

DOI:10.12171/j.1000-1522.20190456

4年生火炬松半同胞家系生长和分枝性状遗传评估

蒋开彬 杜澄举 李赛楠 黄少伟 刘天颐

(广东省森林植物种质创新与利用重点实验室, 华南农业大学林学与风景园林院, 广东 广州 510642)

摘要:【目的】准确地对火炬松子代测定林进行遗传评估, 以提高育种选择效率和遗传增益, 并为育种群体和繁殖群体确定入选材料。【方法】以火炬松 53 个半同胞家系的 1 800 多个单株为研究对象, 应用 R 和 ASReml 软件对树高、胸径和材积等性状进行遗传评估。根据育种值排名选择入选家系或个体, 预测遗传增益。【结果】火炬松树高、胸径、材积、枝条数、枝条平均直径和枝条平均角在家系间存在显著差异, 具有较大的选择潜力。树高、胸径、材积和枝条平均直径之间均呈遗传正相关, 单株遗传力范围为 $(0.1189 \pm 0.0383) \sim (0.3084 \pm 0.0532)$ 。枝条平均直径与枝条数之间呈遗传负相关, 单株遗传力分别为 (0.0958 ± 0.0357) 和 (0.0370 ± 0.0278) 。根据材积育种值, 将前 10 名母本的子代作为入选群体, 预测遗传增益为 4.63%~5.10%。而根据材积育种值大小, 将前 10 名个体作为入选群体, 预测遗传增益达 43.96%~48.43%。【结论】选出的优良家系与个体可作为下一代育种群体的候选材料。材积育种值前 10 的个体预测遗传增益高, 可入选核心育种群体。

关键词: 遗传评估; 遗传力; 育种值; 遗传增益; 火炬松

中图分类号: S791.255 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2020)09-0001-10

引文格式: 蒋开彬, 杜澄举, 李赛楠, 等. 4 年生火炬松半同胞家系生长和分枝性状遗传评估 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(9): 1-10. Jiang Kaibin, Du Chengju, Li Sainan, et al. Genetic evaluation on growth and branching traits of 4-year-old half-sib families of loblolly pine [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(9): 1-10.

Genetic evaluation on growth and branching traits of 4-year-old half-sib families of loblolly pine

Jiang Kaibin Du Chengju Li Sainan Huang Shaowei Liu Tianyi

(Guangdong Key Laboratory for Innovative Development and Utilization of Forest Plant Germplasm, College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, Guangdong, China)

Abstract: [Objective] Accurate genetic evaluation of loblolly pine progeny test plantation was conducted to improve the efficiency of breeding selection and genetic gain, and to determine the selected individuals for breeding population and reproduction population. [Method] More than 1 800 individuals from 53 half-sibling families of loblolly pine were selected as the objects for genetic evaluation using the R and ASReml software. The genetic gain was predicted based on family breeding value or individual breeding value. [Result] There were significant genetic differences in height, DBH, volume, number of branches, mean diameter of branches and mean angle of branches among family lines of the torch pine, which showed great potential for selection. There was a positive genetic correlation among these traits (tree height, DBH, volume and mean diameter of branches), and the individual heritability was ranged from (0.1189 ± 0.0383) to (0.3084 ± 0.0532) . There was a negative genetic correlation between the mean diameter of branches and the number of branches, and the individual heritability was (0.0316 ± 0.0272) and (0.0958 ± 0.0357) ,

收稿日期: 2019-12-09 修回日期: 2020-04-25

基金项目: 国家重点研发计划子课题(2017YFD0600502-3), 国家自然科学基金项目(31570654)。

第一作者: 蒋开彬。主要研究方向: 林木遗传育种。Email: jkb376527922@163.com 地址: 510642 广东省广州市天河区五山路 483 号华南农业大学林学与风景园林学院。

责任作者: 刘天颐, 博士, 副教授。主要研究方向: 林木遗传育种。Email: tianyiliu@scau.edu.cn 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

respectively. According to the family breeding value of volume, the offsprings of the top 10 female parents were selected as the selected population, and the predicted genetic gain was 4.63%–5.10%. However, the genetic gain was predicted to be 43.96%–48.43% based on the top 10 individuals, which were selected according to the breeding value of volume. [Conclusion] The superior families and individuals can be used as candidate materials for the next generation breeding population. The top 10 individuals of volume breeding value have higher predicted genetic gain and could be afforested by asexual propagation.

Key words: genetic evaluation; heritability; breeding value; genetic gain; loblolly pine

火炬松(*Pinus taeda*)原产美国东南部,为美国南方松中最重要的速生针叶用材树种。它生长迅速,适应性广,容易育苗造林,能作为生产用材及纸浆材^[1]。火炬松已经成功引种到我国南方多数省份^[2],成为我国亚热带地区低海拔山丘营造丰产林的重要树种^[3]。目前,我国火炬松遗传改良正值从第二代到第三代过渡时期,面临着如何提高选择效率、获得稳定遗传增益的问题^[4]。同时,对子代测定林的遗传评估直接关系到育种群体与繁殖群体候选材料的选择,直接影响到短期育种效果和高世代育种。

林木遗传测定与遗传评估研究历来受到林木育种工作者的重视,精确的、系统的林木遗传测定与遗传评估可有效地缩短育种周期,提高育种效率^[5]。ASReml是为线性混合模型分析开发的综合软件,它利用平均信息和稀疏矩阵算法求解线性混合模型方程^[6]。该软件专门用于海量数据的混合线性模型,运算速度比SAS、SPSS及其他统计软件快得多,被公认为遗传评估的先锋软件^[7]。最佳线性无偏估计(best linear unbiased prediction, BLUP)法不仅剔除环境的固定效应,剥离非加性遗传效应,准确估计育种值,并且能对不平衡数据进行分析^[8]。ASReml可以充分利用有关联的群体和个体间的亲缘关系信息来准确预测育种值,采用BLUP方法和谱系信息,能够预测母本育种值和个体的育种值,基于个体育种值的前向选择将提高遗传改良进程中的选择效率和遗传增益。

因此,本研究利用R软件和ASReml软件,对火炬松4年生半同胞试验林进行较为系统的遗传评估,有利于准确地评价试验材料,提高选择效率和遗传增益,更好地为育种和生产服务。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于广东省英德市林业科学研究所下属林地(24°15'N, 113°25'E)。林地距广东省英德市区约50 km,属亚热带季风气候,气候温和,雨量充沛,年均气温20.7℃,绝对最高气温38.9℃,最低气温-3.6℃,年积温6 000℃,年降水量1 918 mm。土壤

