

尾叶桉与赤桉正反析因交配杂种 F_1 材性遗传参数的估算

朱映安^{1,2}, 徐建民^{1*}, 李光友¹, 陆钊华¹,
胡 杨³, 杨雪艳¹, 宋佩宁¹, 郭文仲¹

(1. 中国林业科学研究院热带林业研究所, 热带林业研究国家林业局重点实验室, 广东 广州 510520;
2. 云南农业大学园林园艺学院, 云南 昆明 650201; 3. 广东省江门市新会林业科学研究所, 广东 江门 529100)

摘要 [目的]通过尾叶桉与赤桉杂种 F_1 材质性状的遗传参数估算及其分析,为桉树杂交育种材性改良亲本选配和交配设计提供理论依据。[方法]以尾叶桉与赤桉 6×6 正反析因交配杂种 F_1 测定林为材料,并以相应亲本自由授粉的半同胞子代作对照。9年生时,对各小区的杂种和家系(5株小区,6次重复)选取2株平均木,在胸高1.3m处沿南北向钻取木芯,共984个,测定木材基本密度、纤维长、纤维宽和纤维长宽比,利用ASReml-R估算4个材质指标的特殊配合力、杂种优势、父母本单株狭义遗传力、遗传相关和表型相关系数。[结果]表明:尾叶桉与赤桉正反交的杂种木材基本密度优于对照,呈明显的杂种优势;反交组合杂种其木材基本密度优于正交组合杂种,正交组合杂种的纤维特性优于反交组合的;在正交组合杂种中,木材基本密度、纤维长和纤维长宽比的母本效应低于父本效应;而反交组合杂种中,4个材质指标的母本效应均高于父本效应。木材基本密度和纤维特性指标受中至低遗传控制。正反交组合杂种中,除纤维长宽比外,其余3个材质指标的显性效应大于加性效应。对于遗传相关,杂种的木材基本密度与纤维宽呈极显著的负相关,与纤维长宽比呈极显著的正相关,与纤维长呈不显著负相关,纤维长与纤维宽呈显著正相关。对于表型相关,除纤维宽与纤维长宽比呈不显著正相关外,其余性状间均呈极显著正相关。[结论]尾叶桉与赤桉杂种的材质性状遗传差异因亲本和交配方式而异,表明通过种间杂交和正向选择进行材质性状的遗传改良具有潜力。

关键词: 尾叶桉 \times 赤桉;正反析因交配;材质性状;杂种优势;遗传参数

中图分类号:S718.46

文献标识码:A

文章编号:1001-1498(2018)06-0121-09

Genetic Parameters for Wood Properties in a Reciprocal Factorial Mating Design between *Eucalyptus urophylla* and *E. camaldulensis*

ZHU Ying-an^{1,2}, XU Jian-min¹, LI Guang-you¹, LU Zhao-hua¹,
HU Yang³, YANG Xue-yan¹, SONG Pei-ning¹, GUO Wen-zhong¹

(1. Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Tropical Forestry Research, State Forestry Administration, Guangzhou 510520, Guangdong, China; 2. College of Horticulture and Landscape, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, Yunnan, China; 3. Xinhui Forest Science Research Institute, Jiangmen 529100, Guangdong, China)

Abstract: [Objective] To estimate the genetic parameters for wood properties of *Eucalyptus urophylla* (U) and *E. camaldulensis* (C) F_1 hybrids and provide a theoretical basis for the selection of parental genotypes and mating design for the improvement on wood properties of eucalypts. [Method] A trial involving 36 reciprocal crosses from six

收稿日期:2017-04-01 修回日期:2018-09-03

基金项目:国家“十三五”行业重大专项“桉树纸浆材定向培育技术研究”项目(2016YFD0600503)和中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金“桉树速生抗风、耐寒优良品种选育研究(CAFYBB2017ZA001-5)”

作者简介:朱映安(1978—),男,博士研究生,从事林木遗传育种研究。

* 通讯作者:徐建民,研究员. E-mail: jianmxu@163.com

C parents and six U parents preselected for superior growth and stem straightness was built. Ten open-pollinated (OP) half-sib families using the hybrid parents as females were included as the controls. The wood basic density (BD), fibre length (FL), fibre width (FW) and FL/FW at age 9 were assessed with 2 average stand trees from every 5 tree plot, 984 wood cores were drilled for 82 combinations with 6 repetitions, at the height of 1.3 meters along the north to south. Specific combining ability, heterosis, single tree's narrow-sense heritability (h^2) for female and male, genetic and phenotypic correlation coefficient were estimated for four wood property traits by AS-Reml-R. [Result] Inter-specific hybrids generally performed better than the OP progenies in terms of BD, which showed a significant heterosis. Female C by male U crosses ($C \times U$) generally outperformed those involving female U by male C ($U \times C$) in terms of BD, whilst, $U \times C$ crosses generally outperformed those $C \times U$ in terms of FL, FW and FL/FW. The maternal effects of wood basic density, fibre length and FL/FW were lower than paternal effects in $U \times C$ crosses, whilst the maternal effects of four wood properties were higher than paternal effects in $C \times U$ crosses. The h^2 estimates based on general hybridizing ability for BD and fibre traits were generally middle to low. Except for FL/FW, the dominance variance of all the other three wood properties were larger than additive variance. The ratio of hybrid dominance to additive variance (σ_D^2/σ_A^2) were larger than 1 for BD, FL and FW. The trait-trait genetic correlations amongst hybrids were significant and negative between BD and FW, significant and positive between BD and FL/FW, whilst, not significant and negative between BD and FL, and significant and positive between FL and FW. However, The trait-trait phenotypic correlations between wood properties were significant and positive except that between FW and FL/FW. [Conclusion] Genetic parameters of U and C hybrids in terms of wood properties are different from parental genotypes and mating direction, and inter-specific hybrid breeding and forward reciprocal selection is feasible for the improvement of wood properties.

