

文章编号: 1001-1498(2005)05-0516-08

尾叶桉实生种子园遗传分析与育种值的估算^{*}

· 逆向选择方式建立种子园

徐建民¹, 陆钊华¹, 白嘉雨¹, 王尚明², 杨国清², 李光友¹

(1. 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广东 广州 510520; 2. 国营雷州林业局, 广东 遂溪 524348)

摘要:对 3 年生尾叶桉实生种子园建园家系的生长性状、干形和枝冠形质性状及开花结实率的遗传分析表明:随林龄的递增,生长性状、干形和枝冠形质性状的遗传力在种源、家系和单株三层次逐渐变小并有稳定的趋势,且种源遗传力 > 家系遗传力 > 单株遗传力。利用 BLUP 方法估算家系和家系内个体育种值,并对建园家系、个体进行筛选,为种子园的遗传间伐提供依据。经遗传分析表明:尾叶桉 SSO_{bs} 种子园的遗传遵循加性 + 显性基因型遗传模式。从 2 个对照良种与建园家系的比较结果看,在 SSO_{bs} 种子园中,材积生长量大于 CK1、CK2 的优系有 38 个和 39 个,分别占建园家系总数的 84.4% 和 86.7%;干形指标大于 CK1、CK2 的优系有 30 个和 35 个,占建园家系总数的 66.7% 和 77.8%,表明建园的绝大多数家系其遗传品质是理想的。

关键词:尾叶桉;种源;家系;实生种子园;逆向选择;遗传分析;育种值估算

中图分类号: S792.39 文献标识码: A

Genetic Analysis and Breeding Value Estimation of Seedling Seed Orchard of *Eucalyptus urophylla*

I Establishment Based on Backward Selection

XU Jianmin¹, LU Zhao-hua¹, BAI Jia-yu¹, WANG Shang-ming²,
YANG Guo-qing², LI Guang-you¹

(1. Research Institute of Tropical Forestry, CAF, Guangzhou 510520, Guangdong, China;

2. Leizhou State Forestry Bureau, Suixi 524348, Guangdong, China)

Abstract: The *Eucalyptus urophylla* seedling seed orchard used in this study was established based on backward selection involving 45 families within 7 provenances. Results showed that there were highly significant differences in growth and stem form, rate of blossoming and other characters among families and provenances at the age of 3. The growth, stem form and tree crown of *Eucalyptus urophylla* were moderately or strongly hereditary at provenance, family and individual levels, and genetic coefficient variance of characters were minor by age increasing, and provenance heritability > family heritability > individual heritability. Thirty-eight families (84.4% of the total) in SSO_{bs} produced higher stem volume than those of the control No. 1 (CK1), and 39 families (86.7%) were better than the control No. 2 (CK2) regarding the stem volume. These results showed that most of the parent materials in the SSO_{bs} had ideal genetic properties. Information obtained from

收稿日期: 2004-09-06

基金项目: 国营雷州林业局科技项目“尾叶桉二代种子园营建及丰产技术研究”和 FRDPP 项目(1996—2001)“桉树速生丰产林培育技术的研究与推广”内容之一

作者简介: 徐建民(1964—),男,云南禄丰人,博士,研究员,首席专家。

^{*}参加研究的还有陈孝、杨伟东、陈文平等同志。本文承蒙华南农业大学林学院钟伟华教授审阅,在此一并致谢!

estimating the breeding value (\hat{g}) of family and individuals in family using BLUP method, and from the selection of ideal families and individuals, provided valuable evidence for the genetic thinning management of SSO_{bs}. The genetic structure of *E. urophylla* in SSO_{bs} was considered to be the genetic mode of additive gene + dominate gene. This result was vital for the management of the SSO_{bs} by thinning the inferior and reserving the superior

Key words: *E. urophylla*; provenance/family; seedling seed orchard; backward selection; genetic analysis; estimation of breeding value

种子园是树木良种繁育的核心,也是世界各国普遍推广和应用的良种生产体系^[1]。多年来的研究表明:影响种子园遗传质量和产量的主要因素是建园材料、建园地点的气候、地形与土壤以及园址周边的隔离条件和种子园经营管理技术^[2],而种子园后期经营管理的关键在于深入研究并把握建园材料的生殖生物学特性、再选择和遗传间伐等问题^[3]。

尾叶桉 (*Eucalyptus urophylla* S T Blake)天然分布于印度尼西亚弗洛勒斯、爱罗瑞岛、朗伯莱岛、潘塔岛、艾道尼瑞岛、韦塔岛及东帝汶的帝汶岛^[4]。20世纪 80年代我国对尾叶桉开展了系统的引种试验研究,由于该树种速生,适应性广,干形通直,旋切出材率高,木材制浆性能好,已成为华南地区造纸业、人造板业等短周期工业用材主要造林树种之一。有关尾叶桉的种源—家系试验研究,子代测定研究,栽培技术方面的施肥与造林密度控制试验研究已有报道^[5~11],但针对尾叶桉种子园遗传分析和间伐等良种繁育的研究,未见报道。周志春等^[12]利用 BLUP估算家系和家系内个体育种值方法,指导马尾松实生种子园留优去劣疏伐取得理想效果。本文是采用两种选择方式营建尾叶桉实生种子园的研究报道之一。