呈酸性,pH值5.2~6.7之间,为中粘红壤。

1.2 试验材料

试验材料为英德市1.5代火炬松种子园建园家系自由授粉的子代,2015年春造林,共有53个家系,采用随机完全区组设计,设8次重复,5株行式小区,株行距3 m×3 m。

1.3 试验方法

2018年秋对试验林进行调查,测定树高(H)、胸径(DBH)、一年轮枝数(NUMB)、分枝粗和分枝角等性状。确定2016—2017年一年的轮生枝条,用游标卡尺测量分枝离树干5 cm处的直径,取均值作为分枝平均直径(MD),用量角器测量分枝与树干的夹角并取均值作为枝条平均角(MA)。以单株树高及胸径计算单株材积,采用经验公式计算材积(V_s): $V_s = 0.375 \times H \times D^2 / 10\,000$ ^[9]。缺株按缺失数据处理。应用软件R对各性状进行方差分析、Duncan多重比较、相关分析和数据可视化分析^[10]。

应用软件ASReml,计算各性状的表型相关和遗传相关系数,采用家系模型和单株模型计算各性状的单株遗传力,采用BLUP方法计算家系育种值和个体育种值。家系线性模型和个体线性模型:

亲本模型:

$$y_{ijk} = \mu + B_i + F_j + BF_{ij} + BP_{(ik)} + e_{ijk} \quad (1)$$

个体模型:

$$y_{ijk} = \mu + B_i + T_{ijk} + BP_{(ik)} + e_{ijk} \quad (2)$$

式中: y_{ijk} 为性状在第*i*区组、第*j*家系、第*k*株的观测值, μ 为性状总体平均值; B_i 为区组效应, F_j 为家系效应, BF_{ij} 为区组与家系的交互效应, $BP_{(ik)}$ 为区组内的小区效应, T_{ijk} 为加性遗传效应, e_{ijk} 为随机误差。

Pearson相关公式:

$$r = \frac{\sum (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum (x_i - \bar{x})^2 \sum (y_i - \bar{y})^2}} \quad (3)$$

式中: r 为Pearson相关系数, x_i 和 y_i 为两个变量, \bar{x} 和 \bar{y} 为两变量的均值。

表型相关公式:

$$r_p = \frac{\text{COV}_{G1G2} + \text{COV}_{R1R2}}{\sqrt{(\sigma_{G1}^2 + \sigma_{R1}^2)(\sigma_{G2}^2 + \sigma_{R2}^2)}} \quad (4)$$

式中: r_p 为性状 1、2 的表型相关系数, COV_{G1G2} 为性状 1、2 的加性协方差, COV_{R1R2} 表示两性状间的残差协方差, σ_{G1}^2 和 σ_{G2}^2 表示两性状的加性方差, σ_{R1}^2 和 σ_{R2}^2 分别表示两性状的残差方差。

遗传相关公式:

$$r_G = \frac{\text{COV}_{G1G2}}{\sqrt{\sigma_{G1}^2 \sigma_{G2}^2}} \quad (5)$$

式中: r_G 为性状 1、2 的遗传相关系数。

遗传增益公式:

$$\Delta G = \frac{S}{\bar{x}} \cdot h^2 \quad (6)$$

式中: ΔG 、 S 、 \bar{x} 和 h^2 分别代表每个性状指标的遗传增益、选择差、平均值和遗传力。

变异系数公式:

$$\text{CV} = \frac{\text{SD}}{\bar{x}} \times 100\% \quad (7)$$

式中: SD 为标准差, \bar{x} 为平均值。

家系平均(狭义)遗传力公式:

$$h_F^2 = \frac{\sigma_F^2}{\frac{\sigma_E^2}{nb} + \frac{\sigma_{FB}^2}{b} + \sigma_F^2} \quad (8)$$

单株遗传力公式:

$$h_s^2 = \frac{4\sigma_F^2}{\sigma_E^2 + \sigma_{FB}^2 + \sigma_F^2} \quad (9)$$

式中: h_s^2 为单株遗传力, h_F^2 为家系遗传力; σ_F^2 为家系方差成分, σ_E^2 为误差方差成分, σ_{FB}^2 为家系 × 区组方差成分, n 为家系内单株数, b 为家系数。

2 结果与分析

2.1 火炬松试验林 6 个性状的数据特征

对 4 年生的火炬松子代林的 6 个性状数据进行

统计描述分析, 结果如表 1 所示。从表 1 中可知 4 年生试验林中, 树高(H)平均值为(5.220 1 ± 0.161 0)m, 方差为 0.485 7, 标准差为 0.696 9m, 变异系数为 13.35%; 胸径(DBH)的平均值为(10.329 5 ± 0.037 5)cm, 变异系数为 15.75%; 材积(V)的平均值为(0.021 7 ± 0.000 2)m³, 变异系数为 37.16%; 一年的轮生枝条数(NUMB)平均值为(9.425 9 ± 0.063 5)个, 变异系数为 29.22%; 枝条平均直径(MD)的平均值为(24.658 4 ± 0.158 3)mm, 变异系数为 27.86%; 枝条平均角(MA)的平均值为(64.491 8 ± 0.198 2)°。在 6 个性状中, 遗传变异系数排序为: 材积 > 枝条数 > 枝条平均直径 > 胸径 > 树高 > 枝条平均角, 这表明材积可能具有更丰富的遗传变异性。

对火炬松 4 年生子代林的 6 个性状的数据进行正态性检验, 其正态性检验 Q-Q 图如图 1 所示。6 个性状数据中, 树高、胸径、材积、枝条数、枝条平均直径和枝条平均角的大部分数据都落在 95% 的置信区间范围内和 95% 的置信区间范围附近, 说明绝大部分数据符合正态性。为了后续分析的准确性和可靠性, 把正态性检验 Q-Q 图分别在树高、胸径、材积、枝条数、枝条平均直径和枝条平均角中标出的 68、504、649、366、1 090、1 089、474、1 255、1 342、728 等 10 个个体的数据当成异常数据去除。