Keywords: *Eucalyptus urophylla* \times *E. camaldulensis*; reciprocal factorial mating; wood property; heterosis; genetic parameters

尾叶桉(*Eucalyptus urophylla* S. T. Blake)、赤桉(*E. camaldulensis* Dehnh.)、细叶桉(*E. tereticornis* Smith)和巨桉(*E. grandis* W. Hill ex Maiden)及其杂种是木浆、纤维板、胶合板和家具材等工业原料林重要造林树种^[1-4],广泛栽培于华南地区。到2014年底,南方桉树人工林面积达450万 hm^2 ,当年生产木材超过3000万 m^3 ,占全国商品林产材的25%^[5],为缓解国内木材供需矛盾,推动木材加工和林浆纸一体化发展作出了巨大贡献,具有重要的战略意义和经济价值。尾叶桉具速生、干形优良、抗风性弱且风害后易感病的特性^[6-8],而赤桉具抗风、耐旱耐瘠薄、材质硬、后期生长相对缓慢的特点^[9],利用两树种的生物学特性,选育高产、优质和抗逆的杂交新品种一直是桉树育种追求的目标。

木材产量和木材基本密度对制浆产量和纸张的品质有一系列影响^[10]。在材积相等的情况下,基本密度越大,木浆产量越高。纤维形态也是决定纸浆质量的重要指标,纤维越长,纸张撕裂指数、耐破指数、断裂长和耐破度均有所提升^[11-12];在纤维长度一致的情况下,纤维长宽比越大,抄纸时相邻纤维之

间的结合面积就越大,且纤维长宽比与纸张强度性能存在负相关关系^[10],进而影响纸张的品质。有关桉树木材基本密度^[13-14]和纤维特性等指标的研究已有较多报道,研究表明,不同树种、种源、家系和无性系间均存在显著差异,木材基本密度受到中或低度遗传控制^[15-16]。早期对蓝桉(*E. globulus* Labill)^[17-18]及亮果桉(*E. nitens* (Deane & Maiden) Maiden)^[19]研究发现,木材基本密度的显性效应远小于加性效应^[20],认为木材基本密度主要受加性效应的遗传控制^[21]。然而,对于其他种间易杂交、且杂种无性繁殖容易的桉树,类似的研究尚少,探明木材基本密度的显性效应和加性效应,对后期桉树筛选更多优良基因型具有重要指导作用。

目前,桉树杂交及优势杂种无性系选择与利用的报道多集中在速生、高产方面,对显性和加性效应^[20,22-24]、父母本效应^[25-26]的揭示多是生长和干形性状,有关杂种材性及其亲本遗传相关性研究较少,特别是材质指标的父母本效应研究鲜有报道,且多数杂交制种交配设计因受各种因素或条件限制,多采用不完全析因交配设计,对进一步揭示杂种材

性受母本与父本遗传控制程度及评估改良成效有一定影响。本研究以尾叶桉与赤桉 6×6 正反析因交配 72 个杂交组合,以 5 个母本和 5 个父本自由授粉半同胞子代作对照,比较正、反交杂种及其母本半同胞子代 9 年生木材基本密度、纤维特性遗传差异;分析材质指标正反交方式下父本、母本遗传效应;评估加性效应和显性效应对性状遗传力的贡献率;探讨杂种材质性状的遗传相关与表型相关。通过估算杂种材质指标的遗传参数,进一步分析材质指标是否具有同步改良的可能性,旨在为桉树杂交育种材性改良的亲本选配和交配方式提供参考。

1 材料与方 法

1.1 亲本选配及交配设计

2005 年 8 月至 12 月,分别以尾叶桉和赤桉为父母本,进行 6×6 的正反析因交配设计的控制授粉。亲本尾叶桉为 2.5 代改良后经过生长、干形复选的无性系优株,赤桉是经生长、干形和抗风性选择后 1 代优良单株。采用 6×6 正反析因交配设计,无种内交配和自交处理,共 72 个组合(表 1)。2006 年 4 月采收种子,同时采集了以 6 株亲本尾叶桉和 6 株亲本赤桉为母本的半同胞自由授粉种子作为对照,于 2006 年 10 月播种育苗,但因 C6 和 U12 为母本的半同胞子代采收种子较少,育苗数量不足而未能参试。

表 1 尾叶桉和赤桉 6×6 正反析因交配设计的交配列阵图

Table 1 Reciprocal crosses mating design between six *E. urophylla* and six *E. camaldulensis* parents

父本或母本 (Male or Female)	母本或父本(Female or Male)					
	C1	C2	C3	C4	C5	C6
U7	16(52)	22(53)	28(54)	34(55)	40(56)	46(57)
U8	17(58)	23(59)	29(60)	35(61)	41(62)	47(63)
U9	18(64)	24(65)	30(66)	36(67)	42(68)	48(69)
U10	19(70)	25(71)	31(72)	37(73)	43(74)	49(75)
U11	20(76)	26(77)	32(78)	38(79)	44(80)	50(81)
U12	21(82)	27(83)	33(84)	39(85)	45(86)	51(87)

注:表中的 C1~C6 为 6 个赤桉亲本,U7~U12 为 6 个尾叶桉亲本;16~51 以赤桉为母本、尾叶桉为父本的反交组合,52~87 以尾叶桉为母本、赤桉为父本的正交组合。

Note: C1~C6 six parents each of *E. camaldulensis*, U7~U12 six parents each of *E. urophylla*; C×U crosses including family 16~51; U×C crosses including family 52~87.