1 建园地点概况

建园地设在国营雷州林业局的唐家林场 (20 18 ~21 30 N, 109 39 ~110 38 E),4周为 14年生的湿地松 (*Pinus elliottii* Engemann)纯林,属热带季风气候型,年平均气温 23.5℃,极端最高气温 38.5℃,最冷月(1月)平均气温 14.1℃,极端最低气温 -1.4℃,年均降水量 1 855 mm。7—10月为热带风暴季节,年登陆 2~3次。唐家林场土壤为玄武岩发育的砖红壤,土壤养分:有机质 19.52 g·kg⁻¹,全 N 0.82 g·kg⁻¹,全 P 0.39 g·kg⁻¹,全 K 1.28 g·kg⁻¹,有效 P 为 0.61 mg·kg⁻¹,pH值 4.07。

2 材料与方法

2.1 建园材料、设计

建园亲本的确选是依据 Expt 950401尾叶桉种

源—家系试验林 3年生初步试验结果,按材积生长量排序以逆向选择方式确定优良家系,优良家系种子与 Expt 950401试验林用种为同一批家系原种,其中 2个为商业性种批作对照,共计 45个家系,详情见表 1。设计采用单株小区完全随机区组排列设计,以家系为处理,重复 75次。1998年 5月造林,株行距 4 m ×4 m。

表 1 建园家系材料原产地一览表

种子园 编号	种源号	家系 数	原产地	纬度 S /(°)	经度 E /(°)	海拔 /m
	12897	4	Mt Mandiri	ND 8 33	122 35	830
	13010	3	Ulanu R A br	ND 8 20	124 27	700
SSObS98052	14531	4	Mt Egon Flores	ND 8 38	122 27	515
	14532	4	Mt Lewotobi	ND 8 31	122 45	398
	14533	3	Flores Island	ND 8 31	122 45	340
	14534	25	Mt Egon Flores	ND 8 38	122 27	500
CK1/CK2	2		家系试验林 种源示范林	/16682	广东省阳 西县采种	

2.2 观测与调查

造林后 6个月观测树高、胸径,并调查成活率,之后分别于 1、2、3年生时进行树高、胸径生长指标调查的同时,对园内所有母株进行开花、结实情况的观察记录。花量的调查标准:(1)无花,记录为 0;(2)花量少:花枝数量 <树冠 1/3,记录 1分;(3)花量中等:树冠 1/3 <花枝数量 <树冠 1/2,记录 2分;(4)花量多:花枝数量 >树冠 1/2,记录 3分。母树的干形指标分 4个数量等级:Ⅰ级——主干通直圆满,得 4分;Ⅱ级——主干直、不圆满,得 3分;Ⅲ级——主干稍弯曲、不圆满,得 2分;Ⅳ级——主干有两个已弯曲,得 1分。母树的枝冠形质指标分级标准:Ⅰ级——侧枝细小,树冠匀称,得 3分;Ⅱ级——侧枝中等,树冠匀称,得 2分;Ⅲ级——有明显大枝,树冠不均,得 1分。

2.3 数据处理与统计分析

单株材积 (SV)计算公式^[13]: $SV = 1/3 \times H \times D_{1.3}^2$ 。统计分析前,保存率,开花、结实率经反正弦变

换处理,干形、枝冠和花量调查数据经 $(X + 1)^{1/2}$ 转化。性状方差分析模型:

$$Y = \mu + B_i + P + K + PK + B_iPK + E_iK \quad (1)$$

式中: Y 为观测值; μ 为总体平均值; B_i 为重复效应值; P 为种源效应; K 为家系效应; PK 为种源 \times 家系效应; B_iPK 为区组 \times 种源 \times 家系效应; E_iK 为误差。有关性状的遗传参数估算公式为:

$$\text{种源遗传力: } h_p^2 = \frac{\sigma_p^2}{\sigma_p^2 + \sigma_e^2/r} \quad (2)$$

$$\text{家系遗传力: } h_f^2 = \frac{\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_e^2/r} \quad (3)$$

$$\text{单株遗传力: } h_s^2 = 4 \frac{\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_e^2} \quad (4)$$

式中: σ_p^2 为种源的方差分量; σ_f^2 为家系的方差分量; σ_e^2 为机误方差分量; r 为重复数。

性状的表型相关系数 (r_p)、遗传相关系数 (r_G) 和环境相关系数 (r_E) 的分析,分别采用下列公式计算:

$$r_p = Cov_{p(x,y)} / (\sigma_{px} \times \sigma_{py});$$

$$r_G = Cov_{G(x,y)} / (\sigma_{Gx} \times \sigma_{Gy});$$

$$r_E = Cov_{E(x,y)} / (\sigma_{Ex} \times \sigma_{Ey}) \quad (5)$$

利用 SAS 软件包^[14]和南京林业大学的林木遗传改良统计软件 SPQG Ver 3.0,用 BLUP 方法估算家系和家系内最优个体的育种值,估算预测育种值 (\hat{g}) 的通用公式如下^[15]:

$$\hat{g} = \bar{g} + \{Cov(g,y)/Var(y)\}(y - \bar{y}) \quad (6)$$

式中: $\bar{g} = E(g)$ 为所有候选者的平均遗传值; $Cov(g,y)$ 为观测值 (y) 和遗传值 (g) 协方差; $Var(y)$ 为观测值的方差; $\bar{y} = E(y)$ 为所有观测值的期望值。