2.2 方差分析与 Duncan 多重比较

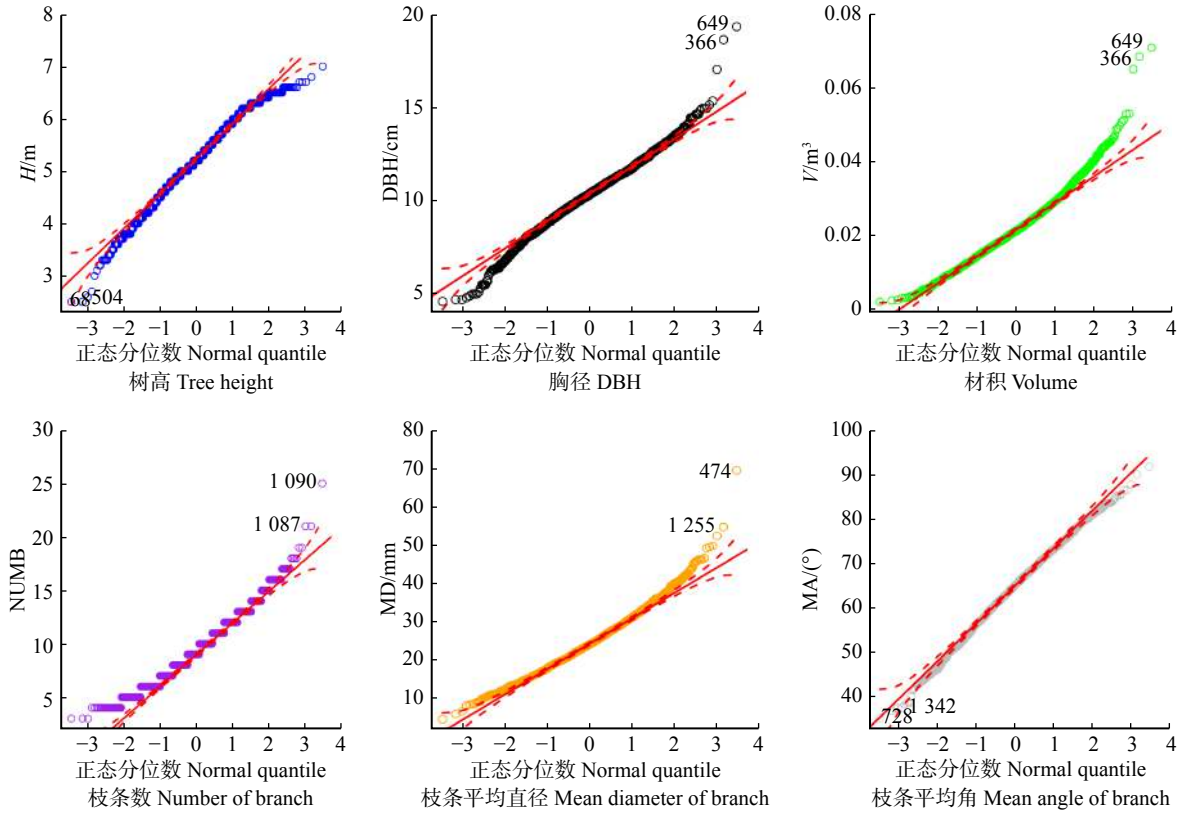
用 R 软件对火炬松 6 个性状的测定数据进行方差分析, 结果见表 2。树高、胸径、材积、枝条数和枝条平均角在区组间、家系间, 以及区组与家系交互间的差异均达到了极显著水平。枝条平均直径在区组间以及家系间的差异均达到了极显著水平, 区组与家系交互效应达到显著水平。6 个性状在家系间存在着极显著的差异, 表明这些性状在家系间具有较大的选择潜力。

树高的 Duncan 多重比较分析结果表明, 53 个家系中, 家系 P090 的树高生长显著的高于家系 P043, 极显著的高于家系 6(图 2)。排在第一的家系

表 1 火炬松 4 年生试验林 6 个性状的数据特征

Tab. 1 Characteristics of six traits in 4-year-old test plantation of loblolly pine

性状 Trait	均值 ± 标准误 Mean ± SE	方差 Variance	标准差 Standard deviation	变异系数 Coefficient of variation/%
树高 Tree height (H)/m	5.220 1 ± 0.161 0	0.485 7	0.696 9	13.35
胸径 DBH /cm	10.329 5 ± 0.037 5	2.647 7	1.627 2	15.75
材积 Volume (V)/m ³	0.021 7 ± 0.000 2	0.000 1	0.008 1	37.16
枝条数 Number of branch (NUMB)	9.425 9 ± 0.063 5	7.583 6	2.753 8	29.22
枝条平均直径 Mean diameter of branch (MD)/cm	24.658 4 ± 0.158 3	47.178 1	6.868 6	27.86
枝条平均角 Mean angle of branch (MA)/(°)	64.491 8 ± 0.198 2	73.938 1	8.598 7	13.33



图中数字为异常样本编号。The numbers in the figure are abnormal sample No.

图1 火炬松6个性状数据的正态性检验 Q-Q 图

Fig. 1 Q-Q charts for normality test of 6 traits of loblolly pine

表2 6个性状在家系与区组间的差异显著性

Tab. 2 Difference significance for the six traits between family and block

性状 Trait	变异来源 Source of variation	df	MS	P值 P value	性状 Trait	变异来源 Source of variation	df	MS	P值 P value
树高 <i>H</i>	区组 Block	7	16.754 000	< 0.000 1***	枝条数 NUMB	区组 Block	7	307.18	< 0.000 1***
	家系 Family	52	1.016 000	< 0.000 1***		家系 Family	52	8.57	0.007 7**
	区组: 家系 Block: family	362	0.763 000	< 0.000 1***		区组: 家系 Block: family	362	9.98	< 0.000 1***
	误差 Error	1 461	0.320 000			误差 Error	1 461	5.52	
胸径 DBH	区组 Block	7	34.780 000	< 0.000 1***	枝条平均直径 MD	区组 Block	7	1 128.30	< 0.000 1***
	家系 Family	52	11.250 000	< 0.000 1***		家系 Family	52	91.70	< 0.000 1***
	区组: 家系 Block: family	362	2.840 000	0.000 2***		区组: 家系 Block: family	362	47.40	0.023 2*
	误差 Error	1 461	2.140 000			误差 Error	1 461	40.40	
材积 <i>V</i>	区组 Block	7	0.001 013	< 0.000 1***	枝条平均角度 MA	区组 Block	7	1 159.60	< 0.000 1***
	家系 Family	52	0.000 258	< 0.000 1***		家系 Family	52	132.20	< 0.000 1***
	区组: 家系 Block: family	362	0.000 076	< 0.000 1***		区组: 家系 Block: family	362	90.40	< 0.000 1***
	误差 Error	1 461	0.000 051			误差 Error	1 461	62.60	

注: *, **, ***分别表示显著性水平为 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 、 $P < 0.001$ 。下同。Notes: *, ** and *** represent $P < 0.05$, $P < 0.01$ and $P < 0.001$, respectively. The same below.