1.2 试验地概况

2007 年 4 月,试验林建于广东省江门市新会区罗坑镇罗坑林场(22°22' N, 112°52' E),海拔 45 m,罗坑距海岸线 35 km,属典型的南亚热带季风气候,年均气温 21.8℃,1 月平均温度 13.4℃,7 月平均温

度 28.3℃,最低气温 0.3℃,年均降水量 1 800 mm,年均蒸发量 1 300 mm。林地属低山丘陵且土壤流失严重的崩岗地,坡向为西南坡,坡度 5~10°。砂岩发育的砖红壤,中上部是砂质壤土,下部黏性砂壤,土壤的 pH 值为 4.04,有机质、全 N、全 P 和全 K 含量分别为 7.94、0.33、0.09、2.22 g·kg⁻¹,水解 N 含量为 19.34 mg·kg⁻¹,速效 P、K、B 含量分别为 0.55、12.37、0.14 mg·kg⁻¹。

1.3 整地及造林措施

试验地前茬为湿地松(*Pinus elliottii* Engelm),清杂后人工开挖种植穴(穴长×宽×深:50 cm×40 cm×30 cm)。株行距 2 m×3 m,每穴施桉树专用复合肥 0.5 kg(N:P:K=2:3:1)作为基肥。为消除边际效应,在试验地周围种植 2 行 DH201-2 巨细桉无性系作为保护行。

1.4 田间试验设计

田间试验采用随机完全区组设计,72 个杂种和 10 个亲本半同胞子代(对照)作处理,合计 82 个处理,每小区 5 株,6 次重复。

1.5 数据收集

9 年生时,5 株小区中选取 2 株平均木,用内径 5 mm 的生长锥沿南北向在胸高 1.3 m 处钻取木芯,共钻取木芯 984 个,测定木材基本密度(BD,g·cm⁻³)和纤维长度(FL,mm)、纤维宽度(FW,μm)及纤维长宽比(FL/FW)。

木材基本密度用排水法测定^[27]:测定饱和和水体积(W_1 ,cm⁻³)和绝干材质量(W_2 ,g),木材基本密度用绝干材质量与饱和水体积的比值表示:

$$BD = W_2/W_1 \quad (1)$$

木芯经离析后,用纤维质量分析仪(FQA-code IDA02)测定纤维长、纤维宽及纤维长宽比,测定数量 12 000 个。

1.6 统计分析 及遗传参数估算

木材基本密度和纤维特性数据用以下混合线性模型进行限制性最大似然法分析:

$$Y_{ijko} = \mu + F_i + M_j + (FM)_{ij} + B_k + e_{ijko} \quad (2)$$

式(2)中: Y_{ijko} 为*i*母本和*j*父本的子代*o*在*k*区组内的观测值, μ 为总体平均值; e_{ijko} 是区组*k*内母本*i*和父本*j*的单株*o*的随机误差;遗传方差的随机效应包括:

$$F_i \text{ 为母本 } i \text{ 的效应值, } E(F_i) = 0, \text{Var}(F_i) = \sigma_f^2;$$

$$M_j \text{ 为父本 } j \text{ 的效应值, } E(M_j) = 0, \text{Var}(M_j) = \sigma_m^2;$$

$(FM)_{ij}$ 为母本 i 和父本 j 的交互效应值, $E(FM_{ij}) = 0$, $Var(FM_{ij}) = \sigma_{fm}^2$;

B_k 为区组 k 的固定效应值, $E(B_k) = 0$, $Var(B_k) = \sigma_B^2$ 。

因无自交组合, 由公式 2 估算出的方差分量通过以下方程进一步分解^[28]:

母本效应 (σ_f^2) 和父本效应 (σ_m^2) 为加性遗传方差 (σ_A^2) 的 1/4, 计算公式如下:

$$\sigma_{Af}^2 = 4\sigma_f^2 \quad (3)$$

$$\sigma_{Am}^2 = 4\sigma_m^2 \quad (4)$$

换言之, 加性遗传方差 (σ_A^2) 是父本加性方差 (σ_{Am}^2) 和母本加性方差 (σ_{Af}^2) 之和的均值:

$$\sigma_A^2 = (\sigma_{Af}^2 + \sigma_{Am}^2) / 2 = 2(\sigma_f^2 + \sigma_m^2) \quad (5)$$

父母本互作效应 (σ_{fm}^2) 为显性方差 (σ_D^2) 的 1/4:

$$\sigma_D^2 = 4\sigma_{fm}^2 \quad (6)$$

杂种总的遗传方差 (σ_G^2) 为加性方差 (σ_A^2) 和显性方差 (σ_D^2) 之和:

$$\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 \quad (7)$$

母本的单株狭义遗传力 (h_f^2) 为:

$$h_f^2 = 4\sigma_f^2 / (\sigma_f^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{fm}^2 + \sigma_e^2) \quad (8)$$

同样, 父本的单株狭义遗传力 (h_m^2) 为:

$$h_m^2 = 4\sigma_m^2 / (\sigma_f^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{fm}^2 + \sigma_e^2) \quad (9)$$

单株狭义遗传力 (h^2) 为:

$$h^2 = 2(\sigma_f^2 + \sigma_m^2) / (\sigma_f^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{fm}^2 + \sigma_e^2) \quad (10)$$

式(8)~(10)中: σ_e^2 为机误方差。

杂种材质指标间的遗传相关系数或表型相关系数估算公式如下^[29]:

$$r_{A(xy)} = \frac{\sigma_{\alpha(xy)}}{\sqrt{\sigma_{\alpha(x)}^2 \times \sigma_{\alpha(y)}^2}} \quad (11)$$