3 结果与分析

3.1 SSO_{bs}各性状方差分析

方差分析结果表明(表 2): 1~3 年生建园 45 个家系仅 3 年生时的开花量在种源间的差异不显著,其余所有性状和指标在种源间、家系间均存在极显著或显著差异。

表 2 尾叶桉种子园 SSO_{bs}家系各性状方差分析

变因	df	1 年生				2 年生					
		树高		胸径		树高		胸径		单株材积	
		MS	F 值	MS	F 值	MS	F 值	MS	F 值	MS	F 值
区组间	74	1.917 4	2.35**	4.242 3	2.33**	4.080 1	1.74**	5.378 1	1.45**	0.000 389	1.60**
种源间	5	2.699 1	3.30**	4.892 7	2.69*	7.228 3	3.09**	13.960 2	3.77**	0.000 802	3.29**
家系间	44	3.954 5	4.84**	6.226 1	3.43**	7.126 1	3.04**	11.216 1	3.03**	0.000 721	2.96**
误差	1 162	0.817 0		1.817 4		2.343 2		3.702 3		0.000 244	
变因	df	3 年生									
		树高		胸径		单株材积		高径比		干形	
		MS	F 值	MS	F 值	MS	F 值	MS	F 值	MS	F 值
区组间	74	6.301 2	3.32**	5.306 1	1.30*	0.001 22	1.25*	0.106 5	5.17**	0.086 8	2.64**
种源间	5	5.475 2	2.88*	17.895 4	4.38**	0.004 84	4.98**	0.087 3	4.24**	0.064 8	1.56**
家系间	44	3.165 3	1.67**	9.565 2	2.34**	0.002 27	2.33**	0.052 5	2.55**	0.060 5	1.49**
误差	1 162	1.900 4		4.090 3		0.000 97		0.020 6		0.032 9	
变因	df	3 年生									
		枝冠		开花量							
		MS	F 值	MS	F 值						
区组间	74	0.087 9	1.30*	2.545 4	3.04**						
种源间	5	0.141 4	2.10*	1.027 4	1.23						
家系间	44	0.134 9	2.00**	1.734 3	2.07**						
误差	1 162	0.067 5		0.837 5							

注: “*” 表示在 $\alpha = 0.05$ 水平上的差异显著; “**” 表示在 $\alpha = 0.01$ 水平上的差异极显著。

3 年生尾叶桉建园家系各性状在种源间的 Duncan 检验结果见表 3, 表 3 表明了选自不同种源的建园家系在性状上的差异程度。3 年生尾叶桉建园家系材积生长量见表 4, 由于篇幅所限, 表 4 仅列出了材积生长量排名前 15 位的家系和对照及总体家系

的性状平均值和总体家系性状的变幅。经分析表明: 绝大多数家系的材积、树高和胸径的生长都大于 2 个试验对照, 大于 CK1 的家系有 38 个, 占家系总数的 84.4%, 大于 CK2 的家系有 39 个, 占家系总数的 86.7%; 干形指标大于 CK1 和 CK2 的家系分别有

30和 35个,占家系总数的 66.7%和 77.8%,说明尾叶桉种质资源经表型选择,再经子代测定其选择效果是十分显著的,构建逆向实生种子园的多数家系

遗传品质较理想。然而,从参试总体家系性状的变幅看,差异较大,遗传品质参差不齐,需要通过疏伐去劣改善种子园的遗传结构。

表 3 3年生尾叶桉种子园 SSO_b种源间各性状邓肯检验结果

种源号	树高 /m	胸径 /cm	材积 / (m ³ · 株 ⁻¹)	高径比	干形	枝冠	开花量
12897	14.06 b A	13.89 b AB	0.094 8 b AB	1.069 ab AB	3.210 a A	1.934 b B	3.017 a A
13010	14.50 ab A	13.58 b B	0.092 0 b B	1.102 a A	3.268 a A	2.074 b A	2.732 b A
14531	14.02 b A	13.26 b B	0.084 9 b B	1.041 bc B	3.292 a A	2.393 a A B	2.933 ab A
14532	14.75 a A	14.65 a A	0.108 4 a A	1.023 c B	3.166 a A	2.016 b A B	2.795 ab A
14533	14.19 b A	13.33 b B	0.086 1 b B	1.081 ab AB	3.052 a A	1.993 b A B	2.784 ab A
14534	14.16 b A	13.47 b B	0.089 3 b B	1.070 ab AB	3.180 a A	2.089 b A B	2.799 ab A