P090 与排在 27 位的家系 P052 之间的 27 个家系, 树高生长在 0.05 水平上没有显著差异(图2)。

表3 列出了 6 个性状在 Duncan 多重比较结果

中的前 10 个家系。树高、胸径和材积入选 a 组的家系分别有 27, 28 和 26 个。为了进一步获得更高的遗传增益, 可以从 a 组中选择排在前面的家系进行

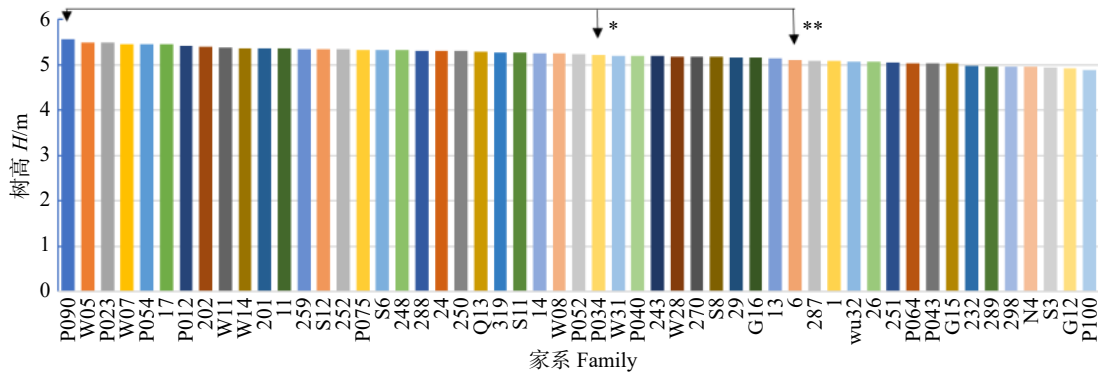


图 2 树高在不同家系间的 Duncan 多重比较

Fig. 2 Duncan's multiple comparison of *H* between families

表 3 不同性状在家系间的 Duncan 多重比较

Tab. 3 Duncan's multiple comparison of traits between families

树高 <i>H</i> /m			胸径 DBH/cm			材积 <i>V</i> /m ³			枝条数 NUMB			枝条平均直径 MD/mm			枝条平均角度 MA/(°)		
家系 Family	均值 Mean	等级 Rank	家系 Family	均值 Mean	等级 Rank	家系 Family	均值 Mean	等级 Rank	家系 Family	均值 Mean	等级 Rank	家系 Family	均值 Mean	等级 Rank	家系 Family	均值 Mean	等级 Rank
P090	5.566 7	a	W11	11.248 3	a	P023	0.026 5	a	G16	10.742 9	a	W08	28.258 2	a	17	67.573 3	a
W05	5.497 4	ab	P023	11.191 9	ab	W11	0.026 2	ab	13	10.432 4	ab	S11	27.711 2	ab	W05	67.066 6	ab
P023	5.486 5	ab	287	11.151 3	ab	W05	0.026 0	abc	252	10.285 7	abc	W31	27.542 4	abc	W11	67.064 8	ab
W07	5.451 5	abc	W07	11.139 4	ab	W07	0.026 0	abc	202	10.266 7	abc	wu32	27.365 9	abcd	248	66.989 1	ab
P054	5.451 4	abc	W08	11.036 8	abc	P075	0.024 9	abcd	270	10.236 8	abcd	W05	26.886 1	abcde	29	66.914 3	ab
17	5.451 3	abc	P075	10.994 1	abcd	W08	0.024 7	abcde	298	10.184 2	abcde	201	26.780 9	abcde	270	66.897 1	ab
P012	5.425 7	abc	W05	10.952 6	abcde	W14	0.024 7	abcde	W11	10.069 0	abcde	11	26.602 9	abcdef	wu32	66.764 4	ab
202	5.410 0	abcd	wu32	10.931 3	abcdef	287	0.024 7	abcde	1	10.031 3	abcdef	S3	26.206 3	abcdefg	24	66.555 2	ab
W11	5.375 9	abcde	S8	10.912 1	abcdef	248	0.024 2	abcdef	W05	10.000 0	abcdefg	Q13	26.185 7	abcdefg	13	66.457 6	abc
W14	5.372 5	abcdef	W14	10.907 5	abcdef	S8	0.024 0	abcdef	S6	9.972 2	abcdefg	S8	26.140 3	abcdefg	P075	66.256 2	abcd

注:表中只列出Duncan多重比较中排在前十的家系,显著水平为0.05;a、b、c、d、e、f为Duncan分析的等级排序。Notes:only the top 10 families in Duncan's multiple comparison are listed and the significance level is 0.05;a, b, c, d, e, f are the ranking of Duncan's multiple comparison.

造林。但为了维持育种群体的遗传多样性,可以在 a 组里开展配合选择,并控制优良家系内优良单株的入选率。

2.3 性状间的相关分析

对火炬松各性状进行 Pearson 相关分析(图 3)。6 个性状中,胸径与材积为极显著正相关关系,相关系数为 0.93。其余性状的相关关系不明显。

在表型相关热图中(图 4),枝条数与枝条平均角聚在一起,呈现负相关;材积、胸径和树高首先聚在一起,相互之间为正相关;然后,材积、胸径和树高再与枝条平均直径聚在一起,呈现负相关;材积与枝条平均角为弱负相关。然而,在遗传相关热图中(图 4),材积、胸径和树高与枝条平均直径呈现正相关;材积与枝条平均角为弱正相关。无论在表型相关还是遗传相关中,材积、胸径、树高和枝条平均直径等生长性状总是聚集在一起。

结合 R 和 ASReml 软件,将遗传相关系数和遗

传可视化图组合(图 5)。生长性状树高、胸径、材积和枝条平均直径两两之间均呈遗传正相关关系。其中,材积与胸径的遗传相关系数最大,为(0.98 ± 0.01)。枝条数与枝条平均直径、树高、胸径和材积均呈遗传负相关,遗传相关系数分别为(-0.32 ± 0.37)、(-0.03 ± 0.36)、(-0.24 ± 0.32)和(-0.17 ± 0.32)。枝条平均角与枝条平均直径为遗传负相关,相关系数为(-0.08 ± 0.27)。