式(11)中: $r_{A(xy)}$ 为杂种性状 x 与性状 y 的遗传相关系数或表型相关系数, $\sigma_{\alpha(x)}^2$ 为某一杂种性状 x 的加性遗传方差或表型方差, $\sigma_{\alpha(y)}^2$ 为某一杂种性状 y 的加性遗传方差或表型方差, 而 $\sigma_{\alpha(xy)}$ 为某一杂种性状 x 和性状 y 的遗传协方差或表型协方差。

此外, 还利用该公式对某一性状的正交组合及反交组合的杂种进行了正反交效应的相关 (r_H) 分析。

杂种相对于其亲本对照的中亲优势, 通过 Bison 等^[21]的方法计算:

$$V_{ij} = H_{ij} - \frac{P_i + P_j}{2} \quad (12)$$

式(12)中: V_{ij} 为亲本 i 和亲本 j 控制授粉杂种超过双亲平均值的数值, H_{ij} 为亲本 i 和亲本 j 控制授粉杂种的平均表型值, P_i 和 P_j 分别为亲本 i 和亲本 j 的自由授粉半同胞子代(对照)的平均表型值。

杂种和对照的木材基本密度和纤维特性的遗传参数及性状间的相关, 采用 ASReml-R4 软件进行分析 (VSN International, Hemel Hempstead, UK)。

2 结果与分析

2.1 杂种材质指标的方差分析

方差分析结果(表 2)表明: 在 9 年生时, 正反交杂种子代的木材基本密度、纤维长、纤维宽和纤维长宽比差异显著 ($P < 0.05$), 且纤维长和纤维长宽比在区组间也存在显著差异 ($P < 0.05$)。表明尾叶桉、赤桉进行种间杂交, 杂种间的木材基本密度和纤维特性指标存在较大差异。

表 2 9 年生尾叶桉与赤桉正反析因交配杂种 F1 及对照材质方差分析

Table 2 Variance analysis of reciprocal crosses F₁ hybrids of *E. urophylla* and *E. camaldulensis* for BD and fibre properties at age 9 years

方差来源 Source	自由度 DF	木材基本密度 BD		纤维长 FL		纤维宽 FW		纤维长宽比 FL/FW	
		F	P	F	P	F	P	F	P
组合 Hybrid	71	2.66	<0.000 1	1.80	0.000 2	6.60	<0.000 1	2.09	<0.000 1
区组 Block	5	1.12	0.350 3	2.85	0.015 2	1.70	0.133 8	1.86	0.010 2
组合 × 区组 H × B	311	1.04	0.348 2	1.61	<0.000 1	1.10	0.180 8	1.77	<0.000 1

2.2 杂种及对照材质指标的差异表现

对 4 个材质指标进行最佳线性无偏估计 (BLUP), 按平均值加或减一个标准差及选择强度 20% 为选择标准, 筛选出 15 个最优的杂种及其组合 (表 3)。前 15 个杂种中, 对照在 BD 指标无一入选,

FL 有 3 个 (U7、C4、C2) 入选, FW 有 4 个 (C4、U7、C3、C1) 入选, 而 FL/FW 仅有 1 个 (U7) 入选。结果表明: 杂种的木材基本密度表现优于对照 (自由授粉), 其纤维特性与对照的差异不显著。

表 3 还反映出尾叶桉与赤桉在不同材质指标上

存在正反交效应差异。就 BD、FL、FW 和 FL/FW 而言,前 15 个杂种中,来自 $U \times C$ 正交组合的杂种分别有 6、7、10、6 个,而来自 $C \times U$ 反交组合的杂种分别有 9、5、1、8 个。以赤桉为母本尾叶桉为父本反交

组合的杂种,其木材基本密度优于以尾叶桉为母本赤桉为父本的正交组合杂种;而正交组合杂种的纤维特性优于反交组合杂种。

表 3 9 年生时尾叶桉、赤桉正反析因交配杂种 F_1 及对照材质性状 15 个最优的杂种及组合
Table 3 BLUP deviations for 15 highest-ranked F_1 hybrid of *E. urophylla* and *E. camaldulensis* and their parents as control for BD and fibre properties at age 9 years

排名 Rank	组合 Cross	木材基本密度 BD	组合 Cross	纤维长 FL	组合 Cross	纤维宽 FW	组合 Cross	纤维长宽比 FL/FW
1	C4 × U11	0.051	C6 × U9	0.030	U12 × C1	2.384	C4 × U12	1.244
2	C3 × U8	0.047	U10 × C4	0.029	U10 × C6	1.801	C6 × U9	0.952
3	C4 × U9	0.044	C4 × U12	0.026	C4	1.727	C2 × U10	0.582
4	C6 × U10	0.042	U7	0.018	U12 × C3	1.445	U10 × C4	0.552
5	C4 × U12	0.034	U11 × C2	0.016	U7	1.354	U10 × C5	0.538
6	C6 × U11	0.032	C5 × U10	0.014	U12 × C6	1.255	C5 × U10	0.498
7	U11 × C4	0.031	C4	0.013	C5 × U12	1.247	U11 × C2	0.443
8	U7 × C4	0.027	U12 × C1	0.012	U11 × C5	1.240	C6 × U10	0.411
9	C4 × U10	0.025	C2 × U10	0.011	C3	1.152	U9 × C6	0.396
10	U10 × C5	0.024	U12 × C2	0.011	U12 × C2	1.052	C4 × U7	0.307
11	U10 × C2	0.022	U9 × C6	0.011	U10 × C4	1.039	U7 × C1	0.297
12	C2 × U12	0.019	C2	0.010	U11 × C3	1.027	U7	0.285
13	U8 × C2	0.018	U10 × C5	0.009	U12 × C5	0.997	C2 × U12	0.251
14	C1 × U11	0.018	C4 × U7	0.008	C1	0.868	C4 × U9	0.250
15	U10 × C1	0.015	U7 × C1	0.008	U9 × C1	0.727	U7 × C2	0.222