注:表中小写字母表示 0.05水平上的差异;大写字母表示 0.01水平上的差异。

表 4 3年生尾叶桉种子园 SSO_b材积生长排名前 15位家系性状平均值

家系号	树高 /m	胸径 /cm	材积 / (m ³ · 株 ⁻¹)	高径比	干形	枝冠	开花量
11	14.78	14.56	0.107 1	1.026	3.16	2.10	2.80
26	14.27	14.88	0.106 9	0.976	3.06	2.31	2.75
21	14.91	14.34	0.104 4	1.056	3.15	2.12	2.76
9	13.78	14.78	0.103 9	0.957	3.17	2.17	2.50
45	14.39	14.25	0.101 3	1.022	3.20	1.76	2.78
35	14.54	14.16	0.100 9	1.044	3.24	1.94	3.12
8	14.50	14.13	0.100 0	1.039	3.29	2.35	3.05
14	14.52	14.13	0.099 2	1.042	3.11	2.14	2.44
2	14.43	14.03	0.097 8	1.052	3.23	2.05	3.09
6	14.56	13.95	0.097 6	1.065	3.28	2.33	3.22
23	14.07	14.13	0.097 3	1.004	3.31	2.09	2.76
28	14.18	14.11	0.096 7	1.021	3.00	2.29	2.35
36	14.52	13.99	0.096 6	1.051	3.21	1.85	2.89
17	14.15	13.86	0.093 9	1.046	3.17	2.07	2.92
15	14.29	13.68	0.093 8	1.071	3.21	2.15	2.85
CK1	13.60	13.07	0.081 1	1.076	3.10	2.03	3.23
CK2	13.53	12.73	0.078 8	1.089	3.16	2.13	2.28
总体家系平均值	14.18	13.56	0.090 4	1.060	3.20	2.14	2.80
总体家系变幅	14.91~13.53	14.88~12.18	0.107 1~0.060 3	1.150~0.976	3.48~2.95	2.38~1.76	3.23~2.28

3.2 种子园 SSO_b性状的遗传变异

建园家系各性状重要遗传参数见表 5。从表 5 看出:性状的表型变异系数大于遗传变异系数,且树高、胸径和材积的表型、遗传变异系数随林龄的递增值幅逐渐缩小(树高:表型 18.99%~9.69%、遗传 4.30%~0.91%;胸径:表型 26.77%~14.91%,遗传

4.81%~1.99%)。树高、胸径在 1年生时家系的遗传力 >种源遗传力 >单株遗传力,随林龄的递增值幅在种源、家系和单株三层次逐步变小并有稳定的趋势,且种源遗传力 >家系遗传力 >单株遗传力,说明建园家系生长性状和枝冠形质性状,经逆向选择其遗传结构的层次较为整齐。

表 5 1~3年生尾叶桉种子园 SSO_b家系性状遗传分析结果

性状	1年生		2年生			3年生						
	树高	胸径	树高	胸径	材积	树高	胸径	材积	高径比	干形	枝冠	花量
表型变异系数	18.99	26.77	16.57	19.60	47.97	9.69	14.91	34.43	13.48	10.17	17.98	32.59
遗传变异系数	4.30	4.81	2.73	3.22	7.75	0.91	1.99	4.59	1.94	1.08	2.08	3.89
种源遗传力	69.70	62.83	67.64	73.47	69.60	65.28	77.17	79.92	76.42	35.90	52.38	18.70
家系遗传力	79.33	70.81	67.12	66.99	66.17	39.98	57.24	57.14	60.79	45.65	50.00	51.71
单株遗传力	19.47	12.53	10.60	10.54	10.17	3.52	7.02	6.99	8.10	4.43	5.26	5.63

有关桉树开花性状(花期和花量)的遗传特性过去研究较少,本文是首次研究尾叶桉开花性状在种源、家系和个体间的遗传变异,尾叶桉与其它桉树一样是雌雄同花,雄蕊先熟 4~5 d,以异花授粉为主,盛花期在 8—9 月。相对针叶树种而言,尾叶桉不存在雌、雄花花期不遇和雌、雄花花量不均等的问题。对于尾叶桉种子园内群体雌、雄配子结合受精是较为容易的(以昆虫授粉为主),关键的问题是建园家系的开花率、花量和园址周边的隔离条件。根据 1~3 a 种子园母树开花结实统计,1 年生时母树开花率为 20.11%,2 年生时 73.19%,3 年生时达 89.5%,结合表 4 可知,3 年生时所有建园家系都开花且花量均达到中等以上水平,从生殖遗传上避免了因部分家系不开花而导致近交率的提高,同时也为种子园种子产量的提高提供了保障。研究发现:尾叶桉种源间开花性状不显著,而家系间十分显著,