2.4 家系育种值、个体育种值和遗传力的估算

利用 ASReml 软件估算家系育种值和个体育种值。基于材积,对家系育种值进行排序(表 4)。表 4 中是材积家系育种值排在前面 10 个母本,可以利用这 10 个优良家系来培育生长量高的火炬松人工林。表 5 是材积育种值的前 10 名个体。对比表 4 和表 5,在 1 800 多株个体中,材积育种值排名第一的个体 366 所在的家系为 P075,而不是家系育种值排在第 1 名的家系 P023。子代材积育种值排在第 2 名的个

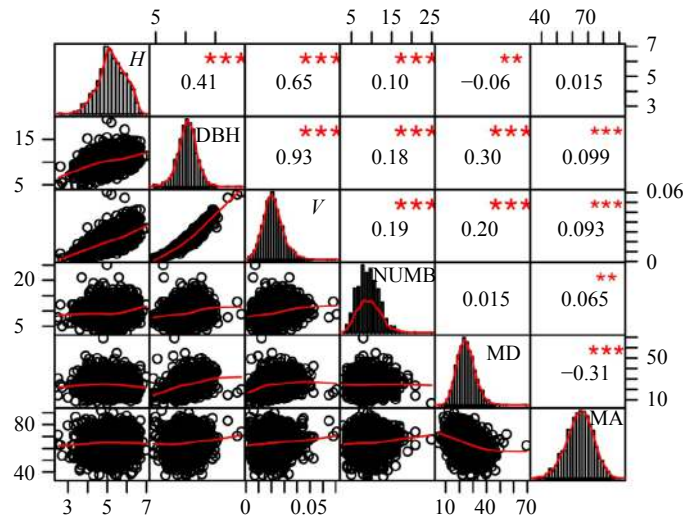


图3 6个性状的 Pearson 相关
Fig. 3 Pearson correlation of six traits

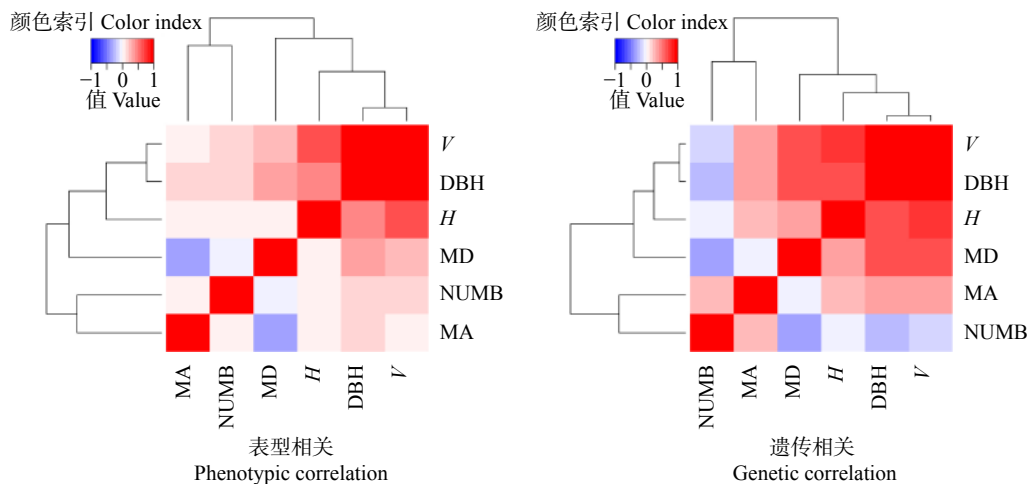


图4 性状的表型相关和遗传相关

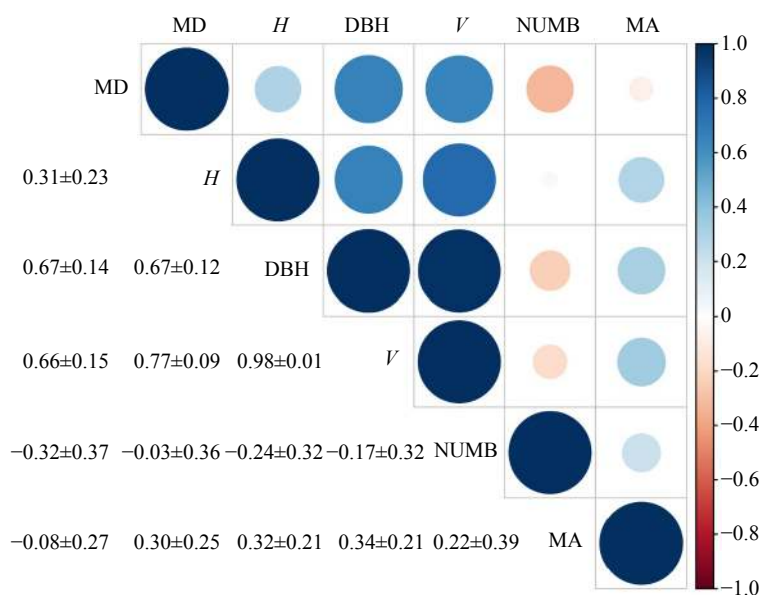
Fig. 4 Phenotypic correlation and genetic correlation of traits

体 649 对应的家系是 P064, 其并未出现在家系育种值的前 10 名中。由此可见, 在实际应用中, 可以从优良家系和优良个体两个方面进行选择。

利用 ASReml 估算各性状的单株遗传力(表 6)。在亲本模型中, 遗传力大小为: 胸径(0.3084 ± 0.0532) > 材积(0.2888 ± 0.0523) > 树高(0.1431 ± 0.0408) > 枝条平均直径(0.1189 ± 0.0383) > 枝条平均角(0.0958 ± 0.0357) > 枝条数(0.0370 ± 0.0278), 这说明胸径和材积受到相对较高的遗传控制, 而枝条平均角和枝条数更易受环境影响。在个体模型中, 各性状的遗传力也是相同排序, 这与张帅楠等^[1]在 2 000 多棵湿地松(*P. elliotii*)的研究结果相似。

根据材积的家系育种值大小, 选择家系育种值

前 10 名的母本的子代计算遗传增益。基于亲本模型中的遗传力计算, 树高、胸径、材积、枝条数、枝条平均直径和枝条平均角的遗传增益分别为 0.31%、2.09%、4.63%、-0.02%、0.50% 和 0.16%, 该遗传增益的估算值与基于个体模型遗传力计算的遗传增益很接近。按个体材积育种值排名, 选择前 10 名个体计算遗传增益。基于亲本模型遗传力, 树高、胸径、材积、枝条数、枝条平均直径和枝条平均角的遗传增益分别为 1.86%、16.18%、43.96%、0.46%、-0.59% 和 1.08%。按个体育种值前 10 名计算材积遗传增益高达 43.96%, 比按家系育种值选择计算的遗传增益(4.63%)大得多。这是因为入选率不同, 在 1 800 多棵树中, 按育种值选择的 10 个个体的入选率为 0.53%, 按家系育种值选择的入选率为 18.90%。



下三角是遗传相关系数和标准误。Genetic correlation coefficient and standard error are shown on the lower triangle.