以双亲表型均值为基准,估算了种间杂种的中亲优势,表 4 表明:9 年生时,杂种的木材基本密度表现出正向杂种优势,尤其是反交组合的超亲优势较明显。正交和反交组合的杂种分别比双亲均值增加了 0.034 和 0.042 $g \cdot cm^{-3}$, 优于双亲的比例达 88% 和 100%。尽管杂种的纤维长、宽的中亲优势值为负值,

但正交、反交杂种纤维长宽比的中亲优势值为正值,分别为 0.268 和 0.597 且优于双亲的比例分别为 44% 和 60%。进一步表明尾叶桉正交、反交组合杂种的纤维形态获得显著改良,有利于纸品与纸张质量的提升。

表 4 9 年生时尾叶桉、赤桉正反交组合杂种材质指标的中亲优势及优势组合的百分比
Table 4 The percentage of dominant combination calculated by mid-parent heterosis of reciprocal crossing F_1 hybrids of *E. urophylla* and *E. camaldulensis* for BD and fibre properties at 9 years

性状 Trait	中亲优势 V_{ij}			优势组合百分比 Percentage of the dominant combinations/%		
	所有组合 All	正交组合 $U \times C$	反交组合 $C \times U$	所有组合 All	正交组合 $U \times C$	反交组合 $C \times U$
木材基本密度 BD/($g \cdot cm^{-3}$)	0.038	0.034	0.042	99.0	88.0	100.0
纤维长 FL/mm	-0.053	-0.052	-0.055	22.0	32.0	12.0
纤维宽 FW/ μm	-1.643	-1.495	-1.792	2.0	4.0	0.0
纤维长宽比 FL/FW	0.433	0.268	0.597	52.0	44.0	60.0

2.3 材质指标的遗传方差分量及遗传力对比

9 年生时正交和反交组合杂种 4 个材质指标的遗传方差分量、遗传变异系数及遗传力(表 5)表明:在正交组合中,杂种的木材基本密度、纤维长和纤维长宽比母本加性方差(σ_{Af}^2) 低于父本加性方差(σ_{Am}^2),而纤维宽母本加性方差(σ_{Af}^2) 高于父本加性方差(σ_{Am}^2);在反交组合中,杂种 4 个材质指标母本

加性方差(σ_{Af}^2)均高于父本加性方差(σ_{Am}^2)。因试验是单点试验,未能消除环境互作效应,遗传方差分量存在偏高的可能。

9 年生时,正交组合杂种的木材基本密度、纤维长和纤维宽显性方差(σ_D^2) 高于加性方差(σ_A^2);而反交组合杂种的木材基本密度和纤维宽显性方差也高于加性方差,但纤维长和纤维长宽比显性方差低于

加性方差;而木材基本密度和纤维宽的环境方差和遗传方差差异不大,说明木材基本密度和纤维宽受环境影响较小。

所有组合杂种的木材基本密度和纤维形态指标的遗传变异系数差异与加性遗传方差分量差异相似:正交组合杂种的木材基本密度、纤维长和纤维长宽比,母本加性遗传变异系数(CV_{Af})均低于父本加性遗传变异系数(CV_{Am});而反交组合杂种母本加性遗传变异系数(CV_{Af})高于父本加性遗传变异系数(CV_{Am})。正交组合杂种的木材基本密度、纤维长和纤维宽的加性遗传变异系数(CV_A)均小于显性遗传变异系数(CV_D);而反交组合杂种的木材基本密度

和纤维宽的加性遗传变异系数(CV_A)均小于显性遗传变异系数(CV_D),纤维长和纤维长宽比的加性遗传变异系数(CV_A)均大于显性遗传变异系数(CV_D)。

杂种 4 个材质性状指标,正交组合单株遗传力为 0.422~0.038,反交组合的为 0.103~0.006,单株遗传力估算值均偏低,为中度至低度遗传控制,表明杂种木材基本密度、纤维长和纤维长宽比在正交组合中的母本遗传力(h_f^2)均低于父本遗传力(h_m^2),呈现 $h_m^2 > h^2 > h_f^2$ 的趋势;而反交组合中杂种材质指标母本遗传力(h_f^2)均高于父本单株遗传力(h_m^2),呈现 $h_f^2 > h^2 > h_m^2$ 的趋势。

表 5 9 年生尾叶桉、赤桉正反析因交配杂种 F₁ 代材质指标的方差分量、遗传变异系数及遗传力

Table 5 Components and coefficients of genetic variance, and heritability of reciprocal crossing F₁ hybrids of *E. urophylla* and *E. camaldulensis* for BD and fibre properties at age 9 years