且表型变异系数大于遗传变异系数(32.59% > 3.89%),家系遗传力 > 种源遗传力 > 单株遗传力(51.71% > 18.70% > 5.63%)。

家系性状间的相关分析表明(表 6):树高、胸径和材积生长性状在表型和遗传型间呈极紧密的正相关关系,但干形与树高、胸径、材积、高径比、枝冠和开花量在表型相关、遗传相关和环境相关上,其显著性检验表明:它们之间的相关关系不显著,表明干形性状是相对独立的。在种子园中研究家系的开花结实性状与生长性状间的相关关系具有重要现实意义,种子园要求建园家系和个体不仅具有生长快、材质好,还要求能大量结实。开花量与树高的表型、遗传型不相关,与胸径、材积的遗传型呈显著负相关,与表型呈微弱负相关,这说明在种子园中生长量大的家系开花结实量不一定高。

表 6 3 年生尾叶桉种子园 SSO_b 家系性状间的相关系数

性状	相关型	树高	胸径	材积	高径比	干形	枝冠
胸径	P	0.533 9**					
	G	0.635 6**					
	E	0.248 5					
材积	P	0.646 8**	0.979 2**				
	G	0.741 5**	0.985 2**				
	E	0.379 6**	0.963 4**				
高径比	P	-0.048 1	-0.860 4**	-0.768 1**			
	G	-0.193 4	-0.884 5**	-0.809 8**			
	E	0.263 4	-0.833 3**	-0.704 5**			
干形	P	-0.056 3	0.035 3	0.021 6	-0.080 1		
	G	-0.120 2	0.073 5	0.039 4	-0.197 2		
	E	0.100 2	-0.050 8	-0.018 8	0.121 7		
枝冠	P	-0.418 3**	-0.217 1	-0.227 2	0.044 9	0.171 0	
	G	-0.750 5**	-0.489 5**	-0.498 9**	0.199 6	0.261 6	
	E	-0.001 6	0.121 1	0.110 5	-0.112 1	0.077 3	
开花量	P	0.080 3	-0.204 9	-0.165 7	0.293 0*	-0.057 9	-0.162 1
	G	0.035 8	-0.363 7*	-0.359 6*	0.445 8**	-0.254 1	-0.325 1*
	E	0.164 5	0.022 9	0.120 7	0.117 9	0.203 7	-0.032 6

注: P 为表型相关, G 为遗传相关, E 为环境相关; $R_{(0.05,43)} = 0.294 3$, $r_{(0.01,43)} = 0.380 5$; *, ** 分别表示达显著和极显著水平。

3.3 种子园 SSO_b 家系、家系内优良个体育种值的估算及其遗传分析

种子园家系和家系内优良个体的选择,是利用家系均值(\bar{y}_j)和个体观测值(y_{ijk})预测不同个体的育种值 $\hat{g}_{ijk} = C V^{-1} (y -)$

$$\text{其中, } y = \begin{bmatrix} y_{ijk} \\ \bar{y}_j \end{bmatrix}, E(y) = \begin{bmatrix} E(y_{ijk}) \\ E(\bar{y}_j) \end{bmatrix}$$

$$V = \begin{bmatrix} Var(y_{ijk}) & Cov(y_{ijk}, \bar{y}_j) \\ Cov(y_{ijk}, \bar{y}_j) & Var(\bar{y}_j) \end{bmatrix}$$

$$C = \begin{bmatrix} Cov(y_{ijk}, g_{ijk}) \\ Cov(\bar{y}_j, g_{ijk}) \end{bmatrix}$$

$$Var(y_{ijk}) = \frac{2}{f} + \frac{2}{fb} + \frac{2}{e}$$

$$Cov(y_{ijk}, \bar{y}_j) = \frac{2}{f} + \frac{2}{fb}/b + \frac{2}{e}/bn = Var(\bar{y}_j)$$

$$Cov(y_{ijk}, g_{ijk}) = 4 \frac{2}{f} = \frac{2}{f}$$

$$\text{Cov}(\bar{y}_j, g_{ijk}) = \frac{2}{f} + (3/bn) \frac{2}{f} = 1/4 + (3/4bn)$$

依据参试家系性状方差分析结合上述公式^[12], 估算了 3 年生时参试家系的树高、胸径、材积性状和家系内最优个体的育种值。表 7 列出了大于家系群体 g_{ijk} 均值最优家系和家系内最优株的树高、胸径、材积表型值和育种值, 以树高、胸径、材积作为选择指标进行筛选, 分别有 22 和 23 个优系入选, 占参试家系总数的 48.89% 和 51.11%。种子园参试家系中最优家系和家系内最优个体的选择实质是前向选择, 从育种值估算公式可以看出, 家系均值的权重远远大于个体表型值的权重, 因此, 家系性状的育种值大于个体性状的育种值。2 个表型值相同的家系, 其育种值会因家系内的个体数不同而不一样, 个体数多的家系其育种值高, 如 8、4 号家系的树高表型值均为 14.5, 其育种值分别为 0.564 3 和 0.544 3。