图 5 性状的遗传相关

Fig. 5 Genetic correlation of traits

表 4 材积育种值排在前 10 名的家系

Tab. 4 Top 10 families in volume breeding value

家系 Family	H/m	DBH/cm	V/m ³	NUMB	MD/mm	MA/(°)
P023	0.157 2	0.680 1	0.003 7	0.086 6	0.368 4	-1.380 0
W05	0.170 2	0.526 6	0.003 5	0.175 9	1.246 0	1.327 0
W07	0.131 3	0.619 9	0.003 2	-0.176 7	0.313 2	0.304 7
W11	0.081 3	0.638 3	0.003 1	0.092 7	0.311 0	1.165 0
P075	0.074 1	0.522 2	0.002 5	-0.010 0	0.241 1	0.842 7
W08	0.025 0	0.594 7	0.002 4	-0.105 6	2.017 0	0.519 6
W14	0.098 2	0.482 2	0.002 4	-0.076 8	0.025 4	0.268 3
287	-0.085 9	0.669 5	0.002 3	-0.160 7	-0.207 2	0.555 6
248	0.067 7	0.355 8	0.001 9	-0.007 8	0.633 1	1.224 0
S8	-0.023 7	0.471 3	0.001 8	0.032 3	0.696 1	0.543 0

注: 按材积排序, 只列出家系育种值的前 10 名。下同。Notes: only the top 10 families are listed based on volume breeding value. The same below.

表 5 材积育种值排在前 10 名的个体

Tab. 5 Top 10 individuals in volume breeding value

个体 Individual	家系 Family	H/m	DBH/cm	V/m ³	NUMB	MD/mm	MA/(°)
366	P075	0.008 9	2.888 0	0.012 8	0.051 5	-0.528 4	1.244 0
649	P064	-0.095 6	2.766 0	0.012 3	-0.028 5	-1.094 0	0.979 3
1 138	202	0.155 7	2.275 0	0.012 0	0.080 2	-1.179 0	0.682 9
526	W07	0.230 3	1.834 0	0.009 7	-0.057 5	-0.229 1	0.810 0
517	W05	0.256 8	1.679 0	0.009 5	0.271 4	1.346 0	1.699 0
478	W11	0.157 0	1.683 0	0.009 2	0.090 1	-0.457 6	1.463 0
1736	P023	0.217 2	1.711 0	0.008 9	0.041 2	0.342 2	-1.494 0
941	W08	0.098 6	1.739 0	0.008 8	-0.013 8	2.934 0	0.786 8
362	W05	0.200 3	1.577 0	0.008 7	0.137 4	1.305 0	1.692 0
990	W14	0.149 2	1.782 0	0.008 3	-0.018 3	0.805 2	1.705 0

表6 遗传力和遗传增益估算

Tab. 6 Estimation of heritability and genetic gain

性状 Trait	单株遗传力与标准误 Individual heritability and SE		遗传增益 Genetic gain/%	
	亲本模型 Parent model	个体模型 Individual model	选择材积育种值前10名的家系 Top 10 families in volume breeding value	选择材积育种值前10名的个体 Top 10 individuals in volume breeding value
H	0.143 1 ± 0.040 8	0.141 3 ± 0.048 7	0.31	1.84
DBH	0.308 4 ± 0.053 2	0.385 6 ± 0.081 3	2.09	20.23
V	0.288 8 ± 0.052 3	0.318 2 ± 0.070 5	4.63	48.43
NUMB	0.037 0 ± 0.027 8	0.031 6 ± 0.027 2	-0.02	0.39
MD	0.118 9 ± 0.038 3	0.135 1 ± 0.048 9	0.50	-0.67
MA	0.095 8 ± 0.035 7	0.099 7 ± 0.043 1	0.16	1.12

3 讨 论

在林木遗传改良中, 试验林遗传测定和遗传评估是很重要的一部分, 直接关系到育种材料和繁殖材料的选择。准确的遗传测定和遗传评估, 无论是对后续育种研究还是对选择优树繁殖造林都有重要意义。本研究对火炬松 53 个半同胞家系 1 800 多株子代的树高、胸径、枝条等性状进行测定与遗传评估。方差分析显示各性状在不同家系间存在显著差异, 表明各性状有较大的选择潜力。

试验林样本大小会影响遗传力的估计, 进而影响到遗传增益的预测。当测定的家系数少于 39 个或者随机测量的单株数小于 600 株时, 估算的遗传力极不稳定, 标准误差偏大, 而随着样本容量或家系容量的增加其精度与准确性逐渐增加; 遗传力较低的性状其遗传力估计所需样本量普遍大于遗传力较高的性状^[12]。本研究的样本有 53 个半同胞家系, 包括 1 800 多株个体, 大量的样本在一定程度上保障了遗传力估计的精度与准确性, 减小预测遗传增益与现实遗传增益的差异。

如果生长性状之间存在加性遗传相关, 则有利于在选择过程中性状的同步改良^[13]。遗传相关结果(图 5)表明, 胸径与材积的遗传相关系数达到(0.98 ± 0.01), 与栾启福等^[14]火炬松 × 加勒比(*Pinus caribaea*)杂种松的遗传相关(0.998)和孙小霞等^[15]火炬松的遗传相关(0.958)结果相近。树高、胸径、材积和枝条平均直径等生长性状之间为遗传正相关关系, 这与 Codesido 等^[16]在辐射松(*Pinus radiata*)半同胞家系, 张帅楠等^[11]、吴际友等^[17]在湿地松半同胞家系的生长性状相关分析结果一致。从表 6 中可知, 材积育种值前 10 名子代个体, 枝条数的遗传增益为 0.39% ~ 0.46%。由于枝条数增加, 有可能使得光合面积增加, 从而提高材积生长量。