分量 Component	正交 U × C				反交 C × U			
	木材基本密度 BD	纤维长 FL	纤维宽 FW	纤维长宽比 FL/FW	木材基本密度 BD	纤维长 FL	纤维宽 FW	纤维长宽比 FL/FW
	母本加性遗传方差 σ_{Af}^2	5 000 (5 000)b	6 000 (14 000)b	1.718 (1.361)	2.108 (3.444)	0.001 (0.001)	3 000 (20 000)b	0.162 (0.275)
父本加性遗传方差 σ_{Am}^2	6 000 (6 000)b	7 000 (15 000)b	0.120 (0.367)	4.040 (4.480)	0.014 (0.001)b	0.090 (0.009)b	5.240 (0.508)b	248 (24.40)b
加性遗传方差 σ_A^2	5 000 (7 000)b	0.001 (0.001)	0.919 (0.864)	3.074 (3.962)	4 000 (4 000)b	1 000 (9 000)b	0.081 (0.137)	1.824 (3.820)
显性遗传方差 σ_D^2	7 000 (6 000)b	0.003 (0.003)	2.017 (0.744)	1.656 (5.280)	0.001 (0.001)	0.464 (0.046)b	0.928 (0.404)	1 544 (152)b
显性/加性方差比 σ_D^2/σ_A^2	1.356 (1.095)	4.348 (1.792)	2.196 (0.862)	0.539 (1.333)	3.202 (1.688)	3 391.7 (48.2)b	11.429 (2.940)	846.49 (39.79)b
遗传方差 σ_C^2	0.001 (0.001)	0.004 (0.004)	2.936 (1.608)	4.730 (9.242)	0.002 (0.001)	1 000 (9 000)b	1.009 (0.541)	1.824 (3.820)
环境方差 σ_E^2	0.004 (0.000)	0.017 (0.001)	1.214 (0.119)	43.200 (3.500)	0.003 (0.000)	0.022 (0.002)	1.300 (0.125)	61.200 (6.030)
母本加性遗传变异系 CV_{Af}	4.000 (4.209)	3.400 (5.205)	6.656 (5.925)	3.889 (4.971)	4.940 (4.926)	2.266 (5.959)	2.120 (2.758)	4.978 (7.204)
父本加性遗传变异系 CV_{Am}	4.394 (4.439)	3.666 (5.263)	1.756 (3.076)	5.384 (5.670)	0.006 (0.002)	0.013 (0.004)	0.004 (0.001)	0.013 (0.004)
加性遗传变异系数 CV_A	4.202 (4.326)	3.535 (5.234)	4.868 (4.721)	4.697 (5.332)	3.493 (3.483)	1.602 (4.213)	1.499 (1.950)	3.520 (5.094)
显性遗传变异系数 CV_D	4.892 (4.527)	7.372 (7.006)	7.213 (4.382)	3.447 (6.155)	6.251 (4.526)	0.030 (0.009)	5.067 (3.344)	0.032 (0.010)
母本单株遗传力 h_f^2	0.120 (0.131)	0.035 (0.081)	0.789 (0.512)	0.047 (0.076)	0.205 (0.196)	0.012 (0.085)	0.103 (0.173)	0.059 (0.121)
父本单株遗传力 h_m^2	0.146 (0.144)	0.040 (0.083)	0.055 (0.168)	0.089 (0.098)	3.510 (0.220)b	4.040 (0.086)b	3.340 (0.237)b	3.99 (0.123)b
单株遗传力 h^2	0.133 (0.096)	0.038 (0.061)	0.422 (0.266)	0.068 (0.063)	0.103 (0.098)	0.006 (0.043)	0.052 (0.086)	0.029 (0.061)

注: 括号里为标准差 SE 值; b: 数值 $\times 10^{-7}$ 。

Note: SE values in brackets; b: Values $\times 10^{-7}$.

2.4 杂种的材质性状遗传相关和表型相关分析

杂种材质性状的遗传相关系数(表 6 下三角)表

明:木材基本密度与纤维宽呈极显著负相关,与纤维长呈不显著负相关,与纤维长宽比呈显著正相关,表

明杂种的木材基本密度和纤维宽、纤维长宽比存在相关,说明纤维长和纤维宽具有相似的遗传基础。相向改良的潜力;而纤维长与纤维宽之间呈显著正

表6 9年生时尾叶桉与赤桉正反析因交配杂种 F₁ 材质指标间遗传及表型相关

Table 6 Genetic and phenotypic correlations of reciprocal crossing F₁ hybrids of *E. urophylla* and *E. camaldulensis* between BD and fibre properties at age 9 years

性状 Trait	木材基本密度 BD	纤维长 FL	纤维宽 FW	纤维长宽比 FL/FW
木材基本密度 BD		0.986(0.001)***	0.559(0.015)***	0.121(0.003)***
纤维长 FL	-0.069(0.303)ns		0.568(0.014)***	0.128(0.006)***
纤维宽 FW	-0.766(0.097)***	0.575(0.263)*		0.005(0.023)ns
纤维长宽比 FL/FW	0.838(0.256)***	0.998(0.744)ns	-0.702(0.221)***	

注:下三角为遗传相关,上三角为表型相关;括号内为标准差 SE 值;***表示显著水平为 0.001, **表示显著水平为 0.01, *表示显著水平为 0.05, ns 表示不显著。

Note: The lower triangle is genetic correlation, the upper triangle is phenotypic correlation; SE value in bracket; ***: $P < 0.001$ level of significance, **: $P < 0.01$ level of significance, *: $P < 0.05$ level of significance, ns: not significant.

材质性状指标间表型相关系数(表6上三角)表明:除纤维宽与纤维长宽比呈不显著正相关外,其余性状之间均呈极显著正相关。

4个材质指标正交组合和对应的反交组合杂种之间遗传相关系数($U_{i...n} \times C_{j...n}$ 和 $C_{j...n} \times U_{i...n}$ 之间的相关系数)(表7)表明:正交组合杂种和对应的反

交组合杂种间的木材基本密度和纤维宽呈不显著正相关,而纤维长和纤维长宽比间呈显著正相关,进一步表明纤维长和纤维长宽比的正反交效应不明显,而木材基本密度和纤维宽的正反交效应具有一定的差异。

表7 9年生时尾叶桉与赤桉杂种 F₁ 代材质指标的正交组合杂种及反交组合杂种的遗传相关

Table 7 Genetic correlations among paired reciprocal crossing F₁ hybrids of *E. urophylla* and *E. camaldulensis* for BD and fibre properties at age 9 years

性状 Trait	正交-反交木材基本密度 BD-RBD	正交-反交纤维长 FL-RFL	正交-反交纤维宽 FW-RFW	正交-反交纤维长宽比 FL/FW-RFL/FW
相关系数 r_H	0.396(0.255)	0.937(0.696)*	0.025(0.225)	0.951(0.604)*

注:括号里为标准差 SE 值, *表示显著水平为 0.05。

Note: SE value in bracket; *: $P < 0.05$ level of significance.