3 年生树高、胸径、材积性状的总体家系平均育种值分别为 -2.2×10^{-6} 、 -2.2×10^{-6} 、 1.6×10^{-6} , 家系内最优株的平均育种值分别为 2.62×10^{-18} 、 9.87×10^{-18} 、 -3.087×10^{-6} , 即家系群体性状平均育种值

$$g_j/N = 0 \text{ 和家系内最优株性状平均育种值}$$

$$g_s/n = 0, \text{ 且大于家系群体平均育种值 } g_j/N$$

的家系数, 在树高性状是 22 个家系, 胸径和材积均为 23 个家系, 正好是参试家系总数 45 的一半。这进一步证实和表明了建园亲本是一个在遗传上处于相对平衡的群体, 该群体的数量性状在一个相对恒定不变的环境条件下, 群体的平均表型值就等于基因型值。因此, 尾叶桉 SSO_{bs}98052 种子园的遗传组成或遗传模式属经典的加性 + 显性基因型模型, 即数量性状的基因型、基因频率和基因型值, 遵从一对等位基因的三种基因型 AA, Aa 和 aa, 其频率为 p^2 , $2pq$ 和 q^2 , 其基因型值为 p^2d , $2pqh$ 和 $-q^2d$ 。在没有人干预授粉或者让种子园处于自由授粉的情况下进行随机交配, 则任何位点对群体性状均值的遗传贡献由两个部分构成: $d(p-q)$ 属纯合体的, 另一部分为 $2pqh$ 属杂合体的^[16]。表 7 还进一步列出了种子园优良家系和家系内最优株选择后预测的育种增益值, 结果表明: 入选优良家系后预测的育种增益

入选优良家系的平均育种值, 即 $\bar{G} = \sum_{\text{优}} g_j/N$ 。树高性状预测的育种增益为 0.403 498, 入选优系平均育种值为 0.403 5; 优良家系内最优株预测的育种增益为 0.026 3, 最优株平均育种值为 0.026 3; 胸径性状相应的各种值分别为 0.798 8 和 0.798 79,

0.246 5 和 0.246 5; 材积性状相应的各种值分别为 0.011 7 和 0.011 739, 0.003 5 和 0.003 497, 这说明对种子园进行优良家系和优良家系内最优个体的选择, 性状改良获得的育种增益是十分理想的。换言之, 若种子园不实施留优去劣疏伐的情况下 (仅为单亲选择), 直接从筛选出的优良家系中的最优株采收种子用于生产, 良种子代性状改良增益即为上述预测的增益; 若按选择结果对种子园进行留优去劣的疏伐, 即保留入选的优良家系和优良家系中优良单株的情况下 (双亲选择), 种子园生产的良种种子其性状改良的育种增益将是上述预测增益的 2 倍, 即

$$\bar{G} = 2 \sum_{\text{优}} g_j/N = 2h_f^2 S_f$$

。在现实操作中对种子园遗传品质改善的疏伐, 最佳的方式是兼顾单亲和双亲选择结果, 算出园内所有观测个体的育种值, 依据个体的 g_{ijk} 值大小实施留优去劣疏伐, 即采用混合选择方式。如建园家系 12 号, 虽未入选优良家系 (材积家系平均表型值 0.088 9, 家系平均育种值 $-0.001 37$), 但该家系内排序最优的 4 株优良个体的表型值分别为 0.179 97、0.150 7、0.143 9 和 0.138 65, 其育种值分别为 0.004 51、0.004 33、0.003 0 和 0.001 35, 类似这样的家系应适当保留, 对种子园基因多样性维持和提高良种的适应性来说是有益的。

4 小结与讨论

(1) 利用 3 年生 Expt 950401 尾叶桉种源—家系试验林早期生长研究结果, 经逆向选择方式建立尾叶桉家系实生种子园 SSO_{bs}。1~3 年生建园家系的生长性状、干形和枝冠形质性状以及开花结实性状的遗传分析表明: 随林龄的递增, 生长性状、干形和枝冠形质性状的遗传力在种源、家系和单株三层次逐渐变小并有稳定的趋势, 且种源遗传力 > 家系遗传力 > 单株遗传力, 说明建园家系的生长、形质和开花结实性状, 经逆向选择后其遗传结构的层次较为整齐, 表明了构建种子园的绝大多数家系其遗传品质是理想的。

(2) 尾叶桉的开花结实性状在种源、家系和个体间存在遗传差异, 在 SSO_{bs} 种子园中, 表现为家系遗传力 > 种源遗传力 > 单株遗传力。根据 SSO_{bs} 种子园的母树开花结实统计, 1、2、3 年生时母树开花率分别为 20.11%、73.19%、89.5%, 3 年生时的花量达 2.28~3.23。因此, 3 年生时母树的开花率已足以避免因部分家系不开花而导致近交衰退的问

