	CK	2.78	2.79	7.79

参 考 文 献

- [1] 秦国峰等, 1989, 马尾松苗期生长性状遗传分析, 林业科学, 25(6): 559~563.
- [2] 秦国峰等, 1988, 马尾松天然林自由授粉家系幼龄期生长性状的遗传变异, 林业科学研究, 1(3): 259~263.
- [3] 戴君锡等, 1983, 相关遗传力及其在育种上的应用, 遗传学报, 10(5): 375~383.
- [4] 南京林产工业学院主编, 1982, 树木遗传育种学, 科学出版社, 329~339.
- [5] Barnes, R. D. et al., 1984, Genotype-environment interactions in tropical pines and their effects on the structure of breeding populations, *Silvae Genetica*, 33(6): 186~198.
- [6] Kung, F. H., 1979, Improved estimators for provenance breeding values, *Silvae Genetica*,

- 28(2~3): 114~116.
- [7] Park, Y. S. et al, 1987, Genetic variances among clonally propagated populations of tamarack and the implications for clonal forestry, *Can. J. of For. Res.*, 17(10): 1175~1180.
- [8] 叶培忠等, 1981, 杉木种子园遗传效益的估算, 南京林产工业学院学报, (2): 32~48.
- [9] Shelbourn, C. J. A. et al., 1980, Multi-trait index selection and associated genetics gains of *Pinus radiata* progenies at five sites, *N. Z. J. For. Sci.*, 10: 307~324.
- [10] 吴仲贤, 1979, 统计遗传学, 科学出版社。

Estimation of Genetic Parameters and Evaluation of Good Families in Pinus massoniana

Qin Guofeng Zhou Zhichun Jin Guoqing
(The Research Institute of Subtropical Forestry CAF)

Hong Xingchun You Guoqing Li Yongsheng
(The Experimental Centre of Subtropical Forestry CAF)

Zhang Hongming Zhu Liming
(Huangshan Institute of Forestry, Anhui Province)

Huang Hui

(Laoshan Forest Farm, Zhejiang Province)

Abstract It was found that there are rich family genetic variation in growth and branch traits of Masson Pine, and it is possible to acquire moderate genetic gain through selection. Tree height, basal diameter, crown, branch length and angle are under moderate and strong genetic controls, while branch number and thickness are under weak and moderate genetic controls. The significant genotype \times environment interaction was found for tree height and base diameter. 40 better families could be selected using method of breeding value evaluation.

Key words Masson Pine; genetic parameter; family evaluation