在亲本模型中, 4 年生火炬松树高的遗传力为(0.143 1 ± 0.040 8), 与黄少伟等^[18]6 年生的火炬松估算的树高遗传力(0.161)几乎相同。相对于欧洲赤松(*P. sylvestris*)个体树高遗传力(0.20 ~ 0.35)^[19], 火炬松树高遗传力相对较小。胸径遗传力为(0.308 4 ± 0.053 2), 胸径遗传力的相对标准误差较高, 这与 Fries^[20]在欧洲赤松的结果一致。材积遗传力为(0.288 8 ± 0.052 3), 大于树高遗传力, 这与 Mckeand 等^[21]火炬松遗传力的结果(树高单株遗传力为 0.19, 体积为 0.16)相反。火炬松生长性状树高、胸径、材积和枝条平均直径的遗传力范围为(0.118 9 ± 0.038 0) ~ (0.308 4 ± 0.053 2), 与展叶松(*P. patula*)生长性状的遗传力范围(0.09 ~ 0.35)相近^[22]。本研究基于亲本模型的火炬松生长和枝条性状的遗传力估算较为可靠, 为后续遗传增益评估的准确性提供基础。

通过 Duncan 多重比较分析, 发现在 0.05 水平, 属于 a 组的家系约占了总家系的一半。如果按照 Duncan 分类选择, 入选范围大, 不利于实现短期目标增益。在没有育种值作参考的情况下, 开展选择工作耗费的时间与精力将更多, 扩大入选范围, 造成选育成本上升^[4]。在交配群体中, 加性基因可以稳定地传给子代, 家系育种值为家系一般配合力的 2 倍^[23]。育种值的遗传估算能真实反映亲本基因型效应中的加性效应, 育种值的大小是衡量亲本育种可利用价值大小以及潜力高低的重要指标^[8]。应用 ASReml 软件, 利用基于混合线性模型的 BLUP 方法, 估计了 53 个家系育种值和 1 800 多株个体的育种值。按材积育种值排序, 在前 10 名中, P023 的材积育种值为 0.003 7, 树高、胸径、枝条数、枝条平均直径的育种值皆为正值, 是一个较为优良的亲本。为保证尽可能宽的遗传基础, 可以选择材积育种值前 10 名的家系作为候选育种材料。根据个体育种值的大小, 选出材积育种值排在前 10 的个体, 10 个个体中大部

分(8个)来自优良家系,少数(2个)来自其他家系,这与刘天颐等的结果^[4]一致。可以在家系间开展配合选择,并控制优良家系内优良单株的入选率。将材积育种值前10的家系作为入选群体预测遗传增益,材积遗传增益仅为4.63%~5.10%,枝条数遗传增益为-0.02%。然而,以材积育种值排在前10的个体为入选群体时,材积预测遗传增益高达43.96%~48.43%。这种差异主要是由入选率不同导致的,按家系育种值选择的母本子代个体有356个,而按育种值选择的个体只有10个。由此可见选择强度越大,短期遗传增益越大。选择的10个优良个体可以补充核心育种群体或作为精选种子园建园亲本。

在吴际友等人^[5]的研究中,火炬松树高从第5年,胸径从第4年开始到15年的相关系数均在0.7以上,认为以此为最低年龄进行早期选择有较大的可靠性。栾启福等人认为7年是火炬松胸径性状早期选择的较好树龄。火炬松19年胸径性状与7年胸径性状的遗传相关系数达0.83,实际数据验证分析显示树龄7年进行胸径的早期选择准确率可达到83.33%^[24]。经对11年生火炬松种源林生长性状早晚期相关分析,刘昭息等人认为5~6年生作为火炬松种源早期选择的最低年龄是可行且较可靠的^[25]。钟伟华等人认为6年生是火炬松家系早期材积选择最佳年龄,这时的确定系数多数在0.8~0.9,可靠程度高^[26]。黄少伟等人在火炬松30个自由授粉家系8个年度(1~2、4~8、13年生)的生长中发现,年度性状间的遗传相关系数均大于相应的表型相关系数,早期选择可在4年依家系的胸径生长量进行^[27]。本论文以4年生火炬松子代测定林为对象进行遗传评价,属于早期选择,筛选出的高生长量的家系或单株可靠性较高。

本研究根据不同选择标准,估算了单株遗传力、家系育种值、个体育种值和遗传增益,为育种材料选择提供参考。选出的优秀家系可进入种子园生产优良种子。育种值前10名个体材积遗传增益估计达43.96%,可入选核心育种群体,采用合理的交配设计,获得下一代基本群体。

参 考 文 献

- [1] 潘志刚. 15年生火炬松种源试验研究初报[J]. 林业科学, 2000, 36(增刊1): 70-79.
Pan Z G. Preliminary report on provenance test of 15-year-old loblolly pine[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2000, 36(Suppl.1): 70-79.
- [2] 涂育合, 黄金桃, 陈金元. 火炬松家系的早期生长及遗传分析初报[J]. 福建林业科技, 1997, 24(4): 23-26.
Tu Y H, Huang J T, Chen J Y. A preliminary report on the early growth and genetic analysis of *Pinus taeda* families[J]. Journal of Fujian Forestry Science and Technology, 1997, 24(4): 23-26.
- [3] 钟伟华, 石斌, 何昭珩, 等. 美国火炬松优良家系引种试验研究[J]. 广东林业科技, 1997, 13(2): 1-6.
Zhong W H, Shi B, He Z H, et al. Trial of introduced superior families in loblolly pine from the United States[J]. Guangdong Forestry Science and Technology, 1997, 13(2): 1-6.
- [4] 刘天颐, 杨会肖, 刘纯鑫, 等. 火炬松基因资源的育种值预测与选择[J]. 林业科学, 2014, 50(8): 60-67.
Liu T Y, Yang H X, Liu C X, et al. Prediction of breeding values and selection to the gene resources of loblolly pine[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2014, 50(8): 60-67.
- [5] 吴际友, 龙应忠, 童方平, 等. 火炬松半同胞家系遗传测定与早期性状评定[J]. 中南林学院学报, 2006, 26(5): 20-25.
Wu J Y, Long Y Z, Tong F P, et al. Genetic test and character evaluation of the half-sib families of *Pinus taeda* L.[J]. Journal of Central South Forestry University, 2006, 26(5): 20-25.
- [6] Isik F, Holland J, Maltecca C. Introduction to ASReml Software[M]// Genetic data analysis for plant and animal breeding. New York: Springer International Publishing, 2017.
- [7] 林元震, 张卫华, 郭海, 等. R与ASReml-R统计学[M]. 北京: 中国林业出版社, 2017.
Lin Y Z, Zhang W H, Guo H, et al. R and ASReml-R statistics[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2017.
- [8] 马文清, 郭强, 秦昌鲜, 等. 甘蔗主要农艺性状的遗传力和育种值估计[J]. 分子植物育种, 2019, 17(4): 1333-1345.
Ma W Q, Guo Q, Qin C X, et al. Estimations of heritabilities and breeding values for the main agronomic traits in sugarcane[J]. Molecular Plant Breeding, 2019, 17(4): 1333-1345.
- [9] 刘天颐, 刘纯鑫, 黄少伟, 等. 火炬松核心育种群体子代生长变异与选择[J]. 林业科学, 2013, 49(2): 27-32.
Liu T Y, Liu C X, Huang S W, et al. Growth variation and selection to the progeny of nucleus breeding population of *Pinus taeda*[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2013, 49(2): 27-32.
- [10] 林元震, 陈晓阳. R与ASReml-R统计分析教程[M]. 北京: 中国林业出版社, 2014: 263-279.
Lin Y Z, Chen X Y. R and ASReml-R statistical analysis tutorial[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2014: 263-279.
- [11] 张帅楠, 栾启福, 姜景民. 基于无损检测技术的湿地松生长及材性性状遗传变异分析[J]. 林业科学, 2017, 53(6): 30-36.
Zhang S N, Luan Q F, Jiang J M. Genetic variation analysis for growth and wood properties of slash pine based on the non-destructive testing technologies[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2017, 53(6): 30-36.
- [12] 张帅楠, 姜景民, 栾启福. 湿地松样本量大小对性状遗传力估算的影响[J]. 林业科学研究, 2017, 30(4): 610-616.
Zhang S N, Jiang J M, Luan Q F. Effect of slash pine sampling size on estimation of trait heritability[J]. Forest Research, 2017, 30(4): 610-616.
- [13] Isik F, Li B L, Frampton J. Estimates of additive, dominance and epistatic genetic variances from a clonally replicated test of loblolly pine[J]. Forest Science, 2003, 49(1): 77-88.