表 7 大于群体 $\hat{g}_{\#}$ 均值最优家系和家系内最优株 3 年生树高、胸径、材积的表型值和育种值

家系 编号	树高		家系内最优株		胸径		家系内最优株		家系		单株材积		家系内最优株		
	表型值	育种值	表型值	育种值	表型值	育种值	表型值	育种值	编号	表型值	育种值	表型值	育种值	表型值	育种值
21	14.91	1.320 5	17.9	0.189 7	26	14.88	2.049 8	17.9	3.05E-02	11	0.107 1	3.20E-02	0.199 84	1.02E-02	-
11	14.78	1.104 9	18.3	0.269 6	11	14.56	1.933 4	19.5	0.488 5	26	0.106 9	2.73E-02	0.151 24	-3.70E-03	-
1	14.63	0.602 2	16.1	0.014 2	9	14.78	1.471 6	20.2	0.688 8	21	0.104 4	2.52E-02	0.174 38	2.92E-03	-
36	14.52	0.588 3	16.7	-0.050 2	21	14.34	1.390 8	19.6	0.517 1	14	0.099 2	1.77E-02	0.180 19	4.58E-03	-
8	14.50	0.564 3	17.2	0.004 9	14	14.13	1.199 6	18.7	0.259 5	8	0.100 0	1.69E-02	0.179 99	4.52E-03	-
14	14.52	0.558 4	17.6	0.129 7	45	14.25	1.051 3	18.5	0.202 3	9	0.103 9	1.67E-02	0.167 68	1.00E-03	-
4	14.50	0.544 3	16.4	0.074 2	23	14.13	0.998 9	18.2	0.116 4	45	0.101 3	1.61E-02	0.180 25	4.59E-03	-
19	14.65	0.464 6	17.3	0.069 7	8	14.13	0.996 7	19.5	0.488 5	6	0.097 6	1.51E-02	0.162 34	-5.24E-04	-
6	14.56	0.394 0	16.5	-0.090 2	6	13.95	0.926 8	17.9	3.05E-02	35	0.100 9	1.40E-02	0.180 50	4.66E-03	-
29	14.41	0.377 7	17.9	0.189 7	2	14.03	0.902 8	19.2	0.402 6	2	0.097 8	1.27E-02	0.176 58	3.54E-03	-
25	14.46	0.376 7	16.3	-0.130 2	35	14.16	0.881 3	19.0	0.345 4	23	0.097 3	1.04E-02	0.161 82	-6.73E-04	-
13	14.44	0.351 4	18.2	0.249 7	36	13.99	0.703 6	19.2	0.402 6	36	0.096 6	9.83E-03	0.169 57	1.54E-03	-
35	14.54	0.283 6	16.7	-0.050 2	17	13.86	0.687 8	17.9	3.05E-02	17	0.093 9	8.53E-03	0.163 41	-2.18E-04	-
26	14.27	0.275 0	16.2	-0.150 1	28	14.11	0.626 0	17.1	-0.198 4	28	0.096 7	8.11E-03	0.148 35	-4.52E-03	-
45	14.39	0.271 2	17.3	0.069 7	24	13.95	0.573 8	18.5	0.202 3	15	0.093 8	7.14E-03	0.202 75	1.10E-02	-
2	14.43	0.234 4	19.2	0.402 6	15	13.68	0.276 2	19.2	0.402 6	29	0.093 6	5.71E-03	0.190 08	7.40E-03	-
15	14.29	0.201 0	17.8	0.169 7	22	13.63	0.225 7	20.4	0.746 1	22	0.092 8	4.98E-03	0.253 86	2.56E-02	-
28	14.18	0.135 9	16.2	-0.150 2	42	13.71	0.190 2	18.0	5.91E-02	20	0.093 1	4.10E-03	0.175 54	3.25E-03	-
22	14.27	0.114 8	18.3	0.269 6	34	13.66	0.176 8	16.7	-0.312 9	24	0.093 0	3.32E-03	0.180 25	4.59E-03	-
20	14.11	0.069 0	17.1	0.029 8	29	13.65	0.144 8	18.0	5.91E-02	31	0.091 3	8.44E-04	0.156 19	-2.28E-03	-
10	14.44	0.032 8	16.5	-0.090 2	20	13.70	0.085 9	18.8	0.288 1	1	0.089 8	8.16E-04	0.123 99	-1.15E-02	-
17	14.15	0.011 6	15.9	-0.210 1	31	13.68	0.079 0	18.4	0.173 6	39	0.089 9	7.50E-04	0.201 93	1.08E-02	-
CK1	13.60	-1.089 0	17.2	0.049 8	12	13.50	-0.008 5	18.2	0.116 4	42	0.090 8	1.65E-05	0.164 16	-3.94E-06	-
CK2	13.53	-0.694 6	16.8	-3.02E-02	CK1	13.07	-0.940 8	18.4	0.173 6	CK1	0.078 8	-1.82E-02	0.154 31	-2.82E-03	-
					CK2	12.73	-1.468 1	16.6	-0.341 5	CK2	0.081 1	-1.93E-02	0.182 82	5.33E-03	-
总体均值	14.17	-2.2E-06	16.03	2.62E-18		13.56	-2.2E-06	17.48	9.87E-18		0.090 4	1.6E-06	0.164 2	-3.087 6E-06	-
总体变幅	14.9 ~	1.321 ~	18.5 ~	0.31 ~		14.88 ~	2.049 8 ~	20.4 ~	0.746 0 ~		0.107 1 ~	3.20E-02	0.253 9 ~	2.56E-02	-
	13.0	-1.156	14.8	-0.430		11.62	-2.532 8	13.8	-1.429		0.060 3	~	0.092 1	~	-
人选优系	14.45	0.403 5	17.08	0.026 3		14.04	0.798 8	18.65	0.246 5		0.097 3	-3.65E-02	0.176 4	-2.06E-02	-
预测增益	0.111 9	0.403 498	0.037 0	0.026 3		0.274 8	0.798 79	0.082 1	0.246 5		0.003 9	0.011 739	0.000 9	0.003 497	-