3 讨论

3.1 杂种优势

本研究中,尾赤桉杂种的木材基本密度显著优于尾叶桉亲本自由授粉子代,该结果有异于前人对尾叶桉与巨桉杂种子代及其亲本自由授粉子代的木材基本密度一致的研究结果^[21,30],这可能与选配亲本材料遗传背景不同有关;而纤维长、纤维宽和纤维长宽比的表现与对照差异不显著。这说明尾叶桉与赤桉种间杂种木材基本密度具有显著的杂种优势,意味着木材基本密度具有改良潜力。尾叶桉与赤桉正反交杂种 F₁ 代材质指标的杂种优势因性状指标不同而异,木材基本密度表现出正向杂种优势,尤其是反交组合更明显;而纤维长和纤维宽杂种优势均为负值,因纤维宽为负向选择指标,因此,木材基本密度和纤维宽通过种间杂交,均具有正向杂交改良成效和巨大的潜力。

3.2 正反交效应

木材基本密度以赤桉为母本、尾叶桉为父本的反交组合杂种优于以尾叶桉为母本、赤桉为父本的正交组合杂种;因纤维宽为负向选择指标,因而也表现出反交组合杂种优于正交组合杂种的趋势;杂种纤维长和纤维长宽比正反交效应不明显,正交组合和反交组合杂种间的相关分析也进一步证实了这一结果。本研究的正反交效应可能与选配亲本树种生物学特性有关,赤桉木材基本密度比尾叶桉的大,而尾叶桉纤维长度又大于赤桉^[31],因而,以赤桉为母本时,反交组合杂种木材基本密度大于正交组合杂种,而以尾叶桉为母本时,纤维长度表现出正交组合杂种大于反交组合杂种的趋势。正反交效应可能还与亲本改良世代的进展有关。

3.3 遗传力及母本效应

正反交组合杂种木材基本密度的单株遗传力分别为 0.133、0.103,而纤维特性指标的单株遗传力为

0.422 ~ 0.006, 为中度至低度遗传控制^[13-14]。Volker 等^[22]对亮蓝桉杂交的研究结果显示, 杂种的木材基本密度遗传力为0.20, 而 Varghese 等^[32]对赤桉天然种源及其无性系研究发现, 木材基本密度的遗传力为0.16 ~ 0.20, Hein 等^[33]对尾叶桉的研究中, 木材基本密度遗传力为0.61。

3.4 显性效应大于加性效应

就材质指标来说, 加性方差和显性方差比值在不同研究中结果不一^[19-20, 22], 目前还没有一致的结论, 显性方差与加性方差之比因树种、树龄和性状不同而异。前人研究木材基本密度结果表明, 显性方差与加性方差之比均小于1, 认为加性方差(σ_A^2)是遗传方差的主要贡献者。如 Costa e Silva 等^[20]对75个4年生蓝桉全同胞家系和36个亲本子代的研究发现, 显性方差与加性方差之比近似于0; Volker 等^[22]对6年生的蓝桉、亮果桉及其二者杂交种64个全同胞家系的研究结果发现, 该比值分别为0.00 ~ 0.23、0.93、0.00; Hardner 等^[19]对9年生亮果桉15个全同胞家系研究结果发现, 该比值为0.1。本研究与前人研究结果有差异, 在正反交组合杂种中, 木材基本密度、纤维宽呈显性方差大于加性方差的趋势, 表明尾叶桉与赤桉采取杂交育种并对杂种进行优良基因型(优树)的选择和无性利用, 有望获得并实现2个材质指标较高的遗传增益和现实增益。

4 结论

尾叶桉与赤桉正反析因交配杂种 F_1 材质指标的遗传分析表明: 杂种木材基本密度以赤桉为母本、尾叶桉为父本的反交组合优于以尾叶桉为母本、赤桉为父本正交组合的杂种; 纤维特性指标以尾叶桉为母本、赤桉为父本的正交组合杂种优于以赤桉为母本、尾叶桉为父本的反交组合杂种。杂种木材基本密度、纤维宽的显性效应大于加性效应, 而纤维长宽比却是加性效应大于显性效应, 同时, 杂种的木材基本密度和纤维宽受环境影响较小。研究结果进一步表明, 将材质指标作为桉树杂交育种改良重要经济性状时, 需要关注交配设计的正反交效应, 筛选适宜的亲本材料和交配设计方式。

参考文献:

[1] Wu S J, Xu J M, Li G Y, et al. Genotypic variation in wood properties and growth traits of *Eucalyptus* hybrid clones in southern China [J]. New Forests, 2011, 42(1): 35-50.
[2] Kien N D, Jansson G, Harwood C, et al. Genetic variation in wood