- [14] 栾启福, 姜景民, 张建忠, 等. 火炬松 × 加勒比松 F₁ 代生长、树干通直度和基本密度遗传和配合力分析[J]. *林业科学*, 2011, 47(3): 178–183.
Luan Q F, Jiang J M, Zhang J Z, et al. Estimation of heritability and combining ability for growth, stem-straightness and wood density of the F₁ generation of *Pinus taeda* × *P. caribaea*[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2011, 47(3): 178–183.
- [15] 孙小霞, 梁一池, 胡彦师. 火炬松优良种源/家系的选择[J]. *中南林学院学报*, 2003, 23(4): 53–57.
Sun X X, Liang Y C, Hu Y S. Selection of excellent seed source / family of loblolly pine[J]. *Journal of Central South Forestry University*, 2003, 23(4): 53–57.
- [16] Codesido V, Fernandez-Lopez J. Juvenile genetic parameter estimates for vigour, stem form, branching habit and survival in three radiata pine (*Pinus radiata* D. Don) progeny tests in Galicia, NW Spain[J]. *European Journal of Forest Research*, 2008, 127(4): 315–325.
- [17] 吴际友, 龙应忠, 余格非, 等. 湿地松半同胞家系主要经济性状的遗传分析及联合选择[J]. *林业科学*, 2000, 36(增刊 1): 56–61.
Wu J Y, Long Y Z, Yu G F, et al. Genetic analysis and combined selection of main economic characters of half-sib families for slash pine[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2000, 36(Suppl. 1): 56–61.
- [18] 黄少伟, 钟伟华, 陈炳铨. 火炬松半同胞子代配合选择的遗传增益估算[J]. *林业科学*, 2006, 42(4): 33–37.
Huang S W, Zhong W H, Chen B Q. Estimation on genetic gains of combined selection for growth traits of half-sib progeny of *Pinus taeda*[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2006, 42(4): 33–37.
- [19] Rweyongeza D M, Yeh F C, Dancik B P, et al. Genetic variation in height, branch and needle lengths of *Pinus sylvestris* L. from Siberia tested in Alberta, Canada[J]. *Silvae Genetica*, 2003, 52(2): 52–60.
- [20] Fries A. Genetic parameters, genetic gain and correlated responses in growth, fibre dimensions and wood density in a Scots pine breeding population[J]. *Annals of Forest Science*, 2012, 69(7): 783–794.
- [21] Mckeand S E, Li B, Grissom J E, et al. Genetic parameter estimates for growth traits from diallel tests of loblolly pine throughout the southeastern United States[J]. *Silvae Genetica*, 2008, 57(3): 101–110.
- [22] Salaya-Dominguez J M, Lopez-Upton J, Vargas-Hernandez J J. Genetic and environment variation in two progeny tests of *Pinus patula*[J]. *Agrociencia*, 2012, 46(5): 519–534.
- [23] 陈晓阳, 沈熙环. 林木育种学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2005: 40–45.
Chen X Y, Shen X H. *Forest tree breeding*[M]. Beijing: Higher Education Press, 2005: 40–45.
- [24] 栾启福, 丁显印, 徐永勤, 等. 主成分回归分析在火炬松早期选择中的应用研究[J]. *安徽农业大学学报*, 2019, 46(2): 264–269.
Luan Q F, Ding X Y, Xu Y Q, et al. Study on early selection in loblolly pine based on principal components regression[J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2019, 46(2): 264–269.
- [25] 刘昭息, 孙海菁, 吕本树, 等. 火炬松种源遗传变异研究及纸浆材优良种源评选[J]. *林业科学研究*, 1997, 10(4): 395–401.
Liu Z X, Sun H J, Lü B S, et al. Genetic study and superior provenance selection of loblolly pine for pulpwood[J]. *Forest Research*, 1997, 10(4): 395–401.
- [26] 钟伟华, 陈炳铨, 黄少伟. 火炬松早期选择研究与应用[C]//南方林木遗传育种研究. 北京: 中国林学会, 2004.
Zhong W H, Chen B Q, Huang S W. Research and application of early selection of loblolly pine[C]//Study on genetics and breeding of forest trees in South China. Beijing: Chinese Society of Forestry, 2004.
- [27] 黄少伟, 钟伟华, 李远球. 火炬松自由授粉家系年度生长相关与早期选择研究[J]. *广东林业科技*, 2000, 16(4): 1–5.
Huang S W, Zhong W H, Li Y Q. Study on the growth correlation between ages of loblolly pine open-pollinated families and early selection[J]. *Guangdong Forestry Science and Technology*, 2000, 16(4): 1–5.

(责任编辑 范娟 崔艳红
责任编辑委 康向阳)