题,同时也为种子园种子产量的提高提供了保障。

(3)在实生种子园经营管理中,通过留优去劣的疏伐是提高种子园良种遗传品质和种子产量的关键技术和措施,而疏伐去劣的依据是对建园材料科学的遗传评价。White等^[17]利用 BLUP推导的估算预测育种值的通用公式,适用所有的选择方式,从双亲的逆向选择到单亲的前向选择和个体的混合选择。利用 BLUP能克服其他一些分析方法固有的缺点如数据不平衡问题,并且能够全面提供建园材料所有家系和单株个体的遗传信息。就种子园而言,是一个处于相对不变的环境条件下的群体,利用 BLUP能清晰地揭示出尾叶桉种子园家系群体的遗传变异模式,对指导种子园的留优去劣疏伐具有十分重要的现实意义。本文对尾叶桉 SSO_{bs} 98052 的疏伐建议分二步实施,第 1 次疏伐年龄为 3 a,采用混合选择方式,疏伐强度为 15% ~ 20%,保留密度为 510 ~ 540 株 · hm⁻²;第 2 次疏伐年龄为 4 ~ 5 a,采取单亲选择和混合选择两种方式,淘汰 10% 的最差家系,疏伐强度 10% ~ 15%,保留密度为 459 株 · hm⁻²,尽量保留较多的家系数,目的是维持种子园宽广的遗传基础。

参考文献:

- [1] 沈熙环. 种子园优质高产技术 [M]. 北京:中国林业出版社, 2000: 1 ~ 8
- [2] 王章荣, 赖焕林. 种子园发展现状与种子产量和质量的提高 [A]. 种子园优质高产技术 [M]. 北京:中国林业出版社, 2000: 9 ~ 13
- [3] 王明麻. 林木遗传育种学 [M]. 北京:中国林业出版社, 2001: 226 ~ 228
- [4] Ken Edridge. Eucalypt Domestication and Breeding [M]. Clarendon Press Oxford, 1993: 144 ~ 153
- [5] 梁坤南, 周文龙, 仲崇祿. 海南岛东部地区桉树树种 种源试验 [J]. 林业科学研究, 1994, 7 (4): 399 ~ 407
- [6] 徐建民, 白嘉雨, 甘四明. 尾叶桉家系综合选择研究 [J]. 林业科学研究, 1996, 9 (6): 561 ~ 567
- [7] 徐建民, 白嘉雨, 陆钊华. 华南地区桉树可持续遗传改良与育种策略 [J]. 林业科学研究, 2001, 14 (6): 587 ~ 594
- [8] 徐建民, 李光友, 陆钊华, 等. 尾叶桉种子园群体改良自由授粉家系子代多点区域试验研究 [J]. 林业科学研究, 2003, 16 (3): 277 ~ 283
- [9] 梁坤南, 白嘉雨. 尾叶桉种源一家系生长与抗风性选择 [J]. 林业科学研究, 2003, 16 (6): 700 ~ 707
- [10] 江松远, 杨曾奖, 徐大平, 等. 施肥对尾叶桉萌芽林生长的影响 [J]. 林业科学研究, 2002, 15 (6): 666 ~ 671
- [11] 李光友, 徐建民, 陆钊华, 等. 尾叶桉纸浆林造林密度控制技术研究 [J]. 林业科学研究, 2002, 15 (2): 175 ~ 181
- [12] 周志春, 林荣联, 兰永兆, 等. 马尾松实生种子园的遗传分析和育种值预测 [J]. 林业科学研究, 1999, 12 (2): 132 ~ 138
- [13] Mckenney D W, Davis J S, Tumbull J W, et al. The impact of Australian tree species research in China [A]. Canberra: ACIAR Economic Assessment Series [C], 1991 (12): 6 ~ 7
- [14] SAS Institute. SAS/STAT User's Guide for Personal Computers [M]. Release 6.03 edition. Gary, NC, USA: SAS Institute, 1988
- [15] 叶志宏. SPQG基本原理及使用指南 [M]. 南京:南开大学出版社, 1991
- [16] 马育华. 植物育种的数量遗传学基础 [M]. 江苏:江苏科技出版社, 1982: 76 ~ 89
- [17] White TL, Hodge GR. Best linear prediction of breeding values in a forest tree improvement program [J]. Theor Appl Genet, 1988, 76: 719 ~ 727