density and pilodyn penetration and their relationships with growth, stem straightness and branch size for *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake in Northern Vietnam [J]. New Zealand Journal of Forestry Science, 2008, 38(1): 160-179.
[3] Wu S J, Xu J M, Li G Y, et al. Age trends and correlations of growth and wood properties in clone of *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* in Guangdong, China [J]. Journal of Forestry Research, 2012, 23(3): 467-472.
[4] Arnold R J, Xie Y J, Midgley S J, et al. Emergence and rise of eucalypt veneer production in China [J]. Int For Rev, 2013, 15(1): 33-47.
[5] 谢耀坚. 真实的桉树 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2015: 1-36.
[6] Wang G, Yang M. Traits for indirect selection of wind-firmness in *E. grandis*, *E. urophylla* and hybrid clones [C] // Dieters M, Matheson A, Nikles D, et al. Proceedings of the QFRI-IUFRO conference tree improvement for sustainable tropical forestry, vol 1, 27 Oct-1 Nov, Caloundra, Queensland, Australia. Queensland Forestry Research Institute, Gympie, 1996: 173-177.
[7] Gan S M, Li M, Li F G, et al. Genetic analysis of growth and susceptibility to bacterial wilt (*Ralstonia solanacearum*) in *Eucalyptus* by interspecific factorial crossing [J]. Silvae Genet, 2004, 53(5-6): 254-258.
[8] Hodge G R, Dvorak W S. Provenance variation and within-provenance genetic parameters in *Eucalyptus urophylla* across 125 test sites in Brazil, Colombia, Mexico, South Africa and Venezuela [J]. Tree Genet Genome, 2015, 11(3): 57.
[9] 祁述雄. 中国桉树 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2002: 1-56.
[10] 罗建中. 桉树杂种无性系纸浆材性状的遗传与环境效应研究 [D]. 南京: 南京林业大学, 2012.
[11] 鲍甫成, 江泽慧. 中国主要人工林树种木材性质 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1998: 419-423.
[12] Downes G M, Hudson I L, Raymond C A, et al. Sampling plantation eucalypts for wood and fiber properties [C]. CSIRO publishing, 1997: 91.
[13] Raymond Carolyn A. Genetics of *Eucalyptus* wood properties [J]. Annals of Forest Science, 2002, 59(5-6): 525-531.
[14] 罗建中, Arnold R, 项东云, 等. 邓恩枝生长、木材密度和树皮厚度的遗传变异研究 [J]. 林业科学研究, 2009, 22(6): 758-764.
[15] Anoop E V, Rajasugunasekar D, Neetha P, et al. Inter-clonal variation in wood properties of selected clones of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh [J]. J Indian Acad Wood Sci, 2012, 9(1): 46-52.
[16] Hung T D, Brawner J T, Meder R, et al. Estimates of genetic parameters for growth and wood properties in *Eucalyptus pellita* F. Muell. to support tree breeding in Vietnam [J]. Annals of Forest Science, 2015, 72(2): 205-217.
[17] Stackpole D J, Vaillancourt R E, Aguiar de M, et al. Age trends in genetic parameters for growth and wood density in *Eucalyptus globulus* [J]. Tree Genet Genome, 2010, 6(2): 179-193.
[18] Costa e Silva J, Borralho N M G, Araújo J A, et al. Genetic parameters for growth, wood density and pulp yield in *Eucalyptus globulus* [J]. Tree Genet Genome, 2009, 5(2): 291-305.

- [19] Hardner C, Tibbits W. Inbreeding depression for growth, wood and fecundity traits in *Eucalyptus nitens*[J]. For Genet, 1998, 5(1): 11-20.
- [20] Costa de Silva J, Borralho N M G, Potts B M. Additive and non-additive genetic parameters from clonally replicated and seedling progenies of *Eucalyptus globulus*[J]. Theor Appl Genet, 2004, 108(6): 1113-1119.
- [21] Bison O, Ramalho M A P, Resende D S P, et al. Comparison between open pollinated progenies and hybrids performance in *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus urophylla*[J]. Silvae Genet, 2006, 55(4-5): 192-196.
- [22] Volker P W, Potts B M, Borralho N M G. Genetic parameters of intra- and inter-specific hybrids of *Eucalyptus globulus* and *E. nitens*[J]. Tree Genet Genome, 2008, 4(3): 445-460.
- [23] Bouvet J M, Saya A, Vigneron P H. Trends in additive, dominance and environmental effects with age for growth traits in *Eucalyptus* hybrid populations[J]. Euphytica, 2009, 165(1): 35-54.
- [24] Madhibha T, Murepa R, Musokonyi C, et al. Genetic parameter estimates for interspecific *Eucalyptus* hybrids and implications for hybrid breeding strategy[J]. New Forests, 2013, 44(1): 63-84.
- [25] 陆钊华. 尾叶桉种内种间交配遗传分析及 F₁ 代选择研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2009.
- [26] Retief C L, Stanger T K. Genetic parameters of pure and hybrid populations of *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus urophylla* and implications for hybrid breeding strategy[J]. Southern Forests, 2009, 71(2): 133-140.
- [27] 徐有明, 江泽慧, 李丽霞, 等. 火炬松不同种源纸浆材材性的变异[J]. 林业科学, 2008, 44(8): 82-89.
- [28] Becker W A. Manual of quantitative genetics, 4th edn[M]. Pullman: Academic Enterprises, 1984.
- [29] Bian L M, Shi J S, Zheng R H, et al. Genetic parameters and genotype-environment interactions of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) in Fujian Province[J]. Can J For Res, 2014, 44(6): 582-592.
- [30] Assis T F D. Production and use of *Eucalyptus* hybrids for industrial purposes[C]. Hybrid Breeding and Genetics of Forest Trees. Noosa, QFRI, Australia, 2000: 63-74.
- [31] 柴修武, 王豁然, 方玉霖, 等. 四种桉树不同种源木材基本密度和纤维长度变异研究[J]. 林业科学研究, 1993, 6(4): 397-402.
- [32] Varghese M, Harwood C E, Bush D J, et al. Growth and wood properties of natural provenances, local seed sources and clones of *Eucalyptus camaldulensis* in southern India: implications for breeding and deployment[J]. New Forests, 2017, 48(1): 1-16.
- [33] Hein P R G, Bouvet J M, Mandrou E, et al. Age trends of microfibril angle inheritance and their genetic and environmental correlations with growth, density and chemical properties in *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake wood[J]. Annals of Forest Science, 2012, 69(6): 681-691.

(责任编辑:徐玉秀)